

農地生態系への植物の侵入・導入がもたらす 「見かけの競争」型害虫被害と広域的発生源管理の可能性

吉岡明良 (東京大学大学院農学生命科学研究科)

高田まゆら (帯広畜産大学畜産生命科学研究部門)・鷲谷いづみ (東京大学大学院農学生命科学研究科)

はじめに

外来植物の侵入が引き起こす問題の科学的な解明は、国内外の生態学、雑草学の分野において重要な課題の一つとなっている (Hobbs and Humphries 1995; Washitani 2004; Marshall 2005; 清水ら 2007)。雑草学の分野では、外来植物が「資源をめぐる競争」によって同所的に存在する農作物にもたらす被害に関心がもたれているが (浅井 2007)、生態学では最近捕食者が媒介する「見かけの競争 (Holt 1977)」による外来種問題に関心がもたれるようになってきた。本稿では後者、すなわち農地生態系への植物の侵入による「見かけの競争」型被害について紹介する。さらに、そのような問題の解決には、害虫の発生源を管理することが重要であり、また発生源が広域に点在する場合にはメタ個体群理論 (Hanski 1999) に基づく管理が有効である可能性について述べる。

1. 植物の侵入・導入がもたらす「見かけの競争」型の農作物被害

「見かけの競争」とは

「見かけの競争 Apparent Competition (Holt 1977)」とはある餌生物 2 種に共通の捕食者が存在する場合において、餌生物種間に生じる拮抗的な生物間相互作用をさす。餌種 A の増加によってそれを消費する捕食者が増加したために、餌種 B が受ける捕食圧も増加し、結果として餌種 B がより減少するといった場合がそれにあたる (図 1)。

同じ栄養段階に属する種の間にも負の関係があるという点では「資源をめぐる競争」と同じに見える。しかし「競争」がより下位の栄養段階の資源利用を介した相互作用であるのに対して、この「見かけの競争」はより上位の栄養段階からの捕食圧を介した相互作用であり、生態学的な特性は大きく異なる。植物のような固着性の生物では「競争」は局所的、同所的に限定されるのに対して、「見かけの競争」は広域的、異所的に起き得る (Holt and Lawton 1994; Orrock *et al.* 2008)。なぜなら「競争」を媒介するのは光、栄養塩等ほとんど動かない非生物的資源であるが、「見かけの競争」を媒介するのは比較的移動性の高い動物だからである。

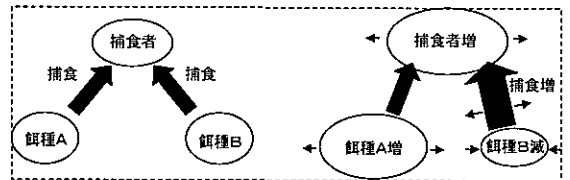


図 1 見かけの競争の概念図

餌種 B が捕食者による負の影響を一方的に受け、それが高じて絶滅の危険にさらされることもありうる。これは次のような条件のもとで生じる。餌種 A の繁殖力が高いために捕食者の影響をあまり受けない、あるいは系外から消費に見合うか

それ以上の速度で餌種Aが移入する、という場合である。前者の例として、Roemer *et al.*(2002)は、Channel 諸島に導入されたブタ(*Sus scrofa*)が増殖したことが捕食者であるイヌワシ(*Aquila chrysaetos*)の個体数増加をもたらし、島の固有種であるキツネ(*Urocyon littoralis*)の激減をもたらした事例を報告している。また、後者の移入による例としては、北アメリカにおいて農作物の採食によってハクガン類(*Anser caerulescens*, *A. rossii*)の個体数増加がもたらされ、渡り先であるカナダ北極圏の塩性湿地の植生が過大な被食圧によって裸地化した事例が知られている(Jefferies 2000)。

