カイコの走光性行動に関する研究 I

蟻蚕の走光性の適応的意味

清水 勇*

京都大学理学部植物生態研究施設特殊環境生物学部門*

孵化直後のカイコ幼虫(蟻蚕)の走光性の適応的意味を明らかにするために、いくつかの実験をおこなった。

- 1) 桑葉を摂食するまえの蟻蚕は、活発に屈曲的な指向性走光性行動を示した。
- 2) 走光性応答曲線によって得られた走光性の光刺激の閾値(光覚閾)は、暗適応後は $10^{-3} \sim 10^{-2}$ lux の間に、明適応後は $10^{-2} \sim 10^{-1}$ lux にみられた。
- 3) カイコが目標として向かう光源の形態も走光性応答に影響をおよぼした。
- 4) 可視域の単波長光に対しては 557 nm の緑色光に蟻蚕は最大応答を示すが、青色光や赤色光に対する走光性応答は極めて低かった。蟻蚕は 357 nm の近紫外光にも走光性を示した。桑葉の透過緑色光も顕著に蟻蚕を誘引した。
- 5) 一定の離れた場所から蟻蚕が桑葉に向かう走性は、暗条件下では明条件下にくらべて低かった。ビタミンA欠乏によって視覚と走光性を喪失した蟻蚕も明暗の条件にかかわらず、桑葉への走性が著しく低下していた。
- 6) これらの観察は蟻蚕が食草である桑葉を認知し、これに定位と走性を示して到達するまでの一連の行動において、視覚過程を媒介とした走光性を走化性ととともに、重要な手段としていることを示している。

1981年4月2日受付

緒 言

昆虫の生活は、そのさまざまな局面において光環境によって支配されている。カイコもこの例外ではない。カイコにおいて光環境の影響が比較的遅くあらわれる現象として光周反応が知られており、卵期や幼虫期の光条件が次代の胚子期の休眠率に著しい影響をおよぼす。また孵化や羽化の集団リズムは同調因子としての光によって制御されている。さらに光に対する直接的反応として、幼虫の走光性行動 (phototaxis: phototaxis は正式には光走性(岩波生物学辞典)であるが、本報では慣用にしたがって走光性と表現した。) をあげることができる。カイ

コ幼虫の走光性行動については、ふるくから観察がなされてきた。カイコの走光性について最初の報告をおこなった八木¹⁾ は三種類の色紙を幼虫に選択させる実験によって黄色の色紙に最もよく集まることを観察している。光波長感受性については小泉ら²⁻⁵⁾の一連の研究があり、何種類かの品種の走光性に関する波長感受性について報告している。走光性応答と光の強度の関係については宮川⁶⁾ によって報告された。さらに、この行動に関する遺伝学的研究が神徳・村上⁷⁾ によって報告され、カイコ幼虫の走光性がポリジーンによって支配されていることが示唆されている。

カイコ幼虫の走光性に関するこれらの諸研究は多くの有益な情報と示唆を与えてくれたが、カイコという特殊な種が示す行動の適応的意味については、あまり明確にしていない。昆虫の走性行動はその個体が刺激を受けとりさえすれば、自動的に解発されるものではなく、その発育段階に規定された生理状態と外的環境とによって支配されており、種固有の定型的行動として発現する²⁸⁾。

Isamu SHIMIZU*: Phototactic Behavior in the Silkworm, *Bombyx mori*. I. Adaptive Significance of Phototaxis in Newly Hatched Larvae.

* Laboratory for Plant Ecological Studies, Faculty of Science, Kyoto University, Kyoto 606, Japan.

そして、それは一般的には一連の複雑な行動パターンの一部を形成していることが多い⁹⁾。それゆえに、走光性そのものを要素的に暗箱の中で観察するだけではなく、昆虫の生活における行動全体の中でその適応的意味を考えなければならないだろう。

桑葉を摂食するまへの蟻蚕は強い走光性を示すが、摂食後あるいは桑葉の芳香をかぐだけで、走光性は喪失してしまう⁹⁾。筆者は、摂食前の蟻蚕の活発な走光性の行動学的意味を明らかにするために、その走性運動の特徴、光源部の幾何学的形態の影響や波長感受性を調べ、さらに桑葉への走性行動をさまざまな条件下で観察した。その結果、緑色光の蟻蚕に対する非常に強い誘引性が、孵化後の幼虫の至上命令である食草への移動において重要な意味を持つことを明らかにしたので報告する。

