

10017

# 植物香気成分を利用したアブラムシ防除法に関する基礎的研究

堀 雅敏

## 目次

第1章 序論 .....	1
第2章 アブラムシの寄主探索行動における嗅覚刺激と味覚刺激の役割 ...	6
2-1 植物香気成分による誘引効果および忌避効果 .....	6
2-1-1 食性範囲と嗅覚刺激の役割 .....	6
2-1-2 非寄主植物の香気成分による忌避作用 .....	19
2-1-3 モモアカアブラムシに対して忌避性を有する植物精油の 探索 .....	33
2-2 植物香気成分の吸汁抑制効果および定着抑制効果 .....	52
第3章 野外条件下における植物精油のモモアカアブラムシに対する忌 避効果および防除効果 .....	98
3-1 タバコ圃場における忌避効果と PVY 伝播抑制効果 .....	98
3-2 忌避物質の効果的利用法の検討 .....	110
第4章 総合考察 .....	121

## 第1章 序論

農業の始まりと同時に、人類と農業害虫の闘いが始まったと言われるが、第二次世界大戦後、農業に使用され始めた有機合成殺虫剤は、その優れた効果により、作物生産を高めるのに大きく貢献した。その結果、過剰な農薬使用がなされ、殺虫剤抵抗性、殺虫剤による害虫の誘導多発性、食品への農薬残留、および生態系の破壊など多くの弊害を生み出すに至っている<sup>46</sup>。

本研究のテーマである忌避物質（嗅覚に作用し、刺激源に対する距離的な定位に関係し、刺激源に対して負の走化性を起こさせる物質<sup>65</sup>）や摂食（吸汁）阻害物質（味覚に作用し、摂食（吸汁）行動を阻害する物質<sup>65</sup>で、摂食（吸汁）阻害は定着阻害の要因にもなりうる）を含め行動制御物質は一般に、効果、利用の容易さ、価格、開発に関しては、殺虫剤と比較すると不利な面が多いと考えられる。しかしながら、上述のような殺虫剤使用の弊害を考えた場合、従来型の害虫防除から総合的害虫管理（IPM）へ移行することにより、無農薬あるいは減農薬栽培を実現していくことの重要性が叫ばれており、IPM システムの研究あるいはそれに組み込むための個々の技術が研究されている。しかしながら、現状としては、個々の技術の多くは、開発途上あるいは研究が始まったばかりである。そのような中で、IPM に組み込む一つの技術として、忌避物質あるいは摂食（吸汁）阻害物質の利用の可能性を考え、これを研究する事は、きわめて重要なことと考えられる。

食植性昆虫とそれらの寄主植物との関係は、決してでたらめなものではなく、広食性種のように種々雑多な植物を寄主とする種であっても、全ての植物を寄主とできるわけではない。昆虫と寄主との関係の成立には、時間的・空間的諸条件の一致ということも必要であるが、昆虫の感覚・代謝機能と対象となる植物のもつ物理的・化学的諸条件との適合ということも重要なことである<sup>36</sup>。すなわち、昆虫が視覚、嗅覚、味覚、触覚などの感覚機能により、寄主植物を発見認知し、産卵、摂食などの行動を起こし、栄養を摂取して発育していくという生理的関係の成否が重要な問題である<sup>39</sup>。

この生理的關係は、昆虫の感覚生理機能が働く選択行動の第 1 の段階と、感覚を超えた栄養生理機能あるいは代謝機能が働く第 2 の段階の 2 つの場面に大別される。第 1 の段階で昆虫は、視覚、触覚、温湿度感覚など物理的感覚により、植物がもつ色彩、形、大きさ、剛さなどの物理的因子に反応する一方、嗅覚、味覚などの化学的感覚により植物が出す種々の香気、精油類の揮発性物質、あるいは配糖体、アルカロイド、アミノ酸、糖類などの不揮発性物質と反応し、その反応の如何によって、その植物へ接近、試咬、連続摂食、あるいは産卵の各行動を起こしていく。もし反応が昆虫に不利なものならば、行動の回避、中断が起こる。第 2 の段階では、摂食によって体内に取り入れられた植物成分が、消化され、栄養を満たせば、昆虫の発育が進展するが、毒成分のために発育が阻止されたり死に至ることもあり得る<sup>38</sup>。

ヤサイゾウムシ *Listroderes obliquus* Klug<sup>71, 72, 73</sup>, タマネギバエ *Hylemya antiqua* Meigen<sup>22, 23, 37, 40, 41</sup>, マツノマダラカミキリ *Monochamus alternatus* Hope<sup>18</sup>, ニンジンバエ *Psila rosae* (F.)<sup>64</sup>, リンゴミバエ *Rhagoletis pomonella* (Walsh)<sup>9</sup>, ウンカ類<sup>30</sup> など多くの種で、昆虫が寄主植物香気成分に誘引されることが確認されており、寄主探索に嗅覚的なシグナルを利用していることが示唆されている<sup>78</sup>。しかしながら、アブラムシに関する初期の研究では、視覚的な刺激が植物上への降下に重要な役割をしていることは明らかにされたが<sup>48</sup>, 嗅覚的な刺激の役割については知られておらず、アブラムシは植物上に降下する際、嗅覚的なシグナルを利用しないと考えられていた。すなわち、アブラムシは視覚的なシグナルによりまず植物上に降り立ち、その後、物理的あるいは化学的なシグナルにより、その植物上に定着するかしないかを決定し、この繰り返しにより寄主植物に到達すると考えられていた<sup>26, 27</sup>。

しかしながら、ここ 20 年の研究では、ある種のアブラムシにおいて匂いが寄主探索の際のシグナルの役割を担っていること、逆に、ある種の匂いがアブラムシを忌避することが示唆されている<sup>6, 15, 20, 21, 34, 52, 53, 57, 69</sup>。これらのことからアブラムシの寄主探索行動においても、降下場所の決定には視覚的刺激および嗅覚的刺激が主な役割を演じ、降下後の定着には主に味覚的刺激および物理的

刺激が働いていると考えられる。しかしながら、世界に 4000 種以上いるアブラムシ<sup>42</sup>のうち、寄主植物香気成分の誘引性が確認されているアブラムシは、イワミツバフタオアブラムシ *Cavariella aegopodii* (Scopoli)<sup>6</sup>, *Aphis fabae* Scopoli, ダイコンアブラムシ *Brevicoryne brassicae* (L.)<sup>53</sup>, ムギクビレアブラムシ *Rhopalosiphum padi* (L.)<sup>57</sup> などの数種に過ぎず、モモアカアブラムシ *Myzus persicae* (Sulzer) やワタアブラムシ *Aphis gossypii* Glover のようにきわめて食性範囲の広い種についての検討はなされていない。また、寄主植物と同じ科に属する非寄主植物の匂いに対する反応や、同属種のアブラムシでありながら寄主が異なる場合の、植物の匂いに対する反応の違いも検討されておらず、寄主植物の匂いがアブラムシの寄主探索にどの程度の役割をもっているかはほとんど解明されていない。

アブラムシは、吸汁や繁殖による直接的な害を作物に与えるだけでなく、植物病原ウイルスを作物に伝播するため<sup>8</sup>、農作物生産において最も重要な害虫の一つとなっている。現在これらアブラムシの防除には化学合成農薬が用いられているほか、銀白色のフィルムマルチなど、光反射を利用した視覚的忌避資材も広く採り入れられているが<sup>29</sup>、いずれもいくつかの問題点を抱えている。化学合成農薬については前述したように、様々な弊害を抱えている他、とくに、昆虫体内に存在する期間が短く、短時間伝染力をもつ非永続性ウイルスは、アブラムシのごく短時間の吸汁によって伝播されるため<sup>10</sup>、農薬を対象作物に散布しても、それらウイルスの一次伝播を防ぐことは難しい。一方、光反射資材は作物の生長に伴いおおわれる面積が増大すると、その効果が低下するという欠点を抱えている<sup>31</sup>。

先に述べたように、一般的に昆虫は寄主選択行動において、嗅覚、味覚により、植物が出す種々の化学物質と反応し、その植物へ接近、試咬、連続摂食、あるいは産卵の各行動を起こしていくため、それらの化学物質が昆虫の行動に阻害効果を与えれば、行動の回避や中断が起こる。ゆえに、負の走性をもたらす嗅覚的刺激、すなわち忌避物質を与えれば植物への接近を、負の走性をもたらす味覚的刺激、すなわち摂食（吸汁）阻害物質あるいは移動促進物質（昆虫

に接触し、昆虫の直線的移動の速度を向上、あるいは移動の角度変換の頻度を減少させるなどの行動のキネシスに影響を与えることにより、その場所から速やかに退去させる物質<sup>65)</sup>を与えれば定着や摂食（吸汁）行動を抑制できると考えられる。アブラムシの場合、忌避物質によって対象植物への降下行動を阻止したり、即効性の吸汁あるいは定着阻害物質（味覚あるいは嗅覚に作用し、刺激源での定着を阻害する物質）によって定着、吸汁行動の即時停止を促すことができれば、アブラムシによる非持続性ウイルスの伝播抑制も可能になると推測される。

昆虫の忌避物質に関しては、蚊などの吸血昆虫を対象とし人体に処理されるものが代表的であり、現在、市場に出ている忌避剤製品は、そのほとんどがこれら吸血昆虫を対象としている<sup>1)</sup>。蚊の忌避物質としては合成物であるディート（*N,N*-diethyl-*m*-toluamide）が代表的であるが、天然精油であるシトロネラオイルにも古くから活性のあることが知られており、実用的にも用いられている<sup>5)</sup>。その他の昆虫の忌避物質に関しても研究はなされているが、ゴキブリ<sup>19, 50)</sup>や貯蔵害虫<sup>2, 28, 33, 54, 56, 70, 75, 80)</sup>などの家屋害虫に関するものが圧倒的に多く、それ以外では、コドリングア *Cydia pomonella* L.<sup>32)</sup>やオナガコバチ<sup>35)</sup>など一部の種で報告があるものの、あまり研究されていないのが現状である。

アブラムシの忌避物質に関連する物質としては、(*E*)- $\beta$ -farnesene など数種の警報フェロモンが同定されている<sup>59)</sup>。しかし、数種のアブラムシに共通の警報フェロモン成分である(*E*)- $\beta$ -farnesene はアブラムシを忌避するものの、揮発性が高く、酸化されやすいことから、実際の利用技術は確立されていない<sup>14)</sup>。植物香気成分由来の忌避物質に関しては、イワミツバフタオアブラムシに対する linalool<sup>6)</sup>、ムギクビレアブラムシの春移住型に対する methyl salicylate<sup>57)</sup>、*A. fabae* に対する非寄主ハーブの匂い<sup>52, 53)</sup>や isothiocyanates<sup>20)</sup>、methyl salicylate, (–)-(1*R*,5*S*)-myrtenal<sup>15)</sup> が知られているが、野外での効果が確認されているのは狭食性種のイワミツバフタオアブラムシやムギクビレアブラムシに限られ、広食性種では忌避物質を用いて野外での飛来を抑制することに成功した例はこれまでにない。

アブラムシの吸汁，定着阻害物質については，ヤナギタデ *Polygonum hydropiper* L. に含まれる(-)-polygodial がモモアカアブラムシの定着を強く阻害し<sup>3, 61, 62</sup>，BVY や PVY において，アブラムシのウイルス獲得が減少させられることが知られている<sup>12</sup>。本物質は圃場試験においてもその有効性が確認されたが<sup>7, 58</sup>，安定性が不十分なため現段階では実用的な利用は難しい<sup>14</sup>。また，トマトの野生種の一つ *Lycopersicon pennellii* Corr. がトリコーム中にアブラムシの定着を阻害するグルコースエステル類を含んでいることが知られ<sup>13</sup>，*Solanum berthaultii* Hawes のトリコーム中に含まれるカルボン酸のシュークロースエステルも，モモアカアブラムシの定着や吸汁を阻害することが知られている<sup>49</sup>。しかしながら，いずれも野外での効果は検討されていない。

本研究は，アブラムシの寄主探索行動における寄主植物の匂いの役割を解明するとともに，植物香気物質を用いてアブラムシの飛来，吸汁，定着行動を抑制することにより，アブラムシ防除，さらにはアブラムシによって媒介される作物ウイルス病防除の可能性を探ることを目的として行った。これらの可能性が示されれば，現行の農業では困難なウイルス伝播防除技術の開発につながるだけでなく，環境への負荷が少なく，安全性が高く，殺虫剤抵抗性の発達しづらい防除技術の開発にもつながると考えられる。また，今後益々推奨されていくと思われる IPM の中の一手段としても利用されうるものと考えられる。

## 第2章 アブラムシの寄主探索行動における嗅覚刺激と味覚刺激の役割

### 2-1 植物香気成分による誘引効果および忌避効果

#### 2-1-1 食性範囲と嗅覚刺激の役割

##### 緒言

ヨーロッパを中心とする最近の研究は、ある種のアブラムシが寄主植物を探索する際、その香気成分を嗅覚シグナルとして利用していることを示唆している<sup>6, 53, 57</sup>。しかしながら、寄主植物香気成分がアブラムシを誘引することは報告されているものの、寄主と同じ科に属する非寄主植物香気成分に対するアブラムシの嗅覚応答に関しては検討されていない。また、寄主範囲の広さと寄主植物の匂いに対する嗅覚応答の関係についても、これまで検討されていない。

*Uroleucon* 属アブラムシの多くの種はキク科植物を、その他の大多数はキキョウ科植物を寄主とするが、ごく一部の種がその他の科の植物を寄主とする<sup>4</sup>。日本に生息している *Uroleucon* 属アブラムシはキク科植物を寄主とする種とキキョウ科植物を寄主とする種に分かれる。ゴボウヒゲナガアブラムシ *Uroleucon gobonis* (Matsumura) と *U. fuchuensis* (Shinji) がキク科植物を寄主とするのに対し、シャジンヒゲナガアブラムシ *U. adenophorae* (Matsumura) とキキョウヒゲナガアブラムシ *U. kikioense* (shinji) はキキョウ科植物を寄主とする。これらのアブラムシは同属の種でありながら、互いに異なる科の植物種を寄主としている。さらに、ゴボウヒゲナガアブラムシはキク科植物の中でもゴボウ *Arctium lappa* L. やキツネアザミ *Hemisepta lyrata* Bunge などを寄主とするが、*U. fuchuensis* の寄主であるシラヤマギク *Aster scaber* Thunb. は寄主としない。シャジンヒゲナガアブラムシはツリガネニンジン *Adenophora triphylla* (Thunb.) を寄主とするが、同科のキキョウ *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) は寄主とせず、逆にキキョウヒゲナガアブラムシはキキョウを寄主としツリガネニンジンには寄主としない。そこで、これら *Uroleucon* 属アブラムシを用いて、寄主および非寄

主植物の匂いに対する嗅覚応答を調査することにより、アブラムシの寄主探索における植物の匂いの役割を検討した。

さらに *Uroleucon* 属以外の狭食性種の嗅覚応答についても調査した。一方、広食性種の寄主植物の匂いに対する行動的な嗅覚応答に関する研究もあまり行われていないことから、広食性アブラムシの寄主植物の匂いに対する嗅覚応答についても調査し、狭食性アブラムシの嗅覚応答と比較することにより、アブラムシの寄主探索における寄主植物の匂いの役割を検討するとともに、アブラムシの嗅覚応答と食性範囲の関係について検討した。

## 材料および方法

### 1. 供試虫

嗅覚応答試験には有翅胎生雌成虫を用い、定着、繁殖試験には無翅胎生雌成虫を用いた。

#### 1) 狭食性種

狭食性種はゴボウヒゲナガアブラムシ、シャジンヒゲナガアブラムシ、キキョウヒゲナガアブラムシ、ヨモギクギケアブラムシ *Capitophorus formosartemisiae* (Takahashi) を用いた。ゴボウヒゲナガアブラムシはキツネアザミより採集したコロニーをゴボウで継代飼育した個体を、シャジンヒゲナガアブラムシはツリガネニンジンより採集しツリガネニンジンで継代飼育した個体を、キキョウヒゲナガアブラムシはキキョウより採集しキキョウで継代飼育した個体を用いた。いずれの種も JT 葉たばこ研究所内（栃木県小山市）で採集した。ヨモギクギケアブラムシは試験開始 4 時間前に JT 葉たばこ研究所内（栃木県小山市）に自生していたヨモギ *Artemisia princeps* Pamp. より採集した個体を用いた。

#### 2) 広食性種

広食性種はマメアブラムシ *Aphis craccivora craccivora* Koch, ワタアブラムシ *A. gossypii* Glover, モモアカアブラムシ *Myzus persicae* (Sulzer), チューリップヒゲナガアブラムシ *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) を用いた。マメアブラ

ムシは栃木県小山市内に自生していたヤハズエンドウ *Vicia sativa* L. より採集しササゲ *Vigna sinensis* Savi. で継代飼育した個体を用いた。ワタアブラムシは農林水産省中国農業試験場より分与された系統をカボチャ *Cucurbita moschata* Duchesne で継代飼育した個体を用いた。チューリップヒゲナガアブラムシは栃木県真岡市内の公園内に植えられていたジャーマンアイリス *Iris germanica* L. より採集しトマト *Lycopersicum esculentum* Mill. で継代飼育した個体を用いた。モモアカアブラムシは JT 葉たばこ研究所内のタバコ *Nicotiana tabacum* L. より採集しタバコで継代飼育した個体を用いた。

継代飼育は 20℃, 16L:8D の条件下の温室内で、飼育ケージ (35×35×50 cm) に入れた各植物の鉢植えを用いて行った。

## 2. 供試植物

ゴボウ、キキョウ、タバコ、カボチャ、ササゲ、トマトは 25℃の温室内で育てたものを用い、キツネアザミ、ツリガネニンジン、シラヤマギク、ヨモギは JT 葉たばこ研究所内に自生していたものを用いた。

## 3. オルファクトメーター

嗅覚応答試験は Sakuma and Fukami 考案による線型通路つきオルファクトメーター<sup>66</sup> (以下、オルファクトメーター) を用いた (Fig. 1)。装置は気流を流す透明なアクリル樹脂のパイプとステンレス鋼の針金の通路で構成された。パイプおよび針金は垂直部と水平部より構成され、針金垂直部と水平部のつなぎ目部分は T 字とし、中央垂直パイプの上部より空気を吸引することにより、ここに試料側と対照側の匂いの境界面が出現するようにした。針金垂直部を登ってきた供試虫はこの境界面に沿って進み、T 字部分でどちらかの匂いを選択し、そのまま針金水平部を直進してトラップに収容される仕組みとした<sup>67</sup>。試験開始前 4 時間絶食させた有翅胎生雌成虫 30 頭を針金垂直部の基部 (垂直管の底の容器, pot) に放飼し、2 時間後に処理区と対照区それぞれのトラップ内にい

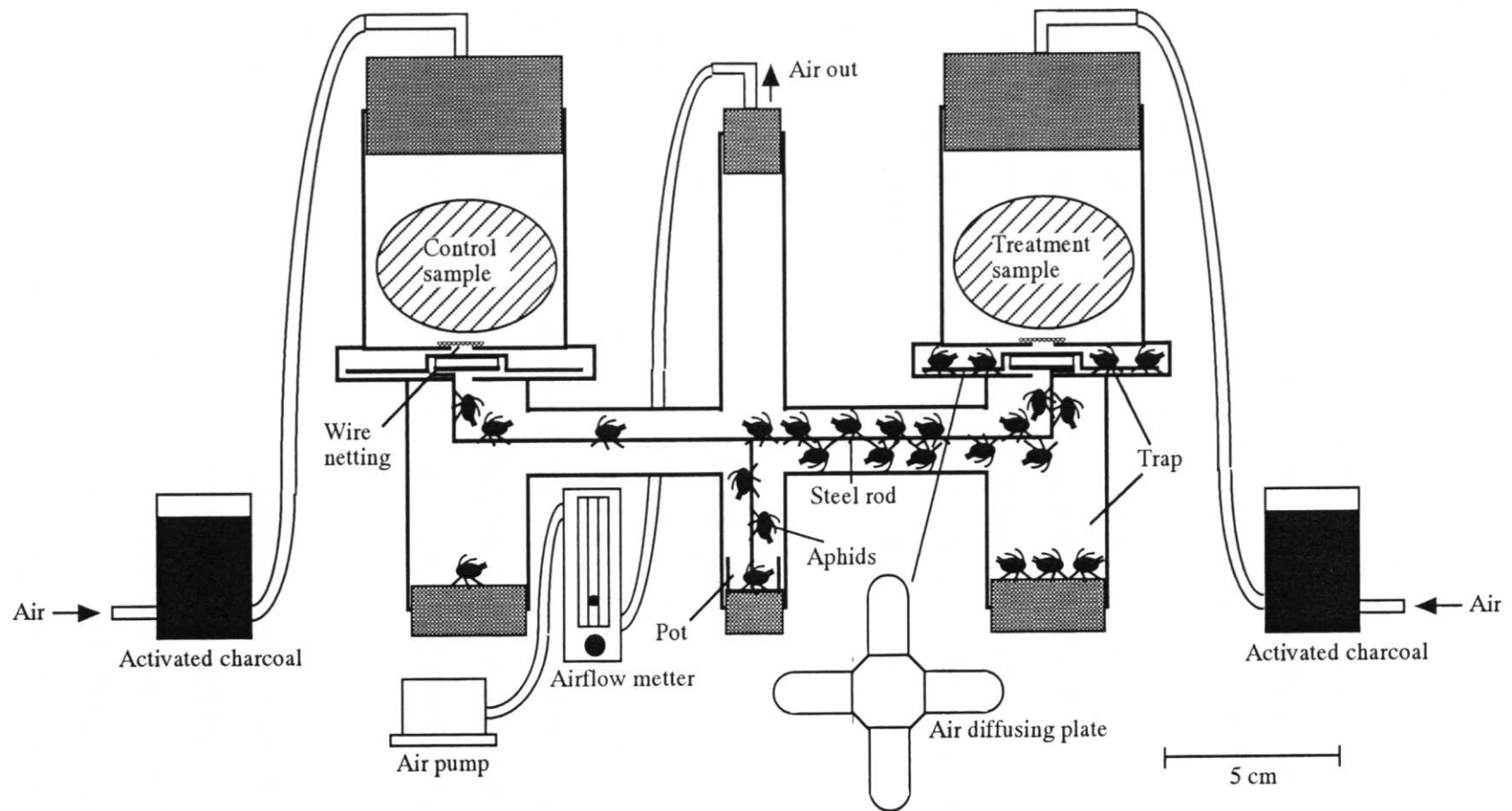


Fig. 1. Linear track olfactometer (side view).

るアブラムシを数え，両者の差の有意性を対応のある  $t$ -検定を用いて検定した。処理区のトラップにいるアブラムシの数が対照区のそれよりも多く，両者の差の有意性が認められた場合を誘引性ありと，対照区のトラップにいるアブラムシの数が処理区のそれよりも多く，両者の差の有意性が認められた場合を忌避性ありとした。空気流量は  $0.8\text{ l/min}$  とした。試験は  $22-24^{\circ}\text{C}$  の条件下で，光の影響を排除するために暗室内で，各 12 反復行った。垂直管の底の容器と両側と中央の 3 本の垂直パイプの内壁にはあらかじめタルク（和光純薬工業株式会社）を塗り，供試虫が内壁を登るのを防ぎ，針金のみを登るようにした。各反復終了後，オルファクトメーターは石鹼水で良く洗浄し，反復ごとに処理区と対照区を交換して行った。オルファクトメーター内でのアブラムシの動きが悪く，処理区と対照区のトラップ内のアブラムシの合計が 10 頭に満たなかったときは，その結果はデータより除外し，新たな供試虫を用いて再度試験を行った。

#### 4. 植物の匂いに対するアブラムシの嗅覚応答試験

植物は試験直前に各植物より切り取った新鮮葉を用いた。オルファクトメーターの処理区試料室には供試植物の新鮮葉 4 g と 1.5 ml の蒸留水を加えた湿ろ紙（ADVANTEC, No. 2,  $\phi 90\text{ mm}$ ）1 枚を入れ，対照区試料室には同様の湿ろ紙 3 枚を入れた。寄主植物と非寄主植物の匂いを選択させる試験では，各植物の新鮮葉 4 g と湿ろ紙 1 枚をオルファクトメーターのそれぞれの側に入れた。

#### 5. 定着・繁殖試験

嗅覚応答試験で誘引性を示した非寄主植物上でのアブラムシの定着，繁殖力を寄主植物上でのそれと比較した。ゴボウとキキョウは鉢植えのものをを用い，ツリガネニンジン は研究所内に自生していたものを採集し，これを水の入った 50 ml の三角フラスコに移し替えたものをを用いた。各供試植物は飼育ケージ（ $35 \times 35 \times 50\text{ cm}$ ）内に入れ，植物上に 10 頭の無翅胎生雌成虫を接種した。接種後 5 日間，植物上に定着しているアブラムシ数を，次世代虫も含めて毎日数えた。

試験は 20℃, 16L : 8D の温室内で行った。

## 結果

### 1. *Uroleucon* 属アブラムシの寄主および非寄主植物の匂いに対する嗅覚応答

ゴボウヒゲナガアブラムシは寄主のゴボウやキツネアザミの匂いに有意に誘引されたが、同じキク科で非寄主のシラヤマギクには忌避された (Table 1)。キキョウ科のツリガネニンジンには誘引性、忌避性ともに示さなかったが、本種はキキョウ科植物を寄主としないのにも関わらず、キキョウの匂いに有意に誘引された。シャジンヒゲナガアブラムシも寄主のツリガネニンジンに有意に誘引された。キク科植物を寄主としない本種はゴボウやシラヤマギクの匂いに対しては無反応であったが、寄主と同じ科のキキョウには、非寄主であるのにも関わらず、誘引された。キキョウヒゲナガアブラムシも前 2 種と同様に、寄主のキキョウに有意に誘引された。本種もシャジンヒゲナガアブラムシと同じくキク科植物を寄主とせず、ゴボウやシラヤマギクの匂いに対しては無反応であった。しかしながら寄主と同じキキョウ科のツリガネニンジンの匂いに対しては有意に誘引された。

寄主の匂いと上記試験で誘引性を示した非寄主植物の匂いとの選好性を調べた試験では、ゴボウヒゲナガアブラムシ、シャジンヒゲナガアブラムシ、キキョウヒゲナガアブラムシの 3 種ともに、どちらかの植物に有意な選好性を示すことはなかった (Table 2)。

### 2. 寄主および誘引性を示す非寄主植物上での *Uroleucon* 属アブラムシの定着および繁殖力

ゴボウヒゲナガアブラムシは寄主のゴボウ上では非常に良く定着し、繁殖力も旺盛であったが、非寄主のキキョウ上ではほとんど定着せず、次世代虫も全く確認されなかった (Table 3)。シャジンヒゲナガアブラムシも寄主のツリガネニンジン上では良く定着し、繁殖力も旺盛であったが、非寄主のキキョウ上

Table 1. Behavioral responses of alate virginoparae of *Uroleucon* species to host and non-host plant leaf odors

Tested aphids Tested plants	No. of aphids trapped <sup>a</sup>	
	Treatment	Control
<i>Uroleucon gobonis</i> (ゴホウヒゲナガアブラムシ)		
A. Host plants		
<i>Arctium lappa</i> (ゴホウ) <sup>b</sup>	15.5 ± 1.78	4.7 ± 0.98 ** A
<i>Hemisepta lyrata</i> (キツネアサミ) <sup>b</sup>	12.4 ± 1.15	4.9 ± 1.66 ** A
B. Non-host plants		
<i>Aster scaber</i> (シラヤマキク) <sup>b</sup>	5.3 ± 0.96	10.2 ± 1.11 * R
<i>Adenophora triphylla</i> (ツリカネニンジン) <sup>c</sup>	8.3 ± 1.77	5.9 ± 0.68 NS
<i>Platicodon grandiflorus</i> (キキョウ) <sup>c</sup>	19.4 ± 1.14	7.0 ± 0.97 ** A
<i>Uroleucon adenophorae</i> (シヤニンヒゲナガアブラムシ)		
A. Host plants		
<i>Adenophora triphylla</i> <sup>c</sup>	9.8 ± 1.20	6.3 ± 1.37 * A
B. Non-host plants		
<i>Platicodon grandiflorus</i> <sup>c</sup>	15.4 ± 1.06	8.1 ± 1.12 ** A
<i>Arctium lappa</i> <sup>b</sup>	11.6 ± 1.41	12.3 ± 1.97 NS
<i>Aster scaber</i> <sup>b</sup>	13.0 ± 1.27	10.3 ± 1.05 NS
<i>Uroleucon kikioense</i> (キキョウヒゲナガアブラムシ)		
A. Host plants		
<i>Platicodon grandiflorus</i> <sup>c</sup>	16.0 ± 1.80	7.3 ± 1.24 ** A
B. Non-host plants		
<i>Adenophora triphylla</i> <sup>c</sup>	15.7 ± 1.33	7.2 ± 1.45 ** A
<i>Arctium lappa</i> <sup>b</sup>	8.4 ± 1.31	10.8 ± 1.15 NS
<i>Aster scaber</i> <sup>b</sup>	10.6 ± 1.24	10.7 ± 1.05 NS

<sup>a</sup> Means ± standard errors.

<sup>b</sup> Composite plant.

<sup>c</sup> Campanulaceous plant.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$ ,  $0.01$ , respectively, and NS, no significant difference in paired  $t$ -test ( $n=12$ ).

A, attraction; R, repulsion.

Table 2. Preference of *Uroleucon* species to host and attractive non-host plant leaf odors

Tested aphids	No. of aphids trapped <sup>a</sup>		
	Host plants	Non-host plants	
<i>Uroleucon gobonis</i> (ゴボウヒゲナカアブラムシ)	<i>Arctium lappa</i> <sup>b</sup> (ゴボウ) 12.5 ± 1.68	<i>Platicodon grandiflorus</i> <sup>c</sup> (キキョウ) 15.3 ± 1.43	NS
<i>Uroleucon adenophorae</i> (ジャソソヒゲナカアブラムシ)	<i>Adenophora triphylla</i> <sup>c</sup> (ツリカネニンジン) 13.0 ± 1.30	<i>Platicodon grandiflorus</i> <sup>c</sup> (キキョウ) 11.6 ± 1.23	NS
<i>Uroleucon kikioense</i> (キキョウヒゲナカアブラムシ)	<i>Platicodon grandiflorus</i> <sup>c</sup> (キキョウ) 13.3 ± 1.41	<i>Adenophora triphylla</i> <sup>c</sup> (ツリカネニンジン) 10.3 ± 1.32	NS

<sup>a</sup> Means ± standard errors.

<sup>b</sup> Composite plant.

<sup>c</sup> Campanulaceous plant.

NS, no significant difference in paired *t* -test (n=12).

Table 3. Settling and reproduction of *Uroleucon* species on host and attractive non-host plants

Tested aphids Tested plants		Settling and reproduction of adult apterae <sup>a</sup>				
		Days after release				
		1	2	3	4	5
<i>Uroleucon gobonis</i> (ゴホウヒゲナガアブラムシ)						
Host plant	Rep. 1	10 ( 27)	10 ( 39)	10 ( 60)	10 ( 72)	10 ( 91)
<i>Arctium lappa</i> (ゴホウ)	Rep. 2	10 ( 10)	9 ( 17)	9 ( 44)	9 ( 87)	9 (140)
Non-host plant	Rep. 1	1 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)
<i>Platicodon grandiflorus</i> (キキョウ)	Rep. 2	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)
<i>Uroleucon adenophorae</i> (シヤシソヒゲナガアブラムシ)						
Host plant	Rep. 1	10 ( 48)	10 ( 63)	9 ( 97)	8 ( 87)	8 ( 90)
<i>Adenophora triphylla</i> (ツリカネネンシソ)	Rep. 2	10 ( 33)	10 ( 59)	9 ( 76)	8 ( 86)	5 ( 63)
Non-host plant	Rep. 1	1 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)
<i>Platicodon grandiflorus</i>	Rep. 2	2 ( 6)	2 ( 4)	1 ( 1)	1 ( 2)	0 ( 0)
<i>Uroleucon kikioense</i> (キキョウヒゲナガアブラムシ)						
Host plant	Rep. 1	10 ( 24)	10 ( 46)	8 ( 58)	8 ( 64)	9 ( 73)
<i>Platicodon grandiflorus</i>	Rep. 2	10 ( 34)	10 ( 62)	10 ( 91)	9 ( 87)	10 ( 98)
Non-host plant	Rep. 1	5 ( 15)	3 ( 11)	0 ( 6)	0 ( 0)	0 ( 0)
<i>Adenophora triphylla</i>	Rep. 2	2 ( 8)	1 ( 5)	0 ( 2)	0 ( 0)	0 ( 0)

<sup>a</sup> Number of released aphids settling on the plants, and that of all aphid survivals including offspring in parentheses.

では、接種後 4 日間は、わずかな定着と次世代虫が認められたものの、5 日後には定着数、次世代虫数ともに 0 となった。キキョウヒゲナガアブラムシも前 2 種と同様、寄主のキキョウ上では非常に高い定着率と繁殖力を示した。非寄主のツリガネニンジン上での定着は、接種後 2 日目ではわずかに認められ、次世代虫も 3 日後までは確認されていたが、4 日後には定着数、次世代虫数ともに 0 となった。

### 3. *Uroleucon* 属以外のアブラムシの寄主植物の匂いに対する嗅覚応答

狭食性のヨモギクギケアブラムシでは寄主のヨモギの匂いに誘引性が認められたが、広食性のモモアカアブラムシ、ワタアブラムシ、マメアブラムシ、チューリップヒゲナガアブラムシでは寄主植物の匂いには誘引性が認められなかった (Table 4)。

### 考察

供試したアブラムシのうち、*Uroleucon* 属アブラムシの 3 種およびヨモギクギケアブラムシについては、オルファクトメーターを用いた嗅覚応答試験で、寄主植物の匂いに誘引性が認められた。Nottingham and Hardie は、*Aphis fabae* Scopoli で、線型通路つきオルファクトメーターを用いて強制的に歩行させた有翅虫と風洞を用いて飛行させた有翅虫の両方の試験において、アブラムシが非寄主のタンジー *Tanacetum vulgare* L. の匂いに忌避され、歩行させた場合と飛行させた場合の嗅覚応答が類似していたという結果を報告している<sup>52</sup>。本試験における嗅覚応答試験も線型通路つきオルファクトメーターを用いて行ったが、上述の結果が示すように、歩行させた場合のアブラムシの定位行動と飛行させた場合のそれとは類似していると考えられ、試験した 3 種の *Uroleucon* 属アブラムシおよびヨモギクギケアブラムシは飛行中も寄主植物の匂いを感知し、寄主植物に接近、着地すると推測される。

アブラムシが寄主植物の匂いに誘引されることが、イワミツバフタオアブラムシ<sup>6</sup>、*Aphis fabae* Scopoli、ダイコンアブラムシ<sup>53</sup>、ムギクビレアブラムシ<sup>57</sup>で

Table 4. Comparison between behavioral responses of polyphagous and those of oligophagous aphids to host plant leaf odors

Aphid species	Host plants	No. of aphids trapped <sup>a</sup>				
		Treatment		Control		
Polyphagous aphids						
<i>Myzus persicae</i> (モモアカアヅラムシ)	<i>Nicotiana tabacum</i> (タバコ)	12.2 ± 1.32		13.4 ± 1.37		NS
<i>Aphis gossypii</i> (ウタアヅラムシ)	<i>Cucurbita moschata</i> (カボチャ)	9.2 ± 0.91		7.2 ± 0.10		NS
<i>Aphis craccivora</i> (マメアヅラムシ)	<i>Vigna sinensis</i> (ササゲ)	11.3 ± 1.16		13.2 ± 1.12		NS
<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (チューリップ°ヒゲナカアヅラムシ)	<i>Lycopersicum esculentum</i> (トマト)	11.9 ± 1.39		7.9 ± 0.77		NS
Oligophagous aphid						
<i>Capitophorus formosartemisiae</i> (ヨモギクキケアヅラムシ)	<i>Artemisia princeps</i> (ヨモギ)	14.9 ± 1.29		8.0 ± 1.11		* A

<sup>a</sup> Means ± standard errors.\* Significant difference at  $p < 0.05$ , and NS, no significant difference, in paired  $t$  -test ( $n=12$ ).

A, attraction.

証明されており、これらのアブラムシが寄主探索の際に嗅覚的なシグナルとして、寄主植物の匂いを利用していることを最近の研究は示している。本研究においても狭食性アブラムシでは、寄主植物のアブラムシに対する誘引性が証明された。しかしながら、モモアカアブラムシ、ワタアブラムシ、チューリップヒゲナガアブラムシなどの広食性種では、寄主植物の匂いに誘引性は認められなかった。視覚的な刺激がアブラムシの植物上への降下に重要な役割をしていることは古くから知られており、色に対する反応パターンは種により異なるものの、その降下行動は色およびそれらの対比に強い影響を受けることが知られている<sup>48</sup>。これらのことから、広食性種は主に視覚的なシグナルを用いて植物上に降下するものと考えられる。しかしながら狭食性種は寄主範囲が狭いため、植物の形や大きさ、色などの視覚的な情報だけを利用して降下した場合、寄主にたどり着く確率が低くなる。したがって寄主探索の際、狭食性種は寄主植物の匂いを追加情報として利用する必要がある、このため寄主植物の匂いに誘引されると考えられる。しかしながら *Uroleucon* 属アブラムシが一部の非寄主植物の匂いにも誘引され、さらにこれら非寄主植物の匂いは、選好性試験においても寄主植物の匂いに劣ることなく同等の誘引性を示したことから、狭食性アブラムシの寄主探索においても、寄主植物の匂いは絶対的な情報ではないことが示された。すなわち、狭食性アブラムシは、寄主植物の匂いだけでなく、色や形、大きさなど、他の様々な情報も用いて寄主を探索していると考えられる。

供試した *Uroleucon* 属アブラムシに誘引性を示した非寄主植物は、寄主との選択試験においても、同等の誘引性を示したが、アブラムシのそれら非寄主植物上での定着および繁殖は、寄主植物上でのそれと比べ遥に劣っていた。このことは、アブラムシが匂いに誘引されて非寄主植物上に降下しても、定着できずに寄主植物を求めて再び飛び立つであろうことを示している。シャジンヒゲナガアブラムシとキキョウヒゲナガアブラムシでは、非寄主植物上でも若干の定着と産仔が認められた。これらの非寄主植物上ではこの2種のアブラムシは、短期間であるならば、吸汁、生存が可能であることが考えられる。すなわち、寄主探索の際、仮に誤ってこれら非寄主植物上に降下しても、次に飛び立つま

での若干の栄養補給と休憩場所としては利用できると思われる。

ゴボウヒゲナガアブラムシは寄主植物と同じキク科のシラヤマギクの匂いに忌避された。本種がシラヤマギクを寄主としない原因の一つは、この植物のもつ本種に対する忌避性にあると考えられる。同じ *Uroleucon* 属アブラムシの一種である *U. fuchuensis* はシラヤマギクを寄主としているので、シラヤマギクのゴボウヒゲナガアブラムシに対する忌避性は *U. fuchuensis* との棲み分けという点でも一役を演じているといえる。

初期の研究は、寄主探索において、アブラムシの着地に植物の匂いは役割を演じず、着地後の寄主認識機構による植物からの離脱性の違いが寄主探索には重要な役割を演じていることを示唆してきた<sup>26, 27</sup>。本研究においては、同じように誘引性を有する植物であっても、寄主植物と非寄主植物との間の定着率の差は明らかであることが示された。このことは、着地後に植物の化学的あるいは物理的要因が働くことによって、アブラムシが寄主植物を選択していることを示している。たとえば、ヤナギタデに含まれる(−)-polygodial はモモアカアブラムシの触角に作用することにより、定着を強く阻害することが知られている<sup>3, 61, 62</sup>。また、トマトの野生種の一つであり、アブラムシに対して抵抗性を有している *Lycopersicon pennellii* Corr. はトリコーム中にアブラムシの定着を阻害するグルコースエステル類を含んでいることが、チューリップヒゲナガアブラムシを用いた研究で明らかとなっている<sup>13</sup>。*Solanum berthaultii* Hawes のトリコーム中に含まれるカルボン酸のシュークロースエステルも、モモアカアブラムシの定着や吸汁を阻害し、これがこの植物のアブラムシ抵抗性の一因となっている<sup>49</sup>。これらの結果は、アブラムシが着地後に寄主の認識をしているという初期の研究結果を支持している。

しかしながら本研究と最近の研究結果は、狭食性アブラムシが、寄主探索における着地の際の情報の一つとして、寄主植物の匂いを利用していることを示している<sup>6, 15, 20, 52, 53</sup>。すなわち、狭食性アブラムシは植物からの嗅覚的情報と視覚的情報によって降下場所を探索し、着地後、味覚的情報と物理的情報を利用して降下場所が寄主植物であるか否かを判定している。もし、味覚的情報ある

いは物理的情報が不利なものであれば、そこから飛び立ち、新たな寄主の候補を再び探索する。この行動の繰り返しにより、最終的にアブラムシは寄主植物にたどり着くと考えられる。これに対して広食性アブラムシは主に視覚的情報を用いて降下場所を選択し、着地後、味覚的情報と物理的情報を用いて寄主を選択すると考えられる。

本研究では広食性アブラムシに対する寄主植物の匂いの誘引性は認められず、少なくともこれらの広食性種は嗅覚的情報をあまり利用しなくてもある種の寄主植物には到達できる可能性が示された。寄主範囲の狭いアブラムシは降下場所を探索するのに寄主の視覚的情報だけでなく嗅覚的情報も大いに利用するのに対し、寄主範囲の広いアブラムシは降下場所を探索するのに主に寄主の視覚的情報を利用し、嗅覚的情報は必ずしも利用する必要がないと考えられる。すなわち、アブラムシの寄主植物の匂いに対する嗅覚応答は、アブラムシの食性範囲と関係していると考えられる。

## 2-1-2 非寄主植物の香気成分による忌避作用

### 緒言

2-1-1 では、寄主範囲の狭いアブラムシは、寄主探索における着地の際の情報の一つとして、寄主植物の匂いを利用していることを示した。すなわち、狭食性アブラムシは植物からの嗅覚的情報と視覚的情報によって降下場所を探索し、着地後、降下場所の味覚的情報と物理的情報により寄主か否かを認識し、寄主として不適であればそこから飛び立ち、再び寄主探索行動を繰り返すと考えられた。仮に寄主植物の匂いの誘引性を打ち消したり、あるいはその誘引性を凌駕して忌避するような物質が発見されれば、その物質を利用することにより、寄主植物へのアブラムシの接近や降下を防ぐことができると考えられる。実際、イワミツバフタオアブラムシは寄主植物の香気成分である *carvone* に誘引されるが、その誘引性は *linalool* によって減じることが報告されている<sup>6</sup>。また *Aphis fabae* も寄主植物の匂いに誘引されるが、サマーセイボリー *Satureia*

