

# ヤサイゾウムシ孵化幼虫のアリル及びフェニル カラシ油に対する走化性\*

杉山章平・松本義明

## 緒 言

ヤサイゾウムシ *Listroderes costriostriis* var. *obliquus* Klug は非常に広食性の昆虫とされており、現在までに判明しているものだけで優に 25 科 100 種を越える植物を摂食する。

Brues (1946), Dethier (1953) は草食性昆虫において広食性のものにも選好する植物群が存在する場合のあることを指摘しているが、ヤサイゾウムシの場合にもそのような選好植物が存在するかどうか。いま試みにその食餌植物を科別に分類してみると、キク科約 40 種を筆頭に、ジウジバナ科の約 25 種、セリ科の約 13 種がその首位を占めている。もちろん多食性昆虫において、ある特定の科に食餌植物の種類数が多く認められるからといって、これをもつて直ちにこれらの植物を選好するものと断定するのは危険であることは言うまでもない。現在の我々の知識では前記の植物がヤサイゾウムシの真の意味での選好植物であるとはにわかに断定はできないのであるが、これらの植物にその被害が顕著なことも事実である。このような選好植物の存否の問題、存在するとすればその選好因子が何であるかという問題を解くかぎの 1 つとして、走化性の研究が採り上げられてよいであろう。

既に、昆虫の植物選択を植物に含有されている精油、あるいはその前駆物質の配糖体に対する昆虫の反応との関係に求めようとする試みは、古くは Verschaffelt (1910) の有名な実験以来、Dethier (1941) その他によりしばしば行われてきたところである。

しかしそれらの研究は、当然の事ながら、ほとんど単食性・狭食性の昆虫に向けられてきたと言つてよい。一方広食性昆虫の多くは、その求食行動に際して、何等特殊な化学物質による刺戟を必要とせず、無差別に摂食を試みるという考え (Dethier 1953) もあつて、上記のような研究を広食性昆虫について行うことは等閑に附されてきたようである。この点から、ヤサイゾウムシのような広食性昆虫を対象にとりあげることは重要な、また興味あることであろう。

一方、ヤサイゾウムシに対する誘引剤の研究は Lovell (1932) が野外で約 60 種の芳香物質による誘殺実験を試みたが、いずれも実用的価値のある結果は得られなかつたという。

我々は、まず既述のように、ヤサイゾウムシの食餌植物にジウジバナ科が重要な地位を占める事に着目し、その食性決定因子の 1 つとして、ジウジバナ科植物に広く分布しているカラシ油との関係を求めてみた。

カラシ油すなわちイソチオシアノン酸エステル (RNCS) の一般式をもつ物質には、自然界から少くとも 7 種のものが知られているが、現在わが国で容易に入手し得るのはその中の 1 種アリルカラシ油 ( $\text{CH}_2=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{NCS}$ ) 及び合成品のみが知られているフェニルカラシ油 ( $\text{C}_6\text{H}_5\text{NCS}$ ) の 2 種類だけである。ここにはヤサイゾウムシ孵化幼虫を用いて行つた両カラシ油に対する走化性実験の結果について報告する。

なお実験方法については、名古屋大学農学部齋藤哲夫助教授からの助言に得る処が大きい。ま

\* 昭和 31 年度文部省科学試験研究費による研究成果の一部である。ここに謝意を表す。

た農林省農業技術研究所石井象二郎博士からは貴重な文献を貸与された。厚く御礼申し上げる次第である。

## 実 験 方 法

実験方法は宗像・石井・斎藤（1954, '56）がニカメイチュウ幼虫の誘引試験に用いている方法とほぼ同様である。すなわち、内径 4 mm、長さ 3 cm の小試験管々底に少量の脱脂綿を入れ、所定量の試料を添加したものを 4 本ずつ径 9 cm のシャーレ内に管口を中央部に向けて等距離放射状に配列、巾 3mm のセロテープでシャーレ底面に固定する。そして、この中央に置かれた径 5mm の小円型濾紙上に供試虫 30 頭を放ち、虫の逸出を防ぐためにシャーレのふたの内側に径 11 cm の円型濾紙をあてがい、25°C・暗条件下に收容、所定時間経過後に各試験管内に分布する虫数を記録、これを反応虫数として取扱った。反覆回数は各用量について 5 回である。

