

マダニ類のフェロモン*1

角田 隆

Tick Pheromones

Takashi Tsunoda

1. はじめに

フェロモン (Pheromone) とは、微量で他個体に特有の強い生理作用を示す物質のことである。これは、原則的には動物体内で生産され、体外に排出される、同一種内での情報伝達物質である。多くの動物で、フェロモンの機能、生合成、知覚について莫大な量の文献がこれまで発表されている。これらの化学信号は非常にさまざまな動物たちに用いられており、多くの行動 (交尾、餌の収集、集合やその他の生命活動) に影響を及ぼす。アリやミツバチなどの社会性昆虫では、多くの化学物質が、発育過程や複雑な社会機構の統制に深い関わりを持つ場合が多い。すなわち、これらの社会性昆虫では化学物質が秩序立った社会階級において正確な化学言語を形成している。

物理的信号 (光や音) とは対照的に、化学的信号は、おそらく動物が情報を共有するのにもっとも有効な手段であろう。化学物質が担っているそのような情報は信号物質 (semiochemical) と呼ばれ、化学的なメッセンジャーと定義される。もっともよく知られているのが(1)フェロモンである。フェロモンは同じ種の他の個体に作用する伝達物質である (例、性フェロモン)。他のタイプの信号物質には(2)アロモン (allomone) (異種間に作用する伝達化学物質で、生産者に利益を与える。例、捕食者や害虫を撃退する防御物質)、(3)カイロモン (kairmone) (受容者に利益を与えるように異種間で作用する伝達化学物質。例、捕食者やまたは寄生者を誘引する宿主の匂い)、(4)シノモン (synomone) (生産者、受容者の両方に有利な生理反応、行動を引き起こす活性物質。例、花粉媒介昆虫を誘引する花の匂い)、(5)アプニユモン (apneumone) (受容者に有利な生理反応、行動を引き起こす無生物由来の活性物質。例、イエバエの寄生蜂を誘引するアンモニア臭) がある。信号物質を探知し、同定するための機器の技術的進歩によって、動物界全体にわたって非常に豊富でさまざまな機能を持った化学物質が発見されてきた。これまでに発見された化学物質のうち、そのほとんどは昆虫のフェロモンとアロモンであった。

マダニ類は公衆衛生学上重大な害虫であり、人間や家畜に対しても刺咬による被害のほか、さまざまな疾病を媒介する。マダニも昆虫と同様に、生存を高めたり、うまく交尾相手を見つけたり、宿主を認識したりするために、行動を制御するのに信号物質 (特にフェロモン) を用いている。しかし、他の昆虫のフェロモンが、機能的にさまざまな役割を持っている点と比較すると、マダニの

フェロモンの役割は限られている。それにも関わらず、これらの公衆衛生学上重要な寄生者の生活史において、信号物質は最も重要なのである。

Berger²⁾による、最初のマダニの性フェロモンの発見以来、これまで知られているマダニのフェロモンは4つのタイプに分けられる。これらは、それぞれ(1)集合フェロモン (assembly pheromone)、(2)集合-付着フェロモン (aggregation-attachment pheromone)、(3)性フェロモン (sex pheromone)、(4)プライマーフェロモン (primer pheromone) である。これらのフェロモンに加えて、アロモン (忌避物質) の存在する証拠も報告されている³⁾。本論文では、マダニのフェロモンについて、フェロモン同定法、それぞれのフェロモンの機能的な役割を中心に解説する。

2. フェロモン同定の方法

フェロモンの同定は、マダニの行動の観察とこれらの伝達化学物質の確認によって行う。まず、行動の観察によって、生物活性をもつ成分の性質 (揮発性、安定性、分泌する時間帯、フェロモンを生産する発育期やその同定を容易にするような他の基準) についての情報を見つけたことができる。調査しようとする人は、行動の観察から生理活性物質の抽出を計画し、同定までの各段階でうまく抽出や精製を行えたかどうか十分に評価できるように生物検定を行う必要がある。

2. 1 抽出

(1)溶媒抽出と(2)放出物の捕集の2つの方法がフェロモンの収集に広く使われる⁴⁾。

2. 1. 1 溶媒抽出

溶媒抽出では、溶媒の選択はフェロモンの化学的特性に応じて異なる。中程度か、低い極性を持った成分 (例、脂質) には、ヘキサン、ジエチルエタノール、ベンゼン、ジクロロメタンがよい。しかし、メタノールやエタノールが適することもある。抽出を行うには、多くの個体 (数百または数千の検体) を多量の溶媒中に浸漬する。たとえば、2,6-ジクロロフェノール (性フェロモン) を抽出するために、Berger²⁾は1.5 l のベンゼン中に5万個体の *Amblyomma americanum* 成虫を浸けた。

溶媒中に検体を浸して行う抽出法は、洗浄 (washまたはrinse) と呼ばれる。ほとんどの場合、フェロモンを抽出するにはこの方法で十分である。しかし、収率を上げるために、しばしばいくつかの段階を付け足すことも必要である。ホモジェネートすることや高周波数の超音波に当てること、または液体窒素による凍結と解凍を定期的なサイクルで行うことはフェロモンの収率を上げる

のに必要である⁹⁾。十分な量を収集するために、動物を解剖し、フェロモン生産器官を摘出することが必要な場合もある。たとえば、生殖腺性フェロモンの成分を単離し、同定するためにAllanら⁹⁾は数百個体の飽血雌の生殖器官を取り出した。

フェロモンはまたマダニが接触した表面をすすぐことによっても集められる。マダニは集合フェロモン(グアニンや他のプリン様成分)を物質(例、濾紙)上につける。

多くのフェロモンは非常に低い濃度で活性化される。従って、溶媒抽出をしたときは、生物検定を行い、さらに、物質の検出を容易にするために抽出物を100-1000倍に濃縮することが一般に望まれる。サンプル中のフェロモンの量は雌当量(FE)(またはまれに雄当量)に置き換えて記す。たとえば、1000個体のマダニ雌の抽出物を含んでいる1mlのサンプルは1FE/ μ lを含むとみなされる。サンプルは低密度の状態でき、しっかりと密閉されたサンプルに貯蔵する。

2. 1. 2 放出物(揮発成分)の捕集

少なくとも溶媒抽出と比較すると、揮発成分の捕集では含有成分の数が少なくなると予測される。揮発性フェロモンは、フェロモンを放出する動物個体群に空気を流し、溶媒(例、ヘキサン)かまたは精度のよい吸着剤(例、ポラパックQ)を含んだトラップを通して、空気制御しながら捕集する。揮発成分が極低温のトラップを通過するシステムも記載されている⁹⁾。しかしながら、マダニは動物に寄生するため、捕集が困難である。このような条件下でさえも揮発成分を捕集できる装置を工夫した研究者もいる。Appsら⁷⁾は、牛体上のマダニが付いた部分にカップ状の捕集チューブを置き、宿主から出される匂いに加えて、マダニによって放出される特有の揮発成分を捕集できるようにした(図1)。

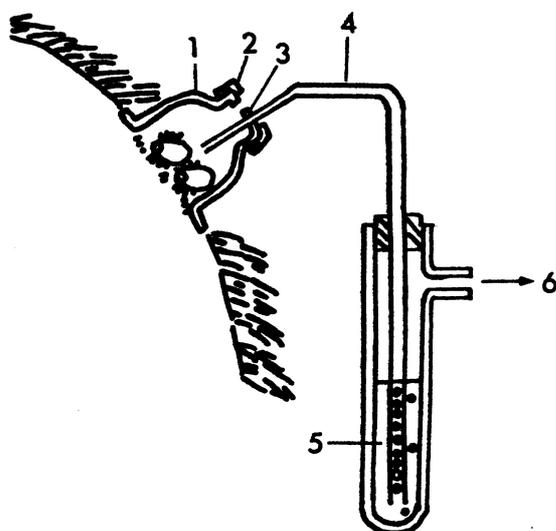


図1 マダニが吸血のために宿主に付着した状態のまま、分泌される揮発性物質を収集するために使う装置を描いた図。1=シアノクリアート(接着剤)で宿主の皮膚に取り付けたガラスの蓋(マダニはキャップ状の容器内に描かれている); 2=ねじ蓋; 3=穴のあいたポリテトラフルオールエチレン(PTFE)性の円盤; 4=ガラス管; 5=ヘキサン; 6=吸引ラインへ。Appsら⁷⁾より改写。

揮発成分の捕集から、生物検定や同定の目的でフェロモンを捕集できるのに加えて、フェロモン放出率を測定することもできる。さらに、動物が生きた状態でいるので、収率を上げるために捕集時間を延長することや同じ過程を同一個体で繰り返すことも可能である。

