

アリ類の化学的行動制御機構の研究と害虫管理への利用

農業生物資源研究所 ^{つじ} 辻 ^い 井 ^{なお} 直

はじめに

灼熱の砂漠から湿潤な熱帯雨林、地中奥深くから地表をはるかに見下ろす樹幹まで、様々な場所でアリたちの姿を見ることができる。現在、アリは 12,500 種ほど記載されており、未記載種を含めると最終的には 30,000 種に達すると見積もられている (BOLTON et al., 2006)。アリたちの現在の繁栄、生態系における優位性はどのようにして維持されているのだろうか。その秘密はアリたちの高度に組織化された社会にあるとあってよいだろう。アリたちの社会組織は、様々な役割を分担する分業カーストがあることと、各カーストに属するワーカー(働きアリ)が協調して活動を行うための洗練されたコミュニケーションによって支えられている。

しかし、これまでに生態や行動生理について研究報告がなされている種は約 100 種、様々な角度から組織的に研究が進められている種に至っては 10 種前後にすぎない (HÖLLDOBLER and WILSON, 1990)。本誌においては、秋野・山岡 (1997 a) がセミオケミカルによるアリ類の行動制御にかかわる多様な化学交信について紹介されている。本稿ではそれ以降に得られた化学交信に関する知見を重点的に紹介し、アリ類が直接的・間接的に害虫防除に寄与する可能性についても言及したい。

I アリの化学交信についての最近の話題

アリたちは他個体との通信手段として、嗅覚や味覚にかかわる化学的信号を用いていると考えられた (WILSON, 1975) が、長らく確固たる証明がなされてこなかった。過去十数年のアリ研究は、そういったいくつかの事象に答えを出すものであった。ここでは、①巣仲間識別成分の特定およびその受容機構、②これまでブラックボックスであった化学的信号の受容や高次中枢における情報処理について、最新の知見を紹介する。

1 巣仲間識別 (Nestmate recognition)

基本的に血縁集団であるコロニーを単位として生活を営む社会性昆虫にとって、同巣仲間か異巣個体かを区別

することは最も基本的で必要不可欠な能力といえる。各個体は巣仲間とそれ以外を識別することで、餌資源やテリトリーを協力的に確保するといった巣仲間に対する優先的な振る舞いを可能にしている。また、異巣個体を識別できないことは捕食者や寄生者からの侵入・略奪を許してしまうことにもつながる。アリたちの洗練された社会行動も、自コロニーの個体に対してのみ行われることにより、初めて意味をなすといっても過言ではない。

アリの巣仲間識別は、触角で相手の体表面に触れることによってなされる。接触した個体が巣仲間の場合は、そのままやりすごす場合が多いが、身づくろい(相互グルーミング)や栄養交換といった友好的な行動が観察できることもある。しかし、相手が巣仲間でなかった場合、触角でのただ一度の接触だけでも大あごを開いたり、腹部を曲げて毒液を吹きかけるといった攻撃・威嚇行動を示したり、逆に一目散に逃げるといった逃避反応を示す (WILSON, 1971)。これらの激しい拒絶の反応は、相手個体への接触なしでは引き起こされないため巣仲間識別にかかわる因子、すなわち巣仲間識別フェロモンはアリの体表面上に存在すると推察されてきた。巣仲間識別フェロモンの正体としては、体表上に存在する脂質、その中でも主要成分である炭化水素成分 (cuticular hydrocarbons, 以下 CHCs) が早い段階から注目されてきた (VANDER MEER and MOREL, 1998)。しかしながら、アリ個体から抽出・精製した CHCs を用いた実験系では CHCs 以外の活性主成分の存在を完全に否定することは不可能であり、合成標品で作成した CHCs 再現物による検証は、アリたちがもつ炭化水素の多様性が高いハードルとなり行われてこなかった。そのような状況の中、AKINO et al. (2004) はクロヤマアリ (*Formica japonica*) を用いてこの検証に成功した。クロヤマアリの CHCs は直鎖飽和炭化水素と (Z)-9 位に二重結合をもつ不飽和炭化水素の 10 成分からなり、CHCs の組成比はコロニーごとに特徴的なものであることが明らかとなった (図-1)。合成した各炭化水素成分を巣特異的な割合で混合し、それをガラスダミーに塗布してワーカーの反応を確認したところ、同巣の割合を再現した場合には同巣仲間に対する反応と同様興味を示さなかったが、異巣の CHCs 組成に対しては攻撃的な反応を示した。また、飽和炭化水素成分および不飽和炭化水素成分はそ

