

性フェロモンの構成要素と受容器

——シロイチモジヨトウとハスモンヨトウの受容器と 阻害成分による誘引阻害機構——

信越化学工業株式会社 もちづき ふみ あき
望 月 文 昭

はじめに

ある蛾の性フェロモンを同定するときには、まず最初にその虫の交尾行動を調べ、交尾時間帯に合わせて性フェロモンの抽出を行う。そして、そこに含まれる成分やその成分比を明らかにした後、風洞や野外誘引試験を行い、そこで、処女雌と同等かそれ以上の誘引力を持つ合成物が得られたとき性フェロモン（誘引成分）の同定が終了する。最短だとこれで終わりであるが、抽出液中には誘引を阻害する成分（阻害成分）が含まれていることが多く、誘引成分だけを選抜するために誘引試験がさらに繰り返されることになる。現在、阻害成分として報告されているものは、このような過程で発見されたものが少なくない。この類の阻害成分は性フェロモンの前駆体として考えられ、ほとんどが体外に放出されており、実際の雌雄間の交信にはほとんど影響していないとされている。しかし、興味深いことに、ある蛾の阻害成分が、共通のフェロモン成分を持つ近縁種の主成分や微量成分となっているケースがあることから、阻害成分は種間のフェロモン組成の違いをさらに際立たせる働きを持っているとも考えられている。

ところで、フェロモン腺内に多量に認められ、さらに、体外にも放出されているにもかかわらず、野外誘引試験で確かめると誘引行動にはほとんど影響しない成分が存在することがある。若村（1985）は、このような成分を関連成分と呼んだ。この関連成分が近縁他種の阻害成分として作用するケースがあり、関連成分も種間の交信物質としての働きがあるのではないかと推測されている。このように雄蛾の配偶行動に影響を与える物質は、同種雌のフェロモン腺内に限らず他種の雌のフェロモン腺にも存在することがある。

本稿では、*Spodoptera* 属に属し、発生時期や分布もほぼ一致しているシロイチモジヨトウとハスモンヨトウを取り上げ、これらの種の誘引成分、阻害成分、関連成分

を紹介し、そして、これらの成分に対してどのような受容器（嗅受容細胞）を持っているかを示す。その結果を基に、阻害成分による誘引阻害機構について受容器レベルで考察する。

I シロイチモジヨトウとハスモンヨトウ の誘引成分、阻害成分、関連成分

1 シロイチモジヨトウ

シロイチモジヨトウの誘引成分は、アメリカの研究グループによって、Z9, E12-14: Ac と Z9-14: OH* の混合物と同定された (MITCHELL et al., 1983)。その後、日本国内に生息する種に関しても研究が進み、これらの7:3混合物を1 mg 含浸したゴムキャップの誘引性が高いことや (WAKAMURA, 1987)、雌の性フェロモン腺中には Z9-14: Ac と Z9, E12-14: Ac と Z9-14: OH と Z9, E12-14: OH が 64: 89: 100: 72 の割合で存在することが確認されている (MOCHIZUKI et al., in press)。このうち、Z9, E12-14: OH は、本種の阻害成分と報告されているが (MITCHELL et al., 1983)、一方で、Z9, E12-14: Ac と組み合わせると野外の雄蛾を誘引するといった反対の現象も確認されている (ROGERS and UNDERHILL, 1981; MOCHIZUKI et al., 投稿準備中)。Z9-14: Ac は、Z9, E12-14: Ac と Z9-14: OH との誘引組成に加えられても誘引数に変化を起こさせないことから (MOCHIZUKI et al., 投稿準備中)、関連成分に分類される (表-1)。

2 ハスモンヨトウ

ハスモンヨトウの性フェロモン腺抽出液から、Z9, E11-14: Ac と Z9, E12-14: Ac, それに微量の Z9-14: Ac が認められ、このうち Z9, E11-14: Ac と Z9, E12-14: Ac の混合物に強い誘引活性が認められた (玉木ら, 1976)。その後、Z9-14: Ac は、フェロモンに添加すると顕著な誘引阻害を起こす阻害成分であることがわかった (HIRANO et al., 1980)。同時に行われてた試験により、Z9-14: OH も Z9-14: Ac と同程度の誘引阻害効果

Components of Sex Pheromones and their Receptor Cells.

