

## ウリキンウワバの各発育ステージにおける諸行動の日周期性

誌名	日本応用動物昆虫学会誌
ISSN	00214914
巻/号	191
掲載ページ	p. 35-40
発行年月	1975年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## ウリキンウワバの各発育ステージにおける諸行動の日周期性

佐々木 正 己

東京大学農学部

(1974 年 10 月 14 日受領)

Daily Behavioral Rhythms in Various Developmental Stages of the Cucumber Looper, *Anadevidia peponis* (FABRICIUS) (Lepidoptera: Noctuidae). Masami SASAKI (Laboratory of Applied Entomology, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113) *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **19**: 35~40 (1975)

Daily patterns of various behavioral rhythms in the cucumber looper, *Anadevidia peponis*, were observed under 12L-12D photoperiod and a constant temperature. They showed almost no rhythmicity in hatching and larval feeding, but a slight rhythmicity in 4th larval molting with a peak in photophase. Larval-pupal ecdysis occurred toward the end of a scotophase and the beginning of the next photophase, whereas the peak of adult emergence fell at the end of photophase. Nocturnal activity of the adult moths included three distinctive peaks. The first followed by a light-off and the second linked to a light-on were of flight activity observed in both sexes. Whereas, the third activity was related to their sexual behavior. Approximately in 7 hrs from a light-off, the female released the sex pheromone for the following 3 hrs, while the male was in flight for 1-1.5 hrs. Although the male activity was well synchronized with the pheromone release of the female, the former was completely independent from the presence of female or sex pheromone.

昆虫の諸行動の日周期性についてはすでに数多く記載報告されているが (BRADY, 1974), 発育ステージを追って、あるいは一昼夜のうちで異なった位相をもって現われる各種行動間の相互関係、共通した内的機構、体内時計などに関してはほとんど未知である。

筆者はウリキンウワバ *Anadevidia peponis* (FABRICIUS) の性フェロモン放出行動 (コーリング) を中心に、本種のサーカディアンリズムの性質を検討中であるが (佐々木, 1973, 1974), 今回、成虫の夜間行動に加えて、孵化、摂食、幼虫の脱皮、蛹化、羽化についても、日周リズムの有無、行動時刻ピークの位相および強度を観察し、一応の結果を得たので概要を報告する。

本文に入るに先だち、終始ご指導を賜わり、本稿をご校閲いただいた当研究室松本義明教授に心からお礼申し上げる。また故本学名誉教授山崎輝男博士には常に暖かい激励鞭撻を賜った。ここに、謹しんで感謝の意を表す。

### 材料および方法

供試虫は、野外数か所のウリ類から採取した材料を

SASAKI (1974) の人工飼育法により累代飼育してきたものである。行動リズムに関与する外部要因にはいくつか考えられるが、コーリング時刻がほとんど明暗周期のみにより決定されることがすでに明らかとなっている (佐々木, 1973)。そこで本報ではまず明暗周期の影響を調べた。

各行動の観察は温度 20~21°C, 相対湿度 75~80%, 日長時間 12L-12D (白色蛍光灯, 飼育観察容器内の照度約 200 lux) の恒温恒湿室内で行なった。すべての観察は肉眼により、幼虫期および蛹化、羽化の行動については 4 時間ごとに、成虫の行動については暗期のみ、10 ないし 60 分間隔で行なった。暗期の観察には赤色電球の光を利用、可能な限りの低電圧、低照度で行なった。

成虫の行動は同一個体に毎日繰り返されるが、幼虫の脱皮、蛹化、羽化の行動は変態に伴う一回限りのものであり、観察できるのは個体群としてのリズムである。したがって発育の開始を一にする材料を用いるならば、とくに日周リズムをもたなくとも、有効積算温量を満足した時点で齊一に変態が起こり、みかけ上リズムを示すことも考えられる。この可能性を消去するために、供試虫