Review of Recent Research on Chemical Communication in Ants and Upcoming Agricultural Problems with Them. By Nao TSUJII

(キーワード: アリ, 化学感覚, 情報化学物質, 害虫管理, 侵略的外来種)

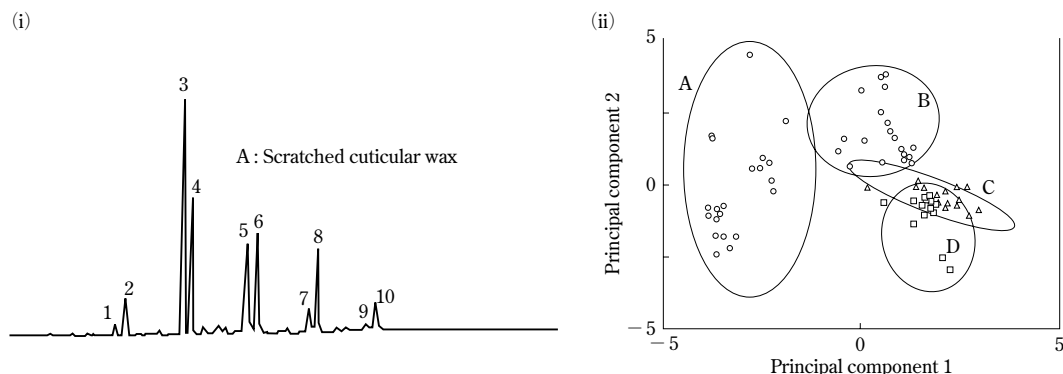


図-1 (i) クロヤマアリの体表炭化水素ガスクロマトグラム

各ピークの化合物名は以下のとおり。1. (Z)-9-pentacosene, 2. *n*-pentacosane, 3. (Z)-9-heptacosene, 4. *n*-heptacosane, 5. (Z)-9-nonacosene, 6. *n*-nonacosane, 7. (Z)-9-hentriacontene, 8. *n*-hentriacontane, 9. (Z)-9-tritriacontene, 10. *n*-tritriacontane.

(ii) 四つのクロヤマアリコロニーの体表炭化水素組成費の多変量解析

コロニーごとにグループ化でき、炭化水素組成比がコロニーにより異なっていることがわかる。(AKINO et al., 2004 より改変)

れぞれ単独では攻撃的応答を引き起こさなかったことから、飽和・不飽和両方の成分が巣仲間と非巣仲間の識別には不可欠であることも明らかにされた。その後、同様の検証はヨーロッパ産のヤマアリを用いても行われており (MARTIN et al., 2008)、異巢の CHCs 組成再現物に対する拒絶的な反応が同様に確認されている。このように、同巢・異巢個体識別フェロモン = CHCs という証明例が蓄積されつつあり、同時に特定の炭化水素成分が識別に関与しているわけではないという知見もあわせて得られている。一般的に、アリの CHCs には直鎖飽和のものをはじめメチル基が側鎖として付加されたもの (分枝飽和炭化水素) や不飽和炭化水素が含まれており、それらの混合物がどのようにアリに受容され、異巢仲間に対する拒絶的反応に至っているのか興味は尽きない。

