

## 植物・害虫・天敵間に介在するアレロケミカルとその働き(2)

東京農業大学総合研究所 <sup>みつ</sup> 満 <sup>い</sup> 井 <sup>たかし</sup> 喬

## II Synomone (シノモン)

シノモンは、植物と訪花昆虫の關係に典型的な例が見られる。これ以外に、植物・食植生物・食肉生物の相互關係にもシノモンが存在する例が最近多く報告されている。

## 1 植物が生産するシノモン

最もよく知られ普遍的な植物・食植生物のシノモン關係は、花粉・花粉の媒介者、の關係である。一億年前、これまで地球を覆っていた裸子植物に替わって、被子植物が数を増していったのは、大氣中の酸素の分圧が増し昆虫の飛翔の条件が良くなり、多くの種類の昆虫が花粉を求めて飛び回り、植物の受精に大きく貢献したからであるといわれている。風媒よりも虫媒のほうが受精の確率を高めることを知った植物は、より多くの昆虫を集めようと競っていい匂いや蜜を出すように進化した。花の揮発成分は、植物にとっては花粉媒介者を誘引する利があり、昆虫にとっては栄養や交尾場所を提供される利がある。また、天敵の多くは、幼虫が肉食でも、成虫は花から栄養を得ているので、花の匂いは捕食者や寄生者等の天敵を誘引したり、とどめたりする働きもある。花粉や蜜は天敵の寿命や生殖力を高め、結果として害虫の死亡率を高める。したがって、花粉や蜜の天敵を引きつける力が、植物が環境に適應し得るか否かの重要なかぎとなっている。花の誘引力は植物種内、種間で異なり、この違いが害虫、花粉媒介者、天敵の訪問の頻度を決定する。花粉や蜜の生産の時期を、害虫が最も天敵に襲われやすく、感受性が高い時期に一致させている植物もあ

る。例えば、野生のサクラやキササゲは、蜜の生産と害虫の天敵に対する感受性の高い時期を一致させている。花粉や蜜の生産時期が植物の生殖に必要な期間よりも長く保たれているのは、より天敵を多く集めるためであろう (WHITMAN, 1988)。

植物の匂いも植物・害虫・天敵の相互作用に重要な働きをしている。例えば、テントウムシ科の *Anatis ocellata* はマツアブラムシの捕食者で、松葉の匂いに誘引される。

## 2 植物が助けを求める「SOS物質」

特に注目に値するのは、ある種の植物は食われたり、傷つけられたりすると、天敵を誘引する揮発性の SOS 物質を発することである。

1995年、天敵農薬として登録されたチリカブリダニ (*Phytoseiulus persimilis*) は、ナミハダニの捕食者で、ナミハダニが食害した植物 (リマメ) が出す (E)- $\beta$ -ocimene, linalool, methylsalicylate, (3E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene に誘引される。これらの物質は、人為的に傷をつけた植物や未加害の植物では作らないか、作ったとしてもごくわずかである (DICKE et al., 1990)。

さらに興味深いことに、この誘引物質の生産は葉の加害部分のみならず、未加害部分、同一植物の別の葉でも誘導される。時間が経過するとさらに、別の株にも誘導される。上の4種の誘引物質の内、linalool はナミハダニ雌成虫には分散フェロモン\*<sup>3)</sup> としても働き、彼女はコロニーを捨てて、さっさと他へ移動する (高林, 1995)。

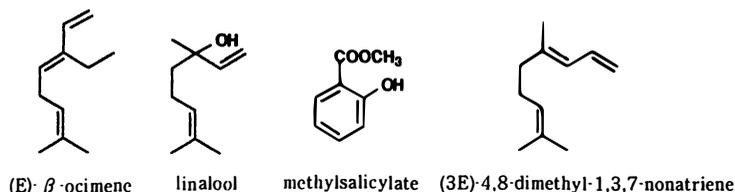


図-1

Allelochemical Interactions among Plants, Insect Pests and their Natural Enemies. By Takashi MITSUI

(キーワード: 他感作用物質, 二次代謝産物, 共進化, SOS 物質, アレロパシー)