*hortensis* L. やタンジーのような非寄主植物の匂い<sup>52,53</sup>,あるいは isothiocyanates<sup>20</sup> や methyl salicylate, (–)-(1R,5S)-myrtenal<sup>15</sup> のような化合物に忌避されることが知られている。Pettersson ら<sup>57</sup> はムギクビレアブラムシの一次寄主, エゾノウワミズザクラ *Prunus padus* L. の香気成分である methyl salicylate が本種の春移住型を忌避することを明らかにし, 大麦畑にこれを揮散させることにより, 本種の個体数を減少させることに成功している。

ネギ属を寄主とできるアブラムシ種は非常に少なく, 非常に食性範囲の広いモモアカアブラムシでさえもネギ属を寄主としない<sup>74</sup>。しかしながら, ネギアブラムシ *Neotoxoptera formosana* (Takahashi) はネギ属を好んで寄主とする狭食性種であり, ネギ *Allium fistulosum* L., タマネギ *A. cepa* L., ニラ *A. tuberosum* Rottl.などを寄主とするネギ類の代表的な害虫の一つになっている。本種の特異的な寄主選択性を, ネギアブラムシの寄主探索行動におけるネギ類の匂いの役割の面から検討することは大変興味深いことである。また, ネギアブラムシのコロニーは大きいことが多く, この場合, 植物体の成長は悪くなり, ときに葉が枯れる被害が生じる<sup>44</sup>。さらに本種はネギ類にネギ萎縮病を媒介することでも被害を与える<sup>74</sup>。本種の行動的な嗅覚応答を解明し, 忌避物質による防除の可能性を探ることは, ネギ類栽培におけるアブラムシ防除の一手段の開発につながるだけでなく, 狭食性アブラムシの防除の一手段としての忌避物質利用の可能性を探るうえでも重要であると考えられる。

2-1-1 で示唆したように, 狭食性種であるネギアブラムシが寄主植物の匂いに誘引されるならば, 本種の作物への接近を阻止するための忌避物質は, この誘引性をマスクあるいは凌駕する忌避効果を有する必要がある。そこで, 2-1-2 における研究では, まず, ネギアブラムシの寄主植物の匂いに対する嗅覚応答を, オルファクトメーターを用いて調べることにより, 2-1-1 で推察した狭食性種における寄主植物の匂いの役割が, 本種にも適合しているか否かを検討した。さらに, 寄主植物の匂いの誘引性を凌駕して忌避効果を発揮する非寄主植物の存在を確認し, これらの香気成分を検討することにより, 本種に忌避効果を発揮する物質を探索した。

## 材料および方法

### 1. 供試虫

継代飼育したネギアブラムシの無翅胎生雌成虫を全ての実験で用いた。継代飼育は 20℃, 16L : 8D の条件下の温室で、飼育ケージ (35×35×50 cm) に入れたネギの鉢植えを用いて行った。

### 2. 供試植物

供試した植物は全て 25℃の温室内で育てたものを用いた。供試葉は実験直前に植物体より切り取り、重量を測った後、用いた。

### 3. 供試物質

Rosemary oil は曾田香料株式会社(東京)より提供されたものを用いた。Borneol, bornyl acetate, 1,8-cineole, *p*-cymene, *d*-(+)-limonene,  $\alpha$ -pinene,  $\beta$ -pinene,  $\alpha$ -terpineol は和光純薬工業株式会社(大阪)製のものを用いた。*d,l*-Camphor, linalool, myrcene は東京化成工業株式会社(東京)製のものを用いた。(+)-Camphene は Aldrich Chemical Co., Inc. (Milwaukee, Wis., USA) 製のものを用いた。*trans*-Caryophyllene は Sigma Chemical Co. (St. Louis, Mo., USA) 製のものを用いた。

### 4. オルファクトメーター

嗅覚応答試験は全て 2-1-1 で用いた線型通路つきオルファクトメーターを用いて行い、試験方法もこれに準じた。

### 5. 寄主および非寄主植物の匂いに対するアブラムシの嗅覚応答試験

供試植物の新鮮葉 4 g と 1.5 ml の蒸留水を加えた湿ろ紙 (ADVANTEC, No. 2,  $\phi$ 90 mm) 1 枚をオルファクトメーターの処理区試料室に入れ、対照区試料室には同様の湿ろ紙 3 枚を入れた。寄主と非寄主植物を混在させた匂いに対する嗅覚応答を調査する際は、両植物の新鮮葉各 4 g と湿ろ紙 1 枚を処理区試料室

に、湿ろ紙 3 枚を対照区試料室に入れた。

#### 6. 精油および化合物に対するアブラムシの嗅覚応答

供試物質が液体の場合は、その 10  $\mu$ l をろ紙 (ADVANTEC, No. 2, 10  $\times$  20 mm) に染み込ませたものをオルファクトメーターの処理区試料室に入れ、対照区試料室には無処理のろ紙を入れた。供試物質が固体の場合は、その 10 mg を 40  $\mu$ l のエタノールに溶かし、これをろ紙に染み込ませ、風乾してエタノールを除去した後、この処理ろ紙を処理区試料室に入れた。対照区試料室には 40  $\mu$ l のエタノールのみを染み込ませて風乾したろ紙を入れた。

#### 7. 寄主植物の匂い存在下での忌避物質に対するアブラムシの嗅覚応答

各供試物質を含浸させたエチレン・酢酸ビニル共重合体 (EVA) ビーズ (30 mg / 粒, EVAFREX 250C<sup>®</sup>, 曾田香料株式会社) 10 粒とニラ新鮮葉 4 g および 1.5 ml の蒸留水を加えた湿ろ紙 (ADVANTEC, No. 2,  $\phi$ 90 mm) 1 枚をオルファクトメーターの処理区試料室に入れ、対照区試料室には無処理の EVA ビーズ 10 粒と湿ろ紙 3 枚を入れた。ただし *d,l*-camphor については、ティッシュペーパー (Kimwipe<sup>®</sup>, 株式会社クレシア, 東京) に包んだその結晶体 0.5 g とニラの新鮮葉 4 g および 1.5 ml の蒸留水を加えた湿ろ紙 1 枚をオルファクトメーターの処理区試料室に入れ、対照区試料室には何も包まないティッシュペーパーと湿ろ紙 3 枚を入れた。

#### 8. Rosemary oil の成分分析

Rosemary oil の成分は、GC における保持時間と標品のそれとの比較および GC-MS データにより同定した。

1) GC. FID 検出器を備え付けた HP 6890 ガスクロマトグラフ (Hewlett Packard Co., CA, USA) を用いた。GC の分析条件は以下の通りである：カラム, DB-WAX 30 m  $\times$  0.25 mm I. D. 0.25  $\mu$ m (J&W Scientific, CA, USA) ; ヘリウムキ

キャリアガス流量, 1.0 ml/min ; スプリット比, 50:1 ; 昇温プログラム, 50°C で 1 分間保持後, 220°Cまで 4°C/min で昇温, 220°Cで 15 分間保持 ; 注入口温度, 250°C ; 検出器温度, 250°C。

2) GC-MS. HP 5973 質量分析計 (Hewlett Packard Co., CA, USA) を備え付けた HP 6890 Series ガスクロマトグラフ (Hewlett Packard Co., CA, USA) を用いた。質量スペクトルのデータは HP MS ケミステーションシステム (Hewlett Packard Co., CA, USA) によって分析した。GC の分析条件は以下の通りである : カラム, DB-WAX 60 m×0.25 mm I. D. 0.25 μm (J&W Scientific, CA, USA) ; ヘリウムキャリアガス流量, 1.0 ml/min ; スプリット比, 50:1 ; 昇温プログラム, 50°Cで 1 分間保持後, 220°Cまで 4°C/min で昇温, 220°Cで 15 分間保持 ; 注入口温度, 250°C ; 検出器温度, 250°C。

## 結果

### 1. 寄主および非寄主植物の匂いに対するネギアブラムシの嗅覚応答

ネギアブラムシは寄主植物のネギおよびニラの葉の匂いに有意に誘引された。ネギでは処理区の平均捕獲頭数が 13.5 頭であったのに対して, 対照区のそれは 8.6 頭であった。ニラでは処理区の平均捕獲頭数が 18.3 頭であったのに対して, 対照区のそれは 7.4 頭であった (Table 5, A)。

これに対して, 非寄主植物のペニーロイヤル *Mentha pulegium* L. とローズマリー *Rosmarinus officinalis* L. の葉の匂いはネギアブラムシを有意に忌避した。ペニーロイヤルでは処理区の平均捕獲頭数が 5.8 頭であったのに対して, 対照区のそれは 15.4 頭であり, ローズマリーでは処理区の平均捕獲頭数が 5.3 頭であったのに対して, 対照区のそれは 11.9 頭であり, いずれも強い忌避効果を示した (Table 5, B)。

さらに, ペニーロイヤルの葉は寄主植物のネギおよびニラの葉の匂いの誘引効果を打ち消した。ペニーロイヤルの葉とネギあるいはニラの葉を混合した匂いは誘引効果も忌避効果も示さなかった。ローズマリーの葉の匂いは寄主植物

Table 5. Behavioral responses of apterous virginoparae of *Neotoxoptera formosana* to host and non-host plant leaf odors

Plant leaves	No. of aphids trapped <sup>a</sup>			
	Treatment	Control		
A. Host plants				
<i>Allium fistulosum</i>	13.5 ± 1.76	8.6 ± 0.88	*	A
<i>Allium tuberosum</i>	18.3 ± 1.29	7.4 ± 0.67	**	A
B. Non-host plants				
Pennyroyal ( <i>Mentha pulegium</i> )	5.8 ± 0.65	15.4 ± 1.47	**	R
Rosemary ( <i>Rosmarinus officinalis</i> )	5.3 ± 0.90	11.9 ± 1.44	**	R
C. Combinations of non-host and host plant				
Pennyroyal and <i>Allium fistulosum</i>	10.8 ± 1.83	7.9 ± 1.42	NS	
Pennyroyal and <i>Allium tuberosum</i>	11.5 ± 1.31	13.5 ± 1.76	NS	
Rosemary and <i>Allium fistulosum</i>	5.3 ± 1.05	16.7 ± 1.42	**	R
Rosemary and <i>Allium tuberosum</i>	7.3 ± 0.92	13.2 ± 1.39	**	R

<sup>a</sup> Means ± standard errors.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$ ,  $0.01$ , respectively, and NS, no significant difference in paired  $t$  -test ( $n=12$ ).

A, attraction; R, repulsion.

のネギあるいはニラの葉の匂いの存在下でも、ネギアブラムシを有意に忌避した。対照区の平均捕獲頭数が 16.7 頭であったのに対して、ローズマリーの葉とネギの葉を混合した匂いの側のそれは 5.3 頭であった。ニラの葉との組合せの場合でも同様の傾向が得られ、対照区に捕獲されたアブラムシの平均頭数が 13.2 頭であったのに対して、処理区のそれは 7.3 頭であった (Table 5, C)。

## 2. Rosemary oil に対するネギアブラムシの嗅覚応答

ネギアブラムシは rosemary oil に有意に忌避された (Table 6)。対照区に捕獲されたアブラムシの平均頭数が 19.1 頭であったのに対して、処理区のそれは 5.1 頭と、強い効果が認められた。Rosemary oil とニラの組合せもネギアブラムシを有意に忌避した。対照区の平均捕獲アブラムシ頭数が 14.7 頭であったのに対して、処理区のそれは 5.1 頭であった。

## 3. Rosemary oil の成分分析

Rosemary oil の成分のうち 13 種類の化合物が、GC-MS におけるイオン強度比より推定された。これらの化合物は推定された化合物の標品の保持時間およびイオン強度比とほぼ一致した (Table 7)。また GC に rosemary oil とそれらの標品を同時に注入し分析した結果、rosemary oil 中のそれら 13 化合物のピークと標品のそれらは完全に一致したことから、保持時間 5.15, 5.95, 6.86, 8.09, 9.19, 9.63, 11.03, 18.36, 19.20, 20.29, 21.04, 23.50, 23.71 分の各ピークはそれぞれ  $\alpha$ -pinene, (+)-camphene,  $\beta$ -pinene, myrcene, *d*-(+)-limonene, 1,8-cineole, *p*-cymene, *d,l*-camphor, linalool, bornyl acetate, (–)-*trans*-caryophyllene,  $\alpha$ -terpineol, borneol と同定された (Fig. 2)。また GC を用いて rosemary oil 中の各化合物の含有量をクロマトグラムにおけるピーク面積から算出した結果、最も含有量の多い成分は 1,8-cineole で 48% の含有率であった。 $\alpha$ -pinene と *d,l*-camphor が 12% とこれに次いで多く、その他の物質は 10% 未満であった。

Table 6. Response of apterous virginoparae of *Neotoxoptera formosana* to rosemary oil and combinations of host plant leaf odor

Test substances	No. of aphids trapped <sup>a</sup>	
	Treatment	Control
Rosemary oil	5.1 ± 1.12	19.1 ± 1.26 ** R
Rosemary oil and <i>Allium tuberosum</i> leaf	5.1 ± 0.80	14.7 ± 1.82 ** R

<sup>a</sup> Means ± standard errors.

\*\* Significant difference at  $p < 0.01$ , in paired  $t$  -test (n=12).

R, repulsion.

Table 7. Chemical components identified in rosemary oil

Peak No. *	Components	Retention time on GC-FID (min.)	Retention time on GC-MS (min.)		Contents of components (%)	Main MS fragments (relative intensity)	
			In rosemary oil	Standard		In rosemary oil	Standard
1	$\alpha$ -Pinene	5.15	8.76	8.92	12.3	136 (13, M <sup>+</sup> ), 121 (18), 107 (7), 105 (13), 94 (10), 93 (100), 92 (37), 91 (43), 80 (9), 79 (23), 77 (27), 67 (7), 65 (5), 53 (6), 41 (9), 39 (9)	136 (12, M <sup>+</sup> ), 121 (17), 107 (7), 105 (13), 94 (10), 93 (100), 92 (39), 91 (42), 80 (10), 79 (24), 77 (29), 67 (8), 65 (6), 53 (7), 41 (10), 39 (10)
2	(+)-Camphene	5.95	9.87	10.08	4.5	136 (20, M <sup>+</sup> ), 121 (82), 108 (9), 107 (32), 95 (17), 94 (17), 93 (100), 92 (12) 91 (33), 79 (34), 77 (21), 68 (10), 67 (22), 53 (9), 41 (14), 39 (12)	136 (21, M <sup>+</sup> ), 121 (82), 108 (9), 107 (33), 95 (18), 94 (17), 93 (100), 92 (13) 91 (33), 79 (36), 77 (23), 68 (11), 67 (25), 53 (10), 41 (15), 39 (13)
3	$\beta$ -Pinene	6.86	11.03	11.26	6.5	136 (13, M <sup>+</sup> ), 121 (16), 107 (6), 94 (13), 93 (100), 92 (11), 91 (28), 80 (10), 79 (22), 77 (21), 69 (26), 67 (9), 65 (5), 53 (7), 41 (19), 39 (10)	136 (14, M <sup>+</sup> ), 121 (17), 107 (6), 94 (14), 93 (100), 92 (12), 91 (28), 80 (11), 79 (24), 77 (23), 69 (29), 67 (10), 65 (5), 53 (7), 41 (22), 39 (11)
4	Myrcene	8.09	12.45	12.64	1.0	136 (5, M <sup>+</sup> ), 121 (6), 94 (10), 93 (100), 92 (11), 91 (21), 80 (8), 79 (15), 77 (14), 69 (63), 67 (10), 65 (4), 53 (9), 41 (48), 39 (12), 27 (5)	136 (6, M <sup>+</sup> ), 121 (7), 94 (10), 93 (100), 92 (12), 91 (23), 80 (8), 79 (16), 77 (15), 69 (61), 67 (11), 65 (5), 53 (10), 41 (45), 39 (14), 27 (6)
5	d-(+)-Limonene	9.19	13.76	14.01	2.3	136 (33, M <sup>+</sup> ), 121 (33), 107 (28), 94 (32), 93 (85), 92 (28), 91 (25), 81 (12), 80 (14), 79 (38), 77 (21), 68 (100), 67 (72), 53 (19), 41 (15), 39 (16)	136 (40, M <sup>+</sup> ), 121 (38), 107 (32), 94 (36), 93 (91), 92 (30), 91 (28), 81 (13), 80 (15), 79 (42), 77 (24), 68 (100), 67 (74), 53 (21), 41 (16), 39 (19)
6	1,8-Cineole	9.63	14.35	14.42	48.3	154 (100, M <sup>+</sup> ), 139 (79), 111 (84), 108 (100), 96 (43), 95 (30), 93 (63), 84 (68), 83 (36), 81 (95), 71 (65), 69 (53), 67 (31), 55 (37), 43 (88), 41 (31)	154 (100, M <sup>+</sup> ), 139 (79), 111 (86), 108 (103), 96 (46), 95 (32), 93 (66), 84 (75), 83 (39), 81 (103), 71 (72), 69 (58), 67 (33), 55 (42), 43 (100), 41 (35)
7	p-Cymene	11.03	16.02	16.27	2.1	134 (29, M <sup>+</sup> ), 120 (10), 119 (100), 117 (13), 115 (7), 105 (3), 104 (3), 103 (4), 93 (2), 91 (20), 77 (5), 65 (4), 63 (2), 51 (2), 41 (2), 39 (2)	134 (39, M <sup>+</sup> ), 120 (12), 119 (100), 117 (17), 115 (9), 105 (5), 104 (4), 103 (6), 93 (3), 91 (30), 77 (8), 65 (6), 63 (3), 51 (3), 41 (3), 39 (4)
8	d,l-Camphor	18.36	24.35	24.58	11.6	152 (46, M <sup>+</sup> ), 110 (14), 109 (36), 108 (43), 95 (100), 93 (14), 83 (28), 82 (11), 81 (60), 80 (11), 69 (26), 68 (11), 67 (21), 55 (21), 41 (25), 39 (13)	152 (45, M <sup>+</sup> ), 110 (14), 109 (35), 108 (45), 95 (100), 93 (14), 83 (28), 82 (11), 81 (62), 80 (12), 69 (29), 68 (12), 67 (21), 55 (22), 41 (27), 39 (15)
9	Linalool	19.20	24.67	24.90	1.2	154 (<1, M <sup>+</sup> ), 121 (29), 93 (85), 92 (17), 83 (19), 81 (13), 80 (33), 79 (13), 71 (100), 69 (42), 68 (12), 67 (19), 55 (46), 43 (43), 41 (41), 39 (14)	154 (<1, M <sup>+</sup> ), 121 (35), 93 (93), 92 (18), 83 (19), 81 (13), 80 (35), 79 (15), 71 (100), 69 (43), 68 (13), 67 (21), 55 (46), 43 (45), 41 (43), 39 (16)
10	Bornyl acetate	20.29	26.07	26.35	0.8	196 (3, M <sup>+</sup> ), 154 (13), 136 (46), 121 (48), 110 (11), 109 (13), 108 (19), 95 (100), 93 (47), 92 (12), 80 (14), 69 (10), 67 (11), 55 (11), 43 (34), 41 (14)	196 (4, M <sup>+</sup> ), 154 (14), 136 (51), 121 (51), 110 (12), 109 (14), 108 (20), 95 (100), 93 (46), 92 (13), 80 (13), 69 (11), 67 (11), 55 (11), 43 (32), 41 (14)
11	(-)-trans-Caryophyllene	21.04	26.72	27.06	3.0	204 (12, M <sup>+</sup> ), 161 (43), 148 (32), 147 (34), 133 (100), 120 (45), 119 (41), 107 (47), 105 (56), 93 (92), 91 (75), 81 (32), 79 (62), 77 (35), 69 (59), 41 (47)	204 (13, M <sup>+</sup> ), 161 (44), 148 (32), 147 (35), 133 (100), 120 (44), 119 (40), 107 (44), 105 (56), 93 (90), 91 (75), 81 (32), 79 (62), 77 (36), 69 (58), 41 (47)
12	$\alpha$ -Terpineol	23.50	29.38	29.62	2.2	154 (<1, M <sup>+</sup> ), 139 (14), 136 (81), 121 (88), 95 (21), 93 (89), 92 (28), 91 (16), 81 (50), 79 (21), 77 (15), 68 (15), 67 (23), 59 (100), 43 (29), 41 (14)	154 (<1, M <sup>+</sup> ), 139 (15), 136 (87), 121 (93), 95 (23), 93 (93), 92 (30), 91 (17), 81 (54), 79 (23), 77 (17), 68 (17), 67 (26), 59 (100), 43 (30), 41 (16)
13	Borneol	23.71	29.62	29.79	3.5	154 (<1, M <sup>+</sup> ), 139 (9), 136 (7), 121 (7), 111 (5), 110 (22), 96 (8), 95 (100), 93 (8), 79 (4), 69 (6), 67 (8), 55 (7), 43 (5), 41 (8), 39 (4)	154 (<1, M <sup>+</sup> ), 139 (11), 136 (9), 121 (9), 111 (5), 110 (26), 96 (9), 95 (100), 93 (10), 79 (5), 69 (7), 67 (9), 55 (8), 43 (6), 41 (10), 39 (5)

\* Peak numbers correspond to those in Fig.2.

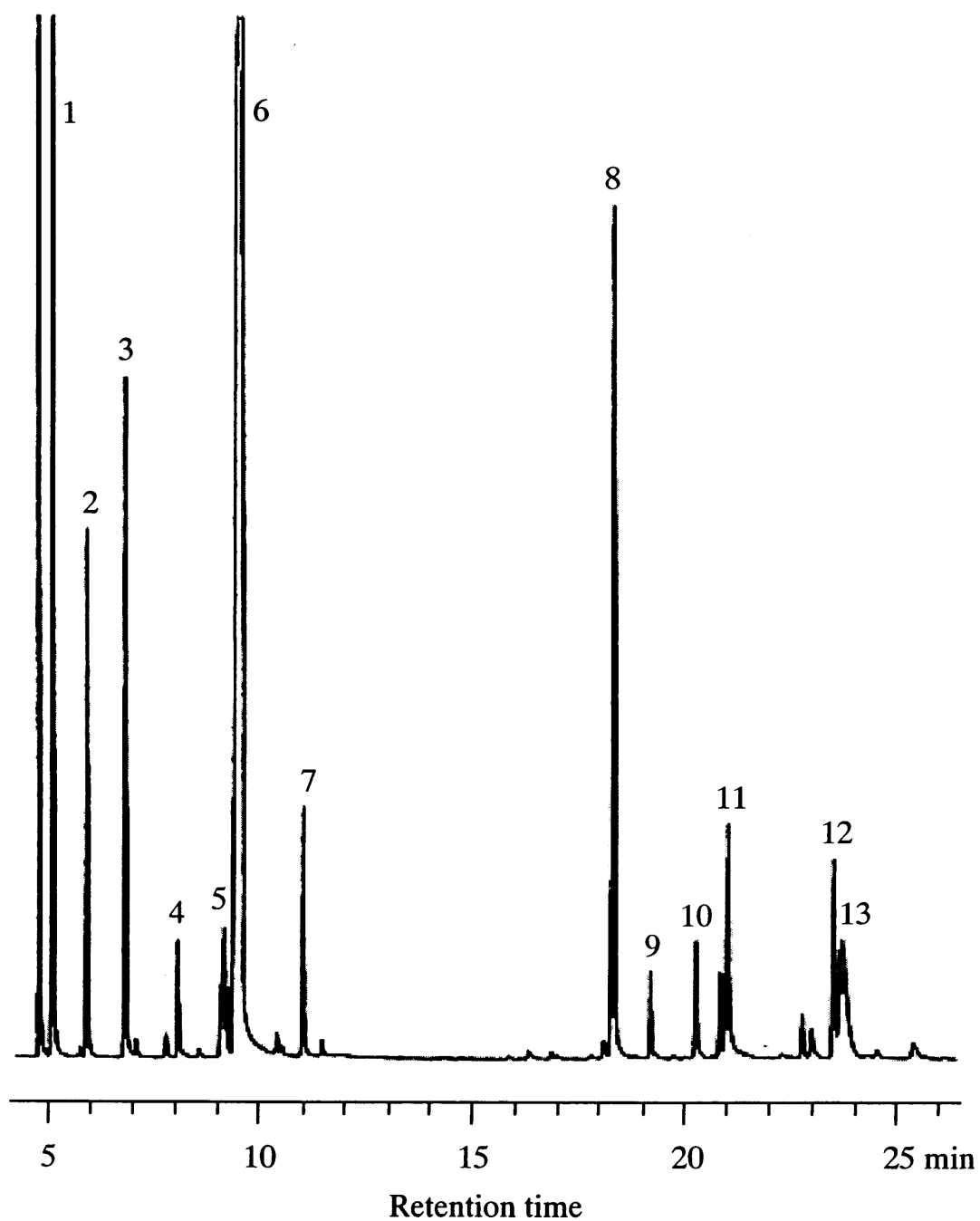


Fig. 2. GC profile of rosemary oil. 1:  $\alpha$ -pinene, 2: (+)-camphene, 3:  $\beta$ -pinene, 4: myrcene, 5: *d*-(+)-limonene, 6: 1,8-cineole, 7: *p*-cymene, 8: *d,l*-camphor, 9: linalool, 10: bornyl acetate, 11: (–)-*trans*-caryophyllene, 12:  $\alpha$ -terpineol, 13: borneol

#### 4. Rosemary oil 成分に対するネギアブラムシの嗅覚応答

1,8-Cineole, *d,l*-camphor,  $\alpha$ -pinene の 3 化合物がネギアブラムシに対して高い忌避効果を示した (Table 8)。Borneol, bornyl acetate,  $\alpha$ -terpineol もアブラムシを有意に忌避したが、その活性は前 3 化合物と比較して劣っていた。*(+)*-Camphene, *p*-cymene, *d*-(+)-limonene, linalool, myrcene,  $\beta$ -pinene, (-)-*trans*-caryophyllene は有意な活性を示さなかった。

#### 5. 寄主植物の匂い存在下での rosemary oil 成分に対するアブラムシの嗅覚応答

1,8-Cineole と *d,l*-camphor は寄主植物のニラの葉の匂いの存在下でも、ネギアブラムシを有意に忌避した (Table 9)。1,8-Cineole の忌避効果は *d,l*-camphor のそれよりも高かった。ニラの葉の匂いの存在下では  $\alpha$ -pinene は忌避効果を示さなかったがニラの葉の匂いの誘引性を打ち消した。

#### 考察

2-1-1 において、狭食性アブラムシは寄主探索における着地の際の情報の一つとして、寄主植物の匂いを利用していることを示した。2-1-2 の研究でも、狭食性種の一つであるネギアブラムシが寄主植物の匂いに誘引されることが判明し、これを支持する結果となった。アブラムシの作物への飛来を抑制する目的で忌避物質を開発するには、本来供試虫には有翅胎生雌成虫を用いるべきであるが、高密度条件下での飼育でもネギアブラムシの有翅胎生雌成虫を実験に供試するのに十分な数だけ確保できなかったため、本実験は無翅胎生雌成虫のみを用いて行った。しかしながら、ネギアブラムシのような狭食性種は、嗅覚的情報無しに、視覚的情報だけで寄主植物を探索するのは困難であると考えられるため、本種の有翅胎生雌成虫も寄主植物の匂いに誘引され则认为るのは妥当と思われる。Nottingham らは *A. fabae* を用いた実験で、有翅胎生雌成虫と無翅胎生雌成虫の両方ともが寄主植物の匂いに誘引されることを報告している<sup>53</sup>。彼らの結果は、有翅胎生雌成虫と無翅胎生雌成虫の寄主植物の匂いに

Table 8. Responses of apterous virginoparae of *Neotoxoptera formosana* to rosemary oil components

Chemicals	No. of aphids trapped <sup>a</sup>			
	Treatment	Control		
1,8-Cineole	5.0 ± 1.21	16.8 ± 1.31	**	R
<i>d,l</i> -Camphor	7.5 ± 0.76	16.9 ± 1.22	**	R
$\alpha$ -Pinene	6.0 ± 1.02	21.1 ± 1.48	**	R
Borneol	6.2 ± 0.61	9.3 ± 1.03	*	R
Bornyl acetate	5.8 ± 0.86	10.0 ± 1.06	*	R
$\alpha$ -Terpineol	7.8 ± 0.84	11.3 ± 1.24	*	R
(+)-Camphene	8.8 ± 1.03	8.0 ± 0.89	NS	
<i>p</i> -Cymene	9.3 ± 1.38	12.7 ± 1.44	NS	
<i>d</i> -(+)-Limonene	8.7 ± 1.05	8.6 ± 1.12	NS	
Linalool	6.8 ± 1.14	9.6 ± 1.31	NS	
Myrcene	8.7 ± 0.78	11.3 ± 1.61	NS	
$\beta$ -Pinene	6.9 ± 1.07	11.5 ± 1.33	NS	
(-)- <i>trans</i> -Caryophyllene	7.0 ± 1.03	9.3 ± 1.09	NS	

<sup>a</sup> Means ± standard errors.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$ ,  $0.01$ , respectively, and NS, no significant difference in paired  $t$  -test ( $n=12$ ).

R, repulsion.

Table 9. Responses of apterous virginoparae of *Neotoxoptera formosana* to combinations of rosemary oil components and host plant odor

Combinations of chemical and host plant	No. of aphids trapped <sup>a</sup>	
	Treatment	Control
1,8-Cineole and <i>Allium tuberosum</i>	3.8 ± 0.45	15.1 ± 2.03 ** R
<i>d,l</i> -Camphor and <i>Allium tuberosum</i>	4.4 ± 0.89	9.0 ± 1.04 * R
$\alpha$ -Pinene and <i>Allium tuberosum</i>	7.8 ± 1.42	11.4 ± 0.80 NS

<sup>a</sup> Means ± standard errors.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$ , 0.01, respectively, and NS, no significant difference in paired  $t$  -test (n=12).  
R, repulsion.

対する嗅覚応答が類似していることを示唆している。

寄主植物の匂いの誘引性とは対照的に、非寄主植物であるローズマリーとペニーロイヤルの匂いはネギアブラムシに対して忌避効果を示した。Nottinghamらはローズマリーやペニーロイヤルと同じシソ科の非寄主植物がある種のアブラムシを忌避し、寄主植物の匂いの誘引性を打ち消したり、誘引性を凌駕して忌避することを報告している<sup>53</sup>。この結果や本研究結果を考え合わせると、シソ科のハーブ類はアブラムシの忌避物質を探索する際の材料として有望であるかも知れない。Rosemary oil もまた植物体そのものと同様に、ネギアブラムシに対して強い忌避効果を示し、その中の成分のうち 6 化合物に忌避効果が認められた。とくに 1,8-cineole は強い活性を示し、寄主植物の匂いの存在下でもアブラムシを忌避した。1,8-Cineole は rosemary oil の主成分でもあることから、本化合物が rosemary oil の忌避性の主要因であると考えられる。

狭食性アブラムシは寄主探索の際に寄主植物の視覚的情報の他に、嗅覚的情報も利用していると考えられるため、寄主植物の誘引性を打ち消す、あるいは、それを凌駕して忌避する効果をもつ物質を利用すれば、実際の野外においても対象作物へのアブラムシの飛来を抑制できる可能性は大きい。実際、Petterssonらは、野外の大麦圃場に methyl salicylate を徐放させることにより、ムギクビレアブラムシの個体数を 50%以上減少させることに成功している<sup>57</sup>。この例は、ムギクビレアブラムシの春移住型が一次寄主の成分である methyl salicylate に忌避されることにより、寄主転換をすることを利用したものであるが、実験室レベルで忌避効果を示す物質が、野外においても忌避効果を示すことを示した例であるともいえる。実験室レベルではあるが、寄主植物の匂いに強く誘引されるネギアブラムシに対して、寄主の匂いの存在下でも忌避効果を示した rosemary oil あるいは 1,8-cineole, *d,l*-camphor は、効果的な利用法を考案できれば、実際の野外でもアブラムシの作物への飛来を防ぐ忌避物質として利用できると考えられる。

### 2-1-3 モモアカアブラムシに対して忌避性を有する植物精油の探索

#### 緒言

2-1-2 では狭食性アブラムシの一種であるネギアブラムシが、非寄主植物であるローズマリーやペニーロイヤルの匂いに忌避され、その香気成分の 1,8-cineole, *d,l*-camphor,  $\alpha$ -pinene, borneol, bornyl acetate,  $\alpha$ -terpineol を用いることにより、本種を忌避できること、また、1,8-cineole と *d,l*-camphor は寄主植物の誘引性を凌駕して忌避効果を示すことを明らかにした。しかしながら、忌避物質の存在は、数種の狭食性アブラムシでは確認されているものの、広食性アブラムシではあまり研究されていないのが現状である。しかしながら広食性アブラムシは、様々な農作物に被害を与えるため農業上重要な害虫となっている種が多い。そこで本研究では、広食性種でもとくに食性範囲が広く、最も重要な農業害虫の一種であり、アブラムシ防除法を開発するうえでのモデルとしても最適種と考えられるモモアカアブラムシの忌避物質の探索を行った。

日本において、モモアカアブラムシは約 100 種類の植物種を寄主としており<sup>16</sup>、多くの農作物で重要害虫に挙げられている。タバコ栽培においては、吸汁や繁殖による直接的な害をタバコに与えるだけでなく、ジャガイモ Y ウイルス (PVY) やキュウリモザイクウイルス (CMV) などのウイルスを伝播するため、最も重要な害虫となっている<sup>51</sup>。とくに PVY に属する黄斑えそ系は激しいえそ症状をもたらし、罹病株は生育が劣り、早期に下葉から枯れ上がるため収穫皆無になることもある<sup>81</sup>。PVY は非永続性ウイルスであり、アブラムシのごく短時間の吸汁によって伝播されるため<sup>10</sup>、タバコに農薬を散布してもその伝播を防ぐことは難しい。現在タバコ栽培におけるアブラムシ防除は、農薬の他に、主にシルバーマルチなどの光反射資材により行われているが、光反射資材はタバコが生長してこれを覆ってしまうと忌避効果が得られなくなる。

数種の狭食性種で示されているように、広食性種であるモモアカアブラムシでも忌避物質を用いることにより本種のタバコへの飛来を抑制することができれば、農薬の使用量を減らせるだけでなく、PVY などのウイルスの伝播を抑制

することも可能であると考えられる。しかしながら、植物香気成分に対する本種の EAG 応答に関する報告はあるものの<sup>79, 82</sup>、植物香気成分に対する行動的な嗅覚応答や、本種に対して忌避作用を示す植物香気成分についてはほとんど知られていない。そこで本研究では、本種の忌避物質の探索を行うため、各種植物精油の本種に対する忌避効果をまず検討した。

また、野外条件下においては視覚的な誘引や風の影響など、忌避物質の効果を弱める可能性がある様々な要因が存在しているため、野外条件下でも忌避物質が効果をもたらすかどうかを予備的に検討した。

## 材料および方法

### 1. 供試虫

継代飼育したモモアカアブラムシの有翅胎生雌成虫（羽化後 1～2 日齢）を全ての実験で用いた。継代飼育は 20℃、16L：8D の条件下の温室で、飼育ケージ（35×35×50 cm）に入れたタバコの鉢植えを用いて行った。

### 2. 供試物質

Basil oil, garlic oil, lavender oil, marjoram oil, mint (Japanese mint) oil, onion oil, pennyroyal oil, peppermint oil, rosemary oil, sage oil, sandalwood oil, spearmint oil, thyme oil は曾田香料株式会社（東京）より提供されたものを用いた。Black pepper oil, cardamon oil, citronella oil, clove oil, *Eucalyptus citriodora* oil, *E. camaldulensis* oil, ginger oil, hyssop oil, *Litsea cubeba* oil, orange oil, oregano oil, patchouli oil, white pepper oil は高砂香料工業株式会社（東京）より提供されたものを用いた。Angelica root oil, ajowan oil, anise oil, carrot seed oil, cascarilla oil, cedar wood oil, celery seed oil, coriander oil, fennel oil, pimento (allspice) oil, juniper berry oil, laurel berry oil, mace oil, nutmeg oil, petitgrain oil, pine needle oil は富士フレーバー株式会社（東京）より提供されたものを用いた。Borneol, bornyl acetate, 1,8-cineole, *p*-cymene, *d*-(+)-limonene,  $\alpha$ -pinene,  $\beta$ -pinene,  $\alpha$ -terpineol は和光純薬工業株

式会社（大阪）製のものを用了。 *d,l*-Camphor, linalool, myrcene は東京化成工業株式会社（東京）製のものを用了。(+) -Camphene は Aldrich Chemical Co., Inc. (Milwaukee, Wis., USA) 製のものを用了。 *trans*-Caryophyllene は Sigma Chemical Co. (St. Louis, Mo., USA) 製のものを用了。

### 3. オルファクトメーター試験

室内における嗅覚応答試験は Sakuma and Fukami<sup>66</sup> の考案による線型通路つきオルファクトメーターを基本としたが、左右のトラップ部のシャーレ部分をなくして垂直管部のみにして簡素化させた構造の装置を用了 (Fig. 3)。装置の基本構成は 2-1-1 で述べた内容に準じるので、詳細は省略する。中央垂直パイプの上部より 1.0 l/min の流量で空気を吸引することにより、T 字つなぎ目部分に試料側の匂いと対照側の匂いの境界面を出現させ、ここでアブラムシにどちらか一方の匂いを選択させた。試験開始前 20 時間絶食させたモモアカアブラムシの有翅胎生雌成虫 30 頭を針金垂直部の基部（垂直管の底の容器, pot）に放飼し、2 時間後に処理区と対照区それぞれのトラップ内にいるアブラムシを数え、差の有意性に対応のある *t*-検定を用いて検定した。試験は 22-24℃ の条件下で、光の影響を排除するために暗室内で、各 12 反復行った。垂直管の底の容器と両側と中央の 3 本の垂直パイプの内壁にはあらかじめタルク（和光純薬工業株式会社）を塗り、供試虫が内壁を登るのを防ぎ、針金のみを登るようにした。各反復終了後、オルファクトメーターは石鹼水で良く洗浄し、反復ごとに処理区と対照区を交換して行った。オルファクトメーター内でのアブラムシの動きが悪く、処理区と対照区のトラップ内のアブラムシの合計が 10 頭に満たなかったときは、その結果はデータより除外し、新たな供試虫を用いて再度試験を行った。また、多種にわたる精油あるいは化合物から忌避効果の高いものを数値で比較してスクリーニングする必要性から、次の式で表わされる excess proportion index (EPI)<sup>67</sup> を用いて忌避効果の強さを評価した。

$$EPI = (n_s - n_c) / (n_s + n_c) ,$$

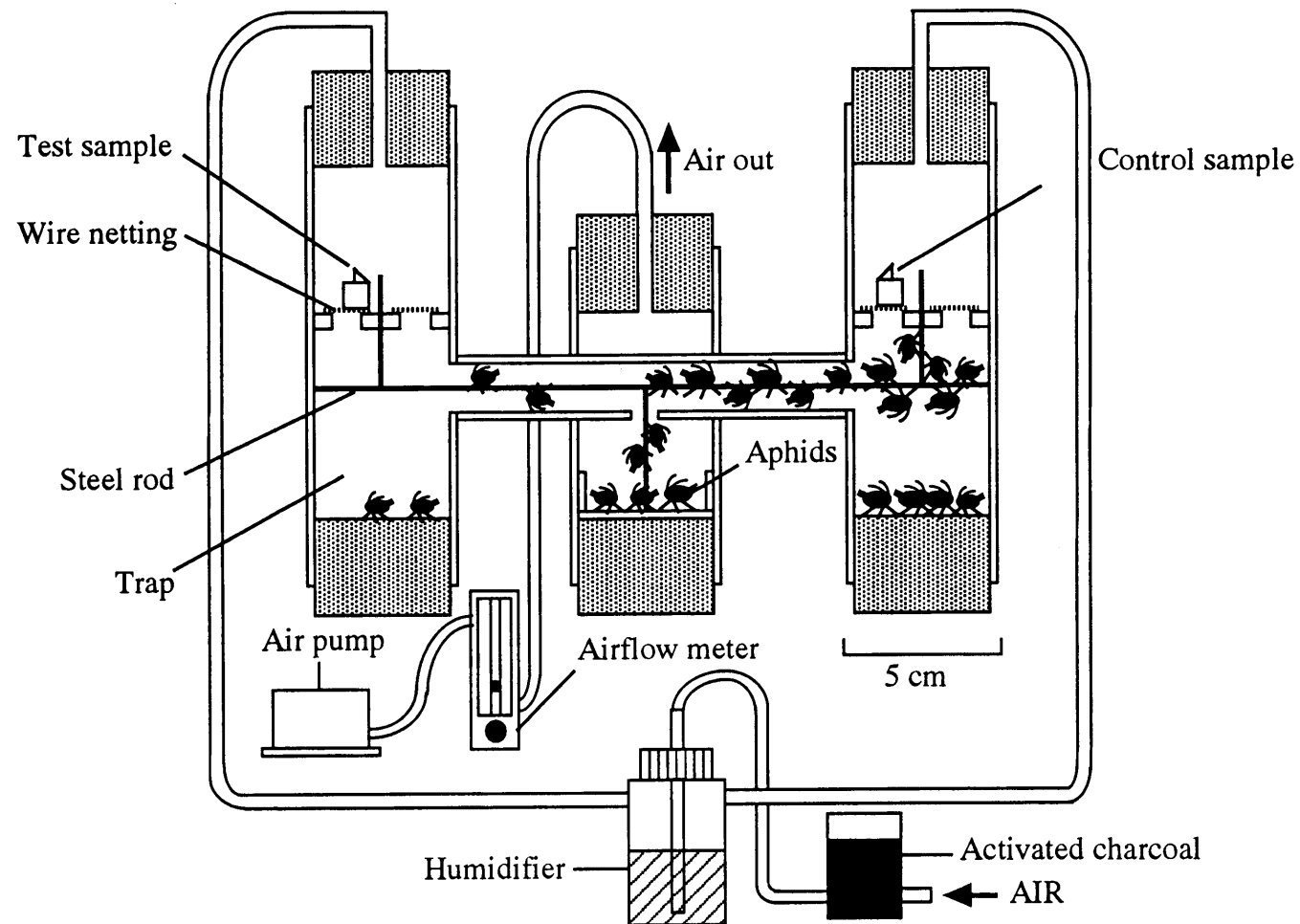


Fig. 3. Modified linear track olfactometer (side view).

