

最近におけるマツクイムシ研究の進展（Ⅲ）

— マツクイムシの誘引物質 —

九州大学農学部 住 本 昌 之

1. はじめに

従来マツクイムシは衰弱木に寄生して、これを枯死させる二次性害虫と考えられ、マツの衰弱をひき起す一次的要因をめぐって、数多くの研究がなされてきた。最近に至ってマツノ材線虫が発見され、これを健全木へ接種することにより、マツが枯死すること。更に、この線虫はマツノマダラカミキリにより搬ばれ、若枝の食害部より侵入することが明らかにされた。しかも、この虫による被害は、いわゆる激害型につながるもので、マツクイムシのなかで最も重要な位置を占めるに至ったことは既に周知の事実である。

マツクイムシによるマツの枯損は独り我が國だけではなく、欧米においても広く見られる現象である。特に米国・カナダなどにおいて過去数十年に亘る膨大な研究が主として昆虫学者の手によって蓄積されつつあるが、その大部分はキクイムシ科の昆虫に関するものである。主として米国学派によるキクイムシの誘引挙動についての研究の結果、寄生昆蟲の寄生に対する攻撃は二段階に分けて考えられ、寄主選択としての一次的・個別的な攻撃と、これに続くフェロモン作用を介しての二次的・集団的な攻撃によって、マツは枯死するとされている。このような観点から一次誘引は弱く、二次誘引は強いものとされ、当然のことながら後者に関心が向けられたため、一次誘引についての充分な検討はなされていない。

以上のような国外での状況と、国内的にはマツノマダラカミキリの重要性が知られていない時点で研究をスタートしたために、筆者らはキクイムシ科の代表として、キロコキクイムシ、ゾウムシ科の代表として、シラホシゾウ属を選び、これらの一次誘引を中心として研究を進めてきた。マダラカミキリの誘引については緒についたばかりであり、特に記す程の成果を得るに至っていない。ここでは筆者らの研究室におけるキクイムシ、ゾウムシについての結果を中心として内外の研究の大筋を紹介したい。

2. キクイムシの一次誘引と二次誘引

健全木の衰弱の大きな違いは、後者における含水率の低下と、これに伴う樹脂圧の低下である。米国産の

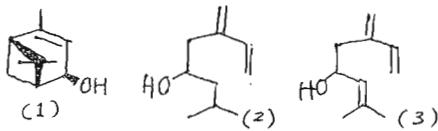
キクイムシ、*Ips confusus* と *I. ponderosae* は走湿性のあることが知られているが、キロコキクイムシは逆に、これを忌避することが室内試験によって示された。このことは後者が、まぎれもなく二次性害虫であることを示唆するものと考えられ、興味深い。

一方、健全なマツ樹皮を傷つけた際に浸出するマツヤニ、Oleoresin は、不揮発性の樹脂酸の他に多量の揮発性モノテルペンを含有しているが、興味深いことにマツを加害する昆虫に対して誘引に働くばかりでなく、忌避の対象ともなる。寄主でないマツの揮発性テルペンや、ある種のモノテルペン炭化水素が、キクイムシに対して有効であることも知られている。オレオレジンを吹き出す力(樹脂圧)の高い健全木に誤って穿孔した成虫や、産みつけられた卵はヤニにまかれて死んでしまうのが普通である。従って健全木と衰弱木の識別は二次性害虫にとって必須の問題である筈であるが、一般論としてはキクイムシが識別し得るかどうかについての結論は出されていないと云うべきであろう。寄主選択としての一次攻撃が成功すると、キクイムシは樹皮下に交尾室を作るが、このさい木屑と共に放出される排泄物(frass)のなかに性誘引物質が含まれ、これが二次攻撃の引金となる。*Ips* 属では、まず雄が、*Dendroctonus* では雌が一次攻撃を行なうので、二次誘引では、その逆の性が主として誘引される。これまで明らかにされたキクイムシ科のフェロモン(二次誘張物質)は下記の7種である。注目すべき点は、いずれもマツの含有するモノテルペン炭化水素(α -ピネン、ミルセン)のアリル位の oxygenation、ないし酸化分解により生じたものと推定されることである。

