

捕食性天敵の害虫発見戦略 ～植物－害虫－天敵三者相互作用系の視点から～

京都大学大学院農学研究科
高林純示

1. はじめに

多くの植食性節足動物（以下「害虫」と省略）では、その特異的（および非特異的）天敵によって捕食・寄生されてしまう。つまり、地球上には膨大な害虫の種類に対応した天敵がいることになる。また、天敵の個体数もその種数に反映して膨大となり、地球は天敵の惑星ということになる・・・なるのだが、幸か不幸か天敵のサイズが蚊以下の場合が多いので、毎日の生活で天敵を実感することはほとんどない。天敵を目の当たりにするには、春にモンシロチョウの幼虫（アオムシ）を野外から捕ってきて、育ててみると良い。10匹ぐらいとってくると、そのうちの数匹からは、20-30の小さな幼虫がアオムシの皮膚を破って出てくるのが観察されるだろう。その小さな幼虫は、アオムシのすぐそばで黄色の繭を紡ぎ、やがて寄主のアオムシは死ぬ。数日すると、体長が2mm程度の小さなきれいなハチがたくさん羽化して出てくる。これがアオムシのスペシャリスト寄生蜂アオムシコマユバチである。ハチたちは野外では長ければ数週間生きると考えられるが、その間に交尾をし、寄主であるアオムシを発見しなければならぬわけで、それはハチの体のサイズからして、なかなかたいへんそうである。しかし、一般に天敵が効率よく捕食活動をする結果、自然条件下では害虫の個体群密度は低密度に維持されている、と言われている。

我々は、このたいへんそうな作業、つまり小さな天敵がどうやって害虫を発見しているのかについて、イモムシの内部に卵を生むコマユバチ科の寄生蜂や農業害虫として有名なハダニ類の天敵を用いて調べてきた。その結果、我々の心配をよそに、天敵は害虫が食害した植物が発信する揮発性の化学情報シグナルを利用して効率よく寄主を発見していることが明らかになってきた。ここでは、我々の結果を中心に、天敵の寄主発見のメカニズムを簡単に紹介する。この場合、植物－寄主－寄生蜂の三者がそれぞれ相互作用するので、以下ではそれを三者系と呼ぶことにする。

2. ケーススタディ：カリヤコマユバチ－アワヨトウトウモロコシ株三者系

カリヤコマユバチはアワヨトウ幼虫のみを寄主にするスペシャリスト寄生蜂と言われている。このハチ（に限らず寄生蜂）は昼行性であるが、寄主のアワヨトウはヤガ科の幼虫で夜行性である。このハチは、25度で飼育していると3-4日で死んでしまうので、野外でもそれほど長く生存しているとは思えない。その間に夜行性の寄主を見つけなければならない。どの様にして寄主を見つけているのだろうか？

・被害株発見

寄主が潜在的に生息している植物群落内で羽化し、交尾を終えたカリヤコマユバチが直面する問題は、寄主アワヨトウがいる場所（＝アワヨトウ食害株）をどうやって見つけるかである。まず、健全な植物に対するハチの匂い応答をオルファクトメーターという迷路（図1）で調べたところ、アワヨトウが好んで食べるイネ科植物だけでなく、ハウレンソウやネギやクワの葉など、アワヨトウの食草とならない植物の匂

いにもよく反応する。詳しく調べた結果、このハチは緑色植物が普遍的に持つ「緑の香り」の主成分の一つである青葉アルコールに誘引される事がわかった。つまり、カリヤコマユバチはまず緑色植物（必ずしも寄主植物とは限らない）が存在するエリアを認識し、そのなかで食害株を探すわけである(Takabayashi et al. 1991)。