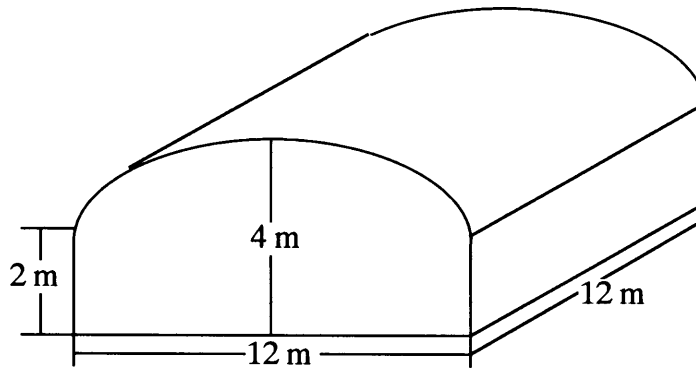
$n_s$  : 処理区のアブラムシ数,  $n_c$  : 対照区のアブラムシ数

#### 4. オルファクトメーター試験における精油および化合物の処理法

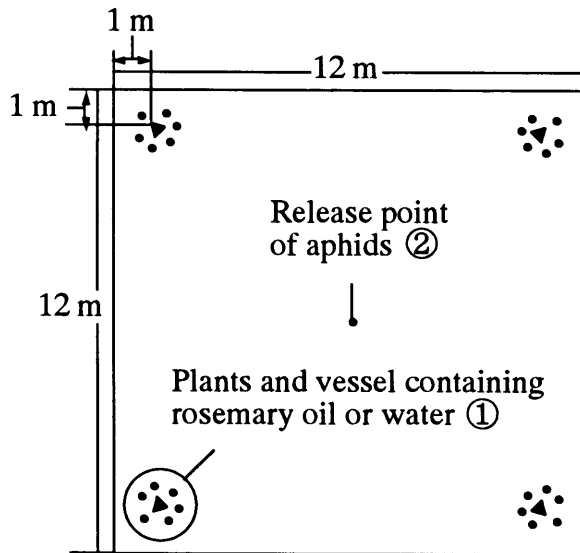
供試物質が液体の場合は、オルファクトメーターの処理区試料室にはサンプルが各処理量になるようにアセトンで希釈した溶液 10  $\mu$ l (サンプル処理量が 10  $\mu$ l の場合は希釈せずに用いた) を染み込ませたろ紙 (ADVANTEC, No. 2, 10  $\times$  20 mm) を入れ、対照区試料室にはアセトンのみ 10  $\mu$ l を染み込ませたろ紙 (処理区のサンプルのみの処理量が 10  $\mu$ l の場合は無処理のろ紙) を入れた。供試物質が固体の場合は、オルファクトメーターの処理区試料室にはサンプルが各処理量になるようにアセトンで希釈した溶液 40  $\mu$ l を染み込ませたろ紙を入れ、対照区試料室にはアセトンのみ 40  $\mu$ l を染み込ませたろ紙を入れた。いずれの場合も処理したろ紙は風乾してアセトンを除去した後、試料室に入れた。

#### 5. 野外網室試験における rosemary oil の忌避効果

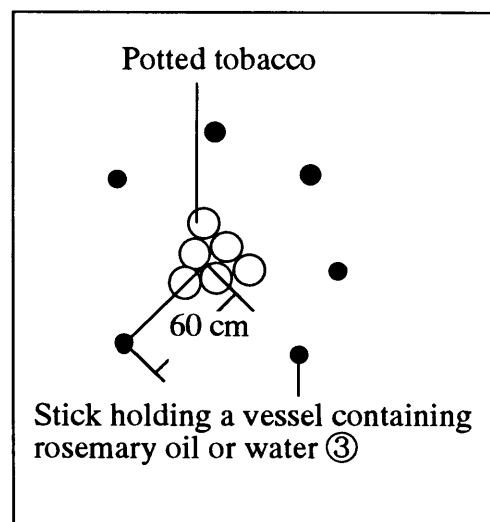
モモアカアブラムシ有翅胎生雌成虫を野外網室 (12  $\times$  12 m, 網目: #30, Fig. 4A) 内に放飼し、処理区のタバコと対照区のタバコを選択させた。播種後 25°C の温室内で 2 カ月間育てた鉢植えタバコ (鉢: 直径 15 cm, 高さ 13 cm) を試験に用いた。網室の四角にそれぞれ 6 鉢の鉢植えタバコ (国分) を置いた (Fig. 4B)。Rosemary oil あるいは水 (いずれも 40 ml) を入れた口の開いたガラスビン (直径 34 mm, 高さ 77 mm) を、側面に 90 個の孔 (直径 4 mm) を開けたテフロンボトル (直径 60 mm, 高さ 133 mm) に入れた (Fig. 5)。ガラスビンの口は、rosemary oil あるいは水に浸った芯をもつ脱脂綿 (1 g) でふたをし、脱脂綿を通して成分がガラスビンの外に徐放するようにした。ガラスビンの外に放出した rosemary oil の成分あるいは水はテフロンボトルの孔を通して、テフロンボトル外部に流出する仕組みとした (以下、徐放容器)。この徐放容器を支柱を用いて鉢植えタバコの周りの地上 60 cm の位置に設置した。二角の処理区には rosemary oil を入れた徐放容器をそれぞれタバコの周りに 6 個設置し、



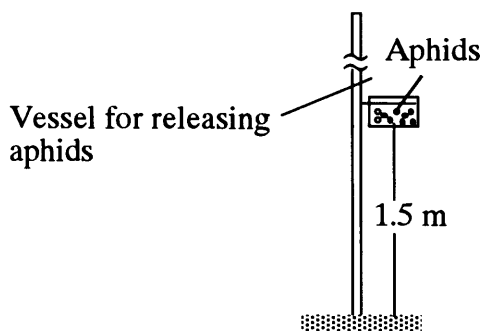
A: General view of a screenhouse



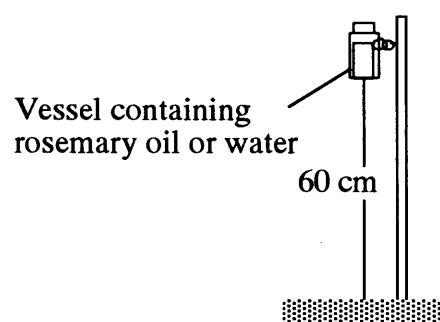
B: Location of aphids, plants and treatment or control vessels in a screenhouse (top view)



C: Plants and vessel containing rosemary oil or water (top view)  
(① in B)



D: Release point of aphids (side view)  
(② in B)



E: Vessel containing rosemary oil or water (side view)  
(③ in C)

Fig. 4. The general view of a screenhouse and the location of aphids, plants, and vessels containing rosemary oil or water in the screenhouse to evaluate the repulsion.

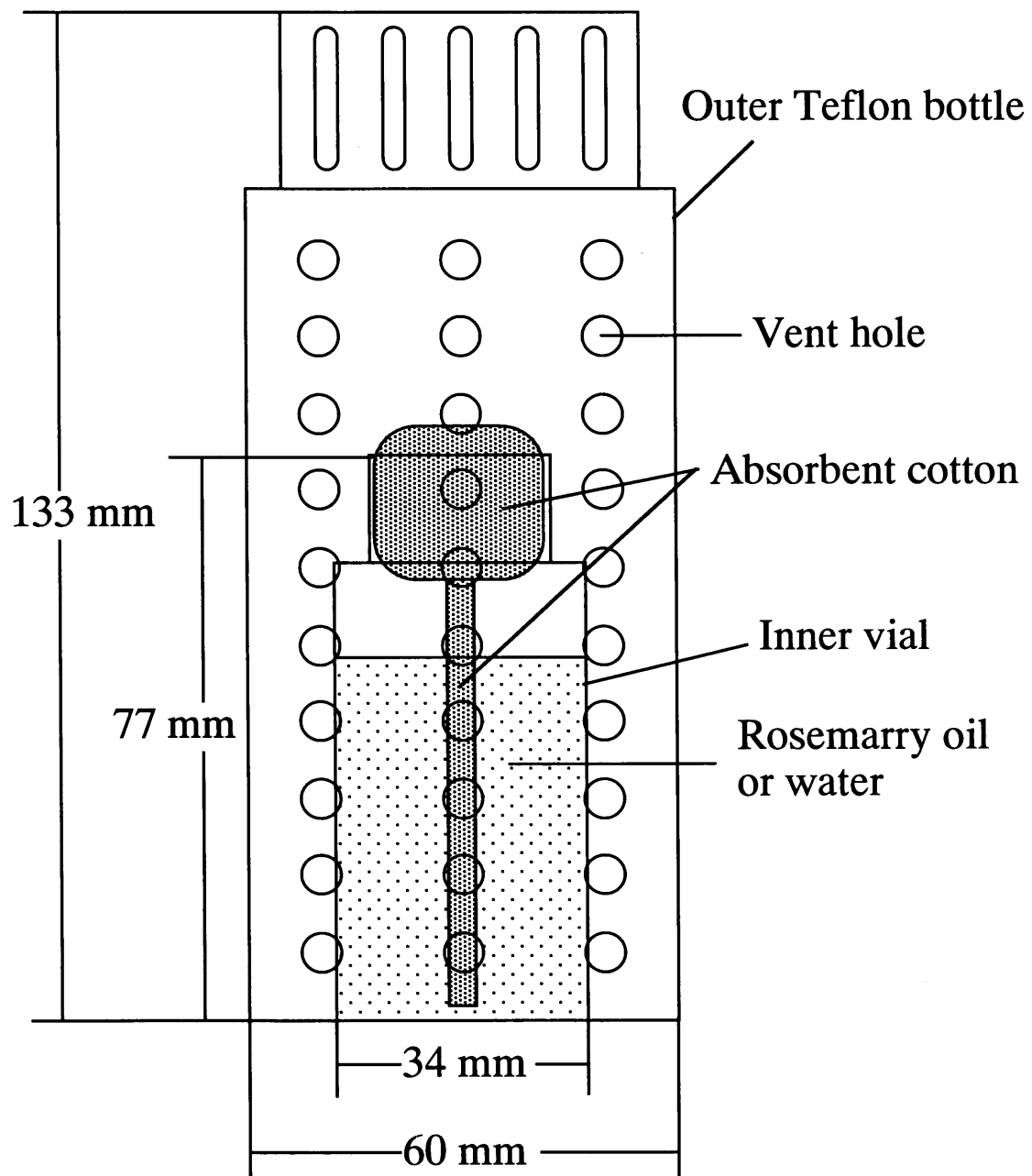


Fig. 5. The vessel for releasing rosemary oil or water (side view).

他の二角の対照区には水を入れた徐放容器をそれぞれタバコの周りに 6 個設置した (Fig. 4B)。放飼前 4 時間絶食させた 1000 頭のアブラムシを、網室中央、高さ 1.5 m の位置に設置した口の開いたプラスチック容器 (直径 78 mm, 高さ 45 mm) に入れ、網室内に放した。アブラムシは午後 3 時~4 時に放飼し、次の日の午後 1 時~2 時にそれぞれのタバコ上のアブラムシの数を数えた。試験は 1996 年 8 月 23 日から 10 月 3 日にかけて、JT 葉たばこ研究所 (栃木県小山市) で行った。

二角の処理区のタバコ上のアブラムシの総数と他の二角の対照区のタバコ上のアブラムシの総数を対応のある *t*-検定を用いて比較検定し、*EPI* を用いて効力を検討した。調査は 20 回行い、各調査を 1 反復とした。処理区と処理区、対照区と対照区がそれぞれ対角線上に位置するように配置し、処理区と対照区の位置は反復ごとに交換した。

## 結果

### 1. オルファクトメーター試験における各種精油に対するモモアカアブラムシの嗅覚応答

42 種類の精油に対するモモアカアブラムシの嗅覚応答を調査した。Rosemary oil, thyme oil, peppermint oil, spearmint oil, lavender oil, carrot seed oil, ajowan oil, celery seed oil, *E. citriodora* oil, cascarilla oil, petitgrain oil, *L. cubeba* oil, laurel berry oil, white pepper oil, black pepper oil, ginger oil, cardamon oil, onion oil, citronella oil, cedar wood oil の 20 種類の精油が 10  $\mu$ l の処理量でアブラムシを有意に忌避した (Table 10)。とくに rosemary oil, thyme oil, peppermint oil, white pepper oil, ginger oil の 5 種類の精油は、10  $\mu$ l 処理時の *EPI* が -0.35 以下で、高い忌避効果を示した。*EPI* が -0.27 以下を示した 8 種類の精油については、1  $\mu$ l に処理量を減らして、さらに忌避効果を調査した結果、rosemary oil, thyme oil, carrot seed oil, white pepper oil, ginger oil の 5 種類の精油が有意な忌避効果を示し、peppermint oil, cardamon oil, petitgrain oil の 3 種類の精油は忌避効果を示さなかった。そ

Table 10. Repulsion of plant essential oils against alate virginoparae of *Myzus persicae*

Plant family	Dose	No. of aphids trapped <sup>a</sup>		<i>EPI</i> <sup>b</sup>		
Essential oils	( $\mu$ l)	Treatment	Control			
<b>Labiatae</b>						
Rosemary oil	10	5.5 $\pm$ 0.93	12.8 $\pm$ 1.25	-0.40	**	R
	1	6.3 $\pm$ 0.92	11.8 $\pm$ 1.15	-0.30	**	R
	0.1	9.7 $\pm$ 1.22	11.3 $\pm$ 0.95	-0.08	NS	
	0.01	6.6 $\pm$ 0.74	8.8 $\pm$ 0.82	-0.14	NS	
Thyme oil	10	6.3 $\pm$ 1.04	13.3 $\pm$ 1.47	-0.36	**	R
	1	7.7 $\pm$ 0.84	15.0 $\pm$ 1.90	-0.32	**	R
	0.1	12.4 $\pm$ 1.00	10.6 $\pm$ 1.41	0.08	NS	
	0.01	8.0 $\pm$ 0.81	7.4 $\pm$ 1.02	0.04	NS	
Peppermint oil	10	4.4 $\pm$ 0.60	9.9 $\pm$ 1.12	-0.38	**	R
	1	8.4 $\pm$ 0.71	9.8 $\pm$ 0.93	-0.07	NS	
Spearmint oil	10	4.8 $\pm$ 0.64	8.1 $\pm$ 0.70	-0.25	*	R
Lavender oil	10	5.7 $\pm$ 0.86	9.1 $\pm$ 1.05	-0.23	*	R
Hyssop oil	10	7.5 $\pm$ 0.98	11.6 $\pm$ 1.73	-0.21	NS	
Basil oil	10	6.5 $\pm$ 1.09	9.3 $\pm$ 1.10	-0.18	NS	
Pennyroyal oil	10	8.3 $\pm$ 0.70	11.8 $\pm$ 1.20	-0.17	NS	
Sage oil	10	6.5 $\pm$ 0.85	8.3 $\pm$ 0.94	-0.12	NS	
Marjoram oil	10	6.7 $\pm$ 0.78	8.3 $\pm$ 1.07	-0.11	NS	
Patchouli oil	10	7.7 $\pm$ 0.80	9.3 $\pm$ 1.82	-0.09	NS	
Oregano oil	10	10.2 $\pm$ 1.70	11.8 $\pm$ 2.04	-0.05	NS	
Mint oil	10	8.5 $\pm$ 1.16	8.3 $\pm$ 1.48	0.01	NS	
<b>Umbelliferae</b>						
Carrot seed oil	10	6.0 $\pm$ 1.29	11.8 $\pm$ 1.00	-0.33	**	R
	1	6.0 $\pm$ 0.72	11.1 $\pm$ 1.24	-0.30	*	R
	0.1	6.8 $\pm$ 1.07	11.7 $\pm$ 1.23	-0.27	*	R
	0.01	7.8 $\pm$ 0.91	10.9 $\pm$ 0.94	-0.17	**	R
	0.001	5.5 $\pm$ 0.58	6.8 $\pm$ 0.55	-0.11	NS	

continued

Table 10., continued

Plant family	Dose	No. of aphids trapped <sup>a</sup>		<i>EPI</i> <sup>b</sup>		
		Treatment	Control			
Essential oils	( $\mu$ l)					
Ajowan oil	10	9.8 $\pm$ 0.91	15.3 $\pm$ 1.10	-0.22	**	R
Celery seed oil	10	7.8 $\pm$ 0.84	11.4 $\pm$ 0.74	-0.19	**	R
Coriander oil	10	9.6 $\pm$ 1.28	11.7 $\pm$ 1.08	-0.10	NS	
Anise oil	10	11.4 $\pm$ 0.96	13.1 $\pm$ 0.84	-0.07	NS	
Angelica root oil	10	8.3 $\pm$ 1.07	8.8 $\pm$ 1.41	-0.03	NS	
Fennel oil	10	13.3 $\pm$ 0.97	11.1 $\pm$ 1.03	0.09	NS	
Myrtaceae						
<i>E. citriodora</i> oil	10	10.2 $\pm$ 0.98	16.1 $\pm$ 1.36	-0.23	*	R
Pimento oil	10	8.2 $\pm$ 1.43	11.8 $\pm$ 1.34	-0.18	NS	
Clove oil	10	8.9 $\pm$ 0.81	9.8 $\pm$ 1.24	-0.05	NS	
<i>E. camaldulensis</i> oil	10	9.2 $\pm$ 1.49	8.6 $\pm$ 0.83	0.03	NS	
Euphorbiaceae						
Cascarilla oil	10	7.9 $\pm$ 0.92	12.1 $\pm$ 0.72	-0.21	**	R
Rutaceae						
Petitgrain oil	10	7.7 $\pm$ 0.78	13.6 $\pm$ 1.16	-0.28	**	R
	1	7.5 $\pm$ 0.81	9.9 $\pm$ 1.12	-0.14	NS	
Orange oil	10	10.2 $\pm$ 1.13	11.3 $\pm$ 0.89	-0.05	NS	
Lauraceae						
<i>L. cubeba</i> oil	10	8.8 $\pm$ 1.40	13.8 $\pm$ 1.19	-0.23	**	R
Laurel berry oil	10	8.6 $\pm$ 0.96	11.8 $\pm$ 0.99	-0.16	*	R
Myristicaceae						
Mace oil	10	9.8 $\pm$ 1.59	11.2 $\pm$ 1.34	-0.07	NS	
Nutmeg oil	10	10.5 $\pm$ 1.06	8.3 $\pm$ 0.82	0.12	NS	
Santalaceae						
Sandalwood oil	10	11.2 $\pm$ 1.01	14.8 $\pm$ 1.19	-0.14	NS	

continued

Table 10., continued

Plant family	Dose	No. of aphids trapped <sup>a</sup>		<i>EPI</i> <sup>b</sup>		
Essential oils	( $\mu$ l)	Treatment	Control			
Piperaceae						
White pepper oil	10	6.8 $\pm$ 1.09	14.4 $\pm$ 0.84	-0.36	**	R
	1	5.8 $\pm$ 1.03	13.4 $\pm$ 1.46	-0.40	**	R
	0.1	4.8 $\pm$ 0.64	9.6 $\pm$ 0.66	-0.33	**	R
	0.01	6.9 $\pm$ 0.66	8.6 $\pm$ 1.18	-0.11	NS	
Black pepper oil	10	6.1 $\pm$ 0.63	8.8 $\pm$ 0.84	-0.18	*	R
Zingiberaceae						
Ginger oil	10	5.4 $\pm$ 0.85	14.8 $\pm$ 1.15	-0.46	**	R
	1	5.8 $\pm$ 0.88	14.5 $\pm$ 1.06	-0.43	**	R
	0.1	5.7 $\pm$ 0.67	13.7 $\pm$ 1.72	-0.41	**	R
	0.01	6.6 $\pm$ 0.67	9.3 $\pm$ 0.87	-0.17	NS	
	0.001	6.8 $\pm$ 0.76	6.7 $\pm$ 0.70	0.01	NS	
Cardamon oil	10	7.3 $\pm$ 0.91	14.3 $\pm$ 1.29	-0.32	**	R
	1	12.3 $\pm$ 0.89	11.9 $\pm$ 1.03	0.01	NS	
Liliaceae						
Onion oil	10	4.7 $\pm$ 0.63	7.3 $\pm$ 0.43	-0.22	*	R
Garlic oil	10	6.3 $\pm$ 1.00	8.9 $\pm$ 1.52	-0.18	NS	
Gramineae						
Citronella oil	10	10.4 $\pm$ 1.15	17.5 $\pm$ 1.24	-0.25	**	R
Cupressaceae						
Juniper berry oil	10	8.7 $\pm$ 1.05	11.8 $\pm$ 1.62	-0.15	NS	
Pinaceae						
Cedar wood oil	10	10.5 $\pm$ 1.06	16.1 $\pm$ 1.00	-0.21	*	R
Pine needle oil	10	9.5 $\pm$ 1.07	10.9 $\pm$ 1.00	-0.07	NS	

<sup>a</sup> Means  $\pm$  standard errors.

<sup>b</sup>  $EPI = (n_s - n_c) / (n_s + n_c)$ ;  $n_s$ ,  $n_c$ : number of aphids trapped in treatment and control trap, respectively.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$ , 0.01, respectively, and NS, no significant difference in paired  $t$ -test ( $n=12$ ).

R, repulsion.

こで、1  $\mu$ l 処理で忌避効果を示した 5 種類の精油については、処理量と効果の関係についてさらに詳しく調査した。Rosemary oil, thyme oil は 0.1  $\mu$ l 処理では忌避効果を示さなかったが、white pepper oil, ginger oil は 0.1  $\mu$ l 処理でも忌避効果を示し、carrot seed oil は 0.01  $\mu$ l 処理でも有意な忌避効果を示した。

## 2. オルファクトメーター試験における rosemary oil 成分に対するモモアカアブラムシの嗅覚応答

オルファクトメーター試験において、10  $\mu$ l 処理時の忌避効果が高かった精油のうち、rosemary oil についてその構成成分のモモアカアブラムシに対する忌避効果を調査した。Rosemary oil の主要 13 成分については、すでに 2-1-2 で明らかにしたため、本実験ではこれら同定された 13 化合物の忌避効果について調査した。13 化合物のうち、linalool, *d,l*-camphor,  $\alpha$ -terpineol の 3 化合物が、10  $\mu$ l あるいは 10 mg 処理でモモアカアブラムシに対して有意な忌避効果を示したが、これら 3 化合物はいずれも 1  $\mu$ l あるいは 1 mg 処理では効果を示さなかった (Table 11)。 $\alpha$ -Terpineol の 10  $\mu$ l 処理時の *EPI* は -0.35 と最も低い値を示したが、反復間で数値のばらつきが大きく、対応のある *t*-検定の結果では、linalool, *d,l*-camphor に比べ、効果の安定性が低いと判断された。

## 3. 野外網室試験における rosemary oil の忌避効果

徐放容器のガラスビン中の rosemary oil の重量を調査前と調査後で測定し、その減少重量を調査した結果、rosemary oil の放出量は約 2 g/徐放容器/日であった。20 回の反復中 17 回の反復で、処理区のタバコ上のアブラムシ数は対照区のタバコ上のアブラムシ数よりも少なかった (Fig. 6)。対照区タバコ上のアブラムシの平均頭数が 28.8 頭であったのに対して、処理区タバコ上のそれは 20.4 頭であり、*EPI* は -0.17 であった (Table 12)。*EPI* はあまり低くない数値を示したものの、調査反復中処理区のタバコ上のアブラムシ頭数が対照区のそれよりも少なかった反復が圧倒的に多かったため、対応のある *t*-検定の結果、

Table 11. Repulsion of rosemary oil components against alate virginoparae of *Myzus persica*

Chemicals (dose)	Dose	No. of aphids trapped <sup>a</sup>		<i>EPI</i> <sup>b</sup>		
		Treatment	Control			
Linalool	10 $\mu$ l	7.4 $\pm$ 0.89	13.1 $\pm$ 1.43	-0.28	**	R
	1 $\mu$ l	9.8 $\pm$ 1.19	11.6 $\pm$ 1.13	-0.09	NS	
<i>d,l</i> -Camphor	10 mg	8.3 $\pm$ 1.02	12.9 $\pm$ 1.38	-0.22	**	R
	1 mg	8.3 $\pm$ 1.16	9.5 $\pm$ 1.07	-0.07	NS	
$\alpha$ -Terpineol	10 $\mu$ l	7.7 $\pm$ 1.62	15.8 $\pm$ 1.77	-0.35	*	R
	1 $\mu$ l	8.3 $\pm$ 1.44	11.8 $\pm$ 1.21	-0.18	NS	
1,8-Cineole	10 $\mu$ l	7.3 $\pm$ 1.27	10.9 $\pm$ 1.57	-0.20	NS	
Myrcene	10 $\mu$ l	11.2 $\pm$ 1.12	14.8 $\pm$ 1.18	-0.14	NS	
Borneol	10 $\mu$ l	11.2 $\pm$ 1.13	14.6 $\pm$ 1.36	-0.13	NS	
(+)-Camphene	10 $\mu$ l	10.7 $\pm$ 1.36	13.8 $\pm$ 1.45	-0.13	NS	
Bornyl acetate	10 $\mu$ l	7.3 $\pm$ 1.21	9.3 $\pm$ 0.80	-0.12	NS	
<i>d</i> -(+)-Limonene	10 $\mu$ l	12.4 $\pm$ 1.63	14.9 $\pm$ 1.62	-0.09	NS	
(-)- <i>trans</i> -Caryophyllene	10 $\mu$ l	11.6 $\pm$ 1.05	12.3 $\pm$ 1.50	-0.03	NS	
$\alpha$ -Pinene	10 $\mu$ l	8.6 $\pm$ 0.84	9.0 $\pm$ 0.71	-0.02	NS	
$\beta$ -Pinene	10 $\mu$ l	12.1 $\pm$ 1.32	11.7 $\pm$ 1.30	0.02	NS	
<i>p</i> -Cymene	10 $\mu$ l	11.6 $\pm$ 1.32	11.1 $\pm$ 1.08	0.02	NS	

<sup>a</sup> Means  $\pm$  standard errors.

<sup>b</sup>  $EPI = (n_s - n_c) / (n_s + n_c)$ ;  $n_s$ ,  $n_c$ : number of aphids trapped in treatment and control trap, respectively.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$ ,  $0.01$ , respectively, and NS, no significant difference in paired t-test ( $n=12$ ).

R, repulsion.

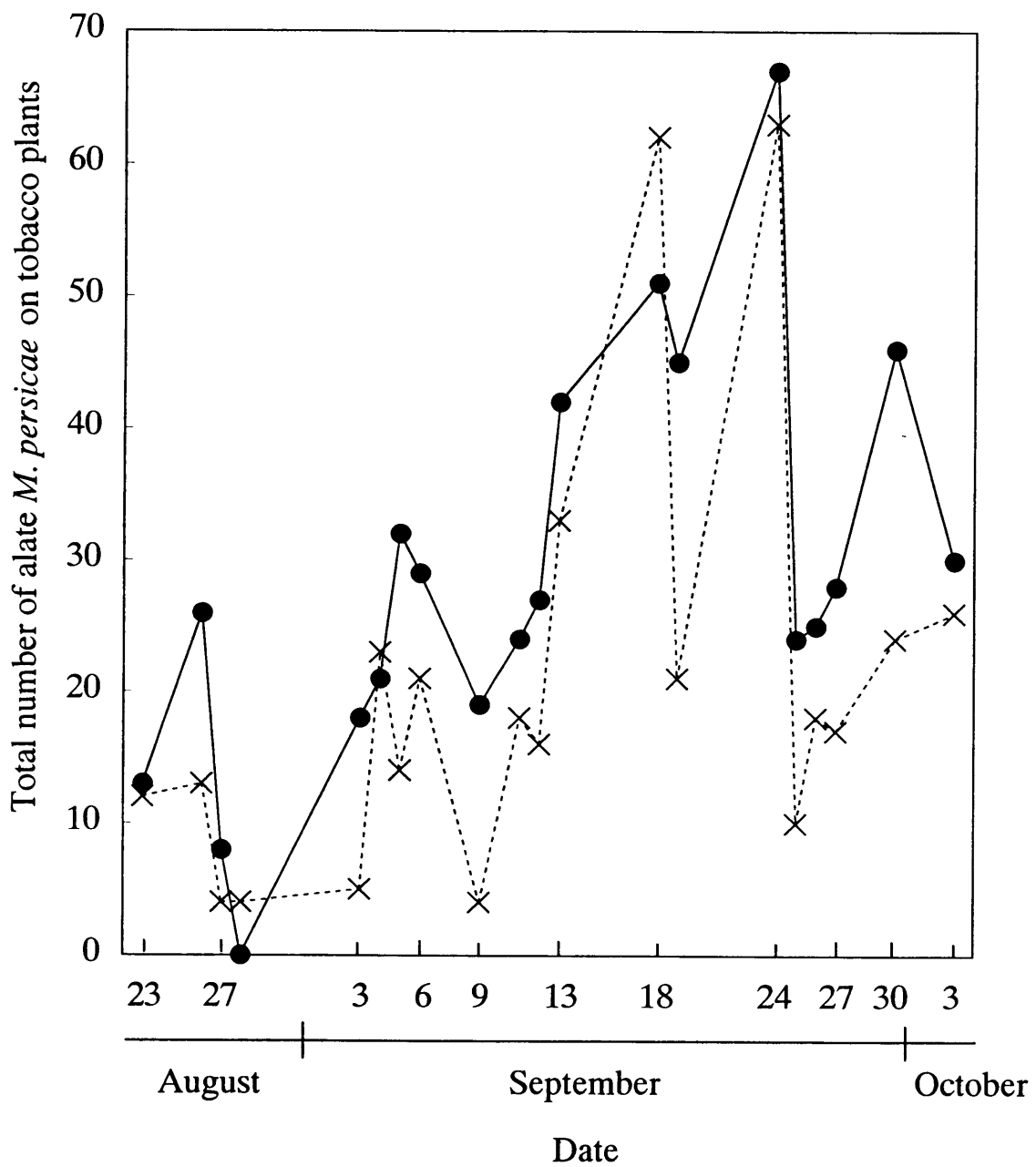


Fig. 6. Repulsion of rosemary oil against *Myzus persicae* in an outdoor screenhouse. Numbers of aphids in control corners (●); numbers of aphids in treatment corners (×).

Table 12. Repulsion of rosemary oil against alate virginoparae of *Myzus persicae* in an outdoor screenhouse

No. of aphids on the tobacco plants <sup>a</sup>		<i>EPI</i> <sup>b</sup>	<i>p</i> <	
Treatment	Control			
20.4 ± 3.67	28.8 ± 3.46	-0.17	0.0004	R

<sup>a</sup> Means ± standard errors.

<sup>b</sup>  $EPI = (n_s - n_c) / (n_s + n_c)$ ;  $n_s, n_c$ : number of aphids in treatment and control corners, respectively.

R, repulsion.

$p < 0.0004$  で有意差が得られ、rosemary oil は野外網室でも忌避効果をもつことが示された。

## 考察

オルファクトメーター試験において、いくつかの反復では、半数以上のアブラムシが pot や中央垂直針金上に留まっていた。オルファクトメーターのどちらの試料室も空にした状態や処理区試料室に寄主植物の葉のみを入れた状態で同様に試験しても、上記のような現象は観察された。Nottingham ら (1991) も同型のオルファクトメーターを用いた実験で、類似した結果を報告している<sup>53</sup>。ゆえに、アブラムシが対照区、処理区いずれの側にも捕獲されない現象は、精油の忌避性に起因するものではないと考えられた。

供試した 42 種類の精油のうち 20 種類の精油が忌避効果を示したことから、ある程度以上の量を与えるとモモアカアブラムシに対して忌避効果を示す精油が数多く存在していることが明らかとなり、モモアカアブラムシのような広食性種においても植物由来の忌避物質の存在が示された。

Rosemary oil, thyme oil, peppermint oil, white pepper oil, ginger oil は、 $10\mu\text{l}$  処理した時、強い忌避効果を示した。Carrot seed oil は  $10\mu\text{l}$  処理した時の忌避効果はこれら 5 種類の精油に劣るものの、供試精油中、唯一、 $0.01\mu\text{l}$  でも有意な忌避効果を示した。これに対して、peppermint oil は  $10\mu\text{l}$  処理では強い忌避効果を示すものの、 $1\mu\text{l}$  処理ですでに効果が認められなくなった。すなわち、処理量と忌避効果の関係は精油の種類により異なることが示され、用量-反応曲線は精油間で平行的な関係にはならないことが示唆された。忌避効果の比較的高かった 8 種類の精油は処理量と EPI の関係から以下の 3 つの傾向に分れた (Fig. 7)。

- ①  $0.1\mu\text{l}$ ~ $10\mu\text{l}$  処理で比較的強い忌避効果を示し、 $0.01\mu\text{l}$  処理で効果が認められなくなるかほぼ効果が認められなくなる精油 (ginger oil, white pepper oil, carrot seed oil)。
- ②  $1\mu\text{l}$ ~ $10\mu\text{l}$  処理で比較的強い忌避効果を示し、 $0.1\mu\text{l}$  処理で効果が認められなくなる精油 (rosemary oil, thyme oil)。
- ③  $10\mu\text{l}$  処理では比較的強い忌避効果を示すものの、 $1\mu\text{l}$  処理では効果が認められない

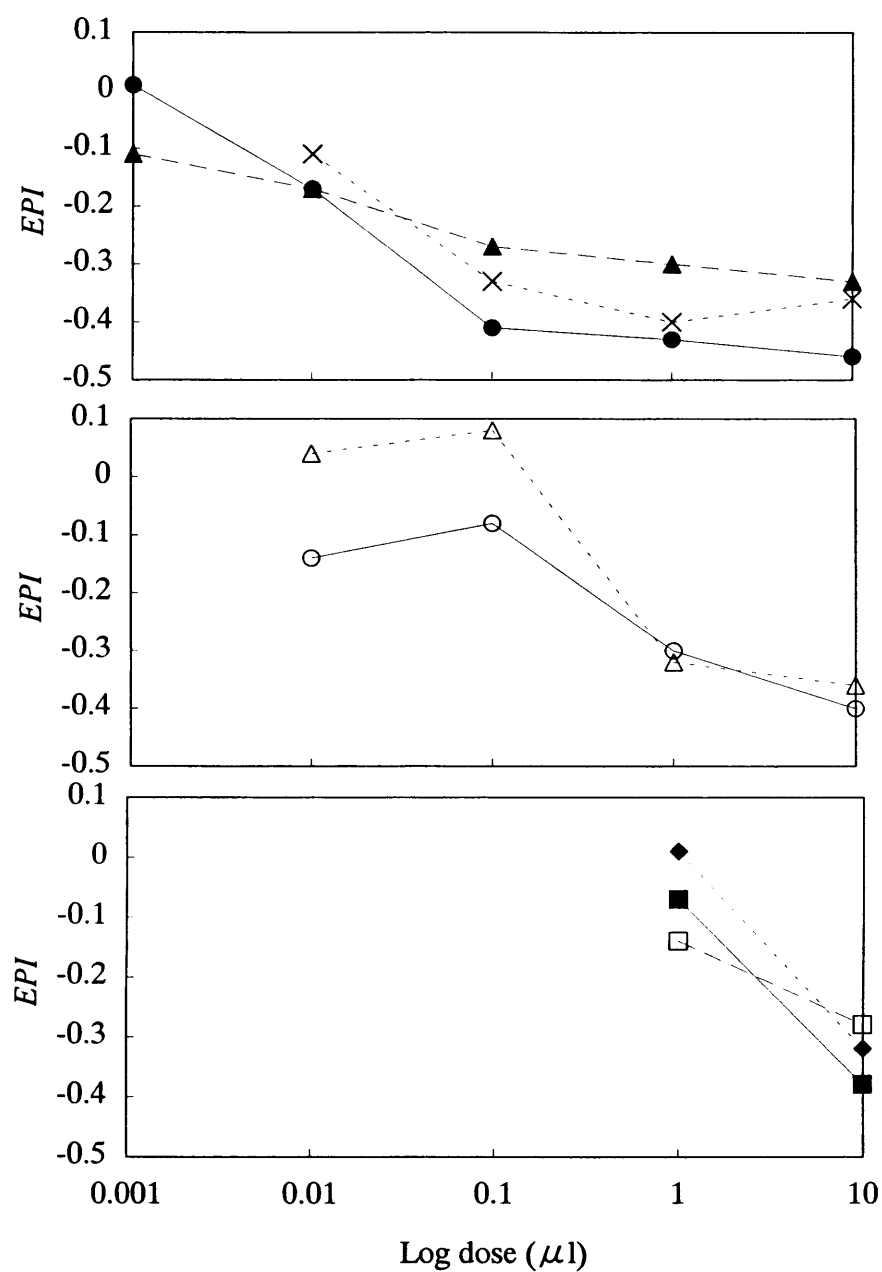


Fig. 7. Repulsion related with doses of 8 essential oils. ginger oil (●); white pepper oil (×); carrot seed oil (▲); rosemary oil (○); thyme oil (△); peppermint oil (■); cardamom oil (◆); petitgrain oil (□).

精油 (peppermint oil, cardamon oil, petitgrain oil)。

①の精油は、10 $\mu$ l から 0.1 $\mu$ l に処理量を減らしても効果の低下は小さいが、0.1 $\mu$ l から 0.01 $\mu$ l に処理量を減らすと効果は大きく低下する。②の精油は、10 $\mu$ l から 1 $\mu$ l までの処理量の減少では効果の低下は小さいが、1 $\mu$ l から 0.1 $\mu$ l に処理量を減らすと効果は大きく低下する。③の精油は、10 $\mu$ l という高い処理量では比較的強い忌避効果を示すものの、1 $\mu$ l に処理量を減らすと効果が全く認められなくなる。①、②、③の精油に対する閾値の違いが処理量と効果との関係にこのような違いを生じさせているものと考えられ、①の精油に対する閾値が最も低く、次いで②の精油、③の精油に対する閾値が最も高いと考えられた。この原因としては、それぞれの活性成分に対する受容細胞の相違や受容細胞のそれら活性成分に対する閾値の相違などの嗅覚器の活性成分に対する応答の相違や嗅覚器が応答した後の情報処理やその結果生じる行動的な応答の相違、あるいは精油の活性成分の揮発性の相違などが考えられる。実際の利用を考慮した場合、③の精油は多量の処理量が必要となり、実用的には不利と考えられる。そのようなことから考慮すると、①の精油が有利であると考えられるが、野外においては、ある程度揮散性が良く、防除対象空間内に容易に拡散していく性質も必要であると考えられる。また実際の作業の面から考慮した場合は、作業者に不快感を与える匂いはあまり望ましくない。それらの面やすでに2-1-2で構成成分が同定されていることを考慮し、本研究においては、rosemary oil についてその活性成分をさらに追った。

2-1-2 において、rosemary oil はネギアブラムシに対しても強い忌避効果をもつことを示し、その主成分である 1,8-cineole が活性の主要因の一つであることを明らかにした。しかしながら、1,8-cineole はモモアカアブラムシに対しては忌避効果を示さず、linalool, *d,l*-camphor,  $\alpha$ -terpineol が効果を示した。*d,l*-Camphor と  $\alpha$ -terpineol はネギアブラムシに対しても忌避効果を示すが、linalool は効果を示さない。すなわち、rosemary oil はネギアブラムシとモモアカアブラムシの両種に対して忌避効果を示すが、その活性の要因は両種で異なることが明らかとなった。

Rosemary oil は 1  $\mu$ l 処理でもモモアカアブラムシに対して忌避効果を示したが、その構成成分はいずれも、1  $\mu$ l あるいは 1 mg では忌避効果を示さなかった。このことから rosemary oil のモモアカアブラムシに対する忌避効果は、複数の構成成分の協力作用によるものか、あるいは、同定・検討していない微量成分によるものであると考えられた。

モモアカアブラムシの植物由来の忌避物質については、野生種のジャガイモ *Solanum berthaultii* Hawkes が本種を忌避する原因として、このジャガイモがアブラムシの警報フェロモンである (*E*)- $\beta$ -farnesene を含み、この化合物がアブラムシに忌避行動をとらせることが報告されている<sup>11)</sup>。しかしながら、その他の植物香気成分や植物精油類に対するモモアカアブラムシの嗅覚応答を行動の面から研究した例はほとんどない。本研究の結果は、様々な種類の植物香気成分にモモアカアブラムシが忌避行動を示し、一般的な植物精油の中にも本種の忌避物質が存在していることを示した最初の事例である。

本研究において、モモアカアブラムシの降下行動が rosemary oil によって抑制されることが、野外網室試験においても示された。ある種の狭食性アブラムシは、野外においても、忌避物質によりその降下行動が抑制されることは報告されているが<sup>6,57)</sup>、広食性種で、野外での効果が確認された例はこれまでにない。本研究では、網室という人工的な環境下ではあるものの、野外において忌避物質が広食性種であるモモアカアブラムシの寄主植物への飛来を抑制できることを示した最初の事例である。この結果は、モモアカアブラムシの降下行動が野外においても、忌避性のある匂いに影響を受けることを示している。食性範囲と嗅覚刺激の役割について述べた 2-1-1 において、モモアカアブラムシのような広食性種は寄主植物の匂いを必ずしも利用せず、主に視覚的情報を用いて降下場所を選択し、着地後、味覚的情報と物理的情報を用いて寄主を選択すると述べた。2-1-3 においては、モモアカアブラムシがある種の匂いに忌避され、野外における降下行動も、これらの匂いに影響を受け、阻害されることが示された。すなわち、モモアカアブラムシのような広食性種は、ある種の非寄主植物の匂いを避けながら、寄主の視覚的情報を頼りに降下場所を探索するの

ではないかと考えられる。

## 2-2 植物香気成分の吸汁抑制効果および定着抑制効果

### 緒言

タバコ栽培においてモモアカアブラムシが与える被害は、吸汁や繁殖による直接的なものよりも、CMV や PVY などのウイルス病伝播による間接的なもののほうが深刻である。アブラムシのタバコへの飛来を阻止するか、あるいは、その定着・吸汁行動を即時に停止させることができれば、これらウイルスの伝播も抑制できると考えられる。2-1-3 では、モモアカアブラムシの作物への飛来を抑制することを目的として忌避物質の探索を行い、本種がある種の植物精油に忌避され、それにより降下行動が抑制されることを示した。2-2 では、定着・吸汁行動の即時停止を目的として、吸汁・定着阻害物質の検討を行った。

昔からハーブはアブラムシの忌避剤あるいは阻害剤の材料として家庭菜園や有機園芸で推奨されている<sup>53</sup>。実際、2-1-2 あるいは 2-1-3 で示したように、アブラムシに対して忌避効果を示すハーブ由来の精油は多い。また、ハーブ由来の精油や精油成分は、貯蔵穀物害虫を中心に、多くの昆虫に対して殺虫活性を示すことが知られている<sup>25, 50, 54, 63, 68, 76, 77, 80</sup>。モモアカアブラムシは広食性種で、非常に多種に渡る植物を加害するが、ハーブはあまり加害しないといわれている。ハーブは通常特有の香気を有し、実際、これらの精油のいくつかがモモアカアブラムシに対して忌避効果を示すことから、この忌避効果がある種のハーブ類を非寄主とする要因の一つになっていると考えられる。他の昆虫で示されているようにアブラムシに対しても、ハーブ精油が殺虫活性など忌避効果以外の他の生理活性を有している可能性は大きく、吸汁、定着行動阻害などの行動抑制効果を有している可能性も大きい。しかしながら、非寄主植物の精油がアブラムシの吸汁行動や定着行動に与える影響については、これまでにほとんど調べられていない。そこで、植物精油の吸汁・定着阻害物質としての利用の可能性を探るため、その吸汁・定着阻害効果および殺虫効果について検討

した。

また、モモアカアブラムシはハーブ類をあまり加害しないといわれているものの、ハーブ類は多科、多種に渡っており、どのようなハーブを本種が加害しないかあるいはどのようなハーブに定着できないかという報告はほとんどない。本種が定着できないハーブ類は定着阻害因子を持っていると考えられ、それらの精油に定着を阻害する要因が存在している可能性もあると考えられる。そこで、精油の定着・吸汁阻害活性を調査する前に、モモアカアブラムシが定着できないハーブの探索を行った。

## 材料および方法

### 1. 供試虫

継代飼育しているモモアカアブラムシを全ての実験で用いた。継代飼育は20℃、16L：8D の条件下の温室で、飼育ケージ（35×35×50 cm）に入れたタバコの鉢植えを用いて行った。無翅胎生雌成虫の植物上での定着および繁殖を調査する実験を除き、全ての実験で有翅胎生雌成虫を用いた。

### 2. 供試植物

Spearmint oil 散布による有翅アブラムシの飛来・定着抑制効果の調査には、播種後 25℃の温室内で2カ月間育てた鉢植えタバコ（国分）を用いた。また、各種植物上におけるアブラムシの繁殖および定着試験には、25℃の温室で育て、十分に生長した鉢植え植物を用いた。供試した植物種は以下の通りであった。

ナス科

タバコ (*Nicotiana tabacum* L.) （品種は国分，対照植物として使用）

キク科

ニガヨモギ (*Artemisia absinthium* L.)

