昆虫背脈管における脈動数の変動経過¹

立 花 観 二

東京大学農学部森林動物学研究室

(1974 年 9 月 13 日受領)

Fluctuations in Pulse-Frequency of the Dorsal Vessel of Insects. Kanji TACHIBANA (Laboratory of Forest Zoology, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113) *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **19**: 70~78 (1975)

The cardiograms of the dorsal vessel in intact insects were obtained with the three methods devised by the author. Although the pulse-frequency in larvae usually fluctuates regularly, an irregular fluctuation ranging from 15 to 19 per minute followed by pausing for a period of 7.2 to 16.2 sec was observed in the 3rd instar larvae of *Xylotrupes dichotomus*. In pupae and adults of *Dendrolimus spectabilis* and several other species, the fluctuations were observed in sequence of the following three phases: a rapid phase continuing for 73.6 sec in an average with beating 60-86 per minute in pupae, or for 74.9 sec with 100-200 beating in adults; a rest phase, for 10.9 sec without beating in pupae or 17.1 sec in adults; a slow phase, for 46.7 sec with 5-40 beating in pupae, or 44.8 sec with 5-30 in adults. This regularity in fluctuation was not affected by light conditions, but disturbed by the movements of the insect body; viz., a temporary shortening of duration or lacking of a certain phase occurred. In the immature pupae of *Dendrolimus spectabilis* shortly after pupation, the rest phase was not detected. No artifacts caused by the insertion of an electrode into the insect body were observed on the cardiograms.

緒 言

昆虫の循環系に関する研究をすすめるうえで、背脈管脈動曲線の記録とその解析は、きわめて重要な意味をもっている。その記録法については、従来種々の報告がなされているが (浦本, 1932; JAHN *et al.*, 1936; 林, 1937; CRESCITELLI and JAHN, 1938; YEAGER, 1938; 山崎・石井, 1950; IRISAWA *et al.*, 1956), 筆者は完全虫体 (intact) のままの、昆虫背脈管脈動曲線の記録法について、光電管 (Photo-cell) を利用する方法 (立花・長島, 1957), 硫化カドミウム (CdS-cell) を利用する方法 (立花, 1975), 銀製電極を虫体に刺突して誘導する方法 (立花, 1961) などを考案し、その改良をすすめてきた。さらに、記録に際してとくに重要と思われる虫体保持法についても改良を重ね、ほぼ所期の目的を達した (立花, 1961)。このような成果によって、各種昆虫の背脈管脈動曲線を記録し、その解析・検討を加え (TACHIBANA, 1966), 今日に至っている。

本稿において筆者は、昆虫背脈管の心臓部あるいは大動脈部より誘導した機械曲線あるいは電位差曲線である背脈管脈動曲線の基本型に関する考察に焦点を絞り、これに関連して昆虫背脈管活動の実態、すなわち背脈管収縮活動の回数、およびその様相の変化を追跡することが可能であることを明らかにしたいと考えた。

さて、昆虫の背脈管脈動は、昆虫の種、発育経過、運動状態、温度その他の外的要因などによって変動することはよく知られているところである (CROZIER and FEDERIGHI, 1925; 松村・石坂, 1929; 八木, 1929)。すなわち、一定条件下でしかも正常な昆虫背脈管においては、規則正しい脈動を示すものとの前提に立ち、脈動数や脈動の様相の変化を指標として、環境要因が虫体を与える影響を知ることが可能であると考えられてきた。ところが従来、時に背脈管脈動数やその様相に著しい変動がみられることはあっても、それは単に供試虫の個体差か、あるいは実験操作上の不備と片づけられ、その詳細についての検討はなされなかったようである。その原因の第 1 は、背脈管脈動の機構がいまだ完全に解明されて

¹ 本研究の一部は昭和 48 年度文部省科学研究費による。

いないうえに、環境要因が虫体に作用することによって、背脈管脈動がどのような反応をおこすかについての実態が明らかにされていないということ。そして原因の第2は、従来の背脈管脈動の記録法の不備にあったと考えられる。すなわち、今までの研究の多くは、虫体を解剖し背脈管を露出したうえで、その脈動曲線を描記したものであり（浦本, 1932; CRESCITELLI and JAHN, 1938; YEAGER, 1938）、その操作の過程において、背脈管はきわめて大きな影響を受け、時には脈動の停止、けいれんなどの複雑な変動を示すことになるからである。しかも、背脈管を露出したうえで、限られた短時間のうちに脈動の規則性をみようとすれば、それが正常なものか異常なものかの識別はきわめて困難なものとなる。さらに第3の原因は、脈動数の算定法にあったと考えられる。すなわち、一般に用いられている脈動数の算定法によると、個々の波形は時間的に平均化され、その経過パターンの特性は消失してしまい、したがって、背脈管脈動本来の複雑な変動経過を見落すことになると考えられるからである。

