

匂い物質による作物の誘導防衛

中央農業総合研究センター虫害防除部 しも だ たけ し
下 田 武 志

はじめに

「植物が植食者の食害を受けた際に、その植食者の捕食性天敵を誘引する特殊な揮発物質を生産・放出する」という現象が1980年代に報告されて以来、植食者の食害によって特異的に誘導される「植食者誘導性植物揮発物質 (Herbivore-induced plant volatiles: 以下、匂い物質と呼ぶ)」を介した植物-捕食性天敵間の協調的な相互作用関係が注目されてきた (塩尻ら, 2002)。

匂い物質は、天敵が植食者を効率的に探索するための手掛かりであり、植物が植食者に対抗するための情報化学物質 (SOS 信号) でもある。匂い物質に誘引された天敵の働きを通じて食害が低減する作用は、植物の「間接防衛」と定義され、植物が毒や摂食阻害物質などによって自身を防衛する「直接防衛」と区別される。また、食害を受けた後に匂い物質の放出と天敵誘引が起こることから、「誘導防衛」とも呼ばれる。匂い物質を介した植物の対植食者防衛に関しては、高林 (1992)、満井 (1997)、塩尻ら (2002) 等の総説を参照していただきたい。

筆者らはマメ科植物-ハダニ-捕食性天敵 (天敵昆虫・カブリダニ) の三者系を主なモデルとし、天敵の採餌戦略や植物の対植食者防衛における匂い物質の機能的意義を研究している。本稿では、その成果を中心に、匂い物質を用いた天敵誘引の検証例を紹介し、害虫防除への応用の可能性について言及したい。なお、本稿で紹介する研究成果の一部は生物系特定産業技術研究推進機構のプロジェクト研究「植物の情報シグナルによる植物-害虫-天敵三者間の免疫的相互作用 (生態免疫系) に関する基礎的研究」の一環で実施されたものである。

I 室内検定による天敵誘引性の実証

植食者の食害を受けた被害植物が天敵を誘引する現象は、リマメナーナミハダニ-チリカブリダニを用いた室内検定によって最初に証明された (SABELIS and van de BAAN, 1983)。それ以降、植物-ハダニ-捕食性天敵

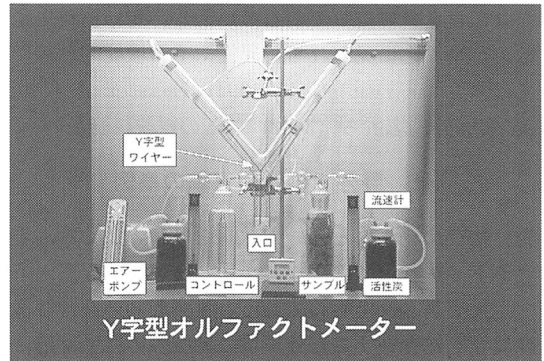


図-1 匂い検定のための Y 字型オルファクトメーター
(目的次第で水平または垂直状態で使用する)

(主にカブリダニ) や植物-鱗翅目昆虫-捕食寄生蜂などを対象に、匂い物質の天敵誘引性が室内実験で検証されている (Dicke, 1999; 塩尻ら, 2002)。ここでは、ハダニ類の有力土着天敵であるハダニアザミウマ (*Scolothrips takahashii*) の研究例 (SHIMODA et al., 1997) を紹介する。

被害植物全体から放出される匂いは、厳密に言えば、匂い物質のほかに、植物が食害の有無に関係なく生産する匂い (緑の香りなど) や、害虫 (排出物などを含む) の匂いなどが含まれる。ナミハダニ食害リマメ葉を対象に、ハダニアザミウマに対する各匂い源の誘引活性を検定用のオルファクトメーターで調査した。その結果、被害葉の匂いには誘引されるが、未被害葉やハダニ (排出物等を含む) の匂いには誘引されず、人為的な傷を与えた葉にも誘引性は認められなかった。以上の結果は、ハダニアザミウマがナミハダニ被害リマメ葉で生産される匂い物質にのみ誘引されることを示している。

被害植物からの匂い物質は複数の成分で構成される。例えば、ナミハダニ食害リマメ葉からは (*E*)- β -ocimene, (*E*)-2,4-dimethyl-1,3,7-nonatriene, linalool, (*E,E*)-2,4,6-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene および methyl salicylate の 5 成分が特異的に放出される (Dicke et al., 1990)。(*E,E*)-2,4,6-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene 以外の 4 成分にチリカブリダニへの誘引活性があり (Dicke et al., 1990), これらを含む各成分の組成や量 (すなわちブレンド効果) がチリカブリダニの反応に強く影響している。

