植物-植食者-天敵相互作用系における植物情報化学物質の機能

塩尻かおり^{1,2}・前田太郎³・有村源一郎^{2,3}・小澤理香^{2,3}
下田武志⁴・高林純示^{1,5}

¹ 京大大学生態学研究センター

² 生物系特定産業技術研究推進機構

³ 京都大学大学院農学研究科

⁴ 農業技術研究機構中央農業総合研究センター

⁵ 科学技術振興事業団クレスト

Functions of Plant Infochemicals in Tritrophic Interactions between Plants, Herbivores and Carnivorous Natural Enemies. Kaori Shiojiri (Center of Ecological Research, Kyoto University, Otsu 520-2113, Japan: Bio-oriented Technology Research Advancement Institution, Tokyo 105-0001, Japan), Taro Maeda (Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan), Gen-ichiro Arimura, Rika Ozawa (Bio-oriented Technology Research Advancement Institution, Tokyo 105-0001, Japan: Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan), Takeshi Shimoda (National Agricultural Research Center, Tsukuba 305-0031, Japan) and Junji Takabayashi (Center of Ecological Research, Kyoto University, Otsu 520-2113, Japan: CREST of JST, Tokyo 102-8666, Japan). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 46: 117-133 (2002)

Abstract: Carnivorous natural enemies of herbivores such as predators and parasitoids use herbivore-induced plant volatiles (HIPV) when searching for their prey/hosts. This paper summarizes the specificity of (1) plant-carnivore interactions, (2) plant-plant interactions, (3) plant-herbivore interactions, (4) herbivore-herbivore interactions and (5) herbivore-carnivore interactions mediated by HIPV under both laboratory and field conditions. The biochemical and molecular mechanisms involved in the production of HIPV by plants, and chemical nature of elicitors are also reviewed. The prospect for application of HIPV in pest management is discussed.

Key words: Herbivore-induced plant volatiles, tritrophic interaction, jasmonic acid, interaction webs, pest management

はじめに

生態系における生物間の相互作用では、植物-植食者間や植食者-捕食者間などに見られる「食う-食われる」という直接的な関係が我々にもっとも馴染みが深く、その視点での多くの研究が進められてきた。しかし1980年代より、「植物が昆虫などの植食者に食べられた場合、その植食者の捕食性天敵を誘引する物質を生産・放出する」という現象が明らかになり、「植物-捕食者間の情報化学物質を介した相互作用」という新たな生物間相互作用に関する知見が蓄積されてきた。その中で、植物が自ら防衛する代わりに揮発性の化学物質を放出し、それによって天敵の寄主の発見効率を向上させ、結果として植食者による被害が低減するという作用は植物の間接防衛と考えられ、近年注目が集まっている。本総説では、このような植物-植食者-捕食者という3つの栄養段階にまたがる生物間相互作用系(以下三者系: tritrophic interactions と呼ぶ)における植物情

報化学物質の機能に関する実証的研究の成果について概観する。なお、植物が植食者の食害に应答して、誘導的に生産する匂い成分は、植食者誘導性植物揮発性成分(Herbivore-Induced Plant Volatiles: HIPV)と呼ばれている。本稿では以下単に「(被害植物の)匂い」と表現する。

本原稿に対し貴重なコメントを頂いた、戒能洋一、仲島義貴、高橋英夫の各氏にあつく御礼申し上げる。なお、これら一連の研究の一部は生物系特定産業技術研究推進機構と科学技術振興事業団戦略的基礎研究推進事業の助成をうけたものである。

食害植物と天敵間のケミカルコミュニケーションの実証的研究

1. 植物-ハダニ-捕食性天敵

1) 食害葉の誘引性

植物-植食者-捕食性天敵の三者系における食害株からの匂いを介した相互作用に関する研究は、1983年オランダ

2002年2月14日受領 (Received 14 February 2002)

2002年5月14日登載決定 (Accepted 14 May 2002)

の Sabelis と Baan によって報告された, “ハダニ食害リママメが捕食性カブリダニを誘引する” という実験結果から始まる。彼らはカブリダニの匂い応答を検定するために, 針金でできた通路が中心にある Y 字型のオルファクトメーターを考案し, 捕食性ダニが健全葉の匂いよりもハダニ食害葉の匂いを好むことを実験室内で実証した。食害葉の誘引性をもたらす本体としては, 食害葉そのもの, その上のハダニ, ハダニ分泌物(糸, 糞, 脱皮殻等)等の可能性が考えられる。彼らは, それぞれの効果をオルファクトメーターを用いて調べた結果, 食害葉そのものが捕食性ダニの一種チリカブリダニ(*Phytoseiulus persimilis*)に対し最も高い誘引性を示すことも明らかにしている(Sabelis et al., 1984)。カブリダニは食害葉から出るこの特異的な匂いを利用してパッチ状に分布するハダニ食害植物(餌パッチ)を効率的に探索すると考えられる。

捕食性の天敵を誘引する食害葉の匂いは複数の揮発成分によって構成される。ナミハダニ(*Tetranychus urticae*)に食害されたリママメの場合, 4種のテルペン[(*E*)- β -オシメン, (*E*)-4,8-ジメチル-1,3,7-ノナトリエン[(*E*)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene; 以下 DMNT], (*E,E*)-4,8,12-トリメチル-1,3,7,11-トリデカテトラエン[(*E,E*)-4,8,12-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene; 以下 TMTT], リナロール]とサリチル酸メチル(MeSA)が食害特異的に放出される(Dicke et al., 1990c)。TMTT以外のこれらの成分は各々単一化合物のみでもチリカブリダニを誘引することが報告されている(Dicke et al., 1990c)。また MeSA に関しては, チリカブリダニの第一脚ふ節にある匂い受容感覚器で受容されることが明らかにされている(Bruyne et al., 1991)。実際, 食害葉からの匂い物質にさらされた捕食者が第一脚を高く持ち上げ, 匂いを受容しようとする様なポーズを示すことがチリカブリダニ(Sabelis and Afman, 1994), ケナガカブリダニ(*Amblyseius womersleyi*) (前田, 未発表), ミヤコカブリダニ(*A. carifornicus*) (下田, 未発表)で認められており, 捕食性ダニは第一脚の感覚器官において揮発性の各化学物質を認識し, ハダニの探索を行っていることが考えられる。

2) 天敵のパッチ滞在時間に与える影響

ハダニ食害葉の生産する匂い成分は, 天敵が餌パッチ(食害株)を発見する段階で利用されるだけでなく, 天敵の採餌行動全般において重要な役割を果たすことも明らかになってきている。チリカブリダニはナミハダニ食害リママメの匂いを受容すると風上(匂い源)に向かって歩くが, 単に空気だけの場合風下に向かう(Sabelis and van der Weel, 1993)。この行動はカブリダニが餌パッチに定着し続けるために有効であろう。また数種のカブリダニは風による分散を行うが, ハダニ食害特異的な匂いを生産している植物からは分散しない傾向がある(Sabelis and Afman, 1994)。さらに, チリカブリダニおよびケナガカブリダニは, 現在

いる餌パッチを諦める時間を決定する際にもハダニ食害葉からの匂いを利用することも報告されている(Maeda et al., 1998; Mayland et al., 2000; Maeda and Takabayashi, 2001a)。我々はナミハダニ食害インゲン株の匂いが存在する場合, チリカブリダニとケナガカブリダニの餌パッチに対する滞在時間は, 匂いがない場合に比べ有意に短くなることを明らかにした。つまり, 周囲の状況を匂いにより把握し, 周囲に好適な餌パッチが存在する場合には現在のパッチを離れて好適なパッチへ向かい, 好適なパッチがない場合にはそのパッチに留まるという, 効率の良い採餌行動をとっていると考えられる。最適採餌戦略の理論では, 捕食者が周囲の環境を全て知っているという, 非現実的な仮定をする場合があるが(e.g. MacArthur and Pianka, 1966; Charnov, 1976; Stephens and Krebs, 1986), 上記2種のカブリダニは, 環境中にある食害葉の匂いを評価することで, そのような仮定に近づいているのかもしれない。

植物-ハダニ-捕食性天敵の系では, 捕食性カブリダニに注目した研究がこれまで多く報告されてきているが, それ以外にもハダニの捕食性昆虫(捕食性アザミウマ, 捕食性ハネカクシ)でハダニ食害葉の匂いに誘引されることが明らかになってきている(Shimoda et al., 1997; Shimoda and Takabayashi, 2001)。また, 植食性アザミウマやキジラミとその捕食性天敵の系でも同様の報告がある(Dicke and Groeneveld, 1986; Drukker et al., 1995; Shimoda et al., 1997; Venzon et al., 1999)。第1表にこれまでに行われてきた捕食性天敵の三者系の研究をまとめた。

2. 植物-鱗翅目幼虫-捕食寄生性昆虫

植物-ハダニ-ハダニ捕食者の三者系と並んで精力的に研究されてきているのが植物-鱗翅目幼虫-捕食寄生性昆虫の三者系である。寄生蜂ならびに寄生蠅は, 最初は寄主に寄生するが, 最終的に寄主を殺してしまうため, 捕食寄生者と呼ばれている。Turlings et al. (1990) はヤガ科幼虫の内部寄生蜂である *Cotesia marginiventris* がシロイチモジヨトウ(*Spodoptera exigua*)に食害されたトウモロコシ株に誘引されることを見出した。また興味深いことに, 同じ株内で食害を受けた葉以外の健全葉も寄生蜂の誘引性を示すことから, 食害応答による匂い物質生産は全身的な誘導反応であると考えられる(Turlings and Tumlinson, 1992)。このような植物の全身反応(systemic induction)による天敵の誘引はエンドウヒゲナガアブラムシに食害されたソラマメ(Guerrieri et al., 1999)や, オオタバコガに食害されたワタ(Röse et al., 1996), ナミハダニの食害を受けたリママメ(Dicke et al., 1990a), オオモンシロチョウの食害を受けたキャベツ(Mattiacci et al., 2001)でも報告されている。

