



Title	昆虫の越冬：生物の多様性と合目的性
Author(s)	茅野, 春雄
Citation	低温科学. 生物篇, 35, 75-84
Issue Date	1978-03-30
Doc URL	<a href="http://hdl.handle.net/2115/17835">http://hdl.handle.net/2115/17835</a>
Type	bulletin (article)
File Information	35_p75-84.pdf



[Instructions for use](#)

Haruo CHINO 1977 Biochemical Aspects on Overwintering in Insects. *Low Temperature Science, Ser. B, 35.*

## 昆 虫 の 越 冬\*

—— 生物の多様性と合目的性 ——

茅 野 春 雄

(低温科学研究所)

(昭和52年11月受理)

### I.

1920年代に発し、分子生物学・生物物理学などを派生しながら、この4半世紀に急速に発展した生化学は、我々に生命について基本的な、莫大な知識をもたらした。最も重要なことは、生体内でおこるすべての反応は生物の“種”の間に差はなく、全く同一の物理化学的原理によって支配されているのだということを明かにしたことである。このことは余りに自明の理として、日頃無視されがちであるが、その重要さはいくら強調してもしすぎることはない。いわゆる生化学の研究対象とされてきた生物は、地球上に生存する生物の種からみれば、ごく限られた一握りにすぎないのだが、エネルギー代謝にしる、もろもろの物質代謝にしる、それを研究する大多数の生化学者にとっては、“種”の問題などは、意識的にせよ、無意識にせよ、あえて無視してきたのだといっても言い過ぎではない。彼等の興味は生体反応そのものにもっばら向けられてきた。そして、そのやり方は正しかったし、立派な成果を生んできた。いいかえれば、彼らが追い求めてきたものは生物の“共通性”であったといえよう。

では、地球上に生存する何百万種の生物、その形も大きさも違う生物が、それぞれ固有の場所で、生れ育ち、固有の生活様式をくりひろげ、子を生み、そして死んでいく、この生物の“多様性”をどう理解すべきであろうか。少くとも、この多様性が幻影ではない以上、このことを考え、理解する道を探らなくてはならない。それは、たとえば、その多様性を支えている、ある生物種に固有の生体反応を見つけだし、その反応のナゾをとき、またその反応がその生物の固有の生存様式にたいしてもっている意義——つまり合目的性——を探ぐりだす、これも一つの道ではないだろうか。

### II.

このような研究をするには、よい研究対象をえらぶことが第一の必須な条件である。よい研究対象とは、はっきりした固有の生活圏と独自の生活様式をもち、その様式がなるべく詳細にしらべられているような生物であること、この意味で最もふさわしい生物は、ある種の昆虫

\* 北海道大学低温科学研究所業績 第1881号

であろう。昆虫は熱帯から極地まで、海洋を除いたすべての地球上にその生存圏をもち、現在地球上で最も繁栄している生物群である。また、その生活様式は種によって固有な、しかもバラエティーにとむ、生活史をいとなみ、そのあるものは古くから、生物学の研究対象として、よく研究されてきた。たとえば、変態、休眠（越冬）、体の大きさに比べて強大な筋力、飛翔力、広大な自然界での雌雄の会合、帰巢本能、社会昆虫の習性、どれ一つとっても、生物の多様性と合目的性を研究する上で、魅力的な対象である。

すでに指摘したように、昆虫は地球上で最も広い生存圏をもっている。その種は同定されたものだけで80万種、おそらく150万種以上の昆虫がいるのではないかとされている。食物をとるのは幼虫期だけであって、あとは全くのまづくわずという昆虫もいるし、成虫になって再び摂食するものもある。また、一年中、活動を続けるのに、都合のよい温度や湿度をもった気候帯にすむものもあれば、冬の厳寒や極端の乾燥にたえて、生きのびなければならないものもある。いずれにせよ、このような過酷な気候帯にすむ昆虫は、その長い進化の過程で、その環境に適応して世代をくりかえす手段を獲得したからこそ、その生存圏をひろげることができたのであり、この手段を獲得できなかった種は滅びたか、あるいはその生存圏を気候温暖の地域に限られたのであろう。たとえば高緯度地方にすむ昆虫は夏から冬へ、つまり“活”から“静”へと、その活動を極端に低下させるような手段を手に入れているはずである。さもなければ、そこで世代をくり返すことはできない。

