

タマネギバエ *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) の羽化測時機構

新井 哲夫

山口県立大学 共通教育機構 環境生態学研究室

キーワード：サーカディアンリズム、羽化、光周期、温度周期、タマネギバエ

Time measuring mechanism of adult eclosion in the onion fly, *Delia antiqua*

Arai Tetsuo

Abstract

The adult eclosion in the onion fly, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) synchronized with the environmental cycles and the time of emergence was determined as the stage of pupae. The peak of adult eclosion were observed before and after light-on under 4L:20D~16L:8D. With photophases of 18h or longer, it was observed at 4h~8h after light-on. With photophases of 10h or shorter, the emergence occurred 10~16 h after light-off when observed by an infrared-light emitter and a detector (GT-1, Takenaka Electronic Industrial Co. Ltd.). When pupae were exposed to thermoperiod (warm phase: cool phase, each 12h), the adult eclosion was observed at around temperature-rise in continuous darkness (DD) and continuous light (LL). The peak of adult eclosion occurred 10-14h after temperature-fall under warm phases of 6h or 12h and 2-6h after temperature-fall under warm phase of 18h.

The peaks of adult eclosion were repeated at about 24h interval except transfer to LL when pupae were transferred from cyclical conditions (photoperiod or thermoperiod) to constant external conditions, suggesting the involvement of a circadian time-measuring mechanism phase-set by photoperiodic and thermoperiodic signals. When pupae transferred from LL to DD (single signal of light-off), the peak of emergence appeared every about 24h. It suggested temperature compensation that the emergence rhythm was maintained with the cycle of about 24h irrespective of temperature.

The adult eclosion was observed under conditions where a photoperiod (12L:12D) and a thermoperiod (25°C:20°C, each 12h) were combined in various phase angles. It was thought that the emergence time was strongly influenced of thermoperiod, however, their interacting effect was observed under the treatments with an un-naturally large phase angle between thermoperiod and photoperiod.

Key words: Circadian rhythm, adult eclosion, photoperiod, thermoperiod, onion fly.

1 はじめに

生物のさまざまな行動が環境周期に同調し、内因性の自律振動リズムに支配されていることは、多くの種で報告されており、中でもサーカディアンリズムに関して最もよく知られている (Bünning, 1973; Saunders, 1977)。原核生物の細胞分裂においてもサーカディアンリズムの関与が明らかにされたことから、地球上のほとんど全ての生物に普遍的

に見られる現象であることが示された (Mitsui et al., 1986)。サーカディアンリズムの特徴は、環境周期に同調し、約24時間のリズムで自律振動し、温度に対して補償性があり、遺伝することである。多くの昆虫のさまざまな行動もサーカディアンリズムに支配されていることが知られている (Saunders, 2002)。

タマネギバエ *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae)

は、タマネギ *Allium cepa* をはじめ、ネギ *A. fistulosum*、ニラ *A. tuberosum*、ニンニク *A. sativum*、アサツキ *A. schoenoprasum var. foliosum*、ラッキョウ *A. Chinese* などのネギ属 *Allium* の作物を加害する害虫である。タマネギバエの日本での被害は、現在では主に北海道でみられ、津軽海峡を境としてそれ以南でほとんど問題になっていない。しかし1950年代には日本列島で多発生し(横尾、1940、1941; 諸留ら、1950; 加藤、1950、1951; 牧ら、1959; 岡田、1965)、1960年代にかけて生態(山下・河越、1956; 井上・佐藤、1962)や防除(遠藤、1946、1951; 旭川、1953; 千代西・船場、1956; Maki、1959; 牧ら、1959ab; 手塚・佐藤、1964ab)に関する研究が進められた。1970年~1980年代にかけて、誘引剤を利用した発消長調査や防除(西沢ら、1971; 桜井、1971; 野村、1972; 堤、1975; 堤・三井、1987)、人工飼料の開発(松本、1967; Matsumoto and Thornsteinson、1967)や大量飼育法(Ishikawa et. al、1983)などの研究が進められた。近年、生理生態・生化学的側面からの研究が進んでおり、誘引物質やその受容器官の解明、休眠の性質や耐寒性、夏休眠、高温耐性などについて報告されている(石川ら、1980; Ishikawa, et. al、1981、1987; Yamada et. al、1981; 本田・山田、1983; Whitfield、1986; Honda et. al、1987; Park、1990; Ishikawa、1990; Nomura、2000; Ishikawa et. al、2000; Nomura and Ishikawa、2001; Kayukawa and Ishikawa、2005)。

タマネギバエの成虫は、春と秋の年2回発生するが、場所によっては年に3回発生する地域もある。蛹で越冬するが(冬休眠)、盛夏にも蛹で夏休眠する。休眠の決定要因は、幼虫期の温度・光周期及び蛹期の温度と考えられ、高温が夏休眠の発現率を高める傾向がある(Ishikawa et. et. al、1987; 新井、未発表)。タマネギバエと同様に土中で蛹化するミカンコミバエ *Bactrocera dorsalis* (新井、1975、1976)やヨトウガ *Mamestra brassicae* (新井、1995、未発表)などの羽化が、光や温度の周期に同調し、サーカディアンリズムに支配されていることが報告されている。タマネギバエの羽化の環境周期への同調やサーカディアンリズムの関与の有無、いろいろな光周期や温度周期の下での羽化時刻、光と温度の周期の組み合わせ条件下における同調程度などを調べ、その測時機構について他の種と比較解析した。

2 材料及び方法

(1) 材料

実験に使用したタマネギバエは、北海道中央農業試験場で累代飼育され、1975年より弘前大学農学部応用昆虫学研究室、1987年より芦屋大学教育学部生

命工学研究室、2003年以後山口県立大学環境生態学研究室の実験室で、著者によって累代飼育されたものである。一部は現在も芦屋大学生命工学研究室で累代飼育され、実験に供されている。タマネギバエの蛹を提供いただいた堤正明氏(当時北海道中央農業試験場勤務)に感謝する。

(2) 飼育方法

成虫は、ステンレス製の網ケース(30×30×30cm)で飼育した。餌は、砂糖と水及び乾燥酵母(和光純薬工業株式会社)で、水分はプラスチック管(直径3.5cm、長さ6.5cm)に水を満たし、脱脂綿で栓をして、徐々に染み出るようにして与えた。飼育温度は25℃~28℃で、日長は長日条件とした。

卵は、プラスチック容器(直径10cm、高さ6cm)内の湿った砂の上に置かれたタマネギの周辺に産まれたもので、採卵は48時間以内とした。

幼虫は、プラスチック容器(直径14cm、高さ7cm)にろ紙を敷き、その上にタマネギの切片を置き、200~300卵を接種し、飼育した。蛹の休眠性は、幼虫期の光周期と蛹期の温度によって決定されることから、不休眠蛹を得るために25℃・全照明下で幼虫を飼育し、休眠蛹を得るために20℃・12L:12L下で飼育した。不休眠蛹は蛹化後24時間以内、休眠蛹は7.5℃で3~4ヵ月間低温処理した後に、実験に使用した。

(3) 温度と光の調節

温度の調節は、恒温器(日本医器器械製作所、大阪)でなされた。明期中の照明は、10ワットの昼光色蛍光灯を用い、蛍光灯から40~50cmにおける照度は、約400ルクスであった。光周期及び温度周期は、1991年までは手動で移動し、それ以降は恒温器内蔵のタイマーで調節した。

(4) 観察方法

羽化数の観察方法は、1991年を境として異なっている。1976~1991年の羽化数は、肉眼で計測された。透明のビニールチューブ(直径3.5mm、長さ25mm)に蛹を1個入れ、羽化した成虫の脱出を防ぐために両端を脱脂綿で栓をした。このチューブをガラスシャーレに入れ、実験条件に移し、羽化個体のチューブを取り出して羽化数を計測した。図1、2の蛹化時刻の計測は4時間間隔であったが、それ以外の計測は2時間間隔で実施した。暗期中の調査は、懐中電灯に赤色フィルター(Kenko Optical SR64)を取り付け、さらに赤色セロファン及びろ紙を重ねて照度を落として実施した。調査に要する時間は、1処理約2~5秒であった。