繁殖力が高い、あるいは頻繁に導入されたり侵入したりするという点では、一部の外来植物はこの餌種Aに該当することがある(White *et al.* 2006)。実際に、自然生態系において外来植物が見かけの競争により在来植物に負の影響を及ぼした事例(e.g. Lenz and Taylor 2001; Sessions and Kelly 2002; Lau and Strauss 2005)は少なくない。Rand and Louda(2004)は、ネブラスカ州において外来アザミ(*Carduus nutans*)の天敵として導入した外来ゾウムシ(*Rhinocyllus conicus*)が外来アザミを宿主として増加し、防除対象ではない在来アザミ(*Cirsium undulatum*)への産卵数が2~5倍に増加したことを報告している。Malmstrom *et al.*(2005a, b)は、カリフォルニア州においてアブラムシ(*Rhopalosiphum padi*)が外来植物であるカラスムギ(*Avena fatua*)から在来イネ科植物(*Elymus glaucus*)に黄萎ウイルスを媒介していることを報告している。彼らの行った実験によると、カラスムギが存在しない対象区では*E. glaucus*のウイルス感染率が平均33%、死亡率が平均1.1%程度だ

ったのに対し、カラスムギが100個体/m²生育している実験区では感染率は平均70%、死亡率は平均22.8%に増大した。カリフォルニア州では外来植物クロガラシ(*Brassica nigra*)の近くには本来競争力が非常に高い在来イネ科植物(*Nassella pulchra*)がほとんど定着できないことも知られている(Orrick *et al.* 2008)。これは*B. nigra*を隠れ場所として利用しているげっ歯類(*Reithrodontomys megalotis*, *Chaetodipus californicus*, *Spermophilus beechyi*, *Sylvilagus bachmani*, *Peromyscus maniculatus*)が*N. pulchra*を捕食してしまうためであり、40m程度*B. nigra*から離れた場所では*N. pulchra*の個体数は約9倍に回復する。外来植物によって多食性外来植食者が増加する事例が少なくないこと(Rodriguez 2006)から、今後見かけの競争についての事例報告が増えることが予想される。

「見かけの競争」型の農作物被害の研究例

前節では、自然生態系における外来植物の侵入が植食者の増加を介して在来植物に負の影響を与える例を紹介した。一方、農地生態系においては、植物の導入もしくは侵入が植食者(害虫)の増加を介して農作物に経済的被害が生じるという「見かけの競争」型被害が懸念される。さらに農地生態系では特定の作物が広く栽培される場合が多いことから、複数の圃場にまたがる広域スケールでの「見かけの競争」型被害が生じる可能性が高い。導入植物、すなわち農作物(牧草を含む)が他の作物に「見かけの競争」型被害を起こしていると考えられている海外の事例を表1にまとめた。

表1 植食性昆虫が媒介する見かけの競争型農作物被害の例^{※1}

発生源作物	媒介する害虫	被害を受ける作物	調査地	文献
アルファルファ (道管) (<i>Medicago sativa</i>)	ヨコバイ類 (<i>Draeculacephala</i>)	ブドウ (<i>Vitis</i> spp.)	U.S.A (カリフォルニア)	Redak <i>et al.</i> (2004)
かんきつ類 (木部) (<i>Citrus</i> spp.)	<i>minerva</i> , <i>Xyphon fulgida</i> , <i>Homalodisca coagulata</i>)	木部を吸汁し、 ウイルスを媒介		
アルファルファ (花)	カスミカメの一種 (<i>Lygus hesperus</i>)	ワタ (<i>Gossypium hirsutum</i>) 花及び莢を吸汁	U.S.A (アリゾナ)	Carrière <i>et al.</i> (2006)
ラズベリー (果実) (<i>Rubus</i> spp.)	甲虫の一種 (<i>Stelidota geminata</i>)	イチゴ (<i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i>)	U.S.A (ニューヨーク)	Loughner <i>et al.</i> (2007)
ブルーベリー (偽果) (<i>Vaccinium</i> spp.)		偽果を食害		
サクランボ (果実) (<i>Prunus avium</i>)				
オリーブ (花) (<i>Olea europaea</i>)	ハマキガの一種 (<i>Lobesia botrana</i>)	ブドウ (<i>Vitis vinifera</i>) 果実を食害	フランス イタリア	Thiery and Moreau (2005); Sciarretta <i>et al.</i> (2008)
トウモロコシ (花) (<i>Zea mays</i>)	タバコガ類 (<i>Heliothis virescens</i> ,	ワタ 莢を食害, 吸汁	U.S.A. (アーカンソー)	Allen and Luttrell (2009)
ダイズ (花, さや ^{※2}) (<i>Glycine max</i>)	<i>Helicoverpa zea</i> カスミカメの一種 (<i>Lygus lineolaris</i>)			
ピーナッツ(地上部) (<i>Arachis hypogaea</i>)	ミナミアオカメムシ (<i>Nezara viridula</i>) カメムシの一種 (<i>Euschistus servus</i>)	ワタ 莢を吸汁	U.S.A. (ジョージア)	Tillman <i>et al.</i> (2009)

