カイコの交尾行動における触覚信号の役割

猪 子 英 俊

慶応義塾大学医学部分子生物学教室

Role of Tactile Signals in Courtship Behavior of *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae).
Hidetoshi INOKO (Department of Molecular Biology, School of Medicine, Keio University,
Shinjuku-ku, Tokyo 160, Japan) *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **26**: 10-14 (1982)

In the course of behavioral studies on the courtship of *Bombyx mori*, tactile stimuli were found to play an important role in the final step of the mating process both in the male and female. The copulation attempt of the male was associated with the contact with the scales adhering to the female body. Especially, the scales which cover the last three segments of the abdomen of the female were important for the male to generate the copulation attempt. The male could most efficiently respond to these tactile signals when using their pro-thoracic legs as a tactile organ. On the other hand, both the contraction of the alluring gland and the lifting of the wings associated with the mating behavior of the female were induced by the tactile stimulus of the wings or abdomen of the male. Based on these results, the behavioral chain of courtship in *B. mori* has been proposed.

緒 言

夜行性の鱗翅類の交尾行動の第 1 段階として雄蛾の誘引腺から分泌される性フェロモンを触角で感知し、追跡することにより、雌に接近することはよく知られている (BUTENANDT et al., 1961)。このようにして雌蛾に近づいた雄蛾は、アメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* では視覚的信号 (日高, 1975)、ハスモンヨトウ *Spodoptera litura* などでは接触による化学的あるいは機械的な信号 (日高, 1975) などによって最終的な種の認知をしているが、カイコ *Bombyx mori* ではジャガイモガ *Phthorimaea operculella* やノシメマダラメイガ *Plodia interpunctella* などと同様、雄蛾は雌蛾に付着している鱗粉からの接触による感覚刺激を手掛かりにして雌蛾の方向にその腹部を曲げて交尾を試みる (以後、腹曲げ行動と呼ぶ) と考えられている (ONO, 1974, 1977)。ただし、この腹曲げ行動の触発因となる鱗粉は他種 (フラスズメ *Arcte coerulea* など) の鱗粉でも有効であるので (ONO, 1977)、最終的な種の認知に役立っているとは考えにくい。この点をはじめとして、カイコの雌蛾が雄蛾を受け入れる態勢をとる行動の解発因、雌蛾による種の認知の機構など、カイコの交尾行動の詳細に関しては未だ不明な点が多い。

著者らはカイコの交尾行動に関係する神経回路を遺伝

的雌雄モザイク個体を用いて明らかにする研究を進めているが、その研究の一環としてカイコの交尾行動に関する行動学的解析を試みた。その結果、雄蛾の腹曲げ行動は鱗粉による触覚的信号により解発されるが、このとき雄蛾は前胸脚を用いて雌蛾の腹部の腹部 3 体節付近に触れた場合に最も効率よく交尾に至ること、雌蛾が肥大、突出していた誘引腺を収縮させて閉じたり、翅を垂直に揚げたりする、いわゆる雄蛾に対し受け入れ態勢をとる行動が雄蛾による接触刺激により触発されるなどの知見が得られたのでここに報告するとともに、これらの触覚的な信号の行動学的な意義の考察を試みた。

報告にあたり、有益なご助言をいただいた東京農工大小原嘉明博士、金城学院大小野知洋博士、ならびに当研究室勝木元也博士に対して深謝の意を表する。

材料および方法

1. 供試昆虫

供試蚕品種として C108 (国立遺伝学研究所より分譲を受け、当研究室で継代) および交雑種である群豊×秀玉を用いた。後述する実験結果では 2 種の品種間に差はみられなかった。

2. 交尾行動の観察方法

交尾行動の観察はプラスチック製の箱を用いておこなった。プラスチック製の箱にまず更半紙を底に敷き、四

1981 年 6 月 23 日受領 (Received June 23, 1981)

