

低温履歴を持つ昆虫における摂食活性化の遅滞現象：生理学的・代謝的・分子的メカニズムに関する包括的研究報告

概要

本報告書は、低温環境下で飼育または維持された昆虫個体群を高温環境へ移行させた際に観察される、摂食行動および食欲の回復における顕著な遅延現象（数日から数週間のタイムラグ）について、既存の研究文献を網羅的に調査・分析したものである。一般に、変温動物である昆虫の代謝活性は温度上昇に伴い即座に上昇すると予測される（Q10則）が、実際には「逆順化（Inverse Acclimation）」、消化管の再構築（Gut Remodeling）、休眠後静止（Post-Diapause Quiescence）、および代謝コストの競合といった複合的な要因により、機能的な摂食能力の回復には長期間を要することが明らかになった。本稿では、この「順化の遅れ（Acclimation Lag）」の生物学的基盤を、細胞レベルから生態学的スケールまで多層的に解明する。

1. 序論：熱生物学における時間的ミスマッチの定義

昆虫の生理機能は環境温度に強く依存しており、アレニウスの式に基づけば、低温（ T_{low} ）から高温（ T_{high} ）への移行は、即座に化学反応速度の上昇をもたらす、活動量や摂食量の増大を引き起こすはずである。しかし、農業害虫の管理現場や実験昆虫学の実践においては、低温保存後の昆虫が適温に戻されても、直ちには摂食を開始せず、数日から場合によっては数週間にわたって「不活性」な状態が続く現象が頻繁に観察される。

この現象は単なる「麻痺からの回復」ではなく、過去の温度履歴が現在の生理状態を拘束する「熱履歴効果（Thermal History Effect）」または「順化のヒステリシス（Acclimation Hysteresis）」として理解されるべきである。本報告では、この遅延現象を**「機能的摂食回復の遅滞（Functional Feeding Latency）」**と定義し、その要因を以下の3つの主要なカテゴリーに分類して詳細に論じる。

1.1 回復フェーズの階層性

文献調査により、低温からの回復プロセスは、そのタイムスケールによって明確に異なる3つのフェーズに区分できることが判明した。ユーザーの問いにある「数日から数週間」の遅れは、第3フェーズに該当する。

フェーズ	タイムスケール	主な生理学的イベント	制限要因

第1相:急性回復	数分 ~ 数時間	chill coma(低温麻痺)からの脱却、神経筋接合部の再分極	イオン恒常性の崩壊 (Na^+/K^+ バランス)、膜電位の喪失
第2相:代謝リバウンド	12時間 ~ 48時間	修復代謝の亢進 (Metabolic Overshoot)、酸化ストレス応答	ATPの枯渇、活性酸素種 (ROS) の消去コスト
第3相:機能的順化	数日 ~ 数週間	消化管の組織学的再構築、酵素プロファイルの転換、逆順化の解除	消化酵素の合成遅延、組織萎縮、休眠プログラムの持続

本報告書は、主にこの第3相に焦点を当て、なぜ昆虫が「動けるが食べない (motile but non-phagic)」状態に留まるのかを解明する。

2. 理論的枠組み: 逆順化と代謝の慣性

低温環境に適応した昆虫が、高温環境下で即座に代謝を上昇させない現象を説明する最も有力な理論的枠組みが「逆順化仮説 (Inverse Acclimation Hypothesis: IAH)」¹である。これは、エネルギー消費を抑えるために、低温下での代謝率を能動的に抑制する適応戦略であり、その解除には時間を要する。

2.1 逆順化 (Inverse Acclimation) のメカニズム

通常、寒冷地に生息する変温動物は、低温による代謝低下を補うために代謝率を上昇させる「代謝補償 (Metabolic Compensation)」を行うと考えられてきた (Metabolic Cold Adaptation: MCA仮説)。しかし、多くの昆虫において、これとは正反対の現象が確認されている。

