昆虫誘引物質と微生物

本田 洋*

昆虫にとって、誘引物質は寄主や配偶者の発見などの彼らの生活に不可欠であり、これまでに多くの誘引物質の同定と機能解析がなされてきた。反応する側の昆虫と物質を生産する植物あるいは動物との関係には、バクテリアや糸状菌のような微生物も介在しており、一部の高等生物間の化学生態学的関係は、実は下等生物に鍵を握られているのである。

昆虫は地上に棲む動物の中で最も種類と数が多く、彼らの生活の場や食べ物も多種多様である。しかし、どんなものでも利用できるわけではなく、特定のものをきちんと選択している。食植性昆虫を例にあげると、彼らは寄主植物に由来する誘引物質を手掛かり（信号刺激）に、自分たちに必要な植物を発見する。しかし、この誘引物質の提供者としての植物（この場合は高等植物）と昆虫との関係は一見単純のように見えるが、一部の昆虫ではこの二者の間にさらに微生物が介在しているのである。また、水棲昆虫や肉食性昆虫に対する誘引物質の生産にも微生物が関与する。このような微生物の関与は昆虫間のコミュニケーション手段としてのフェロモン生産にもみられ、さらに微生物が生産した昆虫フェロモンを寄生者や捕食者が利用する場合もある。いずれにせよ、これまで昆虫に関する化学生態学では微生物の役割はあまり注目されていなかった。

以下に、昆虫に対する誘引物質の生産にバクテリアや糸状菌などの微生物がどのように関与しているか、またその誘引物質がどのようなものか、これまでに明らかにされてきた例のいくつかを紹介しよう。なお、昆虫ではないがダニについても触れることにする。

貯蔵食品害虫と微生物

貯蔵穀物を食害する昆虫とそこに発生する糸状菌との相互作用は、比較的早くから研究されてき

た分野である。これは、両者が共同して貯蔵穀物の品質低下の原因となるからである。さて、貯蔵穀物の害虫であるヒラタコクヌストモドキなどの *Tribolium* 属が貯穀上に繁殖する *Saccharomyces cerevisiae* の抽出物に対して集合性を示すことを最初に見いだしたのはカナダの Loschavo である。彼らはその後、種々の菌に対するこの虫の反応と菌成分との関係を検討し、*Nigrospora sphaerica*, *Alternaria cucumerina*, *A. solani*, *Helminthosporium sativum* の菌糸脂質のトリグリセリドが活性成分であるとした^(1,2)。サビカクムネヒラタムシも貯蔵穀物上に繁殖した糸状菌に嗅覚的に誘引され、人工培養された糸状菌を餌として発育でき、産卵も培地上で誘起される。また、この虫に対して誘引活性があり、かつ餌となり得る糸状菌の中には貯蔵穀物だけでなく腐敗有機物や土壌中でも生育可能な種もあるので、糸状菌との関係はこの虫の分布域の拡大の助けになっている可能性も示唆されている。

最近、やはりカナダの研究者によりオオメノコギリヒラタムシとノコギリヒラタムシが *S. cerevisiae* のにおいに集合反応を示すことが証明されている。また、クリヤケシキスイも乾燥果実の害虫であるが、イースト菌、*Rhizopus*, *Aspergillus niger*, *Fusarium*, *Cladosporium* や *Botrytis* などの菌に誘引される。貯蔵穀類のほか乾果（チョコレートやビスケット）など多くの貯蔵食品に発生し、世界共通に分布するノシメマダラメイガも *Aspergillus halophilus* の培養培地に誘引され産卵が刺激される⁽³⁻⁷⁾。

Insect Attractant and Microorganisms

* Hiroshi HONDA, 東京大学農学部

図 1 ■ *Fusarium* 菌に侵されたラッキョウの根に群がるロビンネダニ (千葉大天野博士提供)

昆虫ではないがある種のダニ類も貯蔵穀物を食害する。また、ダニは菌株保存上、古くから菌類学者にとって大変問題であった。すなわち、培地上で保存していた菌株が時々ダニに食べられたり、また培地がダニの運ぶ別の菌で汚染されるからである。アシプトコナダニ、*Acarus siro* や *Tyrophagus sastellanii* は糸状菌の発生した貯穀中に多く発生し、培養した *Aspergillus glaucus*, *A. flavus* や *Penicillium camemberti* に誘引される⁽⁸⁾。これら糸状菌のダニに対する誘引には培地の温度、湿度あるいは CO_2 も関係するが、それ以外の化学物質も関与しているらしい。ダニは特定の発酵食品にも発生することがあり、チーズダニとも呼ばれるケナガコナダニがよい例であろう。このダニは名前のようにチーズによく発生するが、チェダーチーズへの誘引反応は、チーズ香気中のヘプタン-2-オン、オクタン-2-オン、ノナン-2-オンや 8-ノネン-2-オンなどのメチルケトン混合物 (5:1:1:1) に起因する。これらのメチルケトン類はチーズの香りを特色づける成分でもある。また、同香気中の 3-メチルブタノールはさらにこれらのメチルケトン混合物と共力作用を示す^(9,10)。チェダーチーズが乳酸菌の一種の

