

# 昆虫の情報化学物質等の機能を活用した農業技術開発

生物多様性研究領域 田端 純

## 1. はじめに

昆虫が人に知覚できない「何か」によってコミュニケーションをとり、しかもそれはどうやら「匂い」のようなものである、ということは、ファーブルの『昆虫記』にも記述があるほど古くからよく知られた現象である。この「匂い」の本体は化学物質であることがカイコガで証明されると、すぐに農業害虫防除への応用の期待がよせられた (Wright, 1964a,b)。フェロモンと名付けられたこれらの情報化学物質は、それほど強烈で劇的な活性をもつ天然化合物であった。

我が国ではじめて農業害虫のフェロモンの化学構造解明に成功したのは、すでに40年以上も前のことである。農業環境技術研究所の前身にあたる当時の農林省・農業技術研究所で行われたチャノコカクモンハマキの性フェロモンに関する研究 (Tamaki et al. 1971) を皮切りに、多くの害虫のフェロモン物質の構造が明らかにされ、すでに一部の成果は実際に農業害虫管理に役立てられている。また、フェロモン以外にも、食草の代謝産物を含む様々な天然化合物が昆虫の情報利用に欠かせないものであることが明らかにされ、これらの機能を利用した害虫管理・農業技術開発の試みも進められている。ここでは、昆虫の情報化学物質等を活用した農業技術開発の現状について最近の話題も含めて紹介するとともに、今後の課題について議論したい。

## 2. 昆虫のフェロモンとその利用

前述の通り、昆虫が利用する情報化学物質のなかでもフェロモンは際立った活性をもつ。フェロモンとはギリシア語の *pherein* (運ぶ) と *hormao* (刺激する) に由来する述語であり、体外に放出され同種他個体に作用する物質として定義される。空気中を伝わる「匂い」として働くものだけでなく、接触によって「味」として作用するものも存在する。機能としても個体の行動を制御するものから生理や成長の変化を促すものまで様々なタイプのフェロモンが知られているが、ここでは農業害虫管理に応用されている性フェロモンに注目したい。性フェロモンは、多くの場合、成熟したメス成虫が交尾相手のオス成虫を誘引するために放出するフェロモンで、配偶行動という昆虫の生涯で最も重要なイベントのオープニングを飾る現象を制御する。

性フェロモンの現在の農業害虫管理への活用法は、主として以下のふたつに大別される。ひとつはフェロモントラップとしての使用法である (田端, 2009)。性フェロモンは強力な誘引性を発揮するので、トラップと組み合わせることで周囲の害虫の発生状況を簡単に把握することができる。労力がかからない上に、標的とした害虫を狙って捕獲可能なので、誰でも容易に定量的な発生調査を行うことができる。現時点での圃場内の害虫発生量を正しく知ることができれば、次の発生時期や量を予測 (発生予察) することができるので、殺虫剤散布の効率化が期待できる。さらに、空港や港で害虫の侵入検疫にも活用できる。もうひとつは、交信かく乱剤としての用途である。交信かく乱とは、工業的に合成し

た大量の性フェロモンで農地内を満ち、害虫のメスが放出する天然の性フェロモンによる情報伝達を阻害して交尾を抑制する方法である（田端ほか, 2007）。前述のフェロモントラップよりもはるかに大量の性フェロモンを必要とするので、それなりにコストがかかるが、性フェロモンの封入された徐放性のチューブを果樹等にぶら下げるだけなので設置にかかる労力はそれほどでもない。国内だけでもすでに2万ヘクタールを超える農地で使用されている（福本・望月, 2007）。

これまでの昆虫の性フェロモンの基礎・応用研究はガ類を中心に行われてきた。視覚情報に乏しい夜間に行動するガ類では特に性フェロモンによる配偶行動システムが発達しており、これまでに600以上の種で性フェロモン成分の構造が明らかにされている。ガ類の性フェロモンを構成する化合物は大半が直鎖脂肪酸の誘導体であり、官能基は水酸基・アルデヒド基・アセトキシル基のいずれかである（Tamaki, 1985）。また、直鎖を構成する炭素の数は通常偶数個（10～18）であり、1つまたは2つの二重結合を有する。つまり、全体としてみれば、ガ類の性フェロモン成分は比較的単純な構造で互いによく似た類縁体であり、非常に収斂性が高い。一方で、ガ類の性フェロモンは一般にはいくつかの成分の混合物として生産・放出される（Ando, T.: Sex Pheromones of Moths.

