

鱗翅目昆虫の休眠・相変異とホルモン

筑波大学農林学系 八木繁実

はじめに

多くの昆虫は生息している環境に反応してさまざまな形態的・生理的变化を起こすことが知られている。これらの変化のうち、代表的な現象として休眠（この場合は随時的休眠 *facultative diapause* をいう）あるいは相変異などが存在する。休眠の場合、環境としては主に日長が重要な役割を果たしており、その他温度、湿度、生息密度、栄養なども影響を与えていることが知られている。一方、相変異については、主に生息密度の違いに応じて個体の形態・機能が変化するいわゆる多型現象のうち、連続的な変異であるといわれており、古くからワタリバッタ、ヨトウガ類についての報告が多い。これら休眠あるいは相変異を起こすさまざまな環境刺激は、一般には感覚情報として昆虫の中枢神経系で受けとめられ、最終的には内分泌器官の活性の変化、すなわちホルモン分泌パターンの変動と、それに伴う体内生理状態の変化として捕えることが出来る。このような観点から、今まで筆者が行って来た鱗翅目昆虫数種の休眠と相変異に関する内分泌機構、特に幼若ホルモン (*juvenile hormone, JH*) の役割について述べてみたい。

I ニカメイガ

この昆虫の幼虫休眠については、深谷が 1951 年に休眠幼虫の頭部に存在するある器官の不活性化とそれに続く前胸腺の活性化により、この昆虫の休眠が覚醒すると報告した (FUKAYA, 1951)。その後深谷・三橋の一連の研究 (FUKAYA and MITSUHASHI, 1957, 1958, 1961; MITSUHASHI, 1963) により、アラタ体から分泌される JH がこの幼虫の休眠誘起とその維持に積極的な働きをしているとした。この考え方は当時から休眠一般にいわれていた WILLIAMS (1946, 1947, 1952) のホルモン欠如説 *hormonal failure theory* とは異なるものであった。しかし、その物質的な検討については、*farnesol* が後休眠期の幼虫の蛹化までの日数を遅延させるという報告がなされているにすぎなかった (FUKAYA, 1962)。そこでニカメイガの休眠について JH そのものを用いて仕事を進めた (YAGI and FUKAYA, 1974; 八木, 1975)。

この幼虫の休眠は主に短日日長により引き起こされるが、休眠に入った幼虫は①幼虫期間、特に終令期間が延

長し、②生殖巣・生殖細胞は長日条件で飼育した非休眠個体に比べて発育がおくれるという二つの特徴を持っている。まず、人工飼料中に JH を混入し、長日一非休眠条件で幼虫を飼育すると、えさに混ぜた JH の量に応じて、ある濃度以上では休眠の特徴である終令期間の延長と生殖巣の発育停止が観察された (口絵写真 ①)。しかもこうして得られた幼虫を一定期間低温接触してから再び加温すると、その多くは正常に蛹化することが分かった。第 1 表は休眠の浅い生態系である庄内系を用いた結果である。この系統は低温接触なしでも休眠は 3 か月くらいで覚醒し蛹化することが知られている。長日条件で JH により休眠した幼虫の蛹化までの日数は、対照区の短日一休眠幼虫のそれに比べ長いことが分かる。これらのことから、ニカメイガの休眠は長日一非休眠条件にもかかわらず、えさに混入された JH により引き起こされ、しかも与える JH の量により蛹化までの日数、すなわち休眠深度が変化することが示された。

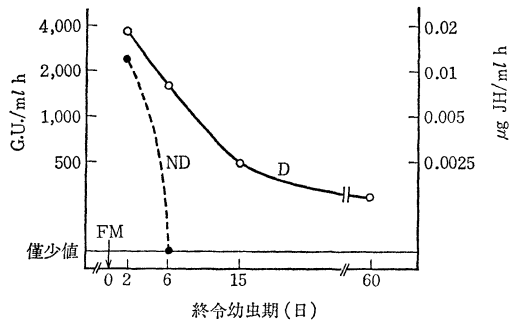
第 1 表 長日一 JH 施用幼虫及び短日一休眠幼虫の休眠深度 (ニカメイガ)

	供試虫数	生存虫数 ^{1,2)}	蛹化個体数 ¹⁾	蛹化までの平均日数
長日一 JH 施用幼虫	20	5(8)	7	120.3
短日一休眠幼虫	16	1(3)	12	98.6

