

信号物質の害虫制御への利用と産業的展望

農林水産省蚕糸・昆虫農業技術研究所 わかむら さだお あらかき のりお
若村 定男・新垣 則雄

生物は様々な化学的な刺激を情報として受け取り、それに対する反応性を獲得することによって巧みな適応を成し遂げてきた。そのような生物個体間の交信に使われる化学物質、すなわち信号物質（セミオケミカル：semiochemical）を便宜的に次のように区別している。同種の生物個体間での交信に利用されているものをフェロモン、異種の生物個体間で作用するものをアレロケミカル（他感作用物質）と呼ばれる。後者の場合、放出者が適応的に有利と考えられる場合はアロモン（allomone）、受容者に有利な場合はカイロモン（kairomone）、両者ともに有利であればシノモン（synomone）と定義されている（NORDLUND, 1981）。

昆虫はきわめて多様性に富む生物群で、信号物質研究は昆虫を中心に進歩したといっても過言ではない。特に、農業害虫では害虫防除への利用を展望して、性フェロモン研究が進められてきた。本文では、最近の農業害虫に関する信号物質の研究例を中心に紹介する。害虫制御への利用場面について何らかの示唆を得て頂ければ幸いである。

I フェロモン

農業害虫では、鱗翅目害虫を中心に性フェロモン利用が進展してきたが、最近甲虫類の性フェロモンやカメムシ類の集合フェロモンの化学成分の解明が進み、野外における利用研究が始まっている。甲虫類では、ヒメコガネやドウガネブイブイなどのコガネムシ類の性フェロモンが解明された。また、チャバネアオカメムシやホソヘリカメムシでは誘引性の集合フェロモンが同定され、野外での誘引性の検討が進められている（大平・津田, 1995；水谷ら, 1995）。

キボシカミキリでは接触刺激性の性フェロモンが解明された。キボシカミキリの雄が触角で雌に触れると、①駆け寄って②抱え込み③体軸を合わせ④交尾器を出して交尾に至るという一連の行動が、雌の体表に存在する性フェロモンによって解発される（FUKAYA and HONDA, 1992）。駆け寄り行動を解発する成分と、抱え込み以後の行動を引き起こす成分と少なくとも二つの異なる機能を有する成分の存在が明らかにされている（FUKAYA and

HONDA, 1995）。最近、抱え込み以後の行動を解発する性フェロモン成分の一つが同定された（FUKAYA et al., in press）。この物質は雌成虫の体表全体に分布し雄成虫が口髭あるいは前脚のふ節で触れることによって受容される接触刺激性のフェロモンである。合成フェロモンをゼラチンカプセルなどの小さな物体に塗布するとこれに触れた雄は抱え込んで交尾器を出す行動を示すので、天敵微生物製剤との組合せによって感染率や水平感染率を高めるという利用法が検討されている。このタイプのフェロモンはマツノマダラカミキリ（FAUJAH et al., 1992）やスギカミキリ（KIM et al., 1992；1993）にも存在する。

II フェロモン利用の展開

性フェロモンの農業害虫防除への利用については、「性フェロモン利用の手引き」（編集委員会編、日植防）や本誌の特集号（第47巻第11号）に詳しいので、ここでは最近注目される事例について簡単に触れる。

ニカメイガの発生予察への性フェロモントラップの利用研究は、1987年から5年間にわたって8県において実施された「ニカメイチュウの発生予察法の改善に関する特殊調査」事業の中で著しい進展を見た。長年にわたるデータの蓄積がある予察灯による誘殺消長との比較では、越冬世代では誘殺数が同等かフェロモントラップがやや多いが、第1世代では少ない傾向が認められ（市橋, 1990；近藤・田中, 1991；上野, 1991）、この現象には水田の雌密度が関与している（KONDO et al., 1993；KONDO and TANAKA, 1994 b）が、両者の誘殺消長はおおむね平行関係にあることが示された。また、性フェロモントラップの誘殺数と被害量との関係については、一化期については誘殺数と産卵密度、あるいは被害量に相関関係が認められている（KONDO and TANAKA, 1994 a）。この点は被害発生の予測に重要なので、各地でさらに事例を踏まえて精度を高める必要があろう。一連の調査結果を踏まえて農水省植物防疫課は、「性フェロモントラップの利用によるニカメイガの発生予察方法」を取りまとめた（本誌 48：53～55（1994））。

