オオスカシバ幼虫の体色と発育に及ぼす生息密度の影響¹

笹 川 満 広・山 崎 昌三郎²

京都府立大学農学部

(1967年7月21日受領)

Effect of Population Density on the Larval Coloration and Development of Larva and Pupa in the Larger Pellucid Hawk Moth, *Cephonodes hylas* L. (Lepidoptera: Sphingidae). Mitsuhiro SASAKAWA and Shozaburo YAMAZAKI (Laboratory of Entomology, Kyoto Prefectural University, Kyoto) *Jcp. J. appl. Ent. Zool.* 11: 157—163 (1967)

The larger pellucid hawk moth is a common pest of cape jasmine, *Gardenia jasminoides* ELLIS in Japan. There are 4—5 generations in a year in Kyoto. The female moth lays eggs singly on the underside of leaves. It is well known that the larvae exhibit color variation in the field. The experiment was carried out in order to analyse the effect of population density during the larval period on the larval coloration and development. The larvae were reared at different densities of 1—5 individuals / plastic vessel, 12×3 cm, at about 30°C. Most of the larvae kept in isolation since the hatching were pale green, but those reared in the densities of 2 or more individuals per vessel turned brown after the first moult and, from the beginning of the fourth instar, changed into dark brown or green with broad brown stripe dorsomesally. The highest degree of darkening appeared in the larvae kept under crowding conditions throughout the whole larval stage. The darkening was determined by the density of the first instar. The presence or absence of light not effective on the darkening. The isolated pale green larvae showed longer duration of life, larger food intake and higher rate of oxygen consumption than the crowded dark-colored ones. The mortality strongly increased and the weight of pupa significantly decreased with the rise of density, but neither duration of larval and pupal periods, head width nor body weight of larva (except the fifth instar) differed significantly according to the density. It might be concluded that the pale green larva found commonly in the field is a more adapted form as regards their natural mode of life than the dark-colored larva found at high density.

は じ め に

幼虫の色彩変異が幼虫期における生息密度の違いによって生じる一種の多型であることは、UVAROV によるバッタ類の相についての業績に始まって以来、鱗翅目幼虫ではヨトウムシをはじめ多くの種類に存在する現象であることが認められている (FAURE, 1943 a,b; MATTHÉE, 1946; LONG, 1953; 平田, 1954, 1956; 巖, 1956, その

他)。さらに、この相変異は単に害虫の大発生や移動のみならず害虫化の問題に関連した重要な現象であるとして (内田, 1954)、鱗翅目以外の昆虫についても多くの成果が挙げられている。筆者らは常緑かん木のクチナシ *Gardenia jasminoides* ELLIS を食害するオオスカシバ *Cephonodes hylas* L. 幼虫に淡緑色の通常体色を呈する個体に混じって、ときおり暗褐色のものがいることを野外で観察したので、本種における幼虫体色の変異も幼

1 京都府立大学農学部昆虫学研究室業績 第118号

2 現福井県農業試験場

虫期の生息密度に依存した多型現象であるかを実験的に検討した。ここには幼虫および蛹の諸性質に対する幼虫密度の影響について報告する。

オオスカシバはスズメガ科に属し、日本各地に分布する。京都地方では5月中旬または下旬に越冬蛹から成虫が羽化し、9月ないし10月初めまで4回発生するが、まれに10月中に第5世代の幼虫をみることがある。卵は新梢先端に近い若葉に1個ずつ産みつけられる。幼虫は5令を経て蛹化する。大発生の際被害樹はほとんど丸裸になるまで食いつくされるが枯死することはない。

材料と方法

1965年5月から1966年10月まで実験、調査を行なった。実験材料に用いたオオスカシバの卵およびその食草であるクチナシ葉は、京都府立大学構内および京都市下鴨、伏見深草付近の植樹から採集した。卵は産下葉とともに吸湿ろ紙を敷いたシャーレに入れ、ほぼ30°Cの恒温器内に静置し、そのふ化幼虫を実験に供した。

