

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 30 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2014

課題番号：23380035

研究課題名(和文) 花香を介した送粉共生系進化プロセスの分子生態学的解析

研究課題名(英文) Molecular chemoecological study on the evolutionary process of pollination syndromes via floral synomone

研究代表者

西田 律夫(Nishida, Ritsuo)

京都大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：30135545

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,800,000円

研究成果の概要(和文)：昆虫は植物が生産するバイオマスに依存し、植物の多くは昆虫による花粉媒介によって効率的な繁殖を可能にしている。筆者は、両者の絆となる花香成分に注目し、昆虫がどのようにしてそれらの誘引物質を的確に受容認識しているのか、一方で、植物はどのような生合成系を適合させて花香シグナル(シノモン)を生産しているのか、相互の密接な共生関係を発達させた「共進化過程」について化学生態学と分子生物学的手法により追究してきた。とくに(1) Bactrocera 属ミバエ類と Bulbophyllum 属ミバエラン、および(2) クロコバエ類とウマノスズクサの花の送粉共生系について研究を進めた。

研究成果の概要(英文)：Phytophagous insects are highly adapted to plant secondary metabolites, whereas plants rely on insect pollinators often effectively guiding them by specific floral fragrances (synomones) in the mutualistic interactions. My research aims to understand the molecular basis of coevolutionary pathway in both pollinator insects (chemoreceptors to perceive floral volatiles) and flowering plants (floral synomone biosynthesis), particularly focusing on pollination syndromes between (1) Bactrocera fruit flies (Tephritidae:Diptera) and Bulbophyllum fruit fly orchids (Orchidaceae), and (2) Desmometopa flies (Milichiidae:Diptera) and pipevine flowers (Aristolochia:Aristolochiaceae).

研究分野：aaaa

キーワード：送粉シンドローム ミバエラン フェニルプロパノイド 共進化 化学受容 誘引物質 花香成分 シノモン

## 1. 研究開始当初の背景

地上の生物相をこれほどまでに多様にしたのは、花粉媒介者としての昆虫と被子植物相互の急速な適応放散によるところが大きいと考えられている。筆者は‘花の香り’を介した送粉共生系の進化プロセスについて、「植物」と「昆虫」双方の適応に直接関与したと考えられる化学的要因に注目して解析してきた。両者の共進化過程を実証することは極めて困難であるが、本研究では、化学生態学ならびに分子生物学的手法を駆使して体系的に解析しようとする試みである。熱帯果実害虫ミバエ類とそれらに送粉依存する一群の“ミバエラン”の共生関係、原始的な花器をもつモクレン亜綱とハエ目間の送粉機構を比較し、相互の進化を促した要因について考察することを立案した。

## 2. 研究の目的

植物は送粉者を花へ惹き寄せるために、花蜜のほか、色素や花香など多様な二次代謝物質を産生させてきた。送粉者側もこれに呼応して、感覚器を産生させるなど‘協調的共進化’が促された。一方では、偏利共生に伴う‘競争的共進化’の事例も多い。これら送粉シンドロームにおいて共進化の要となる情報化学因子を制御する遺伝的背景を明らかにすることが、本課題の究極の目標である。花の情報物質としての「花香」の生合成系と、送粉者による花香成分の利用形態に着目し、[1] 植物側がどのように花香生合成系を産生させてきたのか、[2] 昆虫側が花香成分にどのように呼応していったのか、「昆虫」vs.「植物」相互の種分化のプロセスについて、とくに認識・輸送・代謝など化学生態学・生理・生化学・分子生物学的観点から体系的に明らかにすることを目指している。

## 3. 研究の方法

以下に示す4つの観点から研究を推進した((1)(2)は Dr. K. H. Tan との共同研究)。

- (1) *Bulbophyllum* 属ミバエランについて、生息地における送粉シンドロームの実態を調査し、化学生態学的手法を駆使することにより、未知の雄ミバエ類誘引物質を明らかにする。
- (2) 花香物質を摂取した雄ミバエが体内で性フェロモンへと化学変換する過程を有機化学、生理学的手法を用いて明らかにし、ミバエ側の種分化を促したフェロモン生産機構を分子生物学的手法により解明する。また、これらの知見に基づいて、害虫ミバエ類防除に資する新規誘引物質の開発を試みる。
- (3) ミバエ類の花香受容に関わる遺伝子群を明らかにするため、EST (expressed sequence tag) 法や次世代シーケンサーを駆使した分子生物学的手法を用い雄ミバエの触角をはじめとする化学感覚器官における候補遺伝子を追跡する。
- (4) クロコバエを中心とするハエ目送粉者と原始的な花器をもつモクレン目ウマノズグ