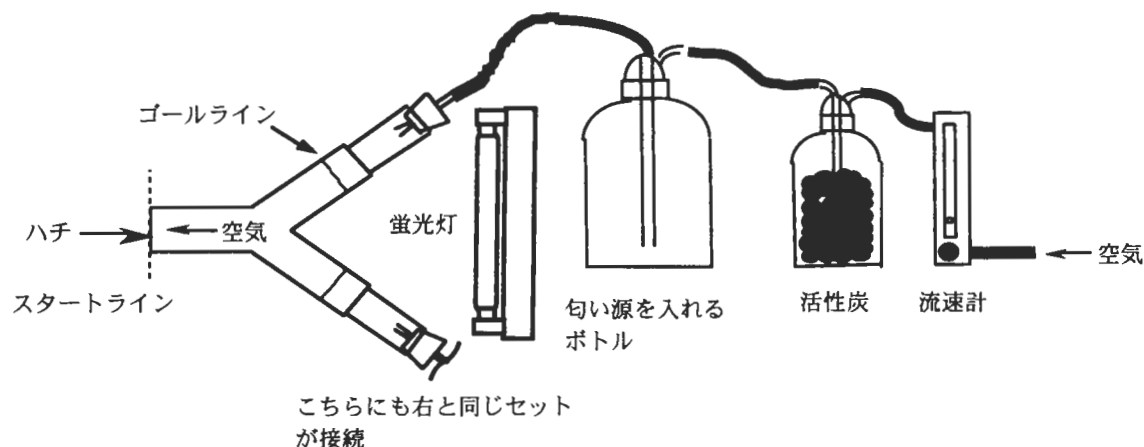


図1 Y字型オルファクトメーター 活性炭を通り洗浄された空気が匂い源を入れたボトルに入り、引き続き匂いがY字型の腕の一方に流れる。もう一方の腕にも同じセットが接続され、異なった匂いが流れる。2つの匂いは中央の管で境界を作って流れ、スタートラインから系外に排出される。スタートラインにハチを一匹入れると、ハチは左右の匂いを受容しながらY字の分岐点まで蛍光灯の光に導かれる。その後どちらかの匂いを選択する。ゴールラインを通過した場合、ある匂いを田の匂いよりも選考したと判断する。

寄主が存在するであろうエリア内でカリヤコマユバチはアワヨトウ被害株を探し出さなくてはならない。アワヨトウが食害したトウモロコシ株の匂いに対するカリヤコマユバチメスの行動反応をオルファクトメーターで調べたところ、被害株の匂いに引き寄せられることが分かった。つまり、アワヨトウ被害株発見の過程でハチは、被害株から出る特異的な揮発性物資を手がかりにしていることが分かった(Takabayashi et al. 1994)。

次にアワヨトウの食害したトウモロコシ葉の匂い物質を吸着剤で捕集し、ガスクロマトグラフィー質量分析計で分析したところ、被害葉からは、未被害葉や、機械的傷葉ではほとんど検出されない特異的な匂い物質が放出されていることが明らかになった。また、この匂いは植物が生産していた。カリヤコマユバチは、アワヨトウが食害しているときに植物から出るこの特異的な匂い成分に反応することで、野外でも被害植物を見分けて定位すると考えられる。また、この誘引物質の生産性は、被害部分で多いものの、それ以外の未被害部分からも生産が認められるので、全身でカリヤコマユバチを呼び寄せていると考えられる。

・ハチは植物の味方？

この匂いは、植物がアワヨトウの食害に反応して積極的に出しているが、その出し方にはある法則が隠されている。2齢とか3齢のアワヨトウに食害された株を用いてハチの反応を調べたところ、その様なトウモロコシ株はハチを誘引する匂い成分を主成分として出していることが分かった。ところが、5、6齢のアワヨトウに加害され

た株から放出される匂い成分を調べると、アワヨトウ被害特異的な匂い成分はほとんど放出されていないか、あるいは放出量が非常に少なくなっていた。実際5、6齢のアワヨトウに加害された株は、ハチを誘しなかった。この現象には、なにか理由があるはずである。カリヤコマユバチは2齢から6齢初期までの寄主幼虫に寄生することができる。従って、カリヤコマユバチの立場から考えると、5、6齢のアワヨトウに加害された株に反応しない明確な理由は考えにくい。なぜハチは5、6齢に成長したアワヨトウの被害に反応し得ないのだろうか？