セイヨウノコギリソウ (*Achillea millefolium* L.)

ローマカモミル (*Anthemis nobilis* L.)

ナツシロギク (*Chrysanthemum parthenium* Bernh.)

ヨモギギク (*Tanacetum vulgare* L.)

シソ科

ラベンダー (*Lavandula officinalis* Chaix et Vill.)

和種ハッカ (*Mentha arvensis* L. var. *piperascens* Holmes)

ペパーミント (*Mentha piperita* L.)

ペニーロイヤル (*Mentha pulegium* L.)

スペアミント (*Mentha viridis* L.)

バジル (*Ocimum basilicum* L.)

マージョラム (*Origanum majorana* L.)

シソ (*Perilla frutescens* Britton var. *crispa* Deane.)

ローズマリー (*Rosmarinus officinalis* L.)

セージ (*Salvia officinalis* L.)

ウインターセイボリー (*Satureia montana* L.)

タイム (*Thymus vulgaris* L.)

クマツヅラ科

クマツヅラ (*Verbena officinalis* L.)

セリ科

ディル (*Anethum graveolens* L.)

コリアンダー (*Coriandrum sativum* L.)

アオイ科

マシュマロ (*Althaea officinalis* L.)

ミカン科

ヘンルーダ (*Ruta graveolens* L.)

バラ科

アルパインストロベリー (*Fragaria vesca* L. var. *alpina*)

サラダバーネット (*Sanguisorba minor* Scop.)

ナデシコ科

サボンソウ (*Saponaria officinalis* L.)

タデ科

ルバーブ (*Rheum rhabarbarum* L.)

イラクサ科

ホソバイラクサ (*Urtica dioica* var. *angustifolia* Fisch.)

ドクダミ科

ドクダミ (*Houttuynia cordata* Thunb.)

ハンゲショウ (*Saururus chinensis* Baill.)

ユリ科

ラッキョウ (*Allium bakeri* Regel)

タマネギ (*Allium cepa* L.)

ネギ (*Allium fistulosum* L.)

ニンニク (*Allium sativum* L. form. *pekinense* Makino)

チャイブ (*Allium schoenoprasum* L.)

### 3. 人工飼料

電氣的吸汁行動測定試験では、20%ショ糖溶液を基底飼料として用いた。非選択的定着行動試験、選択的定着行動試験では、アブラムシの定着性を良くするために、Mittler and Koski<sup>43</sup> が考案した人工飼料を用いた。人工飼料の組成は以下の通りであった。

アミノ酸		ビタミン類	
L-アラニン	100	アスコルビン酸	100.0
L-アルギニン	275	ビオチン	0.1
L-アスパラギン	550	パントテン酸カルシウム	5.0
L-アスパラギン酸	140	コリンクロリド	50.0
L-システイン (塩酸塩)	40	葉酸	0.5
L-グルタミン酸	140	イノシット	50.0
L-グルタミン	150	ニコチン酸	10.0

グリシン	80	チアミン	2.5
L-ヒスチジン	80	その他	
L-イソロイシン	80	リン酸二カリウム	1500
L-ロイシン	80	硫酸マグネシウム	123
L-リジン（塩酸塩）	120	スクロース	15000
L-メチオニン	80	塩化第二銅	0.2
L-フェニルアラニン	40	塩化第二鉄	11.0
L-プロリン	80	塩化マンガン	0.4
L-セリン	80	硫酸亜鉛（無水）	0.8
L-トレオニン	140	pH（KOH で調節）	6.8
L-トリプトファン	80	水を加えて全量 100ml とする。	
L-チロシン	40		
L-バリン	80		単位: mg.

#### 4. 供試物質

Garlic oil, onion oil, rosemary oil, sage oil, lavender oil, pennyroyal oil, marjoram oil, basil oil, spearmint oil, peppermint oil, thyme oil, mint oil は曾田香料株式会社（東京）より提供されたものを用いた。Thymol および *l*-( $-$ )-carvone は和光純薬工業株式会社（大阪）製のものを用いた。

#### 5. 有翅胎生雌成虫放飼後の各植物上のアブラムシの繁殖状況調査

口の開いたガラスビン（50ml）に 50 頭のもモアカアブラムシ有翅胎生雌成虫を入れ、これを各供試植物の鉢植えの入った飼育ケージ（35×35×50 cm）の中に置いた。飼育ケージは 20℃の温室の中に置き、アブラムシが飼育ケージの中で自由に供試植物に定着、吸汁できるようにした。放飼 15 日後、各供試植物上のもモアカアブラムシの生存虫数を数え、繁殖状況を評価した。

#### 6. 無翅胎生雌成虫接種後の各植物上のアブラムシの定着、繁殖状況調査

目的とする防除対象は有翅虫であるが、有翅虫と比較して無翅虫は植物上での定着が良く、繁殖力も旺盛であることから、有翅虫、無翅虫いずれからも繁殖せず、さらには無翅虫も定着できない植物は有望な定着阻害因子を持っている可能性が高いと考えられるため、無翅胎生雌成虫接種後の各植物上のアブラムシの定着、繁殖状況調査も行った。

飼育ケージ (35×35×50 cm) の中にいれた各供試植物の葉上に、細い毛筆を用いて、モモアカアブラムシ無翅胎生雌成虫 10 頭を接種した。接種後 5 日間の毎日と接種 15 日後に、植物上に定着しているアブラムシ数を数えた。

## 7. 電氣的吸汁行動測定試験

各供試物質がモモアカアブラムシの吸汁行動に与える影響を調べるため、EMIF (electronic measurement of insect feeding behavior, 電氣的吸汁行動測定法)<sup>24</sup>を用いて各供試物質を含んだシヨ糖溶液に対する吸汁行動を測定した。

### 1) 生物検定容器

生物検定容器はポリプロピレン製で円筒形の A 部と B 部より構成された (Fig. 8)。EMIF 用の金線 ( $\phi 15\mu\text{m}$ , 田中電子工業株式会社, 東京) を 2) に記す要領で背部に付けたアブラムシ 1 頭を A 部に入れた。A 部の底の開いた部分は薄いシーリングフィルムでおおい、アブラムシがこのシーリングフィルムに口針を刺し通して、シヨ糖溶液を吸う構造とした。B 部はシヨ糖溶液を染み込ませた円板状の脱脂綿 (1 g, 直径 9 cm) を置くために、上部を平らな皿状とした。脱脂綿には、各供試物質 100  $\mu\text{l}$  (thymol の場合は 100 mg) を含んだジエチルエーテル溶液 10 ml を染み込ませ、これを 1 時間ドラフト内で風乾してジエチルエーテルを除去した後、20%シヨ糖溶液 10 ml を染み込ませた。対照区は 10 ml のジエチルエーテルのみを染み込ませ、同様に風乾した後、20%シヨ糖溶液を染み込ませた脱脂綿を用いた。シヨ糖溶液を染み込ませた脱脂綿塊は飼料皿 (Fig. 8, a) 上のろ紙 (Fig. 8, b) の上に置いた。ろ紙は円形状のものに細長い耳が付いた形をしており、EMIF の増幅器と脱脂綿塊間に電気回路ができる

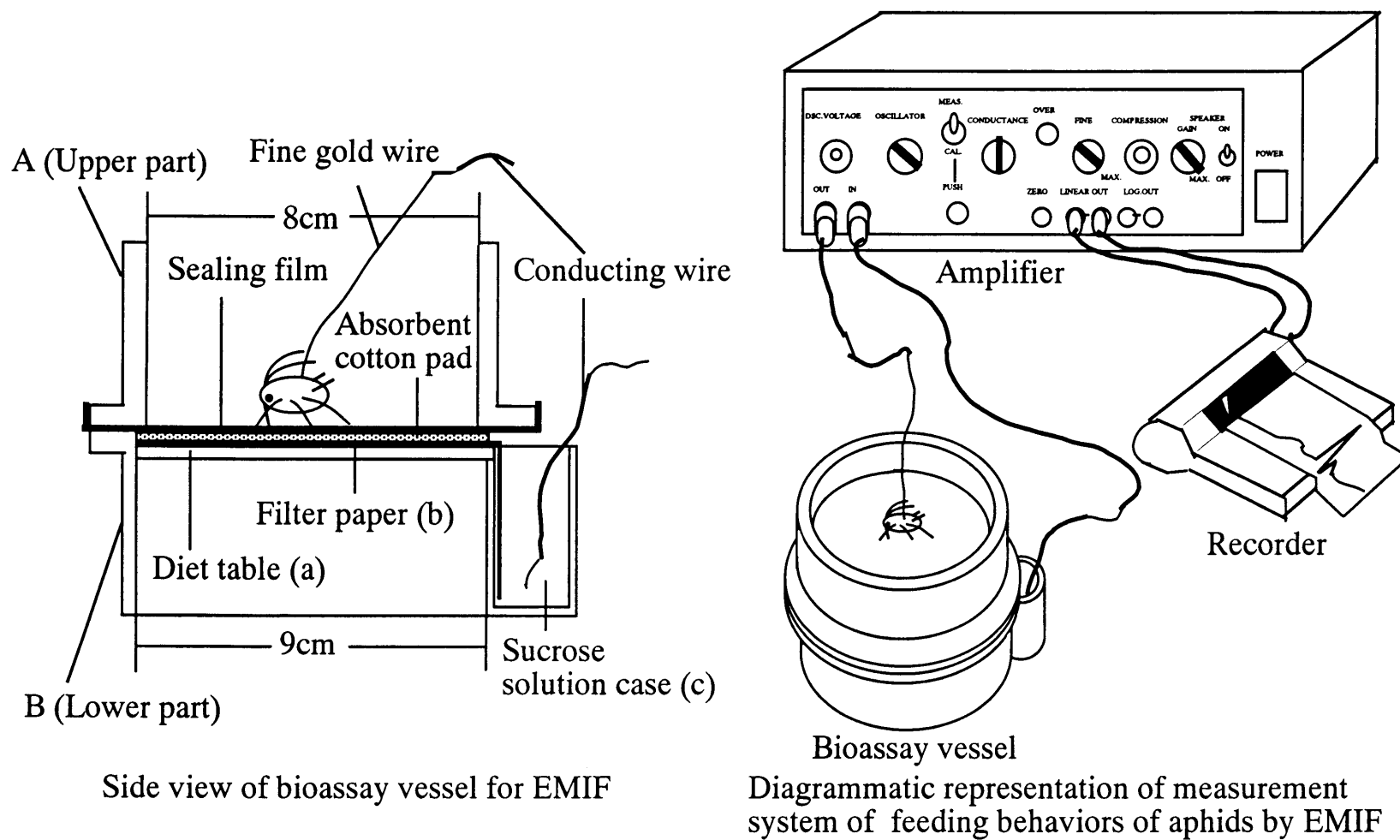


Fig. 8. Method for measuring feeding behaviors of aphids by EMIF.

ように、この耳を B 部に付属する小さな容器 (Fig. 8, c) の中の 20% ショ糖溶液 (15 ml) 中に入れた。A 部の底部には有機溶剤抵抗性シーリングフィルム (TS-film<sup>®</sup>, 東洋紡エンジニアリング株式会社, 東京) を約 3 倍に広げて貼り、B 部の脱脂綿塊とシーリングフィルムの間に気泡が入らないように注意しながら、A 部を B 部の上に取り付けた。

## 2) EMIF

解剖バサミで翅を取り除いたモモアカアブラムシ有翅胎生雌成虫の腹部背面に、導電性樹脂材料 (ドーターイト<sup>®</sup>, 藤倉化成株式会社, 栃木) で金線を付け、シーリングフィルム上に放した。金線の片方の先端は銅線に付け、この銅線のもう一方の先端を電流検出増幅器 (アクトグラフ ME-1121A, ホロニック株式会社, 東京) につなげた。増幅器と c の小容器中のショ糖溶液は別の銅線でつなげた (Fig. 8)。アブラムシがシーリングフィルムを通して口針を脱脂綿塊の中に挿入すると電気回路が生じ、信号が出る構造とした。なお、使用電圧は 1V として測定した。

実験は 20–23°C の条件下で行った。アブラムシは実験前 4 時間絶食させ、吸汁行動は EMIF で 2 時間測定した。反復は 10 回行い、反復ごとにアブラムシを交換した。

## 8. 非選択的定着行動試験

非選択条件下で、供試物質を加えた人工飼料をモモアカアブラムシに与え、定着率と死亡率を継時的に調査した。供試物質を加えた人工飼料を与えたときのアブラムシの死亡要因を検討するため、何も染み込ませていない脱脂綿塊 (餌なし) および蒸留水のみを染み込ませた脱脂綿塊 (水) を与えることにより、絶食条件下でのアブラムシの死亡率および定着率も調査した。

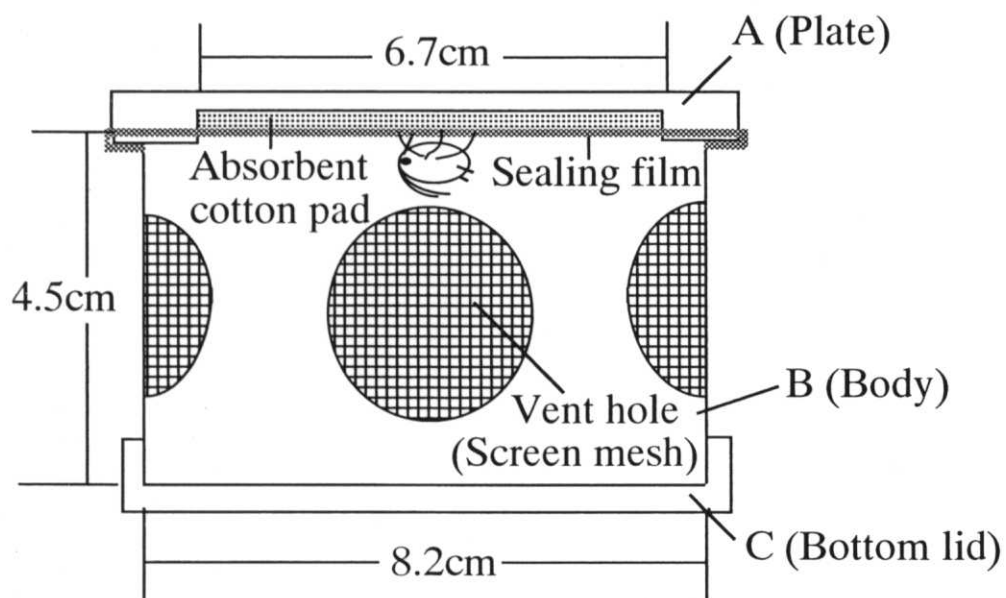
### 1) 生物検定容器

生物検定容器はポリプロピレン製の飼料皿 (A), 透明アクリル製 (天井部はポリプロピレン製) の胴体部 (B), 透明アクリル製の底蓋 (C) より構成さ

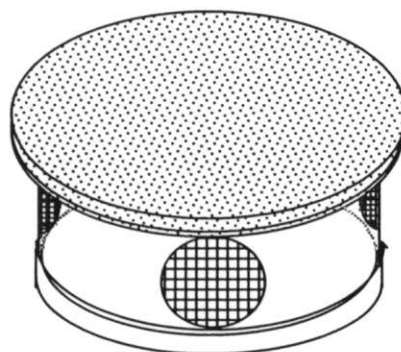
れた (Fig. 9)。円板状の脱脂綿 (1.5 g, 直径 6.7 cm) に, 各供試物質 150  $\mu$ l (thymol の場合は 150 mg) を含んだジエチルエーテル溶液 15 ml を染み込ませ, これを 1 時間ドラフト内で風乾してジエチルエーテルを除去した後, 人工飼料 15 ml を染み込ませた。対照区は 15 ml のジエチルエーテルのみを染み込ませ, 同様に風乾した後, 人工飼料を染み込ませた脱脂綿を用いた。人工飼料を染み込ませた脱脂綿塊は飼料皿 A の中央の凹部 (直径 6.7 cm) に入れた。胴体部 B の天井部は中央に直径 6.7 cm の穴が開いており, この穴を覆うように, 天井部外側にシーリングフィルム (TS-film<sup>®</sup>) を約 3 倍に広げて貼り付けた。A 部の脱脂綿塊と B 部のシーリングフィルムの間に気泡が入らないように注意しながら, B 部のシーリングフィルム側が A 部の脱脂綿塊に密着するように B 部を A 部の上に載せた後, これを逆さにして, A 部が B 部の上になるようにした。10 頭のもモアカアブラムシ有翅胎生雌成虫を底蓋 C に入れた後, この蓋を B 部の底にし, アブラムシがシーリングフィルムに口針を刺し通して脱脂綿塊の人工飼料を吸汁できるようにした。

## 2) アブラムシの定着数および死亡数の記録

生物検定容器中のアブラムシの行動および生存状況はビデオシステムを用いて記録した。ビデオシステムは CCD カメラ (Panasonic WV-BL90), タイムラプスビデオカセットレコーダー (Panasonic AG-6730), ビデオモニター (Sony PVM-146J) より構成された。ビデオに記録された映像を解析することにより, 1 時間ごとのアブラムシの定着数および死亡数を 24 時間調査した。シーリングフィルム上のアブラムシを定着個体とし, 実験終了後, 毛筆で触っても全く動かないアブラムシを死亡個体とした。死亡個体については, ビデオの記録を実験終了時からさかのぼって調査することにより, 全く動きが認められなくなった時点を, 死亡時刻とした。実験は 20–23°C の条件下で行った。試験は各物質とも 8 反復行なった。



Side view of a bioassay vessel



General view of a bioassay vessel

Fig. 9. Bioassay vessel for settling behavior test in no-choice.

## 9. 殺虫試験

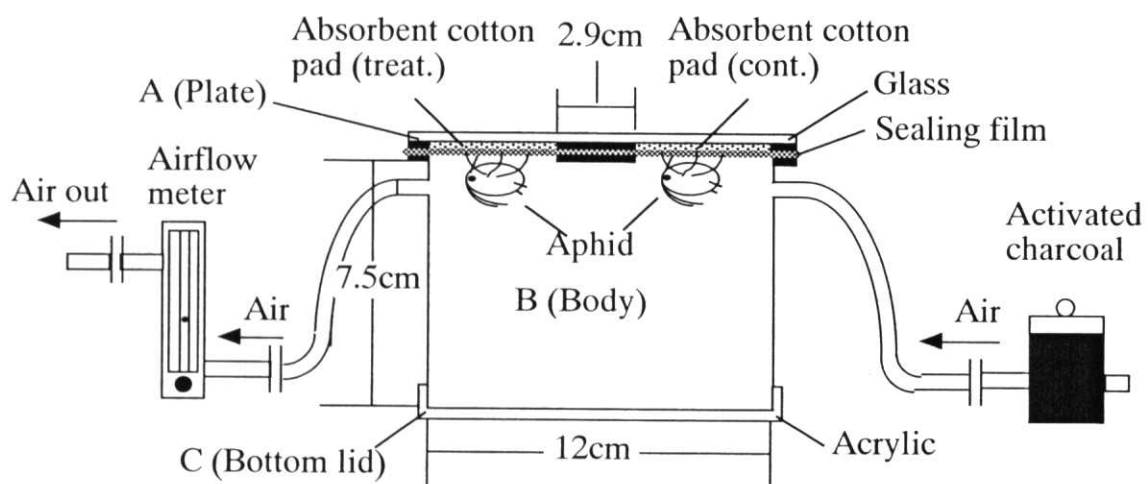
サンプルが各処理量になるようにアセトンで希釈した溶液 40  $\mu$ l を染み込ませたろ紙 (ADVANTEC, No. 2, 10×20 mm) が入った小さなプラスチック容器 ( $\phi$ 60×22 mm) に 20 頭のモモアカアブラムシ有翅胎生雌成虫を入れ、4 時間後に容器内のアブラムシの死亡率を調査した。試験は 22–26°C の条件下で行い、各精油について 5 反復行った。

## 10. 選択的定着行動試験

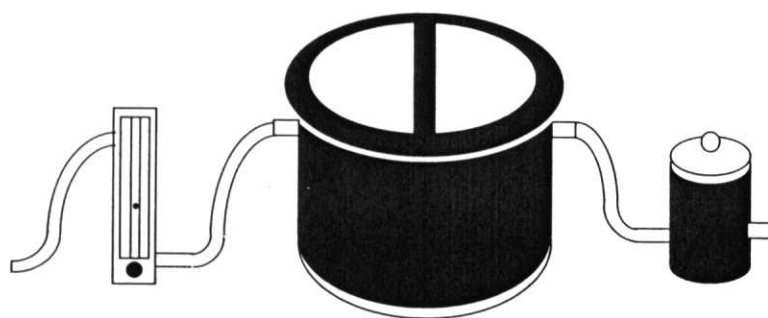
供試物質を加えた人工飼料 (処理飼料) と加えていない人工飼料 (対照飼料) を同時にモモアカアブラムシに与え、アブラムシにこれらを選択させた。処理飼料と対照飼料のそれぞれのアブラムシの定着数を継続的に調査した。

### 1) 生物検定容器

生物検定容器はポリプロピレン製の凸部とガラス製の凹部よりなる飼料皿 (A) , ポリプロピレン製の胴体部 (B) , 透明アクリル製の底蓋 (C) より構成された (Fig. 10) 。半円板状の脱脂綿 (1.5 g) に、各供試物質 150  $\mu$ l (thymol の場合は 150 mg) を含んだジエチルエーテル溶液 15 ml を染み込ませ、これを 1 時間ドラフト内で風乾してジエチルエーテルを除去した後、人工飼料 15 ml を染み込ませた。対照区は 15 ml のジエチルエーテルのみを染み込ませ、同様に風乾した後、人工飼料を染み込ませた脱脂綿を用いた。人工飼料を染み込ませた脱脂綿塊は飼料皿 A の半円形状の凹部に入れた。供試物質を処理した脱脂綿塊を片方の凹部に入れ、対照区の脱脂綿塊を一方の凹部に入れた。胴体部 B の天井部分には飼料皿の凹部に対応するように半円形状の穴を 2 つ設け、この穴を覆うように、天井部外側にシーリングフィルム (TS-film®) を約 3 倍に広げて貼り付けた。A 部の脱脂綿塊と B 部のシーリングフィルムの間に気泡が入らないように注意しながら、B 部のシーリングフィルム側が A 部の脱脂綿塊に密着するように B 部を A 部の上に載せた後、これを逆さにして、A 部が B 部の上になるようにした。底蓋 C に 100 頭のモモアカアブラムシ有翅胎生雌成虫を



Side view of a bioassay vessel



General view of a bioassay vessel

Fig. 10. Bioassay vessel for settling behavior test in choice.

入れた後、この蓋を B 部の底にし、アブラムシがシーリングフィルムに口針を刺し通して、人工飼料を吸汁できるようにした。処理飼料の供試物質の匂いが対照側に影響を与えないように、対照飼料側から処理飼料側に空気を流した (800 ml/min)。アブラムシが人工飼料のある天井部に誘引されるように、蛍光灯 (27W, National FDL27 EX-N) の光を生物検定容器の上部 20 cm から当てた。

## 2) アブラムシの定着数の記録

アブラムシの定着行動の記録は、非選択的定着行動試験と同じビデオシステムを用いて行った。試験開始 15, 30, 45, 60, 90, 120, 180, 240, 300 分後の処理および対照のシーリングフィルム上のアブラムシの数を数えた。シーリングフィルム上のアブラムシを定着個体とした。実験は 20–23°C の条件下で行った。試験は各物質とも 6 反復行った。各精油の定着阻害の活性の強さを次の式で求め、Tukey-Kramer test で比較した。

定着阻害活性 (settling inhibition activity, SIA) =  $100 (n_c - n_s) / (n_c + n_s)$  ,

$n_c$  : 対照飼料上に定着しているアブラムシ数,

$n_s$  : 処理飼料上に定着しているアブラムシ数

## 11. 化学分析

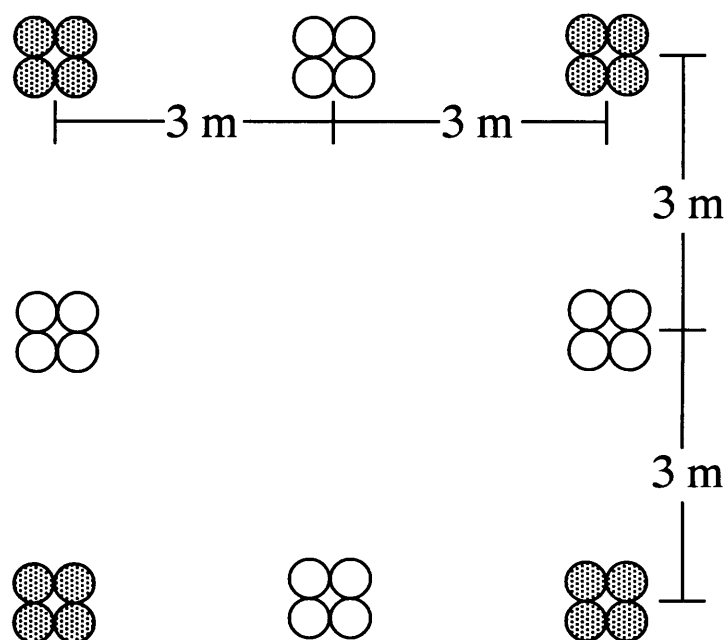
ガスクロマトグラフィー (GC) 分析における spearmint oil 中の *l*-(–)-carvone および thyme oil 中の thymol のピークを、標品との保持時間、および GC-MS データの比較により同定した後、それらの含有量をピーク面積から算出した。

1) GC-FID 検出器を備え付けた HP 6890 ガスクロマトグラフ (Hewlett Packard Co., CA, USA) を用いた。GC の分析条件は以下の通りである：カラム, DB-WAX 30 m × 0.25 mm I. D. 0.25 μm (J&W Scientific, CA, USA) ; ヘリウムキャリアーガス流量, 1.0 ml/min ; スプリット比, 50:1 ; 昇温プログラム, 50°C で 1 分間保持後, 220°C まで 4°C/min で昇温, 220°C で 15 分間保持 ; 注入口温度, 250°C ; 検出器温度, 250°C。

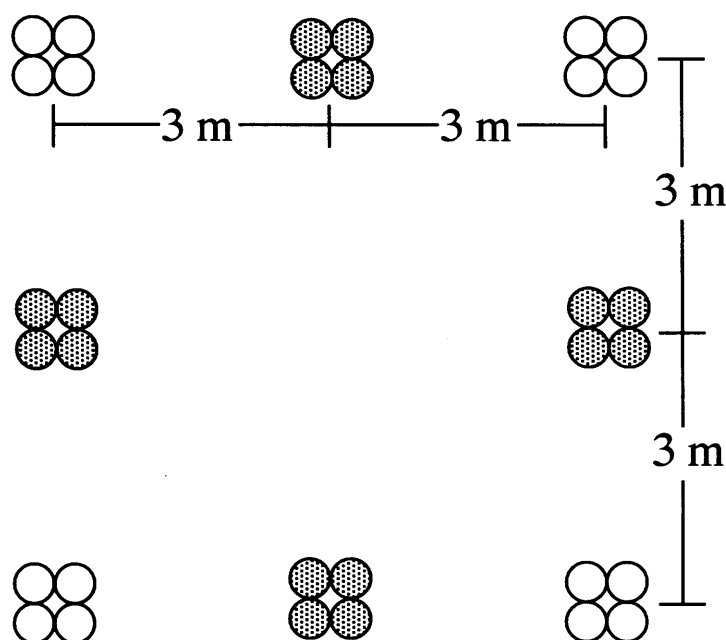
2) GC-MS. HP 5973 質量分析計 (Hewlett Packard Co., CA, USA) を備え付けた HP 6890 Series ガスクロマトグラフ (Hewlett Packard Co., CA, USA) を用いた。質量スペクトルのデータは HP MS ケミステーションシステム (Hewlett Packard Co., CA, USA) によって分析した。GC の分析条件は以下の通りである: カラム, DB-WAX 60 m×0.25 mm I. D. 0.25  $\mu$ m (J&W Scientific, CA, USA); ヘリウムキャリアーガス流量, 1.0 ml/min; スプリット比, 50:1; 昇温プログラム, 50°Cで1分間保持後, 220°Cまで4°C/minで昇温, 220°Cで15分間保持; 注入口温度, 250°C; 検出器温度, 250°C。

## 12. Spearmint oil 散布による有翅アブラムシの飛来・定着抑制効果

Spearmint oil を散布したタバコと対照のタバコを野外に配置し、有翅アブラムシの定着数を比較した。Fig. 11 のように配置した 8 つの区をつくり、1 区につき鉢植えタバコ (鉢: 直径 15 cm, 高さ 13 cm) 4 鉢を置いた。タバコは播種後 25°Cの温室内で 2 カ月間育てたものを用いた。処理区のタバコには 2% spearmint oil 懸濁液 (1% tween40 水溶液) を、倉又式噴霧器で 80 ml/4 鉢の量で散布した。対照区のタバコには同量の 1% tween40 水溶液を同様に散布した。試験は 2 回行い、1 回目と 2 回目で処理区と対照区の位置を交換した。一度に多量の spearmint oil 懸濁液を散布すると葉害が生じることが懸念され、また、一回の処理では spearmint oil がすぐに揮散して残効性が得られないと判断して、散布は 2 回に分けて行った。1 回目の試験では 6 月 22 日の午前 10 時 30 分と午後 1 時 30 分に、2 回目の試験では 6 月 27 日の午前 10 時 30 分と午後 1 時 30 分に、それぞれ 2 回散布し、その後継時的に各区のタバコ上の有翅アブラムシ数を調査した。4 箇所の処理区のタバコ上の有翅アブラムシの総数と 4 箇所の対照区のタバコ上の有翅アブラムシの総数を  $\chi^2$ -検定を用いて比較検定した。本試験においては、モモアカアブラムシだけでなく、全てのアブラムシを調査対象とし、全有翅アブラムシの総数をデータとして取り扱った。試験は 1994 年に JT 葉たばこ研究所内の無栽培圃地で行った。



A. Experiment-1



B. Experiment-2

Fig. 11. Location of treated and control tobacco plants in a field to evaluate the settling inhibition. ●: Treated tobacco; ○: Control tobacco.

## 結果

### 1. モモアカアブラムシ有翅胎生雌成虫放飼後の各植物上での繁殖状況

供試した 13 科 35 種の植物の内、対照として用いたタバコの他に、ニガヨモギ (Wormwood) , セイヨウノコギリソウ (Yarrow) , ローマカモミル (Roman chamomile) , ディル (Dill) , コリアンダー (Coriander) , サボンソウ (Soapwort) では、モモアカアブラムシは放飼した成虫数の 4 倍以上に増殖した (Table 13) 。しかしながら、これら 6 種類の植物上での生存率は次世代虫も含め、対照として用いたタバコ上でのそれが放飼虫数の 125 倍以上であるのと比べると、タバコの次に繁殖率が良かったコリアンダーでも放飼虫数の約 40 倍と劣っていた。その他の 10 科 28 種の植物については、マシュマロ (Marsh mallow) で放飼虫数の 1.2 倍の増殖が認められたものの、その他の植物では 15 日後には放飼虫数よりも生存虫数が少なくなっており、繁殖は認められなかった。

### 2. モモアカアブラムシ無翅胎生雌成虫接種後の各植物上での定着および繁殖状況

上記の試験結果で繁殖が認められなかった 9 科 27 種の植物および繁殖がほとんど認められなかったマシュマロ (Marsh mallow) については、植物上での定着状況を検討するために各植物に無翅胎生雌成虫を接種し、その後の定着数、繁殖状況を調査した。シソ科植物 (Labiatae) , バラ科植物 (Rosaceae) , ドクダミ (Dokudami) , ネギ属植物 (*Allium*) , ホソバイラクサ (Stinging nettle) 上には、モモアカアブラムシはほとんど定着できず、15 日後の繁殖も全く認められなかった (Table 14) 。これらの植物上でのアブラムシの定着は接種後 2, 3 日には、全く認められなくなった。これに対してルバーブ (Rhubarb) 上では接種 5 日後でも定着しているアブラムシが認められ、15 日後の生存虫数も 472 頭と高かった。ヨモギギク (Tansy) での繁殖はルバーブでのそれと比べると劣るものの、15 日後の生存虫数は接種虫数の約 6 倍であり、繁殖できることが示された。ナツシロギク (Feverfew) 上では接種 3 日後から 5 日後までは 31 頭

Table 13. Reproduction of *Myzus persicae* on test plants

Plant family	Aphid number*	Plant family	Aphid number*
Plants		Plants	
<b>Solanaceae</b>		<b>Umbelliferae</b>	
Tobacco ( <i>Nictiana tabacum</i> ) (control)	6,263	Dill ( <i>Anethum graveolens</i> )	901
<b>Compositae</b>		Coriander ( <i>Coriandrum sativum</i> )	1,890
Wormwood ( <i>Artemisia absinthium</i> )	320	<b>Malvaceae</b>	
Yarrow ( <i>Achillea millefolium</i> )	586	Marsh mallow ( <i>Althaea officinalis</i> )	60
Roman chamomile ( <i>Anthemis nobilis</i> )	270	<b>Rutaceae</b>	
Feverfew ( <i>Chrysanthemum parthenium</i> )	46	Rue ( <i>Ruta graveolens</i> )	0
Tansy ( <i>Tanacetum vulgare</i> )	6	<b>Rosaceae</b>	
<b>Labiatae</b>		Alpine strawberry ( <i>Fragaria vesca</i> )	2
Lavender ( <i>Lavandula officinalis</i> )	0	Salad burnet ( <i>Sanguisorba minor</i> )	29
Mint ( <i>Mentha arvensis</i> )	0	<b>Caryophyllaceae</b>	
Peppermint ( <i>Mentha piperita</i> )	0	Soapwort ( <i>Saponaria officinalis</i> )	218
Pennyroyal ( <i>Mentha pulegium</i> )	0	<b>Polygonaceae</b>	
Spearmint ( <i>Mentha viridis</i> )	0	Rhubarb ( <i>Rheum rhabarbarum</i> )	34
Basil ( <i>Ocimum basilicum</i> )	1	<b>Urticaceae</b>	
Marjoram ( <i>Origanum majorana</i> )	0	Stinging nettle ( <i>Urtica dioica</i> )	0
Shiso ( <i>Perilla frutescens</i> )	0	<b>Saururaceae</b>	
Rosemary ( <i>Rosmarinus officinalis</i> )	0	Dokudami ( <i>Houttuynia cordata</i> )	0
Sage ( <i>Salvia officinalis</i> )	0	Hangeshou ( <i>Saururus chinensis</i> )	3
Winter savory ( <i>Satureia montana</i> )	0	<b>Liliaceae</b>	
Thyme ( <i>Thymus vulgaris</i> )	0	Shallot ( <i>Allium bakeri</i> )	3
<b>Verbenaceae</b>		Onion ( <i>Allium cepa</i> )	0
Vervain ( <i>Verbena officinalis</i> )	1	Welsh onion ( <i>Allium fistulosum</i> )	0
		Garlic ( <i>Allium sativum</i> )	0
		Chives ( <i>Allium schoenoprasum</i> )	0

\* Numbers of all aphids on the plants survived 15 d after the release.

Table 14. Settling and reproduction of *Myzus persicae* on test plants

Plant family	Settling and reproduction of adult apterae*					
	Days after release					
Plants	1	2	3	4	5	15
<b>Compositae</b>						
Feverfew ( <i>Chrysanthemum parthenium</i> )	5 (14)	1 (19)	0 (31)	0 (31)	0 (31)	16
Tansy ( <i>Tanacetum vulgare</i> )	8 (15)	1 (20)	1 (16)	0 ( 8)	0 (13)	63
<b>Labiatae</b>						
Lavender ( <i>Lavandula officinalis</i> )	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Mint ( <i>Mentha arvensis</i> )	0 ( 0)	2 ( 2)	1 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Peppermint ( <i>Mentha piperita</i> )	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Pennyroyal ( <i>Mentha pulegium</i> )	1 ( 1)	2 ( 2)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Spearmint ( <i>Mentha viridis</i> )	1 ( 1)	1 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Basil ( <i>Ocimum basilicum</i> )	1 ( 1)	1 ( 2)	1 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Marjoram ( <i>Origanum majorana</i> )	7 ( 7)	4 ( 4)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Shiso ( <i>Perilla frutescens</i> )	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Rosemary ( <i>Rosmarinus officinalis</i> )	2 ( 2)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Sage ( <i>Salvia officinalis</i> )	1 ( 1)	1 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Winter savory ( <i>Satureia montana</i> )	4 ( 6)	1 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Thyme ( <i>Thymus vulgaris</i> )	1 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
<b>Verbenaceae</b>						
Vervain ( <i>Verbena officinalis</i> )	8 (21)	5 (16)	2 (33)	2 (19)	0 (17)	4
<b>Malvaceae</b>						
Marsh mallow ( <i>Althaea officinalis</i> )	3 ( 3)	0 ( 2)	0 ( 3)	0 ( 7)	0 ( 6)	3
<b>Rutaceae</b>						
Rue ( <i>Ruta graveolens</i> )	6 (10)	1 ( 3)	0 (10)	0 ( 2)	0 ( 2)	0
<b>Rosaceae</b>						
Alpine strawberry ( <i>Fragaria vesca</i> )	2 ( 2)	0 ( 1)	2 ( 2)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Salad burnet ( <i>Sanguisorba minor</i> )	2 ( 2)	1 ( 3)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
<b>Polygonaceae</b>						
Rhubarb ( <i>Rheum rhabarbarum</i> )	4 (25)	5 (56)	3 (63)	3 (71)	3 (57)	472
<b>Urticaceae</b>						
Stinging nettle ( <i>Urtica dioica</i> )	4 ( 4)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
<b>Saururaceae</b>						
Dokudami ( <i>Houttuynia cordata</i> )	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Hangeshou ( <i>Saururus chinensis</i> )	1 ( 2)	2 ( 9)	0 ( 4)	0 ( 4)	0 ( 4)	0
<b>Liliaceae</b>						
Shallot ( <i>Allium bakeri</i> )	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Onion ( <i>Allium cepa</i> )	1 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Welsh onion ( <i>Allium fistulosum</i> )	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Garlic ( <i>Allium sativum</i> )	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 0)	0
Chives ( <i>Allium schoenoprasum</i> )	0 ( 0)	0 ( 0)	0 ( 1)	0 ( 0)	0 ( 0)	0

\* Number of released aphids settling on the plants, and that of all aphid survivals including offspring in parentheses.

の生存虫が認められたが、15 日後には 16 頭のみとなった。クマツヅラ (Vervain) 上でも接種 3 日後には 33 頭の生存虫が確認されたが、4 日後、5 日後と減少していき、15 日後の生存虫は 4 頭のみとなった。マシュマロ上では 2 日後から接種アブラムシの定着は認められなくなったが、15 日後でも 3 頭の生存虫が確認された。ヘンルーダ (Rue) およびハンゲショウ (Hangeshou) では接種 5 日後までは生存虫が確認されたが、15 日後の生存虫は全く認められなかった。

そこで、シソ科植物およびネギ属植物にはモモアカアブラムシの定着を阻害する化学的要因が存在する可能性があると考えた。これらの植物種は特有の香気を有していることから、この香気成分に着目し、以下の試験ではこれらの精油の吸汁阻害活性および定着阻害活性を検討した。

### 3. 電氣的吸汁行動測定試験における各精油のモモアカアブラムシに対する吸汁阻害活性

EMIF を用いて、最初の口針挿入までの時間、口針挿入の回数、口針挿入の総時間および平均時間、口針挿入の最長継続時間を測定することにより、各精油がモモアカアブラムシの吸汁行動に与える影響を調査した。

最初の口針挿入までの時間をみると、spearmint oil および mint oil を加えた人工飼料では対照の人工飼料でのそれと比べ 2 倍以上長かったが、その他の精油を加えた人工飼料では、対照との間に差は認められなかった (Table 15)。Spearmint oil では対照との間に有意差も認められたが、mint oil では反復間で差が大きかったため有意差は認められなかった。

Lavender oil, pennyroyal oil, marjoram oil, basil oil, spearmint oil, peppermint oil, thyme oil, mint oil の 8 種類の精油は口針挿入回数を有意に増加させ、総口針挿入時間、最長口針挿入継続時間を有意に減少させた。その結果、これら 8 精油は平均口針挿入時間を有意に減少させた。これに対して、garlic oil, onion oil, rosemary oil, sage oil では、吸汁行動に与える影響は認められなかった。

Pennyroyal oil, marjoram oil, basil oil, spearmint oil, peppermint oil, thyme oil,

Table 15. Effects of essential oils on feeding behavior of *Myzus persicae* in EMIF

Diets	Time to first penetrarion (min)	No. of penetration	Total penetration time (min)	Average penetration time (min)	Maximum penetration time (min)
20% Sucrose (Control)	4.1 ± 1.0	5.7 ± 0.6	101.4 ± 2.8	19.7 ± 2.2	71.6 ± 5.6
20% Sucrose + garlic oil	2.4 ± 0.5	6.0 ± 1.5	100.8 ± 6.9	24.2 ± 3.9	74.8 ± 10.1
20% Sucrose + onion oil	3.0 ± 1.0	5.1 ± 0.9	104.8 ± 3.3	28.1 ± 5.4	72.2 ± 10.0
20% Sucrose + rosemary oil	3.5 ± 0.3	6.0 ± 0.8	97.6 ± 3.9	21.3 ± 4.8	67.1 ± 9.0
20% Sucrose + sage oil	5.3 ± 1.3	8.0 ± 1.5	94.4 ± 3.6	20.3 ± 5.9	53.8 ± 8.9
20% Sucrose + lavender oil	5.7 ± 1.3	8.7 ± 0.9*	85.3 ± 4.8**	11.6 ± 2.1*	32.9 ± 4.1**
20% Sucrose + pennyroyal oil	2.9 ± 0.5	10.9 ± 1.5**	74.9 ± 4.8**	9.7 ± 2.9*	22.9 ± 3.7**
20% Sucrose + marjoram oil	4.7 ± 1.5	10.3 ± 1.1**	74.1 ± 6.5**	8.3 ± 1.4**	27.1 ± 4.8**
20% Sucrose + basil oil	5.2 ± 1.1	11.7 ± 1.3**	72.8 ± 8.3**	7.5 ± 1.3**	27.0 ± 5.4**
20% Sucrose + spearmint oil	8.3 ± 1.6*	12.2 ± 1.1**	66.9 ± 6.1**	6.2 ± 1.3**	17.3 ± 3.3**
20% Sucrose + peppermint oil	2.6 ± 0.6	13.7 ± 1.9**	64.5 ± 8.3**	5.3 ± 0.8**	18.2 ± 3.2**
20% Sucrose + thyme oil	3.8 ± 1.0	10.6 ± 1.1**	61.1 ± 9.4**	5.8 ± 0.9**	17.5 ± 3.2**
20% Sucrose + mint oil	11.5 ± 6.3	11.6 ± 2.5*	50.7 ± 10.2**	6.1 ± 1.7**	17.8 ± 3.8**

Values are mean ± standard errors (n=10).