2. 2 生物検定

フェロモンの化学同定を進める前に、本来の(天然のままの)抽出物の活性を調べ、次の段階でどのようにして精製を行うか計画することが必要である。これは生物検定によって行われる。単純な生物検定(例、Y-tubeや、処理区と未処理区とでのマダニの接触頻度の比較など)で十分な情報を得ることもできる。フェロモンによって制御されていると信じられている特有の行動が表れるように生物検定を計画するとき、その検定からはより多くの情報を得ることができる。たとえば、もし集合フェロモンが疑われる場合、生物検定は模型の草地や、ベトリ皿や、その他の適当な環境で集合行動が表れるようにするべきである。具体的には、(a)特有の行動を除いた後で抽出物によってその行動を復活させるか、または(b)行動を最小限にする程度の抽出物の量を示せるように、生物検定を計画する。たとえば、性的な誘因フェロモン、2,6-ジクロロフェノールの存在を決定するために、HamiltonとSonenshine⁸⁾は吸血した*D. variabilis*雌を殺すとフェロモンが分泌されなくなることを証明した。続いて、同種の、自然状態の吸血雌の抽出物を死んだ個体に加えると、反応が復活し、交尾相手を探索した雄は処理済みの死骸と交尾しようとした⁹⁾。同様な手順によってHamiltonとSonenshineは*D. variabilis*と*D. andersoni*の交尾性フェロモン(mounting sex pheromone)の存在を報告した。雄は抽出物質を付けた死骸と交尾をしようとしたうえに、抽出物でコーティングされたプラスチックやセラミックの物体(つまり、マダニの模型)に容易にマウント(マダニ類の一連の交尾行動においてみられる、雄が雌の背中に乗る行為)(図3-5)した。抽出物でコーティングされた模型マダニは、実際において、自然の雌をまねる結果となった⁹⁾。同じ様なやり方で、Leahyら⁹⁾は抽出物でコーティングされた円形の濾紙や他のマダニによって汚染された円形濾紙を用いて、集合フェロモンの存在を検定した。

フェロモンの生物検定の計画はこれらの伝達化学物質の同定において重要な段階である。生物検定は、結果に再現性があり、簡単にできるものでなければならない。また、濃度/反応の関係を表現できるように検定を計画するべきである。

2. 3 単離と同定

これまでに発見されたほとんどのフェロモンは脂質である。従って、以下に記載されたフェロモンの単離と同定の処置がもっとも適切である。

単離の目的は純化(purification)である。すなわち、他の不活性物質が混じった状態から活性成分を分離することである。この処置は分別(fractionation)とも呼ばれる。

まず適切な溶媒を用い、活性の高い、粗抽出物を準備する。次に、極性の異なる液体を使って、溶液:溶液での分離を行う。たとえば、10ポイントのスケールで示すと、ヘキサンが極性0.1に対して、メタノールは極性5.1(水=10.0)である。溶媒をサンプルに十分浸透させた後、混合物を安置し、脂質を分離し、脂質

画分を集め、生物検定を行う。各画分間の活性の強弱はさらに希釈を加えることにより決定される。最も強い活性が見られた画分は活性画分と呼ばれる。次に、活性画分は、その中で相対的な酸度を基準にした、酸性/塩基性/中性分離によってさらに分けられる¹⁰⁾。この操作が完了すると、3つの画分、(1)中性(例、アルカン、アルケン、ケトン、中性エステル等)、(2)酸性(例、カルボン酸、フェノール等)、(3)塩基性(例、アミン)が生じる。再び、それぞれの画分を連続希釈で生物検定し、最も活性のある画分を確保しておく。次の段階は、カラムクロマトグラフィー(高い分離能を持った粉末を含んだカラム)による分析である。シリカゲルが最も広く使われる物質であるが、モレキュラーシープ(樹脂でコーティングされた顆粒)やその他の物質を用いてもよい。それから、抽出物をカラムに添加し、異なる特性(例、極性)を持った溶媒でその成分分子を溶出する。含有物質の溶出が完了したかどうか知るためには、薄層クロマトグラフィー(TLC)の併用が効果的である。

分析と次の分離はTLC, GC, HPLCによって行われる。極性を上げるために誘導體化(例、メチル化)を行ってもよい。GCとHPLCの分析から活性成分の仮の同定結果がでるだろうが、通常は正確な同定結果を確立するには不十分である(2つ以上の成分が重なり合っていて、単一のピークに見える場合が多い)。

最も生物活性の高い、純化された画分はマススペクトロメトリー(MS)で提示される。他のテクニック、例えば、赤外スペクトル(IR)や核磁気共鳴(NMR)は分子中に存在する官能基(例、メチル基、水酸基)についての情報を付け加えるのに用いる。活性画分は、最終的には純化されなければならない。

一連の分析によって決定された成分が同じ行動を引き出し、さらに本来の天然の抽出物が到達したのと同じ生物活性レベルを導くことができるのを証明するには、もう一度生物検定が必要であ

る。なぜなら、フェロモンが数種類の物質のブレンドであり、それぞれの画分が正確な比率で混ざって初めて効果を発揮する事例もあるからである。

3. 集合フェロモン

集合フェロモンによって、自然環境で自由生活をしているマダニは群がるようになる。あるマダニの個体が別の個体かまたはこれらの化学物質で覆われた物体に出会うと、マダニの運動は抑制され、走性のない状態になる。多くの場合、たくさんの個体がお互いに接触した状態でおり、この現象は集合と呼ばれる。そのような集合は穴、岩棚、裂け目や割れ目で起こる傾向がある。乾燥や他の厳しい環境ストレスを減らす点と、宿主に接触する可能性を上げる場所に個体を集めるという点において、集合することはマダニ個体の生存に有益であると思われる。また、強い密集行動によって、交尾相手を新しく補充する機会も増える。おそらくほとんどの場合、集合は弱い刺激であるので、飢餓や性的な要求のようなもっと強い影響に左右されやすいであろう¹¹⁾。

集合フェロモンはマダニ類の伝達化学物質の中で最も種類間に共通したものであり、少なくとも14種のヒメダニ科と6種のマダニ科で報告されている¹²⁾¹²⁾。この伝達物質はすべて種間的に作用し、それぞれの種で生活史の各発育期の段階の行動にも影響するらしい。Leahyら⁹⁾は、ヒメダニ属(*Argas*)とカズキダニ属(*Ornithodoros*)の数種を塩類で洗い出して得た抽出物を試験した。マダニは種に関係なく容易に集合したが、性に関していくつかの違いが観察された。*A. persicus*雄は雌よりもすばやく集合するが、*O. moubata*雌は雌からよりも雄からのフェロモンを受けたときに早く集合した。その反応は餌をとること(=吸血)で抑制される傾向があった。集合フェロモンはまたマダニ科にもみられるが、*Ixodes ricinus*と*I. hexagonus*のフェロモンの場

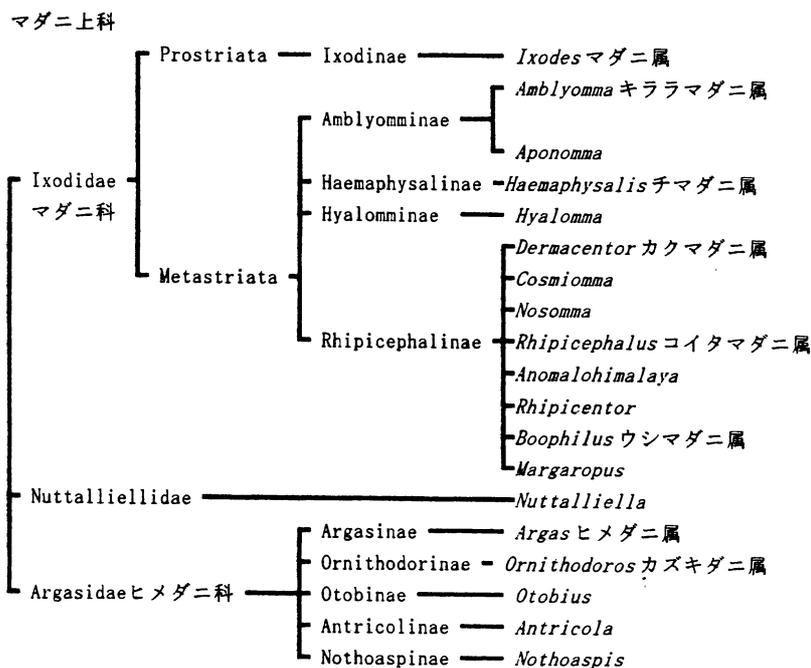


図2 マダニ上科の分類。Sonenshine¹³⁾より改写。

合、それが性フェロモンか（それから交尾へと導かれるので）¹³⁾、集合フェロモンか（雄と雌の両方が誘引されるようにみえるし、種間的に作用するので）という疑問点がある。スイスとアイルランドでは、植物から採集されるほとんどの *I. ricinus* は交尾済みである（*metastriata* 類では交尾は宿主上で、吸血後期に起きるのに対し、この属では交尾はしばしば宿主から離れた状態で起きる）¹⁴⁾。実験室での生物検定では、雄は簡単に未吸血の処女雌やまたはそのような雌からの水溶性の抽出物に誘引される。従って、性フェロモンとしての機能が疑われる。しかし、未交尾雌も他の雌に誘引されるが、雄はお互いに誘引されない。明らかに、このフェロモンは性フェロモンと同様に集合フェロモンの特質も備えている。GrayとSonenshineの最近の研究（未発表）によれば、アメリカ産のマダニ *Ixodes dammini* で同じようなフェロモンの存在が示唆されている。マダニ科の集合フェロモンの他の例はオーストラリア産のマダニの *Aponomma hydrosauri*, *A. concolor*, *Amblyomma limbatum* で報告されている¹¹⁾¹⁵⁾。Leahy⁹⁾は、未吸血の *H. dromedarii* で集合フェロモンを報告したが、この種は明らかに吸血するとフェロモンに誘引されなくなった。東部アフリカ産のマダニ *Rhipicephalus appendiculatus* では、集合フェロモンが乾期にだけ活性化された状態になる。これはおそらく、フェロモンが、この期間中に適切な状態のまま残っているわずかなハビタット（=生息場所）にマダニを引き寄せ、そこでのマダニの生存率を上げているのであろう¹⁶⁾。

