

ナミハダニの休眠とその誘導機構

大阪市立大学 大学院理学研究科 後藤 慎介

はじめに

ナミハダニ (*Tetranychus urticae*) は極めて広食性の害虫で、140 科に属する約 1,100 種の植物を食害する。25℃では 10 日から 2 週間ほどで卵から成虫まで成長する。メス成虫は高い増殖能力を持ち、20 日ほどの間に 100 ~ 180 個の卵を産む。その一方で、秋の到来や環境条件の悪化に直面すると生理状態を大きく変化させ、産卵を停止して耐性の高い休眠に入るという柔軟さも持つ。では本種はどのような環境に反応してどのようにして休眠に入るのだろうか。本稿ではナミハダニの休眠とその誘導機構を生理学的な側面から紹介する。

I ナミハダニの休眠と光周性

日本を含む温帯には明瞭な四季がある。夏は温度が高く餌も豊富で成長・繁殖に適した季節だが、秋になると気温がしだいに低下してくる。こうなると、環境の温度によって体温が変動する無脊椎動物は、動くことすらままならなくなる。また、秋・冬には餌が少なくなるうえに質も悪くなる。そのため、多くのダニ・昆虫は「光周性」を用いて秋・冬の到来を予測し、「休眠」に入ること、成長・繁殖を一時的に止めて越冬している。

光周性とは、生物が明るい時間の長さあるいは暗い時間の長さに反応する性質をいう (後藤, 2014)。光周性は様々な生物で見られ、ダイズが秋に花を咲かせるのも、都市部でよく見られるナメクジの一種チャコウラナメクジが冬に産卵するのも、ともに光周性によるものである。これらの生きものは「短日」(明るい時間が短い環境条件) に反応して、繁殖を開始する。一方、長日(明るい時間が長い環境条件) に反応して繁殖する植物としてはアブラナやホウレンソウ、動物としてはウズラが挙げられる。高校の生物の教科書を見ると「明るい時間の長さに応じて植物が花芽形成する性質を光周性という」と書かれているが、光周性は植物に限った話ではなく、多くの動物でも見られる。本稿の主役であるナミハダニは夏の長日に反応して繁殖を行い、秋の短日に反応して

休眠に入る。

休眠とは、自分自身のホルモン分泌を制御することで、発生を一時的に停止して次のステージに進まなくすることをいう。種によってどの発育段階で休眠に入るかは決まっており、絹を作ることで有名なカイコガは卵で、ダイズの害虫として有名なホソヘリカメムシは成虫で休眠に入る。ナミハダニも同じく成虫で休眠に入る。夏の長日条件で育ったナミハダニのメスは、成虫になるとともに卵巣を発達させてすぐに卵を産み始める(非休眠という)が、秋の短日条件で育ったメスは、成虫になっても卵巣を発達させず、産卵を行わずに越冬する (VEERMAN, 2001; 図-1)。一方、オスは休眠に入る性質を持たないため、越冬できずに死ぬ。よって、野外ではメスだけが次の春まで生き延びる。ただし、温暖な地域ではメスもオスも繁殖を続けながら冬を乗り切ることが知られている。

休眠を終了して産卵を開始するかどうかにも光周性が見られる。休眠虫に低温を与えたのちに、通常の飼育温度に移す。この通常の飼育温度での環境が長日であった場合、ナミハダニメス成虫はすみやかに休眠を終了して繁殖を始める。一方、短日条件の場合はそのまま休眠を維持する (図-1)。

多くの昆虫と同様に、ナミハダニも休眠に入ると様々なストレスに対する耐性を獲得する。休眠虫は寒さ、乾燥に強く、エネルギーを貯蔵し代謝を低くしていることで飢餓にも強い (KHODAYARI et al., 2012; GHAZY and SUZUKI, 2014)。防除・駆除という観点から農薬、無酸素、紫外線、燻蒸、 γ 線、高温に対する耐性も調べられているが、いずれも休眠個体のほうが非休眠個体よりも強い (DEN HOUTER, 1976; LESTER and PETRY, 1995; LESTER et al., 1997; SUZUKI et al., 2009; 小山田・村井, 2013; SUZUKI et al., 2015)。