かくして、本稿では第1の原因の解明を目的とし、第2、第3の原因、すなわち、背脈管脈動曲線の記録法と脈動数の算定法などについての検討からはじめることになる。

なお、本稿を草するにあたり、終始ご指導とごべんたつをいただいた東京大学農学部森林動物学研究室日塔正俊教授、ならびに有益なご助言をいただいた同学部養蚕学研究室吉武成美教授、同じく家畜労働生理学研究室沢崎坦助教授、そして貴重なる供試虫を提供された同学部養蚕学研究室渡部仁助教授、同じく森林動物学研究室小久保醇氏のかたがたに、心からお礼を申しあげる。

材 料 と 方 法

1. 背脈管脈動曲線の記録法

昆虫背脈管の脈動曲線を記録する方法については、すでに報告しているように（立花・長島, 1957; TACHIBANA, 1961; 立花, 1975）、Photo-cell 利用法、CdS-cell 利用法に加えて、銀製電極による誘導法の3つを採用した。

Photo-cell 利用法ならびに CdS-cell 利用法の記録装置は、光電管あるいは光電導体を使用したアタッチメントと増幅器およびペン書きオシログラフの3部よりなり、これに虫体幅の間隔をあけて平行に伸ばしたベークライト製板の両腕に、虫体を接着したフィルムを固定するという虫体保持台が付属する。これは微動装置によっ

て、光源と虫体背面および受光体との間を正確に固定または調節する。そのうえで、一定光源を虫体背面に照射し、その反射光線の脈動にともなう変動を受光体で受け、これを電気的変化として記録するわけである。また、銀製電極による電位差曲線の誘導は、上記アタッチメントの代りに、径 0.27 mm の銀製電極を用い、これを背脈管の両側に刺突するという双極誘導によって行なった。

なお、供試虫はカブトムシ (*Xylotrupes dichotomus*) 幼虫・蛹、マツカレハ (*Dendrolimus spectabilis*) 蛹・成虫、クスサン (*Dictyoploca japonica*) 蛹、カイコ (*Bombyx mori*) 蛹・成虫、スズメガ科の一種 (*Sphingidae* sp.) の蛹およびアメリカシロヒトリ (*Hyphantria cunea*) 成虫である。

2. 背脈管脈動数の算定法

背脈管脈動曲線の脈動数を算定するには、まず所望のこれら曲線の占める記録紙の長さを測り、単位長に含まれる刻時点を数えて、その長さを時間の単位として表わし、これを繰り返しひん度の全数で除したものを平均脈動数とするが、さらに各繰り返しひん度を脈動数でもって表わすには、波の山から山、あるいは谷から谷の長さを、1 sec 当たりの刻時点の長さをもって除せばよい。しかし、一般に心電図学や循環生理学においては、毎分の脈動数で表示するという傾向がある。その際、脈動数の測定は、肉眼で観察しながら、ある任意の脈動数に要する時間をストップウォッチで計時し、これを毎分の脈動数に換算して示すが、脈動曲線においては、一定時間内のひん度数を数え、これを1分間に換算した数で表わすか、毎分 $y = a/x \times 60$ (a : 1 sec の目盛りの長さ、 x : 1 つの波の谷から谷、あるいは山から山の長さの測定値、 y : 毎分の脈動数) の式によって求めるかの方法がある。なお、この式で求める以外の方法では、脈動数は平均化されるので、繰り返しひん度の微妙な変動をとらえることは困難である。また、以下に用うる急速相、緩徐相なる語は、相対的な意味をもつにすぎず、前者にくらべて後者は、背脈管の収縮活動のひん度の高いもの、つまり脈動数の多いものを指し、急速相、停止相、緩徐相の経過をもって1単位とする。

実験結果ならびに考察

虫体において、脈動の一時的停止は時にみられることであるが、蛹や成虫ではこれがひん発することがある。また、一定のリズムで活動しているようにみえる背脈管も、よく観察すると意外にその脈動ひん度は不規則であって、しかも異種の波形の混入も多い。波形の正常か異

第1図 カブトムシ3齢幼虫の Photo-cell 利用による脈動曲線。心停止と思われる停止相と比較的長い拡張期の休息期が存在する。(1962年4月, 室温 22°C, 上向きは収縮期を示す。1sec の刻時目盛: 0.2 cm)。

常かを検討する場合に、正常な虫体で、しかも正常な条件下でみられる脈動の不規則な現象や、一時的な停止相の存在を、異常であると連断することは誤りで、これらを予め詳しく調べておくことがたいせつであると考え、次のような実験を行ない、その結果を考察した。なお、今回の実験においては、蛹・成虫についていずれも雌雄別の記録を行なったが、これら脈動曲線に、とくに著しい雌雄による差異を認めることがなかったので、その区別を明記していない。

