# 東アジアにおける春から初夏に起こるハスモンヨトウの海を越えた移動

佐賀大学　藤條純夫（とうじょうすみお）

## はじめに

チョウ目ヤガ科のハスモンヨトウ（*Spodoptera litura*（Fabricius）は，昔は日本の西南暖地での発生が問題にされてきたが，1950年代後半から発生地域が急速に拡大し，1970年以降には，関東，さらには北日本の一部でも被害がもたらされるようになった。特に，九州，四国，中国，関西における発生は恒常的で，甚大な被害を作物に及ぼすことが多い。本種は休眠性がなく（Miyashita, 1971 ; Ishida and Miyashita, 1976），九州でも野外での越冬は困難と思われる。それにもかかわらず発生面積が拡大したのは，1950年代後半から急増したハウスやガラス温室等の施設での越冬が一要因と考えられてきた（内藤ら，1971）。しかも，本種は，かなりの耐寒性・耐凍性を示す（松浦・内藤，1991；松浦ら，1991 a；1991 b）ことから，暖冬の年には，潮岬，足摺岬や宮崎県の青島，厳冬の年には種子島で，幼虫が越冬可能と推定された（Matsuura and Naito, 1997）。実際，そうした地域を含めて，1月の平均気温が0℃以上の九州・四国・中国・関西・東海地方の各沿岸域等では，早ければ2月にはフェロモントラップに雄成虫が捕獲されることが知られており，そうした地域での越冬を支持しているように思われる。このように，ハスモンヨトウでは，春の発生は西南暖地で越冬した個体群に由来し，それらが北方に移動し，各地の発生をもたらすと推察されてきた。

## I　海上でのハスモンヨトウの採集

一方で，気象庁の定点観測船や東シナ海を航行した観測船上に，海外からの飛来が確実視されているウンカ類とともに，はるかに数は少ないが，ハスモンヨトウの雄成虫が捕獲されており，本種の海を渡る可能性も示唆されてきた（朝比奈・鶴岡，1968；桐谷，1984）。さらに，三次元の後退流跡解析により東シナ海洋上で捕獲された本種の雄成虫の飛来源は台湾および中国南部と推定された（Kawazu et al., 2008）。

## II　ハスモンヨトウの相変異と移動との関連

筆者は1979年に佐賀大に赴任し，ハスモンヨトウの相変異（発育時の生息密度に応じて幼虫や成虫の生理，体色，行動等を変化させる）現象に注目して研究を遂行した。アフリカには，長距離の移動をすることが知られているハスモンヨトウの近縁種，*Spodoptera littoralis*（和名：エジプトヨトウ）が分布する。*S. littoralis* は，長距離移動性のサバクトビバッタ *Schistocerca gregaria* などと同様に，「相変異」を発現する。低密度で生じた孤独相に比べて高密度で生じた群生相の個体が高い飛翔性を示し，それが移動するとみられている。ハスモンヨトウも相変異を示すことがかねてから知られてきた（Iwao, 1962）。しかも，両種において雄成虫を誘引するフェロモンの二つの主成分は同じであり，二つの成分の最適混合比もほぼ同じである（Tamaki and Yushima, 1974 a ; 1974 b）。

そのような背景から，筆者らはハスモンヨトウも長距離移動する可能性があると推察して，相変異と移動との関連を追究してきた。その結果，ハスモンヨトウは終齢幼虫期前の二つの齢期の密度を感受し，内分泌的状況を変化させ終齢期の生理や行動を変化させること，これらの二つの齢期に高密度を経験させると，小型だが飛翔エネルギー源に富んだ移動に適応できると思われる成虫が生じること，一方で，どの密度でも群生相，あるいは孤独相を発現するといったように，相変異発現性に遺伝的変異が存在することなどを明らかにすることができた。その経緯については別に紹介した（藤條，2004）。

## III　ハスモンヨトウは長時間飛ぶことができる

移動性昆虫では，個体当たりのエネルギー源が限られるので，移動に適応する群生相の成虫は繁殖よりも飛翔のために，一方，定着に適応する孤独相の成虫は飛翔よりも繁殖のために多くのエネルギー資源をふりわける，いわゆるトレード・オフをする。したがって，群生相の成虫は，孤独相よりも飛翔能力が高いが，産卵するまでの期間，すなわち，産卵前期間が長く，産卵数が少ないという特性を示し，移動してから卵巣を発達させ繁殖す

---

Overseas Migration of the Common Cutworm, *Spodoptera litura*（Lepidoptera : Noctuidae）from Spring to Early Summer in East Asia.　By Sumio Tojo