では、休眠を制御する光周性はどのようなしくみからなるのだろうか。光周性には、光を受け取る「光受容器」、明るい時間の長さを測る「光周測時機構」、受けた光周期を数える「計数機構」、最終的に休眠を誘導する「内分泌系」がかかわっている。それぞれについて詳しく見ていこう。

Diapause of the Two-spotted Spider Mite *Tetranychus urticae* and its Underlying Mechanisms. By Shin G. Goto

(キーワード: ナミハダニ, 休眠, 光周性)

II 光受容器

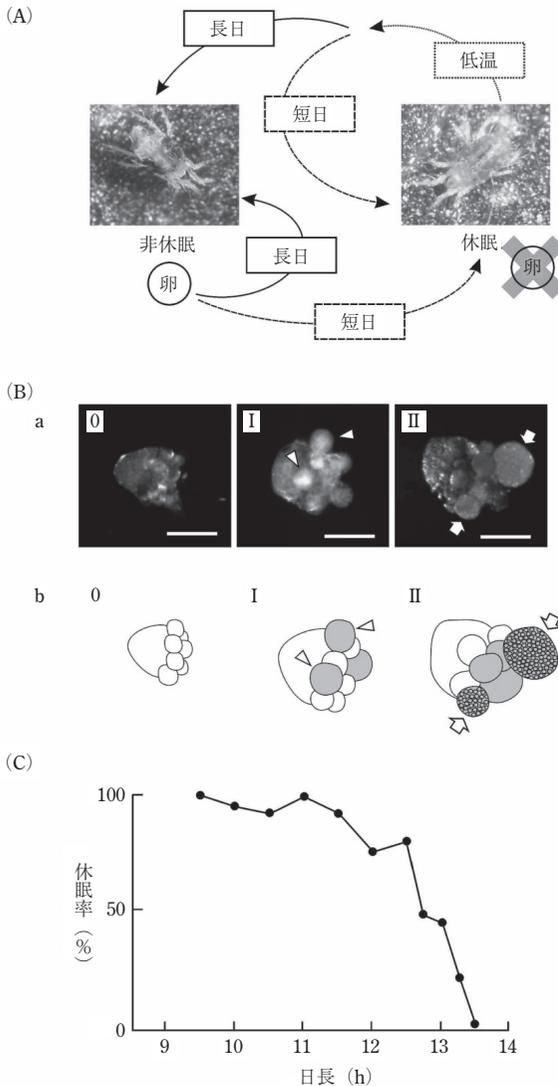


図-1 ナミハダニの光周性

- (A) ナミハダニの生活史と光周性。
 (B) ナミハダニの卵巣の写真 (a) とスケッチ (b)。スケールバー、100 μm 。ナミハダニの卵巣発達ステージは3段階に分けられる。Stage 0: すべての卵母細胞が透明 (卵黄タンパク質を蓄積していない)。Stage I: 一つあるいは複数の卵母細胞で卵黄タンパク質の蓄積が始まり不透明 (矢尻) となるが、卵黄顆粒は見られない。Stage II: 卵母細胞中に卵黄顆粒 (矢印) が見られる。非休眠メス成虫では Stage 0 から II へとすみやかに移行して産卵が開始されるが、休眠メス成虫では Stage 0 で卵巣発達が停止する。KAWAKAMI et al. (2009) を改変。
 (C) 札幌系統の光周性。卵期の温度は 20 $^{\circ}\text{C}$ 、ふ化後の温度は 15 $^{\circ}\text{C}$ 。後藤・真梶 (1981) を改変。

