アブラムシの警報フェロモン

西野 親生 Chikao NISHINO

三菱化成生命科学研究所

1. アブラムシについて

アブラムシ (aphid) は白色から褐色をした小さな昆虫で、バラなどに群棲しているのを誰でも一度は見たことがある。また、アリとともに棲息することから、中学校の生物の授業に共生の例としてひきあいに出されるなど、われわれに馴染みの深い昆虫である。

この昆虫は、分類学上セミやカイガラムシと同様に半翅目 (Hemiptera) の同翅亜目 (Homoptera) に分類され、アブラムシ科 (Aphididae)、ワタアブラムシ科 (Eriosomatidae)、カサアブラムシ科 (Adelgidae)、ネアブラムシ科 (Phylloxeridae) の4科でアブラムシ上科 (Aphidoidea) を構成している。この昆虫の分類にはいろいろの

解釈があり、同翅目 (Homoptera) 一腹吻亜目 (Sternorrhyncha) としているもののほか⁽¹⁾、アメリカ昆虫学会⁽²⁾ではアブラムシ科とネアブラムシ科の2科とし、アブラムシ科以外のものはすべてネアブラムシ科に含めている。

アブラムシの虫体は柔かく、その体長は 1mm 以下～6mm というものであるが、普通には 1～2mm のものが多い。この昆虫は、一般には2種類の宿主植物 (host plant) を有し、その1年間の life cycle は複雑で、種によって異なるが、普通は図1にみるような life cycle に従って生活している。すなわち、冬は主宿主植物上で卵の形で過ごし、春になるとともに卵が孵化して無翅の雌が産まれる。春の間、単為生殖が繰り返され、春から夏にかけて第二宿主植物に移る。夏の間、単為生殖により翅のない雌のみが数世代産まれ、晩夏から初秋に、はじめて翅をもった雄と雌が生じて、これらが主宿主植物に飛来する。秋には、この植物上で両性生殖が営まれ、産卵する。

図1 アブラムシの life cycle

アブラムシは host plant を食害し、また虫コブ (gall) にみられるように植物に奇形組織をつくり、その中で増殖、食害するため、最後には host plant を枯死させることもめずらしくはない。とくに、この昆虫は人間に有用なほとんどの野菜、果物、花、針葉樹を host plant としているため、農業、林業上の大害虫といわねばならない。また、この虫は植物に病害をおよぼすウイルスの伝播者でもあり、life cycle にみられるように非常に勢いで繁殖することを考えると、この昆虫の駆除について

図 2 アブラムシの cornicle からの分泌物

天敵であるマキバサシガメ科の一種 common damsel bug (*Nabis americanoferus*) に襲われた pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) が、一対の角状管 (cornicle) より分泌液を出している。(表面張力によって球状になっている)

は真剣に考えなければならない。アブラムシの一般名は、被害を受ける植物の名前をつけて、cotton aphid というように表わされている。アメリカやヨーロッパにはアブラムシの種類が多く、日本の昆虫辞典にはみられないものもある。そこで、この小文中の一般名は英語名を用いることにしたい。

先にあげたアブラムシの4つの科は、次にあげる生態的、形態的な違いにより、大まかには素人でも見分けられる。ワタアブラムシ科のアブラムシは本木またはカン木を host としていて、ワタ状の物質を分泌するもの (woolly apple aphid, *Eriosoma lanigerum* など) と、gall をつくるもの (elm cockscomb gall aphid, *Colopha ulmicola* など) とに分けられる。カサアブラムシ科も gall を形成するが、マツなどの針葉樹を host plant とし、マツカサのような gall をつくるのが特徴である。ネアブラムシ科のものは gall をつくるが、針葉樹を食害しない。この科の代表的なものは grape phylloxera (*Phylloxera vitifoliae*) であり、ブドウの葉、根に好んで gall をつくることから、ヨーロッパあるいはアメリカのブドウ生産地ではこのアブラムシの被害が深刻である。

以上3科に対し、アブラムシ科は、いわゆるアブラム

シとしてわれわれに最も馴染みの深いものである。この科のものは、人間に重要な野菜、果物、花を host plant として食害するが、gall はつくらない。ウイルスを媒介するアブラムシもこの科に属している。Aphis, Macrosiphum によるマメ科植物のモザイク病、ジャガイモ葉枯病、キャベツ斑点病のウイルスは、green peach aphid (*Myzus persicae*) によってもたらされる。この科のものは甘汁 (honey dew) を分泌するため、よくアリと共生する。その反面、寄生昆虫および天敵も多く、寄生昆虫としてはアシトコバチ科 (Chalcididae)、コマユバチ科 (Braconidae)、タマバチ科 (Cynipidae) の昆虫があげられる。天敵として重要なものは、テントウムシ科 (Coccinellidae)、クサカゲロウ科 (Chrysopidae)、マキバサシガメ科 (Nabiidae) などである。アブラムシは、これらの寄生、天敵昆虫の襲来に対して警報フェロモン (alarm pheromone) を発し、仲間を離散させて防衛するのである。

