

<講 座>

昆虫の発育と休眠(2)

田村 正人*

Development and Diapause in Insects (Part 2)

Masato TAMURA

Ⅳ. ホルモン

昆虫の発育と休眠にはホルモン(hormone)¹⁾が関与する。昆虫のホルモンも他の動物ホルモンと同様に、生体内で生産され、特別の管をもたずに体液によって直接送り込まれ、組織に運ばれ、微量で特殊な著しい生理作用を示す物質である。

1. ホルモン研究小史(黎明期)

19世紀の半ばごろ、鳥の睾丸から分泌され、血液中を循環する物質に雄性化する効果のあることが発見され、これに刺激されて、19世紀の後半においては、昆虫の生殖腺にも同様なホルモン分泌の機能があるかどうかについて多くの研究者が実験を試みた。各種の昆虫、例えばカイコ、マイマイガなどを用いて雄や雌から生殖腺を摘出したり、雄の精巣を雌の体内へ、あるいは雌の卵巣を雄の体内へ移植して検討が加えられた。しかしいづれも否定的な結果が得られたため、昆虫の生殖腺からはホルモンが分泌されないばかりでなく、昆虫はいかなるホルモンも分泌していないと一般に信じられるようになった。

以上のような考え方がわざわざして、昆虫の内分泌に関する研究の進展は遅れたが、やっと1917、1922年になりポーランドのカペッチ(Kopeć)博士によって、昆虫にもホルモンの存在することが暗示された。それはマイマイガの幼虫を体の中央部で結さつすると前半部は普通に蛹化した、後半部は蛹化しないで幼虫の形のままであったし、

また成熟幼虫から脳を摘出して蛹化が阻止された。これに比べ幼虫を絶食の状態にしておいても、脳を除去しない限り蛹化し、さらに成虫になった。また頭部のすぐ後ろで神経索を切断しても、蛹化とその後の発育には何らの影響は認められなかった。以上の実験からカペッチは、脳が成長と変態に必要なホルモンを分泌していると結論した。当時としては、脳といえば神経機能の中枢としての認識が強く、脳がホルモンを分泌するということは信じがたいことであった。しかしこの画期的な研究によって昆虫ホルモン学の幕開けとなったのである。

1931年、ハッハロウ(Hachlow)は、蝶の蛹の胸部にはなにか成虫化促進の中心があることを示した。

1934年、ウイグレスウォース(Wigglesworth)はアフリカ産の大きな吸血昆虫オオサシガメを用いて、断頭やパラビオーシスをおこない、断頭によって脱皮が抑制されること、これを正常個体とパラビオーシスすれば脱皮が回復することなどから、脳の付近から脱皮ホルモンが分泌されると考えた。しかし彼はアラタ体の組織学的変化と脱皮ホルモン周期との間に一致がみられたので、脱皮ホルモンの分泌源をアラタ体に帰した。

1935年、フランケル(Frankel)はクロバエの一種 *Calliphora erythrocephala* 幼虫の囲蛹殻形成は、脳附近で分泌されるホルモンの支配を受けることを示した。

1936年、ウイグレスウォースは、アラタ体は成虫形成を抑制するとし、その作用を営むホルモンに「抑制ホルモン」と名づけた。さらに、アラタ

1) ギリシャ語の horman(刺激する)に由来する。

* 東京農業大学

体は脱皮ホルモンと変態ホルモンの両者を分泌し、アラタ体のみによって脱皮も変態も支配されると結論した。1936年、ブニオール (Bounhiol) は、アラタ体は幼虫脱皮に必要な器管であり、カイコの幼虫からアラタ体をとると、早熟的に変態した小さな蛹ができることを明らかにした。

1938年、ハンストレム (Hanstrom) によって、脳の神経細胞のあるものが腺性であることが認められ、ボーデンシュタイン (Bodenstein) によって、成虫化ホルモンは前胸腺から分泌されることが再確認された。

1940年、ウイグレスウォースも、脱皮ホルモンの分泌源は脳間部にある神経分泌細胞群であることを確認した。同年、福田宗一博士によってカイコにおける蛹化ホルモンと脱皮ホルモンの直接の分泌源は、共に前胸腺であることが証明された。さらに、アラタ体摘出や幼虫の結さつ実験の結果、幼虫脱皮が前胸腺とアラタ体との協同によって引き起こされると結論した。

1941年、成虫化ホルモンも前胸腺から分泌されることが明らかにされ、蛹化成虫化は前胸腺ホルモンの単独作用によるもので、幼虫脱皮は前胸腺・アラタ体両者のホルモンの協同の結果起こることが立証され、多くの昆虫でこれが確かめられるに至った。

1947年、脳ホルモン分泌について、また脳ホルモンと前胸腺との関係について、ウィリアムズ (Williams) が決定的な証明を与えた。彼はセクロピア蚕の休眠蛹では、脳が分泌活動を休止していること、休眠がさめて温度が高くなると、まず

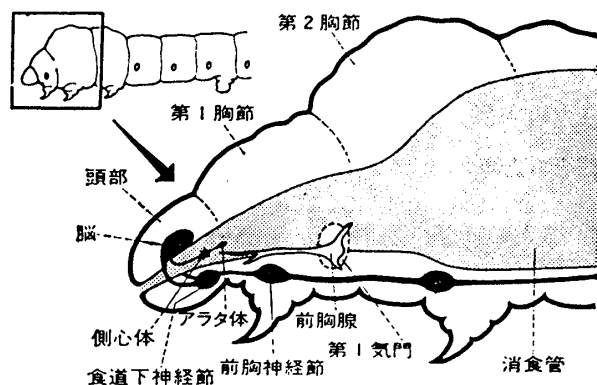


図 15A カイコの幼虫の内分泌器官の存在位置 (小林より)

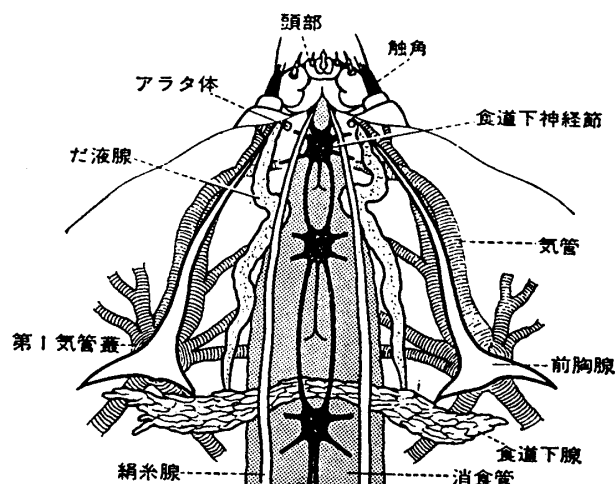


図 15B カイコの幼虫の頭胸部付近解剖図 (小林より)

脳がホルモンの分泌を開始し、そのホルモンによって前胸腺が活性化されて自らの分泌を始め、その結果成虫化が解発されることを明らかにした。

脳による前胸腺刺激ホルモン分泌、前胸腺ホルモンとアラタ体ホルモンとの協同による幼虫脱皮の誘起、前胸腺ホルモンによる蛹化・成虫化の誘起、という変態のホルモン機構の3つの軸は、こうして明確となったのである (図15A・B)。そして、ホルモンの単離、構造決定へと発展していく。