1. 幼虫の脈動数における不規則性

一般に幼虫の脈動は、比較的規則正しいものと考えられており、筆者自身によって記録された多くの種の幼虫の脈動曲線もこれを実証している。しかし、時にはその脈動数も不規則なことがある。第1図は、カブトムシ3齢幼虫の腹部第6節心臓部を一定光源で照射し、その脈動曲線を Photo-cell 利用によって記録したものである。この曲線においてとくに注目すべきは、異常に長い脈動曲線の停止相 (7.2~16.2 sec) が存在することであって、たとえば任意の 10 分間をえらんで調べたところ、このような停止相が 11 か所存在し、停止相経過時間の合計は、約 135.3 sec (22.6%) におよんでいる。しかも、その脈動数のひん度について考察すると、これらの停止相を除いても毎分 10~19 の変異があり、その平均値は毎分 12.7 となっている。いずれにしても、10 分間という短時間のうちにも、このように 11 か所の停止相が存在し、脈動数にも大きな差異のあるということは注目に値する。しかし、このような現象はむしろ例外的なもののようで、今までの実験の範囲内では、通常のカブトムシ幼虫および他種の幼虫に、停止相の存在もなく、また脈動数の変動も小さい。なお、今回の例は後述する脈動数の変動や経過パターン (急速相、停止相、緩徐相) にみられるような停止相とは異なり、むしろ脈動の欠落 (心停止) と理解されるもののようで、しかも急速相や緩徐相を群別することもできない。

2. マツカレハ蛹・成虫の脈動曲線における脈動数の増減

マツカレハ蛹 (供試後3日目に羽化) を用い、腹部第6節ならびに胸部第2節背脈管の両側に、それぞれ電極を装着し、その誘導曲線を記録したところ、心臓部 (腹部) の脈動曲線には時に腹部尾端の動きなどが混入し、これにくらべると、比較的動きの少ない大動脈部 (胸部) からの脈動曲線は安定し、判読も容易である。これは蛹だけではなく成虫においても同じ傾向を示すので、今回の考察においては、主として大動脈部 (胸部第2~3節) からの脈動曲線を用いることにした。しかし、ことわるまでもなく、両部位からの誘導曲線が、位相差こそあれ、完全に同期するという確認が前提となっている。

さて、マツカレハ蛹の胸部第2節における双極誘導による脈動曲線が第2図であり、同じくマツカレハ成虫の同部位における脈動曲線が第3図である。これらの図で明らかなように、いずれも終始同じパターンで、脈動は

第2図 マツカレハ蛹 (羽化3日前) の大動脈部における双極誘導による脈動曲線。A: 左より急速相、停止相、緩徐相の経過を示す。B: 左より緩徐相、急速相への移行を示す。(1972年7月, 室温 27°C, 下向きは拡張期を示す。1sec の刻時目盛: 0.5 cm, Cal.: 0.5 mV)。

第3図 マツカレハ成虫の大動脈部における脈動曲線。A: 急速相のうちで、さらに脈動数が増加して停止相にはいる様相を示す。1sec の刻時目盛: 0.5 cm。B: 緩徐相より急速相へ移行する様相を示す。1sec の刻時目盛: 0.5 cm。(1972年7月, 室温 28°C, 下向きは拡張期を示す。Cal.: 0.5 mV)。

急速相、停止相、緩徐相の経過を繰り返す。すなわち、脈動曲線は高ひん度相ののち、急に停止相にはいり、間もなく単発的な脈動活動が出現する。その出現ひん度は次第に増加する（緩徐相）が、やがて 2~3 倍の高ひん度相（急速相）に移行し、時に短時間ではあるがさらなる高ひん度相を含むこともあって、再び停止相にはいる。この際、脈動急速相の開始を起点とし、次の急速相直前までの経過を 1 単位とすると、1 単位は急速相（A）、停止相（B）、緩徐相（C）よりなる。

マツカレハの蛹と成虫それぞれの脈動曲線の 70~80 単位について、A・B・C 各相の経過時間を測定し、その平均値を求めたところ、第 1 表のような結果をえた。同表に基づいて、その脈動数の変動の様相を図化したものが第 4 図である。同図においては脈動数の変動経過を示す。すなわち、まず緩やかなひん度増加ののちに、急激なひん度増加（蛹では約 1.5 倍、成虫では約 1.7 倍）をみて急速相（A）に移行し、多少の高低変動はあるものの、やや安定した経過をたどったのち、蛹の場合は唐突に、成虫の場合はさらに約 1.7 倍のひん度をごく短時間

間ではあるが経過したのちに、それぞれ停止相（B）にはいり、やがて単発的な脈動が出現する緩徐相（C）にはいって、徐々にそのひん度を増していく。つまり、急速相→停止相→緩徐相というような脈動数の変動経過を規則的に繰り返すことになる。しかし、このような変動経過も、時おりみられる蛹体腹部の動き、あるいは成虫の羽ばたき現象などによって脈動数に増減をみる（後述）。

