ツゲノメイガの生活史に関する研究

III. 休眠誘導の光周反応¹⁾

丸山 威²⁾・真梶 徳純

千葉大学園芸学部

The Life Cycle of the Box-Tree Pyralid, *Glyphodes perspectalis* (WALKER) (Lepidoptera: Pyralidae).
III. Photoperiodic Induction of Larval Diapause. Takeshi MARUYAMA³⁾ and Norizumi SHINKAJI
(Laboratory of Environmental Biology, Faculty of Horticulture, Chiba University, Matsudo, Chiba
271, Japan). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* **37**: 45–51 (1993)

The photoperiodic induction of larval diapause of the box-tree pyralid, *Glyphodes perspectalis* (WALKER) collected from four localities in Japan showed typical long-day response curves. The critical photoperiods were 14 h 20 min for the Miyagi and Fukuoka (Mt. Kosho; 862 m above sea level) populations, respectively, 13 h 50 min for the Tokyo-Chiba population and 13 h 40 min for the Kochi population at 20°C, showing a geographical cline. The critical photoperiods for the photoperiodic response in the offspring of overwintering generation of the Tokyo-Chiba population showed large individual variations. Moreover the critical photoperiod varied with temperature conditions, being higher at 15°C than at 25°C. When reared singly or in a crowded condition on three kinds of host plants, *Buxus microphylla*, *B. sempervirens* and *B. microphylla* var. *insularis*, their photoperiodic responses were typical long-day types except in the crowded condition on *B. m.* var. *insularis* where a high level of diapause was induced even under long-day conditions. This result suggested that dietary conditions were acting as regulating factors of diapause induction. The sensitive period for the photoperiodic induction of diapause lies between the first and third instar, especially the latter half. Photothermographs for four localities suggest the occurrence of two to four generations per year depending on the locality. For the Tokyo-Chiba population the predicted life cycle fitted well with the actual field observations.

Key words: *Glyphodes perspectalis*, photoperiodic response, diapause induction, critical photoperiod, photothermograph

緒 言

ツゲ科ツゲ属植物 (Baxaceae: *Buxus*) のみを寄主とするツゲノメイガ *Glyphodes perspectalis* (WALKER) は多化性昆虫であり、関東地方 (東京、千葉など) では年に 3 回の成虫発生がみられる (丸山・真梶, 1987)。本種の越冬態は中齢期 (4 齢) の幼虫で、これが寄主植物葉上に繭を形成して休眠する (丸山・真梶, 1991)。本種のような温帯圏に生息する多くの多化性昆虫は、季節適応の一つとして、日長条件 (光周期) によって休眠を調節していることが古くから知られているが (LEES, 1955; ダニ

レフスキー, 1961; BECK, 1980), 本種では、幼虫の休眠誘導に対する光周期の役割について、これまでまとまった報告はない。本報は、ツゲノメイガの生活史に関する研究の一環として、本種の休眠誘導における光周反応の地理的変異と個体変異、温度の影響、餌植物および生育密度の影響、光周感受期について報告する。また、これらをもとに作成した光温図から全国 4 地点の発生回数と時期を推定した。

本文に入るに先だち、供試虫の採集に協力して下さった油川郷児・本田 泰・篠崎 淳 (当時、仙台市建設局)、川村 満・高井幹夫 (当時、高知県農林技術研究

1) 本報の一部は日本応用動物昆虫学会第 28 回大会 (1984 年 4 月, 宇都宮) および第 29 回大会 (1985 年, 府中) で発表した。

2) 現在 株式会社クボタ技術開発研究所つくば研究室

3) Present address: Tsukuba Research and Development Laboratories, KUBOTA Co., 5–6, Koyodai, Ryugasaki, Ibaraki 301, Japan.

