

昆虫の食性と誘引物質

— とくに食植性昆虫を中心として —

松 本 義 明

1. 昆虫の食性

人類は原始人類の出現から約50～60万年の歴史をもつが、昆虫は、それよりはるかに長く3億5千万年の歴史をもつと云われ、その間に高度の進化を遂げ、無数の種を生じた。現に、これまでに記録されているものだけで80万から150万種もあり、未記録の種を含めれば200万乃至300万種にも達し、全動物種の3/4を占めるという。また両極地から熱帯まで、さらに海中、池沼から高山にいたるまで存在し、その分布の広い点でも動物中随一である。したがって、その生活はまさに多種多様であり、食物もまことに千差万別で、微生物から各種の動植物、血液、分泌物、さらに排泄物から分解物といった工合である。そこで、このような食性 (feeding habits) については、昔から多くの人達に関心をもたれてきたし、いくつかの分類方法があるが、その一例は Dethier (1947) によるもので、表1にみるようにかなり細かく分かれている。

しかし、これを大別すれば、食肉性 (zoophagy)、腐肉食性 (saprophagy)、雑食性 (pantophagy)、食植性 (phytophagy) の4群になろう。そして、200万種とも300万種とも考えられる昆虫の種の過半数が食植性とみられているが、植物の種類の多さからみても、そのことは当然なことで理解されるにせよ、昆虫は種ごとに特定の部分、葉、果実、花、茎、根、材を加害するのである。また同じ葉でも表面から食べるものもあるし、葉の内部に潜入し、葉肉をトンネル状に食べる潜葉性昆虫もある。表面からでも、葉の周縁部からかみ切るもの、ウリハムシのように自分の尾端を中心に円を描くように食べるもの、ニジウヤホシテントウのように裏面の柔い海綿状組織だけを食べるものなど種々様々である。しかも幼虫と成虫とで加害部分

を異にする例はごく普通であり、例えばウリ類の害虫ウリハムシは成虫は葉を食害するが、幼虫は土中であって、根を食害する。また蝶や蛾の鱗翅類の多くは、幼虫が植物の茎葉あるいは根部を食べて育つが、成虫は花を訪れ蜜を吸うことは周知のことである。

さらに一方で、対象となる食物の種類の範囲が広い狭いという観点から分類すると、単食性 (monophagy)、狭食性 (oligophagy)、広食性 (polyphagy) に大別され、ただの1種類の食物だけを食べる単食性昆虫にはクリの芽に産卵してゴールを作るクリタマバチ、イネの茎に食入するサンカメイチュウを挙げられるし、アブラナ科、フウチョウソウ科などの葉を幼虫が食べて育つモンシロチョウ、ミカン科の葉だけを食べるアゲハ、セリ科の葉を食べるキアゲハ、マメ科のなかのある一群につくウラナミシジミ幼虫など、またイネのほかにマコモも加害するニカメイチュウなど、特定のグループを食べて育つものを狭食性と呼ぶわけである。一方、30科100種以上の植物を加害するヤサイゾウムシ、20科80種以上の植物を食べるヨトウムシなどは広食性というわけである。もっとも狭食性と広食性との間で対象の植物種の数に、明確な区別があるわけではない。前述のように、食物の種類が何らかの特定のグループに限られている場合にこれを狭食性と呼ぶのである。

さて、このようにしてみると、昆虫の食物の範囲すなわち食性は、決してでたらめに選ばれているのではないことに気付かれよう。そこに種ごとに何らかの選択の法則性、基準といったものの存在が推測されるのである。そのことは、広食性昆虫にも共通して云えるわけで、食物の種類の範囲は何らかの形で限定されていて、すべての植物を加害し得る昆虫は、まず存在しないと考えて

よい。そして食物のなかでも、成虫が産卵し、幼虫がそれを食べて正常に発育し、成虫期の生殖活動の準備ができ、累代的にもその種が繁殖を繰り返すことができる真の食物——それをわれわれは寄主 (host) と云い、昆虫の種ごとに寄主の種類、範囲が決められている現象を指して寄主特異性 (host specificity) と呼んでいるのである。

2. 寄主特異性の意義

さて、この寄主特異性は、食植性昆虫で特段と顕著に見られるわけで、したがって、以下説明の対象を食植性昆虫に限定して進めることにするが、すでにいくつかの例に示したように、単食性

昆虫はもっとも際立って寄主特異性の強いあるいは高い昆虫であると云えるし、広食性昆虫は特異性の弱い、低い昆虫ということになる。

そして、昆虫はその長い進化の過程で、広食性から単食性へ進んだというのが一般的な見解で、広食性の種のなかに突然変異によって単食性のものが生じて分化してくると考えられている。そのような食性の広狭も含めて、食性の興味ある相違は互いに近縁な種に見られる。少し例を挙げると、モモ、クリ、リンゴ、その他トウモロコシにいたるまで日本だけからの報告でも17科44種の植物の果実に産卵し、幼虫が果実に食入して大きな被害を与えるモモノゴマダラノメイガ *Dichocrocis*

表1 昆虫の食性の分類 (Dethier, 1947 より改変作成)

1. Zoophagous (carnivorous) 食肉性, 動物食性 (生きている動物を食べる)	
Entomophagous (parasitic) 寄生性…アオムシサムライ コマユバチ, ルビーアカヤドリコバチなど各種の寄生バチ, 寄生バエ	
Harpactophagous (predatory) 捕食性…カマキリ, アシナガバチ, ドロボバチ, サシガメ類	
Haematophagous (blood-sucking) 吸血性…カ, ノミ, シラミ, アブ, ナンキンムシ	
2. Saprophagous (scavenger) 食腐性, 腐敗・分解物食性	
Coprophagous (feeding on excreta) 排泄物を食べる…センチコガネ, ダイコクコガネ, サシバエ, ニクバエ, イエバエ類	
Necrophagous or Saprozoic (carrion feeding) 死骸を食べる…シテムシ, ハエ, アリ類	
Saprophagous (feeding on disintegrating plant tissue) 植物分解物を食べる…ショウジョウバエ, コオロギ	
Geophagous (feeding on earth containing organic matter) 土壌中の有機物を食べる…カブトムシ, コガネムシ類の幼虫	
Detritivorous (feeding on fur, feathers, etc.) 羽毛, 毛皮, 絹などを食べる…カツオブシムシ類	
3. Pantophagous (omnivorous) 雑食性…ゴキブリ	
4. Phytophagous (vegetarian or herbivorous) 食植性 (生きている植物を食べる)	
Alga-feeders (phycophagous) 藻類を食べるもの…ハマベバエ	
Fungus-feeders (mycetophagous) 菌類を食べるもの…アムプロシア甲虫, ショウジョウバエ	
Spermatophyte-feeders 種子植物を食べるもの	
Leaf-feeders	
Surface-feeders…ヨトウガ, モンシロチョウ幼虫, 各種ハムシ類	
Miners…ナモグリバエ, モモハムグリガ	
Juice-suckers…アブラムシ類	
Fruit-feeders (carpophagous)…ナシヒメシンクイガ, モモゴマダラノメイガなど各種シンクイガ類	
Flower-feeders…ウラナミシジミ, ハナムグリ	
Stalk-feeders…ニカメイガ, アワノメイガ幼虫	
Root-feeders…ウリハムシ, コガネムシ, タネバエ幼虫	
Wood-borers…コスカシバ, カミキリ類幼虫	

