

Jpn. J. Ent. (N.S.), 3(2): 55-63. June 25, 2000

北限付近のトホシテントウにおける季節適応

II. 卵巣の発育と退化に及ぼす日長と温度の影響

星川和夫

島根大学生物資源科学部生態環境科学科
〒690-8504 松江市西川津町 1060

Seasonal Adaptation in a Northernmost Population of *Epilachna admirabilis* (Coleoptera: Coccinellidae)

II. Effect of day-length and temperature on the ovary development

Kazuo HOSHIKAWA

Faculty of Life and Environmental Science, Shimane University,
Matsue 690-8504, Japan

Abstract. Differing from southern populations in Tokyo, females of the northernmost population of *Epilachna admirabilis* in Sapporo started ovary development soon after emergence, and entered reproductive diapause under short-day photoperiod < 14.5 L in autumn. A part of adults hibernated occasionally, and oviposited again from the next June. Oviposition by post-hibernating females occurred in a range of day lengths ≥ 14 L and 15-27°C, but their ovarioles developed up to halfway even under a short-day photoperiod, 10 L. Although velocity of the ovary development was slightly affected by day length females exposed, threshold of the development was 7.9°C and thermal constant was 219°C-days at 16 L condition. Mature ovary of newly emerged females degenerated under day lengths ≤ 14 L, and repeatedly developed in long-day photoperiod conditions.

Key words: *Epilachna admirabilis*, Coccinellidae, ovary development, voltinism.

トホシテントウはテントウムシ科の中では例外的に幼虫で越冬する。前報では本種の北限に近い札幌個体群が終齢幼虫での越冬を確実にするために、若齢幼虫期において日長に量的に反応して発育速度を調節していることを報告した(星川, 2000)。本論文では、成虫期にみられる季節適応として卵巣発育に関連する諸問題を検討する。本種札幌個体群では7月上旬に羽化した新成虫が直ちに卵巣発育を開始して7月下旬から産卵を開始するのに対し、東京個体群では5月の羽化から約2ヶ月も経過した7月上旬から産卵を始め、8月に産卵ピークを迎える(竹内・田村, 1994)。このことは本種の一化性の生活史を保証する基本的な機構として、卵巣発育の制御が重要であることを示している。ただし、本種的生活史は可塑的であり(Hoshikawa, 1981; 竹内・田村, 1984; 星川, 2000)、札幌個体群においては年によって成虫の一部が再び越冬し、越冬個体は翌年も繁殖活動を行う(Katakura, 1976; Hoshikawa, 1981)。

日本産の食植性テントウムシ *Epilachnini* の生殖休眠は、これまでにオオニジュウヤホシテントウ *Epilachna vigintioctomaculata* (黒沢, 1960; 牧ら, 1964; 牧・栗原, 1965) とその近縁群, ニジュウヤホシテントウ *Epilachna vigintioctopunctata* (Kono, 1979, 1980) で調べられている。これらのテントウムシは温度・日長のみならず餌条件にも反応して生殖休眠に入ることが知られており, またその休眠は可逆的であり環境変動にかなり柔軟に対応して産卵過程を変更できる (Ohgushi, 1986, 1992)。この柔軟性がトホシテントウに認められるのか, また認められるのならば, それは本種の季節適応にどのような役割を果たしているのかという問題を本論文では考察したい。

材料および方法

実験に供したトホシテントウ *Epilachna admirabilis* Crotch 成虫は札幌市円山の北斜面中腹の林床において, 越冬成虫は1981年5月にリター層から, 新羽化成虫は同7月に寄主植物, ミヤマニガウリ *Shizopepon bryoniaefolius* Maxim. とアマチャヅル *Gynostemma pentaphyllum* (Thumb.) から採集した。飼育にはプラスチック容器 (100×65×28 mm) を用い, ミヤマニガウリの新鮮葉と“巻きひげ”(産卵用) を毎日与えた。インキュベータの操作は前報 (星川, 2000) と同様に行った。なお, 越冬雌は既に交尾しており, 総輸卵管膨大部には精子が観察される (Hoshikawa, 1981; cf. Katakura, 1981; 片倉, 1988)。

