応用動物昆虫学の最近の進歩

桐谷 圭治^{1,*}・鎮西 康雄²・福山 研二³・五箇 公一⁴・石橋 信義⁵
国見 裕久⁶・久野 英二⁷・正木 進三⁸・松村 正哉⁹・守屋 成一¹⁰
中筋 房夫¹¹・根本 久¹²・大塚 彰⁹・高藤 晃雄⁷・竹田 敏¹³
田付 貞洋¹⁴・若村 定男¹⁵・渡邊 朋也¹⁰・矢野 栄二¹⁶・湯川 淳一¹⁷

¹ 元独立行政法人農業環境技術研究所

² 鈴鹿医療科学大学

³ 社団法人国際環境研究協会

⁴ 独立行政法人国立環境研究所

⁵ 元佐賀大学

⁶ 東京農工大学

⁷ 元京都大学

⁸ 元弘前大学

⁹ 独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構九州沖縄農業研究センター

¹⁰ 独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構中央農業総合研究センター

¹¹ 元岡山大学

¹² 元埼玉県農林総合研究センター

¹³ 浜松ホトニクス株式会社

¹⁴ 元東京大学

¹⁵ 京都学園大学

¹⁶ 近畿大学

¹⁷ 元九州大学

Recent Advances in Applied Entomology and Zoology in Japan since 1970. Keizi KIRITANI,^{1,*} Yasuo CHINZEI,² Kenji FUKUYAMA,³ Koichi GOKA,⁴ Nobuyoshi ISHIBASHI,⁵ Yasuhisa KUNIMI,⁶ Eizi KUNO,⁷ Sinzo MASAKI,⁸ Masaya MATSUMURA,⁹ Seiichi MORIYA,¹⁰ Fusao NAKASUJI,¹¹ Hisashi NEMOTO,¹² Akira OTUKA,⁹ Akio TAKAFUJI,⁷ Satoshi TAKEDA,¹³ Sadahiro TATSUKI,¹⁴ Sadao WAKAMURA,¹⁵ Tomonari WATANABE,¹⁰ Eizi YANO¹⁶ and Junichi YUKAWA¹⁷

はじめに

2006 年日本応用動物昆虫学会 (応動昆) は創立 50 周年を迎えた。続いて応動昆も構成員となっている農学会は 2009 年に創立 80 周年を迎えた。自分が生まれる前の出来事は、1 年前でも 10 年前でも、すべて「生まれる前」となりとかく実感が伴わないものである。その点、私にとって、応動昆は学会創刊号の 1 巻 1 号に偶然自分の貯穀害虫に関する論文が掲載されたことで、農学会は自分と同年齢であることで、ともに妙に親近感が湧く組織である。

さて応動昆創立 50 周年の記念事業のひとつとして、「応動昆の生い立ち」と題するシンポジウムがつくば国際会議場で 2006 年 3 月に開催され、梅谷献二、正木進三、(故

日高敏隆、それに私がそれぞれの学問分野と応動昆の関係を振り返った。その要旨は応動昆 (梅谷ら, 2006) に収録されている。

その 3 年後には農学会創立 80 周年記念事業として、「日本農学 80 年史」の出版が企画された。構成 53 学協会が歩んだ道をそれぞれ紹介することとなり、応動昆の「個別史」の作成を紆余曲折があって私が担当することになった。それまでに「日本農学 50 年史」(日本農学会, 1980) が出版されていたので、応動昆の各分野、計 16 名の方々に、その後の経緯について基礎資料の提供をお願いした。その際「A4 用紙 1 枚程度に 1970 年以降の 40 年を視野に入れていただきたい」旨をお願いした。1970 年以降としたのは、1970 年代には、応動昆に関連して、BHC の使用禁止、水田の

* Corresponding author
DOI: 10.1303/jjaez.2011.95

減反、イネミズゾウムシ、ミナミキイロアザミウマなど外来昆虫の侵入、総合防除の本やプロジェクトの発足など、1980年以降の時代につながる重要な事項が多かったからである。なお、「個別史」への各学会の割り当てが「400字詰め原稿用紙21枚」となっていたため、提供された資料の3/4は残念ながら割愛せざるをえず、またその際個人名や文献はすべて省略した。

以上の経緯があったため、多忙な16名の方々のご尽力を無駄にしないため、元原稿に加筆訂正を加えて頂いて、和文誌で編集公刊することを学会執行部に提案をした。幸い賛同を得られ、引き継いだ現執行部が特別寄稿として、これらの記事を公刊して下さることになった。再度にわたる原稿改訂の労をいとわず、ご協力くださった執筆者の皆様、ならびに資料の提供をいただいた皆様に厚く御礼申し上げたい。また担当編集委員として事務局を担当くださった徳丸晋会員（京都府庁）に感謝する。

今回掲載した記事はすべて、時間的な推移がその軸になっている。未だ生まれていなかった若い人にも、時間経過を実感していただくため事項年譜（表1）を作成した。あわせて参考にしていただければ幸いである。

なお各分野の詳細は本稿の各記事を参考にさせていただくとして、私なりの感想と展望を簡単に述べさせていただく。

1. 応用動物・昆虫学の軌跡

農林省では、明治30年（1897）のウンカの大発生を契機に東京西ヶ原の農事試験場に昆虫部が創設され、以後農林省におけるこの分野の研究の中心となった。初期の研究は分類学が中心で、昭和になってイネ害虫の生理生態や防除の研究が本格化した。この流れは戦後にも引き継がれ、なかでもニカメイガに関する研究は日本の応用昆虫学の主軸をなした（桐谷・田付，2009）。

他方、昭和初期に輸出で当時の日本経済を支えていた養蚕業の学問的基盤であった蚕糸学は、昆虫生理学の基礎を作った。表2に1925年（農学会時代を含む）以降の日本農学賞における昆虫関係の受賞者と年次、および研究題名（簡略化した）を示した。総件数460の内、昆虫関係は49件である。仮に1970年を区切りとしてみると、それ以前は蚕糸関係と応動昆関係が受賞件数を分け合っている。また研究題目からは休眠・変態の生理、昆虫病理学は蚕糸関係者によってきたことが分かる。1970年以降になると、害虫防除関係の受賞が3分の2を占め、その中では生理学と生態学がほぼ折半している。

2. 関連学会の動き

日本応用動物昆虫学会は、1957年（昭和32年）に日本応用動物学会（1929-56）と日本応用昆虫学会（1938-56）が合併して設立された。発足時の1957年と2005年を比較すると、正会員数は約2.5倍の1,850名に、大会講演数も約4.5倍に増加している。また1980年には応動昆と日本昆

虫学会が中心となって第16回国際昆虫学会が京都で開催された。

現在までの流れを見ると、昆虫科学の広がりや深化を反映して、学会の統合と連合、あわせて細分化が進んでいる。1991年から6年間、応動昆と日本昆虫学会は将来の合併を視野に入れて合同大会を開催したが、合併は実現しなかった。他方、1990年前後には日本線虫学会、ダニ学会、環境動物昆虫学会、天敵利用研究会などが相次いで発足している。2010年になり14学会からなる日本昆虫科学連合が設立され、対外的にも日本の昆虫科学の窓口が一本化されたのは喜ばしい。総合化と細分化は科学の発展には欠かせない両側面である。

3. 害虫相の変化

水稻害虫で見れば、西南暖地でニカメイガと並ぶ大害虫であったサンカメイガが絶滅している。ニカメイガも衰退したが、それは応動昆大会の本種関連演題数に反映され、1959年度大会では135演題のうち、22演題（16%）を占めていたが、2009年度大会では606演題中、名須川らによる1演題のみ（0.16%）にまでなっている（沼田、私信）。いっぽうで、カメムシに関する発表は、1970年代は毎年2-3題であったが、その後急速に増えて2005年度には50題を超えた。斑点米カメムシの多発生は、1970年からの減反政策による休耕地の増加が原因である。1960年代の拡大人工造林は20年後に結実年齢をむかえ、スギやヒノキの球果で生育する果樹カメムシ類の増加をもたらした。加えて、地球温暖化が斑点米カメムシと果樹カメムシの同時多発をもたらしている。

南西諸島に定着していたミカンコミバエとウリミバエは1993年までに「不妊虫放飼法」ないしは「雄除去法」によって根絶されるに至った。1980年代以降は、生鮮農産物の貿易と施設園芸の拡大に伴い非意図的な害虫の侵入が増し、現在、施設栽培における害虫相の半分は外来種によって占められる状況となり、害虫相の世界的均一化がおこっている。新害虫の侵入は、化学農薬の使用増加をもたらしたが、ここでは選択的農薬の利用、天敵の接種的利用など新しい害虫管理の手法が積極的に適用されている。

4. 害虫防除の流れ：保護・防除・管理・共存

「害虫」という言葉は明治になって現れたそうであるが（瀬戸口，2009）、戦前は害虫から如何に作物を守るかという「保護」の姿勢が強い時代であった。ところが戦後になると、BHC、DDT、パラチオンなどの有機合成農薬や肥料などの化学的生産資材の登場により、戦前までの受身の姿勢から攻めの害虫「防除」に代わった。その結果は化学物質の過剰使用による、害虫化（誘導異常発生）、抵抗性発達、環境汚染を起こしたばかりか、ホタルなどの「ただの虫」も激減させて絶滅の危険に曝してしまった。この反省として、農薬一辺倒の害虫防除から経済的被害許容水準の

表1 日本における応用動物昆虫学会関連事項とその背景の年譜（桐谷，2004 に加筆）

1877	勸農局鳴門義民による東北地方のメイチュウ調査，益田素平によるサンカメイガの発見
79	熊本県でメイチュウ防除にパリスグリーンの実験施用
80	1880-84年北海道でトノサマバッタの大発生
86	カリフォルニアでカイガラムシにシアン化水素ガス，石灰硫黄合剤使用
95	稲萎縮病がヨコバイにより伝播されること発見
96	害虫駆除予防法が公布，名和昆虫研究所設立，益田素平「稲螟虫実験説」
97	全国にウンカ大発生（1732の享保の飢饉に次ぐ規模），石油による注油駆除を実施，「昆虫世界」発刊，人マラリア原虫をハマダラカで発見
98	農商務省農事試験場に昆虫部設置される
99	松村松年「日本昆虫学」出版
1900	メイチュウの捕蛾・採卵のため短冊苗代（幅1.2m）が全国に普及
1	カイコについて Mendel の法則を確認（1906年公刊）
2	ニカメイガ発生予察に誘蛾灯利用（三重県）
5	日本（東京）昆虫学会設立（1905-09）
6	カイガラムシ防除にシアン化水素ガス使用
7	アメリカ昆虫学会（ESA）設立
8	カイガラムシ石灰硫黄合剤に抵抗性
10	ショウジョウバエが遺伝学研究に利用，第1回国際昆虫学会
11	イセリアカイガラムシにベダリアテントウ導入
12	サンカメイガ対策として水稻の晩化栽培が普及
13	カイガラムシ防除に松脂合剤
14	植物検疫制度，「病虫害雑誌」発刊
16	マメコガネ米国で発見（侵入は1911頃）
17	日本昆虫学会設立，農薬製剤工場（石灰硫黄合剤），ニカメイガの誘殺資料の統計的解析（石川氏）
21	農薬合成工場（クロロピクリン）
22	最初の害虫防除暦（リンゴ，北海道），畑作害虫にヒ酸鉛国内製造
24	オオニジュウヤホシテントウ防除にヒ酸石灰国内製造
25	カイガラムシにマシン油乳剤
26	指定試験制度発足
27	ニカメイガの誘蛾灯による防除試験
29	日本応用動物学会設立，日本蚕糸学会設立
32	ロテノン発見
35	ウンカの防除に除虫菊エキスを石油に加用
36	イネドロオイムシの防除剤としてヒ酸石灰が急速に普及
38	日本応用昆虫学会設立，DDT 発見（スイス）
40	ウンカ大発生，福田宗一によるカイコの脱皮・変態と前胸腺・アラタ体の関係研究
41	病虫害発生予察事業，BHC 発見（フランス）
42	ニカメイガ防除に32万ヘクタールに誘蛾灯設置される
44	パラチオン発見（ドイツ），デイルドリン発見（アメリカ）
45	アメリカシロヒトリ侵入
46	DDT 上陸（衛生昆虫防除）
48	DDT 使用，農薬取締法制定，ミュラー博士 DDT 発見でノーベル賞
49	BHC 使用，青色蛍光灯14万灯が普及したが連合軍総司令部の勧告で中止
50	日本衛生動物学会設立，シラミ，イエバエに DDT 抵抗性発達，米国でラセンウジバエ根絶に不妊虫放飼
51	ルビーアカヤドリコバチ商品化，カイコガの性フェロモン単離（ドイツ）
52	パラチオン，セレスン石灰（水銀剤）使用
53	マラソン使用
54	ドリノ剤使用
57	2学会の合併により日本応用動物昆虫学会設立
58	ミナミアオカメムシの害虫化と斑点米，農業技術研究所に線虫研究室設置
59	カーバメイト系殺虫剤 NAC 使用，スターンらが総合防除の基礎概念を提案
60	ニカメイガのパラチオン抵抗性出現，害虫の生命表研究
61	個体群生態学会設立，除草剤 PCP による魚の大量死
62	フェニトロチオン（スミチオン）上市，IRRI 設立，レーチェルカーソン「沈黙の春」
66	チリカブリダニが導入され1995年に農薬登録される
67	気象観測船が南方定点でウンカの大群を目撃，カルタップ（パダン）上市
68	BPMC を選択的殺虫剤として確認
69	高知県で塩素系殺虫剤使用禁止
70	米の生産調整はじまる，減農薬研究開始，クワコナカイガラムシの寄生蜂クワコナコバチが農薬登録される
71	別枠研究「害虫の総合的防除法」5カ年計画，塩素系殺虫剤の全面禁止，農薬取り締まり法改正
72	応用動物学・応用昆虫学学術用語集第1版（88pp.）
73	深谷・桐谷編「総合防除」，果樹のカメムシ被害発生
74	有吉佐和子「複合汚染」，外来施設害虫オンシツコナジラミ定着

表 1 (続き)

75	日本農薬学会設立、アジア地域でのトピイロウカ大発生 (1975–77)
76	イネミズゾウムシ侵入
78	サンカメイガ絶滅
80	第 16 回国際昆虫学会議 (60 カ国, 2259 人参加) を京都で開催、ヤノネカイガラムシの天敵探索・導入の日中協力
81	「昆虫学最近の進歩」国際昆虫学会議の記念出版、 <i>B. thuringensis</i> 農薬登録される
82	応用動物学・応用昆虫学学術用語集第 2 版 (141 pp.)
83	農林水産省一般別枠研究「長距離移動性害虫の移動予知技術の開発」(1983–87)、合成ピレスロイド上市
84	キチン合成阻害剤 (IGR) ププロフェジン (アブロード) 上市
85	国際養蜂会議 (名古屋)
86	誘殺除去法でミカンコミバエ根絶、鹿児島県馬毛島でトノサマバッタが大発生
88	日本環境動物昆虫学会設立、気候変動に関する政府間パネル (IPCC) 設置「温室効果ガス問題」
91	日本応用動物昆虫学会と日本昆虫学会の合同大会 (1991–96) が合併への試行として実施された
92	日本ダニ学会設立、天敵利用研究会発足、セイヨウオオマルハナバチの本格輸入開始、地球サミット (リオデジャネイロ) で生物多様性条約、気候変動枠組条約採択、日中共同研究「東アジアモンスーン地域におけるウンカの移動実態解明」(1992–96)
93	日本線虫学会の設立、不妊化法でウリミバエ根絶、冷害凶作で米 250 万トンの輸入、アルゼンチンアリ定着
95	チリカブリダニ、オンシツツヤコバチが農薬登録される、生物多様性国家戦略の策定、農林害虫防除研究会設立
96	遺伝子組み替え Bt トウモロコシの上市、文部省科学研究費「昆虫の変態・休眠の分子機構」プロジェクト (1996–2000)、科学技術振興調整費による中核研究拠点 (COE) 育成プロジェクト「昆虫機能利用研究 (1996–2001)」
97	地球温暖化防止京都会議
98	日本は気象観測始まって以来の高温年、「環境負荷軽減のための病虫害群高度管理技術の開発」(1998–2002)
99	ペット大型甲虫輸入緩和、農薬使用量 50% 削減のための総合研究「環境負荷低減のための病虫害管理技術開発」(1999–2003)
2000	応用動物学・応用昆虫学学術用語集第 3 版、「インセクトリウム」廃刊
2	新・生物多様性国家戦略の決定
3	農水省の委託研究「21 世紀最大の未利用資源活用のための昆虫・テクノロジー研究」(2002–06)、日本生態学会創立 50 周年記念「外来生物ハンドブック」出版
4	COE「昆虫科学が拓く未来型食糧環境学の創生」(2004–08)、「生物機能を活用した環境負荷低減技術の開発」(2004–08)、特定外来生物による生態系等に係わる被害の防止に関する法律、カイコゲノムのドラフト解読を達成、「IPM マニュアル」出版
5	外来生物法によってセイヨウオオマルハナバチは「特定外来生物」に指定
6	農林有害動物・昆虫名鑑 増補改訂版 (387 pp., 3,375 種掲載) (学会創立 50 周年記念出版)
9	「ニカメイガ：日本の応用昆虫学」出版
10	昆虫関連の 14 学会からなる日本昆虫科学連合が設立され、国際的な対応窓口が出来た、生物多様性締約国会議 (COP10) が 2010 年 10 月に名古屋で開催

導入や各種の防除手段の見直しと総合的利用が図られ、「総合防除」や「害虫管理」が重要な戦略になってきた (深谷・桐谷, 1973; 中筋, 1997)。最近では「総合的有害生物管理」(IPM) を発展させた概念として、農業生態系を構成する生物群集全体のシステム管理を目指す「総合的生物多様性管理」(Integrated Biodiversity Management, IBM) が提唱されている (桐谷, 2004)。そこでは、害虫、天敵、ただの虫も含むすべての生物を被害許容水準以下の密度に、同時に絶滅閾値を下回らない密度に保持する人間とただの虫の「共存」が志向されている。

そこで管理を行う空間的広がりを考えたい。農家あたりの農地所有面積を日本、欧州、米国間で比較すると、それぞれ 2 ha, 40 ha, 200 ha であり、10–100 倍の違いがある。いま仮に 200 ha (一辺 1,400 m の正方形) を日本の農業地域にあてはめると、里地・里山のすべての要素が入る場合が少なくない。米国ミネソタ州を例にとってみると、ほとんどがトウモロコシと大豆の畑であるばかりか、それに隣

接する区画も同じで、単一の作物からなる大規模な農地である (桐谷, 2010a)。天敵は害虫の後から田畑に侵入する。大面積では両者の侵入の時間差と移動能力差によって、中心部では害虫の天敵からのエスケープがおこり、しばしば大発生がおこる。欧米で農地の生物多様性の必要性が強調されるのは、作物の大面積・単一栽培からくる天敵相や送粉昆虫相などの貧困化が理由であり、いわば構造的な原因による。これに対し日本 (東南アジアもふくむ) の里地・里山では空間的な異質性が高く、生物多様性に優れている。したがってこれらの地域における生物多様性の崩壊は、化学肥料と農薬の小面積への多投による集約的管理システムがもたらしたものであり、対策として個々の圃場を単位とした戦術的 IPM から、地域の害虫個体群密度の制御を視野に入れた戦略的 IPM への展開が望まれる。

(桐谷圭治)

表2 日本農学賞を受賞された昆虫関連研究者名簿（日本農学会，2009 より）

年	氏名	分野	課題（省略してある）	年	氏名	分野	課題（省略してある）
1929	梅谷与七郎	*	家蚕の卵巣移植と化性変化	1970	吉武成美	*	家蚕の起源と分化
1941	福士貞吉		イネ萎縮病	1971	諸星静次郎	*	蚕の眠性と化性
1944	田島弥太郎	*	蚕の染色体突然変異の遺伝学	1972	伊藤嘉昭		害虫個体群動態の生命表解析
1945	千賀崎義香	*	蚕の軟化病	1973	玉木佳男・湯島健		コカクモンハマキの性フェロモン
1947	弥富喜三		ズイムシアカタマゴバチの利用	1974	徳重陽山・真宮靖治・森本桂	**	松類のザイセンチュウ
1948	桑名寿一	*	クワノメイガの寄生蜂	1976	桐谷圭治		水稻害虫の個体群動態
1949	橋本春雄	*	家蚕の遺伝学とその利用	1977	堀江安宏	*	蚕の栄養生理
1950	深谷昌次		ニカメイガ発生予察の基礎研究	1979	深見順一		殺虫剤の選択毒性の生理・生化学
1951	大島格	*	家蚕微粒子病	1980	布目順郎	*	養蚕の起源と古代絹
1951	福田仁郎		ヤノネカイガラムシと石灰硫黄合剤	1980	三橋淳		昆虫の細胞培養
1951	古井甫	**	イネの線虫芯枯れ病	1982	川瀬茂実・渡辺仁	*	家蚕のウイルス病
1953	安松京三		ルビーアカヤドリコバチの利用	1983	岸本良一		ウンカ類の長距離移動
1955	桑山覚		北海道の稲作害虫と防除	1984	山本出		害虫防除の毒理学・化学生態学
1958	石井象二郎		ニカメイガの栄養生理と人工培養	1985	赤井弘	*	蚕の絹蛋白質生成と制御
1958	石森直人	*	蚕のウイルス病	1989	斎藤哲夫		殺虫剤抵抗性
1959	末永一・中塚憲次		イネウンカ・ヨコバイ類の発生予察	1990	山下興亜	*	家蚕の卵休眠の代謝調節
1961	鳥居酉蔵		在来天敵によるクリタマバチ防除	1991	藤條純夫		昆虫の移動性の生理・遺伝学
1962	長谷川金作	*	家蚕休眠ホルモンの分離と作用機構	1994	高橋正三		昆虫の信号物質
1963	三宅利雄		ウンカ類の休眠と越冬	1995	正野俊夫		殺虫剤抵抗性機構と遺伝性
1963	有賀久雄	*	家蚕・数種昆虫類のウイルス病	1998	満井喬		昆虫の表皮形成と体色変化の生理生化学
1964	八木誠政・小山長雄		鱗翅目の複眼	2000	久野英二		害虫個体群動態と数理生態的解析
1964	浜村保次・福田紀文・伊藤智夫	*	蚕の人工飼料	2003	正木進三		昆虫の光周性と季節適応
1966	内田俊郎		昆虫個体群の生態学的研究	2006	中筋房夫		害虫の総合的管理
1966	小林勝利・桐村二郎・鈴木美枝子	*	蚕の脳ホルモン	2009	湯川淳一		タマバエ類の分類と生態
1968	鮎沢啓夫	*	蚕ウイルス病の感染病理				

*：カイコ，**：線虫を研究材料とされた方。総受賞件数 460 件中 49 件内カイコ・線虫が 21 件。

生態学

自然環境下における生物の生活様式の究明を標榜する生態学の発祥は古いが、対象の主体が個体から種個体群、さらにその集合体としての群集に広がって急速な進展を見せ、近代科学としての地歩を固めたのは 20 世紀も中葉になってからのことである（Allee et al., 1949）。個体群成長や種間関係の数理解析、実験個体群によるその検証、野外個体群の動態や群集の構造解析等々、そこでめざましい成果を産み出した諸研究ではもちろん様々な生物が対象として取り上げられてきたが、その中でも多彩な生活様式によって繁栄を極め農林業など人間生活との関わりも深い昆虫類は、とりわけ重要な地位を占めてきた（伊藤，1976）。

この世界的な流れの中、農業近代化に伴う社会情勢の激変も加わって、わが国でも終戦直後から 1970 年代にかけて農林業害虫の生態研究も劇的な進展を遂げ、数多くの成果が蓄積された。最新・多彩な個体数調査・生命表解析技術を駆使して進められたニカメイガ、トビイロウンカ、ツマグロヨコバイ、ミナミアオカメムシ、ヤノネカイガラムシ、アメリカシロヒトリなど、多くの重要農業害虫の個体群研究は、それぞれの種の個体数変動機構を解明して広く昆虫個体群動態学上の優れた成果として国際的評価を得るとともに、折しも“環境に優しい農業”を求める社会情勢

に沿って強力に推進されはじめていた総合的害虫管理プロジェクト（IPM）の基幹として大きな役割を果たした（桐谷・中筋，1977）。

さらにこの 1970 年代頃からは、コンピュータによる大規模な数理解析、極微量物質の検出・同定を可能にした化学分析、さらには生命現象の遺伝子レベルでの解明を可能にした DNA 解析など、各種技術の飛躍的進歩を背景に、生態学自体の新たな変革期が始まった。そして以降 21 世紀初頭の今日まで、行動・進化生態学、個体群生態学、群集生態学という、対象レベルの異なる 3 分野それぞれが着実な進展を遂げるとともに相互の統一・融合による総合科学としての集成も着々と進んでいくことになる（嶋田ら，2005; Begon et al., 2006）。