2. 脳ホルモン

カベッチは、昆虫の脳 (図16) が成長や変態に必要なホルモンを分泌するという推論を発表し、そのホルモンに脳ホルモン Brain hormone と命名した。その後多くの研究者により、脳は変態のホルモンを直接分泌するのではなく、脳ホルモンにより前胸腺が活性化され、前胸腺ホルモンの分泌が行われて成虫化することが明らかになり、活性化ホルモン Activation hormone と呼ぶようになった。また、その作用にちなんで前胸腺刺激ホルモン Prothoracotropic hormone あるいは脱皮刺激ホルモン Ecdysiotropin hormone とも呼ばれる。

脳ホルモンは第1脳の脳間部にある神経分泌細胞から分泌される (図17)。

また、近年になって羽化ホルモンが分泌されることも明らかになった。

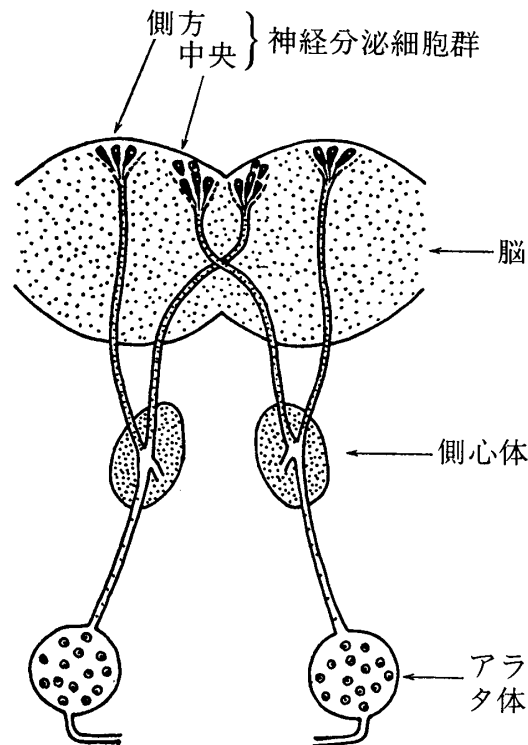


図16 脳間部の神経分泌軸索の模式図（宇尾より）

PTTH-I	1	5	10	15	20
	H-Gly-Val-Val-Asp-Glu-Cys-Cys-Phe-Arg-Pro-Cys-Thr-Leu-Asp-Val-Leu-Leu-Ser-Tyr-Cys-OH				
PTTH-II	H-Gly-Ile-Val-Asp-Glu-Cys-Cys-Leu-Arg-Pro-Cys-Ser-Val-Asp-Val-Leu-Leu-Ser-Tyr-Cys-OH				
PTTH-III	H-Gly-Val-Val-Asp-Glu-Cys-Cys-Leu-Gln-Pro-Cys-Thr-?-Asp-Val-Val-Ala-Thr-Tyr-Cys-OH				

図17 脳ホルモンのアミノ酸配列

3. 前胸腺ホルモン

昆虫の前胸腺 Prothoracic glands (図18) の発見はすこぶる古い。1762年、フランスのリヨネ (Lyonet) は、ボクトウガで初めて前胸腺を記載し、1902年、わが国の外山亀太郎博士はカイコを材料とした研究で、外胚葉の陥入によって形成されることを明らかにした。しかし、その機能については1951年まで不明のままであった。カイコの前胸腺は前胸気門の内側につく主部（幹部）と、ここから頂部に向かって気管の間をぬってのびる枝（前枝・中枝・後枝の3部から成り、前枝および後枝はさらに分枝する）および不整形大型の核を含む細胞から構成されている。鱗翅類の前胸腺はかなり大きな細胞から構成されていて、スジマダラメイガでは、1齢幼虫の細胞容積が $23\mu^3$ であるが、成虫では $339\mu^3$ に達し、モンシロチョウで

は体重0.17mgの1齢幼虫が443mgの前蛹に成長するのに伴って前胸腺も900倍になる。これは幼虫期のきわめて早い時期に細胞分裂が止まり、その後は細胞容積が増大するためである。前胸腺の細胞容積の増大に伴い、核の容積も増大する。モンシロチョウでは1齢幼虫の $14\mu^3$ から蛹の $953\mu^3$ に増大する。昆虫の前胸腺はシミの類を除いて羽化の直前か、または羽化後の、種によって定った時期に崩壊し消失するので性的に成熟した成虫は再び脱皮することはない。この前胸腺の崩壊現象は発生のプログラムに組み込まれた Programmed cell death の一典型である。トンボでは成虫脱皮後3時間以内に退化が始まり、ハサミムシでは成虫脱皮の24時間も前から崩壊が始まり、2日かかって終了する。オオサシガメでは、成虫脱皮後48時間以内に消失する。

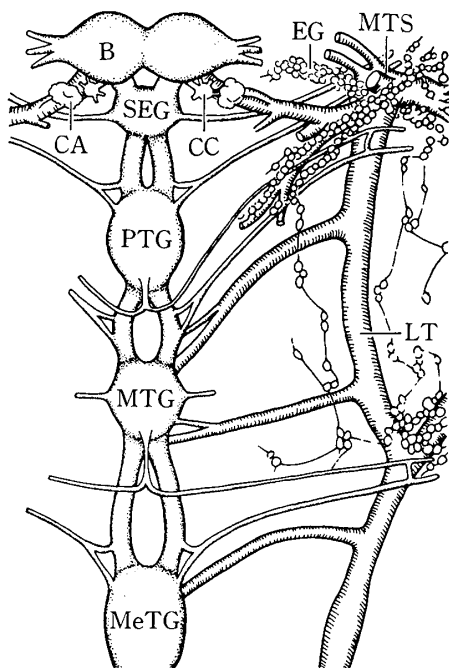


図18 セクロピア蚕の前胸腺とその周辺の器官
EG：前胸腺，LT：気管，B：脳，CC：側心体，
CA：アラタ体，SEG：食道下神経節，
PTG：前胸神経節，MTG：中胸神経節，
MeTG：後胸神経節，MTS：前胸部気門
(大西より)

前胸腺ホルモンの単離は，1941年西ドイツのベッカー (Becker) によって初めて試みられたが純粋に得ることができなかった。その後1954年ブテナントとカールソンにより，カイコの蛹から機器分析有機化学的方法により抽出が行なわれた。カイコ雄の蛹1,000kgから250mgの針状の前胸腺ホルモンを結晶として得ることに成功し，化学式 $C_{27}H_{44}O_6$ のこの物質にエクジソン Ecdysone (Ecdysis は脱皮の意) と名づけた。結晶エクジソンは，Calliphoratest* で0.0075 μg の微量でホルモン活性を示した。1956年カールソンによりエクジソンは2成分， α エクジソンと β エクジソンとの混合物で， β 体は α 体の約2倍もの効力があることがわかった。1965年フーバーとホッペ (Huber & Hope) はX線解析法によってエクジソンの構造を確定し，ステロイドであることを立証した。