I. 卵巣発育実験

産卵実験: 採集した越冬成虫を冷蔵庫に一時保管し, 餌の入手が可能になった6月4日から, 以下の日長・温度条件で飼育した。LD16:8 (15°C, 18°C, 22°C, 24°C, 27°C, 31°C), LD15:9 (18°C), LD14:10 (18°C), LD12:12 (18°C), LD10:14 (15°C, 18°C, 22°C, 27°C)。毎日産卵の有無をチェックし, 45日間観察した。

卵巣観察: 上記産卵実験と併行して, 卵巣の発育経過を調べるために一部の個体を解剖し, その発育段階を実体顕微鏡下で観察して記録した。卵巣の発育段階は, 単純に卵巣小管内に観察できる卵細胞の数で区別し, 次の基準により判定した (Fig. 1):

- St.O: 卵巣小管長は1 mm 程度。黄体以外に顕著な構造は認められない。
- St.I: 小管長は約1.2 mm。基部に成長を始めた1個の卵細胞が白い塊として確認される。
- St.II: 小管長は約1.5 mm。基部の明瞭な卵細胞の他に, 成長を開始したもう1卵が認められる。
- St.III: 小管長は卵の成長により約2.5 mm に達する。ほぼ完成した卵の他に2卵, 計3卵が認められる。
- St.IV: 貯卵嚢に卵が認められる。小管はSt.II または St.III と同じ状態。
- St.III': 退化卵巣。卵細胞は中に半透明な空胞ができ (Fig. 1, III'a), 大きく変形する (同b)。既に卵黄の蓄積がなされた卵は鮮黄色の大型顆粒からなる不定形の塊となる。

卵巣が成熟する過程で各卵巣小管の発達程度は一様でなく, 一般に, 片方に18~21本ある卵巣小管のうち外側の約6本から発達してくる。そのため発育段階の判定に際しては最もよく

