

## 第5章 イネキモグリバエにみられる光周反応の地理的勾配変異

第3章では、イネキモグリバエの1齢幼虫期の冬休眠と老熟幼虫期の夏休眠にみられる光周反応を明らかにした。第4章においては、イネの生育ステージと日長による若齢幼虫期の夏休眠を示した。本種の日長感受期は卵期と幼虫期であり、感受期の日長と夏寄主の生育ステージによって2化系統と3化系統の幼虫にそれぞれ3つのタイプの休眠が誘導される。寄主イネの生育ステージと日長による夏休眠と老熟幼虫期の夏休眠は、卵期が長日の場合にみられる。これに対して、冬休眠は卵期の短日によって誘導される。いずれの休眠も日長によって誘導されるとともに、休眠の維持と覚醒にも日長あるいは寄主植物の変化が影響する。本章では、2化地帯の緯度の異なる4地点からの5系統と3化地帯の標高の異なる3地点からの4系統を供試して、3つのタイプの休眠にみられる地理的勾配変異を明らかにする。

### 第1節 3つのタイプの休眠にみられる地理的勾配変異

青森県平内町（北緯40度54分）から新潟県村上市（北緯38度10分）までの採集地の標高は30mから70mであった（Table 3）。新潟県村上市は、イネキモグリバエの2化地帯と報告されている（平尾・熊沢, 1957）。一方、長野県下伊那郡（北緯35度15分）から愛知県稲沢市（北緯35度13分）は、ほぼ同じ緯度に位置するが、その標高は600mから2mであった。イネキモグリバエの化性（年間世代数）は、緯度とともに標高によって異なる（岩田ら, 1960; 岩田, 1963; 平尾・熊沢, 1955）。長野県には2化系統と3化系統の混発地が報告されている（岩田, 1963）。愛知県稲沢市の愛知系統は、これまでの調査で明らかのように3化系統である。一方、標高505mの愛知県稲武町では、イネキモグリバエの年間世代数に関する報告はない。稲武の2系統は、愛知県山間農業研究所内の圃場からそれぞれ1989年と1992年に採集した系統である。これらの採集虫の子世代を用いて飼育系統を育成した。

#### 1. 夏休眠の臨界日長と休眠の深さ

- (1) ふ化から羽化までの平均発育期間におよぼす光周期の影響

各地域系統の幼虫発育と夏休眠におよぼす光周期の影響を明らかにするために、卵期は23℃の長日（L15:D9）で飼育した。また、寄主イネの生育ステージによる影響を除外するためにふ化幼虫は1葉期から2葉期のイネ幼苗（品種；建梅矮）に食入させた。幼虫期の飼育温度は23℃とし、日長は12.5時間から24時間（全明条件）までの11段階とした。これらの日長の中で、L17:D7とL24:D0は自然条件下ではみられないが、光周反応が維持される範囲を明らかにするために設定した。イネ種子はプラスチック製カップに24粒を播種し、各処理区4カップ（合計96本）のイネ幼苗にふ化幼虫を食入させた。幼虫の蛹化状況は、週に2回から3回の間隔で調査した。それぞれの調査時に採集した蛹は湿らせた脱脂綿を入れたシャーレに保存し、幼虫期と同じ条件下で飼育した。ただし、全明条件での蛹はL15:D9で飼育した。これらの蛹からの羽化は毎日調査し、ふ化から羽化までの日数を発育期間とした。

青森県平内から新潟県村上までの5系統の幼虫は、15時間以下の光周期に対して量的反応を示した（Table 3）。L12.5:D11.5からL14.5:D9.5における平内系統の発育期間は26日から28日であった。平内系統の発育期間はL14.75:D9.25とL15:D9の長日で延長し始め、L15.5:D8.5での平均発育期間は70日に延長した。しかし、16時間以上の日長では平内系統の発育期間に顕著な延長はみられなかった。鷹巣系統の発育期間も平内系統と同様に、L14.75:D9.25とL15:D9の長日で延長し始め、L15.5:D8.5での平均発育期間は99日となった。秋田系統と仙南系統は、秋田県仙南の同じ農家圃場からそれぞれ1989年と1992年に採集した。秋田系統と仙南系統の平均発育期間は、14時間以下の光周期では27日から33日であった。両系統の発育期間は、15時間以下の光周期では明期の増加にしたがって延長し、L15:D9での秋田系統と仙南系統の平均発育期間はそれぞれ70日と68日であった。しかし、L15.5:D8.5での両系統の平均発育期間は43日と51日となり、それ以上の日長での平均発育期間も31日から53日であった。村上系統の発育期間におよぼす光周期の影響も秋田系統のそれと同じ傾向を示し、村上系統のL15:D9での平均発育期間は76日となった。しかしながら、15.5時間以上の日長における村上系統の平均発育期間は31日から39日であった。

ほぼ同じ緯度に位置する長野県と愛知県の系統には、採集地の標高による光周反応の相違がみられた（Table 3）。標高600mの下伊那系統の平均発育期間はL12.5:D11.5とL13:D11では33日であったが、日長の増加にしたがって発育期間が延長した。下伊那系

Table 3. Developmental period from hatching to emergence in geographical strains of *C. oryzae* under various photoperiodic conditions at 23°C in the larval stage

Photoperiod (L:D)	Mean developmental period (day) ± S.D. (no. of insects)									
	Hiranai 40°54'N 30m	Takanosu 40°11'N 30m	Sen-nan 39°22'N 70m	Akita 39°22'N 70m	Murakami 38°10'N 40m	Shimo-ina 35°15'N 600m	Inabu-B 35°13'N 505m	Inabu-T 35°13'N 505m	Aichi 35°13'N 2m	
12.5:11.5	26.6±1.4a (70)	27.0±1.4a (78)	27.6±2.3ab (81)	27.1±2.4a (77)	27.5±2.5a (59)	32.7±3.1ab (47)	28.0±2.8a (84)	28.9±2.6a (78)	28.8±1.7a (74)	
13.0:11.0	26.6±2.1a (69)	26.2±1.8a (80)	27.1±1.4a (82)	27.4±1.8a (85)	28.5±2.9ab (39)	32.7±4.2a (70)	30.5±3.2a (75)	32.1±4.5ab (74)	30.3±2.4ab (88)	
13.5:10.5	26.7±2.6a (80)	26.6±2.3a (72)	28.3±3.6ab (63)	29.2±3.2ab (92)	29.4±3.0ab (66)	41.3±9.7abc (51)	37.6±6.3b (71)	40.8±8.1cd (63)	40.4±7.1c (70)	
14.0:10.0	27.9±1.9a (75)	28.3±1.8a (66)	30.0±4.0abc (72)	32.6±4.8bc (88)	32.0±3.6bc (87)	41.1±12bc (64)	41.6±9.9bc (80)	47.9±12d (75)	44.7±9.1c (72)	
14.5:9.5	28.2±3.1a (83)	28.8±3.1a (56)	34.6±5.2c (73)	45.8±11d (76)	40.0±8.2c (89)	67.8±27de (49)	68.7±27e (69)	67.4±16c (66)	51.4±17f (66)	
14.75:9.25	41.9±14bc (79)	36.9±7.4b (82)	49.0±15c (56)	64.0±20e (62)	66.2±16f (71)	94.3±26f (31)	96.9±18f (22)	56.1±27d (62)	36.1±14cd (67)	
15.0:9.0	41.7±9.4c (81)	46.8±13c (72)	67.9±19c (55)	70.3±17c (70)	75.8±23f (69)	95.3±45ef (35)	103.3±29f (28)	36.0±15b (80)	31.3±2.7abc (87)	
15.5:8.5	70.5±21d (70)	99.1±28d (46)	51.0±28d (53)	43.2±21d (76)	31.4±4.5bc (64)	48.1±20c (33)	64.0±27de (37)	34.2±6.2b (75)	32.9±4.4bcd (85)	
16.0:8.0	38.2±20b (69)	37.5±17b (71)	33.2±13bc (81)	33.1±7.7bc (78)	32.0±3.2bc (43)	53.7±28cd (38)	45.8±27bc (60)	32.4±5.4ab (63)	30.1±4.2ab (79)	
17.0:7.0	39.7±21bc (80)	49.5±25c (74)	52.7±28d (79)	34.4±7.3c (82)	34.5±7.6cd (76)	55.2±33c (49)	68.1±37de (42)	32.1±5.2ab (79)	30.5±2.8ab (76)	
24.0:0.0	30.8±4.0a (82)	34.6±3.3b (75)	31.5±4.4abc (59)	34.6±2.6c (94)	38.7±7.3de (33)	38.3±7.5abc (59)	48.8±11cd (64)	36.3±3.8bc (72)	34.7±2.6d (79)	

1) The egg stage was exposed to L15:D9 at 23°C.

2) Ninety-six (192 in L14:75:D9:25 and L15:D9) in the Inabu-B strain of newly hatched larvae were introduced to rice seedlings in each treatment.

3) Means followed by the same letters in the same column are not significant different by Sheffe's test (P>0.05).

統のL14.75:D9.25とL15:D9での平均発育期間はそれぞれ94日と95日であり、顕著な延長がみられた。しかし、下伊那系統の平均発育期間は、15.5時間以上の日長では38日から55日に短縮した。愛知県の稲武B系統は、L15:D9までは日長の増加にしたがって発育期間が延長した。稲武B系統のL14.75:D9.25とL15:D9での平均発育期間は、それぞれ97日と103日となった。しかし、稲武B系統の発育期間は下伊那系統と同様に、15.5時間以上の日長では顕著な延長を示さなかった。このように、下伊那系統と稲武B系統の発育は、長日で発育が抑制される2化系統にみられる光周反応を示した。

稲武T系統の発育期間は、L14.5:D9.5以下の光周期では日長の短縮にしたがって短くなった。稲武T系統の平均発育期間はL14.5:D9.5で67日であったが、L14.75:D9.25では56日に短縮した。さらに、稲武T系統の平均発育期間は長日（L15:D9）で36日であり、それ以上の日長においても32日から36日であった。愛知系統の幼虫の発育はL13.5:D10.5からL14.5:D9.5の間日長で抑制され、L14.5:D9.5での平均発育期間は51日であった。しかし、愛知系統の平均発育期間は14.75時間以上の長日で30日～36日に短縮した。このように、3化系統である愛知系統は中間日長で発育が抑制され、長日で発育する。愛知系統と稲武T系統のそれぞれの日長での平均発育期間は互いに近く、稲武T系統は愛知系統と同じ3化系統と考えられた。これらの結果から、愛知県稲武町の採集地は2化系統と3化系統の混発地であることが明らかになった。

それぞれの光周期において、各系統96匹（稲武B系統のL14.75:D9.25とL15:D9は192匹）のふ化幼虫をイネ幼苗に食入させた。平内系統の羽化率は、72%～87%であった。鷹巣系統の羽化率は、48%～85%であった。仙南系統と秋田系統、そして村上系統の羽化率は、それぞれ55%～84%、65%～98%そして34%～93%であった。鷹巣系統と秋田系統の羽化率は発育期間の延長にしたがって低下する傾向を示した（ $r=-0.60$ ,  $P<0.05$ ;  $r=-0.76$ ,  $P<0.01$ ）。

下伊那系統と稲武B系統の羽化率は、それぞれ32%～73%と11%～88%であり、L14.75:D9.25とL15:D9での羽化率が著しく低下した。下伊那系統と稲武B系統の羽化率と発育期間には負の相関がみられた（ $r=-0.69$ ,  $P<0.05$ ;  $r=-0.92$ ,  $P<0.01$ ）。これらの結果は、発育期間の著しい延長は生存率の低下をもたらすことを示す。3化系統の稲武T系統と愛知系統の羽化率は、それぞれ65%～83%と67%～91.7%であった。愛知系統の羽化率も発育期間の延長にしたがって低下する傾向を示した（ $r=-0.67$ ,  $P<0.05$ ）。

## (2) 幼虫発育にみられる個体変異

本種の夏休眠を含む平均発育期間は、もっとも深い夏休眠が誘導される日長よりも短い範囲では光周期に対して量的反応を示す (Takeda, 1997)。しかしながら、平均発育期間がもっとも延長する臨界日長よりも長い日長では、わずかな日長の増加に反応して発育期間が短縮した (Table 3)。そこで、発育期間の個体変異を明らかにするために雌雄別のふ化から羽化までの発育期間の頻度分布を示した (Figs. 33-36)。

平内系統と鷹巣系統の羽化はL12.5:D11.5からL14.5:D9.5では21日から35日の期間に集中し、雄の発育が雌よりも早い傾向を示した (Fig. 33)。これらの系統のL14.75:D9.25とL15:D9での発育期間は雌で顕著な延長を示し、その個体変異も大きくなった。両系統の平均発育期間がもっとも延長したL15.5:D8.5においては、雌雄ともに顕著な発育の抑制がみられた。L15.5:D8.5では、平内系統の幼虫は40日前後で羽化する個体もみられたが、ほとんどの個体がふ化後60日から100日の間に羽化した。鷹巣系統のL15.5:D8.5での発育抑制は平内系統よりも顕著になり、ほとんどの個体がふ化後80日から140日の間に羽化した。一方、L16:D8では両系統のほとんどの個体がふ化後40日までに羽化し、一部の個体がふ化後70日から130日の間に羽化した。L17:D7においても、L16:D8と同じ羽化状況を示し、全明 (L24:D0) 条件では発育の遅れる個体はみられなかった。

