

## 要旨

イネキモグリバエ (*Chlorops oryzae* Matsumura) はイネの茎内に食入した幼虫が未抽出の心葉と幼穂を加害する害虫であり、日本、朝鮮半島および中国に分布する。

本種は年2年世代を経過する2化系統と年3世代の3化系統からなり、北海道と東北には2化系統が、関東以西には3化系統が分布する。2化系統と3化系統は幼虫発育が遺伝的に異なる生態型とされてきたが、化性（年間世代数）の相違が生じる機構については不明であった。2化系統の第1世代の幼虫はイネ幼穂を摂食して発育し、3化系統の第1世代と第2世代の幼虫はそれぞれイネ心葉と幼穂の摂食で発育する。また、本種の越冬世代は越年生のイネ科雑草を冬寄主としその茎内で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きた。

本論文は、イネキモグリバエの2化系統と3化系統の生活史の季節適応と化性の分化機構を明らかにする目的で、幼虫発育と休眠におよぼす光周期と寄主植物の影響を明らかにし、光周反応の遺伝について検討したものである。

第1章と第2章では、2化系統と3化系統の生活史と幼虫発育の相違を従来の研究成果に基づいて解析するとともに、本種の継代飼育法と主要な試験方法を記述した。

第3章と第4章では、2化型の秋田系統と3化型の愛知系統の幼虫の発育特性の相違を明らかにするために、幼虫発育と休眠におよぼす光周期と温度、ならびに夏寄主（イネ）と冬寄主（コムギ）の影響を解析した。

第5章では、緯度と標高による生息環境の違いに対して、本種の発育と休眠がどのように適応しているかを明らかにするために、青森県から新潟県の緯度の異なる4地点からの5系統（平内、鷹巣、秋田と仙南、村上）と長野県と愛知県の北緯35度付近の標高の異なる3地点からの4系統（下伊那、稲武Bと稲武T、愛知）を供試し、老熟幼虫期の夏休眠の臨界日長、若齢幼虫期の夏休眠を誘導する寄主イネの生育ステージ、ならびに1齢幼虫期の冬休眠の臨界日長を調査した。

第6章では、2化系統と3化系統の光周反応の遺伝機構を明らかにする目的で、2化型の秋田系統と3化型の愛知系統の交雑によって、光周反応様式の遺伝を解析した。また、化性の分化機構を明らかにするために、2化系統と3化系統の地理的分布の境界付近である混発地の2化型の稲武B系統と3化型の稲武T系統ならびに2化系統の平内系統を供試し、

夏休眠と冬休眠の誘導様式の遺伝を解析した。

第7章では、本種の休眠による生活史の維持機構、夏休眠と冬休眠の光周反応の地理的勾配変異の形成機構、ならびに化性の分化機構を考察した。得られた主要な結果は以下の通りである。

#### 1) 光周反応

本種は卵期と幼虫期に日長を感受し、それぞれの感受期の日長と寄主イネの生育ステージによって次の3タイプの休眠が誘導された。

①1齢幼虫期の冬休眠：2化系統と3化系統の幼虫は卵期の短日で1齢期に冬休眠が誘導される。1齢幼虫期の冬休眠は幼虫期の短日で維持される。

②若齢幼虫期の夏休眠：卵期が長日の場合、2化系統の幼虫は長日と5葉期以上のイネ茎に食入した場合に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葉期までのイネ茎に食入して発育し、中間日長と7葉期以上のイネ茎に食入した場合に若齢期に夏休眠が誘導される。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。

③老熟幼虫期の夏休眠：イネ幼穂を摂食した2化系統の幼虫は、長日で老熟期に夏休眠が誘導される。3化系統の幼虫は中間日長で老熟期に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される（光周期に対する量的反応）。

2化系統の幼虫は若齢期の夏休眠によってイネ幼穂を摂食して発育する生活史を維持し、3化系統の幼虫は長日で発育し中間日長で若齢期に夏休眠することによって夏寄主での2世代を維持している。老熟期の夏休眠維持の臨界日長は1齢期の冬休眠誘導のそれよりも30分程度長く、この相違は本種の蛹期間と産卵前期間に相当する。老熟期の夏休眠は成虫の産卵を冬寄主の発芽期に同期化させる方向で進化したと推定した。

