



図・本道

アワヨトウ *Leucania separata* Walker の
相変異に関する研究。とくに幼虫体色変異に対す
る内分泌および神経支配

小倉 信夫

名古屋大学図書
和 672123

報告番号	※甲第	914	号
------	-----	-----	---

目次

第 1 章	緒 言	
1-1	相 変 異	----- 1
1-2	相 変 異 に 伴 う 色 彩 変 異 と 色 素	----- 3
1-3	相 変 異 に 対 す る 内 分 泌 支 配	----- 5
1-4	研 究 目 的	----- 10
第 2 章	材 料 お よ び 方 法	
2-1	供 試 昆 虫	----- 12
2-2	手 術 方 法	----- 12
2-3	幼 虫 体 色 の 識 別 法	----- 15
第 3 章	体 色 発 現 に 対 す る 内 分 泌 支 配	
3-1	幼 虫 脱 皮 過 程 の 観 察	----- 25
3-2	結 紮 実 験	----- 25
3-3	集 合 飼 育 幼 虫 の 黒 色 化 誘 起 器 官 の 探 索	----- 33
3-4	異 なる 令 期 の 脳, 側 心 体 - P ヲ ヲ 体 連 合 体, 食 道 下 神 經 節 の 黒 色 化 誘 起 機 能 お よ び そ の 機 能 に 関 す る そ れ ら の 器 官 の	----- 46

特性

- 3-5 脳, 側心体 - アラタ体連合体 ----- 53
および食道下神経節の黒色化
誘起機能の相互関連
- 3-6 脳 - 側心体 - アラタ体 - 食道 ----- 57
下神経節連合体の移植数と黒
色化の程度
- 3-7 単独飼育幼虫への集合飼育幼 ----- 58
虫の脳, 側心体 - アラタ体連
合体, 食道下神経節の移植
- 3-8 単独飼育幼虫遊離腹部および ----- 66
全虫体への集合飼育幼虫の脳
- 側心体 - アラタ体 - 食道下
神経節連合体の移植
- 3-9 単独飼育 5 令 1 日目幼虫への ----- 77
集合飼育幼虫の食道下神経節
の移植
- 3-10 単独飼育幼虫と集合飼育幼虫 ----- 80
の脳 - 側心体 - アラタ体 - 食
道下神経節連合体の黒色化誘

	起機能の比較	
3-11	皮膚の移植による体色発現に 対する内分泌支配の究明	-----85
3-12	体色発現に対するアラタ体の 役割に於いての検討	-----90
3-13	器官の抽出物および磨碎物の 注射による体色発現に対する 内分泌支配の究明	-----94
第4章	体色発現に対する神経支配	
4-1	集合飼育幼虫における神経索 の切断	-----113
4-2	黒色化に対する環喉神経縦連 合の役割に於いての検討	-----116
4-3	集合飼育幼虫における触角切 除	-----122
第5章	総合考察	-----126
	要約	-----143
	謝辞	-----149
	引用文献	-----150

第1章 緒言

1-1 相変異

ある種の昆虫では、同一種であるにもかかわらず生息密度に依存して個体の形態、色彩、活動性が著しく変化する事が知られているが、このような生物現象が明らかにされたのは比較的最近のことである。すなわち、Uvarov (1921, 1928) は *Locusta migratoria* や *Locustana pardalina* などのワタリバッタ類 (直翅目) において大発生時に見られる集合的、活動的かつ色彩の鮮明な個体から低密度時の不活動で淡い体色の個体までの連続した変異を発見し、前者を群居相 (phase gregaria) 後者を孤独相 (phase solitaria) 両者の中間段階のものを移行相 (phase transiens) と名づけるとともに、このような多型性を相変異 (phase variation) と呼んだ。続いて Faure (1932, 1943) は、ワタリバッタ類のこのような変異が生息密度に依存しておこることを詳細な飼育実験によって明らかにし、さらにワタリバッタ類以外に、ヨトウ

が類 (鱗翅目) の *Spodoptera* (= *Laphygma*) *exempta*, *S. exigra*
 および *S. capicola* (= *S. abyssinia*) (巖, 1967b) 幼虫にも
 生息密度に依存した体色変化があることを発
 見した。次いで Long (1953) は, 数種鱗翅目
 昆虫における飼育密度の影響を調べ, とくに
 ウリバの一種 *Plusia gamma* において幼虫の色彩,
 活動性, 成長率, 死亡率が密度に依存して変
 化することを明らかにし, Iwano (1962, 1963), 1967^巖
 a) もヨトウが類のアワヨトウ *Leucania separata*
 において幼虫の体色, 機械的刺戟および光に
 対する反応性, 発育期間が密度依存的に変化
 することや成虫の諸性質が幼虫期の密度に対
 応して変化することを明らかにした。

ところで, 昆虫個体群における適度の二み
 あい状態は, 過疎 (under-crowding) と比較して
 死亡率の低下, 発育促進, 成虫体重の増加な
 どの影響を与え, 過密 (over-crowding) は, 死亡
 率の増加, 発育遅延, 成虫体重や産卵能力の
 減少などの影響を与えることがある。また,
 種によっては密度の上昇が新しい住み場所へ

の移動に適した機能的あるいは機能的形態的変化をもたらしたり、不適な環境を回避するため休眠をひきおこしたりする。このようなこみあいすなわち個体間相互作用の影響をこみあい効果 (crowding effect) といい、この効果は種の絶滅を避けるために発達した種内の適応手段とみなせる。そして、とくにワタリバツタ類やヨトウガ類にみられるように密度に依存して発育速度、形態、色彩、活動性などが変化することを相変異 (Chauvin, 1957 においては相現象) といっているが、この相変異は大発生をくりかえす種に発達したこみあい過ぎの状況に対処するための手段と考えられる (巖, 1971, 1972)。

1-2 相変異に伴う色彩変異と色素

相変異は著しい体色変異を伴う。ワタリバツタ類の相変異および同色性 (homochromy) に関連した色彩変異については Faure (1932) が詳しく記載しているが、ここでは Uvarov (1966)

および Rowell (1971) の綜説に沿ってその概略を述べる。

群居相の個体は基本的には黒色と赤褐色あるいは黄色が入りまいた目立つ色彩をしている。このような体色は成虫にも見られるがとくに幼虫において著しい。そして、群居相の雌成虫由来の孵化幼虫は孵化時に既に黒色である。一方、孤独相の個体は緑色か同色性反応 (homochrome response) によって灰色、橙色、茶色あるいは鈍い黒色を呈している。このような色彩は外原表皮の melanin、真皮細胞内の ommochrome、体液や真皮細胞や内原表皮の carotenoid や胆汁色素 (主に mesobiliverdin) とからなりたっている。すなわち、黒色や赤褐色は melanin や ommochrome、黄色は carotenoid、緑色は carotenoid と胆汁色素の混合によっているとされている。しかし、melanin を除く他の色素は酸化還元電位の変化によって色調が変わり、とくに mesobiliverdin は無色から黄色、すみれ色、青色、緑色まで変化し、それらが混じりあうこと

によつて更に灰色、茶色、橙色にも見える。
 したがつて、すべての色彩が化学的に明らかに
 されているわけではなく、今後の研究に委
 ねられている部分も多い。

密度依存的色彩変異を示す鱗翅目昆虫の種
 は、Iwao (1968) の綜説にまとめられている
 。ここではとくにこの論文で取りあつかうア
 ワヨトウ *Leucania separata* について述べる。

図1に示すように、高密度型幼虫は、黒色
 で白色ないし黄褐色の鮮やかな側線を有して
 いる。これに反し、低密度型幼虫はあまり黒
 色化しておらず、黄色、橙色あるいは赤褐色
 の単調な色彩を呈している。そして、このよ
 うな色彩変異は4令期以後に表われ (Iwao,
 1962)、表皮に沈着した indole melanin が黒色に
 関与し (池本, 1971)、carotenoidや ommochrome が
 黄色ないし赤褐色に関与しているという (池
 本, 1968)。

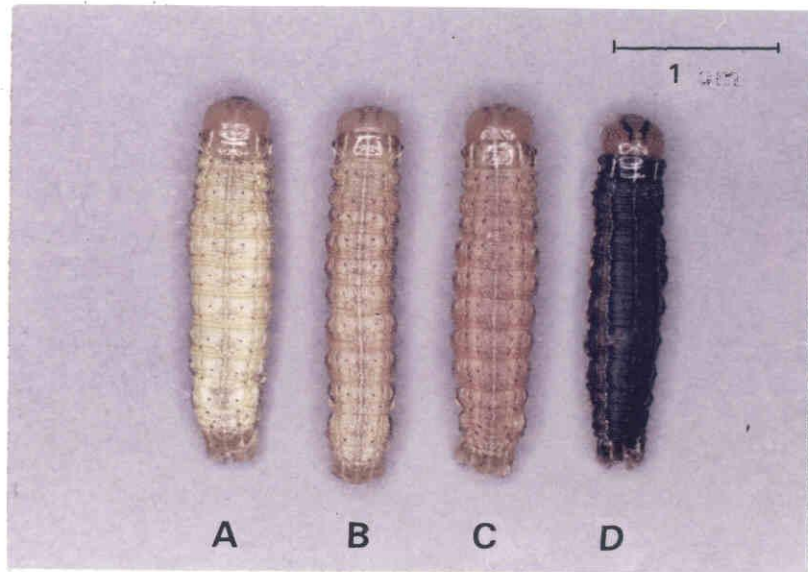


図 1. さ ま ざ ま な 色 彩 の も 令 1 日 目 幼 虫
A 黄 色 単 独 飼 育 (低 密 度 型) 幼 虫
B 橙 色 単 独 飼 育 (低 密 度 型) 幼 虫
C 赤 褐 色 単 独 飼 育 (低 密 度 型) 幼 虫
D 集 合 飼 育 幼 虫 (高 密 度 型) 幼 虫

P. Joly (1949, 1951) は、アフリカワタリバツタ *Locusta migratoria* において、アラタ体の移植によつて群居相の個体の体色が群集色から緑色の孤独色へ変化し、色彩以外にも〔上翅鞘の長さ / 後肢腿節の長さ〕, 〔前胸背板の長さ / 頭幅〕, 〔前胸背板の高さ / 頭幅〕などの相対生長比が孤独相的になることを発見し、アラタ体の高活性が孤独相の形質を導くといふ仮説を提出した。次いで L. Joly (1954, 1960) は同いくアフリカワタリバツタにおいて巧みな器官の移植や摘出実験によつて体色の緑色化がアラタ体の直接の作用によつておこることを示し、P. Joly の仮説を支持した。また、Staal (1961) もアフリカワタリバツタを用いて実験をおこない、ほぼ同様の結果を得た。現在、このようなアラタ体の作用は、synthetic juvenile hormone やその類似物質を用いた研究で、アラタ体の juvenile hormone によるものであることが明らかにされてゐる (P. Joly et Meyer, 1970; Němec et al., 1970)。一方、Nickerson

(1956) は、サバクワタリバツタ *Schistocerca gregaria* において、アラタ体の移植および体液の注射実験をおこなない、相に伴う体色変異が二つの異なるホルモンすなわち地色 (ground colour) に関与するホルモン (background hormone) と斑紋に関与するホルモン (pattern hormone) の平衡によって決まり、孤独相では前者のホルモンが多く群居相では後者が多いという仮説をたした。そして、Staal (1961) はアフリカワタリバツタにおいて側心体が表皮の黒色化に関与していることを明らかにした。その後、側心体に存在する黒色化を誘起するホルモン (hormone mélanotrope) は脳間部の神経分泌細胞で生産されるという仮説がたされ (Girardie et Cazal, 1965), 続いて、それが脳間部神経分泌細胞の中のC細胞において生産されること
 が明らかになった (Girardie et P. Joly, 1968)。現在、アフリカワタリバツタの相変異を支配しているもっとも基本的な内分泌系として、脳間部神経分泌細胞のA, B, C細胞

胞とアラタ体による系が考えられている。すなわち、他個体の影響が感覚器官を介してインパルスとして脳に送られて A, B, C 細胞の分泌活性の調節がなされ、アラタ体の分泌活性の抑制ないし促進がおこるといふ (P. Joly, 1970)。そのほかに、サバクワタリバツタにおいては、孤独相の成虫の前胸腺が群居相のそれよりも大きいことと、孤独相の4令幼虫から前胸腺の一部を摘出すると、脱皮して生じた5令幼虫は表皮の黒色化がおこり地色も緑色であったものが黄色ないし淡い赤色に変化することから、孤独相個体における前胸腺の役割が強調されている (Ellis and Carlisle, 1961)。しかし、アフリカワタリバツタにおいては前胸腺のそうした効果は認められていない (Staal, 1961)。ワタリバツタ類の相変異における前胸腺の役割についての詳細な研究は今後に残されている。そのほか、ワタリバツタ類の相変異との関連では、成虫の飛行活動と側心体の役割が研究されつつある (

Mayer and Candy , 1969 ; Michel , 1973) 。

一方、ヨトウガ類における相変異の内分泌支配については Ogura et al. (1971) と Ogura and Saito (1972) のアヲヨトウ幼虫 *Leucania separata* の体色の黒色化に脳および食道下神経節由来のホルモンが関与しているという報告以外に研究はなされていない。

1-4 研究目的

相変異は個体数変動の結果であり、それについての研究は大発生の問題を解決する手がかかりにはならないのではないかと (Key , 1950) という議論がなされたことがあるが、密度増加に伴う移動に適した形態への変化、産卵数の減少 (Albrecht et al. , 1959) 、キアズマ頻度増加による種内の変異性の増加 (Nolte , 1967) などは種維持のための適応と考えられる。したがって、相変異の研究は Kennedy (1956) や Iwao (1962) らが指摘しているように昆虫大発生の機構を解明するための重要な知識をも

たらずと比べてよい。また、ヨトウが類の相
変異に対する内分泌支配についての詳細な研
究はワタリバツタ類との生理学的な比較と
いう面で興味深いことである。そこで、この
論文ではこのような観点からアワヨトウ *Leucania*
separata の相変異とくに深く追求されていな
い幼虫体色の変異に対する内分泌および神経支
配について研究した。

第2章 材料および方法

2-1 供試昆虫

実験に用いたアワヨトウ *Leucania separata* は、1971年から1973年にかけて愛知県東郷町のトウモロコシ畑において採集したものの累代飼育系である。集合飼育の場合は直径9 cm高さ4.5 cmのプラスチック容器当り1, 2, 3, 4令幼虫を50~100頭、5令幼虫を30頭の密度で、単独飼育の場合は2令期以後の幼虫を直径5.5 cm高さ3.5 cmのプラスチック容器当り1頭の密度で飼育した。なお、餌としてトウモロコシ *Zea mays* の葉もしくはイタリアンライグラス *Lolium italicum* の葉を与えて、25±1°C全明条件下で飼育した。累代飼育の幼虫は8×23×30 cmのプラスチック容器で集合飼育し、成虫は25×30×45 cmの金網製の箱に入れて10%蜂蜜を与え短冊状に折ったパラフィン紙に産卵させた。

2-2 手術方法

実験昆虫は、麻酔する必要がある場合には ethyl ether のガスで麻酔した。ただし、触角の切除の場合にのみ炭酸ガスで麻酔した。

次に、この研究でおこなった手術の方法を述べる。

2-2-1 結紮

結紮した部位より前半部と後半部間の体液の移動は止まるが、神経索や消化管が切れない程度に細い絹糸で縛った。

2-2-2 器官の摘出

実体双眼顕微鏡（6～60倍）下で鋭利なピンセットを用いておこなった。脳を摘出する場合は頭蓋を破り、側心体—アヲタ体連合体や食道下神経節などの器官はその器官に近い腹面の皮ふに小さな穴を開けて摘出した。手術中に傷口から流出して体表面に付着した体液は濾紙で吸いとった。

2-2-3 器官の移植

幼虫を70% ethyl alcohol に30秒間浸けて表面を殺菌して蒸留水で洗淨した後、0.9% NaCl 中で

解剖して移植する器官をとり出した。これらの器官をスライドグラスに滴下した0.9% NaClで2~3回洗い、幼虫の体腔中へ背面部の皮ふに開けた小さな穴を通して押し込んだ。なお、ここで用いた0.9% NaClは高圧殺菌釜で殺菌(120°C, 30分間)した。

2-2-4 Juvenile hormone, 器官の抽出物および磨碎物の注射

注射は微量注射器(仁丹テルモ株式会社製)を用いておこなった。全虫体へ注射する場合は第6腹節腹脚から注射針を挿入して注射し、注射後は体液が傷口から流出しないようにその腹脚を絹糸で結んだ。遊離腹部へ注射する場合は腹面から注射針を幼虫尾部の方へ向けて刺して注射し、注射後直ちに注射位置より僅かに尾部の胴体を結紮した。

2-2-5 神経索の切断

器官の抽出の場合と同じように切断する神経索に近い腹面の皮ふを破り、神経索をピンセットで軽く持ち上げて鋭利なピンセットで

切断した。

2-2-6 触角の切除

触角の基部を鋭利なピンセットで摘み、引き抜くようにして取り除いた。

2-2-7 パラフィン切片

幼虫の皮ふを5~7 mm²の大きさに切り、カルノア液で2時間固定して paraffine に包埋し5~6 μの厚さに切った。

なお、これらの手術を施した幼虫の令期、結紮部位、摘出ならびに移植した器官などは結果の項で詳しく述べる。

2-3 幼虫体色の識別法

2-3-1 型分け

Iwao (1962) はアワヨトウ終令幼虫(6令、一部では7令)および終令より一つ前の令の幼虫体色を主に黒色化の程度により次のように分けている。

Type I . 黒色化はまったくおこっていない。

一般に背面部の色彩は黄緑色から橙色を経て

赤褐色までの変異がある。とくに黄緑色幼虫においては、頭蓋は淡い茶色で網状模様はあまり発達していないか欠如しており、中央の色条はしばしば不鮮明である。前胸背板は淡い茶色、亜背線の模様は背面部と同じ色彩、気門下線は黄白色である。赤褐色幼虫では気門下線は薄い赤色である。腹脚には模様がない。

Type V . 極度に黒色化している。背面部の色彩はビロード様の真黒色である。頭蓋は茶色で、濃い暗褐色の網模様が有り、黒色の中央の色条および単眼の周縁ははっきりしている。前胸背板は白い線がはいった漆黒色。亜背線は白い模様が点々とはいった黒色、気門下線は普通黄色か薄い赤色が混じった白色である。しかし、極度に黒色化した幼虫では気門下線も黒い。腹面の両端も相当黒色化している。腹脚にははっきりした黒い帯状の模様がある。

Type II ~ Type IV . Type I と Type V の中間型。地色

は Type I でみられるように黄緑色から赤褐色までの変異があり、表皮も大なり小なり黒色化している。黒色化はしばしば中背線と垂背線で強くおこっている。気門上線は一般に背面部より黒い。

終令 1 日目の幼虫をこの識別法に従って分けたものが図 1 および図 2 である。図 1 の A, B, C, D はそれぞれ Type I 黄緑色, Type I 橙色, Type I 赤褐色, Type V である。図 2 は地色が赤褐色の幼虫を黒色化の程度によって分けたもので、A, B, C, D, E はそれぞれ Type I, II, III, IV, V である。図 3 は図 1 の A, B, C, D 幼虫の背面部を拡大したものである。これによると、この幼虫の背面部の色彩は図 4 に示すように黄色から白色まで変化する部分と淡い褐色から赤褐色まで変化する部分と黒色部分の三部分からなりたっており、黒色部分は常に褐色部分の上層に存在することが明らかである。そして体色変化はこの三部分のそれぞれの占める面積の変化