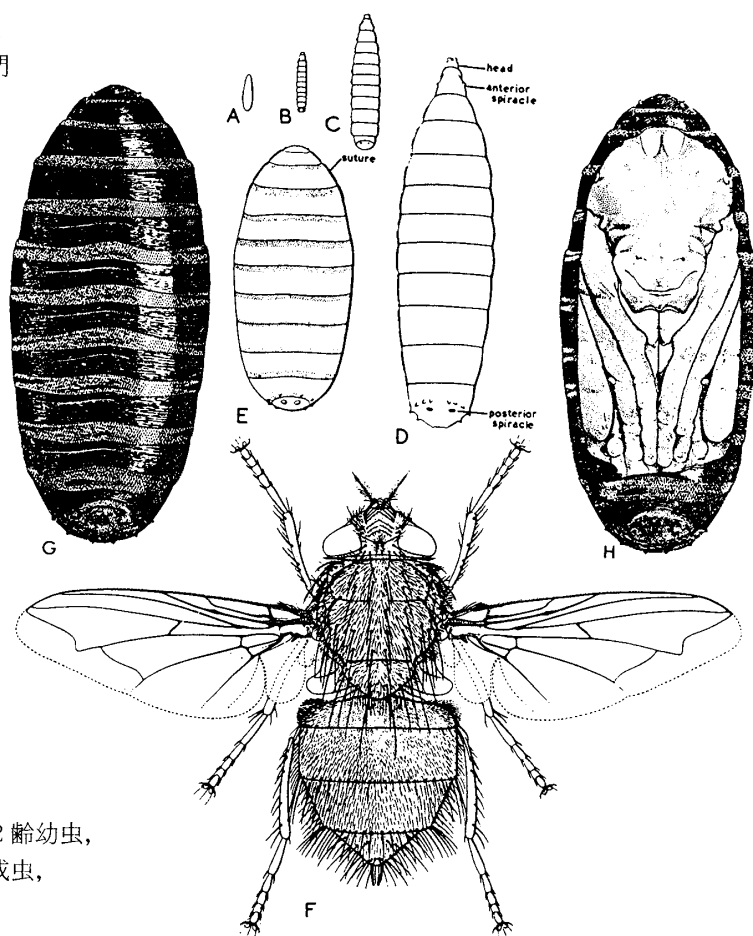


図19 クロバエ *Calliphora vicina*
A：卵，B：第1齢幼虫，C：第2齢幼虫，
D：第3齢幼虫，E：前蛹，F：成虫，
G：蛹(拡大)，H：蛹の内部
(Smith より)

* クロバエ (図19) 単位 (Calliphora Einheit) は供試虫の50~70%を蛹化させる物質の量 (CE と略す)。

昆虫ではステロールを生合成することができないので、すでに体内に保持されているステロールから生合成するものと考えられる。カールソンら(1963)は、 ^3H で標識したコレステロールをクロバエの幼虫に注射し、36時間後に幼虫体からエクジソンの抽出を行なった結果、 ^3H -エクジソンを得た。すなわちコレステロールはエクジソンの前駆物質と考えられる。茅野と大滝ら(1984~1974)によれば、腸管などから分泌されるコレステロールがたんぱくと結合して、脂質たんぱくとなって前胸腺に運ばれ、ここで酸化されて血液中に放出されて α エクジソンとなり、次いで1分子の酸化が起こって β エクジソンになるという(図20)。

クラーク(Clark, 1959)らによれば、動物質を食物とするハラジロカツオブシムシは、食物に含まれるステロール源がコレステロールであるときは生育するが、シトステロールでは生育できない。すなわちシトステロールよりコレステロールへ転換することができない。しかしシトステロール95%、コレステロール5%の混合物では生育が可能となる。つまり体内のステロールは、極く一部コレステロールであれば足りる。コレステロールは一部エクダイソンに転換され、生体の重要な機能を果たしていると考えられる。一方、植物を寄主とする昆虫では、シトステロールからコ

レステロールへの転換が証明されている。この転換は、デスモステロールを経てコレステロールになると推定されている。

前胸腺ホルモン(エクジソン)の役割りは、第1は幼虫脱皮および蛹脱皮(不完全変態の昆虫では成虫脱皮)の誘導である。このさい、幼虫脱皮を誘導するか、蛹あるいは成虫脱皮のいずれになるかは幼若ホルモン(アラタ体ホルモン)との協調作用による。第2は、蛹または終齢幼虫(不完全変態)における成虫化の促進である。昆虫の各細胞の分化の予定運命は、すでに胚期に決定されており、ホルモンはそのプログラムに従って各組織の予定された形質を引き出す「ひきがね」または「さそい水」と考えられる。つまりホルモンの作用の本質はビタミンなどとはまったく違ったもので、遺伝子に働いて、その作用を引き出すのである。

変態時には、エクジソンの作用により、ミトコンドリア中に分布する呼吸酵素が著しく増大するし、表皮細胞内のRNAの増加は、DNAに次いで起こる。ユスリカでは唾液染色体のDNAが多いバンドの部分でパフ(puff)化(図21)が起こり、伝令RNAが合成される。

昆虫の脱皮や変態は元来、遺伝的に決められ、その情報は染色体にあり、一定の段階においてだ

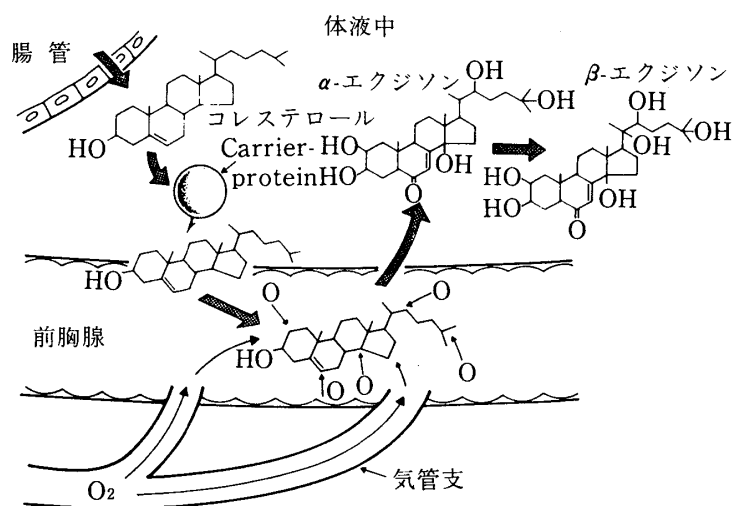


図20 前胸腺におけるコレステロールからエクジソン生成への過程
血液中のコレステロールがタンパクと結合し、脂質タンパクとなって前胸腺に運ばれ、ここで酸化されて血液中に放出され α エクジソンとなり、次いで1分子の酸化が起こって β エクジソンとなることを示す。
(大滝より)

