

Kontyû, 35(3): 205-220. 1967

生活史の適応¹⁾

正 木 進 三

弘前大学農学部昆虫学研究室

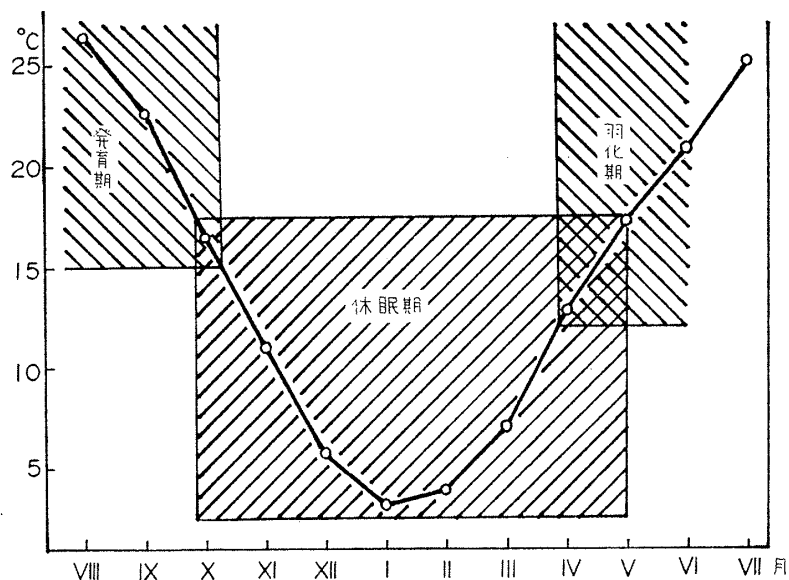
Some aspects of adaptation in the life cycle of insects

By Sinzo Masaki

Faculty of Agriculture, Hirosaki University, Hirosaki

I. 生活史と季節

日本列島には四季がある。それは進化の歴史によつて、そこにすむ多くの昆虫の生活史にきざみつけられている。発育期と休眠期の交替にともなつて、温度要求が変化するのである。たとえばカイコノウジバエ *Sturmia sericariae* は、蛹期に内因性の休眠をするが、休眠前の発育には 15°C 以上、休眠の消去には $2.5^{\circ}\sim 17^{\circ}\text{C}$ 、羽化には 12°C 以上の温度を必要とする²¹⁾。この温度要求の変化を生息地（東京）の温度の季節変化にはめこんだのが第1図である。これに似た例は、休眠についての綜説中にいくつもみられる^{4, 22)}。温度要求の変化に平行して、耐寒性にも変化がおこる。イラガ *Monema flavescens* の休眠幼虫はたいそう寒さにつよいが、発育がはじまると過冷却点は上昇して、次第に耐寒性をうしなう²⁾。



第1図. カイコノウジバエの蛹の温度要求. 斜線: 温度要求の幅, 曲線: 月平均気温(東京).

¹⁾ 弘前大学農学部昆虫学研究室業績第47号.

多くの場合、休眠する発育段階は種によつてきまつているので、このような温度要求のきりかえは、生活史のある時点にかぎつておこなわれることになる。その結果、越冬を契機として、個体間の発育のばらつきが消去され、生殖の季節がそろふ。成熟後の寿命のみじかい昆虫にとつては、これは個体群をたもつていくのに有利なことにちがいない。不毛の季節をきりぬける以上の機能を、休眠はになつてゐる。冬は、休眠という形で、昆虫の生活史の回転に不可欠な条件として、そのなかにくりこまれている。

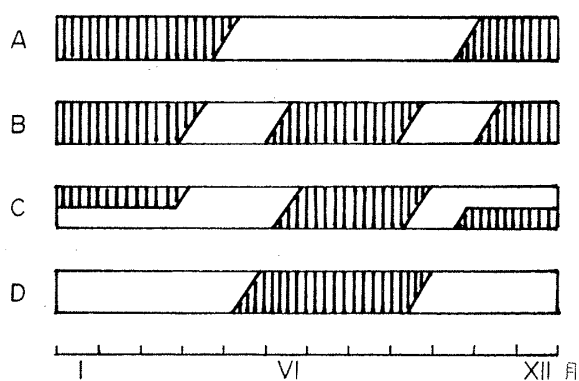
温帯にすむ昆虫の生活史は、基本的にはこのような発育期と休眠期の交替によつて、なりたつてゐるとみてもよいが、これを土台にした多数の変形がある(第2図)。真夏に発育する昆虫から冬に活動するものにいたるまで、活動期と休眠期の季節的配列によつて、生活史にはいろいろの型がある。ヨトウガ *Mamestra brassicae* の南の個体群のように、夏と冬に休眠期をもち、春と秋の温和な季節にかぎつて活動するものもある³⁰⁾。フユシヤク類の羽化期には、秋から冬をへて早春にいたるまでの連続した系列がみられる¹⁴⁾。

このようなさまざまな生活史の存在は、休眠と発育の温度要求が種によつてちがつてゐることをしめしている。休眠の完了に何か月かの低温が必要であれば、冬が活動停止の季節になることはさけられない。ヨトウガ、ユウマダラエダシヤク *Abraxas miranda*²⁵⁾、チャエダシヤク *Megabiston plumosaria*³²⁾ などの蛹や、マツノキハバチ *Neodiprion sertifer*⁹⁾ の前蛹のように、初夏にはじまつた休眠が、秋の涼しい温度によつてすみやかに消去されるものは、越冬前にも活動期をもつことになる。冬に活動する種は、かなり温度が低くても食物をとり、発育できるという特性をもつてゐるにちがいない。

それぞれの種の生活上の要求、環境の淘汰圧、さらに、あるていどまでは系統的に限定された遺伝的素材などによつて織りなされた生理的特性が、休眠期と活動期の季節的配置をうらづけている。そして、この生理的特性を一定の時間的秩序にしたがつてくりひろげ、季節と生活史の回転を同調させる機構を、多くの昆虫はもつてゐる。生活史の適応の焦点がここにあるのは、うたがいの余地もない。

II. 生活史の調節

もちろん、その機構の中核は光周反応である。生活史の多様性を反映して、光周反応にもいろいろの様式がある。当然のことながら、夏に活動する多化性種の多くは、長日型の反応によつて秋の休眠開始の時期を調節している。1化性の種にも、短日型の反応によつて脱皮回数を調節するツヅレサセコオロギ *Scapsipedus aspersus*³⁷⁾、エンマコオロギ



