

植食性昆虫アワヨトウの餌植物種およびその2次物質が  
寄生蜂カリヤコマユバチの生存に与える影響

2018年1月

藏 満 司 夢

植食性昆虫アワヨトウの餌植物種およびその2次物質が  
寄生蜂カリヤコマユバチの生存に与える影響

筑波大学大学院  
生命環境科学研究科  
生物圏資源科学専攻  
博士（農学）学位論文

藏 満 司 夢

## 目次

第1章 序論	1
第2章 餌植物種がアワヨトウの成長と生存に与える影響	6
第3章 寄主の餌植物種がカリヤコマユバチの成長, 生存に与える影響	17
第4章 餌植物由来の植物2次物質の化学分析	26
第5章 餌植物種が植食者の免疫機能に与える影響	42
第6章 アワヨトウ幼虫の餌植物種がカリヤコマユバチの寄主探索行動に及ぼす影響	49
第7章 寄生, 未寄生アワヨトウ幼虫が植物に対して示す選好性	59
第8章 総合考察	66
概要	70
謝辞	73
引用文献	74

## 第1章 序論

化学合成殺虫剤への過度の依存に伴う害虫の薬剤抵抗性の発達や、自然環境中への化学農薬の残留、農薬の影響を受けて害虫の捕食者が減少し、その結果として害虫が多発する誘導多発生（リサージェンス）などの問題を受けて、環境への負荷低減と安定した農業生産の両立を目的とした総合的害虫管理（integrated pest management ; IPM）の考え方が注目されるようになって久しい（大岡，2007；中井ら，2009）。IPMの基本概念の一つに、複数の防除法の合理的統合が挙げられるが、これは農薬を用いた化学的防除に加えて、生物的防除、耕種的防除、物理的防除を組み合わせることで最終的に害虫の密度を許容水準以下に抑えようという考え方である（大野・仲井，2009）。IPMの実現に向けては、その一端を担う生物的防除法の開発が進められている（中井ら，2009）。生物的防除法の有効な手段の一つとして使われているのが、農業害虫の天敵となる捕食性昆虫や捕食寄生性昆虫（以下、捕食寄生者）の利用である。農業現場における天敵昆虫を用いた害虫管理の実現に向けて、天敵昆虫類に関する分類学的研究（例えば、Matsuo et al., 2014；金尾ら，2016）、生物農薬としての利用に向けた採集、飼育方法の確立（例えば、Shimoda et al., 2015；Bueno et al., 2017）、行動、生態特性に関する研究（例えば、Harvey et al., 2004；Kuramitsu et al., 2016；Piyasaengthong et al., 2016；Uefune et al., 2017）といった基礎的な研究や、圃場での有用性の検証、土着天敵の利用を目指した天敵昆虫の誘引、定着方法の開発（例えば、河村ら，2014；Ogino et al., 2016）といった応用面での研究が国内外で広く行われて来た。また、それらの成果として、国内外において実際に農業現場において土着天敵や導入天敵を利用した害虫の管理が実現している例もある（古橋，2013；Quicke, 2015；大井田，2016）。

天敵昆虫を利用した生物的防除の実現において、防除資材の候補となる天敵類の行動、

生態特性に関する情報は、圃場における利用の可否の判断や、天敵を増殖させる際の飼育条件の設定、圃場での利用効率の向上などに重要な情報となる。農業害虫の天敵となる昆虫はその生態から大きく二つに分けられる。一つは、テントウムシ類やヒメハナカメムシ類のような捕食性昆虫（捕食者）で、もう一つは寄生蜂類や寄生ハエ類のような捕食寄生性昆虫（捕食寄生者）である。捕食寄生者は寄主昆虫の卵や体に産卵すると、幼虫が寄主昆虫の体を食べて成長し、最終的には寄主を殺したうえで蛹化し成虫が羽化するといった生活史を持つ。捕食寄生者は多くの昆虫種にとって主要な天敵であるため、その存在は農業害虫を含む多くの植食性昆虫（以下、植食者）の個体数を抑える重要な役割を担っている (Hay-Roe et al., 2013; Ode and Heimpel, 2016)。その捕食寄生者に、寄主となる植食者とその餌となる植物を加えた三者の関係性は三者間相互作用と呼ばれ、農業生態系の基本単位を成している。そのため三者間相互作用の解明は、多様で複雑な生態系を理解する重要な手掛かりになると同時に、捕食寄生者を用いた生物的防除技術の発展に貢献するものとして、これまでに多くの研究が行われてきた (Colazza and Wajnberg, 2013; Rasmann and Mooney, 2016)。

三者間相互作用に関する研究は、捕食寄生者による寄主探索行動における寄主の餌植物の役割に注目したものや、寄主が摂食した餌植物由来の化学物質が捕食寄生者に与える影響を評価したものが多くみられる。それらの研究によって、捕食寄生者による寄主探索や寄主適応に対して、植食者の餌植物種（あるいはその化学物質）が影響することが明らかとなってきた (Colazza and Wajnberg, 2013)。しかしながら、これらの研究の多くは、一種類の植物とその植食者、寄生蜂の系を材料とした研究であった。そうした状況の中、近年になって、同じ植食者と捕食寄生者の系であっても、植食者の餌植物種が捕食寄生者の寄主探索行動や寄主適応に異なる影響を与えることが示されつつある (Ode, 2013)。植食者の大

部分の種が二種以上の植物を寄主として利用できるということを踏まえると、餌植物種が植食者-捕食寄生者相互作用に異なる影響を与えるという事実は、三者間相互作用の解明において見落とすことのできない視点であるといえよう (Moreira et al., 2016)。

前述のように、同一の植食者-捕食寄生者の系であっても植食者の餌植物種が捕食寄生者の寄主探索行動 (Afsheen et al., 2008) や、捕食寄生者の寄生成功率 (産卵後の生存率) に異なる影響を与えるという例 (Singer and Stireman, 2003; Ode, 2006, 2013) がそれぞれいくつかの系で示されている。例えば、前者の例として、アメリカタバコガ *Heliothis zea* (Boddie) (チョウ目: ヤガ科) の寄生蜂である *Microplitis croceipes* (Cresson) (ハチ目: コマユバチ科) は、寄主探索行動において、寄主がワタやダイズを摂食して排泄した糞に対して強い反応を示す一方で、トウモロコシを摂食した際の糞には反応を見せないことが示されている (Nordlund and Sauls, 1981)。また、後者の例としては、コナガ *Plutella xylostella* L. (チョウ目: コナガ科) の寄生蜂である *Diadegma insulare* (Cresson) (ハチ目: ヒメバチ科) は、寄生したコナガ幼虫がナズナ *Capsella bursa-pastoris* (L.) を摂食した場合に、ノハラガラシ *Sinapis arvensis* L. やエゾスズシロ *Erysimum cheiranthoides* L. を摂食した場合と比べて寄生成功率が低くなることが報告されている (Sarfraz et al., 2012)。

このように、寄主となる昆虫の餌植物種が寄主探索行動と寄生成功率の双方において異なった影響を与えうるという事実は、捕食寄生者が寄主探索の段階において、子の生存率 (= 寄生成功率) が高くなるような餌植物上の寄主を選好するような適応を果たしている可能性を推測させる (Ode, 2013)。しかしながら、餌植物種が寄主探索行動に与える影響と、寄生成功率に与える影響を同じ系において実証した例はなく、この二つの現象の関係性に関する議論はほとんど行われていない。また、植食者が特定の植物種を摂食した際に、捕食寄生者の寄生成功率が低くなる (すなわち、寄主体内において捕食寄生者の卵または幼

虫が死亡する) という現象については、餌植物種やそれに由来する植物 2 次物質が寄主体内の捕食寄生者に対して影響する機構として、捕食寄生者が植物 2 次物質に直接晒される経路や (Barbosa et al., 1991) , 植物 2 次物質が寄主の免疫活性に影響し、その結果捕食寄生者に対する免疫機能に差が出る可能性などいくつかの経路が示されているが、その原因が明らかにされた系は極めて限られている (Kaplan et al., 2016) 。そこで本研究では、広食性の植食者であるアワヨトウ *Mythimna separata* (Walker) (チョウ目: ヤガ科) とその捕食寄生蜂であるカリヤコマユバチ *Cotesia kariyai* (Watanabe) (ハチ目: コマユバチ科) の系を材料として、三者間相互作用における植食性昆虫の餌植物種およびその 2 次物質が捕食寄生者に与える影響を明らかにするため、①植食者の餌植物種が捕食寄生者の寄生成功率に与える影響と寄主探索行動との関係の解明、②植食者が特定の餌植物を摂食した場合に捕食寄生者の寄生成功率が低下する原因の解明、を目的に研究を行った。