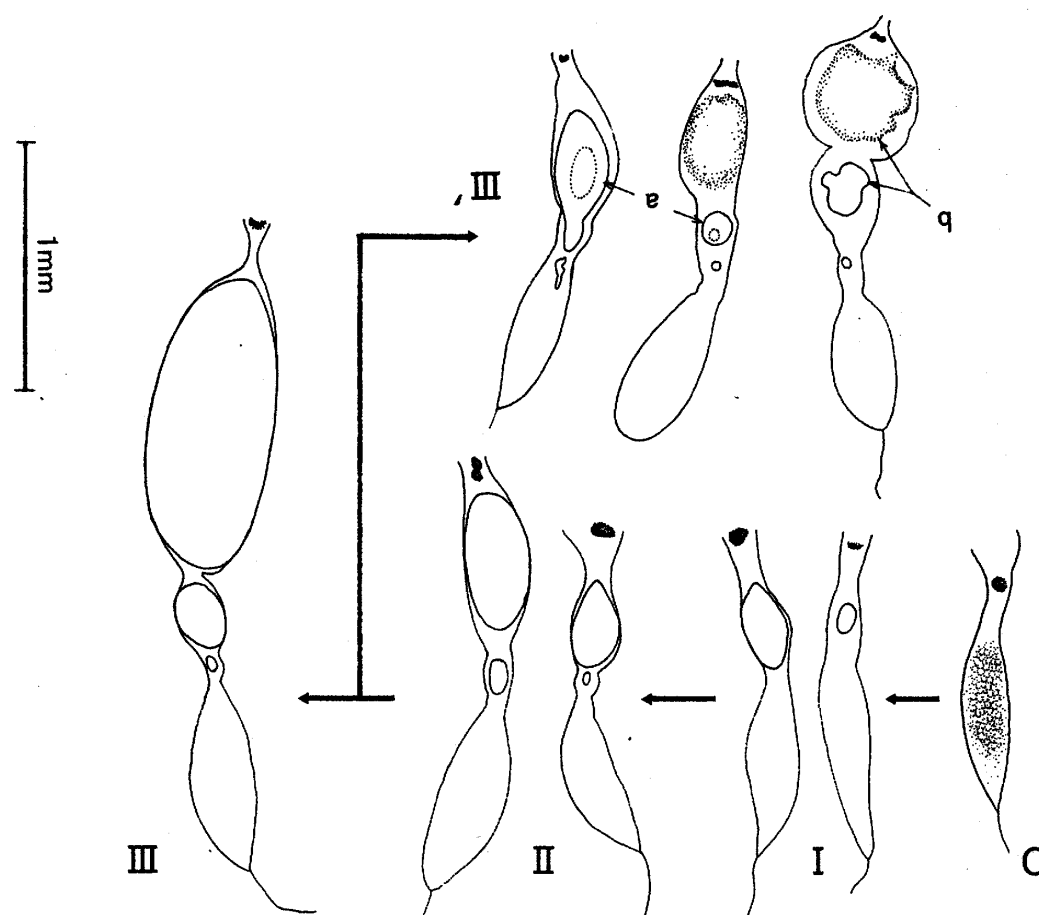


Fig. 1. Ovary development in post-hibernating females of *Epilachna admirabilis*. Under suitable conditions, several ovarioles develop within two weeks, passing stages I, II, III, which were classified by number of oocytes recognizable in vitellarium. Then they enter stage IV in which full-grown eggs are found in egg calyx. On the other hand, in unsuitable conditions, the development delays in stages 0 to II, and ovaries fall to stage III', ovary degeneration. Oocytes in stage III' are characterized by having a translucent vacuole (a) and/or deforming to an amorphous mass (b).

発達した小管3本を用い、段階の異なる小管が混在する場合は中間段階とした。また貯卵嚢に完成卵が1個しかない場合はSt.III/IVと判定した。越冬成虫の卵巢發育段階は、そのつど野外から採集した雌でも観察した。新羽化成虫の卵巢發育過程の解剖による観察は行っていない。

II. 卵巢退化に関する観察

好適な環境で飼育し、産卵を活発に行うようになった新羽化成虫雌を、各種の日長・温度条件に移し、産卵が継続するかどうかを観察した。必要に応じて解剖し卵巢観察も行った。

結 果

II. 卵巣発育実験

I-1. 産卵実験

この実験における産卵初見日を Fig. 2A に整理した。実験開始日(6月4日)まで越冬雌は 5°C 全暗条件に保管されており、卵巣発育は抑止されていた(St.O)。観察した 45 日間で産卵、すなわち卵巣発育が確認された実験区は、温度が 18~27°C、日長は 14 L 以上の範囲であった。16 L 31°C 区の 2 雌はそれぞれ実験開始 2 日後、7 日後に死亡した。16 L 15°C 区では産卵が観察されなかったが、札幌の 6 月中旬の野外気温(後述)を考慮すると、15°C は卵巣発育が抑制される限界に近い温度と考えられる。15°C 区に使用したインキュベータは、平均温度は維持されていたが振幅が大きく、13°C 近くまで下がることがあった。18°C 区においては 10 L・12 L では産卵しなかったが、16 L・15 L・14 L では産卵した。しかし、産卵初見日は 14 L では遅延する傾向にあり、16 L・15 L の 21.4 ± 2.5 日後、 21.5 ± 2.0 日後に対し、14 L