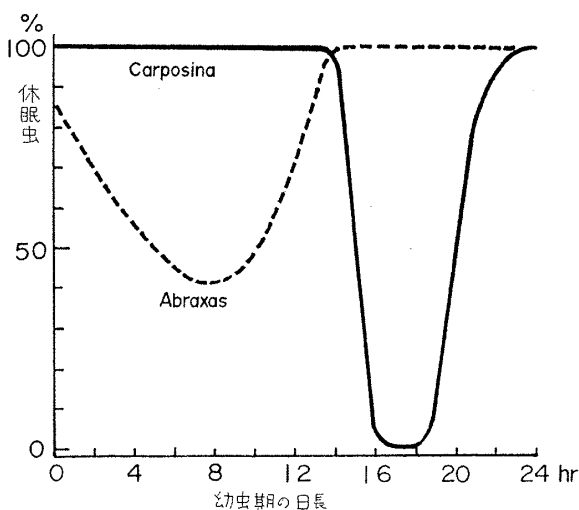
第2図. 活動期(空白)と休眠期(縦線)の季節的配列. A—エンマコオロギ, B—ヨトウガ(本州南部), C—ユウマダラエダシヤク(同上), D—ヤサイゾウムシ.

*Teleogryllus emma*²⁸⁾, あるいは日長を休眠終了の合図につかっているエゾスズ *Nemobius yezoensis*²⁹⁾ などがある。ヤサイゾウムシ *Listroderes constirostris*³¹⁾ やユウマダラエダシヤク²⁵⁾ のような冬にも活動する昆虫では、光周反応の様式も普通の多化性種の逆になっている(第3図)。春と秋に活動期をもつ暖地のヨトウガでは、夏型休眠と冬型休眠のきりかえという形で、光周反応がおこなわれている。

第3図に示した例をながめると、長日型、短日型、あるいは定日型などの差は質的なものではなく、たんに臨界日長と不休眠日長の範囲の量的な差にすぎないようにおもわれる。長日型といつても、越冬後の休眠終了の遅速、発育速度、感受期と反応期の時間的なへだたり、さらに1年間の世代数などを反映して、種によつてさまざまな臨界値をしめすことであろう。おなじ土地にすんでいても、発育限界温度がちがうと、有効温度の積算量と日長との相対的な関係がかわつてくる。それに応じた臨界日長の差が、生活史の調節には欠くことのできない条件となる。

臨界日長が種の発育上の特性に応じて、大幅に変化しているという事実は、光周反応の本体を示唆している。すなわち、光そのものが物質代謝などの基本的な生理過程に直接作用するのではなく、明暗の時間がある機構によつてよみとられた上で、反応の引金がかはれる。引金をひくタイマーの目盛が、種によつてことなっているにすぎない。

生活史の調節機構には深い‘読み’がある。この読みの深さがなければ、越冬の準備をととのえることができない。日長による発育生理の転換にさきだつて、越冬に



第3図. 長日型(モモシクイガ)と短日型(ユウマダラエダシヤク)の光周反応. 後者の夏型, 冬型休眠の区別は示してない。

必要な行動や形態など、昆虫の生活のいろんな面に変化があらわれる。リンゴハダニ *Panonychus ulmi* の産卵場所の変化²²⁾, モモシクイガ *Carposina sasakii*⁴⁰⁾ やハマキガ類²⁵⁾ の冬まゆ, キタテハ *Polygonia c-aureum* の成虫の保護色¹⁰⁾ などがある。ヒメシロモンドクガ *Orgyia thyellina* は卵期に休眠して越冬するが、休眠卵をうむ雌は、すでに幼虫末期の行動が、不休眠卵をうむものとはことなっている。彼女は食草をはなれて、樹幹や塀などにまゆをつむぐ。羽化しても羽が退化していて、とぶことができない。まゆの上にとまつて雄をまち、そこに卵をうみつける。他方、不休眠卵をうむ雌は、葉や小枝にまゆをかけ、羽化後も葉に卵をうむ。幼虫末期の行動が、すでに休眠卵の越冬場所との関連できまつているのである。カイコ *Bombyx mori* のように、感受期と反応期に1世代

のへだたりがある場合には、夏型の種であるのに長日による休眠の誘起がみられる。1世代の経過にともなう季節の推移が、あらかじめ読みとられているのである。

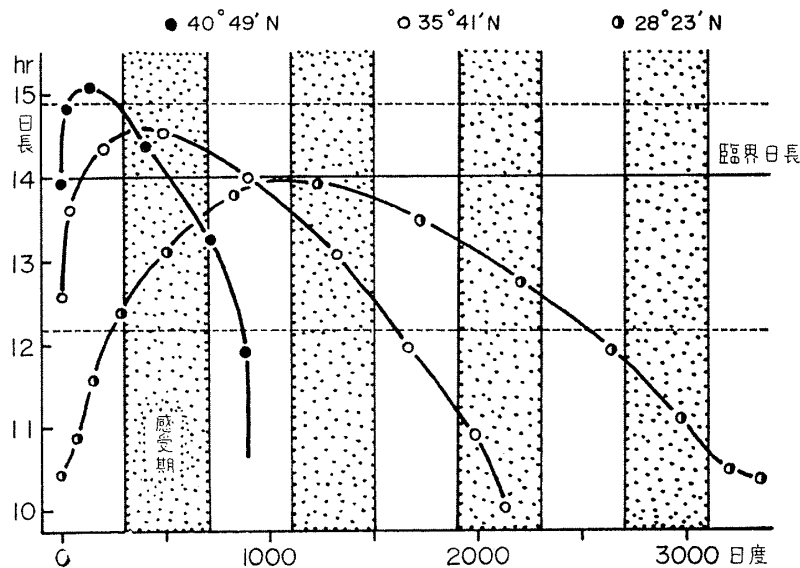
光周期を測る時計は、かなり精度が高い。臨界値附近では、わずか15分の日長差によつても、反応率にはつきりした差を生じることさえある。これは、秋の7～10日の経過に相当する。これにくわえて、日長の季節変化はきわめて規則正しいから、光周反応による生活史の調節は、かなり正確におこなわれるとみてよい。

光周反応よりも効果的な生活史の調節機構を想像することはできない。植物や昆虫以外の動物にもひろく光周性がみられる事実は、この反応が形成された進化史上の必然性をものがたつている。明暗の交替によつて設定されるタイマーをもつ昆虫が、それに季節暦をよむ歯車をかみあわせるのは、さほど困難なことではなかつたにちがいない。しかしこの歯車は、いまだに探究の目がとどかぬ場所にかくされている。