研究材料に用いたアワヨトウは、アジアの熱帯、温帯域とニュージーランド、オーストラリアに生息する植食者で (岸田, 2011), その幼虫は 8 科 15 種以上の植物を加害することが報告されている (日本応用動物昆虫学会, 2006)。アワヨトウ幼虫は、通常は野外においてイネ科植物を摂食するが、個体密度が高まるなどして餌植物が不足した際にはその他の植物も摂食することが知られている (巖, 1959)。カリヤコマユバチはアワヨトウのみを寄主とする内部寄生性の幼虫寄生蜂で、アワヨトウの 2 齢から 6 齢 (終齢) 初期のアワヨトウ幼虫に産卵した場合、成虫にまで成長できる (Sato and Tanaka, 1984; Ozawa et al., 2004) 。また、一回の産卵で 1 寄主あたり 80-100 個体の次世代成虫が生じる、多寄生性の寄生蜂である (Magdaraog et al., 2012) 。

本研究でははじめに第 2 章で、餌植物種が植食者の成長と生存に与える影響を、第 3 章では寄生蜂の寄生成功率に与える影響を評価した。次に第 4, 5 章では、植食者が特定の餌

植物種を摂食した場合に寄生成功率が低くなるという現象の原因を明らかにするため、その原因として考えられる二つの仮説を検証した。第4章では、寄主体内の寄生蜂幼虫が餌植物由来の2次物質に直接晒されている可能性を検証するために、植物体中及び寄主体液中の植物成分を分析した。第5章では、餌植物種によって寄主の免疫機能に違いが生じ、それが寄生成功率に影響しているという仮説を検証するために、餌植物種が寄主免疫に与える影響を評価した。第6章では餌植物種が寄生蜂の寄主探索行動に与える影響について明らかにし、第7章では寄生されたアワヨトウが植物に対して示す選好性を評価し、最後に第8章で総合考察を行った。



## 第2章 餌植物種がアワヨトウの成長と生存に与える影響

アワヨトウ体内におけるカリヤコマユバチの発育は、寄生蜂幼虫が寄主を脱出するまでの期間、寄主が生存していることが前提となる (Sato and Tanaka, 1984; Ozawa et al., 2004)。そのため、カリヤコマユバチに対する寄主の餌植物の影響を評価するためには、まず餌植物がアワヨトウの生存と成長に与える影響を評価することが必要である。アワヨトウの生存と成長は、餌植物の種類によって異なるため (巖, 1959; Ichiki et al., 2014)、ここではアワヨトウが野外で摂食したとの報告がある5種類の餌植物をアワヨトウに与え、アワヨトウの生存と成長を比較した。

### 2.1 材料及び方法

#### 2.1.1 供試昆虫

実験に用いたアワヨトウ及びカリヤコマユバチは、筑波大学応用動物昆虫学研究室で継代飼育したものをを用いた。アワヨトウは人工飼料 Silkmate 2M (日本農産工業株式会社) を餌として与えて継代飼育した。1 齢から 3 齢の間はプラスチックシャーレ (直径 14 cm, 高さ 2.5 cm) で飼育し、4 齢以降はポリプロピレン容器 (縦 24 cm, 横 18 cm, 高さ 9 cm) で飼育した。蛹化した個体は順次回収し、ポリスチレン容器 (縦 31 cm, 横 16 cm, 高さ 22 cm) に入れて羽化させた。

カリヤコマユバチは雌成虫 1 頭につき、Silkmate 2M で飼育した 4 齢から 5 齢のアワヨトウ 1 頭を寄主として与え、観察下で 1 回産卵させた。産卵されたアワヨトウ幼虫は Silkmate 2M を与えて飼育し、蛹化したら繭塊ごと回収してポリスチレン容器 (縦 31 cm, 横 16 cm, 高さ 22 cm) に移して羽化させた。羽化したカリヤコマユバチ成虫には蜂蜜と水を与えて飼

育した。

全ての昆虫の飼育は、室温  $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ 、相対湿度  $60\% \pm 20\%$ 、明暗周期 16 L: 8 D の条件下で行った。

### 2.1.2 供試植物

アワヨトウの餌植物として、イネ科のトウモロコシ *Zea mays*、イネ *Oryza sativa japonica*、オオムギ *Hordeum vulgare*、マメ科のインゲン *Phaseolus vulgaris*、アブラナ科のダイコン *Raphanus sativus var. longipinnatus* の計 5 種類の植物を用いた。いずれもアワヨトウが野外で摂食することが報告されている植物種である（日本応用動物昆虫学会，2006）。全ての植物は筑波大学内の温室（生物相互作用解析装置）（16 L: 8 D）において直径 14 cm、深さ 12 cm のプラスチックポットで種から個別栽培した。その際、有機培養土（株式会社牧野）を栽培土壌として用いた。栽培した植物をアワヨトウに与える際は、葉を株から 1 枚ずつ切り離して切断面を湿らせた脱脂綿で覆い、さらにその上からアルミニウム箔で覆うことで、蒸散による葉の劣化を防いだ。

### 2.1.3 餌植物の種類がアワヨトウの生存と成長に及ぼす影響の評価

2.1.1 に記した方法で、孵化後から人工飼料を与えて飼育したアワヨトウ幼虫を用い、5 齢または 6 齢から試験植物または人工飼料を与えて飼育することにより、餌の種類がアワヨトウの生存と成長に与える影響を調べた。

幼虫飼育用としてペーパータオルを敷いたプラスチックシャーレ（直径 14 cm）にアワヨトウ幼虫を 1 頭入れ、餌植物いずれか 1 種類または人工飼料を餌として適宜与えて飼育した (Fig. 2.1)。毎日観察を行い、幼虫で死亡、蛹で死亡、成虫が羽化のいずれになるかを記

録し、各植物種におけるアワヨトウ幼虫の生存率を比較した。また、餌植物が成長に及ぼす影響を評価するパラメータとして、蛹まで成長した個体の蛹重量を計測した。予備実験の結果、1 齢から 4 齢幼虫にイネ科以外の植物を餌として与えた場合、死亡率が著しく高かったため、5 齢 1 日齢の幼虫を本実験に用いた。さらに、5 齢幼虫にカリヤコマユバチを寄生させて実験した結果、寄生成功率などに顕著な差が認められた（第 3 章で後述）トウモロコシとダイコンについては、6 齢 1 齢の幼虫でも同様の実験を行った。実験概要図を Fig. 2.2 に示す。

#### 2.1.4 統計解析

アワヨトウの生存率については Ryan's multiple comparison を、蛹重量については分散分析を行い、差が認められた場合には Tukey's honestly significant difference test (Tukey's HSD test) を用いて、餌植物間の差を比較した。これらの統計解析には R version 3.0.1 (R Development Core Team, 2013) を用いた。

## 2.2 結果

### 2.2.1 アワヨトウの生存率

5 齢 1 日目から人工飼料に替えて各植物を与えた場合、トウモロコシ、イネ、オオムギといったイネ科植物を餌として与えた場合の生存率（それぞれ 91.3%, 78.4%, 71.1%, n = 38-80）は、インゲンマメやダイコンを与えた場合の生存率（それぞれ 44.8%, 27.6%, n = 28-29）と比べて高く、トウモロコシとインゲンマメ及びイネ科植物 3 種とダイコンの間に有意差が認められた (Ryan's multiple comparison,  $p < 0.05$ , Fig. 2.3)。6 齢 1 日目から餌植物を与えた場合も同様の傾向が見られ、トウモロコシを与えた場合の生存率（95.0%, n = 20）はダイコ

ン (55.0%, n = 20) と比べて有意に高かった (Ryan's multiple comparison,  $p < 0.05$ , Fig 2.4)。

### 2.2.2 アワヨトウの蛹重量

5 齢 1 日目から餌植物を変えた場合、トウモロコシ、イネ、ムギを摂食した個体の平均蛹重量 (それぞれ  $354.7 \pm 2.3$  mg,  $298.2 \pm 4.4$  mg,  $290.1 \pm 5.2$  mg, n = 10) に対し、インゲンマメ及びダイコンを摂食した個体の蛹重量 (それぞれ  $188.6 \pm 3.2$  mg,  $196.5 \pm 3.4$  mg, n = 8-10) は有意に軽かった (Tukey's HSD test,  $p < 0.05$ , Table 2.1)。6 齢 1 日目からの場合も、同様の傾向が見られ、トウモロコシを摂食した個体の蛹重量 ( $352.4 \pm 1.1$  mg, n = 10) はダイコンを摂食したもの ( $247.6 \pm 4.9$  mg, n = 10) と比べて有意に重かった (Tukey's HSD test,  $p < 0.05$ , Table 2.1)。なお、5 齢、6 齢のいずれにおいても、トウモロコシを摂食した個体の蛹重量は、人工飼料を摂食した個体と差が認められなかった (Table 2.1, 2.2)。

## 2.3 考察

アワヨトウ幼虫がダイコンやインゲンマメを摂食すると、イネ科植物 3 種を摂食した場合に比べて生存率は低く、蛹重量は有意に軽くなった。複数種の植物種を野外で餌として摂食できるような広食性の植食者においても、摂食する餌植物種によって生存率や体サイズなどが異なる例はよく知られている (Awmack and Leather, 2002; Schoonhoven et al., 2005a, 2005b)。アワヨトウについては野外においてインゲンマメとダイコンを摂食する (日本応用動物昆虫学会, 2006) が、通常はイネ科植物を主な食草とする (巖, 1959)。今回の結果は、イネ科植物 3 種が、アワヨトウの成長に適した餌植物である一方で、インゲンマメとダイコンは、生存率の低下や蛹重量の減少を引き起こす不適な餌植物であると考えられる。ただし、インゲンマメやダイコンを摂食した場合も一定の割合で成虫まで生存することが

確認できたため、これらの餌植物がカリヤコマユバチの寄生に与える影響を評価することが可能であると判断した。



Fig. 2.1 Rearing system for testing the effects of host plant species on survival and development of *M. separata*.

