[総 説]

無気門亜目 (Acari, Astigmata) の第二若虫
—形態・生態的特徴と今後の研究—

岡部貴美子

森林総合研究所九州支所 (〒860-0862 熊本市黒髪4-11-16)

(受領: 1999年9月30日; 登載決定: 1999年10月27日)

ABSTRACT

Morphology and ecology in deutonymphs of non-psoroptid Astigmata. KIMIKO OKABE (*Kyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 4-11-16 Kuromaki, Kumamoto 860-0862, Japan*)

Characteristics of heteromorphic deutonymphs of non-psoroptid astigmatid mites were reviewed. The deutonymph was called hypopus since recognized as belonging to the genus "*Hypopus*" in Mesostigmata, then as one of immature stages in Astigmata. Morphology is far different from the other stages, no functional mouth part, short and stout legs, adapted structures for phoresy and so on. Such differences caused taxonomic difficulty in this group. Deutonymphal formation is generally induced by adverse environmental conditions, which it should resist or escape from. Although stimuli to molt to next stage might be different in each species, environmental changes including food supply are necessary for development. The deutonymph, which may represent specific relationships between phoretic hosts exploits other organisms to migrate into new environment. In applied fields, importance of the deutonymph has not been fully understood.

Key words: deutonymph, Astigmata, heteromorph, ecology, phoresy, coevolution

ダニ目無気門亜目の生活史は全てのステージを完了するとき、卵→前幼虫→幼虫→第一若虫→第二若虫→第三若虫→成虫となる。このうち特筆すべきは「第二若虫(ヒポプス)」で、1) 形態が他のステージと著しく異なる、2) 耐久あるいは分散ステージとして生理的・形態的に適応しているなどの特徴を示す。1)のために、第二若虫は古くから分類上の混乱をもたらし、他のステージとの相関が不明なために種名同定や新種記載の障害となることがある。しかし、一切無駄を省いたように見える機能的な体を持つ第二若虫の存在は、無気門亜目に今日の繁栄をもたらした重要な要因の一つであろう。また、2)に関する研究例は少ないものの興味深い知見が多く、今後のさらなる蓄積に期待が寄せられる。本報では上記2点について、これまで報告された知見を元にまとめてみたい。

なお本文中では、無気門亜目=Astigmata, Acaridida (Krantz, 1978)とし、コナダニ類あるいはコナダニという用語は、キウセンダニ団Psoroptidiaを除く無気門亜目のダニ(旧コナダニ団江原, 1980; Non-psoroptid by OConnor, 1981)に対して用いた。また和名のあるものは、「日本産野生生物目録」(黒佐, 1993)及び「日本産土壌動物」(岡部, 1999)によって、和名と学名を併記した。

1. ヒポプス (hypopus, pl. hypopi)

無気門亜目のダニは、乳白色の柔らかい体を持つものが多い(Hyadesiidaeなどの例外有り)。この特徴は増殖ステージに共通であるが、第二若虫だけは、薄桃色～濃褐色の堅い外皮を持つ、いわゆる口器を欠くなど著しく形態が異なる。初めてコナダニ類の幼虫を見た人でも正しく「コナダニの仲間」と推測することは可能であろうが、第二若虫に関してはこの限りではない。18～19世紀には、同じ種の成虫とは全く別の分類群として取り扱われるなどの混乱が認められた(Michael, 1888, 1901)。Michael(1901)によると、既に1735年にGeerによる“ヒポプス”に関すると思われる記述が残っている。1834年にはDugésによって“*Hypopus*”という属が作られた。

その後、中気門類の未成熟ステージと混同されたり、(ネダニのヒポプスは)ネダニのオスと間違われながら、Méglinが飼育によって「ヒポプスは*Tyroglyphus*(当時)の若虫である」ことを確認した。しばらくは異なる見解が発表されたものの、20世紀初頭には「コナダニ類」の若虫であることが受け入れられたようである。Houck and OConnor(1991)は発育に伴う形態変化の精査も加えて、“ヒポプスは無気門亜目の条件的(に生じる)第二若虫である”とした。現在では、ヒポプスは単に“無気門亜目の第二若虫”(van der Hammen, 1980; Evans, 1992)と説明される。

無気門亜目の第二若虫に対して実際は、wandernymphのような造語が使われたり、heteromorphic deutonymphなど何らかの形容詞を付けて用いることが多い。

2. 形態的特徴

ごく一般的な無気門亜目の第二若虫の特徴は、体表面が強く硬化すること、外部形態特に顎体部が単純化していることなどである。この体表面の硬化によって、高湿度でなければ生存できない多くの無気門亜目のダニが長期の移動分散に伴う乾燥や低温、餌不足に耐えることが可能になったと考えられている(Evans, 1992ほか)。

第二若虫は、形態から様々な“タイプ”に分類されている。たとえばHughes(1976)は最も簡単に、活動型・非活動型の2種に分けた。Zakhvatkin(1941)は第二若虫を大きく二つ(分散型と活動停止型)に分け、更に分散型を昆虫利用と哺乳類利用の2型に分けた。また分散型は、吸盤保持型(Fig. 1B)、ピンチ保持型(Fig. 2)、毛嚢や皮膚下潜行型にも分けられた(Fain, 1969, 1971; Volgin, 1971)。第二若虫の形態は、第二若虫の役割(分散か活動停止か)、分散方法や分散のために用いる寄主をも示している。

コナダニ科の分散型第二若虫概念図をFig. 1に示す。背面(Fig. 1A)は、白色に近い薄桃色から濃褐色まで様々であり、表面は艶のあるなめらかなものから凹凸のあるもの、紋様のあるものまで変化に富む。背面の毛は短い単純毛から、長いものやトゲのあるものなど様々だが、形態の単純なものが普通である。背板は前胴体部と後胴体部に分かれていることが多く、前胴体部が後胴体部前方に、ある程度重なるほど長いこともあり(例 *Forcellinia gigantonympha* Vitzthum, 1919; Zakhvatkin, 1941より)、これらは同定の際の重要な形質である。

第二若虫かどうかは顎体部を見るとよくわかる。顎体部は非常に単純化し、鋏角が失われていわゆる口器を欠き、単純化した触肢が前胴体部前方にあるか(Fig. 1B)、触肢が判別できない(*Rhodentopus* Fain, 1965など多数)。このような顎体部の構造から、第二若虫は摂食しないステージと考えられてきた。

全てあるいはいずれかの脚は、その他のステージよりも明らかに太く短いことが多い。第二若虫が分散ステージに当たる場合、脚の毛はしばしばよく発達する(Fig. 1B)。前脚の跗節に

Fig. 1. Dorsal (A) and ventral (B) diagrams of an acarid deutonymph. Its attachment organ located in ventral posterior represents an entomophilous form.