<http://www.tuat.ac.jp/~antetsu/LepiPheroList.htm>）。この成分の組合せや混合比の違いによって、限られた分子種であっても種毎に異なる情報信号を生み出すことができるのである。例えば、フキノメイガとツワブキノメイガはいずれも共通した3つの化合物を性フェロモンとして用いるが、それぞれの混合比が種によって異なっており、その違いで互いの交尾相手を見分けることができる（図1; Tabata et al. 2006, 2008）。

単純な構造でしかも互いによく似た類縁体であるというガ類の性フェロモンの化学構造的な特性は、農業への応用を考慮した場合に非常に好ましいものであった。直鎖脂肪酸の類は工業合成に比較的向いており、出発物質を変えるだけでいくつもの類縁体を作ることが可能である。さらに、いくつかの害虫種に共通したフェロモン成分を使用すれば、複数の害虫を同時にターゲットとすることもできる。例えば、多くのハマキガ類の性フェロモンには (Z)-11-テトラデセニルアセテートという物質が含まれる。このひとつの成分だけで、茶樹の主要な2種のハマキガ（チャノココクモンハマキとチャハマキ）の性フェロモンによる交信を同時にかく乱することができる（玉木ほか, 1983）。現在では、いくつかの性フェロモン成分を混ぜ合わせ、リンゴやモモを加害する主要なガ類すべてに有効性が確認された製剤（複合交信かく乱剤）が開発され、すでに市販されている。

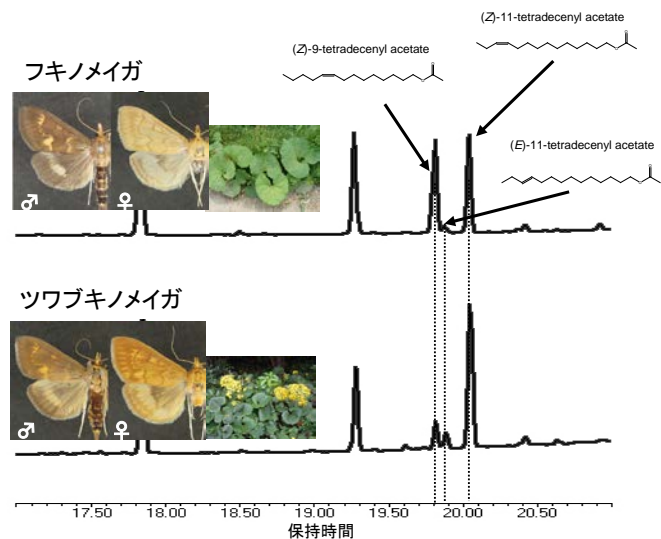


図1 フキノメイガとツワブキノメイガの性フェロモンのガスクロマトグラム

ガ類とは全く異なる分類群の昆虫でもしばしば強力な誘引活性を持つ性フェロモンの存在が認められる。コナカイガラムシ類はそのひとつである。コナカイガラムシ類はアブラムシやセミと同じくカメムシの仲間で、植物の篩管液を吸汁し、農作物に甚大な被害を与える種も少なくない。ガ類のように夜間行動するわけではないが、コナカイガラムシ類のオスは非常に小さく脆い上に、成虫になると水や餌を摂ることができず、短時間しか生きることができない。一方で、メスは成虫になっても翅をもたず、脚も退化しており、ほとんど動くことができない(図2)。つまり、両者が会うにはオスが限られた時間とエネルギーのなかでメスを見つけ出すしかなく、そのために性フェロモンという匂いのメッセージで居場所を伝える繁殖システムを発達させている。