Each caterpillar was allowed to feed on leaves of the test plants in a petri dish individually.

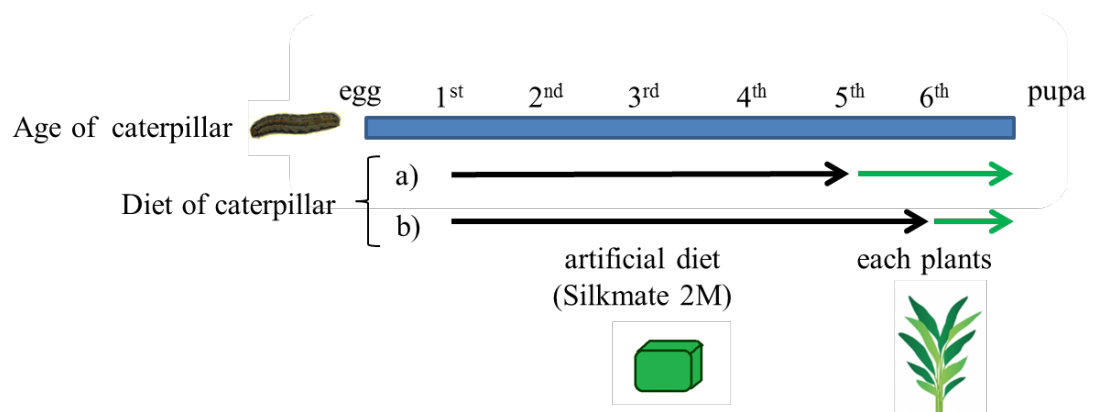


Fig. 2.2 Diet treatments for larva of *M. separata*.

Each caterpillar was allowed to feed on plant leaves from 1st day of (a) 5th instar or (b) 6th instar until pupation.

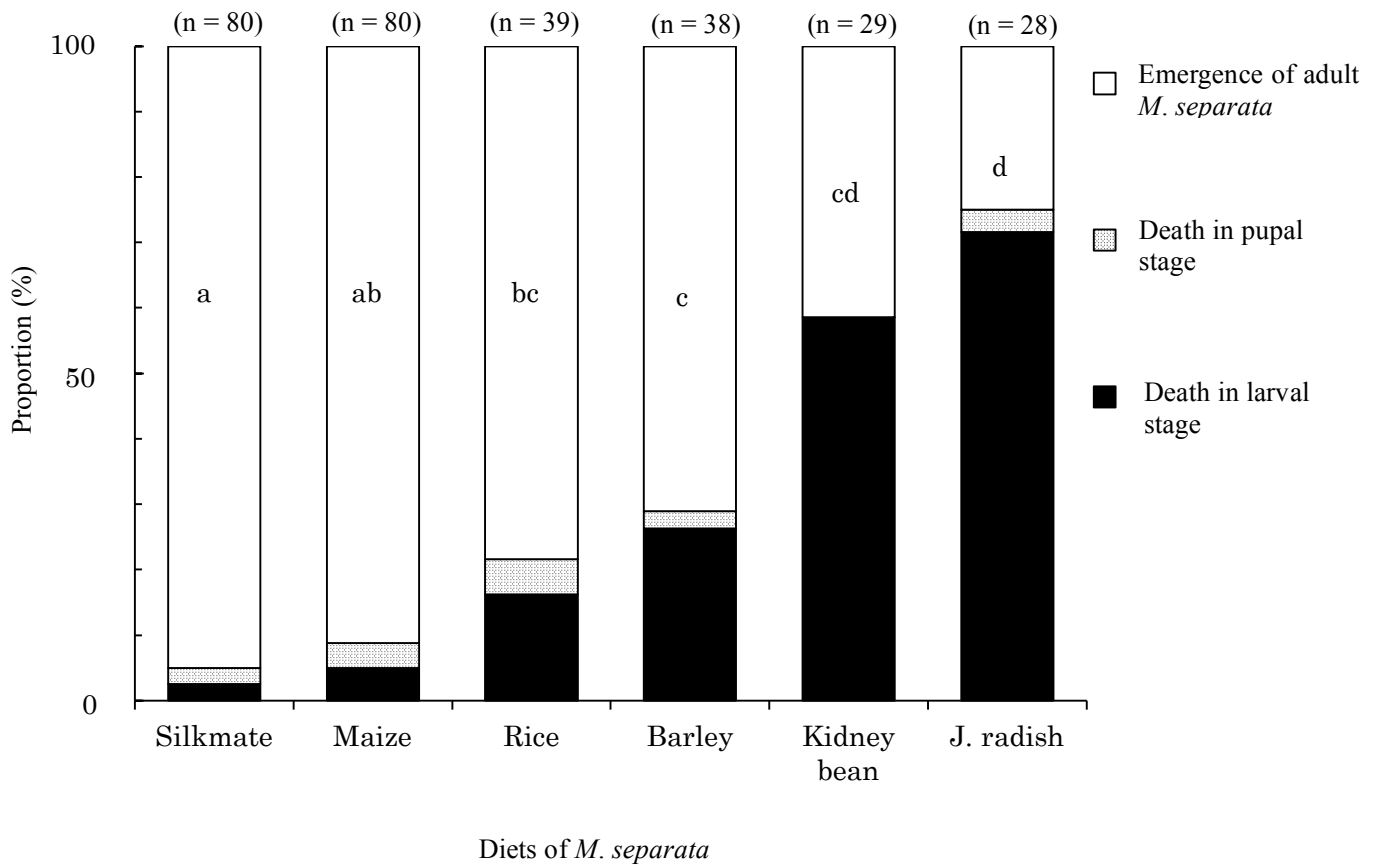


Fig. 2.3 Effect of different plants on the survival rate of *M. separata* (from 5th instar).

Means of survival rates (emergence of adult) between six different treatments were tested by Ryan's multiple comparison. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ).



