Bussei Kenkyu

植物揮発性物質が媒介する生物間相互作用ネットワーク
-かおりの生態学-

高林純示
京都大学生態学研究センター

1．はじめに

生態系における生物間相互作用を理解するためには、生物の世界認識の違いを認識する必要があると思われる。たとえば、カイコの雌成虫が空気中に放出する性フェロモンであるボンビコールは、極微量で雄の性的興奮を誘起することが知られているが、その閾値は1立方メートル中に1000分子のボンビコール濃度で良いとされている。驚異的な低濃度で、犬の嗅覚に匹敵すると言われている。

犬の嗅覚はご存じのように非常に敏感で、人間のそれと比べ最大1000万倍敏感であると言われている。警察犬や麻薬犬でなくとも普通の犬でも、犬たちが認識している世界、またそれと同レベルのカイコガ雄成虫が認識している世界とはいったいどんな世界なのだろう。我々が「お、近くにウナギヤがありそうだぞ」などと言っているのとはレベルが桁違いなはずだろう。

生態学者は「観察可能な事実の因果関係」を解いている。それを博物学的な世界観でのみ解くと、観察不可能な事実は対象外となってしまう。たとえば我々の嗅覚が他の生物に比べて恐ろしく鈍いので、実感を持って「香り」と認識できない現象は記載できない。しかし、犬の行動生態学を研究する場合、われわれの認識世界ではなく、犬の認識世界を前提にしないと話にならないわけだ。

この「かおり」には「香り」と「薫り」の2つの漢字がある。ともに「花の一」のような具体的な用法と「文化の一」のような抽象的な用法があるようだ（個人的には香が具体的、薫が抽象的だと見たいところだ）。我々にとっては抽象的な「五月の一」も虫たちにとっては、非常に具体的な新緑の生成する青葉アルコール((Z)-3-hexenol)のかおりかもしれない。そこで、虫たちのかおり認識世界を想定した「かおりの生態学」について我々の研究成果を紹介する。

2．生物間相互作用ネットワーク

主題のキーワードについても説明しておこう。生態系の中で生物は、お互い何らかの関係を持ちながら生活している。その関係性には、「食う-食われる」という栄養の流れを伴う直接的な関係だけでなく、一見結びつきそうにない2種の生物個体間において、「情報をやりとりする間接的な関係」もあることが明らかになってきた。被食-捕食による直接的な相互作用と情報を介した間接的相

NII-Electronic Library Service

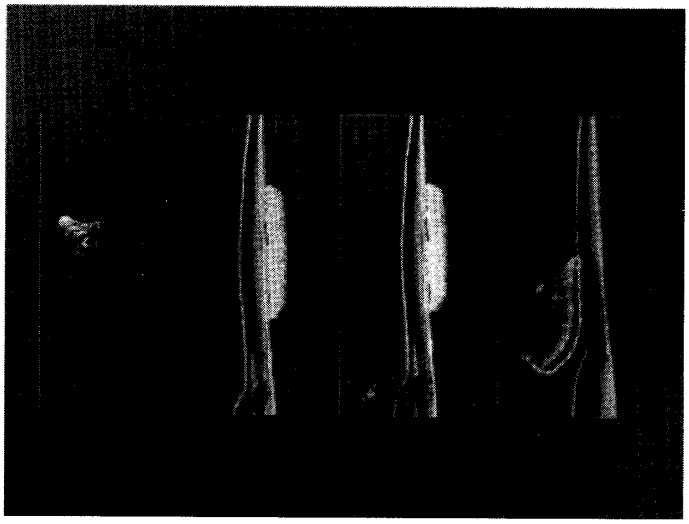
Bussei Kenkyu

互作用の総体をここでは「生物間相互作用ネットワーク」と呼ぶ。ここで注目する生物間相互作用ネットワークは「植物-植食性昆虫（害虫）-捕食性天敵」という３つの栄養段階にまたがるものである。

３．ボディーガードを雇う植物

３栄養段階にわたる相互作用系（以下三者系と省略）では、1980 年代より「植物が昆虫などの植食者の食害をうけた場合、その植食者の捕食性天敵を呼び寄せるかおり成分を誘導的に生産・放出する」という現象が報告されてきている。呼び寄せられた天敵の活躍で植食者による被害が下がり、適応度が上がった場合、天敵は植物のボディーガードと呼ぶことができる。

この関係を媒介している植物由来の揮発性成分（かおり）は、植食者の食害で特異的に誘導され、植食者誘導性植物揮発性物質（Herbivore-induced plant volatiles）と呼ばれている。



