

性フェロモン構成成分の機能

農林水産省蚕糸・昆虫農業技術研究所 ^{かわ}川 ^{さき}崎 ^{けん}建 ^じ次 ^{ろう}郎

はじめに

カイコで、1成分で強い活性を示す性フェロモンが同定されて以来、現在までに多くの種においてその同定が進められてきている。鱗翅目昆虫では性フェロモンはほとんどが複数成分で、同じ分類群では同一の物質が共通して見いだされる場合が多い。物質を同定する分析技術の進歩は、雌のフェロモン腺に含まれている微量な成分の同定を可能にした。さらにガスクロマトグラフで分離されて出てくる物質を直接触角に吹きつけ、その反応を記録する GC-EAD 法は性フェロモン構成成分の同定を効率化し、触角レベルで活性のある成分の発見に貢献している。しかし、それらの中には性フェロモンとしての活性についての検証が不十分なため、フェロモン腺から同定された物質が誘引に作用しているかどうかは不明の場合もある。ここでは鱗翅目昆虫誘引性の性フェロモンが同定され、風洞などでその反応行動が調べられているものについて取り上げ、性フェロモンの構成成分の持つ意味について考えてみたい。

I 構成成分の機能についての考え方

性フェロモン構成成分と行動との関係を考えるために、性フェロモンによる雄の誘引の過程について簡単に述べる。まず静止状態にある雄がフェロモンを感知すると、飛しょう行動が引き起こされ、雄は飛び立つ。飛び立った雄は風上に向かって飛しょうする。誘引源の近くまでくると雄はジグザグに飛び、飛しょう速度を落として雌に近づく。近づいた雄は雌の近くに着地し、羽ばたきながらジグザグに歩き、雌に到達する。この行動はメーティングダンスと呼ばれることがある。このときにはヘアーペンシルと呼ばれる腹部末端等にある器官を広げることが観察される。そして雌に触角等で触れ、腹部を曲げて交尾を行う。この過程はいくつかの種で共通に確認されている行動をつなぎ合わせたもので、どの種でもこの過程をすべて経過するというわけではない。

性フェロモンが1成分しかないときには、その物質は上に述べた誘引から交尾までのすべての行動を支配するはずである。しかし、性フェロモンが複数成分であるこ

とから二つの考え方が出てくる。1番目としては、すべての構成成分の混合物があたかも一つの物質のように常に作用し、すべての行動を引き起こすという考え方である(図1-I)。2番目は、複数の成分のそれぞれが異なる行動に対応しており、ある物質が存在しないと次の行動の段階に進まないという考え方である(図1-II, IV)。例えば、性フェロモンが3成分だとすると、そのうちの第1成分(あるいは、微量成分との混合物; IVの場合)によって誘引の過程の途中の定位飛しょうまでの行動が観察され、第2成分が加わると次の段階の着地する行動が観察され、さらに第3番目の成分が加わると今までみられなかった腹部を曲げる行動が観察されるというように、物質が加わると次の段階の行動が引き起こされるというような場合である。このときには成分の構成によっ

分類	成分の構成	行動の種類					
		A	B	C	D	E	F
I	成分1 (主成分) +成分2 (微量成分1)						
II	成分1 (主成分) +成分2 (微量成分1)						
III	成分1 (主成分) +成分2 (微量成分1)						
IV	成分1 (主成分) +成分2 (微量成分1) +成分3 (微量成分2)						
V	成分1 (主成分) +成分2 (微量成分1) +成分3 (微量成分2)						