試料の調製はカラシ油のメタノール溶液を 0.05cc ずつ前記小試験管に注入し、65°C の乾燥器中に 30 分間放置し、メタノールを蒸発除去した。1 小試験管当りカラシ油用量はアリルカラシ油では 1mg から 0.0003mg に至る計 9 段階、フェニルカラシ油では 0.3mg から 0.00003mg に至る計 9 段階である。薬液の小試験管への注入に際しては、先端を細く引きのばしたピペットを用い、液が管口部に触れないように十分に留意した。

供試虫は、野外白菜畑から採集した成虫を 25°C・自然光条件下で白菜葉を与えて飼育、産下された卵を同温度・湿度 100%・暗条件下で孵化させたもので、孵化後 20 時間以内の未摂食幼虫である。なお、後にも述べるように、卵を湿度 100% 下で孵化させる場合、容器壁に水滴を生じやすく、幼虫は水滴に群集し、そのため虫の活力に影響を与え、結果を不ぞろいなものとする恐れがあるが、この障害は、孵化容器のシャーレ底面及び上面に一定量の蒸留水を注加した濾紙をあてがうことによつて水滴の発生が防がれ、解決された。

実験にはその方法に 2 つの型式が採用された。その 1 つは同一シャーレ内に試料区と対照区（メタノールを試料区と同量注加し、試料区と同様乾燥させたもの）それぞれ 2 本ずつの試験管を相対して配列する方法で、仮にこれを定性的選択実験と名付けることにする。他の 1 つは、数段階のカラシ油用量に対する虫の反応率を比較検討するために行われた用量-反応実験であつて、同一シャーレ内の小試験管 4 本全部を同一用量の試料とし、別に対照実験を設けるものである。その反応率の算出には、現在殺虫試験の際に広く用いられている Abbott (1925) の補正法を適用した。

なお、これらの実験方法を Petri-dish tube method と呼ぶことにする。

## 結 果 及 び 考 察

**定性的選択実験** 結果は第 1 表に示すとおりであつて、予備実験として行つた白菜汁液とともに、アリル、フェニル両カラシ油とも、孵化幼虫は顕著な反応を示した。白菜汁液を用いた実験では長時間後に、反応虫数が減少しているが、これは長時間経過中の汁液の醗酵による有害物質の発生、あるいは虫の汁液摂取による満腹のためであろう。

**用量-反応実験** 第 1 図はカラシ油数段階の用量に対する反応虫数の時間的消長を示すものであるが、これらの時間-反応曲線には、時間の経過とともに反応が一方向的に増加する場合と、長時間後にむしろ減少する場合との 2 つの型が見られる。

まずアリルカラシ油から説明すると、1~0.1mg の高用量範囲では、時間の経過にともない、

反応虫数は一方的に増加し、とくに 0.3, 0.1mg 実験区では顕著である。これに反し、0.03mg 以下の低用量範囲では長時間経過後に反応虫数が減少している。

