

論文：

ナツノツヅレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* (Orthoptera: Gryllidae) の 歩行活動リズム

新井哲夫⁽¹⁾

Locomotor Activity Rhythm of *Velarifictorus grylloides* (Orthoptera: Gryllidae)

Tetsuo ARAI

Abstract:

Locomotor activity rhythm of adult *Velarifictorus grylloides* (Orthoptera: Gryllidae) was examined females and males at 28°C, 12L: 12D. Locomotor activities were most often observed during the dark period. However, some individuals commenced activity several hours before the transition from light to dark, some were fairly active during the light period, and some synchronized the end but not the start of activity with the light/dark cycle: there were notable individual differences. The locomotor activity pattern of one individual may be closely synchronized with the light/dark cycle from beginning to end, but another individual may show changes in its activity pattern between cycles. The degree of synchronization with light and dark periods differed between individuals. Activity during the 24 hours before death was continuous, regardless of light and dark periods, and in many individuals the amount of activity suddenly increased. Activity levels for females were twice as high as those for males, and the duration of their daily activity was also longer.

Key words : *Velarifictorus grylloides*, locomotor activity rhythm, light-dark cycle

キーワード：ナツノツヅレサセコオロギ、歩行活動リズム、明暗周期

緒論

昆虫の活動・行動リズムは、非常に多くの種において、様々な活動や行動で研究されている (Saunders, 2002)。活動・行動リズムの研究を進めるうえで、肉眼での観察は欠かせないが、リズムの解析には長期間の観察が必要なことから、活動・行動を自動的に記録する装置が不可欠となる。一連の観察から、対象とする活動・行動を記録するのに最も適した装置を考案・作製し、経時的变化を自己記録し、アクトグラムとして取り出すことにより、活動・行動パターンの解析が可能となる。昆虫の孵化や羽化、脱皮などのような1個体において一生に

一度しか生じない行動は、集団として解析するが、歩行活動や摂食行動、配偶行動などの持続的な活動や行動では、長期間の記録ができることから、個体ごとの解析が可能である。このような長期間持続する活動や行動において、活動や行動の最も安定した部分を選び、周期分析などの比較検討がなされる場合が多くみられる。しかし同じ条件であっても、個体によってパターンが異なり、同じ個体であっても活動や行動のパターンが途中で変化することは、一般的な現象である。例外的なパターンや同じ個体で見られる変則的なパターンは省かれる場合もあるが、それらも種の性質の一つであり、それらを加味して解析することによって、種の全体像を把握できるのではないかと考える。個体ごとのパターンの相異や

(1) 山口県立大学生活科学部生活環境学科環境生態学研究室・共通教育機構教授
現住所：562-0005 大阪府箕面市新稲5-20-31
Niina 5-20-31, Mino City, Osaka, 562-0005 Japan

同じ個体におけるパターンの変動及び周期分析などの結果から、ナツノツヅレサセコオロギの歩行活動について考察した。

材料と方法

供試虫のナツノツヅレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* は、和歌山県白浜町（北緯33.7度、東経135.3度）で1991年に採集し、以後28℃±1℃、全照明の恒温室で累代飼育した。

幼虫の飼育は、温度28℃±1℃、光周期12時間明：12時間暗（12L：12D）（明期は0時～12時、暗期は12時～24時）に設定した恒温器（日本医化器械製作所）内のケース（底辺20cm×37cm、高さ28cm）で集合飼育した。終齢幼虫を雌雄に分離し、羽化後20時間以内に恒温器内の活動ケースに移し、1個体ごとに活動を記録した。そのため供試虫は、雌雄ともに未交尾であった。成虫の歩行活動実験における温度・光周期条件は、幼虫飼育時の設定条件と同じであった。恒温器内の光源は、10ワットの白色蛍光灯を用い、活動ケースの設置場所の照度は、約400luxであった。恒温器内の湿度は調節しなかったが、活動ケース内の給水管などからの水分の蒸散により、活動ケース内は、50%以上と考えられる。