(松本 1978)

punctiferalis は、典型的な広食性であるが、近年になりゴヨウマツ、ヒマラヤスギなどマツ科植物の針葉に産卵加害する狭食性の系統が発見され、前者は果実系、後者はマツ科系と呼ばれている(関口 1974, その他)。両者は形態的には、細部は別として、成虫の雄は後者の斑紋が濃く区別し得るが、雌は酷似していて見分けるのが困難である(図 1)。しかし野外では交雑が起こっていないとみられる半面、前者の性フェロモントラップに後者の雄が飛び込むこともあって (Konno ら 1982), 分類学上、いまだ明確に別種の扱いはされていないものの、別種であるとしてもきわめて近い類縁関係にあることは間違いない。なおまた興味あることに果実系は針葉樹のスギの球果を加害するのである。

またリンゴの重要害虫リンゴコカクモンハマキ *Adoxophyes orana* はリンゴのほかにもモモ、ナシ、サクラ、クリ、クルミ、ヤナギなど17科36種に及ぶ多数の植物を加害するが、その大半(29種)は落葉樹で、バラ科に属するものが多い。一方、その近縁種で、やはり形態、斑紋が酷似し、共通のフェロモン成分をもち、茶の重要害虫として知られるチャノコカクモンハマキ *Adoxophyes* sp. はチャのほかマサキ、トベラなどの常緑樹からミカン、センダン、ヌルデ、ポプラ、ダイズなど30科54種の植物に加害が知られ、前者よりさらに寄主範囲が広い。しかも両者ともポプラ、アケビ、モモ、サクラ、バラ、キイチゴ、ダイズなど共通の寄主を含んでいることは注目に値する。

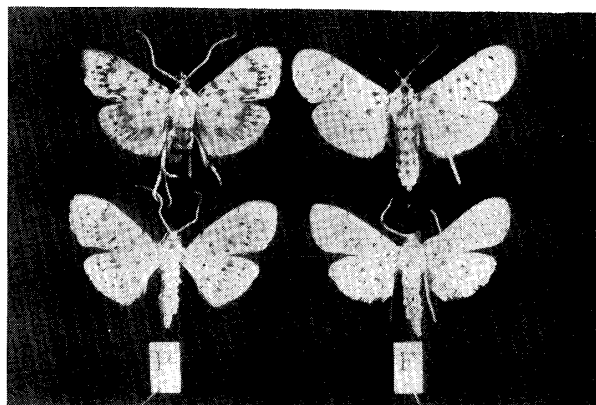


図 1. モモノゴマダラノメイガの 2 系. 左: マツ科系, 右: 果実系. 上段 雄, 下段 雌. (本田原図)

アゲハチョウ属の大部分はミカン科を寄主とするが、*Papilio polyxenes* や日本のキアゲハ *P. machon* など少数のものはセリ科を食べる。Dethier(1941)は、これらはもともとミカン科のミカン類を食べていたのだが、同じミカン科のなかでもサンショ、ヘンルーダ、ハクセン類と次々に寄主を変え、セリ科にいたったと考え、その根拠にこれらの植物が含む精油成分の類似性と誘引性を挙げている。

結局、こうしてみると、近縁種は互いに共通な食物を仲立ちにして食性を分化させ、異なる寄主特異性をもつにいたったと考えられる。

さらに昆虫はその顕著な寄主特異性のゆえに、互いの食物を必要以上に競合することなく、この地球上にそれぞれの種が繁栄しているとも考えられる。すなわち、すべての昆虫に侵される植物はないであろうし、逆に如何なる種類の昆虫にも侵されない植物もあり得ないであろう。またすべての植物を侵す昆虫も存在しないであろうことはすでに述べたとおりである。もし無数の種の昆虫が同じ種の植物を集中的に加害するならば、たちまち、食物の奪い合い、食物の不足を引き起こし、ついには昆虫自らの破滅を招来するにちがいない。要するに昆虫の寄主特異性は、自然界への昆虫の大きな適応とみることができよう。

3. 寄主特異性の機構

では、この寄主特異性はどうして形成されるの

表 2 食植性昆虫の寄主特異性を構成する諸要因

A. 生態的關係	
1.	昆虫と植物の地理的分布の同一性
2.	昆虫と植物の生態的分布の同一性
3.	昆虫と植物の生活(生存・生育)の同時性
B. 生理的關係	
1.	昆虫の植物およびその特定部位に対する摂食・産卵行動の成立
a.	植物の物理的要因に対する昆虫の視覚・触覚の反応の成立
b.	植物の化学的諸要因に対する昆虫の嗅覚・味覚の反応の成立
2.	昆虫の植物およびその特定部位上での生育・増殖の成立

(松本 1978)

か。昆虫の種それぞれがもつ遺伝的特性と云えば、それまでであるが、その内容をもう少し具体的にみるならば、表2に示したように、間接的には昆虫と植物との時空間の一致・不一致という生態的關係が一面を構成してはいるが、直接的には昆虫の諸感覚、代謝機能と、植物がもつ物理的・化学的諸要因との適合・不適合という生理的關係が大きな面を構成しているとみてよい。そして一般には、後者の生理的關係のなかで昆虫を主体としてみたとき、その行動を昆虫の寄主選択 (host selection) と呼んでいるのである。

4. 寄主特異性についての昆虫と植物との生態的關係

さきの表2には昆虫と植物との生態的關係を地理的ならびに生態的分布の同一性、生存の同時性に分けて示したが、まず地理的分布の同一性の例として、現在ではバレイショの害虫としてアメリカからヨーロッパに渡ったコロラドハムシ *Leptinotarsa decemlineata* が挙げられよう。この虫はもともとロッキー山麓で野生のナス科植物バッファローバーについていたものが、19世紀に入り、東方から西部開拓の波とともにこの地にバレイショが栽培されるに及び、はじめてバレイショの害虫となり、年に100マイルの速度で東方へ分布を拡大していき、1874年には東海岸に達し、1912年にはついにフランスに侵入、1970年代にはソビエトのボルガ川流域まで到達してしまったのであるが、地理的に分布が隔絶しては寄主になり得ないわけである。そのような例は、おそらく人間文明が入ることが比較的小さかった濠洲大陸について観察すれば他にも見つかるのではなかろうか。

