HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ヨトウガの休眠誘導に對する光週効果 : （ヨトウガの休眠に關する研究　II）
Author(s)	内田, 登一; 正木, 進三
Citation	北海道大學農學部邦文紀要, 2(1), 85-95
Issue Date	1954-09-25
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/11569
Type	bulletin (article)
File Information	2(1)_p85-95.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

ヨトウガの休眠誘導に對する光週効果*

—— ヨトウガの休眠に關する研究 II. ——

内田登一・正木進三
(北海道大學農學部昆虫學教室)

The effect of photoperiod on the induction of diapause in the cabbage moth, *Barathra brassicae* Linné
(Studies on diapause in the cabbage moth II)

By

TOICHI UCHIDA and SINZO MASAKI
(Institute of Entomology, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo)

昆虫の休眠現象を環境條件の季節的變化に對する生活環の調節作用の表示であると考えれば，ANDREWARTHA (1952) が指摘しているように，休眠型の出現を左右する環境條件が正確に季節の推移を示すものであればあるほど，休眠の存在によつてもたらされる生活環と季節との調和がより確實になるものと思はれる。種々の環境條件の中で年毎の變動が全く無く，もつとも規則正しい年週期的變化を示すものは，日長時間である。

昆中の生活環と日長時間との密接な關係は，植物において光週効果が發見されてから間もなく MACROVITCH (1923, '24) によつて數種のアブラムシ (*Aphis forbesi*, *A. rumicis* etc.) に見出された。これらのアブラムシにおいては生殖様式が日長時間の影響を受け，長日下においては單性生殖型を生じ，短日下においては兩性生殖型を生ずる。兩性生殖型の出現が越冬形態である卵を產出する前提條件であるから，この場合には日長時間が生殖様式の變化を媒介として，活動期と休止期の交替，すなわち生活環の調節を支配するものと考えられる。

日長時間が直接休眠型の出現に影響する例は，本邦においてはかなり以前から知られており (木暮, 1938；三宅, 1936；田中・村上, 1937–'42 等)，最近にいたつて外國においても次第に注目されるようになつた (DICKSON, 1949；WAY *et al.*, 1949；BONDALENKO, 1949；LEES, 1952)。これらの研究結果に共通している點は，ほとんど例外なく，食物の豐かな暖い季節の到來を告げる長日が不休眠型生成の條件であり，逆に冬にむかつての日長時間の短縮によつて休眠が誘導されるということである。カイコにおいては上述の場合とは反對に，卵期間の長日が次代卵の休眠を誘導し，短日によつて不休眠卵を生ずることが知られている (木暮，既出)。しかし，この場合には休眠が決定される時期と實際に休眠に入る時期との間に 1 世代の距りがあり，その間に次代卵の休眠と不適な環境，或いは不休眠と好適な環境とが一致するように季節が推移するから，やはり休眠の適應的な意義を認めることが出來る。このような事實は，植物や脊椎動物の生殖週期におけると同様に，昆虫やダニ等においても生活環と季節との調和をもたらす日長時間の役割は，これまでに評價されて來たよりも更に普遍的なものであることを示している (LEES, 1950 參照)。

このような考えにもとずき，筆者らは溫度實

* この報告の 1 部は日本昆虫學會第 12 回大會 (盛岡, 1952 年 10 月) において發表した。

驗にひきつゞいて人工照明を用いて日長時間を調節し，ヨトウの休眠に對する影響を研究して明確な結果を得たのでここに報告する。なおヨトウにおいては現在までにこの問題に關連して，松本，その他 (1953)*, WAY *et al.* (1950) の報告があるから參照されたい。

本文に入るに先立ち，實驗中終始有益な指示並びに討論をして頂いた犬飼，渡邊兩博士を始め，教室員の方々に厚く謝意を表する。

材料と方法

a. 材 料

第I報 (内田・正木，1953) の實驗においては，親世代に休眠したか否かが子世代の休眠誘導に影響する可能性を考慮して，休眠世代の卵のみを用いたが，その後不休眠を3世代續けても休眠に關する限り，著しい影響が現われないことが明らかになつたので，この實驗においては越冬世代 (休眠) 及び夏世代 (不休眠) の卵，室内ストックの冷藏休眠蛹から得た卵等を用いた。何れも北大第1農場のキャベツ畑から採集したもの，或いはそれから室内で繼代飼育した子孫である。1組の實驗には1對の雌雄から得た卵を各處理區にほぼ均等に分けた。

b. 飼育法

夏及び秋の間は高さ9cm，直徑8cmのガラス容器中に飼育し，目の細い金網で口を覆つた。容器1箇宛に孵化當時は1處理區を入れ，發育が進むにつれて次第に數を減じて6令には約10匹にした。冬期間は第I報とほぼ同樣の方法で飼育し，食草はタイナ，ホウレンソウを與えた。キャベツの場合よりも死亡率が高く，蛹体重も小さくなるが，發育經過には大差が認められなかつた。