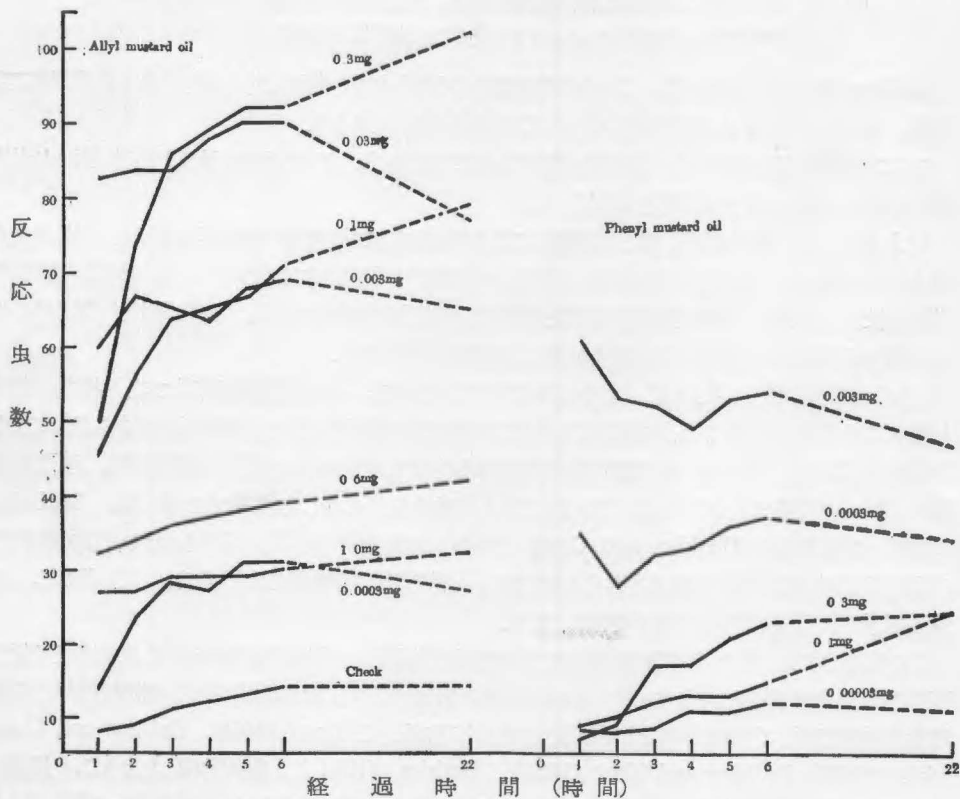
高用量を用いた場合にはカラシ油の接触的並びに燻蒸的殺虫作用によって、管中へ侵入した虫は固定され、各管はあたかも理想的な bait-trap と同じ作用を呈し、時間の経過にしたがい反応数が

第 1 表 ヤサイソウムシ孵化幼虫のカラシ油に対する走化性反応、定性的選択実験

| 時 間              | 1   | 3  | 6  | 22時間 |
|------------------|-----|----|----|------|
| { 白菜葉汁液* 0.1cc   | 51↑ | 52 | 57 | 26   |
| { 水 0.1cc        | 4   | 6  | 6  | 1    |
| { アリルカラシ油 0.3mg  | 26  | 28 | 34 | 48   |
| { 対 照            | 0   | 1  | 1  | 1    |
| { フェニルカラシ油 0.3mg | 9   | 9  | 13 | 14   |
| { 対 照            | 1   | 3  | 3  | 3    |

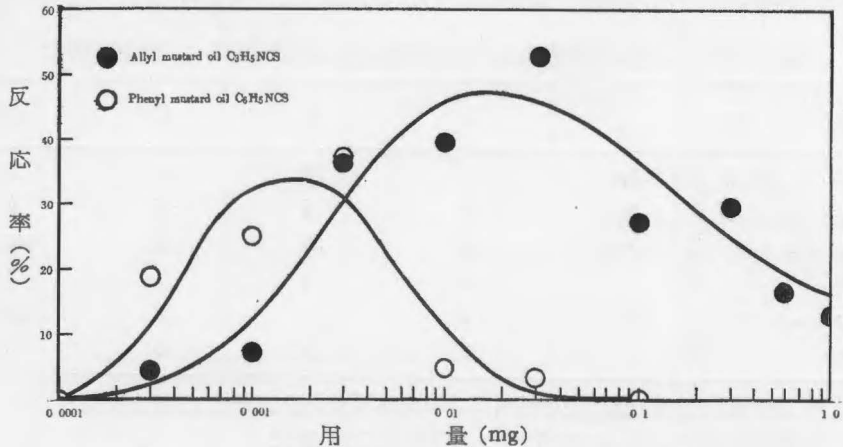
\* 白菜葉を3倍量の水とともに磨碎、3,000 rpm、5分間遠心分離して得た上澄液