III. 調節の限界

すでに指摘されているように⁴⁾、光周反応は生活史のタイミングを完成にちかづけたが、同時に適応限界をせまくする危険性をもはらんでいた。わりあい不安定な環境条件にも反応することによつて、この点がある程度まで修正される可能性はある。温度による臨界日長の変化が、その例である。しかし、こうした修正能力を考慮にいれても、温量と日長の南北の傾斜にたいしては、適応能力はかなりかぎられている。

これは第4図に示した単純なモデルによつて容易に推測されよう。外因性の休眠をも



第4図. 光周反応の適応限界を示す光温図。モデル：発育限界— 12°C 、1世代の積算温量—800日度、臨界日長—14時間、感受期—幼虫前期、休眠期—幼虫末期。曲線は有効温度の積算量と日長との関係を示す。

つこの仮想種は、東京 ($35^{\circ} 41' N$) では1世代目の感受期に臨界値以上の日長をうけるので、休眠しないで2世代目を生じる。2世代目の感受期には、日長は臨界値よりもかなりみじくなっているから、大半の個体は冬の前に休眠に入る。日長と積算温量のくみあわせに関するかぎり、この土地では2化の生活史がよく適合している。ところが、青森 ($40^{\circ} 49' N$) では有効温量が東京の半分以下にすぎないのに、感受期の前半には日長がながい。そのために発育季節のおわりになつても、休眠できない個体がたくさんあつて、越冬中の死亡率はたかいであろう。死亡率増加の原因は、耐寒性そのものにあるのではなく、生活史と季節の調和がくずれた点にある。反対に南の名瀬 ($28^{\circ} 23' N$) では4世代の発育に十分な温量があるが、1世代目の感受期の日長は臨界値よりもみじかい。したがって、この世代にすでに休眠がはじまり、豊富な温量をつかいきれない。休眠はいたずらに発育をおくらせ、生活史のばらつきを大きくし、その生存価はうすれてしまう。

このように、日本列島の中央部の季節周期に適応した生活史は、わずか数度の緯度変化にもたえることができず、その生存価をうしなつてしまう。第4図に示めた3地点においては、発育季節の前半の温度の上昇率はほぼひとしい。そのために、1世代目の感受期の温度条件に大きい差はないので、温度差によつて臨界値を補正するのぞみはすくない。結局このモデルから、1地点に適応した遺伝子型の南北方向への分布は、きわめてせまい範囲にかぎられる、と推論される。

図中に点線で示めたように、もし青森で臨界日長が15時間になると、1化の生活史がうまく生息地の季節変化に同調するようになる。また名瀬では臨界日長をみじかくする方向に変異がおこれば、有効温量を完全に使いきつて、年4世代の生活史が安定するようになる。

IV. 地理的変異

じつは、前節のモデルは、まったく架空のものではなかつた。本州中部のニカメイガ *Chilo suppressalis* についてえられている数値—発育限界温度、積算温量¹⁷⁾、臨界日長、感受期¹⁶⁾—によつてえがいたのであつた。いうまでもなく、この種は日本列島にひろく分布しており、第4図に示めすところは、現実から大きくかけはなれている。そういうよりは、むしろ生活史の調節機構に地理的変異を考えずには、この種の分布を説明しえないことをしめしている、とみたほうがよい。

じつさいに、ニカメイガの生活史を左右する遺伝的性質は、地域によつてことなつており、庄内、西国の両型とその中間型、さらに3化性の土佐型などの生態型が区別されている^{5,6)}。また $2\sim 4^{\circ} N$ の緯度差に応じて、山形と埼玉あるいは香川の個体群の臨界日長に、30分の差がみられている¹⁶⁾。おなじ例はツマグロヨコバイ *Nephotettix cincticeps* でも知られており、北陸産のものは九州のものよりも、休眠誘起の日長が約30分長い³⁴⁾。

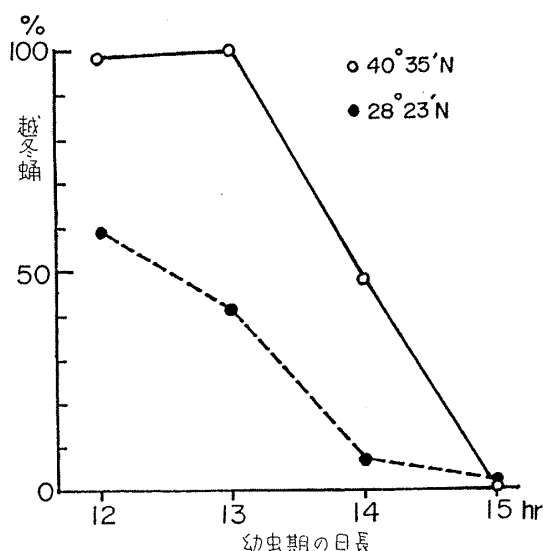
ヨトウガの蛹の発育様式の決定についても、産地の緯度によつて臨界日長に差がある(第5図)。弘前 ($40^{\circ} 35' N$) のヨトウガは約14時間の臨界値をしめすが、名瀬 ($28^{\circ} 23' N$) のものでは12時間にちかい。この差は2地点における生活史とよく対応している。弘前で

のこの種の感受期（幼虫期）は、1世代目にはおもに夏至の前後、2世代目には晩夏から秋分の頃になるが、名瀬ではそれぞれ春分後と秋分後の数週間にあたる。2地点における2つの世代の間隔がいちじるしくことなっているのは、気候の差によるのみではなく、夏型休眠の深さにも、遺伝的な変異があるためである。

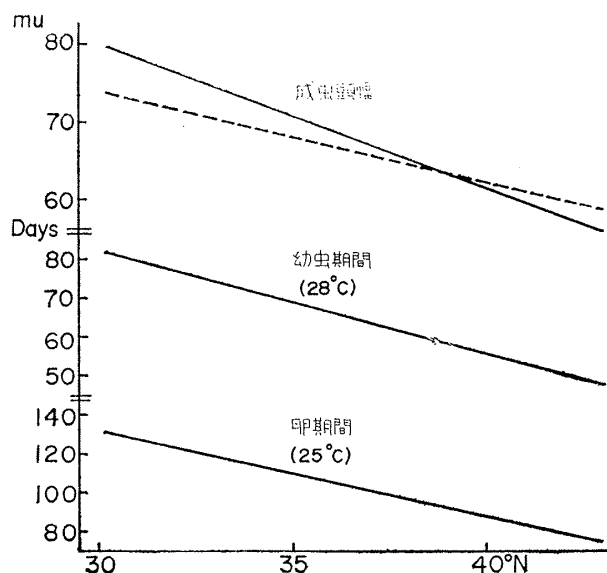
いずれにしても、これらの地方系統の臨界日長は、原産地における2世代の感受期の日長のほぼ中間の値をとっている。第4図のモデルによつて、このような臨界日長の変異の生存価は、すぐに理解される。