幼虫が十分發育して攝食しなくなると，シャーレの底に木綿布をしいて，その上で蛹化させた。土中で蛹化したものとの間に，蛹期間や休眠率に差が見られないことは豫め確めておいた。

c. 光 源

始めは100W電球を飼育臺上約1.5mの高さに吊して光源とした。實驗結果から判斷すれば，光週効果に比較して光源にもとずく輻射熱の影響は，さほど大きいものではないと思われるが，後には20W晝光色螢光燈を用いた。或る場合には1面ガラス張の恒溫器中に飼育し，100W室内照明用の電燈により照明を行つた。1組の實驗には同一の光源を使用し，光源の點滅は或る場合にはタイム・スイッチによつて行つた。

非常に低い限界照度以上であれば，光源の強さは光週効果の發現にほとんど影響しないという既往の實驗結果から推定して，光源の差異により實驗結果が左右されるということは先ず考えられない。

d. 處理區

上述の光源を用いて1日の照明時間を調節し，次の4組の實驗を行つた。

(a) 照明時間 0, 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 24; 溫度24°C (處理區 9)

(b) 照明時間 0, 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 24; 溫度17°C (處理區 9)

(c) 照明時間 12, 13, 14, 15; 溫度22°C (處理區 4)

(d) 照明時間10; 溫度26, 30°C (處理區 2)

(a), (b), (c) の3組は2重扉のある溫度變化が少ない暗室中で行い，(d) は恒溫器中で行つた。何れの場合にも，照明處理は孵化より6令期の攝食完了時まで行い，以後は夫々の實驗溫度下において暗黑中で蛹化させ，蛹化後は例外なく1日以内に26°Cに移して羽化の狀態を記錄し，休眠，不休眠を判定した (第I報參照)。非常に小さい蛹や傷のあるものは，不休眠蛹であつても蛹期間が多少不規則になる傾向があるので記錄から除外した。

これらの實驗は1952年6月から1953年12月の間に行われ得られた健全な蛹は全部で約600匹であつた。

實驗結果

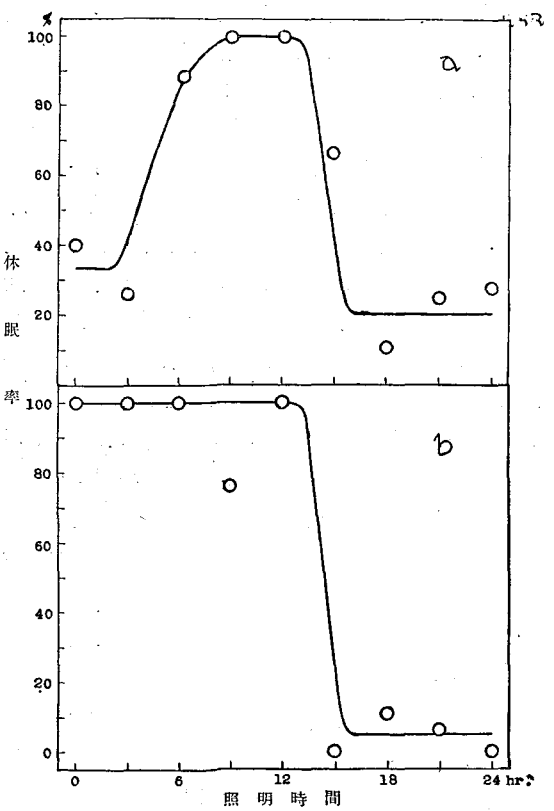
幼虫期における1日の照明時間の長短が蛹の休眠決定に顯著な影響を與えることは第1圖によ

* 本邦においてはヨトウの休眠性に著しい地方變異があり，東京のヨトウについて行はれた實驗結果と筆者らの結果との間には或る點において差異が見られる。この詳細は第III報に發表の豫定である。

つて明らかに示されている。

a. 飼育溫度 24°C の場合

0～3 時間照明では不休眠蛹の方が多いが，照明時間を 6 時間に延長すると休眠率が著しく增加し，9～12 時間においては全部が休眠蛹になる。12 時間以上においては休眠率は再び低下し，18～24 時間では大多數のものが不休眠蛹になり，約 2 週間後に羽化した（第 1 圖 a）。しかし，12 時間から 24 時間にいたるまで照明時間が長くなるに伴つて次第に休眠率が低下するのではなく，12 時間以上になれば休眠率は急に低下し，以後は一定の變化なく，多少の變動はあるが 18～24 時間では休眠率は一樣に低い。したがつて，この範圍内の照明時間は何れも同じ程度に不休眠蛹生成の効果を與えていると思われる。これほど明瞭ではないが，照明 6 時間以下の場合にも同樣の傾向が存在するようである。照明時間を 6 時間から 3 時間に減少すると休眠率が著しく低下し，3 時間と 0 時間の間には差が認められない。すなわち 9～12 時間の 100% を頂點として，これより照明時間が長くなつても，短くなつても休眠率は速かに低下し，以後は一定の變化が見られず，照明時間と休眠率との關係は「凸字型」に近い曲線を示している。