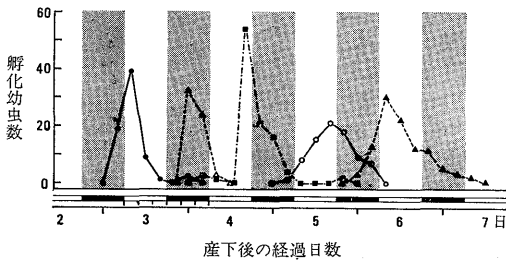
には卵期に段階的な温度処理を施し、孵化が数日にわたって連続的かつ均一に分布するようにした。この方法の詳細は結果の孵化の項にゆずる。このような材料を用いた上でなお以後の行動に日周期性が認められれば、それは明暗周期によって同調あるいは誘起された反応と結論してよいと考えられる。

## 結 果

### 1. 孵 化

後述するように雌蛾の産卵行動には日周リズムがみられる。したがって普通に産まれた卵を一定温度に保存するなら、自発的な孵化リズムがなくても孵化が一定時刻付近に集中することが十分に考えられる。この可能性を除くため、まず4時間の範囲内に産卵された約400個の卵を20.0, 21.0, 23.0, 24.6, 28.0°C (いずれも $\pm 0.5^\circ\text{C}$ )の5温度区に分け、12L—12D下に保存、4時間ごとに孵化個体数を数えた。

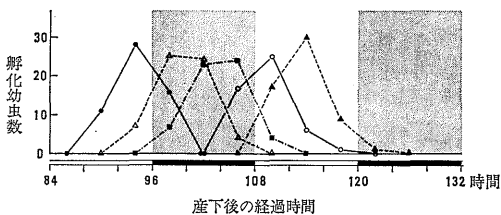
孵化は第1図Aにみられるように、温度に対応した5つの独立したピークから成っており、ピーク位置と明暗周期との間に一定の関係は見いだせない。



第1図A 明暗周期と孵化時刻の関係(1)。

12L—12D, 卵の産下時刻は4時間以内で統一。

●— 28.0 $\pm$ 0.5°C, …△… 24.6 $\pm$ 0.5°C,  
 - -■- 23.0 $\pm$ 0.5°C, —○— 21.0 $\pm$ 0.5°C,  
 …▲… 20.0 $\pm$ 0.5°C。総観察個体数 410 頭。



第1図B 明暗周期と孵化時刻の関係(2)。

12L—12D, 卵の産下時刻は2時間以内で統一。両端のピークを示したグループ(●, ▲)の卵保存温度がそれぞれ21.5°Cおよび23.5°C。詳しくは本文参照。

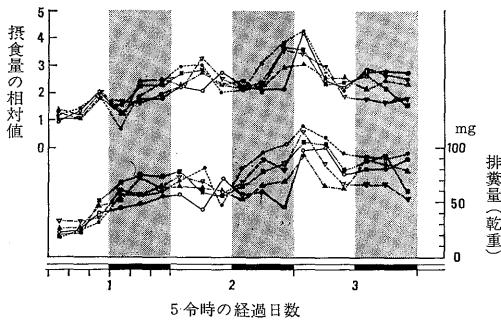
このことは以下に述べる卵保存場所の温度勾配を利用した実験からも確認された(第1図B)。垂直方向に長く前面が透明ビニール張りの木箱(36 $\times$ 34 $\times$ 48cm)を用意し、外部から照明する。箱内上部にはサーモスタットに接続したヒーターをとりつけ、下部からは小型ファンできわめてゆるやかに20°Cの空気を導入した。こうしてできた箱内温度勾配の上部23.5 $\pm$ 0.5°C, 下部21.5 $\pm$ 0.5°Cの両端温度は、ちょうど孵化に1日周期(24時間)のずれを生じさせる。この温度勾配を5等分する位置に、2時間の範囲内に産まれた供試卵を5区に分けて配置し、孵化パターンと明暗周期との関係を調べた。結果は第1図Bのとおりで、第1のピークが産下後94時間付近にみられ、以後のピークは約5時間の間隔で連続的に続いている。明らかに孵化は明暗周期と関係なく起こると結論される。なお、以後の各実験に用いた材料はすべてこの方法に準じて孵化させた幼虫に基づくものである。