1991 年 10 月 3 日受領 (Received 3 October 1991)

1993 年 2 月 6 日登載決定 (Accepted 6 February 1993)

所), 岩槻邦男 (当時, 東京大学理学部附属植物園), 森本桂 (九州大学農学部), および本研究に対し多くのご助言ならびにご協力をくださった本学の天野 洋博士および環境生物学研究室の諸氏に心から感謝の意を表する。

材料および方法

1. 供試虫

光周性の地理的変異の調査のため, 1983 年から 1984 年にかけて 1) 東京都 (文京区, 新宿区) および千葉県 (市川市, 松戸市), 2) 宮城県 (宮城郡郷六), 3) 高知県 (土佐市および中村市) および 4) 福岡県 (甘木市古処山) の 8 地点合計 4 産地 (Fig. 1) から越冬世代幼虫を採集し, 千葉大学園芸学部 (千葉県松戸市) に持ち帰って野外網室内で継代飼育した。個体変異の調査ではこれらの供試虫のうち東京・千葉個体群 (1983 年と 1984 年採集) を用いた。同個体群 (1984 年採集) は温度の影響を調べる実験にも用いた。餌植物と生育密度の影響の調査に, 1987 年に千葉県松戸市で採集された個体群の室内継代飼育個体を供試した。さらに, 1988 年採集の同個体群の第 1 世代幼虫で光周感受期を調査した。

2. 供試餌植物

ツゲノメイガの継代飼育では原則として野外採取のクサツゲ (*Buxus microphylla* SIEB. et ZUCC.) の生葉を与えたが, 野外網室内で継続飼育する場合は採卵あるいは幼虫飼育のために鉢植えのクサツゲを与えた。日長処理期間も同様にクサツゲの生葉を与えたが, 餌植物の影響の調査では, その他にセイヨウツゲ (*B. sempervirens* LINN.) とチョウセンヒメツゲ (*B. microphylla* SIEB. et ZUCC. var. *insularis* NAKAI) の生葉を供試した。

3. 日長処理方法

ツゲノメイガの孵化直前の卵を卵塊ごとプラスチックカップ (200 ml 容) に湿らせた脱脂綿片と共に入れ, 恒温室内に設置した日長処理箱内 (50×40×40 cm) で処理した。ただし, 生育密度の影響の調査の場合の個体飼育区では, 孵化直後 (24 時間以内) の幼虫を枝基部に湿らせた脱脂綿 (あるいは花卉用保水材) を固定させたツゲ生葉に接種した。この場合, 初期幼虫は小型試験管 (φ15×75 mm) あるいはサンプル管 (5 ml 容), 中・後期幼虫はプラスチックカップ (120 ml 容) を用いて飼育した。孵化後は 1~2 日ごとに餌の状態を観察し, 適宜給餌を行い, 最終調査日まで継続的に飼育した。日長処理箱は光源として白色蛍光灯 (10 W) 1 本を用い, 付属するタイマー (ナショナル製 TB314) によって 24 時間当たり 12, 13, 14, 15, 16 時間の照明区 (12L-12D~16L-8D)

Fig. 1. Collection sites of *Glyphodes perspectalis* larvae in the Japanese islands.

を設定した。なお, 温度の影響を調査した実験では, 全明および全暗区を追加設定した。

4. 休眠性の判定

20°C で地理的変異, 個体変異および温度の影響の調査では孵化 25~30 日後に, 繭内で発育を停止していた中齢幼虫を休眠個体として, 繭を作らずに発育を続けていた中齢期以上の幼虫を非休眠個体とし, それらの個体数を記録した。生育密度の影響をみた実験の集団飼育区では 20°C 孵化 25~40 日後, 個体別飼育区では孵化 40 日後, さらに光周感受期の調査では孵化 30 日後に判定を行った。また, 温度の影響をみるために設定した 15°C 区では孵化 50 日後, 25°C 区では孵化 20 日後に判定を行った。なお, 実験期間中に中齢期以上に発育し, 明らかに非休眠個体と判定された幼虫はその時点で記録し, 飼育容器から取り除いた。これら休眠幼虫と非休眠幼虫を合計した個体数を供試虫数として休眠率を算出した。

