筆者によれば、混同しやすい細部の諸性質を除き、この *Asp. oryzae* は集落裏面にヒダがなく、胞子の形成がおそく、麴酸を生産せず、アミラーゼが弱く、フェノールを酸化着色し、その米麴が褐変するという諸点で、明瞭に *Asp. flavus* とは異なるものであるが、一見、分類学上重要と思われる梗子配列の状態については、ともに少なからず複列であって、なんらの違いがない。そして、以上の諸性質を重要視する限り、わが国の醸造用株中にはこの *Asp. flavus* と同じものはまったく見当たらないことは、きわめて重要なことである。しかし、反面、わが国の諸研究機関において、いわゆる *Asp. oryzae*, *Asp. flavus* として保存されている大部分の株の間に以上のような違いがほとんど認められないことは、*Asp. oryzae* をめぐる分類に対して、いっそう複雑な問題を投げかけているものといわなければならない。

重要な生理的性質は、必ず形態のいずれかの違いとなつて現われるという分類学の中心命題から見れば、アフラトキシンを生産する株が *Asp. flavus* series に限られているということは、*Asp. oryzae* series との違いを別の面から明確にしたという点において深い意味をもつ。問題は、これを生産する *Asp. flavus* series の株が、生産しない同じ series の株とどのような菌学的関係をもっているかにかかっているように思われる。

アフラトキシン生産菌 *Asp. flavus* と同じ series にあって、最も安定して多量のアフラトキシンを生産する株は、菌草濃緑色で、胞子表面に著しい小突起をもち、この点で明らかに *Asp. flavus* と違い、*Asp. parasiticus* に類する。胞子柄壁がはなはだしく粗であり、頂囊が球状であることによって坂口・山田の *Asp. soyae* と違ひし、また複列梗子をもち頂囊が丸く大きいことによって *Asp. parasiticus* SPEARE と違ひるので、*Asp. parasiticus* SPEARE var. *globosus* MURAKAMI, nov. var. という株名が提供された [*J. Gen. Appl. Microbiol.*, 12, 195 (1966)]。

これに比べて生産量が少なくまた不安定であるが、外国産あるいは国産でも野生株の *Asp. flavus* の中のある種のものは、アフラトキシンを生産する。この点については、米国でも NRRL の Dr. C. W. Hesseltine 一派によって研究が進められており、やはりこの生産は *Asp. flavus* series に属する特殊の株に限られているようであり、近時、各所でこれら以外の *Aspergillus* 属カビも生産するという報告が見られるのに対しては、かなり批判的である。

(村上 英也, 国税庁醸造試験所)

蚕における 發育の拮抗平衡

諸 星 静 次 郎
(Seijiro MOROHOSHI)

東京農工大学農学部

蚕は一生涯の間に、卵、幼虫、蛹および蛾と4つの違った形態を経て卵態で休眠越冬する昆虫である。胚子發育中を催青期間と呼び、24°C で約 11 日内外、幼虫期間 25 日内外、蛹期間 15 日内外、蛾の期間 4~5 日と合計 55 日内外で一世代を終る。この蚕の一生涯中には、環境の変化に順応して自己を調節している形質が2つある。1つは幼虫期の眠の数で眠性と呼び、他の1つは世代数で化性と呼んでいる。眠の数には、3回の眠で繭を作る3眠蚕から、4回の眠で繭を作る4眠蚕、および5回の眠で繭を作る5眠蚕が知られているが、一般に飼育されているのは4眠蚕である。世代数すなわち化性には、1年1回発生する1化性から、2回発生する2化性、および3回以上発生する多化性などが知られているが、一般には1化性および2化性が普通に飼育されている。眠性は4眠蚕が3眠蚕となったり、5眠蚕となったりする個体的な小さな調節であるが、化性は1年に1回発生するか2回発生するかの大きな調節である。

図 1 眠性別ならびに化性別生態的特徴

i : 催青期, h : 孵化, 1, 2, 3, 4, 5 : 各眠, m : 営繭開始, p : 蛹期, e : 羽化, 横棒の長さは経過の長短を示す。

眠性の各型は發育の初期にその特徴を持っているが、化性の各型は發育の末期にその特徴を持っている。

I 眠性および化性の生態的特徴

3眠蚕は眠の周期が大きく、とくに催青期間、1令、2令期間が長い。これに対し5眠蚕は眠の周周期が細かく、とくに催青期間、1令、2令期間が短い。4眠蚕は、だいたいその中間である。その関係は図1Aのごとくである。繭重もだいたい3眠蚕がいちばん軽く、5眠蚕がいちばん重い。2化性は1化性に対し5令期や蛹期が短く、多化性はとくに5令期や蛹期が短い。その関係を模型的に書くと図1Bのごとくである。繭重は多化性がいちばん軽く、1化性がいちばん重い。