サ科における送粉シンドロームとの比較解析を行う。化学生態学的分析に加え、花香成分の有機合成・立体構造解析ならびにフィールド個体群調査を実施する。

## 4. 研究成果

## (1) ミバエ-ミバエラン送粉共生系の化学生態学的解析

東南アジアの熱帯雨林に自生するラン科 *Bulbophyllum* 属ミバエランの花 (Fig. 1) には果樹害虫 *Bactrocera* 属ミバエ雄成虫を誘引する物質が含まれており、ミバエ類を固有の送粉者として利用している。花香成分が未解明のミバエラン各種について、ミバエ雄誘引成分を中心に化学分析を実施した。



Fig. 1. 東南アジア熱帯雨林地域において *Bactrocera* 属ミバエを誘引する *Bulbophyllum* 属ミバエラン各種 (Photos, K. H. Tan and R. Nishida)

東南アジア・オセアニア熱帯雨林地帯に広く分布するミバエラン *Bu. macranthum* の花は独特な芳香でミバエ雄成虫を誘う。各地域に自生する本種のミバエ雄誘引成分を分析し、地域変異を調べる一方、近縁種間との比較を行った。興味深いことに東南アジアの *B. macranthum* はウリミバエ (*Bactrocera cucurbitae*) 種群だけでなくパンノキミバエ (*B. umbrosa*) など methyl eugenol (ME) に誘引されるミバエ種も訪花する。タイ・マレーシア産の花を分析した結果、いずれも両方のミバエ種群を誘引する zingerone (ZN) が主要成分であった (Fig. 2)。一方、ニューギニアの同亜種からはウリミバエ種群を強く誘引する raspberry ketone (RK) と anisylacetone (AA) を主成分として同定し、ごく近縁のミバエラン *Bu. praetervisum* (マレーシア産) からも RK を同定し、誘引成分の地域変異を認めた。さらに、フィリピン産の *Bu. macranthum* は、ミカンコミバエ (*B. dorsalis*) 種群を強く誘引するフェニルプロパノイドの ME を主成分としており、地域の送粉者相によって花香を自在に変えている実態が明らかになった。花香成分 ZN を摂取したウリミバエ雄成虫は ZN を、パンノキミバエでは ZN の還元体である zingerol を直腸フェロモン腺に蓄積しており、花香を介したミバエとミバエランの密接な共生関係が示唆された (後述)。

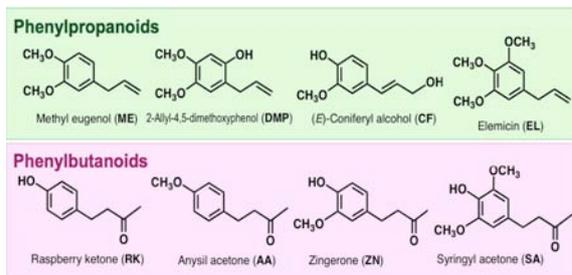


Fig. 2. ミバエラン花香から検出されたミバエ誘引活性因子 (上段: フェニルプロパノイド, 下段: フェニルブタノイド)

小型のミバエラン *Bu. ecornutum (apertum)* においても, 地域によって RK 産生タイプと ZN 産生タイプがあることが判明し, それらの生合成系のスイッチ機構が注目された。

*Bu. stockeri* と *Bu. tolleniferum* の花にはウリミバエ *B. cucurbitae* や *B. albistrigata* の雄が誘引されることが観察されている。いずれのミバエランも可動式唇弁を持ち, ミバエがこれをなめるとき唇弁が傾くと同時にミバエ背面を花の中心へと押し付け, 花粉塊の授受が起こる。この一連の受授粉プロセスを映像に収録, 送粉者側の行動と花の可動メカニズムを解析した。これらミバエランの花香を GC-MS 分析することにより *Bu. stockeri* から RK, ZN および AA などのフェニルブタノイド類を (ウリミバエをはじめとする RK 感受性ミバエ誘引性) 主成分として検出した。また, *Bu. tolleniferum* からは AA, RK, ZN などに加え, ZN にメトキシ基が付加した syringylacetone (SA) を新規花香成分として同定した (Table 1)。