外界の光を感受するには光受容器が必要である。私たちヒトは光受容器として眼を持っている。ナミハダニも眼を持ち、前胴体部の左右に1対の前眼と1対の後眼という単眼がある。これらの構造や機能も古くから調べられており、前眼・後眼ともに、光を感じて自身の体の向きを変える定位行動にかかわる光受容器だと考えられている (McENROE and DRONKA, 1966; McENROE, 1969; McENROE and DRONKA, 1969)。この眼が光周性のための光受容器だろうか。実はダニには、眼を持つ種と持たない種が存在し、カブリダニの一種 *Amblyseius potentillae* は眼を持たないにもかかわらず明瞭な光周性を示す。すなわち、眼のないダニは眼以外の器官、おそらくはダニの中枢神経系であるシンガングリオン (総神経球) を光周性のための光受容器として用いている (VEERMAN et al., 1983)。中枢神経系で光を受けるというのは奇異に聞こえるかもしれないが、例はたくさんある。例えば、ソラマメヒゲナガアブラムシ、モンシロチョウ、カイコガ、コロラドハムシ、ホホアカクロバエも光周性の光受容器として脳を使っている (Goto et al., 2010)。ウズラやアヒル、スズメといった鳥類も脳を光周性のための光受容器として用いている (吉村, 2012)。はたして、ナミハダニは、*A. potentillae* と同じようにシンガングリオンを光周性のための光受容器として用いているのだろうか、あるいは眼を用いているのだろうか？

昆虫では、眼を外科的に取り除きその個体が光周性を示すかどうかで眼の役割を推定している。しかし、ナミハダニは成虫といえども小さく、その眼の直径は 0.02 mm ほどで、外科的に取り除くのは至難の業である。そこでレーザー光を用いて眼を焼き潰すことにした (図-2)。休眠虫の眼を焼き潰し低温を与えた後、短日条件あるいは長日条件に置いて、眼を失った個体が光周性を示すかどうか調べた。片側の前眼、両側の前眼、片側の後眼、両側の後眼を除去しても、光周性には影響はなく、短日条件下の個体は休眠を維持し、長日条件下の個体は休眠を終了した。一方、前後左右のすべての眼を除去すると、光周性が失われ、短日条件下の個体も長日条件下の個体も休眠を維持した (HORI et al., 2014; 図-2)。無処理の休眠個体は、長日条件を受けたときのみ休眠を終了し、短日条件でも恒暗条件 (1日中ずっと暗い条件) でも休眠を維持する。よって、眼のないダニで光周性が失われたのは、光受容器を失ったために長日条件を感受できなくなったためと考えられる。ナミハダニの光周性のための光受容器は眼であることがわかった。

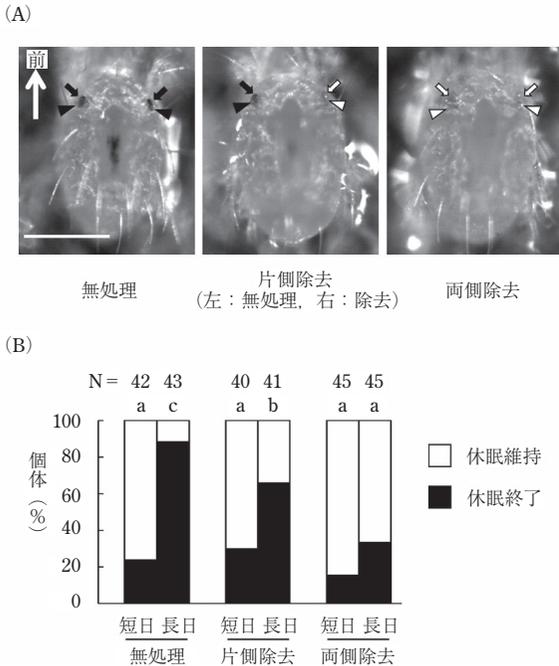


図-2 単眼除去後のナミハダニメス成虫とその光周性

- (A) レーザー照射によって単眼を除去した個体を背面から見た写真。矢印は前眼、矢尻は後眼を示し、黒塗りは無処理の単眼を、白抜きは除去された単眼を表す。スケールバー、200 μ m。レーザー光を照射した個体では眼の内部にある遮蔽色素が飛び散ったように薄くなり、内部構造が壊れていることがわかる。
- (B) 休眠終了における光周反応。無処理の休眠虫、片側の前眼と後眼を除去した休眠虫、両側の前眼と後眼を除去した休眠虫を5 $^{\circ}$ Cに20日間置き、その後17 $^{\circ}$ Cの長日条件(16時間明期8時間暗期)あるいは短日条件(12時間明期12時間暗期)に移した。同じアルファベット間には有意差はない(Tukey-type multiple comparisons for proportionsによる全群比較, $p > 0.05$)。Hori et al. (2014)を改変。

