

綜 説

The Reproduction of the Blattaria. Chikayoshi KITAMURA (Pesticide Research Institute, College of Agriculture, Kyoto University, Kyoto)

ゴキブリの生殖 北村実彬 (京都大学農学部農薬研究施設)

1. はじめに

ゴキブリは、約2億5千万年前、古世代石炭期中期に、地球上に姿を現わして以来、管々と生活を続け、トンボと共に“生きた化石”などといわれるほど、たくましい生命力を誇っている。

地球上に住むゴキブリとしては、約450属、3500種以上が知られているが、Rehnは、翅、特に翅脈の構造に基づき、それらを5科、17亜科に分類した。(図1) それによると、Blattidaeは、卵生の6亜科と、卵胎性の3亜科を含む²⁾。

Princisは、翅のたたみ方、脚の構造、頭の額頭楯、

雄の下生殖板、雌の亜生殖板の形状を基礎に、4つのグループ(亜目)に大別した。4亜目は、さらに28科に分けられた(図1)。Princisの分類では、Blaberoideaは、卵生の6科、卵胎性の8科、胎生の1科を、Epilamproideaは、卵生の3科と卵胎性の1科を含み、生殖という面から見ると、異なった様式のものか混じることになる³⁾。

McKittrickは、こうした生殖様式の違いも考慮に入れた上で、(1)雌の生殖器とその筋肉系、(2)雄の生殖器、(3)前胃、(4)産卵行動という4つの関点から、約83属100種について検討し、5科20亜科*に分類した(図2)³⁵⁾。McKittrickの分類に従って、それぞれの亜

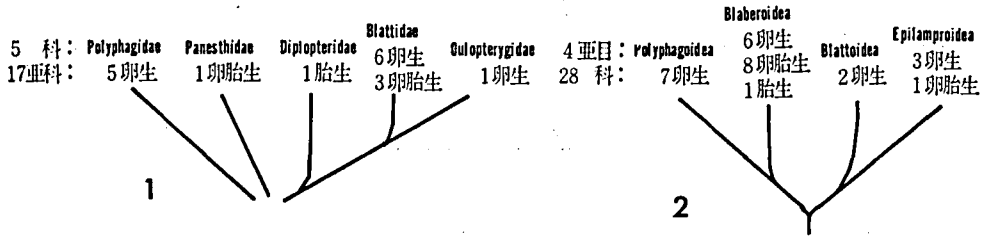


図1. 1. Rehn (1951) と 2. Princis (1960) による分類

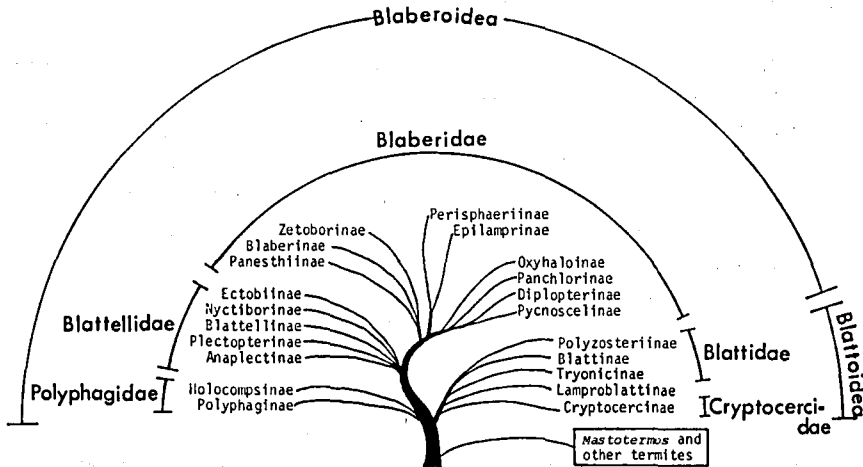


図2. McKittrick (1964, 1965) による分類と系統樹³⁵⁻³⁷⁾

* 後の研究から³⁷⁾、Blattidaeに新しく亜科 Tryonicinaeが加えられ、5科21亜科となった。Tryonicinaeは卵生のゴキブリである。

科に属する代表的な種を表1にあげた。

ゴキブリの生殖様式として、卵生 (oviparity), 卵胎生 (ovoviviparity), 胎生 (viviparity) の3つが知られている^{65,70)}。

I. 卵生 (受精卵は雌の体外へ出され, そこで発育する)

1. 卵鞘は, 卵がフ化するずっと前に産下される。

1. 産卵の時, 卵鞘あるいは卵は, 胚子発育に十分な水分を含んでいない。卵鞘は, 湿ったところに産下され, 卵は外部から水分を吸収する。乾燥した所では, 水分は失なわれ, 卵は乾いてしまう。(この型のコキブリとしては, *Ectobius pallidus*, *Cariblatta lutea minima*, *Parcoblatta virginica* が知られる。)

表1. McKittrick による分類とそれに属する代表的な種 (太字は, 配偶行動の観察された種)

上科	科	亜科	代表的な種	
BLATTOIDEA	Cryptocercidae	Cryptocercinae	<i>Cryptocercus punctulatus</i>	
	Blattidae	Lamproblattinae	<i>Lamproblatta albipalpus</i>	
		Tryonicinae	<i>Tryonicus montanus</i>	
		Blattinae	<i>Blatta orientalis</i> , <i>Neostylopyga rhobifolia</i> , <i>Periplaneta americana</i> , <i>P. australasiae</i> , <i>P. brunnea</i> , <i>P. fuliginosa</i> , <i>P. japonica</i>	
	Polyzosteriinae	<i>Eurycotis floridana</i> , <i>Melanozosteria soror</i> , <i>Platyzosteria castanea</i> , <i>Polyzosteria limbata</i>		
BLABEROIDEA	Polyphagidae	Polyphaginae	<i>Arenivaga bolliana</i>	
		Holocompsinae	<i>Hypercompsa fieberi</i>	
	Blattellidae	Anaplectinae	<i>Anaplecta</i> sp.	
		Plectopterae		<i>Allacta similis</i> , <i>Cariblatta lutea lutea</i> , <i>Euthlastoblatta abortiva</i> , <i>Lophoblatta</i> sp., <i>Neoblattella</i> , sp., <i>Onychostylus notulatus</i> , <i>Plectoptera</i> sp., <i>Supella supellectillum</i>
			Blattellinae	<i>Blattella germanica</i> , <i>B. vaga</i> , <i>Loboptera dimidiatipes</i> , <i>Parcoblatta fulvescens</i> , <i>P. virginica</i> , <i>Pseudomops septentrionalis</i> , <i>Shawella coulouiana</i> , <i>Symploce hospes</i> , <i>Xestoblatta festae</i>
		Ectobiinae	<i>Ectobius lapponicus</i> , <i>E. pallidus</i>	
	Nyctiborinae	<i>Nyctibora noctivaga</i> , <i>Paratropes mexicana</i>		
	Blaberidae	Zetoborinae	<i>Phortioeca phorasoides</i> , <i>Tribonium spectrum</i> , <i>Zetobora signatocollis</i>	
		Blaberinae		<i>Archimandrita tessellata</i> , <i>Blaberus craniifer</i> , <i>Blaptica interior</i> , <i>Brachycola tuberculata</i> , <i>Byrsotria fumigata</i> , <i>Eublaberus posticus</i> , <i>Hemiblabea granulata</i> , <i>Hormetica apolinari</i> , <i>Monastria biguttata</i> , <i>Parahormetica bilobata</i> , <i>Petsodes dominicana</i>
			Panesthiinae	<i>Macropanesthia rhinocerus</i> , <i>Panesthia angustipennis</i> , <i>Salganea morio</i>
			Pycnoscelinae	<i>Pycnoscelus surinamensis</i> (= <i>P. indicus</i>)
		Diplopterinae	<i>Diploptera punctata</i> , <i>Leurolestes pallidus</i>	
		Panchlorinae	<i>Acroblatta luteola</i> , <i>Capucina patula</i> , <i>Panchlora nivea</i> , <i>P. irrorata</i>	
		Oxyhaloinae	<i>Gromphadorhina portentosa</i> , <i>Leucophaea maderae</i> , <i>Nauphoeta cinerea</i> , <i>Oxyhaloa buprestoides</i>	
Epilamprinae		<i>Audreia cicatricosa</i> , <i>Calolampra irrorata</i> , <i>Epilampra azteca</i> , <i>Hyporhichnoda litomorpha</i> , <i>Laxta granicollis</i> , <i>Rhabdoblatta lineaticollis</i>		
Perisphaeriinae	<i>Derocalymna cruralis</i> , <i>Gyna caffrorum</i> , <i>Perisphaerus aeneus</i> , <i>Pilema thoracica</i>			

ロ。産卵に際して卵鞘あるいは卵は、卵の発育に十分な水分を含んでいる。卵鞘は、水分の消失を遅らすことができ、従って、卵は、相当乾燥した所でも発育できる。卵は胚子発育の間、卵鞘自身から水分をとる。(この型としては、*Blatta orientalis*, *Periplaneta americana*, *Supella supellectilium* などがある。)

2. 卵鞘は、幼虫がフ化する直前、あるいはフ化するまで、雌によって、雌の体外に保持される。胚は水分を雌から受け取る。(*Blattella germanica*, *Blattella vaga* が知られる。)

II. 卵胎生 (卵は、雌の体内で発育する。)*

通常25位の卵を含む卵鞘が、卵生のゴキブリに比べると同じように作られるが、卵胎生のゴキブリでは、その後、卵鞘は、雌の保育嚢 (brood sac) の中へ引き込まれる。卵は、十分な卵黄を含んでいるが、完全な発育をするためには、雌から水分を吸収しなくてはならない。卵が成熟すると、卵鞘は再び押し出され、フ化した幼虫は、卵鞘から外へ出る。

1. 卵鞘は厚く、黒い色をしている。(*Blaberus craniifer*, *Blaberus giganteus*, *Byrsotria fumigata* などが、このタイプのゴキブリである。)

2. 卵鞘はかなり薄く、色も、無色に近いものから、コハク色したものまで、多様性を示す。(*Nauphoeta cinerea*, *Leucophaea maderae*, *Pycnoscelus surinamensis*, *Panclhora nivea* などが属する。)

III. 胎生*

産卵の様式、あるいは、卵鞘の保育嚢への引き込みなどは、卵胎生のゴキブリと同様である。しかし、この種では、卵は(約12個作られる)、胚子発育の間、水分と同時に卵黄も、雌から供給されねばならない点で卵胎生とは異なる。このタイプとしては、*Diploptera punctata* のみが知られる⁶⁸⁾。

McKittrick の分類においては、卵胎生、あるいは胎生のゴキブリは、Blaberidae のみに含まれており、他は全て、卵生である。ゴキブリは、卵生から、卵胎生、胎生へと進化していったと考えられている。

2. 配偶行動

配偶行動のパターン

日本に土着の種といわれる *Periplaneta japonica* (ヤマトゴキブリ) の雄は、遠くから雌を感知すると、そばに近づき触角で雌の体に触れる。雄は、それが同

種の雌であることを認知すると、雌の前へ回り込んで180度回転し、雌の方へ尻を向ける。その時、雄は翅を45~90度の角度にあげ、腹部を曲げ、背面を雌の方へさし出す。もし雌が unresponsive なら、雄の求愛行動に対し無関心のままであるか、その場を逃れるが、responsive なら、雄の背中にまたがり、背面をなめる。その時、雄はあとずさりして雌の生殖器をつかみ、交尾が行なわれる(図3)⁶⁹⁾。

種によって、細い点での違いはあるにせよ、*P. japonica* で見られるような、雄が翅をあげ、雌が雄の背面をなめるという行動は、多くのゴキブリにおいて、もっとも共通に見られる。

