

日本におけるナミハダニ黄緑型の遺伝的分化

宇部興産株式会社 ^ご五 ^か箇 ^{こう}公 ^{いち}一

はじめに

農業害虫の多くは、農耕地という餌資源は豊富であるが極めてかく乱の大きい人為的環境を舞台に進化し、適応してきた。それゆえ、農業害虫種の生活史の進化や分化に関する基礎的情報は、それらに対する防除体系を構築するうえでも重要な意味をもち、そのような情報を得るために、対象とする害虫種の様々な適応形質および適応中立形質の遺伝的変異の研究が不可欠である。

ナミハダニ *Tetranychus urticae* KOCH (黄緑型) は、その寄主植物が極めて多岐にわたり、また増殖率も非常に高く、さらに様々な薬剤に対する抵抗性の発達が速いことなどから、重要度の高い農業害虫である。ナミハダニは、わが国ではもともと北日本に発生する休眠種と考えられていたが、1970年代に入って、四国、九州や本州の西南暖地においても発生が顕著になってきたことが数多くの現場の研究者によって指摘され、本種は最近になって北方より分布を拡大してきたと考えられている(後藤・真梶, 1981)。全国に発生が認められるナミハダニが過去にその分布を拡大しているとするれば、その過程で地域個体群間になんらかの遺伝的分化が生じている可能性が高い。例えば、ナミハダニは成虫休眠を行い、わが国のナミハダニにはこの休眠性に著しい地理的変異が存在する(後藤・真梶, 1981; TAKAFUJI et al., 1991)。交雑実験からナミハダニの休眠性は複数遺伝子座支配であることが判明しており、休眠性の地理的変異は個体群間・内に休眠性の強さに関する多様な遺伝子型が存在する結果と考えられている(GOKA and TAKAFUJI, 1991; 高藤, 1992)。さらに休眠性の遺伝制御には細胞質因子も関与しており、その効果には個体群間で差があることから、細胞質レベルの分化も示唆されている(GOKA and TAKAFUJI, 1990, 1991)。ナミハダニの休眠性は秋から春にかけての個体群の維持にかかわる重要な適応形質であるが、適応形質の変異には個体群をとりまく環境条件による強い淘汰が働いており、その地理的変異は環境の異質性によって生じた遺伝的分化の結果である。遺伝的変異には、このような適応形質の変異とは別に適応中立形質の変異がある。適応中立形質は自然選択に対して中立か、それに近いいため、その変異はビン首効果や遺伝的浮

動などの機会的要因によって支配される。したがって、そのような形質の変異を調べることは、過去の地史的な経過によって生じた遺伝的分化を知ることにつながる。逆に、この遺伝的分化を調べることでナミハダニの分布拡大の過程を解明する手掛かりが得られると期待される。本稿では、電気泳動により分離されるアロザイムという適応中立形質に着目し、筆者が最近行った日本各地のナミハダニ個体群におけるアロザイム変異の調査結果をもとに、わが国におけるナミハダニの遺伝的分化の実態に迫りたい。

I ハダニ類の電気泳動法による研究

ゲル電気泳動法(Gel electrophoresis)は、電荷と分子量の異なるタンパク分子を分離する方法で、これにより酵素・タンパクレベルでの変異の検出が可能となった。特に、この方法で検出される遺伝的変異は、遺伝子座を特定することにより、対立遺伝子頻度という概念を用いて定量化することができ、形態形質変異の検出が困難な農業害虫の個体群間の差異をとらえるのにも重宝されてきた(SLUSS and GRAHAM, 1979; McDONALD et al., 1985など)。

ハダニ類における電気泳動法の応用例としては、OGITA and KASAI (1965)がミカンハダニおよびナミハダニでエステラーゼ、酸性ホスファターゼおよびアミラーゼを寒天ゲル電気泳動法により検出したのが最初である。その後、武久・田中(1967)および田中ら(1972)がミカンハダニ *Panonychus citri* (McGREGOR)で、また、KUWAHARA et al. (1981)および桑原(1982)がカンザワハダニ *T. kanzawai* KISHIDAで、エステラーゼアイソザイムと薬剤抵抗性との関係について調査している。さらに、刑部(1984)およびOSAKABE(1987)がミカンハダニの電気泳動法による分析を個体レベルで行い、休眠系統と非休眠系統のエステラーゼザイモグラムに普遍的かつ顕著な差が存在することを報告し、後に休眠系統が別種のクワオオハダニとして分離される根拠の一つとなった。同様に、GOTOH and ISHIKAWA (1992)は、それまで同種と考えられていたリングハダニ *P. ulmi* (KOCH)、ニホンササハダニ *P. bambusicola* EHARA et GOTOH およびエルムハダニ *P. thelytokus* EHARA et GOTOH をエステラーゼザイモグラムによって容易に識別できることを示し、電気泳動法により分離されるアイソザイムが種の識別に有効であることを実証した。