シロイチモジヨトウに食害されたトウモロコシから誘導的に放出される揮発性成分は12種類確認されている

第1表 植食者が加害した植物が天敵を誘引する系の一覧 植物-植食者-捕食性天敵の系

	植物種	植食者種 ^a	捕食者種 ^b	文 献
1	Lima bean (リママメ)	Two-spotted spider mite <i>T. urticae</i> (ナミハダニ)	<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Sabelis and van de Baan, 1983; Dicke et al., 1990c
2			<i>A. potentillae</i>	Sabelis and van de Baan, 1983; Dicke and Groeneveld, 1986
3			<i>A. swirskii</i>	Dicke et al., 1989
4	Kidney bean (インゲンマメ)		<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Maeda et al., 2000
5			<i>A. potentillae</i>	Koveos et al., 1995
6			<i>A. womersleyi</i> (ケナガカブリダニ)	Maeda et al., 1999
7	Cucumber (キュウリ)		<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Dicke and Sabelis, 1988; Dicke et al., 1990b; Takabayashi et al., 1994a
8	Tomato (トマト)		<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Dicke and Sabelis, 1988
9	Gerbera (ガーベラ)		<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Krips et al., 1999
10	Pear (ナシ)		<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Dicke and Sabelis, 1988
11			<i>A. potentillae</i>	Dicke and Sabelis, 1988
12			<i>A. potentillae</i>	Dicke and Groeneveld, 1986
13	Apple (リンゴ)	European red mite <i>Panonychus ulmi</i> (リンゴハダニ)	<i>A. potentillae</i>	Sabelis and van de Baan, 1983; Dicke et al., 1986, 1988
14		<i>A. finlandicus</i> (イチレツカブリダニ)		
15		<i>T. pyri</i> (パイライカブリダニ)		
16		Apple rust mite <i>Aculus schlechtendali</i> (リンゴサビダニ)	<i>A. potentillae</i>	Dicke et al., 1986, 1988
17		<i>A. finlandicus</i> (イチレツカブリダニ)		
18		<i>T. pyri</i> (パイライカブリダニ)		
19		<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Sabelis and van de Baan, 1983; Dicke and Sabelis, 1988	
20	Cotton (ワタ)	Two-spotted spider mite	<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Bruin et al., 1992
21	Rose (バラ)	<i>T. urticae</i> (ナミハダニ)	<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Dicke and Sabelis, 1988
22	Ground ivy (ツタ)		<i>P. persimilis</i> (チリカブリダニ)	Dicke and Sabelis, 1988
23	Cassava (キャッサバ)	Cassava green mite <i>Mononychellus progresivus</i>	<i>A. anonymus</i>	Janssen et al., 1990
24			<i>A. californicus</i> (ミヤコカブリダニ)	
25			<i>A. limonicus</i>	
26			<i>Cydnodromella pilosa</i>	
27	Lima bean (リママメ)	Western flower thrips <i>Frankliniella occidentalis</i> (ミカンキイロアザミウマ)	<i>A. potentillae</i>	Dicke and Groeneveld, 1986
28		Two-spotted spider mite <i>T. urticae</i> (ナミハダニ)	<i>Scolothrips takahashii</i> (ハダニアザミウマ)	Shimoda et al., 1997
29	Cucumber (キュウリ)	<i>Frankliniella occidentalis</i> (ミカンキイロアザミウマ)	<i>Orius laevigatus</i> (ハナカメムシ)	Venzon et al., 1999
30				Venzon et al., 1999
31	Pear (ナシ)	Pear psyllids <i>Psylla pyri</i> , <i>P. pyricola</i> (キジラミ類)	Anthocorid predators <i>Anthocoris</i> spp., <i>Orius</i> spp. (ハナカメムシ類)	Drukker et al., 1995
32	Barley plant (オオムギ)	<i>Rhopalosiphum padi</i> (アブラムシ)	<i>Coccinella septempunctata</i> (ナナホシテントウ)	Ninkovic et al., 2001

^a *T.*: *Tetranychus*.^b *P.*: *Phytoseiulus*, *A.*: *Amblyseius*, *T.*: *Typhlodromus*.

太字はダニ以外の昆虫。

(Turlings et al., 1990). これらの揮発性成分は、青葉アルコールのような炭素数 6 を基本とする緑の香り、インドール、モノテルペン (炭素数 10 のテルペン)、セスキテルペン (炭素数 15 のテルペン) に分けられる。それらの *C. marginiventris* に対する誘引性の寄与を調べたところ、モノテルペン以外の混合物に高い誘引活性が認められた (Turlings and Fritzsche, 1999). これらの匂いは健全株や機械的傷を与えた株からはほとんど放出されない。

ヤガ科のアワヨトウ (*Mythimna separata*) に被害されたトウモロコシ株からは 30 種の匂い成分が放出され、アワヨトウの寄生蜂であるカリヤコマユバチ (*Cotesia kariyai*) を誘引することが報告されている (Takabayashi et al., 1995). この系でもアワヨトウ吐き戻し液中にエリシター (elicitor) 活性があることは確認されているものの (Takabayashi et al., 1995), その化学構造は明らかになっていない。

上記以外では、「アブラナ科植物–*Pieris* 属幼虫 (主にモンシロチョウ; *Pieris rapae* とオオモンシロチョウ; *P. brassicae* 幼虫) それらの寄生蜂 (*C. glomerata*/ *C. rubecula*) 三者系」, 「アブラナ科植物–コナガ; *Plutella xylostella* 幼虫–コナガコマユバチ (*C. plutellae*) 三者系」, 「植物–エンドウヒゲナガアブラムシ (*Acyrtosiphon pisum*)–アブラムシ寄生蜂 (*Aphidius ervi*) 三者系」などの系がある。さらに、寄生蜂の三者系の研究は「トウモロコシ–アワヨトウ–ブランコヤドリバエ (*Exorista japonica*)」の系で進められている。

鱗翅目幼虫以外の系では、ハムシ (*Xanthogaleruca luteola*) がエルム (*Ulmus campestris*) の葉に卵を産卵することで、植物がこれにตอบสนองして匂いを放出し、ハムシ卵の寄生蜂 (ヒメコバチ; *Oomyzus gallerucae*) を誘引することが見出された (Meiners and Hilker, 1997, 2000). これらの事例を含むこれまで行われた捕食寄生性天敵を含む三者系研究を第 2 表に示す。

被害植物の匂い生産メカニズム

次に植食者に被害された植物葉において誘導的に放出される匂いの生合成メカニズムについて焦点を当てて論じたい。

1. エリシター物質の同定

植物は植食者による被害によって物理的刺激と化学的刺激の両方を受ける。人工的な傷処理 (物理的刺激のみ) を植物に与えた場合、そのような植物から放出される匂い成分は植食者が被害した場合の匂い成分と大きく異なる (Ozawa et al., 2000b). この違いを生み出すものとして、近年植食者から単離された、植物に匂い生産を誘導する化学物質 (エリシター: 化学的刺激) が注目されている。被害株の匂いは植物の人工的な傷処理ではほとんど誘導されない。しかし寄主の唾液 (吐き戻し液) や、そこに含まれる

エリシターを人工的被害を施した葉に塗布した場合に、それぞれの植食者に被害された植物の匂いによく似た組成の匂いの放出を強く誘導する。このことは、植物の植食者特異的な匂い生産には少なくとも被害による物理的刺激とエリシターによる化学的刺激が必要であることを示唆している。また傷とエリシター処理によって誘導される植物由来の匂いは、植食者被害に誘導される匂いと同等、植食者の天敵寄生蜂を強く誘引する能力を有する (Mattiacci et al., 1995; Alborn et al., 1997)。

最近、セルライシン (セルラーゼ混合物) やアラメシチン (ペプチド) といった微生物由来のエリシター物質に関する研究がさかんに進められているが (Koch et al., 1999; Engelberth et al., 2001), 植食者の吐き戻し液中に含まれる植物の匂い放出を誘導するエリシター物質としては、オオモンシロチョウ幼虫から同定された β -グルコシダーゼ (Mattiacci et al., 1995), シロイチモジヨトウ幼虫から同定された N -(17 ヒドロキシリノレンシル)-L-グルタミン (ポリシチン) (Alborn et al., 1997) の 2 つが報告されているにすぎない。ポリシチンはトウモロコシの匂い放出を誘導するものの (Alborn et al., 1997), ワタヤリママメの匂い放出は誘導しない (Spiteller et al., 2001). シロイチモジヨトウがワタヤリママメを被害した際には特異的な匂いの誘導が認められるため、ポリシチンはおそらくある特定の植物種 (この場合、トウモロコシ) でのみ有効なエリシターであると考えられる。また、タバコスズメガ幼虫 (Halitschke et al., 2001), ヤガ科の *Heliothis virescens*, *Helicoverpa zea* 幼虫 (Mori et al., 2001) の唾液からもポリシチンおよび構造的に類似した物質が単離されており、タバコの場合、被害応答遺伝子の発現を誘導することが報告されている (Halitschke et al., 2001)。

2. 匂い生合成に関するシグナル伝達

1) ジャスモン酸の関与

被害によって被害応答遺伝子が発現すると植物ホルモンであるジャスモン酸 (JA) が蓄積されることが知られている。JA は動物のプロスタグランジン (催眠や炎症反応などの様々な生理活性を示す) に構造が類似していることから、植物の生体防御系にも関与すると考えられてきた。植物の被害応答における JA の関与は近年疑いようのない事実となりつつあるが、未だその作用機構については不明な点が多い。JA は植物の植食者の被害に対する直接防衛機能の面から研究が進んできたが (Wasternack and Parthier, 1997), 最近になって被害植物が放出する匂い物質の生産にも関与していることが明らかになってきた。Koch et al. (1999), Dicke et al. (1999) および Ozawa et al. (2000a) はリママメ葉に JA 溶液を処理するとナミハダニに被害された場合と放出される匂いの成分が共通であることを報告した。また、ナミハダニに被害されたリママメ葉でジャス

第2表 植物-植食者-捕食寄生性昆虫の系

	植物種	植食者種	寄生性昆虫種 ^a	文 献
1	Corn (トウモロコシ)	Beet armyworm <i>Spodoptera exigua</i> (シロイチモジヨトウ)	<i>C. marginiventris</i>	Turlings et al., 1991
2		<i>Mythimna separata</i> (アワヨトウ)	<i>C. kariyai</i> (カリヤコマユバチ)	Takabayashi et al., 1991; Fujiwara et al., 2000a
			<i>Exorista japonica</i> (ブランコヤドリバエ)	Kainoh et al., 1999
3		<i>Chilo partellus</i>	<i>C. flavipes</i>	Potting et al., 1995
4	Cotton (ワタ)	Corn earworm <i>Helicoverpa zea</i> (オオタバコガ)	<i>Microplitis. Croceipes</i> (オオタバコガコマユバチ)	McCall et al., 1994
5	Cabbage (キャベツ)	<i>Pieris brassicae</i> (オオモンシロチョウ)	<i>C. glomerata</i> (アオムシコマユバチ)	Geervliet et al., 1996; Geervliet et al., 1997
6			<i>C. rubecula</i>	
7		<i>Pieris rapae</i> (モンシロチョウ)	<i>C. glomerata</i> (アオムシコマユバチ)	Shiojiri et al., 2000
8			<i>C. rubecula</i>	Agelopoulous and Keller, 1994; Geervliet et al., 1996
9		<i>Plutella xylostella</i> (コナガ)	<i>C. plutellae</i> (コナガコマユバチ)	Shiojiri et al., 2000
10	Potato (ジャガイモ)	Colorado potato beetle <i>Leptinotarsa decemlineata</i> (コロラドハムシ)	<i>Perillus bioculatus</i>	Bolter et al., 1997
11	Nasturtium (ナスタチウム)	<i>Pieris brassicae</i> (オオモンシロチョウ)	<i>C. glomerata</i> (アオムシコマユバチ)	Geervliet et al., 1996, 1997
12			<i>C. rubecula</i>	
13		<i>Pieris rapae</i> (モンシロチョウ)	<i>C. glomerata</i> (アオムシコマユバチ)	
14			<i>C. rubecula</i>	
15		<i>Pieris napi</i> (エゾスジグロシロチョウ)	<i>C. glomerata</i> (アオムシコマユバチ)	
16			<i>C. rubecula</i>	
17	Chinese radish (ダイコン)	<i>Pieris rapae</i> (モンシロチョウ)	<i>C. plutellae</i> (コナガコマユバチ)	Geervliet et al., 1997 Shiojiri et al., 2000
18	Yellow cress (イヌガラシ)	<i>Pieris rapae</i> (モンシロチョウ)	<i>C. glomerata</i> (アオムシコマユバチ)	Takabayashi et al., 1998
19		<i>Plutella xylostella</i> (コナガ)	<i>C. plutellae</i> (コナガコマユバチ)	Shiojiri et al., 2000
20	Broad bean (ソラマメ)	<i>Acythosiphon pisum</i> (エンドウヒゲナガアブラムシ)	<i>Aphidius ervi</i> (エルビアブラバチ)	Powell et al., 1998
21	Bean	American serpentine leaf miner (マメハモグリバエ) <i>Liriomyza trifolii</i>	<i>Diglyphus isaea</i> (イサエアヒメコバチ)	Finidori-Logli et al., 1996
22	Cowpea corn	<i>Heliothis zea</i> (オオタバコガ)	<i>M. croceipes</i> (オオタバコガコマユバチ)	Zanen and Card, 1991
23	elm	<i>Xanthogaleruca luteola</i>	<i>Oomyzu gallerucae</i>	Meiners and Hilker, 1997