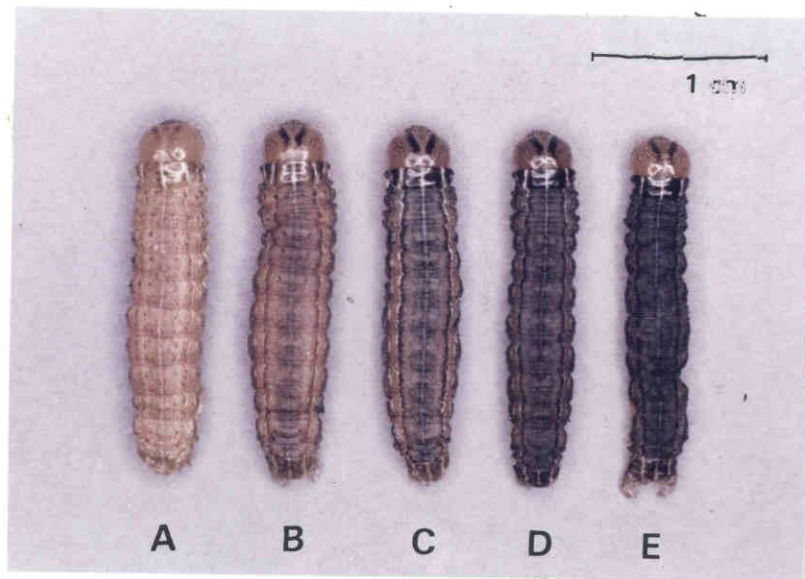


圖 2. 6 令 1 日目幼虫における黒色化の程度

A Type I

B Type II

C Type III

D Type IV

E Type V

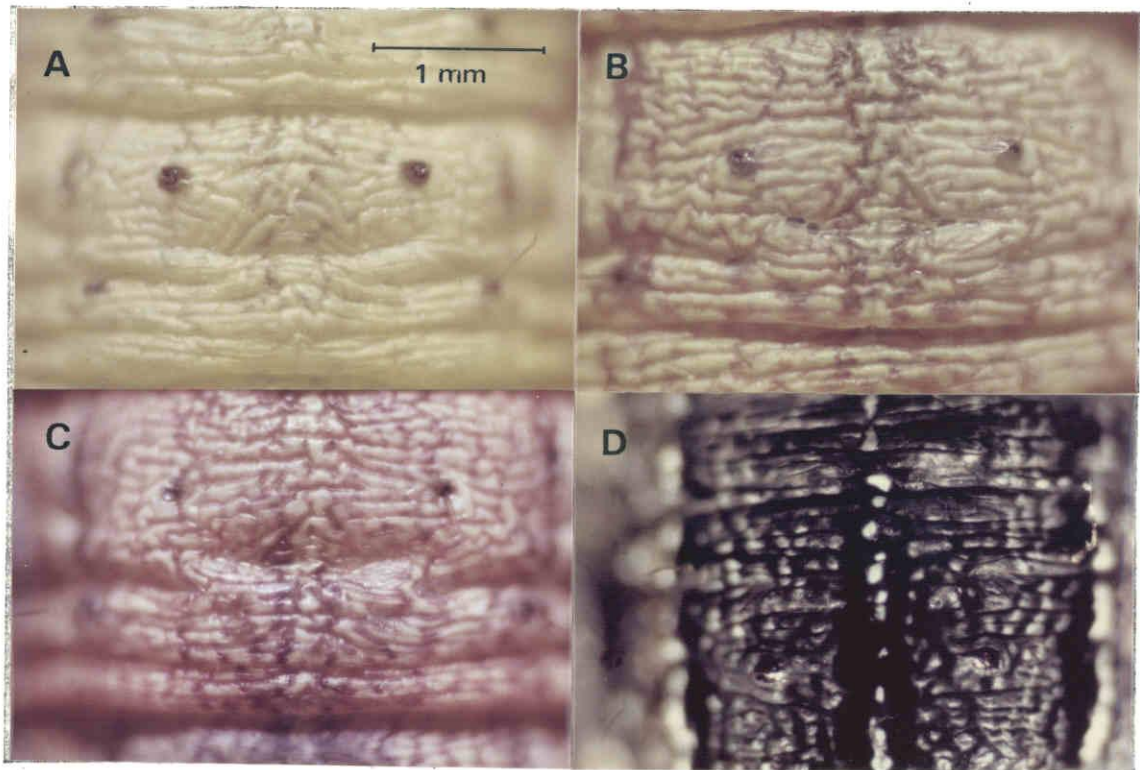


圖 3. 幼虫背面部の拡大写真
A 黄色单独飼育幼虫
B 橙色单独飼育幼虫
C 赤褐色单独飼育幼虫
D 集合飼育幼虫

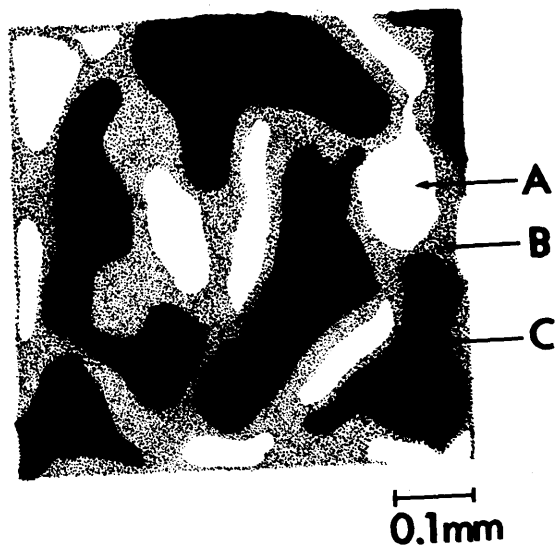


図 4. 皮膚の模式図

A 黄色 ~ 白色部分

B 褐色部分

C 黒色部分

とそれぞれの部分の色の濃淡の変化が複雑に組合わさっておこっていることが推察される。一般に、Type I 黄緑色幼虫では黄色部分が非常に大きく広がっており褐色部分は淡い。

Type I 橙色幼虫では黄色部分の色彩が褪せて褐色部分が僅かに赤褐色になっており、Type I 赤褐色幼虫では黄色部分が小さくなり褐色部分が大きく広がるとともに赤褐色を呈している。Type V 幼虫では黒色部分が大きく広がっているため地色の色調の観察が困難な場合があるが、黄色あるいは白色部分と淡い褐色あるいは赤褐色部分と黒色部分とから色彩がなりたっている。

このような観察でも明らかになようにアワヨトウ幼虫の皮ふには緑色色素はなく、Iwao (1962) の識別法による Type I 黄緑色幼虫の緑色は消化管内の緑葉のような緑色物質によるものと思われる。したがって、この論文では、Type I 黄緑色を Type I 黄色とした。そのほかはすべて Iwao の識別法によった。

2-3-2 皮膚の組織学的観察

Iwao (1962) は、この幼虫体色の密度に依存した黒色化が主に表皮の melanin 形成によっておこり、さらに黄色色素および赤色色素が真皮細胞層に存在すると報告している。集合飼育幼虫の背面部皮膚のパラフィン切片(図5)は黒色色素が表皮の上層に、黄色ないし白色色素と赤色色素が真皮細胞層に存在することを示しており、Iwao の見解どおりである。また、橙色、赤褐色単独飼育幼虫の背面部皮膚のパラフィン切片は真皮細胞層に赤色色素が形成されていることを示した。したがって、このことと2-3-1の観察結果を考えあわせると、地色の橙色化赤褐色化は主に真皮細胞層に形成される赤色色素によつていられると思われる。

なお、体色を観察する場合、体液の流出などにより幼虫が収縮した時などは正しい体色の識別が不可能である。そこで、大部分の観察は図8~11にあるように腹面を切開して

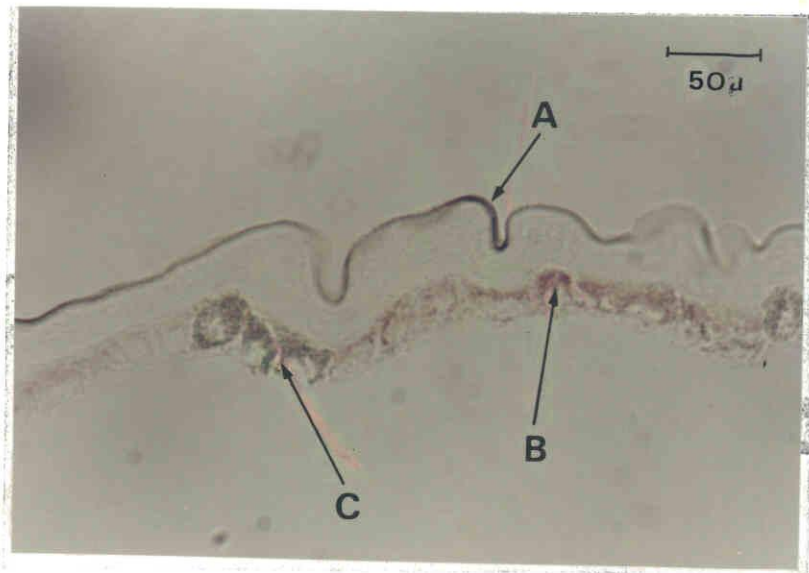


図 5. 集合飼育幼虫皮膚のパラフィン切片

A 黒色色素

B 赤色色素

C 黄～白色色素

消化管を取り除いた後何回も水洗して濾紙に
貼りつけた皮ふにおいておこなった。

第3章 体色発現に対する内分泌支配

3-1 幼虫脱皮過程の観察

幼虫体色発現の内分泌および神経支配について研究する場合、幼虫脱皮の過程を正確に把握する必要がある。そこで、次の令期の頭蓋がその令の頭蓋の後方に皮ぶを透して見えるようになった集合飼育5令幼虫(図6)を直径0.9_{cm}長さ7.5cmのガラス管に1頭づつ入れて、25°C全照明条件下で脱皮が終了するまでの時間を計った。

その結果、19頭は21±1時間後に、残りの1頭は22時間10分後に脱皮した。したがって、25°Cで次の令の頭蓋が皮ぶ越しに見えるはじめての5令幼虫は脱皮21±1時間前の幼虫といつてほぼ間違いない。

3-2 結紮実験

黒色の集合飼育5令幼虫が6令になる時、一部の幼虫は脱皮時に既に著しく黒色化しているが、大部分の幼虫では脱皮後徐々に黒色

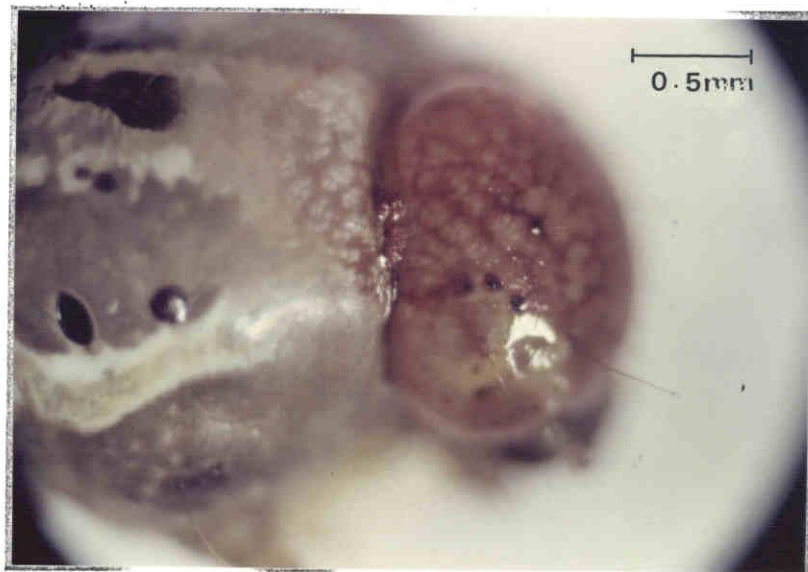


図 6. 脱皮 21 土 1 時間前 5 令 幼虫 の 頭部

色素が形成されて脱皮24時間後までには黒色化が終了する。このような集合飼育幼虫の黒色化に対してホルモン支配が存在するかどうか知るために、脱皮の前に結紮をおこなった。また、単独飼育幼虫においても結紮をおこない体色への影響があるかどうか調べた。

3-2-1 集合飼育幼虫における胸部の後部の結紮

脱皮21±1時間、9±1時間、6±1時間、3±1時間前の集合飼育5令幼虫の第3胸節-第1腹節間をそれぞれ20~40頭づつ結紮した。その結果、脱皮21±1時間前に結紮した幼虫の中には結紮部位より前部(頭胸部)が腐敗したものがあつたが、そのほかの幼虫では前部後部ともに新しい皮ふが形成されたので脱皮24時間後に体色を観察した。表1に示すように脱皮21±1、9±1時間前に結紮した幼虫で前部後部ともに健全なものでは、全個体の前部は著しく黒色化しており、後部は非常に淡い白がかった茶色であつた(図7)

表1. 集合飼育5令幼虫における第3胸節第1腹節間の結紮が体色におよぼす影響

結紮時期※	供試虫数	各々の組合わせのTypeを示した幼虫数 (前部のType/後部のType)										
		V/I	V/II	V/III	V/IV	V/V	IV/I	IV/II	IV/III	IV/IV	III/I	III/II
-21±1時間	19	4	5 (前部が腐敗した幼虫の後部のType, Type I - 3頭 Type II - 7頭)									
-9±1	21		9	10			2					
-6±1	25		12	12	1							
-3±1	44				10	25		2	7			

※ 結紮時期は脱皮前の時間で示してある。例えば-9±1は脱皮9±1時間前の幼虫

A)。前部が腐敗したもののでも後部は淡い色であった。脱皮も土1時間前に結紮した幼虫では1頭だけ前部後部ともに強く黒色化した。他はすべて前部のほうが著しく強く黒色化した。脱皮も土1時間前の結紮では大部分が前部後部ともに著しく黒色化した。地色については前部だけが強く黒色化した個体でも前部後部ともに強く黒色化した個体でも、前部と後部の間には違いがなく、大部分の個体の地色は白色部分と淡い褐色部分とからなっていた。

3-2-2 集合飼育幼虫における種々の体節での結紮

体節を違えての結紮が体色へどのような影響を子えるか知るために、脱皮9土1時間前集合飼育5令幼虫において第1胸節—第2胸節間あるいは第2胸節—第3胸節間に結紮した。その結果、表2に示すように第1胸節—第2胸節間の結紮では前部は収縮して小さくなるため Type の識別ができなかつたが、後部

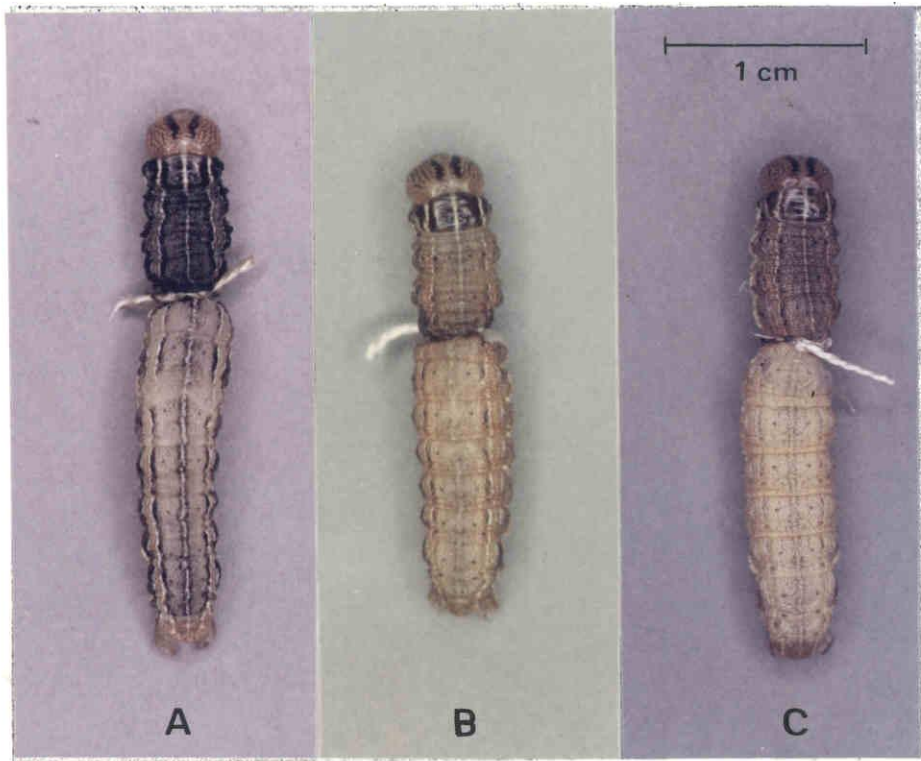


圖 7. 脱皮 21 土 1 時間前に結紮した終令幼虫
A ----- 集合飼育幼虫
B ----- 赤褐色単独飼育幼虫
C ----- 黄色単独飼育幼虫

表 2. 脱皮9±1時間前の集合飼育幼虫における結紮が体色におよぼす影響

結紮した部位	供試 虫数	各々の組合わせのTypeを示した幼虫数 (前部のType/後部のType)											
		V/I	V/II	V/III	V/IV	V/V	IV/I	IV/II	IV/III	IV/IV	III/I	III/II	III/III
第1胸節第2胸節間	25	(後部のType: Type I - 6, Type II - 10, Type III - 9)※											
第2胸節第3胸節間	20		7	5			2	4	1				1

※ 前部は収縮してTypeの識別が困難である

は Type I, II, III を示した。第 2 胸節 - 第 3 胸節間の結紮では大部分の個体で前部のほうが後部より強く黒色化した。

3-2-3 単独飼育幼虫における胸部の後部の結紮

脱皮 21 土 1 時間前の赤褐色および黄色単独飼育 5 令幼虫の第 3 胸節 - 第 1 腹節間を結紮した。その結果、赤褐色単独飼育幼虫では 20 頭中 15 頭が腐敗せずにも 6 令幼虫になり、それらの幼虫の地色は前部後部ともに赤褐色であった(図 7 B)。なお、前部の表皮が後部よりいくぶん強く黒色化した個体が 3 頭生じた。黄色単独飼育幼虫では 20 頭中 10 頭が 6 令幼虫になり、そのうち 9 頭は前部後部ともに黄色であったが、1 頭は図 7 C に示すように前部が赤褐色で後部が黄色であった。この幼虫体色を詳しく観察すると、前部は黄色部分と濃い赤褐色部分とから後部は黄色部分と淡い褐色部分とからなっていた。

結紮実験のこのような結果はアワヨトウ幼虫の体色発現に対して何らかのホルモン支配が存在することを示している。すなわち、3-2-1の結果は集合飼育幼虫の黒色化が頭胸部に存在する“ある種の器官”によって誘起される可能性とこの黒色化がすくなくとも脱皮3土1時間前には決定されることを示しており、3-2-2の結果はこの“ある種の器官”が第3胸節より前方に、おそらく第2胸節よりも前方に存在することを暗示している。また、3-2-3の結果は、赤褐色単独飼育幼虫を結紮しても体色は著しく変化しないが、単独飼育幼虫の赤褐色化そのものにはやはり頭胸部の何らかの器官が関与している可能性を示している。

3-3 集合飼育幼虫の黒色化誘起器官の探索

数種昆虫において形態的体色の黒色化が神経節由来のホルモンによって引き起こされる

ことはよく知られている (Staal, 1961; Hashiguchi et al., 1965; Girardie et Cazal, 1965; Fraenkel and Hsiao, 1965)。アワヨトウにおいても結紮実験から集合飼育幼虫の黒色化が第3胸節より前方の頭胸部に存在する器官によつて促進されることが推察されたので、器官の摘出および移植等をおこなった。

3-3-1 神経節の摘出

脱皮9±1時間前の集合飼育5齢幼虫から脳、食道下神経節、第1胸節神経節、第2胸節神経節あるいは第3胸節神経節をそれぞれ摘出して脱皮24時間後の体色を調べた。対照区の幼虫には胸部腹面の皮ふへ傷を付けた。結果を表3に示す。食道下神経節の摘出では

Type V になつたものがなく、Type II を示すものが多数生じた。脳の摘出では Type IV と Type V が4頭生じたが、Type II、Type III のようなあまり黒色化してこないものが多かった。その他の神経節を摘出した幼虫では対照区と比較すると総じて黒色化の程度が多少低くなつ

表 3. 集合飼育 5 令幼虫における各種神経節の摘出が体色におよぼす影響

摘出した神経節	供試虫数	各々のTypeを示した幼虫数				
		I	II	III	IV	V
脳	34		15	15	3	1
食道下神経節	31		21	9	1	
第 1 胸節神経節	39		7	15	7	10
第 2 胸節神経節	43		5	18	10	10
第 3 胸節神経節	41		6	15	11	9
傷をつけた幼虫	40		1	2	15	22
無処理幼虫	43		1	6	21	15