ナミハダニでは、SULA and WEYDA (1983) がヨーロッパの個体群間および個体群内でエステラーゼアイソザイムに顕著な多型が見られることを報告しており、また、WARD et al. (1982) はナミハダニを含めた3種の *Tetranychus* 属のMDH (リンゴ酸脱水素酵素) のアイソザイムパターンから遺伝子分析を行い、その遺伝子頻度を個体群ごとに求めている。さらに、PGI (グルコースリン酸イソメラーゼ) においてもナミハダニの個体レベルで多型が検出されている (GRAFTON-CARDWELL et al., 1988; GOKA and TAKAFUJI, 1992; GOTOH et al., 1993; HINOMOTO and TAKAFUJI, 1994)。一方、これまでに電気泳動法によりわが国のナミハダニ個体群間の変異を調べた例は、GOKA and TAKAFUJI (1992) に限られていた。GOKA and TAKAFUJI (1992) は、日本各地より採集した10個体群についてエステラーゼとPGIの変異を調べ、エステラーゼに著しい変異を認めたと、その遺伝様式を明らかにすることはできず、個体群間の遺伝的分化の程度をとらえるには至らなかった。

II ナミハダニのアロザイム遺伝子分析

電気泳動法で検出される酵素変異を指標として個体群間の遺伝的距離を推定するには、個体ごとに遺伝子頻度を求める必要があり、そのためにはそれら酵素の遺伝子座の決定と遺伝子分析を正確に行うことが前提となる。つまり電気泳動によるアイソザイムの検出とその分析は異なった研究段階であり、検出された変異については必ず交雑実験に基づいた遺伝子分析がなされるべきである (刑部, 1989)。これまで微小なハダニ類で交雑実験によりアイソザイムの遺伝子分析を行った例は、OSAKABE (1991) がミカンハダニのエステラーゼで調べたものに限られていた。そこで筆者らは、まずナミハダニの幾つかの酵素多型をスラブ式ポリアクリルアミドゲル電気泳動法により個体レベルで検出し、交雑実験によってその遺伝子分析を試みた (GOKA and TAKAFUJI, 1995 a)。その結果、エステラーゼ、MDH および PGI の三つの酵素で遺伝子座を特定することができた。図-1に各酵素のナミハダニ雌成虫個体ごとのザイモグラムおよびそれらの遺伝子型を示した。

エステラーゼザイモグラムは五つの泳動帯に分離され、それぞれを Est-1 から Est-5 と命名した。Est-5 泳動帯はやや活性が弱く、易動度が大きいため、泳動時間を短くすることでバンドをめいりょうに検出することができた。これらの泳動帯のうち Est-4 および Est-5 に多型が認められ、それらの泳動帯はザイモグラムから易動度の小さいバンド (S=slow) が1本のもの、易動度の大きいバンド (F=fast) が1本のもの、およびこれらのバンド2本 (SおよびF) を示すものの三つのタイプ

の表現型が検出された。これらのバンドパターンから、Est-4 および Est-5 はそれぞれ二つの対立遺伝子 (S 遺伝子および F 遺伝子) をもつ1遺伝子座支配の単量体酵素であると推測された。すなわち、バンド1本のはホモ接合体で、バンド2本のがヘテロ接合体と考えられた。そこで交雑実験により Est-4 および Est-5 の遺伝様式を確かめた。Est-4 のバンドパターンが固定した二つの系統 (S および F 系統) を選抜し、これらの系統間で相反交雑を行った結果、F₁ 雌はすべてヘテロ接合体と推定される2本のバンドを示した。また、F₁ 雌と親系統の雄との戻し交雑からの B₁ における表現型は、ホモ接合体とヘテロ接合体が1:1に分離した。同様に、Est-5 についても単型の二つの系統を選抜し、交雑実験を行った結果、相反交雑の F₁ と戻し交雑からの B₁ のバンドパターンおよびその分離比は Est-4 の場合と同様であった。これらの交雑実験より、Est-4 および Est-5 の遺伝子座はそれぞれ二つの伴優性の対立遺伝子に支配されていることが証明された。