II 眠性および化性の生理的特徴

眠性は遺伝的であるが固定したものでなく、環境の影響によって非常に変化しやすく、催青中は低温、飼育中は高温が眠数を減少しやすく、面白いことに、発蟻を境として環境効果が逆である。眠性変化を受けやすい時期は催青の後半から幼虫の初期までで、3令ごろになるとほとんど影響がなくなる。他方、化性のほうも遺伝的であるが、一生涯環境の影響を受けやすく、このほうは幼虫3令期を境として、前半は低温暗が、後半は高温明が不越冬（非休眠）化しやすく、前半の化性変化の受けやすい時期は眠性の場合とまったく同じで、催青の後半から幼虫初期までで3令期ごろが安定期となり、後半の化性変化の受けやすい時期は4令、5令、蛹期と進むに従って変化しやすく、しかも、前半と後半とは化性に対する環境の効果がまったく逆である。いま、その関係を模型的に書くと図2のようになる。

低温催青による眠数の減少がどういう過程で起こるのか説明すると、図3のごとく、低温催青区(A)は高温催青区(B)に比し催青日数は長いが飼育日数は短く、また蛾蚕の体重は重い。したがって繭重も軽い。そして、各令の飼育日数は短縮して、一部4眠蚕から3眠蚕が分離するのが普通である。ここで興味深い点は、発育が旺盛になると1令、2令は短縮するが、ある点まで短縮すると、その中の若干の蚕は逆に1令、2令を延長して最後の眠を1つ省略して3眠蚕となる。すなわち、各令は延長しても眠が1つ少ないので、全体的には幼虫経過は短縮する。逆に4眠蚕から5眠蚕が出現する場合は、1令、2令を低温でかつ栄養不良にすると、普通の場合より1令、2令を延長する。ある点まで延長すると、その中の一部の蚕は逆に1、2令を早めて最後の眠数を1つ増加して5眠蚕となる。すなわち、各令は短縮するけれども全体的には幼虫経過は延長するわけで

図2 化性変化の生理的勾配

H：孵化期，L：3令期，P：上族期
勾配は2段階に分かれ、第1段階は催青期から1令にかけて強く、2令、3令と進むにしたがい弱くなる。これは眠性の生理的勾配とまったく同じであるが、第2段階は逆に4令、5令と進むにつれて強くなる。

図3 催青温度の相違による蚕の発育

H：孵化期，1，2，3，4：幼虫各眠，s：営繭期
低温催青区(A)は高温催青区(B)に比べて催青期間が長く、飼育期間が短い。また蛾蚕重は重い、繭重は軽く、各眠の周期も早い。

ある。この点から考えると、眠数の増減は明らかに発育の調節であり、内分泌と密接な関係を持っていることがわかる。

低温催青によって化性が不越冬化する過程は、眠数の減少過程とまったく同じで、図3で述べたように、幼虫経過が早まり繭重が軽くなることである。一般に、越冬卵を得ようとするときは、胚子発育中および幼虫1令、2令、3令までは高温で明、幼虫4令、5令および蛹期中は低温暗で処理し、不越冬卵を得ようとするときは上と反対の条件とする。このように、化性が幼虫中期を境とする環境条件の相違によって変化することは、発育生理上大切なことであると同時に、化性（休眠性）を究明するうえに、常に念頭におかなければならないことである。

III 眠性と化性との関連

眠性と化性とは密接な関係がある。すなわち、4眠蚕からの3眠蚕分離は多化性がいちばん多く、次が2化性で1化性がいちばん少ない。低温催青を行なって化性を不越冬化したときは、眠数の減少が起こりやすい。

どうしてこのように眠数の減少に対し化性が関係するのか、いろいろ検討した結果、現在、筆者は次のように考えている。発育初期のアラタ体活性が強いほど発育が早まる。その極端なものが3眠蚕である。他方、化性の

図 4 4 眠性主遺伝子 (+ M) と化性主遺伝子との拮抗作用

眠性主遺伝子 (+ M) がアラタ体の機能を支配し、化性主遺伝子が食道下神経節の機能を支配している。4 眠 1 化性が代謝抑制作用が強く、4 眠多化性が代謝抑制作用が弱い。したがって、3 眠分離は多化性に多く、1 化性に少ないことを示す。

ほうは食道下神経節が強くなればなるほど発育がおくれて 1 化性となる。この両者を模型的に表わすと図 4 のごとくなる。いずれもみな 4 眠蚕であるが、多化性 (V^3) の食道下神経節の機能が弱いため、同じ 4 眠蚕でも 3 眠蚕の分離は多化性がいちばん多く、次が 2 化性で、1 化性がいちばん少ないものと考えられる。一方、同一品種から 4 眠蚕と 3 眠蚕とを作って化性を調査すると、3 眠蚕のほうが 4 眠蚕より不越年歩合が高い。ただし、多化性のような極端に繭重の小さい品種になると、この現象は反対で 3 眠蚕のほうが 4 眠蚕より越年歩合が高く、いわゆる発育の調節が行なわれているようである。このように、眠性と化性とは密接な関係があるので、眠性や化性を完全に説明するためには、この 2 つの形質を考慮しなくてはならない。