各地域で採取したミバエラン各種の ribosomal DNA ならびに COI の DNA シーケンシングに基づき分子系統解析を実施する一方, ミバエラン開花時の RNA を抽出サンプリングし, これら一連のフェニルプロパノイド/フェニルブタノイド類縁体の生合成系に関して考察した。これまでの筆者らの研究により解明されたミバエランの産生する花香成分を Table 1 に掲げる。

Table 1. ミバエランの産生する花香成分

Orchid species	Phenylpropanoids					Phenylbutanoids				
	ME	DMP	EA	EL	CF	RK	CL	AA	ZN	SA
<i>Bu. cheiri</i>	+++	+	+							
<i>Bu. elevatopunctatum</i>	+++	+	±	++						
<i>Bu. sinapis</i>	+++									
<i>Bu. vinaceum</i>	+++	+	+		++					
<i>Bu. apertum a</i>						+++				
<i>Bu. apertum b</i>									+++	
<i>Bu. baileyi</i>									+++	
<i>Bu. hahlianus</i>						+++		+	±	
<i>Bu. macranthum</i> <sup>a</sup>									+++	
<i>Bu. patens</i>	±								+++	
<i>Bu. praetervisum</i>						+++			+	
<i>Bu. stockeri</i>						++	±	++	++	
<i>Bu. tolleniferum</i>						++		++	++	+

## (2) 送粉ミバエにおける性フェロモン生産機構の解明と応用

*Bactrocera* 属の雄成虫は花香成分をはじめとする特定の化合物に誘引されるが, 誘引された後, 雄ミバエはこれを盛んに摂食, 化学変換して直腸の貯蔵嚢に性フェロモンとして貯蔵し, 夕刻に煙霧として放出, 雌を誘引する。この誘引物質や性フェロモンの種間の構造差異が *Bactrocera* 属ミバエの種分化の一因となった可能性がある。各種ミバエの直腸腺成分の組成を明らかにし, とくに雄が摂取した基質をどのように生化学変換するのか, その酸化・還元過程に注目する一方, それら化合物の生態学的意味を追究した。

また, 雄誘引成分と雄直腸フェロモン腺構成成分を手がかりとして, 新規ミバエ誘引物質の開発を試みた。ミバエ雄直腸成分を中心にフェニルプロパノイドならびにフェニルブタノイド系化合物など 20 種以上を合成し, オーストラリアの農業害虫であるキュウリミバエ *B. cucumis* や *B. jarvisi* などに対する誘引効果を調べた結果, 数種の候補化合物を明らかにすることができた。最近, 沖縄本島に上陸し分布域を拡大しているナスミバエ *B. latifrons* における新規の強力な誘引活性物質 4-alkanoyloxy-3,5,5-trimethylcyclohex-2-enone の構造活性相関による最適化を試み, 4-(2-methylpropanoyl) 基を持つ優れた誘引体を新たに作出した。セグロモミバエ *B. correcta* においてはセスキテルペン炭化水素の  $\beta$ -caryophyllene (CP),  $\alpha$ -humulene (HM) など新たな誘引物質の野外個体群に対する有用性をタイ国において実証した (Fig. 3)。

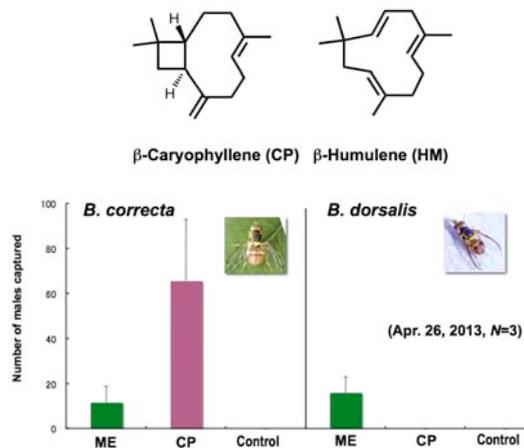


Fig. 3. Methyl eugenol (ME) および  $\beta$ -caryophyllene (CP) を用いた果樹園 (タイ国) におけるセグロモミバエ (左) ならびにミカンコミバエ (右) の捕獲数 (Chinvinijkul et al., unpublished data)

## (3) ミバエ類の化学感覚受容遺伝子の解析

*Bactrocera* 属の雄成虫を特異的に誘引する花香成分の受容機構を明らかにすることを目的に, ミバエの化学感覚受容体の探索を行った。昆虫の化学感覚受容体は, 匂いを

受容する OR (嗅覚受容体), 味を受容する GR (味覚受容体), そしてその両方を受容する IR (イオノトロピック型受容体) の 3 種に大別され, 各受容体は膜上で複合構造体を形成することが知られている. 本研究では, 受容機構が既に解明されている OR の解析を中心に進めた.