MDH および PGI ザイモグラムは易動度の小さいバンド (S) を1本示すもの、易動度の大きいバンド (F) を1本示すもの、および S と F とその中間の易動度を示すバンド (M=middle) の3本を示すものの三つのタイプのバンドパターンを示したことから、これら

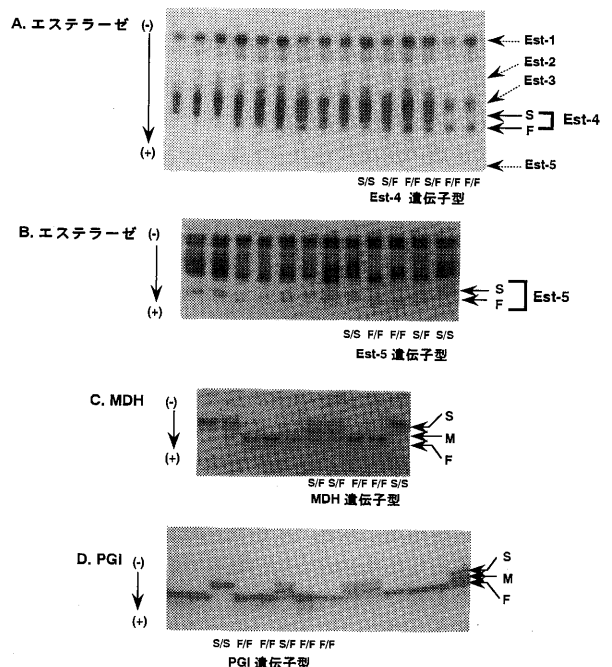


図-1 ポリアクリルアミドゲルにより分離されたナミハダニの3酵素 (エステラーゼ、MDH および PGI) のザイモグラム (GOKA and TAKAFUJI, 1995 a)

の酵素はそれぞれ二つの対立遺伝子 (S および F 遺伝子) をもつ 1 遺伝子座支配の二量体酵素であると推測された。すなわち、バンド 1 本のものがホモ接合体でバンド 3 本のものがヘテロ接合体であると考えられた。そしてエステラーゼと同様に交雑実験により、この推測が正しいことが示された。

以上、Est-4、Est-5、MDH および PGI の四つの遺伝子座について遺伝子分析を行った結果、これらの遺伝子座はすべて常染色体上にあり、伴優性の対立遺伝子によって制御されている、いわゆるアロザイムであることが判明した。これらのアロザイムは表現型から遺伝子頻度を求めることが可能であり、ナミハダニ個体群の遺伝的差異を定量化するうえでの有効な遺伝的マーカーとなりうると結論された。

III アロザイムの地理的変異

次に、筆者らは、日本各地の地域個体群についてこれらアロザイム遺伝子座の遺伝子頻度を調べ、個体群間の遺伝的分化の程度の定量化を試みた (GOKA and TAKAFUJI, 1995 b)。その際、ナミハダニ個体群の形成および維持過程が寄主植物の種類や栽培条件で異なることに着目した。まず、果樹園やバラ園などでは下草も含めて餌資源が安定しており、そこに生息するナミハダニは個体群を連続維持することができる。それに対して、主にガラス室やビニルハウスなどの半制御環境下に栽培される野菜や花卉等の一年生草本の寄主の多くは一時的に栽培され、そこでのナミハダニ個体群の発生も一時的で不連続なものであることが多い。このような、寄主の餌資源としての安定度の違いによる個体群の発生および維持過程の違いは、個体群の遺伝子組成に大きく影響すると考えられる。そこで本調査では、果樹園およびバラ園から採集した個体群と一年生草本植物から採集した個体群とを分けて解析した。