† 供試虫1区30頭、5回反覆で行った実験の反応虫合計数



第 1 図 ヤサイソウムシ未摂食孵化幼虫のアリル、フェニル両カラシ油に対する走化性反応、数段階のカラシ油用量における反応の時間的消長  
供試虫1区30頭、5回反覆で行った実験の反応虫合計数

累積されてくるからである。これは 3 mg 以上を用いた場合には、虫が短時間内に全死したことによつても明らかである。1, 0.6 mg 実験区で増加曲線の傾斜の度が極めてゆるいことは、この程度の用量ではアリルカラシ油の毒性が忌避的になおかなり強く働いていることを示すものではあるまいか。



第2図 ヤサイゾウムシ未摂食孵化幼虫のアリル、フェニル両カラシ油に対する走化性反応、実験開始1時間後における反応率とカラシ油用量との関係

0.03mg 以下の低用量では、これらの毒性はもはや見られず、管中よりしばしば虫の逸出が起こる結果、長時間後の反応虫数の減少となつてあらわれるわけであろう。

フェニルカラシ油においても、高用量では強い殺虫力を持ち、アリルカラシ油ほど顕著ではないが同様の時間と反応虫数との関係を示している。

以上のように、長時間後に得られる結果にはカラシ油のもつ直接的な誘引力のほかに、高用量の場合の殺虫作用、低用量の場合の虫の管中からの逸出が加味されてくるので、各用量間の誘引効果を比較するには、実験開始短時間後の記録を当てるのが妥当である。実験開始1時間後の反応虫数から算出した用量-反応曲線を示したのが第2図である。

これらの図から明らかなように、カラシ油に対する反応は、その用量範囲によつて、増加の部分と減少の部分とに分けられる。つまりいわゆる誘引範囲と忌避範囲とに分けられるのであるが、これは Dethier (1947, 1954 a) が“誘引作用を有する物質も適量以上の用量・濃度では、忌避作用をあらはすのが普通である”と述べているところと合致する。しかし本実験の方法では、McIndoo (1926) の嗅覚計や Hoskins and Craig (1934) の嗅覚計方式が、どちらかといえば試験物質の忌避効果検出に明瞭な結果を与えるのに反し、誘引効果の検出だけを目的としているので、忌避効果範囲の高率の部分は検出されてこない。

この曲線の2つの部分に対数確率紙にプロットしてみると、それぞれ用量と虫の反応率との間に直線的な関係が得られ、ヤサイゾウムシ孵化幼虫集団のこれらカラシ油に対する感受性がカラシ油用量の対数に対して正規分布をしていることを示している。このような関係は、Dethier and Chadwick (1948), Dethier and Yost (1952), Dethier (1954 b) 等が指摘したように、昆虫ばかりでなく、他の動物においても、嗅覚、味覚に限らず、一般の感覚現象と刺激量との間に見られる基礎的な関係と考えられている。

つぎに、アリル、フェニル両カラシ油の誘引力の比較については、このような実験方法では、直接

昆虫を刺戟するガス濃度を決定することができないかぎり、第2図に示した刺戟値で直接比較することのできないのは当然である。しかし、応用的に見るならば、第2図に示される両カラシ油の最適用量における反応率の高さ、及び有効用量範囲の大きさ、また第1図の反応の時間的消長など、それぞれと比較から総合的に判断してアリルカラシ油はフェニルカラシ油より有効であると云えるであろう。

アリルカラシ油は一名揮発カラシ油とも呼ばれるのでもわかるように、非常に揮発性であるのに反し、フェニルカラシ油は、はるかに不揮発性である。したがって、試料調製のためのメタノール蒸発操作中の揮散消失を考慮に入れて、実験時実際に供試されるカラシ油量に対する反応曲線を仮定するならば、それは第2図のアリルカラシ油曲線がフェニル曲線により接近、あるいはそれよりさらに左方へ移動したものとなるであろう。