秋田系統と村上系統の羽化は、L15:D9までは日長の増加にしたがって遅れる傾向を示した (Fig. 34)。L12.5:D11.5からL14.75:D9.25までは、雄よりも雌の発育が遅れる傾向を示したが、L15:D9では雌雄ともに発育が抑制され、ほとんどの個体がふ化後60日から120日の間に羽化した。しかし、L15.5:D8.5では、村上系統のすべての個体がふ化50日後までに羽化し、秋田系統では一部の個体がふ化後80日から120日の間に羽化した。さらに、L16:D8では秋田系統においても発育の遅れる個体の割合が減少した。L17:D7とL24:D0においても発育の遅れる個体が減少し、L16:D8と同じ傾向を示した。仙南系統の羽化時期の分布と光周期の関係も秋田系統と同じ傾向を示した (データ省略)。

下伊那系統は、L13.5:D10.5からL15:D9において、日長の増加にしたがって羽化時期が遅れる傾向を示した。L14.75:D9.25では一部の個体がふ化後50日から60日に羽化した

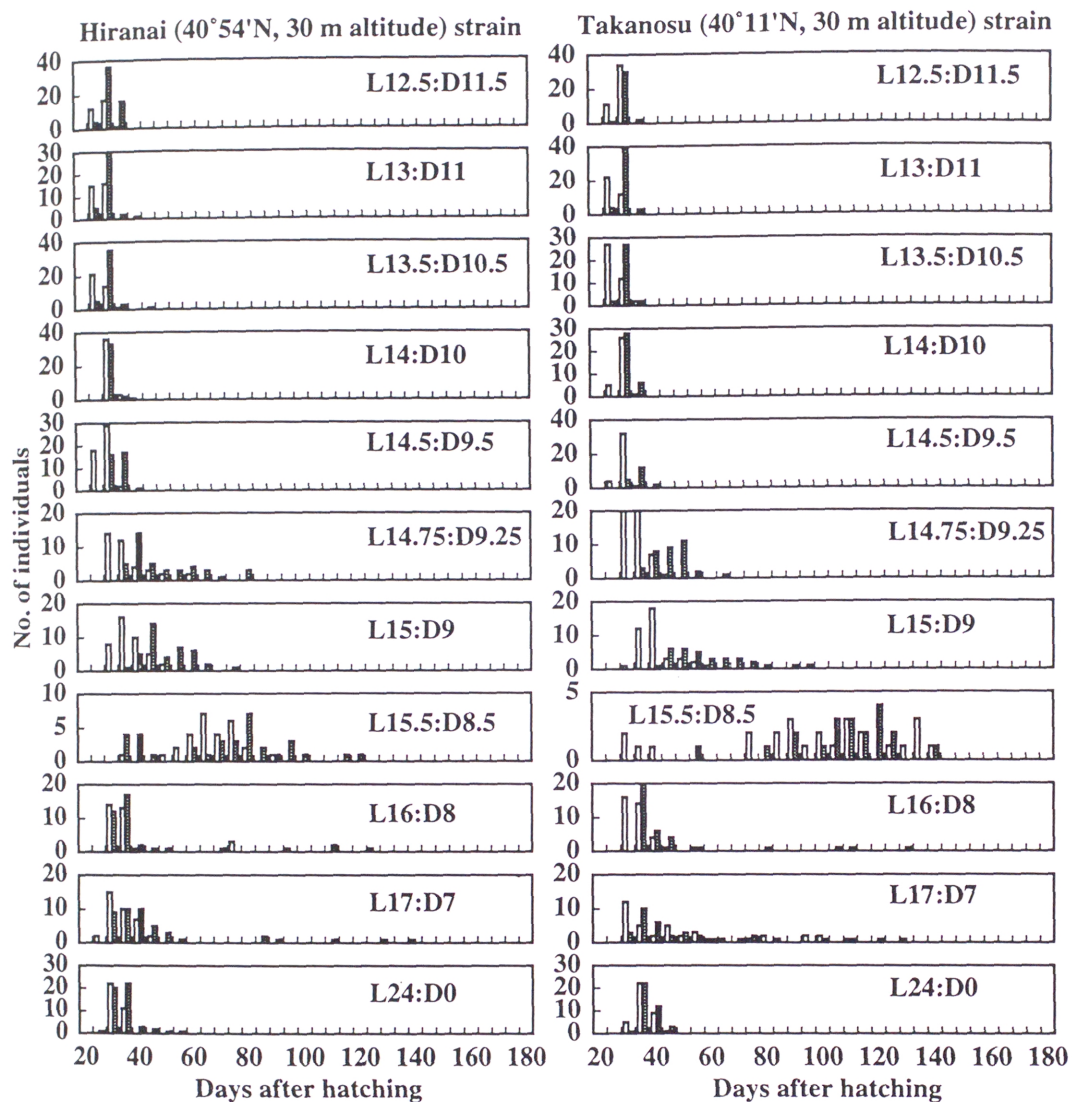


Fig. 33. Distribution of emergence time of the Hiranai and Takanosu strains of *C. oryzae* under various photoperiodic conditions at 23°C during the larval stage. Their egg stage was exposed to L15:D9 at 23°C. Open columns and dotted columns indicate male and female insects, respectively. Larval photoperiods are indicated on the right side in each panel.

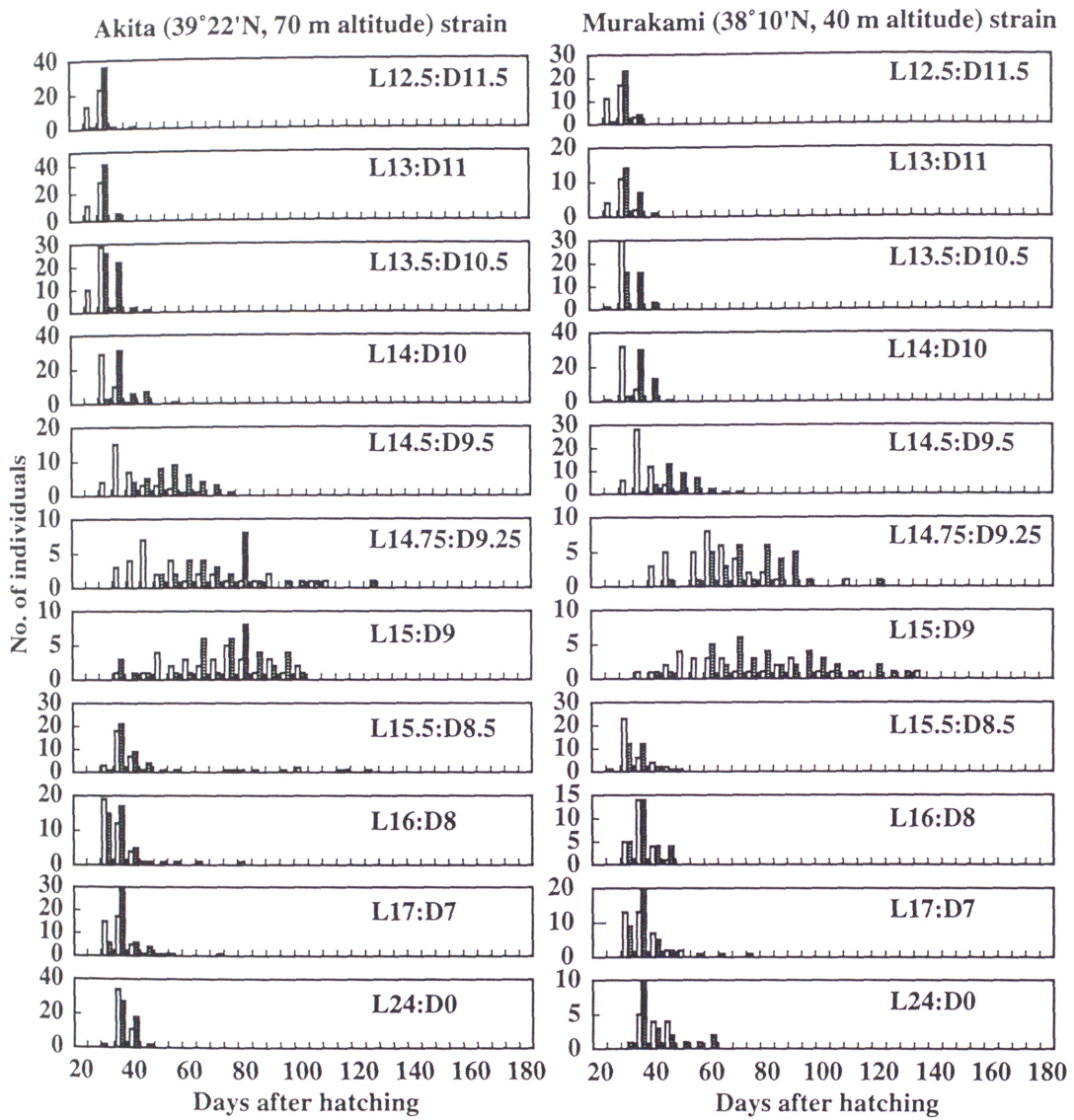


Fig. 34. Distribution of emergence time of the Akita and Murakami strains of *C. oryzae* under various photoperiodic conditions at 23°C during the larval stage. For others, see Fig. 33.

が、ほとんどの個体が80日から160日の間に羽化した (Fig. 35)。L15:D9では、40日から60日の発育期間で羽化する個体もみられたが、ほとんどの個体はふ化後100日から180日に羽化した。しかし、下伊那系統のL15.5:D8.5~L17:D7での羽化は40日から60日の間に集中し、一部の個体が80日から140日の間に羽化した。また、全明条件下では、ほとんどの個体が40日から60日の間に羽化した。稲武B系統の羽化も下伊那系統と同じ傾向を示し、L13.5:D10.5からL15:D9では日長の増加によって顕著な発育期間の延長がみられた (Fig. 35)。L14.5:D9.5での羽化は、ふ化後40日から130日までみられ、L14.75:D9.25では80日から120日の発育期間を示す個体がほとんどであった。L15:D9では、一部の個体がふ化後40日から60日で羽化した、大多数の個体の発育期間は100日から160日に達した。そして、L15.5:D8.5からL17:D7では一部の個体が100日以上発育期間を示したが、40日から60日の発育期間を示す個体が大多数となった。全明条件下においてはすべての個体がふ化85日後までに羽化した。

稲武T系統は、L12.5:D11.5でほとんどの個体がふ化40日後までに羽化した、L14.5:D9.5までは日長の増加にしたがって発育期間が延長した (Fig. 36)。これらの日長の範囲では、雄よりも雌の発育が遅れる傾向を示した。L14.75:D9.25での稲武T系統の羽化は、ふ化後30日から40日にピークがみられたが、80日から100日の発育期間を示す個体もみられた。この光周期では、雌よりも雄の発育が抑制される傾向を示した。しかし、長日のL15:D9では、稲武T系統のほとんどの個体がふ化45日後までに羽化し、一部の雄が100日前後の発育期間を示した。稲武T系統では、L15.5:D8.5から全明条件下で発育の遅れる個体はみられなかった。愛知系統は稲武T系統と同様に、14時間と14.5時間の中間日長で発育が抑制された (Fig. 36)。しかし、L14.75:D9.25での愛知系統の発育は稲武T系統よりも早くなる傾向を示し、ほとんどの個体がふ化45日後までに羽化した。そして、愛知系統は15時間以上の日長で、すべての個体がふ化40日後までに羽化した。

これらの発育期間におよぼす光周期の影響から、興味深い現象が明らかになった。イネキモグリバエの幼虫は、特定の日長において発育期間が延長する。本種の夏休眠を含む発育期間は、もっとも深い夏休眠が誘導される光周期よりも短い範囲では、光周期に対して量的反応を示す。これに対して、最も深い夏休眠が誘導される光周期よりもやや長い光周期では、発育が抑制されない個体と発育期間が延長する個体に分化する傾向が