\*<sup>3)</sup> このフェロモンは従来のフェロモンの定義から外れて、発信者と受信者が異なる。原著でこの用語が用いられているので、ここではそのまま採用した。

トウモロコシやワタをヨトウムシの一種 (beet armyworm, *Spodoptera exigua*) の幼虫が食害すると、植物は10余種の揮発性物質を発散して寄生バチ (*Cotesia marginiventris*) を誘引する。例えば、ワタをヨトウムシ幼虫に摂食させると、すぐに青葉アルコール、青葉アルデヒド、青葉アセテートのような低分子のテルペノイドと  $\alpha$ -pinene や  $\beta$ -caryophyllene などワタが持つ毒性成分が現れる。これらは、ワタに含まれる酵素によって誘導されるので、ワタに人為的に傷を付けただけでも現れる。食害を受けて時間がたつと (6時間後くらいから)、分子量の大きいテルペノイド、 $\beta$ -ocimene や (E)- $\beta$ -farnesene などが現れ、これらの化合物に寄生バチ誘引活性がある。これらの活性成分は、傷をつけただけでは現れず、傷口にヨトウムシの中腸内容物 (唾液を含む) をこすりつけると、食害を受けたときと量的にも質的にも全く同じように生産される。これらの結果からわかるとおり、寄生バチ誘引物質の合成は、植物の持つ酵素によって誘導されるのではなく、ヨトウムシの中腸内容物 (唾液が主であろう) のある因子によって誘導される。この因子の実態はまだわからない (TURLINGS et al., 1990, 1995)。

このような例は、マメハモグリバエ (*Liriomyza trifolii*) でも見られ、食害を受けたダイズの葉は、1-octen-3-ol を発散して天敵である寄生バチ (*Diglyphus isaca*) を呼び寄せる (FINIDORI-LOGLI et al., 1996)。

スズメバチの一種 eastern yellow jacket (*Vespa maculifrons*) は、アメリカシロヒトリ (fall webworm, *Hyphantria cunea*) の捕食者で、アメリカシロヒトリが食害した植物が食害を受けたときに分泌する物質、2-hexenal と linalool、で食害昆虫の存在を知る。2-hexenal は少なくとも30科の植物に普遍的に存在する。linalool は、テルペンの前駆体でグルコシドやモノテルペンアルコールの形で植物に分布し、植物が害虫などの攻撃を受けて衰えたときにグルコシドが外れて、揮発性のアルコールとして発散される。ところが、このスズメバチは、カメムシの一種、spined soldier bug (*Podisus maculiventris*) にも誘引される。それは、カメムシの集合フェロモンに linalool, terpinen-4-ol,  $\alpha$ -terpineol, (E)-2-hexenal, benzylalcohol が含まれているからであるが、スズメバチはこのカメムシを襲うことはない (ALDRICH et al., 1985)。自然もたまにはこのような不合理をやるものである。しかし、カメムシは、スズメバチを近くに引き寄せておいて、他の外敵から身を守っているのかもしれない。

アブラナ科植物は、普通匂いが少ない。しかし、食害

されると酵素を出して、カラシ油配糖体シニグリンを天敵を集めるための揮発性の物質アリルイソチオシアネートに変える。シニグリンは、モンシロチョウなど特定の昆虫以外には摂食忌避として働いているが、この誘引物質である辛み成分アリルイソチオシアネートは、逆に多くの害虫の摂食刺激となるので、植物は必要となるまでは、これを隠しているほうが有利となる。

### 3 匂いのブレンド効果

植物の匂いと害虫のフェロモンを頼りに餌食を探す捕食者もいる。例えば、アシナガバエ (dolichopodid fly, *Medetera bistriata*) は、キクイムシ (bark beetle, *Dendroctonus frontalis* や *Ips avulsus*) の捕食者で、成虫は松に集まり交尾して、キクイムシの巣の中に卵を産む。幼虫は、キクイムシの幼虫を食べて育つ。アシナガバエ成虫はキクイムシの集合フェロモンである frontalin と松の匂いである  $\alpha$ -pinene と  $\alpha$ -pinene から変化した verbenol または verbenone (*D. frontalis* の雄が性比のバランスを保つためのシグナルとして出す物質) が混在するときのみ引き寄せられる (WILLIAMSON, 1971)。

