

〔綜 説〕

食内性擬寄生昆虫類 *endophagous parasitoids** の寄生について
—特に宿主昆虫の非特異的細胞性防御反応と関連して—The Parasitism of Endophagous Parasitoids with Special Reference to the
Non-Specific Cellular Defence Reactions of Their Hosts

北 野 日 出 男 (Hideo KITANO)

東京学芸大学教育学部生物学教室

昭和44年6月10日 受領

I. は じ め に

一般に、擬寄生昆虫（以下、寄生昆虫と略記する）とその宿主との間に、永続的な寄生関係が成立するためには、この2種間に、まず、発育時期・分布・生活場所の一致がみられなければならない。しかし、このような条件がみたされた場合でも、物理的・生理的、あるいは、栄養的・行動的な障害が存在するならば、寄生関係は成立しない (Imms, 1937; 渡辺, 1944; Douthett, 1959)。

現存する寄生昆虫とその宿主との間にみられる寄生関係は、すべて、これらの生態的、行動的、生理的障害が最小となる方向、すなわち、寄生昆虫と宿主間に特異的な関係を成立せしめる方向へと進化してきた。したがって、寄生における宿主特異性成立の問題は、寄生体および宿主に関する生理、生態、行動学などの各領域からの知見の全体像を把握して、はじめて、正しく理解出来るものと考えられるが、ここでは、この問題を“寄生昆虫の発育と宿主の生体防御機構”という局面から考察してみたいと思う。

無脊椎動物は体内に侵入した異物を遊走細胞による食作用の発現によって処理している (Metchnikov, 1884: 海綿・節足動物; Durham, 1891: 棘皮・節足動物; Metalnikov, 1908: 昆虫; Cameron,

1932: 環形動物; Stauber, 1950: 軟体動物; Salt, 1963: 昆虫)。Salt (1967) は血球によるこの種の反応を、昆虫によって行われる *internal metazoan parasites* に対する唯一の *primary defence reaction* であるとし、この反応を、次のような4つのタイプに類別している。

1. *phagocytosis*: 微小な異物が、*amoebocyte* によって取り込まれる場合
2. *segregation*: 微小な異物が、*pericardial cell* 内に集められ、貯えられる場合
3. *nodule formation*: すでに、その細胞質内に微小な異物を含む血球が、細菌群や他の微小異物のまわりに集合し、その結果、それらの分散を阻止する場合
4. *encapsulation*: 異物が血球よりも大きく、血球が単独でそれを取り取り込むことが出来ない場合、血球は異物のまわりに集まり *capsule* を形成する。

無脊椎動物におけるこの種の生体防御反応にたいして、*cellular immunity* (Tripp and Kent, 1967), *cellular defence reaction* (Salt, 1968), *haemocyte surveillance* (植竹, 1969) という用語が使用されているが、著者は、この反応が、種々の寄生生物、炭素・カーミン顆粒などに対して同様に生起する非特異的反応であることから、Gray (1967) の分類に従い、これを非特異的細胞性防御反応 *non-specific cellular defence reaction* とよび、議論の対象とする反応のタイプを Salt の“*encapsulation*” のみに限定して論を進めること

* 内部寄生昆虫類とも称し、一定の発育期間中（卵、または、幼虫時代）寄生性で、他の期間（成虫時代）には、自由生活をするものをこのようによぶ。ヤドリバチ、ヤドリバエなどが、これに該当する。

第1表 自然の、あるいは、人為的宿主—寄生昆虫関係において、宿主の非特異的細胞性防御反応発現率に影響を与える要因

要 因	寄 生 昆 虫	宿 主	研 究 者
[A] 要因が寄生昆虫の側にある場合 寄生体の遺伝的系統、産地のちがいがい	<i>Bathyplectes curculionis</i>	<i>Hypera</i> species	Bosch and Dietrick (1959)
	<i>Pseudeucoila bochei</i>	<i>Drosophila melanogaster</i>	Walker (1959, 1963)
	<i>Bathyplectes curculionis</i>	<i>Hypera brunneipennis</i>	Salt and Bosch (1967)
	<i>B. curculionis</i>	<i>H. postica</i>	Salt and Bosch (1967)
寄生体の性差	<i>B. curculionis</i>	<i>H. postica</i>	Puttler (1967)
	<i>Pseudeucoila bochei</i>	<i>Drosophila</i> species	Streams (1968)
	<i>Coccophagus gurneyi</i>	<i>Pseudococcus citri</i>	Bess (1939)
	<i>C. gurneyi</i>	<i>P. maritimus</i>	Bess (1939)
他の寄生昆虫 (<i>Opius fletcheri</i>) の毒液 宿主体内における寄生体の位置	<i>Tetrastichus giffardianus</i>	<i>Bactrocera cucurbitae</i>	Pemberton and Willard (1918)
	<i>Trichacis remulus</i>	<i>Cecidomyia destructor</i>	Marchal (1906)
	<i>Inostemma piricola</i>	<i>Diplosis pirivora</i>	Marchal (1906)
	<i>Compsilura concinnata</i>	<i>Hyphantria cunea</i>	Tohill (1922)
寄生体表面の被覆物	<i>Amblyteles subfuscus</i>	<i>Euxoa ochrogaster</i>	Strickland (1923)
	<i>Gonia capitata</i>	<i>Porosagrotis orthogonia</i>	Strickland (1923)
	<i>Platygaster vernalis</i>	<i>Phytophaga destructor</i>	Leiby and Hill (1924)
	<i>Lydella</i> species	tree-defoliating caterpillars	Dowden (1933)
寄生昆虫の卵、または、幼虫に存在する “heterophile antigen”	<i>Microterys clauseni</i>	<i>Ceroplastes floridensis</i>	Clausen (1940), p. 174
	<i>Devorgilla (=Nemeritis) canescens</i>	<i>Anagasta (=Ephestia) kuehniella</i>	Salt (1965, 1966), Rotheram (1967a)
	<i>Cardiophiles nigriceps</i>	<i>Heliothis virescens</i>	Lewis and Vinson (1968)
	<i>Apanteles glomeratus</i>	<i>Pieris rapae crucivora</i>	Kitano (1969a, c)
寄生昆虫の未分割卵、漿膜、巨細胞の分泌物 寄生昆虫胚、幼虫の分泌物	<i>Limmerium validum</i>	<i>Hyphantria cunea</i>	Timberlake (1912)
	<i>Coccophagus gurneyi</i>	<i>Pseudococcus gahani</i>	Bess (1939)
	<i>Diplazon fissorius</i>	<i>Syrphus ribesii</i>	Schneider (1950)
	<i>Diplazon fissorius</i>	<i>Epistrophe balteata</i>	Schneider (1950)
	<i>Bathyplectes curculionis</i>	<i>Hypera brunneipennis</i>	Bosch (1964)
	<i>B. curculionis</i>	<i>H. postica</i>	Bosch (1964)
	<i>Mesoleius tenthrredinis</i>	<i>Pristiphora erichsonii</i>	Muldrew (1953)