コオロギの活動時刻と活動量は、赤外線センサー（竹中電子工業K.K.）を横切る時刻と回数を計測し、自記記録装置で記録した（図1、図2-A）。活

動ケースは、底辺70mm×200mm、高さ60mmの無色透明のプラスチック容器であった。歩行活動に支障のないよう、滑り止めの傷をつけた無色透明のプラスチック板（70mm×200mm、厚さ約1mm）を、活動ケースの底に敷いた（図2-B）。活動ケースのふたには、複数の小さな穴を開け、過湿にならないように注意した。隠れ場所として、黒のラシャ紙で作ったシェルター（底辺70mm×30mm、高さ60mm）を活動ケースの隅に設置し、反対側の隅に餌場（底辺約20mm四方のろ紙の器）と給水管（直径15mmのプラスチックケース）を設置した（図2-B1・2）。餌は、昆虫用飼料（オリエンタル酵母K.K.、大阪）を与えた。幼虫期には、その他にニンジン・キャベツを与えた。水は、給水管で与えたが、活動ケースで用いた給水管（直径25mm、長さ50mmのプラスチックケース）は、底から約4mmの位置に直径約1.5mmのピンホールを開け、そこから給水できるようにした（図2-B2）。幼虫期は、給水管（直径35mm、長さ60mmのプラスチックケース）に水を満たし、脱脂綿で栓をして与えた。赤外線センサーは、餌や糞などによってさえぎられることなく、確実に成虫の移動をとらえることができるように、底面から約5～8mmの位置にセットした（図2-B3）。雌の実験は、雄の鳴き声による歩行活動への影響を排除するため、雄の鳴き声の全く聞こえない場所で実施した。雄も、他個体の鳴き声の聞こえない環境で歩行活動を記録すべきであるが、空間的事情から恒温器に複数の活動ケースを設置せざるを得なかった。

歩行活動の記録は、20時間以内（実験開始前日の12時～当日の8時）に羽化した成虫を、明期（0時～12時）中の10時頃に活動ケースに移し、移行当日の17時から開始し、死亡するまで連続的に記録した。なお活動記録ソフトは、清水徹博士により開発されたものである。

結果

No.1雌は、3日目頃まで、明から暗（L-off）への移行前から歩行活動が始まり、暗期中も持続し、暗から明（L-on）の約3時間前に活動量が減衰した（図3）。羽化4日目頃から日中も活動し、L-on前の暗期中の活動も活発になった。日中の活動が見られる期間には、L-off前の活動は減少したが、日中に活動しない期間は、L-off前から活動を始めた。羽化16日目頃から25日目にかけて、活動開始時刻と終了時刻のどちらも徐々に遅くなった。26日目以降は、L-offの2～3時間前から活動をはじめ、L-off後6時間目頃まで活動が持続し、その後活動量が減衰した。しかし、L-onの1～2時間前に再び活発に活動し、

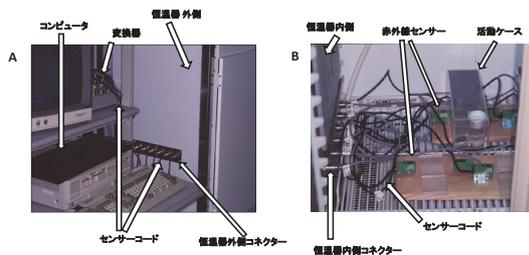


図1 ナツノツヅレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* の歩行活動記録装置
A: 恒温器外の装置: コンピュータ・変換器・センサーコード・恒温器外側コネクタ
B: 恒温器内の装置: 恒温器内側コネクタ・センサーコード・赤外線センサー・活動ケース

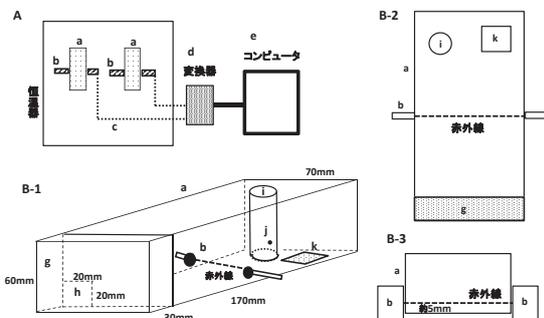


図2 ナツノツヅレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* 歩行活動の記録装置
A: 記録装置全体 a: ケース b: 赤外線センサー c: センサーコード d: 変換器 e: コンピュータ
B-1・2・3: 活動ケース a: ケース b: 赤外線センサー g: シェルター h: シェルター出入口
i: 給水管(φ15mm×高さ50mm) j: 給水口(ピンホールφ1.5~2mm) k: 餌

