

## 神奈川県産トホシテントウ成虫の繁殖休眠

竹内 将俊\*・佐藤 美幸・飯嶋 一浩・田村 正人  
東京農業大学短期大学部環境緑地学科

Reproductive Diapause in Univoltine Phytophagous Lady Beetle, *Epilachna admirabilis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Kanagawa Prefecture, Japan. Masatoshi TAKEUCHI,\* Miyuki SATOH, Kazuhiro IJIMA and Masato TAMURA Department of Environment and Landscape, Junior College of Tokyo University of Agriculture; Setagaya, Tokyo 156-8502, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 52: 142-145 (2008)

**Abstract:** We clarified the effects of photoperiod on feeding and egg-deposition activity on the phytophagous univoltine lady beetle, *Epilachna admirabilis*. Emerged females were housed under 15.5h light: 8.5h dark (15.5L-8.5D) and 13L-11D for varying lengths of time. Irrespective of the photoperiod condition experienced, females showed decreased food consumption in June, which then recovered in July. Beetles transferred from the 15.5L-8.5D to 13L-11D condition showed higher feeding recovery than with other treatments. On the other hand, there were remarkable differences in the number of eggs produced in different photoperiod treatments. Females are apparently sensitive to photoperiod changes; egg-laying was confirmed with transfer from 15.5L-8.5D to 13L-11D. We suggest that photoperiod-induced reproductive diapause provides *E. admirabilis* a chance to synchronize reproduction in favorable seasons such that larvae are able to reach the full-grown fourth instar before winter.

**Key words:** Feeding dormancy; multiple diapause; reproductive diapause; seasonal adaptation

温帯域に生息する昆虫の多くは、日長や気温、餌の状態などを通して季節変化を察知し生活史に反映させるが、休眠性の獲得は繁殖と発育を好適な季節に同調させるのに有効であると考えられている (Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Denlinger, 2002)。

トホシテントウ *Epilachna admirabilis* Crotch は年 1 化性の植食性テントウムシで、その多くが成虫で越冬するテントウムシ科にあって (Hodek, 1973; Hodek and Honěk, 1996)、基本的に幼虫態で越冬する。本種の季節適応については北海道札幌個体群で詳細に報告されている (星川, 2000a, b)。これによれば、成虫は 6 月下旬から 7 月上旬の羽化後すぐに産卵を開始し、8 月中旬には終了する。この 8 月の産卵終了では、14L 以下の日長によって卵巣が退化し、結果的に一部が成虫で越冬 (Katakura, 1976; Hoshikawa, 1981; 星川, 2000b)、次年度の繁殖期まで産卵を延期するが、このことによって遅い時期の産卵で幼虫が越冬に適切な発育段階まで到達できなくなるというリスクが回避されている。加えて、短日条件におかれた 1 齢から 3 齢幼虫は、その発育期間が短いことがわかっており、これは 4 齢幼虫態での越冬に間に合わせるための発育のコントロールになっていると考えられている (星川, 2000a)。このような成虫期の繁殖と幼虫期の発育という 2 段階の

調節機能は、分布北限地域で季節適応している本個体群が獲得した生活史形質である。関東地方に生息する個体群の生活史は、札幌個体群とは異なり、越冬した 4 齢幼虫は 4 月下旬から 5 月上旬に羽化するが 7 月までの 2 カ月以上産卵は行われない (竹内・田村, 1994)。夏に孵化した幼虫は、ほとんどすべてが 4 齢幼虫態で越冬し、秋の短日条件で休眠が誘起される (Takeuchi et al., 1999)。

この成虫羽化後の長い前産卵期は関東産個体群の生活史の特徴であるが、神奈川県秦野市の個体群では、前産卵期の 6 月に寄主植物であるアマチャヅル *Genostemma pentaphyllum* 上から成虫個体数が大きく減少し (Takeuchi et al., 2005)、しばしば寄主以外の植物上で観察される。京都産個体群を調査した Imai (2004) は、成虫が夏季活動低下に関連した繁殖休眠を示し、産卵は 14.5h 以上の明期で抑制されることを明らかにした。これと同様な繁殖休眠が神奈川県産の個体群にも存在するならば、成虫期と幼虫期の異なる段階で日長条件による休眠性があり、これらによって年 1 化性がプログラムされていると考えられる。

