イチモンジセセリ (チョウ目: セセリチョウ科) の 温度誘導的な卵サイズ可塑性における感受期

世古 智一^{1,*}・中筋 房夫²

¹農業・食品産業技術総合研究機構西日本農業研究センター

²岡山県赤磐市

Critical Period for the Influence of Temperature on Egg Size Induction in the Skipper Butterfly, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). Tomokazu SEKO^{1,*} and Fusao NAKASUJI² ¹National Agriculture and Food Research Organization Western Region Agricultural Research Center; 6-12-1, Fukuyama, Hiroshima 721-8514, Japan. ²Akaiwa, Okayama, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 61: 93–98 (2017)

Abstract: The skipper butterfly *Parnara guttata guttata* (Bremer et Grey) utilizes temperature as an important cue for producing the optimal reproductive allocation between size and number of eggs in each generation. Reciprocal transfers were made by switching the thermal conditions between a low temperature condition (20°C), which induces smaller sized eggs, and a high temperature condition (25°C), which induces larger sized eggs, to investigate the critical period for the regulation of egg size by *P. g. guttata* in response to temperature. Females laid larger eggs when a high temperature was present during all larval stages or when a low temperature was present only during the fifth (final) instar larval stage. In contrast, smaller eggs occurred in response to any other thermal condition. There was a high correlation between egg size and temperature during the total developmental period of the first and fourth instar larval stages. These results suggest that this species has a mechanism for monitoring thermal conditions twice, i.e., at the first and fourth instar larval stages. The adaptive significance of the response of egg size of *P. g. guttata* to thermal conditions experienced at the early and middle immature stages was discussed.

Key words: *Parnara guttata guttata*; egg size; temperature; sensitive period; phenotypic plasticity

緒 言

温度条件には季節的なパターンがあり、昆虫は温度を環境シグナルとする多様な反応を進化させている (Tauber et al., 1986; Fischer et al., 2003). 一方、温度は日内あるいは日間で大きく変動するため、日長に比べて環境シグナルとしての信頼性は低いかもしれない (Danks, 1987). 環境シグナルを信頼性の高い情報として受け取るには、それを感じ取るタイミングが重要である (Danks, 1987). 一般に、休眠や成虫の翅の斑紋パターン (または体色) では、高い感受期は表現型が生じる直前の齢期にあることが多い (Danks, 1987; Marriott and Holloway, 1998; Kooi and Brakefield, 1999; Kurban et al., 2007). これは、表現型が生じる直前に感受する環境シグナルは将来の環境条件を正確に反映した情報であり、ミスマッチした表現型を作り出すリスクを最小限にするためと考えられている (Danks,

1987; Padilla and Adolph, 1996; Emlen and Nijhout, 1999; Kooi and Brakefield, 1999).

大きな卵から生まれた個体は、小さな卵から産まれたものよりも飢餓、湿度、温度、天敵および寄主条件などの物理的または生物的環境要因に対し、生存や発育に有利な傾向にある (Fox and Czesak, 2000 など). 節足動物において、卵サイズは冷涼な環境条件下で大きくなることが多数報告されている (Azevedo et al., 1996; Yampolski and Scheiner, 1996; Ernsting and Isaaks, 1997; Blanckenhorn, 2000; Fischer et al., 2003). 冷涼な環境条件下において大きな卵が産下されることには、温度を環境シグナルとする卵サイズの表現型可塑性が関連していると考えられており、低温条件下での生存率低下の抑制 (Fischer et al., 2003)、発育日数の短縮による天敵などの死亡要因からの回避 (Yampolski and Scheiner, 1996)、世代時間の減少 (Perrin, 1988) などの理由により、低温下では大きな子の生産が有

*E-mail: sekot@affrc.go.jp

2016 年 7 月 4 日受領 (Received 4 July 2016)

2017 年 1 月 13 日登載決定 (Accepted 13 January 2017)