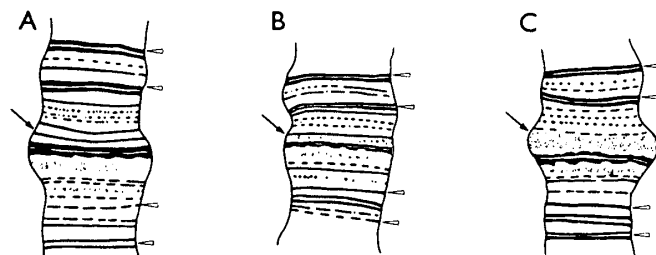


図21 ユスリカの唾液腺染色体に見られるパフ現象
A：未処理の対照，B：注射30分後，C：注射2時間後。
(CLEVER より)

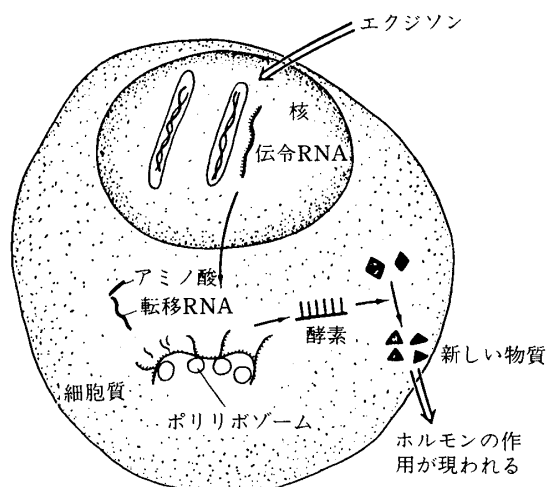


図22 エクジソンの作用仮説 (説明は本文)
(野田ら より)

け機能を発揮する。したがってエクジソンは細胞核内の眠っている成虫化のための遺伝子を活性化する。遺伝子 DNA の指令のもとに伝令 RNA を合成し、伝令 RNA は細胞質内のたんぱく合成器官であるリボゾームに遺伝情報を伝達する。リボゾームは伝令 RNA の上の記号を読みとって、あらかじめアミノ酸と結合した形で待機している転移 RNA の中から適合するものを選んで結合し、酵素の働きにより新しい物質がつくられるのである (図22)。

4. 植物由来のエクジソン

中西ら(1966)はトガリバマキの葉から変態活性を示す4種のステロイドを分離し、これにポナステロン Ponasterone A, B, C, D と名づけた。ポナステロン D 以外はすでに化学構造も判明しており、イエバエに対するホルモン活性は $A > B >$

C の順である。また竹本ら(1967)はヒナタイノコズチの根から昆虫変態活性のある2種のステロイドを分離し、これにイノコステロン Inokosterone およびイソ・イノコステロン Iso-Inokosterone と名付けた。イソ・イノコステロンの構造を検討した結果、エクジステロン (β エクジソン) と同一物質であることが判明した。これらの変態ホルモンの活性は、生物試験の結果イノコステロンを除きいずれも α エクジソンより強い活性を示す。その後外国の研究者達も各々異なった植物から昆虫変態ホルモンやその活性物質を続々と単離報告している。植物由来のエクジソンを Phytoecdysone と名づけ、現在では30種も知られている。

混乱を避けるため、昆虫脱皮活性をもつステロイドに対し、 α エクジソンをエクジソン、イソ・イノコステロンと β エクジソンをエクジステロンと統括することが提唱されている。

ところで、これら植物由来のエクジソンを食植性昆虫は変態のためにどう吸収、利用しているのだろうか。また余分なエクジソンは解毒しなければならない。

カイコはエクジソンとエクジステロンを分泌する。一方、寄主植物の桑にはエクジステロンとイノコステロンが含まれている。カイコを放射線アイソトープでラベルしたエクジソン・イノコステロンおよびポナステロン A を添加した人工飼料で飼育すると、エクジソンとエクジステロンでは正常に発育するが、ポナステロン A では成育が完全に阻害される。すなわち桑に含まれないステロイドは解毒できないのである。桑の中に存在するエクジソンも昆虫由来のエクジソンと同様の経過を

たどって吸収・分解される。通常エクジソンの寿命は非常に短く、ほとんどが非常に速く、エクジステロンに変化するのだが、桑から由来する余分のエクジソンはエクジステロンに変化しにくいような形（たとえば生体内分子に結合したり、血球中に存在したり、前軀体であったりしてマスクされた状態）で体液中に存在している。この仮称結合エクジソンは体内のエクジソン濃度がある量に保つためのプールの役目をしていると考えられる（守山，1970）。余分なエクジソンは排泄される。

5. アラタ体ホルモン

アラタ体は19世紀初期からその存在が知られ、交感神経節と考えられていたが、1895年ヘイモンズ（Heymons）によって発生の過程で頭部下面の外胚葉の陥入によって起こり、それが脳の後方まで移動してくるところから *ganglia allata* と命名された。1899年これが組織学的に神経節ではなく腺性器官であることがわかり *corpus allatum*（*allatum* はラテン語の「運ばれた」の意）と名づけられ、一対あるのが普通なので複数形の *corpora allata* が一般に使われている。昆虫のアラタ体は、1913年ネベルト（Nebert）によって初めて報告され、1918年わが国の伊東広雄はカイコその他の鱗翅目昆虫のアラタ体の組織学的研究を進め、これを内分泌官の一つとして指摘した。

アラタ体は前胸腺とちがひ、幼虫・蛹・成虫を通じて存在しており、脳と密接な連絡を保ち、神経起原をもつ側心体につづいて脳の後方に垂下している。脳と側心体は内外の2本の側心体神経によって結ばれており、さらに側心体とアラタ体とはアラタ体神経によって連なっている。そこで、これらを合して脳後方内分泌腺群と総称されている。

1934年ウイグレスウォースは、アラタ体は幼虫の変態を抑制するホルモンの分泌源であると考え、アラタ体の分泌するホルモンを抑制ホルモン、のちに幼若ホルモン Juvenile hormone（略して JH）と名づけることを提案した。

昆虫のアラタ体は、すべて幼虫期（各齢期の前半）に高い幼若ホルモン分泌能を示す。その活性は幼虫期の終りには失われる。またアラタ体は前

胸腺ホルモンと協同して幼虫脱皮を起こさせるが、アラタ体ホルモンの単独作用では脱皮も蛹化も成虫化も起こらない。

1961年シュミアレック（Schmialek）は、チャイロコメノゴミムシダマシの糞から幼若ホルモン活性物質のファルネソール Farnesol を抽出・分離し、合成ファルネソールにも、アラタ体移植同様の幼若ホルモン効果のあることが明らかとなった。ファルネソールはシクラメン・シトロネラ・レモングラスなどの植物油中に含まれている。1965年スラマ（Slaña）らは、カメムシの幼虫を紙を敷いたシャーレで飼育すると6・7齢と脱皮を繰り返して成虫とならないことを見出し、敷紙にはこの虫の変態を妨げる物質が含まれていると推定し、*paper factor* と呼んだ。この物質を含む紙は、モミの類 *Canadian balsam fir*, *Abies balsamea* を材料としたものであった。翌年、パワーズ（Bowers）らによって単離・構造が決定されジュババイオン Juvabione と名づけられた。