Induced Defense of Plants against Herbivorous Arthropods via Herbivore-Induced Plant Volatiles. By Takeshi SHIMODA

(キーワード: 匂い物質, シグナル伝達物質, 天敵, 餌探索, 対植食者防衛)

匂い物質のブレンドは様々な生物的・非生物的要因(例:植物や植食者の種類)で変化する。天敵は匂い物質の特異性を識別または学習し、好適な餌資源を効率的に探索できる。対植食者防衛の視点で考えれば、植食者の種類ごとに異なる天敵を誘引することで、結果として様々な植食者に対抗しているといえる。匂い物質生産や天敵の行動反応に見られる特異性やその機能的意義については、TAKABAYASHI et al. (1994), DICKE et al. (1998), DICKE (1999), 塩尻ら (2002) などの総説に詳しい。

II 野外での誘引実験の事例

匂い物質に見られる高い天敵誘引効果の多くは、オルファクトメーターや風洞などを用いた理想的な室内条件下で主に実証されたものである。雑多な匂いを含む様々な環境要因が存在する野外環境での実際の行動反応については、相対的にごくわずかな研究例しか存在しない。これは、野外での検証実験が室内でのそれよりも困難であることに加え、野外では必ずしも誘引効果が再現されないことにも起因すると考えられる。こうした問題を検討するためにも、失敗例を含めた誘引実験の事例をいくつか紹介する。

筆者らは、ナミハダニ食害リマママ葉からの匂い物質にハダニアザミウマが野外でも誘引されることを実証した(SHIMODA et al., 1997)。被害植物と未被害植物とをそれぞれ匂い源とした誘引トラップを柑橘園に一定期間設置した結果、ハダニアザミウマは被害植物に有意に多く捕獲された(表-1)。同時に実施した発生調査の結果から、彼らは少なくとも5m以上離れた柑橘樹上からトラップに移動したことがわかっている。どの時点で匂い物質を知覚し、定位したかは不明であるが、以上の結果は、匂い物質がある程度離れた場所に生息する天敵を誘引できることを示唆している。

このような誘引成功例は、カンザワハダニ食害インゲンマメでも報告されており、ナシ園に発生するカンザワハダニの天敵ハダニアザミウマを誘引する(TAKAHASHI et al., 2001)(表-1)。この実験では、ハダニ密度の低下に伴うナシ園からの天敵の移出時期と捕獲時期とが一致している。このことは、餌探索のために本格的に移動する際に、トラップ内のカンザワハダニ食害インゲンマメからの匂い物質に誘引されたことを示唆している。

その他の成功例としては、ハナカメムシ類(*Anthrenocoris nemoralis*等)のキジラミ食害ナシ樹に対する匂い応答(DRUKKER et al., 1995)が知られており、匂い物質中の(*E, E*)- α -farneseneとmethyl salicylateに誘引活性があることが報告されている(SCUTAREANE et al., 1996)。ナミハダニ食害キュウリ株に対するチリカブリダニの誘引性(JANSSEN, 1999)や、キジラミ食害キュウリ株に対するハナカメムシの一種*Orius laevigatus*の定位行動(VENZON et al., 1999)が温室条件下で実証されている。

その一方で、室内で得られた誘引性が野外で再現されない場合もある(表-1)。前述した柑橘園での野外実験では、ヒメハダニカブリケシハネカクシ(*Oligota kashmirica benefica*:以下、ケシハネカクシ)がミカンハダニの天敵として園内に多数生息していた。ところが、ハダニアザミウマの場合とは異なり、本種はナミハダニ食害リマママを誘引源としたトラップに誘引されなかった(SHIMODA et al., 1997)。また、前述のナシ園でのトラップ調査でも、カンザワハダニ食害インゲンマメにケシハネカクシが誘引されなかった(TAKAHASHI et al., 2001)(表-1)。一方で、ナミハダニ食害リマママの匂いに本種が誘引されることは、オルファクトメーターを用いた室内検定や、別の調査地でのトラップ調査によって確認されている(SHIMODA and TAKABAYASHI, 2001)。