生態学自体のこうした深化・多様化の流れを受けて、害虫個体群の生態研究でもこの間定型的な動態解析の枠を超えて多様化と国際化が大きく進んだ。それは例えば、移動性ウンカ類の海外飛来の実態や熱帯地域個体群の比較解析、微量化学物質を介した植物－植食性昆虫－捕食（寄生）者 3 者間相互作用の実態解明、生態的総合プロジェクトとしてのウリミバエ根絶事業の成功、寄生バチ、カメムシ、アブラムシ、アザミウマ、シロアリ、ハダニなど様々な種群の繁殖・生活史戦略の解明など、多岐にわたる成果に如実に示されており、それらはまた、農業害虫管理の基

本戦略にも様々な進展をもたらし続けてきた（中筋，1997）。

他方，社会的には，この時期の生態学界では人為由来の化学物質による環境汚染，地球温暖化，そして外来生物による生態系攪乱など，生物多様性を脅かす環境問題の深刻化が大きくクローズアップされ，そこから生まれてきた新分野，保全生態学の研究活動にも急速に世の注目が集まってきた（大串ら，2009）。

農業分野のIPMは元来このような問題意識を先取りして環境汚染抑制を主軸に組まれたシステムであるし，外来生物問題も，古くはヤノネカイガラムシから近年のイネミズゾウムシやスクミリンゴガイまで連綿と続く害虫侵入の歴史の中でずっと以前から重要視され，それなりに厳しい検疫対策が講じられてきた経緯がある。とはいえ，地球レベルでの環境攪乱は年々加速度的に深刻さを増し，もはや適切な保全策なしでは人類の安寧が脅かされかねないところまで来ていることは否めない。外来種問題についても，新しい「外来生物法」のもと，授粉用のセイヨウオオマルハナバチやペットとしての外国産甲虫類など，意図的導入種の野生化による生態系攪乱が問題視され，生物防除のための天敵生物導入にも生物多様性保全への周到な配慮が求められる現状がある。このような社会情勢を受けて，IPMに求められる理念もまた，かつての「駆除から管理へ」を超えて「管理から保全へ」に変遷しつつあるというべきであろう（佐久間，2008など）。

（久野英二）

生理学の発展

まず，1970年以降の生理学関連分野の進歩に大きな影響を及ぼした二つの事柄に触れる。一つは，70年代から急速に発展した天然有機化合物同定法である。分析機器の著しい性能向上によってホルモンやフェロモンなどの生理活性物質が次々と構造決定されて，生理現象を「もの」で説明できるようになった。もう一つは80年代後半からの分子生物学的技術の発展・普及である。生理学は形態や生態現象のメカニズムを追求する分野だけに，この技術は生理学に関係するほとんど全ての研究分野に革命的な進歩をもたらした。受容体や酵素などのタンパク質の探索がゲノムレベルで行えるところまで来ている。

ここでは生理学として生化学，行動学，化学生態学なども含め，1970年以降の応動昆における発展状況を述べなければならないが，限られた紙面であるので，学会賞および奨励賞の受賞対象研究の中で生理学に関連するものを中心に述べる。

1. 全体の動き

この間（1970年～2010年）の学会賞81件のうち生理関連の受賞は実に半数近い39件を数え，とくに2000年から

2010年をみると22件中13件という高率である。本学会が応用的研究のみならず，間接的あるいは将来的に応用に結びつくことが期待される基礎研究も重視していることが読み取れる。若手会員対象の奨励賞は2001年に創設されたのでまだ日が浅いが，同じく18件中9件が生理関連の研究に与えられている。

2. 化学生態学（学会賞13件33%；奨励賞4件44%）

当初はガやゴキブリのフェロモンに関する研究が多かったが，近年は社会性昆虫，3者系，植物と昆虫にかかわる物質など複雑な生態的関係を制御する物質の研究，物質の生合成や受容に関する分子レベルの研究も盛んに行われている。

3. 生育と休眠（学会賞9件23%；奨励賞3件33%）

昆虫をもっとも端的に特徴づける生理現象に関連し，脱皮，変態，休眠の機構に関する研究が進展した。近年ではこれらに関わるホルモンの生合成や作用機構の分子レベルでの解明，発育阻害ペプチド，体色制御ホルモンの発見など先駆的な研究が行われている。

4. 殺虫剤の作用機構・抵抗性機構（学会賞5件13%）

70～80年代に計5件が受賞し，その後この分野での受賞はないが，重要な研究分野であることには変わりがない。最近も作用機構や抵抗性要因が分子レベルで理解されるなど優れた成果が得られている。

5. 生化学（学会賞3件8%）

昆虫などの生体構成成分，生命維持の基本となるタンパク質やその代謝に関する基礎的研究は地味ではあるがその重要性は大きい。近年は機能を重視した研究にシフトしている。

6. 行動（学会賞3件8%；奨励賞1件11%）

摂食，配偶，寄生など昆虫の生命や種族維持に不可欠の現象を行動面から解析することは，化学的因子を重視しがちな化学生態学とのバランスを考えるうえで重要である。

7. 生体防御（学会賞2件5%）

昆虫があらゆる動物群の中で最大の種数を誇る背景には巧妙な生体防御機構があることを示した。比較生理学的な興味とともに応用にも大きな可能性をもつ分野である。

8. その他（学会賞4件10%；奨励賞1件11%）

昆虫の人工飼料，測時機構，共生と生殖などに関する研究の価値が評価された。

9. 学会誌の総説に見る生理学の発展

各研究分野の進展はしばしばその分野の第一人者によって総説として紹介される。近年は学会賞，奨励賞の受賞者は学会誌に受賞関連研究の総説を書くことが義務付けられたので総説の掲載は増える傾向にある。以下に，1970年以降2010年上半期までのApplied Entomology and Zoologyと日本応用動物昆虫学会誌に掲載された総説のうち生理学関連の論文のリストを掲載する。

- 和合治久 (1995) 昆虫の生体防御反応. 応動昆 39: 1-13.
- 河野義明・富田隆史 (1995) 殺虫剤抵抗性の分子機構. 応動昆 39: 193-211.
- Powell, G. and J. Hardie (2001) The chemical ecology of aphid host alternation: How do return migrants find the primary host plant? *Appl. Entomol. Zool.* 36: 259-267.
- Vet, L. E. M. (2001) Parasitoid searching efficiency links behaviour to population processes. *Appl. Entomol. Zool.* 36: 399-408.
- 塩尻かおり・前田太郎・有村源一郎・小澤理香・下田武志・高林純示 (2002) 植物-植食者-天敵相互作用系における植物情報化学物質の機能. 応動昆 46: 117-133.
- 神村 学 (2004) 幼若ホルモンの分子的作用機構—特に脱皮・変態の制御について—. 応動昆 48: 1-12.
- 塩尻かおり (2004) 生態系における生物間化学情報ネットワーク. 応動昆 48: 169-176.
- Numata, H. (2004) Environmental factors that determine the seasonal onset and termination of reproduction in seed-sucking bugs (Heteroptera) in Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 39: 565-573.
- De Boer, J. G. and M. I. Dicke (2005) Information use by the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae), a specialised natural enemy of herbivorous spider mites. *Appl. Entomol. Zool.* 40: 1-12.
- Danks, H. V. (2005) Key themes in the study of seasonal adaptations in insects I. Patterns of cold hardiness. *Appl. Entomol. Zool.* 40: 199-211.
- Watanabe, M. (2006) Anhydrobiosis in invertebrates. *Appl. Entomol. Zool.* 41: 15-31.
- Tanaka, S. (2006) Corazonin and locust phase polyphenism. *Appl. Entomol. Zool.* 41: 179-193.
- 水谷信夫 (2006) カメムシ類雄成虫のフェロモンとそれによる天敵捕食寄生者の誘引. 応動昆 50: 87-99.
- Hayakawa, Y. (2006) Insect cytokine growth-blocking peptide (GBP) regulates insect development. *Appl. Entomol. Zool.* 41: 545-554.
- 浅野昌司 (2006) *Bacillus thuringiensis* の鱗翅目昆虫に対する生物活性の検定方法とその課題. 応動昆 50: 283-296.
- Yasui, H. (2009) Chemical communication in mate location and recognition in the white-spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.* 44: 183-194.

(田付貞洋)

昆虫の季節適応研究の半世紀と応動昆—その断片

季節に対する昆虫の生活史の適応の本格的な研究は、ニカメイガの発生予察法を確立するために、1950年頃から始まっていた(正木, 2006)。それは越冬幼虫の休眠生理の研究(Fukaya and Mitsuhashi, 1961)に重点を置いていたのだが、1970年代に入ると新たな局面が切り開かれた。休眠が昆虫の季節適応の‘かなめ’であり、その調節にかかわる光周反応の普遍性が、ようやく認識されてきたのである。

ニカメイガの幼虫休眠も、光周期によって支配されていることがわかった。その休眠誘起の臨界日長は、北緯32度付近の約13.5時間から北緯43度付近の約15.5時間にいたるまで、緯度按比例して規則的に増加する勾配変異を形

図1 卵の休眠深度の選択に対する、石垣島のミナミダラスズの反応。最初の2世代(破線)では、卵期>35日の休眠卵を選択し、その後は休眠期間の違う3系統(A, B, C)と、不休眠系統(D)を選択した。A, B, C, Dはそれぞれ卵期150日、100-110日、50-60日、<20日(不休眠)を世代ごとに選択した。横軸：25~26℃における選択世代数。縦軸：その温度での休眠卵期の平均値(日数)。Dでは全卵の平均値。B系統は病気のために断絶したので、その後A系統から卵期100-110日の選択を再び始めた。その経過を点線で示した。休眠選択のどの系統でも、実験期間中に不休眠率は0%にはならなかった(正木, 未発表)。

成していることが、明らかにされた(岸野, 1970)。その他の多くの昆虫類とハダニ類においても、生活史の調査の一環として休眠誘起の臨界日長が測定され、その地理的変異も調査された(例えば Suwa and Gotoh, 2006)。

こうした地理的変異は、季節適応の必然的な結果なのであった。発育季節の長さとその期間の有効温度および日長は、緯度の函数として変化し、明瞭な地理的傾斜を示している。それに対応して休眠の誘起と覚醒のタイミングを変えることが、生存上の、したがって適応上の必須条件であることを、ニカメイガの臨界日長の規則正しい地理的変異が、明らかに示しているのだ。臨界日長だけでなく、幼虫発育期の長さ、その函数としてほぼ定まってくる成虫の大きさ、休眠期間の長さ(休眠の深さ)などにも、連続的な勾配変異のあることが知られている(Masaki, 1999)。

これらの変異は連続的であるのだから、複数の量的遺伝子がかかわっている場合が、多いのではなかろうか。このことは、選択実験によって検証できるはずである。例えば、卵休眠が短い亜熱帯のミナミダラスズから人為選択によって、温帯のマダラスズに匹敵するほどに休眠期間の長い系統を、容易に選抜することができる(図1; Masaki, 2002)。

応動昆での研究動向を反映して、全国大会においては季節適応にかかわる発表が、1970年頃から次第に増加した。

1978年から1998年までほぼ20年間にわたって、大会プログラムには休眠・光周性のセッションが設けられ、そこの発表が1990年以降には、しばしば40題を超えるようになった(正木, 2006). 季節適応にかかわるいろいろな問題を取り上げたシンポジウムや自由集會も繰り返し開催された.

そのハイライトは1980年、京都において開催された第16回国際昆虫学会議であろう. この会議においては、季節適応にかかわる2つのシンポジウムが開催された. 「昆虫の日周性と季節性における測時反応」と「生活史戦略: 季節適応と地理的適応」(Brown and Hodek, 1983を参照)である. そのどちらにも応動昆虫員が、企画・運営・講演発表などに大いに活躍した.

研究の進展につれて、光周反応による休眠調節の普遍性が確認されるとともに、季節適応の多様性が次第に浮かび上がってきた. 発生予察を目的として始まった季節適応の研究ではあったが、その視野は生物学的な重要性の認識にまで高められ、生態的・進化的な側面から、脳、食道下神経球、側心体、アラタ体などの内分泌系による休眠の調節機構といった生理的な問題にもおよんだ.

光周反応は昼か夜か、あるいはその両方の長さに対する反応だから、それを測る時計機構が必要である. この機構はどのような様式によって、作動しているのだろうか? その解析は、モンシロチョウ(Kono, 1970), ヨトウガ(Kimura and Masaki, 1993), ノシメマダラメイガ(Kikukawa et al., 1998)などで試みられている. 光周反応にかかわる体内時計(光周時計)の所在の探求は、ハエ類、ヤマユガ類、カメムシ類、オサムシ類において、精巧な外科手術や免疫組織化学の手法を駆使して精力的に行われ、さらに分子レベル・遺伝子レベルの現象の解析に迫っている(例えばGoto et al., 2010を見よ).

昔から世界的に高く評価されているカイコの研究においても、季節適応の分野で多数のすぐれた業績が現れた. その中でも、休眠卵においてグリコーゲンからのグリセリンとソルビトールの生成、さらに休眠終了にともなうその逆方向の反応の発見(Chino, 1958)や、休眠ホルモンの構造とその作用機構の解明(Yamashita, 1993)などは、特筆に値する例であろう.

季節適応の生態的な面でも、さまざまな展開があった. キリギリス類(Higaki and Ando, 2000)やクリシギゾウムシ(Higaki, 2005)などの2年以上の長い生活史の調節における休眠の役割、侵入害虫アメリカシロヒトリの臨界日長の地理的分化(五味, 2004), クロテンフユシャクの季節適応の分裂による同所的種分化(Yamamoto and Sota, 2009)などの興味深い発見があった. ヒメマルカツオブシムシの蛹化期を決める概年リズムに光周性がかかわっており、概日リズムの場合とよく似た位相反応曲線を示すこと

(Miyazaki et al., 2005)が証明されたのは、注目に値する.

このように、さまざまな分野での目覚ましい進歩によって、昆虫たちの季節適応についての理解は、次第に深められてきた. 過ぎ去った半世紀の間に蓄積されてきた膨大な研究成果は、与えられた紙数ではとても紹介しきれない. ここに取り上げたのは、筆者のきわめて恣意的な概観の、限られた小断片に過ぎない.

幸いにも最近、昆虫の季節適応に関係がある3冊の論文集が刊行された(竹田・田中, 1993; 田中ら, 2004, 2008). 収録されている論文は、いずれも第一線の研究者たちによって執筆されていて、季節適応研究の現状を知る手がかりを与えてくれる. そればかりでなく、ここでは紹介できなかった季節適応についての、数多くの研究業績を各論文の文献表によって検索できる.

(正木進三)

信号物質の利用

昆虫の交信に使われる信号(化学)物質には、同種間で作用するフェロモンと異種生物間で作用するアレロケミクス(他感物質)がある. 信号物質利用の研究は、1972年にチャノコカクモンハマキとリンゴコカクモンハマキの性フェロモン成分が解明された(Tamaki et al., 1971a,b)のを端緒として雌が空気中に分泌し雄を誘引するタイプの性誘引フェロモンについて1980年代にかけて展開された. 特にチョウ目については、主要作物の主要害虫についてはほぼ性フェロモン成分の解明が達成され、ナシヒメシンクイやモモシンクイなどの落葉果樹害虫、チャノコカクモンハマキ、チャハマキなどの茶樹害虫、コナガやハスモンヨトウ、シロイチモジヨトウなどの野菜類害虫を対象に大量捕獲法と交信攪乱法による防除研究が展開された(日本植物防疫協会, 2000). その結果、フェロモントラップを用いて雄を捕獲する大量捕獲法では顕著な防除効果が得られないことが次第に明らかになる一方で、合成性フェロモン

図2 複合交信攪乱剤の取り付け状況

の工業的合成法と長期間持続的に合成性フェロモンを放出する徐放性製剤が開発されたことにより、圃場に合成フェロモンを揮発させることによる交信攪乱法で防除効果が得られるようになった。さらに、90年代から2000年代にかけて落葉果樹や野菜害虫を対象に複数の合成フェロモンを同一製剤で処理できる混合剤が開発されてきた(図2)。

チョウ目昆虫の性フェロモン探索の対象はマイナー作物の主要害虫に移行してきた。抽出や生物検定に少数個体しか利用できない場合であっても、ガスクロマトグラフと触角電位(EAG)検出器を組み合わせたGC-EAD法(Struble and Arn, 1984)を利用して、まずメス分泌腺抽出物中の顕著なEAG活性を示す候補物質を特定し、合成化合物を用いた誘引実験により性フェロモン活性を確認するという手順が可能になり、少数の個体で性フェロモン成分の同定に成功する事例が相次いでいる。一方、重要害虫種であるにもかかわらず、合成性フェロモンの誘引性が弱い事例もみられる。このような種については、性フェロモン成分の解明にとどまらず雌雄間交信の全容解明が待たれる。

チョウ目以外では、1980年から90年代にかけて性誘引フェロモンがコウチュウ目やカメムシ目カイガラムシ類やカスミカメ類(安田・望月, 2009)において相次いで同定され、利用研究が進められてきた。なかでも、サトウキビ害虫のカンシャクシコメツキ類を対象とした大量捕獲法が1980年代から継続された。2000年代に入って南大東島全域を対象とした大規模な交信攪乱実験が展開され、着実な密度減少が認められてきた(Arakaki et al., 2008)。密度減少が交信攪乱剤による交尾阻害によるものであると確定するにはさらに慎重な検証が必要であるが、成虫期間が長いコウチュウ類に対する交信攪乱法はその効果を疑問視する向きもある中で注目される。カミキリムシ類では、ブドウトラカミキリのように雄が分泌して雌を誘引する性フェロモンが特定される(岩淵, 1999)一方で、ゴマダラカミキリのように異性を誘引する特定物質が認められない(深谷, 2002; Yasui, 2009; 安居・若村, 2009)ものといった多様性が認められている。ゴマダラカミキリやキボシカミキリでは、雄が雌に接触することによって行動が引き起こされる接触刺激性性フェロモンが同定されている(深谷, 2002; Yasui, 2009)。

また、カメムシ目のカメムシ類では、チャバネアオカメムシやホソヘリカメムシの雄が放出するフェロモンの化学成分が同定され、機能解明研究と並行して、発生調査などへの利用研究が進められている(水谷, 2006)。また、カメムシ類の雄が放出するフェロモン物質には天敵が誘引され、天敵誘導に利用する試みもなされてきた(水谷, 2006)。ゴキブリ類でも、チャバネゴキブリなどの性フェロモンや集合フェロモンの全容解明がなされてきた(勝又・西田, 2009)。

社会性昆虫においては、特にアリ類で巣仲間認識や寄生、共生に体表物質などの化学物質が重要な役割を果たしていることが、つぎつぎと明らかにされ、潜在的天敵とされるアリ類の積極的な害虫防除への利用(秋野・山岡, 1997; 辻井, 2010)や、アルゼンチンアリなど侵入種の制御法の端緒を開くことが期待される。

(若村定男)

昆虫に及ぼす地球温暖化の影響

日本で初めて気候変動が昆虫相に及ぼす影響に注目したのは桐谷(1988)である。それまでは、気温や降雨と害虫個体群の動態や越冬時の死亡率、発育速度などに関する研究成果が発表されていたが、気候変動と結びつける議論はなかった。次いで、持田(1991)も害虫類の分布への気候変動の影響に言及した。

地球温暖化が昆虫に及ぼす影響について初めてAEZに論文を掲載したのはMorimoto et al. (1998)であった。彼らは日本産の昆虫を非休眠、冬期休眠、低温感受性、高温感受性に分類し、それぞれ、世代数や分布域の変化に及ぼす温暖化の影響を検討した。Yamamura and Kiritani (1998)は、節足動物や線虫類のさまざまな分類群を対象に、発育零点や発育有効積算温度のデータから、温暖化による世代数増加の可能性を試算した(図3)。これに関連して、山口ら(2001)は、鹿児島県での14年間の8種群の発消長データを解析し、発育零点が10°C以下の害虫は、記録的な高温年であった1998年の春に出現の早期化が見られたことを示した。Yamamura and Yokozawa (2002)は、イネ縞葉枯病の発生地域を予測するために、全球気候モデルによる気候予測結果を用いてシミュレーションを行い、2060年代には、東北や北陸地方でイネ縞葉枯病の発生が増加する可能性を示唆した。

Yoshio and Ishii (2001)は、近年、北方に分布域を拡大しているナガサキアゲハの蛹の耐寒性を、各地の個体群間で比較し、本種が分布北限付近でも越冬できることと、耐寒性の変化を伴わずに分布域を拡大してきたことを示した。Yukawa et al. (2007)は、九州でのミナミアオカメムシの分布域は最寒月の平均気温が5°C以上の地域に限られており、温暖化に伴う5°C等温線の北上が本種の分布拡大をもたらしていることを示した。また、ミナミアオカメムシがアオクサカメムシと種間交尾を行い、イネが豊富で温暖な条件下では増殖力の高い前者が有利になり、後者と置き換わったことを九州でも示した。その後、Tougou et al. (2009)は近畿地方で、Yukawa et al. (2009)は四国や中国地方でミナミアオカメムシの分布域拡大の実態を示した(図4)。Musolin and Numata (2003a,b)はミナミアオカメムシの北上に関して、生理学的な立場から休眠誘起の条件やタイミングなどの研究を行った。

図3 年平均気温が15°Cから17°Cに上昇したときの水田節足動物群集の世代数の増加予測。斜線の上の数字は推定増加世代数(桐谷・湯川, 2010を改変)。

図4 日本におけるミナミアオカメムシの分布域北上を示す地図(Yukawa et al., 2007, 2009とTougou et al., 2009に基づき作成)

桐谷(2004)はハウスの栽培環境は地球温暖化を先取りしていることを指摘した。例えば、休眠性のないハスモンヨトウはハウスで冬でも繁殖でき、春に露地野菜でも目立つようになってきた(桐谷, 2010b)。また、減反による休耕地の増加とスギやヒノキの拡大造林に、地球温暖化が間接的に影響し、果樹カメムシ類や斑点米カメムシ類の多発に拍車をかけている(桐谷, 2007)。一方、地球温暖化は昆虫にさまざまな障害を引き起こす。これまでは最短発育温度が最適な高温と考えられてきたが、その温度に達する前に、発育障害や繁殖障害が生じることが明らかになってきた(桐谷, 2009a; Musolin et al., 2010)。また、Yukawa(2000)とYukawa and Akimoto(2006)は、タマバエと寄主植物のフェノロジーとの同時性を取り上げ、温暖化で同

時性が問題になる可能性を指摘した。なお、高CO₂による植物と昆虫の相互作用については今後の研究を待たねばならない。

1988年以降、桐谷は地球温暖化が昆虫に及ぼす影響について啓蒙を続け、多くの機会を捉えて日本での研究成果を世界に発信している(例えば、Kiritani, 2006a, b)。最近、地球温暖化と昆虫に関する日本での研究成果が出版された(桐谷・湯川, 2010)。

(湯川淳一)

外 来 昆 虫

1960年代まで農業害虫といえばウンカ、ヨコバイに代表される飛来型の昆虫が主流を占めたが、1970年代以降特に1980年代に入ってから施設園芸の増大と貿易の拡大に伴い、様々な国や地域から害虫が人為的に持ち込まれるケースが急増した。特に年中気温が安定したハウスなどの栽培施設は南方産の非休眠性農業害虫の定着も可能とした。ミカンキイロアザミウマ、オンシツコナジラミ、タバココナジラミ外来系統、マメハモグリバエ、アブラムシ類、ハダニ類などがこうした施設園芸の外来害虫として挙げられる。季節を問わない野菜や花卉類の栽培および輸出入が各国で活発となることで、これら施設園芸害虫の国際レベルでの分布拡大も問題となった(Kiritani, 1998)。

これらの外来害虫は特に増殖力が高く、世代期間も短いため、進化速度が速く、薬剤抵抗性も急速に発達するため、化学的防除が困難な種が多い。こうした難防除害虫の防除手法として、外国産の天敵節足動物の積極的導入が始まったことも1980年代の特徴といえる。オランダのコパート社がハダニの天敵である南米原産のチリカブリダニを商品化したことを起点として、寄生蜂、寄生バエ、肉食性の昆虫類など、次々と商品化され世界中で利用されるに至っ

図5 セイヨウオオマルハナバチの働き蜂 (国立環境研究所・井上真紀提供)

た、わが国でも 1990 年代から商品天敵昆虫の本格的導入が開始され、農薬登録もされるようになった。こうした生物資材の農業利用は、それまでの化学農薬による環境リスクや健康リスクを低減させる技術として大いに期待されたが、国内生産コストが需要に見合わないため、ほとんどの天敵農薬は外国製であり、中身も外来種であった。そして、1992 年の生物多様性条約発足に伴い、外来生物による生物多様性影響が国際的にもクローズアップされ、外来の天敵農薬や生物資材の生態影響についても議論されるようになった。そうした中で大きな話題となったのがセイヨウオオマルハナバチであった。