5. 地理的変異

前述の 4 産地より採集した個体群を継代飼育し, 数世代にわたって (2~5 世代) 休眠誘導の光周反応を調査した。各日長ごとに平均休眠率を求め, 各個体群の光周反応曲線を作図した。それらの図より休眠率が 50% となる日長 (臨界日長) を求めた。

6. 個体変異

野外で採集した越冬世代より得られた次世代成虫を網室内 (280×380×158 cm) で集団で飼育し, 交尾を確認した雌を個体別に産卵させた。各雌の次世代幼虫を個別

に日長処理し、個々の光周反応曲線あるいは臨界日長を比較した。供試雌数は1983年が15頭、1984年が25頭であった。

7. 温度の影響

第1世代幼虫を $15 \pm 3^\circ\text{C}$ と $25 \pm 1^\circ\text{C}$ の恒温条件で日長処理し、休眠誘導の光周反応を調べた。また、同個体群の継代飼育幼虫を用いて、光周期と温度周期を組み合わせた区(明期: 25°C , 暗期: 15°C)を設定し、その際の光周反応を恒温区と比較した。なお、温度の切り換えは照明の切り替え時を境にして約10分間かけて徐々にを行った。

8. 餌植物および生育密度の影響

餌植物を前述のクサツゲ、セイヨウツゲ、チョウセンヒメツゲとした処理区を設け、さらに各々の餌を用いて集団飼育と個体飼育した区を設定し、それらの光周反応曲線を比較した。集団飼育の生育密度は、クサツゲ区では個体変異の実験結果と併用したため約10~20頭/カップであったが、その他の餌植物区では供試虫を卵塊単位で接種したため、約30~100頭/カップであった。

9. 光周感受期

1~3齢幼虫を各齢期ごとに長日(16L-8D)あるいは短日(12L-12D)のいずれかに置き、異なった日長処理の組み合わせすべて(8処理区)について休眠率を求めた。飼育方法は基本的に前項の個体飼育と同様であるが、孵化幼虫(1齢期)のみは10頭をまとめて飼育した。また、4齢期以降は3齢期と同様の日長条件とした。なお、1~3齢幼虫の発育日数はそれぞれ約4~5日であった。

結 果

1. 地理的変異

各産地より採集した個体群の休眠誘導についての光周反応曲線をFig. 2に示す。なお、各日長時間の休眠率は2~5回の反復実験の平均値を表している。いずれの産地も12L-12Dと13L-11Dではほとんどの個体が休眠誘導されていたのに対し、15L-9Dと16L-8Dでは非休眠となり、典型的な長日型の光周反応となった。14L-10Dでは休眠と非休眠個体が混在していたが、その休眠率は産地によって多少異なり、宮城産と福岡産、東京・千葉産そして高知産の順に休眠率は低下した。図より臨界日長を推定すると、宮城産と福岡産が14h 20min、東京・千葉産が13h 10minそして高知産が13h 40minとなり、福岡産を除くと産地の緯度が低くなるにしたがって臨界日長が短縮されていた。

Fig. 2. Photoperiodic response curves at 20°C for diapause induction in *G. perspectalis* larvae from four localities. "N" in parentheses show the mean numbers ($\pm\text{SD}$) of larvae tested at each photoperiod.

Fig. 3. Photoperiodic induction of larval diapause at 20°C in *G. perspectalis* from individual females of Tokyo-Chiba population collected in the field. Numbers of females used are 15 in 1983 and 25 in 1984, respectively. Bars indicate the standard deviation (SD). "N" in parentheses show the mean numbers ($\pm\text{SD}$) of larvae tested at each photoperiod.