4科の間における形態上の最も大きな相違点は、角状管 (cornicle) をもつか否かである。アブラムシ科では、背面第五節または第六節に、よく発達した一対の cornicle がみられるが、ワタアブラムシ科ではこの組織が単なる“穴”に退化しているか消滅している。他の2科におい

では, cornicle はもはや認められない. 最近になって, アブラムシの警報フェロモンはこの cornicle から分泌されることが明らかにされたので, 大略アブラムシ科のみが警報フェロモンをもっていると考えてよいであろう.

2. アブラムシの防御機構

アブラムシは非常に小さな昆虫にもかかわらず, 寄生昆虫や天敵に対して防御する手段をもっている. 群棲していること自体が, すでに侵入者による被害を最少限にしているようで, たとえば cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*)*は寄生者に襲われた場合, その被害は集団の周囲のものだけにとどまり, 大部分のものは害をまぬがれる⁽³⁾. *Microlophium evansi* は, 天敵が近づくと捕まらないように活発に動いて身を守り⁽⁴⁾, *Drepanosiphum platanoides* は天敵に足を捕まえられると, 蹴ることにより天敵を遠ざけようとする⁽⁴⁾. しかし, アブラムシは, 以上の物理的手段よりも, cornicle から分泌される化学物質に強力な防御機構を託しているようである.

Cornicle からの分泌物には2つの作用がある. 第一に, アブラムシが襲われると cornicle より揮発性の物質とともに粘液を出し, 天敵の口の部分にぬりつけ, これにより天敵は口部の感覚器官が刺激されて食欲欲が麻痺してしまう^(4,5). Strongら⁽⁶⁾と Callowら⁽⁷⁾は cornicle の分泌物として triglyceride を報告しており, このことから, この粘着性の化学物質は triglyceride と考えられる. 第二の作用は, 分泌液中の揮発成分による警報作用であり, これがアブラムシにとっては最も強力な防御手段である.

アブラムシに警報作用をもつ化学物質があることは, Dahl によって確認された⁽⁸⁾. 彼は, 指などでつぶしたアブラムシが仲間のアブラムシに忌避行動を起こさせることから, 何らかの忌避物質が存在することを考えた. Kislow⁽⁹⁾ は, Dahl の認めた事実を証明するとともに, この警報フェロモンと考えられる物質が cornicle の分泌液にあることを指摘した. 後に Nault ら⁽¹⁰⁾ は, この警報フェロモンは cornicle のみから分泌され, 体の他の部分にはないことを示したのである.

Cornicle からの分泌物 (警報フェロモン) は, 図2にみられるように元来は外敵に襲われたときに出され

* このアブラムシは cornicle をもつが, 警報フェロモンをもっていない.

図3 アブラムシの cornicle からの分泌物
cornicle の分泌液は, 物理的刺激によっても出される. 首をピンセットにより挟まれた pea aphid (*A. pisum*) が一対の cornicle から分泌液を出しているのがみられる.

る^(4,5,10)が, 人為的な刺激によっても容易に分泌される. Strong⁽⁶⁾によると, アブラムシの虫体の片側を刺激すると刺激された側の cornicle から物質を出し, またエーテルで麻酔すると分泌物を出さないが, 炭酸ガスで麻痺させた場合はなお分泌は可能であるという. 人為的な刺激による分泌量は, アブラムシの種類によって異なり⁽¹⁰⁾, また足などの付属器官よりも虫体を刺激するほうが容易に分泌される⁽¹⁰⁾. 人為的には“刺す”よりも“挟む”ほうが物質の分泌を促すようである⁽⁶⁾(図3). では, このように発せられた警報フェロモンに対するアブラムシの反応はどうであろうか.