1992年以降の羽化数は、赤外線センサー(竹中電

子工業株式会社)による自記記録装置で計測された。タマネギバエの羽化計測用に自記記録装置一号の開発を進めたが、まずタマネギバエの成虫の活動リズムに用い (Watari & Arai, 1997, 1998, 1999)、同時に1976年以降著者によって得られたデータを基に羽化の測時機構解析も進められた。自記記録装置は、キョウソヤドリコバチ *Sarcophaga argyrostoma* の羽化数記録装置 (Saunders, 1976) を参考にして著者が考案した2つ球を基本とし、装置の材料開発と工作方法は芦屋大学渡邊優教授 (当時) 及び盛谷亨准教授、データ記録解析ソフトの開発は清水徹博士、装置組み立ては芦屋大学渡康彦助教授 (当時) の5名の共同開発によって完成したものである。2003年以降の羽化数は、基本的に同じ構造である自記記録装置二号を用いて計測された (新井ら、2007)。

羽化数の計測において、1981年春~1983年春の2年間は千田勤子・渡康彦両君 (当時弘前大学学生) の協力を得た。図20は、著者の指導による北井徹・小崎幸成両君 (当時芦屋大学学生) の1990年度の卒業研究の一部で、渡康彦芦屋大学助教授 (当時) とともに羽化数計測における協力を得た。その助力に対して感謝する。また自記記録装置一号における解析ソフトの開発において、助力いただいた清水徹博士に感謝する。

(5) タマネギバエの羽化リズム研究経過

タマネギバエの羽化リズムに関する研究は、著者によって1976年に弘前大学農学部応用昆虫学研究室で始められ、1987年からは芦屋大学教育学部生命工學研究室で継続された。その一部は応用動物昆虫学会 (新井・渡、1982) 及び札幌での生物リズムのシンポジウム (Arai et. al., 1991) で発表され、1989年以後は成虫の活動リズム、1992年以後は羽化リズムに関して共同で研究が進められた。1976年以降の実験結果の報告の遅れは、1993年までに得られた肉眼による結果と赤外線センサーを用いた自記記録装置による結果の相違を解析することが先決であると考えたことが主な原因であった。すでに発表しているキリギリス科昆虫 (Arai, 1977, 1979abc, 1994, 1997, 1998abc, 1999) やミカンコミバエ (新井、1975, 1976ab)、ノシメマダラメイガ *Plodia interpunctella* (新井、1979d) などの数種昆虫の行動リズムとの比較研究を進めるため、自記記録装置一号を用いて実験を進める予定であった。しかしその装置を用いて、それまでとほぼ同様の実験デザインによる結果が単独で発表され (Watari, 2002a, b)、それまでに得られていた結果の発表がいつそう遅れることになった。1981~1983年の2年間は、羽化数計測の補助として、1989年以後は著者の指導下での

成虫の活動リズムに関する研究を進め (Watari and Arai, 1997, 1998, 1999; Watari, 2000)、同時に羽化リズムに関する研究を共同で進めていたことから、本論文に掲載したデータの一部は、共同研究の結果と考えていた。しかし上述した経緯から、本論文は単独で発表せざるを得なかった。2003年10月以後は、山口県立大学環境生態学研究室において、新たに作製した二号装置によって実験を継続している (新井ら、2007)。図の説明文中における実験年の記載は、肉眼による計測結果であるか、自記記録による結果であることを示すとともに、実験時期及び結果の検討時期を示し、発表された結果は致し方ないとしても、研究者の倫理的責任の所在を明確にすることを目的としている。

3 結果

(1) 羽化時刻の決定時期

羽化時刻が生活史のどのステージで決定されるかを知るため、まず餌の取りかえと蛹化・羽化及び蛹化と羽化のそれぞれの時刻の関係を調べた。餌の最終取りかえ時刻と蛹化時刻及び羽化時刻の関係を、25℃又は20℃で調べた。餌の取りかえが照明下でしかできないことや行動の時刻設定に対する光信号の刺激を排除するため、全照明下で実験した。一日のいろいろな時刻に餌をとりかえたが、餌かえから蛹化までの時間が25℃では 83.1 ± 18.92 時間、20℃では 119.6 ± 31.94 時間となり、20℃でややばらつきが大きくなったものの連続的に蛹化しており、餌のとりかえが蛹化時刻の決定に関与してしないと考えられる (図1-A)。また羽化時刻の決定に関しても同様で (図1-B)、蛹化時刻や羽化時刻の決定には、

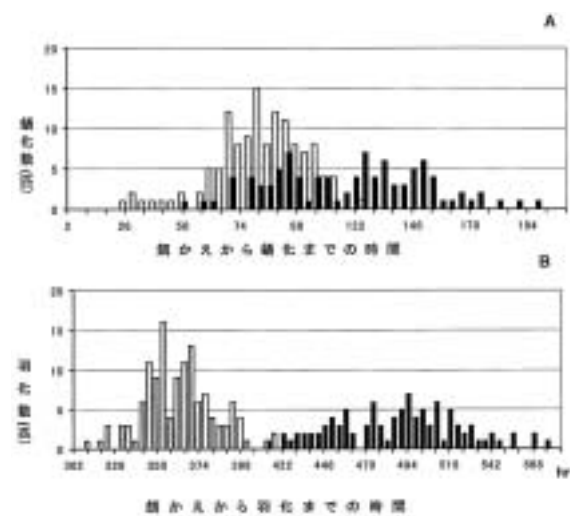


図1 餌かえから蛹化までの時間 (A) と餌かえから羽化までの時間 (B) (1981年実験)。
□ : 25℃。■ : 20℃。

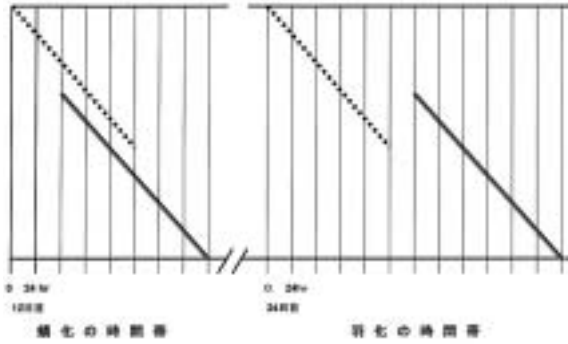


図2 蛹化と羽化の時間 (1981年実験)。
 ……: 25°C —: 20°C

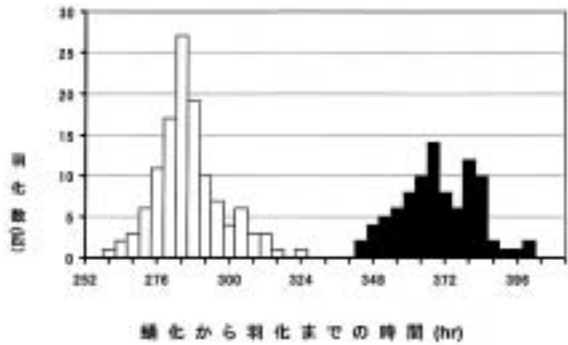


図3 蛹化から羽化の時間 (1981年実験)。
 表記の説明は図1を参照。

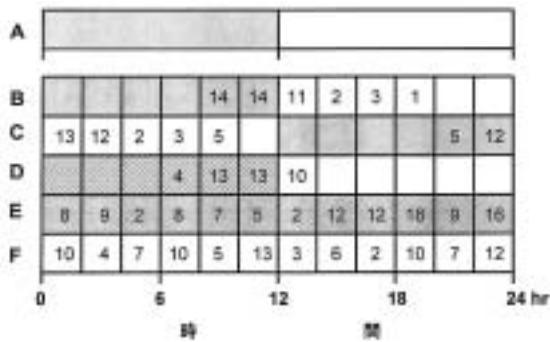


図4 幼虫期間の飼育条件の羽化時刻への影響 (1981年実験)。
 A: 幼虫飼育条件 (25°C、12D:12L)。
 B: 25°C、12D:12L。 C: 25°C、12L:12D。
 D: 全暗黒、25°C:20°C (各12時間)。
 E: 25°C、全暗黒。 F: 25°C、全照明。

明暗周期(暗期: 明期) []。温度周期(低温期: 高温期) []。

餌をかえる刺激が関与しないと考えられる。次に蛹化時刻と羽化時刻の関係をみたところ、25°C、20°Cともに蛹化時刻に平行して羽化している(図2)。しかし、蛹化が4時間以内で発生段階は比較的そろっているにもかかわらず、羽化は60~70時間にな

