

特集：温暖化による害虫への影響

ジャガイモヒゲナガアブラムシに対する高 CO₂ の影響東北農業研究センター さかき 榊 ばら 原 みつ 充 たか 隆

はじめに

地球温暖化に伴い、害虫の加害程度は増加すると危惧されており、そのシミュレーションもなされている (KIRITANI, 2006)。しかし、地球温暖化は二酸化炭素 (CO₂) などの温室効果ガスによってもたらされるため、CO₂ が昆虫に及ぼす影響についても評価予測を行う必要がある。CO₂ 濃度は現在 380 ppm 程度であるが、2075 年には 600 ppm になると予測されている。こうした高 CO₂ 条件に昆虫を置くとどのような反応を示すかという問題については、既にかんりの試験例があるが、結果はさまざまである (CHEN et al., 2007)。しかし、多くの試験事例では、700 ~ 1,000 ppm の CO₂ 濃度では昆虫類への直接的な影響はほとんどなく、高 CO₂ 条件の影響を受けた植物体を通じて植食性昆虫が間接的な影響を受けるとされている。すなわち、高 CO₂ によって植物体の C/N 比が低下したり、フェノール量やタンニン量が増加したりすることで、昆虫側の摂食量や産卵選好性が変化し、結果として发育速度や増殖率が変化するという報告が多い (LAVOLA and JULKUNEN-TIITTO, 1994; DURY et al., 1998; COVELLA, et al., 2002)。最近では、そうした昆虫を捕食する天敵類への影響を予測しようとする研究も現れた (ROTH and LINDROTH, 1995; CHEN et al., 2007)。

アブラムシ類は、桐谷 (2010) が今回の特集においても指摘しているように、増殖率が極めて高く、温暖化によって発生回数が増加すると考えられるため、将来的な発生予測は必須である。一方、アブラムシ類はクローンで増殖するため、操作試験においては個体変異を排除することが容易であり、環境の影響を評価しやすいという利点がある。そこで今回は、アブラムシ類への高 CO₂ の影響を評価した結果について概観してみたい。

I 高 CO₂ がアブラムシ類に及ぼす影響

表-1 に各国でなされたこれまでの研究結果を取りまとめた。

Effect of elevated CO₂ on the foxglove aphid (*Aulacorthum solani*)
By Mitsutaka SAKAKIBARA

(キーワード：ジャガイモヒゲナガアブラムシ、生活史形質、高 CO₂)

HUGHES and BAZZAZ (2001) は 5 種のアブラムシを供試して、アブラムシ類の高 CO₂ に対する反応を調査した。その結果、反応は種特異的であると述べている。一方、HOLOPAINEN (2002) は、NO_x や SO₂ といった環境汚染物質とは異なり、高 CO₂ のアブラムシ類に対する反応は極めて多様であると結論している。表-1 の結果をながめるかぎり、いくつかのアブラムシ種では同種でも異なる結果が得られているが、筆者は後者の考えを支持したい。

試験結果に差が出ている事例をみると、ほとんどが高 CO₂ 化した温室などで植物とともにアブラムシを接種した研究例である。したがって同一クローンに由来するアブラムシ個体を用いるなど、もう少し精密な試験設計を組まないと、再現性の高い結果は得られないと思われる。

II ジャガイモヒゲナガアブラムシの生活史形質に対する高 CO₂ の影響

ジャガイモヒゲナガアブラムシ (*Aulacorthum solani*) は、パレイシヨのほか、ダイズ、エンドウ、ラッカセイ、ピーマン、ナス、トマト、レタス、ゴボウ等を加害する広食性害虫である。ダイズではわい化病ウイルスを媒介するベクターであり、生育後期に多発すると落葉・枯死を引き起こすこともある。したがって調査するのにふさわしい害虫種である。

我々は榊原ら (2007) の個体飼育法により、盛岡産のクローンを累代飼育してきた。エゾノギシギシから採集したこのクローンを、23℃-16L8D の高温・長日条件で飼育すると、無翅胎生雌虫 (口絵①：以下、無翅虫) を産出し続けることを 256 世代まで確認している。また、20℃-10L14D の、やや低温・短日条件に置くと、そのクローンが産仔した個体はほとんどが有翅胎生雌虫 (口絵③：以下、有翅虫) になる。有翅虫をさらに 20℃-10L14D で飼育すると、有翅虫が産仔した個体は有性世代になり、産卵をするようになる。