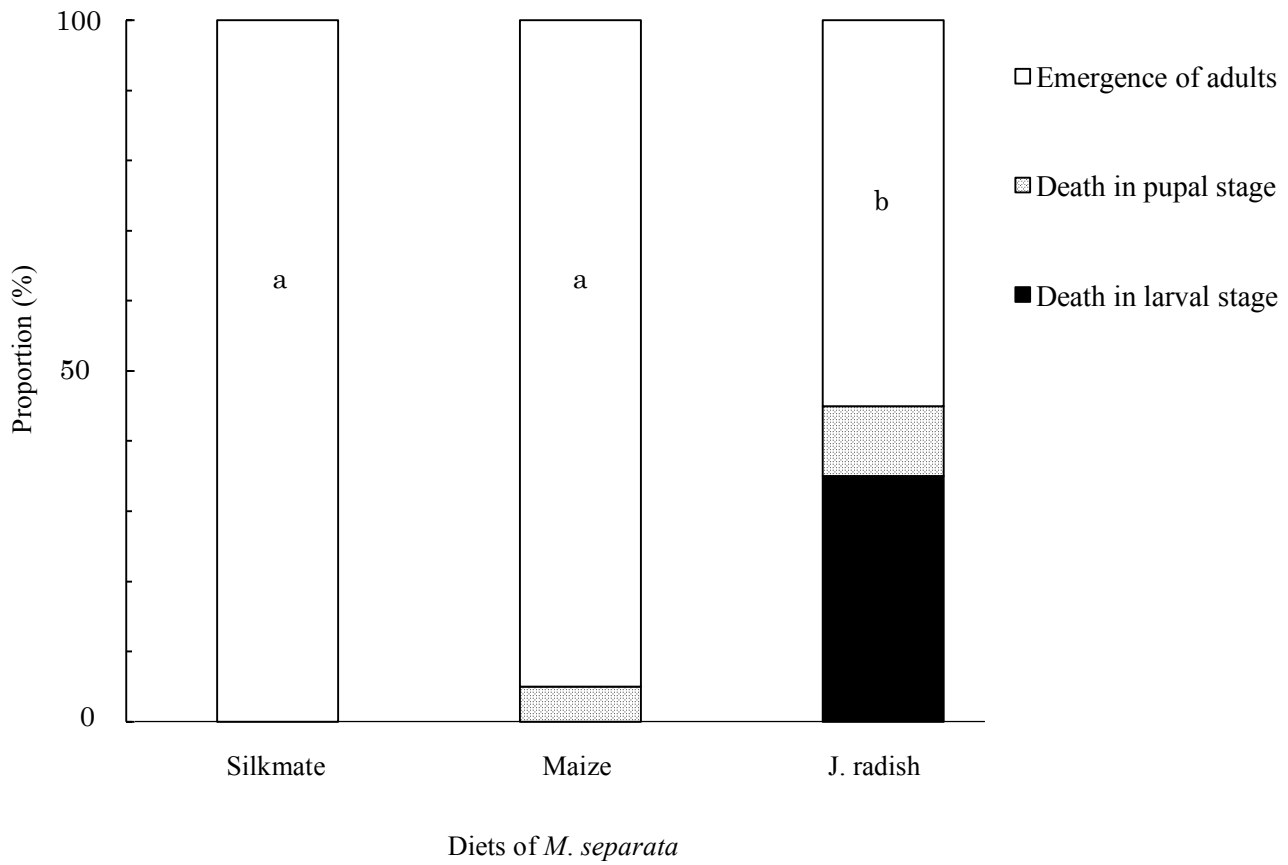


Fig. 2.4 Effect of different plants on the survival rate of *M. separata* (from 6th instar).

Means of survival rates (emergence of adult) between three different treatment were tested by Ryan's multiple comparison. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ,  $n = 20$ ).

Table 2.1 Effect of different plants on the pupal weight of *M. separata* (from 5th instar).

Diets	n	Mean pupal weight (mg, $\bar{x} \pm SE$ )*	
Silkmate	10	352.6 $\pm$ 1.4	a
Maize	10	354.7 $\pm$ 2.3	a
Rice	10	298.2 $\pm$ 4.4	b
Barley	10	290.1 $\pm$ 5.2	b
Kidny beans	10	188.6 $\pm$ 3.2	c
J. radish	8	196.5 $\pm$ 3.4	c

\*Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) by Tukey's HSD test after ANOVA.

Table 2.2 Effect of different plants on the pupal weight of *M. separata* (from 6th instar).

Diets	n	Mean pupal weight (mg, $\bar{x} \pm SE$ )	
Silkmate	10	352.4 $\pm$ 1.1	a
Maize	10	351.7 $\pm$ 1.1	a
J. radish	10	247.6 $\pm$ 4.9	b

\*Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) by Tukey's HSD test after ANOVA.

### 第3章 寄主の餌植物種がカリヤコマユバチの成長、生存に与える影響

第2章の結果より、アワヨトウの生存率と蛹の重量は餌植物種の影響を受けるが、5齢もしくは6齢1日目からトウモロコシ、イネ、オオムギ、インゲン、ダイコンのいずれを摂食した場合でも、全滅することなく一定割合が蛹まで成長することが示された。そこで本章では、カリヤコマユバチに寄生（産卵）されたアワヨトウにこれらの餌植物を与えることで、アワヨトウの餌植物の種類がカリヤコマユバチの成長と発育に与える影響を評価した。

#### 3.1 材料及び方法

##### 3.1.1 供試昆虫と植物

実験にはアワヨトウ、カリヤコマユバチおよび5種の餌植物（トウモロコシ、イネ、オオムギ、インゲン、ダイコン）及び人工飼料を用いた。供試昆虫および植物は第2章に準じて準備した。

##### 3.1.2 餌植物の種類がカリヤコマユバチの生存と成長に及ぼす影響の評価

3日齢のカリヤコマユバチ雌1頭を、人工飼料で育てた5齢1日目もしくは6齢1日目のアワヨトウに観察下で寄生（産卵）させた。このとき、寄生蜂が産卵管を継続して2秒以上挿入した場合に産卵を行ったものとした。寄生されたアワヨトウ幼虫を、ペーパータオルを敷いたプラスチックシャーレ（直径14 cm）に1頭ずつ入れ、餌植物いずれか1種もしくは人工飼料を餌として適宜与えて飼育した。実験開始後は24時間ごとに観察し、アワヨトウの幼虫が死亡（共倒れ）、アワヨトウが羽化（寄生失敗）、アワヨトウ幼虫が死亡しカ

リヤコマユバチが脱出（寄生成功）のいずれになるかを記録した。また、カリヤコマユバチが脱出した場合は、1 寄主あたりの羽化個体数を記録した。実験概要図を Fig. 3.1 に示す。なお、6 齢幼虫を用いた実験は、5 齢 1 日目をを用いた実験の結果、寄生成功率などに顕著な差が見られた（後述） トウモロコシとダイコンについてのみ試験を行った。

### 3.1.3 統計解析

カリヤコマユバチの寄生成功率及びアワヨトウの生存率については Ryan's multiple comparison を、1 寄主あたりのカリヤコマユバチの羽化個体数については分散分析を行い、差が認められた場合には Tukey's HSD test を用いて、餌植物間の差を比較した。これらの統計解析には R version 3.0.1 (R Development Core Team, 2013) を用いた。

## 3.2 結果

### 3.2.1 カリヤコマユバチの寄生成功率

5 齢 1 日目に寄生させ、その後餌を替えた試験の結果を Fig. 3.2 に示す。アワヨトウがイネ科植物を摂食した際のカリヤコマユバチの寄生成功率は、トウモロコシが 94.1% (n=51)、イネが 66.7% (n = 39)、オオムギが 68.4% (n = 38) だった。それに対してインゲンマメ、ダイコンを摂食した場合はそれぞれ 45.0% (n = 40), 25.0% (n = 40) と低い値となり、イネ科植物 3 種とダイコンの間に有意差が認められた (Ryan's multiple comparison,  $p < 0.05$ )。一方で、アワヨトウが羽化（カリヤコマユバチに産卵されたにもかかわらずアワヨトウが生存）した割合は、ダイコンを摂食した場合、20.0% (n = 40) と他と比べて高かった（ただし統計的有意差は認められなかった、Ryan's multiple comparison,  $p > 0.05$ ）。

次に 6 齢 1 日目に寄生させて、その後餌を与えた結果を Fig. 3.3 に示す。トウモロコシ

とダイコンを比較すると、寄生成功率はトウモロコシが 86.7% (n = 35), ダイコンが 33.3% (n = 35) , アワヨトウが羽化した割合はトウモロコシが 6.7% (n = 35), ダイコンが 23.3% (n = 35)と、それぞれ植物間に有意差が認められた (Ryan's multiple comparison,  $p < 0.05$ )。

### 3.2.2 1 寄主あたりのカリヤコマユバチの羽化個体数

5 齢 1 日目に寄生させてその後餌植物を与えた場合、1 寄主あたりのカリヤコマユバチの羽化個体数は、餌植物間で異なり、トウモロコシ  $72.2 \pm 3.7$  個体 (n = 10), イネ  $66.2 \pm 3.7$  個体 (n = 10), オオムギ  $58.9 \pm 5.0$  個体 (n = 10), インゲンマメ  $38.5 \pm 5.3$  個体 (n = 10), ダイコン  $31.8 \pm 3.8$  個体 (n = 10)であった。特にトウモロコシおよび、イネとインゲンマメの間、イネ科植物 3 種とダイコンの間に有意差が認められた (Tukey's HSD test,  $p < 0.05$ , Table 3.1) 。6 齢 1 日目に寄生させてその後餌植物を与えた場合もトウモロコシとダイコンの間に有意差が認められ、トウモロコシが  $69.2 \pm 3.74$  個体 (n = 10), ダイコン  $36.4 \pm 6.0$  個体 (n = 10)であった (Tukey's HSD test,  $p < 0.05$ , Table 3.2) 。

### 3.3 考察

カリヤコマユバチの寄生成功率および 1 寄主当たりの羽化個体数の両方が、アワヨトウの餌植物種によって有意に異なったことから、カリヤコマユバチの寄生は産卵後の寄主の餌植物種の影響を受けると結論付けられる。特に、寄生されたアワヨトウがダイコンを摂食した場合に寄生成功率と羽化個体数の双方がともに減少したことに加え、寄生されたにもかかわらずアワヨトウが羽化する割合が高くなった。すなわち、寄主体内のカリヤコマユバチは、寄主がダイコンを摂食することで致命的な影響を受けており、寄生されたにもかかわらずアワヨトウが羽化した個体では、寄主体内のカリヤコマユバチが卵もしくは幼