※1 周辺の発生源の面積が大きい、あるいは距離が近い時に被害を受ける作物の候補における害虫密度または感染率の増加が見られた研究例

※2 Wheeler *et al.* (2001)による

国内では、重要なイネ害虫である (渡邊・樋口 2006) アカスジカスミカメ (*Stenotus rubrovittatus*) が転作によって生じた外来牧草イタリアンライグラス (ネズミムギ, *Lolium multiflorum*) の牧草地で増加した後に水田に侵入し、イネに斑点米被

害をもたらす可能性が示唆されている (一守ら 1990; 小野ら 2007; 高田ら 未発表; 吉岡ら 未発表)。

これらの被害事例にはどのような特徴があるのだろうか。Carrière *et al.* (2006)はアルファルフ

ア(*Medicago sativa*)の収穫後、もしくは枯れた後にそれを宿主としていたカスミカメ(*Lygus hesperus*)がワタ(*Gossypium hirsutum*)の圃場に侵入することを示唆している。このように作物間に栽培期間や管理時期の時間的なずれがある場合、「見かけの競争」型被害が起きやすい(Carrière *et al.* 2006; Loughner *et al.* 2007; Sciarreta *et al.* 2008; Allen and Luttrell 2009; Tillman *et al.* 2009)。

一方、複数種の植物の結実等の時期が同期する場合には、一方の植物種のみには害虫が集中する場面がある。例えば、ヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*)の花粉散布量が多い年、すなわちヒノキの球果数が多い年はチャバネアオカメムシ(*Plautia crossota*)が夏の間ヒノキ林内に留まるため、カキ(*Diospyros kaki*)果実への被害が減少することが知られている(森下ら 2007)。地域によってはそのような現象を利用して作物以外の植物に害虫をおびき寄せする Trap cropping という害虫防除法が提案されている。例えば、米国ではウリハムシ類(Chrysomelidae)によるウリ科作物への被害を軽減するため、ハムシをひきつけやすい他のウリ科植物を近くに栽培する例などが知られている(Shelton and Badenes-Perez 2006)。このように、多食性害虫の被害が促進されるのか、抑制されるのかに関しては、作物の栽培期間や管理時期などが大きく影響する。

害虫にもほとんど単一種の植物しか食害しない単食性の種と複数種の植物を食害する多食性の種が存在するが、食性は進化によって変化する。見かけの競争型被害が長期間にわたって問題になるのは害虫の多食性が保たれる場合である。Thiery and Moreau(2005)は、ハマキガの一種(*Lobesia botrana*)によるオリーブ(*Olea europaea*)とブドウ(*Vitis vinifera*)間の見かけの競争の媒介(e.g. Sciarreta *et al.* 2008)は、ハマキガがより質の高い餌であるオリーブのスペシャリストに進化

していないために生じていると解釈している。その理由として、彼らはオリーブの作付面積に対してブドウの作付面積が圧倒的に大きいこと、すなわち、餌の質と量にトレードオフが生じていること挙げている。一方で、植食性昆虫の外来植物へのスペシャリスト化が意外に短い時間(数10年程度)で起きる場合も報告されている(Colas *et al.* 2004; Vellend *et al.* 2007)。

