

insecticide resistance is due to a simple genetic system, it is possible to estimate the gene frequency of the resistant factor involved in the population by the Hardy-Weinberg law. Some investigators have used a terrace-like combination of straight ld-p lines for showing genetic segregation of resistance levels in a heterogeneous mixed population, but it is now obvious that such an expression is not correct (figure 8).

Finally, the author would like to emphasize again that the straight ld-p line in the progeny of the cross between resistant and susceptible strains does not always represent the multifactorial inheritance of resistance, and vice versa; and that the straight ld-p line should be used more strictly and more correctly.

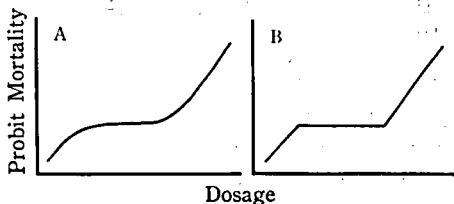


Fig. 8. Correct (A) and incorrect (B) expressions of the ld-p curve in heterogeneous populations.

Summary

Using the Mendelian mode of inheritance, some theoretical considerations were made on the shape of the log dosage-probit mortality curve in a heterogeneous population such as the progeny of crosses between resistant and susceptible strains.

The shape of the ld-p curve is largely influenced not only by the number of resistant genes but also by the level of resistance exhibited by these genes, dominancy, gene interactions, etc. The straight ld-p line in the F_2 progeny of the $R \times S$

cross does not always represent the multifactorial inheritance of resistance.

From the viewpoint of population genetics, almost all the natural field populations of insects should be considered not to be homogeneous but to be heterogeneous as far as the resistance level is concerned. The resistance level of heterogeneous populations should therefore be expressed by a whole ld-p curve, but not by the straight regression line or by the LD_{50} value alone which are based on and effective merely to the homogeneous normal distribution.

Acknowledgment: The author wishes to express his thanks to Prof. H. Kikkawa for his guidance; to Dr. T. Hiroyoshi and Miss R. Suzuki for their critical discussions and useful suggestions.

This work was supported in part by grants from the World Health Organization, U. N., and from the National Institutes of Health, U. S. A. (Grant No. GM 10154-01).

Reference cited

- 1) Hiroyoshi, T.: *J. Econ. Ent.*, 53, 985~990 (1960).
- 2) Hiroyoshi, T.: *Genetics*, 46: 1373~1380 (1961).
- 3) Hoskins, W. M.: *Misc. Publ. Ent. Soc. Amer.*, 2, 85~91 (1960).
- 4) Hoskins, W. M. and Gordon, H. T.: *Ann. Rev. Ent.*, 1, 89~122 (1956).
- 5) Milani, R.: *Atti IX Congr. Intern. Genet.*, 791~796 (1954).
- 6) Milani, R.: *Riv. Parassitol.*, 17, 233~246; 18, 43~60 (1956~57).
- 7) Tsukamoto, M., et al.: *Jap. J. Genet.*, 36, 168~174 (1961).
- 8) Tsukamoto, M., et al.: *Proc. Intern. Genet. Symp.* 1956, 442~444 (1957).

Biological Differences between Resistant and Susceptible Strains of the House Fly. Kazuo Buñi (Public Health Research Institute, Osaka-Fu, Osaka) Received Oct. 31, 1963. *Botyu-Kagaku*, 28, 98, 1963 (with English résumé, 103).