次に同じシロチョウ科のモンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* と近縁のスジグロチョウ *P. meleta* は、ともにアブラナ科植物を幼虫が食べて育つが、前者はキャベツやダイコン畑に多く、後者はワサビやミズタガラシ、イヌガラシ、最近では中国から渡来したムラサキハナダイコンを好むようであるが、元来モンシロチョウは陽のよく当たる平野部に、スジグロチョウは林野部にと生態的に分布を異にしていることが、寄主の好みの違いに現われ

ていると思われる。

さらに東北地方でのイネの害虫イネハモグリバエ *Agromyza oryzae* は、もともと河川に自生するマコモを寄主としていたが、それがイネの害虫となったのは、同地方で保温折衷苗代が普及し、稲苗の生育が速まり、本種の産卵時期に、幼虫の生育を栄養的に可能とさせる大きさのイネ苗が供給されるようになったことによるとされている。つまり昆虫と植物との生存・生育の同時性を示しているし、それに似たような例は、農作物の栽培時期の一寸した変更がしばしば害虫の大発生を招くことで、しばしば見聞するところであろう。

5. 寄主特異性についての昆虫と植物との生理的關係

上記の生態的關係は、昆虫と植物との關係が成立するかどうかの両者の舞台を設定するものとして、むしろ基本的な枠組を構成し、その意味で重要であるが、昆虫がある特定の植物乃至は特定の部分を自己の食物、寄主となし得るかどうかという両者の直接的な關係は、ほぼ昆虫と植物との生理的關係の中にあるとみてよいであろう。

そして、この生理的關係は、昆虫の感覚生理機能が働く選択行動の第1の段階と、感覚を超えた栄養生理機能あるいは代謝機能が働く第2の段階の2つの場面に大別される(表2)。これをさらに具体的にみると、昆虫は植物を攻撃するときに、まず昆虫の視覚、触覚、温湿度感覚など物理的感覚により、植物がもつ色彩、形、大きさ、剛さなどの物理的因子に反応する一方、嗅覚、味覚などの化学的感覚により植物が出す種々の香気、精油類の揮発性物質、あるいは配糖体、アルカロイド、アミノ酸、糖類などの不揮発性物質と反応し、その反応の如何によって、その植物へ接近、試咬、連続摂食、あるいは産卵の各行動を起こしていく。もし反応が昆虫に不利なものであるならば、行動の回避、中断が起こるのであって、ここまでの、上述の感覚機能が働く第1の段階になる。次に摂食によって虫体内に取り入れられた植物成分が、消化され、昆虫の発育が進展するか、あるいは毒成分のために発育が阻止されたり死に至ることもあり得る段階は第2の栄養生理の段階ということ

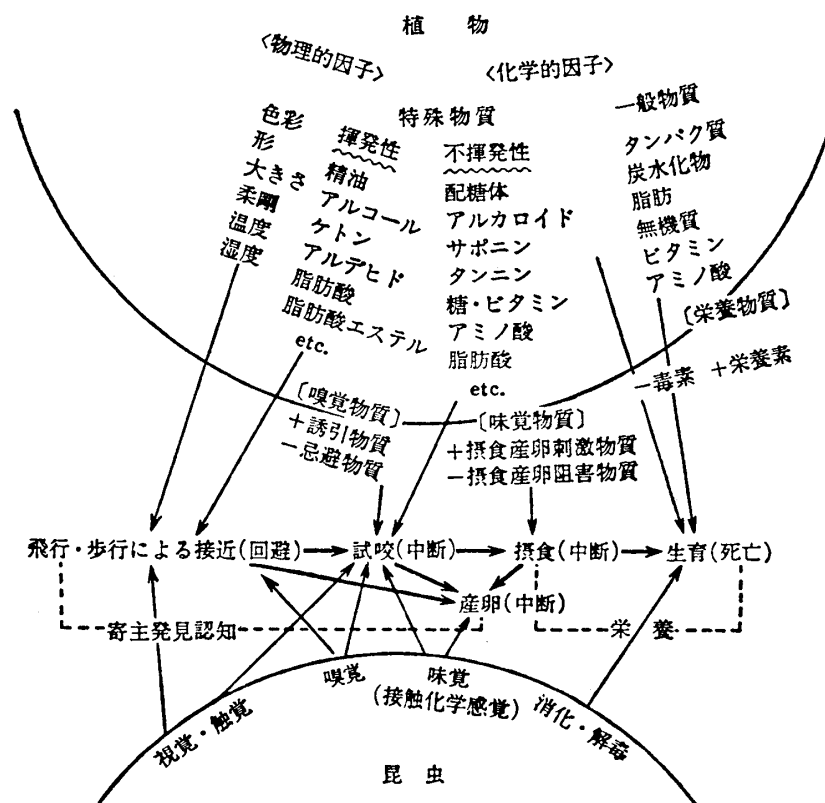


図 2. 寄主選択における昆虫と植物の相互関係. その 1 (松本1972)

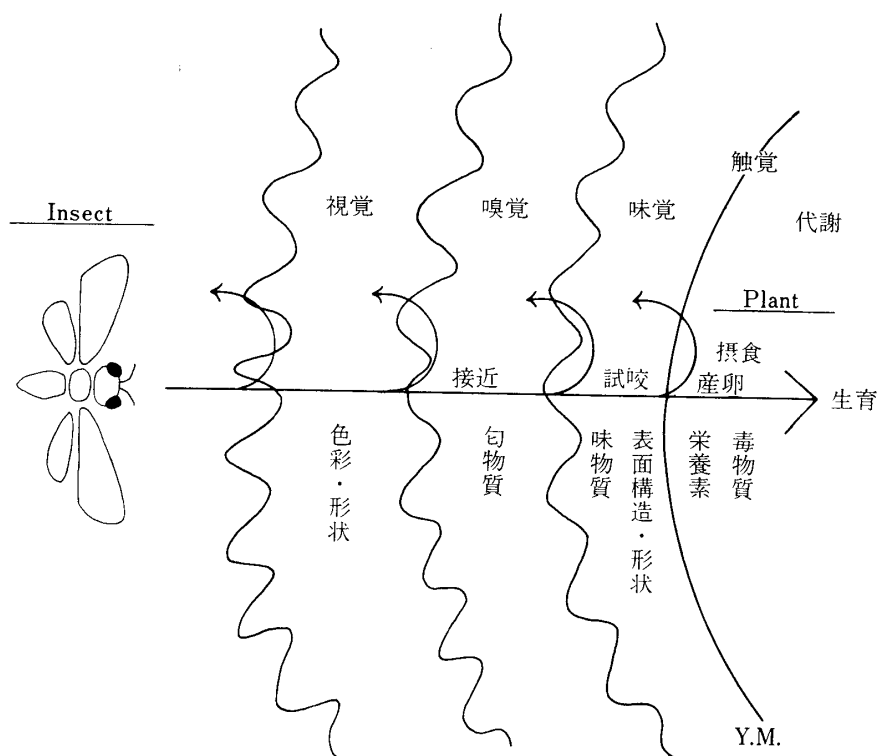


図 3. 寄主選択における昆虫と植物の相互関係. その 2 (松本原図)