2. 個体変異

野外交尾した東京・千葉個体群の個々の成虫より得られた次世代幼虫の休眠の光周反応曲線をまとめてFig. 3に示す。これは2年間の調査結果を各々の平均値と標準偏差で図示したものである。いずれの年の個体もすべて典型的な長日型の反応を示しており、反応型としての個体差は認められなかった。しかし、臨界日長付近の14L-10Dでの休眠率は個体によりかなりの差異のあることが認められ、1983年の平均では $85.7 \pm 11.5\%$ (平均値 $\pm\text{SD}$)、1984年の平均では $41.1 \pm 30.6\%$ となった。これらの個体差に基づいて推定された雌別の臨界日長は、

Fig. 4. Effects of different temperature and light conditions on the induction of larval diapause in *G. perspectalis*. "N" in parentheses show the mean numbers ($\pm$ SD) of larvae tested at each photoperiod.

Fig. 5. Effects of different dietary and density conditions on larval diapause induction in *G. perspectalis* at 20°C. "N" in parentheses show the mean numbers ($\pm$ SD) of larvae tested at each photoperiod.

1983 年の場合は 14 h 10 min から 14 h 30 min, 1984 年の場合は 13 h 30 min から 14 h 30 min の範囲に入っていた。したがって、個体間の変異はかなり大きいと考えることができる。

3. 温度の影響

15°C, 20°C, 25°C 恒温区および 15°C と 25°C の変温

Table 1. Effects of photoperiodic shifts made at different developmental times on diapause induction in larvae of *G. perspectalis*

Larval instar ¹⁾			No. of larvae tested	% Diapause induced
I	I	III		
L ²⁾	L	L	60	0
S ²⁾	L	L	58	0
S	S	L	40	25.0
S	S	S	47	100
L	S	L	42	7.1
L	L	S	35	31.4
L	S	S	44	100
S	L	S	44	100

¹⁾ Developmental periods of each instar was approximately four to five days at 20°C.

²⁾ L: Long-day (16L-8D), S: Short-day (12L-12D).

区の休眠誘導についての光周反応曲線を Fig. 4 に示す。なお、20°C 区は地理的変異を求めた時の東京・千葉個体群の結果 (1984 年) を用いた。その結果、いずれの温度区においても典型的な長日型の反応を示したが、臨界日長は 15°C で 14 h 30 min, 20°C で 13 h 50 min, 25°C で 13 h 20 min となり、恒温条件下では温度が高くなるに従い臨界日長が短くなる傾向が認められた。三つの温度処理区内での臨界日長の変動幅はほぼ一定で、30~40 min であった。一方、15°C (暗期) と 25°C (明期) を組み合わせた区の光周反応曲線は 25°C 恒温区と類似し、その臨界日長は 13 h 10 min となった。

4. 餌植物および生育密度の影響

3 種類のツゲを異なった生育密度条件下で与えた場合の休眠誘導についての光周反応曲線を Fig. 5 に示す。個体別に飼育した区では、いずれの餌の場合も典型的な長日型の反応を示した。それらの臨界日長はクサツゲが 14 h 30 min, セイヨウツゲが 14 h 10 min, チョウセンヒメツゲは 14 h 20 min となり、大きな差異はなかった。一方、集団で飼育した場合の光周反応はツゲの種類による差が顕著に認められ、クサツゲとセイヨウツゲが個体飼育と同様に典型的な長日型光周反応を示したのに対し (臨界日長はクサツゲが 13 h 50 min, セイヨウツゲが 14 h 10 min), チョウセンヒメツゲを与えた場合は長日条件下でも高い休眠率を示したため臨界日長は求められなかった。この結果から、本種の幼虫が集団でチョウセンヒメツゲに寄生した場合には、日長とは関係なくほとんどの個体が休眠誘導されることが示唆された。