15. 殺虫剤抵抗性および感受性イエバエにおける生態学的な諸性質の比較* 武衛和雄 (大阪府立公衆衛生研究所) 38. 10. 31 受理

感受性の異なる6系統のイエバエについて、生態的な諸性質の相異点を比較観察した。抵抗性の増大したイエバエは、感受性系統にくらべて卵-幼虫期間が有意的に長くなり、また羽化率が低かった。抵抗性系統の蛹の体重は感受性系統のそれにくらべてより重い傾向を示した。

* この報告の一部は、1960年6月25日第12回日本衛生動物学会大会(札幌)において発表。

種々の昆虫において殺虫剤に対する抵抗性増大の現象が認められるようになって以来、その対策は今日重要な課題であり、生理、生化学、遺伝、形態、生態学の立場からも多くの検討が加えられている。DDT の出現以来、いち早く抵抗性の増大について関心がはらわれはじめたのはイエバエであり、本邦でも今日ひろい地域にわたって塩素系殺虫剤に対し、抵抗性の増大したことが報ぜられ^{13,16)}、また一部の地域では有機燐剤である diazinon に対する抵抗性の増大例が報告されている^{14,17)}。

著者は研究室において抵抗性イエバエを飼育中、たまたまこれらのイエバエが感受性の高いイエバエに比べて発育がおくれる傾向のあることを見出した。これを契機として両者間において、生活史を中心として比較した場合、生態学的に異なる諸性質をもつのではないかと思われたので、感受性の異なる数系統のイエバエ群について比較検討をこころみた。すでにこのような bionomics の面について検討された論著は数多くあり、孵化率にはじまって発育期間、蛹化率、体重、羽化率、性比、産卵前期間、増殖力、生存期間などについて検討され、その要約は Brown³⁾ によつて紹介されている。殺虫剤に抵抗性の発達増大したイエバエが、生態的に異なった諸性質をもつに至ることは甚だ意義深いことのひとつであらう。しかしこれらの報告をみると、結果的には有意差がみいだされたものとみいだされなかつたものとが相半ばし、多くの検討の余地が残されている。

本文にはいるにさきだち、常に御懇切な御指導をいただいている当所長梶原三郎博士に対し、また各系統のイエバエをこころよく分与されたイハラ農薬研究所長沢純夫博士、国立予防衛生研究所安富和男博士、大阪大学医学部遺伝学教室塚本増久博士に対し、あつく御礼を申しあげる。

供 試 昆 虫

実験に供したイエバエは欧米産の *Musca domestica domestica* および本邦産の *Musca domestica vicina* で次の諸系統である。

高槻系：1947年京都大学化学研究所において1メスの子孫より出発し、以後薬剤にふれることなく累代飼育された系統で、1959年に分与をうけ、以後当研究室で飼育中の感受性系統。

CSMA系：NAIDM系より分れた標準的な感受性系統で、国立予防衛生研究所で飼育中のものから分与をうけた。

RP系：スイス Geigy 社において diazinon で淘汰された抵抗性系統で、その後国立予防衛生研究所で飼育中のものから分与をうけた。

彦根 DDT 淘汰系：1955年11月、彦根市の DDT 散布地区より採集され、その後大阪大学医学部遺伝学教室において DDT および BHC で数十世代淘汰された抵抗性系統。

JIR系：1959年日本各地産の集団を混合、大阪大学遺伝学教室において DDT で数世代淘汰された抵抗性系統。

鉦田 diazinon 淘汰系：1960年、国立予防衛生研究所により、茨城県鉦田町夷原地区より採集された diazinon 抵抗性の野外系統で、さらに大阪大学遺伝学教室において diazinon により数世代淘汰された系統。

これらの各系統のイエバエは、DDT やその他の殺虫剤にふれることなく数世代飼育したのちに実験に供した。幼虫期の飼育は小麦ふすまと魚粉 (10:4) の混合培基により、成虫期には2%砂糖水とミルクをあたえて飼育増殖させた。

実 験 方 法

殺虫剤に対する感受性の測定：各系統とも羽化後3～4日目の供試個体群をエーテルで麻酔し、micro-syringe を用いて *p,p'*-DDT, γ -BHC, diazinon の各アセトン溶液をメスの胸背部に 0.0006cc ずつ滴下する。処理後、餌 (2%砂糖水) をいれた腰高シャーレに15～20匹ずつ収容して25°の恒温下に24時間放置したのちの死亡数を観察した。実験は1薬剤1濃度ごとに2～3回くりかえした。