幼虫の飼育には直径10cm、深さ3cmのプラスチック製シャーレを用い、ほぼ30°Cの恒温で午前10時から午後6時までは室内照明をし(白色蛍光灯, 20W)その他の時間は暗黒状態にしたが、一部は常時明または暗黒下で飼育した。食草は若令期間には新梢の先端に近い柔らかい黄緑葉を、令を経るにしたがって新梢下位の緑葉を用い、1令期以外は毎日1回新鮮葉と交換し、原則として次の食草交換時にごく少量が残っている程度にし、また3令期以後には必要量の葉を重ねて入れた。各飼育容器内には吸湿ろ紙を敷いた上に硫酸紙を重ね、糞は3令期までは各令期ごとに、4令期以後には毎日硫酸紙ごと取り出した。

全幼虫期間1シャーレあたり1, 2, 3匹の3段階の密度区のほかに、4, 5匹の高密度区も少し設けた。またふ化直後から1匹飼育した幼虫を2令または3令期以後1シャーレあたり2匹ずつ入れた実験区を設けた。

幼虫体色の黒化は3令期までと4令期以後とは標徴が違うため区分した。すなわち、3令期までは黒化の程度にしたがって3段階に分け、淡黄緑色の個体をA-1型、濃緑色のものをA-2型、暗緑ないし褐色のものをA-3型とした。ただし各型とも3令期幼虫は通常中・後胸節の第5小環節、第1~7腹節の第6小環節および第8腹節の第2小環節の気門上線にそれぞれ1個の小黒点を生じる。また、4令期以後では第1図に示すように4段階に分けた。

P-1型: 全体淡緑ないし淡黄緑色で、3令期幼虫と

第1図 4~5令期幼虫の体色型(いずれも腹部第3環節を示す。Sp: 気門, L: 腹脚の位置)。

同じように1小黒点がある。ときにはP-2型のように気門下線に褐色縦帯が細く現われる。

P-2型: 淡緑色で亜背線の黒点は4~6個、気門上線の黒点は第1~4小環節間と第8~9小環節間のものが分離するか、またはそれらが細く連なる。気門下線の黒点は明瞭である。

P-3型: さらに後胸節から尾角基部にかけての背線上に暗褐ないし黒色の太い縦線が走る。全体黄色を帯びる個体がときにある。

P-4型: 全体暗褐色を呈する。

各令期幼虫の摂食量は給与前に測定した葉面積から翌日食草交換時の残量を差し引いて求めた。体重の測定は1匹ずつ毎日一定時間に、また幼虫頭幅は脱皮殻の頭蓋の最大幅を万能投影器で測定した。酸素消費量は5令4日目の幼虫と蛹化後羽化まで毎日一定時間にワールブルグ検圧計で測定した。

実験結果

1. 飼育密度と幼虫体色

1) 密度による体色変化

1シャーレあたり1匹から5匹までの幼虫密度区をそれぞれ53, 41, 30, 4, 3区設けたが、あとで述べるように4匹区と5匹区では死亡率が高く、最終令期まで完全に発育を遂げる区がなかったので、1~3匹区における飼育虫数38, 40, 42匹についての結果を述べる。

3密度区における2~5令期幼虫の各体色型の出現頻度は第2図のようである。1令期幼虫の体色はどの飼育密度区でもA-1型であったが、2令期になるとA-2型とA-3型が現われはじめ、3令期では1匹区でA-1型の出現率が約57%をしめるのに、2匹区では17%に減少し、3匹区ではわずかに8%となる一方A-3型が顕著に増加している。1匹区と他の2区との各体色型出現率の違いは終令期まで続くが、2匹区と3匹区との間には明らかな差がみられない。したがって、1シャーレ

