

性フェロモン研究の現状と応用

東京大学農学部害虫学研究室 田 付 貞 洋

はじめに

カイコガの「ボンピコール」が性フェロモンとして初めて構造を解明された当初から、性フェロモンはその特性ゆえに、安全性を求められた次代の害虫制御剤としての利用が期待された。以来、30年以上を経過した現在まで同様の期待をにない続けている。

1970年代後半まで、性フェロモンの構造決定は膨大な材料と精製作業を要する一大事業であった。しかし、分析機器の性能の著しい向上と、抽出法や生物検定法の改良などにより、1980年ごろからは性フェロモンを同定された種数は飛躍的に増加した。それに伴い、合成と製剤化の技術開発、トラップの改良にも大きな努力が払われて、性フェロモンの利用の試みが盛んになった。こうして現在までに、日本では、果樹、茶樹、そ菜、イネ、芝などの主要害虫21種を対象に発生調査用の性フェロモン製剤が市販され、さらに9種については防除用に登録が取られている。

性フェロモンの研究が発展し、実用化も進みつつある現状からは、フェロモン利用の展望は明るいようにみえる。しかし、そのために、「フェロモンの利用に関する基礎的研究は完了し、今後は実用面での試験研究が主体となる」という声が高まり、このところ基礎的研究に対する人的、経済的支援が軽視される傾向にあることは遺憾である。むしろ、ここまでの進歩によってやっと着手できる段階になった基礎的課題が多く残されていると思う。それらをなおざりにして、実用的な試験・研究だけを積み重ねても大きな進展は望めない。以下に、最も詳細な研究が行われ、また広く利用されている鱗翅目の雌性フェロモンの場合を中心に、利用と関連する主要課題を検討してみたい。

I フェロモンブレンドと活性

1 ブレンドの重要性

性フェロモンが基本的に複数の成分から成り立っているということは、研究の初期から農業技術研究所の玉木らが主張していた。このことは多くの種の性フェロモンの同定が進むにつれ実証されてきた。通常、誘引性に不

可欠な成分は「主成分」、主成分の活性を増強する共力成分は「微量成分」と呼ばれる。両者を含む完全なブレンドの使用がしばしば性フェロモン利用の成否を左右するから、含有率の低い微量成分でもきちんと同定することは実用化の成否にかかわる。

2 微量成分の同定

初期の性フェロモンの同定では微量成分の存在を見落とすことがあった (TAMAKI et al., 1979; TATSUKI et al., 1983)。近年では、高分解能、高感度の分析機器と風洞の使用により、微量成分も比較的容易に同定できるようになった。ただし、活性成分と活性に関係しない類似成分との見極めが問題となる。風洞や野外網室による生物検定 (TAMAKI et al., 1979; TATSUKI et al., 1983; LINN et al., 1984) と、野外試験の結果とを総合して各成分の活性を結論すべきであろう。いくつかの微量成分のうち任意の組み合わせが同程度の活性増強作用を示す (redundancy) 例もある (LINN et al., 1984)。これらや、活性に影響しない成分の中には、似た性フェロモンシステムを持つ種との生殖隔離に機能している場合もあるので、今後はこの点も含め微量な性フェロモン関連成分の生物活性を評価する必要がある。

3 微量成分の機能

微量成分が主成分の活性を増強する機構については不十分な理解しか得られていない。行動レベルでは風洞実験によって微量成分の機能がある程度推測できる。ただし、中枢レベル (脳) におけるブレンド認識の神経機構については断片的にしかわかっていない (CHRISTENSEN et al., 1989)。これは後に述べる交信かく乱の機構とも密接な関連があると考えられるので、研究の進展を期待したい。

II 性フェロモンの地域差と個体差

同じ種類であっても生息地によって異なった混合比や組成を持つ例は珍しくない (KLUN et al., 1975; TAKAHASHI et al., 1979; ZHU et al., 1987)。性フェロモンを利用する際には、できればその地域に生息する虫が生産する性フェロモンの混合比・組成を調べ、その結果に基づいて製剤を準備することが望ましい。