第 1 圖　1 日の照明時間と休眠率との關係
a：24°C，b：17°C

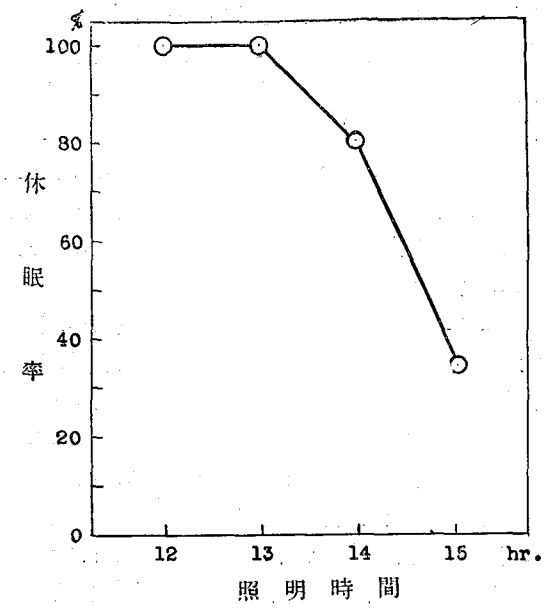
b. 飼育溫度 17°C の場合

17°C においては照明時間と休眠率との關係は 24°C の場合とはかなり異なつている。15 時間から 24 時間の範圍内では一樣に休眠率が低く，12 時間にいたつて 100% に達する點においては，24°C の場合とほぼ同樣の傾向を示している（第 1 圖 b）。ところが，照明時間を 6 時間以下に減少しても休眠率は低下せず，0 時間に到るまでほぼ 100% のレベルが保たれ，24°C にみられたような 6 時間以下における休眠率の低下は認められない。したがつて照明時間と休眠率との關係は 24°C の「凸字型」に對して，17°C においては「逆 S 字型」のような曲線を示している。

c. 光週効果の轉換點

以上の實驗から休眠率は照明時間に比例して增減するのではなく，12 時間と 15 時間の間において光週効果が休眠蛹の生成から不休眠蛹の生成へかなり急に移り變ることが明らかになつたので，更にこの間を 1 時間毎に區切つて詳細に調べた。6 時間以下においても高溫（24°C）の場合には光週効果が變化するようであるが，ヨトウの發育期間中には，このような短い日長時間は分布地域内の何處にも見出されない。したがつて自然界におけるヨトウの生活環を考察する上には，あまり重要ではないと考えられるから，ここでは取り上げないことにした。

實驗の結果は第 2 圖に示した。これによつて明らかなように，12, 13 時間では全部が休眠蛹になり，14 時間では少數の不休眠蛹が生じたがなお休眠率が高く，15 時間にいたつて始めて大部分のものが不休眠蛹になつた。14 時間から 15 時間への僅か 1 時間の照明時間の增加によつて，光週効果が休眠蛹の生成から不休眠蛹の生成に轉換するものと思われる。



第2圖 光週効果の轉換點

d. 休眠誘導の高溫限界

ヨトウの休眠には幼虫期の溫度も影響し，高溫 (26°C) は不休眠蛹を，低溫 (18～20°C) は休眠蛹を生ずる (第I報)。しかし，上述のように9時間或いは12時間照明を與えた場合には 17, 22, 24°C においては一様に休眠率が高く，溫度の差異による休眠率の變化は認められない。この溫度範圍内においては，休眠誘導に對して溫度よりも照明時間の方が強く作用し，休眠率は全く照明時間の長短のみに左右されているようである。そこで果して光週効果は常に溫度効果を抑制するものであるのか否かを知るために，暗黑中ではほとんど全部が不休眠蛹になる 26°C において 10 時間照明を行つたところ，この溫度ではなお休眠誘導の効果が現われ，全部が休眠蛹になつた (第1表)。しかし，30°C においては同じ照明時間を與えても全部が不休眠蛹になり，もはや休眠誘導に對する光週効果は現われない。

第1表 休眠誘導の高溫限界 (10 時間照明)

溫　度		26°C	30°C
不休眠蛹		0	12
休眠蛹		35	0
幼虫期間 (日)	♂	19.2(18～21)	18.5(18～19)
	♀	19.4(18～25)	18.8(17～20)
蛹体重 (mg)	♂	415(305～505)	298(265～360)
	♀	471(380～578)	313(284～345)

30°C においては，幼虫期間は 26°C よりもやや短くなるが，蛹体重は小さくなり死亡率もかなり高くなる。この溫度はヨトウにとつては適溫を越えているものと考えられる。

e. 休眠と幼虫期間及び蛹体重との關係

第I報においては幼虫期の溫度條件を調節して休眠を誘導した場合に，休眠率の高い處理區ほど蛹体重が大きくなり，又休眠蛹になる幼虫は不休眠蛹になるものよりも蛹化が遲れることを示したが，このような現象が溫度條件に關連して現われるのか，それとも休眠と直接關係があるのか，ということを更に確めるために以上の實驗においても幼虫期間と蛹体重とを測定した*。その1例として實驗 (c) における測定結果を以下に示す。

まず照明時間が休眠とは無關係に幼虫の發育速度に影響するか否かを知るために，4處理區の各々から休眠した個体のみを選び出して，その幼虫期間の平均値を示すと第2表のようになる。雌の幼虫期間は雄よりも少し長いが，照明時間の異なる處理區間には有意差が認められず，照明時間の長短に應じて一定の變化も見られないようである。次に休眠蛹と不休眠蛹の兩者が生じた15時間照明區における幼虫期間の平均値を，休眠，不休眠別に示すと第3表のようになる。雌雄ともに

