

アワノメイガ種群の性フェロモン

農業環境技術研究所 田 端 純

はじめに

アワノメイガ *Ostrinia furnacalis* (Guenée) は日本を含むアジア、ロシア、オセアニア等に広く分布し、トウモロコシ *Zea mays* を加害する主要な害虫として知られている。日本には外部形態がよく似た近縁種が分布しており、古くは混同されていたが、寄主植物（加害作物）選好性などの生態的知見も加えた再検討が行われ、現在ではアワノメイガ、アズキノメイガ *O. scapularis* (Walker)、オナモミノメイガ *O. orientalis* Mutuura et Munroe、ゴボウノメイガ *O. zealis* (Guenée)、フキノメイガ *O. zaguliaevi* Mutuura et Munroe の 5 種に整理されている（アワノメイガ種群；服部，1980；服部・六浦，1987；ISHIKAWA et al., 1999 b）。オナモミノメイガ以外の 4 種は食用作物を加害する農業害虫として認知されており、応用昆虫学的に重要視されてきたグループである。

これら 5 種はしばしば同所的に分布し、時には同じ食草を利用することもある（服部・六浦，1987；大野，1999）。また、地域や種によって多少の差は認められるものの、おおむね 4 月の終わりから 9 月にかけて年 2 ～ 3 化するため、成虫の発生時期も部分的に重なって観察される（服部，1980）。このように同所的・同時期的に存在する複数の近縁なガ類においては、性フェロモン成分組成の種特異性が同種-他種個体の識別（交尾前生殖隔離）を行ううえで重要な役割を果たしている場合が多い（LINN and ROELOFS, 1995；CARDÉ and HAYNES, 2004）。本稿ではアワノメイガ種群の性フェロモンに関する研究を紹介し、交尾前生殖隔離に寄与し得る、種特異的な性フェロモン生産の遺伝的・生化学的背景について議論する。

I アワノメイガ種群各種の性フェロモン成分

1 アワノメイガの性フェロモン

アワノメイガの性フェロモンは、(E)-12-テトラデセニルアセテート (E12) および (Z)-12-テトラデセニルアセテート (Z12) の 2 成分から構成される（図-1；ANDO et al., 1980；KLUN et al., 1980）。その組成比は、

E 体の平均比率として 36 ～ 44% であり、個体群によって若干異なることが報告されている（HUANG et al., 1998 b）。E12 および Z12 は、いずれも性フェロモン成分としては極めて希有な成分であり、現在までにアワノメイガ以外にこれらの化合物を利用するガ類は見つかっていない。したがって、アワノメイガと近縁種も含めた他種との間には、性フェロモンに起因する交尾前生殖隔離機構がかなり強固に働いていると考えられる。

2 アズキノメイガ・サブグループの性フェロモン

アズキノメイガは、アズキ *Phaseolus angularis*（マメ科）やホップ *Humulus lupulus*（クワ科）に食入する害虫であるが、このほかにもタデ科・キク科・ナス科等の様々な植物を寄主とする広食性昆虫である。これに対し、オナモミノメイガの食性は比較的狭く、オナモミ *Xanthium* spp. やオオハングソウ *Senecio cannabifolius* といったキク科の食草を好む。

アズキノメイガとオナモミノメイガは、両者とも (E)-11-テトラデセニルアセテート (E11) および (Z)-11-テトラデセニルアセテート (Z11) を性フェロモン成分として利用する（図-1；HUANG et al., 1997；FU et al., 2004）。アズキノメイガには、これら 2 成分の比率に多型的な種内変異が見られることがわかっている（HUANG et al., 2002；TABATA et al., 2003）。すなわち、E 体が 99% を占める E タイプと、逆に Z 体が 97% を占める Z タイプが存在し、両者の交雑体 (I タイプ) はその中間的な表現型 (64%) を示す（TAKANASHI et al., 2005）。このような多型的な表現型は、欧州・北米に分布するヨーロッパアワノメイガ *O. nubilalis* (Hübner) でも同様に見られる（図-1；KLUN et al., 1975；ROELOFS et al., 1987；KLUN and HUETTEL, 1988）。本稿では、これら 3 種をまとめてアズキノメイガ・サブグループと呼ぶことにする。