その答えの一つは植物側の損得にあると思われる。アワヨトウ幼虫がカリヤコマユバチの寄生を受けると、その約10日後にハチの次世代が寄主から脱出し、寄主は死ぬ。問題は、その約10日間のアワヨトウの食欲にある。若いアワヨトウ幼虫が寄生を受けると、食欲が約1/3に減退してしまう。すなわち寄生によって植物が受ける被害は大きく軽減されることになる。ハチはトウモロコシ株の味方と言うことになる。一方、5、6齢のアワヨトウ幼虫が寄生された場合、アワヨトウの食欲の減退がほとんど見られない。これは植物にとって、カリヤコマユバチが寄生してもしなくても、アワヨトウによって被る被害は変わらない事を意味している。トウモロコシ株にとって、食害にตอบสนองして匂い物質を生産するには、エネルギー（コスト）を使う作業である。わざわざ匂いを出してまでハチを呼んで意味があるのは、アワヨトウがまだ小さい時期だけであると考え、被害株のハチ誘引物質生産性の寄主齢による違いが説明できる。つまり、トウモロコシ株にとってハチの寄生が都合の良いとき（若齢のアワヨトウに加害されている時）だけ、ハチに対して匂い物質を生産して友好的に振る舞う。ハチの寄生が植物の損得勘定と合わなくなったら、匂いを出さず寄生蜂との縁をささと切るというドライな関係が成立していると考えられる。

・被害株上で

ハチは、寄主が加害した株を見つけさえすれば、その上には寄主の噛み跡やら糞やら脱皮殻といった手がかりが存在している。それらには、寄主由来の成分が含まれていて、ハチはそれらをアンテナで受容すると、その周辺を集中的に探索する。アワヨトウは夜行性で、昼間はトウモロコシ株の葉鞘や土の中に隠れている。葉の上で食い痕や糞を見つけ、その周囲を探索しても寄主を発見できなかったハチは、そのまま地上に降りていく。地上にも、夜間に寄主が落とした糞が散在している。ハチがそれらの周囲を集中的に探索することで地上で隠れているアワヨトウ幼虫でも発見することができる(Takabayashi et al. 1985)。

ハチは幼虫を近距離（1cm以内）から見つけると飛び乗って、直ちに体の中に卵を産み付けるが、その間数秒の早業である。産み込む卵の数はおよそ40-100卵で、それは寄主サイズに比例している。

カリヤコマユバチはこのように、（1）潜在的寄主生息域の特定、（2）寄主食害株の特定、（3）食害株上での集中的な探索、という段階的な寄主発見過程を経て最終的に昼間隠れている寄主幼虫アワヨトウを発見すると考えられる。

・被害植物由来の揮発性物質がカリヤコマユバチの寄生率に及ぼす効果

食害株からの匂いに対するハチの応答は、実験室内で検出している。検出された応答が果たして実際の寄生率の向上に本当に役に立っているのかどうかを調べるため、恒温高湿の人工気象室内で以下の実験を行った。

アワヨトウが広食性の害虫であることに着目し、トウモロコシ、インゲンマメ、ダイコン各植物上におけるカリヤコマユバチによるアワヨトウ被寄生率を調べた。まず

あらかじめ、3種植物がアワヨトウに食害された時のカリヤコマユバチ誘引性について比較したところ、誘引力の強さはトウモロコシ>インゲンマメ>ダイコンの順番であった。この誘引性の差が寄生率に果たして反映するのだろうか？

寄生率の実験では、アワヨトウ被害株を1ミリメッシュの鉄製の網カゴの中に入れ、それを人工気象室の中に4つ配置した。ハチは籠の外から視覚でアワヨトウがいるかどうかはわからない。この条件では、匂いに誘引され、メッシュをくぐり抜けてカゴの中に入ったハチだけが寄生できる。実験の結果、寄生率は、トウモロコシ、インゲンマメ、ダイコンの順に低下した。それぞれの被害植物から放出される匂い成分の化学分析を行ったところ、それらには質的、量的な差異が認められた(図3)。このような差がカリヤコマユバチ誘引性の差となって現れていると考えられる。また、操作実験で誘引力が高いと認められる植物ほど、実際に天敵を良く誘引し、寄生率を高めることができることを示している(Fujiwara et al. 2000a)。