これらのマダニで発見されている、水/塩類に可溶な集合フェロモンはグアニンのようである¹⁷⁾。グアニンは非常に低い濃度で活性がある（ 8×10^{-12} mole/cm³）。グアニンからヒメダニ科の *A. persicus* とマダニ科の *Rhipicephalus appendiculatus* と *Amblyomma cohaerans* の集合が導かれた。分泌に日周性はみられなかった。また、*A. persicus* には低湿度の時ほど効果が高かった。*A. persicus* はまたさまざまなプリン類やアンモニウム塩にさえも強く反応した。グアニンはこれらのマダニの集合フェロモンの唯一の成分ではないかもしれない。NeitzとGothe¹⁸⁾はそれは単なる補足的な成分であり、他の未知の化学物質も重要な役割を演じていることを示唆した。Otienoら¹⁷⁾によると、フェロモンを放出しているマダニは吸血によって体内に十分な水を得られ、吸血した血液を代謝し、グアニンを排泄する。Otienoらは、集合フェロモンとしてグアニンを用いることで、健康な個体と集合できる利点が増えると指摘した¹⁷⁾。この発見はまた、正常な代謝からフェロモンとして利用できる、共通の体内物質が種類に関わらず広く存在することを反映している。揮発物質でも、数種類のマダニの集合を導くことが報告されている。*A. walkerae* 飽血雌は雌のマダニから捕集された揮発性物質を含んだ表面に次第に集合した¹⁹⁾。東部アフリカ産でマダニ科の *Rhipicephalus evertsi* では、未吸血の雄雌が飽血していない雄からの水溶性揮発性物質に反応して集合した。雄のマダニはまた、寄生期に揮発性フェロモンを放出し、未吸血の雄雌両方を誘引することも発見された¹⁹⁾。揮発性の水溶フェロモンに加えて、未飽血雌もまた雌マダニにだけ誘引される非揮発性のフェロモンを放出することがわかった。結局フェロモンは宿主に付着する期間が延長した場合（9日間）に吸血中の雄によって生産され、飽血していない雄雌両方を誘引することがわかった。

このように両方の科のマダニに広く存在するにも関わらず、集合フェロモンは必ずしも普遍的ではないという報告もある。アメリカ産の種 *Dermacentor variabilis* と *D. andersoni* にはそのようなフェロモンの証拠はみられない²⁰⁾。これらのマダニは、マダニが以前接触した、他のマダニが反応する、牧草をまねた模型の棒や、マダニ抽出物で処理した円形濾紙に集合しなかった。Taylorらは、これらのマダニは比較的湿った環境に生息するためか、一年のうちで湿気のある時期に活動的であるため、接触集合フェロモンはあまり価値がないのであろうと示唆している。また、集合フェロモンの知覚は触肢（palp）で起きると考えられている²¹⁾。

4. 集合-付着フェロモン

これらのフェロモンはマダニの雄が付着している宿主の体の部分へ別のマダニを付着させるように導く。そのフェロモンは揮発性物質であり、有機溶媒に溶け、雄によってだけ生産される。しかし、それは未吸血雌、雄、ある場合には若虫でさえも誘引する。初期の報告では、集合-付着フェロモンは種内的であり、その結果同種で吸血する群を作ると示唆された²²⁾。続いてアフリカ産のマダニ *Amblyomma variegatum* と *A. hebraeum* では種間交雑が見られるとともに、異種の個体から構成された、吸血する群が存在することが明らかになった²³⁾。最近の報告では、少なくとも *A. hebraeum* と *A. variegatum* では、雄と雌が同一の、フェロモンに容易に反応することが示唆されている²⁴⁾²⁵⁾²⁶⁾²⁷⁾。集合-付着フェロモンは、潜在的に極度の誘引性を持っており、雌や多くの雄に激しい探索行動を引き起こす。フェロモンを放出している雄に誘引されたマダニはその知覚に付着する。多くの場合、雌は雄を探索したり、または雄のそばをすれすれにかすめたとき、付着した雄によって捕まえられる。そのフェロモンは、北アメリカや南アメリカの大型偶蹄類に寄生するキララマダニ属（*Amblyomma*）のある種だけ知られている（たとえば、*A. maculatum* や、*A. hebraeum*, *A. variegatum*, *A. marmoreum* やその他）。これらの種の雌は、もし、吸血中の同種の雄（または吸血雄の抽出物）が存在しなければ（必ずしも同種の必要はないが）、宿主に付着しないであろう。

A. variegatum のフェロモンの研究から、それがフェノール、すなわち *o*-ニトロフェノールとメチルサリチル酸とペラルゴン酸（=ノナン酸）のブレンドからなっていて、すべてがお互いに正確な比率であることが明らかにされた²⁸⁾。少なくとも5日間吸血した雄はフェロモンを分泌した。活性は吸血とともに上がり、8日ないし9日で最大に達した²²⁾²⁹⁾。集合-付着行動に含まれている行動の各段階に作用する物質はそれぞれ異なっている。*o*-ニトロフェノールによって探索行動と集合行動が刺激される。Diehlら³¹⁾はこの種ではノナン酸の存在を確認できなかったけれども、メチルサリチル酸とノナン酸が付着行動とマウント行動を誘導すると考えられた。Norvalら²⁴⁾²⁵⁾とYunkerら²⁶⁾²⁷⁾による最近の研究では、これらのマダニが多くのフェノールや有機酸に反応することが示唆されている。よって、集合-付着フェロモンは多くの要素で構成された物質であり、異なった成分が、複雑な階層性³³⁾から成り立った行動の別の段階を支配していて、その結果、全個

体が吸血する群になるらしい。宿主への付着を調節する役割に加えて、そのフェロモンはまた、地表面や植物上の未吸血のマダニを興奮させる。未吸血のマダニを興奮させるこのフェロモンは、マダニが付着した宿主を付着していない宿主と区別する。実験室で飼育した *A. hebraeum* が *A. hebraeum* に感染した雄の子牛から 3 m 離れた距離で放されたとき、マダニは感染した動物へ集団で移動し、付着した。野生のマダニは 3 m 以上の遠い距離からでも誘引された³⁰⁾。Norvalらはこのフェロモンのメカニズムにより、*A. hebraeum* は適当な宿主を識別できるようになると示唆している。

5. 性フェロモン

性フェロモンは、交尾相手を見つけだす過程で次の段階へと導く機能を持った単一の化合物、または複数の化学物質の混合物である。交尾を構成する行動の連鎖を図3に示した。マダニ科では、求愛は階層性³³⁾を含んだ複雑な過程である。階層は一つ一つ区別できる行動(吸血の中断、雌の探索等)から成り立っている。ここでは、求愛という全般的な行動が、雄に吸血を中断するという行動(図3-1)を生じさせ、さらに雌の探索(図3-2)という別の行動を生じさせる。metastriate類、すなわちマダニ属(*Ixodes*)を除くマダニ科のすべての種では、宿主、生活史、ハビタットの多様性に関わらず、驚くほど似たパターンが存在する(図3)。これらのマダニでは、卵形成または精子形成は、成虫が宿主に吸着し、吸血を始めたあとにだけ始まる。結局、交尾相手を発見する行動は吸血中だけ、つまり宿主上でだけ起きる。ほとんどの種では、吸血中の雌は揮発性の性誘引フェロモン(attractant sex pheromone) (ASP) を分泌する。一番有名なのは、2,6-ジクロロフェノール(2,6-DCP)である²⁾。この刺激は未交尾雌が吸血中に多かれ少かれ連続的にフェロモンを分泌し³⁰⁾、放出している源から2,3センチメートル内で探知できる³⁰⁾。数種類のアフリカ産のマダニ科ではフェノールとp-クレゾールの性フェロモンとしての役割が報告されたが³⁵⁾、現在は疑問視されている³⁶⁾。2,6-DCPは現在少なくとも14種を含む、5属で同定されている¹²⁾。雄のマダニは2,6-DCPに対して反応する前に吸血しているに違いない。同一の成分がすべての場合に利用されるとは限らないけれども、metastriate類については揮発性の性誘引物質は普遍的に利用されている。さらに、交尾中に起きる他の行動では別の揮発性の性フェロモンが用いられることが示唆されている。たとえば、付着した雄が、近くを歩く雌を識別し、捕まえ、回転させた時、同種の雌は雄と並んで付着する。しかし、異種雌は拒絶する³⁷⁾。一方、prostriate類(すなわちマダニ属)とヒメダニ科では配偶子形成は成虫の吸血とは独立しており、交尾は吸血前でも、吸血中でも、吸血後でも容易に起きる。性フェロモンは両種で報告されているけれども¹³⁾³⁸⁾、化学的には同定されておらず、これらの種の求愛について他の点はほとんど知られていない。誘引性の性フェロモンは、現在知られるものよりかなり種類が多いらしい。prostriate類とヒメダニ類はfoveal腺や他の構造を欠いているけれどもこれらマダニの性フェロモンは、metastriate類に共通なフェノール成分とは非常に異なっているようだ。prostriate類のマダニとヒメダニ科の

