アオオサムシの幼虫歩行リズムの非 24 時間光周期への同調と 自由継続周期の変化について

山 崎 晋¹⁾

玉川大学農学部

Entrainment of the Larval Locomotor Activity Rhythm of a Carabid Beetle, *Carabus insulicola insulicola* (Coleoptera: Carabidae) to T21 and T24 Cycles and After-Effects on Free-Running Period. Shin YAMAZAKI²⁾ (Laboratory of Entomology, Faculty of Agriculture, Tamagawa University, Machida, Tokyo 194, Japan). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* **36**: 169–175 (1992)

The locomotor activity of individual 3rd (final) instar larva of *Carabus insulicola insulicola* was recorded by an infrared-beam actograph at 20°C. The larvae were raised under either LD 10.5 : 10.5 (10.5 h light and 10.5 h dark, T21), LD 12 : 12 (T24), LD 14 : 14 (T28), or constant light (LL) from eggs and placed in the actographs after the second molt. All the T21 or T24 larvae became entrained but T28 larvae did not; half of the T28 larvae showed 'relative coordination' and half showed no clear rhythmicity. The entrained larvae had an active phase (α) beginning a few hours after dusk until the end of the first half of the photophase. When α coincided with the photophase, the activity level remained high irrespective of the entrainment status. Phase-angle differences were read between the onset of activity and light-off (Ψ_{on}), and between the end of activity and light-on (Ψ_{end}). Within the range of entrainment, Ψ decreased as T increased; the mean change in Ψ_{on} per hour, expressed as degrees of T cycles, was 9.7°, and the change in Ψ_{end} was 17.7°. The length of α was nearly constant at the T21 and T24 entrainments, at T28 relative coordination, and at constant dark (DD) or LL free-running. The free-running period (23.4 h) at DD for T21 larvae was significantly shorter than that for T24 larvae (24.5 h).

Key words: circadian rhythm, phase-angle difference, entrainment, larval activity rhythm, Carabidae

緒 言

昆虫の概日リズムの研究には成虫の活動を指標としたものが多く、幼虫リズムに関する報告はない。不完全変態の昆虫では、コオロギやゴキブリで、若虫から成虫にかけての活動記録が報告されているが (TOMIOKA and CHIBA, 1982; PAGE and BLOCK, 1980)、完全変態の昆虫では、羽化など変態に伴うリズムの研究が主である (SAUNDERS, 1982)。幼虫の活動リズムの測定法としては、カイコ虫体に埋め込んだ電極と、人工飼料と接している陰極電極間の抵抗値の変化を記録する方法 (住本, 1987) や、単位時間あたりの摂食量を直接計測したもの (佐々木ら, 1984) などがあるが、幼虫は一般に活動性

が低く、脱皮前後には活動性が低下するために、概日リズムの解析に十分なデータを得るのは困難である。

オサムシ類の成虫は歩行虫として知られているが、幼虫も活発に歩きまわり、もっぱらミミズを食べる。著者は、アオオサムシ *Carabus insulicola insulicola* を材料とした概日振動子系の解析の一環として、幼虫の歩行リズムの非 24 時間光周期への同調と、その後の自由継続周期を観察した。

本文に入るに先だち、本研究の遂行ととりまとめにあたり、ご指導をいただいた佐々木正己教授に感謝の意を表す。また、活動記録装置の設計をご指導いただいた本学工学部の水野真講師、ならびにコンピュータによるデータ記録装置の回路図およびプログラムを提供してい

1) 現在 三菱化成生命科学研究所

2) Present address: Laboratory of Integrative Brain Function, Mitsubishi Kasei Institute of Life Science, 11 Minamiooya, Machida, Tokyo 194, Japan.