5. 光周感受期

齢期別に日長処理をした場合の休眠率を Table 1 に示す。個々の齢期への単独の日長処理では顕著な影響は認

められず、特に1齢幼虫のみへの処理効果は長日、短日ともに全くみられなかった。しかし、齢期が進むにしたがって感受性は増加する傾向にあり、3齢幼虫のみへの処理では日長の影響がある程度みられた。もっとも顕著な効果が認められたのは、1,2齢期のいずれか一方、あるいは両方ともが3齢期と同様の処理を受けた場合であった。つまり、3齢期が長日の時、少なくとも1,2齢期の一方が長日であれば休眠は回避され、逆に3齢期が短日の時は、1,2齢期のいずれかが短日であれば確実に休眠が誘導された。したがって、本種の休眠誘導における光周感受期は孵化から休眠誘導直前までの幼虫にあり、齢期としては特定できないが、その期間の後半にあたる3齢幼虫が中心となっていることが推定された。

考 察

ツゲノメイガの産地間でみられた休眠誘導における光周反応の臨界日長の変異は、福岡産を除けば地理的勾配に対して平行的傾斜が示されたが、これはこれまで多くの昆虫で報告されている現象と一致する(ダニレフスキー, 1961; MASAKI, 1978; BECK, 1980)。本種では、緯度が約5度異なる宮城産と高知産の個体群の臨界日長にはおよそ40 minの差が認められた。一般に昆虫の地理的変異の程度は種によって著しく差がみられ、変異が大きい種では緯度が5度変わることでも臨界日長は1 h~1 h 30 min変動するが、小さい種ではほとんど変化しない(ダニレフスキー, 1961; TAUBER et al., 1986)。したがって、本種の臨界日長の地理的変異は他種と比べて中程度であると考えられる。また、福岡産の臨界日長が宮城産と同程度になった原因は、生息地が高所(標高約860 m)であることによる気温の低下が関連していると推測される。

東京・千葉個体群の第1世代幼虫の個体変異調査の目的の一つは、野外(東京・千葉)で6~7月に発生する第1世代幼虫が、日長条件は年間を通して最も長日であるにもかかわらず、ある頻度で休眠個体が出現することが確認されており(著者ら、未発表)、これが光周反応型の異なる個体が存在することに起因するという仮説を検証することにあつた。しかしながら、休眠誘導の光周反応曲線はすべて長日型となったことと、臨界日長にみられた個体変異の範囲では該当する時期の野外日長条件での休眠誘導は説明できないことなどから、この仮説は否定された。一方、臨界日長にみられた個体変異の程度は、それらの臨界日長が14L-10Dでの休眠率のみから推定されたため、厳密に変異幅として扱うにはやや問題があ

ると思われる。

これらの個体別の光周反応と前述の産地別個体群の光周反応をあわせると、本種の休眠は光周期に主に依存し、短日条件で誘導されるのが一般的であると推定される。しかし、興味深いことに、長日条件にありながらもチョウセンヒメツゲに高密度で生育させたほとんどの個体が休眠誘導された。

餌による直接的な休眠誘導は夏休眠をする種や熱帯圏に生息する種の一部でよくみられる現象であるが、温帯圏では餌あるいは水分は季節とともに変化するため、そこに生息する昆虫はエネルギー供給源を確保するための確実な季節的信号として光周期や温度を用いるのが一般的である(TAUBER et al., 1986; DANKS, 1987)。この場合、餌は副次的要因として作用し、光周期や温度の休眠誘導効果を一部変更させるにすぎない。すなわち、餌の質的な劣化や量的な欠乏は休眠を誘導する方向に働くのが一般的である(TAUBER et al., 1986)。チョウセンヒメツゲは他の2種と比較して本種の餌として栄養的にあまり適していないことが明らかとされているが(著者、投稿中)、この要因に集団飼育による餌量不足が加わることによってより多くの個体が休眠誘導されたと推定される。しかしながら、どのような機構によって餌の量的な要因が幼虫の光周期に対する感受性に影響を及ぼしているかは確認されなかった。今後は餌の質的要因を考え合わせた上でより詳細な試験が必要である。