性フェロモンを用いた大量捕獲法については、沖縄県でアリモドキゾウムシを対象にその可能性について精力的な検討が行われている（小濱ら, 1995）。

合成フェロモンを利用した交信かく乱剤はすでに9種

の害虫を対象とした6種の製剤が農薬登録されて実用化されている。従来型のもは、ハマキ類の共通成分を利用したもの以外は、一つの製剤は一種の害虫を対象としてきた。しかし、リンゴなどの落葉果樹などでは一部の種だけを対象としている限りたえ防除効果が優れていても現場での殺虫剤散布回数の軽減に結びつかない(川嶋, 1993; 佐藤, 1986)。そこで、1991年以降、果樹害虫や野菜害虫で複数の種の異なるフェロモンを混合した、いわゆる同時交信かく乱剤を用いた防除実験が行われてきた。リンゴ害虫では、ハマキムシ類とナシヒメシンクイ、モモシンクイガ、キンモンホソガなど複数の性フェロモンを混合した製剤の開発が進められてきている(阿部, 1992; 川嶋, 1993; 佐藤, 1992)。

また、交信かく乱剤には殺虫剤を効果的に組み合わせることはいうまでもないが、補完的な防除手段とを組み合わせることによって総合的な防除効果が得られている。施設栽培では、シロイチモジヨトウやハスモンヨトウに対してはブラックライトトラップによる捕殺の組合せ(若村・高井, 1990; 1993)、コナガでは真空ポンプ(掃除機)による吸引捕殺(田中, 1992)などが提案されている。フェロモン剤そのものだけでなく、それに組み合わせる防除手段の効果や害虫密度と効果の関係を的確に把握しておくこと(田中, 1993)がますます重要になる。

III アレロケミカル(他感作用物質)

天敵昆虫が寄主に定位し、これに寄生または捕食する過程には寄主の生息場所の発見、寄主の発見と認知の過程が含まれる。これらの各段階において、寄主由来や寄主の加害を受けた植物が出す匂いが、信号物質として重要な役割を果たしている。そこには情報の手に入れ易さと信頼度の問題があるとされる(Louise and Dicke, 1992)。つまり、天敵昆虫がある特定の植物の匂いを、寄主探索の最初の手掛かりとする場合を考えると、探索の最初のステップはとにかくその匂い源に近づいていくことであるに違いない。しかし、植物の匂いという情報はありふれていて入手は容易であるが、必ずしも寄主がそこにいるとは限らない、すなわち寄主探索の手がかり情報としての信頼度は、必ずしも高くないかもしれないという疑問がある。

最近の研究では、植物が植食者に加害されると特有の匂い物質を放出することが明らかにされつつある。その匂い物質は揮発性が高いので、情報として比較的手に入れ易く、加害時に放出されるなら信頼度も高くなろう。すなわち、そのような匂いを手がかりにすれば探索の範

囲を狭めることができる。そうして寄主昆虫がいる植物にたどりつけば、寄主の糞や脱皮殻、噛み跡など信頼度が高い情報を得ることができ、寄主の発見がより確実になると考えられる。これらの信号物質が、寄主探索プロセスの各段階をどのように制御しているかを解明できれば、寄主と天敵の共進化に重要な情報が得られるだけでなく、野外での適切な施用法の開発を通じて、信号物質の害虫管理への利用法をあみ出せるであろう。以下、天敵昆虫の寄主探索行動に、信号物質がどのように関与しているかについて最近の研究成果を織り交ぜて考えてみたい。

天敵昆虫が餌となる生物を捕える方法は、待ち伏せ型と探索型の二つに大別できる。待ち伏せ型の捕食者には、アロモンを放出して餌種をおびき寄せて捕獲する種がいる。また、探索型の場合は、植物の出すシノモンや植食者から放出されるいわゆるカイロモンを手掛かりに寄主を探し回っている。

IV アロモン

ナゲナワグモの1種 *Mastophora* sp. は、粘球を糸の先につけてぐるぐる振り回して、この粘球に餌となる昆虫をからめ捕る奇妙な習性を持っている。このクモはアロモンとして、ある種のヤガの性フェロモンに似た物質を放出して、これに誘引されてきた雄ガを粘球で捕らえる(Eberhard, 1977)。

V シノモン

植物と、それを食べる植食者と、その植食者を食べる天敵は、三つの異なる栄養段階の生き物である。このような三者の相互作用を、三栄養相互作用(tritrophic interaction)と呼んでいる。最近、この三者の関係に化学的信号をめぐって新しい事実が次々と報告されている。