第2表 休眠個体の幼虫期間 (22°C)

照明時間	幼虫期間 (日) ♂	幼虫期間 (日) ♀
12	29.0	31.0
13	28.5	30.5
14	27.6	29.3
15	30.0	30.0
F 檢定 處理差	$F_0=1.19$, $N_1=3$, $N_2=88$ $P>0.05$	
F 檢定 雌雄差	$F_0=7.06$, $N_1=1$, $N_2=88$ $P<0.01$	

* 蛹体重は蛹化後 24～48 時間に化學天秤を用いて測定した。

休眠蛹になるか，或いは不休眠蛹になるかにしたがつて，幼虫の發育速度に遲速を生ずることが明らかである。表には幼虫期間の平均値が示されているから，休眠個体と不休眠個体との間には3～4日の差がみられるが，實際には両者は明瞭に分離したものではなく，重りあつている部分がある(第I報，第4圖參照)。

第3表 休眠個体と不休眠個体の幼虫期間の比較 (22°C, 15時間照明)

型		幼虫期間 (日)	
		♂	♀
不休眠		25.9	27.1
休眠		30.0	30.0
F 検定	型の差	$F_0=74.10$, $N_1=1$, $N_2=39$ $P<0.01$	
	雌雄差	$F_0=2.80$, $N_1=1$, $N_2=39$ $P<0.05$	

蛹体重についても，まず各處理區の休眠蛹のみの平均体重を第4表に示した。この場合には雌雄差，處理區間の差は共に有意である。しかし，表に明らかなように12時間から15時間にいたるまで，照明時間の延長に伴つて蛹体重が一定の變化を示しているとは考え難い。12時間照明區の蛹体重が他にくらべて特に大きいことが，處理區間に有意差がみられた原因になつている。これを除けば，殘りの3處理區間の變動は有意と認められない。したがつて蛹体重についても，照明時間そのものが，休眠とは無關係に蛹体重に一定の影響をおよぼすとは斷定しえない。

次に15時間照明區の休眠蛹と不休眠蛹の平均体重を示すと第5表の通りである。蛹体重は雌の方が雄よりも大きく，又休眠蛹は不休眠蛹よりも重い。しかし，幼虫期間の場合と同様に両者の蛹体重の個体變異には重りあつている部分があるので，体重が一定のレベル以上のものが休眠蛹であり，それ以下のものが不休眠蛹であるという區別のしかたは出來ない*。

第4表 休眠蛹の体重 (22°C)

照明時間	蛹体重 (mg)	
	♂	♀
12	529	641
13	473	540
14	452	546
15	499	570
F 検定 處理差	$F_0=15.87$, $N_1=3$, $N_2=88$ $P<0.01$	
F 検定 雌雄差	$F_0=47.61$, $N_1=1$, $N_2=88$ $P<0.01$	

第5表 休眠蛹と不休眠蛹の体重の比較 (22°C, 15時間照明)

型		蛹体重 (mg)	
		♂	♀
不休眠		437	517
休眠		499	570
F 検定	型の差	$F_0=4.15$, $N_1=1$, $N_2=39$ $P<0.05$	
	雌雄差	$F_0=10.55$, $N_1=1$, $N_2=39$ $P<0.01$	

他の實驗においても，以上に示したのとほぼ同様の傾向が認められたが，幼虫期間及び蛹体重は溫度，食草，その他飼育中の種々の條件によつて極めて變化しやすいものであるから，或る場合には休眠個体と不休眠個体の差異が，ここに示したように明らかに現われないことがあるかも知れない (松本，その他，1953)。しかし，他の昆虫における2, 3の實例を考えあわせると，休眠前に現われるこのような休眠個体の特性を見過すことは出來ないように思われる。

考　察

a. 休眠誘導に對する光週効果

暗黑中においてはヨトウの休眠は幼虫期の溫度條件によつて決定される (第I報)。したがつて今照明0時間の休眠率を溫度効果のみの表示であると考えれば，24°Cにおいてはこれより休眠率が高い6～12時間照明が休眠誘導の効果を持つているものと思われる。他方，17°Cにおいては照明0時間の休眠率が100%であり，これよりも休眠率が著しく低い15～24時間照明が不休眠蛹生成の効果を現わすことが明らかである。0～6時間照明においては，溫度の變化に伴つて休眠率が增減し

* 第2表～第5表を通じて交互作用は何れも有意と認められなかつた。

ている。したがつて，ヨトウの發育期間中に自然界に見られないこのような短時間照明の効果は少なく，溫度の影響が強く現われるものと推察される。すなわちヨトウにおいては15～24時間照明は不休眠蛹生成の効果を持ち，15時間と14時間の間で光週効果が逆轉して*，9～14時間照明によつて休眠が誘導され，照明6時間以下においては光週効果が減少すると結論される。更に，光週効果は一定の溫度限界(30°C)以下においてのみ發現することが，實驗(d)の結果によつて示されている。このように光週効果の發現が高溫により妨げられることは松本，その他(既出)によつても示されており，又 *Diataraxia oleracea* (WAY *et al.*, 既出), *Cydia pomonella* (DICKSON, 既出) においても知られている。