- ウェリントンツリーウエタ (*Hemideina crassidens*) の事例 ニュージーランドに生息するこの大型昆虫を用いた研究では、低温 (4°C) に順化させた個体群は、高温 (14°C) に順化させた個体群と比較して、標準代謝量 (SMR) が有意に低下していたことが示されている¹。これは、低温下でのエネルギー枯渇を防ぐために、基礎代謝を積極的に「ダウンレギュレーション」していることを示唆する。
 - 遅滞の原因: このように代謝が抑制された個体を高温に移すと、代謝システムは「省エネモード」にロックされているため、即座に高い活動レベルや摂食レベルに戻ることができない。酵素活性やミトコンドリア呼吸能が低レベルに設定されているため、高温下での要求に見合うエネルギーを産生できず、結果として摂食行動の発現が遅れるのである。
- コクゾウムシ (*Sitophilus granarius*) の事例 貯穀害虫であるコクゾウムシの研究において、

15°Cに順化させた個体群は、その後の産卵率(摂食量と強く相関する指標)において逆順化の兆候を示した²。これは、低温履歴が生殖および摂食という高コストな活動に対して長期的な抑制効果を持つことを示している。

2.2 代謝の慣性と統計モデルによる証明

昆虫の生理状態が現在の温度だけでなく、過去の温度履歴に依存することは、統計モデリングによっても裏付けられている。

- 分布ラグ非線形モデル(Distributed Lag Non-linear Model: DLNM)による解析 スコットランドの淡水生昆虫(カゲロウ類)を用いた研究では、現在の熱耐性(CTmax)や生理状態が、過去数週間(weeks)の温度履歴によって決定されることが示された³。
 - 「記憶」の効果: このモデルは、昆虫が「現在の温度」に反応しているのではなく、「過去数週間の加重平均的な温度」に反応していることを示唆している。したがって、低温から高温へ移行しても、昆虫の生理システムは数週間前の「寒さ」を記憶しており、その影響が消失するまで(de-acclimatization)には相当な時間を要する。これが数週間にわたる摂食遅滞の統計的な正体である。

3. 消化生理学: 消化管再構築のボトルネック

摂食行動(食欲)が回復しない最大の生理的要因の一つは、消化管(Midgut)の機能不全である。長期間の低温およびそれに伴う絶食・低栄養状態は、消化管組織の萎縮や消化酵素の活性低下を引き起こす。高温に戻った際、昆虫は「食べるための臓器」を作り直さなければならず、これには数日単位の時間を要する。

3.1 消化酵素の合成遅延とプロファイルの転換

昆虫の消化酵素(プロテアーゼ、アミラーゼ、リパーゼなど)は、飼育温度や餌の質に応じて可塑的に変化するが、その変化は即時的ではない。

- マイマイガ(*Lymantria dispar*)における酵素可塑性 マイマイガの幼虫を用いた詳細な研究により、消化酵素の活性パターンは長期的な温度履歴によって強く決定付けられることが判明している⁴。
 - 長期的順化の影響: 幼虫期を通じて低温(19°C)で飼育された個体は、高温(28°C)で飼育された個体とは全く異なる酵素プロファイルを持つ。例えば、リパーゼ活性の低下などが顕著である。
 - 転換のコスト: 低温順化個体を高温に移した場合、低温型(cold-isozymes)の酵素は高温下で不安定であったり、効率が悪かったりする可能性がある。昆虫は新たな「高温型酵素」を転写・翻訳・合成しなければならない。
 - トレードオフ: 研究によれば、高温ストレス(または急激な温度上昇)下では、リソースが熱ショックタンパク質(HSP)や抗酸化酵素の合成に優先的に配分されるため、消化酵素の合成が後回しにされる傾向がある⁴。これが、高温に移しても直ちに消化能力が回復せず、結果として食欲が湧かない(食べても消化できないため)原因となる。

3.2 消化管組織の再構築 (Gut Remodeling)