臨界日長の変異が、気候の地理的勾配にたいする適応のすべてではない。光周期にたいする感受性が、地域によつてことなっている例もしられている。コカクモンハマキ *Adoxophyes orana* の北海道や本州北部の個体群は、短日下においては3令期に冬まゆをつむいで休眠するが、南の系統では完全な発育の停止はみられない¹³⁾。エンマコオロギやエゾエンマコオロギ *Teleogryllus yezoemma* などでは、成虫の羽化が長日によつておくれ、短日によつてはやめられる。これは産卵期を秋にあわせる調節とみられるが、この反応は南下するにつれて大きくなる^{27,28)}。

休眠の持続期間や発育速度にも変異がある。ヨトウガの夏型休眠は、北海道ではほとんどみられないが、南下するにつれて次第にあきらかになり、その深さをます²⁴⁾。エンマコオロギの卵休眠と幼虫期間も、北のものはみじかく、南のものはながい（第6図）。この種では、幼虫期の長さと成虫の大きさとが相関しているために、ベルグマンの



第5図. ヨトウガの地方個体群の臨界日長（室温約 24°C）。



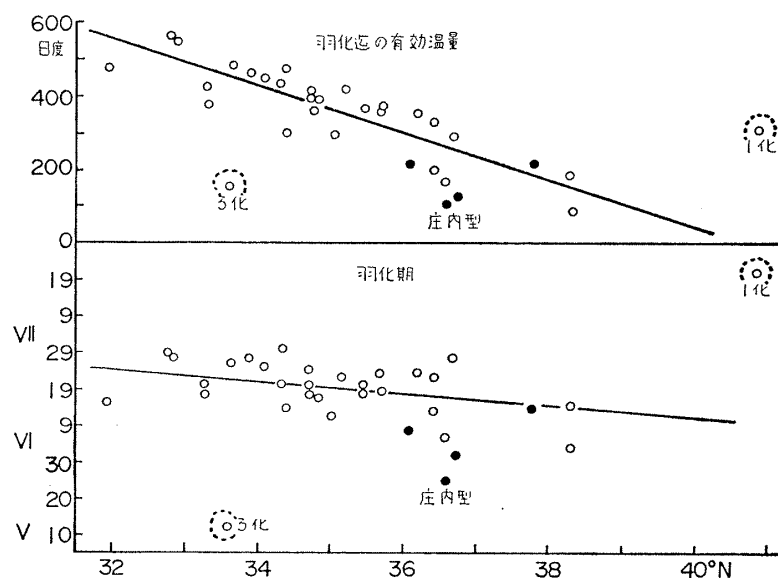
第6図. エンマコオロギの勾配変異. 実測値より計算した回帰直線を示す. 成虫頭幅の実線は野外採集, 破線は室内飼育した材料.

法則としていられている傾向とは、正反対の勾配をしめす変異がみられている²⁸⁾。マイマイガ *Lymantria dispar* でも、幼虫の令数や卵休眠の深さに地理的変異がある^{7,33)}。

もちろん、このような変異のそれぞれに、独自の適応価をみとめることができる。たとえば、休眠の持続期間の長短は、越冬中の暖気による不時発育という形の淘汰圧と関係しているようにおもわれるし、幼虫期の勾配変異は、かぎられた有効温量にたいする適応と、体の大きさに比例する妊性という生殖上の適応とのバランスによつてなりたっている、とみることができる。

V. 生活史の編成

エンマコオロギの発育や、ヨトウガの夏の休眠の勾配変異に似た傾向が、ニカメイガの休眠消去にもあるようにおもわれる。第7図に示したように、2化地域では東北地方から九州南端にいたるまで、次第に温量が増加していくにもかかわらず、この種の越冬世代の羽化期は、はやめられない。むしろ、南下するにつれて、すこしではあるが、かえつて羽化がおくれる傾向さえみられる。羽化までの積算温量をみると、この傾向はいつそうはつきりする。ところが、それぞれの土地における羽化期の年変動については、春の気温との間に負の相関がある場合が多い¹⁷⁾。したがって図にみられる傾向は、温度にたいする直接の反応が、気候の地理的傾斜に投影されたものとは、うけとれない。すでに指摘されている生態型とはべつに、2化性個体群に休眠終了のタイミングに関連した遺伝的な勾配変異があるのではなからうか。羽化期が夏至の前後にあたっている地方が多いから、あるいはおなじく幼虫末期に越冬するアワノメイガ *Ostrinia nubilalis* やワタアカミムシ *Pectinophora gossypiella* のように、日長が休眠消去に影響しているのかもしれないが、実験的な



第7図. ニカメイガの越冬世代の羽化期¹⁷⁾の地理的勾配. 温量は理科年表の気候表(月平均)による概算値.

証明はない¹⁵⁾。

第7図は、さらに興味ぶかい事実をしめしている。それは本州北端の1化型、あるいは四国南岸の3化型が、2化の個体群の勾配変異の傾向から、いちじるしくはずれている、ということである。回帰直線から期待される日付よりも、1化型では羽化がおくれ、3化型では逆にはやくなっている。

ニカメイガの羽化期の地域差と化性との関係は、発育と休眠の相補的な関係をよくあらわしている。1年に1世代の場合には、付近の2化性の個体群とくらべると、発育につかう有効温量はすくない。したがって温量の余剰が多くなる。いつぼう、1年に3世代をくりかえすと、温量の余剰はすくなくなる。温帯では昆虫の生活史が1年の周期によつてくぎられているのであるから、発育につかう温量と、生息地に実在する温量との差を、休眠期にうけとめなければならない。ニカメイガでは、それが休眠消去の時期の地方差という形であらわれている。

2化性の個体群にみられた勾配変異も、これと同じ原則によつている。世代数が一定であれば、有効温量の余剰は、南下するにつれて増加していく。それに応じた休眠の強化が必要になる。もし世代数が変化すると、有効温量の余剰に大幅な変化を生じるから、1化型や3化型の羽化期が、2化型の勾配変異から大きくはずれるのは、むしろ当然のことである。規則的な勾配変異と、それからのずれとが、じつはおなじ原則からでているのである。