ヨーロッパ原産のセイヨウオオマルハナバチ (図 5) は優れた花粉媒介昆虫としてハウストマトで多用された結果、ハウスからの逃亡個体が北海道で野生化して分布を拡大したことから在来種への生態影響が問題となった。そして 2005 年に施行された環境省の外来生物法によって本種は「特定外来生物」に指定され、無許可での輸入および飼養が禁止され、使用するハウスには逃亡防止のためのネット展張が義務づけられることとなった。農業生産に貢献する昆虫が、環境保全目的で規制を受ける。食糧難の時代が過ぎ去り、環境への配慮が農業の前提となる新しい時代の到来を象徴する出来事であった (Goka, 2010)。

そして日本人の有り余る経済力と嗜好性が外来昆虫のペット化という新しいブームを生んだ。その代表が外国産クワガタムシ、カブトムシである。1999 年に植物防疫法による規制が緩和され、輸入が開始されて以来、外国産甲虫類の輸入許可種数はこれまでに 700 を超え、年間 100 万匹以上の生体が世界各地から輸入されている。これら外国産甲虫類についてもセイヨウオオマルハナバチ同様、外来生物としての生態リスクが議論されたが、それ以上に海外の原産地における商品としての乱獲が原産地生態系に与える

図6 ヨーロッパミヤマクワガタ (筆者描画)

ダメージの大きさも問題となる (Goka et al., 2004)。トルコでヨーロッパミヤマクワガタ (図 6) が急速に減少しているのは日本人の趣味のせいである、という記事が一流科学誌 Science にまで掲載され、日本の昆虫飼育ブームは従来の風物詩的習慣から悪趣味へとステータスを落としかねない状態にある。

外来生物からの生物多様性保全が謳われながら、2000 年代以降、経済のグローバル化の潮流に乗って、外来昆虫の侵入はより深刻な事態となっている。アルゼンチンアリ、セアカゴケグモ、サソリ等、人に直接被害を与える熱帯産の節足動物までもが物資にまぎれて上陸を開始し、さらに地球温暖化やヒートアイランド現象などの気候変動に伴い、分布域の拡大を続けている。加えて、2000 年の WTO 農業交渉以降、農林作物の流通規制緩和の波が押し寄せ、それまで検疫対象であったナミハダニなどの重要農業害虫が次々と検疫解除され、100 種近い農業害虫が「輸入自由」の時代となっている。

アジア、環太平洋諸国が経済発展を続け、今やあらゆる国が第一次産業から第二次産業主体へと移行する中、外来昆虫の問題も国際的均一化を迎えようとしている。

(五箇公一)

総合的害虫管理 (integrated pest management, IPM)

第二次大戦後に病虫害防除に用いられた有機合成農薬は、その高い効果ゆえに急速に普及し、農作物の増収と収量安定に大きく寄与した。1950 年代は農薬のファンタジー時代と言われたが、他方合成農薬の多用は、抵抗性の発達や潜在害虫の害虫化などの弊害をももたらした。1965 年に開催された FAO の専門家パネルは、農薬のみに依存した防除から脱却し、将来あるべき害虫防除についての提言を行った。提言には、1. 複数の防除法の統合、2. 経済的被害許容水準に従った防除、3. 害虫個体群のシステム管理が基本概念に盛り込まれた。当時この提言に沿った防除を総合防除 (integrated control) と言っていたが (深谷・桐谷, 1973)、1970 年代になって総合的害虫管理 (以下、IPM) と言われるようになった。

わが国でも、害虫防除の現場では 1960 年代後半ごろから有機合成農薬の多用に対する危機感が生まれ (湯島ら、

図7 日本応用動物昆虫学会大会でのIPM関連講演数の推移

1973), 新しい防除技術研究が始まった。農林省は1971年から5年間, 別枠研究「害虫の総合的防除法」を推進し, IPMの素材研究が活発になされた。性フェロモン利用, 害虫の被害解析に伴う要防除密度の設定, 害虫個体群管理のためのシステムモデルの作成などが行われた。この頃, 南西諸島と小笠原諸島で不妊虫放飼法によるウリミバエ, ミカンコミバエの根絶事業が始まり, 大量飼育技術に加えて, 根絶戦略の基礎となる生態学的研究が精力的になされた。これらの成果を踏まえて, 1993年八重山諸島のウリミバエ根絶を最後に, 日本全土から2種のミバエが駆逐された(小山, 1994a,b)。

1992年には「新しい食料, 農業, 農村政策の方向」が示され, 1999年には「食料・農業・農村基本法」が施行された。これに基づき, 化学肥料・合成農薬低減を目指す環境保全型農業推進へと農政の転換がはかられた。1997年には「総合的害虫管理学」(中筋, 1997)が出版されている。農林水産省は, 1998年から5年間プロジェクト研究「環境負荷軽減のための病害虫群高度管理技術の開発」を実施した。この成果は2004年に「IPMマニュアル」(梅川ら, 2004)として公表された。昆虫の細菌病毒毒素を製剤化したBT剤などの微生物殺虫剤, 昆虫の成長や脱皮を制御するホルモン作用を利用した昆虫成長制御剤, 近年侵入したミナミキイロアザミウマをはじめ, コナジラミ類, ハモグリバエ類など野菜, 花卉害虫防除のため天敵昆虫, 捕食性ダニなどを製剤化した天敵農薬, 落葉果樹の4-5種のチョウ目害虫の性フェロモン成分を配合した複合交信攪乱剤の開発などにより, 多様なIPMプログラムが設計可能になった。例えば, 1990年代半ばに岡山で提案された露地ナスのミナミキイロアザミウマのIPMは西日本に広く普及している(安田ら, 2009)。

日本応用動物昆虫学会大会では, 1975-8年に4回総合防除研究会が開催され, 1978年にはプログラムの演題区分に「害虫管理」が創設され4題の講演がなされた。1998年には害虫管理とは別に「IPM」が設けられ, 害虫管理と併

せて52題の講演がなされた。2007年には害虫管理全体で54題(全講演の10%), 加えて発生予察, 被害解析で29題の講演がなされた。因みに生物的防除は35題であった。2000年以降は害虫管理の講演数が生物的防除を上回っており, IPMが応用研究の主流になりつつある(図7)。最近ではIPMを発展させた概念として, 農業生態系を構成する生物群集全体のシステム管理を目指す「総合的生物多様性管理」(integrated biodiversity management, IBM)が提案されている(桐谷, 2004)。

(中筋房夫)

昆虫機能利用研究小史

昆虫の利用技術は大きく, (1) 個体の利用, (2) 生産物の利用, (3) 関連微生物の利用, (4) 昆虫機能の利用, の4つに分けられる(竹田, 2009)。ここで扱う“昆虫機能の利用”に関する研究分野はわが国独自といえるもので, 比較的新しく, 1980年代以降に発展した。

“昆虫機能”という言葉が最初に使われたのは, 1986年頃とされる。“昆虫機能”とは, 昆虫が持つ, 他の生物には見られない特異的生体・生理機能という意味で用いられた(竹田, 2003)。昆虫機能というキーワードが必要になった背景には, 1988年(昭和63年)になされた農林水産省が主管する試験研究機関の組織再編があった。1988年, 蚕糸業の急速な減少を受け, 蚕糸試験場は蚕糸・昆虫農業技術研究所(蚕糸・昆虫研と略)に改編された。産業官庁である農林水産省において, 新たに昆虫機能という研究分野を所掌する蚕糸・昆虫研の発足は, 昆虫機能利用産業の将来を見越してのものだったといえる。

しかしながら, 蚕糸・昆虫研が発足しても, 昆虫機能研究は産業利用に関してははなはだ未成熟であり, ただちに利用に結びつくようなものは少なかった。当時, 唯一, これまでにない新たな昆虫機能の産業化として注目を集めたものが, 1992年に東レが実用化した, カイコーバキュロウイルス系を用いたネコインターフェロンの生産と市場化であった(矢内ら, 2002)。

1990年代後半に入ると, 昆虫機能に関わる大型研究プロジェクトが進められるようになる。その一つが, 文部省科学研究費による重点領域研究「昆虫の変態・休眠の分子機構」というプロジェクト(1996-2000)で, 名古屋大学山下興亜氏がその総括責任者であった。このプロジェクトは参画者の主体が大学関係者であり, 昆虫機能の利用というよりは, むしろ昆虫の生命科学研究に重きが置かれた(科学研究費補助金データベース)。

一方, 昆虫機能の利用を本格的に指向したプロジェクト研究が1996年から開始された。蚕糸・昆虫研が進めた科学技術振興調整費による中核研究拠点(COE)育成プロジェクト「昆虫機能利用研究」(図8)で, 大規模な経費

図8 蚕糸・昆虫研 COE プロジェクト『昆虫機能利用研究』パンフレットの表紙

図9 遺伝子組換えカイコの1齢幼虫。導入されたGFP遺伝子が暗視野、UV下で蛍光を発している。(農業生物資源研究所提供)

支援があったのは2001年までの5年間であった。このプロジェクトでは、昆虫が産生する有用物質の探索や、その改変法の開発と利用、さらには“昆虫工場”による大量生産というアウトプットを目指した研究が、昆虫生命科学の基盤研究と同時に進められた(蚕糸・昆虫農業技術研究所, 2001)。

COE「昆虫機能利用研究」を受け、2002~2006年にかけて、昆虫機能利用研究をさらに進めたのが、農業生物資源研究所が進めた農水省の委託研究「21世紀最大の未利用資源活用のための昆虫・テクノロジー研究」プロジェクトである。このプロジェクトは製品化、市場化を強く意識し、遺伝子組換えカイコ(図9)を用いた有用物質生産系の開発、カイコゲノムの解読、有用遺伝子の機能解析、絹タン

パクの医療分野への素材開発などが進められた。このプロジェクトの推進により、カイコゲノムのドラフト解読がなされた(Mita et al., 2004)。また、ゲノム情報に基づいた害虫制御剤の開発法として、新規薬剤の効率的なスクリーニング法も提案された(篠田ら, 2009)。

カイコで遺伝子組換え技術が開発されたことは(Tamura et al., 2000)、昆虫機能の利用に関して大きな意義を持っている。遺伝子組換えカイコは、カイコバキュロウイルス系とは別な有用物質生産系として大きな可能性を秘めているだけでなく、シルクの機能的改変ツールとしても有効性が期待されるからである。2004年にはカイコゲノムのドラフト解読が日本と中国の研究グループにより、独立的に達成された(Mita et al., 2004; Xia et al., 2004)。カイコゲノム研究は日中両国の共同研究によりさらに進められ、2008年には精密な統合ゲノム情報が公開された(The International Silkworm Genome Consortium, 2008)。カイコゲノム情報は、遺伝子組換えカイコの利用とあいまって有用物質生産の重要なツールになるだけでなく、害虫防除分野においても鱗翅目の農業害虫を対象とした農業開発に有効と期待されている。

昆虫機能という分野が社会的に認知され始めて20年以上が経過した。そして今、昆虫機能研究は、“利用”という果実に向かいようやく花が開こうとしている。

(竹田 敏)

節足動物天敵を利用した害虫の生物的防除

1. はじめに

天敵昆虫を利用した害虫の生物的防除法は、主として侵入害虫に対して、その原産地から天敵を導入して放飼して定着させる伝統的生物的防除、室内で大量増殖した天敵を圃場や温室に人為的に放飼する放飼増強法、圃場に生息する土着天敵を保護して、その効果を利用する土着天敵の保護利用に分けられる(矢野, 2003)。

2. 伝統的生物的防除

表3に戦前からのわが国における伝統的生物的防除の成功例を示した。果樹を加害する固着性害虫に対する成功例が多いのが特徴である。1970年以後の事例については、1972年の日中国交回復とともに、中国原産の侵入害虫の天敵が中国から導入され成功を収めた。

ヤノネカイガラムシ *Unaspis yanonensis* は、1908年にわが国への侵入が確認された中国原産のカンキツ類の侵入害虫である。1980年になって中国の協力のもとに天敵の探索が行われ、四川省重慶で採集された2種の寄生蜂ヤノネキイロコバチ *Aphytis yanonensis* とヤノネツヤコバチ *Coccobius fulvus* がわが国に導入された。1981年に静岡県下で放飼されたヤノネキイロコバチは、その年のうちに高い寄生率を示した。長崎県口之津の果樹試験場では、1981年に温州ミカン園で両種が同時放飼され、両種寄生蜂の働きによ

表3 わが国における伝統的生物的防除の成功事例（広瀬，2003 を一部改変）

導入年・原産地	天敵	天敵の種類	対象害虫	対象作物
1911・台湾*	ベダリアテントウ	捕食虫	イセリヤカイガラムシ	カンキツ
1925・中国	シルベストリコバチ	寄生蜂	ミカントゲコナジラミ	カンキツ
1931・アメリカ	ワタムシヤドリコバチ	寄生蜂	リンゴワタムシ	リンゴ
1948・九州**	ルビーロウムシ	寄生蜂	ルビーアカヤドリコバチ	カンキツ
1980・中国	チュウゴクオナガコバチ	寄生蜂	クリタマバチ	クリ
1980・中国	ヤノネキイロコバチ	寄生蜂	ヤノネカイガラムシ	カンキツ
	ヤノネツヤコバチ			
1988・ヨーロッパ	ヨーロッパトピチピアメバチ	寄生蜂	アルファルファタコゾウムシ	レンゲ

* ハワイから台湾に導入されたものが日本に導入された。

** 福岡市で発見されたが、原産地は中国と考えられている。

り、ヤノネカイガラムシの被害果率は1984年には大幅に低下した（Furuhashi and Ohkubo, 1990）。1981年以後九州各県で放飼事業が行われた。ヤノネキイロコバチとヤノネツヤコバチは、かなり対照的な寄生習性や生態的特性をもち、共寄生した場合はキイロコバチが優勢であることが、研究の結果明らかとなった。Takagi and Hirose (1994) は、両種が野外で共存する理由について考察し、ヤノネカイガラムシが高密度の場合、多食性で分散・増殖能力の高いキイロコバチ、低密度ではヤノネカイガラムシに特異的で産卵能力の高いツヤコバチが有効に働き、両種が相補的に機能してヤノネカイガラムシが抑圧されると結論した。しかし和歌山県における調査では、1987年の両種の放飼後、ツヤコバチだけが低い寄生率を示し、1994年にはヤノネカイガラムシの密度を約100分の1にまで低下させた（Itioka et al., 1997）。

チュウゴクオナガコバチ *Torymus sinensis* は、中国では、わが国に侵入して主要害虫となったクリタマバチ *Dryocosmus kuriphilus* の土着有力寄生蜂である。わが国には、3回にわたって導入され、特に1982年にはかなり大量のクリタマバチ採集ゴールから羽化した寄生蜂が、熊本県と茨城県で放飼された。熊本県ではチュウゴクオナガコバチは定着したものの、寄生率が当初6年間は極めて低かったが、1989年になってようやく上昇し始めた。一方、茨城県で放飼された集団は順調に定着し、放飼3年後から寄生率が上がり始め、1989年にはクリタマバチの被害芽率を数%にまで低下させた（村上，1997）。村上ら（1994）は、近縁の土着種であるクリマモリオナガコバチ *Torymus beneficus* に対する二次捕食寄生者の影響が西日本でより強いことから、熊本県で放飼されたチュウゴクオナガコバチについても、二次捕食寄生者の影響で寄生率が当初上昇しなかったと考察している。

アルファルファタコゾウムシ *Hypera postica* は1980年代に侵入し、その後西日本で養蜂業者が採蜜に利用しているレンゲの害虫となった。1988, 1989年にアメリカから導入された4種の寄生蜂が九州で放飼されたが、1997年になって

そのうちの1種ヨーロッパトピチピアメバチ *Bathyplectes anurus* の定着が確認された（Takagi et al., 2005）。その後この寄生蜂の寄生率は福岡県下ではかなり上昇しており今後の結果が期待される。

Howarth (1991) は、伝統的生物的防除による外来天敵の導入が、在来の非標的生物、土着天敵や標的生物に近縁の食植性昆虫を絶滅させたり、大幅に減少させたりしていることを指摘した。昆虫天敵の導入については、アブラムシ類の防除に北米に導入されたナナホシテントウ *Coccinella septempunctata* やナミテントウ *Harmonia axyridis* が、土着のテントウムシ類を顕著に減少させた事例がよく知られている（例えば Roy and Wajnberg, 2010）。さらに1996年にFAOから「外来の生物防除資材の輸入と放飼に関する規約」が出された。わが国ではこれを受けて、1999年に当時の環境庁から「天敵農薬に係る環境影響評価ガイドライン」が出された（環境庁水質保全局，1999）。1993年に発効した「生物多様性条約」では、締結国に「生態系、生息地を脅かす外来種の導入防止、制御、撲滅」を義務づけている。これに関連して2005年にわが国で施行された「特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律」（外来生物法）では、害虫防除に利用する輸入天敵は、輸入規制、駆除の対象となる特定外来生物、未判定外来生物とはなっていないし、要注意外来生物のリストにもあげられていない。

しかしながら国際的には、現在では伝統的生物的防除だけでなく、放飼増強法において新たな外来天敵を輸入して利用する場合も、慎重な環境リスクの評価が行われるようになっている。イギリスやオーストラリアのように外来種だけでなく同種であっても外来系統の輸入を原則的に禁止している国もある。最近では伝統的生物的防除では、導入される天敵昆虫は寄生範囲の狭い捕食寄生者が主体である。放飼増強法においても、新たな天敵利用技術の開発は各国の土着天敵の利用が大部分を占めている。

3. 放飼増強法

放飼増強法の実用化については、わが国において1970

年代から大きな進展が見られた。1966年にハダニ類の捕食者であるチリカブリダニ *Phytoseiulus persimilis* が導入され、1960年代末から1970年代前半にかけて、大学や多くの国公立試験研究機関が参加して、生活史、捕食能力などに関する基礎研究から、大量増殖、貯蔵、農薬の影響評価、種々の作物における防除効果判定試験等の応用研究に至るまで広範な研究が行われた（森・真梶，1977）。コナジラミ類の捕食寄生蜂であるオンシツツヤコバチ *Encarsia formosa* については、1980年代に、生活史の解明、寄主-捕食寄生者系の動態機構の解析、放飼試験、密度調査法、シミュレーションによる天敵利用技術の検討などが行われた（矢野，1988）。

天敵利用の普及には、商品化された天敵の販売が重要なポイントであるが、そのためには、わが国では天敵の農薬としての登録が必要である。わが国で最初に農薬登録された天敵昆虫は、リンゴ、ナシの害虫であるクワコナカイガラムシ *Pseudococcus comstocki* の寄生蜂クワコナコバチ *Pseudophycus malinus* である。1970年に登録されたが、高い生産コストのため1年あまりで生産中止となった。しかし施設栽培の害虫の天敵として、1995年のチリカブリダニとオンシツツヤコバチの登録を皮切りに次々に農薬登録されるようになり、2010年現在18種の節足動物天敵が利用できるようになった（日本植物防疫協会，2006；林，私信）。またいくつかの天敵に影響が少ない選択性殺虫剤も利用できるようになったため、天敵と選択性殺虫剤を組み合わせた体系化も進んでいる。施設栽培における天敵の放飼面積は徐々に増加しつつある。節足動物天敵としては、ハダニ類やアザミウマ類の防除に用いられるチリカブリダニ、ミヤコカブリダニ *Neoseiulus californicus*、スワルスキーカブリダニ *Amblyseius swirskii* の利用が最も普及している。トマトのコナジラミ類の防除には当初オンシツツヤコバチの利用が普及した。しかし1996年以後、西日本を中心にタバココナジラミ *Bemisia tabaci* で媒介されるトマト黄化葉巻病、メロンやキュウリの退緑黄化病が大きな問題となり、オンシツツヤコバチをはじめするツヤコバチ類の利用は伸び悩んでいる。

タイリクヒメハナカメムシ *Orius strigicollis* の利用もアザミウマ類対象に普及しているが、クロヒョウタンカスミカメ *Pilophorus typicus*（Nakahira et al., 2010; Nishikawa et al., 2010）、オオメカメムシ *Geocoris varius*（大井田・上遠野，2007; 大井田ら，2007）など他の捕食性カメムシについて利用技術開発が進められ、農薬登録後の実用化が期待されている。メーカーが農薬登録して実用化されるという現在の状況は、天敵が有望でもメーカーが販売戦略上登録を行わない場合は実用化されないという問題がある。外来天敵のヒメジンガサカメムシ *Wollastoniella rotunda* はその一例である（Nakashima et al., 2004）。また捕食性カメムシは雑

食性で、植物からも吸汁して作物に被害を及ぼす場合が多く、しばしば害虫とみなされることも、特に捕食性カスミカメムシ類の実用化の障害となっている。

バンカー植物法（Yano, 2006）は、温室内においてバンカー植物で代替寄主や餌生物を飼育して、天敵の安定供給をはかる方法である。ハウスナスのワタアブラムシ *Aphis gossypii* の防除のため、バンカー植物にオオムギ、代替寄主にムギクビレアブラムシ *Rhopalosiphum padi* を利用するコレマンアブラムシ *Aphidius colemani* のバンカー植物が高知県で実用化された。しかし二次寄生蜂の発生や防除できるアブラムシの種類が限定されることが問題となった（Nagasaka et al., 2010）。そこで二次寄生蜂の問題が少なく多食性のショクガタマバエ *Aphidoletes aphidimyza* のバンカー植物法の開発が進められている。モモアカアブラムシ *Myzus persicae* の防除のためのギフアブラムシ *Aphidius gifuensis*（太田・大泰司，2005; Ohta and Honda, 2010）やハウス栽培コマツナのニセダイコンアブラムシ *Lipaphis erysimi* 防除のためのダイコンアブラムシ *Diaeretiella rapae* のバンカー植物法（巽ら，2005a,b）の開発も行われている。アザミウマ類やハダニ類の防除を対象にした、カブリダニ類など捕食性天敵のバンカー植物法の技術開発も進められている。

興味ある技術開発として、選抜により作出された遺伝的に飛翔能力を欠いたナミテントウの実用化研究が進められている（Seko and Miura, 2008, 2009）。本種の捕食能力は高いが餌のアブラムシ密度が低下すると成虫がすぐ分散するのが難点であったが、この系統を使用すれば問題は回避できる。

2002年の農薬取締法の改正にともない、採集した土着天敵を同一県内で使用する場合、農薬登録の必要のない特定農薬（特定防除資材）として利用できるようになった。さらに2008年になって、特定農薬として使用する土着天敵の同一県内での増殖が認められた。高知県では特定農薬としての土着天敵を利用する試みとして、採集した土着天敵の放飼や温室内に放飼されて増殖した天敵の他の温室へのリレー放飼が行われている。

4. 土着天敵の保護利用

害虫防除のための土着天敵の保護利用技術については、選択性殺虫剤を利用した技術開発が行われた。岡山県ではナミヒメハナカメムシ *Orius sauteri* が露地ナスのミナミキイロアザミウマ *Thrips palmi* の土着有力天敵であることが評価され、さらに選択性殺虫剤ピリプロキシフェンとナミヒメハナカメムシの効果を利用した総合防除体系が考案された（永井，1993）。さらに、ミナミキイロアザミウマには土着のナミヒメハナカメムシとピリプロキシフェンを併用し、ニジュウヤホシテントウ *Henosepilachna vigintioctopunctata* には、やはり選択性殺虫剤のブプロフェジンを散布する総

合的管理区と慣行防除区と比較したところ、ミナミキイロアザミウマによる被害は同程度に抑えられた。福岡県でも、ヒメハナカメムシ類が露地ナスのミナミキイロアザミウマの主要な天敵であることが確認され、ヒメハナカメムシ類を主体とする天敵類に影響の少ない薬剤を利用して、ミナミキイロアザミウマだけではなく、ワタアブラムシ、ハダニ類、ニジュウヤホシテントウ等すべての主要害虫を対象とする総合防除が試みられ成功した (Takemoto and Ohno, 1996)。

土着天敵の効果だけで害虫を抑圧することができれば、無農薬栽培で対象害虫を防除することができる。北海道のジャガイモのアブラムシ類は無農薬栽培条件で土着のヒメハナカメムシ類やテントウムシ類で低密度に抑えられた (伊藤ら, 2005; 伊藤・古川, 2009)。

最近では土着天敵の保護のため、植物を利用した天敵の涵養に関する研究が行われている。永井・飛川 (2007) は、景観植物として利用される花き類の天敵温存・誘引効果を調べ、カリフォルニアポピー、ペチュニアを誘引植物として選抜した。チャのカンザワハダニ *Tetranychus kanzawai* を土着天敵ケナガカブリダニ *Neoseiulus womersleyi* で防除するために、チャを加害しないナミハダニ *Tetranychus urticae* を茶園に隣接したチトニアで増やし、さらにケナガカブリダニを接種して増殖させると、ケナガカブリダニがチトニアから茶に移動してある程度効果を示すことがわかった (富所・磯部, 2010)。