DUTKOWSKI and CYMBOROWSKI (1971) はコオロギの一種 *Acheta domesticus* で母体内の卵の発育にすでに日周リズムの存在を認め、MINIS and PITTEDRIGH (1968) はワアカカミムシ *Pectinophora gossypiella* の卵殻内で、ちょうど幼虫頭部の着色が始まる時期にリズムが形成されることをみている。そこで、1日のいろいろな時刻に孵化すべきウリキンウバ卵について、卵の2つの着色ステージ、すなわち大腿の褐色化および頭部全体の黒化から孵化までの各所要時間を調べ、それらが光周期の影響を受けて変化する可能性、すなわち行動を一日の特定時刻に起こさせるようないわゆる gating の機構 (BRADY, 1974) がある程度でも働いていないかどうかを検討してみた。しかしそのような調整現象は認められず、この面からも孵化時刻の決定は温度依存性であると結論せざるを得ない。

### 2. 摂 食

幼虫の摂食量と排糞量の日周変化を5令期幼虫を用いて調べた。摂食量の評価についてはアレチウリ *Sycios angulatus* L. の生葉を用い、食痕を紙に複写、食べられた部分に相当する紙の重さを計って相対値を求めた。その際、供試葉にはとくに葉令と大きさの揃った左右対称のものを選び、一枚の葉の半分を供試、残る半分を対照とした。第2図には5頭を1区とした、吐糸直前までの各區別の値を示してある。排糞量については100°Cで乾燥、恒量を求めてそのmg数で示した。

わずかに夜間、摂食量が増す傾向がみられないでもないが、摂食量、排糞量の経時変化に明瞭な周期性は認め

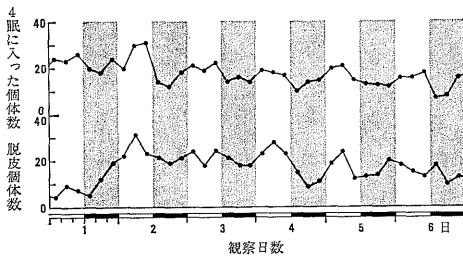


第2図 5令期幼虫の摂食量と排糞量の日周変化。  
12L—12D, 21±1°C。1区5頭、5区の測定値を示す。

られない。

### 3. 幼虫の脱皮

6日間にわたり、延べ608頭の4令雌幼虫の4眠に入った個体数と、それが脱皮して5令になった個体数とを連続記録した。明瞭とはいえないが、眠に入るとき、脱皮ともに明期にいくぶんピークをなす傾向が認められる(第3図)。なお 21±1°C では眠期間が 20~23 時間であり、この所要時間は眠に入る時刻によって差がなかった。



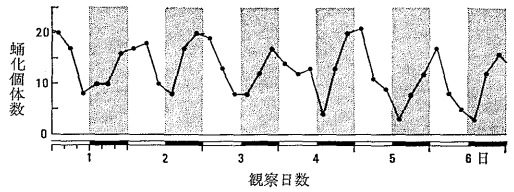
第3図 4令から最終令への幼虫の脱皮行動時刻と明暗周期との関係。

12L—12D, 21±1°C。総観察個体数 608 頭。上は4令幼虫の頭殻が空になり、胸部第1節に5令幼虫頭部がはっきり認められた時を、下は5令幼虫が4令時の皮を脱いだ時を指標とした。

### 4. 蛹化

第4図は6日間にわたる雌の蛹化個体数の経時変化である。5令幼虫は蛹化前約2.5日に吐糸、うすい繭中で脱皮、蛹化する。観察はこの脱皮について行なった。

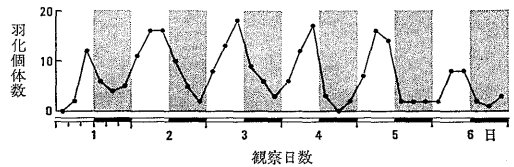
蛹化に至って初めて、比較的明瞭なリズムが現われるようであり、毎日暗期の終りから明期の初めにかけてピークが認められる。この傾向はかなり安定したものであるが、谷にあたる明期の終りから暗期の初めにかけてもピーク時の半数近い個体が蛹化している。