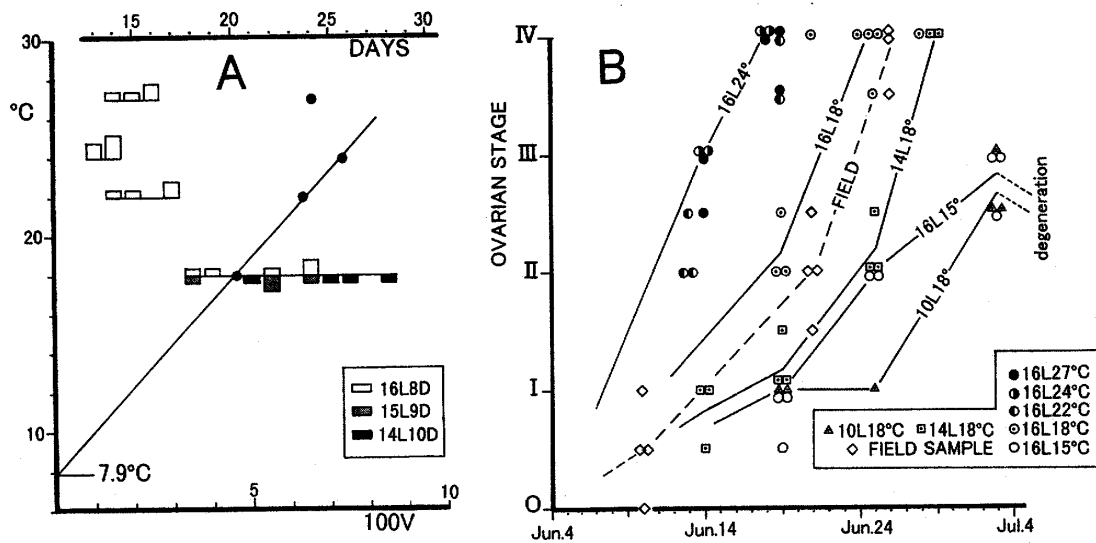


Fig. 2. A: Days required for ovary development in post-hibernating females of *Epilachna admirabilis* and threshold of the development under 16 L. The insects were kept in a refrigerator until the experiment began on June 4, and reared under various photoperiod and temperature conditions until the first oviposition was observed. Histograms depict number of days required (upper abscissa) at given temperature. The threshold of 7.9°C was obtained by regression of three mean velocities in ovary development (dots), given by 100 V (lower abscissa; 100/days required), excluding that under 27°C. To develop ovary the female requires 18–27°C and a day-length ≥ 14 hours. No oviposition was observed until July 20 under the following conditions: 16 L 31°C, 16 L 15°C, 12 L 18°C, and all in 10 L at 15, 18, 22, 24, and 27°C. However, field data, which are not shown in the figure, suggest that females can scarcely develop their ovaries near 15°C.

B: Changes in the ovarian stages (cf. Fig. 1) during the above experiment. Each symbol represents one female dissected. Ovarian stages of post-hibernating females under field condition are also given, based on supplemental samples collected at the study site, Mt. Maruyama in Sapporo C.

では 25.0 ± 2.6 日後であった。例数は少なく分散も大きい。独立 2 試料無作為化検定により $16L < 14L$ が棄却される確率は $P=0.036$ であり、この差は有意である ($15L < 14L$ については $P=0.057$)。このことは幼虫発育のみならず卵巣の発育においても、日長がその速度を調節していることを示唆している。

16L の 3 温度条件 (18, 22, 24°C) の産卵初見日から発育速度を計算すると、発育限界温度は 7.9°C、有効積算温量は 219 日°C と計算された。ただし 15°C 区は産卵せず、27°C 区は発育遅延により計算から除外したので、これらの値の信頼度は十分とは言えない。

I-2. 卵巣観察

卵巣観察の結果を Fig. 2B に示した。この卵巣発育経過は上記の産卵実験の結果とよく符合している。卵巣退化が確認された 10L 18°C 区・16L 15°C 区においても、卵巣は St.III までは発育し、観察された退化卵巣はいずれも St.III' であった。St.O~St.II 期間の発育にあまり時間がかかると退化が始まるようである。産卵実験と同様、16L 27°C 区ではやや発育が遅延する傾向にあった。

一方、野外から採集した越冬雌成虫の卵巣は順調に発達していた。6月10日に採集した雌は St.O/I であったが、21日には St.II に達し、26日には産卵可能な状態であった。この時期の野外条件は平均気温およそ 16~17°C、薄明薄暮の 30 分を加えると日長は 16L 10D に相当する。