#### 2) 光周反応の地理的勾配変異

青森県から愛知県の系統の老熟期の夏休眠維持の臨界日長は1齢期の冬休眠誘導の臨界日長よりも30分程度長く、冬休眠の臨界日長はそれぞれの地域で冬寄主が発芽する時期（気温が20℃に低下する時期）の日長と一致した。本種の夏世代の発育に好適な期間は気温が20℃以上の期間に相当する。南に向かうにしたがって増加する発育好適期間に対して、2化系統の幼虫は若齢期と老熟期の夏休眠の延長によって適応し、3化系統は長日での第1世代の幼虫の発育と中間日長での第2世代の幼虫の若齢期と老熟期の夏休眠によって夏寄主での発育を2世代に分割することで適応している。

### 3) 光周反応の遺伝

本種は雄ヘテロ型のXYの性決定をする。2化型の秋田系統と3化型の愛知系統の交雑は、老熟期の夏休眠と1齢期の冬休眠の光周反応の相違がX染色体上の遺伝子によって決定されることを示した。混発地の2化型の稲武B系統と3化型の稲武T系統の交雑は、化性を決定する長日での夏休眠と非休眠はX染色体上の遺伝子によって決定され、中間日長での発育と冬休眠の臨界日長は両親の中間か稲武B個体群に近づくことを示した。夏休眠と冬休眠の臨界日長が明瞭に異なる2化系統の平内系統と稲武B系統の交雑は、夏休眠と冬休眠誘導の臨界日長の相違が伴性遺伝することを示したが、化性の異なる系統間の場合よりも常染色体上の遺伝子の影響が大きかった。

### 4) 化性の分化機構

2化系統と3化系統の地理的分布の境界付近の発育好適期間は、2化系統の生活史には長く、3化系統の生活史には短い。化性の移行地帯では、越冬世代の成虫の産卵時期が遅ければ2化系統の適応度が高くなり、早ければ3化系統の適応度が高くなる。これらの混発地では、2化系統と3化系統の越冬世代の幼虫発育の相違によってそれぞれの生活史が維持されていると考えた。本種はいずれの系統においても、夏休眠を含む幼虫期間がもっとも延長する臨界日長よりもやや長い日長で休眠個体と非休眠個体に分かれた。この臨界日長付近での休眠個体と非休眠個体の選択によって、2化系統と3化系統の移行地帯での化性の分化がもたらされたと推定した。

**Ecological Studies on Variable Voltinism in Relation to Seasonal  
Adaptation of  
the Rice Stem Maggot, *Chlorops oryzae* Matsumura  
Mitsuyoshi Takeda**

*Chlorops oryzae* Matsumura (Diptera: Chloropidae) is one of the serious pests of rice plants and distributed throughout Japan. Two geographic ecotypes of this species have been recognized in Japan. The bivoltine ecotype is characterized by larval development completed after feeding on young panicles of its summer and winter plants and adapts to the short growing season in the northern Japan. The trivoltine ecotype adapts itself to long warm season in the southern part of the country, and selects three generations in a year. The present paper deals with the characteristics of the seasonal development and diapause of the two geographic ecotypes, and the differentiation of their voltinism.

1. Three types of diapause in the two geographic ecotypes of *C. oryzae*.

The bivoltine ecotype has one generation on summer plants but the trivoltine ecotype two generations. These ecotypes have been characterized by the difference in the rate of larval development. Hibernation of this insects has been ascribed to a cold quiescence in the first instar larval stage. However, *C. oryzae* enters three types of diapause in response to photoperiod and the age of summer host.

(1) *Winter diapause in the first instar.* In both ecotypes, short days during the egg stage induce a winter diapause in the first instar larval stage. Once winter diapause has been induced, short days during the larval stage maintain a winter diapause. The critical daylengths for the induction and maintenance of the winter diapause in the bivoltine and trivoltine ecotypes are about 14 h and 13 h, respectively.

(2) *Food-plant mediated summer diapause in the early larval stage.* Under long-day conditions from the egg to larval stage, most bivoltine larvae remained in the first larval stage when reared on the aged rice plants (5-leaf stage or older). Larval

development of the trivoltine ecotype is inhibited by aging summer plants at the 7 to 10 leaf-stage under an intermediate photoperiod. This type of diapause is terminated by the feeding on young panicles of the host plants.