方の隅に雌蛾を置いて中央部のあたりにこれから試験する雄蛾や雌蛾などを入れ蓋をした後、明状態で外部から交尾行動を観察した。四隅に雌蛾をおくのは、性フェロモンを箱内に充満させるためである。胸部や触角などに対する雄蛾の反応などを試験する場合のように実験者の手が必要な為に蓋をとって観察しなければならないときには、性フェロモンが十分に充満するのを待って蓋をとり試験を開始する方法を採った。

結 果

カイコの雌蛾の誘引腺から放出される性フェロモンを触角で感知し、羽ばたき行動を開始した雄蛾はさかんに動きまわるが、やがて雌蛾に近づき主に胸脚をつかって雌蛾に触れると雄蛾はその腹部を雌蛾に向かって曲げて交尾を試みようとする。しかし雌蛾以外の異物や鱗粉をカミソリで剃り落した雌蛾に触れた場合にはそれらに乗り上げるか、無視して通り過ぎてしまうかで交尾を試みようとはしない。すなわち、雄蛾が雌蛾に付着している鱗粉に触れるときに受ける刺激が交尾を試みようとする腹曲げ行動の解発因であるようにみえる。

以上の事実はカイコではアメリカシロヒトリで観察されているような視覚刺激が交尾行動の成立に関わっていないことを想像させるが、このことを確認するため以下の実験を行った。20匹の雄蛾を用いて性フェロモン存在下で、白、赤、青、黄、紺の5色の粘土で作った雌蛾大のモデル（大きさは2cm×1cm×1cm）に対する反応をそれぞれに用いて試験したが、いずれも羽ばたき行動は継続して観察されるがいずれの粘土モデルに対しても乗り上げるか無視するのみで腹曲げ行動はほとんど解発されなかった。ただ低頻度ながら腹曲げ行動が観察される場合もあるが5種の色に対して同頻度でみられ特定の色に対する嗜好性は顕著でなかった。次に10匹の雄蛾の複眼をラッカーで塗りつぶし交尾行動を観察したところ、雌蛾に対してはいずれも腹曲げ行動を行って交尾を試みようとするが、雌蛾大の5種の色粘土モデル、汙紙で作成した雌蛾大のモデルおよび鱗粉をカミソリで剃り落した雌蛾に対しては乗り上げるか無視するのみで腹曲げ行動はほとんど観察されないことが明らかになった。すなわち、視覚刺激を受容できない雄蛾でも正常の雄蛾と全く同様の交尾行動をしめた。以上の事実は、視覚的信号がカイコ雄蛾の腹曲げ行動の解発因ではないことを明瞭にしめている。

雄蛾は蛾から切り取った前翅あるいは後翅に胸脚で触れた場合でも腹曲げ行動の解発がみられた。このとき翅

は雄蛾由来のもので雌蛾由来のものでどちらでもよかった。しかし、鱗粉を除いた翅に対しては交尾の試みを観察することができなかった（以上の実験は20匹の雄蛾についておこなった）。これらの結果や前述のように鱗粉をカミソリで剃り落した雌蛾に対して雄蛾は羽ばたき行動の継続は維持されるが腹曲げ行動の解発にまで至らない事実から、鱗粉からの接触による化学的あるいは機械的な信号が雄蛾の腹曲げ行動の解発に必要であると考えられる。