アリが同巢異巢個体の識別に用いている化学因子が体表上に存在する CHCs であることは明らかになったが、それらの物質が触角上の感覚子によって受容され、反応行動として現れるまでの神経科学的なプロセスはブラックボックスのままであった。触角上の感覚子 (フェロモン受容器) については、1970 年代から形態観察が行われ、アリ科昆虫に特異的な形態の感覚子やカーストや性による違いなどが見いだされている (HASHIMOTO, 1990 ; RANTHAL et al., 2003)。しかしながら、各感覚子の機能は形態からの推測にとどまっており実験的な検証はなされてこなかった。そのような状況の中、OZAKI et al. (2005) はクロオオアリ (*Camponotus japonicus*) において、CHCs の受容にかかわる感覚子の特定に成功した。クロ

オオアリの CHCs 感受性感覚子は異巢のアリ個体から抽出された CHCs に対し応答を示したが、巣仲間のアリ個体から抽出された CHCs に対しては電気生理学的応答を示さなかった。ほかの多くのアリ種と同様、クロオオアリの CHCs を構成する物質の種類は異巢であっても共通であるが、巣が異なると組成比 (成分比) が異なる。今回同定された感覚子は、同巢と異巢の CHCs の組成比の差異を識別していることになる。この感覚子の応答性は、実際にアリ個体に同巢または異巢の炭化水素塗布ダミーを提示したときの反応と良好な対応関係にあった。これらの結果より、異巢個体に対する攻撃行動は同巢と異巢の CHCs の組成比の識別がこの感覚子でなされ、異巢の情報のみが中枢へと伝達されているという可能性が示されたことになる。この研究成果が発表されるまでは、同巢か異巢かの識別は、高次中枢である脳においてすべての化学成分情報の比較・区別がなされた結果、同巢異巢の区別が行われているとする説が一般的であった。OZAKI らの得た結果は受容器レベルで情報のフィルタリングが行われているという、フェロモンの受容と識別のメカニズムに新たな視点を示すものといえる。

2 警報フェロモン (Alarm pheromone)

アリを観察していて、最もよく目にする機会がある社会行動は警報行動であろう。ちょっとしたいたずら心から、アリをいじめたり巣穴をかく乱したりした際に見られる、すばやく分散したり攻撃的な振る舞いを見せるようになるのが警報フェロモンに対する代表的な反応といえる。このように、アリは外敵と遭遇した場合などのス

トレス条件下に置かれた際に警報フェロモンを放出する。警報フェロモンによって引き起こされる敏捷な行動の切り替えと個体間の行動の連携はアリ類のコロニー防衛において重要な役割を果たしている (BLUM, 1985; HÖLLDOBLER, 1995)。警報フェロモンについては1960年代から盛んに研究がなされており、道しるべフェロモンの場合と同様にその分泌器官は亜科や属内で共通性が見られる。オオアリ属のアリにおいては頭部の大アゴ腺もしくは腹部にある毒腺とデューフォー腺を分泌器官としていることが知られている。

一般に、昆虫の触角上の化学感覚神経は外界の化学物質の情報を神経シグナルに変換して触角葉へ伝達する。触角葉からは多数の投射神経が前大脳に向けて軸索を伸ばしており、特に前大脳側角を終末としているものが主である (図-2)。側角は単独性の昆虫において経験非依存的な逃避や配偶行動等の発現にかかわる領域であるとされている。しかし、これまで社会性昆虫の脳内におけるフェロモン情報の処理機構に関する知見は皆無に等しかった。以下にムネアカオオアリを用い、警報フェロモンによって発現する逃避や攻撃等の行動にかかわる情報処理機構の解明が試みられた例を紹介する (YAMAGATA et al., 2005; 2006; FUJIWARA-TSUJII et al., 2006)。ムネアカオオアリの警報フェロモンには、機能が相反するように見える2成分、すなわち逃避行動を引き起こすギ酸と匂い