(3) *Summer diapause in the mature-third instar larval stage.* Larval development in the bivoltine ecotype shows a short-day type response, and the full-grown larvae enter a summer diapause under long days. It in the trivoltine ecotype shows a reversed-intermediate type response, larvae enter a summer diapause under intermediate photoperiods but not under longer or shorter photoperiods. Larvae of the first generation in the trivoltine ecotype develop without delay under long days. Summer diapause in the two geographic ecotypes is controlled by a quantitative photoperiodic response, diapause duration decreases with the decreasing photoperiod.

## 2 Latitudinal cline in the three types of diapause in strains from the bivoltine area.

The five geographic strains collected from 40°54'N to 38°14'N in the bivoltine area showed the clinal variation in the three types of diapause. The larval duration including the summer diapause in the two northern strains was markedly prolonged under L15.5:D8.5, but the other strains under L15:D9. The larval duration was reduced by both the shorter and longer photoperiods. The northern strains required older rice seedlings for the induction of food-mediated summer diapause than the southern strains. The northern bivoltine strains had longer critical photoperiod for the induction and maintenance of winter diapause than the southern bivoltine strains.

## 3. Altitudinal cline in the three types of diapause in populations from trivoltine area.

Four strains from the collecting sites near 35°N in the trivoltine area showed different types of photoperiodic response. The Shimo-ina (600m altitude) and Inabu-B (505m altitude) strains showed the bivoltine type response. The Aichi (2m altitude) and Inabu-T (505m altitude) populations showed trivoltine type response. Thus, the collecting site of Inabu was the transitional zone between the two ecotypes. Larval development in the bivoltine populations was markedly retarded under intermediate and

long days, and the early larval stage was also prolonged even reared on young rice seedlings. Larvae of the trivoltine populations enter a summer diapause under L14:D10 and L14.5:D9.5, but developed under both shorter and longer photoperiods. Younger rice plants were required for development under long days in the Inabu-T strain than in the Aichi one. The critical photoperiod for the induction and maintenance of winter diapause was longer in the bivoltine strains than in the trivoltine ones.

4. Genetic basis of the difference in photoperiodic control of summer and winter diapauses between the two geographic ecotypes.

There is a single gene on the X-chromosome exerting a major effect on the induction of summer diapause between the Akita (bivoltine) and Aichi (trivoltine) strains. The difference in the duration of summer diapause and winter diapause behaviours would be controlled by a polygenic system but again a sex-linked gene or genes plays a major role. The results of the crosses between the northern (Hiranai, 40°54'N, 30m altitude) and southern (Inabu-B, 35°13'N, 505m altitude) bivoltine strains also showed a sex-linked inheritance but the autosomal genes were more effective on both summer and winter diapause traits than those between the two ecotypes. On the other hand, sex-linked gene or genes plays a major role in the difference of the larval development under a long day between the Inabu-B and Inabu-T strains collected in the transitional zone. Duration of summer diapause under intermediate photoperiods and the incidence of winter diapause in the Inabu-B and Inabu-T strains and their F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> hybrids were almost same.

5. Seasonal adaptation of *C. oryzae* in relation to the phenology of summer and winter plants.

Larvae of *C. oryzae* respond to photoperiod within a certain range, and enter a summer diapause. The critical photoperiods for the induction and maintenance of the summer diapause in the geographic strains decreased toward south, and larvae of the

bivoltine and trivoltine ecotypes enter a summer diapause under long and intermediate days, respectively. Similarly, the critical photoperiod for the induction of winter diapause in the geographic strains decreased toward south. The difference in the critical daylengths between the summer and winter diapauses of *C. oryzae* coincided with its pupal and pre-ovipositional periods. Seasonal development of *C. oryzae* are closely related with the heading time of summer plants and germination of winter plants, and there are geographic variations in the phenology of host plants. Summer diapause may evolve to synchronize the emergence of adults with occurrence of winter plants. *C. oryzae* would expand its distribution area from north to south, and the bivoltine ecotype adapted the increasing the growing season by means of prolonged its food-plant mediated diapause and summer diapause. In the transitional zone or further south, the mortality in the first-generation of the bivoltine type might be increased with the excess of prolonged summer diapauses. Differentiation from the bivoltine to trivoltine life cycle may evolve to use the growing season before the summer solstice and younger rice plants for larval development of the first-generation with the advance the emergence time of the overwintering generation.

