生殖様式を異にするクロゲハナアザミウマの行動学および 化学的識別, ならびに分類学的取り扱い

中尾 史郎・養父志乃夫

和歌山大学システム工学部

Ethological and Chemical Discrimination between Thelytokous and Arrhenotokous *Thrips nigropilosus* Uzel, with Discussion of Taxonomy. Shiro Nakao and Shinobu Yabu (Department of Environmental Systems, Faculty of Systems Engineering, Wakayama University, Sakaedani, Wakayama 640-8510, Japan). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 42: 77-83 (1998)

Abstract: The mating behavior of *Thrips nigropilosus*, which consists of arrhenotokous and thelytokous populations, was studied under laboratory conditions. The variation in esterase isozymes of individual adult females from a thelytokous population and seven arrhenotokous populations was analyzed by polyacrylamide gel electrophoresis. Mating occurred between individuals of arrhenotokous populations from different localities. Although males of an arrhenotokous population approached and attempted to copulate with females of a thelytokous population from the same locality, the thelytokous females never accepted the arrhenotokous males. The arrhenotokous populations showed high variability in esterase zymograms, but the thelytokous population had no variation in zymograms. Females reproducing thelytokously and arrhenotokously could be discriminated from each other based on their zymograms. We conclude that arrhenotokous and thelytokous populations should be treated as separate species.

Key words: Esterase, arrhenotoky, thelytoky, ethological isolation, *Thrips nigropilosus*

緒 言

クロゲハナアザミウマ *Thrips nigropilosus* Uzel は、キクの害虫として知られている (上住, 1988; 池田, 1990). 本種は、イギリスおよびニュージーランドにおいては雌のみが発見されており、産雌性単為生殖を行うと考えられている (Mound et al., 1976; Walker and Michaux, 1989). これに対し、日本では本種に雄の出現することが知られていた (宮崎・工藤, 1988; Nakao, 1997). Nakao (1993) は、京都産の個体群が産雌性単為生殖を行うことを室内飼育実験によって確認している。産雌性単為生殖を行う雌成虫は産雌性単為生殖を行う雌成虫よりも、第9腹節背板にある一對の鐘状感覚器間の刻線の発達が弱い傾向があるが、これによって両者を完全に識別することはできず、両者の識別に利用できる特定の外部形態は見いだされていない (中尾, 未発表).

本種では、雌に翅多型性のあることが知られている (Uzel, 1895; Morison, 1957; Mound et al., 1976; Walker and Michaux, 1989; Nakao, 1993). 近年、わが国においても、稚内市に本種の産雌性単為生殖個体群が生息することが確認された (中尾, 未発表). これを端緒として、稚内市で採集した産雌性単為生殖個体群と稚内市から那覇市までの地域数地点で採集した産雌性単為生殖個体群の翅型

発現性の比較を行った。その結果、同所的に生息する生殖様式の異なる個体群間にも、産雌性単為生殖を行う異なる地域個体群間にも翅型発現性の顕著な相違のあることが明らかになった (中尾ら, 1997; 中尾, 未発表). 同種でありながら個体群間で翅型発現性に顕著な差異のあることは、相互の遺伝子移入に制限がある可能性を示唆する。しかし、生殖様式の異なる個体群間の生殖的隔離が完全であるか否か、また、生殖様式の異なる個体群間にどの程度の形質状態の差異があるのかについては不明である。さらに、産雌性単為生殖を行う異なる地域個体群間の形質状態の差異や、相互の遺伝子移入の実態は明らかでない。

産雌性単為生殖を行う個体群は、遺伝的に独立したクローンの集合体であると考えられるため、その分類学的取り扱いに生物学的種概念を適用することはできない。アザミウマ類では生殖様式を異にする個体群、および雄産能力の異なる個体群が命名法上の同種とされているが (例えば, Mound, 1976; Zawirska, 1976; Kendall and Capinera, 1990), このように生物学的性質の大きく異なる個体群を同種とすることは、アザミウマ類の分類学の進展および防除体系の構築の上で大きな障害となることが考えられる。アブラムシ類はアザミウマ類と同様に、種内に生殖様式の異なる個体群が存在する昆虫群であるが、近年、産雌性単為生殖を行うアブラムシの分類学的取り扱い

に関するガイドラインが提案されている (Blackman and Brown, 1991). このガイドラインは, アブラムシ類ばかりでなくアザミウマ類の分類の実践においても利用価値の高いものであり, これによって単為生殖を行うアザミウマ類の分類学的位置を再検討することの意義は高いと考えられる. このガイドラインに従って, 単為生殖する生物の分類学的位置を明確にするには, 近縁種, 生殖様式の異なる同種個体群, そしてクローン系列の形質状態を総合的に判断し, それぞれの独自性を明確にすることが必要とされる.