DOI: 10.1303/jjaez.2017.93

利になるものと予測される。一方、セセリチョウの一種イチモンジセセリ *Parnara guttata guttata* (Bremer et Grey) では、幼虫を低温条件下で飼育すると羽化した成虫は小さな卵を産む (晴山ら, 1991; Seko and Nakasuji, 2006)。本種において、温度条件は日長条件とともに、各世代の寄主条件に適応した卵のサイズと数を決定するための環境シグナルとして利用されていると考えられているが (Seko and Nakasuji, 2006; 世古, 2008)、幼虫期のどのタイミングでこれらの環境シグナルを感受しているのかは明らかにされていない。またイチモンジセセリは、近年では関東地方を中心に飼料イネに被害をおよぼす重要害虫として認識されており (西宮, 2009; 石崎・石川, 2013)、環境シグナルをどのように利用して野外での環境変化に適応しているのかを知ることは、本種の被害予測などに有効である。特に温度条件は年次変動があるため、感受期に経験する温度条件によっては卵サイズが平年と大きく異なり、幼虫期の生存に影響する可能性がある。そこで本研究では、イチモンジセセリにおいて卵サイズ可塑性を誘導する温度の感受期が幼虫期後半の発育ステージにあるという仮説を検証するため、幼虫を発育ステージ別に2種類の温度条件下で飼育し、処理区間で卵サイズを比較した。また特定の発育ステージに感受期はなく、低温 (または高温) を一定期間読み取ることで卵サイズ可塑性が誘導されている可能性も考慮し、各温度処理区における幼虫の発育日数と卵サイズの関係についても検証した。

材料および方法

2003年7月に奈良県内 (大和高田市; 北緯 34°31', 東経 135°44') でイチモンジセセリ成虫約 50 頭を採集し、ストックカルチャーを中筋・本多 (1979) に基づき確立した。ストックカルチャーは毎世代 100 頭前後で維持し、確立してから 5~7 世代目の個体を実験に使用した。齢期別に異なる温度条件を設定した A から J までの処理区を用意した (Fig. 1)。それぞれの処理区ごとに、ストックカルチャーにおいて雌成虫がイネの苗に産んだ卵から孵化した約 120 頭の幼虫を無作為に選抜し、イネの芽出し苗の茎葉部分を

切って入れたプラスチック容器 (25×17×8cm) に移し、1 容器あたり 30 個体の密度で飼育した。餌は 1~2 日おきに交換した。幼虫は各処理区の温度設定に従い、脱皮後 12 時間以内に 25°C または 20°C 条件下に移した。蛹および成虫は、25°C の温度条件で保存、飼育した。羽化後、雌成虫は麻酔のため 4°C 下に 1 時間置き、後翅に油性マジックペンで個体識別のためのマークを記した。1 つのプラスチックケージ (25×35×35cm) に雌雄 20 頭ずつ成虫を入れて交尾させた。交尾後の雌成虫を、それぞれ蜂蜜水溶液とイネの苗を入れた円筒状のプラスチックケージ (直径 8cm, 高さ 18cm) に隔離した。1 雌あたり産卵開始から 1~2 日目に産下された卵を 30 個無作為に採取した。卵の形を半球楕円体と仮定し、直径 (d) と高さ (h) をビデオマイクロメーター (VM-60, オリジナル, 東京) に接続した顕微鏡で測定し、卵の体積 (V) を $V = \pi d^2 h / 6$ より推定した。それぞれの雌が死亡した後、イネの苗およびケージに産み付けられた卵の数を測定することで生涯産卵数を測定した。一方、温度処理区 A から J までの区間で卵サイズの比較によって感受期を推定し、その仮説を検証するため新たに K, L, M の処理区を設定した (Fig. 1)。幼虫の飼育方法、成虫の採卵、卵サイズおよび産卵数の測定は、先の実験と同様に行った。これらの実験は、全て農業・食品産業技術総合研究機構近畿中国四国農業研究センター (現西日本農業研究センター) 内で、日長条件 14L : 10D (14 時間明条件 : 10 時間暗条件) 下で行った。

統計解析は、R (version 2.14.1) を用いて行った (R Development Core Team, 2011)。卵サイズを目的変数、処理区を固定効果、雌成虫をランダム効果として、処理区間で卵サイズを比較するため混合モデル分散分析を行った後、Tukey-Kramer の HSD 検定により A から J、および K から M までの処理区間で多重比較を行った。産卵数については一元配置分散分析を行った後、Tukey-Kramer の HSD 検定により比較した。処理区 A および F の卵サイズおよび産卵数のデータは、Seko and Nakasuji (2007) のものを使用した。また世古 (2008) の調査で得た 14L : 10D, 25°C および 20°C 条件で飼育した場合の各幼虫の発育ステージでの

Fig. 1. Overview of all experiments performed to examine the effect of sensitivity to temperature on egg size induction at each stage of *Parnara guttata guttata*. Individuals were kept at either 25°C (white squares) or 20°C (gray squares), depending on the treatment, within 12h after their molt and pupation. The photoperiod regime was 14L : 10D for all treatments.

