

<講座>

昆虫の発育と休眠 (1)

田村 正人*

Development and Diapause in Insects (Part 1)

Masato TAMURA

はしがき

昆虫類の祖先は、少なくとも今から約3億年前の石炭紀前期に出現したものであろう、と推論される。そして極地から熱帯に、高山から平地に、陸上・水中の別なく、さらには動植物の体内にまで及び、地球上のほとんどいたるところに分布して、それぞれの棲息地の環境によく適合し、たくましく繁栄している。昆虫類は種類がはなはだ多く、今日までに命名記載されているものだけでもすでに100万種にのぼるといわれ、全動物の種数の4分の3は昆虫が占めており、個体数においても全人口の3億倍もの多きに達するともいわれている。昆虫類がどのようにして今日のように繁栄したのか、もちろんその原因は簡単なものではないが、活動に適した季節に発育し、不適な季節に休眠して、生活史を環境に適応させていることもきわめて重要な一因であると考えられる。

洋の東西を問わず、古来、昆虫は人類にとって身近かな存在であり、人間の生活に広く深くかかわっている。健康で安全で快適な生活を営むためにも、安定した食糧生産をあげるためにも的確な害虫防除は不可欠で、人類の歴史は昆虫とのたたかい（共存ないしは調和）の歴史であると言っても過言ではない。そこで応用昆虫学上の、古くてなお今日的な重要課題である昆虫の発育と休眠について概説し、いささかのご参考に供する次第である。

I. 胚子の発育

生物の発育は受精したときから始まり、成体に至るまで連続的に行われる。昆虫の胚子は卵内に

おいて発育し、この発育過程を胚子発育（または胚子発生 embryonic development）という。

昆虫は極めて多くの種を含んでいて、形態も生態も変化に富むので、発生様式も多岐にわたる。

1. 卵の構造

卵母細胞(oocyte)は母体の卵巢小管(ovariole)の中で発育し(図1)、卵黄が蓄積され、卵膜が形成されると、完成した卵(egg)として母体外に出される。この、卵母細胞が発育する過程を卵形成(oogenesis)と呼ぶ。

卵の形や大きさには非常な変化があるが、一般的な構造を示すと次のようである(図2)。

最外側には卵殻(chorion)がある。卵殻はグリシン、シスチンなどのアミノ酸に富んだ硬たんぱく質で構成されており、卵を保護することと、

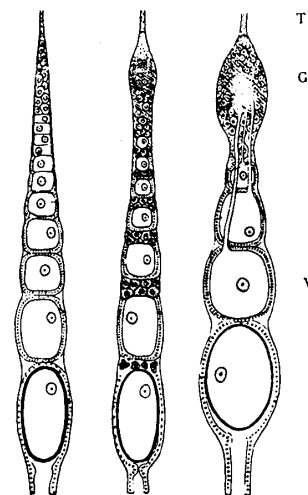


図1 卵管の模式図、左より無栄養式、多栄養式、端栄養式卵管。T：端糸、G：生殖細胞増殖部、V：卵黄蓄積部（福田より）

* 東京農業大学

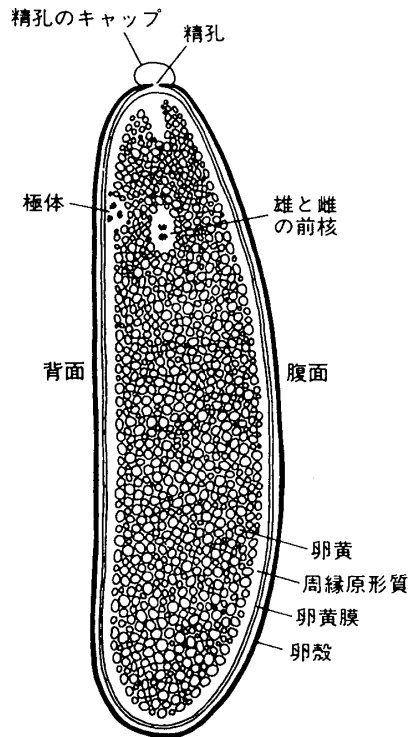


図2 受精時のイエバエの卵の縦断面 (Imms より)

呼吸のために必要な空気を取り入れるという一見矛盾した二つの機能を有するため精緻な構造をしているものが多い。

卵の前極には精子の侵入のための精孔(micropyle, 卵門)がある。卵殻のすぐ内側にある薄膜が卵黄膜(vitelline membrane)である。さらに卵黄膜のすぐ内側には卵黄を含まない原形質の層があり、これを周縁原形質(periplasma)とよんでいる。ノシメダグラメイガの卵には、前極寄りに多数の気孔(aeropyle)が分布する。

2. 受精と接合子の分裂

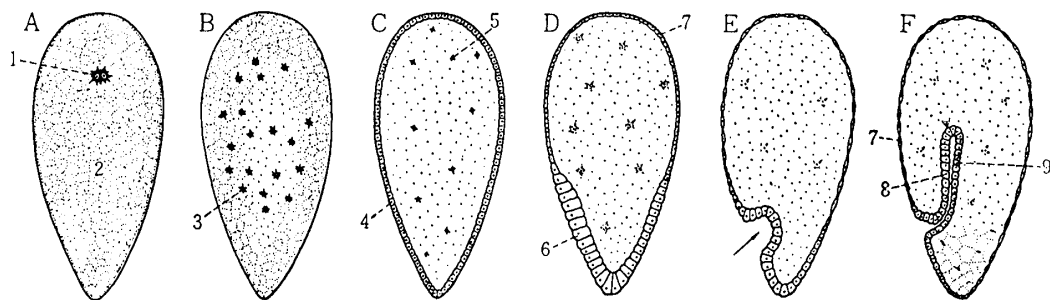
卵母細胞は精子の侵入によって始めて第1回と第2回の減数分裂を行ない、小さい核は極体(polar body)となり、やがて消失するが、中心部では染色体の半減した雌と雄の前核が合体して、真の受精が完了する。クインスランドミバエは常に単一の精子のみが進入する単精(monospermy)であるが、ハグロトンボの卵には4つの卵門があり、多数の精子が卵門から入る多精(polyspermy)である。しかし、卵前核と合体するのは単一の精子で、他は極体と同様に退化する。

受精が完了すると受精核(接合子, zygote)はただちに分裂(cleavage)を開始する。やがて細胞は卵黄内で一層に並び、卵表面の周縁原形質に向って移動し、分裂核は全表面に分布する。核のまわりには細胞膜が形成され、卵黄を覆う一層の細胞層(胚盤葉, blastoderm)ができていく。しかし、分裂核のすべてが表面に移動するのではなく、卵黄中に残留して卵黄細胞(yolk cell あるいは vitellophaga)を形成する核もある。この卵黄細胞を一次内胚葉(primary endoderm)、胚盤葉形成へ向う卵割核を一次外胚葉(primary ectoderm)という(安藤, 1970)。

3. 胚子の初期発生

胚盤葉は、はじめ均一な薄い細胞層であるが、細胞分裂の結果、卵の腹面がより厚くなる。これが腹板(ventral plate)で、将来胚帯(germ band)、さらに胚子(embryo)に発達する(図3)。残りの部分が胚外域(非胚域)である。

腹板は成長すると、前方の幅広い原頭域(proto-



A: 受精 B: 卵割 C: 胚盤葉完成 D: 腹板分化 E: 腹板の陥入開始 F: 胚帯は陥入 1. 受精核 2. 卵黄 3. 卵割葉 4. 胚盤葉 5. 卵黄核 6. 腹板 7. 漿膜 8. 胚帯 9. 羊膜原基

