

性フェロモン製剤（交信かく乱剤）に対する抵抗性

農業環境技術研究所 田端 純・杉江 元
信越化学工業株式会社 望月 文昭

はじめに

農産物をはじめとする食の安心・安全に対する消費者の関心は年々強まる一方であり、環境の保全や食品の安全性に配慮した農業害虫管理がますます求められている。性フェロモンを利用した害虫防除技術は、早くからこのような期待を担ってきた（桑原・石井, 1968）。なかでも、交信かく乱剤は、人工的に合成した性フェロモン成分を大気中に拡散させ、害虫の性フェロモンによる交尾相手の誘引を干渉・阻害してその繁殖を抑える製剤であり、我が国では現在15製剤が市販され、2万haを超える農地で使用されている（福本・望月, 2007）。

交信かく乱剤をはじめとする性フェロモン製剤の利点としては、①対象害虫のみに作用し、天敵などの有用昆虫への影響が小さい、②人畜魚毒性がない、③残留性が低く、環境汚染の心配がほとんどない、などが挙げられている（田付, 2000）。また、従来の殺虫剤による防除と違い、性フェロモン製剤による防除では抵抗性が発達しにくいと考えられてきた（WRIGHT, 1964）。性フェロモンは、昆虫自身が生産・放出し、交尾相手を引き寄せるために使用する化合物である。したがって、仮に害虫が交信かく乱剤のような性フェロモン製剤を「無毒化」する能力を身につけたとしても、そのような個体は交尾相手の性フェロモンを感知することができず、子孫を残すことは不可能だと考えられたからである（望月ら, 2001）。実際、1990年代の中ごろまで、抵抗性の報告はなかった（若村, 1993）。

ところが、この十年の間に、世界で最初の抵抗性事例がチャノコカクモンハマキなどを対象とした交信かく乱剤で報告された（MOCHIZUKI et al., 2002）。本事例は、既に本誌においても野口（1999）や望月・野口（2003）によって紹介されているが、本稿では、この抵抗性現象について最近の関連研究を含めて紹介し、なぜ発達しにくいと考えられていた抵抗性が生じてしまったのかを考察してみたい。

I 交信かく乱剤に対する抵抗性害虫の出現

1 テトラデセニルアセテート剤の開発

チャノコカクモンハマキ *Adoxophyes honmai* YASUDA やチャハマキ *Homona magnanima* (DIAKONOFF) は、幼虫時に茶の葉をつづり合わせて食害する茶樹の主要害虫である。これらのハマキムシと総称される害虫では、1960年代には既に有機合成殺虫剤に対する抵抗性が問題となっていたり、代替となる防除資材の開発が求められていた。そのような背景の下で、これらのハマキムシの性フェロモンの研究が開始され、1970年代にその成分の化学構造が相次いで解明された（TAMAKI et al., 1971; 1979; NOGUCHI et al., 1979）。これらの成分と組成比を表-1に示した。このうち、Z11-TDAは両種の性フェロモンに共通して含まれており、この一成分を処理することで2種類のハマキムシの性フェロモンによる交尾行動を同時にかく乱できることが示された（玉木, 1983）。この結果を元に、国内初の交信かく乱剤としてZ11-TDAを有効成分とするテトラデセニルアセテート剤が1983年に農薬登録された。

2 抵抗性の発達

ところが、実用化されてから十数年が経過した1995年ごろ、本製剤を継続的に使用していた静岡県島田市の茶園で、チャノコカクモンハマキに対する効きが悪くなつたとの報告があった。そこで望月ら（2001）は、この圃場に性フェロモントラップを設置し、本製剤の交信かく乱効果を調査した。十分にかく乱効果が発揮されていれば、ハマキムシのオスは性フェロモンに反応できず、性フェロモントラップに捕獲されないはずである。しかし、島田市の茶園では、チャノコカクモンハマキ・チャハマキ両種とも、多数のオスが性フェロモントラップに捕獲された（図-1）。一方で、それまでテトラデセニルアセテート剤を使用したことのなかった埼玉県入間市の茶園にこの製剤を処理し、性フェロモントラップを用いて同様にかく乱効果を調査したところ、オスは全くトラップに捕獲されず十分なかく乱効果が認められた（望月ら, 2001）。これらの事実から、島田市の茶園ではテトラデセニルアセテート剤に対する抵抗性が発達したものと判断された（野口, 1999）。