——The Receptor Cells of *Spodoptera exigua* and *S. litura* and Mechanisms of Inhibitions for their Sex Attraction by the Inhibitors——. By Fumiaki MOCHIZUKI

* 本文では、フェロモンの構造をこのような略語で表現する。左から、二重結合の配置と位置、炭素数、官能基である。例えば、Z9-14: OH は、9 位にシスの二重結合をもち、炭素数 14 で 1 位にアルコールが結合した物質を示す。

を持つことが示された (表-1)。

II シロイチモジヨトウとハスモンヨトウ
の受容器 (嗅受容細胞)

両種触角の基本的な構造は共通しており、低倍率で観察するとどちらも図-1 のようにみえる。蛾の触角上に認められる多くの繊維状の毛一本一本が感覚子と呼ばれるクチクラ器官で、これらは特に毛状感覚子といわれている。

毛状感覚子をさらに高倍率で観察すると、その表面にたくさんの穴 (嗅孔) が認められる (図-2)。フェロモンなどの匂い分子は、嗅孔を通り毛状感覚子中に取り込まれる。そして、この匂い分子が、嗅受容細胞を興奮させ、その情報が上位中枢に伝えられる。

本稿で紹介する嗅受容細胞の種類と感度は、図-2 に示したように、毛状感覚子の基部にガラス微小電極を挿入し、嗅受容細胞の活動を電氣的に記録すると同時に匂い刺激を行うことにより調べられた。

1 シロイチモジヨトウ

本種には、4 種類の嗅受容細胞が観察されている (Mochizuki and Shibuya, 1991 ; Mochizuki et al., 1992)

表-1 シロイチモジヨトウとハスモンヨトウの誘引成分、
阻害成分、関連成分

シロイチモジヨトウ	ハスモンヨトウ
<u>Z9, E12-14 : Ac</u>	<u>Z9, E11-14 : Ac</u>
<u>Z9-14 : OH</u>	<u>Z9, E12-14 : Ac</u>
<u>Z9, E12-14 : OH</u>	<u>Z9-14 : Ac</u>
<u>Z9-14 : Ac</u>	<u>(Z9-14 : OH*)</u>

