

# 昆虫の羽化時計



研究ノート

志賀 向子\*

Eclosion timing mechanism in insects

Key Words : circadian clock, population rhythm, fly, ecdysis

## 1 はじめに

生物の成長や生理活動は、約24時間周期で回る体内時計（概日時計）と、個体の誕生とともにスタートし、その死で終わる砂時計のような時計（ここでは発育時計と呼ぶ）に支配されている。一見、互いに独立した事象に関わるように見える二つの時計が、一つの行動を調節する場合がある。その一例が昆虫の羽化である。

昆虫にとって羽化は最後の脱皮であり、羽化により蛹の殻が破れて成虫が出てくる（図1）。そして、羽化は多くの場合一日の決まった時刻に起こる。ハ

エの仲間、たいてい夜明け近くに一齐に羽化する。羽化したばかりの成虫は、骨格となる皮膚がまだ柔らかく、乾燥に弱い。そのため、一日の中で比較的湿度が高く、捕食者が活動していない夜明けを選んで羽化すると考えられている。

成長段階の異なるハエの蛹を同じ飼育ケースに入れておくと、羽化は毎日同じ時間に起こり、集団の活動リズムとして観察される。図2はシリアカニクバエの羽化時刻を示す。約400頭の蛹の羽化を記録すると、羽化は4日間にわたって観察されるが、夜明け時刻にまとまって羽化していることがわかる。すなわち、集団では羽化が24時間周期で起こっている。環境からの明暗周期や高温低温周期といった時間信号が全くない状態でも、同様に約24時間の羽化のリズムが観察される。このことから、羽化は概日時計に制御される一生に一度のイベントであることがわかる。

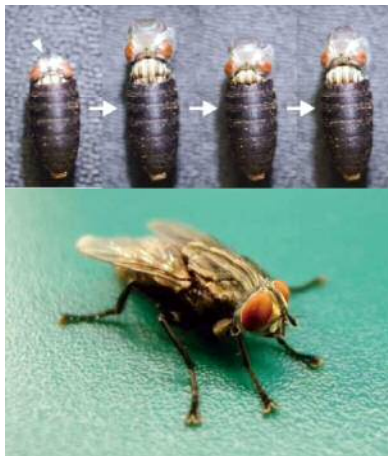


図1 シリアカニクバエの羽化行動（上）。額のうち（矢尻）の膨張を繰り返しながら羽化する。羽化した成虫のシリアカニクバエ（下）

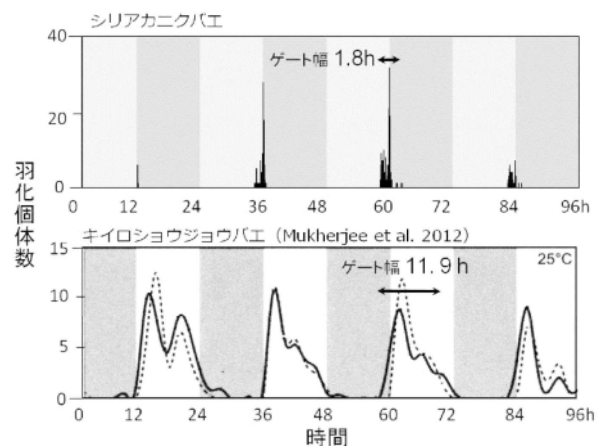


図2 シリアカニクバエ（上）とキイロショウジョウバエ（下）の羽化リズム。ゲートの幅が二種で大きく異なる。



\* Sakiko SHIGA

1965年12月生  
岡山大学 大学院 自然科学研究科  
(1993年)

現在、大阪大学 大学院 理学研究科  
生物科学専攻 教授 博士(理学)  
動物生理学

TEL : 06-6850-5423

E-mail : shigask@bio.sci.osaka-u.ac.jp

## 2 ゲート機構

これまでに、概日時計が毎日繰り返される行動リ

リズムをつくるしくみについては研究が進んできた。脳の視交叉上核にある概日時計が夜であることを伝え、松果体からメラトニンが分泌され体は夜の状態となり、ヒトは眠くなる。概日時計により朝の位相になるとメラトニン分泌が止み、体は覚醒状態となる。では概日時計は一生に一度の行動のタイミングをどうやって決めているのだろうか。

