

3種の食蚜性テントウムシの増殖能力の比較

河内俊英

久留米大学医学部

Comparative Studies on the Fecundity of Three Aphidophagous Coccinellids (Coleoptera : Coccinellidae). Shun-ei KAWAUCHI (Biological Laboratory, School of Medicine, Kurume University, Kurume 830, Japan). *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* **29** : 203-209 (1985)

Three species of aphidophagous coccinellids, *Coccinella septempunctata brucki*, *Prokylea japonica* and *Scymnus (Neopullus) hoffmanni* were studied on their fecundity in laboratory condition (25°C, 14L-10D). The values of the net reproduction (R_0), the mean length of one generation (T) and the intrinsic rate of natural increase (r) were calculated as 575.4, 43.8 and 0.145 for *C. septempunctata*, 179.8, 27.8 and 0.187 for *P. japonica*, and 126.9, 20.5 and 0.236 for *S. hoffmanni*, respectively. The oviposition was continued for 66 days and 1,660 eggs were laid in *C. septempunctata*, 77 days and 1,481 eggs in *P. japonica*, and 49 days and 110 eggs in *S. hoffmanni*, respectively. It is interesting to note that the females of *S. hoffmanni* showed protecting behavior of their eggs, covering them with exuviae of their prey aphids. The hatchability was 40-60% for *C. septempunctata* and *P. japonica* and 60% for *S. hoffmanni*.

緒 言

テントウムシの世代当りの産卵数は、BULDUF (1935) が報告しているように、100卵以下の種から1,000卵以上の種、さらにその中間的な種と多様で、種間における産卵数の相違について比較研究を行うことは、生活史の進化の方向を知るうえで重要である(内田, 1975)。親が子を育てない動物の産卵数は生理的限界によって決定され、餌が少なく、捕食や寄生による死亡率の高い環境では小型卵を多数産む傾向がある。一方子が親によって養育される種では、産卵数は養育の程度と反比例するという(LACK, 1954)。またCODY (1966) は産子数は天敵の捕食からの回避や、同じ餌をめぐる他者との競争に費やす総エネルギー量によって決まるとしている。このような観点からテントウムシの生活史の進化の方向を知るための第1歩として、本論文では、生活環境や食性の近いナナホシテントウ *Coccinella septempunctata brucki*、ヒメカメノコテントウ *Prokylea japonica* およびクロヘリヒメテントウ *Scymnus (Neopullus) hoffmanni* (以下ナナホシ、ヒメカメノコ、およびクロヘリヒメと略す) について室内実験によって産卵開始日から終了日までの産卵数と孵化率の経過を調査した。さらにこれらのデータをもとにして、純増加率 (R_0) および内的自然増加率 (r) を求め、

3種のテントウムシの増殖能力および繁殖戦略の比較を行った。

昆虫は卵を産むときに、卵塊で産む種類と独立した卵粒で産む種類がある(LONG, 1953)。このような違いが種の生活になんらかの役割を果たしていると考えられている(森本, 1979)。3種のテントウムシについて卵塊サイズと孵化率の関係を調査し、卵塊サイズの種間差の比較とその適応的意義について検討を加えた。

本文に先だち日頃ご指導をいただいている平嶋義宏教授(九州大学農学部)、中尾舜一・木元新作教授(久留米大学医学部)ならびに本論に対して有益なご助言をくださった梶田泰司博士(九州大学農学部)に厚くお礼申し上げる。

材料および方法

実験に用いたナナホシ、ヒメカメノコ、クロヘリヒメの3種テントウムシは、久留米市御井町周辺で採集した越冬世代成虫の飼育によって得られた、それらの子孫である。各越冬世代成虫は、ヒメカメノコは1973年11月にセイタカアワダチソウから、ナナホシは1979年10月にオオアレチノギクで、またクロヘリヒメも同じ頃にオオバコ、キンエノコロ、ヨモギの混生する草原でそれぞれ採集した。飼育して得られた成虫は、羽化時の生体重

Table 1. Total number of eggs laid by three species of coccinellid

Species	Mean number of eggs laid	Oviposition period (days)	No. replication
<i>C. septempunctata</i>	1,660.5±436.2	66.1±6.6	11
<i>S. hoffmanni</i>	110.0±29.1	48.6±5.8	15
<i>P. japonica</i>	1,481.3±178.2	76.6±5.0	9