III 光周測時機構と計数機構

光受容器で光を受けたあとは、明るい時間・暗い時間の長さを読み取る必要がある。これは「光周測時機構」で行われる。ドイツの植物学者 Erwin BÜNNING は「光周性における日長の測定には概日振動体が関わる」という仮説(BÜNNINGの仮説)を提唱した(BÜNNING, 1936)。概日振動体(概日時計)とは、約24時間の周期を作り出す内因性のしくみである。BÜNNINGの仮説はカビ、植物、昆虫、哺乳類等、様々な生物の光周性に適用でき、現在は広く受け入れられている(後藤, 2014)。確かに、1日の時間を測る概日時計を用いて日長を測定するのは便利

なように思われる。実際、いくつかの昆虫において、遺伝子発現を抑制するRNAi法を用いて概日時計の働きを阻害すると、日長測定に異常が現れることが示されている(後藤, 2014)。しかし、ナミハダニの生理機構を長年研究してきたオランダの Alfred VEERMAN は、様々な実験結果をもとに「ナミハダニにはBÜNNINGの仮説は当てはまらない」と結論づけた(VEERMAN, 2001)。彼の主張は「砂時計による日長測定」である。概日振動体も砂時計も、同じく時間を測ることができる。しかし、振動体は自身で振動を繰り返すので繰り返し時間を測ることができるのに対し、砂時計による時間計測は1回きりである。繰り返し時間を測るためには砂時計をひっくり返す必要がある。図-3Aをご覧ください。振動体であれば、外からの刺激がない条件であっても自分自身で振動を続けることができる(図-3Aa上段)。一方、砂時計は外からの刺激がなければすぐに止まってしまう(図-3Aa下段)。ただし、明暗周期のように外から刺激がある状態では、振動体も砂時計も動き続けることができる(図-3Ab)。この点に目をつけたVEERMANは、明期を12時間、暗期を36時間とした合計48時間の光周期にナミハダニがどう反応するのかを観察した。振動体であれば、暗期36時間の間に2回の暗期があったと読み取るだろう(図-3Ac)。一方、砂時計であれば1回の暗期と読み取るだろう(図-3Ad)。短日を受感した回数に応じて休眠率は変化し、感受した短日の回数が少なければ休眠を回避して非休眠に、多ければ休眠に入る(以下の計数機構を参照)。振動体による日長測定であれば、合計48時間のうちの2回の明期12時間暗期12時間も、1回の明期12時間暗期36時間も、「2回の短日」と数えるので両条件で休眠率は同じになるだろう。一方、砂時計による日長測定では、合計48時間のうちの2回の明期12時間暗期12時間は「2回の短日」、1回の明期12時間暗期36時間は「1回の短日」と数えるので、前者のほうが休眠率は高くなるだろう。はたしてどうだろうか。

図-3Bに示すように、明期12時間暗期12時間としたときと、明期12時間暗期36時間としたときとで、休眠率は異なり、前者の休眠率のほうが高かった(例えば図-3Bのaとbの比較、あるいはcとdの比較)。この結果は「砂時計」仮説を支持する(VEERMAN and VAZ NUNES, 1987)。しかし、イギリスの昆虫生理学者 David SAUNDERSはこの考えに疑問を呈し、「外からの刺激がないとすぐに止まってしまうような振動体もありうる。ナミハダニの日長測定はそのような『減衰しやすい振動体』によって行われているだろう」と述べている(SAUNDERS, 2010)。減衰しやすい振動体と砂時計は、容易には見分