—— 誘引成分
~~~~ 阻害成分  
----- 関連成分

\*フェロモン腺中の存在は確認されていない。

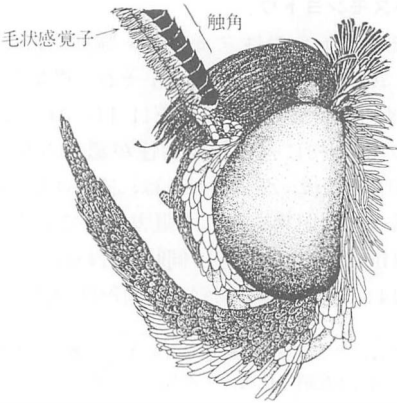


図-1 雄蛾の頭部 (今井, 1991 より引用)

(表-2)。タイプ 1A と 1B 細胞は誘引成分である Z9, E12-14 : Ac と Z9-14 : OH にそれぞれ反応し、ともにタイプ 1 毛状感覚子中にセットで含まれていた。また、タイプ 2a とタイプ 2b 細胞もそれぞれ Z9, E12-14 : Ac と Z9-14 : OH に反応するが、1A や 1B に比べると感度は低く、タイプ 2 毛状感覚子中に存在している。タイプ 1 毛状感覚子とタイプ 2 毛状感覚子ともに同じ表面構造を持つが、タイプ 1 が約 100 μm、タイプ 2 が約 40 μm と長さが異なっている。

これら 4 種の嗅受容細胞は、混合物に対して特別な応答を示したものはなかった。このことから、これらの役

表-2 シロイチモジヨトウ雄触角上に認められた  
嗅受容細胞の各成分に対する応答

| 感覚子名<br>(嗅受容細胞名)           | 成 分             |            |                 |            |
|----------------------------|-----------------|------------|-----------------|------------|
|                            | Z9, E12-14 : Ac | Z9-14 : OH | Z9, E12-14 : OH | Z9-14 : Ac |
| タイプ 1<br>毛状感覚子<br>(タイプ 1A) | ++              | -          | -               | +          |
| (タイプ 1B)                   | -               | ++         | ++              | -          |
| タイプ 2<br>毛状感覚子<br>(タイプ 2a) | ++              | -          | -               | -          |
| (タイプ 2b)                   | -               | ++         | -               | -          |

++ : 比較的低濃度で応答, + : 比較的高濃度で応答, - : 無応答

\*タイプ 1A は、Z9-14 : Ac に対しても反応するが、その閾値は、Z9, E12-14 : Ac に対するものよりも約 1,000 倍高い。

\*\*タイプ 2a や 2b の感度は、タイプ 1A や 1B に比べ約 3 から 30 倍低い。

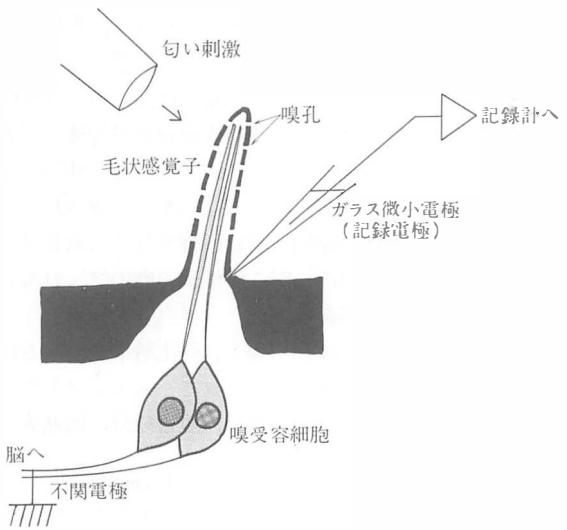


図-2 毛状感覚子の構造

割は、それぞれのフェロモン濃度を独自に関知してその情報を脳に伝えることと考えられる。

シロイチモジヨトウの阻害成分として報告のある Z9, E12-14: OH は、タイプ 1B 細胞を興奮させる働きを持ち、その効果は Z9-14: OH を用いたときとほぼ同程度であった (表-2)。また、関連成分の Z9-14: Ac は、タイプ 1A 細胞を興奮させる働きを持つがその閾値は、Z9, E12-14: Ac より 1,000 倍高いものであった。

2 ハスモンヨトウ

表-3 に本種から記録された 6 種類の嗅受容細胞 (望月, 1991) と既に報告のある 1 種類 (AIHARA and SHIBUYA, 1977) を示した。タイプ I<sub>1</sub>~I<sub>3</sub> 毛状感覚子は Z9, E11-14: Ac に対して反応性をもつ嗅受容細胞 (I<sub>1a</sub>, I<sub>2a</sub>, I<sub>3a</sub>) を有する。その中で I<sub>2a</sub>, I<sub>3a</sub> は Z9-14: Ac にも弱いながらも応答する。そして、タイプ I<sub>3</sub> 毛状感覚子中にはさらに Z9-14: OH に応答する別の受容細胞 (I<sub>3b</sub>) が存在する。タイプ II 毛状感覚子は Z9, E12-14: Ac に特異な細胞 (II<sub>a</sub>) と Z9-14: OH に応答する細胞 (II<sub>b</sub>) がセットになっている。これはシロイチモジヨトウの雄触角上に存在するタイプ 1 毛状感覚子と同じ構成である。I<sub>3b</sub> と II<sub>b</sub> 細胞は Z9-14: OH 以外にも Z9, E12-14: OH や Z9, E11-14: OH といったアルコールに対しても同程度の

興奮性を示した。

タイプ I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub>, II 毛状感覚子のクチクラの表面構造には違いが認められなかった。しかし、タイプ II は、鞭節上で鱗片が生えている箇所との境界付近においてのみ認められた。