カブリダニ類は圃場で薬剤抵抗性の発達しやすい天敵であり、薬剤抵抗性のカブリダニによりハダニ類を防除し、それが抵抗性を示す薬剤で他の害虫を防除する体系化が可能であると考えられる。Mochizuki (1994) は、静岡県下の茶園で合成ピレスロイド剤抵抗性のケナガカブリダニ個体群を発見し、この個体群が有機リン剤やカーバメイト剤にも交差抵抗性を示すことを確認した。網室を利用した実験により、この個体群が実用濃度の合成ピレスロイド剤ペルメトリン散布下でもハダニ類を制御できることがわかった。さらに望月は合成ピレスロイド剤抵抗性個体群が定着している茶園で、ペルメトリン散布区と、有機リン剤とネライストキシシン剤を散布する慣行防除区における、ハダニ類とペルメトリン抵抗性ケナガカブリダニの発生消長、ハダニ類、チャノミドリヒメヨコバイ *Empoasca onukii* 及びアザミウマ類の被害を比較した。合成ピレスロイド散布区におけるハダニ類の被害は軽微で、ヨコバイ類やアザミウマ類の被害は慣行防除区より低く抑えられた。

(矢野栄二)

微生物的防除研究の最近の進歩

1. はじめに

昆虫病原微生物 (entomopathogen) を利用した害虫防除

の歴史は 19 世紀までさかのぼり、ロシアの Metchnikoff が、天敵糸状菌 *Metarhizium anisopliae* をコガネムシ (*Anisoplia austriaca*) 幼虫の防除に利用したのが世界で初めての事例である (Steinhaus, 1949)。日本においては、日高 (1933) がマツカレハの防除に *Beauveria bassiana* を利用したのが最初の試みである。しかし、昆虫病原微生物を資材化した微生物殺虫剤の商業的利用は、20 世紀半ばまで待たなければならなかった。1944 年には、アメリカでマメコガネの防除剤として乳花病菌 (*Paenibacillus popilliae*) の製剤 (Doom) が世界で初めて農薬登録され上市された。さらに、アメリカにおいては、1961 年に現在世界中で最も広く利用されている卒倒病菌 (*Bacillus thuringiensis*) の製剤 (BT 剤) が上市され、1975 年には、タバコガ類の防除剤として核多角体病ウイルス製剤の Elcar が登録された。この後、アメリカやヨーロッパの国では、多くの天敵微生物が殺虫剤として開発され上市された。

1980 年 8 月に国立京都国際会館で開催された第 16 回国際昆虫学会議を記念して出版された「昆虫学最近の進歩」の中で、鮎沢ら (1981) は、1980 年までの微生物的防除研究の状況について報告している。本稿では主にその後の微生物的防除研究の進展について記述する。

2. *Bacillus thuringiensis* の利用

B. thuringiensis は、カイコガの卒倒病の病原体として、*Bacillus sotto* の学名で石渡 (1901) によって世界で初めて報告された。ドイツの昆虫病理学者 Berliner はスジコナマダラメイガ病死虫より本菌を分離し、*B. thuringiensis* と命名した。欧米では石渡 (1901) の研究が知られていなかったため、現在では長い間使用されてきた *B. thuringiensis* が使用されている。2001 年 11 月には石渡 (1901) によって本菌が発見されて 100 年経過したことを記念して、久留米市で *B. thuringiensis* に関する国際シンポジウムが開催された (Ohba et al., 2001)。*B. thuringiensis* の製剤 (BT 剤) は、鱗翅目昆虫の防除剤として、1961 年にアメリカで農薬登録され上市された。日本では、*B. thuringiensis* 製剤の利用が欧米と比べて遅れたが、この理由として養蚕業の存在が大きく関与している (Kunimi, 2007)。本菌がカイコガの卒倒病の病原として発見された経緯から、養蚕業への悪影響が大きいと判断され、農林水産省は本菌の微生物殺虫剤としての登録認可を制限していた。これに対抗するため、1971 年に日本植物防疫協会内に BT 剤研究会を発足させ、とくに、BT 剤散布が養蚕に及ぼす影響に関する調査研究を展開した (鮎沢ら, 1981)。その結果、BT 剤を注意して散布すれば養蚕に危害をもたらすことはないとの結論に達した。これを受けて、わが国では、1981 年には *B. thuringiensis* 死菌製剤、1982 年には *B. thuringiensis* 生菌製剤が農薬登録され上市された (表 4)。

当初、BT 剤は鱗翅目昆虫の防除剤として開発されたが、

表 4 日本において農薬登録された微生物殺虫剤

登録年	微生物名	商品名	申請会社名（登録申請時）
1974	<i>Dendrolimus spectabilis</i> Cypovirus	マツケミン	中外製薬（株）
1981	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	トアロー水和剤 CT	東亜合成化学工業（株）
1982	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	ダイポール水和剤	住友化学工業（株）
	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	チュウリサイド水和剤	サンド薬品（株）
	<i>Bacillus thuringiensis aizawai</i>	セレクトジン水和剤	協和発酵工業（株）
	<i>B. thuringiensis kurstaki</i> + <i>aizawai</i>	バシレックス水和剤	塩野義製薬（株）
1990	<i>Monacrosporium phymatopagum</i>	ネマヒトン	トモエ化学工業（株）
1993	<i>Steinernema carpocapsae</i>	バイオセーフ	(株) エス・ディー・エスバイオテック
1994	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	ガードジェット水和剤	(株) クボタ
1995	<i>Beauveria brongniartii</i>	バイオリサ・カミキリ	日東電工（株）
1996	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	ターフル水和剤	(株) クボタバイオテック
	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	デルフィン顆粒水和剤	(株) エス・ディー・エスバイオテック
1997	<i>Bacillus thuringiensis aizawai</i>	ゼンターリ顆粒水和剤	(株) トーメン
	<i>Steinernema kushidai</i>	芝市ネマ	(株) クボタ
1998	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	トアローフロアブル CT	東亜合成化学工業（株）
	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	バイオッシュフロアブル	日産化学工業（株）
	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	エスマルク DF	住友化学工業（株）
	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	ファイブスター顆粒水和剤	アグロカネショウ（株）
	<i>Pasteuria penetrans</i>	パストリア水和剤	(株) ネマテック
1999	<i>Bacillus thuringiensis aizawai</i>	クオークフロアブル	(株) トーメン
	<i>Bacillus thuringiensis aizawai</i>	レピタームフロアブル	(株) クボタ
2000	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	チューンアップ顆粒水和剤	(株) エス・ディー・エスバイオテック
	<i>Verticillium lecanii</i>	バータレック	アリスタライフサイエンス（株）
	<i>Steinernema glaseri</i>	バイオトピア	(株) エス・ディー・エスバイオテック
2001	<i>Bacillus thuringiensis aizawai</i>	フロアバック DF	住友化学工業（株）
	<i>B. thuringiensis kurstaki</i> + <i>aizawai</i>	ツービット DF	塩野義製薬（株）
	<i>Bacillus thuringiensis japonensis</i>	ブイハンター粒剤	(株) クボタ
	<i>Verticillium lecanii</i>	マイコータル	アリスタライフサイエンス（株）
	<i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	ブリファード水和剤	東海物産（株）
2002	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	バイオマックス DF	(株) 日本グリーンアンドガーデン
	<i>Bacillus thuringiensis japonensis</i>	ブイハンターフロアブル	(株) クボタ
	<i>Beauveria bassiana</i>	ボタニガード ES	アリスタライフサイエンス（株）
2003	<i>Homona magnanima</i> Granulovirus+	ハマキ天敵	アリスタライフサイエンス（株）
	<i>Adoxophyes orana</i> Granulovirus		
2006	<i>Bacillus thuringiensis aizawai</i>	サブリナフロアブル	明治製菓（株）
2007	<i>Bacillus thuringiensis aizawai</i>	エコマスター BT	クミアイ化学工業（株）
	<i>Spodoptera litura</i> Nucleopolyhedrovirus	ハスモン天敵	日本化薬（株）
	<i>Beauveria bassiana</i>	バイオリサ・マダラ	日東電工（株）
2008	<i>Paecilomyces tenuipes</i>	ゴッツ A	住友化学（株）
2010	<i>Bacillus thuringiensis aizawai</i>	ジャックポット顆粒水和剤	アリスタライフサイエンス（株）
	<i>Bacillus thuringiensis aizawai</i>	チューレックス顆粒水和剤	三井物産（株）

1977年にGoldberg and Margalitt (1977) によってカヤブユ等の双翅目昆虫に活性のある菌株 *B. thuringiensis israelensis* が発見され、さらに、1983年には、Krieg et al. (1983) によってマメコガネ等の鞘翅目昆虫に活性のある *B. thuringiensis tenebrionis* が発見されたことにより、これら3目の害虫をターゲットにしたBT剤が開発されている。また、1992年には九州大学の大庭によって、コガネムシに活性のある *B. thuringiensis japonensis* Buibui 株が発見され (Ohba et al., 1992)、本株を製剤化したブイハンター粒剤が2001年に農薬登録された (表4)。現在では線虫、ダニ、ハジラミに殺虫活性を示す *B. thuringiensis* 菌株が報告されている (佐藤, 2000)。

BT剤は世界で最も利用されている微生物殺虫剤であるが、近年では、BT剤の殺虫活性成分である δ 内毒素をコードしている遺伝子を組み込んだワタやトウモロコシが

作出され、アメリカ、ブラジル、アルゼンチン、中国、インド等の国で大規模に栽培されている。2009年現在、 δ 内毒素遺伝子を導入した害虫抵抗性トウモロコシおよび害虫抵抗性ワタの世界での栽培面積は、それぞれ3,530万ヘクタールおよび1,500万ヘクタールで、この間増加し続けている (図10)。なお、これらの面積には、 δ 内毒素遺伝子とともに除草剤耐性遺伝子を導入したトウモロコシおよびワタ (スタックトウモロコシおよびスタックワタ) の栽培面積も含まれている。北米や南米では、今後、トウモロコシ、ワタ、ダイズにおける鱗翅目害虫の防除は、 δ 内毒素遺伝子を組み込んだ遺伝子組換え作物の利用が主流を占められると思われるが、 δ 内毒素抵抗性害虫の出現が顕在化し、その対策に苦慮している。近年、 δ 内毒素に対する抵抗性のメカニズムに関する研究が活発に行われており、 δ 内毒素の受容体の構造が重要な役割を果たしていることが示唆

図 10 遺伝子組換え作物の栽培面積の年次変動

されている (Bravo et al., 2005).

3. 昆虫病原糸状菌の利用

前述したように、日本で初めて昆虫病原糸状菌を害虫の防除資材として利用したのは、日高 (1933) である。日高 (1933) は、白きょう病菌 (*Beauveria bassiana*) 分生子懸濁液をマツカレハが発生しているマツ林に散布し、高い防除効果が得られることを明らかにした。その後、昆虫病原糸状菌を利用した害虫の防除試験が多数試みられている (表 5) が、1980 年代まではその多くが森林およびクワや果樹の永年性作物の害虫が対象となっている。果樹害虫では、*Beauveria bassiana* を利用したミカンネコナカイガラムシの防除試験、*Aschersonia aleyrodis* を利用したミカンコナジラミの防除試験、*Paecilomyces lilacinus* を利用したクワコナカイガラムシとイセリヤカイガラムシの防除試験、*Paecilomyces fumosoroseus* を利用したモモシンクイガの防除試

表 5 昆虫病原糸状菌を利用した害虫防除試験

標的昆虫	植物 (作物)	菌種名	実施年	防除率 (%)
マツカレハ	マツ	<i>Beauveria bassiana</i>	1933	70–90
オオスジコガネ	ヒノキ苗圃	<i>Beauveria brongniartii</i>	1941	N/A ^a
カイコノウジバエ	クワ	<i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	1946	>70
モモシンクイガ	モモ	<i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	1955	95
オオスジコガネ	ヒノキ苗圃	<i>Metarhizium anisopliae</i>	1957	86
ミカンネコナカイガラムシ	ミカン	<i>Beauveria bassiana</i>	1959	85–91
クワコナカイガラムシ	ナシ	<i>Paecilomyces lilacinus</i>	1961	48
イセリヤカイガラムシ	ミカン	<i>Paecilomyces lilacinus</i>	1961	100
ミカンコナジラミ	ミカン	<i>Aschersonia aleyrodis</i>	1966	N/A
マツノマダラカミキリ	マツ	<i>Beauveria bassiana</i>	1980	59
キボシカミキリ	クワ	<i>Beauveria brongniartii</i>	1984	50–100
ヒノキカワモグリガ	ヒノキ	<i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	1988	74
ゴマダラカミキリ	ミカン	<i>Beauveria brongniartii</i>	1989	49–77
ミナミキイロアザミウマ	メロン	<i>Beauveria bassiana</i>	1991	99
コガネムシ類	サツマイモ	<i>Metarhizium anisopliae</i>	1994	55
オンシツコナジラミ	トマト	<i>Beauveria bassiana</i>	1997	100
ワタアブラムシ	トマト	<i>Beauveria bassiana</i>	1997	100
シルバーリーフコナジラミ	トマト	<i>Beauveria bassiana</i>	1997	100
マツノマダラカミキリ	松倒木	<i>Beauveria bassiana</i>	1997	40–90
コナガ	キャベツ	<i>Beauveria bassiana</i>	1998	90
ワタアブラムシ	トマト	<i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	2003	24–48
オンシツコナジラミ	ナス	<i>Beauveria bassiana</i>	2007	80–90
モモアカアブラムシ	ナス	<i>Beauveria bassiana</i>	2007	40–80
ミナミキイロアザミウマ	ナス	<i>Beauveria bassiana</i>	2007	95–100
オンシツコナジラミ	ナス	<i>Verticillium lecanii</i>	2007	70
モモアカアブラムシ	ナス	<i>Verticillium lecanii</i>	2007	50
ミナミキイロアザミウマ	ナス	<i>Verticillium lecanii</i>	2007	100
オンシツコナジラミ	ナス	<i>Metarhizium anisopliae</i>	2007	70
モモアカアブラムシ	ナス	<i>Metarhizium anisopliae</i>	2007	75
ミナミキイロアザミウマ	ナス	<i>Metarhizium anisopliae</i>	2007	100
オンシツコナジラミ	イチゴ	<i>Paecilomyces tenuipes</i>	2007	80
イチゴゲナガアブラムシ	イチゴ	<i>Paecilomyces tenuipes</i>	2007	100
オンシツコナジラミ	トマト	<i>Lecanicillium muscarium</i> ^b	2008	66–100
オンシツコナジラミ	トマト	<i>Lecanicillium spp.</i> ^c	2008	82–100
オンシツコナジラミ	キュウリ	<i>Lecanicillium muscarium</i> ^b	2008	84–100
オンシツコナジラミ	キュウリ	<i>Lecanicillium spp.</i> ^c	2008	84–100

^a N/A (未調査)。

^b = *Verticillium lecanii*。

^c *Lecanicillium spp.* 2 菌株のプロトプラスト融合株。

験が行われたが、これらの菌株は、実用化されなかった。

クワの害虫であるキボシカミキリによる被害は、1980年代に全国的となり、枯死する桑樹が多数出現した。本種は穿孔性害虫であるため、散布した化学殺虫剤が幼虫の生息する桑樹内部に到達しにくいことや、本種の成虫が発生する時期は、カイコの飼育時期と重なるため、桑園に殺虫剤を散布することは不可能である。河上（1978）はカイコにはほとんど病原性が無く、キボシカミキリに強病原性の *Baeuveria brongniartii* (= *Baeuveria tenella*) を桑園で採集したキボシカミキリ死体から分離した。本種は、キボシカミキリだけでなく、果樹の害虫であるゴマダラカミキリにも病原性があることが明らかとなり、両種の防除剤として日東電工（株）により製剤（バイオリス・カミキリ）が開発され、1995年に農薬登録された（表4）。バイオリス・カミキリは、*B. brongniartii* の分生子を人工的にパルプ不織布に固定したシート剤で、これまでにない新しいタイプの微生物殺虫剤である。本剤は他の微生物殺虫剤のように散布されることは無く、柑橘や桑の樹幹や枝の分岐部等に取り付けられる。シート剤に接触したカミキリムシは、1~2週間後に感染致死する。本製剤は、極めてユニークな剤型で、わが国以外ではこの様な剤型の微生物殺虫剤は利用されていない。マツノマダラカミキリをターゲットにした *B. bassiana* の同様な製剤（バイオリス・マダラ）が2007年に農薬登録されている（表4）。

近年では、ハウスの野菜に発生する吸汁性害虫を標的とした試験が増加している。これらの試験は、海外で開発された製剤を利用した防除試験である。また、増田（1998）が分離した *B. bassiana* は、露地栽培のキャベツに発生するコナガに対して防除効果が高く、これまでの「露地栽培の害虫に対しては天敵糸状菌の利用は困難である」との考えを払拭した菌株である。さらに、住友化学工業（株）が開発した *Paecilomyces tenuipes* の製剤（ゴッツ A）は、2008年に農薬登録され上市されており、オンシツコナジラミやイチゴコナジラミに対して、防除効果が高いことが報告されている（農林水産省、2010）。

昆虫病原糸状菌を利用した微生物的防除研究で最も注目されたのが、oil formulation 技術の開発である。糸状菌の分生子を綿実油や大豆油に懸濁した製剤は、分生子を界面活性剤に懸濁した製剤と比べて、病原力が高く、低湿度条件下でも防除効果が高いことが明らかにされた。この現象は、分生子を油に懸濁することにより、疎水性の昆虫の皮膚に付着する分生子が多くなることに起因している。この技術は、*Metarhizium flavoviride* を利用したサバクトビバッタの防除研究で開発された（Bateman et al., 1993）が、現在では他の菌種にも応用されている。

4. 昆虫病原ウイルスの利用

日本で初めて昆虫病原ウイルスを害虫の防除資材として

利用したのは、阿久津喜作氏である。Akutsu（1967）は、ヨトウムシの核多角体病ウイルス包埋体浮遊液をキャベツ畑に散布し、ヨトウムシ幼虫に対する防除効果を調査した結果、80%以上の死亡率が得られることを報告した。その後、昆虫病原ウイルスを利用した害虫の防除試験が多数試みられている（国見、2008）。大規模な防除試験に用いられたウイルスとしては、マツカレハ細胞質多角体病ウイルス、アメリカシロヒトリ核多角体病ウイルス、ハスモンヨトウ核多角体病ウイルス、クワゴマダラヒトリ核多角体病ウイルス、リンゴコカクモンハマキとチャハマキの顆粒病ウイルスがある（Kunimi, 1998; 国見、2008）。マツカレハ細胞質多角体病ウイルスのマツカレハの防除剤としての利用に関する研究は、1960年から林業試験場（現在の（独）森林総合研究所）で精力的に行われ、森林での大規模な野外散布を経て、1974年4月にマツケミンの商品名で農薬登録された（表4）。マツケミンは、国立林業試験場で開発されたため、その利用は国有林に限定された。残念ながら、本剤は1995年に登録が失効されている。

アメリカシロヒトリ核多角体病ウイルス（HycuNPV）は、1970年代と1980年代において桑園や街路樹に発生した幼虫の防除に利用された。東京都では、東京都蚕糸指導所で大量増殖した HycuNPV を街路樹に発生したアメリカシロヒトリの防除剤として、市町村に無料配布する事業を展開した。さらに、東京都蚕糸指導所では、本事業での経験を活かし、クワゴマダラヒトリ核多角体病ウイルス（SpimNPV）を利用したクワゴマダラヒトリの防除法を開発した。クワゴマダラヒトリは、伊豆七島の八丈島で1970年代後半から異常発生し、島の重要な産業である園芸作物に多大な損害を与えていた。1980年までは有機リン系の化学合成殺虫剤の地上散布が全島的に行われていたが、大発生の終息には至らなかった。島という隔離された生態系での化学合成農薬の大規模な散布は、島の水資源を汚染するばかりでなく、島に生息する野生生物に対しても悪影響を及ぼす可能性があることから、これらの問題を生じない代替防除技術の確立が急がれていた。国見（1986）は、クワゴマダラヒトリの詳細な生態を明らかにするとともに、SpimNPVを利用した防除法を開発した。1982年から1984年までの3年間に、八丈島の延270ヘクタールの地域に SpimNPV が散布され、高い防除効果が得られている。

ハスモンヨトウ核多角体病ウイルス（SpltNPV）を利用したハスモンヨトウの防除法の開発研究は、岡田（1977）により精力的に行われた。1984年から開始された農林水産省の高度防除技術推進特別対策事業において、SpltNPVの有効性が農家にも認められる成果が得られている。さらに、2000年~2004年に行われた生物系特定産業技術研究機構によるミレニアム研究プロジェクト（新事業創出研究開発事業）において、SpltNPVの実用化研究が行われ（国見、

2002), 2007年3月に「ハスモン天敵」の商品名で農薬登録された(表4)。日本国内で最も散布面積の多いウイルス資材は、鹿児島県におけるリンゴコカクモンハマキ顆粒病ウイルス(AdorGV)とチャハマキ顆粒病ウイルス(HomaGV)である。鹿児島県では、従来これら2種のハマキガの防除には、有機リン系の化学合成殺虫剤が用いられていたが、これら殺虫剤に対して抵抗性を獲得した系統が出現し、防除が困難になっていた。鹿児島県では、これらの問題を解決するため、1985年より国の補助金を受けAdorGVとHomaGVを利用したハマキガの実用散布試験を開始した。1990年から1992年には、低コスト防除体制整備事業(国庫補助)によりGV増殖施設が県内5カ所に設置された。これらの増殖施設では、チャハマキとチャノコカクモンハマキ健全虫が飼育され、HomaGVとAdorGVをそれぞれチャハマキとチャノコカクモンハマキ幼虫に接種して得た罹病死体からGV粗精製液を調製し、製剤化して各農家に配布した。GV散布は年に1回一番茶収穫後に行われた。GV散布時期は、各地の病害虫防除所でのフェロモントラップの予察データを基に決定され、その情報が農家に提供されている。1995年のGV散布面積は5,850 haで、これは鹿児島県の茶園の77.2%を占めている(Nishi and Nonaka, 1996)。これらの成功を踏まえ、AdorGVとHomaGVを製剤化したハマキ天敵が2003年3月に農薬登録された。

ウイルス剤に関しては、アメリカを中心として遺伝子組み換えウイルスの開発研究が進展している(Kamita et al., 2005)。遺伝子組み換え技術は、ウイルス殺虫剤の短所を補うために利用されている。現在とられている組み換えウイルス作出の戦略としては、1) 遅効性の改善、2) 宿主域の拡大、3) 病原力の増強があげられるが、実用レベルに到達しているのは、遅効性を改善するために作出された組み換えウイルス殺虫剤だけである。外来遺伝子を挿入した組み換え核多角体病ウイルス(NPV)は、枚挙にいとまがないが、挿入した遺伝子は、その機能から、1) 昆虫に特異的に作用する毒素遺伝子、2) 昆虫が保持している酵素遺伝子、3) 昆虫のホルモン遺伝子の3種類に大別される(仲井・国見, 2000)。作出された組み換えウイルスの中で実用化が最も近いのは、サソリ毒素遺伝子を組み込んだ*Autographa californica* NPVと*Helicoverpa armigera* NPVで、アメリカや中国で野外散布試験が行われ、高い防除効果が得られている。さらに、捕食虫や寄生蜂への悪影響がないことも報告されている(Kamita et al., 2005)。

近年ウイルスの感染増進物質として脚光を浴びている物質に、スチルベン系の蛍光漂白剤がある。蛍光漂白剤の感染増進作用は、この物質のウイルスの紫外線に対する失活阻止効果を検索する過程で発見された。現在、ドクガ科、ヤガ科、ハマキガ科などの鱗翅目昆虫において蛍光漂白剤

によるNPVの感染増進が報告されている。Tinopal(あるいはM2Rなど、いずれも商品名)をウイルス液中に1%添加すると、ハスモンヨトウのNPVに対する感受性が約1,000倍以上増進される(Okuno et al., 2003)。このような蛍光漂白剤の感染増進メカニズムに関しては、蛍光漂白剤が中腸の内腔を保護する囲食膜を破壊するため、ウイルスの感染が増進されることが明らかにされている。

(国見裕久)

日本におけるダニ学の発展

ダニ学の研究領域は、生物学、農学、医学、獣医学など多岐に及ぶ。従って、研究対象となるダニ類の分類群も様々であり、また研究手法も伝統的な分類学から、近年発展してきた分子生物学まで広がりがあり、基礎ダニ学と応用ダニ学の研究が併行、融合している点でも、昆虫学と同様の多様性を持つ。わが国はこれまでに多くのダニ学研究者を産み、各分野の研究者の層の厚さや研究の質・量からみて、日本のダニ学は世界のトップクラスにある。研究組織としては1973年にダニ類研究会が立ち上がり、1992年にはそれを発展解消する形で日本ダニ学会が設立された。以来、毎年学会大会が開催され、年2号の学会誌が刊行されることにより、ダニ類研究者間の交流が維持されてきた。

日本のダニ学において特筆すべき点は、各分類群をそれぞれ優れた分類学研究者がカバーし、それを元にダニ類の図鑑が刊行されてきたことである。1980年にはわが国最初の本格的な「日本ダニ類図鑑」(江原, 1980)が発刊された。この図鑑は、植物寄生性ダニ類だけでなく、動物寄生性や土中、地表、水中などに生活する自由生活のダニ類など多岐に及ぶダニ類について、22名の様々な領域にまたがる専門家により、日本産975種について記載されている。