図-1 成分の作用の分類

- I：成分に機能がない場合、成分1と成分2は混合物としてすべての行動を引き起こす。
- II：微量成分に機能がある場合、成分1はCまでの行動と対応し、成分2は新たな行動D、E、Fを引き起こす機能を持つ。
- III：微量成分が特定の行動と対応したシナジストとして働く場合、成分1はすべての行動を引き起こすことができるが、D以降の行動の反応率は低い。成分2は成分1に加わってD、E、Fの行動の反応率を高める。
- IV：成分1と成分2が混合することによって活性が現れ、微量成分に機能がある場合、成分1、2の混合物はCまでの行動と対応し、成分3はD以降の行動を引き起こす機能がある。
- V：成分1と成分2が混合することによって活性が現れ、微量成分がシナジストとして働く場合、成分3はD以降の行動の反応率を高める。
- この場合の主成分は量が一番多い成分。横線は観察される行動を示し、太い線は高い反応率を示す。

Action of Multi-component Sex Pheromone. By Kenjiro KAWASAKI

ていくつかの組み合わせがありうる。前者は構成成分単独の機能はないという考え方で、後者はあるという考え方である。

ここで紛わしいのは、反応率は低くても主成分だけですべての行動を引き起こさせるが、微量成分を加えると特定の行動を引き起こす閾値が下がり、その行動を示す割合がはっきりと高くなる場合である。例えば主成分（あるいは微量成分との混合物）だけでは着地をする個体の割合が低いときに、第2成分が加わると着地するものの割合が高くなるようなときがこれに相当する（図1-III, V）。このときは主成分だけでも着地は引き起こされるので、着地という特定の行動に第2成分は1対1の対応をしているとはいえず、単独の機能はないという分類になる。しかし、このように主成分に第2の成分を加えると、加えない場合と比較して特定の行動を示す割合が高くなる場合は、主成分に加わって主成分が持つ特定の行動を引き起こす活性を高めるという意味で、特定の行動に関連したシナジストという分類をすることはできる。例えば、BAKER et al. (1976) はハマキガの一種の *Argirotaenia velutinana* でフェロモン構成成分と行動との関係を解析し、(Z)-11-tetradecenyl acetate と (E)-11-tetradecenyl acetate の混合物（主成分）に dodecyl acetate が加わると雄の反応率が上がり、特に半径7.6 cmの小型のトラップへの着地が10倍以上増加することを見いだした。これは、主成分だけでも引き起こされる行動が微量成分の添加によって活性が強められたことになり、dodecyl acetate は着地を促進するシナジストという分類となる。

II 複数成分の混合比率の重要性

複数成分から成る性フェロモンは、雌の持つ混合比率が決まっている。混合比率は種によってあまり変異がない場合 (MILLER and ROELOFS, 1980) と、変異が大きい場合 (LÖFSTEDT et al., 1985) の両方がある。しかし、ハマキガ類のように共通成分を同所的に分布する種が利用している場合には、混合比率は重要な情報であるため (MINKS et al., 1973)、変異が小さくなると考えられる。いずれにしても複数成分の性フェロモンは適正な混合比率がある範囲で決まっており、あまり極端な比率では誘引性を示さない。

雄の性フェロモンに対する雄の反応行動は、いくつかの種で混合比率と濃度を変え、また微量成分の組み合わせを変えて、風洞内でいくつかの種で解析されている。そのうちで最もよく行動が解析されているのは、ナシヒメシンクイである。この種は、(Z)-8-dodecenyl ace-

tate (Z8-12: Ac), (E)-8-dodecenyl acetate (E8-12: Ac), (Z)-8-dodecenyl (Z8-12: OH), dodecanol (12: OH) の4成分を性フェロモン活性成分として持つ (CARDÉ et al., 1979)。しかし、このうちの12: OHは放出されている量が少なく、また Z8-12: OH と類似の活性を示すため、特別な条件以外では作用しないと考えられており (BAKER and CARDÉ, 1979)、3成分系と考えることもできる。BAKER and CARDÉ (1979) は風洞内でこの3成分の作用を検討し、Z8-12: Ac と E8-12: Ac の混合物（主成分）は行動誘起に必須であり、混合比率によっていろいろな行動を引き起こすのに必要な濃度が異なること、主成分はそれぞれ単独では活性を示さないこと、また Z8-12: OH も単独で活性を示さないこと、主成分に Z8-12: OH を混合すると、行動誘起から着地してヘアーペンシルを広げるまでのすべての行動を示す割合が高まることなどを示した。この結果は、3成分がすべての行動誘起にセットで作用していることを示しており、物質単独の機能はないことになる。