1966年レーラー（Roller）らはセクロピア蚕の腹部から300 μg のホルモンを分離、構造を決定した（JH-I, JH-II）。つづいて第3の幼若ホルモン（JH-III）をタバコスズメガから得た。昆虫の種によってこれら3種のホルモンの比率が異なっている。すなわち、セクロピア蚕ではJH-IとJH-II、タバコスズメガではJH-IIとJH-IIIが生産される。JH-IIIはJH-IIやJH-Iに比べてその作用力は低い（図23）。

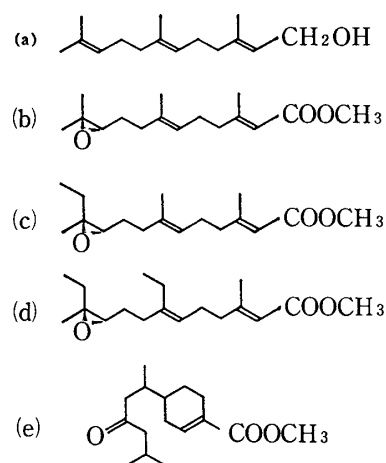


図23 幼若ホルモン様活性物質

(a): ファルネソール, (b): JH III, (c): JH II, (d): JH I, (e): ジュババイオン。

ゴキブリでは不活性状態にあるアラタ体は細胞核がち密で、細胞質の発達も悪いが、活性化すると細胞含有物が増大し、ミトコンドリアも増大し、小胞体が球形となる。バッタの幼若ホルモンはミトコンドリアのチトクローム系に作用し、ATPの合成を支配するといわれる。

幼若ホルモンの最も重要な働きは変態の抑制作用であるが、そのほかにも卵巣の発達・体色・成虫の休眠など多岐にわたっている。

6. プロセテリー・メタセテリー

熟蚕からとった前胸腺を5齢期のカイコに移植すると、カイコは早期蛹化はみられず、脱皮して6齢幼虫となる。この幼虫は全体としては幼虫であるが、触角、胸脚・胸部背面の皮膚などは種々の程度に蛹化しており、翅も外部に現われる。このように体の一部が他より進んだ発生段階にある現象をプロセテリー Prothetely と呼び、ホルモンバランスが多少とも前胸腺のホルモンの側にずれていたために、このホルモンに最も感受性の高い部分が蛹化したものである。前胸腺と併せてアラタ体も同時に移植してやれば、このようなプロセテリーは生じない。これとは逆に、体の一部が全体より遅れた現象をメタセテリー Metathetely と呼ぶ。5齢期のカイコに4齢期からとった活性化アラタ体を移植すると、カイコは繭を作り蛹化するが、蛹には幼虫の形質の残存である大顎(mandible)が認められる。

V. 休 眠

昆虫は周期的に訪れる季節の変化を予知し、成長や活動を一時停止する特殊な生理的機構をもつものが多い。このような発育の停止を休眠(diapause)*と呼び、不良環境下での単なる一時的な発育の停止は静止(quietescence)*と呼び区別される。昆虫の休眠は、冬季の低温、まれには夏季の高温や乾燥といった不適当な環境を乗り切るための手段であるばかりでなく、食物源が存在する季節と昆虫自体の活動時期とを一致させ、同時に年周期においては種の発育の斉一化、なかんずく交尾の機会の拡大に寄与するなど、個体間の発

* dormancy に含める。

育調節をも果たしている。また、休眠によって天敵の活動時期を回避できる。さらには、餌の状態が悪化したり、混み合いによっても休眠が誘起されることがある。

1. 休眠のステージ

高緯度地方に棲む年1化性の昆虫の大半は生活史の一部に休眠を組み込んであり、その一生の間のステージで必ず休眠に入る。これを自発的または内因性休眠(obligatory diapause)と呼んでいる。一方、年2化性あるいは多化性の昆虫では、まったく休眠しない種を除けば特定の環境条件で発育した世代のみが休眠する。これを他発的または外因性休眠(facultative diapause)と呼ぶ。種によって卵・幼虫・蛹・成虫のいずれの発育段階で休眠するか定まっている。

① 卵休眠

卵の休眠はすなわち胚子の休眠(embryonic diapause)である。梅谷(1943)は卵の休眠の型を胚子発育の段階により次の5群に分類した(図24)。

第1群(ダルマ型期)は胚子が頭部と尾部が分

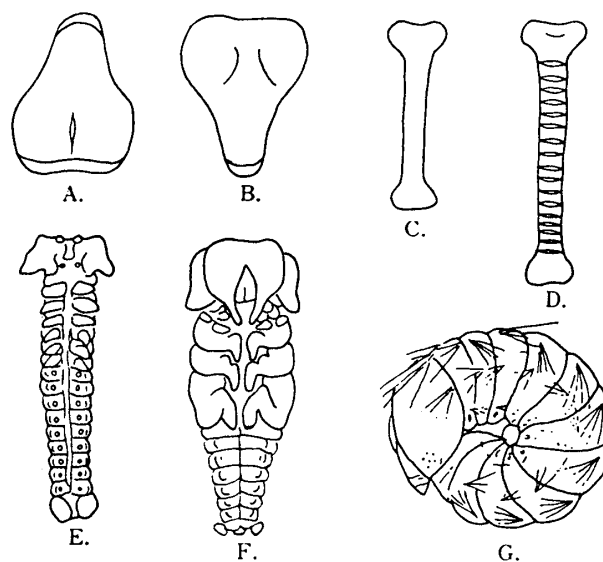


図24 卵休眠のステージ

A, B: ダルマ形期 pyriform stage, C: アレイ形期 dumb-bell shaped stage, D: 細長期 elongated stage, E, F: 突起形成期 appendage formation stage, G: 幼虫形成期 completion of embryo

(梅谷より)

化しない胚帯期で休眠し、鱗翅目では前部が狭く後部の広いダルマ型あるいは梨実型 (pyriform), 直翅目では前部が広く後部の狭い逆ダルマ型あるいは逆梨実型 (reserved pyriform) を呈する。ヒメシロモンドクガ・スズムシ・ハラビロカマキリ等がこれに属する。

第2群 (アレイ型期) は胚帯期を過ぎ、外胚葉と中胚葉との二層からなり、細長く、頭葉・尾葉が認められ、アレイ (啞鈴) 状を呈する。カイコ・クワコ・エンマコオロギ等がこれに属する。

第3群 (細長期) は胚子がアレイ期よりも進み、口陥が現われ始め、中胚葉が塊状に縊れ、原始体節が明瞭に数えられる。ミノウスバ・クリオオアブラムシ・クロネハイイロハマキ等がこれに属する。

第4群 (突起形成期) は第1群と同様に胚帯期で休眠に入るが、11月頃から休眠が破れて徐々に発育が進行する型。これにはクヌギカレハ・カクモンハマキ・コバネイナゴ・クツワムシ等がこれに属する。

第5群 (幼虫形成期) は産下後10日位で幼虫体が完成しながら孵化せずにそのまま休眠に入る型で、マイマイガ・カシワマイマイ・オビカレハ等がこれに属する。

② 幼虫休眠

幼虫休眠は初期には脳—前胸腺が不活性化するために起こると単純に考えられていたが、深谷ら (1957) は休眠中のニカメイチュウのアラタ体活性が高いまま保たれていることを発見し、幼若ホルモンが脳—前胸腺系を不活性化していると推論した。アワノメイガも幼虫休眠をする。