実験材料および方法

実験材料のカイコはとくにことわらない限り交雑種(群秋×秀月)を用いた。卵を 25°C で LD 16:8 の明暗周期で催青すると、9 日目の暗期から明期にきりかわった 1 時間から 2 時間内に一斉に孵化するのがみられた。孵化後、蟻蚕を暗適応条件で 24 時間から 30 時間おいたものを実験に用いた。桑葉への走性行動をみる実験においては、ビタミン A 欠乏によって視覚機能を失なった蟻蚕も同時に用いた^{10,11)}。蟻蚕の走光性応答を測定する装置の概略を Fig. 1 に示した。光源に 200 W レフランプ(東芝製)を用い、光は水槽を通して熱を吸収し、暗箱の側面にあけた窓(3×3 cm)にはりつけた濾紙のスクリーンに水平方向から投射した。白色光や可視部の単波長光を試験光として照射する時は、紫外線遮断フィルター・L-39(東芝硝子製)を透過させた光を投射した。また、単波長光は東芝硝子製あるいは Optics Technology 製の干渉フィルターをフィルターボックスに入れて、スクリーン上に単色光が投射されるようにした。近紫外光への蟻蚕の走光性をみるときは、光源として Ultra-violet 製作所の UV-ランプ(モデル 56)を用いた。走光性を測定する箱の内部は全面を黒く塗り、底面には黒紙をひき、それにスクリーンから 0.5 cm ごとに平行に線をひいて区画を作り、各区画に Fig. 1 のようなスコアをつけた。区画 0 の部分に一定頭数(30 頭)の蟻蚕をおき、光をスクリーン部分に投射した。すると蟻蚕はこの光るスクリーンに向かって走光性を示すが、10 分間光を照射したのち、各区画に移動した蟻蚕の頭数を記録して平均走光得点(mean phototactic score) = $\sum x_i n_i / N$ を計算した。ただし N は 1 回の実験の供試頭数、 n_i は区画 x_i にいる蟻蚕の頭数を表わす。同一強度の光に対して 3 回実

Fig. 1 Apparatus used to measure the phototactic response of silkworm larvae. A sheet of black paper was placed on the bottom of the test box, and divisions were drawn as shown in the figure. After a 10 min-irradiation, the mean walking distance from the starting line was measured. TB: test box. FB: filter box in which the UV-blocking, neutral, and interference filters were set. WV: water vessel. LB: lamp box. S: screen on which the irradiation light was projected.

験をくりかえしてこれらの平均値を求めた。白色光照射度の測定は東芝電気製の照度計 LV-1A と東京光学製の照度計 PI-301 を併用した。光エネルギーは Kipp-Zonnen 社のサーモパイル CA-1 を用いて測定した。走光性応答をみる実験では光照度やエネルギーは、とくにことわらないかぎり区画 0 部位において測定し、中性フィルターを使用することと、光源からスクリーンまでの距離を変化させることにより調整した。

蟻蚕の桑葉への走化性(chemotaxis)をみる実験では、手製のオルファクトメーターを用いた。オルファクトメーターの空気取入口に一定量の新鮮な桑葉の細片をおき、走光性実験の場合と同様に 1.0 cm 間隔に平行に線をひいて区画(+5~-5)を作った。区画 0 に一定頭数をおき、装置内に一定方向の気流を作り、10 分後に各区画にいる頭数をかぞえて平均走化性得点を計算し、走化性の指標とした。実験は光の影響を避けるために暗室内で行なった。走重力性(走地性)をみる実験では垂直に吊

Table 1 Phototactic, chemotactic and geotactic activities of newly hatched silkworm larvae.

	Tactic activities		
	Phototactic score (cm/10 min)	Chemotactic score (cm/10 min)	Geotactic score (cm/24 hr)
Gunshu × Shugetsu	6.2 (3.1)	3.2	10.1
C-110	2.4 (1.2)	3.1	2.0
Vitamin A-deficient larvae	0 (0)	2.7	10.4

Gunshu × Shugetsu (F₁) showed active tactic behavior. Larvae of C-110, one of the Chinese strains, had a weak geotactic response. Vitamin A-deficient larvae obtained from eggs which had been laid by moths fed on a carotenoid-free synthetic diet lost their phototaxis. Phototactic scores represent data for irradiation of 10 lux.