1991 年 10 月 31 日受領 (Received 31 October 1991)

1992 年 5 月 6 日登載決定 (Accepted 6 May 1992)

ただいた塩野義製薬㈱油日ラボラトリーズの大島五紀博士に厚くお礼申し上げる。

材料および方法

1. 供試虫

1991年6月から7月にかけて、東京都町田市周辺で採集したアオオサムシ (*Carabus insulicola insulicola* CHAUDOIR) の交尾雌成虫を 20°C, LD 16:8 条件下で飼育して得た産下後 48 時間以内の卵を実験に用いた。卵は回収後すぐに飼育箱内に移し、SOTA (1986) に従って飼育した。飼育温度は 20°C 一定、光周条件は 15 W の白色蛍光灯により、明期 600 lx, 暗期 0 lx とし、T28 (LD 14:14), T24 (LD 12:12), T21 (LD 10.5:10.5), LL (恒明) の 4 区を設定した。各区とも 3 齢 (終齢) に達した個体を、後述の活動記録装置に入れ、飼育時と同じ光周条件下で活動リズムを記録した。T24 (標準) 区の一部では、1 齢と 2 齢幼虫の活動リズムも記録した。また、T21 区、T24 区、T28 区の一部の個体を用い、3 齢から恒温・恒暗条件下での自由継続リズムも観察した。恒暗条件に移すタイミングは、光周期の消灯時刻と一致させ、位相変位を誘導しないようにした。

2. 活動記録装置

赤外線 LED (スタンレー電気: AN106; $\lambda=950$ nm, $\Delta\lambda=45$ nm) とフォトトランジスタ (東芝: TS 601A) を組み合わせた活動記録装置を製作した。赤外線 LED の発光部前面にアルミテープをはり、直径 0.7 mm の穴をあけることで、ビームを絞った。絞られた光線が、直径 9 cm のシャーレを通過して、10 cm 離れたフォトトランジスタに入射するようにし、この光線を幼虫が横切るとリレーが作動するようにした。ミスカウント防止のため、1 度信号が入ると 3 秒間はリレーが作動しないようにした。リレーの出力は、OSHIMA and EBIHARA (1988) に従って製作したインターフェイスを介し、パーソナルコンピュータ (NEC: PC-8801) に取り込んだ。幼虫の活動にともなう信号は 10 分ごとに集計し、1 時間ごとにフロッピーディスクに記録した。コンピュータでは、10 時間内の活動の変化は記録できないので、とくに点灯、消灯時刻前後の活動については、活動記録装置の出力と光周箱のタイムスイッチの出力をイベントレコーダで、モニターした。

幼虫は、赤外ビームを通した直径 9 cm, 高さ 2 cm のプラスチック製のシャーレに入れた。シャーレ内の 2 か所には、水をしみ込ませたスポンジをテープで固定し、幼虫が常に水を飲める状態にした。餌は、活動記録装置

に入れる前にミミズを与えただけで、活動記録中は与えなかった。

活動記録装置内の幼虫は、シャーレの壁面に沿って 1 方向に歩き続け、休止するときはスポンジの脇に位置することが多かった。今回製作した活動記録装置は、幼虫がセンサーの前で方向転換した場合、部分的に行動量を過大評価することもあったが、幼虫の活動性をほぼ正しく記録した。

3. データ解析

データの解析には、パーソナルコンピュータ (NEC: PC-9801) を用いた。測定開始日を除く、明暗周期下の 10 分ごとの時系列データを、光周期の枠で区切り、ダブルプロットの行動図を作成した。非 24 時間光周期への同調の有無は、カイ自乗ペリオドグラム (SOKOLOVE and BUSHELL, 1978) により検討した。活動の終了位相は、多くの場合明瞭であり、視察法 (本間ら, 1989) により求めた。活動開始位相については、多くの個体で光によるマスキングがあったため、見かけ上点灯時刻と一致しているように見えた。しかし、マスキングの弱かった個体や、恒常条件下での活動開始位相から考えると、暗期中の活動開始時刻が概日振動子の情報を反映していると考えられたので、暗期中の活動開始時刻を活動開始位相とした。その場合、活動量が低く不明瞭な個体が多かったので、BARRETT and PAGE (1989) に従い、活動終了位相に対して平行な線を引くことで判断した。以上のようにして求めた活動開始位相から活動終了位相までの時間を活動時間 (α) とした。

自由継続周期 (τ) は、測定開始日を除く 10 日前後のデータより、視察法とカイ自乗ペリオドグラム法の両者から求めた。いずれの方法でもほとんど同じ周期を検出したが、違いが生じた場合は、それぞれの周期で時系列データを再編成して行動図をつくり、活動が垂直に現れるほうを周期とみなした。

