

環 動 昆

報 文

- 上月庸行・竹田真木生：ジャコウアゲハの3つの食草・ハビ
タート型の生活史の分裂と休眠形質の変異…………… 157
- 市川哲生・中村寛志・吉田利男：プラスチック・コンテナを
用いたカワネズミ *Chimarroale platycephala*
(Temminck) の生息調査法 …………… 169

研究奨励賞受賞論文

- 吉田宗弘：チョウ類群集による都市環境評価のこころみ…………… 179

解 説

- 辻 英明：種の分化に関する論文2題の再録について…………… 189

総 説

- Peng-Soon Ngee・吉村 剛・Chow-Yang Lee：都市環境にお
ける地下シロアリの採餌集団と防除戦略 ―ベ
トナム工法を中心として― …………… 197

- 会 報 …………… 217

- 投稿規定 …………… 220

Vol. 15

3

2004

日本環境動物昆虫学会

Split Life Cycle and Differentiations in Diapause Characteristics in Three Host-habitat Strains of *Atrophaneura alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae)

Yasuyuki Kozuki and Makio Takeda*

Faculty of Agriculture, Kobe University, 1-1 Rokkodai-cho
Nada-ku, Kobe 657-8501, Japan

(Received : February 5, 2004 ; Accepted : May 6, 2004)

ジャコウアゲハの3つの食草・ハビタート型の生活史の分裂と休眠形質の変異

上月庸行・竹田真木生（神戸大学農学部）

ジャコウアゲハの生活史は、食草の質、温度、光周期、飢餓、込み合い等、気候要因と生物的要因に依存する。休眠誘導だけでなく休眠の期間も、光周期やその他の休眠誘導に影響した様々な因子（個体飼育、餌植物の質、温度、飢餓など）に依存した。変異は個体群間だけでなく、同じ個体群の中の個体間にもみられ、そのゆえに個体群の中で生活史の分裂を起こさせた。兵庫県神戸地域の個体群は、生息域、食草（木本と草本の4種がある）、行動、色彩、休眠反応、発育速度、サイズと温度耐性で3つの型に分けられた。これらのデータから、開放的な生息域では単純な生活史が一般的であるが、森林内に棲むものは多型的で、休眠が生活史の様々な相でおこることが判った。この生活史の分裂は、食草中の毒物質を体内に蓄積することによる捕食の回避で個体群密度が高くなり、餌を食い尽くしてしまうという事態に対する危険分散のための適応だと考えられた。安定的な森林内の生息圏では餌の回復を待つという時間的逃避が、生息圏自体が不安定な開放的な場所では、移動をして世代を重ねるr-戦略型がカタストロフィーを回避するのに有効であるのだろう。

The life cycle of the birthwort swallowtail butterfly, *Atrophaneura alcinous* depended on both climatic and biotic factors such as quality of food plant, temperature, photoperiod, starvation and crowding. Not only the induction of diapause, but also the period of diapause depended on photoperiods. The period of diapause depended on various other factors that affected diapause incidence, such as isolation, food quality,

* Corresponding author : mtakeda@kobe-u.ac.jp

temperature and food deprivation. The variability was observed not only among populations but also among individuals within a population, causing the life cycle to split within the population. Three populations of *A. alcinous* from Kobe (Hyogo Prefecture, Japan) were characterized by the habitat, food plant, behavior, coloration, diapause response, growth rate, body size and temperature tolerance. i.e., woody species vs. weedy species. The data suggests that an open-land population has a simple life cycle, producing more annual generations, whereas a wood-land population is polymorphic, diapausing at different phases of its life cycle. The split life cycle was attributed to adaptation to avoid occasional exhaustion of food plants due to overcrowding caused by the escape from the predation by sequestered toxic substances derived from the host plant. Stable wood-land habitat may favor temporal escape strategy from population catastrophe by diapause, whereas unstable open-land habitat may favor migrant r-strategists to spatially escape such a catastrophe.

Key words: Life cycle, Diapause, *Atrophaneura*, Swallowtail, *Aristolochia*

Introduction

The birthwort, *Aristolochia* contains four distinct species; two, *A. kaempferi* and *A. onoei*, are woody forms growing in more or less shady environment, and the others, *A. debilis* and *A. contorta*, are weeds covering open-land. The two groups are distinct not only in the habitat but also morphology and demographic characteristics.

Atrophaneura alcinous, a swallowtail butterfly, feeds on both types of birthwort species. Since the host plant contains noxious substances that help the butterfly to build up a high population density by avoiding bird predation, they sometimes completely defoliate the host, which leads to the starvation for the insect. Since the noxious substance is also a feeding stimulant for the insect and sequestered in the insect body, the larvae frequent the cannibalism when starved (Nishida and Fukami, 1989a; 1989b). The two types of habitats were distinct in bird predation, heavy in the woods compared to the open-land, and in the amount of solar heat radiation

and desiccation during summer. Thus, butterfly populations occurring in the two types of environment may build different demographic characters in their life cycle. The top of the Rokko Mountains is covered by *A. onoei* var *arimaensis* which is gradually replaced by *A. debilis* toward the mountain foot. The swallowtail, *A. alcinous* is common in the mountains and the outskirt.

This study compared the developmental and life cycle traits in three populations of *A. alcinous* from distinct habitats in and around the Rokkos.

Materials and Methods

Insects and the habitats

The Aina stock (AN): Eggs laid by more than ten pairs of spring morph adults collected in May 1987 in Aina, Yamadacho, Kobe (34° 42' N 135° 18' E), were supplied for the subsequent experiments. This stock feeds on *A. o.* var *arimaensis* growing on the north and west slopes of the Rokko and Tanjo Mountains along the Arima-Takatsuki Land Gap (fault).

This population may be characterized as the "hill-side population". The host plants form small cohorts scattered around the area where small populations of the swallowtail succeed generations. The butterfly populations probably form a continuous large population since the birthwort cohorts are not distinctly separated from each other. Field observation made in 1987 confirmed a large number of flights in May-June, a small number of flights in July-August and almost no flights in September, implying that this population had basically a bivoltine life cycle in this habitat.

Adjacent to this habitat (Teradami, Hazeya-cho, Nishi-ku, Kobe), *A. debilis* grows, on which another population of the swallowtail infests. The two types of the butterfly populations were distinct in their flight patterns; the AN butterflies flew along the shady hedge of the woods bordering the vegetable field, whereas those infesting *A. debilis* flew slowly as if drifting above the sunny field. The latter population seemed to have a bivoltine or trivoltine life cycle.

The Gakushu-no-mori stock (GM): The stock was established from spring morph adults collected in May, 1987 in the Gakushu-no-mori Study Forest in the Kobe Municipal Arboretum. The habitat is located less than 10 km away from the AN collection site. Both habitats are separated by Suzurandai residence area. This population also feeds upon *A. o. var arimaensis* which forms a biggest patch together with the east slope population 10 km away from it. The butterfly population harbored in this patch was probably not more than 100 adults. The life cycle pattern was basically bivoltine; the first peak of adult flights occurring in mid-late May and the second peak occurring late July-early August. The autumnal flight (September) did occur but was rare. The life cycle pattern of this stock may, however, be complex in the field, since occasionally

smaller spring morph adults fly together with larger summer morph in July-August season. The adults flew along shady paths but occasionally appeared in the modestly bright valley. This population may be characterized as the "wood-land" population.

The Yodogawa stock (YD): The stock was established from the adults collected in the Yodogawa riverside by Dr. R. Nishida of Kyoto University, Pesticide Research Institute. This population infests a weedy species, *A. debilis* and the life cycle pattern was estimated as trivoltine or tetravoltine. This may be characterized as the "open-land" population. The adults fly about sunny riverside.

Rearing

Larvae were fed with fresh leaves of *A. o. var arimaensis* throughout the experiment. The experiment was made twice in 1987, May-June and June-August. Since they occasionally had prolonged pupal stage even under long-day conditions, two crowding conditions were experimentally set up. The "mass culture (MC)" condition kept four larvae in a plastic container of 11 cm across and 6 cm tall ("shallow cup") during the first three instars which were thereafter transferred to another type of container of 11 cm across and 9.5 cm tall ("deep cup") and kept individually or with one "room-mate." The "single culture (SC)" condition kept one individual in the same container condition throughout its development as the "mass culture." The "starvation (SV)" condition deprived the larvae, kept in the MS, of the food plant every other day until 10 days after hatching. The incidence of larval molting in MC was counted by the renewal of old skin individually marked by a felt pen on the dorsum.

Pupae were kept in the same condition as they were reared as larvae, though the AN pupae of the second generation raised at LD 13:11, 25 °C were divided into two groups which were exposed to LD

16:8, a long-day and to LD 13:11, a short-day to examine the effect of photoperiods on pupal period. One group of long-day grown GN pupae, which entered diapause, were chilled on a schedule as follows: 10 °C for a month, 5 °C for a month and 10 °C for a month. The other group was kept where they had grown. Starved pupae grown under a long-day also passed this chilling schedule. After returned to 25 °C, they were kept under LD 16:8.

Results

Larval period

Table 1 showed the larval periods of the three populations when raised at LD 16:8, 25 °C, compiling both male and female data, since the sex ratio (females / males plus females) was not heavily biased, i. e., 0.535 for AN, 0.444 for GM and 0.535 for YD. The larval period was usually longer in females; 16.85 ± 1.39 (*N*=20) vs 15.70 ± 1.66 days (*N*=23) in AN and 18.50 ± 1.02 (*N*=60) vs 17.09 ± 1.51 days (*N*=69) in YD for the first generation

and 25.58 ± 3.80 (*N*=12) vs 21.14 ± 1.350 days (*N*=7) in AN and 26.50 ± 2.190 (*N*=24) vs 28.40 ± 4.37 days (*N*=15) in GM in the second generation.

The first generation grew basically in a diapause-free manner, whereas the second generation entered diapause in high percentages even under a long-day condition, which is reflected also on the large difference in larval period between the generations. The larval period was affected by the developmental program which later instituted diapause. The SC larvae took more time to pupate (Table 1), which "wasted" some 169.8 degree-days. The strain difference was not pronounced (Aspin-Welch test, *p* > 0.05), though a slight elongation was observed in the GM stock, which occurred in the second generation also: 23.95 ± 3.78 (*N*=19) in AN vs 27.23 ± 3.29 days (*N*=39) in GM.

The larval period was extended considerably by starvation, namely 27.23 ± 3.29 (*N*=39) in MC whereas 32.58 ± 2.56 days (*N*=50) in SV. The difference was highly significant (Aspin-Welch test, *p*

Table 1 Larval periods of three populations of *A. alcinous* raised at LD 16:8, 25 °C, fed with *A. onoei* var *arimaensis*. Both males and females were combined. Means in days and (SDs)

Stock	Generation density ¹⁾	Instar						N
		I	II	III	IV	V	I-V	
AN	I M	3.37 (1.04)	1.54 (0.67)	2.45 (0.51)	3.21 (0.60)	5.54 (0.77)	16.23 (1.63)	43
	II M	—	—	—	—	—	23.95 (3.78)	19
GM	I M	3.00 (0)	1.86 (0.36)	2.18 (0.39)	4.00 (0.61)	7.04 (1.06)	18.04 (1.37)	27
	I S	—	—	—	—	—	22.37 (4.98)	12
YD	I M	2.19 (0.44)	2.42 (0.59)	3.15 (0.64)	3.60 (0.64)	6.51 (0.90)	17.74 (1.48)	129
	II M	—	—	—	—	—	27.23 (3.29)	39

1) M: mass culture, S: single culture, I: first, II: second generation.

<0.01)

Figure 1 illustrates the difference between the larvae destined to diapause and those to non-diapause. Larval development was severely retarded at 30 °C; the retardation was estimated as 8.73 days (181.7 degree-days) from the "highest velocity" extrapolated from the 20 °C and 25 °C data, provided that the development was 'normal' at both temperatures. The threshold temperature for "normal" development was estimated as 10.54 °C and the required heat units for larval development as 310.2 degree-days from the "normal" development at 20 and 25 °C.

Although diapause-destined larvae grew more slowly, photoperiodic effect on the larval period *per se* was not detected, since nondiapause individuals took 21.46 ± 1.13 , and 21.50 ± 1.73 days to pupate at LD 16:8 and 14:10, respectively and diapause individuals took 27.38 ± 3.42 , 26.25 ± 2.30 and 26.50 ± 1.68 days at LD 16:8, 14:10 and 13:11, respectively.

In summary, 1) males generally had shorter larval period than females, 2) the AN stock had shorter larval period than the GM stock, 3) larvae destined to diapause at pupae had longer larval period than larvae destined to non-diapause, 4) first

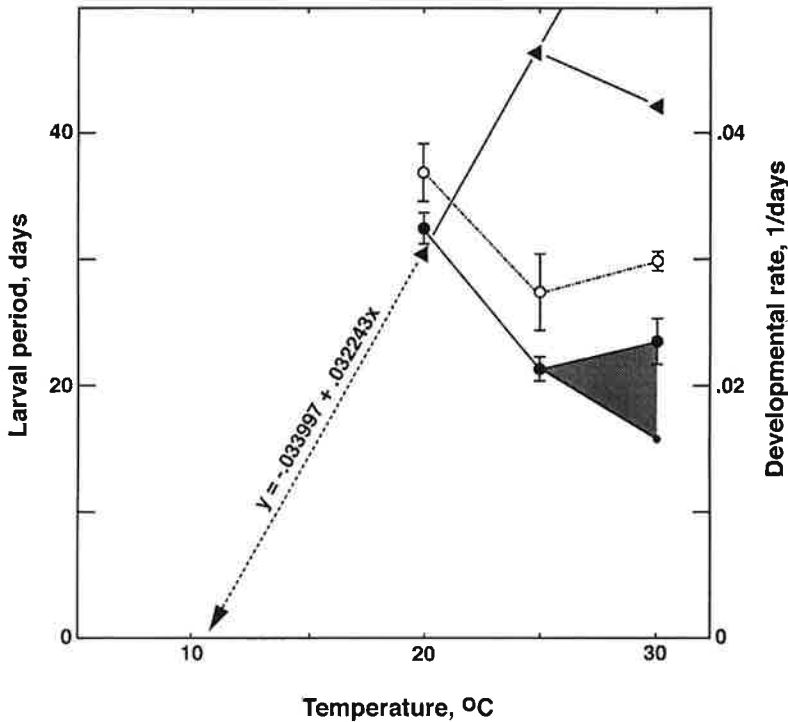


Fig. 1 Larval period (d) (closed circles) and developmental quotient (1/d) (triangles) of the second generation AN larvae of *A. alcinous* destined to nondiapause, when they were reared at LD 16:8 and larvae destined to diapause (open circles). Vertical lines indicate the standard deviation. (The shaded is heat units wasted for high temperature-induced developmental delay). The wasted heat units were nearly 50%. Small closed circle was a projected larval period at 30 °C, if no delay was caused, which was extrapolated from the 20 and 25 °C data points.

generation larvae had shorter larval life than second generation larvae together with smaller variance, 5) temperature higher than 30 °C slowed down the larval development, 6) the threshold temperature for larval development was estimated as 10.54 °C and heat units required for larval development as 310.2 degree-days unless the development was affected by diapause program, 7) photoperiod did not affect the rate of larval development when diapause was not programmed, and 9) starvation and isolation prolonged the larval period.

Pupal period and diapause

Pupal period depended on 1) the ambient temperature (Fig. 2), 2) the sex (Fig. 3), 3) the stock slightly (Table 2), and most strongly 4) the diapause program but not on the generation (Table

3) nor rearing density (Table 2). The pupal period may be determined by combination of these factors but when all data from LD 16:8, 25 °C were compiled, the mean periods of male pupae in the three stocks ranged between 11.6 and 12.4 days whereas those of females between 12.0 and 13.3 days, shorter in males than in females (Table 2). Figure. 2 also illustrates this difference in a temperature range between 20 and 30 °C.

The threshold temperature (t_0) for pupal development was estimated in the AN stock as 7.47 °C, from the regression line for the rate of development at the three temperatures, and heat units required for pupal development as 234.8 degree-days ($t_0 = 7.47$ °C). However, 30 °C seemed to be too high for pupal development. Therefore this point was

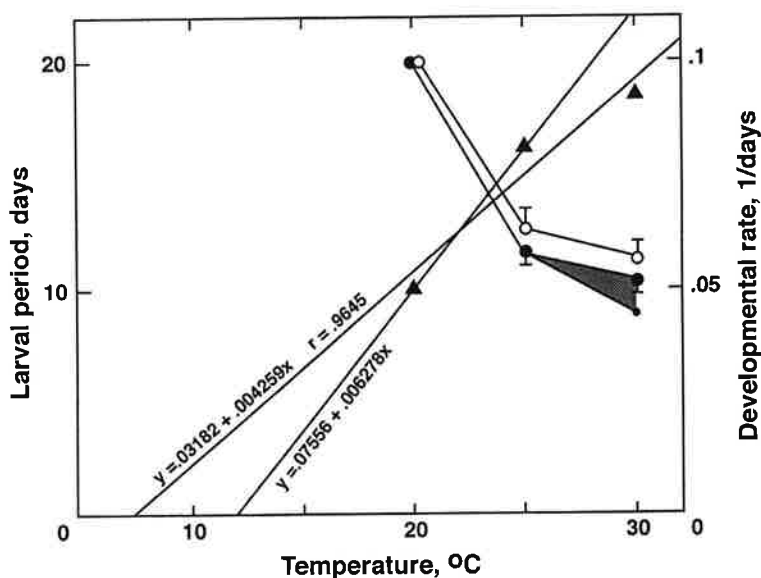


Fig. 2 Pupal period (d) and developmental quotient (1/d) (triangles) of the 2nd generation AN pupae of *A. alcinous* at LD 16:8. The regression was made either based on 20 and 25 °C points (dotted line) assuming that the 30 °C point suppressed normal development or based on 20, 25 and 30 °C points assuming that the 30 °C data point is normal. The shaded is a possible high temperature retardation of development. Closed circles are mean values for males, whereas open circles for females. The small closed is the extrapolated value from linear regression based on 20 °C and 25 °C data.

excluded and 159.3 degree-days ($t_0 = 12.3^\circ\text{C}$) were estimated base only on the 20 and 25 °C data (Fig. 2). At least several days seem to be wasted at tem-

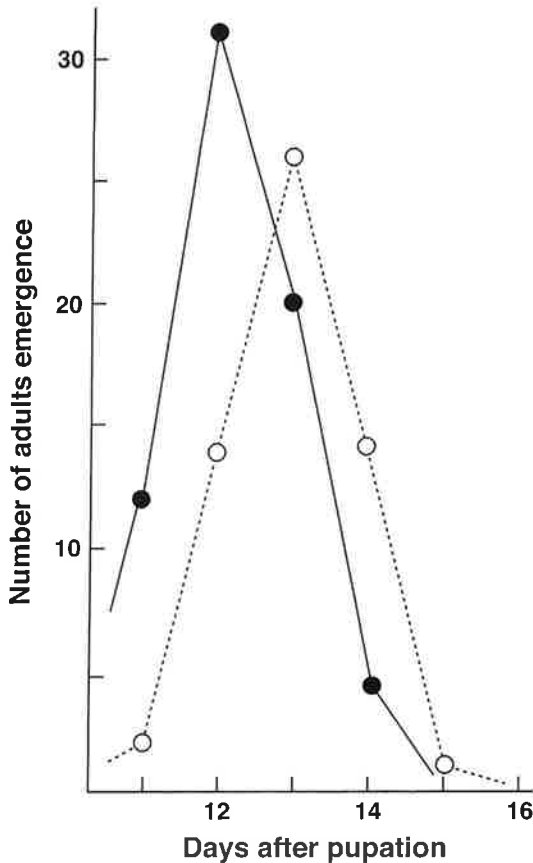


Fig. 3 Difference in pupal period between the two sexes of *A. alcinous* when they were kept at 25 °C, LD 16:8. The second generation of YD stock was used. Males (closed circles), whereas females (open circles).

peratures higher than 30 °C (shaded area in Fig. 2). This waste could be an incipient summer diapause.

Pupal period was shortest in the AN stock, being 12.02 ± 0.67 days ($N=43$), whereas those of the GM and YD stocks were 12.50 ± 0.51 ($N=24$), and 12.57 ± 0.90 ($N=124$) days, respectively. The single culture resulted in a slight elongation in pupal period (Table 2).