3. 警報フェロモンに対するアブラムシの応答行動

アブラムシの警報フェロモンの受容器は触角にあり, 翅のない世代では触角の第五または第六節上に分布している. この節を段々切りとっていくと, 警報フェロモンへの応答は弱くなり, 全部切除すると応答はまったくなくなってしまう⁽¹⁰⁾. 警報フェロモンに対するアブラムシの応答行動は, 体を激しくゆり動かして外敵が攻撃にくくすること, 歩いて外敵から遠ざかるようすること, host plant からころがり落ちたり, 跳躍して逃げたりすることである. これらの行動に至るまでの順序を模式的

図 4 警報フェロモンによるアブラムシの防御機構

①天敵 (Nabid) が、植物上のアブラムシのコロニーに近づき、②その中の1個体を襲うと、この個体は cornicle から警報フェロモンを出す。③フェロモンを感知した仲間は、あるものは歩いて遠ざかろうとし、あるものは rolling あるいは jumping によって植物から落下する。翅のあるものは飛び去る。④結局、被害は最初に捕まえられた個体のみにとどまる。

に表わすと、図4のようになる。応答行動の種類、強弱はアブラムシの種類、フェロモンからの距離、フェロモンの濃度によって異なる。

Acyrtosiphon, *Macrosiphum*, *Myzus* の3種では、host plant からころがり落ちたり、跳び落ちたりするのに対し、*Aphis*, *Chaitophorus* は前3種にみられた激しい行動よりも、歩くことや体を振動して応答する⁽¹¹⁾。*Therioaphis* はよく跳躍して反応する。警報フェロモンに対する一連の行動を注意深く観察すると、アブラムシは上にあげた逃避行動を起こす前に、つまりフェロモンを感知した直後は、非常に触覚が鋭敏になり、その後ごく微弱な刺激によって逃避行動を起こすようである。

Phelan⁽¹²⁾の実験によると、green peach aphid (*M. persicae*) と turnip aphid (*Hyadaphis erysimi*) では、フェロモンで分散されたアブラムシの半分のみが元の host plant に戻るが、残りのものは 50cm 離れた host plant に移行したという。一方、人によって host plant から落とされたアブラムシでは、75~80% のものがゆっくりではあるが迷うことなく元の host plant に昇ってくる。また、Phelan らの同じアブラムシを用いた他の実験⁽¹²⁾では、フェロモン処理されたアブラムシは普通に歩く速度の2.8倍の速さで歩き、物理的に処理されたものより2.3倍も host plant から遠ざかり、11% のみが元の host plant に昇ってきたにすぎないという。このことより、警報フェロモンはアブラムシの行動を速め、

かつ“昇る”という垂直に関する行動を鈍らせる作用をもつらしい。換言すると、警報フェロモンは、アブラムシを外敵のいる host plant からなるべく速く速くに逃がし、host plant に戻るにしても、時間をかけて、もはや外敵のいないときを選ばせるという、非常に理にかなった行動を起こさせているのである。フェロモンの濃度に関しては、ある濃度範囲内では濃いほど応答が強く、またフェロモン源に近いほど敏速に反応することがわかっている。世代では、無翅の成熟した世代が最も敏感であることが Montgomery⁽¹³⁾によって観察されている。

4. 警報フェロモン

アブラムシに警報作用をもつ化学物質の存在が示唆されてから、多くの化学者、昆虫学者が警報フェロモンの化学的研究に興味を示した。警報フェロモンに対する行動が顕著でかつほとんど瞬間的であることは、アブラムシの警報フェロモンの探索、単離の際に、容易で敏速な生理活性試験ができる点できわめて有利である。それにもかかわらず、今までに化学構造が明らかにされた警報フェロモンは少ない。その理由として考えられるのは、一つには、警報フェロモンの存在が明らかにされたのが比較的近年であることであり、今一つは、アブラムシが非常に小さな虫なので、十分な化学研究のためには、とくに多数の個体が必要であることである。この昆虫を実験室で飼育することは可能であるが、あくまでも生理活

性試験用であり、多数の個体を採集するには field 単位の植物からの採集が要求される。このためには、化学者と昆虫学者との密接な結びつき、大学と農事試験場など圃場をもつ研究機関との大規模なタイアップが必要となる。つまり、一つの研究に要する人、費用は大変なものであり、このようなこともアブラムシの警報フェロモンの化学的研究を遅らせている理由のようである。三番目の理由としては、アブラムシ科のほとんどのものがただ1種類の植物を host としていないうえ、共通の植物を host としてることが多く、そのためコロニーに他の種類のアブラムシが混在するのが普通であり（とくに field では）、純粋に1種類のものを大量に集めるのが困難なことである。これらの理由により、アブラムシの警報フェロモンの化学は思うように進んでいないのが現状である。

アブラムシの警報フェロモンの構造は、まず最初に Bowers ら⁽¹⁴⁾ と Edwards ら⁽¹⁵⁾ によってほとんど同時に独立して明らかにされた。Bowers らは rose aphid (*Macrosiphum rosae*), pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*), greenbug (*Schizaphis graminum*), cotton aphid (*Aphis gossypii*) より、また Edwards らは green peach aphid (*M. persicae*) から、いずれも *trans*- β -farnesene (TBF) (I) を警報フェロモンとして単離した。Bowers らは、アブラムシの虫体を有機溶媒で抽出し、カラムクロマトグラフィーと分取ガスクロマトグラ