Fig. 2. A schematic attachment organ of a pilicolous deutonymph. Modified from Krantz (1978).

は、膜状の一見花びらのように見える毛をもつものがしばしば認められる。ツツハナダニ科ツツハナダニ属 *Chaetodactylidae*, *Chaetodactylus* (例 ツツハナコナダニ *C. nipponicus*, ヒメツツハナコナダニ *C. hirashimai*, Kurosa, 1987より)などの第二若虫の第IV脚は先端に爪が無く、2本の毛が極めて長く特徴的である。またヒゲダニ科 *Histiostomatidae* の第二若虫の多くでは、第III, IV脚の跗節と脛節は融合して細長くなり、この部分の幾本かの毛は著しく長く、全体が鞭状に変化しており、これをしならせて便乗寄主に跳び乗ることが観察されている (Hall, 1959)。クマバチ類 *Xylocopa* spp. の毛の中に埋まるように付着するツツハナコナダニ科 *Sennertia* 属の第二若虫は、後脚の爪がフック状に著しく発達することから、吸盤によって付着するのみならず寄主の毛をしっかりとつかむことによって、より安全に付着していると考えられる (例 S.

americana, Lombert et al., 1987より). このような爪の発達, 便乗寄主が体表面に多数の毛を持つときにしばしば認められる.

第二若虫が分散ステージとしてほかの生物に便乗する場合, 腹面後方, 第IV脚の後方に付着器を持つことが多い. 甲虫など体表面が滑らかな生物に付着して運ばれる場合は, 通常, 複数の吸盤を持つ(Fig. 1B). これらの吸盤によって物理的に吸着しているため, 生きたダニを便乗寄主から放すのは容易でない. 死亡した後も比較的よく保存され, 博物館の他の動物体表面から発見されることも多い. また, 哺乳類など体毛の多い生物に便乗する種では, 毛を挟み込む構造の付着器を有する(例 ニクダニ科Glycyphagidaeの多く; Fig. 2). このように付着器の形態から, 容易に便乗寄主を推定することができる. しかし甲虫の毛を掴んで便乗するために, 哺乳類に便乗するようなタイプの付着器(Fig. 2のような構造の付着器)を持つ例外もあるので, 注意が必要である(Fain et al., 1980). 第二若虫が成鳥の皮膚に潜入する*Hypodectes propus*では, 付着器のような構造を持たない(Fain, 1967; Fain, 1969).

非活動型の第二若虫は単純な形態をとる. 付着器のような構造を欠き, 他の動物に便乗することはない. 一般に, 脚や多くの毛が退化している(Fain, 1971; Volgin, 1971; Hughes, 1976など). 活動型第二若虫と形態が単純化した非活動型第二若虫の両方を出現させる種もある(本文第3章参照). また, 形態的に著しい退化は認められないものの活動性に乏しい第二若虫を産出する種もある. 岡部・OConnor(1997)は, コナダニ科ネダニ亜科Acaridae, Rhizoglyphinaeの一種では第二若虫が特定の刺激なしには第一若虫外皮から脱皮しないことを観察した. このような外皮中にとどまる第二若虫は, この時期のみ非活動型と見なすことができる. いったん脱皮すると活発に動き回ることが観察されたが, 分散型として機能しているかどうかは明らかになっていない.

第二若虫の内部形態についても, 少ないながら研究成果が報告されている. 一般に第二若虫の神経は良く発達するものの, 消化器官は著しく退化している(Boczek et al., 1969; Woodring and Carter, 1974). また第二若虫の筋肉構造は, 成虫と著しく異なる(Hughes and Hughes, 1939; Kuo, 1983).

3. 第二若虫の出現と第三若虫へ発育する条件

非活動型のみ, 活動型のみ, 及び両方の第二若虫を産出する種がある. これまで記載された多くの種では, 活動型のみを産出する. 非活動型を産出する種としては, ニクダニ属*Glycyphagus* spp. (Hughes, 1976), アシプトコナダニ属*Acarus*の*A. gracilis* (Griffiths 1964), オソアシプトコナダニ*A. immobilis* (Griffiths, 1964)などがよく知られる. 両方を産出するものとしては, *Chaetodactylus osmiae* (Fain, 1966)を含む何種かがある(Eickwort, 1988). ツツハナバチ類*Osmia rufa*, *O. cornuta*のセル内に棲息する*C. osmiae*は労働寄生をするが, ハチ幼虫が終齢に達して餌が無くなる頃第二若虫を出現させる. その際, まず非活動型の第二若虫が多く出現してくる(Fain, 1966). *C. osmiae*の第二若虫がどちらのタイプになるのかを決定づける要因として化学物質や密度などが予想されるが, そのいずれであるかは明らかになっていない.

第二若虫は, 環境が悪化したときに出現するのが一般的である(Hughes, 1959; Woodring, 1963; Hughes, 1976; Evans, 1992など). コナダニ科のダニのうち適当なカビの菌叢や乾燥酵母を餌及び生息場所として与えることで容易に飼育できるものは, 一般に個体数が十分に増えた後, おそらくは餌不足と蓄積した排泄物の影響で, 第二若虫になる. 逆にこのような第二若虫

の多くは、これまで増殖ステージが個体数を指数関数的に増加させていたような環境に戻してやると、直ちに第三若虫となり、増殖ステージのみのサイクルを繰り返す(Okabe and OConnor, 未発表). アシプトコナダニ属の3種, *A. siro*, *A. farris*, オソアシプトコナダニの第二若虫形成要因は栄養条件と考えられたが, その中でもビタミンB複合体, 特にオソアシプトコナダニに対してはアルゴステロールの果たす役割が大きいと考えられた(Griffiths, 1969). また, このような刺激に感受性のあるステージは, 幼虫と第一若虫と考えられた. ネダニモドキ属 *Sancassania* の *S. boharti* の第二若虫形成及び第三若虫への発育は, 塩類, 特に硝酸アンモニウムの濃度に左右されることが明らかとなっている(Cutcher and Woodring, 1969). ロビンネダニ *Rhizoglyphus robini* では, 高温高湿度が第三若虫への脱皮を促進した(Capua and Gerson, 1983). またサヤアシニクダニ *G. destructor* の第二若虫形成は, 環境条件だけではなく遺伝的にも制御されていることが示唆された(Knülle, 1987; Knülle, 1991a, b). コナダニ類を継代飼育していると, 次第に第二若虫が出現しにくくなることに気づく場合がある. しかし, 第二若虫形成に関わる遺伝的要因については, これまでほとんど明らかになっていない.