1) 孵化後 130 日目までに得られた結果。

2) () は死亡幼虫数。

次に長日及び短日条件で飼育した非休眠と休眠幼虫の体液中の JH 濃度 (JH titer) を、終令期から時期を追って生物検定 (*Galleria Wax Test*) すると、休眠幼虫では特に終令初期に非休眠に比べてその濃度は高い値を示した。JH titer はその後休眠中でも次第に減少して行くことが分かった (次ページの図)。また、JH titer の高い終令初期に JH を連続的に局所施用すると、長日一非休眠条件で飼育して来た幼虫でもほとんどが休眠に入ることが分かった。実際、休眠幼虫では終令初期にアラタ体を除去すると高率で休眠が破れて蛹化するが、アラタ体除去の効果は休眠の時期とともに小さくなった。また、休眠初期アラタ体を除去した幼虫に JH を連続的に局所施用すると休眠が維持されることが判明した (第 2 表)。以上の結果から、ニカメイガの幼虫休眠は短日日長によりアラタ体の分泌活性が特に終令初期休眠幼虫で



1G. U. = 0.000005 µg JH

ニカメイガ終令幼虫期における体液中の JH 濃度 (JH titer)

ND: 長日-非休眠幼虫, D: 短日-休眠幼虫,
FM: 終令幼虫脱皮

第2表 アラタ体を除去された休眠幼虫に対する JH の効果 (ニカメイガ)

	JH 濃度 (µg/1µl)	供試虫 数 ¹⁾	蛹化個 体数 ²⁾	幼虫脱 皮回数
アラタ体除去	対照区 0.2 2	18 12 9	10 0 0	1 12 9

1) 終令初期 (孵化後 35 日目) の休眠幼虫のアラタ体を除去し, アセトンに溶かした JH を 20 日間毎日局所施用した.

2) JH 施用開始後 40 日目までに蛹化した個体数.

高まり, JH がより多く分泌され, その後も JH の分泌がある程度維持されるため, 休眠がひき起こされ維持されると結論される。

休眠幼虫はひんぱんに幼虫脱皮を繰り返すが, 特に終令初期は脱皮してもその頭幅は脱皮前とあまり変わらない。これはシロアリの 1 種 *Kaloterme flavicollis*, メイガ *Diatraea grandiosella*・*Chilo zonellus*, カツオブシムシの 1 種 *Trogoderma granarium* で見られる成長を伴わない stationary larval ecdysis (LÜSCHER, 1961; CHIPPENDALE and YIN, 1973; DE WILDE, 1974; NAIR, 1974) と考えられる。こうして終令初期幼虫脱皮を繰り返すことにより, その後休眠幼虫の体色はやや黒化する (口絵写真②)。終令初期に休眠幼虫の頭胸間を結さつし, 脳一側心体・アラタ体のない遊離腹部では幼虫脱皮はほとんど見られず, 体色も黒化しない。しかし, この遊離腹部に JH を局所施用すると再び脱皮し, 体色黒化も起こることから, JH は直接前胸腺を刺激し, しかも体色の変化にも関与していると考えられる。既に述べたように, 休眠幼虫のアラタ体除去の影響は終令初期に最も強

く, その後は時期とともにその効果は小さくなること, また, 幼虫脱皮のひん度も終令初期から次第に減少して行くことなどから, 休眠幼虫では JH による脳-前胸腺の不活性化が考えられる。JH が脳あるいは前胸腺を不活性化させ, 前胸腺刺激ホルモン (PTTH) や脱皮ホルモン (ecdysone) の分泌を抑制することが他の昆虫でも知られており (Nijhout and Williams, 1974; Masner et al., 1975), ニカメイガにおいても終令初期 JH の高まりを経過することにより, 脳-前胸腺系が不活性化され, 安定した休眠状態に入るものと結論することが出来る。一般にアラタ体の活性は脳の支配を受け, 神経的な 2 重支配のほか, 液性的にもアラタ体刺激ホルモン (allatotropin) とアラタ体抑制ホルモン (allatohibin) の二重制御があるといわれ (Gilbert, 1976), これら内分泌器官の複雑なフィードバックシステム検討こそ休眠の内分泌機構解明に重要であろう。器官培養の手法を用いることにより, これら昆虫の内分泌系相互の関係 (安居院, 1976) をより直接的に調べることが出来よう。