現時点では研究例があまり多くないために見かけの競争型被害が起きやすい場合に関して一般的な傾向を検討するのは難しい。しかし、今後さらに研究事例が増加することによって、どのような場合に「見かけの競争」型被害が問題になるのかをより確実に予測することが可能になるだろう。

見かけの競争型被害対策としては、被害を受ける作物の圃場での殺虫剤散布のみでは十分ではない。害虫の発生源となる場所の土地利用を変更したり、害虫が個体群を維持できなくなるように時期をあわせて刈り取る(Jeger 1999)など、発生源を管理すること、すなわち広域的な害虫防除が必要である(Zehnder *et al.* 2007)。

2. 広域的な発生源管理による害虫被害防除の可能性

メタ個体群理論を応用した発生源管理

見かけの競争型被害を抑制するためには害虫の発生源管理が重要であることは前項で述べた。しかし、被害を受ける作物の周辺に発生源が多数存在する場合、その管理には多大な労力を要する。優先的に管理(排除)することで高い効果が期待できる発生源を特定できれば、少ない労力で被害が軽減できる。

見かけの競争型被害を起こす害虫は多食性昆虫である。そこで、その昆虫にとって特に好適な餌植物を明らかにすることが管理の前提となる。

その上で、被害軽減に特に有効な場所を明らかにして対策を行う必要がある。その特定にはメタ個体群の理論(Hanski 1999)が応用できる。メタ個体群理論は、生息場所が分断化された絶滅危惧種個体群の保全計画立案に利用される(嶋田ら 2005)が、それは、害虫防除のために個体群を縮小もしくは局所絶滅させるための方策を考える上でも有効である。

不均一な環境において、パッチ状に存在している生息場所が生物の移動分散で結ばれている場合、その生息場所全体の個体群の集合をメタ個体群と呼ぶ。Hanski のグループ(1999)は分断化した(面積が小さい、または孤立した)生息場所ほど対象とする生物種が存在する確率が低下するというメタ個体群理論に基づいて空間的現実性を持つメタ個体群モデルを構築し、さらにオークランド諸島に生息するチョウ(*Melitaea cinxia*)の研究を通じてその理論の有効性を立証した(Hanski 1999)。この事例では孤立した、すなわち周辺の生息場所から遠く離れた生息場所ほど存在確率が低下するのは、生息場所間の距離に応じて移動中の死亡率が高まるためであると解釈された(Hanski *et al.* 2000; Matter *et al.* 2004)。

もしこの理論が対象とする農業生態系の害虫の個体群にもあてはまるのならば、同じ面積の害虫発生源を除去する場合でも、害虫の生息場所が孤立化するように管理を行うことで、より効果的にその個体群サイズを低下させることができるだろう。

発生源管理によるアカスジカスミカメ被害の効率的な防除法

では、実際にメタ個体群理論を広域的な発生源管理に応用することは可能だろうか。害虫個体群に適用して分断化を試みたという研究報告例は筆者の知る限りでは存在しない。ここでは、先述

したイネ害虫アカスジカスミカメを対象とする筆者らが宮城県大崎市田尻の転作地・休耕地約200地点で実施した調査の結果からその可能性について述べてみよう。

アカスジカスミカメは、イネ科植物の穂を餌及び産卵場所とし、一年に数回発生する。そのうち2回目の発生期である第一世代(一回目の発生期は越冬世代と呼ばれる)が稲の出穂期という比較的限られた時期に水田に侵入するが、水田ではほとんど繁殖できない。そのため、近年の減反政策で増加した休耕地やイタリアンライグラスの転作牧草が第一世代の発生源であると考えられていた(一守ら 1990; 小野ら 2007; Kiritani 2007)。しかし、私有地である牧草地、休耕地内を調査することの困難さから、特に重要な発生源が存在するのことは十分に検討されてこなかった。大崎市はアカスジカスミカメによる被害が問題になっている一方、環境保全型稲作に先駆的に取り組んでおり、農地の生き物調査にも協力的である。そのため、筆者らは農地におけるアカスジカスミカメの調査を行うことができた。