になる。こうして、昆虫と植物とのいわば生理的交渉の如何によって、ある植物が昆虫に寄主として受け入れられるかどうか決められていくとも云えるのである。(図2及び図3)。

そうして、この種々の寄主決定要因のなかで、香気、味成分などの化学的因子が、ほとんど最終的な重要因子であると考えてまず間違いはなさそうである。

6. 誘引物質

昆虫が植物の出す香気に反応し、植物あるいは香源に接近するとき、そのような反応を、誘引 (attraction), 反応を起こす物質を誘引物質 (attractant) と呼ぶ。逆に昆虫がその香源から遠ざかれば忌避物質 (repellent) になる。そして、一般的に、誘引・忌避物質は、植物のそれぞれの科なり属、あるいは種を特徴づけている二次物質 (secondary substance) によることが多いものと考えられ、そのような現象も多く証明されているが、それを物質のレベルで明確にとらえ得た例となると、いまだにそれほど多くはないが、以下にいくつかの例を紹介する。

(1) アブラナ科加害昆虫とカラシ油類

私達が日常食卓で接するわさびやからし粉、マスタードの強い刺激臭の主成分はアリルイソチオシアネート (またはアリルカラシ油) C_6H_5NCS といい、カラシ油の最も代表的なものの一つである。この一般に $R \cdot NCS$ の構造をもつカラシ油類 (イソチオシアネート、イソチオシアン酸エステル) は、アブラナ科やフウチョウソウ科、ノウゼンハレンなどいくつかの植物の科に分布し、これらの植物を特徴づける二次成分である。また $RNCS$ の R 基の炭素数が増えるほど、沸点は上昇し、刺激臭はなくなり、カブの根に含まれる2-フェニルエチルカラシ油 $C_6H_5CH_2CH_2NCS$ や、ノウゼンハレンの葉 (生食に供されることがある) 中にあるベンジルカラシ油 $C_6H_5CH_2NCS$ は甘い香りさえする。カラシ油は植物の各部分に含まれるが、生体中では一般に配糖体として存在し、細胞が傷つけられると、共存する加水分解酵素ミロシンが働いて、揮発性のカラシ油と糖に分解する。その典型的な例は、カラシ粉で、カラシ菜の種子

の脱脂した粉すなわちカラシ粉には多量の配糖体シニグリン (sinigrin) が含まれていて、これに冷水を加えて攪拌すると、配糖体が分解してあの強い刺激臭をもったカラシ油が生じるという寸法である。

このように、日常接するカラシ油は、かなり昔から化学者や生物学者の注意を引いていたようで、1910年オランダの植物学者 Verschaffelt は、オオモンシロチョウがアブラナ科などカラシ油配糖体を含む植物だけを幼虫が食べることに気がつき、普通には幼虫が食べない植物の葉にシニグリンを塗って幼虫に与えると、幼虫はこれに咬みつくことを観察し、シニグリンがこの昆虫の寄主決定に関係していることを推察している。その後この問題は米国の Dethier が1947年にその重要性を指摘はしたが、1953年にカナダマニトバ大学の Thorsteinson 教授がコナガ *Plutella xylostella* による本格的な研究を報告するまでは約40年の長い間放置されたままであった。彼は丁度その前後に発達してきた、寒天をベースにした人工食餌の技法を応用し、これにシニグリン、シナルビンなどカラシ油配糖体を混入して幼虫に食べさせ、排出される糞の数でその効果を判定するという巧みな実験を行ない、これら配糖体の生理活性を定量的に証明したのである。その後シニグリンの生理活性はダイコンアブラムシ *Brevicoryne brassicae* に対する摂食刺激 (Wensler 1962) やダイコンバエ *Erioischia brassicae* (Traynier 1967), オオモンシロチョウに対する産卵刺激など数種の昆虫で実証されているし、日本でも落合はモンシロチョウが、シニグリンを吸わせたソラマメの葉に産卵するようになることを実験している。

さて、配糖体の分解物カラシ油の誘引性については、ヤサイゾウムシを材料に扱った杉山・松本 (1957, 1959) の実験がある。ヤサイゾウムシは既述のとおり典型的な広食性昆虫であるが、アブラナ科のハクサイ類を好むことも事実である。そこで、カラシ油の誘引性を孵化幼虫と成虫とで実験した。孵化幼虫では図4Aに示したようにシャーレ中に試験物質を管底の脱脂綿に処理した小型ガラス管を十文字状にセットしたものをを用い、中央の円型濾紙上に30匹ずつ幼虫を放ち、直ちに暗黒

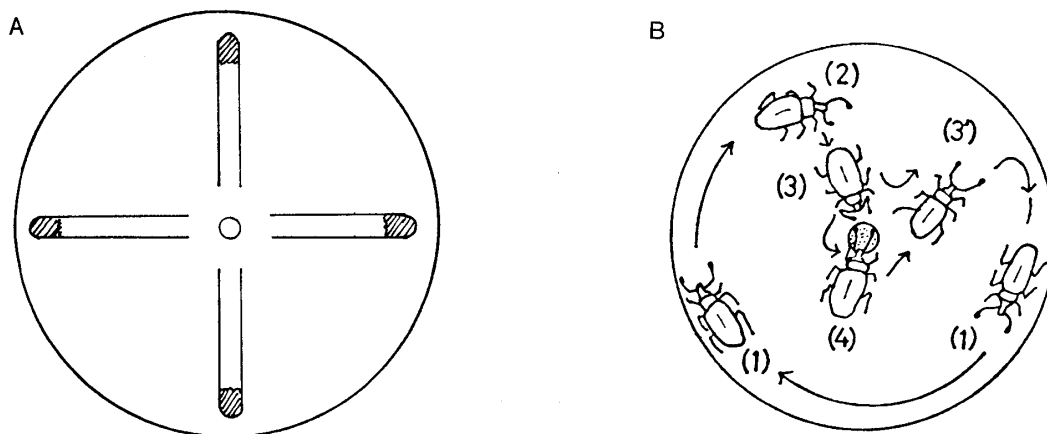


図4.(A) ヤサイゾウムシふ化幼虫の誘引テスト. (B) ヤサイゾウムシ成虫の嗅物質に対する反応(松本1978)
時計皿2枚からなる凸レンズ状容器内に放たれた成虫は、走触性により縁辺部を歩き出す(1). 容器中央に適当な嗅物質があると、成虫は触角を高く保持したまま、一度停止し、次第に向きを変え(2). やがて触角先端でガラス底面を細かく叩きジグザグ状に嗅物質に向かう(3). 嗅物質に到達すると、興奮して連続的な咬反応も行(4). しかし嗅物質の濃度が高すぎると、攻撃の途中から逃げ出し(3'), 再び(1)の歩行にもどる.

