

緒言

イネキモグリバエ（イネカラバエ） *Chlorops oryzae* Matsumuraは、双翅目:キモグリバエ科（Diptera: Chloropidae）に属する昆虫であり、北海道から九州まで広く分布するイネの主要害虫である。西島（1965）は、*Chlorops kuwanae* Aldrich（1925）は本種のシノニム（劣位同物異名）であるとしている。イネキモグリバエは、北海道と東北地域では年2世代を経過し、関東以西の地域では年3世代を経過する。イネキモグリバエの日本以外での分布は、大韓民国と中華人民共和国において報告され（Yan et al., 1981; Kim, 1982; Hwang et al., 1985; Liang, 1990）、その年間世代数はいずれも3世代とされている。

日本におけるイネキモグリバエの年間世代数の相違については、すでに岩田（1963）と平尾（1970）による詳細な研究があり、2化系統と3化系統のもっとも顕著な相違は第1世代の発育生態、特に幼虫の発育速度の違いとされている。しかし、これらの幼虫発育の相違をもたらす機構については明らかにされていなかった。また、本種は越年生のイネ科雑草を冬寄主としてその茎内で1齢幼虫態で越冬するが、この間の発育停止は低温による休止と考えられていた（岩田, 1963; 平尾, 1970）。

本種は、松村（1915）によって記載された。イネキモグリバエによるイネの被害は、1925年頃から注目されるようになり、1949年には西日本の山間部で多発生が報じられ、その後1950年代には全国的に発生が増加した（岡本, 1970）。3化地帯では、1950年代の多発生以後、現在まで少発生が継続している。これに対して、2化地帯では現在でもその発生が問題となっている（荒谷ら, 1986; 飯村, 1989）。

イネキモグリバエの幼虫の生存率は、イネ品種によって異なることが知られており（湯浅, 1942a, 1942b; Yushima and Tomisawa, 1957; 湖山, 1970）、抵抗性品種の利用を目的とした品種抵抗性の検定が実施されてきた。

筆者は、1982年から「超多収稲におけるイネカラバエの発生生態」の研究課題のもとに、外国稲を含む交配母本系統について品種抵抗性の検定を実施した（武田・鈴木, 1985）。超多収イネに関する品種抵抗性の研究では、圃場での傷葉-傷穂率（湖山, 1970）による品種抵抗性の検定と産卵選好性に関する試験を行った。イネキモグリバエに対する品種抵抗性の利用を推進するためには、供試虫の継代飼育と抵抗性の簡易検定

法の開発が必要であった。そこで、2化系統の継代飼育を目的として、幼虫の発育特性に関する調査を実施した。これらの調査において、本種の幼虫発育におよぼす光周期の影響を解析し、2化系統と3化系統にみられる夏休眠と冬休眠を明らかにした。その後、「イネカラバエの化性分化機構の解明」の研究課題において、イネキモグリバエの年間世代数の相違をもたらす光周期の影響とその遺伝的基礎についての研究を実施した。イネキモグリバエの年間世代数に関する研究は、1987年から1997年までの11年間にわたって、秋田県大曲市の東北農業試験場において実施したものであり、結果の一部は断片的に公表してきた（Takeda, 1996, 1997, 1998; Takeda and Nagata, 1992, 1997, 1998）。本報告は、未発表の研究成果や新たに得られた知見を加えて、イネキモグリバエの年間世代数の分化機構について総合的に取りまとめたものである。