源への誘引を誘起する n -ウンデカンが存在する (FUJIWARA-TSUJII et al., 2006)。これら警報フェロモンの主要2成分に応答する前大脳に存在する88個の神経について細胞内記録および染色法を用い、脳内神経の警報フェロモンへの応答と形態を調べた。その結果、側角には警報フェロモン応答性触角葉投射ニューロンが高度に収斂する領域が存在していた。この領域には警報フェロモン応答性キノコ体柄部出力ニューロン、側角に入力部をもつ側角出力ニューロンの分枝も高度に収斂していた。以上の結果は側角が警報フェロモンの情報を処理している部位であることを示している。さらに「触角葉から前大脳の側角・内葉に直接伝達され、その後に背葉や側副葉といった領域に伝達される経路」と「触角葉からキノコ体を介し、前運動中枢につながる経路」とが存在することが確認された (図-2)。一般的に背葉および側副葉は、前運動中枢領域であり、またキノコ体は高次の感覚情報を統合する領域であるとされている。したがって、触角葉から側角・内葉に直結する経路は警報に対する素早い行動の発現を司り、触角葉からキノコ体を經由する回路は他の様々な感覚情報を統合することによる状況に基づいた行動の発現を司る、といった遅速2経路が機能していることが示された。

現在、アリたちの化学交信に興味をもち様々な課題の解明に取り組んでいる研究者たちは、情報化学物質の解明や機能解析とともにそれら化学物質の受容機構および神経基盤の解明にも情熱を傾けつつある。これらの研究は、今既に多くの知見が得られている単独性の生活形態をとる昆虫や、今後の研究成果の蓄積が望まれるその他の社会性昆虫の情報化学物質処理機構と比較することができる。他の昆虫種との比較により、アリたちの繁栄の理由を読み解くことが可能となるだろう。

II 害虫としてのアリと防除対策

人間の活動によって原産地以外の生息地に運ばれたアリたちは、周囲に大きな影響を与えることなく (=人間の活動に影響を与えず) 定着する場合もあるが、侵略的外来種と呼ばれるような既存の生態系やアリ相またアリを含む生物間相互作用に直接的間接的に影響を与えるものもある (HOLWAY et al., 2002)。2004年、国際自然保護連合 (IUCN) の発表した世界における侵略的外来生物のブラックリスト100種のうち昆虫などの無脊椎陸上動物は18種、そのうち実に5種がアリである。

日本においても2005年6月に「特定外来生物による生態系に係る被害の防止に関する法律 (外来生物法)」が施行され、IUCNとは別にアルゼンチンアリ・アカカ

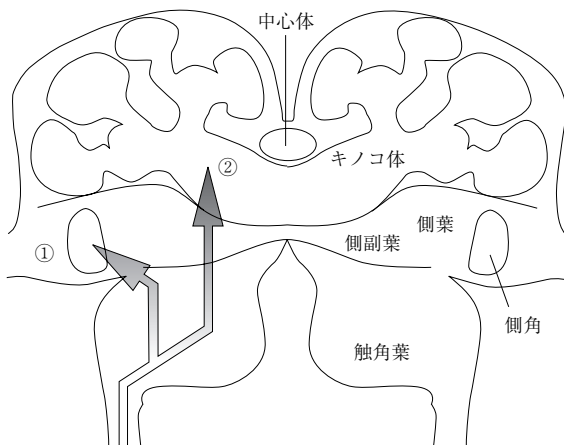


図-2 ムネアカオオアリの警報フェロモンの脳内情報伝達経路

①触角葉から側角や内葉といった領域に直接伝達された後、前運動中枢領域に伝達される経路。警報反応におけるすばやい行動の発現に関与すると考えられる。

②触角葉からキノコ体を介し前運動中枢に伝達がなされる経路。自身のいる状況に基づいた行動の発現に関与すると考えられる。(勝又ら, 2006より改変)

