マツカレハ幼虫の光周反応に関する研究*

山 田 房 男⑴

Fusao Yamada: Studies on the Photoperiodism of the Pine Caterpillar,

Dendrolimus spectabilis (Lepidoptera: Lasiocampidae)

要 旨:マツカレハ幼虫の光周反応を明らかにするために、個体別の飼育実験によって、休眠と日長との関係、休眠誘起のための臨界日長、休眠型幼虫と非休眠型幼虫の発育経過のちがい等をしらべ、野外におけるマツカレハの生活環の中での幼虫の光周反応の意義について考察した。すなわち、マツカレハ幼虫の休眠は短日条件によって誘起され、幼虫の50%の個体が休眠するための 臨界日長は、25°C の場合、茨城県村松産や山口県見島産では15~15.5 時間、鹿児島県山川産では14.5~15 時間の範囲にあった。また、100%の個体が休眠するための最大日長は、村松産では14.5~15 時間、山川産では13~13.5 時間にあった。そして日長感受期は、2 齢期以後の幼虫にみとめられ、2 齢期における影響が発育経過に強く作用していることが観察された。また、休眠型幼虫の最終齢は8 齢以上の場合が多いのに反し、非休眠型では6 齢が普通で、5 齢または7 齢の場合もある。幼虫期間は、25°C恒温下であっても、休眠型が著しく長くなる。既に休眠状態にある幼虫に対して、長日条件がその休眠の消失を促進させることも観察された。なお、臨界日長ばかりでなく、発育経過も幼虫の産地のちがいによって異なることが判明した。これらの事象から、マツカレハの光周性は、その生活環を自然界に適応させるために獲得された特性であると考えることができる。

目 次

緒		言	24
方		法	25
	(1)	供 試	虫25
	(2)	飼	育25
	(3)	幼虫齢期間	調査26
	(4)	休眠型個位	と非休眠型個体の判別26
	(5)	頭幅測	〕 定26
	(6)	その	他26
結		果	26
1	. 日县	長時間と休眠	率26
	(1)	目黒 (東京	都) 産マツカレハ27
	(2)	村松 (茨城	県)産マツカレハ27
	(3)	見島(山口	県) 産マツカレハ27
	(4)	山川 (鹿児	島県)産マツカレハ27
2	. 日县	長条件と発育	経過31
	(1)	経過齢数と	幼虫期間31
	(2)	幼虫の齢	期間35
3.	. 齢其	明別日長感受	性36

1979年7月25日受理

保 護-24 For. Prot.-24

⁽¹⁾ 関西支場

^{*} 本報告の一部は日本応用動物昆虫学会誌, 第19巻, 第4号において発表した。 Some parts of this report had been described in Jap. J. Appl. Ent. Zool. Vol. 19, No. 4.

4	ŀ.	頭帽	0	大き	: さ・	• • • • • • •			• • • • •	• • • • •	• • • •	• • • • •	• • • •	• • • • •	• • • • •	 	• • • • •	 • • • • • •	 	• • • • •	38
5	5.	休眠	消去	: Ł E	∃長·	• • • • • •					• • • •	• • • • •				 		 	 		40
考多	察お	よび	論議	ŧ								• • • • •				 		 	 	•••••	42
1		休眠	誘起	このか	こめの	の臨界	日長	• • • • • •				• • • • •			• • • • •	 		 	 		42
2	2.	発育	にお	よば	ヹす F	日長の	影響				• • • •				• • • • •	 		 	 · • • • • • •		44
g	3.	日長	条件	:と耳	頁幅の	D生長										 		 	 		44
4	l.	休眠	のま	らす	つれた)ゝた…		• • • • • •				• • • • •				 		 	 		45
5	j.	日長	感	受鮒	冷期·	• • • • • • •					• • • •	• • • • •			• • • • •	 		 • • • • • •	 		46
6						• • • • • • •															
	(1)	日	長	条	件…				• • • • •		• • • • •				 		 	 	• • • • • •	46
	(2)	温	度	条	件…						• • • • •			• • • • •	 		 	 		47
7		生活	環に	おり	ナるう	七周性	の意	義…								 		 	 	• • • • •	47
摘			要	į								••,•••				 		 	 	• • • • • •	49
31		文																			
Su	mm	ary										• • • • •				 		 	 	• • • • •	52

緒 言

1920 年,米国の植物生理学者 W. W. Garner および H. A. Allard が,タバコの1品種の栽培過程で,その催花,結実が短日条件のもとで,はじめて可能であることを観察し,植物における光周性の存在を発表した $^{36)43}$ 。さらに約10年の後,ようやく,生物時計と呼ばれる機能の存在が認識され,日周リズム (circadian rhythm) と関連して,個々の生物の光周性の意義が次第に明らかにされてきた $^{39)}$ 。はじめは主として植物について行われた光周性に関する研究は,次いで動物についてもしらべられたが,無脊椎動物における研究例は少なかった。しかし,1960年前後には,昆虫類においても多くの資料が蓄積されるようになり,環境条件の周年変化に応じて発育や生殖活動が調節される現象には,日長が重要なかかわりを持つことが確認されるようになった 70 。

日本におけるマツ類の主要食葉性害虫マツカレハ Dendrolimus spectabilis は、休眠型幼虫の状態で越冬し、1年1世代の発生が普通であるが、地域によっては1年に2世代の発生がみられる。1年2世代の場合は夏世代と越冬世代とにわけられ、夏世代の幼虫は非休眠型の発育経過をとり、越冬世代は休眠型の発育経過をとる。以前は、単に低温条件によって生ずると考えられていたマツカレハ幼虫の休眠現象も、日長条件によって誘起されることが確かめられている¹⁾⁸⁴⁾。したがってその生活環の究明のためには、光周反応を明確に知る必要が生じた。同一条件下での幼虫の発育速度が、休眠型と非休眠型ではちがいがあり、休眠型になるか否かは、光周性に起因しているからである。

この観点から,筆者は光周性とくに自然界への適応上重要な意義を有する幼虫期の休眠現象と日長との 関連を重視して,マツカレハに関する調査研究を続けてきた。本論文においては,現在までに得られた資料によって,休眠誘起および休眠消去のための日長条件,日長条件が発育におよぼす影響,幼虫の日長感受期等を検討し,休眠誘起のための臨界日長時間を明らかにしたほか,休眠型および非休眠型幼虫の発育 過程を調査し,光周反応の地理的変異の存在を認めるとともに野外におけるマツカレハの生活環における 光周性の意義について考察を加えた。

筆者がマツカレハの光周性に関心を抱いてからすでに久しいが、この間、何らかの形で試験研究を継続

することができたのは農林水産省林業試験場保護部今関初代部長はじめ多くの先輩同僚諸賢に負うところが大きい。わけても、藍野祐久博士、伊藤一雄博士、日塔正俊東大名誉教授(元 林試兼務)、安松京三九大名誉教授(元 林試研究顧問)、井上元則博士、小山良之助博士、小林富士雄博士および片桐一正博士の諸氏には、終始、ご指導、ご鞭撻を賜わった。また、岩田善三技官、串田 保技官、小林一三技官、山崎三郎技官ならびに西野トシ子技官は、飼育調査等試験研究全般にわたって惜しみなく協力して下さり、そのうえ資料の引用について快くご承諾下さった。そのほかにも、この試験研究が、多くの人々のご厚意とご助力に支えられてきたことを忘れることはできない。なかでも、東京大学農学部小久保 醇博士、茨城県林試近藤秀明博士、千葉県林試米林俵三場長、埼玉県林試横川登代司主任研究員、山口県林業指導センター長島茂雄部長、鹿児島県林務部古城元夫主査、林試東北支場故木村重義技官、同北海道支場古田公人博士の諸氏は、供試虫の採集、研究情報提供等々数々のご便宜を与えて下さった。なお東京大学農学部立花観二教授は、本研究に深いご理解を示され、とりまとめにあたっては貴重なるご助言を与えられた。また、東京大学農学部佐藤大士郎教授、同松本義明教授、同吉武成美教授、東北大学農学部西口親雄助教授からは、それぞれ、有益な示唆を賜わった。

本稿を草するにあたり、ここに掲げた方々に対して深くお礼申しあげるとともに、そのほか、直接、間接にご援助いただいた方々に対して、心から感謝の意を表する次第である。

方 法

(1) 供 試 虫

実験の都度、原則として、野外より採集したマツカレハ老熟幼虫または蛹を実験室内で羽化させ、無作為に組み合わせた1対の雌雄の産下卵からふ化した幼虫を用いた。しかし、実験開始の時期によって、野外の採集ができないときには、 $1\sim2$ 世代を実験室内で経過したものから供試虫を得た場合もある。これらについては、産地を含めてその都度、記録して区別した。採集地は、茨城、千葉、埼玉、東京、山口、鹿児島の各都県下である。

(2) 飼育

試料虫はふ化直後から、内径 36 mm、長さ 195 mm の試験管内で、個体別に飼育した。試験管には綿栓を施したが、綿栓の管内の部分を薄紙で包み、綿の繊維が虫体にからみつくのを避けた。試験管の汚れが甚だしくなった場合は、新しい管に替えた。

餌は、実験の系列によって、アカマツまたはクロマツの針葉を用い、 給餌は1日(時に2,3日)おきに、水洗した針葉を与え、その都度古い葉はとり除いた。

飼育温度の調節は,恒温槽(精度 $\pm 1^{\circ}$ C)によったが,一部に変温処理を加え,また,可能な範囲で常温飼育を組み合わせた。

恒温槽内の湿度は, $70\sim80\%$ を保つように調節されていたが,試験管内の湿度は,給餌の直後には 100 %またはそれに近く上昇し,時間の経過につれて低下していった。

日長時間は、自然日長区以外は、タイムスイッチによって調節し、明期、暗期を実験の系列によって、 それぞれ組み合わせた。

照度は、自然日長利用の場合を除けば、 $200\sim400$ lux または $6,000\sim10,000$ lux の範囲であったが、同じ系列の実験においては、なるべく同程度の照度条件になるように設定した。

1 処理区の供試虫数は、日長効果比較試験では、各 30 頭としたが、多少の増減があり、発育経過調査の場合は必ずしも一定しなかった。また、飼育開始時期も、系列によってそれぞれ異なる。

(3) 幼虫齢期間調査

1 齢期間は連日,2 齢期以後は連日または隔日に脱皮の有無を調査して,各 齢 期間を算出した。調査は,原則として午前中に行った。隔日調査の場合,それから算出される齢期間には最大2日の誤差を生ずるが,日長の効果を判定するには支障がないと考えられる。

飼育過程で、供試虫がウィルス病その他の病原菌に冒された場合には、その発育期間にも影響すると思われたので、その影響を少なくするために、死亡齢期、および死亡齢期の生存期間が10日未満の場合にはその直前の齢期を、計算対象から除外した。生きていても、明らかに罹病虫と認められた個体、さらに若齢時に取り扱い上の不備等で斃死した個体も計算対象から除外した。

(4) 休眠型個体と非休眠型個体の判別

最終齢期および終齢前齢期のマツカレハ幼虫は、背面に鮮明な白色鱗毛帯を有する。自然状態の休眠型幼虫は、多くの場合、越冬後、7齢期以後になるとこの標徴を示す。非休眠型では発育が促進され、多くの場合、6齢期が最終齢期になる。そこで主として5齢期幼虫の背面の白色鱗毛帯の有無を1つの指標として、休眠型か否かを判別した。しかし、白色鱗毛帯が6齢期以後にあらわれ、7齢期以後に営繭するタイプの非休眠型個体もあるので、これらについては、各齢期間、幼虫期間、齢期別頭幅の大きさなどを併せて検討したうえで判別した。

