

# カメムシ類のフェロモン —集合をめぐる—

独立行政法人農業生物資源研究所 <sup>やす</sup>安 <sup>だ</sup>田 <sup>てつ</sup>哲 <sup>や</sup>也

## はじめに

アリやハチなど社会性昆虫においては、階級などにより役割を分担して集団が構成される集合現象がよく知られている。準社会性昆虫であるカメムシ類においても集合現象が観察されている。集合の形成により雌雄の出会いの機会が増加するので、成虫を含んだ集合の場合には配偶行動の場という意味があると考えられる。配偶以外にも、カメムシの集合には採餌や防御などにおいて様々な意味があると考えられている(藤崎, 2001)。では集合形成にどのような要因が関与するのであろうか。

生物は匂いなどの化学的刺激を個体間通信に利用してきた。この化学的刺激を情報化学物質(Infochemicals)と総称する。同種個体間での通信に利用されるものをフェロモン(Pheromone)、異種個体間で利用されるものを他感作用物質(Allelochemicals)という。DICKE and SABELIS (1988)は他感作用物質を「コストと利益」の観点から、放出者に利益があるアロモン(Allomone)、受容者に利益があるカイロモン(Kairomone)、放出者と受容者の両者に利益があるシノモン(Synomone)に区別している。

多くのカメムシ類の分泌物によって同種の誘引・集合や配偶行動が引き起こされることが明らかにされ、分泌物中に含まれる化学的解発因、すなわちフェロモン、が同定されてきている。表-1に主要なカメムシ類における集合や配偶行動に関連したフェロモンを示した。放出者からみて異性の個体に作用し、配偶行動を引き起こしたときには性フェロモン(Sex pheromone)、一方で両性や幼虫にも作用し、同種の集合を引き起こしたときには集合フェロモン(Aggregation pheromone)と区別されて呼称されてきた。しかし異性が誘引された現象のみに注目して性フェロモンとされていたものが、同性も誘引されたので集合フェロモンとされたミナミアオカメムシなどの例にあるように、二つの用語は現象のみに着目して区別して使用されている例が多い。カメムシ以外の昆虫種も含めて多様な機能をもつフェロモンが集合フェロモンとして一括りにされている現状から、成虫だけが生産する集合フェロモンを性フェロモンに含め、「準社会性昆虫が集団の維持に使うフェロモンで、成虫期に限

って放出されるものを除いたもの」を集合フェロモンと定義されるべきという主張さえなされている(佐久間, 1994)。ここでは、カメムシ類の集合をめぐるフェロモンについて紹介し、いわゆる「集合フェロモン」といわれる情報化学物質の性質を考察していきたい。

## I ミナミアオカメムシの配偶行動とフェロモンの役割

ミナミアオカメムシ *Nezara viridula* (カメムシ科)はダイズなど様々な作物に対する害虫であり、世界中に分布している。農業害虫としての関心から、配偶行動を含めて多くの研究が行われてきた。

ミナミアオカメムシの非休眠の雄は、雌(BRENNAN et al., 1977)、雄や幼虫(ALDRICH et al., 1987)を誘引する。選択型のオルファクトメーターを用いた室内実験において、雄由来の空気捕集物が雌の定位を引き起こし(BORGES et al., 1987)、雄の揮発性物質が長距離定位に関与していることが示された。誘引性の集合フェロモンとして、表-1に示す成分が同定され(BAKER et al., 1987; ALDRICH et al., 1987)、その成分比率が地域により異なっていた(ALDRICH et al., 1989)。一方、雄の空気捕集物は近接で配偶行動に類似した行動は引き起こさなかった。雄が出す「Calling song」と呼ばれる音響情報が雌の接近行動を引き起こし(HARRIS et al., 1982)、近接においては音響や視覚情報が配偶行動の解発因として機能している可能性がある。

## II 集合フェロモン機能における同性誘引の意義

集団を形成するときに、異性を誘引することは配偶者の獲得という面から放出者・受容者双方に適応的であると考えられる。では同性の成虫や幼虫を誘引することは放出者や受容者にとって適応的なのであろうか。餌資源探索と寄生者からの回避という側面から集合フェロモンの機能について紹介する。