寄生体発育期間の短縮	<i>Thrixion halidayanum</i> <i>Meigenia floralis</i> <i>Tachinidae</i> sp. <i>Hyposoter disparis</i> <i>Coccophagous gurneyi</i> (female) <i>Metaphycus luteolus</i> <i>Diplazon taetatorius</i> <i>Phaeogenes nigridens</i> <i>Devorgilla canescens</i> <i>Diplazon fissorius</i> <i>Diplazon fissorius</i> <i>Devorgilla canescens</i> <i>Eulimneria geniculata</i> <i>Hyposoter disparis</i> <i>Diplazon fissorius</i> <i>D. fissorius</i> <i>Bathyplectes curculionis</i> <i>Hoposoter exiguae</i> <i>Devorgilla canescens</i> <i>Anilastus ebeninus</i> <i>Bathyplectes curculionis</i> <i>Anilastus ebeninus</i> (<i>Apanieles glomeratus</i>) <i>A. ebeninus</i> (<i>Bacillus cereus</i> var. <i>galleriae</i>) <i>Mesoleius tenthredinis</i> <i>Pseudeucoila bochei</i> <i>P. bochei</i> <i>Anilastus ebeninus</i> <i>Metaphycus luteolus</i> <i>Bathyplectes curculionis</i> <i>Pseudeucoila bochei</i> <i>Aphelinus semiflavus</i>	<i>Leptynia</i> species ? ? <i>Lymantria dispar</i> <i>Pseudococcus citri</i> <i>Coccus</i> species <i>Epistrophe balteata</i> <i>Pyrausta nubilalis</i> <i>Galleria mellonella</i> <i>Syrphus ribesii</i> <i>Epistrophe balteata</i> <i>Galleria mellonella</i> <i>Loxostege stricticalis</i> <i>Lymantria dispar</i> <i>Epistrophe balteata</i> <i>Syrphus ribesii</i> <i>Hypera brunneipennis</i> <i>Laphygma exigua</i> <i>Diataraxia oleracea</i> Cabbage white butterfly <i>Hypera postica</i> Cabbage white butterfly <i>Pieris brassicae</i> <i>P. rapae</i> <i>Pristiphora erichsonii</i> <i>Drosophila melanogaster</i> <i>D. melanogaster</i> Turnip butterfly <i>Coccus hesperidum</i> <i>Hypera postica</i> <i>Drosophila</i> species Aphid species	Pantel (1898) Pantel (1902) Pantel (1910) Muesebeck and Parker (1933) Flanders (1937b) Bartlett and Ball (1966) Schneider (1950) Smith (1932) Salt (1964) Schneider (1950) Schneider (1950) Salt (1964) Lartschenko (1933) Muesebeck and Parker (1933) Schneider (1950) Schneider (1950) Bosch and Dietrick (1959) Puttler and Bosch (1959) Salt (1960a) Moiseeva (1962) Puttler (1967) Moiseeva (1962) Isakova and Moiseeva (1967) Muldrew (1953) Walker (1959) Hadorn and Walker (1960) Moiseeva (1962) Bartlett and Ball (1966) Puttler (1967) Streams (1968) Wilbert (1967)
寄生体の発育活動 (摂食活動や被包からの物理的脱出)			
過寄生			
他の寄生生物 ((〜) 内) の存在			
[B] 要因が宿主昆虫の側にある場合 宿主の遺伝的系統, 産地のちがい			
寄主の防衛行動			

宿主の生理的状态 (age, 大きさ, THC, DHC のちがい)	Meteorus vulgaris Bessa selecta Diplazon fissorius Devorgilla canescens D. canescens D. canescens Mesoleius tenthrinidis Pseudeucoila bochei Hyposoter exiguae Anilastus ebeninus Nasonia vitripennis Bathyplectes curculionis Aphelinus semiflavus Mesoleius niger M. niger Bathyplectes curculionis	Noctuid larva Gilpinia hercyniae Epistrophe balteata Carausius morosus Calliphora erythrocephala Diataraxia oleracea Pristiphora erichsonii Drosophila melanogaster Peridroma saucia Cabbage white butterfly Musca domestica Hypera brunneipennis Rhopalomyzus ascalonicus Strongylogaster lineata S. xanthoceros Hypera postica	Strickland (1923, 1930) Hawboldt (1947) Schneider (1950) Salt (1956) Salt (1957) Salt (1957) Muldrew (1953) Walker (1959) Puttler (1961) Moiseeva (1962) Wylie (1963) Bosch (1964) Wilbert (1964) Adam (1965) Adam (1965) Puttler (1967)
---------------------------------------	--	---	---

にする（以下この反応を，“防御反応”と略記する）。ところで，安定した宿主・寄生昆虫関係，たとえば，モンシロチョウ幼虫とその寄生昆虫アオムシコマユバチの関係を問題にした場合，モンシロチョウ幼虫の血球* は，ハチの卵，あるいは，幼虫が本来異物であるにもかかわらず，それらに対して“防御反応”を示さない。

すなわち，この場合，宿主の血球はハチ卵，または，幼虫を，①異物として識別出来ないか②異物として識別出来ても，それらに反応することが出来ないか，あるいは，③異物として識別し，それらに反応しても，被包することが出来ないかのいずれかの状態におかれていると考えることが出来る（Salt, 1966）。モンシロチョウ幼虫の血球は，どの状態におかれているのであろうか。また，それはどのような実体的要因によるのであろうか。

Damian (1964) は helminthology, bacteriology, virology の諸文献を比較検討して，寄生生物とその宿主間にみられる宿主の異縁性識別能力の欠如は，寄生生物のもつ antigenic determinants が，宿主の antigenic determinants と類似していることに起因するという仮説を提唱している（Molecular mimicry: Antigen sharing by parasite and host and its consequences）。寄生昆虫類の卵，または，幼虫に対する宿主昆虫の“防御反応”発現の欠如も，Damian (1964) のこの魅力的な仮説によって説明されうるとする考え方もある（Streams, 1968; Lewis and Vinson, 1968）。しかしながら，従来の研究に挙げられている多数の事例（第1表）を通覧しても，寄生昆虫はその多様な生活様式にしたがった種々のやり方で宿主の“防御反応”をまぬかれているという事実が，現象的に理解出来るにすぎず，“防御反応”の発現，または，阻止の機構に関する統一的な説明は，目下のところほとんど不可能に近い。

昆虫類における“防御反応”については，最近，いくつかのすぐれた総説がだされているが（Wittig, 1962; Jones, 1962; Stephens, 1963; Douth, 1963; Martignoni, 1964; Briggs, 1964; Salt, 1963,