下に移し、一定時間後に管に進入した虫数を数えた。また成虫では2枚の時計皿をまんじゅう型に組合せてできる容器を水平にセットし、中央に試験物質を処理した小脱脂綿塊を置き、これに成虫1匹を放つ(図4B)。こうすると成虫は、走触性のために、二枚の時計皿が構成する空間の最も狭い縁辺部を周回するが、中央の試験物質の香気の種類、濃度が適当であれば、やがて脱脂綿に向かい、最適の条件下では、触角先端でガラス面を細かく叩きながら探るようにして進み、ついには前

脚を脱脂綿塊にかけ、口器を激しく動かして咬みつこうとするのである。

実験の結果は(図5)、孵化幼虫ではテストした9種類のカラシ油すべてに誘引性を証明し、2-フェニルエチルカラシ油が最も強く、ベンジルカラシ油がそれに次ぎ、以下ブチル、イソブチルというように炭素数の多いものの方が誘引力が強いという結果を得た。また一方成虫ではテストした6種のカラシ油中、ブチルカラシ油が最も活性が高く、供試虫の100%が誘引され、75%が咬む反

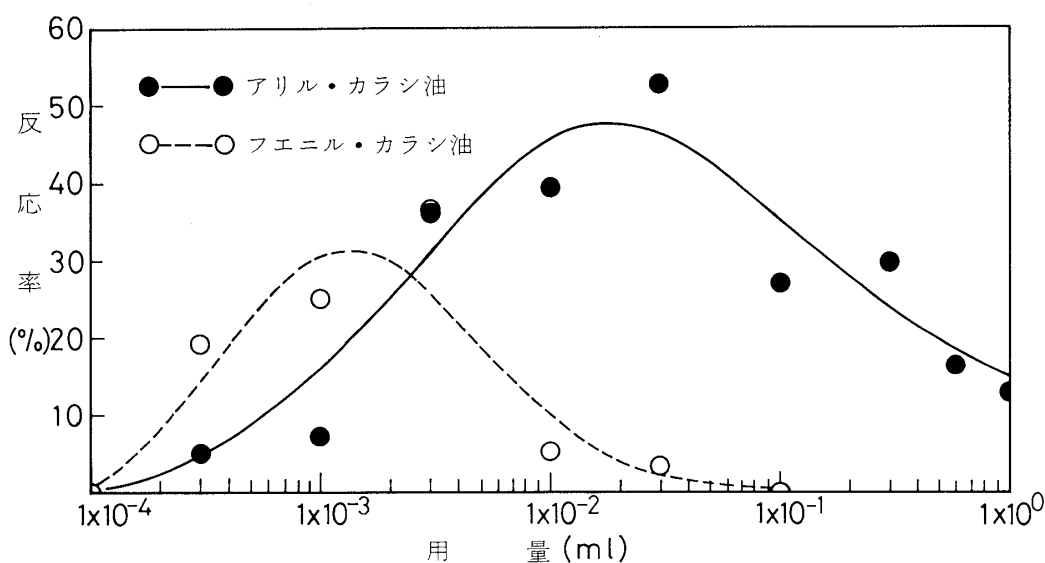


図5. ヤサイゾウムシふ化幼虫のアリルー、フェニルカラシ油に対する反応(杉山・松本1957)

応を示した。またブチルの他、フェニルエチル、ベンジル、イソブチル、アリルカラシ油もそれぞれ成虫を誘引し、咬む反応を引き起こした (Matsumoto 1970)。孵化幼虫がフェニルエチルカラシ油に最もよく反応したのとは異なり、成虫ではブチルカラシ油に最も高い反応を示した。この差異が何によるのかは不明であるが、供試した成虫は幼虫期を白菜を食して生育したことと何か関係があるのかもしれない。

成虫が口器で咬む動作を示したことから、カラシ油への反応が食物摂取に関係した行動であることは間違いなく、結局は寄主選択に関係したものと考えられる。云いかえれば、ヤサイゾウムシがアブラナ科作物を加害するとき、植物の発するカラシ油類が摂食可能の信号刺激 (token stimulus) となっている可能性が十分あるのである。

カラシ油の誘引性は、その後、筆者及び米国の Feeny ら (1970) による野外トラップ試験でアブラナ科作物の害虫キスジノミハムシ *Phyllotreta striolata* 及びその近縁種 *P. crucifera* で確認されているし、またコナガの産卵を刺激することが知られ、やはりこれらの昆虫の寄主選択にカラシ油やその配糖体が関係しているとみて差し支えなさそうである。

(2) タマネギバエの誘引物質

タマネギの重要害虫タマネギバエ *Hylemya antiqua* は、北半球北部に広く分布し、タマネギをはじめとするネギ属植物を加害する典型的な狭食性昆虫で、苗に飛来した雌成虫が、苗の周囲の土塊のかげに産卵すること、孵化幼虫は鱗茎の発根部から頭部を挿入して、鱗茎内部を食害し、ついには苗を枯死させる。周知のようにタマネギには独特の強い臭気があり、その主成分の硫黄化合物がタマネギバエを誘引するのではなかろうかということは、前項のアブラナ科加害昆虫とカラシ油の関係と、同様に、やはり Dethier (1947) によって推察されていたが、筆者は1962年から1964年にかけて、カナダマニトバ大学で、Thorsteinson 教授とこの問題の研究に着手する機会に恵まれた。当時あたかもガスクロマトグラフが進歩しはじめた頃で、タマネギの香気成分も次第に明らかになり、多くのジサルファイド (-SS-)、トリサル

ファイド (-SSS-)、メルカプタン (-SH) 類が発見されていた。その中で、まず n-ジプロピルジサルファイド (n-PrSSPr) と n-プロピルメルカプタン (n-PrSH) に産卵刺激性と誘引性を実験室内で確かめた。次いで大学構内の圃場休閑地でトラップ試験を実施したところ、幸運にも両化合物とくに n-PrSSPr にかなりの誘引性を認め、しかも飛来したハエの90%以上のほとんどが成熟卵をもった雌であった。一方、室内でヤサイゾウムシ孵化幼虫に対するのと同じ方式の検定方法で行なった孵化幼虫に対する誘引実験では、両化合物を含めテストしたモノサルファイド8種、ジサルファイド8種、メルカプタン11種合計27種の硫黄化合物すべてに強い誘引性を認めた。以上のことからタマネギバエ成虫の産卵飛来行動には、タマネギのもつ硫黄化合物が信号刺激の一部をなしていることはまず間違いないと考えられるのである。