### 1 餌探索行動とフェロモンの機能

フェロモン物質が配偶者探索というよりも、餌に関連した情報として機能していると考えられる現象が果樹害虫チャバネアオカメムシ *Plautia stali* (カメムシ科)において観察された。雄成虫は雌雄の成虫を誘引するが、誘引された成虫による交尾はほとんど認められず(MORIYA and SHIGA, 1984)、さらに誘引された成虫の消化

表-1 主要カメムシ類の配偶・集合行動に関連したフェロモン

科	学名(和名)・食性など	放出者	受容者	フェロモン成分	生物検定方法	引用
Reduviidae サシガメ科 assassin bug	<i>Pristhesancus plagipennis</i> 捕食性 ( <i>Biprorulus bibax</i> を捕食する)	♂	♂, ♀	(Z)-3-Hexenyl (R)-2-hydroxy- 3-methylbutyrate	オルファクトメ ーター(Y字管) 野外ケージ	(JAMES et al., 1994b)
	<i>Triatoma mazzottii</i> 捕食性 (トリパノゾーマを 媒介する)	♂, ♀, 幼虫	♂, 幼虫	不明	風洞 野外ケージ	(ONDARZA et al., 1986) (LÓPEZ and MORGAN, 1995)
Miridae カスミカメ ムシ科 plant bug	<i>Trigonotylus caelestialium</i> (アカヒゲホソミドリカス ミガメ) イネ科	♀	♂	Hexyl hexanoate, (E)-2-Hexenyl hexanoate, Octyl butyrate	野外	(KAKIZAKI and SUGIE, 1997; 2001)
	<i>Camphylomma verbasci</i> リンゴなど	♀	♂	Butyl butyrate, (E)-2-Butenyl (= Crotyl) butyrate	野外	(THISTLEWOOD et al., 1989) (SMITH et al., 1991)
	<i>Phytocoris relativus</i> ビスタチオ, リンゴなど	♀	♂	Hexyl acetate, (E)-2-Octenyl butyrate	野外	(MILLAR et al., 1997)
	<i>Phytocoris californicus</i> ビスタチオなど	♀	♂	Hexyl acetate, (E)-2-Octenyl acetate	野外	(MILLAR and RICE, 1998)
	<i>Phytocoris difficilis</i>	♀	♂	(E)-2-Hexenyl acetate, (E)-2-Octenyl acetate, Hexyl acetate	野外	(ZHANG and ALDRICH, 2003a)
	<i>Lygus rugulipennis</i> (マキバ カスミガメ) イチゴ, キュウリなど	♀	♂	(E)-2-Hexenyl butyrate	オルファクトメ ーター(十字管)	(INNOCENZI et al., 1998) (GLINWOOD et al., 2003)
	<i>Lygocoris pabulinus</i> リンゴなど	♀	♂	(Z)-9-Pentacosene, (Z)-7-Pentacosene	室内実験	(DRIJFHOUT and GROOT, 2001; 2002)
Anthoridae ハナカメム シ科	<i>Orius insidiosus</i> 捕食性	♀	♂	(2E,7)-2,7-Octadienal, (E)-2-Octenal	野外 (詳細不 明)	(ALDRICH, 1999)
	<i>Orius sautei</i> (ナミヒメハ ナカメムシ) 捕食性	♀	♂	不明(♀のいた付近を♂が盛んに 探索する Trail sex pheromone?)	室内実験	(NAKASHIMA and HIROSE, 1999)
Pentatomidae カメムシ科 stink bug Pentatomid	<i>Nezara viridula</i> (ミナミア オカメムシ) ダイズなど	♂	♂, ♀, 幼虫	(Z)- $\alpha$ -Bisabolene, (E)-Nerolidol, <i>trans</i> -(Z)- $\alpha$ -Bisabolene epoxide, <i>cis</i> -(Z)- $\alpha$ -Bisabolene epoxide, Nonadecane	野外	(BRENNAN et al., 1987) (BORGES et al., 1987) (BAKER et al., 1987) (ALDRICH et al., 1987)
	<i>Acrosternum hilare</i> ワタ, ダイズなど	♂	♀	(4S)- <i>cis</i> -(Z)- $\alpha$ -Bisabolene epoxide	オルファクトメ ーター(Y字管) 飛翔ケージ	(McBRIEN et al., 2001)
	<i>Euschistus conspersus</i> , <i>E. tristigma</i> , <i>E. servus</i> , <i>E. polotus</i> , <i>E. ictericus</i> 植食性	♂	♂, ♀, 幼虫	Methyl(2E,4Z)-2,4-decadienoate	野外	(ALDRICH et al., 1991)
	<i>Euschistus heros</i> , <i>E. obscurus</i> ダイズ	♂	♀	Methyl 2,6,10-trimethyltridecanoate, Methyl(2E,4Z)-2,4-decadienoate	オルファクトメ ーター 野外	(ALDRICH et al., 1991; 1994) (BORGES and ALDRICH, 1994) (BORGES et al., 1998a; b) (ZARBIN et al., 2000)
	<i>Plautia stali</i> (チャバナア オカメムシ) カンキツなど	♂	♂, ♀	Methyl(2E,4E,6Z)-2,4,6- decatrienoate	野外	(SUGIE et al., 1996)
	<i>Piezodorus hybneri</i> (イチモ ンジカメムシ) ダイズ, インゲンなど	♂	♂, ♀	$\beta$ -Sesquiphellandrene, (R)-15-Hexadecanolide, Methyl(Z)-8-hexadecanoate	風洞 オルファクトメ ーター(Y字管)	(LEAL et al., 1998)