^a C: *Cotesia*.

第1図 ナミハダニ食害リマメ葉が放出する HIPV (植食者誘導性植物揮発性成分) の生産メカニズムとその機能, および HIPV 受容葉内での応答. 略語; ACO: 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase, SAM: S-adenosylmethionine, SAMS: SAM synthetase.

モン酸が蓄積することも見出されている (Arimura et al., 2002). しかし, Dicke et al. (1999) がリマメ葉にジャスモン酸を処理することで誘導されると報告した約 50 種の匂い成分の中で 10 種の成分はナミハダニ食害の場合と異なる放出パターンを示したことから, 誘導的に生産される匂いの一部は JA 以外のシグナル伝達系の関与も受けて生産されると予想される. 例えば, JA 生合成系 (フィトオキシリピン経路) の中間代謝物質であるリノレン酸や 12-oxo-phytodienoic acid (PDA) が JA 処理では誘導されない揮発性テルペン (TMTT) の生産を誘導するといった報告もある (Koch et al., 1999).

2) JA 以外のシグナル伝達物質の関与とクロストーク

我々はまた, 病原菌感染応答の鍵シグナル伝達物質であるサリチル酸 (SA) もナミハダニ食害時に顕著に蓄積し, 匂い放出を誘導するシグナル伝達物質であることを見出している (Ozawa et al., 2000a; Arimura et al., 2002). SA は JA の生合成経路 (オクタデカノイド経路) に負的作用を有することから, リマメ葉における SA の蓄積はオクタデカノイド経路の中間代謝産物 (PDA) の蓄積を誘発し, TMTT の放出を促すといった仮説もある (Koch et al., 1999; Engelberth et al., 2001). さらに, こうした JA と SA の拮抗

作用は, JA 生産と SA 生産の時間的な差によっても示されている. すなわち, リマメに微生物由来のエリシターであるアラメシチン进行处理すると, まず JA の蓄積が起こり, 次いで SA 量の上昇とともに JA 量が減少してくる (Engelberth et al., 2001). 一方, ストレス応答において, JA と SA が協力的に働くという報告もわずかだが見られる (Xu et al., 1994).

また最近, ナミハダニ食害葉では JA と SA が蓄積するだけでなく, 揮発性植物ホルモンであるエチレンが放出されることが明らかとなった (Arimura et al., 2002). 植物の傷ストレスや病原菌の感染応答においてエチレンは JA に正に働きかけることから (Genoud and Métraux, 1999), 匂い生産においても何らかの作用をもたらすことが予想される. 我々は, エチレンの前駆体である ACC (1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸) を JA と同時にリマメ葉に処理すると β -オシメンと青葉アセテートの量が増加することも見出している (Horiuchi et al., 2001). 少なくともリマメでは, JA, SA, エチレンという 3 種のシグナル伝達物質が相乗的あるいは拮抗的に匂いの生産経路を制御しているものと予想される.

食害 (傷害) 応答の初期反応としては, 我々はカルシウ

ムイオンの細胞内流入が必要であることをキレート剤を用いて示している (Arimura et al., 2000a, 2002) (第1図)。また、ペプチドであるアラメシチンはイオンチャンネル構造をとり、リマメ葉に匂いの生産を誘導する (Engelberth et al., 2001)。こうしたことから、食害による匂い生産誘導の初期段階において、イオンの細胞内流入が必要であると考えられる。

植食者にとってのエリシターの意義

これまでの多くの植物-植食者-捕食者間の化学情報を介した三者相互作用研究では、「植物が植食者の天敵の行動を操ってボディガードとして利用している」という視点で研究が行われてきている。この場合、植物と天敵との共進化という視点が強調される。しかし、「植食者はなぜ植物の匂い生産を誘導する(あるいは、してしまう)のか?」という問いに対する明確な答えはまだ得られていない。植食者が天敵を呼び寄せてしまうエリシターをわざわざ植物に注入するとは考えにくい。

たとえばシロイチモジヨトウのエリシターであるポリシチンは、シロイチモジヨトウの体内で植物由来の多飽和脂肪酸(リノレン酸)に幼虫由来の水酸基とアミノ酸が加わったものであることが報告されている (Pare et al., 1998)。Mori et al. (2001) はポリシチンを分解する酵素を *Heliothis virescens*, *Helicoverpa zea* 幼虫体内から発見している。このような成分をわざわざ作り、かつ分解する目的は何であろうか。我々はエリシターが寄主植物の質を良くして幼虫のパフォーマンスを高めるような作用があるのではないかと考えている。*H. zea* 幼虫の唾液を塗布したタバコ (*Nicotiana tabacum*) は塗布していないものに比べてニコチン量が減少し、さらにそれを摂食した *H. zea* 幼虫のパフォーマンス(生存率・6 齢幼虫重)も塗布していないものを摂食した場合に比べ高くなることが報告された (Musser et al., 2002)。ただし、この唾液がエリシターとして作用するかどうかは未確認である。三者系の進化は、植食者がエリシターを作ることのベネフィットとコスト(天敵誘引)とを明らかにすることが不可欠である。さらに興味深いことに、ポリシチンのアミド結合を形成するのがシロイチモジヨトウ幼虫腸内の微生物である可能性が報告されている (Spiteller et al., 2000)。この報告は、「植食者にとってのエリシターの意義は?」という疑問がさらに複雑なものであることを示している。

三者系の特異性

天敵の採餌行動において、それらの餌・寄主となる植食者が食害した植物から放出される匂いが重要な機能を果たしていることは一般的な現象であると考えられるが、匂い物質の組成や量(すなわちブレンド)はさまざまな要因に

よって変化する。生物的な要因では、(1) 植物による特異性(植物種、植物の品種、植物の発育段階)、(2) 植食者による特異性(植食者の種、植食者の発育段階、植食者のホストレース、植食者の株あたりの個体数)によって匂いブレンドおよび、その天敵に対する誘引性は影響を受ける。

1. 植物による特異性

同一の植食者が食害した場合でも植物種特異的なブレンドの匂い物質が誘導される。例えば、Geervliet et al. (1997) は、キャベツやキンレンカがモンシロチョウあるいはオオモンシロチョウ幼虫によって食害されたときに放出する匂いを分析し、同一植食者種の食害でも植物種の違いによって揮発性成分の放出量とブレンド比が異なっていることを明らかにした。こうした植物種特異性は、ハダニと植物の組合せ (Takabayashi and Dicke, 1993; Dicke et al., 1999)、ヤガ科幼虫と植物 (De Moraes et al., 1998; Fujiwara et al., 2000a) の組合せにおいても報告されている。

また、植物品種によっても匂いのブレンドが大きく変化する場合(ナミハダニとリンゴ2品種の組合せ: Takabayashi et al., 1991) や、匂いの量的な変化が認められる場合(シロイチモジヨトウとワタ数品種の組合せ: Loughrin et al., 1995, *Spodoptera littoralis* とトウモロコシの組合せ: Gouinguene et al., 2001) が報告されている。Loughrin et al. (1995) は、ワタの品種の中で、野生に近い品種と通常の栽培品種を用い、それらにシロイチモジヨトウの食害を与えた。その結果、野生に近い品種の方が通常の栽培品種よりも誘導的な匂い成分の生産性が高かった。品種改良が食害誘導的な匂い成分の生産能力の低下をもたらした可能性を示唆しており興味深い。

ミュータントを用いて匂いブレンドを調べた最初の研究として、我々はマメ科雑草のミヤコグサの根粒形成に関するミュータントがナミハダニに食害された場合に生産する匂い成分が野生型のものとは顕著に異なることを見出した (Ozawa et al., 2000b)。

同一植物でも発育段階によって匂いが異なる場合があり、例としてキュウリとナミハダニでの報告がある (Takabayashi et al., 1994b)。キュウリの古い葉はナミハダニの食害を受けてもチリカブリダニを誘引しないが若い葉はナミハダニの食害でチリカブリダニを誘引する。植物にとって若い葉は古い葉よりも光合成、成長の面からより重要であるため、若い葉に天敵を集中的に呼び寄せているのではないかと考えられている (Takabayashi et al., 1994b)。

2. 植食者による特異性

同一植物であっても、植食者種が異なると匂い成分は大きく異なる。まず食害の様式が吸汁型か咀嚼型かによっても異なると予想されるが、さらに植食者の吐き戻し液中にあるエリシターの特異性も重要な要因であろう。例えば、同じ吸汁性のナミハダニとリンゴハダニは、口器の形態は

ほとんど同じであり、植物に与える物理的なダメージもほぼ同じであると予想される。ところが両者がリンゴ葉を食害した際の匂い物質のブレンドは大きく異なっていた (Takabayashi et al., 1991)。このような差異は両種のエリシター成分の違いに起因すると考えられる。また咀嚼性昆虫の例では、モンシロチョウとオオモンシロチョウがそれぞれキャベツを食害した場合、モンシロチョウに食害されたキャベツではオオモンシロチョウに食害されたキャベツに比べて青葉アルコールの放出が多く、テルペン類の放出は少なくなっていた (Geervliet et al., 1997)。