第2図 生息密度別の2～5令期幼虫各体色型の出現頻度（図内の1～3はシャーレあたりの飼育虫数を示す）。

あたり2匹区から黒化個体が多くなるといえる。

2) 体色黒化の決定時期

幼虫体色の黒化がどの令期の生息密度によって決まるかを知るために、1匹飼育したA-1型幼虫を2令または3令期にはいったときから蛹化まで2匹飼育とし、一方2匹飼育の幼虫が1令または2令期が終わったとき1匹に分離させた場合について検討した。

各実験区における5令幼虫の各体色型出現率は第1表

第1表 異なる令期間2匹飼育したときの5令幼虫各体色型の出現率(%)

2匹飼育の令期間	P-1	P-2	P-3	P-4
II-V	28.6	42.9	14.3	14.3
III-V	62.5	25.0	12.5	—
I-II	33.3	16.7	33.3	16.7
I	25.0	25.0	50.0	—

に、また3令期以後における各区の平均色彩値（体色型A-1およびP-1は1、A-2およびP-2は2、A-3およびP-3は3、P-4は4を变量として求めた平均値）の変化は第3図に示してある。すなわち、全幼虫期間2匹飼育をした場合にP-3型5令幼虫の出現率が最高で(第2図)、平均色彩値も4～5令期に最大値を示している。集合条件下におく時期が遅れるほど黒化型の出現率が減少し、平均色彩値が小さくなることから、1令期の生息密度が5令幼虫体色の黒化に大きな影響力をもつことが推察される。一方、全幼虫期間を通じて単独飼育された場合には明らかにP-1型幼虫が多く出現する。これに比べて、1令または2令の終りまでの短期間だけでも集合条件下に過ぐすと、3令期にはA-3型、4令期にはP-3型がかなり多く現われるので、平均色

第3図 異なる飼育条件下に現われる体色の平均色彩値の変化（0は全幼虫期間を単独飼育、Iは1令期間、I-IIは1～2令期間、II-Vは2～5令期間、III-Vは3～5令期間、I-Vは全幼虫期間2匹飼育をしたことを示す）。

彩値は前者同様に3令期から4令期にかけて増大するが、5令期にはいと淡化するようである。集合条件下に長くあったほうが、黒化程度がやや強いようであるがそれほど明らかな差がないことは体色黒化がすでに1令期に決定されることを示唆する。

なお、雌雄による体色の差はみられなかった。また、幼虫頭部の色彩についても著しい差はみられなかった。すなわち、頭部は各体色型幼虫とも1～2令期には淡黄色を呈し、3令期には淡緑色になる。4令期以後では淡色型（P-1、P-2）幼虫の頭部はやはり緑色を呈するが、黒化型（P-3、P-4）のものは橙色ないし淡褐色になって両者の差が認められるにすぎない。

3) 光の影響

野外で幼虫は1匹ずつ葉裏から食害する習性があるので、一定容器内での体色黒化が幼虫の視覚を通じて何らかの影響をうけるのかどうかを検討するために、ふ化直後より常時明所と暗所（食草交換時を除く）の両区を八つずつ設けて飼育した。その結果、1匹飼育の場合全明区では3令期まですべての幼虫がA-1型を示し、5令期にはP-1型幼虫の出現率が75%で残りはP-3型であったのに対して、全暗区では2～3令期（A-2型75%、A-3型25%）に一時的に黒化個体が現われるが、4～5令期には大部分P-1型にもどり、P-2型が25%を占めるほか他の型は現われなかった。2匹飼育の場合は、全明暗両区とも1)の結果と同じように2令

期から黒化が始まり、4～5令期にはいずれもP-3型が67～75%も現われ、残りはP-4型であった。したがって、調査数が少ないとはいえ、前述の密度別体色型出現率とほぼ似た傾向を示しているので、光の有無は老熟幼虫の体色黒化に著しい影響を与えていないと考えられる。