本報では、神奈川県産個体群について、羽化から初夏に認められる前産卵期に摂食量の低下が認められるのか、あるとすればそれらは日長条件に影響を受けるのか、また産卵期間は日長条件を変えることによって変化するのかを室内飼育により明らかにした。

### 材料および方法

2003 年 4 月に神奈川県厚木市でアマチャヅルを寄主植物としていた集団から蛹を採集し、内径 230 mm、高さ 48 mm のガラス製シャーレに入れ 24°C、室内にて自然日長下で管理した。適度な湿度に保つためシャーレ内には湿らせたティッシュペーパーを入れた。羽化後 6 日以内の成虫から任意に 30 頭の未交尾雌を選抜し、個別に内径 85 mm、高さ 18 mm のガラス製シャーレに入れ以下に示す日長条件下で管理した。温度は 24°C とし、餌として与えたアマチャヅルの葉は 3 日に一度新鮮なものと交換し、シャーレ内の清掃は 2 日に一度行った。

設定した日長は、15.5 時間明期：8.5 時間暗期 (以下、15.5L-8.5D のように表記する) と 13L-11D を組み合わせ、(1) 恒常的な 15.5L-8.5D、(2) 恒常的な 13L-11D、(3) 40 日間の 15.5L-8.5D から 13L-11D に変更、(4) 40 日間の 13L-11D から 15.5L-8.5D に変更、(5) 40 日間の 15.5L-8.5D から 13L-11D に変更し 20 日後に再び 15.5L-8.5D に変更、(6) 40 日間の 13L-11D から 15.5L-8.5D に変更し 20 日後に再び 13L-11D に変更、の 6 処理区である。なお、これらのうち (6) の処理区がもっとも自然条件下に近い。そして、2003 年 5 月 4 日から実験を開始し、4 日後の 5 月 7 日から 7 月 30 日まで全ての供試虫について、摂食量と産卵数を 4 日毎に調査した。摂食量については、スキャナーで被害葉の画像を取り込み、画像解析ソフト Scion Image (Scion Corporation) を用いて摂