IV 眠性および化性の内分泌研究

(1) 眠 性

蚕の幼虫脱皮は前胸腺ホルモンとアラタ体ホルモンとの共同作用で起こり⁽¹⁾、化蛹および羽化脱皮は脳によって活性化された前胸腺ホルモンの作用で起こることは、周知の事実である^(1,6,21)。ところで、幼虫眠数は幼虫脱皮と関係があり、眠性主遺伝子がアラタ体の機能を支配しているのか、前胸腺の機能を支配しているのかという問題が起こる。前胸腺は脱皮という周期的作用を行っており、眠性にだけとくにしぼるわけにはいかない。そうすると、残るアラタ体の機能が眠性に関係していることになる。そこで、優性の 3 眠蚕はアラタ体機能の弱いほうになるのか、それとも強いほうになるのかという問題が残る。今までに、3 眠蚕は 4 眠蚕や 5 眠蚕に比し各令期間が長いことを知った。また、4 眠蚕から 3 眠蚕を分離させる場合、幼虫初期の代謝を旺盛 (高温、栄養良) にすると発育が早まるが、ある点まで早まると逆に各令を延長させた 3 眠蚕が若干発生する。これらの点か

ら考えると、幼虫期のアラタ体機能を旺盛にすると逆に各令が延長され、そして最後の眠を 1 つ省略して 3 眠蚕となるようである。また、眠性の遺伝的な面から考えても、3 眠性が初期のアラタ体がいちばん強く、次が 4 眠性で、5 眠性がいちばん弱いように考えられる。アラタ体と脳との関係から類推すると、神経連鎖を通して促進的刺激があるように考えられる。事実、アラタ体単独と脳+アラタ体連合体を 4 令の初めに移植した実験 (表 3) においても、明らかに脳の促進的刺激が証明された⁽¹³⁾。

最近、エクダイソン (前胸腺ホルモン) と類似物質が東北大の竹本教授や中西教授らによって植物から次々に単離されているが、これらの物質は昆虫の眠りに著効がある⁽¹⁸⁾。たとえば、エクジステロンを 1 頭当たり 20 γ ほど注射すると、脱皮したばかりの幼虫でも、15 時間ほどたつと再び眠り始めて約 40 時間で脱皮を始め、過剰眠を容易に作ることができる。

ここで重要な点は、5 令の 2 日間は幼虫脱皮をするが、3 日目からは化蛹脱皮の様相を呈することである。これは、アラタ体活性が弱まるために起こる現象と考えられる。したがって、4 眠蚕から分離した 3 眠蚕の最後の脱皮は 4 眠蚕の 5 令 3 日目以後にあたるので、当然、化蛹脱皮になるものと考えられる (図 5 参照)。

現在、3 眠蚕には 2 つの型があり、1 つは優性 3 眠蚕であり、他の 1 つは劣性 3 眠蚕である。いま、これらの 3 眠蚕のアラタ体と前胸腺 (脱皮) の機能との関係を図示すると、図 5 のごとく考えられる。優性 3 眠は第 4 回目の脱皮のときにはアラタ体の機能が臨界線以下に弱まり、そのため化蛹脱皮となる。一般に、4 眠蚕から分離する 3 眠蚕はこの型に入る。劣性 3 眠蚕は第 3 回目までの幼

図 5 アラタ体の強さによる幼虫脱皮および化蛹脱皮

CA: アラタ体の機能, C: 臨界線, 1, 2, 3, 4: 幼虫脱皮, S: 化蛹脱皮, 破線: 分離 3 眠または優性 3 眠の脱皮, 実線: 正常 4 眠蚕の脱皮。

アラタ体の機能が臨界線以下になると化蛹脱皮を示す。臨界線以上は幼虫脱皮。アラタ体の摘出による早熟蚕 (ep) の出現。

虫脱皮は正常4眠蚕と同じであるが、4回目の脱皮のときにアラタ体の機能が急に弱くなり臨界線以下となる。アラタ体摘出蚕（図5，ep）はこの型に入る。ともに最終脱皮時では、アラタ体の機能が弱く、化蛹脱皮に変化するもののようである。

ともあれ、眠性はアラタ体ホルモンの強弱が関係し、強いほうが3眠性、弱いほうが5眠性となり、それに脳が神経連鎖を通じて支配している。また、アラタ体ホルモンと拮抗的に働いている食道下神経節ホルモンも、眠性に関係を持っているわけである。

(2) 化 性

蚕の食道下神経節から出されるホルモンが蚕の化性に関係があることは、福田^(2,3)、長谷川^(4,5)により証明された。しかし、蚕の化性の解釈については研究者により見解が統一していない。長谷川は食道下神経節ホルモンの量の多少で決定されるといい、福田は蛹期の脳がオールマイティーで、蛹期の脳が食道下神経節の越年性物質の分泌機能を神経連鎖を通して促進するときは越年となり、抑制するときは不越年となると考えた。その後、筆者^(8,9)は、アラタ体が化性を不越年の方向に変化させていることをつきとめたが、そのときは単にアラタ体の移植のみから追究していたので不十分であった。しかし、今回はアラタ体の摘出の面からも証明することができた。

食道下神経節の機能が1化性、2化性および多化性の品種で異なることは、長谷川⁽⁵⁾、小林⁽⁷⁾、諸星⁽⁹⁾および永友⁽¹⁹⁾らにより証明された。1化性の食道下神経節がいちばん強く、多化性のそれがいちばん弱い。脳の機能に関しては、その後筆者らが、脳、アラタ体および食道下神経節などの移植、摘出および連鎖切断などの面から、何回となく実験を重ねた結果によると、脳の促進的刺激は明確に認められるけれども、抑制的機能はまったく認められなかった。