2. 飼育密度と幼虫および蛹の発育

1) 幼虫期間と蛹期間

各密度区とも平均幼虫期間および蛹期間は雌が雄よりわずかに長い、その差は0.25日以下で有意ではないので雌雄まとめて述べる。

2～3匹区の1令期日数は1匹区のそれより約1/2日長い、2令期以後の各令期日数は逆に少しづつ短くなる。前蛹期間は各密度区の間には全く差がみられない。しかし、蛹期間には再び2～3匹区のほうが約1日短くなっている(第4図)。したがって、幼虫密度が高くな

第4図 幼虫各令期日数と蛹期間(横軸の1～3はシャレあたりの飼育虫数、Iは1令期、I-Ⅱは1～2令期、Ⅱ-PまたはⅢ-Pはそれぞれ2令または3令期から蛹期まで2匹飼育したことを示す)。

るにつれて発育日数が短縮する傾向がある。また、ある令期間を2匹集合飼育した場合、すなわち1令期のみまたは2令期から羽化までの期間集合条件下で経過しても、全期間を通じての1匹区の発育日数とはほとんど差がみられない。しかし、2令期まで集合条件下にすぎずとやや短縮し、全期間2匹区との間に大差がないのは、1～2令期の密度効果の後作用と考えられる。また3令期以

後の集合飼育では、全期間2匹区の発育日数に比べて明らかに長くなるのも密度効果によって生じたことを示している。なお、どの区の幼虫も5令を経て蛹化し、令数の変化はみられなかった。

各密度区を通じて、発育日数を幼虫の体色型別についてみると、最も淡いP-1型が最も長く、体色が黒化するほど短くなるが、P-4型では逆に少し長くなるのは蛹期間が他より長いためである(第2表)。

第2表 体色型別の発育日数、頭幅および酸素消費量の平均値とその95%信頼限界

	P-1	P-2	P-3	P-4
ふ化から羽化までの日数	27.1±0.6	24.8±0.7	24.5±0.6	25.5±0.6
蛹期間(日)	10.2±0.3	9.8±0.02	9.7±0.3	10.8±2.3
頭幅*(mm)	3.0±0.1	3.0±0.2	2.9±0.1	3.0±0.4
酸素消費量†(mm ³)	16.5±3.6	11.2±2.3	10.1±2.9	7.1±3.8

* 4令幼虫。† 5令幼虫体重1g/10分間。

2) 摂食量

各密度区別の幼虫摂食量を食草葉面積で表わすと第3表のよう、1匹飼育では初令より2～3匹区との間に有意な差がみられ、総摂食量で約1.4倍も多い。なかんずく5令期における摂食量が約1.5倍も多いことは同期における幼虫体重の著しい増加と一致する。2匹区と3匹区間では1令および4令幼虫の摂食量に差がみられるだけである。

第3表 各密度区における幼虫摂食量(平均値とその95%信頼限界, cm²/匹)

令	1匹区	2匹区	3匹区
I	1.6±0.03	1.4±0.02	0.9±0.04
II	4.7±0.1	3.7±0.1	3.9±0.1
III	14.3±0.2	13.3±0.3	13.7±0.3
IV	118.2±0.9	104.2±0.9	89.4±2.3
V	586.9±5.5	375.4±17.3	361.9±10.4
計	660.9±8.1	494.7±8.1	469.8±8.0

また、各密度区を通じての各体色型幼虫の間ではP-1型の総摂食量が556.8±7.2cm²、P-2型は435.4±5.5cm²、P-3型は428.2±11.6cm²、P-4型は最も少なく398.3±6.7cm²であって、P-1型はP-4型よりはるかに多いが、P-2とP-3型の間には有意差が認められない。