表-1 ハダニ被害植物を用いたハダニ捕食性昆虫に対するトラップ実験の事例

捕食性昆虫	被害植物	対照区	トラップ実験の成否	周辺の植生(餌の適合性)	文献
ケシハネカクシ	ナミハダニ食害リマママ	健全リマママ	失敗	柑橘園(温州ミカン) (ミカンハダニ:好適餌)	SHIMODA et al. (1997)
ケシハネカクシ	カンザワハダニ食害インゲンマメ	健全インゲンマメ	失敗	ナシ園 (カンザワハダニ:好適餌)	TAKAHASHI et al. (2001)
ケシハネカクシ	ナミハダニ食害リマママ	健全リマママ	成功	カジノキ群落 (<i>Eotetranychus</i> sp.:不適餌)	SHIMODA et al. (2002)
ハダニアザミウマ	ナミハダニ食害リマママ	健全リマママ	成功	柑橘園(温州ミカン) (ミカンハダニ:不適餌?)	SHIMODA et al. (1997)
ハダニアザミウマ	カンザワハダニ食害インゲンマメ	健全インゲンマメ	成功	ナシ園 (カンザワハダニ:好適餌)	TAKAHASHI et al. (2001)

トラップの成否:被害植物に有意に多く捕獲されたかどうかで判定。ケシハネカクシ:ヒメハダニカブリケシハネカクシ。

野外でのケシハネカクシの反応性については、周辺の環境条件が大きく影響している可能性がある(表-1)。誘引実験に使用したナミハダニやカンザワハダニは本種の好適餌である。この点においては、誘引実験が失敗した調査地で多発したミカンハダニやカンザワハダニも同様である。本種は産卵や発育に大量のハダニを必要とし、ハダニが多発する場所に常に生息する(下田, 1993)。そのため、好適な餌資源が周辺に豊富に存在する環境下では、相対的に小さな餌資源であるトラップ内の誘引源には誘引されないのかもしれない。興味深いことに、誘引実験が成功した調査地に生息した *Eotetranychus* sp. は本種の産卵には全く適さない(下田ら, 未発表)。そのため、誘引源が相対的に小さな餌資源であっても、それを利用しようとした可能性が考えられる。なお、本種とは対照的に、ハダニアザミウマが周囲の環境に関係なく誘引された理由については不明である。実験の成否にかかわらず、野外での反応性を制御する諸要因を天敵ごとに解明するための研究例を蓄積する必要がある。

III シグナル伝達物質を介した防衛

植物ホルモンであるジャスモン酸(JA)は、植食者の食害に対する植物の「直接防衛」に関与するシグナル伝達物質である。サリチル酸(SA)は、病原菌感染に対する生体防御系のシグナル伝達物質として知られる。JAやSA、あるいは揮発性植物ホルモンのエチレンは、ナミハダニ食害リマメが匂い物質を生産する過程で、シグナル伝達物質として働いている(OZAWA et al., 2002; ARIMURA, 2002)。興味深いことに、これらのシグナル伝達物質を植物に処理することで、匂い物質に似た匂いが植物から誘導され、天敵が誘引されることがある(塩尻ら, 2002)。例えば、JA処理を施したりマメやガーベラは、ナミハダニの天敵であるチリカブリダニを室内条件下で誘引する(DICKE et al., 1999; GOLS et al., 1999)。シグナル伝達物質を処理した植物からの匂いが天敵を誘引するかどうかは、食害で誘導される匂い物質とのブレンドの類似性に依存するかもしれない。JAやSAの誘導体であるサリチル酸メチル(MeSA)を同時処理したりマメ葉(JA+MeSA処理葉)は、ナミハダニ被害葉の匂い物質によく似た匂いを生産する(OZAWA et al., 2000)。ハダニアザミウマやケシハネカクシは、ハダニ被害葉の場合と同様に、JA+MeSA処理葉にも室内条件下で強く誘引される(SHIMODA et al., 2002)(図-2, 3)。MeSA単独処理葉からは、JA+MeSA処理葉には及ばないが、比較的類似した匂いが