第4図 蛹化行動の日周リズム。  
12L—12D, 21±1°C。総観察個体数 449 頭。

### 5. 羽化

第5図から明らかなように、羽化には顕著な日周リズムが見られる。幼虫脱皮、蛹化と同様雌だけを用いたが、少例の観察によれば雄でもこの傾向は変わらなかった。興味深いことは、すでははっきりとリズムを示した蛹化の時刻に比較して位相が逆転しており、ピーク位置が明期の終わりに位置している点である。蛹化のピークが認められた暗期の終わりはちょうど羽化の谷にあたり、この時の羽化数はピーク時の羽化個体数の10~20%程度となっている。

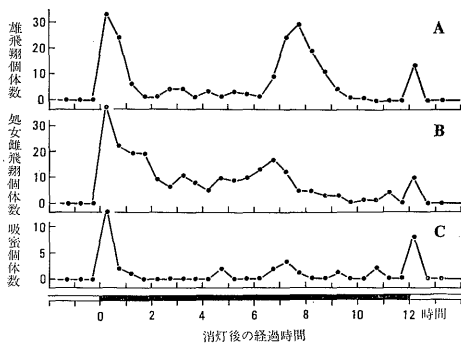


第5図 ウリキンウワバ成虫の羽化行動の日周リズム。  
12L—12D, 21±1°C。総観察個体数 253 頭。

### 6. 成虫の飛翔と吸蜜

正常な成虫の活動は夜間に限られているので、観察も暗期についてだけ行なった。飛翔については10分間隔の高ひん度で記録をとり、さらにこの10分間ごとの観察のたびに蛾の個体別静止位置の異同をメモしておき、その間に飛翔があったか否かの参考とした。通常、成虫が歩行によって移動することはない。この結果は別に考案製作した自記飛翔活動記録計(未発表)の記録ともよく一致した。

結果は第6図A, Bのとおりである。図では10分おきの記録を30分ごとにまとめてプロットしてある。雄では、1) 消灯直後から約1時間、2) 消灯後7~9時間、それに3) 点灯時の3つの飛翔ピークが明瞭に認められる。第1のピークは間欠的、第2のピークは各個体1~1.5時間継続する激しいものである。第3のピークは非常に短いために10分間隔の記録をもとにした図では低く評価されているが、前2者の活動と同様100%の個体にみられるものであった。この点灯に伴う飛翔は強



第6図 雌雄成虫の夜間飛翔，吸蜜行動のパターン。  
12L—12D, 20±1°C。

い負の走光性もち，また頭部を下方にしてとまり，翅を体側に強く引きつけて静止した蛾は次の暗期まで動かない。

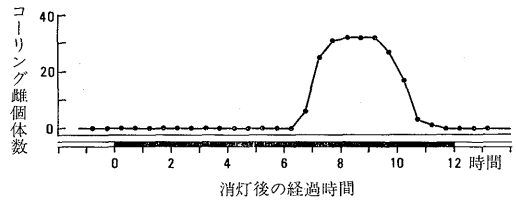
処女雌の場合も消，点灯時のピークについては雄のそれと全く同様である。第2の飛翔ピーク(消灯7時間後)は図ではそれほど顕著でないが継続観察によれば全個体にみられるもので，次節の性フェロモン放出行動の一環をなすものである。雌はまれに2回交尾を行なうが，このピークに限り一度でも正常な交尾を完了した雌では消失するようである。

観察容器内には餌として脱脂綿に含ませた6～10%の無漂白砂糖水が置いてある。吸蜜行動については詳しく観察していないが，第6図Cにみられるように，飛翔に伴って随時行なわれるようである。

### 7. 性フェロモン放出

性フェロモン放出行動はいわゆる calling posture として容易に識別できる。性的に興奮した雌は容器上面のガーゼに懸垂するか，壁面に体を浮かすようにとまり，腹部を背側へそらす。腹部末端からは性フェロモン腺が反転突出し，多くの場合翅をV字型に開いて細かく振動させる。