Roth & Willis は⁶⁰⁾、*Blattella germanica* (チャバネゴキブリ) の配偶行動について、それまでの研究者の観察を確認し、*B. germanica* においては、雄雌交互の触角の触れあいが、雄に求愛行動をおこさせるのに重要であることを報告している。雄は、触角の接触によって、雄と雌を識別しており、また性的興奮を引き起こされている。雌の身体から切り離れた触角でも、雄に翅あげ行動をおこさせることができるし、雌の身体からクチクラグリースをこすり取って、雄にぬるとその雄は他の雄を興奮させることから、*B. germanica* の雄は contact chemoreception によって、性の識別を行なっていると考えられている⁶¹⁾。

石井は⁶⁰⁾、*B. germanica* 雄雌成虫の触角の、走査電子顕微鏡による比較を行ない、それらには、見られる限り差のないこと、雌触角の物理性も否定はできないが、化学物質が雄の翅あげを引き起すと考えられることを報告している。

Volkov らによれば、*B. germanica* の雌には、雄を誘引する物質が含まれており、雌を飼育した口紙を、エーテル抽出し、精製したところ、それらは3つの化合物の混合物であったと報告している⁷⁰⁾。

西田らは⁶⁹⁾、雌体表を、*n*-Hexane で洗浄して得た洗液を雄触角にぬりつけると、その触角は、他の雄に翅あげ行動を引き起すことができることから、このアッセイ方法により、ヘキサン抽出物を精製し、雌体表には、雄に翅あげ行動をひき起させる2つの成分が含まれることを確認している。

*Byrsotria fumigata*⁶¹⁾ (Cuban cockroach) の雄は、雌の分泌する性フェロモンに誘引されて、雌に近づき触角で雌に触れる。その後雄は前胸の前縁部で雌の身体をそっと突き、翅を上下に約10~20度あげたりおろしたりする。雌が responsive なら、この行動は1~2秒で終るが、雌が unresponsive なら数分続く。触角相

* これらにおいては、卵鞘は一旦体外に作られ、それから、二次的に体内に引き込まれるにすぎず、真の卵胎生、胎生といい難いという理由から、これらは、それぞれ、偽卵胎生 (false ovoviviparity)、偽胎生 (false viviparity) と呼ばれることもある。

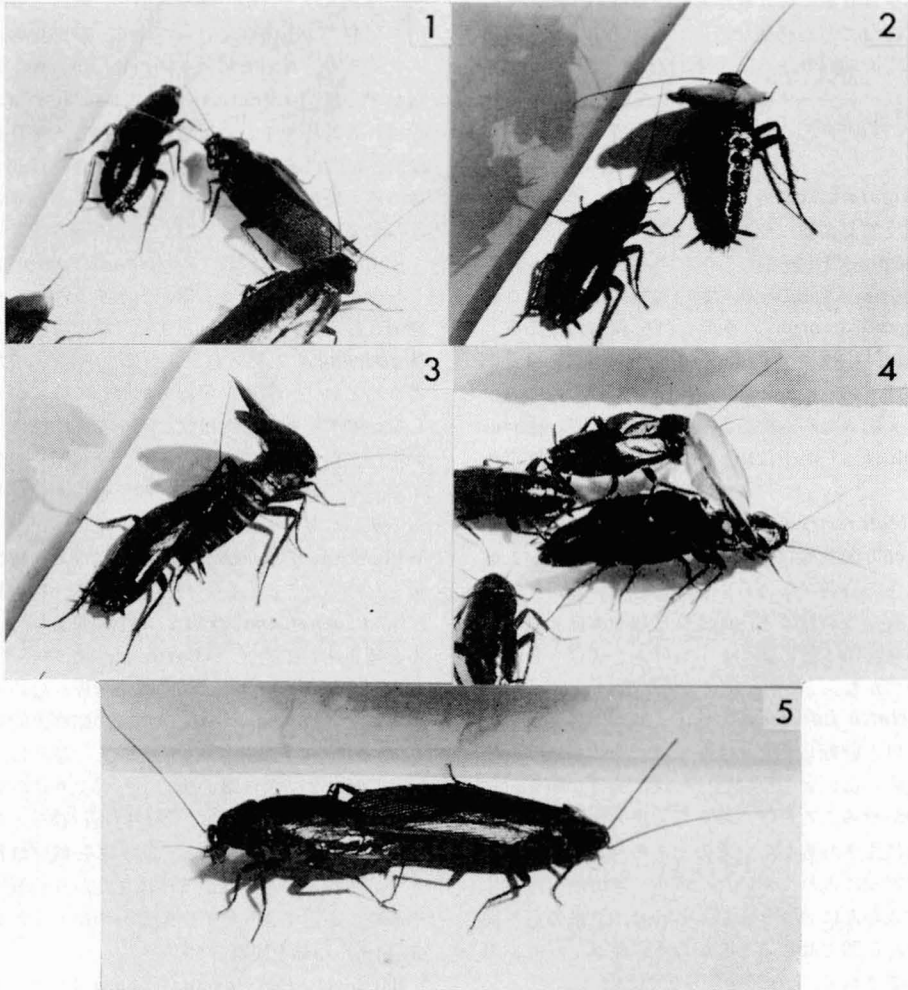


図3. *Periplaneta japonica* の配偶行動³³⁾

互の触れあいによって雄は雌の感受性を知るらしい。雌が十分 receptive なら、雄は回転して、翅をさらに、90度の角度まで立てる (full wing raising)。雌が雄の背板をなめている間に雄は、あとずさりして、雌の生殖器をひっかけようとする。雌は短翅で雄よりもはるかに大きいという顕著な性的二型を示す *B. fumigata* では、交尾器の結合がなされた後、他のゴキブリとは違って、雌の方が180度回転して、end-to-end の姿勢を取る。

“雌がなめる”という行動の持つ意味が *B. fumigata* で実験されている⁹⁾。翅を垂直に立てた雄の第1腹部背板だけを絵筆の先で触れてやると、雄は尾端をそらして絵筆にさわろうとする (図4)。尾端が固いものに触れると、そのまま翅をあげ続けているが、固いものに触れないと、翅をたたんで逃げてしまう。雄にあ

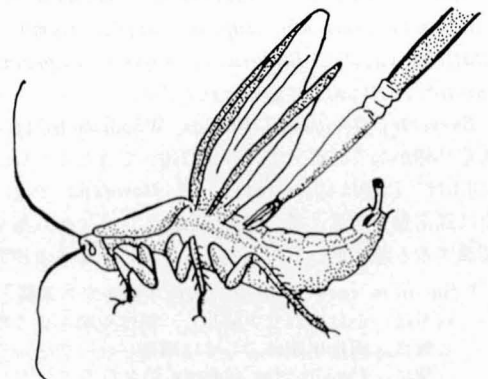


図4. *Byrsotria fumigata* において雌が背板をなめるという行動のもつ意味を調べた実験 (説明は本文) (Barth, 1964より)

とずかりをさせるには、腹部末端から前方へ順になめていくということが必要なようで、腹部第1背板だけを刺激しても雄はあとずかりをしない。*B. fumigata* においては、一つ一つの行動によって引き起される反応が、次の行動を起させる刺激になっていることがわかる。

B. fumigata には、外見上雄に似た型、雌に似た型、片側が雄反対側が雌に似た型という3つの型の gynandromorph (雌雄兩型) の存在することが知られている⁶⁰⁾。正常な雌雄の配偶行動の観察に準じて、これらの gynandromorph の配偶行動を調べたところ、正常な雄は、中間型の gynandromorph に対し求愛するが、中間型の gynandromorph は、正常な雌に対し何の行動も起さなかったことから、中間型の gynandromorph は、行動上は雌に似た型であろうと推定される⁶¹⁾。

Parcoblatta virginica の雄は、触角で雌に触れると、翅を45度の角度にあげる⁶²⁾。雌が反応しないと雄はこのままの姿勢でしばらくじっとしているが、雌が背面分泌腺をなめだすと約90度まで翅をあげ、雌の口器が雄の腹部第1節に届くと、雄はあとずかりし雌の生殖器をつかむ。

Parcoblatta fulvescens の雄は、雌に出会うとすぐに翅をあげ、回転しあとずかりする⁶³⁾。雌が雄の求愛行動に反応しないと、雄はしばしば、あげた翅を左右にバタつかせる。これは、おそらく雄の性フェロモンを雌の方にまきちらしているのであろうと考えられる。雄の飼育容器に入れておいた口紙を、雌の前へ持ってゆくと、さかんにアンテナをふるわせ、口紙の方へ寄ってきて、口器でなめることから、性フェロモンの存在が示唆される。

これらのゴキブリで見られたと同様の行動が、*Blatta orientalis*⁶⁴⁾、*Periplaneta fuliginosa*⁶⁵⁾、*Ectobius pallidus*⁶⁶⁾、*Leucophaea maderae*⁶⁷⁾、*Nauphoeta cinerea*⁶⁸⁾、*Supella supellectilium*⁶⁹⁾、*Blattella vaga*⁷⁰⁾、*Blaberus craniifer*⁷¹⁾、*Capucina patula*⁷²⁾ などにおいて観察されている。

Eurycotis floridana (Florida Woodroach) は、雌雄共翅がなく、従って、今まで述べてきたような、“翅あげ”行動は見られない⁷³⁾。*E. floridana* では、雄は通常動きがなく雌の方が積極的に、遠くから雄を認識すると雄の所へ近寄ってくる。雄の生殖する抑発

性の性フェロモンが、雌を誘引し、雌による雄雌の識別を可能にするのに役立っている。雌が雄の近くに寄ってくると、互いに触角を振わせながら相手の身体に触れる。雄が receptive なら、lateral vibration と呼ばれる身体を左右に振る行動をとる。そうなると雌は、雄の背にまたがり、露出されている背面分泌腺をなめる。雌がなめるという刺激が雄にあとずかりという行動をおこさせるようで、交尾に至る。

Roth & Willis は、*Periplaneta americana* (ワモンゴキブリ) の雄は、雌の生殖する性フェロモンに誘引されて雌の所へやってきて、雌の身体にさわると、*B. germanica* で見られたように、相互に触角で触れあうことなく、直接交尾器を把握しにゆくことを観察している⁶⁰⁾。興奮した雄は、翅を左右に上げ、雌の腹の下へ、自分の腹部を突き出し、交尾器をつかもうとする。その時の雄の接近は、前からであったり、横からであったり、うしろからであったりする。Roth & Willis⁶⁰⁾ は、*P. americana* においては、雌が雄の背板をなめることはないと報告している。Barthによれば⁶⁹⁾、*P. americana* の雄は、性的興奮が高まってくると翅を左右に上げ、(Barth は、この姿勢を dragonfly posture と呼んだ)、雌が背板をなめる。われわれは、*P. japonica* の配偶行動の観察と同じ方法で *P. americana* の配偶行動を観察し、通常は、雌がじっとしたままで雄は雌の腹の下へもぐり込み交尾を完成させるが(図5 1~3)、雌が拒否行動をとるなど、非常に unreceptive な時、雄は翅を上げ数秒間そのままの姿勢を保ち、雌が背中にもたがり背板に触れるや否や、あとずかりして交尾器をつかもうとする(図5 4~6)行動を観察した⁷⁴⁾。

Barth は *Periplaneta brunnea* (トビイロゴキブリ) の雄も、dragonfly posture をとると、報告しているが⁶⁹⁾、われわれは、雄は翅を垂直にあげることを観察した⁷⁴⁾(図6)。