## 引用文献

- Aldrich, J. M. (1925) New Diptera or two-winged flies in the United States National Museum. Proc. U. S. Natl. Mus. 66: 1-36.
- 荒井正雄 (1961) 水田裏作雑草の生態学的研究. 関東東山農試研報 19: 1-182.
- 荒谷悦務・藤村建彦・木村利幸 (1986) イネカラバエの発生量の予測. 北日本病虫研報 37: 117-119
- Beach, R. (1978) The required day number and timely induction of diapause in geographical strains of the mosquito, *Aedes atropalpus*. J. Insect Physiol. 24: 449-455.
- Beck, S. D. (1980) Insect Photoperiodism, Second ed. Academic Press, N.Y., 387p.
- Bradshaw, W. E. (1976) Geography of photoperiodic response in diapausing mosquito. Nature 262: 384-386.
- Bradshaw, W. E. and L. P. Lounibos (1977) Evolution of dormancy and its photoperiodic control in pither-plant mosquitoes. Evolution 31: 546-567.
- Butterfield, J. (1976) Effect of photoperiod on a winter and on a summer diapause in two species of crane fly (Tipulida). J. Insect Physiol. 22: 1443-1446.
- Charlesworth, B., J. A. Coyne and N. H. Barton (1987) The relative rates of evolution of sex chromosomes and autosomes. American Naturalist 130: 113-146.
- 千坂英雄 (1965) スズメノテッポウの個生態. 雑草研究 4:20-27.
- Cohen, D. (1970) A theoretical model for the optimal timing of diapause. American Naturalist 104: 389-400.
- Coyne, J. A. and H. A. Orr (1989) Two rules of speciation. In D. Otte, & J. A. Endler (ed.). Speciation and its Consequences. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, pp. 180-207.
- Danks, H. V. (1987) Insect Dormancy: an Ecological Perspective. Biological Survey of Canada, Ottawa, 439p.
- ダニレフスキー, ア・エス (1961) 昆虫の光周性. (日高敏隆・正木進三訳, 1966) 東京, 東京大学出版会, 293p.
- ファルコナー, D. S. (1989) 量的遺伝学入門 (田中嘉成・野村哲郎訳, 1993) 東京, 蒼樹出版, 546p.
- 藤巻正司・上田勇五・江村一雄 (1957) イネカラバエの生態に関する研究 (第1報) ふ化及びふ化直後の幼虫の行動. 新潟農試研報 8: 35-39.
- 福島都志夫・龍野得三・向井三雄 (1960a) わが国の主要農作業期に関する調査研究 第I報 基準耕種における水稻ならびに麦類他一・二冬作物の農作業期と地帯との関係. 関東東山農試研報 15: 1-17.
- 福島都志夫・龍野得三・向井三雄 (1960b) わが国の主要農作業期に関する調査研究 第II報 農家の栽培における水稻及び麦類の農作業期日と地帯との関係. 関東東山農試研報 15: 18-31.
- Glover, T. J., P. S. Robbins, C. J. Eckenrode and W. L. Roelofs (1992) Genetic control of voltinism characteristics in European corn borer races assessed with a marker gene. Arch. Insect Biochem. Physiol. 20: 107-117.
- Gomi, T. and M. Takeda (1992) A quantitative photoperiodic response terminates summer diapause in the tailed zygaenid moth, *Elcysma westwoodii*. J. Insect Physiol. 38: 665-670.