図3 シラミの早期発生(卵縦断面, 模式図)(SCHÖLZEL より)

cephalon)と後方の細い原胴域(proto-corm)に分化する。この時期の胚を胚帯と呼んでいる。

原胴域の正中線に沿って原溝(primitive groove)ができ、外胚葉と中胚葉(mesoderm)が形成される。陥入型(invagination), 陥没型(overgrowth type)および増殖型(proliferation type)の別がある(図4)。このような形態を胚子と呼び、胚帯には体節構造が現われてくる。

胚帯が形成されると、まもなく胚外域の胚盤か

ら内外二層の膜、すなわち直接胚帯をおおう羊膜(amnion)と、卵全体をおおう漿膜(serosa)ができる。漿膜と羊膜の間にサンドイッチ状につめられた卵黄は孵化した幼虫の最初の食物となる。胚帯と羊膜の間の空所は羊膜腔(amniotic cavity)と呼ばれ、羊膜液で満たされる。その後、胚子の運動(blasto knesis)が行われ、その期間中に中胚葉の分化、各器官の形成が進行する(図5)。消化管や背脈管は、胚帯の側縁が両側に伸

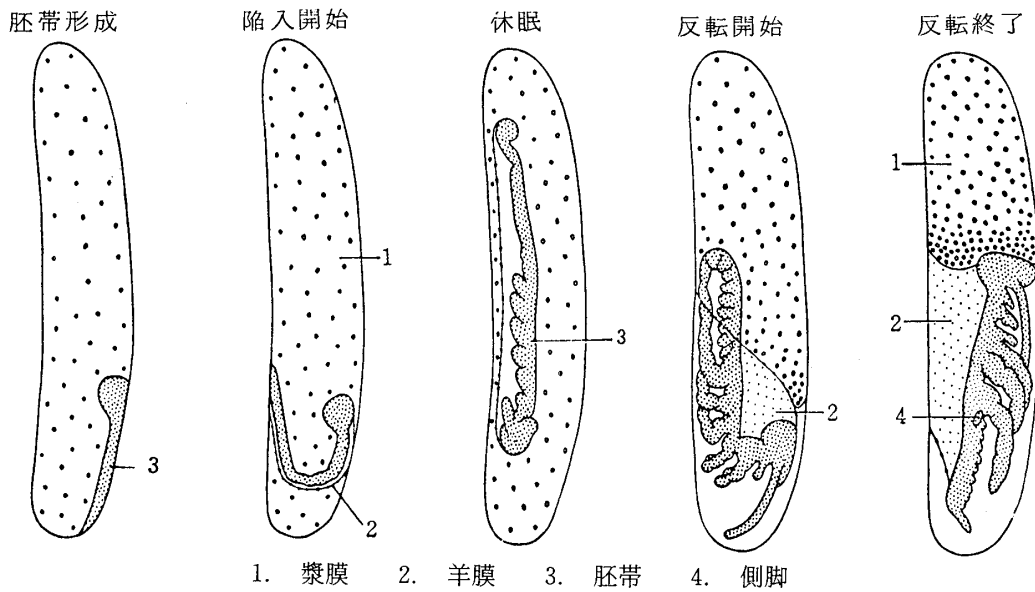
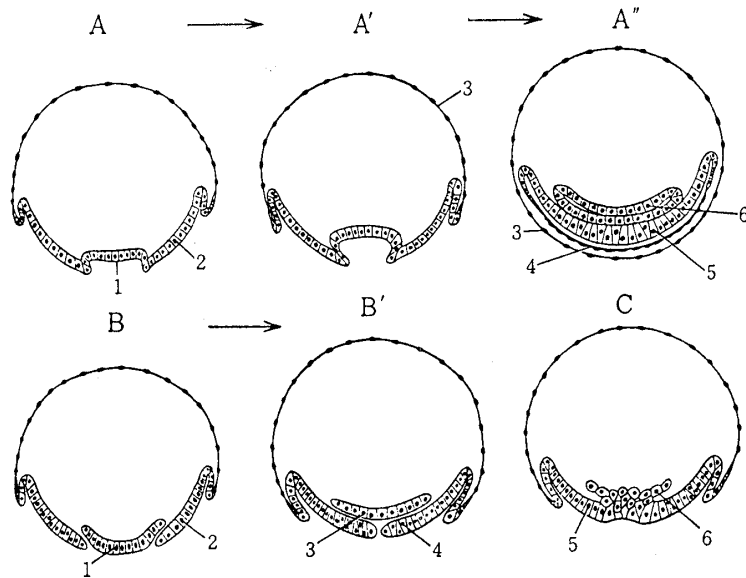


図4 コオロギの胚子運動 (HEYMONSより)



A: 陥入型 (A~A''へと形成が進む)

B: 陥没型 C: 増殖型

1. 中板 2. 側板 3. 漿膜 4. 羊膜 5. 外胚葉 6. 内層

図5 内層形成の3型 (模式図) (JOHANNSEN & BUTTより)

長し、背面で合着、閉鎖した背閉鎖(dorsal closure)によってできたものである。

4. 器官形成

外胚葉由来の器官は内骨格、腺、神経系、複眼、単眼、気管系、皮膚(ふ)、皮膚付属物、扁桃細胞(エノサイト)、前腸、後腸およびマルピギー氏管などである。

中胚葉由来の器官は筋肉、背脈管、血球、食道下体、脂肪体および生殖腺などである。

内胚葉由来の器官は中腸だけである。

5. 孵化

完成した胚子が卵殻から脱出することを孵化(hatching)という。堅牢な卵殻から脱出するためには、卵殻はあらかじめ破れるような構造になっているか、鋭い突起や大腮で食い破ったり、卵内の空気や液を飲み込んで体圧を上げて卵殻を膨張させて破るなどの方法がある。また、孵化酵素により卵殻をとがして脱出することもできる(石田, 1948)。

幼虫は次の型に分けられる。

(1) 原脚型幼虫 (protopod larva)

腹部には環節を欠く。寄生バチの初期幼虫。

(2) 多脚型幼虫 (polypod larva)

腹脚を有する。鱗翅目、ハバチ、シリアゲムシの幼虫。

(3) 少脚型幼虫 (oligopod larva)

腹脚を欠く。ナガコムシ型、コガネムシ型の2つのタイプがある。

(4) 無脚型幼虫 (apodous larva)

脚を全く欠く。真頭型(タマムシ・カミキリ)、半頭型(ガガンボ)、無頭型(イエバエ)に分けられる。

II. 後胚子発育

孵(ふ)化してから成虫に到るまでの発育を後胚子発育(または後胚子発生 postembryonic development)といい、大きさの増加を伴う成長(growth)と体制のいちぢるしい変化、すなわち変態(metamorphosis, metabory)を行なう。これらは脱皮(moulting)によっていくつかの

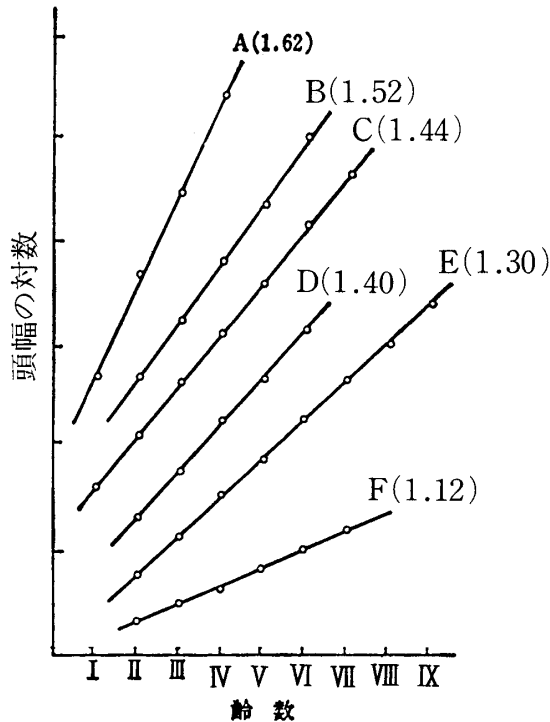
ステージ(stage)に分離され、卵から孵った幼虫を第1齡幼虫(1st instar larva)、さらに脱皮すると第2齡幼虫(2nd instar larva)と呼ぶ。最終齡(final instar)は成虫(imago, adult)である。また、蛹期(pupal stage)を経ない幼虫を若虫(nymph)ともいう。