たか、Type V を示すものが脳の摘出区よりも多く生じた。なお、この種の神経節の摘出は地色に対して特筆すべき影響は与えなかつた。また、第2第3胸節神経節を摘出した幼虫の中には脱皮後も胸腹部が脹らんでいるものがあった。

3-3-2 側心体-アラタ体連合体の摘出
 脱皮9±1時間前の5令幼虫では側心体-アラタ体連合体などの小さな器官は存在部位の確認が困難なので摘出が不可能である。そこで、脱皮約36時間前の集合飼育5令幼虫から側心体-アラタ体連合体を摘出して脱皮後の体色を調べた。その結果、表4に示すように側心体-アラタ体連合体を摘出した幼虫はType II, IIIもしくはIVになつたが、対照区の単に傷をつけただけの幼虫はType III, IV, Vになつた。なお、この場合も地色については両区に差はなかつた。

3-3-1 および3-3-2の結果は、頭胸部の神経節セ分泌腺(アラタ体)を摘出す

表 4. 集合飼育 5 令幼虫における側心体-アラタ体連合体の摘出が
6 令幼虫の体色におよぼす影響

摘出した器官	供試虫数	各々のTypeを示した幼虫数				
		I	II	III	IV	V
側心体-アラタ体連合体	20		3	13	4	
傷をつけた幼虫	20			6	10	4

ると黒色化が弱まるが、とくに食道下神経節の摘出の影響が一番強く、脳、側心体-アラタ体連合体の摘出がこれに次いで強いことを示している。このことは、この幼虫の黒色化に脳、側心体-アラタ体連合体および食道下神経節が何らかの働きをしていることを示している。

3-3-3 器官の移植

脳、側心体-アラタ体連合体および食道下神経節の黒色化誘起作用が体液を介しての作用すなわちホルモンのものかどうか知るために器官の移植実験をおこなった。神経節の摘出実験は脱皮9±1時間前の5令幼虫において行ったので、移植実験もそれに対応して脱皮9±1時間前におこなうことを試みたが、この時期に手術すると傷口が治癒する前に脱皮がおこり体液の流出が激しかった。そこで、実験には脱皮21±1時間前の集合飼育5令幼虫を用いた。まず、脱皮21±1時間前に第1腹節-第2腹節間を結紮し、頭胸部を切り

離して遊離腹部を作り、この遊離腹部の第5
 ないし第10腹節へ同じく脱皮21±1時間前の
 集合飼育5令幼虫の脳-側心体-アラタ体連
 合体、食道下神経節、第1胸節神経節、第2
 胸節神経節-第3胸節神経節-第1腹節神経
 節連合体を5個づつ、あるいは側心体-アラ
 タ体連合体を10個づつ移植した。その後、脱
 皮21±1時間前に結紮した部位が破れて腐敗
 することがあるので12時間後に第2腹節-第
 3腹節間を再び結紮した。その結果、器官を
 移植した遊離腹部や対照区の単に傷をつけた
 だけの遊離腹部は、脱皮後さまざまな程度に
 黒色化した。そこで、これらを全虫体での Type
 分けに準じて Type I から Type V までの5段階
 (図8)に分けて、器官の移植効果を表わし
 た(表5)。脳-側心体-アラタ体連合体、
 食道下神経節を移植したものは Type IV もしく
 は Type V を示し、脳、側心体-アラタ体連合
 体を移植したものは Type III もしくは Type IV を
 示した。一方、第1胸節神経節や第2胸節神

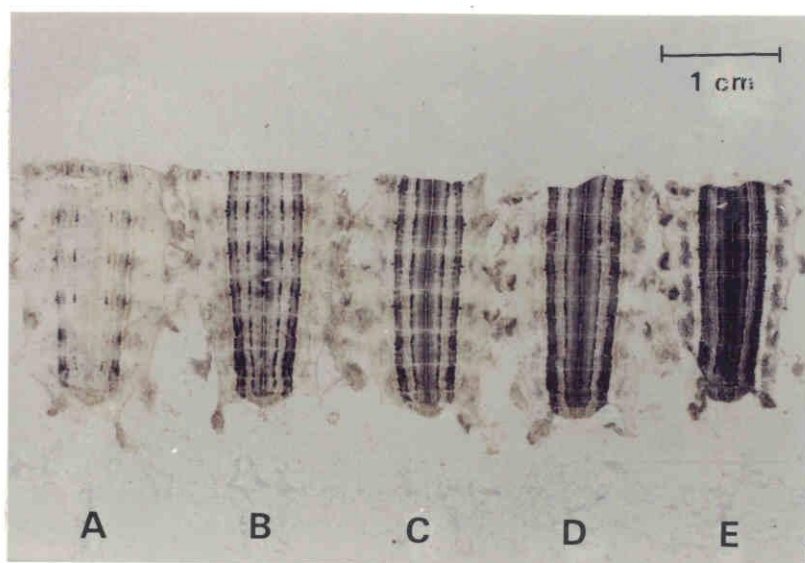


図 8. 遊離腹部における黒色化の程度

- A Type I
- B Type II
- C Type III
- D Type IV
- E Type V

表5. 集合飼育5令幼虫遊離腹部への各種器官の移植が遊離腹部の体色におよぼす影響

移植した器官	移植した器官の数	供試遊離腹部数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
			I	II	III	IV	V
脳-側心体-アラタ体連合体	5	10				5	5
食道下神経節	5	14				6	8
脳	5	10			6	4	
側心体-アラタ体連合体	10	10			5	5	
第1胸節神経節	5	17		9	8		
第2, 3胸節・第1腹節・神経節連合体	5	8		7	1		
傷をつけたもの	—	19	7	9	3		

経節一第3胸節神経節一第1腹節神経節連合体を移植したものは単に傷をつけただけの遊離腹部と同じような Type III 以下の淡い体色を示した。地色については、器官の移植によって明瞭な変化はおこらなかった。

この移植実験の結果は脳、側心体-アラタ体連合体、食道下神経節が黒色化に関与するある種のホルモンを放出していることを示している。

3-3-4 黒色化誘起に対する juvenile hormone の役割についての検討

側心体-アラタ体連合体は脳と食道下神経節と同じように黒色化誘起機能を有しているが、この作用が側心体によるものかアラタ体によるものかは不明である。そして、この幼虫では側心体とアラタ体が密接に連なっているのもので別々に移植してその影響をみるのが困難である。しかし、アラタ体からは juvenile hormone が分泌されることが証明されているので (Röller and Dahm, 1970), juvenile hormone が黒色

化を促進するかどうかが以下のよゝにして調べた。 Synthetic dl-C₁₈-cecropia juvenile hormone (juvenile hormone) (Zoecon Corporation 製) を少量の acetone に溶かし、これを peanut oil 1 μ l あるいは 5 μ l 中に juvenile hormone 0.01 mg / 0.1 mg / 0.5 mg / 1 mg および 5 mg 含まれるよゝに希釈して脱皮21 ± 1時間前の集合飼育5令幼虫の遊離腹部へ注射した。対照区の遊離腹部へは単なる peanut oil 1 μ l および 5 μ l を注射した。また、脱皮約36時間前の集合飼育5令幼虫から側心体 - アラタ体連合体を除去して、すゝに peanut oil 25 μ l に溶かした juvenile hormone 0.05 mg / 0.5 mg / 1 mg / 2.5 mg / 5 mg をそれぞれ注射した。その結果、遊離腹部への注射の場合表6に示すよゝにいかなる濃度の juvenile hormone を注射した遊離腹部においても強い黒色化はおこらなかつた。また、表7に示すよゝに側心体 - アラタ体連合体摘出幼虫へ注射した場合も、著しい黒色化はおこらなかつた。

表 6. Juvenile hormone の注射が集合型幼虫遊離腹部の体色におよぼす影響

注射した juvenile hormone の量	溶媒 (peanut oil) 量	供試腹部数	各々の Type を示した遊離腹部数				
			I	II	III	IV	V
0.01 μ g	1 μ l	10	4	4	2		
0.1	1	10	3	5	2		
0.5	1	10	5	5			
1	1	11	4	6	1		
5	1	11	5	5	1		
5	5	10	1	6	3		
peanut oil	1	10	3	4	3		
peanut oil	5	11	6	3	2		

表 7. 側心体-アラタ体連合体除去集合飼育幼虫への juvenile hormone の注射が体色におよぼす影響

注射した juvenile hormone 量	溶媒 (peanut oil) 量	供試虫数	各々の Type を示した幼虫数				
			I	II	III	IV	V
0.05 μ g	2.5 μ l	20		7	10	3	
0.5	2.5	20		1	4	15	
1	2.5	20		1	6	13	
2.5	2.5	20(2)		4	8	6	
5	2.5	20(1)			9	10	
peanut oil	2.5	25	2	6	12	5	

() 死亡虫数

3-3-1, 3-3-2, 3-3-3の結果は集合飼育幼虫の黒色化が脳, 側心体-アラタ体連合体, 食道下神経節に存在するある種のホルモンによつておこることを示している。そして, 二のことに juvenile hormone を注射しても黒色化が誘起されないという3-3-4の結果を考えあわせると, アワヨトウ幼虫の黒色化が神経節由来のホルモンによつていふことは間違いないものと思われる。そこで, 本論文では今後二のホルモンを黒色化誘起要因と呼ぶことにする。

3-4 異なる令期の脳, 側心体-アラタ体連合体, 食道下神経節の黒色化誘起機能およびその機能に関するそれらの器官の特性

脳, 側心体-アラタ体連合体, 食道下神経節に黒色化誘起機能があるということをさらに確かなものにするため, 6令脱皮21±1時間前以外の令期の幼虫諸器官の移植実験を行ない, さらに移植した脳や食道下神経節の黒

色化誘起機能の持続性について若干検討を加えた。

3-4-1 遊離腹部への5令1日目幼虫の諸器官の移植

5令1日目の集合飼育幼虫の脳-側心体-アラタ体連合体、食道下神経節、脳をそれぞれ5個づつ、側心体-アラタ体連合体を10個づつあるいは脳5個と同じくらいの体積の頭蓋内の筋肉("筋肉")を脱皮直前1時間前の集合飼育5令幼虫の遊離腹部へ移植した。その結果、表8に示すように"筋肉"を移植したものは Type I, II, III を示したが、他の器官の移植では Type IV あるいは Type V を示したものが多数生じた。とくに、脳-側心体-アラタ体連合体、食道下神経節を移植したものは一様に黒くなり、3-3-3の結果と同じ傾向が得られた。

3-4-2 5令1日集合飼育幼虫への同令期幼虫諸器官の移植

5令1日目集合飼育幼虫の脳-側心体-ア

表 8. 集合飼育 5 令幼虫遊離腹部への 5 令 1 日目集合飼育幼虫各種器官・組織の移植のおよぼす影響

移植した器官	移植した 器官数	供試虫数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
			I	II	III	IV	V
脳一側心体一ア ラタ体連合体	5	10				7	3
食道下神経節	5	10				8	2
脳	5	10			3	7	
側心体一アラタ 体連合体	10	10			1	9	
筋肉	—	10	2	7	1		

ラタ体連合体, 食道下神経節, 脳を5個づつ
 , 側心体 - アラタ体連合体を10個づつ, "筋
 肉" と同じ5令1日目集合飼育幼虫の第5腹
 節へ移植した後, この幼虫を引き続き集合飼
 育して脱皮21±1時間前の令期になつた時に
 第1腹節 - 第2腹節間を結紮して頭胸部を除
 去した。さらにこれより12時間後に第2腹節
 - 第3腹節間を結紮して遊離腹部が腐敗する
 のを防ぎ, 脱皮24時間後にその体色を観察し
 た。その結果, 表9に示すように食道下神経
 節を移植した遊離腹部は Type IV もしくは Type V
 の体色を示したが, その他の器官を移植した
 ものは Type I, II, III などの淡い体色を示し
 た。

次に, 5令1日目集合飼育幼虫の食道下神
 経節を5個づつあるいは"筋肉"を同令期集
 合飼育幼虫の第2胸節に移植して, その幼虫
 が脱皮21±1時間前まで成長した時に前の奥
 験と同じように結紮して遊離腹部にした。そ
 の結果, 表10に示すようにすべての遊離腹部

表9. 5令1日目幼虫の腹部への諸器官の移植が成長後の遊離腹部の体色におよぼす影響※

移植した器官	移植した器官の数	供試虫数	生存虫数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
				I	II	III	IV	V
脳-側心体-アラタ体連合体	5	10	10		6	4		
食道下神経節	5	10	10				3	7
脳	5	10	10		7	3		
側心体-アラタ体連合体	10	10	10	8	2			
筋肉塊	—	10	10	5	4	1		

※ 実験方法は本文に記載

表10. 5令1日目幼虫の胸部への諸器官の移植が成長後の遊離腹部の体色におよぼす影響※

移植した器官	移植した器官数	供試虫数	生存虫数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
				I	II	III	IV	V
食道下神経節	5	10	9	2	4	3		
筋肉	—	10	10	3	6	1		

※ 実験方法は本文に記載

は Type I , II , III を示した。

3-4-1 の結果は 5 令 1 日目集合飼育幼虫の脳、側心体 - アラタ体連合体、食道下神経節も脱皮 21 土 1 時間前の幼虫のそれらの器官と同じように黒色化誘起機能を有していることを示している。さらに、3-4-2 の結果は 移植した脳や側心体 - アラタ体連合体は移植して一定時間後、長くとも次の脱皮がおこる 2 日後にはすでに黒色化誘起機能を保持していないが、食道下神経節はその機能をもち続けていることを示している。そして、3-4-2 の結果から、食道下神経節の黒色化誘起機能の持続性は宿主の頭胸部の器官を刺激して黒色化誘起要因を放出させることによるのではないことがわかる。したがって、脳や側心体 - アラタ体連合体は移植 2 ~ 3 日間黒色化誘起要因を放出しつづけることができないが、食道下神経節は放出しつづけると推察される。

る一ラ 脳，側心体一アラタ体連合体および
 食道下神経節の黒色化誘起機能の相互関連

側心体はそれ自体に神経分泌細胞を有して
 いるか (Highnam, 1961)，脳間部の神経分泌
 細胞で作られた神経分泌物を貯える器官とし
 て知られている (B. Scharrer, 1952)。また
 ，ワモンゴキブリ *Periplaneta americana* ではアラタ
 体の中に側心体の組織がはいりこんでいる (Willey, 1961)。したがって，アワヨトウの側
 心体一アラタ体連合体には脳間部神経分泌細胞
 由来する分泌物が蓄積されていることが
 考えられる。一方，アラタ体は脳の神経分泌
 細胞の分泌物生産に何らかの影響を与え (Thomsen and Lea, 1968)，また食道下神経節の神
 経分泌細胞の分泌活性を高める作用をしてい
 る可能性もある (Raabe, 1961, 1966)。そこで，アワヨトウの側心体一アラタ体連合体が
 う放出される黒色化誘起要因が脳に由来する
 ものかどうか，また逆に側心体一アラタ体連

合体が脳や食道下神経節の黒色化誘起機能に何らかの影響を与えているかどうか知るために次の実験をおこなった。

6令1日目集合飼育幼虫から脳と食道下神経節を除去して4日後に側心体-アラタ体連合体を取り出し、10個づつ脱皮21±1時間前集合飼育5令幼虫の遊離腹部へ移植して活性を調べた（遊離腹部の作製および移植後の操作は3-3-3と同じ）。また、同じく6令1日目に側心体-アラタ体連合体を摘出した集合飼育幼虫の脳、食道下神経節を摘出4日後に取り出し、10個づつ移植して活性を調べた。比較のために、6令1日目集合飼育幼虫に単なる傷を与えて4日間絶食させた後に諸器官を取り出して黒色化誘起機能を調べた。その結果を表IIに示す。脳と食道下神経節を除去した幼虫の側心体-アラタ体連合体は傷をつけただけの幼虫のそれと同じように強い黒色化を引き起こした。一方、側心体-アラタ体連合体を除去した幼虫の脳を移植した遊

表11. 各種器官を摘出した幼虫の脳、側心体-アラタ体連合体および食道下神経節の黒色化誘起効果

移植した器官	移植器官数	器官供与虫の種類	供試遊離腹部数 (死亡数)	各々のTypeを示した遊離腹部数				
				I	II	III	IV	V
側心体-アラタ体連合体	10	脳・食道下神経節 摘出幼虫	10(1)				5	4
脳	10	側心体-アラタ体 連合体摘出幼虫	8	1	5	2		
食道下神経節	10		6			3	3	
側心体-アラタ体連合体	10	傷をつけた幼虫	6				2	4
脳	10		9				4	5
食道下神経節	10		10(1)				7	2
傷をつけた遊離腹部			10	5	4	1		

離腹部では Type II, III を示すものが多かったが、単に傷をつけただけの幼虫の脳は Type IV, Type V の黒色化を引き起こした。食道下神経節に関しては側心体—アラタ体連合体除去幼虫と単に傷をつけた幼虫の間には大きな差はみられなかった。

この結果から、脳と食道下神経節を前もって除去した幼虫の側心体—アラタ体連合体は依然として黒色化誘起機能を有していることが明らかとなった。もし、移植操作そのものがその連合体からの神経分泌物放出の刺激となつてい若不是なれば、側心体—アラタ体連合体はそれ自体が黒色化誘起要因を生産しているといふことがいえる。また、側心体—アラタ体連合体を前もって除去すると脳の黒色化誘起機能が弱まるが、現在この現象についての説明はできない。クロバエ *Calliphora erythrocephala* では、アラタ体が脳の神経分泌細胞の分泌活性に影響を与えているといふが（

Thomsen and Lea (1968) , 二のよ様なことがアワヨトウにおいてもあるのかもしれない。一方、側心体-アラタ体連合体を前もって除去した幼虫の食道下神経節の黒色化誘起効果は対照区の食道下神経節とほぼ同じであるので、側心体-アラタ体連合体と食道下神経節の間には黒色化誘起要因の放出に関して直接的な関係はないと思われる。

3-6 脳-側心体-アラタ体-食道下神経節連合体の移植数と黒色化の程度

集合飼育幼虫において脳、側心体-アラタ体連合体、食道下神経節は黒色化誘起要因を放出して黒色化を引き起こすが、側心体-アラタ体連合体が脳からの黒色化誘起要因の放出に何らかの影響を与えていることが示唆されたように(3-5)、それぞれの器官の間にはその要因の放出に関して内分泌的あるいは神経的な相互関連があることは十分に考えられる。ここではそれらの相互関連をそのま

ま保つように、すなわち相互の神経連絡を損
 わないように脳-側心体-アラタ体-食道下
 神経節連合体(“連合体”)を脱皮直上1時
 間前集合飼育5令幼虫から注意深く取り出し
 て、3-3-3に準じて黒色化誘起効果を調
 べた。その結果、表12に示すように“連合体
 ”の移植個数が増すにしたがって遊離腹部の
 黒色化の程度は強くなり、“連合体”3個で
 は10個体中9個体までがType Vを示した。一方
 、この移植実験において地色に関しては特筆
 すべき変化はなかつた。

この結果は集合飼育幼虫遊離腹部へ黒色
 化に関与する内分泌器官(脳-側心体-アラ
 タ体-食道下神経節連合体)を移植すること
 によって高密度型幼虫に見られる程度の黒色
 化をおこすためには“連合体”2~3個が必
 要であることを示している。

3-7 単独飼育幼虫への集合飼育幼虫の脳

表12. 脳一側心体-アラタ体-食道下神経節連合体の黒色化誘起効果

移植した器官	移植した 器官数	供試遊 離腹部 数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
			I	II	III	IV	V
脳一側心体-アラタ体 -食道下神経節連合体	1	10 (1)		1	6	2	
	2	10 (1)				8	1
	3	10				1	9
筋肉	—	10	3	6	1		

() 死亡個体数

、側心体—アラタ体連合体、食道下神経節の移植

これまでの実験で集合飼育幼虫の黒色化は脳、側心体—アラタ体連合体、食道下神経節に由来する黒色化誘起要因によつて引きおこされることが明らかとなった。単独飼育幼虫において、結紮実験（3—2—3）からとくに赤褐色化に対して何らかのホルモンの支配が存在することが考えられる。そこで、まず集合飼育幼虫の諸器官の移植の影響を調べた。

