幼虫寄生蜂セセリオナガサムライコマユバチの 發育に及ぼす寄主齡の影響

黒田 修司^{*,†}・平井 規央・石井 実

大阪府立大学大学院農学生命科学研究科昆虫学研究室

Effects of Host Instar at the Time of Parasitization on the Development of *Apanteles baoris* (Hymenoptera: Braconidae), a Larval Parasitoid of *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). Shuji KURODA,^{*,†} Norio HIRAI and Minoru ISHII Entomological Laboratory, Graduate School of Agriculture and Biological Sciences, Osaka Prefecture University, Sakai, Osaka 599–8531, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 53: 85–90 (2009)

Abstract: The braconid wasp, *Apanteles baoris*, is a gregarious larval parasitoid of the rice-plant skipper, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae), which is an important insect pest of the rice plant in Japan. To investigate the developmental relationship of these species, host larvae experimentally parasitized by *A. baoris* at the 1st to 5th instars were reared at 25°C under 16L8D. *A. baoris* was able to parasitize all instars of larval *P. g. guttata*, and egression of *A. baoris* occurred in the late final instar of the host. The rate of hosts from which *A. baoris* egressed was 27–72% and there was no significant difference among the rates irrespective of the host instar. The number of *A. baoris* adults emerging per host, or “parasitoid brood size”, ranged 4–112 (mean, 51). The mean periods from oviposition to egression of *A. baoris* were 15–31 days, longer than the corresponding developmental periods of unparasitized hosts. Most parasitized hosts made a 5th larval molt and became 6th-instar larvae, while all unparasitized host larvae pupated after the 5th instar. The mean maximum weight of parasitized hosts was significantly less than that of unparasitized hosts when they oviposited at 1st–3rd instars. The maximum weight of parasitized hosts was significantly and positively correlated with parasitoid brood size, and the parasitoid brood size and weight of *A. baoris* adults emerging from hosts were negatively correlated in both sexes.

Key words: *Parnara guttata guttata*; *Apanteles baoris*; developmental relationship; parasitoid brood size

緒 言

イチモンジセセリ *Parnara guttata guttata* (Bremer et Grey) (チョウ目: セセリチョウ科) は、日本を含むアジア東部に分布し、日本では成虫が晩夏から初秋に移動を行うことが知られている (大森, 1933; 山下, 1955; 日浦, 1973, 1980; Miyashita, 1973; 中筋・石井, 1983, 1988; 福田ら, 1984; 石井, 2000 など)。本種の幼虫 (イネツトムシ) はイネ科植物を寄主とし、イネ *Oryza sativa* の重要な害虫になっている。イネへの加害は夏から秋に発生する第 1 世代と第 2 世代に多く見られ (佐々木ら, 1978; Nakasuji, 1982; 江村・村上, 1986; 城所, 1992; 吉沢, 1996; 江村, 2002; 桑澤, 2002), 直播栽培や移植時期の遅い水田でも多発するという報告がある (江村・村上, 1989; 増田ら, 1999; 桑澤, 2002; 千本木, 2002)。

本種には約 30 種の昆虫の寄生性天敵が知られており (安松・渡辺, 1965; Togashi, 1972; Shima, 1973; 南川, 1977; Nakasuji, 1982; Matsumura, 1992; 松村, 1993), 卵・幼虫・蛹期の重要な死亡要因になっている。これらの中でも、セセリオナガサムライコマユバチ *Apanteles baoris* (Wilkinson) (ハチ目: コマユバチ科, 以下, *A. baoris*) は、多寄生の内部捕食寄生者で、寄主特異性が高く、日本各地で本種の主要な天敵と考えられている (佐々木ら, 1978; Nakasuji et al, 1981; Nakasuji, 1982; Matsumura, 1992; 松村, 1993)。そのため、*A. baoris* は本種の生物防除に利用できる可能性があるが、野外での寄生率の報告はあるものの、実験室内での寄主-寄生者関係の研究はほとんどなされてこなかった。

他のコマユバチ科の種では、利用に適した寄主の齡が異なることや (Sato, 1976; Sato and Tanaka, 1984 など)、寄生

* E-mail: shjkrd@yahoo.co.jp

† 現在 大原パラゲウム化学株式会社

†† Present address: Ohara Paragium Chemical Co., Ltd., 32 Maedacho, Kisshoin, Minami-ku, Kyoto 601–8341, Japan.