さらに根本的な問題として、低温・絶食期間中に消化管の上皮細胞そのものが減少・萎縮している場合がある。

- ショウジョウバエ (*Drosophila*) における腸管幹細胞の動態 ショウジョウバエの研究において、環境変化 (交尾、栄養状態の変化、温度変化) に応答した中腸の再構築には、腸管幹細胞 (Intestinal Stem Cells: ISCs) の増殖と分化が必要であることが示されている⁶。
 - タイムスケール: この細胞分裂と組織修復のプロセスは数時間ではなく、**数日 (2~7日) **のオーダーで進行する。特に、低温で細胞周期が停止していた場合、再開には時間がかかる。
 - 気管系の可塑性: 消化管の活発な活動には大量の酸素が必要であり、中腸を取り巻く気管 (trachea) のネットワークも再構築される必要がある。この血管系に相当するシステムの可塑的变化も、摂食回復の律速段階となる⁹。
- トカゲ類 (*Podarcis*) との比較生理学 変温動物全般の知見として、トカゲ類においても温度変化に伴う消化管の長さや重量の変化が観察されており、これには数週間の順化期間が必要であることが報告されている¹⁰。昆虫においても同様に、物理的な消化管の「容量」を取り戻すための時間が必要であると考えられる。

4. 休眠・静止からの覚醒プロセスと遅滞

「低温で飼育していた」という条件は、多くの昆虫において**休眠 (Diapause) や静止 (Quiescence) **を誘導する主要な要因である。これらの状態からの離脱は、単なるスイッチの切り替えではなく、複雑なホルモンおよび代謝のカスケード反応であり、摂食再開までに長いリードタイムを必要とする。

4.1 休眠後静止 (Post-Diapause Quiescence)

温度が上昇し、休眠打破の条件が満たされた後も、昆虫は直ちに発育や摂食を再開しない場合がある。この期間は休眠後静止と呼ばれ、見かけ上は活動可能であっても、生理的には休眠からの移行期にある。

- 代謝物質のクリアランス アワミタマバエ (*Sitodiplosis mosellana*) のメタボローム解析によると、休眠中にはトレハロースやグリセロールなどの耐寒性物質 (Cryoprotectants) が体内に蓄積されている¹¹。
 - 阻害要因: 高濃度のポリオール類は、低温下では細胞を保護するが、高温下での通常代謝においては解糖系やTCA回路の効率的な回転を阻害する可能性がある。摂食を再開する前に、これらの蓄積物質を代謝・排出し、通常のアミノ酸代謝やエネルギー産生経路を再活性化する必要がある。この「代謝の切り替え」に数日を要する。

4.2 転写と機能発現のタイムラグ

遺伝子発現レベルでの覚醒と、実際の行動レベルでの覚醒には大きなズレがある。

- カイアシ類 (*Neocalanus flemingeri*) の知見 節足動物であるカイアシ類の研究では、休眠打破の刺激(覚醒)から12時間以内に「休眠遺伝子」のダウンレギュレーションと「成長遺伝子」のアップレギュレーションが起こるが、実際に摂食や生殖に関わる表現型が完全に機能し始めるのは約7日後であることが示されている¹²。
 - 解釈: これは、遺伝的なスイッチが入ってから、タンパク質が合成され、細胞小器官が整備され、行動として発現するまでに、生物学的に不可避な準備期間(ラグ)が存在することを実証している。

4.3 ホルモン制御の遅れ

摂食行動は、インスリン様ペプチド(ILPs)、幼若ホルモン(JH)、神経ペプチドF(NPF)などの中枢神経系および内分泌系によって制御されている。

- 内分泌系の再起動: 低温・休眠中はこれらのホルモン分泌が停止している。高温に移された後、内分泌器官が再活性化し、ホルモン力価が閾値を超え、標的器官(脂肪体や中腸)がそれに応答して摂食行動を誘発するまでには、数日のタイムラグが生じる。特に、休眠中にホルモン受容体の密度が低下している場合、受容体の再合成も必要となる。

5. エネルギーコストとトレードオフ: 修復優先の原則

高温に移された直後の昆虫体内では、エネルギー(ATP)の争奪戦が起きている。摂食行動はエネルギー獲得のための手段であるが、それ自体が筋肉運動や消化液分泌という高コストな投資を必要とする。

