ヒラタヒメバチ属 5 種の北海道個体群に見られる休眠の光周反応の比較

安原昭江・桃井節也・近藤博道

神戸大学農学部

Photoperiodic Control of Diapause in Five Species of *Coccygomimus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) from Hokkaido, Japan. Akie Yasuhara, Setuya Momoi and Hiromiti Kondo (Laboratory of Insect Science, Kobe University, Rokkodai, Kobe, Hyogo 657-8501, Japan). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 42: 123-128 (1998)

Abstract: The effects of photoperiod and temperature on development and diapause in five species of *Coccygomimus*: *C. pluto* Ashmead, *C. instigator* Fabricius, *C. alboannulatus* Uchida, *C. aquilonius japonicus* Momoi, and *C. disparis* Viereck from Hokkaido, Japan were investigated. Based on the patterns of photoperiodic control of diapause, these species were classified into two groups. In *C. pluto* and *C. instigator*, 90%-100% of individuals entered deep diapause in the final larval instar at 12L-12D and 13L-11D at 20°C; the incidence of diapause was lower at shorter or longer photoperiods. In *C. aquilonius japonicus* and *C. alboannulatus*, the incidence of diapause was high at 13L-11D at 17 and 20°C. These four species can be grouped together. In *C. disparis*, diapause occurred at short photoperiods at 15, but not at 17 and 20°C and development was slightly retarded during the prepupal stage at short photoperiods. This species can be classified separately from the other four species. These five *Coccygomimus* species were sensitive to photoperiod only immediately before the diapause stage. Diapause ended at transfer from a short to a long photoperiod. A shift in temperature from 20 to 25°C did not terminate diapause except in *C. disparis* where a shift from 15 to 20 or 25°C stimulated resumption of rapid development. Based on these and other results, it is likely that photoperiodic control of diapause in *Coccygomimus* species is constrained by phyletic relationships, rather than by geographic distribution.

Key words: *Coccygomimus* species, photoperiodic response, diapause, phylogeny

緒

言

材料および方法

ヒラタヒメバチ属 *Coccygomimus* の蜂は広食性の内部寄生蜂で、日本では、春から秋にかけて山野のいたるところでみられる。いずれも鱗翅目の蛹に寄生し、その寄主範囲はかなり広く、どの種類をとっても記録されている寄主は 10 種以上にのぼる (安松・渡辺, 1965)。多くのものは害虫の主要な天敵として知られている。

われわれは前報 (安原・桃井, 1997) でマイマイヒラタヒメバチ *C. luctuosus* Smith の北海道と兵庫県の個体群における光周反応の違いと、その違いがそれぞれの地域における生活環といかに関連しているかを述べた。同所的に生活している近縁の種はほぼ同じ生活史をもっているのか、異なった生活史を構築しているのか、系統関係の近縁度は生活史にどう関連しているのだろうか。本論文ではこれらの問題点を解明するために、ヒラタヒメバチ属 5 種の北海道個体群を用いて生活史の調整機構の中心であると考えられる光周反応による休眠の制御様式を調査し、種間で比較した。

本研究を進めるにあたり、協力頂いた上条一昭博士をはじめ北海道林業試験場昆虫研究室の方々、神戸大学農学部昆虫科学研究室の方々に感謝する。

1. 供試虫

北海道美咲市 (43°N) で採集した *Coccygomimus pluto* Ashmead, *C. instigator* Fabricius, *C. alboannulatus* Uchida, *C. aquilonius japonicus* Momoi および *C. disparis* Viereck の各々の雌成虫に、寄主としてハチノスツヅリガ *Galleria mellonella* Linné の蛹を与え、寄主蛹から羽化してきた成虫を雌雄 1 組にしてプラスチックカップ (径 12 cm, 高さ 6 cm) に入れ、20°C, 16L-8D の恒温室内で飼育し、次世代または数世代飼育したものを材料として用いた。蜂の餌として 30% 蜂蜜液を紙 (キムワイプ, クレシア) にしみ込ませたものを与えた。寄主ハチノスツヅリガは人工飼料 (蜂蜜, グリセリン, 水, ふすま, イースト, 蜜蝋 = 12:10:5:16:5:2, 重量比) を与え、30°C, 16L-8D の条件下で飼育した。