各系統の生活史の比較観察：ミルクを湿した棉花を4時間成虫の籠にいれて集中的に産卵させる。ふすま、魚粉の混合培基を200ccのビーカーにいれ、このなかに卵をうえつけて25°に保つた。それより2日後、孵化生育中の幼虫をさらにつぎのふたつの混合培基の中にそれぞれ300個体の幼虫をうつし入れて飼育した。実験はふたつのシリーズにわけて行なつた。第1のシリーズではCSMA, RP, 高槻および彦根系、第2シリーズは高槻、JIR および鉦田系である。第1シリーズの飼育にもちいた幼虫培基は、1ポットあたりふすま30g、実験動物用固形飼料30g、ビール酵母粉末1g、水50ccよりなる培基により飼育し、第2シリーズではふすま40g、魚粉20g、水70ccの混合培基により飼育した。各シリーズとも1実験について3～6回のくりかえしをもうけた。

産卵してからおおむね6日後には蛹化がはじまり、その時期から毎日1回おなじ時刻に観察して、蛹化した個体は別のシャーレにうつした。また第2シリーズでは、蛹化後2日目にポット毎に100個体を任意にとりだしてトーショナルバランスでその体重をはかつた。飼育期間中はつねに25°に保つようにした。

実験結果と考察

各系統の LD_{50} の値に関する比較検討: Topical application によってえられた濃度死亡率回帰直線からそれぞれの中央致死薬量 LD_{50} を計算した結果は第1表に示すとおりである。

イエバエ各系統の各種薬剤に対する LD_{50} の値を比較すると、高槻系は p,p' -DDT に関しては tolerance の傾向を示すが、 γ -BHC, diazinon に対しては感受性が高い。CSMA 系では p,p' -DDT に対して高い感受性を示し、その他の薬剤に対しても感受性である。RP 系の CSMA 系に対する resistance ratio は γ -BHC では 8.22 倍、diazinon では 11.91 倍を示した。彦根系は高槻系と比較して p,p' -DDT では著しく抵抗性であり、 γ -BHC では 7.69~16.84 倍の resistance ratio を示した。JIR 系はすでに DDT にふれることなく飼育して30世代へたものを実験にあてたが p,p' -DDT に

対する抵抗性はさほど消失せず、また γ -BHC においては高槻系の 2.77~6.07 倍の耐性があつた。また鉾田系は diazinon では高槻系の 23.15 倍、 γ -BHC で 6.82~14.94 倍の resistance ratio を示した。

発育期間の長さの比較検討: 各系統の卵-幼虫期間および雌雄の蛹期間は第2表に示すとおりである。

卵-幼虫期間の比較: それぞれの平均発育所要日数から感受性系統と抵抗性系統とのあいだの有意性を検定するため、 t -test¹²⁾を行なった ($p=0.05$)。その結果両シリーズとも感受性系統と抵抗性系統間においてすべて有意差がみとめられた。このように有意差のみとめられた各シリーズについて、相互の平均発育所要日数を比較してみると、CSMA 系と RP 系とのあいだでは RP 系の方が 0.55 日発育が遅延し、彦根系は高槻系にくらべて 1.07 日発育が遅延している。また高槻系と JIR、鉾田系とのあいだでは、高槻系に比較してそれぞれ 0.27, 0.96 日の発育の遅延がみとめられる。

Table 1. Resistance levels of several strains of house flies: LD_{50} values in micrograms per female fly by topical application.

Strain	CSMA	Takatsuki	RP	Hikone-R	JIR	Hokota-R
p,p' -DDT	1.075	>60 $60\gamma=43.3\%^*$	>60 $60\gamma=30.2\%^*$	>60 $60\gamma=2.1\%^*$	>60 $60\gamma=10.0\%^*$	>60 $60\gamma=2.0\%^*$
γ -BHC	0.063	0.111~0.243	0.518	1.869	0.674	1.658
diazinon	0.023**	0.026**	0.274	0.151	—	0.602

* Shown percentage mortality when treated with 60 micrograms of p,p' -DDT.

