

侵入害虫マメハモグリバエに対する生物的防除資材としての土着寄生蜂 ハモグリミドリヒメコバチの大量増殖法の確立

本藤智雄・香取郁夫・杉本 毅

近畿大学農学部農業生産科学科昆虫生態制御学研究室

Mass production process of *Neochrysocharis formosa* as the biological control agent against *Liriomyza trifolii*

Tomoo Hondo*, Ikuo Kandori* and Tuyosi Sugimoto*

Faculty of Agriculture, Kinki University, Nakamachi, Nara. 631-8505, Japan

Synopsis

We adopted *Neochrysocharis formosa* among the native eulophid wasps as the biological control agent against *Liriomyza trifolii* which is a serious pest of vegetables and ornaments, and designed the mass production process of *N. formosa*.

Next, we made the ovipositing equipment and the gathering equipment for enclosed adults of hosts and parasitoids, tested their performance, and evaluated suitable stage of parasitoids for packaging and method of storage. The collection rates of adults of host and parasitoid after oviposition wasn't high by either the horizontal-moving type or the vertical-moving type of ovipositing equipment. The collection rates of enclosed adults of host and parasitoid by the gathering equipment were both high when their adults and pupae were released in the equipment. Adult longevity and reproduction of parasitoid were sharply decreased by 3 or 5 days of storage at 15 °C soon after eclosion. When leaves of kidney beans including pupae in them were stored for 5 days at 15 °C after drying them, the adult eclosion rate of parasitoids was higher than that when leaves were stored without drying them. The adult eclosion rate of parasitoid pupae was as high when stored at 5 °C for 3 or 5 days as when not stored at 5 °C.

Furthermore, for mass production process, the most suitable release density of host was estimated as 50 larvae or 5 pairs of adults per plant, and that of parasitoid as 10 adults per 50 host larvae.

I 緒言

世界的な蔬菜、花卉類の重要害虫であるマメハモグリバエ *Liriomyza trifolii* (Burgess) (図1) (以後ハエと表記) は^{1),2)}、わが国では1990年に静岡県と愛知県で初めて侵入が確認され、その後急速に分布域を拡大し、現在、ほぼ全国的に分布している³⁾。本種はわが国に侵入する以前にすでに高い殺虫剤抵抗性を獲得しており^{4),5)}、化学農薬による防除が困難であったので、生物的防除資材



図1、マメハモグリバエ雌成虫 (スケールバーは1mm)

としてヨーロッパからハモグリコマユバチ *Dacnusa sibirica* Telenga とイサエヒメコバチ *Diglyphus isaea* (Walker)の2種の寄生蜂が導入、利用されてきた^{6),7),8),9),10),11)}。しかし、今日、天敵導入にともなう固有生態系へのリスクが世界的関心事となるに至り^{12),13)}、日本未記録種のハモグリコマユバチ¹⁴⁾や土着系統との差について十分な検討がなされていない導入系統のイサエヒメコバチに代わる天敵土着寄生蜂の利用技術の確立が望まれ、実用化に向けた研究が行われている^{15),16),17),18)}。近畿大学農学部昆虫生態制御学研究室でも、わが国のハモグリバエ類の優勢な寄生蜂群であるヒメコバチ科から、温度特性と生物的防除効率 Biological Control Efficiency (BCE)に基づいてイサエヒメコバチとハモグリミドリヒメコバチ *Neochrysocharis formosa* Westwood の2種をハエに対する有望な生物的防除資材として選抜し¹⁹⁾、その実用化に取り組んできた。

寄生蜂を生物的防除資材として商品化するためには、効率の高いそして低コストな寄生蜂の大量生産が可能な生産工程の確立が必要である。わが国の高い人件費を考慮すると、全作業工程の中でも最も人件費を要すると考えられる寄主および寄生蜂の増殖工程についての省力化・効率化が求められる。さらに、剤型、梱包、保蔵方法といった品質管理についても検討が必要である。そこで、本研究ではまずハエの生物的防除資材として、ハモグリミドリヒメコバチ産雌単為生殖系統 (図2)



図2、ハモグリミドリヒメコバチ雌成虫 (スケールバーは1mm)

(以後ハチと表記)を採用することとし、その効率的な大量増殖工程を設計した。次いで作業の省力化・効率化のための大量増殖装置の試作とその性能評価、さらに剤型、梱包、保蔵について検討した。ところで、ハエおよびハチともに、寄主植物1株あたり可能な限り多くの個体を生産することが求められるが、ハエが寄主植物に過剰産卵す

ると、過密の弊害が生じてハエ幼虫の発育不良や死亡率上昇を招き、さらには寄主植物の枯死を招く。また、ハチ成虫の過剰放飼は、寄生蜂の寄主体液摂取による寄主死亡率を高め、その結果寄生効率の低下を招く¹⁷⁾。そこで本研究では、寄主植物1株あたりのハエとハチの最適放飼密度を実験的に検討した。

本文に入るに先立ち、ハエの加害とハチの寄生行動について簡単に説明する。ハエ雌成虫は、発達した産卵管で葉の表皮に穴を開けて、内部組織に産卵したり、その穴より滲み出る汁液を摂食する。また幼虫による葉の内部組織の食害によって、葉に白い線状の食害痕が残る。これらの食害痕は農作物の外観を損ね、商品価値の低下をもたらす。さらに食害が酷くなると、光合成が阻害され²⁰⁾、植物体の生育不良による収量の減少や収穫期の遅延が起こる²¹⁾。一方、ハチ雌成虫は、葉表皮を通してハエ幼虫に産卵管を挿入し、毒液を注入して殺害し、それに産卵したり寄主体液摂取を行う。若齢期幼虫には寄主体液摂取を、老熟期幼虫には産卵することで寄主を使い分ける事が知られている²²⁾。

II 実験の準備

大量生産工程設計の概要

図3に本研究で設計したハエおよびハチの大量生産工程の概略を示した。ここに提案する大量増殖工程は、寄主植物栽培、ハエ生産、ハチ生産およびハチの梱包・保蔵の4工程からなる。このうち、ハチの増殖は、はじめの3工程を経る必要がある。生産コストを抑えつつ天敵の安定供給を行うためには、第1に生物的防除資材として性能が高く、かつ生産効率が高い寄生蜂種の選抜、第2に栽培容易な寄主植物と増殖容易な寄主種の選定²³⁾、第3に寄主および寄生蜂の生理、生態的特性を考慮した各作業工程における各種装置の作成とその稼動時間の設定などが必要である。本研究では、候補寄生蜂種として、温度特性を加味した基準である生物的防除効率 (BCE) によって選抜したイサエヒメコバチとハモグリミドリヒメコバチのうち、増殖および管理が容易な寄生蜂ハモグリミドリヒメコバチの共生微生物 *Wolbachia* に感染された²⁴⁾産雌単為生殖系統¹⁹⁾を採用した。本系統は、鹿児島県農業試験場の好意により入手した。