2008 年 8 月 26 日受領 (Received 26 August 2008)

2009 年 1 月 25 日登載決定 (Accepted 25 January 2009)

DOI: 10.1303/jjaez.2009.85

時の齢によって寄主の発育期間の延長あるいは短縮が見られること (Beckage and Riddiford, 1978; Sato et al., 1986 など) が知られている。また、寄生した場合に寄主幼虫の体重が減少することや (Vinson and Barras, 1970; Smilowitz and Iwantsch, 1973; Beckage and Riddiford, 1978; Alleyene and Beckage, 1997)、寄生個体数によって寄主の体重が変化することなどが報告されている (Harvey, 2000)。

そこで本研究では、実験室内で飼育したさまざまな齢のイチモンジセセリ (以下、寄主) 幼虫に *A. baoris* を寄生させ、寄生可能な寄主の齢や 1 寄主あたりの羽化個体数、寄主体内での発育期間などの生活史形質を調査した。

材料および方法

寄主幼虫

大阪府堺市内で 2004 年 8~10 月に採集した寄主成虫から採卵し、孵化した寄主幼虫を小型プラスチックシャーレ (ベクトン・ディッキンソン社製; $\phi 50$ mm, 高さ 9 mm) に 1 個体ずつ入れ、25°C 16L8D 条件の恒温室で飼育した。寄主幼虫の飼育に当たっては、1, 2 齢時にはイネの生葉を、3 齢からは、インセクタ F-II (日本農産工業社製) をベースにイネの乾燥粉末を重量比で 30% 配合した人工飼料を与えた。

A. baoris

A. baoris の成虫は、2004 年 8~10 月に堺市内で採集した寄主幼虫を 20°C 16L8D 条件で飼育し、それらから脱出、羽化したものを用いた。*A. baoris* 幼虫の脱出後に形成された繭塊は、片側が網で覆われたガラス管 (志賀昆虫普及社製「幼虫採集管」; $\phi 30$ mm, 長さ 120 mm) に移し、水で湿らせた紙片 (2×5 cm) を入れて湿度を保った。羽化後の成虫には、餌として前述の紙片に 10% 砂糖水を含ませて与え、乾燥することのないように適宜交換しながら、20°C 16L8D 条件で飼育した。

寄生実験

A. baoris の寄生可能な寄主齢や寄主あたりの羽化個体数、寄主体内での発育期間を明らかにするために、羽化後 1 日目の *A. baoris* の雌雄成虫が 20~30 個体入ったガラス管に、孵化または脱皮後 1 日以内の 1~5 齢の寄主幼虫 1 個体を新鮮なイネの葉片 (1×2 cm) にのせて入れ、産卵させた。コマユバチ科では、寄主探索に寄主糞のにおいを利用することが広く知られているので (Lewis, 1970; Sato, 1979; Turlings et al., 1991 など)、本研究でも新鮮な寄主糞を同時に葉片にのせた。寄主幼虫は、*A. baoris* の雌成虫が 1 回以上産卵するのを確認した時点でガラス管から取り出した。*A. baoris* に産卵させた寄主幼虫 (以下、被寄生寄主) は、25°C 16L8D 条件下で飼育を継続し、毎日観察して、脱皮日や *A. baoris* 幼虫の脱出日を記録した。また、同時に未寄生の寄主を同じ条件で飼育し、その発育期間も記録し

た。

A. baoris の寄生と寄主の発育との関係を明らかにするために、被寄生・未寄生の寄主幼虫の生体重を電子上皿天秤 (エイ・アンド・デイ社製, HR-60, 精度 = 0.1 mg) を用いて毎日測定した。また、*A. baoris* 幼虫の脱出直前・直後の寄主の生体重を電子上皿天秤で測定し、それぞれ「被寄生寄主の最大体重」、「正味の寄主体重」とした。寄主幼虫は被寄生・未寄生にかかわらず、蛹化直前の幼虫の体側に白いう状分泌物の隆起した斑点列が現れた (以下、白斑期) ので、「未寄生寄主の最大体重」は白斑期の最大生体重とした。*A. baoris* については、寄主からの脱出・営繭直後の繭塊の生重量を電子上皿天秤で測定し、羽化後に繭塊ごとに成虫の羽化個体数を記録した。*A. baoris* 成虫は、繭塊ごとに雌雄に分け、通風乾燥機を用いて 3 日間 60°C で乾燥させた後、全個体の乾燥体重を電子上皿天秤で測定し、それぞれの個体数で割ることにより 1 個体あたりの平均乾燥体重を算出した。