そこで, 本研究では, クロゲハナアザミウマの異なる地域個体群間, および生殖様式の異なる個体群間に生殖的隔離機構が成立しているか否かを確認して, 個体群間の遺伝子移入の可能性について検討した. さらに, 産雌性単為生殖を行う稚内個体群, および産雄性単為生殖を行う稚内から那覇までの異なる地域個体群のエステラーゼサイモグラムを調査し, 個体群間の遺伝的差異を明らかにした. これらの結果から, 本種の分類学的取り扱いについて議論した.

本研究の遂行にあたっては, 京都府立大学農学部の高田肇教授, 吉安裕助教授, 阿部芳久助手より終始貴重なご助言を賜った. 静岡市の工藤巖博士, 蚕糸・昆虫農業技術研究所の宮崎昌久博士, 東京農業大学の岡島秀治博士, Forschungsinstitut Senkenberg の R. zur Strassen 博士には, アザミウマ類の分類学に関するご助言を賜った. また, 電気泳動の実施およびゲルの写真撮影にあたっては, 京都府立大学農学部の山本明氏 (現在, 北興化学株式会社) と中村崇氏のご協力を賜った. 那覇個体群の採集には沖縄県農業試験場の宮竹貴久氏のご協力を賜った. ここに記して, 厚く御礼申し上げる.

材料および方法

1. 供試虫と飼育法

稚内市, 音威子府村 (北海道中川郡), 網走市, 旭川市, 京都市, 長崎市, 那覇市において, キク科植物の葉から採集した雌成虫を創設者として, Nakao (1993) の方法で, キク *Chrysanthemum morifolium* Ramat. (品種: 国華創曇) およびカボチャ *Cucurbita maxima* Duch. (品種: 近

成えびす, および栗えびす) の葉片を寄主として継代飼育した 8 個体群を供試した (Table 1). これらの個体群は 18°C, 明期 15 時間-暗期 9 時間条件 (以下, 15L-9D と略記) において飼育した. 配偶行動の観察およびエステラーゼサイモグラムの検出に供試したすべての個体は, キク (品種: 国華創曇) の葉片を寄主として飼育した. 稚内市で採集した雌を創設者とする個体群のうち, 産雌性単為生殖を行うものを稚内 T 個体群, 産雄性単為生殖を行うものを稚内 A 個体群と称する (Table 1).

2. 配偶行動の観察

配偶行動の観察には, 稚内 T 個体群, 稚内 A 個体群および京都個体群の 2 または 3 日齢, および 30 または 31 日齢の雌成虫, ならびに稚内 A 個体群および京都個体群の 2 または 3 日齢の雄成虫を供試した. 供試個体群の雌雄を第 2 蛹期に個別にして飼育し, 18°C, 15L-9D で羽化させた. さらに, これらを 4 または 5 日おきに新たな飼育容器に移し替えながら同条件で個別に飼育した. これら雌雄成虫を各 1 匹ずつゼラチンカプセル (0 号; 長径 22 mm, 短径 7 mm) に収容して, 18°C 照明下において配偶行動を 18 分間観察した. 観察開始から雌雄が最初に接触するまでの時間, および交尾時間を記録した. また, 配偶行動を雄の行動に基づいて 4 段階に類別し, 雄がどの段階まで容認されるかを調査した. 配偶行動の 4 段階は次のとおりである: ①第 1 段階; 雄が雌と接触する, ②第 2 段階; 雄が雌を触角でたたく, ③第 3 段階; 雄が雌の背面上乗る, または脚を掛ける, ④第 4 段階; 交尾する (Fig. 1). 観察時間内に交尾が観察された場合には, 交尾後, 雌を新たな飼育容器に個別に移して約 4 日間産卵させた. 稚内 A 個体群および京都個体群の配偶行動観察時間内に交尾が観察されなかった場合には, 観察終了直後より雌雄を新たな飼育容器に収容して約 24 時間飼育した. さらにその後, この容器から雄を除き, 雌のみを約 3 日間飼育して産卵させた. 以上のようにして雌が約 4 日間に産した子世代を, Nakao (1993) の方法で 18°C, 15L-9D において羽化するまで飼育し, その性を判別した. 子世代に雌が出現した場合には, 親世代虫の交尾が成立していたものと判断した.