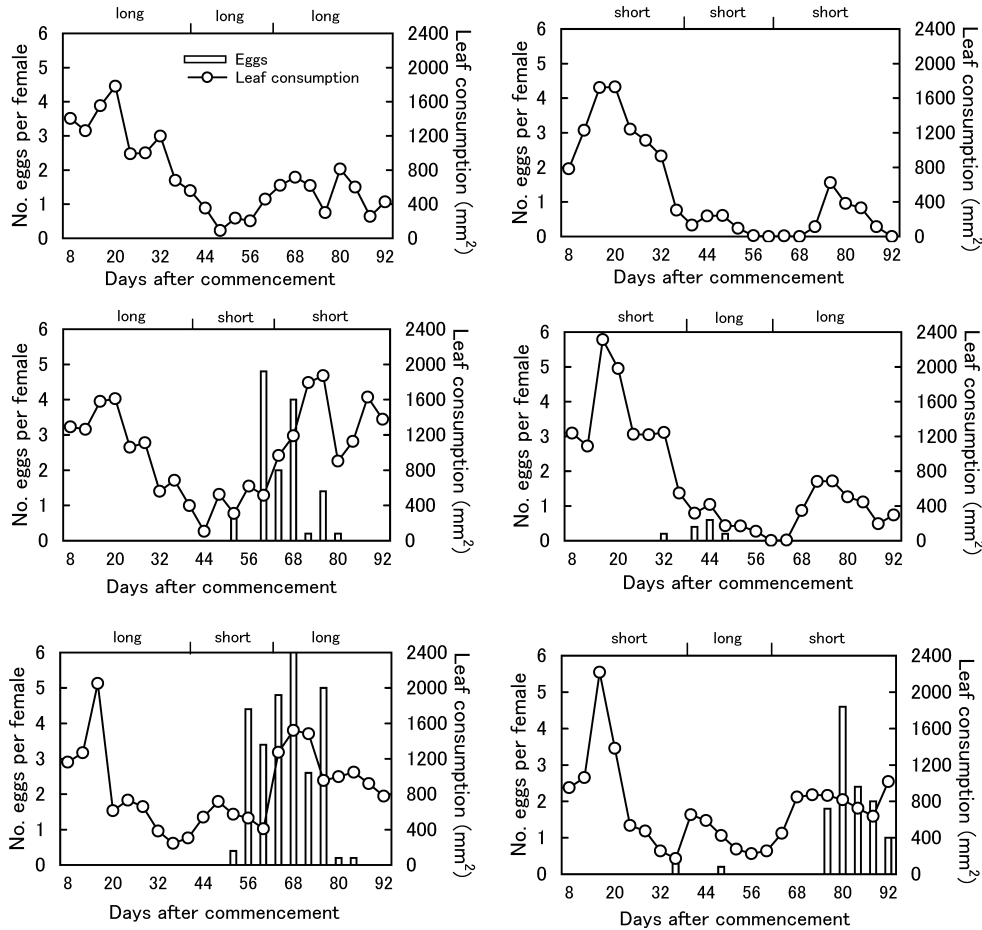


Fig. 1. Effects of photoperiod on leaf consumption and egg-laying in adult *Epilachna admirabilis*. Females were housed under 15.5 h light : 8.5 h dark (15.5L-8.5D) and 13L-11D for varying lengths of time in climate chambers. Six photoperiod conditions were established; constant 15.5L-8.5D (long), constant 13L-11D (short), transferred from 15.5L-8.5D to 13L-11D (long-short), transferred from 13L-11D to 15.5L-8.5D (short-long), transferred from 15.5L-8.5D to 13L-11D and back to 15.5L-8.5D (long-short-long), and its reverse (short-long-short). First and second transfers of daylength conditions were made 40 days and 60 days after the start of experiments.

食面積 (mm<sup>2</sup>) を測定した。各処理区の繰り返し数は 5 頭である。また、上述の (1)~(6) の日長条件で飼育した別雌個体 3 頭を飼育開始から 90 日後に解剖し、卵巣から 10 本の卵巣小管を任意に選抜し、成熟卵が存在するか否かを記録した。

### 結 果

6 つの日長条件におかれた雌成虫の摂食量と産卵の時間的変化を Fig. 1 に示した。試験開始後からすべての日長条件下で摂食量は増大し、12 日後の 5 月 16 日もしくは 16 日後の 5 月 20 日で 4 日間当たりの摂食量は最大値を示した。その後 6 月に入って大きく減少し、ほとんど摂食しない時期を経てから、6 月下旬から 7 月上旬に再び増大する凹型のパターンを示した。摂食量の時間的変化をより詳細に検討するために、5~6 月と 7 月の 2 期間に分け以下の解析を行った。5~6 月については、4 日間を単位とした摂食量の最大値と最小値の比率を求め、「1- 摂食量の最小値/摂食量の最大値」を減少率として算出した。その結果、6 処理区間の減少率の範囲は 0.986~1.0 であり、全 30 頭の供試個体の中で 1 回

(4 日間) 以上摂食量がゼロであったのは 26 個体 (86.7%) であった。次に摂食量が日長の影響を受けるのであれば、処理区間で摂食量の低下後の回復程度に差異が期待されたことから、7 月の総摂食量を求め処理区間で比較した (Fig. 2)。なお、7 月の調査期間中まったく摂食しない個体があったことから、摂食量に 0.5 を加えた値を対数変換し、分散分析ならびに Tukey-Kramer 法による多重比較を行った。その結果、処理区間で差異が認められ ( $F=7.15$ ,  $p=0.0003$ )、「13L-11D」と「13L-11D→15.5L-8.5D」の摂食量は他の処理区より少なかった。特に恒常的な「13L-11D」処理では摂食量の停止が長く続き、一部の個体は 7 月になっても摂食を開始しなかった。

6 つの日長条件における総産卵数を Fig. 3 に示した。処理区間で著しい差異が認められ (Kruskal-Wallis 検定,  $H=19.34$ ,  $p<0.05$ )、恒常的な「15.5L-8.5D」もしくは「13L-11D」条件では、産卵しなかった。これら以外の 4 つの処理区では産卵が認められたが、「15.5L-8.5D→13L-11D」、「15.5L-8.5D→13L-11D→15.5L-8.5D」、「13L-11D→15.5L-8.5D→13L-11D」の 3 つの処理区ではすべての雌