日数を参考に (Table 1), 各処理区における幼虫の発育日数を推定し, 卵サイズとの関係をスピアマンの順位相関係数により推定した。

結 果

処理区 A から J の間で卵サイズを比較した結果, 有意な違いが検出された ($F_{9,242}=25.30$, $p<0.0001$, 混合モデル分散分析). 卵のサイズが大きかった処理区は, 全幼虫期間において 25°C 条件で飼育した処理区 F, および 5 齢幼虫期のみ 20°C 条件で飼育された処理区 G のみであった (Fig. 2(1)). 産卵数についても, 処理区 A から J の間で有意な違いが検出された ($df=9$, $F=5.65$, $p<0.0001$, 一元配置分散分析). 全幼虫期間において 25°C 条件で飼育した処理区 F では, 幼虫後期を低温で飼育された処理区 H, I, J よりも有意に少なかったが, 他の処理区間との違いは確認されなかった (Fig. 2(1)). 処理区 F と同じく卵サイズが大きかった処理区 G においては, 他の処理区との違いは確認されなかった (Fig. 2(1)).

1 齢から 4 齢までの期間を 25°C で飼育した処理区 F, G ではその他の処理区に比べて産下卵サイズが大きく, また 1 齢幼虫期のみ温度条件が異なる処理区間 (E と F) および 4 齢幼虫期のみ温度条件が異なる処理区間 (G と H) において産下卵サイズが異なった (Fig. 2(1)). これらの結果から, 本種における温度の感受期は 1 齢と 4 齢付近にあることが推察された. これを検証するため, 3 つの処理区 K, L, M を新たに設定し, 卵サイズおよび産卵数を比較した (Fig. 2(2)). 卵サイズは処理区間で有意に異なり ($F_{2,72}=16.62$, $p<0.0001$, 混合モデル分散分析), 1 齢と 4 齢を 25°C 条件で飼育した処理区 K では, 1 齢および 4 齢を 20°C 条件で飼育した処理区 L や 4 齢のみ 20°C 条件で飼育した処理区 M に比べて大きな卵を産んだ (Fig. 2(2)). 産卵数については, 3 つの処理区で違いは見られなかった ($df=2$, $F=0.19$, $p>0.05$, 一元配置分散分析).

Table 1 のデータをもとに各処理区で推定された幼虫期の発育日数と卵サイズ間の相関を推定したところ, 幼虫の発育期間と卵サイズ間で負の相関関係が検出されたが

Table 1. Developmental period (days) of *Parnara guttata guttata* under two different temperature conditions

		<i>n</i>	Developmental period (median (min.–max.))					
Temperature (°C)			First	Second	Third	Fourth	Fifth	Pupa
Male	20	12	4.0 (5–6) a	4.0 (4–6) a	4.0 (3–5) a	5.0 (4–6) a	8.0 (7–10) a	17.0 (16–18) a
	25	17	3.0 (3–3) b	3.0 (2–3) b	3.0 (3–4) b	3.0 (2–4) b	7.0 (5–9) b	9.0 (9–10) b
Female	20	27	5.0 (4–7) a	4.0 (3–5) a	4.0 (3–6) a	6.0 (5–8) a	9.0 (7–11) a	17.0 (14–18) a
	25	22	3.0 (3–3) b	3.0 (3–3) b	3.0 (3–4) b	3.0 (2–6) b	7.0 (6–9) b	9.0 (8–10) b

Values followed by same letters are not significantly different (Mann–Whitney's *U* test, $p>0.05$).

