

昆虫病原ウイルスと捕食寄生者の相互作用

東京農工大学農学部応用生物科学科応用遺伝生態学研究室 ^{なか}仲 ^い井 ^まど ^かか

はじめに

野外の昆虫を観察していると、卵から成虫まで無事に成長する個体が非常に少ないことに驚かされる。このような昆虫の死亡原因は、その多くが天敵に起因している。昆虫には、クモなどの捕食者、寄生蜂などの捕食寄生者 (parasitoid: 寄生した後、最終的に寄主を捕食する)、微生物やウイルスなどの病原体が、天敵として存在する。天敵と昆虫との相互作用は、これまで捕食者と被食者、捕食寄生者と寄主、病原体と宿主という関係でさまざまな基礎的・応用的な研究がなされてきた。しかしながら、捕食寄生者と病原体など異なる天敵どうしの相互作用に関する研究はあまり例がない。本稿では、共通の host (ここでは、寄主あるいは宿主を host とする) を介した捕食寄生者 (寄生蜂や寄生バエなど) と昆虫病原ウイルスとの相互作用について、過去の研究の流れと最新の知見を紹介する。なお、この関連では、BROOKS (1993)、GRÖNER (1990)、VINSON (1990) による総説が詳しいので、併せて参照してほしい。

I ウイルスの生物的防除資材としての利用

近年、化学農薬を使った害虫防除法に加えて新しい害虫防除法として生物的防除 (バイオロジカルコントロール) が注目されている。昆虫病原ウイルスを使った生物的防除は、人畜に影響がほとんどないこと、化学農薬に比べて殺虫スペクトルが比較的狭いため、環境に与えるインパクトが少ないこと、抵抗性が発達しにくいことなどからその利用が期待されている。欧米諸国では、昆虫病原ウイルスは70年代から既に農薬登録を経て防除資材として市場に出ており、世界で14種のウイルスが登録されている。現在、ウイルス殺虫剤として使用されている昆虫病原ウイルスは、Baculovirus 科に属する核多角体病ウイルス (NPV) と顆粒病ウイルス (GV) である。Baculovirus 科のウイルスは、無脊椎動物以外からは見つかっておらず、人畜に対して安全性が高いと考えられている。事実、ウサギやネズミなどに対する直接毒

性の有無、アレルギー性の有無などが調査され、人畜に対して安全性が高いことが報告されている。また、標的外の生物に対する影響も調べられており、カイコやミツバチ、天敵昆虫などに対して感染性や毒性がないことが確認されている (三菱化成安全科学研究所, 1993)。

ウイルスが天敵昆虫に直接感染しないとしても、野外では寄生蜂とウイルスの両者が共通の host を介して遭遇する。アメリカにおいては、野外のイラクサキンウバ個体群を調査したところ、NPV 感染個体の20~100%が同時にヤドリバエに寄生されていたことが報告されている (VAIL, 1981)。寄生蜂や寄生バエのように幼虫期間を host の体内で生活する昆虫は、host がウイルスに感染していると何らかの影響を受けることが十分に予想される。

II 野外個体群におけるウイルスと寄生蜂との相互作用

ウイルスと寄生蜂との相互作用に関する最初の報告は、1940年代にさかのぼる。カナダにおいて森林害虫であるハバチの防除に寄生蜂が導入された際、ハバチの個体群にウイルス病が大発生した。このウイルスは、ヨーロッパから導入した寄生蜂とともにカナダに持ち込まれたと考えられている。また、導入された寄生蜂のうちの数種は、この森林から排除されたことから、ウイルス病の発生が寄生蜂に悪影響を及ぼした可能性が指摘された (BIRD and ELGEE, 1957 など)。

1970年代から昆虫ウイルスを使った害虫防除がさかんに試みられてきたが、野外でウイルスを散布した際に寄生性昆虫の寄生率が低下する事例がいくつか報告されている。例えば、カリフォルニアでコドリングの防除にGVを散布したところ、コマユバチ科の寄生蜂 *Ascogaster quadridentatus* とヤドリバエ *Lixophaga variabilis* の寄生率が低下したことが報告されている (FALCON, 1973)。また、国内でも静岡県で茶樹害虫であるハマキムシ類の防除にGVを散布すると、寄生性昆虫の寄生率が低下することが報告されている (小泊, 1987)。