ニカメイガにおいてその休眠深度は主に JH の量的な問題として捕えることが出来, 具体的には JH titer がそれに相当すると考えられる。この JH titer は ecdysone を休眠幼虫に注射し, その脱皮の質的な相違を比較することにより間接的にも測定することが出来る (第 3, 4 表)。第 3 表に示すように, 実験室内で人工飼育した休眠幼虫に体重当たり一定量の β -ecdysone を時期を追って注射すると, 休眠初期に相当する 30, 45 日目の個体はその大部分が幼虫脱皮をひき起こす。その後は時期とともに蛹に近い幼虫-蛹の中間型が現れる。野外越冬幼虫においても同様な傾向が認められ, ホルモン注射

第3表 人工飼育休眠幼虫に対する β -ecdysone の効果 (ニカメイガ)

孵化後の 日数	供試 虫数 ¹⁾	無脱皮 個体数	脱皮個体数			
			幼虫	幼虫-蛹中間型 ²⁾		蛹
				+	++	
30	7	1	5	1	0	0
45	7	0	6	1	0	0
60	10	2	5	3	0	0
80	11	0	2	9	0	0
100	10	3	2	5	0	0
120	9	0	1	6	2	0
150	12	3	0	5	4	0
175	11	6	0	1	4	0

1) 幼虫 100mg 当たり 0.1µg の β -ecdysone を注射.

2) ++ は + に比べてより蛹に近い中間型脱皮を示す.

第4表 野外越冬幼虫に対する β -ecdysone の効果
(ニカメイガ)

月 日 (1973 ~74年)	供 試 虫 数 ¹⁾	無脱皮 個体数	脱皮個体数			
			幼虫	幼虫—蛹中間型 ²⁾		蛹
				+	++	
10月5日	8	1	7	0	0	0
10月22日	10	3	5	2	0	0
11月5日	10	3	2	5	0	0
12月18日	9	3	0	6	0	0
1月30日	11	3	1	6	1	0
5月7日	12	0	0	0	4	8

- 1) 静岡県菊川町より採集した野外越冬幼虫。
- 2) 第3表参照。

によりすべてが幼虫脱皮を起こす休眠の初期はこの場合10月5日前後であった(第4表)。この昆虫の休眠深度を測定する方法として以前より加温法あるいはシスト法があり、それらは実験的発生予察法として広く使われて来た(深谷・中塚, 1956)。ここで述べた β -ecdysone 法を用いれば、休眠の初期、野外越冬幼虫では前年の秋からくわしく時期を追って休眠深度を知ることが出来る。

II アワノメイガ

ニカメイガと同様短日日長により幼虫休眠するこの昆虫については、以前から BECK らによる一連の内分泌学的研究がなされて来た (BECK, 1962; BECK and ALEXANDER, 1964; BECK, 1968)。それによると、休眠幼虫では腹部 7~8 節にある後腸の一部からプロクトドン (proctodone) というホルモンが分泌されないため、脳の活性化が起こらず休眠が覚醒しないという。しかし、その後この昆虫の休眠にも JH が関与していることが分かった (八木, 1975; YAGI and AKAIKE, 1976)。長日—非休眠条件で飼育した幼虫にニカメイガと同様な手法で JH を連続的に施用すると、幼虫期間、特に終令期間が延長し、しかも生殖巣は休眠幼虫と同様未発達であることが分かった (口絵写真 ③)。そのうえ休眠幼虫のアラタ体除去を行うと、蛹化までの日数は著しく短縮された(第5表)。 β -ecdysone 注射により間接的に測った JH titer は、ニカメイガと同様終令初期に高い値を示すが、その後は急激に減少するというニカメイガとはまた異なるパターンを示した (赤池ら, 1976)。組織学的な仕事から、アワノメイガにおいてアラタ体の分泌活性は休眠中高いことが既に報告されている (MITSUHASHI, 1963)。また、最近アワノメイガと *D. grandiosella* において、プロクトドン説の根拠となる後腸の神経分泌細胞の存在を否定する報告が出されている (CHIPPENDALE and YIN,

第5表 休眠幼虫におけるアラタ体除去の影響
(アワノメイガ)