では、このようなより広い意味で“還境適応”が、どのような生物現象となって、自然界では具現されているのだろうか。そのもっとも好い例を昆虫の休眠にみることができる。

### III.

昆虫の休眠は長い進化の過程で獲得した遺伝的特性である。この特性が発現するか、しないかは、環境によって決定される。この環境とは地球の自転、回転軸の傾きと、緯度の違いからおきる昼間と夜の長さの変化、つまり明と暗のリズム、いわゆる光周期である。この光周期によって支配される生物現象を光周性という<sup>1)</sup>。実例をあげて説明しよう。

鱗翅類のヨトウムシは蛹で休眠する。そして休眠するかしないかは、その幼虫期にどういう光周期のもとで育ったかによって決まる。もしも11時間を明るい条件で、残り13時間を暗い所で育てると、蛹になってから100%休眠に入る。明と暗の時間を逆にすると、休眠に入らない。この休眠に入るか入らないか境目になる明るさの長さを臨界日長といっているが、ヨトウムシでは大体13時間といわれている。これを自然界でのヨトウムシの生活のリズムから考えると、次のようになる。盛夏をすぎると、日長はこの臨界日長を下まわるようになり、これを感じとったヨトウムシの体内で（おそらく脳をふくむ中枢神経系であろう）、蛹になったら休眠するように、プログラムがセットされる。同じヨトウムシでも、初夏から真夏にかけて臨界日長より明るさの期間が長いところで育つと、蛹になって休眠せずに、直ちに成虫となり卵をうむ、そしてこの卵から孵化した幼虫が育つ秋に、日長が臨界日長より短くなると、蛹になって休眠するよう運命づけられる。つまり、ヨトウムシは地域によっては、1年に2回世代をくりかえすことができる。この臨界日長には地理的変異があり、きわめて巧妙になってい

る。たとえば、北緯40度附近にすむヨトウムシの臨界日長は、ほぼ12時間弱であるが、北緯50度辺にすむものは、15~16時に臨界日長がのびる。つまり、北に行くにしたがって、夏の日が長くなっても、それに見合うだけ、臨界日長も長くなって、冬がやってきたら、必ず休眠に入るように遺伝的な地理的変異を獲得しているのである。

このように、昆虫の休眠は一義的には、光周期に支配される光周反応である。また、昆虫の休眠がそのライフサイクルの中のどの時期に現われるかということは種によって、決っており、卵発生のある特定の時期に休眠するもの、幼虫のある時期に休眠するもの、あるいは蛹や成虫で休眠するものなど、様々である。大事のことは、この光周期に感応するのは、休眠の発現より必ず前だということである。光周期が直ちに休眠という生物現象になって現われるのではなく、極端の場合は、光周期と休眠発現の間には、1世代の経過を必要とする場合すらある。ここでもう一度強調したいことは、昆虫の休眠は冬になったら、必ず活動を停止するように、生活のプログラムがあらかじめセットされるということである。その結果、いかにも寒さが直接休眠をひきおこしたように見えるけれども、寒さとは直接全く関係のない現象である。いずれにせよ、昆虫の休眠は気候地理的な環境適応の手段として、重要な意義をもっている。むしろ、昆虫の中にはいかなる環境下におかれても、決して休眠しないものもいる。したがって、この種の昆虫は高緯度地方に生存することはできない。