した濾紙 (東洋・No. 50) に上方より 1.0 cm 間隔に区画をつけ、一定の区画に蟻蚕 50 頭をつけて、気流のない暗室中に 12 時間放置したのち、各区画の蟻蚕の頭数を調べ、走重力性行動に関するスコアを算出した。本研究において用いたカイコ幼虫の走光性、走化性および走重力性行動を上記の方法で測定記録したものを Table 1 に示す。群秋 × 秀月は、いずれの走性行動も活発に示す。C-110 は走重力性の極めて弱い品種であることがわかる。また、ビタミン A 欠乏の蟻蚕はまったく走光性を示さなかった。

蟻蚕が桑葉を認知し、定位・走性を示し、これに到達するまでの一連の行動に明暗条件がいかなる影響を及ぼすかをみる実験においては、内側を黒く塗った長方形の箱 (5 × 20 cm) の底面に黒紙をひき、1.0 cm 間隔で平行に線をひいて区画 (+5 ~ -5) を作り、+5 の区画に新鮮な一定の大きさの桑葉をおき、10 分後の各区画における蟻蚕の頭数をかぞえて記録した。明条件下で試験するときには蛍光灯で真上から装置をまんべんなく照射し、底面における照度を 500 lux に調節した。明暗のいずれの場合もガラスで実験箱の上面にフタをした。

実験結果

1. 蟻蚕の走光性行動の特徴

光刺激によって空間に、生物の分布のかたよりができるとき、その仕組によって 2 種類に分けることができる¹²⁾。一つは空間内の光量子密度の分布に依存しておこる光活動性 (photokinesis) であり、もう一つは光量子密度の分布に関係なく光源に向かい、あるいは遠ざかる走光性 (phototaxis) である。蟻蚕は上記、二つのタイプのうちの走光性で光源部に集まることが、Fig. 2 の光学系を用いて証明することができる。すなわち平行光線を凸レンズで集光し、F 点に焦点を作らせた。蟻蚕をこの光

Fig. 2 Diagram of the optical system showing the topophototaxis of silkworm larvae. Parallel beams were focused by a convex lens (L) at point F. The newly hatched larvae oriented themselves and moved toward the light source (from right to left in the figure) at points A, B, and C.

学系の A, B, C 点のいずれにおいても、光源方向 (図の左方向) に向かってまっすぐ前進し、光量子密度分布によらない指向性走光性 (topophototaxis) であることを示した。

光源に向かうときの蟻蚕の体の動きには一定のパターンがみられた。暗中で光をつけると蟻蚕は頭部を前後左右に激しく振り回すようにして空間を走査しながら光方向に定位し、しばらくして光源に向かって前進運動を開始した。このときの蟻蚕の体の軌跡は、直線的であるが頭部を小刻みに左右に振りながら前進するのが観察された。蟻蚕は、ほぼ 1.0 cm 前進して停止し、ふたたび頭部を持ちあげて振る屈曲運動がしばらく続く。このような前進と走査運動を繰り返しながら、ついに光源に達する。蟻蚕は停止時は大きく頭部を振る走査運動により、光源の大まかな空間的認知をおこない、前進中は頭部を小刻みにふって定位の微調整をおこなっているのであろう。これらの観察により、蟻蚕の走光性は屈曲運動をともなった指向性走光性行動であると規定できる。

Fig. 3 Phototactic response-intensity curves for newly hatched silkworm larvae after dark- and light-adaptation. The abscissa shows the logarithm of the intensity of irradiated light ($\log I=0$, $I=1.0$ lux).

2. 光強度と走光性行動との関係

昆虫の走光性についての光強度応答曲線は視覚レベルでの光受容機構についてだけではなく、この行動のもつ行動学的な意味についても多くの情報を与えてくれる。Fig. 3 に光強度と走光性応答の関係を示す。走光性応答の閾値（光覚閾）は予想以上に低く、暗適応後は $10^{-3} \sim 10^{-2}$ lux にみられ、単眼の光感受性が極めて鋭敏であることを示している。走光性応答は光強度の上昇とともに増大し、1.0 lux で一定値に達した。一方、約 500 lux の白色光で明適応した場合は、閾値は暗適応の時よりも 1 対数単位増加し、 $10^{-2} \sim 10^{-1}$ lux にみられるようになった。

3. 光源の形態と走行性応答との関係

蠶蚕は屈曲的な指向性走光性を示すが、このことは光源の空間的認知が走光性行動をひきおこすに至る過程の一つとして含まれていることを示す。そして光源の形態がこの行動に何らかの影響をおよぼすことを予想させる。昆虫の視覚と行動に、対象の形が影響をおよぼすかを判定するには、多くの幾何学的図形を用いた実験が要求されるが²⁷⁾、今回は簡単な三つのスクリーン図形に対する走光性応答の光強度依存性をみるにとどめた。