なお、休眠率は5齢期における生存虫について算出した。

(5) 頭幅測定

幼虫の頭部または頭部脱皮殻の最大幅を、ミクロメーターを用いて読みとり、mm単位で表示する方法によった。頭殻が破損して、直接測定することが困難な場合は、上唇幅測定による間接法²⁾を併用した。

(6) その他

飼育は、東京都目黒区の林業試験場昆虫飼育室で行われたが、埼玉県寄居産の供試虫の場合は同浅川実験林内常温飼育室で、山口県見島産の場合は、京都市内の林業試験場関西支場昆虫飼育室で行われた。

自然日長の値は、理科年表(東京天文台編纂、1973)による可照時間に 0.75 時間を加えて 算出した。 これは、Beck (1968)が および岸野 (1969)が によるとともに、 筆者の観察事例によった。 観察では、晴天日の日没時以後、山かげや家かげが薄暗くなり、人家の点灯や自動車の点灯が始まるまでに、22 分から 23 分を経ていた。立地条件や季節によるちがいはあるかもしれないが、夜明け時の薄明時間も夕刻の薄暮時間とほぼ等しいと仮定すれば、 両者の合計は、1日で約45分 (0.75 時間)と推定することができる。 なお、マツカレハ幼虫の餌としてアカマツまたはクロマツの針葉を与えた場合、その発育状態に大きなちがいが認められていないかので、ここでは、餌と発育との関係については検討を加えていない。また、既往の実験例1080340410から推測して、本実験において設定された範囲の照度のちがいによって、マツカレハに対する日長効果が影響されることはほとんどないと思われたので、照度の強弱についても検討を省いた。

結 果

1. 日長時間と休眠率

マツカレハ幼虫の発育が、休眠型の経過をとるか否かは日長条件によって左右される1984)ので、その臨

界日長を知るための 飼育試験を行った。 飼育試験の 設定条件その他の概要は Table 1, 2 に示されている。これを産地別に検討すると次のようになる。

(1) 目黒 (東京都) 産マツカレハ

Fig. 1 には日長時間別の休眠率が示されている。 この図によると 16 時間日長 (明期 16 時間, 暗期 8 時間, 16 L と略記し, 以下これに準ずる) の区では生存虫のすべてが非休眠型であったが, 14 時間以下の日長区ではすべて休眠型であったことが示されている。

飼育を打ち切った時点 (10月31日) では、休眠型個体の大部分が6齢幼虫、一部が7齢であったが、一方、非休眠型個体は9月中に、すべてが蛹化あるいは羽化していた。

16L 区の中,7 齢期に営繭したものが3 頭あったが,これらは頭幅の大きさ,体色,幼虫期間からみて非休眠型と判定された。

以上の結果から,目黒産マツカレハの 25° C における休眠誘起のための臨界日長は,14L と 16L の間にあると考えられる。

(2) 村松 (茨城県) 産マツカレハ

Fig. 2 に示されているように、14.5L 区では全部が休眠型、16L 区では全部が非休眠型で、両者の中間にある 15L 区の休眠率は約 96%、15.5L 区のそれは約 17% であった。 この結果は、 村松産マツカレハの休眠率 50% の臨界日長が、25℃ の場合、15L と 15.5L の間にあることを示している。

日長が 16 時間であっても,温度条件を明期 25°C,暗期 15°C とした場合の休眠率は約 64% であって,明・暗とも 25°C のときの 16L,15.5L の両区よりも高くなっているが,これは暗期(夜間)の低温が非休眠型の出現を抑制したためと考えられる。また,自然日長区の休眠率が 100% であったことは,この供試虫のふ化時期が 4 月 5 日で, 若齢期の気温が,平均約 18°C,日最低平均約 14°C のように比較的低く,加えて日長時間も臨界点以下にあったためである。

(3) 見島 (山口県) 産マツカレハ

飼育開始後3か月を経た時点で、休眠型個体は大部分が6齢幼虫、一部7齢であったが、非休眠型は大部分がすでに蛹化しており、中には羽化を終えたものもあった。Fig.3には各区の休眠率が示されている。 この図によると、14L、14.5L, 15L の各区の休眠率はいずれも 100%, 15.5L区のそれは 7.1%である。

5 齢期から6 齢期にかけての死虫数は各区とも0 であったが、後述するように7 齢期以後、 $14\sim15$ Lの各区からそれぞれ5 頭ずつを15.5L(長日)区へ移す処理を行ったので、ここでは、 $14\sim15$ Lの各区の供試虫はいずれも25 頭となっている。

以上の結果から、 見島 産 マツカレハの休眠率が 50% となるための臨界日長は、25% の場合、15 L と 15.5 L の間にあるということができる。

(4) 山川 (鹿児島県) 産マツカレハ

Fig. 4 に示されているように、13L 区の休眠率が100%, 13.5L 区が約96%, 14L 区が93%, 14.5L 区が74%, 15L 区が17%であった。山川産の場合は、6 齢期以後に、はじめて非休眠型の外見的特徴をあらわす個体が比較的多く生じたが、これらは前述のように頭幅、幼虫期間等を併せて検討したうえ、休眠型か非休眠型かを判別した。

自然日長区では,若齢~中齢期の気温が大体 $20\sim25$ で、日長が $14.5\sim15$ 時間の範囲であったため,26 頭中 5 頭の非休眠型個体があらわれたが,これら 5 頭は全部 6 齢で営繭した。

Table 1. マ ツ カ レ ハ 日 長 効 果 試 験 設 計 概 要 The experimental skelton design for the photoperiodism of the pine caterpillar

	*				
産 地 Locality of stocks	飼育期間 Rearing period	温 Temperature	日 長 時 間 Daylength	照 度 Iluminance	備 考 Reference
目黒(東京都目黒区 クロマツ林) Meguro (Tokyo Metropolis, ca. 35°35′N, Jap. black pine forest)	18 Jul.~ 31 Oct., 1970	25°C 恒温 Constant 25°C	10L~16L (間隔 2 時間) (with interval of 2 hr.)	lux 200~400	採集個体の次世代個体群を供試。 10 L は10時間日長(明期10時間 暗期14時間)を示し,以下これに準する。 The next generation of the collected insects were used. 10 L=LD 10:14, 14 L=LD 14:10, 16 L=LD 16:8. Correspondingly to the following cases.
村松(茨城県那珂郡東海村 クロマツ林) Muramatsu (Ibaraki Pref., ca. 36°25′N, Jap. black pine for.)	5 Apr.~ 10 Sep., 1972	25°C 恒温 常温 Constant 25°C, Natural temp. 変 温 Changing temp.	14.5L~16L (間隔 0.5 時間) (with interval of 0.5 hr.) 「16」L, Natural daylength	200~400	採集個体より3世代後の個体群を供試。変温区は16間時日長、明期25℃、暗期15℃とし以下「16」Lと表示する。常温区は自然日長とし、対照として設定。 The 3rd generation after the collected insects were used. 「16」 L=LD 16:8, temp. changed at 25℃ in L, 15℃ in D. Correspondingly to the following cases. The condition of natural temperature and daylength was set for control.
見島(山口県萩市 アカマツ林) Mishima (Yamaguchi Pref., ca. 34°46′N, Jap. red pine for.)	1 Aug., 1976~ 30 Jun., 1977	25°C 恒温 Constant 25°C	14L~15.5L (間隔 0.5 時間) (with interval of 0.5 hr.)	6,000~10,000	採集個体の次世代個体群を供試 The next generation of the collected insects were used.
山川 (鹿児島県指宿郡 クロマツ林) Yamakawa (Kagoshima Pref., ca. 31°15′ N, Jap. black pine for.)	5 Jul.~ 10 Dec., 1972	25℃ 恒温 常温 Constant 25℃, Natural temp.	13L~15L (間隔 0.5 時間) (with interval of 0.5 hr.) Natural daylength	200~400	採集個体の次世代個体を供試。 常温は自然日長とし、対照として設定。 The next generation of the collected insects were used. The condition of natural temperature and daylength was set for control.

注) 飼育はいずれもふ化直後から開始。上記以外の地域で得た供試虫も、同様な条件下で使用した。

Notes) Rearing started just after hatching. Larvae collected in the other area were reared under those conditions.

Table 2. 産 地 別 日 長 効 果 The induction of diapause in some stocks of the pine caterpillar at various condition

莲 地 Locality of stocks	温 度 Temperature	日長時間 Daylength	供試虫数 No. of larvae	5 齢期における 生存虫数(生存率) No. of larvae survived to 5th inst. (%)	休眠型個体 (休眠率) No. of diapaused larvae(%)	非休眠型個体 No. of non-diapaused larvae	備 考 References		
目 黒	25 ° C	10 L	30	21 (70.0)	21 (100)	0	。休眠型,非休眠型の判別は主として5齢		
Meguro		12 L	30	27 (90.0)	27 (100)	0	期における外観的特徴により、発育経過を		
		14 L	30	28 (93.3)	28 (100)	0	照合して決定した。休眠率は5齢期生存虫		
		16 L	30	22 (73.0)	0(0)	22	に対する比率である。		
村 松	25 ° C	14.5 L	30	26 (86.7)	26 (100)	0	Distinction of the diapaused or not		
Muramatsu		15 L	30	28 (93.0)	27 (96.4)	1	was decided at 5th inst. Ratio of		
		15.5 L	30	30 (100)	5 (16.7)	25	diapaused incidence : diapaused larvae/		
		16 L	30	20 (66.7)	0(0)	20	survivals at 5th inst.		
	明25°C, 暗15°C L-25°C D-15°C	[16] L	30	22 (73,3)	14 (63,6)	8	。10 L, 16 L, 「16」 L 等の表示は Table 1 と同じ。		
	常 温 Nat. temp.	自然日長 Nat. dayle n gth	30	25 (83.3)	25 (100)	0	10 L, 16 L, $\lceil 16 \rfloor L$: Conventions as in Table 1.		
見 島	25°C	14 L	25	25 (100)	25 (100)	0			
Mishima		14.5 L	25	24 (96.0)	24 (100)	0			
		15 L	25	23 (92.0)	23 (100)	0			
ed*	A CARTILLE STATE OF THE STATE O	15.5 L	30	28 (93.3)	2 (7.1)	26			
TH III	25°C	13 L	31	29 (93.6)	29 (100)	0			
Yamakawa		13.5L	30	28 (93.3)	27 (96.4)	1			
		14 L	32	30 (93.8)	28 (93.3)	2			
	* Parameters and	14.5 L	30	27 (90.0)	20 (74.1)	7			
		15 L	30	24 (80.0)	4 (16.7)	20			
	常 温 Not town	自然日長	· 28	26 (92.9)	21 (80.0)	5			
	Nat. temp.	Nat. daylength							

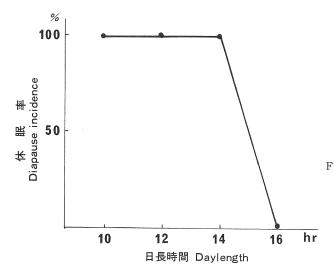
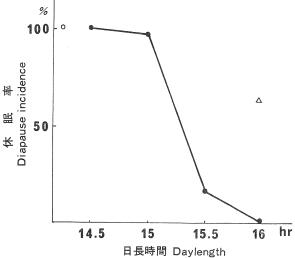


Fig. 1 目黒産マツカレハの休眠率と 日長時間との関係(25°C) Effect of daylength on the incidence of diapause in Meguro stock of *Dendrolimus* spectabilis (25°C).