照明時間と休眠率との間に見られた「凸字型」(第1圖a)のような關係は，サクサン(田中，1950～'51), *Cydia pomonella* (DICKSON, 既出), イギリスにおけるリンゴノアカダニ(*Metatetranychus ulmi*) (LEES, 1952) 等においても認められ，又アブラムシ (*Macrosiphum solanifolii*) の有翅型出現率と照明時間との間にも認められている (SHULL, 1929)。一方，*Diataraxia oleracea* (WAY *et al.*, 1949), タスマニアにおけるリンゴノアカダニ (MILLER, 1950) においては，17°Cに見られた「逆S字型」に近い曲線が得られている。ヨトウの實驗結果は，このような2型は必ずしも種による差異ではなく，照明6時間以下では光週効果が低下するために，同一種においても溫度の高低によつて異なつた型を表わす場合があることを示している。

光週効果の發現機構に關しては，これまでに2, 3の假說が提示されている (SHULL, 1929; 木暮, 1930; 田中, 1951)。これらの假說は何れも暗時間及び明時間中に夫々或る物質が体內に生成され，それらの物質の量如何によつて休眠や生殖樣式(アブラムシの場合)が決定されるとする點において共通している。DICKSON (既出) はこのような物質としてホルモンを假定したが，その生成をやはり一定の暗時間及び明時間と結びつけて考えている限りにおいて，上述の假說と同じ範疇に入る。しかしながら，休眠は光週期に左右されるのみでなく，溫度によつても著しい影響を受け (第I報參照)，更に食物や棲息密度なども關係することが知られている (三宅, 既出; 永盛, 1930; WALOFF, 1948; 田中, 1950; LEES, 既出; SQUIRE, 1940)。このように，外觀は全く異なる種々の環境條件が終局的には等しく休眠に影響するのであるから，光週効果のみにしかあてはまらない假說の妥等性には或る限界があるように思われる。

これに反して，休眠に對する種々の環境條件の作用を綜括的に把握しようという試みが AGRELL (1951), ANDREWARTHA (1952) によつてなされている。AGRELL は，休眠に影響する環境條件—溫度，日長時間，食物など—は何れも直接，或いは間接に昆虫の榮養に關係する條件であるという推定に立脚して，ビタミンや酵素の合成能力の缺除が休眠の原因であらうと示唆しているが，前決定されるという休眠の本質には觸れていない。ANDREWARTHA は既往の多數の資料にもとずいて AGRELL とは異つた立場から，貯藏榮養の質と休眠とを結びつけて考察している (後述)。

b. 休眠と幼虫期間及び蛹体重との關係

休眠が溫度，光週期の何れによつて誘導された場合にも，同一處理區內において休眠個体は不休眠個体よりも幼虫の發育が遲れ，且つ蛹体重が大きくなる傾向があるという事實は，休眠個体のこのような特性が或る特定の環境條件によつてもたらされるものではなく，休眠と直接關係があると考えた方が妥當であることを示している。

ANDREWARTHA (既出) は發育遲延と休眠との相關を示す多數の事實を抄錄し，兩者の間に何らかの相關があることは明らかであるが，休眠が決定された結果として發育遲延が生ずるのか，發育遲延が休眠の原因であるのか，或いは兩者は環境條件の2面的な作用によつて現われるのか，何れとも決定し得ないとしている。ヨトウにおいては，同一の環境條件下において休眠と不休眠の兩型が生じた場合に，發育遲延および体重增加と休眠との間に相關が認められたのであるから，これ

* 休眠率50%の點を光週効果の轉移點と考える。

は溫度や光週期の2面的な作用の結果ではなくて，*Telea polyphemus* (DAWSON, 1931), *Cydia pomonella* (SIEGLER & SIMANTON, 1915)* *Cydia molesta* (DICKSON, 既出)，ニカメイガ (深谷, 1948)，カイコ (諸星, 1949) などと共に休眠決定の結果として，若しくは休眠決定の過程を通じて現われるものと推定される。蛹体重の増加や幼虫期間の延長が休眠の原因でないことは，17～26°C の溫度範圍内においては高溫にいたるにしたがつて幼虫期間が短くなり蛹体重が小くなるが，9～12時間照明によつて容易に休眠が誘導されることから明らかである。

同一條件下において休眠個体と不休眠個体との間にこのような差異が生ずる場合に對して，ANDREWARTHA は兩者の間には休眠に入る前に既に榮養物質の代謝に關して明らかな差異が存在するためであらうと說明し，休眠を決定された個体においては，不休眠個体とは異なつた型の貯藏榮養が形成されるものと推定して，休眠に關する彼の "food mobilization hypothesis" と關係すけている。休眠は終局的には或る特定の器官によつて支配されるものであり (福田, 1952; 長谷川, 1951～'52), 變態ホルモンや酵素系の活動何如が休眠の直接の原因である (WILLIAMS, 1946～'52, その他) としても，未だ内分泌器官が活動し發育が正常に行われている時期に決定されるのであるから，休眠を誘導する環境條件が直接にこれらの器官に影響するのではなく，一般的な物質代謝が休眠決定の過程に介在するというANDREWARTHA の假說は當を得たものであると思われる。