#### IV.

前節では、昆虫の休眠が一義的には光周期によって支配されることを指摘した。これとは別に、昆虫の休眠について、かなり研究が進んでいる分野がある。ホルモンがそれである。つまり、光周反応と休眠の発現を結びつける研究分野である。

多くの昆虫は幼虫→蛹→成虫に変態する。幼虫や蛹で休眠するということは、いいかえれば、この変態が先に進まないということであるから、当然、変態や脱皮に関係のあるホルモンが関与するはずである。昆虫の変態や脱皮には2つのホルモンが関与することが、1940年代に明かにされた<sup>2)</sup>。一つは前胸腺という内分泌腺からだされ、エクジゾンとよばれているホルモン、もう一つはアラタ体とよばれる微小の器官から分泌されるアラタ体ホルモン(一般には幼若ホルモンとよばれている)である。エクジゾンは一種のステロイド化合物であり、幼若ホルモンは一種のテルペノイドである。どちらも1965~1966年にかけて、その化学構造が明かにされ、現在では有機合成も可能である。もしもこの2つのホルモンが同時に作用すると、幼虫脱皮がくり返しおこる。アラタ体ホルモンの分泌がとまり、エクジゾンの分泌だけがおこると、幼虫→蛹、蛹→成虫と変態する。だから、蛹で休眠するものはエクジゾンの分泌が止ってしまうためにおこるのであろうし、幼虫で休眠するものは、エクジゾンの分泌が止った上に、さらにアラタ体ホルモンだけがある期間分泌されつづけているのではないだろうか。そして事実その通りであることが確かめられている。

ところで、哺乳動物でもそうであるように、これらの内分泌器官はさらに高次のコントロールをうけている。哺乳動物ではそれが脳下垂体や視床下部とよばれている内分泌中枢であるが、昆虫では脳の神経分泌細胞がそれに相当する。実は脳が前胸腺を支配していることは、い

リやハチの膜翅類、バッタなどの直翅類、ハエなどの双翅類、チョウやガの鱗翅類、さらに甲虫類など広範にみられる。しかし、必ずしも糖アルコールの蓄積がグリコゲンの減少を伴っているかどうか明かでないものもあるし、また休眠の進行や深さと平行関係がない場合もある。

カイコの卵休眠の開始と覚醒にともなって、 $\text{グリコゲン} \rightleftharpoons \text{ソルビトール} + \text{グリセロール}$ の相互転換反応がおこることが明かになったが、これはいうまでもなく、休眠に際して発動したもろもろの生体反応の結果の現われであって、決してこの転換反応そのものが休眠の原因ではない。だから休眠の本態を分子レベルで明かにするには、まずこの糖アルコール蓄積、つまり何故休眠が始まると、上記の反応が右向きに進行するのか、そのメカニズムを明かにしなくてはならない。この問題については、著者の研究室の他に、名古屋大学生物学教室、同農学部養蚕学教室、都立大学生物学教室などが、過去20年にわたって、仕事を進めてきたが、現在でも、明快な答えはえられていない。むろんぼうだいの実験データがあり<sup>7)</sup>、そのいくつかのものは、問題の核心にふれているかもしれないとおもわれるものもあるが、その詳細をのべるのは、この総説の主旨ではないので、省略する。