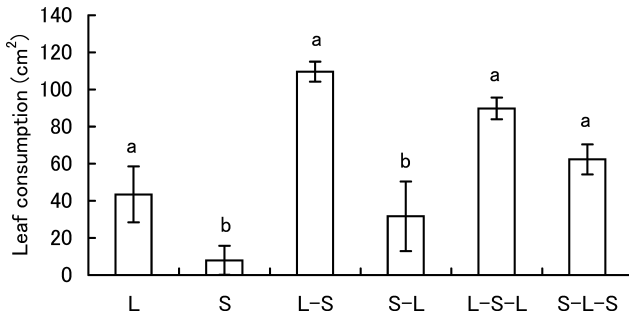


Fig. 2. Leaf consumption in July under various day-length conditions in adult *Epilachna admirabilis*. Mean±SE. L: 15.5L-8.5D, S: 13L-11D, L-S: transferred from 15.5L-8.5D to 13L-11D, S-L: from 13L-11D to 15.5L-8.5D, L-S-L: from 15.5L-8.5D to 13L-11D and back to 15.5L-8.5D and S-L-S: from 13L-11D to 15.5L-8.5D and back to 13L-11D. Same letters means no statistical difference by the Tukey-Kramer method.

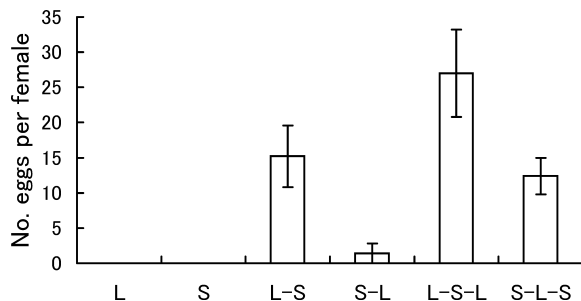


Fig. 3. Number of eggs produced by *Epilachna admirabilis* under various day-length conditions. Mean±SE. L: 15.5L-8.5D, S: 13L-11D, L-S: transferred from 15.5L-8.5D to 13L-11D, S-L: from 13L-11D to 15.5L-8.5D, L-S-L: from 15.5L-8.5D to 13L-11D and back to 15.5L-8.5D and S-L-S: from 13L-11D to 15.5L-8.5D and back to 13L-11D.

成虫が産卵し、産卵数も多く、「13L-11D→15.5L-8.5D」では供試した5頭のうち1頭のみが産卵した。しかしこれら3処理区間では産卵時期に違いが認められ (Fig. 1), 15.5L-8.5Dから飼育を開始した2処理区では6月20日から約1カ月間の産卵期があったのに対し、「13L-11D→15.5L-8.5D→13L-11D」ではこれらより遅く7月14日から産卵が開始された。3処理区で15.5L-8.5Dから13L-11Dに変更してから産卵初日を迎えるまでの経過日数の平均値を比較してみると「15.5L-8.5D→13L-11D」で16.0日、「15.5L-8.5D→13L-11D→15.5L-8.5D」で15.2日、「13L-11D→15.5L-8.5D→13L-11D」で18.0日となった。さらに、これら3処理区の産卵開始時期の摂食量として、産卵が開始された時点での摂食量の回復率 (産卵開始時の摂食量/5~6月中の最大摂食量) の5個体の平均値は、「15.5L-8.5D→13L-11D」「15.5L-8.5D→13L-11D→15.5L-8.5D」「13L-11D→15.5L-8.5D→13L-11D」とも0.30であった。なお、個体によっては単位時間当たりで最低の摂食量を示した時点から産卵を開始したものがいた。また、飼育開始後90日目の卵巣発育の程度を調査した結果、産卵数の多かった3つの処理区で成熟卵が確認された。

今回の飼育実験をまとめると、以下のことが明らかになった。

トシテントウ厚木個体群の羽化成虫は、(1) 6月になると日長条件とは無関係に摂食量が減少もしくは停止し、その後回復する、(2) 摂食量の回復は日長条件に影響を受け、15.5L-8.5Dから13L-11Dへの変化はその後の摂食量を増大させる、(3) 産卵は日長条件に影響を受け、15.5L-8.5Dから13L-11Dへの変化によって卵巣の発育が促進され日長の変化後半月ほどで産卵に至る、(4) 産卵開始後は、13L-11D、15.5L-8.5Dどちらであっても産卵は継続される。