1 辺が 2.0 cm の正三角形、正方形あるいは直径 2.0 cm の半円をスクリーン部分とし、三角形、正方形の 1 辺と半円の直径を測定箱の底面に一致させた。そしてスクリーン部分における光強度（照度）を調節して、蠶蚕の走光性応答を測定した。Fig. 4 はその実験結果を示す。10 lux 以上の光強度では図形による走光性応答の大きさに差はみられないが、 $10^{-2} \sim 1.0$ lux では、三角形のスクリーンが正方形や半円よりも蠶蚕をよく誘引することがわ

Fig. 4 Phototactic response to different light-source patterns. Response to a regular triangle (▲) with sides of 2 cm, to a regular square (■) with sides of 2 cm, and to a semicircle (●) with a diameter of 2 cm were measured. The abscissa shows the logarithm of the intensity of irradiated light ($\log I=0$, $I=1.0$ lux).

かる。

蠶蚕は三角形の頂点部分を目指して集まり、この傾向は三角形をさかさまにして頂点を下にしたときも同様に観察された。おそらく図形の鋭角的な部分が蠶蚕の走光性行動における空間認知と定位において重要な情報となっているのであろう。

4. 走光性の波長感受性について

Fig. 5(A) は蠶蚕の走光性に関する波長依存性のスペクトルを示す。可視部では緑色光 (557 nm) に最も強い走光性を示し、青色光 (400~450 nm) や赤色光 (600 nm 以上) には、ほとんど走光性を示さないことがわかる。近紫外光 (360 nm) もまた、蠶蚕をひきつける。筆者は、カイコの支那種 (3 品種)、日本種 (3 品種)、欧州種 (3 品種)、熱帯種 (2 品種) について、それぞれ走光性の波長スペクトル曲線をとったが、調べたどの品種についても Fig. 5(A) のそれと同じパターンを示した。Fig. 5 (B) は筆者が測定した新鮮な桑葉の透過光と反射光のスペクトルであり、ほかの樹木の緑色葉と同様に、ほぼ 550~560 nm に透過と反射の最大値がみられた^{13,14)}。蠶蚕が緑色光に走光性の最大応答を示すことは、カイコが寄主植物の表わす物理的属性に適応していることを示し、食草に移動するときに走光性(走緑色性)が重要な役割をはたしていることを予想させた。

Fig. 6 は桑葉の透過光に対する走光性応答曲線を示す。桑葉の透過光はフィルターのかわりに新鮮な桑葉を用いて得た。ただし、このとき桑葉の芳香が実験結果に影響しないように留意した。Fig. 6 から蠶蚕は極めて活

Fig. 5 (A) Spectral efficiency curve for the phototactic response to equal quanta (2.3×10^{13} quanta/cm²s) at all wavelengths. (B) Spectral transmittance and reflectance of a young mulberry leaf.

Fig. 6 Phototactic response curve for light transmitted through a young mulberry leaf.

発に桑葉の透過緑色光にひきよせられることがわかる。

5. 桑葉への移動行動における視覚と走光性の役割

草食昆虫が寄主植物の発見と認知の手がかりとする因子として、嗅覚的に作用する揮発性成分が強調されてい

Fig. 7 Diagram of the distributions of newly hatched larvae. Larvae were placed on the starting area (division 0), after which they moved toward the mulberry leaf (division 5) in the presence or absence of light. After 10 min, the number of larvae which had moved into each division was counted.

る^{15,32}。カイコにおいてもシトラール¹⁶、リナロール¹⁶、酢酸テルペニル¹⁶、ヘキセノール¹⁷、ジメチルエーテル¹⁸などの物質が桑葉中の化学的誘引物質として報告されている。しかし、走光性における緑色光への最大応答や桑葉の透過光に対する極めて鋭敏な走光性反応は食草(桑)からの緑色光による誘引が蟻蚕の桑葉への移動行動において重要な役割をはたしていることを示唆している。そこで蟻蚕が桑葉を認知し定位と走性を示して定着するまでの一連の移動行動に明暗の条件がどのような効果をおよぼすかをみた。この実験には視覚も走光性も正常な蟻蚕(交雑種)とビタミン欠乏より視覚機能を失なった蟻蚕を用いた (Table 1)。実験結果は Fig. 7 に示す。正常な蟻蚕は明条件で桑葉に顕著に集まるが、暗条件下では明条件下にくらべると、桑葉に到達した頭数が極めて少ないことがわかる。ビタミンA欠乏により走光性を失なった蟻蚕は、明暗条件にかかわらず交雑種(正常蟻蚕)の暗条件と同じ分布を示した。この実験で、ニオイを遮断するために桑葉を透明なセロハン紙でつつみ、密閉したもののや、緑色の紙片を桑葉のかわりに用いても、明条件下では正常な蟻蚕はこれに活発に集まってきた。Fig. 7 は水平面における蟻蚕の移動分布をみたものであるが、上

