カイコの走光性行動に関する研究 II

熟蚕期の走光性パターンの変化

清水 勇*・道之前允直**

京都大学理学部植物生態研究施設*

甲南大学理学部生物学教室**

熟蚕期において、成熟がすすむにつれて、カイコ幼虫の走光性行動のパターンが変化することが観察された。彷徨期においては、頭部の大きな屈曲運動をともなった走光性を示し、2光源に対しては、その中線上を前進する。成熟がすすみ、最終脱糞後は頭部の大きな屈曲運動はみられず、幼虫は2光源の一方に、最初から向かう。走光性に関する光感閾も幼虫の成熟にもなって変化し、みかけ上、光感受性が次第に低下した。光受容器である単眼の視軸や組織構造を調べ、熟蚕期の走光性の変動が、この時期にみられる視覚機能の変化と関連している可能性について議論した。

1981年6月8日受付

緒 言

カイコ幼虫は最終齢の成熟期 (mature stage) に入ると、盛食期にはみせなかったいくつかの行動を示すようになる。すなわち、正の走光性 (phototaxis), 負の走地性 (走重力性: geotaxis), 顕著な彷徨行動 (wandering behavior), さらに吐糸行動 (spinning behavior) である。成熟期には幼虫の体の内部においても、蛹化に先立って急激な生理的変化がおこっている。そこで、この時期の発育の進行にもなっておこる行動の変化を経時的に観察することによって、カイコの幼虫行動の制御機構についての情報が得られるのではないかと考えられる。著者らは、カイコ幼虫の成熟期における走光性行動を観察し、そのパターンが幼虫の成熟度によって変化することを見出し、それが視覚機能の変化と関連している可能性について論じた。

実験材料および方法

実験材料のカイコはグンゼ株式会社より購入した交雑

種 (群秋×秀月) を用いた。温度 25°C, 16 時間明-8 時間暗の光周条件下で飼育した。熟蚕の走光性応答の測定には、前報¹⁾でのべた光投射装置を用いた。複数個体の熟蚕を用いて同時に試験すると、相互に接触しあって正常な走光性がみられないので、一頭ずつ走光性応答を測定した。測定にさいしては白色光を投射した標的 (3×3 cm) から 30 cm はなれた位置に幼虫をおき、光を照射してから 30 秒間に幼虫が歩行した距離を、一頭ずつ計測した。光照度は東京光学製の照度計 PI-301B を用いて、幼虫の出発点で測定した。一定の照度について 20 頭 (雌雄、各 10 頭) の試験をおこない、その歩行距離の平均値を求めて、走光性応答 (cm/30 sec) とした。そして、出発点における光強度を変化させ、さまざまな発育段階の幼虫の走光性応答を記録して、光強度-走光性応答曲線を得た (Fig. 3)。

また、幼虫の走光性行動の運動パターンを観察するとき、走光性試験用の暗箱の側面の 3 cm 四方の窓 (光入射口) に黄色の色紙をはり、これに外から水平方向の白色光を投射した。黄色紙の透過光の光強度は、暗箱内の幼虫の出発点 (黄色紙のスクリーンから 20 cm) で、10 lux に調節した。ここで使用した黄色紙は 540 nm 以上の波長の光を透過する。

幼虫単眼の網膜電位図 (ERG) の測定は石川²⁻⁴⁾の方法にしたがった。5 齢幼虫の腹部を切り離し、切断面に銀板不関電極を接触した。幼虫頭部を油粘土で固定し、双眼顕微鏡下で頭部の一部を切開し、片側 6 個の単眼から収斂する一本の視神経を銀線電極 ($\phi 50 \mu$) で吊って ERG

Isamu SHIMIZU* and Masanao MICHINOMAE**: Phototactic Behavior in the Silkworm, *Bombyx mori*. II. Change of Phototactic Movements in Mature Stage.