1. 成長

生物の形態や機能が增大することを一般に成長と呼んでいる。横軸に時間、縦軸に計測値をとり図示するとS字状曲線が得られるのが普通である。

1) ダイヤーの法則

昆虫の皮ふは外骨格をなしているため、その発育において脱皮は避けることのできない現象である。蛹化と成虫化の変態脱皮は質的な変化であるのに対して、幼虫期における脱皮は成長のための量的な増加を目的とした成長であると言える。幼虫の体のようにやわらかい皮ふは、引きのばすことができるから、ある程度連続的な成長が可能であるが、頭部のように硬化した表皮ではそれが不可能である。したがって幼虫期の成長は不連続でダイヤー(Dyar)の法則 $\log y = ax + b$ (y は幼虫の頭幅、 x は齡数)にしたがうことが多い。ただし a の値は例えば、カイコでは1.62、シンジュサン1.52、チャイロコメノゴミムシダマシの1.12など昆虫の種によってそれぞれ異なる値を示す(図6)。脱皮の回数は種によって定まっていて、少ないものでは双翅目の2回、多い例ではカゲロウの類で40~45回もの脱皮をすることが知られている。一般的にみると、原始的な昆虫から高等な種になるにつれて脱皮回数は減る傾向にある。また、脱皮回数は温度や栄養などの環境条件によって変化することがある。例えばチャハマキでは高温の25℃では4~5回の脱皮回数が低温の15℃では5~6回と増加し、オオモンシロチョウも22~27℃で3回の脱皮が15℃では5回脱皮する。逆に、スジコナマダラメイガでは25℃で5回の脱皮回数が18℃では4回となり、チャイロコメノゴミムシダマシでは高温の30℃では15~23回の脱皮回数が25℃では11~15回に減少する。タバコスズメガは通常4回の幼虫脱皮をし、5齡期が最終齡になって蛹化脱皮するが、絶食などによって栄養条件を



A : カイコ (*Bombyx mori*), B : シンジュサン (*Philosamia*), C : ツトガ (*Crabrus*), D : *Chaetoptetus*, E : カマキリ (*Sphodromantis*), F : ゴミムシ (*Tenebrio*) かつこの数字は成長恒数 (山岸より)

図6 各種昆虫の齢期ごとの成長

悪くして小さな5齢幼虫をつくと5回脱皮をして6齢幼虫となる。さらに6齢になってもある閾値以下の大きさであると6齢から7齢へと幼虫脱皮をする。大きさの閾値は頭幅5.1 mmが実験的に示され、幼虫が頭幅で代表されるこの閾値に達することが情報となって内分泌系が働き、幼虫から蛹への変態が開始されると考えられる。

2) アロメトリー

成長系の二つの部分を x, y とすれば、それらの関係は

$$y = bx^a \dots\dots\dots(1)$$

で表現されることが Huxley (1932) によって明らかにされ、これを絶対成長 (absolute growth) と区別して相対成長 (relative growth, allometry アロメトリー) と呼んでいる。

絶対成長の研究は時間の関数として検討されるのに対して、アロメトリー式では成長系自体の状態の関数として検討されるので、時間の項は含まれておらず、時間は単に潜在要因にすぎない。

最小自乗法により(1)式の両辺の対数をとれば

$$\log y = \log b + a \log x \dots\dots\dots(2)$$

の一次式となり、図示すれば直線がえられる。

(2)式の k を a に変えて、一般に

$$\log y = \log b + a \log x \dots\dots\dots(3)$$

とあらわしている。 a および b は常数で、 a を相対成長係数 (relative growth coefficient), b を始原成長係数 (initial growth index) と呼び、2つの部分 (x, y) の成長速度 (specific growth rate) の比を示す。

絶対成長速度 (absolute growth rate) を dy/dt とすると、比成長速度は $1/y \cdot dy/dt$ で表わすことができる。

(1) 単相アロメトリーと複相アロメトリー

長い成長期にわたる場合には1本の直線がえられることはまれで、連続あるいは不連続の何本かの直線となるのが普通である。換言すれば、成長期はいくつかに細分されるのである。この直線の折れる点の変移点 (critical point) といわれる。変移点の数により、単相アロメトリー (monophasic allometry), 複相アロメトリー (diphasic allometry) および三相アロメトリー (triphasic allometry) などといわれる。

(2) 優成長と劣成長

生物学的に重要な意味があるのは b よりも a である。そして、 $a > 1.0$ を優成長 (positive allometry), $a = 1.0$ を等成長 (isometry), $a < 1.0$ を劣成長 (negative allometry) とそれぞれ名づけている。

このことは、 y の成長が x のそれに優るか等しいか、劣ることを意味しており、両対数図における直線と x 軸とのなす角が 45° より大であるか、等しいか、小さいかで示される。また、 a が1より大きいか、小さいかは統計学的に有意でなければならぬ。有意でないものはすべて等成長に含まれる。

(3) 相似形

もし、アロメトリーが相似形の原則にしたがえば、一次元の形質 (長さ) に対する二次元の形質 (面積) との関係では $a = 2$ 、一次元の形質に対する三次元 (体積, 重量) との関係では $a = 3$ となり、二次元の形質に対する三次元の形質との関

係では $3/2$ となり、またその逆の場合には、それぞれ $1/2$, $1/3$, $2/3$ となる。

(4) 相対変異

成長の終わったもの、あるいは同じ年齢のものすなわち同じ成長段階にあるものの二つの部分（形質）の計測値を両対数でプロットしてもアロメトリーの式が適用できる。この場合には、相対変異と呼ぶ。したがってアロメトリーは成長のアロメトリーと変異のアロメトリーに分けられる。