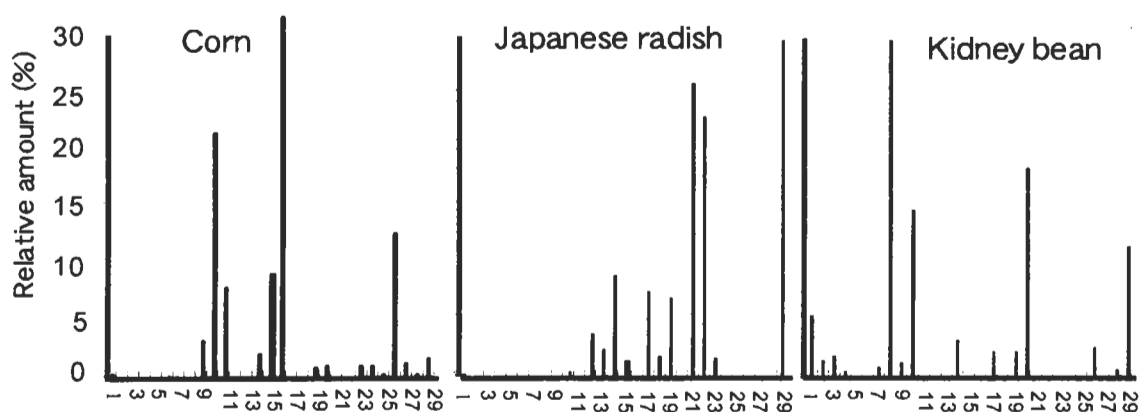


図2 アワヨトウ幼虫の食害を受けたトウモロコシ、ダイコン、インゲンマメ株から放出される匂いブレンド 1. (Z)-3-Hexenyl acetate, 2. (Z)-3-Hexenyl butylate, 3. (Z)-3-Hexenyl 2-methylbutanoate, 4. (Z)-3-Hexenyl isovalerate, 5. (Z)-3-Hexenyl isobutylate, 6. Myrcene, 7. (Z)-Ocimene, 8. (E)-Ocimene, 9. Linalool, 10. (E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene, 11. Elemene, 12. Copaene, 13. unidentified terpenoid, 14. Caryophyllene, 15. Bergamotene, 16. Farnesene, 17. unidentified terpenoid, 18. unidentified terpenoid, 19. unidentified terpenoid, 20. (E,E)-4,8,12-Trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene, 21. Tridecane, 22. Pentadecane, 23. 2-Ethylhexyl acetate, 24. 2-Phenylethyl acetate, 25. Benzyl acetate, 26. 1H-Indole, 27. Methylantranilate, 28. (Z)-Jasmone, 29. Unknown (5 peaks)

・被害植物由来の揮発性物質に対するカリヤコマユバチの学習

以上の実験では、産卵未経験のハチを用いて行ってきた。ハチは被害葉の匂いを手がかりに寄主を発見した後、新たな寄主探索を開始する。その際、一度寄主発見に成功した時に利用した匂い成分は、その周囲にいる次の寄主の発見にも有力な手がかりになるに違いない。うまく寄生できた際に利用した被害植物からの匂いに対するカリヤコマユバチの反応性が、寄生成功後変化するかどうかについて検討してみた。

アワヨトウが食害したトウモロコシ、インゲンマメ、ダイコンに対する産卵未経験バチの反応性は、トウモロコシ>インゲンマメ>ダイコンの順番であった。この順位が各植物上で寄生経験で変化するかどうかについて調べた。その結果、未経験バチの反応性で劣る植物上での寄生経験で、その植物に対する反応性が一時的に高まる、と