** Cited from Jap. J. San. Zool.¹⁰⁾ (Yasutomi, 1961)

Table 2. Comparison of duration of egg-larval and pupal stages, per cent pupation and emergence, and sex ratio between resistant and susceptible strains of the house fly.

Expt. Series No.		1				2		
Strain		CSMA	RP	Takatsuki	Hikone-R	Takatsuki	JIR	Hokota-R
Egg-larval period (days)	Mean	6.69	7.24**	7.06	8.13*	6.38	6.65*	7.34**
	S. D.	0.22	0.19	0.16	0.37	0.02	0.03	0.02
	C. V. (%)	3.29	2.62	2.27	4.55	0.31	0.45	0.27
Pupal period ♂ (days)	Mean	5.82	5.84	5.50	5.28	5.78	6.22*	6.20**
	S. D.	0.12	0.11	0.25	0.18	0.09	0.24	0.01
	C. V. (%)	2.06	1.88	4.55	3.41	1.56	3.86	0.16
Pupal period ♀ (days)	Mean	5.84	5.85	5.51	5.25	5.83	6.24**	6.26**
	S. D.	0.16	0.14	0.25	0.16	0.09	0.08	0.05
	C. V. (%)	2.74	2.39	4.54	3.05	1.54	1.28	0.80
Per cent pupation		91.6	95.5	92.7	85.9	96.9	92.0	97.1
Per cent emergence		91.7	89.2	93.3	81.7*	95.5	86.8*	87.0*
Sex ratio: ($\delta/\eta+\delta$) $\times 100$		51.4	52.0	53.2	51.6	42.2	46.3	48.0

* t significant at $P<0.05$

** t significant at $P<0.01$

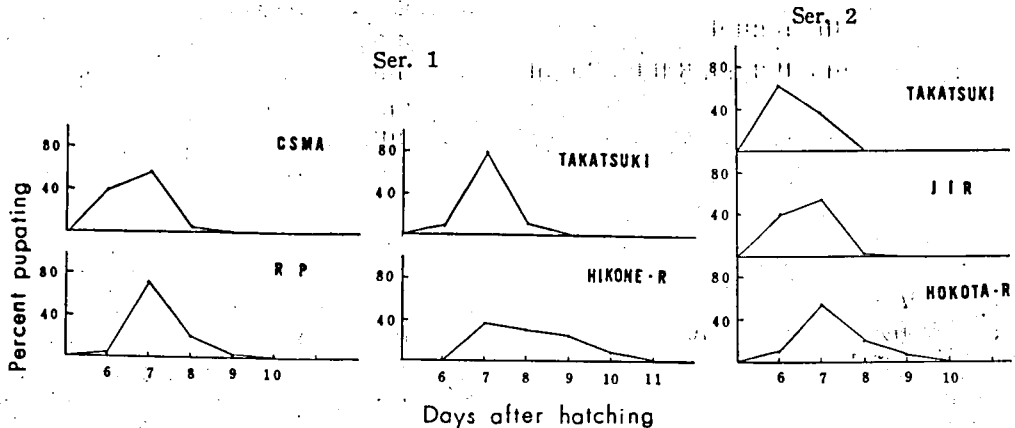


Fig. 1. The length of the egg-larval stage of several strains of house flies.