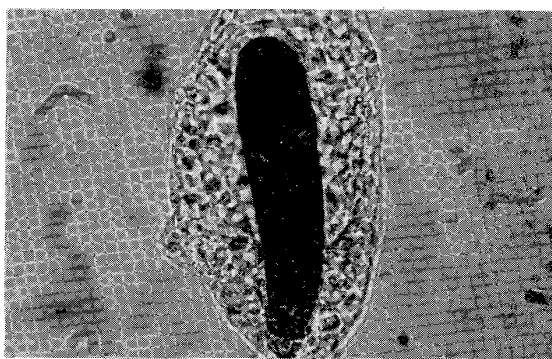
* モンシロチョウ幼虫の場合，“防御反応”を示す血球は，体液内に遊走する岩崎（1930）の捕食細胞および小球細胞であろうと考えられる。encapsulation はこれらの細胞が異物に接着後，繊維芽細胞様細胞に変化したり，あるいはそのままの形態で異物を被包することにより完成するものと考えられる（北野，未発表）。

1968), 日本では, 深谷 (1950, p. 38) の記述および, おもに, 液性免疫を中心とした鮎沢 (1966) の綜説と“防御反応”を炎症論的立場から, 生体における炎症性反応の原始型とみなして論じている飯島 (1966, pp. 55~82) の記述などがあるにすぎない。ここでは, この分野の現状を, ありのままに紹介することになると思うが, どのような要因が, 宿主の“防御反応”発現に影響を与えているのか, また, どのようにして寄生昆虫は, 宿主の“防御反応”をまぬかれているか, などについて種々の事例を紹介し, 最後に, この問題に関する私見をのべてみたいと思う。

II. どのような要因が宿主の“防御反応” 発現に影響を与えているか。

1) 寄生昆虫とその宿主間にみられる種特異的関係

寄生昆虫には, 単食性の種もいるし, 多食性の種もいる。しかし, 自然状態で, ある寄生昆虫がえらぶ宿主の種類はかぎられていて, ある程度の巾はあるが, 両者間に特異的関係が存在する。仮りに, この関係を無視して, ある寄生昆虫の卵, あるいは, 幼虫を人為的宿主に産下せしめたり (第1図), 移植した場合 (Salt, 1955, 1957, 1959; Shteinberg, 1961; 北野, 1968), それらの寄生体は, 多くの場合, 人為的宿主の“防御反応”を被る。この事実は“防御反応”のうらに, 種特異的要素がはたらいっていることを暗示する。



第1図 カイコ体内に産下されたアオムシコマユバチ卵。卵は, カイコ血球により, “非特異的細胞性防御反応”をうけている。

2) 寄生昆虫およびその宿主の遺伝的系統, ある いは, 産地のちがい

Muldrew (1953) は Canada 産コシブトヒメバチの1種 *Mesoleius tenthredinis* の寄生活動に関

する研究で, このハチが, British Columbia および Maritime 産の宿主 *Pristiphora erichsonii* (カラマツハラアカハバチ) からは, なんらの“防御反応”もうけることなく, その寄生を成功させることができるにもかかわらず, Manitoba および Saskatchewan 産の *P. erichsonii* からは, “防御反応”を被り, 寄生が失敗することを報じている。

Walker ら (1959, 1963) は, 宿主 *Drosophila melanogaster* の“防御反応”に対する寄生昆虫 *Pseudeucoila bochei* (タマバチの1種) の抵抗性に関する研究の中で, *D. melanogaster* の *P. bochei* に対する“防御反応”の度合が, 宿主の genetic strain により異なることをのべ, また, 一定の genetic strain をもった *D. melanogaster* の“防御反応”が, Brissago (Ticino) strain の *P. bochei* に対しては弱く, Erlenbach (Zürich) あるいは Labor strain の *P. bochei* に対しては, 強くはたらくことをのべている。

Moiseeva (1962) はアメバチの1種 *Anilastus ebeninus* に対する turnip butterfly 幼虫の“防御反応”の度合が, 宿主の産地によって異なることを報じている。すなわち, Leningrad 産の宿主は, 25~38% の個体が *A. ebeninus* に“防御反応”を示すのに対し, Caucasus 産の宿主では, それが2% たらずであることを報じている。

Bartlett and Ball (1966) はトビコバチ科の1種 *Metaphycus luteolus* とその宿主ヒラタカイガラムシ類 *Coccus* spp. を用いて, 宿主の“防御反応”を指標として, 宿主・寄生昆虫関係の進化を議論しているが, その中で, California 産の *C. hesperidum* は, *M. luteolus* に対して, 29.2% の“防御反応”発現率を示すが, Texas 産の *C. hesperidum* は, それが, 2.9% であることを報じている。

Salt and van den Bosch (1967) は, ヒメバチの1種 *Bathyplectes curculionis* が, 宿主 *Hypera brunneipennis* (ゾウムシの1種) から被る“防御反応”の相違によって, 二系統に分けられることを報じている。すなわち, 北 California 産ハチ卵の約94% が, 宿主の“防御反応”を被るが, 南 California 産のハチ卵では, それが, 約50% であり, また, このハチの二系統は, 別の宿主 *H. postica* が示す“防御反応”の相違によっても区別出来ることを報じている。

Puttler (1967) も, *B. curculionis* を用いて, その宿主 *H. postica* に合衆国東部産の系統と西部

産の系統が存在することを報告している。

Wilbert (1967) はカイガラヤドリコバチの1種 *Aphelinus semiflavus* およびアブラムシヤドリバチの1種 *Diaeretiella rapae* とそれらの宿主アブラムシ類を用いた研究で、宿主の“防御反応” (physiologische Abwehrreaktion) の発達は、ハチ成虫の産卵をさまたげる宿主の防御行動 (mechanische Abwehrreaktion) と反比例関係にあることを報じている。すなわち、*A. semiflavus* 卵に対して、ほとんど、“防御反応”を示さない *Myzus persicae* は、ハチ成虫に対する防御行動が最も発達し、一方、産下卵のすべてに対して“防御反応”を示す *Rhopalomyzus ascalonicus* は、その防御行動の発達が、最も低下しているという。Wilbert は遺伝的に固定されたこの種の防御行動が、いかにして形成されたかは集団遺伝学上の問題であろうが、他の寄生昆虫と宿主の間でこのような関係が存在するかどうかは、現在のところ全く不明であるとのべている。

寄生昆虫の宿主に対する適応度を宿主が異物に対して生起する可視的な“防御反応”発現率で比較検討してみるこの方法は、宿主特異性成立の進化史的解釈* をある程度可能にする点で興味深いものがある。

それによって、大串 (1961) が、のべているような宿主転換と昆虫における種の分化の問題解明に寄与する新事実が明らかにされるかも知れない。

3) 宿主の発育段階のちがい

Strickland (1923, 1930) は、コマユバチの1種 *Meteorus vulgaris* がヤガの1種の初令幼虫に寄生した場合は、その発生を完了することが出来るが、蛹化直前の幼虫に寄生した場合には、宿主の“防御反応”を被り、発生不能に陥ることを報じている。

Salt (1956, 1957) は自ら考案したマイクロビペット (Salt, 1955) を用いて、ヒメバチの1種 *Devorgilla* (= *Nemeritis*) *canescens* の卵、あるいは、幼虫を人為的宿主である *Calliphora erythrocephala* (クロルリバエ) および *Diataraxia oleracea* (ヤガの1種) の幼虫、または、蛹に移植したところ、移植寄生体は、宿主の“防御反応”により発育不能に陥ったが、両種の成虫に移植した場合には、その体内で、それらが、発育しえたこと

* この問題に関する重要な考察が、Emerson (1950), Bartlett and Ball (1966) らによりなされている。

を報じている。

Walker (1959) は、*P. bochei* がその宿主 *D. melanogaster* の1令幼虫に産卵し、宿主幼虫が3令になった時、産下卵にたいして示す“防御反応”は、被包形成までにはいたらないが、2令の宿主幼虫に産卵した場合、3令になった宿主幼虫の血球は、ハチ卵を被包してしまうことを報じている。Salt は review (1968, p. 224) の中で、この反応のおこり方のちがいを次のように説明している。“The interpretation I suggest is that the eggs laid in first-instar hosts had become coated with substances from the host's blood and were not recognized by the lamellocytes as foreign bodies; while those laid in second-instar maggots had not had time to acquire the protective coating, were recognized, and were encapsulated.”