Streptococcus lactis, *S. cremoris* を利用した発酵産物であるので、これらのメチルケトン類も微生物が生産していると言えよう。実際にロックフォールチーズの製造に必要な *P. roqueforti* という青カビはカプリン酸を β 酸化してメチル *n*-アミルケトンをつくる。

一方、植物の根に発生するネダニと *Fusarium* 菌との相互関係は 20 年ほど前から研究の対象になり、無菌飼育するとネダニは発育、増殖しないことが知られている。最近、ユリ科植物の根が腐敗病を起こす *Fusarium* 菌に感染するとロビンネダニやゴミコナダニが誘引されるが、健全な根にはあまり誘引されないことに注目した千葉大の真梶教授のグループは、*F. oxysporum allii* の培養培地から誘引物質としてエタノール、*n*-プロパノール、イソブタノール、2-メチル-1-ブタノールを分離同定し、これらのアルコールを天然混合比で混合するとダニに対して顕著な誘引活性を示すことを明らかにしている^(11,12) (図 1)。よく似た現象は、*Pseudomonas* 菌により発病したヨモギの根に好んで集まるササラダニの一種の *Pseudotritia ardua* にもみられ、このバクテリアが誘引活性をもつとされている⁽¹³⁾。

ハエの寄主選択と微生物

ハナバエ科のタマネギバエは、タマネギをはじめとするネギ属植物を寄主とし、雌はタマネギ苗の周囲に産卵する。これはタマネギからの *n*-プロピルジスルフィドやプロパンチオールなどの揮発性誘引物質に負うところが大きい。これらの物質は、タマネギ組織が破壊されると組織内の酵素が働き、基質であるプロペニルシステインスルホキシドから誘導される。ところが、最近日本、米国あるいはカナダの研究者達により、タマネギバエが健全なタマネギよりもむしろ腐敗したタマネギに好んで産卵することが注目され、腐敗タマネギに対する雌の強い産卵選好性にはバクテリアが関係していることが明らかにされつつある。

すなわち、産卵誘引活性をもつ硫黄化合物の種類や量は健全なタマネギよりも腐敗したタマネギのほうが多く、ハエは滅菌したタマネギ苗よりも

無滅菌苗を、また滅菌苗にバクテリアを接種したものを選好する。一方、バクテリア自身は産卵誘引物質を生産できず、その生産には基質として前出のスルホキシドを含むタマネギ成分を必要とする。これまでに、腐敗したタマネギやタマネギバエの体表などから、*Klebsiella*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, あるいは *Erwinia* 属のバクテリアが分離されている。これらのバクテリアが *n*-プロピルジスルフィドなどの硫黄化合物そのものを他のにおい成分へ転換し得るか否かは不明であるが、*Klebsiella* により分解したタマネギからは、*n*-プロピルジスルフィドなどの硫黄化合物と混合するとそれらの活性を高める 2-プロパナール、テトラメチルピラジン、酢酸エチルが同定されている^(15~18)。タマネギを特徴づける二次物質の硫黄化合物の多くは、元来昆虫にとって有毒物質であるが、微生物がこれらを含むタマネギ成分を修飾することもタマネギバエがタマネギに適応できた一原因であるとも言えよう。同じように、硫黄化合物であるカラシ油類やその配糖体で身を守っているアブラナ科を寄主とする同属のダイコンバエの産卵にも微生物が関与しているとも言われている。また、多くの発芽種子を食害するタネバエでも、種子の表面に繁殖した *Pseudomonas*, *Torulopsis*, *Cryptococcus*, *Fusarium* あるいは *Erwinia* が産卵誘引物質や産卵刺激物質を生産すると考えられている^(19,20)。

同じハエ類でもミバエの一種の *Dacus tryoni* の場合は、さらに巧妙に微生物を寄主選択に利用している。このハエは寄主の果実に飛来するとき、雌は成熟しているが、雌は未成熟であり、この雌は果実表面を盛んになめる。一方、すでに飛来後に成熟した雌は果実表面で自分の消化管内容物を吐き戻す。この吐物は *Klebsiella oxytoca*, *K. ozaena*, *Erwinia cloacae*, *E. berbericola*, *Providencia vettgeri* などのバクテリアを含み、バクテリアは果実表面で盛んに繁殖する。先の未成熟雌は、実はこのバクテリアを卵巣発育に必要なタンパク源として食べていたのである。バクテリアの繁殖に伴い果実は熟し、さらに果実に飛来するハエの数が増加するが、このハエに対する誘引物質

である 2-ブタノンは *P. vettgeri* が生産しているのである。さらに、これらのバクテリアはミバエの幼虫の発育にも関係し、雌は産卵に際してこれを卵とともに果実内に接種するという。なお、このミバエは Cue-lure と呼ばれる合成誘引剤に反応するが、この化合物は分子構造中に 2-ブタノンと酢酸フェニル骨格をもっている。ハエは 2-ブタノンに誘引されるが、酢酸フェニルには反応しないので、Cue-lure の誘引活性はこの 2-ブタノン骨格によると思われる^(21~25)。