結 果

寄生可能な寄主齢

どの齢の寄主幼虫に産卵させた場合も *A. baoris* が寄主より脱出・羽化にいたることが明らかになった。*A. baoris* 幼虫の寄主からの脱出は、すべての事例において白斑期に見られた。*A. baoris* が脱出した寄主の割合は 27~72% であり、寄生時の齢にかかわらずこの割合に有意な差は認められなかった (Table 1)。また、2~5 齢時寄生区では、10~17% の寄主が羽化にいたったが、寄生時の齢にかかわらずこの割合に有意な差は認められなかった (Table 1)。

寄主体内での発育期間

寄主の各齢期に寄生させた場合の *A. baoris* の産卵から寄主脱出までの期間は、1, 2 齢時寄生区で約 26~31 日、3, 4 齢時寄生区では約 20 日、5 齢時寄生区では約 15 日であった (Table 2)。*A. baoris* の脱出は、すべて白斑期に起こったため、寄生区の産卵から脱出までの期間と未寄生区

Table 1. Effect of instar of the host, *P. g. guttata*, at the time of oviposition by *A. baoris* on parasitization success

Host instar at parasitization	<i>n</i>	% Hosts from which parasitoids egressed ^a	% Host showing emergence ^a
I	15	26.7	0.0
II	31	41.9	9.7
III	30	56.7	16.7
IV	18	72.2	16.7
V	18	61.1	11.1

^a There were no significant differences between 5 groups in the same column by sequentially rejective Bonferroni test (Holm, 1979) after Fisher's exact test ($p=0.05$).

Table 2. Mean developmental period of *A. baoris* oviposited in different instars of host larva, *P. g. guttata*

Host instar at parasitization	Oviposition (molting) to egression (white spots) in <i>P. g. guttata</i>					<i>t</i> -test ^b
	Parasitized ^a		Unparasitize			
	Days	<i>n</i>	Days	<i>n</i>		
	Mean±SE		Mean±SE			
I	26.3±2.6 ab	4	25.5±1.1	20	n.s.	
II	30.8±1.3 a	13	21.2±1.0	20	***	
III	19.1±1.2 c	17	17.4±1.0	20	n.s.	
IV	19.8±1.2 bc	13	12.1±0.9	20	***	
V	14.8±0.6 c	11	5.5±0.5	20	***	

^a Same letter in the same column indicates non-significant difference by one-way ANOVA ($p < 0.01$).

^b *t*-test for difference in developmental period; n.s., not significant at 5%; ***, $p < 0.001$.

のそれに対応する齢への脱皮から白斑期までの期間を比較した。脱出各区の *A. baoris* の発育期間を未寄生寄主の対応する齢の脱皮当日から白斑期開始までの期間と比較すると、寄生区の 2, 4, 5 齢で有意な発育期間の延長が認められた。また、未寄生寄主はすべて 5 齢を経過後、蛹化した。が、*A. baoris* による寄生が成立した場合は、1 齢多い 6 齢となる寄主が認められた。6 齢への脱皮が見られた寄主の割合は、1 (0%), 2 (30.8%) および 3 齢時寄生区 (17.6%) では、5 齢時寄生区 (100%) よりも有意に低く、4 齢時寄生区 (53.8%) では他の区と有意な差は認められなかった (Fisher の直接確率計算法および連続 Bonferroni 多重比較補正 [Holm, 1979]; $p = 0.05$)。

寄主あたりの羽化寄生蜂数

1 寄主から羽化した *A. baoris* の個体数は 4~112 であった。また、寄主あたりの羽化個体数の平均は 51 ± 26 (平均 $\pm$ SD, $n = 58$) で、寄生時の寄主齢による差は認められなかったが (one-way ANOVA; $F_{4,53} = 1.726$, $p > 0.05$)、脱出時の寄主齢が 5 齢の場合 (42 ± 22 , $n = 33$) よりも 6 齢の場合 (63 ± 25 , $n = 25$) の方が有意に多かった (two-way ANOVA; $F_{1,37} = 13.945$, $p < 0.001$, Table 3)。

A. baoris の寄生と寄主の発育との関係

被寄生寄主の最大体重の平均値は 243 ± 99 mg ($n = 58$) で、未寄生寄主の 316 ± 76 mg ($n = 16$) の 77% であり、1, 2 および 3 齢時寄生区では、未寄生寄主よりも有意に小さかったが (*t*-test; 1, 3 齢, $p < 0.001$; 2 齢, $p < 0.01$)、4, 5 齢時寄生区では有意な差は認められなかった ($p > 0.05$)。また、被寄生寄主のうち、羽化寄生蜂数が 50 個体未満の場合の最大体重の平均値は 189 ± 98 mg ($n = 28$) で、未寄生寄主と比較して有意に小さく (*t*-test, $p < 0.001$)、羽化寄生蜂数が 50 個体以上の場合は 294 ± 71 mg ($n = 30$) で、未寄生寄主と比較して有意な差は認められなかった (*t*-test;