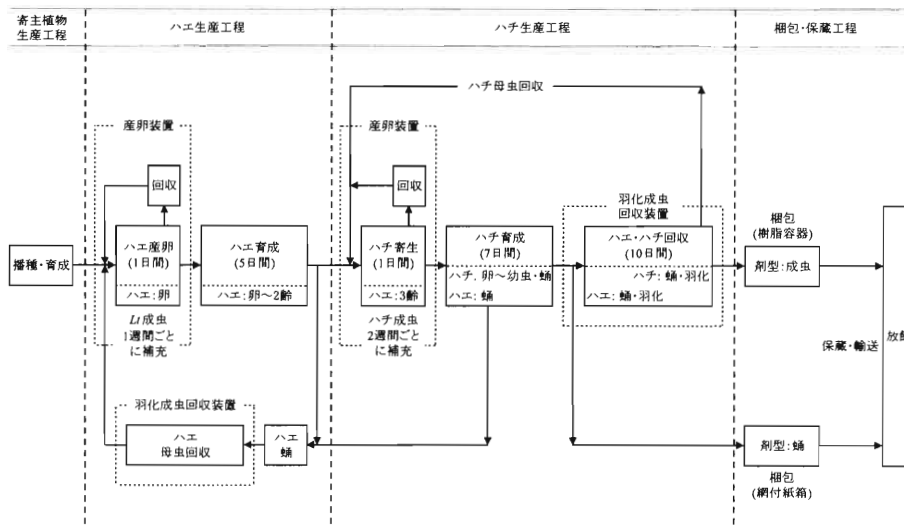


図3、放飼寄生蜂ハモグリミドリヒメコバチの大量増殖工程

一般的に天敵生産における大幅なコスト低減と省力化のために代替寄主・人工飼料の利用が求められるが²⁵⁾、ハエ寄生蜂に関しては有望な人工飼料は未開発であること、また代替寄主の使用によって寄主選好性に影響を与える危険性があることから²⁶⁾、寄主としてハエ幼虫を用い、寄主植物としてはインゲンマメ (*Phaseolus vulgaris* L.) の十分に展開した初生葉を採用した。インゲンマメは他種寄主植物と比べて寄主幼虫の発育が速く、繁殖能力も高いなど^{27),28)}食草として優れており、さらに栽培が容易で、20℃～25℃下の温室では初生葉が実験に必要な大きさに成育するまでに播種後10日から2週間程度と短い^{29),30),31)}。

ハチの生物的防除効率 (BCE) は25℃で最も高く¹⁹⁾、ハエの増殖能力も25℃が最も高かった²⁸⁾。これらの理由から、大量増殖工程の温度を25℃に設定した。

ハエ幼虫は25℃下でインゲンマメを寄主植物

として飼育すると、卵期間は 3.1 ± 0.2 日 (mean \pm SD)、幼虫期間は 4.0 ± 0.2 日で、産卵後平均7.1日目に蛹化のために寄主植物を脱出する²⁷⁾。トマトを寄主植物とすると若干発育が遅れるといわれているが²⁷⁾、トマトの場合には産卵後平均5.5日でハチの寄生適齢期である3齢期まで発育したことから³²⁾、これらを参考にハエ増殖工程においてハエ産卵期間を1日間、そしてハエ幼虫の育成期間を産卵後5日間と設定した。一方、ハエの寿命、生涯産卵数は、飼育環境や採集地域によって変動するが^{27),28),33)}、本研究で用いた系統の25℃における平均寿命は 7.9 ± 2.0 日 (mean \pm SD) であり、本藤 (未発表) において、生残寄主成虫の日当たり産卵数は羽化後8日まで比較的多かった (図4)。そこで、寄主生産工程においては、活発な産卵を持続するために羽化直後のハエ成虫を母虫として7日ごとに補充することとした。

25℃におけるハチの産卵後蛹化までの発育期

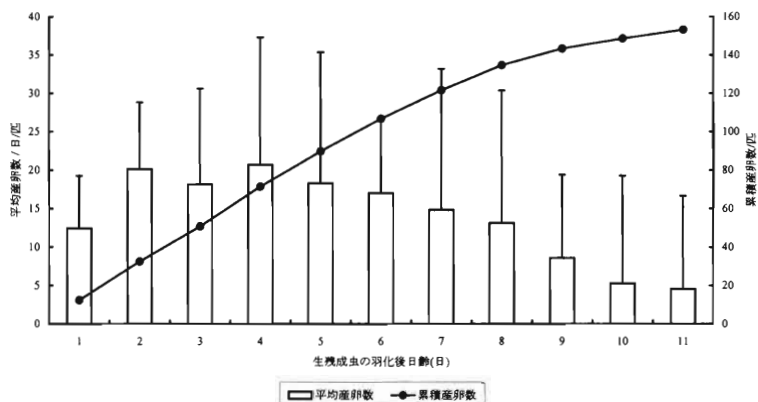


図4、マメハモグリバエ生残成虫1匹による日齢ごとの平均産卵数および累積産卵数の推移

間は 5.9 ± 0.7 日 (mean \pm SD)、蛹期間は 8.1 ± 1.7 日、雌成虫寿命は 23.4 ± 9.2 日であった¹⁹⁾。これらの結果をもとに、寄生蜂生産工程においてハチの寄生のための産卵期間を1日間、そして育成期間を寄生後7日間に設定した。そして、成虫剤型の場合(図3)の羽化成虫回収期間を発育期間の個体差を考慮し10日間と幅を持たせた。Hondo, et al.¹⁹⁾において、生残ハチ成虫の日当たりの寄生数は、羽化後2週間までは比較的多かった(図5)、活発な寄生を継続するために羽化直後のハチ成虫を母虫として2週間ごとに補充することとした。ハチによる寄生と寄主体液摂取による殺害を免れたハエ幼虫は、ハチ育成期間中にインゲンマメ葉より脱出して多くは床面で蛹化する。これらのハエ蛹は回収し、ハチ母虫回収用の羽化成虫回収装置(図3)へ放飼することとした。次にハエの平均発育全期間は、前述した卵期間、幼虫期間と蛹期間 9.7 ± 0.5 日を合わせ 16.8 日²⁷⁾なので、ハエ生産工程において、たとえばハエ産卵(1日間)終了間際に産卵されたハエのうち幼虫期に寄生を免れて葉上で蛹化した個体は、ハチ羽化成虫回収装置内に移して4日後に羽化することになる。一方、ハチについてみると、産卵後、羽化までの発育全期間は 14.0 ± 1.6 日であった¹⁹⁾。したがって、上記において寄生されたハエ幼虫についてみると、ハチ寄生(1日)開始直後に寄生したハチは、羽化成虫回収装置に移して6日後に羽化することになる。したがって、もっとも遅れて羽化するハエともっとも早く羽化する

ハチの羽化予定日には2日程度のずれが生じることとなり、羽化したハチ成虫にハエ成虫が混在して回収される可能性はほとんど無いと考えられる。しかし、成虫剤型の場合には、ハエ成虫の混入を1匹たりとも防がなければならないので、羽化成虫回収装置の回収部底面に1 mm目の網を貼り、ハチ成虫だけが移動可能とした。

