

昆虫のふ化リズム

新井 哲夫

元山口県立大学教授

Egg hatching rhythm in insects

Arai Tetsuo

Former Professor of Yamaguchi Prefectural University

Abstract

The experimental observation that the daily leaf movements of plants persist under continuous darkness was first reported by De Mairan in 1729 (Bunning, 1973). In the 1930s, Bunning undertook scientific studies of biological rhythms, and after the mid-twentieth century, studies of these rhythms extended from areas of basic research to more applied fields (Chovnik, 1960). Ever since life first appeared on earth, it has evolved under conditions that have varied rhythmically, and it is therefore not surprising that the cycles of biological rhythms and the periodicities environmental phenomena are similar. Some of these phenomena are a direct response to environmental changes, but many more are overt manifestations of an endogenous periodicity. The oscillations underlying these endogenous rhythms are known to control the periodicity of the physiological and behavioral activities of almost all organisms. Organisms respond to rhythms with circatidal (ca. 12.4 hr), semilunar (ca. 14.7 hr), circadian (ca. 24 hr), circalunar (ca. 29.4 hr) or circannual (ca. a year) periodicities. Of these cycles, endogenous oscillations that evolved with a periodicity close to 24 hr (circadian rhythm) have received considerable attention. Circadian rhythms are universal phenomena in organisms and have three important characteristics: they are synchronized with environmental cycles, they have an endogenous periodicity of approximately 24 hrs, and they have a temperature-compensation. The fact that circadian rhythms are only approximately, not exactly, 24 hours long is considered to be adaptation to changes in the rotation speed of the earth over evolutionary time.

The papers about insect clocks increased rapidly after the 1950s (Saunders, 2002). In the 1970s, when I began the research on the hatching rhythm of *Eobiana engelhardti subtropica* (*Metrioptera hime*), only six papers in *Carausius* (*Dixippus*) *morosus* (Kalmus, 1938), *Bombyx mori* (Tanaka, 1961), *Nepytia phantasmaria* (Edwards, 1964), *Cardiaphina densitexta* (White, 1968), *Pectinophora gossypiella* (Minis and Pittengrigh, 1968) or *Antheraea pernyi* (Ridiford and Johnson, 1971) were published about the time of egg hatching in insects. Then the research on hatching time was made by various species, such as *E. engelhardti subtropica* (Arai, 1977a, 1979a, 1979b, 1994, 1997a, 1998a,c), *Gampsocleis buerugeri* (Arai, 1979c), *Homorocoryphus jezoensis* (Arai, 1998b), *Chizuella bonneti* (Arai, in contribution), *Grylloides sigillatus* (Arai, 1998d), *Teleogryllus occipitalis* (Arai, 1998d), *Dacus dorsalis* (Arai, 1975), *Atrachya menetriesi* (Arai, 1987), *Luciola lateralis* (Arai and Matsusita, 2005) and *Notonecta triguttata* (Arai, *et al.*, 1994). In addition, there are reports of hatching time, such as *Mansonia titilans* (Nayar *et al.*, 1973), *Anadevidae peponis* (Sasaki, 1975), *Gryllus bimaculatus* (Tomioka *et al.*, 1991) and six species of Pteronemobiini (*Pteronemobius ohmachii*, *P. jezoensis*, *Poliomemobius Mikado*, *Pol.taprobanensis*, *Dianemobius nigrofasciatus* and *D. fascipes*) (Shimizu and Masaki, 1997).

I examined the effects of factors such as photoperiod, thermoperiod, changes to constant conditions from cyclical conditions, single signal of light or temperature, and changes light intensity, on the determination of hatching time, the continuation of hatching rhythm and the triggering of hatching behavior in grasshoppers, crickets and other insects. In this paper, I discussed the time measuring mechanisms of egg hatching and

the ecological meaning of hatching time under environmental conditions.

Key words : insect clock, , egg hatching rhythm, photoperiod, thermoperiod, circadian rhythm : 昆虫時計、ふ化リズム、光周期、温度周期、サーカディアンリズム (概日リズム)

1 緒論

生物リズムに関する科学的研究は、植物のリズム現象を対象として、Bunningらによって1930年代に展開された。実験に基づく生物リズムについてのDe Mairanの報告から、およそ200年の時が経っていた。その後、1960年にUSAにおいてシンポジウムが開催され、生物リズム研究の最前線の研究者による発表は、植物・昆虫・魚類・鳥類・哺乳動物など、真核生物のほとんどの分類群にわたっており、生物リズム研究の裾野が飛躍的に広がった(Chovnick, 1960)。

それでは生物リズムに関する現象は、いつごろ見いだされたのであろうか。生物の運動の日周性に関する観察は、紀元前330年頃のマケドニア・アレキサンダー大王の時代に、マメ科の植物*Tamarindus indicus*の葉の上下運動や花の開閉運動が最初であるといわれている(Bunning, 1973)。それからおよそ2000年後の1729年に、植物の葉の上下運動が内因性リズムに起因することが、De Mairanによって実験的に示された(Bunning, 1973)。その内因性リズムに対して「Circadian Rhythm」(サーカディアンリズム、概日周期)という言葉が与えられたのは、それよりさらに200年以上も後のことである。1751年、Linneによって花の開閉時刻の差を利用し、順序良く開花する花を針にした花時計が考案されていることから、当時すでに経験的に花の開閉に関する日周変動の事実について知られていたことがわかる(Foster and Kreitzman, 2004)。その後C. Darwinは、葉の運動リズムを記録する装置を考案し、測定結果を報告している(Darwin and Darwin, 1880)。しかし、生物時計に対する関心は、20世紀初めころまでは低かった。というより生物時計が、生物の進化や生態、生理、遺伝などの生命の基本的機能に直接係わるという認識が、一部の研究者に限られていたと考えるほうが妥当であろう。

生物時計に関する先駆的で卓越した研究は、1930年前後以降Bunningによって進められ、恒常条件下における生物リズムの周期が、「24時間に近いが、正確に24時間を示さない」というサーカディアンリズムの基本的な性質が示された。また生物リズムの周期が温度の影響を受けないという温度補償性については、ウスグロシヨウジョウバエ*Drosophila pseudoobscura*の羽化リズムによって詳細に示さ

れた(Pittendrigh, 1954)。生物の測時機構に遺伝子が関与していることは、ペニバナインゲン*Phaseolus coccineus*の交配実験によって示されたが(Bunning, 1935)、昆虫ではキイロシヨウジョウバエ*D. melanogaster*で報告されている(Konopka and Benzer, 1971)。このような中、生物リズムの同調因子が実験室内の実験では排除できない何らかの外因性の要因に起因しているとする研究者と(Brown, 1960; Brown, *et al.*, 1970)、生物リズムの内因性を主張する研究者との間で、1970年代まで活発な議論が展開された。1960年代以降、いろいろな生物における内因性リズムを示す実験結果が、数多く報告され(Hamner *et al.*, 1962; Menaker, 1971; Scheving *et al.*, 1974)、宇宙空間において地球上と同様のリズムが持続されることや(Sulzman *et al.*, 1984)、原核生物において内因性リズムの存在が示されたことにより(Mitsui *et al.*, 1986)、現在では地球上のほとんど全ての生物に内在する普遍的な現象として認識されるようになった。

日本における生物時計に関する研究は、カの活動性を研究した加藤陸奥雄(当時東北大学教授)(Kato and Toriumi, 1950)やウミサボテン*Cavernularia obesa*の行動に関する一連の研究を進めた森主一(当時京都大学教授)(森, 1943; Mori and Tanase, 1973)によって推進された。このことは、1960年のシンポジウムにおける日本人の発表者が、この2名であったこと、そして彼らの研究室の千葉嘉彦(山口大学名誉教授)や今福道夫(京都大学名誉教授)によって、カの活動性などを指標としたサーカディアンリズムに関する研究やウミサボテンの行動リズムに関する研究としてそれぞれ引き継がれていることから、日本での生物時計に関する研究が、その頃芽吹いていたことがうかがえる(Chiba, 1961, 1964, 1966, 1967, 1971; 千葉, 1972, 1975; 今福, 1972, 1977; Imafuku, 1973, 1975, 1976a,b, 1980, 1981)。1930年代にはナタマメ*Canavalia gladiata*の葉の運動の日周期性に関して(田澤, 2009)、1960年代にはカイコ*Bombyx mori*のふ化リズム(Tanaka, 1961)に関して報告されており、日本でも生物リズムに注目した研究がすでに進められていたことがわかる。

20世紀半ばから後半にかけての植物や昆虫を材料にしたさまざまな実験研究は、生物時計の基本的な性質を明らかにするとともに、それらの結果を基

にした測時機構のモデル化が試みられた (Bunning, 1936, 1960; Pittendrigh, 1960, 1965, 1966, 1967; Pittendrigh and Minis, 1964; Danilevskii et al., 1970; Less, 1970; Winfree, 1970; Truman, 1971; Vaz Nunes and Saunders, 1999)。また植物や昆虫で明らかにされた生物時計の性質は、多くの生物においても共通の現象であることから、哺乳動物や人間を対象とした基礎研究が急速に発展した。1970年代半ば頃になると、哺乳類における体内時計の局在場所探査や時計遺伝子に関する遺伝学の分野が急速に進展し (Aschoff, 1981)、生物リズムに関する研究は、日本でも注目されるようになってきた。1980年代になると、哺乳動物、特に人間のさまざまな現象で見られる体内リズムに関する研究の進捗は、著しいものがある (千葉・高橋, 1991)。社会環境の変化に伴う人間の活動制御機構に関する分野や生体リズムと連携させた医療技術や薬物効果に関する研究など、応用分野における展開は目を見張るものがあり (永山, 1985)、身近な問題である交代勤務や時差ぼけなどの人間の生活と体内リズムに関する研究や睡眠覚醒リズムと脳に関する研究、体内リズムとうつ病・睡眠障害・自閉症・登校拒否・認知症などの関連性や治療方法に関する研究をはじめ、宇宙空間での生物リズムの研究など、広範な分野における科学的な解明と実用化が進んでいる (本間ら, 1989)。

地球のシステムそのものが周期性を示し、地球生態系や生物のさまざまな現象も同様の周期性を呈しており、人間についても、生体リズムを基本としつつ環境周期の影響を強く受けることから、人間の生活に対する環境周期の影響の重要性が、認識されるようになってきた。人間の周期性の中でも、特に睡眠覚醒と体内リズムの関連において、夜と昼の両方の重要性が認識されるようになり、多くの体内リズムが明暗周期に同調するとともに、体内リズムの進行過程における光の信号に対する反応が経時的に変動する、すなわち同じ信号であっても、体内リズムのどの位相で与えられるかによって、有効に作用する場合もあれば無効になる場合があり、さまざまな反応を示すことがわかってきた。このような事象は、植物や鳥類、昆虫において、20世紀半ばに多くの報告があり、夜間の光中断や非24時間周期などの実験によって解析されてきた (Harder and Bode, 1943; Jenner and Engels, 1952; Bunning, 1960; Pittendrigh, 1966; Saunders, 1976a; Arai, 1998a,b)。同様の反応が人間の生体リズムにおいても見られることから、病気の治療などに光照射が応用されるようになり、一日のある時間帯における光照射が、うつ病や睡眠障害、認知症などの治療や症状の改善に効果のあることが示されたほか、

高照度照射による睡眠相遅延症候群や非24時間睡眠覚醒症候群などの治療、24時間交代勤務体制下での活動の正常化へのスムーズな睡眠導入における照度変化への応用が試みられている (佐々木, 1978; Minors and Waterhouse, 1981; Lewy et al., 1982; Kripke et al., 1983; Eastman, 1987; 本間ら, 1989)。

薬の効用に関しても、一日のどの時刻に投薬するかによって効果に差のあることが知られており、特に薬の効果や副作用が強い抗癌剤などにおいて、薬が投与される時刻によって治癒率のみならず死亡率にも大きく影響することが、ネズミなどを使った実験によって報告されている (Cardoso et al., 1978; Avery et al., 1979)。血圧降下剤の服用に関しても、血圧の日変動に即した適正な時刻での服用によって有効に作用すること、そして血圧の日変動パターンに個人差があることから、個人個人の生体リズムに合わせた薬の服用の重要性が示唆されており、生体の感受性リズムを利用した波状療法が考案されている (永山, 1985)。これらのことは、各人の生体リズムに適合した時間帯に光照射や投薬などがなされることの重要性を強く示すものである。臓器移植手術においても生体リズムとの関与が示されており、一日のどの時間帯に手術が実施されるかによって生存率が大きく変動することが、マウスなどを用いた実験で報告されている (Ratte et al., 1973)。おそらく免疫抑制剤による副作用の影響が強く作用すると考えられ、変動する生体リズムのどの位相で与えられるかによって副作用の程度が異なることが原因であろう。また、交通事故における重大な死亡事故の最も多く発生する時間帯が午前4時前後で、人間の注意力や集中力が最も低下する時間帯と一致している (丸山, 1991)。人間の誕生や死亡が夜間に多いことについて、科学的根拠は明らかでないというものの経験的に知られており、人間の自然分娩における出産が、夜間の時間帯に多いということも報告されている (大島, 1991)。

人間の心理面の動態と生物時計との関わりについての研究は、それほど進んでいないように見受けられる。しかし、人間の適応機能や医療・看護・福祉・交通事故や犯罪などの防止における心理的動態と生物時計との関連性の探求は、人類の生存そのものや複雑化する人間社会の調和を保つ上でも重要ではないだろうか。また生物の測時機構が、進化の過程のどの時期に、どのようにして遺伝的に組み込まれたのか、生物の大量絶滅を含めた進化の過程にどのように関係していたのか、環境変動に対する適応戦略に生物時計がどのように関わっているかなどの問いに対する答えを明らかにすることは、今後の地球上の生物の生存にとって非常に重要であると考え

られ、進化学・生態学・遺伝学・生理学・解剖学・心理学などと関連づけて解析しなければならないであろう。また生物リズムとさまざまな環境との関わりにおける生態学的機能面からのアプローチも試みられている(清水・大石, 2008)。

生物リズムに関する研究は、生物のあらゆる分類群にわたっている。また研究内容も、基礎分野から応用の分野まで非常に幅が広いことから、学際的な研究分野としての「時間生物学」(Chronobiology)として、多くの研究者が国内の学会や国際学会に参画している。生物リズム研究における巨人であり、サーカディアンリズム研究の確立とともに、多くの研究者を育成したPittendrigh (1919~1996)は、生物時計に関する研究を生物学の一分野として位置づけており、このような仰々しさを好まなかったようである(Foster and Kreitzman, 2004)。今から30数年前、弘前にいた頃であるが、来日したDr. Pittendrighに接した印象からも、納得できるように思える。弘前大学において歓迎セミナーを開き、学生・院生の昆虫時計に関する研究結果を発表した。3時間以上もの間、最後まで熱心にかつ真剣に討論し、それを心から楽しんでいる姿から、研究者としてのみならず、教育者としての人間性が直接伝わってきたことを思い出す。また温厚でユーモアに富み、ゆったりとした控えめな人柄から、研究者・教育者としてはもちろんのこと、一流の人間の姿を垣間見た思いであった。そのことからすると、生物時計に関する研究を生物学の一分野として位置づけるという地味に思える考え方も、自然と腑に落ちるように思える。

2 生物時計の性質

生物時計に関する研究は、生物と時間に関わる問題である。それでは、「時間」とは何であろうか。ギリシアの哲学者アウグスティヌスが、『時間とは何か』と問われた時、『誰にも尋ねられなければ知っているが、尋ねられて説明しようとするとうわからない』と、1500年ほど前に話したということである。ビッグ・バン宇宙論では、宇宙の誕生前は「無」で、空間や物質はもちろんのこと、時間も存在しないとしている。時間や空間、物質が存在しない無という状態や、無から有が生じることの理解は、3次元に生活する我々には難解すぎるかもしれない。しかし、哲学者や自然科学者による時間についての議論は、これまで数多くなされておられ、人間の心理学的側面からの時間(哲学的時間)と自然科学的側面からの時間(物理学的時間)として主に論じられてきた。また、それらを統合的に考察することも試みられている。哲学的時間は、人間の心の中の意識のあり方として論じられており、過去の記憶

や未来への期待に関わる時間であり、過去と未来の時間は異質なもので客観的になりえないことから、過去・現在・未来が同質のものではないとして論じられている。一方自然科学における時間は、天体の運動に基づく物理学的時間であり、過去・現在・未来における時間の経過は同質のもので、物体の運動、すなわち移動や変化などに即した時間として捉えられている。このほかさまざまな生命現象で見られる生物学的時間(生理学的時間)も、生物リズムにおける時間を考える上で考慮しなければならない。生命現象にはどのような場合にも生理的条件が介在しており、常に同じ割合で生命現象が変化するものではなく、相対的な変化としてとらえなければならない。このことは、生物の進化やさまざまな生命現象を捉える際の生物学的時間の進捗状況が、物理学的時間とは異なった状況を呈するとともに、哲学的時間ともやや異なっていることを示しているのではないかということである。それゆえ生物リズムの解析には、物理学的時間を基本とするものの、生物学的時間が内在しているという認識を持つことは不可欠であり、人間のさまざまな現象におけるリズムの解析には、物理学的時間や生物学的時間、哲学的時間を考慮に入れて考えることが必要であろう。

地球環境の周期性は、地球の自転による昼夜周期、太陽をまわる公転による年周期、月の公転による潮汐周期などがよく知られている。四季の移り変わりは、地球の地軸が 23.5° 傾いていることによって生じており、潮の干満の程度は地球と太陽・月の位置関係によって変化する。このように地球環境の多くは、地球の誕生から現在に至るまで、変わることなく周期性を示してきた。しかし、さまざまな周期の長さに関しては、常に一定であるとは限らない。例えば地球が太陽を回る公転周期と地球の自転速度であるが、前者は一定であるが、後者は、10万年に約2秒程度減速し続けていると考えられている。そのことからすると約6億年前の地球の1年は420日前後で、1日が約21時間ということになり、周期的な変動は継続されてきたが、周期長は現在も変化し続けていることになる(図1)。この

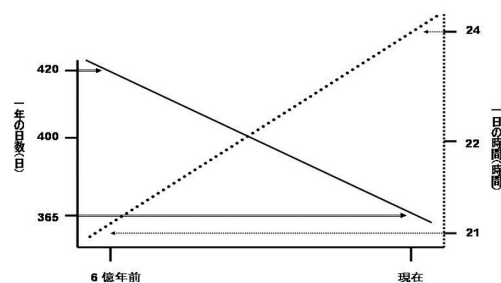


図1 一年の日数(実線)と一日の時間(点線)の地質時間的推移の模式図

ことはサングの日輪の化石による古生物学的証拠からも示されており、約3億5千万年前のデボン紀の1年は385日~410日で、1日は22時間程度と考えられており、現在に近づくにつれ、一年の日数が減少し、反対に一日の時間が増加することを示している (Wells, 1963)。地球環境の周期性のもとで生物が進化してきたことから、生物の示すリズムが環境周期と同様のパターンを示すことは至極当然であり、サーカディアンリズム (概日リズム) や概潮汐リズム、概月周リズム、概年リズムなどが知られている。このほか心拍や呼吸などのサーカディアンリズムより短いウルトラディアンリズムや、鳥の渡りや魚の回遊、生物の個体数変動、羽化が13年や17年ごとに生じる周期ゼミ (*Magicicada*属) の発生周期などのサーカディアンリズムより長いインフラディアンリズムなどがある。

それらの中でも地球上に生息するほとんど全ての生物に普遍的に見られる最も身近な周期が、サーカディアンリズムである。サーカディアンリズムは、環境周期への同調 (図2-A)、約24時間周期での自律的振動 (図2-B)、そして温度補償性 (図2-C) と

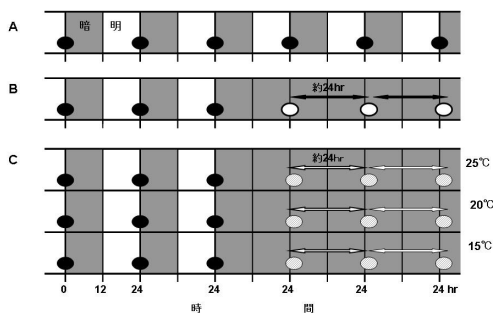


図2 サーカディアンリズムの性質の模式図 (明→暗前後の行動と仮定)
 A: 環境への同調 (12L:12D) B: 約24時間の自律振動性 (12L:12D→DD)
 C: 温度補償性 (25°C→20°C→15°C, 12L:12D→DD)

いう性質を有している。現生物において普遍的に見出されるサーカディアンリズムが、正確な24時間ではなく“およそ”24時間であることは、生物の進化の過程において獲得した性質であることを示しており、長い進化の過程におけるそれぞれの時代での最も適切な時間間隔でリズムを形成してきた証であろう。これから後も地球の自転速度が緩慢になり、限りなく静止状態に進み続けることが予測されることから、地球上の生物が生存する限り、基本的な地球環境の変化に対応し続けるであろうことは、想像に難くない。

環境周期に同調して出現する生物のいろいろな現象が、環境の変化に対する単なる反応によって生じたのか、それとも内因性の自律振動リズムに支配されて生じたのかを、環境周期の下で見分けることは困難である。前者は、単なる環境変動に対する反応によって生じ、後者は、内因性の自律振動リズムが環境周期に同調することによって生じており、たと

えそれが毎日繰り返される行動や活動性であっても、またふ化や羽化などのように一個体にとって一生に一度の行動であっても、同様である。内因性の自律振動リズムに支配されているか否かは、周期的環境から恒常条件に移し、生物リズムの持続性を見ることによって知ることができる。自律振動リズムが関与しているなら、恒常条件への移行後の活動や行動のリズムは、周期的に現れる。また環境周期を途中で変化させると、新しい環境に同調するまで数日の移行期がみられることから知ることができる。

体内時計に支配される現象の多くは、環境周期に対して柔軟に対応するが、変動する環境周期への同調程度や環境周期の変動幅に対する同調程度は、種や現象によって異なっており、それらがどの程度まで同調できるかは、非24時間の環境周期条件下にさらすことによって検証することができ、恒常条件下における自律振動リズムの周期の限界値からも、同調の範囲を推測することができる (Aschoff, 1960)。24時間の環境周期に同調したリズムの周期は、正確に24時間を示すが、同調因子を除いた条件下における自律振動リズムの周期 (τ) は、通常22~28時間の範囲で変動する。この同調の範囲が τ の限界値と考えられ、種によって異なり、同じ種であっても個体によって異なることが知られている。アメリカモモンガ *Glaucomys volans* の活動性における τ は、大部分の個体が23.5~24.0時間であったが、23.0~24.4時間の範囲で個体差が見られており (De Coursey, 1960)、ハツカネズミでは25.0~25.5時間、トカゲでは21.1~24.7時間、人間では24.7~26.0時間であった (Aschoff, 1969)。自律振動リズムの周期におけるこのような幅の存在は、環境周期への同調の速やかな進行における適応の柔軟性を示していると考えられる。また自律振動リズムは全照明 (LL) や全暗黒 (DD) の条件下で持続するが、生物の活動の時間帯が昼又は夜のどちらであるかによって、LLまたはDDにおける τ の値が変化する。すなわち夜行性動物をLLに保つと、DDに保った場合より τ が長くなり、反対に昼行性動物をLLに保つと、DDの場合より τ が短くなることが報告されており、LLでの照度を高くすると夜行性動物の τ は長くなり、昼行性動物では短くなることも知られている (Saunders, 2002)。これは、「Aschoffの法則」として知られており、脊椎動物において広く認められている。自律振動リズムにおける外界からの信号に対する感受性は、信号が内因性リズムのどの位相に与えられるかによって変化する。このような反応性の質的な変動過程は、ショウジョウバエの羽化時刻に対する暗期中の光中断 (断夜照明) や梓 (スケルトン) 光周期などの詳

細な研究から、位相反応曲線として示されている (Pittendrigh, 1965)。このように自律振動リズムの周期の長さや環境周期への同調可能な周期の幅は、種や個体によって異なるとはいうものの、長い進化の過程で獲得した形質であることから、生命の維持と種の継続の本質に迫るものの一つであろう。

環境への同調や約24時間で自律振動する内因性リズムの存在とともに生物時計の重要な性質の一つに、自律振動リズムの周期 (τ) が温度の影響を受けないという温度補償性がある。この生物時計の基本的かつ本質的な性質は、ウスグロシヨウジョウバエの羽化リズムに関して詳細に研究されており (Pittendrigh, 1954)、温度が10℃上昇すると化学反応の速度は2倍又は3倍になるが ($Q_{10} = 2 \sim 3$)、羽化リズムの周期の長さは、温度レベルに関わらず約24時間であることから ($Q_{10} \approx 1$)、生物時計が単なる化学反応ではないということを明確に示している。この研究の後、ミドリムシ *Euglena gracilis* (Bruce and Pittendrigh, 1956) やアカパンカビ *Neurospora crassa* (Pittendrigh, et al., 1959)、フタホシコオロギ *Gryllus bimaculatus* (Ikeda and Tomioka, 1993) などのさまざまな分類群で提示された。生息場所の温度によって時計の進み方が異なった場合、各個体の生理・内分泌機構が影響を受けるとともに、生息域の変動や種の分布の拡大・移動など、種分化に関わる事象にも多大な影響がもたらされることから、生物時計の温度補償性の存在意義については、はっきりしている。しかし温度補償性の機構については、いまだ不明である。

昆虫の測時機構に遺伝子が関わっていることは、キイロシヨウジョウバエの野生型を突然変異誘発剤で処理し、それらの突然変異がX染色体上の遺伝子の突然変異であることをつきとめたことで証明された (Konopka and Benzer, 1971)。恒常条件下 (全暗黒) における正常な個体群の羽化リズムは、24時間よりやや長い周期を示す。突然変異誘引物質で処理した結果、周期の長さが24時間より短い約19時間の系統と、周期が約28時間の長い系統、そして無周期系統の3種類の系統が分離され、それらがたった一つの遺伝子に起因することがわかり、「period (per) 遺伝子」と名づけられた。その後、時計に関わる遺伝子が1つではなく、多くの時計遺伝子の存在が報告され、遺伝的解析が加速度的に進展しており (谷村, 1991)、生物時計の機構解明もそれほど遠くないのではないかと期待される。