虫の段階ですべて死亡したと考えられる。

寄主昆虫の餌植物が、その寄生者の寄生にネガティブな影響を与える原因として、餌植物に含まれる植物 2 次成分が、摂食によって寄主昆虫の体内に取り込まれ、寄生蜂の卵や幼虫が寄主体内でその化学物質に曝されたり、体内に取り込んだりすることによる影響が考えられている (Campbell and Duffey, 1979; Ode 2006, 2013)。実際に、寄主体内にとり込まれた植物の植物 2 次成分が捕食寄生者に負の影響を与えた例として、タバコスズメガ *Manduca sexta* の食草であるタバコ *Nicotiana tabacum* に含まれるニコチンがその 1 次寄生蜂 *Cotesia congregata* と 2 次寄生蜂 *Lysibia nana* に (Thorpe and Barbosa, 1986; Barbosa et al., 1991; Harvey et al., 2007)、ハナツヅリマルハキバガ *Depressaria pastinacella* の食草に含まれるキサントトキシンがその寄生蜂 *Copidosoma sosares* に (Lampert et al., 2008)、ヒトリガの 1 種 *Grammia incorrupta* の食草に含まれるピロリジジナルカロイドがその寄生バエ *Exorista mella* に (Singer et al., 2009)、それぞれ影響することが報告されている。

ダイコンを含むアブラナ科植物においてはグルコシノレートと総称される植物 2 次成分を含有することが知られており (Fahey et al., 2001; Song et al., 2005)、この化学物質が一部の種類の植食性昆虫 (Rask et al., 2000; Bruce, 2014) およびそれらの捕食寄生者 (Gols and Harvey, 2009) に対して致命的な影響を与えることが示されている。このことから、寄主体内のカリヤコマユバチの生存や発育を阻害する機能を持つダイコンの植物成分として、グルコシノレート類が機能している可能性が考えられる。

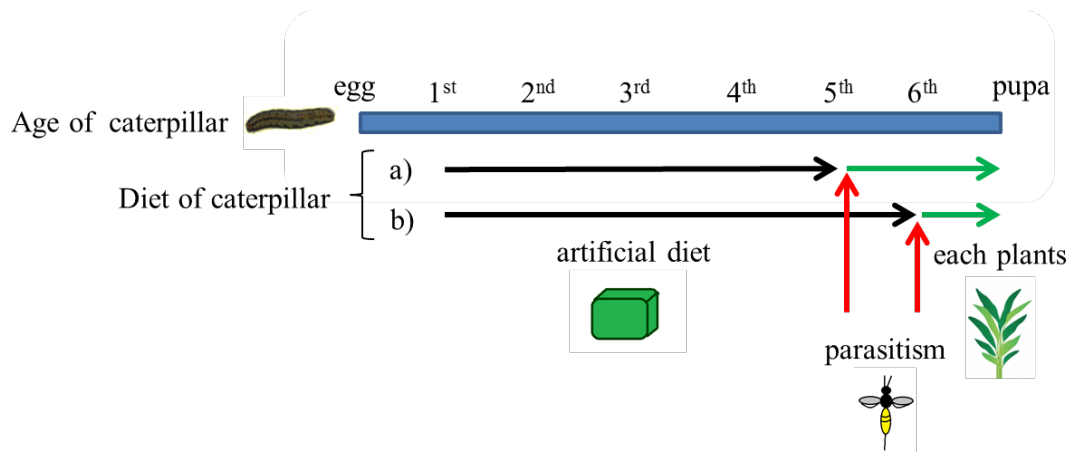


Fig. 3.1 Diet treatments for parasitized larva of *M. separata*.

Caterpillars were parasitized by mated female of *C. kariyai* at 1st day of (a) 5th instar or (b) 6th instar.

Then parasitized caterpillars were allowed to feed on each plant leaves.



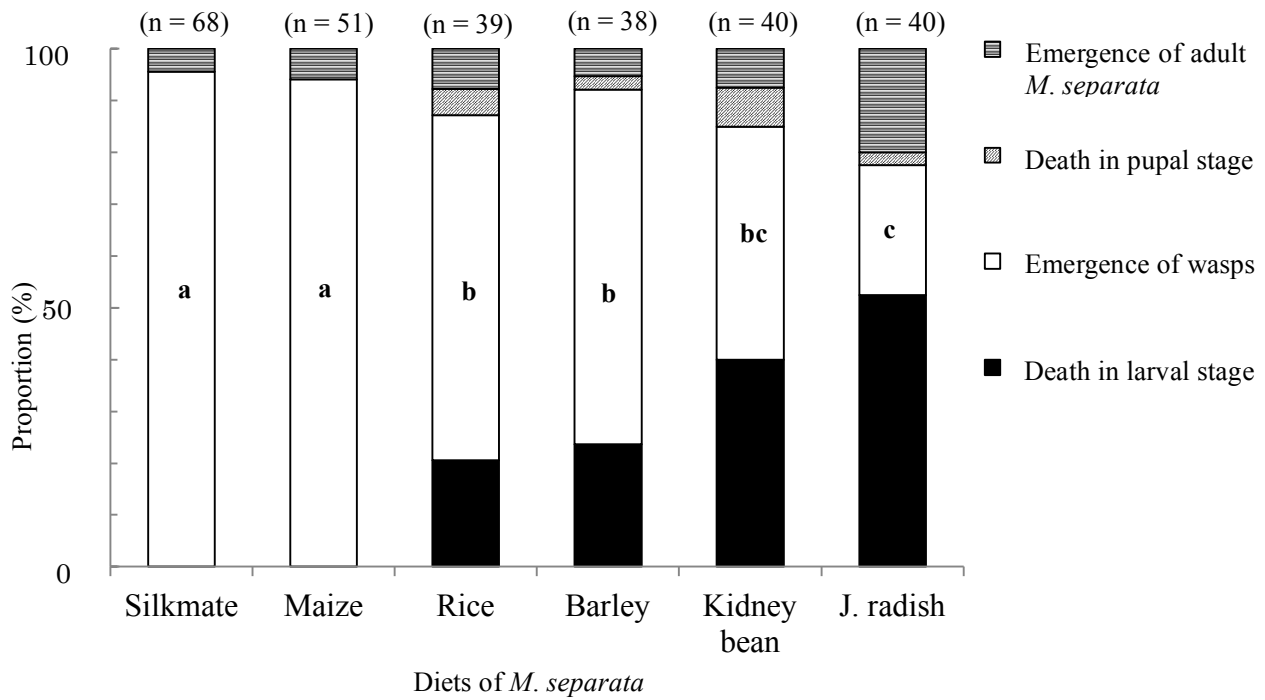


Fig. 3.2 Survival rate of *M. separata* and successful parasitism rate of *C. kariyai* (plants were fed from 5th instar).

Survival rates of *M. separata* and successful parasitism rate of *C. kariyai* between six different treatment were tested by Ryan's multiple comparison. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ).

Survival rates of *M. separata* is not significantly different ( $p > 0.05$ ).

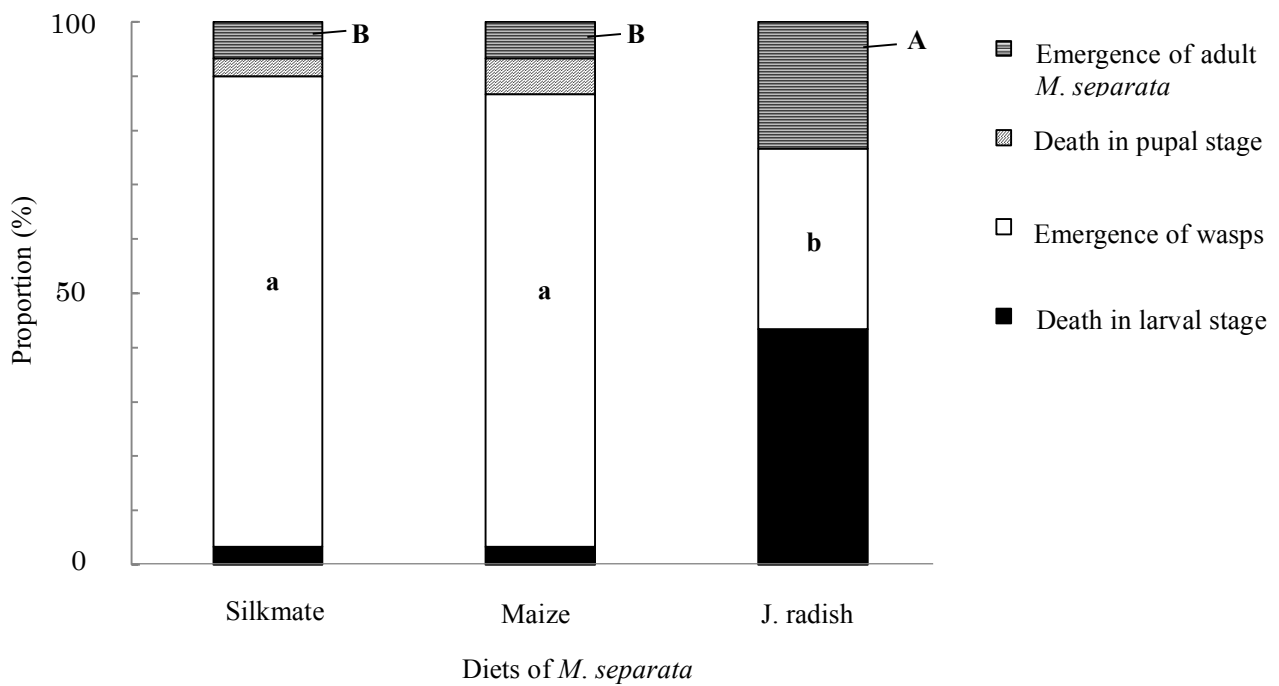


Fig. 3.3 Survival rate of *M. separata* and successful parasitism rate of *C. kariyai* (plants were fed from 6th instar).

