

*Jpn. J. Ent. (N.S.)*, 3(1): 17-25. March 25, 2000

## 北限付近のトホシテントウにおける季節適応

### I. 幼虫期の発育に及ぼす日長と温度の影響

星川和夫

島根大学生物資源科学部生態環境科学科  
〒690-8504 松江市西川津町 1060

## Seasonal Adaptation in a Northernmost Population of *Epilachna admirabilis* (Coleoptera: Coccinellidae)

### I. Effect of Day-Length and Temperature on Growth in Preimaginal Stages

KAZUO HOSHIKAWA

Faculty of Life and Environmental Science, Shimane University,  
Matsue 690-8504, Japan

**Abstract.** To understand how *Epilachna admirabilis* Crotch adapt to local climate of northern areas, beetles of Sapporo population were reared under various day-length and temperature conditions. Short-day photoperiod accelerated the growth for 1-st to 3-rd instar larvae, whereas strengthen winter diapause for the final 4-th instar larvae. In both responses, day-length affected quantitatively, and any critical day-length could not be determined. Due to these photoperiodisms, the ladybird population should be assured their univoltine cycle, to pass speedily younger larval stages in autumn and to enter diapause in the final instar larvae. In egg and pupal stages, on the other hand, no effect of day-length was observed, and threshold of development/thermal constant were 8.4°C/223°C-days for the egg, and 7.3°C/157°C-days for the pupa.

**Key words:** *Epilachna admirabilis*, Coccinellidae, voltinism, diapause, photoperiod, thermal constant.

温帯に分布する一化性の昆虫の多くは、その生活史の中に調節機構を組み込んで季節変動に適応している (正木, 1974; 石井, 1988)。例えばギフチョウ *Luehdorfia japonica* は春に成虫が羽化するように、蛹で夏休眠と冬休眠を行うし (Ishii & Hidaka, 1979, 1982, 1983; 石井, 1988)、マメコバチ *Osmia cornifrons* では前蛹期の夏休眠と繭内成虫の冬休眠により、春の脱繭を保証している (前田, 1978)。

トホシテントウ *Epilachna admirabilis* も基本的には温帯性の一化性種であり、上記の種類と同様、その生活史の中に調節機構が組み込まれていることが期待される。本種は、ほとんどすべての種が成虫で越冬するテントウムシ科の中では例外的に、幼虫態 (終齢) で越冬する (Takahashi, 1932; 河野, 1934; Katakura, 1976; Hoshikawa, 1980, 1981; 竹内・田村, 1994)。

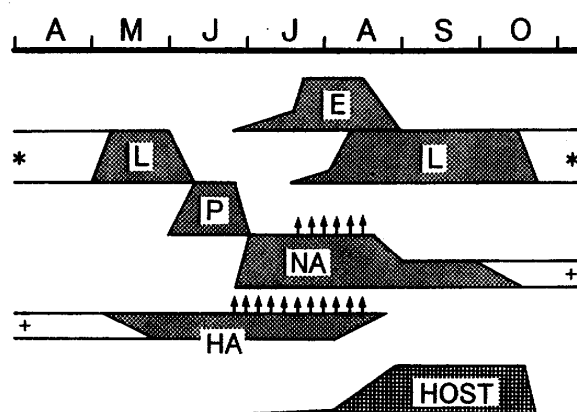


Fig. 1. Annual life cycle of *Epilachna admirabilis* and seasonal change in biomass of host plants, *Shizopepon bryoniaefolius* and *Gynostemma pentaphyllum*, in Sapporo. The ladybird hibernates by 4-th instar larvae (\*), and emerges in late June. Occasionally a part of adults hibernates (+) together with their offspring larvae, and oviposits again in the next summer. Although the temperate species is basically univoltine, a plasticity in their life cycle due to adult longevity may or may not be regarded as an initial state of bivoltinism. E: eggs, L: larvae, P: pupae, NA: newly emerged adults, HA: post-hibernated adults. Arrows indicate oviposition.