また第1図に見られるように、第2図の曲線における反応減少の部分、すなわち、供試虫集団の一部にむしろ忌避的效果を示す高用量範囲において、時間の経過にしたがい、なおも反応虫の増加が見られることは、——既述したとおり、結果的には管中へ進入した反応虫が管底のより高量のカラシ油の殺虫作用で管内に累積されるのであるが——嗅覚の馴化・疲労によつて、虫の刺戟に対する感受性が低減される結果と推察される。

以上によつて、ヤサイゾウムシ孵化幼虫がアリル、フェニル両カラシ油に強い反応を示すことは明瞭であるが、この反応がはたして第1義的に嗅覚によつて誘引された結果と断定して誤りはないであろうか。虫が無差別自由な運動によつて各小試験管に出入し、しかる後、味覚乃至は接触的な選択の結果、管内に固定されるという反応過程 (the random ortho-kinetic behavior (Fraenkel and Gunn 1940)) の起りうる可能性も考えられないではない。しかし対照区において、各記録時刻とも管内の虫数がいちじるしく少数であることから (第1図)、上記の可能性は一応否定されるであろう。ただ各記録時刻間が1時間というかなり大きな間隔であるので、この間に虫の管内への機会的な進入があるかも知れないと考えられるのであるが、それならば、構造の点から虫に対する保持力の大きい綿が管底にあることによつて、時間の経過とともに管内虫数の増加が起こるはずである。しかし、それがほとんど見られない。この点からも前記の可能性は否定されてよい。したがつて、我々は、このカラシ油に対する反応が嗅覚によるものであるという結論を下し得ると考えるのであるが、この結論は、また、試料のメタノール蒸発除去後、管底の脱脂綿の上部にさらに少量の脱脂綿を挿入し、虫が直接試料に接触するのを防いで行つた実験でも、高い反応が得られたことから証明されるのであり、さらに次に述べる水に対する反応実験からも証明される処である。

水に対する反応実験 本種孵化幼虫の水に対する反応は非常に強く、R. H. 100%中で孵化させた場合にも、もし容器壁に水滴があれば、その水滴に群集するのであるが、この反応が走湿性的なものかどうかを、カラシ油

第2表 ヤサイゾウムシ孵化幼虫の水に対する反応

| 時 間         | 1  | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 22時間 |
|-------------|----|----|----|----|----|----|------|
| A { 水 0.1cc | 0* | 1  | 2  | 3  | 5  | 5  | 3    |
| { 対 照       | 3  | 3  | 2  | 7  | 7  | 7  | 9    |
| B { 水 0.1cc | 53 | 50 | 52 | 53 | 44 | 41 | 13   |
| { 対 照       | 8  | 16 | 17 | 17 | 17 | 21 | 8    |

\* 供試虫各区30頭 5回反覆で行つた実験の反応虫合計数

の定性的選択誘引試験と同様の方法で実験した結果は、第2表上欄(A)に示すように、対照区とともに、ほとんど反応は見られない。これに反し、径4mm長さ1.5cmの両端開放のガラス管円筒に脱脂綿を挿入、水(0.1cc)を注加し、幼虫が容易にそれに接し得るようにして行つた選択実験では、下欄(B)に示すように明らかに水に群集する。この結果は水に対する反応が走湿性というよりも、味覚、皮膚感覚のいずれにせよ、接触的な選択反応であること、言いかえれば、虫が the random ortho-kinetic behavior によつて行動し、しかるのち接触的に反応するものであることをものごたるものである。

つまり、この場合の水のように接触的に作用する物質についての実験で管中に進入する虫数がいぢるしく低いことは、しばしば述べたように、管中への進入に無差別・機会的な行動性がほとんど関与していないことを立証するものである。すなわち、ヤサイゾウムシ孵化幼虫を用い、Petri-dish tube method によるかぎり、他のどのような揮発性物質に対しての反応も、それは嗅覚反応の結果であると言える。

さらに、1シヤーレ内の小試験管4本全部に同一用量の同一物質を用いた用量-反応実験の結果だけでは、虫の管内への反応行動が、揮発成分による生理的機能昂進だけの結果であると考えられる可能性もないではないが、定性的選択実験によつて得られる反応結果は、たとえ生理的機能昂進をとまなうとしても、虫の管内への進入が第1義的に嗅覚的に指向性をもつた選択反応に基くものであることを示している。