トウモロコシの実生は、シロイチモジヨトウ幼虫の食害を受けると、揮発性の高いテルペノイドを大量に放出するようになり、これに幼虫寄生蜂 *Cotesia marginiventris* が誘引されてくる。植物に物理的に傷を付けただけでは、このようなことは起こらないが、この傷にヨトウ幼虫の唾液を塗布すると、食害葉と同じ匂い物質を作り出すようになる(Turlings et al., 1990, 1991; Turlings and Tumlinson, 1992)。

同様に、捕食者のカブリダニは、ナミハダニの加害を受けた植物の生産した匂い物質に誘引されてくる。この匂い物質は加害葉ばかりでなく、未加害葉も含めて、植物全体から放出される(Dicke et al., 1990)。植物とチリカブリダニの間では、この匂い物質は、放出者である植

物と受容者であるチリカブリダニの両者に有利に働くので、シノモンということになる。

VI カイロモン

寄主の放出する性フェロモンは、比較的長い距離から寄主を探索する際にカイロモンとして利用されることがある。特に、昼間に配偶行動を行う半翅目昆虫の天敵昆虫において多くの事例が報告されている。

アブラムシの性フェロモンにコバチ科の寄生蜂が誘引される (HARDIE et al., 1994)。また、カイガラムシの性フェロモンにはツヤコバチ科の寄生蜂が誘引される (STERNLICHT, 1973; RICE and JONES, 1982)。さらに、カメムシ類の雄が放出する集合フェロモンに、ヤドリバエ科の寄生バエやクロタマゴバチ科の卵寄生蜂が誘引されてくることが、ミナミアオカメムシ (MITCHELL and MAU, 1971; HARRIS and TODD, 1980)、捕食性のカメムシ *Podisus maculiventris* (ALDRICH et al., 1984)、チャバネアオカメムシ (守屋ら, 1993)、アシビロヘリカメムシ (YASUDA and TSURUMACHI, 1995) で知られている。

鱗翅目の昆虫の性フェロモンをカイロモンとして利用している卵寄生蜂の例として、ヨトウガの雌成虫の性フェロモンに、*Trichogramma evanescence* が誘引される例 (NOLDUS and van LENTEREN, 1985) がある。また、クロタマゴバチ科の *Telenomus remus* はハスモンヨトウの近縁種 *Spodoptera frugiperda* の性フェロモンの存在下では寄主探索行動が活発になる (NORDLUND, 1983)。しかし、これらの鱗翅目昆虫は夜間に性フェロモンを放出するが、寄生蜂の探索行動は専ら昼間に限られる。したがって両者の行動には時間的なギャップがある。すなわち、夜間に放出されたフェロモンは明るくなる頃には、すでに蒸発して消失しているのではないかという疑問が生じる。これに対し、NOLDUS et al. (1991) は、ヨトウガの性フェロモンは植物の葉の表面に吸着され、そこから再放出されるため、少なくとも数時間は *T. evanescence* に対するカイロモン効果があり、時間的なギャップを埋めていると考えている。

卵寄生蜂には寄主の卵に到達するために、寄主成虫の体に付いて運ばれていく、いわゆる便乗 (phoresy) という特殊な方法を発達させている種もいる (CLAUSEN, 1976)。ドクガクロタマゴバチ *Telenomus euproctidis* は、タイワンキドクガのメス成虫の腹部末端の毛束の中に潜り込んで運ばれ、産卵が始まると直ちに雌ガから離れてガの卵に産卵する (ARAKAKI, 1990)。この寄生蜂は雌ガを発見する際、ドクガの性フェロモンをカイロモンとして利用している (新垣ら, 1995)。

揮発性が低くて、至近距離でカイロモ的な機能を有する刺激因として、鱗粉、卵自身、卵殻上の糊物質、寄主幼虫自身、糞、絹糸、脱皮殻、唾液、体液、マーキングフェロモン等が知られている (戒能, 1987)。鱗翅目やハバチ類などの幼虫をエサとしている捕食性のハリクチブトカメムシは、ハスモンヨトウの幼虫の匂いに誘引される。その匂い成分のひとつは、細菌やカビに対する防御物質ではないかと考えられている物質であった (安田ら, 1994)。

このように、いわゆるカイロモンと呼ばれる物質は、BLUM (1974) が指摘したように放出者にとっては本来アロモンやフェロモンである物質に対し受容者である捕食者や寄生者が適応した結果であるといえる。