Puttler (1961) は、アメバチの1種 *Hyposoter exiguae* が、1~2令の *Peridroma saucia* (ヨトウガの1種) 幼虫に寄生した場合には、ハチの発育は可能であるが、3令の *P. saucia* に寄生した場合には、孵化した *H. exiguae* 幼虫は宿主の“防御反応”を被ることを報じている。

van den Bosch (1964) は *B. curculionis* が1令の宿主 *H. brunneipennis* に寄生した場合には、その寄生を成功させることができるが、宿主の令が進むにつれて、産下卵に対する宿主の“防御反応”発現率は増大することを報じている。Adam (1965) は、コシブトヒメバチの1種 *Mesoleius niger* に対する宿主 *Strongylogaster xanthoceros* (ウラボシハバチの1種) および *S. lineata* の“防御反応”に関する研究の中で、宿主の THC (total hemocyte counts, 単位体液 mm^3 内の総血球数) が幼虫の脱皮時に極度に減少することを観察し、*M. niger* の産卵が、宿主の脱皮時に行われた場合には、その寄生を成功させることが出来るが、それ以外の発育期間では、強度の“防御反応”のために、寄生の失敗する場合が多いことをのべている。

宿主の発育段階によって寄生が失敗する原因は、宿主体液の物理・化学的变化に起因する場合もありえようが、その多くは、THC, DHC (differential hemocyte counts, 単位体液 mm^3 内に含まれる各種血球の数) の変化に起因すると考えられる。一般に、昆虫の THC は、幼虫、あるいは、若虫の令が進むにつれて増大する傾向があり (Arnold, 1952; Jones, 1962), また、幼虫の発育期間内に

あっても、脱皮時と摂食活動時とではその値の変化することが報ぜられている(入戸野, 1960)。DHC に関しても、発育段階の初期では、ほとんど、“防御反応”に関与しないと考えられる prohemocytes (Wigglesworth, 1953; Jones, 1962) の数が多いとされている。したがって、寄生昆虫が、THC の少ない、あるいは、反応に関与する血球の分化が不完全であるような発育段階の宿主に寄生した場合には、宿主の“防御反応”をまぬかれうる機会が多いのではないかと考えられる。

4) 温度条件

Steinhaus (1949) は、その著書 “Principles of insect pathology” の中で、温度が phagocytic reaction の速度と関係があることにふれ、昆虫類は $10\sim 12^{\circ}\text{C}$ では phagocytosis がはじまるまで $1\sim 2$ 時間を必要とし、 10°C 以下では、ほとんど、phagocytosis が発現しないことを記している。“防御反応”に関するこの種の研究は、きわめてわずかで、Walker (1959) と Hadorn and Walker (1960) が *Drosophila melanogaster* (Camargue strain) に寄生する *Pseudeucoila bochei* を用いて行った次の観察が報告されているにすぎない。すなわち、宿主の“防御反応”(Kapselbildung) は、 18°C から 25°C の間で普通に生じ、 18°C と 20°C 付近では、もっとも強度の反応が発現すること、それ以上の温度の場合は“Kapselbildung”は減少し、“Pigmentbildung”^{*}が生起することをのべている。

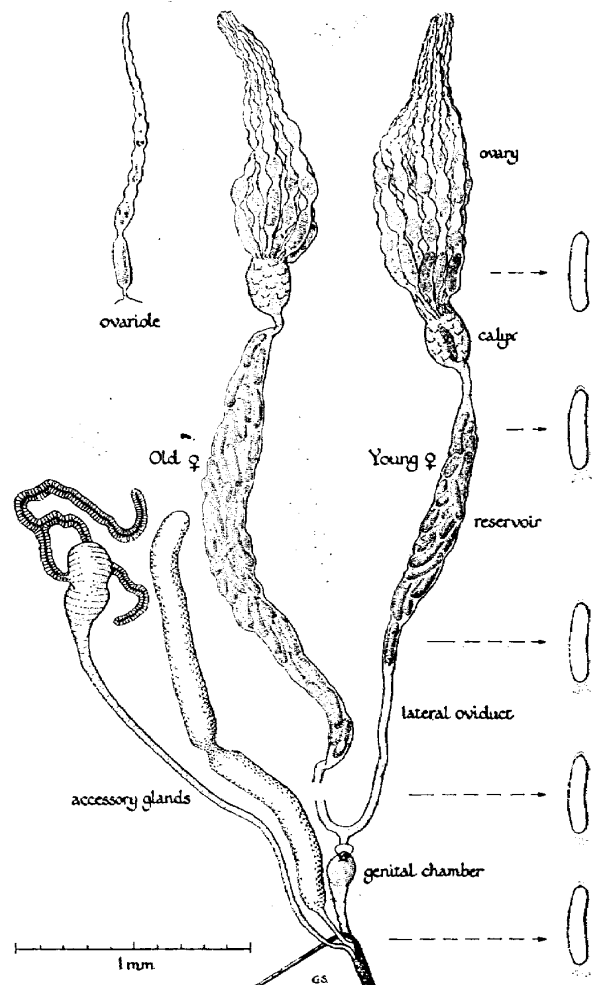
III. 寄生昆虫はどのようにして宿主の“防御反応”をまぬかれているか

現実の寄生昆虫は、いくつかの多様な方法(第1表参照)を重複させることにより、宿主の“防御反応”をまぬかれていると考えられるが、ここでは、一応、この方法に関与する、より支配的な要因を明らかにするために、多様な方法を4つのカテゴリーに類別して説明したいと思う。

1) 寄生体が“防御反応”に関与する宿主血球によって、異物と識別されないような状態にあると考えられる場合

Salt は、1934 年にはじまる “Experimental

^{*} この反応でハチ胚の発育は停止しない。この反応に関与する血球は宿主 puparium のメラニン化に関係する lamellocytes で、それが、寄生をうけた宿主体液内に黒色色素をもった particles を形成する。



