昆虫の行動と信号物質†

高 橋 正 三

(京都大学農学部農業研究施設)

昆虫の五感とは視覚、聴覚、触覚、味覚、嗅覚であり、このうち嗅覚、味覚はともに化学物質を受容する感覚で化学感覚と総称される。昆虫の嗅覚受容器は主に触角に分布している。触角の表面にはたくさんの感覚毛があり、1個の感覚毛は小さな感覚器という意味で感覚子と呼ばれている。嗅感覚子の表面は硬いクチクラでおおわれているが、壁面全体に匂い分子の通るたくさんの小孔（嗅孔）があいている。1個の嗅感覚子には数個の感覚細胞が含まれていて、線毛突起を感覚子の先端にまで伸ばしている。クチクラと線毛突起の間には液体がつまわっていて、嗅孔を通して入った匂いはこの液体にとけて線毛突起に受容される。

一方、昆虫の味覚器は体表のいろいろな部位に存在している。たいていの昆虫では口器の上にあるが、ハエでは前肢の附節にも存在している。昆虫の味覚毛はキチン質の壁を持った毛状感覚子で先端には味孔とよばれる小孔がある。味覚毛は水溶性物質に対する感覚器であるが、多くの昆虫は蠟物質のような水に不溶性の物質を接触によって識別することができる。このような感覚子を接触化学感覚子と呼んでいる。多くのゴキブリの触角、チョウ、ハエの前肢の附節などに存在している。味孔と同じように接触化学感覚子の先端にも小孔がある。

行動は昆虫の発育段階に応じた生理条件の下で五感の受容した刺激とその統合によって発現される。五感のなかでも化学感覚刺激に対する反応として多くの昆虫の行動が解発される。摂食行動、配偶行動、産卵行動、防御行動などである。配偶行動は成虫になって性的に成熟してから初めて起こる行動で、雌雄の認知に化学感覚が大きくかかわっている。それに対して、摂食行動はふ化直後の幼虫にもあるいわば本能的行動の典型である。昆虫

の個体数は餌の量によって大きく左右されるが、何でもたべるわけではない。種によっては植物の葉を摂食し、動物から吸血し、昆虫が昆虫を食いつくす。このように昆虫の食性は多様で、肉食動物、草食動物、食草植物といったいわゆる弱肉強食のような一方方向の食物連鎖よりもはるかに複雑な相互関係が化学物質を仲介者として存在していることが次第に解明されてきた。昆虫は他の動物から捕食されないように防御物質を解発する。昆虫が摂食しない植物には、摂食を阻害したり消化を低下させる物質が存在する。昆虫に被害されると植物の匂い物質に変化が起こり、その匂いが葉を食害した昆虫を攻撃する昆虫やダニを誘引する。このような生態系における生物種の相互作用に関与する物質をアレロケミカル (allelo-chemical) といい、生物の長い進化の歴史のなかで固有の生合成機構を確立してきた。アレロケミカルはそれを生産する種の生存に有利な物質か、不利な物質かあるいはとくに作用しない物質かにわけられる。同時にまたアレロケミカルを受容した側にも利益、不利益、無作用というように判断できる反応が起こる。そこでこれらを理論的に可能な組合せも加えて分類すると、表1のようになる。現在ではこれらアレロケミカルにシノモン (syno-mone)、アロモン (allomone)、カイロモン (kairomone)、アンチモン (antimone) と名づけられ、それらの生態系における機能と化学的性質が解明されるようになった^(1,2)。

生物の同一種内の個体間で生理作用あるいは行動を引き起こす物質は上記の種間で作用する4つのタイプの物質とは異なっている。これがよく知られているフェロモン (pheromone) である。フェロモンの研究はカイロの配偶行動に関与する雌の解発する性フェロモンで始まったので、昆虫の性フェロモンだけに関心が向けられがちである。しかし、哺乳動物の縄張りを知らせる物質、群をつくる信号、昆虫の警報信号などもフェロモンの例である。フェロモンは同種の他個体の嗅覚で受容される匂

† Semiochemicals in Insect Behavior.

Shozo TAKAHASHI (Pesticide Research Institute, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606)

表1 アレロケミカルの分類

アレロケミカル	生産者	受容者
シノモン	+	+
アロモン	+	0
	+	-
カイロモン	0	+
	-	+
アンチモン	-	-
	0	-
	-	0
	0	0

+: 種の生存に有利な作用, -: 種の生存に不利な作用, 0: 無作用.

い刺激がよく知られているが、ミツバチ、シロアリの階級を決めるフェロモンは口から摂取、吸収されて機能する。上述したように接触化学感覚の発達した昆虫では雌雄の認知に触角による接触、前肢附節による体表面の接触で同種の雌雄の性成熟を認知して交尾行動に入る種も多く知られるようになった。

1. シノモン 生産者にもそれを受容する側にも適応的利益をもたらすようなアレロケミカルのことである。花の匂いあるいは蜜とそれを求めて飛来するハチのような授粉昆虫との相互関係における花の匂いあるいは蜜がそれである。その他に、アブラムシの甘露をもらいながらそれらの防衛にあたったり、より良い植物へのアブラムシの移動を手伝うアリがある。シノモンの研究のなかで最近注目を集めているのは、植物-食植昆虫-捕食昆虫といった三栄養段階にわたる生態系におけるシノモンの作用である。食植昆虫に食害された植物は SOS の揮発物質を放散して捕食昆虫を誘引する。ヤガの *Heliothis zea* の幼虫がフジマメの葉を食害すると、揮発物質の成分に変化が生じ、*H. zea* の寄生蜂であるコマユバチ *Microplitis croceipes* をよく誘引するようになる。しかも、コマユバチの雌には誘引性があるが雄にはない⁽³⁾。このような食害葉の誘引性はリマメーナーミハダニーチリカブリダニの関係にも発見されている⁽⁴⁾。