1 果樹・バラ寄生の個体群における変異

個体群は、1993 年の春から 1994 年の秋にかけて北から南まで 48 の落葉性果樹園 (主にバラ科作物) およびバラ園から採集した。これらの個体群のアロザイム変異を調べた結果、PGI はほとんどの個体群で F 遺伝子に固定していたが、Est-4、Est-5 および MDH は個体群間・内で変異があり、それらの対立遺伝子頻度におおまかな地理的パターンが認められた。例えば、図-2 に各地域個体群の Est-5 および MDH の対立遺伝子頻度を示したが、Est-5 の対立遺伝子頻度には大まかな地理的傾斜が認められ、S 遺伝子頻度は北方 (北海道および東北地方) の個体群で高く、その頻度は緯度が下がるにつれて低くなる傾向が示された。また、MDH の遺伝子頻度にもめいりような地理的パターンが認められ、東北地

方および中部日本の日本海側の個体群では F 遺伝子の頻度が高く、逆にこれらの地域の太平洋側では S の頻度が高かった。そして、西南日本の個体群ではさらに S の頻度が高かった。

これら個体群間の遺伝的分化を定量的にとらえるために、各遺伝子座の遺伝子頻度より Nei (1978) の遺伝的距離を求め、それに基づいて UPGMA 法によりデンドログラムを作成した。その結果、調査した 48 個体群は三つのグループに大別された (図-3)。これらのグループをそれぞれ A、B および C と命名し、図-4 にはこれら 3 グループの地理的配置を示した。グループ A は北日本および中部日本の日本海側の個体群で構成されており、グループ B はこれらの地方の太平洋側の個体群で

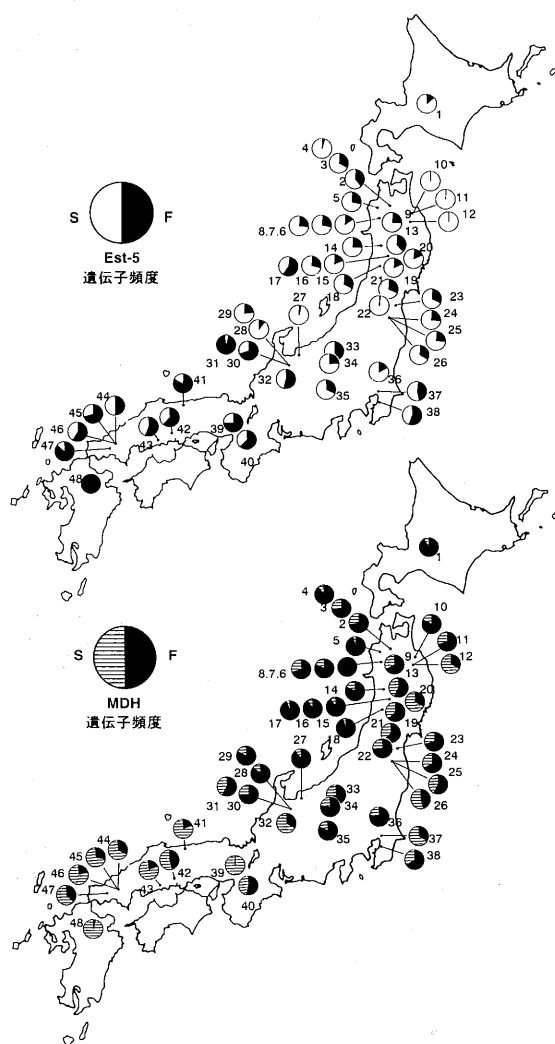


図-2 果樹・バラ寄生の個体群における Est-5 および MDH 遺伝子頻度の地理的変異 (GOKA and TAKAFUJI, 1995 b)

構成されていた。また、グループCは、西南地域の個体群で構成されていた。以上の結果より、果樹・バラ寄生の個体群では三つの地理的グループ間に遺伝的分化が生じていることが示された。この遺伝的分化の原因として二つの遺伝的背景が考えられる。一つは遺伝子交流と遺伝的隔離という機会的要因によるものである。地域別に各遺伝子座の遺伝子頻度を調べた場合、同じ平野部にある近接した個体群間では比較的似かよった値を示した。このことは一定の地域内では個体群間に遺伝子交流が起きていることを示している。一方、移動能力が大きいナミハダニにとって地域間の山脈などは移動の障壁となり、地域間に遺伝的隔離が生じると考えられる。三つの地理的グループ間の遺伝的分化はこの地理的障壁による隔離によるものと考えられた。

