

親の年令効果が個体群の世代経過と質的構成に及ぼす影響¹⁾

桐谷圭治

(高知県農林技術研究所昆虫研究室)

はじめに

親の老令化に伴う生理的变化が子世代の発育速度, 生存率あるいは休眠の生起を左右することは昆虫をふくむ一部の動物で報告されている(後述)。生物にみられる個体変異は単に遺伝的要因に左右されるだけでなく, ここに述べるような母親の年令ないしは卵の産下順序にともなう非遺伝的な要因によっても左右される。

ミナミアオカメムシ(*Nezara viridula* L.) については親の産卵年令が, 卵及び幼虫の発育期間やふ化率に影響があることはすでに Kiritani (1963) によって報じられた。ここではさらに詳しい実験計画のもとに, ミナミアオカメムシの親の年令に伴う生理的变化が子世代の生存率, 発育日数, 成虫の寿命, 産卵数などに及ぼす影響を見るとともに, このような年令効果が, 個体群の存在様式や同一世代内における個体群の質的構成に, どのような影響を及ぼすかを調べた。

実験方法

(1) 越冬場所から離脱直前の成虫を採集し, 2日間室温に保持したのち, 遺伝的組成に留意して緑色型のみを10対選び, 大型シャーレにインゲンの豆莢と共に収容し, 25°C, 15時間照明の条件下で産卵させた。

産卵開始日(約30日後)を基準として産下卵塊を10日単位にわけ, 卵期間, ふ化率を調べたのち, 各卵塊からふ化幼虫を10頭ずつランダムに取り出しシャーレに収容し, 死亡率, 幼虫期間を調べた。関係湿度は卵と1令は100%に保ったが, 2令以後は特に調節しなかった。3対の越冬成虫から得られた38対の成虫については体重, 産卵数, 産卵前期, 産卵率, 寿命を調べた。同様な実験はF₂世代の成虫が羽化するまで引き続き行なったが, これについては他の所で発表する予定である(Kiritani & Kimura, 印刷中)。

(2) 本実験で得られた結果を使用して個体群経過の解析を試みた。すなわち, 親の年令効果を入れたモデル計算を行なうことにより, 連続した世代間の重なり合いや, 同一世代内でも羽化期の初期と後期によっても個体群の質的構成に違いが生じる可能性について検討した。

結果

A) 子世代の発育期間, 生存率, 産卵能力への影響

(1) 卵塊サイズ, 卵期間, ふ化率

卵期間は平均6日で前報(Kiritani, 1963)のように親の老令化に伴う卵期間の短縮は見られなかった。また, それぞれの期間(10日単位)の平均卵塊サイズは5.8~6.9卵粒で産卵年令による影響は見られなかった。ふ化率は第1表に示すごとく後期になるに従い減少し, かつ不受精卵の割合が増加したが, その現われ方は,

1) The effects of maternal age on the life cycle and the qualitative structure of population of *Nezara viridula* L. By Keizi Kiritani. Proc. Assoc. Pl. Prot. Sikoku, No. 2: 45-52 (1967)

特定の卵塊に集中したわけではない。前報(Kiritani, 1963) ではこれと逆の結果が見られたが、これは年による越冬成虫の生理的条件を反映したものかも知れない。また、前報では湿度は全く調節されていなかったため、この点にも問題が残されている。

(2) 幼虫期間及び生存率

一般に♀は♂より幼虫期間は長く、♂が 29.2 ± 0.3 日、♀が 30.7 ± 0.4 日で、この差は95%信頼限界で有意である。第3期卵(産卵開始後20日~29日間)からの幼虫は最も幼虫期間が短かく、かつ第1, 4, 5期卵からの幼虫に比し有意($P=0.05$)に短かかった。全体として、♂♀とも第1期より第3期にかけ短縮し、第3期より第5期にかけ増加、その後再び短縮する傾向を示した。(第2表)

第1表 越冬成虫の産卵年令と卵のふ化率

| | I ¹⁾ | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|--------|-----------------|------|------|------|------|------|------|------|
| 使用卵粒数 | 1414 | 871 | 1133 | 703 | 1214 | 690 | 685 | 480 |
| ふ化率 | 96.6 | 92.5 | 92.9 | 94.7 | 91.0 | 87.1 | 81.8 | 77.5 |
| 死ゴモリ卵数 | 0.9 | 3.9 | 2.9 | 5.3 | 1.9 | 0.0 | 1.5 | 3.3 |
| 不受精卵率 | 2.5 | 3.6 | 4.2 | 0.0 | 7.1 | 12.9 | 16.7 | 19.2 |