生命誕生の初期におけるさまざまな現象や行動は、環境変動の信号に対する直接的な反応として生じたであろう。しかし周期的な環境の下で生息する生物は、まず環境周期に同調する形で生存に有利な

行動や生命現象を、リズムの形質として取り込んでいったのであろう。その過程には、昼夜の日周期的変動が関与したと考えられ、昼間の太陽の紫外線などからの逃避や夜間での摂食行動の活性化などによって、始原生命の行動や生理的現象に日周期的変化がもたらされたのではないかと考えられている。生物のリズム性は、始原細胞が核を持った細胞に進化する過程で、太陽からの紫外線などの影響を受けない夜間に細胞分裂や遺伝情報の複製などが行われることで現出し、ますます強固な遺伝的特性として遺伝子に組み込まれていったのではないかと、そしておそらく不適な環境からの逃避が、リズム性獲得の主な要因ではないかと考えられている (Pittendrigh, 1966)。そのような中で、生存に有利なリズムの形質を次の世代に伝えることにより、いっそう生存に有利に働いたと考えられる。生命の長い歴史の中で、生物が「いつ」「なぜ」「どのようにして」リズム性を獲得したのかという疑問に対する明確な答は、いまのところ見いだされていない。ただ細胞分裂や心臓の拍動のような生物の一般的な生理現象やさまざまな行動は、もともと振動的な様相を呈していたと考えられており、生物の長い進化の過程における比較的早い時期に振動的なシステムが淘汰上の有利さによって選択され、生物のリズム性が遺伝的に組み込まれ、時間を測定する機構を獲得したと考えられている。環境への直接的な反応としてではなく、内因性リズムに依存する適応的なメリットは、予測と準備であると考えられ、来るべき環境変動への体内の生理的状態の準備が内因性リズムによって整えられることにより、将来の環境の変化を予測し、かつ準備が可能になることを示している (Saunders, 1977)。

生物の行動や活動性におけるさまざまな現象で見られる周期性を客観的に解析するには、リズムの記録・測定方法が重要となる。どのような現象を、どのような方法によって記録・測定するかは、何を目的とするかによって異なる。例えば植物の葉の上下運動については、ドラムを用いた方法が古くから用いられており、ネズミ類や大型昆虫などの活動性は、回転型の輪回しやシーソー式装置によって記録された。なわばりや渡りなどの行動範囲や活動性、ルートの解析などを目的とした大型の生物が対象であれば、発信機などの装着や衛星通信システムを利用することで追跡記録が可能となる。行動や活動の内的特性の解析や個体群内における個体間の接触の内容や個体間の関係などを詳細に解析する場合には、肉眼による観察に負うところが大きい。特に高度な精神構造を持った霊長類の行動・表情や個体間の関係などの解析は、肉眼による観察が最も有効である。対象がヒトになると、隔離実験室などの設置

による社会的要因の排除などの特別な配慮が必要となる(本間ら, 1989)。昆虫を対象とする場合、活動や行動のリズムの活動量や周期解析が目的であれば自記記録が最も有効で、近年は赤外線を用いた記録装置が用いられており、タマネギバエ *Hylemya antique* の羽化やヨトウガ *Mamestra brassicae* などの鱗翅目昆虫の羽化時刻の記録にも使用された(新井ら, 2007)。小型の地表性のコオロギ(ヤチスズ類 *Pteronemobius*、シバズズ類 *Polionemobius*、マダラスズ類 *Dianemobius*) のふ化数の計測でも、赤外線が用いられている(Shimizu and Masaki, 1997)。自記記録装置による記録は正確で、長期間の計測に適しており、肉眼による観察は、自記記録装置からは得られない微妙な生物の行動を把握することが可能で(新井・馬淵, 1979; 新井, 1997b; 新井, 2010)、生物の生活史でみられる活動性や行動の内容把握とともに、生物集団の全体像の解析にも有効であると考えられ、相補的に使用することによっていっそうの効果を発揮すると考えられる。

3 ふ化リズム研究の歴史

昆虫時計に関する論文は、1950年代以降急激に増加した。昆虫時計研究のバイブルともいえる“*Insect clocks*”における引用論文数から、昆虫時計に関する論文数の変化を見てみた(Saunders, 1976, 2002) (図3)。初版(1976年)から3版(2002年)までの26年間に、引用論文数は3倍近くに増え、引用論文における第一著者の研究者数は2倍以上に増加しており、昆虫時計に対する関心

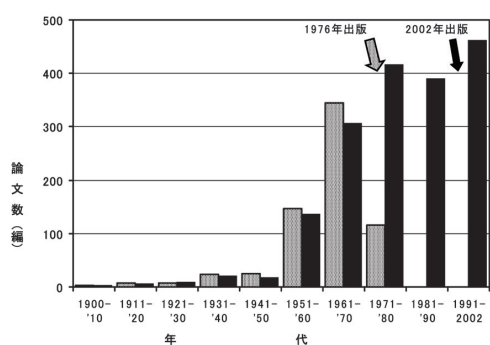


図3 “*Insect clocks*” における引用論文の発表年別論文数 (Saunders, 1976, 2002より)

表1 “*Insect clocks*” における日本人の論文数と研究者数 (Saunders, 1976-2002より)

	引用論文数(編)		研究者数(名)	
	総数	日本人著者論文数	総数	日本人研究者数
第一版 (1976年)	676	33 4.9%	352	18 5.1%
第三版 (2002年)	1770	158 8.9%	763	58 7.6%

の度合いが伺える(表1)。そのような中で、日本人の論文数は、33編(全論文数の4.9%)から158編(8.9%)と約5倍、第一著者の研究者数は18名(全第一著者数の5.1%)から58名(7.6%)と3倍強に増加している。しかし、3版(2002年)における一人の研究者の論文の7編以上の引用は、日本人研究者は4名(0.6%)にすぎないが、外国人研究者は41名(5.8%)である。11編以上になると、外国人研究者は19名(2.5%)であるが、日本人は1名(全体の0.1%)と極端に少なく、日本と欧米との差は大きい。論文の数が全てではないとはいっても、研究に対する基本的な考え方の相違という重要な事項を含んでいるのではないかと考えられる。11編以上の論文が引用されている昆虫時計分野における指導的役割を果たしている研究者は、Drs. Pittendorig (USA)、Lees (イギリス)、Beck (USA)、Bunning (ドイツ) (いずれも故人) や Drs. Saunders, Veerman, Cymborowski などで、日本では正木進三博士(弘前大学名誉教授)である。同博士は、昆虫時計に関する研究はもちろんであるが、故日高敏隆博士とともに、Danilevskii (1961) による昆虫の光周性に関する古典的バイブルを翻訳し(「昆虫の光周性」1966年、東京大学出版会)、日本における昆虫の光周性研究のさきがけであるとともに、昆虫の生活史の調節機構と種分化に関する世界的な研究者の一人でもある。

昆虫のふ化時刻に関する研究は、知りうる限り1938年のナナフシ *Carausius (Dixippus) morosus* (Kalmus) が最初の報告である(表2)。ヒメギス *Eobiana engelhardti subtropica* (*Metrioptera*

表2 ふ化リズムが調べられている昆虫

種名	文献
ナナフシ <i>Carausius morosus</i>	Kalmus, 1938
カイコ <i>Bombyx mori</i>	Tanaka, 1961
シャクガ <i>Nepytia phantasmaria</i>	Edwards, 1964
キジラミ <i>Cardiaphina densitexta</i>	White, 1968
ワタアカミムシ <i>Pectinophora densitexta</i>	Minis and Pittendorig, 1968
サクサン <i>Antheraea pernyi</i>	Ridford and Johnson, 1971
カ <i>Mansonia titilans</i>	Nayar, Samarawickrema and Sauerman, 1973
ミカンコバエ <i>Dacus dorsalis</i>	新井, 1975
ウリキンウバ <i>Anadevidae peponis</i>	佐々木, 1975
ヒメギス <i>Eobiana engelhardti subtropica</i>	Arai, 1977a 他
キリギリ <i>Gampsocleis buergeri</i>	Arai, 1979c
ウリハムシモドキ <i>Atractya menestriesi</i>	新井, 1987
フタホシコオロギ <i>Gryllus bimaculatus</i>	Tomioka, Wakatsuki, Shimono, and Chiba, 1991
マツモムシ <i>Notonecta triguttata</i>	新井・渡・田中, 1994
ヤチスズの仲間 * <i>Pteronemobini</i>	Shimizu and Masaki, 1997 * 種名は本文参照
ヒメクサキ <i>Homocoryphus jazonis</i>	Arai, 1998b
カマドコオロギ <i>Gryllodes sigillatus</i>	新井, 1998d
タイワンエンマコオロギ <i>Tellegryllus occipitalis</i>	新井, 1998d
ヘイケボタル <i>Luciola lateralis</i>	新井・松下, 2005
コバヒメギス <i>Chizuiella bonneti</i>	Arai, 投稿予定

hime) のふ化測時機構に関する研究を始めた1971年の時点で発表されていた昆虫のふ化時刻に関する論文は、ナナフシをはじめ、カイコ (Tanaka, 1961)、シャクガ *Nepytia phantasmaria* (Edwards, 1964)、キジラミ *Cardiaphina densitexta* (White, 1968)、ワタアカミムシ *Pectinophora gossypiella* (Minis and Pittendorig, 1968)、サクサン

Antheraea pernyi (Ridiford and Johnson, 1971) の6種類、6論文であった。1971年当時、さまざまな種やいろいろな行動や現象において、体内時計が普遍的な現象であるという証明が求められた時期で、昆虫のふ化時刻においても測時機構の関与の普遍性を示す必要があった。直翅目キリギリス科のヒメギス (Arai, 1977a, 1979a, 1979b, 1994, 1997a, 1998a,c) やキリギリス *Gampsocleis buergeri* (Arai, 1979c)、ヒメクサキリ *Homorocoryphus jezoensis* (Arai, 1998b)、コバネヒメギス *Chizuella bonneti* (Arai, 投稿予定) を中心として、コオロギ科のカマドコオロギ *Gryllodes sigillatus* (新井, 1998d) やタイワンエンマコオロギ *Teleogryllus occipitalis* (新井, 1998d)、双翅目のミカンコミバエ *Dacus dorsalis* (新井, 1975)、甲虫目のウリハムシ *Atrachya menetriesi* (新井, 1987) やヘイケボタル *Luciola lateralis* (新井・松下, 2005)、半翅目のマツモムシ *Notonecta triguttata* (新井ら, 1994) など、ふ化時刻の決定における測時機構の関与が示唆され、普遍的な現象であることが示された。この他、カ *Mansonia titilans* (Nayar et al., 1973) やウリキンウワバ *Anadevidae peponis* (佐々木, 1975)、フタホシコオロギ (Tomioaka et al., 1991)、6種類のヤチスズの仲間 (ヤチスズ *P. ohmachi*、エゾスズ *P. yezoensis*、シバズ *Plo. mikado*、ネッタイシバズ *Pol. taprobanensis*、マダラスズ *D. nigrofasciatus*、ネッタイマダラスズ *D. fascipes*) (Shimizu and Masaki, 1997) のふ化時刻に関する研究がある。昆虫のふ化リズムに関する研究報告は、羽化や活動性などと比較すると、多いとはいえない。しかし、地球上の多くの生物で見られるさまざまな現象と同様、何らかの測時機構や内因性自律振動リズムが関与していることは、明らかであった。ふ化時刻の決定における光や温度の感受部位の探査や、地球環境における生態的意味の解明、例えばそれぞれの種におけるふ化時刻や産卵場所とふ化の時間的ばらつき、近縁種間のふ化時刻や集中度の相違、ふ化時刻と他の行動時刻との関係、生活史におけるふ化に関わる測時機構の生態的な重要性の検討など、解明しなければならない興味ある問題は多い。

日本における生物時計に関わるさまざまな分野の研究は、高いレベルを保っている。とはいっても、創造的な研究の展開や裾野の拡大には、研究の場の確保と研究者の質的向上を如何に図るかという問題を解決しなければならない。日本では、大学設置基準の大幅な緩和による大学数の激増により、大学教育の内容や大学教員の質的レベルに対する疑問が呈されており、大学間の教育・研究における環境格差の拡大も指摘されている。大学数が増加したに

もかかわらず、雇用形態などの面で必ずしも研究の場の確保や研究条件の改善が進んだとも思えない。加えて進学適齢期人口の減少や大学全入、入試時期の早期化、入試の多様化、国公立大学の法人化といった現実、青田買いや学生確保のための争奪競争の激化を招き、私立大学における系列校化がいそいそ進む結果をもたらした。また基礎学力の低下は、大学における研究や教育及び広い意味での教養を基礎とする人格教育に対して重大な影響を及ぼすことが懸念されており、優秀な人材確保と人材育成に向けて、センター試験の意義とともに、入試の方法や内容を再検討すべきであるという意見が出始めている。また社会的必要性や需要度ならびに受け皿の不備をそのままにした大学院の増設と定員増は、オーバードクターの激増と定員未充足の大学院の増加を招き、社会問題化している。これらの一連の現象は、小・中・高校における不登校や高校・大学での中途退学者の増加への対応とともに、小学校から大学院に至る日本の教育の根本と日本の高等教育のあり方そのものが問われていると考えられ、今後の推移を注意深く見守らなければならない問題である。

4 ふ化リズム

(1) 材料と方法

①供試虫

ヒメギスやコバネヒメギス、ヒメクサキリは、青森県弘前市・大鰐町、キリギリスは東京都町田市で成虫を採集し、その成虫から採卵し、低温処理の後に実験に使用した。ヘイケボタルは青森県鶴田町、マツモムシは弘前市で成虫を採集し、その成虫から採卵し、産卵後12時間以内のものをを用いた。タイワンエンマコオロギは鹿児島県屋久島町、カマドコオロギは三重県津市 (三重大学にて累代飼育の系統)、ウリハムシ *Atrachya* は弘前市で採集し、ミカンコミバエは小笠原諸島父島産のもので、それぞれ累代飼育した個体群から採卵し、産卵後24時間以内のものを実験に使用した。羽化リズムやさまざまな行動リズムについて実験したミカンコミバエやタマネギバエ (北海道札幌市)、フタホシコオロギ (沖縄県石垣市) *ノシメマダラメイガ* *Plodia interpunctella* (弘前市) は、累代飼育した世代を用い、アメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* (秋田市) とヨトウガ (弘前市・黒石市) は、野外から採集した卵塊からふ化した世代及び次世代を用いた。これらの昆虫についての詳細は、それぞれの論文を参照されたい。

②供試虫の飼育方法・採卵方法

野外から採集したキリギリス科及びコオロギ類は、餌として昆虫飼料 (オリエンタル酵母 K.K.)

とニンジンの切片を与えた。水分は、水で満たしたプラスチックチューブを脱脂綿で栓をした給水管で与えた。キリギリス科の昆虫は、シャーレ上の湿らせた脱脂綿又は禾本科植物を束ねて筒状にしたものに産卵させ、コオロギ類は、湿らせた産卵用の砂又は給水管の脱脂綿に産卵させた。野外で採集したマツモムシの成虫には、餌としてショウジョウバエやタマネギバエなどの新鮮な個体を与え、割り箸を水面に浮かべて採卵した。ウリハムシモドキは、幼虫・成虫ともにクローバの生葉で飼育し、湿らせた砂に産卵させた。ヘイケボタルの成虫は、水分以外は摂らないため、水分を霧吹きで散布し、湿らせたろ紙の上に産卵させた。実験に用いたキリギリス科の昆虫は、全て年1化で（キリギリスは一部2年卵）、卵で休眠するため、約8週間25℃に保った後、7.5℃に18週間以上低温処理をし、その後実験に使用した。ウリハムシモドキは、水銀処理による強制的休眠打破処理（Kurihara and Ando, 1969）を行った後、実験に使用した。ミカンコミバエの幼虫の飼育は人工飼料で行い、成虫には粉末酵母と砂糖水を与えた。飼育ケージ内にレモンの切片を入れたプラスチックの筒を設置し、その筒に産卵管とほぼ同じ太さの穴を開け、そこに卵を産ませた。コオロギ類やヘイケボタル、マツモムシ、ミカンコミバエは、不休眠卵のため、産卵後12時間又は24時間以内のものを実験に使用した。卵は、シャーレ内の湿らせたろ紙上に並べ、それぞれの条件でふ化を観察した。

さまざまな行動観察に用いた昆虫の飼育において、タマネギバエの幼虫は、タマネギ及び人工飼料（一時期）、成虫には粉末酵母と砂糖水を与えた。湿らせた砂にタマネギの切片を置き、産卵させた。ヨトウガの幼虫の飼育は、ギシギシヤイトリの生葉や人工飼料で行い、成虫には砂糖水を脱脂綿にしみこませて与え、ざらついた紙の表面に産卵させた。アメリカシロヒトリの幼虫は、サクラの生葉で飼育し、きめの粗い紙の表面に産卵させた。ノシメマダラメイガの幼虫は、米糠で飼育した。なおアメリカシロヒトリやノシメマダラメイガの成虫は、摂食しない。

③実験環境

温度の調節は、主に恒温器で行ったが、一部の実験では恒温室を使用した。光源は、10ワットの蛍光灯を用い、照度は約400luxであった。照度実験における照度の調節は、ろ紙を重ねることによって行った。卵は、湿らせたろ紙上に保ったため、湿度はほぼ100%であった。光周期やいろいろな光条件の実験は、暗箱と透明な箱との出し入れによって設定し、温度周期やいろいろな温度信号の実験は、温度

の異なる恒温器・恒温室間の移動によって設定した。それらの移動は、人力（人間タイマー）によって正確に実施された。温度の移動において、新しい温度レベルに安定するまでの時間は、10秒以内であった。

④ふ化数の計測方法

ふ化数の計測は、肉眼で行った。ほとんどの場合2時間ごとで、1処理の観察時間は、3～5秒であった。暗期中のふ化数の計測は、光源を赤色フィルター（Kenko Optical Filter SR 64）と赤色セロファンで被い、さらに数枚のろ紙で被うことにより照度を1 lux以下にした懐中電灯を使用した。暗期中に10秒の赤色光パルスを2時間ごとに挿入したところ、L-on後2時間以内にふ化が集中した（図4-A）。暗期中に光パルスを挿入しなかった場合も（暗期中のふ化数調査はしない）、L-on後2時間以内にふ化が集中している（図4-B）。L-onの前にふ化する個体が見られたが、ふ化直後の状態を呈していたことから、L-on前2時間以内のふ化であることは明らかであった。このことから、暗期中におけるふ化数計測に使用した赤色光は、ふ化時刻の決定に影響しないと考えられたため、この赤色フィルター付きの懐中電灯を用いた。いろいろな行動の観察においても、この赤色フィルター付きの懐中電灯を用いた。観察時間は実験によって異なるが、10秒より

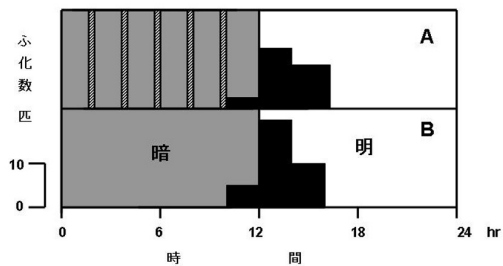


図4 ヒメギスのふ化時刻に対する暗期中における2時間毎の10秒間の赤色光パルスの影響(15℃) A: 暗期中の赤色光パルス B: 12L:12D

短い時間であった。

(2) 自然条件下でのふ化時刻

温度と日長の両方が自然とほぼ同様の条件下において、ヒメギスは夜明け前後にふ化し、その時間帯を過ぎると、翌日までほとんどふ化せず、約24時間後の夜明け前後に再び集中してふ化した（図5-A）（Arai, 1977a）。また温度変化は自然条件とし、光条件をDDにすると、ふ化のピークは夜明けより約4時間程度遅くなった（図5-B）。このことは、明暗と温度の両方の周期に同調してふ化するとともに、温度周期のみにも同調してふ化することを示している。また明暗と温度の両方の周期条件下と、

DDで温度周期のみの条件におけるふ化時刻やふ化の集中程度が異なっており、前者におけるふ化時刻は、後者より早まり、ふ化の集中程度は、前者のほうが後者より高かった。このことは、ふ化時刻決定における明暗周期と温度周期に対する反応性の相違によると考えられる。

ヒメギスの雌は、産卵管を土中や草の根元に差し込み、卵塊ではなく、1卵ずつ産卵管をその都度差し込んで産下する。ふ化する際の振動や幼虫の他の卵との接触や視覚などがふ化時刻の決定に影響する可能性も考えられるため、DDの下で1卵ごとに分離して容器に保持したところ、50卵を1シャーレに保持した場合と同様の時間帯にふ化したことから、他個体の接触や振動、視覚などは、ふ化時刻の決定

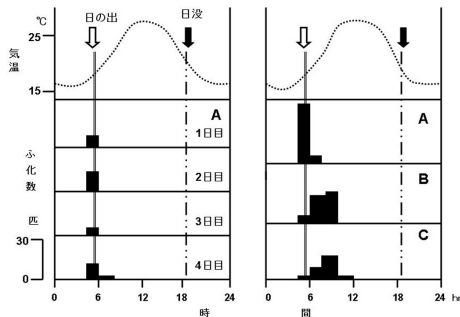


図5 自然条件下でのヒメギスのふ化時刻 A: 日長・気温ともに自然条件 B・C: 全暗黒・気温自然条件 A・B: 集合 C: 個別

に影響しないと考えられた (図5-C)。

ヒメギスと近縁のキリギリスのふ化も夜明け前後に集中する (Arai, 1979c)。沖縄島のクチキコオロギ *Duolandrevus ivani* (大城, 1989) や石垣島のヤエヤマクチキコオロギ *D. guntheri* (新井, 未発表) も夜明け前後にふ化する。沖縄島のチビクロコオロギ *Melanogryllus bilineatus* は、午後10時～翌日午前4時の夜中にほとんどがふ化した (大城, 1985)。カマドコオロギは、夜明け前にふ化のピークが見られ、午前0時～10時に全体の67%がふ化するが、他の時間帯にもふ化した (大城, 1987)。ウリハムシモドキは、午前8～10時にふ化のピークが観察され (新井, 1987)、ハイケボタルは夜間にふ化し、昼間にはふ化しない (新井・松下, 2005)。マツモムシは、午前・午後の明期中の全般にふ化しており、夜間にはほとんどふ化しない (新井ら, 1994)。ミカンコミバエのふ化時刻については、成虫の行動から見てみたい。雌雄の成虫は、日中に活動し、日没頃に短い時間であるがフェロモンを放出し、翅を活発に動かした後に交尾行動が見られ、交尾終了後、葉の上で静止した状態でほとんど動かなかった。産卵のピークは昼過ぎであったが、成虫を飼育ケースに入れた実験条件下では、日没後にも産卵した (新井, 1975)。これは実験に用いたケースが狭く、ケース内の個体数が多いことにより、他個

体との接触が増加したことや、採卵容器の中のレモン切片からの匂いに対する反応により、成虫の活動性が影響を受け、産卵行動が誘発されたことが原因と考えられる。自然条件の昼間のいろいろな時間帯に採卵し、そのまま自然条件に保ったところ、産卵からふ化までの時間は、産卵時刻にかかわらずほぼ一定であった (図6)。このことから、ふ化は、環境周期に同調するのではなく、単に産卵からふ化までの時間が一定であることを示しており、ふ化に至る胚子の発育過程は、環境周期ではなく温度に依存

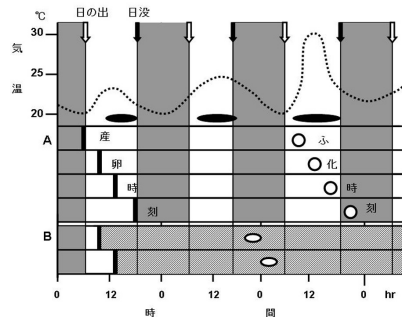


図6 ミカンコミバエの産卵とふ化の時刻 (●: 自然条件下での産卵時刻 A: 自然条件下での産卵とふ化 B: 25℃DDでのふ化)

していると考えられる。

(3) L-on・T-rise単一信号によるふ化行動の解発

ヒメギスやコバネヒメギスのふ化行動は、暗→明の単一信号すなわちLight-on (L-on) や低温→高温の単一信号、Temperature-rise (T-rise) によって直接解発される (Arai, 1979ab, 投稿中)。ヒメギスの卵が、DDからLLや低温から高温に移す、すなわちL-on単一信号やT-rise単一信号に曝されると、それらの信号の後2時間以内にふ化が集中した (図7-A・B・C)。このことから、ふ化行動は、それら

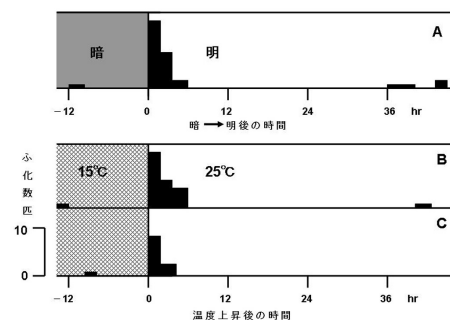


図7 ヒメギスのふ化行動の解発に対する単一信号の影響 A: 15℃, 暗→明 B・C: 15℃→25℃ B: 全暗黒 C: 全照明

の単一信号によって直接解発されることがわかる。コバネヒメギスでも同様に解発されるが、それらの信号後のふ化の集中程度はヒメギスより低かった (Arai, 投稿予定)。同じキリギリス科のキリギリスやヒメクサキリでは、それらの信号によってふ化行動は解発されなかった (Arai, 1979c, 1998b)。行動解発における刺激に対する反応性は、種によ