話を逆に考えてもよい。なんらかの淘汰要因によつて、休眠消去のタイミング、つまり越冬世代の羽化期がきめられているとすれば、その後の世代数はのこされた有効温量によつてきまる公算が大きい。ここにあげたニカメイガの例では、のちにのべるように、このほうが真実にちかいかとおもわれるのであるが、休眠と発育の相補的な関係には、かわりがない。生活史の構成要素は、たがいに密接な関係をもっているのである。

季節の周期にたいする適応は、生活史の全体によつてなされるのであるから、これはむしろ当然のことといえよう。臨界日長にしても、たんに生息地の緯度によつてきまつている日長の季節変化の幅のみが、その淘汰要因ではない。それぞれの種または個体群の生活史が読む‘主観的’な日長の変化が問題なのである。有効温量の蓄積速度と日長との相対的な関係は、発育速度や感受期と反応期の配列状態などによつてことなるはずである。

このような、いわば生活史の編成とでもいうべき問題を頭にいれて、もういちど、第4図のモデルをながめてみよう。まえには、この仮想種は、臨界日長の遺伝的変異によつて、青森からはるか南の名瀬にいたるまでの地域に、適応できるであろう、とした。しかし、これだけではどうにもならない。休眠期にうける温量が地方によつてことなっている。休眠の深さやその温度要求にも適応変異がなければ、生活史と季節の調和はおぼつかない。

さらに、名瀬で臨界日長を12時間にちぢめて、年に4世代をくりかえしたとすると、休眠期はせいぜい1か月しかない。しかも、その期間の平均気温は発育限界よりもたかい。これで、はたして春にそろつて羽化できるであろうか。食物その他の生物的要因のいかんによつては、休眠と光周性をすてきつて無周期型の生活史をとり、年中やすみなく世代をくりかえすこともありえようが、もし休眠のもつ生存上の利点に固執するとしたら、世代数

をへらしても十分な休眠期間をとるように，生活史の再編成をしなければならない．そして淘汰圧がこのプランにそつて休眠の性質や，臨界日長をきめていくことになるだろう．

發育や休眠の生理的特性とそのきりかえ機構は，そのおのおのが，たがいに無関係に淘汰圧をうけているのではなく，生活史全体の統合性との関連で形成されていくのにちがいない．適応は，生活史の構成要素を，生存にもつとも適したようにくみあわせ，編成していくことによつてのみ実現される．

VI. 適 応 の 断 絶

日本列島では，気候の地理的变化は連続した傾斜をなしている．世代数が一定であるかぎり，これに平行した連続的な適応変異が可能である．前述のように，エンマコオロギは1化の生活史をたもつて，發育速度や卵休眠の連続的な勾配変異により， $30\sim 44^{\circ}\text{N}$ の地域の気候の傾斜に適応している．ヨトウガは， $28\sim 45^{\circ}\text{N}$ の範囲内で基本的には2化の生活史をたもっているが，これは夏型休眠の誘起とその深さの勾配変異によつて，ささえられている²⁴⁾．

ところが，ニカメイガの1化型と3化型の例によつてわかるように，世代数が変化する場合には，変異の連続性がたもたれなくなる．世代数のことなる地域の境界付近では，いくつかの適応上の問題が生じるのである．たとえば，1化地域の南端と2化地域の北端とが相接し，またはかさなりあつている場合を考えてみよう．そのような場合，おなじような気候条件下で，ことなるふたつの生活史がみられることになる．

そして，1化と2化とでは，淘汰圧のかかりかたがちがつてくる．1世代あたりの利用可能な有効温量は，1化の個体群では2化のものよりも多い．感受期の日長にも差が生じるし，臨界値もちがうかもしれない．このような差異は，世代のみじかいものではあまり大きくないが，ながいものでは，おそらく無視できないであろう．

休眠期が限定されているかぎり，1化または2化の生活史による適応はあつても，それらをつなぐ中間的な生活史はありえない．第8図にしめしたように，生活史を構成する生理的特性，たとえば發育速度や休眠の深さにたいする淘汰圧は，1化と2化の共存する境界地域において，両型の間にもつとも大きい差を生じるのである．してみるとおなじ地域内でも，化性に応じて遺伝子型の分化がおこなわれる可能性がでてくる．気候の変動によつて，2化と3化の適応価に年ごとに变化があるために，両者の遺伝子頻度が変動をつづけながらも共存する場合や，生理的性質についての平衡多型現象のような状態がみられる場合があるかもしれない．いずれにしても，世代の変化する地帯に，多かれすくなかれ，生活史の適応にくびれが生じることは，さけられない．

イネカラバエ *Chlorops oryzae* の2化と3化^{11,19)}，ニカメイガの1化と2化²⁰⁾の移行地帯における知見は，この推定をうらづけている．前者では，2化と3化の混発地帯に，両型の交雑によるとみられる個体が存在している．これは2化型と3化型の遺伝的な分化をしめす証拠にはかならない．後者では，近接した1化の個体群と2化の個体群の越冬世代

の羽化期に、1 か月におよぶあきらかな分離が観察されている。たとえ羽化期のこの大きい差異が、休眠の消去機構にたいする環境の直接の影響によつていても、1 化の個体と2 化の個体の交尾のチャンスは、きわめてまれになる。淘汰圧の差異とともに、遺伝子型の分化を生じる可能性が、ここからもうまれてくる。

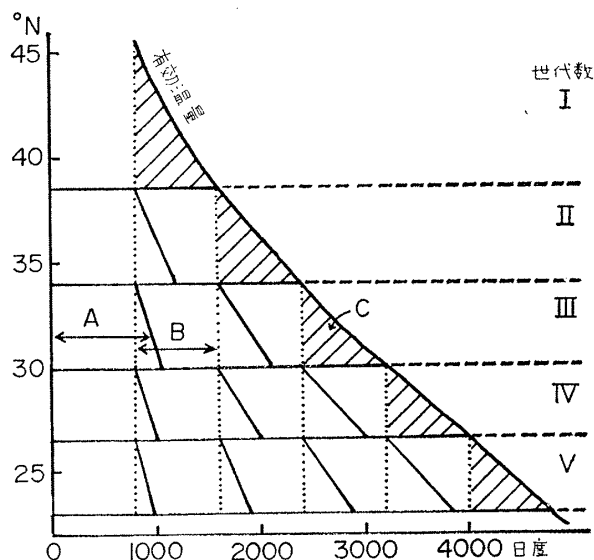
休眠性から不休眠（無周期）性へ、あるいはこの逆の生活史の変化は、これよりもはつきりした適応の断絶をとまなつていく。すでにみてきたように、エンマコオロギは休眠を強化して、温量の増加による不時発育の危険にそなえている。そして