科	学名(和名)・食性など	放出者	受容者	フェロモン成分	生物検定方法	引用
	<i>Eurydema rugosa</i> (ナガメ) アブラナ科	幼虫	幼虫	(E)-2-Hexenal	オルファクトメ ーター(Y字管)	(ISHIWATARI, 1976)
	<i>Biprorulus bibax</i> カンキツ	♂	♂, ♀	(3R,4S,1'E)-3,4-Bis(1'butenyl)- tetrahydro-2-furanol, Linalool, Farnesol, Nerolidol, (E)-2-Hexenal	オルファクトメ ーター(Y字管) 飛翔ケージ 野外	(OLIVER et al., 1992) (JAMES et al., 1994 a ; 1996)
	<i>Chlorochroa sayi</i> コムギ, トマト, ワタなど	♂	♀	Methyl geranate, Methyl citronellate, Methyl(E)-6-2,3- dihydrofarnesoate	オルファクトメ ーター(Y字管) 野外	(Ho and MILLAR, 2001a)
	<i>Chlorochroa ligata</i> リンゴやナシなど <i>Chlorochroa uhleri</i> コムギ, トマト, ワタなど	♂	♀	Methyl(R)-3-(E)-6-2,3- dihydrofarnesoate, Methyl(2E,6E)-farnesoate, Methyl(5E)-5-2,6,10-trimethyl- 5,9-undecadienoate	オルファクトメ ーター(Y字管) 野外	(Ho and MILLAR, 2001b)
	<i>Podisus maculiventris</i> 捕食性	♂	♂, ♀, 幼虫	(E)-2-Hexenal, Benzyl alcohol, (+)-(S)-Linalool, Terpinen-4-ol, (+)-(R)- $\alpha$ -Terpineol, Piperitol	野外	(ALDRICH et al., 1984)
	<i>Podisus neglectus</i> 捕食性	♂	♂, ♀	(+)-(S)-Linalool, (E)-2-Hexenal, Benzyl alcohol, $\alpha$ -Terpineol	野外	(ALDRICH et al., 1986)
	<i>Stiretrus anchorago</i> 捕食性	♂	♂, ♀, 幼虫	6,10,13-Trimethyltetradecanol	野外	(KOCHANSKY et al., 1989)
	<i>Thyantia pallidovirens</i> ピスタチオ, リンゴ, トマ トなど	♂	♀	Methyl(2E,4Z,6Z)-2,4,6- decatrienoate, (+)- $\alpha$ -Curcumene, (-)-Zingiberene, (-)- $\beta$ -Sesquiphellandrene	オルファクトメ ーター(Y字管) 野外	(McBRIEN et al., 2002)
Lygaeidae ナガカメム シ科 seed bug	<i>Tropidothorax cruciger</i> (ジ ユウジナガカメムシ) ガガイモ科	♂	♂, ♀	(2E)-2,7-Octadienyl acetate, (E)-2-Octenyl acetate	オルファクトメ ーター(Y字管) 野外	(ALDRICH et al., 1997)
	<i>Neacoryphus bicrucis</i>	♂	♂, ♀	(2E,4E)-2,4-Hexadienyl acetate, Phenethyl acetate	野外	(ALDRICH et al., 1997)
	<i>Oncopeltus fasciatus</i> ガガイモ科のトウワタなど	♂	♂, ♀, 幼虫	(2E)-2,7-Octadienyl acetate	野外	(ALDRICH et al., 1999)
	<i>Lygaeus kalmi</i> ガガイモ科の植物や昆虫の 死体	♂	♂, ♀, 幼虫	(2E)-2,7-Octadienyl acetate, (2E)-2,5-Hexadienyl acetate, (E)-2-Heptenyl acetate	野外	(ALDRICH et al., 1999)
	<i>Geocoris punctipes</i> 捕食性(アブラムシなど)	♀	♂	(E)-2-Octenyl acetate	オルファクトメ ーター(Y字管)	(MARQUES et al., 2000)
Alydidae ホソヘリカ メムシ科 broadhead- ed bug	<i>Riptortus clavatus</i> (ホソヘ リカメムシ) ダイズ	♂	♂, ♀, 幼虫	(E)-2-Hexenyl (E)-2-hexenoate, (E)-2-Hexenyl (E)-3-hexenoate, Tetradecyl(= Myristyl) isobutyrate	野外	(LEAL et al., 1995)
	<i>Leptocoris chinensis</i> (クモ ヘリカメムシ) イネ科	♂?♀?	♂	(E)-2-Octenyl acetate, Octanol	野外	(LEAL et al., 1996)
	<i>Alydus eurinus</i> マメ科ハギ属	♀	♂, ♀, 幼虫	2-Methylbutyl butyrate, (E)-2-Methyl-2-butenyl butyrate	野外	(ALDRICH et al., 2000)