そこで次に、雄蛾の腹曲げ行動が雄蛾のどの器官を用いて触覚的信号を受容したとき最も効率よく解発されるかを調べると同時に、逆に雌蛾のどの器官が雄蛾の腹曲げ行動の解発因になりうるかを調べた（第1表）。すなわち、調べようとする雄蛾の種々の受容（触覚）器官に、雄蛾、雌蛾、幼虫、蛹の各腹部、雄蛾から切り取った翅、胸脚、触角をそれぞれピンセットでつまみながら5秒間接触させて、その間に雄蛾の腹曲げ行動が解発されるかどうかを観察した。第1表で明らかのように、雄蛾の触覚的信号の受容器官としては、前胸脚を用いた場合に最も効率よく腹曲げ行動が観察された（第1図）。このとき前胸脚の5つの節のうち、腿節、脛節、跗節で解発因に触れた場合に効率よく腹曲げ行動がみられた。中胸脚、後胸脚および触角は前胸脚に比べやや効率は落ちるがかなりの頻度で腹曲げ行動が解発された。一方、雄蛾の翅と腹部は、腹曲げ行動の解発因の受容器官としてはほとんどなりえないことがわかった。これらの傾向は雄蛾および雌蛾の各腹部、翅、胸脚を解発因として用いた場合に観察されたが、いずれも腹曲げ行動の効率良

第1表 腹曲げ行動の解発因とそれに関与する触覚器官

解発因 触覚器官	雄蛾 雌蛾 翅 胸脚 触角 幼虫 蛹						
	腹部	腹部				腹部	腹部
雄蛾の前胸脚	◎	◎	◎	○	△	▲	▲
雄蛾の中胸脚	○	○	○	○	△	▲	▲
雄蛾の後胸脚	○	○	○	○	△	▲	▲
雄蛾の触角	○	○	△	△	▲	▲	▲
雄蛾の翅	▲	▲	▲	▲	▲	▲	▲
雄蛾の腹部	▲	▲	▲	▲	▲	▲	▲
雌蛾の前胸脚	▲	▲	▲	▲	▲	▲	▲

雄蛾または雌蛾の各触覚器官に、雄蛾、雌蛾、幼虫の各腹部、雄蛾から切り取った翅、胸脚、触角（雌蛾由来のもので結果はいずれも大差なかった）をそれぞれピンセットでつまみながら5秒間接触させて、その間に腹曲げ行動が解発されるかどうかを観察し、この操作を1匹について5回繰り返し、それぞれ10匹について調べ、計50回の試行を行った。50回中、◎ 50～40回、○ 39～25回、△ 24～10回、▲ 9～0回、それぞれ腹曲げ行動が観察された。

第1図 翅が雄蛾の前胸脚の脛節に触れたときに観察される腹曲げ行動。

い解発因となることが明らかになった。これらに対し、触角は腹曲げ行動を解発させる頻度が低い。以上の実験において、雄蛾はいずれも左側の胸脚、または触角でこれらの解発因に触れた場合には腹部を左側に曲げ、逆に右側の胸脚、または触角で触れた場合には右側に曲げ、必ず解発因の存在する側に向かって交尾を試みようとする。すなわち、これらの触覚器官と解発因は、交尾行動と深い関連をもっていると考えられる。一方、幼虫、蛹はどの受容感覚器官に対しても全く腹曲げ行動の解発因となりえないことが明らかになった。

第1表より、胸脚と触角が腹曲げ行動の解発因の受容器官となりうるということがわかったが、実際の交尾行動では雄蛾は主として前胸脚を用いて雌蛾で触れて腹曲げ行動を解発するらしいことが観察されていたので、次に自然な交尾行動における胸脚と触角の役割を調べることにした。雄蛾の触角の一方を切断し(例えば右側の触角)、さらにそれと同側の中胸脚、後胸脚を切断し前胸脚のみを残しても、その雄蛾はそれと同側に(例えば右側)雌蛾を置くと、残った前胸脚を用いて雌蛾に触れ腹部を雌蛾のいる方向に曲げて交尾を試みようとするのが明らかになった。同様に、中胸脚、後胸脚それぞれ単独でも腹曲げ行動の解発されるが頻度は前胸脚に比べ低かった(100回の試行で、前胸脚では82回腹曲げ行動が解発されたが、中胸脚、後胸脚の場合には40回前後であった)。また、雄蛾の触角の一方を切断し、さらにそれと反対側の前胸脚、中胸脚を切り取り(理想的には後胸脚も切断すべきであるが、それでは体のバランスを保てない