**カラシ油の植物界における分布とヤサイゾウムシの食性との関係** カラシ油は周知のようにジウジバナ科をはじめ、フウチウソウ科、モクセイソウ科、ノウゼンハレン科、ワサビノキ科、パパイア科などに含有されており、その分布を示したのが第3表で、アリルカラシ油のほかにも6種のもの知られている。フェニルカラシ油についてはその自然界における存在は知られていないようである。

一方ヤサイゾウムシの食するジウジバナ科植物は約25種類が知られているが、その中で、アリルカラシ油を含有しているものはタカナ *Brassica juncea*, クロカラシ *B. nigra*, ハナヤサイ *B. oleracea* var. *botrytis*, コモチカンラン *B. oleracea* var. *gemmifera*, コールラビー *B. oleracea* var. *gongyloides*, カブ *B. rapa*, ナツナ *Capsella bursa pastoris*, ワサビ *Chochlearia japonica* 等であるが、他のアリルカラシ油含有植物をも摂食し得ることは想像にかたくない。また逆にヤサイゾウムシの摂食の確認されている植物で、第3表にかかげた植物に近縁のものにアリルカラシ油が含有されていることも考えられる処であつて、たとえば摂食の確認されているコダチハナヤサイは、アリルカラシ油の存在が証明されている処のハナヤサイと同じ *B. oleracea* var. *botrytis* に属しているものである。

このほかクロトルカラシ油の含有されている *B. Napus* には、アブラナ、セイヨウナタネ、ハクサイ、サントウサイ、オオサカハクサイ、シヤクシナ、コマツナなど多数のヤサイゾウムシの食餌植物が存在している。

今回の実験で我々が供試することのできたのは、アリル及びフェニルカラシ油の2種類に過ぎないが、他のカラシ油類に対しても誘引されることは容易に想像される処である。

これまでにカラシ油あるいはその配糖体の昆虫に対する生理作用とくに嗅覚刺激について報じたものは極めて少い。

Verschaffelt (1910) はモンシロチヨウ *Pieris rapae* 及びオオモンシロチヨウ *P. brassicae* の幼虫の寄主植物がカラシ油及びその配糖体を含んでいる植物に限られていることを示すとともに、寄主植物の汁液あるいはアリルカラシ油の配糖体であるシニグリンを正常の寄主でない他の植物葉に塗布すると、その植物葉を食するようになることを明らかにし、カラシ油配糖体並びにカラシ油がモンシロチヨウの寄主植物選好因子となつているものと推論した。

第 3 表 カラシ油及びカラシ油配糖体の植物界における分布<sup>†</sup>

**Sinigrin**

**Allylisothiocyanate**

Cruciferae

*Alliaria officinalis* DC.

*Armoracia lapathifolia* Cilib.

*Brassica alba* Boiss.

*B. cerna* Thunb.

*B. iberifolia* Hrz.

\* *B. juncea* Coss.

\* *B. nigra* Koch.

\* *B. oleracea* var. *botrytis* L.

\* *B. oleracea* var. *gemmifera* DC.

\* *B. oleracea* var. *gongylodes* L.

\* *B. Rapa* L.

\* *Capsella bursa pastoris* Medic.

? *Cardamine amara* L.

*Cochlearia Armoraca* L.

\* *C. japonica* Franch. et Sav.

*Diplotaxis tenuifolia* DC.

*Sinapis arvensis* L.

*Thlaspi arvense* L.

Caricaceae

? *Carica candamercensis* Hook.

? *C. Papaya* L.

? *C. quercifolia* Solms.

**Gluconapin**

**Crotonylisothiocyanate**

Cruciferae

\* *Brassica campestris* var.

*chinensis oleifera* Makino.

\* *B. juncea* Coss.

\* *B. Napus* L.

**Glucocochlearin**

**d-sec. -Butylisothiocyanate**

Cruciferae

*Cardamine amara* L.

*C. pratensis* L.

