昆虫の雄の分泌する性フェロモン

西田律夫*

昆虫フェロモンの研究は、化学生態学の中でも最も興味深く、かつ実用的意義も高い分野である。特に性フェロモンは、生殖という生物の基本的な行動に関わっているためか、研究のプロセスや成果がドラマチックであることが多い。従来、雌が雄を誘引する性フェロモンが主体とされてきたが、最近の研究で、雄も雌を誘惑する物質をもつ例が数多く知られるようになった。雄の分泌する性フェロモンは、雌のそれに比べてはるかに多彩である。その巧みなプロポーズ作戦の中から一端をかいま見ると――。

昆虫の求愛行動は大変バラエティーに富んでいる。ホタルのように光で交信するもの、コオロギのように美しい音色で異性を誘うもの、そして多くの昆虫は、化学信号である性フェロモンを巧みに利用して自分のパートナーを誘惑する。カイコガのボンビコール、ワモンゴキブリのペリプラノンなど、これまでに明らかにされた性フェロモンのほとんどは、雌が分泌して雄を誘引するタイプである。しかし、中には雄が雌を誘引したり、あるいはなだめたりするために化学物質を使っている例もいろいろと明らかにされつつある。これら雄の生産する性フェロモンについては、これまでも多くの成書⁽¹⁻⁵⁾でとり上げられているが、ここでは化学と行動学の両方から明らかにされた昆虫を中心に、最近の知見をおりまぜて紹介することにしたい。

チョウ類

マダラチョウ

マダラチョウは、その名の通り彩り豊かなまだら模様をもった美しいチョウの仲間である。これらのチョウの雄は、腹部の先端にヘアペンシル(hairpencil)という特殊な器官を1対もっている。その形状は、ちょうどタンポポの綿毛を連想させる。普段は筆のような形で腹部にしまい込まれているが、雌に出会うとこれをひろげ、雌の前へまわり込んで、なでるように雌の触角にこすりつける。やがて雌は近くの草むらに舞い降り、じっとして雄を受け入れる。ヘアペンシルを切り取られた雄は、なかなか雌に受け入れてはもらえない。

い。ヘアペンシルには雌を“説得”する何らかの化学因子が含まれていると考えられる。

Meinwald ら⁽⁶⁾は、マダラチョウの1種 Queen butterfly (*Danaus gilippus berenice*) のヘアペンシルからダナイドン(1)とジオール(2)を単

離し、それら物質の機能について詳しく調べた。その結果、1が雌の受け入れを促す因子であり、2はヘアペンシル上のクチクラ微粒子を雌の触角にのりづけする役割を果たしていることが判明した。1は微粒子に吸着されていて、これを担体として雌の触角上で徐々に拡散し作用するものと考えられている。

この一連の研究において、不思議なことがわかった。実験室で飼育したマダラチョウの雄は、正常なヘアペンシルをもっているにもかかわらず、なぜか雌をなだめることができない。話は相前後するが、このような雄のヘアペンシルに1を添加することによって交尾率が回復したことから、1のフェロモンとしての作用が立証されたわけである。それでは、なぜ飼育個体には1が含まれていないのであろうか。これには成虫の摂食行動が密接に関わっている。

マダラチョウ類の成虫は、頻繁にムラサキ科の *Heliotropium* 属や、キク科の *Senecio* 属に群がって吸汁する。これらの植物は lycopsamine (3) のようなピロリジニアルカロイド(PA)を含んでいる。花の蜜にも集まるが、むしろ枯れか

* Ritsuo NISHIDA, 京都大学農学部

3

かった植物を唾液で溶かしながら吸う。このようにして吸汁したチョウは、ほどなく1をヘアペンシルに蓄えることができる事実から、3をはじめとするアルカロイドはフェロモンの前駆体であることが示唆された。最近、多くのマダラチョウがPA そのものを虫体内に蓄積していることが明らかになってきた。PA は脊椎動物に対してきわめて毒性が高く、防御物質としての役割を果たしている可能性が高い。オオカバマダラ *D. plexippus* が食草（トウワタ）由来の強心配糖体を体内に蓄積して鳥から身を守っていることは有名話^(1,4)であるが、それらの化合物を蓄積しない多くのマダラチョウ類も鮮やかな警戒色をもち、天敵に捕食されない一因がPA の体内蓄積にあると考えられるようになった。雄成虫はPA を十分量蓄えた証ともいえる代謝物1の存在を雌に誇示することによって受け入れられ、“毒蝶”としての形質が次世代へと確実に受け継がれてゆく——こう考えると、フェロモンのもつ意義も深遠である。