現在、導入寄生蜂ハモグリコマコバチとイサエアヒメコバチは、植物検疫上の理由から剤型が成虫態に限られているが(農薬登録情報, <http://www.acis.go.jp/>)、成虫剤型ではその保蔵および輸送過程でハチ成虫の寿命の損耗、さらに温度環境の変化や栄養不足による品質低下を引き起こす。特に、ヒメコバチ類のほとんどの種は逐次成熟性(synovigenic)であるので、成虫の生存や卵形成に必要なたんぱく質を得るために寄主体液摂取をするため^{34),35)}、成虫保蔵は寿命や繁殖能力に大きく影響を与える恐れがある³⁶⁾。一方、蛹剤型は設置したハウスにおいて寄生蜂は羽化後直ちに寄主攻撃が可能であるので、保蔵・輸送過程における成虫寿命の損耗、栄養不足などによる品質低下の恐れが少ない。本研究では成虫剤型と蛹剤型について品質を検討した。

産卵装置の設計

従来の実験において一般的に行なわれてきた吸虫管による成虫の回収作業は、全生産工程の中でも特に労力を要し³⁷⁾、より省力的な回収装置の作成が求められる。嶽崎ら¹⁸⁾は連結した2つの飼育箱を用い、正走光性を利用して産卵を終えたハエ

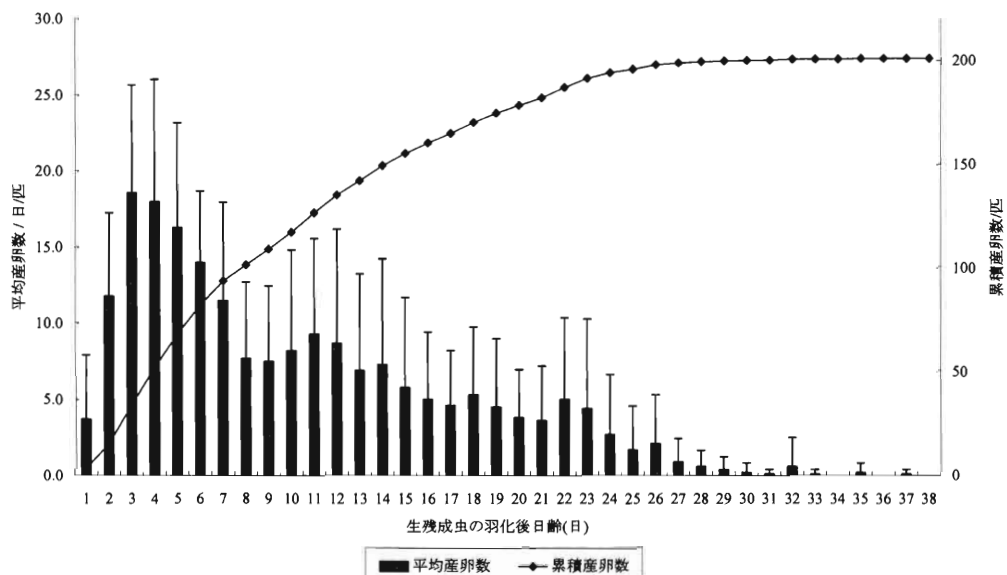


図5、ハモグリミドリヒメコバチ生残成虫1匹による日齢ごとの平均寄生数および累積産卵数の推移

成虫および寄生蜂成虫を効率よく回収する産卵装置を考案した。他方、正走光性に加え、負走地性も利用した回収装置も考案された^{15),16),17)}。本研究では、これらを参考に、以下の2通りの産卵装置を試作した。

まず、正走光性を利用して成虫を隣りの産卵区画へ移動させる横移動式産卵装置を試作した。この装置は木製フレーム（横70cm、高さ25cm、奥行き46cm）の内側側面にアクリル板（厚さ0.5 mm）、底面はベニヤ板、天井面は通気性を考慮してさらし布を張り、上・下端に移動用開口部（縦3cm、横30cm）を開けた仕切り板を装置中央部に設置して装置を2区画に分割した（図6）。増殖は2区画で交互に行うこととし、寄主生産工程ではまず、一方の区画にインゲンマメ株を設置した後、ハエ成虫を放飼して産卵させた。産卵終了後、その区画を暗幕で遮光して、正走光性により成虫が明るい他方の区画に移動するようにした。寄生蜂生産工程では、ハエ3齢幼虫がいるインゲンマメ株を一方の区画に設置した後、ハチを放飼して寄生させた。寄生終了後、ハエと同様にして他方の区画に移動させた。次に、寄生終了後のハチ成虫の回収率の上昇を目指して、正走光性と負重力走性を利用した縦移動式産卵装置を試作した。この装置は木製フレーム（幅35cm、高さ30cm、奥行き35cm）の内側側面にアクリル板（0.5 mm）、天井面は通気性の確保とハチ脱出を防止するために0.1mm目の網を張り、天井面の中央部に穴（縦10cm、横8.5cm）を開け、上部を切断したペットボトルの開口部をこの穴に取り付けた（図7）。ハチの寄生については、成虫回収口にあたるペットボトルの注ぎ口をキャップで閉めた後、この装置内に3齢ハエ幼虫のいるインゲンマメ株を設置し、ハチを放飼して寄生させた。寄生終了後、キャップを外し、あらかじめ用意したペットボトルのキャップ2つを両面粘着テープ



図6、横移動式産卵装置（詳しくは本文参照）

で張り合わせて、そこ穴（直径20mm）を開けたものをペットボトルに取り付けた。次いで、ペットボトル部を除く産卵装置全体を暗幕で遮光して、正走光性を利用してハチを明るいペットボトル部に移動させた。この際、回収部を産卵装置の天井面に設置したことにより負走地性の相乗効果による回収率の向上が期待できる。

羽化成虫回収装置の設計

大野¹⁶⁾や小澤ら¹⁵⁾は、寄生蜂成虫の正走光性を利用した羽化成虫回収装置を考案し、効率的回収に成功した。特に、小澤ら¹⁵⁾は、寄生蜂の種間差にかかわらず高く高い回収効率を得たので、本研究ではこれに準じて羽化成虫回収装置を試作した。この装置は木製フレーム（幅60.5cm、奥行き36cm、高さ33cm）の内側面と底面に樹脂板（厚さ5 mm）を貼った本体部分と、木製フレーム（幅60.5 cm、奥行き36cm、高さ2.5cm）の上面に樹脂板を貼りその中央部に穴（直径9cm）をあけ、ガラス製ロート（外径、最大：9cm、最小1 cm、高さ20cm）を取り付けた回収部を兼ねる上蓋からなる。この装置内にハエ蛹を静置し、またはハチ蛹がいるインゲンマメ葉を設置する。羽化後、成虫は正走光性によりロート内を移動してその先端に逆さに差し込んだペットボトルに回収される（図8）。なお、ハチ回収の時に、設置した葉にハエ蛹が付着している危険性があるので、ハエ成虫の混合回収を避けるために蓋に開けた回収穴に網（1 mm目）を貼ってハエ成虫の通過を防いだ。回収装置内にハチ蛹がいるインゲ



図7、縦移動式産卵装置（詳しくは本文参照）

ンマメ葉を一緒に入れるため、装置内部で葉が腐敗するのを防止するため、装置内に設置する前に葉を茎から切り離して25℃の恒温器で乾燥処理を施した。また、装置内で葉が重なり合っハチの羽化、脱出を妨げる恐れがあるので、内箱とし