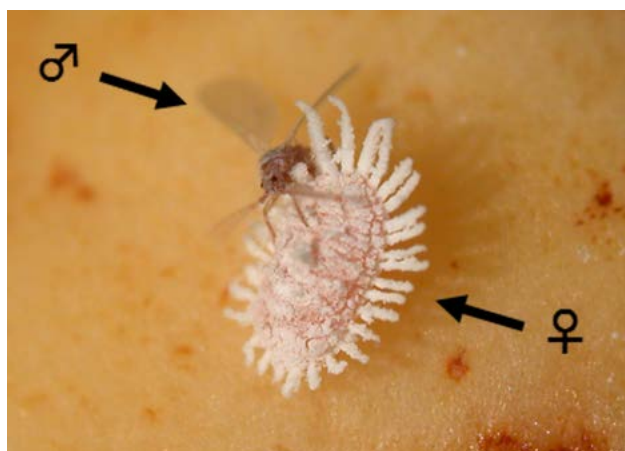


図2 コナカイガラムシの成虫. オスとメスで全く形態が異なる(性的二型)

これまでに14種のコナカイガラムシの性フェロモンの構造が明らかにされているが、ガ類と同様にやはり共通性がみられる。すなわち、テルペン系アルコールとカルボン酸のエステルである(図3; Tabata et al. 2012)。しかも、これらのテルペン部位は、イソプレレン単位の頭部と尾部が結合する一般的なテルペンとは異なる特殊な骨格から構築されている。このような共通した化学特性を持っているにも関わらず、これまでに報告された性フェロモン成分は互いに構造的に異なっており、幾何異性体も含め、ひとつとして重複していない。別種であってもしばしば同じ成分を(異なる比率で)性フェロモンとして使用するガ類とは対照的である。この事実は、それぞれの種で独自の性フェロモン生合成経路が進化してきたことを示唆しており、コナカイガラムシの生活史・生態において性フェロモンがいかに重要な形質であるかを物語っている(田端, 2012)。

