

論文：

## タマネギバエ *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) の 蛹休眠に対する幼虫期の温度・光周期及び蛹期の温度の影響

新井哲夫<sup>(1)</sup>

### Effects of temperature and photoperiod of larval stage and temperature of pupal stage on pupal diapause in the onion fly, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae)

ARAI Tetsuo<sup>(1)</sup>

#### Abstract

The onion fly, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) spends hot summers and cold winters in the pupal stage. Pupal diapause is determined by the temperature and photoperiod of the larval stage and the temperature of the pupal stage.

When the larvae were reared under various photoperiods at 25°C and the pupae were kept at 25°C after pupation, the rate of diapause tended to be slightly lower in photoperiods longer than 13 h in the light period. When the larvae and pupae were kept at 20°C, the rate of diapause was 80% or more in photoperiods with a light period shorter than 13 h. However, the rate of diapause gradually decreased during longer photoperiods, and when the light periods were longer than 16 h, it decreased to approximately 25%.

The larvae were reared under light-dark conditions (12 h light: 12 h darkness) (LD 12: 12), 14: 10, 18: 6, and 24: 0 at 30, 25, and 20°C and the pupae were kept in continuous darkness (DD) at 30, 25, 20, and 15°C. When the larvae were reared at 30 and 25°C and the pupae were kept at 25°C, the rate of diapause was 15% or less regardless of the photoperiod. When the pupae were kept at 30 and 20°C, the rate of diapause was 50–75% and almost 100% at 15°C. When the larvae were reared under LD 14: 10, 16: 8, and 24: 0 at 20°C and the pupae were kept at 25°C, the rate of diapause was 15% or less. The rate of diapause the pupal temperature of 30°C was 50–75%, at 20°C was 30–65%, and at 15°C was almost 100%. When the larvae were reared under LD 12: 12 at 20°C, the rate of diapause at pupal temperature of 30°C was 50–75%, at 25°C was approximately 55%, and it was almost 100% at 15°C.

When the larvae were reared under LD 12: 12 at 20°C and the pupae were kept for 4 weeks under DD at 20°C after pupation. And the pupae were transferred from 20°C to 7°C and then kept for 10, and 15 weeks at 7°C and then transferred to 25°C. When the pupae were kept for 10 weeks at 7°C, adult emergence was concentrated the 11th day (the 109th day after pupation) after transition to 25°C, and on the 10th day (the 143th day). This indicates that diapause was broken by low temperatures (7°C). When pupae were kept under DD at 20°C after pupation, adult emergence started around 50 days after pupation and continued for more than 50 days thereafter. No concentration of emergence was observed even when the temperature was changed to 7°C after the emergence adults. This indicates that diapause was broken at 20°C.

The larvae were reared under continuous light at 15°C and the pupae were kept under DD at 7°C after pupation and transferred to 25°C. When the pupae were kept at 7°C for 1 to 20 weeks, the longer the period of 7°C, the shorter the period from the transition to 25°C adult emergence. Adult emergence was concentrated when the 7°C period was 11 weeks or more, and the tendency was more pronounced as the 7°C period increased.

When the larvae were reared under LD 12: 12 at 30 and 25°C and the pupae were kept under DD at 30, 25, 20, and 15°C, the rates of diapause were compared in 1981 and 2005. When the rates of diapause when the larvae were reared at 20°C, was compared between 1981, 2005, and 2006. When the larvae were reared at 30 and 25°C, the rate of diapause was lower in 1981 than in 2005, regardless of the temperature of the pupae. However, when the larvae were reared at 20°C, the rate of diapause was higher in 1981 than in 2005 and 2006, regardless of pupal temperature. These results indicated that many years of successive rearing influenced pupal diapause decisions. The most interesting finding was that in many years of successive rearing, the selective pressure for diapause changed with the rearing temperature of the larvae. This elucidation will be clarified by through genetic analysis in the future.

Key words: *Delia antiqua*, diapause decision factor, larval rearing photoperiod, pupal diapause, pupae holding temperature  
キーワード：タマネギバエ、休眠決定要因、幼虫飼育光周期、蛹休眠、蛹保持温度

(1) 元 山口県立大学生活科学部生活環境学科環境生態学研究室・共通教育機構教授  
562-0005 大阪府箕面市新稲5-20-31  
Niina 5-20-31, Minoo City, Osaka Prefecture, 562-0005 Japan

## 緒 論

タマネギバエ *Delia antiqua* は、ヨーロッパから北アメリカなどの北半球に分布する。日本列島における分布は、北海道から本州・九州であるが、特に北海道で広く生息し、本州以南では非常に少なく、近年関西以西における発生は報告されていない(加藤, 1998)。タマネギや長ネギを加害する害虫で、北海道では年2~3回、暖地では、春秋それぞれ2回ずつの4回発生し、土中において蛹態で越冬する(梅谷・岡田, 2003; 横浜防疫所, 2015)。また、夏季において、に都度が低下し、夏眠することが報告されている(Park, 1990; 大井田, 2014)。

タマネギバエの幼虫期の温度と光周期が蛹の休眠誘導に影響し(Ishikawa et al., 1987)、蛹の夏休眠の誘導の主要因は温度であり(Ishikawa et al., 2000)、冬休眠の完了における低温の影響は、蛹期の低温レベルにより感度が異なり(Ishikawa, 2000)、蛹の冬休眠及び夏休眠の覚醒には、蛹期の温度・日長や水分との接触が影響することが報告されている(Nomura and Ishikawa, 2001; 野村, 2001)。タマネギバエの蛹休眠に対する幼虫期の温度・光周期の影響及び蛹期の温度の影響を詳細に調べ、温暖化に伴う分布や生態への影響について検討した。

## 材料及び方法

**供試虫:** 実験に供試したタマネギバエは、1967~68年北海道札幌市で採集され、以後北海道農業試験場の実験室で累代飼育され個体群で、1975年・1980年に北海道農業試験場から譲り受け、以後2007年まで、弘前大学農学部昆虫学研究室、芦屋大学教育学部生命工学研究室、山口県立大学環境生態学研究室で累代飼育された。

**飼育方法:** 成虫は、一辺30cmのアルミ製の網ケージで飼育した。餌は、酵母・砂糖・水を与えた。卵は、直径9cmの容器内の湿らせた砂の上にタマネギの切片をおき、採卵した。卵の多くは、タマネギ上に産卵した。累代飼育及び蛹の低温処理の実験では、直径13cm・高さ7cmのポットにろ紙を敷き、タマネギの切片を置いて卵を接種した。その他の実験では、直径7cm・高さ4cmのポットを使用した。ふ化した幼虫は、タマネギに食い入り、幼虫の成長に合わせてタマネギを適宜追加した。蛹化は、累代飼育及び低温処理の

実験では、老熟幼虫を餌とともに湿らせた砂の上に移して蛹化させた。実験では、ポットのろ紙上に蛹化させた。累代飼育は、幼虫を20℃・LD 12:12(12時間明:12時間暗)(休眠蛹)又はLD 16:8(不休眠蛹)で飼育し、休眠蛹は、蛹化後7℃に移し、低温処理をした。不休眠蛹は、25℃・全照明(LL)に保った。成虫は、25~27℃・LLの下で飼育し、採卵した。蛹の休眠に対する不作為の選択を避けるため、不休眠蛹と休眠蛹から羽化した成虫を適宜まぜて累代飼育した。

**実験:** 供試虫は、弘前大学農学部昆虫学研究室(1975年~1987年)、芦屋大学教育学部生命工学研究室(1987年~2003年)、山口県立大学環境生態学研究室(2003年~2007年)において累代飼育された。図1~7の実験は、1981年~1987年に実施し、図8~12は1987年~2001年、図13~16は2005年~2006年に実施した。いろいろな条件で幼虫を飼育し、蛹化後24時間以内の蛹をシャーレ内の湿らせたろ紙上に保ち、いろいろな温度で全暗黒(DD)の恒温器に移し、24時間毎に羽化数を計測した。