休眠中の糖アルコール蓄積のメカニズムは今後の問題として残っているが、このメカニズムがどうあれ、休眠とエネルギー代謝について最初にかかげた問いに対しては、明快な解答がえられたといえる。つまり、少くとも、カイコの卵休眠に代表されるような、ある種の昆虫の休眠に伴って、単に通常のエネルギー代謝のレベルが下がるのではなく、休眠中にしかみれない特異なエネルギー代謝が現われるのである。このような特異なエネルギー代謝が、環境適応という立場から、どのような意義があるのか考えてみたい。まず、エネルギー論的にいえば、糖アルコールは、それに相当する糖よりも、水素を2原子多くもっているのであるから(糖アルコールの一般式は、 $\text{単糖類} + 2\text{H}$ で表わされる)、母体になる糖にくらべて、それだけエネルギーレベルが高いことになる。このことは、長い休眠期間中、エネルギーの浪費を少しでもおさえ、休眠覚醒後の胚発生の再開にそなえるという合目的立場からみれば、きわめて理にかなったものといえる。もう一つは、糖アルコールの物理的役割である。糖アルコールは、かなり自由に細胞内に拡散でき、また、ほとんど中性の物質であるから、高濃度に蓄積しても、細胞構造に障害を与えるようなことはない。むしろ、この糖アルコールが、休眠中の環境から積極的に細胞を保護する役割を果たしている可能性がある<sup>8)</sup>。糖アルコールは不凍液としてすぐれた性質をもっていることはよく知られているが、カイコの休眠卵に蓄積されている程度の糖アルコールの濃度では生理的に有効とおもわれる程の氷点降下作用はないが、たとえその作用がなくても、糖アルコールが長い休眠期間中に、細胞のタンパク質の変性を防ぐなど、細胞を保護する役目をはたしていることは十分考えうる。

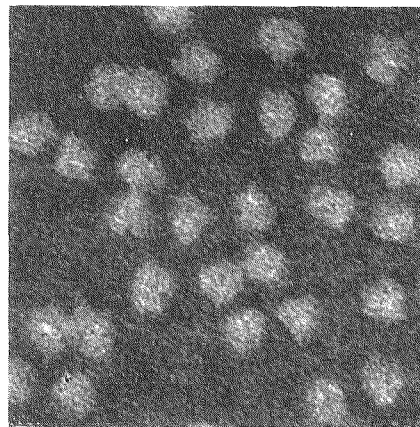
## VI.

ところで、動物にとって主要なエネルギー供給物質として、炭水化物の他に、脂肪がある。ここでいう脂肪とは動植物性油脂、つまり長鎖の脂肪酸とグリセリンのエステル——一般にグリセリドとよばれている——のことである。グリセリドの重量当りのカロリーは炭水化物のそれよりずっと高い。したがって、エネルギーの貯蔵体としては最も適している。昆虫の生

活様式をエネルギー代謝という面からみると、この脂肪が重要な役割をもっていることがよくわかる。

ほとんどすべての昆虫は脂肪体とよばれる器官をもっているが、この器官は単に脂肪の貯蔵所ではなく、哺乳類でいえば、肝臓の役割もかねている重要な器官である。この脂肪体の大きさは、昆虫の生活様式をそのまま反映しているといつてよい。たとえば、幼虫期から成虫まで、たえず食べつづけているようなバッタやゴキブリのような仲間は、脂肪体は余り発達しない。しかしバッタでもいわゆる長距離飛行をする前には、飛翔エネルギー獲得のために、脂肪体が大きくなる。また、鱗翅類(チョウやガの仲間)では、餌をたべる幼虫期間は脂肪体は小さいが、幼虫末期には爆発的に大きくなり、蛹では、全身脂肪体が充満しているといつてよい程巨大化する。鱗翅類では、蛹から成虫になって死ぬまで、全くのますぐわすのことが多いが、この仲間ではこの期間に必要なエネルギーのほとんどすべては、この貯蔵脂肪に負っている。また、成虫では一般に脂肪体は発達していないが、成虫で休眠するものは、休眠前に著しく大きくなる。このように、昆虫に特有なこの脂肪体は、エネルギー代謝という立場からみると、昆虫が地球上のあらゆる環境に適応して、広い生存圏をもっていることに対して、重要な役割をもった器官であることがわかる。

