

ミカンコミバエの幼虫のとび出し行動の日周期性に対する光と温度の影響

誌名	日本応用動物昆虫学会誌
ISSN	00214914
著者	新井, 哲夫
巻/号	20巻1号
掲載ページ	p. 9-14
発行年月	1976年3月

ミカンコミバエの幼虫のとび出し行動の日周期性に対する 光と温度の影響

新 井 哲 夫

弘前大学農学部

(1975年9月16日受領)

Effects of Light and Temperature on the Diel Cyclicity in the Larval Jumping Behavior of the Oriental Fruit Fly, *Dacus dorsalis* HENDEL (Diptera: Trypetidae). Tetsuo ARAI (Laboratory of Entomology, Faculty of Agriculture, Hirosaki University, Hirosaki, Aomori 036) *Jap. J. appl. Ent. Zool.* 20: 9~14 (1976)

The larvae of the oriental fruit fly did not show any diel rhythmicity in the jumping behavior under continuous darkness or light at 20 and 25°C. When the larvae were reared under 12L : 12D, they jumped out at around the time of light-on, under 6L : 18D during the dark period, and under 18L : 6D during the light period. When the larvae were transferred to continuous darkness from 12L : 12D cycles at 25°C, they jumped out at about 24 hr intervals, but the rhythmicity disappeared in continuous light. When they were exposed to a thermoperiod (25°C : 20°C), the jumping activity was most pronounced immediately after the temperature drop. When they were kept at constant temperatures after thermoperiodic treatments, the diel jumping rhythm was maintained at 20°C, but not at 25°C. In order to respond to the light-on stimulus, they seemed to require several hours of preceding dark period. A much shorter period of high temperature was necessary to elicit them the jumping behavior in response to a temperature drop. By transferring the larvae reared in temperature cycles from darkness to light, it was found that the light-on stimulus effectively induced the jumping activity only in the low temperature period.

緒 言

ミカンコミバエ *Dacus dorsalis* HENDEL の老熟幼虫は、餌よりは出し、とびはねて地面に落ち、土中で蛹化する。この行動は、夜明け前後に最も盛んで、明暗と温度の日周変化がその時刻の決定に関与している (新井, 1975)。この点を分析するために、いろいろな明暗条件や温度の変化を与えて、幼虫のとび出し時刻に対する影響を調べた。その結果を報告する。

実験は、1974年9月~1975年3月、東京都小笠原支庁産業課害虫研究室で行なった。研究にあたり、いろいろ配慮いただいた支庁産業課および害虫研究室伊賀幹夫、土生和毅両氏に感謝する。また本稿を草するにあたりご指導いただいた弘前大学農学部正木進三教授、安藤喜一助教授に感謝する。

材料および方法

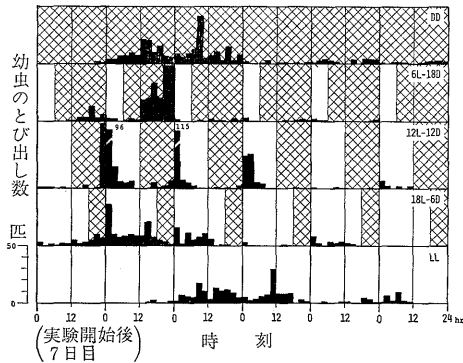
供試虫は、1974年9月、父島産のゲアバ *Psidium guajava* L. から羽化した成虫およびその子孫である。採卵に用いた最初の成虫は野外の網室で飼育し、その子孫は12月中旬から室内で人工照明 (6~19時は40W 白色けい光灯4本、その前後1時間は10W 白色けい光灯2本で薄明とした) の下で飼育し、1月以降、昼間はヒーターで暖め、20°C 以上に保った。採卵は8~16時に行ない、16~18時から処理条件に移した。

実験は、自然日長室および恒温器内で行ない、人工照明には5W または10W の白色けい光灯を用いた。飼育、採卵および調査の方法は、新井 (1975) を参照されたい。