**温度・光周期:** 温度は、恒温器(日本医化器械K.K.、三菱K.K.)で調節し、光源は10ワットの白色蛍光灯を用い、光周期はタイマーで調節した。

## 結 果

### 1 蛹休眠に対する幼虫期の光周期の影響

タマネギバエは、蛹で休眠する。そこでまず、幼虫期の光周期の影響を詳細に調べるため、25℃でいろいろな光周期の下で幼虫を飼育し、蛹を25℃・

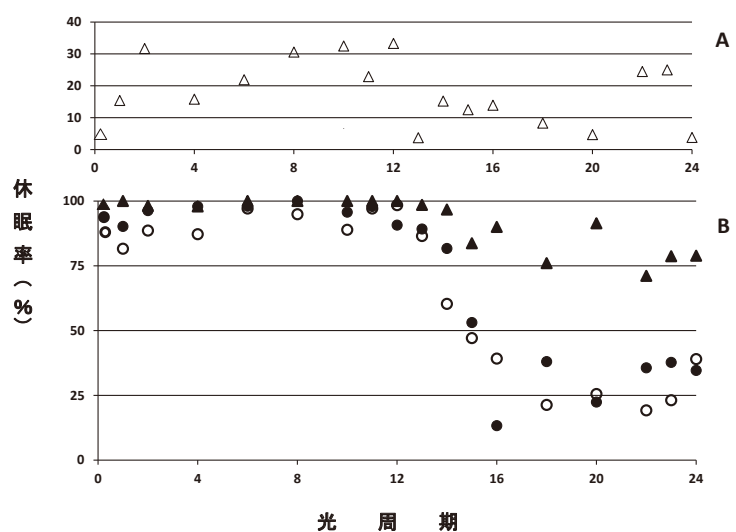


図1 タマネギバエの蛹休眠に対する幼虫期の温度と光周期及び蛹期の温度の影響  
 A: 幼虫25℃いろいろな光周期・蛹25℃全暗黒  
 B: 幼虫20℃いろいろな光周期・蛹20℃全暗黒  
 A: 蛹化後15日目までを不休眠(△)  
 B: 蛹化後15日目までを不休眠(▲)・20日目までを不休眠(●1回目、○2回目)

DDに保ち、休眠率を調べた。蛹期間が15日までの不休眠とした場合、蛹の休眠率に対する幼虫期の光周期の影響は、明確ではないが、明期が13時間より短い光周期で18~33%、長い光周期で10%前後と、長い光周期において休眠率が若干低くなる傾向がみられた(図1A)。20℃のいろいろな光周期の下で幼虫を飼育し、蛹を20℃・DDに保った。15日までの不休眠とした場合、明期が13時間より短い光周期における休眠率は90%以上であったが、明期が15時間より長い光周期では80%前後で、若干低下した(図1B:▲)。20日までを不休眠とした場合、明期が13時間より短い光周期において、休眠率は90%前後であったが、明期が14時間より長くなると徐々に低下し、16時間より長い光周期では、25%前後であった(図1B:●・○)。臨海日長は、明期が13.5時間近辺と考えられる。

## 2 蛹休眠に対する幼虫期の温度と光周期及び蛹期の温度の影響

蛹休眠は、幼虫期の温度・光周期及び蛹期の温度に影響されることがわかった。そこで幼虫を、30℃・25℃・20℃で、LD 12:12・14:10・16:8・24:0の光周期の下で飼育し、蛹化24時間以内に蛹を30℃・25℃・20℃・15℃のDDに保ち、蛹期間を計測した(実験デザインI)。

幼虫を30℃で飼育した場合の蛹期間は、幼虫期の光周期及び蛹の温度に関わらず、蛹の温度が25℃で最も短く、それより温度が高くて低くても若干長くなり、幼虫期の光周期及び蛹の温度に関わらず、蛹期間はほぼ同じ程度であった(図2A)。幼虫を25℃、LD 14:10・16:8・24:0で飼育した場合の蛹期間は、蛹の温度が25℃で最も短く、それより温度が高くて低くても若干長くなり、幼虫期の光周期及び蛹の温度に関わらず、蛹期間はほぼ同じ程度であった(図2B;点線・破線・実線)。幼虫が25℃、LD 12:12で飼育された場合は、蛹の温度が25℃で最も短く、30℃・20℃で若干長くなった。蛹の温度

実験デザインI		幼虫飼育条件	蛹
30℃	LD 12:12	30・25・20・15℃	
	14:10	同上	
	16:8	同上	
	24:0	同上	
25℃	同上	同上	
20℃	同上	同上	

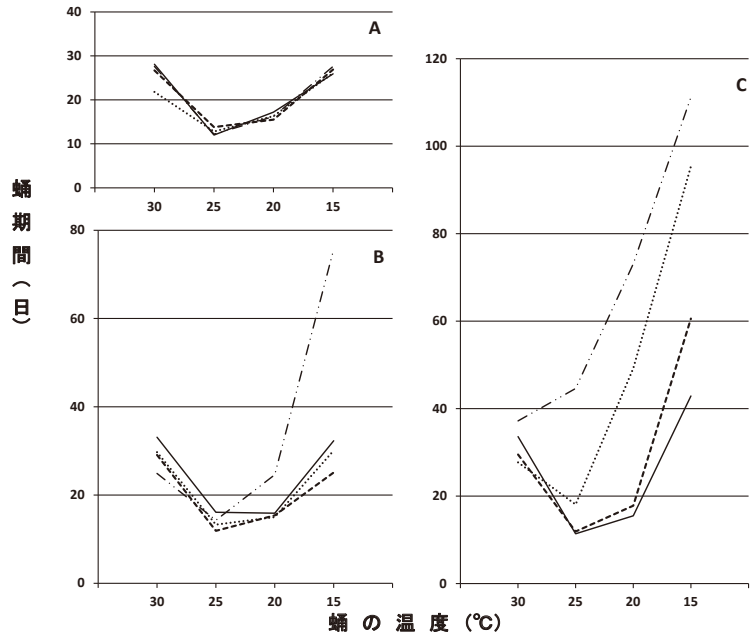


図2 タマネギバエの蛹期間に対する幼虫期の温度と光周期及び蛹期の温度の影響  
A: 幼虫飼育温度30℃ B: 幼虫飼育温度25℃ C: 幼虫飼育温度20℃  
幼虫飼育光周期: LD 12:12(二点鎖線)・LD 14:10(点線)・LD 16:8(破線)・LD 24:0(実線)

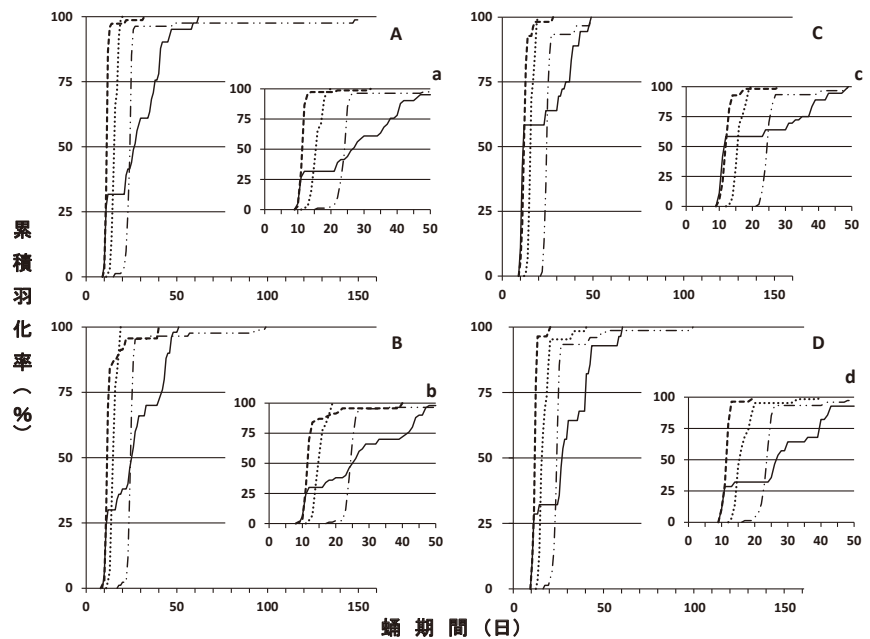


図3 タマネギバエの累積羽化率に対する幼虫期の温度(30℃)と光周期及び蛹期の温度の影響  
Aa: 幼虫期30℃ LD12:12 Bb: 幼虫期30℃ LD14:10 Cc: 幼虫期30℃ LD16:8 Dd: 幼虫期30℃ LD24:0  
abcd: 蛹期間50日までの拡大図 蛹の温度: 30℃(実線) 25℃(破線) 20℃(点線) 15℃(二点鎖線)

が15℃における蛹期間は、蛹の温度が30℃・25℃・20℃と比較して著しく遅延し、約50日長くなった(図2B; 2点鎖線)。幼虫を20℃、LD 16:8・24:0(LL)で飼育した場合の蛹期間は、蛹の温度が25℃で最も短く、それより温度が高くて低くても長く、蛹の温度に関わらず、蛹期間はほぼ同じ程度であった(図2C; 破線・実線)。幼虫をLD 14:10で飼育した場合の蛹期間は、蛹を保つ温度が20℃・15℃において非常に長くなり(図2C; 点線)、幼虫がLD 12:12で飼育された場合、蛹の温度が25℃・20℃・15℃において非常に長くなった(図2C; 点線・二点鎖線)。

