捕食性ダニ—植食性ダニ—寄主植物という三者間の化学的相互作用†

—植物が捕食性ダニに植食性ダニを退治してもらう話—

高 林 純 示

(京都大学農学部)

はじめに

植物にとって、植食性昆虫(加害者)から身を守ることは重要な問題である。多くの植物で、いまだに加害者に対する直接的(direct)な防衛機構が報告されてきた。たとえば、加害者に対する毒物を二次代謝産物として生産する場合や、粘着物質を腺毛から生産して物理的に身を守る場合などである⁽¹⁻³⁾。一方、このような直接的な防衛機構だけでなく間接的(indirect)な防衛機構も報告されている^(4,5)。つまり、加害者の天敵(寄生者、捕食者)を植物がボディーガードと呼び寄せて、加害者を退治してもらおうという場合である。このような場合でも、植物とボディーガード(天敵)との間に作用する化学物質(情報化学物質:インフォケミカル)が重要な役割を果たしている⁽⁶⁾。

このような直接防衛と間接防衛は、それぞれさらに2つの場合に分けられる。すなわち、加害者に対してつねに防衛している場合(constitutive defence)と加害されたときにのみ防衛する場合(induced defence)である。最近になって、植物-植食性ダニ(ナミハダニ)-捕食性ダニ(チリカブリダニ)という三者関係のなかで間接誘導性防衛(induced indirect defence)機構が発見され研究が進められてきている^(7,8)。本総説では、この三者関係について化学生態学的な面からの研究成果を紹介する。

1. チリカブリダニの餌発見

チリカブリダニは体長が1mm程度の小さな捕食者で、餌のナミハダニとほとんど同じ大きさである。チリ

カブリダニにとって、ナミハダニの生息域(寄主植物群)のなかのある植物上の、ある葉の上に存在するナミハダニのコロニーを発見するのは、そのボディーサイズからしてそう簡単だとは思えない。チリカブリダニの餌発見はいまだに偶然であると思われていたが^(9,10)、最近になって、ナミハダニが加害した植物(リママメ)葉にこの捕食者が誘引されることがY字型オルファクトメーター(図1)⁽¹¹⁾を用いた実験で明らかになった^(6,12)。Y字管の一方の腕から加害されたリママメ葉の匂いを、他方の腕からは健全なリママメの匂いを同時に送ると、チリカブリダニは加害されたリママメの匂いを選択する。つまり植物は、自分がナミハダニに加害されたときに、「助けて!」という化学信号を出してチリカブリダニを誘引し、ナミハダニを退治してもらう。この誘引物質の生産サイトは、ナミハダニに加害された葉であることがわかっている⁽¹³⁾。しかし機械的な傷では生産されない⁽¹⁴⁾。

リンゴハダニは、その成虫や卵はチリカブリダニの餌にならず、若虫や幼虫のみが餌になるハダニである。若虫や幼虫を食べた場合でも、チリカブリダニの次世代数はナミハダニを餌にした場合よりも減ってしまう。このようなチリカブリダニの餌として不適当なリンゴハダニが加害したリンゴ葉に対して、チリカブリダニは、満腹のときには誘引されず空腹のときだけ誘引される。一方、ナミハダニが加害したリンゴ葉は、満腹のチリカブリダニを誘引する^(13,15)。すなわち、同じ植物(リンゴ)が異なったハダニに加害されている場合、チリカブリダニはその2種を匂いで区別できる。

次に、ナミハダニが異なった植物を加害した場合、チリカブリダニの誘引のされかたに違いがあるかどうかを調べた^(5,16)。その結果、植物によって誘引力に違いが認められた(表1)。

† Chemically mediated tritrophic interactions consisting of predatory mites, spider mites and plants.

Junji TAKABAYASHI (Pesticide Research Institute, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606)

図 1 Y字型オルファクトメーター

以上のデータより、チリカブリダニ誘引物質の生産には、加害するナミハダニの種特異性と、植物の種特異性があることがわかる。

2. チリカブリダニ誘引物質の化学分析

生物学的なデータより、リママメ葉がナミハダニに加

表 1 満腹した雌チリカブリダニのY字管オルファクトメーター内での反応：ナミハダニに加害された葉の匂い vs. 未加害の葉の匂いを選択させた場合

植 物 種	チリカブリダニ が選んだ匂い		No choice	誘引性 ^a (%)
	加害葉	未加害葉		
Lima bean	51	11	32	82.3*** ^b
Cucumber ^c	39	23	20	62.9*
Tomato	74	32	34	69.8***
<i>Solanum luteum</i>	40	18	22	69.0**

^a $\frac{\text{加害葉を選んだ個体}}{\text{加害葉を選んだ個体} + \text{未加害葉を選んだ個体}} \times 100$.