結 果

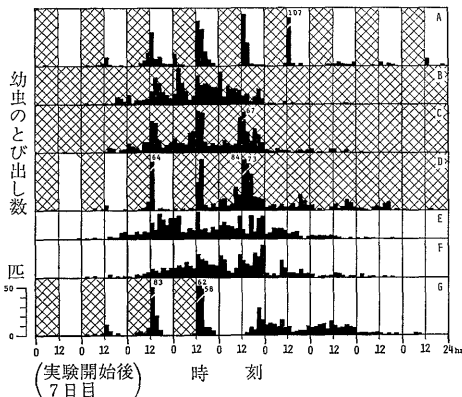
1. 明暗周期

20, 25°C の定温で、いろいろな光周期を与えて幼虫のとび出し時刻を調べた。20, 25°C 共にほぼ同様の結果であったため、25°C の結果を第1図に示した。恒暗(以下 DD とする)および恒明(以下 LL とする)では、幼虫のとび出しに日周期性はなかった。ところが、光周期を与えると、その長さによってとび出し数の時間分布のパターンが異なってきた。6時間明:18時間暗(以下光周期は6L:18Dのように示す)では、暗期中にとび出した個体が多かったが、日周期性はやや不明りょうであった。12L:12Dでは、暗→明の前後2時間の間に



第1図 光周期と幼虫のとび出し時刻(25°C)。

□: 明期, ▨: 暗期。



第2図 明暗周期の下での幼虫のとび出しリズムの持続性(25°C)。

A: コントロール, B: 4日目→DD, C: 6日目→DD, D: 10日目→DD, E: 4日目→LL, F: 6日目→LL, G: 10日目→LL。その他の記号の説明は第1図参照。

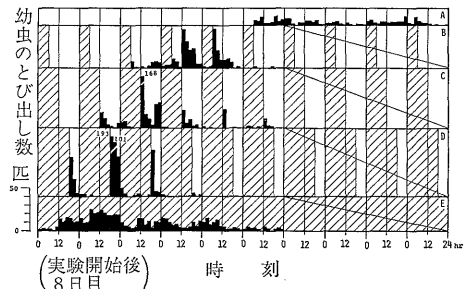
ピークがみられた。18L:6Dでは、6L:18Dとは逆に、明期中に多数とび出した。

次に、25°Cにおいて12L:12Dの後にDDまたはLLに保ち、とび出しの日周リズムの持続性を調べた。採卵後4日目にDDに移すと、日周リズムは明らかでなかったが、6日目ではもとの光周期の暗→明の時刻にとび出しのピークがみられた(第2図, B, C)。また10日目では、DD 2日目まではもとの暗→明の時刻にピークがみられたが、それ以後はとび出し数が少なくなったためか、明らかなピークはみられなかった(第2図, D)。しかし、もとの明期にあたる時間帯のとび出し数が暗期にあたる時間帯のそれよりも多かった。したがって、1週間ほどの間はDDにおいてもとび出しの日周リズムが保たれていたように思われる。

これに反して、明暗周期を与えた後にLLに移すと、先行するLDサイクルの数とかかわりなく、とび出しリズムは持続されなかった(第2図, E, F)。しかし、とび出しが始まった後にLLに移すと、最後の暗→明後のピークから約24時間にはとび出しがなく、その後は時刻にかかわらずとび出しが続いた(第2図, G)。このことは、LLに移してから少なくとも24時間は以前の処理効果が残存していて、明暗条件に対する反応を規制していることを示している。

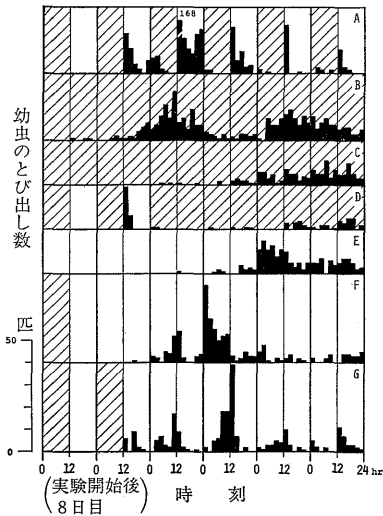
2. 温度周期

DDおよびLL条件下で、1日のうち25°Cおよび20°Cにおく時間を変えて、幼虫のとび出し数を調査した。DDおよびLL共にほぼ同様の結果を示したため、DD条件下の結果を示した。高温期の長さに関係なく、温度低下の直後にとび出しが集中し、高温期中にとび出したものはほとんどなかった(第3図)。しかし、25°C, 6時間:20°C, 18時間の処理区では、とび出し開始の2