** Significant ($p < 0.01$) (F -test).

が重いものに限定し、増殖力の低下を防止した。その限界値はナナホシでは、雌が 35.0 mg, 雄が 30.0 mg, ヒメカメノコでは雌が 7.5 mg, 雄が 5.5 mg, クロヘリヒメでは雌が 1.3 mg, 雄が 0.9 mg とした。

1. 産卵数の調査

3種テントウムシとも産卵数の調査は、25°C, 14L-10D にセットした恒温器内で、上記の越冬世代成虫の飼育によって得られたそれらの子孫を用いて行った。飼育容器にはプラスチック製のシャーレ(直径 90 mm, 高さ 15 mm)を使用し、ふたとして透明なサララップで被覆した。その中に雌雄一対を放飼し、毎日1回、餌としてキクで大量増殖させたワタアブラムシ *Aphis gossypii* を供試虫が半分以上食べ残すぐらい十分に(ナナホシでは500匹以上、ヒメカメノコでは100匹以上)給餌した。飼育の開始は、ナナホシ、クロヘリヒメが10月中旬、ヒメカメノコが2月上旬からである。ヒメカメノコだけは採集後は10~15°C, 10L-14Dの条件にした恒温器内で、ミツバチの雄蜂児粉末(岡田ら, 1971)を与えて実験開始時期を調節した。ここで餌として用いたワタアブラムシは、成長速度、成虫のサイズの両面からみてナナホシ(岡本・佐藤, 1973)、ヒメカメノコ(福島・駒田, 1972)およびクロヘリヒメ(河内, 未発表)の餌として好適な種である。

2. 孵化率の調査

上記の飼育によって得られた卵の孵化率は、上記と同形のシャーレを用い、内部に適当に湿らせた脱脂綿を乾燥防止用に配置して成虫と同条件下で保存して求めた。孵化数は毎日定刻に調べ部分的に孵化しない卵がある場合は、調査日数を必要に応じて追加させた。

卵塊のサイズと孵化率の調査も同様の方法で行い、卵塊のサイズはこれを構成している卵粒数で表わした。

3. 卵食の調査

先に孵化した幼虫による卵食は、孵化が間近くなった時刻(胚子の黒化状況で確認可能)から1時間ごとに観察し、孵化した幼虫を順次除去した区と、除去しない区の二つを設け、両区の孵化率の差で示した。なお、ナナホシの成虫による卵の捕食は産卵数を調査した際にみら

れた捕食された卵塊数として求めた。卵食は卵殻の痕跡によって判断した。またヒメカメノコの卵食調査は、産卵数調査の際に給餌アブラムシ数を20匹、40匹(いずれも成虫にとって不十分な餌量)とした区を設定して、成虫の卵食率を調査した。

結 果

1. 産卵数

ナナホシ、ヒメカメノコおよびクロヘリヒメの総産卵数とその解析結果を Table 1 に示した。総産卵数の平均値はナナホシが最も多く(最多産卵数は2,483卵)、次いでヒメカメノコが多かった(最多産卵数は1,786卵)。これに対してクロヘリヒメの総産卵数の平均値は上記2種の約1/10の110卵で、最多産卵数も223卵にすぎなかった。総産卵数はナナホシとヒメカメノコの間では1%の危険率で有意差があった(Table 1)。ただし産卵期間は Table 1 に示すように、ヒメカメノコが最も長く、次いでナナホシが長く、クロヘリヒメはヒメカメノコの約60%の期間であった。ナナホシでは日当り産卵数が産卵開始日から15日目までは20卵以下であったが、その後約40日間は21~50卵に増加した。しかし55日目以降は、産卵が隔日となり、個体によっては40卵以上産ん

Table 2. Relation between oviposition period and number of eggs laid per day in three species of coccinellid

Species	Oviposition period (days)	Mean no. of eggs laid/Days
<i>C. septempunctata</i>	1-15	11.5±3.0
	16-55	35.2±5.5
	>56	10.1±3.2
<i>S. hoffmanni</i>	1-30	4.4±0.5
	>31	1.4±0.2
<i>P. japonica</i>	1-20	28.3±3.3
	21-34	18.5±1.5
	35-45	28.9±3.2
	>46	17.6±2.1

* Significant at 5% level (F -test).