ナスミバエ, ミカンコミバエ, ウリミバエの 3 種の触角と唇弁から total RNA を抽出し, ライブラリを調製した後, 次世代シーケンサーでシーケンシングを行い, データを解析した. その結果, ミバエの触角と唇弁で発現している受容体遺伝子を網羅的に取得することができた. この操作は各種ミバエにおいて雌雄別で行った. 触角から得られた OR 配列について, アミノ酸配列相同性に基づく系統樹を作成した. その結果, 複数のミバエ間で配列が似ている OR と, 他種のそれとは全く異なる配列を持つ OR が得られた (Fig. 4). ミバエ内でよく保存された受容体は, 環境中の一般の匂いを受容していると考えられる. 一方, 種特異的な受容体は, 誘引物質や性フェロモンのような, そのミバエ種に特有な匂い受容に関与している可能性がある.

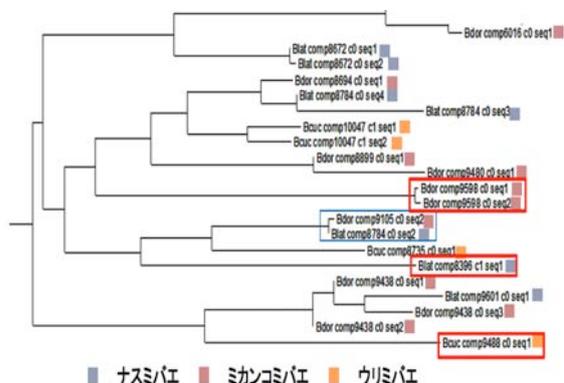


Fig. 4. ミバエ 3 種の触角から得られた OR 配列に関するアミノ酸配列相同性に基づく系統樹 (部分). 複数のミバエ間で配列が似ている OR (青枠) と, 他種の OR とは全く異なる配列を持つ OR (赤枠)を示す.

化学感覚受容体の発現種数に関しては, 以下の知見が得られた.

**OR (嗅覚受容体):** ミカンコミバエとナスミバエでは, OR 遺伝子が触角だけではなく味覚感覚器である唇弁でも発現していた (Fig. 5).



Fig. 5. ミバエ 3 種の触角と唇弁における嗅覚受容体の発現種数. ミカンコミバエとナスミバエでは, OR 遺伝子が味覚感覚器である唇弁でも発現している.

**GR (味覚受容体):** ナスミバエとミカンコミバエでは, CO<sub>2</sub> や糖以外のリガンドと作用する GR 遺伝子が触角でも発現していた.

**IR (イオノトロピック型受容体):** 3 種のミバエでは, ショウジョウバエと比べて触角・唇弁での IR の発現種数が多いことがわかった.

ウリミバエでは, スプライシングにより複数の mRNA が発現する OR 遺伝子が存在することを見出した. ナスミバエ, ミカンコミバエからは触角で発現する GR が複数見つかった. ショウジョウバエと比較して, 3 種ミバエでは GR の唇弁での発現種数が少なく, IR の発現種数が多かった.

一方, 花香成分を摂取した雄が体内で化学変換して放出する性フェロモンは, 雌成虫によって特異的に受容される. 雌雄双方におけるこれら成分の化学感覚受容体を究明することが, 本研究の次の重要なステップと位置付けている.

#### (4) ウマノズクサ花とクロコバエ類の送粉シンドローム

虫媒花の進化を理解するためには, 原始的な花器をもつモクレン亜綱の植物に源流をたどる必要がある. 雌性先熟であり特異な花器構造をもつ同亜綱ウマノズクサ *Aristolochia debilis* の授粉様式を探索した. 本花はラッパ状の筒から独特の花香を放散し一連のクロコバエ類を誘引し, ハエを球状の内室に一夜閉じ込める. このとき, 花粉を背面に受け取り, 雌性先熟した異株を訪花し授粉する (Fig. 6).