（キーワード：*Spodoptera litura*，海外からの飛翔，飛来源，性フェロモン，梅雨前線，後退流跡解析）

るとみなされている（藤崎，2004）。しかし，ハスモンヨトウの雌成虫は，幼虫時に集団条件下で生育した場合でも，羽化3日後には，卵巣が十分に発達し産卵できる状態になり，単独条件下で生育したものと差がない。また，両条件下での産卵数に差異がない（Iwao, 1962）。このように，卵巣が早期に発達するハスモンヨトウの長距離移動は疑問視されてきた。実際，先行研究で行われた吊り下げ実験では，ハスモンヨトウの飛翔能力は極めて低かった（野田・釜野，1998；Saito, 2000）。

長距離移動性昆虫では，飛翔時の主要なエネルギー源はトリアシルグリセロール（TG）と呼ばれる脂肪酸とグリセリンのエステル化合物であることが明らかにされている（茅野，2000）。鹿児島大学連合農学研究科で博士号を取得した村田未果（村田，2001）は，ハスモンヨトウにおいて長距離の移動が可能であることを，以下のような実験から明らかにした。幼虫時を高密度条件で飼育することによって得られたハスモンヨトウ雌成虫を，水のみを与えて25℃下に3日間，すなわち，卵巣が発達するまで維持した後，背中を虫ピンの先に固定し，背中を上にした状態で最大20時間まで自由に羽ばたかせる実験を行った。その結果，生体重1 g当たりのTG量は，飛翔しなかった個体では平均850 $\mu$molであったが，飛翔した時間が長くなるにつれて，そのレベルは低下し，12時間飛翔した後には510 $\mu$molまで低下した。この間，TG中の不飽和脂肪酸が消費され，その残存量からすれば，20数時間の飛翔が可能と推察した。飛翔実験に使用した後の雌成虫に蜂蜜を与えて交尾させたところ，飛翔時間が長くなるにつれ産卵数は減少したものの，12時間飛翔後でも飛翔しなかったものと同等の500個以上も産卵した個体が認められた。これらの結果は，卵巣が十分発達した個体でも長時間飛翔することができ，長時間飛翔した後でも，産卵能力がかなり残されていることを示唆する。このように，ハスモンヨトウは，長時間移動して繁殖できる特性をもっていると結論された（村田，2001；Murata and Tojo, 2004）。この過程で，雌成虫が性フェロモンの放出を開始するコーリング時刻や日齢，雌雄の飛翔能力，さらには飛翔開始日齢にも遺伝的変異があることを示し，本虫には様々な遺伝的特性をもつものが存在し，そうした特性の一部が移動に適応していると推察された（村田，2001）。

## Ⅳ　海外から飛来する可能性の追究

こうした室内での実験を遂行する一方，村田は性フェロモントラップへのハスモンヨトウ雄成虫の誘引消長の比較を続け，佐賀市における雄成虫の消長が，そこから300 km南方の鹿児島市のそれと類似していること，7月下旬以降は，同じ台風が両市に接近した日時にほぼ一致して，両市において雄成虫の数が突発的に増えることから，台風に関連した風によって海外からハスモンヨトウの雄成虫が九州に運ばれてくる可能性を指摘した（Murata et al., 1998）。両方の地域で，それまで日に数頭に過ぎなかった雄成虫が，梅雨前線が接近した時期に一致して突発的に100頭を超えて捕獲される事例が多いこと，それらの時期に両市上空にあった下層ジェット気流の24～48時間の後退流跡が中国南岸部に到達することを示した。さらに，村田は，秋雨前線とともにハスモンヨトウが九州に飛来する可能性も指摘した（村田，2001；2003）。

## Ⅴ　中国大陸で北に移動するハスモンヨトウ

ハスモンヨトウは東南アジア諸国に広く分布することが知られているが，その消長は意外と明らかにされていない。ここで，同じ組成のフェロモントラップを東南アジアの様々な地域に設置し，捕獲消長を比べた筆者らの研究（Tojo et al., 2008）を紹介しよう。熱帯あるいは亜熱帯原産と推察されるハスモンヨトウは，そうした地域に属するフィリピンや台湾では，周年の捕獲があるものの，日平均捕獲数は数頭で，最高でも20頭を超えることはまれであった。

図−1は，別の論文（Tojo et al., 2012）でフェロモントラップを設置した主な地域を示す。図−2は，それらのうち，中国大陸の3地点における1999年の雄成虫の捕獲数の変化を比較したものである（Tojo et al., 2008）。中国南部の内陸部にある広西自治区桂林市（北緯25.0度）では，年間を通して雄成虫がトラップに捕獲され，時に50頭を超えた。また，かなり内陸部にある福建省建陽市（北緯27.3度）では，冬期の捕獲数は少なく，4～5月ころから捕獲数が増えていくが，多くて50頭前後であった。ところが，中国中部の沿岸部にある浙江省杭州市では，1～5月までの捕獲はほとんどないに等しかったが，6月から顕著に，しかも突発的に増え続け，日平均の捕獲数が6月には58頭であったのが，10月には384頭にも達した。こうした様相は，杭州では南方からの移動により，個体数が増えることを強く示唆する。ここには示さなかったが，台湾の嘉義（北緯23.5度）では周年発生が認められ，時に20頭を超えた。こうした結果を踏まえて，台湾を含む北緯26度以南を周年発生地と推定された（図−1；Tojo et al., 2012）。