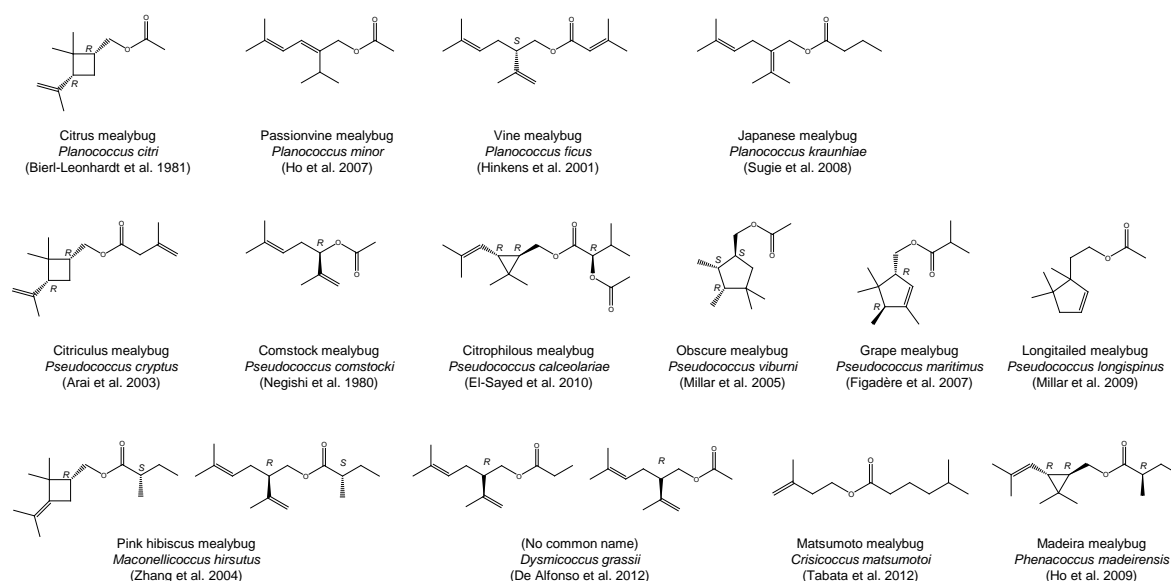


図3 コナカイガラムシの性フェロモンにみられる構造の多様性

一方で、このような化学構造的特徴はコナカイガラムシ類の性フェロモンを害虫管理技術として応用する上で大きな障壁となっている。テルペンを構成するイソプレン単位はイレギュラーに結合しているし、その結合の仕方も種によって異なる。そのため、工業合成ルートを個別に検討しなければならない。それぞれに固有の成分であるため、特定の成分を同時に作用させることもできない。その反面、農業害虫となっているコナカイガラムシ類の種類はガ類に比べれば限られている。例えば、国内の落葉果樹で問題となるコナカイガラムシは主としてクワコナカイガラムシ、フジコナカイガラムシ、マツモトカイガラムシの3種である。いずれの性フェロモンも農業環境技術研究所と共同研究機関で化学構造が解明され (Negishi et al. 1980, Sugie et al. 2008, Tabata et al. 2012)、簡便な合成方法も開発された (Tabata 2013)。各論的な研究を地道に続けられれば、技術化・実用化への道が拓けるかもしれない。実際に、これら3種についてはフェロモントラップの実用化が検討されつつあるだけでなく、フジコナカイガラムシについては交信かく乱法の試験が開始され、高い防除効果が期待できることが実証されている (手柴ほか, 2009)。

### 3. 情報化学物質で天敵を制御する

農業害虫管理への応用が期待されるもうひとつの情報化学物質は天敵相の行動・生態に関わるものである。テントウムシやクモのような捕食性天敵、あるいは寄生性のハチやハエ等を対象として、これらの行動を制御して害虫防除に使役しようとする研究は数多く行われてきた。前述したフェロモンベースの技術は本質的に殺虫剤の使用量を減らすものであり、殺虫剤の使用量が減れば必然的に天敵相の活性が上昇するため、これらの技術には相乗的な効果が見込まれる。

最も古くから知られる天敵関連の情報化学物質はカイロモンである。カイロモンとは別の種 (天敵) に作用する害虫由来の天然化合物である。同種に宛てたメッセージ (フェロモン) がカイロモンとして作用して逆に天敵を呼び寄せることもある。先に例を挙げたコナカイガラムシ類の性フェロモンにはしばしば天敵の寄生バチが誘引される。フジコナカイガラムシでは、このような物質で土着天敵を農作物周辺まで「招へい」して、その密度を抑えられることが示されている (Tabata et al. 2011; Teshiba et al. 2012)。

さらに、天敵類は餌となる害虫の食草由来の情報化学物質も利用することが知られている。例えば、コナガの食害を受けたアブラナは、ベンジルシアニド等の特有の匂い成分を放出する (Kugimiya et al. 2010)。コナガの寄生者であるコナガサムライコマユバチはこのような植物由来の揮発性成分を手掛かりとして餌を探しているようである。寄生バエも同様に寄主の食草の匂いを活用するが、より複雑な反応行動が観察されている。例えば、農耕地周辺によく見られるブランコヤドリバエは、チョウ目幼虫の体表に直接白い卵を産み付けて寄生するが、寄主の加害した食草由来の匂い (嗅覚情報) に加え、植物の色 (視覚情報) を認識して寄主探索を行う (Ichiki et al. 2008)。一方で、同じくチョウ目害虫に寄生するカイコノクロウジバエ等は寄主の食草に微小な卵を産み付け、それを寄主が摂食することにより寄生が成立するが、このタイプのヤドリバエは視覚情報をほとんど利用しない。そのかわり、寄主の食害を受けた食草の匂い成分の変化を敏感に察知し、それぞれの種に最適な寄生成功率が得られるような食害状況の植物株を選択できる (図4; Ichiki et al. 2012)。すなわち、寄主そのものを狙って産卵する必要がある直接産卵型では視覚への

依存性が高いのに対し、寄主に「摂食される」必要がある微小卵型（間接産卵型）の種はむしろ食草の匂いを識別する嗅覚情報を重視しているようだ。このような植物－植食者－天敵の三者間の相互作用は学際的な話題でもあり、様々な研究者の興味をひいているが、天敵の行動には化学的情報以外にも複数の要因が複雑に関与しているらしく、それが応用への進展の障害となっているのかもしれない。

