

昆虫－植物の特異な関係 ～共進化を促す化学因子の探究～

京都大学大学院農学研究科 西田 律夫

現在地球上に繁茂する植物は20万種、それらの植物と密接に関わりながら生存する昆虫は100万種とも200万種ともいわれている。3億年に及ぶ両者の相互作用の中で植物は一次物質として豊富な食物資源を提供する一方、多様な二次代謝物質を生産して過剰な食害に抵抗してきた。昆虫はそれら有害物質等を回避あるいは克服する能力を発展させ、自らの適応範囲を確保・拡大してきた。他方、高等植物の多くは、美しい花の色素や香りを創造し、種族保存ための任務を昆虫など花粉媒介者に依存する一面をもっている。このように昆虫と植物の接点で働く誘引因子や忌避因子などの生態情報物質 (semiochemicals) の存在は相互の長い「共進化」の歴史を物語っている。

昆虫と植物の相互作用において、昆虫は植物に著しい淘汰圧をかけ、一方、植物は昆虫の行動や生理を攪乱あるいは制御する術を獲得しつつ互いに多様に分化してきた。人類が農耕を始めて以来、「害虫」として農業環境で勢力範囲を拡大していったり、逆に適応力の限界から急速に姿を消し去った生物種も少なくない。昆虫の害虫化の過程や植物の抵抗性獲得の過程など、比較的短期間に形成された適応のプロセスを理解する上にも両者の境界面で働く化学因子の解明は重要である。このことはまた、昆虫の行動・生理を制御する素材開発の可能性など植物保護の新技术に展望を与えるものと期待される。ここに、昆虫－植物間の相互作用を仲立ちする化学的要因についていろいろな観点から考察したい。

1. 昆虫の寄主選択と植物成分 ～チョウの産卵行動の化学～

モンシロチョウはキャベツやダイコン (アブラナ科)、アゲハ (図1) はミカン、カラタチ、サンショウ (ミカン科)、といったように植食性昆虫は、自分の寄主範囲を限られた植物群に定めている場合が多い。一般に、寄主の認識は成虫による産卵と幼虫時代の摂食の二段階で厳格に行われている。とくに、卵からかえったばかりのひ弱な幼虫が直ちに餌にありつけるように、成虫による産卵行動は極めて正確である。複雑な植生の中からいったいどのように自分の寄主植物を見つけ出しているのか、アゲハチョウ類をモデルとして、昆虫の寄主認知行動に関わる化学因子を追跡した。

1. アゲハチョウ類の産卵刺激物質

アゲハチョウ科に属するチョウは世界に500種ほど生息するが、そのほとんどがミカン科かウマノスズクサ科を食草としている。このほか、モクレン科、クスノキ科、セリ科など寄生する植物種は多岐にわたるが、個々の種のチョウはいずれも自分の寄主を限定している。これらの母蝶は、自分の寄主植物に対してのみの確な産卵行動を示す。これと全く同様の反応は、食草の抽出物を浸した濾紙で雌成虫を刺激することによっても誘導できる。雌成虫の前あしには化学受容器が存在し、接触することによって、寄主植物特有の化学情報を「味」検出している。

ウンシュウミカンの葉に含まれるアゲハの産卵刺激成分は極めて親水性の強い複数の物質から成り、ブタノール可溶部から4種のフラボノイド配糖体 (vicenin-2 [1], narirutin [2], hesperidin [3], rutin [4]), 水層部からは4種の塩基性物質 (adenosine [5], 5-hydroxy-*N*ω-methyltryptamine [6], bufotenine [7], synephrine [8]) ならびに中性物質 (+)-*chiro*-inositol [9], 両性物質 stachydrine [10] を活性因子として単離・同定した (図1) (Nishida et al., 1987; Ohsugi et al., 1990). これら10種の化合物は、いずれも単独では全く産卵刺激活性を示さないが、すべてを適当な割合で混ぜ合わせるとミカン生葉抽出物に匹敵する強い活性を示した。化合物1~6の組み合わせによる活性発現効果を表1に例示する。フラボノイド混合物 (1 + 2 + 3 + 4) では低い活性しか示さないが、これに塩基性物質5または6を混合すると顕著な活性を示すようになり、1~6を混合すると産卵反応個体は100%に達した。表には示していないが、1~10の全化合物を混合した試料にはごく低濃度でも鋭敏に反応した。これら産卵刺激物質は、水溶性という共通の物性を示すが、相互に著しく化学性質を異にする物質群から成り立っている。化合物2, 3, 7, 8のようにミカン科にかなり特徴的に見出される物質もあるが4, 5のように植物界に広く分布している物質も含まれている。すなわち、アゲハ母蝶による選択的な寄主の認知は複数の系統を異にする成分の組み合わせに対する「ブレンドの味」であることが判明した。