VII アレロケミカル利用

異種間の信号物質を用いた害虫防除に関しては、まだ十分に研究されているわけではなく、実用例も少ないのが現状である。1970年の初頭において、天敵昆虫が用いている信号物質が発見されて以来、この信号物質を害虫防除に応用しようとする試みがなされてきた。その典型的な例は、カイロモン物質を作物に全面的に散布 (blanket spray) するというものであった。LEWIS et al. (1972) は、ガの鱗粉のヘキサン抽出液を植物に散布すると、卵寄生蜂 *T. evanescens* の寄生率が上昇したことを報告し、カイロモンによる害虫防除の具体的事例として、脚光を浴びた。これは小面積かつ寄主密度が高い場合に認められた結果であった。しかし、大面積で寄主密度が中程度または低密度の場合には、卵寄生蜂は、寄主卵のない植物の上で無駄な探索を強いられることになり、逆に寄生率が低下するのではないかと懸念された。実際に、CHIRI and LEGNER (1983) は、寄主の鱗粉抽出液をワタ畑に散布し、コマユバチ科の幼虫寄生蜂によるワタアカミムシの卵の寄生率を調査したが、散布効果はみられなかった。その後、カイロモン抽出液を珪藻土にしみ込ませて、寄主の産卵場所近くに限定散布すると、寄生蜂の局所的な探索を強化し、かつ広範囲な移動も妨げないという応用例が報告された (Lewis et al., 1979)。しかし、これは極めて多くの労力が必要で、広範囲な規模の施用には適しない非実用的なものであった。一方、LEWISら (1982) と NORDLUNDら (1983) は、ガラスハウス内での小規模な実験ではあるが、卵塊の近くに寄主の性フェロモン成分をしみ込ませた綿棒を置くと、寄生率が高まったと報告している。

近年、害虫の合成性フェロモンを用いた大量誘殺や交信かく乱による防除法が、一部実用化されている。先に

示したように、天敵昆虫が寄主の性フェロモンを手掛かりに寄主の探索を行っている事例がある。大量誘殺の場合、そのような天敵がフェロモントラップによって除去されてしまう可能性がある。一方、交信かく乱の場合には、天敵が処理区に誘引され活発に探索行動を行うプラスの面と、天敵自身も交信かく乱によって寄主に定位できないというマイナス面の、二つの可能性が考えられる。合成性フェロモンによる交信かく乱試験において、数種の寄生蜂については寄生率に影響がなかったと報告されている (BROWN and CAMERON, 1979; SOWER and TORGENSEN, 1979) が、寄主のフェロモンを探索に利用するタイプの天敵については、合成フェロモントラップや交信かく乱剤の天敵への影響を考慮する必要がある、このような観点を含めたトータルの防除効果を評価する必要がある。

最近、寄生蜂の寄主探索能力の高さの秘訣が、その学習能力にあることが明らかになってきた。寄生蜂は寄主が食害した部分に接触経験を持った後では、その食痕部からでる匂いを選好するようになる。このことを利用して、寄生蜂を放飼する前に、食害された作物の匂いを、寄生蜂に学習させることによって、対象圃場への寄生蜂の定着率や探索効率を高めることができるのではないかと期待されている (PAPAJ and LEWIS, 1993)。

植物が植食性昆虫の加害を受けた場合に、天敵を誘引する匂いを放出するようになる。その量や成分は植物品種間でかなりの変異があることから、加害を受けた際に、天敵を誘引する成分を多く生産する品種の育種が提唱されている (VET and DICKE, 1992)。

以上、信号物質の産業的利用については、性フェロモン以外はほとんど未着手といえるが、増殖した天敵の行動を制御して有効利用を図ろうとする場合など、今後様々な場面で信号物質の活用が期待される。