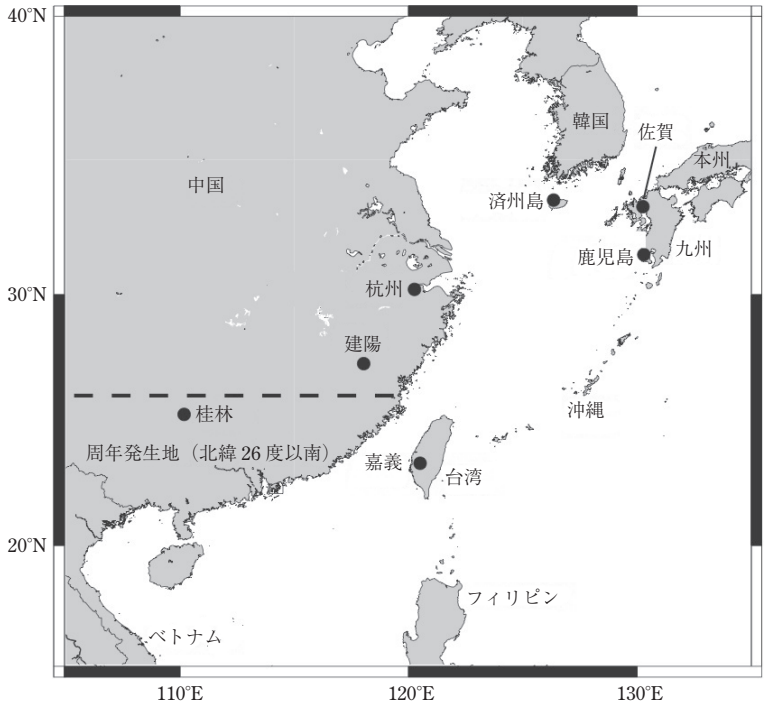


**図-1**　ハスモンヨトウ雄成虫の発生消長を比較するためにフェロモントラップを設置した地点
参考のため，1999 年に設置した桂林の場所も示した．
Tojo et al.（2012）から一部を改変して引用．

## VI　海を越えて移動するハスモンヨトウ

筆者らは，1999，2002 および 2003，2009 あるいは 2010 年の 5 ～ 7 月半ばまでの間に，図-1 に示した鹿児島県の南さつま市，あるいは川辺町，佐賀県の佐賀市，韓国の済州島，中国の杭州，建陽あるいは台湾の嘉義に，年により設置したフェロモントラップへの雄成虫の捕獲消長を解析した（Tojo et al., 2012）。

図-3 は，2003 年の南さつま，佐賀，済州島，および杭州における雄成虫の捕獲消長を比較したもので，上述のように，これらの地点では冬期のトラップへの捕獲はほとんどなく，春からの増加は他所からの移入による可能性が高い。ここで，図の見方について少し説明を加えよう。雄は，夜間しか捕獲されないので，日ごとの捕獲数は，横軸に示した日の夜間から翌日の明け方にかけて捕獲されたものとして，縦軸に示した。いずれも日本標準時によるものである。データの解析にあたっては，まず，1 日の捕獲数が 100 頭を超えて（横軸の点線），増え続け最大数に達した日を，移入した可能性の高い日の候補として黒枠で示した。また，最高値に達した虫数がいったん低下し，再び上昇した場合は，別の移入があったとみなし，その最高値に達した日も候補日にした。

本論文でも，ウンカ類の海外からの飛来源およびルートの推定に確証的な威力を発揮している 3 次元の後退流跡解析を，ハスモンヨトウ雄成虫の移動解析に適用した。実験的な根拠はないが，調査地点に到着してから，3 日以内にトラップに捕獲されるものと期待して，候補日を入れて，当日，1 日前，および 2 日前について，そこを起点とした 24 および 36 時間の後退流跡解析を行った。

例えば，南さつまでは（図-3 a），6 月 22 日，23 日，24 日，25 日の捕獲数が 15，44，667，647 だったので，6 月 24 日を候補日とした。その前日に，南さつまの上空 1,000 m を起点として 24 時間行った後退流跡軌跡線は，中国中南部の広域に達した（図-4 i）。佐賀では（図-3 b），6 月 26 日，27 日，28 日，29 日，30 日の捕獲数が 38，56，725，1050，838 頭へと変化したので，6 月 29 日を候補日とした。6 月 27 日から佐賀上空 1,000 m を起点とした 24 時間の後退流跡線は台湾も含む中国中南部の内陸部に到達した（図-4 j）。それらの地域はハスモンヨトウの周年発生地を含んでおり，そうした地域からの移動があったと推察した。