以上のような脈動の停止、あるいはきわめて低ひん度の脈動の存在は、昆虫の循環系が酸素供給をその主たる役割とせず、栄養分・老廃物の運搬に関与する開放循環系であるからこそ、生理的に許容されるものであろうが、その存在機構については今のところ明らかではない。しかし、本実験は、いずれも午前中から午後にかけての日中に行なったものである。マツカレハ成虫は夜行性といわれており、日中は物かげなどの暗所にあつて、その活動は不活発である。とすると、蛍光灯下あるいは屋外光線のはいる明るい室内での実験ということから、このような現象が特異的に現われるということも考えられる。したがって、暗室内で同じような実験を行なうことにした。

3. 日中の暗条件下における脈動数の変動経過

マツカレハ成虫を用い、上記 2 と同じ条件で脈動曲線の記録を開始し、約 30 分経過後、暗幕をひいて室内の蛍光灯を消し、完全暗黒のもとで約 2 時間の記録をつづけた。今回の実験においても、急速相、停止相、緩徐相の存在は認められ、単位別の A・B・C 各相の時間の平均値を求めてこれを検討したところ、第 2 表をえた。同表の上欄は明条件下の変動経過と出現率、下欄は暗条件下のそれを示している。これを第 1 表に示すマツカレハ成虫の平均経過時間にくらべると、停止相が 2 倍弱と長いが、明・暗条件下の変動経過はたがいに近似しているといつてよい。つまり、日中の明・暗条件の差によって、脈動数、単位別の A・B・C 各相の出現割合に著しい変化を認めることはなかった。しかし、夜行性昆虫をはじめ多くの昆虫に、光周性が認められていることなど

第 1 表 マツカレハ蛹・成虫の単位別 A・B・C 各相の脈動数ならびに経過時間と出現率

ステージ		A	B	C	1 unit
蛹	経過時間	73.6 sec	10.9 sec	46.7 sec	131.2 sec
	出現率	56.1%	8.3%	35.6%	100%
	脈動数	60—86	0	5—40	0—86
成虫	経過時間	74.9 sec	17.1 sec	44.8 sec	136.8 sec
	出現率	54.8%	12.5%	32.7%	100%
	脈動数	100—120 (200)	0	5—30	0—(200)

A：急速相，B：停止相，C：緩徐相

A：急速相，B：停止相，C：緩徐相

第 4 図 マツカレハ蛹・成虫の脈動数の変動例の模式図。停止相（B）より緩徐相（C）にはいり、脈動数は次第に増加し、さらに急増して、それぞれ急速相にはいる。急速相では大きな変動はなく推移し、成虫にあつては一段と脈動数は増加し、蛹ではそのまま、いずれも停止相にはいる。

第 2 表 明・暗条件下マツカレハ成虫の単位別 A・B・C 各相の経過時間と出現率

		A	B	C	1 unit
明条件	経過時間	64.9 sec	31.8 sec	45.8 sec	142.5 sec
	出現率	45.6%	22.3%	32.1%	100%
暗条件	経過時間	65.1 sec	30.5 sec	48.0 sec	143.6 sec
	出現率	45.3%	21.3%	33.4%	100%

A：急速相，B：停止相，C：緩徐相

を考えると、人工的に条件を変えることによって直ちに、脈動数の著しい増減をみることはないという結果は予想できることであって、やはり自然条件下での薄暮、深夜、払暁における経過の確認が必要となってくる。

4. 自然の明・暗条件下における脈動数の変動経過

自然の明・暗条件下における脈動数の変動を知るために、3回にわたって16時から翌朝9時までの間、マツカレハ成虫の脈動曲線を連続記録した。その間、供試虫は、実験室内にあって自然光にさらすように努め、蛍光灯の点灯は中止し、夜間も外部の電灯光による影響を極力避けるようにした。なお、実験室の窓は東に面し、日没の際の採光は必ずしも十分とはいえない。

記録結果を検討したところ、3回の結果はほぼ同じ傾向を示していると判断しえたので、そのうちの1回分、1972年7月28日から29日にかけての記録結果についてのみ考察を加える。実験当日の東京地方の日入は18時49分、翌朝の日出は4時44分と発表されており、終日うすぐもりで気温は26～28℃であった。さらに記録に際しては、ペン書きオシログラフの2チャンネルのうち、1つは雌成虫、1つは雄成虫のそれぞれ胸部第2節の背脈管両側に電極を装着し、その脈動曲線を記録したのであるが、すでに述べたように、その脈動曲線の雌雄の差異による、とくに著しい相違を認めることはなかったので、主として雌成虫のそれについて考察を加えることにした。

