

第6章 イネキモグリバエの夏休眠と冬休眠に関する遺伝分析

第1節 2化（秋田）系統と3化（愛知）系統による遺伝分析

イネキモグリバエには2化系統と3化系統の生態型があり、それぞれの生態型は日本の北部と南部に適応した生活史を選択している。また、北緯38度付近には2化系統と3化系統の移行地帯がみられ（平尾・熊沢, 1955）、3化地帯の北限あるいは3化地帯の標高の高い地域においては、2化系統と3化系統の混発現象が報告されている（田村ら, 1959; 岩田ら, 1960; 上田ら, 1960; 岩田, 1963）。

岩田（1963）は、混発地個体群の発育は2化系統と3化系統の交雑後代の発育に近いことを報告している。混発地個体群の第1世代の幼虫は、幼虫期間30日以内の発育の早い個体と50日以上発育の遅い個体に分かれる傾向を示し、ふ化時期が早い幼虫ほど発育が早くなる傾向を示したとしている。また、早く羽化した越冬世代の成虫からは発育の早い幼虫が、遅く羽化した成虫からは発育の遅い個体が多く得られたとし、羽化時期が中間であった成虫からは、両型の発育を示す幼虫が得られたとしている。

平尾（1970）は、2化系統と3化系統の交雑 F_1 と F_2 の幼虫の発育を2化地帯である秋田県の実験条件下で調査した。交雑 F_1 では、発育の早い個体と遅い個体がみられ、両親の中間の反応を示した。しかし、それらの発育は交雑方向によって異なり、それぞれの F_1 の発育は母親側に近づく傾向を示した。秋田県の実験条件下において、6月中旬に食入した3化系統の幼虫は飼育36日後までに蛹化し、2化系統ではもっとも発育の早い幼虫が飼育57日後に蛹化した。そして、 F_1 では37日から56日の発育期間を示す個体が15~20%みられたとしている。

これらの報告は、2化系統と3化系統の幼虫発育の相違が遺伝的な形質であることを明らかにしている。また、2化系統と3化系統の成虫の交雑は容易であり、その F_1 あるいは F_2 の生存あるいは増殖も正常であったと報告されている。実験条件下での F_1 の正逆交雑による発育の違いは、伴性遺伝あるいは細胞質遺伝の可能性が示されている。しかしながら、平尾（1970）は、このことには言及していない。

休眠性が、伴性遺伝する現象はよく知られている（Tauber et al., 1986; Danks, 1987）。伴性遺伝の場合、正逆交雑は異なる F_1 を生じる。短角亜目（Brachycera）に属するイネ

キモグリバエは雄ヘテロ型のXYの性決定をし（桑山, 1972）、雄がXY、雌がXXの性染色体を持つ。この場合、雄ではX染色体上の遺伝子は相同の相手の遺伝子を持たずヘミ接合の状態となり、劣性の遺伝子でもその作用が発現する。一方、X染色体を二つ持つ雌の表現型は、対立遺伝子の優劣関係によって決定される。本種の光周反応の遺伝分析では、伴性遺伝を考慮する場合に2化系統である秋田系統（Bivoltine, B）のX染色体をX^b、3化系統である愛知系統（Trivoltine, T）のX染色体をX^tとして示す。一方、細胞質遺伝は雌の生殖細胞の細胞質の量が雄の精子が伴う量に比べて圧倒的に多いことによって表現型に差が出てくる現象である。

休眠性に関する遺伝分析には、同じ個体群から休眠系統と非休眠系統を選抜し両系統の交雑結果を分析する場合と光周反応が明瞭に異なる地理的個体群間の交雑による方法が知られている（Danks, 1987）。ここでは、光周反応が明瞭に異なる秋田（2化）系統と愛知（3化）系統の飼育系統を用いて夏休眠と冬休眠にみられる光周反応の相違に関する遺伝分析を実施した。それぞれの交雑は雌60匹と同数の雄を集団で飼育し、集団飼育によって得られた卵からの幼虫を供試した。親系統あるいは交雑後代の幼虫は、1葉期から2葉期のイネ幼苗（品種建梅矮）で飼育した。

1. 夏休眠の相違に関する遺伝分析

成虫期と卵期は25℃の長日（L15:D9）で飼育した。幼虫期の飼育温度は、午前7時から午後7時までを25℃とし、午後7時から翌朝7時までを20℃とした。幼虫期の日長は、中間日長（L14:D10）あるいは長日（L15:D9）とした。秋田系統と愛知系統、それら間の正逆交雑によるF₁とF₂、そして親系統との戻し交雑（BC₁）の幼虫について、蛹化状況を調査した。蛹化調査は、1日から2日間隔で行った。

（1）交雑世代の生存率

Table 7に、親系統と交雑子世代の羽化率と羽化成虫の性比（♀/♂+♀）を示す。秋田系統の羽化率は75%であり、愛知系統のそれは78%であった。F₁とF₂の羽化率は83%以上であり、BC₁においても70%かそれ以上の羽化率を示した。また、交雑後代の性比は0.5から有意に異なることはなかった（ χ^2 -test, P>0.05）。これらの結果は、2化系統と3化系統の交雑によるF₁あるいはF₂には稔性あるいは生存率の低下がみられないことを意味する。

Table 7. Percentage emergence and sex ratio in the bivoltine (B, Akita) and trivoltine (T, Aichi) strains, and their F₁, F₂ and backcross progenies of *C. oryzae*

Cross	% emergence (no. adults)	Sex ratio (female rate)
Parents		
B × B	75.1 (232)c	0.483
T × T	78.2 (251)bc	0.498
F ₁		
B × T	96.6 (328)a	0.515
T × B	88.1 (332)a	0.467
F ₂		
BT × BT	83.3 (269)ab	0.539
TB × TB	87.6 (283)a	0.498
BC ₁		
B × BT	69.7 (161)c	0.503
T × TB	86.3 (215)a	0.502
BT × B	87.7 (284)a	0.507
BT × T	88.0 (264)a	0.508
TB × B	84.2 (256)ab	0.539
TB × T	88.8 (254)a	0.500

1) Percentages followed by the same letters are not significantly different (χ^2 -test, $P > 0.05$).

2) Sex ratio in all crosses is not different from 0.50 (χ^2 -test, $P > 0.05$).

(2) 交雑 F_1 と F_2 の雌雄別累積蛹化率曲線

秋田系統 (Bivoltine, B) の中間日長での蛹化は齊一であり (Fig. 47)、ふ化24日後にほとんどの個体が蛹化した。これに対して、愛知系統 (Trivoltine, T) の蛹化は顕著に抑制された。正逆交雑 ($\text{♀} \times \text{♂}$; $B \times T$, $T \times B$) による F_1 雄は、それぞれの母親側の雄に近い蛹化率曲線を示した。 F_2 ($BT \times BT$, $TB \times TB$) 雄は互いに近い蛹化率曲線を示し、その曲線は両親の中間を示した。正逆交雑の F_1 雌は互いに近い曲線を示し、両親の中間となった。そして、 F_2 雌は F_1 雌よりもそれぞれの母親側の雌に近づく傾向を示した。

秋田系統の長日条件での蛹化は、顕著に遅れる傾向を示した (Fig. 48)。一方、愛知系統の蛹化はふ化28日後に完了した。正逆交雑による F_1 雄は、それぞれの母親側の雄に近い蛹化率曲線を示した。正逆交雑による F_1 雌 ($B \times T$, $T \times B$) と F_2 雌 ($TB \times TB$) は互いに近い曲線を示し、ふ化28日後までに蛹化率が上昇し、その後蛹化が抑制された。 F_2 雌 ($BT \times BT$) は、ふ化28日後の蛹化率が30%であり、その後の蛹化も抑制された。

中間日長と長日での交雑 F_1 と F_2 の反応は伴性遺伝を示唆する。この結果に基づいて、交雑子世代の夏休眠率はX染色体上の対立遺伝子 (X^b , bivoltine; X^t , trivoltine) によって決定されるという仮説にしたがって、交雑子世代の夏休眠率を推定した (Tables 8, 9)。イネキモグリバエの性決定は雄ヘテロ型であり、 F_1 雄のX染色体は母親に由来し、 F_2 雄は両型のX染色体が同じ比率で現われる。一方、 F_1 雌は2化型と3化型のX染色体を持ち、 F_2 雌にはX染色体をヘテロに持つ個体とホモに持つ個体が同じ比率で現われる。

雄の場合、中間日長ではふ化19日後、長日ではふ化24日後に蛹化しなかった個体を夏休眠虫とした (Table 8)。 F_1 雄の推定休眠率は母親側の雄の休眠率とし、 F_2 雄は X^bY と X^tY が1:1の比で出現することから、その推定休眠率は両親の平均値とした。 F_1 雄 ($B \times T$) は、中間日長において秋田系統よりも高い休眠率を示した。しかしながら、正逆交雑による F_1 雄の休眠率はそれぞれの母親側の雄に近い値となった。正逆交雑による F_2 雄の休眠率は、いずれの日長においても推定値との間に有意差はみられなかった。中間日長と長日における12組の戻し交雑のうち、7組の休眠率には推定値との間に有意な差はみられなかった。

雌では、中間日長と長日においてふ化28日後までに蛹化しなかった個体を休眠虫とした (Table 9)。 F_1 雌 (X^bX^t) の推定休眠率は両親の平均値、 F_2 雌のそれは正逆交雑による F_1 雌の平均休眠率と両親のいずれかの休眠率の平均値とした。中間日長では、正逆

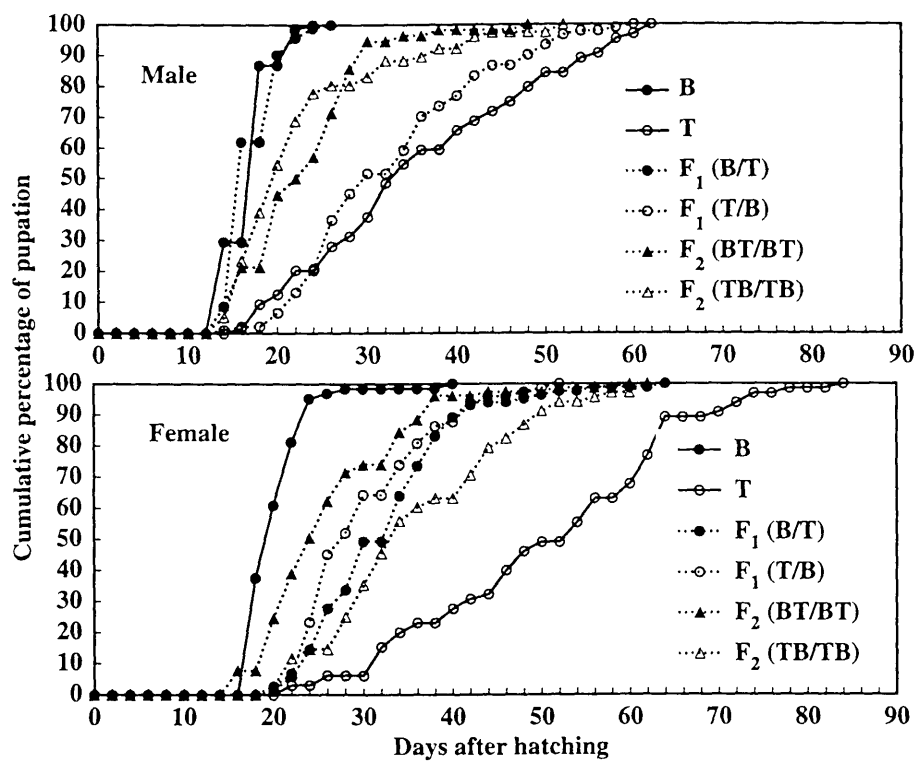


Fig 47. Cumulative curves of the percentage of pupation in each sex of the two geographic ecotypes (B, bivoltine; T, trivoltine) and their hybrids of *C. oryzae* under intermediate photoperiod (L14:D10) at 25°C (7.00-19.00 h) and 20°C (19.00-7.00 h). Their egg stage was exposed to L15:D9 at 25°C. In hybrid crosses, the female parent indicates first.

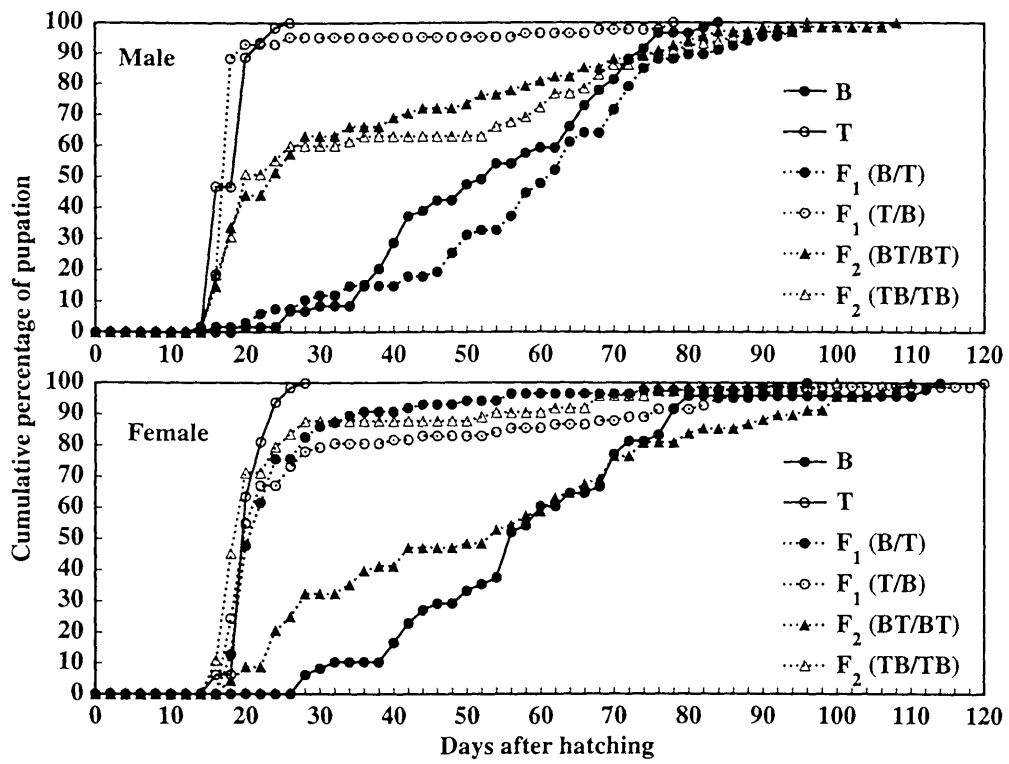


Fig 48. Cumulative curves of the percentage of pupation in each sex of the two geographic ecotypes (B, bivoltine; T, trivoltine) and their hybrids of *C. oryzae* under long photoperiod (L15:D9). For others, see Fig. 47.

Table 8. Results of crosses between the bivoltine (B, Akita) and trivoltine (T, Aichi) strains of *C. oryzae* showing the mode of inheritance of the incidence of summer diapause

Cross	Sex-chromosomes		L14:D10 ²⁾		L15:D9 ²⁾	
	♀ × ♂ ¹⁾	Male progeny	% diapause (no. males)	χ ^{2,3)}	% diapause (no. males)	χ ^{2,3)}
Parents						
Akita (B)	X ^b X ^b × X ^b Y	X ^b Y	3.3 (61)		93.7 (59)	
Aichi (T)	X ^t X ^t × X ^t Y	X ^t Y	90.6 (64)		1.1 (62)	
F ₁						
B/T (BT)	X ^b X ^t × X ^t Y	X ^b Y	9.8 (92)	12.12*	92.5 (67)	0.15NS
T/B (TB)	X ^b X ^t × X ^b Y	X ^t Y	93.4 (91)	0.84NS	5.5 (86)	not ⁴⁾
F ₂						
BT/BT	X ^b X ^t × X ^t Y	X ^b Y: X ^t Y	55.4 (56)	1.59NS	45.6 (68)	0.09NS
TB/TB	X ^b X ^t × X ^b Y	X ^b Y: X ^t Y	45.5 (77)	0.07NS	48.5 (65)	0.03NS
BC ₁						
B/BT	X ^b X ^b × X ^b Y	X ^b Y	4.9 (41)	0.32NS	97.4 (39)	0.92NS
T/TB	X ^t X ^t × X ^t Y	X ^t Y	100.0 (48)	4.98*	10.2 (59)	not ⁴⁾
BT/B	X ^b X ^t × X ^t Y	X ^b Y: X ^t Y	50.7 (75)	0.42NS	52.3 (65)	0.63NS
BT/T	X ^b X ^t × X ^b Y	X ^b Y: X ^t Y	66.0 (60)	8.74**	31.4 (70)	7.16**
TB/B	X ^b X ^t × X ^t Y	X ^b Y: X ^t Y	50.8 (59)	0.36NS	57.6 (59)	2.48NS
TB/T	X ^b X ^t × X ^b Y	X ^b Y: X ^t Y	70.0 (60)	37.5**	35.8 (67)	3.60NS

1) X^b and X^t indicate the X-chromosomes of the B and T strains, respectively.

2) Males that did not pupate in 19 and 24 days after hatching were regarded as summer diapause under L14:D10 and L15:D9, respectively

3) The expected values are calculated by both the parental strains. NS, P > 0.05; *, 0.05 > P > 0.01; **, P < 0.01.

4) The expected values are too small to test the difference by γ²-test.

Table 9. Proportion of summer diapause in females under L14:D10 and L15:D9 in the offspring of various crosses between the bivoltine (B, Akita) and trivoltine (T, Aichi) strains of *C. oryzae* and the expected combinations of the sex-chromosomes of the B and T strains

Cross	Sex-chromosomes		L14:D10 ¹⁾		L15:D9 ²⁾	
	♀ × ♂ ¹⁾	Female progeny	% diapause (no. males)	χ ² ²⁾	% diapause (no. males)	χ ² ²⁾
Parents						
Akita (B)	X ^b X ^b × X ^b Y	X ^b X ^b	1.6 (64)		93.8 (48)	
Aichi (T)	X ^t X ^t × X ^t Y	X ^t X ^t	93.8 (65)		0.0 (63)	
F ₁						
B/T (BT)	X ^b X ^t × X ^t Y	X ^b X ^t	66.3 (83)	11.45**	15.7 (86)	33.6**
T/B (TB)	X ^t X ^b × X ^b Y	X ^t X ^b	47.9 (73)	0.002NS	21.3 (82)	21.5**
F ₂						
BT/BT	X ^b X ^t × X ^t Y	X ^b X ^b : X ^b X ^t	28.6 (77)	0.02NS	67.6 (68)	3.65NS
TB/TB	X ^t X ^b × X ^b Y	X ^t X ^t : X ^t X ^b	64.7 (68)	1.15NS	12.3 (73)	0.82NS
BC ₁						
B/BT	X ^b X ^b × X ^b Y	X ^b X ^b	0.0 (42)	not ⁴⁾	97.4 (39)	0.89NS
T/TB	X ^t X ^t × X ^t Y	X ^t X ^t	93.9 (38)	0.01NS	0.0 (70)	not ⁴⁾
BT/B	X ^b X ^t × X ^t Y	X ^b X ^b : X ^b X ^t	10.0 (80)	14.44**	77.3 (66)	11.96**
BT/T	X ^t X ^b × X ^b Y	X ^t X ^t : X ^t X ^b	80.2 (64)	0.77NS	14.3 (70)	2.11NS
TB/B	X ^b X ^t × X ^t Y	X ^b X ^b : X ^b X ^t	24.6 (65)	0.70NS**	79.5 (73)	16.10**
TB/T	X ^t X ^b × X ^b Y	X ^t X ^t : X ^t X ^b	84.4 (64)	2.75NS	17.5 (63)	5.06*

1) Females that did not pupate in 24 days after hatching were regarded as summer diapause under the photoperiods.