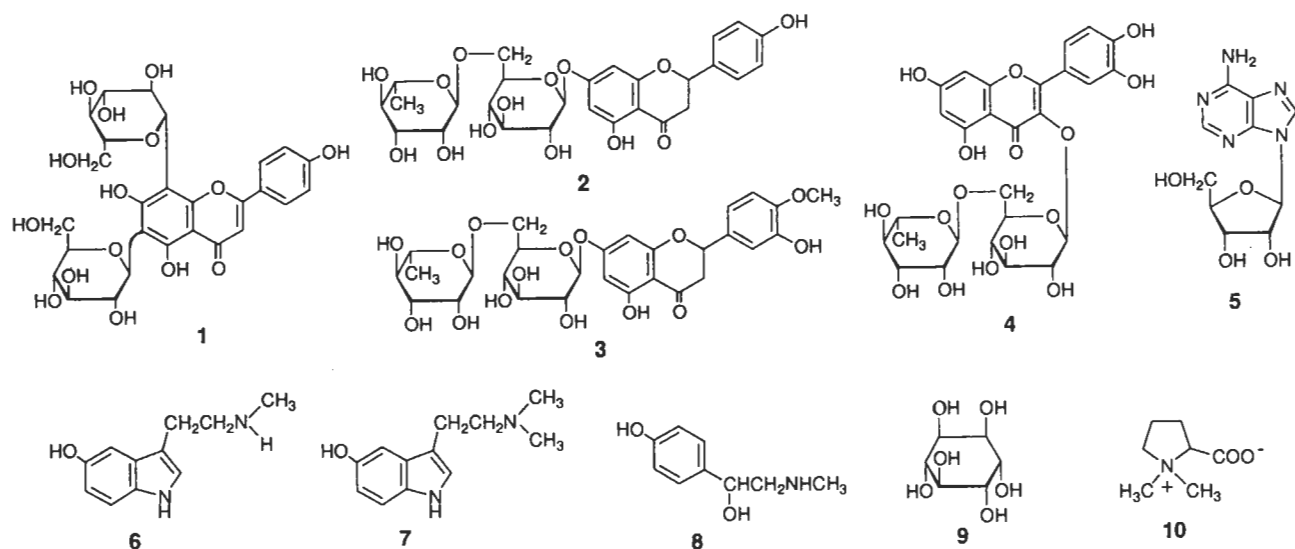


図1. アゲハの産卵刺激物質 (食草: ミカン)

表1. アゲハ産卵刺激成分の混合による活性発現効果

化合物*	産卵反応
1 + 2 + 3 + 4	27 %
5 + 6	13 %
1 + 2 + 3 + 4 + 5	63 %
1 + 2 + 3 + 4 + 6	86 %
1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 6	100 %

*各化合物 10 μg を 10 cm² 濾紙片当りに投与



これまでに *Papilio* 属のアゲハ類を中心として多くの産卵刺激物質が明かにされている (Nishida, 1995). 本田は同じミカン科を寄主とするクロアゲハの産卵刺激物質としてウンシュウミカン葉より hesperidin [3], synephrine [8], stachydrine [10], proline, naringin および quinic acid を同定した (Honda, 1990). 物質 3, 8 はアゲハと共通であるが, narirutin [2] の位置異性体である naringin は塩基性物質 5 + 6 の組合わせでアゲハには全く活性を示さないし, 逆に 5 や 6 はクロアゲハには不活性であった. 両種の寄主選好の若干の相違が, このような個々の化合物に対する感受性への差に基づいているのかも知れない. 一方, Feeny らはセリ科を寄主とする北米のクロキアゲハの産卵刺激物質のひとつとして, ニンジンの葉から luteolin 7-*O*-(6"-*O*-malonyl)- β -D-glucoside [11], tyramine [12] などを同定した (図 2) (Feeny et al., 1988; Sachdev-Gupta 1994). このように, *Papilio* 属アゲハの産卵刺激因子としてフラボノイドを含む複合成分の寄与が次第に明らかになってきている. また, クロキアゲハの利用する塩基性因子 11 は, アゲハ・クロアゲハにおける synephrine [8] と同起源の物質であり, ミカン科・セリ科と系統を異にする植物群の間での寄主認識物質の共通基盤が注目される.