Resistance to a Mating Disruptant. By Jun TABATA, Fumiaki MOCHIZUKI and Hajime SUGIE

(キーワード：交信かく乱剤、性フェロモン、抵抗性、害虫管理)

表-1 チヤノコカクモンハマキとチャハマキの性フェロモン成分とその組成比 (%)

成分(略号)	チヤノコカクモンハマキ	チャハマキ
(Z)-9-テトラデセニルアセテート (Z9-TDA)	63	—
(Z)-11-テトラデセニルアセテート (Z11-TDA)	31	88
(E)-11-テトラデセニルアセテート (E11-TDA)	4	—
10-メチルドデシルアセテート (10Me-DDA)	2	—
(Z)-9-ドデセニルアセテート	—	9
11-ドデセニルアセテート	—	3

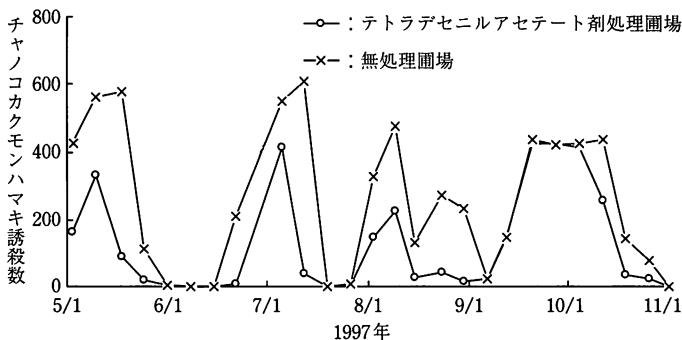


図-1 テトラデセニルアセテート剤を処理した圃場と無処理の圃場にそれぞれ設置した性フェロモントラップへのチヤノコカクモンハマキの誘殺数（静岡県島田市, 1996）

MOCHIZUKI et al. (2002) より改変。

テトラデセニルアセテート剤に対する抵抗性の報告例は、これまで島田市の茶園のハマキムシに限られており、他の地域からの報告はなかった。しかし、最近になって、テトラデセニルアセテート剤を処理した福島県桑折町のモモ園からリンゴコカクモンハマキ *A. orana fasciata* WALSINGHAM による被害が見られ、性フェロモントラップにも同種のオスが捕獲されたとの報告があった（荒川ら, 2006）。リンゴコカクモンハマキはチヤノコカクモンハマキの同属の近縁種であり、性フェロモン成分もよく似ている（Z9-TDA と Z11-TDA の混合物）ことから、この事例でも同様の抵抗性が生じた可能性がある。

3 代替となる交信かく乱剤

このようなテトラデセニルアセテート剤に対する抵抗性を獲得した集団でも、有効な交信かく乱成分の検討が進められた。Z11-TDA に Z9-TDA など他の性フェロモン成分を加えたところ、抵抗性集団に対しても十分なかく乱効果が認められた。この結果を受け、Z11-TDA に Z9-TDA ほかの 4 成分を加えた混合物がトートリルア剤として 2001 年に農薬登録された。現在のところ、トートリルア剤の効果が低下したなどの報告はない。また、テトラデセニルアセテート剤の農薬登録は取り下げ

られており、現在は流通していない。

II 抵抗性発現のメカニズムを探る

1 強力な抵抗性を発現する系統の確立

トートリルア剤の開発によって、テトラデセニルアセテート剤に対し抵抗性を獲得したハマキムシを再び交信かく乱によって防除することが可能となり、一応の対策はなされた。しかし、「性フェロモン製剤には抵抗性が生じにくい」という開発当初の期待を裏切って、十数年の間に抵抗性が発達してしまったのはなぜだろうか。今後の抵抗性の事例を未然に防ぐためにも、そのメカニズムを調べておく必要がある。