2) The expected values are calculated by both the parental strains and F₁ hybrids.

For other keys, see Table 8.

交雑によって休眠率の異なるF₁雌が得られ、B×T交雑によるF₁雌は、推定値（両親の平均休眠率）よりも有意に高い休眠率を示した。F₂雌あるいはF₁雌を含む戻し交雑の雌の休眠率は、中間日長においては、これら6つの交雑組み合わせのうち5つの組の休眠率には推定値との間に有意差はみられなかった。長日では正逆交雑によるF₁雌の休眠率は両親の平均休眠率よりも有意に低く、長日条件下では3化型の遺伝子が優性であることが示唆された。正逆交雑のF₂雌の休眠率には、両親のどちらかとF₁雌の平均値からの推定休眠率との間に有意差はみられなかった。F₁雌を含む戻し交雑の子世代では、4組のうち3組において推定値との間に有意差がみられた。

F₁雄の反応は2化系統と3化系統の夏休眠誘導の相違が伴性遺伝することを示し、F₂雄の休眠率はX^bYとX⁺Yが1：1の比で分離するという仮説に適合したことから、X染色体上の対立遺伝子が2化系統と3化系統の夏休眠誘導の相違を支配すると考えた。

(3) 夏休眠の維持に関する遺伝分析

Fig. 49は、親系統とその交雑子世代の雌雄別の夏休眠を含む平均幼虫期間を示す。幼虫期間は1日から2日間隔で調査したが、蛹化までの期間を幼虫期間とした。これらの幼虫期間は、平均幼虫期間の増加にしたがってその分散が増加した。そのため、幼虫期間を対数変換した後に平均幼虫期間を求めた（ファルコナー、1989）。

正逆交雑によるF₁雄は、異なる幼虫期間を示した。一方、正逆交雑によるF₂雄の平均幼虫期間には、いずれの日長においても有意差はみられなかった（t-test, P>0.05）。B×BT交雑による雄と秋田系統雄の平均幼虫期間の間には、中間日長と長日のいずれにおいても有意差はみられなかった（t-test, P>0.05）。T×TB交雑の雄と愛知系統雄は、非常に近い平均幼虫期間を示したが、それらの分散の間には有意差がみられた（F-test, P<0.05）。これらの結果は、雄の夏休眠を含む平均幼虫期間はX染色体をもたらず雌親によって決定されることを示す。

正逆交雑によるF₁雌の中間日長での平均幼虫期間には、交雑方向による違いはみられなかった（t-test, P>0.05）。正逆交雑によるF₁雌は長日においてもほぼ同じ平均幼虫期間を示したが、それらの分散の間には有意差がみられた（F-test, P<0.01）。F₁雌は2化系統と3化系統のX染色体をヘテロに持つため、対立遺伝子の優劣関係が夏休眠の誘導と維持の両方に作用する。一方、B×BT交雑の雌（X^bX^b）とT×TB交雑の雌（X⁺X⁺）の平均幼虫期間は中間日長でそれぞれ秋田系統の雌（X^bX^b）と愛知系統の雌（X⁺X⁺）の

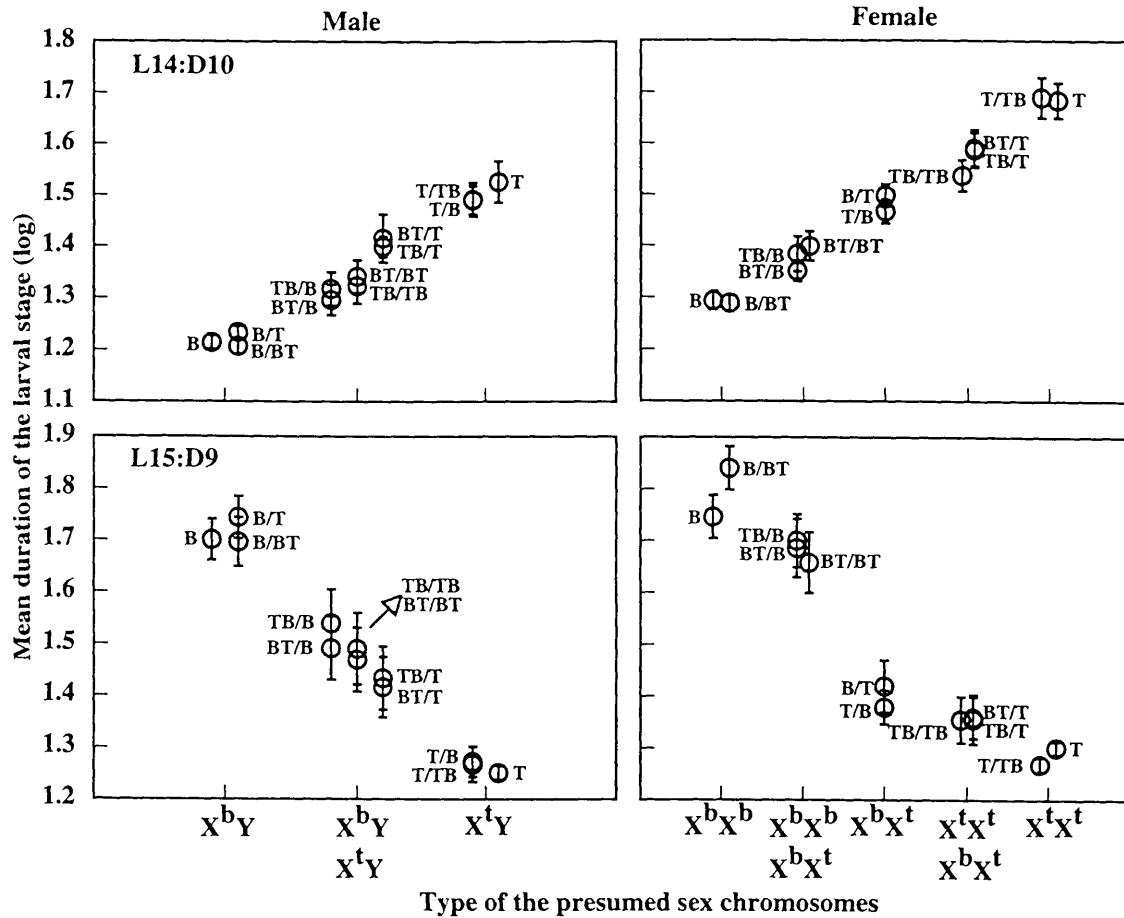


Fig 49. Effect of photoperiod on the mean durations of the larval stage (MD) of the bivoltine (B, Akita) and trivoltine (T, Aichi) strains and their progenies of *C. oryzae* under larval photoperiods of L14:D10 (upper) and L15:D9 (lower). For the sex-linked gene on the X-chromosomes see Table 8 and 9. Vertical bars are $\pm 2SE$.

平均幼虫期間に近い値を示した。長日では、B×BT交雑の雌は秋田系統雌よりも有意に長い幼虫期間を示し、T×TB交雑の雌は愛知系統よりも有意に短い平均幼虫期間を示した。しかし、それぞれの平均幼虫期間は、他の交雑子世代に比べてそれぞれの母親側の雌に近い値となった。これらの結果は、幼虫期間によって示された夏休眠の深さの相違も伴性遺伝することを示す。

2. 冬休眠の相違に関する遺伝分析

イネキモグリバエは、卵期の短日によって1齢幼虫期の冬休眠が誘導され、幼虫期の短日によって維持される。20℃での秋田系統の冬休眠誘導の臨界日長は、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)。卵期と幼虫期が20℃の短日 (L12:D12) では、秋田系統の冬休眠は80日から90日間維持され、愛知系統の冬休眠は50日から60日間維持される。このような冬休眠の誘導と維持にみられる2化系統と3化系統の相違を支配する遺伝様式について検討した。

(1) 冬休眠の誘導に関する遺伝分析

秋田系統と愛知系統そして両系統の交雑子世代について、それぞれの卵期をL12.5:D11.5からL14:D10の4段階の光周期として飼育した。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、ふ化幼虫の飼育21日後に調査し、調査時に1齢幼虫であった個体を休眠虫とした。これらの1齢幼虫は再びイネ幼苗に食入させ、長日 (L15:D9) 条件下で2週間飼育して冬休眠を覚醒させた。休眠覚醒後の幼虫は、20℃の短日 (L12:D12) 条件で飼育した。一方、飼育21日後に2齢あるいは3齢であった幼虫は、3葉期から5葉期のイネ幼苗に食入させた。これらの幼虫は、引き続き短日条件下で飼育した。また、調査時に蛹化していた個体はシャーレ内で羽化させた。休眠覚醒後の幼虫と非休眠の幼虫の蛹化は、週に2回の間隔で調査した。これらの蛹はシャーレに保存し、羽化後に雌雄を判別した。

秋田系統の休眠率は、すべての光周期で愛知系統より有意に高かった (Table 10)。正逆交雑のF₁の間には、交雑方向によって休眠率に有意差がみられた。正逆交雑による相違は、2化系統と3化系統の冬休眠誘導の相違が伴性遺伝することを示す。F₂の休眠率は、卵期の日長が13.5時間の場合に交雑方向による有意差がみられた。

休眠虫と非休眠虫の羽化成虫の性比から、それぞれの日長における雌雄別の休眠率を

Table 10. Effect of photoperiod during the egg stage on the induction of winter diapause in the bivoltine (B, Akita) and trivoltine (T, Aichi) strains and their F₁, F₂ hybrids of *C. oryzae*

Cross	Female × Male	% diapause (no. of larvae) ¹⁾			
		L12.5:D11.5	L13:D11	L13.5:D10.5	L14:D10
Parents					
Akita (B)	B × B	100.0 (129)a	100.0 (126)a	88.8 (134)a	36.0 (136)a
Aichi (T)	T × T	76.0 (129)f	35.6 (132)j	10.7 (122)i	0.0 (131)g
F ₁					
B/T (BT)	B × T	98.5 (137)abc	97.0 (135)ab	67.9 (140)cd	30.9 (136)ab
T/B (TB)	T × B	91.9 (135)de	88.9 (135)cde	36.9 (130)gh	6.6 (137)ef
F ₂					
BT/BT	BT × BT	98.5 (132)abc	85.5 (131)def	64.7 (139)de	8.5 (130)e
TB/TB	TB × TB	95.2 (125)bcde	80.4 (138)efg	46.4 (140)fg	12.4 (129)de

1) Percentages followed by the same letter are not significantly different with in each photoperiod (Fisher's exact probability test).

推定した。正逆交雑による F_1 雄の休眠率曲線は、それぞれの母親側の雄に近く、 F_2 雄では両親の中間を示した (Fig. 50)。秋田系統あるいは愛知系統を母親とした BC_1 の雄も、同様にそれぞれの母親の雄に近い休眠率曲線を示した。一方、 F_1 雌が母親の場合、それらの BC_1 の雄は秋田系統と愛知系統の雄の中間の反応を示した。

正逆交雑の F_1 雌は互いに近い休眠率曲線を示し、その曲線は両親の中間となった (Fig. 51)。そして、 F_2 雌は F_1 雌よりもそれぞれの母親側に近づく傾向を示した。 $B \times BT$ 交雑と $T \times TB$ 交雑の雌の休眠率は、それぞれ秋田系統と愛知系統に近い値を示した。これらの結果は、卵期の冬休眠誘導にみられる2化系統と3化系統の相違も伴性遺伝することを示す。

(2) 冬休眠の維持に関する遺伝分析

秋田系統と愛知系統、そしてそれらの間の交雑子世代の卵期を 20°C の短日 (L12:D12) として冬休眠を誘導した。幼虫期も同じ条件で飼育し、冬休眠を維持した。幼虫の発育は、ふ化幼虫の飼育35日後から3週間間隔で98日後まで調査した。各調査時に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、食入操作の3週間後に発育を調査した。

秋田系統の冬休眠は、愛知系統よりも長く維持された (Fig. 52)。正逆交雑による F_1 の休眠率は、交雑方向によって異なった。正逆交雑の F_2 の休眠の維持期間は両親の中間であったが、 $BT \times BT$ 交雑の F_2 の休眠が $TB \times TB$ 交雑の F_2 よりも長く維持された。戻し交雑では、秋田系統を含む交雑子世代の休眠が愛知系統を含む交雑子世代よりも長く維持された。

(3) 冬休眠誘導の臨界日長と冬休眠維持の遺伝的關係

親系統と交雑子世代の冬休眠誘導の臨界日長は、それぞれの日長での休眠率の平方根を逆正弦変換し、さらに光周期 (明期) を対数変換して50%の個体が冬休眠する臨界日長を求めた。冬休眠の維持期間は、休眠期間を対数変換し、休眠率の平方根を逆正弦変換した後に直線回帰によって、50%の個体が2齢に発育する時期を推定した。

Fig. 53は、親系統と交雑子世代にみられる冬休眠誘導の臨界日長と休眠維持期間の關係を示す。冬休眠誘導の臨界日長と冬休眠の維持期間には、有意な相関がみられた。このことは、冬休眠の誘導と維持が同じ遺伝様式によって支配されることを意味する。

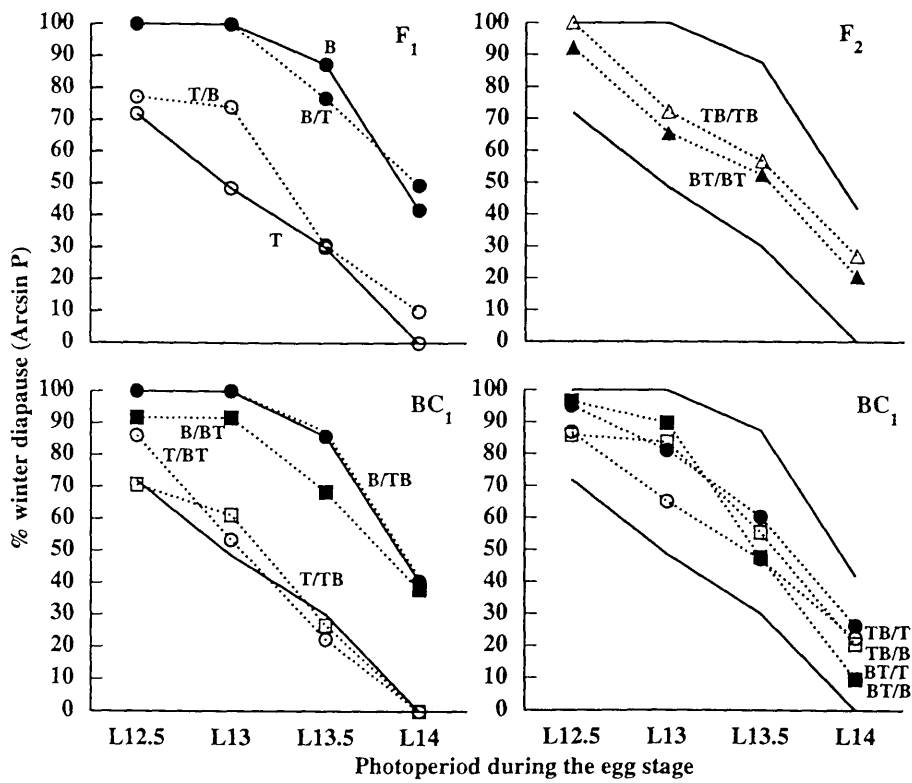


Fig 50. Effect of photoperiod during the egg stage on winter-diapause incidence in male progenies of the two ecotypes (B, bivoltine; T, trivoltine) and their crosses of *C. oryzae*. Eggs were kept under 4 different photoperiods at 20°C. Solid lines indicate the photoperiodic response curves of the two ecotypes.

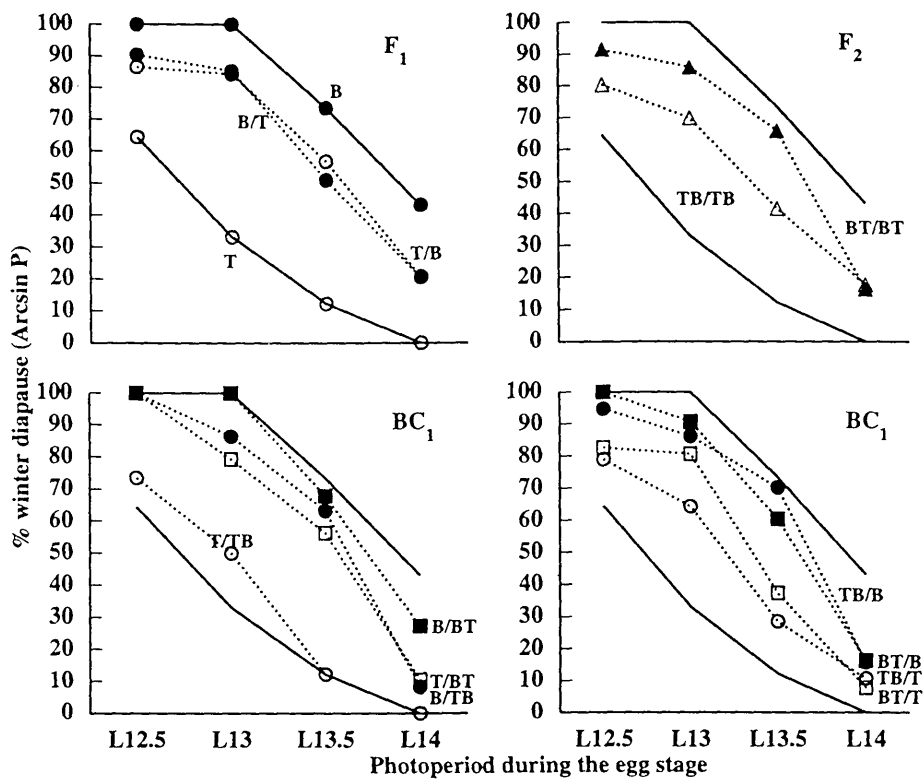


Fig 51. Effect of photoperiod during the egg stage on winter-diapause incidence in female progenies of the two ecotypes (B, bivoltine; T, trivoltine) and their crosses of *C. oryzae*. For others see Fig. 50.