2. アロモン 動物は生涯の間に多くの危険に遭遇するので、生活史を全うするのはごく少数である。とくに産卵数の多い昆虫、節足動物、海洋生物の生態の観察からもよくわかることである。捕食動物に対して逃げ足が速い、かくれる、カモフラージュ、隠蔽色を持つ等の防御行動をとる昆虫が多い。多くの昆虫は防御物質を分泌して捕食者に対抗するが、捕食者も捕食の効果をあげ

るために攻撃相手の昆虫をだまし、混乱させ、誘引し、服従させる。一方、植物も食植動物に抵抗するため、組織が硬い、刺が多い、味が悪い、毒があるなどの防御手段を進化させてきた。植物と昆虫の相互関係で興味をひくのは、虫癭をつくる昆虫が植物を住家にするとか、食植昆虫が寄主植物と類似した匂いを出して植物に化けて捕食を免かれるなどの例である。昆虫の防御行動に使われる分泌物あるいは捕食されにくい昆虫の体成分には体内で生合成されるものばかりでなく、食植昆虫が食草成分のなかからある化合物群を選択的に貯蔵してアロモンとして利用する種が多く知られている。アロモンの効果は生産者にプラスで受容者にマイナスまたはゼロであるが、アロモンと考えられる物質でも受容者にきわだった不利益のない物質も多い。直接効果はないが、遅効性だったり、間接的效果がまだ解明されていない場合もある。

3. カイロモン 表1に示したようにカイロモンは生産者にマイナスか 0、受容者にプラスの物質である。ある植物が食植昆虫の寄主植物であるとき、その植物成分は誘引、定着、産卵刺激、摂食刺激に作用している。これがカイロモンの代表例である。一方、この植物を寄主としないう昆虫に対しては忌避物質、産卵阻害物質、摂食阻害物質の含有が示唆され、これらの化合物はすでに述べたアロモンに相当する。寄生蜂のような昆虫は寄主昆虫の匂い、性フェロモン、集合フェロモン、唾液成分、分泌物、甘露、鱗粉、体表ワックスをカイロモンとして認知して寄主を発見する。スジコナマダラメイガ幼虫の大あご腺分泌物、糞に含有されている 2-アシルシクロヘキサン-1,3-ジオン、4-ヒドロキシ-2-アシルシクロヘキサン-1,3-ジオンに刺激されてヒメバチはこの幼虫に産卵する⁽⁵⁾。アワヨトウ幼虫に産卵するカリヤサムライコマユバチは、寄主昆虫の唾液、体表ワックス、糞に存在する 2,5-ジアルキルテトラヒドロフランによって産卵刺激を受ける⁽⁶⁾。捕食性の昆虫やダニがカイロモンに反応する例はあまり知られていないが、キクイムシが集合フェロモンの信号で寄主木に集中攻撃をかけると、それにカッコウムシが誘引されて捕食する例がある。そのほかに、アブラムシの体液に誘引されるテントウムシ、ハダニの網糸、糞のメタノール抽出物に誘引されるチリカブリダニなどがある。

4. アンチモン 生産する側にも受容する側にも不利益を与える物質とは生物現象のなかでの役割としては

考えにいくが、いくつか相当する現象が知られるようになった。植物の茎葉の表面に多くの刺毛がある。植物によっては少しの刺激で、刺毛がこわれ根元から分泌物がでてくる。ジャガイモ、野生トマト、野生タバコのこのような分泌物には多くのアルカロイドが含有されていて昆虫の食害を減少させている。同時にこれらの植物の刺毛は葉を食害する昆虫の天敵である寄生蜂、捕食虫にも機械的なあるいは化学的な悪い影響を与える。植物刺毛からの分泌物は寄生蜂、捕食虫を遠ざけて食植昆虫を助けている。

牧草、サトウキビ、トウモロコシを食害するアワヨトウとクサンロヨトウは同所的に生息する近縁種である。アワヨトウ幼虫の体表、唾液、糞に存在する 2,5-ジアルキルテトラヒドロフランの刺激で寄生蜂のカリヤサムライコマユバチは産卵し、およそ 10 日でたくさんのコマユに包まれた蛹が体表にでてくる。同所種であるクサンロヨトウ幼虫の体表、唾液、糞にもほとんど同じ成分の産卵刺激物質が存在している。カリヤサムライコマユバチはその刺激で産卵するが、決してそこから次世代の蜂

が羽化してくることはない。アワヨトウのカイロモンである化合物はクサンロヨトウも生産し、受容者であるカリヤサムライコマユバチには徒勞に終る行動を起こさせているのでアンチモンの機能を持つ物質であるといえる⁽⁷⁾。

- (1) D. A. Nordlund, R. L. Jones and W. J. Lewis (eds.): "Semiochemicals," John Wiley & Sons, 1981.
- (2) P. Barbosa and D. K. Letourneau (eds.): "Novel Aspects of Insect-Plant Interactions," John Wiley & Sons, 1988.
- (3) D. W. Whitman and F. J. Eller: *Chemoecology*, 1, 69 (1990).
- (4) M. Dicke: Ph. D. thesis, Agricultural University Wageningen, 1988, p. 89.
- (5) A. Mudd and S. A. Corbet: *J. Chem. Ecol.*, 8, 843 (1982).
- (6) J. Takabayashi and S. Takahashi: *Appl. Entomol. Zool.*, 21, 114 (1986).
- (7) J. Takabayashi and S. Takahashi: *J. Chem. Ecol.*, 16, 2009 (1990).