もう一つの地域間の遺伝的分化の原因として、アロザイム変異が各地域の環境による自然選択の影響を受けて

いる可能性が挙げられよう。アロザイムを支配する遺伝子の大部分は選択中立と考えられている (KIMURA, 1979; KING and JUKES, 1969 など)。しかし、昆虫ではエステラーゼアイソザイムパターンと有機リン系殺虫剤抵抗性との関連を指摘する報告が数多くなされており (DEVONSHIRE, 1989; PRABHAKARAN and KAMBLE, 1993; SAITO, 1993 など)、ハダニ類においてもカンザワハダニでエステラーゼアイソザイムパターンとマラソン分解活性および抵抗性との関係について (KUWAHARA et al., 1981; 桑原, 1982)、また、ミカンハダニではエステラーゼパターンとフェンカプトン抵抗性との関係について報告されている (武久・田中, 1967; 田中ら, 1972)。最近では、OSAKABE and SAKAGAMI (1993) が日本の9地域より採集したミカンハダニ個体群についてエステラーゼの α -Est 1 と呼ばれる遺伝子座の対立遺伝子頻度を調べた結果、九州地域の個体群と本州の個体群の間で遺伝子頻度に差が認められた。彼らは、この地域差が有機リン剤による選択圧のかかりかたの違いによって生じたものと考察している。しかしナミハダニでは、今回調査した酵素遺伝子座と選択圧との関係は不明である。今後、この点についての詳細な調査が必要である。

2 草本性植物寄生の個体群における変異

次に、主に無加温のビニルハウスやガラスハウスなどの半制御環境下で栽培される草本植物 (そ菜類や花卉類) より採集した 42 個体群を調べた結果、先の本木植

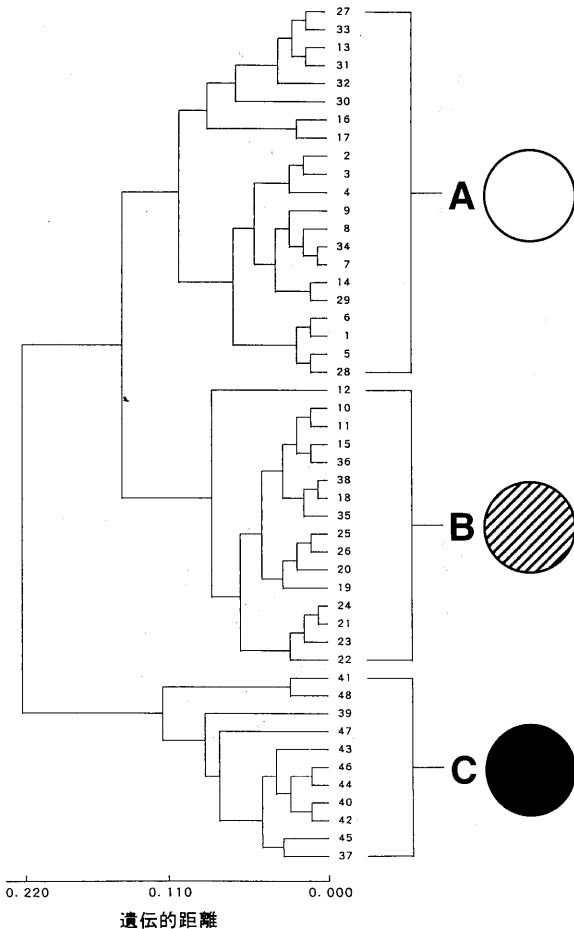


図-3 アロザイム遺伝子頻度から計算した遺伝的距離に基づく果樹・バラ寄生個体群のデンドログラム (GOKA and TAKAFUJI, 1995 b)