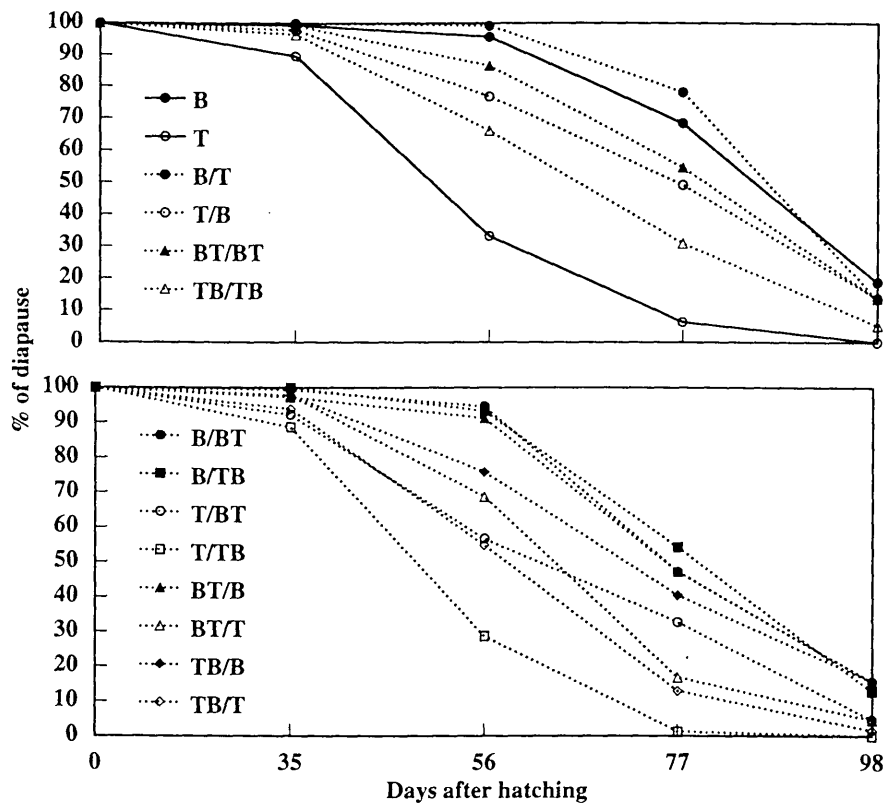


Fig. 52. Duration of winter diapause in the two ecotypes (B, bivoltine; T, trivoltine) of *C. oryzae*, and their reciprocal F1, F2 (upper) and BC1 progenies (lower) at L12:D12 at 20°C.

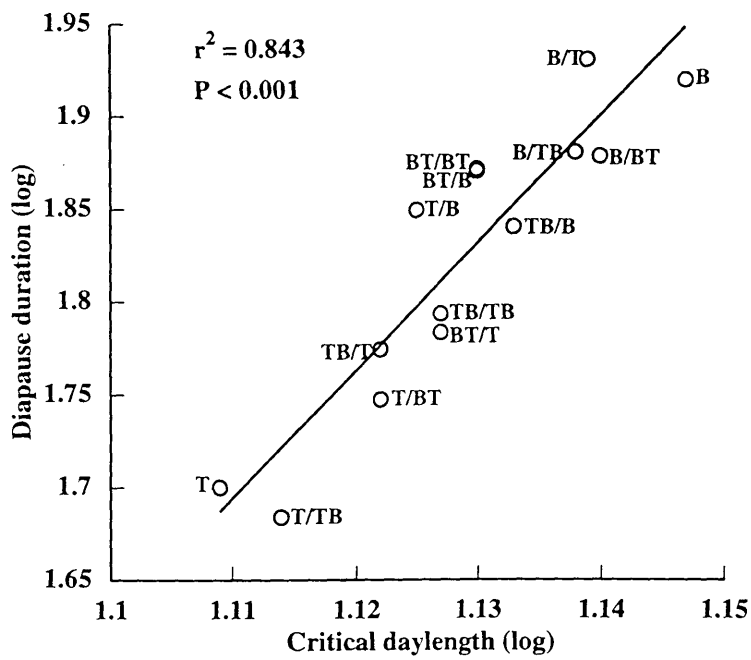


Fig 53. Relationship between the critical daylength for the induction of winter diapause and winter diapause duration among the two ecotypes (B, bivoltine; T, trivoltine) and their hybrids of *C. oryzae*.

3. 考察

イネキモグリバエは雄ヘテロ型のXYの性決定をする。雄では2化系統と3化系統の対立遺伝子のいずれかを保持し、その遺伝子によって表現型が決定される。雌が2化系統と3化系統のX染色体をヘテロに持つ場合には、対立遺伝子の優劣関係によって表現型が決定される。

2化系統と3化系統の交雑 F_1 と F_2 の反応は、X染色体上の対立遺伝子が夏休眠の誘導に関する2化系統と3化系統の違いを支配することを示した。 F_1 雌の結果は、長日条件では3化系統の遺伝子が優性を示したが、中間日長での優劣関係は明らかではなかった。正逆交雑による F_1 雄の夏休眠の維持期間は、それぞれの母親側の雄に近い値を示した。また、戻し交雑 ($B \times BT$, $T \times TB$) の子世代の雄も夏休眠の深さが伴性遺伝することを示す。 $B \times BT$ 交雑の雌は長日下で秋田系統雌よりも有意に長い幼虫期間を示し、 $T \times TB$ 交雑の雌も愛知系統雌よりも有意に短い幼虫期間を示した。これらの結果は、常染色体上の遺伝子が夏休眠の深さに微働遺伝子として作用する可能性を示唆している。しかし、X染色体上の対立遺伝子が夏休眠に関する光周反応に、主要な影響をおよぼすことは明らかである。

2化系統と3化系統の冬休眠は卵期の短日によって誘導されるが、両系統の臨界日長は顕著に異なる。2化系統と3化系統の交雑後代にみられた休眠誘導の臨界日長と休眠の深さは両親の中間の反応を示したが、交雑方向によって異なる F_1 を生じた。2化系統と3化系統の冬休眠誘導の臨界日長の量的形質の相違は、主にX染色体上の遺伝子に支配されていた。親系統と交雑後代の休眠誘導の臨界日長と休眠の深さには高い相関がみられた。すなわち、冬休眠に関するこれらの量的形質が同じ遺伝様式によって支配されることを意味する。このような休眠誘導と休眠の深さの関係は、いくつかの昆虫で報告されている (Henrich and Denlinger, 1982; Kimura and Yoshida, 1995)。

2化系統と3化系統が混発する移行地帯では、非常に長い発育期間を持つ2化系統と短い発育期間によって夏寄主での2世代を可能とする3化系統が適応する (第5章)。年2世代と年3世代の中間の生活史は、寄主植物とその季節変化に適応できない。このような環境条件下では、中間の表現型を排除する選択圧が働くことが予想される。2化系統と3化系統の交雑による F_1 雌は、長日条件下で夏休眠を含む幼虫期間に不連続な分布を示した。また、2化系統の幼虫は長日において夏寄主の生育ステージによる若齢幼虫期の休

眠が誘導される。この夏寄主の生育ステージによる若齢幼虫期の夏休眠は、混発地での長日条件下における発育期間の二極化を促進する。これに対して、交雑後代の中間日長での発育と冬休眠誘導の臨界日長は、両親の中間を変動した。このように、年間世代数を決定する長日での発育には2化系統と3化系統に顕著な相違がみられるが、中間日長での発育と冬休眠誘導の臨界日長は連続した変異を示す。

ダニレフスキー（1961）は、ナシケンモンやヨトウガのように、冬休眠誘導の臨界日長が明瞭に区別できる個体群間の交雑では、その子世代の臨界日長は両親の中間を示すとしている。ショウジョウバエの1種（*Chymomyza costata*）の幼虫休眠は、性染色体上と常染色体上の遺伝子に支配されるが、交雑子世代の休眠反応は両親の中間を示す（Riihima and Kimura, 1989）。地理的個体群にみられる冬休眠誘導の臨界日長や休眠の深さという量的形質の相違は、一般にポリジーンによる支配であり、交雑子世代の反応は両親の中間を示す（Tauber et. al., 1986; Danks, 1987）。イネキモグリバエの中間日長での発育と冬休眠誘導に関しては、交雑子世代の反応は両親の中間となったが、年間世代数を決定する長日では発育の早い個体と遅い個体に分かれる傾向がみられた。

年間世代数（化性）の相違に関する生活史形質が伴性遺伝する現象は、鱗翅目の昆虫で広く知られている（Danks, 1987）。カイコガの化性を決定する休眠反応の相違は、性染色体上の対立遺伝子と常染色体上の3遺伝子によって支配される（永友, 1953）。ヨーロッパからアメリカに移入されたメイガ科の*Ostrinia nubilalis*の1化型と2化型の休眠率の相違は伴性遺伝を示し（McLeod, 1978）、両型の後休眠発育の相違も伴性遺伝を示す（Glover et al., 1992）。2化型のアゲハチョウの仲間（*Papilio glaucus*）と1化型の*P. g. canadensis*の休眠反応の相違も伴性遺伝する（Rockey et al., 1978; Hagen and Scriber, 1989）。イネキモグリバエの化性を決定する主要な生活史形質である夏休眠と冬休眠の相違も伴性遺伝することが明らかになった。

イネキモグリバエの2化系統と3化系統の夏休眠と冬休眠の相違に、なぜX染色体上の遺伝子がこのような大きな働きをもっているのだろうか。これらの結果に対する理論的な解釈は、伴性遺伝と常染色体の遺伝にみられる相対的な進化速度に関するものである（Charlesworth et al., 1987; Coyne & Orr, 1989）。生存に好適な対立遺伝子が、部分劣性を示す場合には、その遺伝子の固定の可能性は常染色体上の遺伝子よりもX染色体上の遺伝子において高くなる。一方、生存に対して同じ効果を持つ性染色体の突然変異

は、常染色体に生じるよりもしばしば固定される可能性がある (Charlesworth et al., 1987)。本種の混発地個体群の季節適応と化性の分化機構にみられる光周反応の遺伝についてはさらに総合考察で検討する。

第2節 2化型と3化型の移行地帯の個体群にみられる光周反応の遺伝分析

イネキモグリバエの秋田系統と愛知系統を用いた夏休眠と冬休眠の遺伝分析の結果は、2化系統と3化系統の光周反応の相違が伴性遺伝することを示した (Takeda, 1998)。秋田系統と愛知系統は距離的に離れた個体群であり、明瞭な光周反応の相違に関する遺伝分析には好適であった。しかし、2化系統と3化系統の移行地帯にみられる混発地個体群の季節適応を理解するためには、混発地の個体群による光周反応の比較が必要である。愛知県稲武町で採集した2系統は、それぞれ2化系統と3化系統の光周反応を示す。ここでは、混発地個体群である稲武B系統と稲武T系統そして青森県の平内系統を供試して、それぞれの交雑 F_1 と F_2 の発育を比較し、夏休眠を含む幼虫期間におよぼす光周期の影響と冬休眠誘導の臨界日長について調査した。

1. 夏休眠を含む幼虫期間の比較

イネキモグリバエの幼虫発育におよぼす光周期の影響を解析するため、卵期は23℃の長日 (L15:D9) で飼育した。青森県の平内 (HI) 系統、愛知県の稲武B (IB) 系統と稲武T (IT) 系統によるそれぞれの交雑は、雌雄各60匹を集団で飼育した。これらの交雑によって得られた卵からのふ化幼虫を供試した。幼虫期の飼育温度は23℃とし、光周期はL14:D10、L14.5:D9.5そしてL15:D9の3段階とした。ふ化幼虫の飼育と蛹化あるいは羽化調査は、地理的系統の調査と同様に行った。正逆交雑による F_1 と F_2 の発育期間は、卵のふ化から成虫の羽化までの期間とした。発育期間の有意性検定は、23℃での蛹期間を12日として幼虫期間を推定し、幼虫期間を対数変換した後に行った (F-test, t-test)。

(1) 平内系統と稲武B系統

HI系統は、L15.5:D8.5で深い夏休眠が誘導されるが、L15:D9で浅い夏休眠が誘導され、14.5時間以下の日長では発育期間の延長はみられない。一方、IB系統は、L15:D9で深い夏休眠が誘導され、中間日長においても発育期間が延長する。

HI系統とIB系統、それらの交雑 F_1 と F_2 の発育期間をTable 11に示す。L14:D10では、HI系統のふ化から羽化までの発育期間は雄が27日、雌が29日であった。IB系統の発育期間はそれぞれ37日（♂）と45日（♀）であった。HI系統とIB系統の正逆交雑では異なる発育期間を示す F_1 雄を生じたが、 F_2 雄の幼虫期間には有意差はみられなかった。正逆交雑の F_1 雌あるいは F_2 雌の発育期間には交雑方向による差はみられず、互いに近い値を示した。L14.5:D9.5の場合、正逆交雑による F_1 雄の発育期間は交雑方向によって分散が異なり、平均発育期間はそれぞれの母親側に近づく傾向を示した。一方、正逆交雑の F_1 雌あるいは F_2 雌の発育期間には交雑方向による差はみられず、両親の中間の値を示した。幼虫期をL15:D9とした場合、HI系統とIB系統の発育期間には顕著な相違がみられる。正逆交雑の F_1 雄の発育期間は、交雑方向によって異なった。しかし、 F_2 雄の発育期間には交雑方向による差はみられなかった。正逆交雑の F_1 雌あるいは F_2 雌の幼虫期間には交雑方向による違いはみられず、その発育期間は70日から80日の範囲を示した。HI系統とIB系統の交雑では、すべての光周期において正逆交雑による F_1 雄の幼虫期間に有意差がみられた。この結果は、2化系統間の夏休眠を含む幼虫期間の相違も伴性遺伝することを示す。

Fig. 54にHI系統とIB系統の交雑 F_1 と F_2 の平均幼虫期間（対数値）の中間親からの偏差を示した。正逆交雑の F_1 雄は、L14:D10とL14.5:D9.5でHI系統に近づく傾向を示したが、L15:D9ではIB系統に近い幼虫期間を示した。 F_2 雄は、L14:D10ではHI系統にやや近づき、L14.5:D9.5では両親の中間を示し、L15:D9ではIB系統に近づく傾向を示した。一方、 F_1 雌の幼虫期間は中間親に近い値を示したが、L14:D10ではHI系統に近く、L15:D9ではIB系統に近づく傾向を示した。また、 F_2 雌も F_1 雌と同じ傾向を示した。これらの結果は、HI系統とIB系統の幼虫期間の相違には、X染色体上の遺伝子とともに常染色体上の遺伝子が関与することを示す。

(2) 平内系統と稲武T系統

HI系統とIT系統の交雑子世代の発育におよぼす光周期の影響をTable 12に示す。HI系統とIT系統の発育期間は、L14:D10とL14.5:D9.5において顕著に異なった。すべての光周期において、正逆交雑の F_1 雄の発育期間には交雑方向による有意差がみられたが、 F_2 雄には交雑方向による違いはみられなかった。正逆交雑の F_1 雌では、L14.5:D9.5において、交雑方向の違いによって発育期間に有意差がみられた。これに対して、正逆交雑の

Table 11. Results of crosses between the northern (HI) and southern (IB) bivoltine strains of *C. oryzae* showing the mode of inheritance of larval development under three different photoperiods at 23 °C

Photoperiod	Parent or Cross	Male			Female		
		Mean duration from hatching to emergence (D, day)	Mean duration of the larval stage log (D-12)	Variance	Mean duration from hatching to emergence (D, day)	Mean duration of the larval stage log (D-12)	Variance
L14:D10	Parent	27.4	1.18	0.0030**	28.5	1.22	0.0009**
	IB×IB	37.0	1.38	0.0145	44.8	1.50	0.0101
F ₁	HI×IB	27.4	1.18**	0.0030	32.9	1.31	0.0049
	IB×HI	30.0	1.25	0.0031	32.3	1.30	0.0040
F ₂	HI×IB	30.3	1.26	0.0064	33.6	1.33	0.0056
	IB×HI	29.4	1.24	0.0050	34.8	1.35	0.0062
L14.5:D9.5	Parent	26.3	1.15	0.0032**	30.9	1.27	0.0025**
	IB×IB	63.2	1.65	0.0470	74.0	1.76	0.0302
F ₁	HI×IB	30.2	1.25	0.0051**	46.7	1.52	0.0132
	IB×HI	38.6	1.41	0.0126	42.1	1.47	0.0109
F ₂	HI×IB	42.4	1.43	0.0358	47.4	1.51	0.0292
	IB×HI	37.2	1.37	0.0217	52.6	1.57	0.0286
L15:D9	Parent	35.4	1.36	0.0077**	48.2	1.55	0.0093**
	IB×IB	104.2	1.93	0.0335	102.2	1.92	0.0318
F ₁	HI×IB	74.6	1.76**	0.0340	93.8	1.89	0.0248
	IB×HI	103.1	1.94	0.0219	95.4	1.91	0.0145
F ₂	HI×IB	78.2	1.77	0.0495	92.7	1.89	0.0162
	IB×HI	76.2	1.78	0.0288	86.2	1.85	0.0215

1) The duration of the larval stage is calculated by the duration from hatching to emergence (D) and the mean duration of the pupal stage (12 days). The value is transferred to log₁₀ before the calculation of the mean and variance.

2) Asterisks show the significant difference in each column. *, P < 0.05; **, P < 0.01.

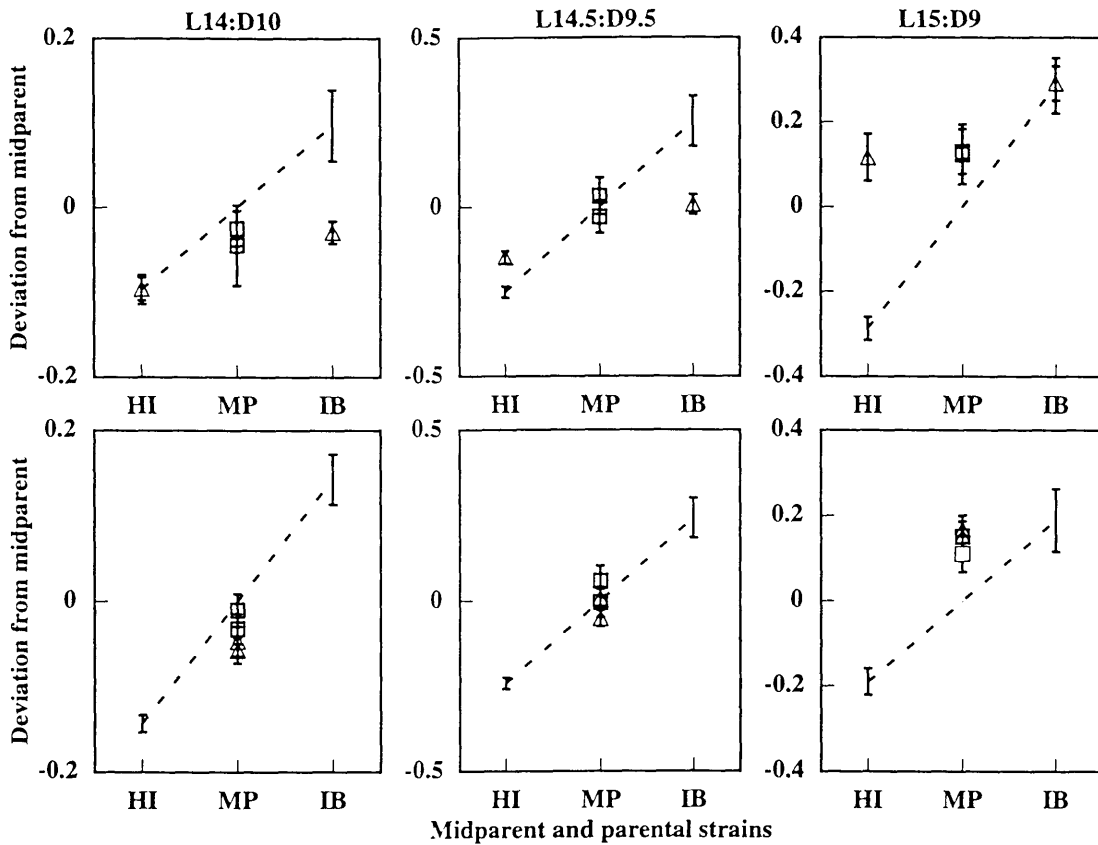


Fig. 54. Deviation in the mean duration of the larval stage (log day) of F_1 and F_2 hybrids from midparent of the two bivoltine strains (Hiranai, HI and Inabu-B, IB) of *C. oryzae* under three different photoperiods. Vertical bars indicate $\pm 2SE$. Upper and lower panels indicate male and female progenies, respectively. Larval photoperiods are shown in the upper side of the panels. Triangles, F_1 ; Squares, F_2 .