管は空で、性的にも未成熟であった(志賀・守屋, 1989)。また、捕食性カメムシ *Podisus maculiventris* (カメムシ科) においても同様な機能があると考えられる。風洞研究において、絶食させた雄や雌、幼虫はフェロモン物質に誘引されたが、十分に餌を与えたものは誘引されなかった (SHETTY and HOUGH-GOLDSTEIN, 1998)。誘引された幼虫がフェロモン物質を含む誘引源に口吻を突きたてるという行動も観察され (SANT'ANA et al., 1997)、捕食性カメムシの人工飼料の摂食刺激剤としてフェロモン物質を利用することも考えられている (ALDRICH, 1999)。

一方で餌摂取が放出者側でフェロモン物質生成(または放出)のキーとなっている例が、捕食性の *Stiretrus anchorago* (カメムシ科) などで知られている (ALDRICH and LUSBY, 1986; KOCHANSKY et al., 1989)。餌を与えた虫体からはフェロモン成分が生産・放出されるが、絶食させると成分は検出されなかった。

同性や幼虫の集合において餌資源探索・利用システムの一環としてフェロモンが利用されているのであれば、受容者にとっては適応的であると考えられる。さらに幼虫を餌資源に誘導することによって子孫の生存率を高めるという意味では放出者にとっても適応的であると考えられるかもしれない。

## 2 フェロモン成分の寄生者による利用

寄生者から隠れて配偶者を探索するために、同性の他個体がフェロモンを盗聴しているのではないかという説がある。*Podisus* spp.の集合フェロモンを寄生性のヤドリバエ (Tachinidae) がカイロモンとして利用していることが示された (ALDRICH et al., 1984)。ほかにもミナミアオカメムシなど多くのカメムシ類のフェロモンに寄生者が誘引されることが知られている。フェロモンを放出する雄は配偶者のみならず、寄生者も誘引してしまう危険性がある。自身はフェロモンを放出しないで雄に誘引される雄の他個体は、寄生される危険性を避けて配偶者を探索できると考えられる。この恩恵にあずかるためには誘引される成虫が十分に性的に発達している必要がある、この説の検証にはさらなる検討が必要である。