このような発育期間のちがいを解析する手段として、各個体の発育所要日数頻度分布をえがいて図示したのが第1図である。感受性系統であるCSMA、高概系では度数分布のかたちがほぼ対称型にちがいが、抵抗性系統では分布型に歪みがあらわれ、分布の位置が長い方に移っている。

Bruce⁹⁾によれば、Illinoisの野外抵抗性系統ではその幼虫期間が感受性のそれにくらべて1~2日長く要することを観察した。また Pimentel et al.¹¹⁾は、New Yorkの野外より採集した DDT 抵抗性系統のイエバエが、いずれも標準系統である NAIDM 系にくらべて有意的に幼虫期間が長く、その長さは抵抗性レベルの強さに比例して延長する傾向があると報告した。このような傾向は、第2シリーズの高概、JIR、鉦田系をくらべたときにもある程度推察できよう。また DDT 抵抗性の Multi-1 laboratory 系統(Norton¹⁰⁾)や Edgewood でえられた DFP-tolerant 系統(Chadwick⁹⁾)においても感受性系統のものにくらべて幼虫期間が長かつたと報告した。

しかしこのような発育期間の差は認められなかつたという2,3の報告もある。La Face⁷⁾は DDT 抵抗性であるイタリアの Torre 系統は感受性の Arnas 系統とのあいだにそのような差異は見出されず、March et al.⁸⁾は抵抗性の Bellflower 系において、Babers et al.¹⁾は Orlando-Beltsville や Edgewood DDT 抵抗性系統において、また Varzandeh et al.¹⁵⁾は塩素系殺虫剤やピレトリンに抵抗性の4系統について検討した結果、いずれも有意な差は見られなかつたと報告している。また一方、Gagliani⁶⁾、Norton¹⁰⁾は抵抗性系統の方が逆に発育期間が若干短かつたという報告もある。

Pimentel et al.¹¹⁾、Varzandeh et al.¹⁵⁾、Mc Kenzie et al.⁹⁾らが報告したように、早く羽化したイエバエ

はおそく羽化したイエバエにくらべて感受性が高いということはすでに定説であり、このことから考えあわせると、感受性の高いイエバエほど早く発育を完了すると考えるのは妥当であり、本実験でえられたように系統による卵-幼虫の発育期間の差異が、それらの感受性の差にもとづくという考えに対してひとつの論拠をあたえている。

蛹期間の比較：それぞれの蛹期間を雌雄において同様に比較の検定を行なった結果、第2シリーズのすべてが有意となつた。しかし、第1シリーズでは有意差はなかつた。このように蛹期間においては、抵抗性のイエバエが感受性のものに比較して一貫した相異があらわれるものとはいいい難く、Pimentel et al.¹¹⁾が報告したように蛹期間においては両系統間に有意差はあらわれないものと推定される。

蛹化率・羽化率・性比の比較：これらの成績は一括して第2表に示した。まえと同様にt検定によつて各系統相互間の有意性をしらべた結果、蛹化率においてはいずれも有意差はみとめられなかつた。すなわち幼虫期においては発育中途での死亡率は、両系統のあいだに差がないものと考えられ、Varzandeh et al.¹⁵⁾によつても同じ結果がみとめられている。

羽化率をみると、各系統間においてかなりの有意差がみとめられた。即ち発育の遅延と羽化率の低下とが平行的であることを示している。

Barber et al.²⁾は DDT 抵抗性系統のイエバエ蛹の生存率は、感受性系統のそれと比較して低かつたと報告しており、幼虫期間の相違とならんでかなり顕著な特異性がみられるようである。

羽化した成虫の性比はいずれもおおむね1:1となつており、発育中途において性による選択的な死亡はおこつていなかつたものと推定され、Pimentel et al.¹¹⁾

と同じ結果がえられている。

蛹の体重の比較：第2シリーズにおける各系統の蛹の平均体重、標準偏差および変動係数をまとめて示したのが第3表である。

3つの系統の各個体の体重の頻度分布曲線をえがいて比較すると(第2図)、高槻系ではほぼ対称型にちか

Table 3. Comparison of the body weights of pupae between resistant and susceptible strains.