** Significant at 1% level (F -test).

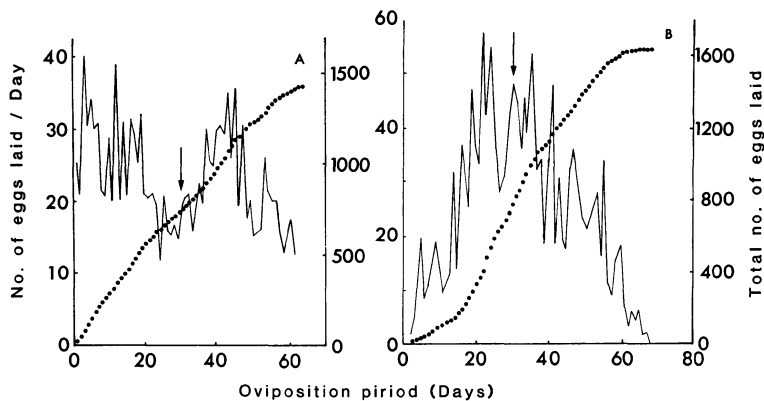


Fig. 1. Number of eggs laid per day (—) and accumulative number of eggs (●) in *Propylea japonica* (A) and *Coccinella septempunctata* (B).

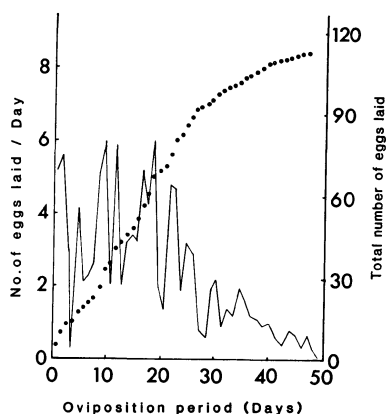


Fig. 2. Number of eggs laid per day (—) and accumulative number of eggs (●) in *Scymnus hoffmanni*.

だ日もあったが、日当り産卵数の平均値は約10卵に減少した (Table 2)。

ヒメカメノコの産卵期間を通じての日当りの産卵数には、2度の増減があり (Fig. 1), 産卵開始日からおよそ20日までは20~40卵であったが、その後2週間は20卵以下に減少した。約35日目以降に再び増加があり、約10

日の間は30卵を産卵したが、その後漸減した (Table 2)。

クロヘリヒメの産卵経過をみると、産卵開始日からおよそ30日間は日当りの平均値は2~6卵であったが (Fig. 2, Table 2), 30日以降、産卵が終了するまでの10~20日間は、1~2卵に減少した。個体によっては15卵以上産卵するものもみられた。

次に総産卵数の平均値の50%が産下されるまでの日数をみると (図中に矢印で示した), ナナホシでは31日目, ヒメカメノコでは30日目, またクロヘリヒメでは17日目であった。3種とも産卵期間の35~50%の日数で総産卵数の半分を産下していることになる (Fig. 1, 2)。

OHSAKI (1982) の方法に基づいて卵の体積を算出し (卵を楕円体とみなして公式に当てはめた), 雌の蛹重 (蛹化直前の重さとした) 当りの1卵の重さを求めて3種類の相対的な卵サイズを比較した。その結果, 卵の相対的な大きさは, 3種のうちではクロヘリヒメが最も大きく, ナナホシが最も小さいことが明らかである (Table 5)。

2. 増殖能力

3種テントウムシの性比 (雌/(雄+雌)×100で示す) は, ナナホシでは51.6%, ヒメカメノコでは48.4%, ク

Table 3. Specific difference in net reproductive rate and other related features among three species of coccinellid

	<i>C. septempunctata</i>	<i>P. japonica</i>	<i>S. hoffmanni</i>
Mean reproductive age of adult females (T)	43.8	27.8	20.5
Net reproductive rate (R_0)	575.4	179.8	126.9
Intrinsic rate of natural increase (r)	0.145	0.187	0.236
Finite rate of natural increase in a year (e^r)	9.661×10^{22}	4.393×10^{29}	2.571×10^{37}
Doubling time in days (x)	4.780	3.707	2.937