たっており、ピークは一つで連続的にばらつき、蛹化から羽化まで25°Cで286.6±11.28時間、20°Cで369.7±12.61時間であった(図3)。このことから、蛹の発育過程が温度依存적であり、蛹化が羽化時刻の決定に関与していないと考えられた。

そこで、羽化時刻の決定に対する幼虫期・蛹期の環境条件の影響について調べた。幼虫期は、25°C、12L:12Dで飼育した(図4-A)。同じ条件に羽化まで保つと、暗から明(L-on)の近辺に羽化が集中した(図4-B)。しかし蛹化直後に明暗の周期を逆転した周期にさらすと、新しい明暗周期に同調して羽化した(図4-C)。全暗黒(DD)で温度周期(25°C:20°C、各12時間)の下に保つと、温度上昇近辺に羽化の集中が見られた(図4-D)。蛹化直後から全暗黒及び全照明(LL)に保つと、どちらの場合もばらついて羽化した(図4-E、F)。以上のことから、幼虫期の条件によって羽化時刻は決定されず、蛹期の条件によって決まることがわかった。

(2) 不休眠蛹と休眠蛹の羽化時刻

蛹が不休眠か休眠かによって行動時刻が変化することは、アメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* で知られている(Hirai 1969, 1972; Hidaka, 1972)。そこで、光周期及び温度周期の下での不休眠蛹と休眠蛹の羽化時刻の相違を調べた。20°C、12L:12Dにおいて、L-on近辺に羽化のピークが見られたが、やや休眠蛹の方が早まる傾向が見られ、明から暗(L-off)の時刻を基準にすると、不休眠蛹は12.8±3.33時間(図5-A)、休眠蛹は11.3±2.98時間であった(図5-B)。温度周期においても同様で、温度低下を基準にすると、不休眠蛹は11.5±2.00時間(図5-C)、休眠蛹は10.0±2.05時間となり、休眠蛹の方がやや早くなった(図5-D)。25°Cで、いろいろ

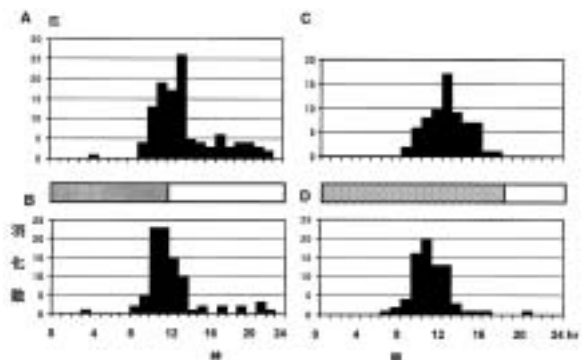


図5 20°Cで12L:12Dでの不休眠蛹(A)と休眠蛹(B)、温度周期(20:25°C C6hr:18hr)で全暗黒での不休眠蛹(C)と休眠蛹(D)の羽化時刻 (1993年実験)。
 明暗・温度の表示の説明は図4を参照。

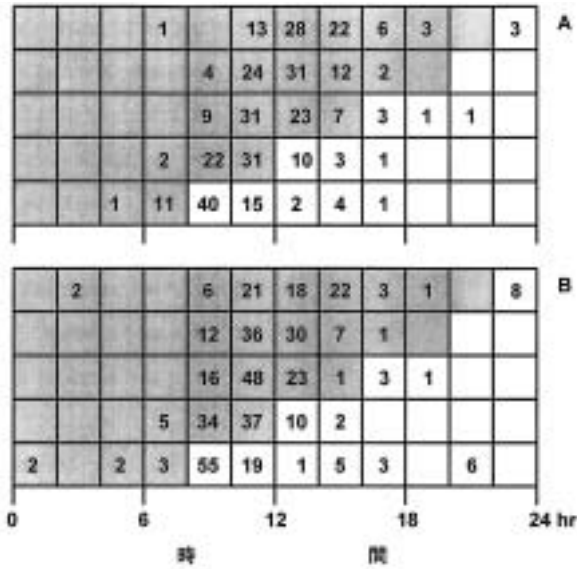


図6 25°C、いろいろな光周期の下での不休眠蛹 (A) と休眠蛹 (B) の羽化時刻 (1993年実験)。明暗表示の説明は図4を参照。

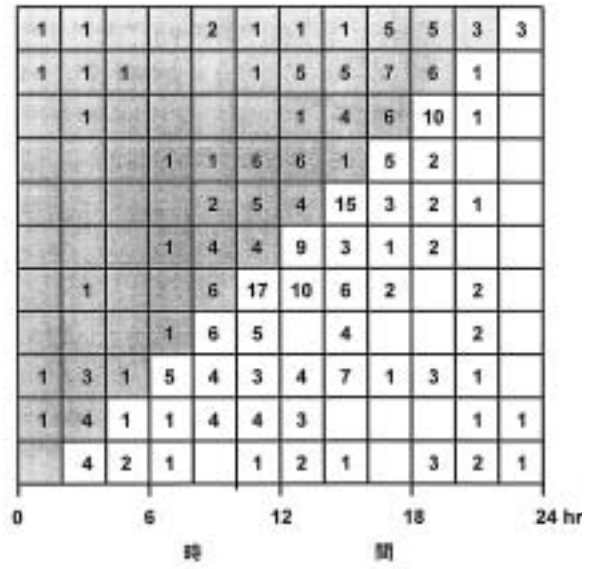


図8 25°Cでいろいろな光周期における羽化パターン (1981年実験)。明暗表示の説明は図4を参照。

な光周期の下での結果を比較すると、16L : 8Dではほとんど同じであったが、それ以外の光周期では、休眠蛹のほうが若干早まる傾向が見られた (図6)。

(3) 光周期の影響

30°C、25°C、20°C及び15°Cで、12L : 12Dの光周期の下で羽化時刻を調べた。温度が高い方がL-on前の羽化数が多い傾向はあるが、どの温度レベルにおいてもL-on前後に羽化が集中したことから、光周期に同調して羽化時刻が決まることがわかった (図7)。そこで25°C、20°C及び15°Cにおいて、明期及び暗期の長さを変える、すなわち2L : 22D ~ 22L : 2Dのいろいろな光周期の下で羽化時刻を調べたところ、温度レベルによって集中の程度は若干異なったが、どの温度においてもほぼ同様の傾向を示した。25°Cにおいて、L-on後の2時間以内に羽化の集中が見られたが、18時間より明期が長くなる

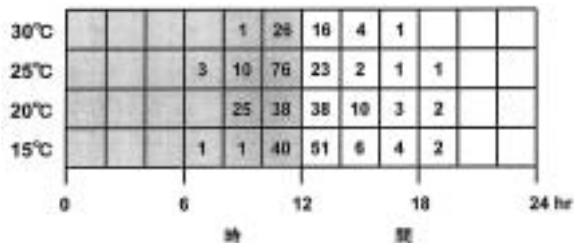


図7 いろいろな温度レベルにおける12L : 12Dでの羽化パターン (1981年実験)。明暗表示の説明は図4を参照。

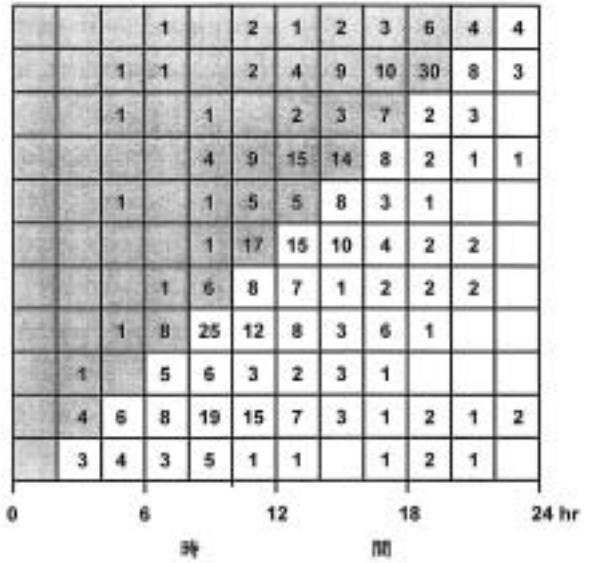


図9 20°Cでいろいろな光周期における羽化パターン (1981年実験)。明暗表示の説明は図4を参照。

と、羽化のばらつきが大きくなり、明確なピークが見られなかった (図8)。また明期が4時間より短くなると、L-on前の4時間前後に羽化の集中が見られた。20°C、15°Cにおいて、明期が12~18時間ではL-on後2~4時間以内に羽化の集中が見られ、明期が20時間ではL-on後6時間前後に羽化の集中が見られた (図9、10)。明期が8時間より短くなると、L-on前の2~4時間に羽化が集中する傾向を示し、明期の長さが12時間より短くなるほど暗期