Fig. 8 Distribution of newly hatched larvae on a mulberry tree (30 cm high). Twenty larvae were placed on the trunk (S) of the tree. Ten minutes later the number of larvae on the leaves, petioles, and internodes was counted. Experiments were repeated five times. Circles in the figure show the percentage of larvae. A: distribution of Gunshu × Shugetsu under light. B: Gunshu × Shugetsu in complete darkness. C: Gunshu × Shugetsu under light. The lowest two leaves were wrapped in clear cellophane to block the odor of the leaves. D: Gunshu × Shugetsu under light. All the leaves had been detached. E: Vitamin A-deficient blind larvae under light. F: C-110 which showed weak geotactic behavior under light.

方に桑葉を置いて同様の実験を垂直面でおこなった場合も、明条件下では、正常な蟻蚕の桑葉への移動が顕著であった。

6. 桑樹における蟻蚕の移動

切りとった径約 1 cm の桑樹の枝 (高さ 30 cm) の最下部分 (Fig. 8 の S 部分) に蟻蚕 20 頭をつけ、さまざまな条件で 10 分後の桑樹における蟻蚕の分布をみた。実験は気流のない恒温室で 5 回くりかえしておこなった。Fig. 8 では 10 分後の蟻蚕の分布割合を黒い円の面積で示してある。光を上方から照射すると、交雑種は上方に移動し葉柄を伝って桑葉に達することがわかる (Fig. 8 A)。一方、暗の中では大部分の蟻蚕は S 部分にとどまり、少数が下方の葉面に達するのが観察された (Fig. 8 B)。下方の 2 枚の葉を透明なセロファン紙でくるみ、芳香を遮断して、光を上方から照射すると、10 分後には大多数がセロファン紙で包んだ葉の葉柄部分にすることがわかる (Fig. 8 C)。このとき、蟻蚕がセロファン紙に接触すると、虫は方向転換して葉柄にそって幹にもどり、再び上方移動することが観察された。その結果、さらに 10 分後にはセロファンでくるんでいない上方の葉に大部分の蟻蚕が移動・定着した。この観察は蟻蚕が行動の可塑性

をもっており、最初は緑色を桑葉認知の手がかりにしているが、接触と嗅覚を通じて、最終的に食草を確認していることを示唆している。桑葉を一枚残らず取りのぞいた時は、暗中と同様の分布を示した (Fig. 8 D)。またビタミン A 欠乏により視覚と走光性を喪失した蟻蚕も暗中の分布とほとんど同じであった (Fig. 8 E)。走重力性の弱い品種 C-110 は下から一番目の葉に集中する傾向がみられた。この桑樹を用いた実験結果も、蟻蚕が幹から桑葉に達するのに桑葉の透過光あるいは反射光を視覚過程で受容・認知し、それを手がかりにしていることを示している。

考 察

昆虫の走光性行動はその昆虫の経験した環境要因と生理状態によって変化する。その変化の内容は種によってさまざまであり、正の走光性の喪失あるいは走光性の符号転換、波長感受性の変化などが知られている。たとえば、アカタテハの幼虫は盛食期には緑色や黄色にひきつけられるが蛹化直前にはかっ色に誘引されるようになる¹⁹⁾。マイマイガの幼虫は一定の光周期で飼育すると近紫外光、青色光、緑色光に対する走光性がそれぞれ独自の位相で日周的に変化する (清水未発表)。さらにヤマユガ、サクサンやドクガの幼虫は食草上で摂食するまでは光に向かうが、摂食し終れば、ただちにその反応を失なうと報告されている^{20,21)}。また、ハバチ科の幼虫の走光性のパターンは飢餓時と摂食時で著しくことになっている²²⁾。カイコ幼虫に関しても、走光性を示す時期は限定されており、桑葉を摂食前の蟻蚕や各齢起蚕および熟蚕のみが走光性を示す。桑葉を摂食中のものや眠期の幼虫は、まったく走光性を示さない。蟻蚕の走光性の制御は桑葉の揮発成分によることをすでに著者らは報告した⁹⁾。カイコの成虫に関しては走光性はないと報告されているが¹⁾、カイコ蛾は雌雄にかかわらず一定時刻に走光性を示すことを筆者は確認している。