ほかにいくつかの種で行動解析が行われているが、鱗翅目の誘引性性フェロモンでは、ある機能を持つシナジストがあるというデータはあるが、独立した機能は報告されていない。

III 性フェロモン構成成分のあいまいさ

複数の性フェロモン成分はその組み合わせによって誘引性が変化することが、野外や風洞内で調べられている。しかし、実際の誘引性性フェロモン成分の同定の過程においては、最終的には野外での誘引活性を指標とすることがほとんどである。そのため誘引に必須な主要な成分に他の成分を添加することによってトラップの捕獲数が増加するときに、その成分に活性があるとみなされる。イラクサキンウワバでは、(Z)-7-dodecenyl acetate 単独で誘引活性がみられるが、そのほかに dodecyl acetate, (Z)-5-dodecenyl acetate, 11-dodecenyl acetate, (Z)-7-tetradecenyl acetate, (Z)-9-tetradecenyl acetate が副成分として同定された (BJOSTAD et al., 1984)。LINN et al. (1984) は、これらの成分を組み合わせで風洞内で詳細に反応行動を解析した。その結果、主成分の (Z)-7-dodecenyl acetate を欠く場合には誘引性はないが、その他の1成分を取り除いた5成分の混合物は、飛び立ち、定位飛しょう、風上へ向かう飛しょう、誘引源への接触、ヘアーペンシルを広げる行動において、6成分すべてを混合した場合と差がみられなかった。また、主成分を含む4成分混合物のうち六つの組み合わせは、6成分同様に6成分混合物と差がなかった。

主成分を含む3成分混合物では、誘引源への接触までの行動は6成分混合物と比較すれば反応率は低い、成分の組み合わせによる差はみられなかった。

この結果は、各成分が特定の行動を発現する機能を持つと考え、説明することができない。また、6成分すべての混合物が1成分のように作用するという点とも矛盾する。しかし、成分の欠落があっても完全な組み合わせのときと同じ反応を示すということは、同じ作用を持つ化合物が複数あってお互いに相補的に作用し、成分のある組み合わせに同種であるという物質情報が含まれているときには同種と判定するような、混合物を認識する基準があると考えられる。

性フェロモンの同定が進むなかで、一つの種として扱われ、外部形態からは区別されなかった個体群の間での性フェロモンの構成比率の違いが明らかにされてきた。アワノメイガ (*Ostrinia nubilalis*) の性フェロモンはZ及びE体の11-tetradecenyl acetateの混合物であるが、アメリカ、ヨーロッパでその異性体の混合比率の違いについての大規模な調査が行われた (KLUN and COOPERATORS, 1975)。31地点で2成分の混合比率の異なる誘引剤を用いた誘引試験を行った結果、ZとEの93:7混合物に主に誘引される地点が27地点、7:93が4地点であった。両者が混在していると思われる地点では、中間的な1:1の比率で誘引される雄もあり、野外で交雑が起こっていると考えられた。

カブラヤガ (*Agrotis segetum*) の性フェロモンは、(Z)-5-decenyl acetate (Z5)、(Z)-7-dodecenyl acetate (Z7)、及び(Z)-9-tetradecenyl acetate (Z9)からなるが、この3成分を組み合わせた誘引剤を作り、ヨーロッパ、アジア、アフリカで誘引試験が行われている (TÓTH et al., 1992)。その結果、アフリカではZ5のみで捕獲される割合が高く、ヨーロッパでは3成分混合物とZ5+Z7またはZ7+Z9混合物で捕獲され、ロシアでは3成分混合物以外ではあまり捕獲されないという結果であった。この種の場合には、地域個体群が相互に交配可能かどうかは記述されておらず、本当に同一種に属するかわからない。