本報告では、2化型と3化型の生活史の相違を明らかにするために、本種的生活史を過去の知見に基づいて取りまとめる。つぎに、2化型の秋田系統と3化型の山口系統あるいは愛知系統を用いて、1齢幼虫期の冬休眠と老熟幼虫期の夏休眠の光周反応を明らかにする。また、幼虫発育を支配する生物的要因として夏寄主の生育ステージの影響を解析し、イネの生育ステージと光周期による若齢幼虫期の夏休眠を明らかにする。冬寄主に関しては、非休眠虫と休眠虫のコムギ幼苗での生存と発育を比較し、冬寄主での生存と発育におよぼす低温と冬休眠の役割について解析する。さらに、イネキモグリバエの3つのタイプの休眠にみられる地理的勾配変異（クライン）を明らかにし、クラインの形成機構とその進化的要因について論議する。そして、地理的系統の幼虫発育におよぼす日長の変化の影響について解析する。つぎに、2化（秋田）系統と3化（愛知）系統の夏休眠と冬休眠の違いが伴性遺伝することを明らかにする。また、2化型と3化型の移行地帯の個体群と青森県の個体群による交雑試験によって、混発地の個体群にみられる多型現象を明らかにする。最後に、イネキモグリバエの生活史形質の解明から、本種の季節適応の進化機構と化性分化について考察する。

この研究を実施するに当たって、元東北農業試験場栽培第一部虫害研究室長故鈴木忠夫技官からは、本種の採集ならびに飼育について指導を受けた。元東北農業試験場栽培第一部虫害研究室長永田 徹博士からは、研究推進上の便宜、指導を受けた。元東北農業試験場水田利用部水田虫害研究室長菅野紘男博士からは、研究推進上の便宜を受けた。元東北農業試験場佐藤 テイ技官からは、助言と激励を受けた。東北農業試験場水田利用

部水田病虫害研究室望月 淳博士からは、研究推進上の助言と激励を受けた。また、元東北農業試験場虫害研究室所属の草剪純子氏には飼育系統の維持・管理にご協力いただいた。

弘前大学名誉教授正木進三博士からは、研究推進上有益な示唆・助言を与えられ、投稿論文のご校閲をいただいた。久留米大学医学部教授上宮健吉博士からは、有益な助言をいただいた。元農業環境技術研究所岩田俊一博士、元山口大学教授平尾重太郎博士からは、有益な助言と激励をいただいた。京都府立大学名誉教授笹川満広博士からは、有益な示唆・助言を与えられた。京都府立大学教授高田 肇博士からは、種々の有益なご助言と論文取りまとめのご指導をいただいた。

森林総合研究所前藤 薫博士には、本種寄生蜂の同定をお願いした。青森県農業試験場木村利幸氏からは、幼虫齢期の判別について助言をいただいた。供試材料の採集については、山口県農業試験場和泉正勝氏、青森県農業試験場市田忠夫氏、岩手県立農業研究センター飯村茂之氏、愛知県山間農業研究所井上正勝氏、元同研究所小泉信三博士、にご協力いただいた。これらの方々に厚く御礼申し上げます。

第1章 イネキモグリバエの2化型と3化型の生活史

イネキモグリバエにみられる2化型と3化型の生活史の分化機構を解析するためには、それらの生活史の相違を明らかにする必要がある。また、これまでに指摘された2化系統と3化系統の発生時期の変動要因について検討する。

2化型の生活史については、秋田県で行われた平尾（1970）の研究を中心に解説し、3化型の生活史については新潟県で行われた岩田（1963）の研究と島根県で行われた岡本（1970）の研究を総合して解説する。

1. 2化型の生活史

湖山（1938）は、秋田県においてイネキモグリバエが年2回発生することを明らかにした。木村（1959）は、北海道における本種の生活史とその未発生地について報告している。