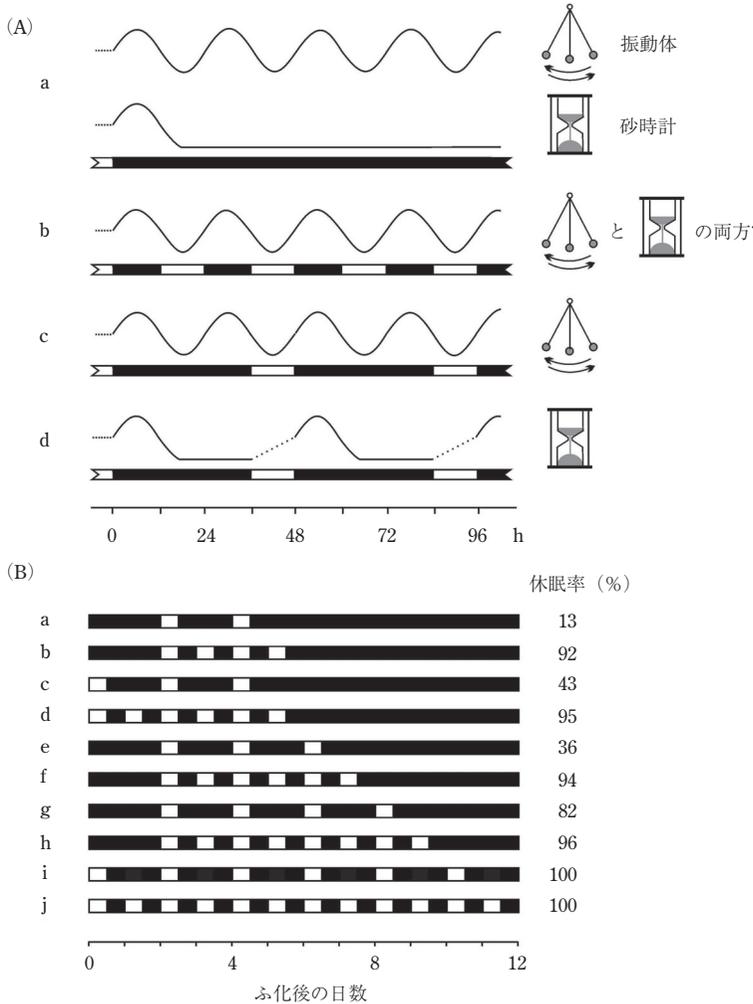


図-3 ナミハダニの光周期測定モデルと非24時間明暗条件下での休眠率

VEERMAN and VAZ NUNES (1987) を改変。

(A) 振動体と砂時計による恒暗 (a), 12時間明期12時間暗期 (b), 12時間明期36時間暗期 (c, d) 条件下での日長測定の違い。下の白抜きバーは明期を、黒塗りバーは暗期を示す。詳しくは本文を参照。

(B) 様々な時期に明期12時間暗期12時間, 明期12時間暗期36時間, あるいは恒暗条件を与えたときの休眠率。

けがつかないため、この議論の決着はいまだついていない。

ダニも昆虫も、休眠に入るにはある一定数以上の短日を受感する必要がある。この日数を数える機構を計数機構という。概念的には、短日条件下では「短日物質」が日ごとに作られて蓄積されていくのに対し、長日条件下ではその短日物質が日ごとに分解されていき、最終的に短日物質の総量がある閾値を超えたら短日としての反応を出力し、を超えていなければ長日としての反応を出力する、というしくみが考えられるが (GIBBS, 1975), 物質レベルの証明はなされていない。

IV 内 分 泌 系

2011年、ナミハダニのゲノム情報が解読された (GRBIĆ et al., 2011)。この情報を眺めてみると、ナミハダニでは昆虫のホルモン合成に必要な遺伝子の一部が失われていることがわかる。昆虫は20ヒドロキシエクジソン (20-hydroxyecdysone) と幼若ホルモン (juvenile hormone) を用いて自身の成長・繁殖を制御しているが、ナミハダニはこれらを合成する能力がなく、20ヒドロキシエクジソンの代わりにポナステロン A を、幼若ホルモンの代わりにファルネセン酸メチル (methyl farne-

soate) を合成している (GRBIĆ et al., 2011)。

CABRERA et al. (2009) は、ハダニの生殖を制御するホルモンはエクジステロイド (上述のように、ハダニの場合はボナステロン A) で、その合成・分泌を誘導するホルモン (ecdysiotropic hormone, EDTH) がシンガングリオンから分泌され、エクジステロイド産生器官である表皮に作用してエクジステロイドの合成を誘導し、体液中に放出されたエクジステロイドが卵巣と中腸に作用し、卵黄タンパク質であるピテロジェニンの合成を誘導すると考えた (CABRERA et al., 2009; 図-4)。休眠メス成虫はピテロジェニンの合成そのものを抑制していることから (KAWAKAMI et al., 2009)、休眠虫ではエクジステロイドの合成、あるいはその上流の EDTH の分泌が停止していると考えられる。一方、ナミハダニにおけるファルネセン酸メチルの役割は不明である。