て異なっており、このような違いが種の特質に起因するのか、生息場所における生態的・適応的な相違によって得られた性質に起因するのか、胚子の発育上の生理的な相違に起因するのかは不明である。

ヒメギスは、15℃・20℃で、DDやLLの恒常条件下において不規則にふ化するが、ふ化可能な状態まで胚子が発育した後も恒常条件に保たれると、ふ化が一定期間抑制されると考えられる。このことは、十分な低温処理によって休眠覚醒した卵のDD及びLL、12L:12D(15℃又は20℃)でのふ化までの時間を見ると、12L:12Dで最も短く、DD、LLで長くなることから推察できる(Arai, 1977a)。休眠覚醒後に、15℃・DDの恒常条件に保つと、DD中では不規則にふ化するが、いろいろな時期にLLに移行すると、どの時期に移行してもL-on後2時間以内にふ化が集中する(Arai, 1977a)。このL-onでのふ化の集中程度は、低温処理の後に15℃に保った後、すなわち実験開始後の時間が長くなるほど高まる傾向が見られた(図8)。すなわち、実験開始からの時間が長いということは、ふ化を抑制された卵が溜まって多くなると考えられ、抑制期間が長いほどふ化が抑制された卵の数が多くなり、それらの信号によって解発されてふ化する数が多くなると考えられる。このような恒常条件におけるふ化の抑制や突然の環境変動に対する反応は、時計機構とは直接関連しないと考えられるが、種を維持するうえでの生態的・適応的な意味において重要であり、興味深

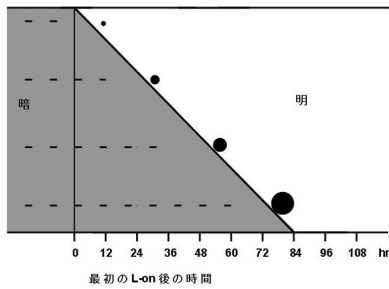


図8 ヒメギスの低温処理後の異なる時間における暗・明でのふ化の集中程度の推移の様式図(15℃) 黒丸印が大きいほどふ化数が多いことを示す(点線は不規則なふ化)

い現象であると考えられる。

(4) L-off・T-fall単一信号とふ化時刻の決定

ヒメギスの卵を15℃恒温でLLからDDに移すと、L-offから12~14時間にふ化が集中した(図9-A)。また高温から低温に移すと、DDではT-fall信号から12時間前後、LLでは6時間前後にふ化のピークが見られた(図9-B、C)。これらのことは、L-offやT-fallの単一信号によってヒメギスのふ化時刻が決定されることを示している。その後、ふ化リズムの持続は認められなかったが、どの処理においても、そのピーク後にふ化個体のほとんど出現しない

時間帯が24~36時間存在した。このことは、それらの信号によって始動する測時機構に内因性リズムが関与していることを示唆している。キリギリスでは、15℃でL-off単一信号が与えられると、L-offから10~12時間にふ化のピークが見られた(Arai, 1979c)。しかし、その時間帯に常にピークが出現するわけではなく、時として観察されない場合があった。DDにおいてT-fall単一信号が与えられると、それほど明確なピークではないが、T-fallから4~10時間にふ化個体が出現した。これらのことから、キリギリスのふ化時刻の決定において、L-offやT-fallの単一信号によって始動する測時系の存在が示唆された。与えられた信号に対する感受性は、ヒメギスとキリギリスとで異なったが、それが何に起因するかについては、今後の研究を待たねばならない。

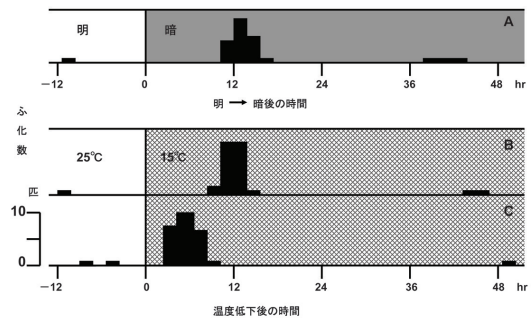


図9 ヒメギスのふ化時刻の決定に対する光と温度の単一信号の影響(15℃) B・C:温度低下の単一信号 B:全暗黒 C:全照明

ヒメギスの卵は、15℃においてLL中にいろいろな長さの暗パルスが与えられると、暗パルスが12時間以下の場合には、L-on後2時間以内にふ化が集中した(図10-A)。暗パルスの長さが12時間を越えると、L-offから12~14時間にふ化のピークが見られ、その後のL-onにも2時間以内にふ化が集中した。DD中に明パルスが与えられると、L-on後2時間以内にふ化が集中するが、これはL-onによって直接ふ化行動が解発された結果である(図10-B)。暗期に移行された後、明パルスの長さに関係なくL-off後12~14時間にふ化のピークが見られたことから、L-off信号によってふ化時刻が決定されることは、疑

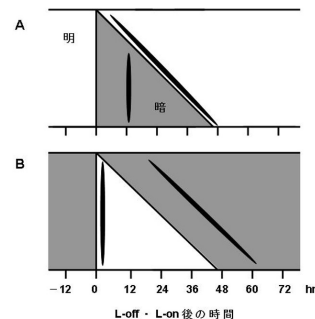
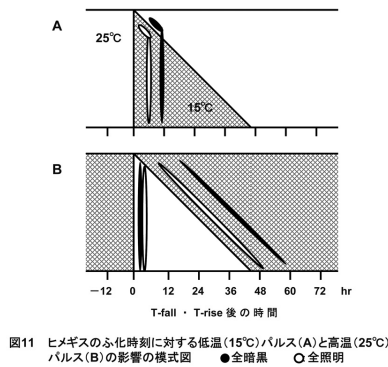


図10 ヒメギスのふ化に対する暗パルス(A)と明パルス(B)の影響の様式図(15℃)

う余地がない。DD、LLにおいていろいろな長さの低温パルスが与えられると、DDではT-fallから10～12時間、LLでは6時間前後にふ化のピークが見られた(図11-A)。低温パルスが12時間より短い場合、DDでは温度上昇後2時間以内にふ化が集中したが、1～2時間の低温パルスではT-rise後にふ化は見られなかった。高温パルスが与えられると、T-riseによってふ化行動が直接解発され、低温への移行後、DDではT-fallから12時間前後、LLでは6時間前後にふ化のピークが見られており、T-fall信号によって始動する測時系の存在は明らかである(図11-B)。これらのことから、L-offやT-fallの単一信号によって始動する測時系が存在し、それらの信号によって始動する測時系において、測時系のどの位相にL-onやT-rise信号が与えられるかによって、信号に対する反応性が異なることから、経時的に測時系の信号に対する反応性が変化することを示



している。

次に光や温度の1回又は2回のパルスの結果から、ヒメギスのふ化時刻の決定に参与する信号について検討した。LLからDDへの移動では、L-off後10～14時間にふ化のピークが見られ(図12-A)、1回の12時間の明パルスを与えると、L-on後の2時間以内にふ化が集中し、L-offから12～14時間にもふ化のピークが見られた(図12-B)。LLからDDへの移行によるL-off後10～14時間のふ化のピークの集中度と、ほぼ同じであった(図12-B)。2回の明パルスを与えると、2回目のL-on後2時間以内のふ化

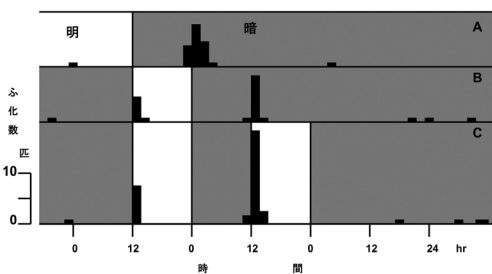


図12 ヒメギスのふ化時刻に対する光の単一信号とパルスの影響(15°C)
A: 明 → 暗の単一信号 B: 1回の光パルス C: 2回の光パルス

数は非常に多くなった(図12-C)。2回の明パルス後にDDに保たれると、L-off後10～14時間近辺にふ化は見られず、1回の明パルスの結果と異なった。DDにおいて、高温相から低温相に移すと(T-fall単一信号)、T-fall後12時間近辺にふ化のピークが出現した(図13-A)。1回の12時間の高温パルスを与えると、T-rise後2時間以内にふ化が集中し、T-fall後12時間近辺にふ化のピークが見られた(図13-B)。このT-fall後のふ化のピークは、単一信号によるピーク(図13-A)とほぼ同程度の集中度であった。2回のパルスを与えた場合、2回目のT-rise後には非常に多くのふ化個体が集中した(図13-C)。1回のパルスでは、恒常条件への移行後にふ化のピークが見られたが、2回のパルスでは、恒常条件への移行後にふ化個体はほとんど出現しなかった(図13-C)。これらのことから、ふ化できる状態まで発育し、L-offやT-fall信号に同調して始動した測時系は、恒常条件が持続されることによってその完了後もふ化行動が抑制されることを示唆している。また恒常条件においてふ化が抑制された個体は、その後与えられるL-onやT-rise信号によって

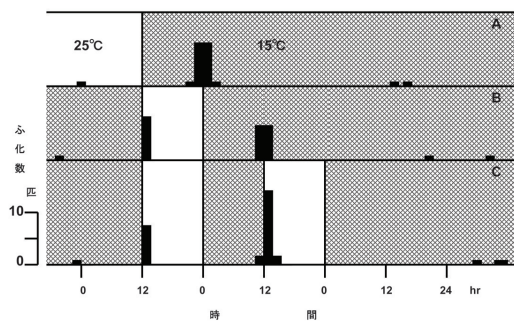


図13 ヒメギスのふ化時刻に対する温度の単一信号とパルスの影響(DD)
A: 温度低下の単一信号 B: 1回の高温パルス C: 2回の高温パルス

ふ化行動が解発されると考えられる。

ふ化の抑制と光や温度の信号によるふ化の集中度についてはすでに述べたが(図8)、暗パルス後のL-onでのふ化の集中度においても同様の傾向が示された。暗パルスが長くなるほどL-on後にふ化する個体が多くなる傾向が見られ、18時間より暗パルスが長くなると、L-off後12～14時間とL-on後の2箇

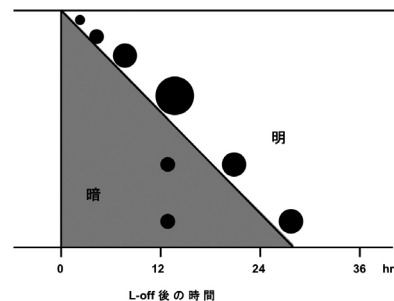


図14 ヒメギスの暗パルス後のふ化の集中度の推移の模式図(15°C)
黒丸が大きいほどふ化数が多い事を示す

所にふ化のピークが見られ、L-on後のふ化個体は、12時間の暗パルスにおけるL-onでのふ化数より少なくなった(図14)。すなわち12時間暗パルスのL-on後のふ化数は、18時間以上の暗パルスでの2箇所のふ化数の合計と同程度であった。このことは、L-offによって測時系が始動し、L-onが与えられることによってふ化が解発されるが、測時系の進行過程における光に対する反応性が経時的に変化することを示している。またL-offで始動する測時系によって12~14時間でふ化が誘導されるが、全ての個体が測時系の完了によってふ化するのではなく、ふ化が抑制される個体も存在し、ふ化が抑制されていた個体は、その後のL-on信号によってふ化行動が解発されると考えられる。このことは、L-off信号によって始動する測時系によってふ化する個体とふ化が抑制される個体とに分かれることにより、危険への回避が可能になると考えられる。

キリギリスにおいて、LLからDDへの移行ではL-off後12時間前後にふ化のピークが出現する場合があったが(常に出現するとは限らない)(図15-A)、12時間の明パルス後のDD中におけるふ化のピークは認められなかった(図15-B)。DDにおいて、T-fall単一信号によるふ化時刻の決定は不明瞭であったが(図15-C)、高温パルスが与えられた場合は、T-fall後8~10時間に明確なふ化のピークが出現した(図15-D)。これらの結果から、キリギリスでは、L-offやT-fallの単一信号によってふ化時刻が決定されることを示唆しているが、温度のパルス実験からは、T-fallとT-riseの両方の信号が関与

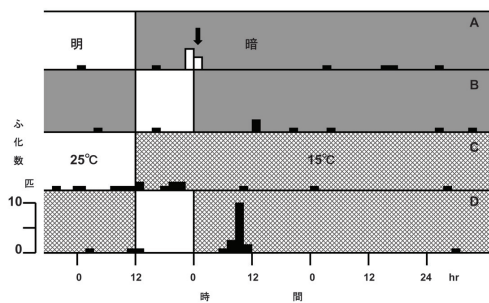


図15 キリギリスのふ化時刻に対する光・温度の単一信号とパルスの影響
A: 明-暗の単一信号 B: 1回の光パルス C: 温度低下単一信号 D: 1回の高温パルス
(↓でのふ化ピークは出現しない場合もある)

している可能性が強いと考えられる。

L-off単一信号によるふ化時刻の決定については、ワタアカミムシで詳細に報告されており、産卵後約130時間以後に与えられると、ふ化リズムは約24時間の周期で持続することがわかっている(Minis and Pittendrigh, 1968)。単一信号による行動時刻の決定は、ウスグロシヨウジバエ(Pittendrigh, 1966)やミカンコミバエ(新井, 1976b)、タマネギバエ(Arai et al., 1991; 新井, 2010; Watari, 2005)の羽化でも報告されている。

(5) 明暗周期とふ化時刻

環境周期への単なる同調であるか、体内リズムの環境周期への同調であるかは、周期条件下ではほぼ同様の結果を示すことから、それらを見分けることは困難である。環境周期への単なる同調であれば、何らかの環境変化に伴う刺激に反応して行動が直接解発されることから、刺激が与えられた後でなければ行動は生じず、新たに信号が与えられなければ、その後の行動の斉一化は生じない。しかし、時計機構が関与している場合、来るべき環境変動を予測して準備が整えられることから、信号が与えられる前に行動や活動性が出現する機会が多い。

DDやLLの恒常条件下におけるヒメギスのふ化パターンは、不規則であったが(Arai, 1977a, 1979c, 1998bd,)、12L:12Dの光周期が与えられると、L-on前後にふ化が集中した(図16-A)。キリギリス(30~15°C)でも、12L:12Dにおいてヒメギスと同様にL-on前後にふ化が集中した(Arai, 1979c)。ヒメクサキリでは、25°C、12L:12DにおいてL-off後8~10時間にふ化のピークが見られるが(図16-B)、30°C、25°C、20°Cのそれぞれの温度での12L:12Dのふ化時刻を比較すると、温度が低くなるほどL-offからふ化のピークまでの時間が長くなる傾向が見られた(Arai, 1998b)。台湾エンマコオロギにおいて、25°C、12L:12DでL-on前後にふ化が集中し(図16-C)、カマドコオロギでは、30°CでL-on前後でふ化が多くなる傾向がみられた(図16-D)(新井, 1998d)。このように、明暗周期の下で、L-onの前にもふ化が見られることから、L-onに対して直接反応してふ化したのではなく、何らかの測時機構が関与していることは明らかである。

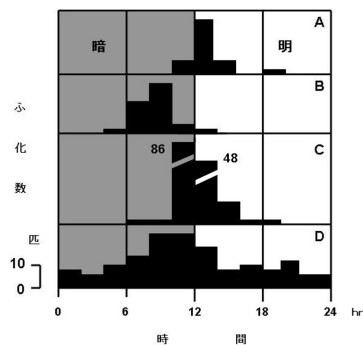


図16 12L:12Dにおけるふ化時刻 A: ヒメギス(20°C) B: ヒメクサキリ(25°C)
C: 台湾エンマコオロギ(25°C) D: カマドコオロギ(30°C)

いろいろな光周期におけるふ化ピークを、全ふ化数の2時間あたりのふ化率で見てもよい。ヒメギスでは、20°C、15°CともにL-on後2時間以内に大きなピークが見られ、明期の長さが4時間より短い場合、L-offから12~14時間にも少数ながらふ化個体が見られた(図17)。また明期が20時間より長いと、

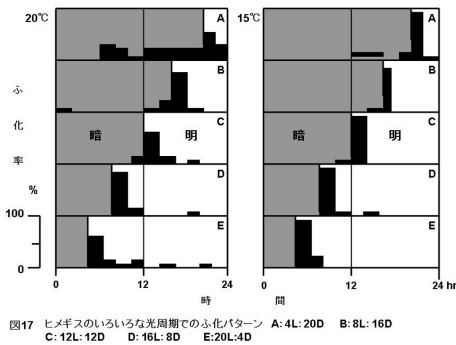


図17 ヒメギスの異なる光周期でのふ化パターン A:4L:20D B:8L:16D C:12L:12D D:16L:8D E:20L:4D

20°Cでは明期中のばらつきがやや大きくなった。コバネヒメギスでは、明期の長さに関わらずL-on後2時間以内にふ化が集中しており、ヒメギスとよく似たふ化パターンを示した (Arai, 投稿中)。ヒメクサキリでは、どの光周期でもふ化の集中は1箇所に見られ、明期の長さが16時間より長い場合には、L-on前後又はL-on後2時間以内にふ化のピークが出現し、明期が12時間より短い光周期では暗期中にふ化が集中し、明期が長くなるに従ってL-offからふ化のピークまでの時間が短くなる傾向が見られた (図

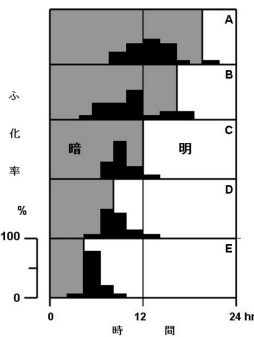


図18 ヒメクサキリの異なる光周期でのふ化パターン (25°C) A~Eの説明は図17参照

18)。明期と暗期のそれぞれの長さに応じてL-offからふ化までの時間が規則的に変化する傾向が見られることから、ヒメクサキリのふ化時刻の決定には、L-offとL-onの両方の信号が関与していることを示している (Arai, 1998b)。タイワンエンマコオロギでは、明期が16時間以下の処理において、明期が長くなるほどL-offからふ化のピークまでの時間が短く

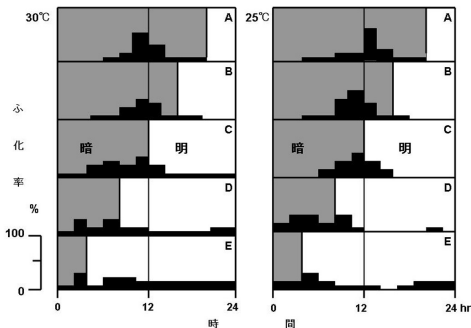


図19 タイワンエンマコオロギの異なる光周期でのふ化パターン A~Eの説明は図17参照

なる傾向が見られた (図19)。明期が20時間では、L-on近辺にふ化が集中する傾向はあるが、ばらつきが大きくなり、22L:2Dでは明確なピークが認めにくくなった。しかしヒメクサキリの場合と同様、明期と暗期のそれぞれの長さに伴いL-offからふ化までの時間が変化する傾向が見られることから、L-onとL-offの両方の信号がふ化時刻の決定に関与していると考えられる。カマドコオロギでは、30°C、12L:12Dでは、L-on前後にふ化のピークが認められたが、25°Cでは、どの光周期でもばらつきが大きく、

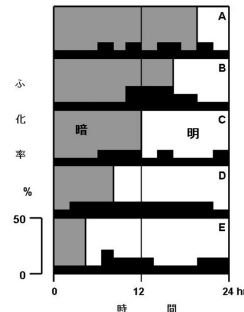


図20 カマドコオロギの異なる光周期でのふ化パターン (25°C) A~Eの説明は図17参照

明確なピークは認められなかった (図20)。

(6) 温度周期とふ化時刻

ヒメギスのふ化時刻は、温度周期によっても決まる (Arai, 1977a, 1979b)。高温相と低温相をそれぞれ12時間とし、それぞれの温度レベルをさまざまに変化させた温度周期の下に卵を保ったところ、高温相 (20°C~30°C) と低温相 (25°C~7.5°C) の温度レベルや温度差に関わらず、DDではT-fall後約12時間近辺にふ化のピークが見られ、LLでは約6時間近辺であった。高温相 (25°C) と低温相 (15°C) に保つ時間をそれぞれに変えた場合、DDではどの処理でもT-rise後2時間にふ化のピークが見られ、低温相が12時間より長くなると、T-fall後12時間近辺にもふ化が集中し、2箇所にもふ化のピークが見られた (図21)。LLでは高温相と低温相のそれぞれに保つ時間によって異なり、低温相の時間が短くなるほどT-fallからふ化までの時間が短くなった。

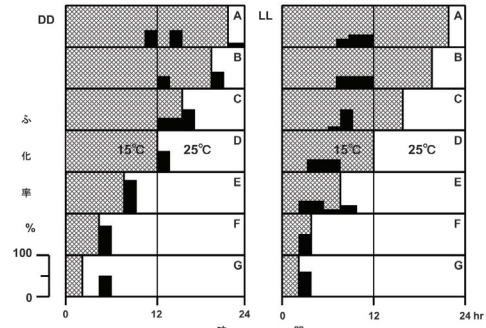


図21 ヒメギスの温度周期 (25°C:15°C) 下におけるふ化パターン A:高温相2時間 B:4時間 C:8時間 D:12時間 E:16時間 F:20時間 G:22時間

このことは、ヒメギスのふ化時刻の決定にT-riseとT-fallの両方の信号が関与していることを示しており、それらの信号によって始動した測時系の進行速度又は進行過程が、光の影響を受けることを示している。

タイワンエンマコオロギでは、高温相と低温相の温度レベルによってふ化パターンが異なった(新井, 1998d)。DDで、高温相と低温相にそれぞれ12時間保った場合、30℃:25℃の温度周期ではT-fall後2~6時間にふ化が集中し(図22-A)、30℃:20℃ではT-rise前後(図22-B)、25℃:20℃ではT-fall後8~10時間にふ化のピークが見られた(図22-C)。高温相と低温相の温度差が5℃の場合より10℃のほうがT-riseに近い時刻にふ化が集中し、温度差が5℃では、低温相の温度が低いほうがT-fallからふ化までの時間が長くなった。高温相が同じ温度レベルの場合、低温相の温度が低いほうがT-fallからふ化までの時間が長くなり、低温相が同じ温度レベルでは、高温相の温度が高いほうがT-fallからふ化のピークまでの時間が長くなった。カマドコオロギでは、30℃:25℃ではふ化の集中は見られず、どの時間帯でもほぼ均等にふ化し(図22-D)、30℃:20℃ではT-rise後2時間にふ化が集中し(図22-E)、25℃:20℃ではT-rise近辺のふ化がやや多くなる傾向が見られた(図22-F)。カマドコオロギのふ化時刻は、光周期の影響をほとんど受けなかったが(図20)、温度周期では温度上昇近辺に集中する傾向が見られた。カマドコオロギのふ化時刻に対する環境周期の影響は、タイワンエンマコオロギにくらべて明確さを欠いている。タイワンエンマコオロギは野外の草地に生息しているが、カマドコオロギは屋内比較的湿度の高い閉鎖的な場所に生息しており、集合性がある。2種の生息環境や生態の相違によってふ化時刻に対する環境周期の影響に差が生じ、ふ化時刻決定の明確さにも差が出て

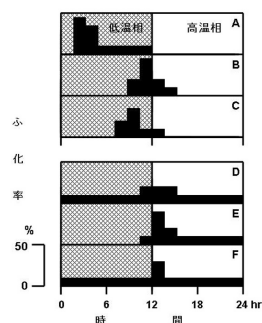


図22 温度周期下(高温相:低温相、各12時間)でのタイワンエンマコオロギ(A~C)とカマドコオロギ(D~F)のふ化時刻
A・D: 25℃:30℃ B・E: 20℃:30℃ C・F: 20℃:25℃

いるのかもしれない。

温度周期によって決定されるふ化時刻が、光の有無に影響される例は、ヒメギスのほか、キリギリスやコバネヒメギスでも知られている。ヒメクサキリ

では、DD・LLともにT-fallから6~10時間にふ化のピークが見られ、光の有無による違いは見られなかった(Arai, 1998b)。その他、ショウジョウバエの羽化時刻も光の有無の影響を受けており、漸次的に変動する温度周期のもとでは、LLよりDDのほうが早く羽化のピークが出現し、DDにおける羽化の集中度はLLより高かった(Bruce, 1960)。これらのことは、温度信号によって始動する測時系の進行速度そのものが光の影響を受けるのか、それとも温度信号で始動する測時系における光の感受性が、その進行過程において変化するとも考えることができる。

(7) 照度変化とふ化時刻

地球環境における日周期的変動には、明暗や温度、湿度の周期などがある。その中でも明暗周期は最も安定的な日変動を示しており、昆虫にとっての明期の認識は、1 lux以上であることが知られている。夜は、照度0 luxであるが、晴れた日の日中は拾数万luxに達し、曇りで3~40,000 lux、日没1時間前でも1,000 lux程度で、日の出から日中、日中から日没へ移行するさいの照度の格差は非常に大きい。照度の変化が行動や行動時刻に影響することは、いくつかの種で知られており(Engelmann, 1966; Chandrashekar and Loher, 1969; Sower *et al.*, 1970)、薄暮期における行動や活動についての報告もある(Jones *et al.*, 1967; Tychsen and Fletcher, 1971; Hidaka, 1972, 1977; 新井・馬淵, 1979)。昆虫は一定以上の照度を読み取っているが、薄明期と薄暮期で有効な照度が異なることがアメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* で報告されている(Takeda and Masaki, 1979)。また夜行性の生物であるか昼行性であるかによって、行動リズムの周期長が照度の影響を受けることも報告されている(Saunders, 1977)。

ヒメギスでも、ふ化時刻の決定に対する照度変化の影響が知られており、高照度相と低照度相の変化が、明暗周期と同じようにふ化時刻の決定に有効に作用することがわかっている。高照度相を400 luxと