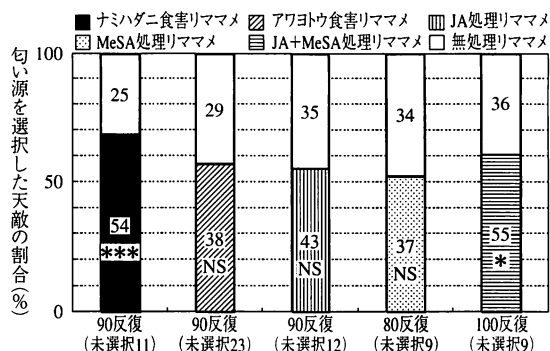


図-2 ナミハダニやアワヨトウに食害させたりマメ葉および、ジャスモン酸(JA)やサリチル酸メチル(MeSA)処理を施したりマメ葉の匂いに対するヒメハダニカブリケシハネカクシの反応(SHIMODA et al., 2002)

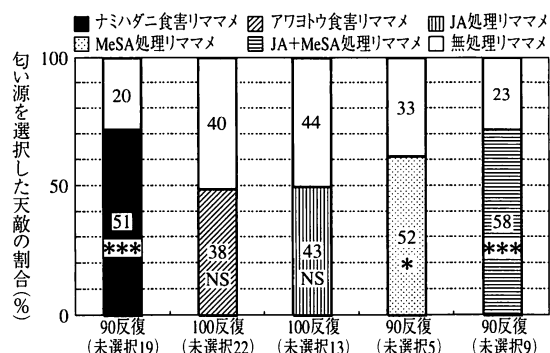


図-3 ナミハダニやアワヨトウに食害させたりマメ葉および、ジャスモン酸(JA)やサリチル酸メチル(MeSA)処理を施したりマメ葉の匂いに対するハダニアザミウマの反応(SHIMODA et al., 2002)

出る。この匂いに対して、ハダニアザミウマは弱い誘引性を示し、ケシハネカクシは誘引されない。JA単独処理葉の匂いのブレンド類似性は最も低く、むしろ、餌にならないアワヨトウ食害リマメ葉からの匂い物質に類似する。両天敵とも、アワヨトウ食害葉やJA単独処理葉には全く誘引されない。

シグナル伝達物質の処理によって野外で天敵の行動を制御することは、少なくとも現段階では容易ではない。例えば、JA+MeSA処理リマメ葉と無処理葉とをそれぞれの誘引源としたトラップをナシ園内に設置した実験(下田ら, 未発表)では、カンザワハダニの天敵であるハダニアザミウマやハネカクシがJA+MeSA処理葉に有意に多く捕獲されることはなかった(図-4)。

その一方で、シグナル伝達物質が植物の対植食者防衛が活性化することを野外で実証した研究例も若干ある(塩尻ら, 2002)。JA処理トマト上では、シロイチモジ

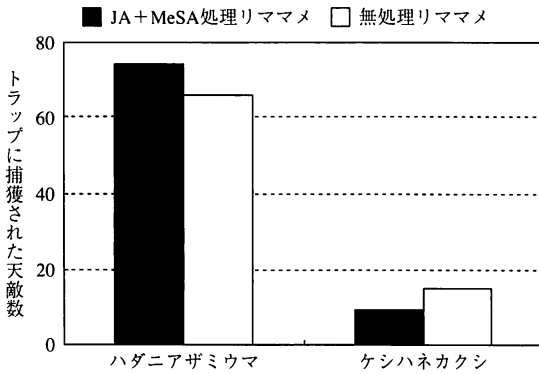


図-4 ジャスモン酸 (JA) とサリチル酸メチル (MeSA) 処理を施したリマメ葉に誘引された天敵数 (ハダニアザミウマ, ヒメハダニカブリケシハネカクシ, 下田ら, 未発表)

カンザワハダニが発生するナシ園 (奈良県斑鳩町) において, ハダニの天敵2種を対象にした誘引実験を行った (1999.7.19~9.11) 結果, いずれの場合でも, 処理区に対する選好性は見られなかった。

ヨトウなどの害虫の密度が無処理区に比べて低くなり, シロイチモジヨトウへの寄生蜂の寄生率が上昇する (THALER, 1999)。ジャスモン酸メチル (MeJA) 処理が施された野生タバコでは, 天敵の捕食率の向上や植食者の産卵数の減少などを通じ, 結果的に植食者密度が90%以上減少する (KESSLER and BALDWIN, 2001)。これらの研究では, シグナル伝達物質が植物の「間接防衛」(天敵誘引) と「直接防衛」の両方を活性化されており, 応用面からも興味深い現象である。