イネキモグリバエの越冬は、コヌカグサ属（*Agrostis*）、スズメノテッポウ属（*Alopecurus*）などの越年生のイネ科雑草の茎内で1齢幼虫態で行われる（Fig. 1）。越冬後の幼虫は、融雪後の4月上旬から発育を開始する。越冬世代の幼虫は、冬寄主の幼穂を摂食して老熟し、5月下旬から6月上旬に蛹化する。越冬世代の成虫は6月に羽化し始めるが、その羽化盛期は6月15日前後である。これらの成虫は、6月中旬から7月中旬にかけて、分けつ盛期のイネ苗に産卵する。越冬世代の成虫の産卵盛期は、北海道南端（木村，1959）や本州最北端の青森県では7月上旬であり、その他の東北地方では6月中旬から7月初めとなる。この時期の卵期間は約1週間であり、ふ化幼虫は7月上・中旬頃の分けつ盛期のイネ茎に食入する。ふ化幼虫は、イネ茎の葉耳付近から茎内に潜入し、イネの生長点付近へ到達する（藤巻ら，1957）。イネ茎内に食入した幼虫は、順次形成される心葉と幼穂を摂食する。第1世代の幼虫は、イネ心葉を摂食している間はほとんど発育せず、イネ幼穂を摂食して老熟する。幼穂を摂食した老熟幼虫は、上位葉の葉鞘内へ移動し、葉耳付近で蛹化する。第1世代の成虫は9月上旬から羽化し始め、越年生のイネ科雑草に産卵する。第1世代の成虫の産卵盛期は9月20日前後で、産卵は10月中旬に終息する。第2世代の幼虫は、冬寄主の茎内に潜入し1齢幼虫のまま越冬する。