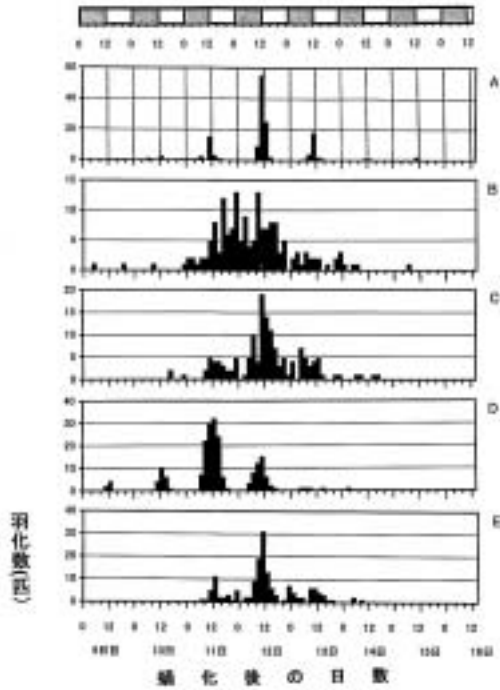


図14 25°C、12L : 12DからDDへの移行 (1992年・1993年実験)。
A : 12L : 12D。B : 3日目。C : 6日目。
D : 8日目。E : 9日目。

の集中が見られるようになった (図14-C)。8日目及び9日目では、その傾向がもっとも明確になり、羽化ピークの間隔が約24時間で、サーカディアンリズムの関与が認められた (図14-D、E)。LLへの移行では、9日目に移しても羽化リズムの持続は認められなかった (図15-B、C、D)。

次に、温度周期 (25°C : 20°C、各12時間) を与えた後に恒常条件に移行した。まず光条件がDDの場合であるが、蛹化後4日目及び5日目では、約24時間の間隔で羽化のピークが出現しているようであるが明確ではなかった (図16-BC)。6日目以降に25°C恒温に移行すると、羽化ピークが約24時間の周期で持続した (図16-DEF)。20°C恒温に移行すると、8日目以前では羽化のリズム性は見られなかったが (図17-BCD)、9日目及び10日目の移行では約24時間の間隔で羽化のピークが持続した (図17-EF)。光条件がLLにおいて温度周期から恒常条件に移行すると、25°C及び20°Cのどちらの場合も8日目以前に移されると羽化リズムの持続は認められなかったが (図18-BCD、図19-BCD)、11日目に移されると約24時間の周期で羽化リズムの持続がした (図18-E、図19-E)。

光や温度の単一信号が、羽化時刻を決定するかどうかを調べた。25°CでLLからDDに移行する、すなわちL-off単一信号を与えると、蛹化後9日目 (羽

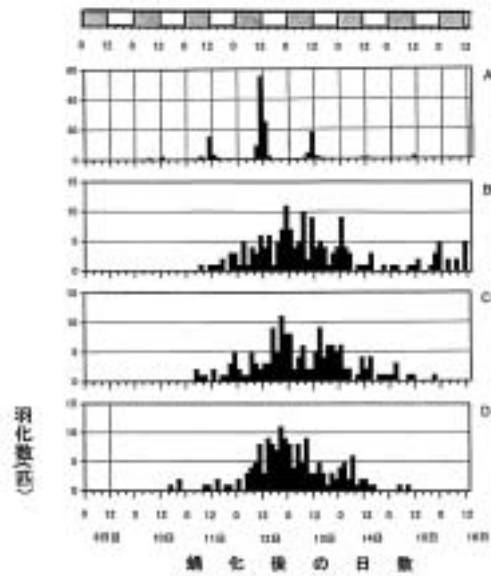


図15 25°C、12L : 12DからLLへの移行 (1992年・1993年実験)。
A : 12L : 12D。B : 3日目。C : 6日目。
D : 9日目。

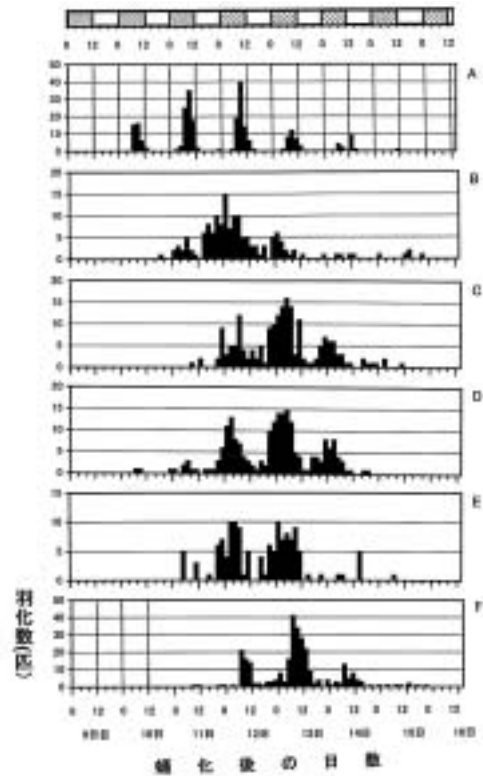


図16 DD、温度周期 (25°C : 20°C、各12時間) から25°C恒温への移行 (1992年・1993年実験)。
A : 25°C : 20°C。B : 4日目。C : 5日目。
D : 6日目。E : 7日目。F : 10日目。

化開始の16時間以上前) までは羽化ピークが約24時間の周期で持続した (図20-ABC)。個体群として

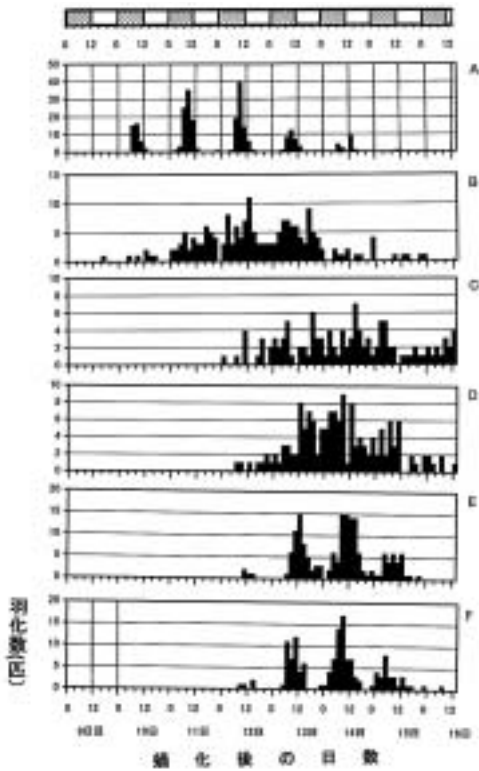


図17 DD、温度周期 (25℃ : 20℃、各12時間) から20℃恒温への移行 (1992年・1993年実験)。
A : 25℃ : 20℃。B : 4日目。C : 6日目。
D : 8日目。E : 9日目。F : 10日目。

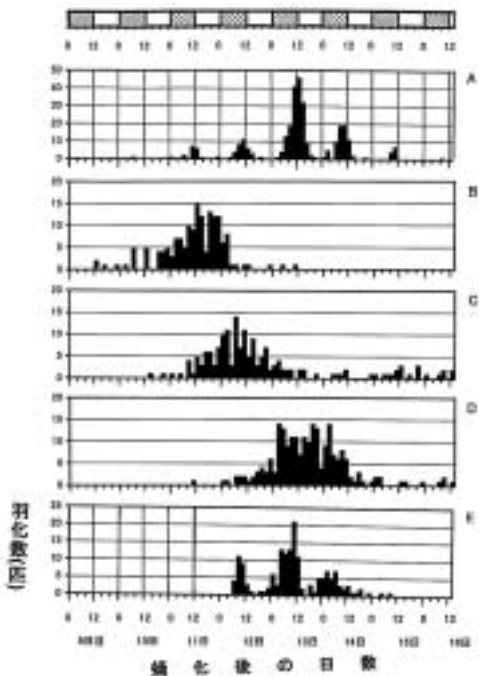


図18 LL、温度周期 (25℃ : 20℃、各12時間) から25℃恒温への移行 (1992年・1993年実験)。
A : 25℃ : 20℃。B : 3日目。C : 6日目。
D : 8日目。E : 11日目。