まず移植実験から検討すると、不越年性の幼虫と同じ不越年性幼虫からとった食道下神経節単独と、脳+食道下神経節連合体とを移植したところ、蛾となった両者は、ともに若干の休眠卵を生じ、両者に差がないか、むしろ脳+食道下神経節連合体のほうが若干越年卵が多い結果を生じた。もし脳に抑制的作用があるならば、脳+食道下神経節連合体を移植した区からは越年卵が生じないはずであるが、何回実験をくり返しても同じ結果となった⁽¹⁴⁾。

次に、切断実験からも抑制作用がないことがわかった。すなわち、高温催青した大造×日106号の前蛹を脳と食

道下神経節間の神経連鎖を切断すると、対照はすべて越年卵であったが、実験区からは不越年卵が多数現われ、脳の促進作用が証明された。ところが、低温催青した大造×日106号の前蛹を脳と食道下神経節間の神経連鎖を切断しても、対照区と同じ不越年卵蛾区ばかりで、越年卵蛾区を生じなかった。もし低温催青した蛹の脳に抑制作用があるならば、切断によって越年卵蛾区を生ずべきはずであるが、それが見られなかった⁽¹⁶⁾。Kp蚕は発育行動は大造のような2化性の行動をとっているが、低温催青しても高温催青しても常に越年卵ばかり産下し、1化性としての様相を示す。これに2化性雄を交配すると、ふつう1化性であるべきだが、劣性である2化性が現われた。いわゆる劣性越年であることがわかった。

遺伝的な面からKpの持っている遺伝子を調査したところ、化性主遺伝子は2化性（+^V）であり、伴性晩成遺伝子はL_mであることがわかった。もし脳（L_m）に抑制作用があるならば、このKp蚕は当然不越年卵を産むものと考えられる。食道下神経節が2化性主遺伝子で支配されているからである。実際はそうでないで、脳の抑制作用は否定される。このKp蚕の脳を摘出すると、普通の蚕と違って実に完全に越年卵から不越年卵へと変化する（表1）。脳の刺激作用が強く、食道下神経節が2化性主遺伝子で支配されているためであろう⁽¹⁷⁾。

これらの実験から脳の促進的刺激は見事に証明できたが、抑制作用はどの実験にも見られなかった。したがって、蚕の化性は福田のいうような脳+食道下神経節連合体による一元的説明では困難であることが明瞭となった。

表 1 除脳による化性の変化

品 種	催青条件	実験	不越年卵 蛾	混合卵 蛾	越年卵 蛾	化性の変化率
日 106 号 × 大 造	L	対照 -Br	26 14	0 5	0 7	— 46.2
	H	対照 -Br	0 7	0 10	24 10	— 62.9
ビオーネ	L	対照 -Br	32 15	0 7	0 4	— 42.3
	H	対照 -Br	0 11	0 3	27 5	— 73.2
Kp	L	対照 -Br	0 20	0 0	21 0	— 100.0
	H	対照 -Br	0 18	0 0	22 0	— 100.0
大 造	L	対照 -Br	12 9	0 2	0 0	— 18.2
5 眠 蚕	H	対照 -Br	0 4	0 0	13 0	— 100.0

-Br：除脳。 L：17℃ 催青，H：24℃ 催青。

表 2 アラタ体の摘出による化性の変化

手術の時期		品 種	実 験	不越冬 卵 蛾	混合 卵 蛾	越冬 卵 蛾	幼虫期間 平均(日)	蛹 期 間 平均(日)	蛹 体 重 平均(g)
4 令 1 日 目	No. 1 (夏)	カムボージュ × 乞食 (M)	対 照	11	1	11	20	13	0.913
			—CA	11*	4*	0	16*	12*	0.276*
	No. 2 (初秋)	カムボージュ × 乞食 (H)	対 照	0	0	56	21	13	1.207
			—CA	0	5*	38*	17*	12*	0.367*
	No. 3 (晩秋)	カムボージュ × 乞食 (M)	対 照	3	17	34	21	12	0.974
			—CA	26*	6*	7*	17*	11*	0.361*
5 令 1 日 目	No. 4 (夏)	カムボージュ (L)	対 照	20	0	0	24.0	10	0.970
			—CA	18	0	0	23.5	13	0.780
	No. 5 (初秋)	大造 × 日 106 号 (M)	対 照	29	8	5	22.0	11	1.627
			—CA	2	7	32	21.5	13	1.301

*印：3 眠蚕。

M：20°C 催青，H：24°C 催青，L：15°C 催青，-CA：アラタ体摘出。

表 3 化性に及ぼすアラタ体および脳+アラタ体の移植の影響

時期別	宿 主		移 植 体 (L)		不越冬 卵 蛾	混合 卵 蛾	越冬 卵 蛾	蛹 期 間 平均(日)
	品 種	時 期	器 官	時 期				
No. 1 (春)	乞 食 (H)	2/IV	対 照	2/IV	0	0	19	13.0
			CA (6)		0	4	11	12.8
			Br+CA (3)		4	2	13	11.0
No. 2 (初秋)	カムボー × 乞食 (M)	1/IV	対 照	1/IV	11	1	11	12.0
			CA (6)		12	2	8	12.0
			Br+CA (3)		12	1	3	11.0
No. 3 (晩秋)	乞食 × カムボー (M)	1/IV	対 照	1/IV	0	0	38	12.0
			CA (6)		0	0	32	12.0
			Br+CA (3)		0	24	7	11.0