種子、屋久の両島にまで南下していった。ところが熱帯にちかづくにつれて、温量の増加とともに季節変化の幅がすくなくなる。不時発育の危険性の増大によつて、休眠の深さに淘汰圧をかけてきた気候の地理的傾斜は、同時に休眠消去の温度要求を満足させなくなつてくる。また冬の寒さに関するかぎり、耐寒性の保持と不時発育の防止という休眠の存在理由が次第にうすれてくる。休眠による生活史の調節に固執している以上、適応能力に限界があることは、あきらかである。

この壁をつきやぶつて、休眠性の完全な消失という方向に、変異が実現されたならば、分布の南限はさらにひろがり、おそらく熱帯にもすむことができるであろう。じつさいに、エンマコオロギとみわけのつかぬほどによく似た不休眠性の種が、ジャバ、スマトラなどの南方地域に生活している。しかし既存の適応型との間によこたわる深い溝によつて、このような変異は、種内変異として存続することが、困難になるようにおもわれる。

不休眠性の個体群と接触する休眠性個体群の南端のものは、もつとも休眠期間がながく、光周性もあきらかなのである。このような場合、両者の交雑から適応度の高い子孫がうみだされる可能性は、すくないとみななければなるまい。そのために、両群の間に生殖隔離が成立するように淘汰がはたらく。共通の祖先をもち、熱帯と温帯に適応した個体群が、生活史の適応限界によつてくぎられた2つの集団に分裂してしまう。

オーストラリアにひろく分布しているコオロギ *Teleogryllus commodus* は、北の熱帯から亜熱帯にかけてすむ不休眠性の群と、南の温帯にすむ卵休眠をもつ群とにわかれている。



第8図. 世代数の変化にともなう淘汰圧の変化を示す模式図。有効温度は東アジアの数地点の実測値による（0点=10°C）。A—1世代にわりあてうる有効温度，B—発育速度が不変の場合，C—Bの場合に休眠期に作用する有効温度。

形態上の分化はほとんどみとめられないが、両群の遺伝的隔離は完全であり、 F_1 には妊性がまつたくない^{3,12)}。北アメリカのゾウムシ *Conotrachelus nenuphar* の不休眠の多化型と卵巣休眠をもつ1化型との間にも、生殖隔離のきざしがみられている³⁹⁾。遺伝的分化には、時間と距離の要因がからんでいるから、生活史の適応型の分離のみが、これらの例を説明する原因であるとはいいきれない。しかし、種の分化にいたるひとつの契機が、このようなところからもうまれることは、十分に考えられる。

VII. 生活史の転位

さらに深刻な適応の断絶が、休眠期の転位によつて生じる。休眠する発育段階がちがうと、生活史の各期の季節的配列がずれて、生殖季節もことなつてくる。おなじ空間をしめる個体群のあいだに、時間的な隔離がおこつて、遺伝子プールは交流のない2つの部分にわかれてしまう。

昆虫全体をながめると、ほとんどあらゆる発育段階に休眠がみられる。系統的に休眠期がさだまつているような例もあるが、おなじ分類群のなかにさまざまな休眠期がみられる場合もかなり多い。休眠は、あきらかに熱帯から温帯に分布をひろげていく過程に、くりかえしてさまざまな種にあらわれたのにちがいない。それにもかかわらず、同種内には、休眠する発育段階にほとんど変異がみられないのは、ひとつには上記の理由によつていのであろう。もうひとつの理由は、すでに確立された生活史の様式は、その構成要素の相互の間の密接な協調によつて、なりたっている点にある。もし、休眠期が転位すれば、それにとりなつて生活史の全体が、根底から再編成されねばならないから、よしこのような変異が、温帯の季節変化によく適応した個体群にあらわれたとしても、存続する機会はすくない。

たとえば、エンマコオロギの卵休眠・1化の生活史は、短日型の発育調節によつて、季節との同調がたもたれている。他方、その近似種 タイワンエンマコオロギ *Teleogryllus taiwanemma* の幼虫休眠・2化の生活史は、長日型の休眠調節によつてなりたっている。もし休眠が、卵期から幼虫期に転じたとすれば、光周反応の逆転がともなわないかぎり、生活史の適応性はうしなわれてしまう。休眠や光周反応は、そのおのおのが多数の遺伝子の支配を受けている場合が多いから、一挙に両者の変異があいともなつておこる可能性は無にひとしい。しかもこの転位は、一挙に完成されねば、ただちに消えさる運命にある。幼虫休眠と短日型の光周反応、あるいは卵休眠と長日型の光周反応をもつエンマコオロギの生活史を、想像できるであろうか。

おそらく現在しられている生活史の転位のたつたひとつの研究例は、マツノキハバチであろう。この種は、平地では卵で越冬し、前蛹期に夏眠して秋に成虫になる。信州の2500mの山地では、成虫が初夏にあらわれ、その子世代は前蛹期に冬をこす。これは前蛹期の発育の温度要求が、20°C 付近のきわめてせまい範囲にかぎられていることによつて説明されているが⁹⁾、卵期の温度条件にも、高山地帯と低地とでは大きい差があるはずである。たとえばこの生活史の変異が、温度にたいする直接の反応によつて説明がつくとしても、成虫の

羽化期の完全な分離と、両者をつなぐ生活史の欠除は、平地と高地の個体群を完全にわけへだてている。この種では1世代に2度、卵期（冬）と前蛹期（夏）に休眠するという、例のすくないその生活史の様式に、越冬期の分化の可能性があらかじめ存在していた。

休眠の能力をもたない個体群が北上し、あるいは氷期による気候の寒冷化にめぐりあうと、休眠期のことなるいくつかの個体群に分裂する可能性がうまれる。季節変化にたいする適応という点では、不休眠の祖先型は白紙にちかいから、どの発育段階に休眠性や光周性が生じても、生活史の編成に破綻を生じない。休眠期あるいは光周反応の型に応じて、生活史の各段階にかかる淘汰圧がきまる。それによつて、生活史の細部が構成されていく。

北アメリカ産のよく似たコオログ2種 *Gryllus pennsylvanicus* と *G. veletis* の種分化のいきさつが、この線をたどつてえがきだされている¹⁾。前者は卵期に、後者は幼虫期に休眠して越冬するので、成虫の生殖活動のピークは、それぞれ8～9月と5～6月になり、雑交の機会はすくない。現在では、実験室で交配しても、F₁ ができないくらいに、遺伝的隔離が確立している。しかもこの2種は、形態や発音によつて区別することはできないのである。休眠期の差異が、分化の唯一の要因であつたといいきることはできないにしても、その初期の段階においては、2つの集団の独立性をたもつのに、大きい役割をはたしたことを否定しきれない。