II. 卵巣退化の観察

16L 24°C で卵巣成熟した新羽化成虫雌を 3 個体ずつ 18°C の各日長に移し、10 日後に解剖した。卵巣は 16L・15L では成熟したままであったが、14L・12L では退化が始まっており、貯卵嚢内には数個の退化卵が残っていた。また、同じ履歴 (16L 24°C で卵巣成熟) の雌を 16L 15°C に入れると 3~7 日間産卵が止まるが、再び産卵を始めた。このように新羽化成虫では、越冬成虫において卵巣成熟が認められた 14L 18°C 条件で卵巣退化が認められ、反面、越冬成虫で卵巣成熟に至らなかった 16L 15°C 条件でも産卵が継続することから (ただし前述の 15°C 区の温度変動に留意)、卵巣発達と卵巣退化は要求する条件が少しく異なるのかもしれない。また、これらは新羽化成虫と越冬成虫の違いによるのかもしれないし、14L については温度変化の履歴効果かもしれない。14L 区の卵巣発達は 5°C から 18°C に、卵巣退化は 24°C から 18°C に温度を移して観察された。

16L 27°C で卵巣成熟した新羽化成虫雌を 16L 29°C に移しても産卵は継続され、29°C 下に保存した卵は正常に孵化した。さらに 8 日後この雌を 16L 31°C に移すと、5 日間で産卵を停止し、この 5 日間に産まれた 12 卵は高温のためか 31°C 下で全て孵化しなかった。

10L 22°C で産卵を停止して 90 日を経過した新羽化成虫の経産雌を、9月23日に 16L 22°C にいれると、31 日後、10月24日には産卵を再開した。前述した越冬成虫の発育有効温量が適用できると仮定すれば、この温度で卵巣発育に要する期間は約 16 日間であり、この雌は生殖休眠に入っていたと考えられる。