個体ごとの性フェロモンの分析ができるようになり、組成、混合比、含量に大きな個体差が存在する場合は知

られてきた(小野, 1989)。一方, 雄の性フェロモン感受性にも当然個体差が存在する。一般的にはこれらの個体差が大きいほど性フェロモンによる防除はやりにくくなると考えられる。事前にこれらを調べておくことは, 性フェロモンの利用の可否, 採用する方法, 処理量などを決定する際に有用だろう。

なお, これら性フェロモンに関する諸性質の個体差が大きいかも遺伝的であれば, 性フェロモン剤に対する抵抗性系統の昆虫が出現する素地があると考えられている(小野, 1989)。この点からも個体差の実態とその遺伝的性質についての研究は今後非常に重要である。

III 性フェロモンに対する行動反応

1 室内風洞の利用

性フェロモン源に対する行動反応の解析には室内風洞の利用が非常に有効である。風洞の素材や形態, 風の状態を制御する方法が種々検討され, 使いやすい風洞が普及してきた。蒸発源を工夫して, パルス状のブルームを作ったり(VECKER and BAKER, 1992), 風洞の中央部に太いブルームを形成させた例(LIN and HAYNES, 1993)もある。今後は, 対象や実験目的に合わせて風洞のサイズを簡単に変えられること, 温湿度, 風量, 照度, 光質などの環境条件を細かく制御できること, さらには高濃度の性フェロモンも汚染の心配なく使用できることなどの工夫が課題であろう。

2 性フェロモン源の種類による行動の変化

天然とは異なる組成, 混合比, あるいは蒸発量に対する行動反応の解析も重要である。正常な行動反応がみられる範囲, あるいは逆に, 異常な行動や不活性化がどのような場合に発現するかを知ることは, 性フェロモンの利用に際しとるべき方針の選択に非常に有効な情報を与える。例えば, 主成分単独では雄の行動が不活性化されるようであれば, その成分を交信かく乱剤に使うのが有利だと判断される(HIYORI et al., 1986)。また, 雌の放出する性フェロモンよりもはるかに高濃度の性フェロモン源にも誘引されるような場合には, 大量誘殺法の適用が示唆される。

IV 野外での生態

1 生態の重要性

対象となる虫の生態を十分に知ることは, 性フェロモンの利用にあたってはとりわけ重要である。交尾の場所, 時期, 時刻, 回数や行動パターンなどのほか, 産卵習性, 寄主, 移動, 寿命, 休眠性の有無などを把握しておくべきである。遺憾ながら, これらの解明は性フェロ

モン研究の初期のほうがむしろ徹底していたように思われる。性フェロモンに関する知見が飛躍的に増えると, 基礎的な面がおろそかにされがちであり, 利用の段階で思わぬ問題を生じかねない。

2 習性を変化させる生態学的諸要因

生息密度や性比が変わると習性が変化する可能性があることに留意したい。極端な高密度では性フェロモンへの依存度が低下することが考えられる。また, 大量誘殺法で効果があがれば性比の変化が必然的に生じる。これらは性フェロモンによる防除の成否をにぎる重要な要因になりうるので, 実験的な検討が望ましい。そのほか, 交信かく乱処理による雌の交尾遅延が生理状態, 特に産卵や飛しょう活性に及ぼす影響も検討する必要がある。

種間の要因も時には重要である。性フェロモン成分を共有する近縁種の存在や, 天敵相, あるいは食草(作物)の違いは習性や行動にも影響する可能性がある。またこれらは前に述べた性フェロモンの地域差が生じる要因になりうる点でも重要である。

