光周反応の量的性質

沼田 英治*

光周反応は日長、すなわち1日のうちの明るい時間(明期)の長さに対する生物の生理的応答である。これまでに知られている多くの光周反応において、生物は明期の長さが決まった閾値よりも長いのか短いのかによって全か無かの反応を示す(閾値光周反応)。一方、明期の長さに対して量的に反応する例(量的光周反応)も少ないながら古くから知られていた。そして、このみかけ上異なる2種類の光周反応がまったく違った機構によってもたらされるのかどうかは、これまで十分検討されてこなかった。最近になって、いくつかの昆虫の結果に基づいて、閾値光周反応と量的光周反応は本質的に異なるものではないことが明らかになった。

1. はじめに

光周反応(photoperiodic response)は日長、すなわち1日のうちの明るい時間(明期)の長さに対する生物の生理的応答である。実際には、多くの生物は明期の長さではなくむしろ暗期の長さを測っていることが明らかになっているが²²⁾、本稿では慣例に従って明期の長さ、日長に対する反応という表現を使う。光周反応には、個体ごとにみた場合には不連続な2つの状態のどちらかになる二者択一形質(discrete dimorphic character)を制御する反応と、連続的な値をとることができる連続形質(graded character)を制御する反応とがある。二者択一形質を制御する反応は、一般に明期の長さに閾値(threshold)をもっており、それより明期が長いのか短いのかによって決まる全か無かの反応を示す。本稿ではこのような反応を閾値光周反応(threshold photoperiodic response)と呼ぶ。しかし、連続形質を制御する反応は必ずしも全か無かの反応を示すとは限らず、明期の長さに対して量的に反応するこ

とも可能である。このような反応を量的光周反応(quantitative photoperiodic response)と呼ぶことにする。

2. 二者択一形質を制御する閾値光周反応

二者択一形質とは、2つの状態のいずれかをとることができるが、その中間は生じないような形質である。有名な例ではアカマダラ(*Araschnia levana*)というタテハチョウの1種の季節型(seasonal form)がある。春にみられる成虫の翅表面は黒と橙のまだら模様をしているが、夏にみられる成虫では黒の地色に太い白帯をもつ。このように違いがきわだっているために両者は長い間別の種として扱われていたが、実は同じ種の中の多形(polymorphism)で、幼虫期に経験した日長によって決定されていることがMüllerによって明らかにされた²¹⁾。このほかにも多くのチョウで季節型が知られており、春型と夏型、あるいは夏型と秋型が存在していて、それらの中間型はほとんど出現しない¹³⁾。春型と夏型の間にそれほど大きな違いがあるようにはみえないアゲハ(*Papilio xuthus*)の場合でも、春型に特徴的な橙色の鱗粉の割合を詳細に検討すると、2つの型は不連続で通常中間型はみられない³⁾。

しかし、これまでに昆虫でもっとも多く報告されてきた二者択一形質の光周反応は休眠(diapause)を制御しているものである^{1, 2, 25)}。休眠とは、内分泌系の制御によって次の発達段階に進むことを停止した状態であり、多くの昆虫は休眠に入ってから成長や生殖に不適な季節を乗り切っている^{1, 2)}。そして、休眠のみられる発達段階は、卵、幼虫、蛹、成虫など種によって決まっている。チョウウやガの例をあげると、カイコ(*Bombyx mori*)は卵、オオムラサキ(*Sasakia charonda*)は幼虫、アゲハは蛹、キタテ

*Hideharu NUMATA, 大阪市立大学理学部生物学科(〒558 大阪市住吉区杉本3-3-138)

図1 二者択一形質を制御する閾値光周反応
アゲハ蛹休眠の誘導に関する未発表データに、
ある程度想像も交えて作成した模式図。

ハ(*Polygonia c-aureum*)は成虫という段階で休眠をもっており、いずれも光周反応によって誘導されている^{8, 9, 14, 19})。休眠はみかけ上特定の発達段階が延長することであるから、その発達段階の持続期間を指標にすると連続形質を制御する反応とみなすことができるのではないかという疑問が生じる。