	供 試 虫 数 ¹⁾	蛹 化 個 体 数	蛹化までの 平均日数
アラタ体除去 傷をつけた対照	27 45	4 12	12.0 22.5

- 1) 終令 3~4 日目の休眠幼虫のアラタ体を除去し、その後日長を短日から長日に転換した。

1975)。これらの事実からも、アワノメイガの幼虫休眠はニカメイガと同様 JH が休眠誘起とその維持に重要な働きをしていることが結論される。一方、この幼虫では休眠期を通じて幼虫脱皮はほとんど起こらず、体色も変化せず、そのうえ日長の変化に対して極めて敏感であるなどニカメイガとは異なる点もあり、両種の休眠機構を更にくわしく比較する必要がある。

ごく最近まで、昆虫の休眠に関する生理機構については、カイコガの卵休眠の例を除けば WILLIAMS のいわゆる hormonal failure theory が広くあてはまるものと考えられ、この考えにそって多くの研究がなされて来た。しかしながら今まで述べて来たように、以前からニカメイガの幼虫休眠における深谷・三橋の学説、hormonal failure theory に対比していえば hormone linked theory (YAGI and FUKAYA, 1974) が少なくとも幼虫休眠を起こす種においてかなり普遍的に見られることが考えられる。このニカメイガ型の幼虫休眠はアワノメイガのほか、*D. grandiosella* (CHIPPENDALE and YIN, 1973; YIN and CHIPPENDALE, 1973), *T. granarium* (NAIR, 1974) においても見られることが報告され、しかも以前からの研究でも休眠している幼虫のアラタ体活性が高く保たれているという結果が幾つかの鱗翅目昆虫でなされている (RAHM, 1952; WAKU, 1960; MITSUHASHI, 1963; 武田, 1969; TAKEDA, 1977)。この型の幼虫休眠に特徴的な現象として休眠幼虫における令期間の延長と生殖巣・生殖細胞の未発達があるが、その他活性脳の移植あるいは ecdysone の注射による幼虫—蛹の中間型の出現が考えられ、これらの特徴はこの型の幼虫休眠かどうかを調べるうえで重要な指標になるものと思われる。

III ヨ ト ウ ガ

主に幼虫期の短日日長で蛹休眠するヨトウガにおいて、既にその幼虫期から、休眠に入る個体と非休眠個体とでは精子形成に差が見られ、幼虫期間についても休眠個体のそれは非休眠に比べてやや長く、特に終令期間に顕著な差があることが知られている (SANTA and OTUKA, 1955; 内田・正木, 1953; 八木, 1975)。これらの現象

はニカメイガの休眠の特徴に類似していることが分かる。事実、ヨトウガの終令幼虫期における JH titer は休眠に条件づけた個体と非休眠個体とで差があり、特に終令初期には休眠個体のほうが非休眠に比べて titer は高いことが示された。また、この時期アラタ体除去を行うと、非休眠の場合その終令期間は対照区とほとんど差がないが、休眠では対照区に比べて3日ほど短縮され、終令期間は非休眠個体のそれとほぼ等しくなることが分かった(第6表)。そのうえ精子形成もアラタ体除去により著しく促進された。これらの結果から、ヨトウガにおいてアラタ体の分泌活性は休眠に条件づけた個体のほうが非休眠に比べて特に幼虫の終令初期に高まり、JH がより多く分泌されることにより精子形成、特に精子変態が抑制され、幼虫期間、特に終令期間が延長することが考えられる(八木, 1975; YAGI, 1976)。しかし、幼虫期におけるアラタ体除去あるいは連続的な JH 経口投与によっても、蛹化してからの休眠性には何の変化も見られず、蛹化後の休眠性を支配するのは脳であることが確かめられた(八木・本多, 1977)。

IV アワヨトウ・ハスモンヨトウ

ヨトウガ類の相変異に関しては、巖 (IWA0, 1962, 1968) により特にその生態学的な研究がくわしくなされている。それによると、アワヨトウは生育密度を異にすると幼虫形質に著しい差異を生じ、単独状態で飼育した幼虫(単独型幼虫, solitary phase)は高密度で飼育した個体(集合型幼虫, gregarious phase)に比べて淡い体色を持ち、幼虫期間も集合型に比べやや延長する。また、成虫の形質についても両者の間には産卵期間・寿命などに差が見られるという。更に、機械的刺激や光に反応して示す行動、歩行速度などにも単独型幼虫と集合型のそれとは違いがあり、集合型幼虫は行動が活発であるという(IWA0, 1963, 1967; 柴崎, 1969)。また、ハスモンヨトウにおいても単独型と集合型では幼虫期における体色や成育期間、蛹期間などに違いが認められ、アワヨトウとほぼ同様な傾向を示すことが知られている(IWA0, 1962)。