ので後胸脚は残した)、雌蛾を雄蛾の残った触角の近くに置くと、その雄蛾は触角を用いて雌蛾に触れ腹部を雌蛾に向かって曲げて交尾を試みようとするのが観察された。これらの知見は胸脚と触角が自然な交尾行動においてもそれぞれ単独で腹曲げ行動の解発因の受容器官となりうることもしめしている。

交尾行動における腹曲げ行動は雄蛾が主に雌蛾の腹部に前胸脚で触れて解発されることが観察されていたので、次に腹部のどの体節が腹曲げ行動の解発に重要であるかを調べた。なお、腹部全体をマジックインキで塗ると鱗粉による接触化学的あるいは機械的な触覚信号が不活化されるらしく、したがって雄蛾はこれを異物と認識して乗り上げるか無視して通り過ぎてしまうことがわかっていたので、雌蛾の腹部7節の種々な部分にマジックインキを塗り、腹曲げ行動の解発に対するその効果を調べた(第2図)。これで明らかなように、雄蛾は雌蛾の腹部のうち後部、特に後部3体節付近に触れることにより、雌蛾であると認知して腹曲げ行動を開始し交尾を試みることがわかった。すなわち、雌蛾の腹部後部3体節が雄蛾の腹曲げ行動の解発に重要な役割をになっていることをしめしている。

一方、雌蛾は誘引腺を肥大、突出させて性フェロモンを放出し雄蛾を誘っているが、近づいた雄蛾に前述のように腹部を胸脚で接触されると雌蛾は誘引腺を直ちに収縮させて閉じる。この雌蛾の誘引腺を収縮させて閉じる行動は、誘引腺を肥大、突出した状態では雄蛾の交尾器官を物理的に受け入れられなくなることから、雄蛾を受け入れる態勢をとるための交尾行動のひとつと考えられる。この誘引腺を閉じる行動は実際の交尾行動においては必ずしも雄蛾の胸脚による雌蛾の腹部に対する接触のみならず、興奮して羽ばたきを行っている雄蛾の翅が雌の翅や腹部に接触しても解発される場合も多いことが観察された。これらの接触による誘引腺の収縮は雄蛾の胸脚や翅による必要はなく、どのような物体(例えばピンセット、鉛筆、定規など)による接触でも観察され、非特異的な接触刺激でよいことがわかった。

雌蛾が雄蛾を受け入れる態勢をとるもう1つの行動として、雌蛾は地面に垂れるような位置にある翅を雄蛾が接近すると垂直に揚げて雄蛾を雌蛾に非常に接近して位置することを可能にして交尾行動を行いやすい姿勢をとる。この雌蛾が翅を垂直に揚げる行動は主として雌の翅に興奮して羽ばたきを行っている雄蛾の翅が接触することによって解発される場合が多いが、雌蛾の腹部が雄蛾の胸脚などに接触されて翅を揚げる場合もあることが観

第2図 雌蛾の腹部の鱗粉による触覚信号の不活化が雄蛾の腹曲げ行動の解発に及ぼす影響。

雌蛾の腹部の黒く表した体節にマジックインキを塗り、雄蛾の腹曲げ行動の解発に必要な触覚信号を不活化した。このような各例について5匹ずつ用意し、各々に対し雄蛾を近づけて腹曲げ行動が解発されるかどうかを1匹の雌蛾について20回ずつ、計100回の試行をおこなった。下の数字は腹曲げ行動が解発された頻度(%)を表す。

察された。すなわち、接触刺激による翅を揚げる行動は位置特異的な行動ではなく、翅を切断された雄蛾でも胸脚などによって雌蛾の腹部に触れることにより雌蛾に翅を揚げる態勢をとらせることができる。また、これらの接触による翅を揚げる行動は誘引腺の収縮の場合と同様に、どのような物体による非特異的な接触刺激でも効率よく解発されることが明らかになった。