興味深いことに、日本のアズキノメイガでは 3 タイプが同時間的・同所的に共存しているが（TABATA et al., 2003）、その一方で、アメリカ・ニューヨーク産のヨーロッパアワノメイガでは性フェロモンタイプと化性 (voltinism) に相関が見られるし（GLOVER et al., 1991）、フランス産のものにおいては E タイプと Z タイプがそれぞれ別の寄主植物を利用するホストレースとなっている（THOMAS et al., 2003；PELOZUELO et al., 2004）。同じ種内

Sex Pheromones of *Ostrinia furnacalis* Species Complex. By
Jun TABATA

(キーワード：アワノメイガ種群，性フェロモン，交尾前生殖隔離)

		性フェロモン成分 (テトラデセニルアセテート)				
		Z9	E11	Z11	E12	Z12
アワノメイガ					○	○
アズキノメイガ サブグループ	アズキノメイガ		●	●		
	ヨーロッパアワノメイガ		●	●		
	オナモノメイガ		●	●		
	種内多型		●	●		
ゴボウノメイガ サブグループ	ゴボウノメイガ	●	●	●		
	フキノメイガ	●	●	●		
	ツワブキノメイガ	●	●	●		
		●	●	●		

図-1 アワノメイガ種群の性フェロモン成分
円の大きさは各成分の相対比率を表す。

多型であっても E タイプ Z タイプ間の遺伝子交流の程度は集団によって異なるらしい。

オナモノメイガは、アズキノメイガ・ヨーロッパアワノメイガの Z タイプに相当する成分比の性フェロモンを使用する (Fu et al., 2004)。そのため、アズキノメイガ・サブグループの 3 種間では、性フェロモン成分による交尾前生殖隔離は十分とは言えず、実際に交雑体と目される個体が自然条件下でしばしば観察される (OHNO, 2000)。

3 ゴボウノメイガ・サブグループの性フェロモン

ゴボウノメイガは、ゴボウ *Arctium lappa* やダリア *Dahlia pinnata*, アザミ *Cirsium* spp. を食草とする。一方、フキノメイガはフキ *Petasites japonicus* を加害する。いずれもキク科の限られた種の植物だけを利用しており、広範な作物を食害するアワノメイガやアズキノメイガとは対照的である。

ゴボウノメイガとフキノメイガは、E11 と Z11 だけでなく、さらに (Z)-9-テトラデセニルアセテート (Z9) を加えた 3 成分を性フェロモンとして利用している (図-1)。これら 3 成分の平均組成比は、ゴボウノメイガでは 70/24/6 (Z9/E11/Z11 ; ISHIKAWA et al., 1999 a), フキノメイガでは 45/5/50 (HUANG et al., 1998 a) とそれぞれ報告されている。

近年、ツワブキ *Farfugium japonicum* (キク科) からアワノメイガ類の幼虫が得られ、フキノメイガによく似ているものの、オスの中脚や腹板の形態に差異が認められることからツワブキノメイガ *O. sp.* として区別して扱われるようになった。ツワブキノメイガの性フェロモンも、やはり Z9, E11, Z11 の 3 成分で構成され、その比率は典型的には 19/6/75 であることが明らかにされた (TABATA et al., 2008)。本稿ではこれら 3 種をまとめてゴ

ボウノメイガ・サブグループとして扱う。

ゴボウノメイガの性フェロモンは、E11/Z11 の幾何異性体比が他 2 種と明瞭に異なっている (図-1)。そのため、ゴボウノメイガと他 2 種との間には性フェロモンに起因する交尾前生殖隔離が機能していると考えられる。これに対し、フキノメイガとツワブキノメイガの性フェロモンでは、二重結合部位の位置異性体比 (Z9/Z (E)11) が異なる。しかし、この位置異性体比に関してはいずれの種においても種内変異が非常に大きく、はっきりとした種間差異が認められない (TABATA et al., 2006 ; 2008)。そのため、性フェロモンに基づく交尾前生殖隔離は不完全にしか働いていないと考えられ、実際に両者は実験室内で非常に高い頻度で交雑する。

II アワノメイガ種群における性フェロモンの遺伝的調節と生合成背景

一般に、ガ類の性フェロモンは図-2 のように生合成される。まず、脂肪酸生合成系に由来する炭素数 16 または 18 の脂肪酸アシル補酵素 A (CoA) が、 β 酸化による炭素鎖長の短縮や、不飽和化酵素による二重結合の導入等の修飾を受ける。続いてアルコールやアルデヒドに還元され、場合によってはさらにエステル化されて生成する。性フェロモン成分組成の種特異性には、これらの生合成にかかわる酵素や、その代謝の調節機構が関与していると考えられている (TILLMAN et al., 1999)。