Table 12. Results of crosses between the bivoltine (HI) and trivoltine (IT) strains of *C. oryzae* showing the mode of inheritance of larval development under three different photoperiods at 23°C

Photoperiod	Parent or Cross	♀ × ♂	Male			Female		
			Mean duration from hatching to emergence (D, day)	Mean duration of the larval stage log (D-12)	Variance	Mean duration from hatching to emergence (D, day)	Mean duration of the larval stage log (D-12)	Variance
L14:D10	Parent	HI × HI	27.4	1.18	0.0030**	28.5	1.22	0.0009**
		IT × IT	40.4	1.44	0.0100	55.2	1.62	0.0132
	F ₁	HI × IT	28.0	1.20*	0.0021	35.0	1.36	0.0044
		IT × HI	33.3	1.32	0.0027	35.1	1.36	0.0029
	F ₂	HI × IT	33.6	1.32	0.0106	38.3	1.40**	0.0145
		IT × HI	32.7	1.30	0.0137	42.6	1.47	0.0106
L14.5:D9.5	Parent	HI × HI	26.3	1.15	0.0032**	30.9	1.27	0.0025**
		IT × IT	61.1	1.67	0.0221	75.8	1.80	0.0088
	F ₁	HI × IT	32.6	1.30	0.0073**	54.7	1.62*	0.0119
		IT × HI	53.0	1.59	0.0223	51.1	1.58	0.0131
	F ₂	HI × IT	42.5	1.45	0.0310	55.8	1.62**	0.0188
		IT × HI	47.0	1.51	0.0328	67.1	1.72	0.0177
L15:D9	Parent	HI × HI	35.4	1.36	0.0077**	48.2	1.55	0.0093**
		IT × IT	39.8	1.37	0.0503	32.7	1.31	0.0060
F ₁	HI × IT	68.3	1.72**	0.0332	67.9	1.67	0.0760	
	IT × HI	41.3	1.41	0.0515	67.5	1.67	0.0754	
F ₂	HI × IT	47.8	1.47	0.0710	64.4	1.64**	0.0736	
	IT × HI	48.7	1.50	0.0598	47.9	1.46	0.0708	

For keys, see Table 11.

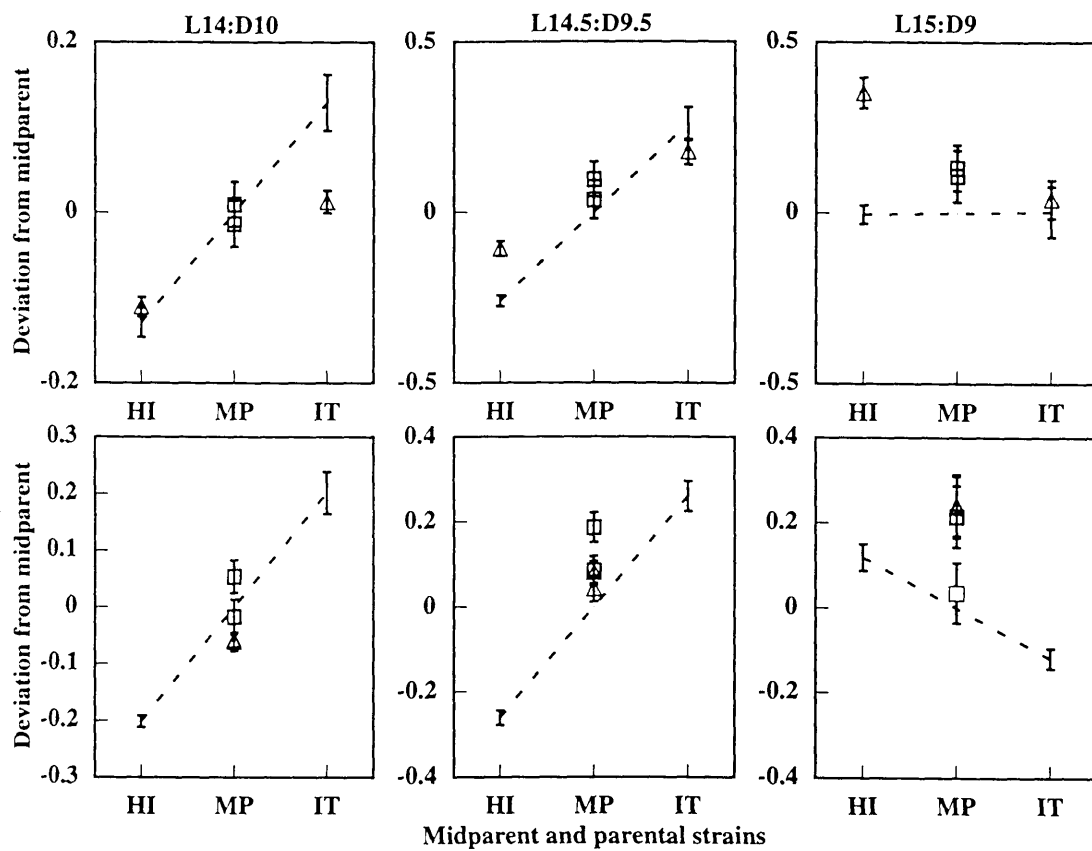


Fig. 55. Deviation in the mean duration of the larval stage (log day) of F₁ and F₂ hybrids from midparent of the bivoltine (Hiranai, HI) and trivoltine (Inabu-T, IT) ecotypes of *C. oryzae* under three different photoperiods. For others, see Fig. 54.

F₂雌ではすべての光周期において発育期間に有意差がみられた。2化系統と3化系統の幼虫発育にみられる光周反応の相違が伴性遺伝する場合、F₁雄は交雑方向によって異なる発育を示し、F₂雄の発育には有意差はみられない。また、F₁雌ではX染色体上の対立遺伝子の優劣関係によって発育が決定される。上記の結果は、HI系統とIT系統の幼虫発育にみられる光周反応の相違もX染色体上の遺伝子によって決定されることを示す。

Fig. 55はHI系統とIT系統のF₁とF₂の幼虫期間（対数值）の中間親からの偏差を示す。幼虫期間の相違がX染色体上の遺伝子によって支配されることから、F₁雄の平均幼虫期間はそれぞれの母親側の雄に近い値を示す。しかし、L14:D10でのF₁雄はHI系統に近づく傾向を示し、L14.5:D9.5では両親の中間に近づく傾向を示した。これに対して、L15:D9でのF₁雄は興味深い反応を示した。L15:D9ではHI系統は浅い夏休眠が誘導され、HI系統雄とIT系統雄の幼虫期間には顕著な差はみられなかった（Table 12）。しかし、F₁雄の幼虫期間には交雑方向による顕著な差がみられ、F₁（HI♀×IT♂）雄は両親よりも有意に長い幼虫期間を示したが、その逆交雑のF₁雄はIT系統に近い幼虫期間を示した。さらに、F₂雄も両親よりも長い幼虫期間を示し、その幼虫期間は正逆交雑によるF₁雄の中間の値を示した。

L14:D10でのF₁雌の結果はHI系統の遺伝子がやや優性であることを示し、L14.5:D9.5ではIT系統の遺伝子がやや優性となった。L15:D9でのF₁雌は、両親よりも長い幼虫期間を示した。F₂雌はL14:D10においてF₁雌よりも中間親に近づく傾向を示した。しかし、正逆交雑のF₂雌には交雑方向による有意差がみられ、それぞれの母親側に近づく傾向を示した。2化系統と3化系統の交雑であるHI系統とIT系統の交雑では、2化系統間の交雑よりも、X染色体上の対立遺伝子が光周反応の相違に重要な役割を持つと推定された。

（3）稲武B系統と稲武T系統

Table 13にIB系統とIT系統の交雑F₁とF₂の発育期間とその分散を示した。L14:D10では、正逆交雑のF₁雄の発育期間に有意差がみられ、F₂雄ではその分散が異なった。F₁雌の幼虫期間には交雑方向による有意差はみられなかったが、正逆交雑のF₂雌の発育期間には有意差がみられた。L14.5:D9.5では、F₁雄の発育期間の分散に交雑方向による有意差がみられたが、互いに近い幼虫期間を示した。正逆交雑のF₂雄の発育期間には交雑方向による有意差はみられなかった。この光周期では、IB系統雌とIT系統雌の発育期間には有意差がみられたが、正逆交雑のF₁雌あるいはF₂雌の発育期間には有意差はみられな

Table 13. Results of crosses between the two strains (Inabu-B, IB and Inabu, IT) of *C. oryzae* in the transitional zone showing the mode of inheritance of larval development under three different photoperiods at 23°C

Photoperiod	Parent or Cross	♀ × ♂	Male			Female		
			Mean duration from hatching to emergence (D, day)	Mean duration of the larval stage log (D-12)	Variance	Mean duration from hatching to emergence (D, day)	Mean duration of the larval stage log (D-12)	Variance
			L14:D10	Parent	IB × IB IT × IT	37.0 40.4	1.38* 1.44	0.0145 0.0100
	F ₁	IB × IT IT × IB	36.2 41.1	1.37** 1.45	0.0084 0.0076	48.6 47.3	1.55 1.54	0.0122 0.0082
	F ₂	IB × IT IT × IB	40.4 38.1	1.44 1.41	0.0148** 0.0063	50.5 58.3	1.57** 1.65	0.0134 0.0149
L14.5:D9.5	Parent	IB × IB IT × IT	63.2 61.1	1.65 1.67	0.0470* 0.0221	74.0 75.8	1.76 1.80	0.0302** 0.0088
	F ₁	IB × IT IT × IB	74.4 80.7	1.75 1.82	0.0395* 0.0196	95.2 88.8	1.91 1.87	0.0098 0.0097
	F ₂	IB × IT IT × IB	80.7 76.0	1.81 1.78	0.0243 0.0249	92.9 92.6	1.89 1.90	0.0138 0.0095
	L15:D9	Parent	IB × IB IT × IT	104.2 39.8	1.93** 1.37	0.0335 0.0503	102.2 32.7	1.93 1.31
	F ₁	IB × IT IT × IB	86.9 42.7	1.81** 1.38	0.0590 0.0721	45.1 53.4	1.47 1.51	0.0357** 0.0763
	F ₂	IB × IT IT × IB	63.9 57.8	1.57 1.52	0.1295 0.1216	64.9 44.1	1.64** 1.41	0.0705 0.0654

For keys, see Table 11.

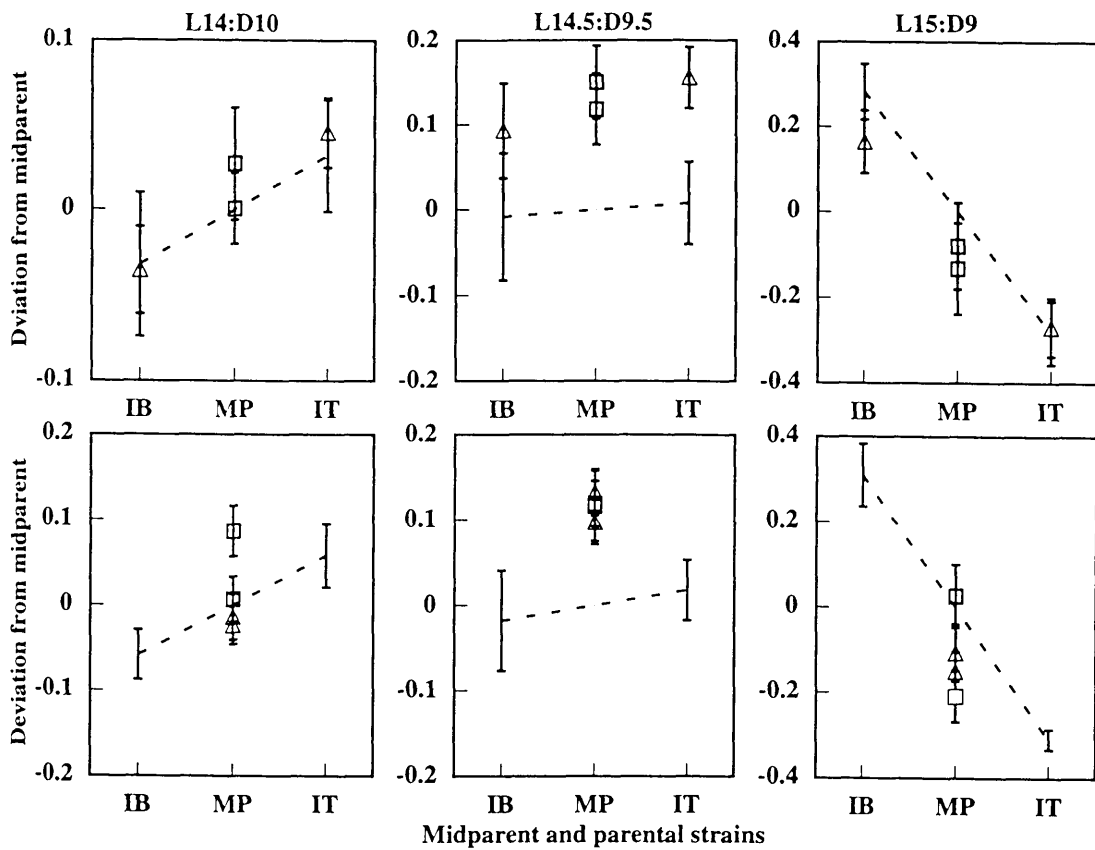


Fig. 56. Deviation in the mean duration of the larval stage (log day) of F_1 and F_2 hybrids from midparent of the two strains (Inabu-B, IB and Inabu-T, IT) from the transitional zone of *C. oryzae* under three different photoperiods. For others, see Fig. 54.

かった。L15:D9では、IB系統は非常に深い夏休眠が誘導され、雄の発育期間は104日となった。一方、IT系統雄の長日下での発育期間は40日程度であった。F₁雄は正逆交雑によって発育が異なり、それぞれの母親側の雄に近い幼虫期間を示した。しかしながら、F₂雄には交雑方向による幼虫期間の差はみられなかった。これに対して、正逆交雑のF₁雌ではその分散に有意差がみられたが、互いに近い幼虫期間を示した。F₂雌では正逆交雑によって幼虫期間に有意差がみられ、F₁雌よりもそれぞれの母親側に近づく傾向がみられた。

Fig. 56にIB系統とIT系統の交雑子世代の幼虫期間（対数値）の中間親からの偏差を示す。L14:D10では、F₁雄はそれぞれの母親側の雄に近い幼虫期間を示し、F₂雄では両親の中間に近い幼虫期間を示した。F₁雌は両親の中間の幼虫期間を示し、F₂雌ではそれぞれの母親に近づく傾向を示した。L14.5:D9.5では、F₁雄とF₂雄は両親よりも幼虫期間が延長した。同様に、F₁雌とF₂雌も両親よりも長い平均幼虫期間を示した。L15:D9では、F₁雄とF₂雄の幼虫期間は伴性遺伝を示し、F₁雄はそれぞれの母親側に近づき、F₂雄は両親の中間よりややIT系統に近い幼虫期間を示した。F₁雌では、X染色体上の対立遺伝子の優劣関係によって幼虫期間が決定され、L15:D9ではF₁雌はIT系統に近づき、3化系統の遺伝子が優性を示した。そして、F₂雌ではF₁雌よりもそれぞれの母親側に近づく傾向を示した。このように、IB系統とIT系統の長日下での幼虫発育の違いは、主にX染色体上の対立遺伝子によって支配される。

(4) 羽化率と性比

それぞれの光周期における親系統と交雑F₁とF₂の羽化率と羽化成虫の性比をTable 14に示す。L14:D10では親系統の生存率は78%から83%であった。すべての交雑F₁とF₂の生存率は、85%から96%の高い値を示した。L14.5:D9.5の場合、HI系統の生存率は87%であったが、IB系統とIT系統の生存率はそれぞれ36%と69%であった。IB系統とIT系統の発育は、L14.5:D9.5で顕著に抑制され、発育遅延によって生存率が低下した。L14.5:D9.5でのIB系統とIT系統の交雑F₁の生存率は72%と96%でありIB系統よりも有意に高い生存率を示した。また、これらの系統とHI系統の間での交雑による生存率は、F₁で高くF₂で低下する傾向がみられた。L15:D9では、HI系統とIT系統の生存率は80%以上であったが、IB系統のそれは29%であった。IB系統と他の系統の間の交雑子世代の生存率は、IB系統の生存率より有意に高くなった。

Table 14. Percentage emergence and sex ratio in the three geographic strains (Hiranai, HI; Inabu-B, IB; Inabu-T, IT) and their hybrids of *C. oryzae*

Parent or Cross	L14:D10			L14.5:D9.5			L15:D9		
	% of emergence (no. adults)	Sex ratio ($\frac{\bar{f}}{\bar{\sigma} + \bar{f}}$)	% of emergence (no. adults)	Sex ratio ($\frac{\bar{f}}{\bar{\sigma} + \bar{f}}$)	% of emergence (no. adults)	Sex ratio ($\frac{\bar{f}}{\bar{\sigma} + \bar{f}}$)	% of emergence (no. adults)	Sex ratio ($\frac{\bar{f}}{\bar{\sigma} + \bar{f}}$)	
Parent									
HI × HI	78.1 (75)	0.467	86.5 (83)	0.410	84.4 (81)	0.494			
IB × IB	83.3 (80)	0.588	35.9 (69)	0.507	29.2 (56)	0.446			
IT × IT	78.1 (75)	0.507	68.8 (66)	0.424	83.3 (80)	0.538			
F ₁									
HI × IB	90.3 (130)h	0.508	91.7 (132)b	0.533	60.4 (87)hb	0.494			
IB × HI	96.5 (139)hb	0.504	95.1 (137)hb	0.577	75.7 (109)b	0.532			
F ₂									
HI × IB	90.3 (130)h	0.554	76.4 (110)b	0.555	66.0 (95)hb	0.579			
IB × HI	88.2 (127)h	0.543	65.3 (94)hb	0.596	61.8 (89)hb	0.539			
F ₁									
HI × IT	91.0 (131)ht	0.504	92.4 (133)t	0.541	86.8 (125)	0.480			
IT × HI	93.1 (134)ht	0.545	84.0 (121)t	0.471	87.5 (126)	0.476			
F ₂									
HI × IT	85.4 (123)	0.504	72.2 (104)h	0.625*	75.7 (109)	0.541			
IT × HI	86.8 (125)	0.400*	75.0 (108)h	0.528	77.8 (112)	0.518			
F ₁									
IB × IT	90.3 (120)	0.585	71.5 (103)b	0.515	77.8 (112)b	0.616*			
IT × IB	95.8 (132)bt	0.478	95.8 (132)bt	0.478	91.7 (132)bt	0.530			
F ₂									
IB × IT	90.3 (130)t	0.585	59.0 (85)b	0.388*	72.9 (105)b	0.514			
IT × IB	86.8 (125)	0.536	76.4 (110)b	0.491	81.3 (117)b	0.632*			

1) Letters of h (Hiranai), b (Inabu-B) and t (Inabu-T) followed by the percentage of emergence show significant difference from the percentage of emergence of the parent.