Fig. 2 村松産マツカレハの休眠率と 日長時間との関係(25°C) Effect of daylength on the incidence of diapause in Muramatsu stock of *D. spectabilis* (25°C).

△は明期 25°C, 暗期 15°C; ○は常温自然日長; ふ化は 4 月 △: L 25°C, D 15°C; ○: Natural condition; Hatching: April.



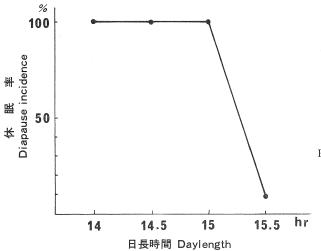


Fig. 3 見島産マツカレハの休眠率と 日長時間との関係 (25°C) Effect of daylength on the incidence of diapause in Mishima stock of *D. spectabilis* (25°C).

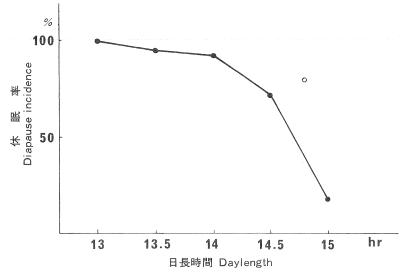


Fig. 4 山川産マツカレハの休眠率と日長時間との関係(25°C) Effect of daylength on the incidence of diapause in Yamakawa stock of *D. spectabilis* (25°C). ○は常温自然日長、ふ化は7月

O: Natural condition, Hatching: July.

したがって、山川産マツカレハの 25° C における休眠率 50% の臨界日長は、14.5L と 15L との間にあるといえる。

Fig. $1\sim4$ から,25°C の場合,マツカレハの休眠率が50% になるための臨界日長は,村松産および見島産では $15\sim15.5$ 時間の範囲に,山川産では $14.5\sim15$ 時間の範囲にあることが知られる。昆虫の臨界日長は緯度の変化に伴う 地理的変異を示し,北方産のものが一般に長い傾向がある 70 。 目黒産の50% の休眠率をあらわす臨界日長は,Fig. 1 によると $14\sim16$ 時間の範囲となるが,これは2 時間間隔の試験から得られた結果であって,その緯度が村松と見島の中間に位置することから目黒産の臨界日長もやはり $15\sim15.5$ 時間の範囲にあることが推定できる。以上から,山川産個体群の臨界日長は他の3地方産個体群よりも約30分短いということができる。100% 休眠するための日長時間の最大値は,村松産では $14.5\sim15$ 時間の範囲にあるが,山川産では $13\sim13.5$ 時間にあることになる。

2. 日長条件と発育経過

(1) 経過齢数と幼虫期間

Table 1 に掲げられている飼育試験のうち、25°C 恒温条件の場合の発育状況を、別に Table 3、4 として示した。すなわち、発育に好適と考えられる 25°C という温度であっても、短日条件においては、ふ化後 5 齢期を終えるまでに、60 数日以上を要している(Table 3)が、長日条件では営繭までに要する期間(幼虫期間)の平均が、44.9~103.5 日となっており、中には短い例で 44 日、長い例で 100 日以上の個体もあったが、多くの場合 70 日前後ないしはそれ以下となっている(Table 4)。 これは前述のように、日長条件によって休眠型、非休眠型にわかれるためである。同じ日長時間のなかに、休眠型と非休眠型があるのは、光周反応のあらわれかたに、個体群によって、あるいは同一個体群内にあっても個体によって差があるためと考えられる。

Table 3. 休眠型幼虫の経過期間(5齢まで) Duration to the end of 5th instar of the diapaused larvae from hatching

産 地 Locality of stocks	日長時間 Daylength	5 齢期終了までの平均日数 Average duration to the end of 5th instar from hatching (days)	備 考 Reference				
目 黒 Meguro	10 L 12 L 14 L	86.6± 9.9 (8) 78.3± 9.1 (8) 75.7± 5.1 (8)	10L, 12L等の表示は Table 1 と同じ。 10L, 12L, …: Conventions as in Table 1.				
村 松 Muramatsu	14.5 L 15 L	87.0± 9.0 (21) 82.3± 9.0 (23)	飼育温度は 25°C. Reared at 25°C.				
見 島 Mishima	14 L 14.5 L 15 L	68.4± 6.7 (30) 70.9± 5.3 (29) 73.1± 6.8 (28)	():虫数 No. of insects used.				
山 川 Yamakawa	13 L 13.5L 14 L 14.5L	64.3± 5.2 (26) 69.2± 6.3 (25) 72.4±12.4 (27) 66.2± 7.5 (18) 64.2±13.6 (4)					

Table 4. 非 休 眠 型 幼 虫 の 経 過 期 間 Larval development duration of the non-diapaused type

産 地 Locality of stocks	日長時間 Daylength	営繭齢期 Final instar	幼虫期間 Average of larval duration (days)	虫 数 No. of insects	備 考 References			
目 黒 Meguro	16 L	6 7	64.8± 6.5 76.3±11.1	9	虫数は営繭までにいたった 健全虫。			
村 松 Muramatsu	15.5L 16 L	5 6 5 6	44 49.9± 3.1 53.5± 2.5 50.8± 4.5	1 15 2 10	随至虫。 Diseased larvae wer excepted from the used larvae. No. of insects: pupated ones.			
見 島 Mishima	15.5 L	6 7 8	67.5± 4.2 76.9± 5.6 98.0± 6.2	4 17 5	14L, 15L 等の表示は Table 1 に同じ。 14L, 15L,…:Conven-			
山 川 Yamakawa	14 L 14.5L	7 6 7 8 6 7	83.0± 1.0 72.5± 9.5 96 103.5± 9.0 65.3±10.2 82.8±12.2 103	2 2 1 4 9 10	tions as in Table 1. 飼育温度は 25°C. Reared at 25°C.			

Table 5. 常温, 自然日長におけるマツカレハ幼虫の経過期間 Development duration of the pine caterpillar in natural condition

					1		
産 地 Locality of stocks	ふ 化 Hatching	虫 数 No. of larvae	越冬齡期 Overwintering instar	営繭齢期 Final instar	平均幼虫期間 Average duration of the larvae	休眠型,非休 眠型の別 Type	備 考 Reference
埼 玉 県 寄 居 Yorii (Saitama Pref., ca. 36°7′ N)	15~16/VIII '60	34	4	8	days 331.7	休 眠 型 Diapaused type	関東地方1年1世代の場合の越冬 世代
"	"	17	5	9	330.5	"	The overwintering generation
"	"	2	5	8	331.5	"	in Kanto District, univoltine.
千葉県四街道 Yotsukaido (Chiba Pref., ca. 35°42′ N)	28/IX~6/X '61	6	3	7	262.0	休 眠 型 Diapaused type	同上 1年2世代の場合の越冬世 代
"	"	5	4	7	258.4	"	Ditto, biovoltine.
鹿児島県山川 Yamakawa (Kagoshina Pref	5/VIII '72	11	7		(68.1)	休 眠 型 Diapaused type	
(Kagoshima Pref., ca. 31°15′ N)		,					():5齢期終了までの期間
"	"	2	8		(64.0)	"	(): Duration to the end of
"	"	5		6	57.6	非休眠型 Non-diapaused type	5th instar from hatching.
茨 城 県 村 松 Muramatsu (Ibaraki Pref., ca. 36°25′ N)	2/VIII '60	3		6	43.3	非休眠型 Non-diapaused type	関東地方1年2世代の場合の夏世 代 The summer generation in Kanto D., biovoltine.

注) 虫数は健全な状態で経過した個体数。飼育は、東京で実施。

次に、東京都下において、常温、自然日長の条件で飼育した場合は Table 5 の通りであった。Table 5 によって、 関東地方産のマツカレハの 周年経過をみると、1年1世代の場合の越冬齢期が、4,5 齢、営 繭齢期が8,9 齢であり、同じく1年2世代の場合は夏世代(非休眠型)は6 齢期で営繭し、越冬世代(休眠型)は、3,4 齢期で越冬し、7 齢期で営繭している。しかし、鹿児島県山川産の休眠型個体は、越冬世代となるものであるが、7~8 齢期で越冬しており、関東地方産の場合よりも越冬齢期の齢数が多い。常温飼育の場合の夏世代の経過は、関東産も山川産も、ともに6 齢期で営繭している。

なお、後に掲げられた Table 6 にみられるように、大部分が 15L 以下の日長であらわれる休眠型個体 が営繭するまでには、 25° C であっても 236° \sim 274日というように、 それぞれ 5 齢期終了までの期間の 3 倍

Table 6. 齢 期 別
Duration of the

産 地 Locality of stocks	温度・日長 Temp., Daylength		休眠型,非 休眠型の別 Type	営繭齢期 Final instar	虫 数 No. of larvae	l instar (days)	龄 2 (days)	期 3 (days)	目 4 (days)
目 黒 Meguro	25 °C 14	L	休 眠 型 Diapaused type		15	9.3±2.1	11.3±2.9	12.9±2.1	19.1±2.4
"	" 16	L	非休眠型 Non- diapaused type	6	9	9.0±2.2	10,3±2,4	8,8±2,8*	9.3±1.2*
見島 Mishima	25°C 14.	5 L	休 眠 型 Diapaused type	9	1	7	6	11	19
"	" "	,	"	10	3	6.3±0.5	8.7±1.2	11.7±0.5	16.0±2.2
"	<i>"</i>	,	"	11	2	6.0±0	8.0±1.0	10.0±1.0	17.5±2.5
"	" 15	L	"	9	1	. 6	11	14	19
"	" "	•	"	10	5	6.0±0	8.6±1.5	11.2±1.5	18.4±2.1
"	" 15.5	ΣL	非休眠型 Non- diapaused type	6	4	8.5±2.1	9.8±2.2	8.5±1.1	10.3±1.1*
"	" "	,	"	7	17	6.8±0.8	8.9±1.4	9.5±1.8	12.6±2.6*
寄 居 Yorii	常温,自然日長 Natural temp., Natural daylength		休 眠 型 Diapaused type	8	34	8.1±1.4	7.2±1.1	15.8±1.5	209.1±1.8
			"	9	17	7.8±1.0	6.6±0.6	11.1±1.9	17.8±2.1
			"	8	2	7.5±0.5	6.0±0	11.0±0	24.0±2.0

備考) 期間は、健全虫のそれぞれを平均値と標準偏差によって表示。

目黒産休眠型は6齢期まで飼育。

^{*} は同地産、休眠型同齢期との間にそれぞれ有意差 (5%) があることを示す。

寄居産は 15~16/VIII '60 ふ化。

以上を要し、いずれも 8 齢以上の齢期で営繭している。 一方、 大部分が 15.5L 以上であらわれる非休眠型個体は、 Table 4 にみられるように、 $5\sim8$ 齢期で営繭しており、中でも $6\sim7$ 齢期に営繭している例が多い。

(2) 幼虫の齢期間

Table 6 には、産地の異なるマツカレハ幼虫を、条件を変えて飼育した場合の幼虫各齢期間が掲げられている。

休眠型の各齢期間を,目黒産 25 で 恒温の場合についてみると, 1,2 齢期はともに平均 10 日前後で, 3 齢期以後が次第に長くなっており,同じく見島産 25 で の場合は, 3 齢期までの各齢期が 10 日前後または

幼 虫 期 問 larval stage

Dur	ation of in	stars					5 齢期終了 までの期間 Duration to	営繭までの (全幼虫) 期 間
5 (days)	6 (days)	7 (days)	8 (days)	9 (days)	10 (days)	11 (days)	the end of 5th instar from hatch- ing (days)	Larval duration (days)
23.0±3.1							75.7±5.1	
10.6±1.3*	16.8±3.2							64.8±6.5
25	33	47	42	46		The state of the s	68	236
24.3±0.9	31.0±0.8	39.3±2.6	29.7±0.9	40.3±8.7	39.7±10.7		60.7±3.7	247.0±22.8
26.0±2.1	34.0±1.0	38.0±2.0	33.0±2.0	31.0±2.0	37.0±2.0	33.5±2.5	67.5±4.5	274.0±2.0
33	42	42	25	25			83	217
29.2±3.7	36.6±5.1	37.5±6.6	35.2±6.2	35.8±2.9	30.4±6.2		73.4±5.0	246.4±20.9
13.0±1.9*	17.5±0.5*					mana mana mana mana mana mana mana mana		67.5±4.2
11.8±2.7*	9.1±1.3*	18.9±2.4*						76.9±5.6
18.3±1.9	18.3±2.1	20.5±2.2	34.6±5.5				258.0±2.9	331.7±5.5
200.6±3.9	18.5±2.1	16.5±2.1	20.0±2.4	31.7±5.0			244.0±3.1	330.5±5.2
197.5±0.5	23.0±0	28.0±0	34.5±2.5				246.0±2.0	331.5±4.5

References) Diseased larvae were excepted out of the used ones. Days were shown by the average value and standard deviation.