第3図 温度周期と幼虫のとび出し時刻(全暗黒)。

A: 25°C, 0hr-20°C, 24hr, B: 6hr-18hr, C: 12hr-12hr, D: 18hr-6hr, E: 24hr-0hr, ▨: 25°C, □: 20°C。



第4図 温度周期の下での幼虫のとび出しリズムの持続性(全暗黒)。

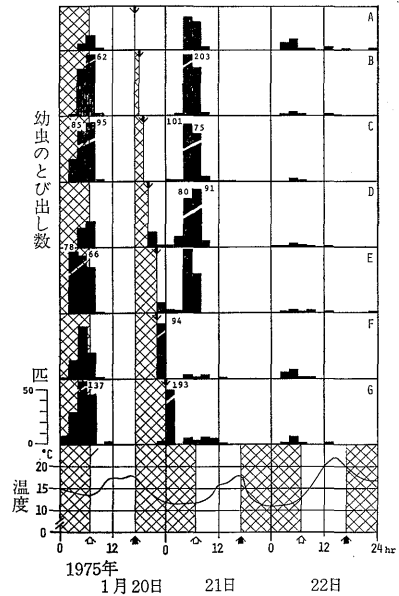
A: コントロール, B: 4日目→25°C, C: 8日目→25°C, D: 10日目→25°C, E: 4日目→20°C, F: 8日目→20°C, G: 9日目→20°C。
その他の記号の説明は第3図参照。

日目に、温度低下の直後だけでなく、その6～10時間後にも多くの幼虫がとび出した。この傾向は、DD または LL いずれの条件においてもはっきりと現われ、2つのピークが観察された。このように、高温期(または低温期)の長さによって幼虫のとび出しパターンが異なり、高温期が長いほうがとび出しの集中度が高くなる。温度周期がある場合には、高温期にはとび出しが抑制されているような印象を与える。

次に、温度周期を与えた後に恒温に移す処理をした。DD および LL ではほぼ同様であったため、DD 条件下のものを示した。まず恒温を 20°C とした場合、あらかじめ与えられた温度周期が8日以下では明りょうではないが、9日以上になるとほぼ24時間の周期でとび出しがみられた(第4図)。

他方、温度周期の後に 25°C に移すと、たとえ周期が10日におよんでも、その後のとび出しリズムに日周期性は認められなかった。採卵後から 25°C 恒温におくと、20°C 恒温よりも約5日早く幼虫がとび出し始める。しかし、8日間温度周期を与えた後に恒温に移すと、25°C より 20°C のほうが約12時間(LLでは約24時間)早くとび出しが始まった(第4図のCとFを比較せよ)。

25°C 恒温における抑制効果は、9日間の温度周期を与えた後に特に顕著であった(第4図のDとGを比較せ



第5図 暗→明に反応するのに必要な暗期の長さ(自然条件下)。

A: 17時→LL, B: 18時→LL, C: 19時→LL, D: 20時→LL, E: 22時→LL, F: 22時→LL, G: 24時→LL, ↓: LLへの移動時刻, 卩: 日の出, ↑: 日の入, その他の記号の説明は第1図参照。

よ)。この処理では、温度周期の最後の日にすでに多数がとび出したが、恒温に移してからは、数日間わたって極端にとび出し数が少なくなった。このことは、25°C 恒温に移すと日周リズムそのものは不明りょうになるが、やはり前に与えられた温度周期が、幼虫のとび出し行動に制約を与えていることを示している。

3. 暗→明に反応するのに必要な暗期の長さ

温度、日長共に自然条件下では夜明け前後にとび出しが集中する。温度のみが自然条件下で恒暗とした場合にも、とび出し時刻は夜明け頃となるが、詳しくみると、ややピークの時刻が遅くなる。このことから暗→明によってとび出しが促進されると考えられる(新井, 1975)。そこで、日没後のいろいろな時刻に明条件に移し、暗→明に反応するのに必要な暗期の長さを調べた。