筆者らは調査地点においてアカスジカスミカメの主要な発生源を特定するためにすくい取り調査と植生調査を行い、アカスジカスミカメ密度に影響する要因を分析した。その結果、イネの出穂直前のアカスジカスミカメ密度はイタリアンライグラスの牧草地で圧倒的に高いこと、イタリアンライグラス牧草地においては調査地点のイタリアンライグラス穂密度に加えて周辺のイタリアンライグラス牧草地面積率が高い程アカスジカスミカメ密度が高いことが示された(吉岡ら未発表)。

この結果は、生息場所間の連結性が高いほど、すなわち近距離に多くの生息場所があるほど、移動のコストがかからず密度が高くなるというメタ個体群維持のための制約がアカスジカスミカ

メ個体群においても重要である可能性を示唆するものであった。もしそうであれば、イタリアンライグラスの管理のための労力に制約がある場合には、空間的な孤立度を高めるように刈り取り管理を行うことが推奨される(図2)。しかし、

どの程度の密度低下の効果が見込めるのかは不明であり、また、他の要因がより重要である可能性も否定はできない。今後メタ個体群理論が害虫管理に応用可能なかどうか、さらに研究を進める必要があるだろう。

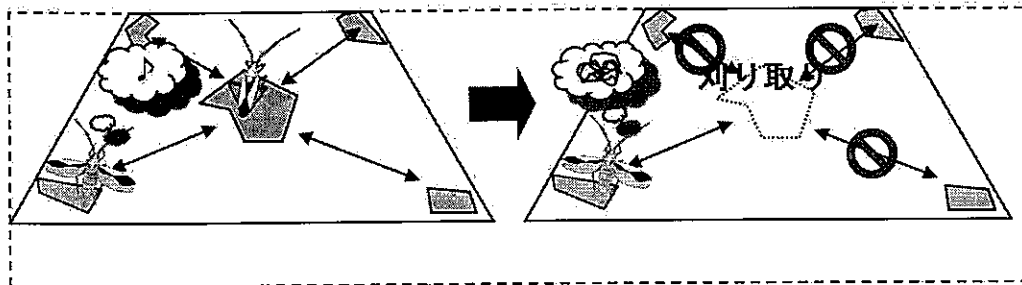


図2 発生源を孤立化させれば、刈り取らなかった発生源における害虫の移動コストも高まるかもしれない

おわりに

現在も多種多様な外来植物、外来植食者の侵入や導入が繰り返されている。非農地に侵入した外来植物が「見かけの競争」型被害を起こしていることを明示的に示した事例はこれまでほとんど報告されていない。これまでの外来種の研究は欧米などの地域に限定されていた(Pysek *et al.* 2008)。今後、他の地域でも研究が進めば報告例が増えてくる可能性がある。さらに、他の環境問題が見かけの競争型被害を促進する恐れもある。地球温暖化によって植食者の越冬の成功率が高まっている可能性(Kiritani 2007)や、成長速度が高まること等で被食圧が全体的に増大する可能性(Currano *et al.* 2008; DeLucia *et al.* 2008)が指摘されている。また、温暖化によって温帯域では昆虫の一年あたりの世代数が増加すると予想される(Yamamura and Kiritani 1998)が、世代数の多い種は見かけの競争を媒介しやすいこと(Takimoto *et al.* 2009)が指摘されている。そのため、今後植食者を介した外来植物の「見かけの競争」型被害が無視できない問題になる可能性がある。その際には、生態学で培われてきた空間的な動態を定量的に扱う技術や

理論と、雑草学で培われてきた植物の種生態の知見を統合させたアプローチが有効となるであろう。

引用文献

- Allen K. C. and Luttrell R. G. 2009. Spatial and temporal distribution of heliothines and tarnished plant bugs across the landscape of an Arkansas farm. *Crop Protection*. 28, 722-727.
- 浅井元朗 2007. 麦畑に侵入するカラスムギ: 出芽の不斉一性という生き残り戦略. 農業と雑草の生態学 侵入植物から遺伝子組換え作物まで. 種生物学会編. 文一総合出版. 東京. 71-93.
- Carrière Y., Ellsworth P. C., Dutilleul P., Ellers-Kirk C., Barkley V. and Antilla L. 2006. A GIS-based approach for areawide pest management: the scales of *Lygus hesperus* movements to cotton from alfalfa, weeds, and cotton. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 118, 203-210.
- Colas, B., Thomas C. D. and Hanski I. 2004. Adaptive Responses to Landscape Disturbance: Empirical Evidence. *Evolutionary Conservation Biology*.