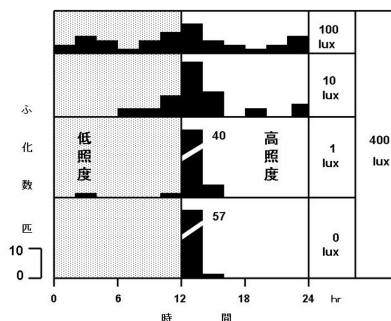


図23 照度周期下(高照度:低照度、各12時間)でのヒメギスのふ化時刻(15℃)

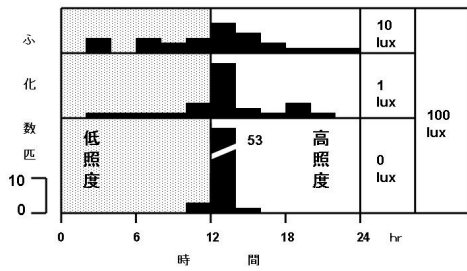


図24 照度周期下(高照度:低照度、各12時間)でのヒメギスのふ化時刻(15℃)

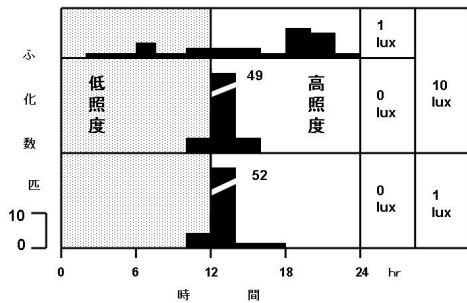


図25 照度周期下(高照度:低照度、各12時間)でのヒメギスのふ化時刻(15℃)

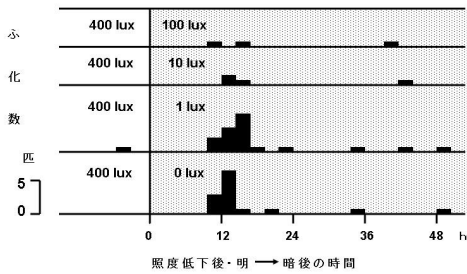


図26 照度低下単一信号のヒメギスのふ化時刻に対する影響(15℃)

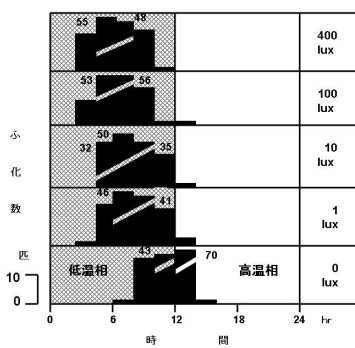


図28 温度周期(25℃:15℃、各12時間)におけるヒメギスのふ化時刻に対するいろいろな照度の影響

し、低照度相の照度をさまざまに変化させ、それぞれ12時間とした周期を与えたところ、低照度相の照度が100luxでは明確なふ化のピークが認められなかったが、10luxでは照度が上昇する前後にふ化が集中し、1 luxでは照度上昇後2時間以内にふ化のピークが見られた(図23)。高照度相を100 lux

とすると、低照度相の照度が10 luxでは照度上昇近辺にふ化する個体がやや多いものの明確なピークは見られず、1 luxでは、照度上昇後2時間以内にふ化が集中した(図24)。しかし高照度相が10luxで、低照度相が1 luxの場合には、ふ化の集中は認められなかった(図25)。低照度相が0 luxでは、高照度相の照度が例え1 luxであっても、照度上昇後2時間以内にふ化が集中した。高照度相と低照度相の照度差が小さい場合、明暗周期ほど明確には集中してふ化しなかったが、低照度が0 luxの場合及び照度差が大きい場合、例えば400lux:1 lux、400lux:10lux、100lux:1 luxの照度周期条件下では、照度上昇後のふ化の集中程度がほぼ同様であったことから、照度の差が大きい場合は明暗周期と同様の効果があると考えられる。DD中に12時間のいろいろな照度のパルスを与えると、明期の照度が異なっても、L-on後2時間以内にふ化が集中し、DDへの移行後12~14時間にふ化が集中した(Arai, 1997a)。照度低下の単一信号の場合、照度の差が大きい場合には、照度低下から12~14時間にふ化のピークが見られた(図26、27)。このことから、照度低下の単一信号は、L-off単一信号と同様の効果を持ち、ふ化時刻を決定することがわかった。

次に、さまざまな照度のもとで温度周期(25℃:20℃、各12時間)を与えたところ、400luxでは、T-fall後6時間近辺にふ化のピークが見られたが、照度が低くなるに従ってT-fallからふ化のピークま

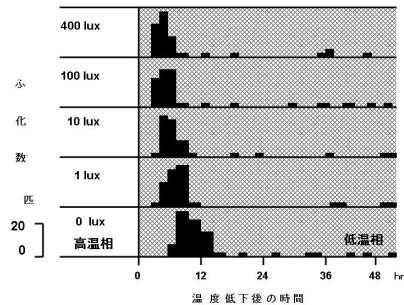


図29 温度低下単一信号(25℃→15℃)におけるヒメギスのふ化時刻に対するいろいろな照度の影響

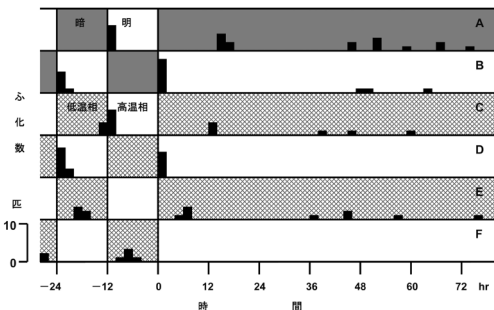


図30 ヒメギスのふ化リズムの特性性 A-LD→DD B-LD→LL C-E:温度周期→低温 D-F:温度周期→高温 C-D-DD E-F-LL

での時間が長くなり、0 luxではT-fall後10~14時間のT-rise前後にふ化が集中した(図28)。いろいろな照度の下でT-fall単一信号を与えると、400luxではT-fall後6時間前後、0luxではT-fall後10~14時間にふ化のピークが見られ、照度が低くなるに従いT-fallからふ化のピークまでの時間が長くなった(図29)。照度低下によって決められたふ化時刻は、照度低下後の照度の影響を受けなかったが、温度周期や温度低下単一信号の下では、ふ化ピークの時間が照度の影響を受けた。光の有無によってふ化のピークが異なることと考え合わせると、温度信号によって始動する測時系の進行速度そのものが照度の影響を受けたと考えるのが妥当と考えられるが、光に対する感受性が明るさの程度(照度)によって変化することも否定できない。

(8) ふ化リズムの持続性

地球上の多くの生物が示すさまざまな現象、例えば行動や活動性、生理システムなどが、内因性の自律振動リズムに支配されていることは、すでに多くの報告がなされている。それでは内因性のリズムは、生得的なものなのか、それとも環境周期に遭遇して初めて発現するものであろうか。産卵直後から恒常条件で飼育されたフタホシコオロギの活動性は、約24時間の周期で持続されており、生まれながらのものであることが示されている(富岡ら、2003)。脊椎動物では、誕生後にリズム性を生じる場合が多いとされているが、やはり生まれながらのものであることが知られている(本間ら、1989)。昆虫では、ショウジョウバエの幼虫や蛹のどの時期であっても、光や温度の信号が1回~数回与えられることで、羽化リズムが持続する(Pittendrigh, 1954)。ワタアカミムシの卵は、DDやLLでは不規則にふ化するが、産卵後約132時間以降にLLからDDに移されると、ふ化リズムが見られるようになる(Minis and Pittendrigh, 1968)。このことは、132時間以前は、ふ化リズムに関わる振動体が未分化であるか、光の信号との連携がなかったか、それともふ化に関わる時計機構がなかったかのいずれかであると考えられており、132時間前には未分化であったというのが妥当であると考えられている(Saunders, 1977)。

周期条件から恒常条件に移行した場合、多くの現象で見られるサーカディアンリズムは、地球上に生息するほとんどの生物で観察される普遍的な現象として認識されている。キリギリス科のヒメクサキリやフタホシコオロギ(Tomioka *et al.*, 1991)では、約24時間の周期でふ化リズムが持続しており、サーカディアンリズムの関与は明らかである。ヒメギスのふ化リズムでは、明暗周期や温度周期の後に恒常

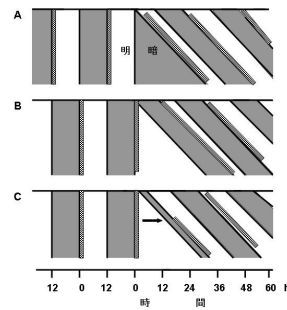


図31 ヒメギスのふ化時刻に対する光周期の位相変異の影響の模式図
A: 暗期の延長 B: 明期の延長 C: 明期の延長後の2時間の暗期
矢印の説明は文中参照

条件に移されると、ふ化リズムの持続は、1回のみで、その後は不規則にふ化した(図30)。ヒメギスのふ化が、単に環境周期に同調して生じるのではなく、何らかの測時機構の関与が明らかであることはすでに述べた。しかしふ化リズムの持続が認められないという結果からは、内因性の自律振動リズムが関与していないという結論が導きだされることになる。しかし1回のふ化のピークの後、不規則にふ化してくるまでの間に、ふ化がほとんど見られない時間帯が存在することがわかった。このことは、ヒメギスのふ化時刻の決定にたいして、何らかの内因性のリズムが関与していることを示唆しており、このような現象は、キリギリスやコバネヒメギスのふ化でも観察されている。

(9) 光周期と温度周期の位相変異とふ化時刻

内因性の自律振動リズムに支配された行動リズムは、途中で環境周期の位相が変化すると、新しい環境に同調するまでに数日を要することは多くの種で知られており、ショウジョウバエの羽化リズムで詳細に調べられている(Pittendrigh, 1965, 1966, 1967; Pittendrigh and Minis, 1964)。

ヒメギスにおいて、ふ化リズムの持続性は認められなかったが、内因性リズムの関与を示唆する結果が得られていることから、光や温度の周期を変化させ、ふ化時刻がどのように変わるかを調べ、ふ化時刻決定に関わる内因性のリズムの関与について検討した。15℃、12L:12Dでは、L-on後2時間以内に

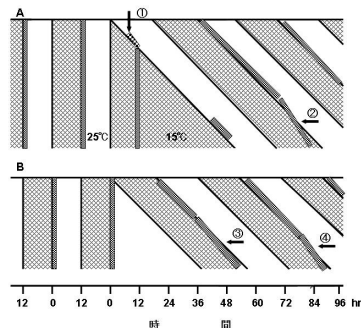


図32 ヒメギスのふ化時刻に対する温度周期の位相変異の影響の模式図(DD)
A: 低温相(15℃)の延長 B: 高温相(25℃)の延長 ①~④の説明は文中参照

多くのふ化個体が集中するが、12時間の明期の後に2～60時間の暗期を挿入して位相を変化させたところ、2時間の暗期ではふ化してこなかったが、それより暗期が長くなると、L-on後にふ化が集中し、すぐに新しい周期に同調してふ化した(図31-A)。12L:12Dの12時間の暗期の後に2～48時間の明期を挿入し、12時間の暗期が与えられると、どの場合でもすぐに新しい周期に同調してふ化した(図31-B)。しかし、明期の延長が24時間以上の場合には、その後の2時間の暗期後のL-onにふ化が見られたが、明期の延長が24時間より短い場合は、2時間の暗期後のL-onにふ化してこなかった(図31-C、矢印)。このことから、ふ化時刻がL-off信号によってのみ決定されるのではなく、明期の持続時間も関与しており、L-on信号がふ化時刻の決定に関与している可能性を強く示唆している。

温度周期(25℃:15℃、各12時間)中において、高温相又は低温相を延長して温度周期を変化させた場合であるが、DDとLLで同様の結果が得られたため、DDの場合でみてみよう。T-rise前後にふ化が集中し、12時間の高温のあとに4～48時間の低温相の延長による位相変化をさせると、低温相4時間の延長では、T-rise後にふ化は見られず、8時間以上でT-rise後2時間以内にふ化が集中した(図32-A、矢印(日))。低温相の延長が18時間以上になると、T-fall後10～14時間にふ化のピークが見られたが、その後のT-rise後にはふ化はほとんど見られなかった。再び温度周期(高温相:低温相、各12時間)に戻された場合、低温相の延長が30～40時間の処理において、T-fall後10～14時間(T-rise近辺)にふ化が集中したが、それ以上に延長した場合、T-fallから6～10時間にふ化のピークが見られ、T-fallからふ化のピークまでの時間がやや短くなった(図32-A、矢印(月))。次に12時間の低温相後に高温相を4～36時間延長し、再び温度周期に戻すと、16時間以下の高温相の延長では、低温相への移行後10～14時間のT-rise前後にふ化が集中したが、それ以上高温相が長くなると、低温相開始後8～10時間近辺にふ化が見られるようになった(図32-B、矢印

②)。次の周期でのふ化は、高温相延長24時間までは、T-rise近辺にふ化が集中したが、高温相の延長が24時間以上の場合、T-riseより早い時間帯にふ化する傾向が見られた(図32-B、矢印(水))。光周期の位相変異では、新しい周期に速やかに同調したが、温度周期の位相変異では、延長する高温相や低温相の長さが短い場合にはすぐに新しい周期に同調したが、長い場合にはすぐに新しい周期に完全に同調できず、ややふ化が早まる傾向が見られた。シヨウジョウバエの羽化などで示される位相反応曲線は描けないもの(Pittendrigh, 1967)、ヒメギスのふ化時刻の決定においても内因性の自律振動リズムが関与していることを示唆していると考えられる。

(10) 光と温度の非24時間周期とふ化時刻

内因性の自律振動リズムを含む測時機構の解析を進める上で、非24時間の環境周期における測時系の反応の分析は、有効な手段となる。数は多くないが、休眠を含む発育現象や幼虫発育、翅型の発現、行動などで報告されており(Pittendrigh, 1958, 1960; Messenger, 1964; Less, 1965; Adkisson, 1966; Peterson and Hammer, 1968; Pittendrigh and Minis, 1971; Saunders, 1972, 1973; Sasaki, 1977; Masaki, 1984; Masaki *et al.*, 1992)、昆虫以外でも報告されている(Aschoff, 1960; Bruce, 1960; Evans, 1966)。

ヒメギスの卵を、明期と暗期の長さを1:1とした非24時間光周期の下に保つと、どの場合でもL-on

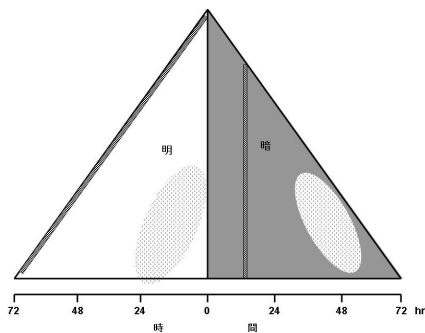


図33 ヒメギスのふ化時刻に対する非24時間光周期の影響の模式図(15℃) 記号の説明は本文参照

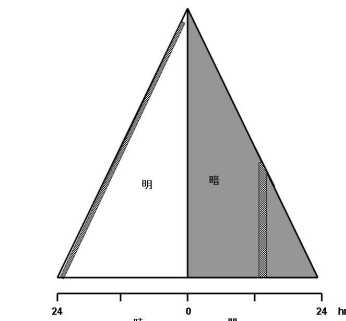


図34 ヒメギスのふ化時刻に対する非24時間光周期の影響の模式図(15℃) 記号の説明は本文参照

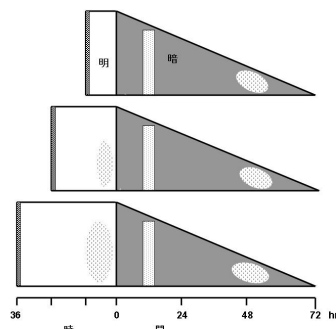


図35 ヒメギスのふ化時刻に対する非24時間光周期の影響の模式図(15℃) 記号の説明は本文参照

後2時間以内にふ化が集中した(図中黒点棒)(図33, 34)(Arai, 1998a)。LDの合計時間(T_p)が24時間以下(2L:2D~10L:10D)であっても、L-on後2時間以内にふ化が集中した。 T_p が28時間以上(14L:14D~72L:72D)になると、L-off後12~14時間にもふ化のピークが出現した。L-off後のピークは、15℃ではかなり明確に示されたが、20℃では必ずしも明確なピークは認められなかった。 T_p が60時間(30L:30D)以上の処理では、明期及び暗期の後半にばらついてふ化する個体が出現した。次に明期の長さを固定し、暗期の長さを変えた場合、L-on後2時間以内にふ化が集中し、暗期が12時間以上になると、L-off後12~14時間にもふ化のピークが見られた(図35, 36)。明期を12時間とし、暗期を1~24時間の場合、L-on後2時間以内にふ化が集中し、暗期が14時間以上になると、L-off後12~14時間にもふ化個体が出現した(図37)。十分

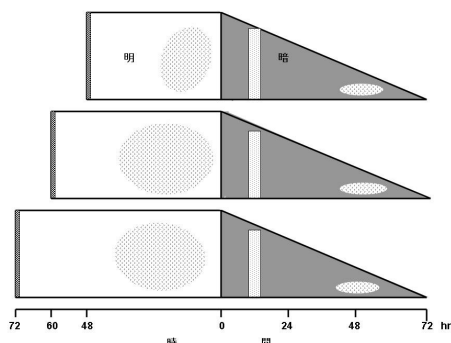


図36 ヒメギスのふ化時刻に対する非24時間光周期の影響の模式図(15℃) 記号の説明は本文参照

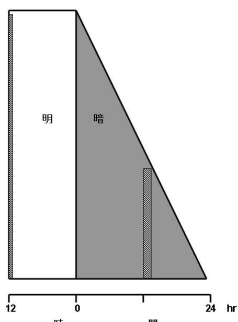


図37 ヒメギスのふ化時刻に対する非24時間光周期の影響の模式図(15℃) 記号の説明は本文参照

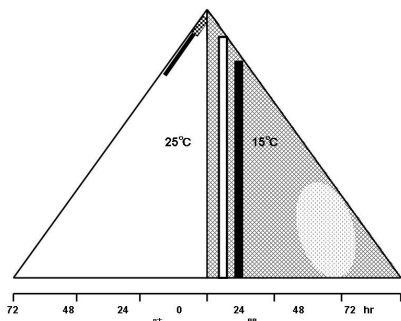


図38 ヒメギスのふ化時刻に対する非24時間温度周期(25℃:15℃)の影響の模式図 記号の説明は本文参照

な暗期に続くL-on後のふ化は、L-on後数分~数十分以内に集中する(新井、未発表)。しかし12L:1Dでは、L-onからふ化までの時間が長くなる傾向が見られ、暗期後のL-onにおけるふ化の集中には、1時間の暗期ではやや不十分であることを示しており、L-onとL-offの両方の信号がふ化時刻の決定に関与しており、それらの信号によって始動する測時系における光信号に対する反応性が、時間とともに変化することを示唆している。

次に非24時間温度周期であるが、高温相(W)と低温相(C)に保つ時間を1:1とした場合、DDにおいて高温相と低温相の合計時間(T_t)が20時間(10W:10C)以下でT-rise後2時間にふ化が集中し(黒棒)、12W:12C($T_t=24$)ではT-rise前後、28時間(14W:14C)~36時間(18W:18C)

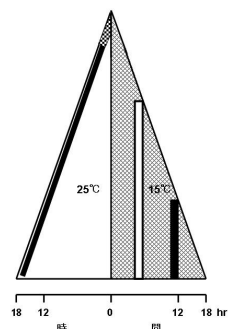


図39 ヒメギスのふ化時刻に対する非24時間温度周期(25℃:15℃)の影響の模式図 記号の説明は本文参照

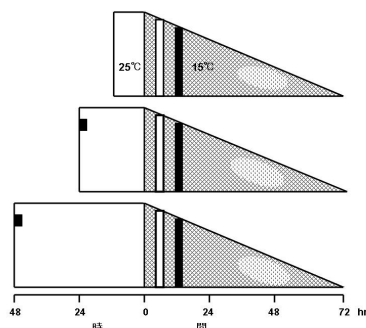


図40 ヒメギスのふ化時刻に対する非24時間温度周期(25℃:15℃)の影響の模式図 記号の説明は本文参照

では、T-rise後2時間以内及びT-fall後10~14時間にもふ化が集中した(図38, 39)。それ以上では、T-fall後10~14時間のみにもふ化のピークが見られた。LLにおいて、 $T_t=4$ (2W:2C)では高温相中と低温相中のふ化数がほぼ同程度であったが、4W:4C~6W:6CではT-rise前後にふ化が集中するようになり、 T_t が16時間(8W:8C)以上ではT-fall後6時間前後にもふ化のピークが見られた。DD, LLのどちらにおいても低温相が40時間を越えると(40W:40C)、少数であるが低温相中にふ化がばらついて見られた。高温相を12~72時間に固定し、低温相の長さを12~72時間にすると、どの処理でもDDではT-fall後10~14時間、LLではT-fall後6

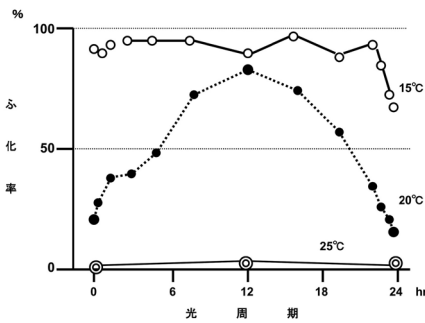


図41 ヒメギスのふ化率

時間前後の一箇所にふ化が集中した(図40)。

明期と暗期や高温相と低温相に保つ時間をそれぞれに変化させた非24時間の光周期や温度周期の下において、ヒメギスのふ化は、どの場合でも環境周期にほとんど同調することがわかった。このことから、L-offとT-fall信号の関与は明確に示されたが、内因性のリズムについては、例え関与しているとしても、ふ化直前の光や温度の信号によって調整されることを示しており、ヒメギスのふ化時刻の決定に関与するシステムは、環境周期に対する同調にも柔軟に対応できると考えられる。

(11) ふ化率

ヒメギスは、日本列島において年1化の生活史をもち、弘前では4月下旬～5月にふ化し、7月下旬に成虫となり、卵で休眠する。産卵直後から15℃～25℃に保つと、15℃や20℃ではふ化する

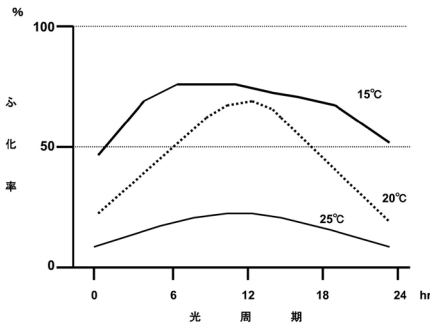


図42 コバネヒメギスのふ化率の模式図

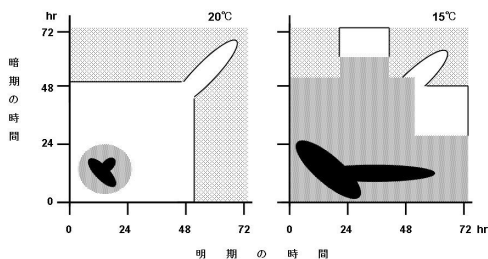


図43 ヒメギスの非24時間光周期でのふ化率 20℃(15℃) = ● : 80(90)%以上 ○ : 60(80)%以上 ○ : 40(70)%以上 ○ : 20(60)%以上

が、25℃ではほとんどふ化しない。産卵後約10週間25℃に保ち、約15週間の低温処理(7.5℃)後にいろいろな温度に移した場合、15℃や20℃ではふ化するが、25℃恒温ではほとんどふ化しなかった(図41)(Arai, 1979a)。コバネヒメギスでも、低温処理後の25℃恒温でのふ化率は低い(図42)(Arai, 投稿予定)。ヒメギスやコバネヒメギスの卵を20℃で光周期を与えると、12L:12Dでふ化率が最も高く、DD・LLに近づくほど低くなった。15℃では、LLでやや低くなるが、どの条件でもふ化率は高かった。同じキリギリス科のキリギリスやヒメクサキリでは、ふ化率に対する光周期の影響は見られず、25℃や30℃というヒメギスがふ化できない温度でも、高いふ化率を示した(Arai, 1979c, 1998b)。光周期がふ化率に影響するというヒメギスやコバネヒメギスの例は非常に特異的で、知る限りにおいてこれまでに報告されていない。ヒメギスの胚子は25℃でふ化直前まで発育しており、高温によってふ化が抑制されていると考えられ、長く25℃恒温に保たれるとふ化できずに死亡する。低温処理によって休眠覚醒した後、25℃に14日以上保つと、約90%が死亡するが、8日までは80%以上が生存していることから、25℃恒温において、ふ化できる状態まで比較的速やかに発育するが、その後は長く生存できないと考えられる(Arai, 1977a)。ふ化時刻が夜明け前後に集中することは、日中の高温になる時間帯でのふ化の回避と関係があるかもしれない。

ヒメギスのふ化率は12L:12Dで最も高く、DDやLLに近づくほど低下したことから、非24時間光周期の下でのふ化率から、明期と暗期のそれぞれの長

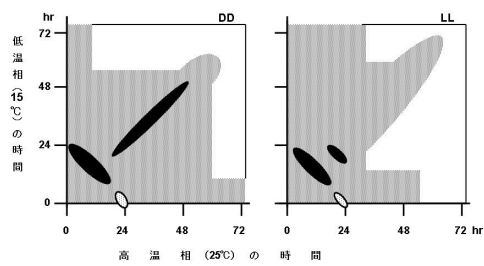


図44 ヒメギスの非24時間温度周期(25℃:15℃)でのふ化率(DD, LL) ● : 60%以上 ○ : 60~40% ○ : 40~20% ○ : 20%以下