図-4 は，解析開始日を含めて 3 日以内に，100 頭以上

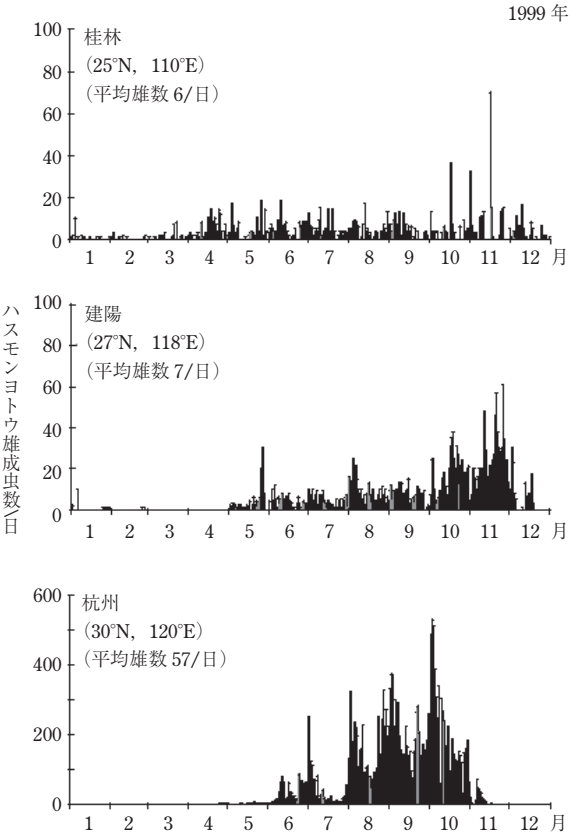


**図-2**　1999年，中国3地点に設置したフェロモントラップへのハスモンヨトウ成虫の日別捕獲消長
Tojo et al.（2008）から一部を改変して引用.

の雄成虫がその地のトラップに捕獲された場合の後退流跡線の代表例である。図中に示した日の03：00国際標準時（日本標準時12：00）から前日の04：00国際標準時（日本標準時13：00）まで1時間ごとに，各地点の1,000あるいは1,500 m上空に分布した気流を，24あるいは36時間，後退流跡解析した。2003年の上記の二つの候補日では1～2日以内に，中国中南部あるいは台湾をも含む広域に由来した気流が調査地に24以内に到達したことがわかる（図-4 i，j）。台風が接近した場合（図-4 f）を除き，ほとんどの気流は南西から調査地に到達した。大きな陸地が台湾だけで，ほとんどが海上に由来する気流が調査地に流入した場合（図-4 a）もあったが，台湾に一部が由来する気流の多くは中国南部内陸部も含む地域（図-4 c，j，k，l）からも調査地に到達した。

図-3では，候補日を含む3日以内にスタートさせた後退流跡線が24あるいは36時間前に前述の周年発生地に到達した場合を黒丸で示した。また，その日の調査地の北方に前線，あるいは低気圧が分布していた場合を，それぞれFあるいはLと記した。例えば，6月23日には四つの調査地の北に低気圧が存在し，その翌日に鹿児島に中国南方内陸部からの気流が到達した（図-4 i）ので，6月23日に黒丸とLの印を付した（図-3 a，b，c，d）。すなわち，同じ起源の気流の到来によって，1,000 kmも距離がある四つの調査地へ移入がもたらされたと示唆された。さらに，6月29～30日には佐賀，済州島および杭州で（図-3 b，c，d），7月3日には済州島および杭州で（図-3 c，d），低気圧あるいは前線を伴った気流が同様な経路で到来し，それに同調した捕獲数の増加が認められた。さらに，7月6日には，済州島および杭州に南西方向からの気流が到達したが，同じ日に済州島にも杭州を通過した気流が到達しており（図-4 g，h），周年発生地を起源とする気流が，杭州を超えて600 km離れた済州島まで到達したと推察された。同様な事例が，2002年6年24日の両地点への気流の動きにも認められた（図-4 d，e）。

解析の候補になった日，すなわち，南さつま（図-3 a）では3日，佐賀（図-3 b）では3日，杭州（図-3 d）では5日において，いずれも，その日を含む3日以内を起点とした後退流跡線が24あるいは36時間前に前述の周年発生地に到達した。一方，済州島（図-3 c）では，7個の候補日のうち，6個の日における流跡線が周年発生地に到達したので，この図-3 c内にだけ，それらの候補日を＋記号で示した。また，各図の左上方には，候補日のうち，＋と判定した日数を示した。

調査した5年では，1日100頭を超えた上記の条件にあった候補日は61日あったが，そのうち46日，すなわち75％が周年発生地からの長距離の移動によるものと判定した。鹿児島では30日のうち20日が，佐賀では10日のうち8日がそれに該当した。このように，雄成虫の捕獲数が100以上に上昇した75％の事例で，北緯26℃以南の台湾を含む中国南部の周年発生地を起源する気流が低気圧あるいは梅雨前線とともに調査地に到達したと推察された。