次に、累積羽化のパターンを比較した。幼虫を30℃で飼育した場合、蛹の温度が30℃では、幼虫期の光周期に関わらず、約30%まで直線的に羽化したが、その後数日間羽化が停滞した後、ばらついて羽化した(図3A~D; 実線)。蛹の温度が25℃(図3A~D; 破線)・20℃(図3A~D; 点線)・15℃(図3A~D; 二点鎖線)では、幼虫期の光周期に関わらず、90%以上が直線的に集中して羽化した。幼虫を25℃で飼育した場合、蛹の温度が30℃では、幼虫期の光周期に関わらず羽化の約40%まで直線的であったが、その後羽化が若干停滞し、ばらついて羽化した

(図4A~D; 実線)。蛹の温度が25℃(図4A~D; 破線)・20℃(図4A~D; 点線)では、幼虫期の光周期に関わらず、80%以上が直線的に集中して羽化した。蛹を15℃に保った場合、幼虫期がLD 12:12で、羽化の約40%まで直線的であったが、その後羽化が約50日停滞した後、ばらついて羽化した(図4A; 二点鎖線)。しかし、幼虫期がLD 14:10(図4B; 二点鎖線)・16:8(図4C; 二点鎖線)・

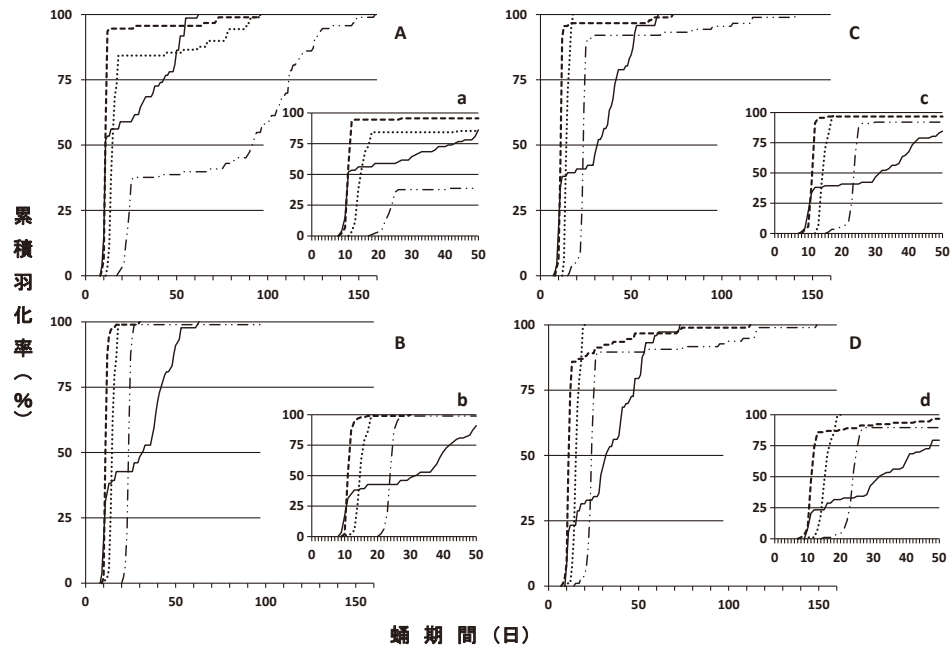


図4 タマネギバエの累積羽化率に対する幼虫期の温度(25℃)と光周期及び蛹期の温度の影響  
Aa:幼虫期25℃ LD12:12 Bb:幼虫期25℃ LD14:10 Cc:幼虫期25℃ LD16:8 Dd:幼虫期25℃ LD24:0  
その他の記号の説明は図3を参照

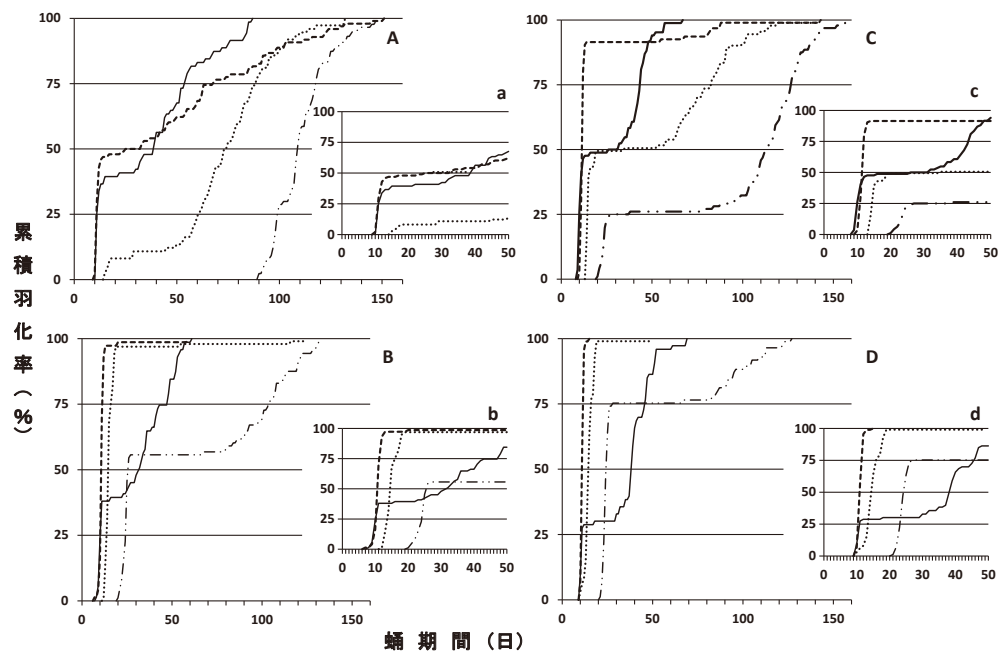


図5 タマネギバエの累積羽化率に対する幼虫期の温度(20℃)と光周期及び蛹期の温度の影響  
Aa:幼虫期20℃ LD12:12 Bb:幼虫期20℃ LD14:10 Cc:幼虫期20℃ LD16:8 Dd:幼虫期20℃ LD24:0  
その他の記号の説明は図3を参照

24:0 (図4D; 二点鎖線) では、蛹の温度に関わらず、約90%が直線的に集中して羽化した。幼虫を20℃で飼育した場合、蛹の温度が30℃において、幼虫期の光周期に関わらず、30~50%は直線的に羽化した。その後羽化は、数日停滞した (図5A~D; 実線)。蛹の温度が25℃では、幼虫期がLD 12:12において約50% (図5A; 破線)、その他の光周期では90%以上が直線的に羽化した (図5B・C・D; 破線)。蛹の温度が20℃では、幼虫期がLD 12:12で約5% (図5A; 破線)、LD 16:8で50% (図5C; 破線)、LD 14:10・24:0で羽化の95%以上が直線的に集中して羽化した (図5B・D; 破線・二点鎖線)。

図3~5の累積羽化パターンから、休眠蛹と不休眠蛹の境を蛹化後15日又は20日として休眠率を示した。蛹期間15日までを不休眠蛹とした場合、幼虫期の温度が30℃・25℃において、光周期に関わらず、蛹の温度が25℃で休眠率が最も低く20%以下で、蛹の温度が25℃より高くても (30℃)、低くても (20℃・15℃)、25℃の休眠率より高かった (図6A・B)。また幼虫期の光周期・蛹の温度に関わらず、どの光周期でもほぼ同程度の休眠率であった。幼虫期の温度が20℃において、蛹の温度が30℃・25℃・20℃では、光周期に関わらず、蛹の温度が25℃で休眠率が最も低く20%以下で、蛹の温度が25℃より高くても (30℃)、低くても (20℃・15℃)、25℃より高く (図6C; 実線・破線・点線)、幼虫期の光周期・蛹の温度に関わらずほぼ同程度の休眠率であった (図6C; 直線・破線・点線)。蛹期間20日までを不休眠蛹とした場合、幼虫期の温度が30℃・25℃において、光周期に関わらず、蛹の温度が25℃・20℃で休眠率が低く10%以下であったが、蛹の温度が25℃より高くても (30℃)、低くても (15℃)、休眠率は高くなり、幼虫期の光周期及び蛹の温度に関わらず、ほぼ同程度の休眠率であった (図6D・E)。幼虫期が20℃において、LD 16:8、24:0における休眠率は0%で、蛹の温度が25℃・20℃より高くても (30℃)、低くても (15℃)、休眠率は高くなった (図6C; 実線・破線)。

幼虫の光周期がLD 12:12において、蛹の温度が25℃の休眠率は、約10%で最低で、蛹の温度が25℃より高くても (30℃)、低くても (20℃・

15℃)、休眠率は高くなった (図6F; 点線)。幼虫の光周期がLD 14:10において、蛹の温度が30℃・25℃における休眠率は50~60%、20℃で約90% (図6F; 点線)、15℃で100%であった (図6F; 二点鎖線)。