雄が翅をあげ、雌が雄の背面分泌腺をなめるという行動をしないゴキブリはまれで、この“変則的”ともいえる配偶行動は、Blaberidae のいくつかの種において見られるだけである。

*Pycnoscelus surinamensis** (= *P. indicus*) (Surinam cockroach)^{64,66)} の雄は雌の生殖する性フェロモンに誘引されて、雌の所へ直線的にくと、雌の背中にはい登る。unreceptive な雌は、腹部末端を下側に

* Surinam cockroach には両性生殖をする系統と単為生殖をする系統があると考えられていた⁶⁶⁾。Roth は、両系統のかけあわせ実験から、両性生殖をする雌は、単為生殖によっては増殖できないし、単為生殖をする雌は、両性生殖によっては増殖しないことから、両系統は性的に隔離されているとして、両性生殖をする種に、*Pycnoscelus indicus* の名をあてた⁴⁴⁾。以後、これ以前の論文であっても両性生殖の系統とあれば、*P. indicus* と呼ぶ。

P. indicus の雌が単為生殖によっては増殖しないということの一つの原因として、卵鞘を子宮内に引き込ませるのに受精囊の中に精子が存在することが、必要であるということが、あげられる⁷⁰⁾。

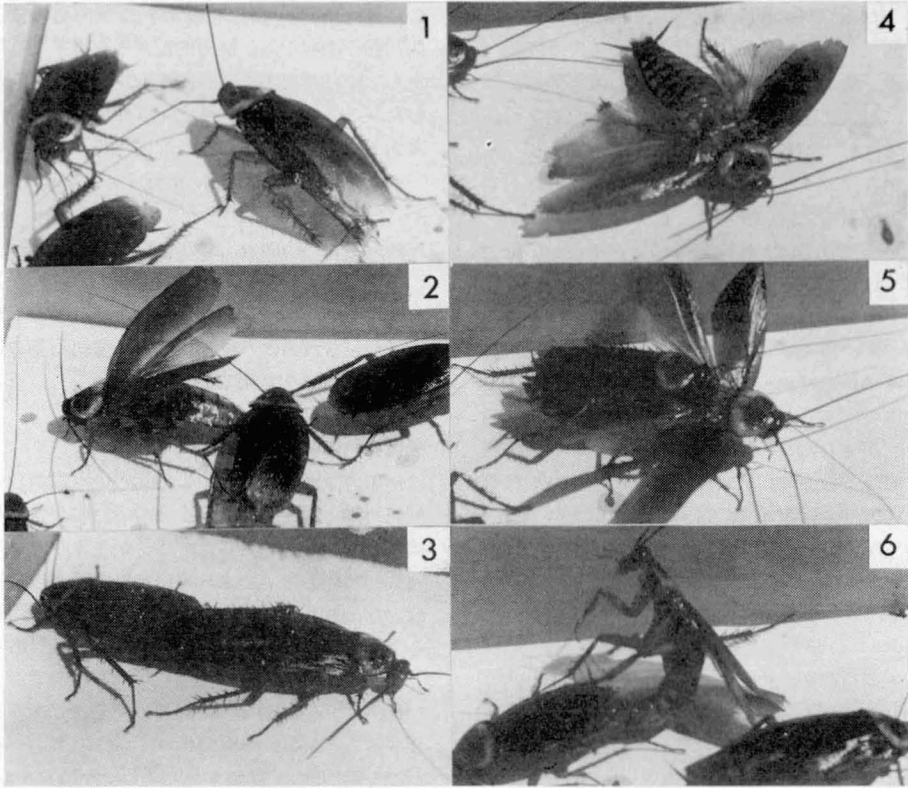


図5. *Periplaneta americana* の配偶行動

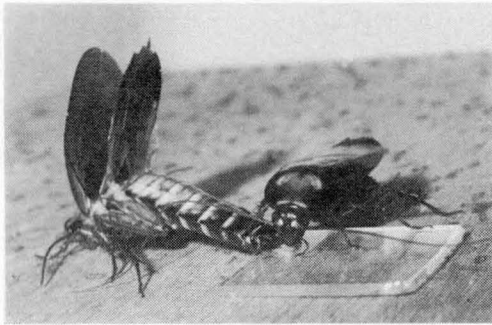


図6. ガラス板につけたフェロモンに反応している *Periplaneta brunnea* の雄

曲げるか、雄が生殖器をつかみにくると逃げるなどの拒否行動をとるが、雄を受け入れる用意のある雌は、腹部を腹側にわん曲させ、腹部末端が上を向くような姿勢をとる。雄は雌の背中の上ののったままで、腹を雌の回りに、あるいは下へ曲げ、交尾節 (phallomere) で、雌の生殖器をつかもうとする。このような、雄上位の位置から交尾器の結合が行なわれると、雄は雌の背から降り、180度回転して、ゴキブリに特有の end-

to-end (tail-to-tail) の姿勢をとる。

Roth & Willis は、*Panchlora nivea* において、雌は雄の背面分泌腺をなめもしないし、雌上位の姿勢もとろうとしないことを観察している⁶⁴⁾。雄は、単に雌のうしろにすばやく、かけ寄り回転し、雌のうしろから腹部末端を雌の方に向けたまま、あとずさりして、生殖器の結合をはかろうとする。

Panchlora irrorata の配偶行動のパターンは、*P. nivea* のそれとよく似ている⁷⁸⁾。雄は雌に触角でさわるまで近づき、触角を交互に触れあわせる。その後雄は、雌の横へまわり雌の胸や覆翅を押す。雄は、雌のうしろにまわりこみ、わずかに腹をあげ横にゆるむ。たいていの雄は、この動作に余り時間をかけない。体を左右にふったのち、雄は180度回転して、尻と尻をつきあわすような姿勢をとり、翅を少しあげてあとずさりして交尾を行なう。

マダガスカルの中の森林の中に棲む、*Gromphadorhina portentosa* の配偶行動⁶⁾には、雌の生産する性フェロモンが関与しているかどうかかわからない。雄と雌が出会うと、長い間、触角の触れあいを行なう。そのうち雄は、腹部第2節の気門から空気を吹き出してシュー

という音をたて (hissing) ながら*, 雌のまわりを歩き回り, 触角でさかんに雌の身体をたたくようにしながらさわる。そのうち雄と雌は回転し, 腹部末端が触れあうと, 雄はあとずさりをして, 雌の生殖器をつかもうとする。雌に触角でさわるといふ接触刺激が, 雄の求愛行動を解発する要因と考えられる。雄と雌とでは触角の外部構造に違いがあり, 雄の触角にある横に張り出た長い感覚毛は, 接触刺激の受容器として働いているのではないかと, Barth は考えている。

以上見てきたように, 種によって少しずつ細い点で違いはあるが, ゴキブリの配偶行動は, 表2に示すように, いくつかのパターンに分類できる。

若干の例外はあるが, 多くのゴキブリにおいて共通のパターンが見られた。性的に興奮した有翅の雄は翅をあげ, 腹部背板を雌の方に向ける。Receptive な雌はその上にのり, 背板あるいは背面分泌腺をなめる。雄と雌の生殖器の結合がなされると, 両者は end-to-end (tail-to-tail) の姿勢をとる。こうした行動は, McKittrick の分類における 両系統 (Blattoidea と Blaberoidea) において共通している (表1)。

変則的配偶行動が, Pycnoscelinae, Oxyhaloinae, Panchlorinae で見られる。

一般に昆虫の配偶行動は, 粘管目や総尾目の例で考えられるように, 雌がまったく無関心であるもの, (*Podura aquatica*, *Dicyrtomina minuta*) から, 雌も配偶行動において何らかの役割を果たす (*Sminthurides aquaticus*) 方向へ進化が進んだと考えられる⁶⁷⁾。

Periplaneta americana のように雌が受動的なも

のから, *Byrsotria fumigata* に見られるように, 配偶行動の過程で雌が積極的役割りを果たすような方向へ進んでいったと考えられるにもかかわらず, 最も進化したゴキブリといわれる上記3亜科において, 雌が受動的で雄が一方的に行なう配偶行動が観察される。

例えば, Panchlorinae に属する *Capucina patula* や Oxyhaloinae に属する *Leucophaea maderae*, *Nauphoeta cinerea* では通常の配偶行動が見られるのに, なぜ *Panchlora nivea*, *P. irrorata*, *Gromphadorhina portentosa* において, こうした変則的行動が見られるようになったか, 配偶行動の進化の過程とその意味を考える上で興味深い。

配偶行動に関与する要因

昆虫の生殖には, 昆虫の行動という点から見ると, 配偶行動と産卵行動という2つの行動が含まれる。配偶行動について考えれば, 子孫が生まれるためには, 時間的空間的に隔離されている雄と雌が一つ所で出会い, それらが同種の配偶者であることを認知し求愛し交尾するまでの一連の行動が不可欠である。つまり配偶行動には, (1)雌雄が一つの場所で出会うこと (orientation), (2)互いに同種の配偶者であることを認知すること (discrimination), (3)両者のいろいろな行為を時間的に調整すること (synchronization), (4)交尾器の接触が行なわれること (copulation), (5)精子の移入受精が行なわれること (insemination) が必要になってくる。ある特定の要素, あるいは行動が, これら5つの機能のいくらかを果す例も多く知られている。

表2. ゴキブリの配偶行動のパターンの分類

1. 雄は, 雌に近づき, 直接交尾器をつかむ。
Periplaneta americana
2. 雄は翅をあげ, 雌が, 背面をなめるとあとずさりして交尾器をつかむ。
Blatta orientalis, *Periplaneta brunnea*, *P. fuliginosa*, *P. japonica*, *Supella supellectilium*, *Blattella germanica*, *B. vaga*, *Parcoblatta fulvescens*, *P. virginica*, *Ectobius pallidus*, *Blaberus craniifer*, *Byrsotria fumigata*, *Diploptera punctata*, *Capucina patula*, *Leucophaea maderae*, *Nauphoeta cinerea*
3. 雄は身体を左右にふり, 雌が背面をなめるとあとずさりして交尾器をつかむ。
Eurycotis floridana (雄は短翅なので翅上げ行動はしない)
4. 雄は, 雌のうしろから, あとずさりして, 交尾器をつかむ。
Gromphadorhina portentosa, *Panchlora irrorata*, *P. nivea*
5. 交尾に先立って, 雄が雌の上のり, 雌の上から交尾器をつかむ。
Pycnoscelus surinamensis (= *P. indicus*)

* *G. portentosa* の雄は, 大きいものでは体長が8~10cmもあり, 驚かされると, やはりシューという音を出す。また, 雄と雌が出会うと頭を下げ, シューという音を出しながら前胸背板の硬い部分でぶつかりあい, どちらかが逃げてゆくまで押しあう。*G. portentosa* 雄の hissing 行動は警戒, 攻撃, 求愛と3つの異なる場面でおこる。求愛の時の音は, 前2つの場合よりも, ずっと静かであるが, 同時に発する臭いは, 3つの場合とも同じであるという。

ゴキブリの雌雄が同じ場所で偶然に出会う以外に、雄の生殖する、あるいは雌の分泌する性フェロモンで、異性を誘引する例も多く知られている。そのうち、化学的研究がなされているのは、*Blattella germanica*、*Periplaneta americana*、*P. japonica*、*Nauphoeta cinerea* など数種にすぎない。

Wharton らは⁷⁰⁾、*P. americana* 未交尾雌と接触させた口紙を抽出して得られた活性油状物を精製し、 10^{-12} g という微量で雄を誘引する物質約 28 μ g を単離し、脂肪酸のエステルらしいと報告した。次いで Jacobson らは、*P. americana* 雌を入れたミルク管中に通気し、出てくる空気を冷やして活性物質をトラップする方法で⁸¹⁾、約 1 万匹の雌を 9 カ月間飼育して、12.2mg の性フェロモンを得、この化合物が 2,2-dimethyl-3-isopropylidene cyclopropyl propionate であると同定した⁸¹⁾。その後、この化合物の合成が試