図8、羽化成虫回収装置（詳しくは本文参照）

て紙箱（16×13×2.0cm）を用い、1箱あたり葉2枚を入れて装置内に縦方向に配置して、効率的に蛹を収納することができた。

梱包資材

従来のハチ成虫態に加えて蛹態についても梱包資材を試作した。成虫態梱包材として、マイネックス®（アリスライフサイエンス社）を参考に、ハチの餌として底面に10%蜂蜜水入り小皿を取り付け、上面にガーゼを張ったプラスチック製円筒筒（高さ10cm、内径2cm）を用いた。蛹態梱包材として、一方の開口蓋の半分を切除してハチは通過可能だがハエは不可能な網（1mm目）を貼った紙箱（16×13×2.2 cm）を試作り、葉2枚を収納することとした（図9）。開口部に網を貼ること



図9、蛹梱包用網付き紙箱（詳しくは本文参照）

によって、害虫であるハエを箱外へ脱出させないだけでなく、インゲンマメ葉内にわずかでも残存している可能性があるハエ蛹を検査・除去する作業が省ける。

Ⅲ 実験方法

産卵装置における成虫回収

横移動式産卵装置は、一方の区画に200 ccのプラスチック製広口瓶の中蓋に穴（直径2 mm）を開け、その穴に差し込んだインゲンマメ6株を装置内に設置し、そこにハエ成虫30対を放飼して24時間産卵させ、その後、他方の区画に新しいインゲンマメ6株を設置し、前者の区画を暗幕によって遮光し、24時間後に後者の区画に移動したハエ個体数を計数した。ハチについては、2齢後期から3齢前期のハエ幼虫が最低30匹いるインゲンマメ株を一方の区画に設置し、ハチを50匹放飼してハエと同様の方法で実験を行った。次に、縦移動式産卵装置については、成虫回収口をペットボトルのキャップで閉め、2齢後期から3齢前期のハエ幼虫が最低30匹いるインゲンマメ株を装置内に設置し、その中にハチ50匹を放飼して、12時間寄生させた。寄生終了後、回収口のキャップを外し、成虫回収用のペットボトルを装着した後、回収筒を除く装置全体を暗幕によって遮光し、12時間後、ペットボトル内に移動した成虫数を計数した。

羽化成虫回収装置における成虫回収率

まず、当日羽化したハエ、ハチ成虫をそれぞれ羽化成虫回収装置内に放飼し、回収筒内に回収された個体数を6時間後と24時間後に計数した。次に、蛹化後9日経過したハエ蛹100個体をプラスチック皿に載せて、装置内に設置した。ハチについては、寄生後12日間経過したインゲンマメ葉を、腐敗防止のため25℃で24時間乾燥させてから装置内に設置した。ハエ、ハチともに24時間後に、回収筒に回収された成虫数を計数した。

剤型・保蔵が寄生蜂におよぼす影響

まず、成虫態梱包保蔵について検討するため、梱包容器に羽化直後のハチ成虫を入れ、15℃、70%RH下で3日間または5日間保蔵した。その後、天井にガーゼ布を貼ったプラスチック円筒筒（直径10 cm、高さ20 cm）内に30匹以上の2齢後期から3齢前期のハエ幼虫がいるインゲンマメ1株を設置し、そこに1匹の寄生蜂を放し、寄生させた。

ハチが死亡するまで、毎日新しいインゲンマメ株と交換し、寿命と寄生および寄主体液摂取による殺害ハエ幼虫数を計数した。なお、内部寄生蜂であるために卵の確認が困難だったので、孵化幼虫数を産卵数とみなした。次に、蛹態梱包・保蔵について検討するために寄生7日後に茎から葉を切り離し、腐敗防止のため25℃で24時間乾燥させて蛹態梱包容器に収納した場合と、乾燥処理を施さずにそのまま梱包容器に収納した場合の2通りについて検討した。まず、5℃で5日間保蔵した後、野外の小型ハウス（平均温度：24.9℃最高：34.9℃，最低：19.6℃，平均相対湿度：97.1%，最高：99.0%，最低：80.0%）において、プラスチック円筒（直径20 cm，高さ30 cm）内に両方の剤を入れ、羽化率を調べた。次に、上記と同様にして乾燥処理を施した後、梱包容器に収納した蛹を5℃で5日間保蔵した後、25℃下で上記と同様のプラスチック円筒内にそれぞれ収納して、羽化率を調べた。対照区として、5℃処理を施さないで終始25℃下において同様の実験も行った。

最適放飼密度の決定

まず、インゲンマメ1株を、天井面にさらし布を貼ったプラスチック円筒（直径20cm，高さ30cm）内に設置し、その中に羽化当日のハエ成虫を3対、5対、10対放飼し、24時間産卵させた後産卵数を計数した。次に、ハエ3齢幼虫50匹が寄生したインゲンマメ1株（余剰なハエ幼虫は事前に柄付き針で除去した）を上記と同様のプラスチック円筒内に設置し、3対、5対、7対、10対のハチ成虫をそれぞれ放飼して24時間寄生させ、寄生および寄主体液摂取によって殺害された寄主

幼虫数を計数した。なお、内部寄生蜂であるために卵の確認が困難だったので、孵化幼虫数を寄生数とみなした。

VI結果

産卵装置における成虫回収

横移動式産卵装置における回収率は、ハエで75.3%、ハチで66.4%となり、ハエの回収率が有意に高かった ($P < 0.05$: χ^2 -test) (表1)。遮光区画に残った両種成虫の多くは葉の上か装置の天井面に止まっていた。次に、縦移動式産卵装置におけるハチの回収率は、回収時間が12時間と横移動式の半分であったが、68.4%とほぼ同じであった (表1)。

羽化成虫回収装置の回収率

成虫放飼の場合、24時間後の回収率は、ハエで雌：86.9%、雄：82.4%、ハチで94.4%となり、ハチの方が有意に高く ($P < 0.05$: χ^2 -test with Bonferroni correction) (表2)、多くのハエとハチは、実験開始後6時間以内に回収された。蛹放飼の場合の回収率は、ハエで81.7%、ハチで92.5%となり、両種ともに高く、また、ハチはハエよりも回収率は有意に高かった ($P < 0.05$: χ^2 -test) (表2)。蛹放飼の場合における未回収ハエの多くは、羽化失敗によるものだった。

剤型・保蔵が寄生蜂におよぼす影響

羽化後3日間または5日間15℃下で蜂蜜水を与えて飼育した後、25℃下で飼育した時、ハチ雌成虫の寿命、寄生および寄主体液摂取による寄主殺害数は、羽化直後から25℃下で飼育した雌成

表1. 産卵装置における成虫回収率 (mean±SD)

種	n ¹⁾	放飼虫数	回収虫数	回収率 (%) ²⁾
横移動式				
<i>L. trifolii</i>	5	60(30対)	45.2 ± 4.2	75.3 a ³⁾
<i>N. formosa</i>	5	50	33.2 ± 4.5	66.4 b
縦移動式				
<i>N. formosa</i>	5	50	34.2 ± 4.5	68.4

¹⁾ 繰返し数を示す

²⁾ 全繰返し数の総回収数 / 全繰返し数の総放飼数

³⁾ 同じアルファベットの数値間で有意差なし ($P < 0.05$: χ^2 -test)