c. ヨトウガの生活環における日長時間の意義

札幌においては，ヨトウの夏世代は1年中でもつとも日の長い夏至 (日出から日沒迄15時間22分) の前後に孵化して發育を始める (桑山, その他, 1925)。その後日長時間は次第に短くなり，8月10日には14時間に達する。既述の通りこれはもはや休眠誘導の範圍内である。1953年の圃場觀察では夏世代の卵は6月中旬～7月中旬に見られ，この中遲く產下されたものは，少なくとも幼虫期の後半には休眠誘導の効果をもつ日長時間を蒙ることになる。8月上旬，キヤベツ畑で採集した蛹の大部分は不休眠蛹であつて，間もなく羽化してしまつた。これらの蛹は未だ日長時間が十分長くて不休眠蛹生成の効果を持つ7月中に發育を完了して土中にもぐつたものと思はれる。平年においては夏世代の幼虫の大部分は8月中旬までに蛹化するようであるが，1部のものは8月中旬にいたつてもなお攝食を續けている。このような幼虫をほぼ成熟しきつた頃に採集し，室内で蛹化させたところ，大多數のものが休眠蛹になつた。札幌においては夏季の平均氣溫が光週効果の發現を妨げるような高溫 (30°C) に達することはほとんどない。したがつて自然界においては，日長時間が休眠を誘導する主要な環境條件であると考えられ，上述の事實はこれを裏書きしているようである。越冬世代は8月下旬～10月下旬の間に發育し，全期間を通じてもつとも休眠誘導の効果が顯著である10～13時間の日長が作用し，更に氣溫も次第に低下するから，越冬に先立つてすべての個体が休眠に入ることはほぼ確實であると思われる。

日長時間の季節的變化は毎年一定である。したがつて日長時間が自然界において休眠の誘導に主要な役割を果しているとしても，夏世代の休眠率が年毎に異なる (大島, 1934) とすれば，他の變動しやすい環境條件がこれに關係しているに相違ない。このような環境條件の1つとして溫度が考えられる。何故なら，春から夏にかけての氣溫の高低によつて夏世代の出現期に遲速を生じ，その結果幼虫期に蒙る日長時間が異り，それに伴つて休眠率が變化するからである。氣溫が低い年には出現期が遲れて短日下に育つ幼虫數が增加して休眠率が高くなるであろうし，高溫の年にはこれと逆の結果が生ずるであろう。すなわち，自然界においては夏世代の休眠率は主として日長時間によつて決定されるのであるが，出現期に遲速を生ぜしめる環境條件—溫度—が休眠率の變動に間接的な影響を及ぼしているものと推定される。アゼルバイジヤン (カスピ海沿岸) では年2化の *Polychrosis botrana* においては，夏世代の休眠率が年に

* ANDREWARTAH (1952) による。

より又地域によつて異なるが，その原因に關して KOMAROVA (1949) は上述と同様の推定を下している。

ヨトウの休眠蛹が羽化するには，豫めかなり長期間の低溫 (0～12°C) 處理を必要とし（正木，未發表），夏世代に生じた休眠蛹はおそらく年内に羽化することはなく，そのまま越冬するものと考えられる。したがつて越冬世代を產出するのは夏世代の不休眠蛹のみであり，夏世代の休眠率はある程度まで越冬世代の發生量に反映する場合があると推察される。上述のように夏世代の休眠率は溫度の影響を受けるから，直接休眠の決定に關與する日長時間よりも間接的な作用しか及ぼさない溫度の方が，ヨトウの發生豫察においてはより重要な要因であると思われる。

要　約

1. ヨトウガ蛹の休眠は幼虫期における1日の照明時間によつて決定される。

2. 高溫 (24°C) においては 15～24 時間照明により不休眠蛹が生じ，9～12 時間では 100% 休眠蛹になり，6時間以下において再び不休眠蛹が生ずる。

3. 低溫 (17°C) においては 15～24 時間照明では高溫におけると同様に休眠率は低いが，12 時間で 100% に達した後は 0 時間にいたるまでこのレベルが保たれ，6時間以下においても不休眠蛹は生じない。

4. 光週効果は 14～15 時間の間において休眠誘導から不休眠蛹の生成へ轉換する。

5. 以上の結果から 15～24 時間照明は不休眠蛹生成の効果を現わし，9～14 時間照明は休眠を誘導し，6時間以下において光週効果が低下すると結論される。

6. 光週期が休眠誘導の効果を現わすのは或る溫度以下に限られており，30°C においては 10 時間照明を行つても不休眠蛹になる。

7. 同一處理區においては休眠蛹になる個体は，不休眠蛹になるものよりも幼虫期間が長くなり，蛹体重が大きくなる傾向が認められた。

8. 休眠個体の中では蛹体重及び幼虫期間に對する照明時間の影響は明らかではなかつた。

9. 札幌においては野外におけるヨトウガ蛹の休眠率は主として幼虫期の日長時間によつて決定されるようである。しかし，夏世代の休眠率の年毎の變動は，休眠に對する溫度の間接的な影響によつて生ずるものと考えられる。(1954年3月稿)