クロヘリヒメでは56.2%である(河内, 未発表)。これらの値をもとにして各テントウムシの産卵時期別産雌成虫数の比較を行った。1匹の雌が次世代に残す雌成虫の平均数を示す世代当り純繁殖率(R_0), 1世代の平均産卵時間(T)および内的自然増加率(r)は、次式で求めた(伊藤・村井, 1977)。

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} (l_x \cdot m_x)$$

$$T = \sum (x \cdot l_x \cdot m_x) / R_0$$

$$r = \ln R_0 / T \text{ とする}$$

ここで l_x は成虫まで生存した雌の割合, m_x は雌当りの産雌成虫数である。ただし R_0 および r の計算においては, l_x は $l_0=1$ とした (Table 3)。Table 3 に示されているように R_0 の値の大小順はナナホシ, ヒメカメノコ, クロヘリヒメとなった。ナナホシの純繁殖率はクロヘリヒメの4.5倍にもなる。一方内的自然増加率は, 純繁殖率とは逆にクロヘリヒメが大きく, ナナホシが最も小さい。

指数曲線的な個体数増加を想定すると, 時間 T の間の増加率は, 内的自然増加率 (r) を用いた e^{rT} で示すことができる。この場合, $\lambda^T = e^{rT}$ (あるいは $\lambda = e^r$) の λ は期間自然増加率であり, この値から個体数が2倍になるのに必要な日数(倍加期間) x は, $\log 2 = x \log \lambda$ で求められる(沼田, 1983)。期間自然増加率によって求めた個体数が2倍になるのに必要な日数は, クロヘリヒメで2.9日以上, ヒメカメノコで3.7日以上, またナナホシは4.8日以上となる。また3種とも1年間適切な条件下で密度効果なしに繁殖したとすれば, クロヘリヒメは37ヶタ, ヒメカメノコで29ヶタ, またナナホシは22ヶタの増加をすることになる (Table 3)。

3. 卵塊サイズ

クロヘリヒメは卵塊産卵しないことから, ここでは卵塊産卵をするナナホシとヒメカメノコを取り扱い, それらの卵塊当り卵粒数(以下卵塊サイズと略す)の頻度分布を Fig. 3 に示した。ナナホシの卵塊サイズの頻度分布は, 二項分布のJ型を示し, 2~9卵からなる比較的小さい卵塊が最も多かった。卵塊サイズの平均値は約30卵であった。これに対して, ヒメカメノコの卵塊サイズの頻度分布は二項分布の対称型に近い頻度分布を示し, 卵粒数が8~9個の卵塊が最も多く, 平均的な卵塊サイズは9.4卵であった。次に総産卵数に対する各卵塊サイズが占める割合はナナホシ, ヒメカメノコとも対称型の分布を示し (Fig. 3), 平均的な卵塊サイズがピークに位置している。またナナホシの卵塊は全卵数の60%以上

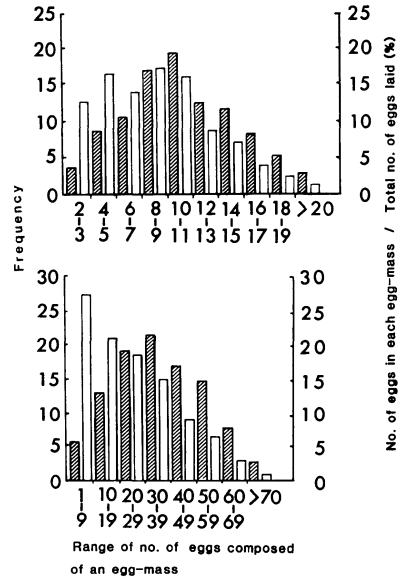


Fig. 3. Frequency distribution of size of egg-masses (□) and ratio of each egg-mass to total number of eggs laid (▨).

Propylea japonica (upper) and *Coccinella septempunctata* (lower).