シンクイムシ類と微生物

シンクイムシとは、幼虫が果実などに穴をあけて食害するガの仲間の総称であるが、以下に紹介する種では産卵のための寄主への誘引あるいは産卵刺激に微生物代謝産物を利用していると考えられる。地中海沿岸に棲むメイガ科の一種 *Ectomyelois ceratoniae* はイナゴマメ、アーモンドあるいは柑橘類の果実を寄主とするシンクイムシ類であり、黒点病菌の仲間の *Pomopsis* 菌に侵された果実に好んで産卵する。この菌の培養株から産卵刺激物質としてエタノール、プロパノール、2-プロパノール、イソブタノール、ブタノールが同定されている⁽²⁶⁾。

筆者らも、モモ、ウメ、スモモあるいはクリのシンクイムシであるモモノゴマダラノメイガに対する果実起源の産卵誘引物質を追跡している途中で、産卵誘引物質を糸状菌が産生することを発見した。この発見はまったくの偶然の結果で、むしろ発見のいきさつは研究者としてはあまり自慢できることではない。すなわち、エーテルでリンゴを抽出し、残渣とエーテル抽出物の誘引活性を調べていたとき、この試験ではどれにも活性はなかったので残渣を始末するのを忘れてしまい、検定装置の中に数日間放置しておいた。ところが、次の試験のため、この残渣の入った装置を取り出したところ、驚いたことにいままでまったく活性のなかったこの装置に非常にたくさんの卵が産みつけられていたのである。わが目を疑うと同時に、原因をいろいろ考えてみたが、試験設定そのものには誤りはなかった。しかし、残渣のリンゴをよ

く見ると、エーテル抽出直後には見られなかった青カビなどの糸状菌が発生していた。そこで、もう一度同じように残渣をつくり、カビの繁殖前と後で活性を比較してみたところ、カビのはえたリンゴ残渣にやはり活性が認められた。しかし、まだカビの存在と活性との関係に確証をもてなかったの、たまたまカビのはえたモチが冷蔵庫にあったので半信半疑で試験してみた。その結果、このメイガの雌は彼女が野外では遭遇することのないモチにカビが繁殖するとこれに誘引され産卵したのである(表 1)。そこで、菌を培地に移して活性の有無を調べたところ、*Penicillium*, *Cladosporium*, *Aspergillus fumigatus* や *Mucor* 属の菌が分離同定された。さらに、植物病原性糸状菌では *Endothia parasitica* や *Alternaria solani* にも強い活性が認められた(表 2)。これらの糸状菌はいずれも、果実由来の基質を含まない培地でも活性を示すので、誘引物質は糸状菌自身により生産されることが証明された。

この虫と糸状菌との関係の生物学的意味および活性成分は目下不明であるが、果実の表面にこれらの糸状菌が繁殖して誘引物質を生産するとすれば、雌成虫は容易に産卵のための果実に定位できるだろう。また、果樹園で摘果を行なう際に不要果実をそのまま園内に残置すると、この廃棄果実に発生した糸状菌も誘引物質を生産し、その結果、果樹園外にいる雌成虫を果樹園に導く危険性がある。また、これらの菌の生産する誘引物質は野外でもこのメイガの既交尾雌だけを選択的に誘引できるので、誘引剤としての利

表 1 ■ カビの発生した果実とモチに対するモモノゴマダラノメイガの産卵反応⁽²⁷⁾

処理 (A 対 B)	繰り返し	産卵数 (平均±標準誤差)		差
		試験区 (A)	対照区 (B)	
リンゴ幼果 対 空(対照)	5	202.6±29.6	1.6±0.5	201.0*
エーテル抽出した幼果 対 空(対照)	5	5.8±1.8	3.2±0.9	2.6 ^{ns}
カビの発生したエーテル抽出幼果 対 無処理幼果(対照)	5	113.4±43.0	217.8±29.2	-104.4 ^{ns}
カビの発生したエーテル抽出幼果 対 空(対照)	5	209.8±12.9	3.2±0.7	206.6**
エーテル抽出した幼果 対 無処理幼果(対照)	11	161.0±35.5	106.6±16.7	54.4 ^{ns}
カビの発生したモチ 対 無処理モチ(対照)	5	161.4±16.5	6.0±1.7	157.4*
カビの発生したモチ 対 空(対照)	5	247.8±44.2	2.2±0.9	245.6**
バクテリアで腐敗した幼果 対 無処理幼果	5	5.2±3.6	259.8±60.9	-254.6*
バクテリアで腐敗したモチ 対 無処理モチ	5	0.8±0.3	22.0±7.5	-21.2*

*, **: それぞれ 5%, 1% 水準で有意差あり. ns: 有意差なし. 生物検定法は図 2 を参照.