そこでまずアワヨトウ、ハスモンヨトウの終令幼虫期における精子形成を調べたところ、単独型幼虫の精子形成、特に精子変態は集合型のそれに比べてやや抑制されていることが分かった。また、両種とも幼虫期間、特に終令期間は単独型幼虫のほうが集合型に比べてやや長いことも確かめられた。また、JH titer は両種とも終令初期単独型幼虫と集合型とで差があり、前者のほうが高い値を示すことが明らかとなり、この時期における JH titer の急激な減少と精子変態の促進とがよく一致することが分かった。これらの結果は、ニカメイガ、ヨトウガでふれたと同様な JH の作用がこれら相変異を示す昆虫の幼虫期にも存在するものと考えられる。つまりアワヨトウ、ハスモンヨトウの単独型幼虫とヨトウガの休眠に条件づけた幼虫とは生理的な類似性を持っているといえよう(YAGI, 1976)。

アワヨトウでは、若令からの連続的な JH 経口投与によりその幼虫期間はホルモンの濃度に比例して延長する。そのうえ体色の黒化も抑えられ、高密度で飼育しても単独状態で飼育した場合と同様体色の淡い幼虫が出現する(口絵写真④)。さて相変異に伴うアワヨトウの体色黒化に関係する内分泌器官として、脳一側心体・アラタ体、食道下神経節が存在することが小倉ら(OGURA et al., 1971; OGURA and SAITO, 1972; OGURA, 1975)により報告されており、そのうち食道下神経節の効果が強いという。それ故 JH はこれらの器官から分泌されるホルモンと拮抗的に働いていると考えられる。このような JH の体色黒化抑制作用は他の鱗翅目幼虫においても見られることが報告されており(SEHNAL et al., 1976)、また、バッタ類の相変異における体色変化とも共通性を持っている(JOLY and MEYER, 1970)。

体色変化に効果を持つ内分泌器官が、アワヨトウの相変異に関連して起こる幼虫の行動にどのような影響を与えるかについても、筆者らは若干のデータを得た。すなわち、食道下神経節移植により終令脱皮後体色の黒化を起こした単独型幼虫は、その行動も集合型幼虫と同様活発化する。一方、JH により体色黒化を抑制された集合型幼虫の行動は単独型幼虫と同様不活発であった。アワ

第6表 アラタ体除去が終令期間に及ぼす影響(ヨトウガ)

	長日—非休眠条件		短日—休眠条件	
	アラタ体除去	傷をつけた対照	アラタ体除去	傷をつけた対照
供 試 虫 数 ¹⁾	8	22	21	45
終 令 期 間 (平均日数 ± S. D.)	12.0 ± 0.8	11.7 ± 0.8	12.5 ± 1.1	15.4 ± 1.0

1) 終令1日目の幼虫のアラタ体を除去した。

ヨトウ幼虫の体色黒化はそれ自身の食道下神経節ばかりでなく、カイコガのそれによっても引き起こされることから (OGURA, 1975), 現在カイコガを材料としてアワヨトウ体色黒化赤化ホルモン (MRCH) の精製が行われている (SUZUKI et al., 1976)。この MRCH とカイコガの卵休眠を起こすいわゆる休眠ホルモン (diapause hormone) との構造的類似性は大変興味があるところであるが, MRCH はアワヨトウの体色黒化ばかりでなくその行動活発化にも効果を持つことが分かった (八木ら, 1977)。昆虫の行動制御におけるこのような生理活性物質の作用に関しては, 以前から多くの研究がなされているが (TRUMAN and RIDDIFORD, 1974), 相変異に関連してはバッタ類について若干の報告があるに過ぎず (CARLISLE and ELLIS, 1963; PENER, 1976), その作用機作については今後の研究発展が望まれよう。