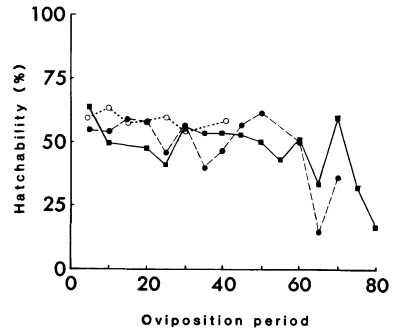


Fig. 4. Hatchability of eggs in relation to oviposition period. ○: *S. hoffmanni*, ■: *P. japonica*, ●: *C. septempunctata*. Hatchability was indicated every five days.

が30卵以上の卵塊で占められている。これに対して卵塊サイズが10卵以下のものは総卵数の約6%にすぎない。

4. 孵化率

孵化率は産卵した成虫の日齢に影響されて変化することが考えられるので, 産卵時期別に(産卵開始日から5日ごとに区分)示した (Fig. 4)。産卵開始日から終了前5~10日までの期間はナナホシ, ヒメカメノコでは40~60%の間で不規則な変化がみられるのに対して, クロヘリヒメではこれよりも高い50~60%の間で, 前2種と

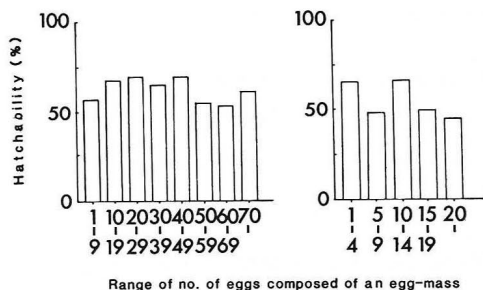


Fig. 5. Relation between hatchability and size of egg-masses.

Table 4. Relation between prey density and egg-predation by adult coccinellids

	<i>P. japonica</i>	<i>C. septempunctata</i>
No. of aphids given in a petri-dish ^{a)}	20	40 over 500
Total no. of egg-masses obtained	1,100	1,900 960
Total no. of egg-masses eaten by adult coccinellids	5	5 26

^{a)} A pair of adults coccinellids were reared.

比較していくぶん変動の幅が小さいように見える。クロヘリヒメだけは、孵化率が日齢によって顕著に影響される傾向はみられないが、ナナホシとヒメカメノコでは、産卵終了前5~10日間に著しく低下する傾向がみられた。総産卵数に対する孵化率は、ナナホシでは51.6%、ヒメカメノコでは48.4%、クロヘリヒメでは58.2%であった。クロヘリヒメでは他の2種に比べて孵化率がいくぶん高いことがわかる。

Fig. 5 に卵塊サイズと孵化率の関係を示した。ただし、前記のように孵化率は産卵終了前に著しく低下するので、調査対象の卵塊は産卵終了日より10日以上前のものに限った。Fig. 5 に明らかなように、ヒメカメノコでは卵塊サイズに関係なく45~65%の孵化率を示した。同様にナナホシでも各卵塊は、50~65%の孵化率を示しているが、10~49卵の卵塊サイズはいくぶん高い傾向がみられた。

5. 卵食

孵化率に大きな影響を与える卵食は、先に孵化した幼虫と産卵中の成虫によって起こる。全体的にみると、ヒメカメノコでは同一卵塊において先に孵化した幼虫による卵食率は約15%であったのに対して、ナナホシでは10%以内であった。これに対してクロヘリヒメでは、食害はこれまでに観察されなかった。一方成虫による卵の捕食をみると、ヒメカメノコは雌雄一対当たり給餌したアプ