25℃・20℃・15℃のそれぞれの温度で、LD 12:12・16:8の光周期の下で幼虫を飼育し、蛹化24時間以内に30℃・25℃・20℃・15℃のDDに蛹を保ち、24時間以内の羽化数を計測し、蛹期間が20日までを不休眠として、休眠率を示した (実験デザインII)。

実験デザインII		幼虫飼育条件	蛹
25℃	LD 12:12	25・20・15℃	
		16:8	同上
20℃	同上	同上	同上
15℃	同上	同上	同上

幼虫を25℃・20℃のLD 12:12・16:8で飼育し、蛹を25℃・20℃・15℃に保った場合、休眠率の程度は若干異なるが、実験Iの結果 (図6E・F) とほぼ同様の傾向を示した (図7A、B)。幼虫を15℃で飼育した場合、幼虫期の光周期・蛹期の温度に関わらず、80%以上の高い休眠率を示した (図7C)。蛹期の温度が同じであれば、幼虫期が25℃・20℃・15℃のどの温度でも、LD12:12の方がLD 16:8より休眠率は高く、幼虫期の光周期が同じであれば、蛹期がどの温度でも、幼虫期の温度が低い方が休眠率は高くなる傾向がみられた。

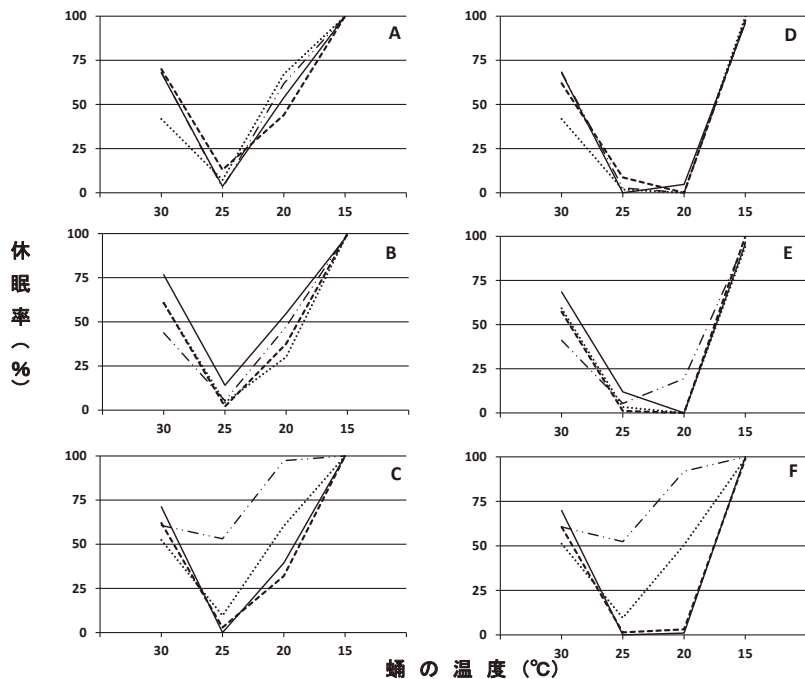


図6 タマネギバエの蛹休眠に対する幼虫期の温度と光周期及び蛹期の温度の影響ABC: 蛹期間15日目まで不休眠 DEF: 蛹期間20日目まで不休眠 AD: 幼虫期の温度30℃ BE: 幼虫期の温度25℃ CF: 幼虫期の温度20℃ 幼虫期の光周期: LD12:12 (二点鎖線) LD14:10 (点線) LD16:8 (破線) LD24:0 (実線)

### 3 蛹休眠の覚醒に対する蛹期の低温の影響

タマネギバエの蛹休眠は、幼虫期の温度・光周期及び蛹期の温度によって決定され、蛹期が高温で蛹期間が遅延し（夏休眠と考えられる）、幼虫期の短日及び蛹期の低温で冬休眠する（図1、6）。ここでは、蛹の冬休眠の覚醒における低温（7℃）の影響について調べた。20℃・LD 12:12の下で幼虫を飼育し、蛹化24時間以内に20℃・DDに移し、4~16週間保った後、7℃に5~25週間低温処理し、その後25℃・DDに移して24時間以内の羽化数を計測した（実験デザインⅢ）。

#### 実験デザインⅢ

幼虫飼育条件	蛹条件
20℃・LD 12:12	20℃・DD → 7℃・DD
	① 4週間 5・10・15・20・25週間
	*8週間 5・10・15・20・25週間
	②12週間 5・10・15・20週間
	③16週間 5・10・15・20週間

（\*：実験処理失敗）

蛹化24時間以内に20℃・DDに移して4週間保ち、その後7℃に5~25週間保つ処理（実験デザインⅢ-①）において、7℃に移す前の20℃・DD中に、非常に少数であるが羽化個体のみられた（図8A~D）。その後7℃に5週間保った後に25℃に移すと、25℃に移行後5日目に羽化し始め、67日目まで連続的に羽化が継続した（図8A）。7℃に10週間保った場合、25℃に移行後10日目に羽化が始まり、12日目までに50%の羽化が集中し、その後30日目まで連続的に羽化した（図8B）。7℃に15週間保った場合、25℃に移行後10日目に羽化が始まり、12日目までに約90%集中して羽化した（図8C）。7℃に保つ期間が10週間より15週間において、25℃に移行後の羽化の集中度は高かった（図8B・C）。7℃に20・25週間保った場合、25℃に移す前の7℃中に全てが羽化し、集中的に羽化した（図8D・E）。蛹化後20℃・DDに8週間保つ実験は、蛹の移動時期を間違え失敗した。蛹化後20℃・DDに12週間保つ処理において（実験デザインⅢ-②）、20℃・DD中に羽化が始まり、50%以上が20℃・DD中に羽化した、7℃に移行後も羽

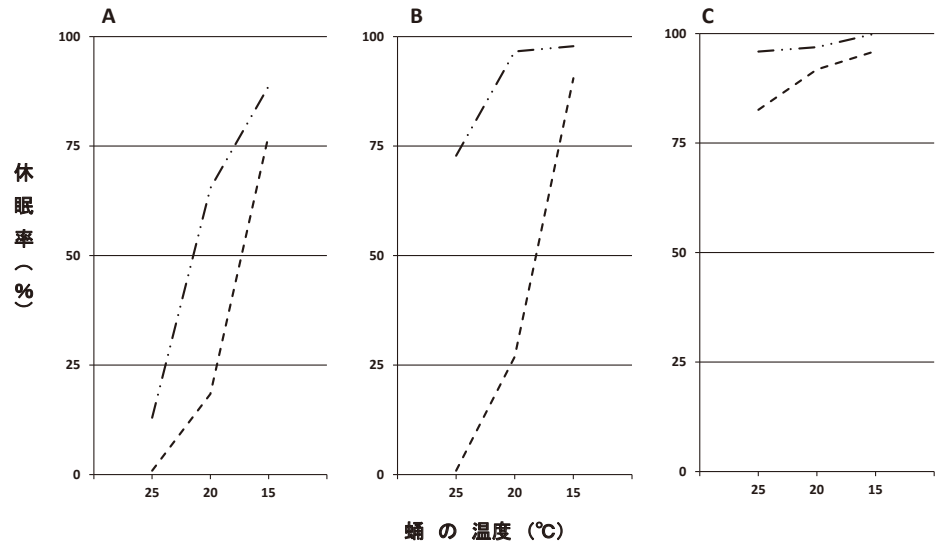


図7 タマネギバエの蛹休眠に対する幼虫期の温度と光周期及び蛹期の温度の影響  
A:幼虫期の温度25℃ B:幼虫期の温度20℃ C:幼虫期の温度15℃  
幼虫期の光周期:LD12:12(二点鎖線) LD16:8(破線) 蛹期間20日目まで不休眠とする

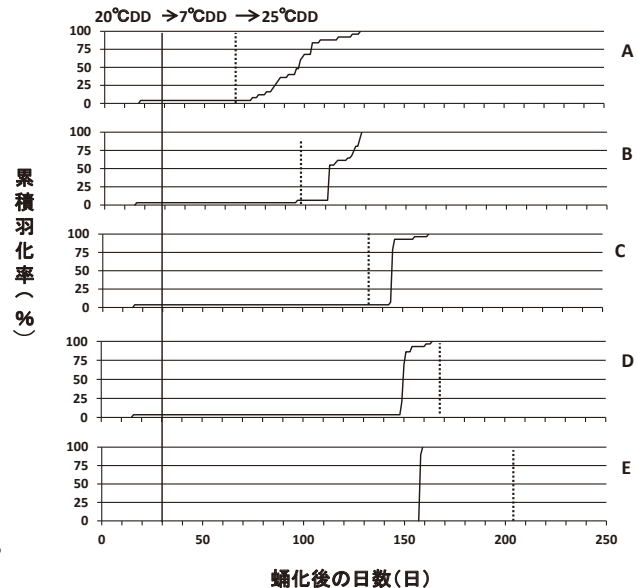


図8 タマネギバエの蛹の休眠覚醒に対する低温処理の影響  
幼虫:20℃ LD 12:12 蛹:20℃全暗黒 4週間  
A:7°C5W B:7°C10W C:7°C15W D:7°C20W E:7°C25W