考 察

越冬成虫を用いた卵巣発育実験と新羽化成虫を用いた卵巣退化観察では結果に若干の相違

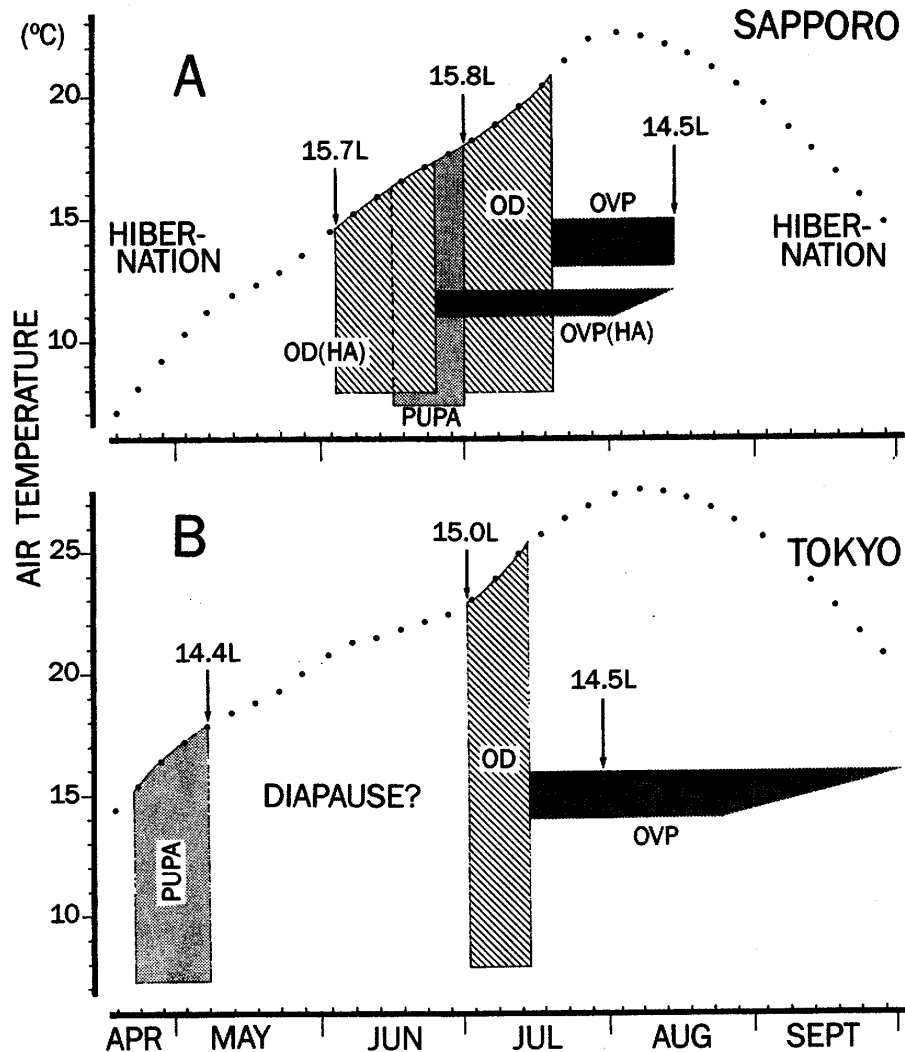


Fig. 3. A comparison of adult lifecycle in two populations of *Epilachna admirabilis*. Note discrepancies in oviposition period (OVP) between the two populations. OD: ovary development. Change in mean air temperature in Sapporo and that in Tokyo during recent 30 years (1961–1990; after Rika-Nenpyo in 1996) are shown by dotted lines. Day lengths are shown by arrows and numerals, which include 30 minutes for twilight.

A: In the northernmost Sapporo population, the beetles emerge in early July, and females oviposit during late July to mid August. Ovary degenerates under day-length < 14.5 L, and females enter reproductive diapause. Occasionally, a part of the adults hibernates again. The post-hibernating females (HA) develop their ovaries and oviposit again from the next late June. To develop ovaries, a thermal constant of 219 degree-days is required with a threshold of development at 7.9°C (Fig. 2A) for post-hibernating females. These values are hypothesized to be identical for newly emerged adults in both populations. Thermal constant for pupa is given in Hoshikawa (2000).

B: For the southern Tokyo population (modified from Takeuchi and Tamura, 1994), adults emerge in early May, whereas oviposition begins in July. This lag strongly suggests a reproductive diapause during May to June. The oviposition continues until females die in autumn, without ovary degeneration due to short-day photoperiod.

があったが、トホシテントウ札幌個体群の産卵可能な条件は以下のようにまとめることができる：越冬成虫では、産卵は14 L以上の日長、18~27°Cの温度範囲で可能である（ただし野外データから、低温限界は15°C付近と考えられる）。長日条件（16 L・15 L）と比較して卵巣発育は14 Lでは遅延した。短日（10 L）または低温（15°C?）条件下でも卵巣はSt.II以上までゆっくりと発育したが、St.IIIまでには至らず退化した。新羽化成虫の卵巣退化は14 L以下の日長、31°C以上の高温で観察された。成熟卵巣を維持するためには15 L以上の日長が必要であった。また、成熟卵巣をもつ雌は15°Cでも産卵を継続した。卵巣の発育/退化は可逆的であり、日長に対応して発育を反復できた。

同属の、しかし成虫で越冬するオオニジュウヤホシテントウと比較すると、北海道・東北地方のオオニジュウヤホシテントウの産卵条件は日長14 L以上、温度18.6~28°Cであり（黒沢, 1960; 牧ら, 1964; 牧・栗原, 1965）、卵形成は好適な環境で約15日間を要する（Kurihara, 1967）など、全体として両種の生理的類似性を示している。しかし、オオニジュウヤホシテントウの場合、5°Cの低温を40日間以上経験した雌は光周期感受性を失う（牧・栗原, 1965）のに対し、トホシテントウでは越冬成虫でも日長に反応して卵巣発育速度を変化させている。また、オオニジュウヤホシテントウ新羽化成虫では短日条件で卵巣がほとんど発育しない（Kurihara, 1967）が、トホシテントウ越冬成虫の場合は短日でもある程度卵巣が発育した。ただし、トホシテントウ新羽化成虫が短日条件で、どの発育段階まで卵巣を発達させるのかについては調べられていない。オオニジュウヤホシテントウの卵巣退化の過程はKurihara (1967, 1975, 1985)により詳細に観察されている。今回、実体顕微鏡レベルの観察ではあるが、トホシテントウの退化卵巣にみられた特徴（Fig. 1, III）も、オオニジュウヤホシテントウのそれと同様の現象と思われる。