③ 蛹休眠

蛹休眠する昆虫にはセクロピア蚕・ヨトウガ・アメリカシロヒトリ・モンシロチョウ等がいる。休眠蛹に活性化した前胸腺のみを移植しても休眠から離脱しないが、活性化した脳を移植すると、被移植蛹は休眠発育のどの段階にあっても休眠から離脱し成虫となる。またアラタ体—側心体を除去しても休眠が破れることはない。以上のことから蛹休眠は脳間部から放出される前胸腺刺激ホルモンの欠如であると結論された。

④ 成虫休眠

成虫休眠する種としてはウリハムシ・サンゴジュハムシ・コロラドハムシ・クロカメムシなどが知られている。アラタ体の活性は終齢幼虫後期と蛹期には低下し、成虫になると再び高まる。成虫期の幼若ホルモンは生殖器官とくに雌の卵巣の発育に関与しており、成虫休眠の中樞は脳—アラタ体系の不活性化にあると考えられている。ちなみに幼若ホルモン活性物質の局所処理により成虫休眠が破れ産卵を開始する。

2. 休眠の誘起と消去

(1) 休眠の誘起

冬休眠の場合、冬の寒さに強いられて起こるのではなく、季節の変化を予知して、冬の前に手まわしよく休眠して安全な状態になっておこうというのである。

季節の変化は温度と日長であり、特に日長は最も正確な情報を与える。温帯に棲息する多くの昆虫は、ある時期 (感受期) に読みとった光周期 (photoperiod) などの季節情報に応じて、その後の生活史のプログラム (種によって定まったある発育段階 (休眠期) に達したとき、発育を続けるか、休眠に入るか) を決定する。普通は休眠する世代の休眠期以前の発育段階であることが多い。例えばモンシロチョウ・アゲハチョウ・アメリカシロヒトリなどは蛹が休眠期であるが、そのすぐ前の幼虫発育期の光周条件によって蛹化後に休眠するか、しないかが決定する。ヒメシロモンドクガ・マダラスズなど卵期に休眠する種では親世代の光周期が影響することが多い。カイコでは1世代前の卵期が感受期である。

ヨトウガやユウマダラエダシャクでは蛹の発育に冬休眠、夏休眠、不休眠の3通りのプログラムがあって、幼虫期の光周条件によりそのうちの一つを選択する。

生活史が1年以上におよぶ種や、冬の短い亜熱帯付近では、日長の絶対値によって今が春なのか、それとも秋なのか区別できない。区別するのに手がかりとなるのは日長の“変化の方向”である。成虫越冬して春に生殖活動を営む数種のゴミムシでは短日でも長日でも生殖できず、いったん短日期間を経過した後に長日に会うと初めて卵形成が

完了する。幼虫で越冬して春に羽化し、秋に産卵するゴミムシ類は、これとは逆に長日期間の後に短日に会うと卵巣が発達する。ヤサイゾウムシは初夏に羽化した成虫は夏眠に入り、秋になって産卵を始める。幼虫期～成虫期を一定の日長条件におくと、短日でも長日でも成虫期に休眠して産卵しないが、幼虫期を長日、成虫期を短日にすると休眠しない。ヤンマの越冬した若い幼虫が最終齢になる時期が春であればその年のうちに羽化できるが、夏至以後になると休眠に入り、翌年になって羽化する。日長の“短縮”の効果と考えられる。2年に1世代を完了するヒメマルカツオブシムシでは、日長の増加が蛹化を促進し、減少が蛹化を抑制する。

冬の訪れは高緯度地方ほど早い。ナシケンモンの休眠の臨界日長は低温ほど長く、また高緯度の個体群ほど長くなる傾向がある（図25）。

(2) 休眠の消去

休眠を誘起し、一定期間維持されることを休眠維持 (diapause maintenance) といい、やがて休眠消去 (diapause termination) へ向かうことを休眠発育 (diapause development) という。

冬休眠の消去に日長が重要な役割を果たすと考えられる昆虫にアワノメイガがいるが、一般的なのは冬の低温である。アゲハチョウでは4カ月の低温処理 (chilling) で羽化を早め、斉一化できる。ニカメイガの越冬幼虫も休眠からの覚醒 (消去) には低温との接触が必要であるが、生態型によ

て条件が違う。西国型では、休眠幼虫を発育適温の25℃に移すと、蛹化は冬期間の低温に長く接した個体ほど早く進むが、庄内型では西国型ほど低温との接触を必要としないで蛹化が進む。すなわち庄内型では休眠が浅く、15～25℃で休眠から正常な生理状態に移ることができるのである。このように冬休眠は、厳しい冬の寒さを生き抜くための役立つという両面がある。

夏休眠の消去要因は、秋の中温と短日である。蛹で夏休眠するミノウスバの蛹期間は高温長日 (25℃16時間日長) 下では5カ月半にも及ぶが、中温短日 (16℃12時間日長) 下ではその3分の2程度である (Ishii, 1983)。ミノウスバの場合、蛹の夏休眠を短縮する主要因は短日であり、温度は日長効果に修飾的に働くものと考えられる。蛹は夏から秋に向かってどんどんつまっていく日長に反応して休眠発育をスピードアップする。これを日長に対する量的反応 (quantitative response) と呼んでいる。このように夏の高温と長日は夏休眠を誘起し維持する要因だけであって、休眠を消去する要因としての働きはないようである。

3. 休眠のメカニズム

アワノメイガは短日条件によって休眠を誘起し、長日条件で休眠から離脱 (覚醒) する。腹部第8節あたりに脳を刺激して前胸腺刺激ホルモンを放出させるホルモン (プロクトドン proctodone) の

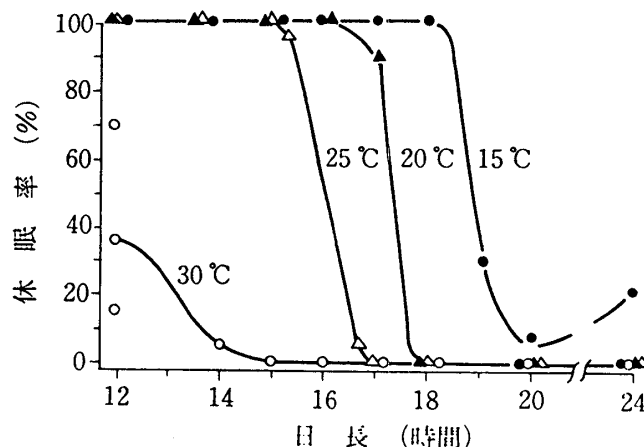


図25 ナシケンモンの休眠と日長との関係
(ダニレフスキーより)

分泌源がある。脳側方部の神経分泌細胞とプロクトドン分泌細胞は、どちらも8時間周期で分泌活動を続けており、脳の分泌細胞は照明開始に同調して分泌活動が始まり、プロクトドン分泌細胞の活動は暗黒の開始に同調して始まる。もし、これら二つの8時間周期の分泌活動リズムが一致したときには脳が刺激を受けて前胸腺刺激ホルモンが放出されるので休眠覚醒が起こり、一致しないときには休眠が継続するのである(Beckら, 1964)。