ダイズは *Rhizobium* 属の根粒バクテリアと共生関係にあり、この菌に空中窒素を固定させ、栄養とすることで知られている。我々は、窒素固定を行う根粒菌をもつ 'T202' と、これをもたない 'T201' の二つの系統を持っている。この 2 系統は C/N 比は異なるがそれ以外の基本

表-1 これまでに報告されている高 CO₂ に対するアブラムシの反応

アブラムシ種	高 CO ₂ 化させた 濃度	試験環境	供試植物	反応	著者
エンドウヒゲナガアブラムシ	700	ファイトトロン	ソラマメ	密度に影響なし	AWMACK & HARRINGTON (2001)
				密度に影響なし	HUGHES & BAZZAZ (2001)
キョウチクトウアブラムシ	700	ファイトトロン	オオトウワタ	密度に影響なし	HUGHES & BAZZAZ (2001)
クロニタイケアブラムシ	600	ソーラードーム	セイヨウカジカエデ	個体群増殖率に影響なし	DOLCHERTY et al. (1997)
タマワタムシの一種 (<i>Pemphigus populitransversus</i>)	600	ソーラードーム	ハナタネツケバナ	発生量に影響なし	SALT et al. (1996)
ジャガイモヒゲナガアブラムシ	700	ファイトトロン	ソラマメ	産仔数が 16% 増加	AWMACK et al. (1997)
			タンジー	発育が 10% 促進	AWMACK et al. (1997)
			ソラマメ	密度に影響なし	AWMACK & HARRINGTON (2001)
			ハナタバコ (<i>Nicotiana sylvestris</i>)	密度が減少	HUGHES & BAZZAZ (2001)
ダイコンアブラムシ	? + 200	温室	ミチタネツケバナ	初期の増殖に影響なし	SMITH (1996)
			キャベツ	産仔数が減少	BEZEMER et al. (1999)
ヒゲナガアブラムシの 一種 (<i>Sitobion avenae</i>)	550	オーブントップ チャンバー (OTC)	春コムギ	有翅虫の産仔数が増加し、移出率が減少	CHEN et al. (2004)
	750		冬コムギ	穂に多くなり、他のアブラムシ種とのニッチの重なりが低下	Su et al. (2009)
	750		冬コムギ	産仔数が増加	AWMACK et al. (1996)
	700	ファイトトロン	スズメノカタビラ		
			オオスズメノカタビラ		
		温室	アオウシノケグサ	産仔数に影響なし	DIAZ et al. (1998)
			ミサヤマチャヒキの 一種 (<i>Helictotrichon pratense</i>)		
ブナハアブラムシ	600	ソーラードーム	ヨーロッパブナ	産仔数 10% 減 幼虫体重 25% 軽量化	DOLCHERTY et al. (1997)
マツヨイグサアブラムシ	700	ファイトトロン	メマツヨイグサ	密度に影響なし	HUGHES & BAZZAZ (2001)
マメクロアブラムシ	600	ソーラードーム	ハナタネツケバナ	発生量に影響なし	SALT et al. (1996)
ムギクビレアブラムシ	700	OTC	オニウシノケグサ (トルフェスク)	発生量が 71% 減少	NEWMAN et al. (1999)
	750		冬コムギ	単独では発生量が増加 <i>S. avenae</i> との共存下では減少 株内の分布が一様に	Su et al. (2009)
	750		冬コムギ	発生量と空間分布に変化なし	Su et al. (2009)
モモアカアブラムシ	+ 200	ファイトトロン	スズメノカタビラ	発生量が 3 倍に	BEZEMER et al. (1998)
		温室	キャベツ	産仔数は増加	BEZEMER et al. (1999)
			ノボロギク	産仔数に影響なし	BEZEMER et al. (1999)
	700	ファイトトロン	マルバノホロシ	密度が増加	HUGHES & BAZZAZ (2001)
ワタアブラムシ	2 倍, 3 倍	ファイトトロン	ワタ	産仔数が増加. ただし ナミテントウの捕食量も増加	CHEN et al. (2005)
<i>Drepanosiphum platanoideis</i>	600	ソーラードーム	セイヨウカジカエデ	個体群増殖率に影響なし	DOLCHERTY et al. (1997)
未同定種	700	温室	冬コムギ	加害が有意に低下	THOMSON et al. (1993)