## III 多機能な (E)-2-Hexenal

カメムシ類から放出される (E)-2-hexenal がカメムシの様々な行動において適材適所に機能している。

成虫後胸腺 (metathoracic scent gland)、幼虫腹部背板腺 (dorsal abdominal gland) の分泌物には (E)-2-hexenal や (E)-2-octenal などが含まれている。これらは典型的な「防御物質」、すなわちアロモンとして機能していると考えられていた (ALDRICH et al., 1999)。実際、アリ類に対する (E)-2-hexenal の忌避効果が調べられている (BLUM, 1961)。この分泌物は同種の他個体に危険を知らせる警報フェロモン (Alarm pheromone) とし

ても機能している。ナガメ *Eurydema rugosa* (カメムシ科) の幼虫分泌物は他の幼虫の葉上からの落下を引き起こし、分泌物に含まれる成分である (E)-2-hexenal も同様の行動を引き起こした (ISHIWATARI, 1974)。警報フェロモンは集合した個体間において機能するものであり、防御物質としての機能を含めて外敵から身を守る集合性昆虫の生存戦略の一つであると考えられる。

一方で (E)-2-hexenal は集合フェロモンとしても機能していた。ナガメにおいて (E)-2-hexenal が少量出されたときには幼虫に対する集合フェロモンとして機能していた (ISHIWATARI, 1976)。また (E)-2-hexenal はオーストラリアのカンキツの害虫である *Biprorulus bibax* (カメムシ科) の誘引を引き起こした (JAMES et al., 1996)。また、この物質は *Podisus* spp. における誘引性の集合フェロモンの1成分である (ALDRICH et al., 1984)。さらに、広い範囲の植物に含まれている (E)-2-hexenal は、植食性カメムシにおける餌情報として機能している可能性もある。

カメムシ類の集合や分散という相反する現象に (E)-2-hexenal という同一の物質が直接関与していたことは、カメムシ類におけるフェロモン物質の「曖昧さ」を示すものであり、フェロモン研究における機能解明の重要性を示していると考えられる。

## IV カシカメムシ科の性フェロモン

他の多くのカメムシ類において雄が放出する「集合フェロモン」が同種の昆虫を誘引するのに対して、多くのカシカメムシ科においては雌が放出する成分が雄を誘引する性フェロモンとして機能していることが示されている。

北米のリンゴの害虫 *Campylomma verbasci* における配偶行動が詳しく調べられている。日没4時間前から日没1時間後の間に、雌は腹部を上げるコーリングポーズをとり、雄は盛んに花や植物の周りを飛び回る行動が観察されている。また雌を仕掛けたトラップに雄のみが捕獲される。これらの現象から雌由来の性フェロモンの存在が示された。この雌への誘引性は雌を寄主植物と一緒にすることにより増強された。雌を雄と一緒にトラップに仕掛けると誘引性は減少し、交尾により雌の誘引性が低下すると考えられた (THISTLEWOOD et al., 1989)。

北西ヨーロッパのリンゴの害虫である *Lygocoris pubukinus* において、長距離からの定位と近距離での配偶行動は別の刺激により引き起こされることが示された。室内試験により *L. pubukinus* の雌は雄を誘引し、雌性フェロモン (未同定) の存在が示された (BLOMMERS et al., 1988)。近距離での配偶行動に関連して、交尾前に雄が腹部を震わせる行動を示す。雌の脚部抽出物は雄の腹部を振るわせる行動を引き起こしたが、雄の抽出物では同様の行動は解発されなかった (DRIJFHOUT and GROOT, 2001)。雌の抽出物や空気捕集物から低揮発性の

炭水素類 (表-1 参照) が検出され, 化合物の混合物が雄の腹部を震わせる行動を引き起こした (DRIJFHOUT and GROOT, 2002)。したがって, 雌脚部由来の低揮発性の成分が, 極めて近距離において性フェロモンとして機能していると考えられる。