おわりに

昆虫の多型現象は既に述べたヨトウガ・バッタ類の相変異のほか, アブラムシ・ウンカ類の翅型の 2 型などがよく知られている。これら代表的な種に限らず, 一般に昆虫はその種の個体集団が全体としてある種の変異を示すことはかなり普遍的な現象であり, これを正しく認識することは応用昆虫学上重要である。害虫が大発生する過程では, 個体の活力 (vitality, potentiality) が次第に高まるという例も幾つか知られている。多型現象 polymorphism, polyphenism (KENNEDY, 1961; LÜSCHER, 1976) は元来その形態的な面が強調されて来たが, その裏には生理的な問題が含まれることは当然である。実際, 不連続な変異を示すといわれるアブラムシにおいても, 形態的には有翅の個体が無翅に特徴的な行動を示すという生理的な連続性が見られる (LÜSCHER, 1976)。これまでの研究から, ニカメイガの幼虫休眠に見られる JH の作用はほかの多くの昆虫においてもかなり普遍性を持ち, アラタ体の分泌活性は日長ばかりでなく, 生息密度によっても変化することが分かった。環境に反応して起こす休眠をも含めた昆虫の生理的な多型現象に関して, その内分泌機構を昆虫ホルモンという物質的な面から統

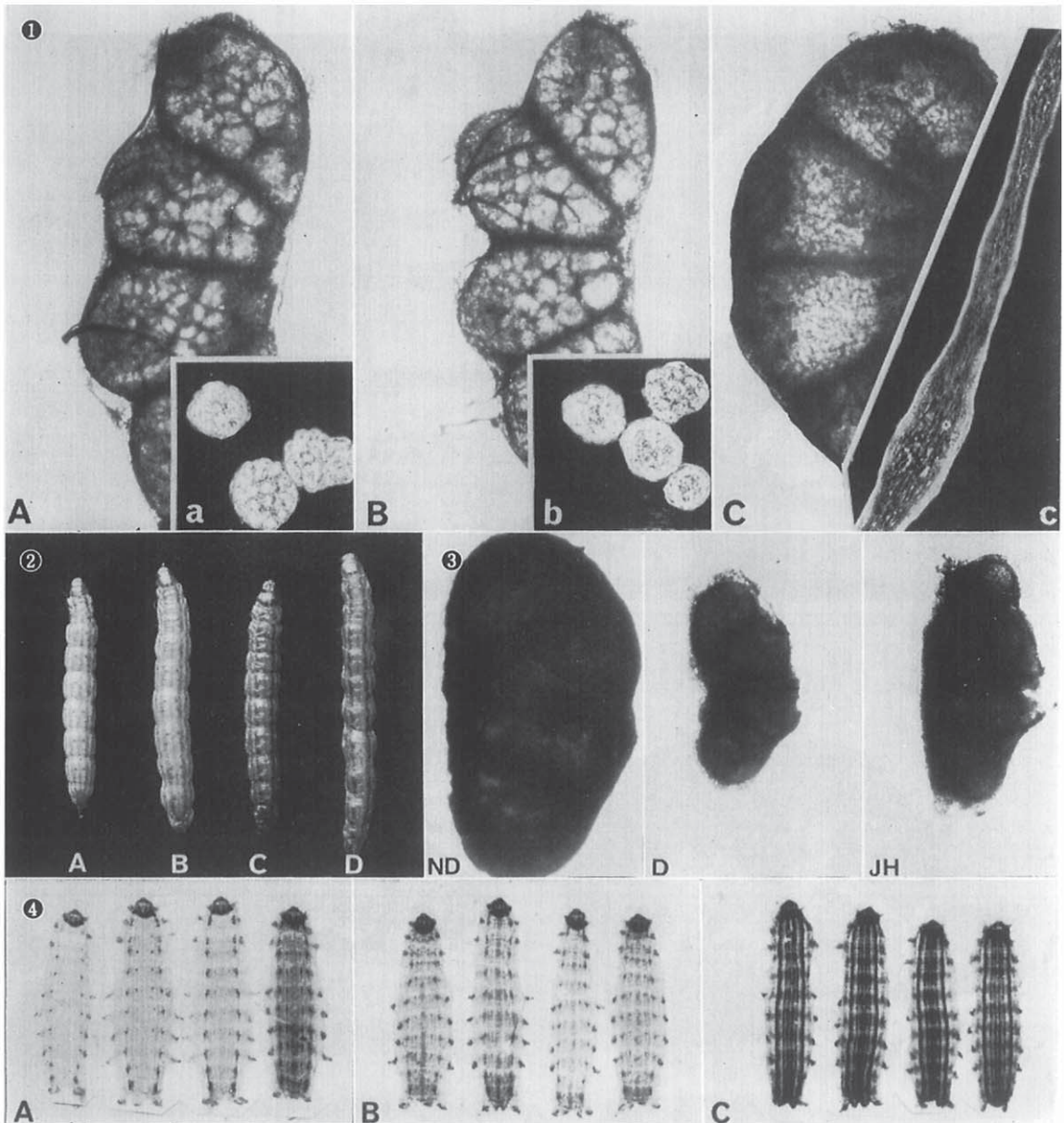
一的に検討することは, 今後ますます必要であろうと思われる。

引用文献

- BECK, S. D. (ed.) (1968) : *Insect Photoperiodism*. pp. 288, Academic Press.
- FUKAYA, M. and J. MITSUHASHI (1961) : *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. (C)* 13 : 1~32.
- GILBERT, L. I. (ed.) (1976) : *The Juvenile Hormones*. pp. 572, Prenum Press.
- IWAO, S. (1962) : *Mem. Coll. Agric., Kyoto Univ.* 84 : 1~80.
- (1968) : *Collog. Intern. C.N.R.S.* 173 : 185~212.
- KENNEDY, J. S. (ed.) (1961) : *Insect Polymorphism*. pp. 115, London Royal Entomological Society.
- Lüscher, M. (ed.) (1976) : *Phase and Caste Determination in Insects*. pp. 130, Pergamon Press.