的性質はさほど異なっていないため、C/N 比の影響を調べるには好都合である。

ちなみに、C/N 比とは植物体の総炭素量と総窒素量の比のことで、CO₂ 濃度が高まると植物体の光合成（昔の炭酸同化作用）が促進され、C/N 比は高まるとされている。また、窒素固定菌と共生関係にある植物では、窒素分が増加し、C/N 比は低下すると期待される。アブラムシが植物体から大量に吸汁しなければならないのは、炭素分の多い汁液の中から窒素分を得なければならないからである。だからアブラムシの甘露は甘い（炭素を捨てている）のである。したがって、C/N 比が増加することはアブラムシに悪影響を及ぼすと考えられる。

さらに、我々の所属する東北農業研究センターには CO₂ 濃度を制御できる温室群を備えている。このうちの 1 棟を通常の CO₂ 濃度とし（350 ppm）、もう 1 棟を通常より 200 ppm 高い濃度にして（550 ppm）、イネやダイズの様々な生理・生態的試験を行う施設がある。

そこで、これらの施設で栽培されているダイズ株から葉を適宜摘み取り、この葉を供試して、23℃-16L8D の条件でジャガイモヒゲナガアブラムシの生活史パラメータを 2003 年から 2004 年の 2 年間調査した。植物体を介したアブラムシへの高 CO₂ の影響を評価するには、このような間接的な手法のほうが好都合である。

2003 年には、わい化病の媒介過程を想定して、少頭数でダイズに悪影響を及ぼし得る有翅虫を供試した。2004 年には、有翅虫のほか無翅虫も供試した。

供試したダイズ株の生育は、2003 年にはいずれの処理区も極めて不良で、莢伸長期でも本葉は 10 枚程度し

かなかった（口絵②）。一方、2004 年には生育はいずれの処理区でも旺盛であった。ただし、根粒菌をもたない 'T201' の葉色は、根粒菌をもつ 'T202' に比べて両年とも明らかに淡かった（口絵④）。

表-2 に、「ダイズ系統」×「CO₂ 濃度」×「繰り返し試験（調査日時）」がアブラムシの生活史パラメータに及ぼす効果についての統計検定の結果を示した。

生活史パラメータに影響を及ぼす要因の中で、調査日時が最も大きかったため、表-3 に調査日時ごとに、有翅虫に対するダイズ系統と CO₂ 濃度の影響を判定した結果を示した。

2003 年の高 CO₂ 試験区では、ジャガイモヒゲナガアブラムシ有翅胎生虫の幼虫期間は長くなり、1 世代期間（T）も長くなった。一方、高 CO₂ でも総産仔数はさほど変わらなかった。このため、高 CO₂ では有翅胎生虫の内的自然増加率（r）が低下した。こうした効果は、根粒バクテリアをもたない系統 'T201' で顕著であった。

ところが、2004 年にはそうした傾向は認められなかった。また、CO₂ の濃度差のみならず、系統間にも、相互作用にも有意差は得られなかった。

表-4 は、無翅虫に対するダイズ系統と CO₂ 濃度の影響を、調査日時ごとに判定した結果である。

最初の 2004 年 7 月 21 日に開始した試験では、高 CO₂ 濃度区で 1 世代期間（T）が有意に長くなったものの、総産仔数、すなわち増殖率（R₀）が有意に増加したため、内的自然増加率（r）は変化がなかった。一方、2 回目と 3 回目の試験では、有意差は見られなかった。