気象解析とともに，こうした候補日の中心にあたる矢印で示した日から（図-3），ハスモンヨトウの有効積算温度（628日度，発育零点を10.3℃とした場合）に基づき逆算して求めた前世代の成虫発生日を推定し，図中に，その月日と，その時点における雄成虫のトラップによる捕獲数を示した。例えば，平均日当たり捕獲数が，南さつま（図-3 a）では，6月19日～23日の30頭から6月24日～28日には506頭へと急激に増えた。その前世代の発生日は5月4日と推定され，その前後の5日間に平均3頭が捕獲された。また，佐賀（図-3 b）では，

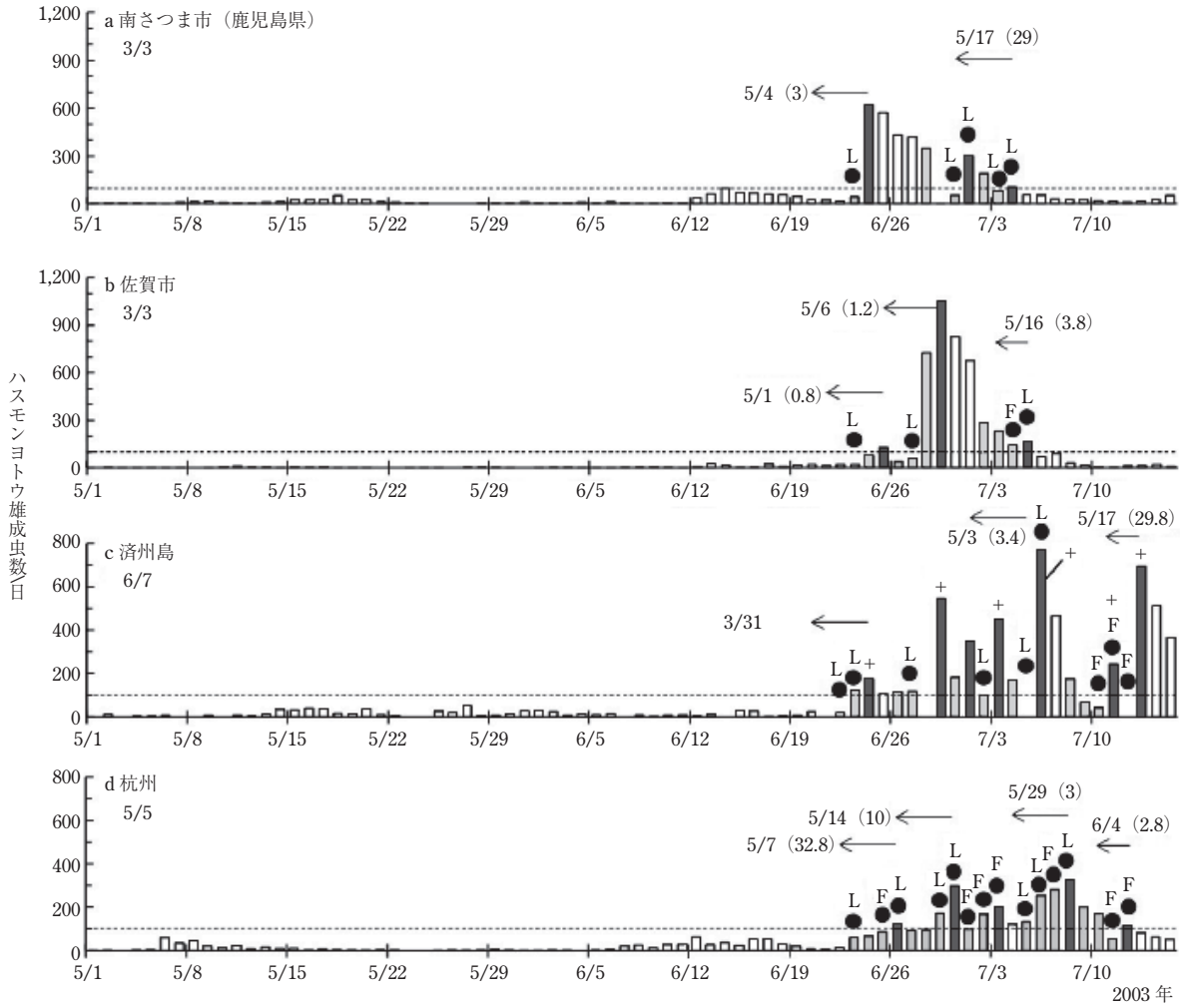


**図-3**　2003 年 5 ～ 7 月中旬における 4 地点に設置したフェロモントラップへのハスモンヨトウ雄成虫の日別捕獲消長（Tojo et al., 2012）
点線で示した日当たり 100 頭を超えた日を他所からの飛来があったと候補日（黒枠）とした.
調査地の北方に，候補日に梅雨前線（F）あるいは低気圧（L）が存在した場合，それぞれ F あるいは L と記した.
各地点から，候補日を含めて 3 日間の 24 あるいは 36 時間の後退流跡解析を行い，軌跡が北緯 26 度以南の中国大陸あるいは台湾に到達した場合を周年発生地から移入したと判定し，気流が到来した日に●を記した。図中の数字，+，矢印については本文を参照されたい.
Tojo et al.（2012）から一部を改変して引用.