- MITSUHASHI, J. (1963) : *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. (C)* 16 : 67~121.
- OGURA, N. (1975) : *J. Insect Physiol.* 21 : 559~576.
- PENER, M. P. (1976) : *Acrida* 5 : 189~206.
- TRUMAN, J. W. and L. M. RIDDIFORD (1974) : *Advances in Insect Physiology* 10 : 297~352.
- 八木繁実 (1975) : *東教大農紀要* 21 : 1~49.
- YAGI, S. and M. FUKAYA (1974) : *Appl. Ent. Zool.* 9 : 247~255.
- and K. KURAMOCHI (1976) : *ibid.* 11 : 133~138.
- YIN, C.-M. and G. M. CHIPPENDALE (1973) : *J. Insect Physiol.* 19 : 2403~2420.
- 文献は主なものだけにした。本文中に引用した文献のほとんどは上に掲げた文献に含まれているが, なお詳細は筆者あてお問い合わせ下さい。休眠及び相変異についてはそれぞれ本誌特集号第29巻第3号(1975), 第21巻第6号(1967)を参照されたい。
- 追記 : ごく最近, ここにふれた内容と関連の深い総説が発表された。本文中に引用することは時間的に出来なかったもので以下に記す。
- CHIPPENDALE, G. M. (1977) : *Ann. Rev. Entomol.* 22 : 121~138.
- PETERS, T. M. and P. BARBOSA (1977) : *ibid.* 22 : 431~450.

鱗翅目昆虫の休眠・相変異とホルモン

筑波大学農林学系 八 木 繁 実 (原図)



<写真説明> 一本文 15 ページ参照—

- ① ニカメイガ幼虫の精巣と最も発育の進んだ精細胞 (各挿入図 a, b, c) (孵化後 70 日目)
A : 短日一休眠幼虫, B : 長日一JH 施用幼虫, C : 長日一非休眠幼虫
- ② ニカメイガ幼虫の体色変化
孵化後 35 日目 (休眠初期) の A : 長日一非休眠幼虫, B : 短日一休眠幼虫
孵化後 60 日目の C : 短日一休眠幼虫, D : 長日一JH 施用幼虫
- ③ アワノメイガ幼虫の精巣 (終令初期)
ND : 長日一非休眠幼虫, D : 短日一休眠幼虫, JH : 長日一JH 施用幼虫
- ④ アワヨトウ幼虫の体色変化
A : JH を施用し, 高密度で飼育した幼虫, B : 単独状態で飼育した幼虫, C : 高密度で飼育した幼虫