H：高温催青，M：中温催青，L：低温催青，

CA (6)：アラタ体 6 個，Br+CA (3)：脳+アラタ体連合体 3 対。

しからば、蚕の化性はどのような機構で説明されるのであろうか。脳の抑制作用のごとき働き（不越冬方向）をどの器官がやっているのであろうか。今回、非常に興味ある結果が出たので紹介したい（諸星・黄色，未発表）。

高温催青（24°C）した蚕，または中温催青（20°C）した蚕からアラタ体を 4 令の初めに摘出すると，全部 3 眠蚕となり，幼虫期間が約 4 日，蛹期間が 1 日早まって越冬から不越冬の方向に変化した。これは 3 回実験をくり返したが，みな同じ結果であるから間違いはない（表 2）。3 眠蚕であるから，蛹体重も正常蚕の 1/3 ぐらいしかなかった。次に，低温催青（15°C）した多化性カムボーや，中温催青した大造×日 106 号の 5 令 1 日目からアラタ体を摘出すると，5 令の発育は不活発であるが，5 令期間が約半日早く上簇したのに，蛹期間は 2 日ないし 3 日間もおくれ，15°C 催青のカムボーは化性変化

を起こさなかったが，中温催青した大造×日 106 号は明らかに不越冬から越冬方向に変化した。アラタ体を除去された蚕の蛹体重は対照蚕より 2 割ぐらい軽かった。

一方，4 令の 1 日目ないし 2 日目に脳+アラタ体連合体を 3 対移植すると，蛹期間が約 1 日早まり，化性が明らかに越冬から不越冬方向に変化した。アラタ体単独ではあまり効果が見られなかった。すなわち，脳の機能が強く働いていることがわかった（表 3）。

以上の実験から，脳+アラタ体連合体は明らかに代謝促進体として働いていることが証明された。とくに興味深い点は，蛹期間においてもアラタ体が代謝に重要な役割を持っていることが証明されたことである。このことは，アラタ体除去蚕は代謝が不活発で，充分な発育を遂げない点からも証明される。また，アラタ体が 4 令に除去されると不越冬化の方向に変化し，5 令に除去されると越冬化の方向に変化することは，アラタ体は化性に対しては直接的でなく，間接的に働いていることがわかった。すなわち，脳+アラタ体連合体が働いて発育を早めるときは化性

を不越冬化し，もしおくらすことがあれば越冬化に働くものと考えられる。一般の場合は，脳+アラタ体連合体は促進的方向に働き，脳+食道下神経節連合体が遅延的方向に働き，拮抗的作用をしている。このことは，他の昆虫ゴキブリの心臓鼓動数においてもみられた。すなわち，アラタ体の抽出液は心臓鼓動数を高め，食道下神経節の抽出液は反対に低めている⁽²⁰⁾。同様のことは蚕においても証明された⁽¹⁵⁾。すなわち，アラタ体の抽出液を幼虫に注射すると心臓鼓動数が約 20% ぐらい増加し，食道下神経節の抽出液を注射すると 15% ぐらい減少することがわかり，一方が代謝促進体として作用し，他方が代謝抑制体として作用していることが証明された。

このように，アラタ体の機能が明瞭となってきたので，化性の決定機構も急に進展してきた。現在，筆者は化性の説明に対し次のような二元的説明を考えている^(12,13)。

図 6 アラタ体 (CA) と食道下神経節 (SG) との
发育の拮抗作用

脳+CA の系は初期強く、順次弱くなり、脳+SG の系は初期に弱く、順次強くなることを示す。

C : 3 令期。初期のバランスが眠性となり、後期のバランスが化性となる。

(1) 化性は食道下神経節ホルモンの量の多少で決定される。

(2) 脳+食道下神経節の系が化性を促進的 (越年方向) に支配している。

(3) 脳+アラタ体の系が化性を抑制的 (不越年方向) に支配している。

化性は、まず第 1 に食道下神経節ホルモンの量の多少によって決定される。そのホルモン量を支配しているものに 2 つある。その 1 つは、脳+食道下神経節の系で、あくまで越年方向に働いており、したがって脳の機能がなくなったときは不越年化の方向に変化する場合もあるわけである。実際、越年系の除脳によって不越年卵を産んでいる。もう 1 つは、脳+アラタ体の系で、眠性の系であると同時に、間接的には化性の不越年方向の系である。脳の機能がなくなったときは、越年化の方向に変化する場合もあるわけである。この場合も、化蛹直後の除脳により不越年卵から越年卵へと変化している。脳+アラタ体の系が図 2 の化性の第 1 段階の生理的勾配であり、同時に眠性の生理的勾配である。脳+食道下神経節の系が図 2 の化性の第 2 段階の生理的勾配であろう。これらは、あたかも脳+アラタ体の機能が蚕令とともに弱くなり、脳+食道下神経節の機能が蚕令とともに強くなる、図 6 の関係と似ている。