3) 幼虫頭幅と体重, 蛹体重

各密度区における幼虫の頭幅は2令期以後に高密度区ほどわずかに小さくなる傾向があるが有意差はみられない(第5図)。成長比はどの密度区でも4令期までは

第5図 生息密度別の幼虫頭幅。

(黒点は1965年6月, 白点は1966年7月飼育; 図中の1~5は令を示す)。

1.7 前後であるが, 4令から5令にかけては約1.4となる。2~3匹区の成長比は令が進むにつれて徐々に減少する傾向がある。また各体色型幼虫の間にも差はなかった(第2表)。

幼虫の体重増加曲線は第6図に示したように, 5令期

第6図 生息密度別の幼虫体重と蛹体重の日変化。

にはいつから1匹区と2~3匹区との間に明らかな差がでてくるが, 後二者間での差は顕著でない。

羽化前日の蛹体重についてみると, 密度が高くなると平均蛹体重が有意に減少し, 各密度区を通じての各体色型間ではP-1型とP-4型の間に有意差が認められる

(第4表)。また, 1匹飼育をした幼虫を2令または3令

第4表 各密度区および各体色型の蛹体重
(平均値とその95%信頼限界, g)

密度	1 匹 区	1.92 ± 0.13
	2 匹 区	1.38 ± 0.12
	3 匹 区	1.14 ± 0.13
体 色	P - 1	1.68 ± 0.10
	P - 2	1.60 ± 0.11
	P - 3	1.58 ± 0.10
	P - 4	1.37 ± 0.14

期ははじめから2匹の集合飼育をした場合, 前者の蛹体重は 1.49 ± 0.15 gで, 後者のそれは 1.53 ± 0.13 gであって, 全幼虫期を通じての2匹区よりわずかに重く, 1匹区と3匹区の蛹体重との間にはそれぞれ有意な差がみられる。

4令幼虫の頭幅と蛹体重の間には $r=0.73^{**}$, 5令幼虫の頭幅と蛹体重の間には $r=0.64^{**}$ の有意な正の相関がみられた。

4) 酸素消費量

5令期4日目の幼虫体重1 gあたりの酸素消費量は黒化型ほど減少する傾向があり, P-1型とP-4型の間には有意差がみられる(第2表)。また, P-1型ないしP-3型蛹の蛹期間中における酸素消費量の日変化については明らかな差がみられないで, いずれも中期に減少するU字形曲線を描いている(第7図)。

第7図 体色型別の蛹期酸素消費量。
(体重1g, 1分間あたり)。

5) 死亡率

各密度区における幼虫期および蛹期の死亡率を各令期間死亡率と総死亡率とに分け, 前者は各令初期の個体

数に対してそれぞれの令期中に死亡した個体数の率で、後者は供試総虫数に対する羽化前までの総死虫数の率で表わした（第8図）。

第8図 生息密度別の各令期死亡率と総死亡率。

ふ化直後から1匹飼育をすると死亡率が最も低いのは自然状態における本種の摂食加害習性からみて当然といえる。2匹飼育以上の各密度区では1令期中に10~20%の個体が死亡し、2令期にはいと2~3匹区では1令期とほぼ同様の死亡率を示し、さらに4~5匹区では著しく高率になる。ふ化幼虫は食いつきまで適当な場所を求めて食草上をはいまる間に互に接触すれば、体の先端を左右に激しく振って他を押しおのけようとしたり、再び適所を求めて移動したりするので初期に死亡する個体が多くなり、高密度区はどのような排除行動がよりひんぱんに行なわれるため大きな相違を生じたものと思われる。3令期に達すると死亡率はかなり低下するけれども、4~5令期には2~3匹区で再び15%前後の個体が死亡し、4~5匹区では終令中にすべて死んでしまった。3匹区ではたとえ蛹化しても蛹期中に高い死亡率がみられたのは密度効果の後作用と考えられる。したがって、幼虫初期における食いつきの遅れと後期における密度効果が高密度区の総死亡率にも現われて、3匹区では死亡率の最も低い1匹区の約2倍にあたる63%の個体が死亡してしまうし、さらに4~5匹区では100%となる。