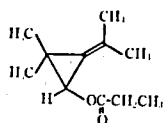


図7. Jacobson の提唱した *Periplaneta americana* 性フェロモンの構造

みられ^{13,16,38,68,74)}、このものは生物的に何の活性も持たないことが明らかにされるに至り、化学的研究はふりだしに戻った。(その間の事情、および化学的研究の紹介については、著者らの総説²³⁾に詳しい。)

雌から 1 カ月以上隔離しないと雄は性フェロモンに対し反応しないこと⁷²⁾、雌雄一緒に飼育した容器からとった口紙は、*P. americana* 雄に興奮を引き起こさないこと³⁴⁾などから、実際には、雌雄が偶然に出会って交尾が行なわれることの方が多いのではないとも考えられる。

多くのゴキブリにおいては、雄と雌が出会った後、雄が翅を垂直にあげ、雌に背面分泌腺をなめさせるという前交尾行動をとる。Roth & Dateo は、約 9000 匹の *Nauphoeta cinerea* (ハイイロゴキブリ) 雄の背面分泌物を塩化メチレンで抽出し、分画を行ない、メタノール可溶部に活性が存在することを報告した⁸²⁾。雌が雄の背面分泌腺をなめるにつれて、雌の生殖器は、雄の生殖器が把握するのに、丁度良い位置にくる。雄の背面分泌物は、雌を交尾に丁度良い位置にもっていくという作用(誘引)、交尾器の結合を試みる間雌をじっとさせておく(静止)などの作用をもつことから、Roth & Dateo は、これに対し、seducin と呼んでいる。雄の分泌する性フェロモンに対し、通常雌は、触角の屈く範囲の距離から接触によって、反応しているのであるが、かなりの距離(数インチ)から、反応

することもあるといわれている⁸³⁾。

Byrsotria fumigata で見たように、雌が雄の背面をなめるという行動が、雄の次の行動を解発する刺激となっているようである。Florentine は、電気生理学的、形態学的考察の結果、*Periplaneta americana* の腹部第 2 節から第 6 節にかけて、空中を伝わってくる音、あるいは地面の振動などに感応する感覚器官の存在を報告した²¹⁾。その後の研究から、これらの感覚器官は、単純な聴覚器官ではなく、クチクラの振動を感知する器官であることがわかった。これらの器官は、*P. americana* 以外に、*Leucophaea maderae*、*Nauphoeta cinerea* にも存在し、クチクラ上の口器の動きのような微小な圧力でも十分感応することから、Florentine は、以上の種では、female position detector として働くのではないかと推理している²²⁾。

N. cinerea の雄は、求愛行動の途中で stridulation をすることがある^{27,28)}。雄は、雌に求愛する時、翅と覆翅をあげ、背板を雌にさらす。雌は雄の分泌するフェロモン(seducin)に反応し、雄の背にまたがり、なめる。もし、雌が receptive なら、交尾はすぐ起る。しかし雌が反応しなかったり、交尾がうまくいかなかった時、雄は翅を下げ、アンテナや脚で雌にさわったり、雌から 2cm 以内のところに立ち止り、摩擦音を発する(stridulation)。雌がじっとしている間は音をたてるが、雌が動きはじめると雄は stridulation をやめ、雌の前へ回って翅をあげる。雄は、前胸背板の後縁部の裏側にある約 4 μ ずつ離れた約 40 の平行な溝と、覆翅の前縁脈の背側の基部に約 4 μ ずつ離れた 400 本の垂直の溝とをこすりあわせて音を出す。雄の stridulation に対して、雌がどのように反応するかについては、わかっていない。多くのゴキブリにおいて、種々の発音行動が知られている⁸⁴⁾が、(表 3) 配偶行動に際して音を発するのは、*N. cinerea* だけである。

雄の背面分泌腺

今まで見てきたように、4 種類の例外を除けば、ゴキブリにおける前交尾行動は、大変似ている。たいていの種においては、雌は、フェロモンによって考えられるが、雄の背板に誘引され、その上をなめる。

雌が上になって背板をなめるということは、図(3と14)で見ると、雄が雌の生殖器をつかむのに丁度良い位置に雌を誘導するのに役立つ。Alexander は、昆虫における交尾のもっとも原始的な型は、このような“雌上位”であると報告している¹⁾。コロギヤキリギリスやコロギスの雄も、背面分泌腺を持っており、それらも、雌を適当な位置へと導くのに役立っている。

多くのゴキブリの雄は、1つあるいは複数の節に特

表3. ゴキブリにおける音の発生

I. 特別な器官を使わずに音を発する	
1. 腹部を翹にこすりつけて音を出す	<i>Archimandrita tessellata</i> , <i>Blaberus craniifer</i> , <i>B. discoidalis</i> , <i>B. giganteus</i>
2. 地面をたたいて音を出す	<i>Byrsotria fumigata</i> , <i>Eublaberus posticus</i> , <i>Leucophaea maderae</i>
3. 翹を腹部に打ちつけて音を出す	<i>Diploptera punctata</i>
II. 特別な形態上の器官を備えている	
1. 気門から音を発する	<i>Gromphadorhina brunneri</i> , <i>G. chopardi</i> , <i>G. coquereliana</i> , <i>G. javanica</i> , <i>G. portentosa</i>
2. 摩擦音を発する器官を有する	<i>Henschoudetenia epilamproides</i> , <i>H. flexivitta</i> , <i>Leucophaea maderae</i> , <i>Nauphoeta cinerea</i> , <i>Oxyhaloa buprestoides</i> , <i>Oxyhaloa</i> sp. (<i>ferreti</i> ?) <i>Jagrehnia gestroiana</i> , <i>Panchlora irrorata</i> , <i>P. nivea</i>

殊化した背面分泌腺を持ち、それらは、雌を誘引するフェロモンを分泌すると考えられている。

交尾に先立って、雌が雄にまたがるのが観察されている29種について、特殊化した背面分泌腺の存否を表4に示した^{14,19)}。特殊な背面分泌腺が見られないにもかかわらず雌がのってなめることが知られている数種についてもおそらく、どこかに、フェロモンを生産する腺があると考えられる。

こうした背面分泌腺はたいがい体節の中央部にあり、

その形状もいろいろ多様性を示している。あるものは、いくつかのちらばった剛毛から成っていたり (*Parcoblatta virginica*)、表面に膠着した毛の束であったり (*Gislenia australica*) また、別のものでは、瘤突起や剛毛をもった浅い、あるいは深い袋状であったり (*Parcoblatta pensylvanica*)、剛毛のない多肉質の突起であったり (*Leucophaea maderae*, *Proscratea complanata*) する。

Blattoidea の中で、最も原始的な科である Cry-

表4. 雌がなめるという行動が見られるゴキブリにおける背面分泌腺の存在 (Roth, 1969).
(*Cheng Liang¹⁴⁾ によれば *P. americana* には背面分泌腺が存在するという)

ゴキブリの種類	背面分泌腺の存在	ゴキブリの種類	背面分泌腺の存在
BLATTOIDEA		Blattellidae : Ectobiinae	
Blattidae : Blattinae		<i>Ectobius lapponicus</i> L.	+
<i>Blatta orientalis</i> L.	-	<i>E. pallidus</i> Olivier	+
<i>Neostylopyga rhombifolia</i> Stoll	-	<i>E. sylvestris</i> Poda	+
<i>Periplaneta americana</i> L.	-*	Blaberidae : Blaberinae	
<i>P. australasiae</i> F.	+	<i>Blaberus craniifer</i> Burmeister	-
<i>P. fuliginosa</i> Serville	+	<i>B. discoidalis</i> Serville	-
Blattidae : Polyzosteriinae		<i>B. giganteus</i> L.	-
<i>Eurycotis floridana</i> Walker	+	<i>Byrsotria fumigata</i> Guérin	-
		<i>Eublaberus posticus</i> Erichson	-
		<i>E. distanti</i> Kirby	-
BLABEROIDEA		Blaberidae : Zetoborinae	
Blattellidae : Plectopterinae		<i>Phortioeca phoraspidos</i> Walker	-
<i>Ellipsidion affine</i> Hebard	-	Blaberidae : Epilamprinae	
<i>E. australe</i> Saussure	-	<i>Epilampra colombiana</i> Saussure	-
<i>Supella longipalpa</i> F.	+	<i>Hyporhichnoda litomorpha</i> Hebard	-
Blattellidae : Blattellinae		Blaberidae : Oxyhaloinae	
<i>Blattella germanica</i> L.	+	<i>Leucophaea maderae</i> F.	+
<i>B. vaga</i> Hebard	+	<i>Nauphoeta cinerea</i> Olivier	-
<i>Parcoblatta virginica</i> Brunner	+	Blaberidae : Panchlorinae	
<i>Xestoblatta immaculata</i> Hebard	+	<i>Capucina patula</i> Walker	-
		Blaberidae : Diplopterinae	
		<i>Diploptera punctata</i> Eschscholtz	-

ptocercidae においては、背面分泌腺の存在は知られていない。たいていの Lamproblattinae においても、分泌腺は存在しない。Lamproblatta zamorensis, Cartoblatta unicolor を除けば、Blattidae における背面分泌腺の位置は第1節に限られる。

Blaberoidea の中では最も原始的なゴキブリである Polyphagidae のたいていの種では、背面分泌腺の存在は報告されていない。Blattellidae (約210属を包含する) は、背面分泌腺の位置と数において、最も多様性を示す(表5)。Blaberidae においては、背面分泌腺は事実上消失している(82属について調べたと

表5. ゴキブリにおける背面分泌腺の位置

背面分泌腺のある節の番号	背面分泌腺をもつ属の数			
	Blattidae	Polyphagidae	Blattellidae	Blaberidae
5	0	0	3	0
4	0	0	4	1
3	0	0	8	0
2	1	0	30	3
1	20	2	118	10

ころ、10属にその存在を認めたにすぎない)。表4に示すように、雄の背面分泌腺が見られないゴキブリにおいても雌は雌に対し、背中にのらせるようにフェロモンを生産することから、Barth は、雄の性フェロモン生産能力は、背面分泌腺よりも、多くのゴキブリにおいて発達しており、後者は、前者が進化に伴って特殊化したものであろうと考えている。

背面分泌腺が、雌雄の生殖器相互が丁度良い位置に出会うことを助けるという機能を持っているとするなら、それにもっとも合致した位置は、背板の前の方、ことに腹部第1節である。表5に示すように、Blattellidae では第1節に分泌腺をもつものが多い。

McKittrick の分類によって、Blattellidae の中では最も原始的な亜科とされている Anaplectinae においては、肛上板に分泌腺があり、最も原始的な場合と考えられる。ここから進化が進むにつれて、位置が前方へ移動して行ったと考えられる。