右図では、シロイチモジヨトウ幼虫の食害を受けたトウモロコシ葉は、その幼虫に寄生する寄生蜂 *Cotesia marginiventris* を誘引するかおりを誘導的に生産している（写真原図スイス・ニュシャテル大学 Ted Turlings 博士）。被害葉からのかおりを受容した蜂は、その匂い源に対して定位飛翔し（図左）、被害葉にランディング（図中央）、被害株上で、寄主由来の手がかり物質（糞、喰い跡等）を利用して最終的に寄主を発見し産卵する（図右）。写真は風洞内で一定の風速を流した際の例であるが、蜂の被害葉に対する定位飛翔行動が見事に写しだされている。

これ以外でも寄生蜂が寄主被害株由来のかおり誘引される例は枚挙にいとまがない。この様な植物の誘導反応は、寄生蜂が寄主を発見する際の効率を高めるので、寄生蜂にとっても有利なものである。すなわち植物と寄生蜂とは喰う喰われる関係にないが、かおり情報を介してお互いにプラスになる関係を結んでいる。

４．ダニ三者系でも

植食者の食害を受けた植物が植食者の天敵を誘引する現象は、様々な植物、植食性昆虫、寄生蜂の三者の系での報告だけでなく、植物とそれを食害する植食性のダニ（ハダニ）、ならびにそれを捕食する捕食性のダニや捕食性の昆虫における三者系でも報告されている。後者で最も研究が進んでいるのは、リママメ、ナミハダニ（植食性ダニ）、チリカブリダニ（捕食性ダニ）の三者系である。ナミハダニは体長が 0．6 ミリ程度の非常に小さな植食性ダニであるが、爆発的に植物体上で増えるため、植物に大きな害を及ぼす。ナミハダニにわずかでも

NII-Electronic Library Service

Bussei Kenkyu

食害を受けたリママメ葉は、チリカブリダニを誘引する揮発性物質を誘導的に生産しはじめる。チリカブリダニも体長が0．6ミリ程度の小さな捕食者であるが、ハダニ被害植物に定位歩行する際に、その揮発性物質を利用する。チリカブリダニ以外の捕食性ダニでもハダニ被害植物由来の揮発性物質（かおり）に定位するという報告例がある。また、ハダニ捕食性の昆虫であるハダニアザミウマ、捕食性ハネカクシもハダニ被害葉からの匂いに対し誘引されることがわかっている。

5．三者系の研究のポイント

このような被害植物が植食者の天敵を誘引する揮発性物質を誘導的に生産するという現象の発見と解明は、1980 年代前半のカブリダニの系での実証報告を契機に始まった。当初、植物が天敵を誘引する物質を誘導的に生産する現象は、容易に理解されず、植物ではなく植食者が誘引物質を出しているのではないか、という批判があった。その後、

（1）植食者自身及びその生産物（糞、脱皮ガラ、糸等）は被害葉の誘引物質の発生源から除外できる、
（2）誘引成分の化学構造を同定したところ、それらは植物が生産できる化合物であった、
（3）植食者並びにその生産物由来の揮発性物質分析で誘引物質が検出されない、
（4）それら誘引成分の生合成経路が植物に存在すること、そしてその経路が食害によって誘導される、
（5）誘引物質が被害葉だけでなく、被害株の未被害部分からも放出される、
（6）誘引物質が傷害関連の植物ホルモンでジャスモン酸によって誘導される、またジャスモン酸感受性に関するミュータント植物を用いた実験で、誘引物質生産がジャスモン酸シグナル伝達系の関与を受けている、
（7）食害によって誘導される遺伝子群とジャスモン酸の処理によって誘導される遺伝子群が類似している、
（8）植食者の唾液中に、植物に誘引物質生産を引き起こさせる物質（エリシター）が存在する、

など様々な角度からの生態学的、化学的、分子生物学的研究が進み、植物が食害に応答して天敵を呼び寄せる揮発性物質を誘導的に生産することが実証されてきている。このような研究は、我が国だけでなくオランダ、ドイツ、スイス、イタリア、イギリス、アメリカ等、多くの国で活発な研究が進みつつある。

6．ネットワーク化する三者系

HIPV を含む植物由来の揮発性物質（植物のかおり）は、揮発性であるが故にいったん放出したら放出者である植物はそれをコントロールすることができない。実際植物のかおりは天敵だけでなく、隣接する植物や他の植食者、天敵など様々な生物が利用し、直接・間接的相互作用を含む複雑なネットワークが形成されることが報告されている。すなわち、かおりは（1）植物−天敵間相互作用のみならず、（2）植物−植物間相互作用、（3）植物−害虫間相互作用をも媒

NII-Electronic Library Service

Bussei Kenkyu

介すると考えられており、生物間相互作用ネットワークは我々の想像以上に複雑であると予測される。

また野外ではHIPVを含む様々な匂い物質が同時に存在している。このような中で、HIPVの機能、例えば実際に野外で天敵がHIPVに誘引されているかどうかを明らかにするのは、個体群調査と平行して野外での誘引トラップ実験で天敵の食害株に対する匂い応答性等を調べる必要がある。このような三者系における野外での実証的研究も報告され始めている。