タイプ III 感覚子は、Z9, E11-14: Ac と Z9, E12-14: Ac の 9:1 混合物に対して特異的に反応するものとして報告されているものである (AIHARA and SHIBUYA, 1977)。本研究でも、追試したがこの感覚子の存在を確認することはできなかった。

III 誘引阻害機構について

シロイチモジヨトウとハスモンヨトウの雄触角には、誘引成分に反応する数種類の嗅受容細胞が存在するとともに、シロイチモジヨトウには Z9, E12-14: OH、そして、ハスモンヨトウには Z9-14: Ac や Z9-14: OH といった阻害成分に反応する嗅受容細胞が存在することを示してきた。次に、誘引成分に阻害成分が加わると、どうして誘引が阻害されるのかを受容器レベルで考察する。

1 シロイチモジヨトウ

誘引成分は、Z9,E12-14: Ac と Z9-14: OH の 2 成分であり (表-1)、これらを 10:1 (北米) や 7:3 (日本) に混合したものに雄蛾は最も多く誘引され、この比率が最適混合比となる。誘引キャップからこの 2 成分が最適混合比で放出されると、雄触角中にある 1A, 1B, 2a, 2b の 4 種類の細胞が各成分の濃度に応じた興奮をしているはずである (図-3)。一方、Z9, E12-14: OH は、Z9-14: OH と同じ細胞を興奮させる (表-2)。Z9, E12-14: OH が誘引キャップ (Z9, E12-14: Ac と Z9-14: OH の混合物) に添加されたことにより、Z9, E12-14:

表-3 ハスモンヨトウ雄触角上に認められた嗅受容細胞の各成分に対する応答

| 感覚子名<br>(嗅受容細胞名)                                      | 成 分            |                |                |                 |
|-------------------------------------------------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|
|                                                       | Z9, E11-14: Ac | Z9, E12-14: Ac | Z9-14: Ac      | Z9-14: OH       |
| タイプ I <sub>1</sub><br>毛状感覚子<br>(タイプ I <sub>1a</sub> ) | ++             | -              | -              | -               |
| タイプ I <sub>2</sub><br>毛状感覚子<br>(タイプ I <sub>2a</sub> ) | ++             | -              | + <sup>a</sup> | -               |
| タイプ I <sub>3</sub><br>毛状感覚子<br>(タイプ I <sub>3a</sub> ) | ++             | -              | + <sup>a</sup> | -               |
| (タイプ I <sub>3b</sub> )                                | -              | -              | -              | ++              |
| タイプ II<br>毛状感覚子<br>(タイプ II <sub>a</sub> )             | -              | ++             | -              | -               |
| (タイプ II <sub>b</sub> )                                | -              | -              | -              | ++ <sup>b</sup> |
| タイプ III<br>毛状感覚子                                      | (混合物に特異的)      |                |                |                 |

++: 比較的低濃度で応答, +: 比較的高濃度で応答, -: 無応答

<sup>a</sup>A 成分を受容した嗅受容細胞と同じ細胞が反応したと推測される。

<sup>b</sup>タイプ II<sub>b</sub>細胞は、Z9,E12-14: OH にも反応した。

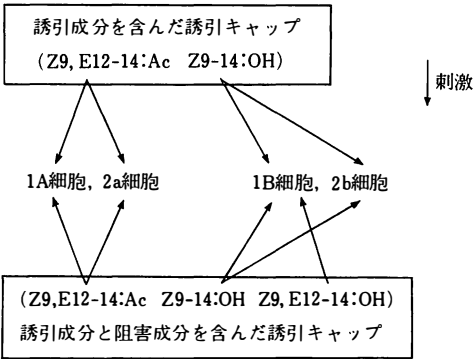


図-3 シロイチモジヨトウにおける Z9, E12-14: OH の誘引阻害機構の推測

OH のプラス分だけ 1B 細胞の興奮の度合いが大きくなり、Z9, E12-14: Ac によって興奮している 1A 細胞とのバランスが崩れてしまい、その結果、誘引阻害が起こると考えられる (図-3)。