フィーによって警報フェロモンを単離した。このフェロモンのマスペクトルで *m/e* 204 に分子イオンピークが認められたので、4 個の二重結合をもつセスキテルペン炭化水素 ($C_{15}H_{24}$), farnesene と推定した。アブラムシと関係の深いアリの Dufour 腺から α -farnesene がみつけられていることから、合成の比較的容易な TBF を nerolidol から合成し、天然のフェロモンと比較した結果、ガスクロの保持時間とマスペクトルにおいて一致した。また、合成品と天然物が *m*-chlorobenzoic acid で同一の epoxide を与えること、合成 TBF が天然のものと同一の活性をもつことより、上記4種類のアブラムシの警報フェロモンは TBF (I) と結論された。彼らはさらに、TBF が potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae*), English grain aphid (*Macrosiphum avenae*), foxglove aphid (*Acyrtosiphon solani*), green peach aphid, corn leaf aphid (*Rhopalosiphum maidis*), oat birdcherry aphid (*R. padi*) の警報フェロモンであることを、活性試験の結果から示唆している⁽¹⁴⁾。

1973 年に Wientjens ら⁽¹⁶⁾ は、彼らの実験事実から、TBF が green peach aphid の警報フェロモンであるという Edwards らの結果⁽¹⁵⁾ に確証を与えるとともに、Aphidinae 亜科の8種のアブラムシに TBF の存在を確認した。Nault ら⁽¹⁷⁾ は、異種間の警報フェロモン活性試験 (cross-reaction test) を行ない、Aphidinae のほかに、Chaitophorinae に属する種類も TBF を警報フェロ

表 1 Cornicle 分泌物, 合成および天然警報フェロモン (TBF) に対するアブラムシの反応

試 験 物 質	アブラムシの反応 (%)								
	A. <i>solani</i>	H. <i>erysimi</i>	M. <i>avenae</i>	M. <i>persicae</i>	R. <i>padi</i>	S. <i>graminum</i>	S. <i>flava</i>	T. <i>trifolii</i>	E. <i>agilis</i>
cornicle 分泌物:									
Aphidinae									
<i>Acyrtosiphon solani</i>	100	0	76	100	90	100	100	14	0
<i>Hyadaphis erysimi</i>	98	100	70	90	90	94	98	0	NT ^a
<i>Macrosiphum avenae</i>	100	0	82	100	90	100	100	18	NT
<i>Myzus persicae</i>	100	0	76	100	98	100	100	50	NT
<i>Rhopalosiphum padi</i>	86	0	70	84	90	100	100	0	0
<i>Schizaphis graminum</i>	88	0	76	98	80	100	98	6	NT
Chaitophorinae									
<i>Sipha flava</i>	100	0	94	94	92	96	100	0	0
Drepanosiphinae									
<i>Therioaphis trifolii</i>	0	0	0	0	0	0	28	100	0
Lachninae									
<i>Eulachnus agilis</i>	0	NT	0	NT	NT	NT	68	0	94
合成 TBF	100	0	90	86	86	98	100	0	0
天然 TBF ^b	+	+	+	+	+	+	+	-	NT

a: NT=試験していない。 b: +, TBF に positive, -, TBF に negative.

モンとしていることを示した (表 1)。この Nault らの cross-reaction test は、TBF 以外の警報フェロモンが存在することを明らかにした点で意義が大きい。最も奇妙なのは、Aphidinae の turnip aphid (*H. erysimi*) である。このアブラムシは、TBF をもっているが、これを警報フェロモンとせず、独自の警報フェロモンをもっているものと思われる。Drepanosiphinae の yellow clover aphid (*Therioaphis trifolii*) も自分自身の cornicle 分泌物にのみ反応することから、新しい警報フェロモンを有していると考えられる。とくに、この *Therioaphis* は、クローバー、アルファルファなどの牧草に多大の被害を与えるため、酪農を営むものには重要な害虫である。

最近、筆者は Bowers, Nault らのグループに参加して、アブラムシの警報フェロモンの化学的研究に携わる機会を得、最初に手掛けたのはこの *Therioaphis* の警報フェロモンの単離、構造決定であった。この研究では、3種の *Therioaphis*、すなわち *T. trifolii*, spotted alfalfa aphid (*T. maculata*), sweet clover aphid (*T. riehmi*) が共通の警報フェロモンをもつことを前提としていた。この研究は、USDA Arizona の field から 2 リットルの純粋な spotted alfalfa aphid を採集したことにより、本格的に動き出した。