Series No.	2		
Strain	Takatsuki	JIR	Hokota-R
Mean of body weight (Mg)	21.92	24.07*	27.68*
Standard deviation	0.57	0.64	0.69
Variation coefficient (%)	2.59	2.66	2.48

* *t* significant at $P < 0.05$

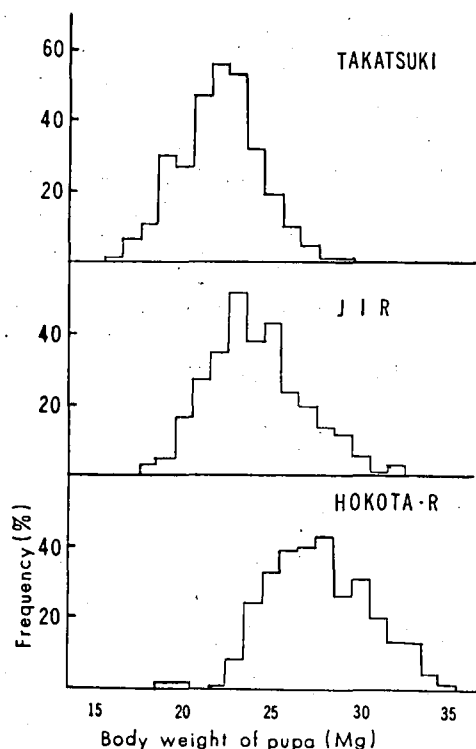


Fig 2. Histogram showing the distribution of the body weights of pupae of several strains of house flies.

いかたちをして、モードと平均とが一致する。JIR、鉦田系では分布型に歪みがあらわれ、その分布位置も重いものの方に移っている。これらの蛹の体重の平均値から、系統相互間の有意性を検定してみると、互いに有意であつた。即ち高槻系の体重が最もかるく、これをJIR、鉦田系と比較すると、それぞれ2.15, 5.76mgの差がみられる。Barber et al.²⁾は、10世代にわたつてDDTで淘汰され、DDTに耐性となつたOrlando標準系統は、標準系統にくらべて蛹の体重が12%重かつたと報告している。すでに示したように、卵-幼虫のstageにおいて、発育所要日数が抵抗性レベルの強さと比例的に長くなる傾向があるのと同時に、体重も幼虫期間の長さ按比例して増加する傾向のあることがうかがわれる。これは発育期間が長くなるにつれて幼虫の摂取する食物の量や摂食時間が大きくなり、全般的に大きい蛹を生ずるのではないかと思われる。

以上の観察結果より、種々の殺虫剤に対し耐性ないし抵抗性の増大したイエバエが、生態的に異なつた諸性質を示すことが推察され、実際の防除のうえからも重要な意義があると考えられる。Mc Kenzie et al.⁹⁾は、ビタミン、ミネラル、アミノ酸などのような物質をより多量に摂取する必要から発育がおくれたり、解毒酵素の働きによつてDDTをDDEなどの代謝物に解毒化されるさい、その量が多いと成長に悪い影響をあたえるのではないかと付言している。

ま と め

1. 感受性の異なる6系統のイエバエについて、生態的な諸性質—卵-幼虫期間、蛹期間、蛹化率、羽化率、性比、蛹の体重—について比較検討した。
2. Topical applicationによつてしらべた各系統のイエバエ雌のDDT, γ -BHC, diazinonに対する抵抗性レベルを、LD₅₀の値で示した(第1表)。
3. 抵抗性系統の彦根系、RP系、JIR系、鉦田系は、いずれも感受性系統のCSMA系や高槻系にくらべて卵-幼虫期間が有意的に長くなり、抵抗性レベルの強いものほど発育の遅延が顕著であつた。
4. 抵抗性系統におけるイエバエの羽化率は、感受性系統のそれにくらべて低かつた。
5. 蛹の体重は、抵抗性系統の方が重い傾向を示すが、これは発育の遅延と相関があるもののように考えられた。
6. 蛹期間、蛹化率、性比については両系統のあいだの有意差はみられなかつた。