1. 農学領域におけるダニ

農学領域のダニ類の図鑑としては、1993年に「日本原色植物ダニ図鑑」が、さらには16年後の2009年にはそれを大幅改訂した「原色植物ダニ検索図鑑」(江原・後藤, 2009)が上梓された。この図鑑では、植物寄生性ダニ類を中心に22名の著者によって最新の検索表が完備されている。特に農林業で重要なハダニ類とそれらの捕食性天敵を含むカブリダニ類については、わが国でこれまでに記載されたすべての種について記述がなされ、主要種については単に標本の線画だけでなく生態も含めたカラー写真が完備されており、平易な解説が付与され、分類学に通じていない人にもわかりやすい著書となっている。昆虫の図鑑は世界にあまたあるが、ダニ類についてはこのような図鑑は世界のどこを見ても類を見ない。また、この図鑑の発刊に先立ち、ハダニ類とカブリダニ類については、属の再編や和名の変更などの大幅な改訂があったが、この図鑑はそれらの改訂をすべてカバーしており、日本産ハダニについては

ほぼ完成の域にある。このような地道な努力に基づいた分類学の研究と普及、および小さいながらもがっちりした学会組織があつてこそ、広い研究分野にまたがった日本のダニ学の発展があつたと言えよう。

農業領域におけるダニ学は、1970年代よりそれまで記載的な生活史の研究や伝統的な分類学が中心であつた状態から、生態学を中心とする新たな展開が始まつた。例えば、個体群動態解析、ハダニとカブリダニの相互作用システム解析など、当時の生態学の隆盛と合致した個体群レベルの研究が急速に進展するようになった。また、時を同じくして、休眠性や食性などの適応的変異の研究、行動生態学や化学生態学の観点からのダニ類の研究も盛んになった。1985年にダニ類研究の先進国であるオランダから画期的な著書 (Helle and Sabelis, 1985a,b) が刊行された。2冊から成る著書 (それぞれハダニおよびそれらの天敵類が中心) は、教科書というよりも生態学を中心にした当時の最新の研究を紹介したものであり、日本だけでなく世界のダニ学に大きなインパクトを与えた。この著書は、欧米の著書では珍しく、日本の研究雑誌に掲載された論文も随所に引用されており、それに刺激されてダニ類の研究に入つていった若手の研究者も多かったと思われる。

さらに1980年代になるとアロザイム、90年代からはDNA塩基配列に基づく変異の検出の研究がダニ学でも取り入れられるようになってきた。これにより、種の識別が困難なハダニ類において、同胞種が別種として分離され、逆に別種とされていた近縁種が同一種として統合され、ハダニ類の属や種の再編にも影響を与えた。また、ごく最近になって、分子遺伝学的研究がダニ類のさまざまな研究分野に急速に取り入れられ、DNAバーコードによる種の識別だけでなく、個体群間の遺伝子交流を解析するツールとして、微小なダニ類の個体群構造の研究を進歩させた。

応用的な面では、1990年代から減農薬による害虫の総合的管理の考え方が一般にもある程度定着するにつれ、猛威をふるっていたハダニ類の多発が以前よりも少なくなり、果樹園や茶園などではハダニ類の優占種やそれらを捕食するカブリダニ相にも変化が生じてきた。とはいえ、依然としてハダニ類は侮れない害虫であり、特に施設園芸ではハダニによる被害が大きい。その防除のために、カブリダニ類などの天敵農薬の利用がわが国でも進んできたが、気候の冷涼な北ヨーロッパなどと比べて使いにくく、普及は期待ほどには進んでいないのが現状である。ただ、最近、カブリダニがアザミウマの防除資材として広く普及していることや、カブリダニが農生態系の生物多様性の研究対象となっている点も特筆すべきである。

わが国の植物ダニ学の発展を背景に、1996年に14名の研究者によって「植物ダニ学」(江原・真梃, 1996) が刊行され、分類学、生態学、生化学など、植物ダニ学の広い

領域をカバーしたこの教科書は、その当時までの研究を総括した貴重な資料を提供している。また、1999年に「第4回植物寄生性ダニ類の個体群動態に関する国際シンポジウム」が京都で開催された。このシンポジウムでは、個体群動態に限らず幅広い分野の発表や参加者があり、その成果は *Experimental and Applied Acarology* の2つの特別号に掲載されている (Takafuji et al., 2000, 2001)。この国際的な合会では、わが国の植物ダニ学の研究者層の厚さを示すものであつたが、同時に、日本の研究者が研究の実施だけでなく、研究組織においても国際的にリーダーシップを発揮する必要性も浮き彫りになった。現状を見ると、かつてのように分類学に専念できる研究者が少なくなり、さらにダニ学のみに没頭できる環境ではなくなってきたことは注意すべきである。一方、最近になって中堅のダニ類研究者が国際集會に数多く参加し、また海外での研究を経験していることは喜ばしいことである。

2. 医学領域におけるダニ

人の病気と関わるダニは、無気門亜目 (ヒョウヒダニ、ヒゼンダニ)、前気門亜目 (ツツガムシ、ニキビダニ)、中気門亜目 (イエダニ)、後気門亜目 (マダニ) など幅広く、皮膚病や喘息とともに、重要な病原体の媒介者となっている。以下のように、これらに対する日本の研究者の貢献は非常に大きい。

疾病と関わるダニ類として古くから知られるもののひとつにツツガムシがある。古くは東北地方日本海側に注ぐ大河川の河川敷のハタネズミを宿主とするアカツツガムシが主な病原体保有者 (保因者) で、致死率が高く (約60%)、抗生物質のない時代には大変恐れられ、これは「古典型ツツガムシ病」と呼ばれる。1950年代に入り八丈島や富士山麓で新型のツツガムシ病が発見されタテツツガムシ、フトゲツツガムシがその主な保因者として認識され、古典型とは異なることが明らかにされ「新型ツツガムシ」と呼ばれるようになった。1980年代に入りこの新型ツツガムシ病の届出が年間1,000例に達し、その後やや減少したが年間700症例前後の報告が継続し、再興感染症の典型例として一定の重要性を維持している。ツツガムシ病のリッケチアタイプとツツガムシに関する疫学はわが国研究者が主導した (浅沼, 1983)。

屋内塵に生息するヒョウヒダニが小児喘息や気管支炎の原因アレルゲンとして重要であることが認められたのは1970年代初めのことで、国民病ともなったアレルギーの昆虫や花粉を含むアレルゲン研究の先駆けとなった。抗原分析、防除・殺虫剤、生活環境改善など広範な研究が行われた (石井, 1976)。

マダニ咬症は古くから林業従事者などには一般的であつたが、人々の屋外活動や生活圏拡大に伴い1980年以降報告例が増えた。それに伴いマダニに関する分類学・生理

学・生態学の研究が盛んになった。1984年徳島県の医師馬原らによって新しいリケッチア症が発見され「日本紅斑熱」と命名された(Mahara, 1997)。マダニが媒介する紅斑熱群のリケッチア症はないとされてきただけに大きな発見であった。その後次々とこの症例が報告されるようになり、現在は年間70~80症例に達している。黒潮に沿った太平洋岸と対馬海流に沿う山陰地方などで報告され、2007年には青森でも報告され本州全域に広がりを見せている。この疾病と媒介ダニとの分布や疫学、病原体増殖の機構などの研究が盛んに行われている。ウイルス病の一種「ロシア春夏脳炎」は極東ロシアでマダニ媒介性疾患として重要なものであるが、1993年北海道において発生した脳炎患者はこの脳炎によるものと判明し、日本における初症例となったが、その後患者発生は報告されていない。スピロヒータを病原とする「ライム病」はマダニ類によって媒介される疾病であり、ヨーロッパやアメリカでは古くから知られたものであるが、日本では1987年になって初めて報告され、その後患者の存在が認められた(馬場ら, 1987)。原虫病の一種でマダニ媒介性の「パペシア」は犬や牛などの家畜の病気として重要であるが、この人感染例が、1999年になって報告された。

このようにダニと疾患のインターフェイスに関する研究が盛んに行われるようになって「ダニと新興再興感染症」(高田, 2006)が刊行され、それに伴いダニに関する分類学、生理学、生態学の研究が盛んになった。

(高藤晃雄・鎮西康雄)

線虫学 40 年史

1. 1970 年代

1) 線虫研究会の設立(1971): 会誌年1回を刊行し、主に農林業分野の線虫を対象とした。

2) 松くい虫被害がマツノザイセンチュウ(PWN)を病原としたマツの病気であることが明らかにされた(清原・徳重, 1971)。さらに、本病はマツノマダラカミキリが病原体を媒介するマツの伝染病であることも証明された(Mamiya and Enda, 1972; 森本・岩崎, 1972)。

3) PWNの近似種としてニセマツノザイセンチュウ(*Bursaphelenchus mucronatus*)が記載された(Mamiya and Enda, 1979)。本種はマツノザイセンチュウとほぼ同一の生態を示すが、マツに対する病原性はない。本種は日本における土着種であり、その後、生息分布地がユーラシア大陸に広く及んでいることが明らかにされた。

4) 線虫対抗植物の実用化: ネグサレセンチュウによる被害回避にマリーゴールドの間作が実用化された。

5) ジャガイモシストセンチュウの北海道侵入と防除体制の確立: 1972年南米原産のジャガイモシストセンチュウが北海道の馬鈴薯栽培地帯で確認され、大きな被害が発

生した。発生源はペルーから肥料として輸入した鳥糞(グアノ)であった。直ちに栽培地帯の土壌、馬鈴薯の移動を規制する措置がとられた。

2. 1980 年代

1) 昆虫病原性線虫による害虫防除の実用化: Rhabditis目に属する昆虫病原性線虫(EPNs)のわが国での探索と生態研究が、文部省科研費試験研究(代表研究者 佐賀大学)により開始され、大学、農水省試験研究機関、県農試、予防衛生研、企業が加わり分担研究者は60名以上で構成され、9年間継続された。日本固有種のクシダネマ(コガネムシ幼虫駆除)の商品化、スタイナーネマの基礎研究と実用化が展開され、現在3種類の線虫が実際に使用されている。

2) PWNは北アメリカ大陸に古くから分布する土着種であることが明らかにされ、日本で新種記載された本種は原記載の*Bursaphelenchus xylophilus*のシノニムとされた(Nickle et al., 1981)。マツ材線虫病は外来生物による侵入病害であるとの位置づけが明確になった。なお、80年代に中国、台湾、韓国で本病が新たに発生した。

3) PWNによるマツ発病経過などの病理学的解明や病気の伝播にかかわる生態学的解明は80年代までに大きく進展した(Mamiya, 1984)。

3. 1990 年代

1) 植物寄生性土壌線虫の分子同定法の開発: 種の同定への分子マーカー利用のブームが起きた。世界に先駆け日本で実施されたネグサレセンチュウのrDNAのITS領域のPCR-RFLP法はその最初であった(Orui, 1996; Orui and Mizukubo, 1999)。特殊な識別プライマーの開発(Uehara et al., 1998)や簡易で迅速なリバーサンドットハイブリダイゼーション法(Uehara et al., 1999)はそれぞれ国際誌に20回以上も引用されるなど高く評価された。

2) 「線虫研究の歩み」刊行(1992年): 日本線虫研究会創立20周年記念誌として執筆者50名以上からなり、農業分野の線虫ばかりでなく線虫学の基礎から応用までを収録した。

3) 日本線虫学会の設立(1993年): 線虫学の世界的傾向に合わせて自活性、*C. elegans*、水産ならびに動物寄生虫などの研究者も参加した線虫学会とした。会誌は和文英文両用で年2回発行。誌名は当初の線虫研究会誌を引き継いでJapanese Journal of Nematologyとした。またニュースレターを年2回以上発行している。

4) 天敵微生物パストリア属細菌の実用化: ネコブセンチュウ防除に、世界に先駆けて日本の企業が商品化に成功した。ハウス栽培の野菜類で防除効果は大きい。寄主範囲、感染力、増殖特性など多くの研究の集積に基づく製品化である。

5) マツ材線虫病に対する抵抗性育種事業は、70年代以

表6 昆虫病原性線虫もしくは菌食性線虫による植物寄生性線虫の寄主侵入抑制 (Matsunaga et al., 1996 より)

	2 時間前施用		同時施用の根侵入抑制 ^{a,b}				
	Sc ^c	Sk	Sg	Sa	Hb	Aa	Sc+Aa
ネグサレセンチュウ <i>Pratylenchus coffeae</i>	3.4	27.5	17.9	14.0	17.7	4.1	22.0
ネコブセンチュウ <i>Meloidogyne incognita</i>	2.4	29.5	9.7	17.4	15.4	3.9	25.3

^a 植物寄生性線虫だけの接種による侵入数を 100 とした数値 (施用数各 1,000 頭)。

^b キュウリ毛状根への侵入。

^c Sc=*Steinernema carpocapsae*, Sk=*S. kushidai*, Sg=*S. glaseri*, Sa=*S. anomali*, Hb=*Heterorhabditis bacteriophora*; Aa=*Aphelenchus avenae* (菌食性線虫)。

降進められてきたが、アカマツ、クロマツ両種で抵抗性候補木が選抜された。これらの候補木による採種園が設定されるなど、事業は次の段階へと進んだ (戸田, 1997)。

6) 1999 年にポルトガルで PWN の発生が報じられた。ヨーロッパでの初めての発生であり、とくに EU 全体の問題として関心が高まった (真宮, 2002)。

7) EPNs とこれら線虫類の共生細菌に関する基礎研究の進展：この線虫類の採餌行動 (foraging behavior) は大きく分けて、宿主とする昆虫類を待ち伏せするもの (Ambusher) と、盛んに探索するもの (Cruiser) に分けられる。前者は *Steinernema carpocapsae* (Sc) が代表的で土壌表層にとどまる傾向があり、立ちあがって大きく揺れ動くニクティション (nictation) 行動をし、ハスモンヨトウ、タマナヤガ等の防除に適用される。後者は *S. glaseri* や *Heterorhabditis bacteriophora* などで、土壌深く定住しているコガネムシ幼虫等に感染する。前者のようにニクティションはしない (Ishibashi, 2002)。EPNs は植物寄生性線虫 (PPNs) のように植物の根に誘引される。PPNs と混合して接種すれば、PPNs の根侵入が妨害され、結果的に PPNs の根侵入は抑制される。その 1 例を表 6 に示す。これは寒天上の毛状根を使った実験であるが、PPNs の接種 2 時間前または同時に接種すると PPNs の侵入は減少した (Ishibashi and Choi, 1991; Matsunaga et al., 1996)。EPNs は一般に殺虫剤の慣行施用濃度には感受性は低く、むしろ活性化される。たとえばオキサミル、パーメスリン、アセフェートなどとの混合施用で害虫の防除効果が高まることも判明した (Ishibashi and Takii, 1993) とくに nictating をするスタイナーネマ (Sc) は薄い農薬濃度でニクティションがより活発になる (Ishibashi, 1993)。ニクティションは感染行動の前駆行動とみられているので、感染率が高くなるのであろう。昆虫は線虫の感染によって薬剤抵抗性を失う。

8) EPNs の感染態幼虫は雄になるものが、雌になるものよりも早く宿主に侵入する。ニクティションも雄になる幼虫が活発である (Ishibashi et al., 1994a)。このようなことは、この線虫類の種維持戦略と考察する (Ishibashi et al.,

1994b; Ishibashi, 2002)。

9) EPNs の昆虫体への侵入口は口器や肛門と従来は観察されてきたが、気門も侵入口になることが走査電顕により証明された。また感染態幼虫の頭部は特別に頑丈な構造になっていることも分かった (Kondo, 1996)。

10) EPNs の殺虫機構については共生細菌による敗血症が一般的に知られてきたが、線虫自体も昆虫の血体腔内でプロフェノールオキシダーゼの発現カスケードを阻害する物質を出すことが判明した (Yokoo et al., 1992; Tojo, 1996)。

11) 国際シンポジウムの開催：1998 年国際無脊椎動物病理学会が北海道で開催され、それに参加した外国研究者のうち 9 名を筑波に招き、「有用線虫による生物防除の最近の進歩」と題してシンポジウムを開催した。Recent Development of Biological Control by Beneficial Nematodes. August 31, 1998. Japanese Journal of Nematology, Vol. 28 (Special Issue)。

4. 2000 年～現在 (2010 年)

1) IPM 研究の推進：1999 年より 5 年計画 (1999～2003 年) で国の農業試験研究機関 (2001 年より独立行政法人) を中心としてプロジェクト研究「環境負荷軽減のための病虫害群高度管理技術の開発」(略称 IPM プロジェクト) が進められた。線虫に関しては、施設トマトのネコブセンチュウを対象に、AM 菌根菌やパスツリア菌の利用技術 (Talavera et al., 2002)、ダイズやエダマメのシストセンチュウを対象にアカクロバなどの対抗植物、緑肥、被覆資材、抵抗性品種の利用技術、パレイショのシストセンチュウを対象に線虫抵抗性品種の利用技術が開発された。この成果は IPM マニュアルとして公刊・公表された (梅川ら, 2005)。独法中心のプロジェクト「生物機能を活用した環境負荷低減技術の開発」(略称生物機能プロジェクト) (2004～2008 年) では、土壌還元法を用いた施設トマトの病虫害体系防除 (Katase et al., 2009)、孵化促進物質を利用したジャガイモシストセンチュウ防除技術などが開発された。この成果は最新技術集として取りまとめられた (宮井

ら, 2009)。

2) ネコブセンチュウレース：ネコブセンチュウのサツマイモレースが新たに提唱され（佐野・岩堀, 2001），育種に活用されている。

3) 植物線虫の動態解明：推測の域を出なかった土壤線虫の土壌内運動の解明が進んだ。ネコブセンチュウの水流応答実験から土壌団粒構造の忌避場所としての意義を明らかにした（Fujimoto et al., 2009, 2010）。

4) 新しい対抗植物の探索と評価：ネコブセンチュウやネグサレセンチュウの抑制効果を有するギニアグラス、エンバクなどが発表された（立石ら, 2003; Tateishi et al., 2008）。

5) 植物寄生性線虫の検出法の開発：e-DNA プロジェクトの一環として、植物寄生性線虫の土壌からの直接検出技術とリアルタイム PCR を用いた定量化法の研究が進んでいる（Sato et al., 2007; Toyota et al., 2008; Goto et al., 2009）。

6) 「線虫学実験法」の刊行（2004 年）：執筆者 27 名からなる実験書は好評で増刷した。（日本線虫学会, 2004）

7) 学会誌は海外からの投稿も積極的に受け入れるよう 2009 年 Vol. 39（A4 判）より NEMATOLOGICAL RESEARCH と改名した。会員数は現在も 300 名弱と少ないが The Society of Nematologists（USA）から Fellow Award を受賞したもの 3 名，うち 1 人は国際文化名誉賞（USA）も受賞した。

8) マツ材線虫病の発病メカニズムに関する研究により，毒素説，キャビテーション発生説，タンニン関与説，細菌説などが提起されたが，完全に解明されたとはいえないのが現状である。最近では中国の研究グループによる細菌関与説の提唱が注目される（Zhao et al., 2003）。

9) PWN の分子生物学的究明が進められ，たとえば線虫が分泌するセルラーゼが糸状菌由来の遺伝子にかかわっていることが明らかにされた（Kikuchi et al., 2004）。その他，キチナーゼなどについてもその由来が追及された。さらに，最近の成果として，PWN のドラフトゲノムの解読が報告された（菊池ら, 2010）。

10) 土壌自活性線虫を環境指標とする研究：近年自活性線虫の存在意義が大きくとりあげられ，わが国においても研究に興味を示すものが現われてきた。物質循環と絡んで土壌生物の重要性が，ようやくこの地球上で最も個体数の多い動物にも向けられたことは，歓迎すべき傾向である（Okada et al., 2009）。

11) 菌食性線虫 *Aphelenchus avenae* の大量生産法ならびに乾燥状態での生存（少なくとも 10 年は生存する）：無水生存に至る過程を解明し（Otsubo et al., 2006），本線虫の保存，施用法などを確立した（Ishibashi, 2005）。

12) 菌食性線虫による土壌病害の生物的防除：表 6 でふれた Aa は *Aphelenchus avenae* という菌食性線虫で，

Rhizoctonia solani や *Botrytis cinerea* などの糸状菌を餌にして室内で容易に大量生産できる。土壌に施用すれば *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Pythium* などによる土壌病害を効果的に防除する。*Pythium* も混在する圃場の土壌を使つての防除試験では，対照薬剤として Flutolanil を使つたが，その区は *Rhizoctonia* だけしか防除しないから，*Pythium* 菌のリサーチエンスをおこした。*A. avenae* 施用区は土壌 1L 当たり 1,250 頭施用してキュウリ発芽率 100%，Flutlanil 25 mg/L で 76%，無処理区は 0% であった（Ishibashi, 2005）。

（石橋信義）

森 林 害 虫

1970 年は，森林害虫研究にとっては，エポックとなる年である。この年に，それまで謎であった，マツの異常枯損の原因が，マツザイセンチュウ（*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner)）であることを，当時の林業試験場九州支場の徳重・清原が発見したことである（農林水産技術会議, 1977）。その後，このセンチュウを伝搬しているのがマツノマダラカミキリ（*Monochamus alternatus endai* Makihara）（図 11）であり，センチュウとカミキリムシの巧妙な共生関係が明らかになった。これにより，薬剤の航空散布によるカミキリの後食防止による防除と被害材の処理を組み合わせた防除体系が完成した（小林, 1978）。その後病原センチュウが北アメリカからの侵入者であることが明らかになり，日本のマツに抵抗性ができるまでは被害は終息しないこともわかり，現在は抵抗性の問題が残されている状況である。

1970 年頃には，農林水産省の大型のプロジェクト研究として，総合防除が行われており，当時林業試験場北海道支場の山口らによる，トドマツオオアブラムシ（図 12）の総合防除は，寄生性天敵による防除を実際のトドマツの造林地で成功させたこと，詳細な調査に基づき，被害危険地帯

図 11 マツノザイセンチュウの運び屋マツノマダラカミキリ（森林総研 HP より）

図 12 トドマツ稚樹の害虫トドマツオオアブラムシ（森林総研 HP より）

の区分と植栽方法の改善により、天敵が使えなくても、薬剤散布を植栽後に 1 回実施するだけで有効な方法を組み合わせた、完成度の高い総合防除体系を作った（山口，1973）。この総合防除体系は現在でも有効に実施されており、農業害虫を含めても、未だにこれを超えるものはない。

1980 年頃からは、拡大造林により増加した、スギ・ヒノキの人工林において、スギカミキリ、スギノアカネトラカミキリ、ヒノキカワモグリガ、スギザイノタマバエなど材質劣化害虫の問題が発生した（小林，1986）。これらは、表面上は重要な害虫がなかった優良な造林木であるスギとヒノキにも、特に製材として利用される樹幹部に被害を与える、穿孔性の害虫が潜在的に被害を与えていたことが伐採に伴って表面化してきたことによる。これについてもプロジェクト研究が実施され、被害発生状況と発生生態が明らかとなり、個別の防除技術が作られた。

天然林の害虫としては、1975 年頃から北海道の北見地方でツガカレハの大発生があったほか（広野ら，1976；福山，1981）、東北や道南ではほぼ 10 年に一度ブナアオシャチホコの大発生があり（五十嵐，1982；山家・五十嵐，1983）、長期間の調査研究が実施された（鎌田，1996）。1980 年代では、風倒や伐採に伴うヤツバキクイムシの問題があり、集合フェロモンの活用研究などが実施された（吉田ら，1982 など）。1988 年頃から、日本海側のミズナラ天然林で、カシノナガキクイムシによる集団枯損被害が発生し、現在も被害が拡大中である。この被害は、本来のナガキクイムシ科のように、枯損木や衰弱木に加害するのではなく、共生微生物に病原性のあるナラ菌（*Raffaelea quercivora*）（Kubono and Ito, 2002）が関与することにより、健全木も枯らすことがわかった。なぜ、近年になってこの被害が出るようになったかは、温暖化などの環境変動や大

気汚染、外來說など諸説があるが、明確な結論は出ておらず、薪炭としての利用が無くなったことによるミズナラの老齢化も一因としてあげられている。最近の研究では、カシノナガキクイムシは日本海型と太平洋型では明確に異なり別種となる可能性も指摘されているほか、集合フェロモンも発見され、有効な防除技術の開発が進められている状況である。