考 察

以上の結果から、オオスカシバの幼虫および蛹の諸性質に幼虫期の生息密度に依存した変異がみられることがわかった。

LONG(1953)はスズメガ科に属する2種 *Dilina tiliae* L. および *Laothoe populi* L. の幼虫について、集合飼育による体色変異はみられないが、活動性は高くなる傾

向があると報告している。移住性のバッタ類や数種のヨトウガ類の幼虫では密度依存的な色彩変異が顕著に現われるのに反して、卵を1個ずつ産みつけ、単食性で、しかも成虫期に大移動性をもたないと思われる上述2種のスズメガ幼虫では相変異が全く現われないのであろうと考えられる。しかし、生態的に類似し、個体数変動の幅が広くない本種では幼虫密度によって色彩変異がみられ、2匹以上の密度区において体色が黒化することは興味あることである。

野外観察では最も淡色で小黑点があるか、または全くないP-1型幼虫が圧倒的多数を占め、最も黒化したP-4型がまれに見られるだけで、P-3型は決してみられない。実験の結果では高密度区になると5令期にP-3型個体の出現が極度に増えるが、1匹区でもP-3またはP-4型の黒化個体が少しみられる。このような比較的不明瞭な色彩変異の現われ方はヨトウガ幼虫の場合に似ている（平田, 1954）。しかし、ヨトウガやアワヨトウ（巖, 1956, 1959）などの幼虫体色の黒化は幼虫期の後半（4~6令期）に現われ、特に3令期以後の幼虫密度が体色決定に関係しているといわれるのに、本種では2令期から色彩変異が現われはじめ、しかも1令期の幼虫密度が体色決定に特に重要であることがわかった。この差異は成虫の産卵習性の違いや若令幼虫の集合性の有無によって生じるのではなからうか。すなわち、ヨトウガ類では卵塊として産卵され、ふ化幼虫は一定期間集団生活をするが、本種では1葉に1個ずつ産卵されて、ふ化幼虫は集団を形成することがない。ここではふ化後直ちに一定空間でほぼ一定量の食草（1令期には約2cm²大）を与え密度だけを変えたために、1令期における幼虫の行動上の相互干渉が主因となって上述のような違いを示すものと思われる。

幼虫個体間の相互刺激によって体色の黒化が引き起こされることはヨトウガ、アワヨトウその他の昆虫で知られているが、本種でも先に述べたように単に観察される個体相互のふれ合いと排除行動だけでなく、光の有無や異なる令期に集合または分離条件を設けたときの黒化程度の実験結果とを考え合わせると、視覚よりも幼虫初期における直接的な個体間の接触による刺激が主要因ではないかと思われる。

スズメガの一種 *Protoparce quinque maculata* 幼虫の体色黒化は20°Cで起こり、27°Cになるとほとんど常に緑色であるといわれるし（HUDSON, 1966）、アワヨトウ幼虫ではある色彩域においては温度の影響が認められるという（巖, 1956）。したがって、本種の幼虫体色型の

うち各密度区で現われた全体褐色のP-4型の出現は温度その他の環境要因の影響かもしれないが、P-3型は明らかに密度依存的なものと考えられ、前者については今後の検討が望まれる。

