

寄主に食害された植物が放出する揮発性物質に対する寄生蜂の特異的応答

—単一化合物かブレンドか—

京都大学生態学研究センター ^{たかばやしじゅんじ} 高林 純示・^{なかしま} 仲島 ^{よしたか} 義貴

静岡大学グリーン科学技術研究所 ^{たけ} 竹 ^{もと} 本 ^{ひろ} 裕 ^{ゆき} 之

はじめに

植物は植食性節足動物（以下植食者）の食害を受けた際に、特定の揮発性物質群を誘導的に生産・放出し始め、その際の放出量は未被害時の数十倍から数百倍となる。これらの物質は植食者誘導性植物揮発性物質と呼ばれるが、その英語表記（Herbivore-Induced Plant Volatiles）の頭文字をとって HIPVs と略されることが多い。

なぜ植物が HIPVs を放出するのかに関しては、多くの生態学者の関心を集めてきた。特に、捕食性天敵（捕食者・寄生蜂・寄生バエ）が HIPVs に特異的に誘引され、その結果、植物を加害している植食者が排除されることが様々な植物-植食者-天敵の組合せで研究されてきており、これは「植物の間接防衛戦略」あるいは「植物がボディガードを雇う戦略」と呼ばれている。この戦略を理解するうえで、「どのような揮発性成分が天敵を特異的に誘引するのか」、また「誘引成分は単一化合

物なのかブレンドなのか」という問いに答えることは、植物-動物間相互作用という基礎生態学的な視点からだけでなく、また天敵の行動制御による害虫管理という応用的な視点からも重要である。

本稿では、我々が研究対象としてきたエンドウヒゲナガアブラムシの寄生蜂エルビアブラバチとコナガ幼虫寄生蜂のコナガサムライコマユバチに注目し、これらの問いに関して概観する。

I エルビアブラバチのソラマメ HIPVs に対する反応 —単一成分でもブレンドでも反応するけれど—

1 エルビアブラバチ

エルビアブラバチ（図-1, 口絵① (A)）はコマユバチ科のアブラバチ亜科に属し、主として *Acyrtosiphon* 属を寄主とする単寄生性の内部寄生蜂である。本寄生蜂は旧北区と新北区に広く分布し、我が国では北日本に分布する。農業害虫の天敵として注目され、エンドウヒゲ

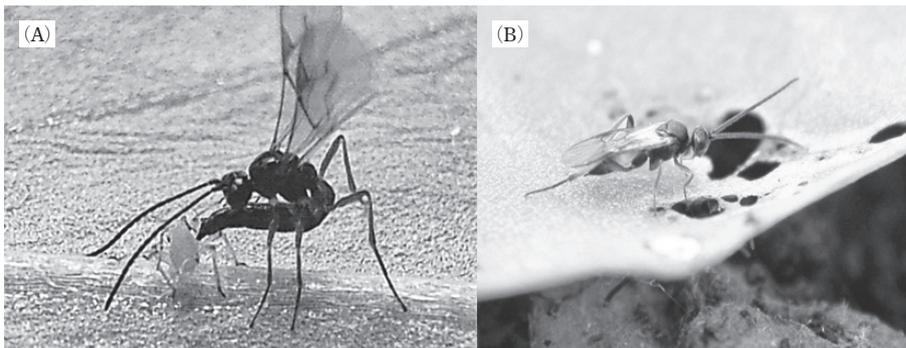


図-1 (A) エンドウヒゲナガアブラムシに寄生するエルビアブラバチ（原図 竹本裕之）、(B) コナガサムライコマユバチ（原図 安部順一朗博士）

Specific Responses of Parasitic Wasps to Herbivore-induced Plant Volatiles. By Junji TAKABAYASHI, Yoshitaka NAKASHIMA and Hiroyuki TAKEMOTO

(キーワード: エルビアブラバチ, コナガサムライコマユバチ, 誘引, 生物的防除)

ナガアブラムシなどの重要な天敵として知られており、チューリップヒゲナガアブラムシやジャガイモヒゲナガアブラムシに対する生物農薬的な利用例もある。

寄主体内でふ化した幼虫は寄主の体液や組織を摂食し最終的に寄主を殺す。成熟した幼虫はほぼ外皮だけになった寄主（マミー）の中で繭をつむぎ蛹化する。本亜科は世界の広範な地域に分布し、農業害虫の天敵として重要な種が含まれ、コレマンアブラバチなどいくつかの種は施設での利用のために市販されている。