2. 光周反応

5 種の寄生蜂を各種雌雄 1 組にしてカップに入れ寄主の蛹を与えて、蜂の産卵を確認した後、寄生された蛹をカップに回収し、以下の光周期と温度条件に置き、産卵から羽化までの発育期間を調べた。

20°C 16L-8D, 14L-10D (*C. alboannulatus*, *C. aquilo-*

nius japonicus のみ), 13L-11D, 12L-12D, 11L-13D, 10L-14D

17°C 16L-8D, 13L-11D (*C. disparis* を除く), 12L-12D, 11L-13D, 10L-14D, 9.5L-14.5D (*C. pluto*, *C. instigator* のみ)

15°C (*C. disparis* のみ) 16L-8D, 12L-12D, 10L-14D

それぞれの温度条件下で 16L-8D で飼育した各種個体の平均発育日数の 3 倍以上の日数 (20°C で約 70 日, 17°C で約 90 日, 15°C で約 130 日) を経ても羽化してこない被寄生蛹を解剖して蜂の発育ステージを調べ, その時の生存個体を休眠個体として休眠率を求めた。

3. 光周期を感受する発育段階 (*C. aquilonius japonicus* を除く)

産卵から成虫に至る各発育段階で 20°C, 長日 (16L-8D) から短日 (12L-12D) (*C. pluto*, *C. instigator*, *C. alboannulatus*) あるいは, 15°C, 長日 (16L-8D) から短日 (10L-14D) (*C. disparis*), および短日から長日, 短日から長日再び短日へ移し替え, 上述の方法で各々の休眠率を調べた。

4. 休眠覚醒

20°C 12L-12D (*C. pluto*, *C. instigator*, *C. alboannulatus*, *C. aquilonius japonicus*) あるいは, 15°C 10L-14D (*C. disparis*) で 30 日間休眠している終齢幼虫 (*C. pluto*, *C. instigator*, *C. alboannulatus*, *C. aquilonius japonicus*) または前蛹 (*C. disparis*) を以下の条件に移し替え, 羽化の有無を調べた。

1) 温度は変えずに日長を長日に変えた場合

20°C 12L-12D 休眠個体→20°C 16L-8D

15°C 10L-14D 休眠個体→15°C 16L-8D

2) 日長は変えずに温度のみを上げた場合

20°C 12L-12D 休眠個体→25°C 12L-12D

15°C 10L-14D 休眠個体→20°C および 25°C 10L-14D

3) 日長と温度をともに変えた場合

20°C 12L-12D 休眠個体→25°C 16L-8D

15°C 10L-14D 休眠個体→20°C 16L-8D

4) 低温処理した場合

20°C 12L-12D 休眠個体→5°C 全暗, 8 週間→20°C 16L-8D

(*C. pluto*, *C. alboannulatus*)

20°C 12L-12D 休眠個体→5°C 全暗, 13 週間→20°C 16L-8D

(*C. pluto*, *C. alboannulatus*)

15°C 10L-14D 休眠個体→5°C 全暗, 8 週間→20°C 16L-8D

(*C. disparis*)

結 果

1. 光周反応

20°C と 17°C における *C. pluto*, *C. instigator*, *C. alboannulatus*, *C. aquilonius japonicus* の休眠率を光周反応曲線で示した (第 1 図)。 *C. pluto* と *C. instigator* の 2 種は, 20°C では 13L-11D でともに約 90% 前後, 12L-12D で 100% の休眠率を示し, 11L-13D で約 34%, 68%, 10L-14D で共に 30% 前後の休眠率を示した。 *C. alboannulatus* と *C. aquilonius japonicus* の 2 種は 20°C では 13 時間以下の光周期で 75~100% の休眠率を示した。ただし, 20°C, 14L-10D では前種は約 21%, 後種は 100% の休眠率を示した。 17°C では以上 4 種ともに 13 時間以下の光周期で 70~100% の休眠率を示した。以上 4 種の休眠個体では散発的な羽化がほとんどみられず終齢幼虫で深い休眠に入り発育を停止した。