Data were from a previously published study (Seko, 2008)

Fig. 2. Comparison of egg size and fecundity (mean $\pm$ SE) between treatments to investigate the sensitivity to temperature during larval stages of *P. g. guttata*. The letters (A–M) indicate each treatment shown in Fig. 1. Mean egg sizes followed by the same letters are not significantly different (Tukey–Kramer's HSD test after mixed model ANOVA, $p>0.05$) and fecundity (Tukey–Kramer's HSD test after one-way ANOVA, $p>0.05$). Numbers in parentheses refer to the number of females for which egg size and fecundity were measured under each condition. Thirty eggs were measured per female.

Fig. 3. The relationship between the mean egg size in *P. g. guttata* and (a) larval developmental period (days) and (b) total developmental period (days) during the first and fourth instar larval stages. The developmental period for each treatment was estimated based on Table 1. The letters represent each treatment described in Fig. 1. Error bars have been omitted for clarity (see Fig. 2). $^{**}p < 0.01$, $^{***}p < 0.001$, Spearman's rank correlation.

(Fig. 3a), 幼虫期間が同じであっても処理区間で卵サイズが著しく異なるケースが見られた (G と E, M, および K と C, H, L). 一方, 1 齢および 4 齢のみに注目してその発育日数の合計と卵サイズ間の関係を見たところ, 非常に高い負の相関が検出され, 発育日数が同じである処理区間の卵サイズの差はわずかであった (Fig. 3b).

考 察

本研究によって, イチモンジセセリの温度誘導的な卵サイズ可塑性は 1 齢および 4 齢に感受期があることが示唆され, 幼虫期の後半にあるという予測と異なった. もし特定の発育ステージに感受期がなく, 低温条件 (または高温条件) を幼虫期のどこかで一定期間感受することで卵サイズ可塑性が誘導されているのであれば, 幼虫の発育期間が同じ処理区間において卵サイズに大きな違いはないはずである. しかし実際には幼虫期全体の発育日数よりも, 1 齢と 4 齢の発育日数の合計の方が卵サイズと高い相関関係が見られており, これらの発育ステージに経験する温度条件が卵サイズの決定に大きく影響することを示唆している.

ジャノメチョウの一種 *Bicyclus anynana* (Satyrinae) において, 低温条件では大卵少産になり, 低温条件に対する適応の結果であることが示唆されている (Fischer et al., 2003). *Bicyclus anynana* の温度変化に伴う卵サイズ可塑性は, 蛹期や幼虫期に経験した温度条件も影響するが, 主に成虫期に誘導される (Fischer et al., 2004). 一方イチモンジセセリでは, 幼虫を低温条件下で飼育した後, 蛹および成虫を高温条件下で飼育しても卵サイズが大型化しないことから, 蛹期および成虫期のステージでの温度条件は卵サイズ可塑性に影響しないと考えられる. また本研究において, 5 齢期に温度感受期はないことが示唆されている. このように発育ステージ後期ではなく, 幼虫期の前期と中期

の 2 度にわたって感受期があるのは, 次の理由からかもしれない. 本種において, 越冬した個体は 5 月下旬頃に湿地に生息するイネ科植物に小さな卵を産み (第 1 世代), そこから生まれた個体は 7 月頃に小さな卵を産み (第 2 世代), 8 月下旬から 9 月上旬にかけて出てくる成虫は乾燥地に生息するイネ科植物に大きな卵を産み, 孵化幼虫は短日条件で休眠に入る (第 3 世代/越冬世代) (Nakasuji 1982, 1987; Roff, 2002). 第 2 世代の成虫が大卵を産むのは, 小卵から孵化した幼虫は乾燥地に生息する葉が硬い寄主植物上で生存できないためであるが (Nakasuji and Kimura, 1984; 中筋・石井, 1988; Roff, 2002), 第 3 (越冬) 世代および第 1 世代の雌から生まれた孵化幼虫は, 葉の柔らかい湿地性の寄主植物を利用できることから, 小卵をたくさん生む方が適応的である (Seko and Nakasuji, 2006). 日本では, 平均気温は第 1 世代幼虫の発育時期に急激に上昇し, 反対に第 3 (越冬) 世代幼虫の発育時期に急激に低下する. もし発育ステージ中期のみに温度感受期があると, 小卵多産が適応的な第 1 世代において大卵を少なく産んでしまうというミスマッチが起こりうる. 一方, もし感受期が発育ステージ前期のみにあった場合, 第 3 (越冬) 世代の 1 齢幼虫は 9 月上旬に高温条件を経験するため, 翌年の春に羽化した後, やはり非適応的な大卵を少なく産むことになる. したがってイチモンジセセリでは, 幼虫期の若齢および中齢期の 2 度にわたり温度を読み取ることで, 正確に季節変化を予測し, 寄主条件と産下卵サイズ間のミスマッチを最小限に抑えているのではないかと考えられる.