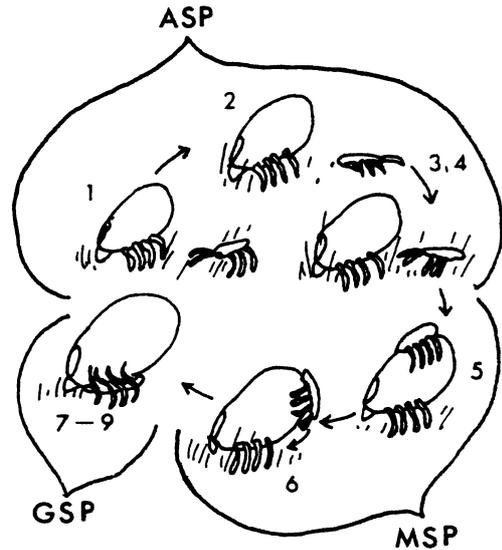


図3 マダニ科の代表的な種、*Dermacentor variabilis*の求愛(交尾)中に起きる行動の段階を描いた仮想モデル。(a)1 吸血中の雌が揮発性の性誘引フェロモン(2,6-ジクロロフェノール)を分泌し、雄を興奮させ、付着した位置から離れさせる；(b)2 性的に興奮した雄が探索行動を開始する；(c)3,4 雄がフェロモンを探知し、フェロモンの放出源に定位し、フェロモンを分泌している雌に接近する；(d)5 雄が雌に接触し、交尾性フェロモンを探知し、雌の背中側にマウントする；(e)6 雄が交尾性フェロモンで刺激され、雌の胴体部の上で向きを変え、腹側に回りこむ。しばしば、雄が回り込みやすいように雌は体を宿主から持ち上げる；(f)7-9 雄が雌の生殖口に定位し、脚を絡み合わせた状態で雌の下につき、その鉗角を挿入するために頭部を曲げる。続いて探検を行い、生殖腺性フェロモン(脂肪酸とおそらくエクダイン)の確認に成功し、精包が形成され、交接が続く。Sonenshine¹²⁾より改写。

マダニの求愛に2,6-DCPが効果がないのは明らかである。

metastriate類では、性誘引フェロモンによって興奮した雄は、フェロモンを分泌している雌を探索するため宿主の体表上をすばやく移動する(図3-1,2)。雌の2,3センチメートル内に到達したとき、雄は刺激する物質の濃度勾配に反応して雌の方へ定位する(図3-3,4)。接触するとすぐに雄は雌にマウントし(図3-5)、雌の生殖口を探す(図3-6)。第二の性フェロモンである、交尾性フェロモン(mounting sex pheromone) (MSP)は、雄が雌を見込みのある交尾相手として確認するための物質である³⁾。この二番目の刺激がなければ、雄は接触をやめ、他を探す。マウントするまでの個々の行動は連続しており、生殖口の発見へと導いた時点で、交尾反応を解除する。雄は雌に対して平らになり、その口器を雌のクチクラに当て、雌の背部から腹部へと潜り込み、生殖口の部分に位置する(図3-7,8,9)。*D. variabilis*のように、第三の性フェロモン、生殖腺性フェロモン(genital sex pheromone) (GSP)を³⁹⁾、精包が形成され、交接が終了する前に認識しなければならない種もいる。これらの種では、GSPは種特異的な情報を与えている。雄はその情報を交配を行う前に確認し、受け入れなければならない。

明らかに、マダニの交尾は複雑な過程である。交尾過程において、簡単な化学言語で構成された、異なる化学信号が行動の階層全体を支配している点に注目すべきである。この点で、マダニ科

の交尾行動はほとんどの昆虫で観察されたのとは異なっている。一般に他の昆虫では、単一の性フェロモンもしくは何らかの物理的な特徴と組合わさった性フェロモンが、ほとんどの求愛過程を支配しているものと考えられている。

5. 1 性誘因フェロモン (ASP)

宿主に付着後、マダニの雌は揮発性のASP (2, 6-DCPか未知の別の揮発性物質)⁴⁰⁾を分泌し始める。2, 6-DCPはフェロモン腺で分泌される。近くで吸血していた雄がそのフェロモンを感知すると、その雄は興奮し、吸血場所から離れ、探索活動を行う。雄はそのフェロモンに反応する前に最低3, 4日間は吸血していたに違いない。その間にたとえ精子形成を終えていなくても、2, 6-DCPに反応して吸血場所から離れるであろう⁴¹⁾。精子形成を終えた雄はたとえASPを与えられないとしても、吸血場所を離れ、雌を探索するであろう。どちらの場合でも、雄はASPの分泌に導かれながら、吸血中の雌の近くに移動する。これらの出来事は交尾行動の1-4段階を表している (図3)。その誘引される範囲は非常に限られており、*D. variabilis*で3cm以内、*Hyalomma dromedarii*で8cm程度である。2, 6-DCPはまた種間にも作用する。ほとんどの種の雄がそれによって興奮するが、フェロモンを放出している雌から分泌される量の違いまでは識別していない。*H. dromedarii*と*H. anatolicum excavatum*に例外が見られる。両種は同じ地域で同一の宿主から吸血する。後者の雄は、前者の雌によって放出される高濃度のフェロモンに忌避作用を示す。対照的に、*H. dromedarii*の雄は同種の雌に誘引されるが、異種雌によって放出されるごく少量のフェロモンを知覚できない。吸血した未交尾雌から2, 6-DCPが放出される量の2種間での違いは野外でのこれらのマダニの行動に矛盾しない⁴²⁾。この例では、交尾相手が求愛過程の終わりの段階よりもむしろ初めの段階で同種個体を区別できる方向へ種分化⁴³⁾の機構が進化したと考えられる。

2, 6-DCPがmetastriata類に普遍的な性誘因フェロモンであるとするのは早計である。未知の、種特異的な揮発性フェロモンが3種のオーストラリア産のマダニ類で報告されており⁴⁰⁾、その他の種にも存在する可能性がある。

5. 2 交尾性フェロモン (MSP)

ASPを分泌する雌が近くに来た瞬間、雄はその雌が性的に活性化された状態であることがわかる。この識別は第2のフェロモン、交尾性フェロモン (MSP)の感知によってなされる。フェロモンを放出している雌と接触できた雄は、雌の体表上に何らかの物質を感知し、雌にマウントし、口器と脚を雌の体に当て、生殖口を探す。北アメリカ産のカクマダニ属 (*Dermacentor*)の種である、*D. variabilis*と*D. andersoni*を用いた試験では、雌の体を有機溶媒で洗って脂質を除去すると、その反応が見られなくなった。たとえ2, 6-DCPが試験中に存在しても、雄はその雌を交尾相手と認識できなかつた⁹⁾。雌から得た抽出物を塗ることで、HamiltonとSonenshineはその反応を復活することができた。これは、雄にマウント行動を起こす刺激が雌のクチクラの何らかの物理的特性ではなくてむしろ性フェロモンであることを示唆している。さらに、この刺激が化学物質である証拠は、雄が無生命体や“偽物の雌” (吸血雌からのヘキサン抽出物で覆われたセラミックやポリ塩化ビニルの人工物)と交尾しようとした

事実からも明らかにされた。2, 6-DCPも雄を誘引し、探索行動を刺激する可能性を持つ物質の一つとして加えられた。雄はそのような抽出物で処理した偽物と出会うと、交尾に特有のマウント反応を示した。しかしながら、2, 6-DCPでのみ処理した偽物 (コントロール) を与えられた雄は探索行動だけを示し、コントロールに接触したときにそれにマウントできなかつた。これらの発見をもとに、HamiltonとSonenshineは抽出物中の物質が接触性フェロモンであるとみなした⁹⁾。彼らは、この接触性フェロモンは残りの行動連鎖 (交尾相手発見のモデルの5-9段階) を支配しており、それにより雄は雌の生殖口へ導かれ、交尾に進むと結論した⁴⁴⁾。その後の新しい研究で、*D. variabilis*のMSPはcholesterol oleateであることがわかった。さらに、MSPはカクマダニ属以外 (*Amblyomma americanum*, *A. maculatum*, *H. dromedarii*) でもその存在が広く知られている。MSPに対する反応性は別種同士でも別属同士でも共通する場合が知られている。4種間でその存在が確認されたステロールエステルの定量を行った結果、*D. variabilis*と*D. andersoni*の間に高い類似性が示された。一方で、生物検定では、雄がこれらの化合物を識別する能力にはほとんど差が見られなかつた⁴⁵⁾。これは2種の個体間に強い誘引性とマウント行動 (しかし交尾は成功しない) が存在することの証拠になりうるかもしれない。対照的に、属レベルで化合物の種類と、これらの化合物に対する雄の反応性とに非常に大きな違いが見られた。スチロールエステルの濃度の違いは特に重要である。たとえば、*A. americanum*雄に対する最適濃度は同じ成分に対する*D. andersoni*の最適濃度よりも1/2から1/10程度低い。これらの研究はまだ進行中であるが、これまでに蓄積された研究結果から、交尾性フェロモンはmetastriata類では普遍的である。またmetastriata類の多くの種が類似した化学信号 (スチロールエステル) を用いている。最後に、交尾性フェロモンは何らかの種特異的な情報を与えることも示唆された。

また、MSPの発生が吸血時間と関連している点も注目すべきである。吸血中、MSPは体表面に蓄積された。結局、雌が交尾を受け入れる状態にあるかどうかを示す指標として作用することが示唆された。

5. 3 生殖腺性フェロモン (GSP)

たとえば、*D. variabilis*と*D. andersoni*のような種では、交尾行動の解発は第3の性フェロモン (生殖腺性フェロモン) を雄が認識するか否かで決まる³⁹⁾。これら2種では、このフェロモンのは交尾モデルの最後の段階 (7-9期) に働く (図3)。このフェロモンの発見は、雄が、混成種からなる個体群内で同種の配偶者だけを選択し、交尾したことがきっかけとなった。Sonenshineらは1個体の雄が、*D. variabilis*と*D. andersoni*の雌が宿主に寄生しているとき、5個体の異種雌に接近したが、交尾をせず、結局、同種雌に定位し、交尾するのを観察した³⁹⁾。雄が、生殖口を漆で塞がれた雌と交尾する状態におかれたときも、そのようなフェロモンの存在を示す証拠がみられた。雄は鋏角で漆を切り取り、精包を挿入した。しかし、これらの処理前に、生殖口を囲んでいる体表上にクチクラの脂質を取り除くと、その反応は失われた。あらかじめ脱脂した雌の生殖口から陰門 (膈前庭) を切断しても、雄の交尾反応を除去できた。その雄は、交尾を押し進めるように信号を出す、雌の生殖道と同様に、生殖口の