以上の結果から CO₂ 濃度の増加とアブラムシの密度

表-2 ジャガイモヒゲナガアブラムシの生活史形質に対するダイズ品種と CO₂ 濃度の影響の分散分析

モルフ	効果	幼虫期間	産仔前期間	増殖率 (R ₀)	1 世代期間 (T)	内的自然増加率 (r)
有翅虫	試験	< 0.0001	< 0.05	< 0.001	< 0.001	0.285
	ダイズ品種	0.262	0.470	0.160	0.101	0.589
	CO ₂ 濃度	0.138	0.334	< 0.05	< 0.001	0.268
	試験×ダイズ品種	< 0.05	0.132	0.595	0.085	< 0.05
	試験× CO ₂ 濃度	< 0.01	0.652	0.056	< 0.05	0.120
	ダイズ品種× CO ₂ 濃度	0.313	0.856	0.090	0.090	0.369
	試験×ダイズ品種× CO ₂ 濃度	0.483	0.455	< 0.05	0.179	0.076
無翅虫	試験	< 0.001	< 0.01	< 0.05	< 0.001	< 0.001
	ダイズ品種	0.304	0.821	0.593	< 0.001	< 0.05
	CO ₂ 濃度	0.682	0.142	0.419	0.117	0.459
	試験×ダイズ品種	0.053	0.311	0.586	< 0.05	0.097
	試験× CO ₂ 濃度	0.962	0.580	0.056	0.216	0.924
	ダイズ品種× CO ₂ 濃度	0.283	0.061	0.958	0.564	0.460
	試験×ダイズ品種× CO ₂ 濃度	0.471	0.220	0.053	< 0.0001	0.633

表中の数値は有意確率（p）。

表-3 ジャガイモヒゲナガアブラムシ有翅虫の生活史形質に対するダイズ品種と CO₂ 濃度の影響

試験	ダイズ品種	CO ₂ 濃度	幼虫期間	産仔前期間	増殖率 (R ₀)	1 世代期間 (T)	内的自然増加率 (r)
03/08/27 ~	T201	通常	8.7 ± 0.2	1.4 ± 0.2	23.4 ± 2.6	13.8 ± 0.4	0.220 ± 0.009
		+ 200 ppm	8.9 ± 0.2	1.1 ± 0.3	34.1 ± 3.1	15.3 ± 0.5	0.231 ± 0.011
	T202	通常	8.1 ± 0.2	1.5 ± 0.2	24.3 ± 2.4	12.5 ± 0.4	0.242 ± 0.008
		+ 200 ppm	8.6 ± 0.2	1.5 ± 0.2	37.8 ± 2.0	15.5 ± 0.3	0.235 ± 0.007
	p 値	ダイズ品種	< 0.05	0.365	0.374	0.222	0.140
		CO ₂ 濃度	0.102	0.567	< 0.001	< 0.001	0.792
		相互作用	0.390	0.518	0.583	0.110	0.336
	T201	通常	8.7 ± 0.3	1.1 ± 0.2	35.7 ± 2.5	14.8 ± 0.5	0.243 ± 0.008
		+ 200 ppm	9.0 ± 0.3	1.4 ± 0.2	38.6 ± 2.6	16.7 ± 0.5	0.220 ± 0.008
	T202	通常	8.7 ± 0.3	1.7 ± 0.2	36.7 ± 2.4	16.5 ± 0.5	0.219 ± 0.008
		+ 200 ppm	9.8 ± 0.3	1.8 ± 0.2	35.8 ± 2.6	18.0 ± 0.5	0.198 ± 0.009
03/10/27 ~	T201	通常	8.7 ± 0.3	1.1 ± 0.2	35.7 ± 2.5	14.8 ± 0.5	0.243 ± 0.008
		+ 200 ppm	9.0 ± 0.3	1.4 ± 0.2	38.6 ± 2.6	16.7 ± 0.5	0.220 ± 0.008
	T202	通常	8.7 ± 0.3	1.7 ± 0.2	36.7 ± 2.4	16.5 ± 0.5	0.219 ± 0.008
		+ 200 ppm	9.8 ± 0.3	1.8 ± 0.2	35.8 ± 2.6	18.0 ± 0.5	0.198 ± 0.009
	p 値	ダイズ品種	0.186	0.059	0.711	< 0.01	< 0.05
		CO ₂ 濃度	< 0.05	0.469	0.687	< 0.01	< 0.05
		相互作用	0.186	0.706	0.445	0.644	0.909
	T201	通常	7.9 ± 0.2	1.5 ± 0.2	29.6 ± 5.8	13.6 ± 0.9	0.239 ± 0.012
		+ 200 ppm	7.8 ± 0.2	1.6 ± 0.2	17.2 ± 7.3	12.8 ± 1.2	0.202 ± 0.016
	T202	通常	8.1 ± 0.1	1.1 ± 0.2	19.7 ± 5.2	12.8 ± 0.8	0.221 ± 0.012
		+ 200 ppm	7.9 ± 0.2	1.5 ± 0.2	33.0 ± 5.8	14.4 ± 0.9	0.238 ± 0.012
04/07/22 ~	T201	通常	7.9 ± 0.2	1.5 ± 0.2	29.6 ± 5.8	13.6 ± 0.9	0.239 ± 0.012
		+ 200 ppm	7.8 ± 0.2	1.6 ± 0.2	17.2 ± 7.3	12.8 ± 1.2	0.202 ± 0.016
	T202	通常	8.1 ± 0.1	1.1 ± 0.2	19.7 ± 5.2	12.8 ± 0.8	0.221 ± 0.012
		+ 200 ppm	7.9 ± 0.2	1.5 ± 0.2	33.0 ± 5.8	14.4 ± 0.9	0.238 ± 0.012
	p 値	ダイズ品種	0.376	0.253	0.633	0.687	0.489
		CO ₂ 濃度	0.376	0.253	0.943	0.714	0.451
		相互作用	0.656	0.495	< 0.05	0.215	0.051
	T201	通常	8.5 ± 0.2	1.6 ± 0.2	27.2 ± 3.3	14.1 ± 0.5	0.220 ± 0.008
		+ 200 ppm	8.3 ± 0.2	2.0 ± 0.2	28.7 ± 3.3	14.5 ± 0.5	0.230 ± 0.008
	T202	通常	8.9 ± 0.2	1.7 ± 0.2	33.1 ± 3.5	15.0 ± 0.5	0.232 ± 0.008
		+ 200 ppm	8.6 ± 0.2	1.6 ± 0.2	34.8 ± 3.3	14.7 ± 0.5	0.238 ± 0.009
04/08/17 ~	T201	通常	8.5 ± 0.2	1.6 ± 0.2	27.2 ± 3.3	14.1 ± 0.5	0.220 ± 0.008
		+ 200 ppm	8.3 ± 0.2	2.0 ± 0.2	28.7 ± 3.3	14.5 ± 0.5	0.230 ± 0.008
	T202	通常	8.9 ± 0.2	1.7 ± 0.2	33.1 ± 3.5	15.0 ± 0.5	0.232 ± 0.008
		+ 200 ppm	8.6 ± 0.2	1.6 ± 0.2	34.8 ± 3.3	14.7 ± 0.5	0.238 ± 0.009
	p 値	ダイズ品種	0.059	0.660	0.084	0.271	0.234
		CO ₂ 濃度	0.285	0.541	0.640	0.944	0.346
		相互作用	0.910	0.204	0.978	0.420	0.806