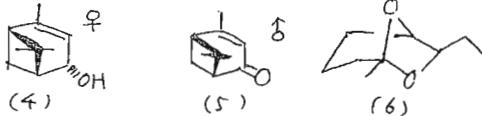
上記のうち(4, 5)は、それぞれのキクイムシの雌雄の後脚部より単離されたものであるが非常に強い活性を示すとは言い難い。他の5種は、いずれも、それぞれの frass より単離されたものであるが、(1～3)は単独では強い活性を示さず、2種以上の混合により強い協力効果が見出された。(6, 7)は単独でも相当の活性を示すが寄主のオレオレジンやモノテルペン炭化水素の強い協力効果が指摘されている。

外國産キクイムシの一次誘引については2, 3の報

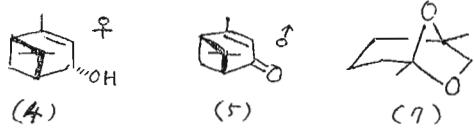
Ips confusus



D. brevicomis



D. frontalis



告が見られるが、体系的に検討された訳ではなく、強い活性成分は得られていない。

筆者らは、このような点を考慮して、一方ではキクイムシの生活の場であるマツ樹皮を中心として、揮発性のテルペングループの再検討を進めるとともに、他方ではマツの主要なモノテルペングループについて、生合成経路に則した酸化 (oxygenation) を行ない、キイロコキクイムシに対する誘引性を比較検討した。

2.1 マツの皮部精油の誘引性

キイロコキクイムシ *Cryphalus fulvus* は体長2~3mm程度の小さなキクイムシで、厚く硬い樹皮をもった主幹よりも、むしろ薄く柔かい樹皮をもった枝条部を好むようである。活動期は春秋2回であるが最も活発に活動するのは4月、5月であるので、この時期が野外試験に適している。試料0.1ccのエーテル溶液をトラップに装着して、マツの木の1.5~2m高さに吊したものを約20m間隔に設置して、2時間以内にトラップに捕捉される虫の数で誘引力を比較した。

樹皮部の水蒸気蒸留によって得られる精油の中性部は、 α -ピネン、 β -ピネン、カンフェン、ミルセン、リモネンなどのモノテルペングループの他、多數の含酸素化合物を含んでいる。しかし安永ら（1962~1963年）はマカマツ樹皮の酸性部より、揮発性を有する安息香酸をキイロコキクイムシの誘引物質として単離し、その誘導体の誘引性や、モノテルペングループとの協力効果などについて報告している。筆者らによる野外試験結果は安永らのそれと、やや趣きを異にし、中性

部に比し、酸性部は比較的弱い活性しか示さなかった。

モノテルペングループのうち、 β -ピネン、ミルセン、リモネンは近似した誘引力を示したが、主炭化水素である α -ピネンは若干低目の誘引力を示した。これらが樹皮部中性油の活性に及ばないことは、むしろ含酸素部に、より活性な成分の存在することを示唆している。しかしながら含酸素部には100種、あるいは、それ以上の微量成分が含まれており、すべての誘引試験は事実上、不可能である。そこで炭化水素に酸素をはめこむ方法として、 α -ピネン(8)について、3方向(a, b, c)への酸化生成物を検討した。(Fig. 1)

2.2 テルペングループのアリル位酸化

アリル位（二重結合の隣接位）の酸化には種々の方法が知られているが、 α -ピネン(8)について云えば、植物体内での最も一般的な生合成経路に添うものとしては、Fig. 1の3方向(a, b, c)が考えられる。これに対応する実験室での酸化は、それぞれ SeO_2 , O_2 , $\text{Pb}(\text{OAc})_4$ により達せられる。これら3種の酸化のうち、ルートa、つまり SeO_2 酸化の場合のみに誘引性の増大が認められた。

この酸化を β -ピネンに適用すると、 α -ピネンの酸化生成物よりも強い活性を示すもの、ピノカルボンが得られた。ミルセン、リモネンの SeO_2 酸化は更に大幅の活性増をもらした。このうち最高の活性を示したものは、メンター1, 8-ジエン-4-オールであった。これにつぐ強い活性は、リモネンの $\text{SeO}_2\text{-H}_2\text{O}_2$ 酸化によりもたらされた。