*Cochlearia officinalis* L.

**Glucotropaeolin**

**Benzylisothiocyanate**

Cruciferae

*Lepidium sativum* L.

Tri-paeolaceae

*Tri-paeolum majus* L.

**Sinabin**

**p-Oxybenzylisothiocyanate**

Cruciferae

*Brassica alba* Boiss.

**Gluconastrutin**

**Phenylethylisothiocyanate**

Cruciferae

*Barbaraea praecox* R. Br.

? *Brassica Rapa communis* Metzg.

*Nasturtium officinale* R. Br.

Resedaceae

*Reseda odorata* L.

**Glucocheirolin**

**Cheirolin**

Cruciferae

*Cheiranthus Cheiri* L.

*Eruca arkansanum* Nutt.

? カラシ油またはカラシ油配糖体の存在にやや確実性を欠くもの

\* ヤサイソウムシの摂食が確認されているもの

† 参考資料 : Wehmer (1929, 1931), 平尾 (1939), Dethier (1947), 宮道・嶋野 (1955), 堀口 (1955)

この表に示した以外に、種類の判明しないカラシ油、あるいはカラシ油配糖体を含有するものが、Capparidaceae, Phytolaccaceae, Moringaceae, Resedaceae, Cruciferae 等に報告されている

降つて1923年にいたり、Peterson (1924) はタマネギバエ *Hylemia antiqua* 及びタネバエの1種 *H. cilicrura* に対し、圃場で種々の芳香物質による誘殺を試みた際に、カラシ油\*及びフエニルカラシ油をも供試したが、前者がわずかに有効であつたと簡単に報告しているに過ぎない。

このように Verschaffelt の実験以来、カラシ油及びその配糖体と昆虫との関係についての研究には見るべきものがなかつた。

しかし、ごく最近にいたり Thorsteinson (1953) はオオモンシロチヨウとコナガ *Plutella maculipennis* の幼虫、とくに後者の摂食刺戟因子について Verschaffelt の実験を追試して、さらにこの問題を解決に一步近づけた。すなわち統一的摂食刺戟にはシニグリン、シナルピン、グルコケイロリン等のカラシ油配糖体はその因子として働いていることを認め、カラシ油は、それ自体だけでは摂食量を増加させないが、シニグリンにカラシ油を加えるとわずかながら摂食量が増加することを示した。このことから試食の感応はカラシ油の嗅覚刺戟によつてまず始められ、カラシ油が存在しない時には飢餓によつて試食が誘起されるものと推論した。

しかし、彼の実験では摂食刺戟因子の究明に主力がおかれたのであつて、幼虫は嗅覚的に寄主植物を認めることを実験的に確認したにもかかわらず、それが植物から発散される水分によるものか、他の揮発性物質によるものかなどの点については明らかにされず、またカラシ油そのものに対する走化性も実験されるにいたらなかつた。

我々は今回の実験でヤサイゾウムシ幼虫のカラシ油に対する嗅覚的的定位現象を明らかにし得た。その結果、カラシ油がヤサイゾウムシ幼虫のジウジバナ科植物を食する際の植物に対する定位を決定づけるという考えに帰着した。求食行動の第2段階である摂食感応については、何等とり上げる処がなかつたが、Thorsteinson と同様の結論が得られるか否か目下実験中である。

しかし、しばしば述べたようにヤサイゾウムシは広食性の昆虫であり、前記のようにジウジバナ科植物摂食の1要因をカラシ油の存在で説明できるとしても、この実験結果からただちに、その広食性を説明できないのは勿論であつて、他の食餌植物の精油についても、その誘引性を検討しなければならず、既に一部は実験中である。ただ、緒言の項で述べたような、広食性の昆虫はその摂食行動が無差別に行われると考えられやすいことに対して、ヤサイゾウムシは広食性であつても、それほど無差別に摂食するものではないと考えたい。