化が継続的に持続し、7℃中においてほとんど羽化した（図9A~D）。蛹化後20℃・DDに16週間保つ処理では（実験デザインⅢ-③）、20℃・DD中80~100%が羽化し、7℃に移行後、少数であるが羽化が継続的に持続し、7℃中にほとんどが羽化した（図9E~I）。蛹化後蛹を20℃・DDに保った場合、蛹を15℃・DDに保った場合より早く羽化するが（図5A；点線・二点鎖線）、羽化は、20℃より15℃の方が集中して羽化した（図5A；点線・二点鎖線）。

次に、15℃・LLの下で幼虫を飼育し、蛹化24時間以内に7℃・DDに移して1~20週間保ち、その後25℃・DDに移して24時間以内の羽化数を計測した

(実験デザインⅣ)。

実験デザインⅣ	幼虫飼育条件	蛹条件
	15℃ LL	7℃ DD
1週間～20週間 (1週間毎)		

7℃に1～10週間保った後に25℃に移した場合の最初の羽化は、7℃に保つ期間が1週間では、25℃の移行後51日目(7℃移行後58日目)、2週間では44日目(7℃移行後58日目)、3週間では40日目(7℃移行後61日目)、4週間では34日目(7℃移行後62日目)、5週間では27日目(7℃移行後64日目)、6週間では27日目(7℃移行後71日目)、7週間では20日目(7℃移行後69日目)、8週間では11日目(7℃移行後68日目)、9週間では9日目(7℃移行後72日目)、10週間では11日目(7℃移行後81日目)に出現した(図10A～J)。7℃に保つ期間が長くなるほど25℃移行後の最初の羽化の出現までの期間が短くなるが、7℃移行後から最初の羽化の出現までの期間がほぼ同じであった(図10A～J)。しかし、25℃移行から最初の羽化までの期間は、7℃に保つ期間が6週間以上になると、7℃に保つ期間が5週間以下の場合より短くなり、7℃移行から最初の羽化までの期間は、長くなった。50%累積羽化率は、7℃に保つ期間が長いほど25℃移行後の羽化までの期間が短くなる傾向がみられた(図10・11)。

蛹化後7℃に保つ期間が長いほど、25℃に

移してから羽化までの期間が短く、最初の羽化及び産後の羽化の期間も短くなり(図12A)、標準偏差も、小さくなった(図12B)。7℃に保つ期間が8週間より短い場合の25℃に移してから羽化までの期間は、7℃の期間が8週間より長い場合より若干大きい傾向がみられ、7℃に保つ期間によって短縮程度が異なった。

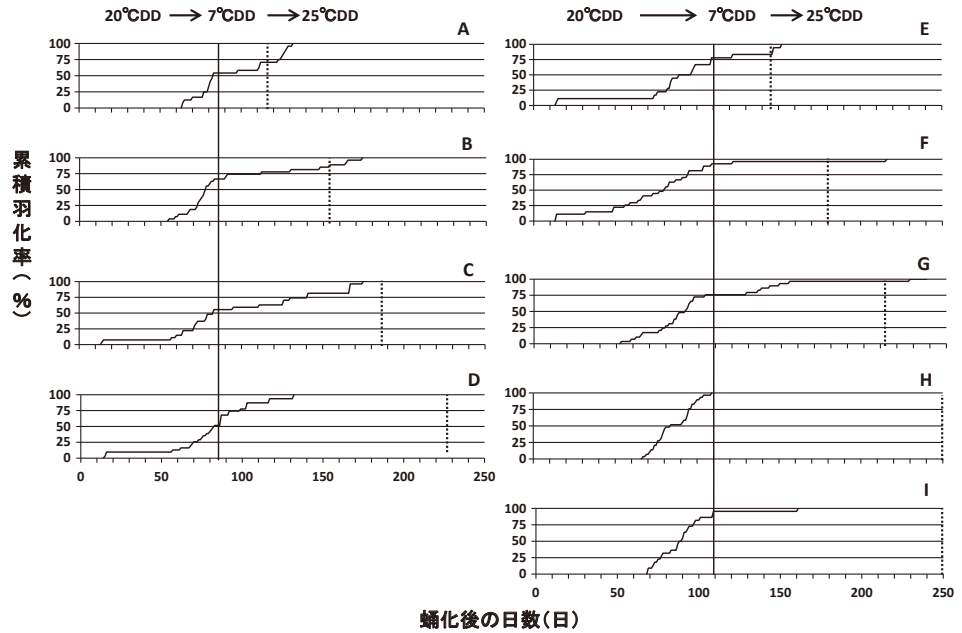


図9 タマネギバエの蛹の休眠覚醒に対する低温処理の影響  
幼虫:20℃ LD 12:12 蛹:20℃ 全暗黒 12週間(ABCD) 16週間(EFGHI)  
AE:7℃5W BF:7℃10W CG:7℃15W DHI:7℃20W

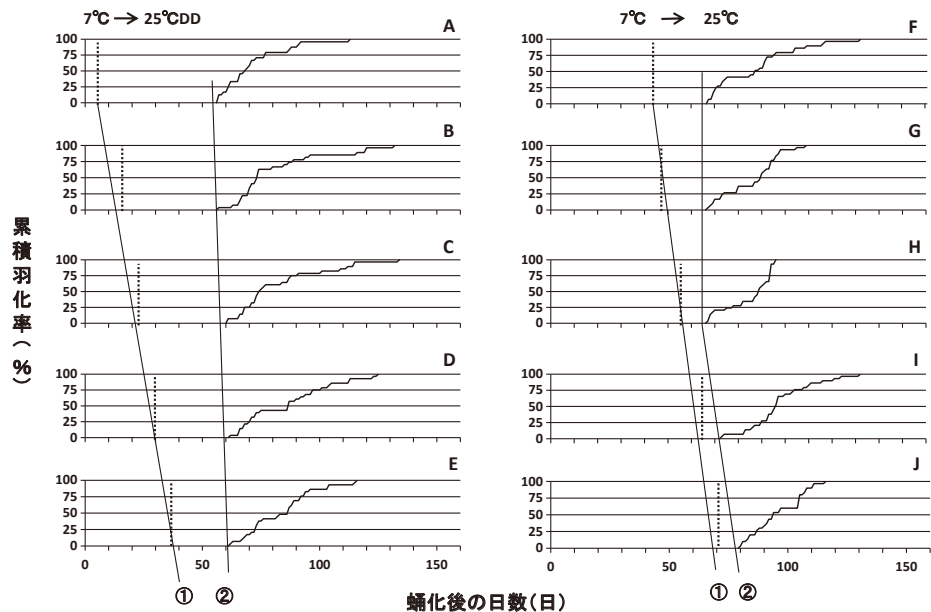


図10 タマネギバエの蛹の休眠覚醒に対する低温処理(7℃ 1W～10W)の影響  
幼虫:15℃全照明 蛹:7℃全暗黒 A:7℃1W B:7℃2W C:7℃3W D:7℃4W E:7℃5W F:7℃6W  
G:7℃7W H:7℃8W I:7℃9W J:7℃10W ①:25℃への移行時 ②:最初の羽化

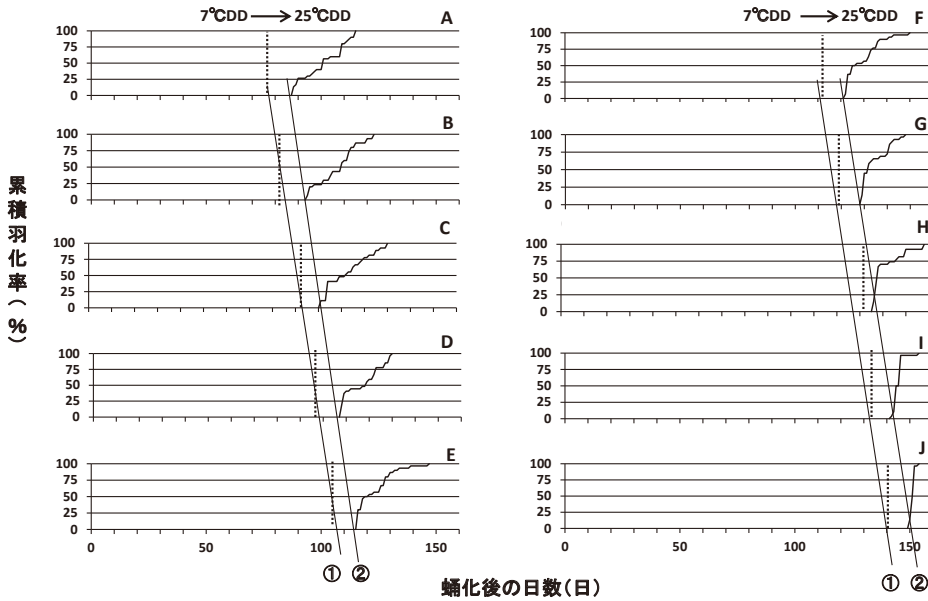


図11 タマネギバエの蛹の休眠覚醒に対する低温処理(7°C 11w~20W)の影響  
 幼虫:15°C全照明 蛹:7°C全暗黒 A:7°C11W B:7°C12W C:7°C13W D:7°C14W E:7°C15W  
 F:7°C16W G:7°C17W H:7°C18W I:7°C19W J:7°C20W ①:25°Cへの移行時 ②:最初の羽化