周辺の体表上に存在する、何らかの物質（性フェロモンとして作用する物質）を認識していることは明らかであった。この現象から雌の生殖道がフェロモン源と推測された。生殖腺性フェロモン（GSP）という名称は生殖道に由来する。

これらのカクマダニ属の他の性フェロモンとは対照的に、GSPは非常に種特異的である。*D. variabilis*の雄または*D. andersoni*の雄は、異種雌を与えられると、同種雌に対するのと同じやり方でこれらのマダニに定位し、マウントする。しかし、雌の生殖口に接触するとすぐに、雄は短い時間生殖口を探測した後で離れる。これらの発見は、その2種が異種の交尾相手から同種を識別するために非常に効率のよい交尾の手順を踏んでいることを証明している。しかしながら、識別は、雄が首尾よく異性に会い、配偶者を認識し、候補者の生殖口に銜角を入れることができた後におきる。雄は銜角指上の味覚受容器でGSPを知覚する。ここで、人為的に銜角指を除去した場合でも、興奮した状態の雄は候補者を探索し、マウントする。けれども、そのような雄は交接しないし、また、精包を形成しない。これは、味覚受容器をとったことで、この過程を始めるのに必要な、何らかの刺激となる雌からの情報が欠けることを示唆している。

GSPは様々な成分を含んだフェロモンのようである⁴⁶⁾。このフェロモンを同定するために、Sonenshineらは去勢雌（膈管を切断し、生殖口に付けた雌）を用いた生物検定を行った⁴⁷⁾。吸血雌の前生殖管の抽出物を注入すると、その反応は復活した。すなわち、雄は抽出物を注入した雌と交接しようとしたが、コントロールの液体とは交接しようとしなかった。この手法で、SonenshineらはGSPの成分の一つが長鎖飽和脂肪酸の吸光スペクトラル域から成り立っており、C14:0, C16:0, C18:0, C20:0, C22:0等の脂肪酸に最大の反応性がみられることを証明した。官能基の脂肪鎖が変化したり、不飽和度が増加すると、雄の反応は消えた。Allanら⁴⁸⁾は去勢化されていない雌の交尾室の内容物を調べ、同様の波長域を持った脂肪酸を発見した。その脂肪酸は、生物検定での反応は一致するが、血リンパのスペクトルとは著しく異なることを認めた。さらに、これら脂肪酸は腹側の体表上に見られ、雌を去勢化すると外部生殖器の表面上のこれらの脂肪酸の量はおよそ6分の1に減少した。*D. andersoni*の雌の生殖管の脂肪酸量は*D. variabilis*で見られた量よりも10倍以上高濃度であった。外部生殖器でも、それは*D. variabilis*より*D. andersoni*に大量に存在した⁴⁹⁾。*D. variabilis*雄は脂肪酸（パラチミン酸やステアリン酸）に対して非常に低い反応閾値を持つことも明らかにされた。これらの要素に対する雄の反応は、他の節足動物で観察される同様の行動で認められる、特徴的な濃度/反応の関係を示す。おそらく、雄が反応する他の脂肪酸でも、濃度/反応の関係をみられるであろう。一方、*D. andersoni*雄は*D. variabilis*雄よりも同じような成分に対してずっと高い閾値を持ち、単独でも、混じった状態でも、脂肪酸に対してずっと反応性が低い⁴⁶⁾。また、両種における生殖行動の違いから、2種の生殖管中の脂肪酸の量にも同様な差がみられた。従って、雌の脂肪酸濃度と雄の種による感受性の違いは、雄が各自の交尾相手を区別できる能力に深くかかわっている。

生殖腺性フェロモンの残りの要素の正体は不明であるが、エクダイソンがこの役割を果たすらしいという魅力的な証拠がある⁴⁷⁾。

甲殻類にもエクダイソンはフェロモンとして作用し⁴⁹⁾、水性節足動物の性的なコミュニケーションにおけるその役割は進化の初期の段階から全く変わらない⁵⁰⁾。エクダイソンはマダニに広く存在し⁵¹⁾、雌が血液を吸う間、その濃度が増加することが示されている⁵²⁾。エクダイソン(E)と20-水酸化エクダイソン(20-OH E)は性的に興奮したマダニの雄に対して非常に刺激的であることが報告されている。去勢化した雌の交尾室の残余物中に生理的濃度より多くのEと20-OH Eを入れると、雄はこれらの雌と交接した。エクダイソンが混じった傷跡に雄が精包を置いた例もいくつかあった。つまり、雄はエクダイソンで処理した傷跡を生殖口と間違えたのである。電気生理学的手法を用いて、Sonenshineらは、雄の銜角指上（触肢上ではない）の化学感覚器がこれらの成分を知覚できることを証明した⁴⁶⁾。2種のカクマダニ属の膈管中にもエクダイソンが認められた。外部体表上ではエクダイソンは*D. variabilis*よりも*D. andersoni*でずっと高い濃度であった。去勢化し、次に（7日間）吸血させると、エクダイソンは外部体表上に検出されなかった。既知の濃度の20-OH Eで生物検定すると、*D. variabilis*雄は鋭い濃度/反応曲線を描き、 10^{-6} mole/ μ l程度の低い濃度で有意な反応が見られ、ピークは 10^{-2} mole/ μ lに見られた。しかし、*D. andersoni*雄はこのエクダイソンを用いた試験でははっきりした濃度/反応曲線を示さず、ずっと感受性が低かった。脂肪酸に対する場合と同じように、天然に存在する量の差とエクダイソンに対する雄の感受性の差が著しいことが明らかである。これは、マダニがこの属の異種雌からの同種雌を区別する能力に深くかかわっている。他の成分がGSPの成分としてどのような役割を持って機能しているかはまだ不明である。

カクマダニ属2種のマダニで種特異的な交配を刺激するフェロモンの能力は驚くほど大きい。他のマダニでこのフェロモンの持つ重要性については未知である。生殖腺性フェロモンをわずかに表す証拠が*Amblyomma americanum*に見られるが、*Amblyomma maculatum*では見られなかった⁵⁴⁾。GSPはほんのわずかの種に限られていることも考えられる。

6. ヒメダニ科の性フェロモン

カズキダニ属の種では成虫雌の基節腺で分泌される未知の物質が雄の求愛行動を引き起こす。このフェロモンは雌の吸血後4-6日で最も活性化される³⁸⁾。マダニ科のダニでは化学的に厳格な調節が行われているのが観察されるのは対照的に、ヒメダニ科の雄は、活動的に歩き回り、基節腺でコーティングされた雌に反応するだけである。よって、ヒメダニ科の雄の行動には2つの要素(1)フェロモンの探知と(2)雌の動きの認識、が含まれている。この科の雄にとって、年をとった雌は若い個体よりも魅力的である。これは吸血を繰り返すと、基節腺が放出された後で雌のクチクラにフェロモンが徐々に蓄積することを示唆している。雄の求愛反応は、吸血した成虫雌の基節腺を若虫にコーティングしても引き起こせる。そのフェロモンはまた、別の*Ornithodoros*種の雄にとっても効果的である。SchleinとGunders³⁸⁾はそのフェロモンが基節腺の腺状部で分泌されることを示唆している。

7. プライマーフェロモン

これまで述べてきたフェロモンが個体に特有の行動を引き起こすのとは対照的に、プライマーフェロモンは、その種の繁殖や発育、または他の基本的な過程に影響する。マダニで知られている、プライマーフェロモンの唯一例はKhalil⁵⁶⁾によって発見された *Argas arboreus* の産卵抑制フェロモン (fecundity reducing pheromone) である。このフェロモンは、吸血成虫が過密状態である中に、吸血した、正常な生殖能力を持った雌を入れたときに観察される。若虫(吸血も未吸血も)や未吸血成虫が同様の状態である中同じ雌を入れてもフェロモンは観察されない。吸血雌が多数の他の吸血雌と込み合った状態にいるとき、この効果は最も大きい。産卵数は98%減少する。この効果は他のマダニの動きによる妨害よりもむしろフェロモンによる作用であることを以下の実験結果が示している。すなわち、供試雌を、穴のある障壁で過密状態の吸血成虫から隔離し、マダニ同士の物理的妨害を除いた場合にも、同様に産卵抑制が観察された。このフェロモンの化学的性質はまだわかっていない。

8. フェロモン腺

フェロモン腺はfoveal腺 (foveal gland) (マダニ科の性フェロモンを分泌する) と、*Amblyomma variegatum* の雄にある

皮膚腺 (dermal gland) II型 (集合-付着フェロモンを分泌する)³¹⁾ が知られているだけである。交尾性フェロモンの発生源としては皮膚腺が候補に挙げられているが、これまでのところ不明である。小葉状の付属腺の発育に伴った変化は、この付属腺が生殖腺性フェロモンを分泌する役割を持つことを意味している。しかし、雌の生殖管のどの部分かは特定できていない。前記のように、基節腺はヒメダニの性フェロモンの発生源の機能を備えていると思われる。今後、他のマダニのフェロモン源を確認すると同時に、foveal腺や基節腺のフェロモン腺としての構造を証明する必要がある。

foveal腺は多くのmetastriate類の雄雌にあり、6種以上が記載されている。図4 A, Bはこれらの腺の成分構造を表している。それぞれの孔 (pore) は細胞が互いに組み合わさった状態で2つないし3つが一行に並べられた狭い管状の溝である。この互いに組んだ細胞は、隔膜を持った接着班で分けられ、縁に沿って電子が密集した、不定形物質を含んでいる。孔管 (pore tubule) はおそらく膨圧によって開いたり閉じたりできる。foveal孔はクチクラの下部のアンブル (ampullae) につながっており、そこで導管腺 (=外分泌腺) に結合する。それぞれのアンブルは帽子状の構造を囲む、垂れ蓋様の終末をもった電子の濃いouter zoneと、分泌小葉からのそれぞれの導管が挿入される、もっと透明なinner zoneで形成される。導管壁を形成する細胞は多数の細長い構造の微絨毛を含む。アンブルから離れた場所で、微絨毛は道