第3表は、1時間単位の羽ばたき相、急速相、停止相、緩徐相の各相の継続時間合計ならびにその出現率を示したものである。各欄の左に継続時間をsec単位で、右にその出現率を%で示した。なお、羽ばたき1回の平均継続時間は、約4.7secである。

同表で明らかなように、16時をすぎるところより羽ばたきは目立ちはじめ、日没後1時間半にわたってとくに著しい。しかし、21時をすぎるところより羽ばたきは激減し、そのまま、翌朝9時の実験終了時、そしてさらに日中を経過する。

また、同表の各相の出現率の平均値（最下欄）を、すでに記録した第1表および第2表のそれと比較すると、いずれも近似した値である。しかし、日没前後数時間の経過は、他の時間帯のそれにくらべて、羽ばたき相と急速相の出現率が大きく、停止相と緩徐相のそれは小さい。つまり、羽ばたき相の出現率が高く、体動などの後遺症ともいえる経過パターンのかく乱がみられる。このことについては、さらに本節7において詳述することになるが、羽ばたきのあと、急速相→停止相→急速相→

第3表 各時刻毎（1時間単位）のマツカレハ成虫の脈動数変動経過時間ならびにF・A・B・C各相の出現率

時 刻	F	A	B	C
16.00				
17.00	107(3.0)	1,768(49.1)	548(15.2)	1,177(32.7)
18.00	103(2.9)	1,779(49.4)	570(15.8)	1,148(31.9)
19.00	148(4.1)	2,110(58.6)	377(10.5)	965(26.8)
20.00	297(8.3)	2,211(61.4)	314(8.7)	778(21.6)
21.00	210(5.8)	1,982(55.1)	337(9.3)	1,071(29.8)
22.00	26(0.7)	1,895(52.6)	427(11.9)	1,252(34.8)
23.00	27(0.8)	1,675(46.5)	581(16.1)	1,317(36.6)
24.00	15(0.4)	1,803(50.0)	487(13.5)	1,295(36.1)
1.00	26(0.7)	1,773(49.3)	530(14.7)	1,271(35.3)
2.00	5(0.1)	1,686(46.8)	553(15.4)	1,356(37.7)
3.00	20(0.6)	1,525(42.4)	618(17.2)	1,437(39.8)
4.00	19(0.5)	1,759(48.9)	483(13.4)	1,339(37.2)
5.00	20(0.6)	1,690(46.9)	422(11.7)	1,468(40.8)
6.00	15(0.4)	1,629(45.3)	612(17.0)	1,344(37.3)
7.00	9(0.3)	1,665(46.2)	525(14.6)	1,401(38.9)
8.00	11(0.3)	1,764(49.0)	616(17.1)	1,209(33.6)
9.00	5(0.1)	1,611(44.8)	631(17.5)	1,353(37.6)
計	1,063(1.7)	30,325(49.6)	8,631(14.1)	21,181(34.6)

左：経過時間(sec)，(右)：出現率(%)

F：羽ばたき相，A：急速相，B：停止相，C：緩徐相

停止相というように、緩徐相の欠落のまま数回の繰り返しがあがり、中途に急速相→緩徐相の経過があるものの、再び急速相→停止相を繰り返したのちに、やっと正常な急速相→停止相→緩徐相の経過パターンに復することになる。その際、各停止相は正常なものより短くなっている。このように、羽ばたきの起こるたびにその後しばらく脈動数は増減し、そのパターンはかく乱され、急速相の出現率は高く、停止相と緩徐相のそれは低下する。したがって、本節の実験の目的である自然の明・暗条件下における脈動数の増減についていえば、薄暮、深夜、払暁において、いずれも日中の変動経過と同様に、急速相、停止相、緩徐相の経過をたどることは明らかであるが、とくに、日没前後の数時間を除く、他の時間帯における変動経過は、日中のそれとほとんど同じ傾向を示す。また、ここで例外的な日没前後にあっては、成虫の活動性の増大によってはばたきはげしく、そのため羽ばたき直後しばらく経過パターンのかく乱があり、多くの場合緩徐相が欠落し、停止相が短縮し、結果として急

第5図 マツカレハ蛹（蛹化後6日経過）の心臓部における双極誘導による脈動曲線。羽化前の蛹にみられる停止相が存在せず、急速相、緩徐相の群別もできない。
(1972年7月, 室温 24°C, 下向きは拡張期を示す。1 secの刻時目盛: 0.5 cm, Cal.: 0.5 mV)。