註 1) 産卵開始日から9日目までの期間。

第2表 越冬成虫の産卵年令と幼虫期間、生存率及び羽化成虫の体重

| 産卵期 | 初期 1令数 | 羽化成虫数 | | 生存率(%) ♂+♀/初期数 | 発育日数($\bar{x} \pm 95\%$ 信頼限界) | | 羽化時体重($\bar{x} \pm 95\%$ 信頼限界) | |
|------|-----------|-------|----|-----------------------------|--------------------------------|------------------|---------------------------------|------------------|
| | | ♂ | ♀ | | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| I | 200 | 71 | 64 | 67.5 (61-74)* ¹⁾ | $29.4 \pm 0.6^*$ | $31.7 \pm 0.6^*$ | 94.7 ± 3.5 | 122.2 ± 4.6 |
| II | 90 | 39 | 24 | 68.5 (63-75)* | 28.3 ± 0.7 | 29.5 ± 0.9 | 99.1 ± 5.8 | 122.8 ± 7.7 |
| III | 120 | 51 | 47 | 81.7 (73-89) | 28.2 ± 0.6 | 29.3 ± 0.7 | 99.5 ± 3.5 | 125.5 ± 5.8 |
| IV | 90 | 21 | 32 | 58.9 (49-69)* | $30.8 \pm 1.1^*$ | $31.4 \pm 0.9^*$ | 103.6 ± 6.0 | 121.9 ± 7.4 |
| V | 100 | 15 | 22 | 37.0 (28-47)* | $31.5 \pm 0.8^*$ | $31.8 \pm 1.0^*$ | 101.6 ± 3.5 | 123.7 ± 6.8 |
| VI | 50 | 6 | 7 | 26.0 (15-41)* | 29.8 ± 1.3 | 29.0 ± 2.5 | 95.0 ± 5.1 | 120.1 ± 22.8 |
| VII | 80 | 7 | 3 | 12.5 (6-21)* | 28.9 ± 2.1 | 27.3 ± 1.8 | 98.3 ± 11.7 | 111.7 ± 13.2 |
| VIII | 10 | 0 | 0 | 0.0 (0-31)* | — | — | — | — |

註 1) *印は第3期卵に比し $P=0.05$ で有意であることを示す。

ただし、第6期以降は、幼虫死亡率が高いため信頼性に乏しいが、第6, 7期では♀の方が逆に幼虫期間は短かくなっている。幼虫生存率も第1期より第3期にかけて高くなった後は親の産卵年令と共に低くなった

(第2表) 羽化時の体重は親の年令と関係なく♂はほぼ100mg前後、♀は120mg前後で、♂と♀間以外には有意な差が見られなかった。ただし、体重は羽化期まで生存した個体についての値である。幼虫の生存率が低い場合には、2次的に幼虫の飼育密度が低くなるため、生存虫の発育促進が起り親の年令効果が2次的な飼育条件の変化により相殺された可能性もある。

(3) 羽化成虫の寿命、産卵能力

親の産卵年令の影響を最も大きく受けたと考えられるのは、次代成虫の寿命、産卵♀の割合、産卵♀当りの

産卵数である(第3表)。第3表で第2期卵からの成虫が欠けているのは手違いにより使用しなかったためである。使用した成虫の平均体重はほぼ同じであるにもかかわらず、産卵期の遅いものから羽化した成虫の寿命は短く、特に♀成虫ではその傾向が明瞭である。また、♀のうち産卵♀の率も同様に低くなり、産卵♀当りの産卵数も減少する傾向がみられた。

以上(1)(2)(3)の実験結果を要約すれば、親の産卵年令が最も顕著な影響を与えるのは幼虫の生存率、羽化成虫の寿命、不妊♀率及び産卵♀当りの産卵(卵塊)数であり、それぞれ親の老令化と共に子世代の生理的条件も悪化する。