Table 3. Mean number of *A. baoris* adults emerging when they egressed at 5th (V) or 6th (VI) instar of the host, *P. g. guttata*, parasitized at different instars

Host instar at parasitization	Host instar when parasitoid egression occurred			
	V ^a		VI ^a	
	Mean±SD	<i>n</i>	Mean±SD	<i>n</i>
I	19.8±14.2	4	—	0
II	37.2±24.2	9	87.0±24.6	4
III	49.4±16.2	14	61.7±16.4	3
IV	45.3±29.0	6	64.7±16.6	7
V	—	0	52.7±27.1	11

^a Two-way ANOVA (host instar at parasitization (II–IV): $df = 2$, $F = 0.394$, $p > 0.05$, host instar when parasitoid egression occurred: $df = 1$, $F = 13.945$, $p < 0.001$, interaction of the two factors: $df = 2$, $F = 2.509$, $p > 0.05$).

Fig. 1. Maximum fresh weight of *P. g. guttata* larvae parasitized by *A. baoris* before (closed circles and solid line) and after (open squares and dotted line) parasitoid egression plotted against the number of parasitoid emergence per host. Hatched horizontal line indicates the mean maximum weight of unparasitized hosts.

$p > 0.05$).

羽化寄生蜂数と正味の寄主体重 ($F_{1,56} = 14.29$, $r = 0.45$, $p < 0.001$)、および寄主の最大体重の間 ($F_{1,56} = 40.23$, $r = 0.65$, $p < 0.001$) には、いずれも有意な正の相関が認められた (Fig. 1)。被寄生寄主の最大体重、正味の寄主体重は、ともに 1 齢時寄生区で小さく、寄生時の寄主齢の増加に伴って大きくなる傾向が認められた (Table 4)。一方、羽化した寄生蜂の雌雄成虫の乾燥体重の平均は、ともに 0.2~0.3 mg で、寄生時の寄主齢による有意な差は認められなかったが (one-way ANOVA; 雌: $F_{4,30} = 1.711$, $p > 0.05$; 雄: $F_{4,53} = 1.684$, $p > 0.05$)、羽化寄生蜂数と雌 ($F_{1,33} = 4.58$, $r = -0.35$, $p < 0.05$)、および雄成虫 ($F_{1,56} = 16.02$, $r = -0.47$, $p < 0.001$) の平均乾燥体重との間にはいずれも有意な負の相関が認められた (Fig. 2)。羽化した寄生

Table 4. Mean maximum fresh weight (mg) of host larva, *P. g. guttata*, before and after *A. baoris* egression when oviposited at different instars of host

Host instar at parasitization	Before parasitoid egression	After parasitoid egression (=Net host weight)
	Mean±SD (n)	Mean±SD (n)
I	108.7± 89.3 (4) b	96.6±45.7 (4) c
II	212.8±123.4 (13) ab	133.2±51.7 (13) bc
III	230.8± 63.4 (17) ab	128.9±40.1 (17) c
IV	288.1± 90.2 (13) a	184.3±71.5 (13) ab
V	291.2± 70.1 (11) a	167.9±29.9 (11) abc

Same letter in the same column indicates non-significant difference by Tukey-Kramer's HSD tests ($p>0.05$).

Fig. 2. Mean adult dry weight of females (closed circles and solid line) and males (open circles and dotted line) of *A. baoris* plotted against the number of parasitoid emergence per host.

蜂成虫のうち、雄の割合の平均値は、1～5 齢の各寄生区でそれぞれ、56, 81, 68, 51, 76%で、産卵時の齢による有意な差は認められなかった (Kruskal-Wallis test; $p>0.05$).