配偶行動のホルモン支配

Leucophaea maderae の雌成虫に幼虫の前胸腺を移植したところ、数%しか交尾しなかった。繰り返して実験を行なったが、成虫脱皮後4週間たっても25%しか交尾しなかった。このことから、前胸腺の移植によって、アラタ体の活性が阻害されたと考えられる。アラタ体を除去した雌を正常な雄とあわせて、受精囊中の精包の有無を基準にして交尾が行なわれたかどうかを調べた¹⁷⁾。正常な雌では90%、偽処置雌 (sham-

operated control) でも87%の交尾率が見られるのに、アラタ体を除去した雌では30%の交尾率しか見られなかった。一方アラタ体を除去した雌に、脱皮後3~5日の最終令幼虫から取ったアラタ体を再移植したところ、82%が交尾した。このことから、L. maderae においては、アラタ体は、雄の求愛行動に対する雌の反応性に関係すると考えられる。“配偶行動のパターン”の項で見たように、L. maderae をはじめ、多くのゴキブリでは配偶行動に際して、雌が雄にまたがり背板をなめ、それが雄に次の行動を起こさせる刺激となるように、雌が積極的な役割を果たすことが知られている。触角を切った雌は交尾できないように、アラタ体を除去した雌が交尾できないのは、雄のにおいを認知する能力が変化したためではないかと考えられる。求愛行動の際、雌が受動的である Diploptera の雌では、アラタ体を除去しても交尾が起こるという事実からも、Engelmann は、配偶行動において、雌が積極的な役割を果たす種においては、アラタ体は雄のにおいを認知する能力を減じるということによって雌の反応性を制御しているのではないかと推論した¹⁷⁾。

Barth は、アラタ体除去した雌において、交尾阻害がおこるのは、雌の性フェロモン生産がとまるからではないかと考え、Byrsotria fumigata を用いて実験を行なった。成虫脱皮後1~3口の雌のアラタ体を除去し、フェロモン生産の有無は、雌を入れた容器の底にしいた口紙に対して、雄の反応、とりわけ翅あげ行動が見られるかどうかで判定した⁹⁾。未処置区では90%(N=21)、偽処置区では86%(N=50)の雌が性フェロモンを生産したのに対し、アラタ体除去した雌では、14%(N=90)しか性フェロモンを生産しなかった。フェロモン生産と実際の交尾の間の関係を、雌受精囊中の精包の有無で調べたところ、フェロモン生産の見られた54匹全てが、雄から求愛されたのに対し、フェロモンを生産しなかった雌27匹のうち1匹だけしか求愛されなかった。アラタ体を再移植すると、フェロモン生産がもどったことから、フェロモンの生産と実際の交尾の間には、密接な関係のあることがわかる。

Nauphoeta cinerea 雌では、卵鞘ができるアラタ体が不活発になり、卵鞘をもっている間中ずっと、アラタ体活性は阻害されたままであるが、これは、子宮が、卵鞘によって広げられることに原因があると考えられる。卵鞘を人為的にとると、アラタ体の活性が戻る。Roth は、アラタ体ホルモンは、求愛している雄に対する雌の反応を促進するように作用するのではないかと考えた¹⁸⁾。

Roth & Barth は、Leucophaea maderae, Nauphoeta cinerea および Byrsotria fumigata におい

て、アラタ体除去が、配偶行動に対してどのような影響をおよぼすかを調べた⁶³⁾。 *B. fumigata* では、アラタ体を除去すると交尾率が47%に下がるのに、*N. cinerea*, *L. maderae* では、アラタ体を除去しても交尾阻害はおこらなかった。 *N. cinerea* においては、無処理の雌(3.7日)に比べて、アラタ体除去した雌(8.9日)の方が、receptiveになる時期が遅くなる傾向が見られた。 *L. maderae* では、アラタ体除去は、こうした感受性の時期に対しても影響を与えなかった。 Engelmann は¹⁷⁾、2対のみを使って交尾の有無を検討したのに対し、Roth & Barth は⁶³⁾、多数の雄を使ったため、アラタ体除去した雌の交尾率に、両者で大きな違いができたのであり、アラタ体の再移植によって交尾率が上がったのは、Engelmann が結論したように、雄のにおいに対する、雌の反応性が変化したのではなく、雌のフェロモン生産が行なわれたからであるとした。その根拠として、Roth & Barth は、*L. maderae* の雌から、揮発性の性フェロモンが集められたこと、例えば *B. fumigata* において、正常な雌の性フェロモンによって誘引された雄が、近くにいるアラタ体を除去した雌に求愛する場合が観察されたことなどをあげている。

Leucophaea maderae における、Engelmann と Roth & Barth の結果の違いは、恐らく実験方法の違い、あるいは、他の細かい違いによるのではないかと考えられるので、Engelmann & Barth は、再度 *L. maderae* を用いて、アラタ体除去の影響を見た²⁰⁾。少なくとも2週間、雌から隔離しておいた3~4倍量の数の雄と一緒にコンテナの中へ入れて交尾の有無を見た。偽処置区では平均91%が、アラタ体除去区では、最低25% (N=16)、最高50% (N=34)、平均36%の雌が交尾した。アラタ体を再移植すると、90% (N=23) が交尾した。この実験の結果は、アラタ体からのホルモンは、雌の反応性(おそらく脳のあるセンター)に影響を与えることによって影響を与えているという Engelmann の仮説を支持する。雌の反応性は、脳の脳間部 (pars intercerebralis) によってもコントロールされ、予備的実験では、脳のこの部分を破壊すると、交尾行動は全く消失する。

Pycnoscelus indicus と同様に、*P. surinamensis** の雌も性フェロモンを生産し、*P. indicus* の雌に求愛行動をとらせることがわかっている。アラタ体除去はこの両種の雌において、異なった結果をもたらす⁵⁾。 *P. indicus* では、アラタ体除去によって性フェロモンの生産が止まるのに対し、*P. surinamensis* では、全く影響をうけず性フェロモンの生産が行なわれる。

* 32頁脚註を参照せよ。

P. surinamensis ではアラタ体は、フェロモン生産の制御能力をなくしたように思われる。しかしながら両種とも、アラタ体は、卵母細胞の成熟は制御しているようで、卵鞘があるとアラタ体の分泌が阻害される。従って、*P. indicus* では卵鞘をもった雌は、性フェロモンを分泌しないのに反し、*P. surinamensis* では、卵鞘をもった雌も性フェロモンを生産する。

Barth は、配偶行動を司る chemical communication system に対し内分泌系の制御が存在するか否かは、その昆虫の生活史との関連できまり、成虫の期間が短かくて、卵を産むとすぐ死ぬような種においては、雌は雄を短期間に誘引せねばならず、成虫になるとすぐに“情報伝達系”ができ、従ってこうした種では、アラタ体の支配をうけないのではないかと推論している。

Periplaneta americana の単為生殖については、Roth & Willis⁶²⁾ によって知られているが、単為生殖によって得た第1世代の雌は性フェロモンを生産した⁷⁰⁾。 *P. americana* 雌の性フェロモン生産には幼若

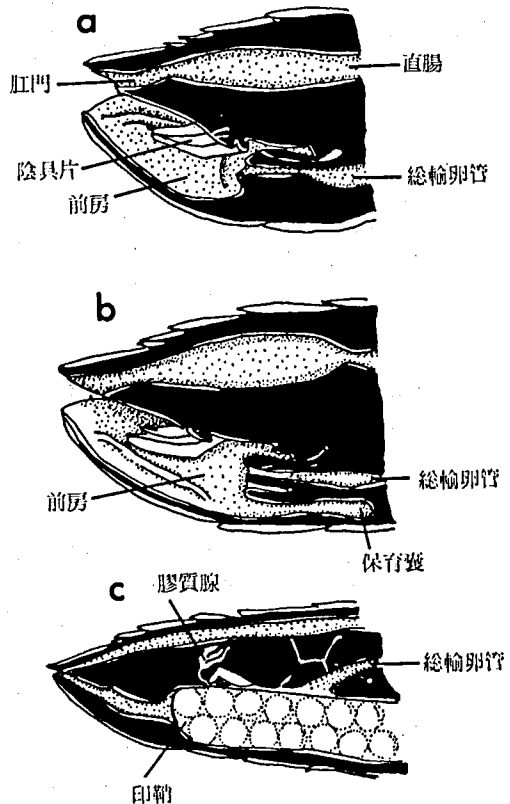


図8. 雌の生殖器の模式図
 a. 卵生種 b. 卵胎生種(保育嚢が存在する)
 c. 同上、保育嚢中に卵鞘を引込んだところ
 (McKittrick, 1964より)

ホルモンが必要で、アラタ体を除去すると雌は性フェロモンの生産を行なわないが、1 μ gのセクロピア幼若ホルモンを注射すると、数日後には性フェロモンの生産を行なう¹⁰⁾。

卵胎生のゴキブリでは、雌は、一旦作った卵鞘を幼虫がフ化するまで再び体内の、保育囊の中へしまい込むことが知られている(図8)。このような種においては、前産卵期間および、卵鞘を保持している期間中、雌の反応性は阻害される。同時にアラタ体活性も阻害され、結果として卵母細胞の成長が阻害される。ひき込まれた卵鞘がアラタ体を阻害する機構に関しては、Engelmann と Roth とで、異なった仮説が提唱されている。

Engelmann は、卵鞘または保育囊から分泌される水溶性物質が原因であるとしている^{18,19)}、Roth は、卵鞘によって、保育囊が、押し上げられる機械的刺激が原因であるとしている^{43,52)}。

Braberus craniifer において、神経索を切ると、雌が雄にのって背板をなめたりとか、雄が雌をひっかけるといった行動は見られるが、交尾はめったにおこらない。雌の反応性のサイクルと産卵サイクルの同調を、人為的にずらせることから、*B. craniifer* においては、反応性は直接的にはアラタ体の支配を受けていないものと考えられた²⁴⁾。パラフィンで作った人工卵鞘を用いた実験からも、*B. craniifer* では、胚子からもまた、卵鞘からも、水溶性物質が分泌されていないことが示された。また、走査電子顕微鏡によって、保育囊の内壁に、機械的刺激受容器 (mechanoreceptor) に類似の感覚器官が存在することから、機械的刺激によるとする、Roth の仮説が正しいように思われた。

Nauphoeta cinerea 雄の分泌する性フェロモン (seducin) の生産は、アラタ体除去によっても影響をうけなかった²⁰⁾。成虫脱皮後12時間以内にアラタ体を除去した雄、偽処置の雄、未処置の雄共に、処女雌と一緒にすると性フェロモンを生産した。最初に交尾が見られた時間は、それぞれ6.8日、6.9日、7.0日で、アラタ体除去は、雄の交尾行動には何の影響も与えなかった。

Hartman & Suda は、*N. cinerea* をはじめ、雄が揮発性の性フェロモンを分泌するゴキブリ、例えば、*Byrsotria fumigata*, *Blattella germanica*, *Diploptera punctata* では、フェロモン生産はアラタ体によって制御されないと結論している²⁰⁾。

3. 交 尾

内部生殖器⁴⁹⁾

昆虫の雄の内部生殖器は一般的に、一对の精巣と、それに続く輸精管、中央に位置する射精管とから成っている。しばしば、輸精管の一部は拡がって、貯精囊を形成する。通常、付属腺が袋状あるいは盲管の形で存在する(図9, 10)。精巣で作られた精虫は、輸精管を通して、射精管へ送られる間に、付属腺から分泌される粘液性の液体によって包み込まれ、“精包”として知られるカプセルの中に、入れられる。

ゴキブリにおいても様子は大体同じであるが、精巣と付属腺は、その形と数において多様性を示す。

Blattella germanica の付属腺は、3つの部分から成っている。1つは、大胞囊 (utriculi majores) と呼ばれる細長い管で、しばしば腹部の前の方の節にまで達するものもある。2つ目は、小胞囊 (utriculi