結 果

1. 非 24 時間光周期への同調

3 種の光周条件下でのアオオサムシ幼虫の活動パターン 2 例ずつを Fig. 1 に示した。また、Fig. 2 (A~C) にはそれぞれの光周条件下での典型的な個体の活動量の変化を示した。T24 と T21 には、図示しなかった個体を含めすべての個体が同調したが、その同調様式は、昼行性、夜行性のどちらでもない、点灯前後にまたがった特異的なパターンであった。

T24 区では、暗期開始後 2.6 ± 1.1 (平均 $\pm$ SD) 時間か

Fig. 1. Typical double-plotted activity records of 3rd instar larvae of *Carabus insulicola insulicola* under various *T* cycles. Black and white bars over each panel indicate dark and light conditions. Larvae were raised at T21 (A, B), T24 (C, D) or T28 (E, F). At T21, 7 out of 8 individuals showed A type activity, at T24, 8 out of 10 showed C type, and at T28, 4 out of 8 showed relative coordination (E).

ら活動が開始し、明期開始後 4.5 ± 0.7 時間まで活動が継続した。10 個体中 8 個体では、暗期中の活動量が低く、活動が間欠的であったが、明期に入ると同時に活動性は高まり連続的になった (Fig. 1C, Fig. 2B)。残る 2 個体は、暗期中においても高い活動性を示したが、明期中の活動が連続的であったのに対し、暗期中の活動は間欠的であった (Fig. 1D)。また、1 齢から 2 齢にかけての活動パターンも 3 齢のそれと同様であった。

T21 の条件下では、暗期開始後 4.0 ± 1.4 時間に活動をはじめ、明期開始後 7.0 ± 0.3 時間に終了するリズムを示した。活動量は T24 と同様に、8 個体中 7 個体では、暗期中低く、間欠的だったが、明期中は高く、連続的であった (Fig. 1A, Fig. 2A)。残る 1 個体は、暗期中の活動量が、明期中の活動量と同様に高い値を示した (Fig. 1B)。

T24 区と T21 区ともに、点灯直後に活動量が急激に

Fig. 2. Typical activity patterns of 3rd instar larvae of *C. insulicola insulicola* at various conditions. Histograms indicate total activity per 10 minutes recorded by infrared-beam actograph; vertical bar at bottom right indicates 50 activity counts. Recording conditions were shown by black (dark phase) and white (light phase) bars under each panel. A: entrained at T21, B: entrained at T24, C: relative coordination at T28, D: transferred from DD to LL, E: DD free-running (typical pattern), F: DD free-running (after-effects from previous T21 rearing), G: LL free-running.

Fig. 3. Phase-angle difference between the onset of larval locomotor activity of *C. insulicola insulicola* and light-off, and that between the end of activity and light-on at T21 and T24. Both zeitgeber periods correspond to 360° . Symbols: solid circle; T21, open circle; T24. Bar means standard deviation ($n=8$ for T21, $n=10$ for T24).

Fig. 4. Free-running rhythm pattern (left) and their chi-square periodogram (right) of 3rd instar larvae of *C. insulicola insulicola* raised at either T21 (A), T24 (B) or T28 (C) recorded in DD, or LL (D) recorded in LL. Asterisks indicate periods used for periodogram analysis.

上昇した (Fig. 2A, B)。しかし、間欠的な活動パターンから連続的な活動パターンへの変化は、明期に入る前におきている個体が多かった。

T28 の条件下では、8 個体中 4 個体は、明暗サイクルに同調できず平均 26.6 ± 0.3 時間の周期を示した (Fig. 1E, Fig. 2C)。活動時間 (α) と明期が一致するときは活動量が高く、 α と暗期が一致するときは低い傾向がみられた。他の 4 個体では点灯、消灯前後に活動量の変化が認められたが、全体的に不明瞭な活動を示した (Fig. 1F)。

同調がみられた T21 区と T24 区の場合の明暗サイクルと活動リズムの位相角関係を Fig. 3 に示した。環境周期 (T) が長くなるに従い、光周期に対して活動の開始、終了ともに位相が前進する傾向が認められた。しかし、活動開始位相と終了位相とでは、 T が 1 時間長くなるのに対する位相の前進値が異なり、活動開始位相では $9.7^\circ/\text{h}$ 、終了位相では $17.7^\circ/\text{h}$ であった。