植食者のホストレース間で、誘導する匂いに差異がある例も報告されている。ナミハダニには赤色型と黄緑色型の2種類のホストレースがある (Gotoh et al., 1998)。トマト葉上で黄緑色型が食害しても、食害の程度がわずか (葉全体の5%程度の面積) であれば、チリカブリダニは食害葉には誘引されない (Takabayashi et al., 2000)。ところが赤色型によって黄色型と同程度の食害を受けたトマトはチリカブリダニを誘引する。トマト葉上では黄緑色型よりも赤色型の方が増殖力が高いことから、トマトにとって赤色型の方がより重要な植食者と言える。この違いが、僅かな食害を受けた際に植物が天敵を誘引するかどうかの違いに反映されているのかもしれない。

植食者の発育段階が異なると誘導される匂い物質が異なることを示す好例として、トウモロコシ-アワヨトウ-カリヤコマユバチ三者系がある (Takabayashi et al., 1995)。若齢 (1~3 齢) のアワヨトウ幼虫に食害されたトウモロコシ株は寄生蜂カリヤコマユバチを誘引する匂いを放出するが、5, 6 齢期のアワヨトウ幼虫に食害された場合、匂い成分はほとんど放出されない。カリヤコマユバチはアワヨトウ2~6 齢幼虫に寄生できるが、2~3 齢 (若齢) 幼虫に寄生した場合、アワヨトウ幼虫が終齢になる前にハチ幼虫は寄主体内から脱出するため、寄主幼虫はその時点で死ぬ。一方、5~6 齢 (老齢) 幼虫に寄生した場合は、寄主は終齢になるまで生存し、寄生を受けていない幼虫と同程度に摂食する。つまり、若齢で寄生を受けた場合にのみ、アワヨトウ幼虫の摂食量の最も多い老齢期の食害が減ることになる。このことから、植物は天敵を誘引して食害が軽減される場合にのみ誘引成分を放出している可能性も考えられる。

植食者の密度によっても、匂い生産性が異なることは、インゲンマメ-ナミハダニ-チリカブリダニの系で報告されている (Maeda and Takabayashi, 2001b)。インゲンマメに株あたり30匹のナミハダニ雌成虫を導入し、その後の個体数の増加と匂い生産性との関係を調べたところ、世代経過に伴うハダニの密度増加 (約1週間後、株当たり200匹以上) が起こるまで、天敵誘引性が見られなかった (Maeda and Takabayashi, 2001b)。すなわちインゲンマメ株では、ハダニの食害がある程度進んだ段階ではじめて天敵を誘引す

るようになる。これはチリカブリダニが餌密度の高い (質のよい) パッチを発見するのに有効であるが、逆に、ナミハダニにとって低密度食害株は天敵に襲われにくい空間になっている可能性を示している。

3. 非生物的要因による影響

温度、湿度、気候、水ストレスなど様々な非生物的要因が、植物の匂い生産性に影響を及ぼし、三者系の相互作用が変化することが考えられる。例えば、日周性が食害株の匂い生産性にどのような影響を与えるかについては、トウモロコシ-シロイチモジヨトウの系を使った Turlings et al. (1995, 1998) の研究、ワタ-シロイチモジヨトウの系を用いた Loughrin et al. (1994) の研究や、インゲンマメ-ナミハダニの系を用いた筆者ら (Maeda et al., 2000) の研究がある。両系とも昼間に匂い生産が一山型で認められ、夜間では生産性が顕著に下がった。我々はさらに、恒温室内で昼間の時間にあえて光を与えない条件では、与えた場合に比べナミハダニ食害インゲン株の天敵誘引成分の生産性が下がることを示した (Maeda et al., 2000)。また誘引性のある食害葉を2時間暗期におくだけで誘引性がなくなることより (Maeda et al., 2000)、光が天敵誘引性の匂い生産に大きく影響すると考えられる。その他の非生物的要因の影響は未だ充分には明らかにされておらず、(健全葉での報告は Takabayashi et al. (1994a) を参照) 今後の研究が期待される。

4. 特異性の持つ意味

1) 植物種特異性

前項 (1~3) で示したような、匂いの特異性は天敵の行動に如何なる影響を与えるのであろう。匂い物質の植物種特異性は天敵の選好性に差をもたらす。広食性であるアワヨトウに寄生するカリヤコマユバチは、アワヨトウに食害されたトウモロコシ、インゲンマメ、ダイコン葉とそれぞれの健全葉とを区別し食害葉を選好するが、食害された葉同士を比較すると、トウモロコシを最も強く選好し、インゲン、ダイコンの順に選好性は次第に低くなる。さらに寄生率にも同様の傾向があることが見出されている (Fujiwara et al., 2000a)。アワヨトウはこの3種の植物種を食害するが、アワヨトウにとって好適である食草順にカリヤコマユバチは選好性を高めていると考えられる。

2) 植食者種特異性

植食者種特異的な匂い物質は、天敵にとって、その株に寄主 (餌) となる植食者が生息しているかどうかという判断を下す際の重要な情報になるはずである。例えば、コナガコマユバチはコナガの寄生蜂であるが、非寄主 (モンシロ) が食害したキャベツと寄主 (コナガ) が食害したキャベツ株を区別して寄主食害株を選好する (Shiojiri et al., 2000)。このような寄主 (餌) 種が食害した植物の匂いのみ特異的に反応する例は、マメ-エンドウヒゲナガアブ

ラムシ (*Acythosiphon pisum*) とその寄生蜂エルビアブラバチ (*Aphidius ervi*) の系 (Powell et al., 1998), リママメ-ハダニ-カブリダニの系 (Sabelis and van de Baan, 1983; Dicke, 1986), 植物-タバコガ-寄生蜂系でも知られる (De Moraes et al., 1998)。

さらに捕食性天敵の反応が生理条件に大きく影響される場合も明らかになっている。例えば、捕食性カブリダニの一種 *A. potentillae* は好適な餌種であるリンゴハダニ (*Panonychus ulmi*) の食害したリンゴ葉の匂いを選好するが、不適な餌種であるナミハダニが食害したリンゴ葉の匂いには反応しない。しかし、飢餓状態になるとナミハダニやリンゴサビダニ (*Aculus schlechtendali*) という不適な餌種が食害したリンゴ葉の匂いにも選好性を示すようになる (Sabelis and van de Baan, 1983)。また、*A. potentillae* をカロチノイド欠乏の餌 (花粉) で飼育すると、ナミハダニやリンゴサビダニ (彼らはカロチノイドを含んでいる) が食害した植物の匂いに反応するようになることから、カロチノイドという成分に対する特異的飢餓状態 (specific hunger) がカブリダニの匂い応答に影響すると考えられる (Dicke and Groeneveld, 1986; Dicke et al., 1986)。捕食性天敵の反応が生理条件と過去の匂い経験の両方に影響される場合もある (Shimoda and Dicke, 1999, 2000)。ナミハダニ食害リママメで飼育したチリカブリダニは、空腹または満腹のどちらの生理状態でも、過去に匂い経験したナミハダニ食害リママメの匂い物質に誘引される。餌ではないシロイチモジヨトウに食害されたリママメの匂いに対しては空腹状態では誘引されないが、満腹状態では誘引される。つまり、満腹状態時に餌である植食者による食害の匂いと餌ではない植食者の食害の匂いとを区別しなくなる。一方、ナミハダニ食害キュウリで飼育したチリカブリダニは、空腹または満腹状態に関係なく、ナミハダニ食害リママメからの匂いに誘引され、シロイチモジヨトウ食害リママメの匂いに誘引されない。チリカブリダニはリママメの匂いを過去に経験していないにも関わらず、餌である植食者の食害の匂いと餌ではない植食者の食害の匂いとを区別する。生理条件や過去の匂い経験による反応の可塑性をもたらすメカニズムや生態学的意義については不明な点が多く、これらを解明するための研究が行われている。

一方、寄主と非寄主の違いを区別しない天敵も存在する。アオムシコマユバチは非寄主 (コナガ) 食害アブラナ科株、機械的傷のあるアブラナ科株、寄主 (モンシロ) 食害アブラナ科株とを区別しない (Geervliet et al., 1996; Shiojiri et al., 2000)。しかし、アオムシコマユバチはアブラナ科植物と、寄主が利用しないアブラナ科以外の植物とを、匂いで識別することができるため、あらかじめアブラナ科に探索範囲を絞れると考えられる (Takabayashi et al., 1998)。寄生蜂 *C. marginiventris* も寄主食害株と非寄主食害株を区別

しないことが報告されている (Turlings et al., 1991)。

このような、寄主食害株特異的な匂いに特殊化する種としない種があるのはなぜなのかという問いに関しては、天敵がジェネラリストかスペシャリストであるかの違い (Geervliet et al., 1996, 1998)、寄主の食性幅の違い (Vet and Dicke, 1992) など様々な生態的特性に注目した議論が展開されている。

3) 学習による特異性への対応

匂いに対する反応は生得的なものだけではない。経験を通じてある特定の匂いへの選好性が変化すること (学習) は数種の捕食性天敵・捕食寄生性天敵で知られている (Dicke et al., 1990c; Lewis et al., 1990; Vet et al., 1990, 1995; Takabayashi and Dicke, 1993; Turlings et al., 1993; Takabayashi et al., 1994a; Poppy et al., 1997; Geervliet et al., 1998; Potting et al., 1999; Fujiwara et al., 2000b; Fukushima et al., 2001, 2002)。Turlings et al. (1989) の報告によると、寄生蜂 *C. marginiventris* は、産卵したときの植物-寄主 (トウモロコシ-*Spodoptera frugiperda*; ワタ-*Trichoplusia ni*) の匂い (host-plant complex) を学習し、その植物種への選好性を高める。アオムシコマユバチにおいても、過去にある食草上で寄生した個体は、その食草から放出される匂いを学習するということが報告されている (Geervliet et al., 1998)。また、コナガコマユバチでは寄主食害植物の匂いを経験させるだけで、寄主への産卵経験がなくとも、その匂いに対して学習することが報告されている (Potting et al., 1999)。

食害株から放出される匂い成分には、食害で特異的に誘導される匂いグループと機械傷でも放出されている匂いグループとがある。カリヤコマユバチはアワヨトウ食害のトウモロコシ葉の匂いを学習するが (Fukushima et al., 2001)、その場合機械的傷でも生産される匂い成分に対して学習効果が高く、一方食害葉特異的に生産される匂い成分に対する学習効果が低い (Fukushima et al., 2002)。また Fujiwara et al. (2000b) は数種のアワヨトウ食害株を用い、カリヤコマユバチの寄主食害株に対する生得的にある相対的な選好性が学習によって変化することを報告している。このようにどの匂いを学習しやすいのか、また学習がどのように匂いに対する選好性に影響を及ぼすのかに関しては、捕食寄生蜂における採餌行動の進化などの観点から活発に議論されている。

食害葉の匂いに対する学習の研究は主に寄生蜂で行われてきたが、捕食性のカブリダニやハナカメムシでの研究報告もある (Dicke et al., 1990c; Krips et al., 1999)。チリカブリダニの場合、ある植物上で数日間採餌を行うことでその植物に対する選好性が高まることが明らかになっている (Dicke et al., 1990c; Takabayashi and Dicke, 1993; Krips et al., 1999; Sabelis et al., 1999)。彼らの結果は、チリカブリダニの匂いに対する学習において、匂いに対しての感受性・反