図1に、アゲハの蛹休眠誘導の光周反応を模式的に示す。アゲハの蛹を25℃におくと、約10日間でそろって成虫となって羽化してくるものと、80日を過ぎた頃からばらばらと羽化してくるものとに分かれる。後者の長い蛹期間には、成虫の形態形成の兆候がまったく見られない休眠期間が含まれる。それは成虫化に必要なホルモン分泌が長期にわたって起こらないことによってもたらされる²⁰)。そして、通常非休眠蛹と休眠蛹の間の蛹期間をもつものは現れない。25℃、LD 16:8(1日のうち16時間明るく、8時間暗い条件)という長日条件下で幼虫を飼育すると、すべて非休眠蛹となり、同じ温度、LD 12:12という短日条件下ではすべて休眠蛹となる。そして、その2つの条件の間に非休眠蛹と休眠蛹が50%ずつ出現する条件がある。このときの明期の長さを臨界日長(critical daylength)という。京都産のアゲハではその値は約13時間であった。このように蛹期間

の長さ自体は連続的な値で表現することができるものであるが、決して休眠蛹と非休眠蛹の間の蛹期間をもつものは生じず、したがって休眠誘導の光周反応の結果は二者択一となる。

ホソヘリカメムシ(*Riptortus clavatus*)では、成虫休眠をするかしないかという二者択一形質が光周反応によって制御されている²²)。成虫休眠というのは、他の発達段階の休眠に比べて誤解を招きやすい言葉なので、ここで簡単に説明しておく。他の発達段階の休眠、例えば蛹休眠であれば蛹期間が延長して次の発達段階である成虫へと進まない。これと同様に成虫休眠に入ると次の発達段階である卵が産み出されない。したがって、成虫休眠とは生理的な生殖の抑制であり、生殖休眠と呼ばれることもある。一般に雌では卵巣が未熟な段階で発達を停止し、雄では生殖付属腺の発達や交尾行動が抑制される²⁾。

京都産のホソヘリカメムシにおいて成虫休眠誘導の光周反応(25℃)は閾値反応であり、長日条件下およびごく短い日長や全暗のもとでは非休眠(生殖)、短日条件下では休眠が誘導された。そして、横軸に1日の明期の長さ、縦軸に休眠率をとった光周反応曲線(photoperiodic response curve)は図2Aのような形になった¹⁸)。このような場合、2つの臨界日長が存在する。実際に自然条件下でみられるような範囲にあって生態的な意義をもつ臨界日長は生態的臨界日長(ecological critical daylength)と呼ばれる。この虫の場合には約13時間半であった。一般に休眠率を示す曲線は生態的臨界日長付近で急激に変化する。どのくらいの日長になったら休眠に入るかという判断は、その虫が子孫を残すことにとってきわめて重要なために、個体間のばらつきが小さく、傾きが急になっているのであろう。一方、極端な短日条件の範囲にみられる臨界日長は、日長測定の生理機構から現れると考えられるので生理的臨界日長(physiological critical daylength)と呼ばれる。この場合には約3時間で、休眠率を示す曲線はその付近で生理的臨界日長付近よりもなだらかに変化した。このような短い日長は自然にはみられず、したがって自然淘汰の圧がかからないために、個体間のばらつきがある程度許されている結果、曲線がなだらかなのであろう。

光周反応曲線が広い範囲にわたってなだらかに変化する場合には、多くの個体とその範囲で日長を量的に測定しており、それに何らかの確率過程が加わってそのような光周反応曲線を示す可能性がある。し

A

B

図2 ホソヘリカメムシの二者択一形質(成虫休眠誘導=A)および連続形質(成虫の体色決定=B)を制御する光周反応(25℃) 雄の結果を示す。文献18より改変。採集地(京都, 35°N)において自然にみられる日長の範囲(薄明薄暮を含む)を矢印で示す。

かし、各個体は単一の閾値をもつ光周反応を示すが個体間に閾値の大きな遺伝的ばらつきが存在する場合にも同様の結果が得られる。この両者を光周反応曲線だけから判別することはできない。ただし、生態的臨界日長付近で光周反応曲線がなだらかに変化する例はまれであるので、本稿では二者択一形質を制御する光周反応は、一般に各個体が明期の長さに閾値をもっており、それより長い短いかによって全か無かの反応を示す閾値光周反応であると考えすることにする。

