昆虫の行動と接触化学受容[†]

福井 昌夫

(京都大学農学部)

視覚は人間が外部の情報を得る感覚器官のなかでも重要な位置を占めるが、情報交換を行う際には、視覚や触覚などの助けを借りつつ、音声言語としての言葉が最も重要な役割を担う。昆虫もまたその形態こそ人間と違うものの五感を持っている。そして摂食・逃避・生殖行動などのさまざまな面で、種に特異的に発達した感覚器官により情報を得る一方で、“独特の言葉”を用いて情報を発信して種内や種間で情報交換を行う。人間から見れば想像だにできない情報の伝達チャンネル（受信と発信）を用いる昆虫も少なくない。

甘み・辛み・酸味などを感じる味覚感覚は私達の食生活を豊かにする。味覚が一時的に麻痺したとしても、言葉に比べれば、意志の疎通にはさしたる障害とはならないだろう。ところが昆虫では、味覚受容をつかさどる接触化学受容器（contact chemoreceptor）が口器のほかにも脚の先端の跗節や触角上にも見られる。たとえばハエは口吻上にある味覚受容器で餌に含まれている水溶性物質（糖やアミノ酸）を感知して口吻を伸ばし摂食をはじめ。しかし、触角上に分布するものは味覚受容とは別に、もっぱら同種や異種の個体を触れて種や性の認知に使われていて、人間の視覚や聴覚に相当する役割を担っている例が知られており、昆虫や節足動物に特異な器官である。

ここでは昆虫や他の節足動物が種内や種間での情報伝達に使っている接触化学物質と接触化学受容について紹介する。

1. 属性の伝達

ゴキブリの性フェロモンはワモンゴキブリを用いて詳しく研究されていて、Periplanone A, B, C & D が雌より分泌放出され、雄が誘引され交尾することが知られ

ている⁽¹⁾。この匂いフェロモンは配偶行動の重要な鍵刺激として機能しているが、本種の雄は雌の体表上に分泌される接触化学受容性のフェロモン（contact pheromone）により、雌を最終的に認知していることが明らかにされている⁽²⁾。

ヤマトゴキブリはワモンゴキブリと同様に匂いフェロモンによって誘引される。しかし、匂いフェロモンだけで翅をあげて求愛行動を示す個体は少なく、雄は雌に触れてはじめて求愛行動を示す。雄が雌を認知する段階でコンタクトフェロモンが関与していると考えられる⁽³⁾。

一方、チャバネゴキブリは *Periplaneta* 属とは違い、匂いフェロモンは用いず、雄は雌に出会ったときに触角を盛んに触れ合わせ、雌の体表に分布する性フェロモンを受容して求愛行動を示す。この性フェロモンは雌の体表より単離され、3,11-ジメチル-2-ノナコサノンと 29-ハイドロオキシ-3,11-ジメチル-2-ノナコサノンの2成分が明らかにされた⁽⁴⁾。

ハイイロゴキブリの雄もチャバネゴキブリと同様にコンタクトフェロモンを用いる。しかし、上に述べた3種のゴキブリの雌雄間では求愛行動だけが主に観察されるが、ハイイロゴキブリの雄は雌に求愛行動を示す一方、他の雄に対し触角を激しく触れ合わせたり翅や腹部を噛み合い攻撃行動を示す。雄が雌雄に求愛と攻撃行動を示す刺激は、雌雄の体表上に存在している。構造決定されたフェロモンとその量的な経時変化と行動の変化を図1に示した。雌雄の体表上には、性特異的なフェロモン（雌：未同定の雌認知フェロモン；雄：オクタデシルシス 9-テトラコセノエイト＝雄認知フェロモン）と、雄に求愛行動を解発させる炭化水素が分泌される。この炭化水素は雌雄に共通で炭素数 31 から 53 までの直鎖・モノメチル側鎖・ジメチル側鎖のもので構成されている。雄は羽化後間もない時期には、炭化水素によって他の成熟雄に求愛行動を解発させて攻撃行動を避ける。成熟に伴って雄認知フェロモンを分泌して炭化水素の求愛

[†] Insect Behavior and Contact Chemoreception. Masao FUKUI (Pesticide Research Institute, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606)