V 内分泌拮抗平衡

脳+アラタ体が代謝促進作用として働き、その機能は初期強く、順次弱くなっていること、脳+食道下神経節が代謝抑制作用として働き、

図 7 アラタ体と食道下神経節との各令別機能

数字は各令、

m : 眠、 CA : アラタ体、

SG : 食道下神経節、 c : 各令の臨界期。

その機能は初期弱く、順次強くなっていることが確定された。すなわち、この 2 つのホルモンの拮抗的な作用をしているのである (図 4, 図 6)。このことは昆虫の发育上最も重要であり、かつ大切な問題で、眠性の変化や化性の変化はこの拮抗的に働くホルモンなくしては説明されない。この内分泌拮抗平衡こそ发育上いかに大切であり、かつ发育上の諸問題を解決してくれるか、少しく述べてみることにしよう。

アラタ体と食道下神経節との機能の年令的变化は、全令的にも (図 6)、また各令でも、同様の模型が考えられる (図 7)。そして、初期のバランスはアラタ体ホルモンが主導的で、この変化は眠数の調節となり、後期のバランスは食道下神経節ホルモンが主導的で、この変化は化性の調節となる。さらに、脳の種類が両ホルモンのバランス関係に関与しているのである。

眠性および化性から見た品種の特性

アラタ体の機能は 3 眠蚕がいちばん強く、4 眠蚕、5 眠蚕の順に弱い。食道下神経節の機能は 1 化性がいちばん強く、2 化性、多化性の順序に弱い。さらに、アラタ

図 8 眠性ならびに化性別品種の特性

波型は 3 令を中心とした各令経過模型。波の長さは経過の長さを示す。黒丸は第 3 令。

体は年令とともに機能が弱まり、食道下神経節は反対に年令とともに機能が強まる。これらの関係を考慮に入れて、アラタ体と食道下神経節との関係を模型的に書くとき図8のようになる。

各品種の特性は、図8のように種々の程度の機能を持つアラタ体と食道下神経節との拮抗作用により決定される。そして、その拮抗作用の平衡が保たれたときに経過が最も早くなる。もちろん体重も関係するが、だいたい上記器官の機能の強さによって各令の経過が決定される。図8の波型は、幼虫3令を中心としての稚蚕期と壮蚕期との経過を示している。たとえば3眠蚕についていえば、多化性では初期のバランスが破れており、したがって経過が延長して最も3眠性が強くなる。化性についていえば、1化性では末期のバランスが破れていて経過が延長し、越年性となる。5眠蚕は3眠蚕よりも初期のバランスがとれているから各令が早く経過する。多化性では1化性よりも末期のバランスがとれているから末期の経過が早い。以上のことは、アラタ体の摘出や移植実験で見事に証明された。すなわち、5令初期にアラタ体を摘出してバランスをくずすと羽化が遅延し、脳+アラタ体連合体を移植して平衡を保つと羽化が早まるのである。発育に関与する遺伝子はたくさんあるが、以上のように約2割内外の代謝を促進したり、抑制したりするホルモンセンターが発見されたので、眠性別、化性別品種特性が明確になってきた。

なぜ第2令がいちばん短い

各令の長さはアラタ体と食道下神経節との強弱と体重とによって決定される。体重からみれば令が進むとともに各令期間の長さは伸びるはずであるが、一般的には2令がいちばん短い。この理由は、アラタ体と食道下神経節とのバランスが破れるほど令間は長くなるからである。図6からもわかるように、3令を中心として2令より1令が、4令より5令が2つの機能のバランスがより大きく破れている。2令がいちばん短い理由が首肯されよう。

就眠能力の遅速

蚕の就眠能力は多糸量系統が少糸量系統より早く、また各令間では進令とともに前進している。この就眠能力が現われる時期は、図7からもわかるごとく、各令のアラタ体と食道下神経節との機能のバランスがとれた、いわゆる臨界期と一致するようである。多糸量系統は少糸量系統よりアラタ体機能は等しくとも、脳が食道下神経節の分泌を強く刺激しているので臨界期が前進するし、また令が進むとともに就眠能力が強くなることも、食道下神経節が進令とともに強くなり、アラタ体は逆に弱く

図9 眠性ならびに化性の変化

H: 高温, L: 低温
4→3: 4眠蚕から3眠蚕への変化.
4→5: 4眠蚕から5眠蚕への変化.
1: 1化性, 2: 2化性.

なっているので当然である。

眠性の変化

幼虫の新陳代謝が旺盛なときは眠数が減少し、反対に劣勢なときは眠数が増加することは、すでに述べた。いかなる機構によってこれが現われるか、内分泌拮抗平衡の点から検討してみよう。幼虫期高温あるいは栄養良好のときには、4眠蚕の1, 2令期は短縮するが、ある点まで短縮すると機能のバランスが破れて、1令の経過のおくれた幼虫、すなわち3眠蚕が現われる(図9)。これに反し、稚蚕期低温あるいは栄養不良の状態では、4眠蚕の1, 2令期は延長するが、ある点まで延長すると2つの機能のバランスがとれてきて、逆に経過を短縮した幼虫、すなわち5眠蚕が現われる(図9)。すなわち、眠数の増減は明らかに発育の調節であって、環境に順応して発育が調節されるしくみになっているのである。この主導的役割を演じているのがアラタ体ホルモンである。もちろん、食道下神経節ホルモンも副次的に関係しており、脳もこれらの高次支配という点で関係を持っている。