3. 連続形質を制御する量的光周反応

一方、光周反応の結果、連続的な変異を示すものもある。例えば、体の大きさや色、発育速度などである。このような連続形質を制御する光周反応においても閾値反応がみられるが、中には明期の長さに対して量的に応答する反応(量的光周反応)が存在する。図3に連続形質を制御する量的光周反応の例を示す。昼行性の美しいガ、ウスバツバメガ(*Elcysma westwoodii*)は蛹になる直前の幼虫、すなわち前蛹

が休眠に入って夏を過ごす。五味と竹田⁸⁾によると神戸産のものの前蛹期間は、25℃、LD 16:8では平均約130日、LD 13:11では約70日であった。その間のLD15:9では約110日、LD 14:10では約90日となった。しかし、この場合LD 16:8とLD 13:11の間の条件では約130日の長い前蛹期間をもつものと約70日の短い前蛹期間をもつものが混在している結果としてその間の平均値となるのではなく、明期の長さが長いほど休眠の持続期間が長くなり、どの条件でも同じように平均値のまわりにばらつきがみられた。したがって、この場合明期の長さに閾値は存在しない。先に休眠は二者択一形質であるといっておきながら、ここで連続形質というのは一見矛盾するように感じられるが、休眠が誘導されるか否かという見方をすれば、二者択一形質であるが、休眠の持続期間は連続形質であるという違いに注意されたい。同様に休眠の持続期間が量的光周反応を示す例は、カオジロショウジョウバエ(*Drosophila auraria*)類の成虫休眠でも報告されている¹⁵⁾。

このような明期の長さに対する量的な反応は、閾値光周反応のように多くは知られていないが、実は

図3 連続形質を制御する量的光周反応 ウスバツバメガ前蛹休眠の持続期間の結果(文献5)に基づく模式図。

図4 連続形質を制御する閾値光周反応 ホソヘリカメムシ成虫の体色に関する結果(図2B)に基づく模式図。

古くから報告されている。Danilevskii は1961年に出版した昆虫の光周反応に関する著書の中で、ヤガの1種(*Agrotis occulta*)の幼虫発育が明期の長さに対して量的に反応することを記述している。この幼虫にははっきりとした休眠というものはないが、短日条件と比較すると長日条件では体重の増加が速く、そのため幼虫期間が短くなる傾向にあった。しかもその成長促進の程度は日長が長いほど顕著であった¹⁾。

4. 連続形質を制御する閾値光周反応

ホソヘリカメムシは成虫休眠の誘導という二者択一形質の光周反応のほか成虫の体色決定という連続形質の光周反応も示す²²⁾。私たちはこの2つの反応がどのような関係にあるのかを検討した¹⁸⁾。成虫の体色に関していうと、長日条件下では胸部側面の淡黄色の斑紋が大きくて明瞭な成虫、短日条件下では斑紋が小さく不明瞭で全体が暗褐色の成虫が現れる。野外でもこの虫の体色は季節的に変化するので、この体色変異は季節型と呼ぶことができる。しかし、前述のチョウの季節型とは異なって、中間的な体色の成虫も現われ、変異は連続的であった。そして、

雌雄いずれも幼虫期の光周期の影響を受けたが、雌は雄に比べると全体的に暗い色をしていて変異の幅が小さかったので、以下雄の場合について述べる。雄では、胸部側面の斑紋の大きさや明瞭さに着目して、私たちは体色の連続的な変異を明るいほうから順に1～5の5段階に分けた。その結果、成虫の体色という連続形質を決定している光周反応は、明期の長さに対する量的な反応ではなく、明らかな臨界日長をもつ閾値反応であった(図2B)。すなわち、長日条件とごく短い日長や全暗では1～3の体色の明るい成虫が、短日条件では図で網掛けで表わした4、5の体色の暗い成虫が現れた。LD 14:10からLD 24:0の長日条件、あるいはLD 4:20からLD 13:11の短日条件のそれぞれの範囲内では体色に大きな違いはみられず、LD 14:10とLD 13:11の間の狭い範囲で大きく結果が変化した。そして、2つの臨界日長は休眠誘導のものと完全に一致していた¹⁸⁾。すなわち、図2Aの休眠成虫を示す部分と、図2Bの網掛け部分はほぼ完全に重なる。このような連続形質を制御する閾値光周反応を、これまでの2種類の反応と比較するため図1、3と同じく模式的に示したものが図4である。