考 察

カイコを含め夜行性の鱗翅類の交尾行動において、雄蛾が雌蛾を発見する第1の手掛かりは雌蛾が放出する性フェロモンであることはよく知られている (BUTENANDT et al., 1961)。このようにして雌蛾に近づいた雄蛾はカイコでは雌蛾の主として腹部の鱗粉に接触することにより感知する化学的あるいは機械的な信号を第2の手掛かりにして雌蛾を認識し、腹部を曲げて交尾を試みるのが本実験で明らかになった。この鱗粉による信号が接触化学的なものであるか機械的なものであるかは今後の問題であろう。ジャガイモガでは接触による機械的な感覚刺激によって腹曲げ行動が解発されると推定されている (ONO, 1974)。なお、カイコ雄蛾の腹曲げ行動は雌蛾の放出する性フェロモンが存在しない場合や雄蛾の触角を切断した場合には、たとえ鱗粉を含む解発因 (例えば雄蛾の前翅) に接触してもほとんど触発されないもので、性フェロモンが一連の交尾行動の引き金として重要な役割をになっていることは明らかである。

カイコ雄蛾は雌蛾に触れる感覚器官として、胸脚や触角を用いたときに腹曲げ行動が強く解発されるが、翅や腹部で触れた場合にはほとんど触発されないことが明ら

かになった。実際の交尾行動では、雄蛾が主に前胸脚を用いて雌蛾の腹部の後部3体節付近に接触することが腹曲げ行動の解発に重要であることがわかった。なお、触角が交尾行動において鱗粉の感覚器官として雌蛾の認識に実際に働いているかどうかは明らかでない。ただ、雌蛾の翅も雄蛾の腹曲げ行動の解発に役立っているなら、その場合には位置的にいて胸脚よりも触角の方で翅の鱗粉を受容している可能性が高いと考えられる。

一方、雌蛾は雄蛾が近づくと突出していた誘引腺を収縮させて閉じるが、この受け入れ態勢をとる行動は雄蛾が雌蛾の腹部に胸脚で触れるか、羽ばたきを行っている雄蛾の翅が雌蛾の翅や腹部に触れることによって引き起こされる。前者の場合、雄蛾が雌蛾の腹部に胸脚で触れることによって腹曲げ行動が解発されると同時に、雌蛾の方でも誘引腺を収縮させて閉じる行動が解発されることは非常に興味深い。また、雌蛾は翅を垂直に揚げて雄蛾との交尾を容易にするための受け入れ態勢をとるが、この行動は主として興奮して羽ばたいている雄蛾の翅が雌蛾の翅に触れることによって引き起こされるが、雌蛾の腹部に雄蛾の胸脚が触れても解発される。このように、雌蛾の誘引腺を閉じる行動と翅を揚げる行動の解発は接触される位置に特に厳密な特異性がみられず、また雄蛾による接触である必要はなく非特異的な接触刺激でよいので雌蛾がこれらの接触刺激でカイコの雄蛾を認識しているとは考えられない。一方、雄蛾の腹曲げ行動についても他種であるフクラスズメ (ONO, 1977) やモンシロチョウ *Pieris rapae* (猪子, 未発表) の鱗粉によっても解発されるので、種の認知の機構の詳細はいまのところ明らかでない。交尾行動の最終段階である交尾器の交

接における単なる物理的結合の適、不適または交接によってもたらされるある未知物質の交換によって種の認知がおこなわれている可能性が考えられるが、これらは今後の重要な課題であろう。いずれにしてもカイコの雄蛾、雌蛾の交尾行動において触覚による信号がお互いに重要な解発因となっていることは、カイコ蛾が夜行性である点から合理的であると考えられ、きわめて興味深い。