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

** Department of Biology, Konan University, Kobe 658, Japan.

を記録した。測定時に切開面が乾燥しないように、生理食塩水で湿らせた脱脂綿で切口をおおった。光刺激(1.0秒)により発生した電氣的応答は前置増幅器で増幅し、二現象オシロスコープ(ナショナル VP-5261B)に接続し、ボラロイドカメラ(キング 5R32)により写真撮影した。光強度は単眼位置で調整した。

単眼の組織学的観察のため、6個の単眼が集まる頭部の一部分を切りとり、まず昆虫用生理食塩水で2.5%に調整したグルタルアルデヒドで3時間固定した。これを生理食塩水でよく洗ったのち、1%に調整したOsO₄で3時間固定した。脱水後、Epon 812で包埋し、ガラスナイフで1~2 μ の切片を作製した。切片はメチレンブルーで染色した。

実験結果

1. 熟蚕の走光性行動のパターン変化

カイコは最終齢において盛食期をすぎると、次第に摂食活動が低下し、体重も少し減少する。飼育条件にもよるが、桑葉育では7日目ごろから成熟幼虫(熟蚕)があらわれる。この熟蚕期に入ると、幼虫は餌をとらず、ほとんど静止したままである。この状態のカイコ幼虫をステージ1の幼虫と称することにする。さらに時間がたつと幼虫は、負の走地性の定位を示し、飼育容器の壁などにはいあがり、頭を上にして静止している(ステージ2)。これについて、幼虫の活発な彷徨運動(ワンダリング)がみられるようになる(ステージ3)。ワンダリング中に営繭に適した空間をみつけると、吐糸して足場を作るが、この過程で最終脱糞と液状排泄物の放出—gut purge—をおこなう。gut purgeをおこなった直後の幼虫をステージ4の幼虫とする。gut purge後、幼虫は定型的な営繭行動を続け、完全なマユを作る。

まず、さまざまな成熟段階の幼虫が、いかなる走光性のパターンを示すかを観察した。ステージ1, 2の幼虫は、頭部をもちあげて、さかんに屈曲運動を繰り返すが、光源への前進運動は示さなかった(Fig. 1A)。ところが、ステージ3にはいると、頭部の大きな屈曲運動をともなった走光性がみられるようになった。この時期の幼虫は前進中は小さく頭部を左右にふり、ときには停止して、頭をもちあげ大きな屈曲運動をおこない、光源に向かった(Fig. 1B)。これは蠶蚕において、みられたのと同様の走光性のパターンである¹⁾。gut purge後のステージ4に入った幼虫の走光性パターンはステージ3のものとはちがっていた(Fig. 1C)。この段階では、ステージ3でみられた頭部の大きな屈曲運動はみられなかった。さらに営繭初期の幼虫を薄皮繭からとりだして走光性のパ

Fig. 1 Traces of the phototactic movements of the mature silkworm larvae. The locus of the larval head was traced. Arrows in the figure indicate the larval body length. Yellow paper was stuck on a window on side of the test box, and white light was projected. A mature larva was put on the start point of 20 cm distance from the target. (A) The mature larvae of stage 1 and 2 did not show phototaxis. (B) The larvae of stage 3 (wandering stage) show typical klinotaxis to light. Large head-movements from side to side were shown when they did not walk. (C) The larvae of stage 4 (after gut purge) did not show the large head-movement and went to light straight. (D) At the distance of 20 cm apart, the larvae in early spinning stage did not show phototaxis, but showed it from 10 cm.

ターンをみるとスクリーンから20 cmのところでは走光性はみられず、10 cmのところにおくと光に向かって前進した(Fig. 1D)。この時期の幼虫は平面上に吐糸しながら光源に向かうので、Fig. 1Dに示すような軌跡を描いた。

つぎに二つの光源に対するステージ3と4の幼虫の走光性行動の軌跡をトレースした(Fig. 2)。光源は前と同じ3cm四方の黄色紙を窓にはったものを二つ用い、10 cmはなして配置し、二つの光源の中線上、20 cmのところにおいて、頭部の動きをトレースした。ステージ3の成熟幼虫は、出発点から中線(図中の破線)にそって前進し、ある地点までくると、一方の光源を選択し

Fig. 2 Traces of phototactic movements of the mature larvae of stage 3 and 4. A mature larva was offered two light sources which were kept 10 cm apart.