農業システムにおいては単一作物が栽培されるため、しばしば害虫の大発生がもたらされている。栽培植物を多様化すると害虫の出現を抑えることができる。これは、害虫が好む植物を探索するのに他の植物の匂いが干渉するからで、これを“Chemical repellency”または“Chemical masking”いう。コロラドハムシの好むジャガイモの匂いに寄主とならないトマトやキャベツの匂いを混ぜると、トマトやキャベツは誘引でも忌避でもないのに、ジャガイモの誘引は中和されてコロラドハムシは誘引されない (THIERY and VISSER, 1986)。

タマネギ、ニンニク、キンセンカを他の植物とともに植えると害虫が寄り付かない。逆に、野生のショウガやミズタガラシはシニグリンを多く含んでいるので、アブラナ科につく害虫を集める作用がある。

植生が多様であるほうが単純な植生よりも一般に食害は少ないが、必ずしもそうでない場合もある。カラマツを食害するハバチ saw fly の寄生者である tachinid 類 (ヤドリバエ科) は松が近くにあると寄生率が低下する。これは、ハバチとカラマツの誘いの匂いが松によって消

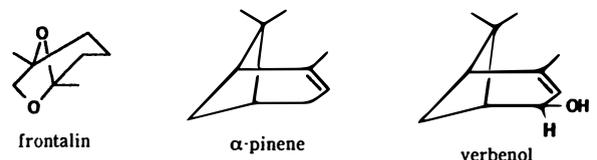


図-2

されるからである (MONTEITH, 1960)。

#### 4 花粉媒介者の保護と蜜泥棒の撃退

進化の上から考えて、植物の二次代謝産物生産の第一の目的は、アロモンすなわち、虫害、病害、生存競争などから植物が自分の身を守るためであることは、多くの証拠から明らかである。また、害虫はこの物質を選択蓄積することによってこれを自己防衛に利用するようになったことも今までに述べてきたとおりである。さらにこの関係を発展させて、植物が積極的に“毒”を作って花粉媒介者を保護するとともに、蜜泥棒を撃退するよう見事な進化を遂げた植物も存在する。

ROTHSCHILD は“植物は花粉の媒介者に食物とともに他の代謝産物を与え、この代謝産物が媒介者を守っている”という仮説を提唱した。これは、*Catalpa speciosa* (キササゲ属の植物) とその害虫である *Ceratomia catalpae* (スズメガ科)、*Euphydryas phaeton*、*Junonia coenia* (タテハチョウ科) の関係によく当てはまる。これらの幼虫は iridoid glycosides を摂食刺激や誘引物質として利用するので、この化合物を含む植物のみを食害する。iridoid glycosides は苦味成分として知られ、天然殺虫剤としても用いられていることからわかるとおり、普通の害虫に対しては毒となる。すなわち、アロモンである。しかし、これら3種の昆虫には全く無害であるばかりか、彼らはこれを体内に選択蓄積する。それゆえに、味が悪くなり鳥が食べなくなる。特に、*E. phaeton* は、成虫になってもこの化合物を体内に蓄積している。他の2種は、羽化のときにこの化合物を他の老廃物とともに捨て去るが、幼虫、蛹時代には防御物質として働いていると考えられる (BOWERS and PUTTICK, 1986)。これらの成虫は花粉を媒介し、蜜に含まれている iridoid glycosides を摂取するが、影響を受けない。他の“蜜泥棒”例えばアリや *Poanes hobomok* (セセリチョウ科) には毒となり、これをなめると木から落ちたり、歩けなくなったり、異常な行動を示す (STEPHENSON, 1982)。このように、*Catalpa* 植物はスズメガやタテハ