2. 自由継続周期の変化

卵期から 3 齢 (脱皮直後) までの間、T21, T24, T28, LL で飼育した幼虫の、恒常条件下での行動図とカイ自乗ペリオドグラムの結果を Fig. 4 に示した。T21 区、T24 区、T28 区は恒暗条件下で、LL 区はそのまま恒明条件下で記録したが、各区ともすべての個体 (T21 区: 5 個体、T24 区: 6 個体、T28 区: 6 個体、LL 区: 4 個

体) が自由継続リズムを示した。行動図から視察法で読み取った周期は、カイ自乗ペリオドグラムの値と一致した。

卵から 2 齢発育期間中の環境周期の長ささと 3 齢幼虫の自由継続周期の関係を Table 1 に示した。前節の結果で完全に同調できることが判明している T21 区で飼育したものは、T24 区と比較して周期が有意に短かったが、完全に同調できない T28 区では、T24 区との間に有意な差が認められなかった。

また、自由継続状態の幼虫の活動は、同調状態の暗期中の間欠的な活動パターンとよく似たパターンであった。しかし、T21 区の 2 個体では、明暗周期に同調している状態と比較的似た (α が、間欠的なパターンから連続的なパターンへ変化する) 活動量の変化がみられた (Fig. 2F)。また、恒明条件下と恒暗条件下において、活動パターンは顕著な差異はなかった (Fig. 2E, G)。同一個体において恒暗条件下と恒明条件下での自由継続リズムの違いを調べるために、恒暗条件下で活動記録を行った 2 個体を恒明条件下に移した。そのうちの 1 個体は、最初の α の活動量が増加し、連続的なパターンを示し、次の α は恒暗条件のときと同じ活動量で間欠的なパターンにもどった (Fig. 2D)。また、もう 1 個体は、2 サイクル分の α の活動量が増加したのを観察したが、その後活動が著しく

Table 1. Effect of LD cycle length (T) for entrainment on free-running period of locomotor activity of 3rd instar larvae of *C. insulicola insulicola*

T	Recording condition	n	Free-running period (h $\pm$ SD)
LD 10.5: 10.5 (T21)	DD	5	23.4 $\pm$ 0.9 ^a
LD 12: 12 (T24)	DD	6	24.5 $\pm$ 0.3 ^b
LD 14: 14 (T28)	DD	6	24.8 $\pm$ 0.6 ^b
LL	LL	4	25.5 $\pm$ 0.8

Means not sharing the same letter within rows are significantly different ($p < 0.01$, DUNCAN's multiple range test).

Table 2. Length of activity period (α) in the rhythms entrained or free-running under various conditions

Entraining conditions	n	α (h $\pm$ SD) ³⁾
T21 (entrainment)	8	13.6 $\pm$ 1.2
T24 (entrainment)	10	14.0 $\pm$ 1.4
T28 (relative coordination)	4	14.8 $\pm$ 0.1
LL (free-running) ¹⁾	4	14.1 $\pm$ 0.4
DD (free-running) ²⁾	13	14.0 $\pm$ 1.4

1) After reared at LL.

2) Combined value for T21, T24, and T28 larvae.

3) No significant difference ($p > 0.05$, ANOVA).

低下し、2日後に死亡したために、間欠的パターンにもどうか観察できなかった。いずれの場合も周期の違いを調べるまでには至らなかった。

3. 活動時間 (α)

今回の実験において、周期性を示した個体のうち活動位相が明瞭であった個体から、活動時間 (α) を求めた (Table 2)。明暗条件 (T21, T24, T28)、恒明条件、恒暗条件のすべての状態において α は、およそ 14 時間であり、これらの間には、有意差はなかった。

考 察

1. 光の作用

一般に明暗比や T を変化させると、光周条件と α の位相角関係が変化することが知られており、これは、その活動リズムが内因性であることの証拠の一つとされている (本間ら, 1989)。アオオサムシ幼虫の場合も Fig. 3 で示したように T の変化に伴って、光周条件と活動リズムの位相角関係が変化しているので、概日振動子に支配される内因性リズムであることが推察できる。これに対し、Fig. 1A, C でみられたような明暗条件下での α の間欠的活動パターンから連続的活動パターンへの変化は、恒明条件や、恒暗条件ではほとんどの場合にみられなかったことから (T21 の一部の個体については後述)