3 生態学者との連携

性フェロモンによる防除では, 処理と防除効果の現れる間には必然的に相当のタイムラグが存在する。したがって, その間の産卵・死亡や移入・移出などの個体群動態を十分に理解しないと性フェロモンの合理的使用は難しい。そのためには生態学の専門家の協力が望まれるが, 残念ながらその面での連携は今までのところ不十分である。今後は, 生態学者との協力関係をさらに密にする努力をしないと, 実際の防除においてはいつまでも試行錯誤的な進め方しかできないのではないだろうか。

V 交信かく乱法をめぐる問題

1 かく乱効果の評価

性フェロモンによる防除法としては交信かく乱法が主体で, 好結果の例が多く報告されている。問題は, うまくいかない例(報告は少ないが)での原因の解明がきわめて不十分であることである。これは日本だけでなく, 世界的にみても同じで, 試行錯誤的な推進のありかたが目立つ。その主な理由の一つは, かく乱処理から防除効果を示すまでのメカニズムが十分に理解されていないためと思われる。かく乱処理は成虫を対象とするが, 実際に防除効果を示すのは次世代においてである。したがって, 防除効果の解析には, 実際にかく乱剤が作用して行動をかく乱する生理学的な側面と, 処理中から処理後の生息密度とそれに関連する移動, 産卵率, ふ化率, 死亡率など生態学的な側面にきちんと分け, 両面の結果を総合的に判断する必要がある(図-1)。

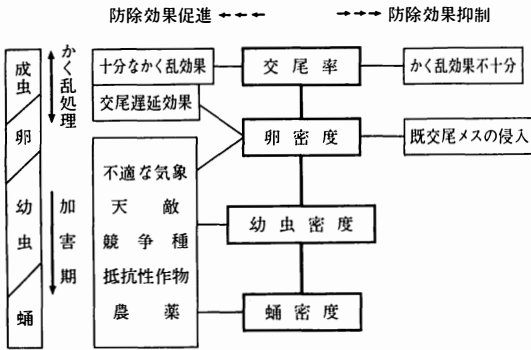


図-1 交信かく乱による防除効果に影響する諸要因

2 生理学的側面

(1) 交信かく乱の機構

交信かく乱の目的は、かく乱剤によって性フェロモンを介する定位行動をかく乱して交尾を妨げることにあり。かく乱が生じるメカニズムについては、これまでに種々の仮説が紹介されているが (BARTELL, 1982; CARDÉ, 1990), 基本的には次の3点に集約されよう。

① 性フェロモンの受容から中枢での処理までの神経レベルでかく乱剤によって生じる性フェロモン感受性の低下。主として感覚器での順応 (adaptation) と、中枢での馴れ (habituation) に起因する。

② 蒸発源に対する無駄な定位行動。

③ 高濃度のかく乱剤による本物のフェロモンブルーミングのカムフラージュ。

実際には、かく乱剤の組成、蒸発量、処理条件に基づくかく乱剤の空中分布の状態、および虫の生息密度などによって、①～③の機構の全部または一部が連合してかく乱が起こると思われる。これらが総合された結果は従来から行われているモニタートラップやつなぎ雌法でも評価が可能だが、個々の機構の効果までを評価する研究は今後の重要課題である。

(2) 行動および神経レベルの研究

かく乱処理による行動の変化の実態はあまりわかっていない。これを調べるにも風洞実験が中心になるだろうが、できるだけ均一に拡散されたかく乱剤の蒸気を流せ、かつ汚染の除去が容易な風洞を工夫することがポイントになる。

神経レベルでは、感覚器での順応に関しては簡便なEAG法を利用してかなりの情報が得られる (TSUCHIYA and TAKAHASHI, 1991)。一方、中枢に生じる「馴れ」のほうは、解析がほとんど行われていない。しかし、中枢でのフェロモン情報の処理過程については日本の研究者も

含めて研究が進められつつあるので (CHRISTENSEN et al., 1989; KANZAKI and SHIBUYA, 1992), 馴れの神経機構も徐々に明らかにされることが期待される。