2) Asterisks show significant difference from 0.50 (χ^2 -test, $P < 0.05$).

親系統の性比は、光周期によって生存率に大きな変化がみられるにもかかわらず、0.5（雌成虫数/全成虫数）に近い値を示した。また、これらの系統間での36組の交雑 F_1 と F_2 において、5組の性比は0.5から異なったが、性比の偏りには一定の傾向はみられなかった。

2. 冬休眠誘導の臨界日長

親系統と交雑子世代の卵期は20℃とし、卵期の光周期はL13:D11、L13.5:D10.5そしてL14:D10の3段階とした。ふ化幼虫は、イネ品種建梅矮の幼苗に食入させ、20℃の短日条件（L12:D12）で飼育した。ふ化幼虫の飼育21日後に1齢幼虫であった個体を休眠虫とした（Takeda, 1996）。これらの休眠虫と非休眠虫（2齢幼虫から蛹）は、継続飼育することによって羽化させた（Takeda, 1998）。羽化成虫については雌雄を判別し、休眠虫と非休眠虫それぞれの性比を求めた。

HI系統は、14時間以下の日長で高い休眠率を示した（Table 15）。IB系統は、L13:D11での休眠率は84%であったが、日長の増加にしたがって休眠率が低下した。IT系統は、L13:D11で50%の個体が休眠したが、13.5時間と14時間の日長での休眠率は著しく低下した。

HI系統とIB系統の F_1 では、L13.5:D10.5において交雑方向によって休眠率が異なった。しかし、他の光周期では正逆交雑の F_1 の休眠率に有意差はみられなかった。また、正逆交雑の F_2 には、いずれの光周期においても交雑方向による休眠率の違いはみられなかった。HI系統とIT系統では、すべての光周期において正逆交雑の F_1 は異なる休眠率を示した。このように、HI系統とIT系統の冬休眠誘導の違いは伴性遺伝することが示された。これに対して F_2 では、交雑方向による相違はみられなかった。IB系統とIT系統の交雑では、正逆交雑による F_1 の休眠率には有意差はみられなかったが、13時間と13.5時間の日長での正逆交雑の F_2 の休眠率には有意差がみられた。

Fig. 57にHI系統とIB系統、それらの F_1 と F_2 の雌雄別の休眠率を示す。これらの休眠率は、休眠虫と非休眠虫の性比から雌雄別の休眠率を推定した。HI系統とIB系統の正逆交雑による F_1 雄はそれぞれの光周期で異なる休眠率を示したが、 F_1 （IB♀×HI♂）雄はHI系統に近づく傾向を示した。 F_2 雄には交雑方向による違いはみられず、両親の中間の休眠率曲線を示した。 F_1 雌と F_2 雌の休眠率曲線は、両親の中間の反応を示したが、

Table 15. Effect of photoperiod during the egg stage on the incidence of winter diapause in three geographic strains (Hiranai, HI; Inabu-B, IB; Inabu-T, IT), and their F₁ and F₂ hybrids of *C. oryzae*

Parent or Cross	♀ × ♂	% of diapause (no. of insects)		
		L13:D11	L13.5:D10.5	L14:D10
Parent	HI×HI	100.0 (100)	92.4 (104)	92.7 (101)
	IB×IB	83.8 (105)	36.8 (106)	2.2 (93)
	IT×IT	50.4 (117)	5.9 (118)	1.0 (102)
F ₁	IB×HI	100.0 (116)	93.4 (106)*	52.2 (157)
	HI×IB	99.1 (112)	76.7 (115)	44.9 (118)
F ₂	IB×HI	97.2 (107)	78.9 (114)	37.1 (124)
	HI×IB	97.8 (135)	84.7 (111)	30.8 (107)
F ₁	IT×HI	98.3 (115)*	89.7 (117)*	50.0 (168)*
	HI×IT	85.5 (117)	59.0 (156)	1.4 (145)
F ₂	IT×HI	94.8 (115)	62.7 (102)	30.8 (117)
	HI×IT	89.0 (109)	51.9 (108)	17.6 (102)
F ₁	IT×IB	94.9 (118)	65.0 (119)	3.5 (114)
	IB×IT	88.0 (117)	40.5 (116)	0.0 (115)
F ₂	IT×IB	94.0 (116)*	50.0 (106)*	2.2 (89)
	IB×IT	83.2 (113)	25.2 (139)	7.8 (115)

1) Asterisks show significant difference between the parents, F₁ and F₂ hybrids (χ^2 -test, $P < 0.05$).

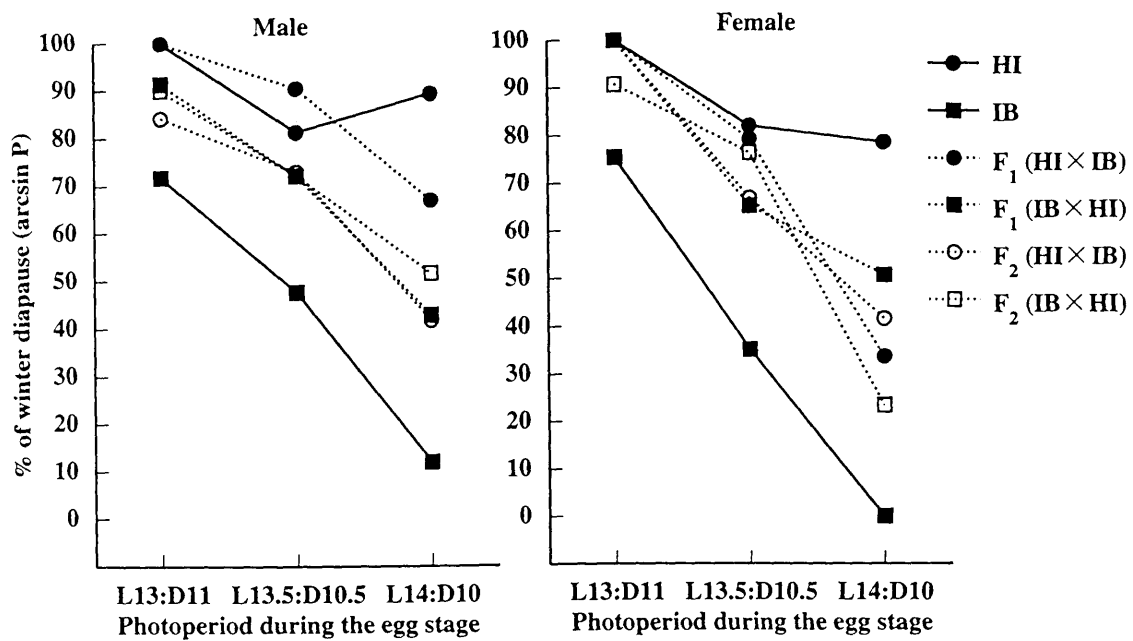


Fig. 57. Effect of photoperiod during the egg stage on winter-diapause incidence in each sex of the two bivoltine strains (HI and IB) and their F₁ and F₂ hybrids of *C. oryzae*. Eggs were kept under three different photoperiod at 20°C. The larval stage was reared on rice seedlings under L12:D12 at 20°C for maintaining diapause. The developmental stages were determined at day 21 after hatching, and the first instars were regarded as winter diapause.

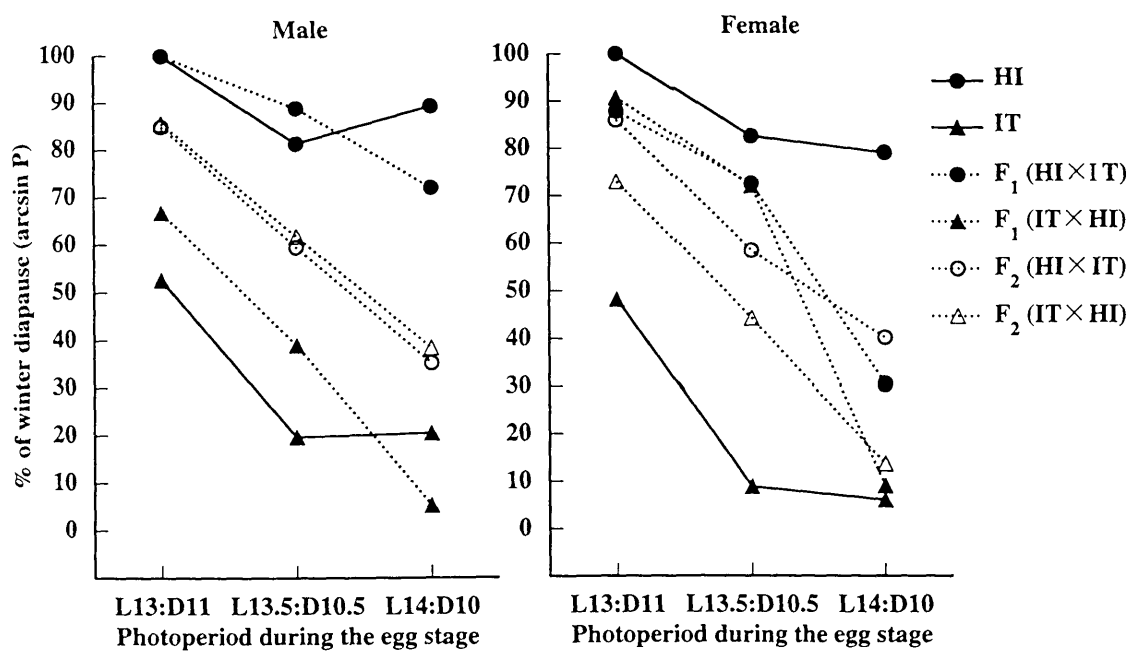


Fig. 58. Effect of photoperiod during the egg stage on winter diapause incidence in each sex of the bivoltine and trivoltine strains (HI and IT) and their F₁ and F₂ hybrids of *C. oryzae*. For others, see Fig. 57.

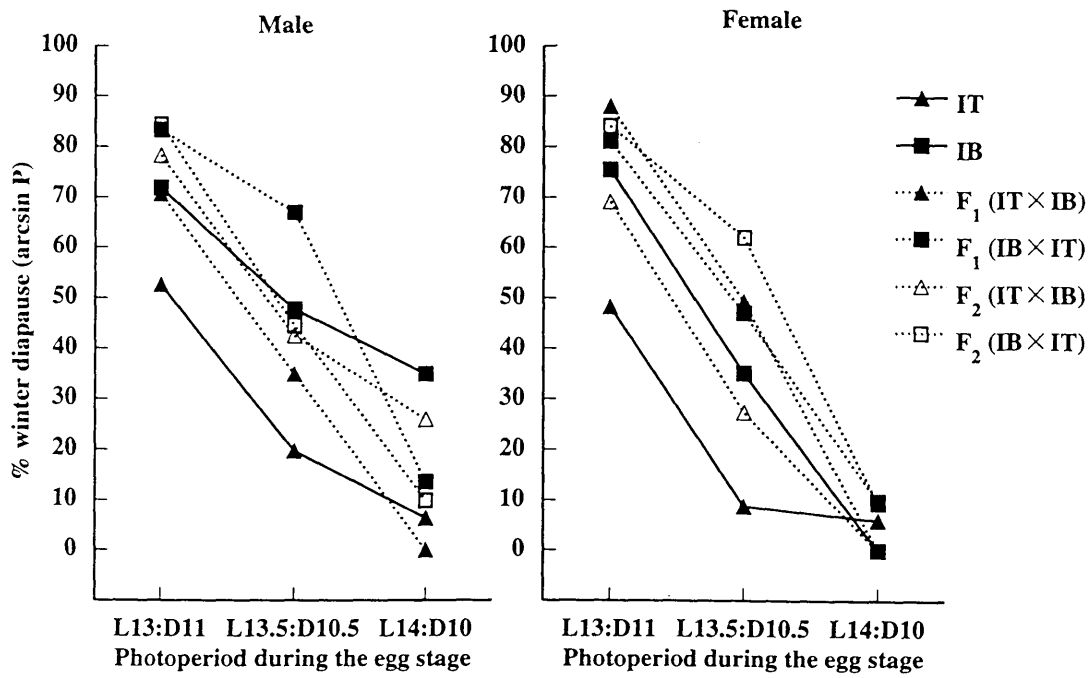


Fig. 59. Effect of photoperiod during the egg stage on winter diapause incidence in each sex of the two strains (IT and IB) from the transitional zone and their F₁ and F₂ hybrids of *C. oryzae*. For others, see Fig. 57.

L13:D11とL13.5:D10.5ではHI系統に近づき、L14:D10ではIB系統に近づく傾向を示した。これらの結果は、2化系統間にみられる冬休眠誘導の違いにはX染色体上の遺伝子と常染色体上の遺伝子が関与することが示された。

HI系統とIT系統の正逆交雑によるF₁雄の休眠反応曲線は交雑方向によって異なり、それぞれの母親側に近い曲線を示した (Fig. 58)。そして、正逆交雑のF₂雄は互いに近い休眠率を示し、その休眠反応曲線は両親の中間を示した。正逆交雑のF₁雌の休眠率曲線は、互いに近い曲線となった。これらの雌では、L13:D11とL13.5:D10.5でHI系統に近づき、L14:D10ではIT系統に近づいた。そして、正逆交雑のF₂雌の休眠率曲線は、それぞれの母親側に近づく傾向を示した。これらの結果は、HI系統とIT系統の冬休眠誘導にみられる光周反応の相違は、主にX染色体上の遺伝子によって支配されることを示す。

IB系統とIT系統の正逆交雑によるF₁雄は交雑方向によって異なる休眠率曲線を示したが、F₁ (IB♀×IT♂) 雄はL13:D11とL13.5:D10.5において両親よりもやや高い休眠率を示した (Fig. 59)。これらの光周期においては、F₂雄もIB系統とほぼ同じ休眠率を示した。正逆交雑のF₁雌は互いに近い休眠率曲線を示し、L13:D11とL13.5:D10.5ではIB系統よりもやや高い休眠率を示した。また、F₂ (IB♀×IT♂) 雌もこれらの光周期においてIB系統よりもやや高い休眠率を示した。混発地の2化系統と3化系統の冬休眠誘導の光周反応にみられた相違は、正逆交雑によるF₁雄の反応に相違がみられたことから伴性遺伝の関与が示されるが、同時に常染色体上の遺伝子の関与も示唆された。

3. 考察

HI系統はL15.5:D8.5で深い夏休眠が誘導されるが、L15:D9での夏休眠は浅くなる。混発地のIB系統は長日と中間日長で深い夏休眠が誘導される。これに対して、混発地のIT系統は長日で発育し、中間日長で深い夏休眠が誘導される。

(1) 2化系統間の光周反応の相違に関する遺伝分析

HI系統とIB系統の交雑結果は夏休眠と冬休眠の臨界日長が明瞭に異なる2化系統間の光周反応の相違も伴性遺伝するが、2化系統と3化系統の交雑に比べて常染色体上の遺伝子の影響が大きいことが示された。F₁雄のX染色体は母親に由来するが、L14:D10でのF₁ (IB♀×HI♂) 雄の発育はHI系統に近く、L15:D9でのF₁ (HI♀×IB♂) 雄の発育はHI系統よりも著しく延長した。これらの結果は、常染色体上の遺伝子の相加的効果ある

いは優性効果を示唆する。また、交雑後代の冬休眠誘導の臨界日長は両親の中間を示したが、短日側ではHI系統に近く、長日側ではIB系統に近くなる傾向を示した。このように、2化系統間の F_1 と F_2 では夏休眠と冬休眠の臨界日長が両親の中間となった。

(2) 2化系統と3化系統の光周反応の相違に関する遺伝分析

HI系統とIT系統の交雑は2化系統と3化系統の交雑であり、光周反応の相違は伴性遺伝する。この結論は、秋田系統と愛知系統の光周反応の相違が主にX染色体上の遺伝子に支配されるとする結果 (Takeda, 1998) と一致する。HI系統はL15:D9で浅い夏休眠が誘導されるが、その発育期間とIT系統の発育期間には相違はみられなかった。しかし、 F_1 (HI♀×IT♂) 雄の発育期間は両親に比べて著しい延長を示し、 F_1 (HI♀×IT♂) 雄の発育期間とHI系統とIB系統の交雑による F_1 (HI♀×IB♂) 雄の発育期間には有意差はみられなかった (t-test, $P > 0.05$)。これらの F_1 雄のX染色体は、母親であるHI系統に由来する。すなわち、 F_1 (HI♀×IT♂) 雄の発育期間の延長は、HI系統に由来するX染色体上の遺伝子とIT系統に由来する常染色体上の遺伝子による非相加的効果を示す。同様に、HI系統とIT系統のX染色体をヘテロに持つ F_1 雌も両親より長い発育期間を示した。HI系統とIT系統の交雑子世代の冬休眠誘導の臨界日長の相違は主にX染色体上の遺伝子に支配されていた。

(3) 混発地の2化系統と3化系統の遺伝分析

混発地のIB (2化) 系統とIT (3化) 系統の発育は長日で顕著に異なるが、中間日長では互いに近い発育を示す。両系統の交雑子世代の反応は、長日での発育期間は主にX染色体上の対立遺伝子によって決定されることを示し、 F_1 雌の反応は3化系統の遺伝子が優性であることを示した。これらの結果は、秋田系統と愛知系統の交雑結果と一致する。HI系統と混発地の2系統の交雑結果も、IB系統とIT系統の常染色体上の遺伝子には顕著な相違がないことを示した。しかし、L14.5:D9.5での F_1 と F_2 の発育期間は両親よりも明らかに延長し、超優性と考えられる結果を示した。この発育期間の延長は、 F_1 と F_2 の生存率の上昇によって発育期間の長い個体が増加した結果と推定される。IB系統の冬休眠誘導の臨界日長はIT系統のそれよりも30分程度長くなったが、この臨界日長の相違は自然条件下の9月中旬では10日程度のずれである。さらに、両系統の交雑後代の冬休眠誘導の臨界日長は、IT系統よりは長く、IB系統とほぼ同じであった。