種概念には議論があり、単純に考えることはできないが、同種と考えられる個体間で性フェロモンの構成成分に変異が存在することは事実である。ある特定の物質が特定の行動発現機能を持つとすると、このような変異、特に物質の欠落は起こりにくいと思われる。ある種に二つの系統があり、そのうちの一方の系統が他系統が避けるような物質を誘引成分として利用すれば、種分化につながる可能性が出てくる。しかし、交尾に至る

までには雌の近くに雄が着地した後、至近距離での配偶行動の過程も必要であるから、誘引物質に注目するだけでは種の問題の議論は不十分の場合が多いと思われる。

IV 野外における有効距離とフェロモン構成成分

野外での性フェロモンによる誘引現象を考えると、成分の機能を抜きにしても、最も量の多い成分が遠方でも空中濃度が高いため、雄によって最初に感知されると考えることもできる。実際には感知閾値は化合物によって異なるので、常にこのようになるとは限らないが、この仮説に基づけば静止中または飛しょう中の雄はまず最も量の多い成分を感知して行動を変化させ、誘引源に向かう行動をとるはずである。

LINN et al. (1987) は、ナシヒメシクイの3成分の性フェロモンで主成分のみ、主成分と一つの微量成分、3成分すべての組み合わせを作り、野外で雄の羽ばたきと歩行行動を引き起こす最大距離を求めた。その結果、3成分混合物が最も誘引源から離れた場所で雄の行動を誘起し、一つの微量成分と主成分を組み合わせたうちの片方の組み合わせでは3成分よりは活性は弱い、主成分のみよりは遠方で雄の行動を誘起することを見だし、風洞内の結果を野外で実証した。

ハスモンヨトウでは、性フェロモンの誘引モデルを作成し、有効範囲は2成分の性フェロモンのうちの主成分のみによって決定され、誘引源に近づいた雄は微量成分を感知して行動様式を変えるという仮説に基づき、有効範囲を算出した (NAKAMURA and KAWASAKI, 1977)。しかし、風洞内での行動の観察では、2成分混合物は低濃度で雄の定位飛しょうを誘起するのにに対し、主成分のみでは定位飛しょうの誘起に高い濃度を必要とするだけでなく、その割合も低いこと、また静止中の雄成虫が行動を開始する閾値を2成分混合物と、主成分のみで比較したところ、2成分混合物のほうが行動の誘起する閾値が低く、より空中濃度の低い遠方で雄の行動を誘起できることから、有効範囲は2成分混合物によって決定されたと考えたほうが合理的であることが示された (KAWASAKI, 1986)。

これらの結果は、混合物のほうが単独の成分よりも活性が高いために、主成分濃度の低いときでも反応行動が誘起されていることを示し、野外条件でも構成成分の混合が重要なことを示している。

V 複数成分の意味と交信かく乱

成分を複数にすることによって昆虫は性フェロモンに含まれる情報の量を増やすことができる。今までに同定

されてきた性フェロモンから、分類群ごとに特徴的な化合物が報告されており、同じ物質や構造の似通った物質を多くの近縁種が性フェロモンとして利用していることがわかる。例えば、ハマキガ科では、ハマキガ亜科では11位に二重結合を持つ炭素数14の化合物、ヒメハマキガ亜科では8または9位に二重結合を持つ炭素数12の化合物や、8位と10位に二つ二重結合を持つ炭素数12の化合物を性フェロモンとして持つものが多い (ROELOFS and BROWN, 1982)。このように共通成分を持つときには、化学物質でみるとそれらの比率が種ごとに異なるか、他の成分を性フェロモンとして組み合わせて持つという方法によって、種の識別が可能となる。そのほかに発生時期、生息場所、寄主植物、交尾時刻が異なる等の方法で種の隔離が行われている。