表 2 ■ 8 種類の糸状菌に対するモモノゴマダラノメイガの産卵反応⁽²⁷⁾

糸状菌の種類 ¹⁾	繰り 返し	産卵数 (平均±標準誤差)		差
		試験区	対照区	
非植物病原性糸状菌 ¹²⁾				
<i>Penicillium</i> sp.	5	160.2±32.2	6.2± 5.0	154.0*
	5	201.0±42.3	0.8± 0.4 ¹⁴⁾	200.2**
<i>Cladosporium</i> sp.	5	306.2±73.5	0.4± 0.4	305.8*
<i>Aspergillus</i> sp.	5	137.2±14.7	1.2± 0.7	136.0*
<i>Mucor</i> sp.	5	24.0± 5.0	4.4± 4.4	19.6*
植物病原性糸状菌 ¹³⁾				
<i>Endothia parasitica</i>	6	267.0±52.3	3.2± 1.4	263.8**
<i>Alternaria solani</i>	7	185.4±30.8	3.4± 2.1	182.0**
<i>Glomerella cingulata</i>	5	33.2±13.5	0.6± 0.2	32.6 ^{ns}
<i>Botrytis cinerea</i>	5	15.2± 7.7	16.8± 6.6	- 1.6 ^{ns}

*, **: それぞれ 5%, 1% 水準で有意差あり. ns: 有意差なし. 生物検定法は図 2 を参照.

¹⁾ Czapek 培地で培養した, ¹²⁾ カビの発生したリンゴ幼果あるいはモチから分離, ¹³⁾ 東大植物病理学研究室の保存株より, ¹⁴⁾ 糸状菌未接種培地 (他の対照区は空)

用が可能である (図 2)⁽²⁷⁾.
一方、菌自身が誘引物質を生産するのではなく、菌が寄主植物に寄生したことにより寄主植物本来の香気成分組成が変化し、これが昆虫を産卵場所へ導く例もある。*Cronartium quercuum* f. *sp. fusiforme* はある種のマツにコブ病を起こすが、このコブに好んで産卵する *Dioryctria amatella* というメイガはこのコブのテルペン混合物に強く誘引される。しかし、コブの出す香気は健全マツのそれとは構成成分が異なるという⁽²⁸⁾.

図 2 ■ モモノゴマダラノメイガの産卵誘引試験

左上：球形茶こしを利用したモモノゴマダラノメイガのための産卵誘引試験装置（中の培地に注意）。左下：同装置を設置した野外網室での産卵誘引試験。右上：同装置に誘引されたモモノゴマダラノメイガの雌成虫。右下：糸状菌培養培地を誘引源とした誘殺トラップ試験（中央は誘引源、内側の粘着面に捕えられた雌成虫に注意）（いずれも本田原図）

キクイムシ類の微生物

マツ、ツガあるいはモミなどを食害するキクイムシ類の生活様式を理解しようとするとき、彼らと関係をもつ菌類の存在を無視できない。キクイムシの食性は3つのグループに大別できる。枯れた木の樹皮や木部を食べる腐食性の第1グループは、キクイムシの中でも原始的な種類であり、後の2つのグループのように特別な共生菌はもっていない。しかし、菌による木の分解物を餌として、寄生発見の際には植物病原菌や腐朽菌などの繁殖により衰弱した植物の代謝に由来するエタノールや、またこれらの菌の生産する物質などを手掛かりとしている。クローバーの根を食べる *Hylastinus obscurus* というキクイムシは、先述のロビンネダニのように病気にかかった根に集まる。ここでは *Colletorichum trifolii* (炭そ病菌),

Fusarium roseum (根頭腐敗病菌), *F. tricinctum* (立枯病菌) や *Rhizoctonia solani* (葉腐病菌) が関係する。また、*Hylastes nigrinus* の場合には *Ceratocystis wagneri* が関係する^(29,30)。

第2グループのキクイムシ類は、完全に食植性で生きた木を食べ、共生微生物をもつ種が多い。そして、このグループの寄主植物への侵入制御機構にはフェロモンが関与し、このフェロモンの生産には共生微生物が深く関わっている。まず最初に、雌が健全な木の香気に誘引され、これを食害する第一次攻撃を行なう。食害中の雌は糞や食べかすを排出するが、この中には集合フェロモンである *frontalin*, *trans-, cis-verbenol*, *3-methyl-2-cyclohexen-1-ol* (*sendenol*) などが含まれる。これらのにおいは、ひき続き多数の雌雄個体を木に呼び寄せる効果をもち、これが第二次攻撃となる。*Ips paraconfusus* というキクイムシの後腸に

共生するバクテリア *Bacillus cereus* は、マツのテルペン成分である α -ピネンを *cis-verbenol* に転換する⁽³¹⁾。この転換そのものは、多くの微生物がテルペン類を基質として利用できることから珍しくない。むしろ生成物を昆虫がフェロモンとして利用することが化学生態学的に興味がある。一方、別のキクイムシの *Dendroctonus frontalis* はある種の担子菌を共生微生物にもち、この菌は酢酸 2-フェニルエチル、2-フェニルエチルアルコールやイソアミルアルコールを生成するが、これらの物質を *frontalin*, *trans-verbenol*, *turpentine* の混合物に加えると、成虫に対する歩行誘引性が菌代謝物を加えないときよりも増加する。また、この菌は *cis-verbenol* や *trans-verbenol* を *verbenone* に、また *sendenol* をそのケトン体にも転換できる。しかも、これらのケトン類は加害木内のキクイムシ密度が高くなったとき、新たな個体の木への集合を抑制するための抗集合フェロモンとして機能する⁽³¹⁾。

最も進化したキクイムシは、第3グループの一般に“*ambrosia beetle*”と呼ばれる食菌性のキクイムシで、自分達の生活の場である木の坑道中で特別な菌を栽培する。しかし、これまでのところ、このキクイムシ類を誘引する物質と菌類との関係は不明である⁽³²⁻³⁵⁾。