内因性とはいえない。また、同調していない場合でも、 α と明期が一致しているときに活動量の増加がみられたことは (Fig. 1E, Fig. 2C)、急激な活動量の増加は、光に対して直接応答した結果であることを示している。

それでは、明期が活動量を増加させているのか、あるいは暗期が活動を抑制しているのであろうか。恒明条件と恒暗条件において、活動パターンは両方とも暗期中の α の活動パターンと似ているので (Fig. 4, Fig. 2E, G)、そのどちらでもない。恒暗条件から恒明条件に移した2個体で、点灯後の1回分と2回分の α の活動量だけが増加したことは、暗期から明期へ変化する時に活動量が急激に増加することを示している (Fig. 2D)。また、明暗条件下での活動量の急激な増加は、点灯直後に起きているが、間欠的活動パターンから連続的活動パターンへの変化は、点灯前から始まっている個体が多かった。さらに、T21 区の2個体は恒暗条件に移してからも明暗条件下と似た活動パターンを示した (Fig. 2F)。PITTENDRIGH (1960) は、生体リズムに以前の環境条件の影響が残ることを after-effect と定義した。明暗条件下での活動量の急激な増加は、光に対する直接応答であるが、それが after-effect として活動パターンの変化として現れた可能性が考えられる。

昆虫の概日系では、振動子の情報を受けて活動を支配する活動駆動系の存在が指摘されている (PAGE, 1983; TOMIOKA and CHIBA, 1989 a)。アオオサムシ幼虫の概日系においても、光の作用に同調と活動量の増加の二つがあることから、活動駆動系が存在する可能性が考えられる。つまり、活動リズムを同調させる光情報は、振動子に入力していて、活動量を増加させる光情報は活動駆動系に入力していると考えれば説明がつく。

2. 位相角差と活動時間

明暗サイクルの周期 (T) と、明暗サイクルと概日リズムの位相角差の間には、一定の法則があることが知られている。ASCHOFF and POHL (1978) は、ヒトから単細胞生物までの19種の動植物のデータを総合的に解析し、 T が長くなると、同調しているリズムの位相が前進することを指摘している。そして、その大きさから、脊椎動物と、その他の生物の二つに分けることができると述べている。 T の1時間あたりの増加に対する位相角差の前進値は、脊椎動物 (哺乳類, 鳥類) では $41.9^\circ \pm 15.8^\circ$ 、昆虫と、植物および単細胞生物では有意差がなく、それぞれ $11.8^\circ \pm 3.2^\circ$, $10.4^\circ \pm 2.4^\circ$ であった。これらのデータでは、活動 (行動, CO_2 の放出, 羽化時刻) の開始か中央の時刻を基準位相としているため、活動開始と終了

の位相については解析されてない。

ASCHOFF and PAUL (1990) は、アオバエの一種 *Phormia terraenovae* を用い、活動開始と終了を分けて解析しているが、両者の間には差が認められていない。また、 T に対する位相相差は、明期と暗期の光量に依存しないことを指摘している。この光量と位相相差が無関係であることは、著者が得た結果を、他の生物での結果と直接比較できることを示している。アオオサムシ幼虫において、 T の 1 時間増加に対するリズムの位相前進値は、活動開始と終了では、大きく異なっていたが (開始=9.7°/h, 終了=17.7°/h, Fig. 2), 活動時間の中央値では、13.7°/h と先の他の昆虫での結果と大変近い値である。

げっ歯類において α の長さは、2 振動子の相互関係によることが知られている。ハムスターやマウスでは、 α の長さは T に依存して変化するのに対し (PITTENDRIGH and DAAN, 1976), ラットでは変化しない (STEPHAN, 1983)。本間ら (1989) は、この違いは、概日系を構成する E 振動子 (活動開始を支配する) と M 振動子 (活動終了を支配する) の相互関係の強さによるものと考えた。そして、コンピュータシミュレーションの結果、ラットの EM 振動子の相互作用の強さは、ハムスターの 10 倍の値を示すとした。アオオサムシ幼虫の場合、自由継続中の個体の τ と α には相関関係が認められず、さまざまな条件下で α が一定であった (Table 2)。アオオサムシ幼虫にもこのような活動開始を支配する振動子と活動終了を支配する振動子が存在していて、その相互作用が強いために α が一定なのか、それとも先に指摘した活動駆動系が α を一定に維持しているのであろうか。この点について議論するには、さらに一定の T で明暗比を変えた実験を行うことが必要である。