これまで多数種のマダラチョウのヘアペンシル成分が分析され、ピロリジジン系化合物以外にもいろいろな芳香成分を含むことが知られている⁽⁵⁾。アフリカ産の *Amauris ochlea* からは1のほかニナナール、3-ヘキセン酸、オイゲノール、cis-ジャスモンなどが同定されている。これら種特有のブレンドは、近縁種間の識別に関与しているのではないかと考えられている。

トンボマダラ

トンボマダラ (*Ithomiinae*) は、先述のマダラチョウ類に近縁のやや小型のチョウである。南米の密林はこのチョウの宝庫である。その多くの種は翅が透明で、木漏れ日を浴びて葉に止ましていると、精巧なガラス細工のようである（図1）。この静止姿勢は雄独特であり、まさに自分のテリトリーを主張しているといったところである。翅を大きく広げ、後翅上縁に沿って特異なヘアペンシル

図1 後翅前縁のヘアペンシルを立てて自分のなわばりを守るトンボマダラの1種

ルをまるでつけまつ毛のように立てている。このつけまつ毛にはある種のにおいが含まれていて、他の雄を寄せつけない効果をもっている。

Pliske ら⁽⁷⁾は、トンボマダラ数種のヘアペンシルからγ-ラクトン(4)を単離し、これらが雄ど

4

5

うしの忌避シグナルになっていることを明らかにした。なわばりの確保は雌との交尾を有利にするためにも重要な意味をもっており、したがって、これは雄-雄間のフェロモンといえる。このチョウもマダラチョウと同様、*Heliotropium* などの枯草に集まり、しきりに吸汁する。ラクトン4は、前出のマダラチョウが摂取するアルカロイド(3)の側鎖の部分(5)が化学修飾されたものにほかならない。マダラチョウがピロリジジン環の部分を利用するのに対して、このチョウでは側鎖の酸部分を利用していることになる。ヘアペンシルは雄どうしの忌避作用に与るばかりでなく、求愛行動の際にもこれをディスプレイする種類も多いことから、第2の役割として雌に対するフェロモン作用もあるのではないかと考えられている。

これらのチョウにとって、PA 含有植物はよほどの好物であるらしい。*Heliotropium* の枯草を訪れるチョウはハエのように群がり、雨で濡れている時などは、その露を腹いっぱい飲みすぎて動けなくなってしまうほどである。アルカロイド3にはチョウの吸汁を促進する味覚的效果があることがわかっている。しかし、PA 自体に誘引性はないようである。植物体が萎凋して分解をしはじめるとチョウに対する誘引性が増すことから、

Pliske らは PA の加水分解物 (5) について誘引効果を調べた。純粋な 5 の誘引力は顕著でないが、本物質は比較的不安定で、時間とともに甘い芳香をもつようになり、同時にチョウに対する誘引効果も高まるという興味ある実験結果を得ている。

モンキチョウ

北アメリカ中東部の牧草地には 2 種類のモンキチョウ (シロチョウ科) が混じり合って飛んでいる。赤味を帯びた Orange sulphur (*Colius eurytheme*) と、鮮やかな黄色の Common sulphur (*C. philodice*) である。これらの種はきわめて近縁で、混生地ではランダムに交雑するとさえ信じられていた。Taylor らは両種の配偶行動を詳しく調べ、両者は互いに交雑しないメカニズムをもっていることを明らかにした。それによると、Orange の雌は雄の翅の紫外線反射率だけでも相手を識別できるが、Common の雌は専ら雄の翅に含まれる化学物質を手がかりに相手を見分けているという。Grula ら⁽⁸⁾は、両種の雄の翅の化学成分を分析し、それらの役割について明快な結論を出した。

まず、実際の配偶行動の場面を見てみることにしよう。処女雌が葉の上にじっと止まっていると雄が近づいてきて求愛する。もし同種の雄だとわかると翅をしっかりと閉じ、普通は下翅で隠されている下腹部をチラッとのみぞかせて雄との結合に備える。ところが、相手が別種の雄であると、その場から移動したり、翅をパタパタ広げる (拒否行