（福山研二）

施設害虫防除法の進歩

1. 農業の変遷と防除法

施設園芸は、米の生産調整が始まった 1970 年頃から本格的に取り組まれるようになった。これに伴いハウス暖房や規模拡大、自動化、省エネルギーの各技術の発展が見られるようになった（兵藤，2003）。施設栽培面積の拡大に伴い、海外からの非休眠の侵入害虫が定着しやすい条件が整えられ、1974 年にはオンシツコナジラミの侵入定着が確認され、その後、数年おきに、アザミウマ類、サビダニ類、ゾウムシ類、ハモグリバエ類、コナジラミ類といった害虫の侵入定着が確認されるようになった（桐谷，2004；根本，2004）。加えて、侵入害虫では無くても、モモアカアブラムシ、ワタアブラムシ、ナミハダニ、ハスモンヨトウ、オオタバコガ等の、非休眠の節足動物も恒常的に発生するようになり、施設害虫対策の研究が盛んに行われるようになった。1980 年代になると環境に放出される農薬量が少ない合成ピレスロイド剤が増加し、その後、合成ピレスロイド剤の効果が低いハダニ類やアザミウマ類等が問題となった。施設害虫はライフサイクルが短く増殖力が大きいいため、殺虫および殺ダニ剤抵抗性の問題も大きい。特に、抵抗性問題の大きい殺ダニ剤は特徴的で、新剤が開発されては抵抗性が生じるといった悪循環を生じ、それらの開発研究が盛んに行われるようになった（後藤，2003）。

2. 侵入害虫および非休眠害虫の増加と外来の有用節足動物の利用

1980 年代以降には殺虫剤による防除が困難なアザミウマ類、ハモグリバエ類、コナジラミ類などの害虫に対して、防虫ネットを用いたハウス開口部等の被覆による侵入防止、紫外線除去フィルムを用いたアザミウマ類やアブラムシ類、コナジラミ類の侵入防止、有色粘着テープを用いたアザミウマ類やコナジラミ類の侵入防止および捕虫、蛍光灯やナトリウムランプを用いた黄色照明装置によるヤガ類の行動抑制の研究が行われた。

1991 年にヨーロッパからセイヨウオオマルハナバチが導入され、セイヨウオオマルハナバチに悪影響がない天敵の使用が求められた。1995 年 3 月にはハダニ対策のチリカブリダニとオンシツコナジラミ対策のオンシツツヤコバチがヨーロッパから導入され、農薬登録された。これは 1966

表7 わが国で登録された天敵農薬（根本，2009 を改変）

初登録年	天敵農薬の種類	天敵の学名	対象害虫	備 考
1951	ルビーアカヤドリコバチ	<i>Anicetus beneficus</i>	ルビーロウカイガラムシ	1954 年失効 (露地果樹用)
1970	寄生蜂剤クワコナコバチ (クワコナカイガラヤドリバチ)	<i>Pseudophycus malinus</i>	クワコナカイガラムシ	1973 年失効 (露地果樹用)
1995	オンシツツヤコバチ剤	<i>Encarsia formosa</i>	コナジラミ類	
1995	チリカブリダニ剤	<i>Phytoseiulus persimilis</i>	ハダニ類	
1998	ククメリスカブリダニ剤	<i>Neoseiulus cucumeris</i>	アザミウマ類, ケナガコナダニ	
1998	ナミヒメハナカメムシ剤	<i>Orius sauteri</i>	ミカンキイロアザミウマ	
1998	コレマンアブラバチ剤	<i>Aphidius colemani</i>	アブラムシ類	
1998	ショクガタマバエ剤	<i>Aphidoletes aphidimyza</i>	アブラムシ類	
2001	ヤマトクサカゲロウ剤	<i>Chrysoperla cernea</i>	アブラムシ類	
2002	ナミテントウ剤	<i>Harmonia axyridis</i>	アブラムシ類	
2002	イサエアヒメコバチ剤	<i>Diglyphis isaea</i>	ハモグリバエ類	
2002	ハモグリコマユバチ剤	<i>Dacnusa sibirica</i>	マメハモグリバエ	
2003	アリガタシマアザミウマ剤	<i>Frankliniopsis vespiformis</i>	アザミウマ類	
2003	デジェネランスカブリダニ剤	<i>Iphiseius degenerans</i>	アザミウマ類	2007 年失効
2003	サバクツヤコバチ剤	<i>Eretmocerus eremicus</i>	コナジラミ類	
2003	ミヤコカブリダニ剤	<i>Neoseiulus californicus</i>	ハダニ類, カンザワハダニ	
2005	ハモグリミドリヒメコバチ剤	<i>Neochrysocharis formosa</i>	ハモグリバエ類	
2007	チチュウカイツヤコバチ剤	<i>Eretmocerus mundus</i>	タバココナジラミ類	
2008	スワルスキーカブリダニ剤	<i>Amblyseius swirskii</i>	アザミウマ類, タバココナジラミ類, チャノホコリダニ	
2009	チャバラアブラコバチ剤	<i>Aphelinus asychis</i>	アブラムシ類	

■ 失効天敵農薬.

年にアメリカからチリカブリダニを導入し研究が始まってから（森，1993），30 年近くの年月が経っていた。これらの天敵に続き，ハモグリバエ類対策のイサエアヒメコバチとハモグリコマユバチ，アブラムシ類対策のショクガタマバエとコレマンアブラバチ，アザミウマ類対策のククメリスカブリダニやタイリクヒメハナカメムシといった天敵類が，大部分はヨーロッパから導入され，そのほとんどが施設に限定した農薬登録の運びとなった（表7：矢野，2003；根本，2009）。わが国では「天敵」は農薬取締法で農薬と規定されており（第一条の二の2），天敵節足動物の防除資材化に関して世界でも希に農薬登録が義務化されている（根本，2004）。これ以降，化学合成農薬と同様な登録手順に従い多くの調査が行われたが，システム化のための研究は遅れている。使用現場では天敵に対する農薬の影響評価データも必要になるが，天敵販売メーカーから提供されるデータの多くは IOBC 西ヨーロッパ支部からのものである。西ヨーロッパでは，1969 年チリカブリダニを用いた防除システムの確立に伴い，1974 年に農薬の天敵への影響（陸生系の生態毒性）調査が組織化されたが（根本，1995），西ヨーロッパと比較して日本では大きく異なる。一方，これらの動きとは別に，ピリダリルやフルベンジアミド，フロニカミドといった天敵や訪花昆虫に悪影響が小さい殺虫剤の開発が進んでいる。2002 年には，カプタホールやシヘキサチンといった未登録薬剤使用が国内で大きな問題となり，それを境にして天敵の出荷額に大きな変化が見

図13 天敵農薬の年度別総出荷額（農薬要覧（日本植物防疫協会），2000～2009 年度版から作成）

られ，2003 年以降に大きく増加している（図13：根本，2009）。一方，2004 年5月に「特定外来生物による生態系等に係わる被害の防止に関する法律」が公布され，セイヨウオオマルハナバチの外来生物としてのリスク評価の研究が行われ，それらに基づきセイヨウオオマルハナバチは「特定外来生物」として指定された。

施設害虫を中心とした，アザミウマ類，ハモグリバエ類，コナジラミ類，アブラムシ類等の非休眠の微小害虫に対しても施設栽培用の非休眠の天敵農薬は一定の効果を示し増加してきた。特に，高知県のような地方政府の政策的な支援体制のある地域で総合化のための研究が良く行われおり，こうした地域では天敵農薬やマルハナバチの使用量も多い。

3. 薬剤抵抗性害虫の常在化

2005 年2月に初めて宮崎県で確認されたタバココナジラ

ミバイオタイプ Q は、ネオニコチノイド剤の一部に対しても殺虫剤抵抗性を示したため、タバコナジラミ対策の寄生蜂出荷額は大幅に増加したものの（日本植物防疫協会，2009），これらの寄生蜂はトマト黄化葉巻病の被害軽減には繋がらず，1 年足らずで減少してしまった（図 13）。

タバコナジラミバイオタイプ Q はトマト黄化葉巻病のベクターになっているばかりでなく，ネオニコチノイド剤に対しても抵抗性を示し，薬剤のみによるトマト黄化葉巻病の被害軽減には繋がらなかった。その一方，防虫ネットの被覆や有色粘着テープ等を用いた侵入防止技術は効果を示していて，これらを用いたベクター管理のための研究が成果をあげている。タバコナジラミバイオタイプ Q に対してなす術の無かった天敵農薬であるが，2008 年に登録されたスワルスキーカブリダニは，アザミウマ類，コナジラミ類，チャノホコリダニを対象に農薬登録され，これは他のカブリダニ剤と比較して対象範囲が広く，ピーマンの産地を中心にその使用が伸びている。

4. その他の問題

2005 年頃から，メロンやイチゴ，サクランボといった果菜類や果樹類でミツバチ不足が問題になっている。これは，CCD（Colony Collapse Disorder：蜂群崩壊症候群（ほうぐんほうかいしょうこうぐん））として，ヨーロッパでは 2003 年頃から，アメリカ合衆国では 2006 年頃から，日本と同様な事象が問題になっている。CCD の原因としては，①栄養不足や栄養失調，②農業現場で使われるネオニコチノイド剤などの殺虫剤，③ミツバチに寄生するミツバチヘギイタダニ，④ミツバチの病原微生物と免疫機能不全，⑤気候の変化等があげられているが，対策は立っていない。

生物多様性締約国会議（COP10）が 2010 年 10 月に名古屋で開催されることから，国内でもこの方面の研究が盛んに行われている。ここでは，先進諸国と多くの遺伝資源を持つ開発途上国で，天敵を含む多様な生物の遺伝資源の利益を巡り利害の対立があるが，海外から天敵素材を得て資材化することが少ないわが国では，この部分は大きな議論にはなっていない。

（根本 久）

亜熱帯害虫

沖縄が本土復帰した 1972 年当時，南西諸島には果樹果実や果菜類の世界的大害虫ミカンコミバエ *Bactrocera dorsalis** とウリミバエ *B. cucurbitae* が，小笠原諸島にはミカンコミバエが侵入・定着しており，北上の機会を窺っていた。これらミバエ類が未分布の本土地域へ侵入すれば，農産物に甚大な被害を及ぼすため，植物防疫法によって，

図 14 南西諸島におけるミカンコミバエの侵入と根絶の経過（小山，1994b）

寄主植物の移動規制措置がとられていた。ミバエ類が 1 匹でも存在する限り，本土地域への農産物の自由な出荷ができず，亜熱帯地域の農業振興にとって著しい阻害要因となる。唯一の恒久的な問題解決策は既分布地域から対象害虫を根絶することであり，鹿児島県（奄美群島），東京都（小笠原），沖縄県で根絶を目指した基礎研究と技術開発研究が農林省（当時）との連携の下，順次開始された。26 年の歳月を要して両種ミバエが国内から根絶された後，サツマイモの大害虫であるアリモドキゾウムシ *Cylas formicarius* とイモゾウムシ *Euscepes postfasciatus* の根絶防除事業が沖縄県と鹿児島県で現在実施されている。

1. ミカンコミバエ

メチルオイゲノールがミカンコミバエ雄成虫を特異的に誘引することを利用し，この化学物質と殺虫剤をテックス板に吸着させ，生息地に散布することによって雄成虫を誘殺し，雌成虫の交尾機会をゼロにして根絶を目指すのが「雄除去法」である。1968 年，鹿児島県の喜界島で雄除去法による防除事業が開始され，1986 年に本邦最南端の八重山群島での根絶達成を最後に，南西諸島からミカンコミバエが一掃された（図 14）（鹿児島県農政部，1980；小山，1984，1994b；沖縄県農林水産部，1994）。小笠原諸島では，誘引剤に反応しない個体群の存在が疑われたため，最終的には，ウリミバエ根絶と同様の不妊虫放飼法が適用され，1985 年に根絶が達成された（東京都労働経済局農林水産部，1986）。

2. ウリミバエ

コバルト 60 から放出されるガンマー線を蛹に照射することによって不妊化した雄成虫を大量に野外に放飼し，野生雌成虫と野生雄成虫同士の交尾機会を減少させ，それを繰り返すことにより，最終的に根絶に至る方法が「不妊虫放飼法」である（伊藤，2008）。この方法は，ウリミバエの大量増殖・不妊化・放飼方法・放飼効果判定など，様々な研究分野を統合した技術開発を必要とするため，まず，沖縄県の久米島で 1975 年から根絶防除実験が行われた。

*「ミカンコミバエ」は形態的に識別困難な近縁種の存在が明らかになったため，通常「ミカンコミバエ種群：*B. dorsalis* complex」と表記される。

図 15 南西諸島におけるウリミバエの侵入と根絶の経過 (小山, 1994b)

1978 年の根絶達成後、地域性や防除対象面積などを考慮して宮古群島 (1984 年)、奄美群島 (1985 年)、南北大東島を含む沖縄群島 (1986 年)、八重山群島 (1990 年) の順に不妊虫の放飼が開始され、1993 年 10 月に八重山群島での根絶達成によって、南西諸島全域からウリミバエが根絶された (図 15) (鹿児島県農政部・大島支庁ウリミバエ防除対策室, 1991; 小山, 1994a,b)。

根絶防除事業で放飼されたウリミバエ不妊虫の総数は南西諸島全域で 624 億匹以上、事業従事者数はミカンコミバエも含めると延べ 63 万人に上り、人件費を除く直接防除費として、254 億円が投入された。事業遂行に伴って生じた数々の技術的問題を研究者・行政組織・現場担当者が一体となって解決してきたことが、根絶を成功に導いた最大の要因であり、約 3,500 km² に及ぶ広大な地域からの 2 種ミバエの根絶は、20 世紀におけるわが国の応用昆虫学史上最大の成果の一つと言える。

根絶達成後も、南方近隣諸国の発生地域からの再侵入 (Ohno et al., 2009) に備えて、誘引トラップ・寄主果実調査による侵入警戒調査および沖縄県内ではウリミバエ不妊虫放飼による再侵入防止防除が継続されている。なお、本邦最西端の与那国島ではナス科果菜類を加害するナスミバエ *B. latifrons* が新たに侵入・定着したが、ウリミバエ根絶防除技術を転用した不妊虫放飼法が実施され、根絶達成間近である (小濱・松山, 2010)。

3. アリモドキゾウムシ・イモゾウムシ

2 種ミバエの根絶成功で培った経験と成果を活かして、1988 年以降、奄美群島の喜界島で不妊虫放飼法によるアリモドキゾウムシの根絶防除が、沖縄県の久米島では 1990 年からアリモドキゾウムシとイモゾウムシの根絶防除が実施されている (Moriya, 1997; 山口, 2009)。人工飼料の開発、不妊虫と野生虫を識別するための標識法、虫体に影響の少ない不妊化法など、根絶達成に不可欠な問題を解決するための研究は着実に進展しつつあるものの、2 種ゾウムシに対する根絶防除は世界初の試みであり、その達成には

ロタ島での先例があった 2 種ミバエの場合よりさらに長期が必要であると思われる (Moriya and Miyatake, 2001)。

2010 年現在、久米島のアリモドキゾウムシは根絶状態にあると考えられており、最終的な確認調査を経た上で、久米島からのアリモドキゾウムシ根絶が公式に認められる日も近い。

(守屋成一)

長距離移動性害虫

わが国の長距離移動性害虫研究の歴史において、1967 年 7 月南方定点洋上 (潮岬から約 500 km) での気象観測船のイネウンカ類 (セジロウンカ、トビイロウンカ) 大群への遭遇 (朝比奈・鶴岡, 1968) は、海外飛来説の実証につながる画期的な発見であった。その直後から 1970 年代にかけて、ネットトラップを用いた地上ならびに洋上におけるイネウンカ類の移動実態調査と、地上天気図を用いた気象解析が開始され、梅雨期のイネウンカ類の長距離移動をもたらす気象条件 (前線の発達、低気圧の移動等) が解明されるとともに、飛来源として中国大陆南部の水稻二期作地帯が推定された (Kisimoto, 1971, 1976; 岸本, 1975)。また同時期に、トビイロウンカの飛翔行動における基礎的知見、1) 夜明け、日没時の 30 分~1 時間の間に水田から一斉に飛びたつ、2) 連続飛翔時間は平均で 10 時間以上、3) 半数が羽ばたきを停止する気温は 16.5°C、などが明らかとなり (大久保・岸本, 1971; 大久保, 1973)、イネウンカ類の中国大陆から海を越えての長距離移動の可能性が行動生理学的知見としても蓄積された。

1983 年から 1987 年まで行われた農林水産省一般別枠研究「長距離移動性害虫の移動予知技術の開発」では、イネウンカ類の他にコブノメイガ、アワヨトウ、コナガ、ハスモンヨトウなどの発生消長、形態・生理生態的特性、地理的変異などが調べられるとともに、移動追跡、移動予知技術の開発が行われた (農林水産省農林水産技術会議事務局, 1989)。イネウンカ類では長距離移動をもたらす気象条件として、梅雨前線の南に発達する下層ジェット的重要性が明らかにされるとともに (Seino et al., 1987)、下層ジェットの発達状態の解析により、飛来時期、飛来範囲の推定可能ことが示された (Watanabe and Seino, 1991)。またイネウンカ類の翅型発現性の地理的変異の発見 (Nagata and Masuda, 1980; Iwanaga and Tojo, 1985) は、その後トビイロウンカの翅型発現に関する内分泌制御機構、翅型発現の遺伝的機構などを明らかにする成果につながっている (Iwanaga and Tojo, 1986; Morooka and Tojo, 1992)。

1980 年代から 1990 年代前半にかけて、わが国へのセジロウンカの飛来量の増加とトビイロウンカのバイオタイプ (抵抗性水稻に対する加害特性の変異) の変化が報告された (寒川, 1992; Tanaka and Matsumura, 2000)。これらは、

図 16 長距離移動性イネウンカ類の飛来予測システム (Otsuka et al., 2005b) による飛来予測結果の一例

飛来源における水稻品種の特性（トビイロウンカ抵抗性、ハイブリッド品種）の変化や作付け面積の増加を反映していると考えられた。つまりこれらの現象を、東アジア各地における作付け品種の変遷と対応させることにより、飛来源の推定に利用できる。寒川（1993）はアジア各地におけるトビイロウンカのバイオタイプ分布の変化と、各地の水稻栽培実態にもとづき、わが国に飛来するトビイロウンカ個体群の発生源はベトナム北部であり、いったん中国南部に侵入し増殖した後、梅雨期に飛来するという2段階の飛来機構を提案した。

21世紀に入り、ウンカの移動を高精度に推定する「長距離移動予測システム」が開発された（Furuno et al., 2005; Otsuka et al., 2005b）。このシステムでは、まず気象予測に利用される数値予測モデルによって3次元の大気の状態を計算し、次にウンカの飛翔行動や飛びたちの条件などをパラメータとして取り込んだ粒子拡散モデルを用いて、飛来源からのウンカの移動を3次元方向に計算する。ウンカ飛来時の連続観察調査により予測精度の検証が行われ（Otsuka et al., 2006）、現在はウンカの飛来予測システムとして、毎日の飛来予測がwebで公開されている（図16, Otsuka et al., 2005b）。また1時間単位の捕獲データと後退流跡線解析を組み合わせることで、精度の高い飛来源推定が行えることが示された（Otsuka et al., 2005a; 大塚ら, 2005）。

1990年代後半から発生量が激減していたトビイロウンカは、2005年以降東アジア全域で多発生が続いている。これに伴い、わが国への飛来量の増加とともに、殺虫剤抵抗性の発達が指摘されている（Matsumura et al., 2008）。現地発生調査や薬剤感受性・品種抵抗性などの特性解明と併せて

気象解析による移動実態把握が進められており、東アジアにおけるイネウンカ類管理を進める上で、わが国で得られた長距離移動研究成果の貢献は非常に大きい。

これまで国内で発生しながら長距離移動の可能性を指摘されている重要害虫も少なくない。この中でヒメトビウンカについては、2008年6月初旬に九州地域を中心に観察された多飛来現象を発端に、後退軌道解析や薬剤感受性検定、現地調査等に基づき、中国大陆からの海外飛来が指摘された（Otsuka et al., 2010）。

このように、イネウンカ類では過去40年間に、他の昆虫類では例をみないほどさまざまな側面からの長距離移動に関わる研究蓄積があり、そのことが高い精度で飛来時期と地域を予測するシミュレーションモデルの開発を可能としてきた。その他の昆虫類、例えばコブノメイガ、コナガなどについても、これまで蓄積されている発生実態、飛翔特性情報とともに、移動解析技術の利用による移動実態解明を今後進めていく必要があるだろう。

（渡邊朋也・大塚 彰・松村正哉）

引用文献

- 鮎沢啓夫・青木襄児・片桐一正（1981）微生物的防除。昆虫学最近の進歩（石井象二郎 編）。東京大学出版会、東京、pp. 296–311。
- 秋野順治・山岡亮平（1997）アリ類の行動制御物質と害虫管理への利用。植物防疫 51: 429–435, 477–480, 580–586。
- Akutsu, K. (1967) The use of viruses for control of cabbage armyworm, *Mamestra brassicae* (Linnaeus), and common cabbage worm, *Pieris rapae crucivora* (Boisduval). In *Proceedings of the US-Japan Seminar on Microbial Control of Insect Pests*, pp. 43–49.
- Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park and K. P. Schmidt (1949) *Principles of Animal Ecology*. W. B. Sanders. 837 pp.
- Arakaki, N., A. Nagayama, A. Kobayashi, Y. Hokama, Y. Sadoyama, N. Mogi, M. Kishita, K. Adeniyi, K. Ueda, M. Higa, T. Shinzato, H. Kawamitsu, S. Nakama, S. Wakamura and K. Yamamura (2008) Mating disruption for control of *Melanotus okinawaensis* (Coleoptera: Elateridae) with synthetic sex pheromone. *J. Econ. Entomol.* 101: 1568–1574.
- 朝比奈正二郎・鶴岡保明（1968）南方定点観測船に飛来した昆虫第2報。昆虫 36: 190–202。
- 浅野昌司（2006）*Bacillus thuringiensis* の鱗翅目昆虫に対する生物活性の検定方法とその課題。応動昆 50: 283–296。[Asano, S. (2006) Bioassay methods and their problems in evaluating the toxic activity of *Bacillus thuringiensis* to lepidopterous insects. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 50: 283–296.]
- 浅沼 靖（1983）媒介ツツガムシと恙虫病リケッチアの保有種。臨床と細菌 10: 174–180。
- 馬場俊一・鈴木啓之・川端真人・井口和幸・山口 昇（1987）慢性遊走性紅斑を主症状とした Lyme 病。日本皮膚科学会誌 97: 1133–1137。
- Bateman, R. P., M. Carey, D. Moore and C. Prior (1993) The enhanced infectivity of *Metarhizium flavoviride* in oil formulations to desert