約 2 リットルの虫体をメタノールで抽出し、このメタノール抽出物のヘキサン可溶部をフロリジルカラムクロマトグラフィーにかけたところ、活性は石油エーテル溶出部のみにみられた。この活性な区分をシリカゲルを充填したカラムで石油エーテルにて溶流した結果、単一の活性物質 9mg が得られた。この単離操作は一見容易なようにみえるが、この化合物の奇妙な性質に悩まされながらの単離であった。まず活性試験であるが、分画直後のフラクションは活性を示すが、5分もすると、このフラクションは、たとえ新しいアブラムシのコロニーを用いても活性を示さなくなる。ガラスカラムを用いたガスクロマトグラフィーでは分画直後の活性フラクションは main peak を示すが、カラム温度を上げたり、そのフラクションを半日も放置するともはや main peak は消え、その代りに適当な強さの数個の peak が出現する。メタルカラムを使ったガスクロでは、どのような条件下でも main peak はなく、やはり数個の peak が生じるだけであった。カラムクロマトグラフィーでも、コックを閉

めて食事などをしていると、すべてのフラクションに活性がなかったり、活性を認めても微弱なものになってしまっていた。そこで、negative な結果の結論として、すべての操作を室温以下で敏速に進め、保存する場合は極低温で保存することと決めて実験を行なった結果、ようやく割合簡単なプロセスで単離できたのである。

この警報フェロモンも TBF と同様に分子量 204 ($C_{15}H_{24}$) で、IR スペクトルは三置換二重結合と末端メチレン基の存在を示した。NMR スペクトルは、末端メチレン基がイソプロペニル基として、また三置換二重結合は 2 つあることを教えてくれた。そこで、この警報フェロモンは 10 員環の中に 2 つの二重結合を含み、環外にイソプロペニル基をもつ germacrene 型のセスキテルペン炭化水素と推測して文献を調べてみると、Weinheimer ら⁽¹⁸⁾ がサンゴの一種 *Eunicea mammosa* から単離・構造決定した (−)-germacrene A とすべてのスペクトルが一致しているうえに、先に述べた不安定性性質までよく似ていた。さらに、このフェロモンの ^{13}C -NMR スペクトルと、このフェロモンが β -selinene に変換することを確認して、この活性物質は germacrene A と結論した。この化合物の ORD カーブが negative sign だったことから、最終的に *Therioaphis maculata* の警報フェロモンは (−)-germacrene A (II) と報告した^(19,20)。

trans- β -Farnesene (I)

(−)-Germacrene A (II)

おもしろいことに、筆者らの (−)-germacrene A の発見は、Weinheimer ら⁽¹⁸⁾ が、地上には (+)-enantiomer が存在すると予想したことと反している。また、このフェロモンは、構造が決められた第二番目のアブラムシ警報フェロモンであるとともに、地上から発見された最初の germacrene A であった。

5. 警報フェロモンミックス

アブラムシ警報フェロモンの農業としての実用的な利用は、次のような点で期待される。警報フェロモンに反応する大部分のアブラムシは、警報フェロモンにより host plant から落下したり、歩いて降りてくることから、host plant の下で殺虫剤や粘着剤を入れたトラップ

で待ち受けることが可能である。一方、警報フェロモンの最大の欠点は、野外ではとくに揮発しやすくまた不安定であること⁽¹³⁾と、(-)-germacrene Aのように合成がむずかしいことである。これらのことは反面、アブラムシにとっては都合のよいことで、あまり安定な化合物が警報フェロモンであると、生活に最適の場として選んだ host plant からいつまでも遠ざかっていなければならないし、合成が簡単なものであると、たとえ不安定な化合物であっても大量に継続して散布されることが可能であり、アブラムシにとってはおもしろくないことになる。いずれにしても、構造が簡単で安定なフェロモンの代用品(ミミクス)の開発は重要な問題であり、筆者らに与えられた第二のテーマでもあった。

TBF は非常に幅広くアブラムシに所有、利用されている警報フェロモンであるので、この化合物の類似物質に活性物質を見つけたらそうと、次のような方針でアナログの合成を試みた。1) TBF の異性体を再検討すること、2) TBF のジェン共役系が不安定な原因とみて、この系を1個の二重結合に変えること、3) TBF の中心にある *trans* 二重結合の意味、4) 2), 3)を含めて一般に二重結合の数、位置、幾何異性はどうか活性に影響を与えるのか、5)炭素鎖を1個短縮(*nor*-farnesene)してみることであった。この方針に従って合成できた farnesene と *nor*-farnesene の構造を、それぞれ図5と図6に示した。これらの化合物の合成法は、文献^(21~23)を参照されたい。