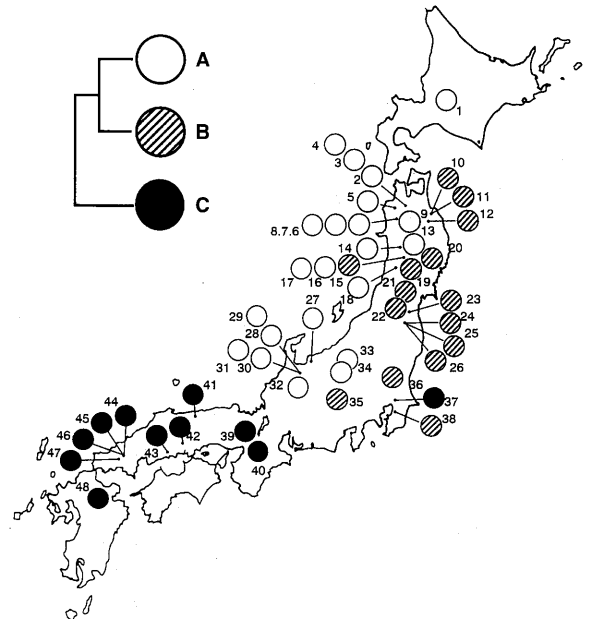


図-4 デンドログラムにより分けられた果樹・バラ寄生個体群3グループの地理的配置 (GOKA and TAKAFUJI, 1995 b)

物の場合とは対照的にいずれの遺伝子座についても遺伝子頻度には明確な地理的パターンは認められず、また、地理的に近接する個体群間でも、遺伝子頻度に著しい差異が認められた(図-5)。さらに、いずれの遺伝子座についても、遺伝子頻度と寄主植物の種類の間には明確な相関は認められなかった。すなわち、同じ種類の寄主植物に寄生する個体群でも特定の対立遺伝子頻度を示すという傾向は認められず、個体群間で有意に異なる遺伝子頻度を示した。このことから、アロザイム変異には寄主特異性はないものと考えられた。

なぜ木本および草本という寄主植物のタイプの違いによって、アロザイムの地理的変異のパターンが異なるのであろうか。このパターンの違いは、ナミハダニの生息環境の安定度に起因すると考えられる。先にも述べたとおり、果樹園やバラ園では園内の下草も含めて生息環境が安定しており、ナミハダニ個体群は継続的に維持される。これに対して、草本性の植物の多くは栽培期間が限られ、収穫とともに生息場所にかく乱が生じ、そこに発生するナミハダニ個体群に対しても大きなかく乱が生じる。このような生息場所では少数の侵入個体が発生源となり、個体群は一時的に形成されるにすぎない。このような場合、個体群の遺伝子頻度は侵入個体の遺伝子型によって大きく左右される、いわゆる創始者効果が強く働く。また、侵入個体は苗に付着して運搬されるなど、人為的要因により個体が遠距離を移動することが多いと思われる。高藤ら(1989b)は、奈良県下の様々な地域と作物についてナミハダニの発生状況を調査し、本種は奈良盆地の中南部を中心に多く発生しているが、北部や東部の山間地では発生が少ないことを示し、施設栽培の多い奈良盆地の都市近郊農業地帯に作物の苗とともに人為的に侵入したと考察している。実際に奈良県より採集した多数の個体群のアロザイム変異を調べると、個体群間に遺伝子頻度の著しい差異が認められ、この地域の個体群の侵入源が様々な地域にわたっていることが示唆された。

おそらく木本植物においても人為的要因による個体の移入は起きていると思われる。また、周辺の草本性植物からの個体の侵入も考えられる。しかし、果樹などの場合、先にも述べたとおり既に定着している個体群が維持され、また、個体群間で遺伝子交流がある程度成り立っており、一定の地域内で比較的大きな分集団が形成されていると考えられる。それゆえ、侵入個体の遺伝子がその地域全体の遺伝子頻度に与える影響は極めて小さいと考えられる。

このような寄主植物の安定性の違いがナミハダニ個体群の遺伝子組成に影響を及ぼす現象は、個体群間の交雑不適合性でも認められている。OVERMEER and VAN ZON