カイコは一定の明暗周期下ではきまった時刻に一齐に孵化するので、比較的斉一な集団を得ることができることや、蟻蚕はまだ環境の影響をほとんどうけていないことから、走光性研究のすぐれた材料である。蟻蚕は青色光や赤色光には、ほとんど反応しないが緑色光には極めて活発に走光性を示す (Fig. 5 A)。小泉らも蟻蚕の光感受性の品種的差異について研究し、概括的には 500~600 nm の中間波長において感受性が高く、600~620 nm の長波長、400~480 nm の短波長では低いと報告している^{4,5)}。蟻蚕が白色光や近紫外光に誘引されるのは Loeb²¹⁾ がドクガの幼虫で観察したように、上方への移

動による軟らかい若葉に達する機会をふやす意味をもつし、緑色光に対する鋭敏な走光性は、著者の実験結果から葉へ接近・到達するための手段と考えられる。カイコ幼虫が色彩感覚 (color vision) をもつことが二種類の単波長光の選択実験や混色実験によって示唆されている²⁴⁾。とくに注目すべきことは空の散乱光中で割合の多い青色光が、蟻蚕の走光性に抑止的にはたらく点である²⁴⁾。緑色光と白色光との選択実験においては、幼虫は緑色光を選ぶ。さらにカイコ幼虫の単眼には三種類の光受容色素があり、色覚をもつことが市川と立田³⁸⁾の予備的な電気生理学的研究によって示唆されている。これらのことを総合すると、蟻蚕の走光性は独自の色彩感覚にもとづいたものと推定される。

走光性に関する光感受性が白色光でも緑色光でも極めて鋭敏であることは、幼虫の屈曲的走光性運動と関連しているように思える。動物が一つの完結した視覚を営むのに要する光子数と眼の感度とは相補的であると考えられている²⁵⁾。いいかえるならば、眼の感度が良いほど、物体の視覚的認識には短い時間で済むことになる。蟻蚕の走光性でみられる光受容の感度の良さは、単眼における光感受性の鋭敏さを反映したものであり、対象物体に対する短い露出時間を意味する激しい頭部の屈曲運動と

関連しているのであろう。

蟻蚕が走光性を示すとき目標として向かう光源の形が、その走光性応答に影響することが示された (Fig. 4)。三角形の鋭角部に蟻蚕が集中することも、彼らが屈曲的走光性を示すことと関連している。この実験では頭部の屈曲的走査運動は単眼における暗-明-暗のフリッカーを生じ、このフリッカーによって生ずる単眼内での電気生理的応答を中枢系で処理して形態認識の手段としているのであろう²⁷⁾。マイマイガの幼虫で報告されているように²⁶⁾、蟻蚕は明るい背景の中に垂直に立てた黒色の物体に集まる skototaxis が観察された。この場合は明-暗-明のフリッカーを生ずることになるが、いずれの場合も屈曲的走査運動が蟻蚕の行動をひきだす視覚過程にかかわっていると推定される。鱗翅目の単眼の視細胞数は極めて少ないので、それ自身は形態視能はないとされている²⁷⁾。それゆえに屈曲走査運動はこれを補償するための手段であろう。

昆虫にとって色彩が単に色彩として意味をもつのではなく、あるパターン (空間的配列) においてのみ意味をもつことが、アゲハチョウの配偶行動の解析などによって明らかにされている^{34,35)}。蟻蚕の走光性行動に関しては、ある色彩のパターンでなければ、この行動がひきだ

Fig. 9 Diagram showing how newly hatched silkworm larvae find the leaves of host (mulberry) plant.

せないというわけではないが、光源の形態や背景の色彩などのモザイク的な空間配列が、走光性に何らかの影響をおよぼしていることは十分に考えられる。

孵化から摂食までの行動のプロセスを、著者の得た結果とすでに得られている他の知見と総合して、Fig. 9 のダイアグラムに示す。これによると、まず光に制御されて、一定時刻に孵化がおこる^{29,30)}。この孵化する場所は卵で越冬(休眠)するカイコでは、本来は桑樹の幹部であろうと考えられる。げんにカイコの近縁種であるクワゴは桑樹の樹皮に越冬卵を産みつけることが知られているし²⁹⁾、交尾後のカイコ雌蛾は桑樹の幹にそってラセン状に上昇しながら効率よく産卵することが観察された。孵化後、幼虫は桑葉からはなれた場所で視覚によって食草である桑葉に接近し、葉の近くでは嗅覚によって定位をより確実なものにして最終的に葉面に達する。葉面上で幼虫は接触あるいは嗅覚的手段によって食草であることを確かめ、そうでない場合は方向転換して他の場所に移動する。桑葉の定着因子によって桑葉に定着した蟻蚕は摂食を開始し、発育する³¹⁾。また、このとき桑葉の揮発性成分によって走光性を喪失し定着をよりたしかなものにする⁹⁾。