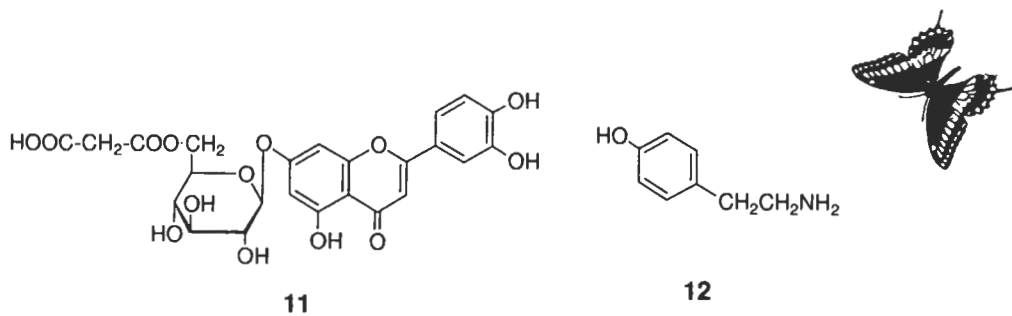


図 2. クロキアゲハの産卵刺激物質 (食草: セリ科)

ジャコウアゲハ (図 3) は, ウマノスズクサ *Aristolochia* 属を食草としている. ウマノスズクサ生葉のメタノール抽出物は, 母蝶に対して強い産卵刺激活性を示す. この場合も活性は複数成分の協力作用であり, aristolochic acid I [13] をはじめとする数種の類縁体とイノシトールのメチルエーテル sequoyitol [14] が主要因子であることが判明した (Nishida & Fukami, 1989). それぞれ単独では活性が弱い, ほとんど示さないが, 両者を混合すると顕著な産卵反応を誘起した. 化合物 13 はウマノスズクサ属に特有の成分であり, 14 はむしろ裸子植物に広く分布する成分である. 植物界でこれら 2 種の物質を偶然に含む確率は極めて低いと考えられ, ジャコウアゲハの正確な定位反応は, このような特異な組合わせに基づくものと思われる. なお未知の因子の存在が示唆されているが, 比較的シンプルな組合わせであることはアゲハと異なる点である. アゲハの産卵刺激物質 9 およびジャコウアゲハにおける 14 は同系統のサイクリトールである. 産卵刺激物質アゲハの食性進化の過程に, 産卵刺激成分の共通項と特異項がどのように関わっていったのか, その植物化学的なルーツを辿ることが興味深い.

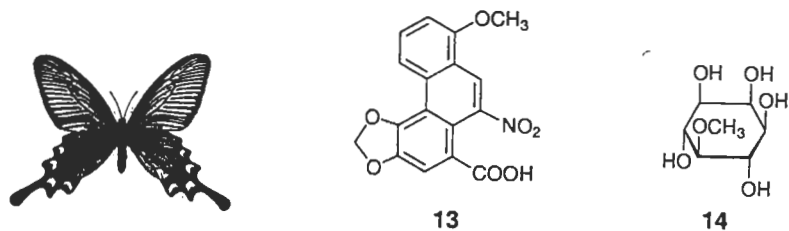


図3. ジャコウアゲハの産卵刺激物質（食草：ウマノスズクサ科）

2. アゲハチョウの産卵阻害物質

アゲハは多種のミカン科植物に寄生するが、同科のコクサギにはまったく産卵しない。ウンシュウミカン抽出物にコクサギ抽出物を混合して産卵テストをした結果、コクサギの葉にはアゲハの産卵を強く阻害する成分が含まれていることが判明した。この場合も親水性の多成分系であったが、ブタノール可溶部よりその一因子を単離し、quercetin 3-O-(2G-β-D-xylopyranosylrutinoside) [15] と同定した (Nishida et al., 1990)。この化合物は、アゲハの産卵刺激因子 rutin [4] のキシロシル誘導体である。刺激因子を修飾することによって逆の作用を発現する結果となっている。草食性昆虫との相互作用のなかで植物がこのような段階的な化学修飾によって防御能力を発達させてきたとすれば大変興味深い。