虫のそれ¹⁹⁾と比べて、保蔵日数に関係なく、大幅に減少した ($P < 0.05$: Tukey-Kramer test) (表3)。

次に、ハウス内実験において、葉を乾燥処理しなかった場合、葉を乾燥処理した方が羽化率は有意に高くなった ($P < 0.05$: χ^2 -test) (表4)。乾燥

表2. 成虫回収装置における回収率 (mean±SD)

	n ¹⁾	供試虫数	6時間後 回収虫数	24時間後 回収虫数	未回収虫数	回収率 (%) ²⁾
成虫放飼						
<i>L. trifolii</i> ♀	10	45.7 ± 5.8	31.8 ± 7.5	39.7 ± 5.2	6.0 ± 3.9	86.9 a ³⁾
♂	10	46.6 ± 5.1	30.8 ± 5.7	38.4 ± 5.2	8.2 ± 3.8	82.4 a
<i>N. formosa</i> ♀	10	50.0 ± 0.0	30.5 ± 5.8	47.2 ± 2.0	2.8 ± 2.0	94.4 b
.....						
蛹放飼						
<i>L. trifolii</i>	3	100.0 ± 0.0		81.7 ± 6.8	18.3 ± 6.8	81.7 a ⁴⁾
<i>N. formosa</i>	5	130.8 ± 40.4		120.4 ± 36.7	9.8 ± 4.8	92.5 b

¹⁾ 繰り返し数を示す

²⁾ 全繰り返し数の総回収数 / 全繰り返し数の総放飼数

³⁾ 同じアルファベット記号を持つ数値間では有意差なし ($P < 0.05$: χ^2 -test with Bonferroni correction)

⁴⁾ 同じアルファベット記号を持つ数値間では有意差なし ($P < 0.05$: χ^2 -test)

表3. ハモグリミドリヒメコバチ成虫の15°C保蔵が寿命、寄生数および寄主体液摂取数におよぼす影響 (mean ± SD)

保蔵期間	n ¹⁾	寿命 (日) ³⁾	寄生による ハエ殺害数	寄主体液摂取に よるハエ殺害数
3日	10	14.1 ± 6.2 a	60.2 ± 37.7 a	38.5 ± 22.2 a
5日	8	15.0 ± 7.0 a	56.3 ± 34.1 a	35.3 ± 23.5 a
Control ²⁾		23.4 ± 9.2 b	201.2 ± 58.7 b	218.1 ± 114.8 b

¹⁾ 繰り返し数を示す

²⁾ 25°Cで飼育, Hondo et al. (2006)

³⁾ 3日間および5日間保蔵における寿命は保蔵期間を含む

同じアルファベット記号を持つ平均値間では有意差なし ($P < 0.05$: Tukey-Kramer test)

表4. 蛹の15°C保蔵がハモグリミドリヒメコバチの羽化に与える影響 (mean ± SD)

	保蔵日数(日)	n ¹⁾	供試蛹数	羽化成虫数	羽化率 (%) ²⁾
ハウス内実験					
葉・乾燥処理あり	5	5	21.6 ± 6.0	20.4 ± 6.5	94.4 a ⁴⁾
葉・乾燥処理なし	5	5	35.0 ± 4.6	30.0 ± 2.9	85.7 b
.....					
室内実験					
	3	8	31.8 ± 7.4	30.3 ± 6.8	95.3 a ⁵⁾
	5	5	32.2 ± 7.2	32.2 ± 7.2	100.0 b
Control ³⁾	0	13	24.2 ± 4.6	23.4 ± 4.8	96.5 a

¹⁾ 繰り返し数を示す

²⁾ 全繰り返し数の総回収数 / 全繰り返し数の総放飼数

³⁾ 5°C下で保蔵せず, 25°C下の恒温室に設置した

⁴⁾ 同じアルファベット記号を持つ数値間では有意差なし ($P < 0.05$: χ^2 -test)

⁵⁾ 同じアルファベット記号を持つ数値間では有意差なし ($P < 0.05$: χ^2 -test with Bonferroni correction)

処理をしなかった葉の多くでは、カビが発生し、腐敗が激しい場合も見られた。室内実験では、5℃で保蔵しても、羽化率は全て95%以上と高く、5℃で5日間保蔵したときの羽化率が他と比べて有意に高くなるなど (P<0.05: χ^2 -test with Bonferroni correction)、蛹での低温保蔵による羽化率の低下はほとんどみられなかった。

最適放飼密度の決定

ハエについては、放飼虫数の増加につれて産卵数、蛹数が有意に増加したが (P<0.05: Tukey-Kramer test)、蛹化率は10対放飼で他の区に比べて有意に低かった (P<0.05: χ^2 -test with Bonferroni correction) (表5)。10対放飼区における蛹化率の低下は、過密なハエ幼虫による過剰食害のため葉が枯死したことに起因した。

ハチについては、放飼個体数の増加にともなって、寄生、寄主体液摂取によるハエ死亡数はともに増加した (表6)。一方、ハチ1匹あたりの殺害ハエ幼虫数は、放飼密度の上昇とともに低下したが、5、7、および10匹放飼区の間では有意差は見られなかった (P<0.05: Tukey-Kramer test)。寄主殺害率と寄生率は、放飼数の増加に

伴って有意に増加し (P<0.05: χ^2 -test with Bonferroni correction)、10匹放飼区において、供試したハエのほとんどが殺害された。

V 考察

本研究において試作した産卵装置は、ハエ、ハチともに回収率が低かったが (表1)、羽化成虫回収装置については高かった (表2)。食植生昆虫は食草探索の際、食草が発する匂い物質を利用する^{38) 39)}。また、チリカブリダニ *Phytoseiulus persimilis*⁴⁰⁾ やヒメハナカメムシ *Orius* 類⁴¹⁾ では、寄主探索の際に寄主の摂食によって植物が発する匂い物質 (HIPV) を利用したり、ハモグリバエ類寄生蜂の *Dapsilarthra rufiventris* では、寄主の食草の匂いや⁴²⁾ 寄主幼虫の摂食音を⁴³⁾ 寄主探索に利用することが実験的に実証されている。本研究で用いたハエは産卵装置内に設置したインゲンマメ株から発する匂い物質によって、ハチは上記に加えて寄生や寄主体液摂取による殺害を免れて装置内に生残しているハエ幼虫が発する摂食音によって正走光性や負走地性によるハエやハチの移

表5. インゲンマメ1株に1日間産卵が許された時のマメハモグリバエ成虫の放飼密度と産卵数、蛹化数および蛹化率の関係 (mean ± SD)

放飼成虫数	n ¹⁾	産卵数 ³⁾	蛹数 ⁴⁾	蛹化率(%) ^{2),5)}
3対	10	28.3 ± 8.8 a	27.5 ± 7.9 a	97.2 a
5対	10	55.1 ± 16.7 b	53.0 ± 15.1 b	96.2 a
10対	10	122.6 ± 24.4 c	75.5 ± 11.6 c	61.6 b

1) 繰り返し数を示す

2) 全繰り返し数の総蛹化数/全繰り返し数の総産卵数

3),4) 同じアルファベット記号を持つ平均値間では有意差なし (P<0.05: Tukey-Kramer test)