第2図 *Devorgilla* (= *Nemeritis*) *canescens* 雌の生殖器官 (Salt, 1965 より)。

studies in insect parasitism”と題する一連の意欲的な研究の中で、ヒメバチの1種 *Devorgilla* (= *Nemeritis*) *canescens* の卵、または、幼虫は、それらの表面を被覆する物質^{*}の特性によって、宿主 *Anagasta* (= *Ephestia*) *kuehniella* (メイガの1種)の“防御反応”をまぬかれていると考えている (Salt, 1965; 1966)。

Devorgilla の ovarioles 後端(第2図)に存在する卵の卵膜(殻)表面は “a thin layer of

^{*} Salt (1968) は、この被覆物を “protective coating” とよび、その物理化学的性質を深く追求していないようであるが、著者は寄生体の表面に宿主血球が“異物”と識別出来ないような構造、あるいは、機能をもった“物質”が存在するものとして、あえて“物質”という言葉を用いた。

translucent substance” で被覆されていて (Rotheram, 1967b), この卵が, calyx を通過する時には, calyx wall を形成する細胞でつくられた直径約 $1300\text{\AA}$ の多数の顆粒が “a thin layer” を基盤として, 卵に付着している (Rotheram, 1967a). Salt は, calyx 通過前の卵を宿主に移植すると, それらの卵は宿主の “防御反応” をうけるが, calyx を通過した後の卵を移植した場合には反応をうけないことから, calyx 内で卵殻表面に付着した顆粒が “protective coating” の主体をなしているのではなかろうかとのべている。さらに, この “防御反応” 阻止が, 卵から分泌される物質によって行われる可能性を吟味するために, 卵表面の化学的特性を変化させることなく殺した卵* を宿主に移植しても, “防御反応” は生起しないが, 卵表面に polishing alumina, iron filings, silver sand など物理的 abrasion を与えたり, octane のような fat solvent に浸した卵を, 宿主に移植した場合には, 卵が生きていても宿主の “防御反応” を被ることを報告している。また, *Devorgilla* の幼虫に関しては, 次のような報告をしている。すなわち, このハチの幼虫は, 産卵後 64 時間から 66 時間頃 (25°C 飼育, この時期には, 幼虫は, まだ, 卵内にとどまっている), 体表の chitinous cuticle に宿主の “防御反応” をまぬかれる特性を獲得するようである。この時期は, 幼虫の cuticle が水に対して不透過性を示すようになる時期と一致する (Salt, 1966)。そして, 体表の表面構造を変化させないようにして殺した (HCN ガス使用) 幼虫では, 宿主の “防御反応” をうけないが, 体表面に microid gamma polishing alumina で擦過傷を与えたり, octane, heptane, ether, commercial detergent “Daz” など体表面を処理した場合には, 幼虫が生きていても, “防御反応” をうけると報告している。幼虫にみられるこの “protective coating” は, 幼虫自身の分泌物ではなく, 外部から, 十分発達した幼虫の cuticle 表面に付着されるものらしい (Salt, unpublished; Salt, 1968: p. 206)。Rotheram (1967a) は, 卵表面にみられる微小顆粒と類似する顆粒を larval cuticle の表面

に観察しているが, これらの顆粒がどのようにして孵化前の embryonic larva の体表に存在するようになるかは説明されていない。このような “protective coating” は, 1 令幼虫のみに観察されるだけで, 1 令以後のハチ幼虫は, 長期間にわたる摂食活動により宿主を衰弱させることと, 1 令以後の発育期間の短縮などによって, 宿主の “防御反応” をまぬかれているという。

Lewis and Vinson (1968) は, コマユバチの 1 種 *Cardiochiles nigriceps* と 2 種の宿主, すなわち, このハチが寄生した場合にも “防御反応” を生起しない *Heliothis virescens* (ヤガの 1 種) と “防御反応” を生起する *H. zea* を用いて, 宿主とこのハチの間の “immunological relationships” に関する研究を行い, 次のような報告をしている。*C. nigriceps* の卵, あるいは, 幼虫に対する *H. virescens* と *H. zea* の “immunological relationships” のちがいは, Rowley and Jenkin (1962) によって, ある種の細菌が, ハッカネズミ体内で生存している事実を説明するために使用され, Jenkin (1963) が詳細にのべている “heterophile antigen” の概念を使用することにより, うまく説明出来るという。すなわち, *C. nigriceps* の卵と幼虫がもつ抗原性物質は, *H. virescens* 幼虫のそれと類似したものであり, そのために, *H. virescens* 血球は体内に侵入した *C. nigriceps* 卵, あるいは幼虫を異物として処理することが出来ず, また, 一方, 宿主が, *H. zea* の場合は, このハチの抗原性物質が, *H. zea* のそれと異なるために, 宿主の “防御反応” が生起すると説明している。

ある寄生体とその宿主の間にみられる特異的關係は, 両者の個体群間で, おたがいの抗原性が類似するか, 隔りの少ない個体群が淘汰されて残り, 寄生体, あるいは, 宿主として存続することによりつくりあげられてきたとする考え方は, 前述の Damian (1964) や植竹 (1969) らによりのべられており, Burnet (1968) も寄生体とその正常な宿主の “防御反応” を被らない原因は, その寄生体が, 進化の過程で, 宿主によって異物体として認知されるような化学構造を切り捨ててきたことにあるのではなかろうかとのべている。昆虫における抗原様物質の研究は, 鮎沢らの液性免疫に関する “insect immunogen” の研究により, ようやくその実体に免疫学的メスが加えられようとしている。このような時点にあつて, Salt や Lewis らの研究は, この分野の一つの研究方向を示していると考えられるが,

* Salt は産卵後 48 時間目の *Devorgilla* 卵を 3~4 時間, saline (組成不明) 内に浸しておいても, それらを宿主に移植した場合には正常に孵化するが, 5 時間以上浸しておくと, その発育はとまり, 死亡することを観察している。本文中の実験は saline 内に 5, 6, 7 時間浸した致死卵を使用している。

Lewis らの“抗原”あるいは“抗体”に関する実体は、まったく未知のままのこされている。

なお、このカテゴリーに属すると考えられるものの別の例として、寄生昆虫の卵、あるいは、幼虫が宿主の組織、あるいは、器官内に潜入り、直接宿主血球にふれることなく成長する場合がある。この例の記載は、Salt (1968, 第6・7図) にくわしいので、ここでは、割愛させていただく。