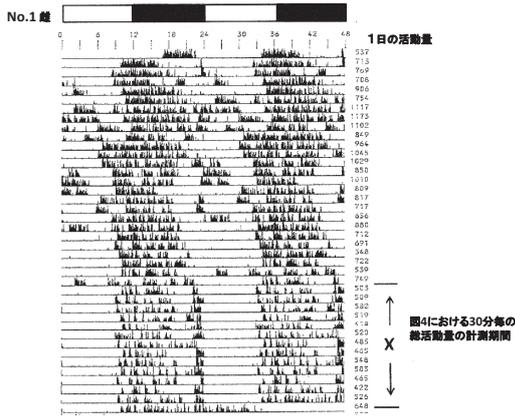


図3 28℃ 12L:12Dにおけるナツツツレサセコロギ *Velarifictorus grylloides* 雌成虫の歩行活動時刻と活動量(ダブルプロットで示す)

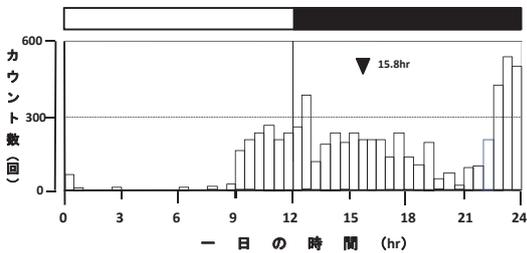


図4 28℃ 12L:12Dにおけるナツツツレサセコロギ *Velarifictorus grylloides* No.1 雌成虫の歩行活動(図3の图中Xの範囲での30分毎の総活動量) ▼: ピーク平均時刻 カウント総数: 6545回

以後この活動パターンは、死亡前まで持続した。死亡前は、暗期から明期にかけて約24時間歩行活動が連続して見られた。25日目までの歩行活動は、基本的には明暗周期に同調しているが、途中で明期中の活動もみられた。また歩行活動の開始・終了時刻が徐々に後退し、約24時間の周期(サーカディアンリズム)で自律進行する期間もあり、明暗周期に常に同調していない。しかし、26日～35日の歩行活動は、おおむね明暗周期に同調しており、その期間の30分毎の歩行活動量を合計したパターンを示し、ピークの値を計測した(図4)。歩行活動は、L-offの3時間前に高まり、暗期になっても持続したが、その後L-off後6時間目頃から活動量が低下し、9時間目前後ではほとんど活動しなくなった。その後徐々に歩行活動が活発になり、L-on前の1時間半は非常に活発な活動を呈した。L-off前後のピークとL-on前の1.5時間の大きなピークの2山型であった。ピークの時間は、L-onから15.8時間であった。

No.2雌は、11日目頃まで歩行活動の開始時刻が徐々に前進したが、終了時刻は、ほぼL-onの時刻であった(図5)。その後2・3日の活動開始時刻はL-off前6時間頃で、終了時刻は徐々に早まる傾向を示した。その後は、歩行活動の開始時刻及び終了時刻は毎日に前進し、明暗周期に同調せず、約24時間の周期で自律的に進行した。6日～12日の30分毎の

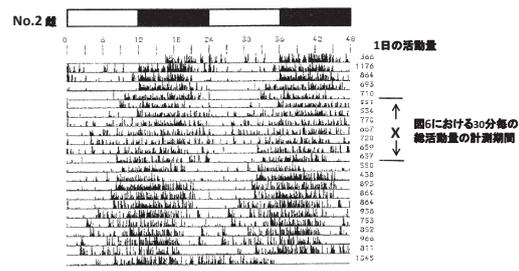


図5 28℃ 12L:12Dにおけるナツツツレサセコロギ *Velarifictorus grylloides* 雌成虫の歩行活動時刻と活動量(ダブルプロットで示す)