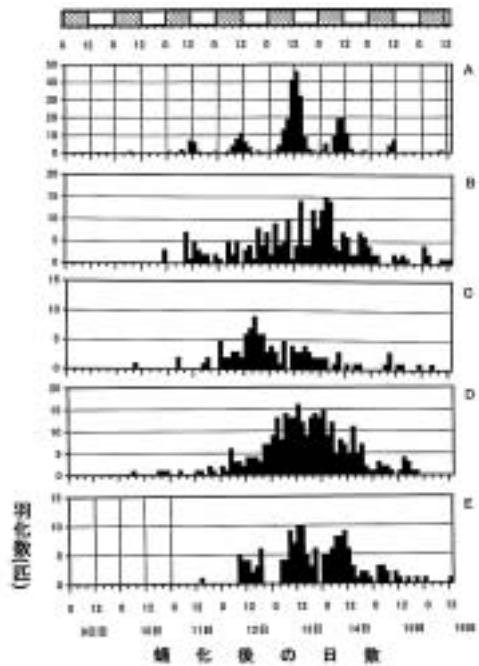


図19 LL、温度周期 (25℃ : 20℃、各12時間) から20℃恒温への移行 (1992年・1993年実験)。
A : 25℃ : 20℃。B : 4日目。C : 7日目。
D : 8日目。E : 11日目。

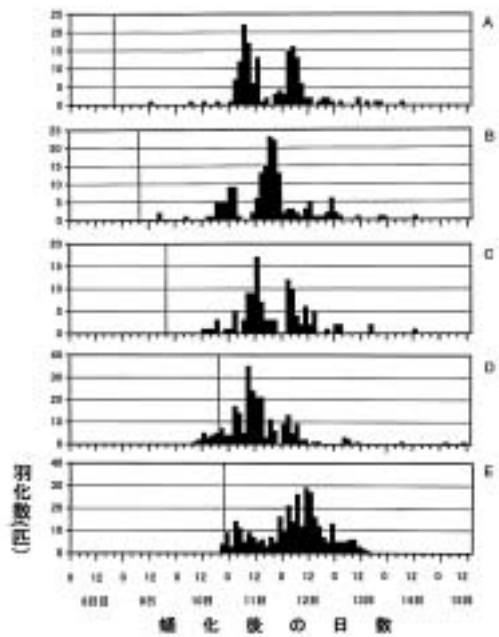


図20 羽化時刻に対する単一記号の影響 (1990年実験)。
A~D : 25℃、LLからDDへの移行。
E : LL、25℃から20℃への移行。
A : 8日目20 : 00。B : 9日目8 : 00。
C : 9日目20 : 00。D : 10日目20 : 00。
E : 10日目22 : 00。

体表からの水分の蒸散の危険を防ぐのに最も適しているといえる。ヒメギス *Eobina engelhardti subtropica* (Arai, 1977) やキリギリス *Gampsocleis buergeri* (Arai, 1979c)、ウリハムシモドキ (新井, 1987)、タイワンエンマコオロギ *Teleogryllus occipitalis* (新井, 1998d) のふ化、ショウジョウバエの羽化 (Pittendrigh, 1954) など夜明け前後で、同じ理由によるものと考えられる。アメリカシロヒトリ (Hirai, 1969) やヨトウガ (新井, 未発表) の羽化は日没前後であり、ヘイケボタル *Luciola lateralis* (新井・松下, 2005) のふ化は日没から夜の前半に見られるが、アメリカシロヒトリやヨトウガではその後の交尾行動との関係、ヘイケボタルではふ化後すぐに水中に移動する行動との関係などが、湿度より強い時刻決定の要因として強く働くためであると考えられる。ミカンコミバエ (新井, 1975) やウリキンウバ *Phytometra peponis* (佐々木, 1975) のふ化は環境周期に同調せず、温度依存的に決められている。おそらく天敵や湿度変動などの危険に遭遇しにくい果実内の産卵であることが、その理由であろうと考えられる。

環境周期に同調し、恒常条件で羽化の周期性が持続するが、そのリズム性の発現は発育過程のどの時期であろうか。ショウジョウバエの羽化は、蛹期のどの時期にL-off信号が与えられても有効に作用し (Skopic and Pittendrigh, 1967)、ワタアカミムシ *Pectinophora gossypiella* のふ化では卵の胚発生の中期後に信号が与えられることによって自律振動リズムが始動した (Minis and Pittendrigh, 1968)。ミカンコミバエの幼虫のとび出し行動や羽化はサーカディアンリズムに支配されていると考えられ、幼虫のとび出し行動は幼虫期、羽化は蛹期の後半に光や温度の信号が与えられることによって測時系が始動すると考えられている (新井, 1976ab)。タマネギバエの羽化時刻は幼虫期の環境条件では決まらず、蛹期の後半に決定されている。ヒメギスやキリギリスのふ化ではリズムの持続性はみられなかったが、ふ化行動が生じる約24時間前以後に光や温度の周期又はL-offや温度低下の単一信号が与えられることによって始動する測時系の存在が示された (Arai, 1979abc)。このように、種や行動によって発育過程における光または温度の信号にたいする反応性が異なっている。これらの結果から、信号が与えられた時点において、行動リズムを支配している振動体が未分化なのか、環境リズムとの連携が不備なのか、時計と無関係なのかという可能性が考えられ、振動体が未分化である可能性が最も妥当であるとしている (Saunders, 1977)。

温度周期がLL条件下で与えられるか、DD条件下で与えられるか、すなわち温度周期条件下での光の

存否が、行動時刻に影響することが報告されている。ヒメクサキリ *Homorocoryphus jezoensis* (Arai, 1998b) のふ化、ミカンコミバエの幼虫のとび出し行動 (新井, 1976a) や羽化 (新井, 1976b) などのように光の存否によって変化しない種もあるが、ヒメギス (Arai, 1976b) やキリギリス (Arai, 1979c) のふ化時刻は、光の存否によって異なり、照度の程度によってもふ化パターンが変化することもヒメギスで報告されている (Arai, 1997)。また最高温度と最低温度の間が漸次的に変化する温度周期においても、DDとLLで行動時刻が変化することがショウジョウバエ (Bruce, 1960) やヒメギス (新井, 未発表) で知られている。タマネギバエの場合は、DDでもLLでもほぼ同様の結果を示したが、詳細に見ると高温相と低温相の温度レベルによって若干異なった (図11, 12)。このことは、タマネギバエの羽化の測時系の進行速度や光感受性が光の存否や光の強さなどの影響を受ける可能性を示唆しており、照度や光の波長の変化や漸次的に変動する温度周期などの実験によって、タマネギバエの測時機構の解明の糸口が得られるのではないかと考えられる。運動や活動リズムがDDでもLLでも持続することはよく知られており、周期長が光条件で異なることも、多くの報告がある (Saunders, 1977, 2002)。DDとLLとで周期の長さが規則的に異なることは「Aschoffの法則」として知られており、夜行性の生物ではLLよりDDにおいて周期の長さが長く、昼行性ではその逆になり、また照度が高くなると、夜行性の生物では周期長が長くなり、昼行性では短くなる (Aschoff, 1960)。昆虫では、マデレゴキブリ (Roberts, 1960) やイエコオロギ *Acheta domesticus* (Nowolski and Patton, 1963)、コクヌストモドキ *Tenebrio molitor* (Lohmann, 1964) などの活動性がこの法則にあてはまる。しかしこの法則は、魚類や鳥類にはよくあてはまるが、節足動物や哺乳類では例外が多いことが報告されている (Aschoff, 1979)。

タマネギバエの羽化時刻は、光周期や温度周期のそれぞれの条件によって設定された。それらの周期条件を組み合わせると、どちらの周期により依存的に羽化時刻が設定されるかは、その位相関係によって異なった。低温相中にL-onが与えられた場合、温度低下とL-on又は温度上昇とL-onが与えられる時間差が小さいとL-on前後に羽化が集中した (図22)。また高温相中にL-onが与えられる処理、すなわち暗期中に温度上昇が与えられると、温度上昇近辺に羽化が集中した。しかし低温相の中間にL-onが与えられると、温度上昇前に羽化のピークが出現するものの、その前の時間帯にもかなりの羽化がみられ、低温相の明期中にばらついて羽化した。