産卵・摂食阻害因子など、植物が昆虫を寄りつけなくする化学的要因を探究することは、彼らの弱点を知る上で重要である。ここでとくに強調すべき視点は、かけ離れた植物群からの単なる antifeedant のスクリーニングではなく、昆虫-植物の相互作用の中で形成された本質的な生理・生態メカニズムを司る物質を探究することである。

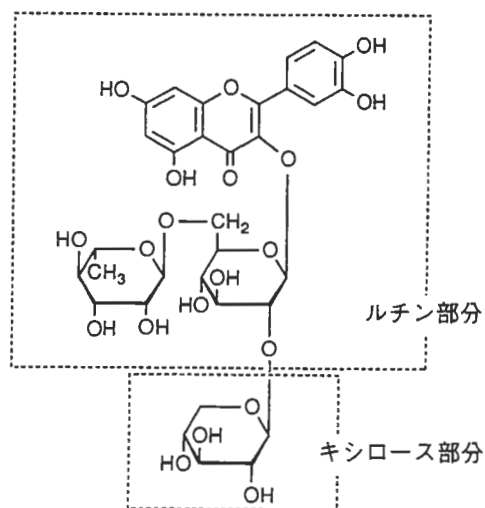


図4. アゲハの産卵阻害物質 [15]

II. 生態情報物質を介した共進化

上に見てきたように一般に草食性昆虫の寄主認識は、植物（化学シグナルの発信者）に含まれる誘引因子や産卵・摂食刺激因子など寄生者（受信者）にプラス（利益）に作用する「カイロモン (kairomone)」と、忌避因子や産卵・摂食阻害因子など寄生者にマイナス（不利益）に作用する「アロモン (allomone)」によって制御されている。これらの物質は、すべて植物の生産する二次代謝産物であり、食うものと食われるものとの相互作用の中で植物側が産み出してきた成分と考えられている。このような生態情報物質 (semiochemicals) はその機能により次のように分類されている。

— 生態情報物質 (semiochemicals) —

フェロモン (pheromone) : 同種内の交信に利用される情報物質

アレロケミカル (allelochemical) : 同種間の交信に利用される情報物質

アロモン (allomone) : 発信者に有利に働く情報物質

カイロモン (kairomone) : 受信者に有利に働く情報物質

シノモン (synomone) : 双方に有利に働く情報物質

ここで、植物がどのようにしてアルカロイド・テルペノイド・フラボノイドなど多様な二次代謝物（植物本来の生育に直接関係がないと思われる生産物）の生産能を有するのか生態情報物質という観点から考えてみることにしよう。それには「共進化 (coevolution)」の概念が重要と言われている。この言葉を最初に用いた Ehrlich & Raven (1964) は、その論文「チョウと植物の共進化」のなかで次のように述べている。

一 太古の裸子植物の衰亡と入れ替わりに、地球上は、多様な被子植物によって覆われ始めた。とくにその初期において植物の二次代謝物が植食者に対する強力な防御物質として働いていたことを示す根拠が、たとえば比較的原始的なモクレン亜綱の植物（モクレン科、クスノキ科、ウマノスズクサ科など）における並みはずれたアルカロイド生産能にみることができる。これら植食者にとって有害な物質も、やがてはある種の昆虫などによって克服されよう。解毒機構を獲得した生物はその植物を欲しいままにできるであろう。そのなかでさらに新たな二次代謝物を生産し得た植物は、これを盾に食害に抵抗する。しかし、やがてそれをも克服した植食者が出現し、その加害が新たな淘汰圧となって働く。一イタチゴッコのようであるが、そのたびに「武器」は増強され続けてゆくので、このプロセスはまるで「軍拡競争」である。

確かにウマノスズクサひとつを取り上げても、その茎葉中には aristolochic acid 以外にもテルペノイド、フラボノイド、フェニルプロパノイドなど生合成経路をまったく異にする二次代謝物が数え切れないほど詰め込まれている。こういった「化学障壁」の多くはアロモンとして働き、植物と植食者相互のかけひきによる長い歴史の中で発達してきたものと考えられている。チョウと植物の関係は、植物二次代謝物を介して果てしなく繰り広げられる軍拡競争のシナリオがあてはまる典型といえるかもしれない。1-2 で述べたアゲハ産卵阻害物質の例（物質 15）は、共進化の一コマを想起させる興味深い例であり（現在の