さの影響を調べた。同じ光周期でのふ化率を比較すると、20℃より15℃のほうがふ化率は高く、またふ化率の高い範囲は、15℃で広がった(図43)。20℃、15℃ともに、12L:12D近辺及び明期と暗期の合計時間が24時間の光周期、明期と暗期の長さが1:1の光周期でふ化率が高くなり、15℃では、暗期が12時間で、明期が60時間まで延長されても高いふ化率を示した。これらのことから、明期と暗期の

合計が24時間でふ化率が高く、それぞれの長さが48時間を越えるとふ化率が低下する傾向が見られており、ふ化率（死亡率）においても地球の自転周期に近い値での適応性を示していると考えられる。

高温相と低温相の合計が24時間の温度周期（25℃：15℃）において、DD・LLともに25℃に保つ時間が長いほどふ化率が低下する傾向が見られ、25℃恒温ではほとんどふ化しなかった（Arai, 1979b）。そこで、高温相と低温相に保つ時間をそれぞれに変化させた非24時間温度周期の下でのふ化率を比較したところ、DD・LLともに高温相と低温相の合計時間が24時間で、かつ低温相の時間が8時間以上の場合にふ化率は高かった（図44）。DDでは、高温相：低温相 = 1：1において、高温相と低温相が24時間（24W：24C）～48時間（48W：48C）の処理で、高いふ化率を示した。高温相又は低温相が48時間を越えるとふ化率が低下する傾向を

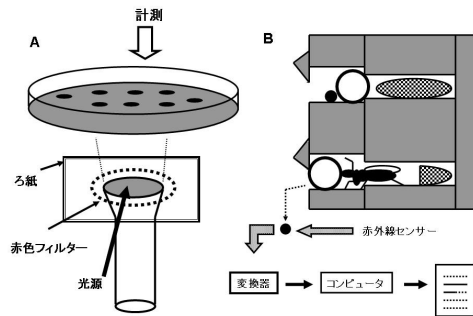


図45 ふ化の観察方法(A)と2つ玉仕様の羽化の自記記録装置(B)

示したことから、ふ化直前の胚子の高温に対する耐性の限度が、ふ化準備が整ってから48時間程度であることを示している。

地球上の生物が示すさまざまな現象がサーカディアンリズムの支配を受けており、24時間から外れた環境周期への同調がある程度の範囲に限られることは、単細胞生物や菌類、植物、昆虫、哺乳動物など、さまざまな分類群で知られている（千葉、1975）。非24時間周期が昆虫の寿命に影響することは、ルリキンバエ *Phormi terraenovae* (Aschoff et al., 1971) やショウジョウバエ (Pittendrigh & Minis, 1972) で知られており、ショウジョウバエの成虫の寿命は、明暗の合計時間（Tp）が21時間（10.5L：10.5D）～27時間（13.5L：13.5D）の範囲で、24時間で最も長く、Tpの長さがそれ以下でも以上でも短くなっており、約24時間の現在の地球の自転周期と関連していることを示唆している。

5 まとめ

(1) 観察・記録の方法

生物時計の研究において、事象のデータ化における記録方法の適切な選択は、非常に重要である。ド

ラムを使った記録装置や肉眼による観察などを経て、現在では赤外線センサーを使った自記記録装置によって多くの研究が進められ、記録や分析はプログラム化したソフトによって、効率的かつ正確に記録・解析されるようになってきた。しかし生きている生物を、全体像として把握し、理解することは、研究を極める上で非常に重要で、行動の解析においても肉眼による観察が基本であろうと考えている。

ヒメギスなどのふ化数調査は、機械化が困難なため肉眼で観察した（図45-A）。タマネギバエやヨトウガの羽化数調査も最初は肉眼であったが（新井・渡、1982；Arai et al., 1991）、Saunders（1976b）によるキョウソヤドリコバチ *Sarcophaga argyrostoma* の羽化に使用された装置を参考にして、2つ玉による検知装置を考案・開発し、赤外線センサー（GT2：竹中電子工業）を用いて芦屋大学在任中に装置（1号）を製作し、タマネギバエの羽化や成虫の活動リズムの実験に使用した（図45-B）（新井ら、2007；Watari, 2002）。しかし、2003年に山口県立大学に移るにあたり、それまで長年にわたって準備した装置を使用することができなくなったことで、新たに2号装置を作製し、実験を継続した。1号装置は、活動リズムの装置と同様、実際に使えるまで半年以上の試行錯誤を繰り返し完成したもので、現在でも芦屋大学において使用されている。羽化数や活動量を検知する装置の開発には、対象とする生物の行動を熟知することが重要で、肉眼による観察から得られた結果を基にして、最も適した自記記録装置の開発と改良がなされなければならない。研究の目的によって自記記録された結果の解析で十分な場合もあるが、肉眼による観察は、機械では読み取れない内容を発見できる可能性があり、

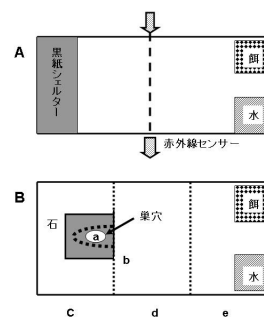


図46 フタホシコロシ成虫の活動の観察容器 A: 赤外線センサーによる自記記録装置での容器 B: 自然に近い状態での観察容器

軽視できないと考えている。タマネギバエの活動量や羽化を検知する装置の製作においても、肉眼による観察は重要なヒントになった。

ここでは、フタホシコロシの活動性の自記記録装置によるデータと、肉眼による行動内容の観察データを並行して解析し、肉眼での観察と器械による記録の両面から行動の把握と行動内容の意味を分

析した。自記記録におけるコオロギを入れた容器は、プラスチック製で、底には滑り止めの傷をつけたプラスチック板を敷き、水と餌を片方の隅に配置

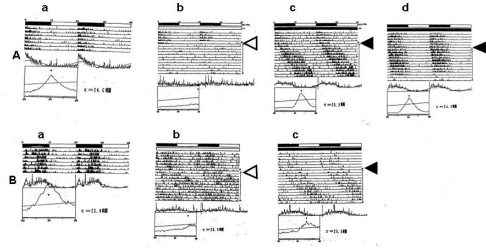


図47 自記記録によるフタホシコオロギ成虫の活動パターン(28℃)
A: ♀ B: ♂ a:12L:12D b:12L:12D → DD c-d:12L:12D → LL Δ: DD・LLへの移動時期 (新井, 1997bより)

し、反対側に黒紙で作ったシェルターを設置し、容器のほぼ中央を赤外線が横切るようにセンサー(GT2: 竹中電子工業)を設置した(図46-A)。解析ソフトは、タマネギバエの活動に用いたものと同じものである。肉眼での観察に用いた容器は、プラスチック製で、底に土を敷き、石を配置し、石の下に巣穴を開け、反対側に餌と水を配置した(図46-B)。供試虫は、どちらの場合も幼虫期を集団で飼育し、同じ日に羽化した個体を、羽化後24時間以内に単独飼育に移した。自記記録による実験は、恒温器で28℃に設定し、10ワットの光源で12L:12Dの下で行った。肉眼による観察は、室温を約25℃とし、自然日長下で実施した。夜間の観察は、赤色ランプ(ヒメギスのふ化時刻の観察に用いたものと同じ赤色フィルター懐中電灯)を5分毎に約3秒程度点灯し、位置を確認して記録し、24時間連続で3回

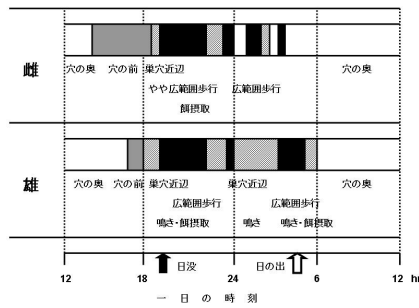


図48 自然条件下での肉眼観察によるフタホシコオロギ成虫の行動パターン (新井, 1997bを改変)

繰り返した。自記記録装置における記録は、2~3週間連続で記録し、12L:12D及び12L:12DからDD・LLに移した結果である(図47)。

28℃、12L:12Dの条件下では、雌雄ともに夜間に活動したが、雌雄の活動パターンは異なった(図47a)。すなわち、雌は暗期の前半のL-off後4~6時間に活発に活動し、雄はL-off後2時間前後と6~10時間の2箇所に活動のピークが見られ、双峰性を示した。途中からLL・DDに移した場合、活動性は

約24時間のリズムで持続したが、LLでは不明瞭であった(図47bcd)(新井, 1997b)。肉眼による観察も同様のパターンを示したが、自記記録では知れない内容を読み取ることができる。まず雌の代表

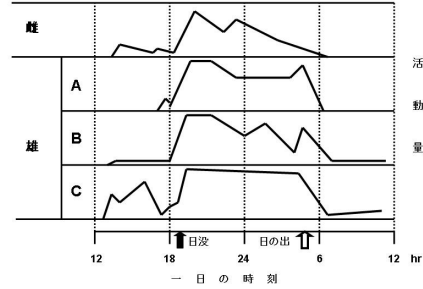


図49 フタホシコオロギ成虫の活動量の模式図 A:羽化後1週間 B:羽化後10日 C:羽化後2週間 (新井, 1997bを改変)

的な一日の行動パターンを見ると、日没の3時間ほど前から巣穴の入り口まで出てきており、巣穴から頭や触覚を出し入れする個体が多い(図48)。日没少し前に巣穴から出て巣穴近辺にとどまり、日没後やや広い範囲を3~4時間歩き回り、餌を摂取する。その後広範囲に1時間ほど歩き回った後、夜明けまで巣穴の出入りと広範囲の歩行を短い間隔で繰り返し、日の出とともに巣穴の奥に引っ込んだ。一方雄は、日没後活発に活動を開始し、3時間ほど広範囲に歩行し、激しく鳴き、餌を摂取した。その後

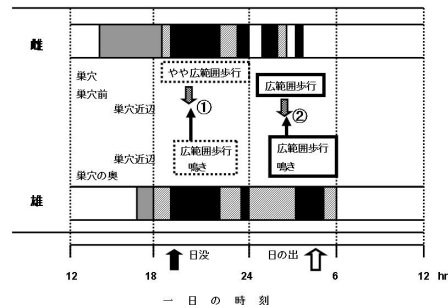


図50 自然条件下での肉眼観察によるフタホシコオロギ成虫の行動パターン (新井, 1997bを改変)

巣穴近辺に戻り、夜明けの1時間ほど前まで激しく鳴きを繰り返した。夜明け近辺にも広範囲に歩行し、餌を摂取し、鳴きを繰り返した(図49)。雄の場合、羽化後の日数が長くなるほど、巣穴の外に出る時刻が早まり、かつ活動時間が長くなり、活動量も多くなった。以上のことから、雌は、雄より早い時間帯に活動の活性が高まり、巣穴近辺を出入りし、雄との遭遇に備えていると考えられる。日没とともに雄は広範囲に歩き回り、激しく鳴きを繰り返し、雌を探査する。日没後の雌の活動範囲はやや広い程度であるが、そのとき雌雄が遭遇すると交尾するのではないかと考えられる(図50-①)。雌雄を同じ容器に入れた観察結果では、雌雄が出会うと2匹とも同じ巣穴の奥に入り込み、翌朝まで出てこな

いことから、この推測は妥当であると考えられる（新井、未発表データ）。その時に会おう機会を逃した個体は、夜明け前にも探査行動を行うが、そのときの雌の歩行範囲は、日没後の探索行動の範囲より広くなる傾向が見られた（図50-②）。

これらの結果から、活動そのものの時間帯や活動量、活動リズムの持続性などの検出には、長期間の記録を必要とすることから自記記録装置が有効であり、赤外線センサーの位置もシェルターと餌や水との中間に設定することで十分であると考えられる。しかし、巣穴近辺における行動、例えば巣穴の奥にいるのかそれとも巣穴近くで触覚が外に出る位置にいるのかなどの行動についての内容の詳細な観察結果は、自記記録からは検出できない。また歩行範囲と活動の内容の解析についても、同様のことがいえる。このように、自記記録による結果と肉眼による観察結果を突合せて検討することは、活動の内容や行動の意味をより深く、正確に把握でき、生物の本質の理解と新たな発見との遭遇の可能性を秘めている。

(2) ふ化のタイミングと環境

ヒメギスやキリギリス、コバネヒメギス、ヒメク

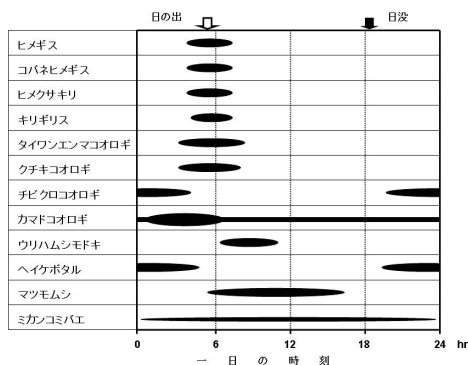


図51 自然条件下における数種昆虫のふ化時刻

サキリなどのキリギリス科昆虫のふ化時刻は、夜明け前後の時間帯に集中する（図51）。乾燥に弱い幼虫にとってのこの時間帯でのふ化は、湿度が一日で最も高いことが生存に有利に働くためであると考えられるのが一般的な解釈であり、ショウジョウバエの夜明けの羽化に対する適応的な意味としても説明されている（Pittendrigh, 1954）。またヒメギスやコバネヒメギスは、高温においてほとんどふ化しないか、それともふ化率が極端に低くなることから、気温の高まる昼の時間帯でのふ化を避けるために夜明け前後にふ化するとも考えられる。石垣島のヤエヤマクチキコオロギは、湿った環境に生息し、ふ化時刻は夜明け前後であるが、35℃恒温ではふ化せずに死んでしまうことから、同様のことが推測される（新井、未発表）。しかし、同じ時間帯にふ化する

キリギリスやヒメクサキリでは、高温でも高いふ化率を示しており、夜明け前後のふ化に対する適応的な意味としては、乾燥からの回避が最も重要な要因であると考えられる。タイワンエンマコオロギは、夜明け前後にふ化する個体が多数を占め、沖縄島のクチキコオロギの自然条件下でのふ化は、午前4～8時の夜明け前後に集中する（大城、1989）。沖縄島のチビクロコオロギは、夜間の後半にふ化が集中し（大城、1985）、カマドコオロギは、夜明け前にふ化が集中するが、一日のどの時間帯でもふ化が見られた（大城、1987）。タイワンエンマコオロギとチビクロコオロギは、同じような環境に生息しているが、ふ化の時間帯が異なることから、ふ化時刻の決定において、湿度のみが主要な要因とはいえない。また環境変動の少ない屋内又はかなり閉鎖的な環境に生息するカマドコオロギのふ化パターンとの相違は、全ての発育ステージが野外である種との生息環境の相違によるのかもしれない。ウリハムシモドキは、ふ化後も葉の上や葉陰などのかなり湿度の高い環境下にとどまるため、ふ化時における重要な要因が湿度の他にも存在すると考えられる。マツモムシの幼虫と成虫の生息域は水中であり、卵も水草の茎や葉、水辺の木片などに付着させて産み付けられ、すぐに水中に入ることができるため、ふ化時刻の決定要因としては、天敵などの湿度以外の選択圧によると考えられる。ヘイケボタルの成虫の活動は、夜間に限られており、産卵も夜間にのみ見られる。ふ化後すぐに水に入れるように水辺のコケなどに卵が産下され、夜の時間帯にふ化する（新井・松下、2005）。夜間のふ化は、天敵からの逃避や摂食に速やかに対応でき、ふ化した幼虫の生存にとって有利に働くと考えられる。ミカンコミバエのふ化に至る過程は、周期条件に同調して発育するのではなく、遭遇した温度レベルに対する反応として、温度依存的に発育する。このことは、産卵される場所が天敵にほとんど遭遇せず、保湿性に優れ、湿度の日変化もほとんどない果実内であることが最も大きい理由であろう。一日のどの時刻にふ化しても生存が脅かされないことから、ふ化時刻に対する選択圧がかからず、ふ化に至る過程が温度依存的になったと考えられる。調査した時期（11月下旬）の自然条件下では、産卵からふ化までが約50時間で、日中の時間帯にふ化したが、気温の異なる季節であれば異なった時間帯でのふ化になるであろう（図6-A）。産卵後すぐに25℃・DDに卵を移したところ、ふ化までの時間は約30時間となり、自然界では夜間に相当する時間帯であることから、卵の発育過程が単に温度に依存していることは明らかである（図6-B）。ウリキンウワバのふ化に至る過程は、ミカンコミバエと同様に、温度に依存している（佐々

木、1975)。このように、自然界でのふ化時刻の決定には、湿度や温度、天敵、種内競争、生息環境、いろいろなステージにおける行動間の関連性などが複合的に関与し、それらが選択圧として働くと考えられる。行動時刻の決定には複数の要因が絡み合っており、選択要因に直接関係する環境信号によって時刻が決められるのではなく、比較的安定的に変動する光や温度の信号を指標として、最適と思われる時間帯に現象が出現すると考えられる。そのため、その時間帯に生じる活動性や行動の生態的な意味の解析は非常に難しく、推測の域を出ない場合が多い。

(3) 行動の解発

ヒメギスのふ化時刻の決定に関わる光や温度の信号は、ふ化行動を直接解発する信号としての働きも有している。ヒメギスでは、L-onやT-rise信号によってふ化行動が直接解発され、コバネヒメギスでも同様であった。しかし、同じキリギリス科のキリギリスやヒメクサキリでは、観察されなかった。これらキリギリス科昆虫の自然界でのふ化時刻は、4種とも夜明け前後であることから、おそらく乾燥からの危険回避に対する適応であろうと考えられる。また光や温度に対するふ化行動解発における反応性の相違は、高い温度における死亡率と関係している可能性も考えられる。

環境変動によってもたらされた信号によって行動が直接解発される生態的な意味について、ミカンコミバエの幼虫のとび出し行動を例に見てみよう。ミカンコミバエの老熟幼虫は、蛹化に適した場所にたどり着くため、果実から脱出して体を曲げて跳ねて移動する。恒温でDD・LLでは不規則にとび出してくるが、気温と日長が自然条件の場合、夜明け前後に幼虫のとび出しが集中することから、行動時刻の決定に測時機構が関与しており、またリズムの持続性から、サーカディアンリズムが関与していることがわかっている(新井、1975、1976a)。DD中にL-on・T-fallの単一信号や振動・衝撃などによる刺激が与えられると、老熟した幼虫はそれらの

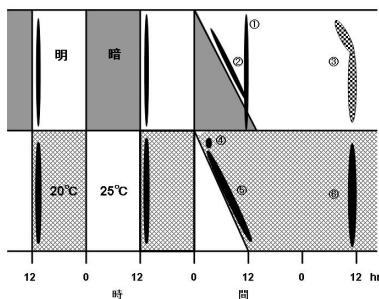


図52 ミカンコミバエの幼虫とび出しにおける暗期・高温相の必要な時間の模式図

刺激に直接反応して、いっせいにとび出してくる。しかし、周期的な環境条件において、それらの信号によって常にとび出してくるわけではない。12L:12Dにおいて、L-on後2~4時間以内に幼虫のとび出しが集中するが、L-on信号に反応するには、一定の暗期の持続が必要であった。すなわち12時間の明期の後2時間の暗期では、L-onでの幼虫のとび出しは見られず、元の明暗周期に依存した時刻にとび出しのピークが見られた(図52-①)。4~10時間の暗期が与えられると、L-on後にとび出しが見られるが、元の光周期のL-onに相当する時間帯にもとび出しのピークが認められた(図52-②)。またその後LLに保たれた場合、明確な幼虫のとび出しピークは認められないが、24時間後に再びとび出す個体が多く見られ、サーカディアンリズムの関与が示された(図52-③)。温度周期(25°C:20°C、各12時間)では、12時間の低温相後に10分~1時間の高温相を与えられると、T-fall後2~4時間に幼虫がとび出した(図52-④)。高温相が2時間以上になると、T-fall後に幼虫のとび出しが集中した(図52-⑤)。そのまま低温相に保たれると、どの場合でも元の温度周期の温度低下に相当する時間帯に幼虫のとび出しが集中し、サーカディアンリズムの関与が示された(図52-⑥)。DD・温度周期条件下で、温度周期のいろいろな位相でL-on信号を与えると、高温相中でのとび出しは全く見られないが(図53、星印)、低温相中にL-onが与えられると、すぐに幼虫のとび出し行動が解発された。DDで高温相から低温相に移すと、移行後2時間以内にとび出しのピークが見られ、とび出しのピークの後にL-on信号が与えられると、再びとび出し行動が解発された(図53、矢印)。このことは、温度周期に同調する内因性の体内リズムの進行過程において、幼虫のとび出

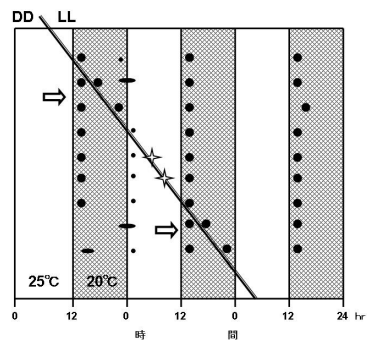


図53 温度周期(25°C:20°C、各12時間)の下でのDDからLLへの移行によるミカンコミバエの幼虫とび出し時刻の模式図(新井、を改変) ●:とび出し ×:とび出し無

し行動に対するL-onの反応性が経過時間によって異なることを示している。

ミカンコミバエが蛹化するためには、土の中に潜らなければならない。土の表面が乾燥した状態では、幼虫が土中に潜り込むことができず、また移動するためにとび跳ねることもできずに死亡する。そ

れ故、昼に相当する高温相中にL-on刺激が与えられても反応せず、夜に相当する低温相中に与えられれば、夜間の湿度の高まりや夜露などによって土の表面が湿ることにより、土中への潜り込みが比較的容易になることから、低温相中にL-onが与えられると反応するのではないかと考えられる。しかし昼の間に温度低下や衝撃が与えられると、昼間でも幼虫がとび出すのは、雨によって温度低下がもたらされ、土の表面が湿ることや、衝撃が果実落下によってもたらされ、果実と地表との隙間ができるなどにより、土中への潜り込みが容易になるためであろうと考えられる。また鳥類などによる果実の食害によって生じる振動などによっても、捕食から逃避するためにとび出すのではないかと考えられる。このような行動は、時刻を読み取る測時機構と直接関わりはないが、種の生存における適応的側面からみると、有効な生き残り戦略であると考えられる。

(4) 光周期と温度周期

昆虫の行動や活動時刻、休眠誘導、休眠覚醒、幼虫の発育、翅型などに対する環境周期の影響についての報告は、非常に多い (Saunders, 2002)。さまざまな現象に対するいろいろな光周期の影響については、多くの場合、自然界に存在する日長の範囲で調べられている。しかし、活動性や行動、休眠誘導などの生物時計に関わる実験では、自然界に存在しない範囲の条件を含めて解析が試みられている。

さまざまな条件下におけるヒメギスのふ化パターン

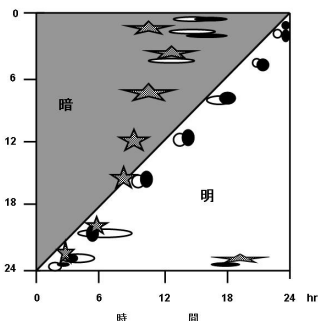


図54 ふ化のピークの模式図 ●: ヒメギス15°C ○: ヒメギス20°C ☆: ヒメキサキリ

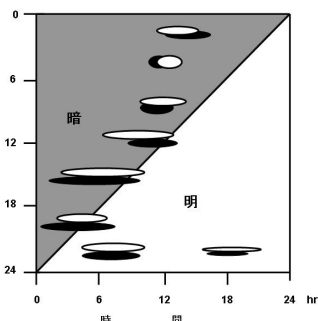


図55 タイワンエンマコオロギのふ化のピークの模式図 ●: 25°C ○: 30°C

ンから、光の信号によって始動する測時系の存在が示唆されており、ヒメクサキリやタイワンエンマコオロギでも、明期と暗期のそれぞれの長さ按比例して、L-offからふ化ピークまでの時間が変化することから、ふ化時刻の決定にL-onとL-offの両方の信号の関与が示唆された (図54, 55)。いろいろな光周期の下でのエゾスズメのふ化パターンにおいても、ふ化時刻の決定にL-onとL-offの両方の信号が関与していると考えられる (Shimizu and Masaki, 1997)。エゾスズメ、ネッタイシバズやネッタイマダラスズメのふ化時刻はそれぞれ異なっていたが、いろいろな光周期の下でのネッタイマダラスズメのジャワ系統 (南緯約8度) と石垣島系統 (北緯約24度) のふ化時刻は、同様の傾向を示した。このことは、ふ化時刻は種によって異なるが、生息場所が地理的に異なっても、同じ種であれば同じ時間帯にふ化することを示している。ヨトウガの羽化でも、青森系統 (北緯約40度) と大阪系統 (北緯約34度) で同じ時間帯に羽化しており、生息場所による相違はなかった (新井, 未発表)。

ふ化以外にも、行動時刻の決定にたいして、L-onとL-offの両方の信号が関与している例が報告されている。ミカンコミバエの幼虫のとび出しは、6L:18DでL-off後6時間から暗期の終わりまで継続的にみられたが、12L:12Dや18L:6DではL-on後2時間以内に集中した (新井, 1976a)。羽化は6L:18DにおいてL-on後2時間以内に集中したが、12L:12Dや18L:6DではL-on後4~6時間にピークが見られた (新井, 1976b)。これらのことから、ミカンコミバエの幼虫のとび出し時刻や羽化時刻の決定には、L-onとL-offの両方の信号が関与していることが示唆される。タマネギバエの羽化では、6L:18D (15°Cでは4L:20D~) ~16L:8Dの光周期においてL-on後又はその前後に羽化が集中し、明期が8時間より短くなると暗期中にも羽化のピークが見られるようになり、暗期が長いほどL-offから羽化のピークまでの時間が長くなる傾向が見られた (図56)。また明期が6時間より長くなると、L-onから4~6時間に羽化のピークが見られており、