混発地の2化系統と3化系統では長日 (L15:D9) での発育期間が顕著に異なり、この

相違は主にX染色体上の遺伝子に支配されている。混発地個体群の発育は長日条件下で二極化し、それよりもやや短い日長では深い夏休眠が誘導される。混発地の2化系統の第1世代の幼虫と3化系統の第2世代の幼虫の夏休眠は、光周期に対してほぼ同じ量的反応を示す。さらに、交雑後代は両親の中間よりもやや長い冬休眠誘導の臨界日長を持つことによって、混発地での秋から冬にかけての季節変化に適応していると推定した。

第7章 総合考察

温帯に生息する植食性昆虫の生活史は発育に好適な季節と寄主植物の季節変化に同期化 (synchronize) し、発育に不適な季節を休眠状態で経過することによって維持されている。環境条件のなかでもっとも重要なものは温度であり、温度は昆虫の発育を直接的に支配するとともに休眠の誘導・維持の光周反応にも影響する。また、緯度あるいは標高による温度の違いは、昆虫を取り巻く生物的環境に対してもそれぞれの季節変化に応じた勾配変異をもたらす。

イネキモグリバエの2化系統の生活史は発育好適期間の短い日本の北部に適応し、幼虫は冬寄主と夏寄主の幼穂を摂食して発育する。一方、3化系統の生活史は暖地での発育好適期間を利用し、幼虫は心葉の摂食と幼穂の摂食によって夏寄主で2世代を経過する。ここでは、本種の発育と休眠による季節適応とその進化的要因について解析し、連続した生息環境の勾配変化に生じた不連続な化性 (年間世代数) の分化機構を考察する。

1. イネキモグリバエの3つのタイプの休眠による季節適応

イネキモグリバエの幼虫には、日長と寄主植物の生育ステージによって3タイプの休眠が誘導される。これらの休眠の維持あるいは覚醒も、日長あるいは寄主植物の生育ステージによって決定される。

(1) 2化系統と3化系統の3タイプの休眠による季節適応

本種の日長感受期は卵期と幼虫期であり、感受期の日長と寄主イネの生育ステージによって3タイプの休眠が誘導される。

①1齢幼虫期の冬休眠

1齢幼虫期の冬休眠は、いずれの系統においても卵期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。幼虫期の長日は冬休眠を覚醒するが、越冬世代の幼虫の冬休眠は冬至過ぎに覚醒する。冬休眠が覚醒された幼虫は日長に対する反応を消失する。

②若齢幼虫期の夏休眠

卵期が長日の場合、幼虫の発育と休眠は日長と寄主イネの生育ステージに支配される。2化系統の幼虫は、長日と5期以上のイネ茎で若齢期に夏休眠が誘導される。3化系統の幼虫は長日と6葉期までのイネ茎で発育するが、中間日長と7葉期以上のイネ茎で若齢期

に夏休眠する。若齢幼虫期の夏休眠は、日長にかかわらず夏寄主の幼穂の摂食によって覚醒する。

③老熟幼虫期の夏休眠

卵期が長日の場合、2化系統の幼虫は長日で老熟期の夏休眠が誘導され、3化系統の幼虫は中間日長によって老熟期の夏休眠が誘導される。老熟幼虫期の夏休眠は、日長の短縮によって覚醒する。

(2) 2化系統と3化系統の光周反応による季節適応

本種の発育と休眠は、寄主植物の季節変化に同期化する方向で進化した (Takeda and Nagata, 1992)。2化系統と3化系統の幼虫の3タイプの休眠による季節適応をFig. 60に示す。この図には、秋田市と名古屋市の日長 (薄明薄暮の時間として45分を加算) と半月別の平均気温 (1951年～1980年の平均値) が20℃以上の期間を示す。

2化系統の越冬後の幼虫は5月上中旬に冬寄主の幼穂を摂食して発育する。越冬後の幼虫は日長に対する反応を消失し、長日条件下で蛹化する。3化系統の越冬後の幼虫も日長には反応せず、4月下旬から5月中旬の中間日長で蛹化する。越冬後の幼虫発育は温度と冬寄主の出穂期によって決定されるが、3化系統の幼虫は2化系統の幼虫よりも早く発育する (岩田, 1963)。

2化系統の越冬世代の成虫は、6月下旬～7月上旬にイネ茎に産卵する。第1世代の幼虫は、7葉期～10葉期のイネ茎と長日によって若齢 (1齢) 期に夏休眠する。一方、3化系統の越冬世代の成虫は、5月下旬から6月上旬に移植直後のイネ苗に産卵する。第1世代の幼虫は、長日と分けつ初期のイネ茎で速やかに発育する。第1世代の成虫は7月中旬から下旬に再びイネ茎に産卵する。3化系統の第2世代の幼虫は、幼穂形成期前後のイネ茎と中間日長で若齢 (1齢～2齢) 期に夏休眠する。

2化系統の第1世代と3化系統の第2世代の若齢幼虫期の夏休眠は、日長にかかわらずイネ幼穂の摂食によって覚醒される。イネ幼穂を摂食した老熟幼虫は、主に3齢幼虫期の日長によって夏休眠が誘導される。2化系統と3化系統の老熟幼虫は、それぞれ長日と中間日長で夏休眠が誘導される。老熟幼虫期の夏休眠は光周期に対して量的反応を示し、日長の短縮によって覚醒される。2化系統の老熟幼虫は日長が14時間30分前後となる8月中旬に蛹化し、3化系統の老熟幼虫は日長が13時間30分前後となる9月上旬に蛹化する。2化系統の第1世代と3化系統の第2世代の幼虫が老熟する時期は寄主イネの出穂期に

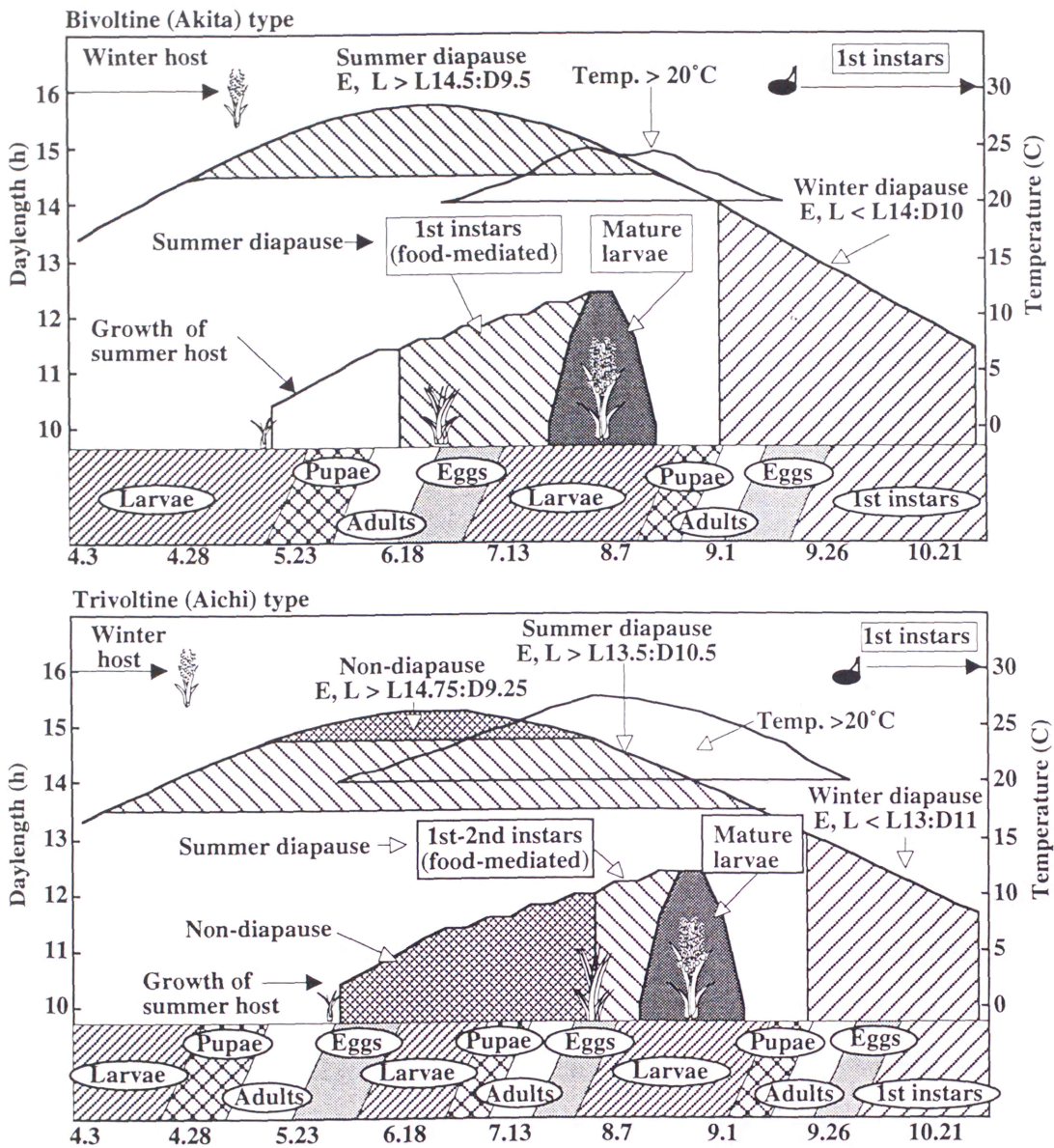


Fig. 60 Schematic representation of the seasonal adaptations in the two geographic ecotypes of *C. oryzae* by means of three types of diapause as food-mediated summer diapause in the early larval stage, summer diapause in the mature larval stage and winter diapause in the first instar larval stage, and the phenology of summer and winter hosts. E and L indicate the sensitive stage for diapause induction or maintenance during the egg and larval stages, respectively.

よって異なるが、蛹化時期は日長によって決定される。

本種の蛹期間は10日～14日であり（岩田, 1963）、産卵前期間は4日～8日である（富沢, 1957）。また、雌の羽化は雄よりも遅れることから、50%蛹化期のおよそ2週間から3週間後に次世代が産卵される。蛹期間と産卵前期間は高温で短縮し、低温で延長する。一方、老熟幼虫期の夏休眠は高温で延長し、低温で短縮する。この夏休眠の温度反応は、成虫が産卵する時期の温度による変動を少なくする。

2化系統の第2世代の卵は9月上旬に冬寄主に産卵され、卵期に冬休眠誘導の臨界日長以下の短日に遭遇し、1齢幼虫期の冬休眠が誘導される。3化系統の第3世代の卵は13時間以下の短日に遭遇し、1齢幼虫期の冬休眠が誘導される。

(3) イネキモグリバエの休眠と寄主植物の季節的变化

本種の幼虫の発育は寄主植物に強く依存し、その発育と休眠は夏寄主と冬寄主の季節変化に適応する方向で進化した。本種の発育におよぼす寄主植物の季節変化を下記に示す。

①夏寄主の質的变化

本種の幼虫は、食入したイネ茎から他の茎へ移動することはなく、食入した茎内で心葉あるいは幼穂を摂食する（湖山, 1970）。2化系統の第1世代の幼虫は、長日と寄主イネの生育ステージによって若齢期に夏休眠する。この夏休眠はイネ幼穂の摂食によって覚醒される。夏寄主の幼穂形成という質的变化は、幼虫が老熟する時期を決定する。

夏寄主で2世代を経過する3化系統の幼虫は、日長と夏寄主の生育ステージによって発育あるいは休眠を決定する。夏至前後の長日と若い夏寄主は発育好適期間の長いことを示し、中間日長と生育の進んだ夏寄主は季節の進行を示す。前者は第1世代の幼虫の発育を促し、後者は第2世代の幼虫の若齢期の夏休眠を誘導する。若齢幼虫期の夏休眠は、イネ幼穂の摂食によって覚醒される。

②冬寄主の発芽

本種の冬寄主であるイネ科雑草は、秋に発芽し、翌年春に出穂する。2化系統の第1世代と3化系統の第2世代の成虫の羽化・産卵は、冬寄主の発芽期に同期化する必要がある。越年生のイネ科雑草の多くは種子休眠を行い、この休眠は夏期の高温で覚醒される（荒井, 1961; 千坂, 1965）。休眠覚醒後の種子の発芽は高温条件下で抑制され、発芽のための適温は15℃～20℃である（荒井, 1960）。

③夏寄主の出穂期と冬寄主の発芽の'ずれ'

本種の幼虫は、日長にかかわらず夏寄主の幼穂を摂食して老熟する。一方、冬寄主は温度が20℃前後に低下する時期に発芽する。気温が20℃に低下する時期は、秋田市では9月上旬、名古屋市では9月下旬である (Fig. 60)。

老熟幼虫期の夏休眠は、出穂期の異なるイネ茎での成虫の羽化期を揃えとともに、越冬世代である2化系統の第1世代と3化系統の第2世代の卵期を冬休眠誘導の臨界日長以下の短日に遭遇させるという生態的意義がある。老熟幼虫期の夏休眠は、夏寄主の質的变化 (幼穂形成) と冬寄主の発芽 (気温の低下) の時間的なずれに対して、成虫の羽化・産卵を冬寄主の発芽に同期化させる方向で進化したと推定する。

2. 3つのタイプの休眠にみられる地理的勾配変異の形成

イネキモグリバエの3タイプの休眠の地理的勾配変異は、それぞれの地域における温度と寄主植物の季節変化に適応することによってもたらされた。Fig. 61は、本種の年間世代数と東北、関東、東海の各地方と新潟県の緯度および標高別の年平均気温 (観測所気象年報、1980年～1989年) を示す。年間世代数は東北6県を2化地帯とし、その他の地域を3化地帯とした (平尾・熊澤, 1955)。東北地方の観測所は標高50m以下の地点とし、その他の地域は標高50m以下、101m～300m、301m～500m、そして501m～700mに区分した。2化地帯である東北地方の年平均気温は12℃以下であり、2化系統と3化系統の移行地帯である北緯38度付近では11℃～13℃であった。年平均気温は標高によって異なり、3化地帯で年平均気温が11℃以下となるのは北緯37度では100m以上、北緯36度では300m以上、北緯35度では500m以上の地帯であった。

(1) 3つのタイプの休眠にみられる地理的勾配変異と寄主植物の季節変化

本種の3タイプの休眠は、以下の地理的勾配変異を示す。

- ①2化系統の若齢幼虫期の夏休眠は、南の系統ほど若いイネ苗で誘導される。
- ②老熟幼虫期の夏休眠誘導の臨界日長は、南の系統ほど短くなる傾向を示す。長日 (L15:D9) での夏休眠を含む発育期間は南の系統ほど延長するが、3化系統の幼虫は長日で発育する。
- ③冬休眠誘導と維持の臨界日長は、南に向かうにしたがって短縮する。

本種の生活史を規制する主要な生物的要因は、夏寄主と冬寄主の季節変化である。イ

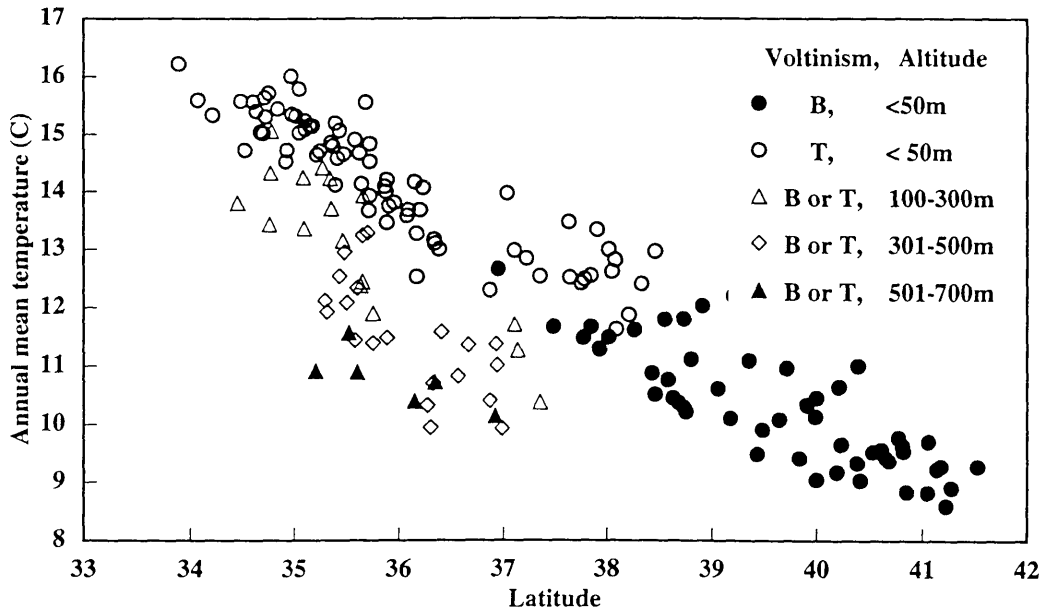


Fig. 61. Latitudinal and altitudinal changes in voltinism of *C. oryzae* and the annual mean temperature. B and T in the upper right indicate the bivoltine and trivoltine areas, respectively.