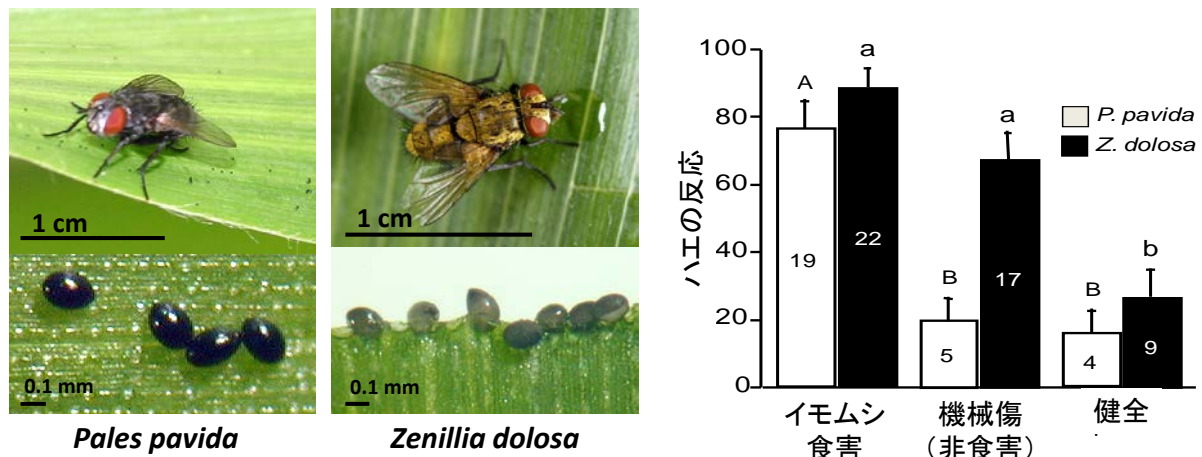


図4 寄主の食草の匂いに対する寄生バエの反応. 寄主の食害痕に産卵する種 (*Zenillia dolosa*) は葉が傷つくとすぐに放出される匂いに誘引されるが、葉の中央部に産卵する種 (カイコノクロウジバエ *Pales pavidus*) は寄主の食害を十分に受けることで誘導的に生産される匂いでないと誘引されない。

#### 4. おわりに

性フェロモン剤をはじめとする情報化学物質を利用した害虫管理資材は、日本の応用昆虫学分野のなかでもはやから応用研究が進められ、実用化に成功した成果のひとつである。主要な農作物の害虫のフェロモンはほとんどすべて研究されたと言ってよいだろう。しかし、当然のことながらすべての問題が解決されたわけではない。すでに述べたように、種毎に異なる特性を持つフェロモンは、標的害虫だけに選択的に作用させることが期待できるので、環境調和型害虫管理資材としての大きなメリットをもつ。だが、裏を返せばすべての害虫種について個別に各論的な研究を行う必要があることを意味している。化学構造だけでなく、機能や生物活性も害虫や天敵種によって様々である。産業としてもマーケットの広い「万能薬」を作り出しにくい。要するに、多様な昆虫それぞれと向き合うことが求められる。

しかし、それは農業や農業研究に携わる以上、避けて通れない課題でもある。言うまでもなく、農作物は昆虫を含む生物多様性の恩恵の一部である。農業において「生産性」と「環境調和」が対立概念であった時代は過ぎ、環境調和型技術でなければ生産性が上がらないという時代に突入しつつある。ネオニコチノイド系農薬との因果関係が示唆されている蜂群崩壊症候群 (Henry et al. 2012) の多発はその兆候と言えるかもしれない。その意味で、情報化学物質等に注目した害虫防除技術の真価が問われるようになるであろうし、その研究はまだ始まったばかりとも言える。