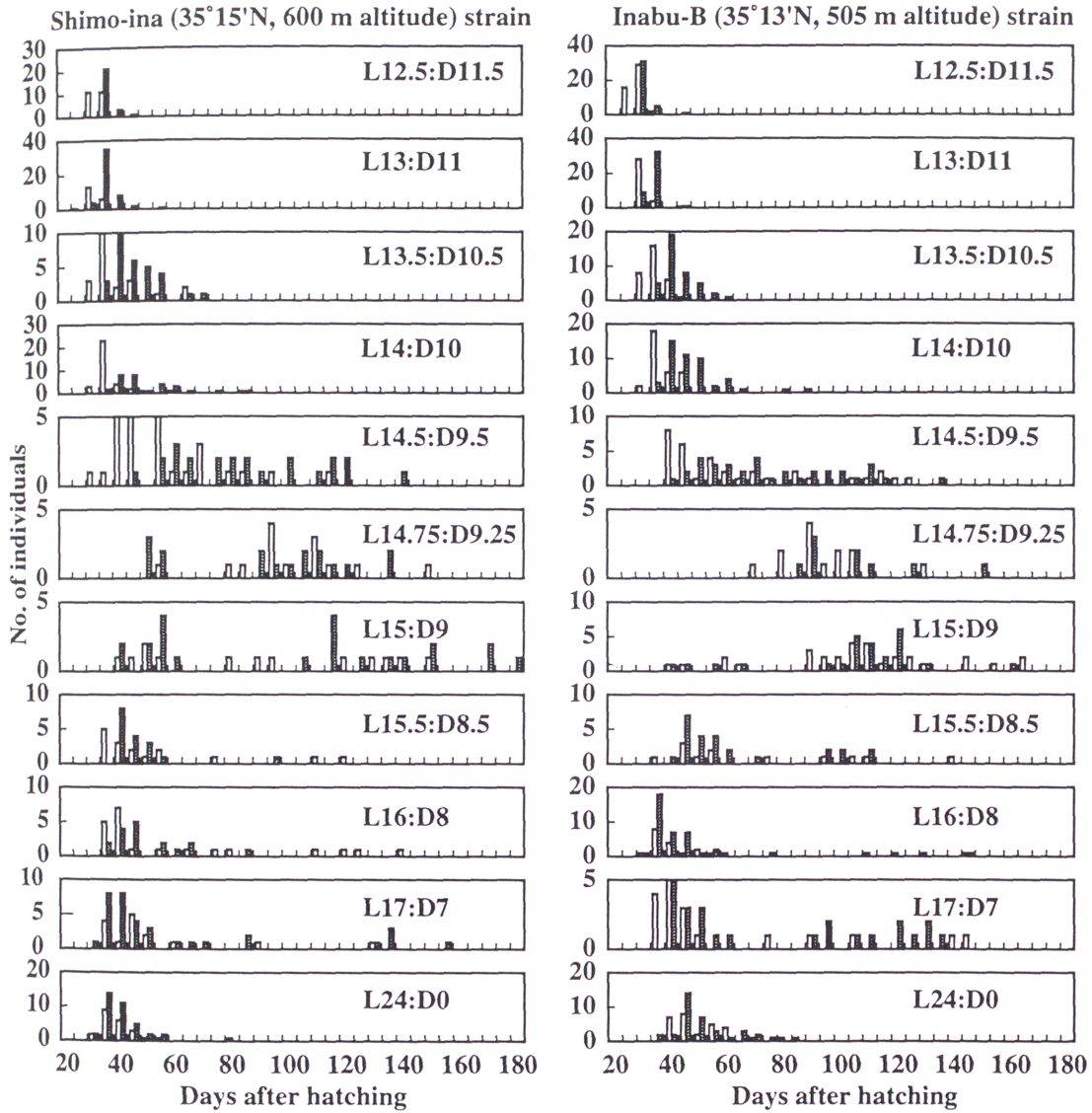


Fig. 35. Distribution of emergence time of the Shimo-ina and Inabu-B strains of *C. oryzae* under various photoperiodic conditions at 23°C during the larval stage. For others, see Fig. 33.

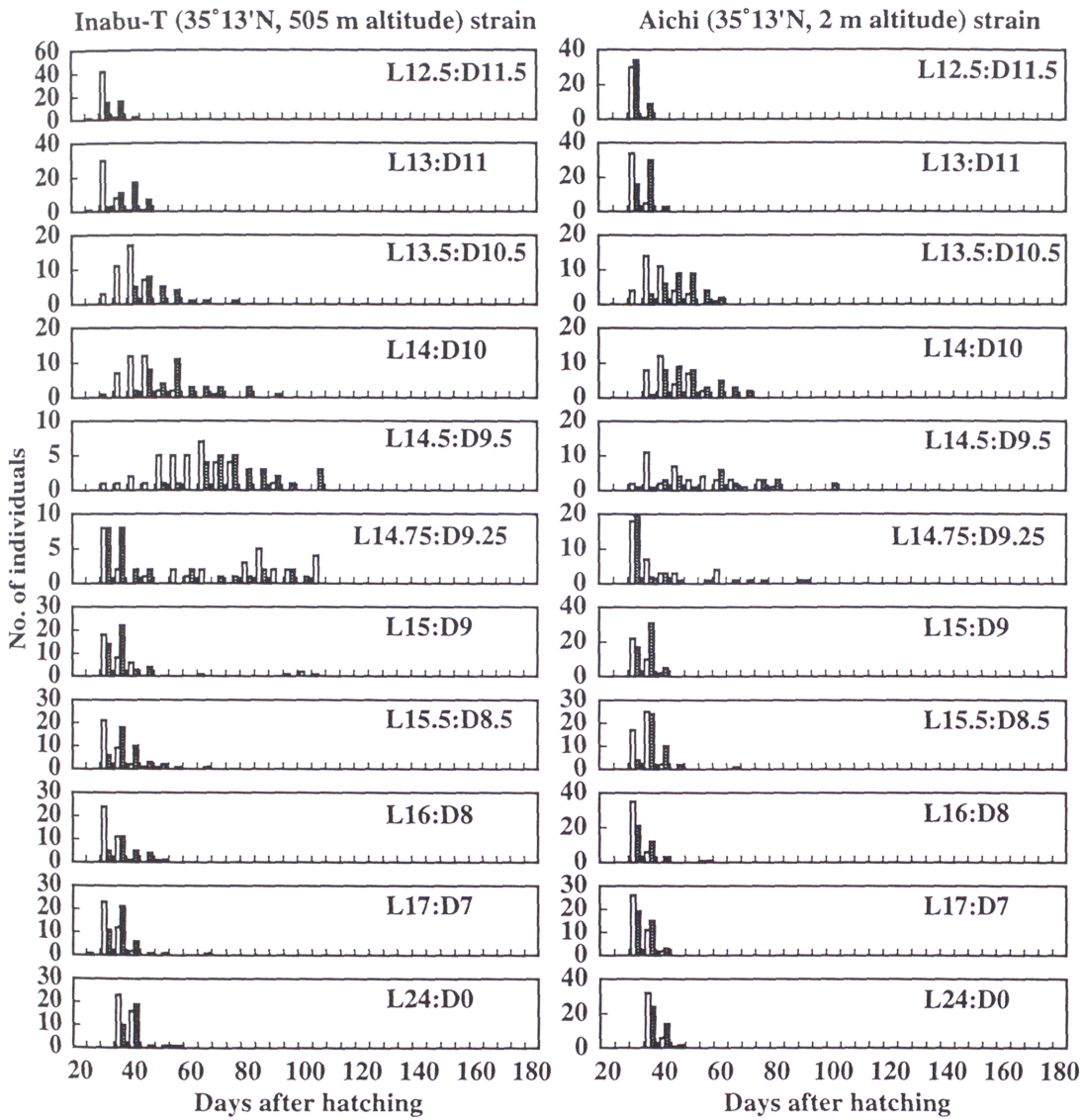


Fig. 36. Distribution of emergence time of the Inabu-T and Aichi strains of *C. oryzae* under various photoperiodic conditions at 23°C during the larval stage. For others, see Fig. 33.

Table 4. The mean duration of the pupal stage under 3 different photoperiods in each sex of various geographic strains of *C. oryzae*

Photoperiod (L:D)	Mean duration of pupal stage (day) $\pm$ SD <sup>1)</sup>			
	Akita	Inabu-B	Inabu-T	Aichi
14:10	12.7 $\pm$ 0.97b	13.2 $\pm$ 0.85a	13.0 $\pm$ 1.04b	12.5 $\pm$ 0.72ab
15:9	13.0 $\pm$ 0.85b	13.7 $\pm$ 0.90a	12.8 $\pm$ 0.95ab	13.0 $\pm$ 0.61b
16:8	11.9 $\pm$ 0.86a	12.8 $\pm$ 0.77a	12.1 $\pm$ 0.61a	12.1 $\pm$ 0.77a

1) Means followed by the same letters in the same column are not significant different by Tukey's test ( $P > 0.05$ ).

みられた。さらに、この現象は2化系統と3化系統といずれの系統についても認められた。

### (3) 蛹期間におよぼす光周期の影響

秋田系統と愛知系統の幼虫をイネ幼苗で飼育した場合、1齢幼虫期から2齢幼虫期の発育には光周期の影響はみられなかった (Takeda, 1997)。これらの系統では、日長による幼虫期間の延長は主に老熟幼虫期の延長であった。ここでは、蛹期間におよぼす光周期の影響を明らかにするために、23℃における秋田系統、稲武B系統、稲武T系統そして愛知系統の蛹期間を調査した。これらの供試虫は、卵期を23℃の長日 (L15:D9) で飼育し、幼虫期を20℃の短日 (L12:D12) で飼育した。供試虫の蛹化状況は毎日調査し、得られた蛹はL14:D10、L15:D9あるいはL16:D8で飼育した。これらの蛹の羽化状況を調査し、蛹化から羽化までの蛹期間を求めた。

秋田系統の平均蛹期間は、11.9日から13.0日であった (Table 4)。稲武B系統のそれは、12.8日から13.7日であった。稲武T系統と愛知系統の平均蛹期間は、それぞれ12.1日~13.0日、12.1日~13.0日であった。秋田系統、稲武T系統そして愛知系統の蛹期間には光周期による有意差がみられたが、蛹期間の相違は1日程度であった。また、これらの系統間にみられた蛹期間の相違も2日以内 (11.9日~13.7日) であった。岩田 (1963) は、イネキモグリバエの蛹期間は地域個体群によって異なり、新潟県の高田 (3化) 系統の蛹期間は秋田県の大曲 (2化) 系統のそれよりも短く、また、高田系統の蛹期間は他の3化系統よりも短かったとしている。しかしながら、岩田の指摘した蛹期間の相違は2日から4日であり、高田系統の平均蛹期間は24℃で11.7日であった。今回の試験で得られた23℃での蛹期間は、いずれの系統においても12日から14日であり、蛹期間には発育期間にみられたような顕著な相違はみられなかった。また、秋田県の第1世代の蛹期間にも日長の影響はみられない (Takeda and Nagata, 1992)。

## 2. 夏寄主の生育ステージと光周期による若齢幼虫期の夏休眠

1葉期から2葉期のイネ幼苗による幼虫の飼育は、寄主イネの生育ステージによる若齢幼虫期の夏休眠を回避する。ここでは、上記9系統の幼虫を生育ステージの異なるイネ茎に食入させ、飼育21日後の幼虫発育を調査した。

供試イネ系統は、イネキモグリバエの幼虫に対して抵抗性の弱い奥羽227号とした。イネ種子は、6月から7月にかけてシードリングケースに播種した。播種後のイネ苗は、

無加温のガラス室で育成した。ふ化幼虫の食入操作の前に、發育不良のイネ苗を切り取った。供試虫の卵期は、23℃の長日（L15:D9）とした。ふ化幼虫を食入させたイネ苗は、23℃の陽光定温器で育成した。幼虫期は、L14:D10、L14.5:D9.5あるいはL15:D9で飼育した。

#### (1) 2化地帯産5系統の幼虫發育におよぼす寄主イネの生育ステージの影響

平内系統の幼虫をL15:D9で飼育した場合、1葉期から2葉期のイネ苗では、ほとんどの個体が飼育21日後に3齡あるいは老熟幼虫であった（Fig. 37）。しかし、イネ苗の生育が進むにつれて1齡幼虫の割合が増加した。平内系統の幼虫を5.6葉期以上のイネ苗で長日で飼育した場合、ほとんどの個体が1齡幼虫のままであった。鷹巣系統の長日での幼虫發育は平内系統と同じ傾向を示したが、4葉期のイネ苗に食入させた場合にも78%の個体が1齡幼虫のままであった（Fig. 37）。仙南系統の長日条件下での發育も上記の2系統と同じ傾向を示したが、5.6葉期以上のイネ苗ではすべての個体が1齡幼虫期に發育を停止していた。秋田系統では5.6葉期のイネ苗での1齡幼虫の割合が60%であったが、7葉期のイネ苗ではすべての個体が1齡幼虫であった。秋田系統の幼虫を播種60日後の8葉期のイネ苗に食入させた場合、飼育21日後に1齡幼虫はみられず、ほとんどの個体が3齡あるいは老熟幼虫であった。8葉期のイネ苗での幼虫は、寄主イネの幼穂を摂食して發育していた。村上系統の幼虫は、2葉期のイネ苗においても36%の個体が飼育21日後に1齡幼虫のままであった。そして、4葉期以上のイネ苗に食入した場合には、ほとんどの個体が1齡幼虫期に發育を停止していた。