C. disparis は, 20°C と 17°C では短日条件下のどの日

第 1 図 ヒラタヒメバチ属 4 種の北海道個体群の光周反応。
20°C ●—●, 17°C ○—○。A, *C. pluto*; B, *C. instigator*; C, *C. alboannulatus*; D, *C. aquilonius japonicus*。

長に対しても発育がばらつき散発的な羽化がみられたので、羽化状況を累積羽化曲線で示した（第2図）。20°Cでは12時間以下の光周期で発育がばらつき散発的な羽化がみられ、長いものになると90日を経て羽化してくる個体もみられた。17°Cでも同様の傾向を示した。15°C、12L-12Dでは発育がばらつき散発的な羽化がみられたが、10L-14Dでは散発的な羽化はみられず、全個体が深い休眠に入り前蛹で発育を停止した。

2. 光周期を感受する発育段階

C. pluto, *C. instigator* および *C. alboannulatus* は20°C、長日で飼育すると1~2日で孵化し、6日前後で終齢幼虫（5齢）、13日目ころから前蛹、蛹になり、20日目以後に羽化してくる。孵化後4, 5, 6, 7, 8日まで長日にさらし、それ以後短日に切り替えると休眠率は3種ともに段階的に下がった（第1表①~⑤）。7日まで短日、8日から14日

まで長日、15日以後再び短日にもどすと休眠率は0%となり、13日まで短日、それ以後長日に切り替えた場合も休眠率は0%になった（第1表⑦~⑧）。3種ともに終齢幼虫の1齢前（4齢）で短日にさらされると休眠が誘導され、その条件が継続することにより休眠が維持された。休眠状態でもその後長日にさらすと覚醒する性質がみられた。ただし、*C. instigator* と *C. alboannulatus* は発育を再開するのに20°Cで5日間の長日ではほとんど発育の再開がみられず、7日間の長日で発育が再開し休眠が覚醒した。

C. disparis は15°C、長日で飼育すると3~4日で孵化し、12日目ころで終齢幼虫（5齢）、20日目ころから前蛹、蛹になり、40日目以後羽化してくる。孵化後4, 10, 12, 16, 20日まで長日、それ以後短日に切り替えると休眠率は段階的に下がった（第2表①~⑤）。30日まで短日、31日から37日まで長日、38日以後再び短日に戻すと休眠率は

第2図 *C. disparis* の北海道個体群の累積羽化曲線に及ぼす温度と日長の影響。日長条件：○ 16L:8D
× 12L:12D △ 11L:13D ▲ 10L:14D。飼育温度：I, 20°C; II, 17°C; III, 15°C。

第1表 ヒラタヒメバチ属 3 種の発育段階における日長に対する感受性 (20°C)

処理区	発 育 日 数				休眠幼虫 ^{a)} (%)・(供試数)		
	5 ↓ 終齢	10 ↓ 前蛹・蛹	15 ↓ 蛹	20 ↓ 羽化	<i>C. pluto</i>	<i>C. instigator</i>	<i>C. alboannulatus</i>
①	-----	-----	-----	-----	—	100.0 (14)	—
②	-----	-----	-----	-----	100.0 (15)	87.5 (20)	100.0 (16)
③	-----	-----	-----	-----	100.0 (20)	—	39.3 (38)
④	-----	-----	-----	-----	46.5 (30)	41.7 (34)	30.0 (20)
⑤	-----	-----	-----	-----	0.0 (21)	0.0 (20)	0.0 (20)
⑥	-----	-----	-----	-----	—	100.0 (6)	88.9 (28)
⑦	-----	-----	-----	-----	0.0 (18)	0.0 (21)	0.0 (24)
⑧	-----	-----	-----	-----	0.0 (20)	0.0 (19)	0.0 (21)

----- 16L:8D, ----- 12L:12D.