速相の出現率が著しく増大するという経過を示しているといえよう。

5. 蛹化後の経過日数の差異による脈動数の増減

本節2において、マツカレハ蛹の脈動曲線を記録したところ、同種成虫と同じように、急速相、停止相、緩徐相の繰り返しという変動経過をもつことを認めたが、すでに記録済みの同種蛹の脈動曲線を調べたところ、このような停止相などの存在を含む変動経過を認めることはなかった。すなわち、同脈動曲線は、蛹化後6日経過したマツカレハ蛹の腹部第6節背脈管の両側に電極を刺突して、約1時間半にわたって誘導したもので、第5図に示すとおりである。が、この曲線には、停止相の存在はなく、脈動数も毎分 54.5 ± 3.0 という比較的規則正しい経過を示すことが明らかとなった。すでに述べたように、成虫と同様に急速相、停止相、緩徐相の経過パターンを示した供試蛹は、羽化3日前のものであった。マツカレハの蛹期は通常約3週間といわれているが、同種の蛹であっても、蛹化後の経過日数の長短によって、急速相、停止相、緩徐相の変動経過を示すかどうかが左右されることを示唆している。

6. 若干種の蛹・成虫の脈動数の変動経過

これまでの実験によって、羽化間近かのマツカレハ蛹および成虫には、急速相、停止相、緩徐相などの変動経過をたどることが明らかとなったが、これはマツカレハのみにみられる現象であるかどうかを知るために、次の若干種についてえた脈動曲線の記録を検討し、次のような結果をえた。すなわち、

クスサンの蛹（蛹化後33日経過したもの）：腹部第6節および胸部第3節の背脈管より、約200分にわたって誘導した脈動曲線の連続記録を検討したところ、26回の脈動停止があり、停止時間の平均は34 secであった。また、毎分11以下の緩徐相の継続時間平均は170 secであり、毎分15以上の急速相のそれは257 secであった。したがって、急速相、停止相、緩徐相を1単位とし

てみれば、その平均は461 secで、最短134 secから最長773 secの変異を示した。なお、時に腹部が動くことによって、その後しばらく経過パターンは変化した。

スズメガ科の一種の蛹（蛹化後23日経過したもの）：体長2.6 cm, 体幅0.8 cmのスズメガ科の一種の蛹体の腹部第6節背面を照射し、CdS-cell 利用法によってその脈動曲線を記録したものは既報（立花, 1975）のとおりである。これによると、平均149 secの急速相（毎分8～12）、65 secの停止相および85 secの緩徐相（毎分5以下）を識別しうる。

カブトムシ蛹（蛹化後17日経過したもの）：蛹体の腹部第7節より双極誘導法によって脈動曲線を記録したところ、第6図がえられた。同図Aでは急速相から停止相への移行、Bでは停止相、緩徐相、急速相の経過が示されており、それぞれ平均85 secの急速相（毎分約40）と、これにつづく74 secの停止相および35 secの緩徐相（毎分15以下）となっている。なお、本曲線の時定数は、立ち上がりを明確にするため0.3 secを採用した。

カイコ蛹（蛹化後8日経過したもの）：蛹体の胸部第3節からの双極誘導法による脈動曲線が第7図であって、平均14 secの急速相（毎分75～100）、10 secの停止相と26 secの緩徐相（毎分50以下）の経過が示され

第6図 カブトムシ蛹（蛹化後17日経過）の心臓部における双極誘導による脈動曲線。A：急速相より停止相への移行を示す。B：停止相より緩徐相、そして急速相への移行を示す。
(1972年7月, 室温 29°C, 下向きは収縮期を示す。時定数: 0.3 sec, 1 secの刻時目盛: 0.2 cm, Cal.: 0.2 mV)。

第7図 カイコ蛹（蛹化後8日経過）の大動脈部における双極誘導による脈動曲線。急速相、停止相、緩徐相の経過を示す。
(1972年7月, 室温 31°C, 下向きは拡張期を示す。時定数: 0.3 sec, 1 secの刻時目盛: 0.2 cm, Cal.: 0.5 mV)。

ている。なお、カイコの蛹期間は、通常 12 日前後といわれている（森，1970）。

カイコ成虫：カイコ成虫の胸部第3節から双極誘導によって脈動曲線を記録したものが第8図であって、急速相，停止相，緩徐相の経過が示されており，急速相（毎分 52~88）の平均は 72 sec，停止相は 47 sec，緩徐相（毎分 30 以下）は同じく 54 sec となっている。なお，この場合の拡張・収縮活動を示す波形はきわめて複雑であって，これを明らかにするために，1 sec 刻時の目盛を 1 cm に拡大して急速相の様相を示したものが第8図 A である。

アメリカシロヒトリ成虫：胸部第2節背脈管両側より双極誘導によって記録した脈動曲線第9図においては，平均 45 sec の急速相（毎分 50~65），7 sec 前後の短い停止相につづいて，85 sec の緩徐相（毎分 135 以下）が出現する。

第8図 カイコ成虫の大動脈部における双極誘導による脈動曲線。A：急速相（毎分 52~88），B：停止相より緩徐相（毎分 30 以下）を経て急速相への移行を示す。
(1972年6月，室温 24°C，1 sec 刻時目盛：A-0.5 cm，B-0.2 cm，Cal.: 0.5 mV)。