チョウの幼虫からは食害を受けるが、それよりも大切な生殖を成虫が助けてくれるので、少々の不利は我慢しているのであろう。この不利を最小限にするために、この植物は、花以外に葉にも蜜腺を持ち、そこから蜜を出して、アリ、テントウムシ、寄生バチなどを誘い、害虫の卵や幼虫を捕食または寄生させている (STEPHENSON, 1982)。

#### 5 昆虫が分泌するシノモン

食植性昆虫と捕食者の間にもシノモンが存在する。例えば、アブラムシ、ツノゼミ (treehoppers)、シジミチョウ (lycaenid butterfly) 幼虫が生産する物質は、アリの誘引、摂食刺激物質である。アリとアブラムシの強いつながりは、見事な共進化の例で、アリは、アブラムシが敵に攻撃されるのを守ってやったり、古い葉から新しい葉に移動させてやったり、冬には、地下に移動するのを助けたりしている。その代わりに、アブラムシはアリに honeydew として、炭水化物やタンパク質などを与えている。

アブラムシは一般に動作は鈍く、群をなしているので、捕食者の攻撃を受けやすい。攻撃を受けると、トリグリセライドから成るべとべとした液を出す。この液には警報フェロモンとして働く (E)- $\beta$ -farnesene が含まれ、アリと親密な関係を持たない種は、このフェロモンに反応して、さっさと逃亡するが、アリと親密な種は決して分散しない。これは、アリがアブラムシの警報フェロモンに反応し、フェロモン源に向かい、アブラムシの捕食者を撃退するからで、持ちつ持たれつの見事な共生の好例の一つである (NAULT, 1976)。

捕食者がシノモンを出す場合もある。アリ (*Pheidole bicornis*) と *Piper cenocladum* という植物の関係では、植物はアリに食物や住居を提供し、アリは微生物や害虫の攻撃から植物を守っている。しかも、このアリが細胞内に食い込んだときだけ植物は栄養物質を大量に生産する“食物細胞”を作る。他の *Pheidole* 属のアリが住み着いても生産しない。アリが分泌する化学因子が、この物質の生産を刺激するのであろう。しかし、そのメカニズムはいまだわかっていない (RISCH and RICKSON, 1981)。

### III Kairomone (カイロモン)

#### 1 植物の生産するカイロモン

植物の生産する物質で、害虫に対して誘引物質、定着物質、産卵刺激物質などの作用を持つものをカイロモンという。一般に植物は、害虫を回避するために忌避性や毒性のある物質すなわちアロモンを持つが、これらの物質の毒を克服し、逆に自分に有利に利用する害虫が現れ

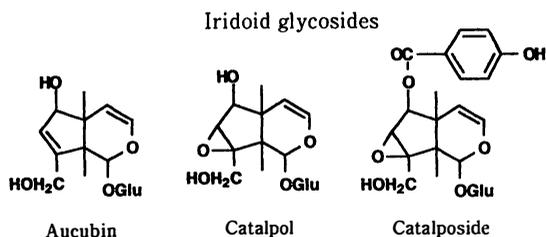


図-3

た。したがって、カイロモンには植物・狭食性の特定害虫、の関係が見られる。これら特定害虫の多くは、カイロモンを体内に選択蓄積して、鳥などの捕食者から身を守るのに役立っている。すなわち、害虫にとっては、アロモンとして働く。例えば、*Salix orestera* (ヤナギ科) が生産する毒性の Salicin (phenol glycoside) は、害虫である *Chrysomela aenicollis* (ハムシ科) には忌避性がないばかりでなく、ハムシはこれを Salicyl aldehyde に代謝して自己防衛に利用している。サリシン含量の高いヤナギでは、この害虫はサリシンを多く蓄積し、アリ等の天敵による捕食率を低下させている。さらに、サリシン含量の多いヤナギほど害も受けやすい (SMILEY et al., 1985)。

害虫に食害されると植物は、捕食者や寄生者を誘引する物質を生産することは前述したが、害虫が誘導する植物の匂いが、さらにその害虫を多く集める場合もある。マメコガネ (Japanese beetle, *Popillia japonica*) 成虫は、雑食性で300種以上の植物を加害するが、食害はか所に集中し植物を枯らしてしまう。これは、食害を受けると植物は、(E)- $\beta$ -ocimene, (E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene, (E,E)- $\alpha$ -farnesene 等の化合物を合成し、これらの成分のブレンドがマメコガネをさらに誘引するからである (LOUGHRIN et al., 1995)。