- Hagen, R. H., and J. M. Scriber (1989) Sex-linked diapause, color and allozyme loci in *Papilio glaucus*: Linkage analysis and significance in a hybrid zone. *Journal of Heredity*. 80: 179-185.
- Henrich, V. C. and D. L. Denlinger (1982) Selection for late pupariation affects diapause incidence and duration in the flesh fly, *Sarcophaga bullata*. *Physiological Entomology* 7: 407-411.
- 平尾重太郎 (1959) イネカラバエの生態の地方的変動に関する研究 (1) 2化地帯で経過した2化, 3化地帯イネカラバエの生態的性質の違い. *応動昆* 3: 107-114.
- Hirao, J. (1963) Further observations on the ecotype formation in the rice stem maggot. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 7: 338-342.
- 平尾重太郎 (1970) 2化・3化地帯産イネカラバエの發育に関する比較研究. *東北農試研報* 39: 137-170.
- 平尾重太郎 (1996) イネカラバエの耐虫性品種 (東北の稲研究, 鳥山国土・熊野誠 一・浅賀宏一監修) 東北農業試験場稲作研究100年記念事業会編. pp. 523-527.
- 平尾重太郎・熊沢忠雄 (1955) イネカラバエの2化, 3化地帯の境界について. *応用昆虫* 11: 156-160.
- 星川清親 (1975) 解剖図説イネの生長 東京, 農山漁村文化協会, 317p.
- Hwang, K., YB. Lee, SH. Kim, MH. Lee, and KM. Choi (1985) Development of rice stem maggot (*Chlorops oryzae*) in the fields in Suweon. *Korean Jour. Plant Prot.* 24: 61-64.
- 飯村茂之 (1989) イネキモグリバエの発生生態と品種抵抗性. *今月の農業* 5: 50-54.
- 石井 実 (1988) 1化性昆虫の季節学. (昆虫学セミナーⅡ 生活史と行動. 中筋房夫編) 東京, 冬樹社, pp. 66-108.
- 伊藤嘉昭 (1993) 生活史の進化 (昆虫の季節適応と休眠. 竹田真木生・田中誠二編) 東京, 文一総合出版, pp. 204-213.
- Iwasa, Y., Odendoall, F., Murphy, D., Ehrlich, P., and Laupier, A. (1983) Emergence patterns in male butterflies: a hypothesis and a test. *Theor. Popul. Biol.* 23: 363-379.
- 岩田俊一 (1959) 高田地方におけるイネカラバエ夏世代幼虫の生育生態 Ⅱ. 生育段階の異なる稲における第2化期幼虫の生育および1, 2化期幼虫期間の差. *応動昆* 3: 1-6.
- 岩田俊一 (1960) 寄生稲の生育段階の相違とイネカラバエ幼虫の發育との関係. *応動昆* 4: 20-25.
- 岩田俊一 (1963) イネカラバエ発生の地方的変動に関する生態学的研究. *北陸農試研報* 4: 109-189.
- 岩田俊一・岸野賢一・楡井幹男 (1960) 新潟県名立川流域のイネカラバエについて (予報). *北陸病虫研会報* 8: 3-5.
- 岩田俊一・岸野賢一・鈴木忠夫 (1957) 高田地方におけるイネカラバエ越冬世代の動態に関する知見追補. *応動昆* 2: 258-263.
- 井澤敏彦・井上隆男・長谷川徹 (1986) 愛知県における湛水土壤中直播栽培. *農業および園芸*. 61: 405-410.
- Jordan, R. G. and W. E. Bradshaw (1978) Geographic variation in the photoperiodic response of the western tree-hole mosquito, *Aedes sierrensis*. *Ann. Ent. Soc. Am.* 71: 487-490.
- Kanmiya, K. (1983) A systematic study of the Japanese Chloropidae (Diptera). *Entomological Society of Washington, Washington*. 370p.