平内系統、仙南系統そして村上系統については、L14:D10での幼虫發育におよぼす寄主イネの生育ステージの影響を調査した（Fig. 37）。平内系統の幼虫を1葉期あるいは2葉期のイネ苗で飼育した場合、ほとんどの個体が飼育21日後に蛹化していた。平内系統の發育は、L14:D10においてもイネの生育ステージが進むにしたがって抑制されたが、5.6葉期のイネ苗においてもすべての個体が2齡幼虫であった。仙南系統の幼虫を4葉期と5.6葉期のイネ苗で飼育した場合の1齡幼虫の割合は、長日ではそれぞれ79%と100%であったが、中間日長では19%と39%に低下した。村上系統の幼虫發育は、中間日長においても他の系統よりもイネの生育ステージによって抑制される傾向を示したが、1齡幼虫の割合は長日よりも中間日長で顕著に減少した。

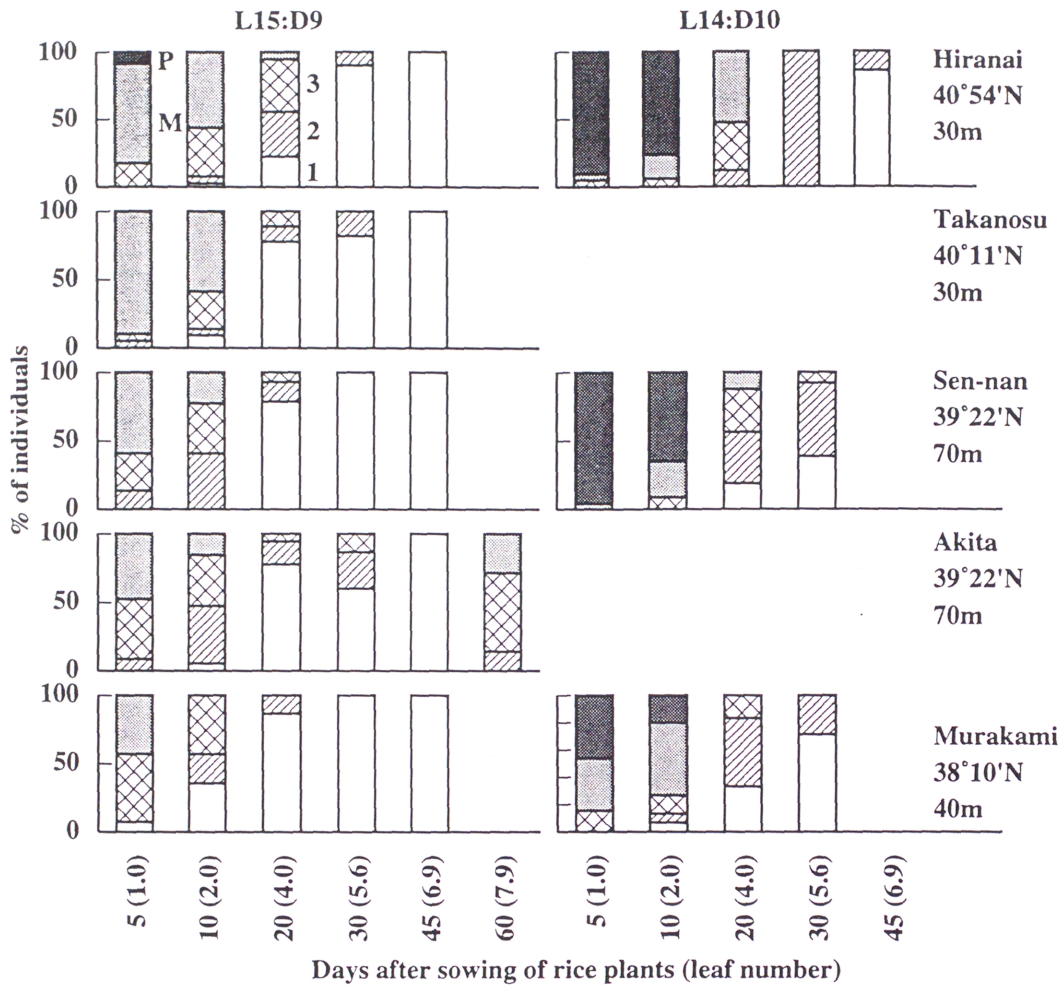


Fig. 37. Effects of age of rice plant and photoperiod on larval development of the bivoltine strains of *C. oryzae*. The developmental stages of *C. oryzae* were examined 21 days after hatching. The egg stage was exposed to L15:D9 at 23°C. Developmental stages as given in the right side of column: 1, 2, 3, M, P indicate first, second, third, mature-third instars and pupae, respectively. The strains and their collecting sites (latitude and altitude) are given in the right side of the panels. Sample sizes for each datum point in the left and right panels are 5-39 (mean 15.5) and 7-24 (mean 14.9), respectively.

### (2) 3化地帯産4系統の幼虫発育におよぼす寄主イネの生育ステージの影響

下伊那系統はL15:D9の場合、1葉期のイネ苗においても35%の個体が1齢幼虫であり、2葉期のイネ苗での1齢幼虫の割合は65%であった (Fig. 38)。下伊那系統の幼虫を4葉期から7葉期のイネ苗で長日で飼育した場合、ほとんどの個体が1齢幼虫期に発育を停止していた。しかし、下伊那系統の幼虫を播種60日後の8葉期のイネ苗に食入させた場合、ほとんどの幼虫がイネ幼穂を摂食して発育した。稲武B系統の幼虫発育は下伊那系統と同じ傾向を示し、4葉期から7葉期のイネ苗に食入した場合には、ほとんどの個体が1齢幼虫であった。一方、稲武T系統と愛知系統の幼虫を長日で飼育した場合、播種30日後の5.6葉期までのイネ苗では、70%以上の個体が3齢幼虫あるいはそれ以上の発育ステージに到達していた。しかし、稲武T系統の幼虫を6.9葉期のイネ苗で長日で飼育した場合、86%の個体が1齢幼虫のままであった。愛知系統の幼虫も6.9葉期のイネ苗では、33%の個体が1齢のままであった。このように、3化系統の幼虫も7葉期程度まで生育の進んだイネ苗では発育が抑制される。一方、愛知系統の幼虫を播種60日後のイネ苗で飼育した場合、ほとんどの幼虫がイネ幼穂を摂食して発育した。

稲武T系統の幼虫をL14.75:D9.25で飼育した場合には、2葉期のイネ苗においても30%の個体が1齢幼虫のままであった (Fig. 38)。稲武T系統の幼虫発育は、L14.75:D9.25でL15:D9よりも若いイネ苗で抑制された。これに対して、愛知系統のL14.75:D9.25での幼虫発育は4葉期から5.6葉期のイネ苗では長日よりも早くなる傾向を示したが、6.9葉期のイネ苗ではすべての幼虫が1齢あるいは2齢で発育を停止していた。

### (3) 寄主イネの生育ステージと光周期による夏休眠の地理的勾配変異

イネキモグリバエの2化系統は、寄主イネの生育ステージと長日によって若齢幼虫期に夏休眠する (Takeda and Nagata, 1997)。この寄主イネの生育ステージと長日による夏休眠には、地理的勾配変異がみられた。すなわち、北の系統ほど生育の進んだイネ苗で休眠するのに対して、南の系統ではより若いイネ苗で休眠が誘導される。また、中間日長での寄主イネの生育ステージによる発育抑制も南の系統ほど顕著になる。下伊那系統と稲武B系統の幼虫を長日で飼育した場合、播種5日後の1葉期のイネ苗でも発育が抑制される。秋田系統の寄主イネの生育ステージによる発育抑制は、短日 (L12:D12) よりも中間日長 (L14:D10) で顕著であった (Takeda and Nagata, 1997)。前記したイネ

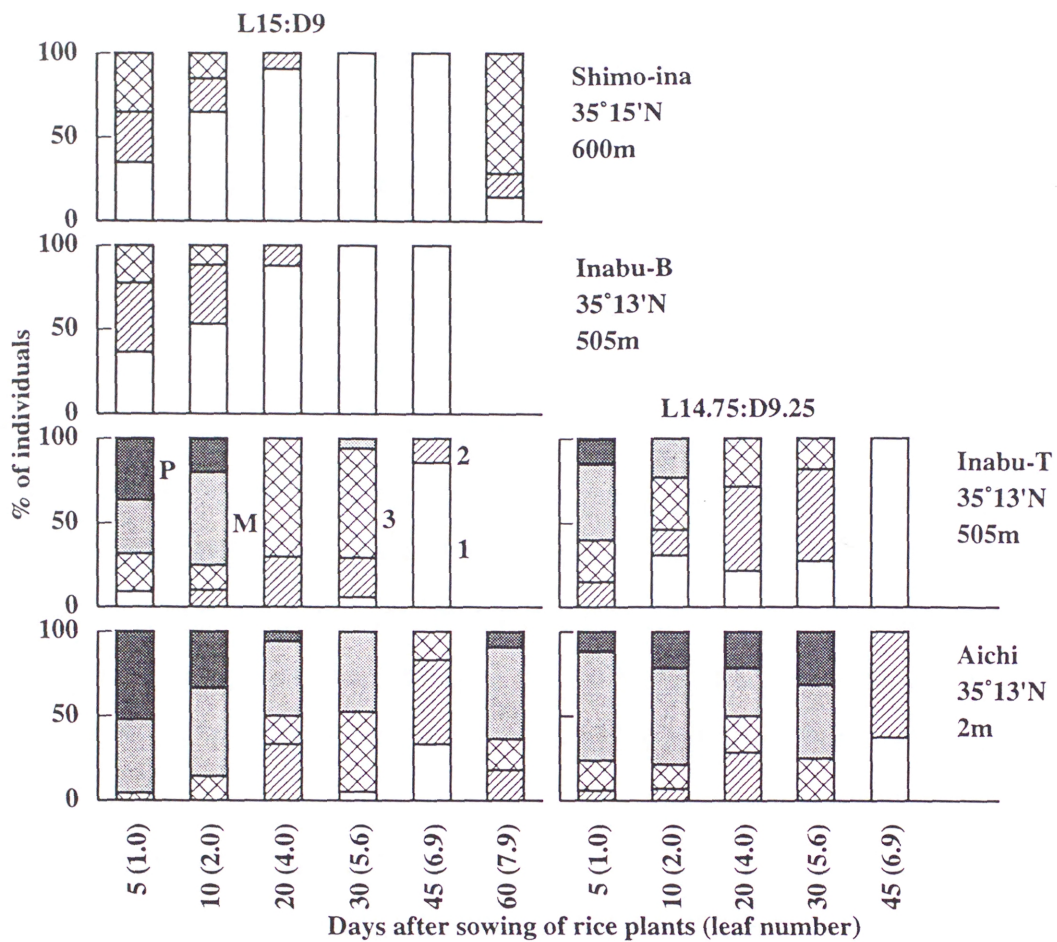


Fig. 38. Effects of age of rice plant and photoperiod on larval development of the bivoltine and trivoltine strains of *C. oryzae*. The developmental stages of *C. oryzae* were examined 21 day after hatching. The egg stage was exposed to L15:D9 at 23°C. The sample size for each column in the right and left panels is 4-23 (mean 16.3) and 7-20 (mean 13.4), respectively. For others, see Fig. 37.



幼苗飼育による地理的個体群の発育期間の調査では、平内系統はL14:D10では発育の抑制はみられなかった。しかし、村上系統あるいは下伊那系統のL14:D10での発育は短日（L12:D12）よりも明らかに抑制された（Table 3）。この光周反応の相違が、南の2化系統の中間日長での発育抑制を顕著にした原因と考えられる。一方、秋田系統と下伊那系統の幼虫を7.9葉期のイネ苗で飼育した場合、長日条件下においてもイネ幼穂を摂食して発育した。この結果は、本種の幼虫が寄主の幼穂を摂食した場合には、日長に関係なく発育するという現象を明らかにした。

3化系統の稲武T系統と愛知系統の幼虫発育におよぼす寄主イネの生育ステージの影響は、ほぼ同じ傾向を示した。しかしながら、混発地の稲武T系統は長日下においても6.9葉期のイネ苗では、86%の幼虫が1齢期に発育を停止した。このように稲武T系統は、愛知系統よりも寄主イネの生育ステージによる影響を受けやすく、長日での発育のためにはより若いイネ苗に食入することが要求される。また、L14.75:D9.25では稲武T系統の幼虫は、2葉期から5葉期のイネ苗においても20%から30%の個体が1齢幼虫のままであった。イネ幼苗飼育による発育期間の調査においても、この光周期での稲武T系統の幼虫発育には発育の早い個体と遅い個体がみられた（Fig. 36）。イネ幼苗飼育による愛知系統のL14.75:D9.25の幼虫発育はL15:D9よりもやや遅れる傾向を示したが、4葉期から5.6葉期のイネ苗ではL15:D9よりもL14.75:D9.25で促進する傾向がみられた。

### 3. 冬休眠の誘導と維持の臨界日長

イネキモグリバエの1齢幼虫期の冬休眠は、卵期後半の短日によって誘導され、幼虫期の短日によって維持される（Takeda, 1996）。秋田系統の20℃での冬休眠誘導と維持の臨界日長は14時間前後であり、愛知系統のそれは13時間前後であった。ここでは、地理的系統の冬休眠誘導のための卵期の臨界日長と冬休眠維持のための幼虫期の臨界日長を調査した。