現在のところ、多くの実施例から経験的に、かく乱剤の蒸気を均一に処理するのが交信かく乱効果を最も高めるとされている。このことは感覚器の順応がかく乱機構として重要であることを示唆しているが、その実験的根拠は十分ではない。

上記の諸点が解明されてくると、それらに基づくかく乱剤の新しいスクリーニング法の開発も期待できる。

3 生態学的側面

(1) 防除効果の評価

モニタリングでかく乱 (生理学的) 効果が認められたら、次世代の密度抑制効果の調査に進む。できれば処理直後から時間を追って、産卵数、若齢、老齢幼虫の密度がそれぞれ調査できればよいが、対象種や調査地の状態によってそれが困難ならば被害調査を行う。調査にあたっては、移動性、特に処理区への既交尾雌の侵入はつねに考慮すべきである。また、天敵相や競争種の存在に気を配っておくことも大切である。

性フェロモンによる防除実験では対照区の設定に不可避的な問題が伴う。それは対照区を処理区と接近して設置できないために、同じ条件の試験区の使用がほとんど不可能である点である。また、反復数を増やすことも、一つの試験区の面積をある程度以下にできないことから、実際には困難である。防除効果の判定は、したがってきわめて慎重にすべきである。

(2) 生息密度の重要性

密度については、多くの経験的事実から、一般にフェロモンによる制御は、低密度のときには容易だが高密度では困難であるといわれる。実際、季節を追って密度が増加する虫では、低密度時からのフェロモン処理が有効で、高密度になってから処理を開始したのでは防除が難しい。高密度では制御を免れる個体が低率で存在しても被害につながりやすいこと、処理区への侵入個体が増加すること、行動パターンそのものが変化すること、などが原因として考えられる。したがって、かく乱効果のモニターにおいても、密度が高まるほど防除効果を得るのにより高い阻害率の達成が必要となる。よく推奨される誘引阻害率95%、交尾阻害率90%以上という数字は経験から安全を見込んだものであろう。

(3) 施設内での交信かく乱

ビニルハウスなどの施設内での交信かく乱処理を試みる例が増加している (河名・清水, 1990)。施設内ではかく乱効果が得やすいのではないかと予測に反し、新た

な問題点も生じている。第一には、施設内にかく乱剤の蒸気をくまなく分布させることが思ったより困難なことである。これには、換気や作物の繁茂に関連すると思われる。第二には、虫の部分的な（例えば端の天井付近）集中により機械的な接触で交尾が起こることである。ただし、これらについても野外条件との違いを示す実験データがほしい。そのほか、外部からの既交尾虫の飛び込みが問題になるが、防虫網などの物理的手段では徹底が難しい。第一の問題の対策と併せて、施設群をまとめて処理地域とし、施設内のほか、周囲にもかく乱処理を行うなどの対策が考えられる。

4 空中のフェロモン濃度の測定法

かく乱効果はかく乱剤の空気中の濃度と密接に関係する。従来の空中のフェロモン濃度の測定値は、一定時間空気を捕集した後定量した時間当たりの平均値である（大泰司ら, 1991）。しかし、大気中のフェロモン濃度は時間・空間的に濃度が変わるため、平均値ではなくリアルタイムの濃度のデータがより重要であり、測定技術の開発が望まれる。EAG法を応用して相対値ではあるが瞬間的な濃度の測定された例もあるというが、今後最も可能性のありそうなのは、この考え方をさらに発展させて、バイオセンサーの開発に結びつけることだろう。フェロモン受容体についていっそうの知見の集積が望まれる（PRESTWICH, 1993）。