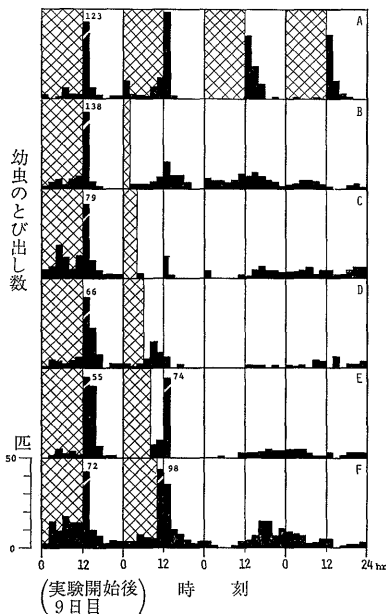
日没後(1975年1月20日の日没は17時3分、照度0 luxは17時30分)1～2時間目(18～19時)にLLに移すと、とび出す幼虫はほとんどなく、3時間目(20時)には暗→明に反応してとび出す個体が少しあったが、いずれの場合にも翌日の日の出に大多数がとび出した(第5図, A, B, C, D)。ところが、日没後5時

間目(22時)になると、暗→明にとび出しが集中しない場合(第5図, E)と集中する場合(第5図, F)がみられた。そして、暗→明は集中しなかった場合には、翌日の日の出にとび出し数が多く、反対に集中した場合には少なくなった。7時間目(24時)にLLに移すと、暗→明後にとび出しが集中した(第5図, G)。

このことから暗→明の刺激によってとび出し行動が解発されるためには、1月下旬の自然条件下においては、少なくとも5時間の暗期が必要であると考えられる。

次に、25°C, 12L:12Dの条件下で同様の処理をした。暗期の開始後2~4時間目にLLに移しても幼虫はほとんどとび出さず、もとの暗→明の時刻にピークがみられた(第6図)。6~8時間目にLLに移すと、もとの暗→明の時刻よりも幼虫のとび出しのピークは少し早まる傾向があったが、実際の暗→明でのとび出しの集中はみられなかった。ところが、暗期開始後10時間目にLLに移すと、多くの幼虫がその直後にとび出した。

この実験から、暗→明刺激に反応するためには暗期が一定時間持続することが必要なのか、それとも直前の明→暗刺激または以前の明暗リズムによって設定された



第6図 暗→明に反応するのに必要な暗期の長さ(25°C, 12L:12D)。

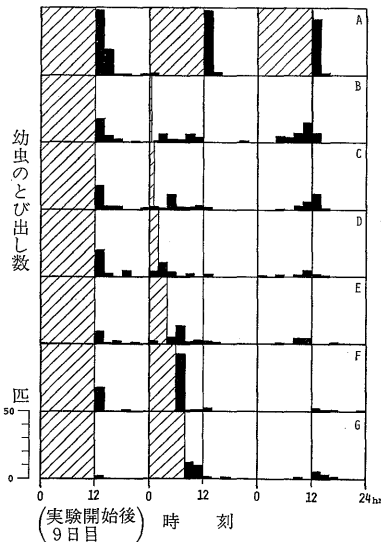
A: コントロール, B: 2時間後→LL, C: 4時間後→LL, D: 6時間後→LL, E: 8時間後→LL, F: 10時間後→LL。その他の記号の説明は第1図参照。

体内リズムの中で、“とび出しが許される”位相に暗→明が与えられることが必要なのかは断定できない。しかし、第2図に示したように、明暗周期を与えた後にLL条件に移すと、とび出しリズムはただちに消えてしまった。ところが、2~8時間の暗期が与えられた後にLLに移されると、明→暗の後12時間目、すなわち暗→明が予定されていた時刻にとび出しが集中した。このことは、幼虫のとび出し時刻の決定に、明→暗の刺激も関与していることを暗示している。

4. 温度低下に反応するのに必要な高温期の長さ

DDおよびLLにおいて、25°C:20°C(各12時間)の温度周期を与えて、低温→高温後のいろんな時刻に20°Cに移す処理をした。DDおよびLL共にほぼ同様の結果を示したため、LL条件下のものを第7図に示した。10分または1時間後に20°Cに移すと、温度低下の1~2時間後にとび出しのピークがみられた。しかし、低温→高温後2時間目に20°Cに移すと、その直後にとび出しが集中した。

このことから、幼虫がとび出すためには、温度低下という刺激ばかりでなく、低温→高温後ある程度の時間の経過が必要であるように思われる。しかし、高温期を極端に短かくしても、高温→低温後まもなくピークが現れるという点で、明暗周期の場合と著しく異なっている。