これらの化合物を、pea aphid (*A. pisum*), green peach aphid (*M.*

図5 警報フェロモン活性試験に供された合成 farnesene
c=cis; *t=trans*

図6 警報フェロモン活性試験に供された合成 *nor*-farnesene
c=cis; *t=trans*

表 2 警報フェロモンミクスの活性

	アブラムシの 50% が応答するのに必要な量 (ng) ^a			
	I ^b	VII	VIII	XIV
<i>Schizaphis graminum</i>	0.05	2~20	2~20	0.2~2
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	1~4	20~200	20~200	5~20
<i>Myzus persicae</i>	0.2	20~200	20~200	2

a: 歩行または落下行動, b: 警報フェロモン (TBF).

persicae), greehbug (*S. graminum*) を用いて生理活性試験を行なった結果, 結論としては 2 個の triene-farnesene (VII, VIII) と 1 個の *nor*-farnesene (XIV) に顕著な警報フェロモン活性が認められた^(22,24). これらの化合物の活性は TBF に比較して弱い (表 2), 化合物の安定性と合成の簡便さから, 実用に供せられる期待は非常に大きい.

さて, これら 3 個のミックスから, 活性の発現には分子の中心に *trans* 二重結合が必要なこと, C-14 個の化合物でも活性があることなどがわかった. ここで, 図 5, 6 に示した化合物の生理活性試験の結果をよく検討してみると, TBF 系の化合物の警報フェロモン活性に必要な構造的要素が, ある程度推測できることがわかった.

表 3, 4 に 3 個のミックス以外の化合物の活性をあげておいた.

まず, 分子の中心にある二重結合について, *cis* 型の化合物 (III, VI, IX, X, XV) はすべて活性がなかったが, これらの *trans* 異性体は活性を有することから, この中心にある *trans* 二重結合は活性を発現するのに重要な factor と思われる. しかし, 化合物 XIX にみられるように, *trans* 二重結合のみでは活性を示さない. このことから, 中心の *trans* 二重結合は, 分子が活性を発現するために都合のよい形をとることに寄与しているものと

表 3 合成 farnesene の警報フェロモン活性

	アブラムシの 50% が応答するのに必要な量 (ng) ^a								
	III	IV	V	VI	IX	X	XI	XII	XIII
<i>S. graminum</i>	NA ^b	NA	NA	NA	NA	NA	10~20	200~500	NA
<i>A. pisum</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>M. persicae</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

a: 歩行または落下行動, b: NA=活性がない.

表 4 合成 *nor*-farnesene の警報フェロモン活性

	アブラムシの 50% が応答するのに必要な量 ^a							
	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII
<i>S. graminum</i>	NA ^b	NA	20~200	2~10	200~500	20~50	200~500	NA
<i>A. pisum</i>	NA	NA	NA	100~500	NA	500	NA	NA
<i>M. persicae</i>	NA	NA	NA	50~100	NA	NA	NA	NA

a: 歩行または落下行動, b: NA=活性がない.

思われる. 化合物 XI, XVIII, XX では, 中心が単結合にもかかわらずある程度の活性を示しているが, この単結合の flexibility により *trans* 型二重結合をもった化合物と同じような分子の形をとることができ, その結果活性を現わすのではないかと想像される. いずれにせよ, 分子の中心の *trans* 二重結合は重要な要素である.

完全に飽和された化合物 (XIII, XXII) はフェロモン作用をもたないが, 1 個の二重結合を導入すると, 化合物 XI, XX のように作用を現わしはじめる. しかも, 1 個の二重結合が分子の中心 (XIX) や末端のイソプレノ unit に位置して (XII, XXI) も, 活性はないか非常に弱いことから, 1 個の二重結合が分子のもう一方の端, つまり farnesene においては C-2 位, *nor*-farnesene においては C-1 位にあることがフェロモン活性に必須の条件と考えられる. さらに, TBF がジエン共役結合をもつことから, 二重結合というよりは π 結合が必要であるといったほうがよいようである. しかし, 化合物 XIV とよく似た *trans*-geranyl acetone (XXIII)* には活性がないので, この π 結合は 1.34~1.39 Å というある範囲内になければならないようである.

trans- α -farnesene (IV, V) は以上に述べた条件を満足しているが, 警報フェロモン活性を示さない. この化合物と TBF との違いは, C-3 と C-4 の間にジエン系の一方の二重結合があることである. つまり, この間の free rotation は禁止されている. germacrene D (XXIV) は TBF とよく似ているが, 環化しているために TBF の C-3~C-4 に対応する結合の rotation は free では

* この化合物の $\text{C}=\text{O}$ は 1.24 Å である.