2) 寄生体の分泌物質によって、宿主血球の異物に対する adhesive activity, または、被包細胞への形態転換が抑制されていると考えられる場合

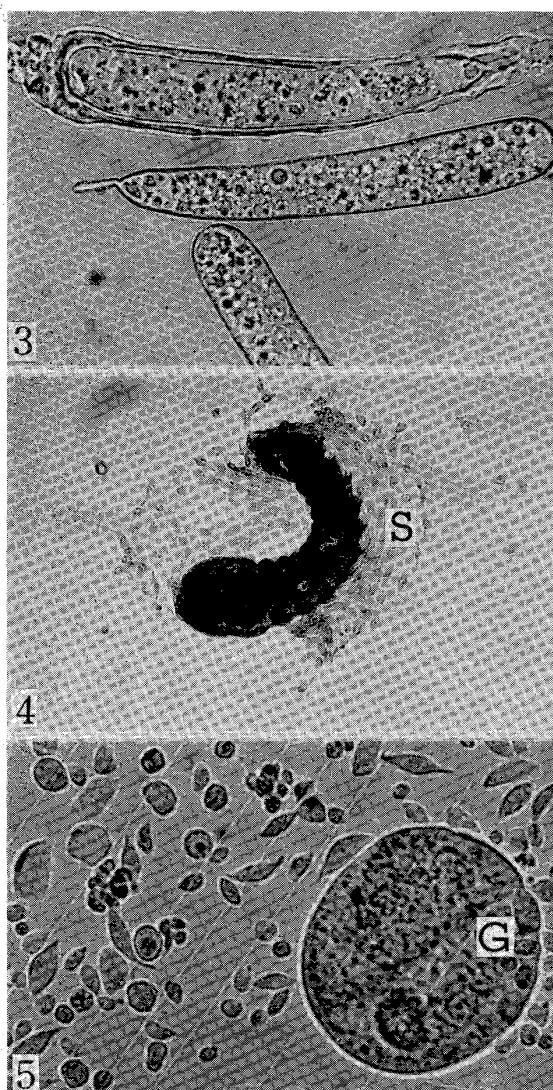
Timberlake (1912) はヒメバチの1種 *Limnerium validum* が、その宿主 *Hyphantria cunea* (アメリカシロヒトリ) の“防御反応”をまぬかれている理由は、寄生体が分泌する物質に、なんらかの原因があるのではなかろうかと考えている。同様な考え方は Bess (1939), Schneider (1950), Muldrew (1953), van den Bosch (1964) などによりのべられているが、とくに、Schneider の研究は興味深い。Schneider は、ヒメバチの1種 *Diplazon fissorius* および *D. laetatorius* と、宿主として、ショクガバエ類 *Epistrophe bifasciata*, *E. balteata* および *Syrphus ribesii* を用いて、“防御反応”に関する研究を行っている。*D. fissorius* 卵は *E. bifasciata* 幼虫体内では、“防御反応”を被ることなく、正常に発育するが、*E. balteata* および *S. ribesii* 体内では、それぞれ、ことなつた様式の“防御反応”を被るという (*balteata* タイプおよび *ribesii* タイプ: Schneider, 1950, p. 42)。この場合、ハチ卵に対する *S. ribesii* の“防御反応”は、ハチ胚の漿膜が卵殻に接している位置では反応の進み方が遅いことを報告している。また、*E. balteata* の“防御反応”は、まず、ハチ卵の micropyle (径約 0.02 mm) 周辺から生起し、徐々に、卵全面におよぶが、胚の漿膜が、なんらかの分泌活動をはじめるときは、“防御反応”の速度が遅くなることを報じている。

Schneider は、ハチ胚の漿膜から分泌されるなんらかの“Toxine”が宿主の“防御反応”発現を抑制し、宿主の“Lymphozyten”が被包細胞へ変化することをさまたげていると考えている。

著者 (1969a, c) は *Apanteles glomeratus* (アオムシコマユバチ) の卵、および、幼虫に対する *Pieris rapae crucivora* (モンシロチョウ) 幼虫の“防御反応”に関する仕事の中で、次のような事実を明らかにした。実験の初期には、産下卵を被覆し

ていると考えられるハチの毒腺からの分泌物、または、ハチの側輸卵管下部の肥大部(貯卵のう)内に存在する“spherical cells” (北野, 1969c) が分泌するたん白を含む酸性粘液多糖類の一種が“防御反応”阻止に関与しているのではなかろうかと考えられたが、次のような実験により、この考え方は否定された。すなわち、ハチ卵は、それが成虫の側輸卵管内にある時、すでに、“encapsulation-inhibiting capacity”をもつことがわかったからである (北野, 1969a)。さらに、貯卵のう内成熟卵(未分割卵)を trypsin, hyaluronidase で処理後(生卵)、宿主体腔内に注入しても、“防御反応”を被らないが、これらの卵表面を被覆する物質の化学的特性を変化させることなく殺した貯卵のう内卵(シアンやアザイドガス、または、 -15°C 10 日間低温処理で殺したハチ成虫からえた貯卵のう内卵)を宿主体腔内に注入すると、注入2日後には、100% 近くの注入卵が“防御反応”を被ることを知った。一方、ハチの幼虫については、その体表を被覆する漿膜細胞からなる網状膜 (Grandori, 1911; 北野, 1962) を、機械的に剝離した場合には、幼虫そのものが生きていても、“防御反応”を被ることを知り、また、漿膜細胞に由来し、宿主の体液内に浮遊する“巨細胞” (北野, 1962; 1965) をシアンガスで処理し、それらを宿主体腔内に注入した場合には、“巨細胞”も“防御反応”を被ることがわかった。これらの実験結果およびその他の傍証実験から、著者はアオムシコマユバチの“encapsulation-inhibiting factor”は、卵表面を被覆している物質(たん白を含む酸性粘液多糖類の1種)および毒腺からだされる毒液には存在せず、未分割卵(第3図)や胚から、また、1令幼虫の体表を被覆している漿膜細胞(第4図)および胚漿膜細胞起原の“巨細胞”(第5図)から分泌されるなんらかの物質に存在していると考えている。この“factor”は encapsulation に関与する寄主血球の movement, あるいは、異物への adhesive activity に関係した代謝系を宿主特異的に阻害する性質をもっているのではなかろうか。このカテゴリーに入る他の例として、同一宿主に、ある寄生昆虫以外に、他の寄生生物が寄生しているとき、その寄生昆虫は宿主の“防御反応”をまぬかれうる場合がある。

Pemberton and Willard (1918) はヒメコバチ科の1種 *Tetrastichus giffardianus* を、単独に、人為的宿主であるミバエの1種 *Bactrocera cucurbitae* に産卵させた場合には、卵は宿主の“防御反



第3図 アオムシコマユバチ貯卵囊内の未分割卵。写真上部の卵は follicular cells (Mukerji, 1930) で被われている。

第4図 アオムシコマユバチの1令幼虫。
S: 体表を被覆する漿膜細胞。

第5図 アオムシコマユバチの寄生をうけた5令モンシロチョウ幼虫の血球および“巨細胞”(G)。

応”をうけるが、コマユバチの1種 *Opius fletcheri* が、同時に、産卵した場合には、*O. fletcheri* の幼虫は宿主体内で若令の内に、常に、死んでしまうにもかかわらず、*T. giffardianus* 幼虫は宿主の“防御反応”をうけることなく発育することを報じている。Pemberton and Willard はこの宿主の“防御反応”阻止は、*O. fletcheri* が産卵時に注入した毒液に起因するのではないかと述べているが、こ

の考え方には Bess (1939; p. 192 脚註) の批判もある。

Moiseeva (1962) は“cabbage white butterfly”がアメバチの1種 *Anilastus ebeninus* に対して、78.3%の“免疫性”をもっているが、アオムシコマユバチが、同時に、寄生している場合には、宿主の“免疫性”は、ほとんど、失なわれるとのべている。