幼虫体色の黒化には特に1令期の生息密度が関与していることから、他の諸性質についても初期の生息密度の影響をうけやすいと想像される。すなわち、幼虫および蛹の発育期間と幼虫頭幅については設定密度間で差がみられないが、摂食量の多少、5令期幼虫および蛹の体重の軽重、幼虫期および蛹期中における死亡率の高低などについては1匹区と2匹以上の区との間で明らかな違いがみられる。密度が高くなると摂食量が減って幼虫および蛹の体が小さくなり、しかも発育期間中にきわめて高い死亡率が現われる。一方、1匹区で最も多く現われるP-1型幼虫は黒化型に比べて活動的で、摂食量および酸素消費量が多いほか、蛹体重が重い。これは低密度で生じるウンカの短翅型は長翅型に比べて呼吸量が高く(内田, 1959)、成虫体重がやや重い(岸本, 1957)という結果と似ており、バッタの群集相と孤独相におけるそれらの違いとは全く異なっている。また、本種と同じ産卵習性をもつヤガ類(フタオビコヤガ、ヒメネジロコヤガ、クロシタヨトウなど)では幼虫密度による体色変異はみられないで、密度の増加とともに発育がおくれるといわれる(Iwao, 1962)。本種も同じようなことが期待されたのに、それとは反対でむしろアワヨトウやヨトウガの場合に似ていることは注目したい。これは生息密度に対する反応の仕方に違いを生じたものと思われる。

以上のことから、オオスカシバ幼虫は単独生活に適應を示していると考えられるが、今後成虫の諸性質についても検討を重さね、多型現象を生ずる機構を究明することが必要である。

摘 要

従来スズメガ類では密度依存的な多型現象が知られていなかったが、オオスカシバについて幼虫期の生息密度を変えることによって体色や発育がどんな影響を受けるかを調べたところ、明らかに密度に依存した変異がみられた。すなわち、1令期から集合状態で育った幼虫は体色が2令期から黒化し、摂食量や酸素消費量が少なく、幼

虫および蛹の体重が軽いほか、死亡率がきわめて高い。したがって単独生育下で多く出現する通常の淡緑色幼虫が本種の生活により適應していると考えられる。

引 用 文 献

- FAURE, J. C. (1943a) The phases of the lesser army worm, *Laphygma exigua* HÜBN. Fmg. S. Afr. 18: 69~78.
- FAURE, J. C. (1943b) Phase variation in the army worm, *Laphygma eximpta* WALK. Sci. Bull. Dept. Agr. For. S. Afr. 234: 1~17.
- 平田貞雄 (1954) ヨトウガ *Barathra brassicae* 幼虫にみられる“相”変異 第1報 飼育密度と6令幼虫の体色、蛹体重および休眠率の変異との関係、応動 19: 41~46.
- 平田貞雄 (1956) ヨトウガの相変異 第2報 成虫の形質に対する幼虫密度の影響、個体群生態学の研究 III: 79~92.
- HUDSON, A. (1966) Proteins in the haemolymph of the developing tomato hornworm, *Protoparce quinquemaculata* HAW. Canad. J. Zool. 44: 541~554.
- 巖 俊一 (1956) アワヨトウの相変異 第1報、個体群生態学の研究 III: 60~78.
- 巖 俊一 (1959) アワヨトウの相変異 3. アワヨトウ幼虫の体色及び発育に対する棲息密度の働き方、生理生態 8: 107~116.
- IWAO, S. (1962) Studies on the phase variation and related phenomena in some lepidopterous insects. Mem. Coll. Agr. Kyoto Univ. 84: 1~80.
- 岸本良一 (1956) ウンカ類の翅型に関する研究 第1報、トビイロウンカにおける翅型決定に及ぼす環境要因特に幼虫期の飼育密度について、応昆 12: 105~111.
- 岸本良一 (1957) ウンカ類の翅型に関する研究 III. ウンカ類の長翅型と短翅型における形態的および生理的相違について、応動昆 1: 164~173.
- LONG, D. B. (1953) Effects of population density on larvae of Lepidoptera. Trans. R. ent. Soc. Lond. 104: 543~585.
- MATTHÉE, J. J. (1946) A study of the phases of the army worm, *Laphygma eximpta* WALK. J. ent. Soc. S. Afr. 9: 60~77.
- 内田俊郎 (1954) ヨツモンマメゾウムシに見られた“相”に似た二型、応動 18: 161~168.
- 内田俊郎 (1959) ウンカ類の長・短し型の呼吸量、応動昆 3: 212~213.