一方、昆虫の集合フェロモンではなく性フェロモンを生産する共生微生物の例は、次の事例以外にほとんど知られていない。キクイムシの一種 *Costelytra zealandica* は性フェロモンとしてフェノールをもっているが、Hoyt ら (1971) はこの物質が雌の生殖口にある分泌腺から分離したバクテリアにより生産されることを明らかにしている⁽³⁶⁾。

寄生性昆虫のカイロモンと微生物

次に、昆虫に寄生する寄生バチが寄主を探し出すとき、微生物の出す化学物質を手掛かりとしている例を紹介しよう。キバチの1種 *Sirex noctilio* の雌バチは、枯木や衰弱木に産卵するときに共生菌 (*Amylostereum*) を卵とともに産み込む。孵化した幼虫は、繁殖した菌糸や菌による木の分

解物を食べて育つ。さて、このハチの卵や幼虫に寄生する寄生バチの *Ibalia leucospoides* は雌バチの産卵痕を見つけて産卵するが、菌を培養した培地でも木の上で寄主を探索するのと同じ行動を示す。一方、このキバチに寄生する別の寄生バチ *Rhyssa persuasoria* は、寄主の産卵痕を識別できないかわりに、木の中にいる幼虫の共生菌が放出するにおいを手掛かりにしている。この場合には、菌培地の活性が最大になる日数と実際にキバチ幼虫が寄生を受けるのに適した発育段階に達する日数とがほぼ一致している⁽³²⁾。また、別のキバチ *Sirex juvencus* の共生菌は未同定だが、*I. leucospoides* に対する活性成分の1つはアセトアルデヒドである⁽³³⁾。 *Biosteres longicaudatus* はミバエに寄生するが、ミバエの寄主植物であるモモを侵している灰星病菌 *Monolinia fructicola* や *Penicillium digitatum* の生産するアセトアルデヒド、エタノール、あるいは酢酸に反応してモモ果実上に飛来する。これは、寄主そのものの探索というよりも寄主のいる環境の識別であるといえよう。同じような現象は、果実を寄主とするキイロシヨウジョウバエとその天敵である寄生バチの *Leptopilina boulardi* との関係にも見ることができ、この場合には *Saccharomyces cerevisiae* がアセトアルデヒド、エタノール、酢酸あるいはジアセチルを生産し、これをハチが利用している^(34,37-40)。

カ的生活と微生物

カは一般に水面に産卵し、幼虫（ボウフラ）は水中で生活するが、一部の種の雌は産卵に先立って吸血を必要とする。吸血行動は動物の体温、CO₂、ピルビン酸などにより解発されるが、ヒトの腕の表面から分離された *Bacillus cereus* はこのカを強く誘引するという研究もある。ネッタイシマカの雌は清水を好まず、むしろ有機物が多くバクテリアなどの微生物が繁殖した水に好んで産卵する。これは、干草などの浸出液を水に加えると *Pseudomonas* や *Aerobacter* などの微生物が繁殖し、カを誘引しかつ産卵を刺激することからわかる。同様の現象は、ボウフラを殺すために池にカ

プリン酸を投入したとき、あるいは *in vitro* でバクテリアにこの酸を代謝させたときにも観察され、酸がバクテリアの繁殖に必要な炭素源となった結果とも考えられた。しかし、よく調べると、*Pseudomonas aeruginosa* のようなバクテリアは、この酸を代謝して、7,11-ジメチルオクタデカン、7-メチルオクタデカンなどの産卵誘引物質を水中に放出していたのである。

話は複雑になるが、このような炭化水素はどうやら卵やボウフラ自身も生産しているらしく、しかもボウフラの密度が高くなりすぎると、これらのメチルアルカンは若いボウフラにとって致死作用や発育阻害作用を発揮するのである。すなわち、高密度になると幼虫は“混み合い”を避けるため、自ら出す“過密度制御因子”である7-メチルオクタデカン、8-メチルノナデカンなどの炭化水素をつくるのである。ところが、前出の *Pseudomonas* はこれらをさらに代謝して毒性の強いメチルアルカン酸をつくる。この酸も炭化水素と協力して若いボウフラの死亡率を高める働きをする。このように、ネッタイシマカにとって *Pseudomonas* 菌は両刃の剣であるといえるし、またこのカの生活をみると、先のミバエと同様に微生物代謝物をうまく利用していることがわかる^(41~43)。

昆虫とキノコのおい

詳細な研究は行なわれていないが、独特の香りにより昆虫を誘引する担子菌すなわちキノコがあることが古くから知られている。特に出現期間がわずかに数十時間あるいはもっと短命なキノコにさえ、特定の昆虫が訪れる。これは、キノコのおいなくして考えられない。このようなキノコへの昆虫の誘引現象についての話は、京都大学の相良直彦教授の著書『きのこと動物』などに詳しい^(44~45)。たとえばダーウィン(1906)は、イギリスやブラジルのスッポンタケの一種にたくさんの甲虫が集まることを観察している⁽⁴⁴⁾。日本でも、液状化して特異な臭気を放つスッポンタケ *Phallus impudicus* にはシリグロオオキシガ、またサンコタケ *Pseudocolus schellenbergiae* にはハ