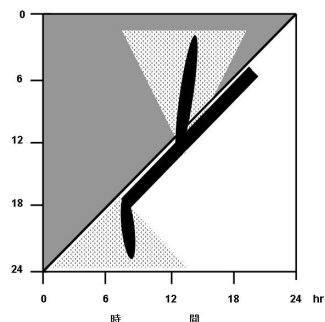


図56 タマネギバエの羽化時刻の模式図 (25°C・20°C・15°C)

て推測することができる。ヒメギスのふ化では、光周期と温度周期の位相関係及び温度周期の高温相と低温相の温度差や明暗の長さによってどちらに依存するかが異なった(新井、未発表)。ヒメクサキリでは、光周期の影響が大きかったが(Arai, 1998b)、ミカンコミバエの羽化時刻は、温度周期に依存して決められている(新井、1976b)(図59)。タマネギバエの羽化時刻に対する光周期と温

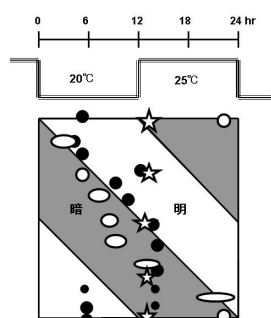


図59 光周期と温度周期の組み合わせ ○:ヒメクサキリのふ化 ☆:ミカンコミバエの羽化 ●:タマネギバエの羽化

度周期の組み合わせ実験は、芦屋大学(2000年)と山口県立大学(2005年)の在任中に実施したが、組み合わせの位相によってどちらに依存して羽化するかが異なっており(新井、2010)、ショウジョウバエの羽化は、光周期の影響が大きかった(Pittendrigh, 1958)。ヨトウガでは、温度周期の高温相と低温相の温度差によって、どちらの周期により依存的に羽化するかが決まった(新井、未発表)。ヒメギスやコバネヒメギス、キリギリス、ヒメクサキリなどは、土中や草の根元に産卵し、ミカンコミバエやヨトウガ、タマネギバエなどは、土中で蛹化する。ショウジョウバエは、餌や周りの物品の表面などさまざまな場所で蛹化する。このことから、ふ化や羽化の時刻が光と温度のどちらの周期に依存的であるかは、産卵場所や蛹化場所との関連よりも、種による相違や環境変化の程度による違いの影響が大きいのではないかと考えられる。光周期と温度周期をいろいろな位相で組み合わせた実験では、これまでに興味深い結果が得られており、別の機会にまとめたいと考えている。

(5) 行動リズムの発現時期

地球環境は、地球の誕生以来周期的に変動しており、生物は、周期的に変動する環境に適応して進化してきた。このことから、現生生物の多くの行動や生命現象にリズム性がみられるのは、至極当然である。しかし、生命の長い歴史の中で、生物のリズム性獲得の過程は、いまのところ不明である。ただ進化の比較的早い段階で、振動的なシステムが淘汰上の有利さから選択され、リズム性が遺伝的に組み込まれ、時間を計測する機構を獲得したのではないかと

と考えられている(Saunders, 1977)。

多くの昆虫のふ化に至る過程は、温度に依存している。しかし、4時間という限られた時間で産卵されたミカンコミバエの卵は、卵期間が約36時間と短いにもかかわらず、約10時間の範囲でばらついてふ化する(新井、1975)。ワタアカミムシでは、産卵は4時間のばらつきであったが、ふ化は約52時間にわたってみられた(Minis and Pittendrigh, 1968)。蛹の発育についても同様で、タマネギバエの蛹化が4時間という限られた時間であっても、羽化は60~70時間にわたってばらついている(新井、2010)。このように、短い時間で産卵された卵や蛹化した蛹は、同じ速さでそろって発育するのではなく、ふ化や羽化に至る過程で、卵や蛹の発育のばらつきが大きくなる。このことは、卵や蛹の発育が揃うことによる突発的な環境変動による全滅を回避することが、大きい要因ではないかと考えられている。このような危険回避は、年単位における卵や蛹、幼虫期間の変動にも見られ、突発的な環境変動に対する種としての生き残り戦略として、また不適な環境回避に対する適応と考えられる(Higaki and Ando, 2000; Nisimura and Numata, 2001; 安藤、2004; 檜垣、2004)。

多くの種のさまざまな行動時刻が、環境信号によって規定されており、内因性のリズムの関与が知られている。内因性リズムの発現時期について、例えばふ化リズムが卵期のどの時期に発生するかは、産卵後のさまざまな経過時間後に周期条件から恒常条件、あるいは光や温度の単一信号を与えた後に恒常条件に移行し、ふ化のパターンを観察することによって検証できる。ふ化リズムの発生時期については、ワタアカミムシで詳しく調べられている(Minis and Pittendrigh, 1968)。ワタアカミムシのふ化開始は、産卵後10日目で、平均卵期間は、11日~12日である。ワタアカミムシのふ化時刻は、LLからDDに移す、すなわちL-off単一信号によって

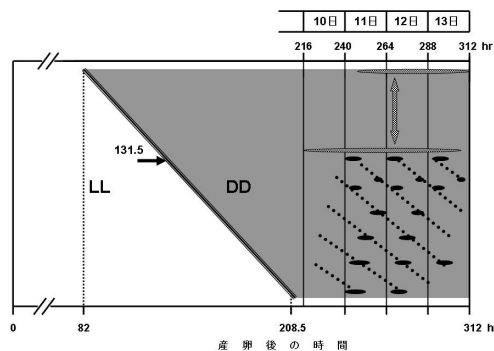


図60 ワタアカミムシのふ化リズムの出現時期の模式図(Minis & Pittendrigh, 1968を改変)

決定され、その単一信号によって始動するサーカディアンリズムに支配されている(図60)。しかし

ふ化のリズム性発現は、産卵後のどの時期に単一信号が与えられるかによって異なっており、産卵後5日目までにLLからDDに移された場合のふ化は不規則であるが、胚子の発育の中頃である産卵後6日目の132時間以降にL-off単一信号が与えられ場合、L-off信号によってふ化時刻が規定され、約24時間の周期でふ化のピークが複数回持続する。これは、ふ化を支配する内因性的リズムが、産卵後132時間まではまだ分化していないことによるのか、それとも振動系は動いているが、L-off単一信号に対して連動しないことによると考えられ、温度周期実験の結果からみて、前者が確からしいと推測されている (Saunders, 1976a)。ミバエ *Dacus tryoni* の羽化時刻に関わるサーカディアンリズムが、卵期を通して成虫から幼虫に伝達されることからすると (Bateman, 1955)、同様の機構によるかどうかについては明らかではない。カイコの卵の休眠性が幼虫期の条件によって決まることや、親世代の光周期によってヒゲナガアブラムシ *Megoura viciae* の卵の休眠性が決まることなどから、種や現象によってリズム性の発現にかかわる感受時期が異なる可能性も考えられる (Lees, 1959, 1964)。羽化時刻の決定時期については、ショウジョウバエ (Pittendrigh, 1954; Zimmerman and Ives, 1971) やミカンコミバエ (新井, 1975)、タマネギバエ (Arai et al., 1991; 新井, 2010; Watari, 2005) で調べられている。ショウジョウバエの羽化リズムは、幼虫期及び蛹期のどの時期であっても、光パルスやLLからDDへの移し変えによって始動する。ミカンコミバエの羽化は、幼虫期の条件によって設定されたサーカディアンリズムで決まるが、蛹期の条件によって再設定されることがわかっている。タマネギバエの羽化時刻は、幼虫期に決定されず、不休眠蛹は、25℃で蛹化後10日目頃に羽化するが、8日目～9日目にLLからDDに移すと、約24時間の周期で羽化リズムの持続が見られた (新井, 2010)。LL条件下で羽化が始まった後の6時間目にDDに移すと、L-off後約12時間に羽化が集中する傾向が見られ、その24時間後にも羽化が集中するが、羽化は連続的に見られ、羽化リズムの持続性は不明瞭であった。また周期条件から恒常条件に移した場合、条件によって若干異なるが、蛹期の後半に恒常条件に移されると、約24時間の周期で羽化リズムが持続した (新井・渡, 1982; 新井, 2010; Watari, 2005)。これらのことから、ワタアカミムシと同様、蛹化後の蛹の未分化な状態で信号が与えられても、タマネギバエの羽化リズムは発現しないと考えるのが妥当なようである。

(6) 内因性リズム

ヒメギスやキリギリス、コバネヒメギスなどのふ化時刻の決定に、測時機構が関与していることは明らかであるが、周期条件から恒常条件へ移行した後、ふ化リズムが持続しないことから、内因性的自律振動リズムの関与を明確に示すことはできなかった (図30)。ただ、ヒメギスの卵を、周期条件から

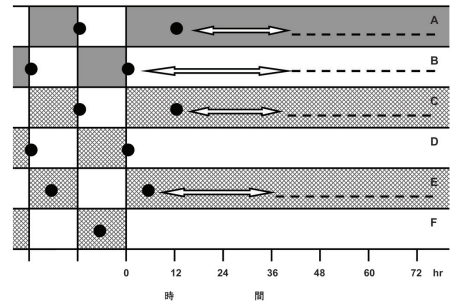


図61 ヒメギスのふ化リズムの持続性の模式的図 A:LD→DD B:LD→LL C:E:温度周期
 →:低温 D:F:温度周期→高温 C-D:DD E-F:LL ●:ふ化のピーク
:不規則なふ化 ←:ふ化がほとんど見られない時間帯

恒常条件に移行すると、ほとんどふ化してこない時間帯が24～36時間存在することや (図30, 61)、非24時間の周期条件下においても、同じようにほとんどふ化してこない時間帯が存在することから (図33, 38)、サーカディアンリズムの関与が推測される。このようなふ化しない時間帯の存在は、コバネヒメギスでも見られていることから (Arai, 投稿予定)、ヒメギスやコバネヒメギスのふ化にサーカディアンリズムは関与しているが、恒温条件に移されると光や温度の信号で始動した内因性リズムの振幅がすぐに小さくなるか (図62-A)、または始動した内因性リズムが、ふ化リズムを発現・持続す

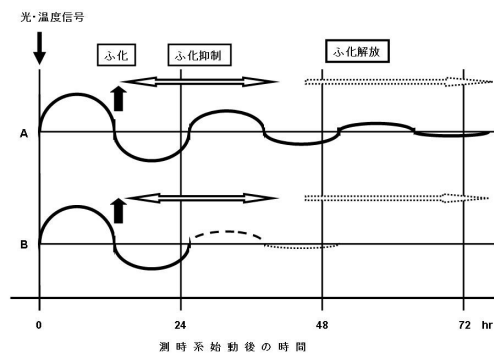


図62 ヒメギスにおける光・温度の信号で始動した測時系の内因性自律振動リズムの模式的図

ほどの長さや強さを保てずに減衰するかによって (図62-B)、現象的にはふ化リズムの持続が見られないとも考えることができる。また途中で環境周期を変化させると、若干の程度の差はあるが、新しい周期にすぐに同調してふ化することから (図31, 32)、内因性リズムが関与しているとしても、強固なリズム性を保持していないのではないかと推測される。同じキリギリス科のヒメクサキリは、明暗や温度の周期によって調節されたサーカディアンリズム

ムによって、明確なふ化リズムが持続した。内因性リズムの持続性について、種の生活史の中で生存に直接関わるか、生存への影響が大きい場合には強い持続性を保ち、種にとって重要な影響がない場合には弱まるという選択過程を経緯したとも考えられ、種や生物集団の生態に関する詳細な調査や生理機構を解明することによって、何らかの解決の糸口が見つかるかもしれない。生物の内因性リズムの意義として、予測と準備がこれまでに示唆されているが、このほかに何らかの理由が存在することも考えられる。

内因性リズムは、環境周期を変化させた後、元のリズムに支配されるか、すぐに新しい周期に同調するか、それとも新しい周期への同調過程において移行相を呈するかは、環境周期の変化の程度やその変化が発育ステージのどの時期に与えられるかなどによって異なっている。環境変化が与えられた後、活動や生理反応のリズムの位相が前進又は後退し、新しい環境周期への同調過程において、移行相の見られる例が知られている (Chiba, 1971; Chiba et al., 1973, 1974)。ここではミカンコミバエの羽化を例に説明する。蛹化後のさまざまな時期に明暗周期を180度逆転させた場合、暗期の延長では蛹化後4日目、明期の延長では3日目までの変化では、新しい周期に同調して羽化するが、7日目以降では、元の周期に同調して羽化した (図63)。そして4日目又は5・6日目は、新しい周期と元の周期の両方に同

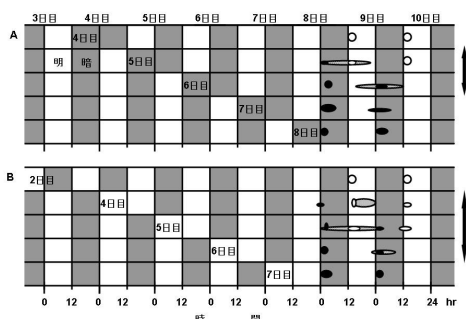


図63 ミカンコミバエの羽化時刻に対する25℃12L:12Dの位相変化の影響の模式図
A:暗期の延長 B:明期の延長

調して羽化しており、ばらつきも大きくなり、いわゆる移行相を呈した (図63、黒矢印)。明暗周期では、位相を180度変異させた結果であったが、温度周期において、高温相と低温相をさまざまな程度 (-10~+24時間) で位相を変え、蛹化後11~13日目に環境周期を変化させて羽化パターンを観察した (図64)。位相変異が小さい場合、すなわち-6~+6時間及び+24時間では、すぐに新しい周期に同調して羽化した (図64、①②③)。位相がマイナス側にそれ以上ずれると、新しい周期に同調するのに2周期程度が必要であった (図64、④)。+12時間では、新しい周期に同調した羽化と元の周期に同調

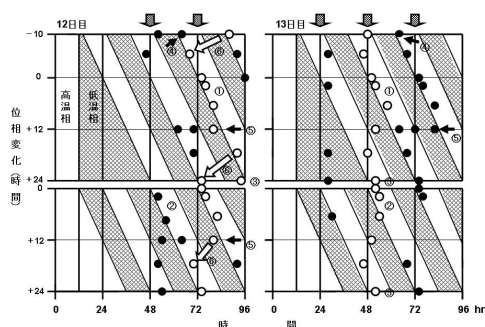


図64 ミカンコミバエの温度周期(25℃:15℃、各12時間)の位相を変えた場合の羽化時刻(DD)
○:15匹以上のピーク ●:15匹未満のピーク ■:元の周期での羽化ピークの位置

した羽化の両方が見られる場合があった (図64、⑤黒矢印)。15匹以上の主要な羽化ピークは、位相変異の時期により異なった反応を示した。12日目に位相を変えた場合、主要なピークは、ほぼ新しい周期に同調したが、低温相の延長における-10時間と+24時間、高温相の延長で+16時間で、ピークが1周期ジャンプした (図64、⑥白抜き矢印)。13日目の位相変異では、このようなジャンプは見られず、位相変異前の低温→高温から48時間頃に羽化のピークが見られた。ミカンコミバエで見られた位相ジャンプは、内因性自律振動リズムの進行過程における光や温度の信号の影響が、経時的に異なることを示している。このような現象については、位相反応曲線として提示され (Pittendrigh and Bruce, 1957)、多くの事例が示されている (Saunders, 2002)。サーカディアンリズムは、恒常条件下で自由継続するが、光や温度などの信号が、リズムの進行過程のどの位相で与えられるかによって、変化の程度や方向が決まる。環境変化が与えられたときのリズムの位相と、その後の生物の活動や行動リズムの位相との関係を示す形状は、生物の種類やどのような機能を対象とするかに関わらず非常によく似ていることから、生物時計の性質そのものを表していると考えられており、位相反応曲線の形が生物時計の振動波

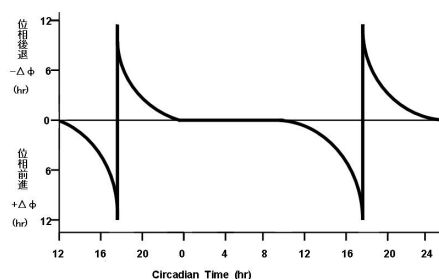


図65 位相反応曲線

形そのものであると、Pittendrigh (1966) は考えている (図65)。

次に、非24時間周期条件下における行動パターンからも、内因性リズムの関与の有無やその性質を

探ることができる。ヒメギスでは、光と温度の非24時間周期条件下において、どのような場合でも、ほとんど環境周期に同調してふ化した(図33~40)。しかし、先にも述べたように(図30、61)、ほとんどふ化個体が出現しない時間帯が存在することから(図33、38)、内因性リズムの関与は否定できないと考えている。明確なサーカディアンリズムを示すミカンコミバエの羽化は、非24時間の環境周期の下でどのように反応するのであろうか。高温相+低温相=24時間の温度周期条件では、高温相と低温相に保つ時間に関わらず、T-rise近辺に明確な羽化のピークが見られたが、高温相(25℃)=低温相(20℃)の非24時間温度周期において、高温相と低温相に保つ時間(Tt)が20~24時間では、温度周期に同調して羽化したが(図66、図中A)、Tt=26~40時間では、温度周期に関係なく約24時間の間隔で羽化のピークが出現した(新井、1976)。またTtが24の倍数であるTt=48、72、96時間ではTt=24時間のピークと同じ位置に羽化のピークが約24時

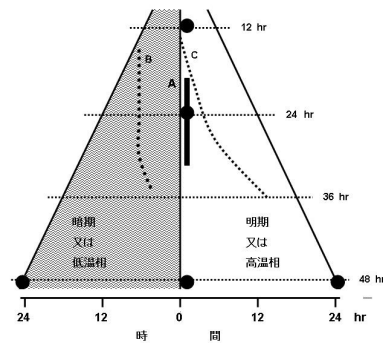


図66 いろいろな長さの環境周期の下でのサーカディアンリズムの位相の模式図
ABCの説明は図中

間の周期で認められた(図66、図中黒丸)。高温相≠低温相の場合、24時間の周期に対して最大の位相のずれをもつTt=36時間では、高温相でも低温相でも不規則に羽化ピークが出現したが、Ttが24の倍数の場合、Tt=24時間のピークと同じ位置に羽化のピークが約24時間の周期で認められた。これらのことから、24時間の倍数の温度周期下では、温度周期に同調して羽化しないが、羽化時刻に関与する内因性リズムは温度信号によって斉一化され、羽化が同時化しており、サーカディアンリズムの関与を示している。

いろいろな長さの明暗周期におけるサーカディアンリズムの位相については、明期と暗期の合計が24時間に近い値では明暗周期に同調するが、それより隔たりが大きくなると同調しなくなることが、多くの生物で報告されている(図66、図中BC)(Aschoff, 1960)。

周期条件から恒常条件に移した場合、リズムの持続性がLLとDDの両方で認められる場合と、LL又

はDDのどちらかでしか認められない場合があり、光の存否によってリズムの持続性が左右されることは、良く知られている。例えばヒメギスやキリギリスにおいて、恒常条件への移行後の1回のふ化ピークは、明暗周期からDDへの移行では認められたが、LLでは認められず、ヒメクサキリでは、明暗や温度の周期後に恒常条件に移すと、どの場合でもふ化リズムが持続した。またふ化以外に、タマネギバエやミカンコミバエでも報告されており、いろいろな行動において、光の存否によってリズムの持続性が異なり、また同じ種であっても、持続性の発現が行動によって異なっている。このことは、生物時計の光に対する反応性の基本的な相違と考えられるが、種のそれぞれの行動時刻の生態的意味や生理的適応性なども、このリズムの発現性の違いを生じせしめているのではないかと考えられる。

(7) 光や温度の信号によって始動するヒメギスの測時系

ヒメギスのふ化時刻の決定において、光や温度の信号によって始動する測時機構の関与は明らかであったが、サーカディアンリズムの関わりについては、明確に示されなかった。しかし、内因性の自律振動リズムの関与を示唆する実験結果が得られており、ヒメギスのほか、キリギリスやコバネヒメギスでも同様の現象が見られることから、内因性リズムの関与は、否定できないと考えている。またふ化時刻の決定において、L-offやT-fall信号によって始動する測時系の関与は明確に示され、L-onやT-rise信号の関与を示唆する実験結果も得られていることから、それら全ての信号がふ化時刻の決定に関与していると考えられる。またL-onとT-rise信号は、ふ化時刻の決定とともに、ふ化行動を直接解発する信号としても働くことがわかっている。それらの信号によって始動する測時系の暗期中におけるL-onに対する反応性や、低温相中におけるT-riseに対する反応性の経時的な変化について解析し、ヒメギスのふ

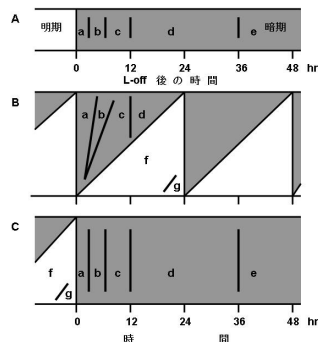


図67 ヒメギスの測時系の明期-暗期中での状態変化
A: L-off ステップ B: 光周期 C: 明ハルス

化時刻の決定に関与する測時機構について検討した。

光信号によって始動する測時系から見てみよう。まず、LLからDDに移行した場合である（図67A）。L-offによって始動した測時系のL-on信号に対する反応性は、L-off後約2時間以内は、L-onに対してほとんど反応しないステージ（a）であり、2～6時間は反応性がやや低いステージ（b）、6時間以後は明確に反応するステージ（c）になる。L-off後12～14時間で測時系は完了してふ化するが、ふ化に至らなかった場合には測時系は持続され、ふ化が抑制されるステージ（d）に移行する。ふ化が抑制されるステージ（d）は、内因性の自律振動リズムに支配されていると考えられ、24～36時間持続するのではないかと考えている。その後内因性リズムの支配から解放され、不規則にふ化するステージ（e）にいたる。ステージ（b）において、L-onに対する反応が、明期の長さによって異なることがわかっており、15分以下ではほとんど反応しない（新井、未発表）。このことは、Lonによるふ化行動の解発に関与する機構とL-offによって始動する測時系との関係の存在が示唆される（新井、1985）。ステージ（c）において、L-onが与えられなくてもふ化するか、ステージ（d）に移行するかについて、それぞれの卵によって異なることから、いつ、どのようにして決まるかについては不明である。次に、明期と暗期の合計が24時間の光周期におけるL-onの反応性の経時的な変動についてである（図67B）。ステージ（a）の持続時間は光周期によって異なり、明期が長いほど持続時間は短くなり、18時間を越えると、ステージaは2時間又はそれ以下になる。ステージ（b）の持続時間も同様、明期の長さによって異なり、明期の長さが長くなるほど持続時間は短くなる。それに続くステージ（c）の開始時期は、明期が長いほど早くなる。ステージ（c）は、L-off後12～14時間で完了するが、完了前にL-onが与えられる光周期条件下では、L-onによってふ化行動が解発される。暗期が14時間より長い光周期では、L-off後12～14時間に測時系が完了してふ化する個体もあるが、ふ化しない個体はステージ（d）に進み、その後のL-onによってふ化が解発される。L-onが与えられてもふ化しなかった個体は、明期によってふ化が抑制されるステージ（f）に移行し、明期が20時間以上持続された場合にステージ（g）のふ化の抑制解除の状態に移行すると考えられる。次に、明パルスの場合である（図67C）。DDからLLへの移行によって、L-on信号によりふ化行動が直接開発されるが、ふ化条件が整っていないながらL-on信号によってふ化しなかった個体は、明期によってふ化が抑制されるステージ（f）となり、明パル

スが約20時間を越えるとステージ（g）に移行し、ふ化の抑制が外される。明パルス後にDDに移されると、L-offによって始動する測時系に支配され、図67Aと同様の経過をたどると考えられる。ステージ（a）（b）（c）が、明期の長さの影響を受けることから、ふ化時刻の決定機構にL-onとL-offの両方の信号の関与を示唆している。

温度信号によって始動する測時系についてである

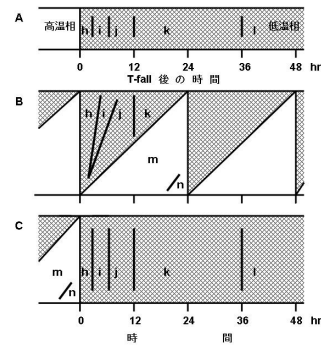


図68 ヒメギスの測時系の高温相・低温相中での状態変化
A: T-fall ステップ B: 温度周期 C: 高温パルス

が、まず高温相から低温相に移行した場合である（図68A）。T-falによって始動した測時系のT-rise信号に対する反応性は、T-rise後約2時間以内は、T-riseに対してほとんど反応しないステージ（h）であり、2～6時間で、DDではT-riseに反応してふ化するが、反応性がやや低く、LLではT-rise信号が与えられなくてもふ化するステージ（i）、6時間以後は、DDではT-riseに明確に反応するが、LLではそれほど明確でないステージ（j）になる。ステージ（i）や（j）でT-rise信号が与えられない場合、DDではT-fall後10～12時間、LLでは6時間前後にふ化することから、T-fall後12～14時間で測時系は完了するが、ふ化行動の解発には光の存否が関与している。ふ化しなかった場合、24～36時間のふ化が抑制されるステージ（k）に移行し、内因性の自律振動リズムの支配が示唆される。その後、測時系の支配からの解放又は振幅減少などによって、不規則にふ化するステージ（l）になる。次に、高温相と低温相の合計が24時間の温度周期における低温相中のT-riseの反応性の経時的な変動についてである（図68B）。ステージ（h）の持続時間は温度周期によって異なり、高温相が長いほど持続時間は短くなり、18時間を越えると、ステージ（h）は2時間又はそれ以下になる。ステージ（i）の持続時間も同様、高温相の長さによって異なり、高温相の長さが長くなるほど持続時間は短くなり、ステージ（j）（k）に進行する。DDではT-fall後10～12時間、すなわちステージ（j）の完了時点、LLではステージ（i）の完了時点でふ化する。ステージ（k）は、T-riseが与えられるとふ化が解発される状態で