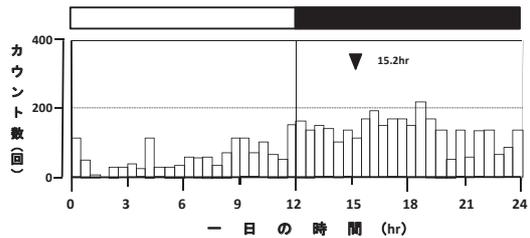


図6 28℃ 12L:12Dにおけるナツツツレサセコロギ *Velarifictorus grylloides* No.2 雌成虫の歩行活動(図5の图中Xの範囲での30分毎の総活動量) ▼: ピーク平均時刻 カウント総数: 4538回

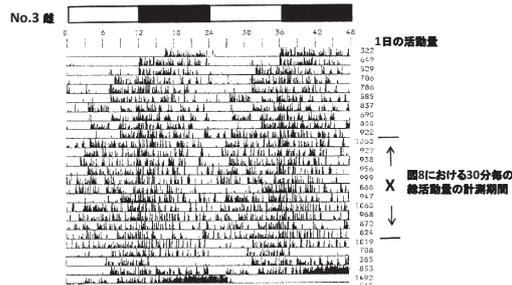


図7 28℃ 12L:12Dにおけるナツツツレサセコロギ *Velarifictorus grylloides* 雌成虫の歩行活動時刻と活動量(ダブルプロットで示す)

歩行活動量のパターンであるが、暗期中の全般にわたって同程度に活動した(図6)。L-on後の活動はほとんど見られないが、その後徐々に活動量は増える傾向がみられ、明期中もかなり活動することを示している。しかし歩行活動量は、暗期の方が明期中より多かった。歩行活動のピークは、L-onから15.2時間であった。

No.3雌は、歩行活動の開始時刻が10日目頃まで徐々に前進したが、終了時刻は、ほぼL-onの時刻であった(図7)。その後21日目までは、アクトグラムの濃淡からも分かるように、L-off前後に活動がやや集中する傾向はあるが、明暗の区別なく1日中活動した。22日目から3日間は、明暗周期に同調しているように見えるが、その直後に死亡したため、明確に指摘できない。歩行活動リズムが不明瞭な期間である11日～22日の30分毎の歩行活動量のパターンであるが、L-off直後に活発な活動がみられ、L-on後若干低下した他は、ほぼ1日中同程度の活動量を示

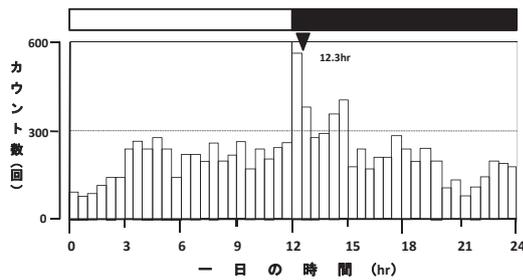


図8 28℃ 12L:12Dにおけるナツノツツレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* No.3 雌成虫の歩行活動 (図7の図中Xの範囲での30分毎の総活動量) ▼:ピーク平均時刻 カウント総数: 10427回

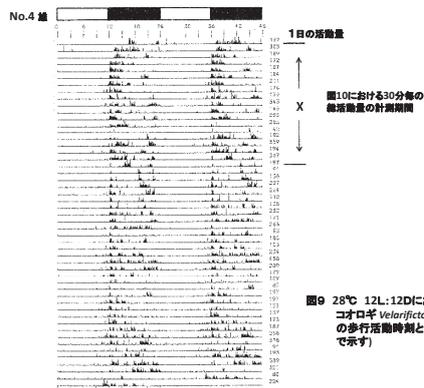


図9 28℃ 12L:12Dにおける雌のツツレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* 雌成虫の歩行活動時刻と活動量(ダブルプロットで示す)