- locusts at low humidities. *Ann. Appl. Biol.* 122: 145–152.
- Begon, M., C. R. Townsend and J. L. Harper (2006) *Ecology—From Individuals to Ecosystems*. Fourth Edition. Blackwell. 752 pp.
- Bravo, A., M. Soberon and S. S. Gill (2005) *Bacillus thuringiensis*: Mechanisms and use. In *Comprehensive Molecular Insect Science* (L. I. Gilbert, K. Iatrou and S. S. Gill, eds.). Elsevier, Oxford, UK, pp. 175–205.
- Brown, V. K. and I. Hodek (eds.) (1983) *Diapause and Life Cycle Strategies in Insects*. Dr Junk Publishers, The Hague. 273 pp.
- Chino, H. (1958) Carbohydrate metabolism in the diapause egg of the silkworm, *Bombyx mori*—II. Conversion of glycogen into sorbitol and glycerol during diapause. *J. Insect Physiol.* 2: 1–12.
- Danks, H. V. (2005) Key themes in the study of seasonal adaptations in insects I. Patterns of cold hardiness. *Appl. Entomol. Zool.* 40: 199–211.
- De Boer, J. G. and M. I. Dicke (2005) Information use by the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae), a specialised natural enemy of herbivorous spider mites. *Appl. Entomol. Zool.* 40: 1–12.
- 江原昭三 (編) (1980) 日本ダニ類図鑑. 全国農村教育協会, 東京. 562 pp.
- 江原昭三・後藤哲雄 (編) (2009) 原色植物ダニ検索図鑑. 全国農村教育協会, 東京. 347 pp.
- 江原昭三・真梶徳純 (編) (1996) 植物ダニ学. 全国農村教育協会, 東京. 419 pp.
- Fujimoto, T., S. Hasegawa, K. Otake and T. Mizukubo (2009) Effect of water flow on the mobility of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in columns filled with glass beads, sand or andisol. *Appl. Soil Ecol.* 43: 200–205.
- Fujimoto, T., S. Hasegawa, K. Otake and T. Mizukubo (2010) The effect of soil water flow and soil properties on the motility of second-stage juveniles of the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*). *Soil Biol. Biochem.* 42: 1065–1072.
- 深谷昌次・桐谷圭治 (編) (1973) 総合防除. 講談社, 東京. 415 pp.
- Fukaya, M. and J. Mitsuhashi (1961) Larval diapause in the rice stem borer with special reference to its hormonal mechanism. *Nat. Inst. Agric. Sci. (Japan) Ser. C* 13: 1–32.
- 深谷 緑 (2002) ゴマダラカミキリの性フェロモンをめぐる最近のトピックス. 植物防疫 56: 181–184.
- 福山研二 (1981) ツガカレハの生活. 北方林業 33: 1–9.
- Furuhashi, K. and N. Ohkubo (1990) Use of parasitic wasps to control the arrowhead scale, *Unaspis yanonensis* (Homoptera, Diaspididae), in Japan. In *The Use of Natural Enemies to Control Agricultural Pests* (J. Bay-Petersen, ed.). FFTC Book Series No. 40, pp. 71–81.
- Furuno, A., M. Chino, A. Otuka, T. Watanabe, M. Matsumura and Y. Suzuki (2005) Development of a numerical simulation model for long-range migration of rice planthoppers. *Agric. and Forest Meteorol.* 133: 197–209.
- Goka, K. (2010) Introduction to the special feature for ecological risk assessment of introduced bumblebees: Status of the European bumblebee, *Bombus terrestris*, in Japan as a beneficial pollinator and an invasive alien species. *Appl. Entomol. Zool.* 45: 1–6.
- Goka, K., H. Kojima and K. Okabe (2004) Biological invasion caused by commercialization of stag beetles in Japan. *Global Environmental Research* 8: 67–74.
- Goldberg, L. J. and J. Margalitt (1977) A bacterial spore demonstrating rapid larvicidal activity against *Anopheles sergentii*, *Uranotaenia unguiculata*, *Culex univittatus*, *Aedes aegypti* and *Culex pipiens*. *Mosquito News* 37: 355–358.
- 五味正志 (2004) 侵入昆虫アメリカシロヒトリの適応と分布の拡大. 休眠の昆虫学 (田中誠二・檜垣守男・小滝豊美 編). 東海大学出版会, 秦野, pp. 105–116.
- Goto, K., E. Sato and K. Toyota (2009) A novel detection method for the soybean cyst nematode *Heterodera glycines* using soil compaction and real-time PCR. *Nematological Research* 39: 1–7.
- Goto, S. G., S. Shiga and H. Numata (2010) Photoperiodism in insects: perception of light and the role of clock genes. In *Photoperiodism* (R. J. Nelson, D. L. Denlinger and D. E. Somers, eds.). Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 258–286.
- 後藤哲雄 (2003) 殺ダニ剤. 農薬学 (佐藤仁彦・宮崎 徹 編). 朝倉書店, 東京, pp. 143–148.
- Hayakawa, Y. (2006) Insect cytokine growth-blocking peptide (GBP) regulates insect development. *Appl. Entomol. Zool.* 41: 545–554.
- Helle, W. and M. W. Sabelis (eds.) (1985a) *Spider Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol. 1A. Elsevier, Amsterdam. 405 pp.
- Helle, W. and M. W. Sabelis (eds.) (1985b) *Spider Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol. 1B. Elsevier, Amsterdam. 458 pp.
- 日高義實 (1933) 天敵應用松蝨駆除に就て. 林学会雑誌 15: 91–101.
- Higaki, M. (2005) Effect of temperature on the termination of prolonged larval diapause in the chestnut weevil *Curculio sikkimensis* (Coleoptera: Curculionidae). *J. Insect Physiol.* 51: 1352–1358.
- Higaki, M. and K. Ando (2000) Effect of temperature on the termination of prolonged initial diapause in *Eobiana japonica* (Bolíver) (Orthoptera: Tettigoniidae). *Entomol. Sci.* 3: 219–226.
- 広野秀夫・古本 忠・清水 勲 (1976) 北海道北見地方におけるツガカレハの異常発生と防除. 北方林業 28: 22–25.
- 広瀬義躬 (2003) 導入天敵の永続的利用. 応用昆虫学事典 (三橋 淳 編). 朝倉書店, 東京, pp. 772–777.
- Howarth, F. G. (1991) Environmental impacts of classical biological control. *Annu. Rev. Entomol.* 36: 485–509.
- 兵藤宗郎 (2003) 施設園芸の現状と展望. 五訂施設園芸ハンドブック (日本施設園芸協会 編). 日本施設園芸協会, 東京, pp. 6–9.
- 五十嵐正俊 (1982) ブナアオシヤチホコの生態. 日本林学会東北支部会誌 34: 122–124.
- Ishibashi, N. (1993) Integrated control of insect pests by *Steinernema carpocapsae*. In *Nematodes and the Biological Control of Insect Pests* (R. Bedding, R. Akhurst and H. Kaya, eds.). CSIRO Publications, E. Melbourne, Australia, pp. 105–113.
- Ishibashi, N. (2002) Behaviour of entomopathogenic nematodes. In *The Biology of Nematodes* (D. L. Lee, ed.). Taylor and Francis, London, pp. 511–520.
- Ishibashi, N. (2005) Potential of fungal-feeding nematodes for the control of soil-borne plant pathogens. In *Nematodes as Biocontrol Agents* (P. S. Grewal, R.-U. Ehlers and D. I. Shapiro-Ilan, eds.). CABI Publishing, Oxfordshire, UK, pp. 467–475.
- Ishibashi, N. and D.-R. Choi (1991) Biological control of soil pests by

- mixed application of entomopathogenic and fungivorous nematodes. *J. Nematol.* 23: 175–181.
- Ishibashi, N. and S. Takii (1993) Effects of insecticides on movement, nictation, and infectivity of *Steinernema carpocapsae*. *J. Nematol.* 25: 204–213.
- Ishibashi, N., S. Takii and E. Kondo (1994a) Infectivity of nictating juveniles of *Steinernema carpocapsae* (Rhabditida: Steinernematidae). *Jpn. J. Nematol.* 24: 20–29.
- Ishibashi, N., X.-D. Wang and E. Kondo (1994b) *Steinernema carpocapsae*: Post-infectivity and sex ratio of invading infective juveniles. *Jpn. J. Nematol.* 24: 60–68.
- 石井 明 (1976) 日本におけるヒョウヒダニ類とアレルギーの研究. 衛生動物 26: 173–179.
- 石渡繁胤 (1901) 激烈なる1種の軟化病(卒倒病)に就いて(第一). 大日本蚕糸会報 114: 1–5.
- Itioka, T., T. Inoue, T. Matsumoto and N. Ishida (1997) Biological control by two exotic parasitoids: eight-year population dynamics and life tables of the arrowhead scale. *Entomol. Exp. Appl.* 85: 65–74.
- 伊藤清光・古川勝弘 (2009) 殺虫剤無散布ジャガイモ圃場でのアブラムシ類および捕食性天敵類の発生とイモの収量. 応動昆 53: 45–51. [Ito, K. and K. Furukawa (2009) Effects of insecticide-free potato cultivation on the occurrence of aphids, their predators and tuber yield. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 53: 45–51.]
- 伊藤清光・古川勝弘・大久保利通 (2005) 殺虫剤削減による土着天敵の働きを活かした北海道でのジャガイモのアブラムシ類防除. 応動昆 49: 11–22. [Ito, K., K. Furukawa and T. Okubo (2005) Conservation biological control of aphids in potato fields with reduced use of insecticides in Hokkaido, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 49: 11–22.]
- 伊藤嘉昭 (1976) 動物生態学. 上下2巻. 古今書院. 480 pp.
- 伊藤嘉昭 (編) (2008) 不妊虫放飼法—侵入害虫根絶の技術. 海游舎, 東京. 327 pp.
- 岩淵喜久男 (1999) カミキリムシの性フェロモン. 環境昆虫学(本田計一他 編). 東京大学出版会, 東京, pp. 436–451.
- Iwanaga, K. and S. Tojo (1985) Immigration of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, exhibiting various responses to density in relation to wing morphism. *Entomol. Exp. Appl.* 38: 101–108.
- Iwanaga, K. and S. Tojo (1986) Effects of juvenile hormone and rearing density on wing dimorphism and oöcyte development in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *J. Insect Physiol.* 32: 585–590.
- 鹿児島県農政部 (1980) 奄美群島におけるミカンコミバエ (*Dacus dorsalis* Hendel) 撲滅の経緯. 鹿児島県農政部, 鹿児島. 296 pp.
- 鹿児島県農政部・大島支庁ウリミバエ防除対策室 (1991) 奄美群島ウリミバエ根絶記念誌. 鹿児島県農政部・大島支庁ウリミバエ防除対策室, 名瀬. 122 pp.
- 科学研究費補助金データベース, 昆虫の変態・休眠の分子機構研究課題番号: 08276103 (<http://kaken.nii.ac.jp/ja/p/08276103>)
- 鎌田直人 (1996) 昆虫の個体群動態とブナの相互作用—ブナアオシヤチホコと誘導防御反応・ブナヒメシンクイと捕食者飽食仮説—. 日本生態学会誌 46: 191–198.
- 神村 学 (2004) 幼若ホルモンの分子的作用機構—特に脱皮・変態の制御について—. 応動昆 48: 1–12. [Kamimura, M. (2004) Molecular action of juvenile hormone, especially for regulation of molting and metamorphosis. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 48: 1–12.]
- Kamita, S. G., K.-D. Kang, B. D. Hammock and A. B. Inceoglu (2005) Genetically modified baculoviruses for pest control. In *Comprehensive Molecular Insect Science* (L. I. Gilbert, K. Iatrou and S. S. Gill, eds.). Elsevier, Oxford, UK, pp. 271–322.
- 環境庁水質保全局 (1999) 天敵農薬環境影響調査検討会報告書—天敵農薬に係る環境影響評価ガイドライン—. 環境庁水質保全局土壌農薬課. 46 pp.
- Katase, M., C. Kubo, S. Ushio, E. Ootsuka, T. Takeuchi and T. Mizukubo (2009) Nematicidal activity of volatile fatty acids generated from sheat bran in reductive soil disinfections. *Nematological Research* 39(2): 53–62.
- 勝又綾子・西田律夫 (2009) 昆虫の化学センサー. 昆虫科学が拓く未来(藤崎憲治他 編). 京都大学出版会, 京都, pp. 191–220.
- 河上 清 (1978) キボシカミキリに寄生する *Beauveria tenella* (Delacroix) Siemaszko について. 蚕糸試験場報告 27: 445–467.
- Kikuchi, T., J. T. Jones, T. Aikawa, H. Kosaka and N. Ogura (2004) A family of glycosyl hydrolase family 45 cellulase from the pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus*. *FEBS Lett.* 572: 201–205.
- 菊池泰生・神崎菜摘・長谷川浩一・秋庭満輝・高梨琢磨・相川拓也・中村克典・三輪錠司・佐橋憲生 (2010) マツノザイセンチュウドラフトゲノムの解説. 第121回日本森林学会大会学術講演集 C18.
- Kikukawa, S., H. Kubota, H. Ohkouchi and K. Tateiwa (1998) The effect of temperature and light on the induction of diapause in the Toyama strain of the Indian meal moth, *Plodia interpunctella*. *Physiol. Entomol.* 23: 249–254.
- Kimura, Y. and S. Masaki (1993) Hourglass and oscillator expressions of photoperiodic diapause response in the cabbage moth *Mamestra brassicae*. *Physiol. Entomol.* 18: 240–246.
- 桐谷圭治 (1988) 昆虫相への気象変化の影響. 気象研究ノート 162: 137–341.
- Kiritani, K. (1998) Exotic insects in Japan. *Entomol. Sci.* 1: 291–298.
- 桐谷圭治 (2004) 「ただの虫」を無視しない農業: 生物多様性管理. 築地書館, 東京. 192 pp.
- Kiritani, K. (2006a) Predicting impacts of global warming on population dynamics and distribution of arthropods in Japan. *Popul. Ecol.* 48: 5–12.
- Kiritani, K. (2006b) The impact of global warming and land-use change on the pest status of rice and fruit bugs (Heteroptera) in Japan. *Global Change Biology* 13: 1586–1595.
- 桐谷圭治 (2007) 地球温暖化と土地利用の変化によるカメムシ問題. 植物防疫 61: 359–363.
- 桐谷圭治 (2009a) 昆虫熱中症. ユリイカ「昆虫主義」特集. pp. 213–221.
- 桐谷圭治 (2009b) 応用動物昆虫学. 日本農学80年史(日本農学会 編). 養賢堂, 東京, pp. 115–121.
- 桐谷圭治 (編) (2010a) 田んぼの生きもの全種リスト. 農と自然の研究所・生物多様性農業支援センター, 福岡, 東京. 426 pp.
- 桐谷圭治 (2010b) 温暖化を先取りするハウス栽培. 地球温暖化と昆虫(桐谷圭治・湯川淳一 編). 全農教, 東京, pp. 165–177.

- 桐谷圭治・中筋房夫 (1977) 害虫とたたかう. 日本放送出版協会, 229 pp.
- 桐谷圭治・田付貞洋 (編) (2009) ニカメイガ: 日本の応用昆虫学. 東大出版会, 東京. 290 pp.
- 桐谷圭治・湯川淳一 (編) (2010) 地球温暖化と昆虫. 全国農村教育協会, 東京. 347 pp.
- Kisimoto, R. (1971) Long distance migration of planthoppers, *Sogatella furcifera* and *Nilaparvata lugens*. *Tropic. Agric. Res. Ser.* 5: 201–216.
- 岸本良一 (1975) ウンカ海を渡る. 中央公論社, 東京. 233 pp.
- Kisimoto, R. (1976) Synoptic weather conditions inducing long-distance immigration of planthoppers, *Sogatella furcifera* Horváth and *Nilaparvata lugens* Stål. *Ecol. Ent.* 1: 95–109.
- 岸野賢一 (1970) ニカメイチュウにおける休眠と発育の地域性. 応動昆 14: 1–11. [Kishino, K. (1970) Ecological studies on the local characteristics in the rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker. II. Local characteristics of diapause and development. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 14: 1–11.]
- 清原友也・徳重陽山 (1971) マツ成立木に対する *Bursaphelenchus* sp. の接種試験. 日本林学会誌 53: 210–218.
- 小林富士雄 (1978) 松くい虫. 森林防疫制度史. 全国森林病虫獣害防除協会, 東京. pp. 133–151.
- 小林富士雄 (1986) スギ・ヒノキのせん孔性害虫. 全国林業改良普及協会, 東京. 185 pp.
- 小濱継雄・松山隆志 (2010) 不妊虫放飼法による与那国島のナシミバエまん延防止防除事業の現状. 植物防疫 64: 762–765.
- Kondo, E. (1996) Infection mechanism and growth regulation in entomopathogenic nematodes, *Steinernema* spp. In *Biological Pest Control in Systems of Integrated Pest Management*. Proceedings of the International Symposium on “The Use of Biological Control Agents under Integrated Pest Management”. FFTC, pp. 28–39.
- Kono, Y. (1970) Photoperiodic induction of diapause in *Pieris rapae crucivora* Boisduval (Lepidoptera: Pieridae). *Appl. Entomol. Zool.* 5: 213–224.
- 河野義明・富田隆史 (1995) 殺虫剤抵抗性の分子機構. 応動昆 39: 193–211. [Kono, Y. and T. Tomita (1995) Molecular mechanisms of insecticide resistance. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 39: 193–211.]
- 小山重郎 (1984) よみがえれ黄金の島—ミカンコミバエ根絶の記録. 筑摩書房, 東京. 232 pp.
- 小山重郎 (1994a) 530 億匹の闘い. 築地書館, 東京. 217 pp.
- 小山重郎 (1994b) 南西諸島におけるミバエ類の侵入と根絶防除に関する研究. 沖縄県ミバエ根絶記念誌 (沖縄県農林水産部編). 沖縄県農林水産部, 那覇, pp. 41–44.
- Krieg, A., A. M. Huger, G. A. Langenbruch and W. Schnetter (1983) *Bacillus thuringiensis* var. *tenebrionis*, a new pathotype effective against larvae of Coleoptera. *Z. Angew. Entomol.* 96: 500–508.
- Kubono, T. and S. Ito (2002) *Raffaelea quercivora* sp. nov. associated with mass mortality of Japanese oak, and the ambrosia beetle (*Platypus quercivorus*). *Mycoscience* 43: 1340–1354.
- 国見裕久 (1986) クワゴマダラヒトリ核多角体病の病理生態学的研究. 東京蚕指研究報告 2: 1–93.
- Kunimi, Y. (1998) A world survey of virus control of insect pest; Japan. In *Insect Viruses and Pest Management* (F. Hunter, P. Entwistle, H. Evans and N. Crook, eds.). West Sussex, John Wiley & Sons, pp. 269–279.
- 国見裕久 (2002) 新しい生物農薬の開発プロジェクト. バイサイエンスとバイインダストリー 60: 52–53.
- Kunimi, Y. (2007) Current status and prospects on microbial control in Japan. *J. Invertebr. Pathol.* 95(3): 181–186.
- 国見裕久 (2008) 害虫防除における天敵微生物の利用の現状と課題. 今月の農業 (特別増大号): 70–77.
- Mahara, F. (1997) Japanese spotted fever: Report of cases and review of the literature. *Emerg. Infect. Dis.* 3: 105–109.
- Mamiya, Y. (1984) The pine wood nematode. In *Plant and Insect Nematodes* (W. R. Nickle, ed.). Marcel Dekker, New York, pp. 589–626.
- 真宮靖治 (2002) 世界におけるマツノザイセンチュウおよびその近似種の分布とマツ類の被害. 森林をまもる—森林防疫研究 50 年の成果と今後の展望 (全国森林病虫獣害防除協会 編). 全国森林病虫獣害防除協会, 東京, pp. 3–11.
- Mamiya, Y. and N. Enda (1972) Transmission of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae) by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Nematologica* 18: 159–162.
- Mamiya, Y. and N. Enda (1979) *Bursaphelenchus mucronatus* n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae) from pine wood and its biology and pathogenicity to pine trees. *Nematologica* 25: 353–361.
- Masaki, S. (1999) Seasonal adaptations of insects as revealed by latitudinal diapause clines. *Entomol. Sci.* 2: 539–549.
- Masaki, S. (2002) Ecophysiological consequences of variability in diapause intensity. *Eur. J. Entomol.* 99: 143–154.
- 正木進三 (2006) 昆虫の季節適応の研究と応動昆. 応動昆 50: 182–186. [Masaki, S. (2006) Contribution of Jpn. Soc. Appl. Entomol. Zool. to the study on the seasonal adaptation in insects. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 50: 182–186.]
- 増田俊雄 (1998) 昆虫病原糸状菌 *Beauveria bassiana* によるコナガの微生物的防除 I. 室内における病原性の検討と野外防除試験. 応動昆 42: 51–58. [Masuda, T. (1998) Microbial control of diamondback moth, *Plutella xylostella*, by entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana* I. Laboratory studies on pathogenicity of *Beauveria bassiana* and field experiment. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 42: 51–58.]
- Matsumura, M., H. Takeuchi, M. Satoh, S. Sanada-Morimura, A. Otuka, T. Watanabe and Dinh Van Thanh (2008) Species-specific insecticide resistance to imidacloprid and fipronil in the rice planthoppers *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* in East and South-east Asia. *Pest Manag. Sci.* 64: 1115–1121.
- Matsunaga, T., X.-D. Wang and N. Ishibashi (1996) Interference by entomopathogenic and fungivorous nematodes. *Jpn. J. Nematol.* 26: 1–11.
- Mita, K. et al. (2004) The genome sequence of silkworm, *Bombyx mori*. *DNA RES.* 11: 27–35.
- 宮井俊一・河合 章・萩原 廣・高橋賢司・吉田幸二・吉富 均 (編) (2009) 生物機能を活用した病害虫・雑草管理と肥料削減: 最新技術集. 中央農業総合研究センター, つくば. 225 pp.
- Miyazaki, Y., T. Nisimura and H. Numata (2005) A phase response curve for circannual rhythm in the varied carpet beetle *anthrenus verbasci*. *J. Comp. Physiol. A* 191: 883–887.
- 水谷信夫 (2006) カメムシ類雄成虫のフェロモンとそれによる天敵捕食寄生者の誘引. 応動昆 50: 87–99. [Mizutani, N. (2006)

- Pheromones of male stink bugs and their attractiveness to their parasitoids. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 50: 87–99.]
- 持田 作 (1991) CO₂ 気候変化と害虫類分布への影響. 農業および園芸 66: 128–136.
- Mochizuki, M. (1994) Variations in insecticide susceptibility of the predatory mite, *Amblyseius womersleyi* Schicha (Acarina: Phytoseiidae), in the tea fields of Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 29: 203–209.
- 森 樊須 (編) (1993) 序文. 天敵農薬. 日本植物防疫協会, 東京. 130 pp.
- 森 樊須・真梶徳純 (1977) チリカブリダニによるハダニ類の生物的防除. 日本植物防疫協会, 東京. 89 pp.
- 森本 桂・岩崎 厚 (1972) マツノザイセンチュウ伝播者としてのマツノマダラカミキリの役割. 日本林学会誌 54: 177–183.
- Morimoto, N., O. Imura and T. Kiura (1998) Potential effects of global warming on the occurrence of Japanese pest insects. *Appl. Entomol. Zool.* 33: 147–155.
- Moriya, S. (1997) Is it possible to eradicate the two weevil pests of sweet potato, *Cylas formicarius* and *Euscepes postfasciatus* from Japan? *Bull. Okinawa Agric. Exp. Stn.* 18: 19–27.
- Moriya, S. and T. Miyatake (2001) Eradication programs of two sweet-potato pests, *Cylas formicarius* and *Euscepes postfasciatus*, in Japan with special reference to their dispersal ability. *JARQ* 35: 227–234.
- Morooka, S. and S. Tojo (1992) Maintenance and selection of strains exhibiting specific wing form and body colour under high density conditions in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.* 27: 445–454.
- 村上陽三 (1997) クリタマバチの天敵—生物的防除へのアプローチ. 九州大学出版会, 福岡. 308 pp.
- 村上陽三・平松高明・前田正孝 (1994) チュウゴクオナガコバチ未分布地におけるクリタマバチの捕食寄生者複合体と放飼効果の予測. 応動昆 38: 29–41. [Murakami, Y., T. Hiramatsu and M. Maeda (1994) Parasitoid complexes of the chestnut gall wasp (Hymenoptera: Cynipidae) in two localities before introduction of *Torymus (Syntomaspis) sinensis* (Hymenoptera: Torymidae), with special reference to prediction of results after release of the parasitoid. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 38: 29–41.]
- Musolin, D. and H. Numata (2003a) Photoperiodic and temperature control of diapause induction and colour change in the southern green stink bug *Nezara viridula*. *Physiol. Entomol.* 28: 65–74.
- Musolin, D. and H. Numata (2003b) Timing of diapause induction and its life-history consequences in *Nezara viridula*: Is it costly to expand the distribution range? *Ecol. Entomol.* 28: 694–703.
- Musolin, D. L., D. Tougou and K. Fujisaki (2010) Too hot to handle? Phenological and life-history responses to simulated climate change of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae). *Global Change Biol.* 16: 73–87.
- 永井一哉 (1993) ミナミキイロアザミウマ個体群の総合的管理に関する研究. 岡山県農試臨時報告 82: 1–55.
- 永井一哉・飛川光治 (2007) 天敵の温存場所や誘引植物として利用可能な景観植物の選定. 応動昆中支会報 49: 31–37.
- Nagasaka, K., N. Takahashi and T. Okabayashi (2010) Impact of secondary parasitism on *Aphidius colemani* in the banker plant system on aphid control at commercial greenhouses in Kochi, Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 45: 541–550.
- Nagata, T. and T. Masuda (1980) Insecticide susceptibility and wing-form ratios of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal) and the white backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Horvath), of southeast Asia. *Appl. Entomol. Zool.* 15: 10–19.
- Nakahira, K., R. Kashitani, M. Tomoda, R. Kodama, K. Ito, S. Yamanaka, M. Momoshita and R. Arakawa (2010) Side effects of vegetable pesticides on a predatory mirid bug, *Pilophorus typicus* Distant (Heteroptera: Miridae). *Appl. Entomol. Zool.* 45: 239–243.
- 仲井まどか・国見裕久 (2000) 昆虫ウイルスの資材化. 微生物の資材化: 研究の最前線 (鈴井孝仁・岡田斉夫・国見裕久・牧野孝宏・斉藤雅典・宮下清貴 編). ソフトサイエンス社, 東京, pp. 180–193.
- Nakashima, Y., M. Uefune, E. Tagashira, S. Maeda, K. Shima, K. Nagai, Y. Hirose and M. Takagi (2004) Cage evaluation of augmentative biological control of *Thrips palmi* with *Wollastoniella rotunda* in winter greenhouses. *Entomol. Exp. Appl.* 110: 73–77.
- 中筋房夫 (1997) 総合的害虫管理学. 養賢堂, 東京. 273 pp.
- 根本 久 (1995) 天敵利用と害虫管理. 農文協, 東京. 181 pp.
- 根本 久 (2004) 天敵 (昆虫) 農薬. 農薬の環境科学最前線 (日本農薬学会 編). ソフトサイエンス社, 東京, pp. 307–314.
- 根本 久 (2009) 天敵農薬. 農薬からアグロバイオレギュレーターへの展開 (山本 出 監修). シーエムシー出版, 東京, pp. 188–205.
- Nickle, W. R., A. M. Golden, Y. Mamiya and W. P. Wergin (1981) On the taxonomy and morphology of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhner 1934) Nickle 1970. *J. Nematol.* 13: 385–392.
- 日本農学会 (編) (1980) 日本農学 50 年史. 養賢堂, 東京. 353 pp.
- 日本農学会 (編) (2009) 日本農学 80 年史. 養賢堂, 東京. 376 pp.
- 日本線虫学会 (編) (2004) 線虫学実験法. 日本線虫学会, つくば, 247 pp.
- 日本植物防疫協会 (編) (2000) 植物防疫誌にみるフェロモン研究. 植物防疫特別増刊号 (No. 7). 日本植物防疫協会, 東京. 489 pp.
- 日本植物防疫協会 (2006) 生物農薬 + フェロモンガイドブック 2006. 日本植物防疫協会, 東京. 367 pp.
- 日本植物防疫協会 (2009) 農薬要覧. 日本植物防疫協会, 東京. 743 pp.
- Nishi, Y. and T. Nonaka (1996) Biological control of the tea tortrix: Using granulosis virus in the tea field. *Agrochemicals Japan* 69: 7–10.
- Nishikawa, H., T. Shimada, K. Nakahira and R. Arakawa (2010) Thermal effect on the development and reproduction of an indigenous mirid bug, *Pilophorus typicus* Distant (Heteroptera: Miridae), a potential biological control agent in Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 45: 313–318.
- 農林水産技術会議 (1977) マツ類材線虫病の防除に関する研究. 農林水産技術会議研究成果 96. 156 pp.
- 農林水産省 (2010) 生物機能を活用した環境負荷低減技術の開発. 農林水産省農林水産技術会議事務局, 東京. 509 pp.
- 農林水産省農林水産技術会議事務局 (1989) 長距離移動性害虫の移動予知技術の開発. 研究成果シリーズ 217. 171 pp.
- Numata, H. (2004) Environmental factors that determine the seasonal