1 アワノメイガの性フェロモン

前述のとおり、アワノメイガは Δ 12 位に二重結合をもつ特徴的な性フェロモン成分を有する。そのため、炭素鎖の不飽和化の仕組みに他種との差異があると想像される。具体的には、11-テトラデセニルアセテートを生産するアズキノメイガ・サブグループでは Δ 11 位不飽

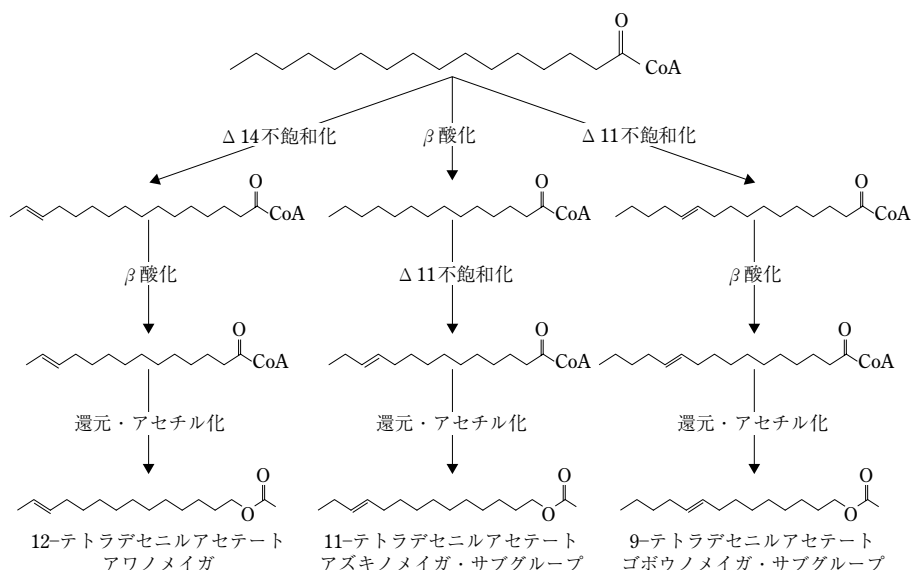


図-2 アワノメイガ種群の性フェロモン成分生成経路の模式図

和化酵素が前駆体を生成するのに対し、アワノメイガでは $\Delta 14$ 位不飽和化酵素が12-テトラデセニルアセートの前駆体を生成すると考えられている(図-2)。

ROELOFS et al. (2002) は、アワノメイガおよびヨーロッパアワノメイガの性フェロモンが生成される腹部末節からcDNAライブラリーを作成し、縮重プライマーを用いて不飽和化酵素をコードする遺伝子群をクローニングした。すると、いずれの種からも $\Delta 11$ 位不飽和化酵素と $\Delta 14$ 位不飽和化酵素の両方の転写産物が発見された。さらに驚くべきことに、各酵素遺伝子のcDNAから推定されるアミノ酸配列にはほとんど差が見られなかった(ROELOFS et al., 2002)。この事実は、全く異なる性フェロモン成分を生産するにもかかわらず、不飽和化酵素をコードする遺伝子自体にはほとんど違いがないことを意味している。

$\Delta 11$ 位不飽和化酵素はヨーロッパアワノメイガ(アズキノメイガ・オナモミノメイガ)に、 $\Delta 14$ 位不飽和化酵素はアワノメイガに必要とされる酵素である。逆に言えば、前者では $\Delta 14$ 位不飽和化酵素が、後者では $\Delta 11$ 位不飽和化酵素が機能していないことになる。この「不機能化」のメカニズムはいまだ明らかにされていないが、酵素の遺伝子がもはや翻訳されない偽遺伝子化しているか、あるいはエピジェネティックな抑制が働いているのではないかと考えられている(ROELOFS et al., 2002; ROELOFS and ROONEY, 2003)。