なお、幼虫に誘引性を示したジメチルジサルファイド (MeSSMe) は、成虫には室内野外実験とも効果がなかったが、野外トラップ試験で、クロキンバエ *Phormia regina* の成熟卵をもった雌成虫に対してきわだって強い誘引性を示した。研究室から自家用車にこの化合物を積んで構内圃場に運び、薬剤を流動パラフィンに溶かして調製していると、たちまちこのハエが羽音を立ててやってくる。そしてトラップに薬剤をセットするや最初の1分間に60~70匹の速度でハエがトラップに飛びこんでいくさまは、まことに印象的であった。このクロキンバエは、羊の毛に産卵し、孵化した幼虫が皮膚組織を食べるが、後年筆者は発情期の山羊の臭に MeSSMe の臭気を認める経験をし、本種の MeSSMe に対する誘引反応も雌の産卵行動と関係があるのではないかと考えている (Matsumoto and Thorsteinson 1968a, b; Matsumoto 1970)。因みにトラップに捕獲されたこのハエは太陽が照りつける高熱のために短時間で死亡するが、死の直前に、トラップ内に堆積した仲間の死骸の隙間に産卵管を挿入して、大量の卵を産下するのである。

さて、こうして一応 n-PrSSPr および n-PrSH がタマネギバエを誘引し、これらが寄主発見の信号刺激であると考えられたが、はたして植栽状態に

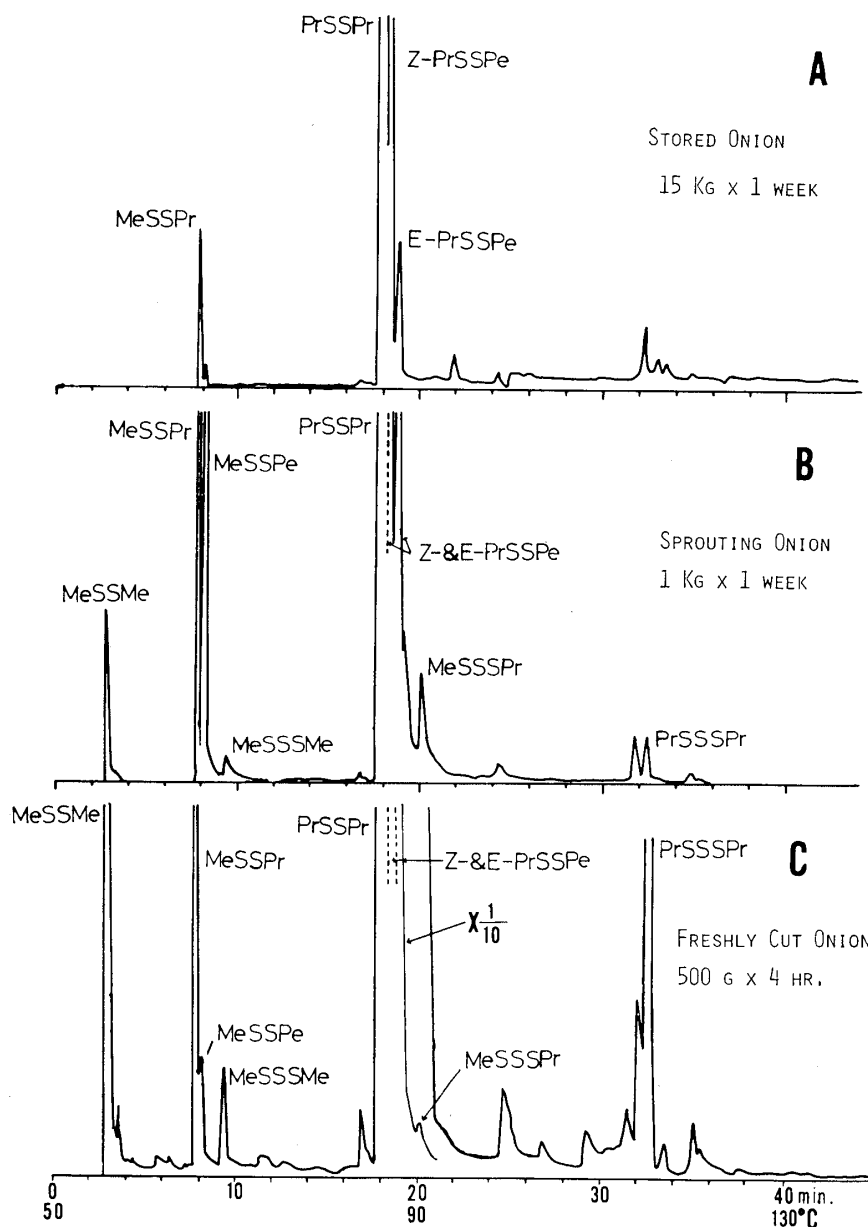


図6. タマネギのガスクロマトグラム. A. 貯蔵タマネギ B. タマネギの芽出し苗 (植物体) C. タマネギ切片各ヘッドスペースから検出された硫黄化合物 (Ishikawa ら 1978)

あるタマネギ植物体からこれらの硫黄化合物が空気中に発散されているものであろうか。タマネギ苗を小ポットに植え、塩ビの板とフィルムで囲み、その中の空気を小型ポンプで雌のハエを収容した別の容器に導びくと、土壌だけの容器から空気を導いた対照区よりも多くの卵を産むし、その空気はネギ臭い匂いがする。そこで、タマネギを大型のガラス鐘内に植え、活性炭を通過させた空気を通し、その中の head space の空気を吸着剤ポラパックQ に吸着させ、ペンタンで抽出、ガスクロ

マトグラフをとってみた。その結果は、前記の二化合物、とくにn-PrSSPrを多量に含み、本質的にはタマネギ切片と変わりなく、9種の硫黄化合物が検出された (図6)。この9種の化合物の中、7種を合成し、室内で産卵刺激性をテストすると、5種の化合物には活性があったが、やはりMeSSMe及びジメチルトリサルファイドには活性がなかった (表3)。活性のあったものはすべてC₃H₇S-基をもっていることに気が付き、種々の硫黄化合物を合成して実験してみると、確かに

C₃H₇S-基のあるものだけに活性が認められた(表4)(Ishikawaら1978)。タマネギバエの誘引物質の研究はカナダのBorden一派によってもはじめられ、彼らは何故かプロピルチオ基のほかに、ブチルチオ基、アミルチオ基にも活性を認めている(Vernonら1978)。しかし表4に示したように、われわれの研究ではプロピルチオ基化合物だけが有効であった。

こうして、プロピルチオ基化合物の誘引性は、日本でも確認されたが、農水省北海道農試の圃場

を借りて行なったトラップ試験では、その効果はいま一つ明確でない。しかし一方で、われわれの日本での研究の再開と前後して行なわれたオランダのLoosjes(1976)や米国のDindonisら(1980)の野外トラップ試験では、既述の松本のカナダでの成績(Matsumoto 1970)と同様に、n-PrSSPrのトラップで多数のタマネギバエを捕獲している。どうしてこのような差異を生じるのか不明であるが、ハエに地理的変異がある可能性もないとは云えない。