動)。同じような反応は、止まっている処女雌の触角に、雄から切り取った 1 片の翅で軽く触れてやるだけでも誘起される。さらにまったく同様の効果が、それぞれの種の雄の翅の抽出物を用いても再現できたことから、雌は雄の翅に含まれる化学情報をキャッチしていることがわかった。

そこで、雄翅の抽出物のガスクロマトグラムを比較した結果、両種の構成成分には著しい差異が認められた。図 2 にまとめたように、Orange が 3-メチルヘプタコサンを主成分としているのに対し、Common は飽和脂肪酸のヘキシルエステルを主成分としている。ヘプタコサンとノナコサンは両種に共通であった。Common の成分 5 種のブレンドを Common の雌に示すと受け入れ行動がみられ、Orange の雌に示すと拒否行動が認められた。逆に、Orange の成分 3 種のブレンドを Orange の雌に示すと弱いながら受け入れ、Common の雌に示すと明確な拒否行動が観察された。この場合とくに注目すべきことは、単に同種に対する受け入れ反応に留まらず、異種のフェロモン成分に対して積極的な拒否反応を示していることである。近縁の両種は同じ地域に分布しながら、このようなメカニズムで厳格な生殖隔離をしているという。

日本産のスジグロシロチョウ *Pieris melete* とエゾスジグロシロチョウ *P. napi* (シロチョウ科) の雄の翅にも発香腺と呼ばれる特殊化した腺粉が散りばめられ、ネラルとゲラニールを主成分として数種のモノテルペンを含有する。後者はリナ

ロールをもっている点の特徴である⁽⁵⁾。これらの例以外にも、ジャコウアゲハ *Atrophaneura alcinous* (アゲハチョウ科) の雄の翅からフェニルアセトアルデヒドなど、ミヤマシジミ *Lycæides argyrognomon* (シジミチョウ科) からはセスキテルペンのテレオール (δ -カジノール) などが見いだされている。これら雄の翅のもつ香氣成分が

図 2 2 種のモンキチョウの翅に含まれる性フェロモン成分の比較 (Grula et al., 1980 より模式化)

配偶行動の場でどのような役割を果たしているのか確実にはわかっておらず、今後の研究が待たれる。

ガ 類

ナシヒメシンクイ

ナシヒメシンクイ *Grapholitha molesta* (ハマキガ科) は、ナシやモモなどの果実に食い入る害虫である。雌成虫は Z-8-dodecenyl acetate を主成分とする性フェロモンを分泌し、遠くの雄を誘引する(図3-[1])。この

点は一般のガ類と同じである。しかし、このようにして誘引され雌の近くに着陸した雄〔2〕は、クルッと向きを変え、翅を激しく震わせると同時に腹部末端にある1対のヘアペンシル(表紙写真)を開いたり閉じたりしながら雌に芳香を吹きつける〔3〕。雄の羽ばたきによって生じる風力は90 cm/秒に達し、雄のフェロモンはこの気流に乗ってパルス状に送られる。雌は直ちに触角を立て、雄のほうに向かって歩き(あるいは走り)出す〔4〕。互いの体が接触するや否や〔5〕、雄は把握器ですばやく雌の生殖器をつかみ、交尾が成立する〔6〕。ステップ〔2〕から〔6〕に至るまで2秒足らずの早わざであり、しかも体長5 mm程度の小さな虫であるため、配偶行動の解析はビデオテープによって進められた。

筆者は、ナシヒメシンクイの雌の性フェロモンを明らかにした Roelofs らと共同で、ヘアペンシルに含まれる雄の性フェロモンの単離を試みた⁽⁹⁾。ヘアペンシルは果実様の甘い香りをもっている。コーリング中(性フェロモン分泌中)の雌の風上に、ヘアペンシルの抽出物を浸み込ませた濾紙小片を置くと、雌は図3のステップ〔4〕のように誘引され濾紙片に触れる。このことを生物検定の指標として誘引活性物質を追跡した。ガスクロマトグラフィー分取により、ヘアペンシルから *trans*-桂皮酸エチル(6)、メレイン(7)、ジャスモン酸メチル(8)、エビジャスモン酸メ