また、アロメトリーは、このほか種間アロメトリー、あるいは形態以外の生化学的な相対成長などにも広く適用することができる。

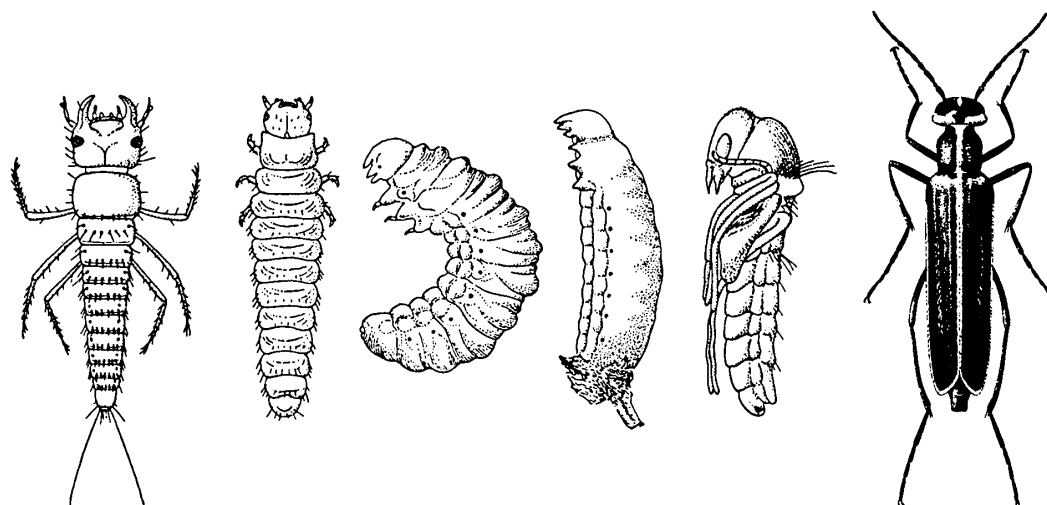
2. 変態

系統分類上、昆虫綱は有翅亜綱 (Pterygota) と無翅亜綱 (Apterygota) とに大別され、この両群の主要な特徴は翅 (wing) の有無であり、発生の上からは変態の有無であって、前者を変態類、後者を無変態類とも呼ぶ。有翅亜綱 (変態類) はさらに内翅類 (翅が蛹になるまで成虫芽として内在している意) と外翅類に分けられる。また変態の様式からそれぞれ完全変態 (complete m.) と不完全変態 (incomplete m.) と呼ぶ。前者は蛹期を介して行なわれる変態で間接変態、後者は蛹期を経過しないので直接変態ともいわれる。系統学的には完全変態する昆虫は不完全変態の昆虫よりも高等とされている。完全変態の昆虫類は、

蛹を境にして形態的にも生態的にも二つの異なる時期 (栄養成長期と生殖成長期) に区別することができる。卵から孵った幼虫は変態に至るまでの間にはもっぱら食物をとって成長し、十分な栄養を貯える。実際の成長をするのもこの幼虫期に限られる。トンボの幼虫は水中で、成虫は空中で、また、セミの幼虫時代は地中生活、成虫になると地上生活、といったように、同一種の昆虫が異なる親子関係のような二つの生活様式をもつのはいずれも完全変態によって結びつけられているからである。

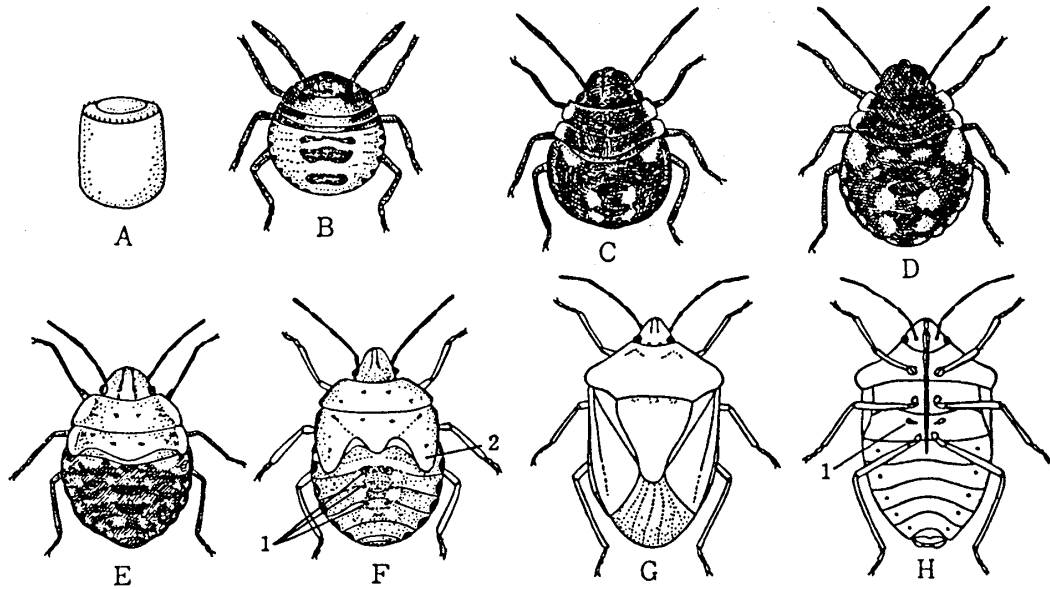
典型的な完全変態 (完全変態, holo m.) 以外に過変態 (hyper m.) と隠変態 (crypto m.) とがあり、前者は幼虫時代に形態的に異なる二つの時期を経過するもので、幼虫の多型現象とみなされ、ネジレバネ・カマキリモドキ・マメハンミョウ (図7) などにみられる。隠変態は卵から直ちに、また母体から産まれるものが成虫形を呈するもので、脱皮が全然認められないノミバエの仲間に見られる。

典型的な不完全変態を漸変態 (gradual m.) または少変態 (pauro m.) とも呼び、幼虫は陸上生活で、脱皮毎に成虫体に近づく。直翅目・革翅目・シラミ目・半翅目 (図8) の大部分が含まれる。また、水棲昆虫 (カワゲラ・トンボ類) のように形態変化の著しい不完全変態を半変態 (hemi m.) と呼ぶ。さらには、原始的な昆虫群



左より初齡幼虫, 第2齡幼虫, 第3齡幼虫, 第5齡幼虫, 蛹, 成虫

図7 過変態 (マメハンミョウ) の例 (徳永, 石井より)



A:卵 B:第1齡幼虫 C:第2齡幼虫 D:第3齡幼虫 E:第4齡幼虫 F:第5齡(終齡)幼虫 G:成虫 H:同腹面図

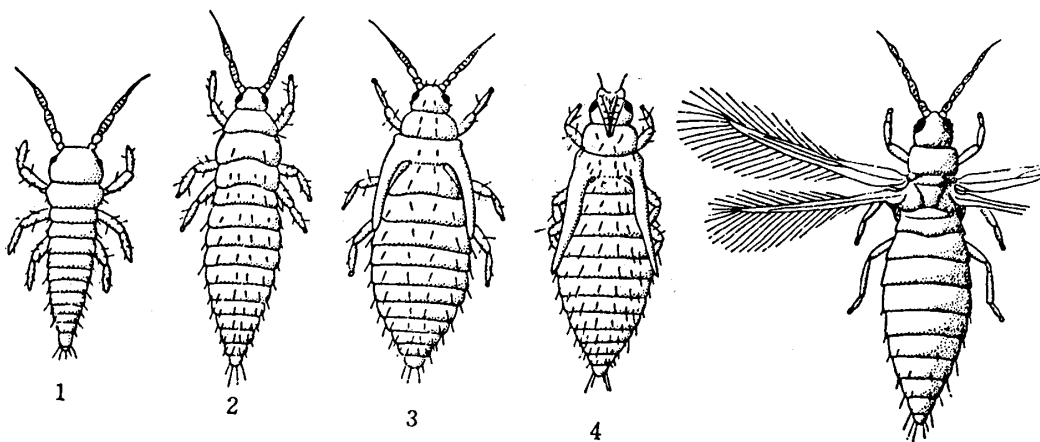
1. 臭腺の開孔部。幼虫期には腹背にあり、成虫化と同時に後胸腹面に移る。2. 翅芽

図8 漸変態(アオクサカメムシ)の例(石原より)

で幼虫・成虫共に同形のものを古変態 (parae m.) と呼び、微変態 (epi m. 成熟後も脱皮するもの、無翅亜綱) と前変態 (pro m. 亜成虫を経過する、カゲロウ類) とに区別する。不完全変態から完全変態に移る中間型を新変態または擬蛹変態 (neo m.) と呼び、これを同変態 (homo m. 幼虫の最後の時期は蛹になり、翅芽は蛹になる前から現われる、アブラムシ類)、重変態または再変態 (re m. 幼虫の最後の時期は成虫と同形であり、はねがなく有翅の蛹の時期を経て成虫とな