休眠時計には外因性の砂時計型(hour glass)と内因性の振り子型(oscillator)とがある。

昆虫が光周期を感じる明るさ(照度)は一般にきわめて低く、ナシヒメシンクイの幼虫では果実内照度が1ルクス位と考えられ、コロラドハムシでは0.1ルクスで光周反応の兆候が現われ、照度を上げると反応は強くなり、5ルクスで完全になる。ニカメイガの光周期を感受する最低照度は0.2ルクス前後である。多くの昆虫は3,500～5,000 Åの短波長の光を光周反応として有効に利用している。

ゴキブリやコオロギなど比較的下等な不完全変態の昆虫類では、リズムの時刻調整のための光受容器は複眼であり、時計の本体は視葉である。時計はlamina, medulla, lobulaから成る(図26)。一方、完全変態をするハエやカでは光受容器・時計ともに脳である。いずれも情報は脳間部に伝えられ、神経分泌細胞からホルモンを分泌する。カロチノイドを欠くと光周時計の機能を失い、重水によって時計は遅れるという(正木, 1985)。羽

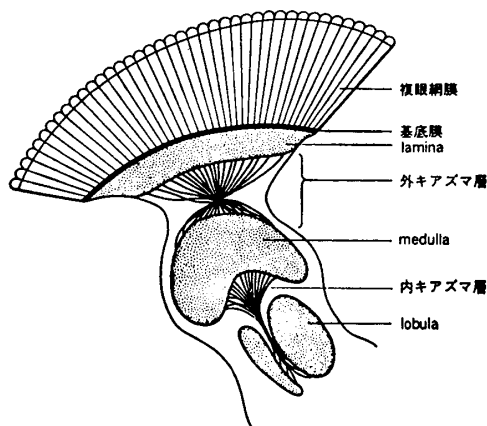


図26 昆虫の複眼網膜および視葉の模式図
(富永より)

表2 休眠ホルモンのアミノ酸、アミノ糖組成

組	成	DH-A	DH-B
ア ミ ノ 酸	リ ジ ン	1	1
	ア ル ギ ニ ン	1	1
	アスパラギン酸	1	1
	ト レ オ ニ ン	1	1
	セ リ ン	1	1
	グ ル タ ミ ン 酸	2	2
	プ ロ リ ン	3	2
	グ リ シ ン	2	2
	ア ラ ニ ン	2	2
	バ リ ン	2	1
ア ミ ノ 糖	イ ソ ロ イ シ ン	2	1
	ロ イ シ ン	3	3
	チ ロ シ ン	1	1
	フェニルアラニン	1	1
ア ミ 糖	トリプトファン	1 (推定)	1 (推定)
	グルコサミン	1	0
	ガラクトサミン	1	0

化時刻や行動の概日性も休眠光周性の測時機構と同一である。

長谷川(1951)と福田(1951)はカイコの卵休眠において、成虫の食道下神経節が脳の刺激により休眠を誘起するホルモンを分泌し卵巣に運ばれることを発見し、これに休眠ホルモン(diapause hormone, 略してDH)と名付けた。休眠ホルモンは磯部ら(1973)により単離が進められており、少なくとも2種の化合物から成り立っていることを認め、これらにDH-A, DH-Bと命名した。またアミノ酸組成について検討を加えた結果、DH-Aは2種のアミノ糖と15種のアミノ酸が検出されているのに対し、DH-Bにはアミノ糖は検出されず15種のアミノ酸のみであった。休眠活性はAよりもBの方が高い(表2)。これらのホルモンは休眠ホルモンの名称で呼ばれているが、卵休眠の制御をつかさどるだけである。

4. 休眠と耐寒性

休眠は发育の停止と代謝機能の低下および耐寒性の付与である。

厳寒期を休眠で過ごす昆虫には、(1)過冷却(super cooling)で寒さに耐える種、(2)体が凍結しても、溶ければ元にもどる種、の2つの型があ

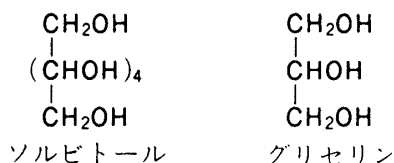


図27 ソルビトールとグリセリン構造式

り，前者を過冷却型，後者を耐凍結型という。

休眠期の昆虫は一般にグリセリンの濃度が高くなる。カイコの卵では休眠が誘起すると，脂肪体 (fat body) 中のグリコーゲンがソルビトールとグリセリン (図27) とに分解され，休眠から離脱 (消去) すると再びグリセリンに還元される。ソルビトールやグリセリンはともに強い不凍液であるから，耐寒性に役立つ。また，これらの糖代謝は低温または無酸素の状態下で進行する。このようにしていったん耐寒性が高まった昆虫は，低い環境温度におかれている限り休眠中であると否とにかかわらずその耐寒性を持続できるのである。

5. 害虫防除と休眠

(1) 覚醒剤の利用

塩酸によるカイコの卵休眠の消去 (人工孵化法) は古くから実用化されている。産卵後24～25℃に保護して20～25時間くらい経過したとき (胚盤を生じてから胚帯が独立して胚となるまでの間がもっとも効果的)，塩酸の液温は46℃，比重は1.075 (15℃のときの比重，濃度15%) とし，これに5分間浸漬する。浸漬後は常温の流水 (17～27℃程度では結果に影響はない) で10～20分間水洗いして脱酸する。水洗後はなるべく早く風乾することが望ましい。これを25℃に保護すると12時間後には90%以上が孵化する。

このほか，キシロール，ヘキサン，アンモニア化合物，水銀化合物なども休眠卵に対して著しい効果のあることが実験的にわかっている。

(2) ホルモン応用

従来の農薬の毒性，環境汚染が問題になり，より安全な農薬の開発が急がれ，ホルモン様物質の害虫防除への利用が活発に検討されている。昆虫はホルモンの働きによって正常な成長，脱皮，変態が整然と行われているのであるが，ここに外からホルモン様物質を与えると調節機構は乱され，

結果として致死，変態異常，不妊などの現象が現れるのである。

A. エクジソンの効果

エクジソン様作用物質の害虫防除への利用には次の3つが考えられる。

①真皮細胞が新しい表皮を形成するのに先立って外からエクジソンを与えると，真皮細胞はまだ脱皮をするに十分な準備ができる前に刺激を与えられるため脱皮，あるいは変態が異常になって死に到るものである。

②エクジソンと競合して，エクジソンの作用もしくはエクジソンを作る過程を阻止すること。

③幼若ホルモンの共力効果である。すなわち，幼若ホルモン効果を示す量以下のエクジソンを幼若ホルモン活性物質と一緒に投与すると，幼若ホルモンへの感受性の時期が早まり，長期間幼若ホルモンの反応するようになると同時に，少量の幼若ホルモンの同じ効果を達成することができる。