マメザヤタケ *Xylaria polymorpha* の子実体から採集されたネダニ亜科の一種は, いったん第二若虫になると次ステージへの発育が起こるのは新鮮なマメザヤタケの菌叢に移したときか, 第二若虫に低温刺激を与えたときのみであった(岡部・OConnor, 1997). 従って野外では, まだ暖かい季節に餌不足で第二若虫になったものは, 便乗寄主に適当な環境に運んでもらえれば再増殖を開始するのであろう. しかし便乗寄主に出会えなかったものは, 翌春, 菌糸や子実が生育し始める頃に環境耐性のある非活動ステージから脱すると考えられた. このような低温刺激の後脱皮する現象は, 非活動型の第二若虫を形成するイエニクダニ *G. domesticus* でも観察された(Wallace, 1960).

昆虫の巣に共生するダニは, その昆虫に合わせた生活史を持っている場合が多い. 独居性ハチの巣(セル)に共生し成虫を便乗寄主とする種では, ハチ成虫の出現に合わせて, 分散ステージである第二若虫が出現する(Cowan, 1984; Eickwort, 1994). また, ある特定の昆虫と生息場所を共有するダニは, これらの昆虫を便乗寄主として利用できる季節にのみ第二若虫が出現させる(Chemielewski, 1969; Fashing, 1976).

カイガラムシダニ科 Hemisarcopidae の *Hemisarcoptes coccophagus* では, 健全なカイガラムシを餌として飼育している間は第二若虫が出現しない. しかし, 死にかけたカイガラムシなどに産卵させると第二若虫が出現する. この第二若虫にカイガラムシを与えても第三若虫へは移行しないことから, このダニが第二若虫になるときの刺激は他の主なダニと同じだが, 第三若虫になるときの刺激はこれらと異なることが予想された(Gerson and Schneider, 1982. 詳細は本文第4章参照). コウノホシカダニ *Lardoglyphus konoi* は, ハラジロカツオブシムシ *Dermestes marculatus* に付着した後でないと第二若虫から第三若虫へと発育しない(Okamoto et al., 1991). このような第二若虫は他にも見られ(本文第4章参照), 寄主の体液吸収によって次ステージへの発育が促される可能性が高い. 今後の詳細な研究が期待される.

ハトの巣に棲息する *H. propus* では, 第二若虫が条件的ではなく, 必ず出現する(Fain, 1966; Fain and Bafort, 1967). このダニの幼虫及び第一若虫は卵内にとどまり, 孵化するステージは第二若虫である. また第三若虫は, 成虫と第二若虫間のクチクラ質の内突起に過ぎない. このダニのメス成虫もまた摂食しない. 従って, ハトの寄生性ダニ *H. propus* の寄生ステージは第二若虫であることが明らかとなった.

条件的第二若虫の出現を制御するものは、おそらく何らかの外部環境変化(例 低温, 短日)であろう。たとえばそれが直接的な餌不足でなくても、野外ではその環境変化は直ちに餌不足を意味するように見える。しかし、どのような条件で第二若虫になるのか明らかになっていない種も多く、今後の研究結果に期待したい。

4. 便乗(phoresy)と寄生

第二若虫は活動型=分散型と考えられてきた。すなわち、分散型は便乗という現象に直結すると考えられ、便乗寄主が何であるかまたその寄主に便乗するためにいかに適応しているかが、多くの研究者の興味を中心であった。

Phoresy(便乗と訳される)は、“ある生物が移動のためにのみ他種他個体に乗って運ばれる共生現象”(Lincoln et al., 1997)と定義されている。Lesne(1896)によって、“ある生物が他生物を乗り物として(利用し)移動する現象”と定義され使い始められた言葉である。その後Farish and Axtell(1971)は、“ある動物が、摂食や発育を停止した限られた時間内に積極的に別の動物を探しその体表面に付着する現象で、不適当な環境から分散し再増殖することを可能にする”と再定義した。便乗は無気門亜目のダニに限った現象ではないが、Houck and OConnor(1991)は無気門亜目の形態的に特殊化した第二若虫による便乗に注目して、“ある生物が選択された寄主の体外に付着することによって、不適当な環境から移動するという生態的あるいは、進化的利益を得る現象”を便乗であるとし、“この利益は便乗する生物の栄養的なあるいは発育上の利益を指さない”とした。便乗という用語はダニに対して、“あるダニが別の生物の体外に付着し、そのことが分散移動目的のように見える”場合は、特に議論あるいは確認することなく使われることがままある。便乗寄主との関係がその前後は寄生であったとしても、ダニが寄主上にいる時点で寄主からの栄養摂取や自身の発育が起こらなければ“便乗”という用語が使われがちである(稀に、これらが含まれていることが推測されても使われている)。たとえば、Delfinado-Bakerら(1992)は、ミツバチの寄生ダニとして有名な中気門亜目のミツバチヘギタダニ *Varroa jacobsoni*, *Tropilaelaps clareae*, 前気門亜目の *Acarapis woodi* が寄主の体表面について分散することを“便乗”としている。

無気門亜目の第二若虫の多くは、主に甲虫目、膜翅目、双翅目などの昆虫、哺乳類、鳥類を便乗寄主として利用している(Houck and OConnor, 1991)。分散型の第二若虫の中には、便乗寄主が限定されているものと、何でも良い(あるいはそのように見える)ものがある。便乗寄主を選ばない第二若虫は、餌や生息場所に関してもジェネラリストである(OConnor, 1984, 1991)。便乗寄主が特定されている理由としては、1)同じ餌資源を利用する動物の種類が限られていて、その動物のいずれかを便乗寄主とする。例として水のたまった木の洞に棲むダニ(Fashing, 1976)、ウツボカズラのなかまの葉内の液体中に棲むダニ(Fashing, 1994)、きのこ子実体内に棲むダニ(OConnor, 1984)など、2)便乗寄主となる動物の“巣”に“同居”している。例としてハチの巣に棲むダニ(Cooper, 1955; Krombein, 1962; Evans and West-Eberhard, 1970; Mostafa, 1970; Mahunka, 1974; Fain, 1984; OConnor and Eickwort, 1988; Eickwort, 1994)、コガネムシ幼虫と共生するダニ(Jarvis, 1964; Oseto and Mayo, 1975; Crocker et al., 1992)、クロツヤムシと共生するダニ(Mahunka and Samšišák, 1972, 1973; Delfinado and Baker, 1975; Hunter, 1993)などが考えられる。これらのダニは特定の便乗寄主に進化的に適応した結果、生態的・形態的に他種を寄主として利用できなくなっていることがある。便乗が寄主特異的に生じるか