The diapaused larvae of Meguro stocks were reared till 6th inst.

*: There is significant difference (5% level) against the value of the same instar of diapaused larvae in the stock respectively.

Hatching of Yorii stock: 15∼16 Aug., 1960.

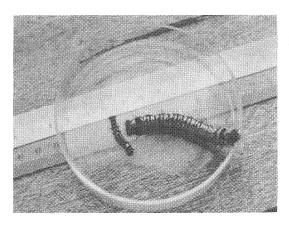


Photo. 1 休眠型幼虫と非休眠型幼虫 (山口県見島産)

A diapaused larva and a non-diapaused larva of Mishima (Yamaguchi Pref.)

小:休眠型 (7齢):大:非休眠型 (終齢),と もに同一卵塊からふ化し,25°C 恒温で約80日 問飼育された個体。

Smaller one: The diapaused, 7th instar; Larger one: The non-diapaused, final instar. Both hatched out of the same egg batch, reared at 25°C for ca. 80 days.

それ以下で、4齢期以後が次第に長くなっている。寄居産の常温飼育における8齢期営繭個体の大部分は 3齢期までが目黒産休眠型に似た経過をとり、同じく9齢期営繭個体では、4齢期までが見島産休眠型に 似た経過をたどった後、それぞれ、越冬にはいっている。

非休眠型の各齢期間は、終齢前齢期までは平均 10 日前後またはそれ以下、終齢期が約 2 週間またはそれ以上となっており、長日の影響が、3 齢期または 4 齢期以後の齢期間においてはっきりとあらわれている。

関東産個体の常温飼育では $4\sim5$ 齢期で越冬するが (Table 5), 4, 5 齢期になる時期は、平均気温 $15\sim20^{\circ}$ C の 10 月上・中旬であって、発育可能な温度条件であるにもかかわらず、脱皮することなく、やがて温度低下とともに、長期の越冬にはいってしまう。これは、自然日長が短日効果として働き、休眠が誘起されたことに起因する。同じく休眠型であっても、 25° C というような 比較的高い温度が与えられていると、緩慢な発育と活動がみられる (Table 6)。

全幼虫期間は,非休眠型では, 25° C 恒温下で, $2\sim3$ か月が普通であるが,Table 4 にみられるように 2 か月以下の場合もある。同じく 25° C であっても休眠型では 5 齢期終了までに $2\sim3$ か月を要し (Table 3),営繭までに 7 か月以上を要する (Table 6)。Table 3 における 見島産休眠型では, ふ化後 200 日を経ても,営繭したものは全くなく,齢数は $9\sim10$ 齢に達していたが,頭幅,体長,体色からみて,大部分が最終齢期にも達していない状態であった。

3. 齢期別日長感受性

幼虫の発育過程において、日長効果が鋭敏に作用する時期を知るために、齢期別に、短日条件から長日 条件へ移す処理、およびその逆の処理の飼育を行い、幼虫の反応を調べた。

供試虫は、1966年8月に茨城県那珂郡東海村村松で採集した個体の次世代を用いた。

飼育温度は,25[°]C 恒温,短日条件は 9 L,長日条件は 16 L,照明は 40 ワットの昼色蛍光灯による人工 照明とした。

異なる日長条件へ移された後の個体が休眠型の状態にあるか非休眠型の状態にあるかを判別する時期は、移動してから2回脱皮後すなわち、移動した齢期から数えて3齢期目としたが、2齢期に移動した個体および対照個体では判別の容易な5齢期(移動後4齢期目)になってから行い、4齢期まで長日条件におかれ5齢期に短い条件に移された個体は6齢期(移動後2齢期目)に判別を行った。

Table 7. マッカハレ幼虫における齢期別日長効果 Effect of photoperiods at different instar in the pine caterpillar

(25°C)

処 理 別 Treatment	ふ 化 Hatching	虫 数 No. of larvae	休 眠 型 Diapaused type	非休眠型 Non-diapaused type	不 明 Indistinct	備 考 References
S	2/ XI '66	13	84.6 *	%	15.4	
$S_1 \rightarrow L$	1/ XI '66	13	0*	84.6	15.4	大部分が6齢で蛹化。 Most pupated at 6th inst.
$S_2 \rightarrow L$	"	14	64.3	14.2	21.4	4 齢期までは93%が休眠型の齢期間で経過。 93% of larvae seemed to be diapaused by the
$S_3 \rightarrow L$	4/ XI '66	38	71.1	21.1	7.9	time of 4th inst.
$S_4 \rightarrow L$	8/ XI '66	13	100.0	0	0	
L	2/ XI '66	13	0*	92.3	7.1	非休眠型はすべて蛹化。 All of non-diapaused ones pupated.
$L_1 \to \text{ S}$	1/ XI '66	13	92.3*	0	7.7	
$L_2 \rightarrow S$	"	16	39.5*	56.3	6.3	4 齢期までは75%が非休眠型の齢期間および体色。 75% of larvae seemed to be non-diapaused by
$L_3 \rightarrow S$	4/ XI '66	40	0	100.0	0	the time of 4th inst.
$L_4 \rightarrow S$	8/ XI '66	52	0	88.5	11.5	非休眠型はすべて蛹化。 All of non-diapaused ones pupated.

注) 虫数は供試虫のうち健全虫数。

^{*} は5齢期に,他は6齢期に判別。L:長日,S:短日, $S_1 \rightarrow L:1$ 齢まで短日,2齢以後長日,以下これに準ずる。

Notes) Diseased larvae were excepted.

^{*:} Distincted at 5th inst., others at 6th inst.. L: Constant longday, S: Contant shortday, $S_1 \rightarrow L$: Under S by 1st inst., Under L after 2nd inst. Correspondingly to the following cases.

結果は Table 7 に掲げられている。この表において、 $S_1 \rightarrow L$ の記号は、供試虫が1 齢期間を短日(S)条件に、2 齢期に入った最初の日以後を長日 (L)条件におかれたことを意味し、他もこれに準じて表示されている。不明欄には、判定齢期に達しないうちに死亡したもの、および判定齢期にあっても体色や紋様がはっきりとしなかったものが含まれている。

Table 7 によると、非休眠型0%の場合は、S, $S_4 \rightarrow L$, $L_1 \rightarrow S$ のようにいずれも2 齢期には短日条件におかれており、休眠型0%の場合は、 $S_1 \rightarrow L$, L, $L_3 \rightarrow S$, $L_4 \rightarrow S$ のように全部2 齢期には長日条件におかれている。また、2 齢期まで短日条件で3 齢期以後長日にしたものは5 齢期になっても60% 以上が休眠型の状態であって、3 齢期以後の長日の影響があらわれる割合が少なく、逆に、2 齢期まで長日条件で3 齢期以後短日にしたものは5 齢期になっても55% 以上が非休眠型の状態を持続している。一方、2 齢期に短日から長日へ変えた場合には、4 齢期になると大部分が長日の影響によって、齢期間が短くなり、体色も明るさを増してくる。5 齢期に移動した個体のうち、4 齢期まで長日条件下にあった個体は、長日の影響を強く持続しているように観察され、その大部分が6 齢期に営繭蛹化し、その経過は全幼虫期間を長日条件下におかれたものとほぼ同様となっている。

Table 7 から、次のように要約することができる。すなわち、日長の影響は、1 齢期にはほとんど作用しないか、たとえ作用してもその効力ははなはだ弱く、一方、2 齢期に受けた影響は以後3回脱皮した後にも強く残る、4 齢期に短日から長日へ移行した場合は、長日から短日への移行よりも、移行後の影響をうけやすい。また、齢期が進んでからの日長条件の変化は、若齢期(2,3 齢期)における場合よりも、変化後の日長に影響されにくいようである。

4. 頭幅の大きさ

マツカレハ幼虫に対する日長効果は、発育速度や経過齢数に影響を与えているほか、虫体の生長にも影響する。ここでは、鱗翅目昆虫等の幼虫の大きさの指標として一般に使われている頭幅について、その生長と日長条件との関係を検討した。

供試虫採集地は千葉県四街道町, 採集時期は 1961 年 8 月である。 測定頭殼は採集個体の次世代幼虫を 25° C, 長日 (18 時間日長) 条件で飼育した幼虫, および, さらにその次世代を 25° C, 短日 (12 時間以下 の日長) 条件で飼育した幼虫から得た。 測定頭殼数は各齢 $11\sim49$ の範囲であったが, 短日条件の $6\sim8$ 齢期では,健全虫が少なかったために,測定数が少なくなっている。 測定平均値の標準偏差は $0.02\sim0.21$ の範囲内であった。

測定結果は Fig. 5 に示したが、同図には、対照として、常温自然日長条件で飼育された幼虫(埼玉県寄居産、 $1960\sim1961$ 越冬世代、9 齢期営繭個体 17 頭)の頭幅測定値も併せて記した。

Fig. 5 によると、25°C、長日飼育個体(非休眠型)の頭幅は、同じく 25°C ではあるが短日条件で飼育された個体および常温自然日長下の個体(ともに休眠型)にくらべて、4 齢期以後、顕著に大きさを増していることがわかる。しかし、非休眠型の最終齢期である6 齢期の頭幅と、休眠型の最終齢期である9 齢期の頭幅とは、ほぼ同じくらい(約6 mm)になっていた。休眠型と非休眠型の頭幅測定値は、3 齢期までは大きな差がないが、4 齢期以後において、その間に有意差を生ずるようになる30。

Fig. 6 には、Fig. 5 と同じ試料から算出した生長率が掲げられている。非休眠型の平均生長率は常に 30%以上であるのにくらべて、休眠型では概して低く、とくに、休眠が深い状態から離脱するまでの間の 生長がはなはだしく緩慢であることが示されている。 また、Fig. 6 では、自然状態における休眠型幼虫

の5齢期から6齢期にかけての生長率が上昇しているが、 25° C 恒温下の休眠型では、 $6\sim7$ 齢期の生長率がやや上昇を示し、急激な上昇は7齢期から8齢期にかけてみられている。これは、前者の休眠消去は中間齢期に行われているが、 25° C 恒温という比較的高温条件下の休眠幼虫は、休眠状態が必要な深さに達するまでに、経過する齢数をより多く要し、常温の場合にくらべてさらに進んだ齢期に休眠消去が行われることを示している。

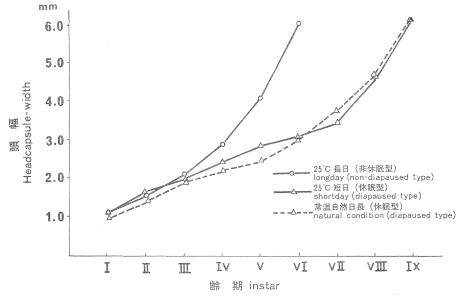


Fig. 5 幼 虫 頭 幅 測 定 値 Headcapsule-width of larvae of *D. spectabilis*.