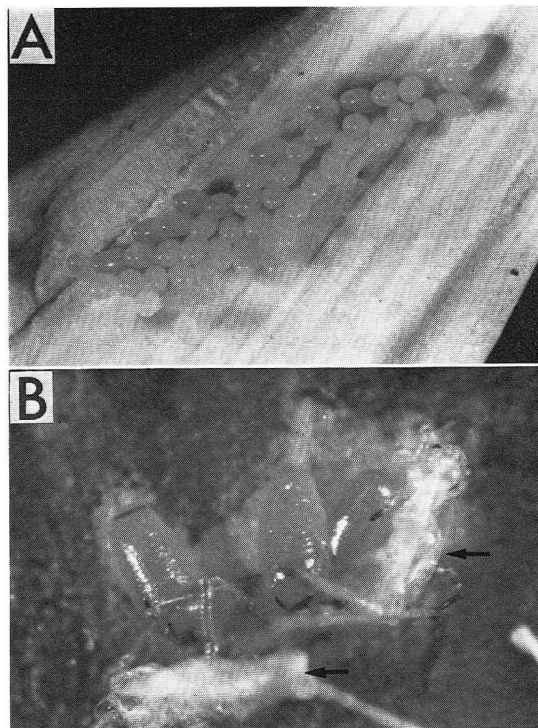


Fig. 6. An egg-mass of *C. septempunctata* (A), and eggs of *S. hoffmanni* (B). Arrow shows eggs are partly covered with excaviae of aphids.

ラムシ数20匹区、40匹区(どちらも不十分な餌量)とも成虫の100回の産卵に対して、卵食は1回以下であった(Table 4)。しかしナナホシ成虫では十分な餌量(500匹以上)を与えた場合でも100回の産卵に対して数回の卵食がみられた。これらとは対照的にクロヘリヒメ成虫では、給餌量に関係なく卵食は観察されなかった。

考 察

ナナホシ、ヒメカメノコおよびクロヘリヒメの総産卵数を比較してみると、クロヘリヒメのそれはきわめて少なく、前二者の10分の1以下にすぎない。この相違は産卵習性の種間差に関係があると考えられる。すなわち、クロヘリヒメの卵は卵塊をつくらず、アブラムシのコロニーの中あるいはその付近に独立して産卵するため、孵化幼虫に対して餌が確実に保証されている。さらに本種は卵にアブラムシの脱皮殻をかぶせてカモフラージュしたり(Fig. 6)、花卉や巻いた葉の陰の部分に産卵したりする習性をもち、このことによって天敵の加害から卵を保護していると考えられる(河内, 1982)。これに対してナナホシとヒメカメノコでは卵が保護されるような場

Table 5. Comparison of egg volume and pupal weight among three species of coccinellid

	<i>P. japonica</i>	<i>C. septempunctata</i>	<i>S. hoffmanni</i>
Egg volume (mm ³)	0.1120	0.1522	0.0199
Pupal weight (mg)	9.0	45.0	1.5
Egg volume/pupal weight	12.44×10^{-3}	3.38×10^{-3}	13.27×10^{-3}

所には産卵しないし、一般に顕著な卵塊をつくって産卵する。両種ともアブラムシの生息する場所およびその付近に産卵するが、必ずしもコロニーの中とは限らない。後者では孵化幼虫にとっては餌の探索に相当の時間を必要とすることになる。

これまでに報告されている *Coccinella* 属の世代当りの産卵数を文献から求めると、*C. axyridis* が 498 卵、*C. novemnotata* が 814 卵（最多産卵数は 1,005 卵）(SUNDBY, 1966)。フィンランド産の *C. septempunctata* では、HÄMÄLÄINEN and MARKKULA (1972) の 1,217~1,882 卵という報告がある。またクロヘリヒメの近縁種と考えられている *Scymnus nubes* のそれはわずかに 32 卵という (BULDUF, 1935)。上記の報告例では飼育条件に相違があるとはいえず、*Coccinella* 属は多産性で、*Scymnus* 属は前者よりはるかに少産であることを裏付けている。この事実は 3 種のテントウムシの卵の大きさ（体積）が、蛹重に対して反比例することとよく符号する (Table 5)。

本実験で求めた 3 種のテントウムシの内的自然増加率 (r) は、明らかに天敵や餌をめぐる他の競争者の存在しない状況で、しかも餌が十分に供給されている環境条件下のものである。したがって、これは最大内的増加率 (r_{max}) に近い値と考えてよい。自然界における r は r_{max} よりも当然低いので、今後野外における実態を究明に究明して見る必要がある。ここではこのことを考慮しないで、内的自然増加率を比較すると、クロヘリヒメはナナホシの約 1.5 倍の速さで増殖し、またヒメカメノコは両種の間中間的な増殖速度である。ナナホシの属する *Coccinella* 属の一部には夏眠がみられる。しかし餌を十分に与えた飼育条件下 (14 L-10 D, 25°C) では休眠しないので (河内, 1985)、室内で増殖する場合の増殖効率の判定の目安になるであろう。