独立行政法人農業環境技術研究所では、テトラデセニルアセテート剤の開発以前に島田市周辺の茶園から採集したチヤノコカクモンハマキのコロニーを 40 年以上累代飼育・維持している。この抵抗性をもたないと考えられるコロニーの飼育虫（以下、S 虫と表記）と、抵抗性を発達させた圃場から採集した抵抗性虫（以下、R 虫と表記）を材料として、性フェロモン成分や交信かく乱剤に対する両者の反応行動を観察・比較することで、抵抗性の要因を特定できる可能性がある。そこで、まず高濃

度の交信かく乱剤の下でも顕著な抵抗性を示す系統を確立するために、抵抗性が見られた圃場から採集したR虫を、テトラデセニルアセテート剤で処理した飼育容器内で70世代以上飼育し、さらなる選抜を行った。選抜の結果、1 mg のテトラデセニルアセテート剤を処理した1 lのガラス容器の中でも、60%以上の個体が交尾できるようになった (TABATA et al., 2007 b)。このハマキムシの未交尾メスがひと晩に生産する性フェロモンの量は、数万分の一ミリグラムほどであり (野口, 1991), この程度の量で十分な活性があることを考慮すれば、選抜後のR虫が極めて高濃度のかく乱剤に曝されても抵抗性を発揮していることが理解されよう。

2 抵抗性虫の性フェロモン反応性の特徴

このような選抜を経て強力な抵抗性を身につけたR虫と、抵抗性をもたないS虫のオスを材料として、性フェロモン成分に対する反応性を室内風洞（直径20 cm × 長さ2 m）下で観察した (TABATA et al., 2007 a; 2007 b)。テトラデセニルアセテート剤の有効成分であったZ11-TDAと、もう一つの主要な性フェロモン成分であるZ9-TDAの成分比を様々に変えた性フェロモンルアーを人工的に作成し、それぞれを誘引源として風上に設置して風下からオスを放飼した。S虫では、天然の性フェロモンの成分比に近い30:70 (Z11-TDA : Z9-TDA) のルアーに対して最もよく反応したが、それよりも成分比が偏ると反応活性は低下し、Z11-TDAを含まない0:100のルアーや、反対にZ9-TDAを含まない100:0のルアーに対しては全く反応を示さなかった (図-2)。一方R虫では、S虫とは全く異なる反応行動が観察された。R虫のオスは、Z11-TDAの成分比にかかわらず、どのルナーに対しても同じようによく反応し

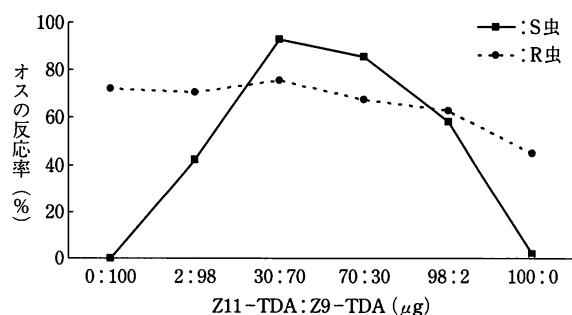


図-2 Z11-TDAとZ9-TDAの成分比を変えた合成性フェロモンルアーに対するS虫およびR虫のオスの反応性

各ルナーはほかにE11-TDA (4 μg)と10Me-DDA (2 μg)をそれぞれ含む。TABATA et al. (2007 a) より改変。

た。驚くべきことに、S虫では全く反応が見られなかつた0:100や100:0のルナーに対しても、R虫の多くは反応を示した (図-2)。この事実は、抵抗性を有するR虫のオスは、交信かく乱成分として使用されていたZ11-TDAともう一つの主要成分であるZ9-TDAの成分比の違いをほとんど識別しないで反応していることを示す。