\*,\*\* Significant difference at  $p < 0.05, 0.01$ , respectively, compared with control, by  $t$  -test.

Recording: 2h, 20-23°C.

mint oil は、口針挿入回数を対照と比較して約 2 倍に増加させた。総口針挿入時間についてみると mint oil は対照の約半分に、spearmint oil, peppermint oil, thyme oil は対照の約 60–65%に、pennyroyal oil, marjoram oil, basil oil は対照の約 70%に減少させた。平均口針挿入時間は spearmint oil, peppermint oil, thyme oil, mint oil では対照の約 30%, marjoram oil, basil oil では約 40%, pennyroyal oil では約 50%, lavender oil では約 60%であった。最長口針挿入継続時間は spearmint oil, peppermint oil, thyme oil, mint oil では対照の約 25%, pennyroyal oil, marjoram oil, basil oil では約 35%, lavender oil では約 45%であった。

以上を示されたように口針挿入回数が増加すると口針挿入時間が減少する傾向が認められた (Fig. 12)。すなわち、口針挿入回数の増加は、アブラムシの吸汁が阻害されていることを示していた。

#### 4. 非選択的定着行動試験における各精油のモモアカアブラムシに対する定着阻害活性

非選択的定着行動試験により、各精油がモモアカアブラムシの定着行動に与える影響を調査した。

Fig. 13 で示すように、供試した精油はアブラムシの定着率の違いから、大きく 2 つに分けられた。Thyme oil, spearmint oil, garlic oil, pennyroyal oil の 4 精油 (A グループ、実験時間中観察されたアブラムシの定着率が最高時で 35%未満の精油) ではモモアカアブラムシの定着は強く影響を受けたが、その他の 8 精油 (B グループ、実験時間中観察されたアブラムシの定着率が最高時で 35%以上の精油) では強い影響は受けなかった。餌なしの場合は、シーリングフィルム上にモモアカアブラムシはほとんど定着せず、人工飼料の代わりに水のみを与えた場合は、餌なしの場合と比較すると定着率は高かったものの、その定着数はやはり少なかった (Fig. 13, A-1)。対照の人工飼料では、試験開始 4 時間後で約 50%が定着し、その後は約 50–65%のアブラムシが定着した。

A グループの中でも、thyme oil および spearmint oil 処理飼料上での定着率は

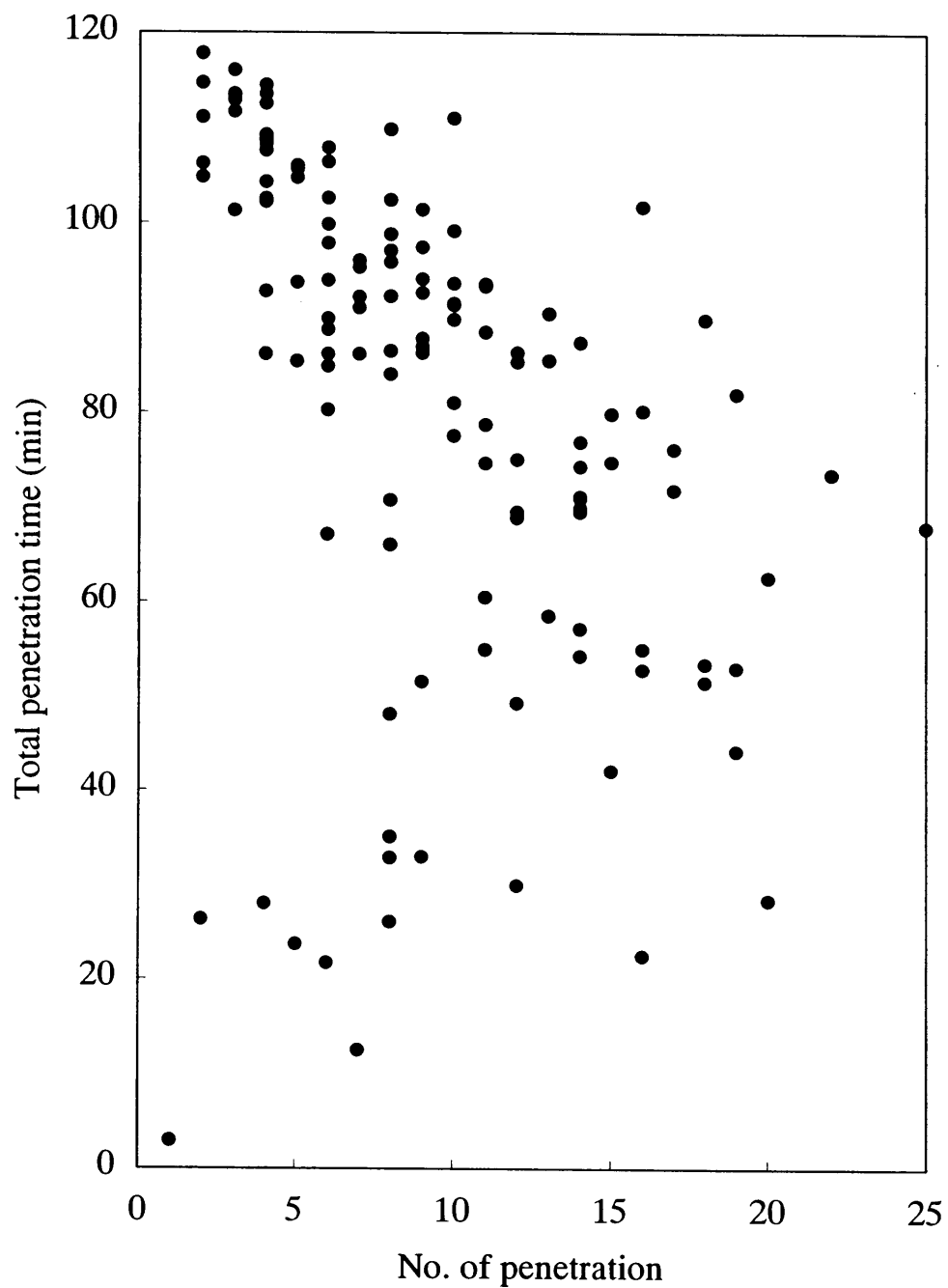


Fig. 12. Relationship between number of penetration and total penetration time of *Myzus persicae* in EMIF.

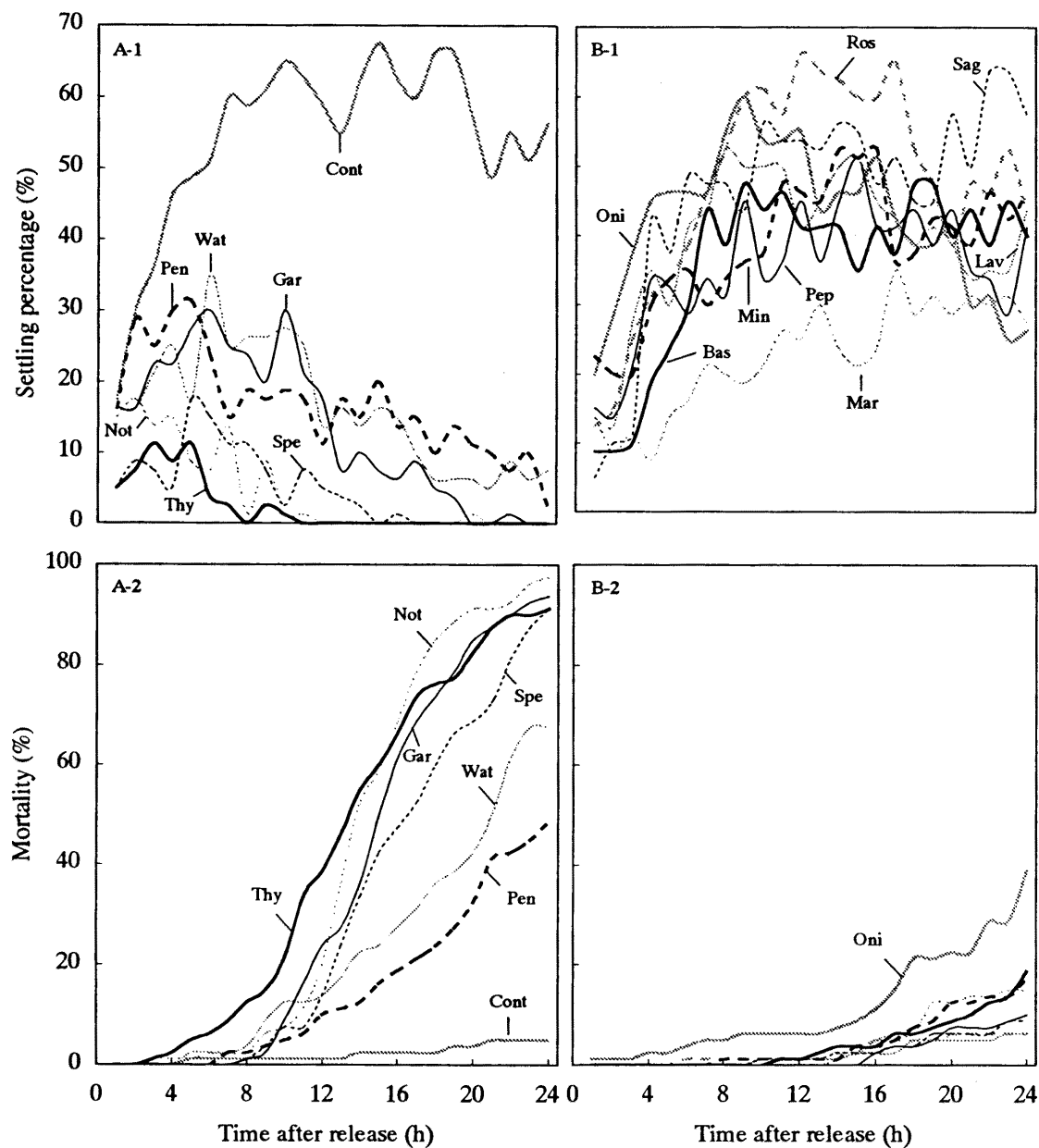


Fig. 13. Effect of essential oils on *Myzus persicae* settling in no-choice test. Cont: basal diet (BD); Not: no diet; Wat: Water; Thy: BD + thyme oil; Spe: BD + spearmint oil; Gar: BD + garlic oil; Pen: BD + pennyroyal oil; Mar: BD + marjoram oil; Pep: BD + peppermint oil; Min: BD + mint oil; Bas: BD + basil oil; Lav: BD + lavender oil; Oni: BD + onion oil; Sag: BD + sage oil; Ros: BD + rosemary oil. Recording: 10 aphids/replicate, 8 replicates, 20–23°C.

きわめて低かった (Fig. 13, A-1)。Thyme oil では、最も低い定着率を示し、試験開始 3 時間後および 5 時間後に約 10%の定着率を示したのを最高に、その後は経過時間とともに定着率は減少し、試験開始 11 時間後以降は、定着が全く認められなくなった。この定着率は餌なしと比較しても低かった。Spearment oil では、thyme oil に次いで低い定着率を示し、試験開始 5 時間後に約 20%の定着率を示したのを最高に、その後は経過時間とともに定着率は減少し、試験開始 19 時間以降は定着が全く認められなくなった。Pennyroyal oil および garlic oil 処理飼料上での定着率は、上記 2 精油に比較すると高く、最高時の定着率は水の場合よりも若干低い程度であった。Pennyroyal oil では、試験開始 5 時間後に約 30%の定着率を示したのを最高に、その後は経過時間とともに定着率は減少した。Garlic oil では、試験開始 6 時間後および 10 時間後に 30%の定着率を示したのを最高に、その後は経過時間とともに定着率は減少した。A グループの精油では、いずれもある経過時間を境に定着率が減少する傾向が認められた。

B グループにおいては marjoram oil における定着率が最高時で 35%と対照に比べて低かった (Fig. 13, B-1)。Lavender oil, basil oil, mint oil, peppermint oil の 4 精油ではほぼ同様の定着率の推移を示し、対照に比べるとやや定着率は劣るものの、比較的高い定着率を示した。Rosemary oil および sage oil では、対照と同程度の高い定着率が示された。以上の 7 精油では、時間の経過とともに定着率が上昇していき、ある定着率に達した後一定の範囲内で定着率が安定するという傾向が認められた。これに対して onion oil では、試験開始 4 時間で約 50%のアブラムシが定着し、9 時間後には 60%という高い定着率に達するものの、それ以降は徐々に定着率が低下し、24 時間後には約 25%まで定着率が低下した。この傾向は A グループのそれと類似していた。

A グループの精油を与えられたモモアカアブラムシの死亡率は高く、B グループのそれは低かった。また、餌なしでは、試験開始 14 時間後の死亡率が約 50%、24 時間後の死亡率は 95%を超え、高い死亡率を示した (Fig. 13, A-2)。これに対し、人工飼料の代わりに水のみを与えた容器では、試験開始 24 時間後の

死亡率が約 70%で、何も与えない場合と比較すると死亡率が低下した。対照区における死亡率は、試験開始 24 時間後で 5%であった。

Thyme oil, garlic oil, spearmint oil を処理した人工飼料を与えた場合は、試験開始 15 時間後の死亡率が 40–60%，24 時間後ではいずれも 90%を超え、高い死亡率を示した (Fig. 13, A-2)。Garlic oil と餌無しにおける死亡曲線は類似しており，spearmint oil における死亡曲線はこれらよりもやや緩やかな上昇を示した。Thyme oil における死亡率の増加はこれらよりも早い経過時間で認められた。Pennyroyal oil を処理した人工飼料を与えた場合は、試験開始 24 時間後の死亡率が約 50%で、上記 3 精油と比較して低い死亡率を示したものの、対照と比較すると高い死亡率を示した。

B グループでは，onion oil での死亡率が比較的高く，試験開始 16 時間後には 10%を超え，24 時間後には約 40%に達した (Fig. 13, B-2)。その他 7 精油での死亡率は低かったが，marjoram oil, basil oil, mint oil の 3 精油で，試験開始 24 時間後の死亡率が 15–20%と，対照と比較して高い結果が得られた。Rosemary oil, peppermint oil, lavender oil, sage oil の 4 精油における 24 時間後死亡率は 5–10%であり，対照と比較して大きな差は認められなかった。

## 5. 殺虫試験における各精油のモモアカアブラムシに対する殺虫活性

非選択的定着行動試験において，thyme oil, spearmint oil, garlic oil を加えた人工飼料を与えた場合，モモアカアブラムシは餌を与えなかった場合と同様に非常に高い死亡率を示した。Pennyroyal oil, onion oil においても，水のみを与えた場合よりは低いものの，比較的高い死亡率が示された。本生物検定装置において，揮発した精油成分はシーリングフィルムを通して，容器内に流れ込むことを確認している。ゆえに，非選択的定着行動試験におけるアブラムシの死亡は，定着・吸汁阻害による飢餓によるものであるか，あるいは，精油の経口毒性やくん蒸毒性によるものであるか不明であった。そこで，非選択的定着行動試験における死亡要因を検討するために，各精油の殺虫活性を調査した。

12種類の精油全てが殺虫活性を示したが、とくに garlic oil の活性が高く、1, 3, 10 $\mu$ l 処理でそれぞれ、10, 46, 100%の死亡率を示した (Fig. 14, A)。これに次いで pennyroyal oil が高い活性を示し、3, 10 $\mu$ l 処理での死亡率が約 30–40%, 30 $\mu$ l 処理で約 70%を示した。Thyme oil における死亡率は、10 $\mu$ l 以下の処理では pennyroyal oil と同程度であったが、30 $\mu$ l 処理では pennyroyal oil よりも低く、死亡率は約 40%に留まった。これに次いで onion oil が高い殺虫活性を示し、10 $\mu$ l 処理で約 20%, 30 $\mu$ l 処理で約 35%の死亡率を示した (Fig. 14, B)。Spearment oil は非選択的定着行動試験では高い活性を示したが、殺虫活性は低く (Fig. 14, A), peppermint oil, rosemary oil と同程度であり (Fig. 14, B), 10 $\mu$ l 処理で約 10–15%, 30 $\mu$ l 処理で約 20–25%の死亡率を示した。Mint oil, marjoram oil, basil oil, lavender oil, sage oil の殺虫活性は低く、30 $\mu$ l 処理でも死亡率は 15%以下であった。

#### 6. 選択的定着行動試験における各精油のモモアカアブラムシに対する定着阻害活性

供試精油全てがモモアカアブラムシの定着を阻害した (Table 16)。定着阻害活性 (SIA) がほぼ定常となった 180 分以降を中心にみると、garlic oil, onion oil, spearmint oil が非常に強い定着阻害活性を示し、最も高いときの SIA は約 90 に達した (Table 16, Fig. 15)。次いで pennyroyal oil が強い定着阻害活性を示し、試験開始 180 分後および 240 分後の SIA は約 80 を示した。これらの精油では試験開始 30 分後には SIA が約 30–35 に達した。その後、時間経過とともにアブラムシは対照飼料上に集まり、試験開始 120 分後には SIA は約 80 にまで上昇した。Peppermint oil, thyme oil の定着阻害活性はこれらに次いで高く、試験開始 240 分以降の SIA は約 70 であった。Mint oil も比較的高い SIA を示し、試験開始 90 分後には約 60 で spearint oil と同等の SIA を示したが、その後も 60 台で推移し SIA の向上は認められなかった。Marjoram oil は試験開始 120 分後に thyme oil と同様に約 50 の SIA を示したが、その後の SIA も 50 台に留まっ

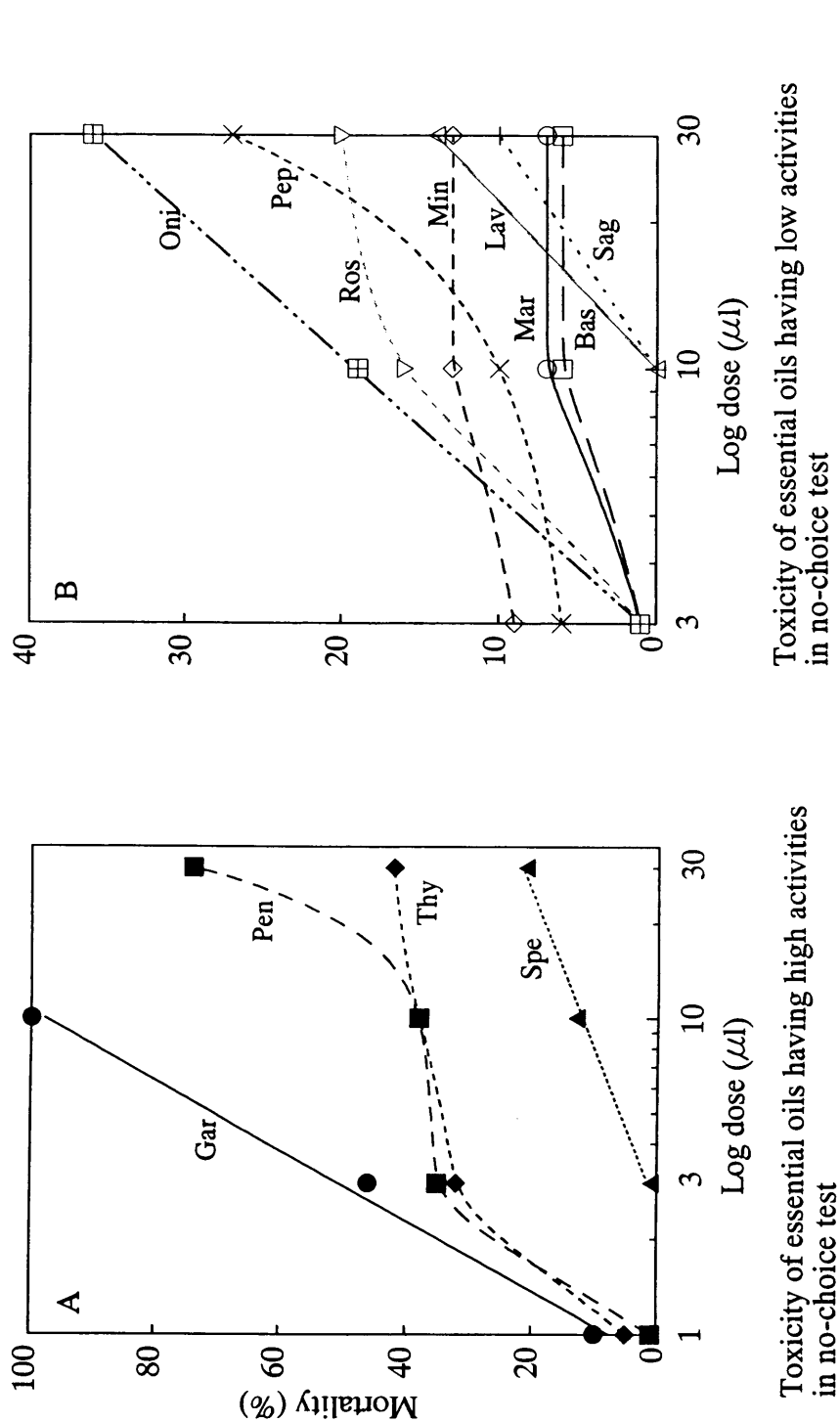


Fig. 14. Toxicity of essential oils against *Myzus persicae*. Gar: garlic oil; Pen: pennyroyal oil; Thy: thyme oil; Spe: spearmint oil; Oni: onion oil; Pep: peppermint oil; Ros: rosemary oil; Min: mint oil; Lav: lavender oil; Sag: sage oil; Mar: marjoram oil; Bas: basil oil. A and B correspond to those in Fig. 12. Recording: 20 aphids/replicate, 5 replicates, 22–26 °C.

Table 16. Effect of essential oils on settling of *Myzus persicae* in choice test

Essential oils	Settling inhibition activity * (The means of the total numbers of the aphid settling on treatment and control sealing film [%])									
	Time (min) after release									
	15	30	45	60	90	120	180	240	300	
Garlic oil	29.3 (24.5) *	36.4 (43.5) **	39.5 (50.2) ** ab	50.2 (52.2) ** ab	70.4 (61.8) ** ab	81.8 (67.7) ** ab	89.2 (73.8) ** a	93.8 (75.5) ** a	92.0 (70.5) ** a	
Onion oil	-0.6 (27.2)	29.7 (37.0) *	42.6 (45.3) ** ab	60.3 (52.8) ** a	75.1 (64.2) ** a	83.8 (69.8) ** a	86.8 (76.0) ** a	88.7 (79.5) ** ab	85.3 (72.3) ** ab	
Spearmint oil	25.6 (20.2)	30.2 (31.5) *	30.9 (41.5) * ab	41.0 (40.7) ** ab	65.8 (46.8) ** abc	79.5 (50.5) ** abc	89.6 (54.3) ** a	89.5 (60.2) ** ab	83.8 (59.5) ** ab	
Pennyroyal oil	18.1 (24.0)	31.5 (35.5)	47.3 (39.8) ** a	46.8 (39.5) ** ab	70.1 (46.8) ** ab	78.8 (44.0) ** abc	80.5 (49.5) ** ab	80.5 (53.0) ** abc	73.9 (55.0) ** abc	
Peppermint oil	3.5 (43.2)	16.7 (56.0)	25.4 (60.3) * ab	37.5 (63.5) ** ab	53.3 (60.7) ** abcd	58.1 (66.8) ** abcd	68.1 (66.8) ** abc	70.0 (64.5) ** abcde	65.5 (56.0) ** abcd	
Thyme oil	-3.8 (22.2)	3.8 (30.8)	12.2 (36.8) ab	21.6 (37.0) b	44.8 (49.5) * bcd	48.8 (49.5) ** cd	62.4 (58.5) ** abcd	71.0 (55.2) ** abcd	69.1 (54.0) ** abcd	
Mint oil	1.2 (28.0)	24.4 (45.0) *	27.3 (51.3) * ab	39.6 (53.0) * ab	63.9 (49.8) ** abc	66.7 (53.0) ** abcd	62.8 (57.3) ** abcd	60.7 (57.7) ** bcdef	60.4 (54.7) ** abcd	
Marjoram oil	-5.6 (30.0)	10.5 (39.8)	17.0 (38.2) ab	35.3 (44.8) * ab	48.6 (48.7) ** abcd	51.1 (53.8) ** bcd	55.7 (64.7) ** bcd	53.6 (72.5) ** cdef	57.5 (75.3) ** bcd	
Rosemary oil	-1.1 (29.3)	4.9 (47.3)	9.7 (49.8) b	23.5 (56.7) ab	34.4 (60.0) ** cd	38.8 (70.8) ** d	41.3 (77.2) ** de	44.4 (79.7) ** def	45.1 (76.5) ** de	
Sage oil	0.0 (24.0)	6.3 (42.7)	17.9 (50.3) ab	17.2 (54.3) * ab	34.7 (62.8) ** cd	42.4 (67.2) ** d	47.0 (74.2) ** de	46.9 (74.7) ** def	42.5 (70.7) ** de	
Lavender oil	21.4 (32.7) **	14.7 (48.8)	14.7 (61.3) ab	21.8 (60.5) ab	35.4 (64.5) * cd	37.2 (68.5) * d	43.2 (71.0) ** cde	41.0 (69.5) * e	45.6 (60.0) * cde	
Basil oil	34.6 (25.5) **	22.0 (33.3) *	22.7 (36.7) ab	25.7 (40.8) ab	33.8 (44.8) * d	39.7 (50.8) * d	31.3 (59.2) * e	32.1 (65.3) * f	24.1 (67.7) * e	

\* Settling inhibition activity =  $(n_c - n_s) / (n_c + n_s)$ ;  $n_c$ ,  $n_s$ : number of aphids on sucking film of control and treatment area, respectively.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$  and  $0.01$ , respectively, by paired  $t$ -test (six replicates). Recording: 100 aphids/replicate, 20-23°C.

The same letters in the same column show that no significant difference was obtained between the means of settling inhibition activity of essential oils by Tukey-Kramer test ( $p < 0.05$ ).

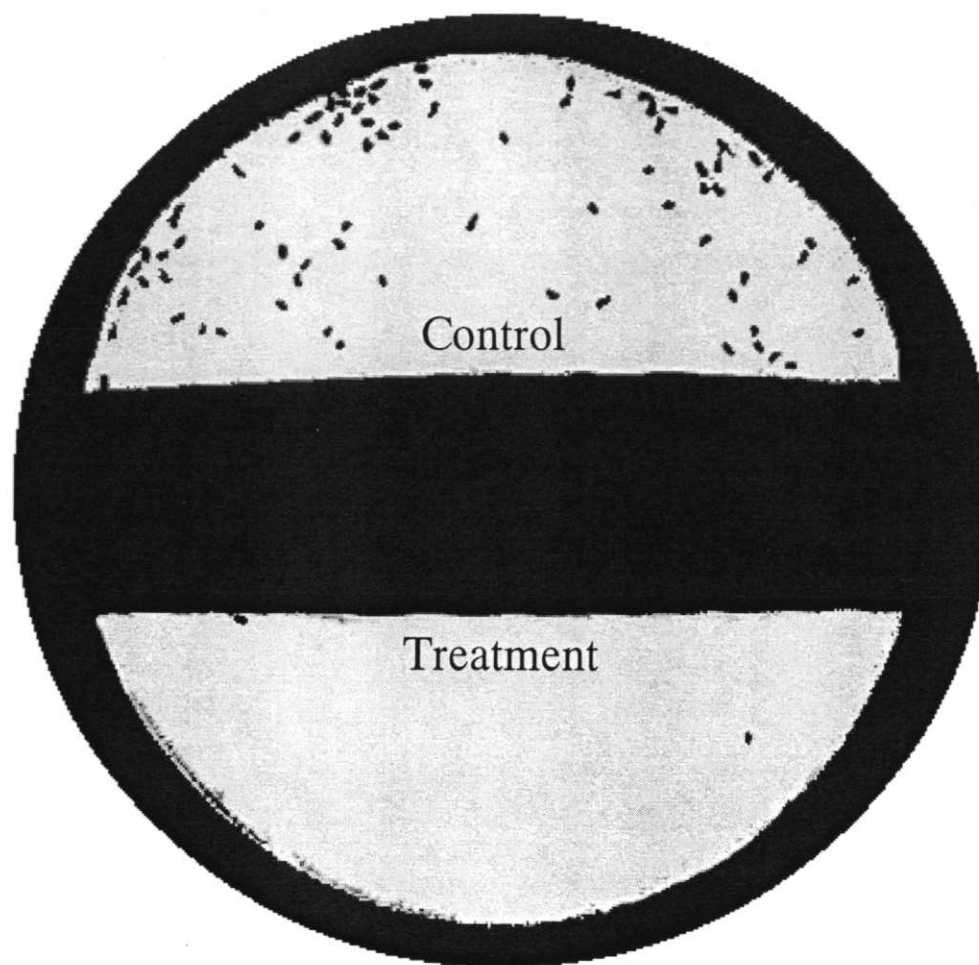


Fig. 15. Settling inhibition of garlic oil against *Myzus persicae* in choice test, showing the aphids settling at 5 h after aphid-release.

た。Rosemary oil, sage oil, basil oil, lavender oil の定着阻害活性は低く, SIA は常に 50 未満であった。中でも basil oil の SIA は低く 120 分後に約 40 の SIA を示したが, 40 を超えることはなく 300 分後の SIA は約 20 に留まった。

## 7. Spearmint oil および thyme oil の化学分析

電氣的吸汁行動測定試験, 非選択的定着行動試験, 選択的定着行動試験のいずれにおいても, spearmint oil および thyme oil は非常に強い阻害活性を示した。Spearmint oil の主成分は *l*-( $-$ )-carvone で, 精油中に 60%以上, thyme oil の主要成分の一つは thymol で, 通常, 精油中に 30~70%含まれていることが知られている<sup>45</sup>。そこで, これまでの試験に用いた spearmint oil および thyme oil を GC および GC-MS を用いて分析することにより, *l*-( $-$ )-carvone および thymol が両精油の主要成分であることを確認するとともに, それらの含量を定量した (Table 17)。Spearmint oil のガスクロマトグラムは Fig. 16 のように得られ, 保持時間 24.71 分に *l*-( $-$ )-carvone のピークが認められ, その含量は 75.6%であった。Thyme oil のガスクロマトグラムは Fig. 17 のように得られ, 保持時間 35.38 分に thymol のピークが認められ, その含量は 25.2%であった。そこで, *l*-( $-$ )-carvone および thymol が, それぞれ spearmint oil および thyme oil の吸汁阻害および定着阻害の活性要因となっているかどうかを検討するために, 両化合物の吸汁阻害活性および定着阻害活性を精油と同様の方法で調査した。

## 8. 電氣的吸汁行動測定試験における *l*-( $-$ )-carvone および thymol のモモアカアブラムシに対する吸汁阻害活性

EMIF 法で測定した最初の口針挿入までの時間は, どちらの化合物を人工飼料に加えても, 対照と比較して有意差は認められなかった。Thymol では, 最初の口針挿入までの時間が, 平均値で見ると対照と比較して 2 倍以上長くなったが, 反復ごとの差が大きかったため有意差は認められなかった (Table 18)。

*l*-( $-$ )-Carvone, thymol とも口針挿入回数を増加させる傾向が認められたが,

Table 17. The retention times on GC, contents, and MS data of *l* -(-)-carvone and thymol

Components	Retention time on GC-FID (min.)	Retention time on GC-MS (min.)		Contents of components (%)	Main MS fragments (relative intensity)	
		In essential oil	Standard		In essential oil	Standard
<i>l</i> -(-)-Carvone	24.71	30.88	30.94	75.6	150 (14, M <sup>+</sup> ), 108 (41), 107 (26), 106 (19), 94 (8), 93 (38), 92 (6), 91 (15), 82 (100), 79(15), 77 (11), 67 (9), 54 (34), 53 (14), 41 (12), 39 (20)	150 (13, M <sup>+</sup> ), 108 (41), 107 (25), 106 (19), 94 (8), 93 (38), 92 (7), 91 (15), 82 (100), 79(15), 77 (11), 67 (9), 54 (35), 53 (14), 41 (12), 39 (21)
Thymol	35.38	41.73	41.73	25.2	150 (44, M <sup>+</sup> ), 136 (14), 135 (100), 121 (4), 117 (12), 116 (5), 115 (21), 107 (11), 105 (7), 91 (25), 79 (6), 78 (3), 77 (10), 65 (5), 51 (4), 39 (5)	150 (42, M <sup>+</sup> ), 136 (14), 135 (100), 121 (4), 117 (12), 116 (6), 115 (21), 107 (11), 105 (7), 91 (25), 79 (6), 78 (3), 77 (10), 65 (5), 51 (4), 39 (5)

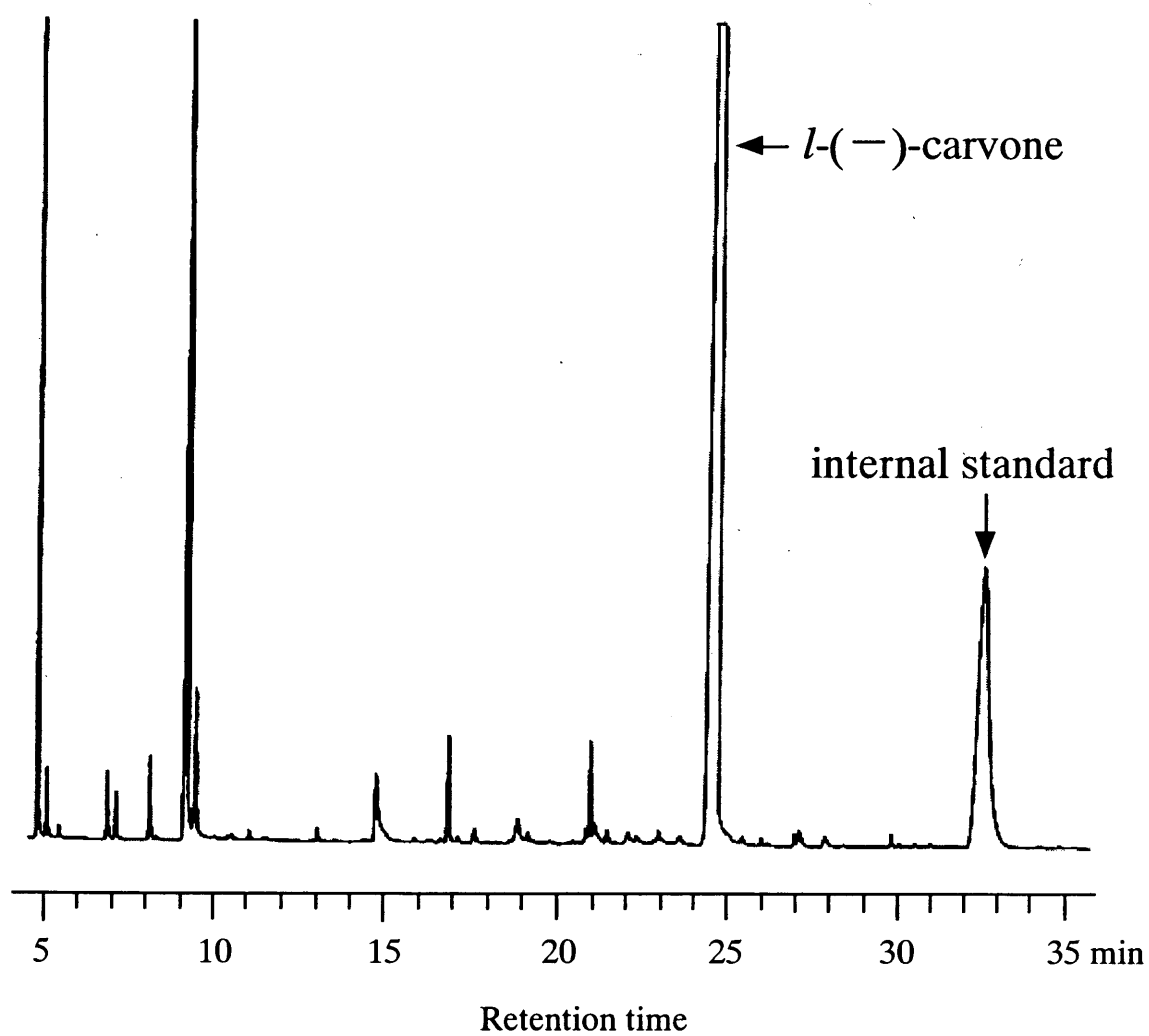


Fig. 16. GC profile of spearmint oil.

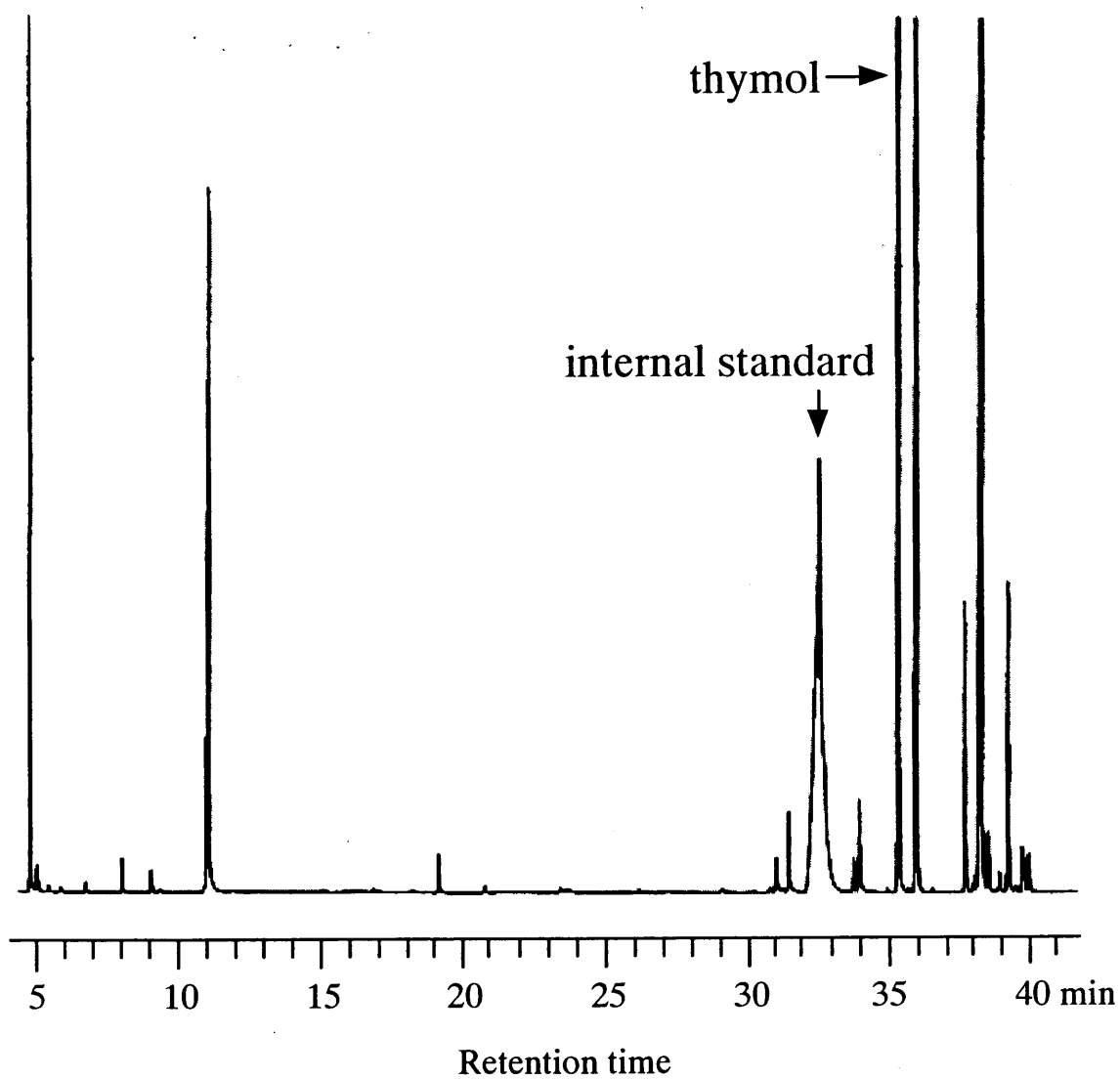


Fig. 17. GC profile of thyme oil.

Table 18. Effects of *l* -(-)-carvone and thymol on feeding behavior of *Myzus persicae* in EMIF

Diets	Time to first penetrarion (min)	No. of penetration	Total penetration time (min)	Average penetration time (min)	Maximum penetration time (min)
20% Sucrose (Control)	4.3 $\pm$ 1.0	7.1 $\pm$ 1.8	104.8 $\pm$ 2.8	23.0 $\pm$ 5.1	60.6 $\pm$ 7.7
20% Sucrose + <i>l</i> -(-)-carvone	5.6 $\pm$ 1.9	10.4 $\pm$ 1.3	64.4 $\pm$ 7.1**	6.8 $\pm$ 0.8*	20.7 $\pm$ 3.2**
20% Sucrose (Control)	3.7 $\pm$ 0.9	5.8 $\pm$ 0.8	106.8 $\pm$ 1.3	21.1 $\pm$ 2.4	49.2 $\pm$ 3.7
20% Sucrose + thymol	9.3 $\pm$ 5.2	9.3 $\pm$ 1.2*	43.3 $\pm$ 6.5**	5.1 $\pm$ 0.7**	12.7 $\pm$ 2.1**

Values are mean  $\pm$  standard errors (n=10).

\*,\*\* Significant difference at  $p < 0.05, 0.01$ , respectively, compared with control, by *t* -test.