アゲハの生活史を考慮すると、コクサギにそれほどの淘汰圧をかけた種とは思えないが)、草食昆虫全般に関してこのような抵抗性獲得プロセスの進化学的背景を検討することが今後の課題である(西田, 1995)。

また、ここでもうひとつ注目すべきことは、狭食性の昆虫が利用している寄主認識成分(カイロモン)も、もともと植物にとって寄生者を撃退する化学障壁(アロモン)として発達してきたものと考えられることである。たとえば、ミカン葉に含まれる bufotenine [7] や synephrine [8] は草食者一般に対して強力な神経作用物質であるし、ウマノスズクサ葉に含まれる aristolochic acid I [13] は強い細胞毒性を持っている。特定の植物に寄生する昆虫(単食性/狭食性)は、進化の過程でこれらの有害な植物成分をなんらかの方法で克服し、それどころか、それら特徴的な構成物質を自分の寄主発見の目印として積極的に利用するというきわめてしたたかな戦略をとっている。アゲハにおける産卵刺激/産卵阻害の相反する応答はいずれも前あしの化学受容器官で認識されることから、これらの特異的なレセプターによる化学受容がどのようなメカニズムで成り立っているのか分子レベルでの説明が、食性の進化を理解する上で重要な目標となってきた (Tsuchihara et al., 2000)。

「共進化」を厳密に定義すると、2つの生物種が相互に相手の遺伝形質に影響を与えることが前提になっている。共進化を裏付ける遺伝学的解析もいろいろな例で試みられている。植食者と植物をめぐる軍拡競争においてはむしろ複数の生物種が複雑に影響を及ぼしあった群集構造の中で、複数の形質が進化するという場面がより一般的と思われる。このことは、ひとつの断面だけを捉えて共進化を考察することが極めて困難であることを物語っている。それは、「進化」を直接的に検証することができないもどかしさに通ずる宿命的な問題でもある。もともと、共進化理論はここに述べたように生物種間の闘争を進化の基本原理として展開されてきたが、「もちつもたれつ」の相利共生系のなかには、厳密に一対一で進んだと考えられる共進化も多く知られている。次に、昆虫と植物間の協力的な関係の中に介在する化学要因についてミバエの例から考察してみたい。

III. 昆虫と植物の共生を仲立ちする化学因子 ～ミバエ誘引物質の謎～

1. ミバエ類の雄を誘引する物質

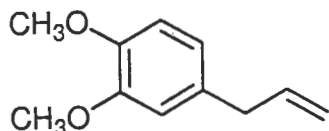
ミカンコミバエとウリミバエは、ともに熱帯果実を脅かす大害虫である。海外から国内への果樹持ち込みに厳しい検疫が課せられるのも、主にこれらの害虫の侵入を水際で防ぐためである。小笠原、沖縄諸島などでは、長年ミカンコミバエとウリミバエの被害に悩まされてきたが、1985年前種は日本から完全に一掃された。ミカンコミバエの撲滅計画は国家事業として17年の歳月をかけて進められた。その計画の中で威力を発揮したのがメチルオイゲノール (methyl eugenol [16]) による雄の大量誘殺である。ミカンコミバエの雄が 16 に強く誘引される習性を利用して誘引剤と殺虫剤を浸み込ませたテックス板を航空散布し、地域内のすべての雄成虫を一網打尽に抹殺することによって繁殖ができないようにする方法である。これは、殺虫剤の使用を最小限にとどめ特定の農業害虫を選択的に根絶するという画期的な方法として高く評価されている (Koyama et al., 1984)。



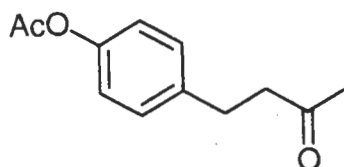
ミカンコミバエ
Bactrocera dorsalis



ウリミバエ
Bactrocera cucurbitae



メチルオイゲノール [16]



キュールア [17]

図5. ミバエ類とその特異的雄誘引物質

一方、ウリミバエは同様に雄誘引剤のキュールア (cue-lure [17]) による大量誘殺法と不妊化虫放飼法の組み合わせにより1993年日本における撲滅が成功をおさめた (図5)。