応性を高めるという「鋭敏化」が関与していることを示している。さらにチリカブリダニの連合学習は、Drukker et al. (2000) によって最近報告されている。興味深いことに、チリカブリダニの場合、ハダニのみを餌にして育てた場合はリマメ食害葉に誘引されない (Drukker et al., 2000)。また、チリカブリダニは空腹時にナミハダニ食害リマメの匂いを経験すると、それを避けるようになる (Drukker et al., 2000)。これはチリカブリダニの食害葉に対する匂い応答性が生得的でなく、学習によるものであることを示唆している。

また、捕食性ハナカメムシの場合でも、餌の存在下で食害株の匂いを学習し、それに対する反応性を高めるだけでなく、餌の枯渇下では、逆に同じ食害株の匂いを餌の不在情報として学習し、その匂い源から逆に離れることが報告されている (Sabelis et al., 1999)。

食害葉の匂いの多機能性と生物間相互作用ネットワーク

1. 植物からの匂いに対する植食者の反応

植物の匂い物質は生態系において生物間相互作用を形成する重要なシグナルであるが、その作用は植物-天敵間にとどまらない。ある種の植食者によって誘導された匂い物質は同種他個体の餌探索行動に影響を及ぼす。例えば Dicke (1986) は、ナミハダニ食害リマメ葉から出る匂いが同種のハダニに対して忌避効果があることを発見した。Landolt et al. (1999) はコロラドハムシが同種の食害したジャガイモ株の匂いを避けることを報告している。さらに興味深いことに、匂い物質は同種の植食者の産卵行動にも影響する。Sato et al. (1999) の研究では、モンシロチョウ雌成虫のイヌガラシ上での産卵は同種幼虫によって誘導された匂い物質によって抑制された。De Moraes et al. (2001) も、*Helicoverpa virescens* 雌成虫が同種幼虫の食害したタバコ株への産卵を避けることを報告している。彼らは同種幼虫によって誘導される匂い物質を、人工的に合成した匂いブレンドを用い、その匂いに対する *H. virescens* 雌成虫の忌避行動を実証した。

ある植食者によって誘導された匂い物質は別の種類の植食者にも影響を及ぼす。Pallini et al. (1997) は、餌探索中のナミハダニがミカンキイロアザミウマ (*Frankliniella occidentalis*) 食害キュウリ葉を避けることを明らかにした。ミカンキイロアザミウマは同じ餌資源 (植物) をめぐる競争者であるうえに、ナミハダニの卵捕食者でもある。従って、資源競争とギルド (guild) 内捕食の両方を回避するという点において後者の忌避行動には適応的意義がある。さらに、Bernasconi et al. (1998) は、トウモロコシアブラムシ (*Rhopalosiphum maidis*) がヤガ科幼虫 (*Spodoptera litoralis*) の唾液を塗布したトウモロコシ葉を避けることを

示した。匂い物質は植食者のパフォーマンスにも影響を与える場合がある。タバコは *Tabacco aphid* (*Myzus nicotianae*) に食害されると青葉アルデヒド・青葉アルコールで構成される匂いブレンドを放出するが、これに曝された同植食者は繁殖力が低下することが報告されている (Hildebrande et al., 1993)。

2. 匂いを介した植物間コミュニケーション

植食者の食害に応答して植物から放出される匂いは、捕食性天敵・植食者に影響を与えるだけでなく、周囲の健全な植物にも影響を与えるといった報告がある。植食者に食害された植物の風下の健全植物は天敵に対する誘引性を高めたり、植食者の産卵数を低下させる効果が知られているが (Dicke et al., 1990a; Bruin et al., 1992), そのメカニズムは明らかにされていなかった。我々はハダニ食害リマメ葉と健全リマメ葉を同時に密閉ガラス容器に閉じこめ、食害葉が健全葉の防御遺伝子 [pathogenesis-related (PR) 遺伝子やリガキシグナーゼ遺伝子など] の発現を誘導することを明らかにした (Arimura et al., 2000a)。これは植物間で匂いを介したコミュニケーションが存在していることを実証している。また、リマメ株間での植物間コミュニケーションの解析も行ったが、同様な結果が得られた (Arimura et al., 2001)。cDNA マイクロアレイ法を用いた網羅的遺伝子発現の解析は、匂い受容リマメ葉では、単に傷害ストレス誘導性遺伝子が発現誘導されているだけでなく、転写・翻訳関連遺伝子や細胞内シグナル伝達などの様々な代謝系遺伝子群が発現することを見出した (Arimura et al., 2000b)。また、ハダニ食害葉から放出される匂いを受容したリマメ葉では JA の蓄積とエチレンの放出が認められることや JA 生合成経路の阻害剤である SHAM [salicylhydroxamic acid] やエチレン受容阻害剤 STS [silver thiosulphate] によって防御遺伝子等の発現が抑制されることから、JA とエチレンが匂い受容のシグナル伝達物質として機能していることが予想される (Arimura et al., 2000a, 2002) (第 1 図)。

果実や傷害葉から放出されるエチレンガスはトマトのプロテアーゼインヒビター (PI) 遺伝子の発現を誘導することや (O'Donnell et al., 1996), タバコモザイクウイルス (TMV) 感染タバコ葉から放出されるサリチル酸メチルが健全植物の防御遺伝子 PR-1 の発現を誘導することが示されているが (Shulaev et al., 1997), これらの揮発性ホルモン (様物質) が食害応答に伴った植物間コミュニケーションに携わるかは不明である。

ハダニ食害リマメ葉から放出される 4 種の揮発性テルペン [β -オシメン, DMNT, TMTT, リナロール] と 3 種の C_6 化合物 [青葉アルコール, 青葉アルデヒド, 青葉アセテート] にそれぞれリマメ健全葉を曝すことにより、エチレン/ポリアミン合成遺伝子と PR 遺伝子の発現が誘導さ

れた (Arimura et al., 2000a, 2001, 2002). しかし, これらは化合物種により発現パターンが異なる. シロイヌナズナでは C_6 化合物が LOX やカルコン合成酵素 (CHS) をコードする JA 感受性遺伝子の発現を誘導することが報告されているが (Bate and Rothstein, 1998), 揮発性テルペンによる遺伝子発現誘導に関する報告はこれまでなかった. 故に, 植物間の情報伝達において鍵となる匂い成分の同定が今後更に要求されるであろう.

このような分子生物学的な研究を通して, 植物間のケミカルコミュニケーションの能力は明らかになったが, それが実際に野外でも行われているのだろうか. 最近, 野外で植物間コミュニケーションの検証例が報告された. 人工的に傷処理を行ったヤマヨモギの風下のタバコは, ヨトウガ幼虫やバッタに対する食害抵抗性が高まる (Karban et al., 2000; Karban, 2001). この植物間コミュニケーションで関与する成分は, ヤマヨモギから放出される MeJA (ジャスモン酸のメチルエステル体) である. これが風下のタバコの植食者抵抗性を高めている. また, 実験室レベルでは気体の MeJA がトマトの PI 遺伝子の発現を誘導することもすでに明らかにされている (Farmer and Ryan, 1990). また, 落葉したハンノキの周囲の健全木は植食者食害抵抗性が高いといった野外レベルでの植物間コミュニケーションの実例もある (この場合, 土壤中でのシグナル伝達の可能性は否定できない) (Dolch and Tschardt, 2000). 今後, このような野外レベルでの植物間コミュニケーションの研究が大いに進むと思われる.

3. 単一三者系間から三者系ネットワークへ

これまで, 単一の三者系における相互作用に関して論じてきたが, 野外では, 複数の三者系間相互作用が同所的に形成されていると考えられる. 従って, ある一つの三者系研究にとどまらず, 複数の三者系に展開して生物間のネットワークを考えることは非常に重要であろう.

筆者らはキャベツ (アブラナ科植物) を食害するコナガ幼虫とモンシロチョウ幼虫 (モンシロ), 並びにそれぞれの幼虫に寄生する寄生蜂 (コナガコマユバチ, アオムシコマユバチ) に注目した. まずアブラナ科植物がコナガ幼虫やモンシロチョウ幼虫の食害を受けたときに, それぞれの寄生蜂の匂い応答性を調べた. コナガコマユバチはコナガ食害株にのみ誘引され, モンシロチョウ幼虫食害株や機械的な傷害のある株には誘引されなかった (寄主特異的な誘引). 一方, アオムシコマユバチの場合, 寄主食害株のみならず, 機械的な傷害を受けた株に対しても誘引された (寄主非特異的な誘引) (Shiojiri et al., 2000). さらに, 野外ではコナガ幼虫とモンシロチョウ幼虫が同時にアブラナ科植物を食害している場合が多いことに着目し, 両植食者が同時に食害した株に対する両寄生蜂の反応を調べた. その結果, 両種食害株と寄主食害株を比較したところ, 両種

食害株に対するコナガコマユバチの定位率は低くなったが, アオムシコマユバチは高頻度に定位した (Shiojiri et al., 2000, 2001). また両種食害株上での寄生率を寄主食害株上での寄生率と比較した場合でも, コナガコマユバチで低くなり, アオムシコマユバチで高くなった (Shiojiri et al., 2002). すなわち, 両種食害株はコナガにとって「天敵真空空間: enemy-free space」となり, モンシロチョウにとっては「天敵高密度空間: enemy-dense space」となる (第2図).

さらに上記の系で, 植食者雌成虫の植物選好性を調べた結果, コナガ雌成虫はモンシロチョウ幼虫食害株を選好した. これは上記の寄生蜂の寄生率の変化で一部説明できる. すなわち, モンシロチョウ幼虫食害株上に産卵されたコナガ幼虫が食害を始めると, その株は両種食害株となり, コナガ幼虫はコナガコマユバチの寄生を受けにくくなる (Shiojiri et al., 2002). これらの結果は, 植食者の食草選択も植物や天敵など複数の栄養段階にわたった生物間相互作用ネットワークという視点で考える必要性を示している.

生態系における多様な種の共存とその個体群動態の解明において, また天敵を用いた害虫防除技術の発展において, 植物の揮発性成分を介した生物間相互作用ネットワークの総合的な理解が必要であろう (Janssen et al., 1998; Dicke, 2000; Shiojiri et al., 2001).

野外での検証例

これまで食害株からの匂い物質を介した植物-植食者-天敵間の相互作用研究の多くは, 室内の制御環境下でオルファクトメーターや風洞を用いて行われてきた. その結果, 様々な生物間相互作用を浮き彫りにすることに成功してきた. しかしながらこのような室内実験系では, 注目する匂い物質のみが存在する理想条件下での天敵の反応を見ているに過ぎない. 雑多な匂いや匂い以外の複雑な要因が存在する野外環境で天敵が実際にどんな反応を示すかを検証することは, 天敵の採餌行動における匂い物質の機能や有効性などを正しく評価する上で不可欠である.