3) “防御反応”が、宿主の衰弱によって発現できない状態にあると考えられる場合

宿主が不十分な栄養状態、多数の同種寄生体に寄生されている場合 (superparasitism), あるいは、寄生昆虫幼虫が活発な摂食能力をもつ場合 (多くの場合、寄生後期) などには、“防御反応”に關与する血球の造血能力、血球の代謝活動も当然低下しているものと考えられる。したがって、この種のカテゴリーに属する領域からは、宿主の“防御反応”発現、あるいは、阻止の本質的機構に關係する原因追求の糸口をつかむことは難かしいと思われる。しかし、現実の寄生昆虫は、過寄生 (superparasitism) によって、宿主の“防御反応”を低下せしめ、その寄生を成功させているものが多い (第1表)。ちなみに、過寄生を行う寄生昆虫が、宿主の“防御反応”を免れる原因を寄生体からの分泌物質の量的問題としてとらえ、説明する研究者 (Schneider, 1950) もいる。

4) 寄生体自身による“被包”からの脱出

このカテゴリーに属する例も3)と同様、問題の本質に迫るものではないが、多くの寄生昆虫の中には、卵期間の発生が非常にはやい種や、孵化直前の胚に、すでに大あごを有する種が多く、完全に被包化される前に、“被包”を喰いやぶって脱出する種類もある。たとえば、Lartschenko (1933) は *Eulimneria geniculata* の幼虫はノメイガの1種 *Loxostege sticticalis* の体内で“防御反応”をうけるが、“被包”から自身で脱出することをみている。

Schneider (1950) も *Syrphus ribesii*, *Epistrophe balteata* 体内で、弱い“防御反応”をうけた *Diplazon fissorius* が“被包”をやぶって脱出することを報告している。

大木・北野 (未発表) はアゲハ *Papilio xuthus* 前蛹に産下された *Pteromalus puparum* (アオムシコマユバチ) 卵をモンシロチョウ5令幼虫に移植したところ、移植卵は宿主の“防御反応”を受け被包化されたが、被包内のコマユバチ胚は発生を継続し、そ

の後、被包を脱出したことをみている。

これまで、寄生昆虫が宿主の“防御反応”をいかにして免れているかを、4つのカテゴリーに分けてみてきた。著者自身は、現在、この種の問題を考え、解いていく場合の strategy は、その生物学的意義、または、内容の発展性からいって、1) および 2) のカテゴリーに属する考え方に重点をおいてたてられていくことをのぞんでいる。

IV. 今後の問題

免疫現象の成立を系統発生的立場から考察した場合、異物に対する無脊椎動物の“防御反応”は、高等動物体内にみられる macrophage による細胞免疫の原始的な型 (primitive cellular immunity) としてとらえられる (Burnet, 1968)。この意味において、昆虫の“防御反応”に関する研究は、高等動物における生体防御の機構を、正しく理解するために必要な知見を与えてくれるものと思われる。

飯島 (1966) は、生体における食細胞の選別 (discrimination) が、何によって決められるかは、炎症論にとって、最も基本的な課題の一つであることにふれ、この選別が、遺伝的に決定される条件によって左右されることは明瞭であり、脊椎動物以上では、真の特異的免疫反応が、この食細胞の選別を助けているのではないと思われるふしがあるとのべている。昆虫における食細胞の選別反応 (非特異的細胞性防御反応) も、遺伝的因子が、はたらいていることはたしかである。

1) のカテゴリーに属する考え方にたつて、研究を進める場合、それは、昆虫における“細胞免疫学”への魅力的な道がひらかれているかも知れない。寄生昆虫の卵表面、あるいは、卵全体、幼虫の cuticle 表面などに存在するといわれる、宿主血球の選別機能を狂わせる要因の実体はなんであろうか。

また、2) のカテゴリーに属する考え方にたつて、研究を進める場合、それは、Weiss (1967) や Curtis (1967) 等の著書に、その根元的な解答への道が、秘められているかも知れない。寄生体から分泌され、宿主血球の behaviour を抑制する要因の実体はなんであろうか。

いずれにしろ、昆虫の“防御反応”に関する研究は、やっと、その萌芽をみせはじめたところである。

著者は、寄生昆虫とその宿主間に存在する、膨大な生態学的知見をかみしめながら、宿主特異性成立の進化史的問題を、以上のべてきたような視野か

ら、研究して行きたいと思う。内容等につき、御叱正と御教示をいただければ幸いである。

最後に、この種の研究を行うにあたり、日頃、お世話になり、かつ、綜説をまとめる機会を与えてくださった東京教育大学丘英通名誉教授、ならびに、林雄次郎教授に、また、研究上の大きな指針となった Cambridge 大学の G. Salt 教授に感謝の意を表する。

文 献

- ADAM, H. (1965) *Beitr. Entomol.* 15: 893-965.
 鮎沢啓夫 (1966) 科学 36 (6): 298-303.
 ARNOLD, J. W. (1952a) *Canad. J. Zool.* 30: 352-364.
 BARTLETT, B. R. AND BALL, J. C. (1966) *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 59: 42-45.
 BESS, H. A. (1939) *ibid.* 32: 189-223.
 BRIGGS, J. D. (1964) Immunological responses. *The physiology of insecta*, vol. 3 (edited by ROCKSTEIN, M.), Academic Press, New York. pp. 259-283.
 BURNET, F. M. (1968) *Nature* 218: 426-430.
 CAMERON, G. R. (1932) *J. Pathol. Bacteriol.* 35: 933-972.
 CLAUSEN, C. P. (1962) *Entomophagous insects*. Hafner, New York. 688p.
 CURTIS, A. S. G. (1967) *The cell surface: Its molecular role in morphogenesis*. Logos Press, 405p.
 DAMIAN, R. T. (1964) *Amer. Nat.* 98: 129-149.
 DOUTT, R. L. (1959) *Ann. Rev. Entomol.* 4: 161-182.
 DOUTT, R. L. (1963) Pathologies caused by insect parasites. *Insect pathology*, vol. 2 (edited by STEINHAUS, E. A.) Academic Press, New York, pp. 393-419.
 DOWDEN, P. B. (1933) *J. agric. Res.* 46: 963-995.
 DURHAM, H. E. (1891) *Quart. J. micr. Sci.* 33: 81-121.
 EMERSON, A. E. (1950) (伊藤嘉昭訳, 1955) 第5章 統合された種間関係と生態系の進化, 生態と進化. みすず書房, pp. 170-228.
 FLANDERS, S. E. (1937b) *J. econ. Entomol.* 30: 970-971.
 深谷昌次 (1950) 作物害虫の天敵. 河出書房, 119p.
 GRANDORI, R. (1911) *Redia*. 7: 363-418.
 GRAY, D. F. (村松繁訳, 1967) 免疫学入門. 共