A

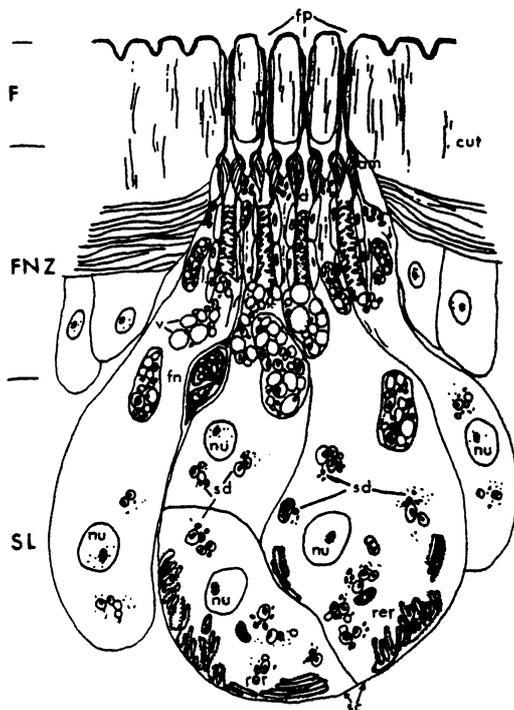


図4 - A. 性フェロモン腺とそれに関連した構造。分泌葉 (SL) とfoveal neck zone (FNZ) とfovea孔(F)の境界は水平線で記した。am=アンブル; cut=クチクラ; d=導管; epb=上皮細胞; fn=fovea 神経; nu=核; rer=粗面小胞体; sc=分泌細胞; sd=分泌された油滴; v=空胞。Sonenshineら⁵⁷⁾より改写。

B

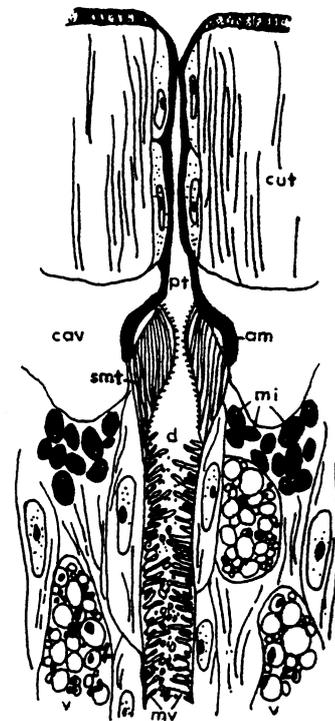


図4 - B. Aの拡大図。略号はA. に同じ。cav=腔; mi=微生物 (Wohlbachiaの1種); mv=微柔毛; pt=孔管; smt=微小管。Sonenshineら⁵⁷⁾より改写。

管内に並ぶ。時折、電子の密集した油滴が導管内に観察されるが、これは脂質を含んだフェロモンが導管経路で運搬されることを示唆している。*D. variabilis*では、*Wohlbachia*の1種（リケツチアに似た共生微生物）が管細胞内に多数みられた。*D. variabilis*と*H. dromedarii*の両種では、この部位に小さいある種の神経とfoveal神経も見つかった。foveal腺の主要部分は走査電子顕微鏡で観察され、雌のそれぞれの腺は53 μ mから87 μ mまでの大きさの15-21個の膨化した小葉からなっていることがわかった。小葉の幅の平均は245 μ mであった。雄のマダニにみられる小葉は数が少ない（そして小さい）。この種や他の種のマダニの成熟雌では、分泌小葉は非常に空胞の多い細胞質と大型の核を持った非常に大きな細胞から成っている。未吸血雌では細胞は様々な大きさの多数の小胞で満たされ、それぞれ一個以上の強いオスミウム酸に染まる油滴を持っている。脂質組成の解析から、これらの腺には異常に高濃度の多価不飽和脂肪酸が含まれていることが示された。一方、X線微量解析より、油滴中にコリンの存在も明確になり、さらにそれに2,6-ジクロロフェノールが貯蔵されていることも明らかになった。吸血中、油滴を含んだ小胞は溶解し、分泌細胞の細胞質はこれらのオスミウム酸に強く染まる物質で満たされるようだ。いくつかの細胞では、これらの分泌物が導管の近くで蓄積されることがわかった。交尾の後、これらの細胞から分泌された内容物は減少し、特に腺の中心葉（central lobe）で著しい。

9. 性フェロモン生産の調節

ほとんどの節足動物は性的に成熟した時（すなわち成虫の時）に性フェロモンを放出する。ほとんどの場合、この放出のタイミングは非常に正確である。多くのマダニは吸血中にだけ性フェロモンを分泌する（prostriate類とヒメダニ科は性フェロモン生産のために血液を必要としない）。

ほとんどの昆虫で、性フェロモン生産を開始するホルモンは幼若フェロモン（JH）、特にJH-3である。この一般法則に対する例外は、20-hydroxyecdysoneがイエバエ*Musca domestica*成虫の性フェロモンZ-9-tricoseneの生産を刺激することである⁵⁸⁾⁵⁹⁾。その後の調査で、イエバエや他のいくつかの双翅目では、JH-3によって刺激を受けたとき、20-OH Eが卵巣から生産されることが明らかになった。従って、JHはその過程全体を調節していると考えられる。

metastriate類ではエクジステロイドも性フェロモン生産を調節しているらしい。これらのマダニでは、若虫が脱皮して雌が現れてからまもなくフェロモンの生合成が始まり、それは数週間続く。雌の*H. dromedarii*での性フェロモン生産は、若虫が吸血した後に、外因性の20-OH Eで刺激されて急激に上昇することがDeesら⁶⁰⁾⁶¹⁾の研究によりわかった。ガスクロマトグラフィーで分析をした結果、20-OH Eで処理した若虫から脱皮した雌は、未処理の対象から脱皮した雌よりもマダニ1個体あたり4.6倍高い濃度の2,6-DCPを持っていた。同様に、X線微量分析から、処理した若虫から脱皮した雌のfoveal腺には未処理の若虫由来の雌の約3倍のコリンが含まれていた。[3H] エクダイソンで処理したマダニのfoveal腺の組織をオートラジオグラフィー

で調べると、これらの腺はエクジステロイドの受容器である可能性が見られた。エクジステロイド類似体、例えばトリオールや、BSEA-28, 22, 25-dideoxyecdysoneで処理しても、未吸血雌の2,6-DCP濃度を増加させ、未吸血雄の性フェロモン生産を開始させた。これらの発見から、マダニのフェロモン腺では2,6-DCP生合成にエクジステロイド、20-OHが刺激剤として働いていることが示唆された。

metastriate類のマダニでは、性フェロモンの分泌は吸血中（通常吸血後1-2日）に始まる。さらに軸索中で神経分泌が活発であることを加えると、これらの観察から、神経伝達物質、特にカテコールアミンが分泌を刺激しているものと推測される。なお、reserpineとDL- α methyl-m-tyrosine methyl ester hydrochloride（チロシンからのドーパミン合成に拮抗剤として作用する物質）を用いると、フェロモンの含有量、分泌量ともに大きく減少する結果が得られた。後者の拮抗剤で雌のマダニを処理したとき、雄のマダニに対する誘引性が大きく減少した⁴⁶⁾。

10. フェロモンの知覚

マダニがフェロモンを探知するために用いる感覚器官は(1)第1脚のふ節上にあるハラー氏器官、(2)触肢の末端部分（第4関節）、(3)鉗角指である。ハラー氏器官では少なくとも1個、または時折2個の大型の、小孔を多く持った鉗角指が2,6-DCPを探知する。電気生理学的な研究から、マダニ科の4種以上でこの反応が証明され³⁶⁾⁶²⁾、これはマダニ科全体に広まっていることが示唆された。この感覚子は他のフェノール類（例、p-クレソール）をも探知する。*Amblyomma variegatum*や*A. hebraeum*やその他のキララマダニ属の種の、ハラー氏器官感覚器は集合-付着フェロモンも探知する。前方の溝にある多くの小孔のあいた感覚子も、フェノールに対する感受性を示すことが判明した。この部分もフェロモンの受容器であるらしい。

触肢の第4関節は触肢器官を構成する。この器官はこの節の末端に存在する感覚野のなかに、9-20個の、先端に穴のあいた接触化学感覚子を含んでいる。これらの感覚子は、味覚感覚子の特徴を備えており、高い閾値を持った受容器である。この感覚子は集合フェロモン⁶³⁾、特にヒメダニ科の集合フェロモン⁹⁾²¹⁾と性誘引/集合フェロモン¹³⁾を受容するために用いられる。