カイコは人間が飼育継代することによって、その種が維持されている極めて特殊な生き物といえる。カイコは野外で生存しているクワゴと共通の祖先を人がそのむかし飼育しはじめたものとされている。そこで、カイコが維持しつづけている性質は何であるのか、あるいは人為的に強化されたり、欠落させられた性質は何であるのかを知ることがカイコの行動学における課題ともいえよう。幼虫の分散性が少ないことや、脚の把握力が弱いこと、成虫が雌雄とも飛べないことなどは明らかに飼育の過程で人為淘汰してきた結果である。しかし、ここでのべた、カイコ幼虫の走光性についての、さまざまな特徴はカイコが人間に飼育されるまえから、すでに獲得していた性質を維持しつづけてきたものと筆者は考えている。このことはクワゴの行動との比較によっても明らかにされるであろう。

本研究の一部は文部省科研費・特定研究「光生理現象の初期過程」の援助による。本報文の作成にあたって、貴重な助言をいただきました加藤勝・京都大学名誉教授および林屋慶三・京都工芸繊維大学教授に感謝いたします。また桑葉の反射スペクトルの測定のために、島津ORD/UV-5 を使用させてくださった日高敏隆・京都大学教授に感謝いたします。

文 献

- 1) 八木誠政. 1923. 蚕の繭色と向色性に就いて. 動雑 **35**: 71-77.
- 2) 小泉二郎・高野幸治・柳川弘明. 1966. 家蚕の光波長感受性 I. 熟蚕の光波長感受性. 蚕糸研究 **61**: 94-99.
- 3) 小泉二郎・橋詰 強. 1966. 家蚕の光波長感受性 II 蟻蚕と紫外線. 蚕糸研究 **61**: 100-107.
- 4) 小泉二郎・柳川弘明・高野幸治. 1966. 家蚕の光波長感受性 III. 可視域光波長に対する蟻蚕の感受性の品種的差異(1). 蚕糸研究 **61**: 108-111.
- 5) 小泉二郎・柳川弘明・高野幸治. 1967. 家蚕の光波長感受性 IV. 可視域光波長に対する蟻蚕の品種的差異(2). 蚕糸研究 **62**: 12-18.
- 6) 宮川千三郎. 1953. 蚕児の光線に対する行動. 日蚕雑 **21**: 90-92.
- 7) 神徳興甫・村上昭雄. 1975. カイコ幼虫期の走光性に関する系統間差異について. 生物環境調節 **13**: 95-103.
- 8) デテイア・ステラー. 1973. 動物の行動(日高敏隆・小原嘉明訳) 114-136, 岩波書店, 東京.
- 9) SHIMIZU, I., and M. KATO. 1978. Loss of phototaxis in silkworm larvae after smelling mulberry leaves and recovery after electroconvulsive shock. *Nature* **272**: 248-249.
- 10) SHIMIZU, I., S. KITABATAKE, and M. KATO. 1976. Loss of phototactic behavior in silkworm larvae reared on synthetic diet. *Proc. Jpn. Acad.* **52**: 137-140.
- 11) SHIMIZU, I., S. KITABATAKE, and M. KATO. Effect of carotenoid deficiency on photosensitivities in the silkworm, *Bombyx mori*. (*J. Insect Physiol.* in press).
- 12) GUN, D. L., J. S. KENNEDY, and D. P. PIELOUS. 1937. Classification of taxes and kinesis. *Nature* **140**: 1064.
- 13) GATES, D. M., H. J. KEEGAN, J. C. SCHLETER, and V. R. WEIDNER. 1965. Spectral properties of plants. *Appl. Opt.* **4**: 11-20.
- 14) BREECE, H. T. and R. A. HOLMES. 1971. Bidirectional scattering characteristic of healthy green soybean and corn leaves *in vivo*. *Appl. Opt.* **10**: 119-127.
- 15) 林屋慶三. 1975. カイコの人工飼料と生桑葉. カイコの人工飼料育への道(浜村保次編) 71-107, みすず書房, 東京.
- 16) HAMAMURA, Y., and K. NAITO. 1961. Food selection by silkworm larvae, *Bombyx mori*. *Nature* **183**: 879-880.
- 17) WATANABE, T. 1958. Substances in mulberry leaves which attract silkworm larvae (*Bombyx mori*). *Nature* **182**: 325-326.
- 18) 林屋慶三・矢嶋正博・廣瀬節子. 1976. カイコ幼虫の誘引物質に関する研究—誘引物質としてのジメチ