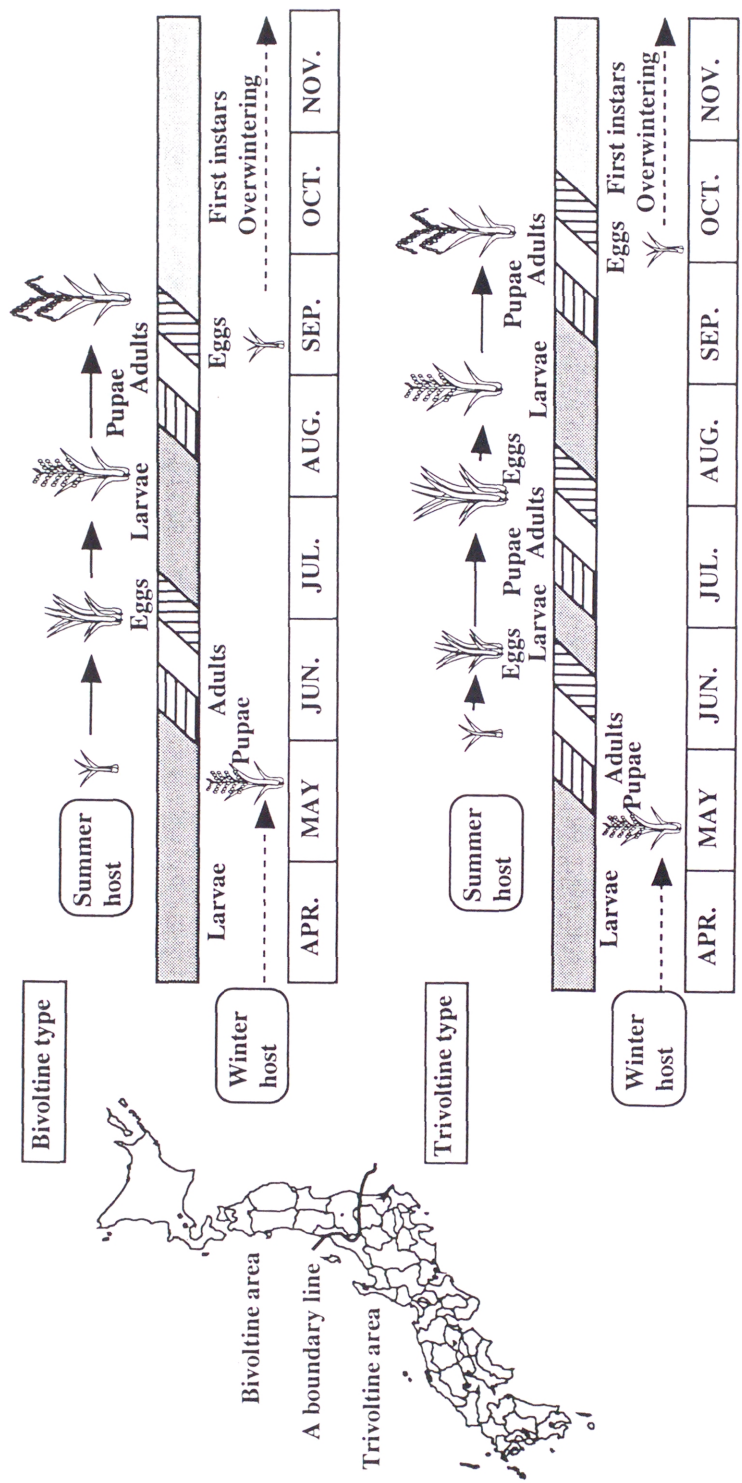


Fig. 1. Distribution areas of the bivoltine and trivoltine ecotypes of *C. oryzae*, and schematic representation of life histories in the two geographic ecotypes and the phenology of their summer and winter hosts.

2. 3化型の生活史

3化系統の越冬世代は、2化系統と同じく1齡幼虫態で、イネ科雑草の茎内で越冬する (Fig. 1)。2化系統の越冬世代の幼虫は冬寄主の幼穂を摂食して老熟することから、温度によってその羽化盛期を予測することは困難であった (湖山, 1962)。一方、3化系統の越冬世代の幼虫の發育は主に温度に支配される。岸野 (1959) は、3化系統の越冬世代の50%羽化期を融雪日からの積算温度によって予測する方法を明らかにしている。また、3化系統の越冬世代の幼虫は冬寄主の心葉の摂食だけで發育する (岩田, 1963)。越冬世代の羽化期は5月中旬から6月上旬であり、羽化最盛期は5月20日前後である。越冬世代の成虫は、移植前のイネ苗あるいは移植直後の本田のイネ苗に産卵する。越冬世代の成虫による産卵盛期は5月下旬から6月上旬である。第1世代の幼虫は、分けつ初期のイネ茎に食入し、数枚のイネ心葉を摂食した後に蛹化する。第1世代の蛹化時期は、6月下旬から7月上旬である。このように、第1世代の幼虫はイネ心葉の摂食だけで發育し、その幼虫期間は20日~30日である。第1世代の幼虫による傷葉 (本種の食害を受けた葉) の発生は通常3枚~4枚であり、その上位2葉には3齡幼虫の食害による並列大食痕 (岩田, 1963) と呼ばれる特徴的な食痕がみられる。岡本 (1956) は、3化地帯内における第1世代の成虫の50%発生日を調査し、50%発生日は北陸地方では7月中旬、東海と高知を除く関東以西各地では7月下旬、東海地方では8月上旬としている。いずれの地域においても、50%発生日のイネは幼穂形成期であり、ふ化幼虫は生育の進んだイネ茎に食入する。第2世代の幼虫はイネ心葉を摂食している間はほとんど發育せず、被害茎の傷葉には若齡幼虫の食害による小さな穴があく程度の食痕しかみられない。第2世代の幼虫は、2化系統の第1世代と同様に、イネ幼穂を摂食して老熟する。第2世代の成虫は、9月中旬から10月中旬に発生し、冬寄主であるイネ科雑草に産卵する。そして、第3世代の幼虫が冬寄主の茎内に潜入し、その生長点付近で1齡幼虫態で越冬する。

3. 2化型と3化型の生活史の相違

(1) 両地帯における発生経過の相違点

2化系統は夏寄主で1世代を経過するのに対して、3化系統は2世代を経過する。この相違は、前述のように第1世代の幼虫發育の違いである。また、3化系統の第1世代と第2世代の幼虫發育にも同様な相違がみられ、第1世代の幼虫はイネの心葉の摂食だけで發育