ところが *L. pubukinus* の雌成虫の誘引性が hexyl butyrate により阻害されることが示された。この成分は雄の後胸腺の分泌物に多量に含まれる成分である。雌を入れた容器内に hexyl butyrate を入れると誘引性は低下したが, 雌を入れた容器の空気に後から hexyl butyrate を混入しても誘引性が低下することはなかった。これは雌の性フェロモン生成を hexyl butyrate が抑制したことにより, 雄に対する誘引性が低下したためと考えられる (GROOT et al., 2001)。一方で hexyl butyrate が雄の定位を直接阻害していると考えられる例が知られている。*Phytocoris difficilis* の性フェロモン物質 (表-1 参照) を仕掛けたトラップへの雄の誘引を hexyl butyrate が阻害した (ZHANG and ALDRICH, 2003b)。この成分は雄の分泌物に多量に含まれているものであり, 最初に雌に到達した雄が放出し, 他の雄を雌に定位させないように機能することにより, 異性をめぐる雄間競争において重要な役割をしていると考えられる。

## おわりに

多くのカメムシ類はイネや野菜, 果樹などを加害し, 多大な被害を出し, 農業害虫として防除の対象となっている。近年では斑点米を生産するカメムシによる被害が特に注目されている。カメムシ類においてもフェロモンなど情報化学物質を利用した害虫管理手法の開発も試みられている (例えば SANT'ANA et al., 1997 など)。しかしフェロモン利用の問題点も指摘されている。例えばチャバネアオカメムシのモニタリングに集合フェロモンを利用する場合, 誘引される成虫の生理状態が影響することを考慮する必要がある (II 章 1 節参照)。またフェロモンが天敵昆虫によってカイロモンとしての利用されている例があり, フェロモンを利用した害虫管理においても, 天敵相への影響を考慮する必要がある。

紹介したほかにも多くのカメムシのにおい成分を分析した論文があるが, 成分の機能どころか現象すら記述のない例も少なからずあり, ここでは省略した。カメムシのにおいには様々な機能があり, 一義的に結論できないものが多く存在する。カメムシ類のフェロモン研究において野外および室内での行動学的・生態学的観察が重要であり, 集合フェロモンのより明確な機能の解明が期待される。

## 引用文献

- 1) ALDRICH, J.R. (1999) : Pheromones of non-Lepidopteran insects associated with agricultural plants. CABI Publishing, Wallingford, Oxon, UK., p. 357 ~ 381.
- 2) ——— and W.R. LUSBY (1986) : Comp. Biochem. Physiol.