本種雌のコーリング時刻は他の多くの鱗翅目昆虫の例(JACOBSON, 1972)とくらべて際だって正確に決められているようで，遺伝的系統，個体によって若干差があるものの，12L—12Dでは消灯後6.5～11時間の範囲内である(第7図)。通常は7～10時間までの約3時間で，この間中断されることはなく，羽化後の日令や温度の影響も受けない(佐々木, 1973)。前節で述べた処女雌飛翔の第2のピークは明らかにこの性フェロモン放出行動の一環をなすものであり，約3時間のピーク中，最初の15～30分間に，飛翔のみの行動から次第に静止位置で



第7図 処女雌のコーリング(性フェロモン放出)行動時刻。  
12L—12D, 20±1°C。

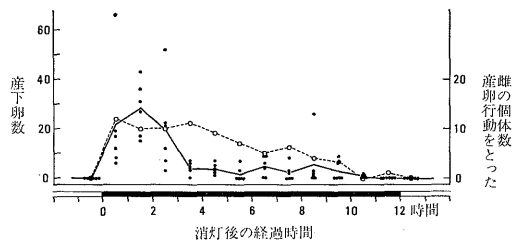
の翅の振動に変わり，同時に間欠的に出し入れされていた性フェロモン分泌腺が，反転突出したままの状態に移り変わっていく。

一方，雄の第2ピークの飛翔についても，雌のコーリング時間帯に完全に同調していること，および交尾がこの時間帯に行なわれることから，性行動としての飛翔である可能性が強い。このピークは雌から完全に隔離された雄にも同様に認められ，性フェロモンの存在によって誘起されるものではない。

なお，雌雄の性的活性は20°Cでは羽化2，3日後から20日位まで持続する。日数の経過とともに未交尾雌で産卵を始めるものがあるが，その場合もコーリングの 패턴に変化は認められない。

### 8. 産卵

一度交尾した雌は少なくとも数日間，コーリング行動を示さず，交尾翌日から産卵が始まる。第8図には1雌，一夜相当の平均産下卵数の推移と共に，産卵行動をとった雌成虫の個体数も示してある。産卵行動は後半に低下するものの暗期全般にわたって分布する傾向がうかがわれる。一方，単位時間当りの産下卵数は消灯後3時間程の間に明らかなピークを示している。



第8図 既交尾雌の産卵行動時刻。

12L—12D, 21±1°C。実線は1時間当たりの産下卵数，6頭の平均値。破線は産卵行動を示した雌蛾の数。

考 察

調べ得た各種行動の位相とリズムの強度を模式的に示したのが第9図である。野外での本種の活動が、より複雑な気象要因に支配されるであろうことはもちろんであるが、明暗周期のみによっても、発育ステージを追って行動の日周期性が顕在化し、とくに成虫の場合には時々刻々と行動のパターンが変化することがよくわかる。

蛹化や羽化においては、個体群として明らかにリズムを示しながら、そのピークからはずれた行動を示す個体も多い。行動時刻を調整するいわゆる gating の機構(前出)がそれ程には強くなく、温度依存性が強いためであろう。すなわち発育が完了して行動の生理的準備がととのった時に、gate (行動が本来起こるべき時間帯)に近い場合は調整が効くが、gate から離れている場合には調整が効かないためと思われる。

孵化が光周期や温周期の影響を受けて日周リズムを示す例はいくつか知られているが (MINIS and PITTENDRIGH, 1968; 新井, 1974), ウリキンウワバではリズムを認めがたく、発育に伴ってリズムの性質が顕著になってきている。一見、明暗サイクル下の発育で徐々に条件づけが成立してリズムが現われたとも考えられるが、そうではないようである。卵期から恒温あるいは恒条件下で飼育、羽化させた成虫にもリズムが認められるこ

と、コーリング行動で非 24 時間光周期への条件づけが不可能なこと (佐々木, 1974), サーカディアンリズムの周期に系統差があることなどから (佐々木, 未発表), それぞれの行動リズムの有無およびその光周期に対する位相関係は遺伝的に組みこまれている可能性が高いと考えられる。