ヨトウガ(*Mamestra brassicae*)においても、蛹

休眠の誘導という二者択一形質の光周反応と、蛹の体重という連続形質の光周反応はともに閾値反応で、その2つの臨界日長は一致していた²⁸⁾。また、アゲハでは蛹休眠の誘導、成虫の季節型の決定という2つの二者択一形質を制御する光周反応、そして成虫の大きさという連続形質を制御する光周反応はすべて閾値反応でその臨界日長(この場合、ホソヘリカメムシやヨトウガとは異なり、極端な短日条件でも休眠が誘導されるため、臨界日長は生態的臨界日長だけである)は一致していた⁴⁾。

5. 閾値光周反応と量的光周反応の共存

次に、私たちはホソヘリカメムシに加えてもう1種、二者択一形質と連続形質を制御する光周反応の両方をもつカメムシで、2つの反応がどのような関係にあるのかを検討した²⁴⁾。チャバネアオカメムシ(*Plautia stali*)は、成虫休眠の誘導という二者択一形質を制御する光周反応と、終齢幼虫の体色という連続形質を制御する光周反応の両方をもつ。奈良産のものでは、休眠に関しては約13.5時間という臨界日長を境にして、長日条件では非休眠、短日条件

では休眠成虫になる閾値光周反応がみられた(25℃)。この場合にもホソヘリカメムシの場合と同様、極端な短日条件では休眠率が低くなったが、ホソヘリカメムシの場合のようにごく短い日長のもとでのみ非休眠が誘導されるのではなく、自然にみられる範囲よりも短い日長のもとでは広い範囲にわたって明期の長さが短いほど休眠率が低くなった(図5A)²⁴⁾。一方、体色に関しては、長日条件下では全体に明るい緑色の終齢幼虫、短日条件下では黒っぽい終齢幼虫が現れたが、この場合には自然にみられる日長の範囲全体で、明期が長いほど明るい色の幼虫の割合が高いという、明期の長さに対する量的な反応がみられた。そして、極端な短日条件と全明条件では典型的な長日と典型的な短日条件の中間の結果が得られた²⁴⁾。この場合臨界日長は決められない(図5B)。したがって、チャバネアオカメムシは、幼虫期に光周期を受容する2つの光周反応において、明期の長さに対する反応のしかたがまったく異なることになる。休眠誘導の生態的臨界日長付近を拡大した図6をみると、休眠誘導が閾値光周反応、体色の決定が量的光周反応であることがよくわかる。

チャバネアオカメムシほどきわだってはいないが、

図5 チャバネアオカメムシの二者択一形質(成虫休眠誘導=A)および連続形質(終齢幼虫の体色決定=B)を制御する光周反応(25℃)。○は雌、●は雄の休眠率を示す。文献24より改変。採集地(奈良, 35°N)において自然にみられる日長の範囲(薄明薄暮を含む)を矢印で示す。

図6 チャバネアオカメムシの二者択一形質(成虫休眠誘導)および連続形質(終齢幼虫の体色決定)を制御する光周反応(25℃) 休眠誘導の生態的臨界日長付近を拡大したもの。○は雌, ●は雄の休眠率を示す。文献24より改変。

図7 ホソヘリカメムシの二者択一形質(成虫休眠誘導)および連続形質(成虫の体色決定)を制御する光周反応(25℃)。雄の結果を示す生態的臨界日長付近を拡大したもの。文献18より改変。