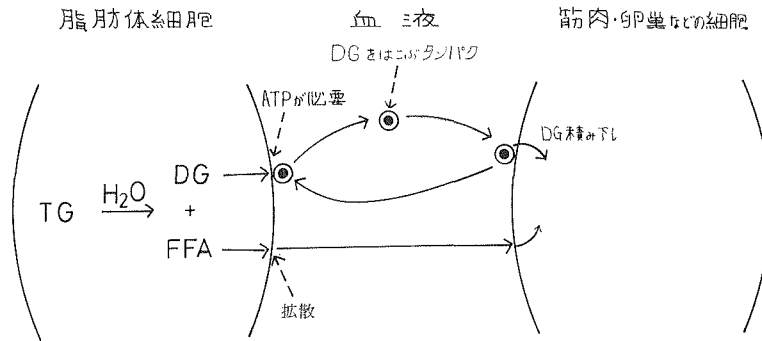
さて、どの器官や組織で、脂肪体に貯えられたこのグリセリドをエネルギー源として利用するにせよ、まず第一にこのグリセリドが脂肪体から一旦血液の中に放出されてから、他の組織に運ばれていかななくてはならない。しかしグリセリドは水に全く溶けないから、このグリセリドの運搬には何か特別な仕掛けが必要なはずである。著者はこの問題について、最近10年間の間にいくつかの基本的な知見を明かにした<sup>9~11)</sup>。それを要約すると次のようになる。1) 脂肪体にふくまれているグリセリドは、他の多くの動植物油脂と同じように、その98%以上はグリセリン1分子に3分子の脂肪酸がエステル結合したトリグリセリド(TG)である。しかし、このTG自身は全く血液中に放出されることはできない。このTGは脂肪体の中で一旦加水分解され、1分子のジグリセリド(グリセリンに2分子の脂肪酸がエステル結合したもの、DGと略す)と1分子のフリーの脂肪酸(FFAと略す)になってから、はじめて血液中に放出される。2) FFAは単なる拡散によって、脂肪体から血液中に放出されるが、DGの放出はエネルギー(実際にはATP)を必要とする一種のactive transportである。3) DGの放出には血液の中に存在する特異なリポタンパク質(脂質とタンパク質の複合体)が必要である。このリポタンパク質は脂肪体から特異的にDGを積み込むという、きわめて特殊な生理機能をもっている。このリポタンパク質は直径約130 Å、ほぼ球形であり、分子量は約70万である(第1図参照)。また、タンパク質と脂質の重量比は45:55である。全脂質の中、DGが約56%、コレステロー



第1図 シンジュ蚕の蛹の血液から単離されたジグリセリドの運搬タンパク質の電子顕微鏡写真。酢酸ウラニウムでネガティブ染色。×440,000

ルが13%、燐脂質を約26%ふくむ。以上のような理由から、このリポタンパク質は主としてDGを運ぶ一種の運搬タンパク質(carrier-protein)であるといえる。

いままでのべた知見を模式的に第2図に表わした。この図に示したように、脂肪体にふくまれるTGは一旦DGとFFAになってから、DGは運搬タンパク質によって、積みこまれ、血液によって他の器官に運ばれ、そこでDGは積みおろされ、エネルギー源として利用される。一方、FFAの方はとくに特異的な血液タンパク質と結合するわけではなく、おそらくアルブミンなどと結合して、運ばれるのであろう。