3. 周期の可塑性

最近、何人かの研究者によって、明暗サイクルが、後の自由継続リズムのパラメータに何らかの影響を与えることが指摘されている。TOMIOKA and CHIBA (1989 b) はコオロギ (*Gryllus bimaculatus*) を用い、卵から成虫までそれぞれ、LD 8 : 16, LD 12 : 12, または LD 16 : 8 で飼育した後、恒暗条件下で自由継続リズムを測定したところ、活動時間と休息時間の比 (α/ρ 比) が以前に与えた光周期の明暗比にしたがって有意に変化したことを報告している。また、 τ についても LD 16 : 8 区が、他の 2 区に比べ有意に長くなったという。しかし、LD 16 : 8 区の個体を LD 12 : 12 に 10 日間再同調させ、その後恒暗条件下で自由継続リズムを測定したところ、 α/ρ 比、 τ ともに有意に短くなったことから、このパラメータ

の変化は一時的なものであると指摘している。一方、BARRETT and PAGE (1989) は、ゴキブリ (*Leucophaea maderae*) の若虫を、LD 11 : 11 (T22), LD 12 : 12 (T24), LD 13 : 13 (T26) で飼育し、成虫になってからの自由継続周期を比べたところ、 T が長くなるにしたがって、 τ が有意に長くなることを指摘した。この場合の τ の変化は、一時的ではなく 7 か月間も続き、また後に異なった光周条件を与えても変化しなかった。

哺乳類のマウスとラットにおいても、同様な結果が発表されている。DAVIS and MENAKER (1981) は、マウスを用い授乳期間中の T を 28 時間や 20 時間にした仔マウスの恒暗条件下での自由継続リズムを測定した。すると、T28 区は、T20 区よりも長くなったものの、3 週間後には差がなくなった。彼らは、この変化は after-effect であると述べている。一方、SHIRAKAWA et al. (1988) はラットを用いて同様に T26, T24, T23 で飼育したが、離乳後、光周条件の after-effect を取り除くため、LD 12 : 12 に再同調させた後、 τ を測定した。すると同調できる周期の T26 区は、T24 区に対して有意に τ が長くなったが、完全に同調できない T23 区は、有意な差がみられなかったという。彼らは、先のマウスとの結果の違いについて、マウスに与えた明暗サイクルは、哺乳類の同調範囲を越えているためと考察している。

今回のアオオサムシ幼虫での実験結果も、完全に同調できた T21 区において τ の短縮が観察されたが、この変調は after-effect であろうか。T21 区の一部の個体で、恒暗条件に移しても明暗周期に同調しているときの活動パターンが残ったことと、卵・幼虫期の T サイクルが、成虫の τ には強い影響を与えなかったことから (山崎, 発表準備中), 著者は after-effect である可能性が高いと考える。ただし、アオオサムシの終齢幼虫のリズムは、2 週間を越えての記録は不可能であるため (蛹化するため), 断定は困難である。

また、卵期から恒明条件で飼育し、恒明条件下で活動記録した個体すべてが自由継続リズムを示した。厳密に言えば、卵が親の体内にある時期と、産下されてから回収するまでいちばん長いもので 48 時間明暗サイクルにさらされてはいたが、少なくとも後胚子発育期間は周期的な環境の変化は経験していない。これらの個体が、正常なリズムを示したことは、概日リズムの形成に環境サイクルは必要としないことを意味している。

摘 要

アオオサムシ (*Carabus insulicola insulicola*) を卵期から

3 齢脱皮まで、T28, T24, T21, LL の 4 種の光周条件下でそれぞれ飼育し、続く 3 齢幼虫期の活動リズムを記録・解析した。

T24 と T21 にはすべての個体が同調したが、T28 にはすべての個体が同調できなかった。同調様式は、夜行性と昼行性の中間的な特異的活動パターンを示した。T24 区では、暗期開始 2.6 時間から活動を開始し、その活動が明期開始後 4.5 時間まで続いた。T21 区では同様に消灯後 4.0 時間から点灯後 7.0 時間まで活動がみられた。両光周条件下において活動時間 (α) の暗期中の活動量は低く、間欠的であるのに対し、明期中の活動量は高く、連続的であった。明暗サイクルと活動位相との位相角関係は、環境周期 (T) に依存した一定の関係を示し、 T が長くなると前進した。