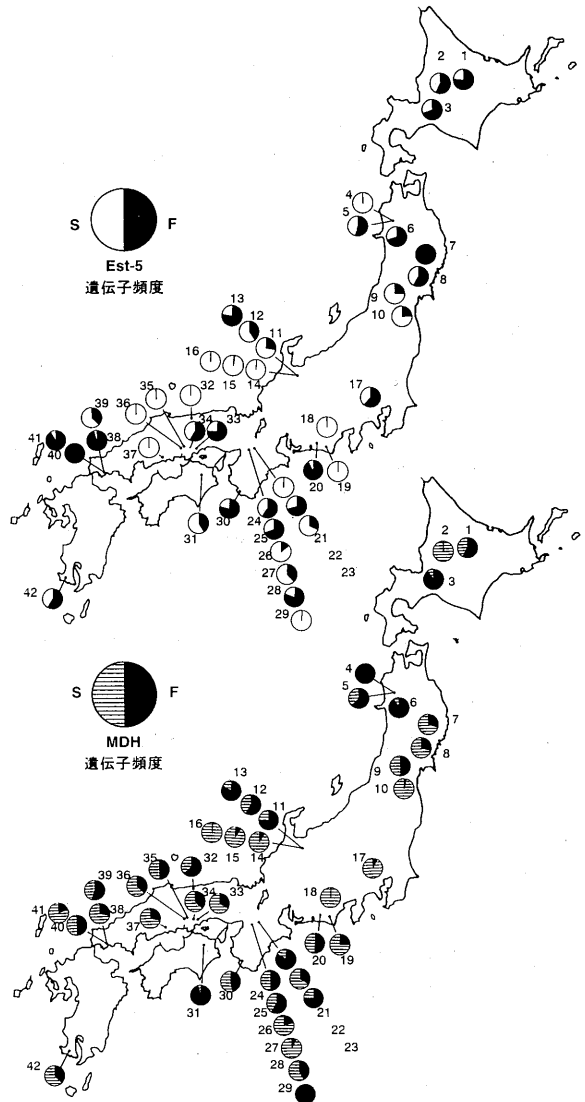


図-5 一年生草本植物寄生の個体群における Est-5 および MDH 遺伝子頻度の地理的変異 (GOKA and TAKAFUJI, 1995 b)

(1976) は、オランダの近接するガラス室から採集した個体群間に著しい生殖不適合が生じていることを報告した。これに対して、ほぼ同じ面積に相当するオランダの砂丘地帯で DE BOER (1980) が野生雑草に発生する個体群を調べた結果では、個体群間に顕著な生殖不適合は認められなかった。DE BOER (1980) は、野生のナミハダニはガラス室のものに比べ、人為的なかく乱の影響を受けないで個体群を安定して維持でき、一定地域内であれば遺伝子交流があり、そのため個体群間で遺伝子組成の均一化が生じて生殖不適合が起きにくいと考察している。

また、わが国のナミハダニの適応形質である休眠性の変異には、中緯度地域における草本寄生の個体群の休眠率が木本寄生のものよりも低いという現象が認められる(高藤ら, 1989 a; TAKAFUJI et al., 1991) が、これは草本寄生の個体群では休眠抑制に関する方向性選択に加え、遺伝的浮動が休眠抑制の遺伝子型の固定に強く働いたためとも考えられる。

以上の寄主植物の種類や栽培環境によってナミハダニ個体群の遺伝的構造の安定性が異なるとする推測は、各地域個体群のアロザイム遺伝子頻度の変化を長期にわたって調べるにより証明することができるであろう。

おわりに

ハダニ類の移動は人為的輸送を除けば歩行と風による分散に限られ、移動距離には当然、限度があり、個体群の隔離が生じやすい。アロザイム変異の調査結果から、安定した果樹園およびバラ園個体群の場合、一定の地域内では分集団が形成されるが、山脈などで隔てられた地域間に遺伝的隔離が生じており、特に北方と南方の地理的な分化が進んでいることが示された。このことは、西南日本の個体群が近年に北方から分布を拡大してきたとする考えを必ずしも裏づけるものではなく、むしろ北方と南方の個体群の侵入経路や時期の違いを示しているとも考えられる。一方、一時的にしか発生できない草本寄生の個体群の場合、限られた地域内においても個体群間に著しい分化が生じていたが、人為的要因による移入もこれら草本寄生の個体群の分化の主要因の一つと考えられ、ナミハダニの分布拡大のプロセスは一元的にはとらえられない点が課題として残される。

大型の昆虫に比べ、形態的変異の検出が困難なナミハダニにも、タンパクレベルの解析により個体群間・内に豊富な変異が存在することが示された。本種がわずか数年のうちに新規の殺ダニ剤に対して抵抗性を獲得する背景には、薬剤感受性に関する遺伝子組成にもこのような遺伝的多様性が存在することが挙げられる。すなわちナミハダニに対しては、全く新規な殺ダニ剤であっても、その感受性は個体群によって最初から異なっており、新規剤を中心とした画一的な防除体系では防除が不十分な地域が生じ、いたずらに抵抗性を発達させることになる。全国に分布するナミハダニを単一の害虫種としてとらえるのではなく、地域ごとに異なった遺伝集団としてとらえ、その分化の実態と各個体群の遺伝的特性を把握することが本種の的確な防除体系を構築するうえで必要となろう。