表3 タマネギから放散される匂いの含硫揮発成分とタマネギバエ雌成虫への産卵誘引刺激性

No.	化 学 名	構 造 式	平 均 産 卵 数		
			試 験 区	対 照	差 ^{a)}
1	Dimethyl disulfide	CH ₃ SSCH ₃	33.1	57.3	-24.2 ns
2	Methyl <i>n</i> -propyl disulfide	CH ₃ SSC ₃ H ₇	256.0	83.8	172.2 ***
3	Di- <i>n</i> -propyl disulfide	C ₃ H ₇ SSC ₃ H ₇	251.0	81.9	169.1 ***
4	Dimethyl trisulfide	CH ₃ SSSCH ₃	10.6	17.1	-6.5 ns
5	Methyl <i>n</i> -propyl trisulfide	CH ₃ SSSC ₃ H ₇	182.1	104.6	77.5 *
6	Di- <i>n</i> -propyl trisulfide	C ₃ H ₇ SSSC ₃ H ₇	200.0	60.3	139.7 ***
7	<i>n</i> -Propyl mercaptan	C ₃ H ₇ SH	199.9	98.3	101.6 *
8	Methyl propenyl disulfide	CH ₃ SSCH=CHCH ₃	—	—	—
9	Propyl propenyl disulfide	C ₃ H ₇ SSCH=CHCH ₃	—	—	—

a) ns: 有意差なし, *: 5%, **: 1%, ***: 0.1% 有意 (Ishikawa ら, 1978 より)

表4 類縁化合物の産卵誘引刺激性

No.	化 学 名	構 造 式	平 均 産 卵 数		
			試 験 区	対 照	差 ^{a)}
プロピルチオ基を含む類縁化合物					
10	Methyl <i>n</i> -propyl sulfide	CH ₃ SC ₃ H ₇	219.4	68.3	151.1 ***
11	Di- <i>n</i> -propyl sulfide	C ₃ H ₇ SC ₃ H ₇	156.0	49.8	106.2 **
12	<i>n</i> -Propyl <i>n</i> -amyl sulfide	C ₃ H ₇ SC ₅ H ₁₁	179.9	62.9	117.0 ***
13	<i>n</i> -Propyl <i>n</i> -octyl sulfide	C ₃ H ₇ SC ₈ H ₁₇	96.6	39.8	56.8 ***
14	<i>n</i> -Propyl <i>n</i> -amyl disulfide	C ₃ H ₇ SSC ₅ H ₁₁	208.9	48.5	160.4 ***
15	<i>n</i> -Propyl phenyl disulfide	C ₃ H ₇ SS- 	167.9	59.6	108.3 **
プロピルチオ基を含まない類縁化合物					
16	Allyl mercaptan	CH ₂ =CHCH ₂ SH	59.3	46.3	13.0 ns
17	<i>n</i> -Amyl mercaptan	C ₅ H ₁₁ SH	67.5	40.9	26.6 ns
18	Methyl allyl sulfide	CH ₃ SCH ₂ CH=CH ₂	42.6	57.6	-15.0 ns
19	Diethyl disulfide	C ₂ H ₅ SSC ₂ H ₅	58.0	41.8	16.2 ns
20	Di- <i>n</i> -butyl disulfide	C ₄ H ₉ SSC ₄ H ₉	27.9	14.5	13.4 ns

a 表3脚注参照。(Ishikawa ら, 1978 より)

一方、北海道立農試の富岡氏(1977)は腐敗しかけたタマネギは新鮮なものより、よくタマネギバエを誘引すること、タマネギ細でも被害を受けて萎凋しかけた苗に集中的に産卵が行なわれることを観察しているが、この現象に注目して、私たちのグループの池庄司は、腐敗タマネギから分離した細菌 *Klebsilla* sp. を接種して培養したタマネギ切片の head space から捕集したガスの中に、既知の誘引性硫黄化合物のほかエチルアセテート、テトラメチルピラジン、n-ヘプタナル、2-ペンタノールなどを認め、前2者に n-PrSSPr の誘引性を倍加する協力作用を認めている。また幼虫に対してエチルアセテートは単体でよく誘引し、テトラメチルピラジン、n-ヘプタナルは n-PrSSPr の誘引性を数倍高めることを明らかにしている(Ikeshoji ら1980)。つまり植物と昆虫との間の相互関係にもう1つ微生物が果す役割りの重要性を指摘しているわけである(図7)。

またタマネギの耐虫性、感受性品種23品種を分析してみると、感受性の方がプロピルチオ化合物の量が多く、前駆物質のS-プロピルシステインサルフォキサイドを分解する酵素 Allinase の活性が高いためと考えられている(Ikeshoji ら1982)。いずれにせよ、本来植物にとって防衛的な意義をもつと考えられる精油成分に逆に昆虫がよく適応している共進化(co-evolution)の例である。

なお、われわれの研究室では最近になり、タマネギバエに対する、より強力な物質の発見に成功したが、これについての説明は後日にゆずりたい。

(3) その他の誘引物質

桜餅の葉のあの甘い香りはクマリンに由来する。もともとサクラの葉のなかには配糖体の形で含まれていたものが、塩蔵によって分解してできるのである。このクマリンはサクラ以外にも種々の植物体内に含まれているが、とくに牧草のスイートクローバー中には多量に含まれ、ことに花からは強烈なクマリン臭を放散し、葉をちぎればやはり同様の香気を認めることができるし、この香気に誘われてスイートクローバーゾウムシなる甲虫はこの植物を加害する。しかし同じ象虫でもヤサイゾウムシは、クマリンがあるためにこの植物を食べられない。すなわち、クマリンはヤサイゾウムシに誘引性を示し、ゾウムシはスイートクローバーの葉のごく近くまで誘引され、いざ食べようと一口、二口咬みつくが、たちまち口器を葉から離し、まるで馬が前足で突っぱったかのような、あるいは電気にでも打たれたかのようなと形容したくなるような硬直したポーズを示したのち、そこから逃げだすのである。この摂食を阻害している因子も同じくクマリンであることは、ヤサイゾウムシが好んで食べる白菜の汁液寒天にクマリンを混入して与えると、虫はスイートクローバー葉に示したのと全く同様の行動、すなわち、誘引されて近寄り、一口、二口咬みついた後、摂食を中断されることで証明される(Matsumoto 1962)。つまりクマリンは誘引性と摂食阻害という相反する作用をもつし、スイートクローバーはある種の昆虫には誘引作用を示しておきながら、昆虫の試咬の段階で、それ以上の加害を許さない