同調しなかった T28 区では、半数の個体が 26.6 h (平均) の周期を示した。この場合、 α と明期が一致している間は活動量は増加した。残りの半数では、リズムは不明瞭であった。

T21 で飼育した 3 齢幼虫の自由継続周期 (τ) は、T24 で飼育した幼虫に比べ約 1 時間短くなった。しかし T28 で飼育した幼虫は、T24 と有意な差がなかった。

引用文献

- ASCHOFF, J. and H. POHL (1978) Phase relations between a circadian rhythm and its zeitgeber within the range of entrainment. *Naturwissenschaften* **65**: 80—84.
- ASCHOFF, J. and U. von S. PAUL (1990) Circadian rhythms in the blowfly, *Phormia terraenovae*: control of phase within the range of entrainment. *Physiol. Entomol.* **15**: 129—135.
- BARRETT, R.K. and T.L. PAGE (1989) Effects of light on circadian pacemaker development: 1. The freerunning period. *J. Comp. Physiol.* **165**: 41—49.
- DAVIS, F.C. and M. MENAKER (1981) Development of the mouse circadian pacemaker: Independence from environmental cycles. *J. Comp. Physiol.* **143**: 527—539.
- 本間研一・本間さと・広重 力 (1989) 生体リズムの研究。札幌：北海道大学図書刊行会，310 p.
- OSHIMA, I. and S. EBIHARA (1988) The measurement and analysis of circadian locomotor activity and body temperature rhythms by a computer-based system. *Physiol. Behav.* **43**: 115—119.
- PAGE, T.L. (1983) Effects of optic-tract regeneration on internal coupling in the circadian system of the cockroach. *J. Comp. Physiol.* **153**: 353—363.
- PAGE, T.L. and G.D. BLOCK (1980) Circadian rhythmicity in cockroaches: Effects of early post-embryonic development and ageing. *Physiol. Entomol.* **5**: 271—281.
- PITTENDRIGH, C.S. (1960) Circadian systems and the circadian organization of living systems. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **25**: 159—182.
- PITTENDRIGH, C.S. and S. DAAN (1976) A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. IV. Entrainment: Pacemaker as clock. *J. Comp. Physiol.* **106**: 291—331.
- 佐々木正己・地曳文夫・広部達道 (1984) クワコとカイコの日周行動の比較。玉川大学農学部研究報告 **24**: 26—42.
- SAUNDERS, D.S. (1982) *Insect clocks*. 2nd ed. Oxford: Pergamon Press, 409 p.
- SHIRAKAWA, T., K. HONMA and K. OIKAWA (1988) Effects of T cycles during perinatal stage on the freerunning period of rats. Abstr. 3rd Sapporo Symposium on Biological Rhythm. p. 40 [講要].
- SOKOLOVE, P.G. and W.N. BUSHELL (1978) The chi square periodogram: Its utility for analysis of circadian rhythms. *J. Theor. Biol.* **72**: 131—160.
- SOTA, T. (1986) Effects of temperature and photoperiod on the larval development and gonad maturation of a carabid beetle, *Carabus yaconinus* (Coleoptera: Carabidae). *Appl. Ent. Zool.* **21**: 89—94.
- STEPHAN, F.K. (1983) Circadian rhythms in the rat: Constant darkness, entrainment to T cycles and to skelton photoperiods. *Physiol. Behav.* **30**: 451—462.
- 住本憲一 (1987) カイコ摂食行動の日周リズムについて：アクトグラフの製作ならびにリズムパターンの解析。生物環境調節 **25**: 75—81.
- TOMIOKA, K. and Y. CHIBA (1982) Post-embryonic development of circadian rhythm in the cricket, *Gryllus bimaculatus*: A rhythm reversal. *J. Comp. Physiol.* **147**: 299—304.
- TOMIOKA, K. and Y. CHIBA (1989 a) Photoperiodic entrainment of locomotor activity in crickets *Gryllus bimaculatus* lacking the optic lobe pacemaker. *J. Insect Physiol.* **35**: 827—835.
- TOMIOKA, K. and Y. CHIBA (1989 b) Photoperiod during post-embryonic development affects some parameters of adult circadian rhythm in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Zool. Sci.* **6**: 565—571.