3—7—1 黄色単独飼育幼虫遊離腹部への移植

3—3—3の実験に準じて脱皮21±1時間前黄色単独飼育5令幼虫の遊離腹部をつくり、これへ同令期の集合飼育幼虫の脳—側心体—アラタ体連合体、食道下神経節、脳および第1胸節神経節をそれぞれ5個づつ、側心体—アラタ体連合体を10個づつ移植した。その結果、これらの器官を移植した遊離腹部の中

には、脱皮後表皮が黒色化したものや地色が赤褐色化したものがあつたので、表3のように表皮の黒色化の Type と地色の色彩を組み合わせせて実験結果を表もした。脳一側心体一アラタ体連合体、食道下神経節を移植した遊離腹部は、表皮が著しく黒色化して地色が黄色のもの (Type IV, V : 黄色)、表皮はあまり黒色化せず、地色が赤褐色化したもの (Type I, II : 赤褐色)、表皮が黒色化して地色も橙色化ないし赤褐色化したもの (Type IV : 橙色, Type III, IV, V : 赤褐色) などの様々な体色になった。脳を移植した遊離腹部は Type I, II, III : 黄色、Type II, III : 橙色になり、側心体一アラタ体連合体を移植したものでは Type II, III : 橙色、Type II, III, IV : 赤褐色を示すものが生じた。一方、第1胸節神経節を移植したもののや単に傷を付けただけのものは、Type I, II : 黄色を示した。

脳、側心体一アラタ体連合体、食道下神経節の移植によつて橙色化もしくは赤褐色化し

た遊離腹部の背面部皮ふのパラフィン切片を作り色素の存在部位を調べた。その結果、表皮の所々に黒色色素が、真皮細胞層には赤色色素が形成されていることがわかった。

3-7-2 黄色単独飼育幼虫遊離腹部への juvenile hormone の注射

脳、側心体-アラタ体連合体、食道下神経節の移植によって表皮の黒色化以外に地色の橙色化ないし赤褐色化がおこったが、とくに側心体-アラタ体連合体の移植の場合のそのよるな効果が juvenile hormone によるものかどうか知るために、脱皮21±1時間前の黄色単独飼育5令幼虫の遊離腹部へ peanut oil 1 μ l あるいは 5 μ l に溶かした juvenile hormone 0.01 μ g, 0.1 μ g, 1 μ g, 5 μ g, 単なる peanut oil 1 μ l, 5 μ l を注射した (juvenile hormone の希釈は 3-3-4 に準じておこなった)。その結果、表14に示すように juvenile hormone を注射した遊離腹部の中に橙色化したものが2個体あったが、赤褐色化したものはなかった。単に peanut oil を注射したも

表14. Juvenile hormoneの注射が黄色単独飼育幼虫遊離腹部の体色におよぼす影響

注射したjuvenile hormone量	溶媒(peanut oil)量	Type 供試数	各々の組合わせの体色を示した遊離腹部数														
			黄色					橙色					赤褐色				
			I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
0.01 μg	1 μl	10	9					1									
0.1	1	10	6 4														
1	1	10	9 1														
5	1	10	8 1					1									
5	5	10(4)	4 2														
peanut oil	1	10	9					1									
peanut oil	5	10	9 1														

() 死亡数

のでも橙色化したものが1個体あったが、他は黄色のままであった。

3-7-1の結果は、脳の移植効果は強くはないが、脳、側心体-アラタ体連合体、食道下神経節が表皮の黒色化のみならず地色の橙色化、赤褐色化にも関与していることを示している。そして、橙色化した皮膚、赤褐色化した皮膚においてともに真皮細胞層に赤色素が形成されていることから、それらの器官が表皮の黒色素と真皮細胞層の赤色素形成に関与していることは間違いない。また、juvenile hormoneの注射によって赤褐色化が引き起こされないという3-7-2の結果は、側心体-アラタ体連合体の移植による赤褐色化がjuvenile hormoneによるものではないことを暗示している。したがって、この幼虫の赤褐色化には、黒色化に対するのと同じように脳、側心体-アラタ体連合体、食道下神経節由来の神経ホルモンが関与していることが考えられる。

る。

3-8 単独飼育幼虫遊離腹部および全虫体への集合飼育幼虫の脳一側心体—アヲタ体—食道下神経節連合体の移植

3-7 の実験で集合飼育幼虫の脳、側心体—アヲタ体連合体、食道下神経節の移植によって単独飼育幼虫の遊離腹部の体色が変化することがわかった。そこで、集合飼育幼虫の脳一側心体—アヲタ体—食道下神経節連合体を単独飼育幼虫の遊離腹部および全虫体へ移植してその影響を調べた。

3-8-1 黄色単独飼育幼虫遊離腹部および全虫体への移植

脱皮21±1時間前の黄色単独飼育幼虫の遊離腹部へ同令期の集合飼育幼虫の脳一側心体—アヲタ体—食道下神経節連合体（"連合体"）を3個、6個および"連合体"6個に相当する量の頭蓋内の筋肉（"筋肉"）を移植した。その結果を表15と図9に示す。"連合

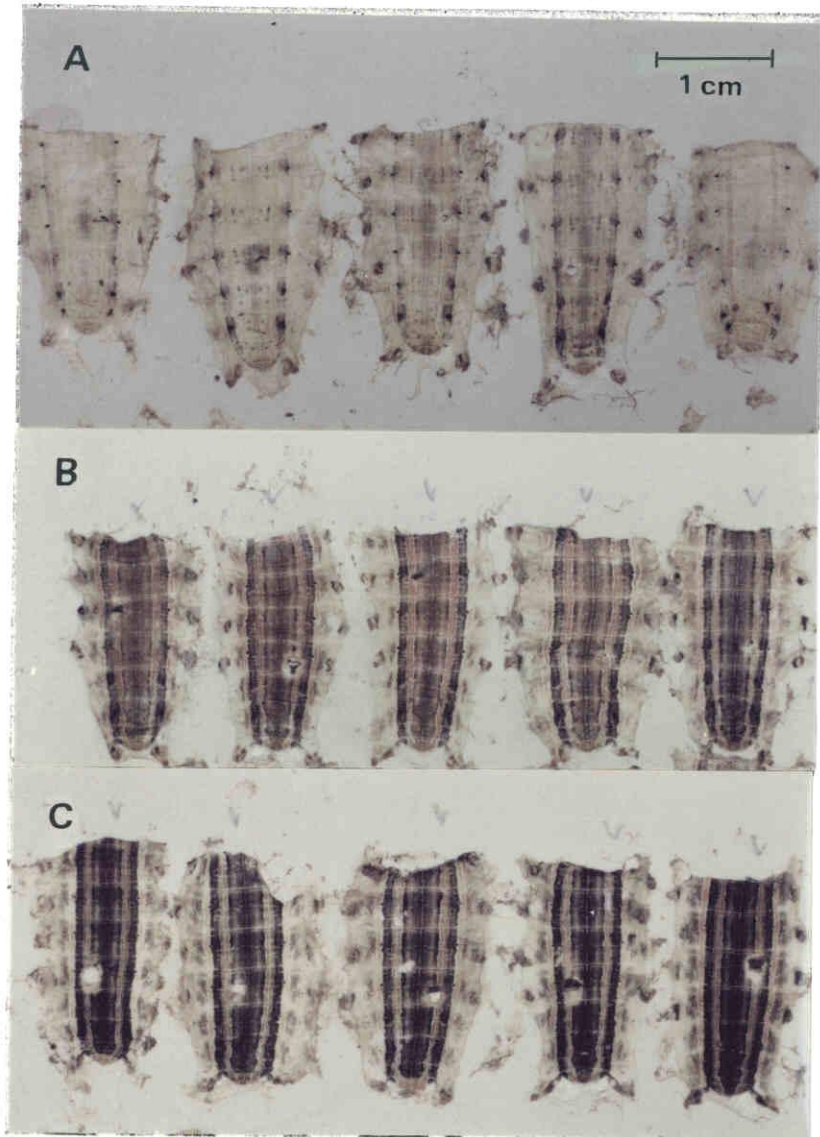


図 9. 集合飼育幼虫の脳-側心体-アヲタ体-食道下神経節連合体の移植によつておこつた黄色単独飼育幼虫遊離腹部の色彩変化
 A 筋肉移植
 B 連合体 3 個移植
 C 連合体 6 個移植

体" 3個を移植した遊離腹部は Type III : 橙色
 Type II . III . IV : 赤褐色を示し、6個移植
 したものは Type V : 黄色、Type IV . V : 橙色
 Type IV . V : 赤褐色を示した。

次に、脱皮21±1時間前黄色単独飼育幼虫
 の第2胸節へ前の実験と同じ条件の脳一側心
 体-アヲタ体-食道下神経節連合体を6個あ
 るいは12個づつ移植して、頭部の筋肉塊を移
 植した対照区の幼虫と体色を比較した。その
 結果を表16と図10に示す。"連合体"6個を
 移植した幼虫は、Type III : 橙色、Type II . III
 . IV . V : 赤褐色の6個幼虫になり、12個を
 移植したものは Type V : 黄色、Type V : 橙色
 Type IV . V : 赤褐色の6個幼虫になつた。

一方、"筋肉"を移植した幼虫は Type I : 黄
 色、Type I : 橙色を示した。

3-8-2 橙色ないし赤褐色単独飼育幼虫
 遊離腹部および全虫体への移植

脱皮21±1時間前橙色ないし赤褐色単独飼
 育5個幼虫の遊離腹部および全虫体へ3-7

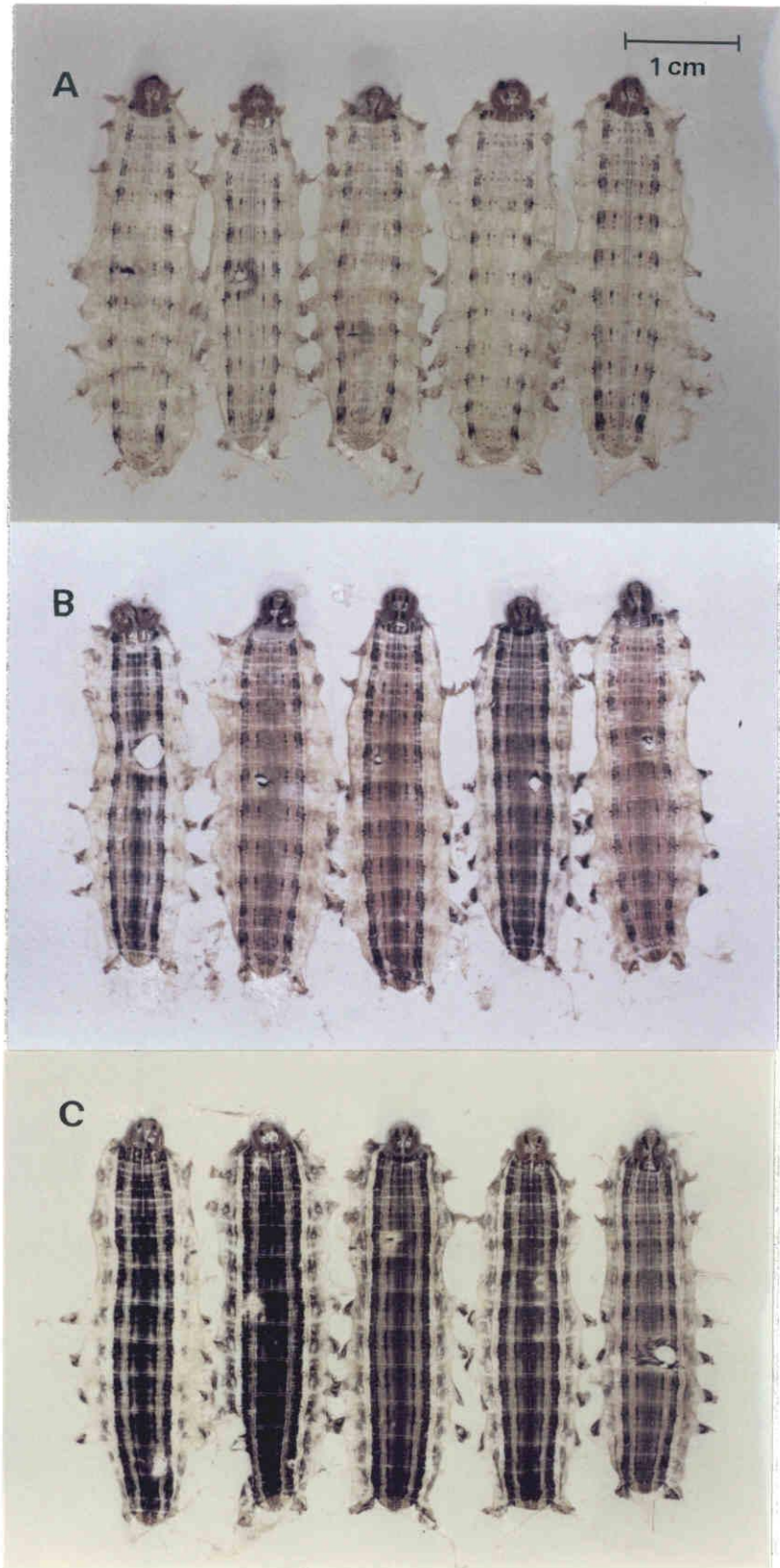


圖 10. 圖說明次頁

集合飼育幼虫の脳-側心体-アラタ体-食道下神経節連合体の移植によつておこつた黄色単独飼育幼虫の色彩変化

A 筋肉移植

B 連合体6個移植

C 連合体12個移植

- 1 と同じように集合飼育幼虫の脳一側心体
 - アラタ体 - 食道下神経節連合体を移植して
 体色への影響をみた。その結果を表 17, 18 に
 示す。"連合体" 3 個を移植した遊離腹部は
 Type II, III, V : 赤褐色を示し、6 個移植し
 たものは Type V : 橙色、Type IV, V : 赤褐色
 を示した。"筋肉" を移植した幼虫遊離腹部
 は Type I : 橙色および赤褐色を示した。また
 、"連合体" 6 個を移植した幼虫は Type IV, V :
 橙色の 6 令幼虫になり、12 個移植したものは
 Type V : 橙色および赤褐色の 6 令幼虫になり
 強い黒色化がおこった。"筋肉" を移植した
 幼虫では強い黒色化はおこらず Type I, II :
 橙色および赤褐色の 6 令幼虫になった。

3-8-1 の黄色単独飼育幼虫の遊離腹部
 および全虫体への脳一側心体 - アラタ体 - 食
 道下神経節連合体の移植では、遊離腹部にお
 いても全虫体においても大部分の個体で表皮
 の大なり小なりの黒色化と地色の橙色化赤褐

表17. 集合飼育幼虫の脳一側心体一アラタ体一食道下神経節連合体の移植が橙色乃至赤褐色単独飼育幼虫遊離腹部の体色におよぼす影響

移植した器官	移植した 器官数	Type 地色 供試数	各々の組合わせの体色の示した遊離腹部数																			
			黄色					橙色					赤褐色									
			I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V					
脳一側心体一アラ タ体一食道下神経 節連合体	{ 3 6	10 10																	4	5	1	
																					4	3
筋肉	—	10									4									6		

表18. 集合飼育幼虫の脳一側心体一アラタ体一食道下神経節連合体の移植が橙色乃至赤褐色単独飼育幼虫の体色におよぼす影響

移植した器官	移植した 器官数	Type 供試数	各々の組合わせの体色の示した幼虫数														
			黄色					橙色					赤褐色				
			I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
脳一側心体一アラ タ体一食道下神経 節連合体	{	3	5														
		6	5														
筋肉	—	10						3	1				5	1			

色化がおこった。とくに黒色化に関しては "連合体" の移植個数が多いほうが強い着色がおこった。橙色ないし赤褐色単独飼育幼虫の遊離腹部および全虫体への "連合体" の移植でも、遊離腹部、全虫体で黒色化がおこり、"連合体" の移植個数が多いほうがやはり強い黒色化がおこった。このような結果は、単独飼育幼虫の淡い体色が色素の基質の欠如とこのようなことによるものではなく、基本的には黒色化を誘起するホルモン（黒色化誘起要因）の欠如によっておこっていることを強く示唆している。なお、黄色単独飼育幼虫への "連合体" の移植で地色の橙色化ないし赤褐色化がおこらず、表皮の著しい黒色化のみがおこった個体があったが、この現象に対する説明は現在できない。ただし、Iwao (1962) は、地色の赤褐色化には飼育温度や遺伝的要素が関与していると報告しているので、ホルモン以外の複雑な要因が作用していることも十分にありうる。

3-9 単独飼育5令1日目幼虫への集合飼育幼虫の食道下神経節の移植

単独飼育幼虫の淡い体色は黒色化誘起要因の欠如によつておこつてゐる二とが推察される(3-8)。とこで、集合飼育幼虫の食道下神経節は同じ集合飼育幼虫へ移植した場合には黒色化を引きおこす機能を有しつづける二とが明らかにされてゐる(3-4-2)。そこで、5令1日目集合飼育幼虫の食道下神経節を5個づつ同じ令期の黄色単独飼育幼虫へ移植し、そのままひきつづき単独飼育しても令になつた時の体色を観察した。その結果、表19と図11に示すように食道下神経節を移植した幼虫は Type II . III . IV . V : 赤褐色の6令幼虫になり、"筋肉"を移植した対照区の幼虫は Type I : 黄色および橙色の6令幼虫になつた。

この結果は、単独飼育条件下でも移植した

表19. 集合飼育幼虫の食道下神経節の移植が黄色単独飼育幼虫の体色におよぼす影響

移植した器官	移植した器官数	Type 地色 供試虫数	各々の組合わせの体色を示した幼虫数															
			黄色					橙色					赤褐色					
			I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	
食道下神経節	5	10													2	1	5	2
筋肉	—	10(2)	5					3										

() 死虫数

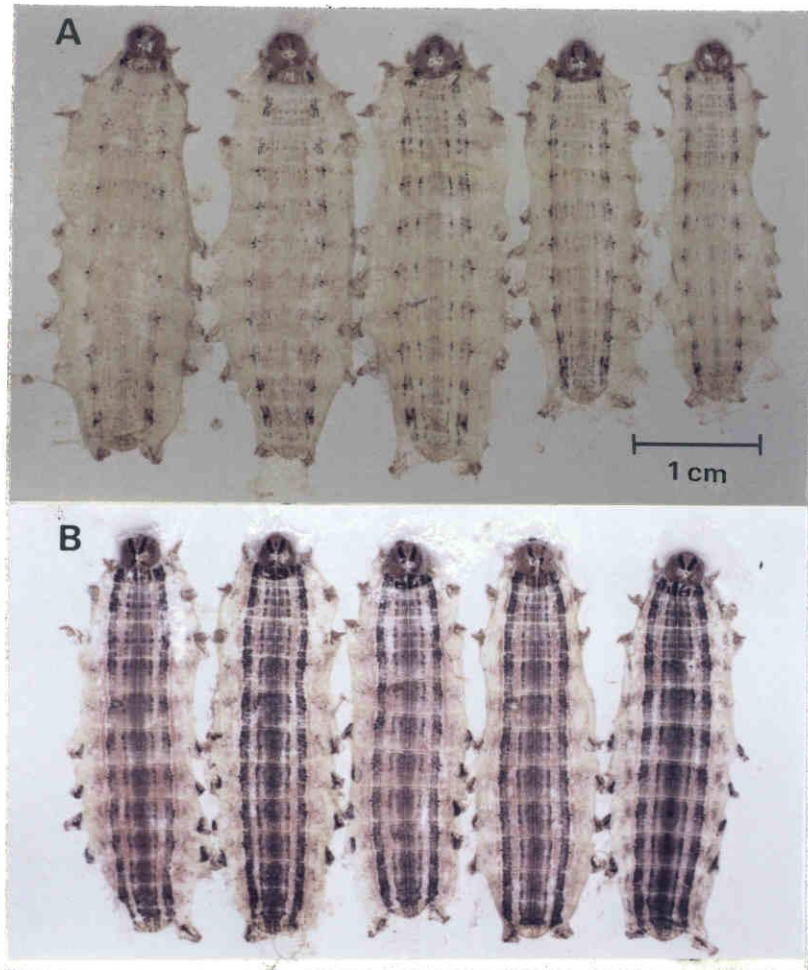


図 11. 集合飼育幼虫の食道下神経節の移植によつておこつた黄色単独飼育幼虫の色彩変化

A - - - - 筋肉移植

B - - - - 食道下神経節5個移植

食道下神経節は黒色化誘起要因を放出しつづけ、宿主の皮膚はそれに反応して黒色化することを示している。また、移植した食道下神経節は地色の赤褐色化に関与するホルモンをも放出しつづけていることが推察される。