考 察

本研究の結果から *A. baoris* はイチモンジセセリのすべての齢の幼虫に寄生が可能であり、終齢期後半の「白斑期」に寄主からの脱出が起こること、また齢の進んだ寄主幼虫に寄生した場合は、寄主に発育の遅延や過剰脱皮が起こることが明らかになった。本研究では、産卵回数を確認していなかったため、同じ寄主が2回以上産卵された可能性もあるが、1寄主から羽化する *A. baoris* 成虫の個体数は4～112で、平均は約50個体であった。

多寄生性のコマユバチ類では、種により利用に適した寄主の齢が異なることが知られている。たとえば、モンシロチョウ *Pieris rapae* に寄生するアオムシコマユバチ *Cotesia glomerata* では、若齢で寄生成功率が高いが、4 齢や5 齢(終齢)の寄主では寄生が成立しないことや (Sato, 1976),

アワヨトウ *Pseudaletia separata* に寄生するカリヤコマユバチ *Cotesia kariyai* では、3～6 齢の寄主で寄生成功率が高いものの、2 齢の寄主では寄主の蛹化率が高いことなどが知られている (Sato and Tanaka, 1984)。 *A. baoris* では、1 齢から5 齢まですべて齢の寄主に対して寄生が可能であったが、これは移動性が高く、生活史が不斉一になりがちなイチモンジセセリを寄主として利用するのに有利な性質と考えられる。

コマユバチ類では、齢の進んだ寄主に寄生した場合に発育期間が短縮する種もある。たとえば、イラクサギンウワバ *Trichoplusia ni* に寄生する *Hyposoter exiguae* では、産卵から脱出までの期間は1 齢の寄主に寄生した場合は約14日間であるのに対して、5 齢の寄主に寄生した場合は約7日間と短くなることや (Smilowitz and Iwantsch, 1973), アワヨトウに寄生するカリヤコマユバチでは、寄生後最大体重に達するまでの期間は2 齢時寄生では約12日間であるのに対して、6 齢後期の寄生では約10日間に短縮すること (Sato et al., 1986) が知られている。一方、*C. congregata* に寄生されたタバコスズメガ *Manduca sexta* (Beckage and Riddiford, 1978) では、寄主の発育期間の延長や寄主齢数の増加が知られている。本研究においても、*A. baoris* の寄生による寄主の発育の遅延や齢数の増加が認められたが、これは *A. baoris* が寄主の発育を制御することを示している。特に、未寄生寄主では終齢(5 齢)の初期から白斑期まで約6日であったのに対して、5 齢時寄生区において *A. baoris* の脱出までに約15日を要したことから、25°C 条件において、*A. baoris* は寄主体内での発育に少なくとも15日程度の期間を要するものと考えられる。

多寄生性のコマユバチ類が寄生した場合に、寄主幼虫の最大体重が減少する事例が知られている。未寄生寄主に対する被寄生寄主の最大体重の割合は、たとえば、*Cardiochiles nigriceps* が寄生したニセアメリカタバコガ *Heliothis virescens* 幼虫では約50～80% (Vinson and Barras, 1970), *H. exiguae* が寄生したイラクサギンウワバ幼虫では約10～40% (Smilowitz and Iwantsch, 1973), *C. congregata* が寄生したタバコスズメガ幼虫では約20～60% (Beckage and Riddiford, 1978; Alleyne and Beckage, 1997) であった。逆に、モンシロチョウ幼虫では、アオムシコマユバチの寄生個体数が多い場合には、被寄生寄主幼虫の最大体重が未寄生幼虫の約2倍に達することがある (Harvey, 2000)。このような被寄生寄主の体重の増加は、摂食量の増加によると考えられている (Rohman, 1970; Parker and Pinnell, 1973)。一方、タバコスズメガを寄主とする *C. congregata* (Alleyne and Beckage, 1997), モンシロチョウとオオモンシロチョウ *P. brassicae* を寄主とするアオムシコマユバチ (Harvey, 2000) などでは、寄主幼虫1個体あたりの寄生個体数と被寄生寄主の最大体重の間に正の相関があることが報告され

ている。本研究では、*A. baoris* に寄生された寄主の最大体重の平均値は未寄生寄主の 77% と小さかったが、羽化個体数と相関して被寄生寄主の最大体重は有意に増加し、50 個体以上が羽化した場合は未寄生寄主と有意差が認められなかった。これらのことから、*A. baoris* は寄主イチモンジセセリ幼虫の発育期間を延長させ、成長を全体的に抑制し、羽化個体数の増加にともなって摂食量を増加させる寄主制御を行っていることが明らかになった。

一般に、雌の寄生蜂成虫の体重と繁殖能力の間には正の相関があるとされているが (Godfray, 1994; Visser, 1994; Jervis et al., 2005), *C. congregata* やアオムシコマユバチのように、1 寄主あたりの寄生個体数が増加すると雌成虫の体サイズが減少する種と (Alleyne and Beckage, 1997; Harvey, 2000), *C. ruficrus* やカリヤコマユバチのように寄生個体数による体サイズの違いのほとんどない種が知られている (Sato et al., 1986)。本研究の *A. baoris* では、羽化個体数が多くなるにつれて、羽化する成虫の体サイズが有意に小さくなることから、子世代の雌の繁殖力が低下する可能性がある。