## 2 昆虫が分泌するカイロモン

天敵は餌食となる生物の発する化学的手掛かりで、その居場所を発見する。この化学的手掛かりがカイロモンで、餌食の体臭、唾液、排泄物、脱皮殻、卵、各種のフェロモンなどいろいろ多くの例が知られているが、詳しいメカニズムについてはまだよくわかっていない。この分野のバイオニアの研究は、TINBERGEN (1951) によってなされた。Bee wolf (*Philanthus triangulum*) は獲物である蜜蜂を匂いで知る。蜜蜂によく似た syrphid fly (シヨクガバエ科) は襲わないが、蜜蜂でこすって匂いをつけると、これを襲う。体臭で獲物を見つける捕食虫は多い。Carabid beetle (*Notiophilus biguttatus*, オサムシの一種) は、昼行性の活発な捕食者でトビムシ (springtails, *Tomocerus minor*) を餌食としている。成虫はよく発達した眼を持ち、動く獲物を視覚でとらえ攻撃するが、幼虫は、体臭を手掛かりに獲物をあさる (ERNSTING et al., 1985)。コマユバチ類 (*Microplitis crocipes*, *M. demolitor*) は、*Heliothis* 属 (ヤガ科, タバコガの一種) の重要な寄生者で、タバコガ幼虫の糞、唾液、脱皮殻に強く誘引される (LOKE and ASHLEY, 1984)。誘引物質の本体は、表皮の炭化水素で、特に 13-methylhentriacontan:  $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{11}\text{CHCH}_3(\text{CH}_2)_{10}\text{CH}_3$  に

高い活性が見られる。糞や唾液に活性があるのは、腸や唾腺は表皮と同様に外胚葉由来であり、また幼虫は脱皮殻を食うので不思議はない (JONES et al., 1971; NORDLUND and LEWIS, 1985)。チリカブリダニは餌食であるナミハダニを糞や脱皮殻で探すことはよく知られている。さらに最近の研究でチリカブリダニやコマユバチを誘引する物質は、ナミハダニやタバコガ幼虫の唾液の刺激によって植物が生産することが明らかになっている。これらの事実から、捕食者や寄生者は害虫が誘導して植物が生産するシノモンをシグナルとして、餌食や寄主の居所を知り、餌食や寄主の出すカイロモンで餌食や寄主を探しあてると考えられている (高林・田中, 1995)。

フェロモンも捕食者にとっての化学的手掛かりとなる。スジマグラメイガ (*Anagasta kuehniella*) 幼虫の大腮腺には、油状の液体が含まれ、幼虫が出会うとこれを分泌する。この分泌物の本来の機能は、密度調節、個体の分散、幼虫の成長期間や産卵数の調節なので、カールソンとブレナントにより "Epideictic pheromone" と定義されている。寄生者であるヒメバチの一種 (*Venturia canescens*) は、このフェロモンに誘引され、産卵が刺激される。したがって、スジマグラメイガ幼虫が混み合っているほうが寄生を受ける率が高まる (CORBET, 1971)。

ホシカムシの一種 (*Thanasimus dubius*, カッコウムシ科) は松のキクイムシ bark beetle の捕食者で、キクイムシの集合フェロモンであるフロントリンに誘引される (RUSSELL et al., 1984)。

## IV Antimone (アンチモン)

生物が分泌する物質は時として発信者と受信者の両方に害を与えることがある。例えば、病原菌が自分の身を守るために出す防御物質は、しばしば寄主に異常な行動を起こさせたり、死をもたせたりして、病原菌自身を弱らせたり、殺したりすることが多く見られる。植物・害虫・天敵の関係においても植物が身を守るための防御物質が、天敵を忌避させるためにかえって不利となっている場合がある。例えば、多くの植物は分泌腺の機能を持つ毛を持つのが特徴である。この小さい、弱々しい毛が茎や葉を覆い、ここから害虫を忌避させるアロモンを分泌している。野生のトマトは、methylketone, 2-tridecanone を分泌し、野生のタバコは、ニコチン、ノルニコチン、アナバシンなどのアルカロイドを含み、ポテト (*Solanum*) の毛は、veratrine, tomatine, acotine 等のアルカロイドを分泌し、害虫に対して食毒あるいは摂食阻害となる。しかし、害虫を回避するため