引用文献

1) ANDREWARTHA, H. G. (1952): Diapause in relation to the ecology of insects. Biol. Rev., 27: 50-107.
2) AGRELL, I. (1951): Pupal diapause caused by vitamine deficiency (Lepidoptera). Nature, 167: 283-284.
3) BONDARENKO, N. V. (1950): The influence of shortened day on the annual cycle of development of the common spider mite. [In Russian.] Dokl. Akad. Nauk SSSR, 70: 1077-1080. (R. A. E., A 40: 127).
4) DAWSON, R. W. (1931): The problem of voltinism and dormancy in the polyphemus moth. J. exp. Zoöl.,: 59: 87-131.
5) DICKSON, R. C. (4949): Factors governing the induction of diapause in the Oriental fruit moth. Ann. ent. Soc. Amer., 42: 511-537.
6) 深谷昌次 (1948): 二化螟虫の休眠に就いて (1). 新昆虫, 1: 233-236.
7) 福田宗一 (1952): 蠶の化性. 生物科學, 4: 51-57.
8) GEISPITS, K. F. (1949): Light as a factor regulating the cycle of development of the pine Lasiocampid, *Dendrolimus pini* L. [In Russian] Dokl. Akad. Nauk SSSR, 67: 781-784. (R. A. E., A 40: 56).
9) 長谷川金作 (1951-'52): 家蠶の化性に關する研究 (II-IV). 日本蠶糸學雜誌, 20: 403-406; 21: 1-6; 95-96.
10) 木暮愼太 (1930): 家蠶の化性に關する研究. 長野縣蠶業試驗場報告, No. 11.
11) KOMAROVA, O. C. (1949): Causes that bring about the diapause of the grape-vine leaf-roller (*Polychrosis botrana* SCHIFF). Dokl. Akad. Nauk SSSR, 68: 789-792. (R. A. E., A 40: 57).
12) 桑山覺・栗林數蔚・大島喜四郎 (1925): 甜菜の病害虫とその防除法. 北海道農事試驗場彙報, No. 35.
13) LEES, A. D. (1950): Diapause and photoperiodism in the fruit red spider mite (*Metatetranychus ulmi* KOCH). Nature, 166: 874-875.
14) ——— (1952): The physiology of diapause in the fruit red spider mite. Trans. Ninth Int. Congr. Ent., 1: 350-355.
15) MACROVITCH, S. (1923): Plant lice and light exposure. Science, 58: 537-538.
16) ——— (1924): The migration of the Aphididae and the appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. J. agric. Res., 27: 513-522.
17) MILLER, L. W. (1950): Factors influencing diapause in the European red mite (*Paratetranychus pilosus* C. & F.). Nature, 166: 875.

18) 三宅利雄 (1936): フタオビコヤガの休眠. 植物及動物, 4: 863-870.
19) 三宅利雄 (1939): 「日の長さ」とマコモウンカの休眠. 關西昆虫學會會報, 9: 54-59.
20) 松本 蕃・三田久男・大塚幹雄 (1953): ヨトウムシの休眠に關する研究 II. 應用昆虫, 9: 45-51.
21) 諸星靜次郎 (1949): 蠶の發育機構. (東京).
22) 永盛新三郎 (1930): 食桑の蠶兒化性に及ぼす影響. 應用動物學雜誌, 2: 217-220.
23) 大島喜四郎 (1934): ヨトウガの發生とその防除法. 北農, 1: 186-190.
24) SHULL, A. F. (1928): Duration of light and the wings of the Aphid, *Macrosiphum solanifolii*. Roux's Arch. Entw. Mech. Org., 113: 201-239.
25) ———— (1929): The effect of intensity and duration of light and of duration of darkness, partly modified by temperature, upon wing production in Aphids. Ditto, 115: 825-851.
26) SQUIRE, F. A. (1940): Observations on the larval diapause of the pink bollworm, *Platyedra gossypiella* SAUND. Bull. ent. Res., 30: 475-481.
27) 清水 滋・堀内彬明 (1949): 發蛾の早晩と產卵數並に化性との關係. 日本蠶糸學雜誌, 18: 95-99.
28) 田中義磨 (1950—'51): 柞蠶の越年と環境特に日長効果について (III-V). 日本蠶糸學雜誌, 19: 580-590; 20: 1-9, 132-138.
29) ————・村上泰次郎 (1937—'42): 柞蠶の越年性に對する日長効果 (I-V). 農業及園藝, 13: 1937-1404; 15: 1431-1435; 日本蠶糸學雜誌, 12: 239.
30) 内田登一・正木進三 (1953): ヨトウガの休眠誘導に對する高溫後の低溫處理の影響. 應用昆虫, 8: 129-134.
31) WALOFF, N. (1948): Development of *Ephestia elutella* HB. (Lep., Phycitidae) on some natural foods. Bull. ent. Res., 39: 117-130.
32) WAY, M. J., B. HOPKINS & P. M. SMITH (1949): Photoperiodism and diapause in insects. Nature, 164: 615.
33) ———— & ———— (1950): The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diataraxia oleracea* L. (Lepid.) J. exp. Biol., 27: 365-376. (R. A. E., A 40: 400)
34) ————, P. M. SMITH & B. HOPKINS (1951): The selection and rearing of leal-eating insects for use as test subjects in the study of insecticides. Bull. ent. Res., 42: 331-354.
35) WILLIAMS, C. M. (1946-'52): Physiology of insect diapause. I-IV. Biol. Bull., 90: 234-243; 93: 89-98; 94: 60-65; 103: 120-138.