The diapause incidence illustrated the distinctness of the three stocks most clearly. For example the GM stock produced diapause pupae even when reared under a long-day condition; 25 % of the SC larvae ($N=12$) and 14.7 % of the MC larvae ($N=34$) in the first generation, whereas no diapause was induced in the other stocks in this condition. In the second generation, however, the AN stock also produced significant numbers of diapause pupae at LD 16:8, 25 °C, whereas 100 % ($N=39$) GM pupae entered diapause. The diapause pupae were determined as surviving pupae for more than 80 days without emerging. Figure 4 illustrates the effect of ambient temperature (A) and photoperiod (B). High temperature and long day conditions tended to suppress diapause. The switch, however, was not sharp and substantial number of pupae entered diapause even at LD 16:8, and substantial number of pupae emerged promptly without diapause at LD 14:10. The regression line of Fig. 4 (left) estimated that 50 % diapause should be obtained at 24.1 °C, 100 % diapause at 14.8 °C, and 0 % at 33.2 °C. The

Table 2 Pupal periods in three populations of *A. alcinous* for diapause-free development of the 1st generation reared at LD 16:8

Stock culture ¹⁾		Males	(N)	Females	(N)
AN	M	11.87 ± 0.69	23	12.20 ± 0.62	20
GM	M	12.40 ± 0.52	10	12.57 ± 0.51	14
	S	12.83 ± 0.58	3	13.33 ± 0.58	3
YD	M	12.24 ± 0.82	69	12.97 ± 0.84	57

1) M: mass culture, S: single culture.

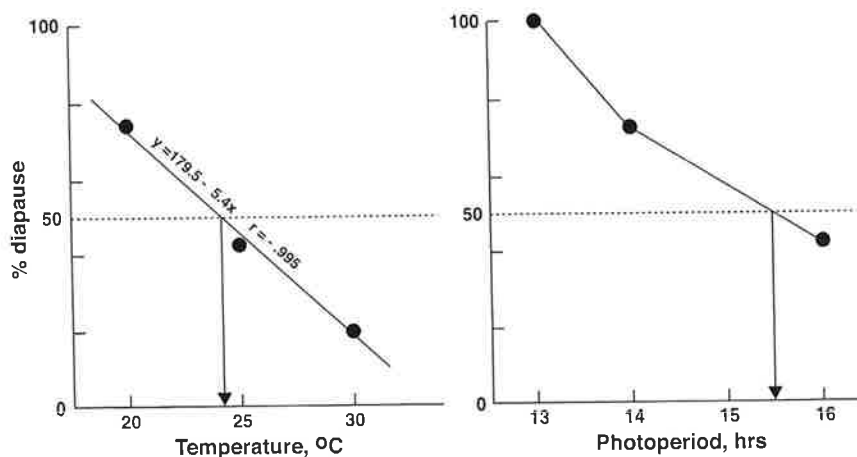


Fig. 4 Photoperiodic regulation of diapause in the second generation AN stock of *A. alcinous* at 25 °C (right) and temperature effect on the determination by LD 16 : 8 (left). Lines drawn to x-axis show critical photoperiod and temperature.

critical photoperiod at 25 °C was estimated as 15 hr 28 min (Fig. 4, right). The reverse response, however, appeared at 20 °C, diapause incidence 73.7 % at LD 16 : 8 ($N=19$), whereas 38.9 % at LD 14 : 10 ($N=18$).

The intensity of diapause varied between the two generations. All diapause pupae ($N=8$) of the GN stock obtained in the first generation surpassed 180 days, when kept at LD 16 : 8, 25 °C, whereas those of the second generation ($N=21$) started emerging before 90 days after pupation and only two individuals stayed in diapause beyond 200 days in the same condition. No diapause pupae were obtained at LD 16 : 8, 25 °C with the AN stock in the first generation, whereas diapause pupae appeared in the second generation ($N=5$) from which adults emerged between 99 and 144 days. Diapause pupae grown under LD 14 : 10 stayed longer in diapause, namely 80 % in diapause for more than 200 days.

To investigate if photoperiods during diapause affected the diapause period, the two groups of diapause pupae grown under LD 13 : 11 were kept either under LD 16 : 8 or 13 : 11 at 25 °C. The long-

day induced emergence between day 102 and day 181, whereas the short-day induced the first emergence on day 131 and 50 % stayed in diapause for more than 200 days. Photoperiods affected diapause period during pupal stage also at 20 °C. All diapause AN pupae completed pupal development within 200 days when diapause was induced and the pupae were subsequently maintained at LD 16 : 8, whereas 40 % stayed in diapause for more than 200 days when diapause was induced and the pupae were subsequently maintained at LD 14 : 10. The effect of temperature during diapause was minimal, since the modal days of emergence fell between 120 and 140 days at the three temperatures examined.

The chilling as scheduled in Materials and Methods greatly accelerated diapause development, since 21 GM diapause pupae emerged on day 85 when maintained at 25 °C, whereas the first emergence occurred 14 days after transfer to 25 °C following the 30 day chilling schedule and 83 % ($N=12$) completed emergence within 70 days following the chilling.

The starvation intensified diapause, since 33.3 %

diapause GM pupae ($N=30$) which were deprived of food every other day for the first 10 days during feeding, stayed in diapause for more than 70 days after they passed the same chilling schedule whereas only 8.3 % "normally fed" pupae stayed in diapause for more than 70 days.

Figure 5 illustrates the survival of the three stocks. The GM stock showed the highest mortality especially at pupal stage. The mortality was then investigated at three temperature conditions with the AN stock (Fig. 5). Although larval development was retarded at 30 °C as shown in Fig. 1, larvae survived this temperature but with high mortality during pupal development.

Size and weight of pupae showed an opposite trend between the generations. The smallest pupae of all three stocks were obtained in the GM stock in the first generation, 26.53 ± 1.19 mm long and 13.79 ± 0.95 mm wide vs 27.09 ± 0.84 mm long and 13.81 ± 0.70 mm wide in the AN stock, and 27.41 ± 0.96 mm long and 14.41 ± 0.70 mm wide in the

YD stock. 872 ± 115 mg pupae ($N=19$) were obtained in the AN stock in the second generation, whereas 991 ± 93 mg pupae ($N=39$) in the GM stock. Unexpectedly, starved larvae ($N=50$) became heavier pupae, namely, 1027 ± 121 mg. The temperature effect on the pupal weight was small, since pupae resulted in 886 ± 138 ($N=20$), 872 ± 115 ($N=19$) and 870 ± 124 ($N=19$) mg at 30, 25 and 20 °C, respectively, and so was photoperiodic effect, since 872 ± 115 ($N=19$), 858 ± 130 ($N=14$) and 901 ± 98 ($N=22$) mg pupae were obtained at 250 C, LD 16:8, 14:10 and 13:11, respectively.

SC larvae became slightly smaller pupae; 25.73 ± 2.15 mm long and 13.09 ± 1.14 mm wide ($N=12$) vs. 26.53 ± 1.19 mm long and 13.79 ± 0.95 wide in the MC ($N=34$).

Discussion

The life cycle of *A. alcinous* was regulated mainly by photoperiodic induction of pupal diapause which was further fine-tuned by various factors such as

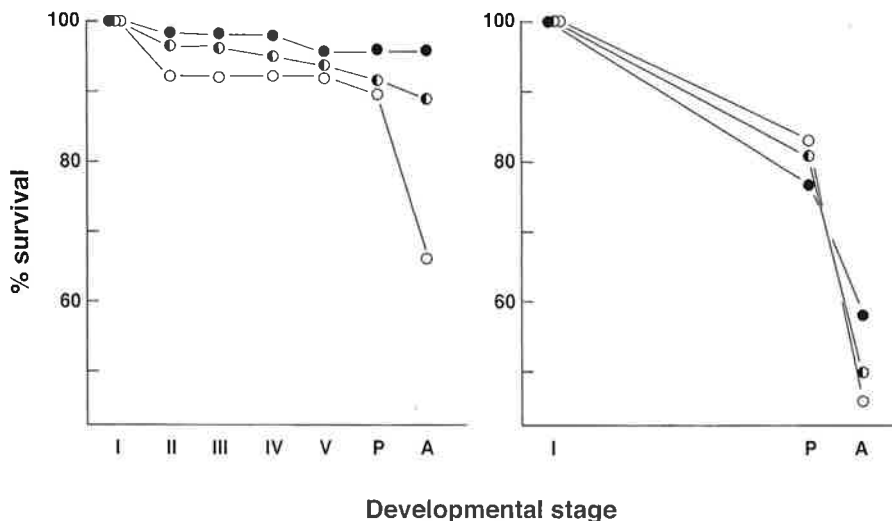


Fig. 5 The survivorship curve of three stocks of *A. alcinous* in the first generation (left). Closed circles, AN; semiclosed, YD and open, GM and the effect of ambient temperature on the survival of the second generation AN stock (right). Closed circles, 20 °C; semiclosed, 25 °C and open, 30 °C. I, II, III, IV, and V indicate larval instars, P, pupa, and A, adult stage.

temperature, food quality, crowding and starvation. Such complex fine-tuning of life cycle characterized the three populations used here as an open-land (YD), a hillside (AN) and a woodland (GM) population. Although the open-land and woodland habitats were not widely separated, gene flow seemed to be restricted to some extent, since wing patterns of adults, pupal coloration and color of pupating thread are slightly differentiated (Kozuki *et al.*, 1992) as well as behaviour, diapause and other developmental characteristics. For example, the critical photoperiod for diapause induction was estimated in this study as 15 hr 28 min in GM, whereas it was 13 hr 30 min at 25 °C in Osaka, Kyoto and Fukui open-land populations (Ishii, 1985).

Based on such data, Table 3 characterizes the three populations. Birthwort growing on riverbed is frequently cut or burned or uprooted. The habitat is, therefore, ephemeral. The butterfly occupying such a niche tends to increase the generation number by reduced diapause tendency and enhanced migratory ability. On the other hand, the woodland habitat is stable and the woody species can recover easily from various kinds of disturbances. The plant reproduction depends more on a vegetative manner rather

Table 3 Difference in pupal period (nondiapause) in the AN stock of *A. alcinous* between generations and sexes

Sex	Generation			
	I	(N)	II	(N)
Males	11.87 ± 0.69	23	11.67 ± 0.58	3
Females	12.20 ± 0.62	20	12.75 ± 0.96	4

than spreading seeds, which somehow limits the ability of wide colonization.

Although aristrochic acid (Nishida and Fukami, 1989a; 1989b) helps the insect to escape from predation, it may impose a biochemical burden on the insect itself, since the larval development was pronouncedly retarded in the second generation. The situation in the second generation may not be optimal in the woodland. The plant quality may decline and the crowding may prevail. Larvae may consume the birthwort completely. Long-day induced diapause in the first generation of the GM stock may, thus, be adaptive. If the stock built up a large population in later generations, it may be of great risk since together with cooler environment and limited patch size of the host, predation, food senescence, and cannibalism may capitulate the

Table 4 Characterization of three habitat populations of *A. alcinous*

Character ¹⁾	Stock		
	YD	AN	GM
Habitat	riverside	hillside	woods
Host plant	<i>A. debilis</i>	<i>A. onoei</i>	<i>A. o. a. var arimaensis</i>
Larval develop.	intermed	Fast	slow
Pupal period (nondiapause)	long	short	long
% diapause I	0	0	~ 15
under long days II	< 5	~ 40	100
Estimated voltinism	3 ~ 4	2	1 ~ 2
Pupal size I	large	normal	small
II	—	small	large

1) I: first generation, II: second generation.

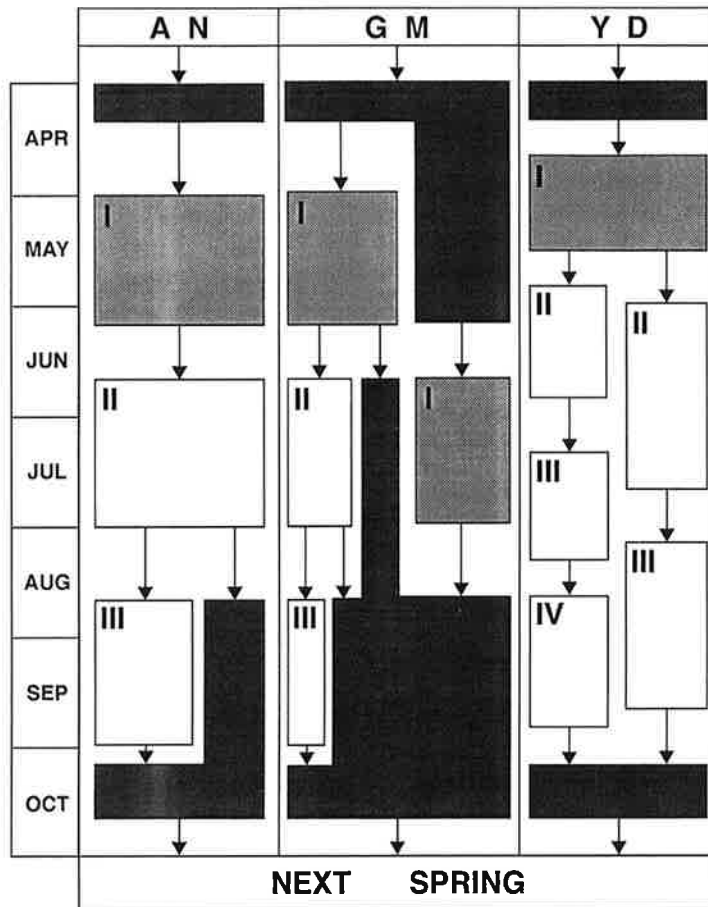


Fig. 6 Diagram showing projected life cycle patterns of three stocks of *A. alcinous* in the field based on laboratory rearing and field observation. Darkly shaded box represents diapause pupae, whereas lightly shaded, spring form adults. Light represents summer form adults. Roman letters are the generations for the year.

chance of survival.

Figure 6 illustrates the projected life cycles of the three populations based on the field observation and laboratory rearing. The GM population may split the life cycle and produce four kinds of diapause pupae before winter. The life cycle is not regulated solely by photoperiods, since the photoperiodic regulation was reverse in the second generation. SV and SC cultures also affected diapause incidence and the intensity. Such a mode of diapause regulation

may provide not only a bet-hedging but also an opportunistic fine-tuning mechanism.

The termination of diapause is also complex. The diapause period was affected by photoperiod, temperature, food quality and starvation. It is puzzling, unless considering a population hazard, why a population from more stable habitat diversified their life cycle. Alternative reason may be that their habitat is more or less isolated and communication between the habitat patches is limited. In such situations,

diapause is a favored escape mechanism over migration. Montine populations in various insects are in many cases sedentary where the habitat patches are isolated, or even tend to lose hind or both wings or otherwise lead to microptery.

The habitat differentiation is probably real in the case of *A. alcinous*. Frequently differentiated habitats are inhabited by closely related but different species with different life cycle characteristics (Ohsaki, 1979a; 1979b; 1980) but the YD and GM populations probably belong to the same species since the former normally grow on the natural host of the latter. Nonetheless, both environmental and biological parameters for the life cycles of the two populations may be grossly different. The genetic dissection for these populations are therefore of immense interest.

Acknowledgments

We thank Dr. R. Nishida of Kyoto University for providing YD, Mr. S. Miyake of Kobe Municipal Arboretum for letting us use the arboretum for our field observation and for supplying host plants, and Ms. Reiko Tomita for excellent artworks.

References

- Ishii M. (1985) Diapause characteristics in some swallowtail butterflies. *Tyo to Ga* 4: 207-208.
- Kozuki, N. K. Omata and M. Takeda (1992) A simple artificial diet for the birthwort swallowtail, *Atrophaneura alcinous* and its performances. *J. Appl. Entomol. Zool. Chugoku Branch* 36: 17-23 (in Japanese).
- Nishida, R. and H. Fukami (1989a) Ecological adaptation of an *Aristolochiaceae*-feeding swallowtail butterfly, *Atrophaneura alcinous* to aristolochic acids. *J. Chem. Ecol.* 15: 2549-2563.
- Nishida, R. and H. Fukami (1989b) Oviposition stimulants of an *Aristolochiaceae*-feeding swallowtail butterfly, *Atrophaneura alcinous*. *J. Chem. Ecol.* 15: 2565-2575.
- Ohsaki N. (1979a) Comparative population studies of three Pieris butterflies, *P. rapae*, *P. melete* and *P. napi*, living in the same area. I. Ecological requirements for habitat resources in the adults. *Res. Pop. Ecol.* 20: 278-296.
- Ohsaki N. (1979b) Comparative population studies of three Pieris butterflies, *P. napi*, living in the same area. II. Utilization of patchy habitats by adults through migratory and non-migratory movement. *Res. Pop. Ecol.* 22: 163-183.
- Ohsaki, N. (1982) Comparative population studies of three Pieris butterflies, *P. rapae*, *P. melete*, and *P. napi*, living in the same area. III. difference in the annual generation number in relation to habitat selection by adult. *Res. Pop. Ecol.* 24: 193-210.

プラスチック・コンテナを用いたカワネズミ *Chimarrogale platycephala* (Temminck) の生息調査法

市川哲生¹⁾・中村寛志²⁾・吉田利男²⁾

1) 岐阜大学大学院連合農学研究科

2) 信州大学農学部

(受領: 2004年4月3日; 受理: 2004年5月24日)

Use of Plastic Containers as a New Strategy to Survey the Distribution of Japanese Water Shrew *Chimarrogale platycephala* (Temminck). Akio Ichikawa¹⁾, Hiroshi Nakamura²⁾ and Toshio Yoshida²⁾ (¹⁾The United Graduate School of Agricultural Science, Gifu University, Minami-minowa, Nagano 399-4598, Japan, ²⁾Faculty of Agriculture, Shinshu University, Minami-minowa, Nagano 399-4598, Japan). *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.* **15** : 169–177 (2004).

This study aimed to establish a new nonlethal strategy to confirm the distribution range of Japanese water shrew. The survey was conducted in southern Nagano Prefecture during from September 2001 to November 2002 except for the December to March period. Distribution was judged by the feeding marks that remained in the containers in the survey period. Characteristics of feeding marks of water shrews are that the fish bait is halved without its backbone, or is pulled out of the container with visible feeding marks. The survey was affected by periods of interruption caused by rainfall, but was not affected by watercourse width. The survey period found to be sufficient to determine an absence of water shrew was 17 days.