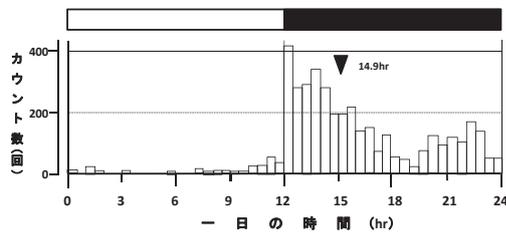


図10 28℃ 12L:12Dにおけるナツノツツレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* No.5 雌成虫の歩行活動 (図9の図中Xの範囲での30分毎の総活動量) ▼:ピーク平均時刻 カウント総数: 3722回

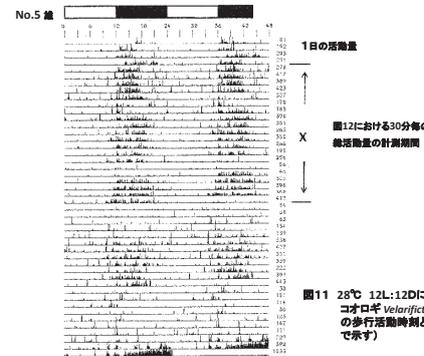


図11 28℃ 12L:12Dにおけるナツノツツレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* 雌成虫の歩行活動時刻と活動量(ダブルプロットで示す)

しており、明暗周期への明確な同調は見られなかった(図8)。歩行活動のピークは、L-onから12.3時間であった。

No.4雄は、全期間を通じてほぼ暗期中に活動した(図9)。全体としては、L-off後3時間及びL-on前に歩行活動が活発になり、暗期の中頃で低下する傾向があるが、パターンは、日々変動した。2日~19日の30分毎の歩行活動量において、L-offから6時間の大きいピークとL-off後9時間前後の小さいピークの2山型であった(図10)。歩行活動のピークは、L-onから14.9時間であった。

No.5雄は、概ね暗期中に歩行活動がみられた(図11)。しかし、24日~30日では、活動量が著しく低下し、明期・暗期のどちらの時間帯にも歩行活動がみられた。31日目以降は、ほとんど暗期中に活動したが、明期中にも若干の活動がみられた。4日~24日の30分毎の歩行活動量のパターンは、L-offから1時間とL-offから4時間前後にピークがみられた(図12)。歩行活動のピークは、L-onから15.4時間であった。

No.6雄は、ほぼ暗期中に歩行活動がみられた(図13)。活動のほとんどは、L-off直後からL-off後9時間目すなわちL-on前3時間目の間にみられた。しかし、活動のパターンは日によって異なり、L-off直後から9時間、常に活動する日やL-off直後から9時間の間に中断がみられる日やL-offから1時間・3時間・6時間程度持続する日があった。他の雄と比較して寿命は半分程度で短い、1日の活動量の平均は、3~3.5倍であった。

各個体の一日の活動量の合計は、図3・5・7・9・11・13の図の右端に示したが、日変動は各個体で異なり、一定の傾向はみられなかった。総活動量は、雌雄で異なり、雌は雄の約1.7倍で、一日の平均活動量は、雌は雄の約2倍となり、雌の歩行活動が、雄より活発であった(表1)。

考察

生物の活動リズムに関する研究は、古くは今から2300年以上前、アレキサンダー大王の時代のマメ科植物タマリンド *Tamarindus indicus* の葉の就眠運動についてであった(Bünning, 1973)。植物の葉の日周期運動に関して再び注目されたのは、それからおよそ二千数十年後の1729年で、De Mairanによる植物の葉の日周期性が内因的要因に起因するという研究であった(Bünning, 1973)。1960年、生物リズムに関するシンポジウムがアメリカ合衆国で開催され、基礎・応用のどちらの分野においても急速に研究が進展した。当時の日本における生物リズムに関する研究は非常に少ないが、ウミサボ

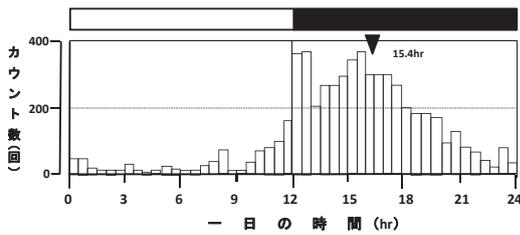


図12 28℃ 12L:12Dにおけるナツノツツレサセココロギ *Velarifictorus grylloides* No.5 雌成虫の歩行活動 (図11の图中Xの範囲での30分毎の総活動量) ▼ :ピーク平均時刻 カウント総数 : 5911回