Table 1. Population of *Thrips nigropilosus* used in study

Population	Locality	Month and year	No. of founders	Mode of reproduction
Wakkanai-T	Wakkanai	October 1992 and July 1994	3	Thelytoky
Wakkanai-A	Wakkanai	October 1992 and July 1994	42	Arrhenotoky
Otoineppu	Otoineppu	July 1994	11	Arrhenotoky
Abashiri	Abashiri	October 1992	20	Arrhenotoky
Asahikawa	Asahikawa	July 1994	20	Arrhenotoky
Kyoto	Kyoto	March 1990, 1991 and May 1993	40	Arrhenotoky
Nagasaki	Nagasaki	March and August 1994	32	Arrhenotoky
Naha	Naha	September 1994	12	Arrhenotoky

Fig. 1. Diagram of courtship behavior of *Thrips nigropilosus*.

3. 電気泳動法によるエステラーゼ変異の解析

全 8 個体群の雌のエステラーゼザイモグラムを、1-ナフチルアセテートを基質としたポリアクリルアミド・ゲル 1 次元電気泳動法によって検出した。供試虫は 4 日齢の生きた雌成虫および同日齢時より -30°C で保存した雌成虫とした。供試雌虫数は、稚内 T 個体群 124 匹、稚内 A 個体群 67 匹、音威子府個体群 9 匹、網走個体群 24 匹、旭川個体群 15 匹、京都個体群 68 匹、長崎個体群 40 匹、および

那覇個体群 12 匹とした。ただし、京都個体群については、68 匹の雌のうちの一部の親世代および子世代虫も同様に供試した。成虫 1 匹を、40 % ショ糖と 0.5 % Triton X を 4:1 の割合で混合した溶液 20 μl 中でガラス棒でホモジナイズしたものを酵素液とした。酵素液 18 μl を各ウェルに注入し、電気泳動を行った。支持体はポリアクリルアミド (7.5 % スラブゲル) とした。電気泳動は 4°C において、50 mA, 137~293 V の条件で 60 分間行った。泳動終了後、ゲルを 20°C において 1-ナフチルアセテートと Fast Blue BB の混合染色液で約 50 分間染色した。これを水洗、乾燥した後、活性泳動帯を調査した。

結 果

1. 配偶行動

稚内 A 個体群の雌雄の組み合わせでは、88 % (2~3 日齢雌) から 100 % (30~31 日齢雌) の対が、18 分以内に配偶行動の第 4 段階である交尾に到達した (Table 2)。稚内 A 個体群および京都個体群の組み合わせでは、18 分以内にこの段階に到達した対は 50~75 % であった。しかし、これらの組み合わせのいずれにおいても、24 時間以内には全供試対が交尾した (Table 2)。稚内 T 個体群と稚内 A 個体群の組み合わせでは、第 2 段階以降の行動に移った対は 40 % (2~3 日齢雌) から 13 % (30~31 日齢雌)、第 4 段階に到達した対は 0 % であった。また、どの供試対においても 24 時間以内に交尾は成立しなかった (Table 2)。なお、実験開始から初めて雄と接触するまでに要した時間には、稚内 T 個体群と稚内 A 個体群の同日齢の雌間に有意差は認められなかった (Table 2; Mann-Whitney の U 検定, $p > 0.05$)。

2. エステラーゼパターン

本種雌成虫のエステラーゼザイモグラムには移動度の顕著に異なる 9 群 (移動度の遅いものから順に A~I) 26 本 (移動度の遅いものから順に 1~26) の泳動帯が検出され

Table 2. Courtship and mating success within and between populations of *Thrips nigropilosus*

Population ¹⁾ (d old)		No. of pairs observed	Mean duration ($\pm$ S.E.) before both sexes contact each other (s)	Category ²⁾ of courtship behavior attained within 18 min (% of pairs)				Mating success within 24 h (% of pairs)
Female	Male			Step I	Step II	Step III	Step IV	
WA (2-3)	WA (2-3)	14	180 $\pm$ 63	0	0	0	100	100
WA (30-31)	WA (2-3)	8	373 $\pm$ 109	0	0	12.5	87.5	100
WA (2-3)	K (2-3)	8	not examined	25.0	25.0	0	50.0	100
K (2-3)	WA (2-3)	8	not examined	0	25.0	0	75.0	100
WT (2-3)	WA (2-3)	15	272 $\pm$ 56	60.0	26.7	13.3	0	0
WT (30-31)	WA (2-3)	8	252 $\pm$ 73	87.5	0	12.5	0	0

¹⁾ WA, WT and K mean Wakkanai-A, Wakkanai-T, and Kyoto populations, respectively.