するのに対して、第2世代の幼虫はイネ幼穂を摂食して老熟する。岩田（1959, 1960）は、さまざまな生育ステージのイネ苗に3化系統の幼虫を食入させ、その発育を調査した。その結果、3化系統の幼虫発育は同一のイネ品種においてもその生育ステージによって異なることが明らかにされた。特に、幼穂形成期前にあたる9葉期から10葉期のイネ茎は、第1世代と第2世代のいずれの幼虫においてもその発育を抑制する。一方、第2世代の幼虫もイネ幼苗で発育するが、第1世代の発育よりも遅れることが指摘されている。

平尾（1970）は、2化地帯においてイネキモグリバエの幼虫発育とイネ品種の出穂期の関係を調査し、第1世代の1齢幼虫期間は出穂が遅いイネ茎において延長することを明らかにした。このことから、第1世代の幼虫はイネの心葉を摂食している間は発育せず、イネ幼穂を摂食して老熟すると結論した。平尾（1970）は、第1世代のふ化幼虫を5葉期のイネ苗に食入させ、2週間間隔で再び5葉期のイネ苗に幼虫を食入させる方法によって継続飼育を行った。この飼育方法での幼虫期間は約70日となったが、第1世代の幼虫はイネ幼穂を摂食せずに蛹化した。

岩田（1963）は、2化系統と3化系統の幼虫発育を新潟県の3化地帯において比較し、2化系統を3化地帯に移しても、年2回の生活史が維持されることを明らかにした。また、2化系統と3化系統には、越冬後の幼虫発育と温度あるいは蛹期間にも相違がみられることを明らかにした。平尾（1959）は、秋田県において2化系統と3化系統の幼虫発育を比較し、3化系統は秋田県の普通期栽培イネにおいても年3世代を経過するとした。また、2化系統の幼虫は寄主イネの生育に対する依存性が強く、イネ幼穂を摂食して老熟するのに対して、3化系統の幼虫は寄主への依存度が低く、第1世代の幼虫の発育が早いことが特徴であるとした。

（2）混発地個体群の発育と交雑後代の発育

2化型の生活史は日本の北部に適応し、3化型のそれは南部に適応している。2化系統と3化系統は、それぞれ遺伝的に異なる生態型とされている（岩田, 1963; Hirao, 1963; 平尾, 1970）。平尾・熊沢（1955）は、7月5半旬の圃場でのイネキモグリバエの幼虫による傷葉と産卵数の調査によって2化地帯と3化地帯の境界線を示し、境界付近での2化系統と3化系統の混発現象を明らかにした。このような混発地の第1世代の幼虫には、イネ心葉の摂食によって発育する3化型個体とイネ幼穂を摂食して老熟する2化型個体が現われる。2化系統と3化系統の混発現象は、2化地帯と3化地帯の境界付近にみられ

るだけでなく、3化地帯の標高の高い地帯において広く観察されている（田村ら、1959; 上田ら、1960; 岩田ら、1960）。

岩田（1963）は新潟県において、混発地個体群の発生生態を調査した。混発地個体群の越冬世代の幼虫発育は2化系統と3化系統の中間を示し、顕著な個体変異がみられた。混発地個体群の第1世代の幼虫には、幼虫期間が30日以下の発育の早い個体と幼虫期間が50日以上個体がみられた。また、越冬後の発育の早い越冬世代の成虫からは発育の早い個体が多く現われ、発育の遅い越冬世代の成虫からは発育の遅い個体が高率で現われたとしている。さらに、越冬世代の幼虫の発育が中間の個体からは2化型と3化型の発育を示す第1世代が得られたとしている。これらの混発地個体群の発育は、秋田県産の2化系統と新潟県産の3化系統の交雑後代に近い発育を示した。

Hirao（1963）は、秋田県産の2化系統と鳥取県産の3化系統の交雑試験を行い、自然条件下における F_1 の発育は両親の間であったが、それぞれの母親側に近づく傾向を示したとしている。

以上のように、イネキモグリバエには幼虫の発育が早い系統と発育の遅い系統が存在する。前者は北陸・関東以西に分布する3化系統であり、後者は東北以北に分布する2化系統である。このような幼虫発育の地方的変動によって、イネキモグリバエはそれぞれの生息地の気温やイネ栽培期間の地方的変動に適応している。一方、越冬世代の幼虫を冬寄主とともに加温すると、加温と同時に発育を再開することから、越冬時の発育停止は低温による休止と考えられていた（岩田、1963; 平尾、1970）。