5) 同じアルファベット記号を持つ数値間では有意差なし (P<0.05: χ^2 -test with Bonferroni correction)

表6. 寄主50匹を1日間攻撃することを許されたハモグリバエ雌成虫の放飼密度と寄生と寄主体液摂取によるマメハモグリバエ幼虫の殺害数、殺害率および寄生率の関係 (mean ± SD)

放飼ハチ雌成虫数 (匹) n ¹⁾	殺害されたハエ幼虫総数		殺害されたハエ幼虫数/ハチ成虫 (匹) ⁶⁾	寄生されたハエ幼虫数/ハチ成虫 (匹) ⁷⁾	殺害率(%) ^{2),8)}	寄生率 (%) ^{3),9)}	
	寄生 (匹) ⁴⁾	寄主体液摂取 (匹) ⁵⁾					
3	10	10.9 ± 6.5 a	11.9 ± 4.3 a	7.6 ± 2.3 a	3.6 ± 2.2 a	45.6 a	21.8 a
5	10	12.7 ± 5.3 ab	17.5 ± 5.2 a	6.0 ± 1.6 ab	2.5 ± 1.1 a	60.4 b	25.4 a
7	10	19.8 ± 3.3 bc	16.4 ± 2.7 a	5.2 ± 0.5 b	2.8 ± 0.5 a	72.4 c	39.6 b
10	10	24.4 ± 10.9 c	25.0 ± 9.6 b	4.9 ± 0.6 b	2.4 ± 1.1 a	98.8 d	48.8 c

1) 繰り返し数を示す

2) (全繰り返し数の総寄生数+全繰り返し数の総寄主体液摂取数) / 全繰り返し数の総供試寄主幼虫数

3) 全繰り返し数の総寄生数 / 全繰り返し数の総供試寄主幼虫数

4),5),6),7) 同じアルファベット記号を持つ平均値間では有意差なし (P<0.05: Tukey-Kramer test)

8),9) 同じアルファベット記号を持つ数値間では有意差なし (P<0.05: χ^2 -test with Bonferroni correction)

動が阻害され、回収率が低下した可能性がある。一方、ハエ成虫は、黄色に誘引される特性があることが知られている⁴⁴⁾。正走光性や負走地性に加えて、こうした誘引刺激を利用することによって回収率の向上を試みる必要がある。ハエ羽化成虫回収では蛹だけを、ハチ羽化成虫回収では蛹のいる葉を乾燥させてそれぞれ装置内に設置するため、ハエやハチの回収を阻害すると思われる匂い物質はほとんど発生しないため、正走光性や負走地性を用いた回収装置は期待通りの性能を発揮したと思われる。

ハチと比べて回収率が有意に低かったハエ蛹の放飼では(表2)、未回収のハエの多くは羽化失敗によるものであった。これはハエ老熟幼虫が葉から脱出し蛹化する際、蛹殻を床面に接着するため、回収の際に、それらをはがすことによって蛹殻が傷ついたことが原因と考えられる。産卵後のインゲンマメ株を保管している床面を取り外し可能な2層式にして、蛹の付着した板ごと羽化成虫回収装置内に設置したり、床面に微粒珪砂を散布し¹⁸⁾、ハエ蛹が床面に付着するのを防ぎ、蛹回収の際に蛹殻の損傷を防ぐなど、ハエ羽化率の向上のための蛹回収法について検討する必要がある。

羽化直後のハチ成虫を15℃で蜂蜜水を与えて3日間または5日間保蔵した後、25℃下で十分なハエ幼虫のいるインゲンマメを与えて飼育した時、ハチ雌成虫の寿命や繁殖能力は、羽化直後から25℃下で同様にハエ幼虫を与えて飼育した雌成虫¹⁹⁾と比べて、大幅に減少した(表3)。前述したように本種は逐次成熟性(synovigenic)であることから、成虫の生存や卵形成に必要なたんぱく質を得るために寄主体液摂取をする^{34),35),36)}。本研究より、ハチは繁殖のためだけでなく、成虫の栄養補給のためにも寄主体液摂取が必要であることが明らかとなった。したがって、ハチ成虫を梱包し、保蔵・輸送した後に放飼すると、羽化当日にハチをそのまま放飼した場合と比べ、保蔵・輸送そのものによる寿命の損耗と、その間、寄主体液摂取ができなかったことによる寿命短縮の影響のために、生物的防除資材として利用可能な期間は大幅に減少することになる。したがって、ハチ成虫態による製剤化は適さないと思われる。一方、ハチは蛹態で梱包し、5℃で5日間保蔵した場合でも高い羽化率を示した(表4)。ハチは野外では蛹越冬すると考えられるが、本研究結果からも蛹

の低温耐性は高いことが分かった。羽化後のハチの寿命や繁殖能力の検討は行っていないが、本種の野外における主な分布地域である西日本の気温は、年間を通じ温度差が大きく、冬はたびたび氷点下を下回ることもあるので、本研究で設定した蛹保蔵温度である5℃は、その生態的特性に大きく影響を与える温度ではないと思われる。さらに、ハチの蛹態放飼は、羽化当日の成虫を放飼することになるため、成虫剤のような保蔵・輸送期間における成虫寿命の損耗や寄主体液摂取ができないことによる成虫寿命の短縮もなく、高い効果が期待できる。しかし、ハチは植物体内で蛹化するので、ハチ蛹だけの回収は困難である。オンシツツヤコバチのように蛹数を一定にそろえることが困難であるため、製品化にあたっては、製剤内の蛹数を一定基準に保ち、商品品質を安定化するための検討が必要である。

近年、タマゴコバチ類に寄生されたバクガ卵を、休眠を利用して長期保蔵する技術が開発された⁴⁵⁾。ハチの低温長期保蔵が可能となれば、過剰生産分の廃棄による損失が削減でき、さらに低需要期に生産した天敵を蛹態で低温保蔵し、高需要期に集中出荷することによって総合的な生産コストの削減が可能となる。本研究では、5℃での保蔵期間は最長で5日しか試みなかったが、羽化率は非常に高いことから更なる長期保存の可能性があり、ハチ蛹の長期低温保蔵技術について検討する必要がある。

本研究では、ハエ幼虫密度がインゲンマメ1株あたり100匹を超えると、蛹化率の低下や過密なハエ幼虫による過剰食害のため葉が枯死した(表5)。ヒメコバチ科寄生蜂は、成熟した大型な寄主を産卵に、若齢寄主などの小型な寄主を体液摂取に使い分けることが知られており²²⁾、過剰産卵によって小型化したハエ幼虫の多くが寄主体液摂取される恐れがある。寄主体液摂取によって殺害されるハエ幼虫が増加すると、その分供試したハエ幼虫におけるハチの寄生率が減少するので、次世代ハチ成虫の生産効率の低下を招くこととなる。本研究では、ハエ幼虫はインゲンマメ1株あたり50匹程度の密度で寄主が正常に発育したので、1株あたりハエ幼虫密度は50匹が実用的であると思われる。このときの放飼密度は5対であったが、ハエは地域によって増殖能力が異なると報告されていることから^{8),27),32)}、増殖に用いるハエ