7．キャベツ畑の不思議　-ネットワークの具体例として-

生物間相互作用ネットワークの一例として、アブラナ科のキャベツ上の２つの三者系を比べてみた我々の研究を概説する。２つの三者系のカップリングである。

三者系その１　キャベツとモンシロチョウ幼虫とその特異的な寄生蜂アオムシコマユバチの三者系。

三者系その２　キャベツとコナガ幼虫とその特異的な寄生蜂であるコナガコマユバチ三者系。

まず、他の三者系と同じく、キャベツ株はコナガやモンシロチョウ幼虫に食害されるとそれぞれに対応したかおりブレンドを放出し、それぞれの天敵寄生蜂を呼び寄せる。これがカップリング前の基本形である。

さて、ここでキャベツ畑での実態に即してみよう。といっても難しい話ではない。畑でキャベツはコナガ幼虫とモンシロチョウ幼虫に「何故か」同時に加害されていることが多いという事実を考慮する。つまり２つの三者系が同じ株上で成立する（カップリング）とどうなるか？

コナガコマユバチの例で何が起きるかまとめると以下のような複雑さである。

（１）コナガコマユバチは自分の寄主であるコナガ幼虫が食害したときに放出されるかおりブレンドに特異的に反応して、コナガ幼虫食害株を発見する（大前提）。

（２）しかし、この匂いはモンシロ幼虫とコナガとが同時に食害したときには全く別のかおりになってしまう。

（３）そうなると、コナガコマユバチはその株に誘引されにくくなる。その結果、そこはコナガにとって天敵が少ない場所（天敵低密度空間）となる。すなわち、モンシロチョウ幼虫の存在は、かおりの変化をもたらすことで、間接的にコナガに対してプラスの効果を与え、コナガコマユバチにマイナスの効果を与える。

さらに興味深いのは、

（４）コナガの雌成虫は、自分の子供の生存率を高めるため、産卵場所として将来両種食害株になる株、すなわちモンシロチョウ食害株を産卵場所として健全株よりも選好する。

同じことがキャベツーモンシロチョウーアオムシコマユバチの３者系にコナガ幼虫が加わったときにもいえる。ただし（１）の段階で、同時食害株のアオ

NII-Electronic Library Service

Bussei Kenkyu

ムシコマユバチ誘引性が逆に高まるので、それ以降の結果はコナガの場合と逆になって全体的な関係性は複雑さを増す。

なお、ここで用いた寄生蜂は全て産卵未経験である。彼女らは産卵成功という報酬とともにその雰囲気（かおり）を学習する。それはさらにネットワークを複雑にしていくと思われる。

植物由来のかおり情報は様々な要因で次々と更新され、しかもその空間にいる昆虫たちが上手くその情報を利用している。目に見えない化学情報が生物間の関係を媒介し、ネットワーク構造を形成しているといえる。このような情報ネットワークは、今回示したキャベツ株だけでなく、様々な植物上で成立しているのだろう。

8. 目に見えないかおりはどの様に広がる？

かおりはあたかも「焼鳥屋の煙のごとく」、あるいは「タバコの煙のごとく」いったん空気中に流れると、あっというまに空高くへと飛んでいってしまうと思っていないだろうか？　筆者もシミュレーションモデルの結果を見るまではそのようなイメージを抱いていた。しかし、匂いの拡散のシミュレーションモデルで調べてみると分かるのだが、そのイメージは実際とは違う。

植物由来のかおり成分の分子量は、小さいものでも１００程度はあり、分子量３２の酸素や４４の二酸化炭素、２８の窒素よりはるかに重い。なので、一定の横風が吹いていたとしても、かおりは下へ下へと沈み込んでいくようである。プロパンガスは空気よりわずかに重い程度であるが、それでも下にたまる傾向があるということは傍証に値する。そして地面のでこぼこに沿って広がっていく。つまり実際はわれわれが考えるよりはるかに粘っこいものとイメージしてよいと思われる。積極的に飛ばそうとしない限り、下へ下へとたまっていく。もちろん地熱とかの対流があるので、かおりは複雑な乱流構造をとるかもしれない。しかし少なくともタバコの煙のように、吐いたら空のかなたに散らばっていくイメージではない。ドライアイスの煙はつめたいので下へ下へといくが、ちょうどドライアイスの白い煙のイメージが拡散、断片化する匂いの構造と考えた方がよさそうだということがわかってきた。