ということがわかった。例えば、インゲンマメ株上で寄生に成功したハチは、一時的にアワヨトウ被害インゲンマメ株とアワヨトウ被害トウモロコシ株とに対する反応性が等しくなる。しかし、半日以上経過すると、トウモロコシ被害株の匂いに対する選好性を回復する。すなわち未経験バチの選好性に戻る。この傾向は、それ以外の組み合わせでも同じであった(Fujiwara et al. 2000b)。

寄主アワヨトウは広食性であるため、様々な植物上で生息している。ここで用いたトウモロコシはアワヨトウのもっとも好む植物の一つである。一方、インゲンマメ、ダイコンはアワヨトウの寄主植物としては質の悪い植物である。従って、野外でこの三种植物についてみれば、アワヨトウ幼虫が生息する確率の高さはおそらくトウモロコシ>インゲンマメ=ダイコンの順番であろう。産卵未経験バチの各種被害株に対する反応性はこの確率を反映しているものと考えられる。しかし、例えばいったんインゲンマメ上で寄主を発見した場合、その周囲にさらに別のアワヨトウ幼虫が生息している可能性は高くなる。従って、一時的にインゲンマメ被害株の匂いにチューニングして探索効率を高めているものと考えられる。しかし一定時間経過しても新たな寄主を発見できない時にはもとの反応性に戻るのであろう。

・その他の三者系

我々は上記三者系だけでなく以下のような三者系でも天敵の害虫発見戦略を植物-害虫-天敵三者相互作用系の視点から研究している。

- ・アオムシコマユバチ-モンシロチョウ幼虫-アブラナ科植物
- ・コナガコマユバチ-コナガ幼虫-アブラナ科植物
- ・ハダニ捕食性天敵-ハダニ-栽培植物三者系

利用の可能性

三者系の相互作用は、それ自体興味深い研究対象であるが、さらに、在来の「ただの天敵」を有効に利用し、害虫を低密度におさえる調和的防除ためにも、生態学的三者関係の詳細な研究の展開が不可欠であると考えている。これは積極的に特異的な匂いを出して害虫の天敵を呼び寄せ害虫を退治してもらう場合（植物の天敵誘引シグナル発信）が植物の誘導的間接防衛と位置づけることができるからである。

これまでの総合防除の研究は、（１）有用天敵の導入とその有効利用という応用昆虫学的なアプローチと、（２）植物の害虫に対する抵抗性品種の作出という植物育種学的アプローチの２つに分けることができる。しかしこれまでこの２つのアプローチはそれぞれ独立した研究分野であった。上で紹介した三者相互作用：植食者の被害に反応して植物が生産する天敵誘引シグナルとそれに反応する捕食性天敵という図式-は、上記の２つのアプローチを天敵誘引シグナルというキーワードで統合する可能性を秘めている。

その議論の前に、まず天敵誘引シグナルの情報としての特徴について理解する必要があるだろう。生態系において加害された時にだけ生産する揮発性天敵誘引シグナルは恐らく図３のような形で、被害植物からある一定の濃度勾配で周囲の環境に放出されていると考えられる。すなわち天敵誘引シグナルは天敵にとってみれば（１）匂い物質であるゆえにある程度の距離からでも手に入れやすく（２）植食者の摂食によってのみ生産されるため、シグナルの発信源に植食者がいる点で信頼度の高い情報と考えることができる。カリヤコマユバチのケーススタディやそれ以外の三者系の研究の成果より、このような天敵誘引シグナル情報が持つ特徴を有効に利用するためには、