Recording: 2h, 20-23°C.

thymol では有意差が認められたものの、*l*-( $-$ )-carvone では有意差は認められなかった。しかしながら、両化合物とも総口針挿入時間、最長口針挿入継続時間を有意に減少させ、その結果、両化合物とも平均口針挿入時間を有意に減少させた。

Thymol は、口針挿入回数を対照と比較して 1.6 倍に増加させた。*l*-( $-$ )-Carvone と thymol は総口針挿入時間をそれぞれ対照の約 60%と約 40%に減少させた。*l*-( $-$ )-Carvone における平均口針挿入時間は対照の約 30%、thymol における平均口針挿入時間は対照の約 25%であった。最長口針挿入継続時間は、*l*-( $-$ )-carvone で対照の約 35%に、thymol で約 25%になった。

これらの結果から、両化合物とも spearmint oil および thyme oil と同様に、モモアカアブラムシの吸汁行動を阻害することが示された。

#### 9. 非選択的定着行動試験における *l*-( $-$ )-carvone および thymol のモモアカアブラムシに対する定着阻害活性

*l*-( $-$ )-Carvone および thymol のどちらの化合物を人工飼料に加えても、モモアカアブラムシの定着率はきわめて低く抑えられ、試験開始から経過時間とともに定着率は下降していった (Fig. 18, 上段の図)。両化合物における定着率を比較すると、*l*-( $-$ )-carvone の方が低く、試験開始 7 時間後以降は定着が全く認められなくなった。Thymol では試験開始 14 時間目以降に定着が全く認められなくなった。

どちらの化合物を人工飼料に加えても死亡率が高くなった (Fig. 18, 下段の図)。とくに *l*-( $-$ )-carvone における死亡率はきわめて高く、試験開始 11 時間後には 50%を超え、21 時間後には全ての供試虫が死亡した。Thymol における死亡率はこれと比較すると低く、死亡率が 50%に達したのは試験開始 18 時間後であり、24 時間後の死亡率も 70%に留まった。

*l*-( $-$ )-Carvone では、spearmint oil と比較して定着率が低く、死亡率が高い結果が示されたが、thymol では、thyme oil と比較して定着率が高く、死亡率が低

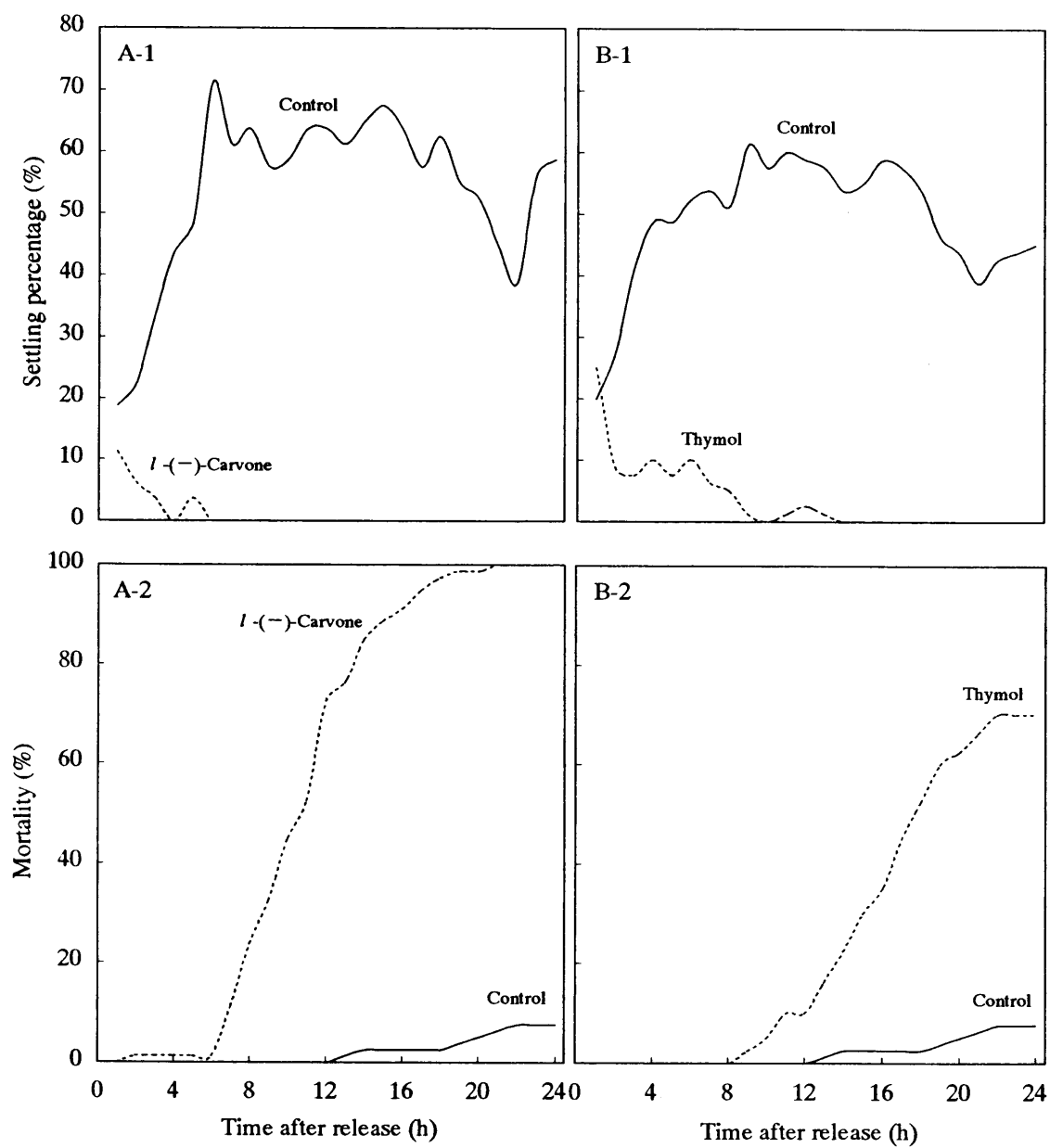


Fig. 18. Effect of *l*-(-)-carvone and thymol on *Myzus persicae* settling in no-choice test. Recording: 10 aphids/replicate, 8 replicates, 20–23°C.

い結果が示された。

#### 10. 選択的定着行動試験における *l*-( $-$ )-carvone および thymol のモモアカアブラムシに対する定着阻害活性

*l*-( $-$ )-Carvone, thymol とともにモモアカアブラムシの定着を強く阻害した (Table 19)。とくに, *l*-( $-$ )-carvone は非常に強い定着阻害活性を示し, 試験開始 45 分後に SIA が約 30 に達した。SIA は試験開始 60 分後に 50 を, 90 分後には 85 を超え, 180 分後には約 90 に達した。定着阻害活性の強さは spearmint oil とほぼ同程度であった。Thymol では, 90 分後の SIA が約 60 で, 180 分後に約 80, 240 分後に約 90 となり, thyme oil よりも強い活性を示した。

#### 11. Spearmint oil 散布による有翅アブラムシの飛来・定着抑制効果

試験一, 二回とも同様の結果が示され, spearmint oil 散布 3 時間後では有翅アブラムシの定着数は有意に抑制されたが, 効果が持続せず, 1 日後には有意差が認められなくなった (Table 20)。第一回目の試験では, 処理区における散布 3 時間後の定着数は対照区の約 30% で, 21 時間後以降は有意差を示さなかったものの, 21 時間後で約 80%, 27 時間後で約 65% で, 45 時間後, 51 時間後は処理区と対照区の定着数はほぼ同数となった。第二回目の試験では, 処理区における散布 3 時間後の定着数は対照区の約 20% で, 27 時間目以降は有意差を示さなかったものの, 27 時間後で 70%, 45 時間後で約 70% で, 52 時間後には処理区と対照区の定着数はほぼ同数となった。また spearmint oil 処理により, 若干の葉害がタバコに生じることが認められた。

#### 考察

アブラムシにおける植物香気物質の定着阻害は, 主に, 忌避活性, 口針挿入阻害活性, 吸汁阻害活性, 移動促進活性に起因するものと考えられる。本研究において, 吸汁阻害活性を測定するための EMIF では, アブラムシは金線によって行動を制限されているためシーリングフィルム上から逃避することができ

Table 19. Effect of *l* -(–)-carvone and thymol on settling of *Myzus persicae* in choice test

Chemicals	Settling inhibition activity *								
	(The means of the total numbers of the aphid settling on treated and control sealing film)								
	Time (min) after release								
	15	30	45	60	90	120	180	240	300
<i>l</i> -(–)-Carvone	0.9	8.5	28.6 *	51.9 **	85.2 **	86.9 **	88.2 **	91.0 **	88.8 **
	(18.5)	(39.0)	(39.7)	(43.7)	(45.2)	(50.8)	(59.3)	(63.0)	(62.5)
Thymol	17.3	22.1	17.2	30.7	57.9 **	66.3 **	78.6 **	88.6 **	92.0 **
	(17.3)	(37.7)	(47.5)	(54.8)	(57.0)	(63.3)	(66.8)	(67.0)	(62.2)

\* Settling inhibition activity =  $(n_c - n_s) / (n_c + n_s)$ ;  $n_c$ ,  $n_s$ : number of aphids on sucking film of control and treatment area, respectively.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$  and  $0.01$ , respectively, by paired  $t$  -test (six replicates). Recording: 100 aphids/replicate, 20-23°C.

Table 20. Settling inhibitory activity of spearmint oil against aphids in field experiment

Experiment-1

Plot	No. of alate aphids on tobacco plants <sup>a</sup>				
	Time after second spraying (h)				
	3	21	27	45	51
Control	12.25 ± 1.89	25.00 ± 0.82	16.50 ± 3.59	32.00 ± 4.38	20.25 ± 3.64
Treatment	3.75 ± 1.93*	20.25 ± 3.04	11.00 ± 0.91	32.75 ± 4.82	19.75 ± 2.32

Experiment-2

Plot	No. of alate aphids on tobacco plant <sup>a</sup>			
	Time after second spraying (h)			
	3	27	45	52
Control	12.50 ± 1.93	10.00 ± 1.47	8.25 ± 1.44	3.25 ± 0.63
Treatment	2.50 ± 1.50**	7.00 ± 1.78	6.00 ± 1.47	3.50 ± 1.19

<sup>a</sup> Values are means ± standard error.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$ ,  $0.01$ , respectively, by  $\chi^2$ -test.

ず、供試飼料への口針挿入行動を半強制的に促されていたと考えられた。ゆえに、EMIF によって測定された吸汁阻害活性は、口針挿入後の吸汁行動に対する阻害活性に関与していると考えられ、主にアブラムシの味覚への影響によるものと考えられた。

2-1-3 においてオルファクトメーターを用いた実験によって、rosemary oil, thyme oil, peppermint oil, spearmint oil, lavender oil, onion oil はモモアカアブラムシに対して忌避効果をもつことを明らかにしている。オルファクトメーター試験においては、アブラムシは走化性によって方向を選択させられた。ゆえにオルファクトメーター試験によって示された忌避性は、アブラムシの嗅覚に影響することによって生じたものと考えられた。

Table 21 では、忌避性の結果も含め、供試精油の活性を比較した。吸汁阻害効果および忌避効果の有無により供試精油を以下の 4 つのグループに分けた。グループ 1) 吸汁阻害効果、忌避効果の両方を示した精油 (thyme oil, peppermint oil, spearmint oil, lavender oil) ; グループ 2) 吸汁阻害効果のみを示した精油 (mint oil, pennyroyal oil, marjoram oil, basil oil) ; グループ 3) 忌避効果のみを示した精油 (rosemary oil, onion oil) , グループ 4) どちらの効果も示さなかった精油 (garlic oil, sage oil) 。

グループ 1 の 4 精油は吸汁阻害活性と忌避活性の両方の活性を有しているため、味覚と嗅覚の両方に作用してモモアカアブラムシの定着を阻害したと考えられた。Thyme oil は殺虫試験においても中程度の殺虫活性を示したことから、thyme oil は接触毒性あるいはくん蒸毒性あるいはその両方を有していると考えられた。非選択的定着行動試験および選択的定着行動試験において、シーリングフィルムを通して容器内に流れ込んだ thyme oil の揮発成分は、アブラムシの死亡要因となっただけでなく、アブラムシの定着も阻害した可能性が考えられた。すなわち thyme oil は吸汁阻害活性、忌避活性、接触、くん蒸毒性により、アブラムシの定着行動を阻害したと推測された。Thyme oil の非選択的定着行動試験において観察された高死亡率は、吸汁・定着阻害効果による飢餓および経

Table 21. Investigated parameters of the inhibitory activities of tested oils against  
*Myzus persicae*

Essential oils	Items of investigation <sup>a</sup>				
	AFA <sup>b</sup>	REP <sup>c</sup>	SIC <sup>d</sup>	SIN <sup>e</sup>	TOX <sup>f</sup>
(Group 1)					
Thyme oil	○	○	△	○	△
Peppermint oil	○	○	△	×	×
Spearmint oil	○	△	○	○	×
Lavender oil	△	△	×	×	×
(Group 2)					
Mint oil	○	×	△	×	×
Pennyroyal oil	△	×	○	○	△
Marjoram oil	△	×	×	×	×
Basil oil	△	×	×	×	×
(Group 3)					
Rosemary oil	×	○	×	×	×
Onion oil	×	△	○	×	△
(Group 4)					
Garlic oil	×	×	○	○	○
Sage oil	×	×	×	×	×

<sup>a</sup> AFA: antifeeding activity in the EMIF; REP: repulsion in the olfactometer test; SCI: settling inhibition in the choice test; SIN: settling inhibition in the no-choice test; TOX: toxicity in the toxicity test.

<sup>b</sup> ○: total penetration time < 70; △: 70 ≤ total penetration time < 90;  
×: 90 ≤ total penetration time.

<sup>c</sup> ○:  $EPI < -0.30$ ; △:  $-0.30 \leq EPI < -0.20$ ; ×:  $-0.20 \leq EPI$ .

<sup>d</sup> ○: 80% ≤ settling inhibition activity at 180 min; △: 60% ≤ settling inhibition activity at 180 min < 80%; ×: settling inhibition activity at 180 min < 60%.

<sup>e</sup> ○: the activity was clearly observed; ×: the activity was not clearly observed.

<sup>f</sup> ○: 80% ≤ mortality at 30 μl; △: 30% ≤ mortality at 30 μl < 80%; ×: mortality at 30 μl < 30%.

口・くん蒸毒性に起因するものと考えられた。Peppermint oil および spearmint oil は接触・くん蒸毒性をほとんど示さなかった。しかしながら peppermint oil は吸汁阻害効果、忌避効果ともに強く、このことが選択的定着行動試験において比較的高い定着阻害効果を示した要因になっていると考えられた。Spearmint oil は忌避効果は弱いものの吸汁阻害効果が強く、このことがきわめて強い定着阻害効果の一因になっているとは考えられる。しかしながら、吸汁阻害効果は peppermint oil と同程度であり、忌避効果は peppermint oil よりも劣るものの、選択的条件下における定着阻害効果は peppermint oil よりも高く、さらには非選択的条件下においても定着阻害効果を示すほど、その定着阻害効果は強かった。これらのことから spearmint oil の定着阻害は、吸汁阻害活性や忌避活性だけでなく、口針挿入阻害活性や移動促進活性のような他の活性にも起因しているものと推測された。すなわち spearmint oil はこれらいくつかの活性の相乗効果により、モモアカアブラムシの定着を強く阻害したと考えられた。Lavender oil は吸汁阻害効果、忌避効果の両方を示すものの、その活性は弱く、このため選択的条件下においても定着阻害効果を示すものの、その活性は前 3 精油と比較して弱かったと考えられた。

グループ 2 の 4 精油は吸汁阻害活性のみを有しているため、主に味覚に作用してモモアカアブラムシの定着を阻害したと考えられた。Mint oil は最も強い吸汁阻害効果を示し、これにより選択的条件下においては比較的強くモモアカアブラムシの定着を阻害したと考えられたが、忌避性および毒性をもたないため、非選択的条件下では定着阻害効果を示さなかったと考えられた。このことは、餌を選択できない条件下では、モモアカアブラムシは好みでない餌も摂食する可能性があることを示した。Pennyroyal oil は、吸汁阻害効果に加えて接触、くん蒸毒性も示した。非選択的定着行動試験においては、試験開始 5 時間後に最大定着率を示した後、時間経過とともに定着率は減少を示した。これとは反対に、死亡率は時間経過とともに上昇し、試験開始 24 時間後の死亡率は約 50% にまで達した。この死亡要因は、thyme oil と同様、吸汁・定着阻害効果による

飢餓と経口・くん蒸毒性によるものと推測された。Marjoram oil および basil oil は吸汁阻害効果も中程度であり，毒性も示さなかった。このことが，これらの精油の定着阻害効果が選択的条件下においても比較的低かった要因になったと考えられた。

グループ 3 の 2 精油は忌避性のみを有しているため，主に嗅覚に作用してモモアカアブラムシの定着を阻害したと考えられた。Rosemary oil は強い忌避効果を示すが，吸汁阻害効果も毒性もたないため，その定着阻害効果は比較的弱かったと考えられた。これに対して onion oil は，忌避効果は rosemary oil に劣るものの中程度の毒性を有するため，これにより選択的条件下においては強い定着阻害効果を示したと考えられた。また，非選択的定着行動試験において，定着率が試験開始 9 時間後を最高に時間経過とともに低下し，これと反対に死亡率が時間経過とともに上昇し，24 時間後には約 40% にまで達したのは，onion oil の経口・くん蒸毒も一因であると考えられた。

グループ 4 の 2 精油は吸汁阻害効果も忌避効果も示さなかったことから，この 2 精油がモモアカアブラムシの嗅覚および味覚に与える影響は低いと推測された。しかしながら，garlic oil は非常に強い接触・くん蒸毒性をもつことが示され，この強い毒性がモモアカアブラムシの定着を強く阻害する要因の一つになっていると考えられた。非選択的定着行動試験で観察された死亡要因は，強い定着阻害効果による飢餓も一つであると考えられるが，強い毒性も影響したものと考えられた。Garlic oil の活性物質の合成物である allitin はモモアカアブラムシの成長や生存，繁殖，生育期間に影響を与えることが知られている<sup>17)</sup>。また garlic oil の主要成分である methyl allyl disulfide と diallyl trisulfide はコクゾウムシ *Sitophilus zeamais* Motschulsky やコクヌストモドキ *Tribolium castaneum* (Herbst) に対し接触およびくん蒸毒性を示すことが知られている<sup>17)</sup>。本研究で示された定着阻害効果あるいは殺虫活性も，これらの物質が関与しているのかもしれない。Sage oil は吸汁阻害効果，忌避効果，殺虫効果のいずれも示さなかったが，選択的定着行動試験においては弱いながらも定着阻害効果を示した。

この定着阻害効果は、EMIF やオルファクトメーターでは検出されないほどの弱い吸汁阻害効果や忌避効果によるものか、あるいは口針挿入阻害効果や移動促進効果などの他の活性によるものか、あるいはそれらのいくつかの活性の相乗効果によるものと推測された。

活性の強さには差があるものの、供試した精油は全て、選択的条件下においてモモアカアブラムシの定着を阻害した。植物を用いた定着・繁殖試験において、モモアカアブラムシはシソ科植物およびネギ属植物にはほとんど定着できないことが示された。これらの植物にモモアカアブラムシが定着できないのは、これら植物のもつ香気成分が定着阻害活性をもつことも一つの要因になっていることが示された。本研究結果でも明らかなように、定着阻害効果は、アブラムシが餌を選択できる条件下の方が選択できない条件下よりも強く現れる。実際の野外においては、アブラムシは様々な種の植物の中から彼らの食餌を選択することができるため、本研究で示されたような定着阻害物質を含む植物上には定着しないであろう。

Spearmint oil の主成分である *l*-( $-$ )-carvone および thyme oil の主要成分の一つである thymol はともに、モモアカアブラムシに対して吸汁阻害効果、定着阻害効果を示した。*l*-( $-$ )-Carvone の吸汁阻害効果および選択的条件下での定着阻害効果は spearmint oil のそれらと同程度の強さを示し、また、非選択的条件下における定着阻害効果は spearmint oil のそれよりも強かった。*l*-( $-$ )-Carvone は spearmint oil の 75.6%を占めたことも考え合わせると、spearmint oil の吸汁阻害活性および定着阻害活性は、主に *l*-( $-$ )-carvone の作用によるものと推測された。これに対して thymol は、吸汁阻害効果と選択的条件下における定着阻害効果は、thyme oil のそれらと同程度であったが、非選択的条件下における定着率は thyme oil のそれよりも高く、死亡率はそれよりも低かった。Thymol は thyme oil 中の 25.2%を占めるに過ぎなかったことを考え合わせると、thyme oil において示された非選択的条件下の定着率の低さや死亡率の高さは、thymol 以外の化合物も関与していると推測された。

Spearmint oil は野外においても、タバコに散布することにより、アブラムシ

の定着数を抑制できることが判明した。Spearment oil の匂いをタバコの周りに漂わせた予備試験では、タバコ上の有翅アブラムシ数は処理区と対照区で差がないことが確認されていることから、spearment oil 散布によりタバコ上の有翅アブラムシ数が減少したのは、アブラムシが降下後に spearment oil により定着を阻害されたためと考えられた。しかしながら、その定着阻害効果の残効性は低く、また、タバコに薬害を生じさせることから、単純な散布処理では実用的には利用できないことが判明した。Spearment oil のように、主に味覚に作用することにより吸汁・定着を阻害する植物香気物質は、その物質が作物上に存在していることが必要である。これらの物質を実用的に利用するには、その物質が作物上に、ある程度の長期間にわたり最低有効量以上存在する必要がある、かつ、作物に薬害を生じさせない必要がある。このためには、マイクロカプセルなどの利用により徐放性をもたせた散布剤を開発するか、あるいは、育種技術によりこれらの物質を生産する性質を作物に付与するなどの、利用技術を考えていく必要がある。

## 第2章 まとめ

1) アブラムシの寄主植物の匂いに対する嗅覚応答は、アブラムシの食性範囲と関係しており、寄主範囲の狭いアブラムシは寄主の視覚と嗅覚両方の情報を用いて降下場所を探索するのに対し、寄主範囲の広いアブラムシはある種の非寄主の匂いを避けながら、寄主の視覚的情報を頼りに降下場所を探索する傾向があった。

2) 狭食性種のネギアブラムシは寄主植物の匂いに誘引されるが、ある種の非寄主植物の匂いには忌避された。また、この非寄主植物の香気成分中には、寄主植物の匂いの誘引性を凌駕し、忌避効果を示すものが存在した。このことはある種の非寄主植物香気成分を利用することにより、狭食性アブラムシの作物への降下行動を抑制できる可能性を示している。

3) 様々な種類の植物香気成分に広食性種のももアアカアブラムシが忌避行動を示し、一般的な植物精油の中にも本種の忌避物質が存在していることが明ら

かとなった。

4) Rosemary oil は野外網室試験においてもモモアカアブラムシの降下行動を阻害し、野外においても忌避物質によりモモアカアブラムシの降下行動を抑制できる可能性が示された。

5) 非寄主植物由来の精油の中には spearmint oil のようにモモアカアブラムシに対して強い吸汁・定着阻害作用を示すものが存在した。

6) Spearmint oil はタバコに散布することにより、野外においてもアブラムシの定着を抑制することが判明したが、残効性が低く、タバコに薬害を生じさせることから、このような活性物質を実用的に利用するには、徐放性をもたせた散布剤を開発するか、あるいは、このような活性物質を生産する性質を作物に付与するなどの工夫が必要であることが明らかとなった。

以上の結果から、植物香気物質を利用することにより、モモアカアブラムシのような広食性アブラムシでも、その降下、吸汁、定着行動を抑制できることが明らかとなった。また、残効性あるいは薬害の問題の点で、忌避物質として植物香気成分の利用技術を開発した方が、吸汁・定着阻害物質として開発するよりも容易であると考えられた。忌避物質として植物香気成分を利用する場合には、その成分が作物上に存在している必要もないため、消費者への安全性の面でも有利であると考えられる。そこで次章においては、モモアカアブラムシに対して高い忌避効果を示すことが明らかとなった、rosemary oil および ginger oil の野外での効果を、モモアカアブラムシに対する忌避効果およびウイルス病伝播の抑制効果の面から検討し、忌避物質の野外における有効性を評価した。さらには、処理方法の工夫による効果の改善の可能性も検討することにより、忌避物質によるアブラムシ防除およびウイルス病防除の可能性を探った。

### 第 3 章 野外条件下における植物精油のモモアカアブラムシに対する忌避効果および防除効果

#### 3-1 タバコ圃場における忌避効果と PVY 伝播抑制効果

##### 緒言

前章において、モモアカアブラムシが rosemary oil や ginger oil などの植物精油に忌避されることが判明し、その忌避効果を利用することにより、野外においてもモモアカアブラムシのタバコへの飛来を抑制できる可能性が示唆された。野外において植物由来の忌避物質を利用することにより、広食性アブラムシの作物への降下行動を抑制することに成功した例はこれまでにない。また、アブラムシ類は吸汁や繁殖により作物に直接的な被害をもたらすだけでなく、ウイルス病を伝播することによって被害を与える点でも大きな問題を抱えている。しかしながら、ウイルス病防除の観点から忌避物質の効果を検証した例もこれまでにほとんどない。

前章のオルファクトメーター試験において、ginger oil はモモアカアブラムシに対して非常に高い忌避効果を示した。Rosemary oil も高い忌避効果を示したが、その効果は ginger oil と比べると低かった。しかしながら、ginger oil は揮発性が低いのに対して rosemary oil は揮発性が高く、それによる野外での有効性が期待でき、実際、野外網室試験においても忌避効果が認められた。

そこで、rosemary oil および ginger oil のタバコ圃場での有効性を、モモアカアブラムシの飛来抑制効果およびアブラムシ類によって伝播される黄斑えそ病の抑制効果の面から検討し、忌避物質によるアブラムシ防除およびウイルス病防除の可能性を探った。

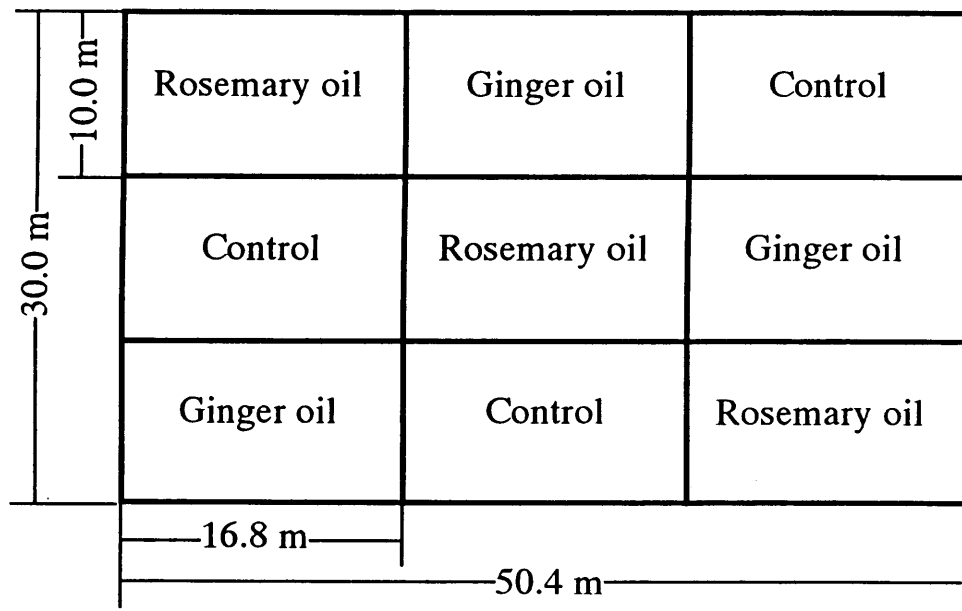
##### 材料および方法

##### 1. 精油

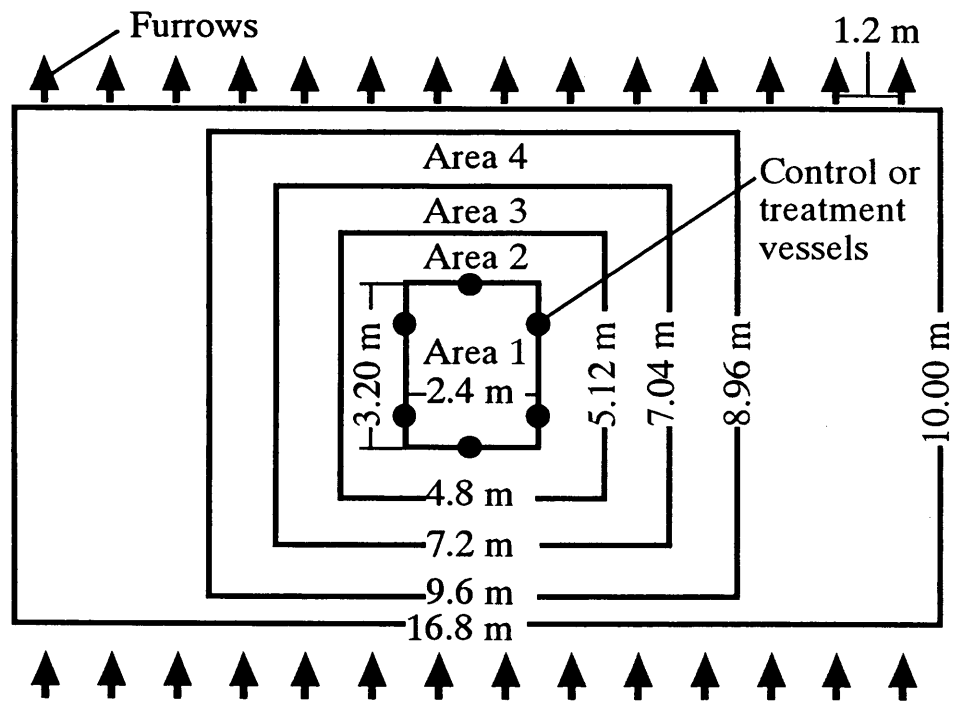
Rosemary oil, ginger oil とともに前章で用いたものと同じものを用いた。

## 2. 圃場試験方法

Rosemary oil および ginger oil のモモアカアブラムシに対する忌避効果およびアブラムシによって伝播される黄斑えそ病抑制効果をタバコ圃場を用いて検討した。試験区は JT 葉たばこ研究所（栃木県小山市）内のタバコ圃場に 3×3 のラテン方格に配置した (Fig. 19, A)。1 試験区の広さは 10×16.8 m とした (Fig. 19, B)。タバコ苗（みちのく 1 号）は 1997 年 4 月 21 日に移植した。各々の試験区は 14 畦から成り、その 1 畦につき 30 株のタバコを植えた。口の開いたガラス製の腰高シャーレ（直径 84 mm, 高さ 87 mm）に rosemary oil あるいは ginger oil (50 ml) を入れ、これをポリプロピレン製の容器 (Fig. 20, 直径 135 mm, 高さ 160 mm) の中にいれた。これを支柱を用いて地上 60 cm の位置に設置した (Fig. 21)。対照区には、ダミーとして空のポリプロピレン容器を同様に設置した。各々のポリプロピレン容器は側面に 100 個の空気穴（直径 7 mm）が開いており、揮発した rosemary oil あるいは ginger oil の成分はこの穴を通して外に流出する仕組みとした。各区の中心に設定した Area 1 内のタバコ 20 株の周囲にこの容器を 6 個ずつ設置した (Fig. 19)。精油は 1 週間に 1 回新しいものと交換した。Rosemary oil および ginger oil の揮発量は、それぞれ、2 g/容器/日、0.5 g/容器/日であった。Area 1 内の 20 株のタバコについて、植物体全体を丹念に調査しながらタバコ上の有翅アブラムシ全てを細い毛筆で拾い上げて捕獲し、70%エタノール溶液が入っている管ビンの中に入れた。捕獲した有翅アブラムシは実体顕微鏡下で種の同定を行い、モモアカアブラムシの数のみを数えた。アブラムシの捕獲調査は 1997 年 4 月 24 日から 8 月 1 日にかけて、朝 9 時–10 時に行った。それぞれの区のアブラムシの総数を  $\chi^2$ -検定で統計解析した。Area 1 内のタバコ 20 株について黄斑えそ病発病株数調査を 1997 年 6 月 5 日から 7 月 22 日にかけて行った。また、各精油の黄斑えそ病伝播抑制の有効範囲を検討するために、1997 年 7 月 3 日に、Area 2 内の 64 株のタバコ、Area 3 内の 132 株のタバコ、Area 4 内の 224 株のタバコの黄斑えそ病発病株数も調査した。



A: Location of plots



B: Location of treatment or control vessels, tobacco furrows and investigation areas in a plot

Fig. 19. Location of plots (A) and location of treatment or control vessels, tobacco furrows and investigation areas in the plot (B) in the field to evaluate the repulsion.

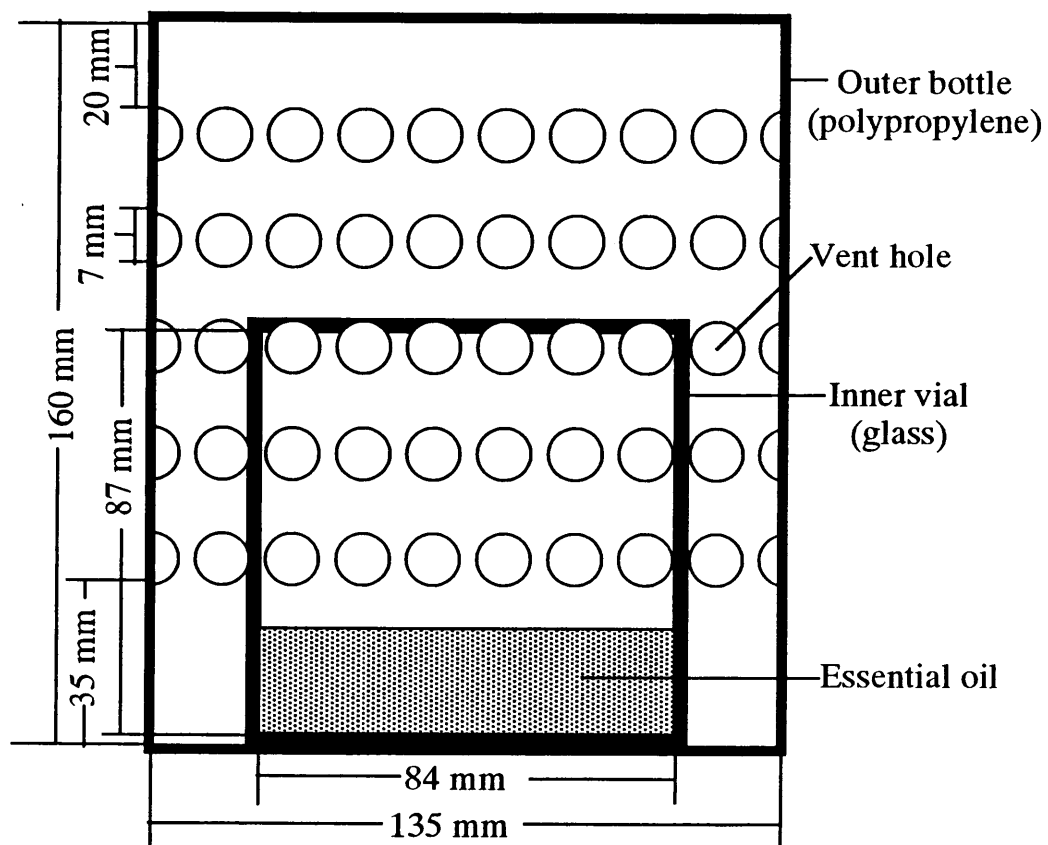


Fig. 20. The vessel for releasing essential oil (side view).

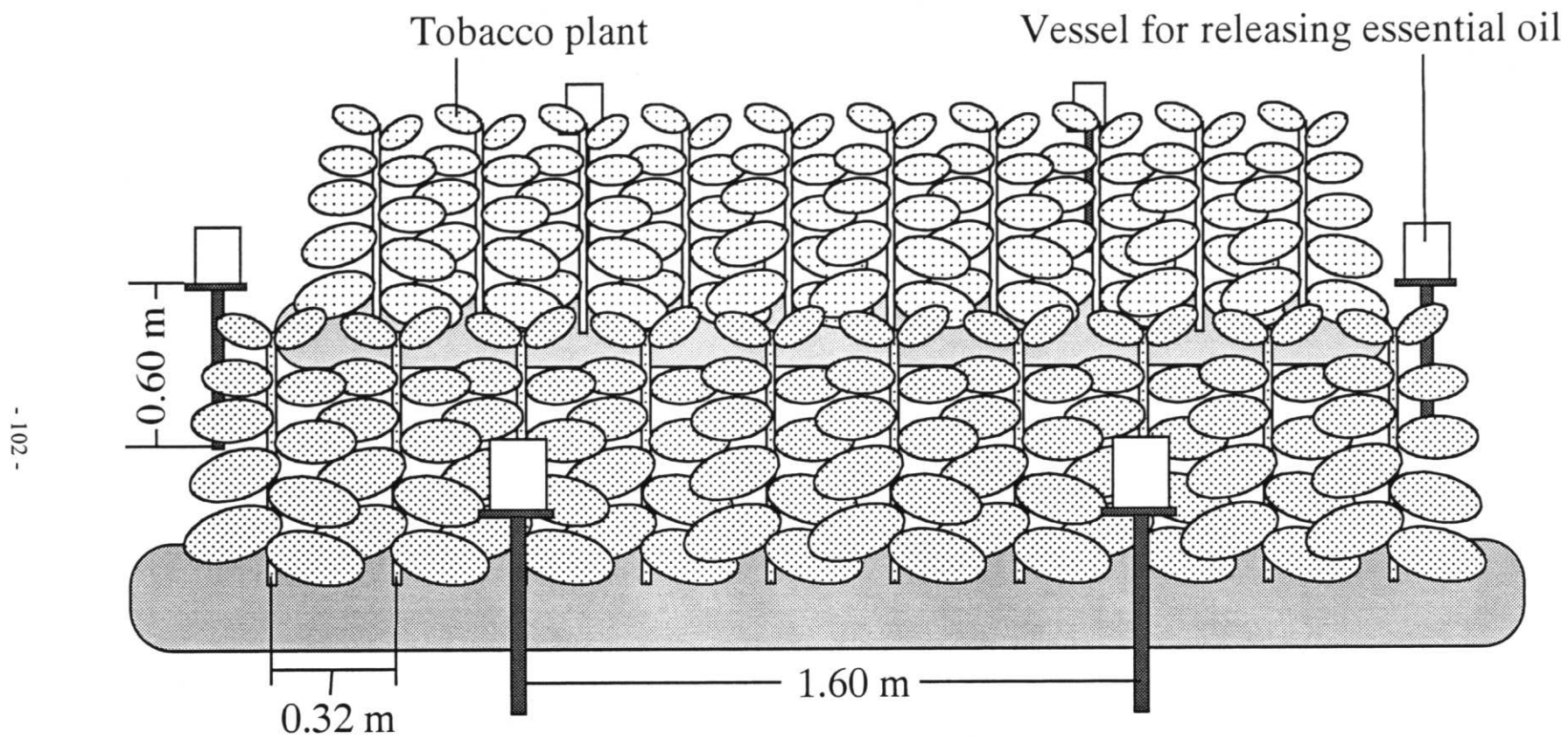


Fig. 21. General view of location of vessels.

## 結果

タバコ上へのモモアカアブラムシの飛来数調査は 1997 年 4 月 24 日から 8 月 1 日にかけて行ったが、5 月 23 日から 6 月 30 日の間は飛来がほとんど認められなかった。さらに加えて、7 月 2 日以降捕獲された有翅モモアカアブラムシは、調査圃場内のアブラムシ密度上昇により産出したものであった。以上の理由により、4 月 24 日から 5 月 23 日に捕獲された有翅モモアカアブラムシの数だけを結果として採用した。

Rosemary oil 処理区の有翅モモアカアブラムシの数は、4 月 28 日と 4 月 30 日の調査日を除き、全て対照区におけるよりも少なかった (Fig. 22)。対照区で捕獲された有翅モモアカアブラムシの総数が 520 頭であったのに対して、処理区では 384 頭であった。Ginger oil 処理区の有翅モモアカアブラムシの数も、4 月 28 日と 5 月 7 日の調査日を除き、全て対照区におけるよりも少なかった。Ginger oil 処理区で捕獲された有翅モモアカアブラムシの総数は 447 頭であった。 $\chi^2$ -検定の結果、rosemary oil 処理区、ginger oil 処理区、対照区でのタバコ上の有翅モモアカアブラムシ数には有意差が認められた ( $p < 0.001$ )。

Rosemary oil 処理区および ginger oil 処理区においても黄斑えそ病発病率は増加したが、いずれも対照区における発病率の約 50% で推移していった (Fig. 23)。7 月 22 日の調査では、対照区の黄斑えそ病発病率が約 40% であったのに対して、rosemary oil 処理区および ginger oil 処理区では、いずれも約 20% であった。

Rosemary oil および ginger oil の黄斑えそ病伝播抑制の有効範囲を検討した調査では、rosemary oil の方が ginger oil よりも有効範囲が広いことが示された (Fig. 24)。対照区では調査範囲の広がりに伴い黄斑えそ病発病率が減少し、約 20% の発病率で一定を保った。Rosemary oil 処理区では、Area 1 から Area 3 までは調査範囲の広がりに伴い黄斑えそ病発病率が増加し、Area 3 で約 20% の発病率に到達して一定を保った。Ginger oil 処理区の黄斑えそ病発病率は、Area 2 まで調査範囲を広げると、すでに 25% にまで達し、そのまま一定を保った。

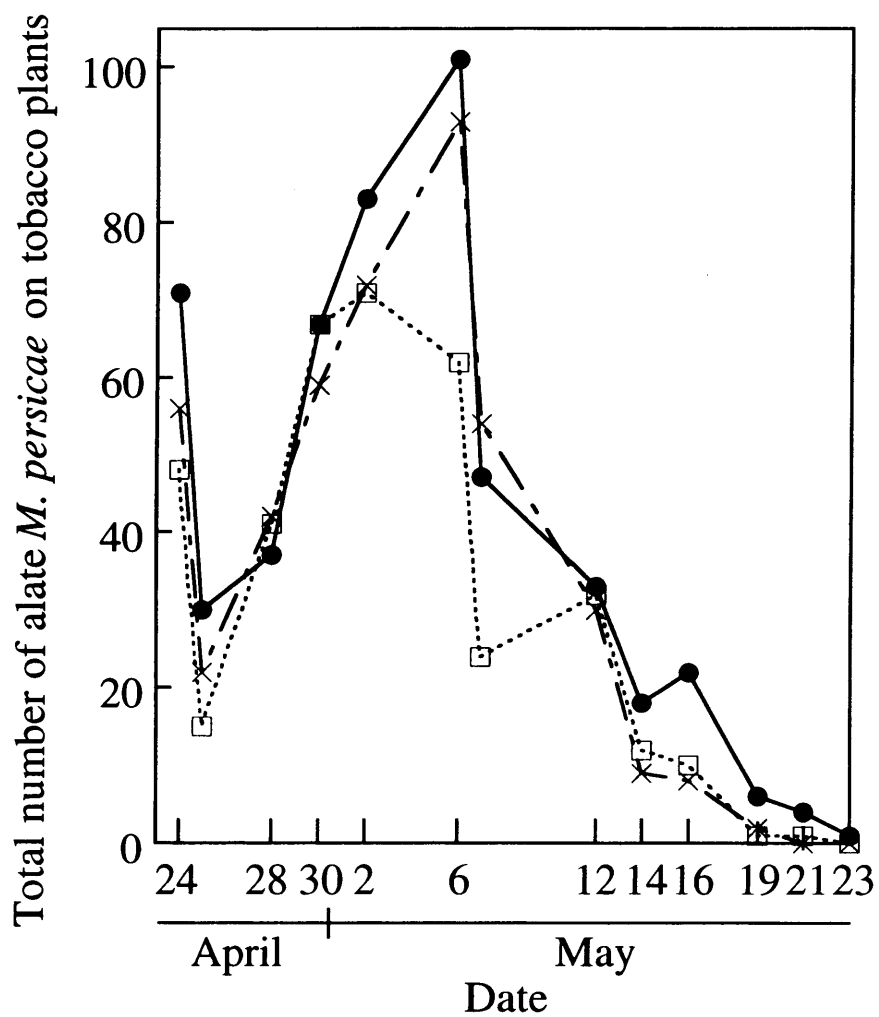


Fig. 22. Repulsion of rosemary and ginger oils against alate virginoparae of *Myzus persicae* in the field. Numbers of aphids in control plots (●) numbers of aphids in rosemary oil plots (□); numbers of aphids in ginger oil plots (×).