休眠光周反応へ及ぼす温度の影響が数種の鱗翅目昆虫で調べられているが、これらを臨界日長の変動幅でみると5°C当り1~2 hとされている(ダニレフスキー, 1961; BECK, 1980)。それらに比べると本種の変動幅は小さく、温度による影響はそれほど大きくないと推定される。また、野外では一般的に昼間(明期)に比べ夜間(暗期)のほうが気温が安定しているため、休眠のタイミングを決定するに当たって夜間の温度に依存したほうが生態的に有利であるとされ(ダニレフスキー, 1961)、ナンケンモン *Acronycta rumicis* やヤナギドクガ *Leucoma salicis* (ダニレフスキー, 1961)、アワノメイガ *Ostrinia nubilalis* (BECK, 1980)においては暗期の温度に依存した休眠誘導の光周反応が得られている。本種の場合は限られた温度条件で実験結果しか得られていないため、今後のより詳細な調査による現象の解明が期待される。

次に、これまで明らかにされた本種の発育速度(丸山・真梶, 1987)、臨界日長と光周感受期などのデータと特定の地域の平均気温と日長時間(東京天文台, 1983; 気象庁, 1972~1981)をもとにして、BECK and APPLE (1961)

Fig. 6. Photothermographs for predicted life cycles of the local strains of *G. perspectalis* at the different collection sites. Shaded areas show the larval stages sensitive to photoperiods. At Fukuoka, the accumulated heat units for the collection site ca. 800 m above sea level (solid line), and the lowland (broken line) are drawn separately.

が提案した光温図(photothermograph)の作成を試みた。この光温図は昆虫の生息地域ごとの季節的発生活消長を推測するためのもので、その生活史を把握する上できわめて有効な手段とされている。また、季節適応の進化を考える上での分布拡大や海外からの侵入害虫の原産地の推定などにも用いられてきた(MASAKI, 1977; 正木, 1981)。そこで、光温図より本実験で供試した4産地におけるツゲノメイガの発生回数および発生時期を地域ごとに推定した。なお、発育速度より求めた有効積算温度は、いずれの世代および発育ステージも発育零点を10.5°Cとした場合の推定値を用いた。すなわち、第1回成虫発生には約370日度を、その後、一世代を経過するには約610日度が必要とされると仮定した(丸山・真梶, 1987)。光周感受期としては、成虫発生時期から産卵前期間(羽化から産卵開始)と卵期間を合わせた期間(約110日度)を経過した時点(孵化)から3齢幼虫までの期間(約130日度分)を想定した。また、各地域の日長時間は日出か

ら日入までの時間に、朝夕の薄明期の1時間を加えた時間とした。これは昆虫一般の光周反応に必要とされる照度の閾値を考慮したものである(DEWILDE, 1961)。一方、各産地における年間の有効温量は宮城(仙台)が約1,600日度、東京が約2,300日度、高知が約2,500日度、福岡が約2,400日度となった。ただし、福岡産の生息地(標高約800 m付近)の気温は平地よりおよそ4.0°C低いと推定されるため、それらの有効温量は約1,500日度とした。

各々の産地の光温図をまとめて Fig. 6 に示した。宮城県(仙台)と福岡県(古処山)では2回目の光周感受期(図中の斜線部)となる時期の日長時間が臨界日長以下であるため、この時点で多くの個体が休眠誘導されるため、年2化に終わると推定される。また、東京都では3回目の光周感受期が同様に臨界日長以下となるため、年3化となるのが一般的であると思われる。さらに、高知県においては3回目に光周感受期に相当する時期でさえも臨界日長以上となり、有効温量も十分にあることから、年4化となる可能性が示唆された。また、すべての産地における実際の発生回数および発生時期の調査記録がないが、東京・千葉個体群で調べられた成虫発生回数とその時期(丸山・真梶, 1987)は、今回の推定値ときわめてよく一致していた。今後、ツゲノメイガの生活史を解明するためには、前述の生態的現象の解明に加えて、各地域での野外生態を調査することが必要である。