これらの行動が体内の共通の“時計”によって制御されているのか否かは興味深い問題である。PITTENDRIGH and MINIS (1971) はワタアカミムシの孵化、羽化、産卵および休眠誘起と光周期の関係を研究し、それらが一つの oscillator の多面的発現である可能性を検討しているが、その解決は今後に残されている。一方、RENSING (1971) と TRUMAN (1971, 1973) はそれぞれ別の角度からショウジョウバエとヤママユガ類でリズムとホルモンの関係を考察し、RIDDIFORD and ASHENHURST (1973) はセクロピア蚕雌成虫の行動が交尾による内分泌系活動の変化を介してコーリング型から産卵型に変わることを示した。ウリキンウワバでも成虫の飛翔、コーリング、産卵などのパターンが顕著であり、今後これら各行動間の関連性を明らかにしていきたい。

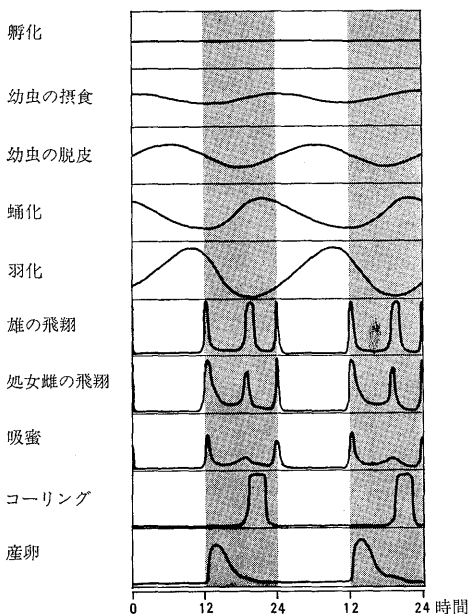
摘 要

12 時間明、12 時間暗の光周期、恒温条件下で、ウリキンウワバの諸行動にみられる日周期性の有無、位相と強度を調べた。その結果、孵化と幼虫の摂食行動には周期性が認められず、4 令から最終令への脱皮には弱い、蛹化と羽化には比較的強い日周期性が観察された。蛹化と羽化の位相は逆の関係にあり、蛹化が暗期の終り付近に、羽化は明期の終りにそのピークを示した。

成虫は顕著な 3 山型の夜間活動性を示した。雌雄共通の飛翔ピークが 1 日に 2 回、消灯後と点灯時にみられた。残るピークは消灯約 7 時間後に始まり、雌では 3 時間にわたって継続的に性フェロモンを放出、雄ではこれに同調して、しかし雌の性フェロモンの存在とは無関係に、1~1.5 時間の激しい飛翔ピークを示した。これらのリズムの生成は遺伝的に組み込まれたものである可能性が高い。

引用文献

新井哲夫 (1974) ヒメギス (*Metriopectera himi* FURUKAWA) のふ化リズム. 昭和 49 年度応動昆虫大会講演要旨, 札幌。  
 BRADY, J. (1974) The physiology of insect circadian rhythms. *Adv. Insect Physiol.* 10: 1~115.  
 DUTKOWSKI, A. B. and B. CYMBOROWSKI (1971) Role of neurosecretory cells of pars intercerebralis in regu-