第3表 越冬成虫の産卵年令と次世代成虫の寿命、産卵能力に及ぼす影響

| 産卵期 | I | III | IV | V |
|-----------------------|------------|------------|------------|------------|
| 使用頭数 ♂ | 16 | 11 | 8 | 3 |
| 使用頭数 ♀ | 17 | 10 | 5 | 5 |
| 羽化時体重 ¹⁾ ♂ | 986 ± 99 | 1047 ± 65 | 1089 ± 126 | 1062 ± 231 |
| 羽化時体重 ¹⁾ ♀ | 1166 ± 112 | 1214 ± 57 | 1118 ± 193 | 1346 ± 202 |
| 生存日数 ¹⁾ ♂ | 489 ± 69 | 244 ± 72 | 213 ± 63 | 210 ± 24 |
| 生存日数 ¹⁾ ♀ | 511 ± 72 | 331 ± 80 | 274 ± 137 | 168 ± 93 |
| 産卵♀率(%) | 88.2 | 70.0 | 40.0 | 20.0 |
| 産卵数/産卵♀ ¹⁾ | 3299 ± 924 | 1646 ± 998 | 2345 | 700 |

註 1) 平均±95%信頼限界。

B) 個体群の世代経過と質的構成に及ぼす影響

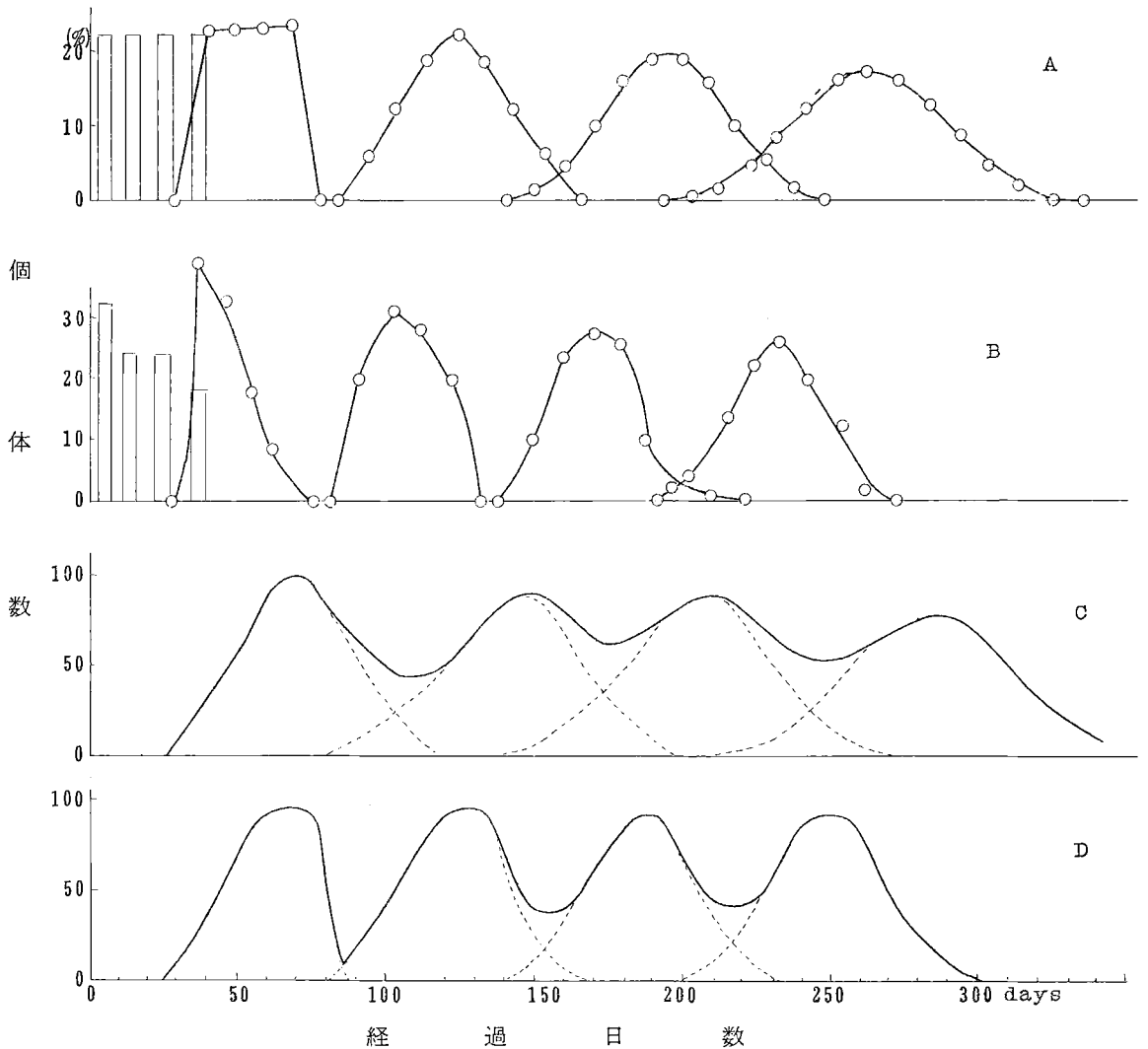
前述の結果から、次世代の個体群は主として初期に産れた卵塊より構成され、また羽化曲線の初期の個体は後期より産卵能力が高いと予想される。また老令期に産れた卵、幼虫の生存率は低く、羽化成虫は短命かつ産卵能力も低いから、世代の重なり合いは予想されるよりもはるかに少なくなると考えられる。これを理論的に示すため簡単なモデル計算を行なった。すなわち越冬成虫の産卵期間は80日間に及ぶので、これを20日間隔の4期にまとめ、各期毎の幼虫生存率を第2表からプール計算し、第1期に対する各期の生存率比を求めた。F₁成虫は、それぞれ10日間隔で最後の30~49日を一括して越冬成虫同様4期に産卵期間をわけた。親の第1, 2, 3, 4期卵に対応したF₁成虫の産卵卵塊数は、それぞれ4, 3, 2, 1個とし、越冬成虫の産卵資料にもとずき、実際の産卵曲線に近づけるよう産下卵塊の各期(10日間隔)における配分比率を定めた。第4表にこれらを一括して示した。