CO₂ 濃度に有意差が見られた項目について、ゴチック表示した。

の増加との関係は明瞭ではなかったが、少なくとも、

①ジャガイモヒゲナガアブラムシ胎生雌虫の生活史パラメータは、ダイズ株の生育状況の影響を受ける。

②CO₂ 濃度の違いが、ダイズ株を通して、胎生雌虫の生活史パラメータに間接的な影響を及ぼす場合もある。

③生活史パラメータに対する CO₂ 濃度の影響は限定的で、ダイズ株が受ける他の要因のほうはずっと大きいようである。

④高 CO₂ 条件でジャガイモヒゲナガアブラムシの内的自然増加率が有意に向上した事例は認められず、将来、本種が高 CO₂ 条件によって加害を激化させる可能性は低い。

ということは言えそうである。

しかし、ダイズ株が受ける CO₂ 濃度の影響より大き

な他の要因とは、実際には何なのだろうか？ ダイズ葉の日齢や生育時の光環境、水分ストレス等が考えられるが、現時点ではわからなかった。ただ、2003 年と 04 年ではダイズ株を管理した人間が異なっていたことから、管理の差が水分ストレスとして出た可能性がある…だとすると、ストレスを強く受けた株でこそ、CO₂ 濃度の影響が植物体を通してアブラムシに現れることになる。

地球温暖化とは、平均気温が上昇するというだけで、各年が常に温暖年となることを意味しない。むしろ、ここ数年は「異常気象」が頻発化しているように見える。植物体を介した、高 CO₂ の昆虫類の影響を調べるなら、ストレスと高 CO₂ との相互作用を見ることが、気象異常による不作年の予測を行ううえからも、面白いかもしれない。