第9図 アメリカシロヒトリ成虫の大動脈部における脈動曲線。A：急速相より短い停止相を経て緩徐相へ移行する。B：緩徐相より急速相への移行を示す。
(1968年8月，室温 30°C，下向きは拡張期を示す。時定数：3.0 sec，1 sec の刻時目盛：0.2 cm，Cal.: 0.5 mV)。

第10図 羽ばたき後の変動パターンの変化例。A：正常経過。B：最初の羽ばたきから 342 sec 経過して正常パターンに復する。その間5回の羽ばたきがつづき，緩徐相が欠ける。C：最初の羽ばたきから 494 sec 経過して正常パターンに復する。その間しばしば緩徐相が欠ける。D：最初の羽ばたきから 227 sec 経過して正常パターンに復する。その間断続的に5回の羽ばたきがあり，緩徐相の欠落が目立つ。

以上のように，マツカレハ以外の4種の蛹，2種の成虫においても，急速相，停止相，緩徐相の存在とその経過パターンを示すことが明らかとなった。

7. 体動による脈動数の変動経過

脈動曲線の記録中に，時おり蛹にあっては腹部尾端が，成虫にあっては前後翅や触角などが動くことがある。このようなときには，その後しばらくの間，そのための後遺症ともいえる脈動数の増減があり，急速相，停止相，緩徐相とつづくパターンにも変化がみられる。これをマツカレハ成虫の誘導曲線の若干例によって，模式的に示すと第10図のようである。たとえば，同図において，Bは羽ばたき開始より 342 sec，Cは同じく 494 sec，Dも同じく 227 sec の変化がつづいたのちに，正常のパターン（急速相→停止相→緩徐相）に復する。また，羽ばたき現象は短時間に継続的に生起するが，そのあとしばらく急速相，停止相，緩徐相のうちの1相が欠落することがあり（とくに緩徐相の欠落が著しい），これがそのあとの経過へ影響することになる。

8. 電極刺突による傷害 artifact の有無

電極を虫体背面の各環節背脈管の両側に装着する際には，翼状筋，背脈管を傷つけないように，また刺突深度を浅くするように留意したが，その刺突による生理的障害を予想しないわけにはいかない。しかし，生体におよぼす悪影響があるとすれば，そのため誘導曲線に生理的な artifact が混入するか，あるいはその曲線が次第に不規則なものとなり，決して安定したものとはならないは

第11図 クスサン蛹(蛹化後1か月経過)のPhoto-cell 利用による脈動曲線。A: 緩徐相(毎分4~6), B: 急速相(毎分30~38), 左の曲線を拡大したものが右である。C: 急速相より停止相への移行を示す。

ずである。電極の装着によって誘導された曲線は、これまでの例図で示すとおり、規則正しいパターンでその脈動数は変動しており、電極を刺突することによる障害はないと判断してよいと考えられるが、ここで念のため、電極を刺突することなく、つまり虫体を傷つけることなくしに脈動曲線を記録したものを検討することにした。このためには、すでに述べた Photo-cell 利用法か、CdS-cell 利用法のいずれかを採用すればよく、これによって虫体を傷つけることなく、その脈動曲線を記録できるはずである。ここでは、前者の方法を用いることにし、約1cmの距離でクスサンの蛹の腹部第7節に一定光源を照射した。その反射光線を Photo-cell で受光したものを記録した第11図によっても明らかなように、電極の装着による誘導曲線との脈動数は近似し、しかも、それぞれ急速相(239 sec), 停止相(52 sec), 緩徐相(154 sec)の経過パターンを示すところから、あらかじめ危うした電極刺突による生理的障害は考えなくてよいものと判断できる。

摘 要

筆者の考案による方法で記録した昆虫背脈管の脈動曲線について考察し、背脈管収縮活動の回数およびその様相の変化を追跡することが可能であることを明らかにし

た。

(1) 通常、幼虫の脈動は比較的規則正しいものと考えられているが、カブトムシ3令幼虫のはく動曲線において、7.2~16.2 secの停止相のあること、またそのひん度も停止相以外に毎分10~19という変異のある例を認めた。

(2) マツカレハ蛹・成虫の脈動数に増減があり、急速相(蛹: 平均73.6 sec・毎分60~86, 成虫: 平均74.9 sec・毎分100~200)→停止相(蛹: 平均10.9 sec, 成虫: 平均17.1 sec)→緩徐相(蛹: 平均46.7 sec・毎分5~40, 成虫: 平均44.8 sec・毎分5~30)などの3相を1単位とする経過パターンを示すことを明らかにした。これらのパターンは、日中の明・暗条件下、あるいは自然の明・暗条件下のいずれにおいても認めることができた。