Key words: Japanese water shrew, Plastic container, Distribution, Feeding mark, Survey period

12月から3月を除く2001年9月から2002年11月にかけて、長野県の本曾川流域および天竜川流域において、プラスチック・コンテナを用いたカワネズミの生息調査法を確立することを目的に、食痕による出現種の推定、プラスチック・コンテナ設置期間について調査を行なった。カワネズミの食痕はコンテナ内部に、餌である生魚の頭部から背骨を残さずに、半分ほど紛失する状態が残るものや、そのような食

痕がついた状態でコンテナの出入り口から糸ごと外に引き出されるといった特徴がみられた。プラスチック・コンテナ設置期間中の降雨などによる中断によって設置期間は長期化する傾向がみられ、流路幅は設置期間を変化させることはなかった。非生息地点と判定されるまでに最低限必要なコンテナ設置期間を推定した結果、17日間であった。

はじめに

カワネズミ *Chimarrogale platycephala* (Temminck) はモグラ目トガリネズミ科 (Insectivora; Mammalia) に属し、水生適応した哺乳類の一種である。本種は主に山地溪流に生息し、魚類や水生昆虫を捕食する高次消費者であることから、溪流環境の指標種と位置付けることができる。これまでに、本種の狩り行動 (今泉・北垣, 1997) や、青森県における生息状況 (小原, 1999)、生息環境や活動 (阿部, 2003) に関する報告があるものの、その他多くの報告は断片的なものであり (例えば藤原, 1959; 湯川, 1968)、未知な部分が多い動物である。本種は水辺に依存した生活史を送るため、砂防工事に伴う河川改修などの環境改変によって個体数は減少する傾向がみられ、いくつかの都道府県の県版RDBで絶滅の危険性が高い種として扱われている (例えば長野県生活環境部環境自然保護課, 2004, 準絶滅危惧種; 新潟県環境生活部環境企画課, 2000, 準絶滅危惧種など)。そのため、本種を保全していくためには、生活史の解明や生息状況の詳細な把握が必要である。

これまで本種の生息状況を調査する方法としては、ハジキワナやシャーマントラップ、網付円筒、サンショウウオ捕獲用のワナ (ムジリ)、金網ワナを用いた捕獲が報告されている (今泉ほか, 1990; 阿部, 1992; 小原, 1999; 阿部, 2003)。しかし、シャーマントラップ、金網ワナなどの生け捕り用のトラップを用いた場合でも、およそ2時間おきの頻繁な見回りをしないと、本種は死亡することが多い (小原, 1999)。そのため、これまでの環境アセスメントなどにおける哺乳類の生息状

況調査ではほとんどの場合、本種は捕殺されるのが現状である。本種の希少性を考えれば、殺傷することなく簡便に本種の生息状況を評価することの出来る手法の開発は急務であるといえる。

北垣 (1996) は、河川内に設置したプラスチック・コンテナで魚を飼育し、本種を誘引して生態観察を行なった。筆者らは、プラスチック・コンテナ内に魚を糸で石にくくりつけ、本種が魚に残す食痕を観察できるように改良を加え、生息調査を行なった。

本研究では、捕殺せずに生息状況を評価する手法の確立を目的とし、プラスチック・コンテナ内に残る食痕による出現種の推定、プラスチック・コンテナ設置期間について調査を行なった。

調査地および調査方法

1. 調査地

本研究では流路幅が最大でも10m未満の小河川を調査河川とし、木曽川流域および天竜川流域の長野県南部に位置する河川 (木曽川流域1河川、天竜川流域10河川) において調査を行なった。延べ調査地点は61地点であった。なお、同一地点で季節を違えて複数回生息調査を行なった場合、各回の調査は独立のものとみなし、調査回数を調査地点数に換算した。

2. 調査方法

1) 食痕による出現種の推定

プラスチック・コンテナ (31.0×23.6×16.0 cm; BeBox MC-9L アイリスオーヤマ(株); 以下コンテナ) はメッシュ状になっており、内部が水が貫流するようになっている。コンテナには持ち運びのため、側面に3.5cm×7.0cmの穴 (以下、

出入り口とする）が開いており、事前の観察により、カワネズミが出入り口を通してコンテナを自由に出入りするのを確認した。コンテナ内部に重石を置き、その上に餌（体長100mm程度のアジ Carangidae）の尾付近をたこ糸でくくり、さらにそれを小石にくくりつけて置いた。餌は水中に沈めずに流水に浸すように設置し、餌の乾燥を防いだ（Fig. 1）。コンテナは、流路の兩岸際に1対、出入り口が水面上に出るように設置した。本種以外の生物による餌の持ち去りを防ぐため、コンテナには蓋をした。

食痕の確認および餌の交換のため、1-3日おきにコンテナの見回りを行なった。なんらかの食痕を確認した場合、出現する動物をセンサーカメラ（センサー部：赤外線式、カメラ部：K-MINI コニカ（株））により確認し、翌日に食痕の特徴を記録した。

調査は12月から3月を除き、2001年9月から2002年11月にかけて実施した。

2) プラスチック・コンテナ設置期間

カワネズミの生息地点は、本種の食痕を確認し、

さらにセンサーカメラによって出現を確認できた地点と定義した。これに対し非生息地点は、プラスチック・コンテナ設置期間（以下コンテナ設置期間）内で、食痕が全く確認されない、あるいは他種による食痕のみであった地点と定義した。本種によるものと思われる食痕を確認したものの、その後出現を確認できない場合は、非生息地点とした。生息地点におけるコンテナ設置期間は、コンテナを設置し、はじめて本種の食痕を確認するまでの延べ日数から、降雨などによりコンテナの設置を中断した日数を差し引いた日数とした。非生息地点におけるコンテナ設置期間は、最低2週間、さらに可能な限りコンテナ設置を継続し、コンテナを設置した延べ日数から中断した日数を差し引いた日数とした。

コンテナ設置期間中の中断日数やコンテナ設置地点の流路幅は、餌の誘因性や本種がコンテナを発見するまでの時間に影響を及ぼす可能性がある。そこで、全調査地点について、中断日数を、中断なし、1～3日間、4～10日間に区分して、それぞれのコンテナ設置期間を比較した。次に、メジャー



Fig. 1 Stones were used inside the container as a weight and the bait was tied up with a kite string.

を用いて計測した流路幅値を用いて、本種の生息地点および非生息地点それぞれの流路幅値を2群としたMann-WhitneyのU検定 ($p < 0.05$) を行なった。さらに本種の生息地点のみについて、流路幅とコンテナ設置期間を2変量として、Spearmanの順位相関係数の検定 ($p < 0.05$) を行なった。

本種の生息地点のみについて、非生息地点と判定されるまでに最低限必要なコンテナ設置期間を推定するため、従属変数を累積生息地点率（ある時点での累積生息地点数／全生息地点数×100）、独立変数をコンテナ設置期間として対数曲線を用いて回帰した。

結 果

1. 食痕による出現種の推定

調査を行なった延べ61地点のうち、カワネズミの生息地点は31地点、非生息地点は30地点であった。

コンテナに出現した動物を確認した翌日に食痕の特徴を記録した結果、本種の食痕は、コンテナ内部に餌である生魚の頭部から背骨を残さずに半分ほど紛失する状態で残るものや、そのような食痕がついた状態でコンテナの出入り口から糸ごと外に引き出されるといった特徴がみられた (Fig. 2)。

コンテナに侵入し、食痕を残す他の野生動物ではドブネズミ (*Rattus norvegicus* (Berkenhout))、小型ネズミ類（多くはアカネズミ *Apodemus speciosus* (Temminck))、イタチ (*Mustela itatsi* Temminck)、カワガラス (*Cinclus pallasii* Temminck)、サワガニ (*Geothelphusa dehaani* (White)) が確認された (Table 1)。アカネズミなど、本種よりも体サイズが一回り小さいネズミ類の食痕は餌の背骨が残る点に加え、頻繁にコンテナ内に糞が確認されることで本種のもものと区別することが出来た (Fig. 3)。また、ドブネズミのような大型のネズミ類やイタチの食痕は餌がまったく残らず、また多くは餌をくりつけていた結び目も残らなかった。サワガニによる食痕は、本種による食痕と類



Fig. 2 The feeding mark of Japanese water shrew which tore a bait off. This figure was not the survey method which used plastic containers but placed baits beside the watercourse. By marking for tracking, the tail of the individual became white.

似した特徴を示したものもあったが、餌である生魚の眼球をきれいにくりぬく特徴を示した (Fig. 4)。カワガラスでは餌につつかれたような穴が開く特徴がみられた。また、出現する動物とそれぞれの食痕の特徴を明らかにして以降、その後の調査で食痕から出現する種を予想して自動撮影を行なった結果、食痕による識別と実際に出現した種の不一致はみられなかった。

2. プラスチック・コンテナ設置期間

生息地点のうち、中断日数が0日の地点では、平均 2.1 ± 1.9 (S. D.) 日でカワネズミの食痕を

Table 1 Wildlife that appeared to the container and characteristics of the feeding mark of each wildlife

Wildlife	Characteristics of the feeding mark of each wildlife
Japanese water shrew	The bait was remained inside the container as half without its backbone, or pulled out from the container with distinctly visible feeding mark.
Rodents	The bait was gnawed a little or remained as half with its backbone inside the container. Their scats were frequently remained in it.
Crabs	The bait was gouged their eyes out completely.
Dippers	The bait was picked and remained a scar in it.
Weasel and Norway rat	No parts of the bait and a knot that tied up the bait were remained.

確認し、多くは3日以内で確認された (Table 2)。これに対し、中断日数が1～3日の地点では平均 5.8 ± 2.1 日と中断日数が0日の地点と比べ、コンテナ設置期間が長くなる傾向が見られたが、2つのグループのコンテナ設置期間には有意な差はみられなかった (Mann-WhitneyのU検定, $U=18$)。中断日数が4～10日の2地点では14日、18日と著しく長いコンテナ設置期間となった。非生息地点では、中断日数が1～3日の地点では平均 $18.7 \pm$

3.5日調査を行ない、最長28日間にわたって継続した。中断日数4～10日の地点では平均 21.3 ± 8.9 日調査を行ない、最長48日間にわたって継続した。

カワネズミの生息地点における流路幅は 3.2 ± 1.5 m (最小1.0m-最大7.0m) であり、非生息地点では同様に 3.8 ± 1.7 m (1.0m-6.9m) であった (Table 3)。生息地点と非生息地点の間で、流路幅に有意な差はみられなかった ($p=0.13$)。生

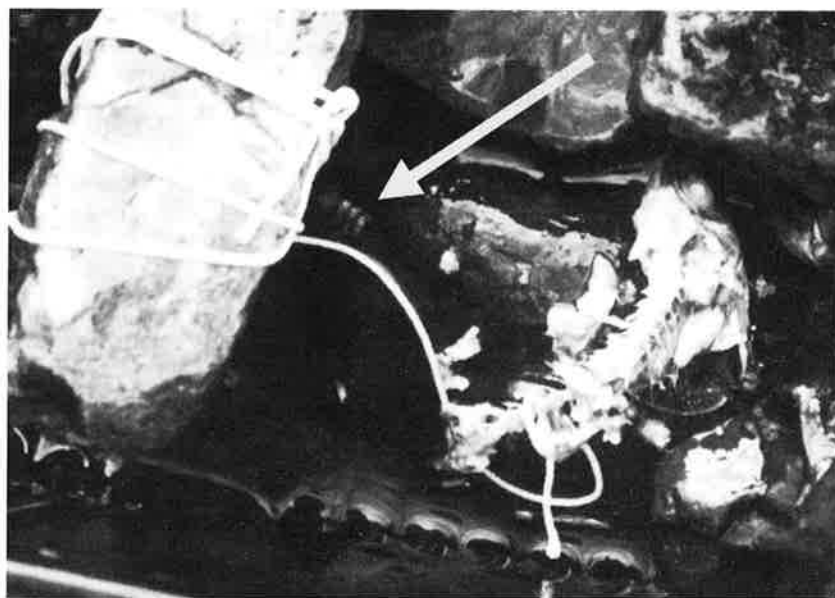


Fig. 3 The feeding mark of rodents which remained the backbone of baits and scats. The arrow indicates scats of rodents.

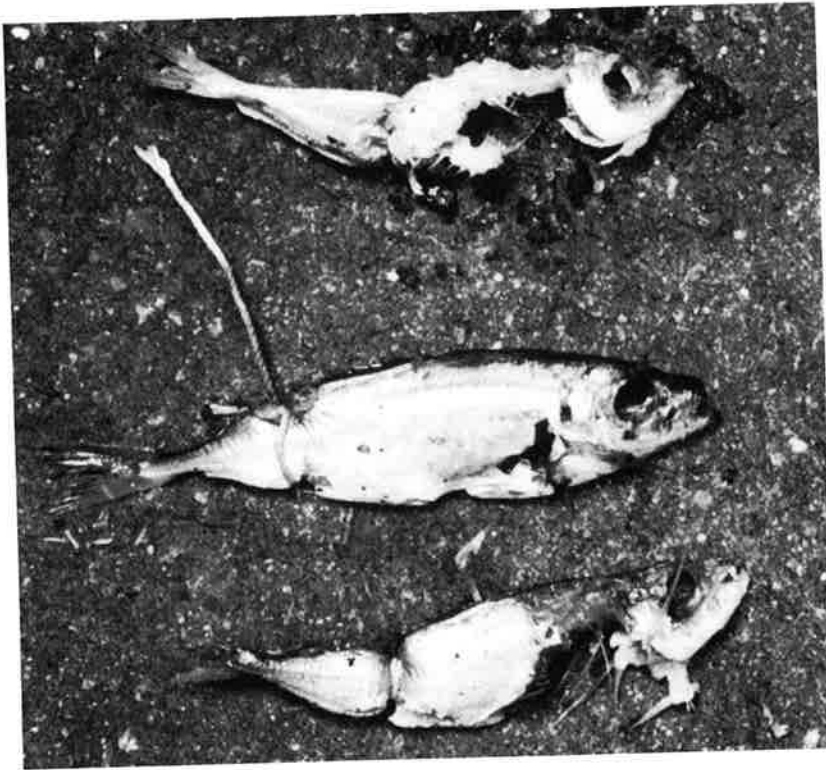


Fig. 4 The feeding mark of crabs which gnawed and gouged bait's eyes out.

Table 2 Comparison of survey periods (day) divided with three categories by interrupted periods (day) between present and absent survey sites of Japanese water shrew

Interrupted periods	Mean \pm S.D. (n) (Min.-Max)	
	Presence	Absence
0	2.1 \pm 1.9 (19) (1-7)	— (0) —
1-3	5.8 \pm 2.1 (10) (3-9)	18.7 \pm 3.5 (10) (17-28)
4-10	16.0 \pm 2.8 (2) (14-18)	21.3 \pm 8.9 (9) (15-48)

息地点について、流路幅とコンテナ設置期間の間で有意な相関は認められなかった ($p=0.31$) (Fig. 5).

非生息地点と判定されるまでに最低限必要なコ

Table 3 Watercourse width (m) as mean \pm S.D. in present and absent survey sites

	n	Watercourse width (m) (Min.-Max)
Presence	31	3.2 \pm 1.5 1.0 - 7.0
Absence	30	3.8 \pm 1.7 1.0 - 6.9

ンテナ設置期間を、対数曲線を用いて推定した結果、累積生息地点率の推定値が100%に達するのは17日目であった ($R^2=0.933$) (Fig. 6).

考 察

1. 食痕による出現種の推定

カワネズミの食痕は、餌を引きちぎったようなものや、コンテナの外に引き出されるといった特

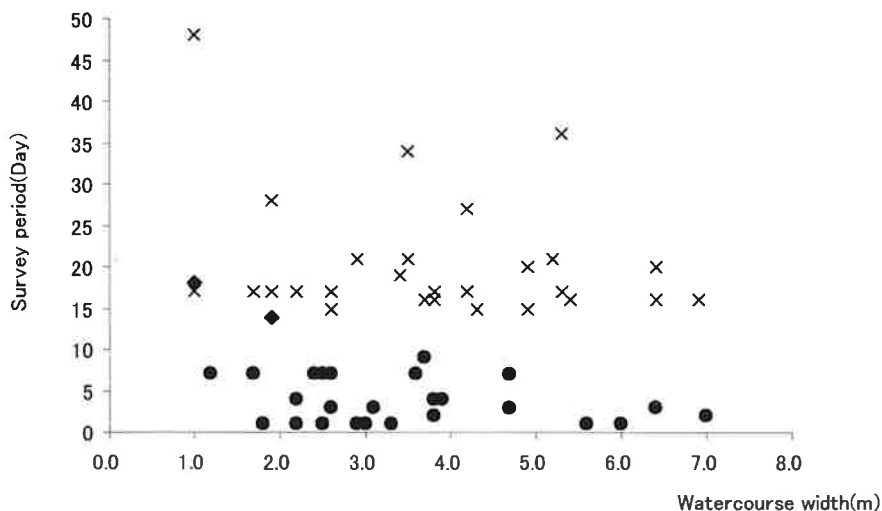


Fig. 5 Relationship between survey periods and watercourse width. Circles indicate the survey sites that water shrews were present and crosses indicate their absence. The diamond shapes indicate the survey sites which long term interrupted that water shrews were present.

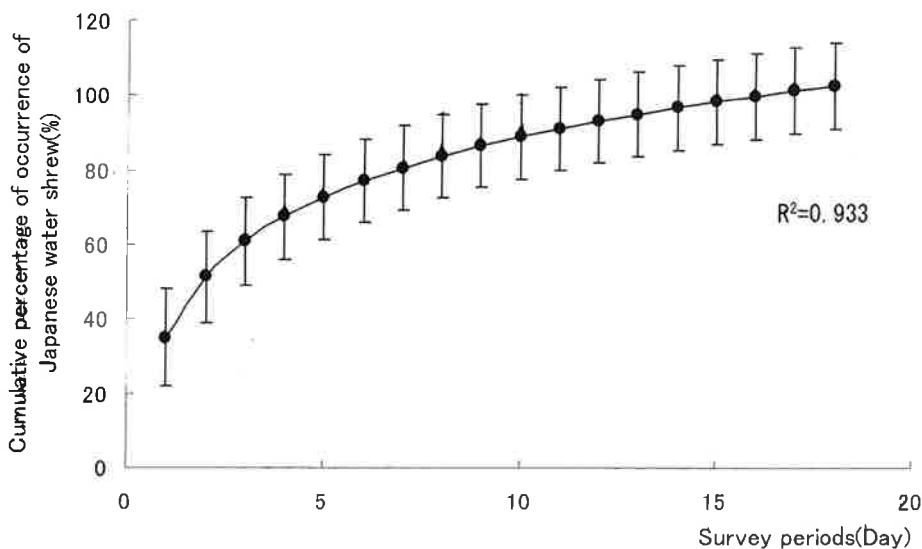


Fig. 6 Estimation of sufficient survey periods. Error bars indicate the interval estimation (95%).

徴を示した (Table 1, Fig. 2). 今泉・北垣 (1997) は、本種が狩り行動により魚などを捕獲した場合、その場で食べることはせずに持ち去る行動を報告しており、本種の食痕が上記のような特徴を示し

たのは、そのような生態的特徴によるものと考えられる。ネズミ類は草食性のため、餌の背骨を噛み切ことは出来ないであろう。イタチやドブネズミは全長がそれぞれ 230~530mm,

285~500mmと本種の全長197~238mm（阿部，1994）に比べて大型であるため、餌が残らず、糸のくくり目もなくなると考えられる（Table 1）。

コンテナに出現する種とそれぞれの食痕の対応関係を明らかにするためには、コンテナに動物が出現した直後に食痕を記録すべきであるが、本論文では翌日に記録した。また、それぞれの種や食痕を確認した頻度についても明らかに出来なかった。しかし、食痕により推定した種と、確認された出現種の不一致が見られなかったことは、食痕による出現種の推定が可能であることを示唆している。食痕により出現種の推定を行なうことは、多くの地点で効率的に生息調査を行なう上で有効である。

2. プラスチック・コンテナ設置期間

コンテナ設置期間中の降雨などによる中断は、餌の誘因性に影響を及ぼす可能性があると考えられた。生息地点について、中断日数が0日の地点に比べ、1~3日の地点では統計学的な有意差ではなかったものの、コンテナ設置期間は長期化する傾向がみられ、4~10日の地点の場合、2地点だけであるものの、14日、18日と著しく長いコンテナ設置期間となった（Table 2）。このことから、中断日数が多くなった場合には、本調査手法の精度が低下する可能性がある。また流路幅についてもカワネズミがコンテナ内にある餌を発見するまでの時間に影響を及ぼす可能性があると考えられた。生息地点と非生息地点の間で流路幅に差は認められず（Table 3）、また生息地点群内でも流路幅と設置期間に関係性は認められなかった（Fig. 5）。これらのことから流路幅が1.0~7.0m程度の変異幅であれば、コンテナ設置期間は一定でよいと考えられる。

非生息地点と判定されるまでに最低限必要なコンテナ設置期間を推定した結果、累積生息地点率の推定値が100%に達するのは17日目であった（Fig. 6）。そこで非生息地点におけるコンテナ設置期間の平均値をみると、中断日数が1-3日、4-10日の地点のいずれにおいても、18.7日、21.3日

と、17日間を越える間、コンテナを設置していた（Table 2）。このことから、非生息と判定した地点におけるコンテナ設置期間は十分であったと考えられる。

調査時期について、本報では、調査を4月から11月の間で実施した。ヨーロッパなどに生息する水生適応したミズトガリネズミ（*Neomys fodiens* Pennant）では、冬季に捕獲されにくくなることが報告されている（Churchfield, 1984；Lardet, 1988）。これまでの筆者らの調査でも12月から3月には、一度食痕を確認してもその後確認できないことや、生息が既知の河川でも出現しないことが多い。そのため、分布調査を行なうのは4月から11月までが適していると考えられる。

設置したコンテナはまれに、大型哺乳類や人などにより転倒させられていたり、陸に上げられるなどということがあった。そのため、本報では見回りを1~3日おきに行なったが、出来る限り高頻度で見回りを行なうことが望ましい。また特に下流域の、流路上に樹木などのカバーがない流域では、夏季の餌の腐敗が早く、ほぼ毎日の見回りが必要である。本調査手法は流路幅が狭い河川に適用する手法であるため、今後より規模の大きい河川での生息調査手法の開発が必要である。

謝 辞

本研究を行なうにあたり、鶴石 達氏（信州大学農学部生物環境保全学研究室）、一柳英隆氏（財団法人ダム水源地環境整備センター）、元木達也氏（㈱環境アセスメントセンター）には有益な助言をいただいた。深く感謝申し上げる。

引用文献

- 阿部 永（1992）食虫類の捕獲法。哺乳類科学 31（2）：139-143.
- 阿部 永（1994）日本の哺乳類。㈱自然環境研究センター編、東海大学出版会、東京都。
- 阿部 永（2003）カワネズミの捕獲、生息環境および活動。哺乳類科学 43（1）：51-65.