Fig. 6. ウマノズクサ花 (左) に誘引され柱頭室に閉じ込められたクロコバエの一種 *Desmometopa microps* 雄 (中) は, 背面に花粉を付着させる (右)

SPME 空気捕集法を用いた花の揮発成分の GC-MS 分析により 2,8-dimethyl-1,7-dioxaspiro [5.5]undecane (spiro-Me) を主成分とするスピロアセタール同族体, *N*-(3-methylbutyl) acetamide (amide), 直鎖炭化水素を同定した. Spiro-Me の立体異性体を合成し, これらの標品を使用した送粉者の調査を実施した. 捕獲されたクロコバエ類は, *Desmometopa* 属に属するヒメクロコバエ *D. sordida*, ミナミクロコバエ *D. microps*, ナミクロコバエ *D. variipalpis* の 3 種と, *Neophyllomyza* 属の未記載種が含まれることが判明した (帯広畜産大学岩佐光啓教授同定). Amide 単独では活性がなく, spiro-Me との混合物は, spiro-Me 単独よ

り有意に活性を増強した。また、これらクロコバエ類 4 種は、いずれもウマノスズクサ花に誘引されるハエ相と一致した。捕獲した野生の *Desmometopa* 属クロコバエの花粉附着率などから送粉に関わる種の推定を試みた。しかしながら、関西地方におけるウマノスズクサの結実は極めて稀であり、本実験を通して真の送粉者の確定には至らなかった。また、クロコバエ類の生活環にとって花香成分がどのような役割を果たしているのかについても今後の課題である。

おわりに

訪花性ハエ目昆虫と、それに依存して繁殖する植物の間で繰り広げられる相互の共進化過程に重要な役割を果たしてきたと考えられる花香成分に注目して研究を進めてきた。果実の大害虫であるミカンコミバエやウリミバエなど *Bactrocera* 属雄成虫は特定の花香成分に強く誘引される特異な習性をもつことから、これを利用した大規模なミバエ根絶事業が成功している。本研究を通して、誘引物質の生態学的適応の意味を明らかにし、それを手がかりに新たな誘引物質を農業害虫の防除への効果的な素材を開発することもできた。しかし、ミバエ類の原産地の東南アジア熱帯雨林に自生し、ミバエを受粉に誘う各種の *Bulbophyllum* ミバエランは、害虫ミバエの広域防除により送粉者を失い存亡の危機に立たされることになりかねない。花と送粉者が永い共進化の歴史を経て築いてきた自然生態系のネットワークを解読し、農業生態系といかにバランスをとっていくか、今後課題とされた大きな課題である。本研究をさらに発展させ、花と昆虫の進化適応に関わる遺伝子を双方の生物にたどることによって生態系ネットワークの界面を理解し、今後の自然保全に役立てていきたい。

<参考文献>

- ① Nishida, R., Tan, K. H., Serit, M., Lajis, N. H., Sukari, A. M., Takahashi, S., and Fukami, H. 1988. Accumulation of phenylpropanoids in the rectal glands of males of the Oriental fruit fly, *Dacus dorsalis*. *Experientia* 44: 534-536.
- ② Tan, K.-H., and Nishida, R. 2000. Mutual reproductive benefits between a wild orchid, *Bulbophyllum patens*, and *Bactrocera* fruit flies via a floral synomone. *J. Chem. Ecol.* 26: 533-546.
- ③ Nishida, R., Tan, K. H., Wee, S. L., Hee, A. K. W., and Toong, Y. C. 2004. Phenylpropanoids in the fragrance of the fruit fly orchid, *Bulbophyllum cheiri*, and their relationship to the pollinator, *Bactrocera papayae*. *Biochem. Syst. Ecol.* 32: 245-252.
- ④ Tan, K. H., Tan, L. T., and Nishida, R. 2006. Floral phenylpropanoid cocktail and architecture of *Bulbophyllum vinaceum* orchid in attracting fruit flies for pollination. *J. Chem.*

*Ecol.* 32: 2429-2441.