3-10 単独飼育幼虫と集合飼育幼虫の脳—側心体—アラタ体—食道下神経節連合体の黒色化誘起機能の比較

これまでの実験で集合飼育幼虫の脳、側心体—アラタ体連合体および食道下神経節は、表皮の黒色化のみならず黄色単独飼育幼虫への移植の結果よりすると地色の赤褐色化にも関与していることが明らかとなり、また単独飼育幼虫でも黒色化誘起要因があれば体色の黒色化がおこるということが明らかとなった。そこで、単独飼育幼虫の淡い体色の発現機構を知るために、まず単独飼育幼虫の脳—側心体—アラタ体—食道下神経節連合体に黒色化誘起機能があるのかどうか調べた。

3-10-1 集合飼育幼虫遊離腹部への移植
 脱皮21±1時間前の黄色単独飼育5令幼虫
 および集合飼育5令幼虫の脳一側心体一ア
 ラタ体一食道下神経節連合体をそれぞれ3個づ
 つ同令期の集合飼育幼虫遊離腹部へ移植して
 、両者の黒色化誘起効果を比較した。その結
 果、表20に示すように単独飼育幼虫の"連合
 体"を移植した区からは Type III, IV, V がそ
 れぞれ1, 8, 3個体生じ、集合飼育幼虫の
 "連合体"を移植した区からは Type IV, V が
 それぞれ3, 7個体生じた。集合飼育幼虫の
 "筋肉"を移植した対照区では Type I, II,
 IIIの淡い体色の遊離腹部が生じた。なお、地
 色はどの区にも違いはなく、小さな白色部分
 と淡い褐色部分からなる白色がかつた茶色を
 呈していた。

3-10-2 黄色単独飼育幼虫遊離腹部への
 移植

3-10-1の実験と同じ条件の脳一側心体
 一アラタ体一食道下神経節連合体を脱皮21±

表20. 黄色単独飼育幼虫および集合飼育幼虫の脳一側心体一アラタ体一食道下神経節の移植が集合飼育幼虫遊離腹部の体色におよぼす影響

移植した器官	移植した器官の数	供試数	各々のTypeを示した遊離腹部数					
			I	II	III	IV	V	
黄色単独飼育幼虫の 脳一側心体一アラタ 体一食道下神経節	3	12			1	8	3	} U=20* 0.002 < P < 0.02
集合飼育幼虫の 脳一側心体一アラタ 体一食道下神経節	3	10				3	7	
筋肉	—	10	1	8	1			

* Mann-WhitneyのU検定

1時間前の黄色単独飼育幼虫の遊離腹部へ移植した。その結果、表皮の大なり小なりの黒色化と地色の赤褐色化がおこったものが多数生じたが、ここでは表皮の黒色化の程度のみを表之に示す。単独飼育幼虫の“連合体”3個を移植した区では、Type I, II, III, IVがそれぞれ2, 3, 4, 1個体生じ、集合飼育幼虫の“連合体”を移植した区ではType I, II, III, IVがそれぞれ3, 2, 1, 4個体生じた。

3-10-1の結果は実際に単独飼育幼虫の体液中に黒色化誘起要因が放出されているかどうかはわからないが単独飼育幼虫の脳一側心体—アラタ体—食道下神経節連合体も黒色化誘起機能をもっていることを示している。そして、3-10-2の単独飼育幼虫の脳一側心体—アラタ体—食道下神経節連合体が単独飼育幼虫遊離腹部でも黒色化をひきおこすという結果は、その連合体の黒色化誘起機能

表21. 黄色単独飼育幼虫および集合飼育幼虫の脳一側心体一アラタ体一食道下神経節連合体の移植が黄色単独飼育幼虫遊離腹部の体色におよぼす影響

移植した器官	移植した 器官数	供試数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
			I	II	III	IV	V
黄色単独飼育幼虫の 脳一側心体一アラタ体 一食道下神経節連合体	3	10	2	3	4	1	
集合飼育幼虫の 脳一側心体一アラタ体 一食道下神経節連合体	3	10	3	2	1	4	
筋肉	—	6	5	1			

がとくに集合飼育幼虫遊離腹部への移植によつてのみ賦活されるのではないことを示している。また、3-10-1の結果から、単独飼育幼虫の連合体の移植による黒色誘起効果は集合飼育幼虫のそれより劣ることを示された。なお、移植操作を加えない単独飼育幼虫の脳一側心体—アラタ体—食道下神経節連合体がそのまま虫体内で黒色化誘起要因を放出しているかどうかは大きな疑問として残っており、次の実験でこの点について調べた。

3-11 皮膚の移植による体色発現に対する内分泌支配の究明

神経節や内分泌腺の移植実験によつてその器官からのホルモンの分泌状態を把握しようとする場合、移植操作そのものがホルモン放出の刺激となることがあるため得た実験結果が必ずしも実際の分泌状態を反映していないことがある。例えば、休眠中のアワノメイガ幼虫 *Ostrinia nubilalis* の脳は摘出移植操作の後で

は変態を引き起こす (Cloutier et al., 1962)。
 また、カイコ *Bombyx mori* では休眠卵を産下しない多化性品種 (N_4) の食道下神経節や脳-食道下神経節連合体を同じ多化性品種へ移植すれば、宿主は休眠卵を産むことがある (Hasegawa, 1952)。そして、Johnson and Hill (1973) はアフリカワタリバッタ *Locusta migratoria migratorioides* においてアラタ体の移植実験においてアラタ体の虫体内での実際の活性を測ることはできないと述べている。そこで、単独飼育幼虫の体液中に黒色化誘起要因が実際に放出されているかどうか知るために皮膚の移植実験をおこなった。なお、色素形成に対する内分泌支配機構を明らかにするために皮膚の移植実験はしばしば用いられる方法である (Fogal, 1968; Wigglesworth, 1970; Fukuda and Ohnishi, 1971)。

5令1日目黄色単独飼育幼虫、赤褐色単独飼育幼虫および著しく黒色化した集合飼育幼虫_(真黒色集合飼育幼虫)の背面部の皮膚を1.5~2.5 mm²の大きさに切り取り、その皮膚片を幼虫当り1個ずつ5令1

日目の単独飼育幼虫あるいは集合飼育幼虫へ交互に移植した。なお、皮ふの移植法は Fukuda and Ohnishi (1971) に準じた。皮ふ片を移植した幼虫は宿主が単独飼育幼虫の場合そのまま単独飼育し、宿主が集合飼育幼虫の場合集合飼育した。そして、これらの幼虫を脱皮24時間後に解剖して移植した皮ふ片を取り出した。移植した皮ふ片は真皮細胞が外側になった球形になっていて、脱皮殻がその球の内側にはいつていた。したがって、その球を破り平たくして脱皮後の皮ふの色彩を実体双眼顕微鏡を用いて観察した。その結果、地色は移植した皮ふ片で様々な色彩であり、黄色や赤色の濃さなどに一定の傾向を見いだすことは困難であったが、表皮の黒色素形成に関しては表22に示すようになった。すなわち、集合飼育幼虫へ移植した皮ふ片においてはどんな条件の幼虫からとった皮ふ片でも所々に黒色素が形成されていた。赤褐色単独飼育幼虫への移植の場合、集合飼育幼虫由来の皮ふ片

表22. 移植した皮ふ片の黒色色素形成に対する宿主の作用

皮ふを移植された 幼虫	皮ふを供与した幼虫	移植し た皮ふ 片数	各々の程度に黒色化 した皮ふ片の数		
			-	+	++ ^a
真黒色集合飼育 幼虫	真黒色集合飼育幼虫	10		2	8
	赤褐色単独飼育幼虫	10		3	7
	黄色単独飼育幼虫	10(3)b			7
赤褐色単独飼育 幼虫	真黒色集合飼育幼虫	10	4	6	
	赤褐色単独飼育幼虫	10	10		
	黄色単独飼育幼虫	10	10		
黄色単独飼育幼虫	真黒色集合飼育幼虫	10	9	1	
	赤褐色単独飼育幼虫	10	10		
	黄色単独飼育幼虫	10	10		

- ++ 点々と所々に黒色色素が形成されている
 a: + 微かに黒色色素が形成されている
 - 黒色色素は形成されていない
 b: 維持不良で脱皮しなかった皮ふ片の数

10個のうち6個において僅かながらも黒色素が形成されたが、黄色および赤褐色単独飼育幼虫由来の皮ふ片では黒色素形成はおこらなかった。黄色単独飼育幼虫への移植では、集合飼育幼虫に由来する皮ふ片において1例だけ僅かに黒色素が形成されたが、他の皮ふ片では黒色素は形成されなかった。

この結果から、集合飼育幼虫の体液中には黒色化誘起要因が存在し、赤褐色単独飼育幼虫の体液中にも僅かながらも存在することが推察される。そして、赤褐色単独飼育幼虫への移植した皮ふ片のうち集合飼育幼虫の皮ふ片のみに黒色素が形成されたことは、集合飼育幼虫と単独飼育幼虫の皮ふとの間に黒色化誘起要因に対する感受性に関して違いがあることを示唆している。黄色単独飼育幼虫への移植で微かな黒色素形成がおこった1例は体液中に存在していた黒色化誘起要因によると推察されるが、大部分の黄色単独飼育幼虫

の体液中には黒色化誘起要因は存在してない
 ように思われる。したがって、3-10の実験
 における移植した黄色単独飼育幼虫の脳-側
 心体-アラタ体-食道下神経節連合体からの
 黒色化誘起要因の放出は移植操作そのものの
 刺激による可能性が強い。

3-12 体色発現に対するアラタ体の役割に
 ついての検討

顕著な相変異を示すアフリカワタリバツタ
Locusta migratoria の孤独相の淡い体色はアラタ体
 の高活性によつて引きおこされている (L. Joly
 , 1954, 1960)。そこで、アワヨトウ幼虫に
 おいても体色の淡色化にアラタ体が積極的な
 役割を果しているかどうか知るため、アラタ
 体の移植と juvenile hormone の注射実験をおこな
 った。

3-12-1 単独飼育幼虫の側心体-アラタ
 体連合体および脳-側心体-アラタ体連合体
 の集合飼育幼虫への移植

5 令 1 日 目 の 単 独 飼 育 幼 虫 の 側 心 体 - ア ラ
 タ 体 連 合 体 5 対 あ る い は 脳 - 側 心 体 - ア ラ タ
 体 連 合 体 5 個 を 同 令 期 の 集 合 飼 育 幼 虫 の 第 6
 腹 節 へ 移 植 し て ひ き ヲ ブ き 集 合 飼 育 し , " 筋
 肉 " を 移 植 し た 対 照 区 の 幼 虫 と も 令 に な っ た
 時 の 体 色 を 比 較 し た 。 そ の 結 果 , 表 23 に 示 す
 よ う に 側 心 体 - ア ラ タ 体 連 合 体 , 脳 - 側 心 体
 - ア ラ タ 体 連 合 体 , " 筋 肉 " を 移 植 し た 幼 虫
 は い ず れ も が , Type IV , V を 示 し た 。 地 色 に
 関 し て も 器 官 の 移 植 に よ る 影 響 は 何 ら 見 ら れ
 な か っ た 。

3-12-2 Juvenile hormone の 集 合 飼 育 幼 虫 へ の 注 射

脱 皮 21 ± 1 時 間 前 お よ び 6 ± 1 時 間 前 の 集
 合 飼 育 5 令 幼 虫 へ peanut oil 2.5 μ l に 溶 か し た juve-
 nile hormone 1 μ g あ る い は 5 μ g を 注 射 し て 脱 皮 24
 時 間 後 の 体 色 を 観 察 し た 。 そ の 結 果 , 表 24 に
 示 す よ う に juvenile hormone 注 射 区 に も peanut oil を
 注 射 し た 対 照 区 に も Type IV , V を 示 す も の が
 多 数 生 じ た 。

表23. 集合飼育幼虫への単独飼育幼虫の側心体-アラタ体連合体及び脳-側心体-アラタ体連合体の移植が体色におよぼす影響

移植した器官	幼虫当り 移植した 器官数	供試虫数	各々のTypeを示した幼虫数				
			I	II	III	IV	V
側心体-アラタ 体連合体	10	10(2)				6	2
脳-側心体-ア ラタ体連合体	5	10(3)				4	3
筋肉	—	10(2)				4	4

() 死亡数

表24. Juvenile hormoneの注射が集合飼育幼虫の体色におよぼす影響

注射した発育時期	注射したjuvenile hormone量	溶媒(peanut oil)量	供試虫数	各々のTypeの幼虫数				
				I	II	III	IV	V
脱皮21±1時間前	1 μ g	2.5 μ l	10				1	9
	5	2.5	10				4	6
	対照	2.5	10				1	9
脱皮 6±1時間前	1 μ g	2.5 μ l	10			2	6	2
	5	2.5	10				2	8
	対照	2.5	10				7	3

3-12-1, 3-12-2 の結果は 集合飼育 5 令幼虫への単独飼育幼虫のアラタ体を含む器官の移植や juvenile hormone の注射によつて体色の淡色化がおこらないことをはつきり示している。アフリカワタリバッタ *Locusta migratoria* においては、群居相幼虫へのこのような処理は体色の変化すなわち黒色素の減少と緑色化をもたらす。(L. Joly, 1960; P. Joly et Meyer, 1970)。しかし、アワヨトウにおけるこれだけの実験で、相変異の内分泌支配機構に関してアワヨトウとワタリバッタ類との間に本質的な相違があるといふことはできない。

3-13 器官の抽出物および磨碎物の注射による体色発現に対する内分泌支配の究明

集合飼育幼虫の体色の黒色化は脳、側心体—アラタ体連合体、食道下神経節に存在し、かつそれらから放出されるある種の神経ホル

モン（黒色化誘起要因）によっておこる。また、一部の単独飼育幼虫にみられる体色の赤褐色化も脳、側心体—アヲタ体連合体、食道下神経節由来の神経ホルモンによっていると推察される。これらのことを更に確かめるために、以下に述べる諸器官の抽出物や磨碎物の注射実験を補足的におこなった。

3-13-1 食道下神経節 80% ethyl alcohol 抽出物の集合飼育幼虫遊離腹部への注射

5 令集合飼育幼虫食道下神経節の磨碎物や水抽出物を集合飼育幼虫遊離腹部へ注射したところ、その遊離腹部は殆んどが腐敗した。そこで、食道下神経節から分泌されているホルモンの一種である diapause hormone が 80% methyl alcohol (Hasegawa, 1957) や 80% ethyl alcohol (Sonobe and Ohnishi, 1971) で抽出されているので、アヲヨトウ幼虫食道下神経節の 80% ethyl alcohol 抽出物を次に述べる方法で作製して黒色化誘起効果を有するかどうか調べた。

脱皮直前 1 時間前集合飼育 5 令幼虫の食道

下神経節 1500 個を減圧乾燥して acetone 1 ml を加えてガラス製ホモジナイザーで磨碎した後、遠心分離（2000 回転 / 分，10 分間）した。上清からは減圧して acetone を除いた後に少量の油状物質を得た。次澱物には 80% ethyl alcohol 1 ml を加えてよく振った後遠心分離（2000 回転 / 分，10 分間）して上清と次澱物に分けた。この 80% ethyl alcohol 抽出を 4 回繰り返して集めた 4 ml の 80% ethyl alcohol 抽出液を減圧乾燥して抽出溶媒を除き、褐色の固形物を得た。

acetone 抽出物は再び acetone で 2 μ l 当り食道下神経節 80 個分が含まれるように希釈し、80% ethyl alcohol 抽出物は 0.9% NaCl で 10 μ l 当り食道下神経節 10, 20 および 40 個分が含まれるように希釈した。また、食道下神経節 1500 個の体積に相当する量の集合飼育幼虫頭部筋肉塊の

acetone および 80% ethyl alcohol 抽出物を作製して対照区に用いた。そして、脱皮 9 \pm 1 時間前集合飼育 5 令幼虫の第 3 腹節以後の遊離腹部へ食道下神経節の acetone 抽出物（食道下神経

節 80 個分) , 80 % ethyl alcohol 抽出物 (食道下神経節 10 , 20 , 40 個分) および筋肉の抽出物を注射した。その結果 , 表 25 に示すように食道下神経節の acetone 抽出物や筋肉の抽出物を注射した遊離腹部は脱皮後 Type I , II , III などの淡い体色になり , 食道下神経節の 80 % ethyl alcohol 抽出物を注射した遊離腹部は Type IV , V の著しく黒色化した遊離腹部になった。地色に関しては , 大部分が白色部分と淡い褐色部分からなる白がかった茶色を呈していた。この結果は食道下神経節の 80 % ethyl alcohol 抽出物中に黒色化誘起要因が含まれていることを示している。

次に , 黒色化誘起要因が眼中的のどのような発育時期に作用した場合に黒色化がおこるのか知るために , 集合飼育 5 令幼虫を脱皮 21 土 1 時間前に胸部の後 3 で結紮し , それから 12 , 15 , 18 時間経過した遊離腹部すなわちそれぞれ脱皮 9 土 1 , 6 土 1 , 3 土 1 時間前の遊離腹部へ食道下神経節の 80 % ethyl alcohol 抽出物

表25. 食道下神経節の抽出物が集合飼育幼虫遊離腹部の体色に与える影響

注射したもの (溶媒)	1遊離腹 部当り注 射した量	供試遊 離腹部 数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
			I	II	III	IV	V
食道下神経節acetone 抽出物 (acetone)	80	10		9	1		
食道下神経節80% ethyl alcohol抽出物 (0.9%NaCl)	10	10				5	5
	20	10					10
	40	7					7
筋肉 acetone抽出物 (acetone)	—	7	1	6			
筋肉80% ethyl alcohol抽出物 (0.9%NaCl)	—	10	4	5	1		

(1 遊離腹部当り食道下神経節 20 個分) あるいは筋肉の抽出物を注射した。結果を表 2b に示す。食道下神経節 80% ethyl alcohol 抽出物を脱皮 9 ± 1 時間前に注射した遊離腹部は Type IV, V を示し、脱皮 6 ± 1, 3 ± 1 時間前に注射したものは Type II, III, IV, V を示した。とくに、脱皮 3 ± 1 時間前に注射した遊離腹部で Type V になつたものは 1 個体だけであつた。筋肉の抽出物の注射では、どんな発育時期の遊離腹部も Type I, II, III を示した。この結果から、脱皮 3 時間前以後の遊離腹部は黒色化誘起要因に反応しにくくなることが推測される。したがつて、集合飼育も令幼虫における黒色化には脱皮 3 ± 1 時間前以前に黒色化誘起要因が作用してゐることが示唆される。

3-13-2 黒色化誘起要因の熱に対する耐性

食道下神経節および筋肉の 80% ethyl alcohol 抽出物を 100°C で 10 分間加熱した後、脱皮 9 ± 1

表26. 異なる発育時期の集合飼育幼虫遊離腹部の食道下神経節80% ethyl alcohol 抽出物に対する反応

注射したもの	1 遊離腹部 当り注射し た量(食道下 神経節数)	注射 した 時期	供試 虫数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
				I	II	III	IV	V
食道下神経節80% ethyl alcohol 抽 出物	20	9※	10				7	3
	20	6	10		1	1	5	3
	20	3	10		1	3	5	1
筋肉80% ethyl alcohol 抽 出物	—	9	10(1)	3	5	1		
	—	6	10	3	5	2		
	—	3	10	2	6	2		

※各々脱皮前時間を示す, () 死亡数

時間前の集合飼育5个幼虫遊離腹部へ注射して黒色化誘起要因が失活しているかどうか調べた。その結果、表27に示すように熱処理した食道下神経節の80% ethyl alcohol 抽出物は依然として強い黒色化をひきおこすことがわかった。このことから、黒色化誘起要因は比較的熱に安定な物質であるように思われる。