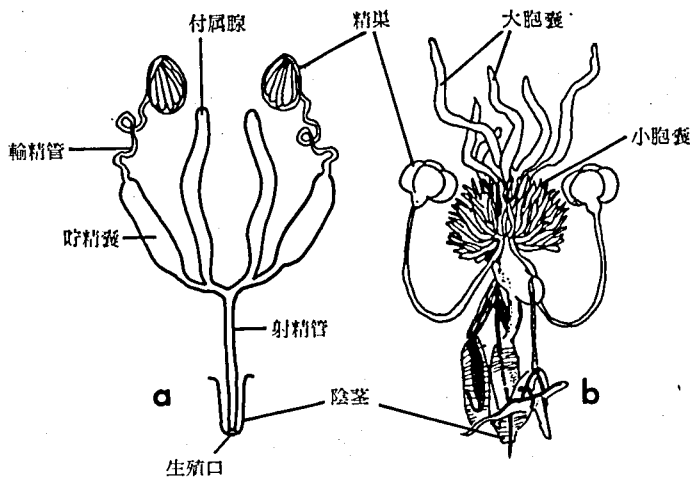


図9. a. 昆虫雄の内部生殖器の模式図 (Snodgrass より)
b. *Blattella germanica* 雄成虫の内部生殖器 (Snodgrass より)

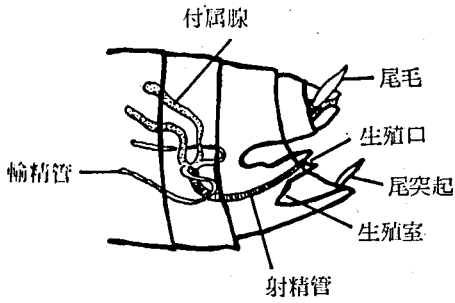


図10. 昆虫雄生殖器の模式図 (Snodgrass, 1935)

breviores) と呼ばれる 1 mm 内外の細い管で、付属腺の大半を占める。3つ目のものは、長さ約 1.3 mm で付属腺の中心部分にある管である。

雌の内部生殖器は、図11に模式的に示した一般的構造と類似している。雌の生殖系は、いくつかの卵巣小管からなる一対の卵巣と、それに続く輸卵管と、輸卵管の出口である生殖口とから成っている。こうした主要な部分に一対の付属腺と、一つの受精嚢が付属している。雌の付属腺は、種々の昆虫において、いろいろな役割を果たしている。多くの昆虫では、卵を葉や茎の上に落ちないようにくっつけたり、卵どおしをくっ

つけて卵塊を作ったり(従って、こうしたものでは、膠質腺とも呼ばれる)、膜翅目のあるものでは、刺針の内容物を作ったり、胎生の双翅目では、栄養を送る役割を果たしている。ゴキブリにおいては、付属腺は、

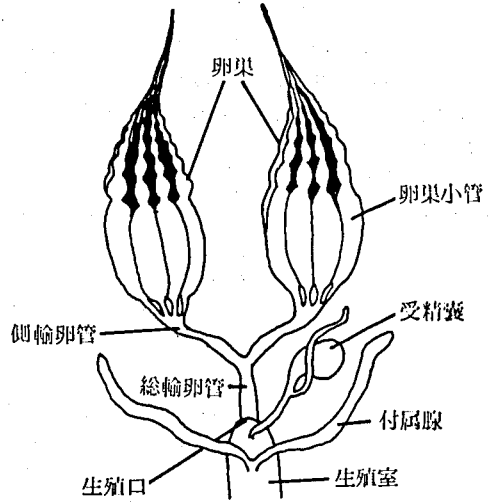


図11. 昆虫雌内部生殖器の模式図 (Snodgrass, 1935)

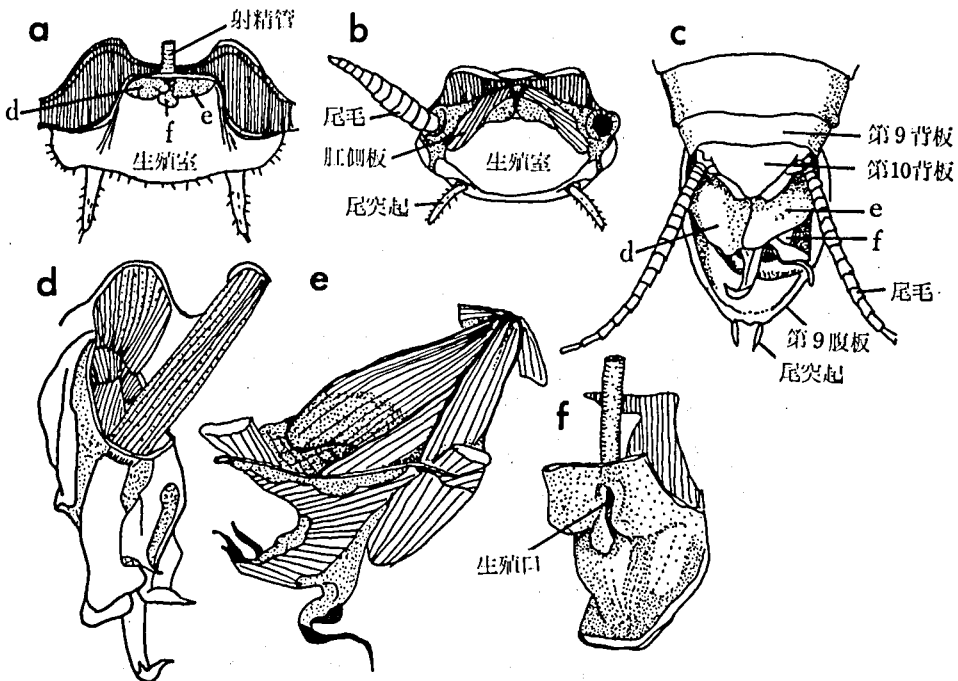


図12. *Blatta orientalis* 雄の外部生殖器 a. 幼虫、陰茎葉はまだ小袋状である b. 成虫の腹部末端を後ろから見た図 c. 成虫(この図はカマキリであるが、ゴキブリでも同様である) d. 左交尾節 e. 右交尾節 f. 中央交尾節 (Snodgrass, 1935より)

卵鞘を作るのに役立っている。

外部生殖器^{15,25)}

雄の陰茎器官は生殖室の内壁が突出したものである。それらは、幼虫時は、小さな袋状であるが(図12)、成長するにつれて、複雑な形状をしてくる。Blattidae においては、雄の外部生殖器は、典型的には生殖口を取り巻く3つの陰茎葉(交尾節)からなっている。それらは、第9腹板と肛側板の間の生殖室の中にある。3つの交尾節(phallomere)のうち、2つは生殖口の上にあり、複雑な形をしており、1つは生殖口の下にあって、ボクシングのグローブのような形をしている。上の2つは互いに重なりあっており、通常は右側の交尾節が、左の交尾節の上に位置する。これらは部

分的に、硬化しており、交尾において重要な役割を果たす(図14)。

ゴキブリは、交尾節の数によって、2つのグループに大別される。生殖口の上にある2つの交尾節は、すべてのゴキブリにおいて見られるが、生殖口の下にある交尾節は、ある種のゴキブリにおいてのみ見られる。Blattoidea のすべての科と、Polyphagidae (Blaberoidea) において、3つの交尾節が観察される。

図13に示すように、*Periplaneta americana* の雌の腹部における特徴的様相としては、生殖下板と呼ばれる第7腹板と、肛上板と、尾毛がある。第7腹板には、一対の節片が付属しており、卵鞘はこの節片の間から出てくる。雌は、雄の生殖器を受け入れたり、あるいは卵鞘が形成される時、それを保持するための、

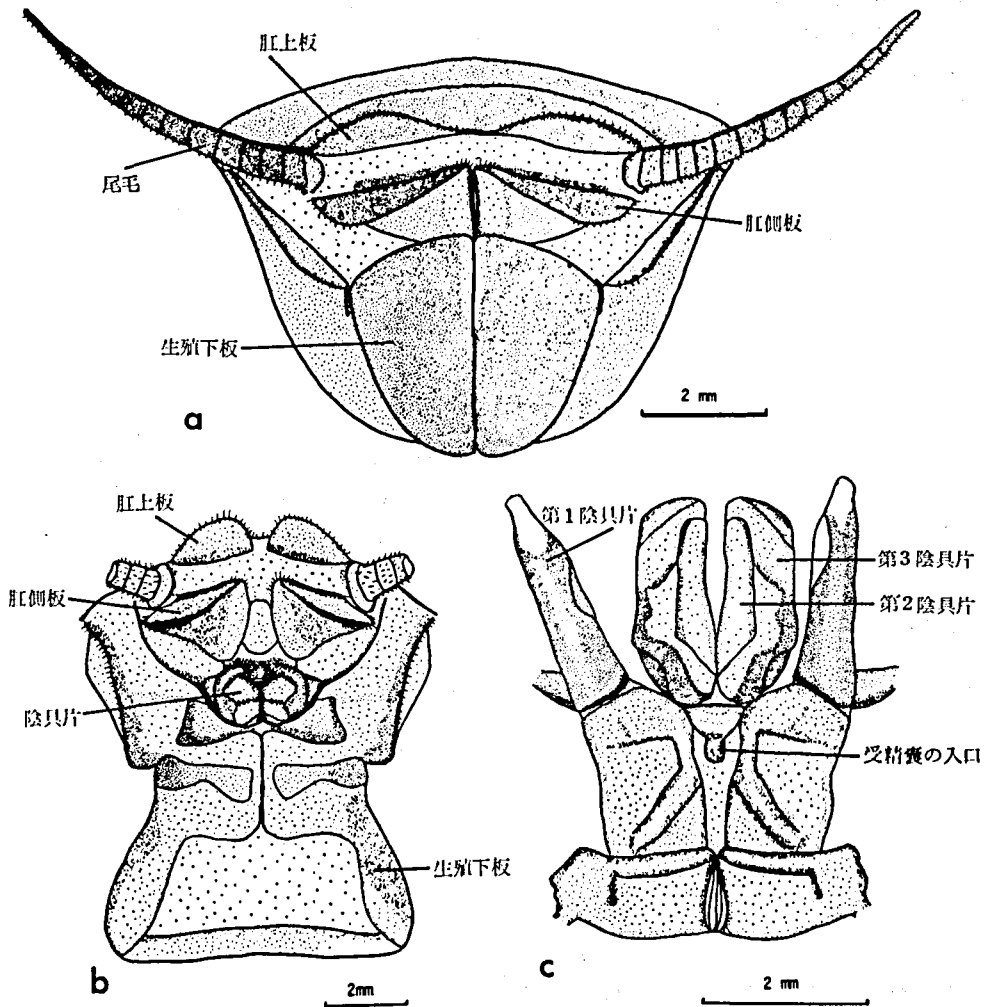


図13. *Periplaneta americana* 雌の外部生殖器
 a. 腹部末端を後ろから見たところ b. 生殖下板を手前に上げて陰具片を見せたところ c. 腹側の陰具片を上げたところ

かなり大きな、生殖室を持っている。生殖下板のすぐ上、肛門の両側に、肛側板がある。生殖下板の内側、肛門のすぐ下に、3対の陰具片（他の直翅類昆虫、例えばコオロギやキリギリスの産卵管と相同で、同様の機能をはたす）があり、陰具片に囲まれて、受精嚢と、膠質腺の出口が開いている。

雄の付属腺 (uricose gland)

Blattella germanica の精包は、3つの異なった付属腺からの分泌物によって作られる⁵⁵⁾。腹側の分泌腺からは、ミルク状の分泌物が、背側の腺からは、透明の水溶性物質が、三番目の、前兩者の間に位置する腺からは、半透明の物質が分泌される。透明の物質が精包の背側の表面をおおい半透明の物質は腹側の壁を作り、中に入ったミルク色の白いかたまりは、2つの sperm sac を含む。精包が形成されると、ミルク状の液体が、精包の表面にかけられる。

この腹側の大胞嚢と呼ばれる付属腺から分泌される。ミルク状の物質は、Roth & Dateo によって、尿酸であることが明らかにされ、この腺は、uricose (uric + -ose, full of) gland と呼ばれた。