## 考 察

一般的に、休眠は摂食や産卵、移動などの行動上の減退を伴っている (Tauber et al., 1986)。今回、筆者らは神奈川県厚木市の個体群を材料に成虫の繁殖休眠の可能性を、摂食量の変化と産卵期の調節から検証した。その結果、雌成虫には摂食の減退と繁殖の調節が認められ、それらの回復には日長が影響していた。はじめに摂食量の季節的变化について、雌成虫は羽化後1カ月もしないうちに摂食量が著しく減少し、多くの個体で摂食を停止した。前述のように、野外の観察でも産卵前の6月に成虫が寄主植物から個体数を減少させ、また寄主以外の植物上で観察されることは、この産卵前の摂食量の減少で説明できる。そして、この摂食減退はいずれの日長条件でも発現したが、その回復の過程は日長処理間で若干異なった。恒常的な13L-11D処理では回復程度が小さく、摂食量の停止が長く続き一部の個体は7月になっても摂食を開始しなかった。これら以外では、6月中旬から7月上旬より摂食活動が再開されたが、7月の摂食量は「15.5L-8.5D→13L-11D」を含む処理区で多く、このことから摂食の一時的減退の解除には日長変化が一定の役割を果たしているものと考えられる。

一方、産卵開始の決定は日長が大きく影響しており、6つの処理区の中で供試した雌成虫のすべてで産卵が確認されたのは、摂食の回復と同様に「15.5L-8.5D→13L-11D」を含む3処理区であった。3処理区とも15.5L-8.5Dから13L-11Dへ変化してから15~18日後に産卵を開始したが、この産卵開始時の摂食量は、羽化後の単位時間当たり最大摂食量に比して3割程度の回復であった。摂食量の低下については、Imai (2004) も報告しており、繁殖可能な条件にある個体の摂食量は羽化時期の半分程度になり、繁殖休眠の個体はほとんど食べないかごくわずかの摂食量であるとしている。休眠に関連して日長変化を季節変化の情報源として利用する昆虫は多いが (Tauber et al., 1986; Zaslavski, 1988)、5月上旬に羽化した成虫にとって、明期の減少は夏至から産卵期である盛夏への季節変化を知る確かな情報として機能しているものと思われる。

本研究では、神奈川県個体群の繁殖休眠覚醒における日長の影響を明らかにしたが、Imai (2004) による京都個体群の例と異なる点がいくつか見出された。Imai (2004) は京都の個体群において摂食量と産卵に関するいくつかの試験を行い、産卵は恒常的な臨界日長 (14.5L) 以下の12L~14Lで促進され、長日条件 (明期16L) では回復しないことを示した。筆者らの結果では、厚木個体群は特に恒常的な13L-11D条件において産卵しなかっただけでなく摂食量の回復程度も処理区の中で最も小さかった。さらに

Imai (2004) は、京都個体群では、臨界日長以下 (13L) で産卵が開始された個体を長日に戻すと産卵が停止され、これらを再び 13L に変化させることで産卵が開始されること認め、北海道札幌個体群の卵巣の退化と同様に産卵の調節が可逆的であることを示している。結論として、北海道では 15L 以上の長日条件で、京都では 12L~14L の中間的な日長条件で繁殖が維持され、両個体群とも日長には可逆的に反応するが、神奈川では卵巣発育と産卵開始は恒常的な日長ではなく、長日条件からの明期の減少を必要とした。そして、その後の産卵は 13L-11D におかれたままでも、産卵途中で 15.5L-8.5D に変更しても継続されたことから、他の個体群のような可逆性は認められなかった。このような地域間、特に京都と神奈川という同じ温暖地域での休眠性の違いを説明することは現時点では難しく、今後他の温暖地域を含めての比較検討を要する。