ネの移植期と出穂期は、夏世代の幼虫の発育を規制する。冬寄主の発芽期と出穂期は、それぞれ越冬世代が産卵される時期と越冬後の幼虫の発育を決定する。

福島ら（1960a, 1960b）は、イネとムギ類の作期の地方的変動を明らかにしている。農作物の作期は品種と栽培法によって異なるが、福島らはイネとムギ類の温度要求性に基づいてそれらの作期を年平均気温によって解析している。これらの解析は、本種の夏寄主と冬寄主の季節変化を明らかにするうえで好適であった。

イネの播種期と移植期は、年平均気温が11℃程度の地帯から暖地に向かうにしたがって遅くなる。年平均気温が9℃～10℃の地帯では5月下旬から6月上旬であり、13℃～14℃の地帯では6月中旬である。イネの出穂期は、年平均気温が10℃～11℃の地帯では8月上旬であり、13℃～14℃の地帯では8月下旬から9月上旬である。イネ出穂期の平均気温は、寒地あるいは暖地においても一定であり、ほぼ24℃～25℃である。一方、冬寄主であるムギ類の播種期は、寒地から暖地にむかうにしたがい直線的に遅くなる。また、ムギ類の出穂期の気温は、寒地あるいは暖地においても一定であり、日平均気温が15℃の時期である。

(2) 地理的勾配変異の形成機構

イネキモグリバエの3タイプの休眠にみられる地理的勾配変異とその形成機構を明らかにするために、本種の発育と寄主植物の季節変化をつぎの条件にしたがって図示する（Fig. 62）。

- ①越冬後の幼虫は冬寄主の幼穂を摂食して発育する。冬寄主は日平均気温が15℃となる時期に出穂する。
- ②第1世代の卵は半旬別平均気温が20℃前後となる時期に産卵される。
- ③越冬世代の卵は半旬別平均気温が20℃前後に低下する時期に産卵される。
- ④非休眠発育をする世代の発育期間を35日とする（卵期, 5日; 幼虫期, 15日; 蛹期, 12日; 産卵前期間, 3日）。
- ⑤寄主イネの出穂期の10日前までに産卵された場合、幼虫はイネ幼穂を摂食して発育する。その時期以後に産卵された場合、幼虫は夏寄主で発育できないとする。
- ⑥夏寄主の出穂期は、半旬別平均気温 (t) が $24^{\circ}\text{C} < t < 25^{\circ}\text{C}$ の期間とする。

Fig. 62には、青森市、秋田市、新潟市、長野市、名古屋市の日長（薄明薄暮の時間として45分を加算）と平内系統、秋田系統、村上系統、稲武系統そして愛知系統の採集

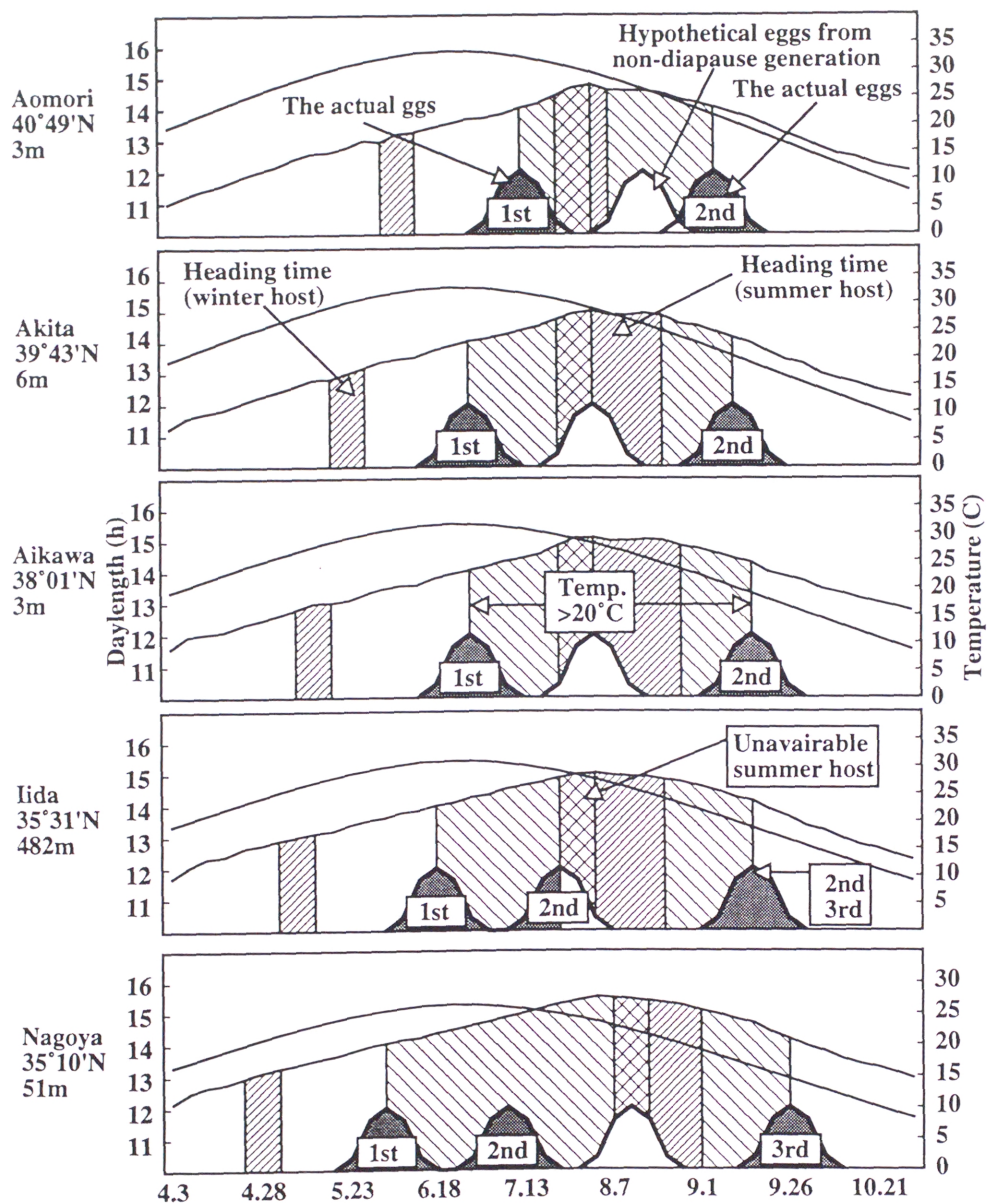


Fig. 62. Schematic representation in the formation of the bivoltine and trivoltine life histories in *C. oryzae* along the clinal variation in the growing season for summer generation (temperature > 20°C) and the phenology of their host plants. Eggs with a white blank indicate the second or third generation when larvae of the first or second generation develop without diapause, and the whole developmental stages are estimated 35 days. Summer hosts from 10 days before heading time to the after head formation are not available for larval food.

地に近い観測所の半旬別平均気温（1951年～1980年）を示す。

越冬後の幼虫は日長に対する反応を消失し、冬寄主の幼穂を摂食して老熟する。冬寄主の出穂期は半旬別平均気温が15℃となる時期である。岡本（1970）は、本種の蛹期の発育零点（6.1℃）と有効積算温度（208日度）を示している。この発育零点を用いて、半旬別平均気温（ t ）が $15^{\circ}\text{C} < t < 20^{\circ}\text{C}$ となる期間の有効積算温度を求めた。有効積算温度は、相川（449日度）でやや高くなったが、その他の地点では390日度（秋田市）から402日度（名古屋市）であった。この有効積算温度の半分が蛹期間に相当する。越冬世代の成虫の産卵前期間と産卵盛期までの温度反応は不明であるが、岡本（1970）は越冬世代の成虫の産卵前期間を8日、産卵盛期までの期間を4日～5日と報告している。これらの期間は、蛹期間を除いた残りの有効積算温度に相当する。越冬世代の蛹化から産卵盛期までの温度要求性に地理的変異がないとすれば、半旬別平均気温が15℃から20℃に上昇する期間は越冬世代の蛹化から産卵盛期までの発育に利用される。

越冬世代の成虫の産卵盛期は、青森県では7月上旬、秋田県では6月下旬から7月上旬、新潟県では6月上旬から中旬であり、西南暖地では5月下旬から6月上旬である（岡本、1970）。これらの産卵盛期は、半旬別平均気温が20℃となる時期に一致する。夏世代の幼虫発育は、すでに明らかにしたようにそれぞれの地域の個体群が遭遇する日長と寄主イネの生育ステージによって異なる。一方、2化系統の第1世代と3化系統の第2世代の羽化・産卵期は、冬寄主の発芽期に同期化している。冬寄主の発芽は半旬別平均気温が20℃前後に低下する時期である。秋から冬にかけて温度が20℃以下となる期間は、越冬世代の卵期間と冬寄主への食入に利用されるとともに1齢幼虫期の冬休眠で経過する。このように、越冬世代の発育あるいは冬休眠で経過する期間を除いた半旬別平均気温が20℃以上の期間が、本種の夏世代の発育好適期間に相当する。

第1世代が産卵される時期と寄主イネの出穂期の関係から、2化系統の幼虫は北の系統ほど生育の進んだイネ茎に食入し、南の系統ほど若いイネ茎に食入する。このように、2化系統の若齢幼虫期の夏休眠は南に向かうにしたがって若いイネ茎で誘導される必要がある。老熟幼虫期の夏休眠は、成虫の羽化・産卵を冬寄主の発芽期に同期化させる方向で進化した。冬寄主の発芽（気温が20℃に低下する時期）は南に向かうにしたがって遅くなり、発芽期の日長も短縮する。このため、夏休眠が維持される臨界日長と冬休眠誘導の臨界日長は、南に向かうにしたがって短縮する。冬寄主が発芽する時期の日長の

地理的な勾配は、地理的系統の冬休眠誘導の臨界日長にみられる変異と一致する。このように、2化系統の地理的系統にみられた光周反応の勾配変異は、それぞれの地域の発育好適期間と寄主植物の季節変化に適応した休眠反応の最適化によってもたらされる。

2化系統の第1世代の幼虫の非休眠発育を仮定した場合、中央の山（白抜き）が中間世代の卵期となる（Fig. 62）。青森では、この中間世代は出穂後のイネ茎に産卵される。秋田と相川（新潟）においても、中間世代の幼虫がイネ幼穂を摂食することは不可能である。これらの環境条件では、第1世代の幼虫が非休眠発育をすることによって、夏寄主で2世代を経過することはできない。2化地帯での発育好適期間の延長は、若齢幼虫期と老熟幼虫期の夏休眠の延長をもたらす。これに対して、3化系統（名古屋）の第1世代の幼虫が非休眠発育をした場合、第2世代の幼虫はイネ幼穂を摂食して発育することができる。3化地帯においても、第2世代の幼虫の非休眠発育による中間世代虫（白抜き）は、寄主イネの出穂後に産卵される。自然条件下で3化系統の第1世代が早く産卵された場合、幼虫の発育は夏至前の中間日長で抑制される。また、3化系統の第2世代の幼虫は生育の進んだイネ（7葉期以上）茎と中間日長によって若齢期に夏休眠する。これらの第1世代の幼虫の発育特性と第2世代の幼虫の若齢期の夏休眠は、3化系統においても夏寄主での中間世代の発生を抑制している。

2化系統と3化系統の混発地である愛知県稲武の環境条件を想定した飯田（長野県）では、第1世代の幼虫の非休眠発育による中間世代の半数の幼虫がイネ幼穂を摂食することができる。このような環境条件では、夏寄主で1世代あるいは2世代を経過する2つの生活史が可能である。本種の老熟幼虫期の夏休眠は、成虫の羽化・産卵を冬寄主の発芽期に同期化させる方向で進化した。本種の季節適応に対するこの高い淘汰圧は、2化地帯、混発地、そして3化地帯を通じて夏休眠と冬休眠の臨界日長に連続した勾配変異を形成する。混発地の2化系統と3化系統の夏休眠の維持と冬休眠誘導の臨界日長がほぼ同じであることは、混発地においても老熟幼虫期の夏休眠による成虫の羽化・産卵を冬寄主の発芽期に同期化させるという適応が維持されることを示す。

3. 混発地での化性（年間世代数）の分化機構

2化系統と3化系統の移行地帯における発育好適期間と寄主植物の季節変化は、2化系統と3化系統のいずれの生活史も成立することを示した。同じ環境条件下に、どのよう

にして生活史の分化が生じたのだろうか。ここでは、以下の仮定にしたがって混発地での2化型と3化型の生活史の分化を解析する (Fig. 63)。

①2化系統の越冬世代の成虫の産卵盛期は、半旬別平均気温が20℃の時期よりも10日遅れる。

②3化系統の越冬世代の成虫の産卵盛期は、半旬別平均気温が20℃の時期よりも10日早い。

③イネ苗は、5月下旬から6月上旬に移植される。イネ苗 (4葉期) の出葉間隔は、9葉期までは5日 (5~6日; 星川、1983)、10葉期~14葉期は10日 (7~8日) とする。また、14葉の出葉後に出穂する (14葉~17葉)。

④3化系統の幼虫は長日と6葉期までのイネ茎で発育するが、7葉期以上のイネ茎では若齢期に休眠する。

5月23日の早植では、混発地の2化系統の幼虫は生育の進んだイネ茎に食入し、若齢幼虫期に夏休眠が誘導される。若齢幼虫期の夏休眠は移植期が遅れるにしたがってより若いイネ茎で誘導され、イネ幼穂を摂食するまでの休眠期間が延長する。6月3日の移植苗では、8月上中旬までの2箇月間を休眠状態で経過する。2化系統の幼虫のイネ茎での生存率は晩生品種で低くなる傾向を示し、品種抵抗性の程度は出穂期の早晚によって区別されている (湖山、1970)。また、混発地に近い下伊那系統と稲武B系統のイネ幼苗での生存率は、発育期間の延長にしたがって著しく低下した。混発地の2化系統の幼虫は移植期が遅くなるにしたがって若齢期の夏休眠が延長し、この延長によって生存率が低下する。

混発地の3化系統の第1世代の卵が5月下旬の移植苗に産卵された場合、寄主イネの生育ステージは第1世代の幼虫の発育に不適となる。また、次世代の幼虫はイネ幼穂を摂食して発育することができない。移植期の早いイネ苗では、3化系統の幼虫は長日においても寄主イネの生育ステージによって若齢幼虫期に休眠する。イネ苗の移植期が遅くなるにしたがって第1世代の幼虫は若いイネ茎に食入し、6葉期までのイネ茎と長日による非休眠発育が可能となり、第2世代の幼虫もイネ幼穂を摂食して発育することができる。

2化系統の第1世代の幼虫がイネ幼穂を摂食して老熟するまでの生存率 (V_1)、3化系統の第1世代の幼虫の非休眠発育による増殖率 (Y_1) と第2世代の幼虫がイネ幼穂を摂

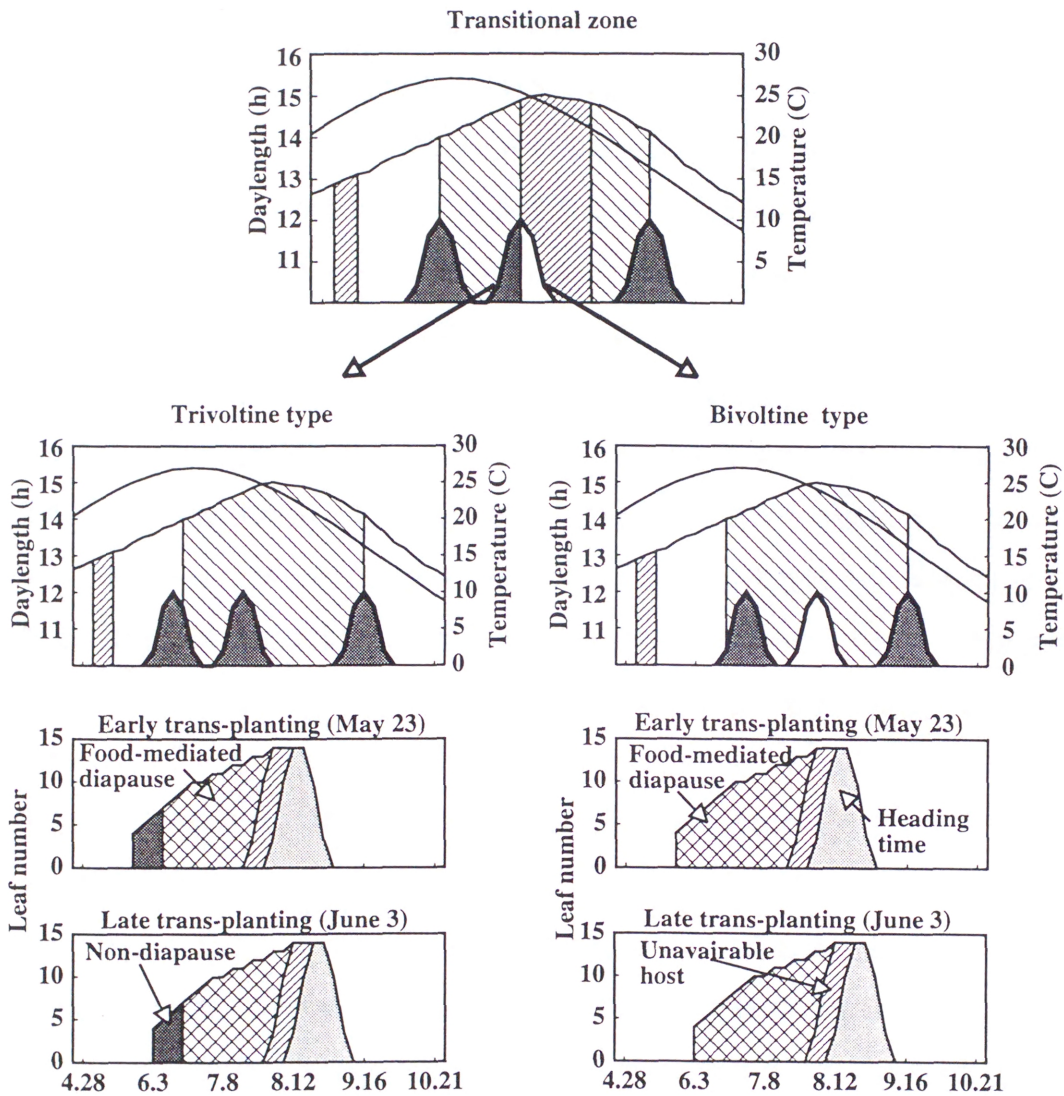


Fig. 63. Diagram schematically depicting differentiation of the voltinism in the transitional zone in the two geographic ecotypes of *C. oryzae*. The rice plants are transplanted in the 4 leaf-stage, then the leaf number of rice plants increases every 5 and 10 days until the rice plants reached 9 and 14 leaf-stage, respectively. Larvae from eggs laid on summer hosts from 10 days before heading time to the after head formation are unable to complete their development feeding on the young panicles of summer hosts.