ミアリ・ヒアリ・コカミアリの4種が侵略的外来生物に指定されている。そのうちの1種であるアルゼンチンアリは1990年代初めから国内への侵入が確認され、その後も各地で猛威を振っている(杉山, 2000)。アルゼンチンアリは、アブラムシやカイガラムシといった植物を加害し甘露を排出する害虫種と共生関係を結ぶことにより、これら害虫種の個体数を増大させ農作物や野生の植物に大きな被害を出すとの報告もある(Aron et al, 1990; Fowler et al, 1990)。現時点で、日本へのアルゼンチンアリの侵入からおよそ20年という時間が経過している。外来性アリの研究成果を総合すると、侵入してから20年後あたりから指数関数的な個体数の増加が始まるといわれており、日本は現在もしくは近い将来指数関数的な増加相に入ると予想される。本種は世界規模で問題視されている害虫でありながら、いまだ確実な防除方法がない難防除性害虫である。現在、殺虫剤とベイト剤(毒餌剤)を併用した防除が行われるとともに、合成道しるべフェロモンを用いた採餌時の化学交信をかく乱する防除法が検討されており(田付・寺山, 2005)、この方法を軸としたIPMシステムの構築が期待される。

不快害虫として扱われることが多いアルゼンチンアリと異なり、ヒアリはその毒に対するアレルギー反応による死亡者も出るという保険衛生上深刻な害虫である(TABER, 2000)。ヒアリは、現段階での日本本土への定着は確認されていないが、その侵入は秒読み段階といわれている。本種への対策の難しさは、長い時間と莫大な予算を消化しながらもその根絶がほぼ不可能な域まで達してしまった北米の例を挙げればよいであろう(TSCHINKEL, 2006)。1950年代から続く「ヒアリ戦争」ともいわれる根絶作戦は、大量の殺虫剤散布から始まりベイト型殺蟻剤、生物的防除法として昆虫病原性微生物やボルバキア(Shoemaker et al, 2000; 2003)、小胞子虫(Williams et al, 1999)、社会寄生アリ(ヤドリヒアリ)(Briano et al, 2002)等の利用が図られた。本来の分布域から離れた場所で、これらの天敵が効果的に機能する例は少なく、天敵導入の試みについてはいまだ研究が継続されているものが多い。南米から北米への導入が成功しつつあるのは寄生性のノミバエ類(Graham et al., 2003)であるが、この寄生者は昼間しかヒアリに寄生できず、侵入地の気候にあわせて夜間採餌を行うようになったヒアリの生態の変化に必ずしも合致するものではない。以上のように、侵入・定着したヒアリに対する防除法は確立されておらず、水際で侵入を阻止する以外現段階での我々のできる対策はないといえる。

環太平洋諸国へのヒアリの侵入は相次いで報告されて

いる。2000年代初頭にはオセアニア諸国、次いで台湾・香港・マカオ・中国本土で定着が確認され、日本との物資の行き来が激しい地域が既にヒアリの汚染地帯となっている。侵入・定着初期に適切な対策をとり、ヒアリの定着の阻止に成功したニュージーランドにならない検疫体制の強化を図ると同時に、本種の侵入情報を一刻でも早く得るための一般市民への啓蒙活動(ヒアリというアリの形や生態、被害の周知)も必要となってくる。Morrison et al. (2004)によって行われたヒアリの定着可能地域は、日本の場合東北地方の南部以西全域を含んでおり(図-3)、多くの被害が出ることが予測される。

侵略的外来性アリ、特にヒアリに関する研究は、単・多女王性コロニーの成立にかかわるGp-9遺伝子の発見(Kreiger and Ross, 2002)など多くの重要な研究成果を生んでいる。しかしながら、現在における本種に対する対策としてはまず侵入させないことの重要性が強調され、侵入・定着初期における防除においても殺蟻剤が多用される傾向にある(東ら, 2008)。これまでに蓄積された生態・行動から分子基盤まで多岐にわたる研究成果を利用し、個体間の化学交信のかく乱や生殖システムの破壊など成熟したコロニーに対し効果的に作用するヒアリ対策の確立が望まれている。