2 反応の特異性

(1) 寄主被害ソラマメ株に対する一筋縄ではいかない反応性

エルビアブラバチ（以下エルビ）が寄主エンドウヒゲナガアブラムシ（以下エンドウヒゲナガ）被害株から放出されるHIPVsに反応するか否かを、Y字型の嗅覚計（オルファクトメーター）を用いて調査した。Y字型のガラス管の左右の先端から異なった匂い（被害株の匂い vs 未被害株の匂い等）を流し、基部からエルビを放し、その後一定時間（おおむね5分）内にどちらの匂いを選択したのかを観察した。

まずエンドウヒゲナガ被害ソラマメ株上で羽化したエルビ雌成虫を用いて実験を行った。エンドウヒゲナガ被害株由来のHIPVsと未被害株由来の匂いを選択させたところ、エルビはHIPVsに誘引された。さて、エルビが羽化する被害植物の状態（被害程度、株上での分布等）は様々である。そこで条件を揃えるために、寄生されたエンドウヒゲナガのマミーをシャーレに集めて、植物が存在しない状態で羽化させた。ところがそのようなエルビはHIPVsに誘引されなかった（TAKEMOTO et al., 2009）。

一方、集めたマミーをエンドウヒゲナガ被害株由来のHIPVs雰囲気の中で羽化させたところ、そのような個体は、HIPVsに対する反応性を示した。反応性獲得の機構を詳しく調べた結果、エルビはマミーの中で蛹になる前に一度、羽化時にもう一度と都合2回の異なるタイミングでHIPVsを経験しないとHIPVsに対する反応性を確立できないとわかった（TAKEMOTO et al., 2012）。なぜこのような形質が進化したのかは、興味ある点である。

(2) 非寄主被害株のHIPVsを経験させたら？

マメアブラムシ（以下マメアブラ）はエルビの寄主になりえないアブラムシであり、やはりソラマメ株を加害する。マメアブラ被害ソラマメ株由来のHIPVsと健全株の香りを選択させると、寄主HIPVs経験個体も、未経験個体もマメアブラが誘導するHIPVsには誘引されなかった。さらに興味深いのは、マメアブラ誘導性のHIPVsを上記と同じ手順でエルビに経験させた場合で

も、それらに対する誘引は観察されなかった。

「学習すべきでない非寄主由来のHIPVsは学習しない」

と解釈できるエルビの反応の特異性である。

3 HIPVsの化学成分とエルビの反応

健全なソラマメ株が放出するにおい成分、寄主であるエンドウヒゲナガの食害を受けた際に放出されるHIPVs、および寄生できない（非寄主）アブラムシ種であるマメアブラの食害を受けた際に放出されるHIPVsを図-2に化合物ごとに並べて示した。一見して非常に複雑なパターンを示している（TAKEMOTO and TAKABAYASHI, 2015）。

(1) HIPVsの誘引性：単一化合物では？

学習したエルビは寄主HIPVsブレンドには反応し、非寄主HIPVsブレンドには反応しない。図-2にあるように、寄主HIPVsと非寄主HIPVsには特異的成分もあり共通成分もある。そこで(A)非寄主食害に比べて寄主食害で多く誘導されるHIPVs、および(B)寄主食害に比べて非寄主食害で多く誘導されるHIPVsおよび両被害株で同程度に誘導されるHIPVsに注目し入手可能な主成分について誘引性を調べた。(A)では、*n*-オクタナール(7)、 α -フェランドレン(8)、 γ -テルピネン(14)を、(B)では、 β -ミルセン(6)、(*E*)- β -オシメン(13)、リナロール(17)を選択した。様々な量(0.01 ng, 0.1 ng, 1 ng, 10 ng, 30 ng, 100 ng)をろ紙にしみ込ませ、誘引性を調べた(図-3)。

(A)では、*n*-オクタナールが10 ngおよび30 ngで、 α -フェランドレンが0.1 ngおよび30 ngでエルビを誘引した(なぜ中間の1 ng, 10 ngで反応しないのかは謎)。 γ -テルピネンはすべての供試濃度で誘引が認められなかった。寄主特異的なHIPVsでもすべて誘引するわけではない。