²⁾ See Fig. 1.

た. A および B 群はそれぞれ 2 本の泳動帯から構成されたが, これらの移動度の差は軽微で, 活性の低い場合にはその識別が容易でなかったため, 詳細な解析に不適であった. また, E 群は活性域の広い不明瞭な泳動帯 11 を含むが, これは近隣に出現する泳動帯と接するために解析に不適であった. したがって, エステラーゼザイモグラムの個体群間変異はこれら 3 群を除く 6 群 19 本の泳動帯によって評価した. 産雌性単為生殖を行う稚内 T 個体群の C 群, D 群, F 群, G 群, H 群, I 群泳動帯は単型で, C 群 (7), D 群 (9), F 群 (13, 14), G 群 (15, 16, 18, 20), H 群 (—), I 群 (26) であった (Fig. 2). このうち, D 群 (9), F 群

(13, 14), I 群 (26) は産雄性単為生殖個体群には認められず, 本個体群に特異的に出現した. これに対し, 産雌性単為生殖を行う個体群には, 産雌性単為生殖を行う稚内 T 個体群の雌とは異なり, H 群に常に泳動帯が出現した. 産雄性単為生殖を行ういずれの個体群においても H 群には 3 本以上の泳動帯が出現したこと, および京都個体群における交配実験の結果 (Fig. 3) から, 産雌性単為生殖を行う各個体群における H 群の変異には少なくとも単一遺伝子座の三つの対立遺伝子が関与するものと思われた. しかし, H 群の泳動帯の活性は個体群間で顕著に異なるうえ (Fig. 2), 移動度の差は比較的小さいことから (Fig. 4),

Fig. 2. Esterase zymograms of adult females of eight populations of *Thrips nigropilosus*.

Fig. 3. Esterase zymograms of parents (P) and offspring (F1) of *Thrips nigropilosus* from Kyoto population.

Fig. 4. Intra-population variation of esterase zymograms of adult females of *Thrips nigropilosus* from Kyoto population.

遺伝子座数や対立遺伝子数の決定には、更なる検討が必要であった。C群には検出したザイモグラムすべてに1本の泳動帯を認めた。稚内A個体群には泳動帯5, 6, 7または8, 音威子府個体群には6または7, 網走個体群には7または8を認めたが、旭川, 京都, 長崎および那覇個体群には泳動帯7のみを認めた。G群には泳動帯15, 16, 17, 18, 19, 20, 21が発現するが、このうち、15, 16, 17, 18, 19および21は全供試個体群で確認することができた。泳動帯20は旭川および那覇個体群を除く個体群に発現した。しかし、この泳動帯を認めた個体は音威子府個体群で9匹中1匹、そして網走個体群で24匹中2匹と少なかった。旭川およ

び那覇個体群では標本数がともに15匹以下で少なかったために検出できなかったのかもしれない。なお、CおよびH群の泳動帯の活性には個体群間に一定の相違が見られた。すなわち、旭川, 京都, 長崎および那覇個体群のCおよびH群には稚内A, 音威子府, および網走個体群のそれぞれ同群よりも顕著に高い活性の泳動帯が出現した。これらの結果から、本種は産雌性単為生殖を行う稚内T個体群と産雄性単為生殖を行う7供試個体群の2群に類別できた。さらに後者は稚内A, 音威子府および網走個体群からなる1群、ならびに旭川, 京都, 長崎および那覇個体群からなる1群とに類別できることが示唆された。

考 察

稚内において同所的に生息しているクロゲハナアザミウマ産雌性単為生殖個体群と産雌性単為生殖個体群の交配実験の結果、雄は両個体群の雌に接近して交尾を試みることが明らかになった。しかし、産雌性単為生殖を行う雌は雄を受け入れるが、産雌性単為生殖を行う雌は雄を受け入れなかった。この結果は、雌の日齢に関わらず同じであった。このことは、これら両個体群には完全な交尾前の生殖的隔離機構が存在していることを示唆する。一方、産雌性単為生殖を行う稚内個体群と京都個体群の交雑実験により、異所的に生息する産雌性単為生殖個体群間には生殖的隔離が成立していないことが示された。