あると考えられる。高温相への移行後は、ふ化が抑制されるステージ (m) に進み、高温相が20時間以上持続された場合にステージ (n) のふ化の抑制解除の状態に移行すると考えられる。次に、高温パルスの場合である (図68C)。低温相から高温相への移行によって、T-rise信号によりふ化行動が直接開発されるが、ふ化条件が整っていないながらT-rise信号によってふ化しなかった個体は、高温相によってふ化が抑制されるステージ (m) となり、高温パルスが約20時間を越えるとステージ (n) に移行し、ふ化の抑制が外される。高温パルス後に低温相に移されると、T-fallによって始動する測時系に支配され、図68Aと同様の経過をたどると考えられる。ステージ (h) (i) (j) が、高温相の長さの影響を受けることから、ふ化時刻の決定機構にT-riseとT-fallの両方の信号の関与を示唆している。

光や温度のそれぞれの条件下における結果から、L-on・L-off・T-rise・T-fallの全ての信号が、ふ化時刻を決定する測時機構に関与していると考えられた。しかし、L-onとL-off又はT-riseとT-fallによって始動するそれぞれの測時系が、ふ化時刻の決定に至る過程でどのように関連するのか、また光又は温度の信号によって始動するそれぞれの測時系が、どのように関係してふ化時刻を決定しているかなどについては、ここに示した結果のみから解析するのは難しい。現在、光・温度のパルスや光と温度のさまざまな条件を組み合わせた実験結果などについて検討するとともに、単一信号によって始動する測時系の解析にも取り組んでおり、ヒメギスの測時機構の解明を今後も進めたいと考えている。

6 おわりに

(1) ふ化時刻の発見

今から40数年前の1969年の夏の暑い一日、津軽平野の西に位置する岩木山 (おいわきやま) 山麓で、研究室仲間の今井芳宏君が捕まえた一匹の雌のヒメギスと出会ったのが、この昆虫との長い付き合いの始まりであり、ロマンを追い求める出会いでもあった。成虫の真っ黒な体に感激し、それ以上に黒い卵に驚嘆し、実体顕微鏡で見た卵の輝きに、まるで宝石を見つけたように興奮したのを覚えている。翌年の夏、ヒメギスが多数生息する空き地を見つけたことから、卒業研究とは別にヒメギスの胚子の発育と休眠に対する温度の影響を調べることにした。それからほぼ40年、夏の最も暑い2~3週間は、ヒメギス・ヒメクサキリ・コバネヒメギスなどの成虫の採集が恒例になった。採集した成虫から採卵し、卵をいろいろな温度で、さまざまな期間低温処理し、その後25℃恒温に保ち、ふ化を待ち続けた。しかし、一向にふ化してこず、ストックの卵を全て使い尽く

してしまった。25℃という温度の選択は、当時、カマドコオロギの幼虫発育・翅型に対する環境要因の影響について実験していたこともあり、卵の発育最適温度を25℃と決め込んでいたためである。このようにして1年目が終わり、次の夏に再び成虫を採集し、同様の実験を行った。しかし結果は同じで、ほとんどふ化してこない。そこで胚子の発育状態を見るため、卵を並べたシャーレを研究室の机の上に置いて帰宅した。翌朝、地平線から昇る朝日に照らされたシャーレの中で、ヒメギスの幼虫の動くのが見えた。そのときの驚きと興奮…。シャーレ内を歩くヒメギスを、ただただ見つめ続けた。25℃が卵発育の適温であることを全く疑わなかったことによる失敗から、「過去の事例に囚われるな！ 常識を疑え！」という貴重な教訓を得たように思う。

夜明け前後に集中してふ化した後、昼から夕方、夜間にかけて、ヒメギスはほとんどふ化してこず、翌日も再び夜明け頃に多くの幼虫がふ化した。その後の数日間、同じ光景を見ることになった。そこで、15℃で全照明 (LL) と明暗周期 (12L:12D) の下で、ふ化時刻を観察することにした。ヒメギスが、一日の決まった時刻にふ化することを、このようにして発見した。この発見にあたって、もう一つの大きな幸運があった。それは、正木研究室に所属していたことである。明暗周期でのふ化パターンを見せたところ、「面白いですね。でもL-on直後にふ化が集中するだけだと、それほど面白い現象ではないですね。」と言われた。生物時計に関する知識が乏しかったことから、その意味がわからず、数日間「??・・・??」の悶々とした時間を過ごした。しかし後日、Pittendrighの論文をわたされ、その意味がわかったように思う。その数年後の1976年、Saundersの“Insect clocks”の初版が出版され、先生の翻訳による「昆虫時計」(1981年、サイエンス社) を署名入りで頂いたのは、1981年6月であった。今からほぼ半世紀前の1960~70年頃の日本では、光周期・光周性・光周反応という言葉が市民権を得た頃で、「生物時計」という言葉はそれほど一般的でなく、研究者も少なく、周知の研究分野でなかったように思う。しかしその分野にも造詣が深かった先生の教えによって、生物時計の入り口を覗くチャンスに恵まれ、以来ヒメギスを中心とする昆虫時計の研究に携わるようになった。ヒメギスに始まり、キリギリスやヒメクサキリ、コバネヒメギス、コオロギ類のふ化リズム、そしてヨトウガやタマネギバエの羽化リズム、ミカンコバエやノシメマダラメイガ、アメリカシロヒトリなどのさまざまな行動リズムについて、わくわくしながら研究を進めてきた。

(2) 篤実の恵み

昆虫のふ化リズムに関する研究のほか、羽化などのさまざまな行動リズムに関する研究に携わることによって、多くのことを学ぶ機会に恵まれた。

30数年前の小笠原諸島でのミカンコミバエのふ化を含むいろいろな行動リズムの研究は、若かりし頃の残像のように強く心に残っている。1974年9月～75年3月の小笠原諸島父島での滞在期間中、いろいろなリズム実験のため、睡眠時間を連続して2時間以上とれなかったが、若き時代の体力と気力とともに、亜熱帯の豊かな自然に抱かれ、東京都立大学（現在首都大学東京）の学生とのゼミなどで心身ともにリフレッシュできたことが、実験継続の原動力になった。7ヵ月という短い期間であったが、そのときの実験結果を3遍の論文にまとめることができたのは、ひとえに、自由時間における研究室の使用を許可して下さった当時東京都小笠原支庁害虫研究室の伊賀幹夫・土生昶毅両博士の好意と配慮のおかげであり、今も感謝している（新井、1975、1976a、b）。ミカンコミバエの成虫の活動性・交尾行動・産卵・ふ化・幼虫のとび出し・羽化などの行動間の時間関係や近縁種との比較などの興味ある問題が多く残されており、人工飼料による幼虫の大量飼育が可能で、累代飼育も容易であるなど、興味深く扱いやすい昆虫であったが、小笠原諸島からの移動が禁止されていたことから、現地での実験のみで終了した。しかし後日、沖縄のウリミバエ *Bactrocera cucurbitae* の羽化リズムについて、特別許可を得て芦屋大学において共同研究を進める機会を得た。結果的には、阪神淡路大震災によって芦屋大学の施設が崩壊し、研究棟の整備に時間がかかったことから実験継続が困難になり、やむなく中止せざるをえなかった。しかし、この共同研究を進めることができたのは、ミカンコミバエの経験によるところが大きい。両種のミバエの根絶事業の成功により、ミカンコミバエやウリミバエは、小笠原や沖縄の自然界ではすでに絶滅しており、現在は生息していない。

タマネギバエとの付き合いは、35年近くであった。タマネギバエの羽化に関しては、ヒメギスなどで進めてきた研究を発展させる目的があったため、いっそうの努力を傾けた。タマネギバエの蛹は、北海道農業試験場から1976年及び1981年に譲り受け、1976年から弘前大学で羽化リズムや休眠に関する実験を始め、1987年からは、芦屋大学において羽化リズムの研究を進めるための設備を整えた。また成虫の活動リズムに関する実験結果は（Watari and Arai, 1997, 1998, 1999）、渡康彦によって博士論文として提出されている（Watari, 2000）。タマネギバエの羽化を指標として選んだのは、1976年以降実

験を継続しており、羽化リズムの概要がわかっていること、幼虫の大量飼育と蛹の管理が容易であること、1993年に自記記録装置を開発したことによって大量のデータを集めることが可能になったこと、ヒメギスのふ化において明確でなかったサーカディアンリズムの関与が、タマネギバエの羽化では明らかかなことなどであるが、ヒメギスのそれまでの結果をベースに、発展的に展開したいということが最も大きい理由であった。また共著でタマネギバエの羽化リズムについてすでに発表していることから（新井・渡、1982；Arai *et al.*, 1991）、タマネギバエの羽化時刻決定に対する光や温度の周期、光や温度の信号の影響とともに、光周期と温度周期の組み合わせに関する研究を、再実験を含めて共同で進めることは当然のことと考えていた。加えてタマネギバエの休眠についても1976年から研究を進めていたことから、概日時計と光周時計の関係を明らかにしたいという望みもあり、実験遂行の日を心待ちにしていた。自記記録装置を開発し、実験を徐々に進めていたが、恒温器や自記記録装置の数の関係から、成虫の活動リズムの実験が一段落するのを待たなければならなかった。しかしながら、心ならずもそれらを進めることができなかった。タマネギバエの羽化リズムについて20年近く実験し、設備を整え、発展的展開を楽しみにしていただけに、まさに青天の霹靂以上の衝撃を受けた。人の世における篤実の重みについて、図らずも身をもって経験することになった。ところがその後の人生において、特に山口県立大学での学生諸君と共有した時間と親交によって得られた心の潤いと豊かな恵みは、何物にも代えがたい宝をもたらしてくれた。まさに人間万事塞翁が馬の故事のごとく、先を見通すことの難しさを実感させられた。何はともあれ、福山重一先生と共に整えた施設において、いっそうの研鑽と研究の進展を願わずにはられない。

このほか、ヨトウガの羽化リズムにも、かなりの時間と精力を傾けた。ヨトウガとの付き合いは、1971年～2010年10月の40年近くであった。ヨトウガのふ化や幼虫・成虫の行動などの観察とともに、羽化時刻についても観察を重ねた。幼虫の餌は、当初ギシギシ（時にイタドリ）の生葉であったため、餌変えに時間がかかったことや、羽化時刻の観察が肉眼であったことから、迅速に実験を進めることができなかった。その後芦屋大学において、人工飼料の購入が可能になり、休眠と行動の測時機構の関連について、生理学的・解剖学的・行動学的・遺伝学的側面から解析する目的で、助手を採用した。しかしそれも思うに任せず、結局羽化リズムの実験を単独で続けることになった。2003年以降は、山口県立大学でのヨトウガの幼虫飼育における研究室所属学生

の助力のもとに、遅々とした歩みながらもデータを積み重ねることができ、羽化リズムの論文としてまとまりつつある。

(3) 人間が人間らしく生きるために

21世紀は、環境の世紀といわれている。環境問題は、人類を含めた地球上の全生物の生存にとって、緩急的速やかに解決しなければならない最重要課題の一つであるという認識において、先進国・新興国・発展途上国の見解は一致している。しかし、資源を如何に活用し、環境（大気を含む自然環境）を如何に保全するかという各論において、各国の利害が前面に出ることにより、問題解決への進捗が阻まれている。環境問題に対する認識程度や取り組み方は、先進国・新興国・発展途上国においてそれぞれ異なっており、利害関係も各国の経済状況に左右されることが多く、不透明で複雑な状況を呈している。また先進諸国の利益の独占という歴史的な経過の認識とその是正及び新興国・発展途上国での産業振興における資源の利用に関する意見の対立において妥協点を見出すことができず、いっそう混迷を深め、問題の解決を遅らせ、ひいては環境破壊の拡大を招くという結果を呈している。これらのことから、環境問題は、単に自然環境のみに限らず、社会的環境も大きく関わっていることがわかる。

環境とは、単に自然環境のみを示す概念ではなく、社会環境や文化的環境を含む総合的な概念として理解されなければならない。多くは人間を取り巻く環境、すなわち人間環境として論じられる場合が多いが、どの場合においても自然環境がベースであり、地球の地表や地中、海洋・海底や宇宙空間、それらのあらゆる場所に存在する無機物と有機物を含めた全体としての地球環境の概念として、また地球生態系に関わる無生物と生物や生物間の相互作用、ならびにそれらの複雑な関係によって生じるさまざまな現象をも含めた概念として捉えなければならない。そのような地球生態系の中で、人間が人間らしく生きていくためには、人類のみならず地球生態系に関わる全ての生物を包含した環境理解が不可欠であり、自然科学はもちろんのこと、社会科学や人文科学を含めた総合科学としての環境学の確立と展開が重要であると考えている。

地球環境の周期的変動は、地球の誕生以来数十億年脈々と続き、生物は、その誕生以来、環境周期に同調しながら命をつなぎ続けてきた。周期的な環境変動に同調して展開された生物のリズム性は、遺伝的要素としてDNAに組み込まれ、現在では、地球上のほとんど全ての生物に普遍的に現出している。生物のリズム現象が認識されたアレキサンダー大王の時代から2千数百年、De Mairanの実験から3百

年近くの時が経ち、科学的解析が始まってすでに1世紀近くの時間が経過しようとしている。しかし、最近20～30年における生物リズム研究の発展は目を見張るものがあり、原核生物から真核生物、無脊椎動物、脊椎動物、哺乳動物、霊長類、人間までのあらゆる分類群にわたっており、基礎から応用の分野まで急速な広がりを見せている。生物リズムは、地球環境ならびに生命の本質に関わる問題であるだけに、地球生態系や生物全体との兼ね合いを検討しながら、人間生活への応用を慎重に進めなければならないであろう。

人間を取り巻く環境、とりわけ地球環境や生物、そして人間自身についての知識の脆弱さによって、時として「思いもよらぬ・考えの及ばぬ」という言葉が独り歩きし、人間が人間らしく生きる意味を探る前に、また感性として捉える前に、技術のみがそれをはるかにしのぐ速さで先へ先へと進み、まさに思いもよらぬ事象を目にすることが多くなってきているのであろうか。どのような社会を構築しようとしているのであろうか。またどのような社会であれば、人間が人間らしく生きることができると考えているのであろうか。技術によって築かれた文明と、精神のよりどころとなる文化によって支えられている人間社会において、また人間自身がその2面性を内包する複雑な精神構造を維持するなかで、自然の摂理に従った技術を駆使し、豊かで懐の深い文化を育み、新たな社会の創生をもたらすには、どのような自己変革が必要なのであろうか。今私たちは、未知の未来に向けての、まさに岐路に立っているように思える。

人間は、文明を駆使し、地球環境のほんの表層を自己本位に改造してきた。しかし地球生態系を構成する一員である事実から逃れることはできず、自然の摂理に従った技術の開発こそが人間の生存にとって不可欠のものであるということ、基本的理念とすることが求められているという認識を深めつつある。人間のもつ多面性が、相反する思考と行動をもたらすことが多くあるとはいうものの、地球環境は、自浄作用によってかろうじて帳尻を合わせている危うい状態で均衡を保っている。そのような中で、人間の自己本位な技術が無秩序に行使されることによって、人間に認知されることなく消滅した種を含め、これまでに多くの種が絶滅し、今また絶滅の危機に多くの種が瀕している。これまでの地球の歴史における数度の種の大絶滅や種構成の変動と、現在生じつつある種の絶滅を、人間と環境との関わり方の結果ととらえるか、それをも含めてこれまでと同じ次元としてとらえるかは、人間の本質や人間を含めた生物の生存を如何に考えるかによって、異

なった結論が導かれるのではないだろうか。時として失念するとはいうものの、地球生態系の一員であることを知っており、人知の限界を知っている人間に対して、進化の過程からすると瞬時よりも短い時間で地球上における存在において、共存・共生への賢明で斬新な創造力と実行力が求められている。

人間が人間らしく生きる上で豊かな文化を育むことは、地球環境にとっても、また人間社会においても非常に重要である。人間としての篤実の欠落は、地球環境や人間社会、そして個々人の人間性そのものの貧困と退廃を招く可能性が大きい。農耕牧畜の始まりによる人口増加（地域の人口増加によって農耕牧畜がもたらされたという考え方もある）、産業革命後の急増、そして20世紀中頃からの爆発的増加による70億という人口の地球環境への負荷は、地球の自浄能力の許容範囲を上回りつつあると考えられており、最近さらにその速度を増しつつあるように思える。それらによって生じるストレスは、物質面のみならず、精神面においても、人間自身に内包され、蓄積されつつあることが予測される。自然の摂理からの逸脱は、技術面のみならず、文化面においても決して許されるものではなく、地球上の生物に対して影響することはもちろん、高度な精神構造を持つ類人猿や人類に対して、深刻な影響をもたらすことが予測される。生物の存在する限り続く進化の道程において、人間の存在そのものは、地球や生命の歴史からすると微々たる事象に過ぎない。しかしながら、自然の大きなうねりの中で、ほんの短い時間を共有する種とともに過ごす地球環境は、人間にとっての全世界であり、たまたま人類と同じ時間を共有する多くの生物にとっても、同様である。文化は、人間のみの特質を示すものではなく、程度の差こそあれ、地球上に生息する全ての生物に共通の事象であり、それらを同じように享受できる感性を醸成することによって、いっそうの文化の実りが期待できるのではないだろうか。人間が人間らしく生きるために、人間をとりまく環境を、同じ次元で包み込めるような篤実な感性を持つことが、いまこそ求められているのではないかと考えている。

7 謝辞

生物時計に関する研究は、ヒメギスのふ化リズムにはじまり、以来40数年継続してきた。この間の恩師正木進三先生の指導と包容力があってこそ、地道にこつこつと研究を進めることができたと思っている。人生に“もしも…”は無いが、もし先生の下で学ばなかったなら、この発見はなかったかもしれない。また同じように40数年前に研究を始め、長い中断があったものの、1987年から再開して以来、20数年継続してきた幼虫休眠のコオロギ類の生活史調節

機構に関する研究においても、先生の教えは研究の原点である。

博士論文のとりまとめにおいて、当時京都大学農学部昆虫学研究室教授であった故巖俊一先生には、言葉で表せないほどの御好意と御指導を受け、研究に対する姿勢を御教授いただくとともに、先生の人間性に魅了されたことを思い出す。奥様である巖靖子先生にも、心からの励ましを現在に至るまで賜っている。久野英二先生（当時京都大学農学部教授）には、学位論文の審査において御指導賜った。安藤喜一（当時弘前大学昆虫学研究室助教授）・豊川好司（当時弘前大学農学部教授）の両先生には、影に日向にさまざまな御指導と御助力をいただいた。奈良典明先生（当時弘前大学教養部生物学研究室教授）には、学位取得後に研究生として快く受け入れていただくとともに、研究室の使用、恒温器や消耗品の購入など、研究の継続を可能にいただいた。千葉喜彦先生（当時山口大学理学部教授）には、1970年代、日本で入手しにくい生物時計に関する多くの専門書や文献を長期間貸与していただき、山口大学でのゼミ発表を通じ、生物時計研究に対する視点を御教授いただいた。

故福山重一先生（当時芦屋大学総長）には、大学人としての大学教育・大学運営の基本について、厳しく御教授・御指導賜り、芦屋大学における研究棟の建設・研究施設の設置と拡充・助手の採用などの研究条件の充実や研究遂行上の心からの励ましをいただいた。80歳近い高齢にもかかわらず、「お！ やっとるか！」の声とともに、夜遅く生命工学研究室を足しげく訪ねてこられ、研究室の充実を我がことのように喜ばれ、さまざまな話をしていただいたことが、昨日のことのように思い出されるとともに、先生との時間は至福の一時でもあった。コオロギの生活史やヒメギス・ヨトウガなどの生物時計、環境教育に関する研究及びタマネギバエの成虫活動リズムや羽化リズムなどの共同研究を行った研究棟の施設は、今も他大学・他機関の研究者とともにタマネギバエを材料とした昆虫時計に関する研究に使用されている。故上野直蔵先生（当時同志社総長）には、伺うたびに豊かで温かく謙虚な人間性に魅了されるとともに、研究を継続する上での心からの励ましをいただいた。また、大局的な見地に立った大学人や私立大学のあり方、学生の教育や一貫教育における教育理念、伝統の重みと改革への取り組み、豊かな学生生活を過ごすための大学の施設や立地・景観などを含めた私立大学の運営・経営についての多くの御教授・御指導を賜った。

中学時代からの恩師である谷保夫先生には、現在にいたるまで常に変わらぬ心からの励ましをいただいている。故酒井清六・故松浦一郎の両先生から

は、昆虫への愛とともに研究への執念と心の温かさをいただいた。詩人吉川仁造先生には、おおらかで、公正無私な人間性ととともに、日本人の心とやまとことばのおやかさについて御教授いただいた。芦屋大学在任中、当時教授であった行衿琢治、西田泰和、小坂峻司、故高安一郎の諸先生には、研究・教育面においていろいろと御助力いただいた。また、芦屋大学で同僚であった高橋征主・渡邊優・宮野良一・伊川徹・松本達也・中村隆司の諸先生には、大学教育のあり方や大学運営について、親しくも厳しい議論の輪に加えていただいた。基礎学力の向上と教養を基礎とした人格教育、加えて想像力・創造力と実行力を伴った専門教育による真の実力を身につけてこそ、福山重一先生の言われた、人それぞれの天職を見出すことができ、また生かすことができると考えている。芦屋大学における人の育みにおいて、今後の取り組みを期待したい。伊原靖二・松本純子・新谷明雲・坂本美知子・故内海和夫の山口県立大学での同僚の諸先生には、研究・教育を進めるうえで、示唆に富むさまざまな助言を賜り、人間的に成長する糧をいただいた。また江里健輔山口県立大学学長始め事務職員及び教育職員の皆さんには、長年実践してきた学生のための大学に向けての教育と研究の推進において、いろいろと協力頂いた。

大学時代の研究室仲間である今井芳宏・杉木隆・永田英昭・山本篤・石谷正博・竹田真木生・城所隆・木村利幸・川嶋浩三・田中誠二・寺田浩二・渡辺真理・故千田拓夫・故古西作治の諸君には、明日への活力と大いなる励ましをいただいた。後輩の一人である木村勇司君には、青森県系統のヨトウガ卵の採集に、長期間協力していただいた（～2009年）。山口力雄・馬淵正人・鈴木勝・千田勤子・渡康彦（現芦屋大学教授）の諸君には、ヨトウガ・タマネギバエ・アメリカシロヒトリなどの採集・飼育・羽化数調査・行動観察の助力を、清水徹君と盛谷亨先生（現芦屋大学教授）には、活動や羽化の解析ソフトの開発や装置の設計などで協力いただいた。また佐藤耕君（当時弘前大学大学院育種学専攻）には、ヒメギスのふ化数調査に助力いただいた。昆虫学研究室での長い長い研究生の時期において、先輩諸氏と多くの後輩諸君及び城田安幸先生（現弘前大学農学生命科学部准教授）には静かなる協力をいただいた。昆虫時計とコオロギの生活史調節機構に関する研究の発展継続において、竹田真木生・田中誠二両博士には、30数年にわたり厳しい叱咤と温かい激励、そして多大なる協力をいただいている。また、1987年5月からの芦屋大学生命工学研究室の200名を越える研究室所属学生・院生、2003年10月からの山口県立大学の50名近い環境生態学研

究室所属の学生・院生や生活環境学科新井組の学生並びに少数であるが他の研究室の学生や他学部・他学科の学生たちからは、心癒される励ましとさまざまな協力をいただいた。私のもとを巣立っていった多くの卒業生の心の温かさや豊かさや若さや柔軟な精神は、私を育み支えてくれているとともに、ほっこり心を包み込み、これからの研究の継続と発展を力づけてくれている。

研究活動は、ロマン溢れる未知への挑戦であり、大学はそれを実現できる最も可能性のある場の一つである。大学が、厳しい中にもゆったりとした流れの中で、わくわくどきどきする研究と教育の場に立ち戻り、それを受け入れる懐の深さとゆとりある社会環境が醸成されたとき、そして多くの青年が、知的想像とともに知的好奇心をもって大学に入学したとき、そして大学人が青年たちと同じように知的ロマンを求め、プロフェッショナルとしての豊かな人間性に磨きをかけ、青年たちを受け入れる心のゆとりが生まれたとき、文化の創造と人間社会の創生がもたらされ、成熟した未来への展望が開けるのではないかと考えている。私たち生物が棲む地球は、人知をはるかに超えた存在であり、時として過酷ともいえる試練を私たちに与えることがある。2011年3月11日、東北・関東地方の地震と東北地方太平洋沿岸を襲った津波、加えて原子力発電所の放射能散逸という未曾有の災害は、日本人のみならず世界の人々を驚愕の渦に巻き込んだ。そして多くの人々の脳裏からは、未だ癒えぬ大きな悲しみと恐怖の念を拭い去れずにいる。今を去る17年前、1995年1月17日未明の阪神淡路大震災での自宅の崩壊と勤務先である芦屋大学の受難において、日常生活の回復や精神的打撃からの立ち直りには、10年、15年それ以上の年月が必要であることを身にしみて経験したことから、被災地の人々への言葉を見出せないでいる。当時を振り返ると、生物学の教科書を取りまとめた最中であり、今回も本論文をまとめているときの出来事であった。“時”は無常であるが、また大いなる味方でもあることを思えば、“時”による解決を待たねばならないのかもしれない。

「人の背中」から多くを学び、「以心伝心」・「沈黙は金・多弁は銀」・「巧言令色すくなし仁」が身についた世代であり、加えて「男子たるもの・武士たるもの」という数世代前の無骨な生き様で、器用に生きる術を持ちあわせていない私が、曲がりなりにも40数年間ひたすら研究を続けることができたのは、多くの方々の御指導と協力のおかげであるとともに、家族の支えと祖父母・母の教えがあっただけで成し得ることができたと思っている。私を育み、支えてくださった多くの方々に心から感謝するとともに、多くのことを教えてくれ、育ててくれ