3-13-3 各種神経節磨碎物の注射

3-3の結果から、移植実験に関する限りでは脳、側心体-アラタ体連合体、食道下神経節が黒色化に関与しており、頭胸部の他の神経節は黒色化誘起要因を分泌していないように思える。そこで、胸部神経節に実際に黒色化誘起要因がないのかどうか次のようにして調べた。

脱皮21±1時間前の集合飼育5个幼虫の脳、食道下神経節、第1胸節神経節、第2胸節神経節、第3胸節神経節、第1腹節神経節を100°C 10分間加熱した後、それぞれガラス製ホモゲナイザーで磨碎して磨碎液10 μ l当り脳20

表27. 熱処理した食道下神経節80%ethyl alcohol抽出物の黒色化誘起作用

注射したもの	1遊離腹部当り 注射した量(食 道下神経節数)	供試 虫数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
			I	II	III	IV	V
熱処理 食道下神経節80% ethyl alcohol 抽 出物	20	10(1)			1		8
熱処理 筋肉80%ethyl alcohol 抽出物	—	7		5	2		

() 死亡数

個、食道下神経節5、10、20個、その他の神経節に、これそれぞれ20個づつ含まれるように0.9% NaClで希釈した。このようにして調製した各々の磨砕液を脱皮9±1時間前の集合飼育5令幼虫の遊離腹部へ注射して体色への影響をみた。その結果を表28に示す。脳、食道下神経節の磨砕物を注射した区からは

Type IV、Vを示すものが多数生じたが、胸部神経節や第1腹節神経節の磨砕物の注射区からはType IV、Vを示すものは生じなかった。

この結果は脳と食道下神経節は黒色化誘起要因を保持しているが胸部の神経節にはその要因が存在してないか、存在しているとしてもごく少量であることを示している。

3-13-4 集合飼育幼虫食道下神経節磨砕物の単独飼育幼虫遊離腹部への注射

集合飼育幼虫食道下神経節の熱処理後の磨砕物を3-13-3に準じて調製し、脱皮9±1時間前の黄色、橙色ないし赤褐色単独飼育5令幼虫の第3腹節以後の遊離腹部へ注射し

表28. 各種神経節磨碎物の集合飼育幼虫遊離腹部への注射

注射したもの	1遊離腹部 部当り注 射した神 経節の数	供試遊離 腹部数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
			I	II	III	IV	V
脳	20	10			4	4	2
食道下神経節	{ 5	10			4	4	2
	{ 10	10			1	5	4
	{ 20	10(3)				2	5
第1胸節神経節	20	10	3	1	6		
第2胸節神経節	20	10(2)	2	4	2		
第3胸節神経節	20	10(1)		7	2		
第1腹節神経節	20	10(1)	6	3			
0.9%NaCl 10 μ l	—	10(1)	3	4	2		

() 死亡数

て体色の変化を調べた。なお、対照区の遊離腹部へは頭部筋肉の磨碎物を注射した。その結果を表29に示す。黄色単独飼育幼虫の遊離腹部においては、食道下神経節20個の注射で Type II・III : 橙色と Type III : 赤褐色、40個の注射で Type IV : 黄色と Type III : 橙色および赤褐色、筋肉磨碎物の注射で Type I : 黄色になつた。橙色ないし赤褐色単独飼育幼虫の遊離腹部においては、食道下神経節20個の注射で Type III : 赤褐色、40個の注射で Type IV : 赤褐色、筋肉の磨碎物の注射で Type I : 赤褐色になつた。この結果は、食道下神経節の熱処理後の磨碎物が黄色単独飼育幼虫遊離腹部の表皮のある程度の黒色化と地色の橙色化赤褐色化をひきおこすことと、橙色ないし赤褐色単独飼育幼虫遊離腹部でも表皮のある程度の黒色化をひきおこすことを示している。しかし、表皮の黒色化は集合飼育幼虫遊離腹部へ同じ量の食道下神経節磨碎物を注射した場合(3-13-3)ほどは強くおこさなかつた。

表29. 単独飼育幼虫遊離腹部体色へ食道下神経節磨碎物注射がおよぼす影響

注射した もの	遊離腹部 当り注射 した食道 下神経節 の数	遊離腹部の注 射時の体色	Type 地 色 供 試 数	各々の組合わせの体色を示した遊離腹部数																
				黄色					橙色					赤褐色						
				I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V		
食道下 神経節	{ 20	黄色	10							2	7							1		
	{ 40	黄色	10				1				8							1		
筋肉	—	黄色	10	10																
食道下 神経節	{ 20	橙色・赤褐色	7															7		
	{ 40	橙色・赤褐色	7																7	
筋肉	—	橙色・赤褐色	7													7				

3-13-5 集合飼育幼虫食道下神経節磨碎物の単独飼育幼虫全虫体への注射

集合飼育幼虫の脳一側心体—アヲタ体—食道下神経節連合体の移植によって単独飼育幼虫全虫体の体色は変化する(3-8)。食道下神経節磨碎物の注射によっても同じように体色が変わるかどうかが知るために食道下神経節の磨碎物(調製は3-13-3に準じた)を脱皮9土1時間前の黄色、橙色ないし赤褐色単独飼育幼虫へ注射した。なお、対照区の幼虫へは頭部の筋肉の磨碎物を注射した。結果を表30に示す。黄色単独飼育幼虫においては、食道下神経節20個の注射で Type III: 橙色、40個あるいは80個の注射で Type III, IV: 橙色と Type IV: 赤褐色、筋肉磨碎物の注射で Type II: 黄色と Type I, II: 橙色になった。橙色ないし赤褐色幼虫においては、食道下神経節20個の注射で Type III, IV: 橙色、40個で Type III, IV: 赤褐色、80個で Type IV: 橙色と Type III, IV: 赤褐色、筋肉磨碎物の注射で

表30. 単独飼育幼虫体色へ食道下神経節磨碎物の注射がおよぼす影響

注射した磨碎物の種類	幼虫当り注射した量	注射時の幼虫体色	供試虫数	各々の組合わせの体色を示した幼虫数																
				地色		黄色					橙色					赤褐色				
				Type	色	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
食道下神経節	20	黄色	5																	
	40	黄色	5																1	
	80	黄色	5																1	
筋肉	—	黄色	5			3						1	1							
食道下神経節	20	橙色・赤褐色	5										4	1						
	40	橙色・赤褐色	5															3	2	
	80	橙色・赤褐色	5											2				1	2	
筋肉	—	橙色・赤褐色	5														4	1		

Type I . II : 赤褐色になつた。この食道下神経節の磨碎物の注射で単独飼育幼虫の体色がある程度黒色化するといふ結果は、単独飼育幼虫の淡い体色が基本的には黒色化誘起要因の欠如によつてゐるのではないかという推測(3-7)をより確かなものとしてゐる。

3-13-b 単独飼育幼虫の脳一側心体-アヲク体-食道下神経節連合体磨碎物の注射
黄色単独飼育幼虫の脳一側心体-アヲク体-食道下神経節連合体は移植実験では黒色化をひきおこすが(3-10)、元來黒色化誘起要因は分泌してゐないよゝに思われる(3-11)。そして、前者は移植操作そのものが黒色化誘起要因放出の刺激となつたためによる可能性が強い(3-11)。そこで、黄色単独飼育幼虫の脳一側心体-アヲク体-食道下神経節が黒色化誘起要因を保持してゐるかどうか調つた。

脱皮24時間前の黄色単独飼育5令幼虫の脳一側心体-アヲク体-食道下神経節連合

体 200 個を減圧乾燥して acetone 1 ml を加えて
 磨砕した後、遠心分離 (2000 回転 / 分, 10 分
 間) して acetone を除いた。沈澱物を 100°C 10 分
 間加熱した後 0.9% NaCl を加えて希釈し、磨砕
 液 10 μ l 当りに記連合体が 20 個含まれるように
 調製した。同様の方法で対照区用の頭部筋肉
 の磨砕液を作った。これを、脱皮 9 工 1 時間
 前の黄色単独飼育 5 令幼虫の第 2 腹節までの
 遊離頭胸腹部および第 3 腹節以後の遊離腹部
 へ注射して体色への影響をみた。結果を表 31
 に示す。遊離頭胸腹部においては上記連合体
 磨砕物の注射で Type III : 黄色と Type III : 橙色
 , 筋肉の磨砕物の注射で Type I . II : 黄色に
 なり、遊離腹部においては上記連合体磨砕物
 の注射で Type III . IV : 橙色、筋肉磨砕物の注
 射では Type I : 黄色になった。この結果は単
 独飼育幼虫の脳 - 側心体 - アラタ体 - 食道下
 神経節が黒色化誘起要因を保持していること
 を示している。したがって、移植操作が刺激
 となつて保持している黒色化誘起要因が放出

表31. 黄色単独飼育幼虫遊離頭胸腹部・遊離腹部の体色へ黄色単独飼育幼虫脳一側心体ーアラタ体ー食道下神経節磨碎物の注射がおよぼす影響

注射した磨碎物の種類 (1 遊離腹部 当り注射した連合体の数)	注射されたもの	Type 地色 供試数	各々の体色を示した遊離頭胸腹部及び遊離腹部の体色														
			黄色					橙色					赤褐色				
			I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
神経節連合体(20) [*]	遊離頭胸腹部	5				2				3							
筋肉	同上	10	6	4													
神経節連合体(20) [*]	遊離腹部	5								3	2						
筋肉	同上	10	10														

^{*} 連合体 脳一側心体ーアラタ体ー食道下神経節

されることはいうことは十分おこりうることであ
 る。また、この結果は単独飼育幼虫の頭胸部
 と腹部の間には黒色化誘起要因に対する感受
 性に大きな違いがないことを示している。

以上の各種器官の抽出物および磨碎物の注
 射実験の結果は、3-2から3-9までの器
 官の抽出や移植による実験の結果と矛盾して
 おらず、これにより集合飼育幼虫の黒色化が
 脳、側心体—アラタ体連合体、食道下神経節
 由来のある種の神経ホルモンによつておこる
 ことがより確実となった。

第4章 体色発現に対する神経支配

4-1 集合飼育幼虫における神経索の切断

体色発現に対する内分泌支配の研究において、集合飼育幼虫の黒色化が脳、側心体—下ヲタ体連合体、食道下神経節由来の黒色化誘起要因によつてひきおこされることが明らかとなった。

と云ふで、神経節からの神経分泌物の放出が神経系の非ホルモニ的なものゝ支配下におかれてゐる例は枚挙にいとまがない。たとえば、オオサシガメ *Rhodnius prolixus* においては側心体からの prothoracicotropic hormone の放出は腹部の伸張受容器 (stretch receptor) から腹面神経索を通つて側心体に送られるインパルスによつておこる (Van der Kloot, 1960, 1961)。オイコ *Bombyx mori* における食道下神経節からの diapause factor の放出は脳によつて環喉神経縦連合を通して神経節に支配されてゐるといわれてゐる (Fukuda, 1953, 1962)。また、数種ハエ類の胸部神経塊からの bursicon の放出は脳によつて腹

面神経索を介して神経的に支配されておる (Fraenkel and Hsiao, 1965), ワモンゴキブリ *Periplaneta americana* の腹部末端神経節からの bursicon の放出も中央神経系を後ろに伝わる神経刺激によつて制御されてゐる (Mills, 1967)。アゲハの幼虫 *Papilio xuthus* の表皮の褐色化を誘起するホルモンの要因の第1胸節神経節からの放出は脳からの神経的な刺激によつておこる (日高, 1965)。そこで、アヲヨトウ集合飼育幼虫においても6令脱皮21土1時間前に脳、食道下神経節、第1胸節神経節、第2胸節神経節、第3胸節神経節、第1腹節神経節の間の神経索をそれぞれ切断して、脱皮24時間後の体色を観察した。その結果、表32に示すようにどの部位を切断しても黒色化が弱まる傾向があり、その中でも特に脳-食道下神経節間の神経索(環喉神経縦連合)を切断した幼虫では Type V を示したものがなく、Type II が他の区よりも多く生じた。

表32. 集合飼育幼虫における神経索の切断が体色におよぼす影響

切断した部位	供試 虫数	各々のTypeを示した幼虫数				
		I	II	III	IV	V
脳—食道下神経節間	29		11	15	3	
食道下神経節—第1胸節神経節間	31		2	20	8	1
第1胸節神経節—第2胸節神経節間	26		1	14	10	1
第2胸節神経節—第3胸節神経節間	31			18	9	4
第3胸節神経節—第1腹節神経節間	30		5	15	7	3
傷を付けた幼虫	30			6	12	12

この結果は黒色化に対して腹面神経索が何
 うかのかわりあいを持っており、特に環喉
 神経縦連合が重要な役割を演じていることを
 示唆している。

4-3 黒色化に対する環喉神経縦連合の役 割についての検討

環喉神経縦連合の役割を具体的に知るため
 に環喉神経縦連合で連結した脳-食道下神経
 節連合体(脳-食道下神経節連合体)と環喉
 神経縦連合を切断した脳と食道下神経節(脳
 /食道下神経節)をそれぞれ移植して黒色化
 誘起機能の強さを比較した。

4-3-1 集合飼育幼虫遊離腹部への移植
 脱皮21±1時間前集合飼育5令幼虫の脳-
 食道下神経節連合体を1, 2, 3個あるいは
 脳/食道下神経節を3個ずつ同令期の集合飼
 育幼虫の遊離腹部へ移植して黒色化の程度を
 みた。その結果、表33に示すように脳-食道
 下神経節連合体の移植では移植個数が多くな

表33. 脳-食道下神経節連合体の黒色化誘起機能に対する環喉神経縦連合切断の影響

移植した器官	移植した器官の数	供試遊離腹部数	各々のTypeを示した遊離腹部数				
			I	II	III	IV	V
脳-食道下神経節連合体	1	10(1)		3	6		
	2	10			3	7	
	3	10				8	2
脳と食道下神経節	各々3	10			6	4	
第1胸節第2胸節神経節連合体	3	11	1	6	4		
筋肉	—	10	3	6	1		

() 死亡数

るほど強い黒色化がおこり、3個の移植で Type IV, V がそれぞれ8個体、2個体生じた。脳/食道下神経節3個づつの移植では Type III, IV がそれぞれ6個体、4個体生じた。第1胸節神経節—第2胸節神経節連合体3個あるいは頭部の筋肉を移植した対照区の遊離腹部は Type I, II, III の淡い体色を示した。

4-3-2 5令1日目集合飼育幼虫への移植

5令1日目集合飼育幼虫の第5腹節へ同令期の集合飼育幼虫あるいは黄色単独飼育幼虫の脳—食道下神経節連合体を3個、脳/食道下神経節を3個づつ移植した。対照区の幼虫には頭部筋肉を移植した。これらの幼虫を3-4-2に準じて処理し、脱皮後の遊離腹部の体色をみた。その結果、表34に示すように集合飼育幼虫の脳—食道下神経節連合体を移植したものは Type III (1個体)、Type IV (6個体)、Type V (3個体) を示し、脳/食道下神経節を移植したものは Type II (2個体)

表34. 5令1日目集合飼育幼虫への集合飼育及び単独飼育幼虫の脳と食道下神経節のいろいろな組み合わせの移植が、後の遊離腹部の体色におよぼす影響

移植した器官	幼虫当り 移植した 器官数	供試 虫数	各々のTypeを示した 遊離腹部数					
			I	II	III	IV	V	
集合飼育幼虫の	脳-食道下神経節連合体	3	10			1	6	3
	脳と食道下神経節	各々3	10		2	1	5	2
黄色単独飼育幼 虫の	脳-食道下神経節連合体	3	10(2)			3	3	2
	脳と食道下神経節	各々3	10(3)		1	5	1	
集合飼育幼虫の筋肉	—	10	6	4				

Type III (1 個 体) , Type IV (5 個 体) ,
 Type V (2 個 体) を 示 し た 。 単 独 飼 育 幼 虫 の
 脳 - 食 道 下 神 經 節 連 合 体 を 移 植 し た も の は
 Type III (3 個 体) , Type IV (3 個 体) , Type
 V (2 個 体) を 示 し , 脳 / 食 道 下 神 經 節 を 移
 植 し た も の は Type II (1 個 体) , Type III (5
 個 体) , Type IV (1 個 体) を 示 し た 。 ま た ,
 " 筋 肉 " を 移 植 し た も の は Type I (6 個 体) ,
 Type II (4 個 体) を 示 し た 。

4 - 3 - 1 の 結 果 は 脱 皮 21 ± 1 時 間 前 集
 合 飼 育 5 令 幼 虫 の 場 合 , 環 喉 神 經 縦 連 合 の 健
 全 な 脳 - 食 道 下 神 經 節 連 合 体 の ほ う が そ の 縦
 連 合 を 切 断 し た 脳 / 食 道 下 神 經 節 よ り も 強 い
 黒 色 化 を 必 ず お こ す こ と を 示 し て い る 。 ま た
 , 4 - 3 - 2 の 結 果 は 5 令 1 日 目 集 合 飼 育
 幼 虫 の 脳 - 食 道 下 神 經 節 連 合 体 と 脳 / 食 道 下
 神 經 節 の 間 に 黒 色 化 誘 起 機 能 の 強 さ に 関 し て
 著 し い 差 は な い が , 単 独 飼 育 幼 虫 の そ れ ら の
 間 に は 差 が あ り , 脳 - 食 道 下 神 經 節 連 合 体 の

ほうが強い黒色化をひきおこすことを示している。なお、4-3-1と4-3-2の実験で移植した神経節を体色の観察後にとり出して見たが、脳-食道下神経節連合体も脳/食道下神経節もそれぞれが1つの塊りになっていて外観的には両者に違いはみられなかった。

とニ3で、脱皮21±1時間前集合飼育5令幼虫の脳と食道下神経節はともに黒色化誘起機能を有している(3-3-3)ので、4-3-1の結果からは、脳が食道下神経節からの黒色化誘起要因の放出を環喉神経縦連合を介して神経的に刺激して促進したのかとの逆なのかはわからない。しかし、4-3-2の結果の集合飼育幼虫と単独飼育幼虫の神経節の間の違いについて説明することは現在できないが、5令1日目に移植して脱皮後の体色を黒色化させることが出来るのは食道下神経節だけであるので(3-4-2)、すくなくとも単独飼育幼虫の脳-食道下神経節連合体

に つ い て は 摘 出 移 植 後 に 脳 が 食 道 下 神 經 節 か
 ら の 黒 色 化 誘 起 要 因 の 放 出 を 神 經 的 な 刺 激 に
 よ っ て 促 進 さ る よ う に 思 わ れ る 。 し た が っ て
 、 二 の こ と と 4-2, 4-3-1 の 結 果 を 考
 え あ わ せ る と 集 合 飼 育 幼 虫 に お い て 脳 が 食 道
 下 神 經 節 か ら の 黒 色 化 誘 起 要 因 の 放 出 を 環 喉
 神 經 縱 連 合 を 介 し て 神 經 的 な 刺 激 に よ っ て 促
 進 し て い る 可 能 性 が 考 え う れ る 。

4-3 集 合 飼 育 幼 虫 に お け る 觸 角 切 除

高 密 度 型 ア フ リ カ ヲ タ リ バ ッ タ 幼 虫 の 体 色 の 黒 色 化 は
 通 常 の 生 育 範 囲 内 の 湿 温 度 の ち が い や 光 の 有
 無 に よ っ て は 大 し た 影 響 は 受 け ず に 、 幼 虫 の
 相 互 刺 激 に よ っ て お こ る も の で あ り (巖 ,
 1956) , 幼 虫 相 互 の 接 触 に よ る 觸 覚 が 重 要 な
 役 割 を は た し て い る (巖 , 1971) 。 と 二 三 で
 、 ア フ リ カ ヲ タ リ バ ッ タ *Locusta migratoria* の 群 居
 相 幼 虫 の 体 色 の 黒 色 化 に は あ る 種 の フェ ロ モ ン
 (gregarization pheromone) が 関 与 し て お り (Nolte
 , 1963 ; Nolte et al. , 1973) , 二 の フェ ロ モ ン の

受容器は触角ではない (Nolte et al., 1970)。
 しかし、サバクワタリバツタ *Schistocerca gregaria*
 の成虫における性成熟を促進するフェロモンに
 ついては触角が受容器である (Loher, 1960)
 。そこで、高密度型アワヨトウ幼虫の黒色化
 に触角が何らかの役割をはたしているかどう
 か以下の実験をおこなって調べた。