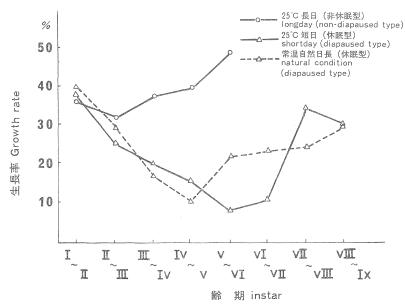


Fig. 6 幼 虫 頭 幅 生 長 率 Growth rate of headcapsule-width

5. 休眠消去と日長

関東地方では、8月以降になると、日長は14時間前後またはそれ以下に短縮し、気温も次第に下がるので、7月下旬以後にふ化した幼虫のほとんど全部が休眠型になって越冬する。

そのような状態にある野外の休眠型幼虫を採集し、室内常温、長日条件で飼育した結果が、Table 8 に示されている。この場合、休眠型の個体は、やがて摂食を行わなくなり、越冬状態にはいる。しかし、半数以上の個体は、温度が低下してはいるものの、長日条件に加えて、日中の気温がその活動を可能にさせるために、僅かずつながら摂食および排糞を行い、体色も非休眠型の様相を呈するようになった。

しかし、休眠が消去されたと思われる個体でも、11 月中旬以降には低温のために活動が不活発になる。 とくに脱皮前後には、低温が生理的に支障をきたすものらしく、脱皮不完全の状態で死亡する個体が多く なる。この現象は、秋季以降でも、温度が発育限界以上の場合は長日効果が働き、休眠を消去させ得るこ とを示している。非休眠型の個体が、長期の低温に耐えることが難しいことも Table 8 から知り得る。 ただし Table 8 中の3月下旬まで生存した非休眠型6頭は、低温の影響で、発育が極めて緩慢になり、 たまたま脱皮時がその障害となるほどの低温時にあわなかったためか、あるいは再び生理的に休眠型への 移行が生じたために、生存し得たものと考えられる。

次に、11 月以降,毎月 20 日前後の時期に野外から 休眠型幼虫(越冬直前ないし越冬後期の幼虫)を採集し、25°C、自然日長の条件に置いた場合の経過を Fig. 7 に示した。この場合は、自然日長が休眠回避の臨界値以下すなわち短日条件であるにもかかわらず、冬 を 越 して時間を経たものほど早く温度に反応して、摂食活動を開始し、脱皮までの期間も短かった。これは、マツカレハにおいても、ノシメコクガ $Plodia\ interpunctella{}^{6}$)などの場合と同じように、ある範囲の低温に、ある期間接することが、休眠状態の完了を早めることを示唆している。

Table 9 は,25°C,短日条件で6 齢期までを過ごした休眠型幼虫を,7 齢期以後長日条件(15.5L)下に移した実験の結果である。長日に移された時の齢期間は,短日におかれたままのものと変らないが,そ

Table 8. 常温下における休眠型中齢幼虫に対する長日の影響 Effects of longday to the middle stage diapaused larvae under natural condition in autumn and winter

産地	試験 記 Before ti	足定時 reatme nt	処理後の 日 長	休 即 No. of	是型個 the dia	体数 paused	非休眠型個体数 No. of the non-diapaused			
Locality of stocks	供 試 虫 Larvae	日長・温度 Daylength, Temp.	Daylength in treatment	生 Sur- vived	死 Died	計 Total (%)	生 Sur- vived	死 Died	計 Total (%)	
茨城県村松 Muramatsu (Ibaraki Pref.)	$3\sim4$ inst.	ca. 13.5L ca. 20°C	16 L	23	3	26(31.7)	6	50	56(68.3)	

備考) 長日処理開始 1967年9月12日。

休眠, 非休眠の判定は11月1日~2月10日。

生死は3月25日までの数,死因の多くは脱皮不完全。

References) On set: 12, Sept., 1967.

Distinction of the diapaused or not was done on 1, Dec.~10, Feb.

No. of died ones was accumulated by 25, Mar. Most of death occurred at the time of molting. 注) 飼育室の室温は外気よりやや高く 1 月でも平均気温は 5°C 前後であった。

Note) The averaged temperature was about 5°C in the rearing room in Jan.

Table 9. 25℃ における休眠型高齢幼虫に対する長日の影響 Effects of longday to the late stage diapaused larvae in 25°C

産 地	6齢期までの 日 長 時 間	7齢期後の 日長時間			間 平 : ged duration)	備考	
Locality of stocks	Daylength by 6th inst.	Daylength after 7th inst.	7 龄 7th inst.	8 齢 8th inst.	9 龄 9th inst.	10 齢 10th inst.	11 龄 11 th inst.	References
山口県見島 Mishima (Yamaguchi P r ef.)	14 L	14 L	33.7±10.8 (25)	40.1±7.9 (24)	42.5±10.3 (19)	40.3±8.2 (14)	43 (1)	10 齢営繭 (1), 11 齢営繭 (1), 幼虫 (22) Cocooned at 10th inst. (1), at 11th inst. (1), Larvae (22).
"	14.5 L	14.5L	36.1±5.1 (24)	37.7±5.6 (24)	36.5±11.3 (23)	44.4±8.2 (17)		9 齢営繭 (1), 10 齢営繭 (2), 幼虫 (21) Cocooned at 9th inst. (1), at 10th inst. (2), Larvae (21).
"	15 L	15 L	40.4±10.0 (21)	40.3±8.0 (21)	37.8±8.1 (19)	30.4±5.9 (10)		9 齢営繭 (1), 10 齢営繭 (2), 幼虫 (18) Cocooned at 9th inst. (1), at 10th inst. (2), Larvae (18).
"	14 L	15.5L	33.8±7.2 (4)	15.5±1.1 (4)	28.3±1.5 (4)			9齢営繭 (4) Cocooned at 9th inst. (4).
"	"	"	35 (1)	17 (1)	11 (1)	25 (1)		10 齢営繭(1) Cocooned at 10th inst. (1).
"	14.5 L	"	37.6±3.8 (5)	17.6±2.1 (5)	14.4±1.7 (5)	28.6±2.9 (5)		10 齢営繭 (5) Cocooned at 10th inst. (5).
"	15 L	"	39 (1)	15 (1)	24 (1)			9齢営繭(1) Cocooned at 9th inst. (1).
"	"	"	39.0±2.1 (4)	21.0±6.2 (4)	11.8±1.5 (4)	26.3±1.9 (4)		10 齢営繭(4) Cocooned at 10th inst. (4).

注) () は虫数, ふ化日 1/VIII '76, 15.5L への移動は 16/XI '76 以降 7 齢期初日。 25/IV '77 までの結果。

Notes) (): No. of insects. Hatching: 1 Aug., 1976. Shift to longday (15.5 L) was performed on the first day of 7th instar after 16 Nov., 1976. The results by 25 Apr., 1977, were shown.

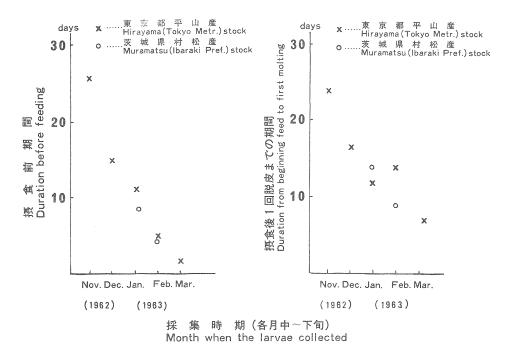


Fig. 7 休眠消去のための加温効果 (25°C, 自然日長) Effect of temperature (25°C) for breaking diapause of the overwintering larvae. (The larvae were collected in middle-late of each month).

の後の齢期間は継続して短日区にあるものよりも顕著に短くなるとともに体色が非休眠型の様相になり、摂食旺盛、体形長大となる。これは、長日に移されたことにより、休眠消去が促進されたことを示している。なお、この場合の臨界日長は、15L と 15.5L の間にあるので、当初 15L 区にあった休眠型個体は、日長が 30 分延長したことによって、休眠消去の刺激をうけたわけである。

以上の実験から、温度条件が最低発育限界以上にあるときには臨界値以上の日長により休眠消去が促進されること、および日長が臨界値以下であっても、野外の越冬後の幼虫は、その休眠が消去されやすくなっていることがわかる。

考察および論議

1. 休眠誘起のための臨界日長

マツカレハ幼虫において、温度が 25° C のときに、50% の個体の休眠を誘起する臨界日長は、Fig. 2、3 にみられるように、茨城県村松 (ca. $36^{\circ}25'$ N) 産および山口県見島 (ca. $34^{\circ}46'$ N) 産の個体群では、 $15\sim$ 15.5 時間の範囲にあり、この臨界値より大きい日長条件におかれた場合は、大部分が非休眠型となって、発育が促進される。同じ 15.5 時間の休眠率は、村松産が見島産よりも高くなっている。一方、Fig. 4 によると、鹿児島県山川 (ca. $31^{\circ}15'$ N) 産の場合では、休眠率 50% が得られるための臨界日長が、 $14.5\sim$ 15 時間の範囲にあり、村松や 見島よりも、その上限と下限の値が それぞれ 30 分少な くなっている。

Danilevskii (1961)が7, ナシケンモン Acronycta rumicis およびョトウガ Barathra brassicae について示しているような,一般に北方産個体群の臨界日長が南方産のものよりも長いという傾向は,わが国においても,ニカメイガ Chilo suppressalis¹³⁾ やョトウガ²⁹⁾ でみとめられており,マツカレハについても小久保・萩原 (1973) が示唆している²¹⁾。

ここに示された休眠率と日長時間との関係は、マツカレハの光周性に地理的変異があることの証左であり、北方産の臨界値が南方産よりも大きいという傾向はマツカレハについても存在するといい得る。

すでに述べたような理由から、目黒産マツカレハの臨界値も 15~15.5 時間と推定され、また、松本・木下(1959,1960) $^{30/31}$ により 1 年 2 世代の発生が確認されている姫路(ca. $34^\circ50'$ N)産の場合も、その臨界日長は 15 時間前後にあると推定される 420 ので、関東、関西両地方産のマツカレハと、鹿児島県産のマツカレハとでは、休眠率が 50% となる臨界日長に約 30 分の違いがあるといえそうである。

次に Fig. 2~4 から、休眠率が 100% になるための日長の最大値についてみると、 村松産では 14.5~15 時間、見島産では 15~15.5 時間、山川産では 13~13.5 時間の範囲内にあることになる。すなわち、山川産のマツカレハ個体群では、それより北に位置する村松や見島の個体群にくらべて、短い日長で非休眠型が出現している。見島産の値の上・下限は村松産よりも小さいかまたは等しいはずであるが、Fig. 2,3ではその点が逆になっている。 これは、見島産マツカレハの個体群ではその変異が少なく、休眠率 100% および 50% の臨界値がいずれも、15 時間と 15.5 時間の日長の範囲内に含まれるものと考えられること、および 村松産における 15 時間日長条件では 非休眠型が 1 頭あらわれたのみであったことなどを考え併せると、村松、見島両地産での休眠率が 100% の時の日長時間最大値は、 両者とも 15 時間付近にあると考えるのが妥当であるう。