次のような可能性が考えられる。

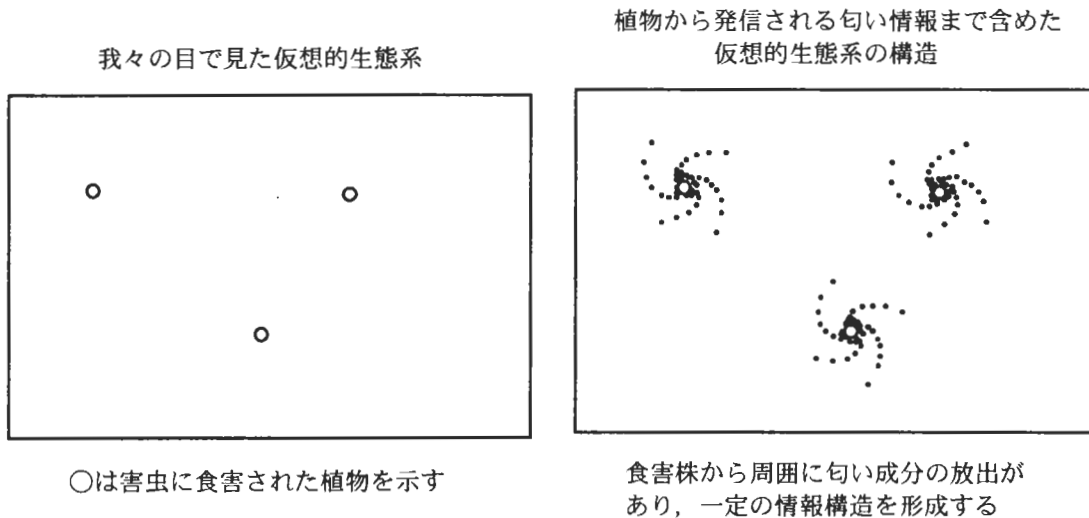


図3 仮想的な生態系における被害植物からの天敵誘引性分の広がり概念図

1・植物自身を持つ天敵誘引シグナル発信能力の強化：植物育種学からのアプローチ

カリヤコマユバチの寄生率実験では、誘引性の高い植物で高い寄生率が実現していた。この結果は、害虫の加害でより強力に天敵を誘引する様な品種を作り出すことによって、天敵を有効に活用し害虫を制御する可能性を示唆している。我々は、マメがナミハダニに食害された場合でも、植物が天敵誘引成分を放出し、その結果ハダニの天敵（例えばチリカブリダニ）が誘引される結果を得ている。この場合、マメの品種によって被害程度と天敵誘引物質生産との関係が異なる。あまり丈が高くない品種（Bush Bean:BB と呼ぶ）と、丈が上へ延びる品種（Pole Bean:PB と呼ぶ）で同レベルの被害を受けた葉のチリカブリダニ誘引性を調べたところ、PB はチリカブリダニを誘引するが、BB は誘引しなかった(Dicke et al. 1990)。チリカブリダニを誘引するために BB は PB の約2倍の被害葉を要する。BB も PB も天敵誘引物質生産とは無関係にある品種として作られたもので、天敵誘引の生産量の差は偶然である。このデータは、品種改良によって天敵誘引シグナルを早くかつ多量に生産するような品種の選抜が可能であることを示唆している。さらに害虫の被害のどのような刺激で天敵誘引シグナル生産が引き起こされるのか等のミクロなメカニズムの全体像が明らかになれば、天敵誘引シグナルを多く発信するトランスジェニック植物の作出も可能であろう。

2・天敵誘引シグナルにより鋭敏に反応する天敵の選抜：応用昆虫学からのアプローチ

天敵誘引シグナルを利用する捕食性ダニや寄生バチでは、そのシグナルに対する反応性を連合学習や鋭敏化といったメカニズムで強化する場合は報告されている。カリヤコマユバチの場合でも、あるアワヨトウ被害植物上での産卵経験で、その植物由来の匂い成分に対する反応が一過的に向上した。また、寄生バチ *Cotesia marginiventris* は数種のガの幼虫に寄生するが、このハチの場合、寄生に成功した時に利用した誘引シグナルを学習し、その後はその寄主と同じ種が加害している植物の誘引シグナルを選択することが報告されている(Turlings et al. 1993)。ハダニの天敵であるチリカブリダ