温度を将来の環境条件を正確に予測するための情報として利用するための制御機構として, たとえば (1) 最低気温が季節指標として利用され, 閾値となる温度を下回る日が何日も続くと反応するシステムや (Bariola and Henneberry, 1980), (2) 一定期間に温度を積算することで季節を予測

するシステムなどの仮説が提唱されている (Danks, 1987). イチモンジセセリの卵サイズは, 20°C と 30°C (平均 25°C) を 12 時間ごとに切り替える温度周期を伴う処理区と, 一定温度の処理区間で違いはなかった (Seko and Nakasuji, 2007). 本種の温度誘導的な卵サイズ可塑性は, 22.5°C と 25°C の間に閾値がある反応と考えられているが (Seko and Nakasuji, 2006), 幼虫期の半分もの期間において閾値を下回る温度周期にさらされても大卵を産んだことから, 閾値温度を下回る回数で反応するという (1) の仮説は, 本種においては当てはまりにくい. 前述の通り, 本種は 1 齢および 4 齢の幼虫期に温度を積算し, その総量の違いで卵サイズを決定するシステムを備えているのかもしれない. またイチモンジセセリの卵サイズは日長条件の違いによっても大きく異なるため (Nakasuji and Kimura, 1984), 野外で観察される本種の卵サイズ季節的表現多型は, 休眠などで多く観察されているのと同じく, 温度修飾を伴う卵サイズの日長反応によって形成されているとみなすことができる. 本種において, 日長が卵サイズの決定に及ぼす感受期は未解明であるが, 成虫の季節型の決定時期が 5 齢期であり (Ishii and Hidaka, 1979), 卵サイズの日長反応も同じ发育ステージに感受期がある可能性は高い. 本種では, 1 齢または 4 齢のいずれかの发育ステージで平均気温が 22.5°C 以下の温度条件を感受すると, その後の日長条件にかかわらず小卵を産み, 一方 1 齢と 4 齢の両方で高温条件を感受した場合は, 終齢幼虫で感受する日長によって卵サイズが決まるという制御機構となっていると予想される.

イチモンジセセリの食害によるイネの被害は, 第 2 世代幼虫が発生する時期に問題になる (吉沢, 1996 など). 特に移植時期が遅いと第 1 世代成虫が発生する時期に葉色が濃いので産卵されやすく, 加えて葉がまだ柔らかいので孵化幼虫でも食いつきに成功しやすいため被害が出やすい (城所, 1992). 第 1 世代幼虫が発生するのは主に 6 月中であるが, 本研究で使用了系統を採集した奈良県での 6 月の平均気温は上旬から中旬にかけては 20°C から 22°C ほどであるため, 平年は 1 齢期および 4 齢期に 22.5°C を下回る温度条件で发育し, 第 1 世代成虫は小卵を産むことが予想される. 通常, 5 月植えのイネであればすでに生育が進んで葉が硬くなっているため, 第 2 世代の孵化幼虫は食いつき失敗によって死亡する割合が高い (Matsumura, 1992). 一方, その時期の気温が例年よりも高く, 1 齢期および 4 齢期を 22.5°C を上回る気温で发育するような場合は, 比較的大きな卵を産む個体が多くなる可能性がある. 大きな卵から孵化した幼虫は頭部が大きいので, 生育が進んで硬くなったイネの葉でも食いつきに成功しやすく, 被害をもたらす可能性があるため注意が必要と考えられる.