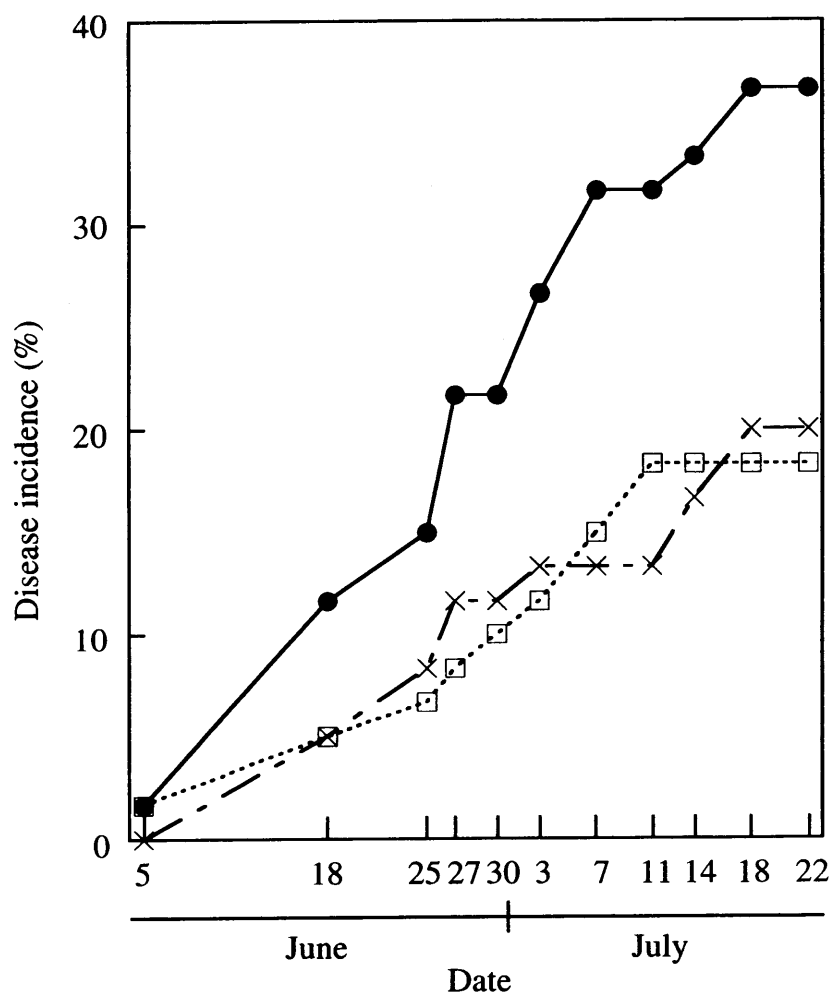


Fig. 23. Effects of rosemary and ginger oils on incidence of yellow spotted streak. Incidence of yellow spotted streak in control plots (●); incidence of yellow spotted streak in rosemary oil plots (□); incidence of yellow spotted streak in ginger oil plots (×).

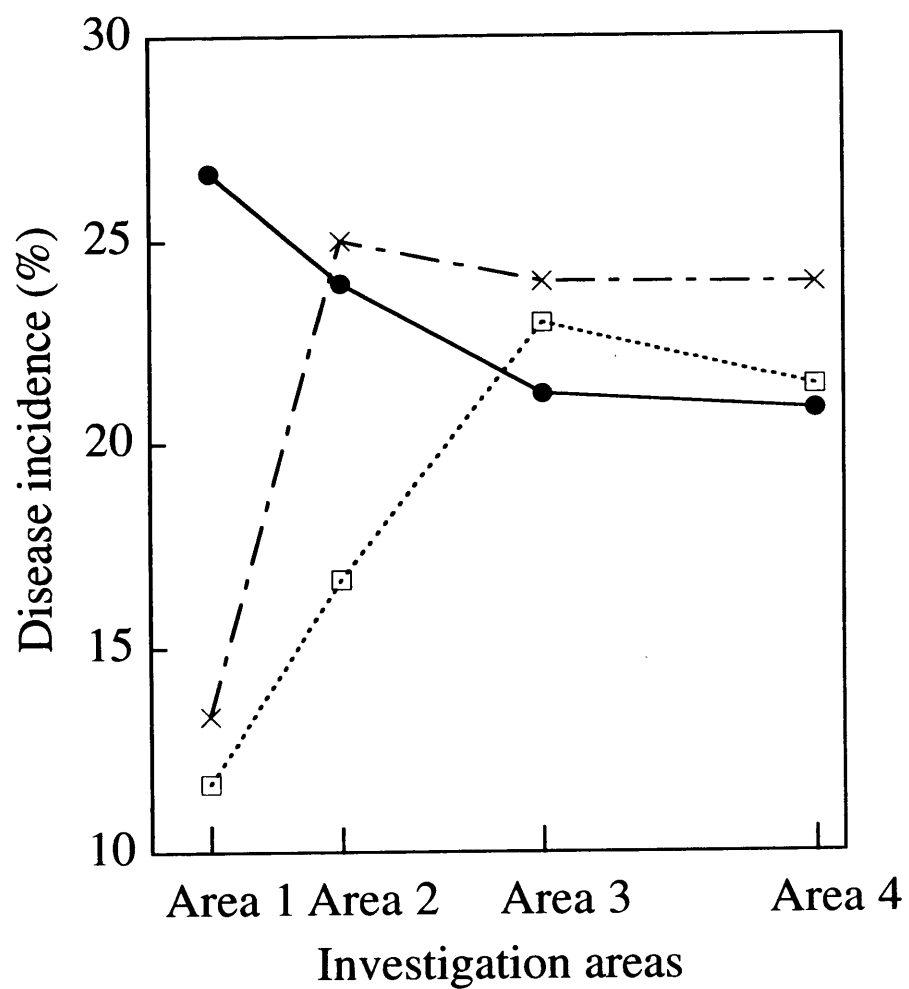


Fig. 24. Incidence of yellow spotted streak in each investigation area. Incidence of yellow spotted streak in control plots (●); incidence of yellow spotted streak in rosemary oil plots (□); incidence of yellow spotted streak in ginger oil plots (×).

## 考察

前章におけるオルファクトメーター試験でモモアカアブラムシに対して忌避効果を有することが判明した rosemary oil および ginger oil は、実際のタバコ圃場においてもモモアカアブラムシに対して忌避効果を示すことが明らかとなった。さらには、両精油ともアブラムシによる黄斑えそ病の伝播を抑制する効果を示した。すなわち、rosemary oil あるいは ginger oil の揮発成分がモモアカアブラムシのタバコ上への降下を抑制することにより、PVY ウイルスを保毒したモモアカアブラムシがタバコを吸汁する機会が減少し、その結果黄斑えそ病の発病が抑制されたと考えられた。

オルファクトメーター試験においては rosemary oil よりも ginger oil の方が少量でも忌避効果を示し、1 $\mu$ l 処理では両精油とも忌避効果を示すが、0.1 $\mu$ l 処理では ginger oil のみが忌避効果を示した。これに対して圃場試験では、rosemary oil の方が効果的にモモアカアブラムシを忌避することが示され、rosemary oil 処理区での有翅モモアカアブラムシが 384 頭であったのに対して、ginger oil でのそれは 447 頭であり、rosemary oil 処理区の総捕獲数は ginger oil 処理区の約 86%であった。黄斑えそ病発病率で見ても、Area 1 の発病率では rosemary oil 処理区と ginger oil 処理区で差は認められなかったが、rosemary oil は ginger oil と比べてより広い調査範囲で有効性が確認され、有効範囲が広いことが示された。Rosemary oil は ginger oil よりも揮発しやすく、単位時間あたりの揮発量は約 4 倍という結果が得られている。この揮発速度の違いにより拡散の容易さにも違いを生じ、rosemary oil の方が ginger oil よりも広い範囲に拡散したため有効範囲が広がったと推測した。また、オルファクトメーター試験のように一定の気体の流れを強制的に生じさせるのと異なり、実際の野外で自然に揮発・拡散させるときには、揮発の容易さも忌避効果により大きい影響を与えと考えられた。

Rosemary oil および ginger oil はモモアカアブラムシの飛来数をそれぞれ対照区の約 74%、86%に減少させた。さらに、両精油とも黄斑えそ病の発病率を対

照区の約 50%に減少させた。日本においては、モモアカアブラムシ、ワタアブラムシ、マメアブラムシ、チューリップヒゲナガアブラムシ、ヨモギクギケアブラムシの 6 種がタバコに PVY を伝播するアブラムシとして知られている<sup>55</sup>。また、タバコ圃場に飛来する有翅アブラムシの種が 100 種を超えるという調査報告もあり<sup>47</sup>、上記 6 種の他にも未知の媒介種が存在している可能性は大きい。Rosemary oil および ginger oil は試験区において、モモアカアブラムシだけでなく他の PVY 伝播アブラムシの飛来も抑制した可能性が考えられ、もしそうであるなら、黄斑えそ病の伝播抑制効果がモモアカアブラムシの飛来抑制効果に比べ高くなった原因とも考えられる。実際、他の PVY 伝播アブラムシに対しモモアカアブラムシに用いたものと同様のオルファクトメーターで行った rosemary oil および ginger oil の忌避効果試験では、両精油とも複数の PVY 伝播アブラムシに対して忌避効果を示すことが確認された (Table 22)。Rosemary oil はワタアブラムシ、チューリップヒゲナガアブラムシにも、ginger oil はマメアブラムシ、チューリップヒゲナガアブラムシ、ヨモギクギケアブラムシにも忌避効果を示した。

実際のタバコ圃場を用いた試験により、rosemary oil および ginger oil が野外においても忌避効果を発揮してモモアカアブラムシの飛来を抑制し、これらによって伝播されるウイルス病の発病率を抑制できることが示された。このことは忌避物質によるアブラムシ防除の可能性、さらには、ウイルス病防除の可能性を示唆している。しかしながら、その効果の大きさ、有効範囲ともに実用的には十分とはいえず、これにかかる費用を考慮した場合、現段階での実用化は非常に難しい。本圃場試験での処理法のように匂い源を点（容器に入れるなどした匂い源を点的に設置）で与えた場合、実用的な効果を期待するのは難しいと考えられるが、匂い源を線（テープやロープなどに匂い源を処理して設置）あるいは面（ネットやシートなどに匂い源を処理して設置）で与えるなど、処理法を改善したり、他の防除法と組み合わせることにより、有効性を高められる可能性は十分にあると考えられる。そこで 3-2 においては、処理法の改良による効果の改善の可能性を検討した。

Table 22. Repulsion of rosemary and ginger oils against alate virginoparae of aphid vectors of PVY

Essential oils	Aphid species	No. of aphids trapped <sup>a</sup>	
		Treatment	Control
Rosemary oil	<i>A. gossypii</i>	7.3 ± 1.08	14.6 ± 1.43 **
	<i>A. craccivora</i>	14.0 ± 1.12	13.9 ± 1.26 NS
	<i>M. euphorbiae</i>	4.7 ± 0.66	15.0 ± 1.40 **
	<i>C. formosartemisiae</i>	9.0 ± 1.69	9.8 ± 1.54 NS
	<i>M. persicae</i>	5.5 ± 0.93	12.8 ± 1.25 **
Ginger oil	<i>A. gossypii</i>	10.6 ± 0.96	10.8 ± 1.24 NS
	<i>A. craccivora</i>	9.5 ± 1.00	19.0 ± 1.07 **
	<i>M. euphorbiae</i>	4.2 ± 0.81	13.0 ± 1.52 **
	<i>C. formosartemisiae</i>	6.8 ± 1.02	12.5 ± 1.06 *
	<i>M. persicae</i>	5.4 ± 0.85	14.8 ± 1.15 **

<sup>a</sup> Values are means ± standard errors.

\*, \*\* Significant difference at  $p < 0.05$ , 0.01, respectively, and NS, no significant difference in paired  $t$  -test (n=12).

### 3-2 忌避物質の効果的利用法の検討

#### 緒言

3-1 では、実際のタバコ圃場においても、rosemary oil あるいは ginger oil の匂いを漂わすことにより、モモアカアブラムシのタバコへの飛来を抑制し、アブラムシによって伝播される黄斑えそ病を抑制できることを明らかにした。しかしながら、これにかかる費用に対して、得られる防除効果を考えた場合、その効果は実用的には低すぎると考えられ、効果的な処理法を検討する必要がある。現行のアブラムシ防除資材としては、農業の他にシルバーマルチがよく用いられ、また、地域によっては防虫ネットなども使用されている。モモアカアブラムシは黄色に強く誘引されることが知られており、タバコ圃場においてはタバコの色彩に誘引されて降下する<sup>48</sup>。ゆえに、シルバーマルチなどの視覚的忌避資材と忌避剤を組み合わせることで利用することにより、効果的にアブラムシの飛来を抑制できる可能性が考えられる。また、物理的にアブラムシの接近を遮断する防虫ネットと忌避剤の組合せもアブラムシの飛来抑制に効果的である可能性が考えられる。これらの具体例として、忌避物質を徐放するシルバーマルチあるいは防虫ネットなどの資材形態が考えられた。シルバーマルチから忌避物質を徐放させる場合は、忌避物質は地面より上方に向かって揮発し、拡散していく。これに対して防虫ネットから忌避物質を徐放させる場合は、忌避物質は地上部のある程度の高さの所から全方向に向かって揮発し、拡散していく。そこで、忌避物質を処理する高さによる効果の違いを検討するために、rosemary oil を徐放する樹脂体を地面に置いた場合と、rosemary oil を徐放するロープでタバコを囲んだ場合で、モモアカアブラムシ飛来抑制効果を比較した。

#### 材料および方法

##### 1. 供試虫

継代飼育しているモモアカアブラムシの有翅胎生雌成虫を用いた。継代飼育は 20℃、16L : 8D の条件下の温室で、飼育ケージ (35×35×50 cm) に入れた

タバコの鉢植えを用いて行った。

## 2. Rosemary oil

Rosemary oil は曾田香料株式会社（東京）より購入したものをを用いた。

## 3. 処理法の違いによる効果の比較試験方法

JT 葉たばこ研究所（栃木県小山市）内の野外網室（12 m×12 m，網目：＃30）内にモモアカアブラムシの有翅胎生雌成虫を放飼し，処理区と対照区のタバコを選択させた。9 株のタバコ苗（国分）を 1997 年 8 月 19 日に網室の四角に移植し，そのうちの二角を対照区，残りの二角を処理区とした（Fig. 25 A）。対照区同士，処理区同士が対角線上に位置するように配置し，反復ごとに処理区と対照区の位置を交換した。Rosemary oil の施用は以下の 2 種類によった。

実験 1（Fig. 25 C, Fig. 26 A）：Rosemary oil（70 mg／粒）を吸着させた 40 粒のエチレン・酢酸ビニル共重合体（EVA）ビーズ（30 mg／粒，EVAFREX 250C<sup>®</sup>，曾田香料株式会社）をフタをしないガラスシャーレ（直径 70 mm，高さ 15 mm）の中に入れた。このガラスシャーレ 20 個をそれぞれの処理区のタバコの周りの地面に置いた。対照区のタバコの周りには，無処理の EVA ビーズ 40 粒を入れたガラスシャーレ 20 個を処理区と同様に置いた。Rosemary oil の揮発量は約 40 g／区／日であった。処理区，対照区の EVA ビーズともに，調査日前日に新しいものと交換した。試験は 8 月 26 日から 10 月 3 日にかけて行った。

実験 2（Fig. 25 D, Fig. 26 B）：それぞれの処理区の 9 株のタバコを rosemary oil（6 g／m）を吸着させた木綿製のロープ（10 g／m）で囲んだ。ロープは地上高さ 40 および 80 cm の位置に，支柱を用いて張った。対照区の 9 株のタバコは，無処理のロープで，処理区のタバコと同様に囲んだ。Rosemary oil の揮発量は約 40 g／区／日であった。処理区のロープには，調査日前日に新しい rosemary oil（5 g／m）を追加した。試験は 10 月 7 日から 11 月 6 日にかけて行った。

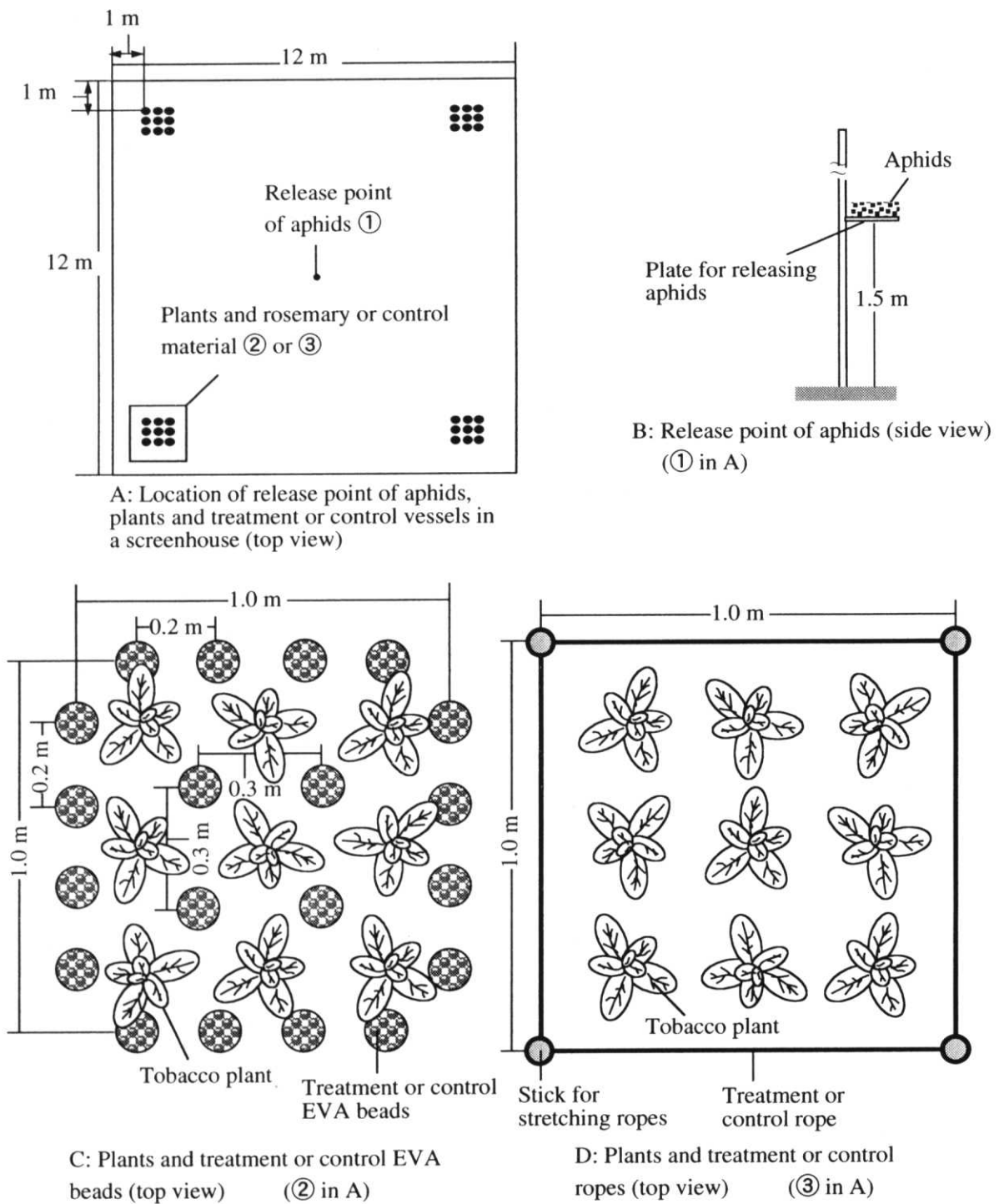


Fig. 25. Location of aphids, plants, and treatment or control materials in the screenhouse.

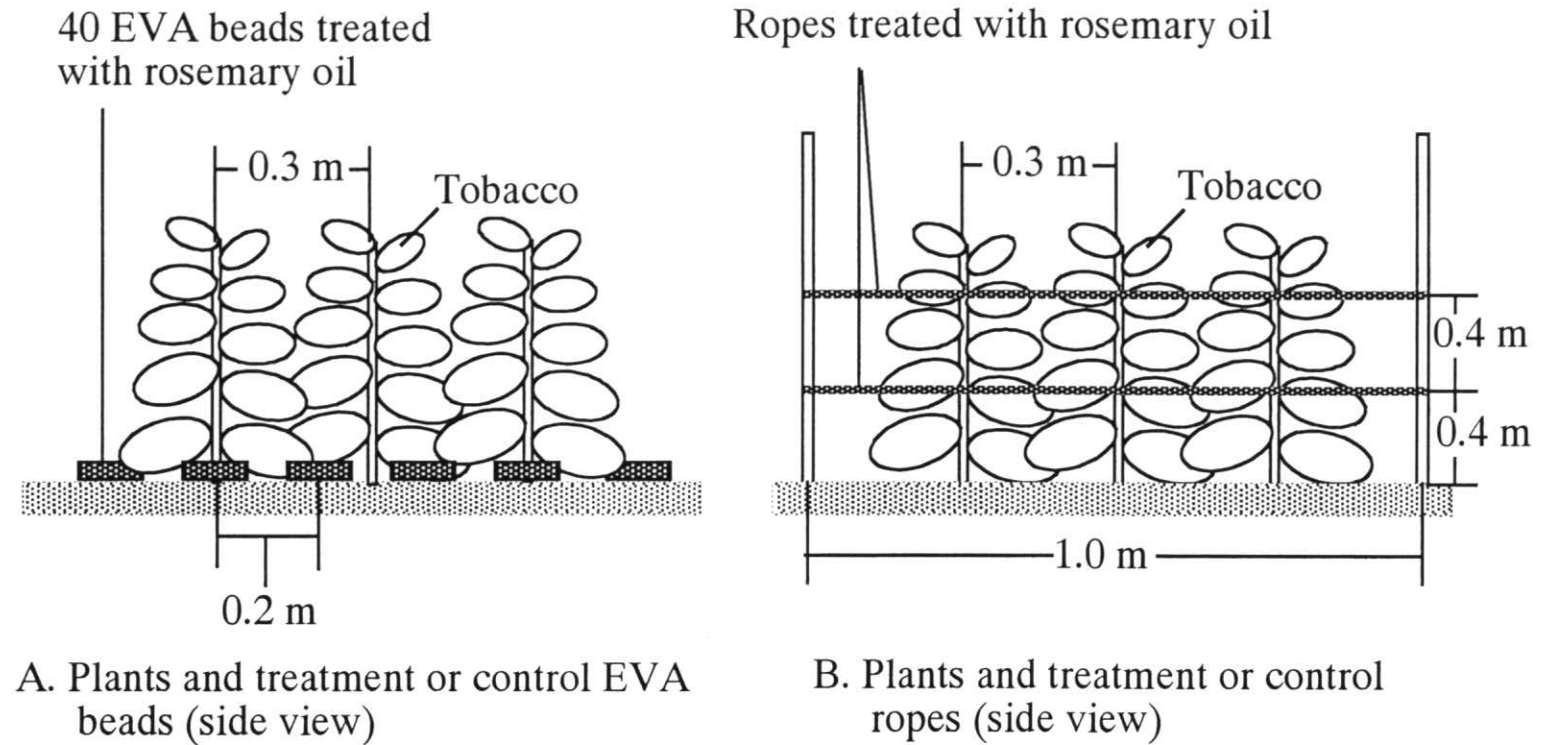


Fig. 26. The side view of the location of tobacco plants and treatment or control materias in the screenhouse.

実験 1, 2 いずれにおいても, 放飼前 4 時間絶食させた 500 頭のモモアカアブラムシを, 網室中央高さ 1.5 m に設置した塩化ビニル製プレート (直径 142 mm) 上に放飼した (Fig. 25 B)。アブラムシは午前 11 時から午後 12 時の間に放飼し, 翌日の午前 10 時から午前 11 時の間にタバコ上のモモアカアブラムシの数を数えた。タバコ上のモモアカアブラムシの総数を 2 つの処理区と 2 つの対照区の間で, 対応のある  $t$ -検定を用いて比較検定し,  $EPI$  を用いて効力を検討した。1 回の調査を 1 反復とした。

## 結果

EVA ビーズを用いた実験 1 では, 試験開始初期にはアブラムシを効果的に忌避したが, 後半になると効果は不安定となり弱くなった (Fig. 27)。18 反復中 15 反復で, 処理区のタバコ上のモモアカアブラムシ数が対照区を下回り, 処理区のタバコ上のモモアカアブラムシ数が対照区を上回ったのは, 2 反復だけであった。対照区のタバコ上のモモアカアブラムシの総数が 268 頭であったのに対して, 処理区では 184 頭であり, 処理区のタバコ上のモモアカアブラムシ数は対照区の約 69%であった (Table 23)。 $EPI$  は-0.19 で, 対応のある  $t$ -検定の結果, 処理区と対照区のモモアカアブラムシ数の間には有意差が認められた ( $p < 0.0008$ )。

木綿製ロープを用いた実験 2 では, 実験 1 と比較して調査期間中安定した忌避効果を示した (Fig. 28)。20 反復中 17 反復で, 処理区のタバコ上のモモアカアブラムシ数が対照区を下回り, 処理区のタバコ上のモモアカアブラムシ数が対照区を上回ったのは 3 反復だけであった。対照区のタバコ上のモモアカアブラムシの総数が 398 頭であったのに対して, 処理区では 249 頭であり, 処理区のタバコ上のモモアカアブラムシ数は対照区の約 63%であった (Table 23)。 $EPI$  は-0.23 で, 対応のある  $t$ -検定の結果, 処理区と対照区のモモアカアブラムシ数の間には有意差が認められた ( $p < 0.0002$ )。

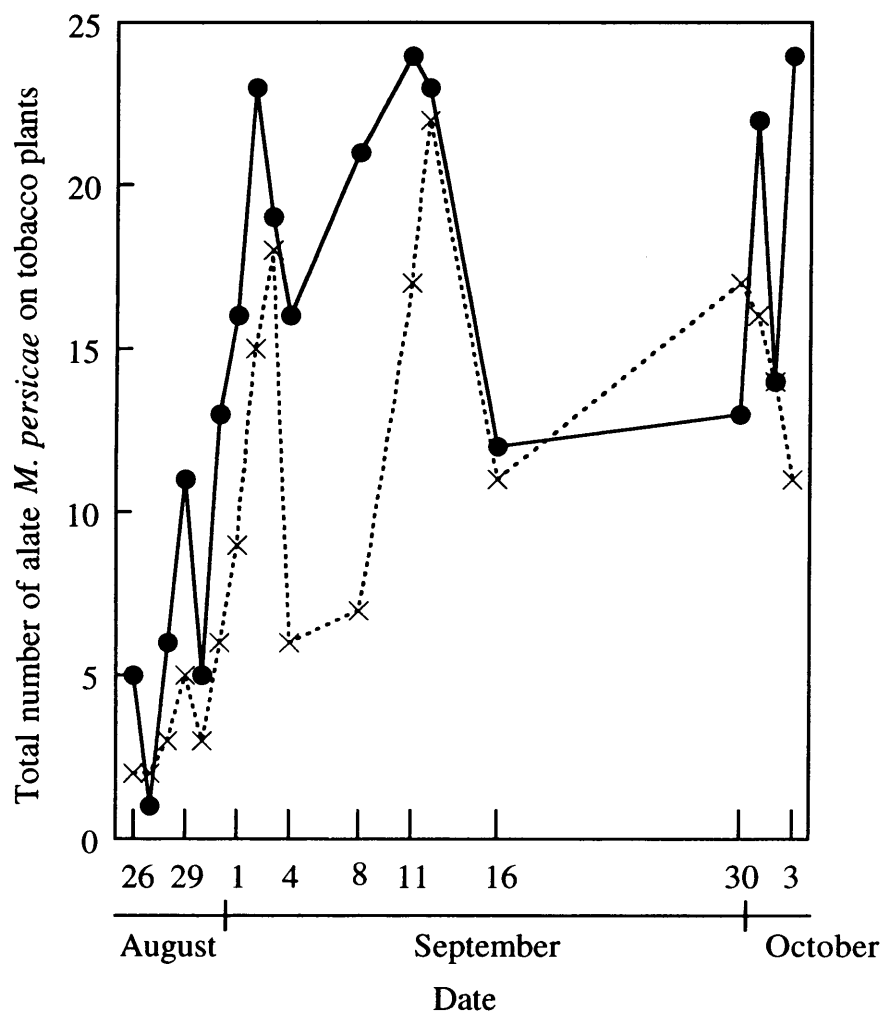


Fig. 27. Repulsion of EVA beads containing rosemary oil against *Myzus persicae* in a screenhouse. Numbers of aphids in control corners (●); numbers of aphids in treatment corners (×).

Table 23. Repulsion of rosemary oil against alate virginoparae of *Myzus persicae* in an outdoor screenhouse

Experiments	Total no. of aphids on the tobacco plants <sup>a</sup>		<i>EPI</i> <sup>b</sup>	<i>p</i> <
	Treatment	Control		
Experiment-1	184	268	-0.19	0.0008
Experiment-2	249	398	-0.23	0.0002

<sup>a</sup> The sum of the number of aphids on tobacco plants in the two corners.

<sup>b</sup>  $EPI = (n_s - n_c) / (n_s + n_c)$ ;  $n_s$ ,  $n_c$ : numbers of aphids in treatment and control corners, respectively.

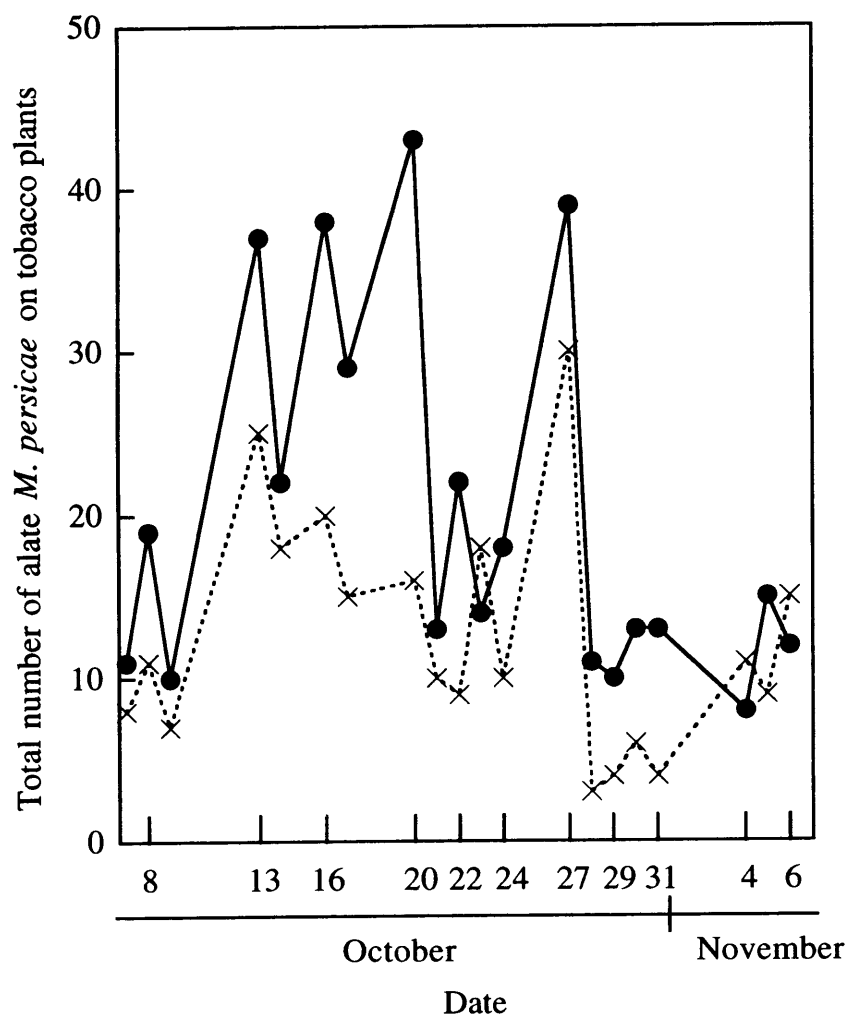


Fig. 28. Repulsion of ropes containing rosemary oil against *Myzus persicae* in a screenhouse. Numbers of aphids in control corners (●); numbers of aphids in treatment corners (×).

## 考察

Rosemary oil を吸着させた木綿製ロープでタバコを囲む処理法の方が、rosemary oil を吸着させた EVA ビーズをタバコの株元に置く処理法よりもやや効果が優れていると考えられた。Rosemary oil を株元に処理した場合、rosemary oil は処理部の地面から上方に向かって揮発、拡散していくため、地面からの高さが高くなるに従い、気中の rosemary oil 濃度は低くなり、効果が低減すると考えられた。したがって、タバコが小さい調査初期の間は、タバコの頂点部にも有効濃度の rosemary oil が存在し得ると考えられたが、タバコが大きくなるに従い、頂点部の濃度は低くなり、調査後期には効果が低減すると考えられた。さらにタバコが生長することで、葉が処理面を覆うようになり、それによって、揮発した rosemary oil は上方へ拡散しにくくなると考えられた。これに対して、タバコの周りを rosemary oil で処理したロープで取り囲んだ場合、rosemary oil は処理部より全方向に向かって揮発、拡散していくため、拡散がタバコ葉によって邪魔されづらく、また株元処理よりもタバコの頂点部に近い高さから揮発しているため、より効率的にタバコの上方部にも有効濃度の rosemary oil が行き渡ったと考えられた。したがって、タバコが生長しているにも関わらず、ロープ処理法ではより安定した忌避効果が得られたものと考えられた。ロープ処理法では、適切な高さに処理ロープを張れば降下しようとするアブラムシは rosemary oil の匂いの壁に遭遇することになるため、より効果的にアブラムシを忌避できると考えられた。

前章の野外網室を用いた rosemary oil のモモアカアブラムシ忌避効果の試験では、処理区のタバコ上のモモアカアブラムシ数は対照区の約 70% で、*EPI* は -0.17 であった。この試験では、rosemary oil を徐放する容器をタバコの周りに設置することによりモモアカアブラムシの飛来を抑制した。本章における圃場試験はこの方法と同様の考えに基づいて忌避効果を調査したものであり、rosemary oil 処理区のモモアカアブラムシ数は対照区の約 74% で、網室試験の結果に類似していた。試験方法が異なるため単純に比較はできないが、本章における網室試験では、rosemary oil を吸着させた木綿製ロープでタバコを囲んだ

場合、その忌避効果は *EPI* で-0.23 となり、前章の方法よりも効果的であると判断された。実際の圃場における設置方法はさらに検討を要するが、rosemary oil を処理した木綿製ロープなどでタバコを取り囲むようにして忌避物質を処理すれば、圃場においてもより効果的にモモアカアブラムシを忌避できる可能性はあると考えられた。

忌避物質を効果的に作用させるためには、忌避物質の拡散を容易にすることが重要であり、それによって防除対象空間の忌避物質濃度を常に有効濃度で満たすか、あるいは、防除対象空間を有効濃度の忌避物質で囲み、匂いによる障壁を築くことが必要と考えられる。防除対象空間全てを有効濃度の忌避物質で満たすよりも、防除対象空間を有効濃度の忌避物質の障壁で囲むほうが、処理量が少なくすむため、コスト的には有利であろう。そのような面からも、ロープやテープあるいはネットなどに忌避物質を処理してこれを設置する方法が適当であると推測される。

Rosemary oil を処理した木綿製ロープでタバコを囲むことにより、より効果的な忌避効果が得られる可能性が示されたが、その効果は実用的にはまだ不十分であると考えられた。この原因として、野外は開放系であるために忌避物質の気中濃度が低下しやすく、また風の影響を受けやすいために、必要な気中濃度の確保が不足していた箇所があったことが考えられた。またアブラムシの降下行動が視覚的あるいは物理的な影響をうけたことも考えられた。一般的にアブラムシの降下行動は色に大きな影響を受けるが、モモアカアブラムシもタバコの茎葉の色彩に強く誘引される。また、野外においては風によりアブラムシが植物上に運ばれてくることも考えられた。

効果をあげるために処理量を増やすことも考えられるが、本処理量でも  $1 \text{ m}^2$  あたり 1 日で約 40 g の rosemary oil を使用しており、コスト面ではこの処理量でも実的に難しい。したがって、処理量を増やすことで効果を高めるよりも、少ない処理量で効果をあげる方法を検討するほうが現実的である。視覚的な誘引効果を減少させるために、シルバーマルチなどの視覚的忌避資材と組み合わせて忌避物質を使用することも、今後検討していく価値があると考えられる。

また、風に運ばれてくるアブラムシを物理的に遮断するという意味では、防虫ネットへの忌避物質の処理による組合せ効果も検討する必要がある。その場合は、物理的な障壁効果に化学的な障壁効果が加わることで効果を高めることが期待できる。その他、様々な防除手段も含め、IPM の中の一手段としての忌避物質の利用を検討することにより、実用的な忌避物質の利用法が確立されるものとする。また、利用場面としても、圃場だけでなく、施設栽培など比較的環境をコントロールしやすい場所での利用効果も検討する必要がある。

### 第3章 まとめ

1) Rosemary oil および ginger oil は、タバコ圃場においてもモモアカアブラムシの飛来を抑制し、実際の圃場においても忌避物質を利用することによりアブラムシの飛来を抑制できることが示された。

2) Rosemary oil および ginger oil は、タバコ圃場へのモモアカアブラムシの飛来を抑制することにより、アブラムシによって伝播される黄斑えそ病の発生率を低下させることが示された。このことから、忌避物質を利用することにより、アブラムシの飛来を抑制できるだけでなく、アブラムシによって媒介されるウイルス病の発生も低減できることが示された。

3) 本圃場試験でのモモアカアブラムシ忌避効果は実用的には不十分と判断されたが、野外網室試験により処理法を検討した結果、処理法を改善することにより効果を高められる可能性が示された。ロープ状、テープ状のもの、あるいはネットなどに忌避物質を吸着させ、これで防除対象空間を囲むことにより、防除対象空間と飛来経路の間に有効濃度の忌避物質の障壁を築くことが効果的な処理法であると推察した。

以上の結果から、実際の圃場においても、忌避物質を利用することにより、アブラムシおよびそれらに伝播されるウイルス病を防除できる可能性が示されたが、IPM の中の一手段として利用することが实际的であり、今後 IPM の中の技術の一つとしての利用の可能性を探ることが重要である。

## 第4章 総合考察

アブラムシの寄主探索に関する初期の研究では、アブラムシは植物上に降下する際、嗅覚的な情報は利用せず、視覚的な刺激によりまず降下し、その後物理的あるいは化学的な刺激を受けてその植物上に定着するか否かを決定することで、寄主植物に到達すると考えられていた<sup>26, 27</sup>。これに対し、最近の研究では、降下場所の決定には視覚的な情報だけでなく、嗅覚的な情報も大きな役割を演じている例が報告されるようになり<sup>6, 53, 57</sup>、その結果、アブラムシは嗅覚、視覚両方の情報を利用して降下場所を決定すると考えられるようになった。しかしながら、本研究により、寄主探索における嗅覚情報の利用の仕方が種により異なり、それが寄主範囲の広さに関係していることが示唆された。すなわち狭食性種は寄主のもつ視覚と嗅覚両方の情報を用いて寄主を探索するのに対し、広食性種は主に寄主の視覚的情報を頼りに寄主を探索する傾向があると考えられた。一方、代表的なアブラムシの一種であり、広食性種のモモアカアブラムシにおいても忌避物質の存在が確認され、野外でもこれら忌避物質が飛来行動に影響を与えることが示されたことから、広食性種も非寄主の認識に嗅覚情報を利用する場合があると考えられた。また本研究において、味覚に作用することによりモモアカアブラムシの定着を阻害する物質の存在も確認された。これらのことから、モモアカアブラムシのような広食性種は一部の非寄主植物の匂いを避けながら、主に視覚的情報を頼りに降下場所を決定し、降下後は主に味覚的情報や物理的情報により定着するか否かを決定し、この行動の繰り返により、寄主に到達すると考えられた。

アブラムシによって媒介される植物病原ウイルスのうち、非永続性ウイルスは数秒～数十秒という短時間のアブラムシの吸汁によって媒介されるため<sup>10</sup>、現行の農薬散布による防除では、これらのウイルスの一次伝播を防ぐことは難しい。これらウイルスの一次伝播を抑制するには、アブラムシが吸汁に至るまでの行動を阻止するか、吸汁を即座に停止させることが必要である。上述したように、モモアカアブラムシのような広食性種も、降下場所の決定の際ある種

の匂いを避けることがわかったので、この現象を利用すればアブラムシの飛来を抑制できると考えられる。また、降下後の定着行動には味覚が大きく作用することから、吸汁・定着行動を阻害するような味物質を与えることにより、その場所から速やかに移動させることも可能であると考えられる。実際、本研究の結果、植物香気物質の中にはアブラムシの飛来を抑制したり、定着・吸汁行動を阻害する効果をもつものが存在することが明らかとなったことから、これらを利用することにより、病原ウイルスの一次伝播を阻止できる可能性が考えられた。これを検証するために行った rosemary oil と ginger oil を用いた野外試験の結果は、アブラムシ伝播性の非永続性ウイルスによる病害を、忌避物質によって抑制できる可能性を示した。