ヒメシロモンドクガ(*Orgyia thyellina*)の卵休眠誘導の光周反応と蛹の体色決定の光周反応の間にも、同じような関係がみられる¹⁷⁾。

6. 閾値光周反応に含まれる連続的な性質

このような結果をふまえて、閾値光周反応であると結論したホソヘリカメムシ体色決定の光周反応の生態的臨界日長付近を拡大し、再検討した。すると、休眠誘導と体色決定の光周反応の生態的臨界日長はどちらも13.5時間で一致していたものの、ほぼすべて休眠成虫となるLD 13:11でいくらか1~3の体色の明るい成虫が出現し、すべて非休眠成虫となるLD 14:10でいくらか4, 5の体色の暗い成虫が出現していた(図7)。したがって、この虫は、成虫の体色決定において、生態的臨界日長付近のごく狭い範囲では、ある程度日長に対して量的に反応していると考えられる。

オオモンシロチョウ(*Pieris brassicae*)はアゲハと同じように蛹休眠の誘導という二者択一形質の光周反応をもつ。ロンドンの少し北でとれたものでは約15時間という臨界日長(15℃および20℃)を境にして長日条件では非休眠蛹、短日条件では休眠蛹となる。SpiethとSauerは、この閾値光周反応の背後に量的な日長測定が隠されていることを巧妙な実験

で示した²⁶⁾。1齢から4齢幼虫まで長日条件(LD 16:8)で飼育しておいて、終齢である5齢期間のみさまざまな短日条件においたときには、LD 11:13からLD 14:10の範囲では明期が長いほど休眠率が低くなった。また、その逆に初めLD 12:12の短日条件で飼育しておき、4齢から5齢にかけての光周期に対する感受性の最も高い時期に3日間だけさまざまな長日条件を経験させたときにも、LD 16:8からLD 19:5の範囲で明期が短いほど休眠率が高くなった(図8)。このように継続的に同じ条件で飼育したのでは閾値光周反応を示す昆虫において、さまざまな実験条件を工夫することによって、その反応に明期の長さに対する量的な反応が含まれていることが、カオジロショウジョウバエ類やソラマメヒゲナガアブラムシ(*Megoura viciae*)でも示されている^{7, 16)}。

7. 日長を測るしくみ

二者択一形質と連続形質を制御する光周反応がいずれも閾値反応でその臨界日長が一致している虫の場合には、明期の長さが決まった閾値よりも長いかわり短いだけを区別するような機構が、両方の光周反応を支配していると考えても説明がつく。しかし、閾値光周反応と量的光周反応が共存している場合に

図8 オオモンシロチョウの蛹休眠誘導の閾値光周反応に含まれる明期に長さに対する量的な反応 ●: 長日条件(LD 16:8)で飼育し、5 齢期のみさまざまな短日条件下で飼育(15℃)。○: 短日条件(LD 12:12)で飼育し、4 齢から5 齢にかけての3 日間のみさまざまな長日条件下で飼育(20℃)。破線は継続して同じ条件で飼育した場合の光周反応曲線(20℃, ただし15℃の場合も臨界日長は同じ)。文献26に基づき作成。採集地(ロンドンの少し北, 52°N)において自然にみられる日長の範囲(薄明薄暮を含む)を矢印で示す。

は、それぞれに違った機構が存在するか、あるいは両方の反応に対応できる機構が1つだけ存在するのかである。閾値光周反応と量的光周反応が別々の虫で報告され、後者が例外的であった時には、一風変わった(量的)光周反応を示す虫がいて、それは独特の日長を測定するしくみをもっていると考えたこともできたが、量的光周反応がさまざまな昆虫で報告され、チャバネアオカメムシのように閾値光周反応と共存している種までであることが明らかになったので、共通のしくみを考えた方がよいと思われる。

アメンボ(*Aquarius paludum*)は、成虫休眠の誘導と翅型(wing form)の決定というどちらも幼虫期に感受期があり、成虫で発現される2つの二者択一形質を制御する光周反応をもっている。そして、高知産のものではこの2つの光周反応の臨界日長が約1時間異なっていた⁶⁾。アメンボほど顕著ではないが、オオムラサキの幼虫休眠の誘導と、休眠型幼虫と呼ばれる長い角をもった幼虫の出現にも同様の