摘 要

ツゲノメイガ *Glyphodes perspectalis* (WALKER) の生活史を解明するため、休眠誘導の光周反応を調査した。

1) 宮城、東京・千葉、高知、福岡の4産地より採集した個体群の休眠光周反応はいずれも長日型を示し、それらの20°Cにおける臨界日長は宮城産と福岡産が14 h 20 min 東京・千葉産が13 h 50 min、高知産が13 h 40 min となり、地理的変異がみられた。

2) 東京・千葉個体群の雌成虫別に得た次世代幼虫の休眠光周反応を調べたところ、反応型には個体変異が認められず、いずれも典型的な長日型となった。しかし、それらの臨界日長にはかなり大きい変異がみられた(N=40)。

3) 休眠光周反応の臨界日長は温度によって変動し、15~25°Cの範囲での恒温条件では高温となるに従って臨界日長は短くなった。また、明期を25°C、暗期を15°Cにした場合、その光周反応の臨界日長は明期の温度である25°C恒温条件での値に近似していた。

4) クサツゲ, セイヨウツゲ, チョウセンヒメツゲの3種類の餌植物を集団と個体別の2通りの生育密度で飼育し, それらの休眠光周反応を求めた。それらのほとんどは類似した長日型反応を示したが, チョウセンヒメツゲを与えて集団で飼育した場合のみ日長条件に関係なく常に高い割合で休眠が誘導された。

5) 休眠誘導の光周感受期は孵化から休眠誘導直前までの幼虫期にあり, 特にその期間の後半に当る3齢幼虫期の感受性が高かった。

6) 发育速度, 休眠光周反応の臨界日長, 光周感受期および各産地の平均気温と日長時間より作成した光温図から, 本種は地域によって年2~4化となることが推定された。また, 東京・千葉個体群の発生時期および発生回数の推定値は, 野外での観測値とほぼ一致していた。

引用文献

- BECK, S.D (1980) *Insect Photoperiodism*. 2nd ed. New York: Academic Press, 387 p.
- BECK, S.D. and J.W. APPLE (1961) Effects of temperature and photoperiod on voltinism of geographical populations of the European corn borer, *Pyrausta nubilalis*. *J. Econ. Entomol.* 54 (3): 550-558.
- ダニレフスキー, ア・エス (1961) [日高敏隆・正木進三 訳, 1966] 昆虫の光周性. 東京: 東京大学出版会, 293 p.
- DANKS, H.V (1987) *Insect Dormancy: An Ecological Perspective*. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), 439 p.
- DEWILDE, J. (1961) Photoperiodism in insects and mites. *Ann. Rev. Entomol.* 7: 1-26.
- 気象庁 (1972~1981) 全国気象表. 気象年報.
- LEES, A.D. (1955) *The Physiology of Diapause in Arthropods*. London: Cambridge Univ. Press, 151 p.
- 丸山 威・真梶徳純 (1987) ツゲノメイガの生活史に関する研究. I. 成虫の発生時期と发育速度. 応動昆 31: 226-232.
- 丸山 威・真梶徳純 (1991) ツゲノメイガの生活史に関する研究. II. 幼虫の发育経過. 応動昆 35: 221-230.
- MASAKI, S. (1977) Past and future. In: *Adaptation and Speciation in the Fall Webworm*. (T. HIDAOKA ed.), Tokyo: Kodansha, pp. 129-148.
- MASAKI, S. (1978) Seasonal and latitudinal adaptations in the life cycles of crickets. In: *Evolution of Insect Migration and Diapause*. (H. DINGLE ed.), New York: Springer-Verlag, pp. 72-100.
- 正木進三 (1981) 季節適応の進化. 昆虫学最近の進歩 (石井象二郎 編), 東京: 東京大学出版会, pp. 143-156.
- TAUBER, M.J., C.A. TAUBER and S. MASAKI (1986) *Seasonal Adaptations of Insects*. New York and Oxford: Oxford Univ. Press, 411 p.
- 東京天文台編纂 (1983) 理科年表. 昭和 59 年. 東京: 丸善, 916 p.