2 アズキノメイガ・サブグループの性フェロモン

アズキノメイガやヨーロッパアワノメイガの性フェロモン成分比(E11/Z11比)に見られる表現型多型は、常染色体上の一遺伝子座二対立遺伝子(Eタイプ $A^E A^E$; Zタイプ $A^Z A^Z$; Iタイプ $A^E A^Z$)によって強く制御されることがわかっている。オナモミノメイガは、アズキノメイガおよびヨーロッパアワノメイガのZタイプと相同な遺伝子($A^Z A^Z$)をもつことが明らかにされている(Fu et al., 2005)。

これらの対立遺伝子は、性フェロモン生成経路において、E体およびZ体の不飽和脂肪酸アシルCoAを脂肪酸アルコールへと還元する酵素の基質特異性に関与していることが明らかにされている(Zhu et al., 1996)。

3 ゴボウノメイガ・サブグループの性フェロモン

ゴボウノメイガ・サブグループでは、アズキノメイガ・サブグループの性フェロモン成分であるE11/Z11に加え、Z9を利用する点が特徴的である。ゴボウノメイガとアズキノメイガを交雑させて得られた雑種第一世代(F1)はZ9を生産せず、E11/Z11のみからなる性フェロモンを分泌していた。F1をゴボウノメイガに戻し交雑したところ、Z9を含む3成分の性フェロモンを生産する個体と、E11/Z11の2成分のみを生産する個体がおおむね1:1の頻度で得られた。これらの交雑実験の結果は、ゴボウノメイガ・サブグループの3成分の性フェロモンと、アズキノメイガ・サブグループの2成分の性フェロモンとの差異が、ごく少数の遺伝子座によって

制御され、しかも 3 成分形質のほうが劣性であることを示唆している (TABATA and ISHIKAWA, 2005)。

このように成分数の異なるゴボウノメイガとアズキノメイガの性フェロモン生産にかかわる生合成背景を調査するために、両種の性フェロモン腺から前駆体となる脂肪酸アシルを抽出し、分析した。すると、興味深いことに、Z9 を生産しないアズキノメイガからもその直前の前駆体となる $\Delta 9$ 位に二重結合をもつ炭素数 14 の不飽和脂肪酸アシル (Z9-14: Acyl) がわずかに検出された。この事実は、両種の性フェロモン成分数の調節に関与している遺伝子が、アズキノメイガ・サブグループの幾何異性体比 (E11/Z11 比) の多型を支配する遺伝子 ($A^E \cdot A^Z$) と同様に、不飽和脂肪酸アシルを還元する生合成ステップを制御していることを示す。ただ、アズキノメイガの性フェロモン腺内の Z9-14: Acyl の量は、ゴボウノメイガと比べて大変少ないので、Z9-14: Acyl を生成する β 酸化反応を抑制するメカニズムも存在すると考えられている (図-2; TABATA and ISHIKAWA, 2005)。

お わ り に

本稿ではアワノメイガ種群を材料として、性フェロモンの種特異性とその遺伝・生合成背景について紹介し、少数の遺伝子によって性フェロモン成分比率や成分数、場合によっては成分構成そのものに大きな変化がもたらされることを示してきた。これらの事実は、ガ類の性フェロモンが不変的なものではなく、比較的容易に遺伝的な変化が生じ得ることを示唆している。

特に、既に普及している交信かく乱剤などは、害虫の性フェロモン交信を直接阻害しようとするものであり、性フェロモンの生産性や反応性に強い人為選択圧をかけていることになる (望月・野口, 2003)。したがって、交信かく乱剤などの対象となっている害虫では、性フェロモンの遺伝的な変化が促されている可能性がある。実際に、チャノココクモンハマキ *Adoxophyes honmai* Yasuda では、交信攪乱剤の経年使用に伴って、わずか

十数年という短期間のうちに性フェロモンの生産性や反応性が変化した (TABATA et al., 2007 a; 2007 b; MOCHIZUKI et al., 2008)。性フェロモンに限ったことではないが、害虫の遺伝的多様性を理解し、その形質が遺伝的に変化 (進化的応答) し得るものであるということを念頭に置いて害虫防除に臨む必要があるのかもしれない。