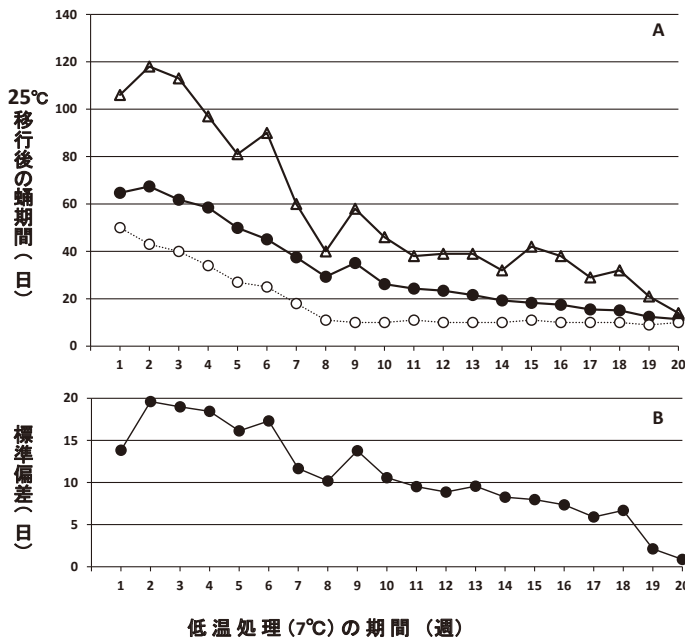


図12 図10・11のタマネギバエの蛹の低温処理の期間と低温処理後の蛹期間  
 A:平均(●)・最初の羽化(○)・最後の羽化(△) B:標準偏差

#### 4 蛹の休眠率の経年変化

タマネギバエは、自然界において、蛹で夏季(夏休眠)及び冬季(冬休眠)の不適な環境をやり過ごす。蛹の休眠の決定には、幼虫期間の条件(光周期・温度)が関与していることから、累代飼育及び実験において、蛹の休眠性に対する人為的な選択には注意した。タマネギバエの蛹が不休眠になる条件で幼虫を飼育し、蛹の温度を保った場合、1年に5~7(又は8)世代繰り返す事ができる。しかし、不休

眠になる条件でのみ累代飼育し続けた場合、蛹の休眠性が影響を受ける可能性がある。そこで、休眠覚醒させた休眠蛹から得られた卵及び不休眠蛹と休眠覚醒させた休眠蛹の両方の成虫をほぼ同数混ぜ合わせた集団から得た卵を用いて累代飼育し、実験にはその卵を用いた。累代飼育する中の蛹の休眠性の変化を調べるため、北海道農業試験場から譲り受けて1年後の1981年とその約25年後の2005年・2006年に、幼虫を30°C・25°C・20°Cの各

温度でLD 12:12の下で飼育し、蛹を30°C・25°C・20°C・15°CのDDに保ち、累積羽化率及び蛹の休眠率を比較した。

幼虫を30°CでLD 12:12で飼育した場合、1981年の実験において、蛹の温度30°C・25°Cにおける最初の羽化は、蛹化後10日目、13日目までの4日間に30°Cでは累積羽化率が約30%、25°Cでは100%近くまで上昇した(図13Aa・b)。蛹の温度が20°Cでは、羽化は12日目に始まり19日目までに100%近くが羽化し(図13Ac)、蛹の温度が15°Cでは、16日目の始まり25日目までに約80%が羽化した(図13Ad)。2005年の実験では、最初の羽化は1981年とほぼ同じであったが、その後の羽化の集中程度は1981年と比較して低く、累積羽化率は、30°Cで約50%、25°Cで65%、20°Cで約70%、15°Cで約70%であった(図13Ba~d)。蛹化後25日目までの羽化数は、1981年より2005年の方が多く、休眠個体は多かった。

幼虫を25°CでLD 12:12で飼育した場合、幼虫30°Cで飼育した結果とほぼ同じ傾向を示した(図14)。幼虫を20°CでLD 12:12で飼育した場合、1981年の実験において、蛹の温度が30°Cにおける最初の羽化は、蛹化後10日目、13日目までに約45%が羽化し(図15Aa)、蛹の温度が25°Cでの最初の羽化は10日目で、13日目までに約50%が羽化した(図15Ab)。蛹の温度が20°Cでは、蛹化後15日目に羽化が始まり、18日目までに約10%が羽化した(図15Ac)、蛹の温度が15°Cでは、蛹化後25日目までに全く羽化しなかった(図15Ad)。2005年の実験では、最初の羽化



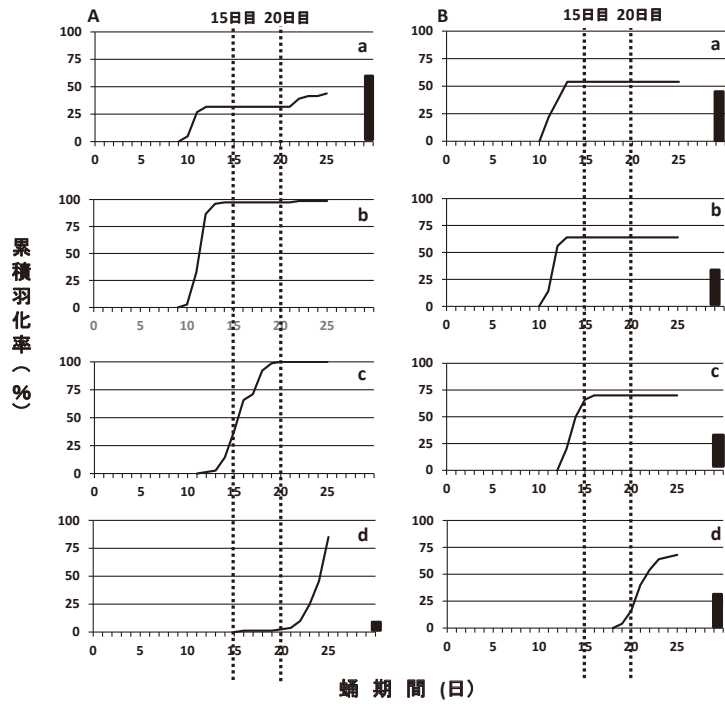


図13 タマネギバエの累積羽化率の年比較(幼虫:30℃・LD12:12) A:1981年 B:2005年  
 蛹温度a:30℃ b:25℃ c:20℃ d:15℃ 黒棒:25日までの蛹残存率

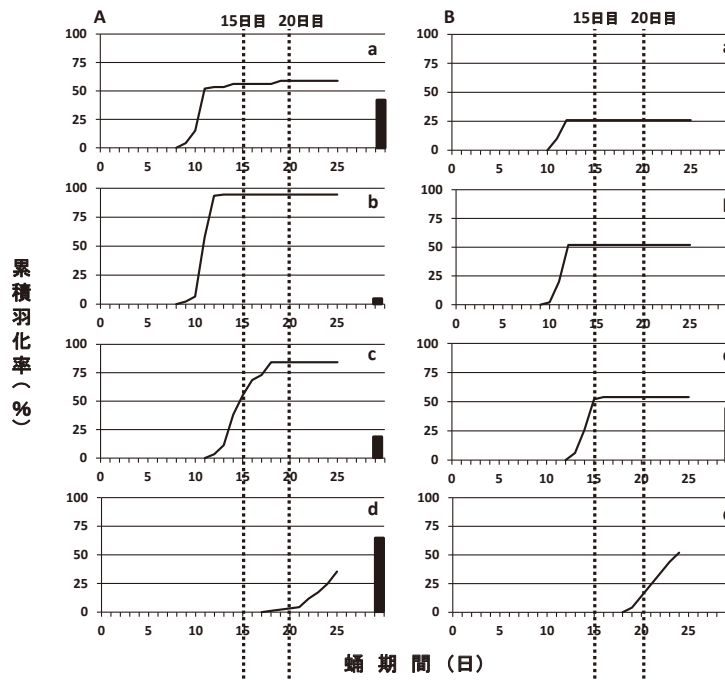


図14 タマネギバエの累積羽化率の年比較(幼虫:25℃・LD12:12) A:1981年 B:2005年  
 a:蛹温度30℃ b:25℃ c:20℃ d:15℃ 黒棒:25日までの蛹残存率