休眠性の獲得は生存上不適となる季節に対する適応でもあるが、関東においてトホシテントウの繁殖休眠期間に不適な外的要因は存在するのであろうか。秦野・厚木個体群は主にアマチャヅルとカラスウリを寄主植物としているが、摂食量が減少する 6 月は 2 つの寄主植物のうち、カラスウリは葉の展開が開始されたばかりの時期であり、その資源量は少ないが、4 月に葉を展開させるアマチャヅルは野外に存在している (Takeuchi et al., 2005)。昆虫の中には、長期間の休眠や複数回の休眠をもつ種があり (Masaki, 1980)、植食性昆虫で認められる異なる発育段階での 2 回休眠は、餌資源の発生への同調と 1 化性の生活史を維持するのに有効であることが多い (例えば石井, 1999)。室内において幼虫を 2 種類の餌で飼育した結果、孵化から 4 齢幼虫の発育完了までアマチャヅルでは 83-98 日、カラスウリでは 60-66 日であり、2 種類の餌を混合して与えるとカラスウリを食べるほど発育は速くなることが明らかにされている (竹内・田村, 1994; Takeuchi et al., 2005)。秦野ではアマチャヅルは野外で長期間存在するが、幼虫の生存・発育を見る限りカラスウリより質が劣っており、また餌資源量としても少なかった (Takeuchi et al., 2005)。またカラスウリは存在量は多いものの、利用可能期間が短く 6 月になって葉が展開するため 8 月にならないと十分な量を確保できず、早い時期から葉の黄化が始まる。北海道札幌個体群と同様に羽化後早い時期にアマチャヅル上で産卵し、幼虫期後半でカラスウリを利用するとしても幼虫の発育完了には 80 日以上を要するものと予想され、十分な

餌資源を伴った年 2 回の発生は難しいかもしれない。温暖地域で生活する個体群では、成虫が繁殖時期を調節することで、4 齢幼虫での越冬を前提にした年 1 化を維持していると考えられる。そして、より高緯度地域での生息が可能であるように季節適応したのが北海道産の個体群であると言えよう。

#### 引用文献

- Danks, H. V. (1987) *Insect Dormancy: An Ecological Perspective*. Biological Survey of Canada, Ottawa. 439 pp.
- Denlinger, D. L. (2002) *Annu. Rev. Entomol.* 47: 93-122.
- Hodek, I. (1973) *Biology of Coccinellidae*. Academy of Sciences, Prague Dr. W. Junk, The Hague. 260 pp.
- Hodek, I. and Honěk, A. (1996) *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 464 pp.
- Hoshikawa, K. (1981) *Low. Temp. Sci., Ser. B* 39: 9-20.
- 星川和夫 (2000a) 昆虫 3: 17-25. [Hoshikawa, K. (2000a) *Jpn. J. Ent.* 3: 17-25.]
- 星川和夫 (2000b) 昆虫 3: 55-63. [Hoshikawa, K. (2000b) *Jpn. J. Ent.* 3: 55-63.]
- Imai, T. (2004) *Eur. J. Entomol.* 101: 523-529.
- 石井 実 (1999) 環境昆虫学. 行動・生理・化学生態 (日高敏隆・松本義明 監, 本田計一・田付貞洋・本田 洋 編). 東京大学出版会, 東京, pp. 56-70. [Ishii, M. (1999) In *Environmental Entomology: Behavior, Physiology and Chemical Ecology* (T. Hidaka, Y. Matsumoto, K. Honda, S. Tatsuki and H. Honda, eds.). University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 56-70.]
- Katakura, H. (1976) *Kontyu* 44: 334-336.
- Masaki, S. (1980) *Annu. Rev. Entomol.* 25: 1-25.
- 竹内将俊・田村正人 (1994) 応動昆 38: 79-84. [Takeuchi, M. and M. Tamura (1994) *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 38: 79-84.]
- Takeuchi, M., A. Shimizu, A. Ishihara and M. Tamura (1999) *Appl. Entomol. Zool.* 34: 75-79.
- Takeuchi, M., H. Kishikawa and M. Tamura (2005) *Appl. Entomol. Zool.* 40: 177-184.
- Tauber, M. J., C. A. Tauber and S. Masaki (1986) *Seasonal Adaptations of Insects*. Oxford University Press, Oxford, New York. 411 pp.
- Zaslavski, V. A. (1988) *Insect Development: Photoperiodic and Temperature Control*. Springer-Verlag, Berlin. 187+11 pp.