の毛が、天敵に物理的、化学的な影響を与え、捕食性のテントウムシ (coccinellid) やクサカゲロウ (chrysopid) の幼虫や成虫は、この毛を忌避する。したがって、害虫には有利でも、植物と天敵にはともに不利となる (RUSSELL et al., 1984; OBRZYCKI and TAUBER, 1984)。

植物二次代謝産物が植物と天敵と両方に害となる場合もある。ある種の植物は、花粉や蜜にアルカロイド、サポニン、不飽和ラクトンその他の有害物質を含んでおり、特定の「共進化種」にのみ無毒で、彼らには花粉や蜜を与えるが、花粉の媒介に役立たない「花粉泥棒」や「蜜泥棒」に有害である。特定の花粉媒介者が少ない場合には、一般訪花昆虫を毒することは、植物にとって不利となる。例えば、前述のキササゲ科の植物、*Catalpa speciosa* の花蜜を飲んだ「蜜泥棒」は、嘔吐や方向感覚の喪失など異常な行動を起こす。これは、花蜜に含まれるイリドイドグリコサイドの毒性のためである。

ある種の植物 (*Aesculus californica* 等) は、毒蜜を分泌するので、これを集める蜜蜂は直接死ぬか、巣に持ち帰ってコロニーを全滅させることがある。毒植物を食害する半翅目昆虫は、有毒なハニーデューを生産する。有毒な花やその蜜は、それらを必要とする天敵に対しても有害である。マメ科の植物の葉には、ワックスが多いので、テントウムシ幼虫 coccinellid (捕食者) はすべて、アブラムシを捕食できない。

ハチは、しばしば木のヤニにとらえられる。べとついた毛、樹脂、ワックスなどがある花は、「蜜泥棒」を寄せ付けられないが、天敵も近寄ることができない。このように、植物が「毒」を作るのは害虫から身を守るため、一応その目的は達成したが、天敵にまで影響を与えるとは考えなかったのであろう。

## V 植物保護への他感作用物質の応用

植物・害虫・天敵は、前述のように、化学物質を介してお互いに密接に関与しあっている。すなわち、植物が生産する物質は、直接あるいは間接的に、有害または有益効果を害虫や天敵に与え、害虫や天敵が発する物質は、これらを捕食する生物に影響を与える。これら複雑な生物と他感作用物質間の関係を解明することは、生物間の情報システムのメカニズムに関する基礎的な理解を高めるだけでなく、生物の共進化のなぞに迫る興味深い問題に解決の糸口を与えてくれる。

植物保護の立場からこれを見ると、植物の生産するアレロモンが殺虫剤として、あるいはリード化合物として利用されてきたことは、ピレスリン、ロテノン、ニコチン

などの例から明らかで、今後ともこのようなアレロモンの探索は、天然物化学の重要な一分野として続くことは間違いない。ここでは、植物・害虫・天敵3者間にかかわる他感作用物質について簡単に考察してみよう。

フェロモンが害虫防除や発生予察にかなり広く実用化されているのに対し、他感作用物質の利用は、例えば、ピネンがマツマダラカミキリの誘引に、メチルオイゲノールがミカンコミバエの誘引に、ごく限られた昆虫種にごく限られた地域で、害虫防除やモニタリングに利用されているに過ぎない。しかし、植物または害虫の生産するカイロモンを用いて天敵を集める試みは、捕食性ダニや寄生バチで行われ、実験的には成功を収めている。また、天敵を放飼後、分散を防ぐのにカイロモンを利用する研究も行われている。