エが集まり、これらを食べる。また、一見キノコとは無縁のキロスズメバチやモンズズメバチはシラタマタケ *Kobayashia nipponica* に集まり、このキノコの液状化したグレバを食べるという。ここで相良教授は興味ある実験をしている。氏は、熟しているがハチに食べられていないシラタマタケの外被を破ってみた。すると、やがてスズメバチはこれを探し出して食べ始めたという⁽⁴⁴⁾。これは、おそらく外被を傷つけたことにより、キノコのおい代謝が盛んになったからであろう。このキノコは地下生担子菌(腹菌類)で、成熟しても地表にわずかにだけ頭を出す種であるという。したがって、スズメバチは嗅覚によりこれを探し出すのである。

1-オクテン-3-オールは今や容易に庶民の手の届かぬマツタケ *Tricholoma matutake* の香りの元であるが、このキノコにもハネカクシ、キノコムシ、さらにマツタケバエなどのキノコバエが訪れる。ヨーロッパでは古くからマッシュルーム *Agaricus bisporus* の栽培が盛んであり、培地に産卵し、これを食害するマッシュルームバエは栽培農家にとって大害虫である。イギリスのサセックス大の Grove と Blight は、マッシュルームとこれを栽培している室の空気を分析し、マッシュルーム香気中の1-オクテン-3-オールがこのバエに対して産卵誘引活性があることを見いだした。彼らによると、類縁の1-オクテン-3-オンやオクタン-3-オールも弱いがバエを誘引するという⁽⁴⁶⁾。しかし、これらの化合物は必ずしもマツタケやマッシュルームだけが生産するものではない。たとえば、*Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Cephalosporium* などと同じような物質を生産する⁽⁴⁷⁾。

昆虫誘引剤の開発と微生物

最後に、害虫防除の手段としての微生物代謝産物を利用した誘引剤の開発について紹介する。発酵させた糖蜜、果実、腐肉あるいは酒類も古くから多くの昆虫の誘引目的に使われてきた。しかし、基質の質的不均一性や供給面から、必ずしも安定した誘引効果は期待できない。そこで、これ

らの中から活性成分を分離，同定して，合成誘引剤を開発しようとする研究が行なわれるのである。ただし，必ずしも活性成分の生産に関与する微生物は特定されていない。

家畜の傷口に産卵し，幼虫が体組織を喰い荒らすラセンウジバエ (screwworm) の防除のための誘引剤の開発研究が，米国農務省 (USDA) が中心になって進められている。このハエがバクテリア (*Proteus mirabilis* や *Pseudomonas aeruginosa* など) で汚染したウシの血液に誘引されることが発見されたのは 1973 年である。続いて，これらのバクテリアにより腐敗した血液から誘引成分としてフェノールと *p*-クレゾールが同定され，さらに 10 種の蛋白分解物構成成分から成る “Swormlure” と呼ばれる合成誘引剤がつくられた。Swormlure は 1977 年，さらに酢酸，安息香酸，酪酸，バレリアン酸，インドール，イソブタ

ノール，*sec*-ブタノール，アセトン，フェノール，*p*-クレゾール，メチルジスルフィドを構成成分とする Swormlure-2 へ改善された。この間に，上述のバクテリア以外にも *P.morganii*, *P.ret- tgeri*, *P.vulgaris*, *Escherichia coli*, *Str. lacti*, *Alcaligens faecalis* などにより発酵した血液にも活性のあることが確認されている^(48,49)。

メマトイと呼ばれるハエも家畜害虫であり，ハエがウシ，ウマなどの家畜の体に多数まとわりつくのでストレスや皮膚病の原因となる。このハエの防除を目的とした誘引剤の開発研究は 50 年前に開始されている。当時は，ブタの肝臓や尿の発酵物であったが，その後色々と改良が試みられ，発酵した乾燥鶏卵水溶液を用いるようになった。1970 年代には活性成分の探索が始められ，トリメチルアミンとアンモニアおよび共力物質としてのオレイン酸，リノレン酸，酢酸，プロピオン酸，

図 3 ■ タマネギバエ・タネバエの誘引トラップ試験 (東大石川博士提供)

A : 水 (対照), B : タマネギ腐敗磨砕液, C : 0.2% 2-フェニルエチルアルコール, E : 0.2% 2-フェニルエチルアルコール+0.05% *n*-ペンタノン酸

Onion fly : タマネギバエ, Seedcorn fly : タネバエ

インドール、スカトールが分離同定された。トリメチルアミン+アンモニア+リノール酸+酢酸（プロピオン酸）の混合物にインドールまたはスカトールを加えた合成誘引剤の活性が上の発酵鶏卵の活性にほぼ等しい。この一連の研究はカリフォルニア大学の Mulla 教授のグループによるものであるが、彼らはさらにこの研究成果を基に、家畜舎で問題になるイエバエ、ヒメイエバエを含むイエバエ科のハエの誘引剤の開発を進めている。ここでも、誘引活性成分の生産に関わると考えられる微生物の特定はなされていない。しかし、家畜害虫の多くが糞や腐肉などに誘引されるので、誘引物質探索の出発点を発酵物に求めたのは当然であろう^(50~52)。