- ⑤ Nishida, R., Enomoto, H., Shelly, T. E., and Ishida, T. 2009. Sequestration of 3-oxygenated  $\alpha$ -ionone derivatives in the male rectal gland of the solanaceous fruit fly, *Bactrocera latifrons*. *Entomol. Exp. Appl.* 131: 85-92.
- ⑥ Tan, K. H., and Nishida, R. 2012. Methyl eugenol: Its occurrence, distribution, and role in nature, especially in relation to insect behavior and pollination. *J. Insect Sci.* 12: 1-60.
- ⑦ Nishida, R. 2014. Chemical ecology of insect-plant interactions: Ecological significance of plant secondary metabolites. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 78: 1-13.

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 7 件)

- ① Hajime O., Morita, S., Asakura, I. and Nishida, R. 2012. Conversion of 3-oxo steroids into ecdysteroids triggers molting and expression of 20E-inducible genes in *Drosophila melanogaster*. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 421: 561-566. 査読有 [DOI: 10.1016/j.bbrc.2012.04.045]
- ② Tan, K. H., and Nishida, R. 2012. Methyl eugenol: Its occurrence, distribution, and role in nature, especially in relation to insect behavior and pollination. *J. Insect Sci.* 12: 1-60. 査読有 [DOI: 10.1673/031.012.5601]
- ③ Aboshi, T., Nishida, R., Mori, N. 2012. Identification of plasmalogen in the gut of silkworm (*Bombyx mori*) *Insect Biochem. Mol. Biol.* 42: 596-601. 査読有 [DOI: 10.1016/j.ibmb.2012.04.006]
- ④ Tan, K. H., Wee, S. L., Ono, H., and Nishida, R. 2013. Comparison of methyl eugenol metabolites, mitochondrial COI, and rDNA sequences of *Bactrocera philippinensis* (Diptera: Tephritidae) with those of three other major pest species within the *dorsalis* complex. *Appl. Entomol. Zool.* 48: 275-282. 査読有 [10.1007/s13355-013-0183-5]
- ⑤ Nishida, R. 2014. Chemical ecology of insect-plant interactions: Ecological significance of plant secondary metabolites. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 78: 1-13. 査読有 [DOI: 10.1080/09168451.2014.877836]
- ⑥ Aboshi, T., Ishida, M., Matsushita, K., Hirano, Y., Nishida, R., and Mori, N. 2014. Stage-specific quercetin sulfation in the gut of *Mythimna separata* larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 78: 38-40. 査読有 [DOI: 10.1080/09168451.2014.877835]
- ⑦ Schutze, M.K., Nishida, R., Ono, H., Clarke, A.R., et al. (48 authors, 35 番目) 2015. Synonymization of key pest species within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae): taxonomic changes based on 20

years of integrative morphological, molecular, cytogenetic, behavioral, and chemoecological data. *Syst. Entomol.* 40: 456-471. 査読有 [DOI: 10.1111/syen.12113].

[学会発表] (計 14 件)