- Kim, KW. (1982) Relationships between damaged site of ears and heading time and position of punctured leaves by the rice stem maggot, *Chlorops oryzae* Matsumura, in the second generation. Korean Jour. Plant Prot. 21: 175-178.
- 木村 宏 (1959) イネカラバエの産卵習性及び被害様相の2,3について. 北海道立農試集報 4: 82-86.
- Kimura, M. T. and T. Yoshida (1995) A genetic analysis of photoperiodic reproductive diapause in *Drosophila triauraria*. Physiological Entomology 20: 253-256.
- 岸野賢一 (1959) イネカラバエの発生予察 (第1報) 1化期成虫発生時期の予察について. 北陸病虫研会報 7: 60-63.
- 岸野賢一 (1960) イネカラバエの麦における発育. 北陸病虫研会報 8: 13-14.
- 湖山利篤 (1938) 秋田県における稲稈蠅の生活史. 応用昆虫 1: 54-60.
- 湖山利篤 (1962) イネカラバエ発生予察の技術的展望. 発生予察事業20周年記念誌: 143-154.
- 湖山利篤 (1970) 水稻のイネカラバエ抵抗性に関する研究. 東北農試研報 39: 171-206.
- 桑山覺・宮本正一・黒子浩・岡田豊日・阪口浩平・中根猛彦・安松京三 (1972) 第22目 双翅類 (Diptera) 動物系統分類学7 (下C) 節足動物 (IIIC) 昆虫類 (下) (内田亨編), 東京, 中山書店, pp. 135-177.
- Liang, MX. (1990) Studies on the bionomics of *Chlorops oryzae* Matsumura and its control. Insect Knowledge 27: 72-73.
- Masaki, S. (1961) Geographic variation of diapause in insects. Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ. 11: 59-90.
- Masaki, S. (1973) Climatic adaptation and photoperiodic response in the band-legged ground cricket. Evolution 26: 587-600.
- Masaki, S. (1980) Summer diapause. Annu. Rev. Entomol. 25:1-25.
- Masaki, S. (1996) Geographical variation of life cycle in crickets (Ensifera; Grylloidea). Eur. J. Entomol. 93: 281-302.
- 松村松年 (1915) 大日本害虫全書 (後編), 六盟館, pp. 52-53
- 松沢正知・前田博文・常清政光 (1965) 水稻の湛水直播栽培に関する研究 (第1報) 作季の移動とイネカラバエの被害. 中国農業研究. 32: 3-5.
- Mcleod, D. G. R. (1978) Genetics of diapause induction and termination in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera; pyralidae) in southwestern Ontario. Can. Ent. 110: 1351-1353.
- 永友 雄 (1953) 家蚕における化性の遺伝学的研究. 鹿児島大学農学部学術報告. 2: 1-70
- 西島 浩 (1965) 作物・草地を加害するキモグリバエ類の成虫の識別. 植物防疫 19: 165-168.
- Norris, M. J. (1965) The influence of constant and changing photoperiods on imaginal diapause in the red locust (*Nomadacris septemfasciata* Serv). J. Insect Physiol. 11: 1105-1119.
- 岡本大二郎 (1956) カラバエとその防除. 植物防疫 10: 33-37.
- 岡本大二郎 (1970) イネカラバエの生態および防除に関する研究. 中国農試報 E5: 15-124.
- Riihimaa, A. J. and M. Kimura (1989) Genetics of the photoperiodic larval diapause in *Chymomyza costata* (Diptera: Drosophilidae). Hereditas. 110: 193-200.
- Roff, D. (1980) Optimizing development time in a seasonal environment: the 'ups