またアリル及びフエニルカラシ油の顕著な誘引効果を得たという今回の実験結果は、他のカラシ油類の同様の効果を期待させるに充分であると考えられる。

## 要 約

1) アリルカラシ油及びフエニルカラシ油を用い、ヤサイゾウムシの未摂食孵化幼虫の走化性を Petri-dish tube method により実験した処、両者ともに顕著な正の反応を与えた。この反応は嗅覚反応と解される。

2) ジウジバナ科植物はヤサイゾウムシの食餌植物中主要な位置をしめるが、本虫がジウジバナ科植物を摂食する際には、カラシ油がその植物に対する定位因子として働いているものと思われる。

3) ここに記したような場合には本虫は水に対して強く反応するが、これは走湿性というよりも、むしろ接觸的反応のようである。

\* 原報には true mustard oil とあるだけであるが、おそらく allyl mustard oil を指すものと思われる。



- Abbott, W. S. 1925. A method of computing the effectiveness of an insecticide. *J. Econ. Ent.* 18 : 265—267.
- Brues, C. T. 1946. *Insect Dietary*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Dethier, V. G. 1941. Chemical factors determining choice of food plants by *Papilio* larvae. *Ame. Naturalist* 75 : 61—75.
- Dethier, V. G. 1947. *Chemical Insect Attractants and Repellents*. Blakiston, Philadelphia.
- Dethier, V. G. 1953. Host plant perception in phytophagous insects. *Trans. IXth Intern. Congr. Ent.* 2 : 81—88.
- Dethier, V. G. 1954a. The physiology of olfaction in insects. *Ann. New York Acad. Sci.* 58 (2) : 139—157.
- Dethier, V. G. 1954b. Olfactory responses of blowflies to aliphatic aldehydes. *J. Gen. Physiol.* 37 : 743—751.
- Dethier, V. G. & Chadwick, L. E. 1948. The stimulating effect of glycols and their polymers on the tarsal receptors of blowflies. *J. Gen. Physiol.* 32 : 139—151.
- Dethier, V. G. & Yost, M. T. 1952. Olfactory stimulation of blowflies by homologous alcohols. *J. Gen. Physiol.* 35 : 823—839.
- Fraenkel, G. & Gunn, D. L. 1940. *The Orientation of Animals*. Oxford Univ. Press.  
(Dethier, V. G. 1956. Mode of action of sugar-baited fly trap. *J. Econ. Ent.* 48 : 235—239. から引用)
- 平尾子之吉. 1939. *日本精油化学*. 裳華房, 東京.
- 堀口博. 1955. *香料辞典*. 共立出版, 東京.
- Hoskins, W. M. & Craig, R. 1934. The olfactory responses of flies in a new type of insect olfactometer. *J. Econ. Ent.* 27 : 1029—1036.
- Lovell, O. H. 1932. The vegetable weevil, *Listroderes obliquus*. *Bull. Univ. Calif. College Agr. Exper. Stat.* no. 546.
- McIndoo, N. E. 1926. An insect olfactometer. *J. Econ. Ent.* 19 : 545—571.
- 宮道悦男, 嶋野武. 1955. *動植物成分*. 共立出版, 東京.
- 宗像桂, 石井象二郎. 1954. 稻のニカメイチュウ誘引性成分について. *2.4-D の研究* 3 : 18—21.
- 宗像桂, 斎藤哲夫, 石井象二郎. 1956. ニカメイチュウ誘引物質に関する研究. 第4報. *応動・応昆* 昭和31年度合同大会講演要旨.
- Peterson, A. 1924. Some chemicals attractive to adults of the onion maggot, and the seed corn maggot. *J. Econ. Ent.* 17 : 87—94.
- Thorsteinson, A. J. 1953. The chemotactic responses that determine host specificity in an oligophagous insect (*Plutella maculipennis* (Curt.) Lepidoptera). *Can. J. Zool.* 31 : 52—72.
- Verschaffelt, E. 1910. The cause determining the selection of food in some herbivorous insects. *Proc. Acad. Sci. Amsterdam* 13 : 536—542. (Dethier, V. G. 1947 から引用)
- Wehmer, C. 1929, 1931. *Die Pflanzenstoffe*. Band 1 & 2. Gustav Fischer, Jena.