図3 ナシヒメシンクイの配偶行動

チル(9)の4種の化合物が分離・同定された。このうち単独で誘引活性を示したのは6のみであったが、これはもとの粗抽出物に比べて著しく低い値であった。

いろいろな組合せ実験を行なった結果、6にヘアペンシル独特の芳香成分である9を混合すると、もとの抽出物に匹敵する強い活性が発現した。9はそれ自体では活性を示さないで、協作用物質(synergist)と考えられる。共存する立体異性体8には、そのような活性は認められなかった。ところで、8はもともとジャスミン油よりとられ、“Queen of aroma”の名で知られる重要な香料成分である。ところが、ヘアペンシルに含まれる8にはほとんど香りがなく、人間の感ずる香りの本体もその中に少量混在する9によること、この研究の過程で判明した⁽¹⁰⁾。昆虫も人間も同じ香りのエッセンスに惹かれることは大変興味深い。

さて、誘引成分6と9は、いずれもヘアペンシル中の微量成分である。一方、ヘアペンシルに含まれる揮発性物質の80%以上を占める主成分7は、雌に対して何の作用も示さなかった。この物質を含む空気を雌に向かって吹きかけたところ、雌は直ちに立ち去り、忌避的に働いていることが示された。電気生理実験でも、7は雄の触角に対してのみ作用することがわかっている。とはいうものの、実際の配偶行動の場面はそう単純ではな

さそうである。Baker はナシヒメシンクイの行動を詳しく調べ、次のような面白い現象を見いだしている。1匹の雄が雌にヘアペンシリグして求愛中に、たまたま他の雄が割り込んでくると、むしろ後者のほうが有利に事を運び、ヘアペンシルを使うことなしにその雌と交尾してしまう (Sneaking 行動)。その多くの場合は、ヘアペンシリグ中の雄に後着の雄が誘引され、その交尾を妨げる結果となる。配偶行動はワンパターンでなく、我々の言う誘引・忌避などの尺度のあてはまらない微妙な側面をもっているようにも思われる。

ヒトリガ類

ヒトリガ科の雄にもヘアペンシルをもつものが多く、その中のかかなりの種がマダラチョウと同様に *Heliotropium* などの植物を訪れて吸汁し、あるいは幼虫時代に PA を含む植物を食べて PA を体内に蓄積することが知られている。Conner ら⁽¹¹⁾は、このような性質をもつベニゴマダラヒトリ *Utetheisa ornatrix* の配偶行動について調べ、ヘアペンシルに含まれるヒドロキシダニダール (10) が雄の性フェロモンであることを明らかに

した。PA を含まないウズラマメで育てて羽化させた雄成虫は、ヘアペンシルに 10 を塗布すると雌の受け入れ行動が認められること、その効果は10の両鏡像体のうち (－) 体のみであることを証明した。この種の場合も、先のナシヒメシンクイ同様、いったん雌が性フェロモン (Z,Z,Z-3,6,9-heneicosatriene) で雄を至近距離まで誘引して繰りひろげられる雌雄双方による化学コミュニケーションである。

ヒトリガの中には、とてつもなく肥大したヘアペンシルをもっている種がある。図4のシロヒトリ *Spilosoma nivea* の場合はその1例で、普段は腹部内にしまい込まれているが、指で押し出し

図4 シロヒトリの巨大なヘアペンシル (長さ 25 mm)

てやると、時には自分の体長をしのぐヘアペンシルを伸長する。チューブ内は空洞である。筆者は、本種のヘアペンシルを分析し、相当量の 10 が含まれていることを確認した。

Schneider ら⁽¹²⁾は、同様の巨大ヘアペンシルをもつ東南アジア産クロスジヒトリ *Cretonotos gangis* について研究した。このガは夕刻になると、ヘアペンシルを垂れ下げるようにして木にぶら下がる。それが何を意味する行動であるのかは未だわかっていない。この種も 10 を放出していることが明らかにされている。このガの幼虫は PA を含む植物を好んで食べるが、PA を含まない餌で育てるとヘアペンシルがほとんど形成されない。ところが、この飼料中に PA の一種モノクロタリンを添加してやると、立派なヘアペンシルをもった個体が出現する。このように、植物の二次代謝物であるアルカロイドが昆虫の形態形成に直接影響することが明らかにされたのは、初めての例である。

マダラチョウとヒトリガは、同じ鱗翅目とはいえ分類上大きく隔たっている。PA 植物への誘引、PA の体内蓄積、ヘアペンシル・ディスプレイ、ジヒドロピロリジン類の活用と、互いにそっくりな機能を発達させてきたことは、平行進化といつて差しかえないであろう。