## 引用文献

- Arai T., Sugie H., Hiradate S., Kuwahara S., Itagaki N., and Nakahata T. (2003): Identification of a sex pheromone component of *Pseudococcus cryptus*. *Journal of Chemical Ecology* 29, 2213-2223.
- Bierl-Leonhard B.A., Moreno D.S., Schwarz M., Fargerlund J., and Plimmer J.R. (1981): Isolation, identification, and synthesis of the sex pheromone of the citrus mealybug, *Planococcus citri* (Risso). *Tetrahedron Letters* 22, 389-392.
- De Alfonso I., Hernandez E., Velazquez Y., Navarro I., Primo J. (2012): Identification of the sex pheromone of the mealybug *Dysmicoccus grassii* Leonardi. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 60, 11959-11964.
- El-Sayed A.M., Unelius C.R., Twidle A., Mitchell V., Manning L.-A., Cole L., Suckling D.M., Flores M.F., Zaviezo T., and Bergmann J. (2010): Chrysanthemyl 2-acetoxy-3-methylbutanoate: the sex pheromone of the citrophilous mealybug, *Pseudococcus calceolariae*. *Tetrahedron Letters* 51, 1075-1078.
- Figadère B.A., McElfresh J.S., Borchardt D., Daane K.M., Bentley W., and Millar J.G. (2007): *trans*- $\alpha$ -Necrotyl isobutyrate, the sex pheromone of the grape mealybug, *Pseudococcus maritimus*. *Tetrahedron Letters* 48, 8434-8437.
- 福本 毅彦・望月 文昭 (2007): 世界における交信かく乱剤の利用状況. *植物防疫* 61, 276-279.
- Henry M., Béguin M., Requier F., Rollin O., Odoux J.-F., Aupinel P., Aptel J., Tchamitchian S., and Decourtye A. (2012): A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science* 336, 348-350.
- Hinkens D.M., McElfresh J.S., and Millar J.G. (2001): Identification and synthesis of the sex pheromone of the vine mealybug, *Planococcus ficus*. *Tetrahedron Letters* 42, 1619-1621.
- Ho H.-Y., Hung C.-C., Chuang T.-H., and Wang W.-L. (2007): Identification and synthesis of the sex pheromone of the passionvine mealybug, *Planococcus minor* (Maskell). *Journal of Chemical Ecology* 33, 1986-1996
- Ho H.-Y., Su Y.-T., Ko C.-H., Tsai M.-Y. (2009): Identification and synthesis of the sex pheromone of the Madeira mealybug, *Phenacoccus madeirensis* Green. *Journal of Chemical Ecology* 35, 724-732.
- Ichiki R.T., Ho G.T.T., Wajnberg E., Kainoh Y., Tabata J., and Nakamura S. (2012): Different uses of plant semiochemicals in host location strategies of the two tachinid parasitoids. *Naturwissenschaften* 99, 687-694.
- Ichiki R.T., Kainoh Y., Kugimiya S., Takabayashi J., and Nakamura S. (2008): Attraction to herbivore-induced plant volatiles by the host-foraging parasitoid fly *Exorista japonica*. *Journal of Chemical Ecology* 34, 614-621.
- Kugimiya S., Shimoda T., Tabata J., and Takabayashi J. (2010): Present or past herbivory: a screening of volatiles released from *Brassica rapa* under caterpillar attacks as attractants for the solitary parasitoid, *Cotesia vestalis*.