摘 要

イチモンジセセリは, 幼虫期に低温条件下で发育すると小卵多産になる. その温度誘導的な卵サイズ可塑性について, 温度を環境シグナルとして感受する時期を明らかにするため, 本種の幼虫を发育ステージ別に 2 種類 (20°C および 25°C) の温度条件下で飼育し, 10 種類の温度処理区間で卵サイズを比較した. その結果, 全幼虫期間において 25°C 条件で飼育した処理区, および 5 齢幼虫期のみ 20°C 条件で飼育された 2 つの処理区において, 他の処理区と比べて大きな卵が産下された. この結果から, 本種における温度の感受期は 1 齢と 4 齢付近にあることが推察されたため, 3 つの処理区を新たに設定し卵サイズを比較したところ, 1 齢と 4 齢を 25°C 条件で飼育した処理区では, 1 齢および 4 齢を 20°C 条件で飼育した処理区や 4 齢のみ 20°C 条件で飼育した処理区に比べて大きな卵を産んだ. また, 各処理区で推定された幼虫期の发育日数と卵サイズ間の相関を推定したところ, 幼虫の发育期間と卵サイズ間で負の相関関係が検出されたが, 幼虫期間が同じであっても処理区間で卵サイズが著しく異なるケースが見られた. 一方, 1 齢および 4 齢の发育日数の合計と卵サイズ間では, 非常に高い負の相関が検出された. 本研究の結果は, 本種の温度誘導的な卵サイズは, 1 齢および 4 齢の发育ステージに感受する温度条件に大きく影響することを示唆する.

引 用 文 献

- Azevedo, R. B. R., V. French and L. Partridge (1996) Thermal evolution of egg size in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 50: 2338–2345.
- Bariola, L. A. and T. J. Henneberry (1980) Induction of diapause in field populations of the pink bollworm in the western United States. *Environ. Entomol.* 9: 376–380.
- Blanckenhorn, W. U. (2000) Temperature effects on egg size and their fitness consequences in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*. *Evol. Ecol.* 14: 627–643.
- Danks, H. V. (1987) *Insect Dormancy: An Ecological Perspective*. Biological survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Ottawa. 439 pp.
- Emlen, D. J. and H. F. Nijhout (1999) Hormonal control of male horn length dimorphism in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Insect Physiol.* 45: 45–53.
- Ernsting, G. and J. A. Isaaks (1997) Effects of temperature and season on egg size, hatchling size and adult size in *Notiophilus biguttatus*. *Ecol. Entomol.* 22: 32–40.
- Fischer, K., P. M. Brakefield and B. J. Zwaan (2003) Plasticity in butterfly egg size: Why larger offspring at lower temperatures? *Ecology* 84: 3138–3147.
- Fischer, K., A. N. M. Bot, B. J. Zwaan and P. M. Brakefield (2004) Genetic and environmental sources of egg size variation in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Heredity* 92: 163–169.