て、これに向かう。一方、ステージ4の幼虫は、出発点で最初から、一方の光源に向かう。各ステージにおける走光性パターンの雌雄間差異はみられず、その変化もほぼ同じ経過を示した。

2. 熟蚕の走光性応答曲線

成熟化がすすむと走光性行動のパターンが変化することがあきらかとなったが、光感受性も変化することが、走光性応答曲線によって示された (Fig. 3)。ステージ1, 2の熟蚕は、いかなる強度の光に対しても走光性を示さなかった。ステージ3に入ると幼虫は顕著な走光性を示すようになるが、その光感閾は $10^{-8} \sim 10^{-2}$ lux にみられた (Fig. 3の S_3)。ところがステージ4に入ると閾値は1対数単位上昇し、みかけ上、光感受性が低下した (Fig. 3の S_4)。薄皮繭蚕になると、さらに光感受性は変化し、

Fig. 3 Phototactic response-intensity curves of the mature larvae in each stage. The abscissa is the logarithm of irradiated light intensity ($\log I = 0$, $I = 1.0$ lux).

Fig. 4 ERG response in the stemmata of the silkworm larvae. White light (100 lux) was irradiated and the light duration was 1.0 sec. (A) Typical ERG responses were recorded from the larvae of feeding stage, and stages 1-4. (B) ERG response could not be detected in the larvae of middle spinning stage.

閾値は 0.1 lux と 1.0 lux の間にみられるようになった (Fig. 3の spinning larva)。営繭中期以降の幼虫は強い光に対しても、まったく走光性を示さなかった。この営繭中期の幼虫からは ERG 応答は検出されないことから (Fig. 4B)、この時期にはすでに、単眼の光受容レベルでの光感受能の喪失がおこっているものと推定される。

ステージがすすむにつれて、走光性の最大応答値が低くなるのは、成熟化にともなって体長が縮少するとともに、歩脚そのものも短くなり、歩行能が低下することによるとと思われる。

宮川⁹⁾は 100 lux 以上の光に対しては負の方向に定位する熟蚕が多いと報告している。著者の実験においては、光強度を上げると走光性応答が低下する傾向がみられたが、避光性を示す個体は観察されなかった。

3. 熟蚕の単眼の視軸と形態変化

カイコ幼虫のすべての単眼を黒色のペイントで完全に塗りつぶしたり、灼熱した針ですべての単眼を焼きつぶすと、光に対する反応がみられなくなることから、側単眼が光受容器であることは明らかである。そこで、各単眼がどの方向を向いているかを観察した。

5 齢幼虫の頭部を胸部から切断し、三次元的に可動なアングルメーターの上にそれを固定し、双眼顕微鏡で一つずつの単眼を観察して視軸(optical axes)を記録した。カイコの片側6個の単眼の配置をみると、一個の単眼(1)が触角の付近に配位し、他の五つ(2~6)は、ほぼ円形に配列されていることがわかる (Fig. 5)。単眼の外観は通常は半球状であるが、Fig. 5の写真では二重環状を呈し

Fig. 5 Lateral aspect of the head of fifth instar larva showing the arrangement of six stemmata (1-6).

ている。これは、生きた試料でも、すでに赤井⁶⁾が観察しており、単眼表面を上下させることにより、その表面を外傷から守るためではないかと論じている。

頭部を縦に二つに割った正中面(V面)と水平に切った水平面(H面)に対して、各単眼がなす、おおよそその角度を Fig. 6 に示した。Fig. 6(A) は頭部を正面からみたとき、(B) は真上からみおろしたときの図である。この図から、幼虫が接地して前進するとき 6 個の単眼は、それぞれ (1) 前下方、(2) 前方、(3) 前上方、(4) 後上方、(5) 後方、(6) 側方に向けられていることになる。一つ一つの単眼がうけもつ光受容野は、これらの視軸に対して、ある角度をもっているものと推定される。アゲハチョウ (*Papilio xuthus*) の幼虫の場合には、それは 30° ~ 40° であると報告されている⁷⁾。