村松産の供試虫は、非休眠型 3世代目であった。 $2\sim3$ 代を実験室にて飼育されたョトウガの光周反応の性質が完全に保たれるという実験結果 $^{28)}$ や、鱗翅目昆虫では地方品種の光周反応が遺伝的に安定しているという 1 Danilevskii (1961) の総説"に従えば、非休眠型 3世代目であるために臨界日長の値がかわることはないという論はマツカレハにもあてはまると思われる。

日塔・小久保(1960)は 840 ,愛知県産マツカレハを 20 C、 25 Cで、また、小久保・萩原(1973)は 210 茨城県産および福岡県産を 20 Cで、いずれも集団で飼育して、 14 時間日長における非休眠型の出現をみているが、 5 Fig. 12 4 に掲げられている飼育実験では、山川産以外には、 14 時間以下の日長条件での非休眠型出現はみられなかった。これらの事例はマツカレハの休眠には、日長のほかに温度や生息密度が関与しているという推定を容易にする。ちなみに、 5 Fig. 2 では、夜間の低温が休眠率を高めることを実際に示している。また、 12 1 シメコクガでは、高温(20 C)で生息密度が高い場合には休眠する個体を生ずる 80 というような、マツカレハの場合とは逆と考えられる事例も報告されている。

東北地方など、本州北部産の個体群の臨界日長は、小久保・萩原(1973)が各地のマツカレハを12~15時間の日長下で飼育した例²¹⁾からみても、村松産より長いと考えられる。

以上を要約すると、マツカレハは長日型の昆虫であって、本州から九州にいたる南北にわたる地域のほぼ中央部を占める北緯 35° 付近に産する個体群における休眠率 50% の臨界日長は、15~15.5 時間の範囲にあり、北緯 31° 前後の南九州地方産では同じく、14.5~15 時間の範囲にあることが推定される。また、100% 休眠する日長の最大値は、本州中部産では、15時間前後、南九州産では、13.5 時間前後にあるものと思われる。

2. 発育におよぼす日長の影響

長日型の昆虫は,長日効果によって休眠の回避がひきおこされるばかりでなく,発育が促進されるのが普通であり、 Bell (1976) によるとノシメコクガについても同じ傾向がみられている。 マツカレハにおいても同様で,その経過齢数は,非休眠型では 6 齢が普通であるがい,休眠型では 25℃という比較的高い温度が恒常的に与えられていても 9 齢以上の場合が多い(Table 6, Fig. 5)。 Table 4 では,非休眠型の中にも,7,8 齢で営繭するものがあることが示されているが,その幼虫期間は,同じ温度条件であっても,休眠型の 1/2 またはそれ以下というように,なはなだしく短い。なお,常温の場合は,越冬世代(休眠型)は $7\sim9$ 齢,夏世代(非休眠型)は 6 齢経過が普通で,幼虫期間も前者が 300 日前後またはそれ以上,後者は $2\sim3$ か月またはそれ以下である304)。

経過齢数についてみると、休眠型、非休眠型ともに、南方産のものほど大きい数値のものがあらわれやすい傾向があり (Table 4;山田ら、1975⁴¹⁾)、この点にも臨界日長の場合と同じく地理的変異があらわれていると考えられる。ただし、関東産個体の長日条件下の継代飼育の場合、5 齢経過で営繭する個体があらわれた例が Table 4 の他 814 にもあるが、南方産の個体ではこのような5 齢経過があらわれるか否かについて、まだ確かめられてはいない。

各齢期間の数値をみると、休眠型と非休眠型との間で、1齢および2齢期では、ともに有意差(5%水準)がないが、3齢または4齢期以後になると休眠型の方が著しく大きくなり、顕著な差を示すようになる(Table 6)。そして、非休眠型では、最終齢期間がやや長いほかは、各齢期を $1\sim2$ 週間で終えるが、休眠型では3齢または4齢期以後の齢期間が、25 であってもはなはだしく長くなり、休眠が消去されるまでは齢期間が短縮する傾向があらわれない(Table 6)。休眠が消去されない間の行動は、適温にあっても緩慢であり、毎日の摂食量や排糞量も少ない。

以上のように、長日条件では、マツカレハ幼虫は、その大部分が非休眠型となり、経過齢数は多くの場合 6 齢であって、ときに7~8 齢を経過する場合があっても、幼虫期間は休眠型にくらべて著しく短縮される。 これは、長日条件により、発育がはなはだしく促進されることを示している。 逆に、 短日条件では、発育に好適と考えられる温度下におかれてもその発育は遅延され、幼虫期間も著しく延長される。

3. 日長条件と頭幅の生長

長日効果によるマツカレハ幼虫の休眠回避は,頭幅の生長のうえでも,その増大を促進させるという形であらわれている。 Fig. 5 においては,4 齢期以後の頭幅の測定値を,休眠型と非休眠型で比較した場合,後者が有意(5 %水準)に大きくなっていることを示している。山田ら(1975)が述べているように 410 ,休眠型と非休眠型の間で,両者の齢期間において,1,2 齢期では有意差がなく,3 齢期以後にはじめて有意差(後者の期間が小)が生ずる場合,頭幅においては4 齢期以後に有意差(後者の頭幅が大)がみとめられる現象は,長日効果による発育の促進が,齢期間の短縮とともに,頭幅の増大という形であらわれていることを示すものである。

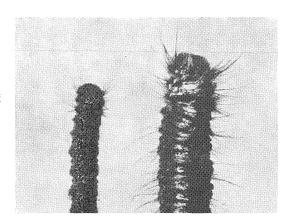
次に頭幅の生長率についてみると、 Fig. 6 から知られるように、 25° C 恒温におかれている休眠型の個体では若齢期から次第に低下していた生長率が、7齢から8齢になる時点以後、すなわち、齢数が進んだ段階ではじめて30%前後にまで急激に上昇している。 これは、木村・五十嵐(1966)が述べている、 暖地である高知産マツカレハの進んだ齢期での越冬例 16 と同じように、わずかずつの摂食をつづけながら休

Photo. 2 6 齢幼虫頭部の比較 Two larvae of 6th instar.

左:休眠型, 頭幅約 2.8 mm, 右:非休眠型, 頭幅約 5.0 mm.

Left: Diapaused type, headcapsule width ca. 2.8 mm.

Right: Non-diapaused type, headcapsulewidth ca. 5.0 mm.



眠型の発育で齢を重ねてきた幼虫が,ようやくその休眠が消去された状態にいたって急激な生長を示した場合と同様に考えることができる。同じ休眠型であっても,常温下におかれた場合の例を Fig.~6 でみると,5 齢から6 齢になる時点で20% 以上に上昇している。この時の5 齢幼虫は,自然状態における 低温条件が作用しているために,200 日以上という長い齢期間をほとんど不活動の越冬状態で経過しており,その後に休眠が打破されたことが,この図のような傾向を示したものと思われる。

4. 休眠のあらわれかた

リンゴハダニ Metatetranychus ulmi やカイコ Bombyx mori では、卵の休眠、非休眠が前世代の日長 条件によって決定され27)82)、トドマツオオアブラ Cinara todocola では、長日条件が次世代の有翅型や有 性虫の出現に関係する⁴⁴⁾など、日長に対する反応は昆虫の種類によって、それぞれ異なっている。マツカ レハの場合は、幼虫期に日長を感受することによって、感受した幼虫自体の発育経過が、休眠型、非休眠 型のいずれかに決定される。すなわち、マツカレハの休眠は、深谷(1959)に従えば発育過程における特 定の環境条件に応じて開発される随時的休眠 (facultative diapause) に当たる9)。また,ニカメイガ*8)18) やノシメコクガ⁶⁾⁸⁸⁾ は,同じように随時的な休眠性を有する鱗翅目昆虫であるが,これらはいずれもその 休眠が、幼虫末期の齢期間が延長するという形であらわれる。マツカレハにおいては幼虫の中間齢期に休 眠にはいり、しかもその齢期が必ずしも一定しないという形で休眠が行われている点が非常に特徴的であ る。しかも、休眠が誘起された個体でも、発育可能な温度が与えられれば、不活発な摂食活動と緩慢な発 育を長期にわたって継続するのである。もちろん,発育に不適当な低温下におかれると,不活動状態を持 続する。自然状態における不活動状態の持続期間は,Table 6 の寄居(埼玉県)産の場合(4 齢期または 5 齢期)でみられるように秋季から翌春までの200日以上におよぶ。このとき、幼虫は休眠状態でなけれ ば生存できない。マツカレハはこのような休眠のかたちをとることによって,冬季の低温と絶食に耐え, 翌年の繁殖時期までの時間を調節している。そして、このような休眠が必要か否かを、若齢幼虫期に日長 条件を感受することによって決定している。すなわち、マツカレハは、日長による前兆刺激を受けてその 後の季節の推移に対応した生活型を選んでいるということができる。

なお、マツカレハのふ化 15)、摂食 85)、羽化 15 が、それぞれ、早朝、夜間、夕刻に多くみられる現象は、日周期との関連よりも、その時点における直接刺激としての温湿度や明暗が関与しているものと考えられる 18 1 19 2 19 0.

5. 日長感受齡期

モンシロチョウ Pieries rapae crucivora では、幼虫の特定の齢期において日長に対する感 受性 を示す $^{28)}$ が、ヨーロッパマツカレハ D. pini では幼虫全期にわたって感受性があるという 70 。わが国のマツカレハにおいては、Table 7、9 から推定すると、その感受性には強弱があるが、少なくとも、 $2\sim7$ 齢の各齢期に感受性が備わっているものと考えられる。Table 7 において、5 齢期に日長条件を変更したものは反応を示していないように表示されているが、これは変更後の観察期間が短く、期間中に明確な反応があらわれなかったためで、Table 9 からうかがわれるように、高齢期にあっても日長を感受することができると考えるほうが妥当である。Table 7 から、1 齢期における感受性の存在をよみとることはできないが、1 齢期には感受性が存在しないか、または存在しても、2 齢期以後の条件によって容易に消去される程度に弱いものと考えられる。

Table 7 によると、2 齢期を短日条件におかれた場合は、100%の休眠率または高率の休眠型個体の出現がみられ、非休眠型の率は甚だ低くなっている。逆に2 齢期を長日条件におかれた場合は、100%の非休眠率または高率の非休眠型の出現がみられている。日長条件を変えてから、どの時点で判別するかによって、それぞれの型の出現割合も異なると思われるが、条件変更後2~3 回脱皮した時点における変更後の影響を Table 7 からみると、2 齢期における日長条件の効果が他にくらべて最も強く影響しているということができる。マツカレハの卵期と蛹期における日長感受性はしらべられていないが、筆者の飼育経験によれば、休眠の誘起や回避あるいは発育の遅速に対しての卵期および蛹期における日長効果の存在は考えられない。ニカメイガでも卵期の日長や温度は、休眠に影響していない177とされている。

6. 休眠消去の条件

(1) 日長条件

短日で温度 25°C の条件におかれたままの休眠型幼虫でも、Fig. 5,6 から知られるように、やがては休眠状態から離脱してゆく。 ただし、 この場合には、 その幼虫の蛹化がはじまるまでの期間は、25°C という比較的高い温度が与えられていても、 ふ化後少なくとも 200 日 または それ以上という 長時間を要する (Table 6)。 Table 3 の見島産休眠型の場合では、 ふ化後 9 か月を経ても、 営繭したものは全体の半数にも達していなかった。