HOCHBERG ら (1990) は、捕食寄生者、ウイルス、host 個体群の三者の関係についての数理モデルを構築した。また、BEGON ら (1996) は、host (ノシメマダラメイガ) と寄生蜂あるいは host と GV の二者の系では

Interactions between Entomopathogenic Viruses and Parasitoids. By Madoka NAKAI

(キーワード: 昆虫病原ウイルス, 摂食寄生者, 生物的防除, 寄生, 伝播)

それぞれ host 個体数が安定的に周期的変動をするが、host と寄生蜂と GV の三者の系になると、この周期的変動が崩れやすくなる傾向があると報告している。しかしながら、野外個体群におけるこれら三者の個体群変動の実証的研究はまだ行われていない。

一方、ウイルス散布の天敵に対する影響は室内実験によって数多く調べられている。以下に、これらの研究内容について紹介する。

III Host のウイルス感染が寄生蜂に与える影響

1 ウイルスによる premature death

イラクサキンウワバ幼虫においてヒメバチ科の寄生蜂 *Hyposoter exiguae* の寄生と NPV の感染が同時に起こると、寄生蜂は蛹化することなく致死する。このことは、NPV の感染から致死するまでの期間 (5 日) が寄生から蛹化するのに要する期間 (9 日) よりも短いことに起因している (BEEGLE and OATMAN, 1975)。すなわち蜂幼虫が host の体内で発育を完了する前に host がウイルス感染により致死してしまう。いわゆる premature death あるいは“死ごもり”と呼ばれている現象である。しかし、host が寄生後に NPV に感染する場合は、寄生と感染との時間的なずれが長いほど蜂幼虫の生存率は高くなる。同様の実験結果は他の幼虫寄生蜂と NPV

を用いた実験結果 (表-1) においても確認されている。

2 組換えウイルスの感染が寄生蜂の生存に及ぼす影響

ウイルス殺虫剤の遅効性を改善するため、最近、サソリ毒素 (AaIT) 遺伝子や juvenile hormone esterase (JHE) 遺伝子を組み込んだ組換え NPV が作出されている。これらのウイルスは、野生型のウイルスと比べて効果の発現が早いと、寄生蜂幼虫の生存に対する影響はより大きくなることが予想される。またサソリ毒などの毒素が直接寄生蜂に影響を与えることも考えられる。しかし、McCUTCHEN ら (1996) は、ヤガ科の一種 *Heliothis virescens* の幼虫にコマユバチ科の *Microplitis croceipes* に寄生させた後、AaIT 遺伝子あるいは JHE 遺伝子を組み込んだ NPV と野生型 NPV を接種したところ、蜂幼虫の生存率は組換え NPV を接種した区と野生型 NPV を接種した区で差がないことを報告した。この原因は、組換え NPV を接種された host においては蜂幼虫の発育期間が (野生型 NPV を接種された host に比べて) 短縮し host から早く脱出するためであるが、その理由は解明されていない。組換えウイルスの利用にあたっては新しく獲得した形質が天敵に与える影響について詳細に調査する必要がある。