C. Pittendrigh (1965) は、ウスグロショウジョウバエの羽化リズムの観察から、羽化行動が許される時間帯を「ゲート」と呼び、発育プログラムが特定の段階に到達した後に概日時計の定刻が来ればゲートが開く（羽化が起こる）が、発育プログラムの進行が概日時計の定刻に間に合わなければ、その日のゲートは開かず羽化は次の日まで持ち越されると考えた<sup>1)</sup>。これにより、個体間の発育段階のばらつきが24時間ごとにそろそろ。すなわち、発育プログラムの進行が概日時計によって調節されると考えることができる。しかし、発育プログラムの進行と概日時計がどのような分子メカニズムでゲートを決定し、行動のタイミングを調節するのかほとんどわかっていない（図3）。

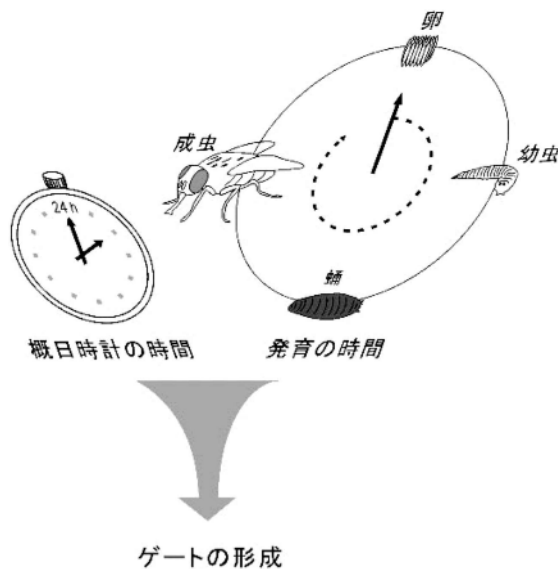


図3 ゲート形成の考え方 ゲートは二つの時間調節機構により形成される。

### 3 シリアカニクバエの羽化リズムと概日時計

私たちは概日時計の時間がどうやってゲートを決めるのかに興味を持ち、明瞭な羽化リズムを持つシリアカニクバエを用いて研究を行っている。図2はシリアカニクバエとキイロショウジョウバエの羽化

リズムを比較したものである。集団で羽化を記録すると、キイロショウジョウバエは朝方にだらだら羽化するのに対し、シリアカニクバエの羽化は、夜明けに集中し、羽化個体数のピークはとてもシャープである<sup>2)</sup>。この性質を利用して、概日時計が発育プログラムのどのタイミングで羽化の指令を出しているか、また、時計の場所を探った。

#### 3-1 概日時計が羽化のタイミングを知らせる時刻<sup>3)</sup>

概日時計は、環境周期に同調するために時計の時刻（位相）を前進あるいは後退させる。たとえば、私たちの概日時計は、日暮れに光を受けると位相を後退させ、夜明けに光を受けると位相を前進させる性質をもつ。このようにして、概日時計の周期を24時間に同調させている。シリアカニクバエの場合、低温により位相依存的に時計の位相が動く。そこで、ハエが羽化する一日前に、様々な時間に低温パルスを与えて羽化時刻がどのように変化するか調べた。概日時計からの指令（シグナル分子）が出ると、羽化行動が引き起こされる（図4）。数種の昆虫において、羽化を引き起こす一連のホルモンカスケードが知られているが、それらホルモン分泌が概日時計からいつ、どのようなシグナル分子によって引き起こされるかについては全くわかっていない。概日時計からの指令が出る前に同調因子である低温パルスを受ければ羽化時刻が変化するが、概日時計からの指令がすでに出てしまった後に同調因子を受けても、羽化時刻は変わらないと考えられる。そこで、蛹を



図4 同調因子から羽化行動までの流れ

羽化リズムが自由継続する 28°C の恒明条件に置き、羽化3日前から羽化1日前（蛹期の最後3日間）の様々な時間に1時間の低温パルス（4°C）を与え、どれくらい直前まで低温パルスにより羽化位相が変化するか調べた。