2.3 アリル位の酸化-還元、その他

樹物の発育段階において生成したアリル位の酸化物が、生体の衰弱・老化に伴って還元される過程のあることが、針葉樹を含む植物で報告されている。もし、マツの衰弱に当ても同様の過程があるならば、二次性害虫としてのキクイムシは、この種の生成物に誘引される可能性があろう。そこで α -ピネン、 β -ピネンを用いて、この過程に相当する化合物を調整し、これらの誘引性を検討した。残念ながら、これらの誘引性

は出発物質の一つである β -ピネンの活性に及ばないことがわかった。

このようなアリル位の酸化につぐ還元と云う過程は別の立場から見ると、二重結合の水和反応に通ずるものである。この種の水和反応生成物の若干について検討したが、いずれももとの炭化水素より却って低くなることが認められた。

以上の範囲を越えて植物と昆虫との係わりで重要と云われてきた若干の含酸素モノテルペンや、マツ観皮部精油に含まれる成分についても検討したが、強い活性を示すものは見られなかった。

キイロコキクイムシの誘引については以上のようにいくつかの異なった考え方から相当数のテルペンについて検討してきた。それらは依然として限られた範囲内のものではあるが、寄主炭化水素、特にリモネンの SeO_2 酸化生成物が著しい活性を示した。これら活性な物質群のうちの若干は寄主成分として存在することが期待されるが、昆虫による健全木と異常木の識別にどのように絡み合っていくのか、興味深い問題である。

3. シラホシゾウ属の誘引

マツクイムシの他の重要なグループとして、シラホシゾウ属が知られている。キクイムシ科の昆虫が米国はじめ各國の研究者の関心を集めめたのに対して、なぜかゾウムシは殆んど研究の対象となっていない。シラホシゾウ属は3種——マツノシラホシゾウムシ、コマツノシラホシゾウムシ、ニセマツノシラホシゾウムシ——よりなるが、いずれも夜行性である。春から秋に及ぶ比較的長い活動期間のうち、5・6月が最も活発である。林縁に屏風型のネットを張り、その内側に供試液を置いてネット表面に集まる虫の頭数から誘引力を比較した。

觀葉部精油の誘引力のはば65～75%が中性部に集中的に見出される。前節に示したアリル位酸化生成物は殆んど活性を示さず、中性部誘引力のはば90%近くが(α -ピネン) + (α -テルピネオール) に依存する。しか

し、この成分だけでは、ニセマツノシラホシゾウムシに対する誘引力は充分なものではない。この虫は餌木に対しても他の2種と違った挙動をすることが(1970年)により報告されているが、テルペンに対しても違った反応を示す訳である。

ネット法により10分ごとに捕えた誘引昆蟲の性比はほぼ1：1となる。餌木への誘引もほぼ同じであることが萩原ら(1970年)により示されているが、このような一次誘引の性格は、シラホシゾウ属が二次的な性誘引を必要としないことを示唆しているように思われる。

4. むすび

キイロコキクイムシ、シラホシゾウ属がマツの含有するモノテルペン炭化水素および、これらの含酸素誘導体に誘引されると云う事実は、他の代表的な針葉樹と違って、マツが比較的多量のモノテルペンを含んでいると云う事実と符号するように思われる。つまり、これらの虫はマツのモノテルペンによって一次的に結ばれている——少なくとも、そのような侧面を持っていることは間違いない。しかしながら健全木と衰弱木の識別と云う寄主選択行動の恐らく決め手となる部分は、まだ説明されてはいない。

更に切実な問題として、カミキリの誘引が大きく残されている。なかでも、マツノ材線虫をまき散らすと云われている後食(成熟食)時の誘引が重要であることは云う迄もないが、これを物質的に明らかにすることは極めて困難な問題と思われる。産卵時には餌木や異常木に誘引されるので、当然モノテルペンとの関係が問題となるが、現在迄の所要の活性を示すものは見出されていない。餌木や異常木に匹敵する程度の活性をひき出すには、更に一段の工夫が必要と思われる。

終りに本研究に一貫して御援助を賜わった林業試験場九州支場、福岡県林業試験場の方々、実験材料を提供して頂いた九州大学演習林、終始御助言を賜わった九大農学部近藤民雄先生、並びに御協力頂いた木材化學叢書の方々に深謝します。