- Churchfield, S. (1984) An investigation of the population ecology of syntopic shrews inhabiting water-cress beds. *J. Zool.* 204:229-240.
- 藤原 仁 (1959) ヒルを食うカワネズミ. 比婆科学 51:19.
- 今泉吉晴・新妻昭夫・中川雄三・西野昭二・北垣憲仁 (1990) カワネズミの形態と生態について. 日本哺乳類学会1990年度大会講演要旨集 p. 60.
- 今泉吉晴・北垣憲仁 (1997) カワネズミの狩り行動の水生適応とその生態学的意味. 都留文科大学大学院紀要 1:71-93.
- 北垣憲仁 (1996) 森の新聞6カワネズミの谷. フレーベル館, 東京都.
- Lardet, J. P. (1988) Spatial behaviour and activity patterns of the water shrew *Neomys fodiens* in the field. *Acta Theriologica* 33 (21):293-303.
- 長野県生活環境部環境自然保護課 (2004) 長野県版レッドデータブック動物編. 長野県自然保護研究所, 長野市.
- 新潟県環境生活部環境企画課 (2000) レッドデータブックにいがた. 新潟県環境生活部環境企画課, 新潟市.
- 小原良孝 (1999) 青森県におけるカワネズミの分布状況. 哺乳類科学 39 (2):299-306.
- 湯川 仁 (1968) カワネズミの巣について. 比和科学博物館研究報告 11:31-32.

研究奨励賞受賞論文

チョウ類群集による都市環境評価のころみ^{1, 2)}

吉田宗弘

関西大学工学部生物工学科

An Attempt on Assessment of Urban Environment Using Butterfly Assemblages.
Munehiro Yoshida (Faculty of Engineering, Kansai University, Yamate 3-3-35, Suita, Osaka 564-8680 Japan). *Jpn. J. Environ. Zool. Entomol.* **15** : 179–187 (2004).

Butterfly assemblages were monitored by the transect count method at several residential suburb areas, river land and coppice environment near Osaka city and association of butterfly assemblage with environment was examined. Species observed in the all areas examined were *Zizeeria maha*, *Pieris rapae*, *Papilio xuthus*, *Graphium sarpedon*, *Argyreus hyperbius*, *Eurema hecabe* and *Parnara guttata*. Among these 7 species, *Papilio xuthus*, *Graphium sarpedon* and *Argyreus hyperbius* were thought to be species adapting urban environment specifically due to their higher distribution at urban area. Based on the distribution of these 3 species, a novel method was proposed for classifying urban and suburb environment. This method can give a detailed classification of rural to urban environment, and may be available for the assessment of urban environment.

Key words: Butterfly assemblage, Transect count, Urban, Environmental assessment, Coppice

大阪近郊の複数の住宅街、河川敷、里山において、チョウのトランセクト調査を行い、チョウ類群集と環境の関連を検討した。環境の階級存在比において都市段階と判定された調査地に共通して目撃されたのは、ヤマトシジミ、モンシロチョウ、アオスジアゲハ、ナミアゲハ、ツマグロヒョウモン、キチョウ、イチモンジセセリの7種だった。これらの7種の中で、アオスジアゲハ、ナミアゲハ、ツマグロヒョウモンの3種は、都市における分布度が高いことから、都市環境に特異的に適応した種と判断した。次に、これら3種のチョウの分布をもとに、都市および都市近郊の環境を分類する方法を提案した。この方法は、農村から都市にいたる環境を細かく分類できるため、チョウ類群集による都市環境評価においても有用と考える。

1) 本稿は、第15回年次大会における研究奨励賞受賞講演(2003年11月15日:大阪府立大学)の概要である。

2) The Society Award Study.

はじめに

都市は人間の活動によって生じたものであり、もっとも人工的な環境下の空間である。都市では、従来の植生は大半が破壊され、土壌の大部分がコンクリートやアスファルトに被われている。このため、都市の植生とは、人間活動による退行的遷移が進行した裸地であるといわれてきた。しかし、近年の都市では、景観やアメニティ改善の立場から緑化の重要性が強調され、様々な植物群の保存や造成が実行されている。その結果、都市においては、造成（植栽）植物群、残存植物群、および侵入植物群によって構成される独特の植生が形成されている（小原・平田, 1992）。

一方、動物の多くは植生に依存して生息している。したがって、都市には都市の植生に適応した動物種が繁栄すると考えられる。都市植生に適応した動物を同定し、定量化すれば、都市の植生を評価することが可能かもしれない。人間が目にする自然景観とは植生のことであり、植生の成立には様々な環境要因が複合的に関わっているとするなら、都市の動物群集によって植生を評価することは、都市環境を総合的に評価することにつながるといえよう。

動物群集による環境評価においては、指標となる動物種を選定しなければならない。この点において、チョウ類は、トランセクト法という定量的調査法が確立していること、各種の生活史がほぼ解明されていることなどの理由により、動物群集を用いる環境評価において有力な指標であるとい

われている（石井, 1993; 矢田, 1996）。本稿では、著者らが行った大阪近郊、および首都圏でのチョウのトランセクト調査の結果をもとに、チョウによる都市環境評価について述べてみたい。

大阪近郊での調査結果の概要

著者らは、表 1 に示した大阪近郊の住宅地や緑地において、チョウのトランセクト調査を実施してきた。表 2 は、それらの結果をまとめたものである（吉田, 1997; 吉田, 1998; 吉田, 1999; 吉田, 2001; 竹中ら, 2004）。チョウの種数をもとにすれば、「しあわせの村」≫桂川河川敷>長尾台住宅地=桂西口住宅地>牧野住宅地>大和田住宅地、という自然度のランク付けが可能である。この順序は各調査地の緑被率の大小ともよく対応している。また、種数に重みづけをした環境指数である EI 指数（巢瀬, 1998）をもとにすると、大和田が都心と近郊住宅地の境界、牧野と桂西口が近郊住宅地、長尾台が農村から住宅地への移行段階、「しあわせの村」が比較的保存された里山と表現できる。このような種数をもとにした定性的な評価結果は、いくつかの問題点はあるが（吉田, 2002）、実際にその地を歩いた著者らの実感とはきわめて適合する。

一方、その算定において定量的情報である種ごとの個体数を用いる階級存在比（ER）（田中, 1988）に関し、各調査地の値を比較すると、図 1 に示すように、「しあわせの村」が ERas が突出するパターンであるのに対して、他調査地はいずれも ERrs が突出する類似のパターンを示した。す

表 1 トランセクト調査を行った地域

調査地	調査ルートの特徴
守口市大和田	都心に近い住宅密集地。緑地はほとんどない。
枚方市牧野	古くからの住宅地。若干の空き地・藪がある。
枚方市長尾台	近年開発された住宅地。周辺は農地と里山。
京都市桂西口	古くからの住宅地。若干の農地・藪があり、低山帯に近い。
神戸市しあわせの村	芝生広場を中心とした緑地と里山林。周辺は低山帯。
京都市桂川河川敷	低山帯にそった河川敷内の自転車専用道。農地も多い。

表2 大阪近郊各所におけるチョウのトランセクト調査のまとめ

	大和田 ¹⁾	牧野 ¹⁾	長尾台 ¹⁾	桂西口 ²⁾	桂川	しあわせの村 ³⁾
生息密度 ⁴⁾	5.84	20.78	16.15	16.39	18.83	20.06
種数	8.0	16.5	25.0	25.8	30.0	41.0
多様度指数						
H'	2.23	2.61	3.14	3.27	2.84	4.44
1- λ	0.744	0.784	0.785	0.842	0.740	0.924
EI指数	10.0	27.0	46.5	47.0	56.0	83.7

1) 1996年と1997年の調査の結果を平均。

2) 1997～2001年の調査の結果を平均。

3) 2000～2002年の調査の結果を平均。

4) 個体数/調査回数/ルート距離 (km)。

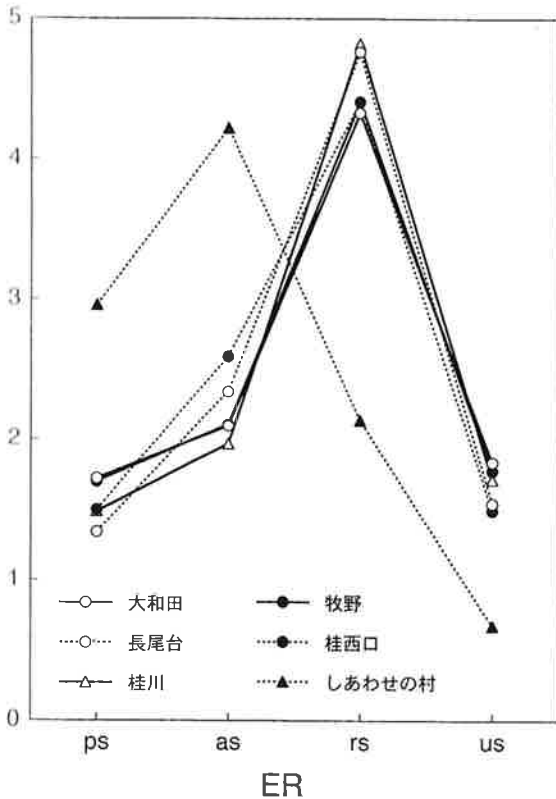


図1 関西の各調査地の階級存在比 (ER) パターンの比較。

なわち, ERは定量的情報を用いて算定しているが, 都市近郊の環境を細かく識別する指標としては, 種数, または種数をもとにした環境指数より

劣っているように見える。

都市適応種の同定とその特徴

上述のごとく, 桂川河川敷, 長尾台住宅地, 桂西口住宅地, 牧野住宅地, 大和田住宅地は, ERrsが突出する類似のERパターンを示した。田中(1988)の類型に従うと, このERパターンは都市段階の自然環境を意味する。これらの5つの調査地のすべての調査において目撃された種は, ヤマトシジミ *Zizeeria maha* (Kollar), モンシロチョウ *Pieris rapae* (Linnaeus), ナミアゲハ *Papilio xuthus* (Linnaeus), アオスジアゲハ *Graphium sarpedon* (Linnaeus), キチョウ *Eurema hecabe* (Linnaeus), ツマグロヒョウモン *Argyreus hyperbius* (Linnaeus), イチモンジセセリ *Parnara guttata* (Bremer et Grey) の7種であった。そこで, これら7種を都市適応種の候補として, その特徴を考察することにする。

表3に, これら7種の成虫の行動様式と幼虫の食樹・食草をまとめた。成虫の行動様式から, アオスジアゲハ以外の6種は, いずれも多化性のオープンランドのチョウといえる。また, 7種の幼虫の主要な食樹・食草には, いずれも都市に多い造成植物または侵入植物が含まれている。都市を, 「造成植物と侵入植物で被われ, 攪乱の頻繁に起こるオープンランド」と考えるのであれば, 7種のチョウは, いずれも都市に適応するための条件を十分に満たしており, 都市適応種と呼んでも差

表3 都市適応候補種の特徴

種 名	年間 発生回数 ¹⁾	成虫の行動 ¹⁾		幼虫の都市での食草・食樹	
		移動性	生息場所	種	分 類
ヤマトシジミ	5~6	小	草原	カタバミ	侵入植物
モンシロチョウ	5~6	中	草原	アブラナ科植物	造成植物(農), 侵入植物
ナミアゲハ	4~5	小	草原~林縁	ミカン類, カラタチ	造成植物(庭), 侵入植物
アオスジアゲハ	2	小	林縁	クスノキ	造成植物(街), 残存植物
キチョウ	5~6	小	草原~林縁	ハギ, ネムノキ	残存植物, 造成植物(庭)
ツマグロヒョウモン	4~5	小	草原	パンジー	造成植物(庭)
イチモンジセセリ	3~5	大	草原	イネ科植物	造成植物(農), 侵入植物

1) 「チョウの調べ方」(矢田, 1998)より引用。

しつかえないと判断する。

表4は、各調査地におけるこれら7種とジャノメチョウ科の種の生息密度、および占有率をまとめたものである。占有率と優占順位をもとにすれば、7種の都市適応種は4つに分類が可能である。すなわち、①占有率が住宅地において共通して高く、河川敷や里山では低い種(ナミアゲハ、ツマグロヒョウモン)、②郊外の住宅地よりも都心に近い住宅地において占有率が高い種(ヤマトシジミ、アオスジアゲハ)、③都心の住宅地よりも郊外の住宅地や河川敷において占有率が高い種(モンシロチョウ)、④住宅地よりも里山において占有率が高い種(キチョウ、イチモンジセセリ)、である。

④に分類されるキチョウの生息密度と占有率のパターンは、里山の指標種であるジャノメチョウ科の種と同じである。つまり、キチョウは、都市に適応できる種ではあるが、基本的には里山から平地農村の種といえよう。また、キチョウと同じパターンのイチモンジセセリは、移動性の強い種であることから、特定の環境に特異的に多い種とはいえないだろう。一方、モンシロチョウは、都心に近い住宅地において、生息密度は高いが、最優占種ではなかった。モンシロチョウは、都市近郊の農地(とくにキャベツ畑)に依存した種であるため、都市化が高度に進展し、アブラナ科の栽培植物が少ない環境になると、最優占種ではなく

なると考えられる。以上のことから、都市適応種の中で、③または④に分類された3種は、①または②に分類された4種(ナミアゲハ、ツマグロヒョウモン、アオスジアゲハ、ヤマトシジミ)に比較して、都市適応種としての性格が弱いといえる。

それでは①および②に分類される4種の中に、都市に特異的に適応した種は存在するだろうか。生息密度で比較すると、ヤマトシジミは、里山、河川敷、住宅地のいずれにおいても高い数値が観察される。これは、ヤマトシジミの食草のカタバミ *Oxalis corniculata* Linnaeus が、里山、平地農村、都市のいずれにおいても、わずかな面積で繁茂できることに起因しているのであろう。したがって、ヤマトシジミは都心における最優占種ではあるが、都市にのみ特異的に適応した種ではないと判断する。

残った3種の中で、アオスジアゲハは、クスノキ *Cinnamomum camphora* (Linnaeus) が食樹であることから、元来は照葉樹林のチョウと考えられる。しかし、クスノキは信仰の対象となるため、大都市においても、社寺境内、学校、公園などに大木として残存することが多い。また、食害が少ないため、街路樹などにも積極的に利用される。つまり、クスノキは都市を代表する樹木であり、これに依存するアオスジアゲハは、少なくとも西日本の都市環境に特異的に適応した種といえよう。

大和田、牧野、長尾台の3つの住宅地の調査に

表4 各調査地における都市適応候補種とジャノメチョウ科の種の生息密度と群集内占有率

	大和田 ¹⁾	牧野 ¹⁾	長尾台 ¹⁾	桂西口 ²⁾	桂川	しあわせの村 ³⁾
アオスジアゲハ	0.741 (12.7)	3.189 (15.3)	0.804 (5.0)	0.564 (3.4)	0.487 (2.6)	0.276 (1.4)
ナミアゲハ	0.926 (15.9)	3.354 (16.1)	2.045 (12.7)	1.757 (10.7)	0.779 (4.1)	0.323 (1.6)
モンシロチョウ	1.549 (26.5)	4.177 (20.1)	6.801 (42.1)	5.093 (31.1)	8.636 (45.8)	0.381 (1.9)
キチョウ	0.034 (0.6)	0.473 (2.3)	0.455 (2.8)	0.986 (6.0)	1.331 (7.1)	2.343 (11.7)
ツマグロヒョウモン	0.152 (2.6)	1.029 (5.0)	0.490 (3.0)	0.914 (5.6)	0.097 (0.5)	0.181 (0.9)
ヤマトシジミ	2.205 (37.7)	7.243 (34.9)	1.888 (11.7)	3.250 (11.4)	3.766 (20.0)	2.286 (11.4)
イチモンジセセリ	0.202 (3.5)	0.535 (2.6)	0.647 (4.0)	0.264 (1.6)	0.162 (0.9)	3.676 (18.3)
7種合計	5.80 (99.4)	20.00 (96.3)	13.13 (81.3)	12.83 (78.3)	15.26 (81.0)	9.47 (47.1)
ジャノメチョウ科の種	0 (0.0)	0.041 (0.2)	1.119 (6.9)	1.200 (7.3)	0.128 (0.7)	3.829 (19.1)
	0種	1種	5種	4種	4種	7種

数値は上段が生息密度で下段の括弧内が占有率。太字の数値は各調査地での最優占種であることを示す。

1) 1996年と1997年の調査の結果を平均。

2) 1997～2001年の調査の結果を平均。

3) 2000～2002年の調査の結果を平均。

において、各種の季節別目撃頻度を解析したところ、年間をとおしてもっとも普遍的な種はナミアゲハであった(吉田, 1997)。この解析結果と、里山や河川敷よりも都市住宅地においてナミアゲハが頻繁に観察される事実とをあわせると、ナミアゲハは、アオスジアゲハと同様に、都市に特異的な種と判断できる。ナミアゲハはミカン類に依存する。ナミアゲハが都市に特異的に多いという現象は、ナミアゲハが利用しやすい状態のミカン科の樹木が、里山よりも都市において高頻度で存在することを意味するのだろう。しかし、都市のミカン類についての定量的な情報はない。都市のミカン類は、庭木や鉢植えなど様々な形態で存在することが予想される。今後、都市におけるミカン科の樹木とナミアゲハの発生についての検討が望まれる。

東京近郊の都市公園での調査結果(吉田ら、

2004)との比較より、ツマグロヒョウモンは明らかに西日本に特異的な都市適応種と判断できる。西日本の都市地域におけるツマグロヒョウモン増加の要因は種々検討されている(石井, 2002)。おそらく、この種が、日本産ヒョウモン類の中で唯一の多化性であることと、都市の花壇などに汎用されるパンジー *Viola x wittrockiana* を食草として利用できることが増加の理由であろう。パンジーのような栽培種のスマレは里山、農村よりも都市において多く植栽されていると考えられることから、ツマグロヒョウモンも都市環境に特異的に適応した種といえよう。

以上のことから、西日本の都市環境に特異的に適応した種は、アオスジアゲハ、ナミアゲハ、ツマグロヒョウモンといえる。この3種に、都市～里山のいずれにも適応しているヤマトシジミを加

えた4種が、西日本の都市を代表するチョウといえよう。

都市適応種による環境評価のこころみ

次に、都市適応種と判定されたアオスジアゲハ、ナミアゲハ、およびツマグロヒョウモンの分布をもとに、都市環境の分類を試みる。図2は、著者らの調査結果と過去に大阪近郊で実施された調査に示されたこれら3種の生息密度と占有率を二次元に配置したものである。3種の占有率が、30%以上の調査地を都市、17.5~30%を都市近郊、7.5~17.5%を平地農村、7.5%未満を里山・照葉樹林とすると、各調査地域はおおむねうまく分類ができそうである。さらに、ほぼ原点に位置する三草山と典型的な都市近郊住宅地と判断される旭ヶ丘、桂西口、長尾台とを結ぶ直線を引けば、別途考察が必要な地域が抽出可能となる。すなわち、

直線より大幅に下側にずれる大和田、三宮、服部霊園は、3種の占有率の上昇が他種の減少により相対的に生じた地域とみなすことができる。つまりこのような地域は、チョウ類群集が都市タイプであることに加えて、量的にも縮小しており、都市の中でもとくに自然度が低い地域と判定される。逆に、直線より上側にずれる穴師、牧野、春木は、3種のいずれかが特殊な事情によって著しく増加したために3種の占有率が上昇した地域とみなせる。たとえば、貝塚市穴師は、目撃総個体の36.8%がアオスジアゲハであるが、これは調査ルート上にクスノキの大木が多い神社と公園を含むためである(本田, 1997)。このような地域は、3種の占有率から分類された環境の中でも自然度のやや高い地域と見積もるのが適切であろう。ここで提案したアオスジアゲハ、ナミアゲハ、ツマグロヒョウモンの占有率と生息密度にもとづく判定は、