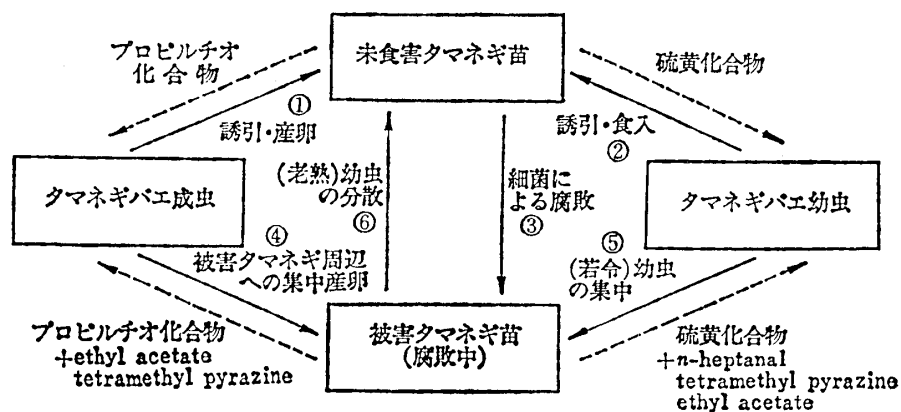


図7. タマネギバエの寄主選択に關与する化学物質と微生物(石川ら1980)

という、昆虫に対する抵抗性の一つのパターンを示す面白い植物ということになる。

これとやや似ているのが、マメコガネとゼラニウムとの関係である。香料の原料植物であるゼラニウム（今日普通に見る観賞用のゼラニウムではない）から出るゼラニオール誘引作用のために、コガネムシはゼラニウムに集ってきて、この葉を好んで食べるのであるが、葉中の未知の毒成分のために、やがて植物の下には、死骸が累積するようになるというのである。

なおゼラニオールはユージノールとともに米国で、マメコガネの発生予察のための誘殺に用いられているし、近年日本でも北海道で新しく造成したゴルフ場の芝生に発生したマメコガネの生態調査のための誘殺に試用されている。

一方現在各地でマツノザイセンチュウによる松枯れが大きな問題となっているが、この線虫の媒介者マツノマダラカミキリに対する誘引剤が研究されている。国立林試では松の丸太の揮発成分を研究し、主要成分として11種のテルペン類のほかにエタノール、アルデヒド類を分析したが、それ自体単独では誘引性がないエタノールがテルペン類と混用すると強い共力作用を発揮することを明らかにしている。また面白いことにエタノールを松の立木に注入すると、その木にカミキリ成虫が集中的に飛来するという (Ikeda ら1980)。

7. むすび

以上、昆虫の食性乃至は寄主特異性にもとづく誘引物質の例を、筆者が関係してきた研究を中心に少しく紹介した。

この方面の研究は、1910年の昔にカラシ油配糖体とオオモンシロチョウの関係を調べた Verschaffelt の実験に見るように、かなりの歴史があるにもかかわらず、同じ誘引物質の性フェロモンの研究に比べると、相当に立ちおくれている。

しかし、性フェロモンに比べると、1) 昆虫に対する特異性はそれほど厳密ではなく、適用範囲が広い。2) 一方の性にだけ、とくに雄だけに働くというのではなく、むしろ産卵能力をもち直接子孫の繁殖に当る雌に働き、あるいは両性に働く可能性も高い。3) 産卵誘引にもとづくものは、

対象昆虫が性的に成熟し卵巣が発育している必要があるが、食物誘引にもとづくものでは、性的に成熟している必要はない。4) 性フェロモンよりは多くの量を必要とするであろう。5) 性フェロモンと同様に、天然物乃至はそれに由来するものであるので、公害問題を引き起こしたり、昆虫に抵抗性を生じる危険性はない。などの特徴をそなえている。

また、一方で食物乃至産卵対象のあるところと同じタイプの誘引剤をもってきて効果があるであろうかという質問を時折り受けるのであるが、先に述べたマメコガネの誘引剤、あるいはミバエ類に対するタンパク分解物の誘引性もあり、さらに私達の研究室でもすでにタマネギバエに対する強力なほば実用化し得る誘引物質を得ている。

したがって、今後この種の誘引剤はその開発を大いに検討されてしかるべきである。

参考文献

- Dethier, V.G. 1941. *Amer. Naturalist* 75: 61-73.
- Dethier, V.G. 1947. *Chemical Insect Attractants and Repellents*. Blakiston, Philadelphia. 289 pp.
- Dindonis, L.L. and Miller, J.R. 1980. *Environ. Ent.* 9: 467-472.
- Feeny, P., Paauwe, K.L. and Demong, N.J. 1970. *J. Econ. Ent.* 63: 832-841.
- Ikeda, T., Endo, N., Yamane, A., Oda, K. and Toyoda, T. 1980. *Appl. Ent. Zool.* 15: 358-361.
- Ikeshoji, T., Ishikawa, Y. and Matsumoto, Y. 1980. *J. Pesticide Sci.* 5: 343-350.
- Ishikawa, Y., Ikeshoji, T. and Matsumoto, Y. 1978. *Appl. Ent. Zool.* 13: 115-122.
- 石川幸男・池庄司敏明・松本義明 1980. *植物防疫* 34: 199-203.
- Konno, Y., Arai, K., Sekiguchi, K. and Matsumoto, Y. 1982. *Appl. Ent. Zool.* 17: 207-217.
- Loosjes, M. 1976. *Agric. Res. Rep. No. 857*. Pudoc. Wageningen.
- Matsumoto, Y. 1962. *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 6: 141-149.
- Matsumoto, Y. and Thorsteinson, A.J. 1968a. *Appl. Ent. Zool.* 3: 5-12.
- Matsumoto, Y. and Thorsteinson, A.J. 1968b. *Appl. Ent. Zool.* 3: 107-111.
- Matsumoto, Y. 1970. In: *Control of Insect Behavior by Natural Products*. (Wood, D.L. et al. eds.) p.

- 133-160.
- 松本義明 1978. 昆虫の食物. 昆虫の科学. 朝倉書店, 東京. 244 pp.
- 関口計主 1974. 茨城園試研報特別報告. 90 pp.
- 杉山章平・松本山明 1957, 農学研究45: 5-13.
- 杉山章平・松本義明 1959. 農学研究46: 150-157.
- Thorsteinson, A.J. 1953. *Ann. Rev. Ent.* 5: 193-218.
- 富岡 暢 1977. 植物防疫 31: 206-209.
- Traynier, R.M.M. 1967. *Ent. Exp. Appl.* 10: 401-412.
- Vernon, R.S., Pierce, H.D.Jr., Borden, J.H. and Oehlschlager, A.G. 1978. *Environ. Ent.* 7: 728-731.
- Verschaffelt, E. 1910. *Proc. Acad. Sci.* 13: 536-542.
- Wensler, R.J.D. 1962. *Nature* 195: 830-831.
- (東京大学農学部教授・農博)