すでに述べたように、タマネギバエが腐敗したタマネギに誘引される現象に注目した筆者らの研究室の石川らは、腐敗の進んだ磨砕タマネギの中性画分から誘引活性のある 2-フェニルエチルアルコールをまず分離同定した。ところが、この物質の活性は対照区の磨砕タマネギのそれには及ばなかった。しかし、続いて酸性画分から同定されたペンタノン酸はそれ自身弱いながらも活性をもつが、2-フェニルエチルアルコールとこの酸の混合物は対照区よりもむしろ強い活性を示した。その後製剤法の検討など一連の基礎試験を経て、最終的に 2-フェニルエチルアルコールとペンタノン酸の 4:1 の混合物がタマネギバエの誘引剤として開発されたのである（図 3）。この誘引剤は同属のタネバエの両性にも大変有効である^(53,54)。ただしこの研究では、これらの成分の生成に関与する微生物は特定されなかった。

*

以上のように、昆虫は彼らの生活の上でバクテリア、糸状菌あるいはキノコなど種々の微生物を巧みに利用している。また、これらの微生物には昆虫が偶然出合うものもあれば、共生的に体の一部にもつものもある。高等植物が進化する以前にすでに多くの昆虫や微生物が出現していた事実を考慮すると、昆虫と植物の相互関係に微生物が介在しても不思議ではない。昆虫は元来腐食性で、

これから食植性昆虫が進化したとの説もある。先に述べたタマネギバエが健全なタマネギよりも腐敗したタマネギを好む事実は、このハエがタマネギという特定の植物を寄主とするように進化したものの、いまだに昔の腐食性の習性が残っているもので、寄主選択行動においてバクテリアや菌の助けを必要としていることを物語っているといえよう。誘引物質という一つの分野だけでも、昆虫と微生物の関係は多種多様であり、分析化学の発達を考えると、今後さらに化学生態学的に興味ある昆虫と微生物の関係が解明されるであろう。一部には誘引物質を生産する菌の発育を阻害する拮抗菌を害虫の行動制御に利用しようとする研究もある。また、今日の遺伝子工学の技術からすれば、誘引物質の生産に関わる遺伝子を昆虫病原菌などの特定の微生物に導入することによる新しい害虫防除剤の開発も夢ではない。もちろん忌避物質についても同様である。

なお、ここには紹介できなかったが、他にも昆虫と菌類など微生物との相互関係における種々の現象はたくさんある。それらについては文献欄の総説などを参照していただきたい。

なお、本稿をまとめるにあたり、校閲の労をとられた東北大学農学部松本義明教授、および貴重な写真を貸して下さった当研究室石川幸男ならびに千葉大学園芸学部天野洋両博士にお礼申し上げる。

文献

- 1) A. N. Starratt & S. R. Loschiavo: *J. Insect Physiol.*, 17, 407 (1971).
- 2) K. Lustig, N. D. G. White & R. N. Sinha: *Environ. Ent.*, 6, 827 (1977).
- 3) R. N. Sinha: *Ent. Exp. Appl.*, 8, 309 (1965).
- 4) S. R. Loschiavo & R. N. Sinha: *Ann. Ent. Soc. Am.*, 59, 578 (1966).
- 5) A. M. Pierce, J. M. Borden & A. C. Oehlschlager: *Can. J. Zool.*, 59, 1980 (1981).
- 6) J. D. Wildman: *J. Econ. Ent.*, 26, 516 (1933).
- 7) H. A. Abdel-Rahman, C. M. Christeisen & A. C. Hodson: *J. Stored. Prod. Res.*, 4, 331 (1969).
- 8) C. M. Thomas & R. J. Dicke: *Ann. Ent. Soc. Am.*, 64, 63 (1971).
- 9) T. Yoshizawa, I. Yamamoto & R. Yamamoto: *Bōtyu Kagaku*, 35, 43 (1971).
- 10) T. Yoshizawa, I. Yamamoto & R. Yamamoto: *Bōtyu Kagaku*, 36, 1 (1971).
- 11) 真梶徳純, 岡部貴実子, 天野 洋: 応動昆, 32, 37 (1988).
- 12) 真梶徳純, 岡部貴実子, 天野 洋, 桑原保正: 応動昆, 32, 55 (1988).