#### (1) 冬休眠誘導のための卵期の臨界日長にみられる地理的勾配変異

卵期の光周期は12.5時間から14.5時間までの30分間隔の5段階とし、飼育温度は20℃とした。ふ化幼虫は、常法にしたがって1葉期から2葉期のイネ幼苗（品種；建梅矮）に食入させた。幼虫期の飼育は、冬休眠を維持する20℃の短日条件（L12:D12）とした。幼虫の発育は、ふ化21日後に調査し、1齢幼虫であった個体を休眠虫とした（Takeda,

Table 5. Proportion of winter diapause of various geographic strains of *C. oryzae* under 5 different photoperiods during the egg stage

Photoperiod during the egg stage at 20°C (L:D)	% of winter diapause (no. insects)									
	Hiranai 40°54'N 30m	Takanosu 40°11'N 30m	Sen-nan 39°22'N 70m	Akita 39°22'N 70m	Murakami 38°10'N 40m	Shimo-ina 35°15'N 600m	Inabu-B 35°13'N 505m	Inabu-T 35°13'N 505m	Aichi 35°13'N 2m	
12.5:11.5	100.0 ( 74)	100.0 (66)	100.0 (38)	98.8 (86)	98.3 (58)	96.3 (54)	98.7 (77)	82.6 (92)	85.9 (71)	
13.0:11.0	100.0 (100)	100.0 (77)	97.0 (67)	91.0 (67)	100.0 (77)	89.1 (55)	89.2 (102)	49.6 (113)	57.4 (136)	
13.5:10.5	92.4 (113)	100.0 (56)	72.9 (70)	75.0 (92)	61.7 (60)	52.4 (84)	40.2 (164)	4.6 (108)	14.1 (128)	
14.0:10.0	92.7 (109)	73.8 (42)	20.7 (87)	12.1 (91)	18.3 (71)	0.0 (93)	0.0 (72)	1.1 (91)	0.0 (36)	
14.5:9.5	27.3 ( 66)	13.8 (58)	1.7 (58)	1.2 (86)	0.0 (30)	0.0 (44)	0.0 (72)	0.0 (61)	0.0 (33)	

1) The larval stage was kept under L12:D12 at 20°C for maintaining winter diapause.

2) The developmental stages were determined at day 21 after hatching.

1996)。

平内系統と鷹巣系統の休眠率は、L14:D10でそれぞれ93%と74%と高く、L14.5:D9.5でそれぞれ27%と14%に低下した (Table 5)。平内系統と鷹巣系統の冬休眠誘導のための卵期の臨界日長は、14時間と14.5時間の間であった。仙南系統、秋田系統そして村上系統のL13.5:D10.5での休眠率は62%から75%であったが、L14:D10での休眠率は12%から21%に低下した。これらの系統の冬休眠誘導のための臨界日長は13.5時間と14時間の間であった。下伊那系統は、L13:D11で89%の高い休眠率を示したが、L13.5:D10.5での休眠率は52%となった。稲武B系統も下伊那系統と同じ傾向を示し、冬休眠誘導の臨界日長は13.5時間前後であった。一方、稲武T系統の休眠率はL12.5:D11.5で83%、L13:D11で50%であった。愛知系統は稲武T系統と同じ傾向を示し、L12.5:D11.5での休眠率は86%であり、L13:D11での休眠率は57%となった。

2化系統では、北の系統ほど冬休眠誘導の臨界日長が長くなる傾向を示し、もっとも北の系統である平内系統は、L14:D10においても90%以上の高い休眠率を示した。L14:D10あるいはL13.5:D10.5での休眠率は、南の系統ほど低下する傾向を示した。長野県と愛知県の採集地の標高は極端に異なるため、標高による冬休眠誘導の臨界日長の勾配変異は明らかにできなかった。しかし、同じ緯度に位置する2化系統と3化系統では冬休眠誘導の臨界日長に相違がみられ、2化系統の臨界日長は3化系統よりも長くなる傾向を示した。

## (2) 冬休眠維持のための幼虫期の臨界日長と休眠の深さに関する地理的勾配変異

秋田系統の20℃での冬休眠維持のための幼虫期の臨界日長は14時間前後であり、愛知系統のそれは13時間前後であった (Takeda, 1996)。また、秋田系統の冬休眠は20℃の短日 (L12:D12) によって80日から90日維持されるのに対して、愛知系統のそれは50日から60日であった。冬休眠の維持期間にみられる相違は、それぞれの地域での越冬世代のふ化から冬至までの期間に相当すると推定した (Takeda, 1996)。ここでは、冬休眠維持の臨界日長と休眠の深さにみられる地理的勾配変異について調査した。

供試虫の卵期は、冬休眠を誘導するために20℃の短日 (L12:D12) とした。これらの卵からのふ化幼虫はイネ幼苗に食入させ、20℃のL12:D12、L13:D11、L14:D10あるいはL15:D9で飼育した。L12:D12からL14:D10では、ふ化後30日と50日に幼虫の発育を調査した。それぞれの調査時に1齢幼虫であった個体を休眠虫とし、休眠虫は再びイネ

幼苗に食入させた。これらの休眠虫は同一条件下でさらに40日間飼育した後に幼虫の発育を調査した。一方、L15:D9では飼育10日後と20日後に幼虫の発育を調査した。

平内系統はL12:D12でふ化70日後まで81%以上の休眠率を示したが、90日後の休眠率は15%となった（Table 6）。平内系統の休眠率はL13:D11とL14:D10でふ化後50日から70日の間で50%以下になったが、L15:D9では飼育20日後に休眠虫はみられなかった。鷹巣系統の冬休眠はL12:D12で90日以上維持された。鷹巣系統の休眠率は、L13:D11ではふ化後70日から90日の間で50%以下となり、L14:D10では70日後に53%となった。しかし、鷹巣系統のL15:D9での休眠率は飼育20日後に0%となった。仙南系統と秋田系統の冬休眠は、L12:D12において70日～90日あるいは90日以上維持された。これらの系統の休眠の維持期間はL13:D11で70日から90日となり、L14:D10では30日から50日に短縮した。村上系統の冬休眠はL13:D11で90日以上維持されたが、L14:D10での休眠率は30日後に14%に低下した。これら3系統の冬休眠は、L15:D9で速やかに覚醒された。下伊那系統の冬休眠はL12:D12で70日から90日維持され、L13:D11で50日から70日に短縮した。そして、下伊那系統のL14:D10での休眠率は飼育30日後に28%となった。稲武B系統の冬休眠はL12:D12で90日以上維持され、L13:D11での90日後の休眠率は71%であった。しかし、稲武B系統のL14:D10とL15:D9での冬休眠は速やかに覚醒された。稲武T系統と愛知系統のL12:D12とL13:D11での休眠の維持期間は、それぞれ50日～70日と30日～50日であった。これらの系統の冬休眠は、L14:D10とL15:D9で速やかに覚醒された。

イネキモグリバエの地理的系統にみられた冬休眠維持のための幼虫期の臨界日長は、北の系統ほど長くなる傾向を示した。もっとも北の系統である平内系統と鷹巣系統の冬休眠はL14:D10で維持され、この光周期での冬休眠の維持期間は南の系統ほど短くなる傾向を示した。北緯35度付近の4系統では、下伊那系統と稲武B系統の冬休眠維持のための臨界日長は稲武T系統と愛知系統よりも長くなる傾向を示した。

冬休眠の深さに関しては、自然条件下での越冬世代の幼虫のふ化盛期と冬至までの期間が冬休眠の維持期間に相当するという仮説を示した（Takeda, 1996）。この仮説にしたがえば、平内系統の休眠期間がもっとも長く、南の個体群ほど冬休眠が浅くなると予想される。しかしながら、L12:D12、L13:D11での休眠の維持期間は平内系統よりも村上系統あるいは稲武B系統で長くなる傾向を示した。冬休眠の深さに関する地理的勾配

Table 6. The effect of photoperiod on the duration of winter diapause in the various geographic strains of *C. oryzae*

Photoperiod (L:D)	Days after hatching	% of diapause (no. of insects)									
		Hiranai 40°54'N 30m	Takanosu 40°11'N 30m	Sen-nan 39°22'N 70m	Akita 39°22'N 70m	Murakami 38°10'N 40m	Shimo-ina 35°15'N 600m	Inabu-B 35°13'N 505m	Inabu-T 35°13'N 505m	Aichi 35°13'N 2m	
12:12	30	100.0 (22)	100.0 (24)	100.0 (22)	100.0 (18)	100.0 (23)	100.0 (22)	100.0 (22)	100.0 (23)	95.7 (23)	
	50	100.0 (23)	100.0 (20)	95.2 (21)	100.0 (23)	100.0 (22)	94.7 (19)	100.0 (22)	73.7 (19)	60.9 (23)	
	70	81.0 (21)	94.1 (17)	94.4 (18)	84.6 (13)	95.2 (21)	63.6 (22)	94.7 (19)	22.2 (18)	0.0 (15)	
13:11	90	15.0 (20)	86.7 (15)	43.8 (16)	70.0 (20)	61.1 (18)	29.6 (16)	68.4 (19)	0.0 (11)	0.0 (19)	
	30	100.0 (23)	100.0 (23)	100.0 (20)	100.0 (21)	100.0 (20)	94.4 (18)	90.9 (22)	73.9 (23)	72.7 (22)	
	50	89.5 (19)	95.7 (23)	92.3 (13)	90.0 (20)	100.0 (22)	88.2 (17)	95.0 (20)	24.7 (11)	6.4 (15)	
14:10	70	33.8 (14)	100.0 (9)	88.9 (9)	100.0 (14)	86.4 (22)	37.8 (15)	89.5 (19)	-	-	
	90	0.0 (14)	22.2 (9)	25.0 (8)	38.5 (13)	77.8 (18)	-	71.3 (12)	-	-	
	30	100.0 (24)	86.4 (22)	64.7 (17)	63.6 (22)	13.6 (22)	27.8 (18)	9.1 (22)	0.0 (21)	0.0 (24)	
15:9	50	86.7 (15)	72.7 (22)	27.4 (10)	20.8 (24)	4.5 (22)	-	-	-	-	
	70	28.6 (21)	53.2 (13)	-	-	-	-	-	-	-	
	10	87.0 (23)	57.1 (21)	82.6 (23)	75.0 (40)	38.1 (21)	82.6 (23)	82.6 (23)	21.7 (23)	17.4 (23)	
15:9	20	0.0 (23)	0.0 (23)	28.6 (21)	0.0 (19)	0.0 (24)	0.0 (22)	22.7 (22)	0.0 (19)	0.0 (24)	

1) The egg stage was kept under L12:D12 at 20°C to induce winter diapause in the first instar larval stage.

変異に関しては、北の系統ほど冬休眠が深くなる場合 (Masaki, 1961) あるいはその分布域の中間の緯度において冬休眠が深くなる場合 (Sims, 1982) がある。本種の村上系統と稲武B系統の結果は2化系統と3化系統の移行地帯に近い2化系統で冬休眠が深くなるとも考えられるが、下伊那系統の結果はこの結論と矛盾する。休眠の深さは、その休眠誘導の条件によっても変動する (Danks, 1987)。今回の試験では、冬休眠を誘導するための卵期の飼育条件は20℃のL12:D12とした。この光周期は、平内系統では休眠誘導の臨界日長からのずれが大きく、村上系統と稲武B系統でのずれは小さくなる。このような誘導条件の違いが、冬休眠の深さに影響した可能性がある。

#### 4. 考察

日本列島は南北に長く、北と南の地帯ではその気候条件に大きな相違がみられる。年間世代数 (化性) の決定に関する生活史形質の地理的クラインは、それぞれの形質が受けてきた自然選択によって形成されたものと考えられる (Masaki, 1961)。ダニレフスキー (1961) は、発育零点あるいは有効積算温度などの活動期の温度要求性には、同一種の地理的個体群間で顕著な相違はみられず、種の形質として安定したものとしている。Tauber and Tauber (1987) は、*Chrysopa oculata*の非休眠発育の温度要求性に地理的変異はみられないとしている。一方、Roff (1980) は緯度による発育好適期間の勾配変異は、昆虫の発育期間に単純なクラインあるいはのこぎり型 (saw-tooth) のクラインを生じさせるとしている。年間世代数の変化するのこぎり型クラインの形成には明瞭な環境の変化は必要ではないが、1化型から2化型への変化のためにはその世代期間を半減することが要求されるとしている。

イネキモグリバエは、非休眠発育を示す短日と16時間以上の光周期では、地理的系統の発育期間に顕著な相違はみられなかった。これに対して、夏休眠を含む発育期間はそれぞれの個体群に特定の光周期でもっとも長くなった。この臨界日長よりも短い範囲では、日長が短くなるにしたがって発育期間が短縮した。本種の夏休眠を含む発育期間には緯度あるいは標高による地理的勾配変異がみられ、北の系統ほど夏休眠誘導の臨界日長が長くなる。2化系統 (平内系統から稲武B系統) の長日あるいは中間日長での発育期間は南の個体群ほど延長する。これに対して、3化系統 (稲武T系統と愛知系統) の発育期間は長日で短縮し、中間日長で延長する。このように、2化系統では南に向かうにし