第7図 温度低下に反応するのに必要な高温期の長さ(全照明)。

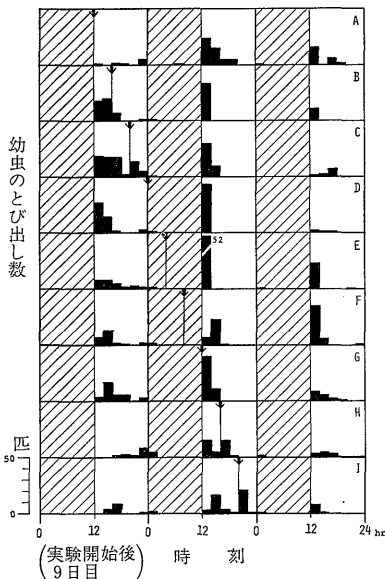
A: コントロール, B: 10分後→20°C, C: 1時間後→20°C, D: 2時間後→20°C, E: 4時間後→20°C, F: 6時間後→20°C, G: 8時間後→20°C。その他の記号の説明は第3図参照。

恒温 20°C に移して 2 日目のとび出し状況を見ると、DD では残存個体が少なかったためほとんどみられなかったが、LL ではどの処理区も以前の温度低下の時刻近辺にピークがみられた。このことは、設定されたリズムは、1 回の温度周期の変化では乱されないことを示している。

5. 温度周期と暗→明刺激

DD 条件下で温度周期 (25°C : 20°C, 各 12 時間) を与え、幼虫のとび出しが始まった後に、温度周期はそのまま、いろんな時刻に LL 条件に移し、暗→明の効果について調べた。高温期に暗→明の刺激を与えても、すぐにとび出す幼虫はなかったが、低温期には、暗→明の刺激でとび出すとみられた場合があった (第 8 図)。すなわち、温度低下によってとび出しがみられた後に LL 条件に移すと、暗→明の直後に再びとび出しのピークが現われたのである。

25°C 恒温では、暗→明の刺激で幼虫がとび出す。したがって、温度周期が与えられると、その位相によって暗→明の効果が異なり、高温期には暗→明刺激に対する反応が抑制されていると考えられる。



第 8 図 温度周期 (全暗黒) と暗→明刺激。

A : コントロール, B : 温度低下後 4 時間目→LL, C : 8 時間目→LL, D : 温度上昇後 0 時間目→LL, E : 4 時間目→LL, F : 8 時間目→LL, G : 温度低下後 0 時間目→LL, H : 4 時間目→LL, I : 8 時間目→LL, ↓ : 暗→明の時刻。その他の記号の説明は第 3 図参照。

考 察

ミカンコミバエの幼虫のとび出し時刻は明暗や温度の周期によって決定されるが、常に明確な反応を示した訳ではなかった。これは、老熟幼虫が非日周期的な環境の変化、例えば降雨による急激な温度低下や果実の落下などによる衝撃によって随時とび出す傾向があるので、飼育容器の取り扱いの影響があったためかもしれない。こうした非日周期的な反応は、にわか雨で土の表面が湿ってもぐりやすくなった場合、また寄生果実の落下によってアリなどの攻撃の危険にさらされ、また果実が地面に接触してもぐりやすくなった場合などに解発されるのであるなら、適応上の利点を持つと考えられる。

リズムのある環境から不変な環境に移した場合、その条件によってリズムの持続性は異なっていた。すなわち明暗周期を与えた後に DD に移すと、とび出しリズムは少なくともある期間は持続された。このような例はショウジョウバエ *Drosophila pseudoobscura* の羽化 (PITTENDRIGH, 1954), ワタアカミムシ *Pectinophora gossypiella* のふ化 (MINIS and PITTENDRIGH, 1968) やアメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* の羽化 (HIRAI, 1969) でも知られている。他方、LL に保つととび出しリズムは消失する。このことは、光条件が単に明←暗による時刻信号として作用するのみでなく、体内のとび出し時刻の設定機構にも、またとび出し行動の解発にも影響を及ぼすことを示している。

これと同様のことは、温度周期の効果についても言える。すなわち、DD および LL で温度周期 (25°C : 20°C) を与えた後に 20°C に移すと、とび出しの日周リズムが持続されるが、25°C では消失した。温度周期によって行動リズムが設定され、恒温においても持続する現象はアメリカシロヒトリ (HIRAI, 1972) の羽化で知られているが、リズムの持続性に対する温度の効果はまだ知られていなかった。