- 立出版 190p.
- GRIFFITHS, D. C. (1961) *Bull. Entomol. Res.* 52: 147-163.
- HADORN, E. AND WALKER, I. (1960) *Rev. suisse Zool.* 67: 216-225.
- HAWBOLDT, L. S. (1947) *Canad. Entomol.* 79: 84-104.
- 飯島宗一 (1966) 炎症, 病気の生物学 (現代の生物学 8). 岩波書店, pp. 55-81.
- IMMS, A. D. (1937) (石倉秀次・深谷昌次共訳) 寄生, 昆虫学最近の進歩. 三省堂, pp. 318-368.
- ISAKOVA, N. P. AND MOISEEVA, T. S. (1967) Decrease in immunity of insects under the influence of bacterial infection transmitted by hymenopterous parasites. *Insect pathology and microbial control* (edited by P. A. VAN DER LAAN) North-Holland, Amsterdam. pp. 281-282.
- 岩崎行高 (1930) 鹿児島高農学術報告 8: 173-284.
- JENKIN, C. R. (1963) Heterophile antigens and their significance in the host-parasite relation ship. *Advances in Immunology* (edited by DIXON F. J., JR. and HUMPHREY J. H.) vol. 3: 351-376. Academic Press, New York.
- JONES, J. C. (1962) *Amer. Zool.* 2: 209-246.
- 北野日出男 (1962) 動雑 71: 262-268.
- 北野日出男 (1965) 同上 74: 192-197.
- 北野日出男 (1968) 応動昆 12: 95-97.
- KITANO, H. (1969a) *Appl. Ent. Zool.* 4: 51-55.
- KITANO, H. (1969c) *Bull. Tokyo Gakugei Univ.* vol. 21, ser. 4: 95-136.
- LARTSCHENKO, K. (1933) *Z. Parasitenk.* 5: 679-707.
- LEIBY, R. W. AND HILL, C. C. (1924) *J. agric. Res.* 28: 829-840.
- LEWIS, W. J. AND VINSON, S. B. (1968) *J. Insect Physiol.* 14: 613-626.
- MARCHAL, P. (1906) *Arch. Zool. exp. gén.* 34: 485-640.
- MARTIGNONI, M. E. (1964) *Ann. Rev. Entomol.* 9: 179-206.
- METALNIKOV, S. (1908) *Arch. Zool. exp. gén.* 38: 489-588.
- METCHNIKOV, E. (1884) *Arch. Pathol. Anat. Physiol. Virchows*, 96: 177-195.
- MOISEEVA, T. S. (1962) *Voprosy ekologii. Kievsk. Univ.* 8: 83-84.
- MUESEBECK, C. F. W. AND PARKER, P. L. (1933) *J. agric. Res.* 46: 335-347.
- MUKERJI, R. N. (1930) *Proc. Roy. Soc. Lond.* (B) 106: 131-139.
- MULDREW, J. A. (1953) *Canad. J. Zool.* 31: 313-332.
- 入戸野康彦 (1960) 蚕糸試験所報告 16: 171-266.
- 大串竜一 (1961) 生物科学 13 (1): 9-14.
- PANTEL, J. (1898) *Cellule* 15: 1-290.
- PANTEL, J. (1902) *Bull. Soc. ent. Fr., Année* 1902: 56-60.
- PANTEL, J. (1910) *Cellule* 26: 25-216.
- PEMBERTON, C. E. AND WILLARD, H. F. (1918) *J. agric. Res.* 15: 419-465.
- PUTTLER, B. (1961) *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 54: 25-30.
- PUTTLER, B. (1967) *ibid.* 60: 1,031-1,038.
- ROTHERAM, S. M. (1967a) *Nature* 214: 700.
- ROTHERAM, S. M. (1967b) Ph. D. Dissertation, Univ. Cambridge.
- ROWLEY, D. AND JENKIN, C. R. (1962) *Nature* 193: 151-154.
- SALT, G. (1955) *Proc. R. Soc. Lond. B*, 144: 380-398.
- SALT, G. (1956) *ibid.* 146: 93-109.
- SALT, G. (1957) *ibid.* 147: 167-184.
- SALT, G. (1959) *Biologia. Pakistan*, 5: 84-95.
- SALT, G. (1963a) *Parasitology* 53: 527-642.
- SALT, G. (1965) *Proc. R. Soc. Lond. B*. 162: 303-318.
- SALT, G. (1966) *ibid.* 165: 155-178.
- SALT, G. AND VAN DEN BOSCH, R. (1967) *J. Invertebrate Pathol.* 9: 164-177.
- SALT, G. (1967) *Fed. Proc.* 26 (6): 1671-1674.
- SALT, G. (1968) *Biol. Rev.* 43: 200-232.
- SCHNEIDER, F. (1950) *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 95: 22-44.
- SHEINBERG, D. M. (1961) *Dokl. Akad. Nauk SSSR*. 138: 1477-1480.
- SMITH, H. D. (1932) *Tech. Bull. U. S. Dept. agric.* 331: 1-45.
- STAUBER, L. A. (1950) *Biol. Bull.* 98: 222-241.
- STEINHAUS, E. A. (1949) Resistance and immunity. *Principles of insect pathology*, McGraw-Hill, pp. 190-217.
- STEPHENS, J. M. (1963) Immunity in insects. *Insect pathology*, vol. 1 (edited by Steinhaus, E. A.). Academic Press, pp. 273-295.
- STREAMS, F. A. (1968) *Ann. Entomol. Soc.*

- Amer.* 61: 158-164.
- STRICKLAND, E. H. (1923) *Canada Dept. Agric. Entomol. Br. Bull.* 22: 1-40.
- STRICKLAND, E. H. (1930) *Nature* 126: 31-68.
- TIMBERLAKE, P. H. (1912) *U. S. Dept. Agr. Bur. Ent. Bul. Tech. ser.* 19, pt. 5: 71-92.
- TOTHILL, J. D. (1922) *Bull. Dept. Agric. Dom. Can.* 3: 1-107.
- TRIPP, M. R. AND KENT, V. E. (1967) Studies on oyster cellular immunity. *In Vitro, Differentiation and defense mechanisms in lower organisms.* vol. 3 (edited by SIGEL, M. M.) Tissue culture Assoc. Inc. pp. 129-135.
- 植竹久雄 (1969) *科学* 39: 206-214.
- VAN DEN BOSCH, R. AND DIETRICK, E. J. (1959) *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 52: 609-616.
- VAN DEN BOSCH, R. (1964) *J. Insect Pathol.* 6: 343-367.
- WALKER, I. (1959) *Rev. suisse Zool.* 66: 569-632.
- WALKER, I. (1963) *ibid.* 69: 209-227.
- 渡辺千尚 (1944) *宝塚昆虫館報* 40: 1-15.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1953) *The Principles of insect physiology*, Methuen, London. 546p.
- WEISS, L. (1967) *The cell periphery, metastasis, and other contact phenomena.* North-Holland, Amsterdam. 388p.
- WILBERT, H. (1964) *Beit. Entomol.* 14: 159-219.
- WILBERT, H. (1967) *Entomophaga* 12: 127-137.
- WITTIG, G. (1962) *Amer. Zool.* 2: 257-273.
- WYLIE H. G. (1963) *Canad. Entomol.* 95: 881-886.