第4表 モデル計算に使用した数値

| ♀親の産卵年令 (10日単位) | I | II | III | IV | |
|--|-----|-----|-----|-----|-----|
| 幼虫の相対生存率 | 1 | 1 | 0.5 | 0.3 | |
| 羽化F ₁ ♀成虫の寿命(日) | 50 | 40 | 33 | 21 | |
| 同上♀の産卵卵塊数 | 4 | 3 | 2 | 1 | |
| 産下卵塊の時期別配分 F ₁ ♀の産卵年令 (10日単位) | I | 1.2 | 1.2 | 1.1 | 1.0 |
| | II | 1.0 | 0.9 | 0.9 | — |
| | III | 1.0 | 0.9 | — | — |
| | IV | 0.8 | — | — | — |
| 計 | 4.0 | 3.0 | 2.0 | 1.0 | |

(1) 羽化曲線と世代の重り合い

第1図のA, Bは, Aが対照, Bが年令効果を組みこんだ場合である。対照の場合には親の年令効果がみられない場合, すなわち, すべての個体が第4表の第1期の数値(相対生存率1, 成虫寿命50日, 産卵卵塊数4)をもち, 4卵塊を各期に同じ確率で産むとした場合に当る。個体数は第1, 2期に産れた卵の生存率100%としているため, 世代の経過とともに等比級数的に増加する。したがって, ここでは各世代の個体数は, 一定と仮定して百分率によって羽化曲線を作成した。



第I図 羽化曲線(A, B)と存在曲線(C, D)

A, Cはそれぞれ年令効果のない場合, B, Dは年令効果を入れた場合.

両者の比較によっても明らかごとく, 年令効果を組みいれると対照区に比し羽化曲線の巾(期間)は短く, その差は世代の経過と共に大きくなり, 第4世代においては, 羽化期間は対照区のほぼ半分の期間で終る。すなわち, 第4世代では前者が140日, 後者では80日間となる。図の傾向から明らかのように, 対照区が4

世代を繰返す期間に、年令効果を考えた場合には、5世代を繰返しうることになる。成虫の寿命を考慮に入れた存在曲線について検討すると、対照区(第1図C)では世代の経過と共に、世代間の重なり合いが起り、明瞭な世代の山がみられなくなっていくが、年令効果を入れると第4世代でもなお明らかに区別できる(第1図D)。当然のことながら、年令効果がない場合、第4世代成虫は、180日間にわたって存在するが、年令効果を入れると110日間に短縮する。

(2) 羽化曲線と成虫の生理条件

年令効果が強い時には、羽化曲線のピークは前寄りになり、逆に存在曲線は後寄りの形を示す。この傾向は第1図の第1、2世代頃まで明らかである。さて、年令効果が、子世代の♀成虫の産卵能力に影響を与える場合、ここに仮定したモデルでは、各世代とも羽化(曲線)の最初に現われる個体は、最も産卵能力が高いはずで、後期に羽化するものほど産卵能力が落ちるであろう。第1図に示した羽化曲線における羽化開始から、10日間で羽化終期までに羽化してくる♀成虫の平均の理論産卵卵塊数を、世代別に第5表に示した。