Table 9 には、 25° C、短日条件で飼育された休眠型幼虫を、長日条件に移した事例が掲げられているが、ここで齢期間が急に短くなっている 8 齢期には、大部分がその背面に白色鱗毛帯を生じ、外観的にも休眠状態から離脱したことを示していた。短日条件にそのままおかれた場合は、Table 6、9 に示されているように、休眠型の 6 齢期以降に 30 日以上の長い齢期間がなお続いている。これは 6 齢期以降に休眠が頂点(termination)に達する時期があることを推測させる。ノシメコクガでは長日条件が休眠の termination への到達を促進する 6 が、Table 9 によると、マツカレハの場合も同じように長日が休眠の完了を早めていることが考えられる。同時に Table 9 からは、高齢期の幼虫も日長を感受していることをうかがい知ることができる。

若齢期の2齢幼虫が敏感に日長を感受することがすでに知られ、また、7齢期以後の高齢期においても 長日が休眠消去を早めることが知られた。さらに Table 8 の供試虫では、それが自然状態にあっては、4齢期または5齢期で越冬するものであるが、このような中間齢期の休眠型幼虫にも、長日条件におかれることにより、しかも、温度が次第に低下するという条件にありながら、半数以上の個体に休眠の消去が みられている。これは、中齢期幼虫に対しても、長日がその休眠消去を促進させることを示している。 これらの事例は、マツカレハの休眠消去のためには、長日条件が有効に作用することをものがたっている。

(2) 温度条件

低温による単なる不活動状態にある昆虫ならば、加温によって直ちに正常な活動を開始するのであるが、不活動でしかも休眠状態にあるものは、低温では生長が抑制されるのが普通で、たとえ温度が与えられても、休眠の消去(休眠中の生理的条件の変化)がなければ、その発育はきわめて緩慢である。Fig. 7は、越冬後のマツカレハ幼虫が、越冬前のものにくらべて、加温により正常な活動に戻る時間が短いことを示している。これは、越冬を終えたものは、休眠が消去されていたか、消去されやすい状態にあったことを示している。

日本本土の夏の中頃から翌春までの日長時間は、マツカレハの臨界日長以下であるから、越冬幼虫には日長効果が作用しているとは考えられないので、越冬後の休眠消去の原因には、自然界の気候の推移からみて、低温接触の影響が考えられる。しかし、秋季に、 $4\sim5$ 齢の休眠型幼虫を、 0° C および 5° C の低温に、 $5\sim35$ 日間接触させた実験では、休眠消去の効果が全くみられなかったので $^{\circ}$ 0、休眠消去のためには、接触する時間をさらに長くするか、または、接触させる温度を変えて処理することが必要と考えられる。自然温度から推測すると、 5° C よりも高いある範囲の温度に一定時間以上接触させることが休眠消去に役立つように思われる。野外において、休眠状態で越冬した幼虫が春には休眠状態から離脱できるという経過からみても、ある範囲の低温条件におかれることが幼虫の休眠完了ないしは消去を促しているという推定は可能である。

7. 生活環における光周性の意義

すでに述べられてきたように、マツカレハが非休眠型の経過をたどるためには、発育可能な温度条件の もとで、臨界日長以上の長日条件におかれることが必要である。

マツカレハは、日本および東部アジアに分布しているが¹⁵、日本列島は南北に長いので、地域によって日長条件や温度条件が異なっている。ここで判明した発育経過の地理的変異は、マツカレハが自然環境に対して、その生活様式を適応させていることのあらわれであると考えられる。すなわち、南方の温暖な地域にあっては、1年の間にマツカレハの2世代経過のために必要な温量が十分に供給されるので、夏世代は休眠することなく、多くの昆虫にみられる積算温度の法則によって発育するが、これは、2齢期以後の若齢幼虫期の日長が、臨界値以上であることにより、非休眠型の発育経過をとることが決定された結果の現象である。秋以降の幼虫は、年内にその世代を経過するための温量が足りないことを日長により予知し、休眠型になることによって発育を調節するとともに冬季の低温と絶食に耐えるように体質を調節する。この越冬世代の休眠は、冬季の苛酷条件に対する耐性を獲得するとともに、つづいて訪れる春から夏の季節にかけて、多くの個体が同じ条件で発育することによって、成虫の出現の時期を揃えるためにも役立っている。一方、北方の地域では、夏の高温期間が比較的短く、年間の温量が2世代経過のためには不十分であるために、越冬世代の羽化が夏至の時期よりも大幅に遅れ、次世代の幼虫は臨界値以下の日長を感知して休眠型となって、1年1世代の経過をとるのである。この場合、ときに非休眠型の経過をとる個体があらわれても気候条件に適応できないために代をかさねることができないものと考えられる。しかし、日長条件によって休眠を回避する生理的性質は北方産のものにも消えることなく存在している。さら

産 地 Locality	緯 度 (近似値) Latitude (appr.)	臨界日長範囲 (休眠率 50%) Critical daylength (diapause rate 50%) (hr.)	羽化最盛期 Peak of adult occurence	2齡幼虫期 Period of 2nd inst. larvae	2 齡幼虫期自然日長 (近 似 值) Natural daylength at the period of 2 nd inst. larvae emergence (appr.) (hr.)
村 松 Muramatsu	36°25′N	15.0~15.5	7 月下旬 Late July	8月上旬 Early August	14.5
姫 路 Himeji	34°50′ N	15.0~15.5	6 月下旬 Late June	7月上~中旬 Early-middle July	15.0~15.45
Ц 川 Yamakawa	31°15′N	14.5~15.0	6 月 中 旬 Middle June	6 月下旬 Late June	14,90

Table 10. 産地別マツカレハ出現時期と日長 The locality and the occurence of the pine catapillar

Note) Natural daylength: duration from sunrise to sunset + duration of twilights (0.75 hr.).

に、北半球の夏の日長が北へゆくほど高いことに対応して、北方産のものの臨界日長が長いのも、自然に 対する適応の一つであろう。

このような考え方にたって、供試虫の産地の緯度と休眠率50%の臨界日長および越冬世代の羽化最盛期、その次世代の2齢幼虫期とその時期の日長時間をみると Table 10 のようになる。表中、姫路の臨界日長は山田(1975)⁴²⁾により、各地の羽化最盛期は、松本・木下(1959, 1960)⁸⁰⁾⁸¹⁾、山田・小山(1965)⁴⁰⁾、古城(1974)²⁰⁾によった。また、Table 10 の2齢幼虫期は、成虫産卵前期間、卵期間、1齢期間を考慮して、羽化最盛期の15日後としてある。鋭敏に日長を感受する2齢幼虫の出現時期の日長時間が臨界値以上の場合に、非休眠型個体が出現しやすいことになる。

Table 10 によると、村松では 2 齢幼虫期の日長時間が臨界日長よりも短く、1 年 1 世代 (1 化) 地帯である実態と一致している。姫路、山川ではいずれも、 2 齢幼虫期の日長時間が臨界日長下限以上にあり、 1 年 2 世代発生 (2 化現象) がみられる実態と符合している。

井上・釜野(1957)は,ニカメイガの休眠誘起に対する日長時間の影響をしらべて,山形産個体群と,埼玉産および香川産個体群との間に約 30 分の臨界日長の差があるとしている $^{18)}$ 。山形と,埼玉および香川の緯度差はそれぞれ,約 $^{\circ}$ 2° および約 $^{\circ}$ 4° である。マツカレハの場合についてみると,村松と山川の緯度差は約 $^{\circ}$ 5° であるが,Table 10 の臨界日長(休眠率 $^{\circ}$ 50%)の中央値を比較すると,この 両地の臨界日長にはやはり 30 分の差がある。ただし,休眠率が $^{\circ}$ 100%になるための日長時間の最大値の差は $^{\circ}$ 50% のときにくらべて,より大きくなっている(Fig. 2, 4)。

1年に2世代の発生が知られているのは、広島83、岐阜38、熊本11、姫路80181、鹿島84、高知12、京都10、山川20)等の地域である。これら各地における発生の状態は必ずしも同じではないにしても、マツカレハの1年2世代発生がみられる地域は、北緯36°以南にある。しかし、幼虫の発育は温度に影響されることはいうまでもなく、また、すでに触れたように、休眠の誘起または回避が温度にも影響されることは十分に考えられるので、北緯36°以南の地域がすべて2世代地帯にはならず、関東地方その他の内陸部では、北緯36°以南であっても、夏世代(非休眠世代)の出現はない。北緯36°25′の村松は1年1世代地帯であ

注) 2齢幼虫期の自然日長時間は可照時間+薄明(0.75)時間として計算。

るが、北緯 36° 以南であっても気温との関係があって、夏世代があらわれない地帯、あるいは、年によって夏世代があらわれたり、あらわれなかったりする地帯が多くあるものと思われる。今後、各地の虫態別の有効積算温度が明らかにされれば、地域ごとの温量との組み合わせにより、1年に2世代の発生がみられる地帯を理論的に区分することが可能となる。

結論として、マツカレハ幼虫の休眠性は、自然環境に対する生活の適応として獲得されたものであり、 その光周反応は、自然界の光周律を利用して休眠の要否を決定している生活型のあらわれであるということができる。

また、タイワンマツカレハ D. punctatus は台湾で1年に3世代の発生²⁴⁾があり、琉球産マツカレハ (D. spectabilis とされている)は、沖縄本島で1年に4世代(非休眠型)の発生²⁵⁾が知られている。いま、仮に、マツカレハの起源が、休眠を必要としない暖地であったとすれば、正木 (1967) のいうように²⁹⁾、マツカレハは休眠性を獲得することによって、冬季寒冷な北方地域まで、その生活圏を拡大することができたものと考えることができる。

摘 要

- 1) 飼育試験によって、マツカレハ幼虫の休眠および発育と日長との関係をしらべて、休眠誘起の臨界日長とその産地によるちがい、休眠型と非休眠型の発育経過および頭幅生長、日長感受齢期、休眠消去の条件を明らかにした。
- 2) 25°C における休眠率 50% の臨界日長は,茨城県村松 (ca. 36°25′N) 産および山口県見島 (ca. 34°46′N) 産マツカレハでは,15~15.5 時間,鹿児島県山川 (ca. 31°15′N) 産では14.5~15 時間の範囲にあり,これ以下の日長では休眠率が高まる。休眠率が100% になる最大日長は,村松産では14.5~15 時間,山川産では13~13.5 時間の範囲にあった。東京都目黒 (ca. 35°35′N) 産の50% 休眠率臨界日長は村松産および見島産と同じであると考えられる。
- 3) 25 $^{\circ}$ Cの恒温下では、3 齢期あるいは4 齢期以後、休眠型の齢期間が非休眠型にくらべてはなはだしく長くなるが、1、2 齢期ではほとんど差がみられない。
- 4) 3 齢期以後の休眠型齢期間が、非休眠型にくらべて長くなる現象は、4 齢期以後の休眠型の頭幅が、 非休眠型にくらべて顕著に小さいことと対応している。休眠型の頭幅生長率は、非休眠型にくらべてはな はだしく小さいが、休眠が消去された後は大きくなる。
- 5) 日長に対する感受性は、2齢以後の各齢期に存在するが、2齢期に受けた影響が最も敏感に現象としてあらわれる。1齢期の感受性の存在はうたがわしいが、たとえ存在してもはなはだ弱いものと思われる。
- 6) 休眠誘起または回避には、温度よりも日長の影響が強く作用するが、温度の影響を無視することはできず、夜間のみの低温でも休眠率を高める効果がある。
- 7) 休眠状態の幼虫に対して、長日条件を与えると休眠消去が促進される。一方、臨界日長以下の場合の、加温のみによる休眠消去までの所要日数が、越冬前の幼虫よりも越冬後において少ないことは、ある範囲の低温に接触することにも休眠消去のための効果があることを示している。
- 8) 25℃ 恒温下の経過をみると、休眠型幼虫の齢数は9 齢以上が多く、幼虫期間は多くの場合7か月以上であるのに対し、非休眠型では6 齢経過が普通で、ときに5 齢、または $7\sim8$ 齢となり、幼虫期間は約2 か月またはそれ以下が普通で、長くても3 か月前後である。