低温パルスによる位相反応を図5に示す。その結果、羽化1日前の概日時刻 18.6 時（羽化予定時刻の 5.4 時間前）に与えた低温パルスにも反応し、羽化時刻が 0.9 時間前進した（図5）。残念ながらそれより後の時間は、羽化直前であり位相反応を調べることはできなかった。概日時刻 18.6 時に低温を受けると時計の位相が 0.9 時間進んだということは、18.6 時が 19.5 時（= 18.6 + 0.9 時）となり、これは羽化時刻 24 時の 4.5 時間前となる。羽化時刻よりも 4.5 時間まえの同調因子によっても羽化位相が反応したということは、つまり、概日時計は実際に羽化が始まるよりも 4.5 時間前かそれよりも後に羽化せよというシグナルを出していることになる。

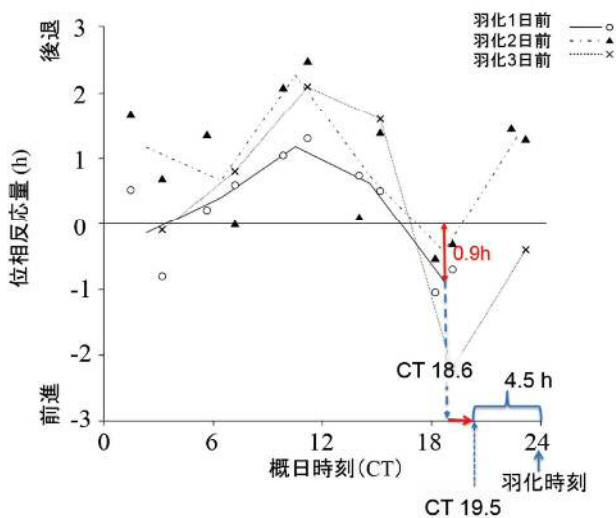


図5 シリアカニクバエの位相反応 28°C 恒明条件で自由継続させている中、羽化前 1, 2, 3 日の様々な概日時刻に1時間の低温パルス（4°C）を与えた時の位相変位量。（本文参照）

### 3-2 羽化時計の場所<sup>3)</sup>

キイロショウジョウバエの研究から、羽化リズムの駆動には脳に存在する時計と、前胸腺にある時計が重要であると言われている<sup>4)</sup>。シリアカニクバエの前胸腺の細胞にも概日時計タンパク質 PERIOD

が存在し、その免疫陽性に日周変動が見られたことから、前胸腺に羽化を制御する時計があると考えられる。前胸腺とはもっぱら昆虫ホルモンの一つであるエクジステロイドを合成する器官として知られている。しかし、シリアカニクバエの血中内のエクジステロイド量を測ってみると、蛹期の中ごろを過ぎるとエクジステロイド濃度は低くなっていた。一方、PERIOD タンパク質は蛹の最後の日まで残っていた。このことから、前胸腺の概日時計細胞はエクジステロイドとは別の分子を用いて羽化のためのシグナル分子を出しているのかもしれない。

## 4 おわりに

ゲート機構について、概日時計からいつタイミングシグナルが出るかという質問の答えは一部得ることができた。しかし、このシグナルを受け取ることのできる発育ステージがどのような状態であるかについてはまだわからない。生物には、胚発生のタイミングを扱う「発生時計」という考え方があるものの、後胚発生の発育の時間を決める「発育時計」の研究はほとんどない。個体の生命活動は、概日時計と発育時計の二つに制御され、適切な時期の適切な時刻に発現する。発育に関連した行動発現のタイミングを設定するしくみは、時間生物学において未解明の問題である。ゲート形成機構の実体を探ることにより、「発育プログラムの進行が概日時計によりどのように調節されるか」という問題に答えることができるのではないかと考えている。

## 参考文献

- 1) Pittendrigh, C.S.: In "Science and the Sixties" Ed by DL Arm, Proc Cloudcroft Symp, Albuquerque, pp 96-111 (1965)
- 2) Mukherjee, N., Kannan, N.N., Yadav, P., Sharma, V.K. J Exp Biol 215:2960-2968 (2012)
- 3) Yamamoto, M., Nishimura, K., Shiga, S. Zool Sci 34(2): 151-160. (2017)
- 4) Myers, E.M., Yu, J., Sehgal, A. Curr Biol 13: 526-533 (2003)