Roth & Dateo は 40 種のゴキブリについて調べ、そのうち、*Blattella germanica*, *B. vaga*, *Onychostylus notulatus*, *Lophoblatla* n. sp., *Xestoblatta immaculata*, *Cariblatta minima*, *Epilampra columbiana*, *Audreia gatunae* の 8 種の大胞嚢に多量の尿酸の蓄積を見た⁵⁶⁾。陸生の昆虫における窒素代謝の最終産物は、尿酸であり、血液や脂肪体、マルピーギ氏管の中などに見出だされ、通常は、尿や糞の形で体外に放出される。ゴキブリにおいては、尿酸は、脂肪体の特別な細胞の中に見出だされる。大胞嚢は、尿酸の貯蔵器官であり、交尾に際して、精包の上にそそぎかけて体外に出すということにより、尿酸の積極的な排泄器官であるとも考えられる。

ゴキブリの付属腺は、生殖と排泄という 2 つの機能を果たすことになる。近縁の直翅類の昆虫（カマキリ科、ナナフシムシ科、バッタ科、コオロギ科、キリギリス科）の多くの種についても調べて見たが、uricose gland は、存在しなかった⁵⁶⁾。

精包の上にそそがれた尿酸は、さらに精包が雌によって食べられるのを防いでいると考えられる。コオロギ、キリギリス、コロギスに背面分泌腺が存在することは、すでに述べた。コオロギにおいては、雌は、精子が、受精嚢に入るまで分泌物をなめている (*Oecanthus* では、20分もなめていることがある) ため、受精が確実におこる。ゴキブリにおいては、雌がなめる時間は大変短かく（数秒）、交尾に先立っておこる、いわゆる前交尾行動である。昆虫の精包は、雌の体外に

その大部分が残るといふ型から、交尾嚢の中深くに挿入される型へと進化したと考えられている。キリギリスや、コオロギでは、精包は、雌の生殖口の外に残ったままである。そこで、キリギリスでは、通常精包は、spermatophylax と呼ばれる蛋白状のおおいで、おおわれ、雌によって、sperm sac が食べられるのを防いでいるし、コオロギでは、精虫が、受精嚢の中へ入るまで雌は雄の背面をなめるという行動によって、精包が食われるのを防いでいる。ゴキブリにおいても、精包は、腹部末端に近いところに挿入されるので、雌が grooming (身づくろいの行動) すると、雌の体外に落とされそうである。しかしながら、尿酸の“plug”は、精包が体外へ出されるのを防ぐのに役立っている。

Uricose gland は、Blattoidea では見られず、Plectopterae, Blattellinae, Epilamprinae のある

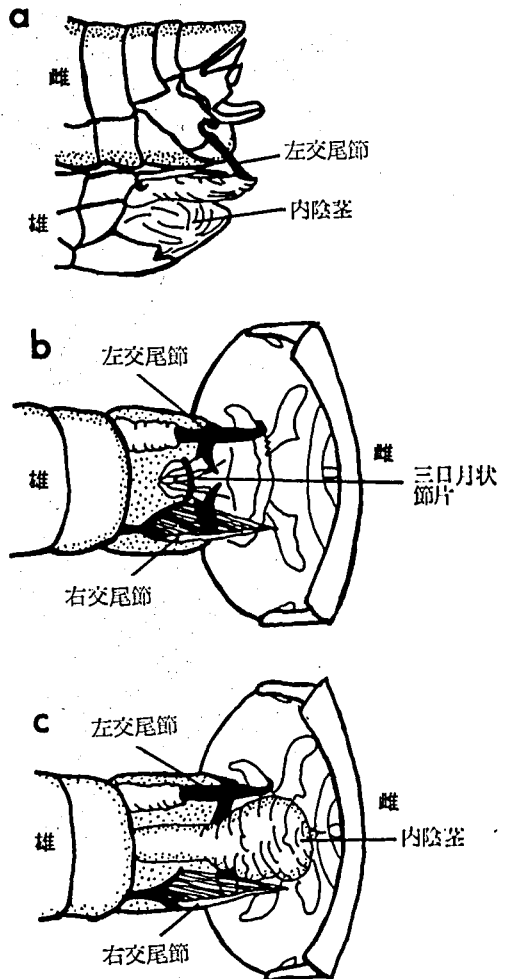


図14. *Blattella germanica* における交尾の様式 (説明は本文) (Khalifa, 1950より)

種において見られる。精包が、交尾囊の奥深くまで挿入されるなら、こうした防御機構は必要ないわけで、多くの Blaberidae においては、uricose gland を欠く⁴⁵⁾。

交尾行動

交尾器の結合の仕方は、*Blattella germanica*³²⁾ で示されたのとほぼ同じであると考えられる。*B. germanica* においては、雌が背面をなめると雄は、あとずさりをするが、その時左のカギ状の交尾節を、まっすぐ上にのぼして、雌の生殖室の中へ挿入し、雌の産卵管の前の節片をつかむ。うまく、つかめたら、雄は、雌の下になった姿勢から、腹をひねって、end-to-end の位置になる。この姿勢のまま、雄は、ふたまたになった基部のカギで、産卵管をしっかり保持し、さらに右の交尾節にある、三日月状の節片で、雌の産卵管をひっかける。その後、内陰茎が反転してきて、雌の生殖口の中に精包を挿入する (図14)。

4. 産 卵

卵鞘の形成

卵巣は多くの卵巣小管から成っている。卵巣小管には、発達段階の異なる卵母細胞が順に入っており、発育段階に応じて、5つの部分に便宜上分けられる⁴⁶⁾。輸卵管に近い最後の部分にある卵母細胞は卵黄を含み、この部分の卵母細胞の数は、種によって異なる。卵または仔に対する保護機構を発達させている動物は少なく産み、そうでないものは多く産むという一般的法則は、ゴキブリにおいてもあてはまり、卵生から、卵胎生、胎生へと進むにつれて、卵巣小管の長さも短くなるし、最後の部分 (zone V) の卵母細胞の数も、3 (Polyphagidae) から、2 もしくは 1 (Blattellidae), 1 (Blaberidae) と減ってくる⁵¹⁾。

卵巣小管中の最後の卵母細胞が十分発達すると、左右の卵巣から順に1個づつ(従って、一度に2個づつ)卵が出てくる。それぞれの卵は、卵門を上にして、柔らかい膜におおわれて出てくる。卵が縦に2列に並ぶと、卵鞘が順に作られてゆく。

Periplaneta americana では卵鞘はキチンを含まず、キノンによって橋架けられた蛋白質によって作られる。左の付腺 (膠質腺) からは、水溶性蛋白と、ピロカチン酸のグルコシド、ポリフェノールオキシダーゼが分泌され右の膠質腺からは、 β -グルコシダーゼが分泌される。 β -グルコシダーゼは、グルコシドの β 結合を攻撃し、生じたピロカチン酸はオキシダーゼにより酸化され、生成したキノンは水溶性蛋白と反応して、橋架け構造をとり、固い卵鞘を作るのである^{11, 12)}。

卵鞘が作り出されてくる時、上側に (卵門の側に) keel (隆起縁) と呼ばれる接合部ができる。卵生のゴキブリの卵鞘は、硬く、隆起縁もよく発達している。

Blaberoidea のうちでもっとも原始的な Polyphagidae のあるものでは、卵鞘の一端に、flange (突出縁) と呼ばれる突起があり、この部分で雌の肛側板に保持される⁴⁷⁾。卵胎生のゴキブリにおいては、発達した隆起縁は、卵鞘を体内に引き込むためには、不都合であり、Blattellidae のあるものでは、接合部は平らになっており、Blaberidae では、通常、隆起縁を欠く。卵鞘を体内に保持する卵胎生のゴキブリにおいては、卵鞘は柔軟で、薄い透明の膜であることさえある。

シュウ酸カルシウムの存在

多くの卵生のゴキブリは、卵鞘中に多量のシュウ酸カルシウムを結晶として含む。*Periplaneta americana* の卵鞘は、6.5% のカルシウムを含み、そのうち35%がシュウ酸カルシウムの形で存在し、残りのカルシウムは、蛋白と複合体を作っていると考えられる²⁶⁾。

Stay らは⁷¹⁾、卵鞘の乾燥重に対し、*P. americana* では15%、*Blattella germanica* では、0.3%のシュウ酸カルシウムを含むことを報告している。*B. germanica* においては、左の膠質腺がシュウ酸カルシウムを分泌しているようである。シュウ酸カルシウムを分泌する種では、膠質腺が、分泌に寄与している。

Blattoidea のうちでは、*Cryptocercus punctulatus* の卵鞘は、シュウ酸カルシウムを欠き、*Lamproblatta albipalpus* ではほとんどわずかしかな存在しない。一方、Blattinae と、Polyzosteriinae では、すべての種において、卵鞘は、シュウ酸カルシウムを含む。このように Blattoidea においては、シュウ酸カルシウムの生産は、Cryptocercidae と Lamproblattinae の間位から、はじまり、Blattinae においてもっとも盛んとなった。

Blaberoidea においては、*Polyphaga aegyptiaca* (Polyphagidae) と、*Blattella vaga* (Blattellidae) 以外の Polyphagidae, Blattellidae において、シュウ酸カルシウムの存在が認められる⁷²⁾。Blaberidae の卵鞘においては、シュウ酸カルシウムの存在は認められなかった。

シュウ酸カルシウムの役割について、フェノールのキノンへの酸化に際して、酵素活性の発現に都合よいように pH を調節するのではないかと考えられたこともあったが、*Blattella vaga* などのように、卵鞘は作るがシュウ酸カルシウムを生産しない種があることから、この仮説は、しりぞけられる⁷³⁾。

Rajulu & Renganathan は、ゴキブリの卵鞘中の

シュウ酸カルシウムは、卵鞘を固くするのに役立つと報告している⁴⁰⁾。日本のカマキリには、炭酸カルシウムが、また praying mantis は、クエン酸カルシウムを卵囊中に含むが⁴¹⁾、カマキリにおける、クエン酸カルシウムもまた、卵囊を固くするのに役立っていると考えられている。

卵鞘の回転⁴⁶⁾

すべてのゴキブリにおいて、新しく形成された卵鞘は垂直に、隆起縁もしくは卵門を上にして出てくる。

全ての Blattoidea と Blaberoidea のあるものでは、卵鞘は、そのままの位置から産下される。しかしながら、ある種の Polyphagidae と Blattellidae とすべての Blaberidae においては、卵鞘は、90度回転され、隆起縁は水平方向に向いたまま産下され (Polyphagidae, Blattellidae) たり、胚子発育の間、保持され続け (*Blattella* spp.) たり、子宮の中へ引き込まれたり (すべての Blaberidae) する。

卵生の Blattellidae における卵鞘の回転は、Blaberidae に見られるような、内部抱卵 (internal incubation) への前適応と考えられる。

Polyphagidae に見られるような型の回転が、もっとも原始的であると考えられている。というのは、これらの種においては卵鞘は、突出縁を持っており、この部分で雌の肛側板に保持され、卵鞘中のどの卵も前房 (生殖室) の中に隠されないからである。

Blattellidae (Blattellinae, Ectobiinae, Nyctiborinae) とすべての Blaberidae において、より進んだ回転が見られる。これらにおいては、回転することによって、卵鞘中の前方の卵が、前房の組織と接触するまでになる。前房との接触によって卵鞘は、母体から水分の供給を受けており、この“前房との接触”ということは、卵胎生、胎生のゴキブリにおいては、重要な意味を持つ。