- Journal of Chemical Ecology 36, 620-628.
- Millar J.G., Midland S.L., McElfresh J.S., and Daane K.M. (2005): (2,3,4,4-Tetramethylcyclopentyl)methyl acetate, a sex pheromone from the obscure mealybug: first example of a new structural class of monoterpenes. *Journal of Chemical Ecology* 31, 2999-3005.
- Millar J.G., Moreira J.A., McElfresh J.S., Daane K.M., and Freund A.S. (2009): Sex pheromone of the longtailed mealybug: a new class of monoterpene structure. *Organic Letters* 11, 2683-2685.
- Negishi T., Uchida M., Tamaki Y., Mori K., Ishiwatari T., Asano S., and Nakagawa K. (1980): Sex pheromone of the comstock mealybug, *Pseudococcus comstocki* Kuwana: isolation and identification. *Applied Entomology and Zoology* 15, 328-333
- Sugie H., Teshiba M., Narai Y., Tsutsumi T., Sawamura N., Tabata J., and Hiradate S. (2008): Identification of a sex pheromone component of the Japanese mealybug, *Planococcus kraunhiae* (Kuwana). *Applied Entomology and Zoology* 43, 369-375.
- 田端 純 (2009): フェロモンによる発生予察 (総説). *植物防疫* 63, 781-783.
- 田端 純 (2012): フジコナカイガラムシの性フェロモン—化学構造決定とその応用—. *アロマリサーチ* 13, 110-111.
- Tabata J. (2013): A convenient route for synthesis of 2-isopropylidene-5-methyl-4-hexen-1-yl butyrate, the sex pheromone of *Planococcus kraunhiae* (Hemiptera: Pseudococcidae), by use of  $\beta,\gamma$ - to  $\alpha,\beta$ -double-bond migration in an unsaturated aldehyde. *Applied Entomology and Zoology* 48, 229-232.
- 田端 純・望月 文昭・杉江 元 (2007): 性フェロモン製剤 (交信かく乱剤) に対する抵抗性. *植物防疫* 61, 46-49.
- Tabata J., Hoshizaki S., Tatsuki S., and Ishikawa Y. (2006): Heritable sex pheromone blend variation in a local population of the butterbur borer moth *Ostrinia zaguliaevi* (Lepidoptera: Crambidae). *Chemoecology* 16, 123-128.
- Tabata J., Huang Y., Ohno S., Yoshiyasu Y., Sugie H., Tatsuki S., and Ishikawa Y. (2008): Sex pheromone of *Ostrinia* sp. newly found on the leopard plant *Farfugium japonicum*. *Journal of Applied Entomology* 132, 566-574.
- Tabata J., Narai Y., Sawamura N., Hiradate S., and Sugie H. (2012): A new class of mealybug pheromones: a hemiterpene ester in the sex pheromone of *Crisicoccus matsumotoi*. *Naturwissenschaften* 99, 567-574.
- Tabata J., Teshiba M., Hiradate S., Tsutsumi T., Shimizu N., and Sugie H. (2011) Cyclolavandulyl butyrate: an attractant for a mealybug parasitoid, *Anagyrus sawadai* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Applied Entomology and Zoology* 46, 117-123.
- Tamaki Y. (1985): Sex pheromones, in *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry,*

and Pharmacology, Vol. 9 (ed. by G.A. Kerkut and L.S. Gilbert), pp. 145–191. Pergamon Press, New York.

玉木 佳男・野口 浩・杉江 元 (1983): チャノコカクモンハマキおよびチャハマキにおける雌雄間交信の同時攪乱物質の選定. 日本応用動物昆虫学会誌 27, 124-130.

Tamaki Y., Noguchi H., Yushima T. and Hirano C. (1971): Two sex pheromones of the smaller tea tortrix: isolation, identification, and synthesis. Applied Entomology and Zoology 6, 139-141.

手柴 真弓・清水 信孝・澤村 信生・奈良井 祐隆・杉江 元・佐々木 力也・田端 純・堤 隆文 (2009): フジコナカイガラムシ *Planococcus kraunhiae* (Kuwana) (カメムシ目: コナカイガラムシ科) に対する性フェロモン成分による交信攪乱効果. 日本応用動物昆虫学会誌 53, 173-180.

Teshiba M., Sugie H., Tsutsumi T., and Tabata J. (2012): A new approach for mealybug management: recruiting an indigenous, but 'non-natural' enemy for biological control using an attractant. Entomologia Experimentalis et Applicata 142, 211-215.

Zhang A., Amalin D., Shirali S., Serrano M.S., Franqui R.A., Oliver J.E., Klun J.A., Aldrich J.R., Meyerdirk D.E., and Lapointe S.L. (2004): Sex pheromone of the pink hibiscus mealybug, *Maconellicoccus hirsutus*, contains an unusual cyclobutanoid monoterpene. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101, 9601-9606.

Wright R.H. (1964a): After pesticides—What? Nature 204, 121-125.

Wright R.H. (1964b): Insect control by nontoxic means. Science 144, 487.