III アリを用いた害虫管理における問題点

アリを用いた害虫防除は、人間が経験に基づいて古くから実践してきたものである。ツムギアリを用いた農作物害虫に対する生物的防除は304年には「南方草本状」に記述されており、これまでの報告を総合すると、本種は少なくとも12種類の熱帯作物において50種以上の害虫に対し防除に寄与できるといわれている(Peng and Christian, 2006)。そのほかにも、世界各地で防除資材として利用可能な土着の捕食性アリについての研究が行われている(Peng et al, 1995; Van Mele et al, 2001)。ブラジルにおいては、ワタミハナゾウムシに対するオオズアリ属アリ(*Pheidole*)の捕食・捕殺効果が検証された。綿花栽培圃場において、ワタミハナゾウムシの94%が土着のオオズアリによって捕食を受けていること、越冬期のゾウムシ成虫をアリが捕食することにより次の栽培期の被害が抑えられていること等が明らかになった(Fernandes et al., 1994)。フィリピンの稲作地においても、アリによる害虫防除効果の検証が行われており、ここでも外来種であるアカカミアリと土着のコヌカアリがウンカなどの半翅目の発生・定着を抑えていることが示されている(Way et al, 2002)。アリ類が捕食性天敵としての資質を有していることはFarmer's Knowledge(農業従

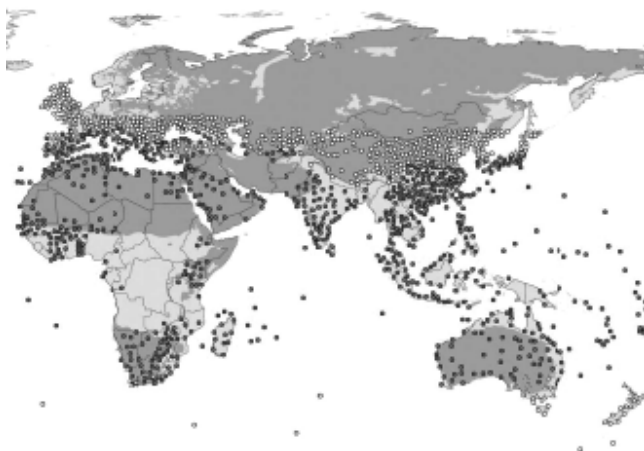


図-3 気象データおよびヒアリの環境耐性を総合し予測された、世界におけるヒアリの定着可能地域
温度条件から見て確実にコロニー増殖が可能であることを示す黒い印が日本の人口密集域に示されている。(MORRISON et al., 2004 より一部改変)

事者の知恵)として広く認められているが、アリを利用した場合の防除効果を的確に評価できる方法がないため科学的な防除効果の検証例は少ない。また、アリは生態系において比較的少ない生物量でも大きな影響力をもつキーストーン種になりやすく、他の生物への影響も単純ではないため、有益か否かの判断を下すこと自体が難しい。現時点において、どの地域においても防除資材として積極的に取り上げられていない最大の理由が、効果の検証法が確立されていない点だといえよう。

日本においてアリ類を効果的に害虫管理に役立てられる環境は、露地および施設栽培の果樹や野菜の生産現場と考えられる(秋野・山岡, 1997b)。日本の在来種のうち、防除資材として利用する際に望まれる条件、すなわちコロニーあたりの採餌範囲が広範かつ生息環境において優先的になりやすい、多女王性のアリを満たすものの筆頭としてはトビイロシワアリを挙げることができる。トビイロシワアリは、日本を含む東アジア地域を原産とするアリであり、日本全土に分布する最普通種である(日本蟻類研究会, 2008)。巣の発見や採集も容易なため土着のものの利用も可能であり、一つのコロニー内に複数の女王を含む場合が多く、一度に採集したものを分割することで複数のコロニー、すなわち防除資材を得ることもなる。