単眼を一つずつ、双眼顕微鏡でのぞくと、角膜レンズをとおして、円形の黒褐色の色素層が観察される。これは単眼組織内のオンモクロム系色素顆粒をみているものであるが (Fig. 7)、この色素層は幼虫の熟化がすすむにつれて次第に色がうすくなってゆき、営糞中期には、すべての単眼があたかも白眼のようにみえるようになった。この色素の消失現象は変態にともなっておこる単眼の退化によるものであるが⁸⁾、(4)→(2)→(3)→(1)→(5)→(6)の順番でおこるのが観察された。ステージ 3 では、まだこのような色素の消失は肉眼的にはみられないが、

Fig. 6 Visual axes of the stemmata of the silk-worm larvae. Frontal view (A) and up-side view (B) of larval head.

走光性のパターンや、その光感受性の変化するステージ 4 では、単眼 4 における色素の部分的消失がみとめられた。

Fig. 7 (A) Cross section of stemmata of the silkworm larvae. Longitudinal section ($\times 80$). Arrow indicates the pigment granules in retinular cells.

Fig. 7 (B) Cross section of stemmata of the silkworm larvae. Distal section ($\times 200$). Arrow indicates one of three retinular cells.

Fig. 7 (C) Cross section of stemmata of the silkworm larvae. Proximal section ($\times 200$). Arrow indicates one of seven reticular cells.

Fig. 7 に 5 齢中期のカイコ幼虫の単眼の構造を示す。Fig. 7 (A) は縦断面であり、他の鱗翅目幼虫の単眼構造とよく類似している⁹⁻¹²⁾。角膜レンズに近い部分の横断面では 3 個の視細胞（遠位視細胞）がみられるが (Fig. 7 B)、脳に近い部分の横断面では、7 個の視細胞を確認することができる (Fig. 7 C)。よって、単眼は縦方向に位置をずらしながら配位する 7 個の視細胞からなることがわかる。

考 察

鱗翅目の幼虫は、摂食して、じゅうぶん発育し、成熟期に入ると摂食場所から離れ、その種の生活に適した蛹化場所を探すために移動する。なかにはスズメガの幼虫のように樹からおりて土の中で蛹化するものもある。カイコの幼虫が成熟期に入ると、なぜ正の走光性や負の走地性などの行動を示すようになるかは、この種の本来の生活型態が不明であるから、推論によらざるをえないが、やはり結繭して蛹化するのに適した場所へ移動するための行動的手段であると考えられる。これは以下の観察によっても支持される。

約 20 頭のステージ 3 の成熟幼虫を樹高約 2 m の桑樹の幹の下部につけてやると、幼虫は上方への移動をおこない、樹の上部で、上下運動を繰り返すうちに、大部分

の幼虫は桑葉に達して、葉をつづりあわせて営繭した。カイコの近縁種のクワゴも桑樹の上方の葉で結繭すると報告されている¹³⁾。蟻蚕の走光性は、彼らが食草(桑)に到達するのに重要な手段となっていることを、清水¹⁾はすでに報告した。熟蚕も蟻蚕と同じく、可視領域では緑色光-黄緑色光部分に対して、走光性の最大応答を示すことから、熟蚕の走光性もまた、結繭場所としての桑葉に到達するための行動上の手段であると考えられる。

4 眠蚕は 4 回目の脱皮後、最終齢に入るが、脱皮直後は走光性を示さない。脱皮幼虫(起蚕)を数時間、絶食状態で放置しておくと、次第に走光性があらわれる。5 齢中期の盛食幼虫においては、走光性はまったくみられない。そして、成熟期のステージ 3 に入って再び走光性があらわれる。この成熟期に走光性があらわれるようになる生理的機構については、いまだ確かな知見は得ていない。昆虫行動が神経の脱分極状態を支配する体液中の K^+ 濃度によって制御される例が報告されている¹⁴⁾。著者の一人(清水)は熟蚕期における体液中の K^+ 濃度の変動を、各ステージにわたり経時的に測定した^{15,16)}。それによると K^+ 濃度は成熟期後期の吐糸期に入ると増加するが、それまでの熟蚕期における行動パターンの発現とは、とくに相関はみとめられなかった。