たがって長日での発育期間が延長するが、年間世代数の変化する移行地帯の3化系統では長日での発育期間が短縮する。また、2化系統内では中間日長での発育期間も南に向かうにしたがって延長する。岩田（1963）は数地点産の3化系統の発育を自然条件下で調査し、第1世代と第2世代のいずれの幼虫の発育も南の系統ほど遅れたとしている。ここでは3化系統内の中間日長での発育期間の勾配変異は明らかにできなかったが、南に向かうにしたがって長日と中間日長での発育期間が長くなる勾配変異が予想される。

Masaki（1973）は、マダラスズの1化系統と2化系統の幼虫発育にみられる光周反応を詳細に報告している。マダラスズの1化系統と2化系統の幼虫の発育は、それぞれイネキモグリバエの2化系統と3化系統と同じ勾配変異を示す。マダラスズの1化系統の幼虫は長日での発育期間が南に向かうにしたがって延長するが、1化から2化への化性の移行地帯では長日での発育期間が短縮する。一方、中間日長での発育期間は、1化地帯あるいは2化地帯のいずれの地帯においても南に向かうにしたがって延長する。

マダラスズは、自然条件下には存在しないL20:D4の光周期においても長日と同じ反応を示した（Masaki, 1973）。イネキモグリバエでは、発育期間がもっとも長くなる光周期よりもやや長い光周期では、休眠虫と非休眠虫に分かれる傾向を示した。この現象は、本種の分布拡大にともなう光周反応の変化を解析するうえで興味深い現象である。

## (2) 寄主イネの生育ステージと光周期による夏休眠の地理的勾配変異

本種の2化系統は、寄主イネの生育ステージと長日によって若齢幼虫期に夏休眠が誘導される（Takeda and Nagata, 1997）。この夏休眠は寄主イネの幼穂を摂食することによって覚醒される。

若齢幼虫期の夏休眠が誘導される寄主イネの生育ステージにも地理的勾配変異がみられ、南の系統ほど若いイネ苗で1齢幼虫期に発育を停止した。寄主イネの生育ステージに対する休眠反応の勾配変異は、それぞれの系統の第1世代の幼虫が食入する時期のイネの生育ステージを反映している。すなわち、北の系統ほど生育の進んだイネ茎に食入する傾向があり、南に向かうにしたがってより若いイネ茎に食入する。

8葉期のイネ茎に食入させた秋田系統と下伊那系統の幼虫は、長日条件下でイネ幼穂を摂食して発育した。この結果は、日長にかかわらずイネ幼穂の摂食によって若齢幼虫期の夏休眠が覚醒されることを示す。

3化系統（稲武T系統と愛知系統）の幼虫は長日で発育するが、7葉期のイネ茎では発

育が抑制された。3化系統が夏寄主で2世代を経過するためには、第1世代の幼虫は6葉期までのイネ茎に食入する必要がある。稲武T系統の幼虫はL14.75:D9.25で発育する個体と1齡幼虫期に発育を停止する個体に分かれ、7葉期のイネ茎に食入した個体はすべて1齡幼虫期で発育を停止した。一方、愛知系統の幼虫はL14.75:D9.25でL15:D9よりも早く発育する傾向を示した。これらのことから、混発地の稲武T系統の幼虫の発育には愛知系統よりも長い日長とより若いイネ茎が要求される。3化系統の幼虫は日長とイネの生育ステージによって次世代の幼虫の発育に残された期間を読み取り、それらの情報によって発育するか若齡幼虫期に休眠するかを決定すると考えた。

### (3) 冬休眠の誘導と維持の臨界日長にみられる地理的勾配変異

多くの昆虫において、冬休眠誘導の臨界日長は北の個体群で長く南の個体群で短くなる地理的勾配変異が知られている（ダニレフスキー, 1961; Tauber et al., 1986; Danks, 1987）。*Wyeomyia smithii*では、緯度 $5.4^{\circ}$ の違いによって冬休眠誘導の臨界日長が1時間異なり（Bradshaw, 1976; Bradshaw and Lounibos, 1977）、*Aedes sierrensis*では、緯度 $4.8^{\circ}$ につき1時間の割合で冬休眠誘導の臨界日長が変化する（Jordan and Bradshaw, 1978）。このような現象は緯度の違いにともなって、温度と日長の季節的推移が変化することに起因している。季節的な環境条件は標高によっても変化し、標高の増加は冬休眠誘導の臨界日長の増加をもたらす。Bradshaw（1976）は、*Wyeomyia smithii*において、142mの標高の違いにみられる冬休眠誘導の臨界日長の相違が、緯度 $1^{\circ}$ のそれに相当するとしている。

イネキモグリバエの冬休眠誘導のための臨界日長は北の系統で長く、南に向かうにしたがって短くなる傾向を示した。冬休眠維持のための幼虫期の臨界日長にも同じ地理的勾配変異がみられた。緯度が高くなるにつれてイネキモグリバエの発育に好適な季節は短くなり、年間世代数が制限される。同時に、緯度が高くなるにしたがって夏の日長は長くなる。このような緯度による日長と温度の変化に適應する方向で、冬休眠の誘導と維持の臨界日長に地理的勾配変異が形成される。北緯35度付近の標高の異なる4系統では2化系統と3化系統で冬休眠誘導の臨界日長に30分程度の違いがみられたが、標高による勾配変異を明らかにすることはできなかった。

一方、冬休眠の維持期間は2化系統が3化系統よりも長くなる傾向を示したが、2化系統内では緯度による勾配変異はみられなかった。本種の冬休眠は、自然条件下では冬至



あるいは冬至過ぎに覚醒する (Takeda, 1996)。秋田系統と愛知系統の幼虫の短日での冬休眠の維持期間は、それぞれの地域でのふ化幼虫の食入期から冬至までの期間に相当する (Takeda, 1996)。この仮説では、北の系統ほど冬休眠が深くなると推定されるが、地理的系統にみられた冬休眠の深さにはそのような勾配変異はみられなかった。

イネキモグリバエの年間世代数は、3つのタイプの休眠とそれらを支配する光周反応によって維持されている。緯度あるいは標高の異なる地理的系統にみられる生活史形質の変異を明らかにすることは、昆虫の季節適応とその進化を解明するうえで重要な資料となる (Masaki, 1996)。イネキモグリバエの化性の決定に関する生活史形質の地理的クラインは、それぞれの形質が受けてきた自然選択によって形成されたものである。本種的生活史形質の地理的勾配変異と化性の分化をもたらした主要な生物的 (寄主植物の季節変化) あるいは非生物的 (温度と日長) 要因に関しては、総合考察で論議する。

## 第2節 日長の変化に対する地理的系統の反応

多くの昆虫は、感受期の日長が休眠誘導のための臨界日長よりも長いかに短いかに反応し、休眠あるいは非休眠を決定する (Beck, 1980)。イネキモグリバエでは、卵期に冬休眠を誘導しない範囲での卵期から幼虫期にかけての日長の変化は、2化系統あるいは3化系統の基本的な光周反応に影響しないと結論した (Takeda, 1997)。日長の変化が休眠誘導に影響する場合には、休眠誘導の臨界日長を超えて変化する日長に反応する場合と臨界日長を越えない範囲での日長の変化が休眠に影響する場合が知られている (Tauber et al., 1986)。また、光周期に対して量的反応を示す休眠では、日長の変化によって休眠の維持期間が変化する (Butterfield, 1976; 石井, 1988; Gomi and Takeda, 1992)。

イネキモグリバエの夏休眠は光周期に対して量的反応を示し、それぞれの地理的系統において特定の光周期で夏休眠が誘導される。しかし、もっとも深い夏休眠が誘導される日長よりもやや長い日長では幼虫期間が短縮する。地理的系統にみられた15.5時間あるいは16時間の日長での発育期間の短縮が、卵期をL15:D9としたことによる卵期から幼虫期にかけての日長の増加によるのかどうかは、本種の光周反応を理解するうえで重要なことである。ここでは、前述の9系統を供試して、卵期から幼虫期あるいは幼虫期

のさまざまな時期の日長の変化が幼虫発育におよぼす影響を調査した。

## 1. 卵期から幼虫期にかけての日長の変化

供試虫の卵期を23℃のL17:D7とし、幼虫期をL16:D8としてふ化から羽化までの発育期間を調査した。調査方法は、前述の地理的系統における調査と同様に行った。また、供試虫の卵期をL14.5:D9.5とし幼虫期をL14.75:D9.25とした区を設けた。これらの飼育条件で得られた発育期間は、卵期をL15:D9とした地理的系統のそれぞれの結果と比較した。幼虫期間の比較は、卵から成虫羽化までの期間から23℃での蛹期間を12日として幼虫期間を推定し、これらの幼虫期間を対数変換した後に有意性検定を行った（Tukey's HSD不均一標本）。

Fig. 39は幼虫期をL16:D8とし、卵期から幼虫期にかけて日長が1時間増減する場合の幼虫期間を示す。仙南系統の幼虫期間は、卵期がL17:D7の場合に卵期がL15:D9の場合よりも有意に長くなった。下伊那系統と稲武B系統の幼虫は卵期がL17:D7の場合に幼虫期間が延長する傾向を示し、稲武B系統では卵期の日長の違いによって幼虫期間に有意差がみられた。これらの系統では、卵期から幼虫期にかけての日長の減少が幼虫期間の延長（夏休眠）をもたらした。しかし、他の2化系統と3化系統の発育期間には相違はみられなかった。

Fig. 40は、幼虫期をL14.75:D9.25とし、卵期から幼虫期に日長を15分増減させた場合の発育期間を示す。仙南系統の幼虫期間は、卵期から幼虫期にかけて日長が減少する場合に有意に短縮した。その他の2化系統の幼虫は、卵期から幼虫期にかけての日長の変化に反応しなかった。稲武T系統は、卵期がL15:D9の場合に幼虫期間が有意に延長した。稲武T系統の幼虫はL14.75:D9.25において発育の早い個体と遅い個体に分かれるが、卵期から幼虫期に日長が増加する場合に発育の早い個体が増加した。愛知系統の幼虫は卵期から幼虫期にかけての日長の変化に関係なく速やかに発育した。

## 2. 幼虫期における日長の変化

### (1) 幼虫初期からの日長の変化

イネキモグリバエの幼虫は、主に3齢期の日長によって老熟期の夏休眠が誘導される（Takeda, 1997）。しかし、本種の幼虫は1齢から2齢期にも日長を感受する。そこで、

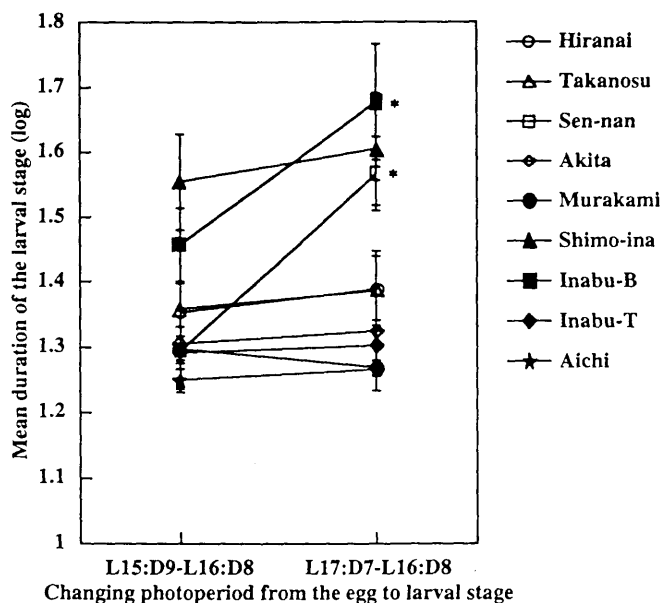


Fig. 39. Mean duration of the larval stage under photoperiodic shifting conditions from the egg to the larval stage in nine geographic strains of *C. oryzae*. Egg photoperiod in the abscissa represents first. Vertical bars indicate 2SE. Asterisks indicate significant difference at the 5% level (Tukey's test). Sample size for each datum point is 37-88 (mean 65.7).