表-4 ジャガイモヒゲナガアブラムシ無翅虫の生活史形質に対するダイズ品種とCO₂濃度の影響

試験	ダイズ品種	CO ₂ 濃度	幼虫期間	産仔前期間	増殖率 (R ₀)	1世代期間 (T)	内的自然増加率 (r)
04/07/21 ~	T201	通常	7.2 ± 0.2	1.5 ± 0.2	60.9 ± 6.0	17.0 ± 0.9	0.243 ± 0.010
		+ 200 ppm	6.9 ± 0.2	1.8 ± 0.2	63.9 ± 5.3	17.8 ± 0.7	0.240 ± 0.008
	T202	通常	7.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2	46.8 ± 5.3	14.6 ± 0.7	0.260 ± 0.008
		+ 200 ppm	7.3 ± 0.2	1.5 ± 0.2	71.7 ± 6.0	17.2 ± 0.9	0.252 ± 0.010
	p 値	ダイズ品種	0.140	0.482	0.576	0.058	0.132
		CO ₂ 濃度	0.309	0.482	< 0.05	< 0.05	0.583
		相互作用	0.795	0.349	0.059	0.274	0.744
04/08/18 ~	T201	通常	9.4 ± 0.8	1.8 ± 0.2	52.6 ± 6.3	18.5 ± 0.9	0.213 ± 0.010
		+ 200 ppm	8.6 ± 0.8	2.3 ± 0.2	61.3 ± 6.6	20.8 ± 0.9	0.200 ± 0.010
	T202	通常	7.4 ± 0.8	2.1 ± 0.2	55.6 ± 6.3	16.8 ± 0.9	0.239 ± 0.010
		+ 200 ppm	8.1 ± 0.8	1.7 ± 0.2	47.1 ± 6.6	16.2 ± 0.9	0.238 ± 0.011
	p 値	ダイズ品種	0.125	0.423	0.390	< 0.01	< 0.01
		CO ₂ 濃度	0.932	0.827	0.985	0.364	0.537
		相互作用	0.323	< 0.05	0.190	0.115	0.562
04/08/24 ~	T201	通常	7.2 ± 0.3	1.3 ± 0.2	48.9 ± 5.7	15.0 ± 0.7	0.260 ± 0.010
		+ 200 ppm	7.1 ± 0.3	1.6 ± 0.2	46.1 ± 6.0	15.0 ± 0.7	0.250 ± 0.010
	T202	通常	7.2 ± 0.3	1.6 ± 0.2	55.0 ± 5.7	15.0 ± 0.7	0.252 ± 0.010
		+ 200 ppm	7.2 ± 0.3	1.8 ± 0.2	46.4 ± 5.7	14.5 ± 0.7	0.260 ± 0.010
	p 値	ダイズ品種	0.859	0.266	0.582	0.846	0.907
		CO ₂ 濃度	0.859	0.099	0.335	0.650	0.916
		相互作用	0.859	1.000	0.620	0.718	0.342

CO₂濃度に有意差が見られた項目について、ゴチック表示した。

お わ り に

紹介した試験は、東北農業研究センターのオープンラボで行った試験である。この施設は温度勾配チャンバーであるため、CO₂濃度の増加とこれに伴う平均気温上昇とを組合せ、かつ切り離して、生物体の反応を評価することが可能である。施設を利用されたい方は、筆者にお問い合わせ願いたい。

引 用 文 献

- 1) CHEN, F. J. et al. (2007) : Biocontrol 17 : 313 ~ 324.
- 2) COVIELLA, C. E. et al. (2002) : J. Exp. Bot. 53 : 323 ~ 331.
- 3) DURY, S. J. et al. (1998) : Global Change Biol. 4 : 55 ~ 61.
- 4) HOLOPAINEN, J. K. (2002) : Entomol. Exp. Appl. 104 : 137 ~ 142.
- 5) HUGHES, L. and F. A. BAZZAZ (2001) : Entomol. Exp. Appl. 99 : 87 ~ 96.
- 6) KIRITANI, K. (2006) : Popul. Ecol. 48 : 5 ~ 12.
- 7) 桐谷圭治 (2010) : 植物防疫 64 : 419 ~ 424.
- 8) LAVOLA, A. R. and R. Julkunen-Tiitto (1994) : Oecologia 99 : 315 ~ 321.
- 9) ROTH, S. K. and R. L. Lindroth (1995) : Global Change Biol. 1 : 197 ~ 198.
- 10) 榊原充隆ら (2007) : 北日本病虫研報 58 : 106 ~ 110.