9) 休眠誘起のための臨界日長は南方産のものほど短く、また齢期を数多く経過する個体は南方産にあらわれやすい傾向があることから、休眠誘起の条件や発育経過に地理的変異があることがわかる。そして、光周性とその地理的変異は、マツカレハが、自然界の気候に適応して生活していることのあらわれであると考えられる。

引用文献

- 1) 藍野祐久・山田房男・小林一三・山崎三郎:マツカレハの生態に関する研究(2), 長日処理によるマツケムシの飼育, 72回日林講, 318~320, (1962)
- 2) 藍野祐久・山田房男・串田 保・小林一三:マツカレハの生態に関する研究(3),マツケムシの頭幅測定による齢期の判定,72回日林講,320~323,(1962)
- 3) 藍野祐久・山田房男・小林一三・山崎三郎:マツカレハの生態に関する研究 (4),マツケムシの発育におよぼす日長時間の影響,74回日林講,326~327,(1963)
- 4) 藍野祐久・山田房男・小林一三・山崎三郎:マツカレハ幼虫の休眠離脱,75回日林講,417~419, (1964)
- 5) Beck, S. D.: Insect Photoperiodism. Academic Press, New York & London, 288 pp., (1968)
- 6) Bell, C. H.: Factors influencing the duration and termination of diapause in the Indianmeal moth, *Plodia interpunctella*. Physiological Entomology, 1, 93~101, (1976)
- 7) Danilevskii, A. S.: 昆虫の光周性 (日高・正木訳), 東大出版会, 東京, 293 pp., (1961)
- 8) 深谷昌次・中塚憲次:ニカメイチュウの発生予察,日本植物防疫協会,東京,173 pp., (1956)
- 9) 深谷昌次:休眠の内分泌生理,実験形態学新説,養賢堂,東京,23~33,(1959)
- 10) 土生昶毅:京都におけるマツカレハの生活環,応動昆,13,200~205,(1969)
- 11) 日高義実:まつけむし、林野庁編林業技術シリーズ(25), 40 pp., (1951)
- 12) 五十嵐 豊:四国地方におけるマツカレハの生態(1), 特に高知市付近における営繭時期と繭の期間の関係,日林関西支講(19),164~166,(1968)
- 13) 井上 平・釜野静也:日長時間および温度がニカメイチュウの休眠誘起に及ぼす影響, 応動昆, 1, 100~105, (1957)
- 14) 岩田善三:マツカレハの長日処理による継代飼育,日林誌,55,140~143,(1973)
- 15) 神谷一男:松蛅蟖の形態, 生態及び寄生蜂に関する研究, 朝鮮総督府林業試験場報告 (18), 50~98, (1934)
- 16) 木村重義・五十嵐正俊: 産地の異なるマツケムシの発育比較(IV), 東北地方4ヶ所および高知産のマツケムシの越冬までの比較,77回日林講,352~356,(1966)
- 17) 岸野賢一: ニカメイチュウの休眠誘起に及ぼす日長および温度の影響 (1), 応動昆, 13, 52~60, (1969)
- 18) 小林一三・山崎三郎・黒田敏明:マツカレハの羽化とその後の行動,日林誌,55,21~28,(1973)
- 19) 小島俊文:マツカレハ卵のふ化に及ばす温湿度の影響,応動,7,211~224,(1935)
- 20) 古城元夫: 鹿児島におけるマツカレハの生育経過,日林誌,56,185~188,(1974)
- 21) 小久保 醇・萩原 進:マツカレハの光周性にみられる地理的変異,日林誌,55,263~269,(1973)
- 22) 小久保 醇・石井信夫・古城元夫:マツカレハの光周反応の地理的変異と発生回数,日林誌,58,104~107,(1976)
- 23) Kono, Y.: Photoperiodic induction of diapause in *Pieris rapae crucivora* Boisduval (Lepidoptera: Pieridae). Appl. Ent. Zool., 5, 213~224, (1970)
- 24) 小山良之助:森林害虫之生物防治一松毛虫毒素病原菌及其応用,中華林学季刊,1,25~30,(1967)
- 25) 国吉清保・稲原保男: 琉球産マツカレハ *Dendrolimus spectabilis* Butler について, 琉球政府林試 研報 (12), 10~41, (1969)

- 26) 黒田敏明・小林一三:マツカレハの羽化行動,森林防疫,21,99~107,(1972)
- 27) Lees, A. D.: Environment factors controlling the evocation and termination of diapause in the fruit tree red spider mite, *Metatetranychus ulmi* Koch (Acarina: Tetranychidae). Ann. Appl. Biol., 40, 449~486, (1953)
- 28) Masaki, S.: The local variation in the diapause pattern of the cabbage moth, *Barathra brassica* L., with particular reference to the aestival diapause. Bull. Fac. Agr. Mie Univ., 13, 29~46, (1956)
- 29) 正木進三:生活史の適応,昆虫,35,205~220,(1967)
- 30) 松本孝介・木下 稔:姫路地方におけるマツカレハ,日林関西支講,(9),47~48,(1959)
- 31) 松本孝介・木下 稔:2化性マツカレハ,日林関西支講(10),107~108,(1960)
- 32) 諸星静次郎:蚕の発育生理,東大出版会,東京,239 pp.,(1976)
- 33) 長野菊次郎:マツカレハの発生回数,昆虫世界,20,489~494,(1916)
- 34) 日塔正俊・小久保 醇:マツカレハの 化性 に及ぼす日長時間の影響,70回日林講,317~318, (1960)
- 35) Оисн, М., М. Suzuki and T. Тавачаsнi: The daily rhythm of activity and the weight of ingested leaves of each larva of *Dendrolimus spectabilis* Butler. Sci. Rep. Fac. Agr. Ibaraki Univ. (7), 17~22, (1960)
- 36) 田口亮平:植物生理学大要,養賢堂,東京, 343 pp., (1968)
- 37) 東京天文台編纂:理科年表 (第 46 冊), 丸善 K. K., 東京, 曆部 34~47, (1973)
- 38) Tsuji, H.: Experimental studies on the larval diapause of the Indian-meal moth, *Plodia interpunctella* (Hübner), (Lepidoptera, Pyralidae). Thesis Kyushu Univ., Fukuoka, (Kokodo, Tokyo), 88 pp., (1963)
- 39) Ward, R. R.: 生物時計の謎 (長野・中村訳), 講談社, 東京, 238 pp., (1974)
- 40) 山田房男・小山良之助:マツカレハの生態と防除(上),最近の林業技術(4),日林協,東京,34 pp., (1965)
- 41) 山田房男・小林一三・山崎三郎・西野トシ子:マツカレハ幼虫の発育におよばす日長時間の影響, 応動昆, **19**, 273~280, (1975)
- 42) 山田房男:マツカレハの2 化現象についての考察,日林関西支講(26),201~203,(1975)
- 43) 山田常雄・前川文夫・江上不二夫・八杉竜一編:生物学辞典,岩波書店,東京, 1278 pp., (1960)
- 44) 山口博昭:トドマツオオアブラの個体群動態と多型の出現機構, 株試研報, 283, 1~102, (1976)

Studies on the Photoperiodism of the Pine Caterpillar, Dendrolimus spectabilis (Lepidoptera: Lasiocampidae)

Fusao Yamada(1)

Summary

The pine caterpillar, *Dendrolimus spectabilis*, is one of the most injurious defoliators of Japanese red pine, *Pinus densiflora* and J. black pine, *P. thunbergii*. It is generally univoltine in Japan, but in some warm areas it is bivoltine. The larvae induce diapause themselves in the overwintering period under natural condition, and the diapause induction is related to daylength.

In these studies, investigations were performed on the insect to know the critical daylength for inducing diapause and to make the effects of photoperiod clear in the larval development.

Materials and methods

The insects were collected in Muramatsu area (Ibaraki Prefecture, ca. 36°25′ N), Mishima area (Yamaguchi Pref., ca. 34°46′ N), Yamakawa area (Kagoshima Pref., ca. 31°15′ N) and others.

The larvae were reared just after hatching in glass tubes, 36 mm diameter and 195 mm length, plugged with cotton, individually. They were set in bioclimatic cabinets or naturally conditioned rearing rooms. In each cabinet temperature was controlled at 25°C continuously. But in a cabinet it was controlled at 15°C by night (scotophase), at 25°C by day (photophase) for making sure of the effect of low temperature. Temperature in natural condition was different for different seasons.

The daylength in biocabinets was controlled at various hours by artificial light, like 10 L, 12 L and so on, with interval of 0.5 hr., partly, of 2.0 hr. The daylength of 10 L means as follows:—(photophase): 10 hr., (scotophase): 14 hr. in a day; and this applies correspondingly to the following cases.

Cleaned pine leaves were given to the larvae as their diet every other day. The molting or pupating was observed every day in the 1st instar period, and every day or every other day after 2nd instar.

Results

1) The larvae induced to diapause under shortday condition, but not under longday. The critical daylength to make diapause incidence of 50% in a population was $15.0\sim15.5\,\mathrm{hr}$. for Muramatsu stocks and Mishima ones, but it was $14.5\sim15.0\,\mathrm{hr}$. for Yamakawa ones. For the stocks of Meguro area (Tokyo Metropolis, ca. 35°35' N), it was considered that it is $15.0\sim15.5\,\mathrm{hr}$., because the latitude is located between Muramatsu and Mishima, although it was $14.0\sim16.0\,\mathrm{hr}$. in the experiment.

On the other hand, the maximum daylength to make diapause incidence of 100% was $14.5\sim15.0$ hr. for Muramatsu stocks and it was $13.0\sim13.5$ hr. for Yamakawa ones.

And after the results, the critical daylength of the southern stocks seems to be shorter than the northern ones for inducing diapause in the pine caterpillar.

Received July 25, 1979

⁽¹⁾ Kansai Branch Station

- 2) The larval duration of the diapaused type takes a long time more than the non-diapaused type. For example, the diapaused larvae needed more than 63 days to grow till the end of 5th instar, and most of them were still in the larval status of $6\sim9$ th instar at the time passed $100\sim150$ days after hatching, under shortday, 25°C. But the non-diapaused larvae completed the development in about $50\sim100$ days, under longday, 25°C.
- 3) Generally, the final instar in the non-diapaused type was 6th, but it was 9th or more in the diapaused type, even at the same temperature, 25°C. However, the final instar was occasionally 5th or 7th in the cabinets, at 25°C in the non-diapaused type. In natural condition, the final instar of the diapaused type commonly is 8th or 9th.
- 4) The headcapsule-width of the diapaused larvae was smaller than the non-diapaused ones in the same instar, especially the difference was distinct in 4~6th instar. But the difference was not so much in 1st and 2nd instar. Even in the diapaused type, the growth rate of the headcapsule and the other parts of the larvae became large after breaking diapause status. That is, there is no difference in the size among both typed larvae in the final instar, but the number of the final instar is not the same.
- 5) The effects of daylength were very sever for the larval development, especially after 2nd instar, in inducing diapause or growth duration. But low temperature in dark phase prompted the diapause induction of the larvae. And then against the diapaused larvae, long-day (longphotoperiods) hastened terminating diapause.

The non-diapaused larvae were clearly distinguished from the diapaused ones in size and colour at the 5th or more grown instar.