- Ferriere R., Dieckmann U. and Couvet D., New York, Cambridge University Press:284-299.
- Curran E. D., Wilf P., Wing S. L., Labandeira C. C., Lovelock E. C. and Royer D. L. 2008. Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene thermal maximum. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 105, 1960-1964.
- DeLucia E. H., Casteel C. L., Nabity P. D. and O'Neill B. F. 2008. Insects take a bigger bite out of plants in a warmer, higher carbon dioxide world. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 105, 1781-1782.
- Hanski I. 1999 Metapopulation ecology. Oxford University Press.
- Hanski I., Alho J. and Moilanen A. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. Ecology. 81, 239-251.
- Hobbs R. J. and Humphries S. E. 1995. An Integrated Approach to the Ecology and Management of Plant Invasions. Conservation Biology. 9, 761-770.
- Holt R. D. 1977. Predation, Apparent Competition, and Structure of Prey Communities. Theoretical Population Biology. 12, 197-229.
- Holt R. D. and Lawton J. H. 1994. The Ecological Consequences of Shared Natural Enemies. Annual Review of Ecology and Systematics. 25, 495-520.
- 一守貴志・千葉武勝・田中英樹・伊藤正樹 1990. アカスジメクラガメの発生源からの距離と斑点米発生量の関係. 北日本病虫研報 41, 121-124.
- Jefferies R. L. 2000. Allochthonous inputs: integrating population changes and food-web dynamics. Trends in Ecology & Evolution. 15, 19-22.
- Jeger M. J. 1999 Improved understanding of dispersal in crop pest and disease management: current status and future directions. Agricultural and Forest Meteorology. 97, 331-349.
- Kiritani K. 2007. The impact of global warming and land-use change on the pest status of rice and fruit bugs (Heteroptera) in Japan. Global Change Biology. 13, 1586-1595.
- Lau J. A. and Strauss S. Y. 2005. Insect herbivores drive important indirect effects of exotic plants on native communities. Ecology 86, 2990-2997.
- Lenz L. and Taylor J. A. 2001. The influence of an invasive tree species (*Myrica faya*) on the abundance of an alien insect (*Sophonia rufofascia*) in Hawai'i Volcanoes National Park. Biological Conservation 102, 301-307.
- Loughner R. L., Loeb G. M., Demchak K. and Schloemann S. 2007. Evaluation of strawberry sap beetle (Coleoptera: Nitidulidae) use of habitats surrounding strawberry plantings as food resources and overwintering sites. Environmental Entomology. 36, 1059-1065.
- Malmstrom C. M., Hughes C. C., Newton L. A. and Stoner C. J. 2005a. Virus infection in remnant native bunchgrasses from invaded California grasslands. New Phytologist. 168, 217-230.
- Malmstrom C. M., McCullough A. J., Johnson H. A., Newton L. A. and Borer E. T. 2005b. Invasive annual grasses indirectly increase virus incidence in California native perennial bunchgrasses. Oecologia 145, 153-164.
- Marshall E. J. P. 2005. A vision for Weed Research - 2005. Weed Research 45, 81-82.
- Matter S. F., Roland J., Moilanen A. and Hanski I. 2004. Migration and survival of *Parnassius smintheus*: Detecting effects of habitat for individual butterflies. Ecological Applications. 14, 1526-1534.
- 森下正彦・榎本雅夫・南方高志・小松英雄・津田浩伸・和田康秀・田嶋良純 2007. ヒノキ花粉飛散数