アザミウマ科の雄では、同種の雌のみならず別種の雌にも交尾を試みることが知られている (Lewis, 1973; Kirk, 1985)。この場合、別種の雌個体は色彩およびサイズが同種の雌個体と類似していることから、雄は視覚的に配偶者

を認識して接近し、配偶行動に移ると考えられる。クロゲハナアザミウマの産雌性単為生殖個体群と産雄性単為生殖個体群の雌は同様の色彩およびサイズである。本研究においては、すべての供試対において、雄が雌に接近、接触した。このことは、本種においても雄が視覚的に配偶者を認識していることを示唆する。しかし、産雄性単為生殖個体群の雄と産雌性単為生殖個体群の雌との組み合わせでは、産雌性単為生殖個体群の雌雄の組み合わせよりも、観察時間内に配偶行動の第2および第3段階にいたる供試対の比率が低く、すべての供試対で、産雌性単為生殖個体群の雌は産雄性単為生殖個体群の雄を受け入れないことが確認された。穿孔亜目アザミウマの多くの種では雄の腹部腹板に腺域が存在し (Lewis, 1973; Bode, 1978; Kirk, 1985), ここから同種雌を静止させ、配偶を円滑に進めることを可能にするフェロモンが分泌されることが示唆されている (Kirk, 1985)。クロゲハナアザミウマ雄の腹板にも腺域が存在する。本種では、生殖様式の異なる個体群間において、フェロモンに対する雌の感受性に相違があるため、交尾前の生殖的隔離が成立しているのかもしれない。

微小であるため外部形態の観察が容易でない昆虫類やダニ類では、形態の類似種および同一種の遺伝的変異体の識別にタンパクの電気泳動像に出現する多型を利用する方法が広く利用されている。アザミウマにおいては、外部形態では識別不可能なハナアザミウマ *Thrips hawaiiensis* (Morgan) 雄とビワハナアザミウマ *Thrips coloratus* Schmutz 雄との識別、ならびにネギアザミウマの生殖様式の異なる個体群の識別がエステラーゼザイモグラムの比較によって可能であることが実証されている (村井, 1990; Murai, 1990)。本種においても、生殖様式を異にする個体群をエステラーゼパターンによって完全に識別することができた。

単為生殖を行う生物をどのような分類単位として認識するのか、またこれらを命名法上どのように取り扱うかについては、理論的な概念の不一致ばかりでなく、実用的な問題からも統一された基準は存在しない。アブラムシ類はアザミウマ類と同様に単為生殖を行う系列を多く含む微小昆虫である。近年、Blackman and Brown (1991) は、単為生殖を行うアブラムシ類の分類学的取り扱いに関する指針を示した。この中では、両性生殖を行う祖先から独立に派生した、識別可能な個別の単為生殖系列をそれぞれ種と見なすこと、そして、単為生殖を行う祖先を共有せず独立に派生したクローン系列は同種としないこと、が提唱されている。本研究において、配偶行動の観察およびエステラーゼザイモグラムの比較結果から、両個体群は完全に識別することができ、個体群間に遺伝的交流のないことが強く示唆された。また、産雌性単為生殖個体群にはエステラーゼザイモグラムに多型が認められなかった。さらに、クロゲ

ハナアザミウマにおいては、ミトコンドリア DNA の cytochrome oxidase subunit I 遺伝子領域の塩基配列に基づく系統樹において、生殖様式の異なる個体群がそれぞれ高い信頼度で異なるクラスターを形成することが、本研究に供試した稚内 T 個体群、稚内 A 個体群、京都個体群、長崎個体群および那覇個体群を用いた解析によって明らかにされている (中尾・村路, 未発表)。これらのことから、Blackman and Brown (1991) の提唱に従うならば、本研究で供試したクロゲハナアザミウマの産雌性単為生殖個体群と産雌性単為生殖個体群はそれぞれ命名法上の種として取り扱うことが妥当と考えられる。

摘 要

クロゲハナアザミウマの異なる地域個体群間、および生殖様式の異なる個体群間に行動学的な生殖的隔離機構が存在しているか否かを室内実験によって確認して、個体群間の遺伝子移入の可能性について検討した。さらに、産雌性単為生殖を行う稚内個体群、および産雌性単為生殖を行う異なる7地域個体群のエステラーゼザイモグラムを比較し、個体群間の化学的差異を明らかにした。