- Fox, C. W. and M. E. Czesak (2000) Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 341–369.
- 晴山 睦・佃 律子・中筋房夫 (1991) イチモンジセセリの卵サイズ決定要因. 中国昆虫 5: 7–14. [Hareyama, M., R. Tsukuda and F. Nakasuji (1991) Environmental and genetic factors determining the egg size of a migrant skipper *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). *Chûgoku Kontyû* 5: 7–14.]
- Ishii, M. and T. Hidaka (1979) Seasonal polymorphism of the adult rice-plant skipper, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae) and its control. *Appl. Entomol. Zool.* 14: 173–184.
- 石崎摩美・石川哲也 (2013) 晩植飼料イネにおけるイチモンジセセリ幼虫発生数の品種間差. 関東病虫研報 60: 95–98. [Ishizaki, M. and T. Ishikawa (2013) Occurrence of rice skipper *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae) larvae among late-transplanted forage rice cultivars. *Ann. Rept. Kanto Pl. Prot. Soc.* 60: 95–98.]
- 城所 隆 (1992) イチモンジセセリの生活史と発生動態. 植物防疫 46: 361–366. [Kidokoro, T. (1992) Life cycle and occurrence of rice-plant skipper, *Parnara guttata guttata*. *Plant Prot.* 46: 361–366.]
- Kooi, R. E. and P. M. Brakefield (1999) The critical period for wing pattern induction in the polyphonic tropical butterfly *Bicyclus anynana* (Satyridae). *J. Insect Physiol.* 45: 201–212.
- Kurban, A., H. Yoshida, Y. Izumi, S. Sonoda and H. Tsumuki (2007) Pupal diapause of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): sensitive stage for thermal induction in the Okayama (western Japan) population. *Bull. Entomol. Res.* 97: 219–223.
- Marriott, C. G. and G. J. Holloway (1998) Colour pattern plasticity in the hoverfly, *Episyrphus balteatus*: The critical immature stage and reaction norm on developmental temperature. *J. Insect Physiol.* 44: 113–119.
- Matsumura, M. (1992) Life tables of the migrant skipper, *Parnara guttata guttata* Bremer et Grey (Lepidoptera: Hesperidae) in the northern peripheral area of its distribution. *Appl. Entomol. Zool.* 27: 331–340.
- Nakasuji, F. (1982) Seasonal changes in native host plants of a migrant skipper, *Parnara guttata* Bremer et Grey (Lepidoptera: Hesperidae). *Appl. Entomol. Zool.* 17: 146–148.
- Nakasuji, F. (1987) Egg size of skippers (Lepidoptera: Hesperidae) in relation to their host specificity and to leaf toughness of host plants. *Ecol. Res.* 2: 175–183.
- 中筋房夫・本多八郎 (1979) イチモンジセセリの簡易大量飼育法. 応動昆 23: 118–120. [Nakasuji, F. and H. Honda (1979) Simple method for mass-rearing of the rice skipper, *Parnara guttata guttata* Bremer et Grey (Lepidoptera, Hesperidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 23: 118–120.]
- 中筋房夫・石井 実 (1988) 蝶, 海へ還る. 冬樹書房, 東京. 156 pp. [Nakasuji, F. and M. Ishii (1988) *Butterfly Migration: A Mystery of Migration of Parnara guttata guttata*. Tôju Shobô, Tokyo. 156 pp.]
- Nakasuji, F. and M. Kimura (1984) Seasonal polymorphism of egg size in a migrant skipper, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera, Hesperidae). *Kontyû* 52: 253–259.
- 西宮智美 (2009) 飼料イネにおけるイチモンジセセリ (イネツトムシ) の発生と防除. 植物防疫 63: 547–552. [Nishimiya, S. (2009) Control of rice skipper, *Parnara guttata*, occurred on whole crop rice fields. *Plant Prot.* 63: 547–552.]
- Padilla, D. K. and S. D. Adolph (1996) Plastic inducible morphologies are not always adaptive: The importance of time delays in a stochastic environment. *Evol. Ecol.* 10: 105–117.
- Perrin, N. (1988) Why are offspring born larger when it is colder? Phenotypic plasticity for offspring size in the cladoceran *Simocephalus vetulus* (Muller). *Funct. Ecol.* 2: 283–288.
- R Development Core Team (2011) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation, Vienna. URL <http://www.R-project.org>
- Roff, D. A. (2002) *Life History Evolution*. Sunderland, Massachusetts. 465 pp.
- 世古智一 (2008) イチモンジセセリ *Parnara guttata guttata* の卵サイズおよびその表現型可塑性の変異に関する研究. 近中四農研報 7: 15–34. [Seko, T. (2008) Genetic variations of egg size and its reaction norms in the skipper butterfly, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). *Bull. NARO West. Reg. Agric. Res. Cent.* 7: 15–34.]
- Seko, T. and F. Nakasuji (2006) Adaptive significance of egg size plasticity in response to temperature in the migrant skipper, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). *Popul. Ecol.* 48: 159–166.
- Seko, T. and F. Nakasuji (2007) Effect of ambient temperatures on egg size, pupal size and fecundity in the skipper butterfly, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. Chugoku Branch* 49: 19–24.
- Tauber, M. J., C. A. Tauber and S. Masaki (1986) *Seasonal Adaptations of Insects*. Oxford University Press, Oxford. 411 pp.
- Yampolsky, L. Y. and S. M. Scheiner (1996) Why larger offspring at lower temperatures? A demographic approach. *Am. Nat.* 147: 86–100.
- 吉沢栄治 (1996) イチモンジセセリ第2世代幼虫の要防除密度. 関東病虫研報 43: 173–174. [Yoshizawa, E. (1996) The control threshold density of second generation rice skippers, *Parnara guttata*. *Ann. Rept. Kanto Pl. Prot. Soc.* 43: 173–174.]