第9図 明暗周期と各種行動の位相との関係(模式図)。  
 12L—12D, 20~21°C。

- lating RNA synthesis in some tissues of *Acheta domesticus*. J. Insect Physiol. 17: 99~108.
- JACOBSON, M. (1972) "Insect sex pheromones". Academic Press, New York and London, 382 pp.
- MINIS, D. H. and PITTENDRIGH, C. S. (1968) Circadian oscillation controlling hatching: its ontogeny during embryogenesis of a moth. Science, N. Y. 159: 534~536.
- PITTENDRIGH, C. S. and D. H. MINIS (1971) The photo-periodic time measurement in *Pectinophora gossypiella* and its relation to the circadian system in that species. In "Biochronometry" (M. MENAKER ed.), National Academy of Science, Washington: 212~250.
- RENSING, L. (1971) Hormonal control of circadian rhythms in *Drosophila*. In "Biochronometry" (M. MENAKER ed.), National Academy of Sciences, Washington: 527~540.
- RIDDIFORD, L. M. and J. ASHENHURST (1973) The switchover from virgin to mated behavior in female *Cecropia* moths; the rôle of the bursa copulatrix. Biol. Bull. 144: 162~171.
- 佐々木正己 (1973) ウリキンウワバ性フェロモン放出時刻の決定要因. 昭和48年度応動昆大会講演要旨, 長野.
- SASAKI, M. (1974) Some biological aspects of the artificial rearing of the cucumber looper, *Anadevidia peponis* (FABRICIUS) (Lepidoptera: Noctuidae) Appl. Ent. Zool. 9: 97~99.
- 佐々木正己 (1974) ウリキンウワバの性フェロモン放出時刻を決定する体内時計の性質. 昭和49年度応動昆大会講演要旨, 札幌.
- TRUMAN, J. W. (1971) Physiology of insect ecdysis. I. The eclosion behavior of silkmooths and its hormonal control. J. exp. Biol. 54: 805~814.
- TRUMAN, J. W. (1973) Physiology of insect ecdysis. II. The assay and occurrence of the eclosion hormone in the chinese oak silk moth, *Antheraea pernyi*. Biol. Bull. 144: 200~211.

## 文 献 抄 録

### 昆虫の人工飼料

SINGH, P. (1974) Artificial diets for insects. New Zealand Dep. Sci. Ind. Res. Bull. 214: 96 pp. N. Z. \$ 2.00.

1970~1972 年間に行なわれた, 昆虫の人工飼育に関する文献の要約集という副題のとおり, この間に発表された165篇の報告が収集されている。この要約集は, 先に刊行された2つの報告 (HOUSE, H. L. 1967. Artificial diets for insects: A compilation of reference with abstracts. Information Bull. No. 5, Canada Dep. Agr., Res. Inst. Belleville, Ontario, 163 pp., HOUSE, H. L., SINGH, P. and BATSCH, W. W. 1971. Artificial diets for insects: A compilation of reference with abstracts. Information Bull. No. 7, Canada Dep. Agr. Res. Inst. Belleville, Ontario, 156 pp.) の続編である。

まず, 人工飼料に使われている用語の簡単な説明にはじまって, 7目49科159種の昆虫(ダニを含む)の人工飼育について, その飼料組成と調剤方法, 飼育結果, 問題点ならびに関連文献が要領よく整理されている。昆虫の栄養生理にたずさわるものはもちろんのこと, 昆虫の大量飼育などに興味をもつ研究者にとっても, 人工飼育の最近の動向を知るうえで便利な手引となろう。なお, 付録には著者の専門分野である抗菌剤の人工飼料に与える有害作用に関するもの35を含めて, 108編の文献があ

げられている。また, 一般的に使用されている多種の無機塩混合とビタミン混合の組成表や著者と種名別の索引もあり, 行きとどいた配慮がなされている。著者は現在オークランドのD. S. I. R. 昆虫部に勤務中である。(岡山大農生研 河田和雄)

### タバコガ核多角体病ウイルスの催奇性

IGUNOFFO, C. M., R. F. ANDERSON & G. WOODARD (1973) Tetragenic potential in rats fed the nuclear polyhedrosis virus of *Heliothis*. Envir. Ent. 2: 337-338.

タバコガ類の核多角体病ウイルス(NPV)の商品化が間近いので, その催奇性を調べた。離乳後70日のラットの♀を交尾させ, 健全虫および罹病虫を混合した餌を食わせた。罹病虫区のウイルス摂取量は $1 \times 10^8$  PIB/kg/日(妊娠期間の5日目から14日目まで)である。その結果, 母♀の体重はもちろんのこと, 胎児数, 胎児重量, 再吸収率にも有意差はなかった。胎児死亡率は両区ともゼロであった。20日目の胎児の解剖所見では催奇性は認められなかった。内臓と骨の異常は健全虫区罹病虫区にランダム分布しており, 既知の率以下であった。従ってタバコガNPVには催奇性は認められない(注: 供試頭数が健全虫区19頭, 罹病虫区21頭と少ないことを付言しておく)。

(沖繩農試 伊藤嘉昭)