Means of survival rates of *M. separata* and successful parasitism rate of *C. kariyai* between three different treatment were tested by Ryan's multiple comparison. Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ,  $n = 35$ ).

Table 3.1 Effect of different plants on number of adult *C. kariyai* that emerged per one host caterpillar (plants were fed from 5th instar).

Diets	n	Mean no. of adults that emerged per larva ( $\bar{x} \pm SE$ )	
Silkmate	10	72.2 ± 3.7	a
Maize	10	66.2 ± 3.7	a
Rice	10	60.7 ± 3.9	a
Barley	10	58.9 ± 5.0	ab
Kidney beans	10	38.5 ± 5.3	bc
J. radish	10	31.8 ± 3.8	c

Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) by Tukey's HSD test after ANOVA.

Table 3.2 Effect of different plants on number of adult *C. kariyai* that emerged per one host caterpillar (plants were fed from 6th instar).

Diets	n	Mean no. of adults that emerged per larva ( $\bar{x} \pm SE$ )	
Silkmate	10	69.2 $\pm$ 3.7	a
Maize	10	66.9 $\pm$ 3.8	a
J. radish	10	36.4 $\pm$ 6.1	b

Different letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) by Tukey's HSD test after ANOVA.

## 概要

植物、植食性昆虫と、その捕食寄生者の三者の関係性は三者間相互作用と呼ばれる。また、この三者は、農業生態系においては農作物、農業害虫とその天敵という関係として見ることができる。そのため、これら三者間の相互作用の解明は、多様で複雑な生態系を理解する重要な手掛かりになると同時に、天敵昆虫を利用した安全な害虫管理技術の発展に貢献するものとして、これまでに多くの研究が行われてきた。特に、植物に由来する化学成分が、捕食寄生者の寄主探索行動や寄生後の生存率に与える影響について、いくつもの実験系で調べられている。しかしながら、それらの研究のほとんどが、1種類の植物と植食性昆虫、捕食寄生者の系で行われたものである。植物が持つ化学成分（植物2次物質）の質や量が種ごとに大きく異なることや、植食性昆虫の多くが複数種の植物を餌資源として利用できることを鑑みると、同一の植食性昆虫とその捕食寄生者の系であっても、植食性昆虫が餌とする植物の種類によって三者間相互作用が異なってくる可能性が考えられる。そこで本研究では、広食性の植食性昆虫であるアワヨトウ *Mythimna separata* とその幼虫寄生蜂カリヤコマユバチ *Cotesia kariyai* を材料に、アワヨトウの餌植物種及びその2次物質がカリヤコマユバチの寄生に与える影響について評価した。

まず本研究では、アワヨトウの餌植物種によって、蜂に産卵されたアワヨトウから蜂成虫が羽化する割合（寄生成功率）が異なることが示された。特に、アワヨトウがダイコンの葉を摂食した場合に、イネ科植物を摂食した場合と比べて寄生成功率が低くなった。また、ダイコンを摂食した際に、蜂に産卵されたにもかかわらず成虫まで生存するアワヨトウの割合が高くなった。このことから、アワヨトウがダイコンを摂食すると、寄主体内でカリヤコマユバチの卵または幼虫が死亡する割合が高くなることが明らかとなった。

次に、寄主がダイコンを摂食した際に寄生成功率が下がる現象の原因を明らかにするために、先行研究に基づき2つの仮説を検証した。1つ目は、カリヤコマユバチが寄主体内で、ダイコンに由来する2次成分（毒物質）に直接晒されて死亡している可能性。2つ目は、寄主がダイコンを摂食することで免疫活性が高まり、それによって寄生蜂の死亡率が高くなる可能性である。1つ目の仮説については、ダイコンを含むアブラナ科植物が持つ2次物質グルコシノレート類を対象に、寄主体内の同成分の定性、定量分析を行なった。しかしながら、カリヤコマユバチの寄生部位である寄主の体腔からはグルコシノレート類が検出されず、少なくとも同成分にカリヤコマユバチが直接晒されて影響を受けている可能性は否定された。2つ目の仮説については、ダイコンを摂食した場合とトウモロコシを摂食した場合のアワヨトウの免疫活性（包囲化の活性）を比較した。その結果、ダイコンを摂食した個体でトウモロコシを摂食した場合と比べて免疫活性が高くなった。このことから、先述の現象の一因が寄主の免疫活性の変化にあることが示唆された。

続いて、アワヨトウの餌植物種がカリヤコマユバチの寄主探索行動に与える影響について評価した。カリヤコマユバチは寄主を探索する際に、寄主が加害した植物に由来するにおい（Herbivore Induced Plant Volatiles: HIPVs）や、寄主が排泄した糞を手がかりとすることが知られている。そこで、カリヤコマユバチのHIPVsや寄主糞に対する反応を、アワヨトウがトウモロコシを摂食した場合とダイコンを摂食した場合で比較した。その結果、いずれに対する反応もダイコン由来のものに比べてトウモロコシ由来のものの方が強かった。このことから、カリヤコマユバチは寄主に由来するにおいを手掛かりに、寄生成功率が低くなる寄主個体（ダイコンを摂食しているアワヨトウ）を回避している可能性が示唆された。最後に、寄生されたアワヨトウと寄生されていないアワヨトウにおける餌植物への選好性を比較した。その結果、寄生の有無にかかわらずアワヨトウはトウモロコシを選好した。

すなわち、一部の植食性昆虫で知られているような、寄生された際に体内の寄生者を殺す機能を持つ植物を積極的に摂食する行動 (self-medication) は見られなかった。

以上のように、同一の植食性昆虫と捕食寄生者の系であっても、植食性昆虫の餌植物種によって寄生蜂のパフォーマンス（寄生成功率や寄主探索行動）に異なる影響を与えることが明らかとなった。また、餌植物種が寄主の免疫活性にも異なる影響を与え、それが寄生蜂の寄生成功率に影響している可能性が示唆された。さらに、寄生蜂は寄主探索行動において、子の生存率が高くなる寄主を選好することが示された。これらの知見は、三者間相互作用の理解において、これまであまり注目されてこなかった餌植物種及びその2次物質の影響という視点の重要性を示している。

## 謝辞

本研究を行うにあたり、終始懇切なるご指導をいただきました筑波大学生命環境系戒能洋一教授に厚く御礼申し上げます。同系の、DeMar Taylor 教授、古川誠一准教授、松山茂講師、山路恵子准教授、木下奈都子助教、本田洋元教授、吉村留美氏に日頃より有益なご助言と激励を賜りましたことに深く感謝いたします。独立行政法人国際農林水産業研究センターの中村達博士、国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構の一木良子博士には研究の終始にわたって大変貴重なご助言をいただきました。フィリピン大学ロスバニョス校の Edelyn Joy M. Vicencio 氏には一部の実験にご協力いただきました。また、鹿児島市立星峯中学校の有園正直教諭、鹿児島県立国分高校の小溝克己教諭には生物学の道を志すきっかけを与えていただきました。筑波大学生命環境科学研究科の卒業生である上原拓也博士、Narisara Piyasaengthong 博士、山口芽衣博士の諸先輩方には、卒業研究から博士論文製作まで一貫して格別のご助言とご指導をいただきました。心より感謝申し上げます。最後に、応用動物昆虫学研究室の先輩、同輩、後輩の皆さまの多大なご支援やご協力に深く御礼申し上げます。