V 休眠時の分子生理学的変化

ナミハダニは休眠に入ることによって生理状態を大きく変化させる。BRYON et al. (2013) は遺伝子発現を網羅

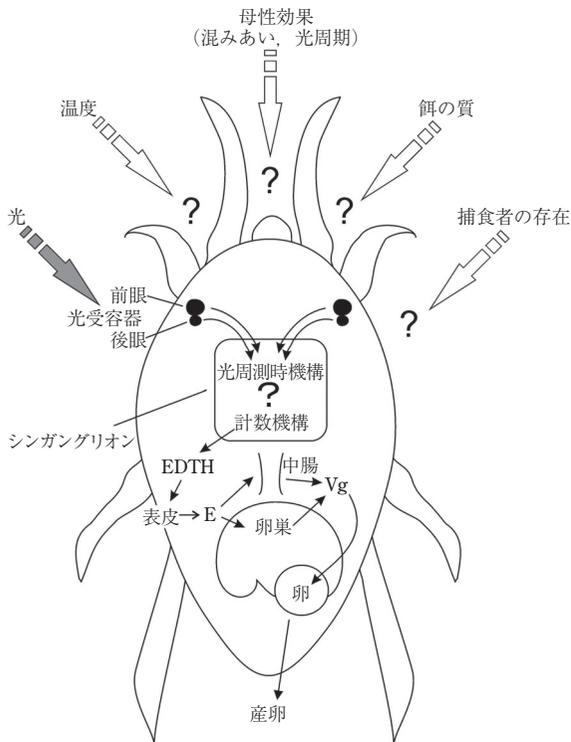


図-4 ナミハダニの卵巣発達制御機構

詳しくは本文を参照。E, エクジステロイド (ecdysteroid); EDTH, ecdysiotropic hormone; Vg, ピテロジェニン (vitellogenin). ホルモン調節に関しては CABRERA et al. (2009) をもとに作図。

的に解析できるマイクロアレイを用い、休眠時の遺伝子発現の変化に着目した (BRYON et al., 2013)。その結果、調べた遺伝子のうちの 11% に発現変動が見られた。その遺伝子の機能は多岐にわたり、消化、解毒、低温耐性獲得、カロテノイド合成、細胞骨格の再構成、シグナル伝達系など様々であった。KHODAYARI et al. (2013) はガスクロマトグラフィー質量分析法 (gas chromatography-mass spectrophotometry, GC-MS) を用いて、休眠時の代謝物質の変動を解析し、休眠時に特徴的な代謝経路を明らかにした。 (KHODAYARI et al., 2013)。いずれの結果も、休眠という特殊な生理状態は、数多くの遺伝子、数多くの代謝経路がかかわりあって作り上げられていることを示している。

VI 混みあい・捕食者による休眠誘導

光周期以外にも、ナミハダニの休眠を左右する環境要因がある。広く知られているのは温度と餌の質で、温度の低下と餌の質の低下はともに休眠率を上昇させる (GOULD and KINGHAM, 1965; KROON et al., 1997)。さらに、母親が経験した環境条件が子の休眠率に影響する母性効果も見られる (OKU et al., 2003)。短日を経験した母親から生まれた子と、長日を経験した母親から生まれた子をそれぞれ短日で飼育した場合、前者のほうが休眠率が高い。個体群密度が高い環境を経験した母親から生まれた子と、個体群密度が低い環境を経験した母親から生まれた子をそれぞれ短日で飼育した場合、前者のほうが休眠率が高い。母親が環境の悪化を感受し、この情報を何らかの形で次世代に伝えて休眠を誘導していると考えられる。興味深いところでは、捕食者の存在も休眠率に影響する。捕食者であるパイライカブリダニ (*Typhlodromus pyri*) の存在下では、ナミハダニはより休眠に入りやすくなる (KROON et al., 2005)。これは、秋に捕食者が多い場合には積極的に休眠に入り、木の幹や枝の隙間といった越冬場所へと移動することで適応度を上げる戦略だと考えられている。