- ① 西田律夫, Tan, K. H. 2012. ミカンコミバエ種群を誘引する *Bulbophyllum* 属ミバエランの花香成分. 日本応用動物昆虫学会第 56 回大会 (20120329) (近畿大学農学部, 奈良市)
- ② 小濱継雄・原口大・宇久田理恵・松山隆志・吉田幸広・西田律夫 2012. ナスミバエ雄誘引物質の野外における誘引性. 日本応用動物昆虫学会第 56 回大会 (20120329) (近畿大学農学部, 奈良市)
- ③ 西田律夫 2013. 昆虫生理活性物質の化学生態学的研究. 日本農芸化学会 2013 年大会 (20130324) (電力ホール, 仙台市) (招待講演)
- ④ 吉田幸広, 江口恭, 宇久田理恵, 原口大, 小濱継雄, 小野肇, 西田律夫 2013. 侵入害虫ナスミバエ誘引化合物の探索と立体化学. 日本農芸化学会 2013 年大会 (20130325-20130328) (東北大学, 仙台市)
- ⑤ 大野慧, 酒井圭一, 小野肇, 吉永直子, 森直樹, 岩佐光啓, 西田律夫 2013. ウマノズクサ花香成分のクロコバエ類に対する誘引活性. 日本農芸化学会 2013 年大会 (20130325-20130328) (東北大学, 仙台市)
- ⑥ 西田律夫, 中平昌孝, 小野肇, Tan, K. H. 2013. ミバエラン *Bulbophyllum macranthum* の花香組成とミバエ誘引戦略 日本応用動物昆虫学会第 57 回大会 (20130327-20130329) (日本大学, 藤沢市)
- ⑦ 小野肇, 吉田幸広, 江口恭, 宇久田理恵, 安藤緑樹, 原口大, 小濱継雄, 西田律夫. 2014. 果実害虫ナスミバエの誘引物質の開発と嗅覚受容体の探索. 日本応用動物昆虫学会第 58 回大会 (20140326-20140328) (高知大学, 高知市)
- ⑧ Nishida, R. 2014. Chemical ecology of insect-plant interactions. The 94th Annual Meeting of Japan Society of Chemistry, 2014 (20140327) (Nagoya, Japan) (招待講演)
- ⑨ Nishida, R. and Tan, K. H. 2014. Search for new fruit fly attractants from plants. The 9<sup>th</sup> International Symposium on Fruit Fly of Economic Importance (20140512-20140516) (Bangkok, Thailand)
- ⑩ 西田律夫 2015. 昆虫と植物をつなぐ化学因子: 害虫ミバエ類の誘引戦略を中心として. 日本応用動物昆虫学会第 59 回大会 (20150327) (山形大学, 山形市) (招待講演)
- ⑪ 宮崎仁実, 西田律夫, 小野肇 2015. *Bactrocera* 属ミバエ類の化学感覚受容体の探索. 日本応用動物昆虫学会第 59 回大会 (20150326-20150328) (山形大学, 山形市)
- ⑫ 山口夕紀, 中出彩, 小野肇, 矢代敏久, 西田律夫, 2015. アゲハチョウ科食性進化の起源を探る: ウスバシロチョウの産卵刺

激物質. 日本応用動物昆虫学会第 59 回大会 (20150326-20150328) (山形大学, 山形市)

- ⑬ 安藤緑樹, 原口大, 江口恭, 宇久田理恵, 西田律夫, 小野肇, 金城邦夫, 佐渡山安常. 2015. ナスミバエ誘引物質に対する雄成虫の羽化後日齢が誘引反応に与える影響および不妊虫と正常虫の誘引反応比較. 日本応用動物昆虫学会第 59 回大会 (20150326-20150328) (山形大学, 山形市)
- ⑭ Nishida, R. 2015. Ecological significance of plant secondary metabolites in insect-plant interactions. The 39<sup>th</sup> Conference of International Society of Chemical Ecology (20150629) (Stockholm, Sweden) (招待講演)

[図書] (計 6 件)

- ① 西田律夫 (分担執筆) 2012. 昆虫フェロモンのバラエティー「化学受容の科学」pp. 11-22. (東原一成編) 化学同人, 京都
- ② 西田律夫 (分担執筆) 2013. フラボノイドと昆虫の寄主選択「植物色素フラボノイド」pp. 523-536. (武田幸作編) 文一総合出版, 東京
- ③ Nishida, R. 2014. Chemical ecology of insect-plant interactions: Ecological significance of plant secondary metabolites. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 78: 1-13.
- ④ Tan, K. H., Nishida, R., Jang, E. B., and Shelly, T. E. (分担執筆) 2014. Pheromones, male lures, and trapping of tephritid fruit flies. in T. E. Shelly, N. Epsky, E. B. Jang, J. R. Flores, and R. Vargas (eds.) *Trapping and the Detection, Control, and Regulation of Tephritid Fruit Flies*. Springer, New York. pp. 15-74.
- ⑤ Alvin K. W. H, Wee, S. L., Nishida, R., Ono, H., Hendrichs, J., Haymer, D. S., and Tan, K. H. (分担執筆) 2015. Historical perspective on the synonymization of the four major pest species belonging to the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae), Resolution of Cryptic Species Complexes of Tephritid Pests to Enhance SIT Application and Facilitate International Trade (tentative) *ZooKeys* ISSN 1313-2970 (online) (in press).
- ⑥ Nishida, R. and Tan, K. H. (分担執筆) 2015. Search for new fruit fly attractants from plants. *Proceedings of the 9<sup>th</sup> International Symposium on Fruit Fly of Economic Importance* (in press)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

西田 律夫 (NISHIDA Ritsuo)  
京都大学・大学院農学研究科・教授  
研究者番号: 30135545

### (2) 研究分担者

小野 肇 (ONO Hajime)  
京都大学・大学院農学研究科・助教  
研究者番号: 70452282