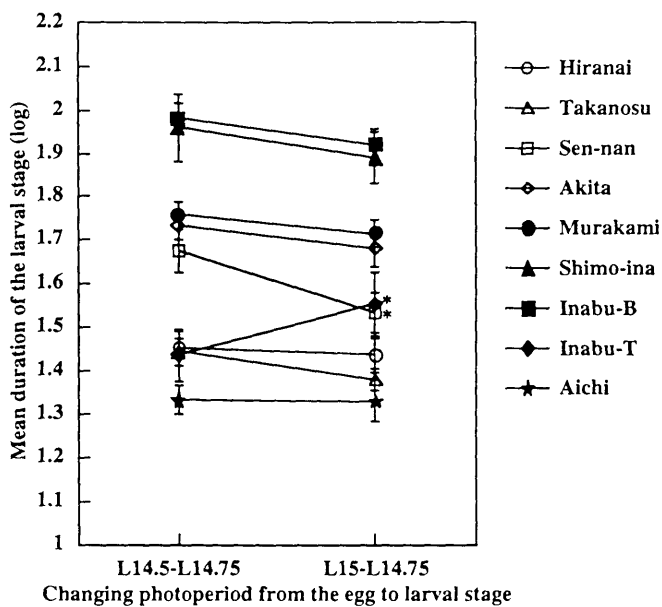


Fig. 40. Mean duration of the larval stage under photoperiodic shifting conditions from the egg to the larval stage in nine geographic strains of *C. oryzae*. L14.5, L14.75 and L15 in the abscissa indicate L14.5:D9.5, L14.75:D9.25 and L15:D9, respectively, egg photoperiod indicates first. Vertical bars show 2SE. Asterisks indicate significant difference at the 5% level (Tukey's test). Sample size for each datum point is 16-84 (mean 58.3).

幼虫のふ化から7日間の日長をその後の幼虫期にかけて変化させ、日長の変化が幼虫発育におよぼす影響を調査した。

Fig. 41に、ふ化直後7日間の幼虫期の日長（L14:D10あるいはL15:D9）から幼虫をL14.5:D9.5の中間日長に移動させた場合の発育期間を示す。平内系統と村上系統では、日長が増加する場合（L14-L14.5）の幼虫期間は変化のない場合（L14.5）の幼虫期間と同じであった。これに対して、日長が減少する場合（L15-L14.5）の幼虫期間は有意に延長した。この延長は、若齢幼虫期の長日での発育抑制による影響と推定する。稲武B系統の幼虫期間は、日長が短縮する場合（L15-L14.5）に変化しない場合（L14.5）よりも有意に延長した。稲武B系統にみられた幼虫期間の延長は、より深い夏休眠が誘導される長日による発育抑制が中間日長での幼虫期間を延長させたと推定する。これに対して、稲武T系統の日長が短縮する場合（L15-L14.5）の幼虫期間は、増加（L14-L14.5）あるいは変化のない場合（L14.5）の幼虫期間よりも有意に短縮した。稲武T系統は幼虫初期7日間の長日によって、一部の個体の夏休眠が回避された解釈することができる。一方、愛知系統の幼虫は幼虫初期7日間から30分の日長の変化には反応せず、いずれの処理においても夏休眠が誘導された。

Fig. 42にはふ化直後の7日間をL15.5:D8.5あるいはL14.5:D8.5とし、幼虫をL15:D9の長日に移動させた場合の幼虫発育を示す。平内系統はL15.5-L15の場合に発育期間がやや延長し、L14.5-L15の場合にやや短縮した。平内系統はL15.5:D8.5の日長で深い夏休眠が誘導されるが日長の短縮によって発育期間が短縮する。そのため、L15.5-L15の日長の変化はL15.5:D8.5の期間だけ発育期間が延長した。村上系統は、日長の増加あるいは減少には関係なく、日長の変化によって発育期間が短縮する傾向を示した。村上系統の幼虫はL15:D9で深い夏休眠が誘導され、30分の日長の増減はいずれも発育期間を短縮する。村上系統では幼虫初期のこれらの日長は発育期間をやや短縮するが、日長の変化の方向自体は発育に影響しないと推定した。稲武T系統と愛知系統の幼虫は、L15:D9で発育する。これらの幼虫においては、幼虫初期7日間の日長からL15:D9への日長の増減による発育への影響はみられなかった。

## (2) 夏休眠の量的反応におよぼす光周期の変化の影響

Fig. 43は、幼虫期のさまざまな時期における日長の変化（L15:D9からL14.5:D9.5）が発育期間（ふ化～羽化）におよぼす影響を示す。Fig. 44には、それぞれの幼虫の移

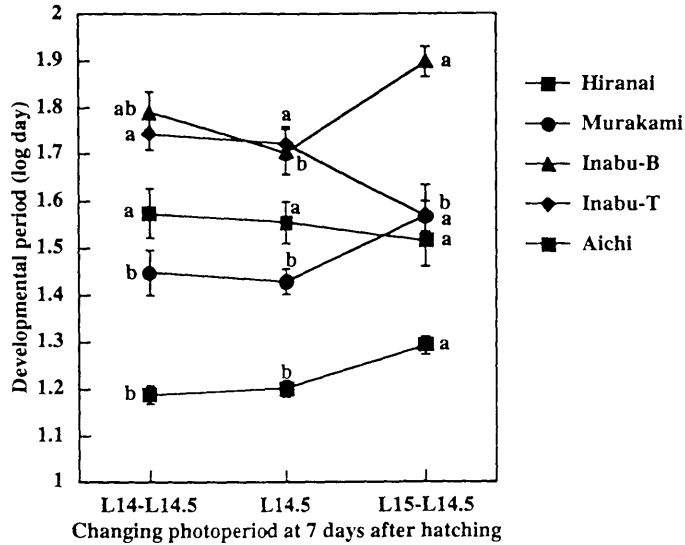


Fig. 41. Mean duration of the larval stage in various geographic strains of *C. oryzae* under the constant photoperiod (L14.5:D9.5) during the larval stage and the increasing (L14- L14.5) or decreasing (L15-L14.5) photoperiod from the first 7 days of the larval stage to the later stage. Vertical bars indicate 2SE. L14, L14.5 and L15 in the abscissa indicate larval photoperiod of L14:D10, L14.5:D9.5 and L15:D9, respectively. Same letters above the datum point indicate no significant difference at the 5% level (Tukey's test). Sample size for each datum point is 32-89 (mean 55.6).

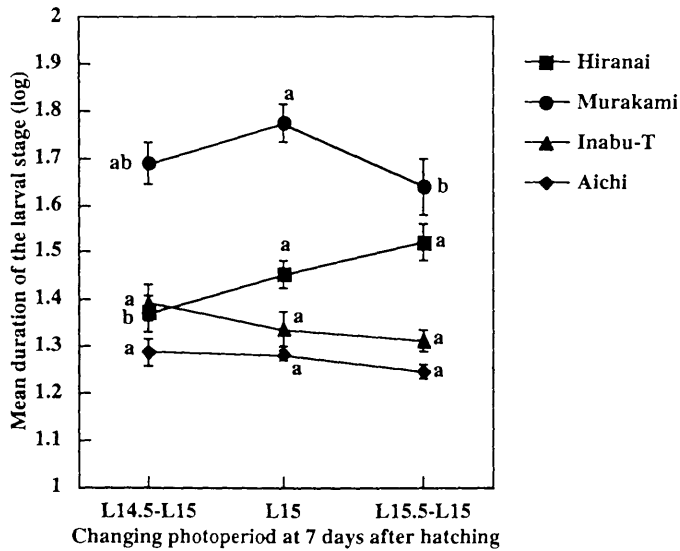


Fig. 42. Mean duration of the larval stage in various geographic strains of *C. oryzae* under the constant long day (L15:D9) during the larval stage and the increasing (L14.5-L15) or decreasing (L15.5-L15) photoperiod from the first 7 days of the larval stage to the later stage. Vertical bars indicate 2SE. L14.5, L15 and L15.5 in the abscissa indicate larval photoperiod of L14.5:D9.5, L15:D9 and L15.5:D8.5, respectively. Same letters above the datum point indicate no significant difference at the 5% level (Tukey's test). Sample size for each datum point is 36-87 (mean 60.5).

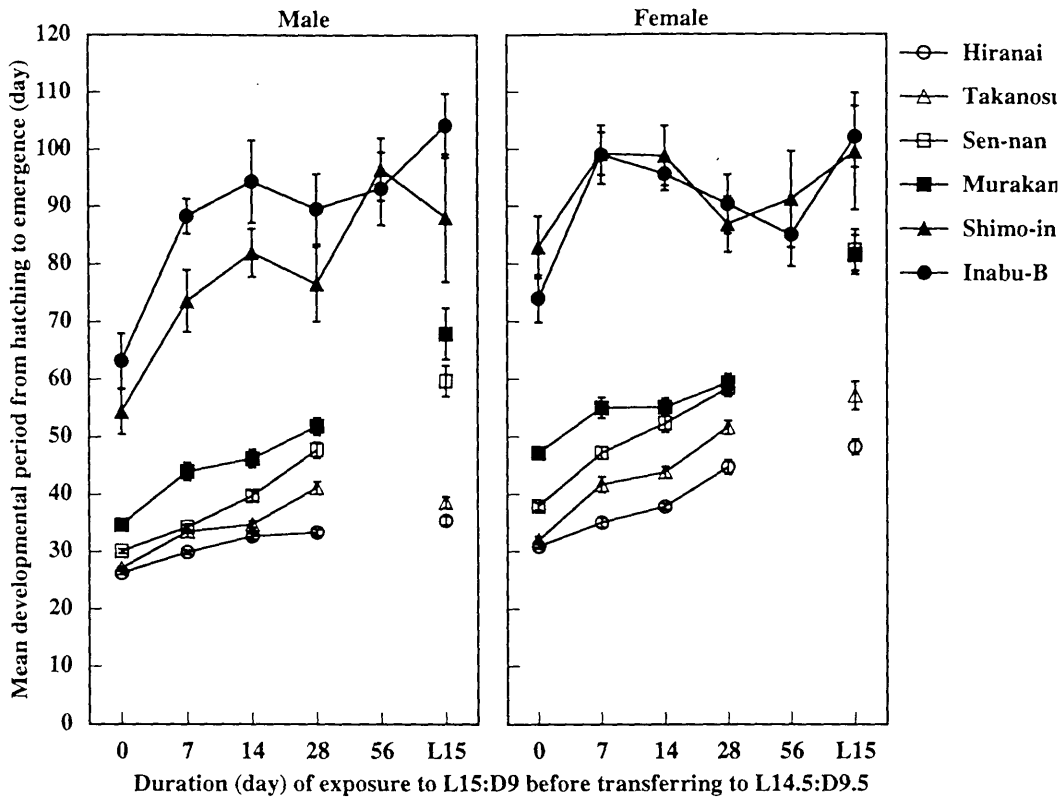


Fig. 43. Developmental periods from hatching to emergence in six geographic populations of the bivoltine strains of *C. oryzae* under photoperiodic conditions shifting from L15:D9 to L14.5:D9.5 at different times during the larval stage. The egg stage was exposed to L15:D9 at 23°C. The larval stage was reared on rice seedlings at 23°C. L15 in the abscissa represent constant photoperiod of L15:D9. Vertical bars indicate SE. Sample size for each datum point is 9-51 (mean 26.8).

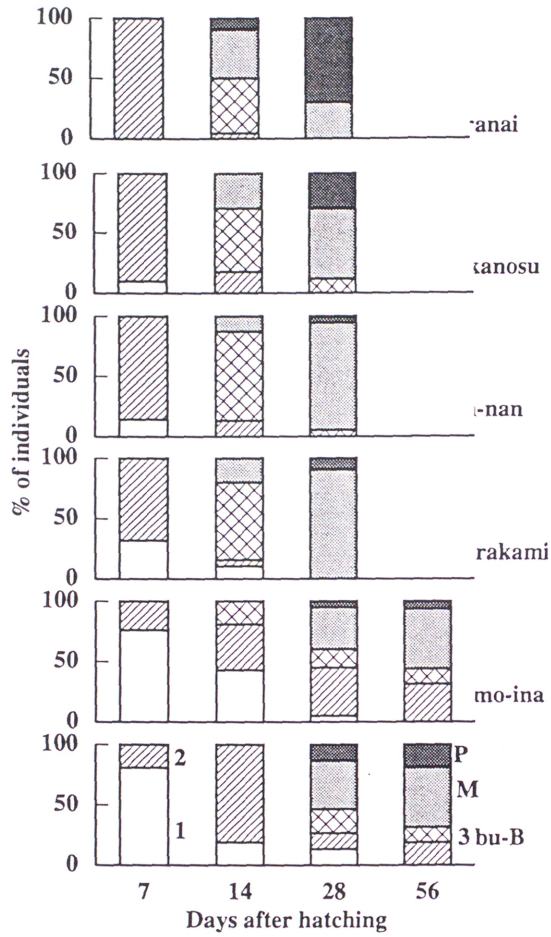


Fig. 44. Developmental stages at each time of transferring during the larval stage of the six geographic strains of *C. oeyzae* under L15:D9 at 23°C. Developmental stages as given in the right side of column: 1, 2, 3, M and P indicate first, second, third, mature-third instars and pupae, respectively. Sample size for each column is 16-23 (mean 20.4).