第2図 昆虫の脂肪体からの脂肪輸送の模式図  
TG: トリグリセリド, DG: ジグリセリド, FFA: フリーの脂肪酸

このように、脂肪体からの脂肪の運搬に、この特殊な運搬タンパク質が介在しているという事は、昆虫の life cycle や季節を通じてのエネルギーの蓄積、供給、消費からみて、きわめて合理的なしくみであるといえる。このことをもう少し具体的に説明しよう。昆虫はいわゆる開放性血管系をもっているから、脂肪体の細胞は直接血液にさらされている。そこで、もしも脂肪体の中のTGが直接血液中へ、拡散によって放出されるようなことがあれば、それを調節するのはむずかしい。すでにのべたように、TG そのものは脂肪体からは放出されずに、TG→DG+FFA という反応を経てから、はじめて放出され、しかも DG の放出自身がエネルギー(ATP)を必要とする一種の active transport である。さらに、DG の放出には特異な運搬タンパク質の存在が必要である。だから、もしも越冬期のようにエネルギー消費が少なく、いいかえれば ATP の生産が少ないときは、DG の脂肪体からの運搬は押えられ、もっぱら FFA が拡散によって、他の組織に運ばれ、エネルギー源として消費される。一方、休眠に入る前や、休眠が覚め、外気温も上って、蛹→成虫化が進み、雌の体内では卵がつくられ、成虫になって、飛翔する、これらすべての生命活動には、多量のエ

第1表 セクロピア蚕の脂肪体からのジグリセリド(DG)とフリーの脂肪酸(FFA)の血液中への放出

脂肪体の種類	血液中への放出量(%放出)	
	DG	FFA
成虫の脂肪体	29.8	4.9
休眠蛹の脂肪体	4.5	27.0

成虫または休眠中の蛹からとり出した脂肪体へ C<sup>14</sup>-ジグリセリドと C<sup>14</sup>-FFA をとりこませたあと、その脂肪体を1mlの血液と60分インキュベートし、その間に血液中に放出された C<sup>14</sup>-DG と C<sup>14</sup>-FFA の量を、最初に脂肪体にふくまれていた C<sup>14</sup>-DG と C<sup>14</sup>-FFA の量を100として、%放出として表示

エネルギーが必要である。したがって、ATPの生産が高まり、脂肪体からはFFAばかりでなく、DGの放出も活発になる(第1表参照)。このように、いくつかのステップが脂肪の運搬に介在することによって、エネルギーの供給と消費がたくみに調節されているのである。

昆虫における脂肪の運搬のしくみの合目的性は、哺乳動物のそれと比較すれば、一層はつきりしてくる。哺乳動物では、たとえば、肝臓から脂肪を運搬する血液リポタンパク質が古くから知られている。このリポタンパク質はTGを主要のグリセリドとしてもっている。昆虫の場合は、それがDGであるが、大事のことは積んでいる荷物がTGであるか、DGであるかということにあるのでない。哺乳動物の場合は、脂肪とタンパク質をふくめたこのリポタンパク質分子全体、比喩的にいえば、“荷物”と“車”全体が肝臓の細胞の中でつくられ、それが血液中に放出され、他の組織に運ばれる。そしてそこで車ごと全部分解されてしまうのである。いいかえれば、この車は1回限り利用されるだけであって、その意味では、真の運搬タンパク質とはいえない。これに対して、昆虫の場合は、“既製の車”が脂肪体の細胞表面から、DGという荷物を積み込み、それを他の組織で積み下ろし、また再び脂肪体からDGを積み込むという、文字通りの“運び屋”である。むろん車、つまりタンパク質をつくるには、エネルギーが必要である。だから、昆虫は食物をたくさんたべる幼虫期には、——生産の時代といってよいだろう——、エネルギーを使って、このリポタンパク質を脂肪体でつくる。そして、蛹になって、死ぬまで、のまらずくわずの時期になると、一旦作ったこの車をくり返し利用して、エネルギーの消費を少しでも少なくする。このように考えると、昆虫の脂肪の運搬のしくみが、合目的にみて、いかに巧みにできているかがわかる。

## VII.

昆虫が冬という季節を生き永らえる手段を進化の過程で獲得し、これが現在の昆虫の繁栄をもたらした大きな要因であることはすでに指摘した。そして、この小論では、主として、越冬とエネルギー代謝の調節という観点から、この手段がいかに巧妙に具現されているかをのべてきた。