(3) マツカレハについて、蛹化後の経過日数が短い時期には、停止相は存在せず、ほぼ規則的な脈動を示すことが例証された。

(4) マツカレハ以外の若干種の蛹・成虫においても、(2)に示したと同じ脈動数の変動経過を示すことが認められた。

(5) 一般に、体動を認めたのち、しばらくの間、脈動数およびその経過パターンの変化(急速相, 停止相ならびに緩徐相のうちの1相の短縮や欠落)がみられ、各相の出現率や経過時間が変化する。

(6) 電極針を虫体に刺突することによる傷害 artifact は認められない。

引用文献

- CRESCITELLI, F. and T. J. JAHN (1938) Constriction and EKG, heart, grasshopper. *J. Cell Physiol.* **11**: 359~376.
- CROZIER, W. J. and H. FEDERIGHI (1925) Temperature characteristic for heart rhythm of the silkworm. *J. gen. Physiol.* **7**: 565~570.
- 林 泉(1937) ロテノールの松毛虫背脈管に及ぼす影響. *植物及動物* **3**: 25~38.
- IRISAWA, H., A. IRISAWA and T. KADOTANI (1956) Findings on the electrograms of the Cicada's heart (*Cryptotympana japonensis* KATO). *Jap. J. Physiol.* **6**: 150~161.
- JAHN, T. J., F. CRESCITELLI and A. B. TAYLOR (1936) EKG, *Melanoplus* (Orthoptera). *Anat. Rec.* **67**: 241~249.
- 松村季美・石坂義高(1929) 温度の蚕に及ぼす影響について. 第

- 1 報. 長野県蚕試報 9: 1~136.
- 立花観二 (1961) 昆虫の背脈管搏動曲線の記録法について. 応動昆 5: 279~281.
- TACHIBANA, K. (1966) Das Studium des Rückengefäßes bei Insekten (I. Elektrokardiographische Studie). Appl. Ent. Zool. 1: 157~165.
- 立花観二 (1975) 硫化カドミウムセル (CdS-cell) 利用による昆虫背脈管搏動曲線の記録法. 応動昆 19: 23~28.
- 立花観二・長島親男 (1957) 昆虫の背脈管搏動に就いて. 応動昆 1: 155~163.
- 浦本政三郎 (1932) 家蚕の背脈管の搏動及び消食管の収縮運動の描記並に背脈管動作電流に就て. 蚕糸報 8: 121~134.
- 八木誠政 (1929) 蚕の心臓搏動及び其の温度係数に就いて. 応動 1: 182~184.
- 山崎輝男・石井敏夫 (1950) 殺虫剤の作用機構に関する研究 (I). 数種の交感及び副交感神経毒並びに殺虫剤の昆虫背脈管に対する作用. 応動昆 5: 155~168.
- YEAGER, J. F. (1938) Mechanographic record of heart activity, nicotine action, roach. J. agric. Res. 56: 267~276.

Applied Entomology and Zoology, Vol. 10, No. 2 の目次

- 赤井 弘: カドミウム投与によるカイコガ幼虫の中腸細胞の特異的な超微形態の変化……………67
- 八木繁実・福岡得忍: 昆虫の培養組織におよぼす昆虫ホルモンの影響Ⅱ.
In vitro において幼若ホルモンがカイコの精子変態におよぼす影響 ……………77
- 松香光夫・土師秀夫・岡田一次: ナミテントウ (*Harmonia axyridis* PALLAS) の異常性比現象……………84
- 根本 久・青木襄児: スギハダニに寄生する *Entomophthora floridana* 菌 ……………90
- 柏尾具俊・石橋信義・横尾多美男: ピンセンチュウ *Paratylenchus aciculus* (BROWN, 1959) RASKI (Nematoda: Paratylenchidae) の脱皮に関する形態学的観察 ……………96
- 片倉晴雄: オオニジュヤホシテントウの土着食草としてのミヤマニガウリについて……………103
- 風野 光・浅川 勝・富沢長次郎: カーバメート系殺虫剤 XMC のエコシステムにおける挙動……………108
- 金 武祚・高 行植・市川俊英・深海 浩・石井象二郎: タイヌビエのトビイロウンカ摂食阻害物質……………116
- 三橋 淳・小山建二: ヒメトビウンカの炭水化物溶液に対する産卵……………123
- 堀 浩二: マキバメクラガメに加害されたてん菜の葉脈とその周囲の葉面組織中における植物成長調節要因. サルコフスキー試薬に反応する物質およびフェノールオキシダーゼ活性……………130
- 短 報
- 鎮西康雄: 培養条件下でのエクディステロンによるヒストリシスの誘導:
カイコの絹糸腺の崩壊……………136
- 長沢純夫・Palmira R. ROLIM: アンズから脱出するミナミアメリカミバエの分布……………139
- AGARWAL, A. K.: Sugarcane leafhopper (*Pyrilla perpusilla* Wlk.) の消化酵素……………140