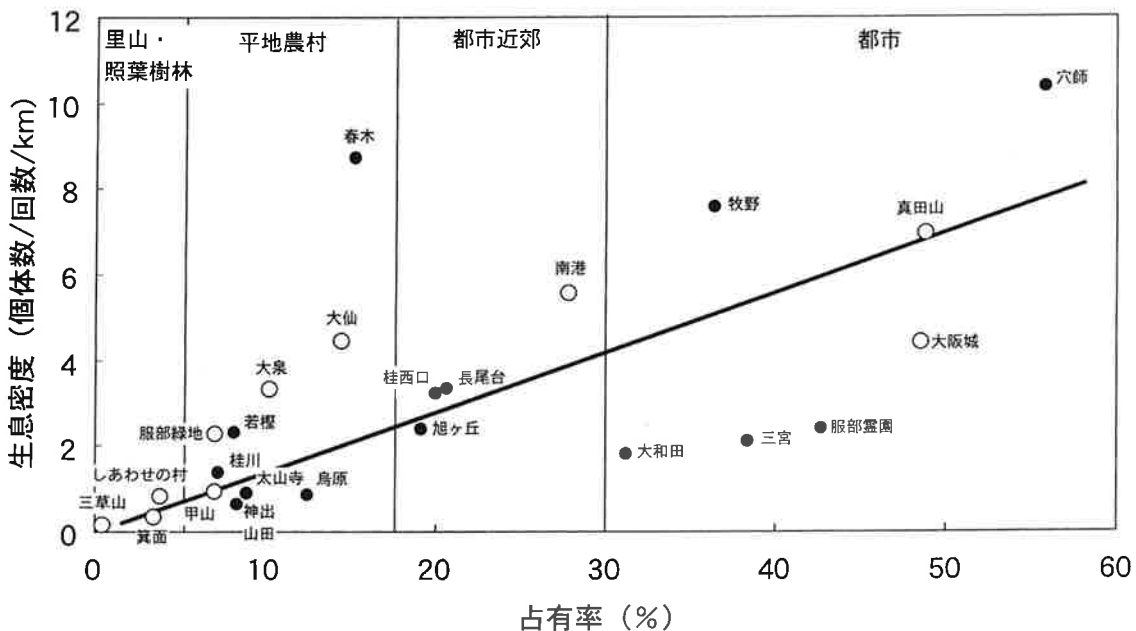


図2 アオスジアゲハ、ナミアゲハ、ツマグロヒョウモンの群集内占有率と生息密度による環境の分類。図中、○は保全地域、緑地および公園（意図的に里山または緑地を保全・造成した場所）、●は放置林、道路、河川敷、住宅地などを意味する。著者らのデータに既発表のデータ（青柳・吉尾（2002）；本田（1997）、石井ら（1991；1995）、今井ら（1992；1996）、関谷（1998；1999；2000）を加えて作図した。

ERにおいて都市段階と判定される地域の自然度を細かく判定できる可能性があり、今後さらに多くの調査地のデータを追加すれば、信頼性が向上するだろう。

残された課題

1. 単年度調査の危険性

1) 種数の経年変化

先にも述べたように、チョウ類群集を指標にした都市環境評価において、種数は重要な情報である。ところがトランセクト調査では種の見落としが生ずる。表5は筆者が行った各調査地域において、年間の目撃個体数が1であった種の割合を示したものである。いずれの場合も目撃種数の20%前後が目撃個体数1の種で占められている。近郊住宅地においては年度間の目撃種数の差が5をこえる場合が認められるのは、このような目撃頻度が極端に低い種が存在するためであろう。種の見落としは、対象地が都市環境の場合には無視できない。すなわち、都市環境の場合、近くに山地や大規模な緑地などがあればそこからのチョウの飛来が期待できるが、その頻度は小さい。ゆえに目撃頻度のきわめて低い種が出現することになるが、対象とする都市環境がこのような低出現頻度の種によって特徴づけられる可能性は高い。つまり種

数は環境評価の重要な指標ではあるが、表2のような単年度の結果だけをもとにわずかな種数の差を論じることが危険といわざるを得ない。桂西口住宅地における調査結果でも、単年調査では平均して約3分の1の種の見落としが発生することを認めており(吉田, 2002)、種数についての精度を向上させるための複数年の調査の必要性は明らかである。しかし、同一地域を複数年調査することは相当な負担である。結局のところ、単年度のトランセクト調査の限界をわきまえた上で議論をすすめる必要であれば複数年の結果や他の定性データによって補正するのが現実的であろう。

2) ERの経年変化

図3は桂西口の5年間の調査に関して、ERパターンを調査年度ごとに比較したものである。調査を行った5年間に環境上の大きな変化はなかったが、ERasに年度ごとの差があるため、都市段階と判定できる年度(1999年と2000年)と農村段階と判定できる年度(1997年と1998年)が生じた。

表6は、同調査地における平均目撃個体数上位10種の生息密度を示したものである。ジャノメチョウ科のヒメジャノメ *Mycalesis gotama* Mooreとサトキマダラヒカゲ *Neope goschkevitchii* (Ménétrières)の変動がきわめて大きい。ERの算定において、これら2種を含むジャノメチョウ科のチョウの多

表5 目撃種、総目撃個体数の年次変化と目撃個体数1の種の数

調査地	調査年	目撃種数	総目撃個体数	目撃個体数1の種の数
大和田	1996	8	152	2 (25.0%)
	1997	8	195	2 (25.0%)
牧野	1996	14	431	3 (21.4%)
	1997	19	579	5 (26.3%)
長尾台	1996	23	274	6 (26.1%)
	1997	27	650	3 (11.1%)
桂西口	1997	23	492	4 (17.4%)
	1998	24	482	6 (25.0%)
	1999	31	463	6 (19.4%)
	2000	29	528	6 (20.7%)
	2001	22	330	2 (9.1%)
桂川河川敷	1997	30	580	9 (30.0%)

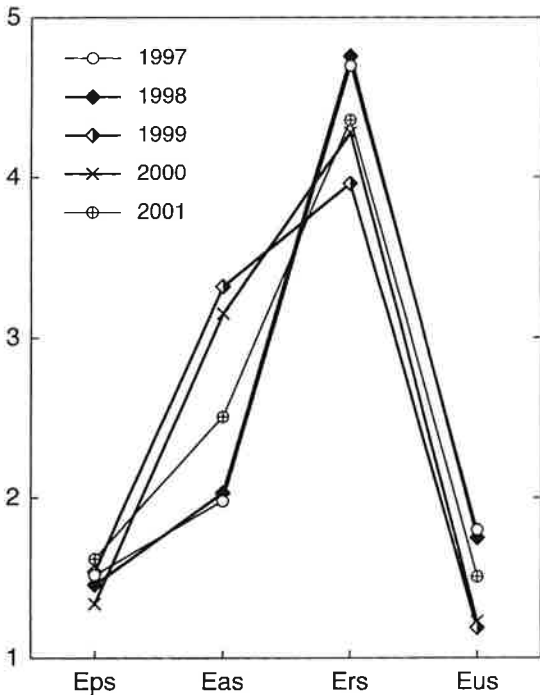


図3 桂西口住宅地における階級存在比 (ER) パターンの年度間変動。

くは、指標値が大きく、かつ二次段階の生息分布度が高い。すなわちERによる都市～里山の環境分類は、ジャノメチョウ科のチョウの生息密度に大きく依存しており、これらのチョウの生息密度が変動すれば、結果も異なることになる。桂西口

のような都市近郊地域は、都市と農村の境界であるため、このような年度ごとの変動が生じやすいと考えられる。したがって、種数のところでも述べたように、単一年度の調査結果には限界のあることを承知しなければならない。

2. 首都圏での調査の必要性

都市環境とチョウ類群集の関連を論じるには、わが国最大の都市圏である首都圏での調査が必要である。しかし、首都圏におけるチョウのトランセクト調査の事例はきわめて少ない。われわれは首都圏の3つの緑地（赤坂御用地、小金井公園、野川公園）でチョウのトランセクト調査を行った（吉田・安藤, 2002; 吉田ら, 2004）。その結果、オープンランドの公園と里山環境を意図的に残した公園の間には、チョウ類群集に明らかな違いがあることを明らかにした。また、ジャノメチョウ科の種をはじめとするササ食のチョウが、西日本同様に里山環境の指標となる可能性を示した。これらのことは、チョウ類群集を指標にした環境評価は首都圏でも可能なことを意味している。しかし、首都圏都市部における調査はまだ不足しており、都市適応種の分布にもとづく環境分類を提案できるには至っていない。したがって、今後も多くの調査の蓄積が必要といえる。

最後に、本研究を行うにあたり協力いただいた共同研究の諸氏、さらに研究奨励賞選考にあたっ

表6 桂西口調査における目撃個体数上位10種の個体数の年間変動

種 名	調査各年度の個体数					平均値±SD	変動係数 (%)
	'97	'98	'99	'00	'01		
モンシロチョウ	154	171	108	161	119	142.6 ± 27.5	19.2
ヤマトシジミ	146	97	63	96	53	91.0 ± 36.4	40.0
ナミアゲハ	64	64	50	29	39	49.2 ± 15.4	31.3
キチョウ	20	32	31	37	18	27.6 ± 8.2	29.7
ツマグロヒョウモン	13	41	37	17	20	25.6 ± 12.6	49.2
ヒメジャノメ	3	4	28	50	6	18.2 ± 20.5	112.6
アオスジアゲハ	20	14	26	12	7	15.8 ± 7.4	46.8
サトキマダラヒカゲ	2	3	29	22	7	12.6 ± 12.2	96.8
モンキチョウ	15	17	3	10	3	9.6 ± 6.5	67.7
イチモンジセセリ	14	7	3	4	9	7.4 ± 4.4	59.5

てご尽力いただいた日本環境動物昆虫学会選考委員ならびに評議員の方々に深く感謝の意を表するものである。

なお本研究は、日本学術振興会科学研究費（基盤研究（C）, No.08680560, および12680534）によるものである。

引用文献

- 青柳正人・吉尾政信（2002）大阪北部の都市環境におけるチョウ類群集の多様性. 環動昆 13: 203-217.
- 本田悦義（1997）大阪和泉地方の自然環境の異なる3地域のチョウ類群集. 環動昆 8:129-138.
- 今井長兵衛・夏原由博・山田明男（1992）大阪市内の真田山・万代池両公園で観察したチョウ類. 大阪市環科研報告 54:104-108.
- 今井長兵衛・夏原由博・田中真一（1996）大阪湾岸のエコロジー緑化地域におけるチョウ類群集とトランセクト調査の精度. 環動昆 7:182-190.
- 石井 実（1993）チョウ類のトランセクト調査. 「日本産蝶類の衰亡と保護」pp. 91-101, 日本鱗翅学会.
- 石井 実（2002）南大阪におけるツマグロヒョウモンの越冬. 昆虫と自然 37 (12):28-31.
- 石井 実・広渡俊哉・藤原新也（1995）「三草山ゼフィルス」の森のチョウ類群集の多様性. 環動昆 7:234-246.
- 石井 実・山田 恵・広渡俊哉・保田淑郎（1991）大阪府内の都市公園におけるチョウ類群集の多様性. 環動昆 4:183-195.
- 小原秀雄・平田 久（1992）「都市と環境－現状と対策－」中村英夫編集代表, ギョウせい, pp. 193-200.
- 関谷善行（1998）神戸市神出山田自転車道沿道のチョウ類群集の多様性. 環動昆 9:39-46.
- 関谷善行（1999）調査コースの日陰の割合から見た神戸周辺のチョウ類群集の季節消長. 環動昆 10:30-41.
- 関谷善行（2000）照度から見た神戸市内照葉樹林地域のチョウ類群集の季節消長. 環動昆 11:99-108.
- 巢瀬 司（1998）「チョウの調べ方」日本環境動物昆虫学会編, 文教出版, pp. 59-69.
- 竹中 健・野津晃司・吉田宗弘（2004）チョウ類群集を指標に用いた神戸市内保養地の里山環境の評価. 環動昆 15:119-130.
- 田中 蕃（1988）蝶による環境評価の一方法. 「蝶類学の最近の進歩」日本鱗翅学会, pp. 527-566.
- 矢田 脩（1996）トランセクト調査のすすめ. 昆虫と自然 31 (14):2-4.
- 矢田 脩（1998）「チョウの調べ方」日本環境動物昆虫学会編, 文教出版, pp. 211-257.
- 吉田宗弘（1997）チョウ類群集による大阪市内近郊住宅地の環境評価. 環動昆 8:198-207.
- 吉田宗弘（1998）北河内地域の都市近郊住宅地における1996年と1997年のチョウ類群集と環境評価. 関西大学工学会誌 工学と技術 11:69-75.
- 吉田宗弘（1999）トランセクト調査で目撃するチョウと日常生活で目撃するチョウの比較. 昆虫と自然 34 (5):31-33, および 34 (7):27-30.
- 吉田宗弘（2001）京都市桂川河川敷のチョウ類群集. 河川敷と都市近郊住宅地のチョウ類群集の比較. 関西大学工学会誌 工学と技術 12 (3):29-35.
- 吉田宗弘（2002）都市環境指標としてのチョウ類群集の問題点. 環動昆 13:87-92.
- 吉田宗弘・安藤達彦（2002）赤坂御用地のチョウ類群集. 環動昆 13:143-147.
- 吉田宗弘・平野裕也・高波雄介（2004）東京都武蔵野地域の都市公園のチョウ類群集. 環動昆 15:1-12.

種の分化に関する論文2題の再録について¹⁾

辻 英明²⁾

環境生物研究会

はじめに

筆者は1984年に「もし、わずかな変異で、従来の系統と遺伝的交流が行われず、自分たちだけで交流の成立する♂♀が生じ、子孫がその性質を保てば、地理的隔離なしで新種が生まれよう」、また「結局、種の分化機構の中心問題は、不妊や不交尾など遺伝的交流の不能化をもたらす変異の内容と、その分子遺伝学的裏付けである」と述べた。その変異の内容例として性フェロモンや交尾空間を決定する化学物質とそのリセプターの突然変異の可能性をとりあげた(表題:本邦チョウ類における生態学的諸問題 3. 種の分化の機構と形質進化の方向性)。

この論文は筆者が学生時代(辻, 1957, 1958)から興味を感じて進めてきた近縁種の種間関係についての考察「本邦蝶類における生態学的諸問題」1. 生態的地位の等しい種同士の競争の有無をめぐって(辻, 1957), 同2. 近縁種間関係の考察・特に競争と進化(辻, 1958)の続編(同3)として発表されたものである。(これらを以後第1, 2, 3論文と称する)

研究会出版による第3論文

上記「種の分化と形質進化の方向性」は当時の

筆者の職業(企業の農薬開発)とは関係ない著作であったことと、論文投稿には上司の許可を求めさせた当時の職場環境にかんがみ自費(環境生物研究会)出版として400部を印刷し、約200部を配布ないしは頒布、国会図書館にも納入した。これは第1論文, 第2論文, および関連既発表論文(ノシメマダラメイガに関する学位論文要旨, アブラムシの変異と薬剤耐性など)と併せて1冊の小冊子としたものである。幸い昆虫の生態進化に興味をもたれる方々がお読み下さっているようであるが、特に第3論文は雑誌上の発表ではないので、広い範囲の方々にご批判をいただけるのにはまだ配布が不十分と思われる。

ホームページによる第4論文

上記の第3論文の文章は昆虫学者を対象に書かれているので、どのようにしてその仮説が筆者の頭に浮かんだのか根拠となる分子レベルの知見についてはほとんど省略されている。しかし、当時すでに最盛期に達していた昆虫の性フェロモンの研究や、殺虫剤研究、特に殺虫剤に対する昆虫側の抵抗性の知見とその分子遺伝学的知見がこの発想の原因であり、それらから上記の発想に至るまでの論説も別途作成しておいた。

この論説(以下第4論文と称する)も第3論文

- 1) Reprinting Two Papers on Mechanisms of Speciation and Directions of Character Evolution, especially on the Role of Pheromone Mutations.
- 2) Hideakira Tsuji (KSK Institute for Environmental Biology, F-409, 2-1 Nishino-Rikyuchu, Yamashinaku, Kyoto 607-8345).

同様の理由や、通常は実証データを求める当時の諸学会の要求から離れた仮説論説でもあったので投稿を控えたまま経過した。しかし、そのまま消滅させるのも惜しい気持ちが強く、2000年から2001年にかけて筆者のホームページ上に登載したものである（上記第3論文も同じページ上に併せて載せてある。<http://homepage2.nifty.com/ksktsuji/>）。

本誌への再録について

以上の第3、第4論文とも一種の仮説論説であり、実証を重んずる通常の学会発表にはそぐわないかも知れない。しかし生物の種と環境との関係について多様な発想を必要とする環境動物昆虫学会の会誌に再録して頂ければ、より多くの方々からご批判が得られ、今後関連する議論や実証研究を進めることにつながるのではないかと考えた次第である。

以下は第3論文と第4論文の再録であり、大方のご批判を得られれば幸いである。

再録第3論文（原文のまま）

本邦チョウ類（蝶類）における生態学的諸問題

（3）種の分化の機構と形質進化の方向性

辻 英明（環境生物研究会）

On Some Ecological Problems in Japanese Butterflies

3. Mechanisms of Speciation and Directions of Character Evolution

By Hideakira Tsuji

1～2報に関連して、蛇足かつ断片的であることを承知で、2～3のメモをしておきたい。

種の分化の機構について

地理的隔離：

同一種の個体群が、往来不可能な地理的隔離によって2群以上に分断され、互いに別種に変化するという異所的分化は、理解されやすい説明であ

る。ところで、地理的に分断された2群が再会した時、両者間の遺伝的交流が不可能でなければならないが、それには分断されている間に両方または一方の地域群内での変異が必要である。

この変異がその地域に適応するようにセレクションを受けて生じた地理的適応が、再会した2群の遺伝的交流を必ず不能化するという保証はない。

だから、遺伝的交流を不可能にする変異とはどんなものかが重要なことになる。

地理的隔離がない場合：

もし、わずかな変異で、従来の系統と遺伝的交流が行われず、自分たちだけで交流の成立する雄雌が生じ、子孫がその性質を保てば、地理的隔離なしで新種が生まれよう。その可能性を考えてみたい。

（例1）交尾行動を支配する化学物質“フェロモン”は、分子構造のごくわずかな変化で有効か無効かの差が生じ得る（例えば石井1969）。この変化は、フェロモン合成遺伝子（正確にはフェロモン合成に関与する酵素の合成遺伝子）のわずかな突然変異によって、他の生活能力に悪影響なしに生ずる可能性がある。そのフェロモンを感受する相手異性個体の感覚細胞のレセプター分子についても、同じことが言えよう。フェロモンとレセプターとは、分子レベルで対応があると考えられるから、変化がわずかであればあるほど、両者で対応した変化が突然変異として起こる可能性がより大きいと思われる。

その結果、変異した個体同士が交尾し、従来の系統とは交尾しないことになる。この個体の子孫と従来の系統とは、外見もその他の性質も見分けがつかないが、遺伝的交流のない2群（2種と言うべきか）として競争を開始する。競争の圧力は、2群に対して生態的・生理的・形態的变化を助長し、住み分けの方向に進ませることになる。

（例2）従来と全く異なる交尾空間を選ぶ雄雌成虫が生じたらどうなるであろうか。特定の植物の化学物質に反応して交尾場所とし、産卵も行う昆虫が、感覚細胞のレセプター分子レベルでごく

わずかな変異を生じ、全く異なる植物上を選んで交尾産卵する可能性がある。この場合も、従来の系統とは交尾しない。その植物上で一部の幼虫でも生育し得たならば、一種の強制セクションとなり、2次適応として幼虫の食性がその植物に決定されよう。こうして幼虫の食性も異なる種になる。

反対に、幼虫を特定の食草でいくらセクションしても、成虫がその植物に産卵するようにセクションされることには必ずしもならない。

以上、極端な2例の可能性をあげたにすぎないが、同様にして交尾をめぐる視覚や聴覚の変異の重要性も考えられよう。結局、種の分化の機構の中心問題は、不妊や不交尾等の遺伝的交流の不能化をもたらす変異の内容と、その分子遺伝学的裏付けであって、空間的隔離は重要ではあるが、ひとつの環境要因と考えられる。

形質進化の方向性

幼虫の集合性：

幼虫が集合して生活するチョウは、卵塊を産下する。これは、分散していた幼虫が集合するようになってから親が卵をかためて産むようになったのではなくて、卵をかためて産む親が生じてから、それが利益になる場合の典型として、幼虫がそのまま集合を続ける種が生じたと考えられる。

幼虫の集合の利益は、生育の同時同所性という実体から考えて、好適幅の狭い生育や交配の期間と空間を、より有効に活用できることが第一と考えられる。寒地に分布する種や系統ほど、集合性が強まる傾向がみられるのはそのためであろう。

集合性の幼虫を単独飼育すると、生育上不利になる例が多いが、そのこと自体は集合性の意味や理由を示すものではない。むしろ、集合が必要な種が、必要でない性質を退化させた2次適応と考えられる。

成虫のサイズ：

食草の重なりを示す近縁種間関係（2報の5型の4A・C・D型）や、種内の地理的系統間関係では、年間の成虫発生回数が一致するかどうかで、

世代当たりの所要日数が大きく異なる。その結果、次の関係が成り立つ。

A：年間発生回数が同じ。

- 1世代当たりの発育所要日数が類似。
- 低温域では、体のサイズに対して相対的に早い性成熟。
- 低温域に分布する種または系統ほど、成虫サイズが小型。

B：年間発生回数が異なる。

- 1世代当たりの発育所要日数が異なる。
- 年間世代数（発生回数）が少ないと、体のサイズに対して相対的にゆっくりした性成熟が可能になる。
- より低温域に向かって、年間世代数をへらして大型化する。

以上のABの関係が成立するということは、昆虫の体のマクロな構成成分の合成速度が温度依存적であると同時に、その合成速度が同一温度条件下では、近縁種間または系統間で極端な差がないことも示している。

雑食性のコオロギ類で同様のことを正木博士（1974）が研究されており、参考になる。もちろん他の動物でもあり、例えばテナガエビの河口個体群より上流個体群の方が小型で成熟する（益子1983）。チョウで特に重要なことは、食草が全く異なる近縁種間関係があり、これは別のカテゴリーとすべきだということである。

文 献

- 石井象二郎（1969）昆虫の生理活性物質，196pp.
南江堂，東京・京都。
正木進三（1974）昆虫の生活史と進化，208pp.
中央公論社，東京。
益子計夫（1983）日本生態学会誌，33：207-212。
辻 英明（1957）生態昆虫，6：160-162。
辻 英明（1958）生態昆虫，7：94-100。

上記は下記図書の23～26ページの論文です。

本邦チョウ類（蝶類）における生態学的諸問題

(1984年 環境生物研究会発行図書) 41 pp.