どうかを実験的に確認した研究例もある。ヒゲダニ科のダニでは、化学物質が便乗寄主の手がかりとなることが明らかになった (Behura, 1956; Greenberg and Carpenter, 1960)。

第二若虫は寄主の特定の部位に付着する傾向があるが (O'Connor, 1982a), そのような場所は、寄主がグルーミングをしたり飛翔したりした際に落ちてしまう危険の少ない場所である (Cooper, 1955; Cross and Bohart, 1969; O'Connor, 1993)。ハチの中には、あたかもダニが居心地よく過ごせるようにしつらえられたような acarinarium と呼ばれる窪みを持つものがいて、この部分から無気門亜目の第二若虫を含む特定のダニが発見される (Cooper, 1955; Krombein, 1962; Evans and West-Eberhard, 1970; Eickwort, 1979; Houston, 1987; O'Connor, 1988; O'Connor, 1993)。ドロバチ幼虫の体液を吸って発育するキノウエコナダニ科 Winterschmidtiaidae, *Vespacarus* の一種は、寄主が蛹になる頃には第二若虫になっており、寄主の羽化時には直ちに acarinarium に侵入して定着する (Evans and West-Eberhard, 1970)。この結果から、acarinarium は果たしてダニのために“進化”した構造かという疑問が残る。またオオフタオビドロバチ *Anterhynchium flavomarginatum micado* は acarinarium を持たないものの、第二若虫が羽化直後のハチの特定部位に移動し定着する行動が観察されている (岡部・牧野, 1999)。キノウエコナダニ科の一種 *Kennethiella trisetosa* の寄主であるハチの一種 *Ancistrocerus antilope* メス幼虫はこのダニを殺してしまうことから、第二若虫が便乗できるのはオスに限られる (Evans and West-Eberhard, 1970)。ダニが再び新しいハチのセルに侵入するためには、営巣をするメスに便乗する必要があるが、このダニの場合、オスバチからメスバチへの移動はハチの交尾時に起こると言われる。ハチに寄生あるいは共生するダニに関しては、第二若虫期のみしか知られていないことが多い。水のたまった木の洞に棲むダニの第二若虫は寄主の性別を判別し、メス成虫にのみ付着する (Fashing, 1976; Fashing, 1994)。Mostafa (1970) は博物館の保存標本を調べた結果から、ドロバチ科 Eumenidae, *Zethus* 属のハチに便乗するダニは付着場所を選ばないと報告しているが、ダニは便乗寄主が死亡した場合特定の場所から移動する可能性があるため、慎重に再検討する必要がある。我々はしばしば過剰とも思える多数の第二若虫が、便乗寄主の体表面を文字通り覆っている様を見ることがある。*Sancassania phyllophagianus* は、普通コガネムシ成虫を便乗寄主として利用するが、寄主の体サイズとダニの便乗数には強い相関がなかった (Croker et al., 1992)。最大300頭の第二若虫が付着していたが、こうなると特定の部位に付着するのはきわめて困難になる。カシノナガキクイムシに便乗する *Histiogaster* 属の第二若虫は、個体数が余り多くない場合は寄主の腹部腹側に付着するが、付着個体数がきわめて多いときはクイムシの体表面を覆ってしまい、クイムシは飛翔することも困難である (岡部, 未発表)。

便乗するダニが便乗寄主と同じハビタットを共有するとき、特に同じ餌資源を利用するとき、寄主にとってダニを自分の餌場に連れて行くことは不利益であるかもしれない。しかし多くの場合、昆虫は第二若虫の存在に気づかないかのように彼らを運んで行く。哺乳類等に比べて体の小さい昆虫にとって、ダニとの餌などを巡る競争がどの程度のものかは、よく知られていない。便乗するダニと寄主との相互関係には解明されるべき点が多い。

ダニの便乗と寄生については、その進化も含めて何度か議論されている (Fain 1969, 1971; Houck and O'Connor, 1991; Athias-Binche and Morand, 1993; Houck, 1994, 1999)。Hypodectes 属のダニなど毛嚢や皮膚下に潜行する第二若虫は、潜行後に明らかに体が膨張して次ステージへの発育が開始される (Fain and Bafort, 1967)。従って、Fain (1971) が分けた第二若虫のうち少なくとも1つのタイプは寄生性といえる。*Hemisarcoptes* spp. はアカホシテントウ属

Chilocorus spp.と共に、カイガラムシの捕食者として知られるが(Gerson and Schneider, 1982; Houck, 1989; Gerson et al., 1990; Houck and OConnor, 1991), *H. cooremani*はこれまで便乗寄主と考えられてきたテントウムシの一種 *C. cacti* の血リンパ液を吸収していることが確認された(Houck, 1994; Houck and Cohen, 1995). *H. cooremani*は*C. cacti* から離脱した後、第三若虫へと発育する. Houck (1999)は、これを便乗から寄生への進化の過程にあると考えた. *Hemisarcophaga*も他の第二若虫と同様、顎体部を欠く. この第二若虫は便乗のための器官と考えられていた付着吸盤から、体液を吸収していた. 付着器は肛門と相同と考えられる(Woodring and Carter, 1974; Vijayambika and John, 1976)ことから、興味深い適応である. 便乗から寄生への進化に関する研究の余地は大いに残されている.

5. 第二若虫を持たない無気門亜目のダニ

キュウセンダニ団は寄生性であり、第二若虫を持たない(Krantz, 1978; OConnor, 1982a, b). これまでの記録によるとコナダニ類では、自由生活性種は第二若虫期を持つものが多く、寄生性種は第二若虫期を欠くものが多い.