以上のように、*A. baoris* はイチモンジセセリのすべての齢の幼虫に産卵し、寄生を成立させる特性をもつことが明らかになった。しかし、*A. baoris* は寄主の蛹化直前に脱出することから、寄主を効果的に防除する生物防除資材としては不適当と考えられる。一方で、被寄生寄主の体重が未寄生寄主より減少する傾向が認められることから、寄主の摂食量を *A. baoris* の寄生により減少させられる可能性がある。そのため、圃場において *A. baoris* が増加する環境を整えることにより、寄主イチモンジセセリのイネへの被害を軽減する可能性もあり、今後、さらに本種の生活史について研究を進めることが期待される。

摘 要

イチモンジセセリ *Parnara guttata guttata* 幼虫の多寄生性捕食寄生者であるセセリオナガサムライコマユバチ *A. baoris* を 1~5 齢の寄主幼虫に寄生させ、寄生成功率や寄主体内での発育期間などを調査した。その結果、すべての齢の寄主幼虫について *A. baoris* の寄生が成立し、幼虫の脱出は寄主の終齢後期に起こった。*A. baoris* が脱出した寄主の割合は 27~72% であり、寄生時の齢にかかわらずこの割合に有意な差は認められなかった。1 寄主あたりの羽化個体数は 4~112、平均 51 であった。*A. baoris* の産卵から寄主脱出までの期間は、1, 2 齢時寄生区で約 26~30 日、3, 4 齢時寄生区で約 20 日、5 齢時寄生区で約 15 日で、未寄生寄主と比較して発育の遅延傾向が認められた。一方で、未寄生寄主はすべて 5 齢を経過して蛹化したが、被寄生寄主は 6 齢を経過する個体が多く認められた。被寄生寄主の最大体重の平均値は、1~3 齢時寄生区では、未寄生寄主のもの

のよりも有意に小さかったが、4, 5 齢時寄生区では有意な差は認められなかった。一方、羽化寄生蜂数と雌雄成虫のサイズとの間には負の相関が認められた。

引 用 文 献

- Alleyne, M. and N. E. Beckage (1997) Parasitism-induced effects on host growth and metabolic efficiency in tobacco hornworm larvae parasitized by *Cotesia congregata*. *J. Insect Physiol.* 43: 407-424.
- Beckage, N. E. and L. M. Riddiford (1978) Developmental interactions between the tobacco hornworm *Manduca sexta* and its braconid parasite *Apanteles congregatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 23: 139-151.
- 江村 薫 (2002) 発生生態。イチモンジセセリの発生予察法の改善。植物防疫 56: 48-50. [Emura, K. (2002) Life history and biology of the rice plant skipper, *Parnara guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). *Plant Prot.* 56: 48-50.]
- 江村 薫・村上正雄 (1986) 最近におけるイチモンジセセリ (イネツトムシ) の多発生と今後の問題点。植物防疫 40: 279-283. [Emura, K. and M. Murakami (1986) Recent outbreak the rice skipper, *Parnara guttata*, Bremer et Grey and the problems to be solved for the forecasting. *Plant Prot.* 40: 279-283.]
- 江村 薫・村上正雄 (1989) イチモンジセセリ幼虫の発生に及ぼすイネの移植時期と品種の影響。関東東山病虫研報 36: 130-131. [Emura, K. and M. Murakami (1989) Effect of transplantation time and variety of rice on the occurrence of the rice skipper, *Parnara guttata* Bremer et Grey. *Proc. Kanto-Tosan Plant Prot. Soc.* 36: 130-131.]
- 福田晴夫・浜 栄一・葛谷 健・高橋 昭・高橋真弓・田中 蕃・田中 洋・若林守男・渡辺康之 (1984) 原色日本蝶類生態図鑑 (IV)。保育社、大阪。373 pp. [Fukuda, H., E. Hama, T. Kuzuya, A. Takahashi, M. Takahashi, B. Tanaka, H. Tanaka, M. Wakabayashi and Y. Watanabe (1984) *The Life Histories of Butterflies in Japan*. Vol. IV. Hoikusha Publishing, Osaka. 373 pp.]
- Godfray, H. C. J. (1994) *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA. 473 pp.
- Harvey, J. A. (2000) Dynamic effects of parasitism by an endoparasitoid wasp on the development of two host species: implications for host quality and parasitoid fitness. *Ecol. Entomol.* 25: 267-278.
- 日浦 勇 (1973) 海をわたる蝶。蒼樹書房、東京。200 pp. [Hiura, I. (1973) *Butterflies Migrating over Sea* Sôju, Tokyo. 200 pp.]
- 日浦 勇 (1980) イチモンジセセリの移動記録。自然史研究 1: 141-148. [Hiura, I. (1980) Records of migration in the rice-plant skipper, *Parnara guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). *Shizenshi-Kenkyu* 1: 141-148.]
- Holm, S. (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand. J. Statist.* 6: 65-70.
- 石井 実 (2000) 蝶の移動。蝶の自然史 (大崎直太 編著)。北海道大学図書刊行会、札幌。pp. 180-198. [Ishii, M. (2000) Migration of butterflies. In *Natural History of Butterflies* (N. Osaki, ed.). Hokkaido University Press, Sapporo, pp. 180-198.]
- Jervis, M. A., M. J. W. Copland and J. A. Harvey (2005) The life-cycle. In *Insects as Natural Enemies* (M. A. Jervis, ed.). Springer, Dordrecht, the Netherlands, pp. 73-165.
- 城所 隆 (1992) 寒冷地におけるイチモンジセセリ第 1 世代の発生と南方地域からの越冬世代成虫移動の可能性。応動昆 36:

- 89–93. [Kidokoro, T. (1992) Occurrence of rice-plant skipper, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae) in north Japan and possibility of immigration from south Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 36: 89–93.]
- 桑澤久仁厚 (2002) 北陸地域におけるイチモンジセセリの研究. 北陸病虫研報 50: 145–148. [Kuwazawa, K. (2002) Studies of rice skipper, *Parnara guttata* Bremer et Grey, in Hokuriku District. *Proc. Assoc. Pl. Hokuriku* 50: 145–148.]
- Lewis, W. J. (1970) Life history and anatomy of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of *Heliothis* spp. (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 67–70.
- 増田周太・高岡誠一・小島孝夫 (1999) 水稻直播栽培におけるイチモンジセセリの発生消長と防除適期. 北陸病虫研報 47: 9–12. [Masuta, S., S. Takaoka and T. Kojima (1999) Seasonal prevalence and optimum timing for control rice skipper, *Parnara guttata* (Bremer et Grey), in the direct seeding cultivation of rice. *Proc. Assoc. Pl. Hokuriku* 47: 9–12.]
- Matsumura, M. (1992) Life tables of the migrant skipper, *Parnara guttata guttata* Bremer et Grey (Lepidoptera: Hesperidae) in the northern peripheral area of its distribution. *Appl. Entomol. Zool.* 27: 331–340.
- 松村正哉 (1993) 新潟県平野部と山麓部水田におけるイチモンジセセリの寄生性天敵相の違い. 北陸病虫研報 41: 21–25. [Matsumura, M. (1993) Differences in the parasitoid faunas of the migrant skipper, *Parnara guttata guttata* Bremer et Grey (Lepidoptera: Hesperidae) in paddy fields between a lowland and a highland regions in Niigata Prefecture. *Proc. Assoc. Pl. Hokuriku* 41: 21–25.]
- 南川仁博 (1977) イチモンジセセリの寄生蜂の目録. 昆虫と自然 12(2): 28. [Minamikawa, J. (1977) Parasitoid list of *Parnara guttata*. *Nature and Insects* 12(2): 28.]
- Miyashita, K. (1973) An observation on the migration of *Parnara guttata* Bremer et Grey (Lepidoptera: Hesperidae) in 1970. *Jpn. J. Ecol.* 23: 251–254.
- Nakasui, F. (1982) Population dynamics of a migrant skipper butterfly *Parnara guttata* (Lepidoptera: Hesperidae) II. Survival rates of immature stages in paddy fields. *Res. Popul. Ecol.* 24: 157–173.
- 中筋房夫・石井 実 (1983) 移動するチョウ, イチモンジセセリの謎. *Nature Study* 29: 89–95. [Nakasui, F. and M. Ishii (1983) A migrating butterfly: mystery of *Parnara guttata guttata*. *Nature Study* 29: 89–95.]
- 中筋房夫・石井 実 (1988) 蝶, 海へ還る—イチモンジセセリ渡りの謎. 冬樹社, 東京. 156 pp. [Nakasui, F. and M. Ishii (1988) *Butterfly Migration: A Mystery of Migration of Parnara guttata guttata*. Tōju, Tokyo. 156 pp.]
- Nakasui, F., M. Ishii, I. Hiura and H. Honda (1981) Population dynamics of the migrant skipper butterfly *Parnara guttata* (Lepidoptera: Hesperidae) I. Survival rates of the overwintering larvae. *Physiol. Ecol. Japan* 18: 119–125.
- 大森南三郎 (1933) イチモンジセセリ (*Parnara guttata* Bremer and Grey) の周年経過特に越冬に就いて. 動物学雑誌 45: 303–326. [Omori, N. (1933) Life cycle of *Parnara guttata* with special reference to its overwintering. *Dobutsugaku-zasshi* 45: 303–326.]
- Parker, F. D. and R. E. Pinnell (1973) Effect on food consumption of the imported cabbageworm when parasitized by two species of *Apanteles*. *Environ. Entomol.* 2: 216–219.