5.1 代謝オーバーシュートと修復コスト

コオロギ (*Gryllus pennsylvanicus*) を用いた研究では、低温から回復する際に、**代謝オーバーシュート (Metabolic Overshoot)** と呼ばれる二酸化炭素排出量の急激なスパイクが観察される¹³。

- イオン恒常性の回復: この代謝の増大は、活動によるものではなく、低温によって崩壊した細胞内外のイオンバランス(ナトリウム・カリウム勾配)を、イオンポンプ(Na⁺/K⁺-ATPase)をフル稼働させて修復するためのものである。
- ATPの競合: この修復プロセスは利用可能なATPの大部分を消費する。細胞が「生存維持(恒常性回復)」に全力を注いでいる間、「摂食・消化」という新たなエネルギー投資に回すリソースは残されていない。
- 摂食抑制: 生体はエネルギー枯渇を防ぐため、恒常性が完全に回復するまで摂食行動を抑制するシグナルを出している可能性がある。これは病気の時に食欲がなくなる「シックネス・ビヘイビア (Sickness Behavior)」に類似した適応的な反応である。

5.2 酸化ストレスと免疫応答

急激な温度上昇(再加温)は、組織に酸化ストレス(再灌流障害に類似)を与える。これに対する酸化酵素の誘導や、ダメージを受けたタンパク質の修復(HSPの誘導)もまた、数日間にわたってエ

エネルギーを消費し、その間、摂食行動は優先順位を下げられる⁵。

6. 具体的な事例研究

以下に、主要な昆虫種における低温からの摂食回復遅滞に関する具体的な研究事例をまとめる。

表1: 昆虫における温度移行後の機能的回復遅滞事例

対象種(和名)	分類群	遅滞期間	メカニズム・観察事項	出典
コクゾウムシ (<i>Sitophilus granarius</i>)	甲虫目	10日以上	15°C順化個体を適温に戻しても産卵数(摂食量に依存)が回復せず、逆順化の影響が持続。	2
マイマイガ (<i>Lymantria dispar</i>)	鱗翅目	数週間	幼虫期の低温飼育により消化酵素プロファイルが固定化。高温移行後も酵素活性の可塑性が欠如・遅延。	4
コオロギ (<i>Gryllus pennsylvanicus</i>)	直翅目	数時間～数日	急性回復期における代謝オーバーシュート。運動機能回復後も浸透圧回復が完了するまで生理的負荷が続く。	13
ヨーロッパイエコオロギ	直翅目	7～9日	熱パフォーマンス曲線(TPC)が高温型にシフト	15

(<i>Acheta domesticus</i>)			するまでに約1週間の順化期間が必要。	
ショウジョウバエ (<i>Drosophila melanogaster</i>)	双翅目	2～7日	中腸の細胞増殖と再構築、および低温耐性代謝からの転換に要する時間。	6

7. 結論

ユーザーが問いかけた「低温で飼育していた個体群を高温に移しても、数日～数週間は食欲が高まらない現象」は、昆虫生理学において**「順化の遅れ (Acclimation Lag)」や「熱履歴による拘束 (Thermal History Constraint)」**として説明可能な、普遍的かつ適応的な現象である。

研究論文に基づく結論として、この遅延は以下の複合的な要因によって引き起こされている。

1. 逆順化の慣性: 低温下で獲得された「省エネ・代謝抑制モード」からの離脱には、酵素やミトコンドリアの物理的な再構成が必要であり、これには数日を要する¹。
2. 消化管の再構築: 長期の低温・低摂食により萎縮した消化管上皮細胞の増殖・分化と、高温型消化酵素の新規合成が必要であり、これが摂食再開のボトルネックとなる⁴。
3. 休眠解除のプロセス: 耐寒性物質 (トレハロース等) の代謝クリアランスと、成長ホルモン軸の再起動に要する時間的コスト¹¹。
4. 修復コストの優先: 温度変化に伴うイオンバランスの崩壊や酸化ストレスの修復にエネルギーが優先的に配分され、摂食という能動的活動が抑制される¹³。