ツツリガ類

メイガ科のハチノスツツリガ *Galleria mellonella* の幼虫はミツバチの巣を食い荒らすため、養蜂業者の大敵である。このガの雄は翅に分泌腺をもち、独特の臭気を放つ。フェロモン成分はノナールとウンデカノールの混合物であり、雌はこれに応じて翅をばたつかせ、ダンスを踊るような行動をする。24 時間内に放出されるフェロモン量は 300 μg に達し、ガ類一般の雌の性フェロモンに比べると桁はずれに高い値である。この大量放出について Leyrer ら⁽¹³⁾は、ミツバチから身を守る防御物質としての可能性も示唆している。

貯穀害虫ツツリガ *Aphomia gularis* も前種同様、雄は翅に分泌腺をもち、桑原⁽¹⁴⁾は、雄の放出する揮発成分を分析し、2-フェニルエタノールと Z-2, 6-nonadien-4-olide (11) を分離・同定し

11

た。両成分とも、幼虫時代の食餌由来らしい。上に述べた2種とも、雌は性フェロモンをもたないといわれている。

ガ類の雄の多くはヘアペンシルなどの特殊化した分泌器官をもち、配偶行動の一連の動きの中でこれらをディスプレイする。それらヘアペンシルの成分については、上に述べた以外にもかなり多くの報告があるが⁽²⁾、実際の機能について明らかにされているものは少ない。平井ら⁽¹⁵⁾は、ヨトウガ類 *Pseudaletia* 属 (ヤガ科) のヘアペンシル成分ベンズアルデヒドが、雄に対する忌避効果をもつことを報告している。最近、コウモリガの1種 *Hepialus hecta* の雄のフェロモン成分として 12, 13 などが報告された⁽¹⁶⁾。本種の雄の後脚には房

12

13

状の毛束があり、その香りはパイナップルのようであるといわれている。

以上みてきたように、鱗翅目の雄の性フェロモ

ンは、直鎖状の雌のフェロモンに比べると構造上かなりバラエティーに富んでいる。食餌由来の成分を利用していることもその一因と考えられるが、これら雄の性フェロモンの実際の生成過程についてはほとんどわかっておらず、今後の研究課題である。

甲 虫 類

ワタミゾウムシ

ワタミゾウムシ *Anthonomus grandis* (ゾウムシ科) は、ワタの大害虫である。アメリカ合衆国では綿花地帯の南部を中心に、本種の被害を抑えるため懸命の努力がなされているが、莫大な量の殺虫剤の投入により環境汚染、薬剤抵抗性の問題も年を追うごとに深刻化している。こうした中で、希望をもって進められたのがワタミゾウムシの性フェロモンの研究である。この虫は、雄が性フェロモンを分泌し雌を誘引する。Tumlinson ら⁽¹⁷⁾は、雄の虫体と糞の抽出物より4種類のモノテルペン化合物を分離し、14~17の化学構造を明らかにした。特異な構造の 14 は grandisol と

14

15

16

17

命名されている。それぞれの化合物は単独ではフェロモン活性を示さず、アルコール体とアルデヒド体を混合してはじめて作用する。実験室内では雌のみを誘引したが、野外でテストすると時期によっては雌雄ともに誘引され、集合フェロモンとしての性質をも有している。この点、キクイムシ類における集合フェロモンと類似点をもっている⁽²⁾。ワタの精油には各種のモノテルペンが含まれていることから、食餌成分がフェロモン前駆体である可能性も考えられていたが、¹⁴C でラベルした酢酸、メバロン酸などのとり込み実験から、昆虫自身がフェロモンを生合成できることが証明されている。4種の化合物の混合比 40:30:15:15 のものは野外における誘引率が高く、grandlure の名で量産され、発生子察や大量誘殺のメディアとしてワタミゾウムシ撲滅作戦の中に

組み込まれ活躍している。

インゲンマメゾウムシ

インゲンマメゾウムシ *Acanthoscelides obtectus* (マメゾウムシ科) の雄は、至近距離から雌を誘引する。Horler⁽¹⁸⁾ は、雄の虫体より methyl E-2, 4, 5-tetradecatrienoate (18) を単離・構造決定

し、性フェロモンとしての可能性を示唆した。本物質は、天然界からは珍しいアレン構造をもち、負の旋光性を示した ($[\alpha]_D = -128^\circ$)。前出の grandisol (14) とともに多くの合成法が開発されている⁽¹⁹⁾。