たもの言わぬ昆虫たちにも感謝したい。これからも一昆虫学者として、ロマンを求め続けたいと思っている。

8 引用文献

- Adkisson, P.L. 1966 Internal clocks and insect diapause. *Science* 154:234-241
- 安藤喜一 2004 イナゴ類の卵休眠と季節適応「休眠の昆虫学」田中誠二・檜垣守男・小滝豊美編 東海大学出版会 4-15
- 新井哲夫 1975 ミカンコミバエの生活史にみられる日周リズム 日本応用動物昆虫学会誌 19:253-259
- 新井哲夫 1976a ミカンコミバエの幼虫のとび出し行動の日周期性に対する光と温度の影響 日本応用動物昆虫学会誌 20:9-14
- 新井哲夫 1976b ミカンコミバエの羽化の日周期性に対する温度と光の影響 日本応用動物昆虫学会誌 20:69-76
- Arai, T. 1977a Effects of the daily cycles of light and temperature on hatchability and hatching time in *Metrioptera hime Furukawa* (Orthoptera:Tettiginiidae). *KONTYU* 45:107-120
- 新井哲夫 1977b ヒメギスの孵化リズム インセクタリウム 14:204-208
- Arai, T. 1979a Effects of light-on and light-off on the hatching time in *Metrioptera hime Furukawa* (Orthoptera : Tettiginiidae) . *KONTYU* 47:66-77
- Arai, T. 1979b Effects of temperature shifts on the hatching time in *Metrioptera hime Furukawa* (Orthoptera : Tettiginiidae) . *KONTYU* 47:517-529
- Arai, T. 1979c Effects of daily cycles of light and temperature on the hatching in *Gampsocleis buerugeri de Hann* (Orthoptera : Tettiginiidae) . *Japanese Journal of Ecology* 29:49-55
- 新井哲夫 1979d シメマグラメイガの諸行動の日周期性に対する光周期の影響 日本生態学会誌 29:273-279
- 新井哲夫 1987 ウリハムシモドキのふ化時刻 東北昆虫 25:9-11
- Arai, T. 1994 Photoperiodic time measuring mechanism of egg hatching in the long-horned grasshopper, *Metrioptera hime* (Orthoptera : Tettiginiidae) . *Ashiya Univ. Ronso* 30th (特):37-52
- Arai, T. 1997a Effects of light intensity on the time of egg hatch in *Metrioptera hime Furukawa* (Orthoptera : Tettiginiidae) . *Japanese Journal of Entomology* 65:696-703
- 新井哲夫 1997b フタホシコオロギ *Gryllus bimaculatus* の活動性と環境周期 芦屋大学論叢 23:1-19
- Arai, T. 1998a Effects of non-24h photoperiods on the hatching time in *Metrioptera hime Furukawa* (Orthoptera : Tettiginiidae) . *Entomological Science* 1:1-6
- Arai, T. 1998b Effects of photoperiod and thermoperiod on hatching rhythm in *Homorocoryphus jezoensis* Matsumura et Shiraki (Orthoptera : Tettiginiidae) . *Entomological Science* 1:491-494
- Arai, T. 1998c Egg hatching rhythms of *Eobiana engelhardti subtropica* Bey-Bienko (Orthoptera:Tettiginiidae) under non-24h thermoperiods. *Entomological Science* 1:495-501
- 新井哲夫 1998d タイワンエンマコオロギ *Teleogryllus occipitalis* とカマドコオロギ *Gryllodes supplicus* (Orthoptera : Gryllidae) の孵化時刻に対する光周期と温度周期の影響 芦屋大学論叢 29:1-25
- 新井哲夫 2010 タマネギバエ *Delia antique* (Diptera : Anthomyiidae) の羽化測時機構 山口県立大学学術情報3号 共通教育機構紀要 創刊号:1-15
- Arai, T. 投稿予定 Photoperiod and thermoperiod determine hatching time in *Chizuella bonneti* Bolivar (Orthoptera : Tettiginiidae) . *Entomological Science*
- 新井哲夫・馬淵正人 1979 アメリカシロヒトリ成虫の行動時刻の決定と光条件 日本応用動物昆虫学会誌 23:162-169
- 新井哲夫・渡康彦 1982 タマネギバエの羽化時刻 応用動物昆虫学会第26回大会
- Arai, T., Watari, Y., Kitai, T. and Kosaki, Y. 1991 Adult eclosion rhythm in the onion fly, *Hylemia antique* (*Delia antique*) . *Sapporo Symposium on Biological Rhythm*
- 新井哲夫・渡康彦・田中一裕 1994 マツモムシ *Noctonecta triguttata* (Hemiptera : Noctonectidae) の孵化リズム 日本応用動物昆虫学会中国 36:25-27
- 新井哲夫・松下吏重 2005 ヘイケボタル *Luciola lateralis* Motschulsky (Coleoptera : Lampyridae) の孵化時刻 山口県立大学生活科学部研究報告 31:1-6
- 新井哲夫・盛谷亨・渡邊優 2007 タマネギバエ

- Delia antiqueの羽化自記記録装置の開発 山口県立大学生生活科学部研究報告 32:19-23
- Aschoff, J. 1960 Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 25:11-28
- Aschoff, J. 1969 Desynchronization and resynchronization of human circadian rhythms. *Aerosp. Med.*, 40:844-849
- Aschoff, J. 1981 *Handbook of Behavioral Biology. Vol. 4 Biological Rhythms.* Plenum Press, New York.
- Aschoff, J., Saint Paul, U. von and Wever, R. 1971 Die Lebensdauer von Fliegen unter dem Einfluss von Zeit-verschiebungen. *Naturwiss* 58:574
- Avery, T., Cardoso, S.S. and Venditti, J. 1979 Circadian related responses of leukemic mice to dose-ranging chemotherapy with cyclophosphamide. In : *Chronopharmacology*, edited by Reinberg, A. Oxford, Pergamon Press, 357-368
- Bateman, M.A. 1955 The effect of light and temperature on the rhythm of pupal ecdysis in the Queensland fruit-fly, *Dacus (Strumeta) tryoni* (Frogg.) . *Aust. J. Zool.* 3:22-33
- Brown, F.A. 1960 Response to pervasive geophysical factors and the biological clock problem. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 25:57-71
- Brown, F.A., Hastings, J.W. and Palmer, J.D. 1970 *The Biological Clock : Two Views*, Academic Press, New York and London
- Bruce, V.G. 1960 Environmental entrainment of circadian rhythm. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 25:29-48
- Bruce, V.G. and Pittendrigh, C.S. 1956 Temperature independence in a unicellular "clock". *Proc.N.A.S.* 42:676-682
- Bunning, E. 1935 Zur Kenntniss der endogenen Tagesrhythmik bei Insekten und Pflanzen. *Ber. dt. bot. Ges.* 53:594-623
- Bunning, E. 1936 Die endogene tagesrhythmik als Grundlage der Photoperiodischen Reaktion. *Ber. dt. bot. Ges.* 54:590-607
- Bunning, E. 1960 Circadian rhythms and time measurement in photoperiodism. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 25:249-256
- Bunning, E. 1973 *The Physiological Clock*, (Third English edition) . First published in 1958 "Die Physiologische Uhr" Springer-Verlag, New York
- Cardoso, S.S., Avery, T. and Venditti, J.M. 1978 Circadian dependence of host and tumor responses to cyclophosphamide in mice. *Eur. J. Cancer* 14:949-954
- Chandrashekar, M.K. and Loher, W. 1969 The effect of light intensity on the circadian rhythms of eclosion in *Drosophila pseudoobscura*. *Z. vergl. Physiologie* 62:37-347
- Chiba, Y. 1961 Actograph for recording the movement of such small insect as mosquito. *Sci. rep. Tohoku Univ. Ser. (協) (Biol.)* 27:113-120
- Chiba, Y. 1964 The diurnal activity of the mosquito, *Culex pipiens* Pallens, in relation to light condition, (特). Activity under the continuous light condition. *Sci. rep. Tohoku Univ. Ser. (協) (Biol.)* 30:67-75
- Chiba, Y. 1966 Diurnal activity of a fruit moth, (特). *Grapholitha molesta* Busck. *Sci. rep. Tohoku Univ. Ser. (協) (Biol.)* 32:1-6
- Chiba, Y. 1967 Activity of mosquitoes, *Culex pipiens pallens* and *Aedes japonicus* under a step-wise decrease of light intensity. *Sci. rep. Tohoku Univ. Ser. (協) (Biol.)* 33:7-13
- Chiba, Y. 1971 Phase angle relationship between the circadian activity of the mosquito, *Aedes flavopictus*, and 24 hr LD cycles. *Jap. J. Eco.* 21:221-226
- 千葉嘉彦 1972 綜説 蚊の日周リズム - とくにその内因性 *動物学雑誌* 81:91-110
- 千葉嘉彦 1975 *生物時計* 244 p 岩波書店
- Chiba, Y., Cutkomp, L.K. and Halberg, F. 1973 Circadian oxygen consumption rhythm of the flour beetle, *Tribolium confusum*. *L. Insect Physiol.* 19:2163-2172
- Chiba, Y., Cutkomp, L.K. and Halberg, F. 1974 Circadian oxygen consumption rhythm of the flour beetle, *Tribolium confusum*, with special reference to phase-shifting. In : *Chronobiology*, 602-606, Igakushoin, Tokyo
- 千葉嘉彦・高橋清久 (編集) 1991 *時間生物学ハンドブック* 朝倉書店
- Chovnick, A. (ed.) 1960 *Biological clocks*, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 25
- Danilevskii, A.S., Goryshin, N.I. and Tyshchenko, V.P. 1970 Biological rhythms in terrestrial arthropods. *A. Rev. Ent.* 15:201-244
- Darwin, C. and Darwin, F. 1880 "The power of movement in plant" 間接引用 (「生物時計はなぜリズムを刻むか」 (本間徳子訳) 日経BP社 2006)

- De Coursey, P. J. 1960 Phase control of activity in a rodent. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.* 25:49-55
- Eastman, C.I. 1987 The circadian rhythm of temperature in humans during a 26-hr sleep-wake schedule. *Physiol. Behav.* 40:17-23
- Edward, D.K. 1964 Activity rhythms of Lepidopterous defoliators. (監) *Halisodota argentata* Pack. (Arctiidae), and *Nepytia phantasmaria* Stkr. (Geometridae). *Can. J. Zool.* 42:939-958
- Engelmann, W. 1966 Effect of light and dark pulses on emergence rhythm of *Drosophila pseudoobscura*. *Experientia* 22:606-608
- Evans, K.J. 1966 Responses of locomotor activity rhythm of lizards to simultaneous light and temperature cycles. *Comp. Biochem. Physiol.* 19:99-103
- Foster, R. and Kreitzman, L. 2004 "Rhythms of life" 「生物時計はなぜリズムを刻むか」 (本間徳子訳) 日経BP社 2006
- Harder, R. and Bode, O. 1943 Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiod auf das Blühen, die Verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagpflanze *Kalanchoe blossfeldiana*. *Planta* 33:469-504
- Hamner, K.C., Flinn, J.C., Sirohi, G.S., Hoshizaki, T. and Carpenter, B.H. 1962 Studies on the biological clock at the South pole. *Nature* 195:476-480
- Hidaka, T. 1972 Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera : Arctiidae) in Japan (協) Mating behavior. *Appl. Ent. Zool.* 7:116-132
- Hidaka, T. 1977 Mating behavior In "Adaptation and speciation in the fall webworm. Hidaka, T. ed. Kodansha 81-110
- Higaki, M. and Ando, Y. 2000 Effect of temperature on the termination of prolonged initial diapause in *Eobiana japonica* (Bolivar) (Orthoptera : Tettigoniidae). *Entomol. Science* 3:219-226
- 檜垣守男 2004 イブキヒメギスの卵休眠と多年性生活史 「休眠の昆虫学」 田中誠二・檜垣守男・小滝豊美編 東海大学出版会 27-40
- 本間研一・本間さと・広重力 1989 生体リズムの研究 北海道大学図書刊行会
- Ikeda and Tomioka, K. 1993 Temperature dependency of the circadian locomotor rhythm in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science* 10:597-604
- 今福道夫 1972 ゴウリムシにおける接合型変化のリズムと細胞分裂 *動物学雑誌* 81:154-157
- 今福道夫 1977 ウミサボテンの日周性リズム 遺伝 31:62-68
- Imafuku, M. 1973 On some physiological aspects in the daily rhythmic activity of the sea-pen, *Cavernularia obesa Valenciennes*. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 20:431-454
- Imafuku, M. 1975 Adaptation of the circadian rhythm of mating-beactivity to abnormal light-dark cycles in *Paramecium bursaria*. *J. interdiscipl. Cycle res.* 6:141-151
- Imafuku, M. 1976a On the mechanism of the activity rhythm of the sea-pen, *Cavernularia obesa Valenciennes*. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 23:1-17
- Imafuku, M. 1976b On the nocturnal behavior of *Tylos granulatus* Miers (Crustacea : Isopoda) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 23:299-340
- Imafuku, M. 1980 Activity rhythm of the sea-pen, *Cavernularia obesa Valenciennes*, under temperature and light cycles. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 25:119-130
- Imafuku, M. 1981 Tidal activity rhythm of the hermit crab, *Pagurus geminus* Malaughkin *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 26:327-336
- Jenner, C.E. and Engels, W.L. 1952 The significance of the dark period in the photoperiodic response of male juncos and white-throated sparrows. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 103:345-355
- Jones, M.D.R., Hill, M. and Hope, A. M. 1967 The circadian activity of the mosquito *Anopheles gambiae* : Phase setting by the light regime. *J. Exp. Biol.* 47:503-511
- Kalmus, H. 1938 Tagesperiodisch verlaufende Vorgänge an der Stabhueschrecke (*Dixippus morosus*) und ihre experimentelle beeinflussung. *Z. vergl. Physiol.* 25:494-508
- Kato, M. and Toriumi, M. 1950 Studies in the associative ecology of insects. (特) Nocturnal succession of a mosquito association in the biting activity. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. (協) (Biol.)* 18:467-472
- Kripke, D.F., Risch, S.C. and Janowsky, D. 1983 Bright white light alleviates depression. *Psychiat. Res.* 10:105-112
- Konopka, R. and Benzer, S. 1971 Clock mutants of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA.* 68:2112-2116
- Kurihara, M. and Ando, Y. 1969 The effect of

- mercury compounds on breaking of diapause in the eggs of the false melon beetle, *Atrachya menetriesi* Faldermann (Coleoptera : Chrysomelidae) *Appl. Ent. Zool.* 4:149-151
- Lees, A.D. 1959 The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton-(特) The influence of these factors on apterous virginoparae and their progeny. *J. Insect physiol.* 3:92-117
- Lees, A.D. 1964 The location of the photoperiodic receptions in the aphid *Megoura viciae*. *J. exp. Biol.* 41:119-133
- Less, A.D. 1965 Is there a circadian component in the *Megoura* photoperiodic clock? In Aschoff, J. (ed.) *Circadian clock*:351-356 North-Holland, Amsterdam
- Lees, A.D. 1970 Insect clocks and timers. Inaugural Lecture, Imperial College of Science and Technology, 1st December 1970
- Lewy, A.J., Kern, H.A., Rosenthal, N.E. and Wehr, T.A. 1982 Bright artificial light treatment of a manic-depressive patient with a seasonal mood cycle. *Am. J. Psychiatry* 139:1496-1498
- 丸山康則 1991 交通事故の周期性「時間生物学ハンドブック」470-478
- Masaki, S. 1984 Unity and diversity in insect photoperiodism. *Ciba Foundation Symposium* 104:7-25
- Masaki, S., Igarashi, R., Watari, Y. & Furubayashi, Y. 1992 Photoperiodic time measurement in seasonal adaptations of ground crickets. In Hiroshige, T. & Honma, K. (ed.) *Circadian clocks from Cell to Human*:73-88 Hokkaido Univ. prss, Sapporo
- Menaker, M. (ed.) 1971 *Biochronometry*, Proceedings of the International Symp. on Biochronometry, National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- Messenger, P.S. 1964 The influence of rhythmically fluctuating temperatures on the development and reproduction of the spotted alfalfa aphid, *Theroaphid maculate*. *Journal of Economic Entomology* 57:71-76
- Minis, D.H. and Pittendrigh, P.S. 1968 Circadian oscillation controlling hatching: its ontogeny during embryogenesis of a moth. *Science, Wash.* 159:534-536
- Minors, D.S. and Waterhouse, J.M. 1981 Circadian rhythms and the human. Wright PSG, Bristol
- Mitsui, A., Kamazawa, S., Takahashi, A., Ikemoto, H., Cao, S. and Arai, T. 1986 Nature Strategy by which nitrogen-fixing unicellular cyanobacteria grow photoautotrophically. *Nature* 323:720-722.
- 森主一 1943 ウミシヤボテン *Cavernulavia obesa* Valenciennesの日周期活動 (特). 自然状態に於ける観察 *動物雑誌* 55:285-291
- Mori, S. and Tanase, H. 1973 Studies on the daily rhythmic activity of sea-pen, *Cavernularia obesa* Valenciennes. Ontogenic development of the daily rhythmic activity. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 20:455-467
- 永山治男 1985 時間薬理学と治療 朝倉書店
- Nayar, J.K., Samarawickrema, W.A. and Sauerman, D.M.Jr. 1973 Photoperiodic control of egg hatching in the mosquito *Mansonia titilans*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 66:831-835
- 日本直翅類学会編集 (市川顕彦・伊藤ふくお・加納康輔・河合正人・富永修・村井貴史) 2006 バッタ・コオロギ・キリギリス大図鑑 北海道大学出版会
- Nisimura, T. and Numata, H. 2001 Endogenous timing mechanism controlling the circannual pupation rhythm of the varied carpet beetle *Anthrenus verbaci*. *Journal of Comparative Physiology* 187:433-440
- 大城安弘 1985 琉球列島産鳴く虫に関する研究 第8報 チビクロコオロギ *Plebiogryllusguttiventris* (直翅目、コオロギ科)の沖縄島における生活史 *沖縄農業* 20:39-47
- 大城安弘 1987 琉球列島産鳴く虫に関する研究 第14報 カマドコオロギ (直翅目、コオロギ科)の沖縄島における生活史 *沖縄農業* 22:31-39
- 大城安弘 1989 琉球列島産鳴く虫に関する研究 第14報 オキナワクチキコオロギ (直翅目、コオロギ科)の沖縄島における生活史 *沖縄農業* 24:7-16
- 大島清 1991 妊娠・出産のリズムー人間「時間生物学ハンドブック」338-347
- Peterson, D.M. and Hammer, W.M. 1968 Photoperiodic control of diapause in the codling moth. *Journal of Insect Physiology* 14:519-528
- Pittendrigh, C.S. 1954 On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 40:1018-1029
- Pittendrigh, C. S. 1958 Perspectives in the study of biological clocks. In : *Perspectives in Marine Biology*, Buzzari-Traverso, A.A. (ed.) 239-268

- Univ. Calif. Press, Berkeley
- Pittendrigh, C. S. 1960 Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 25:159-184
- Pittendrigh, C. S. 1965 On the mechanism of entrainment of a circadian rhythm by light cycles. In *Circadian Clocks* (Ed. Aschoff, J.) , 277-297
- Pittendrigh, C. S. 1966 The circadian oscillation in *Drosophila pseudoobscura* pupae : a model for the photoperiodic clock. *Z. Pflanzenphysiol.* 54:275-307
- Pittendrigh, C. S. 1967 Circadian systems. (特) The driving oscillation and its assay in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 58:1762-1767
- Pittendrigh, C.S. and Bruce, V.G. 1957 An oscillator model for biological clocks. In : *Rhythmic and Synthetic Processes in Growth* 75-109 Princeton Univ. Press
- Pittendrigh, C. S., Bruce, V.G., Rosensweig, N. S. and Rubin, M.L. 1959 A biological clock in *Neurospora*. *Nature* 184:169-170
- Pittendrigh, C. S. and Minis, D.H. 1964 The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. *Am. Nat.* 98:261-294
- Pittendrigh, C. S. and Minis, D.H. 1971 The photoperiodic time measurement in *Pectinophora gossypiella* and its relation to the circadian system in that species. In Menaker, M. (ed.) *Biochronometry* : 212-250 National Academy of Science, Washington
- Pittendrigh, C.S. and Minis, D.H. 1972 Circadian systems : longevity as a function of circadian resonance in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 69:1537-1539
- Ratte, J., Halberg, F. and Kuhl, J.F.W. 1973 Circadian variation in the rejection of rat kidney allografts. *Surgery* 73:102-108
- Ridiford, L.M. and Johnson, L.K. 1971 Synchronization of hatching of *Antheraea pernyi* eggs. *Proc. 13th int. Congr. Ent. Moscow* 1:431-432
- 佐々木正巳 1975 ウリキンウワバの各発育ステージにおける諸行動の日周期性 応用動物昆虫学会誌 19:35-40
- Sasaki, M. 1977 Studies on the photoperiodic timing mechanism of the mating behavior in the cucumber looper, *Anadevidia peponis* (Lepidoptera : Noctuidae) . *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Tamagawa Univ.* (17) Part2:79-152
- 佐々木隆 1978 時差ぼけの克服の道 「時間生物学」朝倉書店 239-265
- Saunders, D.S. 1972 Circadian control of larval growth rate in *Sarcophaga argyrostoma*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 69:2738-2740
- Saunders, D.S. 1973 The photoperiodic clock in the flesh-fly, *Sarcophaga argyrostoma*. *Journal of Insect Physiology* 19:1941-1954
- Saunders, D.S. 1976a *Insect Clocks*. Pergamon Press. (「昆虫時計」 正木進三訳 サイエンス社 1981)
- Saunders, D.S. 1976b The circadian eclosion rhythm in *Sarcophaga argyrostoma* : some comparisons with the photoperiodic "clock". *J. com. Physiol.* 110-133
- Saunders, D.S. 1977 An introduction to biological rhythms. Bishopbriggs, Glasgow, United Kingdom
- Saunders, D.S. 2002 *Insect Clocks*. Third edition. Elsevier, Amsterdam
- Scheving, L.E., Halberg, F. and Pauly, J.E. 1974 *Chronobiology*, Proceeding of the International Society for the Study of Biological Rhythms, Little Rock, Arkansas (1971) , Igakushoin, Tokyo.
- 清水勇・大石正 2008 *リズム生態学* 東海大学出版会
- Shimizu, T. and Masaki, S. 1997 Daily time of hatching in *Nemobius* crickets. *Jpn. J. Ent.* 65:335-342
- Sower, L.L., Shrey, H.H. and Gaston, L.K. 1970 Sex pheromones of noctuid moths.]?. Light : dark cycle regulation and light inhibition of sex pheromone release by females of *Trichoplusia ni*. *Ann.Entomol.Soc.Am.* 63:1092
- Sulzman, F.M., Ellman, D., Fuller, C.A., Moore-Ede, C.A. and Wassmer, G. 1984 *Science* 225:232-234
- Takeda, M. and Masaki, S. 1979 Asymmetric perception of twilight affecting diapause induction by the fall webworm, *Hyphantria cunea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 25:317-327
- Tanaka, S. 1961 Studies on the rhythmicity of hatching in silkworm eggs, *Bombyx mori* L. *Fac. Text. Sci. Technol. Shinshu Univ. Ser. E, Agric. Seic.* 5:69-123
- 田澤仁 2009 マメから生まれた生物時計 学会出

- 版センター
- 谷村禎一 1991 分子生物学的(分子遺伝学的)機構—ショウジョウバエ「時間生物学ハンドブック」161-170
- Tomioka, K., Wakatsuki, T., Shimono, K. and Chiba, Y. 1991 Circadian control of hatching in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *J. Insect Physiol.* 5:365-371
- 富岡憲治・沼田英治・井上慎一 2003 時間生物学の基礎 裳華房
- Truman, J.W. 1971 Hour-glass behavior of the circadian clock controlling eclosion of the silkmoth *Antheraea pernyi*. *Proc. N.A.S.* 68:595-599
- Tychsen, P.H. and Fletcher, B.S. 1971 Studies on the rhythm of mating in the queensland fruit fly *Ducus trioni*. *J. Insect Physiol.* 17:2139-2156
- Vaz Nemes, M. and Saunders, D. 1999 Photoperiodic time measurement in insects : A review of clock models. *Journal of Biological rhythms* 14:84-104
- Watari, Y. 2000 Entrainment of circadian locomotor activity rhythm in the onion fly, *Delia antiwua*. 99p Doctoral thesis (Iwate Univ.)
- Watari, Y. 2002 Comparison of the circadian eclosion rhythm between non-diapause and diapause pupae in the onion fly, *Delia antique*. *Journal of Insect Physiology* 48:83-89
- Watari, Y. 2005 Comparison of the circadian eclosion rhythm between non-diapause and diapause pupae in the onion fly, *Delia antique*: the change of rhythmicity. *Journal of Insect Physiology* 51:11-16
- Watari, Y. and Arai, T. 1997 Effects of photoperiod and aging on locomotor activity rhythms in the onion fly, *Delia antique*. *J. Insect Physiol.* 43:567-576
- Watari, Y. and Arai, T. 1998 Effect of D₂O on locomotor activity rhythm in the onion fly, *Delia antique*. *Entomol. Sci.* 1:477-483
- Watari, Y. and Arai, T. 1999 Effect of dim light on locomotor activity rhythm in the onion fly, *Delia antique*. *Zoological Science* 16:603-609
- Wells, J.W. 1963 Coral growth and geochronometry. *Nature* 197:948-950
- Winfree, A.T. 1970 The temporal morphology of a biological clock. In *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* (Ed. Gerstenhaber, M.) 111-150
- White, T.C.R. 1968 Hatching of eggs of *Cardiophila* *densitexta* (Homoptera : Psyllidae) in relation to light and temperature. *J. Insect Physiol.* 14:1847-1859
- Zimmerman, W.F. and Ives, D. 1971 Some photophysiological aspects of circadian Rhythmicity in *Drosophila*. In *Biochronometry* (Ed. Menaker, M.) 381-391