コウモリのグアナなどに棲むGuanolichidaeでは、第二若虫は確認されていない(OConnor, 1982b). 生息地の特殊性から、第二若虫の有無に関しては今後の研究が必要と考えられる. コウチュウダニ上科Canestrinioideaのダニの多くは、寄主の体表面上で生活する. コウチュウダニ上科では一属のみから第二若虫が報告されている(OConnor, 1982b)にとどまる. 第二若虫が発見されないこと、増殖ステージが甲虫成虫の体表面のみから発見されることから(OConnor, 1982b), コウチュウダニ科では垂直感染ではなく水平感染が示唆される. コナダニ科ユーイングダニ亜科Ewinginaeは甲殻類の鰓部に生息するダニだが、やはり第二若虫が発見されていない. コナダニ科アシプトコナダニ属のダニは第二若虫を形成させるが、第二若虫になりやすいかどうかには種によって差がある. 貯穀害虫として普通に採集される*A. farris*やオソアシプトコナダニに比べて、採集頻度の劣る*A. siro*は第二若虫になりにくい(Griffiths, 1966). ケナガコナダニ属*Tyrophagus*は第二若虫を持たないと考えられてきたが、アリの一種*Formica rufa*の巣から*T. formicetorum*の第二若虫が発見された(Fain and Chemielewski, 1987). 今のところケナガコナダニ属で記録されている第二若虫は、この1種のみである.

一般に、無気門亜目ダニの多くに見られる今日の繁栄は、典型的なr戦略によるものとされる(OConnor, 1994). しかし、どんなに早く大量に増殖しても、パッチ状の餌資源に頼る自由生活性のコナダニ類にとっては、次の餌資源の確保は大問題であろう. コナダニ類を見渡してみると、彼らの多くは第二若虫に分散を頼るか、第二若虫を持たないかという2つの戦略のいずれかを採用したようである. 第二若虫で分散するダニの多くは、分散を他の動物に頼ることでパッチ状餌資源を利用しながら華々しい成功を収めた(Binns, 1982). その一方で、第二若虫になることなくひたすら増殖ステージを繰り返すグループは、連続的なハビタットを利用したり(ケナガコナダニ属など)、寄生化したり(コウチュウダニ科、ユーイングダニ亜科など)している.

6. 第二若虫研究の今後

コナダニの第二若虫は、主にその形態的特異性から研究者を魅了してやまないところがあった. しかし、研究は全グループには及ばず、早急に解明が望まれる点も多い. 既に述べてきたこと以外で、取り組まなければならない問題点について以下に述べる.

6-1. 分類学上の問題

無気門亜目のダニはササラダニから派生した(OConnor, 1981など),あるいはササラダニのグループとされる(Norton, 1998). 柔らかい外皮を持つ無気門亜目の増殖ステージは, ササラダニのネオテニーであると考えられている(Norton, 1998参照). 無気門亜目の第二若虫の硬化した外皮は, “先祖返り”なのかもしれない. 第二若虫をも含めた系統解析は, 今後も更に発展する事だろう. 次項6-2でも述べるように, ネダニは農業害虫として世界各地で問題となっている. ネダニ属には数多くの種が記載されているが, シノニムが多く同定の際に混乱をきたしやすい. また, 少なくとも日本及びアメリカ合衆国のネダニは1種を指すものではなく, 植物の地下部を好んで食害するネダニ亜科のいくつかの属にまたがるダニ類の総称と考えるべきである(桑原ら, 1989). ネダニモドキ属は, おそらくネダニとして複数種を含むと思われるが, 元々第二若虫から新設された属である(Oudemans, 1916). その後増殖ステージが全く記録されなかったことなどから, 1923年に新設されたゴミコナダニ属 *Caloglyphus* と同じ属を指すものかどうか, 長らく論争が絶えなかった. Samšínák (1960)によってシノニムとされたものの, 現在でも分類学上の混乱を残している(Timms et al., 1981). これらネダニ亜科の数属は応用上重要な種を多数含むことから, 早期の解決が望まれる.

第二若虫の形態的特異性ゆえに, 第二若虫のみから記載された種は多い. 第二若虫のみから創設された属や科も認められる. 例として無気門亜目の中で最も原始的な *Schizoglyphidae* (OConnor, 1982b)などがあげられる. 昆虫に便乗している状態で発見された場合は, 第二若虫しか発見されないため, その後の調査もしくは偶然の発見がない限り, 増殖ステージとの関連は研究されないままに終わりがちである.

6-2. 応用的な取り組み

第二若虫は不適当な環境に対する耐性があるとされることから, 増殖ステージに有効な種類及び容量の殺ダニ剤が同じく有効かどうか懸念される. このことに関してはほとんど研究例がない. わずかに, サヤアシニクダニの第二若虫で, その他のステージよりも非常に濃度の高い二硫化炭素でなければ防除できないことが示された(Barker, 1982).

第二若虫を持つ無気門亜目のダニの中で農業害虫として重要なものは, ネダニ類である(Gerson et al., 1983; 桑原ら, 1989). コナダニ類全体の中では数少ない食植性を示すダニで, 寄主範囲は極めて広い(友永, 1963; Krantz and Lindquist, 1979). ニラの施設栽培で発生するロビンネダニでは, 増殖ステージの個体数がピークに達した後, 第二若虫が徐々に増加していく. 第二若虫は植物体よりむしろ周辺の土壌中に多く, 植物を除去しても長く残ることが明らかとなっている(高井, 1989). これは, 我が国で野外におけるロビンネダニ第二若虫の動態を示した数少ない貴重な研究例である. ロビンネダニ第二若虫は増殖ステージの餌となる植物に誘引されないという実験の結果から(真梶ら, 1988), 畑土にロビンネダニの第二若虫が残っていたとしても, 新しく作付けされた植物体上で脱皮するかどうかは不明である. とはいえ, 耕作地におけるネダニの発生原因が作付け前の植物の汚染に限られるのかどうかは明らかになっていない. ネダニの一種 *R. echinopus* の第二若虫は, ハエの一種 *Scatopse pulicaria* の体表面に大量に付着した状態で発見されており, このハエがダニの圃場内あるいは圃場間の移動を助けているものと考えられた(Garman, 1921). 節足動物を便乗寄主として畑地間を移動する事がどの程度重要かは, 明らかになっていない. また便乗寄主の種類に関する研究例は極めて少ない. 貯穀害虫として重要なアシプトコナダニ属の便乗寄主は, 同じ場所に生息する節足

動物である(OConnor, 1984; Barker, 1993). 地域によって優占する寄主の種類が異なることが予想されることから, 便乗によって分散する貯穀害ダニの発生を予防するためには, 便乗寄主を明らかにし, これらの防除に務める必要があるだろう.