(B)では、(*E*)- β -オシメンは10 ngおよび30 ngでエルビを誘引した。 β -ミルセンは供試濃度ではエルビを誘引しなかった。一方リナロールでは0.1 ngおよび1 ngにおいてエルビは忌避した。

(2) ブレンドにすると誘引効果抜群

上記(A)3成分と(B)3成分の計6成分を0.001 ng, 0.01 ng, 0.1 ng, 1 ng, あるいは5 ngずつ混ぜたブレンドに対するエルビの反応を調べたところ、すべての量でエルビを誘引した。各成分単体0.01 ng量に対してエルビは誘引性を示さなかったが、忌避性のリナロールを含んでもこれら6成分のブレンドではさらに少量の0.001 ngで誘引性が認められた点は興味深い。つまりブレンドは、単独成分に比べておおむね1/100 ~ 1/10,000

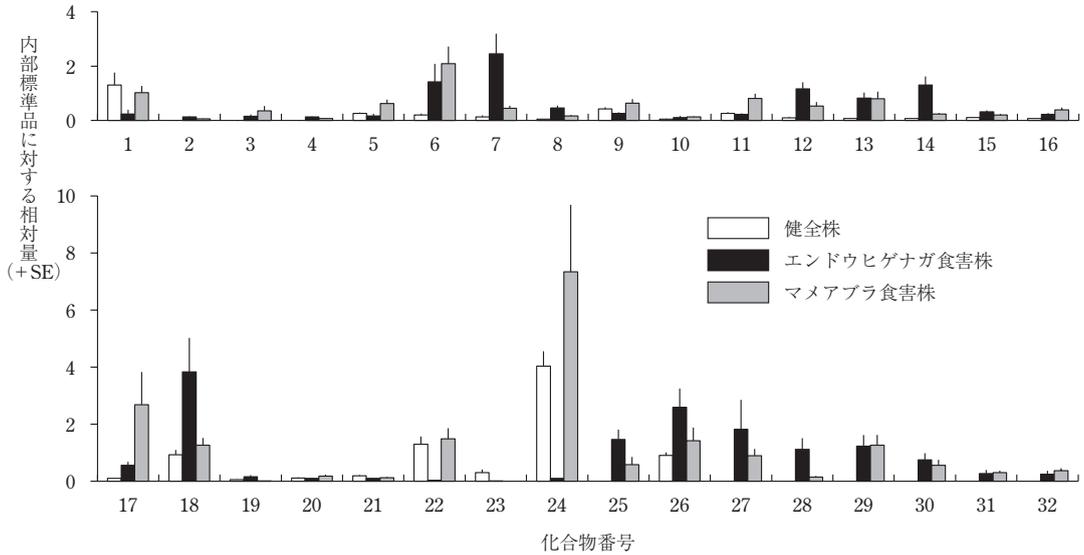


図-2 健全ソラマメ株 (白色), エンドウヒゲナガアブラムシ食害ソラマメ株 (黒色), マメアブラムシ食害ソラマメ株 (グレー) が放出する揮発性成分. 同定は標品との比較あるいはデータベースによる. 1: (Z)-3-ヘキセノール, 2: α -ツジヨン, 3: α -ピネン, 4: カンフェン, 5: 6-メチル-5-ヘプテン-2-オン, 6: β -ミルセン, 7: *n*-オクタナール, 8: α -フェランドレン, 9: (Z)-3-ヘキセニルアセテート, 10: α -テルピネン, 11: リモネン, 12: (Z)- β -オシメン, 13: (E)- β -オシメン, 14: γ -テルピネン, 15: 未同定1, 16: 未同定2, 17: リナロール, 18: *n*-ノナナール, 19: *allo*-オシメン, 20: カンファー, 21: サリチル酸メチル, 22: *n*-デカナール, 23: 未同定3, 24: (E)- β -カリオフィレン, 25: (E)- β -ファルネセン, 26: α -フムレン, 27: α -アモルフェン, 28: β -キュベベン, 29: α -ムウロレン, 30: α -カジネン, 31: δ -カジネン, 32: カジナ-3, 4-ジエン