^b Sign test : *0.01 < P < 0.05 ; **0.001 < P < 0.01 ; ***P < 0.001.

^c 植物の最も若い葉.

害されたときにのみ生産され、健全葉や、機械的な傷を受けた葉では生産されない、あるいはごく微量しか生産されない物質が、チリカブリダニ誘引物質の候補である。この点に注目してチリカブリダニ誘引物質の化学分析を進めた⁽¹⁴⁾。植物葉の生産する匂いをヘッドスペース法で捕集、GC-MS で分析した結果、linalool, 4,8-dimethyl-1,3(E),7-nonatriene, methyl salicylate, (E)- β -ocimene が加害されたときに特異的に生産され、おのこの単独でも誘引性を示す物質として同定された。また、リママメ以外の植物4種についても化学分析を行ったところ、表2に示したように、加害されたときに特異的に生産される揮発性物質主成分のブレンドが異なっていた⁽¹⁶⁾。これは、植物がナミハダニに食われているときに出す「助けて！」という化学信号が植物によって微妙に異なっていると表現できる。では、このような違いをチリカブリダニは認知しているのだろうか？

3. チリカブリダニは加害された植物が生産する揮発性物質のブレンドの違いまで区別するのか？

表2において、匂いのブレンドが異なっているリママ

表 2 ナミハダニに加害されたときに生産されるが、未加害葉や、機械的損傷を受けた葉では生産されないか、あるいは微量にしか生産されない揮発性物質

化 合 物 名	ナミハダニ 誘引性	ナミハダニに加害された				
		リママメ	キュウリ	トマト	<i>S. luteum</i>	リンゴ
(E)- β -Ocimene	Yes	++	++	tr	+	++
4,8-Dimethyl-1,3(E),7-nonatriene	Yes	++	++		++	++
4,8,12-Trimethyl-1,3(E),7(E),11-tridecatetraene	No	+		+		+
Limonene	Yes/No ^a		+		tr	+
Linalool	Yes	+				+
Methyl salicylate	Yes	+		+		+
(E,E)- α -Farnesene	No		+			

++ : 主成分, + : マイナー成分, tr : 微量成分.

^a (-) Limonene は誘引性あり, (+) Limonene は誘引性なし.

メとキュウリは、表1で、誘引力に大きな差があった。そこでこの2つの植物の匂いのブレンドの違いをチリカブリダニが区別できるかどうかを調べた⁽¹¹⁾。実験に用いたチリカブリダニは、(1) リマメ葉上にいるナミハダニを摂食してきたチリカブリダニ(以下、リマメ系統と呼ぶ)と、(2) キュウリ葉上にいるナミハダニを摂食してきたチリカブリダニ(以下キュウリ系統と呼ぶ)の2系統である。加害されたリマメの匂いと加害されたキュウリの匂いを、Y字型オルファクトメーターの左右の腕から同時に与え、チリカブリダニにこの2つの匂いを選択させてみる。リマメ系統のチリカブリダニは、加害されたリマメの匂いを加害されたキュウリの匂いよりも有意に好み、キュウリ系統のチリカブリダニは、逆に加害されたキュウリの匂いを有意に好んだ。すなわち、チリカブリダニは過去の食歴によって、表2に示したリマメとキュウリのブレンドの違いを区別している⁽¹¹⁾。さらに、リマメ系統のチリカブリダニをナミハダニに加害されたキュウリの上(キュウリ系統チリカブリダニの生活環境)に移して飼育すると、同一個体が1週間でリマメ系統からキュウリ系統に変わる。すなわち、チリカブリダニのリマメ系統とキュウリ系統は、学習によって決定されていることを示している⁽¹¹⁾。この学習のメカニズムについては、現在検討中である。

4. 加害された植物が生産する揮発性物質のもう2つの側面

Dicke (1986) は、健全なリマメ葉の揮発性物質と、ナミハダニに加害されたリマメ葉の揮発性物質に対するナミハダニ自身の行動を垂直型オルファクトメーターを用いて研究した⁽¹⁷⁾。ナミハダニは健全なリマメの匂いに対して誘引されたが、同種が加害したリマメの匂いを避ける傾向があった。つまり、ナミハダニが加害したことによって植物が生産する揮発性物質のなかには、ナミハダニを分散させる物質が含まれている。これはナミハダニにとっては(+,+)-分散フェロモンであると考えられる(なお、フェロモンおよびアレロケミカルの新しい定義については引用文献^(6,18)を参照)。