^{a)} 飼育 70~80 日後の生存虫を休眠幼虫とした。

第2表 *C. disparis* の発育段階における日長に対する感受性 (15°C)

処理区	発 育 日 数							休眠幼虫 ^{a)} (%)・ (供試数)
	孵化 ↓5	終齢 10↓	15	前蛹・蛹 20↓	25	30	35	羽化 40↓
①	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	100.0 (9)
②	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	100.0 (20)
③	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	100.0 (21)
④	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	34.3 (35)
⑤	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	0.0 (26)
⑥	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	0.0 (26)
⑦	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	0.0 (18)

----- 16L:8D, ----- 10L:14D.

^{a)} 飼育 130 日後の生存虫を休眠幼虫とした。

0%になった(第2表⑥)。また、25日まで短日、それ以後長日に切り替えると休眠率は0%となった(第2表⑦)。この種は終齢期に短日にさらされると前蛹で休眠し、その条件が継続することにより休眠が維持された。休眠はその後長日にさらすと覚醒した。休眠ステージの前の発育段階に短日を経験すると休眠が誘導され、その条件が継続することにより休眠が維持される点において、4種ともに同様の反応を示した。

3. 休眠覚醒

ヒラタヒメバチ属5種での休眠個体は高温長日条件に移し替えた場合、温度を変えず長日に移し替えた場合、低温処理後20°C長日に移し替えた場合、いずれの場合でも休眠が覚醒した。ただし、日長を変えず温度を高温(20°Cおよび25°C)に変化させた場合には*C. disparis*のみで休眠が覚醒し羽化したが、他の4種では羽化する個体はみられなかった(第3,4表)。ただし、50日以上経て解剖すると*C. pluto*と*C. instigator*の約90%が、*C. alboannulatus*と*C. aquilonius japonicus*では20~30%が終齢幼虫のまま生存していた。長日に移し替えた場合、処理開始から羽

第4表 *C. disparis* の休眠覚醒および発育に及ぼす光周期と温度の影響

処理区	処理後羽化までの平均発育日数・(羽化率)・(供試数)	
	平均発育日数(%) (n)	
①	15.2 ^a	(90.0) (40)
②*	33.8	(88.6) (35)
③*	13.9	(72.2) (20)
④	20.5 ^b	(93.5) (31)
⑤	15.3 ^a	(88.9) (18)

処理区：①休眠個体を高温長日(20°C LD16:8)に移し替えた場合、②休眠個体を温度を変えずに長日(LD16:8)に移し替えた場合、③休眠個体を日長を変えずに高温(25°C)に移し替えた場合、④休眠個体を日長を変えずに高温(20°C)に移し替えた場合、⑤休眠個体を低温処理(5°C全暗8週間)し、20°C LD16:8に移し替えた場合。

^a：同一英小文字は種内で有意差のないことを示す(Tukey法による多重検定 $p>0.05$)。

*：温度条件が異なるため検定しなかった。

%:(処理後の羽化数/供試数)×100。

第3表 ヒラタヒメバチ属4種の休眠覚醒および発育に及ぼす光周期と温度の影響

処理区	処理後羽化までの平均発育日数・(羽化率)・(供試数)							
	<i>C. pluto</i> (%) (n)		<i>C. instigator</i> (%) (n)		<i>C. alboannulatus</i> (%) (n)		<i>C. aquilonius</i> (%) (n)	
①	*15.9	(92.3) (26)	16.0	(79.8) (24)	26.8	(23.5) (17)	(0.0)	(48)
②	20.5 ^a	(91.4) (35)	20.8 ^a	(90.9) (33)	30.4 ^b	(43.9) (91)	32.5 ^b	(24.5) (49)
③	18.1 ^{aA}	(91.7) (36)	—	—	21.0 ^A	(23.5) (17)	—	—
④	8.8 ^B	(91.5) (58)	—	—	11.4 ^B	(32.5) (40)	—	—
⑤	(0.0)	(21)	(0.0)	(30)	(0.0)	(53)	(0.0)	(51)