の採集地によって、ハエ放飼密度は変動すると思われる。

ハチ生産工程では、ハチによる寄生と寄主体液摂取による殺害を免れ、ハチ育成期間中にインゲンマメ葉より脱出し、床面で蛹化したハエ蛹を回収することとしているが、省力化のためには、ハエ幼虫の殺害率を高め、可能な限りハエ蛹回収を行わないほうが望ましい。反面、蔵卵に寄主体液摂取を必要とする逐次成熟性 (synovigenic) の寄生蜂では^{34),35)}、放飼密度が高くなると、供試ハエ幼虫に対する寄主体液摂取による殺害ハエ幼虫の割合が増加するので、寄生数が低下すると指摘された¹⁷⁾。本研究では、ハエ幼虫50匹に対しハチ雌10匹を放飼した場合、ほぼ全てのハエ幼虫が利用され、殺害された (表6)。また、ハチ1匹あたりの寄生数は全ての放飼密度で有意差がなく、その結果、ハチの放飼密度の上昇に伴い寄生率は高くなった。本研究結果が大野ら¹⁷⁾と異なったのは、本研究の実験規模が小規模だったこともあり、放飼密度が低かったためと思われるが、ハチ10匹放飼で供試したハエ幼虫のほぼ全てを殺害したので、本研究の規模においては、ハチの実用的な放飼密度はハエ幼虫50匹あたり10匹が適していると思われる。また、生物的防除効率 (BCE) では、寄主体液摂取はハチ生産段階とハチ放飼段階では有利、不利が相反するため、相殺され問題とはならないが¹⁹⁾、大量生産におけるコスト削減のためには寄主体液摂取によるハエ幼虫の殺害数が少ないほうが望ましい。反面、ハチの潜在的な繁殖能力を完全に引き出すためには、産卵に際して十分な栄養を与える必要がある⁴⁶⁾。ハチの蔵卵のために必要な栄養分を備えた人工飼料を、寄主体液摂取によって消費されるハエ幼虫の生産コストよりも安価に生産できれば、寄主体液摂取以外の方法での栄養分の給餌は⁴⁷⁾コスト削減に有効であり、検討する必要があると思われる。

VI 要約

花卉・野菜類の重要害虫であるマメハモグリバエに対する生物的防除資材として土着寄生蜂ハモグリミドリヒメコバチを採用し、マメハモグリバエを寄主、インゲンマメを寄主植物とする大量生産工程を設計した。

次に、この大量生産工程において作業の省力

化・効率化のために産卵装置および羽化成虫回収装置を試作し、その性能評価、ハチの剤型梱包・保蔵方法について検討した。横移動式産卵装置における産卵を終えた両種成虫の回収率 (ハエ75.3%, ハチ66.4%)、縦移動式産卵装置におけるハチの回収率 (68.4%) はあまり高くなかった。羽化成虫回収装置の回収率は、装置内に成虫を放飼した場合 (ハエ雌86.9%, 雄82.4%, ハチ雌94.4%) または蛹を放飼した場合 (ハエ81.7%, ハチ92.5%) とともに高かった。ハチの寿命や繁殖能力は、羽化直後に15℃で3日および5日間の保蔵期間をもうけると、大幅に低下した。ハチ蛹の羽化率は、蛹を含んだインゲンマメ葉を乾燥させて、5℃で5日間保蔵すると (94.4%)、葉を乾燥させずに保蔵した場合 (85.7%) と比べて高かった。また、ハチ蛹を5℃で3日保蔵した後の羽化率 (95.3%) および5日間保蔵した後の羽化率 (100%) は、5℃で保蔵しなかった場合 (96.5%) と同様に高かった。

なお、大量生産のための最適放飼密度は、ハエ幼虫の場合インゲンマメ1株あたり50匹で、そのためのハエ成虫の放飼密度は5対と推定できた。一方、ハチ成虫の最適放飼密度はハエ幼虫50匹あたり10匹と推定できた。

VII 謝辞

本研究を遂行するにあたりマメハモグリバエを提供いただいた静岡県農業試験場、小澤朗人博士、ハモグリミドリヒメコバチを提供いただいた鹿児島県農業試験場、嶽崎研氏に厚く御礼申し上げる。また本研究に際し、ご協力とご助力を賜った昆虫生態制御学研究室の皆様にも厚く御礼申し上げます。

VIII引用文献

- 1) Spencer, K. A. (1973) *Agromyzidae (Diptera) of Economic Importance*. Dr. W. Junk, The Hague. 405pp.
- 2) Spencer, K. A. (1990) *Host Specialization in the World Agromyzidae (Diptera)*. Kluwer Academic Publ., Dordrecht. 444pp.
- 3) 小澤朗人 (2001) 侵入害虫マメハモグリバエ *Liriomyza trifolii*(Burgess)の発生動態と寄生蜂による生物的防除法に関する研究. 静岡県農業試験場特別報告23: 77 pp.
- 4) Parrella, M. P. (1987) Biology of *Liriomyza*. *Ann. Rev. Entomol.* 32: 201-224.
- 5) 西東 力, 大石剛裕, 池田二三高, 沢木忠雄 (1992) マメハモグリバエ *Liriomyza trifolii*(Burgess)に対する各殺虫剤の効力. 応動昆36: 183-191.
- 6) 小澤朗人 (1999) 天敵生物: マメハモグリバエの寄生蜂. 植物防疫53: 464-469.
- 7) 小澤朗人, 西東 力, 池田二三高 (1999) 施設栽培トマトにおける寄生蜂によるマメハモグリバエの生物的防除I. 小規模温室におけるイサエアヒメコバチ *Diglyphus isaea*の放飼効果. 応動昆43: 161-168.
- 8) 西東 力, 小澤朗人, 池田二三高 (1995) マメハモグリバエに対する輸入寄生蜂の放飼効果. 関東病虫研報42: 235-237.
- 9) 市川耕治, 大野 徹, 中込暉雄 (1996) トマトにおけるマメハモグリバエの防除. 愛知農総試研報28: 177-187.
- 10) 柴尾 学, 田中 寛, 木村 裕 (1996) 寄生蜂によるトマトのマメハモグリバエの防効果. 関西病虫研報38: 31-32.
- 11) 松村美小夜, 西本登志, 福井俊男 (2001) 半促成栽培トマトにおける生物農薬少量放飼による害虫防除. 奈良農技セ研報32: 19-26.
- 12) Hirose, Y. (1999) Evaluation of environmental impacts of introduced natural enemies. In *Biological Invasions of Ecosystem by Pests and Beneficial Organisms* (E. Yano, K. Matsuo, M. Shiyomi and D.A. Andow eds.). National Institute of Agro-Environmental Sciences, Tsukuba, pp.224-232.
- 13) van Lenteren, J.C., Babendreier D., F. Bigler, G. Burgio, H.M.T. Hokkanen, S. Kuske, A.J.M. Loomans, I. Menzler-Hokkanen, P.C.J. van Rijn, M.B. Thomas and M.G. Tommasini (2003) Regulation of import and release of mass-produced natural enemies: a risk-assessment approach. In *Quality Control and Production of Biological Control Agents. Theory and Testing Procedures* (J.C. van Lenteren ed.). CABI Publishing, Wallingford, pp.191-204.
- 14) 小西 和彦 (1998) マメハモグリバエの図解検索. 農環研資 22: 27-76.
- 15) 小澤朗人, 太田光昭, 小林久俊 (1998) マメハモグリバエ寄生蜂の羽化成虫回収装置の効率. 関東東山病虫害研究会年報45: 179-180.
- 16) 大野和朗 (1998) マメハモグリバエの寄生性天敵 *Diglyphus isaea*の飼育方法. 今月の農業42: 68-72.
- 17) 大野和朗, 山口大輔, ニナ マリヤナ, 嶽崎 研, 嶽本弘之 (1999) マメハモグリバエ (双翅目: ハモグリバエ科) 幼虫寄生蜂の増殖効率. 昆蟲 (N.S.) 2: 1-9.
- 18) 嶽崎 研, 大野和朗, 和泉勝一 (1999) マメハモグリバエの大量増殖法. 植物防疫53: 355-358.
- 19) Hondo, T., A. Koike T. Sugimoto (2006) Comparison of thermal properties of seven native species of parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) as biological control agents against *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) in Japan. *Appl. Entomol.* 2001.41:73-82.
- 20) Johnson, M.W., Welter, S.C., Toscano, N.C., Ting, I. P., Trumble, J.T., (1983) Reduction of tomato leaflet photosynthesis rates by mining activity of *Liriomyza sativae* (Diptera :