6 月 23 日～ 27 日の 65 頭から 6 月 28 日～ 7 月 1 日には 711 頭へと急激な増加が生じ，その前世代と推定した 5 月 6 日の前後の 5 日間に平均 1.2 頭が捕獲された。他の年次を見ても，ほとんどの事例で，推定した前世代の発生時期に雄成虫がトラップに捕獲されたことから，両地での捕獲数の増加が前世代の子孫に由来した可能性も否定できない。しかし，6 ～ 7 月の雄成虫の捕獲数の増加は極めて急激であり，それが 2 ～ 3 日に集中して生じることから，同所での発生に加えて他所からの移入があったとみなすのが妥当であろう。

このように，3 次元の後退流跡解析法により，ハスモンヨトウ雄成虫が 1,000 km も離れた四つの地点に，同じ気流団によって時には同時に，中国南部や台湾の周年発生地から，24 あるいは 36 時間かけて運ばれてくる可能性が示唆された。この方法は，イネウンカ類の海外からの日本への飛来を裏付けてきたものであり，ハスモンヨトウもウンカ類と同様な経路を経て日本や韓国に運ばれてくることが推察される。事実，2013 年の佐賀では，

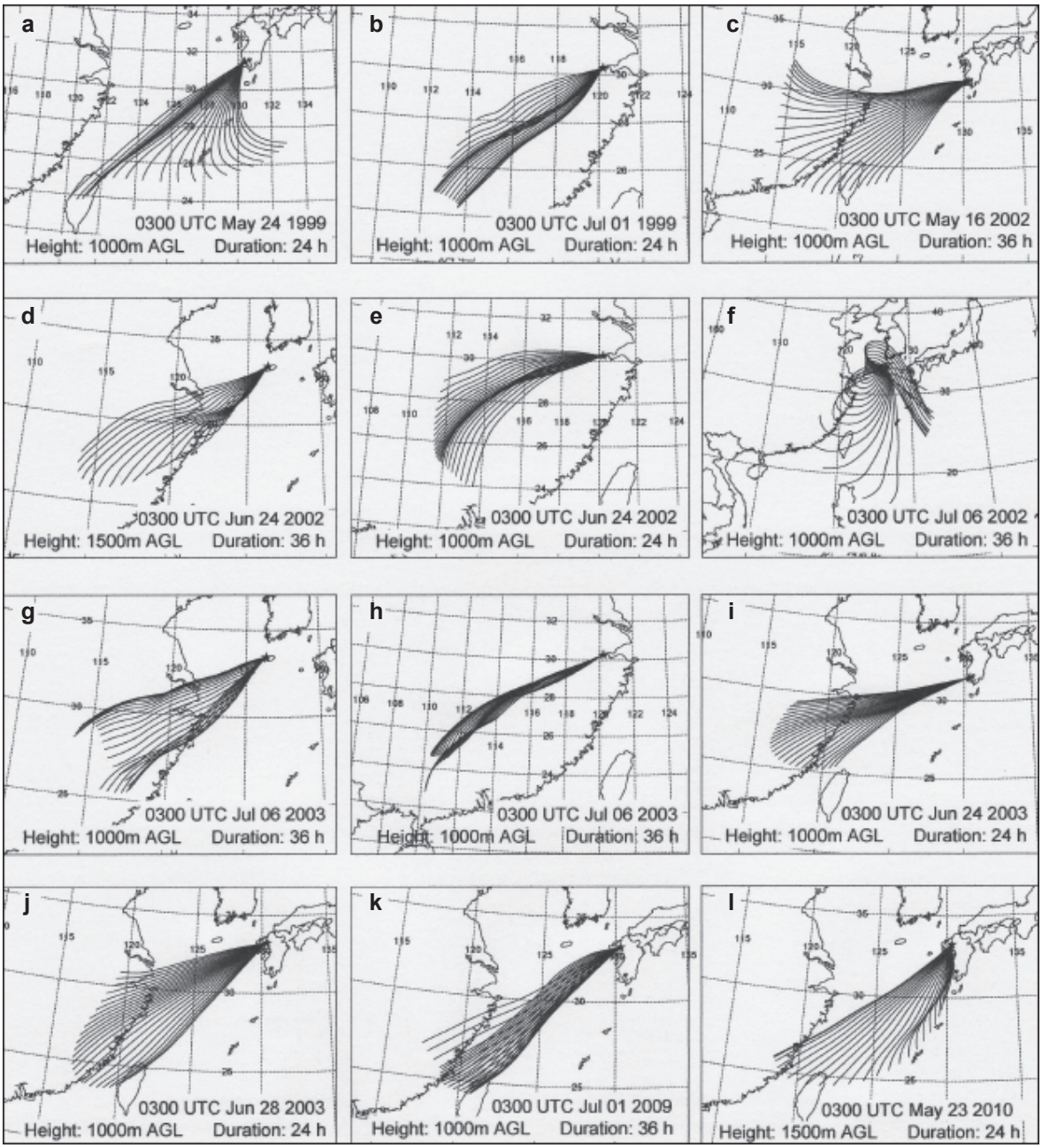


**図-4**　調査年の間に 4 地点から行った後退流跡の軌跡の例（Tojo et al., 2012）
いずれも，気流到来後，3 日以内に，100 頭を超えるハスモンヨトウ雄成虫のトラップへの捕獲が認められた．
各図には，調査地での解析を開始した日時（国際標準時 UTC 03：00，日本標準時 12：00），高度（1,000 あるいは 1,500 m），解析時間（24 あるいは 36 時間）が記入されている．
Tojo et al.（2012）から引用．

5 月 28 ～ 29 日にフェロモントラップによる雄成虫の捕獲数が初めて急激に増えた。ネットによるウンカ類の発生情報によると，この時期に一致して九州，中国，四国の多くの県でセジロウンカが初めて確認された。その後も，雄成虫の捕獲数の増加が見られたときに一致して，ウンカ類の捕獲や発生が多くの県から指摘されており，ハスモンヨトウもウンカ類と同時に海外から飛来してくることを裏付けられそうである。