このように、成分の組み合わせと混合比率は昆虫にとって重要な情報であり、合成性フェロモンの利用によってその情報を人為的に調節することができる。性フェロモンの害虫防除への応用の一つは、その誘引力を利用した発生予察であり、もう一つは、直接防除技術として用いる交信かく乱法である。発生予察には誘引力が強いことが必要なので、雌の放出している成分に近い成分構成のものが使われる。それに対して交信かく乱法では誘引力のある完全な成分ではなく、構成成分の一つを大量に空气中に放出する方法が一般的であり、そのための製剤が販売されて利用されている。今まで述べてきたように、フェロモン成分は混合物として作用すると考えられるので、もし空气中に均一に交信かく乱剤が分布すれば、雌の放出した性フェロモン混合物の混合比率は放出した時点で大きく本来の比率からずれることになる。この異常な混合比率は、雄の定位反応の許容範囲を超えるために交尾が阻害されると考えられる。そのほかにも性フェロモンの受容細胞に対する効果などの交信かく乱

のメカニズムも考えられるが、いずれの場合も空气中に放出された化合物が雌の放出した化合物とうまく混ざり合うことが重要である。

おわりに

昆虫の性フェロモンに対する反応行動は、ごく一部の種で検討されているだけであり、不明の部分が多い。特に応用場面を考えるときには、フェロモン成分の空气中への拡散と拡散していく化合物をたどる昆虫の行動メカニズム、交信かく乱条件下でのその行動変化などの重要な問題が十分に解明されていない。また、フェロモン成分の地理的変異、成分の構成や体内含量の遺伝的支配といった問題も残されている。さらに一口にフェロモンといっても、鱗翅目昆虫の誘引性の性フェロモンの同定が他と比べて大きく進んでいるが、他のグループのものはまだこれからという部分が多い。このような基本的な研究が経験則によらない防除技術につながるといえよう。

引用文献

- 1) BAKER, T. C. and R. T. CARDÉ (1979): Environ. Entomol. 8: 956~968.
- 2) ———, et al. (1976): J. Chem. Ecol. 2: 333~352.
- 3) BJOSTAD et al. (1984): ibid. 10: 1309~1328.
- 4) CARDÉ, A. M. et al. (1979): ibid. 5: 423~427.
- 5) KAWASAKI, K. (1986): J. Ethol. 4: 113~119.
- 6) KLUN, J. A. and COOPERATORS (1975): Environ. Entomol. 4: 891~894.
- 7) LINN, C. E. et al. (1984): J. Chem. Ecol. 10: 1635~1658.
- 8) LÖFSTEDT, C. et al. (1985): ibid. 9: 1181~1196.
- 9) MILLER, J. R. and W. L. ROELOFS (1980): Environ. Entomol. 9: 359~363.
- 10) MINKS, A. K. et al. (1973): Science 180: 1073~1074.
- 11) NAKAMURA, K. and K. KAWASAKI (1977): Appl. Entomol. Zool. 12: 162~177.
- 12) ROELOFS, W. L. and R. L. BROWN (1982): Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 395~422.
- 13) TÓTH, et al. (1992): J. Chem. Ecol. 18: 1337~1347.

本会発行図書

新刊!

『性フェロモン剤等使用の手引』

同書編集委員会 編集 B5判 86ページ (カラー4ページ)

定価 1,800円 (本体1,748円) 送料 310円

害虫の発生予察用に広く利用されている性フェロモン剤を、初めて使用される方を対象に編集した手引書です。性フェロモン剤の基礎的知識を得る参考書として、現場におけるマニュアルとして平易に解説されております。また、旧版では取り上げていなかった防除用の性フェロモン剤についても、交信かく乱・大量誘殺に分けて各製剤ごとに解説してあります。

お申し込みは前金 (現金書留・郵便振替・小為替など) で直接本会までお申し込み下さい。