引 用 文 献

- 1) ANDO, T. et al. (1980): Agr. Biol. Chem. **44**: 2643 ~ 2649.
- 2) CARDÉ, R. T. and K. F. HAYENES (2004): Advances in Insect Chemical Ecology, Cambridge University Press, Cambridge, p.283 ~ 332.
- 3) FU, X. et al. (2004): Chemoecology **14**: 175 ~ 180.
- 4) ——— et al. (2005): Entomol. Sci. **8**: 363 ~ 369.
- 5) GLOVER, T. J. et al. (1991): Environ. Entomol. **20**: 1356 ~ 1362.
- 6) 服部伊楚子 (1980): 植物防疫 **34**: 383 ~ 389.
- 7) ———・六浦 晃 (1987): 同上 **41**: 62 ~ 69.
- 8) HUANG, Y. et al. (1997): J. Chem. Ecol. **23**: 2791 ~ 2802.
- 9) ——— et al. (1998 a): Entomol. Exp. Appl. **89**: 281 ~ 287.
- 10) ——— et al. (1998 b): J. Chem. Ecol. **24**: 2079 ~ 2088.
- 11) ——— et al. (2002): ibid. **28**: 533 ~ 539.
- 12) ISHIKAWA, Y. et al. (1999 a): Chemoecology **9**: 25 ~ 32.
- 13) ——— et al. (1999 b): Entomol. Exp. Appl. **91**: 237 ~ 244.
- 14) KLUN, J. A. et al. (1975): Environ. Entomol. **4**: 891 ~ 894.
- 15) ——— et al. (1980): Life Sci. **27**: 1603 ~ 1606.
- 16) ——— and M. D. HUETTEL (1988): J. Chem. Ecol. **14**: 2047 ~ 2061.
- 17) LINN, C. E. and W. L. ROELOFS (1995): Speciation and the Recognition Concept, Johns Hopkins University Press, Baltimore, p.263 ~ 300.
- 18) 望月文昭・野口 浩 (2003): 植物防疫 **57**: 21 ~ 23.
- 19) MOCHIZUKI, F. et al. (2008): Appl. Entomol. Zool. **43**: 293 ~ 298.
- 20) 大野 豪 (1999): 利尻研究 **18**: 29 ~ 34.
- 21) OHNO, S. (2000): Entomol. Sci. **3**: 635 ~ 637.
- 22) PELOZUELO, L. et al. (2004): J. Chem. Ecol. **30**: 335 ~ 352.
- 23) ROELOFS, W. L. et al. (1987): Proc. Natl. Acad. Sci. USA **84**: 7585 ~ 7589.
- 24) ——— et al. (2002): ibid. **99**: 13621 ~ 13626.
- 25) ——— and A. P. ROONEY (2003): ibid. **100**: 9179 ~ 9184.
- 26) TABATA, J. et al. (2003): J. Chem. Ecol. **29**: 2749 ~ 2758.
- 27) ——— and Y. ISHIKAWA (2005): ibid. **31**: 1111 ~ 1124.
- 28) ——— et al. (2006): Chemoecology **16**: 123 ~ 128.
- 29) ——— et al. (2007 a): Appl. Entomol. Zool. **42**: 675 ~ 683.
- 30) ——— et al. (2007 b): Entomol. Exp. Appl. **122**: 145 ~ 153.
- 31) ——— et al. (2008): J. Appl. Entomol. **132**: 566 ~ 574.
- 32) TAKANASHI, T. et al. (2005): Biol. J. Linn. Soc. **84**: 143 ~ 160.
- 33) THOMAS, Y. et al. (2003): Evolution **57**: 261 ~ 273.
- 34) TILLMAN, J. A. et al. (1999): Insect Biochem. Mol. Biol. **29**: 481 ~ 514.
- 35) ZHU, J. W. et al. (1996): Insect Biochem. Mol. Biol. **26**: 171 ~ 176.

農林水産省プレスリリース (22.1.16 ~ 22.2.15)

農林水産省プレスリリースから、病害虫関連の情報を紹介します。

<http://www.maff.go.jp/j/press/syouan> の後にそれぞれ該当のアドレスを追加してご覧下さい。

- ◆「農薬の販売の禁止を定める省令の一部を改正する省令案」等に対する意見・情報の募集について (1/29)
/nouyaku/100129_1.html
- ◆ポテトスピンドルチューバーウイルス (PSTVd) によるダリア苗の病気の発生と対応について (2/5)

- /syokubo/100205.html
- ◆「環境にやさしい病害虫の防ぎ方〜農薬だけに頼らなくても病害虫は防げます〜in 福岡」の開催及び参加者の募集について (2/5)
/johokan/100205.html