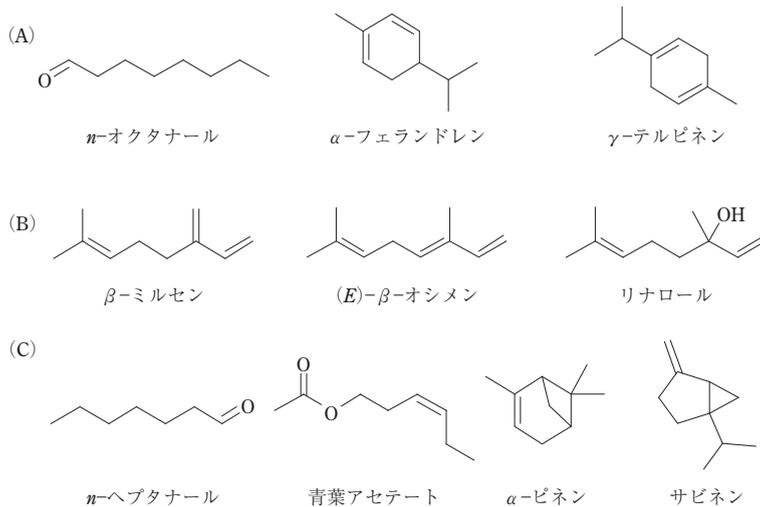


図-3 エルビの反応性を確認した HIPVs の化学構造式 (A) 非寄主食害に比べて寄主食害で多く誘導される HIPVs: オクタナール (10 ng, 30 ng) およびフェランドレン (0.1 ng, 30 ng) がエルビを誘引した. テルピネンは誘引性が認められなかった. (B) 寄主食害に比べて非寄主食害で多く誘導される HIPVs および両被害株で同程度に誘引される HIPVs: オシメン (10 ng, 30 ng) がエルビを誘引した. ミルセンは誘引性認められず. リナロール (0.1 ng, 1 ng) は忌避性を示した. (A) および (B) の混合物は, 単独成分の 1/100 から 1/10,000 の量でエルビを誘引した. (C) コナガコマユバチ誘引成分 各成分単独では誘引性がなく, 4 成分を混合してはじめて誘引性が認められた.

の量でエルビを誘引したことになる。

これらの結果よりエルビは、(i) 特定濃度の寄主特異的 HIPV 単独成分に対して誘引され、(ii) 非寄主食害で多く誘導される HIPV (リナロール) に対して忌避する、という二つの反応性を持ちながら特異的に寄主被害株に定位していると考えられる。また (iii) ブレンドに対しては、さらに敏感に反応することが明らかになった。

II コナガサムライコマユバチのキャベツ HIPVs に対する反応—単一成分には反応せずブレンドにだけ反応する—

1 コナガサムライコマユバチ

コナガサムライコマユバチ (以下コナガコマユバチ) (図-1, 口絵① (B)) は、コマユバチ科、サムライコマユバチ亜科の単寄生性の内部寄生蜂で、アブラナ科作物の重要害虫として知られるコナガの幼虫に寄生する。寄生後約 10 日で寄主から終令幼虫が脱出し、直ちに黄色い俵型の繭をつくる。コナガコマユバチの場合は、コナガ、ヒロバコナガ (まれにウワバ) を専ら寄主としており、コナガ幼虫と同所的に生息するモンシロチョウ幼虫には寄生しない。世界の広範な地域に分布し、コナガ幼虫の天敵として重要視されている。

2 反応の特異性

(1) 寄主および非寄主被害株に対する反応

キャベツ株を用いてコナガコマユバチの株への選好性の研究を、小型のアクリルケース (約 30 cm 四方) 内で調べた。コナガ幼虫食害株と健全株の比較では、食害株を選択する。さらにコナガコマユバチが寄生できないモンシロチョウ幼虫 (アオムシ) 食害株とコナガ食害株を選択させたところ、多くのハチが後者を選んだ (SHIOJIRI et al., 2000)。使用したハチは、寄生も HIPVs も経験したことがない個体である。コナガコマユバチは生得的にコナガ幼虫株由来の HIPVs を、非寄主食害株由来の HIPVs と区別できるのだろう。

3 キャベツ HIPVs に対するコナガコマユバチの反応の特性から誘引成分を紐解く

コナガ食害キャベツ株の HIPVs を用いたコナガコマユバチ誘引には興味深い特性がある。キャベツ株は、株当たりの被害程度が 5% であっても、15% であっても、30% であっても、コナガコマユバチを誘引し、その誘引性は同じであった。すなわち「被害程度 (株上のコナガ幼虫数) と誘引性は無関係」なのである (SHIOJIRI et al., 2010)。