る、アザミウマ類 (図9)、亜変態 (para m. 前蛹と蛹の時代がある、カイガラムシ類)、副変態 (allo m. 幼虫の第1齡時には歩行肢がある、第2齡時になると退化し、第4齡時になると表皮下に成虫体ができる、コナジラミ) とに区別する。

素木 (1964) は上記の不完全変態に半変態をあて、また異変態 hetero m. に原始変態 archi m. (蜻蛉目・積翅目) と少変態を含めている。



1. 初齡幼虫 2. 第2齡幼虫 3. 前蛹 4. 擬蛹 5. 成虫

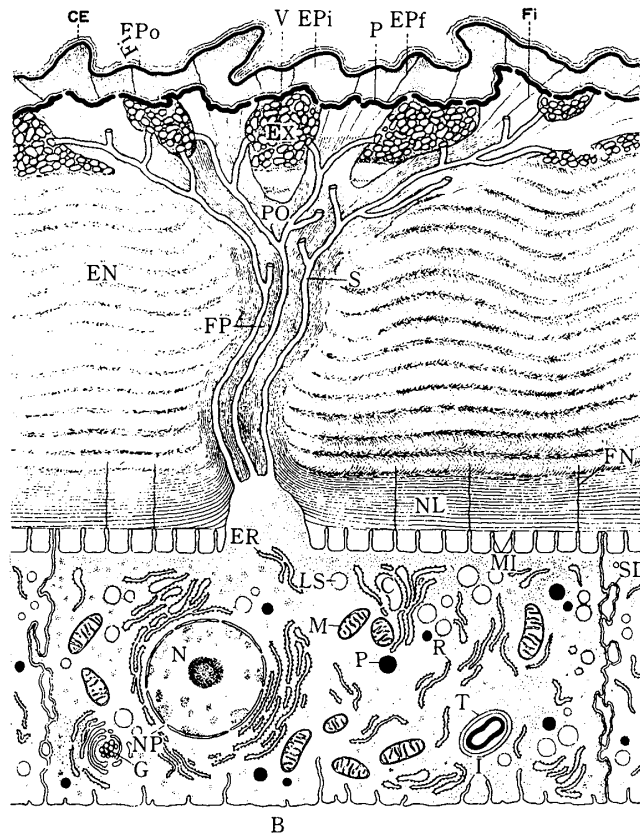
図9 新変態(アザミウマ)の例(徳永より)

3. 脱皮

昆虫の皮ふ（体壁）（integument, body wall）はすべて外胚葉に起因する真皮細胞層と、これより外側に分泌された表皮と内側に形成された基底膜よりなる。表皮の主成分は、キチン20～30%、たんぱく20～30%、灰分3～5%、水分30～40%よりなる。キチン（ $C_8H_{13}O_5N$ ）_xは動植物の消化酵素ではほとんど分解せず、濃厚な鉱物酸や高温でカセイソーダまたはカセイカリによって加水分解する。表皮は外表皮と原表皮の2層に分けられる。外層皮は、さらに最外層にきわめて薄いセメント層と、その下層に厚さ $\frac{1}{4}\mu$ くらいのろう層があり、ともに真皮細胞より、原表皮を貫通して表面に達するきわめて微細な孔管を通じて分泌される。外表皮の第三の層はやや厚い、たくぱく性の物質を

含んだたんぱく性外表皮で、この層は、表面に近い多価フェノール層と内側のクチクリン層（ 1μ 以下）とに分けられる。原表皮は従来内皮と呼ばれた部分で、ここに多量のキチンが蓄積される。内皮は構造的に比較的密な外原表皮と、粗な内原表皮の2層に分けられる（**図10・表1**）。

脱皮は皮ふの真皮細胞を中心に行われる表皮の更新である。脱皮過程の始めは旧表皮の真皮細胞層からの剥離であり、これをアポリシス apolysis と呼ぶ（**図11・12**）。アポリシスが起り旧表皮と真皮細胞層の間に空隙ができると、そこに脱皮膜が形成される。脱皮膜は旧表皮の最内層が一部離れ、それが主体となって形成される膜であり、新表皮を脱皮液の作用から保護すると考えられている。脱皮液は真皮細胞から分泌され、旧表皮を



B: 基底膜 C: 粗面小胞体のシスターナ CE: エピクチクラ外面の薄層 EN: エンドクチクラ Epi: エピクチクラ内層 EPf: エピクチクラのフィラメント EPo: エピクチクラ外層 ER: 粗面小胞体 EX: エキソクチクラ Fi: 孔管内フィラメント FN: 新生層のフィラメント FP: 孔管内微細繊維 G: ゴルジ体 I: 原形質膜の陥入 LS: 電子密度の低い分泌物 M: ミトコンドリア MI: ミクロビリー N: 細胞核 NL: 新生層 NP: 核膜孔 P: 色素体および色素顆粒 PO: 孔管 R: リボソーム S: 小管 SD: 原形質膜の特殊分化 T: 毛細気管 V: 泡状物

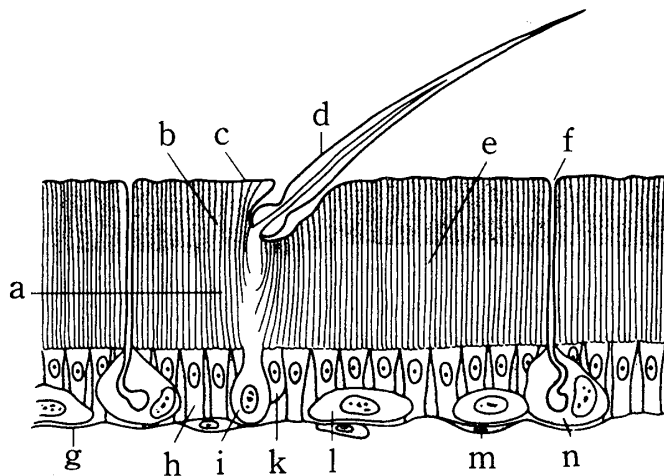
図10 カイコの皮ふの一般的構造の模式図（森より）

表1 昆虫の皮ふの層構成

皮膚 (integu- ment)	表皮 (表皮角皮) (cuticle)	外表皮 (外角皮) (epicuticle)	セメント層(cement layer)	多価フェノール層 (polyphenol layer)
			ロウ層(wax layer)	
	タンパク性外表皮(外角皮) (protein epicuticle)	クチクリン層 (cuticlin layer)		
真皮(epidermis)	原表皮 (内角皮) (procuticle)	外原表皮(内角皮外層)(exocuticle)		
		内原表皮(内角皮内層)(endocuticle)		
	基底膜(basement membrane)			

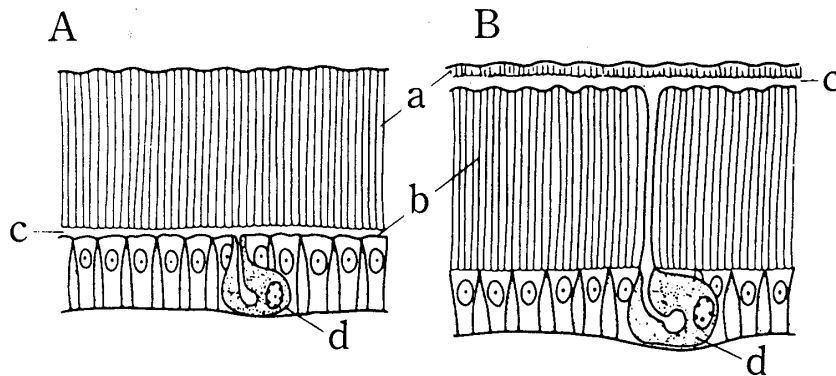
分解する。この脱皮液は、分泌されるときは不活性の状態、分泌後に活性化されて作用する。脱皮液によって分解されるのは表皮の大半を占める内原表皮であって、外原表皮や外表皮等は分解を受けずに脱皮殻として脱ぎ捨てられる。脱皮液によって分解された旧表皮の成分は、体内に吸収されて再利用される。また脱皮期以外にも絶食下では分解・吸収されて栄養源として利用されることもある。脱皮液には酵素キチナーゼ・プロテナーゼが含まれる。