最近、Truman 一派¹⁷⁾ はタバコスズメガ (*Manduca*

sexta) の成熟幼虫の彷徨行動が脱皮ホルモンであるエクダイソンによる、CNS (中枢神経系) の活性化作用に基づくことを、電気生理学的方法を用いて示唆した。カイコにおいては、幼虫体液中のエクダイソン活性は5齡終期から吐糸期にかけて急激に上昇すると報告されている¹⁸⁾。他の鱗翅目の幼虫では、彷徨運動に先だって、体液中のエクダイソン濃度の一過的上昇がみとめられている^{19,20)}。さらに、脱皮ホルモンがカイコの成熟化と負の走地性のあらわれる時期を促進するという事実は²¹⁾、前胸腺からのエクダイソンの分泌によって、さまざまな成熟幼虫の行動がひきだされる可能性を強いものになっている。脳ホルモン (PTTH) の分泌を促進するといわれる電気刺激²²⁾を5齡終期のカイコ幼虫に加えると走地性のあらわれる時期が促進されるという清水ら²³⁾の観察も、エクダイソンによる成熟幼虫の行動発現という仮説と矛盾しない。熟蚕期にみられる走光性が、エクダイソンによって支配されているかどうかは、ホルモン投与などの今後の研究にまたねばならない。

Frankel と Gun²⁴⁾ は動物の走性を、その運動パターンや刺激受容の方法などにしたがって、次の三つに分類した。まず、(1) 屈曲走性 (klinotaxis) とは、左右から受ける刺激の強さを常に等しく受容しようとして、交互に体全体あるいは受容器を左右に振りながらいく走性運動で、軌跡はジグザグにまがる。そして2個の光源の間を進む。(2) 転向走性 (tropotaxis) は、左右からはいる刺激に対して、常に等しい強さを受けるように体を定位して動く方法で、行動は直線的となり、一方の感覚器を完全に破壊すると、円運動をおこなう。この場合も、2個の光源の間を進む。最後に (3) 目標走性 (telotaxis) は刺激を複眼のような受容器の一定の部位に保持するように定位・運動する場合で、最初から2個の光源の一方に向かう。そこで、ステージ3、4の成熟幼虫の走光性が上記三つの走性のどれに適合するか考察してみた。まず、ステージ3では、その軌跡と体の動かしから、屈曲走性であると考えられる。2光源に対しては、ある地点までは、その中線上を歩いてゆくことから、Frankel と Gun の屈曲走性の分類によくあてはまる。一方、ステージ4では、大きな屈曲運動はみられないし、2光源の一方に最初から向かうので、目標走性のようにみえるが、この時期の幼虫は前進中も、小刻みに頭部を左右にふっているのが観察されて、特定の単眼 (光受容器) に光源を固定して動いているようにはみえなかった。また、この時期の幼虫の片側6個の単眼を焼いて、機能を失わせると、円形運動はみられず、みえる側の単眼に光があたるように体を斜に定位し、激しく頭をふりなが

ら、光に向かった。それゆえに、ステージ4の幼虫の走光性は転向走性とも目標走性ともいえない。著者は、この時期の幼虫の走光性も基本的には屈曲走性であると考えている。この時期にはステージ3においてみられた頭部の大きい屈曲運動はみられないが、前進中の小刻みな頭のふりは依然としてみられた。著者の実験条件では、おそらく、前進中の小さい振幅の頭の動きだけでは、二つの光源からの刺激を同時に受容できず、最初から一方の光源に固定されてしまうのであろう。あるいは、限られた数の動物種の観察に基づいた走性の一般的分類に、カイコの走光性をあてはめることが性急なことかもしれない。