トビイロシワアリのような土着のアリを利用する場合、以上に挙げた容易さの半面、注意すべき点もある。農作物を含む大量の物資が輸出されることを踏まえ、防除に利用するアリ種などの混入を防ぐ対策も必要となっ

てくる。前述のトビイロシワアリは防除資材としての高い資質を有しているが、1990年前後から北米への侵入・定着が確認されており、土着のアリ種を駆逐する傾向が確認され、移入種として問題視されるようになっていく。原産各地の個体群との比較の結果、侵入個体群は日本にルーツをもつことが明らかとなり(STEINER et al., 2006)「ニホンアリ」を送り出してしまったことになる。同様に、木材内に巣を作り主にシロアリを捕食していると考えられているオオハリアリについても、北米への侵入が報告されている。オオハリアリの場合、うっかり接触してしまった場合に毒針で刺されることもあり、人によってはアナフィラキシーショックなどを引き起こす健康被害への懸念もある(NELDER et al., 2006)。以上の2種のように、のちに貿易問題となるようなアリをもち込んでしまう可能性も想定すべきであり、その利用時には注意が必要である。

お わ り に

アリ類はその捕食スペクトルの広さや環境適応度の高さから、天敵農薬としての高い可能性を秘めている。アリ類を効率的かつ効果的に害虫防除に用いていくためには、さらなる知見の蓄積が必要であるとともに、これまで取り上げられてこなかった種にも視野を広げつつ、対象を絞り込んだ応用的研究も必要となろう。アリ類における種内・種間およびアリ類を含む生物間相互作用の解明は、昨今のニーズに最も適応した、低環境負荷かつ持続的農業生産の実現に大きく寄与するものであると期