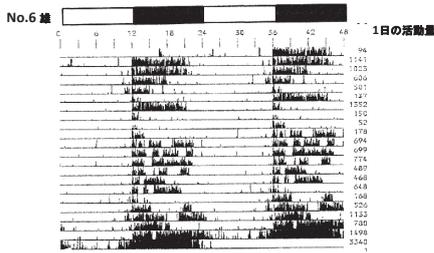


図13 28℃ 12L:12Dにおけるナツノツツレサセココロギ *Velarifictorus grylloides* 雌成虫の歩行活動時刻と活動量(ダブルプロットで示す)

表1 28℃, 12L:12D におけるナツノツツレサセココロギ *Velarifictorus grylloides* の歩行活動量 (赤外線センサーを接続した図録) (個し、死亡前24時間の活動量を省く)

雌雄	No.	総活動量	総活動量の平均		一日平均活動量		一日平均活動量の平均
			平均±標準偏差	平均±標準偏差	平均±標準偏差		
雌	No.1	24,024	19,443.3±5019.21	686.4±202.6	740.9±201.26	745.5±61.48	
	No.2	14,078					
	No.3	20,228					
雄	No.4	9,775	11,280.3±1691.63	243.4±134.17	580.7±382.53	339.9±209.94	
	No.5	10,955					
	No.6	13,111					

テン *Cavernularia obesa* の行動 (森, 1943) や数種類のカの活動性 (Kato and Toriumi, 1950)、カイコ *Bombyx mori* の孵化 (Tanaka, 1961) などの興味深い研究が報告されている。以後生物リズムに関する研究が急速に進展し、多岐にわたる生物の分類群において、基礎的な研究はもちろん、医学的・心理学的研究や社会学的研究などのあらゆる分野において、研究が進められている (千葉・高橋, 1991)。生物時計 (概日リズム・circadian rhythm) 研究の歴史は、「マメから生まれた生物時計」 (田澤仁, 2009) に詳細に記載されているが、植物から始まり、昆虫や哺乳動物へと研究対象が広がり、生物リズムの現象面の解析からそのメカニズムの解明へと急速に進展した。2017年には、概日リズム (circadian rhythm) を調節する分子メカニズムを解明したDr.

Hall, J.C., Dr. Rosbash, M., Dr. Young M.W.の3名に、ノーベル生理学・医学賞が授与され、生物時計が、地球上に生息する生物の基本的で非常に重要な性質の一つであることが示された。

昆虫のさまざまな活動リズムは、常に安定的に変動する場合もあるが、同じ条件の下でも個体によって異なるパターンを示す場合も報告されている。ナツノツツレサセココロギの雌の歩行活動において、明暗周期に同調する時期や、活動終了時刻は同調するものの、活動開始時刻が前進または後退する時期もあり、また活動パターンが不明瞭な期間がみられる個体があった (図14)。雄では、おおむね明暗周期に同調するが、途中で不明瞭なパターンを示す個体もみられた (図15)。雌雄による差や個体間の差又は日齢による活動欲求の変化などに起因することも考えられるが、パターンの変動は、種の基本的な性質として捉えることも重要であると考えられる。1個体におけるパターンの変化を見ると、雌の歩行活動において、明期中の活動や位相の後退及び明暗周期への同調がみられる個体 (図14-A)、歩行活動の開始時刻のみの位相前進と終了時刻のみの明暗周期への同調及び開始・終了時刻の両方が前進する個体 (図14-B)、歩行活動の位相前進と不明瞭なパターンがみられる個体 (図14-C) というように、3個体の経過パターンがそれぞれ異なった。雄では、最初から最後まで明暗周期に同調する個体 (図15-A)、歩行活動の明暗周期への同調と不明瞭なパターンがみられる個体 (図15-B)、明暗周期への同調と歩行活動の終了時刻のみが前進する個体 (図14-B) といったように、雌ほどではないものの、1個体のパターンが変化した。全活動中の限られた一定期間を区切り、L-onからの活動ピークの時刻をみたところ、12.3時間の1個体を除き、他は15時間前後であった (図16)。活動パターンは、雄では、暗期中がほとんどであったが、雌では暗期中にほとんど活動する個体、ほとんどが暗期中であるが明期中も若干活動する個体、暗期とともに明期中もかなり活発に活動する個体というように、それぞれ異なるパターンを示していることから、同一個体の異なるパターンを示す期間の活動ピークを示し、総合的に検討すべきであろう。比較的明暗周期に同調した期間においてもこのような個体間の差異がみられることから、周期分析において慎重な検討が望まれる。また例外的なパターンや不規則又は変則的なパターンであっても、それらは種に内在する性質の一つであることから、それらを含めた考察がなされなければならないと考える。