９．かおりの構造性

かおりが混ざり合わないのだという点について、別のイメージ例をあげてみよう。今ゆっくりとした、静かな水の流れをイメージしてもらいたい。そこに赤と青のインクの入ったスポイトを、間隔を少し空けて立てる。両方の色を少しずつ落としていくと、赤と青のインクは水の表面で混ざらすに美しい模様を形成しながら下流に流れていく。おそらくこういうイメージが断片化する匂いの構造に近いのではないかと考えられる。つまり、いろいろな匂い源があっても、そう簡単には混じり合わず、複雑な匂い構造ができている（なお、このイメージ話は共同研究者である曽田香料の佐野孝太さんより拝借した）。

もうひとつ、勘違いしやすい点がある。花の香りでもなんでもそうだが、かおりはいくつかの揮発性化合物のブレンドである。ブレンドの構成成分には沸点の高いものから低いものまで含まれている。そこで、「沸点の低い（軽い）成

NII-Electronic Library Service

Bussei Kenkyu

分は遠くまでとび、沸点の高い(重い)成分はそうでない。だから匂い源から遠ざかれば遠ざかるほどブレンドの中の軽い成分だけが選択的に漂うだろう」と考えてしまう。これも専門家の話を伺うと違うのだそうだ。かおりブレンド内の沸点の差程度で、空気中を漂うだけでかおり成分が分離することはない。実際かおりを分析知るとき、分析装置の中にある直径.02 ミリ、長さ 30 メートルぐらいの細いカラムにかおりをぎゅうぎゅう詰めて高圧で流して、やっとかおり成分は分離する。

これらの予測や体験談やイメージをもとに想像するに、飲み屋街だけでなく、森林でも公園でも、どこでも同じで、匂い源（樹木とか）からのかおりは他の匂いと混ざることなく、また分離することもなく、拡散と断片化を繰り返しながら、地上を漂ってある構造を作っている。そういう構造が入れ子状になったものが「ある場所」でのかおり生態系構造というわけである。ある生物に対する忌避性をもったかおり構造と誘引性を持ったかおり構造が混在したいたとしたら、結果的にその生物に対して目に見えない間仕切りを提供するだろう。その間仕切り構造の中に生物は住み込んでネットワークを形成していくのだと考えるのは、面白い見方だと思う。

10. まとめ -かおりの生態学再び—

植物のかおりが媒介する生態系相互作用ネットワークの可能性のある特性として、二つ挙げておこう。

まず第一に、生態系化学情報ネットワークには、あらかじめ設計図があるわけではないということ。そこに参加する全ての生物個体によって解放的に維持・管理されているものだと考えてよいだろう。

第二に、それは新たな種の参加や、（ここでは扱わなかったが）環境の変化などの外部からの攪乱要因によっても、崩壊せず、ある可塑性と柔軟性を示しながら変化を遂げていくものと考えられる。

この様な特徴を持った「目に見えないかおり情報が媒介する生物間相互作用ネットワーク」の存在は、生態系の新たなたたずまい（かおりの生態学）を示す。これまでの生態学は「食う一食われる」という二者間の相互作用を繋ぎ合わせることによって構築されてきた。しかし、「食う一食われる」という直接的な生物間相互作用だけでなく、一見なんの関係も無さそうな生物間に「情報をやり取りする関係」があり、そのような情報を介した間接的な相互作用が生態系の構築に重要な役割をはたしている可能性がある。

生物の多様性といわれたとき、最初に連想するのは、種の多様性ではないだろうか。しかし関係の多様性にも注目する必要があろう。「どのようにして地球上では、かくも多くの生物が共存しているのだろうか？」というのは生物多様性研究における大きな命題である。この命題を解くためには、ここで示したように、生態系を「食う-食われる」関係（食物網）に加えて、「情報をやり取りする」関係（情報を介した相互作用ネットワーク）をも考慮して、再構築することが重要なのではないだろうか。

NII-Electronic Library Service

Bussei Kenkyu

＜参考文献＞

Kessler, A., and I.T. Baldwin. 2002. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis. Annual Review of Plant Biology 53: 299-328.

塩尻かおり、前田太郎、有村源一郎、小澤理香、下田武志、高林純示（2002）植物−植食者−天敵相互作用系における植物情報化学物質の機能　日本応用動物昆虫学会誌 46: 117−133

Sabelis, M. W., Takabayashi, J., Janssen, A., Kant, M. R., van Vijk, M., Sznajder, B., Aratchige, N. S., Lesna, I., Belliure, B., Schuurink, R. C. (2006) Indirect interaction webs: nontrophic linkage through induced plant traits (T. Ohgushi, T. P. Craig and P. W. Price eds). Cambridge University press. (in press)

Shiojiri, K., J. Takabayashi, S. Yano, and A. Takafuji. 2002. Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. Ecology Letters 5: 186-192.

Takabayashi, J., and M. Dicke, 1996. Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. Trends in Plant Science 1: 109–113.

NII-Electronic Library Service