動時期における発育ステージを示す。これらの試験では卵期はL15:D9とし、すべての発育ステージの飼育温度は23℃とした。

平内系統と鷹巣系統の幼虫は長日（L15:D9）で浅い夏休眠が誘導されるが、中間日長（L14.5:D9.5）では発育期間の延長はみられない。これらの系統では、L15:D9からL14.5:D9.5への変化は夏休眠維持の臨界日長を越えた変化である。平内系統の雄は、長日での飼育期間と発育期間の間に有意な相関を示さなかった。平内系統の雌は、長日での飼育期間が長くなるほど発育期間が直線的に延長した（ $Y=0.48X+31.2$ ,  $r^2=0.997$ ）。鷹巣系統は雌雄ともに長日下での飼育期間が増加するにしたがって発育期間が延長した（♂,  $Y=0.47X+28.4$ ,  $r^2=0.949$ ; ♀,  $Y=0.65X+34.3$ ,  $r^2=0.926$ ）。平内系統と鷹巣系統の幼虫は、長日での飼育においても若齢幼虫期の発育に遅延がみられず（Fig. 44）、ふ化28日後の蛹化率はそれぞれ70%と30%であった。これらの系統の幼虫は、いずれの発育ステージであっても夏休眠維持の臨界日長以下の中間日長によって発育する。仙南系統と村上系統の幼虫は長日で深い夏休眠が誘導され、L14.5:D9.5での発育期間もそれ以下の短日よりも延長する。仙南系統の幼虫は長日での飼育期間の増加にしたがって発育期間が延長する傾向を示した（♂,  $Y=0.64X+30.2$ ,  $r^2=0.996$ ; ♀,  $Y=0.70X+40.4$ ,  $r^2=0.925$ ）。これに対して、村上系統の発育期間と長日での飼育期間の間には有意な相関はみられなかった。村上系統の幼虫は長日で深い夏休眠が誘導されるが、L14.5:D9.5においても発育期間が延長する。このため、L15:D9での飼育期間が直接に発育期間の延長に結びつかなかったと推定する。仙南系統と村上系統の幼虫は飼育7日後に50%以上の個体が2齢であり、飼育14日後にはほとんどの個体が3齢になり、飼育28日後には老熟期に休眠していた（Fig. 44）。下伊那系統と稲武B系統の発育期間と長日での飼育期間の間にも有意な相関はみられなかった。これらの系統は、L15:D9とL14.5:D9.5において深い夏休眠が誘導される。両系統の発育期間はふ化直後7日間の長日飼育によって延長したが、長日での飼育期間が14日以上の場合には発育期間の延長はみられなかった。

秋田系統の幼虫をイネ幼苗で飼育した場合、長日においても1齢から2齢の幼虫期間には顕著な延長はみられなかった（Takeda, 1997）。しかし、下伊那系統と稲武B系統の幼虫は1齢あるいは2齢幼虫期の延長を示した（Fig. 44）。この現象は、寄主イネの生育ステージに対する反応でみられたように、南の2化系統ほどより若いイネ茎で発育が



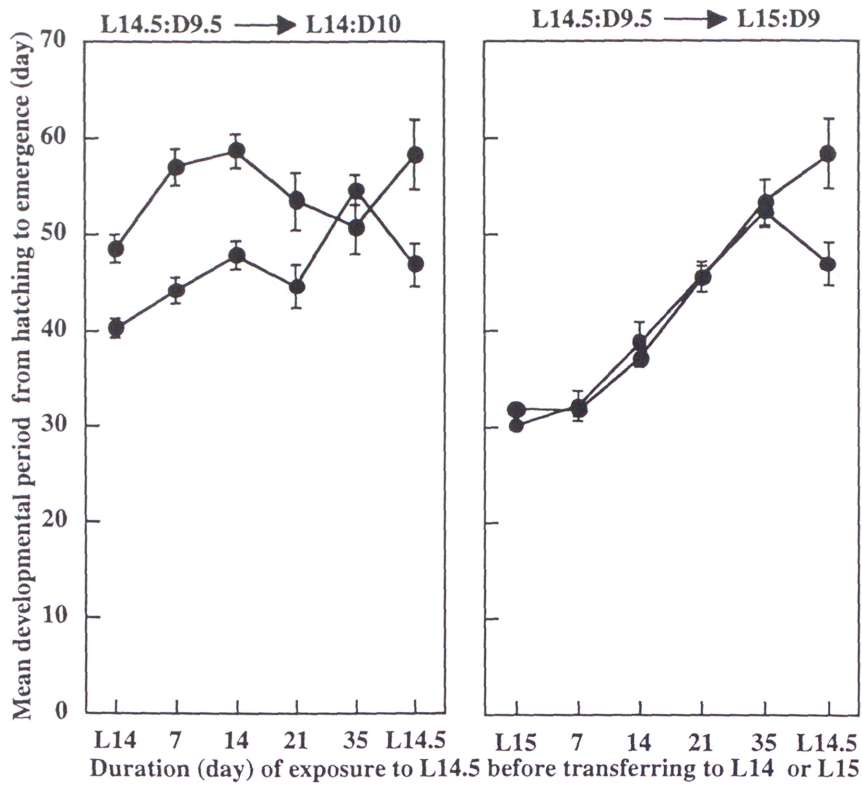


Fig. 45. Effect of increasing or decreasing photoperiod from the summer-diapause inducing photoperiod (L14.5:D9.5) at different times during the larval stage in the Aichi (trivoltine) strain of *C. oryzae*. Open and closed circles indicate male and female, respectively. L14, L14.5 and L15 in the abscissa indicate constant photoperiod of L14:D10, L14.5:D9.5 and L15:D9, respectively. Vertical bars indicate SE. The sample size for each datum point is 21-53 (mean 30.3).

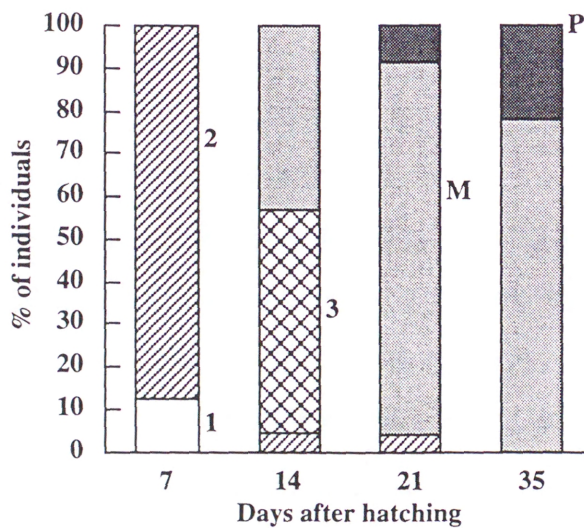


Fig. 46. Developmental stages at each time of transferring during the larval stage under L14.5:D9.5 at 23°C in the Aichi (trivoltine) strain of *C. oryzae*. Sample size for each column is 21-24 (mean 22.8). For keys, see Fig. 44.

抑制されることが原因である。

愛知系統の幼虫は長日（L15:D9）で発育し、中間日長（L14:D10, L14.5:D9.5）で夏休眠が誘導される。愛知系統の幼虫については、幼虫期のさまざまな時期にL14.5:D9.5からL15:D9あるいはL14:D10に変化させた（Fig. 45）。愛知系統の雄は、日長が減少する場合（L14.5-L14）に、L14.5:D9.5の飼育期間の増加にしたがって発育期間が延長した（ $Y=0.24X+41.7$ ,  $r^2=0.485$ ）。しかし、雌ではL14.5:D9.5の飼育期間の増加と発育期間の間に直線的な関係はみられなかった。愛知系統では、夏休眠が維持される範囲での日長の減少はその後の発育期間に影響せず、L14.5:D9.5の飼育期間が14日以上の場合には連続したL14.5:D9.5の発育期間とほぼ同じであった。一方、愛知系統の幼虫を中間日長から長日に移動させた場合、中間日長の飼育期間の増加にしたがって発育期間が増加した（♂,  $Y=0.75+28.9$ ,  $r^2=0.954$ ; ♀,  $Y=0.65X+29.8$ ,  $r^2=0.852$ ）。この中間日長から長日への変化は夏休眠の臨界日長を超えた変化であり、愛知系統の幼虫は長日に反応して蛹化した。愛知系統の幼虫は、ふ化7日後にほとんどの個体が2齢であり、14日後にはほとんどの個体が3齢であった（Fig. 46）。愛知系統の幼虫は、主に3齢期に中間日長を感受して夏休眠が誘導される（Takeda, 1997）。そのため、ふ化7日後に長日とした場合には発育期間の延長はみられず、14日間あるいはそれ以上の期間を中間日長とすることによって発育期間が延長した。

### 3. 考察

#### (1) 卵期から幼虫期にかけての日長の変化

2化系統の幼虫は長日によって夏休眠が誘導され、その臨界日長は北の系統ほど長くなる。平内系統と鷹巣系統の幼虫は、L15.5:D8.5で深い夏休眠が誘導されたが、他の2化系統の幼虫はL15:D9でもっとも深い夏休眠が誘導された。これらの2化系統は、幼虫期が16時間以上の日長の場合に発育期間が短縮した。この発育期間の短縮は、卵期（L15:D9）から幼虫期にかけての日長の増加によって夏休眠が回避されたとも考えられる。

第1の試験では、2化系統の発育期間が短縮したL16:D8での発育におよぼす卵期から幼虫期にかけての日長の変化について検討した。2化系統の多くは、卵期（L17:D7）から日長を1時間短縮した場合にも日長を増加させた場合と同じ発育期間を示した。この

ことから、卵期からの日長の短縮が夏休眠を回避するという推定は否定される。しかし、稲武B系統と仙南系統の幼虫では卵期から日長が減少した場合に発育期間が有意に延長した。2化系統の第1世代は夏至過ぎに産卵され、日長が徐々に減少する環境で発育する。混発地の稲武B系統にみられた日長の変化に対する反応は、夏至前に産卵された場合には夏休眠を回避する可能性を示唆する。

第2の試験は、3化系統の夏休眠誘導の臨界日長に近いL14.75:D9.25で行った。仙南系統の幼虫は卵期からの日長の短縮に反応して発育期間が短縮したが、他の2化系統の幼虫は日長の増減に反応しなかった。愛知系統の幼虫は、卵期からの日長の増減に関係なくL15:D9と同様に発育した。稲武T系統の幼虫はL14.75:D9.25で、発育の早い個体と遅い個体に分かれる。そして、稲武T系統の雄は卵期から幼虫期に日長が短縮する場合に発育期間が有意に延長した。この反応は、混発地の3化系統が夏至過ぎに産卵された場合に、臨界日長（L14.75:D9.25）で夏休眠をする個体が増加する可能性を示す。卵期から幼虫期にかけての日長の変化は、本種の地理的系統の基本的な光周反応を変化させるものではない。しかし、化性の移行地帯では日長の変化によって2化系統あるいは3化系統の発育期間が変動する傾向を示し、混発地の個体群は環境の変化に対して他の系統よりも高い変異性を示した。仙南系統にみられた高い変異性は採集地が同じである秋田系統にはみられず、高い変異性をもたらした原因については不明である。

## (2) 幼虫期における日長の変化

ふ化直後7日間の幼虫期の日長から日長を30分増減させることによって、幼虫の発育期間におよぼす日長の変化の影響を調査した。これらの試験は中間日長（L14.5:D9.5）あるいは長日（L15:D9）で行い、日長の変化によって発育期間に多少の相違がみられたが、幼虫発育あるいは夏休眠の誘導に顕著な影響はみられなかった。

日長の変化には、臨界日長を越えての変化と臨界日長より長いあるいは短い範囲での変化が考えられる（Tauber and Tauber, 1973）。また、ある種の昆虫では長日から短日という日長の配列が休眠を誘導する（Norris, 1965; Wellso, 1966）。本種の幼虫の夏休眠にも、卵期が冬休眠誘導の臨界日長以上の場合に幼虫期の日長によって夏休眠が誘導されるという日長の配列が要求される。

2化系統の幼虫では長日（L15:D9）から中間日長（L14.5:D9.5）への変化の影響を調査した。L14.5:D9.5が夏休眠誘導の臨界日長以下である北の系統では、日長の変化によ

て発育した。一方、長日と中間日長で夏休眠が誘導される南の系統では、夏休眠が維持される範囲での日長の変化であり、長日での飼育期間の増加によって発育期間が延長する現象はみられなかった。長日で14日間以上飼育した後に日長を変化させた場合の発育期間は、長日での発育と同じであった。このように、2化系統の幼虫は日長の変化そのものに反応するのではなく、臨界日長あるいはそれぞれの光周期に対する量的反応によって発育期間が決定されると推定した。

愛知系統の幼虫を夏休眠が誘導されるL14.5:D9.5からL14:D10に移動させた場合にも、日長の短縮による幼虫発育の変化はみられず、L14.5:D9.5での飼育期間が14日以上である場合の発育期間はL14.5:D9.5での発育期間と同じであった。一方、愛知系統の幼虫を中間日長から長日（L15:D9）に移した場合には、幼虫の発育ステージにかかわらず速やかに蛹化した。愛知系統の幼虫は、夏休眠誘導の臨界日長以上の長日によって夏休眠が覚醒された。愛知系統の幼虫にみられた中間日長から長日への変化に対する反応は第1世代が早く産卵された場合に中間日長で発育が進行せず、夏至前後の長日に反応して発育すると理解することができる。このような発育の調節機構は、越冬世代の成虫の産卵が長期にわたる場合に第1世代の幼虫の発育を揃えるという生態的意義を持つ。