テントウムシ類のなかには、卵塊をつくって産卵する種類 (例としてここで扱ったナナホシ、ヒメカメノコのほかにもナミテントウ *Harmonia (Ptychanatis) axyridis* (前田, 1965)、ニジュウヤホシテントウ *Henosepilachna vigintioctopunctata* (森本, 1965)、カメノコテントウ *Aiolocaria hexaspilota* (松良, 1976) をあげることができる)

と卵を独立して産卵する種類 (たとえばクロヘリヒメのほかにもベダリアテントウ *Rodolia cardinalis* (吉田, 1917)、ヒメアカホシテントウ *Cilocorus kuwanae* (田中, 1966)、コクロヒメテントウ *Scymnus (Pullus) hilaris* (加藤, 1972) をあげることができる) がいる。これらのうち産卵数の多い種類は食性に関係なく、卵塊産卵性のものが多い。しかし卵を卵塊で産卵する習性と、独立に産卵する習性の違いの適応的意義は不明で、今後の研究課題である。3 種テントウムシでは、他の卵塊産卵性の昆虫、たとえばニカメイガ *Chilo suppressalis* (佐藤・森本, 1962) などと同様に、卵塊サイズと孵化率との間には、深い関係があるとは考えられないので (Fig. 5)、卵塊産卵性のメリットは孵化率からは説明できそうにない。しかし、他のメリットはあると考えられるので、今後卵塊サイズと孵化した幼虫のその後の生存率との関係を、野外および室内で詳細に調査してみる必要がある。

クロヘリヒメでは、日当たり産卵数がきわめて少ない (3~10 卵) ことから、物理的にも卵塊産卵が起りにくい。卵塊産卵性のナナホシとヒメカメノコでは、卵塊当り未孵化卵が常に一定の割合で含まれる (前種では 35~50%、後種で 35~55%)。また卵食率はナナホシでは 10%以内、ヒメカメノコでは 15% である。これらの未孵化卵は、孵化した幼虫のもっぱら卵食の対象になっていると考えられる。これが餌の低密度下での一部の孵化幼虫の発育をある程度保証し、餌のある場所への移動を可能にして、卵塊全体の絶滅という最悪事態から守っているように考えられる。事実 BANKS (1956) は *C. septempunctata* で、また KADDOU (1960) は *Hippodamia quinquesignata* で実験的に卵食させた幼虫個体は、絶食個体に比べて寿命が長く、かつ行動も活発であることを明らかにしている。

摘 要

3 種の食野性テントウムシ、ナナホシ、ヒメカメノコおよびクロヘリヒメの増殖能力を明らかにするために、産卵数、卵塊サイズ、孵化率などを調査し、以下の結果を得た。

1) 世代当り総産卵数の平均値はナナホシが1,660卵と最も多く、次いでヒメカメノコの1,481卵であり、クロヘリヒメのそれは110卵と前2種の約1/10にすぎなかった。

2) 平均的な卵塊のサイズはナナホシが約30卵、ヒメカメノコは約9卵であった。クロヘリヒメは卵粒産卵性であるのに対して、ナナホシとヒメカメノコは卵塊産卵を行う。

3) 純増殖率(R_0)は、ナナホシが最も高く、次いでヒメカメノコ、クロヘリヒメの順であった。ことにクロヘリヒメのそれはナナホシの1/4以下であった。一方内的自然増加率(r)はクロヘリヒメが最も高く、ナナホシが低かった。