- ルチオエーテルについて, 日蚕雑 **45**: 358-364.
- 19) SÜFFERT, F., and B. GÖTZ. 1936. Verhalten von Schmetterlingsraupen gegen über farbigen Flächen. *Naturwissenschaften* **24**: 815.
 - 20) 八木誠政. 1962. 昆虫学本論. 370-379, 養賢堂, 東京.
 - 21) LOEB, J. 1973. Forced movements, tropism, and animal conduct (Reprint of 1918 publication) 156-163, Dover Publ., New York.
 - 22) GREEN, G. W. 1954. Some laboratory investigations of the light reaction of the larvae of *Neodipron Americanus banksianae* (Hymenoptera: Diprionidae). *Can. Entomol.* **86**: 207-222.
 - 23) 大村清之助. 1950. クワゴの生態習性及び繭に関する調査. 蚕糸試験場報告 **13**: 97-130.
 - 24) 北畠征二・清水 勇・加藤 勝. 1978. カイコ幼虫の走光性に関する研究Ⅱ. 動雑 **87**: 524.
 - 25) LYTHOGOE, L. 1979. *The Ecology of Vision*, 68-70, Oxford University Press, New York.
 - 26) HUNDERMARK, A. 1937. Das Formenunterscheidungsvermögen der Eiraupe der Nonne (*Lymantria monocha* L.). *Z. Vgl. Physiol.* **24**: 563-582.
 - 27) MAZOKHIN-PORSHNYOKOV, G. A. 1969. *Insect Vision*, 121-132, Plenum Press, New York.
 - 28) MATTHEWS, R. W. and J. R. MATTHEWS. 1978. *Insect Behavior*, 1-30, Wiley-Interscience Publ., New York.
 - 29) 田中 深. 1966. 家蚕卵の孵化周期に関する生態学的研究(I). 日蚕雑 **35**: 88-94.
 - 30) 田中 深. 1966. 家蚕卵の孵化周期に関する生態学的研究(IV). 日蚕雑 **35**: 321-326.
 - 31) 平野千里. 1973. 昆虫と寄主植物, 36-37, 共立出版, 東京.
 - 32) SCHOONHOVEN, L. S. 1973. Plant recognition by lepidopterous larvae. In "Insect and Plant Relationship" (Ed. by Emden, H. F.) 87-99, Black Well Scientific Publ., Oxford.
 - 33) ICHIKAWA, T. and H. TATEDA. 1980. Cellular patterns and spectral sensitivity of larval ocelli in the swallowtail butterfly *Papilio*. *J. Comp. Physiol.* **139**: 41-47.
 - 34) HIDAKA, T. and K. YAMASHITA. 1975. Wing color pattern as the releaser of mating behavior in the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae). *Appl. Entomol. Zool.* **10**: 263-267.
 - 35) 日高敏隆・山下恵子. 1976. 蝶の環境世界における色彩の意味の転換. 生理生態 **17**: 15-21.

Summary

To determine the adaptive significance of phototactic behavior in newly hatched silkworm larvae, some experiments were designed and performed.

1) Before being fed mulberry leaves, the larvae showed active klinophototaxis (Fig. 2).

2) The phototactic response-intensity curves showed a threshold for the response between 10^{-3} and 10^{-2} lux after dark-adaptation, and between 10^{-2} and 10^{-1} lux after light-adaptation (Fig. 3).

3) The shape of the light source toward the newly hatched larvae oriented themselves affected the phototactic response (Fig. 4).

4) In the visual region, the newly hatched larvae showed a maximum phototactic response to green irradiation (557 nm), but scarcely responded to blue and red irradiations (Fig. 5). Larvae also responded to an ultraviolet irradiation of 357 nm. The light transmitted through the mulberry leaf had a remarkable attraction for the newly hatched larvae (Fig. 6).

5) The tactic activity by which the newly hatched larvae oriented and moved toward the mulberry leaves was lower in complete darkness than under light. Blind larvae, which had lost their vision and phototaxis due to a defect in vitamin A showed a reduced tactic response to mulberry leaf, irrespective of darkness or of light conditions (Figs. 7 and 8).

6) These results show that the larval phototaxis mediated by vision is important for finding and arriving at the green leaves of the host plant (mulberry) as is chemotaxis (Fig. 9).

(Received April 2, 1981)