第2章 材料および方法

供試虫は、2化地帯では第1世代の蛹あるいは老熟幼虫、3化地帯では第1世代あるいは第2世代の蛹あるいは老熟幼虫をイネ茎とともに採集した。これらの採集虫から、飼育系統を育成した。飼育系統は、秋田県大曲市の東北農業試験場（北緯39度20分、標高30m）内の昆虫飼育室内で維持した。

1. 継代飼育虫の管理

(1) 成虫期と卵期の飼育法

成虫の飼育容器は、底面に直径1.0cmの穴をあけたプラスチック製カップ（直径6.0cm×高さ8.0cm）に、塩化ビニール製円筒（直径6.3cm×高さ15.0cm）をかぶせた装置とした。円筒の上端には寒冷紗を当て、その寒冷紗は手芸用モールで固定した。円筒側部には、成虫を入れるための穴（直径1.0cm）を設けた。焼土を入れたカップには、成虫の産卵対象として3葉期のイネ幼苗2～3本を移植した。成虫には、食餌として15～20倍に薄めたハチミツ液を与えた。イネ幼苗に産卵された卵は、カップとともに取り出し、上端をビニールに取り替えた円筒をかぶせた。本種の卵は、高湿度条件下で発育する（平尾, 1970）。産卵後のカップは、湿度を保つために水を張ったバットに入れて所定の温度、光周期の恒温器内に保存した。イネ幼苗を移植したカップは、成虫の産卵後、毎日交換した。

本種は、卵期の短日によって1齢幼虫期の冬休眠が誘導される（Takeda, 1996）。継代飼育虫の成虫期と卵期は長日条件（15時間照明:9時間暗黒、以後L15:D9）とし、非休眠発育を誘導した。なお、成虫期と卵期の飼育温度は23℃あるいは25℃とした。

(2) ふ化幼虫の食入操作

ふ化幼虫の食入操作は、湯島・富沢（1957）の方法にしたがって行った。産卵3日後に、卵をイネ茎葉とともに水を張ったシャーレに切り落とす。25℃での卵期間は4日から5日であり、翌日あるいは翌々日からふ化幼虫が得られる。水中のふ化幼虫は、スポイトで吸い取り、別に用意したシャーレに移す。このシャーレから、面相筆で幼虫をすくい取り、霧吹きで軽く湿らせたシャーレに移す。つぎに、実体顕微鏡下（10～15倍）で、ふ化幼虫を1匹ずつ筆先ですくい取る。すくい取った幼虫は、頭部を下にしてイネ

幼苗の葉鞘内に移動させる。ふ化幼虫をつけたイネ幼苗はバット（縦32.6cm×横23.0cm、高さ5.0cm）に入れ、同型のバットを逆さにしてかぶせて高湿度条件を維持した。なお、食入操作の前後には霧吹きでイネ幼苗に湿り気を与え、ふ化幼虫のイネ茎内への食入を促した。

(3) 寄主イネの準備

イネキモグリバエの幼虫の生存率は、イネ品種によって異なることが知られている（湖山，1970）。継代飼育に用いたイネ品種は、幼虫に対して高い感受性を示す中国イネの建梅矮とした（武田・鈴木，1985）。建梅矮は、半矮性型の日印交雑種であり、人工照明下での徒長が少なく、継代飼育に好適であった。イネ種子は、チウラム・ベノミル水和剤の種子粉衣によって殺菌し、常法にしたがって浸種した。催芽後のイネ種子は、焼土とともに基肥として硫化燐安0.2gを加えたプラスチック製カップ（直径6.0cm×高さ8.0cm）に、24粒（6×4粒）を基準として播種した。イネ種子は、幼虫の食入操作を容易にするために、芽の向きをそろえて播種した。播種後のイネ苗は、25℃では3日から4日後、20℃では5日から7日後に1葉期から2葉期に生育する。これらの時期に、イネ幼苗にふ化幼虫を食入させた。イネ幼苗による幼虫飼育は、飼育スペースを節約するとともに、幼虫の発育を促進する（Takeda & Nagata, 1997）。