4) 3種の孵化率は、産卵終了直前以外では産卵した成虫の日齢にあまり関係がなく、40~60%であったが、クロヘリヒメでは孵化率がいくぶん高い傾向があった。

5) ナナホシとヒメカメノコでは、卵塊当り未孵化卵が常に一定の割合で含まれ、これらの未孵化卵は孵化した幼虫の卵食の対象となっていると考えられる。

引用文献

- BANKS, C.J. (1956) The distributions of coccinellid egg batches and larvae in relation to numbers of *Aphis fabae* Scop. on *Vicia fabae*. Bull. Ent. Res. 47: 47—56.
- BULDFUF, W.V. (1935[1969]) The bionomics of entomophagous Coleoptera. St. Louis: E.W. Classey, 220 p.
- CODY, M.L. (1966) A general theory of clutch size. Evolution 20: 174—184.
- HÄMÄLÄINEN, M. and M. MARKKULA (1972) Possibility of producing *Coccinella septempunctata* L. (Col., Coccinellidae) without a diapause. Ann. Ent. Fenn. 38: 193—194.
- 福島正三・駒田格知(1972) 給餌アブラムシの相違がヒメカメノコテントウの生育ならびに栄養に及ぼす影響。関西病虫害研報 14: 7—13.
- 伊藤嘉昭・村井 実(1977) 動物生態学研究法(上)。古今書院: 東京, 268 p.
- KADDOU, I.K. (1960) The feeding behaviour of *Hippodamia quinquesignata* (KIRBY) larvae. Univ. Calif. Publ. Ent. 16: 181—232.
- 加藤 勉(1972) カンキツ園における食野性テントウムシ3種の産卵および蛹化習性の比較。応動昆中国支部会報 14: 5—9.
- 河内俊英(1982) テントウムシ類の比較生態—成虫の産卵習性および卵塊サイズ。日本昆虫学会 第42回大会 p. 43〔講要〕。
- 河内俊英(1985) 日長条件が3種食野性テントウムシの休眠、発育速度および羽化時生体重に及ぼす影響。昆虫 53(印刷中)。
- LACK, D. (1954) The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon Press, 343 p.
- LONG, D.B. (1953) Effects of population density on larvae of Lepidoptera. Trans. R. Ent. Soc. London 104: 543—585.
- 前田泰生(1965) 捕食性テントウムシ2種、ナミテントウとナナホシテントウの若干の生態について。東北昆虫研究 1: 83—94.
- 松良俊明(1976) カメノコテントウの生態学的研究。I. カメノコテントウとその餌種クミハムシの野外個体群の相互関係。日生態 26: 147—156.
- 森本尚武(1965) ニジュウヤホシテントウとオオニジュウヤホシテントウの卵塊性集団の生態的性質について。応動昆 9: 73—78.
- 森本尚武(1979) 種の生活における昆虫の行動。行動からみた昆虫 4(石井象二郎・大島長造・立田栄光・日高敏隆 編), 東京: 培風館, pp. 33—70.
- 沼田 真(1983) 生態学辞典。(増補改訂版)(沼田 真 編), 東京: 築地書館, p. 66.
- 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 numbers in relation to habitat selection by adults. Res. Popul. Ecol. 24: 193—210.
- 岡田一次・千場英弘・丸岡健良(1971) ミツバチ雄蜂児生餌によるナミテントウの人工飼育。王川大農学報 13: 63—71.
- 岡本秀俊・佐藤美恵子(1973) ナミテントウおよびナナホシテントウの諸形質に及ぼす食物としての異種アブラムシの影響(アブラムシ捕食性テントウムシの食生態に関する研究 I.)。昆虫 41: 342—358.
- 佐藤安夫・森本尚武(1962) ニカメイチュウの卵塊性幼虫集団に関する生態学的研究。応動昆 6: 95—101.
- SUNDBY, R.A. (1966) A comparative study of the efficiency of three predatory insects *Coccinella septempunctata* L., (Coleoptera, Coccinellidae), *Chrysopa carnea* St. (Neuroptera, Chrysopidae) and *Syrphus ribesii* L. (Diptera, Syrphidae) at two different temperatures. Entomophaga 11: 395—404.
- 田中 学(1966) ヤノネカイガラムシ *Unaspis yanonensis* KUWANA の天敵ヒメアカホシテントウ *Chilocorus kuwanae* SILVESTRI の生態について。園試報久留米 D No. 4: 1—21.
- 内田俊郎(1975) 動物個体群生態学。生態学講座 17。東京: 共立出版, 99 p.
- 吉田嘉七(1917) ベダリアテントウ及びイセリヤカイガラムシに関する研究。病害虫報(農商務省農務局)3号: 107.