- Agromyzidae). *J. Environ. Entomol.* 15: 268-73.
- 21) Trumble, J.T., I.P. Ting and L. Bates (1985) Analysis of physiological, growth and yield responses of celery to *Liriomyza trifolii*. *Entomol. Exp. Appl.* 38: 15-21.
- 22) Sugimoto, T. and M. Ishii (1979) Mortality of the larvae of a ranunculus leaf mining fly, *Phytomyza ranunculi* (Diptera: Agromyzidae), due to parasitization and host-feeding by its eulophid parasite, *Chrysocharis pentheus* (Hymenoptera: Eulophidae). *Appl. Entomol. Zool.* 14: 410-418.
- 23) Finney, G.L. and T.W. Fisher (1964) Culture of entomophagous insects and their hosts. in *Biological Control of Insects and Their Hosts*. (Debach, P. ed.). Reinhold, New York, 328-355.
- 24) Stouthamer, R. and R. F. Luck (1993) Influence of microbe-associated parthenogenesis on the fecundity of *Trichogramma deion* and 67: 183-192.
- 25) Stinner, R.E. (1977) Efficiency of inundative releases. *Ann. Rev. Entomol.* 22: 515-531.
- 26) Morison, R.K. and E.G. King (1977) Mass production of natural enemies. In *Biological control by Augmentation of Natural enemies* (Ridgway, R.L. and S.B. Vinson eds.). Plenum Press, New York, 183-217.
- 27) 西東 力, 大石剛裕, 小澤朗人, 池田二三高 (1995) マメハモグリバエ *Liriomyza trifolii* (Burgess) の発育と産卵に対する温度, 日長, 寄主植物の影響. *応動昆* 39: 127-134.
- 28) 小澤朗人, 西東 力, 池田二三高 (1999) マメハモグリバエの増殖に及ぼす寄主作物と温度の影響. *応動昆* 43: 41-48.
- 29) 西東 力 (1993) わが国におけるマメハモグリバエの発生と防除〔2〕農業および園芸 68: 47-50.
- 30) 西東 力 (1997) 野菜・花卉害虫: マメハモグリバエ. *植物防疫* 51: 337-340.
- 31) 西東 力 (1997) マメハモグリバエの寄生蜂 *Hemiptarsenus varicornis*. *植物防疫* 51: 530-533.
- 32) Minkenberg, O. P. J. M. (1988) Life history of the agromyzid fly *Liriomyza trifolii* on tomato at different temperatures. *Entomol. Exp. Appl.* 48: 73-84.
- 33) 徳丸 晋, 阿部芳久 (2003) トマトハモグリバエ, マメハモグリバエおよびナスハモグリバエの発育に及ぼす温度・日長の影響ならびに増殖能力. *応動昆* 47: 143-152.
- 34) Flanders, S.E. (1935) An apparent correlation between the feeding habits of certain pteromalids and the condition of their ovarian follicles. *Ann. Ent. Soc. Am.* 28: 438-444.
- 35) Jervis, M.A. and N.A.C. Kidd (1986) Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.* 61: 395-434.
- 36) Sugimoto, T., T. Imoarai and H. Tsuji (1983) Oosorption in Eulophid Wasp, *Chrysocharis pentheus* WALKER (Hymenoptera: Eulophidae). *Appl. Entomol. Zool.* 14: 287-289.
- 37) Parrella, M. P., J. T. Yost, K. M. Heinz and G. W. Ferrentino (1989) Mass rearing of *Diglyphus bigini* (Hymenoptera: Eulophidae) for biological control of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae). *J. Econ. Entomol.* 82: 420-425.
- 38) 平野千里 (1960) 食植性昆虫の寄主選好における化学物質の役割. *生物科学* 12: 104-110.
- 39) 大崎直太 (1996) モンシロチョウ属の食生幅を決めている要因. *昆虫個体群生態学の展開*. 京都大学学術出版, 京都, pp. 323-346.
- 40) Takabayashi, J., M. Dicke and M.A. Posthumus (1994) Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic

- and abiotic factors. *IOBC/WPRS Bull.* 22: 243-246.
- 41) Venzon, M.A., A. Janssen and M.W. Sabelis (1999) Attraction of generalist predator towards herbivore-infested plants. *Entomol. Exp. Appl.* 93: 305-314.
- 42) Sugimoto, T., H. Kameoka, S. Kusatani, O. Inui and K. Otsuka (1988) Foraging for patchily-distributed leaf-miners by the parasitoid, *Dapsilarthra rufiventris* (Hymenoptera: Braconidae) V. Plant odour as a cue to long range patch-location. *Appl. Entomol. Zool.* 23: 135-143.
- 43) Sugimoto, T., Y. Shimono, Y. Hata, A. Nakai and M. Yahara (1988) Foraging for patchily-distributed leaf-miners by the parasitoid, *Dapsilarthra rufiventris* (Hymenoptera: Braconidae) III. Visual and acoustic cues to a close range patch-location. *Appl. Entomol. Zool.* 23: 113-121.
- 44) Zehnder, G.W. and J.T. Trumble (1984) Host selection of *Liriomyza* species (Diptera: Agromyzidae) and associated parasites adjusting plantings of tomato and celery. *Environ. Entomol.* 13: 492-496.
- 45) Greenberg, S.M., D.A. Nordlund and E.G. King (1996) Mass production of *Trichogramma* spp.: experiences in the former Soviet Union, China, the United States and western Europe. *Biocontrol News and Information* 17: 51N-60N.
- 46) Waage, J.K., K.P. Carl, N.J. Mills and D.J. Greathead (1985) Rearing entomophagous insects. In. *Handbook of Insect Rearing vol. I* (Singh, P. and R.F. Moore eds.). Elsevier, Amsterdam, pp. 44-66.
- 47) Ueno, T. (1997) Effects of superparasitism, larval competition, and host feeding on offspring fitness in the parasitoid *Pimple nipponica* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 90: 682-688.