は1981年と同程度であった(図15B)。蛹の温度が30℃における羽化のパターンは、1981年とほぼ同程度であったが(図15A・B - a)、蛹の温度が25℃・20℃・15℃における蛹化後25日目までの羽化の集中程度は、1981年より2005年の方が高く(図15A・B - b・c・d)、特に蛹の温度が20℃・15℃では、

1981年ではほとんど羽化しなかったが、2005年では多くが羽化し、休眠個体は少なかった(図15A・B - c・d)。

1981年と2005年(一部2006年)における蛹化後15日目・20日目・25日目の休眠率を比較した。幼虫を30℃で飼育した場合、蛹の温度が30℃・20℃・

15℃における休眠率は、1981年と2005年でほぼ同じで、蛹の温度が25℃における休眠率は、1981年の方が2005年より低かった(図16A)。幼虫を25℃で飼育した場合、蛹の温度が30℃・25℃・20℃における休眠率は、1981年の方が2005年より低く、蛹の温度が15℃で1981年と2005年でほぼ同じであった(図16B)。幼虫を20℃で飼育した場合、蛹の温度

が30℃において、1981年と2005年・2006年の休眠率はほぼ程度であったが、蛹の温度が25℃・20℃では、1981年の方が2005年・2006年より高かった(図16C)。

### 考察

タマネギバエの蛹の休眠は、幼虫期の温度と光周期の影響を受ける。幼虫を25℃でいろいろな光周期に保ち、蛹を25℃・DDに保った場合、休眠率は、幼虫期の光周期の影響若干受けるが、どの光周期でも全般的に低かった(図1A)。幼虫を20℃でいろいろな光周期に保ち、蛹を20℃・DDに保った場合、幼虫期の光周期LD 13:10を境として休眠率が異なった(図1B)。13時間より明期が短い光周期において、蛹化後15日目までの羽化を不休眠とした場合と20日目まで不休眠とした場合の休眠率はほぼ同程度で、90%前後であった(図1B:▲・●)。明期が14時間より長くなると、蛹化後15日目までの休眠率は、若干低下するものの80%前後で高い休眠率を維持したが(図1B:▲)、蛹化後20日目までの休眠率は徐々に低下し、明期が16時間より長くなると、25%前後まで低下した(図1B:●・○)。このことは、蛹化後15~20日における羽化が、明期が13時間以下の光周期より14時間以上の光周期において多くなることを示しており、14時間以上の光周期において休眠深度が浅いことを示している。また、幼虫期の

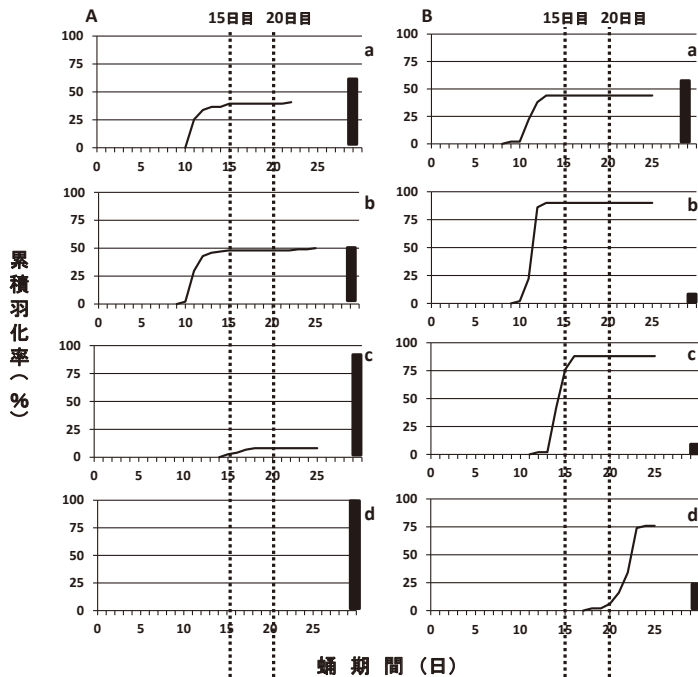


図15 タマネギバエの累積羽化率の年比較(幼虫:20℃・LD12:12) A:1981年 B:2005年  
a:蛹温度30℃ b:25℃ c:20℃ d:15℃ 黒棒:25日までの蛹残存率

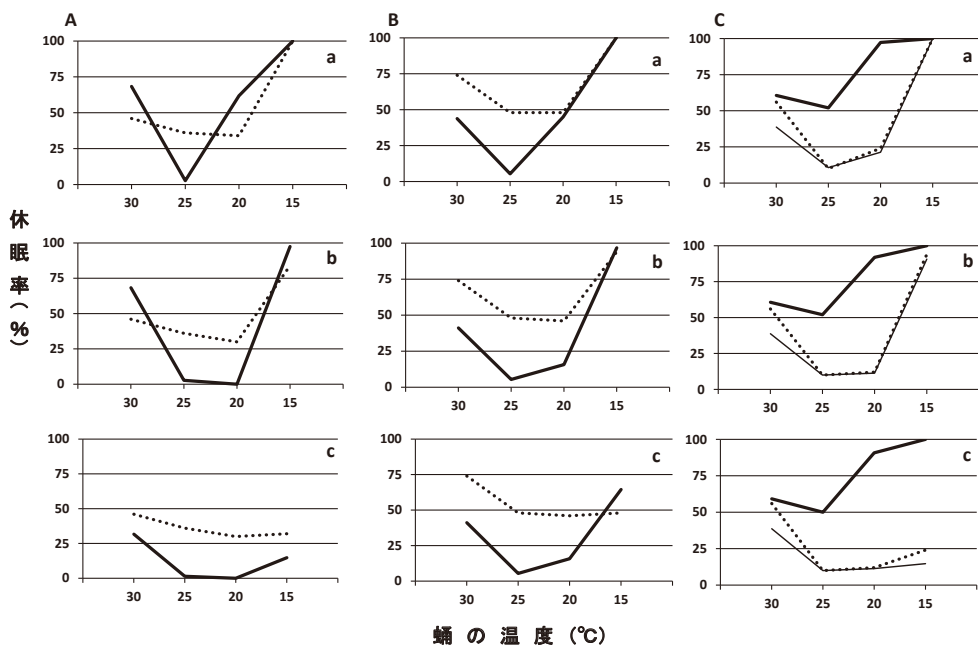


図16 タマネギバエの蛹休眠に対する幼虫期の光周期(LD 12:12)と温度及び蛹期の温度の影響に対する年比較  
(太実線:1981年 点線:2005年 細実線:2006年—但しCのみ)  
A:幼虫期の温度30℃ B:幼虫期の温度25℃ C:幼虫期の温度20℃  
a:蛹期間15日目まで不休眠 b:蛹期間20日目まで不休眠 c:蛹期間25日目まで不休眠

光周期が蛹休眠誘導に影響するが、幼虫期と蛹期の温度の影響の方が大きいことを示している。

幼虫期の温度を30℃・25℃・20℃、光周期をLD 12:12・14:10・16:8・24:0とし、蛹を30℃・25℃・20℃・15℃に保った場合、蛹の温度が25℃において休眠率が最も低かったが、蛹の温度が30℃において、25℃より休眠率は高くなった(図6)。このこと

は、幼虫期間の温度・光周期に関わらず、蛹の温度が30℃で休眠することを示しており、夏休眠と考えられる。夏季、野外において個体群の密度が低下し、蛹の夏休眠が報告されており (Park, 1990; 大井田, 2014)、夏休眠の誘導には、蛹期の温度が重要と考えられる。幼虫期の温度が30℃・25℃で、かつ光周期に関わらず、蛹の温度が15℃において、休眠率がほぼ100%であることから、冬休眠の誘導においても蛹期の温度が重要と考えられる。幼虫期が同じ条件であっても、蛹期の温度によって夏休眠又は冬休眠と休眠形態が異なることは非常に興味深く、この点については、野村 (2001) による詳細な研究がある。幼虫期の温度が20℃において、幼虫期の光周期によって休眠率が異なった。蛹期の温度が30℃・15℃では幼虫期の光周期による変化は認められなかったが、蛹期の温度が25℃・20℃において、休眠率が高くなった (図6CF)。このことから、冬休眠は、蛹期の温度の影響が大きいが、幼虫期の光周期も影響すると考えられた。