3 タンパク性の毒素が引き起こす寄生蜂幼虫の致死ウイルス感染により host 体内で産生されるタンパク

表-1 host のウイルス感染が捕食寄生者に及ぼす影響例

捕食寄生者名	ウイルス名	host 名	文 献
Premature death			
<i>Cotesia marginiventris</i>	NPV ^a	<i>Spodoptera mauritia</i>	LAIGO and TAMASHIRO (1966)
<i>Camponotus sonorensis</i>	NPV	<i>Heliothis virescens</i>	IRABAGON and BROOKS (1974)
<i>Hyposoter exiguae</i>	NPV	イラクサキンウワバ	BEEGLE and OATMAN (1975)
<i>Apanteles glomeratus</i>	GV ^b	モンシロチョウ	LEVIN et al. (1981), HOCHBERG (1991)
<i>Chelonus insularis</i>	GVH ^c , HNPV ^d	<i>Pseudaletia unipuncta</i>	HOTCHKIN and KAYA (1983)
<i>Sturmiopsis inferens</i>	GV	<i>Chilo infuscatellus</i>	EASWARAMOORTHY and JAYARAJ (1989)
ハマキコウラコマユバチ	EPV ^e	チャノコカクモンハマキ	NAKAI et al. (1997)
毒素による host 内での致死			
<i>Apanteles militaris</i>	GVH	<i>Pseudaletia unipuncta</i>	KAYA (1970)
<i>Apanteles militaris</i>	HNPV	<i>Pseudaletia unipuncta</i>	HOTCHKIN and KAYA (1983)
カリヤコマユバチ	GVH	アワヨトウ	KUNIMI et al. (1999)
カリヤコマユバチ	EPV	アワヨトウ	KYEI-POKU and KUNIMI (1998)
host から脱出後致死する			
ハマキコウラコマユバチ	GV	チャノコカクモンハマキ	NAKAI and KUNIMI (1997)
幼虫期の生存に影響しない			
<i>Voria ruralis</i>	NPV	イラクサキンウワバ	VAIL (1981)
<i>Camponotus sonorensis</i>	GVH, HNPV	<i>Pseudaletia unipuncta</i>	HOTCHKIN and KAYA (1983)
<i>Hyposoter exiguae</i>	GVH, HNPV	<i>Pseudaletia unipuncta</i>	HOTCHKIN and KAYA (1983)
<i>Microplitis croceipes</i>	組換え NPV	<i>Heliothis virescens</i>	McCUTCHEN et al. (1996)

^a: 核多角体病ウイルス, ^b: 顆粒病ウイルス, ^c: GV Hawaiian strain, ^d: NPV Hypertrophy strain, ^e: 昆虫ポックスウイルス。

性の物質が、コマユバチを特異的に致死させることが報告されている。Kaya (1970) は、ハワイで分離された顆粒病ウイルス (GV Hawaiian strain: GVH) に感染したヤガ科の一種 *Pseudaletia unipuncta* にコマユバチ科の寄生蜂 *Apanteles militaris* が寄生すると、ハチ幼虫の成長が止まり host 体内で包囲されて致死することを報告した。しかし、*P. unipuncta* に寄生する *A. militaris* 以外の寄生蜂においてはこのような現象は認められていない。さらに Kaya and Tanada (1972) は、GVH 感染虫から体液を摂取し、遠心分離でウイルス粒子を除去した血清を被寄生 *P. unipuncta* に注射すると、ハチ幼虫が host 体内で数日後に致死することを明らかにした。体液中に存在する殺虫成分は 65 kDa のタンパクであると考えられているが、その作用機構については明らかにされていない。このような現象はハワイで分離された NPV Hypertrophy strain でも報告されている (Hotchkiss and Kaya, 1983 など)。

筆者らの研究室でも昆虫ポックスウイルス (EPV) や GVH に感染したアワヨトウにおいてカリヤコマユバチに同様の現象を認めている (Kyei-Poku and Kunimi, 1998; Kunimi et al., 1999)。ウイルス感染虫の体液は、*in vitro* で培養したカリヤコマユバチ幼虫に対しても殺虫活性があることを明らかにしている。おそらくウイルスの感染によって体内に産生されたタンパク性の物質がハチに対して毒素として作用することが考えられる (図-1)。また、これら毒素を持つウイルスに共通する特徴は、host に発育遅延をもたらす致死までに比較的時間がかかることである。これらのウイルスが同時に寄生している寄生蜂を排除することは、host を効率的に利用するという適応的な意味を持つかもしれない。現在こ

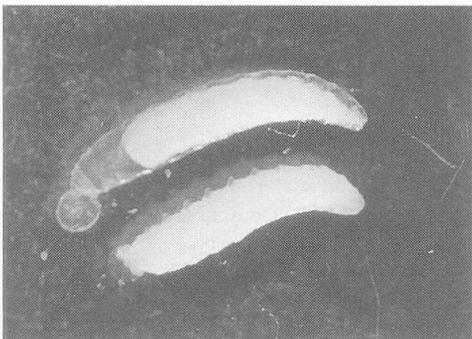


図-1 顆粒病ウイルス (GV Hawaiian strain) 感染アワヨトウの血清を注射されたアワヨトウ幼虫体内で致死したカリヤコマユバチ幼虫 (上) と健全なカリヤコマユバチ幼虫 (下)
致死した幼虫は、クチクラと真皮が剝離している。