4令1日目の集合飼育幼虫から両側あるいは
 片側の触角を基部から取り除いてひきっぱ
 き集合飼育した。触角を切除したこれらの幼
 虫は摂食して正常に発育したので、6令にな
 った時の黒色化の程度を無処理の集合飼育幼
 虫あるいは4令1日目から単独条件に移して
 飼育した幼虫と比較した。その結果を表35に
 示す。両側の触角を切除した幼虫は Type IV,
 Vを示し、片側の触角を切除したものの無処
 理の幼虫も Type IV, Vを示した。しかし、単
 独条件に移して飼育した幼虫は Type II, IIIを
 示し強い黒色化はおこらなかった。

表35. 触角の切除が黒色化におよぼす影響

処理条件	供試 虫数	生存 虫数	それぞれのTypeを示した幼虫数				
			I	II	III	IV	V
両側の触角除去	40	29				17	12
片側の触角除去	40	26				14	12
無処理	40	35				5	30
単独条件下飼育	20	18		15	3		

この結果は幼虫相互の刺激が触角以外の感
覚受容器を介して幼虫体内に入っていること
を示している。

第5章 総合考察

数種ヨトウが幼虫はワタリバッタ類にみられるような生息密度に依存した形態的体色変異を示すことが明らかにされており (Iwao, 1968) , 本研究の供試昆虫であるアヲヨトウ幼虫 *Leucania separata* の体色変異について Iwao (1962) が次のように報告している。4令期以後の体色は、単独飼育の場合には黄緑色、橙色ないし赤褐色であり、集合飼育すると著しく黒色化する。前者の黄緑色、橙色、赤褐色は地色 (ground colour) であり、同様の変異は集合飼育幼虫においてみられるが、後者の密度に依存した黒色化は主に表皮に形成される黒色素によっている。この観察は基本的に正しいが、さらに詳しくいうと、この幼虫の体色はそれぞれ異なった色の三つの部分すなわち黄色から白色まで変化する部分 (真皮細胞層) 、淡い褐色から濃い赤褐色まで変化する部分 (真皮細胞層) 、黒色部分 (表皮) とから構成されていて、体色の変異はこの三つ

の部分のそれぞれが占める面積の変化と色彩の濃淡が複雑に組み合わさっておこっている。そして、低密度高密度両型の幼虫にみられる地色の橙色化ないし赤褐色化は主に真皮細胞層に形成される赤色素によってあり、高密度型幼虫の黒色化は表皮の上層（外原表皮）に形成される黒色素によっている（2-3）。

さて、緒言で述べたようにワタリボツタ類の相変異に伴う体色変異には脳、側心体、アラタ体などの内分泌器官が関与しているが、アラヨトウ幼虫の体色変異も内分泌系の支配下にあることが本研究で明らかとなった。すなわち、集合飼育幼虫における結紮せ器官の摘出および移植実験は、脳、側心体 - アラタ体連合体、食道下神経節が高密度型幼虫特有の黒色化を誘起していることを示している（3-2-1, 3-3-1, 3-3-2, 3-3-3）。また、単独飼育幼虫を用いての同様の実験は、密度に依存した変異ではないが

地色の橙色化、赤褐色化に同じく脳、側心体
 -アラタ体連合体、食道下神経節が関与して
 いることを示している(3-2-2, 3-7-
 1)。そして、食道下神経節の磨碎物を集
 合飼育幼虫遊離腹部へ注射すると脱皮後に黒
 色化がおこり、黄色単独飼育幼虫の遊離腹部
 へ注射すると弱い黒色化と一部個体において
 橙色化がおこるが、juvenile hormoneをこれらの遊
 離腹部へ注射してもそのような体色変化はお
 こらない(3-3-4, 3-7-2)。したが
 って、脳、側心体-アラタ体連合体、食道
 下神経節は表皮の黒色素と真皮細胞層の赤
 色素の形成を促進する神経ホルモン(Novák
 , 1966が用いたのと同じ定義)を放出して体
 色変化をおこしているといえる。とくに、集
 合飼育も令幼虫における黒色化はおそくとも
 脱皮3±1時間前には決定されており(3-
 2-1)、また黒色化にはそれに関与するホ
 ルモンが脱皮3±1時間以前に作用している
 ことが必要と思われる(3-13-1)ので、

高密度型幼虫のそれらの器官はすくなくとも黒色色素の形成に關与する神経ホルモンについては脱皮する1時間以前に放出してゐるといつて間違いない。そこで、黒色化と橙色化ないし赤褐色化が同じホルモンによつて引きおこされてゐる可能性は否定できないが、本論文では黒色色素形成を引きおこすホルモンを黒色化誘起要因、赤色色素形成を引きおこすホルモンを赤色化誘起要因と便宜的に名づける。

ところで、この幼虫の黒色色素は indole melanin であり(池本, 1971)、赤色色素のすくなくとも一部は還元型 xanthomatine で黄色色素のすくなくとも一部は carotene であるとされてゐる(池本, 1968)。そのほかの色素についてはまだ研究されてゐないが、池本(1968, 1971)の報告と黒色色素が表皮に赤色色素が真皮細胞層にそれぞれ存在することを考えあわせると、脳、側心体-アラタ体連合体、食道下神経節は相異なる二系列の色素の形成を促進し

ているが、に思われる。しかし、これまで
 多くの昆虫の形態的体色変化に関する研究で
 表皮と真皮細胞層の相異なる色素の形成が同
 一の器官によって促進されるといふ例はない
 。たとえば、アゲハチョウ *Papilio xuthus* の表
 皮における canthaxanthin と papilioerythrin の形成は
 第1胸節神経節から分泌されるホルモン様要
 因によって誘起され (Hidaka, 1961; Harashima et
 al., 1972), カイコ *Bombyx mori* の黒蛹における
 表皮の melanin 形成は胸部神経節から放出され
 るある種のホルモンによって誘起され (Hashiguchi
 et al., 1965), 数種のハエの羽化後の皮ふの
 硬化着色は脳間部と胸部神経塊の神経分泌細
 胞から分泌される bursicon によって引きおこさ
 れ (Fraenkel and Hsiao, 1965), これと同様の現
 象は Cottrell (1962a, b) によって明らかに
 にされている。ナナフシの一種 *Carausius morosus*
 においては食道下神経節の神経分泌細胞が真
 皮細胞の ommochrome 形成を促進しており (Raabe,
 1966), ゴマダラチョウ *Hestina japonica* の越冬幼

虫にみられる真皮細胞層の褐色化は第1腹節
 に存在するある種の器官によって引きおこさ
 れる (Osanai und Arai, 1962)。老熟期のモクメ
 が幼虫 *Cerura vinula* は真皮細胞層に形成される
 ommochrome により赤褐色を呈するが、この赤褐色
 化は脱皮がおこらない程度の低濃度の ecdysone
 によって誘起されるといわれている (Bückman
 , 1959)。また、モンシロチョウ蛹 *Pieris rapae* の
 体色の緑色化はアラタ体によって促進されて
 いる (Hidaka et Ohtaki, 1963)。そして、相変異
 に伴う著しい色彩変異を示すアフリカワタリ
 バッタ *Locusta migratoria* において、表皮の黒色
 化は脳由来の神経ホルモンによって引きおこ
 されるが (Girardie et Cazal, 1965)、体液、真皮
 細胞層、内原表皮の緑色化はアラタ体によっ
 て促進される (L. Joly, 1960)。このように
 、昆虫の体色発現には様々な内分泌器官が関
 与しているが、先に述べたように同一器官が
 表皮と真皮細胞層の相異なる色素の形成を支
 配しているという報告はない。したがって、

アワヨトウ幼虫の体色発現に対する内分泌支配機構は新しい形式であるといえる。

ところで、アワヨトウ幼虫においては、表皮は著しく黒色化しているが真皮細胞層は赤褐色化していない個体や表皮は少しも黒色化していないが真皮細胞層は橙色化ないし赤褐色化している個体などがあり、表皮の黒色化と真皮細胞層の橙色化赤褐色化は必ずしも同時にはおこらない。それでは、脳、側心体—アラタ体連合体、食道下神経節から黒色化誘起要因と赤色化誘起要因が別々に放出されているのだろうか。集合飼育幼虫遊離腹部へ同じ幼虫の脳—側心体—アラタ体—食道下神経節連合体3個を移植すると表皮の著しい黒色化はおこるが赤褐色化が促進されることはほとんどない(3-6)。しかし、黄色単独飼育幼虫遊離腹部へ集合飼育幼虫の脳—側心体—アラタ体—食道下神経節連合体3個を移植すると表皮の弱い黒色化と真皮細胞層の橙色化ないし赤褐色化が同時におこり、6個移植

すると表皮の著しい黒色化だけが起こる個体
や表皮の著しい黒色化と真皮細胞層の橙色化
ないし赤褐色化が同時に起こる個体が生じる
(3-8-1)。このような実験結果から、
移植した脳-側心体-アラタ体-食道下神経
節連合体から放出される黒色化誘起要因と赤
色化誘起要因は同一のホルモンであるかある
いはすくなくとも同時に放出されており、移
植される遊離腹部の側にある何らかの質的な
差異やそれらのホルモン様要因の量の多少に
よって黒色化、橙色化ないし赤褐色化のいろ
いろな組み合わせの体色変化が起こるよう
に思われる。そして、それらの連合体の移植に
よって大部分の個体で橙色化赤褐色化が引き
起こされるのは単独飼育幼虫を宿主に用いた
場合に限られているので、器官の移植によっ
て橙色化赤褐色化が起こるためには、赤色化
誘起要因(黒色化誘起要因と同じホルモンで
あるかもしれない)のほかに単独飼育幼虫に
特有な何らかの要因が更に必要なようである

。しかし、単独飼育幼虫を宿主に用いても橙色化赤褐色化がおこらない場合もある。Iwao (1962) は地色の黄緑色から赤褐色までの変異には幼虫の生息密度とは無関係の要因たとえば温度とか何らかの遺伝的な要素が関与していると報告している。したがって、このような要因が地色の橙色化、赤褐色化に対するホルモン支配をより複雑なものにしているのではないかと思われる。

これまで、生息密度に依存した幼虫の黒色化が脳、側心体—アラタ体連合体、食道下神経節に由来するある種のホルモン—黒色化誘起要因によっておこり、一部個体にみられる地色の橙色化赤褐色化もこれらの器官に由来する赤色化誘起要因によっておこることを述べてきた。それでは、低密度型幼虫において黒色化がおこらないのはこれらの器官から黒色化誘起要因が放出されないことによるのであろうか。集合飼育幼虫の脳—側心体—アラタ体—食道下神経節連合体3個を集合飼育幼

虫と単独飼育幼虫の遊離腹部へ移植すると、前者では大部分の個体が Type V になるが後者ではごくわずかである (3-6, 3-8-1, 3-8-2)。また、食道下神経節の磨砕物 (20 個分) の注射でも集合飼育幼虫遊離腹部におけるほうが単独飼育幼虫遊離腹部よりも強い黒色化がおこる (3-13-3, 3-13-4)。このことから、単独飼育幼虫の皮ふは集合飼育幼虫の皮ふよりも黒色化誘起要因に反応しにくいことが考えられる。また、皮ふの移植実験でも、集合飼育幼虫の体液中には黒色化誘起要因が存在し、赤褐色単独飼育幼虫の体液中にはそれが僅かに存在し、黄色単独飼育幼虫ではほとんどの個体の体液中にはそれが存在していないこと、集合飼育幼虫の皮ふと単独飼育幼虫の皮ふとの間には黒色化誘起要因に対する感受性に差があることが示唆された (3-11)。したがって、低密度型幼虫では体液中に黒色化誘起要因が放出されていなか放出されていてもごく

僅かであり、皮膚のそれに対する感受性も低下しているのでも黒色化がおこらないように思われる。では、その感受性の低下はどのような要因によつてもたらされるのであろうか。アワヨトウと同じような相変異に伴う色彩変異を示すアフリカワタリバッタ幼虫 *Locusta migratoria* の melanin 形成はアラタ体の移植や juvenile hormone の注射によつて抑制され (L. Joly, 1960; P. Joly et Meyer, 1970; Némec et al., 1970; Fuzeau-Braesch, 1971), サバクワタリバッタ幼虫 *Schistocerca gregaria* の melanin 形成もアラタ体の移植によつて抑制される (Ellis and Novák, 1971)。また、カイコ幼虫 *Bombyx mori* では juvenile hormone が斑紋の黒色化を抑制し (木口, 1972, 1973), スズメガの一種 *Manduca sexta* の幼虫においても juvenile hormone が表皮の melanin 形成を抑制する (Truman et al., 1973)。しかし、アワヨトウ幼虫ではアラタ体を含む器官の移植でも juvenile hormone の注射でも集合飼育幼虫の黒色化は抑制されなかった (3-12)。したがつて

、アワヨトウにおいてはアラタ体が皮膚の黒色化誘起要因に対する感受性を低下させることなどによって黒色化を抑制することはないように思われる。ただし、juvenile hormone は幼虫期間中連続して作用した場合にのみある程度の黒色化抑制効果を發揮するという可能性も考えられるので、アワヨトウにおけるアラタ体の melanin 形成に対する抑制効果の考えは完全には否定できない。そのほか、感受性の低下をきたらす要因については本論文では検討していない。しかし、単独飼育幼虫へ脳一側心体—アラタ体—食道下神経節連合体や食道下神経節を多量に移植すると脱皮後に表皮の著しい黒色化が全虫体でもおこるので（3-8-1, 3-8-2, 3-9）、単独飼育幼虫では基本的には脳一側心体—アラタ体—食道下神経節連合体に保持されている黒色化誘起要因（3-10, 3-13-6）が強い黒色化を引きおこすほど多量には放出されていないために黒色化がおこらないのであり、皮

この感受性の低下は二次助要素のように思われる。

さて、高密度型幼虫における黒色化誘起要因の脳、側心体-アラタ体連合体、食道下神経節からの放出はどのように制御されているのだろうか。アフリカワタリバッタ *Locusta migratoria* の相変異において重要な役割をはたしているアラタ体の分泌活性は脳間部の神経分泌細胞（A, B, C細胞）の分泌物によって調節されているが、それらの神経分泌細胞の分泌活性の変化は末梢神経細胞を経てインパルスとして脳に送られてくる外部刺激によっておこる（Girardie et P. Joly, 1968; P. Joly, 1970）。アワヨトウ幼虫においても、相の性質を決定する外部刺激が何らかの方法で脳-側心体-アラタ体-食道下神経節連合体からの黒色化誘起要因の放出を制御していることは間違いない。巖（1956, 1971）はアワヨトウの相変異が幼虫発育期間中の光の有無とは関係なく幼虫個体間相互作用の程度如何で生

ずるもので、相互刺激、とくに触覚を通じての刺激交換が重要であると述べている。集合飼育アリヨトウ幼虫において、脱皮前に胸部の腹面神経索を切断すると単に傷をつけた幼虫よりも幾分黒色化が弱まり、環喉神経縦連合を切断するとさらに黒色化が弱まる(4-1)。また、環喉神経縦連合を損なわない脳-食道下神経節連合体は互いに切り離れた脳と食道下神経節の組み合わせよりも幾分強い黒色化を誘起する(4-2)。そして、集合飼育幼虫において触角を切除しても黒色化が著しく弱まることはない(4-3)。これらのことを考え合わせると、高密度型幼虫においては接触による刺激が触角以外の体表の感覚受容器によって腹面神経索を介して脳に伝えられ、脳はその刺激によって、自ら黒色化誘起要因を放出するときに食道下神経節からのその要因の放出を環喉神経縦連合を介して神経的に促進している可能性が示唆される。

ここでは、これまで述べてきたことをまとめてアワヨトウの相変異とくに幼虫体色の黒色化の生理的機構の模式図を示す(図12)。なお、図中の実線は本研究により明らかにされたものを示し、破線は示唆された経路である。

ところで、脳に存在する黒色化誘起要因と赤色化誘起要因が実際に脳から直接体液中に放出されるのか側心体を介して放出されていくのかは不明である。また、側心体—アラタ体連合体とそれ自体が黒色化誘起要因を生産している可能性はあるが、側心体のその要因が脳に由来するものでないと完全に否定することはできない(3-5)。一方、食道下神経節の黒色化誘起要因と赤色化誘起要因については、脱皮2~3日前に移植した食道下神経節が脱皮後の黒色化と赤褐色化を引きおこすので(3-4-2, 3-9)、それ自体が生産していることは疑いがない。

ここまで、脳、側心体、食道下神経節には

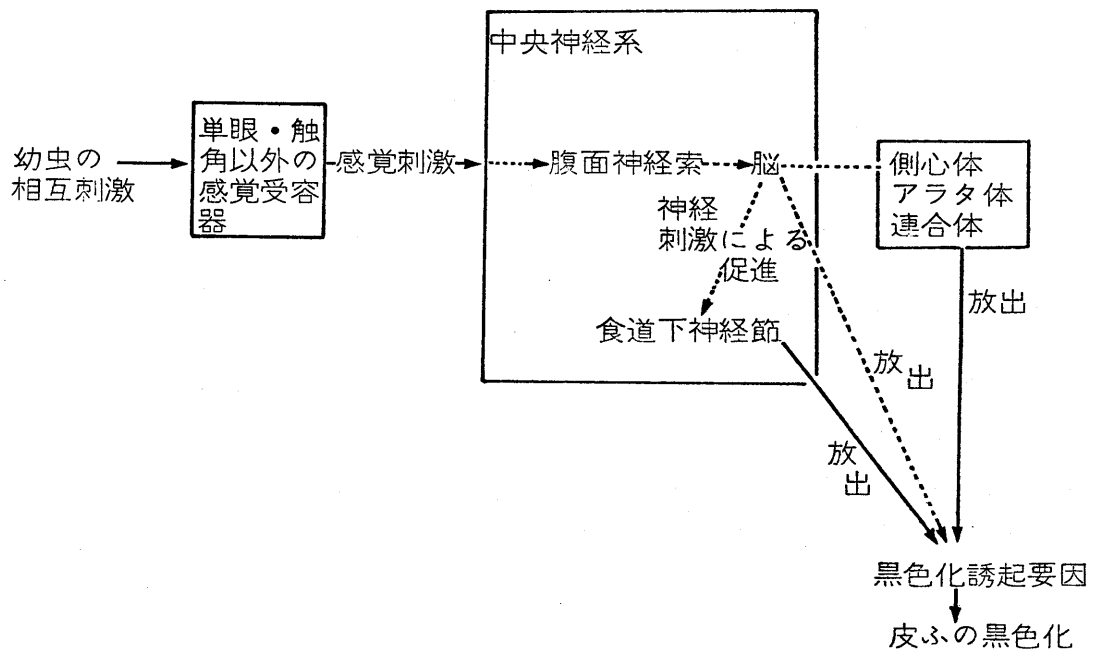


図12. 幼虫体色の黒色化の生理的機構

activation hormone , neurohormone A , neurohormone C , diapause hormone (Novák , 1966 参照) , hyperglycemic factor (Steele , 1961) , hypolipemic factor (Downer and Steele , 1972) , bursicon (Fraenkel and Hsiao , 1965) , 卵巣の発育に關する神経分泌物 (E. Thomsen , 1952) などが存在することが明らかにされているが、本研究で発見されたアヲヨトウ幼虫の体色発現に關する黒色化誘起要因と赤色化誘起要因がこれらのどれかに該当するかどうか明らかにすることは今後の大きな課題である。Ogura and Saito (1973) のアヲヨトウ幼虫の各種神経節のマイコ胚子休眠誘起に対する影響についての研究は、この点の追探の年がかりとなるかもしれない。

要約

アワヨトウ幼虫 *Leucania separata* (鱗翅目) は数種ワタリバツタ (直翅目) と同じように生息密度に依存して体色や活動性が変異する。このような変異を相変異と呼び、この生物現象は多くの生態学的研究から害虫の種維持のための適応とみなされている。一方、相変異の内分泌支配の研究はワタリバツタ類について報告されており、脳、側心体、アラタ体あるいは前胸腺が重要な役割をはたしていることが明らかにされている。しかし、鱗翅目昆虫についてのこの点の研究は未だなされていない。本論文はアワヨトウの相変異とくに幼虫体色変異に対する内分泌および神経支配について研究したものである。