- onset and termination of reproduction in seed-sucking bugs (Heteroptera) in Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 39: 565–573.
- 大串隆之・近藤倫夫・椿 宣高 (編) (2009) シリーズ群集生態学 6. 新たな保全と管理を考える. 京都大学学術出版会. 211 pp.
- Ohba, M., H. Iwahana, S. Asano, N. Suzuki, R. Sato and H. Hori (1992) A unique isolate of *Bacillus thuringiensis* serovar *japonensis* with a high larvicidal activity specific for scarabaeid beetles. *Lett. Appl. Microbiol.* 14: 54–57.
- Ohba, M., O. Nakamura, E. Mizuki and T. Akao (2001) *Proceedings of a Centennial Symposium Commemorating Ishiwata's Discovery of Bacillus thuringiensis*. Kurume, Japan. 208 pp.
- 大井田寛・上遠野富士夫 (2007) 広食性天敵オオメカメムシおよびヒメオオメカメムシによる施設イチゴのナミハダニ、施設スイカのワタアブラムシに対する防除効果. 関東東山病虫研報 54: 133–138.
- 大井田寛・上遠野富士夫・後藤千枝・務川重之・小林伸三 (2007) 広食性天敵オオメカメムシによる施設ピーマンのヒラズハナアザミウマおよびミカンキイロアザミウマに対する防除効果. 関東東山病虫研報 54: 139–142.
- 大久保宣雄 (1973) 宙吊り飛しょう法によるウンカ類飛しょうの実験的研究. 応動昆 17: 10–18. [Ohkubo, N. (1973) Experimental studies on the flight of planthoppers by the tethered flight technique. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 17: 10–18.]
- 大久保宣雄・岸本良一 (1971) トビイロウンカ第 4,5 回成虫期の飛しょう行動の日周期性. 応動昆 15: 8–16. [Ohkubo, N. and R. Kisimoto (1971) Diurnal periodicity of flight behaviour of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål in the 4th and 5th emergence periods. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 15: 8–16.]
- Ohno, S., Y. Tamura, D. Haraguchi, T. Matsuyama and T. Kohama (2009) Re-invasions by *Bactrocera dorsalis* complex (Diptera: Tephritidae) occurred after its eradication in Okinawa, Japan, and local differences found in the frequency and temporal patterns of invasions. *Appl. Entomol. Zool.* 44: 643–654.
- Ohta, I. and K. Honda (2010) Use of *Sitobion akebiae* (Hemiptera: Aphididae) as an alternative host aphid for a banker-plant system using an indigenous parasitoid, *Aphidius gifuensis* (Hymenoptera: Braconidae). *Appl. Entomol. Zool.* 45: 233–238.
- 太田 泉・大泰司誠 (2005) 小規模ガラス温室におけるギフアブラバチ放飼によるモモアカアブラムシの密度抑制効果. 応動昆 49: 78–82. [Ohta, I. and M. Ohtaishi (2005) Effectiveness of *Aphidius gifuensis* Ashmead (Hymenoptera: Braconidae) on the population control of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) in small experimental greenhouses. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 49: 78–82.]
- Okada, H., H. Hasegawa, T. Hashimoto, H. Sekiguchi and Y. Urashima (2009) Are community structures of soil nematodes different between organic and conventional farming systems in commercial tomato fields? *Nematological Research* 39: 63–71.
- 岡田斉夫 (1977) 核多角体病ウイルスによるハスモンヨトウの防除に関する研究. 中国農試報 E12: 1–66.
- 沖縄県農林水産部 (1994) 沖縄県ミバエ根絶記念誌. 沖縄県農林水産部, 那覇. 349 pp.
- Okuno, S., J. Takatsuka, M. Nakai, S. Ototake, A. Masui and Y. Kunimi (2003) Viral-enhancing activity of various stilbene-derived brighteners for a *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) nucleopolyhedrovirus. *Biol. Control* 26: 146–152.
- Orui, Y. (1996) Discrimination of the main *Pratylenchus* species (Nematode: Pratylenchidae) in Japan by PCR-RFLP analysis. *Appl. Entomol. Zool.* 31: 505–514.
- Orui, Y. and T. Mizukubo (1999) Discrimination of seven *Pratylenchus* species (Nematoda: Pratylenchidae) in Japan by PCR-RFLP analysis. *Appl. Entomol. Zool.* 34: 205–211.
- Otsubo, R., T. Yoshiga, E. Kondo and N. Ishibashi (2006) Coiling is not essential to anhydrobiosis by *Aphelenchus avenae* on agar amended with sucrose. *J. Nematol.* 38: 41–45.
- Otuka, A., J. Dudhia, T. Watanabe and A. Furuno (2005a) A new trajectory analysis method for migratory planthoppers, *Sogatella furcifera* (Horváth) and *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Agric. For. Entomol.* 7: 1–9.
- Otuka, A., T. Watanabe, Y. Suzuki, M. Matsumura, A. Furuno and M. Chino (2005b) Real-time prediction system for migration of rice planthoppers *Sogatella furcifera* (Horváth) and *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.* 40: 221–229.
- 大塚 彰・渡邊朋也・鈴木芳人・松村正哉 (2005) 梅雨時期に九州に飛来するセジロウンカの飛来源推定. 応動昆 49: 187–194. [Otuka, A., T. Watanabe, Y. Suzuki and M. Matsumura (2005) Estimation of the migration source of the white-backed planthopper *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae) immigrating into Kyushu in June. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 49: 187–194.]
- Otuka, A., T. Watanabe, Y. Suzuki, M. Matsumura, A. Furuno, M. Chino, T. Kondo and T. Kamimuro (2006) A migration analysis of *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae) using hourly catches and a three dimensional simulation model. *Agric. For. Entomol.* 8: 35–47.
- Otuka, A., M. Matsumura, S. Sanada-Morimura, H. Takeuchi, T. Watanabe, R. Ohtsu and H. Inoue (2010) The 2008 overseas mass migration of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*, and subsequent outbreak of rice stripe disease in western Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 45: 259–266.
- Powell, G. and J. Hardie (2001) The chemical ecology of aphid host alternation: How do return migrants find the primary host plant? *Appl. Entomol. Zool.* 36: 259–267.
- Roy, H. E. and E. Wajnberg (2010) *From Biological Control to Invasion: The Ladybird Harmonia axyridis as a Model Species*. Springer, Berlin. 287 pp.
- 佐久間正幸 (編) (2008) 生物資源から考える 21 世紀の農学 3. 植物を守る. 京都大学学術出版会. 370 pp.
- 佐野善一・岩堀英晶 (2001) 4 種ネコブセンチュウのサツマイモに対する寄生と増殖. 日本線虫学会誌 31: 37–42.
- 蚕糸・昆虫農業技術研究所 (2001) COE『昆虫機能利用研究』主要研究成果集. 58 pp.
- Sato, E., Y. Y. Min, T. Shirakashi, S. Wada and K. Toyota (2007) Quantitative detection of the root-lesion nematode, *Pratylenchus penetrans*, from a nematode community using real-time PCR. *Jpn. J. Nematol.* 37: 87–92.
- 佐藤令一 (2000) 昆虫病原細菌の資材化. 微生物の資材化: 研究の最前線 (鈴木孝仁・岡田齋夫・国見裕久・牧野孝宏・齋藤

- 雅典・宮下清貴 (編). ソフトサイエンス社, 東京, pp. 194–214.
- Seino, H., Y. Shiotuki, S. Oya and H. Hirai (1987) Prediction of long-distance migration of rice planthoppers to northern Kyushu considering low-level jet stream. *J. Agri. Meteorol.* 43: 203–208.
- Seko, T. and K. Miura (2008) Functional response of the lady beetle *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) on the aphid *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Appl. Entomol. Zool.* 43: 341–345.
- Seko, T. and K. Miura (2009) Effects of artificial selection for reduced flight ability on survival rate and fecundity of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *Appl. Entomol. Zool.* 44: 587–594.
- 瀬戸口明久 (2009) 害虫の誕生：虫からみた日本史. 筑摩書房, 東京. 217 pp.
- 嶋田正和・粕谷英一・山村則男・伊藤嘉昭 (2005) 動物生態学 (新版). 海游舎. 614 pp.
- 篠田徹郎・水口智江可・神村 学・今西重雄 (2009) 幼若ホルモン応答エレメント. 特開 2009-297021.
- 塩尻かおり (2004) 生態系における生物間化学情報ネットワーク. 応動昆 48: 169–176. [Shiojiri, K. (2004) Infochemically-mediated interaction networks in the plant-insect community. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 48: 169–176.]
- 塩尻かおり・前田太郎・有村源一郎・小澤理香・下田武志・高林純示 (2002) 植物-植食者-天敵相互作用系における植物情報化学物質の機能. 応動昆 46: 117–133. [Shiojiri, K., T. Maeda, G. Arimura, R. Ozawa, T. Shimoda and J. Takabayashi (2002) Function of plant infochemicals in tritrophic interactions between plants, herbivores and carnivorous natural enemies. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 46: 117–133.]
- 寒川一成 (1992) 我が国に飛来するトビイロウンカのバイオタイプ形質の変化とその飛来源地帯の推定. 九病虫研会報 38: 63–68.
- 寒川一成 (1993) ウンカ飛来源地帯の稲作とウンカの発生. 今月の農業 37(7): 32–36.
- Steinhaus, E. A. (1949) *Principles of Insect Pathology*. McGraw-Hill, New York. 757 pp.
- Struble, D. L. and H. Arn (1984) Combined gas chromatography and electroantennogram recording of insect olfactory responses. In *Techniques in Pheromone Research* (H. E. Hummel and T. A. Miller, eds.). Springer-Verlag, New York, pp. 161–178.
- Suwa, A. and T. Gotoh (2006) Geographic variation in diapause induction and mode of diapause inheritance in *Tetranychus pueracricola*. *J. Appl. Entomol.* 130: 329–335.
- 高田伸弘 (編著) (2006) ダニと新興再興感染症. 全国農村教育協会, 東京. 296 pp.
- Takafuji, A., J. Bruin and H. Amano (eds.) (2000) Special issue: Population biology of plant-inhabiting mites. Part I. *Exp. Appl. Acarol.* 24: 317–495.
- Takafuji, A., J. Bruin and H. Amano (eds.) (2001) Special issue: Population biology of plant-inhabiting mites. Part II. *Exp. Appl. Acarol.* 25: 353–440.
- Takagi, M. and Y. Hirose (1994) Building parasitoid communities: the complementary role of two introduced parasitoid species in a case of successful biological control. In *Parasitoid Community Ecology* (B. A. Hawkins and W. Sheehan, eds.). Oxford University Press, Oxford, pp. 437–448.
- Takagi, M., M. Okumura, M. Shoubu, A. Shiraishi and T. Ueno (2005) Classical biological control of the alfalfa weevil in Japan. *USDA Forest Service Publication FHTET-2005-08*: 14–18.
- 竹田真木生・田中誠二 (編) (1993) 昆虫の季節適応と休眠. 文一総合出版, 東京. 450 pp.
- 竹田 敏 (2003) 昆虫機能の秘密. 工業調査会, 東京. 258 pp.
- 竹田 敏 (2009) 昆虫の利用. 最新応用昆虫学 (田付貞洋・河野義明 編). 朝倉書店, 東京, pp. 214–226.
- Takemoto, H. and K. Ohno (1996) Integrated pest management of *Thrips palmi* in eggplant fields, with conservation of natural enemies: Effects of the surrounding and thrips community on the colonization of *Orius* spp. In *Proc. Int. Workshop on the Pest Management Strategies in Asian Monsoon Agroecosystems* (N. Hokyo and G. Norton, eds.). Kyushu National Agricultural Experiment Station, Kumamoto, Japan, pp. 235–244.
- Talavera, M., T. Mizukubo, K. Ito and S. Aiba (2002) Effect of spore inoculum and agricultural practices on the vertical distribution of the biocontrol plant-growth-promoting bacterium *Pasteuria penetrans* and growth of *Meloidogyne incognita*-infected tomato. *Biol. Fert. Soils* 35: 435–440.
- Tamaki, Y., H. Noguchi and T. Yushima (1971a) Two sex pheromones of the smaller tea tortrix: Isolation, identification, and synthesis. *Appl. Entomol. Zool.* 6: 139–141.
- Tamaki, Y., H. Noguchi and T. Yushima (1971b) Sex pheromone of the summerfruit tortrix: isolation and identification. *Kontyû* 39: 338–340.
- Tamura, T. et al. (2000) Germline transformation of the silkworm *Bombyx mori* L. using a *piggyBac* transposon-derived vector. *Nat. Biotechnol.* 18: 81–84.
- Tanaka, K. and M. Matsumura (2000) Development of virulence to resistant rice varieties in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae), immigrating into Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 35: 529–533.
- Tanaka, S. (2006) Corazonin and locust phase polyphenism. *Appl. Entomol. Zool.* 41: 179–193.
- 田中誠二・檜垣守男・小滝豊美 (編) (2004) 休眠の昆虫学. 東海大学出版会, 秦野. 329 pp.
- 田中誠二・小滝豊美・田中一裕 (編) (2008) 耐性の昆虫学. 東海大学出版会, 秦野. 427 pp.
- 立石 靖・佐野善一・佐藤健次・小林良次・服部育男・松岡秀道 (2003) ギニアグラス新品種「ナツコマキ」のサツマイモネコブセンチュウとアレナリアネコブセンチュウに対する抑制効果. 日本線虫学会誌 33: 81–83.
- Tateishi, Y., Z. Sano, H. Iwahori, K. Uesugi, M. Katsura and M. Gau (2008) Suppression of root-knot nematode damage to succeeding sweet potato by summer-sown cultivation of an oat variety, “Tachibiki”. *Jpn. J. Nematol.* 38: 1–7.
- 巽えり子・長坂幸吉・高田 肇 (2005a) ハウス栽培コマツナにおけるアブラムシの生物的防除の可能性 II. ダイコンアブラバチの放飼方法. 応動昆 49: 26–29. [Tatsumi, E., K. Nagasaka and H. Takada (2005) Possibility of biological control of the aphids on greenhouse Komatsuna, *Brassica rapa* nothovar. II. Methods of releasing *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) (Hymenoptera: Braconidae,

- Aphidiinae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 49: 26–29.]
- 巽えり子・長坂幸吉・高田 肇 (2005b) ハウス栽培コマツナにおけるアブラムシの生物的防除の可能性 III. ダイコンアブラバチの大量生産法. 応動昆 49: 71–74. [Tatsumi, E., K. Nagasaka and H. Takada (2005) Possibility of biological control of the aphids on greenhouse Komatsuna, *Brassica rapa* nothovar. III. Methods for mass producing *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 49: 71–74.]
- The International Silkworm Genome Consortium (2008) The genome of a lepidopteran model insect, the silkworm *Bombyx mori*. *Insect Biochem. Molec.* 38: 1036–1045.
- 戸田忠雄 (1997) マツノザイセンチュウ抵抗性マツの育成. 松くい虫 (マツ材線虫病) —沿革と最近の研究—. 全国森林病虫獣害防除協会, 東京, pp. 168–272.
- 富所康広・磯部宏治 (2010) 天敵温存植物で増殖したケナガカブリダニによるチャのカンザワハダニの密度抑制効果. 応動昆 54: 1–12. [Todokoro, Y. and K. Isobe (2010) Effectiveness of predatory mites, *Neoseiulus womersleyi* (Schicha) (Acari: Phytoseiidae) proliferated on natural enemy preservation plants in suppressing the population density of Kanzawa spider mite, *Tetranychus kanzawai* Kishida (Acari: Tetranychidae) on tea. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 54: 1–12.]
- Tojo, S. (1996) Suppression of the defence mechanism in the haemolymph of *Agrotis segetum* by an entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae*. In *Biological Pest Control in Systems of Integrated Pest Management*. FFTC, Taiwan, pp. 20–27.
- 東京都労働経済局農林水産部 (1986) 小笠原諸島におけるミカンコミバエ防除事業報告書. 東京都労働経済局農林水産部農芸緑生課, 東京. 196 pp.
- Tougou, D., D. L. Musolin and K. Fujisaki (2009) Some like it hot! Rapid climate change promotes changes in distribution ranges of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* in Japan. *Entomol. Exper. Applic.* 130: 249–258.
- Toyota, K., T. Shirakashi, E. Sato, S. Wada and Y. Y. Min (2008) Development of a real-time PCR method for the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* and the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Soil Sci. Plant Nutr.* 54: 72–76.
- 辻井 直 (2010) アリ類の化学的行動制御機構研究と害虫管理への利用. 植物防疫 64: 594–599.
- Uehara, T., T. Mizukubo, A. Kushida and Y. Momota (1998) Identification of *Pratylenchus coffeae* and *P. loosi* using specific primers for amplification of ribosomal DNA. *Nematologica* 44: 357–368.
- Uehara, T., A. Kushida and Y. Momota (1999) Rapid and sensitive identification of *Pratylenchus* spp. using reverse dot blot hybridization. *Nematology* 1: 549–555.
- 梅川 学・宮井俊一・矢野栄二・高橋賢司 (編) (2004) IPM マニュアル—環境負荷低減のための病虫害総合管理技術—. 総合農業研究叢書 第55号. 独立行政法人農業・生物系特定産業技術研究機構, 中央農業総合研究センター, つくば. 236 pp.
- 梅川 学・宮井俊一・矢野栄二・高橋賢司 (編) (2005) IPM マニュアル—総合的病虫害管理技術—. 養賢堂, 東京. 263 pp.
- 梅谷献二・桐谷圭治・正木進三・日高敏隆 (2006) 日本応用動物昆虫学会創立 50 周年記念講演「応動昆の生い立ち」. 応動昆 50: 180–189. [Umeya, K., K. Kiritani, S. Masaki and T. Hidaka (2006) The history of the Japanese Society of Applied Entomology and Zoology. Lectures delivered at the 50th Anniversary of the Japanese Society of Applied Entomology and Zoology. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 50: 180–189.]
- Vet, L. E. M. (2001) Parasitoid searching efficiency links behaviour to population processes. *Appl. Entomol. Zool.* 36: 399–408.
- 和合治久 (1995) 昆虫の生体防御反応. 応動昆 39: 1–13. [Wago, H. (1995) Host defense reactions of insects. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 39: 1–13.]
- Watanabe, M. (2006) Anhydrobiosis in invertebrates. *Appl. Entomol. Zool.* 41: 15–31.
- Watanabe, T. and H. Seino (1991) Correlation between immigration area of rice planthoppers and the low-level jet stream in Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 26: 457–462.
- Xia, Q. et al. (2004) A draft sequence for the genome of the domesticated silkworm (*Bombyx mori*). *Science* 306: 1937–1940.
- 山口博昭 (1973) 森林昆虫の総合防除. 総合防除 (深谷昌次・桐谷圭治 編). 講談社, 東京, pp. 359–402.
- 山口卓宏 (2009) 奄美群島におけるアリモドキゾウムシの生態と根絶防除に関する研究. 鹿児島県農業開発総合センター研究報告 (耕種部門) 3: 73–146.
- 山口卓宏・桐谷圭治・松比良邦彦・福田 健 (2001) 異常高温が作物害虫の発生に及ぼす影響. 応動昆 45: 1–7. [Yamaguchi, T., K. Kiritani, K. Matsuhira and K. Fukuda (2001) The influence of unusual hot weather on the occurrence of several arthropod crop pests. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 45: 1–7.]
- Yamamoto, S. and T. Sota (2009) Incipient allochronic speciation by climatic disruption of the reproductive period. *Proc. Roy. Soc. B* 276: 2711–2719.
- Yamamura, K. and K. Kiritani (1998) A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zones. *Appl. Entomol. Zool.* 33: 289–298.
- Yamamura, K. and M. Yokozawa (2002) Prediction of a geographical shift in the prevalence of rice stripe virus disease transmitted by the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Hemiptera: Delphacidae), under global warming. *Appl. Entomol. Zool.* 37: 181–190.
- Yamashita, O. (1993) Diapause hormone of the silkworm, *Bombyx mori*: chemical identification and gene expression. *Sericologia* 33: 411–419.
- 矢内 顕・植田正純・後藤基治郎・米澤康男 (2002) カイコによるネコインターフェロンの大量生産システムの開発. 農林水産研究ジャーナル 25(2): 30–33.
- 山家敏雄・五十嵐正俊 (1983) ブナ林に大発生したブナアオシヤチホコとサナギタケについて. 森林防疫 32: 115–119.
- 矢野栄二 (1988) オンシツコナジラミとその寄生蜂 *Encarsia formosa* Gahan の個体群動態に関する研究. 野菜茶試研報 A2: 143–200.
- 矢野栄二 (2003) 天敵 生態と利用技術. 養賢堂, 東京. 296 pp.
- Yano, E. (2006) Ecological considerations for biological control of aphids in protected culture. *Popul. Ecol.* 48: 333–339.
- 安田弘法・城所 隆・田中幸一 (編) (2009) 生物間相互作用と害虫管理. 京都大学学術出版会, 京都. 319 pp.
- 安田哲也・望月文昭 (2009) カスミカメムシ類の性フェロモン.

- 植物防疫 63: 345–348.
- Yasui, H. (2009) Chemical communication in mate location and recognition in the white-spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Entomol. Zool.* 44: 183–194.
- 安居拓恵・若村定男 (2009) ゴマダラカミキリにおける化学交信. 植物防疫 63: 12–17.
- Yokoo, S., S. Tojo and N. Ishibashi (1992) Suppression of phenoloxidase cascade in the larval hemolymph of the turnip moth, *Agrotis segetum*, by an entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae*, and its symbiont bacterium. *J. Insect Physiol.* 38: 915–924.
- 吉田成章・福山研二・小泉 力・秋田米治・山根明臣 (1982) 風倒地でのフェロモンによるヤツバキクイムシ誘殺試験 (I). 日本林学会北海道支部講演集 31: 139–141.
- Yoshio, M. and M. Ishii (2001) Relationship between cold hardiness and northward invasion in the great mormon butterfly, *Papilio memnon* L. (Lepidoptera: Papilionidae) in Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 36: 329–335.
- Yukawa, J. (2000) Synchronization of galls with host plant phenology. *Popul. Ecol.* 42: 105–113.
- Yukawa, J. and K. Akimoto (2006) Influence of synchronization between adult emergence and host plant phenology on the population density of *Pseudasphondylia neolitseae* (Diptera: Cecidomyiidae) inducing leaf galls on *Neolitsea sericea* (Lauraceae). *Popul. Ecol.* 48: 13–21.
- Yukawa, J., K. Kiritani, N. Gyoutoku, N. Uechi, D. Yamaguchi and S. Kamitani (2007) Distribution range shift of two allied species, *Nezara viridula* and *N. antennata* (Hemiptera: Pentatomidae), in Japan, possibly due to global warming. *Appl. Entomol. Zool.* 42: 205–215.
- Yukawa, J., K. Kiritani, T. Kawasaki, Y. Higashiura, N. Sawamura, K. Nakada, N. Gyoutoku, A. Tanaka, S. Kamitani, K. Matsuo, S. Yamauchi and Y. Takematsu (2009) Northward range expansion by *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) in Shikoku and Chugoku Districts, Japan, possibly due to global warming. *Appl. Entomol. Zool.* 44: 429–437.
- 湯嶋 健・桐谷圭治・金沢 純 (1973) 生態系と農薬. 岩波書店, 東京. 214 pp.
- Zhao, B. G., H. L. Wang and S. F. Han (2003) Distribution and pathogenicity of bacteria species carried by *Bursaphelenchus xylophilus* in China. *Nematology* 5: 890–906.