Z9, E12-14: OH は、Z9, E12-14: Ac と混合するとシロイチモジヨトウを誘引することも観察されている (ROGERS and UNDERHILL, 1981; MOCHIZUKI et al., 投稿準備中)。これは、Z9, E12-14: OH が 1B 細胞を興奮させ、第二成分の Z9-14: OH の代役として作用したためと考えられる。

## 2 ハスモンヨトウ

Z9-14: Ac は、Z9, E11-14: Ac と同じ細胞を興奮させる (表-3)。このことから Z9-14: Ac の誘引阻害は、シロイチモジヨトウと同様に、Z9-14: Ac が誘引キャップ (Z9, E11-14: Ac と Z9, E12-14: Ac の混合物) に添加されたことにより、Z9, E11-14: Ac によって興奮する細胞群 ( $I_{2a}$ ,  $I_{3a}$ ) が Z9-14: Ac のプラス分だけ興奮の度合いが大きくなり、 $II_a$  細胞とのバランスが崩れたために阻害効果が観察されたと考えられる (図-4)。

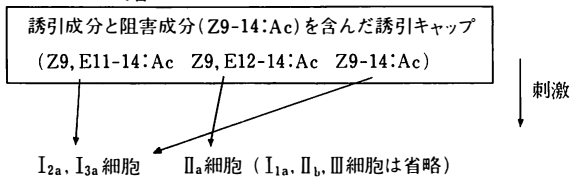
一方、Z9-14: OH は、Z9-14: Ac のように誘引成分を受容する細胞を興奮させない代わりに、 $I_{3b}$  や  $II_b$  といったアルコールを専用に受容する細胞を興奮させる (図-4)。このことから、Z9-14: OH の阻害機構は、Z9-14: Ac とは異なり、受容器よりさらに上位中枢の情報処理機構によって起こったと推測される。

ハスモンヨトウ以外に、阻害成分を専用に受容する細胞が存在した例として、イラクサギンウワバ (*Trichoplusia ni*) (GRANT and O'CONNELL, 1986) とヨトウガの仲間 (*Mamestra suasa*) (LUCAS and RENOU, 1989) が報告されている。これらの阻害成分は、いずれも誘引成分であるアセテートと同じ炭素骨格を持ったアルコールであるのは興味深い。

## おわりに

阻害成分がどのように働いているかをハスモンヨトウとシロイチモジヨトウを材料にして受容器レベルで推測してきた。そして、これらの阻害成分には 2 種類の阻害機構が存在することが推測された。一つは阻害成分が誘引成分と同じ嗅受容細胞を興奮させる場合であり、そして、もう一つは阻害成分専用の受容器が存在する場合である。後者の阻害機構については結局は脳を調べなければ結論がでないが、専用の細胞まで用意されていた成分の役割が本当に誘引を阻害するだけなのだろうか。種内の交信には関与していないのかという疑問が残る。

### Z9-14:Acの場合



### Z9-14:OHの場合

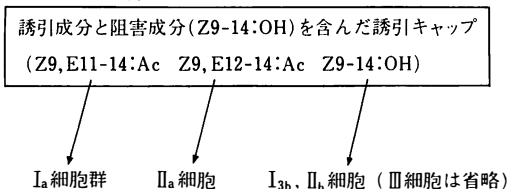


図-4 ハスモンヨトウにおける Z9-14: Ac と Z9-14: OH の誘引阻害機構の推測

配偶行動を観察する方法としてこれまで野外誘引試験や風洞が利用されてきた。しかし、野外試験では、雄蛾が捕れたか捕れないかという情報しか得られないし、風洞も誘引源の風下 1 m か長くて 5 m 程度の行動しか観察することができない。したがって、現在、まがりなりにもわかって (観察されて) いるのは、雄蛾が飛び立つところと、誘引源近く of 行動のみであり、その中間、つまり、雄蛾が飛び立った後誘引源近くに来るまでの間になにが起こっているのか全くわかっていない (川崎, 私信)。このわかっていない部分に、現在誘引阻害物質といわれているものが、誘引阻害以外の役割をしている可能性があるようにも思える。

## 引用文献

- 1) AIHARA, Y. and T. SHIBUYA (1977): J. Insect Physiol. 23: 779~783.
- 2) GRANT, A. and R. J. O'CONNELL (1986): ibid. 32: 503~515.
- 3) HIRANO, C. et al. (1980): Appl. Entomol. Zool. 15: 502~503.
- 4) LUCAS, P. and M. RENOU (1989): J. Insect Physiol. 35: 837~845.
- 5) MITCHELL, E. R. et al. (1983): J. Chem. Ecol. 9: 95~104.
- 6) MOCHIZUKI F. and T. SHIBUYA (1991): Appl. Entomol. Zool. 26: 409~411.
- 7) ——— et al. (1992): ibid. 27: 547~556.
- 8) ——— et al.: ibid. (in press)
- 9) 望月文昭 (1991): 応動昆第 36 回大会, 弘前.
- 10) ROGERS, C. E. and E. W. UNDERHILL (1981): South-western Entomol. 6: 211~214.
- 11) 玉木佳男 (1976): 応動昆 20: 81~86.
- 12) WAKAMURA, S. (1987): Appl. Entomol. Zool. 22: 348~351.
- 13) 若村定男 (1985): 植物防疫 39: 18~25.