図 7 警報フェロモン活性に重要な構造的要素

(A) 1.34~1.39Å の π 結合, (B) 自由回転, (C) *trans* 型二重結合, (D) activator としての二重結合.

ない。このようなことから、先に述べた活性に必須の π 結合が自由回転のきく単結合に連なっていることも重要な factor であろう。

ただ 1 個の二重結合が末端イソプレノイドにある化合物 (XII, XXI) は十分な活性を示さないが、この二重結合が先に述べた活性に必須な二重結合とともに分子に存在すると (化合物 XVIII), 必須の二重結合のみをもった化合物 XX よりも活性が強いことから、この末端イソプレノイド内の二重結合は活性をさらに強める activator として働いていると考えられる。

以上の予想された重要な構造的要素をまとめると、図 7 のようになる⁽²³⁾。これらの推論は大胆ではあるが、これからの TBF 系警報フェロモンミックスの開発に有用な information となろう。図 7 の条件を満足した化合物として dendrolasin を、他の化合物と同様な方法で生理活性試験してみたところ、*S. graminum* に対して 500 ng で活性を示した⁽²⁵⁾。この化合物はクロクサアリのアリに対する毒物質として発見されたのであるが、アリ-アブラムシの関係を考えると何か興味深い。

6. アリとアブラムシの警報フェロモン

アリとアブラムシの共生はよく知られている。一例をあげると、corn root aphid (*Anuraphis maidiradicis*) の卵は *Lasius* 属のアリの巣で越冬する。このアリは、アブラムシを主宿主植物と第二宿主植物に運搬する。晩秋にアブラムシが産卵すると、卵をかき集めて自分の巣

に大事に貯蔵しておく。むろん、アリはアブラムシから honey dew をもらっている。

Nault⁽¹¹⁾ は、アリとアブラムシの共生に対する警報フェロモンの役割について研究した結果、次のような事実を報告している。アリと共生するアブラムシ (*myrmecophilous aphid*) は、天敵に襲われても自分の発した警報フェロモンに対する反応は鈍く、単に歩くか体を振るわけだけである。一方、アリ (*Formica subsericeae*) は、アブラムシの警報フェロモンに誘引され、かつ好戦的になり、天敵と戦う。つまり、これらのアブラムシは、警報フェロモンにより積極的に自分の身を守るよりは、アリに外敵駆除を依頼しているようである。

*

以上、アブラムシの警報フェロモンを中心に述べた。この昆虫が集棲することから、当然集合フェロモンの存在が予想されるし、すでに性フェロモンがあることも指摘されており^(26~29)、化学的に解決されるべきことは数多くある。host plant とアブラムシの生態との関係もこれからの興味ある課題であろう。

なお、この論文中の図 2~4 は、オハイオ農業開発センターの L. R. Nault 教授と M. E. Montgomery 博士の厚意によって掲載を許可されたものである。

文 献

- 1) D. J. Borror & D. M. DeLong: "An Introduction to the Study of Insect", Holt, Rinehart and Winston, Inc., 1971.
- 2) D. M. Anderson: "Common Names of Insects", The Entomological Society of America, Special Publication 75-1, 1975, p. 35.
- 3) F. Klingauf & C. Segonca: *Entomophaga*, 15, 359 (1970).
- 4) A. F. G. Dixon: *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.*, 110, 319 (1958).
- 5) A. F. G. Dixon & W. A. Stewart: *J. Zool. Lond.*, 175, 279 (1975).
- 6) F. E. Strong: *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 60, 668 (1967).
- 7) R. K. Callow, A. R. Greenway & D. C. Giffiths: *J. Insect Physiol.*, 19, 737 (1973).
- 8) M. L. Dahl: *Dtsch. Entomol. Z.*, 18, 121 (1971).
- 9) C. J. Kislow & L. J. Edwards: *Nature*, 235, 108 (1972).
- 10) L. R. Nault, L. J. Edwards & W. E. Styer: *Environ. Entomol.*, 2, 101 (1973).
- 11) L. R. Nault, M. E. Montgomery & W. S. Bowers: *Science*, 192, 1349 (1976).
- 12) L. Phelan, M. E. Montgomery & L. R. Nault: unpublished data.
- 13) M. E. Montgomery & L. R. Nault: unpublished data.
- 14) W. S. Bowers, L. R. Nault, R. E. Webb & S. R. Dutky: *Science*, 177, 1121 (1972).