再録第4論文 (原文のまま)

1種を2種に分化させる方法 —

フェロモンと種の分化に関連する事実と考察

環境生物研究会 辻 英明

「本邦蝶類における生態学的諸問題 3) 種の分化の機構と形質進化の方向性」(1984年)を書く際に、その考えの裏付けとなった考察を記しておきたい。

効く殺虫剤と効かない類似物質

効く薬とよく似た物質でも全く効かないものが多い。カーバメイトと呼ばれる殺虫剤のイネの害虫のヨコバイに対する効力には次の関係がみられる(各物質の分子構造: R は共通構造)。

A 物質 $R-CH_3$ よく効く、

B 物質 $R-CH_2CH_3$ 効かない、

C 物質 $R-CH_2CH_2CH_3$ 効かない。

よく効く殺虫剤分子 A の攻撃目標は、動物の体内にある重要な酵素の一種(注1)である。酵素はタンパク質分子であるが、このタンパク質分子の重要な部分に、殺虫剤の分子構造の一部分が結合してふさいでしまうので、この酵素の働きが阻害される。B 分子や C 分子は、その構造がほんの僅か A 分子と異なるだけで、目標の酵素に取り付くことが難しいのである。

(注1) アセチルコリンエステラーゼという酵素で、神経の興奮を伝達する物質アセチルコリンを分解する。この働きが阻害されると、神経の異常興奮が引き起こされ、呼吸困難などにより動物(昆虫)が死ぬ。

殺虫剤に対して抵抗性のヨコバイが出現

殺虫剤をたびたび使用すると抵抗性の虫が増えてくることはよくあることで、A の効かないツマグロヨコバイが現れた。この抵抗性のツマグロヨコバイを調べてみると、殺虫剤に攻撃されるべき酵素が遺伝的に変異していて、殺虫剤 A が取り付

きににくいものになっていた (Hama and Iwata 1971, 浜および岩田 1973, Iwata and Hama 1972, Hama 1976)。

同様の殺虫剤抵抗性のメカニズムは希ではなく、ハダニやハエでも知られている。酵素本体はタンパク質で、その構造を形成するアミノ酸の配列は、遺伝子の本体つまり DNA の暗号(塩基対の配列順序)によって決められるから、この酵素分子を作る DNA 暗号に変異があったと言える。この変異した酵素は、本来の働き(神経伝達物質の分解能力)は失っておらず、抵抗性ツマグロヨコバイは農家が困るほど殖える。つまり遺伝子の変異はごく僅かで、虫の生活力に影響するほどのものではない。

DNA 塩基配列のたった一つの突然変異(点突然変異)によって抗生物質のクロラムフェニコールに対する耐性が生ずることが酵母 (Dujon 1980), ネズミとヒト (Kearsey and Craig 1981, Blane et al. 1981) の細胞で知られており、ツマグロヨコバイの遺伝子の変異がごく僅かであっても不思議はない。

ツマグロヨコバイの酵素の変異した部分は、阻害剤(殺虫剤)との反応に関係する部分であるが、この酵素によって分解されるべき神経伝達物質(アセチルコリンエステル)のための本来の結合部分ではない (Hama et al. 1980)。すなわち、本来の部分に殺虫剤が結合して阻害する際に、まず足掛かり的に関係する部分に変異したものと考えられる。

A が効かない酵素に C が効く

驚いたことに、抵抗性ツマグロヨコバイと変異した酵素には、以前には効かなかった化合物 C が効くことが判った。変異した酵素には、化合物 A が取り付くことは難しくなったが、逆に化合物 C が取り付いて阻害するのである (Yamamoto et al. 1977)。A と C の分子構造の違いは僅かであるから、それぞれに対応して反応する元の酵素と変異した酵素との構造上の違いも僅かなものである。

う。

ACの逆転効果と同様のことが他の薬剤でも見られる。この場合、やはりカーバメイト剤（プロボクスル）がAである。Aが有効な酵素にはP（プロパフォス）という有機リン酸エステル剤は効かない。ところが、Aが使われた結果抵抗性になったツマグロヨコバイの酵素にPが効くようになるのである（Iwata and Hama 1981）。酵素だけでなく、実際の虫でもAPの関係が逆転する。さらにPを使ってセレクションするとPが効かなくなり、Aが効く虫に戻る。

AとCを混合すると効力アップ

ACの関係に戻って、さらに興味あることは、この抵抗性のツマグロヨコバイに対して、実用的にはAとCの混合物が一層有効なことである（Takahashi et al. 1977）。

このことは、個々の変異がいかに僅かであっても（たとえば変異の種類が複数であるとか、何らかの条件で）化合物側1分子に対する生物側1分子という反応だけでなく、それ以上の組み合わせの効果が生じ得ることを示している。

オスとメスとの交信物質の場合は？

以上のことは、殺虫剤側の分子の大きな違いはもちろん、僅かな違いでも生物側のタンパク質分子が識別して無効となり、一方このこの無効化合物も、生物側の分子の僅かな変異にともない有効化合物として受け入れられることと、その変異が遺伝的なものであることを示している。これはある種の化合物に対する人間の味覚や、ある種の色彩に対する人間の色覚に遺伝的な個人差があることなどと共通する事実である。

これが殺虫剤や抗生物質などではなく、自分と同じ種を認識して交尾交配を保証する（性フェロモンのような）化学物質や音感のような物理的ファクターであったらどうであろうか。

Butenandtら（1961）は、カイコのメス成虫が放出しオス成虫が感受して交尾行動を起こす物質

の化学構造を初めて明らかにした。重要なことは、平面的に書けば同じ化合物であっても、立体構造が異なると無効になることである（Butenandt und Hecher 1961, Truscheit und Eiter 1962）。化合物のごく僅かな違いで効果が激減またはほとんど無くなることは、以後のフェロモンの研究でも通例となっている（石井 1969, 湯島 1976, 中村・玉木 1983）。

フェロモンに関する突然変異

フェロモンのように生物自身が生産放出する化合物の構造は、目や皮膚の色のような形質、あるいは、それを決める物質や構造と同様に、変異が生じてても不思議はない。すなわち、遺伝子の変異によって、僅かな変化が当面の生活能力に対して悪影響なしに生ずる可能性がある。

もちろん、遺伝子の本体のDNAがフェロモンを直接合成するわけではなく、一連の酵素が働くであろうが、酵素タンパクがDNAの情報通りに合成される以上、フェロモンの構造の僅かな変異が、遺伝子のわずかな変異だけで発生することには変わりがない。

フェロモンの変異は、僅かであればあるほど、その構造の変わりやすいところから変わると思われる。言い換えれば、変わるべくして変わる一定の傾向があって当然であろう（たとえば、異性体化や、 $R-OH \rightarrow R-CHO \rightarrow R-COOH \rightarrow R-COOR$ や、 $R-CH_2-R \rightarrow R-C_2H_4-R$ など）。その結果、同一の変異が高い頻度で起こること、例えば同じ内容の変異が異なる地方の少なからぬ個体で発生する可能性がある。

そして、この変異は僅かであっても、結果は重大である。すなわち、変異した個体（群）は、従来の異性個体（群）とは自然状態では自ら交配しない。つまり、遺伝的交流が行われなくなるのである。

フェロモン感受側の変異

ところで、フェロモン化合物を感受する相手異

性個体の感覚細胞中の感受部位（リセプター、想像では膜構造とか酵素の分子構造）の変異も、前述の殺虫剤を感受する酵素分子の変異例からみて、容易に期待できる。この場合も変わるべくして変わる一定の傾向があり得る。

何よりも、フェロモンとリセプターは、殺虫剤とそれを感受する酵素（や膜構造）のように、分子レベルでは構造的にも機能的にも対応があると考えられるから、変異が僅かであればあるほど、両者で対応した変異が起こる可能性が大きい。“対応” するということは、変異フェロモンと変異リセプターが互いに有効に働くことである。すなわち、変異した個体（群）同士が交配し、一系統を作り、従来の系統とは交配しないことである。

複数フェロモンの混合効果

前述の変異した昆虫に対する2種の殺虫剤の混合効果からみて、2種以上の化合物の組み合わせの効果もまた変異するであろう。実際、フェロモンの場合も、混合された時効果が示され、その混合比によって昆虫の反応の強さが異なる例が知られ（例えば、Tamaki et al. 1971）、複数のフェロモンをもつ種類がむしろ多いことや、さらに異なる近縁種が、同じ化合物組み合わせの異なる混合比に対して、それぞれ最大反応を示すことが知られている（湯島 1976, 深海 1986）。

2種以上の性フェロモンを生産するようになること、それに感受性となること、最適混合比を変えること、いずれも地理的隔離なしに生物自身の変異として可能であり、本質的に1種類の性フェロモンの場合と同様に考察できる。その場合、異性体のように、極めて近い2化合物の利用など、起こるべくして起こる現象の結果であろう。また、組み合わせと混合比は無数ともなるから、分化する個体群の種類の豊富さも期待できる。

見分けのつかない2群の形質

フェロモン関連の変異系統の個体は、もともと同種であったから、一見したところ、従来の系統

の個体と外見もその他の性質も見分けがつかないだろう。しかし、従来の系統とは自ら交配しない以上別種と言うべきであろう。

見分けがつかないと言っても、フェロモン関係以外の性質でも厳密に同じではあり得ない。生物は、同じ種類であっても、個体により遺伝形質が少しずつ異なるからである。ただ同種内では交配が行われ、個体間の形質の類似性が保たれ、その類似性は自然選択されることにより方向性を与えられるであろう。

交配が行われない上記の2群（種）の間では、もはや形質の類似性を保つ保証は無い。両者の外見その他の違いは次第に大きくなっても、小さくなることは難しいと言える。さらに、自然選択要素として相手の群の存在そのものが圧力要素になることが決定的な重要性を持つことになる。かくて、より一層の不妊化を含めて形質の分化が、両群間で不可避となろう。

単純環境での無交配の2群の優劣

ある環境内に住む1種類の昆虫の個体数は年々変動するが、無限には増加せず、ある範囲内の数を示すのが現実である。上記のような変異の結果、一見区別できないが交配せぬ2群が同じ環境に生じた場合、限りある生息個体数を新旧2群（種）で分け合わねばならない。両者の数の比率はどうなるのか。上記変異個体群の一般生活能力は変わっていないとみられる。多少優れている場合さえあり得よう。重要なことは、それでも2群のそれぞれの個体の遺伝的な変異はやはり存在し、したがって両群に僅かな差は存在する事である。

せまい環境毎に短期的にみれば、2群の個体数の比率は偶然によることが多いであろう。しかし、長期的にみれば、この偶然に加えて、前述の両者間の多少の形質差とが必然的な影響を現してくると思われる。すなわち、両群が併存した時に、個体数を増加させるのに、一方の環境選好性、天敵を含む環境に対する抵抗性、等々を通じた生存率と増殖率が、他方の生存率や増殖率よりも有利に

働いても不思議はない。

いずれにせよ、個体数の比率をこのような関係で変化させることを「競争」と表現すると、単純な環境では競争によって一方の個体数が優勢になることが考えられる。

多様な環境での住み分け

単純な環境で両群の個体数の比率の変化がもっぱら偶然による場合もあるであろうが、長期的に見て一方がおおむね有利になることも起こる。その場合でも、多様な環境では他方が有利になる別の環境も存在するであろう。自然の環境は多様で、常に特定の一方だけが有利になると考えるより、それぞれの環境毎に有利な群（種）はまちまちであると考える方が自然であろう。

自分で移動できる昆虫であれば、両群の性質の違いにより、それぞれが進んで異なる環境を選ぶことも起こる。さらに、環境は季節や時間でも異なるから、個体がそれを選び、それによって生存個体を選択されることにもなる。いずれにせよ、2群の遺伝的性質の違いは拡大されて、一見して見分けがつくようになり、それぞれの環境をより専門的に、したがって、より有効に利用するようになると考えられる。

文 献

- Blanc, H. (1981) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 78: 3789-3793.
- Butenandt, A., R. Bechkmann, und D. Stamm (1961) *Z. Physiol. Chem.* 324: 84
- Butenandt, A., und E. Hecher (1961) *Angew. Chem.* 73: 349.
- Dujon, B. (1980) *Cell* 20: 185-197.
- 深海 浩 (1986) *化学* 41: (5) 336-337.
- Mama, H. (1976) *Appl. Ent. Zool.* 11: 239-247.
- Hama, H. and T. Iwata (1971) *Appl. Ent. Zool.* 6: 183-191.
- 浜弘司・岩田俊一 (1973) *応動昆誌* 17: 154-161.
- Hama, H., T. Iwata, T. Miyata, and T. Saito (1980) *Appl. Ent. Zool.* 15: 249-261.
- 石井象二郎 (1969) *昆虫生理活性物質* 196pp. 南江堂, 京都・東京.
- Iwata, T. and H. Hama (1972) *J. econ. Ent.* 65: 643-644.
- Iwata, T. and H. Hama (1981) *Appl. Ent. Zool.* 16: 37-44.
- Kearsey, S. E. and I. W. Craig (1981) *Nature* 290: 697-698.
- 中村和雄・玉木佳男 (1983) *性フェロモンと害虫防除* 202pp. 古今書院, 東京.
- Takahashi, Y., N. Kyomuro, and I. Yamamoto (1977) *J. Pesticide Sci.* 2: 467-470.
- Tamaki, Y., H. Noguchi, and T. Yushima (1971) *Appl. Ent. Zool.* 6 (3): 139-141.
- Truscheit, E. and K. Eiter (1962) *Ann. Chem.* 658: 65.
- Yamamoto, I., N. Kyomura, and Y. Tkahashi (1977) *J. Pesticide Sci.* 2: 463-466.
- 湯島 健 (1976) *昆虫のフェロモン (Up Biology)* 166pp. 東京大学出版会, 東京.

Foraging Populations and Control Strategies of Subterranean Termites in the Urban Environment, with Special Reference to Baiting

Peng-Soon Ngee^{1),*}, Tsuyoshi Yoshimura²⁾ and Chow-Yang Lee^{1),**}

1) School of Biological Sciences, Universiti Sains Malaysia, 11800 Penang, Malaysia.

2) Research Institute for Sustainable Humanosphere Kyoto University, Uji, Kyoto 611-0011, Japan.

(Received : January 14, 2004 ; Accepted : June 15, 2004)

This paper reviews the literature on foraging populations, and control of subterranean termites with special reference to baiting. Studies on foraging populations of subterranean termites generally involved population characterization and estimation of foraging territories. Population characterization was normally conducted using mark-recapture techniques (single or triple) by trapping subterranean termites in underground monitoring stations, followed by marking the insects using histological dyes. Methods of studying foraging territories of subterranean termites involved the use of radio isotopes, direct excavation, histological dyes, fluorescent paints and conducting agonistic behavioral experiments. Subterranean termite control strategies included chemical, biological and physical control methods. The soil treatment and baiting methods were common chemical methods, while the use of specific sand or granite particles, and stainless steel mesh are recent advances in physical exclusion method. Baiting is a relatively popular method which takes the advantage of social nature and foraging behaviour of subterranean termites where food sharing among the workers and nestmates through trophallaxis could enable the transfer of slow-acting toxicant to the whole colony. Many potential active ingredients as bait toxicants had been evaluated including metabolic inhibitors, fungi (bioagents) and insect growth regulators (IGRs), but only the latter has been shown to give more promising results and could effect colony elimination.

Key words: Foraging populations, Control strategies, Baiting, Subterranean termites

* Present address: Kiwi Manufacturing Sdn Bhd., Homesafe Products (M) Sdn Bhd, 8, Jalan Hasil, Kawasan Tampoi, 81200 Johor Bahru, Johor, Malaysia.

** Corresponding author: chowyang@usm.my

1998). Soil treatment is referred as the application of a layer of chemical barrier preventing the termites from entering into the building. The withdrawal of chlorinated hydrocarbon soil termiticides (eg. chlordane) had led to numerous extensive research on other potential soil termiticides for subterranean termite control (Su and Scheffrahn, 1990; Smith and Rust, 1991; Grace *et al.*, 1993; Su *et al.*, 1993b; Rust and Smith, 1993; Smith and Rust, 1993a; Thomas *et al.*, 1993; Thomas and Robinson, 1994; Su *et al.*, 1995a; Robinson and Barlow, 1996; Forschler and Townsend, 1996b; Su *et al.*, 1999; Gahlhoff and Koehler, 2001).

Subsequent candidates of soil termiticides after chlorinated hydrocarbon compounds were organophosphates and pyrethroids. Organophosphates such as chlorpyrifos generally kill termites quickly upon contact, resulting in a large number of corpses in a localized area. In comparison, pyrethroids are repellents which deter termites from penetrating through treated substrates. Although the mechanism of prevention by organophosphates and pyrethroids may differ, both groups provide an effective protection of structures from subterranean termites when properly applied in soil.

A relatively new generation of soil-applied termiticide, imidacloprid posed lethal effects to subterranean termite *R. flavipes* in laboratory (Ramakrishnan *et al.*, 2000). Imidacloprid is an insecticide exhibiting low mammalian toxicity. It acts on the insect nervous system by binding to the acetylcholine binding sites, called nicotinic receptors, on receiving nerve cells. This mode of action prevents transmission of information at these binding sites, resulting a lasting impairment of the nervous system and eventually, death of the insect. However, a recent study reported by Thorne and Breisch (2001) revealed that certain concentrations of imidacloprid may affect termite foraging

behaviour, preventing treated termites from entering the treated area. Another relatively new soil termiticide is fipronil, which was known to allow longer toxicant transmission via allogrooming and termite-termite interaction (Cross *et al.*, 2002).

Su and Scheffrahn (1990) pointed out that the use of chemical for soil treatment around and beneath the buildings tend to kill only a small portion of the termites that get contacted with the termiticides. If the buildings are not properly treated, the remaining large portion of termites will continue to forage and attack the buildings. Besides that, the efficacy of the termiticides are very much affected by environmental factors such as the soil types and their various biotic components (Forschler and Townsend, 1996b; Smith and Rust, 1993a; 1993b; Tamashiro *et al.*, 1987) such as population density of subterranean termite colonies (Jones, 1990b) and the defensive mechanism of subterranean termites (Su, 1982; Grace, 1991). Other factors include types of termiticides used (Su *et al.*, 1993b) and the depth of treatments (Su *et al.*, 1995b).

In addition to chemical treatment, several physical preventive methods were also adopted for subterranean termite control. Ebeling and Pence (1957) first reported the use of selected uniform size sand particles as barrier that could act as physical exclusion device against subterranean termites. During a routine termiticide evaluation, Tamashiro *et al.* (1987) rediscovered the finding of Ebeling and Pence (1957). The use of these uniform sized particles is based on the fact that the particles were too large for termites to displace with their mandibles, yet were small enough to prevent termites from penetrating through the gaps between them (Smith and Rust, 1990; Su *et al.* 1991b; Su and Scheffrahn, 1992). A good example of this physical barrier is the 'Granitgard®' which is currently registered in

important turning point when necrophobic behaviour was found in subterranean termite *C. formosanus* in the termiticide treated areas (Su, 1982; Su *et al.*, 1982). The fatty acids from the decomposing subterranean termites were suspected to give cues to other nestmates from getting near the treated areas. In addition, if a soil treatment was not properly done, the remaining large portion of the colony population will continue to seek untreated gaps to enter the buildings. On the contrary, termite bait acts by eliminating or suppressing colony that infest the structures. This reduces the risk of termite re-infestation, unless it is caused by a new colony. Because of its ability to eliminate termite colonies, baiting technology can be a stand-alone measure for long-term protection of structures (Thorne and Forschler, 2000; Grace and Su, 2001).