突出縁を持つが、卵鞘の回転を起さない Polyphagidae から、突出縁の長さが減少するにつれて、一方は、原始的な回転をする Polyphagidae へ、他方は、回転をしない Blattellidae を経て、高度に発達した回転をする種へと進化が進んで行ったと考えられる。

卵鞘の回転の適応の意味は、卵生種と卵胎生種では、異なっている。卵生種では、卵鞘の回転は、雌が狭い割れ目の中へと卵鞘をつけたまま入り込むのを助けたらうし、卵鞘が事故で (何かに引っかかって) 十分な発育をする前に落ちてしまうのを防ぐのに役立つであろう。卵胎生の種では、卵鞘の回転は側面方向に子宮を拡張 (体の構造上 dorso-ventral の方向に拡張するのは困難)、卵鞘が、引き込まれるのを容易にしたと考えられる。

5. おわりに

ゴキブリの生殖について、“行動”という点から概略的に見てきた。

動物の行動は適応的であるといわれる。行動の研究には、何が行動を解発し、制御しているのか、行動もっている機能は何かといった生理学的側面と、行動はどのように発達し進化してきたのかという進化的側面の両方からアプローチすることが必要であると思われる。本論でも、そのような観点からまとめを試みた。

生きた化石ともいわれるゴキブリが、いかに生殖という点についても適応的発達をとげたか、他の直翅類昆虫との比較で考察すれば、更に興味深い結果が得られると思う。配偶行動の進化については、Alexander の総説¹⁾ などがあるが、他の昆虫類、特に直翅類との生殖様式の比較生理学的考察については、また機を改めて論じたい。

文 献

- 1) Alexander, R. D.: *In Insect Reproduction* (K. C. Highnam, ed.), *Symp. Roy. Ent. Soc. Lond.*, 2 (1963).
- 2) 朝比奈正二郎: 衛生動物学の進歩 (第1集) 177 (1971).
- 3) Barth, R. H., Jr.: *Science*, 133, 1598 (1961).
- 4) Barth, R. H., Jr.: *Behaviour*, 23, 1 (1964).
- 5) Barth, R. H., Jr.: *Science*, 149, 882 (1965).
- 6) Barth, R. H., Jr.: *Psyche*, 75, 124 (1968).
- 7) Barth, R. H., Jr.: *Psyche*, 75, 274 (1968).
- 8) Barth, R. H., Jr.: *Z. Tierpsychol.*, 27, 722 (1970).
- 9) Barth, R. H., Jr. and W. J. Bell: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 64, 874 (1971).
- 10) Barth, R. H. and L. Lester: *Ann. Rev. Ent.*, 18, 445 (1973).
- 11) Brunet, P. C. J. and P. W. Kent: *Proc. Roy. Soc.*, (B) 144, 259 (1955).
- 12) Brunet, P. C. J. and P. W. Kent: *Nature*, 175, 819 (1955).
- 13) Chapman, J. R.: *Tetrahedron Letters*, 113 (1966).
- 14) Cheng Liang: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 49, 548 (1956).
- 15) Cornwell, P. B.: *The Cockroach Vol. 1*, Hutchinson & Co. Ltd. (1968).
- 16) Day, A. C. and M. C. Whiting: *Proc. Chem. Soc.*, 368 (1964).

- 17) Engelmann, F.: *Experientia*, 16, 69 (1960).
- 18) Engelmann, F.: *Nature*, 202, 724 (1964).
- 19) Engelmann, F.: *Ann. Rev. Ent.*, 13, 1 (1968).
- 20) Engelmann, F. and R. H. Barth, Jr.: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 61, 503 (1968).
- 21) Florentine, G. J.: *J. Insect Physiol.*, 13, 215 (1967).
- 22) Florentine, G. J.: *J. Insect Physiol.*, 14, 1577 (1968).
- 23) 深海 浩, 高橋正三, 北村実彬: 化学と生物 11, 98 (1973).
- 24) Grillou, H.: *J. Insect Physiol.*, 19, 173 (1973).
- 25) Guthrie, D. M. and A. R. Tindall: The biology of the cockroach, Edward Arnold (Publishers) Ltd. (1968).
- 26) Hackman, R. H. and M. Goldberg: *J. Insect Physiol.*, 5, 73 (1960).
- 27) Hartman, H. B. and L. M. Roth: *Nature*, 213, 1243 (1967).
- 28) Hartman, H. B. and L. M. Roth: *J. Insect Physiol.*, 13, 579 (1967).
- 29) Hartman, H. B. and M. Suda: *J. Insect Physiol.*, 19, 1417 (1973).
- 30) Ishii, S.: *Appl. Ent. Zool.*, 7, 226 (1972).
- 31) Jacobson, M., M. Beroza and R. T. Yamamoto: *Science*, 139, 48 (1963).
- 32) Khalifa, A.: *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond.*, (A) 25, 53 (1950).
- 33) Kitamura, C. and S. Takahashi: *Kontyu*, 41, 383 (1973).
- 34) 北村実彬, 高橋正三: 未発表
- 35) McKittrick, F. A.: *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Memoir*, 389, 1 (1964).
- 36) McKittrick, F. A.: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 58, 18 (1965).
- 37) McKittrick, F. A. and M. J. Mackerras: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 58, 224 (1965).
- 38) Meinwald, J., J. W. Wheeler, A. A. Nimetz and J. S. Liu: *J. Org. Chem.*, 30, 1038 (1965).
- 39) 西田律夫, 深海 浩, 石井象二郎: 日本応用動物昆虫学会第17回大会講演要旨 p.89 (1973).
- 40) Rajulu, G. S. and K. Renganathan: *Naturwissenschaften*, 53, 136 (1966).
- 41) Roth, L. M.: *J. Morph.*, 91, 469 (1952).
- 42) Roth, L. M.: *Science*, 138, 1267 (1962).
- 43) Roth, L. M.: *Psyche*, 71, 198 (1964).
- 44) Roth, L. M.: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 60, 774 (1967).
- 45) Roth, L. M.: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 60, 1203 (1967).
- 46) Roth, L. M.: *Psyche*, 74, 85 (1967).
- 47) Roth, L. M.: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 61, 83 (1968).
- 48) Roth, L. M.: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 61, 132 (1968).
- 49) Roth, L. M.: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 62, 176 (1969).
- 50) Roth, L. M.: *Ann. Rev. Ent.*, 15, 75 (1970).
- 51) Roth, L. M.: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 64, 127 (1971).
- 52) Roth, L. M.: *J. Insect Physiol.*, 19, 455 (1973).
- 53) Roth, L. M. and R. H. Barth, Jr.: *J. Insect Physiol.*, 10, 965 (1964).
- 54) Roth, L. M. and R. H. Barth, Jr.: *Behaviour*, 28, 58 (1967).
- 55) Roth, L. M. and G. P. Dateo: *Science*, 146, 782 (1964).
- 56) Roth, L. M. and G. P. Dateo: *J. Insect Physiol.*, 11, 1023 (1965).
- 57) Roth, L. M. and G. P. Dateo: *J. Insect Physiol.*, 12, 255 (1966).
- 58) Roth, L. M. and W. Hahn: *J. Insect Physiol.*, 10, 65 (1964).
- 59) Roth, L. M. and H. B. Hartman: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 60, 740 (1967).
- 60) Roth, L. M. and E. R. Willis: *Amer. Midland Naturalist*, 47, 66 (1952).
- 61) Roth, L. M. and E. R. Willis: *Smithsonian Misc. Coll.*, 122 (12) 1 (1954).
- 62) Roth, L. M. and E. R. Willis: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 49, 195 (1956).
- 63) Roth, L. M. and E. R. Willis: *Trans. Amer. Ent. Soc.*, 83, 31 (1957).
- 64) Roth, L. M. and E. R. Willis: *Trans. Amer. Ent. Soc.*, 83, 195 (1958).
- 65) Roth, L. M. and E. R. Willis: *Trans. Amer. Ent. Soc.*, 83, 221 (1958).
- 66) Roth, L. M. and E. R. Willis: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 54, 12 (1961).
- 67) Schaller, F.: *Ann. Rev. Ent.*, 16, 407 (1971).
- 68) Singh, B.: *J. Org. Chem.*, 31, 181 (1966).
- 69) Snodgrass, R. E.: Principles of insect morphology, McGraw-Hill Book Company, Inc. (1935).
- 70) Stay, B. and A. Gelperin: *J. Insect Physiol.*, 12, 1217 (1966).

- 71) Stay, B. and L. M. Roth: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 53, 79 (1960).
 72) Takahashi, S. and C. Kitamura: *Appl. Ent. Zool.*, 7, 133 (1972).
 73) Volkov, Yu. P., V. D. Poleschuk, V. G. Zharov and V. Vachkov: *Med. Parazitol. Parazit. Bolez.*, 36, 45 (1967).
 74) Wakabayashi, N.: *J. Org. Chem.*, 32, 489 (1967).
 75) Wendelken, P. and R. H. Barth: *Psyche*, 78, 319 (1971).
 76) Warthen, J. D., W. A. Jones and M. Jacobson: *J. Econ. Ent.*, 65, 1760 (1972).
 77) Wharton, D. R. A., E. D. Black, C. Merritt, Jr., M. L. Wharton, M. Bazinet and J. T. Walsh: *Science*, 137, 1062 (1962).
 78) Willis, E. R.: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 59, 514 (1966).
 79) Willis, E. R., G. R. Riser and L. M. Roth: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 51, 53 (1958).
 80) Willis, E. R. and L. M. Roth: *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 52, 420 (1959).
 81) Yamamoto, R.: *J. Econ. Ent.*, 56, 119 (1963).

抄 録

アルキルピラジン：アリの警報物質

Alkylpyrazine: Alarm Pheromones in Ponerine Ants. J. W. Wheeler and M. S. Blum, *Science*, 182, 501-503 (1973).

Odontomachus hastatus, *O. brunneus*, *O. clarus* の働きアリをおどかすと、大顎腺から、チョコレート様の臭いを分泌する。

これらの働きアリの頭を、塩化メチレンあるいは、*n*-ペンタンで抽出し、ガスクロ直結質量分析計で分析した。

O. hastatus のフラグメンテーションパターンは、2,5-dimethyl-3-isopentyl pyrazine のそれと似ている。ココアの芳香としては、2,5-dimethyl-3-alkyl pyrazine が知られているが、2,6-dimethyl-3-alkyl

pyrazine も同様のマスパターンを示すので両方の誘導体を、合計12種類合成し、マスパターンと、ガスクロマトグラフでの相対保持時間から、構造の同定を行った。

その結果、表に示すような化合物が、それぞれの種の大顎腺の内容物であると同定された。

Pyrazine を浸ませたロ紙をコロニーの働きアリの前におくと、働きアリは、大顎を90度の角度に拡げて、ロ紙に近づき、ロ紙に飛びかかる。

また、これらの pyrazine は、Fire ant (*Solenopsis invicta*) の働きアリに対し、顕著な忌避効果を示す。したがって、これらの物質は警報と同時に、防禦にも働いていることがわかる。 (北村実彬)

昆虫の種類	化合物名	含有量(%)
<i>O. brunneus</i>	2,6-dimethyl-3- <i>n</i> -pentyl pyrazine	91
	2,6-dimethyl-3- <i>n</i> -butyl pyrazine	7
	2,6-dimethyl-3- <i>n</i> -propyl pyrazine	1.4
	2,6-dimethyl-3-ethyl pyrazine	0.6
<i>O. hastatus</i>	2,5-dimethyl-3-isopentyl pyrazine	77
<i>O. clarus</i>	2,5-dimethyl-3-isopentyl pyrazine	<i>major</i>
	2,5-dimethyl-3-ethyl pyrazine	<i>minor</i>