- 15) L. J. Edwards, B. J. Siddall, L. L. Dunham, P. Uden & C. J. Kislou : *Nature*, **241**, 126 (1973).
- 16) W. H. J. M. Wientjens, A. C. Lakwijk & T. van der Marel : *Experientia*, **29**, 658 (1973).
- 17) L. R. Nault & W. S. Bowers : *Entomol. Exp. Appl.*, **17**, 455 (1974).
- 18) A. J. Weinheimer, W. W. Youngblood, P. H. Washecheck, T. K. B. Karns & L. S. Ciereszko : *Tetrahedron Letters*, 497 (1970).
- 19) W. S. Bowers, C. Nishino, M. E. Montgomery, L. R. Nault & M. W. Nielson : *Science*, **196**, 668 (1977).
- 20) C. Nishino, W. S. Bowers, M. E. Montgomery, L. R. Nault & M. W. Nielson : *J. Chem. Ecol.*, **3**, 349 (1977),
- 21) C. Nishino & W. S. Bowers : *Tetrahedron*, **32**, 2875 (1976).
- 22) C. Nishino, W. S. Bowers, M. E. Montgomery & L. R. Nault : *Appl. Entomol. Zool.*, **11**, 340 (1976).
- 23) W. S. Bowers, C. Nishino, M. E. Montgomery & L. R. Nault : *J. Insect Physiol.*, in press.
- 24) C. Nishino, W. S. Bowers, M. E. Montgomery & L. R. Nault : *Agr. Biol. Chem.*, **40**, 2303 (1976).
- 25) C. Nishino & M. E. Montgomery : unpublished data.
- 26) J. Pettersson : *Entomol. Scand.*, **1**, 63 (1970).
- 27) J. Pettersson : *Entomol. Scand.*, **2**, 81 (1971).
- 28) D. Marsh : *Nature*, **238**, 31 (1972).
- 29) D. Marsh : *J. Entomol. (A)*, **50**, 43 (1975).

書 評

生 体 と 酸 素

光合成生物によって大気中に蓄積した酸素は、嫌気性生物にとっては“毒ガス”であるけれども、嫌気性生物から進化した好気性生物に対して普通は毒性を示さない。好気性生物にとって、酸素はエネルギー生産効率の高い呼吸の最終電子受容体として、また酸素添加酵素の基質として必須であるが、“効率の高いものは危険性も大きい”の例にめれず毒性があり、好気性生物が効率のよいこのガスを利用できるようになった背景には、“毒ガス”から身を守るための機能の獲得があったに違いない。今まで、酸素の必須性のみが強調され、その毒性についての認識が浅かったため、未熟児網膜症のような不幸な例を残した。

本書は、化学、生化学、基礎医学、臨床医学の専門家が、酸素の生体——主としてヒト——での役割、酸素による障害、障害の防御機構についての基礎面と臨床での酸素の利用面とのギャップを埋める試みで行なわれた座談会の記録である。初めに生体での呼吸、酸素添加反応など酸素の利用と活性酸素の生成について解説があり、つづく酸素分子の構造についての解説とともに、活性酸素が酸素による障害の作用分子種であることを教える。この活性酸素がどのような反応、条件下で生じやすいか、

可視光線、放射線との関係も論じられ、酸素中毒の症状が成分、組織レベルから器官、個体レベルまで多数示されている。細胞内で活性酸素が何を酸化してこれらの症状が生ずるかは、すべてについて解明されていないが、その重要な標的化合物——脂質——の酸化について論じられている。生体が活性酸素から自身を守っている防御機構についても多くのページが割かれている。

本書から、ヒトに限らず好気性生物が酸素の両面性——必須性と毒性——をどのようにして両立させているかを、狭い視野でなく学際的な視野から眺めることができ、基礎・応用のどちらの側からも多くの重要な研究課題を見つけることができよう。細胞が酸素のこの両面性を両立できなくなること、すなわち活性酸素に対して防御能の低下が細胞のエイジングであるとする説もあり、酸素を呼吸のみならず毒性の面からも考えることの重要性を本書は教えている。また、大豆に含まれている油は酸化されにくい、抽出した大豆油はなぜ酸化されやすいかなど、食品の貯蔵を考える上でも本書が参考になるに違いない。このような意味で、あらゆる分野で酸素と生物との関係に多少とも関心をもつ研究者の一読をおすすめる。

(浅田 浩二)

水野伝一, 早石 修, 吉田善一, 美濃 真, 内藤周幸, 山村秀夫, 菅原努, 坂本澄彦共著, 朝倉書店刊,
A 5判, 160 頁, 1,500 円