我々はハダニの捕食性昆虫であるハダニアザミウマ (*Scolothrips takahashii*) がナミハダニ食害リマメ株からの匂い物質に誘引されることを, オルファクトメーターによる室内検定と柑橘園での誘引トラップによる野外実験の両方で実証した (Shimoda et al., 1997). 野外実験においては, 各誘引トラップから 5 メートル以上離れた柑橘樹上に生息していたハダニアザミウマが実験期間中に捕獲された. このことは, 匂い物質が遠距離の捕食者を誘引できることを示唆している. またナシ園に発生するカンザワハダニ (*Tetranychus kanzawai*) の天敵であるハダニアザミウマおよびハナカメムシが, カンザワハダニ食害リマメを匂い源にしたトラップに多く捕獲されることも報告されている

第2図 キャベツ上での情報化学物質を介した三者系ネットワーク (A) キャベツ-コナガ-コナガコマユバチ三者系：コナガコマユバチは寄主特異的な植物情報化学物質に誘引される。(B) キャベツ-モンシロチョウ-アオムシコマユバチ三者系：アオムシコマユバチは何らかの傷を受けた時の植物情報化学物質に誘引される。(C) 二つの三者系が同じキャベツ株上に構成された場合、アオムシコマユバチに対する誘引性は高まる一方、コナガコマユバチに対する誘引性は低下する。情報化学物質の流れの矢印の太さは寄生蜂にとっての情報量を示す。また、直接的相互作用の矢印の太さは二種生物間作用の強さを示す。

(Takahashi et al., 2001). 興味深いことに、ハダニアザミウマが集中的に捕獲された時期は、調査ナシ園でハダニ密度が低下しハダニアザミウマ個体群が隣接ナシ園へと移動した時期と一致する。このことは、ハダニアザミウマが餌探索のための移動分散において実際に匂い物質が利用されていることを支持する。さらに、匂いブレンドを構成する数種の人工化学物質を誘引源としたトラップを用い、調査ナシ園においてハダニアザミウマとハナカメムシが誘引されることも示されている (Takahashi et al., 2001)。

Janssen (1999) は、これまでオルファクトメーター内では検証されてこなかったハダニ食害キュウリ株に対するチリカブリダニの誘引性を温室内で実証した。また、ハナカメムシ (*Orius laevigatus*) のキジラミ食害キュウリ葉へ

の定位も温室内で検証されている (Venzon et al., 1999)。Drukker et al. (1995) は、ハナカメムシ類がキジラミ類 (*Psylla* spp.) に食害されたナシ樹に誘引されることを実験的に示した。その後に実施された匂い分析等により、キジラミ食害ナシ葉が放出する匂いがハナカメムシの誘引物質になっていることも証明された (Scutareanu et al., 1997)。

一方で、室内検定で得られた天敵誘引性が野外で再現されないケースもある。我々の研究では、ハダニの有力天敵である捕食性クシハネカクシ (*Oligota kashimilica benefica*) が調査ミカン園内に多数生息していたにもかかわらず、ハダニ食害マメ葉を誘引源としたトラップに誘引されなかった (Shimoda et al., 1997; Takahashi et al., 2001)。しかし、上記と異なる調査地 (京都大学植物園周辺) で実施した野外

実験では、ケシハネカクシがハダニ食害マメ葉を誘引源としたトラップに誘引された (Shimoda and Takabayashi, 2001)。これらの結果は、野外の環境条件また、これまでの天敵の経験や天敵の生理状態によって匂い物質に対する天敵の定位置反応が大きく影響されることを示唆している。

このように、野外条件下における匂い物質への反応性に関する研究例は室内条件下でのそれに比べ著しく少ない。さらに、室内検定結果と同様の天敵誘引性が野外で観察されるとは限らないため、野外での実証例の蓄積と野外での天敵誘引を制御する要因の解明が、今後の課題となるだろう。

応用に向けて

植物の病傷害応答シグナル伝達系の鍵物質としてのエチレン、JA や SA などが天敵誘引性の匂い物質生産にも関与していることが実証されたことから、これらを利用することで匂いで天敵の行動を制御し、従来とは異なった天敵による害虫防除が可能になるかもしれない。

実際、実験室内では、JA 処理したリママメやガーベラの葉がナミハダニ食害葉から放出されるのと類似の匂いを放出し、ナミハダニの捕食性天敵であるチリカブリダニを誘引することが報告されている (Dicke et al., 1999; Gols et al., 1999)。さらにリママメ葉においては JA と同時にエチレンの前駆体を処理することによってより高い天敵誘引活性が得られている (Horiuchi et al., 2001)。また、ハダニを捕食する数種の昆虫は SA の誘導体であるサリチル酸メチル (MeSA) 処理葉や、MeSA と JA を同時処理したリママメ葉に誘引されることが実験室レベルで明らかになっている (Shimoda et al., 未発表)。

このようなシグナル伝達の鍵物質で処理された植物は野外においても植物の被食防衛能力を高めるという報告もわずかにある。JA をトマトに処理することによりシロイチモジヨトウへの寄生蜂の寄生率が上昇する (Thaler, 1999)。Kessler and Baldwin (2001) は野生のタバコを用い、それらにジャスモン酸メチル (MeJA) を処理するなどの操作実験を行った結果、食害応答性の匂い物質の放出が天敵の捕食率の向上、植食者の産卵数の減少等をもたらした。植食者数が 90% 以上減少することを示した。彼らの研究並びに Thaler (1999) の研究では、特に JA 処理で植物の直接防衛と間接防衛が共に活性化していることを示した点が興味深い。農生態系においても JA (あるいは MeJA)、SA (あるいは MeSA)、エチレン (あるいはその前駆体である ACC) 処理等の効果的な組合せによる処理が、植物の直接・間接の防衛機能を高め、植食者数の制御効果を生む可能性が期待される。応用化に向けて今後害虫処理や薬理処理によって誘引される天敵に関する検証例を増やし、そのメカニズムの解明に取り組む必要があると思われる。

食害によって誘導される匂いのシグナル伝達系の分子遺伝学的な解明は、食害時に効率よく天敵を誘引するような遺伝子組み換え植物の作出の可能性につながる。我々の研究グループでも、現在アブラナ科のシロイヌナズナを用い、天敵誘引効率の高まる株の作出について検討している (Arimura et al., 未発表)。

おわりに

植食者誘導性植物揮発性成分は、本稿で見てきたように、(1) 植物-捕食者間、(2) 捕食者-植食者間、(3) 植物-植食者間、(4) 植食者-植食者間、(5) 植物-植物間、という様々な相互作用を媒介することが明らかになってきた。これらの間接・直接的な相互作用は植物、植食者、捕食者各生物にベネフィットとコストをもたらす。さらに植物が複数の植食者の食害を受けると、さらに複雑な間接効果が生じるため、コストとベネフィットは周囲の環境にも影響されると考えられる。各生物がトータルとしてどれだけのコストを支払い、どれだけのベネフィットを得ているのかを明らかにすることは従来の生態学的手法のみでは困難であるが、ミュータントや遺伝子組み換え植物などを利用した分子生態学的手法や化学生態学的手法を効果的に組み合わせることで、今後可能になっていくものと思われる。それによって三栄養段階相互作用系、ひいては情報化学物質を介した生物間相互作用系の総合的な理解が得られ、それはまた、環境に優しい害虫管理にもつながるものと期待される。

引用文献

- Agelopoulos, N. G. and M. A. Keller (1994) Plant-natural enemy association in the tritrophic system *Cotesia rubecula*-*Pieris rapae*-Brassicaceae (Cruciferae): II. Preference of *C. rubecula* for landing and searching. *J. Chem. Ecol.* 20: 1735-1748.
- Alborn, H. T., T. C. J. Turlings, T. H. Jones, G. Steinhagen, J. H. Loughrin and J. H. Tumlinson (1997) An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretions. *Science* 276: 945-949.
- Arimura, G., R. Ozawa, J. Horiuchi, T. Nishioka and J. Takabayashi (2001) Plant-plant interactions mediated by volatiles emitted from plants infested by spider mites. *Biochem. Syst. Ecol.* 29: 1049-1061.
- Arimura, G., R. Ozawa, T. Nishioka, W. Boland, T. Koch, F. Kühnemann and J. Takabayashi (2002) Herbivore-induced volatiles induce the emission of ethylene in neighboring lima bean plants. *Plant J.* 29: 87-98.
- Arimura, G., R. Ozawa, T. Shimoda, T. Nishioka, W. Boland and J. Takabayashi (2000a) Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature* 406: 512-515.
- Arimura, G., K. Tashiro, S. Kuhara, T. Nishioka, R. Ozawa and J. Takabayashi (2000b) Gene responses in bean leaves induced by herbivory and by herbivore-induced volatiles. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 277: 305-310.