(4) 幼虫期の飼育

ふ化幼虫を食入させたイネ幼苗は、20℃の陽光定温器あるいは冬期間の温室で育成した。本種の幼虫は、後述のように短日条件下で発育する（Takeda, 1997）。20℃の短日条件（L12:D12）では、ほとんどの幼虫が飼育21日後までに蛹化する。幼虫はイネ葉鞘内で蛹化するが、蛹は外部から確認することができる。葉鞘内の蛹は、飼育18日後頃から採集し、湿らせたろ紙を入れたシャーレに保存した。これらの蛹は、23℃あるいは25℃の長日（L15:D9）下で保存した。

2. 主要な試験方法

(1) 成虫期と卵期の飼育

成虫期と卵期の飼育は、継代飼育虫と同様に行った。飼育に用いた恒温器には、10Wあるいは15Wの白色蛍光灯が2本付いており、蛍光灯に連結したタイマーによって光周期を調節した。

(2) 幼虫期の飼育

ふ化幼虫は、継代飼育虫と同様に、プラスチック製カップに播種したイネ幼苗に食入させた。一部の試験では、シードリングケース（基肥として硫化磷安1.0g）に播種したイネ苗を供試した。幼虫を食入させたイネ幼苗は、陽光定温器あるいは人工気象室内で育成した。陽光定温器には、250Wあるいは400Wの水銀灯が付いており、タイマーによって光周期を調節した。

(3) 幼虫の発育ステージの調査

本種の幼虫は、寄主植物の茎内に潜入し、その生長点付近で未抽出の心葉を摂食する。幼虫の発育調査は、実体顕微鏡下でイネ茎を解剖して行った。イネキモグリバエの幼虫は、3齢を経過して蛹化する（平尾，1970）。幼虫齢期の判別は、実験開始当初には、咽頭骨格の中間節片の長さを測定して行った（平尾，1970）。この方法は、幼虫の頭部をスライドガラスにのせてカバーガラスで押つぶし、実体顕微鏡下で咽頭骨格の中間節片の長さを測定する必要がある。その後、幼虫齢期の違いによる後気門突起の形態的相違が明らかとなり、その形態によって幼虫齢期を判別した（武田，1993）。この方法による幼虫齢期の判別は生きたままの幼虫で可能であり、幼虫齢期を調査した後に、取り出した幼虫を再び寄主植物に食入させることができた。

本種の3齢幼虫は、摂食中の3齢幼虫と摂食を終了し体色が乳白色に変化した老熟幼虫に分けることができる（岩田，1963）。幼虫の消化管内に、鮮緑食の内容物がみられる個体を摂食中の3齢幼虫とし、体色が乳白色に変化した個体を老熟幼虫とした。

(4) 成虫雌雄の判別

イネキモグリバエの成虫は、雄が雌に比べてやや小さく、雄の腹部が雌よりもやや黄色いとされ、これらの相違によって雌雄の判別が可能とされてきた（岡本，1970）。しかし、このような相対的な比較では、雌雄を確実に分けることは困難であった。そこで、雌雄成虫の外部生殖器の形態による雌雄判別法を明らかにした（武田，1993）。雌の腹部末端節は産卵管として先細りになり、第7・8腹板が発達している。これに対して、雄の生殖器基節（第9節）の腹面には褐色の把握器がみられ、第6腹板と生殖器（第9節）の間は膜状である。外部生殖器の形態による雌雄判別は、総合倍率15倍の実体顕微鏡下で可能であった。また、管瓶（内径10mm、長さ30mm）に入れた生きたままの成虫の雌雄判別も可能であった。