- 85 B: 639 ~ 642.
- 3) ——— et al. (1984) : Environ. Entomol. 13: 1031 ~ 1036.
- 4) ——— et al. (1986) : Experientia 42: 583 ~ 585.
- 5) ——— et al. (1987) : J. Exp. Zool. 244: 171 ~ 175.
- 6) ——— et al. (1989) : Naturewissenschaften 76: 173 ~ 175.
- 7) ——— et al. (1991) : Environ. Entomol. 20: 477 ~ 483.
- 8) ——— et al. (1994) : J. Chem. Ecol. 20: 1103 ~ 1111.
- 9) ——— et al. (1997) : Entomol. Exp. Appl. 84: 127 ~ 135.
- 10) ——— et al. (1999) : Chemoecology 9: 63 ~ 71.
- 11) ——— et al. (2000) : Can. Entomol. 132: 915 ~ 923.
- 12) BAKER, R. et al. (1987) : J. Chem. Soc. Chem. Commun. 414 ~ 416.
- 13) BORGES, M. and J.R. ALDRICH (1994) : J. Chem. Ecol. 20: 1095 ~ 1102.
- 14) ——— et al. (1987) : Entomol. Exp. Appl. 44: 205 ~ 212.
- 15) ——— et al. (1998a) : J. Appl. Entomol. 122: 335 ~ 338.
- 16) ——— et al. (1998b) : Physiol. Entomol. 23: 202 ~ 207.
- 17) BLOMMERS, L.H.M. et al. (1988) : Entomol. Ber. Amst. 48: 175 ~ 179.
- 18) BLUM, M.S. (1961) : Ann. Entomol. Soc. Am. 54: 410 ~ 412.
- 19) BRENNAN, B.M. et al. (1977) : Environ. Entomol. 6: 169 ~ 173.
- 20) DICKE, M. and M.W. SABELIS (1988) : Funct. Ecol. 2: 131 ~ 139.
- 21) DRIJFHOUT, F.P. and A.T. GROOT (2001) : J. Chem. Ecol. 27: 1133 ~ 1149.
- 22) ——— et al. (2002) : Entomol. Exp. Appl. 106: 73 ~ 77.
- 23) 藤崎憲治 (2001) : カメムシはなぜ群れる? 離合集散の生態学, 京都大学学術出版会: 258 pp.
- 24) GLINWOOD, R. et al. (2003) : Acta Agric. Scand., Sect. A, Animal Sci. 53: 29 ~ 32.
- 25) GROOT, A.T. et al. (2001) : Agric. For. Entomol. 3: 49 ~ 55.
- 26) HARRIS, V.E. et al. (1982) : Ann. Entomol. Soc. Am. 75: 234 ~ 249.
- 27) Ho, H.Y. and J.G. MILLAR (2001a) : J. Chem. Ecol. 27: 1177 ~ 1201.
- 28) ——— (2001b) : ibid. 27: 2067 ~ 2095.
- 29) INNOCENZI, P. J. et al. (1998) : BCPC-Pests and Diseases 3: 829 ~ 832.
- 30) ISHIWATARI, T. (1974) : Appl. Entomol. Zool. 9: 153 ~ 158.
- 31) ——— (1976) : ibid. 11: 38 ~ 44.
- 32) JAMES, D.G. et al. (1994a) : J. Chem. Ecol. 20: 71 ~ 80.
- 33) ——— et al. (1994b) : ibid. 20: 3281 ~ 3295.
- 34) ——— et al. (1996) : ibid. 22: 1697 ~ 1708.
- 35) KAKIZAKI, M. and H. SUGIE (1997) : Appl. Entomol. Zool. 32: 648 ~ 651.
- 36) ——— (2001) : J. Chem. Ecol. 27: 2447 ~ 2458.
- 37) KOCHANSKY, J. et al. (1989) : ibid. 15: 1717 ~ 1728.
- 38) LEAL, W.S. et al. (1995) : ibid. 21: 973 ~ 985.
- 39) ——— et al. (1996) : ibid. 22: 1429 ~ 1437.
- 40) ——— et al. (1998) : ibid. 24: 1817 ~ 1829.
- 41) LÓPEZ, L.C. and E.D. MORGAN (1995) : ibid. 21: 2069 ~ 2078.
- 42) MARQUES, F. de A. et al. (2000) : ibid. 26: 2843 ~ 2855.
- 43) McBRIEN, H.L. et al. (2001) : ibid. 27: 1821 ~ 1839.
- 44) ——— et al. (2002) : ibid. 28: 1797 ~ 1818.
- 45) MILLAR, J.G. et al. (1997) : ibid. 23: 1743 ~ 1754.
- 46) ——— and R.E. RICE (1998) : J. Econ. Entomol. 91: 132 ~ 137.
- 47) MORIYA, S. and M. SHIGA (1984) : Appl. Entomol. Zool. 19: 317 ~ 322.
- 48) NAKASHIMA, Y. and Y. HIROSE (1999) : Ecol. Entomol. 24: 115 ~ 117.
- 49) OLIVER, J. et al. (1992) : Tetrahedron Lett. 33: 891 ~ 894.
- 50) ONDARZA, R.N. et al. (1986) : J. Econ. Entomol. 79: 688 ~ 692.
- 51) 佐久間正幸 (1994) : 日本農薬学会誌 19: S19 ~ S23.
- 52) SANT'ANA, J. et al. (1997) : Biol. Control. 10: 123 ~ 128.
- 53) SHETTY, P.N. and J.A. HOUGH-GOLDSTEIN (1998) : J. Entomol. Sci. 33: 72 ~ 81.
- 54) 志賀正和・守屋成一 (1989) : 果樹試報 A16: 133 ~ 168.
- 55) SMITH, R.F. et al. (1991) : J. Chem. Ecol. 17: 1437 ~ 1447.
- 56) SUGIE, H. et al. (1996) : Appl. Entomol. Zool. 31: 427 ~ 431.
- 57) THISTLEWOOD, H.M.A. et al. (1989) : Can. Entomol. 121: 737 ~ 744.
- 58) ZARBIN, P.H.G. et al. (2000) : J. Chem. Ecol. 26: 2737 ~ 2746.
- 59) ZHANG, Q.H. and J.R. ALDRICH (2003a) : ibid. 29: 1835 ~ 1851.
- 60) ——— (2003b) : Naturewissenschaften 90: 505 ~ 508.