第5表 羽化曲線の時期別の羽化♀成虫の平均産卵卵塊数

| 羽化期 | 0-10日 | 11-20日 | 21-30日 | 31-40日 | 41-50日 | 51-60日 | 61-70日 |
|----------------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| F ₁ | 400 | 300 | 200 | 100 | — | — | — |
| F ₂ | 400 | 350 | 298 | 245 | — | — | — |
| F ₃ | 400 | 367 | 332 | 297 | 238 | 1.71 | 1.00 |
| F ₄ | 400 | 375 | 348 | 321 | 287 | 246 | 1.94 |

年令効果がなければ、羽化時期別の♀成虫の平均産卵卵塊数は、常に4卵塊であるが、年令効果を組み入れると、羽化曲線の初期に羽化する成虫の産卵能力は高く、後期になるに従い減少することが予想される。

考 察

親の産卵年令もしくは卵の産下順序が、卵や幼虫のふ化率や幼虫期間あるいは休眠の誘起、子世代の性の決定や寿命の長さに影響を与えることは、多くの昆虫において報告されている。卵のふ化率については数種のゴキブリ類(Willis et al., 1958), ショウジョウバエ(Hadorn & Zeller, 1948; Butz & Hayden, 1962), ネットアイシマカ *Aedes aegypti* (Woke et al., 1956), チャイロゴミムシ *Tenebrio molitor* (Ludwig & Fiore, 1960; 1961), イエバエ(Greenberg, 1955; Callahan, 1962), サシガメの一種 *Rhodnius prolixus* (Beament, 1946) ミナミアオカメムシ(Kiritani, 1963)などで報告されている。これらの報告では、本報告でみられたように一般にふ化率は、親の年令と共に低下することが見られている。

親の産卵年令と幼虫期間との関係は、やや複雑で、チャイロゴミムシでは親の産卵年令とともに幼虫期間が短くなる(Ludwig, 1956; Tracey, 1958; Ludwig & Fiore, 1960)が、ヒラタクソストモドキ *Tribolium confusum* (Raychaudhuri & Butz, 1965)では、幼虫期間及び成虫寿命とも親の年令と共に回帰的に変化し、ここで見られたミナミアオカメムシの幼虫期間と親の年令の関係にむしろ似ている。他方ヒョウホムシの一種 *Ptinus tectus* では逆に長くなる(Howe, 1950)。

成虫の寿命については、親の年令とともに短縮することが、ワムシの一種 *Philodina citrina* (Lansing, 1954), イエバエ(Rockstein, 1957; 1959)で報告され、また、キロショウジョウバエでは、卵、幼虫、蛹期間は変わらないが、子世代の成虫寿命、産卵数は親の年令とともに減少することが見られている(O' Brian, 1961; Butz & Hayden, 1962)。ミナミアオカメムシについても同じこと

ことが見られた。

また、寄生蜂では、♀親が産卵後期に産んだ卵からは、休眠幼虫の出現率が高くなることは、古くは Simons (1946) が frit-fly (*Oscinella frit*) の寄生蜂アシブトコバチの一種 *Spalangia drosophilae* で、またイエバエなどの寄生蜂であるキョウソウヤドリコバチ *Nasonia vitripennis* で Velthuis et al. (1965), Walker & Pimentel (1966) が報告した。これに関連して、ミナミアオカメムシでも老令の♀親が産んだ卵からふ化した成虫には、不妊♀の率が高いことは、不妊が成虫休眠と生理的によく似た機構に基づいている可能性も考えられる。子世代の性の決定については、Hokyo et al. (1966) がミナミアオカメムシの寄生蜂 *Trissolcus mitsukurii* では最初に生れた卵からは、殆んどの場合♂が羽化することを報告した。Wellington (1965) は テンマクケムシの一種 *Malacosoma pluviale* は、60~300卵を卵塊として産むが、同一卵塊内でも初期の卵と後期の卵ではふ化率が違うのみならず、生活力(viability)や行動などにおいても質的に異なることをみた。