宮川⁵⁾ はクワゴとカイコ幼虫の2光源に対する走光性運動を観察し、クワゴが明瞭な合力方向定位運動を示すのに対して、カイコはわずかにその傾向が認められる程度で不明瞭であったと報告している。おそらく、用いたカイコ幼虫の成熟段階の違いか、実験条件の違いによって、著者の得た観察との相違が生じたものと推定される。

成熟段階によって、幼虫の走光性のパターンやその光感受性が変化する現象は、それ自体興味深い。これは、成熟化がすすむにつれて、吐糸行動がさかになることも関係しているのであろうが、光受容の視覚系の機能的変化、それを情報処理する中枢神経系、あるいは定位・走性としてあらわれる出力系の変化のいずれか、あるいはその複合的な変化も関与していると考えられる。とくに単眼では、変態にともなう色素の消失現象がすでに進行している。このとき、すべての単眼が一斉に退化するのではなく、オンモクロム系色素の消失を示標とすると、一定の順番がみられた。また、オンモクロム系色素を欠如したカイコの突然変異種を用いた一連の実験によって、この色素の単眼内における有無が、走光性に影響を及ぼすことが示唆された²⁵⁾。

熟蚕期のステージ4までは幼虫のERGが測定できたが、営繭中期以降の幼虫からは検出できなかった (Fig. 4)。そこで、単眼における電気生理的応答は、成熟化につれて、次第に低下してゆくものと考えられる。これに関連して石川⁴⁾ はすでに、カイコ幼虫の単眼のERG波形が熟蚕期の前と後で、ちがっていることを報告している。

鱗翅目幼虫の六つの単眼のうち、一つを残して、他のすべてをペイントで塗りつぶすと、幼虫の走光性は依然としてみられるが、型態視能が完全に喪失してしまうことが知られている¹¹⁾。このことは、片側6個の単眼が、幼虫の視覚において、それぞれ有機的連関をもって機能していることを示している。カイコの成熟幼虫の単眼の

逐次的退化が、走光性の変化となってあらわれる可能性は個々の単眼における光受容機構の経時的变化を、組織学的あるいは電気生理学的に追求することによって、明らかにされるものと思われる。

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。本論文の作製にあたって、有益な助言をいただきました加藤勝・京都大学名誉教授に感謝いたします。さらに、走査型電子顕微鏡 (JEOL) を使用させていただいた日高敏隆・京都大学教授に感謝いたします。