バッタ (*Zonocerus elegans*) は、植物の生産するカイロモン、ピロリジン・アルカロイド、を摂食誘引物質として利用しているので、これを非農耕地に散布したり、毒餌に混入して用いることもでき、一部地域では実用化しているという。

農業システムにおいて、植生は通常単純であるが、これを多様化すると、害虫に対する直接効果と天敵に対する間接的効果によって害虫密度を抑制することが知られ、経済的に有用な植物とその他の植物との混植が有害生物防除に試みられている (アレロパシー)。フィリピンでは、トウモロコシにつる性のヒルガオ (の一種) が巻き付くと、アワノメイガの産卵が抑制されることから、この二種を混植する農耕が勧められている。このメカニズムはまだ明らかではないが、物理的なストレスからトウモロコシが生産する揮発性物質がアワノメイガにアレロモンとして働いているものと考えられている。

特定の害虫に抵抗性のある新品種を作出することは、これまで育種事業として大きな成果を上げてきていることはいままでのない。しかし、植物の抵抗性には、害虫防除と相入れない場合がある。一例を示すと、トマトに含まれるアルカロイドのトマチンは鱗翅目昆虫に有害であるが、*Heliothis zea* はこれに感受性が低い。*H. zea* に寄生する天敵 *Hyposoter exiguae* は *H. zea* を通してトマチンを摂取し、著しい成育阻害を受ける。したがって、トマチン含量の多いトマトはより大きい害を受けることになる。新品種育成に当たっては、害虫誘引性を減じ、天敵誘引性を高めるよう努力しなければならない。

最近、バイオテクノロジーによる新品種作出の可能性が高まっている。遺伝子産物である proteinase inhibitors のようなタンパク質の導入による全身獲得抵抗性 (SAR) の研究は、現在精力的に行われているが、

他感作用物質のような非タンパク性低分子化合物では必ずしも容易ではない。植物が生産するアロモンやシノモンの合成にかかわる酵素の活性化によってその合成能を高めることなどが考えられよう。最近、植物保護に天敵の利用が進められている。天敵にアロモンを導入できれば、捕食者から身を守ることができるので、天敵の死亡率は減じ、より効果的な害虫防除が可能であろう。