文 献

- Athias-Binche, F. and S. Morand (1993): From phoresy to parasitism: the example of mites and nematodes. *Res. Rev. Parasitol.*, 53: 73-79.
- Barker, P. S. (1982): Control of a mite, *Lepidoglyphus destructor*, including hypopi, in wheat with carbon disulfide. *Entomol. Soc. Amer.*, 75: 436-439.
- Barker, P. S. (1993): Phoretic mites found on beetles associated with stored grain in Manitoba. *Canad. Entomol.*, 125: 715-719.
- Behura, B. K. (1956): The relationships of the tyroglyphoid mite, *Histiostoma polyperi* (Oud.) with the earwig, *Forficula auricularia* Linn. *J. NY Entomol. Soc.*, 64: 85-94.
- Binns, E.S. (1982): Phoresy as migration-some functional aspects of phoresy in mites. *Biol. Rev.*, 57: 571-620.
- Boczek, J., J. Czeslaw and A. Krzysztofowicz (1969): The comparison of the structure of the internal organs of postembryonic stages of *Acarus farris* (Oud.) with special reference to the hypopus. *Proc. 2nd Inter. Congr. Acarol.*, 265-271.
- Capua, S. and U. Gerson (1983): The effects of humidity and temperature on hypopodial molting of *Rhizoglyphus robini*. *Ent. Exp. Appl.*, 34: 96-98.
- Chemielewski, W. (1969): Obserwacje nad biologią nowego dla akarofauny polskiej gatunku *Kuzinia laevis* (Dujardin, 1849) (Acarina, Acaridae). *Pol. Pismo. Entomol.*, 39: 603-617.
- Cooper, K. W. (1955): Venereal transmission of mites by wasps, and some evolutionary problems arising from the remarkable association of *Ensliniella trisetosa* with the wasp *Ancistrocerus antilope*. Biology of eumenine wasps II. *Trans. Amer. Entomol. Soc.*, 80: 119-174.
- Cowan, D. P. (1984): Life history and male dimorphism in the mite *Kennethiella trisetosa* (Acarina: Winterschmidtidae), and its symbiotic relationship with the wasp *Ancistrocerus antilope* (Hymenoptera: Eumenidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 77: 725-732.
- Crocker, R. L., H. L. Cromroy, R. E. Woodruff, W. T. Nailon and M. T. Longnecker (1992): Incidence of *Caloglyphus phyllophagianus* (Acari: Acaridae) on adult *Phyllophaga* spp. and other Scarabaeidae (Coleoptera) in north central Texas. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 85: 462-468.
- Cross, E. A. and G. E. Bohart (1969): Phoretic behavior of four species of alkali bee mites as influenced by season and host sex. *J. Kans. Entomol. Soc.*, 42: 195-219.
- Cutcher, J. J. and J. P. Woodring (1969): Environmental regulation of hypopial apolysis of the mite, *Caloglyphus boharti*. *J. Insect Physiol.*, 15:2045-2057.
- Delfinado, M. D. and E. W. Baker (1975): Mites (Acarina) associated with *Popilius disjunctus* (Illiger) (Coleoptera: Passalidae) in eastern United States. *J. NY Entomol. Soc.*, 83: 49-59.
- Delfivado-Baker, M., W. Rath and O. Boecking (1992): Phoretic bee mites and honeybee grooming behavior. *Inter. J. Acarol.*, 18: 315-322.
- 江原昭三 (1980): ダニ類概説. 日本ダニ類図鑑 (江原昭三編), pp.491-510, 全国農村教育協会, 東京.
- Eickwort, G. C. (1979): Mites associated with sweat bees (Halictidae). In: Recent advances in acarology, vol. 1 (ed., Rodriguez, J. G.), pp.575-581, Academic Press, NY.
- Eickwort, G. C. (1988): The origins of mites associated with honey bees. In: Africanized honey bees and bee mites (eds., Needham, G. R. et al.), pp.327-338, Ellis Horwood Limit., Chichester.
- Eickwort, G. C. (1994): Evolution and life-history patterns of mites associated with bees. In: Mites (ed., Houck, M. A.), pp.218-251, Chapman & Hall, NY.
- Evans, G. O (1992): Principles of Acarology, 563p., C·A·B International, Wallingford.