- を利用した果樹カメムシ類によるカキ果実の被害予測. 応動昆 51, 21-27.
- 小野亨・加進丈二・城所隆 2007. アカスジカスミカメの繁殖地の草刈りと斑点米被害の抑制. 北日本病虫研報 58, 75-79.
- Orrock J. L., Witter M. S. and Reichman O. J. 2008. Apparent competition with an exotic plant reduces native plant establishment. *Ecology*. 89, 1168-1174.
- Pysek P., Richardson D. M., Pergil J., Jarosik V., Sixtova Z. and Weber E. 2008. Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology & Evolution*. 23, 237-244.
- Rand T. A. and Louda S. M. 2004. Exotic weed invasion increases the susceptibility of native plants attack by a biocontrol herbivore. *Ecology*. 85, 1548-1554.
- Redak R. A., Purcell A. H., Lopes J. R. S., Blua M. J., Mizell R. F. and Andersen P. C. 2004. The biology of xylem fluid-feeding insect vectors of *Xylella fastidiosa* and their relation to disease epidemiology. *Annual Review of Entomology*. 49, 243-270.
- Rodriguez L. F. 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*. 8, 927-939.
- Roemer G. W., Donlan C. J. and Courchamp F. 2002. Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 99, 791-796.
- Sciarretta A., Zinni, A., Mazzocchetti A. and Trematerra P. 2008. Spatial analysis of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) male population in a Mediterranean agricultural landscape in central Italy. *Environmental Entomology*. 37, 382-390.
- Sessions L. and Kelly D. 2002. Predator-mediated apparent competition between an introduced grass, *Agrostis capillaris*, and a native fern, *Botrychium australe* (Ophioglossaceae), in New Zealand. *Oikos*. 96, 102-109.
- Shelton A. M. and Badenes-Perez E. 2006. Concepts and applications of trap cropping in pest management. *Annual Review of Entomology*. 51, 285-308.
- 嶋田正和・山村則男・粕谷英一・伊藤嘉昭 2005. 動物生態学新版. 海游舎. 東京. 492.
- 清水矩宏・矢原徹一・大塚善樹 2007. 農業の生態系を通して見えるもの—生産と科学と社会. 農業と雑草の生態学 侵入植物から遺伝子組換え作物まで. 種生物学会編. 文一総合出版. 東京. 7-48.
- Takimoto G., Iwata T. and Murakami M. 2009. Timescale hierarchy determines the indirect effects of fluctuating subsidy inputs on in situ resources. *American Naturalist*. 173, 200-211.
- Thiery D. and Moreau J. 2005. Relative performance of European grapevine moth (*Lobesia botrana*) on grapes and other hosts. *Oecologia*. 143, 548-557.
- Tillman P. G., Northfield T. D., Mizell R. F. and Riddle T. C. 2009. Spatiotemporal Patterns and Dispersal of Stink Bugs (Heteroptera: Pentatomidae) in Peanut-Cotton Farmscapes. *Environmental Entomology*. 38, 1038-1052.
- Vellend M., Harmon L. J., Lockwood J. L., Mayfield M. M., Hughes A. R., Wares J. P. and Sax D. F. 2007. Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 481-488.
- Washitani I. 2004. Invasive Alien Species Problems in Japan: an Introductory Ecological Essay. *Global Environmental Research*. 8, 1-11.
- 渡邊朋也・樋口博也 2006. 斑点米カメムシ類の近年の発生と課題. 植物防疫 60(5), 201-203.
- Wheeler Jr. A. G. 2001. Biology of the plant bugs (Hemiptera: Miridae): pests, predators, opportunists. Cornell University Press. New York. 205.

White E. M., Wilson J. C. and Clarke A. R. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions*. 12, 443-455.

Yamamura, K. and Kiritani K. 1998. A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zones.

Applied Entomology and Zoology. 33, 289-298.

Zehnder G., Gurr G. M., Kuhne S., Wade M. R., Wratten S. D. and Wyss E. 2007. Arthropod pest management in organic crops. *Annual Review of Entomology* 52, 57-80