関係が報告されている¹⁴⁾。これらの場合にも、単一の閾値をもちそれより長い短いかを区別するしくみだけでは2つの臨界日長の存在を説明することができない。さらに、オオモンシロチョウのように、みかけ上単一の閾値をもつような光周反応の日長を測るしくみに明期の長さに対する量的な反応が含まれていることまで考慮に入れなければならない。これらすべての現象が単一のしくみでもたらされていると考えるのであれば、光周反応における日長測定は、基本的には自然にみられる日長の範囲では量的な出力を行い、その反応によって支配されている形質に対する生態的な要請に応じて、そのまま量的な反応を示したり(量的光周反応)、全か無の情報に転換されたり(閾値光周反応)していると考えざるを得ないだろう。

光周反応における日長測定のしくみに関しては、これまでにさまざまな理論モデルが提出されてきた^{25, 27)}。本稿はそこに踏み込むことを目的としないが、これまでに示した現象を説明する考え方を1つここで提出する(図9)。日長を測定するしくみは、短日の強度に相当するもの(S)を量的な値、アナログ情報で与える。Sの量は、図に矢印で示したような自然にみられる範囲、すなわち淘汰圧のかかるような範囲では、日長が短いほど値が大きくなる。その範囲を外れた部分では、自然にみられる範囲とは異なって淘汰圧がかからないので、どのような形をしていてもかまわないので広汎な個体変異が存在するであろうが、ここでは議論を単純にするため全暗と全明で同じ値を出力するような曲線を1本だけ描いておく。このようなしくみによって作り出されたSは、光周計数機構(photoperiodic counter)に毎日蓄積されてゆく。グラフの縦軸には値を記入していないが、毎日蓄積するSの量は必ずしも正とは限らず、負の値を示す、すなわち蓄積されたSが分解されることも考えに入れなければならない。いずれにしても、感受期(sensitive period)の間に計数機構に蓄積されたSの量の総計に応じて結果が出力される。量的光周反応では蓄積したSの量に直接的に反応してアナログ情報が出力される。そして、閾値光周反応ではSの量に閾値があり、それをこえると短日、それ以下なら長日というようにADコンバーターを介してデジタル情報が出力される。

チャバネアオカメムシの場合であれば、Sの量に比例して幼虫の黒色あるいは褐色色素が形成されると考えると、幼虫の体色は量的光周反応を示す。一

図9 光周反応において閾値反応と量的反応の両方の出力を与える模式図 説明は本文を参照。

方、成虫休眠の誘導に関しては蓄積したSの量がaのところに閾値があり、それ以上ならば休眠、それ以下ならば非休眠が誘導されると考えると、長日条件と極端な短日条件ですべて非休眠となり、短日条件で休眠が誘導される。さらに、この閾値にもある程度のばらつきがあることを想定すると(図9の右端にこの閾値の分布を示す)、休眠率を示す曲線は生態的臨界日長付近で鋭く変化し、短日側ではそれよりなだらかに変化する図5Aのような形になる。

オオモンシロチョウの蛹休眠誘導の場合には、同様にいくらかのばらつきをとまなつてSの量がbのところに閾値があると考え、長日条件ですべて非休眠、短日条件ですべて休眠となり、全明に近い極端な長日条件ではいくらか休眠が誘導されるという図8の破線のような光周反応曲線が得られる。この図式では感受期の間ずっと同じ条件で飼育された場合を想定しているが、SpiethとSauerの実験では、一定期間長日条件で飼育し、残りの期間をさまざまな短日条件においている(あるいはその逆である)。この場合、ずっと短日条件で飼育された場合よりも与えられる短日の回数が少なく、したがって臨界日長よりも少しだけ日長が短いような条件では、蓄積したSの量が相対的に少なく十分でないために非休眠となるものが現れる。一方典型的な短日条件では、1回の短日で相対的に多くのSを蓄積するため、少ない日数でも十分閾値以上の量を貯えることができる。このようにして、十分な数の短日を与えない場合には、Sの量の違いが表に出て、日長