処理区：①休眠幼虫を高温長日(25°C LD16:8)に移し替えた場合、②休眠幼虫を温度を変えずに長日(LD16:8)に移し替えた場合、③休眠幼虫を低温処理(5°C全暗8週間)し、20°C LD16:8に移し替えた場合、④休眠幼虫を低温処理(5°C全暗13週間)し、20°C LD16:8に移し替えた場合、⑤休眠幼虫を日長を変えずに高温(25°C)に移し替えた場合。

^{a, b}：同一英小文字は種内、種間で有意差のないことを示す(Tukey法による多重検定 $p>0.05$)。

^{A, B}：同一英大文字は種内、種間で有意差のないことを示す(Tukey法による多重検定 $p>0.01$)。

*：温度条件が異なるため検定しなかった。

%：(処理後の羽化数/供試数)×100。

化までの平均発育日数は *C. pluto* と *C. instigator* が *C. alboannulatus* や *C. aquilonius japonicus* よりも有意に短く、処理後の羽化率は前 2 種で約 80~90%、後 2 種では 50%以下であった。*C. alboannulatus* は低温処理した場合、平均発育日数は有意に短くなった。また、*C. pluto* と *C. alboannulatus* は低温処理期間が 13 週間の場合、8 週間の場合と比べ羽化までの平均発育日数が約半分に短縮した。*C. disparis* は日長を変えず温度を上げた場合 (20°C)、羽化までの平均発育日数が他の処理区に比べ有意に長くなった。ヒラタヒメバチ属 5 種の休眠覚醒には必ずしも低温を必要とせず、長日条件に放置すると覚醒するといえる。

考 察

以上の実験結果から、ヒラタヒメバチ属 5 種の北海道個体の温度条件における光周反応を 2 つの型に分類した。

I 型: *C. pluto* と *C. instigator* は、20°C では特定の日長 (13L-11D, 12L-12D) で 90~100% の高い休眠率を示し、*C. alboannulatus* と *C. aquilonius japonicus* は、20°C および 17°C では 14 時間または 13 時間以下の短日条件ではいずれの日長でも 75~100% の高い休眠率を示した。

I 型の種は短日条件下の日長に明瞭に反応し深い休眠に入り、休眠ステージは終齢幼虫であり、温度と日長が休眠誘導と覚醒に重要な要因となっていると思われる。ただし、*C. alboannulatus* と *C. aquilonius japonicus* は休眠覚醒における処理後の羽化率が低く半数以上が死亡したので、これらの種の覚醒には他の環境要因 (湿度など) が関与しているかもしれない。I 型の種のうち、*C. alboannulatus* と *C. aquilonius* は秋の始め、*C. pluto* と *C. instigator* は秋の中頃の日長と温度低下 (札幌、9 月上旬の平均気温・日長約 18.5°C, 14L-10D, 9 月中旬約 17°C, 13.5L-10.5D 国立天文台, 1995; Stanley, 1980) に反応し終齢幼虫で休眠に入ると考えられる。I 型の *C. pluto*, *C. instigator* と *C. alboannulatus*, *C. aquilonius japonicus* 間で若干の違いがみられるが、その違いが質的に違うかどうかは今後の調査を必要とする。