本研究の一部は日本学術振興会科研費 15J00763 の助成を受けて行われました。



## 引用文献

- Abbott J (2014) Self-medication in insects: current evidence and future perspectives. *Ecological Entomology* 39: 273-280
- Afsheen S, Wang XLR, Zhu CS, Lou YG (2008) Differential attraction of parasitoids in relation to specificity of kairomones from herbivores and their by-products. *Insect Science*, 15: 381-397
- Agerbirk N, Olsen CE (2012) Glucosinolate structures in evolution. *Phytochemistry* 77: 16-45
- Agerbirk N, Olsen CE, Nielsen JK (2001) Seasonal variation in leaf glucosinolates and insect resistance in two types of *Barbarea vulgaris* ssp. *arcuata*. *Phytochemistry* 58: 91–100
- Amano H, Hayashi K, Kasuya E (2008) Avoidance of egg parasitism through submerged oviposition by tandem pairs in the water strider, *Aquarius paludum insularis* (Heteroptera: Gerridae). *Ecological Entomology* 33: 560–563
- Arimura G, Matsui K, Takabayashi J (2009) Chemical and molecular ecology of herbivore-induced plant volatiles: proximate factors and their ultimate functions. *Plant Cell Physiology* 50: 911-923.
- Awmack CS, Leather SR (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 47: 817-844
- Barbosa P, Gross P, Kemper J (1991) Influence of plant allelochemicals on the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia congregata*. *Ecology* 72: 1567-1575
- Bernays EA, Chapman RF, Hartmann T (2002) A taste receptor neurone dedicated to the perception of pyrrolizidine alkaloids in the medial galealsensillum of two polyphagous arctiid caterpillars. *Physiological Entomology* 27: 312-321
- Beckage NE (2008) *Insect Immunology*. Elsevier Inc. Oxford, UK

- Bruce TJA (2014) Glucosinolates in oilseed rape: secondary metabolites that influence interactions with herbivores and their natural enemies. *Annals of Applied Biology* 164: 348-353
- Bueno E, Romero A, Osorio I, Zaviezo T (2017) Laboratory rearing methods that promote inbreeding have a negative impact on the fitness of *Mastrus ridens* Horstmann (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid used to control the codling moth. *Chilean Journal of Agricultural Research* 77: 413-419
- Campbell BC, Duffey SS (1979) Tomatine and parasitic wasps: potential incompatibility of plant antibiosis with biological control. *Science* 205: 700-702
- Colazza S, Wajnberg E (2013) Chemical ecology of insect parasitoids: towards a new era. In: Wajnberg E, Colazza S (ed) *Chemical ecology of insect parasitoids*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK. pp 1-8
- Fahey JW, Zalcmann AT, Talalay P (2001) The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. *Phytochemistry* 56: 5-51
- Fors L, Markus R, Theopold U, Hambäck PA (2014) Differences in Cellular Immune Competence Explain Parasitoid Resistance for Two Coleopteran Species. *PLoS ONE* 9: e108795
- Fujii T, Matsuo K, Abe Y, Yukawa J, Tokuda M (2014) An endoparasitoid avoids hyperparasitism by manipulating immobile host herbivore to modify host plant morphology. *PLoS ONE* 9: e102508
- Fujiwara C, Takabayashi J, Yano S (2000) Effects of host food plant species on parasitization rates of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) by a parasitoid, *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae). *Applied Entomology and Zoology* 35: 131-136
- Fukushima J, Kainoh Y, Honda H, Takabayashi J (2001) Learning of host-infested plant volatiles in

the larval parasitoid *Cotesia kariyai*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99: 341-346

古橋嘉一 (2013) 導入天敵の歴史的経過とその意義. *植物防疫* 67: 313-319

Gols R, Harvey JA (2009) Plant-mediated effects in the Brassicaceae on the performance and behaviour of parasitoids. *Phytochemistry Reviews* 8: 187-206

Harvey JA, Bezemer TM, Elzinga JA, Strand MR (2004) Development of the solitary endoparasitoid *Microplitis demolitor*: host quality does not increase with host age and size. *Ecological Entomology* 29: 35-43

Harvey JA, van Dam NM, Witjes LMA, Soler R, Gols R (2007) Effects of dietary nicotine on the development of an insects herbivore, its parasitoid and secondary hyperparasitoid over four trophic levels. *Ecological Entomology* 32: 15-23

Hay-Roe MM, Meagher RL, Nagoshi RN (2013) Effect of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) strain and diet on oviposition and development of the parasitoid *Euplectrus platyhypenae* (Hymenoptera: Eulophidae). *Biological Control* 66: 21-26

Hilker M, Fatouros NE (2015) Plant responses to insect egg deposition. *Annual Review of Entomology* 60: 493-515

巖俊一 (1959) アワヨトウの相変異 IV. 不敵な食草に対する幼虫の耐性は相によって違うか. *日本応用動物昆虫学研究* 3: 164-171

Ishihara T, Maruyama Y, Furukawa S (2017) Gene expression and molecular characterization of a novel C-type lectin, encapsulation promoting lectin (EPL), in the rice armyworm, *Mythimna separata*. *Insect Biochemistry and Molecular biology* 89: 51-57

金尾太輔・丸山宗利・大野豪 (2016) ハダニを専食する *Holobus* 属ハネカクシの分類学的知見と種の識別. *植物防疫* 70: 742-745

- Kaplan I, Carrillo J, Garvey M, Ode PJ (2016) Indirect plant-parasitoid interactions mediated by changes in herbivore physiology. *Current Opinion in Insect Science* 14: 112-119
- Karban R, English-Loeb G (1997) Tachinid parasitoids affect host plant choice by caterpillar to increase caterpillar survival. *Ecology* 78: 603-611
- Kaur M, Kaur S (2013) Tritrophic interactions among coumarin, the herbivore *Spodoptera litura* and a gregarious ectoparasitoid *Bracon hebetor*. *Biocontrol* 58: 755-763
- 河村俊和・東浦祥光・本田善之・出穂美和 (2014) 露地ナスにおける天敵温存植物等を利用した主要害虫の総合的防除体系の確立. 山口県農業技術センター研究報告 5: 55-63
- 岸田泰則 (2011) 日本産蛾類標準図鑑 II. 学研教育出版, 東京. 383 pp.
- Kuramitsu K, Kosaki A, Ishihara T, Yamada H, Watanabe K (2016) Infestation of the woodwasp *Tremex apicalis* Matsumura (Hymenoptera, Siricidae) on the large-leaf dogwood *Swida macrophylla* (Wall.) with biological notes on its parasitoid wasps. *Journal of Hymenoptera Research* 52: 71-79
- Kuramitsu K, Komizo K (2014) Parasitism of three attelabid weevils by *Bracon (Uncobracon) apoderi* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae) in Kyushu, Japan. *Entomological Science* 17: 440-442
- Lampert EC, Zangerl AR, Berenbaum MR, Ode PJ (2008) Tritrophic effects of xanthotoxin on the polyembryonic parasitoid *Copidosoma sosares* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Journal of Chemical Ecology* 34: 783-790
- Lampert EC, Bowers MD (2015) Incompatibility between plant-derived defensive chemistry and immune response of two sphingid herbivores. *Journal of Chemical Ecology* 41: 85-92
- Mansour EE, Mi F, Zhang G, Jiugao X, Wang Y, Kargbo A (2012) Effect of allylisothiocyanate on

*Sitophilus oryzae*, *Tribolium confusum* and *Plodia interpunctella*: Toxicity and effect on insect mitochondria. *Crop Protection* 33: 40-51

Magdaraog PM, Harvey JA, Tanaka T, Gols R (2012) Intrinsic competition among solitary and gregarious endoparasitoid wasps and the phenomenon of 'resource sharing'. *Ecological Entomology* 37: 65-74

Matsuo K, Hirose Y, Johnson NF (2014) A taxonomic issue of two species of *Trissolcus* (Hymenoptera: Platygasteridae) parasitic on eggs of the brown-winged green bug, *Plautia stali* (Hemiptera: Pentatomidae): resurrection of *T. plautiae*, a cryptic species of *T. japonicus* revealed by morphology, reproductive isolation and molecular evidence. *Applied Entomology and Zoology* 49: 385-394

Meiners T, Westerhaus C, Hilker, M (2000) Specificity of chemical cues used by a specialist egg parasitoid during host location. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 95: 151-159

Milan NF, Kacsoh BZ, Schlenke TA (2012) Alcohol consumption as Self-medication against blood-borne parasites in the fruit fly. *Current Biology* 22: 488-493

Moreira X, Abdala-Roberts S, Rasmann S, Castagneyrol B, Mooney KA (2016) Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science* 14: 1-7

Müller C, Agerbirk N, Olsen CE, Boevé JL, Schaffner U, Brakefield PM (2001) Sequestration of host plant glucosinolates in the defensive hemolymph of the sawfly *Athalia rosae*. *Journal of Chemical Ecology* 27: 2505-2516

中井まどか・大野和朗・田中利治（編）（2009）バイオロジカル・コントロール ー害虫管理と天敵の生物学ー. 朝倉書店，東京． 170 pp.