の毒素の同定を進めているところである。

4 寄生蜂の戦略

前述のように、寄生蜂は host のウイルス感染によりさまざまな悪影響を受ける。したがって、寄生蜂が既にウイルスに感染している host に産卵すると、その子孫が生き残れる確率はきわめて低くなる。そこで、寄生蜂の雌親はウイルスに感染している host を見分けることができれば子孫を無駄にすることがないと考えられる。前述のカリヤコマユバチの場合は、EPV に感染したアワヨトウにも産卵するが、感染虫に対する産卵数は非感染虫に比べて有意に少ない。一方、前述の *H. exiguae* は、NPV に感染したイラクサキンウワバに対しても非感染虫と同様に産卵する。ウイルスと寄生蜂の組み合わせによって、この選択性はケースバイケースといえる (表-2)。寄生蜂は、資源となる餌を最大限に利用するために優良な host を選択することが知られている (Vinson and Iwantsch, 1980)。ウイルス感染 host を見分けて産卵を避ける能力を持たない寄生蜂は、進化の過程で感染虫に遭遇する機会が少なかったのかもしれない。

IV 寄生蜂の寄生がウイルスに利益をもたらす場合

1 寄生蜂の寄生によるウイルス感受性の変化

寄生蜂の既寄生 host と非寄生 host の間でウイルスに対する感受性に違いがあるのだろうか？ この点については、報告によってまちまちの結果が出されている。例えば、前述の *H. exiguae* に寄生されたイラクサキンウワバでは、NPV に対する感受性が低下する (Beegle and Oatman, 1974)。一方、Washburn ら (1996) はマーカーとして lacZ 遺伝子を組み込んだ NPV を作製し、コマユバチ科の *Cotesia congregata* に寄生されたイラクサキンウワバに感染させたところ、lacZ 遺伝子の発現が非寄生の host に比べて強くなったとし、この原因として寄生により生体防御機能が低下した host においてはウイルスが感染しやすくなることを挙げている。多くの内部寄生蜂では、ポリドナウイルスの感染や毒液の作用により host の血球による捕食や包囲化作用などの生体防御反応は低下することが知られている (田中, 1998)。しかし、寄生により host の生体防御機能全体が低下する事例や、寄生蜂以外の異物に対する防御反応は低下しない事例等、寄生蜂の種類によって host の生体防御機構に及ぼす影響もまちまちである (Stettler et al., 1998)。被寄生 host におけるウイルス感受性も競合する寄生蜂の種によって反応が異なることが考えられる。

表-2 捕食寄生者によるウイルス感染虫と健全虫の識別に関する実験例

捕食寄生者名	ウイルス名	host 名	文 献
感染虫より健全虫に多く探索行動や産卵行動をした			
<i>Apanteles melanoscelus</i>	NPV ^a	マイマイガ	VERSOI and YENDOL (1982)
感染虫に比べて健全虫に多くの卵を産卵した			
<i>Apanteles telengai</i>	GV ^b	カブラヤガ	CABALLERO et al. (1991)
<i>Aleiodes gasteratus</i>	GV	カブラヤガ	CABALLERO et al. (1991)
<i>Campoplex annulata</i>	GV	カブラヤガ	CABALLERO et al. (1991)
<i>Venturia canescens</i>	GV	ノシメマダラメイガ	SAIT et al. (1996)
カリヤコマユバチ	EPV ^c	アワヨトウ	KYEI-POKU and KUNIMI (1997)
感染虫に対しても健全虫に対しても違いがなかった			
<i>Hyposoter exiguae</i>	NPV	イラクサキンウワバ	BEEGLE and OATMAN (1975)
<i>Apanteles glomeratus</i>	GV	モンシロチョウ	LEVIN et al. (1983)