メチルオイゲノールは植物界にかなり広く分布する精油成分であり、ミカンコミバエが本物質を含む植物に強く誘引される事実はかなり以前から知られていた。ウリミバエ誘引剤のキュールアは合成によって開発された物質であるが、そのデアセチル体 **18** (raspberry ketone) はラズベリー果実やデンドロビウム蘭の花の芳香成分である。しかし、どうして雄成虫だけが、しかも何のためにこれらの植物成分に集まってくるのか、その生物学的意味については全く知られていなかった。この不可解な行動の中に何か合目的性が潜んでいるのではないだろうかと考えた筆者は、マレーシアの数地点において採集した野生のミバエの化学分析を実施した。その結果、ミカンコミバエの野生雄は虫体内に **16** に関連の深い2種の物質 (2-allyl-4,5-dimethoxyphenol [19] および *trans*-coniferyl alcohol [20]) を相当量蓄えていることが判明した (Nishida et al., 1988)。室内で人工的に累代飼育している雄個体では、これらに対応する物質は全く認められない。ミカンコミバエの雄成虫は野生するメチルオイゲノール含有植物を頻繁に訪れ同物質を体内に積極的に取り込んでいることが判明した。室内飼育個体は純粹の **16** を摂食させたところ、ごく短時間のうちに体内に吸収し、**19** および **20** に変換することが判明した (図6)。これらの物質の大部分は性フェロモン分泌器官である直腸腺組織に蓄積され、配偶行動の行われる日没前後に体外に放出される。**16** を摂取した雄は、未摂取の雄に比べ交尾成功率が高い。行動試験から直腸腺の **19** および **20** は雌に対する性フェロモンとして作用することが明かになった。これらの物質は日没前後の数時間だけ至近距離で雌を誘引する特異的な効果を示す。雌の行動を制御する化学因子の解明は、新たな防除技術の開拓にも重要な意味をもつと思われる。また本物質は、鳥など天敵に対する毒性や摂食阻害作用を示し、防御物質 (アロモン) としての生態学的意義も明らかになってきている (Nishida et al., 1988; Tan & Nishida, 1998)。