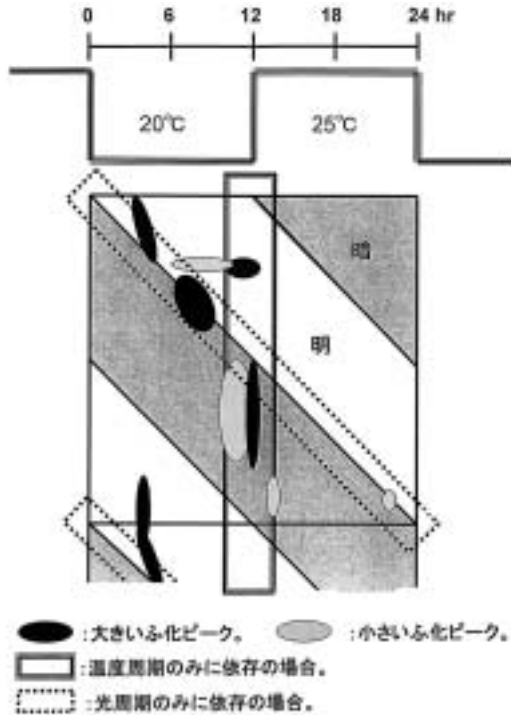


図22 温度周期と明暗周期の組み合わせ条件下での羽化パターンの模式図。

高温相の中間にL-onが与えられると、温度上昇近辺とL-on後の2ヵ所に羽化のピークが見られた。このことから、温度周期のほうが光周期よりも同調効果が強いと考えられるが、同調効果の強弱が位相の程度によって若干異なるようである。ショウジョウバエの羽化では、明暗周期のほうが温度周期より同調効果が強いと考えられている (Pittendrigh, 1958)。ミカンコミバエでは温度周期に依存して羽化時刻が決まっており (新井, 1976b)、ヒメクサキリでは主に明暗周期に同調してふ化した (Arai, 1998c)。ヨトウガの羽化では、温度周期における高温相と低温相の温度差によって明暗又は温度の周期条件への同調効果が異なることがわかってきた (新井, 未発表)。ヒメギスのふ化では、明暗周期の同調効果が強いが、位相関係によってふ化がばらつき、温度周期における高温相と低温相の温度差及びそれぞれの長さ、明暗周期の明暗の長さの相違により、明暗又は温度の周期への同調における依存度が異なっており、ヨトウガの結果と同様、単純な反応ではないことがわかってきている (新井, 1985, 未発表)。特にヒメギスにおける温度周期と光周期を組み合わせた場合の位相関係によって、ふ化時刻のみならずふ化率 (死亡率) が異なることがわかっており、胚子の発生過程における生理的な経過も環境周期の影響を受けることが示唆された。

羽化数の計測は、1976~1991年は肉眼、1992年以

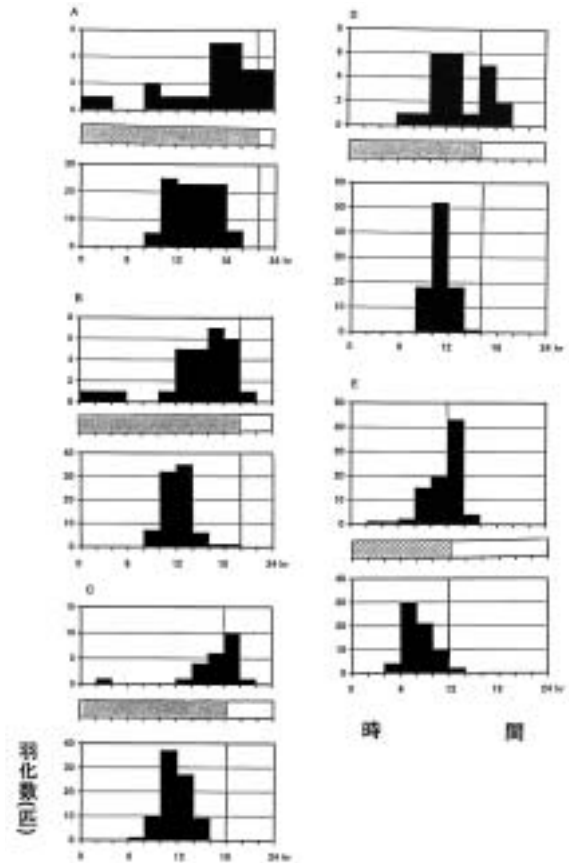


図23 肉眼 (1981年実験) と自記記録 (1993年実験) による羽化時刻の相違 (不休眠蛹)。
 A : 25°C、2L : 22D。 B : 4L : 20D。
 C : 6L : 18D。 D : 8L : 16D。
 E : DD、25°C : 20°C (12時間)。
 上図 : 肉眼。 下図 : 自記記録。

降は赤外線センサーによる自記記録装置で実施された。1981年の肉眼による結果と1993年の自記記録による結果において、羽化のピークやパターンが異なっている (図23)。肉眼における結果は、明期が短くなるに従いL-offから羽化のピークまでの時間が長くなり (図23-ABC上図)、8L : 16Dでは、L-off から約12時間近辺及びL-on後2時間以内の2ヵ所に羽化のピークが出現した (図23-D上図)。しかし自記記録の結果において、2L : 22Dでは羽化のばらつきが大きく、L-offから羽化のピークまでの時間がやや遅くなったが、それ以外の処理ではL-off後12時間前後に羽化のピークが出現した (図23-ABCD下図)。25°Cと30°Cにおけるいろいろな光周期の下における自記記録の結果を見ると、25°Cで羽化がやや早まる傾向が見られたものの、光周期に対する羽化パターンは同様の傾向を示した (図24)。明期が12時間の処理では、L-off後10時間前後、それより明期が短くなると12時間前後に羽化のピー

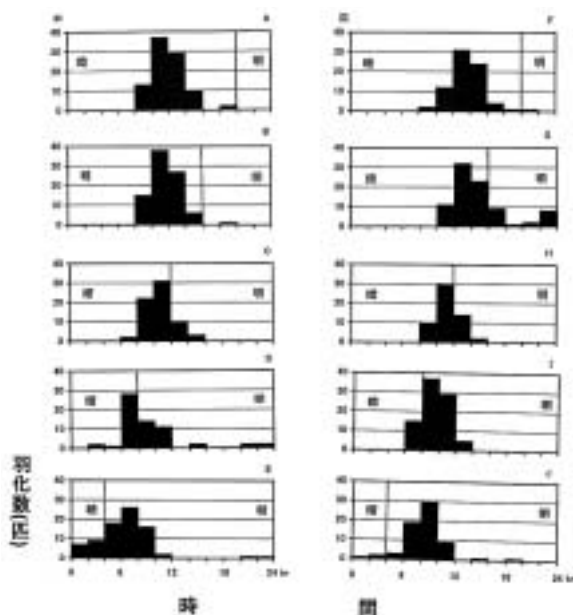


図24 自記記録による羽化時刻 (1993年実験)。
 A~E: 25°C。F~J: 30°C。A・F: 4L: 20D。
 B・G: 8L: 16D。C・H: 12L: 12D。
 D・I: 16L: 8D。E・J: 20L: 4D。
 明: 明期。暗: 暗期。

クが出現しており (図24-ABCFGH)、肉眼の結果と異なっている (図8、9、10)。明期がそれより長い場合、明期が長くなるほどL-offから羽化までの時間が短くなり (図24-DEIJ)、明期が12時間より長い場合は、肉眼と自記記録の場合がほぼ同様の結果を示した (図8、9、10)。明期の短い処理における相違の原因として、①移動処理の齟齬、②肉眼による計測の齟齬、③暗期中における2時間毎の観察に使用した赤外線の影響、④実験室内の累代飼育によるタマネギバエの性質の変性などが考えられる。自記記録装置の故障やシステムの不備も考えられるが、同様の結果が繰り返し得られていることから、自記記録による結果は正しいであろう。①②について、2時間毎の移動や調査時間の割り当ては、複数の人間によってランダムになされており、複数回の実験結果がほぼ同様であり、明期が短い処理のみで異なっていることから、人為的なミスは考え難い。③についてであるが、暗期中の計測が数秒の非常に短い時間であること、赤色フィルターを用い、かつ照度を低くして計測したことから、2時間毎の観察が羽化時刻に影響しないと考えているが、全く影響しなかったとは断定できない。しかし、1日最大12回の2時間毎の照射が羽化時刻に影響したとするなら、羽化のピークは形成されずにばらついて羽化するのではないかと考えられる。また実験シリーズによってその結果が異なるのではないかと考えられる。暗期中