得られた知見をもとに本種札幌個体群の産卵経過を再構成した（Fig. 3A）。札幌においてトホシテントウは6月下旬~7月上旬に羽化する。一方、新羽化成虫の産卵は7月中・下旬から観察される。このことは越冬成虫がほとんどいない年の卵の野外観察によって、また、越冬成虫がいる年では観察される卵の急増によって確認できる。越冬成虫を用いて得られた卵巣成熟の有効温量（219日°C、発育零点7.9°C; Fig. 2A）から札幌の野外での新羽化成虫の卵巣発育期間は約20日間（7月1日~20日; Fig. 3A）と類推されるので、新羽化成虫は羽化後ただちに卵巣発育を開始していると考えられる。産卵活動は8月中旬まで続くが、薄明薄暮の30分を加えた日長が14.5 Lより短くなる8月15日以後、成虫は生殖休眠に入る。ふつう成虫は越冬することなくそのまま死亡するが、年によっては多くの成虫が再越冬する。越冬した成虫は、温度と寄主植物の両方の制約から6月上旬にならないと卵巣発育を再開できない。越冬成虫の産卵は6月下旬から始まり、越冬雌の死亡により終了する。越冬成虫の死亡過程の詳細な知見は得られていないが、十分に長寿の場合の産卵停止時期を新羽化成虫と同様に8月15日と仮定すれば、その産卵期間は約50日間となる（新羽化成虫では25日間程度、Fig. 3A）。

本種東京個体群の生活史については、竹内・田村（1994）により詳しく記述されている。この記述と今回の結果をもとに、トホシテントウ東京個体群と札幌個体群の成虫期の生活史を比較した。東京個体群の産卵過程（Fig. 3B）には、札幌個体群と2つの点において顕著な相違が認められる。第一に、原著者は指摘していないが、東京個体群は5月上旬頃羽化した後に生殖休眠に入るらしく、7月中旬頃まで産卵がみられない。5月上旬の東京の日長は14.4 L

であり、この日長は東京個体群にとって短日条件なのかもしれない。第二に、7月に卵巣発育を完了した東京個体群成虫は、日長が14.5 Lより短くなる7月28日以降も産卵を停止せず、寿命が尽きるまで産み続ける。このことは産卵過程を停止させる機構が存在しない可能性を示唆しており、オオニジュウヤホシテントウの越冬生殖休眠の場合と同様に、東京個体群の光周期感受性は5~6月の生殖休眠により失われているのかもしれない。この生殖休眠が事実ならば、暖温帯で本種が一化性を維持するためには不可欠の適応であろう。実際、こうした機構を欠くために気候適応が破綻しかけているらしい例が他のテントウムシで報告されている(星川・津下, 1998)。東京個体群の卵巣発育有効温量を札幌の越冬成虫と同じと仮定すれば、卵巣発育は東京における最長日長(15 L)に開始されていると推定される(Fig. 3B)。しかし、札幌個体群は越冬生殖休眠によって光周期感受性を喪失してはいないので、札幌の越冬生殖休眠と、ここで仮定された東京の羽化後生殖休眠は、対比できる現象ではないのかもしれない。両個体群が依存している寄主植物の相違にも留意する必要がある(竹内, 私信)。東京個体群の2ヶ月にわたる「産卵しない期間」の解明が今後に期待される。

なお東京個体群においては、いずれも極めて少数ながら、経産雌が再越冬した例(翌年の産卵はなし)と、幼虫で越冬せずに年内に羽化、そのまま成虫越冬し翌年産卵活動を行った例が記録されている(竹内・田村, 1994)。

前報(星川, 2000)と同様、暖温帯(現在の東京の条件)から冷温帯(現在の札幌の条件)への分布の拡大を考えると、寒冷地ほど羽化が遅れ前産卵期は圧縮されるであろう。北限に近い札幌の前産卵期は、卵巣成熟に必要な期間とほぼ一致していた。この分布拡大の過程で本種の生活史は東京個体群タイプから札幌個体群タイプに切り替わったはずである。札幌個体群では産卵停止時期を日長によってはっきりと調節していた。子の生育完了が不可能な産卵を続けるよりも、もし越冬が可能ならば親が来年再び繁殖できれば、それだけ適応度は上がることになる。その代償に札幌個体群の産卵期間は短くなった。東京では3ヶ月近くも続く産卵期間は、札幌個体群新羽化成虫の場合は1ヶ月に満たない。越冬成虫の産卵期間はこれより長いらしいが、次報でとりあげるように、札幌個体群新羽化成虫の再越冬率は年毎に大きく変動する。このように、トホシテントウ北方個体群における産卵期間の制約は、各越冬態が獲得する耐寒性(Hoshikawa, 1981)とともに、分布北限を決定する要因として重要である。