新表皮の形成過程では、まず最外部の強固な層



a: 薄層状の内原表皮, b: 外原表皮, c: 外表皮,
d: 剛毛, e: 孔管, f: 皮ふ腺の導管, g: 基底膜, h: 真皮細胞, i: 造毛(毛母)細胞, k: 窩生細毛, l: 扁桃細胞, m: 基底膜に付着した血球, n: 皮ふ腺。

図11 昆虫の皮ふの断面模式図 (Wigglesworth より)



A: 新しい外表皮が形成されたが、古い内原表皮はまだほとんど消化されていない。B: 古い内原表皮の消化と吸収はほとんど完全に行なわれた。a: 古い表皮, b: 新しい表皮, c: 脱皮液, d 皮ふ腺。

図12 脱皮の模式図 (Wigglesworth より)

である外表皮がつくられ、外表皮によって脱皮液に保護されながら外原および内原表皮が順次蓄積されていく。旧表皮の内層が分解され新表皮が形成されると、脱皮殻からの脱出運動が始まる。脱出は胸背部の正中線にある脱皮線（硬化せず破れやすい）が破れて行われる。脱出の際の力としては、筋肉運動とともに、体液を胸部に集めて圧力を高めるとか、水や空気を吸い込むなどの、種によってさまざまな方法がある。

幼虫は脱皮期間中を絶食状態で送らねばならず、この中で新表皮を形成し、種々の代謝の維持にとめなければならない。それに必要な物質を貯蔵物や分解産物を利用して体内でまかなっているのである。表皮の主成分はたんぱくとキチンであるが、キチンはN-アセチルグリコサミンの重合体であってグルコースから合成される。脱皮期においては、キチン合成に使われるグルコースは摂食によって食物から得ることはできない。そのため、キチン合成の材料として、一部は脱皮時に生ずる旧表皮分解物を用い、他は摂食期に貯蔵したグルコースを利用する。昆虫の体内では、グルコースは中胚葉由来の脂肪体中にグリコーゲンとして貯えられ、脱皮期には分解して皮ふに送られトレハロースを経てキチン合成に利用される。このほか、脂肪体中のグリコーゲンは脱皮期間中のエネルギー代謝の維持にも消費されている。したがって脂肪体中のグリコーゲン量は摂食期にはしだいに

蓄積されるが、脱皮期には減少する。

4. 蛹化と成虫化

変態には組織崩壊と組織形成の二つの過程が含まれている。幼虫組織の崩壊は、血液中の白血球である食球によって行なわれる。また、組織の変態は次の5種に分類できる。

- ① 幼虫期の組織がほとんど変化なしに成虫に継承される、背脈管・マルピキ管など。
- ② 幼虫期の組織が成虫にも用いられるが、その際に大きく構造が変化する、神経系・脂肪組織など。
- ③ 幼虫期にのみ存在し、変態期に完全に崩壊する、絹糸腺・前胸腺など、
- ④ 幼虫組織は退化し、成虫型の組織におき換えられる、触角・消化管・脚など。
- ⑤ 成虫特有の組織で新しく形成される、翅・生殖器など。

なお、筋肉系などは、部位によって種々の場合がある。すなわち、幼虫の筋肉がそのまま成虫に用いられる部位があると同時に、腹部の不必要な筋肉は退化し、飛翔筋などは新しく形成される。

成虫組織の中には、幼虫期にすでに成虫原基または成虫芽として独立して存在するものがある（図13）。ショウジョウバエでは、幼虫の頭部の成虫原基としては、1対の下唇原基・額上唇原

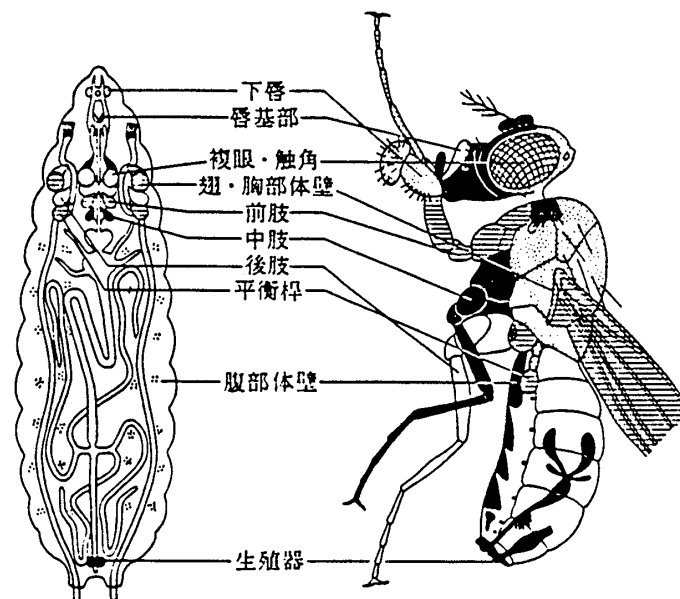


図13 各成虫原基の位置とそれからできる成虫の部分（大滝より）

基・眼触角原基がある。胸部には、第1～第3節の3対の肢原基、1対ずつの翅胸部原基と平均棍原基がある。また腹部には、組織芽の細胞群や生殖器官原基が存在する。このほか、成虫の腸管や唾腺・生殖細胞などは、それぞれ別の細胞群から形成される。成虫原基の細胞は、幼虫期間を通じて未分化のまま、分裂・増殖のみを続けるが、蛹期に入って急速に上記の形態形成や分化を始めるのである。

蛹には次のような区別がある。

裸蛹 (exarate pupa)

被蛹 (obtect pupa)

囲蛹 (coarctate pupa)

このように変態時には、組織構成はきわめて激しく変化する。それに必要な物質はすべて自給される。翅の回転の速い双翅目昆虫では、飛翔時のエネルギー源に炭水化物を使うのに対し、鱗翅目では脂質を燃焼させる。これらのエネルギー源を確保するかのように変態時のエネルギー源は、双翅目では脂質を、鱗翅目では炭水化物を利用する。カイコでは成虫体形成に用いられるエネルギー源は、雄では炭水化物であるが、雌では脂質を利用する。それは、雌は飛翔のためのエネルギー源を保持する必要がないためと推察されている。

Ⅲ. 発育と環境

昆虫の発生 (occurrence) 時期は地方によってかなり異なる場合が多く、同一地方でも年により変動がある。昆虫の発育速度は温度・湿度などの物理的条件、餌の質や量、他個体との組み合わせ程度などの生物的条件で異なるが、条件が一定のとき、種は固有の発育速度をもっている。

1. 温度と発育

発育速度 (Velocity) に最も影響が大きい要因は温度 (T) であり、適温範囲では高温ほど発育が促進され、発育日数 (D) は短くなり、発生時期は早まることになる。したがって発育速度は発育日数の逆数 ($1/D$) で表わすことができ、これを Q_{10} の法則または有効積算温度の法則といい、有効積算温量 (K) は一般に次式で表わすことができる。

$$K = (T - T_0) D$$

ただし、 T_0 は発育零点 (発育臨界低温度) をあらわし、異なったいくつかの温度段階で昆虫を飼育して得られた温度に対してプロットしたときの回帰直線から得られる (図14)。 K の単位は日度である。また、昆虫の発育零点は10℃前後に位置しているものが多い (内田, 1957)。