幼虫期の温度20℃・光周期LD 12:12で、蛹期の温度が20℃の場合、平均蛹期間は約60日であった。蛹化後20℃・DDで4週間保った後に7℃・DD移した場合、7℃・DDに5週間保った後に25℃・DDに移すと、25℃への移行から羽化までは平均約35日で、5日目～67日目までばらついて羽化した。しかし、7℃に10週間保った場合、25℃への移行後11日目～32日目に羽化し、12日目に50%の羽化が集中した。7℃に15週間保った場合、25℃への移行後11日目 (蛹化後144日目) に約95%が集中して羽化した。蛹化後20℃・DDで4週間保った後7℃・DDに保ち続けると、蛹化後約151日目に95%以上が集中して羽化した。このことから、20℃・LD 12:12で休眠した蛹は、7℃によって休眠が打破されるが少なくとも10週間の低温期間が必要であると考えられる。蛹化後20℃・DDに12週間保たれた後に7℃に移された場合、羽化は20℃中に始まり、7℃に移された後若干停滞した。しかし継続的に持続して羽化することから、休眠は、20℃において覚醒していたと考えられる。

幼虫期を15℃、蛹期の温度が25℃・20℃・15℃における休眠率は、幼虫期の光周期がLD 12:12において、蛹の温度が25℃・20℃で約95%、15℃で100%が休眠し、幼虫期がLD 16:8では、蛹の温度が25℃で約80%、20℃・15℃では90%以上で、ほとんどが休眠した (図7C)。このことから、幼虫が15℃で発育した場合、幼虫期の光周期・蛹期の温度に関わらずほとんど休眠することを示している。幼虫を15℃・DDで飼育し、蛹化後24時間以内に7℃に移し、7℃に1週間～20週間保った後25℃・DDに移した場合、7℃に保つ期間が長いほど25℃に移してから羽化までの時間が短くなり、標準偏差も小さくなった

ことから、幼虫期が15℃で休眠した蛹は、7℃の低温によって休眠が覚醒されたと考えられる (図12)。しかし、累積羽化率における羽化のパターンから、7℃に保つ期間が10週間より短い場合、羽化の立ち上がりはなだらかで (図10)、7℃に保つ期間が11週間より長いほど、羽化の立ち上がりは急激になり、羽化の集中率が高まっており (図11)、7℃に15週間保った場合には約50% (図11E)、18週間の場合は約70% (図11H)、19・20週間では約98% (図11J) が数日中に集中して羽化していることから、幼虫期が15℃で休眠した蛹が低温 (7℃) を感受して休眠覚醒するには、低温に11週間以上曝されることが必要であることが示された。蛹化後4週間20℃に保たれた後に7℃の移された場合、7℃に15週間で休眠が打破され (図8C)、蛹化後すぐに7℃に移された場合、7℃に19週間で休眠が打破された (図12I)。蛹化後に保たれた20℃の4週間がそのまま休眠覚醒に必要な低温期間の差になっていることから、蛹の低温を感受する時期は、蛹化直後ではなく、少なくとも蛹化後4週間以上経過した後であると考えられる。

タマネギバエは、幼虫期・蛹期を不休眠の条件に保ち累代飼育すると、年に数世代～10世代以上繰り返す事が可能である。しかし、不休眠条件下で連続的に飼育することによって、不作為であっても人為的な形質の選択がなされる可能性が考えられる。材料及び方法 (飼育方法) で述べたように、実験には人為的な選択の影響をできる限り排除したが、1981年と2005年・2006年の結果を比較すると、休眠率に変化がみられ、作為的ではなかったものの、何らかの選択圧が働いたと考えられた。図1～12の結果は、1981年～1990年に得られたもので、様々な実験結果における休眠率の比較から変動はほとんど見られず、それらの結果を比較検討するのに支障はないと考えられた。しかし、1990年から15年経過した2005年・2006年の結果は、1981年の結果とは異なった。幼虫の飼育温度が30℃・25℃で、蛹の温度が25℃において、蛹の休眠率は、1981年の方が2005年より低く (図16AB)、幼虫の飼育温度が20℃における休眠率は、蛹の温度に関わらず1981年の方が2005年・2006年より高かった (図16C)。このことは、累代飼育において不作為であるものの何らかの選択圧が加えられた結果と考えられる。そして興味深い点は、幼虫期が30℃・25℃で飼育された場合は、休眠率が高くなる方向に選択され、幼虫期が20℃で飼育された場合は、反対に休眠率が低くなる方向に選択されたことで、幼虫飼育時の温度によって休眠の選択経過が異なったことである。この解明は、今後の研究に待たなければならないが、遺伝子解析によって見出されるのではないかと期待される。

## 謝辞

タマネギバエの蛹は、当時北海道中央農業試験場の堤正明氏より1975年に、当時北海道中央農業試験場の富岡暢氏・橋本庸三氏より1980年に譲り受けた。以後弘前大学・芦屋大学・山口県立大学において2007年までの約32年間累代飼育し、羽化リズム・成虫の活動リズム・蛹休眠などの様々な実験を行った。蛹休眠に関する実験は、1981~1983年・1989~1990年・2004~2006年、羽化リズムに関しては1976~2006年に実施した（新井・渡、1982；Arai, et.al., 1991；新井ら、2007；新井、2010）。成虫の活動リズムは、1990年代の数年間、芦屋大学において渡康彦を中心に実施し（Watari and Arai, 1997,1998,1999）、渡康彦の学位論文（Watari, 2000）としてまとめた。1982年前後、タマネギバエの人工飼料作成にあたり、石川幸男博士（当時東京大学農学部応用昆虫学研究室助手・東京大学名誉教授・現摂南大学特任教授）の助言をいただいた。著者はタマネギバエの羽化リズムに関する研究を進めたが、1992年~2003年の芦屋大学におけるタマネギバエの累代飼育において、渡康彦君（当時芦屋大学講師・現教授）の助力があった。堤正明・富岡暢・橋本庸三・渡康彦の各氏及び石川幸男博士に対して、感謝する。

## 引用文献

- 新井哲夫 2010 タマネギバエ *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) の羽化測時機構 山口県立大学学術情報 3: 1-15.
- 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 口頭発表
- Arai, T., Watari, Y., Kitai, T., and Kosaki, Y. 1991 Adult eclosion rhythm in the onion fly, *Hylemia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). Sapporo Symposium on Biological Rhythm. Poster presentation.
- 新井哲夫・盛屋亨・渡邊優 2007 タマネギバエの羽化自記記録装置の開発 山口県立大学生生活科学部研究報告 32: 19-23.
- Ishikawa, Y., Tsukada, S., and Matsumoto, Y. 1987 Effect of temperature and photoperiod on the larval development and diapause induction in the Onion fly, *Hylemia antiqua* MEIGEN: Diptera: Anthomyiidae. Applied Entomology and Zoology, 22: 610-617.
- Ishikawa, Y., Yamashita, T., and Nomura, M. 2000 Characteristics of summer diapause in the onion maggot, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae).

- Journal of Insect Physiology, 46: 161-167.
- 加藤周一編 1998 世界大百科事典 平凡社
- 野村路一 2001 タマネギバエにおける冬休眠と夏休眠の覚醒に関する研究 東京大学博士論文
- Nomura, M. and Ishikawa, Y. 2000 Biphasic effect of low temperature on completion of winter diapause in the onion maggot, *Delia antiqua*. Journal of Insect Physiology, 46: 373-377.
- Nomura, M. and Ishikawa, Y. 2001 Dynamic changes in cold hardiness, high-temperature tolerance and trehalose control in the onion maggot, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae), associated with the summer and winter diapause. Applied Entomology and Zoology, 36: 443-449.
- 大井田寛 2014 防除ハンドブック（平井一男・築尾嘉章編）「ネギ類の病害虫：種映え・タマネギバエ」 全国農村教育協会、東京
- Park, C.G. 1990 Seasonal occurrence and summer diapause of the onion maggot, *Delia antiqua* (Meigen) (Diptera: Anthomyiidae). Korean Journal of Applied Entomology, 29: 230-237.
- 梅谷献二・岡田利承 2003 日本農業害虫大事典 全国農村教育協会 東京
- Watari, Y. 2000 Entrainment of circadian locomotor activity rhythm in the onion fly, *Delia antiqua*. Doctoral thesis (The United Graduate School of Agricultural Sciences, Iwate University), 99pp.
- Watari, Y. and Arai, T. 1997 Effects of photoperiod and aging on locomotor activity rhythms in the onion fly, *Delia antiqua*. Journal Insect Physiology, 44:587-596.
- Watari, Y. and Arai, T. 1998 Effect of D2O on locomotor activity rhythms in the onion fly, *Delia antiqua*. Entomological Science, 1:477-483.
- Watari, Y. and Arai, T. 1999 Effect of dim light on locomotor activity rhythms in the onion fly, *Delia antiqua*. Zoological Science, 16:603-609.
- 横浜防疫所 2015 タマネギバエの有害動植物リスク分析 1-2.