以上のように、他感作用物質は、害虫の総合防除の一環として導入すれば、実用的な価値は広がるであろう。今後、益々研究が発展することを期待している。

#### 引用文献

- 1) ALDRICH, J. R. et al.(1985) : *Experientia* 41: 420.
- 2) BI, J. L. and G. W. FELTON(1995) : *J. Chem. Ecol.* 21: 151.
- 3) ——— et al.(1994) : *J. Chem. Ecol.* 20: 183.
- 4) BLAAKMEER, A. et al.(1994) : *J. Chem. Ecol.* 20: 1657.
- 5) BOWERS, M. D. and G. H. PUTTICK(1986) : *J. Chem. Ecol.* 12: 169.
- 6) BROWER, L. P. et al.(1968) : *Science* 161: 1349.
- 7) ——— et al.(1984) : *J. Chem. Ecol.* 10: 1823.
- 8) CORBET, S. A.(1971) : *Nature* 232: 481.
- 9) DETLINGS, J. K. and M. I. DYER(1981) : *Ecology* 62: 485.
- 10) DICKE, M. et al.(1990) : *J. Chem. Ecol.* 16: 381.
- 11) EHRlich, P. and R. RAVEN (1964) : *Evolution* 18: 586.
- 12) EISNER, T. et al.(1971) : *Science* 172: 277.
- 13) ——— and S. NOWICKI(1980) : *Science* 209: 1039.
- 14) ERNSTING, G. et al.(1985) : *Ent. exp. appl.* 38: 41.
- 15) FERGUSON, J. E. and R. L. METCALF(1985) : *J. Chem. Ecol.* 11: 311.
- 16) ——— et al.(1985) : *J. Chem. Ecol.* 11: 1307.
- 17) FINIDORI-LOGLI V. et al.(1996) : *J. Chem. Ecol.* 22: 541.
- 18) 深海 浩(1992) : 生物たちの不思議な物語, 化学同人, p 39.
- 19) GIBSON, R. W. and J. A. PICKETT(1988) : *Nature* 302: 608.
- 20) HOLLOBLER, B.(1971) : *Sci. Ameri.* 224 (3) : 86.
- 21) HORI, K. and R. ATALAY(1980) : *Appl. Ent. Zool.* 15: 234.
- 22) HOWARD, R. W.(1980) : *Science* 210: 431.
- 23) ISHAAYA, I. and M. STERNLICHT(1971) : *J. Exp. Bot.* 22: 146.
- 24) JONES, C. G. et al.(1986) : *J. Chem. Ecol.* 12: 749.
- 25) ——— et al.(1989) : *J. Chem. Ecol.* 15: 1811.
- 26) JONES, R. L. et al.(1971) : *Science* 173: 842.
- 27) KARBAN, R. and R. CAREY(1984) : *Science* 225: 53.
- 28) KARTOHARDJONO, A. and E. A. HEINRICHS(1984) : *Environ. Ent.* 13: 359.
- 29) KUNZE, A. et al.(1996) : *J. Chem. Ecol.* 22: 491.
- 30) LINCOLN, C. et al.(1971) : *J. Econ. Entom.* 44: 1326.
- 31) LOKE, W. H. and T. R. ASHLEY(1984) : *J. Chem. Ecol.* 10: 1019.
- 32) LOUGHRIN, J. H. et al.(1995) : *J. Chem. Ecol.* 21: 1457.
- 33) MONTEITH, L. G.(1960) : *Can. Ent.* 92: 641.
- 34) NAULT, L. R. et al.(1976) : *Science* 192: 1349.
- 35) NORDLUND, D. A. and W. J. LEWIS(1985) : *Ent. exp. appl.* 38: 109.
- 36) OBRYCKI, J. J. and M. J. TAUBER(1984) : *Environ. Entom.* 13: 679.
- 37) REGNIER, F. E. and E. O. WILSON(1971) : *Science* 172: 267.
- 38) REICHSTEIN, T. et al.(1968) : *Science* 161: 861.
- 39) RISCH, S. J. and F. R. RICKSON(1981) : *Nature* 291: 149.
- 40) RUSSELL, F. et al.(1984) : *J. Chem. Ecol.* 10: 177.
- 41) SEIBER, J. N. et al.(1980) : *J. Chem. Ecol.* 6: 321.
- 43) SMILEY, J. T. et al.(1985) : *Science* 229: 649.
- 44) STEPHENSON, A. G.(1982) : *J. Chem. Ecol.* 8: 1025.
- 45) ———(1982) : *Ecology* 63: 663.
- 46) 高林純示(1995) : 共進化の謎に迫る, 化学の目で見る生態系, 高林純示, 西田律夫, 山岡恭平著, 平凡社, p 200.
- 47) 高林純示, 田中利治(1995) : 寄生バチをめぐる「三角関係」, 講談社, p 34.
- 48) TALLAMY, D. W.(1985) : *Ecology* 66: 1574.
- 49) THIERY, D. and J. H. VISSER(1986) : *Ent. exp. appl.* 41: 165.
- 50) TURLINGS, T. C. J. et al.(1990) : *Science* 250: 1251.
- 51) ——— et al.(1995) : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 4169.
- 52) VAN DER MEER, R. K. and D. P. WOJEIK(1982) : *Science* 28: 806.
- 53) ヴィックラー, W. 著, 羽田節子訳(1993) : 擬態, 自然もうそをつく, 平凡社, p 41.
- 54) WHITMAN, D. W.(1988) : in "Novel Aspects of Insect-plant Interactions" ed. by P. Barbosa and D. K. Letourneau, A Wiley-Interscience Publication, New York p 11.
- 55) WILLIAMSON, D. L.(1971) : *Ann. Ent. Soc. Amer.* 64: 586.
- 56) WOOD, D. L.(1982) : *Annu. Rev. Ent.* 27: 411.
- 57) 山岡恭平(1995) : 共進化の謎に迫る, 化学の目で見る生態系, 高林純示, 西田律夫, 山岡恭平著, 平凡社, p 103.