^a:核多角体病ウイルス, ^b:顆粒病ウイルス, ^c:昆虫ボックスウイルス。

表-3 捕食寄生者によるウイルス伝播の実験例

捕食寄生者名	ウイルス名	host 名	文 献
Mechanical vector			
<i>Sturmia barrisiniae</i>	GV ^a	<i>Harrisina brillians</i>	SMITH et al. (1956)
<i>Apanteles barrisiniae</i>	GV	<i>Harrisina brillians</i>	SMITH et al. (1956)
<i>Microplitis croceipes</i>	NPV ^b	<i>Heliothis virescens</i>	YOUNG and YEARIAN (1990)
<i>Campoplex sonorensis</i>	NPV	<i>Heliothis virescens</i>	IRABAGON and BROOKS (1974)
<i>Hyposoter exiguae</i>	NPV	イラクサキンウワバ	BEEGLE and OATMAN (1975)
<i>Venturia canescens</i>	GV	ノシメマダラメイガ	SAIT et al. (1996)
産卵管による伝播			
<i>Hyposoter exiguae</i>	NPV	イラクサキンウワバ	BEEGLE and OATMAN (1975)
<i>Apanteles glomeratus</i>	GV	モンシロチョウ	LEVIN et al. (1983)
<i>Cotestia marginiventris</i>	Ascovirus	<i>Spodoptera frugiperda</i>	HAMM et al. (1985)
<i>Apanteles telengai</i>	GV	カブラヤガ	CABALLERO et al. (1991)
<i>Aleiodes gasteratus</i>	GV	カブラヤガ	CABALLERO et al. (1991)
<i>Campoplex annulata</i>	GV	カブラヤガ	CABALLERO et al. (1991)
伝播方法は不明			
<i>Apanteles marginiventris</i>	NPV	<i>Spodoptera mauritia</i>	LAIGO and TAMASHIRO (1966)
<i>Campoplex sonorensis</i>	NPV	<i>Heliothis virescens</i>	IRABAGON and BROOKS (1974)
<i>Apanteles melanoscelus</i>	NPV	マイマイガ	RAIMO et al. (1977)
伝播されなかった			
<i>Voria ruralis</i>	NPV	イラクサキンウワバ	VAIL (1981)
<i>Microplitis croceipes</i>	NPV	オオタバコガ	ELLER et al. (1988)

^a:顆粒病ウイルス, ^b:核多角体病ウイルス。

2 寄生蜂のベクターとしての役割

寄生蜂がウイルスのベクターとして役割を果たしている、という考えは多くの研究者によって指摘されている。具体的には、寄生蜂の体表面がウイルスに汚染され伝播される経路 (mechanical vector) と感染虫に寄生した雌蜂の産卵管が汚染されることにより、別の host にウイルスが伝播される経路 (biological vector) の二通りが考えられる。感染虫から非感染虫にウイルスが伝

播された室内実験例を表-3 にあげたが、伝播しないという報告例もある。伝播の成否は、ウイルスの濃度や接種量など実験の方法によって左右されるであろうが、伝播例の多くは mechanical vector によるものであった。このことは、ウイルスの感染経路を考えると説明がつく。包埋体を形成する多くの昆虫病原ウイルスは、経口的に host に取り込まれ、中腸の高いアルカリ性の消化液の働きにより包埋体が溶解し包埋体から遊離したウイ

ルス粒子が中腸から侵入して感染が成立する。包埋体を直接血体腔に注入しても包埋体が溶解しないので感染は成立しない。蜂が体表面にウイルス包埋体を付着させ host の餌を汚染すると、餌と一緒にウイルスが host 体内に取り込まれると考えられる。また、産卵管による伝播例は多角体に包埋されない出芽ウイルスの伝播によると考えられる。しかしながら、実際の野外で寄生蜂がウイルスの伝播にどれだけ関与しているかの直接的な証明方法は残念ながら確立されていない。