- 1) 産雌性単為生殖を行う異なる地域個体群の雌雄間には交尾が成立した。
- 2) 産雌性単為生殖個体群の雄は産雌性単為生殖個体群の雌に交尾を試みたが、雌はこれを拒絶し、交尾は成立しなかった。
- 3) 産雌性単為生殖個体群雌のエステラーゼパターンは高い変異性を示したが、産雌性単為生殖個体群雌のエステラーゼパターンに変異はなかった。
- 4) エステラーゼパターンによって、生殖様式の異なる個体群は完全に識別できた。
- 5) これらの結果から、生殖様式の異なる個体群をそれぞれ命名法上の種とすべきであると考えた。

引用文献

- Blackman, R. L. and P. A. Brown (1991) Morphometric variation within and between populations of *Rhopalosiphum maidis* with a discussion of the taxonomic treatment of permanently parthenogenetic aphids (Homoptera: Aphididae). *Entomol. Gener.* 16: 97-113.
- Bode, W. (1978) Ultrastructure of the sternal glands in *Thrips validus* Uzel (Thysanoptera, Terebrantia). *Zoomorphologie* 90: 53-65.
- 池田二三高 (1990) アザミウマ類. 原色菊の病害虫防除 (森田 壽 編). 国華園, 大阪, pp. 154-155.
- Kendall, D. M. and J. L. Capinera (1990) Geographic and temporal variation in the sex ratio of onion thrips. *Southwestern Entomologist* 15: 80-88.
- Kirk, W. D. J. (1985) Aggregation and mating of thrips in flowers of *Calystegia sepium*. *Ecol. Entomol.* 10: 433-440.

- Lewis, T. (1973) *Thrips: Their Biology, Ecology and Economic Importance*. Academic Press, London. 349 p.
- 宮崎昌久・工藤 巖 (1988) 概説. 農作物のアザミウマ (梅谷 猷二・工藤 巖・宮崎昌久 編). 全国農村教育協会, 東京, pp. 33-91.
- Morison, G. D. (1957) A review of British grasshouse Thysanoptera. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 109: 467-534.
- Mound, L. A. (1976) The identity of the greenhouse thrips *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouche) (Thysanoptera) and the taxonomic significance of spanandric males. *Bull. Entomol. Res.* 66: 179-180.
- Mound, L. A., G. D. Morison, B. R. Pitkin and J. M. Palmer (1976) Thysanoptera. In *Handbooks for the Identification of British Insects*. Vol. 1, Part 11 (A. Watson ed.). Royal Entomological Society of London, London. 79 p.
- 村井 保 (1990) アザミウマ類のアイソザイムによる識別法. *植物防疫* 44: 229-232.
- Murai, T. (1990) Parthenogenetic reproduction in *Thrips tabaci* and *Frankliniella intonsa* (Insecta: Thysanoptera). In *Advances in Invertebrate Reproduction 5* (Proceedings of the 5th International Congress of Invertebrate Reproduction) (M. Hoshi and O. Yamashita eds.). Elsevier Science, Amsterdam, pp. 357-362.
- Nakao, S. (1993) Effects of temperature and photoperiod on wing form determination and reproduction of *Thrips nigropilosus* Uzel (Thysanoptera: Thripidae). *Appl. Entomol. Zool.* 28: 463-472.
- Nakao, S. (1997) Overwintering and seasonal changes in wing form composition of *Thrips nigropilosus* Uzel (Thysanoptera; Thripidae) in Kyoto, Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 32: 49-56.
- 中尾史郎・養父志乃夫・中島敦司 (1997) 遠隔地からの緑化植物の移植が昆虫の地域個体群へ及ぼす影響. *環境システム研究* 25: 665-669.
- 上住 泰 (1988) クロゲハナアザミウマ. 農作物のアザミウマ (梅谷猷二・工藤 巖・宮崎昌久 編). 全国農村教育協会, 東京, pp. 313-314.
- Uzel, H. (1895) *Monographie der Ordnung Thysanoptera*. Koniggratz, Bhomen. 472 p.
- Walker, A. K. and B. Michaux (1989) The chrysanthemum thrips, *Thrips nigropilosus* Uzel (Terebrantia: Thysanoptera), on Scotch thistle, *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. (Compositae: Cynareae) in New Zealand. *N. Z. Entomol.* 12: 17-19.
- Zawirska, I. (1976) Untersuchungen uber zwei biologische Typen von *Thrips tabaci* Lind. (Thysanoptera, Thripidae) in der VR Polen. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz* 12: 411-422.