今後の展望と応用

害虫防除や有用昆虫の飼育において、この「ラグ」を考慮することは極めて重要である。例えば、低温貯蔵した天敵昆虫を野外に放つ際、即座の捕食活動を期待することは生理学的に誤りであり、事前の「予備順化 (Pre-acclimation)」期間を設けることで、パフォーマンスを最大化できる可能性が示唆される。また、分布ラグ非線形モデル (DLNM) のような統計手法を用いることで、過去の温度履歴から現在の摂食活性をより正確に予測することが可能になるだろう³。

この現象は、昆虫が不安定な環境下で「誤った春」に反応してエネルギーを浪費死することを防ぐための、進化的に獲得された「慎重な」生存戦略であると結論付けられる。

8. 引用文献・データソース分析

本報告書の作成にあたり参照した主要な研究知見と、それらが示唆する生物学的洞察を以下に詳述する。

8.1 逆順化と代謝抑制に関する詳細分析

¹ Bulgarella et al. (2015) の研究は、高標高(低温)に生息するウエタが、低温環境に適応するために代謝率を「補償(上昇)」させるのではなく、「逆順化(低下)」させていることを明らかにした。これは、寒冷環境におけるエネルギー保存則として理にかなっているが、同時に高温環境への再適応を遅らせる要因となる。低温順化個体は、高温順化個体に比べて基礎代謝が低く設定されており、この設定値(セットポイント)の変更には遺伝子発現レベルの調整が必要となるため、即応できない。

2

のクゾウムシの事例は、この代謝抑制が「摂食・生殖」というアウトプットに直結していることを示している。低温(15°C)での飼育は、単に活動を鈍らせるだけでなく、産卵に必要な栄養獲得(摂食)の動機づけを長期的に低下させる。これは、低温飼育が昆虫の「生活史戦略」を書き換え、保守的なりソース配分へとシフトさせるためと考えられる。

8.2 消化管可塑性のコストに関する洞察

4

のマイマイガの研究は、消化酵素の可塑性が「時間」と「コスト」の関数であることを示している。特に重要なのは、長期間の低温暴露が酵素分泌のパターンを固定化(canalization)してしまう点である。これは、昆虫の消化系が「現在の温度」に合わせて最適化されるのではなく、「経験した温度の積分値」に合わせて最適化されることを意味する。したがって、急激な温度上昇に対して消化系はミスマッチを起こし、効率的な消化ができず、結果としてフィードバック制御により食欲が抑制される。

6

のショウジョウバエにおける腸管幹細胞(ISC)の研究は、この現象の細胞学的メカニズムを提供する。中腸の細胞はターンオーバーしているが、低温下ではこのサイクルが停止または遅延する。高温に戻った際、細胞分裂を再開し、機能的な吸収細胞(エンテロサイト)を分化させるまでには、数回の細胞分裂サイクル(数日)が必要となる。この期間中、昆虫は「空腹」であっても、栄養を吸収する「受皿」が完成していない状態にある。

8.3 DLNMモデルによる「記憶」の定量化

3

で紹介されたDLNM(分布ラグ非線形モデル)は、本現象を理解するための強力なツールである。このモデルは、昆虫の現在の生理状態(熱耐性など)が、直近の温度だけでなく、過去数週間(ラグ期間)の温度の影響を累積的に受けていることを数学的に証明した。

- 示唆: このモデルが示す「ラグ効果」は、まさにユーザーが観察している「食欲回復の遅れ」と合致する。つまり、今日高温に移したとしても、昆虫の生理システムは「過去の低温」の影響下(加

重平均)にあり、その影響が減衰して消えるまでに数週間を要するという解釈が可能である。

8.4 代謝回復と運動回復の乖離

13

のコオロギの研究は、「動けるようになること」と「生理的に回復すること」の決定的違いを浮き彫りにした。低温麻痺からの運動機能の回復は早いですが、その裏で進行しているイオンバランスの修復や代謝の安定化(オーバーシュートの収束)には遥かに長い時間がかかる。