## Ⅶ　ハスモンヨトウの移動は寄生バチからのエスケープではないか

前述したように，中国大陸の中部，朝鮮半島の南部では5～6月にハスモンヨトウが急激に増えていく。6月には，フェロモントラップを設置した山東半島でも雄成虫の発生が認められ，北京を含む寒冷帯にもハスモンヨトウの分布が広がっていく。中国では，秋雨前線や低気圧の発生に伴って南西方向への気流が発生し，それに乗ってウンカ類の戻りの移動が起こると推察されており，ハスモンヨトウも同様な気流によって北緯26度以南の周年発生地に戻ることが可能であろう。

他の長距離移動性昆虫とは異なって，ハスモンヨトウの雌成虫は，羽化して3～4日後には卵巣を完成させ，他所に移動しなくても，その場で交尾・産卵できる状態にある。では，なぜ，ここで紹介したような，大移動をするのであろうか。

ここで，沖縄での発生の特徴を紹介しよう。宜野湾市に近い金武町にはタイモ（里芋）畑が広がり，5月には驚くほどの数のハスモンヨトウ幼虫が群がっている。このままでは生き残れる株はないだろうと思われるほどである。しかし，加害はやがて収束し，秋にはタイモ畑が復活する。沖縄県では，ハスモンヨトウは害虫としては問題視されたことはなかったそうである。なぜだろう。実は，熱帯，亜熱帯地方に分布し，高温での発育に適応性を示すハスモンサムライコマユバチ，*Microplitis manilae* によって，これらの幼虫は高率に寄生されていた（安藤ら，2006）。1997年の沖縄県首里では，フェロモントラップによるハスモンヨトウ雄成虫の3～6月における捕獲数は多く，日当たり250頭に達することもあったが，その後は100頭を超えることはなかった（図-5）。ハスモンヨトウのその後の発生がこのコマユバチの高率寄生によって抑制されたためと考えるのが妥当であろう。これはハスモンサムライコマユバチが分布しない佐賀や鹿児島の様相とは大きく異なる（図-3）。九州には，ギンケハラボソコマユバチ *Meteorus pulchricornis* が多く分布しているが，この寄生バチは高温への適応性が低く，高温地区に生存するハスモンヨトウの発生抑制への効果は低いと見られる（安藤ら，2006）。

ハスモンヨトウの食草は100種を超え，農作物への広範な加害が予想されるのだが，意外にも，日本で知られてきた激甚な被害は，中国大陸ではあまり起きないようである。筆者は11月末に福建省を訪ねたことがある。気温は20℃を超え，広大な青々と成育した野菜畑にハスモンヨトウを含めチョウ目の幼虫をほとんど見つけることができなかった。農薬はかなり撒いていることを知ったが，それにしても少なかった。