Summary

Among multivoltine insects, there occur two types of life cycle in the same species: in one type the growth proceeds without any arrest, whereas in the other diapause intervenes in certain stage of life cycle. Since diapause appears usually in autumn, it is highly probable that some environmental factors changing rhythmically with the season and prevailing in autumn should be responsible for the incidence of diapause. Temperature and day-length have been known as such factors. In the cabbage moth the influence of temperature on the induction of pupal diapause has been reported (UCHIDA & MASAKI, 1953). The present investigation has been carried out in order to determine the significance of photoperiod in controlling the onset of the diapause.

In the first two series of experiments, nine batches of larvae from a single female were reared respectively under the artificial light with different photoperiods ranging from 0 to 24 hours per day. The temperature was kept at 24°C. in one series and at 17°C. in the other. Within a day after pupation all batches were removed and kept at 26°C. for emergence, and the proportion of diapause pupae was examined. The results are as shown in the following table:

Photoperiod (hours/day)	Percentage of diapause	
	at 24°C	at 17°C
0	40.6	100.0
3	25.0	100.0
6	88.2	100.0
9	100.0	75.0
12	100.0	100.0
15	68.4	0.0
18	10.4	12.5
21	25.8	7.7
24	28.2	0.0

In the above table it is apparently indicated that the photoperiod has a marked influence on the induction of the diapause, although there is a little difference between the both, particularly under photoperiods shorter than 6 hours. By rearing at 24°C. under photoperiods longer than 15 hours, a number of larvae gave rise to non-diapause pupae from which moths emerged in about a fortnight. When the photoperiod was reduced to 12 or 9 hours, all of the larvae entered prolonged diapause after pupation and no moths emerged from them during 6 months or more, without cold treatment which resumes their growth. The proportion of diapause was, however, decreased in accordance with the further reduction of photoperiod and non-diapause pupae were again porduced with extremely short photoperiods, viz., less than 6 hours.

Similar tendencies were seen at 17°C. with the range of photoperiod from 9 to 24 hours, but non-diapause pupae were not obtained at this temperature even though the photoperiod was reduced shorter than 6 hours. In this case the temperature might influence to a greater extent than the photoperiod on determining the diapause, because the temperature during the larval stage may also be responsible for the occurrence of the diapause (UCHIDA & MASAKI, *l. c.*).

To determine more exactly the range of photoperiod inducing the diapause, five batches of larvae from the same brood were subjected to 12, 13, 14 or 15 hours of light per day respectively. All or most of the pupae from the first three batches went into diapause, while only a small proportion of the pupae did so in the last batch.

From these results it seems probable that the long photoperiods ranging from 15 to 24 hours per day may affect the larvae to give rise to non-diapause pupae, while the photoperiods ranging from 9 to 14 hours may induce the diapause, becoming less effective as it lasts shorter than 6 hours.

In all cases described above, it was generally recognized that the larvae which were destined to enter diapause grew more slowly and attained a greater weight than those of the same batch which were destined to develop without diapause. Since the same phenomenon has been observed in the previous experiments in which the diapause was induced by low temperature, the correlation between the diapause and the slower growth or the greater weight seems to hold, irrespective of whether the diapause has been induced by photoperiod or temperature. From this fact it seems reasonable to assume that there is the metabolic difference between the diapausing and non-diapausing individuals before manifestation of diapause (ANDREWARTHA, 1952).

In further tests, the larvae which were reared under a photoperiod of 10 hours at 26°C. became exclusively diapause pupae, but those at 30°C. failed to enter diapause when exposed to the same photoperiod. Therefore, the effect of the short photoperiod may be suppressed by the temperature as high as 30°C. and the temperature at which the photoperiod exerts its effect is probably limited.

However, it seems likely true to conclude that the proportion of the pupae entering diapause in the field population may be mainly determined by the photoperiod under which they spent the larval stage, since in Sapporo the mean temperature in summer does not normally exceed 26°C. at which the photoperiod is still effective. In the field, all of the larvae in the overwintering generation having fed during short days from late August to October give rise to diapause pupae, and after hibernation produce their progeny in the next summer. The summer generation usually grows during long days from mid-June to early August, then most of them burrow into the soil to pupate just before the shortening of the daytime, and emerge as the moth in the autumn. However, some larvae remain immature and continue to feed until mid-August or later in which the day-length becomes short inducing the diapause. Most of the pupae collected in the late July, 1953, transformed to moths without diapause, whereas most of the fully-fed larvae collected in the mid-August remained in diapause after pupation until the following spring, although the temperature

at which they fed was high. Thus some of the larvae in the summer generation may enter diapause in response to short days, failing to produce the offspring in the same season. The proportion of these larvae may be greater than usual if the feeding period of the summer generation is delayed towards the later season by low temperature. Thus in such a year extreme cool condition in spring or summer may result in a high proportion of diapause pupae in the summer brood, so that only a small population will be built up in the next generation. Therefore, the temperature seems to be of importance for the prediction of the outbreak of the cabbage moth, though it influences only indirectly on the incidence of the diapause in the field.