- Rohman, M. (1970) Effect of parasitism on food consumption of *Pieris rapae* larvae. *J. Econ. Entomol.* 64: 820–821.
- 佐々木英子・青木 敏・尾崎幸三郎 (1978) イチモンジセセリの水田における生存曲線と生命表について (予報). 四国植物防疫研究 13: 5–9. [Sasaki, H., T. Aoki and K. Ozaki (1978) The preliminary report on the survivorship curves and life tables of the rice-plant skipper, *Parnara guttata guttata* Bremer et Grey, (Lepidoptera: Hesperidae) in the paddy field. *Proc. Assoc. Plant Protec. Shikoku* 13: 5–9.]
- Sato, Y. (1976) Experimental studies on parasitization by *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera: Braconidae) I. Parasitization to different species of genus *Pieris*. *Appl. Entomol. Zool.* 11: 165–175.
- Sato, Y. (1979) Experimental studies on parasitization by *Apanteles glomeratus*. IV. Factors leading a female to the host. *Physiol. Entomol.* 4: 63–70.
- Sato, Y. and T. Tanaka (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.
- Sato, Y., J. Tagawa and T. Hidaka (1986) Effects of the gregarious parasitoids, *Apanteles ruficrus* and *A. kariyai*, on host growth and development. *J. Insect Physiol.* 32: 281–286.
- 千本木市夫 (2002) 被害解析. イチモンジセセリの発生予察法の改善. 植物防疫 56: 51–54. [Senbongi, I. (2002) Yield loss analysis by the rice skippers, *Parnara guttata* (Bremer et Grey). *Plant Prot.* 56: 51–54.]
- Shima, H. (1973) New host records of Japanese Tachinidae (Diptera: Calypttrata). *Sieboldia* 4: 153–160.
- Smilowitz, Z. and G. F. Iwantsch (1973) Relationships between the parasitoid *Hyposoter exiguae* and the cabbage looper, *Trichoplusia ni*: effects of host age on developmental rate of the parasitoid. *Environ. Entomol.* 2: 759–763.
- Togashi, I. (1972) A preliminary report on the hymenopterous parasites of *Parnara guttata* Bremer et Grey. *Bull. Coll. Agric. Ishikawa Pref.* 1: 29–34.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, F. J. Eller and W. J. Lewis (1991) Larval-damaged plants: source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the micro-habitat of its hosts. *Entomol. Exp. Appl.* 58: 75–82.
- Vinson, S. B. and D. J. Barras (1970) Effects of the parasitoid, *Cardiophiles nigriceps*, on the growth, development, and tissue of *Heliothis virescens*. *J. Insect Physiol.* 16: 1329–1338.
- Visser, M. E. (1994) The importance of being large: the relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Anim. Ecol.* 63: 963–978.
- 山下善平 (1955) イチモンジセセリの移動の実態. 植物防疫 9: 317–323. [Yamashita, Z. (1955) Observed records of the migration of *Parnara guttata*. *Plant Prot.* 9: 317–323.]
- 安松京三・渡辺千尚 (1965) 日本産害虫の天敵目録 第2編 害虫・天敵目録. 九州大学農学部昆虫学教室, 福岡. 116 pp. [Yasumatsu, K. and C. Watanabe (1965) *A Tentative Catalogue of Insect Natural Enemies of Injurious Insects in Japan. Part 2. Host Parasite-Predator Catalogue*. Entomol. Lab. Fac. Agric. Kyushu Univ., Fukuoka. 116 pp.]
- 吉沢栄治 (1996) イチモンジセセリ第2世代幼虫の要防除密度. 関東東山病虫研報 43: 173–174. [Yoshizawa, E. (1996) The control threshold density of second generation rice skippers, *Parnara guttata*. *Proc. Kanto-Tosan Plant Prot. Soc.* 43: 173–174.]