このような生活史の気候適応の分裂が、その主因になつたとおもわれる種分化の日本版がある。しかも、これは未完成であるだけに、いつそう示唆にとむ。それは、ツヅレサセコオログの夏型と秋型である。いずれも1化性であるが、前者は幼虫期、後者は卵期に越冬する³⁶⁾。現在両者の間の遺伝的隔離は完全ではなく、妊性のあるF₁ がえられている。しかし、生殖季節がほとんどかさならないために、自然界では遺伝子の交流はすくないとみてもよい。両者のたどるみちは、時とともに、大きくわかれていくにちがいない。

VIII. 過去と将来

産業革命と共にはじまつたイギリスにおける数種のガの工業黒化の過程や、最近のあいっぐ殺虫剤にたいする抵抗性害虫の出現は、生物的自然の原則—淘汰と適応—のきびしさを、まざまざと浮きぼりにしてみせた。生活史をつづる昆虫の生理的性質も、もちろんこの原則から、のがれでることはない。

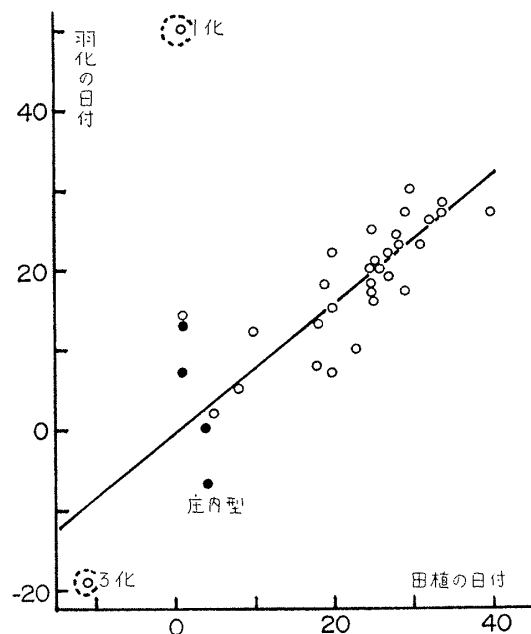
北アメリカのエリー湖周辺におけるアワノメイガの化性の変化は²²⁾、侵入後のあらたな変異によるのか、あるいは原産地のことなるふたつの系統のおきかえによるのか、いずれにしても淘汰にこたえる遺伝的变化が、すみやかにおこなわれていることをしめしている。フランスの1地点からアメリカ大陸にもたらされたマイマイガは、わずか50世代のうちに、すでに発育速度の地理的分化をみせている²³⁾。

このようなあらたな適応の形成には、10⁻⁵ 程度の確率でおこるといわれる突然変異をかならずしも必要としない。いろいろの対立遺伝子群が、ある環境下においてはおなじ表現型をとるために、淘汰をのがれて遺伝子プールの中にたくわえられる場合があるだろう。その結果、表現型の変異よりも幅ひろい遺伝的変異がたもたれて、環境の変動にたいして、

いつそう高い適応能力をもつことになるだろう。たとえば、内因性の休眠と外因性の休眠の遺伝子型は、後者の臨界値よりもみじかい日長下では区別できない。均一な生活史をもつ個体群のなかにも、このようにしてさまざまな適応能力をもつ遺伝子型が、潜在している可能性がある。適当な実験条件下では、これらのことなつた遺伝子型を表現させ、選択していくことができる。

こうして、自然界では長日型のサクサン *Antheraea pernyi* から短日性の系統が選抜され⁴⁾、また内因性の卵休眠をもつ1化性のバッタ *Melanoplus differentialis* から、不休眠の系統がえられている³⁸⁾。トウヒノシントメハマキ *Choristoneura fumiferana* の1化の個体群からは、長日によって休眠を回避する系統が選抜された⁸⁾。この系統の休眠率は、日長24時間から12時間にいたるまで次第に増加し、自然界でじつさいに光周反応をつかっている多化性種にみられるような、臨界値付近における急な反応率の変化はみられない。レニングラードのナシケンモン *Apatele rumicis* やヨトウガの1化性の個体群の光周反応にも、同様のことを指摘できる。自然界で表現されないかぎり、光周反応の臨界値は淘汰の対象とはなりにくいから、より大きい変異性がたもたれているのであろうか。環境の変化によつて、これらの潜在している遺伝子があかろみにだされ、あらたな適応の素材につかわれる可能性がある。

人類の生活は、過去に急速な環境の変化をもたらしてきた。そのなかでも、作物の栽培とその方法の変遷は、それに依存している昆虫の食物供給を大きくかえてきたにちがいない。



第9図. 日本各地におけるニカメイガの越冬世代の羽化期¹⁷⁾と田植期との相関。田植期は農林省農事試験場編(1950)水稻豊凶考照試験による。

い。その結果は、まさしくある種の昆虫の生活史に反映しているようにおもわれる。ニカメイガの越冬世代の羽化期の勾配変異が、じつは田植の時期とのあいだに密接な相関をしめしているのである(第9図)。日本列島にこの種がすみつき、分布をひろげて害虫化していつた歴史を、今となつては知るてではすくないが、現在個体群の大半がイネに依存していることは、たしかであろう。イネの栽培慣行の成立に平行して、ニカメイガの生活史の構成がおこなわれてきた、とするみかたに、十分な根拠があるようにおもわれる。これは、最近にもイネの栽培期の変化にともなつて、ニカメイガの羽化期が変化し¹⁸⁾、さらに、2期作による食物供給の延長が、3化型の生活史を出現させたことによつても、支持されている。

このような生活史の変化は、たんに

栄養や發育生理のみの問題ではない。適応という、進化の産物が生活史におりこまれている。絶滅の運命をたどらぬかぎり、おなじ原則が今後も昆虫の生活史を支配していく。昆虫の生活史の変化が、最初は環境の変化にたいする直接の反応であつたとしても、淘汰圧の変化がかならずそれにつきまとう。そしてやがては遺伝的なうらづけができあがるにちがいない。

ある季節にきまつておこなわれる殺虫剤の大量散布も、生活史に大きい淘汰圧をかけている。抵抗性の形成という型の適応が実現されない場合にも、生活史の変化による薬剤散布の回避が、将来の問題にならぬ、という保証はない。環境条件との1次的な因果関係の分析だけでは、このような問題の解決はのぞめない。生活史には、過去から現在にいたり、さらに未来にも通じている進化の歴史が秘められているのである。