被害程度が低い株の HIPVs の組成は、高い株よりシンプルになり、誘引成分の特定が容易になる。そこで

5% 株から放出される HIPVs を集中的に調べた。その結果、図-3 (C) の 4 成分、青葉アセテート、 α -ピネン、サビネン、*n*-ヘプタナールが 5% 食害株への誘引に関与していると考えられた。まず各成分が被害株から放出されているのと同じ量を用いて単独で誘引性を調べたが誘引は認められなかった。ところが、これらを混合したところ、誘引性が確認できた。エルビの場合と異なり、コナガコマユバチは、コナガ幼虫食害キャベツ株由来 HIPVs のブレンドに対してのみ応答する。さらに上記 4 成分に関しては、野外でも誘引性を検証している。ボトルに入れた 4 成分ブレンドをコナガ幼虫被害コマツナ株に設置することで、未設置コナガ被害株に比べ株上の寄生率が向上した (UEFUNE et al., 2012)。これはブレンドの存在で多くコナガコマユバチが誘引された結果と考えられる。なお詳細は省くが、コナガ幼虫食害コマツナ HIPVs 中においては、単一でコナガコマユバチが反応する成分も報告されている (KUGIMIYA et al., 2010)。コナガコマユバチの HIPVs 応答も一筋縄ではいかない。

III 寄生蜂の特異的応答の生物的防除への応用：展望と問題点

行動・生理レベルで HIPVs に対する寄生蜂や捕食者の誘引反応は多くの系で報告されており、HIPVs は生物的防除の効果を強化するツールとして利用できる可能性がある。一方、野外における HIPVs を介した天敵の働きへの影響評価は不十分であり、誘引性や寄生率の増加に関する事例はいくつかあるものの、植食者個体数に及ぼす影響まで評価した研究は多くない (KAPRAN, 2012)。実用を見据えた実験ではないが、ケスラーとボールドウィン (KESSLER and BALDWIN, 2001) は、野生のタバコ株がタバコガ食害を受けた際に放出する匂い成分の合成物を野外の野生タバコ株に設置する実験を行った。設置によってタバコガ雌成虫の産卵率が低下し、また捕食者による卵の死亡率が高まり、結果的に食害の 90% 以上が合成物の設置によって防げる例を報告している。サリチル酸やジャスモン酸 (防衛に関与する植物ホルモン) の類縁体、みどりの香り等を圃場に設置して害虫の動態を調べた研究では、設置によって害虫数は減少するという報告もある。これらは「効果のありそうな物質を置いてみて、その後何が起きるのかを調べる」という研究スタイルといえる (KAPLAN, 2012)。

本稿で示したエルビやコナガコマユバチの例以外にも、栽培植物が HIPVs を放出し、特定の天敵を特異的に誘引する場合は報告されている。しかしながら、害虫の土着天敵をターゲットにし、それらを特異的に誘引す

る成分を用いて害虫を管理しようという研究例はほとんどない。HIPVsではないが、アブラムシの性フェロモンの主要成分 [(4aS, 7S, 7aR)-nepetalactone, (1R, 4S, 4aS, 7S, 7aR)-nepetalactol] はアブラバチ類を特異的に誘引する。性フェロモン主要成分を圃場に設置することにより、エンドウヒゲナガに対するエルビの寄生率が増加し、アブラムシ密度が減少することが今年になって報告された (NAKASHIMA et al., 2016)。この報告は、HIPVsを用いて土着天敵の働きを強化する可能性を示唆している。

生物的防除への利用を検討するためには、HIPVsが天敵による害虫個体数の抑制効果に及ぼす影響を野外で評価する実験的研究の蓄積が必要である。さらに、HIPVsの濃度、設置時期や効果が及ぶ空間スケールといった誘引成分の特性が天敵の働きを介した害虫抑制効果に及ぼす影響、および高次寄生蜂、ギルド内捕食者といった他の生物の個体数に及ぼすHIPVsの影響を評価することは、作物圃場での利用体系を構築するうえで重要な知見になるであろう。HIPVsと花蜜等の餌資源や

天敵や害虫の行動を操作する他の情報化学物質との複合的な効果の解明も今後の課題である。

謝辞 本研究の一部は生研センター「生物系産業創出のための異分野融合研究支援事業「天敵の行動制御による中山間地（京都府美山町）における減農薬害虫防除技術の開発」（2002年～2006年）」の支援を得て行ったものである。