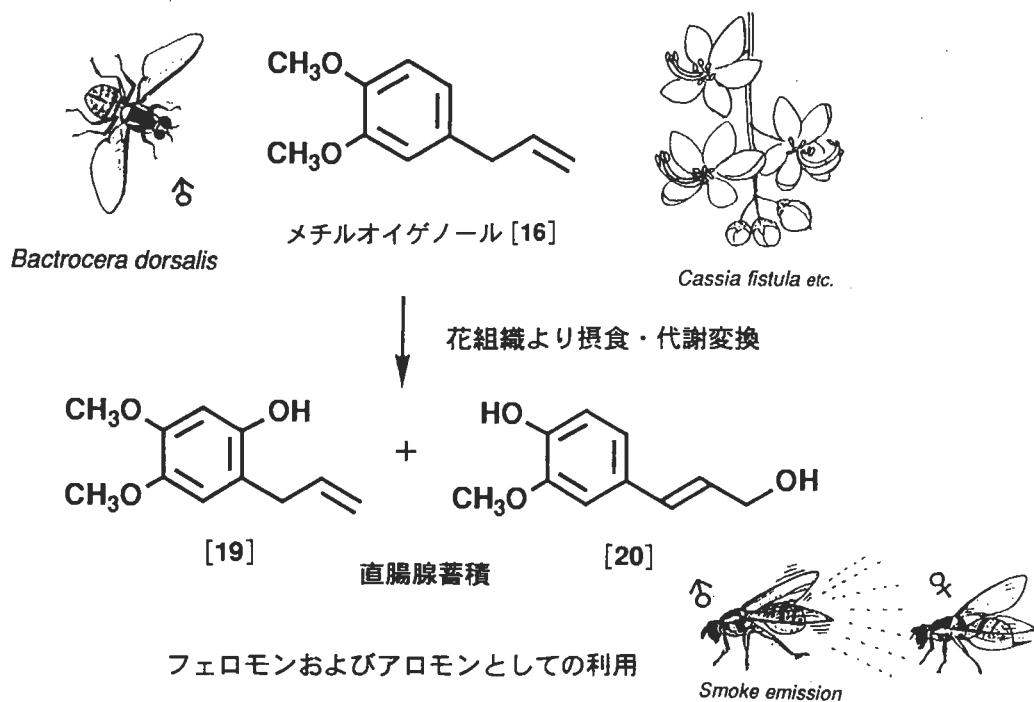


図6. ミカンコミバエ雄によるメチルオイゲノールの虫体内への取り込みとその生態学的機能

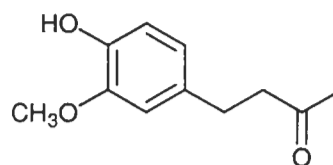
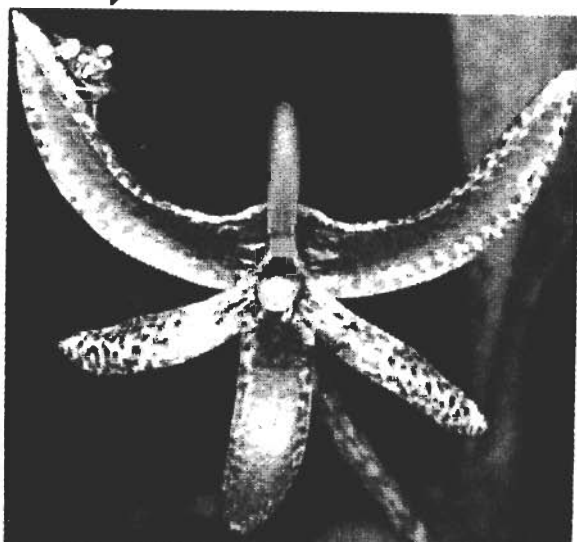
2. ミバエとミバエ蘭の共進化

もともとこれらミバエ雄誘引物質は各種の植物の花から多く見出されている (Nishida et al., 1993, 1997). 野生ミバエの虫体表から特定の植物の花粉が検出されることは、昆虫と植物の密接な相互作用を示唆している。ランの一種では誘引したミバエを花の中に閉じ込め、受粉させてから解放するものがあることがわかってきた。これらのフェニルプロパノイド化合物は、受粉を介した昆虫と植物の共生的関係の中から産生されるようになったものと考えられる。昆虫-植物の闘争の中で生み出された植物二次代謝物質と対比して考えると生態学的背景が極めて興味深い。以下に示す例はその共進化的な巧妙さを物語っている。

マレーシアの熱帯雨林に自生するラン科植物 *Bulbophyllum patens* の花は、各種の *Bactrocera* 属ミバエの雄成虫を強く誘引する。このいわゆる "ミバエ蘭" の唇弁は可動式になっており、誘引されたミバエは体の重みで花の内室に閉じ込められ、このときミバエの背面に花粉塊がくっつく (図7)。この一連の訪花行動をくり返すことによって受粉が成立するものと考えられる。花に含まれる誘引物質は、zingerone [4-(4-hydroxy-3-methoxyphenyl)-2-butanone] [21] と同定された (Tan & Nishida, 2000)。本物質は 16 と 18 のいずれにも類似した構造を持ち、メチルオイゲノール-誘引性のミカンコミバエ群 (*Bactrocera papayae*, *B. carambolae*, *B. umbrosa*) と キュールア-誘引性のウリミバエ群 (*B.*

cucurbitae, *B. tau*) の両方を強く誘引した。ランの花を摂食した雄ミバエは、直腸分泌腺に **21** あるいはその還元体 (zingerol) を選択的に蓄積した。 *B. papaya* と *B. cucurbitae* において、これらの直腸分泌腺に貯蔵された花香物質は、雌の交尾受け入れ姿勢を誘起させる性フェロモンとして機能していることが判明した。熱帯雨林に密やかに咲くこの花は、二系統の雄ミバエを操る誘引物質を分泌して、確実な複数の送粉者を確保する一方、雄ミバエは雌に求愛するためのプレゼントとして花の香を集める。すなわち、花の生産する二次代謝産物が植物と昆虫相互の生殖システムに直接的に作用することを示している。この場合、仲立する物質 **21** は、発信者 (花) にも受信者 (ミバエ) にもプラス (利益) に働くので「シノモン」に分類される (II 節参照)。この調査で明らかになった誘引物質 **21** は、これまで知られていなかった複数系統のミバエを一網打尽に誘引しうるユニークな化合物である。このような害虫の生活史に深く関わる生態情報物質の追跡には、種本来の生態環境あるいは進化の歴史に辿って、その秘密を探っていく必要がある。

ミバエの背中に蘭の花粉塊がついている



Zingerone [21]

図 7. ミバエ蘭 *Bulbophyllum patens* の花に誘われてやってきた *Bactrocera papayae* とミバエ誘引成分 zingerone [21].