- Nakamatsu Y, Tanaka T, Harvey J (2006) The mechanism of the emergence of *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae) larvae from the host. *European Journal of Entomology* 103: 355-360
- Nakamatsu Y, Tanaka T, Harvey JA (2013) The mechanism of the emergence of *Cotesia kariyai* (Hymenoptera: Braconidae) larvae from the host. *European Journal of Entomology* 103: 355-360
- Nordlund DA, Sauls CE (1981) Kairomones and their use for management of entomophagous insects. XI. Effect of host plant on kairomonal activity of frass from *Heliothis zea* larvae for the parasitoid, *Microplitis croceipes*. *Journal of Chemical Ecology* 6: 1057-1061
- Nordlund DA, Lewis WJ (1985), Response of females of the braconid parasitoid *Microplitis demolitor* to frass of larvae of the noctuids, *Heliothis zea* and *Trichoplusia ni* and to 13-methylhentriacontane. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 38: 109-112
- Ode PJ (2006) Plant chemistry and natural enemy fitness: effects on herbivore and natural enemy interactions. *Annual Review of Entomology* 51: 163-185
- Ode PJ (2013) Plant defences and parasitoid chemical ecology. In: Wajnberg E, Colazza S (ed) *Chemical Ecology of Insect Parasitoids*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK. pp 11-36
- Ode PJ and Heimpel GE (2016) Editorial overview: Parasites/parasitoids/biological control: Communities without parasitoids? *Current Opinion in Insect Science* 14: 8-10
- 日本応用動物昆虫学会 (2006) 農林有害動物・昆虫名鑑増補改訂版. 国際文献印刷, 東京.
- Ogino T, Uehara T, Muraji M, Yamaguchi T, Ichihashi T, Suzuki T, Kainoh Y, Shimoda M (2016) Violet LED light enhances the recruitment of a thrip predator in open fields. *Scientific Reports* 6: 32302

Olsson K, Theander O, Åman P (1977) <sup>1</sup>H-NMR, <sup>13</sup>C-NMR, and mass spectra of glucosinolates and related compounds. *Carbohydrate research* 58: 1-8

大井田寛 (2016) 関東地域の野菜類における天敵利用の現状と展望. *日本応用動物昆虫学会誌* 60: 1-22

大野和朗・仲井まどか (2009) IPM と害虫管理の現状. *バイオロジカル・コントロール – 害虫管理と天敵の生物学–* (仲井まどか・大野和朗・田中利治 編). 朝倉書店, 東京. pp.15-22.

大岡高行 (2007) IPM の推進・定着に向けた今後の取り組みについて. *植物防疫* 61: 686-690

Ozawa R, Shiojiri K, Sabelis MW, Arimura G, Nishioka T, Takabayashi J (2004) Corn plants treated with jasmonic acid attract more specialist parasitoids, thereby increasing parasitization of the common armyworm. *Journal of Chemical Ecology* 30: 1797-1808

Pech LL, Strand MR (1996) Granular cells are required for encapsulation of foreign targets by insect haemocytes. *Journal of Cell Science* 109: 2053-2060

Piyasaengthong N, Kinoshita N, Sato Y, Kainoh Y (2016) Sex-specific elicitor of *Adoxophyes honmai* (Lepidoptera: Tortricidae) on tea leaf arrests the egg-larval parasitoid *Ascogaster reticulata* (Hymenoptera: Braconidae). *Applied Entomology and Zoology* 51: 353-362

Quicke DLJ (2015) Ecology and diversity. In: Quicke DLJ, *The Braconid and Ichneumonid Parasitoid wasps –Biology, Systematics, Evolution and Ecology–*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK. pp 453-488

R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Rask L, Andréasson E, Ekbom B, Eriksson S, Pontoppidan B, Meijer J (2000) Myrosinase: gene

- family evolution and herbivore defense in Brassicaceae. *Plant Molecular Biology* 42: 93-113
- Rasmann S, Mooney KA (2016) Editorial overview: Ecology: The studies of plant–insect interaction — approaches spanning genes to ecosystems. *Current Opinion in Insect Science* 14: 5-7
- de Roode JC, Lefèvre T (2012) Behavioral immunity in insects. *Insects* 3: 789-820
- de Roode JC, Lefèvre T, Hunter MD (2013) Self-Medication in Animals. *Science* 340: 150-151
- Sarfraz RM, Dossdall LM, Keddie BA (2012) Influence of the herbivore host's wild food plants on parasitism, survival and development of the parasitoid *Diadegma insulare*. *Biological Control* 62: 38-44
- Sato Y, Tanaka T (1984) Effect of the number of parasitoid (*Apanteles kariyai*) eggs [Hym.: Braconidae] on the growth of host (*Leucania separata*) larvae [Lep.: Noctuidae]. *Entomophaga* 29: 21-28
- Schoonhoven S, van Loon JJA, Dicke M (2005a) Plant chemistry: endless variety. In: *Insect-plant biology* second edition. Oxford university press, Oxford, UK. pp 48-98
- Schoonhoven S, van Loon JJA, Dicke M (2005b) Plant as insect food: not the ideal. In: *Insect-plant biology* second edition. Oxford university press, Oxford, UK. pp 99-134
- Shimoda T, Kobori Y, Yara K, Hinomoto N (2015) A simple method of rearing insect natural enemies of spider mites. *Biological Control* 80: 70-76
- Singer MS, Mace KC, Bernays EA (2009) Self-medication as adaptive plasticity: Increased ingestion of plant toxins by parasitized caterpillars. *PloS one* 4: e4796
- Singer MS, Stireman JO III (2003) Does anti-parasitoid defense explain host-plant selection by a polyphagous caterpillar? *Oikos* 100: 554-562
- Smilanich AM, Mason PA, Sprung L, Chase TR, Singer MS (2011a) Complex effects of parasitoids



on pharmacophagy and diet choice of a polyphagous caterpillar. *Oecologia* 165: 995-1005

Smilanich AM, Vargas J, Dyer LA, Bowers MD (2011b) Effects of ingested secondary metabolites on the immune response of a polyphagous caterpillar *Grammia incorrupta*. *Journal of Chemical Ecology* 37: 239-245

Song L, Morrison JJ, Botting NP, Thornalley PJ (2005) Analysis of glucosinolates, isothiocyanates, and amine degradation products in vegetable extracts and blood plasma by LC–MS/MS. *Analytical Biochemistry* 347: 234-243

Takabayashi J, Noda T, Takahashi S (1985) Effects of kairomone in the host searching behavior of *Apanteles kariyai* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the common armyworm, *Pseudaletia separata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae). I. Presence of arresting stimulants produced by the host larvae. *Applied Entomology and Zoology* 20: 484-489

Takabayashi J, Takahashi S (1986a) Effects of kairomone in the host searching behavior of *Apanteles kariyai* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the common armyworm, *Pseudaletia separata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae). II. Isolation and identification of arrestants produced by the host larvae. *Applied Entomology and Zoology* 21: 114-118

Takabayashi J, Takahashi S (1986b) Effects of kairomone in the host searching behavior of *Apanteles kariyai* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the common armyworm, *Pseudaletia separata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae). III. Synthesis and bioassay of arrestants and related compounds. *Applied Entomology and Zoology* 21: 519-524

Takabayashi J, Takahashi S (1988) Effect of the kairomone on the parasitization rates of *Apanteles kariyai* to *Pseudaletia separata*. *Journal of Pesticide Science* 13: 283-286.

- Takabayashi J, Takahashi S, Dicke M, Posthumus MA (1995) Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *Journal of Chemical Ecology* 21: 273-287.
- Thanikkul P, Piyasaengthong N, Menezes-Netto AC, Taylor D, Kainoh Y (2017) Effects of quantitative and qualitative differences in volatiles from host- and non-host-infested maize on the attraction of the larval parasitoid *Cotesia kariyai*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 163: 60-69
- Thorpe KW, Barbosa P (1986) Effects of consumption of high and low nicotine tobacco by *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) on survival of gregarious endoparasitoid *Cotesia congregata* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Chemical Ecology* 12: 1329-1337
- Uefune M, Shiojiri K, Takabayashi J (2017) Oviposition of diamondback moth *Plutella xylostella* females is affected by herbivore-induced plant volatiles that attract the larval parasitoid *Cotesia vestalis*. *Arthropod-Plant Interaction* 11: 235-239
- Vet LE, Dicke M (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* 37: 141-172
- Vilcinskas A (2013) Evolutionary plasticity of insect immunity. *Journal of Insect Physiology* 59: 123-129
- Wertheim B, Kraaijeveld AR, Schuster E, Blanc E, Hopkins M, Pletcher SD, Strand MR, Partridge L, Godfray HCJ (2005) Genome-wide gene expression in response to parasitoid attack in *Drosophila*. *Genome Biology* 6: R94 (doi:10.1186/gb-2005-6-11-r94)