化性の変化

化性の変化にいちばん関係のある期間は5令と蛹期間で、この期間が短縮されると不越年となり、延長すると越年となることは、すでに述べた。また3令以後は新陳代謝を強める処理、たとえば高温、明が化性を不越年化させ、代謝を弱める低温、暗が化性を越年化させる。ところが、3令前ではこれらの結果は逆である。これは、3令前の高温、明などの処理が最終令の経過に影響して、みな5令や蛹期間を長くしてしまうからである。結局、4令以後の経過が長びくような環境は化性を越年の方向に変化させるが、早めるような環境は反対に不越年の方向に変化させるのである。その原因も内分泌拮抗平衡によって説明される。

図9からわかるように、5令末期の経過の促進(高温、

明)では、食道下神経節(SG)/アラタ体(CA)の比率が小さくなるため不越年化が起こり、これに反し末期の経過の延長(低温、暗)では、その比率が大きくなって、その結果、化性が越年化するものと考えられる。最終的には食道下神経節ホルモンの量の多少で化性は決定されるのであるが、その最終的な量の決定には食道下神経節ホルモンとアラタ体ホルモンの量の比率が関係するのである。

a) 移植による化性の変化： 食道下神経節の移植により化性が越年化するのは、SG/CAの比率が大きくなるからであり、またアラタ体の移植により化性が不越年化するのはこの比率が小さくなるからである。すなわち、食道下神経節ホルモンが増大することは、越年化が起こることである。

b) 除脳による化性の変化：“越年性蛹”の除脳により不越年卵を産む蛾が多数現われ、また“不越年性蛹”の除脳により越年卵を産む蛾が多数現われることはすでに述べた。これらの現象を内分泌拮抗平衡によって説明すると次のようになる。“越年性蛹”の脳は、神経連鎖を介してアラタ体より食道下神経節を強く刺激している。一方、“不越年性蛹”の脳は反対に食道下神経節よりアラタ体を強く刺激している。すなわち、“越年性蛹”は、

“不越年性蛹”は、

となり、除脳すると前者はSG/CAが小さくなって不越年化の方向に変化し、後者はSG/CAが大きくなって越年化の方向に変化するものと考えられる⁽¹¹⁾。

c) 多化性蚕の化性変化： 一般に、4眠蚕から分離した3眠蚕を飼育すると、3眠蚕のほうが4眠蚕より不越年歩合が高い。ところが、多化性どうしや多化性蚕を雄として交雑した場合には、反対に3眠蚕のほうが越年歩合が高いことは既述した。これはどういうわけかという、一般の場合は4眠蚕の最終令は3眠蚕の最終令より長く、SG/CAの比率が大きき越年化が強いが、多化性蚕やその交雑種になると、3眠蚕の最終令のほうが4眠蚕の最終令より長く、したがって3眠蚕のほうがSG/CAの比率が大きき越年化するものと考えられる。

このように、最終令が延長すると越年化の方向に、最終令が短縮すると不越年化の方向に変化して、環境に順応して自然に発育が調節されるしくみになっている。すなわち、化性の変化は明らかに発育の調節である。この

場合は食道下神経節ホルモンが主導的で、眠数の場合より大きな調節をやっているのである。もちろん、アラタ体ホルモンや脳が副次的に関係していることはいうまでもない。

催青温度の相違による眠性および化性の変化

催青温度の高低による眠性および化性の変化は一定していて、低温催青すると眠性は優性化(3眠性←4眠性←5眠性)、高温催青すると劣性化の方向に変化する。この変化はかなり弱い。化性は低温催青すると劣性化(多化性←2化性←1化性)、高温催青すると優性化(多化性←2化性←1化性)する。1化性系統の脳(L_m)は催青温度の如何にかかわらず常に食道下神経節の機能を刺激しており、多化性系統の脳(L_m^e)は催青温度の如何にかかわらずアラタ体の機能を刺激している。ただ、2化性系統の脳($+L_m$)だけが催青温度によって変化し、低温催青のときは多化性の脳のごとく変化し、高温催青のときは1化性の脳のごとく変化するのである。多化性(L_m^e)のような脳になると食道下神経節よりもアラタ体の機能を促進するから、幼虫初期のバランスが破れて発育がおくれ、3眠蚕は完全に3眠性を発揮し、幼虫末期ではバランスがとれて発育が進み、化性は不越年化するのである。1化性(L_m)のような脳になると、アラタ体よりも食道下神経節の機能を促進するから、幼虫初期のバランスがとれて発育が早まり、5眠蚕は完全に5眠性を発揮し、幼虫末期のバランスは破れて発育がおくれ、化性は越年化するのである。

最後に、遺伝子と内分泌器官との関係について若干ふれておこう。脳、アラタ体および食道下神経節の機能は、すべてそれぞれの遺伝子によって支配されている。脳は

図 10 蚕の中枢神経系を支配する遺伝子

L_m^e ：伴性晩成劣性遺伝子、アラタ体を促進。

L_m ：伴性晩成優性遺伝子、食道下神経節を促進。

脳(Br)、アラタ体(CA)、食道下神経節(SG)の機能はそれぞれ遺伝子の種類によって異なり、アラタ体ホルモンと食道下神経節ホルモンとは拮抗的に働く。

図 11 眠性および化性主遺伝子と伴性晩成遺伝子との遺伝子平衡

L_m^e 遺伝子は 5 眠性 (M^5) を 4 眠性 ($+M$) に、4 眠性を 3 眠性 (M^3) に変化し、化性に対しては間接的に不越冬方向に変化させている。 L_m 遺伝子は多化性 (V^3) を 2 化性 ($+V$) 方向に、2 化性を 1 化性 (V^1) 方向に変化させる。眠性に対しては間接的に 3 眠性を 4 眠性に、4 眠性を 5 眠性に変化させている。