文 献

- 1) Babers, F. H., Pratt, J. J. and Williams, M.: *J. Econ. Ent.*, 46, 914 (1953).
- 2) Barber, G. W., Starnes, O. and Starnes, E. B.: *Soap. Sanit. Chemicals* 24, 11, 120 (1948).
- 3) Brown, A. W. A.: *Insecticide resistance in arthropods* W. H. O. Geneva, 240 pp. (1958).
- 4) Bruce, W. N.: *Pest Control*, 17, 6, 7, 28 (1949).
- 5) Chadwick, L. E.: *R. C. Ist. Sup. Sanità*, 219 (1954).
- 6) Gagliani, M.: *Boll. Della. Soc. Ital. Biol. Sper.* 26, 326 (1952).
- 7) La Face, L.: *Riv. Parasit.* 9, 199 (1948); *R. C. Ist. Sup. Sanità*, 11, 1287 (1948).
- 8) March, R. B. and Lewallen, L. L.: *J. Econ. Ent.*, 43, 721 (1950).
- 9) Mc Kenzie, R. E. and Hoskins, W. M.: *J. Econ. Ent.* 47, 984 (1954).
- 10) Norton, R. J.: *Contrib. Boyce-Thompson Inst.* 17, 105 (1953).
- 11) Pimentel, D., Dewey, J. E. and Schwardt, H. H.: *J. Econ. Ent.*, 44, 477 (1951).
- 12) Snedecor, G. W.: *Statistical methods* (1952).
- 13) Suzuki, T., Ikeshoji, T. and Shirai, M.: *Jap. J. Expt. Med.*, 28, 395 (1958).
- 14) Suzuki, T., Hirakoso, S. and Matsunaga, H.: *Jap. J. Expt. Med.*, 31, 351 (1961).
- 15) Varzandeh, M., Bruce, W. N. and Decker, G. C.: *J. Econ. Ent.*, 47, 129 (1954).
- 16) 安富和男: 衛生動物 12, 36 (1961).
- 17) 安富和男: 衛生動物 12, 124 (1961).

Résumé

1. The resistant and susceptible strains of the house fly were compared as to their egg-larval period, pupal period, per cent pupation, per cent emergence, sex ratio and body weights of pupae.

The strains used were those collected in the field, selected, and maintained in laboratory. They are as follows.

Musca domestica domestica

CSMA: Normal susceptible, derived from

NAIDM strain. No insecticidal pressure in the laboratory.

RP: Selected for diazinon-resistance, obtained from National Institute of Health, Tokyo. Originated from Geigy, Basel.

Musca domestica vicina

Takatsuki: Normal susceptible. Progeny from single female isolated in 1947. Obtained from Institute for Chemical Research, Kyoto University, Takatsuki. No insecticidal pressure in the laboratory.

Hikone-R: Selected for DDT-resistance and then BHC-resistance from a field collected population. Obtained from Genetical Laboratory, Osaka University, Osaka.

JIR: Selected for DDT-resistance from a mixed population of various wild strains of Japan. Obtained from Genetical Laboratory, Osaka University.

Hokota-R: Selected for diazinon-resistance from a field collected population. Obtained from National Institute of Health.

2. The resistance levels of these strains were estimated by the topical application method. LD₅₀ values in micrograms per female fly are shown in Table 1.

3. The egg-larval periods of all resistant strains used were found to be significantly longer than those of the normal susceptible strains. The length of egg-larval period seems to be closely related to the resistance levels.

4. Per cent emergence of the resistant strains were found to be significantly lower than those of the normal susceptible strains.

5. The body weights of pupae of the resistant strains were shown to be significantly heavier than those of the normal susceptible strains. The body weights of pupae seems to be closely related to the length of larval period.

6. No significant difference between resistant and susceptible strains was observed with regard to the length of pupal stage, per cent pupation and also to the sex ratio.