- Bate, N. J. and S. J. Rothstein (1998) C6-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defense-related genes. *Plant J.* 16: 561–569.
- Bernasconi, M. L., T. C. J. Turlings, L. Ambrosetti, P. Bassetti and S. Dorn (1998) Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomol. Exp. Appl.* 87: 133–142.
- Bolter, C. J., M. Dicke, J. J. A. Van Loon, J. H. Visser and M. A. Posthumus (1997) Attraction of Colorado potato beetle to herbivore-damaged plants during herbivory and after its termination. *J. Chem. Ecol.* 23: 1003–1023.
- Bruin, J., M. Dicke and M. W. Sabelis (1992) Plants are better protected against spider-mites after exposure to volatiles from infested conspecifics. *Experientia* 48: 525–529.
- Bruyne, M., M. Dicke and W. F. Tjallingii (1991) Receptor cell responses in the anterior tarsi of *Phytoseiulus persimilis* to volatile kairomone components. *Exp. Appl. Acarol.* 13: 53–58.
- Charnov, E. L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theory. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129–136.
- De Moraes, C. M., W. J. Lewis, P. W. Paré, H. T. Alborn and J. H. Tumlinson (1998) Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* 393: 570–573.
- De Moraes, C. M., M. Mescher and J. H. Tumlinson (2001) Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature* 410: 577–580.
- Dicke, M. (1986) Volatile spider-mite pheromone and host-plant kairomone, involved in spaced-out gregariousness in the spider mite *Tetranychus urticae*. *Physiol. Entomol.* 11: 251–262.
- Dicke, M. (2000) Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous arthropods: a multitrophic perspective. *Biochem. Syst. Ecol.* 28: 601–617.
- Dicke, M., R. Gols, D. Ludeking and M. A. Posthumus (1999) Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *J. Chem. Ecol.* 25: 1907–1922.
- Dicke, M. and A. Groeneveld (1986) Hierarchical structure in kairomone preference of the predatory mite *Amblyseius potentillae*: Dietary component indispensable for diapause induction affects prey location behavior. *Ecol. Entomol.* 11: 131–138.
- Dicke, M., M. De Jong, M. P. T. Alers, F. C. T. Stelder, R. Wunderink and J. Post (1989) Quality control of mass-reared arthropods: nutritional effects on performance of predatory mites. *J. Appl. Entomol.* 108: 462–475.
- Dicke, M. and M. W. Sabelis (1988) How do plants obtain predatory mites as bodyguards? *Neth. J. Zool.* 38: 148–165.
- Dicke, M., M. W. Sabelis and M. de Jong (1988) Analysis of prey preference in phytoseiid mites by using an olfactometer, predation models and electrophoresis. *Exp. Appl. Acarol.* 5: 225–242.
- Dicke, M., M. W. Sabelis and A. Groeneveld (1986) Vitamin A deficiency modifies response of predatory mite *Amblyseius potentillae* to volatile kairomone of two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *J. Chem. Ecol.* 12: 1389–1396.
- Dicke, M., M. W. Sabelis, J. Takabayashi, J. Bruin and M. A. Posthumus (1990a) Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.* 16: 3091–3118.
- Dicke, M., J. Takabayashi, M. A. Posthumus, C. Schütte and O. E. Krips (1999) Behavioural ecology of plant-phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles. In *Ecology and Evolution of the Acari* (J. Bruin, L. P. S. van der Greest and M. W. Sabelis eds.), Kluwer Academic Publishers, London, pp. 251–268.
- Dicke, M., T. A. van Beek, M. A. Posthumus, N. B. Dom, H. van Bokhoven and A. de Groot (1990b) Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interaction: Involvement of host plant in its production. *J. Chem. Ecol.* 16: 381–396.
- Dicke, M., K. J. van der Maas, J. Takabayashi and L. E. M. Vet (1990c) Learning affects response to volatile allelochemicals by predatory mites. *Proc. Exp. Appl. Entomol.* 1: 31–36.
- Dolch, R. and T. Tschamtkke (2000) Defoliation of alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. *Oecologia* 125: 504–511.
- Drukker, B., J. Bruin, G. Jacobs, A. Kroon and M. Sabelis (2000) How predatory mites learn to cope with variability in volatile plant signals in the environment of their herbivorous prey. *Exp. Appl. Acarol.* 24: 881–895.
- Drukker, B., P. Scutareanu and M. W. Sabelis (1995) Do anthocorid predators respond to synomones from *Psylla*-infested pear trees under field conditions? *Entomol. Exp. Appl.* 77: 193–203.
- Engelberth, J., T. Koch, G. Schöler, N. Bachmann, J. Rechtenbach and W. Boland (2001) Ion channel-forming alamethicin is a potent elicitor of volatile biosynthesis and tendrill coiling. Cross talk between jasmonate and salicylate signaling in lima bean. *Plant Physiol.* 125: 369–377.
- Farmer, E. E. and C. A. Ryan (1990) Interplant communication: Airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 7713–7716.
- Finidori-Logli, V., A. G. Bagnères and J. L. Clement (1996) Role of plant volatiles in the search for a host by parasitoid *Diglyphus isaea* (Hymenoptera: Eulophidae). *J. Chem. Ecol.* 22: 541–558.
- Fujiwara, C., J. Takabayashi and S. Yano (2000a) Effects of host-plant species on parasitization rates of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) by a parasitoid, *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae). *Appl. Entomol. Zool.* 35: 131–136.
- Fujiwara, C., J. Takabayashi and S. Yano (2000b) Oviposition experience on a host-infested plant affects flight and antennal searching behavior of *Cotesia kariyai* toward the host-plant complex. *Entomol. Exp. Appl.* 97: 251–256.
- Fukushima, J., Y. Kainoh, H. Honda and J. Takabayashi (2001) Learning of host-infested plant volatiles in *Cotesia kariyai* Watanabe. *Entomol. Exp. Appl.* 99: 341–346.
- Fukushima, J., Y. Kainoh, H. Honda and J. Takabayashi (2002) Learning herbivore-induced and unspecific plant volatiles by a parasitoid *Cotesia kariyai*. *J. Chem. Ecol.* 28: 563–567.
- Geervliet, J. B. F., M. A. Posthumus, L. E. M. Vet and M. Dicke (1997) Comparative analysis of headspace volatiles from different caterpillar-infested or uninfested food plants of *Pieris* species. *J. Chem. Ecol.* 23: 2935–2954.
- Geervliet, J. B. F., L. E. M. Vet and M. Dicke (1996) Innate responses of the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae) to volatiles from different plant-herbivore

- complexes. *J. Insect Behav.* 9: 525–538.
- Geervliet, J. B. F., A. I. Vreugdenhil, M. Dicke and L. E. M. Vet (1998) Learning to discriminate between infochemicals from different plant-host complexes by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula*. *Entomol. Exp. Appl.* 86: 241–252.
- Genoud, T. and J. P. Méraux (1999) Crosstalk in plant cell signaling: structure and function of the genetic network. *Trends Plant Sci.* 4: 503–507.
- Gols, R., M. A. Posthumus and M. Dicke (1999) Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. *Entomol. Exp. Appl.* 93: 77–86.
- Gotoh, T., J. Gutierrez and M. Navajas (1998) Molecular comparison of the sibling species *Tetranychus pueraricola* Ehara et Gotoh and *T. urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Entomol. Sci.* 1: 55–57.
- Guerrieri, E., G. M. Poppy, W. Powell, E. Tremblay and F. Pennacchio (1999) Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. *J. Chem. Ecol.* 25: 1247–1262.
- Halitschke, R., U. Schittko, G. Pohnert, W. Boland and I. T. Baldwin (2001) Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (lepidoptera, sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiol.* 125: 711–717.
- Hildebrande, D. F., G. C. Brown, D. M. Jackson and T. R. Hamilton-Kemp (1993) Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase. *J. Chem. Ecol.* 19: 1875–1887.
- Horiuchi, J., G. Arimura, R. Ozawa, T. Shimoda, J. Takabayashi and T. Nishioka (2001) Exogenous ACC enhances volatiles production mediated by jasmonic acid in lima bean leaves. *FEBS Lett.* 509: 332–336.
- Janssen, A. (1999) Plants with spider-mite prey attract more predatory mites than clean plants under greenhouse conditions. *Entomol. Exp. Appl.* 90: 191–198.
- Janssen, A., C. D. Hofker, A. R. Braun, N. Mesa, M. W. Sabelis and A. C. Bellotti (1990) Preselecting predatory mites for biological control: The use of an olfactometer. *Bull. Entomol. Res.* 80: 177–182.
- Janssen, A., A. Pallini, M. Venzon and M. W. Sabelis (1998) Behaviour and interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. *Exp. Appl. Acarol.* 22: 497–521.
- Kainoh, Y., C. Tanaka and S. Nakamura (1999) Odor from herbivore-damaged plant attracts the parasitoid fly *Exorista japonica* Townsend (Diptera: Tachinidae). *Appl. Entomol. Zool.* 34: 463–467.
- Karban, R. (2001) Communication between sagebrush and wild tobacco in the field. *Biochem. Syst. Ecol.* 29: 995–1005.
- Karban, R., I. T. Baldwin, K. J. Baxter, G. Laue and G. W. Felton (2000) Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia* 125: 66–71.
- Kessler, A. and I. T. Baldwin (2001) Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* 291: 2141–2144.
- Koch, T., T. Krumm, V. Jung, J. Engelberth and W. Boland (1999) Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early and late intermediates of the octadecanoid-signaling pathway. *Plant Physiol.* 121: 153–162.
- Koveos, D. S., N. A. Kouloussis and G. D. Broufas (1995) Olfactory responses of the predatory mite *Amblyseius andersoni* Chant (Acari, Phytoseiidae) to bean plants infested by the spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari, Tetranychidae). *J. Appl. Entomol.* 119: 615–619.
- Krips, O., P. E. L. Willems, R. Gols, M. A. Posthumus and M. Dicke (1999) The response of *Phytoseiulus persimilis* to spider mite-induced volatiles from gerbera: influence of starvation and experience. *J. Chem. Ecol.* 25: 2623–2641.
- Landolt, P. J., J. H. Tumlinson and H. T. Alborn (1999) Attraction of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) to damaged and chemically induced potato plants. *Environ. Entomol.* 28: 973–978.
- Lewis, W. J., L. E. M. Vet, J. H. Tumlinson, J. C. van Lenteren and D. R. Papaj (1990) Variations in parasitoid foraging behavior: Essential element of a sound biological control theory. *Environ. Entomol.* 19: 1183–1193.
- Loughrin, J. H. and A. Manukian, R. R. Heath and J. H. Tumlinson (1995) Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. *J. Chem. Ecol.* 21: 1217–1227.
- Loughrin, J. H., A. Manukian, R. R. Heath, T. C. J. Turlings and J. H. Tumlinson (1994) Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 11836–11840.
- MacArthur, R. H. and E. R. Pianka (1966) On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603–609.
- Maeda, T. and J. Takabayashi (2001a) Patch leaving decision of the predatory mite *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae) based on multiple information from both inside and outside a prey patch. *J. Insect Behav.* 14: 829–839.
- Maeda, T. and J. Takabayashi (2001b) Production of herbivore-induced plant volatiles and their attractiveness to *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) with the change of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) density on a plant. *Appl. Entomol. Zool.* 36: 47–52.
- Maeda, T., J. Takabayashi, S. Yano and A. Takafuji (1998) Factors affecting the resident time of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) in a prey patch. *Appl. Entomol. Zool.* 33: 573–576.
- Maeda, T., J. Takabayashi, S. Yano and A. Takafuji (1999) Response of the predatory mite, *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae), toward herbivore-induced plant volatiles: variation in response between two local populations. *Appl. Entomol. Zool.* 34: 449–454.
- Maeda, T., J. Takabayashi, S. Yano and A. Takafuji (2000) Effects of light on tritrophic interaction between the kidney bean plant, the two-spotted spider mite and the predatory mite *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae). *Exp. Appl. Acarol.* 24: 415–425.
- Mattiacci, L., M. Dicke and M. A. Posthumus (1995) β -glucosidase: An elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 2036–2040.
- Mattiacci, L., S. Rudelli, A. Rocca, S. Genini and S. Dorn (2001) Systemically-induced response of cabbage plants against a specialist