死亡の約24時間前の行動や活動量が平常時とほぼ同程度の個体もあるが (図15-A)、明期と暗期にかけて連続的に活動し (図14-ABC、図15-BC)、

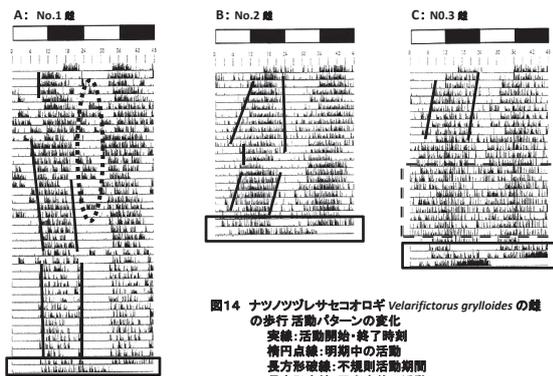


図14 ナツノツツレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* の雄の歩行活動パターンの変化
実線:活動開始・終了時刻
点線:明期中の活動
長方形破線:不規則活動期間
長方形実線:死亡直前の活動

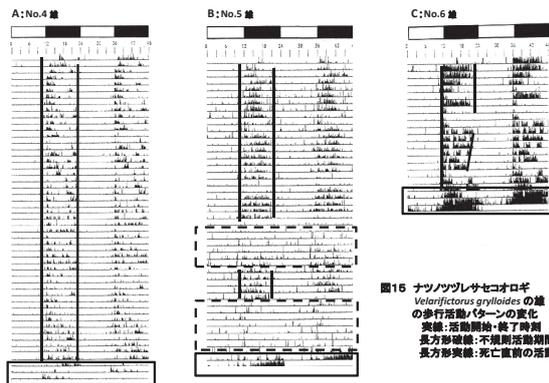


図15 ナツノツツレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* の雄の歩行活動パターンの変化
実線:活動開始・終了時刻
点線:明期中の活動
長方形破線:不規則活動期間
長方形実線:死亡直前の活動

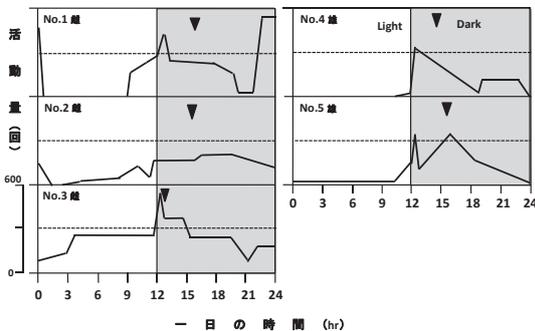


図16 図4-6-B-10-12の箇中xの範囲での30分毎の総活動量のパターンの模式図
▽:平均ピーク時刻

かつ活動量が急激に増加する個体がみられた(図14-C、図15-BC)。この行動の肉眼での観察から、死亡前に生じる何らかの生理的な異常に起因するものと考えられる。

コオロギの雌成虫の活動は、主に採餌や異性の探査のためと考えられ、雄成虫の活動は、採餌や雌を呼ぶ鳴き、縄張り保守のための徘徊や威嚇行動などと考えられる。雌の活動量は、雄より2倍近く多く、活動が明期中にもみられ、雄の活動時間より長くなる傾向が見られた。本実験では未交尾の雌を用いたため、雄を探査し続けることによって歩行距離が長くなり、また探査に要する時間も長くなったことも一つの原因と推測される。雌雄が出会う環境であれば、活動パターンや活動量、活動時間なども異なる