前報 (安原・桃井, 1997) で報告した *C. luctuosus* の北

海道個体群は光周反応曲線、休眠ステージおよび休眠覚醒の温度と日長の影響等から I 型に属すると考えられる。

II 型: *C. disparis* は 15°C, 10L-14D の条件下で 100% の個体が深い休眠に入り発育を停止するが、17 および 20°C で 12 時間以下の光周期では発育がばらつき散発的な羽化による発育遅延現象がみられた。休眠ステージは前蛹であった。休眠誘導の条件には I 型との違いはないが、II 型では休眠覚醒が温度の上昇によっても引き起こされた。この種は 9 月下旬 (札幌, 9 月下旬, 平均気温・日長約 15°C, 12.5L-11.5D 国立天文台, 1995; Stanley, 1980) から休眠が誘導されると考えられる。実験室内ではこの条件下の温度、日長が継続すると数十日後再び発育が再開され散発的に羽化してくるが、野外では急速な温度低下で 1 か月後の平均気温は 10°C を下回り発育零点 7.5°C (安原・桃井, 未発表) に近づくため休眠状態でそのまま越冬するものと思われる。休眠の維持には、温度と日長が相補的に働いているのであろう。予備実験によると、*C. turionella* Linné の北海道個体群の休眠誘導の光周反応は *C. disparis* と似た傾向を示す。温度低下と短日による発育遅延現象がみられ II 型に属するものと考えられる。現在まで調査した種を系統的な近縁度にもとづく系統関係と同一分布域を有する地縁関係 (日浦, 1961, 1968; 桃井・安原, 未発表) の 2 つで分けると、第 5 表のようになる。それらの種の北海道個体群の休眠型は、地縁グループよりもむしろ系統グループと相関しているようだ。つまり分布域よりも系統関係が休眠特性により深く関与していると考えられる。

摘 要

ヒラタヒメバチ属 5 種の北海道個体群における休眠誘導の光周反応と休眠覚醒条件を調査した。

1. 休眠誘導の光周反応には種により違いがみられ 2 つの型に分けられた。

I 型は短日の条件下の日長に明瞭に反応し深い休眠に入る。*C. pluto*, *C. instigator*, *C. alboannulatus*, *C. aquilonius japonicus* がこの型に属する。

II 型は 20°C, 17°C の短日条件下では、発育にばらつき

第 5 表 ヒラタヒメバチ属 7 種の所属する系統グループと地縁グループ

系統グループ	種	地縁グループ	種
<i>C. instigator</i> グループ	<i>C. instigator</i> <i>C. pluto</i> <i>C. luctuosus</i>	北方型 ユーラシア型	<i>C. aquilonius</i> <i>C. instigator</i> <i>C. turionella</i>
<i>C. aquilonius</i> グループ	<i>C. aquilonius</i>	汎日本海型	<i>C. pluto</i> <i>C. luctuosus</i>
<i>C. alboannulatus</i> グループ	<i>C. alboannulatus</i>		<i>C. alboannulatus</i> <i>C. disparis</i>
<i>C. disparis</i> グループ	<i>C. disparis</i> <i>C. turionella</i>		

が生じ散発的な羽化がみられた。*C. disparis* がこの型に属する。

2. 休眠ステージは I 型の種は終齢幼虫で、II 型の種は前蛹であった。

3. *C. aquilonius japonicus* 以外の種で調べたところ、休眠ステージの直前の発育段階で短日を経験すると、どの種も休眠が誘導され、その条件が持続すると休眠が維持された。

4. ヒラタヒメバチ属 5 種の休眠覚醒には必ずしも低温の経験が必要とせず、短日から長日に移し替えると休眠が覚醒した。I 型の種では 20°C から 25°C の温度変化のみでは覚醒しなかったが、II 型の種は 15°C から 20°C または 25°C に移し替えると覚醒した。

5. ヒラタヒメバチ属 5 種の北海道個体群の休眠型による類縁分けは、分布型による地縁グループよりも系統に

もとづくグループの分け方により密接に関係していると考えられた。

引用文献

- 日浦 勇 (1961) 日本産蝶類分布研究の方法について. 昆虫学評論 11: 30-36, 64-70.
- 日浦 勇 (1968) 日本列島の動物相と日本海の問題. 日本海 2: 8-22.
- 国立天文台 編 (1995) 理科年表. 丸善, 東京. 1046 pp.
- Stanley, D. B. (1980) *Insect Photoperiodism*. Academic Press, New York, pp. 5-6.
- 安原昭江・桃井節也 (1997) マイマイヒラタヒメバチの光周反応と生活環. 応動昆 41: 133-139.
- 安松京三・渡辺千尚 編 (1965) 日本産害虫の天敵目録: 第 1 編 天敵害虫目録. 九州大学農学部昆虫学教室, 福岡. 166 pp.