2. 栄養と発育

(1) タンパク質

昆虫はタンパク質なしには生育できない。ハスモンヨトウの近縁種 *prodenia eridania* の幼虫は多数の植物を寄主とするが、その寄主選好度や摂食量や生育度は、一般に植物葉中のタンパク質含量が高いほど良好である。しかし、タンパク質の要求量は、昆虫の種類によってかなりの差がみられ、ハラジロカツオブシムシは人工飼料中に20%以上のタンパク質が含まれなければ生育できないが、ノコギリヒラタムシはわずか2～3%でよい。

タンパク質に対する要求は、結局はアミノ酸の組成と量に対する要求である。また、昆虫の体内で合成できるアミノ酸と、合成できず食物に依存する必須アミノ酸とがある。

ニカメイガ幼虫は、アルギニン、ヒスチジン、イソロイシン、ロイシン、リジン、メチオニン、フェニルアラニン、トレオニン、トリプトファンおよびバリンの10種が必須であり、コクヌストモドキ、ヒメカツオブシムシ、タマネギバエ、ワタアカミムシ、ヒマサン、ハマキガおよびミツバチなどの必須アミノ酸とも完全に一致している。

カイコのアミノ酸要求は、他の植食性昆虫で必須とされた10種のアミノ酸のほかに、プロリンを必要とし、またアスパラギン酸の欠如も大きい影響を与えるというが、基本的には他の種類と類似しているといえよう。

一方、モモアカアブラムシのアミノ酸要求は非常に特異的であり、ヒスチジン、イソロイシンおよびメチオニンの3種類しか必要としない。可欠アミノ酸のあるものは、アブラムシ自身にその合成能力があるというよりも共生微生物を含む特殊な細胞 (mycetocytes) や組織 (mycetomes) が

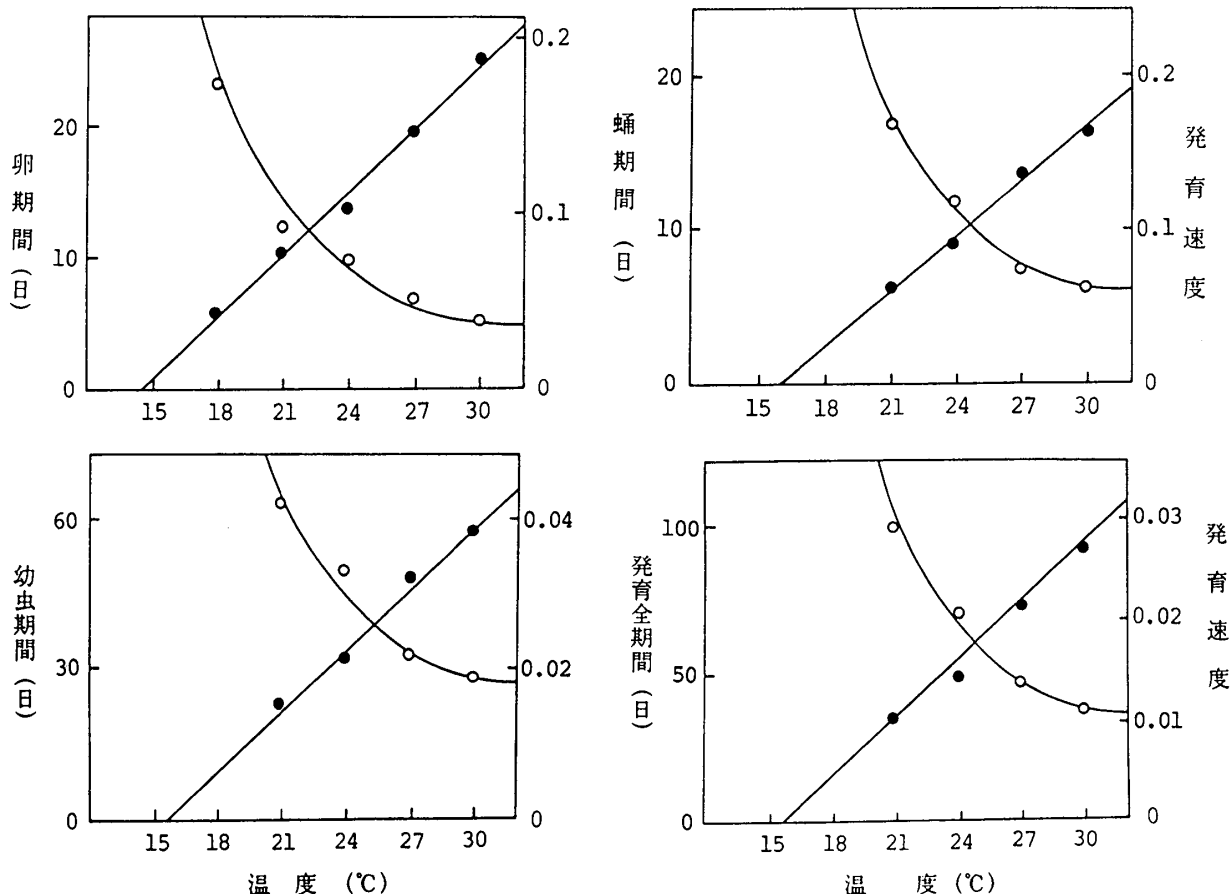


図14 ヒラタコクスストモドキの发育と温度との関係 (田村より)

あり、胚を通して経代伝播される共生微生物のあるものは、空気中の窒素を固定することが知られているので、これらがアブラムシにアミノ酸を供給している可能性は十分に考えられる。

ハエ類は、さらにシスチン、グリシン、プロリン、あるいはセリンを要求する場合がある。

また、チャバネゴキブリは、メチオニン、フェニルアラニン、スレオニンを要求しない代わりに、アラニン、プロリンおよびセリン (後の2つは雄のみ要求) を必要とする。メチオニンは細胞内共生微生物によって無機硫酸から生産されるのである。

(2) 炭水化物

カツオブシムシ類、コクスストモドキ、タバコシバンムシおよびイガのように炭水化物を含まない飼料でも育つ昆虫はいるが、炭水化物は昆虫にとって代謝の主要なエネルギー源であるばかりでなく、アミノ酸合成の炭素源として、また脂質構成成分のグリセリンや脂肪酸、核酸成分のペン

トース、あるいはキチンなどの多糖類の前駆物質としても利用されるなど、きわめて重要である。

① 単糖類

摂取された単糖類は、そのままのかたちで消化管壁から吸収、利用される。グルコース (ブドウ糖) はすべての炭水化物要求を満足させることができ、生体内で容易にグルコースに変換できるフルクトース (果糖) も栄養的にグルコース同様、すべての昆虫に有効である。ガラクトースとマンノースはグルコースよりも劣り、ソルボースとペントース類は消化管壁から吸収はされるが、グリコーゲンやトレハロースへはとり込まれず、すべて血液中に集積し、正常な糖代謝系にのれないために利用されない。ラムノースとソルボースは単に栄養価が低だけでなく、ダイコンバエに対して摂取阻害作用がある。