食して老熟するまでの生存率 (V_2) は、越冬世代の成虫の産卵時期とイネの移植期によって下記のように変動する。

①越冬世代の成虫の産卵時期が早く、イネの移植期が遅い場合: $V_1 < Y_2 \cdot V_2$

②越冬世代の成虫の産卵時期が遅く、イネの移植期が早い場合: $V_1 > Y_2 \cdot V_2$

ここで、イネの移植期の変動を無視すれば、越冬世代の成虫の産卵時期によって2化系統と3化系統の適応度が変化する。冬休眠が覚醒された3化（愛知）系統の幼虫は、冬寄主であるコムギ幼苗で、2化（秋田）系統の幼虫よりも早く発育した。2化系統の越冬世代の幼虫は冬寄主の幼穂を摂食して発育するが、3化系統の越冬世代の幼虫は冬寄主の幼穂を摂食する前に3齢になる（岩田, 1963）。このように、3化系統の越冬世代の幼虫が冬寄主の心葉の摂食によって発育すれば、成虫の羽化・産卵が早くなり3化系統の生活史の適応度を高める。冬寄主での2化系統と3化系統の幼虫の発育の相違が、産卵時期のばらつきという変異をもたらし、2化系統と3化系統の生活史が同じ環境条件の中で成立する。Cohen (1970) は、休眠誘導のタイミングに関する理論的研究によって、非休眠発育をする世代ではその増殖率と次世代（休眠世代）の生存率、休眠世代では非休眠世代の発育期間を含む休眠虫の生存率によって休眠誘導のタイミングが最適化されることを示している。さらに、休眠と非休眠の分化は親世代の発育のばらつきによってもたらされることを示している。

混発地の個体群では、越冬世代の成虫の羽化・産卵がばらつくことによって、早く産卵された個体は3化型の発育を示し、遅く産卵された個体は2化型の発育を示す（岩田, 1963）。稲武T（3化）系統の幼虫の長日での発育には、愛知系統よりも若いイネ茎が要求され、L14.75:D9.25では非休眠発育を示す個体と若齢幼虫期に夏休眠する個体に分かれた。混発地の3化系統の幼虫は、ふ化食入が遅れた場合に夏寄主で1世代を経過する2化型の生活史を選択する。混発地では、越冬世代の幼虫の発育と第1世代の幼虫が利用する夏寄主の生育ステージによって2化系統と3化系統の混発率変動する。化性の移行地帯では2化型と3化型という遺伝的多型が、移行地帯の不均一な環境（ファルコナー, 1989）によって維持されている。

4. 化性分化の遺伝機構

イネキモグリバエの3タイプの休眠にみられる地理的勾配変異は、生息地の環境条件

に適応した変異がその個体群に遺伝的に固定されることによって形成される。同様に、本種の化性の分化は、化性の移行地帯の環境条件に適応した変異が遺伝的に固定されることによって成立する。

(1) 夏休眠の相違にみられる伴性遺伝

地理的系統がそれぞれの自然条件下で遭遇する日長の範囲では、2化系統の幼虫は長日で夏休眠し、3化系統の幼虫は中間日長で夏休眠する。しかし、夏休眠を含む発育期間はそれぞれの系統に特定の日長においてもっとも延長した。この臨界日長よりも短い範囲では、発育期間は日長の短縮にしたがって短くなる（光周期に対する量的反応）。2化系統の幼虫は、臨界日長あるいは臨界日長よりもやや長い範囲（L15.5:D8.5～L16:D8）では非休眠の個体と休眠する個体に分化した。3化系統の幼虫はL15:D9で発育するが、L14.5:D9.5～L15:D9の間で休眠する個体と非休眠の個体に分化した。

2化（秋田）系統と3化（愛知）系統の夏休眠の相違はX染色体上の対立遺伝子によって決定される。2化系統のX染色体上の遺伝子は長日（L15:D9）で夏休眠を誘導し、3化系統のX染色体上の遺伝子は非休眠を誘導する。2化系統と3化系統のX染色体をヘテロに持つF₁雌の反応は、長日条件下で非休眠が優性であることを示した。一方、長日条件下でのF₁雄は2化系統のX染色体を持つ場合に休眠し、3化系統のX染色体を持つ場合に発育する。

青森県の2化（平内）系統と混発地の3化（稲武T）系統あるいは混発地の2化系統と3化系統の交雑結果も長日下での休眠と非休眠がX染色体上の遺伝子に支配されることを示した。混発地の2化（稲武B）系統と3化（稲武T）系統の交雑結果は、化性を決定する長日条件下での夏休眠と発育の相違がX染色体上の遺伝子によって決定されることを示し、混発地の2化系統と3化系統の常染色体上の遺伝子は、平内系統のX染色体をもつF₁雄の休眠の深さに同じ効果を与えた。平内系統と3化（稲武T）系統のF₁雌は、長日条件下で夏休眠が優性となり、これらのF₁雌は3化系統の常染色体上の遺伝子によって平内系統より深い夏休眠を示した。また、F₁雄（平内系統♀×稲武T系統♂）のX染色体上の遺伝子は夏休眠を誘導し、3化系統に由来する常染色体上の遺伝子との非相加的効果によって平内系統よりも深い夏休眠を示した。

2化系統間の夏休眠の相違も伴性遺伝を示すが、夏休眠の深さには常染色体上の遺伝子が影響する。平内系統の幼虫は長日（L15:D9）で浅い夏休眠が誘導され、稲武B系統

の幼虫は深い夏休眠が誘導される。F₁雌は両系統のX染色体上の遺伝子と常染色体上の遺伝子の作用によって休眠期間を決定する。正逆交雑のF₁雄のX染色体上の遺伝子も夏休眠を誘導し、休眠の深さはそれぞれのX染色体上の遺伝子と常染色体上の遺伝子によって決定される。

(2) 臨界日長での夏休眠と非休眠による変異の形成

ほとんどの昆虫で、雄は雌よりも早く羽化する（伊藤, 1993）。雌が1回しか交尾できない種では、雄にとって処女雌の獲得が不可欠である。イネキモグリバエの雌は複数回の交尾をするが、交尾後に産卵を開始し4日～5日で産卵盛期となる（岩田, 1963; 岡本, 1970）ことから、雄は処女雌と交尾する場合により多くの子孫を残せる。Iwasaら（1983）はヒョウモンモドキというチョウの雄の理論羽化曲線と実際の羽化曲線を比較し、理論値よりも遅れる個体のみられることを示している。Iwasaらは、これらの発育の遅れる個体が生息地の多様性や環境変動に対応した種内変異をもたらすとしている。

混発地の稲武B（2化）系統と稲武T（3化）系統の雌雄別の羽化曲線をFig. 64に示す。自然条件下に存在しない全明条件（L24:D0）では、雌雄の羽化曲線に相違はみられない。同様に極端な短日（L12.5:D11.5）においても雌雄の相違はわずかである。稲武B系統と稲武T系統は、それぞれL15:D9とL14.5:D9.5でもっとも深い夏休眠を示す。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、雄は雌よりも早く羽化する。雌雄の羽化曲線の相違は、自然選択による発育期間の最適化によってもたらされたものである。

2化系統の地理的個体群にみられる休眠の深さの変異は、発育好適期間の短縮によって休眠の浅い個体が選択され、発育好適期間の増加によって休眠の深い個体が選択されることによって形成される。このような方向性淘汰によって、休眠の深さという量的形質の集団平均が最適値に向かって変化していく。2化系統間の休眠の深さの相違には、X染色体上の遺伝子も関与するが、2化系統と3化系統の交雑よりも常染色体上の遺伝子の影響が大きく現われる。

2化系統の幼虫が臨界日長よりも長い日長に遭遇すると、休眠虫と非休眠虫に分かれる傾向を示す。夏休眠と非休眠は、X染色体上の遺伝子によって決定される。イネキモグリバエは雄ヘテロ型のXYの性決定をするので、雄ではX染色体上の遺伝子は相同の相手の遺伝子をもたず、ヘミ接合の状態となる。このとき、劣性遺伝子あるいは

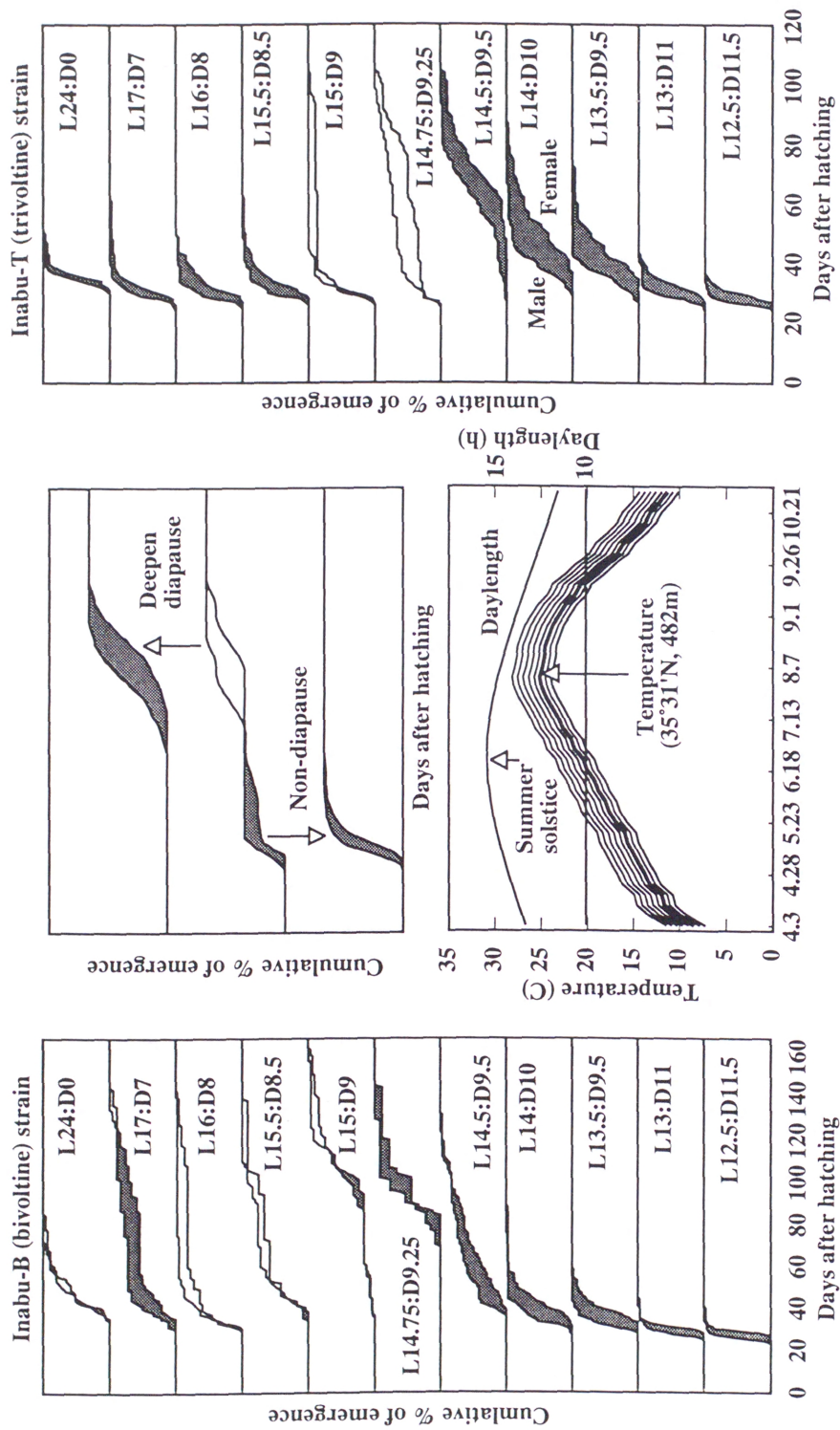


Fig. 64. The patterns of differences in the cumulative curves of emergence between male and female adults of the bivoltine and trivoltine strains in the transitional zone (Inabu, 35°13'N, 505m altitude) of *C. oryzae* under various photoperiodic conditions, and schematic representation of the seasonal adaptation of the expanding their distribution and modified the seasonal changing temperature along the difference in altitude at the same latitude.

Underdominantな遺伝子の作用が発現する (Charlesworth et al., 1987)。一方、2個のX染色体をもつ雌では、X染色体上の対立遺伝子の優劣関係によって休眠あるいは非休眠が決定される。臨界日長付近では1個のX染色体をもつ雄は夏休眠と非休眠に分化する傾向を示し、2個のX染色体をもつ雌は雄よりも連続的な変異を形成することが予想される (Fig. 64, 中央上)。この時、夏休眠が選択されれば、2化系統の個体群に新たな臨界日長と休眠の深さが形成される。一方、非休眠が選択されれば、年間世代数が増加する生活史が成立する。

3化系統の幼虫は自然条件下の長日で発育し、中間日長で夏休眠する。3化系統の夏休眠の臨界日長は、長日と中間日長の間であり、自然条件下に存在する。稲武T系統の幼虫は、L14.75:D9.25の臨界日長において休眠虫と非休眠虫に分かれる傾向を示す。このような個体群が南に向かって分布を拡大すれば、発育好適期間の延長によって、非休眠個体が選択される (Fig. 63, 中央上)。実際に、愛知系統の幼虫はL14.75:D9.25で非休眠発育を示す。混発地の3化系統が北に向かって分布を拡大すれば、発育好適期間の短縮によって臨界日長付近での夏休眠個体が選択される。これらの夏休眠個体の選択は、臨界日長を長くする変異をもたらす。発育好適期間がさらに短縮すれば、自然条件下で遭遇する長日で夏休眠が誘導され、年間世代数が減少する2化型の生活史が成立する。

このような臨界日長よりも長い日長での夏休眠と非休眠の分化が夏休眠の臨界日長と休眠の深さの地理的勾配変異を形成し、化性 (年間世代数) の分化をもたらしたと考える。分布の拡大に伴う新しい環境での劣性遺伝子あるいはUnderdominantな遺伝子による変異が、伴性遺伝によって固定されたと推定する。

一方、2化系統と3化系統の中間日長での発育と休眠そして冬休眠誘導の臨界日長にみられる相違も伴性遺伝を示す。しかし、2化系統と3化系統のF₁とF₂の中間日長での発育期間と冬休眠誘導の臨界日長は、長日での休眠と非休眠の分化に比べて両親の中間で連続した変異を示した。夏休眠維持の臨界日長と冬休眠誘導の臨界日長は、2化地帯、混発地、そして3化地帯を通じて連続した勾配変異を示した。これらの勾配変異は、老熟幼虫期の夏休眠による成虫の羽化・産卵を冬寄主の発芽期に同期化させるという高い淘汰圧によって形成されている。

イネキモグリバエが北から南に分布を拡大したのか、南から北に分布を拡大したのか

を明らかにする資料は得られていない。平尾（1970）は、本種が一般に寒冷地の害虫であることと北海道・東北地域の冷害年に多発したことから、北から南への分布拡大を推定している。また、キモグリバエ科の分布の中心が旧北亜区と考えられる（Kanmiya, 1983）ことも、北から南への分布拡大の可能性を示す。筆者は、北から南への分布拡大を想定し、2化系統の幼虫が夏至前の発育好適期間に遭遇することによって、2化型の生活史の適応度が低下し、3化型の生活史が分化したと考えた。この仮説を検証するために、日長の変化が光周反応に与える影響について解析したが、日長の変化が地理的系統の基本的な光周反応を変化させるという結論は得られなかった。むしろ、日長の変化よりも臨界日長よりも長い日長に遭遇することによって、休眠個体と非休眠個体が分化することが明らかになった。

ここでは、混発地における化性の分化機構を中心に、2化型から3化型あるいはその逆の生活史の分化について検討した。イネキモグリバエが南から北に向かって分布を拡大した場合には、3化型の生活史から2化型の生活史が分化する。3化地帯には、その標高によって2化系統と3化系統の混発現象がみられる。北から南への分布拡大を想定した場合にも、標高による環境条件の相違は3化型から2化型への生活史の分化をもたらす。

5. イネキモグリバエの発生変動要因

本種の2化系統と3化系統の幼虫の発育と休眠におよぼす寄主植物の季節的变化は、福島ら（1960a, 1960b）の1950年代の調査にしたがって解析した。福島らは、イネとムギ類の温度要求性に基づいて、年平均気温と耕種期日の関係を明らかにしていることから、本種の季節適応におよぼす寄主植物の影響を解析するために好適であった。しかし、1950年代から1990年代にかけてイネの栽培体系は著しく変化した（Fig. 65）。一方、本種の主要な冬寄主であるイネ科雑草の季節的变化にはイネの栽培体系にみられるような大きな変化はないと考える。2化地帯では1980年代まで多発生が継続した（平尾, 1996）が、3化地帯での発生は1950年代の多発生以降（岡本, 1970）現在まで少発生が継続している。

イネキモグリバエの2化地帯である東北地域では、保温折衷苗代の普及（1960年代）と機械移植の普及（1970年代）によって稲作の早生化が促進された（内山・田・渡辺, 1996）。イネの出穂期と収穫期はわずかに前進したが、大きな変化はみられない。イネ

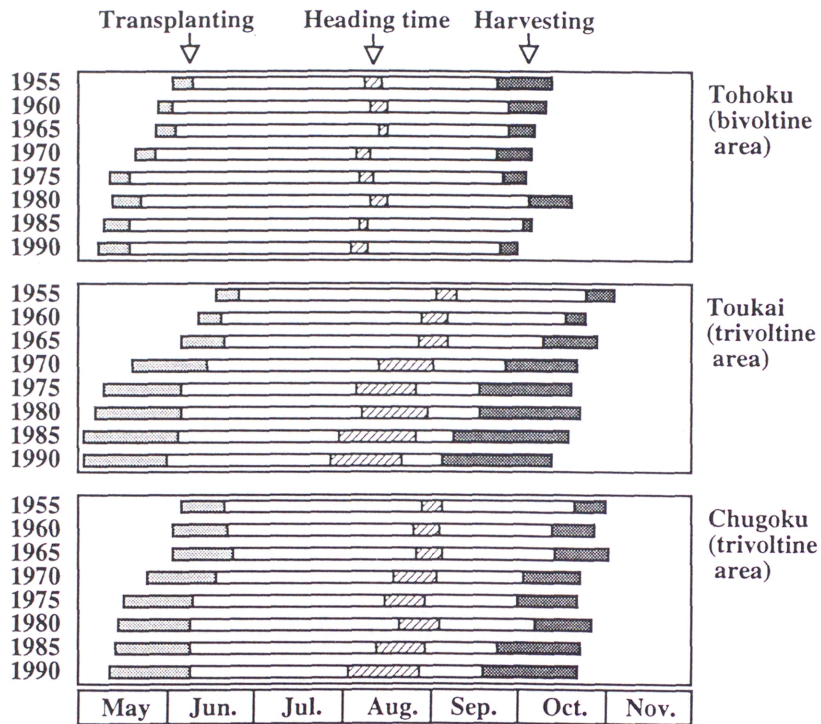


Fig. 65. Changes in transplanting, heading and harvesting times of rice plants from 1955 to 1990 at 4 regions in Japan. Tohoku region is bivoltine area of *C. oryzae*. Toukai and Chugoku regions are trivoltine area of the insect.

の出穂期の前進は、2化系統の第1世代の若齢幼虫期の休眠を短縮し、老熟幼虫期の休眠を延長させる可能性があるが、2化型の生活史を制限する要因とは考えられない。

本種の3化地帯である東海地域と中国地域では顕著な稲作の早生化・早期化がみられる。イネの移植期が早くなることによって、寄主イネの生育ステージは3化系統の第1世代の幼虫の発育に不適となる。また、イネの出穂期が早くなることによって、第2世代の幼虫が寄主イネの幼穂を摂食することが困難となる。さらに第2世代の幼虫がイネ幼穂を摂食して老熟した場合にも、イネの収穫期が早くなれば寄主イネの葉鞘内で生息する第2世代の老熟幼虫期と蛹期の生存率が低下する。このように、3化地帯にみられる稲作の極端な早生化・早期化は、3化系統の生活史の適応度を低下させる。

岡本（1970）は本種の1950年代の大発生は、感受性品種の作付けと窒素肥料の施用によるものと推定している。また、本種の発生はイネの移植期によって変動するが、その原因として成虫の産卵選好性を指摘している。一方、平尾（1996）は本種の発生と感受性品種の作付けの間には密接な関係のないことを示し、2化地帯での発生の減少は薬剤防除によるものと推定している。また、2化地帯での発生変動には冬寄主での幼虫の生存率に影響する根雪期間の重要性が指摘されている。

イネキモグリバエの発生の年次変動には、上記のように多くの要因が関与する。本論文で明らかにしたように、2化系統と3化系統の生活史はそれぞれの地域の環境条件と寄主植物の季節変化に適応している。3化地帯での少発生の要因として、稲作の極端な早生化・早期化が3化型の生活史の適応度を低下させた可能性がある。

わが国の稲作においては、大幅なコスト低減を可能とする技術的対応の一つとして、水稻直播栽培が注目されている。松沢ら（1965）は、水稻直播栽培において出穂期が遅れることによって本種の発生が増加したことを報告しているが、その原因については不明であるとしている。水稻直播栽培では、その適用作期の幅が移植栽培に比べて狭く、極端な早期栽培は困難と考えられる（井澤、1986）。3化地帯での稲作の早期化によって、3化系統生活史の適応度が低下したとすれば、直播栽培の導入によって本種の発生が増加する可能性がある。