引用文献

- 1) KAPLAN, I. (2012): *Biological Control* 60: 77 ~ 89.
- 2) KESSLER, A. and I. BALDWIN (2001): *Science* 291: 2141 ~ 2144.
- 3) KUGIMIYA, S. et al. (2010): *Journal of Chemical Ecology* 36: 620 ~ 628.
- 4) NAKASHIMA, Y. et al. (2016): *BioControl* (in press).
- 5) SHIOJIRI, K. et al. (2000): *Applied Entomology and Zoology* 35: 87 ~ 92.
- 6) ——— et al. (2010): *PLoS One* 5: e12161.
- 7) TAKEMOTO H. et al. (2009): *Applied Entomology and Zoology* 44: 23 ~ 28.
- 8) ——— et al. (2012): *Animal Behaviour* 83: 1491 ~ 1496.
- 9) ——— and J. TAKABAYASHI (2015): *Journal of Chemical Ecology* 41: 801 ~ 807.
- 10) UEFUNE, M. et al. (2012): *Journal of Applied Entomology* 136: 133 ~ 138.

(新しく登録された農薬 19 頁からの続き)

【除草剤】

- グリホサートイソプロピルアミン塩・ペラルゴン酸乳剤
23787: スピードスター GP (丸和バイオケミカル) 16/4/13
23788: 雑草一撃 (住商アグロ) 16/4/13
グリホサートイソプロピルアミン塩: 1.0%
ペラルゴン酸: 2.0%
樹木等: 一年生雑草, 多年生雑草
- グリホサートカリウム塩・ペラルゴン酸カリウム塩液剤
23790: ラウンドアップマックスロードAL II (日産化学工業)
16/4/13
グリホサートカリウム塩: 0.96%
ペラルゴン酸カリウム塩: 2.48%
樹木等: 一年生及び多年生雑草, スギナ
- トリアファモン・フェントラザミド・ベンゾフェナップ粒剤
23791: カウンシルトップ 1 キロ粒剤 (バイエルクロップサイエンス) 16/4/13
トリアファモン: 0.50%
フェントラザミド: 2.0%
ベンゾフェナップ: 12.0%
移植水稲: 水田一年生雑草, マツバイ, ホタルイ, ヘラオモダカ, ウリカワ, ミズガヤツリ, ヒルムシロ, セリ
- テフリルトリオン・トリアファモン粒剤
23792: カウンシルコンプリート 1 キロ粒剤 (バイエルクロップサイエンス) 16/4/13
23793: ボデーガードプロ 1 キロ粒剤 (全農グリーンリソース) 16/4/13
テフリルトリオン: 3.0%
トリアファモン: 0.50%
移植水稲: 水田一年生雑草, マツバイ, ホタルイ, ヘラオモ

- ダカ, ウリカワ, ミズガヤツリ, クログワイ, オモダカ, ヒルムシロ, セリ, コウキヤガラ, エゾノサヤヌカグサ
- 直播水稲: 水田一年生雑草, マツバイ, ホタルイ, ウリカワ, ミズガヤツリ, ヒルムシロ, セリ
- テフリルトリオン・トリアファモン水和剤
23794: カウンシルコンプリートフロアブル (バイエルクロップサイエンス) 16/4/13
23795: ボデーガードプロフロアブル (全農グリーンリソース) 16/4/13
テフリルトリオン: 5.8%
トリアファモン: 0.97%
移植水稲: 水田一年生雑草, マツバイ, ホタルイ, ヘラオモダカ, ウリカワ, ミズガヤツリ, クログワイ, オモダカ, ヒルムシロ, セリ, コウキヤガラ
- 直播水稲: 水田一年生雑草, マツバイ, ホタルイ, ウリカワ, ミズガヤツリ, ヒルムシロ
- テフリルトリオン・トリアファモン粒剤
23796: カウンシルコンプリートジャンボ (バイエルクロップサイエンス) 16/4/13
23797: ボデーガードプロジャンボ (全農グリーンリソース) 16/4/13
テフリルトリオン: 10.0%
トリアファモン: 1.6%
移植水稲: 水田一年生雑草, マツバイ, ホタルイ, ヘラオモダカ, ウリカワ, ミズガヤツリ, クログワイ, オモダカ, ヒルムシロ, セリ, コウキヤガラ
- 直播水稲: 水田一年生雑草, マツバイ, ホタルイ, ウリカワ, ミズガヤツリ, ヒルムシロ, セリ