3 抵抗性の要因

交信かく乱剤がどのように作用して性フェロモンによる交尾相手の探索を阻害しているのか、その詳細な作用機構は、テトラデセニルアセテート剤も含めて多くの製剤で解明されていない。実際の圃場では、いくつかの異なる作用が複合的に働き、結果として交信かく乱効果が引き起こされていると思われる (田付, 1999) が、一つの仮説として、テトラデセニルアセテート剤のように性フェロモンを構成するいくつかの成分のうちの一部を交信かく乱剤として使用すると、天然のメスが放出する性フェロモン成分のバランス (成分比) を崩す作用があるのではないか、と考えられている (SANDERS, 1997)。一般に、ガ類の性フェロモンでは、構成成分の成分比がオスの反応誘起に重要な影響を与える (LINN and ROELOFS, 1995)。前述のとおり、チャノコカクモンハマキにおいても、非抵抗性のS虫では、Z11-TDAとZ9-TDAが30:70に調整されたルナーに対し最も強い反応が見られ、それよりも成分比が大きくずれると反応活性が低下した (図-2)。また、Z11-TDAを過剰に受容すると、オスの行動そのものが抑制されるとの報告もある (HIYORI et al., 1986)。ところが、抵抗性を発達させたR虫のオスにおいては、Z11-TDAの性フェロモン中の成分比がほとんど反応に影響しない (図-2)。したがって、たとえテトラデセニルアセテート剤 (Z11-TDA) によって天然のメスが放出する性フェロモン成分のバランスが大きく歪められていたとしても、かく乱されることなく交尾相手と巡り会うことができると考えられる。

では、仮にこのような成分バランスの歪められた性フェロモン信号に対しても反応できる個体が抵抗性をもたらしているとして、なぜそのような個体が出現したのだろうか。ある薬剤に対する抵抗性を獲得した昆虫が集団中に現れるのは、それぞれの個体がその薬剤に徐々に慣れて抵抗力を身につけるからではなく、遺伝的にその薬剤が効きにくい個体が少数ながらもともと集団中に存在し、そのような遺伝子をもつ個体の頻度が増加するからである。テトラデセニルアセテート剤による性フェロモン成分バランスの歪みの影響を遺伝的に受けにくい個体が、野外のチャノコカクモンハマキ集団に存在し得るの

だろうか。実は、このハマキムシの野外虫が放出する性フェロモン中のZ11-TDAの成分比には、大きな集団内変異や地理的変異があることがわかっている（野口・杉江, 2004）。つまり、全成分中におけるZ11-TDAの割合が少ない性フェロモンを放出するメスもいれば、多い性フェロモンを放出するメスも存在する。それに伴い、Z11-TDAの割合が少ない性フェロモンに反応するオスもいれば、多い性フェロモンに反応するオスも存在すると考えられている。このように性フェロモンの成分比に大きなバリエーションがある場合、非常に大きく偏った成分比の性フェロモン（成分バランスの歪んだ性フェロモン）にも反応し得るようなオス個体が天然に存在していても不思議ではないだろう。そのような反応性の幅が極端に広いオスの頻度が徐々に増加することによって、抵抗性が顕在化した可能性がある。チャノコカクモンハマキ以外でも、抵抗性の報告があったチャハマキ（野口, 1997）やリンゴカクモンハマキ（GUERIN et al., 1986）には、性フェロモンの成分比にバリエーションがあることが明らかにされている。

おわりに

性フェロモンをベースとし、「抵抗性が発達しにくい」と考えられてきた交信かく乱剤であるが、害虫集団に人為選択圧をかけているという意味では旧来の殺虫剤と変わりはない（望月・野口, 2003）。実際に、本稿で取り上げたように、実用化から十数年後には抵抗性の事例が報告された。今後も、チャノコカクモンハマキのような性フェロモンの成分組成比や反応性に大きなバリエーションがある種では、特に抵抗性の発達に注意する必要があるだろう。とはいえ、これまでにテトラデセニルアセテート剤以外の製剤で抵抗性が認められたとの報告はない。また、現在流通している交信かく乱剤は、テトラデセニルアセテート剤のような、性フェロモンのうちの一成分を有効成分とした製剤ではなく、トートリルア剤のように性フェロモンに含まれる複数の成分をベースとす