引用文献

- 阿部憲義 (1992) : 北日本病虫研報 43 : 144~145.
- ALDRICH, J. R. et al. (1981) : Entomophaga 26 : 149~156.
- ARAKAKI, N. (1990) : J. Ethol. 8 : 1~3.
- 新垣ら (1995) : 応動昆要旨 p. 80.
- BROWN, M. W. and E. F. CAMERON (1979) : Environ. Entomol. 8 : 77~80.
- BLUM, M. S. (1974) : Bull. Entomol. Soc. Am. 20 : 30~35.
- CHIRI, A. A. and E. F. LEGNER (1983) : J. Econ. Entomol. 76 : 254~255.
- CLAUSEN, C. P. (1976) : Annu. Rev. Entomol. 21 : 343~368.
- DICKE, M. S. et al. (1990) : J. Chem. Ecol. 16 : 3091~3118.
- EBERHARD, W. G. (1977) : Science 198 : 1173~1175.
- FAUJIAH, B. A. et al. (1992) : Appl. Entomol. Zool. 27 : 19~30.
- FUKAYA, M. and H. HONDA (1992) : Appl. Entomol. Zool. 27 : 89~97.
- (1995) : Appl. Entomol. Zool. 30 : 467~470.
- et al. : J. Chem. Ecol. in press.
- HARDIE, J. et al. (1994) : Entomol. Exp. Appl. 71 : 95~99.
- HARRIS, V. and J. TODD (1980) : Entomol. Exp. Appl. 27 : 117~126.
- 戒能洋一 (1987) : バイオ農業・生育調節剤開発利用マニュアル, エル・アイ・シー, 254~277.
- 市橋秀幸 (1990) : 今月の農業 34 (3) : 102~107.
- 川嶋浩三 (1993) : 植物防疫 47 : 508~511.
- KIM et al. (1992) : Appl. Entomol. Zool. 27 : 489~497.
- et al. (1993) : ibid. 28 : 525~535.
- 小濱継雄ら (1995) : 応動昆講演要旨 p. 109.
- KONDO, A. et al. (1993) : Appl. Entomol. Zool. 28 : 503~511.
- 近藤章・田中福三郎 (1991) : 植物防疫 45 : 300~304.
- KONDO, A. and F. TANAKA (1994 a) : Appl. Entomol. Zool. 29 : 55~62.
- (1994 b) : ibid. 29 : 279~281.
- LEWIS, W. J. et al. (1972) : Ann. Entomol. Soc. Am. 65 : 1087~1089.
- et al. (1982) : J. Chem. Ecol. 8 : 1323~1332.
- LOUISE, E. M. and M. DICKE (1992) : Annu. Rev. Entomol. 37 : 141~147.
- MITCHELL, W. C. and R. F. L. MAU (1971) : J. Econ. Entomol. 64 : 856~859.
- 水谷信夫ら (1995) : 応動昆要旨 p. 214.
- 守屋ら (1993) : 果樹試報 24 : 73~90.
- NOLDUS, L. P. J. J. and J. C. van LENTERER (1985) : J. Chem. Ecol. 11 : 781~791.
- NOLDUS, L. P. J. J. et al. (1991) : Physiol. Entomol. 3 : 329~344.
- NORDLUND, D. A. (1981) : in Semiochemicals (NORDLUND, D. A. et al., eds.), John Wiley & Sons, New York, pp. 13~28.
- et al. (1983) : J. Chem. Ecol. 9 : 695~701.
- PAPAJ, D. R. and A. C. LEWIS (1993) : Insect Learning, Chapman & Hall, New York, 400 pp.
- 大平喜男・津田勝男 (1995) : 応動昆要旨 p. 211.
- RICE, R. E. and R. A. JONES (1982) : Environ. Entomol. 11 : 876~880.
- 佐藤力郎 (1986) : 植物防疫 40 : 63~66.
- (1992) : 福島県試研報 15 : 27~91.
- SOWER, L. L. and T. R. TORGENSEN (1979) : Can. Entomol. 111 : 751~752.
- STERNLICHT, M. (1973) : Entomophaga 18 : 339~342.
- 高井幹夫・若村定男 (1990) : 応動昆 34 : 115~120.
- (1993) : 植物防疫 47 : 503~507.
- 田中 寛 (1992) : 植物防疫 46 : 300~303.
- (1993) : 同上 47 : 512~515.
- TURLINGS, T. C. J. et al. (1990) : Science 250 : 1251~1253.
- , et al. (1991) : Entomol. Exp. Appl. 58 : 75~82.
- and J. H. TUMLINSON (1992) : Proc. Nat. Aca. Sci. 89 : 8399~8402.
- 上野臣一 (1991) : 関東東山病虫研報 38 : 145~148.
- VET, L. E. M. and M. DICKE (1992) : Annu. Rev. Entomol. 37 : 141~172.
- YASUDA, K. and M. TSURUMACHI (1995) : Appl. Entomol. Zool. 30 : 139~144.
- 安田哲也・若村定男 (1994) : 応動昆要旨 p. 179.