- 洞察: ユーザーが観察した「高温に移して動くようになっても餌を食べない」という状況は、まさにこの乖離を示している。昆虫は歩行可能なレベルまで神経機能が回復していても、摂食・消化という高負荷な代謝プロセスを開始できるだけのエネルギー的余裕(ATP余力)がまだない状態にあると推測される。

8.5 休眠解除の生理学

11

の研究は、休眠からの覚醒が段階的であることを示している。特に¹²のカイアシ類のトランスクリプトーム解析は、遺伝子発現(設計図の変更)から表現型(摂食開始)までのタイムラグを明確に示した。昆虫においても同様に、休眠中に蓄積されたトレハロースなどの代謝物を消費し、解糖系を中心とした活動型代謝へシステムを切り替える期間が必要であり、これが「数日～数週間」の正体である可能性が高い。

以上の分析から、低温飼育個体の高温移行に伴う食欲不振は、単なる環境への不適應ではなく、生理学的・代謝的・遺伝的な再編成を伴う必然的な**「再起動プロセス」**であることが結論づけられる。

引用文献

1. Elevational variation in adult body size and growth rate but not in ..., 2月 7, 2026にアクセス、<https://evolves.massey.ac.nz/PDFs/Bulgarella-et-al-2015.pdf>
2. Dispersal of three species of grain beetles as a function of thermal, 2月 7, 2026にアクセス、<https://www.semanticscholar.org/paper/Dispersal-of-three-species-of-grain-beetles-as-a-of-Ernst-Mutchmor/8ecc660edef6f31c922173695a62e48d6c5aef82>
3. Determining critical periods for thermal acclimatisation using a ..., 2月 7, 2026にアクセス、<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC11140238/>
4. Temperature- and Diet-Induced Plasticity of Growth and Digestive ..., 2月 7, 2026にアクセス、<https://www.mdpi.com/2218-273X/13/5/821>
5. Temperature- and Diet-Induced Plasticity of Growth and Digestive Enzymes Activity in Spongy Moth Larvae - PMC, 2月 7, 2026にアクセス、<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC10216847/>
6. Mating and ecdysone signaling modify growth, metabolism, and digestive

- efficiency in the female *Drosophila* gut - PubMed Central, 2月 7, 2026にアクセス、
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC11601506/>
7. Insect Gut Regeneration - PMC - NIH, 2月 7, 2026にアクセス、
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8805648/>
 8. Multiscale analysis reveals that diet-dependent midgut plasticity emerges from alterations in both stem cell niche coupling and enterocyte size | eLife, 2月 7, 2026にアクセス、
<https://elifesciences.org/articles/64125>
 9. Dynamic adult tracheal plasticity drives stem cell adaptation to changes in intestinal homeostasis in *Drosophila* - PMC, 2月 7, 2026にアクセス、
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC7610788/>
 10. Digestive Enzyme Activity and Temperature: Evolutionary Constraint or Physiological Flexibility? - MDPI, 2月 7, 2026にアクセス、
<https://www.mdpi.com/2076-2615/16/1/100>
 11. Metabolomics Reveals Changes in Metabolite Profiles among Pre-Diapause, Diapause and Post-Diapause Larvae of *Sitodiplosis mosellana* (Diptera: Cecidomyiidae) - MDPI, 2月 7, 2026にアクセス、
<https://www.mdpi.com/2075-4450/13/4/339>
 12. Post-diapause transcriptomic restarts: insight from a high-latitude copepod - PMC - NIH, 2月 7, 2026にアクセス、
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8176732/>
 13. Reestablishment of ion homeostasis during chill-coma recovery in ..., 2月 7, 2026にアクセス、
<https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.1212788109>
 14. From Digestion to Detoxification: Exploring Plant Metabolite Impacts on Insect Enzyme Systems for Enhanced Pest Control - PMC, 2月 7, 2026にアクセス、
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC12027622/>
 15. "Effects of acclimation temperature on thermal tolerance, locomotion ..., 2月 7, 2026にアクセス、
<https://digitalcommons.memphis.edu/facpubs/17421/>
 16. Cold adaptation increases rates of nutrient flow and metabolic ..., 2月 7, 2026にアクセス、
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5031658/>