文 献

- 1) 清水 勇. 1981. カイコの走光性行動に関する研究 I 蛾蚕の走光性の適応的意味. 生物環境調節 **19**: 41-48.
- 2) 石川誠男・平尾常男. 1960. 家蚕の視覚に関する電気生理学的研究 (I) 幼虫単眼の網膜電位 (ERG) について. 日蚕雑 **29**: 8-14.
- 3) ISHIKAWA, S. 1969. The spectral sensitivity and components of the visual system in the stemmata of silkworm larvae, *Bombyx mori*. Appl. Entomol. Zool. **4**: 87-99.
- 4) 石川誠男・平尾常男. 1960. 家蚕の視覚に関する電気生理学的研究 (II) 暗順応及び明順応を中心とした幼虫単眼の ERG の分析. 日蚕雑 **29**: 211-217.
- 5) 宮川千三郎. 1953. 蚕児の光線に対する行動. 日蚕雑 **21**: 90-92.
- 6) 赤井 弘. 1976. 昆虫の表面構造 (走査電顕でみたカイコガの生活環). 6-32. 学会出版センター, 東京.
- 7) 市川敏夫. 1980. 六対の単眼は色を見わける (幼虫の見る世界). アニマ **85**: 24-26.
- 8) KOYAMA, N., and S. TANAKA. 1954. Morphological observation on the development of the compound eye in the silkworm. (*Bombyx mori* L.) Res. Rep. Fac. Text. Seric., Shinshu Univ., **4**: 50-55.
- 9) DETHIER, V. G. 1942. The dioptric apparatus of the lateral ocelli (I) The corneal lens. J. Cell Comp. Physiol. **19**: 301-303.
- 10) DETHIER, V. G. 1943. The dioptric apparatus of the lateral ocelli (II) Visual capacities of the ocellus. J. Cell. Comp. Physiol. **22**: 115-126.
- 11) MAZOKHIN-PORSHWYAKOV, G. A. 1969. Insect Vision, 193-212. Plenum Press, New York.
- 12) 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.
- 13) 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.
- 14) HOYLE, G. 1956. Sodium and potassium changes occurring in the haemolymph of insects as the time of moulting and their physiological consequence. Nature **178**: 1236-1237.
- 15) 清水 勇. 1979. 家蚕体液における K と Mg イオン濃度の挙動. 動雑 **88**: 524.
- 16) SHIMIZU, I. Variation of cation concentrations in haemolymph of the silkworm, *Bombyx mori*, with diet and larval-pupal development. Comp. Biochem. Physiol. in press.
- 17) DOMINICK, O. S., and J. W. TRUMAN. 1980. Central effects of ecdysterone controlling wandering behavior in the caterpillar, *Manduca sexta*. Abstracts of 16th International Congress of Entomology. p. 215.
- 18) SHAAAYA, E., and P. KARLSON. 1965. Der Ecdysontiter während der Insektenentwicklung, IV. Die Entwicklung der Lepidopteran *Bombyx mori* L. und *Cerura ninula* L. J. Insect Physiol. **11**: 65-69.
- 19) BOLLENBACHER, W. E., W. V. VEDECKIS., L. I. GILBERT, and J. D. O'CONNOR. 1975. Ecdysone titers and prothoracic gland activity during the larval-pupal development of *Manduca sexta*. Dev. Biol. **44**: 46-53.
- 20) CALVEZ, B. M., M. HIRN, and M. de REGGI. 1976. Ecdysone changes in the haemolymph of two silkworms (*Bombyx mori* and *Philosamia cynthia*) during larval and pupal development. FEBS Lett. **71**: 57-61.
- 21) 山本一雄・河田 貢. 1972. 原蚕幼虫に対する昆虫脱皮ホルモン添食と熟蚕化, 虫・繭質, 化蛾, 産卵性および次代卵のふ化との関係. 蚕糸研究 **82**: 1-7.
- 22) GOSBEE, J. L., J. V. MILLIGAN, and B. N. SMALLMAN. 1968. Neural properties of the protocerebral neurosecretory cells of adult cockroach *Periplaneta americana*. J. Insect Physiol. **14**: 1785-1792.
- 23) 清水 勇・足立重信・加藤 勝. 1978. 電気刺激による家蚕の登簇と幼虫脱皮の促進. 日蚕雑 **47**: 226-230.
- 24) FRANKEL, G. E., and D. L. GUN. 1961. The orientation of animals. Kinesis, taxis and compass reactions, 1-135. Dover Publication Inc., New York.
- 25) 清水 勇・加藤 勝・田端満生・森田之大. 1977. カイコ幼虫の走光性に関する研究 IV 単眼の色素を欠如させた幼虫の走光性行動. 動雑 **86**: 513.

Summary

It was observed that the pattern of phototactic movements of the silkworm larvae varied as the larval maturity proceeded. In wandering stage, mature larvae showed a phototactic behavior moving their heads from side to side (Fig. 1B), and

when offered two light sources, they moved along the mid-line between two sources (Fig. 2). After gut purge, mature larvae showed phototaxis without the head movement shown in wandering stage (Fig. 1C), and went to one of two light sources straight from the start. The threshold for the phototactic response also varied, and the photosensitivity lowered

as the maturity proceeded (Fig. 3). The optical axes and structure of stemmata were examined, and the possibility that the variations of phototactic behavior in the mature stage is connected with the change of visual function by larval-pupal development was discussed.

(Received June 8, 1981)