性染色体上の晩成遺伝子により、アラタ体は第 VI 染色体 (蚕の染色体数は半数で 28) 上の眠性主遺伝子により、食道下神経節は同じ染色体上の化性主遺伝子により支配されている。そして、眠性や化性に関して遺伝学上得られた結果と、内分泌研究から得られた結果とが、まったく符合したのである。それらの関係は図 10 および図 11 に示した。

む す び

昆虫発育の原理は、結局、拮抗的バランス (antagonistic balance) にあるようである⁽¹⁰⁾。代謝促進ホルモン (アラタ体) が強ければ強いほど早く成熟し、その極端が 3 眠蚕である。代謝抑制ホルモン (食道下神経節) が強ければ強いほど成熟がおくれ、その極端が 1 化性である。この代謝促進ならびに代謝抑制の両ホルモンは、互いに拮抗しながら密接に関係しあっているのである。そのために、両方とも強いほうが優性で、一方は極端に小さい 3 眠蚕となり、他方は極端に大きい 1 化性となるのである。

アラタ体も食道下神経節も同時に発育するけれども、互いに作用しあっている。アラタ体の機能は食道下神経節の機能より、各令の初期では強いが末期では弱く、そのひずみが脱皮によって清算されるらしい。これらの関係が全令的にも存在することは、いろいろの生理現象から類推される。ときどき 4 眠蚕から 3 眠蚕が現われたり、

ときに 2 眠蚕が現われたりするのも当然であろう。すなわち、各令は全令的発育をくり返すということがいえると思う。この拮抗的バランスこそ生物の大きな特徴であろう。

昆虫の一生には大きな 2 段がまえの調節がある。1 つは小さな調節すなわち眠数の変化であり、他は大きな調節で発生回数すなわち化性の変化である。これらの調節こそ、ビタミンでも酵素でもなく、ホルモンである。調節は 1 種類のホルモンによっておこなわれず、必ず拮抗的に働く 2 種類のホルモンによっておこなわれるのである。代謝の促進と抑制の両ホルモンこそ調節の支配者であろう。そして、小さな調節が主として代謝促進ホルモンの強弱によるものであり、大きな調節が代謝抑制ホルモンの強弱によるものであろう。脳はさらに、これらの両ホルモンの分泌力を神経連鎖を介して調節しているため、脳とアラタ体間にも、脳と食道神経節間にも遺伝的つながり、すなわち遺伝子平衡 (genic balance) (図 11) がみられるのである。この遺伝子平衡と内分泌拮抗平衡 (図 4、図 6) こそ、生物の発育機構を支配する最も重要な現象であろう。

文 献

- 1) S. Fukuda : *J. Fac. Sci. Tokyo Imp. Univ.*, 4(6), (1944).
- 2) S. Fukuda : *Proc. Jap. Acad.*, 27(10), (1951).
- 3) S. Fukuda : *Annot. Zool. Japon.*, 25(1~2), (1952).
- 4) K. Hasegawa : *Proc. Jap. Acad.*, 27(10), (1951).
- 5) K. Hasegawa : *J. Fac. Agri. Tottori Univ.*, 1(2), (1952).
- 6) M. Ichikawa and J. Nishiitsutsuji : *Annot. Zool. Japon.*, 24(4), (1951).
- 7) 小林勝利 : 蚕糸試験場報告, 15(3), (1957).
- 8) S. Morohoshi : *Jap. Soc. Prom. Sci. Tokyo* (1957).
- 9) S. Morohoshi : *J. Ins. Physiol.*, 3(1), (1959).
- 10) 諸星静次郎 : 実験形態学新説, 養賢堂 (1959).
- 11) S. Morohoshi : International Symposium on Insect Endocrines in Czechoslovakia (1966).
- 12) 諸星静次郎 : 遺伝, 21(11), (1967).
- 13) S. Morohoshi : *Genetics*, in press (1968).
- 14) 諸星静次郎, 黄色俊一 : 日本蚕糸学雑誌, 35(3), (1966).
- 15) 諸星静次郎, 大隈琢己 : 日本蚕糸学雑誌, 35(3), (1966).
- 16) 諸星静次郎, 黄色俊一 : 日本蚕糸学雑誌, 36(3), (1967).
- 17) S. Morohoshi and T. Oshiki : *Nature*, 213, 5077 (1967).
- 18) 諸星静次郎, 飯島忠彦 : 日本遺伝学会第 39 会大会 (1967).
- 19) T. Nagatomo : *Proc. Jap. Acad.*, 32(7), (1956).
- 20) C. L. Ralph : *J. Ins. Physiol.*, 8(4), (1962).
- 21) C. M. Williams : *Biol. Bull.*, 103(1), (1952).