Su (1982) stressed on the importance of using a slow-acting and non-repellent active ingredient in termite baiting. Basically, there are three groups that meet the requirements of being the appropriate bait toxicant: (i) the metabolic inhibitors, (ii) biological control agents, and (iii) insect growth regulators (IGRs). Su *et al.* (1982) revealed that the evaluation of bait toxicants could not be based on termite mortality alone; the behavioural responses of the termites to the insecticides also had to be considered. This is because termites can seal off, or avoid treated areas and effectively protect themselves.

i) Metabolic inhibitors

Su *et al.* (1982) tested the possibility of using hydramethylnon for the control of subterranean termites *C. formosanus* in the laboratory. Hydramethylnon was found to be slow acting and non-repellent to the termites. However, field trial with hydramethylnon failed to eliminate colonies of *C. formosanus* (Su, 1982). Recently, the use of 0.3 % hydramethylnon in termite bait (Subterfuge®) was

reported to provide delayed mortality that allows transfer of lethal doses within the termite population, followed by a relatively rapid elimination of the termites (Klein, 2002).

Jones (1991) was the first to evaluate borate in baits for population control of field colonies of *H. aureus*. Subsequently, case studies by Forschler (1996) using abamectin and zinc borate-treated sawdust revealed the potential use of these toxicants against subterranean termites *Reticulitermes* sp. in the field. Results reported by Forschler, despite being inconsistent, showed changes of foraging behaviour of termites which indicated that borate-based toxicants had some impacts on the termite colonies.

Su and Scheffrahn (1991) and Su *et al.* (1995b) tested the sulfluramid (N-ethylperfluoro-octane-1-sulfonamide) (FirstLine® and Terminate®) and found that wooden boards impregnated with sulfluramid at higher concentration were initially accepted by termites, but were later avoided in the presence of untreated food sources. They also found that the termites' learning behaviour played an important role in bait evaluation studies. Subterranean termites that were initially exposed to sulfluramid at a higher concentration was later deterred from the food treated with lower concentration of sulfluramid. Grace *et al.* (2000) reported that sulfluramid at the concentration of less than 100 ppm may be desirable and effective against *C. formosanus*, but the time needed for termites to accumulate the lethal dose is crucial.

Other potential toxicants of this group include diiodomethyl para-tolyl sulfone (Su and Scheffrahn, 1988b) and boric acid (Mori, 1987).

ii) Fungi (bioagent)

The possible usage of pathogenic fungi in baits to control Formosan subterranean termite *C. formosanus* was pioneered by Lai (1977) and had been

discussed by Delate *et al.* (1995) and Jones *et al.* (1996). However, the conidia of the fungus were found to have in dormant stage in field colonies which likely due to temperature, humidity, inhibition by soil microorganisms and fungistatic secretions produced by termites.

A more successful case of using pathogenic fungus in the termite baiting system was reported by Milner (2001) where the formulated *M. anisopliae* bait matrix caused *N. exitiosus* to loss their reproductives and brood and this caused gradual decline of the colony.

iii) Insect growth regulators (IGRs)

Insect growth regulators have attracted great attention as promising bait toxicants. These active ingredients were known to have interfered with the normal developmental processes of insect growth. They induced abnormal physiological development stages which led to defective larvae, pupae or adults either through molt inhibition or hormonal superimpositions of the normal endocrinal control of the development (Palleske, 1997).

Researchers have also taken advantage of several aspects of termite biology to control subterranean termites using various types of potential IGRs. There are generally two classes of IGRs, namely juvenoids (juvenile hormone analogues [JHA] and juvenile hormone mimics [JHM]) and chitin synthesis inhibitors (CSI) (Su and Scheffrahn, 2000).

Subterranean termite colonies are known to rely solely on the worker caste for food (Haverty, 1977) and the excessive production of dependent castes such as soldiers and pre-soldiers causes colony imbalance (Hrды and Krecek, 1972; Okot-kotber, 1980). Also, the subterranean termites, especially those from the lower group are known to have pseudergates or false workers in their colony, which can readily moult to another caste (Miller, 1969). Consequently, specific IGRs were studied for the

above mentioned aspects.

Hrды and Krecek (1972) and Hrды *et al.* (1978) reported that by exposing subterranean termites such as *R. lucifugus santonensis* Feyt. to three JHAs, trans,cis-methyl 10-epoxy-3,7,11-trimethyl-2,6 tridecadienoate, methyl 10-chloro-3,7,11-trimethyl-2 dodecenoate and 10-epoxy-3,7,11-trimethyl-2,6-dodecadienoate, these JHAs caused superfluous number of pre-soldiers and / or pseudergate-soldier intercastes from the differentiation of larvae and pseudergates. Such disturbance to the normal proportion of colony castes can lead to increased mortality. The effects of JHA (ethyl [2-(p-phenoxy phenoxy) ethyl carbamate] on developmental stages of workers and nymphs of Japanese *R. speratus* were also reported by Doki *et al.* (1984) and Tsunoda *et al.* (1986).

Effects of methoprene were studied by Haverty and Howard (1979), Howard (1983), Su *et al.* (1985) and Haverty *et al.* (1989) against subterranean termite species *C. formosanus* and *Reticulitermes* spp. This JHA was found to induce large numbers of pre-soldiers and soldiers. This compound was also found to cause significant mortality to the termites by eliminating their symbiotic protozoan or causing ecdysis failure. However, the efficacy of methoprene was influenced by its concentration used and probably, the termite species as well. Another IGR that induced the formation of pre-soldiers and had lethal properties is pyriproxyfen or 2-[1-methyl-2(4-phen-oxyphenoxy) ethoxy] pyri-dine (Su and Scheffrahn, 1989).

Fenoxycarb impregnated in bait blocks was found to cause significant superfluous intercaste production without affecting the feeding behaviour of *C. formosanus* and *R. virginicus* (Jones, 1984). This compound also caused the larvae, workers, nymphs and alates of *R. virginicus* of this termite species to develop morphological abnormalities. However,

differences in food substrate altered the development of *C. formosanus* intercaste.

Besides JHA, CSIs are also known to cause an impact on insect developmental processes. The family of benzoyl urea insecticides acts on the chitin synthesis, which is restricted to arthropods (Pallaske, 1997); in another words, as moulting inhibitors or more specifically, disrupt the synthesis and deposit of chitin. This was achieved by inhibiting the function of the moulting enzyme called UDP-N-AG-Polymerase (chitin polymerase or chitin synthetase) or chitin-matrix for deposition. Examples of CSIs include diflubenzuron, lufenuron and hexaflumuron (Su and Scheffrahn, 1993; 1996). Hexaflumuron at the concentration of 0.5 % (w / w) is currently a registered active ingredient in a bait product for subterranean termite control in many parts of the world.

Field performance of hexaflumuron bait against subterranean termites, particularly *Coptotermes* and *Reticulitermes*, had been studied and reported by many researchers world-wide (Su, 1994; Grace *et al.*, 1996b; Su *et al.*, 1997; Tsunoda *et al.*, 1998; Demark and Thomas, 2000; Yates and Grace, 2000; Getty *et al.*, 2000; Sajap *et al.*, 2000; Potter *et al.*, 2001; Kistner and Sbragia, 2001; Lee, 2002a; 2002b; Su and Hsu, 2003). Almost all researchers reported elimination of termite colonies by hexaflumuron baits which can be achieved at a minimum of 25 days in the tropics. For a more complete list of the effects of hexaflumuron against subterranean termites, readers are urged to refer to Su (2003b).

Recently, a new chitin synthesis inhibitor, noviflumuron, [N{((3,5-dichloro-2-fluoro-4 (1,1,2,3,3,3-hexafluoropropoxy)phenyl)amino)carbonyl}-2,6-difluorobenzamide] has been tested for its potential as a bait toxicant (Smith *et al.*, 2002). This CSI was found to show faster activity than that of

hexaflumuron and with a broader spectrum of control particularly against cockroaches, fleas, ants, drywood and subterranean termites and houseflies (Ameen *et al.*, 2002; DeMark, 2002; Suiter, 2002).

The increasing availability of bait systems for the control of active termite infestations is already significantly affecting termite management practices in many parts of the world (Lenz and Evans, 2002). Therefore, more changes to existing termite bait technology are anticipated in future.

Two considerations should be given priority when designing a bait matrix i. e. the quality and the quantity of matrix (Lenz and Evans, 2002). Smythe and Carter (1970) and Morales-Ramos and Rojas (2001) also pointed out the important of relationship between wood species and termite wood preference. Subterranean termites show different feeding responses when exposed to various types of wood and wood extractives within the wood (Carter, 1979; Carter and Beal, 1982; Carter *et al.*, 1983; Su and Tamashiro, 1986; Waller, 1989; Sornnuwat *et al.*, 1995; Ngee *et al.*, 2004). Smythe *et al.* (1971) showed that *R. flavipes* attacked two times more on the wood decayed by fungus. When presented with choice, subterranean termites readily attack certain wood more than others (Edwards and Mill, 1986). The applicability of stream-treated larch wood (*Larix leptolepis*) as bait matrix against two Japanese subterranean termites has also been explored (Doi *et al.*, 1998; 1999) and is now commercialized in a bait system in Japan.

The general objective of the termite bait matrix, in addition to consideration of huge production and cost reduction, is to formulate a bait matrix that is effective against all termite species (Lenz and Evans, 2002). However, this is always difficult to achieve due to biological variations with different termite species. For example, Lee (2002a; 2002b) reported the poor response of several secondary

termite pest species (eg. *Macrotermes gilvus* Hagen, *G. sulphureus*, *Microt. pakistanicus*) to paper-based termite bait matrix in Malaysia. Therefore, there have been some efforts to enhance the palatability and attractiveness of bait matrix by adding in the phagostimulants or nutritional supplements (Henderson *et al.*, 1994; Reinhard *et al.*, 2002).

Waller and La Fage (1987) reported that in the presence of rich food supply, termite food consumption was found to increase in comparison with normal situations. However, the food quantity may not necessary reflect the bait system (Lenz and Evans, 2002). An alternative way of doing this is to use more bait stations, instead of using one that contains large volume or capacity of matrix. Furthermore, the degree of influences resulted from either the quality or quantity of the bait matrix on bait acceptance need to be determined, as well as the suitability and ease in handling the system in real situations.

Future research directions

There has been extremely limited biological information on the foraging populations and territories of many termite pest species, particularly peridomestic species from lower (*Schedorhinotermes*) and higher termite groups from the tropics such as *Macrotermes*, *Microtermes*, *Microcerotermes*, *Odontotermes* and *Globitermes*. Numerous opportunity lies ahead for termite researchers to explore these aspects of termite biology. Foraging population and territory of introduced species such as *C. formosanus* was often thought to be larger than those in their native land; however, no information is available to-date. Newer control strategies against subterranean termites have been relatively promising than before; however, there is a serious need to address the issue of lack of palatability of bait matrices against many higher termite species. It was also

thought that chitin synthesis inhibitor could not possibly eliminate higher termite colonies due to the large number of true (adult) workers; however, this was yet to be proven and thus promises a great opportunity for research.

Acknowledgements

The authors would like to express their heartfelt thanks to Nan-Yao Su (University of Florida, Fort Lauderdale, FL, U. S. A.) for constructive criticism on the manuscript draft; JSPS-LIPI Core University Program in the field of wood science for a travelship granted to the last author (CYL) to Wood Research Institute (currently known as Research Institute for Sustainable Humanosphere), Kyoto University, Japan, that has resulted in the completion of this paper.

References

- Ameen, A., W. Kaakeh, C. L. Wang and G. W. Bennett (2002) Laboratory and field efficacy of noviflumuron formulations against the German cockroach. In "Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests" (Jones, S. C., J. Zhai and W. H. Robinson, eds), pp. 147-153, Pocahontas Press, Blacksburg, VA, USA.
- Badawi, A., A. A. Faragalla and A. Dabbour (1984) Population studies of some termites in Al-Kharj Oasis, central of Saudi Arabia. *Z. angew. Entomol.* 97: 253-261.
- Begon, M. (1979) *Investigating animal abundance: Capture-recapture for biologists*. University Park, Baltimore, MD. 97 pp.
- Carter, F. L. (1979) Responses of *Reticulitermes flavipes* to selected North American hardwoods and their extracts. *Int. J. Wood Preserv.* 1: 153-160.
- Carter, F. L. and R. H. Beal (1982) Termite

- responses to susceptible pine wood treated with antitermitic wood extracts. *Int. J. Wood Preserv.* 2 : 185-191.
- Carter, F. L., S. C. Jones, J. K. Mauldin and C. R. D. Camargo (1983) Responses of *Coptotermes formosanus* Shiraki to extracts from five Brazilian hardwoods. *Mat. Organismis.* 95 : 5-14.
- Cornelius, M. L. and J. K. Grace (1994a) Behavioral responses of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) to semiochemicals of seven ant species. *Environ. Entomol.* 23 : 1524 -1528.
- Cornelius, M. L. and J. K. Grace (1994b) Effect of two ant species (Hymenoptera: Formicidae) on the foraging and survival of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ. Entomol.* 25 : 85-89.
- Cornelius, M. L., J. K. Grace, P. W. Ford and B. S. Davidson (1995) Toxicity and repellency of semiochemicals extracted from a dolichoderine ant (Hymenoptera: Formicidae) to the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ. Entomol.* 24 : 1263-1269.
- Cross, R. K., L. Maistrello and G. Henderson (2002) Behavioral effects of fipronil and imidacloprid on *Coptotermes formosanus*. In "Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests" (Jones, S. C., J. Zhai and W. H. Robinson, eds), p. 486, Pocahontas Press, Blacksburg, VA, USA.
- Culliney, T. W. and J. K. Grace (2000) Prospects for the biological control of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) with special reference to *Coptotermes formosanus*. *Bull. Entomol. Res.* 90 : 9-21.
- Darlington, J. P. E. C. (1984) A method for sampling the population of large termite nest. *Ann. Appl. Biol.* 104 : 427-436.
- Delate, K. M., J. K. Grace and C. H. M. Tome (1995) Potential use of pathogenic fungi in baits to control the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Appl. Entomol.* 119 : 429-433.
- DeMark, J. J. (2002) Field efficacy of noviflururon and spinosad applied to mounds for control of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae). In "Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests" (Jones, S. C., J. Zhai and W. H. Robinson, eds), pp. 439-441, Pocahontas Press, Blacksburg, VA, USA.
- DeMark, J. J. and J. D. Thomas (2000) Seasonal activity, wood consumption rates and response to above-ground delivery of hexaflumuron-treated bait to *Reticulitermes flavipes* (Isoptera : Rhinotermitidae) in Pennsylvania and Wisconsin. *Sociobiology* 36 : 181-200.
- Doi, S., Y. Kurimoto, W. Ohmura, S. Ohara, M. Aoyama and T. Yoshimura (1999) Effects of heat treatments of wood on the feeding behavior of two subterranean termites. *Holzfor-schung* 53 : 225-229.
- Doi, S., M. Takahashi, T. Yoshimura, T. Kubota and A. Adachi (1998) Attraction of steamed Japanese larch (*Larix leptolepis* (Sieb. et Zucc.) Gord.) heartwood to a subterranean termite *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *Holzfor-schung* 52 : 7-12.
- Doki, H., K. Tsunoda and K. Nishimoto. (1984). Effect of juvenile hormone analogues on caste-differentiation of the termite, *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Isoptera : Rhinotermitidae). *Mat. Organismis.* 19 : 175-187.
- Ebeling, W. and R. J. Pence (1957) Relation of particle size on the penetration of subterranean termites through barriers of sand or cinders. *J. Econ. Entomol.* 50 : 690-692.

- Edwards, R. and A. E. Mill (1986) *Termite in buildings*. Rentokil Limited, East Grinstead, UK.
- Evans, T. A. (1997) Evaluation of markers for Australian subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae & Termitidae). *Sociobiology* 29: 277-292.
- Evans, T. A., M. Lenz and P. V. Gleeson (1998) Testing assumptions of mark-recapture protocols for estimating population size, using Australian mound-building, subterranean termites. *Ecol. Entomol.* 23: 139-159.
- Evans, T. A., M. Lenz and P. V. Gleeson (1999) Estimating population size and forager movement in a tropical subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ. Entomol.* 28: 823-830.
- Forschler, B. T. (1994) Fluorescent spray paint as a topical marker on subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 24: 27-38.
- Forschler, B. T. (1996) Baiting *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) field colonies with abamectin and zinc borate-treated cellulose in Georgia. *Sociobiology* 28: 459-484.
- Forschler, B. T. and M. L. Townsend (1996a) Mark-release-recapture estimates of *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae) colony foraging populations from Georgia, USA. *Environ. Entomol.* 25: 952-962.
- Forschler, B. T. and M. L. Townsend (1996b) Mortality of Eastern subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) exposed to four soils treated with termiticides. *J. Econ. Entomol.* 89: 678-681.
- French, J. R. J., B. Ahmed and A. Trajstman (2003) Laboratory and field evaluation of granite aggregate as a physical barrier against subterranean termites of the genus *Coptotermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 42: 129-149.
- French, J. R. J. and P. J. Robinson (1981) Baits for aggregating large numbers of subterranean termites. *J. Aust. Entomol. Soc.* 20: 75-76.
- French, J. R. J. and P. J. Robinson (1985) A technique used on mound of *Coptotermes lacteus* to screen potential bait substrates. *J. Aust. Entomol. Soc.* 24: 111-112.
- Fujii, J. K. (1975). Effects of an entomogenous nematode, *Neoaplectana carpocapsae* Weiser, on the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki, with ecological and biological studies on *C. formosanus*. Ph. D. dissertation. University of Hawaii, Honolulu, U. S. A.
- Gahlhoff, J. E. and P. G. Koehler. (2001) Penetration of Eastern subterranean termite into soil treated at various thickness and concentrations of Dursban TC and Premise 75. *J. Econ. Entomol.* 94: 486-491.
- Getty, G. M., M. I. Haverty, K. A. Copren and V. R. Lewis (2000) Response of *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae) in Northern California to baiting with hexaflumuron with Sentricon Termite Colony Elimination System. *J. Econ. Entomol.* 93: 1498-1507.
- Grace, J. K. (1989). A modified trap technique for monitoring *Reticulitermes* subterranean termite populations (Isoptera: Rhinotermitidae). *Pan Pac. Entomol.* 65: 381-384.
- Grace, J. K. (1991). Response of Eastern and Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) to borate dust and soil treatments. *J. Econ. Entomol.* 84: 1753-1757.
- Grace, J. K. and A. Abdallay (1990) A short-term dye for marking Eastern subterranean termites *Reticulitermes flavipes* (Koll) (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Appl. Entomol.* 109: 71-75.

- Grace, J. K., A. Abdallay and K. R. Farr (1989) Eastern subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) foraging territories and populations in Toronto. *Can. Entomol.* 121: 551-556.
- Grace, J. K. and N. Y. Su (2001) Evidence supporting the use of termite baiting systems for long-term structural protection (Isoptera). *Sociobiology* 37: 301-310.
- Grace, J. K., C. H. M. Tome, T. G. Shelton and R. J. Oshiro (1996b) Baiting studies and considerations with *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Hawaii. *Sociobiology* 23: 511-520.
- Grace, J. K. and R. T. Yamamoto (1994) Simulation of remedial borate treatments intended to reduce attack on Douglas-Fir lumber by the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 87: 1547-1554.
- Grace, J. K., R. T. Yamamoto and C. H. M. Tome (2000) Toxicity of sulfluramid to *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 35: 457-466.
- Grace, J. K., J. R. Yates, M. Tamashiro and R. T. Yamamoto (1993) Persistence of organochlorine insecticides for Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) control in Hawaii. *J. Econ. Entomol.* 86: 761-766.
- Grace, J. K., J. R. Yates, C. H. M. Tome and R. J. Oshiro (1996a) Termite-resistant construction: Use of a stainless steel mesh to exclude *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 28: 365-372.
- Haagsma, K. A. and M. K. Rust (1993) Two marking dyes useful for monitoring field populations of *Reticulitermes hesperus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 23: 155-164.
- Haagsma, K., M. K. Rust, D. A. Reiersen, T. H. Atkinson and D. Kellum (1995) Formosan subterranean termite established in California. *Calif. Agric.* 49: 30-33.
- Hanel, H. and J. A. L. Watson (1983) Preliminary field tests on the use of *Metarhizium anisopliae* for the control of *Nasutitermes exitiosus* (Hill) (Isoptera: Termitidae). *Bull. Entomol. Res.* 73: 305-313.
- Haverty, M. I. (1975) Density of colonies and spatial distribution of foraging territories of the desert subterranean termite, *Heterotermes aureus* (Snyder). *Environ. Entomol.* 4: 105-109.
- Haverty, M. I. (1977) The proportion of soldiers in termite colonies: A list and a bibliography. *Sociobiology* 2: 199-216.
- Haverty, M. I. and R. W. Howard (1979) Effects of insect growth regulators on subterranean termite: Induction of differentiation, defaunation, and starvation. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72: 503-508.
- Haverty, I. M., N. Y. Su, M. Tamashiro and R. Yamamoto (1989) Concentration-dependent presoldier induction and feeding deterrence: Potential of two insect growth regulators for remedial control of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 82: 1370-1374.
- Henderson, G., M. L. Kirby and J. Chen (1994) Feeding stimulants to enhance bait acceptance by Formosan termites. International Research Group of Wood Preservation Document No. IRG/WP/94-10055.
- Howard, R. W. (1983) Effects of methoprene on binary caste groups of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ. Entomol.* 12: 1059-1063.
- Howard, R. W., S. C. Jones, J. K. Mauldin and R. H. Beal (1982) Abundance, distribution, and colony size estimates for *Reticulitermes* spp.