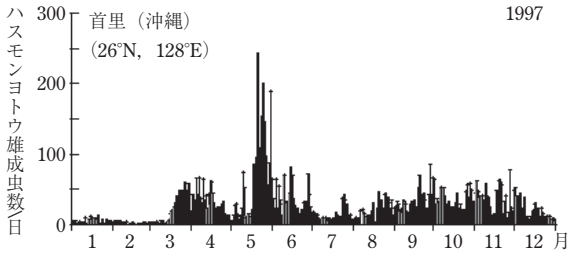


**図-5**　1997年，沖縄県首里に設置したフェロモントラップへのハスモンヨトウ成虫の日別捕獲消長
Tojo et al.（2008）から一部を改変して引用.

中国にある二つの大学との共同研究で，4～11月に野外で採集したハスモンヨトウ幼虫を調べた結果を簡単に紹介しよう（藤條，未発表）。北緯24度の広州ではどの時期でもハスモンサムライコマユバチの寄生が認められたが，北緯30度の杭州では4～6月には全くなく，7月になって初めて生じ，その後寄生率が上昇した。まるで，ハスモンヨトウが北方に移動して逃げ，それを追って寄生バチがやってくるようである。周年発生地にとどまっていたら，これら寄生バチによる攻撃をさけることは困難で，そのため産卵前期間の短いハスモンヨトウも気流に乗って遠方に移動する特性を発達させたと筆者は考えている。

## お　わ　り　に

ハスモンヨトウの発生はまだまだ不明のことが多い。初夏にフェロモントラップに大量の雄成虫が捕獲されたといっても，それに応じた幼虫の発生はまず認められない。作物への加害が見られるようになるのは，8月以降で，それも突発的である。秋には秋雨前線が多くは朝鮮半島を経由して日本に到来する。そうした時期に，ハスモンヨトウによる作物への加害が目立ってくる。こうした事実も海を越えたハスモンヨトウの日本への飛来は初夏だけでなく，その後も続くことを物語っているようである。こうした問題については，稿を改めて，言及したい。

**謝辞**　ここで紹介した内容の多くは村田未果博士の研究成果（村田，2001）に基づくものでる。本来ならば，最近発表した筆者らの論文に共著者で加わるべきであるが，本人がそれを固辞されたため，ここにそれを記して，厚く感謝の意を表したい。また，大塚　彰博士には，本稿を校閲していただいたこと，および，同博士が開発した3次元後退流跡解析法を利用することによって，20年近くも主張してきたハスモンヨトウの海外からの

飛来を支持する論文を発表することができたことに，深甚なる感謝の意を表する。

## 引 用 文 献


1）安藤　健ら（2006）：応動昆 **50**：201 ～ 210.
2）朝比奈正二郎・鶴岡保明（1968）：昆虫 **36**：190 ～ 202.
3）茅野春雄（2000）：昆虫の謎を追う，学会出版センター，東京，282 pp.
4）藤崎憲治（2004）：飛ぶ昆虫と飛ばない昆虫の謎（藤崎憲治・田中誠二 編著），東海大出版会，神奈川，p. 86 ～ 103.
5）Ishida, S. and K. Miyashita（1976）：Appl. Entomol. Zool. **11**：248 ～ 257.
6）Iwao, S.（1962）：Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ. **84**：1 ～ 80.
7）Kawazu, K. et al.（2008）：Entomol Sci. **11**：315 ～ 322.
8）桐谷圭治（1984）：インセクタリウム **21**：136 ～ 143.
9）松浦博一・内藤　篤（1991）：応動昆 **35**：45 ～ 48.
10）————ら（1991 a）：応動昆 **35**：39 ～ 44.
11）————ら（1991 b）：同上 **35**：63 ～ 69.
12）Matsuura, H. and A. Naito（1997）：Appl. Entomol. Zool. **32**：167 ～ 177.
13）Miyashita, K.（1971）：Appl. Entomol. Zool. **6**：105 ～ 111.
14）村田未果（2001）：鹿児島大学連合農学研究科博士論文甲第311号，95 pp.
15）————（2003）：昆虫と自然 **38**：18 ～ 22.
16）Murata, M. and S. Tojo（2004）：Zool. Sci. **21**：181 ～ 188.
17）———— et al.（1998）：Appl. Entomol. Zool. **33**：419 ～ 427.
18）内藤　篤ら（1971）：植物防疫 **25**：475 ～ 479.
19）野田隆志・釜野静也（1998）：中国農試報告 **E2**：111 ～ 141.
20）Saito, O.（2000）：Physiol. Entomol. **25**：112 ～ 119.
21）Tamaki, Y. and T. Yushima（1974 a）：Appl. Entomol. Zool. **9**：73 ～ 79.
22）———— ・ ————（1974 b）：J. Insect Physiol. **20**：1005 ～ 1014.
23）藤條純夫（2004）：飛ぶ昆虫と飛ばない昆虫の謎（藤崎憲治・田中誠二 編著），東海大出版会，神奈川，p. 194 ～ 205.
24）Tojo, S. et al.（2008）：Appl. Entomol. Zool. **43**：569 ～ 576.
25）——— et al.（2012）：ibid. **48**：131 ～ 140.