ナミハダニがこれらの環境要因をどのような経路で感受しているのか、どのように処理しているのか、光周性による休眠誘導と同じ生理学的な基盤を用いて休眠を誘導しているのかなどについてはまったくわかっていない。

おわりに

これまで明らかになっている光周性による卵巣発達制御機構を図-4 に示す。私たちヒトは光周性を持たないため、明るい時間と暗い時間がそれぞれ何時間あったのかはすぐにはわからないように、自分自身でホルモン分

泌を調節して成長を調節することもできない。しかし、ダニや昆虫たちは日長を読み取ることで季節の到来を予測し、積極的に休眠に入ることで厳しい季節をやり過ごしている。これらの生きものたちがどのようなしくみを用いて環境に適應しているのかを明らかにすることは、純粋生物学的な観点から重要である。さらに、光周性の研究、休眠の研究を通して得られる情報は、新たな害虫管理法の確立や発生消長の予測、有用昆虫の生活史制御や長期保存法の開発にも役立つ (DENLINGER, 2008)。ハダニ類の休眠は越冬に必須であるので、何らかの形で本来とは異なる時期に休眠を誘導したり終了させたりすることができれば、管理が可能となるかもしれない。

光周期を人為的に変化させて休眠を制御しようとする試みは古くからなされてきた。HAYES et al. は夜間照明で畑を照らして日長を長くしたり、夜のある期間だけに光を照射 (光パルス) して正常な日長測定を乱すことで、ヨーロッパアワノメイガ (*Ostrinia nubilalis*)、コドリシガ (*Cydia pomonella*)、カクモンハマキの一種 (*Adoxophyes reticulana*) の休眠を阻害することに成功している (ANKERSMIT, 1968; HAYES et al., 1970)。これらの種においても休眠は越冬に必須であるため、休眠阻害によって越冬成功度を低下させられるだろう。ナミハダニでも日長の延長や、夜の光パルスが休眠誘導を阻害することが知られている (VAZ NUNES and VEERMAN, 1982)。一方、コカクモンハマキ (*Adoxophyes orana*) においては、実験室内での暗期の光照射は休眠阻害に有効であったものの、屋外での夜間照明では休眠を阻害できなかった (BERLINGER and ANKERSMIT, 1976)。これらの研究が行われた当時の技術では広い畑に効率よく光照射を行うことが非常に困難であったため、実験室での結果を野外で再現できなかったものと考えられている。しかし、現在はLED照明によって安価に効率よく光照射を行うことが可能となっている。LED照明を用いて、どの波長の光を、夜間のどの時期に与えるとより効率よくナミハダニの休眠誘導を阻害できるかの研究もなされている (SUZUKI, 2012)。

それぞれの役割については不明な点が多いものの、ナミハダニはボナスステロン A とファルネセン酸メチルをホルモンとして用いているようだ。これらの物質の働きを明らかにし、その合成・分泌を何らかの形で制御できれば、発育阻害や成長制御、さらには休眠制御ができるようになるだろう。合成ホルモン、あるいはホルモンと同様の働きをするアゴニスト (作動薬)、拮抗作用を持つアンタゴニスト (拮抗薬) を用いて休眠を誘導したり阻害したりする研究はこれまでもいくつか行われている

(例えば ZHANG et al., 2015)。

とはいえ、本稿でこれまで述べてきたナミハダニの光周性・休眠に関する知見は主に純粋科学的なものであり、この知見をそのままナミハダニの防除につなげることは難しい。しかし、このような純粋科学的な知見が応用研究を支えているのは間違いない。本種の生きざまを詳細に明らかにすることが、新たな防除法の開発につながると考える。

謝辞 本稿で紹介したナミハダニの卵巣発達、光受容に関する研究は大阪市立大学の河上 (中根) 祐子さん、堀雄一さん、志賀向子博士、京都大学の沼田英治博士、高知大学の伊藤桂博士との共同研究として遂行されました。