以上のような親の年令に伴って起る子世代の生理的性質の悪化は、卵重の低下(Campbell, 1962), cytochrome oxidase の活性の低下(Ludwig & Barsa, 1955) などを通じて起る栄養源の不足や、生理的活性の低下によると考えられる。これらが遺伝的因子によるものでないことは、キョウソウヤドリコバチで休眠系統を淘汰する試みの失敗(Schneiderman & Horowitz, 1958), またイエバエにおいて若い♀と老いた♀から、それぞれ3世代にわたって卵をとっても、寿命に差は見られず、差が見られたのは、第1世代目だけであったこと(Rockstein, 1957)からも考えられる。Lansing (1954) は、ワムシで同様な淘汰を行なうことにより、寿命の長い系統と短い系統の差が世代ごとに大きくなり、淘汰効果を認めたが、短命系統の若い親から逆に子供をとることにより、長命系統に変えることができた。

ミナミアオカメムシでは、このような淘汰実験は、 F_2 までしか行なわなかったが、初期卵塊を2世代淘汰した幼虫の生存率は、後期卵塊のそれに比べ生存率は最も高かった(Kiritani & Kimura, 印刷中)。おそらく、ここで観察された年令効果は、他の昆虫の場合と同様、厳密な意味での遺伝的なものではないが、親の細胞質を通じて後代に伝えられ、かつその影響は、蓄積の効果をもつような物質によってもたらされるのではないかと思われる。

本実験の結果から、一般的に各世代の後期に産れた卵塊は、ふ化率が低いうえ幼虫生存率も低く、羽化成虫の産卵数は少なく、寿命も短いためミナミアオカメムシ個体群への寄与は、各世代の初期のものに比べ少ないことが予想される。Birch (1948) は、個体群の内的増殖率(r)は、主として初期に生れた卵により決定されることを示した。すなわち、コクゾウが第1週目に1度に71卵を産んだ場合と約2倍の141卵を4週間にわたって産む場合の r は同じ0.76を与える。これらの計算は、すべての卵が同質と仮定した場合であるが、ここで示されたような年令効果がある場合には、その種の個体群増殖上での初期卵の意義は、はるかに大きいものと考えられる。

世代の重なり合いの問題については、Thompson (1931) は、産卵期間、産卵前期間、産卵数の分布頻度などを考えに入れた場合の世代の経過に伴う世代の重なり具合や、存在数の問題を代数的に取り扱った。しかし内田(1949)も指摘しているように、彼の論点は或る仮定の上に立った数学的な理論にとどまっており、問題は実際にもこの考えの通りに、世代の重なり合いが起るか、起らなければそれがどのような機構によっているかを明らかにする必要がある。

内田(1949)は、アズキゾウムシの実験個体群で見られる世代の重なり合いと、理論的に推測される場合とを比較して、実験個体群では、(1)理論的に予想されるごとく、個体数は世代と共に等比級数的に増加しないこと、(2)実際には、世代の重なり合いが殆んど起らず、世代間の切れ目が比較的明瞭に見られること、(3)各世代の羽化の始まりは同じであるが、羽化最盛期の間隔は、理論的には、等差級数的に増加するはずなのに、実験個体群ではほぼ一定であることをみた。この理由として、内田(1949)は それぞれの世代で羽化の最盛期以降に発生した個体は、密度効果によって産卵数の減少、卵、幼虫、蛹期の死亡率が高くなる結果、世代の始めに産れた卵から発生したものが、主として生き残るためと考えた。

事実、ここで報告した年令効果だけからでは、各世代の個体数は、与えた生存率の値によって、等比級数的に一方向的に、増加または減少することとなり、各世代の個体数が常にある一定の平均値を中心として、上下にふれることは説明できない。他方、ここで強調しなければならないことは、内田(1949)の言う密度効果と年令効果によって見られる生存率の低下や、産卵数の減少など、現象的には全く同じもので、ただその機構が異なるだけに過ぎない。ここで述べた年令効果が、多くの昆虫に相当普遍的に存在している事実から見れば、むしろこのような年令効果の存在によって、密度効果が、後期に発生する個体により顕著に働くと考えるべきと思われる。

なお、自然においては、ミナミアオカメムシは、冬期は成虫で越冬し、他の発育段階のものはすべて死滅するため、ここで述べたような世代の重なり合いは、毎年繁殖期(4月~11月)の間にのみ繰り返される。また、世代数も年に3~4世代であり、自然条件下では卵寄生蜂の働きが後期卵で高くなること(Kiritani & Hokyō, 1962) 各世代の後期のものは、食物条件の悪化にさらされること、また、第2表に見られるごとく、初期卵からは♂が多くでる傾向があることなどのため、実際には世代間の分離の傾向をさらに強める要因が存在することも指摘しておきたい。