に特別な光感受ゲートが存在するとすれば、赤色光の影響を完全に排除できないが、それでも明期の短い周期条件下のみで異なったことの説明はつかない。明暗周期からDDへの移行や (図14)、DDでの温度周期から恒常条件への移行においても (図16、17、20)、2時間毎の赤色光の影響が見られないことから、赤色光は影響しないのではないかと考えている。ではいったい何が原因なのであろうか。④に述べるように、累代飼育による性質の変化も一つの可能性として考えられ、休眠との関連において明らかにしたいと考えている。

5 摘要

タマネギバエ *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) は、明暗周期や温度周期に同調して羽化し、蛹期の条件によって羽化時刻が決定された。光周期条件下において、明期が4~16時間では、暗から明 (L-on) 近辺に羽化のピークが見られるが、明期がそれより長くなると、L-on後4~8時間に羽化が集中した。明期が10時間より短い処理において、赤外線センサー (竹中電子工業) を用いた観察では、明から暗 (L-off) 後の10~16時間に羽化が集中しており、実験時期と観察方法でやや異なった。温度周期 (高温相: 低温相、各12時間) 条件下では、全照明 (LL) 及び全暗黒 (DD) のどちらの場合でも温度上昇近辺に羽化が集中した。高温相が6時間又は12時間では、温度低下後10~14時間に羽化が集中し、18時間では、温度低下後2~6時間に羽化のピークが出現した。

周期条件から恒常条件に移行すると、明暗周期からLLへの移行以外の処理において約24時間の周期で羽化リズムが持続し、L-off単一信号によっても羽化時刻が決定され、羽化リズムは約24時間の周期で持続したことから、サーカディアンリズムの関与が示唆された。恒常条件の温度が25°Cでも20°Cでもその周期の長さは変わらないことから、温度補償性が示された。

光周期と温度周期をいろいろな位相で組み合わせると、温度周期の同調効果がやや強いと考えられるが、どちらかの周期のみに依存して羽化するのではなく、位相のずれによって両方の周期が関与していると考えられる。

6 引用文献

- 旭川清一 1953 たまねぎばえに対するBHCの防除効果試験 北日本病虫研報 4: 188-189.
 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 日本応用動物昆虫学会誌 19: 253-259.
 新井哲夫 1976a 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 日本応用動物昆虫学会誌 20:9-14.
- 新井哲夫 1976b ミカンコミバエの羽化の日周期性に対する温度と光と周期の影響 日本応用動物昆虫学会誌 20:69-76.
- Arai, T. 1977 Effects of the daily cycles of light and temperature on hatchability and hatching time in *Metrioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). *KONTYU* 45:107-120.
- Arai, T. 1979a Effects of light-on and light-off on the hatching time in *Metrioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). *KONTYU* 47:66-77.
- Arai, T. 1979b Effects of temperature shifts on the hatching time in *Metrioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). *KONTYU* 47:517-529.
- Arai, T. 1979c Effects of daily cycles of light and temperature on the hatching in *Gampsocleis buergeri* de Hann (Orthoptera: Tettigoniidae). *Jap. J. Ecol.* 29:49-55.
- 新井哲夫 1979d ノシメダラメイガの諸行動の日周期性に対する光周期の影響 日本生態学会誌 29:273-279.
- 新井哲夫 1985 ヒメギスのふ化時刻決定機構に関する研究 287pp 博士論文(京都大学)
- 新井哲夫 1987 ウリハムシモドキのふ化時刻 東北昆虫 25:9-11.
- Arai, T. 1994 Photoperiodic time measuring mechanism of egg hatching in the long-hornd grasshopper, *Metrioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). *Ashiya Univ. Ronso 30 yeas Kinen* 1:37-52.
- 新井哲夫 1995 鳴く虫(キリギリスとコオロギ)の光周性 昆虫と自然 30:34-42.
- Arai, T. 1997 Effects of light intensity on the time of egg hatch in *Metrioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). *Jap. J. of Entomol.* 65:696-703.
- Arai, T. 1998a Effects of non-24h photoperiods on the hatching time in *Metrioptera hime* Furukawa (Orthoptera: Tettigoniidae). *Entomol. Science* 1:1-6.
- Arai, T. 1998b Effects of photoperiod and thermoperiod on the hatching rhythm in *Homorocoryphus jezoensis* Matsumura et Shiraki (Orthoptera: Tettigoniidae). *Entomol. Science* 1:491-494.
- Arai, T. 1998c Egg hatching rhythm of *Eobina engelhardti subtropica* Bey-Bienko (Orthoptera: Tettigoniidae) under non-24h thermoperiods. *Entomol. Science* 1:495-501.
- 新井哲夫 1998d タイワンエンマコオロギ *Teleogryllus occipitalis* とカマドコオロギ *Grylloides supplicus* (Orthoptera: Gryllidae) の孵化時刻に対する光周期と温度周期の影響 芦屋大学論叢 29:1-25.
- Arai, T. 1999 Photoperiodic and thermoperiodic control on hatching time in Katydid. *Entomol. Science* 2:641-650.
- 新井哲夫・渡康彦 1982 タマネギバエの羽化時刻 応用動物昆虫学会第26回大会
- Arai, T., Watari, Y., Kitai, T. and Kosaki, Y. 1991 Adult eclosion rhythm in the onion fly, *Hylemia antiqua* (*Delia antiqua*). Sapporo Symposium on Biological Rhythm.
- 新井哲夫・松下吏重 2005 ヘイケボタル *Luciola lateralis* Motschulsky (Coleoptera: Lampyridae) の孵化時刻 山口県立大学生生活科学部研究報告 31:1-6.
- 新井哲夫・盛谷亨・渡邊優 2007 タマネギバエ *Delia antiqua* の羽化自記記録装置の開発 山口県立大学 生活科学部研究報告 32:19-23.
- Aschoff, J. 1960 Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harb. Sympo. Quant. Biol.* 25:11-28.
- Aschoff, J. 1979 Circadian rhythms: Influence of internal and external factors on the period measured in constant conditions. *Z. Tierpsychol.* 49:225-249.
- Bruce, V. G. 1960 environment entrainment of circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 25:29-48.
- Bünning, E. 1973 The physiological clock (3rd English edition) (First published in 1958)
- 千代西尾伊彦・船場益良 1956 種子と殺虫剤の混合によるタマネギバエの防除について(予報) 鳥取農試研報 1:59-61.
- 遠藤和衛 1946 タマネギバエの防除法 北農 12:58-63.
- 遠藤和衛 1951 北海道に於けるタマネギバエとBHCの防除効果試験成績 北日本病中研報 2:65-66.
- Hidaka, T. 1972 Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. XIV. Mating behavior. *Appl. Entomol. Zool.* 7:116-132.
- Hirai, T. 1969 Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. VIII. Experimental studies of the timing mechanism of adult eclosion. *Appl. Entomol. Zool.* 4:42-50.
- Hirai, T. 1972 Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. XIII.