図1 成熟雄(20日齢)の雌雄に対する行動の変化とフェロモン量

刺激を抑えるようになると、この雄も雌の獲得をめぐる他の成熟雄と攻撃行動を繰り返し、いずれか優位の雄が雌と交尾する⁽⁶⁾。ちなみに、炭化水素と雄認知フェロモンは、雄の触角上に存在する異なった刺状感覚子で受容された後、中枢で処理されて性の識別がされることが示唆された⁽⁷⁾。この事実はハイロゴキブリの雄が雌雄を明確に識別している証拠であり、脂溶性物質を用いて行われた神経生理学的研究のはじめての例である。

ゴキブリ以外でも類似の例が知られている⁽⁸⁾。腐肉上で摂食と交尾をするナカアヒゲブトハネカクシの雄は、性的成熟に達するまでの間、成熟雄からの攻撃をかかわすために、雌の性フェロモン(シス7と9-ヘンアイコセンおよびシス7と9-トリコセン)を体表上に分泌して雌に擬態する。成熟を終えた2週間後には雌の性フェロモンを分泌しなくなり、他の成熟した雄と同様に雌の獲得をめぐる攻撃行動を繰り返す。

配偶行動において、単に行動を解発する刺激として属性としての情報を伝えるだけでなく、分泌を遅らせたり積極的に他の性のフェロモンを分泌することで、化学的に擬態して、攻撃をかかわすような行動が進化した素地は、接触化学物質を利用することにより、はじめて可能になったと考えられる。

2. 帰属の伝達

社会性昆虫や亜社会性昆虫では、各コロニーのメンバーは彼らが帰属するコロニーのメンバーと他のコロニーのメンバーの違いを体表成分で識別する。

同種のアリでもコロニーが違えば、働きアリの間で排斥行動が観察される。コロニー間のメンバーの識別は、種内では炭化水素の組成が同じであるにもかかわらず、組成比がコロニー間で異なっている事実によって説明されている。とくにクロオアリの体表炭化水素の分析に

より興味ある事実が明らかにされた。女王から一時的に隔離された働きアリの体表炭化水素の組成比は、女王と一緒にいる個体とは異なってしまう。再度女王と一緒にすると組成比が女王と同一となることから、コロニー間の認知が女王のコントロールの下に体表炭化水素を通じて行われている可能性が示唆された⁽⁹⁾。

巣穴を掘って家族単位で生活を営むワラジムシの一種 *Hemilepistus reaumuri* は、家族と家族以外の個体を識別する⁽¹⁰⁾。家族内では排斥は見られないが、ある個体がある家族の個体と出会ったときには排斥行動を示す。この家族間での個体の識別は、体内で生産されて体表上に分泌される認識物質によって行われる。

これらの事例は近年、血縁認知(kin recognition)として、ここに述べた以外にもシロアリやゴキブリで知られている。

3. 履歴の確認

昆虫が自らの行動の履歴を他個体に伝えたり、自らの行動の調整に接触化学物質を使っている例が知られている。

アズキゾウムシはアズキの表面に産卵をすると、オレイン酸やリノール酸などの脂肪酸や炭化水素、トリグリセリドをマーキング・フェロモンとして豆上に塗布してゆき、次世代のために、過剰の卵を1つの豆上に産まないように密度調節を行う⁽¹¹⁾。やはりミナミアオカメムシの卵寄生蜂は、寄主卵に産卵するとマーキングフェロモンを塗りつけて、すでに寄生したことを卵の表面に記す。このマーキングされた卵は他個体によってさらに寄生を受けることはない⁽¹²⁾。

葉面下に潜溝を作り葉肉を摂食して成長するハエ *Phytomyza ranunculi* の幼虫に寄生する寄生蜂の一種 *Dapsilarthra rufiventris* は、探索行動を繰り返しながら

表 1 昆虫の情報伝達のチャンネル^a

	シグナルの型				
	匂い (volatile chemical)	音 (auditory)	視覚 (visual)	接触 (tactile)	接触化学物質 (contact chemical)
有効時間帯	昼夜	昼夜	昼	昼夜	昼夜
伝達距離	長い	長い	中間	短い	短い
伝達速度	遅い	速い	速い	速い	速い
障害物回避能力	良い	良い	劣る	劣る	劣る
位置の確認	低い～高い	中程度	高い	高い	高い
エネルギー・コスト	低い	高い	低い	低い	低い
伝達方法の例	匂いフェロモン	求愛歌	翅の色模様反射光	キック ^b	コンタクトフェロモン
代表種	ワモンゴキブリ カイコガ	コオロギ セミ	アゲハチョウ モンシロチョウ	アブラムシ ^b	ハイイロゴキブリ クロオオアリ

^a Alcock⁽¹⁴⁾ をもとに作成された Lewis⁽¹⁵⁾ の表を改変, 追加.