摘 要

親の老令化に伴う生理的变化が、子世代の発育速度、生存率あるいは休眠の生起を左右することは、一部の昆虫で報告されている。

ミナミアオカメムシにおいても若い♀からの子供はふ化率、幼虫生存率が高く、子世代の♀成虫の寿命も長く、産卵♀率も高く産卵数も多い。このような親の年令効果が、自然の昆虫個体群の存在様式や、同一世代内における個体群の質的構成に、どのように影響するかを簡単なモデル計算によって示した。すなわち、親の年令効果によって連続した世代間の重なり合いが、はるかに少なくなり、各世代の存在曲線間の区別が明瞭化し、繁殖期間内における世代数が増加する傾向を示す。また同一世代内には、羽化時期の早いものほど平均産卵数が多く、後期のものほど少なくなる。

このような個体群内における非遺伝的要因に基づく個体の質の相違が昆虫の個体群動態上においても意義についても議論した。

引 用 文 献

- Beament, J. W. (1946) : Proc. Roy. Soc. B, 133 : 407-418.
Birch, L. C. (1948) : J. Anim. Ecol. 17 : 15-26.
Butz, A. and P. Hayden (1962) : Ann. Ent. Soc. Amer. 55 : 617-618.
Callahan, R. F. (1962) : Ph. D. thesis, Fordham Univ., Diso-Abstr.,
23 : 802-803.
Campbell, I. M. (1962) : Canad. J. Genet. Cytol. 4 : 272-288.
Greenberg, B. (1955) : J. econ. Ent. 43 : 654-657.
Hadorn, E. and H. Zeller (1943) : Arch. Entw. Mech. 142 : 276-300.
Hokyō, N. et al. (1966) : Appl. Ent. Zool. 1 : 53-61.
Howe, R. W. (1950) : Ent. mon. Mag. 86 : 325-326.
Kiritani, K. (1963) : Jap. J. Ecol. 13 : 88-96.
Kiritani, K. and N. Hokyō (1962) : Jap. J. appl. Ent. Zool. 6 :
124-140.
Lansing, A. I. (1954) : Ann. N. Y. Acad. Sci. 57 : 455-464.
Ludwig, D. (1956) : Ann. Ent. Soc. Amer. 49 : 12-15.
Ludwig, D. and M. C. Barsa (1955) : J. Gen. Physiol. 38 : 729-734.

- Ludwig, D. and C. Fiore (1960) : Ann. Ent. Soc. Amer. 53 : 595-600.
Ludwig, D. and C. Fiore (1961) : Ann. Ent. Soc. Amer. 54 : 463-464.
O' Brian, D. M. (1961) : Ann. Ent. Soc. Amer. 54 : 412-416.
Raychaudhuri, A. and A. Butz (1965) : Ann. Ent. Soc. Amer. 58 :
535-540.
Rockstein, M. (1957) : J. Gerontol. 12 : 253,
Rockstein, M. (1959) : Ciba Foundation Colloquia on Aging. 5 :
247-265.
Schneiderman, H. A. and F. Horowitz (1958) : J. exp. Biol. 35 : 520.
Simmons, F. J. (1964) : Bull. ent. Res. 37 : 95-97.
Thompson, W. R. (1931) : Bull. ent. Res. 22 : 147-172.
Tracey, K. M. (1958) : Ann. Ent. Soc. Amer. 51 : 429-432.
内田俊郎 (1949) : 応用昆虫, 5 : 55-61.
Velthuis, H. H. W., F. M. Velthuis-Kluppel and G. A. H. Bossink
(1965) : Ent. exp. & appl. 8 : 205-227.
Walker, I. and D. Pimentel (1966) : Gerontol. 12 : 89-98.
Wellington, W. G. (1965) : Canad. Ent. 97 : 1-14.
Willis, E. R., G. R. Riser and L. M. Roth (1958) : Ann. Ent. Soc.
Amer. 51 : 53-69.
Woke, P. A., M. S. Ally and C. R. Jr. Rosenberger (1956) : Ann.
Ent. Soc. Amer. 49 : 435-441.

(1967年4月18日 受領)