- Temperature drip as a time cue for adult eclosion. *Appl. Entomol. Zool.* 7 : 52-60.
- 本田育郎・山田ゆみ 1983 タマネギバエの化学感覚器と行動 植物防疫 37 : 335-339.
- Honda, I., Ishikawa, Y. and Matsumoto, Y. 1987 Electrophysiological studies on the entennal olfactory cells of the onion fly, *Hylemya antique* Meigen (Diptera: Anthomyiidae). *Appl. Entomol. Zool.* 22 : 417-423.
- 井上寿・佐藤謙 1962 タマネギバエの生態に関する2、3の知見 北日本病中研報 13 : 104.
- 石川幸夫・池庄司敏明・松本義明 1980 タマネギバエの産卵行動制御物質 植物防疫 34 : 199-203.
- Ishikawa, Y., Ikeshoji, T., Matsumoto, Y., Tsutsumi, M. and Mitsui, Y. 1983 Field trapping of the onion and seed-corn flies with baits of fresh and aged onion pulp. *Appl. Entomol. Zool.* 16 : 490-493.
- Ishikawa, Y., Mochizuki, T., Ikeshoji, T. and Matsumoto, Y. 1983 Mass-rearing of the onion and seed-corn flies, *Hylemia antique* and *H. platura* (Diptera: Anthomyiidae), on an artificial diet with antibiotics. *Appl. Entomol. Zool.* 18 : 62-69.
- Ishikawa, Y., Tsukada, S. and Matsumoto, Y. 1987 Effect of temperature and photoperiod on the larval development and diapause induction in the onion fly, *Hylemya antique* Meigen (Diptera: Anthomyiidae). *Appl. Ent. Zool.* 22 : 610-616.
- Ishikawa, Y., Yamashita, T. and Nomura, M. 2000 Characteristics of summer diapause in the onion maggot, *Delia antique* (Diptera: Anthomyiidae). *J. Insect physiol.* 46 : 161-166.
- 加藤静夫 1950 再びタマネギバエとネギハモグリバエの分布について 応用昆虫 6 : 34.
- 加藤静夫 1951 本邦におけるタマネギバエの蔓延と種類鑑別上の要点 防疫時報 22 : 28-35.
- Kayukawa, T. and Ishikawa, Y. 2005 Detection of chill injuries in the pupae of the onion maggot, *Delia antique* (Diptera: Anthomyiidae). *Appl. Ent. Zool.* 40 : 193-198.
- Lohmann, M. 1964 Der einfluss von Beleuchtungsstärke und Temperatur auf die Tagesperische Laufaktivität des Mehlkäfers, *Tenebrio molitor* L. *Z. vergl. Physiol.* 49 : 341-389.
- Maki, Y. F. 1959 Ecology and management of the onion maggot, *Delia antique* in Hyogo Prefecture. *Japan. Agric. Hortic.* 34 : 975-960.
- 牧良忠・山口福男・山下優勝・山本慎二郎 1959a 兵庫県におけるタマネギバエの生態と防除法 農及園 34 : 957-960.
- 牧良忠・山口福男・山下優勝・山本慎二郎 1959b 新農薬のタマネギバエ防除効果について 中国農研 14 : 47-50.
- 松本義明 1967 タネバエ・タマネギバエの飼育法 応動昆中国支部会報 9 : 31-32.
- Matsumoto, Y. and Thornsteinson, A.J. 1967 A simple method for rearing onion maggot, *Hylemia antique* Meig. (Diptera: Anthomyiidae) in the laboratory. *Appl. Ent. Zool.* 2 : 58-59.
- Minis, D. H. and Pittendrigh, C. S. 1968 Circadian oscillation controlling hatching: Its ontogeny during embryogenesis of a moth. *Science* 159 : 534-536.
- Mitsui, A., Kamazawa, S., Takahashi, A., Ikemoto, H., Cao, S. and Arai, T. 1986 Strategy by which nitrogen-fixing unicellular cyanobacteria grow photoautotrophically. *Nature* 323 : 720-722.
- 諸留操・佐藤正・佐藤一二・富樫伝悦 1950 秋田県に於けるタマネギバエに関する調査報告書 秋田農試報告 2 : 1-34.
- 西沢省悟・旭昭男・中村秀子・田原啓士・水谷純也・小幡弥太郎 1971 タマネギバエ圃場に於けるハエ類の誘殺について 北大農報 8 : 102-109.
- 野村健一 1972 土壌害虫の防除技術-その現状と問題点-農及園 47 : 629-634.
- Nomura, M. 2000 Biphasic effect of the low temperature on completion of winter diapause in the onion maggot, *Delia antique*. *J. Insect Physiol.* 46 : 373-377.
- Nomura, M. and Ishikawa, Y. 2001 Dynamic changes in cold hardiness, high-temperature tolerance and trehalose content in the onion maggot, *Delia antique* (Diptera: Anthomyiidae), associated with the summer and winter diapause. *Appl. Ent. Zool.* 36 : 443-449.
- Nowosielski, J. W. and Patton, R. L. 1963 Studies on circadian rhythms of the house cricket, *Gryllus domesticus* L. *J. Insect Physiol.* 9 : 401-410.
- 岡田利承 1965 タマネギバエ幼虫の移動力に関する2・3の実験 北日本病中研報 16 : 71-72.
- Park, C. G. 1990 Seasonal occurrence and summer diapause of the onion maggot, *Delia antique* (Meigen) (Diptera: Anthomyiidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 29 : 230-237.
- Pittendrigh, C. S. 1954 On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. *Proc. Natn. Acad. Sci.* 40 : 1018-1029.
- Roberts, S. K. de F. 1960 Circadian activity in cockroaches. I. The freerunning rhythm in steady-state. *J. cell. Comp. Physiol.* 55 : 99-110.

- 桜井清 1971 植付時の土壌害虫防除対策 今月の農薬 15 : 47-49.
- 佐々木正巳 1975 ウリキンウワバの各发育ステージにおける諸行動の日周性 日本応用動物昆虫学会誌 19 : 35-40.
- Saunders, D.S. 1976 The circadian eclosion rhythm in *Sarcophaga argyrostoma*: some comparisons with the photoperiodic "clock". *J. comp. Physiol.* 110 : 111-133.
- Saunders, D.S. 1977 An introduction to biological rhythms. Blackie and Son Limited United Kingdom.
- Saunders, D.S. 2002 Insect clocks. (Third edition) Elsevier.
- Skopic, S. and Pittendrigh, C. S. 1967 Circadian systems, II. The oscillation in the individual *Drosophila* pupa; its independence of developmental stage. *Proc. N. A. S.* 581 : 1862-1869.
- 手塚浩・佐藤謙 1964a タマネギバエの殺蛹試験について 北日本病中研報 15 : 187-188.
- 手塚浩・佐藤謙 1964b 苗の葉液浸漬処理によるタマネギバエの防除について 北日本病中研報 15 : 188-190.
- 堤正明 1975 タマネギの鱗茎に寄生する双翅目害虫の寄生量ならびに被害 北日本病虫研報 26 : 78.
- 堤正明・三井康 1987 カイロモン利用によるタマネギバエ・タネバエの発消長 北日本病虫研報 38 : 143-145.
- Watari, Y. 2000 Entrainment of circadian locomotor activity rhythm in the onion fly, *Delia antiqua*. 99pp. Doctoral thesis.
- Watari, Y. 2002a Comparison of the circadian eclosion rhythm between non-diapause and diapause pupae in the onion fly, *Delia antiqua*. *J. of Insect Physiol.* 48 : 83-89.
- Watari, Y. 2002b Comparison of the circadian eclosion rhythm between non-diapause and diapause pupae in the onion fly, *Delia antiqua* : the effect of thermoperiod. *J. of Insect Physiol.* 48 : 881-886.
- Watari, Y. and Arai, T. 1997 Effects of photoperiod and aging on locomotor activity rhythms in the onion fly, *Delia antiqua*. *J. Insect Physiol.* 44 : 587-596.
- Watari, Y. and Arai, T. 1998 Effect of DO on locomotor activity rhythm in the onion fly, *Delia antiqua*. *Entomol. Sci.* 1 : 477-483.
- Watari, Y. and Arai, T. 1999 Effect of dim light on locomotor activity rhythm in the onion fly, *Delia antiqua*. *Zool. Sci.* 16 : 603-609.
- Whitfield, G. H. 1986 Overwintering survival of the onion maggot, *Delia antiqua* (Meigen), (Diptera: Anthomyiidae). *J. of the Kansas Entomological Society* 59 : 197-198.
- Yamada, Y., Ishikawa, Y., Ikeshoji, T. and Matsumoto, Y. 1981 Cephalic sensory organs of the onion fly larva, *Hylemia antique* Meigen (Diptera: Anthomyiidae) responsible for host-plant finding. *Appl. Entomol. Zool.* 16 : 121-128.
- 山下幸彦・河越克彦 1956 タマネギバエに関する研究 (1) 土壌埋没深度が羽化に及ぼす影響 九州農研 17 : 115.
- 横尾多美男 1940 朝鮮に於ける蔬菜の主要害虫としての蠅類3種 (Anthomyiidae) の形態と分布について 応動 12 : 187-208.
- 横尾多美男 1941 朝鮮に於ける葱類害虫タマネギバエの生態及び防除法について 応動 13 : 105-117.