V ウイルス感染とハマキコウラコマユバチの相互作用

1 茶園における寄生蜂とウイルスの相互作用

ハマキムシ類の GV は、我が国でこれまでに開発されたウイルス防除資材の中でもっとも広く利用されている (小泊, 1980)。筆者らはウイルス防除資材の効率の利用を目的として、茶園における天敵相の調査を行った。茨城県の茶園でチャノコカクモンハマキ幼虫を採集し寄生性天敵による寄生率を調査した結果、採集した幼虫の約 90% が寄生性天敵により致死した。全世代にわたって、死亡率が最も高かったのは、ハマキコウラコマユバチによる寄生 (全体の死亡率の 38%) で、次いで昆虫ボックスウイルス (AsEPV) (31%) によるものであった。また、ウイルス感染虫の 12% で体内に寄生蜂幼虫が認められ、これらの寄生蜂幼虫は host から脱出できずにすべて致死していた。このことは、野外圃場でのウイルス病の流行が寄生蜂の生存に悪影響を及ぼす可能性を示唆している (NAKAI et al., 1997)。そこで、チャノコカクモンハマキにハマキコウラコマユバチ (以下、ハチ) を寄生させたのち、顆粒病ウイルス (AsGV) を接種してハチの生存に及ぼす影響を調査したところ、AsGV 感染 host から約 90% のハチ幼虫が脱出したにもかかわらず、多くの幼虫が蛹化できずに致死した (NAKAI and KUNIMI, 1997)。次に、野外で高い感染率が認められた AsEPV とハチについても同様の実験を試みた。当初の予想としては、AsEPV も AsGV もそれぞれ単独で host に感染させると host の蛹化を阻止し発育遅延をもたらすので、ハチにとっても同様の影響をもたらすと考えていた。しかしながら、結果は予想に反してハチの脱出率は、AsGV 感染虫に寄生させた場合に比べて著しく低かった。この場合のハチの脱出率の低下は、AsEPV 感染被寄生 host が脱皮障害を起こしてハチの脱出前に致死してしまうためであると考えられた (NAKAI and KUNIMI, 1998)。AsGV 感染被寄生 host は、このような脱皮障害を起こさず、AsEPV 感染被寄生

host の変態とは明らかに異なっていた。このことは host に対する内分泌制御が、AsEPV と AsGV で異なることを示している。

2 内分泌の相互作用

内部寄生蜂の多くは、host の成長や変態を制御することが知られている。例えばカリヤコマユバチでは、growth blocking peptide の働きにより host であるアワヨトウの蛹化を阻止する (HAYAKAWA, 1990)。また、ウイルスも host の変態を制御する機構を持っている。Ecdysteroid glucosyl transferase (EGT) は、エクダイソンを不活化する酵素であるが、多くの NPV と GV のゲノム中に EGT 遺伝子 (*egt*) があることが明らかにされている。NPV や GV に感染した host では、*egt* の発現により脱皮や蛹化が抑えられる (O'REILLY and MILLER, 1989)。このような成長や変態の制御は、いずれも寄生者が host という資源を有効に活用するために必要な戦略であると考えられている。

筆者らが調査したハマキコウラコマユバチも host に早熟的変態 (終齢で吐糸行動を起こすなど、終齢と似た行動および形態を呈すること) を引き起こす。一方、AsGV も AsEPV もそれぞれ感染により host の蛹化を阻止する。このハチとウイルスのように異なる寄主制御を行う複数の天敵が同一 host に寄生 (または感染) した場合、host の変態は単独に寄生した場合と著しく異なることが明らかになった。そして、host の変態の変化は、最終的にハチの生存にも影響を与えることになる。このことは、一見、二者間 (例えば、ウイルス-host) の相互作用が類似しているからといって、三者間 (ウイルス-ハチ-host) の相互作用を単純に二者間の相互作用を相加したものから演繹的に予測することができないことを物語っている。

おわりに

昆虫病原ウイルスは、いままで宿主範囲が狭いことから標的外昆虫に対して全く影響がないものと考えられてきたが、必ずしもそうとはいえない。ウイルスを使った防除には、成虫期の寄生蜂を殺傷するといった化学農薬のような悪影響はないが、本稿で示したように寄生蜂の幼虫に対しては悪影響が認められる場合もある。それでも、頻りに化学農薬散布をしている圃場に比べると、ウイルス殺虫剤を利用している圃場では天敵の種類や数が増大する可能性が十分考えられる。しかし詳細な研究例は非常に少ないのが現状である。野外におけるウイルスと捕食寄生者の相互作用を解明し、天敵の潜在能力を引き出す防除方法の確立が望まれる。