ブドウトラカミキリ

ブドウトラカミキリ *Xylotrechus pyrrhoderus* (カミキリムシ科) は、ブドウの幹に潜入する害虫である。本種の雄はフェロモンを生産し、1 m 程度の距離から雌を誘引する。雌が雄の至近距離に舞い降りると、今度は雄のほうから走り寄ってきて雌の背中によじ登る。これが彼らの配偶行動の基本パターンである。岩淵ら⁽²⁰⁾は、雄のフェロモンの存在を証明し、2 S, 3 S-octanediol (19) と 2 S-hydroxy-3-octanone (20) を活性本体として

分離した。立体配置は合成によって決定された。いずれも単独では活性を示さず、両者の比が 80 : 20 ~ 95 : 5 の範囲で最も高い誘引性が認められた。

ゴキブリ類

図5はチャバネゴキブリ *Blattella germanica* の配偶行動の1コマである。雌の体表には性フェロモンが含まれていて、雄は触角で触れることにより相手を認識して図のような翅上げ行動をとる。雄の背面の器官からは雌を誘惑する物質が分泌され、雌がこれをなめる。背中をなめられた刺

図5 雄(左側)の背面をなめる雌のチャバネゴキブリ

激が引き金となって、雄は腹部を雌の下方にすべり込ませて結合する。雄の翅上げ行動、雌のなめる行動はともに交尾成立のための不可欠の条件である。第1のステップ、雄の翅上げを解発する雌の性フェロモンは、3, 11-dimethyl-2-nonacosanone およびその ω -hydroxy 体であることが明らかにされたが⁽²¹⁾、第2のステップ、雄の背面から分泌される性フェロモンに関しては未解決のままである。

雌が雄の背面をなめる行動はゴキブリに限らず、多くの直翅目昆虫に共通した現象である。Roth らはハイイロゴキブリ *Nauphoeta cinerea* の雄の背面に含まれる誘惑物質を seducin (<seduce=うっとりさせる) と名づけ、分離を試みたが、単離には至っていない⁽¹¹⁾。

このハイイロゴキブリの雄の翅上げ行動は、雌体表を覆う飽和炭化水素群によって解発される。同じ炭化水素群は雄自体にも含まれているにもかかわらず、雄に対して翅上げしないのは、雄の表皮ワックスに翅上げ行動を抑制する物質が含まれているからである。福井ら⁽²²⁾は本物質を nau-phoetin と名づけ、octadecyl Z-9-tetracosenoate を同定した。本物質は、雄-雄間で抑制的に作用するフェロモンの一種である。ハイイロゴキブリの雄は順位制をもち、優位な雄は下位よりも交尾成功率が高い。このような行動の中にも、嗅覚的に作用する化学因子の関与が示唆されている。雄は発音器官をもち、求愛がスムーズに進まない時などに鳴くことが知られている。このほか、生活環境をとりまく集合フェロモンも彼らの行動を制御する重要な要素と考えられ、彼らの社

会には相当複雑な因子が絡みあっているようである。

*

以上、鱗翅目、鞘翅目、直翅目について述べたが、このほかに、たとえば双翅目ではチチュウカイミバエ *Ceratitis capitata* の雄のフェロモンとして methyl E-6-nonenate と E-6-nonen-1-ol が明らかにされている⁽²³⁾、半翅目、長翅目などにも雄の性フェロモンの存在が示唆されている。いずれにしても、化学、行動学の両面が明確に示された例は未だ数少ないようである。

雄の生産するフェロモンの機能を大別すると、今まで見てきたように、雌に対する作用と雄に対する作用の2つのカテゴリーに分けられる。前者の場合についてその作用様式をみると、①遠距離からの誘引（例：ワタミゾウムシ）、②至近距離からの誘引（ナシヒメシンクイ）、③接触を伴う雌の受け入れ行動の誘導（モンキチョウ）、④分泌物摂食に伴う交尾姿勢の形成（ゴキブリ類）などに分類できる。特に②、③、④のようなタイプの物質の機能を表わす用語として“aphrodisiac（催淫性）pheromone”という言葉がよく使用されている。便利な表現ではあるが、厳密に言えば、表面的な行動の観察だけからこれを立証することは困難であり、乱用を避けるためにも本論では使用しなかった。この概念に関しては Birch の成書⁽²⁴⁾などを参照されたい。