② 少糖類

少糖類は消化管でいったん単糖に分解されてから吸収利用されるので、栄養価をもつためには、

①単糖に分解されうること、②構成単糖として栄養価の高いグリコースやフルクトースを含んでいることが必要である。ショ糖、マルトース、トレハロース、ラフィノース、メレチトースは一般に栄養価が高いが、セロビオース、メリビオース、ラクトースはやや劣る。因みに、ニカメイガではセロビオース、メリビオース、ラクトースはほとんど分解されないことが証明されている。

③ 多糖類

昆虫では多糖類のセルロースやイヌリンを利用できる種は少い。一方、デンプンを利用できる昆虫は多いが、その利用能力は食性によってさまざまである。植食性鱗翅目幼虫ではデンプンをまったく利用できない種類も多いが、貯穀害虫のゴムシダマシのようにデンプン含量の多い食物を常食とする昆虫はデンプンをよく利用できる。人類が主要な炭水化物源とする穀類のデンプンは、貯穀害虫にとっても絶好の炭水化物源であるが、コクゾウと並んで最大の貯穀害虫といわれるノシメダラメイガはデンプンをほとんど利用できない。かれらが食害するのは、穀粒の胚と糠層だけであって、その部分に含まれるわずかな糠分(胚の糠含有量は約10%)を炭水化物源として利用しているのである。

このように炭水化物の利用性は、消化管内の炭水化物分解酵素によって決定される。セルロースは、ある種の甲虫やシロアリなどでは貴重な栄養源であり、利用には腸内微生物のもつセルラーゼ作用に依存している場合が多い。

(3) ビタミン

前腸と中腸との接合部にある mycetome に共生する微生物がビタミン類を合成するシバンムシ類ではB群ビタミン類を必要としないが、多くの昆虫類は生育するのにビタミンB群を必要としている。ニカメイガではB群のサイアミン(B₁)、リボフラビン(B₂)、ピリドキシン(B₆)、ニコチン酸、パントテン酸、葉酸およびビオチンを必要とするが、*p*-アミノ安息香酸は必要としない。シアノコバラミン(B₁₂)を必要とする例外的な昆虫類としてはチャバネゴキブリが知られている。

カルニチン(B₇)はコクヌストモドキやゴムシダマシなどの貯穀害虫で特異的に要求する。

カツオブシムシではカルニチン合成能力があり、一方、ショウジョウバエやイエバエでは食物中にカルニチンを必要としないがそのコリン要求性は、構造的に類似しているカルニチンで代用できる。

アスコルビン酸(ビタミンC)は大部分の植食性昆虫では正常に生育するためには必要で、とくに幼虫後期に要求性が強くなる。ニカメイガの雄幼虫はアスコルビン酸を含まない飼料でも充分生育して蛹化し、生殖能力をもつ成虫になるが、雌は大部分の個体が蛹化できず、蛹化しても羽化に失敗する。しかし飼料中にアスコルビン酸を添加すると、幼虫の生育が促進されるばかりでなく、雌も正常に蛹化、羽化できるようになり、さらに産卵数や発育卵数も野外の個体と変らなくなる。カイコでは栄養価値ばかりでなく味覚的刺激としても作用する。しかし、植食性昆虫でもワタアカミムシ、タマネギバエ、コカクモンハマキはアスコルビン酸を要求しない。また貯穀害虫のチャイロコメノゴムシダマシ、コクヌストモドキ、ノコギリヒラタムシ、ジンサンシバンムシ、タバコシバンムシ、ヒョウホンムシはいずれもアスコルビン酸を要求しない。これらの種では虫自体にアスコルビン酸の合成能をもつからである。

一般に昆虫は脂溶性ビタミンを必要としないが、例外的にバッタ類では正常な体色発現(メラニン形成)のため β -カロチン(ビタミンA)を必要とする。 β -カロチンは、バッタやカイコの幼虫、特に若齢幼虫に対して発育促進効果をもち、さらに産卵数を増加させる効果もある。

α -トコフェノール(ビタミンE)の役割はこれまで不飽和脂肪酸の酸化防止作用にあると考えられていたが、栄養的価値の例としては、スジマダラメイガ幼虫の発育促進、ニクバエ幼虫の発育促進と雌の生殖能力改善、コオロギの精子形数、カイコの産卵数増加などである。

コリンとイノシトールはB群に含ませて分類されているが、昆虫類ではこれらの要求量は他のB群に比べ100倍、あるいはそれよりはるかに多く、これらの昆虫体内での役割はB群のように体内で補酵素として触媒的に作用しているのではなく、複合脂質の構成成分として働いているのであるから、リボゲンとしてステロール類や脂肪酸と同じ

範ちゅうに入れるのがよい（平野，1971）。

(4) 脂肪酸

昆虫の種類によって、脂肪あるいは脂肪酸を要求する種と要求しない種とがある。大部分の昆虫は脂肪酸を合成できるのにもかかわらず、なお鱗翅目を中心にかなりの種類に明瞭な脂肪酸要求がみられる。要求される脂肪酸はほとんどの場合、不飽和脂肪酸（リノール酸とリノレン酸）である。これらは飽和脂肪酸（パルミチン酸やステアリン酸）とちがい一般に虫体内で生合成されにくいのである。

必須脂肪酸欠乏症の現われ方には、①発育遅延や生殖能力の低下と、②成虫の羽化の障害とがある。前者の例としては、ノメイガの1種 *Loxostege stictialis*、カイコ、ワタゾウムシ、チャバネゴキブリで知られている。また後者の例としては多くの鱗翅目やバッタ類で知られており、コナマダラメイガ属の正常な羽化と鱗毛形成のためにはリノール酸 4 mg が必要である。コカクモンハマキやイラクサキンウワバではリノレン酸のみが有効であり、ワタアカミムシやタバコガではリノール酸よりもリノレン酸の効果が大きい。

(5) ステロール

昆虫類の栄養要求のもっとも大きい特徴はステロールを要求することである。昆虫類はステロールを摂取しないと正常な生長や発育を行なえないのは昆虫がステロール核を合成できないためである。昆虫体内にもっとも多量に存在するステロールはコレステロールであり、コレステロールはすべての昆虫のステロール要求を満足させることができる。幼虫の発育に必要なコレステロール最低要求量は、ワタゾウムシで食物の0.01%、ニカメイガで0.02%、アズキゾウムシで0.03%、チャバ

ネゴキブリで0.05%、イエバエで0.05%であり、食物が違ってても要求量はよく一致している。ステロールを欠くと、成虫の卵巣や胚発育、産卵、孵化、幼虫の死亡などにも影響する。

動物性ステロールであるコレステロールを含まない食物を摂食している昆虫類では β -シトステロールを利用している。 β -シトステロールはデスモステロールを経てコレステロールに転化する。イガとコイガは共に動物性繊維の害虫であるが、動物質だけしか寄主としないイガは植物性のステロールを利用できないが、動物質・植物質両方を寄主とするコイガはステロール源としてコレステロールのほかに β -シトステロールも利用できるのである。同様のことはカツオブシ類でも知られている。

(6) 無機塩類

カイコでは K, Mg, Zn, P が必要であり、要求量もわかっている。

ヒラタコクヌストモドキでは K, Ca, Mg, P が必要であり、K, Mg 欠如により死亡が起こり、Ca は蛹から成虫になる時必要である。また、P については0.0075%以下では効果なく、0.125~0.47%が適量で、3.075%以上は有害である。

アブラムシ類では K, Mg, P がもっとも重要であり、かつそれらの間のバランスが大切である。

チャイロコメノゴミムシダマシの生育には K と Zn が必要であり、とくに Zn は必須とされている。

ショウジョウバエの幼虫には K, Mg, P, Na が必須であり、成虫の生存や産卵には K と Mg の欠如が最も強く影響し、Na がこれに次ぎ P は影響が最も少ない。