本稿を作成するにあたり有益なコメントを頂いた東京農工大学農学部国見裕久氏に感謝する。

引用文献

- 1) BEEGLE, C. C. and E. R. OATMAN (1974) : J. Invertebr. Pathol. 24: 188~195.
- 2) _____ (1975) : *ibid.* 25, 59~71.
- 3) BEGON, M. et al. (1996) : Nature 381: 311~315.
- 4) BIRD, F. T. and D. E. ELGEE (1957) : Can. Entomol. 89: 371~378.
- 5) BROOKS, W. M. (1993) : Parasites and Pathogens of insects (N. E. BECKAGE, S. N. THOMPSON and B. A. FEDERICI, Ed.). Academic Press. N. Y. p. 231~272.
- 6) FALCON, L. A. (1973) : Regulation of Insect Populations by Microorganisms (L. A. BULLA, Jr., Ed.), The New York Academy of Sciences, N. Y. pp. 173~186.
- 7) GRÖNER, A. (1990) : Safety of Microbial Insecticides (M. LAIRD, L. A. LACEY and E. W. DAVIDSON, Ed.), CRC Press. Boca Raton, FL. p. 135~147.
- 8) HAYAKAWA, Y. (1990) : J. Biol. Chem. 265: 10813~10816.
- 9) HOCHBERG, M. E. et al. (1990) : Am. Nat. 135: 74~94.
- 10) HOTCHKIN, P. G. and H. K., KAYA (1983) : J. Invertebr. Pathol. 42: 51~61.
- 11) KAYA, H. K. (1970) : Science 168: 251~253.
- 12) 小泊重洋 (1980) : 植物防疫 34: 462~466.
- 13) _____ (1987) : 静岡茶試研報: 13.
- 14) KUNIMI, Y. et al. (1999) : Appl. Entomol. Zool. (in press).
- 15) KYEI-POKU, G. K. and Y. KUNIMI (1998) : Biological Control 11: 209~216.
- 16) McCUTCHEN, B. F. et al. (1996) : *ibid.* 6: 45~50.
- 17) 三菱化成安全科学研究所編 (1993) : 微生物農薬の現状と安全性評価, 727 pp.
- 18) NAKAI, M. and Y. KUNIMI (1997) : *ibid.* 8: 74~80.
- 19) _____ (1998) : *ibid.* 13: 63~69.
- 20) _____ et al. (1997) : Appl. Entomol. Zool. 32: 609~615.
- 21) O'REILLY, D. R. and L. K. MILER (1989) : Science 245: 1110~1112.
- 22) STETTLER, P. et al. (1998) : J. Insect Physiol. 44: 817~831.
- 23) 田中利治 (1998) : 植物防疫 52: 499~504.
- 24) VAIL, P. V. (1981) : Environ. Entomol. 10: 517~520.
- 25) VINSON, S. B. (1990) : Safety of Microbial Insecticides (M. LAIRD, L. A. LACEY and E. W. DAVIDSON, Ed.). CRC Press. Boca Raton, FL. p. 43~64.
- 26) _____ and G. F. IWANTSCH (1980) : Annu. Rev. Entomol. 25: 397~419.
- 27) WASHBURN, J. O. et al. (1996) : Nature 383: 767.

発行

日本植物防疫協会

「昆虫の飼育法」

湯嶋 健・釜野静也・玉木佳男 共編

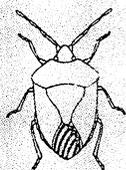
収録種(項目)数 126 種

B5判 本文 400 ページ

定価 12,232 円(本体 11,650 円+税)

送料サービス

昆虫の飼育法

湯嶋 健
釜野静也 編
玉木佳男

社団法人 日本植物防疫協会

昆虫の飼育法について、実際に飼育に従事されている方に、独特のコツを含めて詳述していただいた。総論では、共通性のある、餌の種類/人工飼料の調整/飼育虫の病気対策/虫質管理/飼育環境/飼育施設/飼育計画と作業計画などを、各論では、126種(項目)の虫につき、材料の採集/餌/飼育法/作業計画/注意事項と問題点/参考文献などを詳述。付録に、ビタミン混合とその作り方、無機塩混合物とその作り方、昆虫用市販人工飼料リストを付す。

〈お申し込みは前金(現金書留・郵便振替)で本会まで〉