- Evans, H.E. and M. J. West-Eberhard (1970): The wasps. 265p., The University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Fain, A. (1966): Notes sur la biologie des acaridés du genre *Chaetodactylus* et en particulier de *C. osmiae*, parasite des abeilles solitaires *Osmia rufa* et *O. cornuta* en Belgique. *Bull. Ann. Soc. R. Entomol. Belg.*, 102: 249-261.
- Fain, A. (1967): Les hypopes parasites des tissus cellulaires des oiseaux (Hypodectidae, Sarcoptiformes). *Bull. Inst. R. Sc. Nat. Belg.*, 43: 1-139.
- Fain, A. (1969): Les deutonymphes hypopiales vivant en association phoretique sur les mammifères (Acarina: Sarcoptiformes). *Bull. Inst. R. Sc. Nat. Belg.*, 45: 1-262.
- Fain, A. (1971): Évolution de certains groupes d'hypopes en fonction du parasitisme (Acarina: Sarcoptiformes). *Acarologia*, 13: 171-175.
- Fain, A. (1984): A new genus of mite (Acari: Acaridae) phoretic on bees (*Ctenocolletes*) in Australia. *Rec. West Aust. Mus.*, 11(2): 77-86.
- Fain, A. and J. Bafort (1967): Cycle évolutif et morphologie des *Hypodectes* (*Hypodectoides*) *propus* (Nitzsch) acaridien nidicole à deutonymphe parasite tissulaire des pigeons. *Bull. Acad. R. Belg. Clas. Sc. Brux.*, 53: 501-533.
- Fain, A. and W. Chemielewski (1987): The phoretic hypopi of two acarid mites described from ants' nest: *Tyrophagus formicetorum* Volgin, 1948 and *Lasioacarus nidicolus* Kadzhaja and Sevastianov, 1967. *Acarologia*, 28: 53-61.
- Fain, A., A. M. Camerik, F. S. Lukoschus and F.S. Kniest (1980): Notes on the hypopi of *Fibulanoetus* Mahunka, 1973, an anoetid genus with a pilicolous clasping organ. *Inter. J. Acarol.*, 6: 39-44.
- Farish, D. J. and R. C. Axtell (1971): Phoresy redefined and examined in *Machrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae). *Acarologia*, 13: 16-29.
- Fashing, N. J. (1976): The evolutionary modification of dispersal in *Naiadacarus arboricola* Fashing, a mite restricted to water-filled treeholes (Acarina: Acaridae). *Amer. Midl. Nat.*, 95: 337-346.
- Fashing, N. J. (1994): Life-history patterns of astigmatid inhabitants of water-filled treeholes. In: Mites (ed., Houck, M. A.), pp. 160-185, Chapman & Hall, NY.
- Garman, P. (1921): A study of the bulb mite. *Agr. Exp. Station Bull.*, 225: 113-132.
- Gerson, U., S. Capua and D. Thorens (1983): Life history and life tables of *Rhizoglyphus robini* Claparède (Acari: Astigmata: Acaridae). *Acarologia*, 24: 439-448.
- Gerson, U., B. M. O'Connor and M. A. Houck (1990): Acari. In: Armored scale insects, their biology, natural enemies and control, vol. B (ed., Rosen, D.), pp. 77-97, Elsevier, Amsterdam.
- Gerson, U. and R. Schneider (1982): The hypopus of *Hemisarcotes coccophagus* Meyer (Acari: Astigmata: Hemisarcotidae). *Acarologia*, 23: 171-176.
- Greenberg, B. and P. D. Carpenter (1960): Factors in phoretic association of a mite and fly. *Science* 132:738-739.
- Griffiths, D. A. (1964): A revision of the genus *Acarus* L., 1758 (Acaridae, Acarina). *Bull. Brit. Mus. Zool.*, 11: 415-464.
- Griffiths, D. A. (1966): Nutrition as a factor influencing hypopus formation in the *Acarus siro* species complex (Acarina, Acaridae). *J. Stored Prod. Res.*, 1: 325-340.
- Griffiths, D. A. (1969): The influence of dietary factors on hypopus formation in *Acarus immobilis* Griffiths (Acari, Acaridae). *Proc. 2nd Inter. Congr. Acarol.*, 419-432.
- Hammen, L. van der (1980): Glossary of acarological terminology. vol.1. General terminology. 78p., Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague.
- Hall, C. C. (1959): A dispersal mechanism in mites. *J. Kans. Entomol. Soc.*, 32:45-46.
- Houck, M. A. (1989): Isozyme analysis of the *Hemisarcotes* and its beetle associate *chilocorus*. *Entomol. Exp. Appl.* 52: 167-172.
- Houck, M. A. (1994): Adaptation and transition into parasitism from commensalism: a phoretic model. In: Mites (ed., Houck, M. A.), pp.252-281, Chapman & Hall, NY.
- Houck, M. A. (1999): Phoresy by *Hemisarcotes* (Acari: Hemisarcotidae) on *Chilocorus* (Coleoptera: Coccinellidae): Influence of subelytral ultrastructure. In: Ecology and evolution of the acari (eds., Bruin, J. et al.), pp. 303-321, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Houck, M. A. and A. C. Cohen (1995): The potential role of phoresy in the evolution of parasitism: radiolabelling (tritium) evidence from an astigmatid mite. *Exp. Appl. Acarol.*, 19: 677-694.
- Houck, M. A. and O'Connor, B. M. (1991) Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. *Ann. Rev. Entomol.*, 36: 611-636.
- Houston, T. F. (1987): The Symbiosis of acarid mites, genus *Ctenocolletacarus* (Acarina: Acariformes), and stenotritid bees, genus *Ctenocolletes* (Insecta: Hymenoptera). *Aust. J. Zool.* 35: 459-468.
- Hughes, A. M. (1976) The mites of stored food and houses. 400p., Her Majesty's Stationary Office, London.
- Hughes, T. E. (1959): Mites or the Acari. 225p., The Athlon Press, London.
- Hughes, A. M. and T. E. Hughes (1939): The internal anatomy and post-embryonic development of *Glycyphagus domesticus* de Geer. *Proc. Zool. Soc. London*, 108: 715-733.
- Hunter, P. E. (1993): Mites associated with new world passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Acata Zool. Mex.*, 58: 1-37.
- Jarvis, J. L. (1964): An association between a species of *Caloglyphus* (Acarina: Acaridae) and *Phyllophaga anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Kans. Entomol. Soc.*, 37: 207-210.
- Knülle, W. (1987): Genetic variability and ecological adaptability of hypopus formation in a stored product mite. *Exp. Appl. Acarol.*, 3: 21-32.
- Knülle, W. (1991a): Genetic and environmental determinants of hypopus duration in the stored-product mite *Lepidoglyphus destructor*. *Exp. Appl. Acarol.*, 10: 231-258.
- Knülle, W. (1991b): Life-cycle strategies in unpredictably varying environments: genetic adaptations in a colonizing mite. In: The Acari (eds., Schuster, R. and P. W. Murphy), Chapman and Hall, NY.
- Krantz, G. W. (1978): A manual of Acarology (2nd ed.). 509p., Oregon State University Book Stores, Inc., Corvallis.
- Krantz, G. W. and E. E. Lindquist (1979): Evolution of phytophagous mites (Acari). *Ann. Rev. Entomol.*, 24: 121-158.
- Krombein, K. V. (1962): Biological notes on acarid mites associated with solitary wood-nesting wasps and bees (Acarina: Acaridae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 64: 11-19.
- Kuo, J. S. (1983): Ultrastructure of the skeletal muscles of the adult and hypopus of the mite *Caloglyphus mycophagus*. *Acarologia*, 24: 65-74.
- Kurosa, K. (1987): Two new *Chaetodactylus* (Acari, Chaetodactylidae) associated with *Osmia* (Hymenoptera, Megachilidae) in Japan. *Kontyû*, 55: 373-381.
- 黒佐和義 (1993): コナダニ亜目 (自活性の科). 日本産野生生物目録 無脊椎動物編 I 環境庁編, pp.53-54, 財団法人自然環境研究センター, 東京.
- 桑原雅彦・高井幹夫・板垣紀夫 (1989): ネダニ類に関する薬剤防除の現状. 植物防疫 43:432-436.
- Lesne, P. (1896): Moeurs du *Limosina sacra* Meig. (famille Muscidae, tribu Borborinae) Phénomènes de transport mutuel chez les animaux articulés. Origines du parasitisme chez les insectes diptères. *Bull. Soc. Entomol. France*, 1896: 162-165.
- Lincoln, R., G. Boxshall and P. Clark (1997): A dictionary of ecology, evolution and systematics (2nd ed.). 361 p., Cambridge University Press, London.
- Lombert, H. A. P. M., B. M. O'Connor, F. S. Lukoschus and J. O. Whitaker (1987): Ontogeny, systematics and ecology of *Sennertia* (*Amsennertia*) *americana* Delfinado & Baker, 1976 (Acari: Chaetodactylidae) from the nest of the carpenter bee, *Xylocopa virginica* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Inter. J. Acarol.*, 13: 113-129.
- Mahunka, S. (1974): Beiträge zur Kenntnis der an Hymenopteren lebenden Milben (Acari). II. *Folia Entomol. Hung.*, 27: 99-108.
- Mahunka, S. and K. Samšiniák (1972): *Passaloglyphus rosickyi* gen. n. sp. n. (Acari, Acaridae) from the beetle *Passalus* sp. *Folia Parasitol.*, 19: 285-287.
- Mahunka, S. and K. Samšiniák (1973): *Passaloglyphus kunsti* sp. n. (Acari, Acaridae). *Parasit. Hung.*, 6: 261-265.
- Michael, A. D. (1888): The hypopus question, or the life-history of certain Acarina. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 17: 371-394.
- Michael A. D. (1901): British Tyroglyphidae vol I. 291p., Ray Society, London.
- Mostafa, A.-R. I. (1970): Saproglyphid hypopi (Acarina: Saproglyphidae) associated with wasps of the genus