鉗角指は広い範囲の摂食刺激と同様⁶⁴⁾、生殖腺性フェロモンを探知する⁶⁵⁾。鉗角指上の少なくとも1個かおそらくいくつかの微小な孔がこれに役立っている。

11. まとめと今後の展望

マダニ類のフェロモンの研究は性フェロモン、集合フェロモンおよび集合-付着フェロモンの物質の同定を中心にこれまで進められてきた。全フェロモンとも低濃度で活性が高く、性フェロモンと集合-付着フェロモンが種特異的であるのに対し、集合フェロモンは多くの種に共通であると考えられている。これらのフェロモンを用いて、害虫の発生予察を行ったり、雄を誘殺したり、交尾を錯乱して、害虫防除を行う試みが昆虫で行われている。最近、マダニでも、フェロモンを殺虫剤と混合して防除効率を上げ

る試みがなされている⁶⁶⁾⁶⁷⁾。

近年の分析技術の進歩に伴い、いくつかのマダニの種で様々なフェロモン物質の構造が確認されてきたが、まだフェロモンの研究が行われていない種も多い。また、フェロモンのような化学感覚は、動物界で最も共有される、原始的な感覚であると思われるが、その研究は他の感覚（視覚や聴覚）に比べて遅れている。動物間の化学的情報交換についてはまだ未知の部分が多く残されている。マダニにおけるフェロモンの合成や、その作用機構に関する研究はまだ始まったばかりである。

- * 1. 本論文はSonenshine¹⁾の論文に筆者が最近の知見を加え、解説したものである。
- * 2. マダニ類の分類を図2に示した。
- * 3. 階層性とは、行動の制御において多くのレベルで起こる組織体制の一つの原則である。階層性においては、構成要素は、上位のものが下位のものを支配するように序列がなされる³⁰⁾。この場合、求愛が上位の要素であるのに対し、交尾相手の探索やマウント等は下位の要素に相当する。さらに、マウントを例にすると、それは雌と接触する、雌の背中に乗る等の要素に分解できる。
- * 4. 自由に交配できた個体の集団から、個体同士が交配をしなくなるか、あるいは交配しても子どもが生まれぬか、あるいは生まれてもその子どもの繁殖能力がなくなり、もとの集団の個体と生殖的に隔離された集団が生じることを種分化（=種形成）と呼ぶ。生殖隔離された集団が生じると、それぞれの集団は別々の方向に進化していくことが可能になる⁴³⁾。

謝 辞

稿を終えるにあたり、ご校閲をいただいた当研究所、佐二木順子主任研究員に深謝いたします。

12. 参考文献

- 1) Sonenshine, D. E. (1991) : Tick Pheromone. pp.331-369. In: "Biology of Ticks" Vol. 1, Oxford Univ. Press, Oxford.
- 2) Berger, R. S. (1972) : 2,6-dichlorophenol, sex pheromone of the lone star tick. *Science* 177, 704-705.
- 3) Khalil, G. M., Sonenshine, D. E., Sallam, O. A. and Homsher, P. J. (1983) : *Hyalomma dromedarii* and *Hyalomma anatolicum excavatum*. Mating regulation and reproductive isolation. *J. Med. Entomol.* 20, 136-145.
- 4) Golub, M. A. and Weatherston, I. (1984) : Techniques for extracting and collecting sex pheromones from live insects and from artificial sources. pp.305-317. In: "Techniques in Pheromone Research" (Eds. Downer, R. G. H. and Laufer, H.), Springer-Verlag, New York.
- 5) Sonenshine, D. E., Silverstein, R. M., Plummer, E., West, J. R. and McCullough, Bro. T. (1976) : 2,6-dichlorophenol, the sex pheromone of the Rocky mountain wood tick *Dermacentor andersoni* Stiles and American dog tick *Dermacentor variabilis* (Say). *J. Chem. Ecol.* 2, 201-209.
- 6) Allan, S. A., Phillips, J. S., Taylor, D. and Sonenshine D. E. (1988) : Genital sex pheromones of ixodid ticks: evidence for the role of fatty acids from the anterior reproductive tract in mating of *Dermacentor variabilis* and *Dermacentor andersoni*. *J. Insect Physiol.* 34, 315-323.
- 7) Apps, P. J., Vijoer, H. W. and Pretorius, V. (1988) : Aggregation pheromones of the bont tick, *Amblyomma hebraeum* : identification of candidates for bioassay. *Onderstepoort J. Vet. Res.* 55, 135-137.
- 8) Hamilton, J. G. C. and Sonenshine D. E. (1988) : Evidence for the occurrence of mounting sex pheromone on body surface of female *Dermacentor variabilis* (Say) (Acari: Ixodidae). *J. Chem. Ecol.* 14, 401-410.
- 9) Leahy, M. G., Karuhize, G., Mango, C. and Galun, R. (1975) : An assembly pheromone and its perception in the tick, *Ornithodoros moubata* (Murray) (Acari: Argasidae). *J. Med. Entomol.* 12, 284-287.
- 10) Keese, R., Muller, R. K. and Taube, T. P. (1982) : "Fundamentals of Preparative Organic Chemistry" Chapter 5, Extraction and Isolation, Ellis Horwood, Chichester.
- 11) Petney, T. N. and Bull, C. M. (1981) : A non-specific aggregation pheromone in two Australian reptile ticks. *Anim. Behav.* 29, 181-185.
- 12) Sonenshine, D. E. (1985) : Pheromones and other semiochemicals of the Acari. *Annu. Rev. Entomol.* 30, 1-28.
- 13) Graf, J. F. (1975) : Ecologie and ethologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse. (Ixodoidea : Ixodidae). Cinquieme note: Mise en Evidence d'une pheromone sexuelle chez *Ixodes ricinus*. *Acarologia* 17, 436-441.
- 14) Gray, J. S. (1987) : Mating and behavioral diapause in *Ixodes ricinus* L. *Exp. Appl. Acarol.* 3, 61-71.
- 15) Treverrow, N. L., Stone, B. F. and Cowrie, M. (1977) : Aggregation pheromones in two Australian hard ticks, *Ixodes holocyclus* and *Aponomma concolor*. *Experientia* 33, 680-683.
- 16) Sonenshine, D. E., Silverstein, R. M. and Rechav, Y. (1982) : Pheromones of ticks. pp.439-68. In: "Physiology of Ticks" (Eds. Obenchain, F. D. and Galun, R.), Pergamon Press, Oxford.

- 17) Otieno, D. A., Hassanali, A., Obenchain, F. D., Sternberg, A. and Galun, R. (1985) : Identification of guanine as an assembly pheromone of ticks. *Insect Sci. Applic.* 6, 667-670.
- 18) Neiz, A.W.H. and Gothe, R. (1984) : Investigations into the volatility of female pheromones and the aggregation inducing property of guanine in *Argas (Persicargas) walkerae*. *Onderstepoort J. Vet. Res.* 51, 197-201.
- 19) Gothe, R. and Neitz, A.W.H. (1985) : Investigation into the participation of male pheromones of *Rhipicephalus evertsi* during infestation. *Onderstepoort J. Vet. Res.* 52, 67-70.
- 20) Taylor, D., Philips, J.S., Allan, S.A. and Sonenshine, D.E. (1987) : Absence of assembly pheromones in the hard ticks, *Dermacentor variabilis* and *Dermacentor andersoni* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 24, 628-632.
- 21) Gothe, R. and Kraiss, A. (1982) : Zur lokalisation der Pheromonemission und-perzeption bei *Argas (Persicargas) walkerae* Kaiser und Hoogstraal, 1969. *Zbl. Vet. Med. B*, 29, 573-582.
- 22) Rechav, Y., Parolis, H., Whitehead, G. and Knight, M.M. (1977) : Evidence of an assembly pheromone(s) produced by males of the bont tick, *Amblyomma hebraeum* (Acarina: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 14, 71-78.
- 23) Rechav, Y., Noval, R. A.I. and Oliver, J.H. (1982) : Interspecific mating of *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 19, 139-142.
- 24) Noval, R. A.I., Andrew, H. R. and Yunker, C. E., Sonenshine, D. E. and Burrridge, M. J. (1991) : Responses of the ticks *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma variegatum* to known or potential components of the aggregation-attachment pheromone. I. Long-range attraction. *Exp. Appl. Acarol.* 13, 11-18.
- 25) Norval, R. A.I., Peter T., Yunker, C.E., Sonenshine, D. E., and Burrridge, M. J. (1991) : IBID. II. Attachment stimulation. *Exp. Appl. Acarol.* 13, 19-26.
- 26) Yunker, C.E., Peter, T., Noval, R. A.I., Sonenshine, D. E., Burrridge, M. J. and Butler, J. F. (1992) : Olfactory responses of *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* adults to attractant chemicals in laboratory tests. *Exp. Appl. Acarol.* 13, 295-301.
- 27) Yunker, C.E., Andrew, H. R., Noval, R. A.I. and Keirans, J. E. (1991) : Interspecific attraction to male-produced pheromones of two species of *Amblyomma* ticks (Acari: Ixodidae). *J. Insect Behav.* 3, 557-567.
- 28) Schoeni, R., Hess, E., Blum, W. and Ramstein, K. (1984) : The aggregation-attachment pheromone of the bont tick *Amblyomma variegatum* Fabricius (Acari: Ixodidae). Isolation, identification, and action of its active components. *J. Insect Physiol.* 30, 613-618.
- 29) Rechav, Y., Whitehead, G. B. and Knight, M. M. (1976) : Aggregation response of nymphs to pheromone(s) produced by males of bont tick, *Amblyomma hebraeum* Koch. *Nature* 259, 563-564.
- 30) David McFarland (1981) : *The Oxford Companion to Animal Behavior*, Oxford Univ. Press, Oxford. (監訳 木村武二 (1993) : オックスフォード動物学事典, どうぶつ社, 東京)
- 31) Diehl, P. A., Guerin, P., Vlimant, M. and Steullet, P. (1991) : Biosynthesis, production site, and emission rates of the aggregation-attachment pheromone in males of two *Amblyomma* ticks. *J. Chem. Ecol.* 17, 833-847.
- 32) Norval, R. A.I., Andrew, H. R. and Yunker, C. E. (1989) : Pheromone-mediation of host-selection in bont ticks (*Amblyomma hebraeum* Koch). *Science* 243, 364-365.
- 33) Sonenshine, D. E., Silverstein, R. M. and West, J. R. (1984) : Occurrence of the sex attractant pheromone, 2,6-dichlorophenol, in relation to age and feeding in the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Say) (Acari: Ixodidae). *J. Chem. Ecol.* 10, 95-100.
- 34) Khalil, G. M., Nada, S. A. and Sonenshine, D. E. (1981) : Sex pheromone regulation of mating behavior in the camel tick, *Hyalomma dromedarii* (Acari: Ixodidae). I. Primordial growth and gland formation. *J. Med. Entomol.* 20, 414-423.
- 35) Wood, W. F., Leahy, M. G., Galun, R., Prestwich, G. D., Meinwald, J., Purnell, R. E. and Payne, R. C. (1975) : Phenols as pheromones of ixodid ticks: a general phenomenon? *J. Chem. Ecol.* 1, 501-509.
- 36) Waladde, S. M. (1982) : Tip-recording from ixodid tick olfactory sensilla: responses to tick related odours. *J. Comp. Physiol.* 148, 411-418.
- 37) Obenchain, F. D. (1984) : Behavioral alterations between the sexes and aspects of species specific pheromone mediated aggregation and attachment in *Amblyomma*. pp.387-392. In: "Acarology VI" vol. 1. (Eds. Griffiths, D. A. and Bowman, C. E.), Ellis Horwood, Chichester.
- 38) Schlein, Y. and Gunders, A. E. (1981) : Pheromone of *Ornithodoros* spp. (*Argasidae*) in the coxal fluid of female ticks. *Parasitology* 83, 467-471.