待できる。

謝辞 本稿を執筆するにあたり、多大な示唆をいただいた元農業生物資源研究所の若村定男博士に感謝したい。

引用文献

- AKINO, T. et al. (2004): Appl. Entomol. Zool. **39**: 381 ~ 387.
- 秋野順治・山岡亮平 (1997 a): 植物防疫 **51**: 429 ~ 435.
- (1997 b): 同上 **51**: 580 ~ 586.
- ARON, S. et al. (1990): Applied Myrmecology: A world perspective, Westview Press, Boulder, p. 438 ~ 451.
- BLUM, M. S. (1985): Alarm pheromone in Comparative insect physiology, biochemistry and pharmacology, Pergamon Press, Oxford, p. 193 ~ 224.
- BOLTON, B. et al. (2006): Bolton's catalogue of the ants of the world, Harvard University Press, Cambridge, MA. CD-ROM.
- BRIANO, J. et al. (2002): Florida Entomologist. **85**: 518 ~ 520.
- FERNANDES, W. D. et al. (1994): Journal of Applied Entomology **118**: 437 ~ 441.
- FOWLER, H. G. et al. (1990): Applied Myrmecology: A world perspective, Westview Press, Boulder, p. 3 ~ 14.
- FUJIWARA-TSUIJI, N. et al. (2006): Zoological Science **23**: 353 ~ 358.
- GRAHAM, L. C. et al. (2003): Florida Entomologist **86**: 334 ~ 339.
- HASHIMOTO, Y. (1990): Appl. Ent. Zool. **25**: 491 ~ 501.
- 東 正剛ら (2008): ヒアリの生物学 行動生態と分子基盤, 海遊舎, 東京, p. 160 ~ 162.
- HOLLDOBLER, B. (1995): Proc. Natl. Acad. Sci. USA. **92**: 19 ~ 22.
- and E. O. WILSON (1990): The ants, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- HOLWAY, D. A. et al. (2002): Annu. Rev. Ecol. System **33**: 181 ~ 233.
- IUCN (2004): <http://www.iucn.jp/protection/species/worst100.html>
- 勝又綾子ら (2006): AROMA RESEARCH **7**: 22 ~ 227.
- KREIGER, M. J. B. and K. G. ROSS (2002): Science **295**: 328 ~ 332.
- MARTIN, S. et al. (2008): Proc. R. Soc. Lond. B. **275**: 1271 ~ 1278.
- MORRISON, L. W. et al. (2004): Biological Invasions **6**: 183 ~ 191.
- NELDER, M. et al. (2006): J. Med Entomol. **43**: 1094 ~ 1098.
- アリ類データベース作成グループ (2008): 日本産アリ類画像データベース 2008 年版 CD-ROM.
- OZAKI, M. et al. (2005): Science **309**: 311 ~ 314.
- PENG, R. et al. (1995): Bulletin of Entomological Research **85**: 279 ~ 284.
- PENG, R. K. and K. CHRISTIAN (2006): International journal of pest management **52**: 275 ~ 282.
- RANTHAL, R. et al. (2003): Micron. **34**: 405 ~ 413.
- SHOEMAKER, D. D. et al. (2000): Insect Molecular Biology **9**: 661 ~ 673.
- et al. (2003): Environmental Entomology **32**: 1329 ~ 1336.
- STEINER, F. M. et al. (2006): Biological Invasions **8**: 117 ~ 123.
- 杉山隆史 (2000): アルゼンチンアリの日本への侵入, 応動昆虫 **44**: 127 ~ 129.
- TABER, S. W. (2000): Fire ants, Texas A&M University Press, College Station, Texas, p. 308.
- 田付貞洋・寺山 守 (2005): 植物防疫 **59**: 173 ~ 176.
- TSCHINKEL, W. R. (2006): The fire ants, Belknap Press of Harvard University, Cambridge, MA, p. 752.
- VANDER MEER, R. K. and L. MOREL (1998): Nestmate recognition in ants, In Pheromone communication in social insects: Ants, Wasps, Bees, and Termites, Westview Press, Boulder, Colorado, p. 80 ~ 102.
- VAN MELE, P. et al. (2001): International Journal of Pest Management **47**: 7 ~ 16.
- WAY, M. J. et al. (2002): Bulletin of Entomological Research **92**: 431 ~ 437.
- WILLIAMS, D. F. et al. (1999): J. Economic Entomology **92**: 830 ~ 836.
- WILSON, E. O. (1971): The insect societies, Belknap Press of Harvard University, Cambridge, MA, p. 548.
- (1975): Sociobiology: the new synthesis, Belknap Press of Harvard University, Cambridge, MA, p. 697.
- YAMAGATA, N. et al. (2005): Naturwissenschaften **92**: 532 ~ 536.
- et al. (2006): Proc. R. Soc. B. **7**: 2219 ~ 2225.

植物防疫特別増刊号 No.13

フェロモンによる発生予察法

新刊

B5判 約170ページ
定価 3,150円(税込)
(送料80円:メール便)

◆フェロモン等誘引物質を用いた発生予察法について
34害虫を網羅し、各研究者が詳しく解説しています。

[掲載内容]

ニカメイガ, コブノメイガ, アワノメイガ, アカヒゲホソミドリカスミカメ, フタオビコヤガ, ハスモンヨトウ, シロイチモジヨトウ, ヨトウガ, オオタバコガ, タバコガ, ネキリムシ類 (カブラヤガ, タマナヤガ), タマナギンウワバ, コナガ, ネギコガ, アリモドキゾウムシ, マメコガネ, ヒメコガネ, チャドクガ, リンゴコカクモンハマキ, リンゴモンハマキ, モモシクイガ, ナシヒメシクイ, モモゴマダラノメイガ, コスカシバ, モモハモグリガ, キンモンホソガ, チャバネアオカメムシ, スモヒメシクイ, クビアカスカシバ, ナシマルカイガラムシ, アカマルカイガラムシ, チャノコカクモンハマキ, チャハマキ, チャノホソガ

お問合せは下記へ。

〒170-8484 東京都豊島区駒込1-43-11
TEL 03-3944-1561 FAX 03-3944-2103
<http://www.jpapa.or.jp/> order@jpapa.or.jp