文 献

- Hoshikawa, K. 1981. Notes on adult hibernation of *Epilachna admirabilis*, with special reference to comparison with larval hibernation (Coleoptera: Coccinellidae). *Low Temperature Science, Ser. B*, (39): 9-20.
- 星川和夫, 2000. 北限付近のトホシテントウにおける季節適応. I. 幼虫期の発育に及ぼす日長と温度の影響. *昆虫 (N.S.)*, 3: 17-25.
- 星川和夫・津下麻樹, 1998. 西日本におけるマクガタテントウの生活史—分布南限における気候適応の破綻. *中国昆虫*, (12): 31-35.
- Katakura, H. 1976. On the life cycle of *Epilachna admirabilis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Sapporo, northern Japan, with special reference to its hibernation by adult stage. *Kontyû*,

- Tokyo, 44: 334-336.
- Katakura, H. 1981. Sperm storage place in adult females of the phytophagous ladybirds belonging to *Henosepilachna vigintioctomaculata* complex (Coleoptera, Coccinellidae). *Kontyû, Tokyo*, 49: 477-481.
- 片倉晴雄, 1988. オオニジュウヤホシテントウ. 文一総合出版, 東京, 159 pp.
- 国立天文台 (編), 1995. 理科年表 平成 8 年. 丸善, 東京, 1043 pp.
- Kono, Y. 1979. Abnormal photoperiodic and phototactic reactions of the beetle, *Epilachna vigintioctopunctata*, reared on sliced potatoes. *Applied Entomology and Zoology*, 14: 185-192.
- Kono, Y. 1980. Endocrine activities and photoperiodic sensitivity during prediapause period in the phytophagous lady beetle *Epilachna vigintioctopunctata*. *Applied Entomology and Zoology*, 15: 73-80.
- Kurihara, M. 1967. Studies on oogenesis of the lady beetle. I. Anatomical and histological observation on the reversible development of ovary in the lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky, induced by the change of photoperiods. *Journal of the Faculty of Agriculture, Iwate University*, 8: 223-233.
- Kurihara, M. 1975. Anatomical and histological studies on the germinal vesicle in degenerating oocyte of starved females of the lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky (Coleoptera, Coccinellidae). *Kontyû, Tokyo*, 43: 91-105.
- Kurihara, M. 1985. Oosorption in the lady beetle, *Henosepilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera, Coccinellidae). In Ando, H. and Miwa, K. (eds.), *Recent Advances in Insect Embryology in Japan*: 25-44, ISEBU Co., Ltd., Tsukuba.
- 黒沢 強, 1960. オオニジュウヤホシテントウの発生回数に及ぼす環境要因について. 北海道農業試験場彙報, 75: 79-85.
- 牧 高治・栗原守久, 1965. オオニジュウヤホシテントウの卵巣発育の可逆性に及ぼす温度の影響. 岩手大学農学部報告, 7: 167-171.
- 牧 高治・栗原守久・安藤喜一, 1964. 光周期の影響によるオオニジュウヤホシテントウ卵巣発育の可逆性について. 岩手大学農学部報告, 7: 6-16.
- Ohgushi, T. 1986. Population dynamics of an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*, in a seasonal environment. *Journal of Animal Ecology*, 55: 861-879.
- Ohgushi, T. 1992. Resource limitation on insect herbivore populations. In Hunter, M.D. et al. (eds.), *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*: 199-241. Academic Press, San Diego, 505 pp.
- 竹内将俊・田村正人, 1994. 異なる寄主植物に依存するトホシテントウ 2 個体群の生活史. 日本応用動物昆虫学会誌, 38: 79-84.

(Received November 17, 1999; Accepted April 4, 2000)