引用文献

- 1) BARTELL, R. J. (1982): *Physiol. Entomol.* 7: 353~364.
- 2) Cardé, R. T. (1990): In "Behavior-Modifying Chemicals for Insect Management" RIDGWAY, R. L. et al., (eds), Marcel Dekker, New York, pp. 47~71.
- 3) CHRISTENSEN, T. A. et al. (1989): *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 10: 281~291.
- 4) HIYORI, T. et al. (1986): *Appl. Ent. Zool.* 21: 153~158.
- 5) KLUN, J. A. et al. (1975): *Environ. Entomol.* 4: 891~894.
- 6) KANZAKI, R. and T. SHIBUYA (1992): *Brain Res.* 587, 211~215.
- 7) 河名利幸・清水喜一 (1990): *植物防疫* 44: 358~361.
- 8) LINN, C. E., Jr. et al. (1984): *J. Chem. Ecol.* 10: 1635~1658.
- 9) LIU, Y. B. and K. F. HAYNES (1993): *ibid.* 19: 503~515.
- 10) 大泰司 誠ら (1991): *応動昆* 35: 207~211.
- 11) 小野知洋 (1989): *植物防疫* 43: 337~342.
- 12) PRESTWICH, G. D. (1993): *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 22: 75~86.
- 13) TAKAHASHI, S. et al. (1979): *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 23: 78~81; ZHU, P. C. et al. (1987): *Chem. Ecol.* 13: 977~989.
- 14) TAMAKI, Y. et al. (1979): *Appl. Ent. Zool.* 14: 101~113.
- 15) TATSUKI, S. et al. (1983): *ibid.* 18: 443~446.
- 16) TSUCHIYA, T. and S. TAKAHASHI (1991): *ibid.* 26: 400~403.
- 17) VECKER, N. J. and T. C. BAKER (1992): *J. Insect Behav.* 5: 669~687.

人事消息

(10月1日付)

玉木佳男氏（蚕昆研企画連絡室長）は農業環境技術研究所長に
 川尻裕一郎氏（農工研企画連絡室長）は農業工学研究所長に
 松原茂昌氏（農研センター企画調整部長）は東北農業試験場長に
 小林登史夫氏（農研センター総合研究官）は食品総合研究所長に
 西尾道徳氏（草地試企画連絡室長）は農研センター企画調整部長に
 佐藤信之助氏（北農試飼料資源部長）は草地試企画連絡室長に
 岩崎和己氏（技術会議事務局研究管理官）は農工研企画連絡室長に
 昆 忠男氏（北農試畑作物生産部長）は北農試北方農業研究官に
 岡田利承氏（北農試畑作管理部長）は北農試畑作研究センター長に
 村上 毅氏（蚕昆研生産技術部長）は蚕昆研企画連絡室長に
 柳川弘明氏（蚕昆研企画連絡室企画科長）は蚕昆研生産技術部長に

大角泰夫氏（森林総研海外研究協力官）は国際農林水産業研究センター林業部長に
 福所邦彦氏（養殖研究所日光支所長）は国際農林水産業研究センター水産部長に
 横内圀生氏（東北農試企画連絡室企画科長）は技術会議事務局研究管理官に
 浅賀宏一氏（農業環境技術研究所長）は退職
 白石英彦氏（農業工学研究所長）は退職
 岩崎 尚氏（東北農業試験場長）は退職
 梅田圭司氏（食品総合研究所長）は退職
 （組織改編に伴う異動）
 貝沼圭二氏（熱帯農業研究センター所長）は国際農林水産業研究センター所長に
 仲谷紀男氏（同上企画連絡室長）は同上企画調整部長に
 大野芳和氏（同上調査情報部長）は同上海外情報部長に
 宮崎尚時氏（同上基盤技術研究部長）は同上生物資源部長に
 藺 道生氏（同上環境資源利用部長）は同上環境資源部長に
 川嶋浩二氏（同上研究第一部長）は同上生産利用部長に
 早川博文氏（同上研究第二部長）は同上畜産草地部長に
 山下忠明氏（同上沖繩支所長）は同上沖繩支所長に
 （10月1日付人事異動については次号につづく、なお国際農林水産業研究センター設立については、本誌47ページで解説されておりますのでご参照下さい）