ナミハダニが今後もさらに分布を拡大するとすれば、その過程で個体群の遺伝的変異になんらかの変化が生じ、新たな分化がもたらされることが予測される。こ

に紹介したアロザイム変異をはじめ様々な形質について、さらに詳細にナミハダニ個体群の遺伝的変異の解析を続けることにより、本種の分化の実態とその方向性をより明確に把握することができると期待される。

最後に、本稿を執筆するにあたり貴重なご助言をいただいた京都大学大学院農学研究科高藤晃雄教授に厚くお礼を申し上げます。

引用文献

- 1) DE BOER, R. (1980): Entomol. Exp. Appl. 28: 22~28.
- 2) DEVONSHIRE, A. L. (1989): Electrophoretic Studies on Agricultural Pests, Systematics Association Special Volume. No. 39. Clarendon Press, Oxford. pp. 363~374.
- 3) GOKA, K. and A. TAKAFUJI (1990): Appl. Entomol. Zool. 25: 119~125.
- 4) ——— (1991): ibid. 26: 77~84.
- 5) ——— (1992): ibid. 27: 141~150.
- 6) ——— (1995 a): ibid. 30: 529~535.
- 7) ——— (1995 b): ibid. 30: 567~579.
- 8) GOTOH, T. and Y. ISHIKAWA (1992): ibid. 27: 598~601.
- 9) 後藤哲雄・真梶徳純 (1981): 応動昆 25: 113~118.
- 10) GOTOH, T. et al. (1993): Entomol. Exp. Appl. 68: 171~178.
- 11) GRAFTON-CARDWELL, E. E. et al. (1988): J. Econ. Entomol. 81: 770~775.
- 12) HINOMOTO, N. and A. TAKAFUJI (1994): Appl. Entomol. Zool. 29: 259~266.
- 13) KIMURA, M. (1979): Natl. Acad. Sci. U. S. A. 76: 3440~3444.
- 14) KING, J. L. and T. H. JUKES (1969): Science 164: 788~798.
- 15) 桑原雅彦 (1982): 応動昆 26: 288~293.
- 16) KUWAHARA, M. et al. (1981): Appl. Entomol. Zool. 16: 297~305.
- 17) McDONALD, I. C. et al. (1985): Ann. Entomol. Soc. Am. 78: 271~278.
- 18) OGITA, Z. and T. KASAI (1965): SABCO J. 1: 117~120.
- 19) 刑部正博 (1984): 応動昆 28: 1~4.
- 20) ——— (1989): 植物防疫 43: 362~366.
- 21) OSAKABE, Mh. (1987): Appl. Entomol. Zool. 22: 577~584.
- 22) ——— (1991): ibid. 26: 307~312.
- 23) OSAKABE, Mh. and Y. SAKAGAMI (1993): Exp. Appl. Acarol. 17: 749~755.
- 24) OVERMEER, W. P. J. and A. Q. VAN ZON (1976): Entomol. Exp. Appl. 20: 225~236.
- 25) PRABHAKARAN, S. K. and S. T. KAMBLE (1993): J. Econ. Entomol. 86: 1009~1013.
- 26) SAITO, T. (1993): Appl. Entomol. Zool. 28: 263~265.
- 27) SLUSS, T. P. and H. M. GRAHAM (1979): Ann. Entomol. Soc. Am. 72: 317~322.
- 28) SULA, J. and F. WEYDA (1983): Experientia 39: 78~79.
- 29) 高藤晃雄 (1992): 植物防疫 46: 430~433.
- 30) ——— (1989 a): 応動昆 33: 134~139.
- 31) ——— (1989 b): 同上 33: 156~159.
- 32) TAKAFUJI, A. et al. (1991): Res. Popul. Ecol. 33: 331~344.
- 33) 武久 喬・田中 学 (1967): 九州病害虫研報 13: 126~132.
- 34) 田中 学ら (1972): 園芸試報 D7: 39~44.
- 35) WARD, P. S. et al. (1982): Ann. Entomol. Soc. Am. 75: 595~598.