脱皮21±1, 9±1あるいは6±1時間前の集合飼育5令幼虫を胸部後方で結紮すると脱皮後、頭胸部のみが黒色化する。しかし、脱皮3±1時間前の結紮では頭胸部も腹部もともに黒色化する。集合飼育5令幼虫の脳、

側心体—アラタ体連合体あるいは食道下神経節を脱皮前に挿出すると脱皮後表皮の黒色化が弱まり、特に食道下神経節の挿出では著しく黒色化が弱まる。脱皮21±1時間前の集合飼育5令幼虫の遊離腹部に集合飼育幼虫の脳、側心体—アラタ体連合体あるいは食道下神経節を移植すると、脱皮後いずれの場合も遊離腹部は黒色化する。5令脱皮2〜3日前の集合飼育幼虫の腹部に同令期集合飼育幼虫の脳、側心体—アラタ体連合体あるいは食道下神経節を移植してひき続きこの幼虫を飼育し、この幼虫を脱皮21±1時間前に胸部後方で結紮して頭胸部を除去すると、脳や側心体—アラタ体連合体を移植してある遊離腹部は黒色化しないが、食道下神経節を移植してある遊離腹部は脱皮後黒色化する。このように、それぞれ器官は黒色化誘起に関して相違をもちているが、いずれにせよアワヨトウの大発生時にみられる体色の黒色化は脳、側心体—アラタ体連合体および食道下神経節から放

出されるある種の神経ホルモン—黒色化誘起要因—によつてひきおこされるものであると考へられる。

単独飼育5令幼虫を脱皮21±1時間前に胸部後方で結紮すると、大部分の幼虫は脱皮後もそのまゝの体色であるが、黄色単独飼育幼虫の場合に頭胸部が赤褐色化することがある。黄色単独飼育幼虫の遊離腹部に集合飼育幼虫の脳、側心体—アヲ夕体連合体あるいは食道下神経節を移植すると、脱皮後表皮の黒色化と真皮細胞層の橙色化ないし赤褐色化がおこる。したがつて、脳、側心体—アヲ夕体連合体および食道下神経節は黒色色素ばかりでなく赤色色素の形成にも関与しているといえる。

集合飼育5令幼虫の脳—側心体—アヲ夕体—食道下神経節連合体（以下連合体と記す）3個を集合飼育5令幼虫あるいは単独飼育5令幼虫の遊離腹部へ移植すると、前者では著しい黒色化がおこるが後者では強い黒色化は

おこらない。しかし、連合体を多量に移植すれば単独飼育幼虫の遊離腹部の場合でも全虫体の場合でも強い黒色化がおこる。したがって、単独飼育幼虫の皮膚は黒色化誘起要因に対する感受性が低いといえる。集合飼育あるいは単独飼育5令幼虫の連合体3個を集合飼育5令幼虫の遊離腹部に移植すると、いずれの場合も遊離腹部は黒色化するが、前者の連合体のほうが強い黒色化をひきおこす。集合飼育5令幼虫の背面の皮膚片を集合飼育、赤褐色単独飼育あるいは黄色単独飼育5令幼虫へ移植すると、集合飼育幼虫への移植では宿主の脱皮後ほとんど全ての移植皮膚片のところに黒色素が形成され、赤褐色単独飼育幼虫への移植ではほぼ半数の移植皮膚片においてかすかに黒色素が形成される。しかし、黄色単独飼育幼虫への移植ではほとんど全ての移植皮膚片において黒色素が形成されない。したがって、単独飼育幼虫において体色の黒色化がおこっていないのは、これ

らの神経組織から黒色化誘起要因が放出されてい
ないか、放出されていてもその量がごくわずかである
ためと考えられる。

ワタリバツタ類ではアラタ体が孤独相の形質の発現を促進していることが知られている。集合飼育アラトウ幼虫へワタリバツタ類における実験と同じように単独飼育幼虫のアラタ体を含む器官を移植しても、あるいは幼若ホルモンを注射しても淡い体色にはならない。

食道下神経節の黒色化誘起要因は80%エタノールで抽出でき、粗抽出物中のその要因は比較的熱に安定である。集合飼育幼虫の頭胸部諸神経節の100°C 10分間加熱後の磨碎物の集合飼育5令幼虫遊離腹部への注射では、脳と食道下神経節が黒色化をひきおこす。胸部の神経節には黒色化誘起要因はないものと思われる。これらの結果は、さきの移植実験の正しいことを示した。

集合飼育5令幼虫の頭胸部の腹面神経索を

脱皮前に切断すると脱皮後の黒色化が弱まる。とくに環喉神経縦連合切断は著しい影響を示す。神経節の移植実験でも、環喉神経縦連合を損なわない脳—食道下神経節の移植は、その縦連合を切断した脳と食道下神経節を移植した時より強い黒色化をひきおこす。そして、触角を除去した幼虫でも集合飼育すると体色が黒色化する。

以上のことから、アワヨトウの大発生時には幼虫相互の接触による機械的刺激が触角以外の感覚受容器を介して脳におくられ、脳はその刺激によって自から黒色化誘起要因を放出するとともに、食道下神経節は環喉神経縦連合を通して脳からの刺激を受けて黒色化誘起要因を放出するので、幼虫体色の黒化がおこると考える。

謝辞

研究遂行にあたり終始御指導いただいた名古屋
 大学農学部斎藤哲夫教授、巖俊一助教授
 および有益な助言と暖かい励ましを下さった
 名古屋大学農学部長谷川金作教授、東京教育
 大学農学部深谷昌次教授に厚くお礼申し上げ
 る。また、名古屋大学農学部本多八郎文部技
 官をはじめ、実験をおこなうにあたりいろい
 ろ御援助をいただいた名古屋大学農学部害虫
 学教室、養蚕学教室および東京教育大学農学
 部応用動物学教室の諸氏に深く感謝するとし
 きに、論文作製にあたり御援助いただいた名
 古屋大学農学部長谷川牧子文部事務官にお礼
 申し上げます。

引用文献

- Albrecht, F. O., M. Verdier, and R. E. Blackith (1959)
 Maternal control of ovariole number in the progeny of
 the migratory locust.
 Nature, 184;103-104.
- Bückman, D. (1959)
 Die auslösung der umfärbung durch das Häutungshormon bei
Cerura vinula L. (Lepidoptera, Notodontidae).
 J. Insect Physiol., 3;159-189.
- Chauvin, R.. (1957)
 Réflexions sur l'ecologie entomologique.
 Rev. Zool. Agr. et Appl. pp. 98
- Cloutier, E. J., S. D. Beck, D. G. R. McLeod, and D. L. ~~pp. 78~~
- Silhacek (1962)
 Neural transplants and insect diapause.
 Nature, 195;1222-1224.
- Cottrell, C. B. (1962 a)
 The imaginal ecdysis of blowflies. The control of cuticular
 hardening and darkening.
 J. Exp. Biol., 39;395-411.
- Cottrell, C. B. (1962 b)
 The imaginal ecdysis of blowflies. Detection of the
 blood-borne darkening factor and determination of some
 of its properties.
 J. Exp. Biol., 39;413-430.

Downer, R. G. H. and J. E. Steele (1972)

Hormonal stimulation of lipid transport in the American cockroach, *Periplaneta americana*.

Gen. Comp. Endoc., 19;259-265.

Ellis, P. E. and D. B. Carlisle (1961)

The prothoracic gland and colour change in locusts.

Nature, 190;368-369.

Ellis, P. E. and V. J. A. Novak (1971)

Metamorphosis hormones and phase dimorphism in *Schistocerca gregaria* I. Implantation of endocrine glands into hoppers reared in isolation; Effects on coloration.

Endocr. Exp., 5;13-18.

Faure, J. C. (1932)

The phases of locusts in South Africa.

Bull. Ent. Res., 23;293-424.

Faure, J. C. (1943)

Phase variation in the armyworm, *Laphygma exempta* (Walk.)

Dept. Agric. Farm. S. Afr. Sci. Bull., No. 234, 17pp.

Fogal, W. H. (1968)

Pigment development in male integument transplanted onto female in the desert locust.

Ent. Exp. Appl., 11;475-476.

Fraenkel, G. and C. Hsiao (1965)

Bursicon, a hormone which mediates tanning of the cuticle in the adult fly and other insects.

J. Insect Physiol., 11;513-556.

Fukuda, S. (1953)

Alteration of voltinism in the silkworm following transection of pupal oesophageal connectives.

Proc. Japan Acad., 29;389-391.

Fukuda, S. (1962)

Hormonal control of diapause in the silkworm.

Gen. Comp. Endocr. Suppl., 1;337-340.

Fukuda, S. and E. Ohnishi (1971)

Transplantation in relation to pigment formation of the integument in the larvae of the swallowtail, *Papilio xuthus* L. .

Dev. Growth and Differ., 13;279-283.

Fuzeau-Braesch, S. (1971)

Contribution a l'étude du role de l'hormone juvénile dans la pigmentation.

Arch. Zool. Exp. Gén., 112;625-633.

Girardie, A. et M. Cazal (1965)

Rôle de la pars intercerebralis et des corpora cardiaca sur la melanisation chez *Locusta migratoria* (L.).

C. R. Acad. Sc. Paris, 261;4525-4527.

Girardie, A. et P. Joly (1968)

Mecanisme physiologique de l'effet de groupe chez les Acridiens.

Colloq. Int. Centre. Nat. Rech. Sci., 173;127-145.

Harashima, K. , T. Ohno, T. Sawachika, T. Hidaka, and
E. Ohnishi (1972)

Carotenoids in orange pupae of the swallowtail, *Papilio
xuthus*.

Insect Biochem. , 2;29-48.

Hasegawa, K. (1952)

Studies on the voltinism in the silkworm, *Bombyx mori* L. ,
with special reference to the organs concerning determination
of voltinism

Jour. Facul. Agric., Tottori Univ., 1;83-124.

Hasegawa, K. (1957)

The diapause hormone of the silkworm, *Bombyx mori*.

Nature, 179;1300-1301.

Hashiguchi, T., N. Yoshitake, and N. Takahashi (1965)

Hormone determining the black pupal color in the
silkworm, *Bombyx mori* L..

Nature, 206; 215.

Hidaka, T. (1961)

Recherches sur le mecanisme endocrine de l'adaptation
chromatique morphologique ches les nymphes de *Papilio
xuthus* L..

J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sec.IV, 9 part 2, 223-261.

日 高 敏 隆 (1965)

アゲハ前胸神経節の神経分泌物放出.

動物学雑誌, 74; 393.

Hidaka, T. et T. Ohtaki (1963)

Effet de l'hormone juvénile et du farnésol sur la coloration tégumentaire de la nymphe de *Pieris rapae crucivora* Boisd..

C. R. Soc. Biol., 157;928-930.

Highnam, K. C. (1961)

The histology of the neurosecretory system of the adult female desert locust, *Schistocerca gregaria* .

Quart. J. Microscop. Sci., 102;27-38.

池本始 (1968)

日本応用動物昆虫学会東海支部例会講演
静岡 . 11月.

池本始 (1971)

アワヨトウ幼虫の皮膚にみられる黒色
色素

防虫科学, 36; 128-131.

巖俊一 (1956)

アワヨトウの相変異 第1報

個体群生態学の研究 (京都大学農学部
昆虫学研究室編集) III, 60-78.

Iwao, S. (1962)

Studies on the phase variation and related phenomena
in some lepidopterous insects.

Mem. Coll. Agric., Kyoto Univ., 84;1-80.

Iwao, S. (1963)

Some behavioural changes associated with phase variation
in the armyworm, *Leucania separata* Walker.

Jap. J. Appl. Ent. Zool., 7;125-131.

Iwao, S. (1967 a)

Differences in light reactions of larvae of the armyworm,
Leucania separata Walker, in relation to their phase
status.

Nature, 213;941-942.

巖 俊 - (1967 b)

バ ッ タ ・ ヨ ト ウ ガ 類 の 相 変 異

植 物 防 疫 , 21;4-13.

Iwao, S. (1968)

Some effects of grouping in lepidopterous insects.

Colloq. Int. Centre Nat. Rech. Sci., 173;185-210.

巖 俊 - (1971)

"こみあい" の 生 態 学

自 然 , 12 月 号 , 44-51.

巖 俊 - (1972)

生物の異常発生

生態学講座 3巻(1-8)共立出版

Johnson, R. A. and L. Hill (1973)

The activity of the corpora allata in the fourth and fifth larval instars of the migratory locust.

J. Insect Physiol., 19;1921-1932.

Joly, L. (1954)

Resultats d'implantations systématiques de corpora allata a de jeunes larves de *Locusta migratoria* L..

C. R. Soc. Biol., Paris 148;579-583.

Joly, L. (1960)

Fonction des corpora allata chez *Locusta migratoria* (L.).

Thèses Fac. Sci. Strasbourg, No. 194,1-103.

Joly, P. (1949)

Le système endocrine chez les acridiens migrants.

Ann. Sci. Nat. Zool. II^e série, 255-262.

Joly, P. (1951)

Determinisme endocrine de la pigmentation chez *Locusta migratoria* L. C. R. .

C. R. Soc. Biol. Paris, 145;1362-1366.

Joly, P. (1970)

The hormonal mechanism of phase differentiation in locusts.

Proc. Int. Study Conf. Current and Future Problems of Acridology, London 1970, pp.79-84.

Joly, P. et A. S. Meyer (1970)

Action de l'hormone juvénile sur *Locusta migratoria* en phase gregarie.

Arch. Zool. Exp. Gen., 111;51-63.

Kennedy, J. S. (1956)

Phase transformation in locust biology.

Biol. Rev., 31;349-370.

Key, K. H. L. (1950)

A critique on the phase theory of locusts.

Quart. Rev. Biol., 25;363-407.

木口憲爾 (1972)

家蚕の幼虫斑紋および体色に関するホルモンの支配 (1) 幼虫斑紋の着色および体色の発現に関する内分泌器官の検索

日本蚕糸学雑誌, 41;407-412.

木口憲爾 (1973)

家蚕の幼虫斑紋および体色に関するホルモンの支配 (2) 各種突然変異蚕における幼虫斑紋の着色および体色の発現と幼若ホルモン

日本蚕糸学雑誌, 42; 293-299.

Loher, W. (1960)

The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust.

Pro. Roy. Soc. (B), 153;380-397.

Long, D. B. (1953)

Effects of population density on larvae of lepidoptera.

Trans. Roy. Ent. Soc. London, 174;541-591.

Mayer, R. J. and D. J. Candy (1969)

Control of haemolymph lipid concentration during locust flight: An adipokinetic hormone from the corpora cardiaca.

J. Insect Physiol., 15;611-620.

Michel, R. (1973)

Variations de la tendance au vol soutenu du criquet pélerin *Schistocerca gregaria* après implantations de corpora cardiaca.

J. Insect Physiol., 19;1317-1325.

Mills, R. R. (1967)

Control of cuticular tanning in the cockroach: Bursicon release by nervous stimulation.

J. Insect Physiol., 13;815-820.

Němec, V., V. Jarolim, K. Hejno, and F. Šorm (1970)

Natural and synthetic materials with insect hormone activity

7. Juvenile activity of the farnesane-type compounds on

Locusta migratoria L. and *Schistocerca gregaria* (Forsk.)

Life Sci., 9;821-831.

Nickerson, B. (1956)

Pigmentation of hoppers of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) in relation to phase coloration
Anti-Locust Bull., 24;1-34.

Nolte, D. J. (1963)

A pheromone for melanization of locusts.
Nature, 200;660-661.

Nolte, D. J. (1967)

Phase transformation and chiasma formation in locusts.
Chromosoma, 21;123-139.

Nolte, D. J., I. R. May, and B. M. Thomas (1970)

The gregarisation pheromone of locusts.
Chromosoma, 29;462-473.

Nolte, D. J., S. H. Eggers, and I. R. May (1973)

A locust pheromone: Locustol.
J. Insect Physiol., 19;1547-1554.

Novák, V. J. A. (1966)

Insect hormones.
Butler and Tarnner Ltd. Frome and London , pp.478.

Ogura, N., S. Yagi, and M. Fukaya (1971)

Hormonal control of the larval coloration in the common
armyworm, *Leucania separata* Walker.
Appl. Ent. Zool., 6;93-95.

Ogura, N. and T. Saito (1972)

Hormonal function controlling pigmentation of the integument in the common armyworm larva, *Leucania separata* Walker. Appl. Ent. Zool., 7;239-242.

Ogura, N. and T. Saito (1973)

Induction embryonic diapause in the silkworm, *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae) by implantation of ganglia of the common armyworm larvae, *Leucania separata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae). Appl. Ent. Zool., 8;46-48.

Osanai, M. und Y. Arai (1962)

Über die Umfärbung der Raupen von *Hestina japonica* zu Beginn der Überwinterung 1. Durchschnürungsversuche an der Umfärbung der *Hestina*- Raupe. Gen. Com. Endocr., 2;311-316.

Raabe, M. (1961)

Recherches sur le determinisme des genèses de pigments chez le phasme, *Carausius morsus*. C. R. Acad. Sc. Paris, 252;3663-3665.

Raabe, M. (1966)

Recherches sur la neurosecretion dans la chaîne nerveuse ventrale du phasme, *Carausius morosus*: Liaison entre l'activite les cellules B₁ et la pigmentation. C. R. Acad. Sc. Paris, 263;408-411.

Röller, H. and K. H. Dahm (1970)

161

The identity of juvenile hormone produced by corpora allata in vitro.

Naturwiss., 57;454-455.

Rowell, c. H. F. (1971)

The variable coloration of the acridoid grasshopper.

Adv. Ins. Physiol., 8;145-198.

Scharrer, B. (1952)

Neurosecretion XI The effects of nerve section on the intercerebralis-cardiacum-allatum-system of the insect *Leucophata maderae*.

Biol. Bull. Woods Hole, 102;261-272.

Sonobe, H. and E. Ohnishi (1971)

Silkworm *Bombyx mori* L.: Nature of diapause factor.

Science, 174;835-838.

Staal, G. B. (1961)

Studies on the physiology of phase induction in *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. .

Publs Fonds. land b. Export. Bureau 1916-1918, 40, pp. 125

Steele, J. E. (1961)

Occurrence of a hyperglycemic factor in the corpus cardiacum of an insect.

Nature, 192;680-681.

Thomsen, E. (1952)

Functional significance of the neurosecretory brain cells and the corpus cardiacum in the female blowfly, *Calliphora erythrocephala* Meig..

J. Exp. Biol., 29;137-172.

- Thomsen, E. and A. O. Lea (1968)
Control of the medial neurosecretory cells by the corpus allatum in *Calliphora erythrocephala*.
Gen. Comp. Endocr., 12;51-57.
- Truman, J. W., L. M. Riddiford, and L. Safranek (1973)
Hormonal control of cuticle coloration in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*: Basis of an ultrasensitive bioassay for juvenile hormone.
J. Insect Physiol., 19;195-203.
- Uvarov, B. P. (1921)
A revision of the genus *Locusta*, L. (= *Paghytylus*, Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts.
Bull. Ent. Res., 12;135-163.
- Uvarov, B. P. (1928)
Locusts and Grasshoppers.
London, pp. 352.
- Uvarov, B. P. (1966)
Phase polymorphism.
Grasshoppers and Locusts, 1;332-386. Cambridge University press.
- Van der Kloot, W. G. (1960)
Neurosecretion in insect.
Annu. Rev. Ent., 5;35-52.
- Van der Kloot, W. G. (1961)
Insect metamorphosis and its endocrine control.
Amer. Zoologist, 1;3-9.

Wigglesworth, V. B. (1970)

Insect hormones.

Oliver and Boyd, London , pp.159.

Willey, R. B. (1961)

The morphology of the stomadeal nervous system in *Periplaneta americana* and other Blattaria.

J. Morph., 108;219-261.

報 文

1. Ogura, N., S. Yagi and M. Fukaya (1971)
Hormonal control of larval coloration in the
common armyworm, *Leucania separata* Walker.
Appl. Ent. Zool. 6:93-95.

2. Ogura, N. and T. Saito (1972)
Hormonal function controlling pigmentation
of the integument in the common armyworm larva,
Leucania separata Walker.
Appl. Ent. Zool. 7:239-242.

3. Ogura, N.
Hormonal control of larval colouration in the
armyworm, *Leucania separata* .
J. Insect Physiol. in press