以上の知見をもとにしてカイコ蛾の交尾行動の一般的なプロセスは次のようにまとめられる。

1. 雌蛾は誘引腺を肥大、突出させて性フェロモンを放出する。

2. 性フェロモンを触角で感知した雄蛾は羽ばたきをしながらか雌蛾の方に定位、接近する。

3. 雌蛾に接近した雄蛾は主に前胸脚をつかい雌蛾の腹部、特に後部3体節付近に触れて鱗粉による接触化学的あるいは機械的な信号を感知することによって腹曲げ行動を開始し、交尾を試みる。

4. 雌蛾は興奮して羽ばたいている雄蛾の翅に主として雌蛾の翅が触れられることが刺激となって、翅を垂直に揚げかつ誘引腺を収縮させて閉じ、雄蛾を受け入れる態勢をとる。雄蛾の翅が触れるよりも先に雄蛾が前胸脚で腹部を接触した場合には、この刺激が解発因となって雌蛾は翅を垂直に揚げ、誘引腺を収縮させる行動をとる。

5. 雄蛾は腹部を曲げて雌蛾の末節付近にあてがいつ雌蛾の交尾器を探ぐり、やがて交尾に至る。

摘 要

カイコ蛾の交尾行動についての行動学的な解析の結果、次のような知見が得られた。

果、次のような知見が得られた。

1) 性フェロモンを触角で感知した雄蛾が羽ばたきをしながらか雌蛾に接近すると、主に前胸脚をつかって雌蛾の腹部、特に後部3体節付近に接触する。このとき鱗粉より受ける触覚刺激が解発因となって腹部を曲げて交尾を試みる行動を開始する。雄蛾は胸脚のみならず、触角でもこの鱗粉による触覚刺激を受容し、腹曲げ行動を解発することができる。

2) 雌蛾は雄蛾の翅または胸脚で腹部や翅に接触刺激を受けると誘引腺を収縮させて閉じ、雄蛾の交尾を可能にする態勢をとるとともに翅を垂直に揚げて、雄蛾の接近を可能にする。

3) 雌蛾の誘引腺を閉じる行動と翅を揚げる行動は非特異的な接触刺激でも触発される。

以上の結果をもとにカイコ蛾の交尾行動の一連のプロセスを推定、検討した。

引用文献

- BUTENANDT, A., R. BECKMAN and D. STAMM (1961) Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners. II. Konstitution und Konfiguration des Bomykols. Z. Physiol. Chem. **324**: 84—87.
- 日高敏隆 (1975) 昆虫の性行動, 岩波講座現代生物科学第9巻 運動と行動 (岡島 昭, 丸山工作編), 東京: 岩波書店, pp. 108—120.
- ONO, T. (1974) The scales as a factor inducing males copulation attempt in the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera, Gelechiidae). Botyū-Kagaku **39**: 93—95.
- ONO, T. (1977) The scales as a releaser of the copulation attempt in Lepidoptera. Naturwiss. **64**: 386.

時 報

ICPC

(1) 国際農薬化学会議 (ICPC) の第1回組織委員会が昭和56年10月1日、日本学術会議において開催され、委員長に中島 稔氏を選出した。また同時に第2回運営委員会が行われた。

(2) 第1回幹事会が開かれ(12月15日、於 平安会館)、本会議開催に向けて各部会が本格的準備体制を整えた。

(3) 3rd Circular が作成され、予備登録者への発送を完了した。これに伴い、一般講演の申し込みが行われている(期限:

昭和56年12月31日)。

3rd Circular をご入用の方は、下記事務局宛ご請求下さい。なお本登録の際の参加費は、昭和57年4月30日を過ぎますと割高となりますので、同 Circular に折り込みの用紙を用いてお早めに手続きをお済ませ下さい。

〒351 埼玉県和光市広沢 2-1 理化学研究所
微生物薬理研究室内 ICPC 事務局
(Tel 0484-62-1111 内線 5134)