二でも同様の匂いに対する学習が報告されている(Takabayashi et al. 1994). 天敵に標的となる害虫が生息する植物のにおいを学習させることで、寄主・餌の発見効率を高めることができると考えられる。

3・周囲の天敵を呼び込む：天敵誘引シグナルの農薬的アプローチ

天敵誘引シグナルを人為的に害虫が生息している圃場に処理することで、天敵を呼ぶ道筋を作り、被害初期時に害虫の個体群を効率的に下げ、害虫のエスケープを避けるという戦略が考えられる。この場合、例えば図 3 の全面に天敵誘引シグナルを高濃度で散布してしまうと、せっかくのスポット状の情報構造がこわれてしまい、天敵は本来の情報源に定位できなくなってしまうかもしれない。被害植物からしかこのシグナルが出ないという点が情報として重要である。シグナルの農生態系における効果的な処理は今後の研究課題である。

ここでは植物が出す天敵誘引シグナルを用いた害虫管理への展開を考えてきた。天敵誘引シグナルをいち早く生産する品種を選抜し、土着、あるいは導入天敵を効果的に利用するというアプローチでこれまで共通点のなかった応用昆虫学と植物育種学を統合した新たな戦略的防除手法が確立できるのではないだろうか。

さらに、植物を含む三者の相互作用系の研究は、生物多様性の保全などにも密接に関わっている。近年自然生態系への人為的攪乱が地球規模で進行し、過去における絶滅速度の10万倍の速度で生物多様性が失われつつある。この生物多様性の喪失をくい止めるためには、生態系において生物多様性を維持促進する機構を解明する事が不可欠である。この機構の鍵を握るものの一つとして、生物種間の情報シグナル物質による種特異的な作用の効果があげられる。天敵誘引シグナルが関与する三者相互作用系の研究はその様な効果のケーススタディと考えることができ、総合防除における新たな戦略を導くだけでなく、我々が直面している環境問題に対しても大きく貢献するものと考えられる。

謝辞

本研究は、生物系特定産業技術研究推進機構「新技術・新分野創出のための基礎的研究推進事業」の補助によるものである。

引用文献

Dicke, M., Sabelis, M. W., Takabayashi, J., Bruin, J. and Posthumus, M. A. (1990) Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology* 16:3091-3118.

Fujiwara, C., Takabayashi, J. and Yano, S. (2000a) Effects of host-food plant species on parasitization rates of *Mythmna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) by a parasitoid, *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae) *Applied Entomology and Zoology* 35: 131-136

Fujiwara, C., Takabayashi, J. and Yano, S. (2000b) Oviposition preference on a host-infested plant affects flight and antennal searching behavior of *Cotesia kariyai* toward the host-plant complex. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97: 251-256

Takabayashi, J., Noda, T. and Takahashi, S. (1985) Effect of kairomones in the host searching behavior of Apanteles kariyai Watanabe (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the common armyworm Pseudaletia separata Walker (Lepidoptera: Noctuidae). I. Presence of arresting stimulants produced by the host larvae. *Applied Entomology and Zoology* 20:484-489.

Takabayashi, J., Noda, T. and Takahashi, S. (1991) Plants produce attractants for Apanteles kariyai, a parasitoid of Pseudaletia separata: cases of "communication" and "misunderstanding" in parasitoid-plant interactions. *Applied Entomology and Zoology* 26:237-243.

Takabayashi, J., Dicke, M. and Posthumus, M. A. (1994) Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. *Journal of Chemical Ecology* 20:1324-1354.

Takabayashi, J., Takahashi, S., Dicke, M. and Posthumus, M. A. (1995) Developmental stage of the herbivore Pseudaletia separata affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *Journal of Chemical Ecology* 21: 273-287

Turlings, T. C. J., F. L. Wäcker, L. E. M., Vet, W. J. Lewis & J. H. Tumlinson, 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In: D. R. Papaj & A. C. Lewis (eds), *Insect Learning - Ecological and Evolutionary Perspectives*. Chapman and Hall, New York, London, pp. 51-78.