B. 幼若ホルモンの効果

幼若ホルモンはエクジソンに比べて構造が簡単であることから，類縁化合物が合成され，その応用が研究されている。幼若ホルモンおよびその模倣化合物 (mimic) は，昆虫の変態，生殖に関与するホルモンであるから従来の非選択的有機合成殺虫剤に比べ次のような特徴がある。長所としては，①昆虫に対する活性が強い。②哺乳動物に対する急性毒性がほとんどない。③残留毒性のおそれがない。短所としては，①施用後効果が発現するまでに時間がかかる。②昆虫の发育段階によって効力が著しく違う。③模倣化合物の活性は昆虫の種によって特異性の違いが大きい。また紫外線によって分解されやすく，残効性がないことは長所でもあり短所でもある。

① 変態阻害効果

昆虫の生育期間には幼若ホルモン感受性の高いごく限られた時期が存在し，その時期に外から幼若ホルモンを与えると変態の異常がしばしば現われる。その時期は，不完全変態昆虫では終齢幼虫の初期で，完全変態昆虫では終齢幼虫および蛹の初期である。得られる異常個体はすべて過剰脱皮幼虫で，羽化することなく死亡するのが一般であるが，その後蛹化，羽化を行ない，正常に産卵し

た例もある。満井(1973)によれば、ツマグロヨコバイでは速効的致死効果はほとんどなかったが、羽化した成虫の大部分は変態異常個体で、生殖能力を持たないものが多かった。

② 幼虫の生育阻害効果

アブラムシの1齢幼虫に幼若ホルモン類似物質を処理すると、次の脱皮時に死亡率が高まることが報告されている。また、ツマグロヨコバイおよびヒメトビウナカの1～2齢幼虫に対する散布では累積死虫率は7%であったが、生き残った成虫の95%が形態異常成虫であった(満井, 1973)。

③ 不妊効果

不妊効果には2つのタイプがある。1つは変態異常個体で、外部生殖器が形態的に異常で交尾が不能のために生ずる不妊であり、他の1つは、精子や卵子の形成過程の異常で、生理的に不妊になる場合である。

④ 殺卵効果

すでに産下された卵に幼若ホルモンを処理すると、卵の正常な胚子発育を阻害し殺卵効果を示す。ホシカメムシ、セクロピア蚕、サク蚕、タバコシバンムシ、テントウムシの1種 *Epilachna varivestis* などで有効性が報告されており、卵は発育過程のいつの時期に幼若ホルモンを投与しても感受性を示すという。ただし多量の薬量を必要とするのが難点である。

⑤ 休眠の攪乱作用

休眠中のタコゾウムシの1種 *Hypera postica* クビボソハムシの1種 *Oulema melanopus* ホシカメムシ、オオヨコバイの1種 *Draeculacephala crassicornis* などの成虫に幼若ホルモンを処理するといずれも休眠が破れ、交尾・産卵はしたものの卵はいずれも孵化しない。このように、幼若ホルモンには休眠の打破作用と同時に生殖腺刺激作用も認められている。しかし実用的には休眠中の害虫の

生息場所を考えると処理方法が問題である。

C. 抗幼若ホルモンの利用

Bowers ら(1976)によって植物*から発見されたプレコセン Precocene I, II (図28)は幼若ホルモン抑制効果を持つ。昆虫体からは未だ発見されてはおらず、またかなりの狭い範囲の昆虫にしか有効ではないが、以下のような幾つかの作用が知られている。

- ① 早熟変態の誘起
- ② 抗生殖腺刺激作用
- ③ 性フェロモン産生の抑制
- ④ 休眠誘起
- ⑤ 殺卵作用

なお Precocene II は I より約10倍も活性が高く、作用機序は

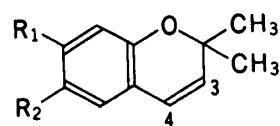
- ① アラタ体の生合成に直接影響を与える。
- ② アラタ体を制御する脳の機能を乱す。
- ③ 幼若ホルモン或いはその前軀体の代謝に係る酵素に関与する。
- ④ ホルモンに結合しているタンパクを壊すか、それと競合する。
- ⑤ アラタ体からの分泌制御に関与する何らかのホルモン代謝物と類似の作用を示す。
- ⑥ 幼若ホルモンの標的組織における幼若ホルモンとの競合。

などが考えられる。

D. キチン生合成阻害剤の利用

昆虫のキチン生合成阻害剤はホルモンとは作用性が異なり、現象的には脱皮阻害として認められる。脱皮の過程はアポリシス Apolysis と脱皮 Ecdysis に分けられ、TH 6040 (図54) の昆虫への影響は脱皮阻害である。

TH 6040はベンゾイルフェニル尿素化合物で、本来発芽前処理用除草剤の開発中につくられたもので、殺草、殺虫作用は全くないがオオモンシロ



プレコセン 1: $R_1 = OCH_3$
 $R_2 = H$

プレコセン 2: $R_1 = R_2 = OCH_3$

図28 プレコセンの構造式

* ムラサキカッコウアザミ *Ageratum houstonianum*

チョウの経口処理ではアポリシスまでは無処理と全く同じであるが、脱皮不能で黒化死亡する。

TH 6040は分解性が高いので広く使用されており、脱皮異常は種によって大きく異なる。

TH 6040の生化学的作用については①昆虫のホルモン系を介してのキチン分解酵素，その他の変動より説明するエクジソン説と，②キチン生合成の直接阻害による説とがある。

本剤は，適用害虫の範囲は広いが，食毒としてのみ有効なことが使用面を限定している。しかし，致死薬量以下でも異常個体が見られたり，クチクラの正常性が保たれなくなり，殺虫剤の効果に変化が起こることがあるので，殺虫剤との併用，といった新しい害虫防除手段として発展させることも考えられる。

(3) 不眠性の選抜

昆虫類の休眠性には遺伝的な種内変異がある。トノサマバッタ，ウリハムシモドキでは数世代の人為淘汰によって休眠率の非常に低い系統が得られている。選抜によって得られた不眠系統を大量に休眠系統の生息地へ放飼すれば，次世代の子孫は不眠となり，自滅する。

カイコやナミハダニは休眠性因子が不眠性因子に対して優性であるが，ウリハムシモドキ，ゾ

ウムシでは不眠性が優性である。

近似種間の交雑では，卵休眠するエンマコオロギやエゾエンマコオロギと卵休眠しないタイワンエンマコオロギと交雑すると，正逆いずれの組み合わせでも得られた卵は休眠しない。ツヅレサセコオロギとナツノツヅレサセコオロギとを交雑しても，卵の不眠性は優位である。

(4) 光周反応の制御

休眠して冬を越す種にとって，休眠を奪われることは致命的である。人工照明によって偽りの季節情報を与え，害虫たちに真の季節に合わない生活史のプログラムを組ませ，越冬前に休眠を阻止して耐寒性を奪っておき，あとは自然の寒気処理にゆだねるのである。光は植物に作用しない波長であるから実用性がある。

短日（長夜）休眠するアワノメイガ，モンシロチョウ，アゲハチョウ，コカクモンハマキ，ソラマメヒゲナシアブラムシなどでは，夜間短時間の照明によって，暗期を中断すると，休眠の誘導が完全に阻止される。

野外のコカクモンハマキに対して，日の出から16時30分ごろに，毎夜2分間の照明を試みた結果，幼虫の80%は休眠しないで，秋遅く摂食を続けた例がある。