- (Isoptera: Rhinotermitidae) in Southern Mississippi. *Environ. Entomol.* 11: 1290-1293.
- Hrdy, I. and J. Krecek (1972) Development of superfluous soldiers induced by juvenile hormone analogues in the termite, *Reticulitermes lucifugus santonensis*. *Insect. Soc.* 14: 104-109.
- Hrdy, I., J. Krecek and Z. Zuskova (1978) Juvenile hormone analogues: Effects on the soldier caste differentiation in termites (Isoptera). *Vest. Cesk. Spol. Zool.* 4: 260-269.
- Johnson, K. A. and W. G. Whitford (1975) Foraging ecology and relative importance of subterranean termites in Chihuahuan desert ecosystems. *Environ. Entomol.* 4: 66-70.
- Jones, S. C. (1984) Evaluation of two insect growth regulators for the bait-block method of subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) control. *J. Econ. Entomol.* 77: 1086-1091.
- Jones, S. C. (1990a) Delineation of *Heterotermes aureus* (Isoptera: Rhinotermitidae) foraging territories in a Sonoran desert grassland. *Environ. Entomol.* 19: 1047-1054.
- Jones, S. C. (1990b) Effects of population density on tunneling by subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) through treated soil. *J. Econ. Entomol.* 83: 875-878.
- Jones, S. C. (1991) Field evaluation of boron as a bait toxicant for control of *Heterotermes aureus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 19: 187-209.
- Jones, W. E., J. K. Grace and M. Tamashiro (1996) Virulence of seven isolates of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* to *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ. Entomol.* 25: 481-487.
- King, E. G. and W. T. Spink (1969) Foraging galleries of the subterranean termite, *Coptotermes formosanus*, in Louisiana. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 62: 536-542.
- Kirton, L. G. and A. H. H. Wong (2001) The economic important and control of termite infestations in relation to plantation forestry and wood preservation in Peninsular Malaysia: An overview. *Sociobiology* 37: 325-349.
- Kirton, L. G., A. H. H. Wong and S. C. Koo (2000) An overview of the economic importance and control of termites in plantation forestry and wood preservation in Peninsular Malaysia. International Research Group on Wood Preservation Document No. IRG/WP/00-10382.
- Kistner, D. H. and R. J. Sbragia (2001) The use of the Sentricon™ Termite Colony Elimination System for controlling termites in difficult control sites in Northern California. *Sociobiology* 37: 265-280.
- Klein, C. (2002). Subterfuge® termite bait for control of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in the United States. In "Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests" (Jones, S. C., J. Zhai and W. H. Robinson, eds), pp. 341-344, Pocahontas Press, Blacks-burg, VA, USA.
- La Fage, J. P., W. L. Nutting and M. I. Haverty (1973) Desert subterranean termites: A method for studying foraging behavior. *Environ. Entomol.* 2: 954-956.
- La Fage, J. P., N. Y. Su, M. J. Jones and G. R. Esenther (1983) A rapid method for collecting large numbers of subterranean termites from wood. *Sociobiology* 7: 305-309.
- Lai, P. Y. (1977) Biology and ecology of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* and its susceptibility to the entomogenous fungi, *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae*. Ph. D thesis. University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, USA. 140 pp.
- Lai, P. Y., M. Tamashiro, J. K. Fujii, J. R. Yates and N. Y. Su (1983) Sudan Red 7B, a dye

- marker for *Coptotermes formosanus*. *Proc. Hawaii Entomol. Soc.* 24 : 277-282.
- Lee, C. Y. (2002a). Control of foraging colonies of subterranean termites *Coptotermes travians* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Malaysia using hexaflumuron baits. *Sociobiology* 39 : 411-416.
- Lee, C. Y. (2002b) Subterranean termite pests and their control in the urban environment in Malaysia. *Sociobiology* 40 : 3-9.
- Lee, C. Y. (2004) Current termite management in Peninsular Malaysia. Proceedings of the First Pacific Rim Termite Research Group meeting, Penang, Malaysia, March 8-9, p. 37-42.
- Lee, C. Y. and K. M. Chung, (2003) Termites. In "Urban Pest Control-A Malaysian Perspective. Second Edition" (Lee, C. Y., J. Zairi, H. H. Yap and N. L. Chong, eds.), pp. 99 - 111, Universiti Sains Malaysia.
- Lee, C. Y., P. S. Ngee and L. C. Lee (2003a) Foraging populations and territories of mound-building subterranean termite, *Microtermes pakistanicus* (Isoptera: Macrotermitinae). *Sociobiology* 41 : 307-316.
- Lee, C. Y., J. Yap, P. S. Ngee and J. Zairi (2003b) Foraging colonies of a higher mound-building subterranean termite, *Globitermes sulphureus* (Haviland) in Malaysia. *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.* 14 : 105-112.
- Lenz, M. and T. A. Evans (2002) Termite bait technology: Perspectives from Australia. In "Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests" (Jones, S. C., J. Zhai and W. H. Robinson, eds), pp. 27-36, Pocahontas Press, Blacksburg, VA, U. S. A.
- Lin, S. Q. (1987) Present status of *Coptotermes formosanus* and its control in China. In "Biology and control of the Formosan subterranean termite" (Tamashiro, M. and N. Y. Su, eds), pp. 31-42, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, U. S. A.
- Liu, Y. Z., Y. Jiang, X. Y. Su, X. F. Pen, H. J. Wei, W. P. Shi and G. Q. Tang (1998) *Biology and control of termites in China*. Chengdu Science and Technology University, China. 254 pp.
- Logan, J. W. M., R. H. Cowie and T. G. Wood (1990) Termite (Isoptera) control in agriculture and forestry by non-chemical methods: A review. *Bull. Entomol. Res.* 80 : 309-330.
- Mauldin, J. K. and R. H. Beal (1989) Entomogenous nematodes for control of subterranean termites, *Reticulitermes* spp. (Isoptera : Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 82 : 1638-1642.
- Miller, E. M. (1969). Caste differentiation in the lower termites. In "Biology of termites. Vol. 1" (Krishna, K. and F. M. Weesner, eds.), pp. 283-307, Academic Press, New York.
- Miller, L. R. (1993). Fluorescent dyes as markers in studies of foraging biology of termite colonies. *Sociobiology* 23 : 127-134.
- Milner, R. J. (2001) Application of biological control agents in mound building termite-Experiences with *Metarhizium* in Australia. Abstract. Proceeding of 2nd International Symposium on *Coptotermes formosanus*. New Orleans, Louisiana, U. S. A.
- Morales-Ramos, J. A. and G. M. Rojas (2001) Nutritional ecology of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) : Feeding response to commercial wood species. *J. Econ. Entomol.* 94 : 516-523.
- Mori, H. (1987). The Formosan subterranean termite in Japan : Its distribution, damage, and current and potential control measures. In "Biology and control of the Formosan subterranean termite" (Tamashiro, M. and N. Y. Su, eds), pp. 23-26, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, U. S. A.
- Ngee, P. S. and C. Y. Lee (2002) Colony characteri-

- zation of a mound-building subterranean termite, *Globitermes sulphureus* (Isoptera: Termitidae) using modified single-mark recapture technique. *Sociobiology* 40 : 525-532.
- Ngee, P. S., A. Tashiro, T. Yoshimura, J. Zairi and C. Y. Lee (2004) Wood preferences of selected Malaysian subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae, Termitidae). *Sociobiology* 43 : 535-550.
- Nutting, W. L. and S. C. Jones (1990) Methods for studying the ecology of subterranean termites. *Sociobiology* 17 : 167-189.
- Ohmura, W., S. Doi, M. Aoyama and S. Ohara (2000) Antifeedant activity of flavonoids and related compound against the subterranean termite *Coptotermes formosanus*. *J. Wood Sci.* 46 : 149-153.
- Okot-Kotber, B. M. (1980) The influence of juvenile hormone analogue on soldier differentiation in the higher termite, *Macrotermes michaelseni*. *Physiol. Entomol.* 5 : 407-416.
- Osbrink, W. L., R. H. Scheffrahn, N.Y. Su and M. K. Rust (1987) Laboratory comparisons of sulfuryl fluoride toxicity and mean time of mortality among ten termite species (Isoptera: Hodotermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 80 : 1044-1047.
- Pallaske, M. (1997). Insect growth regulators: modes of action and mode of action-dependent peculiarities in the evaluation of the efficacy for their use in wood preservation. Int. Res. Group on Wood Preser. Document No. IRG /WP/97-30155.
- Pearce, M. J. (1997) *Termites-Biology and pest management*. CAB International, New York. 172 pp.
- Pearce, M. J., R. H. Cowie, A. S. Pack and D. Reavey (1990) Intraspecific aggression, colony identity and foraging distances in Sudan *Microtermes* spp. (Isoptera: Termitidae: Macrotermitinae). *Ecol. Entomol.* 15 : 71-77.
- Potter, M. F., E. A. Eliason and K. Davis (2001) Managing subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in the Midwest with hexaflumuron bait and placement considerations around structures. *Sociobiology* 38 : 565-584.
- Ramakrishnan, R., D. R. Suiter, C. H. Nakatsu and G. W. Bennett (2000) Feeding inhibition and mortality in *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) after exposure to imidacloprid-treated soils. *J. Econ. Entomol.* 93 : 422-428.
- Reinhard, J., M. J. Lacey and M. Lenz (2002) Application of the natural phagostimulant hydroquinone in bait systems for the termite management (Isoptera). *Sociobiology* 39 : 213-229.
- Robinson, W. H. and R. A. Barlow (1996) Aqueous foam for delivering termiticide to subslab voids. *Med. Entomol. Zool.* 47 : 77-81.
- Rust, M. K. and J. L. Smith, J. L. (1993) Toxicity and repellency of components in formulated termiticides against Western subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 86 : 1131-1135.
- Sajap, A. S. (1999) Detection of foraging activity of *Coptotermes curvignathus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in a *Hevea brasiliensis* plantation in Malaysia. *Sociobiology* 33 : 137-143.
- Sajap, A. S. and F. Aloysius (2000) Effects of leaf extracts of *Azadirachta excelsa* on *Coptotermes curvignathus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 36 : 497-503.
- Sajap, A. S., S. Amit and J. Welker (2000) Evaluation of hexaflumuron for controlling the subterranean termite *Coptotermes curvignathus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Malaysia. *J. Econ. Entomol.* 93 : 429-433.

- Salih, A. G. M. and J. W. M. Logan (1990) Histological dyes for marking *Microtermes lepidus* (Isoptera: Macrotermitinae). *Sociobiology* 16: 247-250.
- Smith, J. L. and M. K. Rust. (1990) Tunneling response and mortality of the western subterranean termite, *Reticulitermes hesperus* (Isoptera: Rhinotermitidae) to soil treated with insecticides. *J. Econ. Entomol.* 83: 1395-1401.
- Smith, J. L. and M. K. Rust. (1991) Vapor activity of insecticides used for subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) control. *J. Econ. Entomol.* 84: 181-184.
- Smith, J. L. and M. K. Rust (1993a) Cellulose and clay in sand affects termiticide treatments. *J. Econ. Entomol.* 86: 53-60.
- Smith, J. L. and M. K. Rust (1993b) Influence of temperature on tunneling, feeding rates, and oxygen requirements of the Western subterranean termite, *Reticulitermes hesperus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 21: 225-236.
- Smith, M. S., L. L. Karr, E. K. King, N.W. Kline, R. J. Sbragia, J. J. Sheet and M. Tolley (2002) Noviflumuron activity in household and structural insect pests. In "Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests" (Jones, S. C., J. Zhai and W. H. Robinson, eds), pp. 345-353, Pocahontas Press, Blacksburg, VA, U. S. A.
- Smythe, R. V. and F. L. Carter (1970). Feeding responses to sound wood by *Coptotermes formosanus*, *Reticulitermes flavipes*, and *R. virginicus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 841-846.
- Smythe, R. V., F. L. Carter and C. C. Baxter (1971) Influence of wood decay on feeding and survival of the Eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 64: 59-62.
- Sornnuwat, Y., K. Tsunoda, T. Yoshimura, M. Takahashi and C. Vongkaluang (1996) Foraging populations of *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae) in an urban area. *J. Econ. Entomol.* 89: 1485-1490.
- Sornnuwat, Y., C. Vongkaluang, T. Yoshimura, K. Tsunoda and M. Takahashi (1995) Natural resistance of seven commercial timbers used in building construction in Thailand to subterranean termite, *Coptotermes gestroi* Wasmann. *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.* 7: 146-150.
- Spragg, W. T. and R. Paton (1980) Tracing, trophallaxis and population measurement of colonies of subterranean termites (Isoptera) using a radioactive tracer. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73: 708-714.
- Su, N. Y. (1982) A ethnological approach to the remedial control of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki. Ph. D. thesis University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, U. S. A. 124 pp.
- Su, N. Y. (1994) Field evaluation of a hexaflumuron bait for population suppression of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 87: 389-397.
- Su, N. Y. (2003a) Overview of the global distribution and control of the Formosan subterranean termite. *Sociobiology* 41: 7-16.
- Su, N. Y. (2003b) Baits as a tool for population control of the Formosan subterranean termite. *Sociobiology* 41: 177-192.
- Su, N. Y., P. M. Ban, V. Chew and R. H. Scheffrahn (1999) Size and edge effects of concrete plots on chlorpyrifos degradation in sub-slab sand. *J. Econ. Entomol.* 92: 409-415.
- Su, N. Y., P. M. Ban and R. H. Scheffrahn (1991a) Evaluation of twelve dye markers for population studies of the Eastern and Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae).

- Su, N. Y. and R. H. Scheffrahn (2000) Termites as pests of buildings. In *"Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology"* (Abe, T., D. E. Bignell and M. Hagashi, eds), pp. 437-453, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Su, N. Y., R. H. Scheffrahn and P. M. Ban (1988) Retention time and toxicity of a dye marker, Sudan Red 7B, on Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Entomol. Sci.* 23: 235-239.
- Su, N. Y., R. H. Scheffrahn and P. M. Ban (1991b) Uniform size particle barrier: A physical exclusion device against subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 84: 912-916.
- Su, N. Y., R. H. Scheffrahn and P. M. Ban (1993b) Barrier efficacy of pyrethroid and organophosphate formulations against subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 86: 772-776.
- Su, N. Y., R. H. Scheffrahn and P. M. Ban (1995b) Effects of sulfluramid-treated bait blocks on field colonies of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 88: 1343-1348.
- Su, N. Y. and M. Tamashiro (1986) Wood-consumption rate and survival of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) when fed one of six woods used commercially in Hawaii. *Proc. Hawaii. Entomol. Soc.* 26: 109-113.
- Su, N. Y. and M. Tamashiro (1987) An overview of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in the world. In *"Biology and control of the Formosan subterranean termite"* (Tamashiro, M. and Su, N. Y., eds.), pp. 3-15, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, U. S. A.
- Su, N. Y., M. Tamashiro and M. I. Haverty (1985) Effects of three insect growth regulators, feeding substrates, and colony origin on survival and pre-soldier production of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 78: 1259-1263.
- Su, N. Y., M. Tamashiro, J. R. Yates and M. I. Haverty (1982) Effect of behavior on the evaluation of insecticides for prevention of or remedial control of Formosan subterranean termite. *J. Econ. Entomol.* 75: 188-193.
- Su, N. Y., M. Tamashiro, J. R. Yates and M. I. Haverty (1984) Foraging behavior the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ. Entomol.* 4: 1466-1470.
- Su, N. Y., M. Tamashiro, J. R. Yates, P. Y. Lai and M. I. Haverty (1983b) A dye, Sudan Red 7B, as a marking material for the foraging studies with the Formosan subterranean termite. *Sociobiology* 8: 91-97.
- Su, N. Y., G. S. Wheeler and R. H. Scheffrahn (1995a) Subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) penetration into sand treated at various thickness with termiticides. *J. Econ. Entomol.* 88: 1690-1694.
- Suiter, D. R. (2002). Impact of noviflumuron on whole colonies of pharaoh's ants. In *"Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests"* (Jones, S. C., J. Zhai and W. H. Robinson, eds), pp. 442, Pocahontas Press, Blacksburg, VA, U. S. A.
- Tamashiro, T., J. K. Fujii and P. Y. Lai (1973) A simple method to observe, trap, and prepare large numbers of subterranean termites for laboratory and field experiments. *Environ. Entomol.* 2: 721-722.
- Tamashiro, M., J. R. Yates and R. H. Ebesu (1987) The Formosan subterranean termite in Hawaii : Problems and control. In *"Biology and control*

- of the *Formosan subterranean termite*" (Tamashiro, M. and N. Y. Su, eds.), pp. 15-22, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, U. S. A.
- Thomas, C. R., R. A. Barlow and W. H. Robinson (1993) Dispersal of a termiticide foam beneath concrete slabs. *Jpn. J. Sanit. Zool.* 44 : 335-339.
- Thomas, C. R. and W. H. Robinson (1994) Dispersion of chlorpyrifos in soil beneath concrete slabs. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 53 : 1-6.
- Thorne, B. L. and N. L. Breisch (2001) Effects of sublethal exposure to imidacloprid on subsequent behavior of subterranean termite *Reticulitermes virginicus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 94 : 492-498.
- Thorne, B. L. and B. T. Forschler (2000) Criteria for assessing the efficacy of stand-alone termite barrier treatments of structures. *Sociobiology* 36 : 245-255.
- Thorne, B. L., E. Russek-cohen, B. T. Forschler, N. L. Breisch and J. F. A. Traniello (1996) Evaluation of mark-release-recapture methods for estimating forager population size of subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) colonies. *Environ. Entomol.* 25 : 938-951.
- Tsunoda, K., H. Doki and K. Nishimoto (1986) Effect of developmental stages of workers and nymphs of *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Isoptera: Rhinotermitidae) on caste differentiation induced by JHA treatment. *Mat. Organism.* 21 : 47-56.
- Tsunoda, K., H. Matsuoka and T. Yoshimura (1998) Colony elimination of *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae) by bait application and the effect on foraging territory. *J. Econ. Entomol.* 91 : 1383-1386.
- Tsunoda, K., H. Matsuoka, T. Yoshimura and M. Tokoro (1999) Foraging populations and territories of *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* 92 : 604-609.
- Waller, D. A. (1989) Host selection in subterranean termites: Factors affecting choice (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 14 : 5-13.
- Waller, D. A. and J. P. La Fage (1987) Seasonal patterns in foraging groups of *Coptotermes formosanus* (Rhinotermitidae). *Sociobiology* 13 : 173-181.
- Woodrow, R. J. and J. K. Grace (1998) Thermal tolerances of four termite species (Isoptera: Rhinotermitidae, Kalotermitidae). *Sociobiology* 32 : 17-25.
- Yamano, K. (1987) Physical control of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki. In "Biology and control of the Formosan subterranean termite" (Tamashiro, M. and Su, N.Y., eds.), pp. 43-45, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii, U. S. A.
- Yates, J. R. and J. K. Grace (2000) Effective use of above-ground hexaflumuron bait stations for Formosan subterranean termite control (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 35 : 333-356.
- Yates, J. R. and M. Tamashiro (1999) *The Formosan subterranean termite in Hawaii-Household and Structural Pests*. Cooperative Extension Service, CTAHR, University of Hawaii. 4 pp.