- and downs' of clinal variation. *Oecologia* 45: 202-208.
- Rockey, S. J., Hainze, J. H. and Scriber, J. M. (1987) Evidence of a sex-linked diapause response in *Papilio glaucus* subspecies and their hybrids. *Physiol. Entomol.* 12: 181-184.
- Saunders, D. S. (1982) *Insect clocks*. Second edn. Pergamon Press, Oxford, 409p.
- Sims, S. R. (1982) Larval diapause in the eastern tree-hole mosquito, *Aedes triseriatus*: latitudinal variation in induction and intensity. *Ann. ent. Soc. Am.* 75: 195-200.
- 武田光能 (1993) イネキモグリバエの幼虫齢期および成虫雌雄の判別法. 応動昆 37: 238-240.
- Takeda, M. (1996) Photoperiodic induction, maintenance and termination of winter diapause in the two geographic ecotypes of the rice stem maggot, *Chlorops oryzae* Matsumura (Diptera: Chloropidae). *Appl. Entomol. Zool.* 63: 273-281.
- Takeda, M. (1997) Effects of photoperiod and temperature on larval development and summer diapause in two geographic ecotypes of the rice stem maggot, *Chlorops oryzae* Matsumura (Diptera: Chloropidae). *Appl. Entomol. and Zool.* 32: 63-74.
- Takeda, M. (1998) Genetic basis of photoperiodic control of summer and winter diapause in geographic ecotypes of the rice stem maggot, *Chlorops oryzae*. *Entomol. exp. appl.* 86: 59-70.
- Takeda, M. and T. Nagata (1992) Photoperiodic responses during larval development and diapause of two geographic ecotypes of the rice stem maggot, *Chlorops oryzae*. *Entomol. exp. appl.* 63: 273-281.
- Takeda, M. and T. Nagata (1997) Effects of photoperiod and age of rice plant on larval development in two geographic ecotypes of *Chlorops oryzae* Matsumura (Diptera: Chloropidae). *Appl. Entomol. and Zool.* 32: 453-458.
- Takeda, M. and T. Nagata (1998) Effects of temperature and winter diapause on survival and development in bivoltine and trivoltine ecotypes of the rice stem maggot, *Chlorops oryzae* Matsumura (Diptera: Chloropidae), reared on winter host. *Appl. Entomol. Zool.* 33:85-96.
- 武田光能・鈴木忠夫 (1985) 超多収稲におけるイネカラバエ耐虫性検定と温室内幼苗検定法の試み. 北日本病虫研報 36: 10-13.
- 田村市太郎・岩田俊一・岸野賢一 (1957) イネカラバエの発生に関する生態学的研究, 第1報, 高田地方におけるイネカラバエ越冬世代の動態について. 防虫科学 22: 45-51.
- 田村市太郎・上田勇五・岩田俊一・岸野賢一・江村一雄・藤巻正司・中臣康範・山口隆次 (1959) 2化性及び3化性イネカラバエの混発に関する研究. 北陸病虫研会報 7: 56-59.
- Tauber, C. A. and M. J. Tauber (1987) Thermal requirements for development in *Chrysopa oculata*: a geographically stable trait. *Ecology* 68: 1479-1487.
- Tauber, M. J., C. A. Tauber (1973) Quantitative response to daylength during diapause insects. *Nature* 244: 296-297.
- Tauber, M. J., and C. A. Tauber (1970) Photoperiodic induction and termination of diapause in an insect: response to changing daylength. *Science* 167: 170.
- Tauber, M. J. and C. A. Tauber (1976) Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and post-diapause development. *Ann. Rev. Entomol.* 21: 81-107.

- Tauber, M. J. and C. A. Tauber and S. Masaki (1986) Seasonal Adaptation of Insects. Oxford University Press, New York. 411p.
- 富沢純士 (1957) 関東地方におけるイネカラバエの生活史. 植物防疫 11: 287.
- 上田勇五・江村一雄・藤巻正司 (1960) 2化性及び3化性イネカラバエの混発に関する研究 (2). 北陸病虫研会報8: 9-12.
- 内山田博士・渡辺進二 (1996) 東北地域における品種の変遷 (東北の稲研究, 鳥山国土・熊野誠一・浅賀宏一編) 東北農業試験場稲作研究100年記念事業会編. pp. 11-19.
- Wellso, S. G. and P. L. Adkisson (1966) A long-day short-day effect in the photoperiodic control of the pupal diapause of the bollworm, *Heliothis zea* (Boddie). J. Insect Physiol. 12: 1455-1465.
- Yan, WX., CH. Jiang and D. Xiang (1981) Discussion on the occurrence and forecasting of *Chlorops oryzae* Matsumura. Insect Knowledge 18: 197-199.
- 湯浅啓温 (1942a) 稲品種の稲稈蠅に対する抵抗性の差異. 科学 12 (11): 423-428.
- 湯浅啓温 (1942b) 稲稈蠅に対する稲の抵抗性の品種間差異並に其の機構について. 農業及び園芸 16 (9) : 1199-1200.
- 湯島 健・富沢純士 (1957) イネカラバエのふ化幼虫の接種, 幼虫の取り出し, 再接種の方法. 植物防疫 11: 1-3.
- Yushima, T. and J. Tomisawa (1957) Problems on insect resistance of rice plant to rice stem maggot, *Chlorops oryzae* Matsumura. I. A new method for measuring varietal resistance of crop against rice stem maggot. Jap. Jour. Appl. Ent. Zool. 1: 180-185.