と考えられる。野外では、雌雄共に日中は土の割れ目や穴の中、石や草などの下に潜っており、雌雄2匹が同じ場所又は近くにいることが観察されていることが多い。少数ながら日中に鳴く雄もいるが、多くは日没前から5~6時間鳴き続け、夜明けの3時間前頃から再び鳴き始め、夜明け後鳴く個体が急減する。活動性の実験において、記録が長期間にわたる場合、自己記録装置の使用は不可欠である。しかし、肉眼による観察を並行して実施することにより、活動の内容をいっそう理解できるのではないかと考える。フタホシコオロギ *Gryllus bimaculatus* の歩行活動のパターンや活動量の解析における肉眼観察と自己記録の結果の比較から、肉眼での観察は、自己記録装置から見ることで見えない活動内容や雌雄のパターンの差、活動量の変動要因などの解析に有効であることがわかった(新井, 1998)。雌雄をそれぞれ単独で自己記録するのみでなく、同種又は異種の同居による観察などとの結果を比較することによって、リズムの解析に加え、種の活動様式のより正確な解析が可能になるのではないかと考える。また、雌雄が未交尾か既交尾か、羽化後の経過時間との関連性など、肉眼による観察を加えて総合的に解析することが、種の行動・活動の理解がいっそう深まると考える。

摘要

和歌山県白浜で採集したナツノツツレサセコオロギ *Velarifictorus grylloides* (Orthoptera: Gryllidae) の雌雄成虫の歩行活動を、28°C、12L:12D条件下において調べた。

歩行活動は、雌雄ともに暗期中に多く見られた。しかし、明暗周期にほぼ同調する個体や、明から暗への移行の数時間前から活動が始まる個体、明期中の活動も多い個体など、個体による変動が見られた。また一日の活動終了時刻は明暗周期に同調するが活動開始時刻は明暗周期に同調しない個体もあった。

1個体の歩行活動のパターンは、最初から最後まで明暗周期にほぼ同調する個体もあるが、途中で位相の前進や後退が見られたり、活動が不明瞭になったりして、活動のパターンが途中で変化する個体があり、明暗周期への同調程度や変動パターンは、個体によって異なった。

雌の総活動量は、雄の2倍近くで非常に多く、一日の平均活動量も、雌は雄の2倍以上であった。明から暗への移行前の活動は、雌の方が雄より活発であった。

死亡前の24時間の活動は、明期と暗期にかけて連続的にみられ、活動量が急増する個体が多く、雌雄ともに同様の傾向を示した。

引用文献

- 新井哲夫 1998 フタホシコオロギ *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae) の活動性と環境周期 芦屋大学論叢 26 : 1-19
- Bünning, E. 1973 The Physiological Clock, (Third English edition). First published in 1958 “Die Physiologische Uhr” Springer-Verlag, New York
- 千葉喜彦・高橋清久編 1991 時間生物学ハンドブック 558pp 朝倉書店 東京
- 森主一 1943 ウミシヤボテン *Cavernularia obesa Valenciennes* の日周期活動 I. 自然状態に於ける観察 動物雑誌 55 : 285-291
- Kato, M. and Toriumi, M. 1950 Studies in the associative ecology of insects. I. Nocturnal succession of a mosquito association in the biting activity. Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV (Biol.) 18 : 467-472
- Saunders, D.S. 2002 Insect clocks. Third edition Elsevier Netherlands, 560p
- Tanaka, S. 1961 Studies on the rhythmicity of hatching in silkworm eggs, *Bombyx Mori* L. Fac, Text. Sci. Technol. Shinshuu Univ. Ser. E. Agric. Seic. 5 : 69-123
- 田澤仁 2009 マメから生まれた生物時計 学術出版センター 355p