このように、温度と光とはまったく異なる条件であるにもかかわらず、行動リズムの設定およびその維持に関して、共通の効果をおよぼした。このことは、周期的に変化する環境から恒常な環境に移した場合にも見られる。すなわち、明暗周期の後に LL に移した場合にも、温度周期の後に高温に移した場合にも幼虫のとび出しが一定期間抑制されるという現象である。しかし、その程度は、高温と恒温ではやや異なっていた。すなわち、明暗周期の後に LL に移すと、LL に移した後約 24 時間は抑制されたにすぎないが、温度周期の場合には、高温に

移した後 24 時間以上抑制され、その後も非常に少なくまばらにとび出した。あらかじめ温度と光の周期を与えずに、最初から 25°C 恒温におくと、DD でも LL でも抑制されることなくとび出すのであるから、明暗や温度の周期に同調した体内リズムの存在が、高温や光に対する反応を規制すると思われる。

さらに、体内リズムが単にとび出し時刻の設定をするだけではなく、環境条件（光）に対する反応性をも規制しているとみられる事実がある。DD 条件下であらかじめ温度周期（25°C : 20°C）を与えた後に LL に移すと、高温期での暗→明は全く効果がなかった。しかし、低温期であれば温度低下の時刻と暗→明の時刻の両方にとび出しのピークがみられた場合があった。つまり、温度周期によって設定された体内リズムの位相によって、暗→明に対する反応が異なっていることを示していると思われる。

暗→明や高温→低温などの刺激が、直接とび出し行動に影響するとみられるような結果が今回の実験によって得られたが、他方、この反応の解発には一定の暗期または高温期が必要であることも示された。そして、その長さは明暗周期と温度周期では異なっていたし、またその後のとび出し時刻も異なっていた。このことから、とび出し時刻の設定には、暗→明、高温→低温だけでなく、明→暗、低温→高温の刺激も関与しているように思われる。

摘 要

1. ミカンコミバエ *Dacus dorsalis* HENDEL の幼虫のとび出しは、20, 25°C の恒暗、恒明では周期性はみられなかったが、12L : 12D では暗→明の頃にピークがみられた。そして、6L : 18D では暗期中、18L : 6D では明期中にとび出す個体が多かった。

2. 明暗周期（25°C, 12L : 12D）の後に恒暗に保つと、ほぼ 24 時間の周期でとび出しリズムが持続されたが、恒明では消滅した。

3. 20°C と 25°C の温度周期を与えると、恒暗、恒明共に高温（低温）期の長さに関係なく、温度の低下後 2

時間以内にとび出しが集中した。高温期が長いほど集中度が高くなった。

4. 温度周期（25°C : 20°C, 各 12 時間）を与えた後に 20°C に移すと、約 24 時間周期のとび出しリズムが持続されたが、25°C ではみられず、とび出しが抑制される傾向があった。

5. 温度と日長が 1 月下旬の自然条件下では、暗→明の刺激に反応するのに必要な暗期の長さは 5～7 時間であった。25°C, 12L : 12D では、10 時間の暗期が必要であった。

6. あらかじめ温度周期（25°C : 20°C, 各 12 時間）を与えた後に、高温期のいろいろな時刻に 20°C に移すと、幼虫のとび出しが誘発されたが、高温期の 1 時間目以前では、温度低下後ピークの出現までに 1～2 時間が必要であった。

7. 恒暗条件下で温度周期（25°C : 20°C, 各 12 時間）を与え、いろいろな時刻に暗→明の刺激を与えると、低温期には反応がみられたが、高温期にはみられなかった。

引用文献

- 新井哲夫 (1975) ミカンコミバエの生活史にみられる日周リズム。応動昆 **19** : 253～259.
- HIRAI, Y. (1969) Biology of *Hyphantria cunea* DRURY (Lepidoptera : Arctiidae) in Japan. VIII. Experimental studies of the timing mechanism of adult eclosion. Appl. Ent. Zool. **2** : 100～110.
- HIRAI, Y. (1972) Biology of *Hyphantria cunea* DRURY (Lepidoptera : Arctiidae) in Japan. XIII. Temperature drop as a time cue for adult eclosion. Appl. Ent. Zool. **7** : 52～60.
- MINIS, D. H. and C. S. PITTENDRIGH (1968) Circadian oscillation controlling hatching : Its ontogeny during embryogenesis of a moth. Science **159** : 534～536.
- PITTENDRIGH, C. S. (1954) On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. **40** : 1018～1029.