一方、植物と植物との相互作用系において、この揮発性物質の果たす役割に関して、Bruin らの研究がある^(7,19)。ある植物(A)がナミハダニに加害されているとき、その隣で生育している未加害の同種植物(B)はどのような影響を受けるだろうか? 彼らは室内風洞実験で、風上にある(A)が生産する揮発性物質を、風下

にある同種未加害植物(B)が受容したとき、(B)はナミハダニに加害されていないにもかかわらず、チリカブリダニ誘引物質を生産し始めることを明らかにした。まだ加害されていない植物が、隣の植物が加害されていることを察知し、前もってボディーガードを呼んでおくという防衛作戦といえる。これは、植物-植物間のコミュニケーションであり、(A)の生産する揮発性物質は植物フェロモンと定義することができる。

5. ま と め

植物が生産する揮発性物質は、色々な側面を持っていることが明らかになってきている。この総説では、ナミハダニに加害された植物が生産する揮発性物質を通してみられる(1)チリカブリダニとナミハダニとの相互作用、(2)チリカブリダニと植物との相互作用、(3)ナミハダニと植物との相互作用、(4)ナミハダニとナミハダニとの相互作用、(5)植物と植物との相互作用についてふれてきた。これらの事実から明らかなように、植物はいままで考えられてきたような受け身の存在ではない。積極的に捕食性ダニと植食性ダニとの相互作用に影響を及ぼし、何とか自分の身を守ろうとしている。植物と昆虫やダニの相互作用系において行動と化学感覚を研究する場合、天敵-餌動物、植食性動物-植物といった2栄養段階相互作用系を取り扱っているだけでは十分ではなく、天敵-植食性動物(餌動物)-植物という3栄養段階相互作用系で検討する必要がある。

本総説および引用した筆者らの研究の一部は文部省科学研究費補助金重点領域研究(319)「地球共生系:生物の多種共存を促進する相互作用機構」の援助によるものであり、記して感謝いたします。

- (1) D. F. Rhoades and R. G. Cates : *Recent Adv. Phytochem.* **10**, 168 (1982).
- (2) L. M. Schoonhoven : in *Semiochemicals, their role in pest control*. Wiley, New York, 1981, p 31.
- (3) R. W. Gibson and J. A. Pickett : *Nature*, **302**, 608 (1983).
- (4) P. W. Price, C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPeron, J. N. Thompson and A. E. Weis : *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 41 (1980).
- (5) M. Dicke and M. W. Sabelis : *Neth. J. Zool.*, **38**, 148 (1988).
- (6) M. Dicke and M. W. Sabelis : *Func. Ecol.*, **2**, 131 (1988).
- (7) M. Dicke : Ph. D thesis, Agricultural Uni-

- versity Wageningen, 1988.
- (8) M. Dicke, M. W. Sabelis, J. Takabayashi, J. Bruin and M. A. Posthumus : *J. Chem. Ecol.*, **16**, 3091 (1990).
- (9) W. L. Putman : *Can. Entomol.*, **94**, 163 (1962).
- (10) H. Mori and D. A. Chant : *Can. J. Zool.*, **44**, 483 (1966).
- (11) M. Dicke, K. J. van der Maas, J. Takabayashi and L. E. M. Vet : *Proc. Exp. Appl. Entomol. N.E.V.*, **1**, 31 (1990).
- (12) M. W. Sabelis and H. E. van de Baan : *Entomol. Exp. Appl.*, **33**, 303 (1983).
- (13) M. W. Sabelis and M. Dicke : in Spider mites. Their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam, Vol. Ib, 141 (1985).
- (14) M. Dicke, T. A. van Beek, M. A. Posthumus, N. Ben Dom, H. van Bokhoven and A. De Groot : *J. Chem. Ecol.*, **16**, 381 (1990).
- (15) J. Takabayashi, M. Dicke and M. A. Posthumus : *Chemoeecology*, in press (1991).
- (16) J. Takabayashi and M. Dicke : Proc. Oji International Seminar, in press.
- (17) M. Dicke : *Physiol. Entomol.*, **11**, 251 (1986).
- (18) J. Takabayashi and S. Takahashi : *J. Chem. Ecol.*, **16**, 2009 (1990).
- (19) J. Bruin, M. W. Sabelis, J. Takabayashi and M. Dicke : *Proc. Exp. Appl. Entomol. N.E.V.*, **2**, 103 (1991).
-