IV 応用の可能性と課題点

本稿で紹介したように, 匂い物質は天敵の餌探索や植物の対植食者防衛における重要な情報化学物質である。しかし, 匂い物質の放出と天敵誘引が起こるのは, 害虫が作物に多少とも被害を及ぼした後である。例えば, インゲンマメはナミハダニによる食害が大きくなって初めて天敵チリカブリダニを誘引する (MAEDA and TAKABAYASHI, 2001)。このようなケースでは, 匂い物質をそのまま害虫防除に利用することは現実的ではない。

一方, シグナル伝達物質を作物に処理することで, 害虫が作物に被害を及ぼす前に, 作物の対植食者防衛を人為的に活性化させることが可能かもしれない。その場合, 「間接防衛」と「直接防衛」の両方が活性化するという大きなメリットがある。その一方で, 例えば高濃度での JA 処理が植物に対して毒性を示すことも指摘され

ている。シグナル伝達物質が作物や周辺環境などに及ぼす影響を評価することが, 応用化に向けての課題である。

最後に, 匂い物質のブレンドに関する情報を基に, 近年, 各種の合成品を用いた天敵誘引実験が実施されている。筆者らの研究グループでも, ナミハダニ食害リマメの匂いに含まれるいくつかの成分を対象に, 合成品によるミヤコカブリダニの室内誘引実験に成功している (下田ら, 未発表)。こうした合成品は応用技術としての利用が期待される天敵行動制御素材であり, 今後の研究の進展が望まれる。

おわりに

被害植物に天敵が誘引される現象が最初に発見されて以来, 植物-植食者-天敵間の三者相互作用系に関する様々な基礎的知見が蓄積されてきた。その一方で, 本稿で紹介したように, 応用的な知見は相対的に少ない。今後は, 天敵の行動制御メカニズムを操作実験等によって解明するだけでなく, シグナル伝達物質や合成品などを主な対象に, 農生態系での天敵の反応やそれに伴う防除効果等を評価するための検証例を蓄積する必要がある。

引用文献

- 1) ARIMURA, G. et al. (2002): *Plant J.* **29**: 87~98.
- 2) DICKE, M. (1999): *Entomol. Exp. Appl.* **91**: 131~142.
- 3) ——— et al. (1990): *J. Chem. Ecol.* **16**: 381~396.
- 4) ——— et al. (1999): *ibid.* **25**: 1907~1922.
- 5) DRUKKER, B. et al. (1995): *Exp. Appl. Acarol.* **77**: 193~203.
- 6) GOLS, R. (1999): *Entomol. Exp. Appl.* **93**: 77~86.
- 7) JANSSEN, A. (1999): *ibid.* **90**: 191~198.
- 8) KESSLER, A. and I. T. BALDWIN (2001): *Science* **291**: 2141~2144.
- 9) MAEDA, T. and J. TAKABAYASHI (2001): *Appl. Entomol. Zool.* **36**: 47~52.
- 10) 満井 喬 (1997): *植物防疫* **51**: 19~24.
- 11) OZAWA, R. et al. (2000): *Plant Cell Physiol.* **41**: 391~398.
- 12) SABELIS, M. W. and H. E. van de BAAN (1983): *Entomol. Exp. Appl.* **33**: 303~314.
- 13) SCUTAREANE, P. et al. (1996): *J. Chem. Ecol.* **23**: 2241~2260.
- 14) 下田武志 (1993): *植物防疫* **47**: 25~28.
- 15) SHIMODA, T. and J. TAKABAYASHI (2001): *Entomol. Exp. Appl.* **101**: 41~47.
- 16) ——— et al. (1997): *J. Chem. Ecol.* **23**: 2033~2048.
- 17) ——— et al. (2002): *Appl. Entomol. Zool.* **37**: 535~541.
- 18) 塩尻かおりら (2002): *応動昆* **46**: 117~133.
- 19) 高林純示 (1992): *植物防疫* **46**: 32~35.
- 20) TAKABAYASHI, J. et al. (1994): *J. Chem. Ecol.* **20**: 1329~1354.
- 21) TAKAHASHI, H. et al. (2001): *Exp. Appl. Acarol.* **25**: 393~402.
- 22) THALER, J. (1999): *Nature* **399**: 686~688.
- 23) VENZON, M. et al. (1999): *Entomol. Exp. Appl.* **93**: 305~314.