引用文献

- 1) ANKERSMIT, G. W. (1968): Entomol. Exp. Appl. **11**: 231 ~ 240.
- 2) BERLINGER, M. J. and G. W. ANKERSMIT (1976): *ibid.* **19**: 96 ~ 107.
- 3) BRYON, A. et al. (2013): BMC GENOMICS **14**: 815.
- 4) BUNNING, E. (1936): Ber. Dtsch. Bot. Ges. **54**: 590 ~ 607.
- 5) CABRERA, A. R. et al. (2009): J. Insect Physiol. **55**: 1079 ~ 1090.
- 6) DEN HOUTER, J. G. (1976): J. Appl. Entomol. **81**: 248 ~ 252.
- 7) DENLINGER, D. L. (2008): Entomol. Res. **38**: 1 ~ 9.
- 8) GHAZY, N. A. and T. SUZUKI (2014): Exp. Appl. Acarol. **63**: 49 ~ 55.
- 9) GIBBS, D. (1975): J. Insect Physiol. **21**: 1179 ~ 1186.
- 10) 後藤慎介 (2014): 環境 Eco 選書 昆虫の時計, 北隆館, 東京, p.168 ~ 204.
- 11) GOTO, S. G. et al. (2010): Photoperiodism: The Biological Calendar, Oxford University Press, Oxford, p.258 ~ 286.
- 12) 後藤哲雄・真梶徳純 (1981): 応動昆 **25**: 113 ~ 118.
- 13) GOULD, H. J. and H. G. KINGHAM (1965): Plant Pathol. **14**: 174 ~ 178.
- 14) GRBIĆ, M. et al. (2011): Nature **479**: 487 ~ 492.
- 15) HAYES, D. K. et al. (1970): Science **169**: 382 ~ 383.
- 16) HORI, Y. et al. (2014): J. Comp. Physiol. A. **200**: 161 ~ 167.
- 17) KAWAKAMI, Y. et al. (2009): J. Insect Physiol. **55**: 70 ~ 77.
- 18) KHODAYARI, S. et al. (2012): J. Thermal Biol. **37**: 419 ~ 423.
- 19) ——— et al. (2013): PLoS ONE **8**: e54025.
- 20) KROON, A. et al. (1997): Physiol. Entomol. **22**: 357 ~ 364.
- 21) ——— et al. (2005): Exp. Appl. Acarol. **35**: 73 ~ 81.
- 22) LESTER, P. J. and R. J. PETRY (1995): J. Econ. Entomol. **88**: 1361 ~ 1364.
- 23) ——— et al. (1997): Entomol. Exp. Appl. **83**: 189 ~ 193.
- 24) McENROE, W. D. (1969): Ann. Entomol. Soc. Am. **62**: 461 ~ 466.
- 25) ——— and K. DRONKA (1966): Science **154**: 782 ~ 784.
- 26) ——— and ——— (1969): Ann. Entomol. Soc. Am. **62**: 466 ~ 469.
- 27) OKU, K. et al. (2003): Appl. Entomol. Zool. **38**: 267 ~ 270.
- 28) 小山田浩一・村井 保 (2013): 応動昆 **57**: 249 ~ 256.
- 29) SAUNDERS, D. S. (2010): J. Insect Physiol. **56**: 1491 ~ 1502.
- 30) SUZUKI, T. (2012): Insects **3**: 1126 ~ 1142.
- 31) ——— et al. (2009): J. Insect Physiol. **55**: 649 ~ 654.
- 32) ——— et al. (2015): Exp. Appl. Acarol. **65**: 293 ~ 305.
- 33) VAZ NUNES, M. and A. VEERMAN (1982): J. Insect Physiol. **28**: 143 ~ 154.
- 34) VEERMAN, A. (2001): *ibid.* **47**: 1097 ~ 1109.
- 35) ——— and M. VAZ NUNES (1987): J. Comp. Physiol. A **160**: 421 ~ 430.
- 36) ——— et al. (1983): Nature **302**: 248 ~ 249.
- 37) 吉村 崇 (2012): 時間生物学, 化学同人, 東京, p.165 ~ 176.
- 38) ZHANG, Q. et al. (2015): Insect Biochem. Mol. Biol. **67**: 87 ~ 93.