おわりに

植物は、昆虫のみならず多くの生物との競争にうち勝ち、あるいは共存すべく、その化学的手段として多様な二次代謝産物を発達させてきたと考えられている。ある種の昆虫はこれらの障壁を乗り越え、逆に食物探索のシグナルとし、あるものは防御や配偶行動の手段として活用している。しかし、実際の生理・生態系での機能などその存在意義が明かにされているものは、全体から見ればまだわずかである。これら昆虫-植物間相互作用の基本的な機序を明かにしてゆく中から、昆虫の行動を制御しうる新たな素材を探求してゆくことが今後の農業管理・環境保全を推進する上の重要な課題であると考えられる。

引用文献

- Ehrlich, P. R., Raven, P. H. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* **18**: 586-608.
- Feeny, P., Sachdev, K. Rosenberry, L., and Carter, M. 1988. Luteolin 7-O-(6"-malonyl)- β -D-glucoside and *trans*-chlorogenic acid: Oviposition stimulants for the black swallowtail butterfly. *Phytochemistry* **27**: 3439-3448.
- Honda, K. 1990. Identification of host-plant chemicals stimulating oviposition by swallowtail butterfly, *Papilio protenor*. *J. Chem. Ecol.* **16**: 325-337.
- Koyama, J., Teruya, T., and Tanaka, K. 1984. Eradication of the oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) from the Okinawa Islands by a male annihilation method. *J. Econ. Entomol.* **77**:468-472.
- Nishida, R., Ohsugi, T., Kokubo, S., and Fukami, H. 1987. Oviposition stimulants of a Citrus-feeding swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. *Experientia* **43**: 342-344.
- Nishida, R., Tan, K. H., Serit, M., Lajis, N. H., Sukari, A. M., Takahashi, S., and Fukami, H. 1988. Accumulation of phenylpropanoids in the rectal glands of males of Oriental fruit fly, *Dacus dorsalis*. *Experientia* **44**: 534-536.
- Nishida, R., and Fukami, H. 1989. Oviposition stimulant of an Aristolochiaceae-feeding swallowtail butterfly, *Atrophaneura alcinous*. *J. Chem. Ecol.* **15**: 2565-2575.
- Nishida, R., Ohsugi, T., Fukami, H., and Nakajima, S. 1990. Oviposition deterrent of a Rutaceae-feeding swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*, from a non-host rutaceous plant, *Orixa japonica*. *Agric Biol. Chem.* **54**: 1265-1270.
- Nishida, R., Iwahashi, O., and Tan, K. H. 1993. Accumulation of *Dendrobium superbium* (Orchidaceae) fragrance in the rectal glands by males of the melon fly, *Dacus cucurbitae*. *J. Chem. Ecol.* **19**: 713-722.
- Nishida, R. 1995. Oviposition stimulants of swallowtail butterflies. pp. 17-26. in J. M. Scriber, Y. Tsubaki and R. C. Lederhouse (eds.) *Swallowtail Butterflies: Their Ecology and Evolutionary Biology*. Scientific Publishers, Gainseville.
- Nishida, R., Shelly, T. E. and Kaneshiro, K. Y. 1997. Acquisition of female-attracting fragrance from a Hawaiian lei flower, *Fagraea berteriana*, by males of the oriental fruit fly. *J. Chem. Ecol.* **23**: 2275-2285.
- Ohsugi, T., Nishida, R., and Fukami, H. 1991. Multi-component system of oviposition stimulants for a Rutaceae-feeding swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*. *Appl. Entomol. Zool.* **26**: 29-40.
- Sachdev-Gupta, K., Renwick, J. A. A., Radke, C. D. 1990. Isolation and identification of oviposition deterrents to cabbage butterfly, *Pieris rapae*, from *Erysimum cheiranthoides*. *J. Chem. Ecol.* **16**: 1059-1067.
- Tan, K. H. and Nishida, R. 1998. Ecological significance of male attractant in the defence and mating strategies of the fruit fly, *Bactrocera papayae*. *Entomol. Exp. Appl.* **89**: 155-158.
- Tan, K.-H. and Nishida, R. 2000. Mutual reproductive benefits between a wild orchid and fruit flies via a floral essence. *J. Chem. Ecol.* **39**: 533-546.
- 西田律夫 1995 チョウと食草—その食性進化の謎。「共進化の謎に迫る—化学の目で見る生態系」, (高林ら, 共著) 平凡社.