- Zethus* Fabricius. *Acarologia*, 12: 168-192.
- Norton, R. A. (1998): Morphological evidence for the evolutionary origin of Astigmata (Acari: Acariformes). *Exp. Appl. Acarol.*, 22: 559-594.
- OConnor, B. M. (1981): A systematic revision of the family-group taxa in the non-psoroptidid Astigmata (Acari: Acariformes). 594p., Thesis of Cornell University.
- OConnor, B. M. (1982a): Evolutionary ecology of astigmatid mites. *Ann. Rev. Entomol.*, 27: 385-409.
- OConnor, B. M. (1982b): Astigmata. In: Synopsis and classification of living organisms (ed., Parker, S. B.), pp.146-169, MacGraw Hill, NY.
- OConnor, B. M. (1984): Acarin-fungal relationships: the evolution of symbiotic associations. In: Fungus-insect relationships (eds., Wheeler, Q. and M. Blackwell), pp.354-381, Columbia University Press, NY.
- OConnor, B. M. (1988): Coevolution in astigmatid mite-bee associations. In: Afiricanized honey bees and bee mites (eds., Needham, G. R. et al.), pp.339-346, Ellis Horwood Limit., Chichester.
- OConnor, B. M. (1991): A preliminary report on the arthropod-associated astigmatid mites (Acari: Acariformes) of the Huron Mountains of northern Michigan. *Mich. Acad.*, 24: 307-320.
- OConnor, B. M. (1993): The mite community associated with *Xylocopa latipes* (Hymenoptera: Anthophoridae: Xylocopinae) with description of a new type of acarinarium. *Inter. J. Acarol.*, 19: 159-166.
- OConnor, B. M. (1994): Life-history modification in astigmatid mites. In: Mites (ed., Houck, M. A.), pp. 136-159, Chapman & Hall, NY.
- OConnor, B. M. and G. C. Eickwort (1988): Morphology, ontogeny, biology and systematics of the genus *Vidia* (Acari: Winterschmidtidae). *Acarologia*, 29: 147-174.
- 岡部貴美子 (1999): コナダニ亜目. 日本産土壌動物 (青木淳一編), pp. 312-322, 東海大学出版会, 東京.
- 岡部貴美子・牧野俊一 (1999): Winterschmidtidae第二若虫のオオフタオビドロバチへの便乗. 日本ダニ学会誌 (第7回ダニ学会講要) 8: 59.
- 岡部貴美子・B. M. OConnor (1997) キノコの子実体から採集されたコナダニのdeutonymph出現に関わる要因. 第41回応動昆講要. 140.
- Okamoto, M., K. Matsumoto and R. Shirasaka (1991): Studies on the attaching behavior of *Lardoglyphus konoi* (Acari, Lardoglyphidae) hypopus and its molting into the tritonymph. *Jpn. J. Sanit. Zool.*, 42: 219-228.
- Oseto, C. Y. and Z. B. Mayo (1975): A new species of *Caloglyphus* (Acarina: Acaridae) associated with *phyllophaga anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Kans. Entomol. Soc.*, 48: 212-223.
- Oudemans, A. C. (1916): Acari verzameld bij Bonn. *Ent. Ber.*, 4 (1913-1917): 261-266.
- Samšičák, K. (1960): Ueber einige myrmekophile milben aus der familie Acaridae. *Acata Soc. Entom. Cechosl.*, 57: 185-192.
- 真梶徳純・岡部貴美子・天野 洋 (1988): *Fusarium*罹病ラッキョウおよびその培養ろ液に対するネダニ類の選好性. 応動昆, 32: 37-42.
- 高井幹夫 (1989): ネダニ類. 今月の農業, 33: 238-241.
- Timms, S., D. N. Ferro and R. M. Emberson (1981): General biology and nomenclature of *Sancassania berlesii* (Michael). *Acarologia*, 22: 385-390.
- 友永 富 (1963): ラッキョウを害するネダニの生態と防除に関する研究. 福井農試特報 1: 1-83.
- Vijayambika, V. and P. A. John (1976): Internal morphology and histology of the post embryonic stages of the fish mite *Lardoglyphus konoi* (Sasa and Asanuma) Acarina: Acaridae 3. Deutonymph. *Acarologia*, 18: 138-142.
- Volgin, V. I. (1971): The hypopus and its main types. *Proc. 3rd. Inter. Congr. Acarol.*, 381-383.
- Wallace, D. R. J. (1960): Observations on hypopus development in the Acarina. *J. Ins. Physiol.*, 5: 216-229.
- Woodring, J. P. (1963): The nutrition and biology of saprophytic Sarcoptiformes. In: Advances in acarology (ed., Naegle, J. A.), vol.1, pp.89-111, Comstock Publishers Association, Ithaca.
- Woodring, J. P. and S. C. Carter (1974): Internal and external morphology of the deutonymph of *Caloglyphus boharti* (Arachnida: Acari). *J. Morph.*, 144: 275-296.
- Zakhvatkin, A. A. (1941) Fauna of U.S.S.R., Arachnoidea vol. 6, no. 1. Tyroglyphoidea (Acari). 573p., transl. Ratcliff, A. and A. M. Hughes, 1959. The American Institute of Biological Science, Washington.