文 献

1. Alexander, R. D. and R. S. Bigelow 1960. Allochronic speciation in field crickets, and a new species, *Acheta veletis*. *Evolution* 14: 334-346.
2. Asahina, E. 1959. Diapause and frost resistance in a slug caterpillar. *Kontyû* 27: 47-55.
3. Bigelow, R. S. and S. A. Cochaux 1962. Intersterility and diapause differences between geographic populations of *Teleogryllus commodus* (Walker) (Orthoptera: Gryllidae). *Aust. J. Zool.* 10: 360-366.
4. Danilevsky, A. S. 1961. Fotoperiodizm i sezonnoe razvitie nasekomykh. *Izd. Leningrad. Univ.*
5. 深谷昌次 1947. ニカメイチュウの地方系統について (1). *農学研究* 37: 121-123.
6. — 1959. 農作害虫の発生予察 (1). *農業及園芸* 34: 593-596.
7. Goldschmidt, R. 1934. *Lymantria*. *Bibliographia genetica* 11: 1-186.
8. Harvey, G. T. 1957. The occurrence and nature of diapause-free development in the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae). *Canad. J. Zool.* 35: 549-572.
9. 日高敏隆 1964. '生理的種'の問題. *自然科学と博物館* 31: 125-132.
10. —・合田重道 1963. キタテハ (*Polygonia c-aureum*) の季節型決定要因としての日長. *動物学雑誌* 72: 77-83.
11. 平尾重太郎 1959. イネカラバエの生態の地方的変異に関する研究 I. 2 化地帯で経過した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.
12. Hogan, T. W. 1965. Some diapause characteristics and intersterility of three-geographic populations of *Teleogryllus commodus* (Walk.) (Orthoptera: Gryllidae). *Aust. J. Zool.* 13: 455-459.
13. Homma, K. 1966. Photoperiodic responses in two local populations of the smaller tea tortrix, *Adoxophyes orana* F. V. Rös. (Lepidoptera: Tortricidae). *Appl. Ent. Zool.* 1: 32-36.
14. 井上 寛 1956. 雌の翅が退化している尺蛾. *新昆虫* 9: 2-8.
15. 井上 平・釜野静也 1956. ニカメイチュウの蛹化と光との関係. *応用昆虫* 12: 130乃至 132.
16. —・— 1957. 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.

17. 石倉秀次 1950. 作物害虫の発生予察. 河出書房, 東京.
18. Ishikura, H. 1955. On the types of the seasonal prevalence of rice stem borer in Japan. Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. (C) 5: 67-80
19. 岩田俊一 1960, イネカラバエの化性と発生型. 応動昆第4回シンポジウム要旨: 10-13.
20. 菊地 実 1965. 寒冷地における1回発生型ニカメイチュウの生態. 日本生態学会東北地区会報 23: 1-6.
21. 桑名寿一 1944. 「カイコノウジバイ」の蛹の生活力と環境の温度及び湿度との関係について. II. 蛹の生活現象, 特に休眠と環境の温度との関係. 蚕試彙報 2: 225-244.
22. Lees, A. D. 1955. The physiology of diapause in arthropods. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
23. Leonard, D. E. 1966. Differences in development of strains of the gypsy moth *Portheria dispar* (L.). Bull. Conn. Agric. Exp. Sta. 680: 1-31.
24. Masaki, S. 1956. The local variation in the diapause pattern of the cabbage moth, *Barathra brassicae* Linné (Lepidoptera: Noctuidae). Bull. Fac. Agric. Mie Univ. 13: 29-46.
25. — 1958. The response of a short-day insect to certain external factors: the induction of diapause in *Abraxas miranda* Butler (Lepidoptera, Geometridae). Japan. J. Appl. Ent. Zool. 2: 285-294.
26. — 1965. Geographic variation in the intrinsic incubation period: a physiological cline in the Emma field cricket (Orthoptera: Gryllidae: *Teleogryllus*). Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ. 11: 59-90.
27. — 1966. Photoperiodism and geographic variation in the nymphal growth of *Teleogryllus yezoemma* (Ohmachi et Matsuura) (Orthoptera: Gryllidae). Kontyû 34: 277-288.
28. 正木進三 1966. 昆虫の気候適応と地理的変異. 植物防疫 20: 243-249.
29. Masaki, S. and N. Oyama 1963. Photoperiodic control of growth and wing form in *Nemobius yezoensis* Shiraki (Orthoptera: Gryllidae). Kontyû 31: 16-26.
30. — and T. Sakai 1965. Summer diapause in the seasonal life cycle of *Mamestra brassicae* Linné (Lepidoptera: Noctuidae). Japan. J. Appl. Ent. Zool. 9: 191-205.
31. 松本義明 1963. 日長温度調節によるヤサイゾウムシ成虫の休眠回避. 農学研究 49: 167-176.
32. 南川仁博 1950. チャエダシヤクの発生と生活史に就て. 応用昆虫 6: 57-65.
33. 長沢純夫 1957~1966. 「マイマイガの地方系統の幼虫の脱皮回数」. 応動昆 1: 27-31; 防虫科学 22: 176-182; 255-259; ニューエントモロジスト 7: 5-9; 農薬の進歩 3: 1-10; あきつ 13: 8-13; 昆虫 33: 466-474; 応動昆 10: 48-49.
34. 奈須壮兆 1960. ウンカ類の生態型と越冬問題. 応動昆第4回シンポジウム要旨: 3-7.
35. 奥 俊夫 1966. 数種ハマキガの幼虫前半期における休眠. I. 休眠前行動および生活環境の特異性. 昆虫 34: 144-152.
36. 大町文衛・松浦一郎 1951. コオロギ上科における生活史の4つの形式に関する観察と実験. 応動雑 16: 104-110.
37. 佐伯久明 1966. ツツレサセコオロギの長翅型発現率に及ぼす日長の影響について. 日本生態学会誌 16: 49-52.
38. Slifer, E. H. and R. L. King 1961. The inheritance of diapause in grasshop-

- per eggs. J. Heredity 52: 39-44.
39. Stevenson, J. O. and E. H. Smith 1961. Fecundity and fertility of two strains of the plum curculio, reciprocal crosses and F_1 generations. J. Econ. Ent. 54: 283-284.
40. Toshima, A., Homma, K. and S. Masaki 1961. Factors influencing the seasonal incidence and breaking of diapause in *Carposina niponensis* Walshingham. Japan. J. Appl. Ent. Zool. 5: 260-269.

オ
の
の
れ
蛹
な
意
-
た
休
見
(Q
果,
なり
が停
停止
しか
さむ

昆.
な節
とに行

* c