植物精油の中には昆虫に生理活性をもつものが多いが<sup>19, 25, 50, 54, 63, 68, 76, 77, 80</sup>、本研究でもアブラムシに対しても様々な生理活性をもつ精油が存在することが示された。しかしながら、その作用機作や活性の強さは、たとえそれらの精油が同じ科の植物由来のものであっても、種により異なっていた。たとえば同じシソ科で非寄主の植物の精油でも、モモアカアブラムシに対する作用は種により様々であった。共通していた点は、活性の強弱はあるにせよ、いずれもモモアカアブラムシに対して定着阻害活性を有しているという点であった。しかしながらその定着阻害の作用機作は植物種により異なると推測された。オルファクトメーターを用いた嗅覚応答試験、EMIF を用いた電氣的吸汁行動測定試験、選択的および非選択的定着行動試験、接触・くん蒸殺虫試験という一連の試験の結果、これらの定着阻害活性は、少なくとも、味覚に作用して発現するもの、嗅覚に作用して発現するもの、味覚と嗅覚の両方に作用して発現するものの3種類に分れることが判明した。アブラムシの防除に植物精油を利用する場合、同じようにアブラムシの定着を阻害する植物精油であっても、それが味覚に作用して発現するのがあるいは嗅覚に作用して発現するののかによって、利用方法を変える方が効率が良いと考えられる。たとえば rosemary oil のように、吸汁阻害活性は弱いが忌避活性は強い精油は、この匂いを空間に漂わすことにより、アブラムシの飛来を抑制する防除法に適していると考えられる。これに対して

spearmint oil や mint oil のように吸汁阻害活性は強いが忌避活性は弱い精油は、植物に直接処理あるいはその活性因子を植物に生産させることにより、アブラムシの降下後の吸汁・定着を阻害する防除法に適していると考えられる。

本研究では、野外における忌避物質および吸汁・定着阻害物質の有効性の検討は植物精油を用いて行った。忌避物質あるいは吸汁・定着阻害物質として精油を用いることの利点は、天然物であることに加えてアロマセラピーの普及に見られるように身近な存在となってきたため、農作物生産者あるいは消費者に受け入れられやすいという点である。その反面、化学合成品と比べてコストが高く、また、内容成分の含有比が製品によって若干異なるため、効果が不安定になりやすいという欠点がある。その点から、精油の効果を検討するだけでなく、精油中に含まれる成分の効果についても検討する必要があると考えられた。Spearmint oil および thyme oil の吸汁・定着阻害因子の検討では、それぞれの主要成分である *l*-( $-$ )-carvone および thymol が活性因子の一つになっていることが判明した。*l*-( $-$ )-Carvone は spearmint oil と同等あるいはそれ以上に強い活性を有していることが判明した。これに対して rosemary oil について行った忌避因子の探索では、ネギアブラムシに対しては精油と同等の活性をもった数種の化合物が検索されたが、モモアカアブラムシに対しては同定されたいずれの成分の活性も rosemary oil に比べ劣っていた。今後、活性因子の組合せ効果についても検討し、精油と同等あるいはそれ以上の効果をもつ組合せ方があるか検討する必要があると示された。

ネギアブラムシとモモアカアブラムシはいずれも rosemary oil に忌避されたが、その活性因子には違いが認められた。Rosemary oil の主成分である 1,8-cineole はネギアブラムシに対しては高い忌避効果を示したが、モモアカアブラムシに対しては忌避効果を示さなかった。モモアカアブラムシは linalool, *d,l*-camphor,  $\alpha$ -terpineol に忌避され、この内 *d,l*-camphor,  $\alpha$ -terpineol はネギアブラムシに対しても忌避効果を示したが、linalool は効果を示さなかった。このように複数種のアブラムシに対して忌避性を示す精油でも、その活性因子が異なる場合があることが示された。また rosemary oil はワタアブラムシやチューリップヒゲナ

ガアブラムシに対しても忌避効果をもつが、マメアブラムシやヨモギクギケアブラムシに対しては効果を示さないことが認められた。以上のように、アブラムシ類であっても種により忌避物質が異なることがあるため、防除対象となるアブラムシ種それぞれに適した忌避物質の検討が必要である。

本研究によって、ある種の植物精油がアブラムシの飛来や吸汁を抑制する働きを持つことは明らかとなったが、これらをアブラムシ防除に実用化するには、解決すべき種々の問題を抱えていることも示された。味覚に作用することにより吸汁・定着を阻害する植物香気物質は、単純な散布処理では葉害や残効性の面で問題があることが示され、嗅覚に作用することにより飛来を抑制する植物香気物質も、効果的な処理法を開発しなければ、野外での実用的な防除効果を期待できないことが示された。

忌避物質や吸汁阻害物質などの行動制御物質は殺虫剤と異なり害虫を直接殺すことを目的とせず、加害に至る行動を抑制することで防除を達成することを目的としている。このため、殺虫剤に対し比較的安全性の高いものが多く、環境に与える影響も小さいものが多い上、害虫に抵抗性が生じにくいといった大きな利点がある。反面、殺虫剤に比べ速効性が劣るという欠点を抱えている。このようなことから、これらの行動制御物質を単独で用いず、後に述べる種々の手法と組み合わせて用いることで防除効果を高めるという方法が提唱され、研究され始めている。この考え方は SDDS (stimulo-deterrent diversionary strategy) と呼ばれ、植物カイロモンの利用を阻害する物質、忌避物質、摂食阻害物質、産卵阻害物質、捕食者および寄生者誘引物質を利用することにより作物から害虫を遠ざける方法と、植物由来誘引物質、集合フェロモン、産卵フェロモン、性フェロモン、視覚的誘引資材、病原体などの選択的防除資材を利用することにより、トラップやトラップ作物に害虫を集めて殺す方法を効果的に組み合わせて用いるというものである<sup>60</sup>。

アブラムシの降下行動は視覚的な影響を強く受け、一般的に黄色には誘引され、反射光に忌避される。このことを利用して、現行の作物栽培においても飛来予測には黄色水盤トラップが、忌避にはシルバーマルチや光反射テープ、マ

ルチミラーなどが利用されている。これらの技術に忌避物質を組み合わせれば、防除効果が高まる可能性が考えられる。たとえば、防除したい圃場内には視覚的忌避資材と忌避物質を組合わせて設置することでアブラムシの飛来を強く抑制することができるであろう。圃場外に黄色水盤トラップを設置したりトラップ植物を植え、そこにアブラムシを集めて捕殺するなど、誘引と忌避を組合わせた防除法の開発も、忌避物質の利用効率を高める上で検討の価値がある。また現行でも、防虫ネットなどの物理的障壁資材が一部で利用されているが、忌避物質を防虫ネットに処理することで物理的障壁効果に化学的障壁効果が加わり、障壁効果を高めることが期待できる。防虫ネットへの処理は、そのような相乗効果に加えて、忌避物質の広い面積への拡散を容易にするという点でも効果的な利用法であると考えられるので、十分検討する必要がある。

現在、安全性や環境への負荷、殺虫剤抵抗性の発達など、殺虫剤に偏重した害虫防除がもたらしてきた深刻な問題を解決する必要性から、農薬を極力使わないで作物を生産することが強く望まれている。そのための有効な害虫防除システムとしては IPM が推奨されている。前述した SDDS の考え方は IPM の目指す方向に適合しており、IPM システムに SDDS が組み込まれるとき、忌避物質の使用はとくに有効な手法となることが期待できる。ただ、現状としては IPM 構築のための個々の技術の多くは、開発途上あるいは研究が始まったばかりである。忌避物質に関する研究も、蚊やゴキブリ、ダニなどの衛生害虫では多くの研究がなされ、実際に利用されているものもあるが、畑作害虫に関してはあまり研究されていないのが実状である。アブラムシの忌避物質についても、警報フェロモンを除き研究され始めたのは最近であり、圃場での有効性までを確認した例は、Pettersson らが大麦畑に methyl salicylate を揮散させることにより狭食性のムギクビレアブラムシの個体数を減少させることに成功した報告のみであり<sup>57)</sup>、圃場でも広食性のアブラムシに対して忌避物質が効果をもつことを示したのは、本研究が最初の事例である。本研究における網室や圃場試験では顕著な忌避効果は得られなかったものの、少なくとも忌避物質を用いることによりアブラムシの飛来を抑制できることが明らかになった。この効果は IPM に

くみこむことで組み合わせによる向上が期待でき、実用的にも満足なものになることが期待できる。また、本研究では忌避物質によるアブラムシ伝播性ウイルス病防除の可能性を初めて明らかにしたが、アブラムシなどのウイルスを媒介する吸汁性害虫の防除に忌避剤を用いることは、殺虫剤のもつマイナス面の解決という利点の他に、ウイルス病の防除という観点からの利点にも結びつく。ゆえに、IPM システムに忌避剤を組み込むことで、殺虫剤のマイナス面を克服するだけでなく、これまで難しかったウイルス病防除も可能にする効果的な防除システムが確立できる。

本研究の成果を実用レベルに発展させるには、いまだ多くの問題を抱えているが、今後、処理技術の研究、活性化合物のさらなる検索、複数の活性化合物の組合せ効果の検討などを行うとともに、他の防除技術との組合せ効果の検討を行い、IPM システムにおける一つの技術としての実用化を進めることが必要である。

## 摘要

アブラムシは吸汁や繁殖による直接的な害を作物に与えるだけでなく、ウイルスを作物に伝播するため、農作物生産において最も重要な害虫の一つとなっている。現在これらアブラムシの防除は、化学合成農薬や光反射を利用した視覚的な忌避資材によって主に行われているが、化学合成農薬については、環境への影響や安全性などの面から、その使用を控えていくことが求められている。一方、光反射資材は作物の生長にともない覆われる面積が増大すると、その効果が低下するという欠点を抱えている。

視覚的な刺激がアブラムシの植物上への降下に重要な役割をしていることは古くから知られており、その降下行動は色およびそれらの対比に強い影響を受けることが知られている。アブラムシの寄主探索行動に関する初期の研究では、アブラムシは植物上に降下する際、嗅覚的なシグナルは利用せず、視覚的なシグナルによりまず降り立ち、その後、物理的あるいは化学的なシグナルにより、その植物上に定着するかしないかを決定し、この繰り返しにより、寄主植物に到達すると考えられていた。しかしながら、ここ 20 年の研究では、匂いが寄主探索の際のシグナルとして一つの役割を担っていること、また、アブラムシがある種の匂いに対して忌避されることが示されている。すなわち、アブラムシの寄主探索行動において、降下場所の決定には視覚的刺激および嗅覚的刺激の双方が主な役割を演じ、降下後の定着には主に味覚的刺激および物理的刺激が働いていると考えられる。ゆえに、負の走性をもたらす嗅覚的刺激を与えれば降下行動を、負の走性をもたらす味覚的刺激を与えれば定着・吸汁行動を抑制できる可能性が考えられる。降下行動の阻止あるいは定着・吸汁行動の即時停止を促すことができれば、現行の農薬散布では困難なアブラムシによる非持続性ウイルスの一次伝播抑制も可能になると推測される。

最近の研究はまた、一部のアブラムシでは寄主を探索する際、寄主植物香気成分を情報源の一つとして利用していることを示している。しかしながら寄主植物香気に誘引されることが確認されているアブラムシは数種に過ぎず、広食

性種にいたっては、*Aphis fabae* が寄主植物香気に誘引されることが知られているに過ぎない。嗅覚刺激を利用してアブラムシの忌避を考える際、匂いが食性の異なる種々のアブラムシの寄主探索にどのような役割を演じているかを検討しておくことは重要なことである。そこで本研究では、まず、アブラムシの寄主探索行動における寄主植物香気の役割を検討した。

アブラムシが寄主植物香気に誘引されるという報告はあるが、寄主と同じ科に属する非寄主植物の香気に対する反応や、寄主植物香気に対する反応と寄主範囲の関係についてはあまりよく知られていない。日本に生息している狭食性の *Uroleucon* 属アブラムシはキク科植物を寄主とするものとキキョウ科植物を寄主とするものに分れる。そこでキク科のゴボウやキツネアザミを寄主とするゴボウヒゲナガアブラムシ、キキョウ科のツリガネニンジンに寄生するシャジンヒゲナガアブラムシ、同じくキキョウ科のキキョウを寄主とするキキョウヒゲナガアブラムシの寄主および非寄主植物香気に対する行動をオルファクトメーターを用いて調査し、アブラムシの寄主探索行動における植物香気の役割を検討した。3 種とも寄主植物香気に誘引されたが、一部の非寄主植物香気も誘引性を示した。寄主植物とこれら誘引性を示す非寄主植物の間に選好性の違いは認められなかったが、3 種ともこれらの非寄主植物上では定着・繁殖はしなかった。これらの結果は植物香気はこれらのアブラムシの寄主探索における唯一の手掛かりではないことを示唆した。寄主植物香気に対する嗅覚応答と寄主範囲の関係を検討するために、*Uroleucon* 属以外の狭食性および広食性種の寄主香気に対する嗅覚応答を同様に検討した。狭食性のヨモギクギケアブラムシは寄主の匂いに誘引されたが、広食性のモモアカアブラムシ、ワタアブラムシ、マメアブラムシ、チューリップヒゲナガアブラムシは誘引されなかった。これらのことから狭食性種は寄主の視覚と嗅覚両方の情報を用いて寄主を探索するのに対し、広食性種は主に寄主の視覚的情報を頼りに寄主を探索する傾向があると考えられた。

上述の結果から、狭食性種の忌避物質を探索する際は、寄主植物香気の下での有効性の確認が必要であると考えられた。そこでネギ類にときに大きな

被害を与える狭食性種のネギアブラムシについて、その寄主および非寄主植物香気に対する嗅覚応答をオルファクトメーターを用いて調べたところ、推測どおり、狭食性種のネギアブラムシは寄主のネギやニラの匂いに誘引された。これに対し、非寄主のハーブであるローズマリーおよびペニーロイヤルの匂いには忌避された。ペニーロイヤルと寄主植物を混合した匂いにはネギアブラムシは誘引されず、ローズマリーと寄主植物を混合した匂いにはネギアブラムシは強く忌避された。そこで rosemary oil の忌避性を検討したところ、植物体同様、強い活性が示された。機器分析により rosemary oil 中から同定された 13 種の精油成分を実験に供試した結果、6 種の成分が忌避性を示し、そのうち 1,8-cineole, *d,l*-camphor は寄主植物の存在下でもアブラムシが忌避し、 $\alpha$ -pinene は寄主植物の誘引性を打ち消した。1,8-Cineole は rosemary oil の主成分であり、最も高い忌避性を示したことから、この物質がローズマリーの忌避性の主要因と推測された。

狭食性アブラムシの忌避物質に関してはいくつかの報告があるが、広食性アブラムシの忌避物質についてはあまり研究されていない。そこで広食性種の中でもとくに寄主範囲が広いモモアカアブラムシの忌避物質の探索を行い、忌避物質によるアブラムシ防除、さらにはアブラムシによって伝播されるウイルス病防除の可能性を検討した。

まず、忌避性を有する植物精油を探索するために、42 種類の植物種から得られた精油に対するモモアカアブラムシの嗅覚応答をオルファクトメーターを用いて検討した。その結果、rosemary oil, ginger oil など 20 種類の精油に忌避性が認められた。それらのうち、rosemary oil, ginger oil, thyme oil, white pepper oil, carrot seed oil の 5 種類の精油がとくに強い活性を示した。そこで rosemary oil の忌避因子を解明するために、rosemary oil の主成分 13 種のモモアカアブラムシに対する忌避性を同様に検討したところ、linalool, *d,l*-camphor,  $\alpha$ -terpineol に忌避性が認められた。

上述の結果から、オルファクトメーターを用いた室内実験では、モモアカアブラムシに対して忌避性を有する物質の存在が明らかとなった。しかし、野外

においては視覚的誘引や風の影響など、これら忌避物質の効果を弱める可能性がある様々な要因が存在している。そこで忌避物質の野外における効果を予備的に検討するため、野外網室を用いて rosemary oil のモモアカアブラムシ飛来抑制効果を検討した。網室内に放飼したモモアカアブラムシ有翅胎生雌成虫に rosemary oil の匂いを漂わせた区のタバコと漂わさない区のタバコとを選択させた。その結果処理区のタバコ上のアブラムシ数は対照区の約 70%であった。これらの結果からモモアカアブラムシは寄主植物への着地の際、匂いによる影響を受けることが判明し、忌避物質によってアブラムシの飛来を抑制できる可能性が示された。

ウイルス病伝播阻止のためのアブラムシ防除法としては、飛来・降下を阻止する他に、定着・吸汁をごく短時間で阻止する方法が考えられる。モモアカアブラムシは非常に多種に渡る植物を加害するがハーブ類はあまり加害しないといわれる。また、その精油は上述の結果で示されたアブラムシへの忌避効果を含め、多くの昆虫に対して殺虫活性などの生理活性を有しているものが多い。そこで、ハーブ類の精油がアブラムシの定着阻害活性や吸汁阻害活性を有している可能性を調べるため、モモアカアブラムシを対象に、ハーブ類の精油の定着・吸汁阻害活性を検討した。

まず、吸汁・定着阻害活性を有するハーブを探索するために、12 科 34 種のハーブ類上でのモモアカアブラムシの繁殖状況を調査した。有翅のモモアカアブラムシを各植物の鉢植えの入った飼育ケージ内に放飼し、15 日後の各植物上での繁殖状況を調査したところ、シソ科植物やネギ属植物など 10 科 28 種の植物上で、繁殖が認められなかった。そこでそれらの植物上に無翅アブラムシを接種し、その後の定着状況、繁殖状況を調査したところ、シソ科植物、ネギ属植物、ドクダミ科植物、バラ科植物、ホソバイラクサ上には、モモアカアブラムシはほとんど定着できないことが示された。

そこで、シソ科植物精油 10 種とネギ属植物精油 2 種の吸汁・定着阻害活性を電氣的吸汁行動測定試験 (EMIF) , 非選択的定着行動試験, 選択的定着行動試験によって検討した。EMIF では rosemary oil, sage oil, garlic oil, onion oil を

除いた 8 種の精油が総口針挿入時間、平均口針挿入時間、最長口針挿入継続時間を有意に短縮させ、口針挿入回数を増加させた。非選択的定着行動試験では spearmint oil や thyme oil, garlic oil を含んだ人工飼料上にはアブラムシはほとんど定着せず、24 時間後にはその大部分が死亡した。Pennyroyal oil, onion oil も、活性は spearmint oil, thyme oil, garlic oil より低かったが、定着を阻害した。殺虫試験で garlic oil は非常に高い活性を示し、pennyroyal oil, thyme oil, onion oil も中程度の活性を示した。これらの精油での非選択的定着行動試験におけるアブラムシの死亡は、絶食と殺虫活性の両者に由来すると考えられた。選択的定着行動試験では供試した全ての精油が定着阻害活性を示した。とくに spearmint oil, thyme oil, pennyroyal oil, mint oil, peppermint oil, garlic oil, onion oil の活性が高かった。定着阻害活性の高かった精油の内、spearmint oil と thyme oil についてはその主成分の吸汁阻害活性、定着阻害活性も同様に検討した。Spearmint oil の主成分は *l*-(-)-carvone, thyme oil の主要成分の一つは thymol であることが知られているが、GC および GC-MS 分析の結果 *l*-(-)-carvone は spearmint oil 中 75.6%, thymol は thyme oil 中 25.2% 含まれていることが示された。両物質は EMIF, 選択的および非選択的定着行動試験いずれの試験においても強い阻害活性を示し、これらの物質がモモアカアブラムシの吸汁・定着行動を阻害する活性をもつことが示された。このことから *l*-(-)-carvone は spearmint oil の, thymol は thyme oil の阻害因子の一つであることが示された。

本試験結果から、spearmint oil や thyme oil あるいは garlic oil, または spearmint oil と thyme oil それぞれの活性因子の一つである *l*-(-)-carvone や thymol を作物に散布すれば、アブラムシの定着や吸汁を抑制できる可能性が考えられた。そこで、spearmint oil を散布したタバコと対照のタバコを野外に配置し、その後の有翅アブラムシの定着数を比較した。2%Spearmint oil 懸濁液（1%Tween40 水溶液）を散布した鉢植えタバコと対照として 1%Tween40 水溶液を散布した鉢植えタバコを野外に配置し、その後のそれぞれのタバコ上の有翅アブラムシ数を調査した。試験は 2 回行ったが、2 回とも同様の傾向が示され、散布 3 時間後では spearmint oil 処理タバコ上の有翅アブラムシ数は対照区のそれよりも有意

に少なかった。しかし、その効果は持続せず、1 日後には有意差は認められなくなった。また spearmint oil 処理により、若干の葉害がタバコに生じることが認められた。

以上の結果から、残効性あるいは葉害の問題の点で、忌避物質として植物香気成分を利用した方が、吸汁・定着阻害物質として利用するよりも開発が容易であると考えられた。そこでモモアカアブラムシに対して強い忌避効果を示すことが明らかとなった rosemary oil および ginger oil の野外での効果を、モモアカアブラムシに対する忌避効果およびウイルス病の伝播抑制効果の面から検討し、忌避物質の野外における有効性を評価した。タバコ圃場内に rosemary oil の匂いを漂わせた区、ginger oil の匂いを漂わせた区、匂いを漂わさない区を設け、それぞれのタバコ上に飛来したモモアカアブラムシの数を調査した。Rosemary oil 処理区、ginger oil 処理区のモモアカアブラムシ飛来数は、対照区のそれぞれ 74, 86%であり、 $\chi^2$ -検定の結果 3 区の飛来数の間には有意差が認められた。黄斑えそ病の発病率はどちらの処理区も対照区の約 50%で推移した。しかしながら、rosemary oil の方が ginger oil よりもより広い範囲で黄斑えそ病の伝播を抑制した。本圃場試験の処理法では、両精油とも高い効果は示さなかったが、忌避物質によってモモアカアブラムシの飛来を抑制できる可能性およびアブラムシによって媒介されるウイルス病を抑制できる可能性が示された。

しかしながら圃場試験では顕著な忌避効果が得られなかったので処理法の検討を行った。そこで本研究では忌避物質を処理する高さによる効果の違いを検討するため、野外網室を用いて、2 種類の処理法で rosemary oil を処理し、先の野外網室試験の方法を含めて 3 種類の処理法による、忌避効果の違いを検討した。処理法としては、rosemary oil を含浸させた EVA ビーズをタバコの周りの地面の上に設置する方法と、rosemary oil を含浸させた木綿製ロープでタバコを囲む方法を検討した。EVA ビーズを用いた方法では処理区のタバコ上に飛来したアブラムシ数は対照区の 69%であり、ロープを用いた方法では 63%であり、いずれも対応のある  $t$ -検定で有意差が認められた。EVA ビーズを用いた方法では匂い源が地面にあるため、タバコの生育に伴い忌避効果は弱くなり、効果

が不安定となった。ロープを用いた処理法では比較的效果は安定していた。これらのことから、忌避物質を適当な間隔で設置する方法、地面に処理する方法、ロープやテープに処理したものを設置する方法の中では、ロープやテープに処理したものを設置する方法が最も効果的であると推測された。忌避物質を効果的に作用させるためには、忌避物質の拡散を容易にさせることが必要であり、防除対象空間の忌避物質濃度が常に有効濃度で満たされるか、防除対象空間が有効濃度の忌避物質で囲まれて匂いによる障壁が築かれることが必要と考えられる。このような考え方から、忌避物質を利用する際は、ロープやテープあるいはネットなどに処理してこれを設置する方法が適当であると推測された。

忌避物質の効果は網室や圃場では顕著ではなかったが、すくなくとも有意な効果は認められた。忌避剤単独でアブラムシを防除するのは難しいが、視覚的忌避資材や物理的防除資材、誘引資材など他の防除技術と組合せ、IPM システムの中に組み込むことにより、その使用は特に有効な手法となることが期待できる。殺虫剤に偏重した害虫防除がもたらしてきた深刻な問題を解決するうえでも、また、殺虫剤では困難なアブラムシ伝播性ウイルス病を防除するうえでも、忌避剤の利用を組み込んだ IPM システムの確立には大きな利点があるであろう。

## 謝辞

本論文をまとめるにあたり終始御指導をたまわった、東京大学農学部教授田付貞洋博士，ならびに本研究を行なうにあたり常に御懇切なる御助言をたまわった、東京大学名誉教授松本義明博士，JT 葉たばこ研究所主席研究員（当時）松澤春雄氏に心より感謝の意を表する。また、本論文をまとめるにあたり，JT 葉たばこ研究所主任研究員原田晴康氏には御懇切なる御助言を頂いた。京都大学大学院農学研究科佐久間正幸博士には，オルファクトメーターの作成を含め，嗅覚応答試験に関して御懇切なる御助言をたまわった。農林水産省蚕糸・昆虫農業技術研究所宮崎昌久博士には *Uroleucon* 属アブラムシの同定をしていただ

いた。化学分析に関しては、JT 葉たばこ研究所研究員成松千寿氏および JT 中央研究所研究技術員小松宏昭氏に多大なる御指導と御援助をたまわった。JT クリエイティブサービスの大内裕美氏には圃場調査の際に多大なるご協力をいただいた。元 JT 葉たばこ研究所所長荒川義清氏，元 JT 葉たばこ研究所所長作間宏彦博士，元 JT 葉たばこ研究所副所長鈴木郁男氏，元 JT 葉たばこ研究所副所長大橋幸成氏，前 JT 葉たばこ研究所所長三宅康彦博士，JT 葉たばこ研究所所長松崎敏明博士，JT 葉たばこ研究所副所長富田秀幸氏には各種の御指導，御援助をたまわった。以上の方々の御厚意に対し心から感謝の意を表する。

最後に本論文執筆中にたえず激励を頂きました私の家族に感謝の意を表します。

## 引用文献

1. 赤松清・藤井昭治・林陽 (監修) (1999) 動物忌避剤の開発と応用. シーエムシー, 東京. 266 p.
2. Ambadkar P. M. and D. H. Khan (1994) Screening of responses of adult cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* F. (Coleoptera: Anobiidae) to fresh and dried leaves of 51 plant species for possible repellent action. *Indian J. Entomol.* 56: 169–175.
3. Asakawa, Y., G. W. Dawson, D. C. Griffiths, J.-Y. Lallemand, S. V. Ley, K. Mori, A. Mudd, M. Pezechk-Leclaire, J. A. Pickett, H. Watanabe, C. M. Woodcock and Z. Zhong-Ning (1988) Activity of drimane antifeedants and related compounds against aphids, and comparative biological effects and chemical reactivity of (–)- and (+)-polygodial. *J. Chem. Ecol.* 14: 1845–1855.
4. Blackman, R. L. and V. F. Eastop (1984) *Aphids on the World's Crops: An Identification Guide*. John Wiley & Sons, London. 466 p.
5. Brown, M. B. and A. A. Hebert (1997) Insect repellents: an overview. *J. Am. Acad. Dermatol.* 36: 243–249.
6. Chapman, R. F., E. A. Bernays and S. J. Simpson (1981) Attraction and repulsion of the aphid, *Cavariella aegopodii*, by plant odors. *J. Chem. Ecol.* 7: 881–888.
7. Dawson, G. W., D. C. Griffiths, A. Hassanali, J. A. Pickett, R. T. Plumb, B. J. Pye, L. E. Smart and C. M. Woodcock (1986) Antifeedants: a new concept for control of barley yellow dwarf virus in winter cereals. *Proc. 1986. Brit. Crop. Prot. Conf. –Pest and Diseases* British Crop Prot. Council., Thornton Heath. pp. 1001–1008.
8. Dixon, A. F. G. (1998) *Aphid Ecology –Second edition –*. Chapman & Hall, London. 300 p.
9. Fein, B. L., W. H. Reissing and W. L. Roelofs (1982) Identification of apple volatiles attractive to apple maggot, *Rhagoletis pomonella*. *J. Chem. Ecol.*

8: 1473–1487.

10. 福士貞吉 (1986) 植物のウイルス病. 養賢堂, 東京. 514 p.
11. Gibson, R. W. and J. A. Pickett (1983) Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature* 302: 608–609.
12. Gibson, R. W., A. D. Rice, J. A. Pickett, M. C. Smith, R. M. Sawicki (1982) The effects of the repellents dodecanoic acid and polygodial on the acquisition of non-, semi and persistent plant viruses by the aphid *Myzus persicae*. *Ann. Appl. Biol.* 100: 55–59.
13. Goffreda, J. C., M. A. Mutschler, D. A. Ave, W. M. Tingey and J. C. Steffens (1989) Aphid deterrence by glucose esters in glandular trichome exudate of the wild tomato, *Lycopersicon pennellii*. *J. Chem. Ecol.* 15: 2135–2147.
14. Griffiths, D. C., J. A. Pickett, L. E. Smart and C. M. Woodcock (1989) Use of insect antifeedants against aphid vectors of plant virus disease. *Pestic. Sci.* 27: 269–276.
15. Hardie, J., R. Isaacs, J. A. Pickett, L. J. Wadhams and C. M. Woodcock (1994) Methylsalicylate and (–)-(1R,5S)-myrtenal are plant-derived repellents for black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. (Homoptera: Aphididae). *J. Chem. Ecol.* 20: 2847–2855.
16. Higuchi, H. and M. Miyazaki (1969) A tentative catalogue of host plants of Aphidoidea in Japan. *Insecta Matsumurana Suppl.* 5: 66 p.
17. Huang, Y., S. X. Chen and S. H. Ho (2000) Bioactivities of methyl allyl disulfide and diallyl trisulfide from essential oil of garlic to two species of stored-product pests, *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae) and *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *J. Econ. Entomol.* 93: 537–543.
18. 池田俊弥 (1981) マツノマダラカミキリの寄主選択と誘引物質. 植物防疫 35: 395–400.
19. 稲塚新一 (1982) 日本ハッカ油およびスペアミント油 (スコッチタイプ) 中に含有するゴキブリ忌避物質. 農薬誌 7: 145–154.

20. Isaacs, R., J. Hardie, A. J. Hick, B. J. Pye, L. E. Smart, L. J. Wadhams and C. M. Woodcock (1993) Behavioural responses of *Aphis fabae* to isothiocyanates in the laboratory and field. *Pestic. Sci.* 39: 349–355.
21. Isaacs, R., J. Hardie, A. J. Hick, L. E. Smart and L. J. Wadhams (1992) Responses of the black bean aphid, *Aphis fabae*, to a non-host plant volatile in laboratory and field. *In Proc. 8th Int. Symp. Insect-Plant Relationships*. (S. B. J. Menken, J. H. Visser and P. Harrewijn eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 112–114.
22. Ishikawa, Y., T. Ikeshoji and Y. Matsumoto (1978) A propylthio moiety essential to the oviposition attractant and stimulant of the onion fly, *Hylemya antiqua* Meigen. *Appl. Entomol. Zool.* 13: 115–122.
23. Ishikawa, Y., T. Ikeshoji, Y. Matsumoto, M. Tsutsumi and Y. Mitsui (1983) 2-Phenylethanol: an attractant for the onion and seed-cornflies, *Hylemya antiqua* and *H. platura* (Diptera: Anthomyiidae). *Appl. Entomol. Zool.* 18: 270–277.
24. 河部 暹 (1979) 昆虫の吸汁行動の電氣的測定 (EMIF) 法. 植物防疫 33: 65–70.
25. Kéïta, S. M., C. Vincent, J.-P. Schmit, S. Ramaswamy and A. Bélanger (2000) Effect of various essential oils on *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae). *J. Stored Prod. Res.* 36: 355–364.
26. Kennedy, J. S., C. O. Booth and W. J. S. Kershaw (1959) Host finding by aphids in the field. I. Gynoparae of *Myzus persicae* (Sulzer). *Ann. Appl. Biol.* 47: 410–423.
27. Kennedy, J. S., C. O. Booth and W. J. S. Kershaw (1959) Host finding by aphids in the field. II. *Aphis fabae* Scop. (gynoparae) and *Brevicoryne brassicae* L.; with a re-appraisal of the role of the host-finding behaviour in virus spread. *Ann. Appl. Biol.* 47: 424–444.
28. Khan, M. A. (1983) Further investigations on repellency of chemical compounds to stored product insect pests. *In Zeitschrift für Angewandte Zoologie*. (K. Becker

- ed.). Duncker & Humblot, Berlin. pp. 369–381.
29. 木村裕 (1982) マルチ資材によるアブラムシ類の防除. 植物防疫 36: 29–33.
  30. 小畑登紀夫・金武祚・高行植・深海浩 (1981) ウンカに対するイネの誘引作用. 応動昆. 25: 47–51.
  31. 近藤章・貝原三雄・田中福三郎 (1997) 光反射シートマルチによるキャベツおよびネギ害虫の被害回避. 岡山農試研報 15: 15–19.
  32. Landolt, P. J., R. W. Hofstetter and L. L. Biddick (1999) Plant essential oils as arrestants and repellents for neonate larvae of the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Entomol.* 28: 954–960.
  33. Liu, Z. L. and S. H. Ho (1999) Bioactivity of the essential oil extracted from *Evodia rutaecarpa* Hook f. et Thomas against the grain storage insects, *Sitophilus zeamais* Motsh. and *Tribolium castaneum* (Herbst). *J. Stored Prod. Res.* 35: 317–328.
  34. Lösel, P. M., M. Lindemann, J. Scherckenbeck, J. Maier, B. Engelhard, C. A. M. Campbell, J. Hardie, J. A. Pickett, L. J. Wadhams, A. Elbert and G. Thielking (1996) The potential of semiochemicals for control of *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae). *Pestic Sci.* 48: 293–303.
  35. Luik, A., P. Ochsner and T. S. Jensen (1999) Olfactory responses of seed wasps *Megastigmus pinus* Parfitt and *Megastigmus rafni* Hoffmeyer (Hym., Torymidae) to host-tree odours and some monoterpenes. *J. Appl. Entomol.* 123: 561–567.
  36. 松本義明 (1965) 昆虫の寄主選好—最近の研究活動の動向—. 植物防疫 19: 219–226.
  37. Matsumoto, Y. (1970) Volatile organic sulfur compounds as insect attractants with special reference to host selection. In *Control of Insect Behavior by Natural Products*. (D. L. Wood, R. M. Silverstein and M. Nakajima eds.). Academic Press, New York. pp. 130–160.
  38. 松本義明 (1983) 昆虫の食性と誘引物質—とくに食植性昆虫を中心として

- 一. 家屋害虫 Nos. 15, 16: 6-18.
39. 松本義明 (1987) 新しい害虫誘引剤の発見-昆虫の寄主選択の研究から. 北日本病虫研報 38: 1-4.
40. Matsumoto, Y. and A. J. Thorsteinson (1968) Effect of organic sulfur compounds on oviposition in onion maggot, *Hylemya antiqua* Meigen (Diptera: Anthomyiidae). *Appl. Entomol. Zool.* 3: 5-12.
41. Matsumoto, Y. and A. J. Thorsteinson (1968) Olfactory response of larvae of the onion maggot, *Hylemya antiqua* Meigen (Diptera: Anthomyiidae) to organic sulfur compounds. *Appl. Entomol. Zool.* 3: 107-111.
42. Minks, A. K. and P. Harrewijn (1987) *Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control, Vol. 2A*. In. *World Crop Pests*. (W. Helle ed.-in-chief). Elsevier Science Publishers Company Inc., New York. 450 p.
43. Mittler, T. E. and P. Koski (1974) Meridic artificial diets for rearing aphids. *Entomol. Exp. Appl.* 17: 524-525.
44. 森津孫四郎 (1983) 日本原色アブラムシ図鑑. 全国農村教育協会, 東京. 545 p.
45. 諸江辰男 (監修) (1989) 香りの百科. 朝倉書店, 東京. 507 p.
46. 中筋房夫 (1997) 総合的害虫管理学. 養賢堂, 東京. 273 p.
47. 中沢邦男 (1970) 有翅アブラムシ類の発生活長の調査法. 植物防疫 24: 111-117.
48. 中沢邦男 (1972) アブラムシ類によるキウリモザイクウイルスの伝搬とその飛翔生態ならびに防除に関する研究. 秦野たばこ試報 72: 1-134.
49. Neal, J. J., W. M. Tingey and J. C. Steffens (1990) Sucrose esters of carboxylic acid in glandular trichomes of *Solanum berthaultii* deter settling and probing by green peach aphid. *J. Chem. Ecol.* 16: 487-496.
50. Ngoh, S. P., L. E. W. Choo, F. Y. Pang, Y. Huang, M. R. Kini and S. H. Ho (1998) Insecticidal and repellent properties of nine volatile constituents of essential oils against the American cockroach, *Periplaneta americana* (L.). *Pestic. Sci.* 54:

261-268.

51. 西村希志子・福留信明・野添清久 (1993) タバコにおけるモモアカアブラムシの薬剤抵抗性 第 1 報 九州, 沖縄たばこ産地におけるモモアカアブラムシの薬剤抵抗性. 葉たばこ研報 3: 91-98.
52. Nottingham, S. F. and J. Hardie (1993) Flight behaviour of the black bean aphid, *Aphis fabae*, and the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*, in host and non-host plant odour. *Physiol. Entomol.* 18: 389-394.
53. Nottingham, S. F., J. Hardie, G. W. Dawson, A. J. Hick, J. A. Pickett, L. J. Wadhams and C. M. Woodcock (1991) Behavioral and electrophysiological responses of aphids to host and nonhost plant volatiles. *J. Chem. Ecol.* 17: 1231-1242.
54. Ojimekwe, P. C. and C. Adler (1999) Potential of zimaldehyde, 4-allyl-anisol, linalool, terpineol and other phytochemicals for the control of the confused flour beetle (*Tribolium confusum* J. d. V.) (Col., Tenebrionidae). *Anz. Schaedlingskd.* 72: 81-86.
55. 大類幸夫・原田晴康・小泉成徳 (1991) アブラムシのタバコ黄斑えそ病伝搬能力の比較. 葉たばこ研究 116: 54-59.
56. Pascual-Villalobos, M. J. and A. Robledo (1999) Anti-insect activity of plant extracts from the wild flora in southeastern Spain. *Biochem. Syst. Ecol.* 27: 1-10.
57. Pettersson, J., J. A. Pickett, B. J. Pye, A. Quiroz, L. E. Smart, L. J. Wadhams and C. M. Woodcock (1994) Winter host component reduces colonization by bird-cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae), and other aphids in cereal fields. *J. Chem. Ecol.* 20: 2565-2574.
58. Pickett, J. A., G. W. Dawson, D. C. Griffiths, A. Hassanali, L. A. Merritt, A. Mudd, M. C. Smith, L. J. Wadhams, C. M. Woodcock, Z.-N. Zhang (1987) Development of plant-derived antifeedants for crop protection. *In Pesticide Science and Biotechnology*. (R. Greenhalgh and T. R. Roberts eds.). Blackwell

- Scientific, Oxford. pp. 125–128.
59. Pickett, J. A., L. J. Wadham and C. M. Woodcock (1992) The chemical ecology of aphids. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 67–90.
  60. Pickett, J. A., L. J. Wadham and C. M. Woodcock (1995) Exploiting chemical ecology for sustainable pest control. *BCPC Symp. Proc.* No. 63: 353–362.
  61. Powell, G., J. Hardie and J. A. Pickett (1995) Behavioral evidence for detection of the repellent polygodial by aphid antennal tip sensilla. *Physiol. Entomol.* 20: 141–146.
  62. Powell, G., J. Hardie and J. A. Pickett (1995) Responses of *Myzus persicae* to the repellent polygodial in choice and no-choice video assays with young and mature leaf tissue. *Entomol. Exp. Appl.* 74: 91–94.
  63. Regnault-Roger, C., A. Hamraoui, M. Holeman, E. Theron and R. Pinel (1993) Insecticidal effect of essential oils from mediterranean plants upon *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera, Bruchidae), pest of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Chem. Ecol.* 19: 1233–1244.
  64. Ryan, M. F. and P. M. Guerin (1982) Behavioural responses of the carrot fly larvae, *Psila rosae*, to carrot root volatiles. *Physiol. Entomol.* 7: 315–324.
  65. 斎藤哲夫・松本義明・平嶋義宏・久野英二・中島敏夫 (1988) 新応用昆虫学—訂正版—. 朝倉書店, 東京. 280 p.
  66. Sakuma, M. and H. Fukami (1985) The linear track olfactometer: an assay device for taxes of the German cockroach, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae) toward their aggregation pheromone. *Appl. Entomol. Zool.* 20: 387–402.
  67. 佐久間正幸・桑原保正 (1993) 昆虫・ダニ由来の匂い刺激に対する嗅覚応答. 化学と生物 31: 475–481.
  68. Shaaya, E., U. Ravid, N. Paster, B. Juven, U. Zisman and V. Pissarev (1991) Fumigant toxicity of essential oils against four major stored-product insects. *J. Chem. Ecol.* 17: 499–504.

69. Storer, J. R., G. Powell and J. Hardie (1996) Settling responses of aphids in air permeated with non-host plant volatiles. *Entomol. Exp. Appl.* 80: 76–78.
70. Su, H. C. F. (1985) Laboratory study on effects of *Anethum graveolens* seeds on four species of stored-product insects. *J. Chem. Ecol.* 78: 451–453.
71. 杉山章平・松本義明 (1957) ヤサイゾウムシ孵化幼虫のアリル及びフェニルカラシ油に対する走化性. 農学研究 45: 5–13.
72. 杉山章平・松本義明 (1959) 数種カラシ油類のヤサイゾウムシ孵化幼虫に対する誘引性. 食葉性昆虫の寄主決定に関する研究II. 農学研究 46: 150–157.
73. 杉山章平・松本義明 (1959) ヤサイゾウムシに対するセリ科植物の誘引性. 食葉性昆虫の寄主決定に関する研究III. 農学研究 47: 141–148.
74. 田中正 (1976) 野菜のアブラムシ. 日本植物防疫協会, 東京. 220 p.
75. Tripathi, A. K., V. Prajapati, K. K. Aggarwal, S. P. S. Khanuja and S. Kumar (2000) Repellency and toxicity of oil from *Artemisia annua* to certain stored-product beetles. *J. Econ. Entomol.* 93: 43–47.
76. Tunç, I., B. M. Berger, F. Erler, F. Dagli (1999) Ovicidal activity of essential oils from five plants against two stored-product insects. *J. Stored Prod. Res.* 36: 161–168.
77. Venugopal, M. S. and V. Narayanan (1981) Effects of allitin on the green peach aphid (*Myzus persicae* Sulzer). *Int. Pest Control* 23: 130–131.
78. Visser, J. H. (1986) Host odor perception in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 31: 121–144.
79. Visser, J. H., P. G. M. Piron and J. Hardie (1996) The aphids' peripheral perception of plant volatiles. *Entomol. Exp. Appl.* 80: 35–38.
80. Weaver, D. K., F. V. Dunkel, L. Ntezurubanza, L. L. Jackson and D. T. Stock (1991) The efficacy of linalool, a major component of freshly-milled *Ocimum canum* Sims (Lamiaceae), for protection against postharvest damage by certain stored product coleoptera. *J. Stored Prod. Res.* 27: 213–220.

81. 山本義忠 (1992) タバコ黄斑えそ病抵抗性品種の育成に関する研究. 葉  
たばこ研報 2: 1-85.
82. Yan, F., Y. Du, and X. Han (1994) A comparative study on the electroantennogram  
responses of three aphid species to plant volatiles. *Entomol. Sinica* 1: 53-66.