後者の雄-雄相互作用に関与する場合、たとえばトンボマダラの例では、“territorial recognition（テリトリー認識）pheromone”，ヤガ科ヘアペンシルのベンズアルデヒドは“repellent（忌避）pheromone”というように、その作用様式で表現されている。ハイイロゴキブリの nauphoetin は、雌雄に共存する性刺激因子の作用を抑えるものであるが、Schlein ら⁽²⁵⁾は、双翅目昆虫をモデルにこのようなタイプのフェロモンを“abstinon”（＜abstinency＝禁欲）という用語で呼ぶことを提案している。

雄の性フェロモンの研究に関するここ数年間の進歩は目覚ましい。雌の受け入れ反応など微細な

行動の変化を見きわめる難しさは伴うが、ほとんどの昆虫は配偶行動の場では完全な一方通行ではなく、互いに相手を確認し合っているように思われる。それゆえ、このような機微が明らかにされれば、雄の性フェロモンに関して今後ますます多くの類例が報告されるであろう。昆虫の配偶行動の神秘が解き明かされると同時に、上に述べたようないろいろな概念も体系化されるものと期待される。

文 献

- 1) 石井象二郎：“昆虫の生理活性物質”，南江堂，1971。
- 2) 湯嶋 健：“昆虫のフェロモン”，東京大学出版会，1976。
- 3) 石井象二郎他：“昆虫行動の化学”，培風館，1978。
- 4) J. B. ハルボーン：“ハルボーン化学生態学”，高橋英一，深海浩訳，文永堂，1981。
- 5) 古前 恒，林 七雄：“身近な生物間の化学的交渉”，三共出版，1985。
- 6) J. Meinwald, Y. C. Meinwald & P. H. Mazzocchi: *Science*, **164**, 1170 (1969)。
- 7) T. E. Pliske: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **68**, 935 (1975)。
- 8) J. W. Guala, J. D. McChesney & O. R. Taylor: *J. Chem. Ecol.*, **6**, 241 (1980)。
- 9) R. Nishida, T. C. Baker & W. L. Roelofs: *J. Chem. Ecol.*, **8**, 947 (1982)。
- 10) R. Nishida, T. E. Acree & H. Fukami: *Agric. Biol. Chem.*, **49**, 769 (1985)。
- 11) W. E. Conner, T. Eisner, R. K. Vander Meer, A. Guerrero & J. Meinwald: *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9**, 227 (1981)。
- 12) D. Schneider, M. Boppré, J. Zweig, S. B. Horsley, T. W. Bell, J. Meinwald, K. Hansen & E. W. Diehl: *Science*, **215**, 1264 (1982)。
- 13) R. L. Leyrer & R. E. Monroe: *J. Insect Physiol.*, **19**, 2267 (1973)。
- 14) Y. Kuwahara: *Appl. Entomol. Zool.*, **15**, 478 (1980)。
- 15) K. Hirai: *J. Chem. Ecol.*, **8**, 1263 (1982)。
- 16) V. Sinnwell, S. Schulz, W. Francke, R. Kittmann & D. Schneider: *Tetrahedron Lett.*, **26**, 1707 (1985)。
- 17) J. H. Tumlinson, D. D. Hardee, R. C. Gueldner, A. C. Tompson, P. A. Hedin & J. P. Minyard: *Science*, **166**, 1010 (1969)。
- 18) D. F. Horler: *J. Chem. Soc. (C)*, 850 (1970)。
- 19) C. A. Henrick: *Tetrahedron*, **33**, 1845 (1977)。
- 20) K. Iwabuchi, J. Takahashi, Y. Nakagawa & T. Sakai: *J. Chem. Ecol.*, **11**, 819 (1985)。
- 21) R. Nishida, T. Sato, Y. Kuwahara, H. Fukami & S. Ishii: *J. Chem. Ecol.*, **2**, 449 (1976)。
- 22) M. Fukui & S. Takahashi: *Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ.*, **122**, 25 (1983)。
- 23) M. Jacobson, K. Ohinata, D. L. Chambers, W. A. Joens & M. S. Fujimoto: *J. Med. Chem.*, **16**, 248 (1973)。
- 24) M. C. Birch: “Pheromones”, North-Holland Publishing Company, 1974, p. 115。
- 25) Y. Schlein, R. Galun & M. N. Ben-Eliahu: *J. Chem. Ecol.*, **7**, 285 (1981)。