- herbivore, *Pieris brassicae*. *Chemoecology* 11: 167–173.
- Mayland, H., D. C. Margolies and R. E. Charlton (2000) Local and distant prey-related cues influence when an acarine predator leaves a prey patch. *Entomol. Exp. Appl.* 96: 245–252.
- McCall, P. J., T. C. J. Turlings, J. Loughrin, A. T. Proveaux and J. H. Tumlinson (1994) Herbivore-induced volatile emissions from cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedlings. *J. Chem. Ecol.* 20: 3039–3050.
- Meiners, T. and M. Hilker (1997) Host location in *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 112: 87–93.
- Meiners, T. and M. Hilker (2000) Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. *J. Chem. Ecol.* 26: 221–232.
- Mori, N., H. T. Alborn, E. A. Peter and J. H. Tumlinson (2001) Enzymatic decomposition of elicitors of plant volatiles in *Heliothis virescens* and *Helicoverpa zea*. *J. Insect Physiol.* 47: 749–757.
- Musser, R. O., S. M. Hum-Musser, H. Eichenseer, M. Peiffer, G. Ervin, J. B. Murphy and G. W. Felton (2002) Caterpillar saliva beats plant defences. *Nature* 416: 599–600.
- Ninkovic, V., S. A. Abassi and J. Pettersson (2001) The influence of aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behavior. *Biol. Control* 21: 191–195.
- O'Donnell, P. J., C. Calvert, R. Atzorn, C. Wasternack, H. M. O. Leyser and D. J. Bowles (1996) Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants. *Science* 274: 1914–1917.
- Ozawa, R., G. Arimura, J. Takabayashi, T. Shimoda and T. Nishioka (2000a) Involvement of jasmonate- and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induced volatiles in plants. *Plant Cell Physiol.* 41: 391–398.
- Ozawa, R., T. Shimoda, M. Kawaguchi, G. Arimura, J. Horiuchi, T. Nishioka and J. Takabayashi (2000b) *Lotus japonicus* infested with herbivorous mites emits volatile compounds that attract predatory mites. *J. Plant Res.* 113: 427–433.
- Pallini, A., A. Janssen and M. W. Sabelis (1997) Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. *Oecologia* 110: 179–185.
- Pare, P. W., H. T. Alborn and J. H. Tumlinson (1998) Concerted biosynthesis of an insect elicitor of plant volatiles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 13971–13975.
- Poppy, G. M., W. Powell and F. Pennacchio (1997) Aphid parasitoid responses to semiochemicals genetic, conditioned or learnt? *Entomophaga* 42: 193–199.
- Potting, R. P. J., G. M. Poppy and T. H. Schuler (1999) The role of volatiles from cruciferous plants and pre-flight experience in the foraging behaviour of the specialist parasitoid *Cotesia plutellae*. *Entomol. Exp. Appl.* 93: 87–95.
- Potting, R. P. J., L. E. M. Vet and M. Dicke (1995) Host microhabitat location by stem-borer parasitoid *Cotesia flavipes*: The role of herbivore volatiles and locally and systemically induced plant volatiles. *J. Chem. Ecol.* 21: 525–539.
- Powell, W., F. Pennacchio, G. M. Poppy and E. Tremblay (1998) Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Biol. Control* 11: 104–112.
- Röse, U. S. R., A. Manukian, R. R. Heath and J. H. Tumlinson (1996) Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves. *Plant Physiol.* 111: 487–495.
- Sabelis, M. W. and B. P. Afman (1994) Synomone-induced suppression of take-off in the phytoseiid mite *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot. *Exp. Appl. Acarol.* 18: 711–721.
- Sabelis, M. W., B. P. Afman and P. J. Slim (1984) Location of distant spider-mite colonies by *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acarina: Phytoseiidae): Localization and extraction of a kairomone. *Proc. 6th Int. Congr. Acarol.* Edinburgh, U.K. 1: 431–440.
- Sabelis, M. W., A. Janssen, A. Pallini, M. Venzon, J. Bruin, B. Drukker and P. Scutareanu (1999) Behavioral response of predatory and herbivorous arthropods to induced plant volatiles: from evolutionary ecology to agricultural applications. In *Induced Plant Defenses against Pathogens and Herbivores* (A. A. Agrawal, S. Tuzun and E. Bent eds.), APS Press, St. Paul, Minnesota, pp. 269–296.
- Sabelis, M. W. and H. E. van de Baan (1983) Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: Demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. *Entomol. Exp. Appl.* 33: 303–314.
- Sabelis, M. W. and J. J. van der Weel (1993) Anemotactic responses of the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, and their role in prey finding. *Exp. Appl. Acarol.* 17: 521–529.
- Sato, Y., S. Yano, J. Takabayashi and N. Ohsaki (1999) *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) females avoid oviposition on *Rorippa indica* plants infested by conspecific larvae. *Appl. Entomol. Zool.* 34: 333–337.
- Scutareanu, P., B. Drukker, J. Bruin, M. A. Posthumus and M. W. Sabelis (1997) Volatiles from *Psylla*-infested pear trees and their possible involvement in attraction of anthocorid predators. *J. Chem. Ecol.* 23: 2241–2260.
- Shimoda, T. and M. Dicke (1999) Volatile stimuli related to feeding activity of nonprey caterpillars, *Spodoptera exigua*, affect olfactory response of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *J. Chem. Ecol.* 25: 1585–1595.
- Shimoda, T. and M. Dicke (2000) Attraction of a predator to chemical information related to non-prey: when can it be adaptive? *Behav. Ecol.* 11: 606–613.
- Shimoda, T. and J. Takabayashi (2001) Response of *Oligota kashmirica benefica*, a specialist insect predator of spider mites, to volatiles from prey-infested leaves under both laboratory and field conditions. *Entomol. Exp. Appl.* 101: 41–47.
- Shimoda, T., J. Takabayashi, W. Ashihara and A. Takafuji (1997) Response of predatory insect *Scolothrips takahashii* toward herbivore-induced plant volatiles under laboratory and field conditions. *J. Chem. Ecol.* 23: 2033–2048.
- Shiojiri, K., J. Takabayashi, S. Yano and A. Takafuji (2000) Flight response of parasitoids toward plant-herbivore complexes: A comparative study of two parasitoid-herbivore systems on cabbage plants. *Appl. Entomol. Zool.* 35: 87–92.
- Shiojiri, K., J. Takabayashi, S. Yano and A. Takafuji (2001) Infochemically mediated tritrophic interaction webs on cabbage plants. *Popul. Ecol.* 43: 2–29.
- Shiojiri, K., J. Takabayashi, S. Yano and A. Takafuji (2002) Oviposi-

- tion preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. *Ecol. Lett.* 5: 186–192.
- Shulaev, V., P. Silverman and I. Raskin (1997) Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature* 385: 718–721.
- Spiteller, D., K. Dettner and W. Boland (2000) Gut bacteria may be involved in interactions between plants, herbivores and their predators: microbial biosynthesis of *N*-acylglutamine surfactants as elicitors of plant volatiles. *Biol. Chem.* 381: 755–762.
- Spiteller, D., G. Pohnert and W. Boland (2001) Absolute configuration of volicitin, an elicitor of plant volatile biosynthesis from lepidopteran larvae. *Tetrahedron Lett.* 42: 1483–1485.
- Stephens, D. W. and J. R. Krebs (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton. 247 pp.
- Takabayashi, J. and M. Dicke (1993) Volatile allelochemicals that mediate interactions in a tritrophic system consisting of predatory mites, spider mites and plants. In *Mutualism and Community Organization. Behavioural, Theoretical and Foodweb Approaches* (H. Kawanabe, J. E. Cohen and K. Iwasaki eds.), Oxford University Press, London, pp. 280–295.
- Takabayashi, J., M. Dicke and M. A. Posthumus (1991) Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: relative influence of plant and herbivore. *Chemoeology* 2: 1–6.
- Takabayashi, J., M. Dicke and M. A. Posthumus (1994a) Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. *J. Chem. Ecol.* 20: 1329–1354.
- Takabayashi, J., M. Dicke, S. Takahashi, M. A. Posthumus and T. A. van Beek (1994b) Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites. *J. Chem. Ecol.* 20: 373–386.
- Takabayashi, J., Y. Sato, R. Yamaoka, S. Yano, N. Ohsaki and M. Dicke (1998) Plant effects on parasitoid foraging: differences between two tritrophic systems. *Biol. Control* 11: 97–103.
- Takabayashi, J., T. Shimoda, M. Dicke, W. Ashihara and A. Takafuji (2000) Induced response of tomato plants to injury by green and red strains of *Tetranychus urticae*. *Exp. Appl. Acarol.* 24: 377–383.
- Takabayashi, J., S. Takahashi, M. Dicke and M. A. Posthumus (1995) Developmental stage of the herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *J. Chem. Ecol.* 21: 273–278.
- Takahashi, H., A. Takafuji, J. Takabayashi, S. Yano and T. Shimoda (2001) Seasonal occurrence of specialist and generalist insect predators of spider mites and their response to volatiles from spider-mite-infested plants in Japanese pear orchards. *Exp. Appl. Acarol.* 25: 393–402.
- Thaler, J. (1999) Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature* 399: 686–688.
- Turlings, T. C. J. and M. E. Fritzsche (1999) Attraction of parasitic wasps by caterpillar-damaged plants. In *Insect-Plant Interactions and Induced Plant Defence* (D. J. Chadwick and J. A. Goode eds.), Novartis Foundation, John Wiley & Sons, Ltd., London, pp. 21–32.
- Turlings, T. C. J., J. H. Lengwiler, M. L. Bernasconi and D. Wechsler (1998) Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. *Planta* 207: 146–152.
- Turlings, T. C. J., J. H. Loughrin, P. J. McCall, U. S. R. Röse, W. J. Lewis and J. H. Tumlinson (1995) How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 4169–4174.
- Turlings, T. C. J. and J. H. Tumlinson (1992) Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 8399–8402.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, F. J. Eller and W. J. Lewis (1991) Larval-damaged plants: Source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the micro-habitat of its hosts. *Entomol. Exp. Appl.* 58: 75–82.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson and W. J. Lewis (1990) Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250: 1251–1253.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, W. J. Lewis and L. E. M. Vet (1989) Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals: VIII. Learning of host-related odors induced by a brief contact experience with host by-products in *Cotesia marginiventris* (Cresson), a generalist larval parasitoid. *J. Insect Behav.* 2: 217–226.
- Turlings, T. C. J., F. L. Wäckers, L. E. M. Vet, W. J. Lewis and J. H. Tumlinson (1993) Learning of host-finding cues by Hymenopterous parasitoids. In *Insect Learning* (D. R. Papaj and A. C. Lewis eds.), Chapman and Hall, New York, pp. 51–78.
- Venzon, M., A. Janssen and M. W. Sabelis (1999) Attraction of a generalist predator towards herbivore-infested plants. *Entomol. Exp. Appl.* 93: 305–314.
- Vet, L. E. M. and M. Dicke (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 141–172.
- Vet, L. E. M., W. J. Lewis and R. T. Cardé (1995) Parasitoid foraging and learning. In *Chemical Ecology of Insects 2* (R. T. Card and W. J. Bell eds.), Chapman and Hall, New York, pp. 65–101.
- Vet, L. E. M., W. J. Lewis, D. R. Papaj and J. C. van Lenteren (1990) A variable-response model for parasitoid foraging behavior. *J. Insect Behav.* 3: 471–490.
- Wasternack, C. and B. Parthier (1997) Jasmonate-signalled plant gene expression. *Trends Plant Sci.* 2: 302–307.
- Xu, Y., P.-F. L. Chang, D. Liu, M. L. Narasimhan, K. G. Raghothama, P. M. Hasegawa and R. A. Bressan (1994) Plant defense genes are synergistically induced by ethylene and methyl jasmonate. *The Plant Cell* 6: 1077–1085.
- Zanen, P. O. and R. T. Cardé (1991) Learning and the role of host-specific volatiles during in-flight host-finding in the specialist parasitoid *Microplitis croceipes*. *Physiol. Entomol.* 16: 381–389.