に対する量的な反応がみられると考えると、SpiethとSauerの結果をうまく説明することができる。

いずれ、光周反応のしくみも物質レベルに還元されるに違いないが、これまで提出されてきた理論モデルと実際の物質とを直接結びつけた研究は、少なくとも昆虫ではほとんどない。最近になって、脊椎動物の光周反応において重要な役割を果たしていることがわかっているメラトニン(melatonin)がイラクサキンウババ(*Trichoplusia ni*)において中枢神経系や体液中で周期的に変動していることが示された²⁰⁾。また、セロトニン(serotonin)からメラトニンへの合成酵素で脊椎動物の日長測定において決定的な役割を果たしているアリルアルキルアミン N-アセチル転移酵素(arylalkylamine N-acetyltransferase)がキイロショウジョウバエ(*Drosophila melanogaster*)とワモンゴキブリ(*Periplaneta americana*)から精製され^{10, 12)}、ショウジョウバエでは中枢神経系を含むさまざまな組織でこの酵素の遺伝子が発現されていることも明らかになった¹¹⁾。メラトニンがSそのものではないとしても、昆虫の光周反応について分子の言葉で語ることができる日も近いのではないだろうか。

文 献

- 1) Danilevskii, A.S.: Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. Leningrad University Press, Leningrad (1961) 日本語訳 昆虫の光周性, 日高敏隆, 正木進三訳 東京大学出版会 (1965)
- 2) Danks, H.V.: Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Biological Survey of Canada, Ottawa (1987)
- 3) Endo, K. & Funatsu, S.: J. Insect Physiol. 31: 669-674 (1985)
- 4) Endo, K. & Murakami, Y.: Zool. Sci. 2: 755-760 (1985)
- 5) Gomi, T. & Takeda, M.: J. Insect Physiol. 38: 665-670 (1992)
- 6) Harada, T. & Numata, H.: Naturwissenschaften 80: 430-432 (1993)
- 7) Hardie, J.: J. Insect Physiol. 36: 939-949 (1990)
- 8) 日高敏隆, 会田重道: 動物学雑誌 72: 77-83

(1963)

- 9) Hidaka, T. & Hirai, Y.: Proc. Japan Acad. 46 : 541-545 (1970)
- 10) Hintermann, E., Jenö, P., Meyer, U.A.: FEBS Letter 375 : 148-150 (1995)
- 11) Hintermann, E., Grieder, N.C., Amherd, R., Brodbeck, D., & Meyer, U.A.: Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93 : 12315-12320 (1996)
- 12) Ichihara, N., Okada, M., Nakagawa, H., & Takeda, M.: Insect Biochem. Molec. Biol. 27 : 241-246 (1996)
- 13) 加藤義臣 : インセクトリウム 23 : 124-131 (1986)
- 14) Kato, Y. & Hasegawa, Y.: Kontyu 52 : 363-369 (1984)
- 15) Kimura, M.T.: Func. Ecol. 2 : 177-183 (1988)
- 16) Kimura, M.T.: J. Insect Physiol. 36 : 147-152 (1990)
- 17) Kimura, T. & Masaki, S.: Kontyu 45 : 97-106 (1977)
- 18) Kobayashi, S. & Numata, H.: Zool. Sci. 10 : 983-990 (1993)
- 19) Kogure, M.: J. Dep. Agric. Kyushu Imp. Univ. 4 : 1-93 (1933)
- 20) Linn, C.E., Jr., Poole, K.R., Wu, W.-Q., & Roelofs, W.L.: J. Comp. Physiol. A 176 : 761-771 (1995)
- 21) Müller, H.J.: Naturwissenschaften 42 : 134-135 (1955)
- 22) Numata, H. & Hidaka, T.: Appl. Entomol. Zool. 17 : 530-538 (1982)
- 23) Numata, H. & Hidaka, T.: J. Insect Physiol. 30 : 165-168 (1984)
- 24) Numata, H. & Kobayashi, S.: Experientia 50 : 969-971 (1994)
- 25) Saunders, D.S.: Insect Clocks, 2nd ed. Pergamon Press, Oxford (1982)
- 26) Spieth, H.R. & Sauer, K.P.: J. Insect Physiol. 37 : 231-238 (1991)
- 27) Takeda, M. & Skopik, S.D.: Annu. Rev. Entomol. 42 : 323-49 (1997)
- 28) Tyshchenko, V.P., Lanevich, V.P., & Gusanov, O.: Zh. Obshch. Biol. 38 : 264-276 (1977)