るもののが主流である。このような製剤ならば、本稿で考察したようなメカニズムで抵抗性を発達させる可能性は低い。しかし、昆虫の遺伝的な多様性は、我々の想像をはるかに凌駕するものであり、全く異なるメカニズムで抵抗性を引き起こす遺伝子が潜在しているかもしれない。交信かく乱剤を継続して使用する際には、処理圃場だけではなく周辺圃場や圃場外の集団も含め、性フェロモンの成分や反応性について詳細な調査を行うことが望ましい。

最後に、本稿の執筆に際し、多くの助言をいただいた野口浩・戒能洋一両博士と、本稿を発表する機会を与えて下さった鈴木芳人・山中武彦両博士に厚く御礼申し上げる。

引用文献

- 荒川昭弘ら (2006) : 第50回応動昆大会講要, つくば: 128.
- 福本毅彦・望月文昭 (2007) : 植物防疫 61: 276 ~ 279.
- GUERIN, P. M. et al. (1986) : J. Chem. Ecol. 12: 763 ~ 772.
- HIVORI, T. et al. (1986) : Appl. Entomol. Zool. 21: 153 ~ 158.
- 桑原保正・石井象二郎 (1968) : 植物防疫 22: 57 ~ 62.
- LINN, C. E. and W. L. ROELOFS (1995) : Speciation and the Recognition Concept, The Johns and Hopkins University Press, London, p. 263 ~ 300.
- 望月文昭ら (2001) : Aroma Res. 2: 185 ~ 189.
- MOCHIZUKI, F. et al. (2002) : Appl. Entomol. Zool. 37: 299 ~ 304.
- 望月文昭・野口 浩 (2003) : 植物防疫 57: 21 ~ 23.
- 野口 浩 (1991) : 農環研報 7: 73 ~ 138.
- (1997) : 植物防疫 51: 122 ~ 124.
- (1999) : 同上 53: 398 ~ 402.
- NOGUCHI, H. et al. (1979) : Appl. Entomol. Zool. 14: 225 ~ 228.
- 野口 浩・杉江 元 (2004) : 農業環境研究成果情報 20: 32 ~ 33.
- SANDERS, C. J. (1997) : Insect Pheromone Research New Directions, Chapman and Hall, New York, p. 333 ~ 346.
- TABATA, J. et al. (2007 a) : Appl. Entomol. Zool. (印刷中).
- et al. (2007 b) : Entomol. Exp. Appl. 122: 145 ~ 153.
- TAMAKI, Y. et al. (1971) : Appl. Entomol. Zool. 6: 139 ~ 141.
- et al. (1979) : ibid. 14: 101 ~ 113.
- 玉木佳男ら (1983) : 応動昆 27: 124 ~ 130.
- 田付貞洋 (1999) : 環境昆虫学, 東京大学出版会, 東京, p. 452 ~ 463.
- (2000) : フェロモン剤利用ガイド, 日植防, 東京, p. 1.
- 若村定男 (1993) : 性フェロモン剤等使用の手引き, 日植防, 東京, p. 61.
- WRIGHT, R. H. (1964) : Science 144: 489.

登録が失効した農薬 (19.9.1 ~ 9.30)

掲載は、種類名、登録番号：商品名（製造者又は輸入者）登録失効年月日。

「殺虫剤」

- NAC 水和剤
7180 : ヤシマミクロデナポン水和剤 85 (協友アグリ)
07/09/21
- DEP 粉粒剤
11867 : サンケイディプテレックス微粒剤 (サンケイ化学)
07/09/29

● メソミル水和剤

- 15609 : ランネット 45 水和剤三共 (三共アグロ) 07/09/22
- 15612 : ランネット 45 水和剤「タケダ」(住化武田農薬)
07/09/22
- 15613 : ランネット 45 水和剤ホクコー (北興化学工業)
(59ページに続く)