^b Sycamore aphid は互いに脚で蹴りながら適度な間隔を保ち集合を維持する⁽¹⁶⁾.

葉上にマーキング・フェロモンを分泌する。フェロモンの蓄積量が寄生の機会が訪れるまでにある限界値に達すると、その葉を去る。寄主に出会い産卵をすると、産卵前に葉を去る目安であった限界値は高まり、引き続き探索行動を行う。高密度に幼虫寄生が見られる葉では、寄生蜂は寄主の探索に多くの時間を費やす⁽¹³⁾。

これらの情報は直接個体間で作用しないが、情報の伝達は接触化学受容により行われている。すでに産卵あるいは寄生したことを“時間をおいて”自らが受容したり、他個体に伝達して過寄生を避け不利益を回避する場合や、最適な行動選択すなわち最も必要な行動に時間を割くための調整に用いられている。

4. 情報伝達のチャンネル

Alcock⁽¹⁴⁾ は動物が用いる主要なシグナルである匂い (chemical)・音 (auditory)・視覚 (visual)・接触 (tactile) の伝達特性などについてまとめた (表 1)。匂いは昼夜関係なく有効に働くが、直接相手を確認 (identify) するには適さない。しかし、匂い源に向かって進めば受容者は発信者に出会うことができる。音もほぼ匂いと同様に機能する。視覚は夜間には機能しないが、直接相手を確認するにはきわめて優れた感覚である。接触は相互の触れ合いがなければ、情報の授受は不可能である。しかし触れ合うことによって確実に相手や対象物の確認ができる。接触化学物質 (contact chemical) は、接触による情報の伝達方法で、基質上に付与された化学物質が、多様な意味を持った情報を伝える。

昆虫が行動において利用している接触化学物質の役割について、属性の伝達、帰属の伝達、そして履歴の確認に分けて紹介した。これらの情報伝達は接触化学物質の

特性を十分生かしており、接触化学物質以外の伝達方法では目的とする情報を伝えることは不可能であろう。

今後も多くの昆虫の行動が詳細に分析されるにつれて、行動調節にかかわるさまざまな情報の伝達方法が明らかになるであろう。そのなかで接触化学物質が重要な役割を果たしている例が明らかにされるであろう。しかし、行動のなかでどのような意味内容 (content) を持ったものとして使われているかを十分理解する必要がある。このことによって始めて、昆虫行動に関与する接触化学物質と接触化学受容の意味が明らかになると考えられる。

- (1) C. J. Persoons, F. J. Ritter, P. E. J. Verwiel, H. Hauptman and K. Mori: *Tetrahedron Lett.*, **31**, 1747 (1990).
- (2) G. Seellinger and B. Sehuderer: *Anim. Behav.*, **33**, 599 (1985).
- (3) 北村實彬:「昆虫の生理と化学」, 日高・高橋・磯江・中西編, 喜多見書房, 1979, p. 251.
- (4) R. Nishida, and H. Fukami: *Mem. Coll. Agric.*, Kyoto Univ., No. 122, 1 (1983).
- (5) M. Fukui and S. Takahashi: *Mem. Coll. Agric.*, Kyoto Univ., No. 122, 25 (1983).
- (6) M. Fukui and S. Takahashi: in preparation.
- (7) 渡辺明彦, 渋谷達明: *化学と生物*, **27**, 149 (1989).
- (8) K. Peschke: *Naturwissenschaften*, **72**, 274 (1985).
- (9) 山岡亮平: *化学*, **45**, 625 (1990).
- (10) K. E. Linzenmair: "Kin Recognition in Animals," ed. by D. J. C. Fletcher and C. D. Michener, John Wiley & Sons, 1987, p. 121.
- (11) 本田 博:「昆虫の生理と化学」, 日高・高橋・磯江・中西編, 喜多見書房, 1979, p. 165.

- (12) N. Hokyō, M. Shiga and F. Nakasuji : *Jpn. J. Ecol.*, **16**, 67 (1966).
 - (13) T. Sugimoto, H. Murakami and R. Yamazaki : *J. Ethol.*, **5**, 95 (1987).
 - (14) J. Alcock : *Animal Behavior* : "An Evolutionary Approach", 2nd ed., Sinauer, 1979.
 - (15) T. Lewis : "Insect Communication," ed. by T. Lewis, Academic Press, 1984, p. 1.
 - (16) A. F. G. Dixon : *J. Anim. Ecol.*, **32**, 33 (1963).
-