- 39) Sonenshine, D. E., Khalil, G. M., Homsher, P. J., Mason, S. N. (1982) : *Dermacentor variabilis* and *Dermacentor andersoni* : genital sex pheromones. Exp. Parasitol. 54, 317-330.
- 40) Andrews, R. H. and Bull, C. M. (1982) : Mating behavior and reproductive isolation of three species of reptile ticks. Anim. Behav. 30, 514-524.
- 41) Homsher, P. J. and Sonenshine, D. E. (1972) : Spermatogenesis in *Dermacentor variabilis* (Say) in relation to duration of attachment and the presence of chromosomal aberrations in stocks injected with radioactive glucose (Acarina; Ixodidae). J. Med. Entomol. 9, 171-177.
- 42) Silverstein, R. M., West, J. R., Sonenshine, D. E., and Khalil, G. M. (1983) : Occurrence of 2, 6-dichlorophenol in hard ticks, *Hyalomma dromedarii* and *Hyalomma anatolicum excavatum*, and its role in mating. J. Chem. Ecol. 9, 1543-1549.
- 43) 河田雅圭 (1989) : 進化論の見方, pp235, 紀伊国屋書店, 東京
- 44) Hamilton, J. G. C., Sonenshine, D. E. and Lusby, W. R. (1989) : Cholesteryl oleate; mounting sex pheromone of the hard tick, *Dermacentor variabilis* (Say) (Acari: Ixodidae). J. Insect Physiol. 35, 873-879.
- 45) Sonenshine, D. E., Hamilton, J. G., Philips, J. S. and Lusby, W. R. (1991) : Mating sex pheromone : its role in regulation of mate recognition in the Ixodidae. In: "Modern Acarology" Vol. 1. (Eds. Dusbabek, F. and Bukva, V.), Academia, Prague; SPB Academic, The Hague.
- 46) Sonenshine, D. E., Silverstein, R. M., Brossut, R., Davis, E. E., Taylor, D., Carson, K. A., Homsher, P. J. and Wang, V. B. (1985) : Genital sex pheromones of ixodid ticks : 1 Evidence of occurrence in anterior reproductive tract of American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Say) (Acari: Ixodidae). J. Chem. Ecol. 11, 1669-1694.
- 47) Taylor, D., Sonenshine, D. E. and Philips, J. S. (1991) : Ecdysteroids as a component of the genital sex pheromone in two species of hard ticks, *Dermacentor variabilis* (Say) and *Dermacentor andersoni* Stiles (Acari: Ixodidae). Exp. Appl. Acarol. 12, 275-296.
- 48) Allan, S. A., Phillips, J. S. and Sonenshine, D. E. (1989) : Species recognition elicited by differences in composition of the genital sex pheromone in *Dermacentor variabilis* and *Dermacentor andersoni* (Acari: Ixodidae). J. Med. Entomol. 26, 539-546.
- 49) Kittredge, J. S., Terry M. and Takahashi, F. T. (1971) : Sex pheromone activity of the molting hormone, crustecdysone, on male crabs (*Pachygraspsus crassipes*, *Cancer antennarius*, and *C. anthonyi*). Fish. Bull., U.S. 69, 337-343.
- 50) Kittredge, J. S. and Takahashi, F. T. (1972) : The evolution of sex pheromone communication in arthropods. J. Theor. Biol. 35, 467-471.
- 51) Diehl, P. A., Connat, J. L. and Dotson, E. (1986) : Chemistry, function and metabolism of tick ecdysteroids. pp.165-193. In: "Morphology, Physiology and Behavioral Biology of Ticks" (Eds. Sauer, J. R. and J. A. Hair), Ellis Horwood, Chichester.
- 52) Dees, W. H., Sonenshine, D. E. and Breidling, E. (1984) : Ecdysteroids in the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae) during different periods of tick development. J. Med. Entomol. 21, 514-523.
- 53) Dees, W. H., Sonenshine, D. E. and Breidling, E. (1985) : Ecdysteroids in the camel tick, *Hyalomma dromedarii* (Acari: Ixodidae) and comparison with sex pheromone activity. J. Med. Entomol. 22, 22-27.
- 54) Allan, S. A., Phillips, J. S. and Sonenshine, D. E. (1991) : *Amblyomma americanum* and *Amblyomma maculatum* (Acari: Ixodidae). Role of genital sex pheromones. Exp. Appl. Acarol. 11, 9-21.
- 55) Mohamed, F. S. A., Khalil, G. M., Marzouk, A. S. and Roshdy, M. A. (1990) : Sex pheromone recognition of mating behavior in the tick *Ornithodoros* (*Ornithodoros*) *savignyi* (Audouin) (Acari: Argasidae). J. Med. Entomol. 27, 288-294.
- 56) Khalil, G. M. (1984) : Fecundity-reducing pheromone in *Argas* (*Persicargas*) *arboreus* (Ixosidea: Argasidae). Parasitol. 88, 395-402.
- 57) Sonenshine, D. E., Homsher, P. J., Vandenberg, J. S. and Dawson D. (1981) : Fine structure of the foveal glands and foveae dorsalis of the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Say). J. Parasitol. 67, 627-646.
- 58) Adams, T. S., Dillwith, J. W. and Blomquist, G. (1984) : The role of 20-hydroxyecdysone in housefly sex pheromone bio synthesis. J. Insect Physiol. 30, 287-294.
- 59) Blomquist, G. J., Adams, T. S. and Dillwith, J. W. (1984) : Induction of female sex pheromone production in male houseflies by ovary implants or 20-hydroxyecdysone. J. Insect Physiol. 30, 295-302.
- 60) Dees, W. H., Sonenshine, D. E. and Breidling, E. (1984) : Ecdysteroids in *Hyalomma dromedarii* and *Dermacentor variabilis* and their effects on sex pheromone activity. pp.405-413. In: "Acarology VI" Vol. 1. (Eds. Griffiths, D. A. and Bowman, C.

- E.), Ellis Horwood, Chichester.
- 61) Jaffe, H., Hayes, D. K., Sonenshine, D. E., Dees, W. H., Beveridge, M. and Thompson, M. J. (1986) : Controlled release reservoir system for the delivery of insect steroid analogues against ticks. *J. Med. Entomol.* 23, 685-691.
- 62) Haggart, D. A. and Davis, E. E. (1981) : Neurons sensitive to 2,6-dichlorophenol on the tarsi of the tick *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 18, 187-193.
- 63) Ivanov, V. P. and Leonovich, S. A. (1983) : Sensory organs. In: "Atlas of Ixodid Tick Ultrastructure" (Eds. Balashov, Yu. S.), Nauka Publishers, Leningrad (English translation, Entomological Society of America, Special Publication).
- 64) Sonenshine, D. E., Homsher, P. J., Carson, K. A. and Wang, V. B. (1984) : Evidence of the role of the cheliceral digits in the perception of genital sex pheromones during mating in the American dog tick, *Dermacentor variabilis* (Say) (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 21, 296-306.
- 65) Waladde, S. M. and Rice, M. J. (1982) : The sensory basis of tick feeding behavior. pp. 71-118. In: "The Physiology of Ticks" (Eds. Obenchain, F. D. and Galun, R.), Pergamon Press, Oxford.
- 66) Norval, R. A. (1991) : Pheromone/acaricide mixtures in the control of the tick *Amblyomma hebraeum* : effects of acaricides on attraction and attachment. *Exp. Appl. Acarol.* 11, 233-40.
- 67) Hamilton, J. G. (1994) : Evidence for mounting sex pheromone in the brown ear tick *Rhipicephalus appendiculatus*, Neuman 1901 (Acari: Ixodidae). *Exp. Appl. Acarol.* 18, 331-8.