しかし、冬と昆虫の係わり合いを考えると、越冬期におけるこのような生理化学現象だけに着目することは、むろん正しくない。たとえば、越冬とは直接かかわりなく、多くの昆虫に本来的に具わっている独特な形質、とくに体の内外の構造——体制——を無視してはならない。乾燥を防ぎ、同時に防水作用をもつ厚い外皮や、すでにのべた脂肪体の存在などは、その好例である。このような体制の上に、光周反応によって解発された、もろもろの生理現象が発現して、はじめて越冬が可能になるのである。このような考え方をさらに拡大するなら、昆虫の越冬を論ずるとき、越冬期だけの昆虫の生活様式に注目してはならない。四季を通じてその全 life cycle の中に、冬の生活様式が組み込まれているのであって、冬以外の季節の生活様式を度外視して、昆虫の冬の生活を理解できるはずはない。

たしかに、冬は多くの生物にとって、“miserable”な季節であるといえる。このことは昆虫にとっても例外ではない。自然界において、極端な低温や乾燥によって死んでいく個体も多いただろう。しかし、この死さえも、決して冬にとくに多いのではない。むしろ、彼等の活動で



ある夏にこそ、もろもろの天敵による脅威もふくめて、死に遭遇する頻度は、はるかに高いのである。この意味で、冬はむしろ彼等にとって安息の時期であるといえる。

また、たとえば、昆虫の休眠が破れるためには、ほとんど例外なく、ある期間冬の低温にさらされることが必要である。このことによって、休眠に入るまでは、個体によってその生長速度がばらばらであったものが、life cycle の次のステップを、春か初夏に一斉に開始する、つまり cycle の同調化をはかることができる。だから、昆虫にとっては、冬は miserable であると同時に、必ずなくてはならぬ季節なのである。このことは、もしも仮に地球上から冬というシーズンをなくしたら、多くの生物にとってどのようなことが起こるか、想像するだけで十分であろう。少くとも、それは、多くの昆虫にとって、地球上のある地域からの種の絶滅を意味するにちがいない。

#### 主 な 文 献

- 1) ダニレフスキー (日高敏隆・正木進三訳) 1961 昆虫の光周性 (東京大学出版会).
- 2) Fukuda, S. 1944 The hormonal mechanism of larval molting and metamorphosis in the silkworm. *J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo.*, **6**, 477-532.
- 3) Williams, C. M. 1946 Physiology of insect diapause: The role of brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm. *Biol. Bull.*, **90**, 234-243.
- 4) Fukuda, S. 1951 The production of the diapause eggs by transplanting the suboesophageal ganglion in the silkworm. *Proc. Imp. Acad. Japan*, **27**, 672-677.
- 5) Chino, H. 1958 Carbohydrate metabolism in the diapause eggs of the silkworm. II. Conversion of glycogen to sorbitol and glycerol during diapause. *J. Insect Physiol.*, **2**, 1-12.
- 6) Wyatt, G. R. and Mayer, W. L. 1959 The chemistry of insect hemolymph III. Glycerol. *J. Gen. Physiol.*, **42**, 1005-1011.
- 7) 景山 節・高橋 進 1975 昆虫の休眠と糖代謝. 蛋白質・核酸・酵素 **20**, 1285-1300.
- 8) Asahina, É. 1969 Frost resistance in insects. *In Advances in Insect Physiology* (J. W. L. Beament, J. E. Treherne and V. B. Wigglesworth, eds.), Acad. Press, London, **6**, 1-49.
- 9) Chino, H. and Gilbert, L. I. 1965 Lipid release and transport in insects. *Biochim. Biophys. Acta*, **98**, 94-110.
- 10) Chino, H., Murakami, S. and Harashima, K. 1969 Diglyceride-carrying-lipoprotein in insect hemolymph. *Biochim. Biophys. Acta*, **176**, 1-26.
- 11) Chino, H., Downer, R. G. H. and Takahashi, K. 1977 The role of diacylglycerol-carrying lipoprotein in lipid transport during insect vitellogenesis. *Biochim. Biophys. Acta*, **487**, 508-516.