- 13) E. Fuhrer : *Pedobiologia*, 1, 99 (1961).
- 14) Y. Matsumoto & A. J. Thorsteinson : *Appl. Ent. Zool.*, 3, 107 (1968).
- 15) T. Ikeshoji, Y. Ishikawa & Y. Matsumoto : *J. Pesticide Sci.*, 5, 343 (1980).
- 16) J. A. Hough, G. E. Harman & C. J. Eckenrode : *Environ. Ent.*, 10, 206 (1981).
- 17) J. A. Hough, C. J. Eckenrode & G. E. Harman : *Environ. Ent.*, 11, 585 (1982).
- 18) S. M. Hausmann & J. R. Miller : *J. Chem. Ecol.*, 15, 905 (1989).
- 19) C. J. Eckenrode & G. E. Harman : *Nature*, 256, 487 (1975).
- 20) J. R. Hubbard, G. E. Flarman & C. J. Eckenrode : *Can. J. Microbiol.*, 28, 431 (1982).
- 21) J. A. Hough-Goldstein & M. A. Bassler : *Environ. Ent.*, 17, 7 (1988).
- 22) R. A. I. Drew, A. C. Courtice & D. S. Teakle : *Oecologia*, 60, 279 (1983).
- 23) G. R. Fitt & R. W. O'Brien : *Oecologia*, 67, 447 (1985).
- 24) R. A. I. Drew & A. C. Lloyd : *Ann. Ent. Soc. Am.*, 80, 629 (1987).
- 25) R. A. I. Drew : *Bull. Ent. Res.*, 77, 73 (1987).
- 26) S. Gothilf, E. C. Levy, R. Cooper & D. Lavie : *J. Chem. Ecol.*, 1, 457 (1975).
- 27) H. Honda, T. Ishiwatari & Y. Matsumoto : *J. Insect Physiol.*, 34, 205 (1988).
- 28) J. L. Hanula, C. W. Berisford & G. L. DeBarr : *J. Chem. Ecol.*, 11, 943 (1985).
- 29) H. A. Moeck : *Can. Entomol.*, 113, 939 (1981).
- 30) J. J. Witcosky, T. D. Schowalter & E. M. Hansen : *Environ. Ent.*, 16, 1310 (1987).
- 31) J. H. Borden : in "Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology", Vol. 9. Pergamon, Oxford, 1985, p. 257 (総説).
- 32) R. A. Beaver : "Insect-Fungus Interactions", Academic Press, London, 1989, p. 121 (総説).
- 33) A. A. Berryman : in "Insect-Fungus Interactions", Academic Press, London, 1989, p. 145 (総説).
- 34) M. Dicke : in "Novel Aspects of Insect-Plant Interactions", Wiley Interscience, New York, 1988, p. 125 (総説).
- 35) J. M. Brand, J. Schultz, S. J. Baras, L. J. Edson, T. L. Payne & R. L. Hedden : *J. Chem. Ecol.*, 3, 657 (1977).
- 36) C. P. Hoyt, G. O. Osborne & A. P. Mulcock : *Nature*, 230, 472 (1971).
- 37) J. L. Madden : *Nature*, 218, 189 (1968).
- 38) J. P. Spradbery : *Animal Behav.*, 18, 103 (1970).
- 39) P. D. Gerany, J. H. Tumlinson, D. L. Chabers & G. M. Boush : *J. Chem. Ecol.*, 3, 189 (1977).
- 40) L. E. M. Vet & K. Opzeeland : *Oecologia*, 63, 171 (1984).
- 41) C. E. Schreck & J. James : *Mosquito News*, 28, 33 (1968).
- 42) T. Ikeshoji : *AOCS Monograph*, 5, 113 (1978).
- 43) 池庄司敏明 : "昆虫の科学", 朝倉書店, 1978, p. 86.
- 44) 相良直彦 : "きのこ動物", 筑地書館, 1989, p. 185.
- 45) 遺伝, 特集号 '昆虫と菌類' (1982).
- 46) J. F. Grove & M. M. Blight : *J. Sci. Food Agric.*, 34, 181 (1983).
- 47) E. Kminsky, S. Stawicki & E. Wasowicz : *Appl. Microbiol.*, 27, 1001 (1974).
- 48) J. R. Coppedge, E. Ahrens, J. L. Goodenough, F. S. Guillot & J. W. Snow : *Environm. Ent.*, 6, 66 (1977).
- 49) L. Hammack, M. Bromel, F. M. Duh & G. Gassner : *Ann. Ent. Soc. Am.*, 80, 775 (1987).
- 50) Y. S. Hwang & M. S. Mulla : *Ann. Ent. Soc. Am.*, 64, 1086 (1971).
- 51) Y. S. Hwang, M. S. Mulla & H. Axelrod : *Environ. Ent.*, 4, 769 (1975).
- 52) M. S. Mulla, H. Axelrod & Y. S. Hwang : *J. Chem. Ecol.*, 10, 349 (1984).
- 53) Y. Ishikawa, Y. Ikeshoji, Y. Matsumoto, M. Tsutsumi & Y. Mitsui : *Appl. Ent. Zool.*, 16, 490 (1981).
- 54) Y. Ishikawa & Y. Matsumoto : *Appl. Ent. Zool.*, 19, 448 (1984).

お知らせ

三菱化成生命科学研究所特別研究員公募

三菱化成生命科学研究所第5プロジェクトでは特別研究員(postdoctoral fellow)を募集しています。

資格：博士号取得(見込)者, またはそれに相当する研究業績のある方

研究テーマ：ショウジョウバエ本能行動の分子生物学(遺伝子クローニング), 分子生物学, 生化学の素養のある方が望まれますが, とくに背景は問いません。

期間：採用日から1年毎の更新により2年間(着任期日は相談に応じます)。

応募方法：履歴書, 研究業績目録, 推薦書を添えて下記にお送り下さい。

照会先：〒194 東京都町田市南大谷 11

三菱化成生命科学研究所 第5プロジェクト 山元大輔
☎ 0427-24-6237