札幌における周年経過 (Fig. 1) は以下のように推移する: リター層で越冬した終齢幼虫は摂食することなく付近の葉裏・樹皮上などで6月上・中旬に蛹化し, 6月下旬・7月上旬には新成虫が羽化, 7月中旬から8月上・中旬まで雌は産卵を続け, 秋に終齢まで生育した幼虫は越冬に入る。この極めて一般的な一化性生活史に加え, 分布の北限付近に当る札幌では, しばしば一部の成虫による再越冬も観察される (Katakura, 1976; Hoshikawa, 1980, 1981)。越冬している雌の卵巣小管基部には黄体 corpus luteum が認められ経産雌であることがわかる (Hoshikawa, 1981)。越冬成虫は雌雄とも5月中には活動を始め, 雌は6月下旬から再び産卵を開始する。

この現象は単なる成虫の長寿の結果, 本来テントウムシ科が有している成虫越冬の潜在能力が顕在化した, 偶発的なものとして説明できるだろう。しかし, 同一種の中に二つの越冬態が存在する例はまれであり (正木, 1974), 「生活史の交代」または基本的な枠組みの変化を考察する上で興味深い現象とみなすこともできるかもしれない。関東地方では, 一部の終齢幼虫が越冬前に蛹化・羽化した例も知られており (竹内・田村, 1994), 本種の生活史は可塑的である。そこで, 幼虫期・成虫期それぞれについて, ささまざまな光周期と温度条件下で本種 (札幌個体群) を飼育し, 得られたデータをもとに生活史の再構成を試みた。本論文では, 幼虫期にみられる生活史調節機構について報告する。

#### 材料および方法

トホシテントウ *Epilachna admirabilis* Crotch 越冬成虫を1981年5月に札幌市円山の北側中腹の林床から採集し, 冷蔵庫に一時保管した後, 餌が入手可能になる6月上旬から飼育した。この成虫が6・7月に産んだ卵を飼育実験に供した。比較のために7月に同じ場所のミヤ

マニガウリ *Schizopepon bryoniaefolius* Maxim. とアマチャヅル *Gynostemma pentaphyllum* (Thunb.) から採集した新成虫が産んだ卵も一部の実験に使用した。幼虫は1個体ずつ、湿らせたろ紙を敷いたプラスチック容器 (1~3 齢: 75×50×18 mm, 4 齢: 100×65×28 mm) で飼育し、毎日ミヤマニガウリの新鮮葉を与えると同時に、発育経過を記録した。ただし、データの一部には、同一条件で別に集団飼育していた個体を個体飼育に切り替えて観察した記録が含まれている。

飼育温度と日長条件は以下のとおりである。LD16:8 (15°C, 18°C, 22°C, 24°C, 27°C), LD15:9 (18°C), LD14:10 (18°C, 22°C), LD12:12 (18°C), LD10:14 (15°C, 18°C, 22°C, 27°C)。光周期は恒温槽内に入れた 18 W 蛍光灯の点滅で調節し、恒温槽の制御精度 (温度振幅範囲) は、15°C 区では  $\pm 2.0^\circ\text{C}$  であったが、他区では設定温度  $\pm 1.0^\circ\text{C}$  以内であった。

## 結 果

### I. 卵期間

長日条件 (16L) と短日条件 (10L) の各温度における卵期間を比較しても有意な差が認められなかったので、温度条件のみに注目してデータを整理した。結果は、発育限界温度  $8.4^\circ\text{C}$ ・有効積算温量 223 日°C であった (Fig. 2A)。一方、新成虫の産んだ卵も  $18^\circ\text{C}$ ・ $22^\circ\text{C}$  でそれぞれ  $23.3 \pm 1.0$  日後 (平均値  $\pm$  s.d.;  $n=10$ )、 $16.2 \pm 1.1$  日後 ( $n=10$ ) に孵化したので、世代間でこれらの値に差はないと判断される。

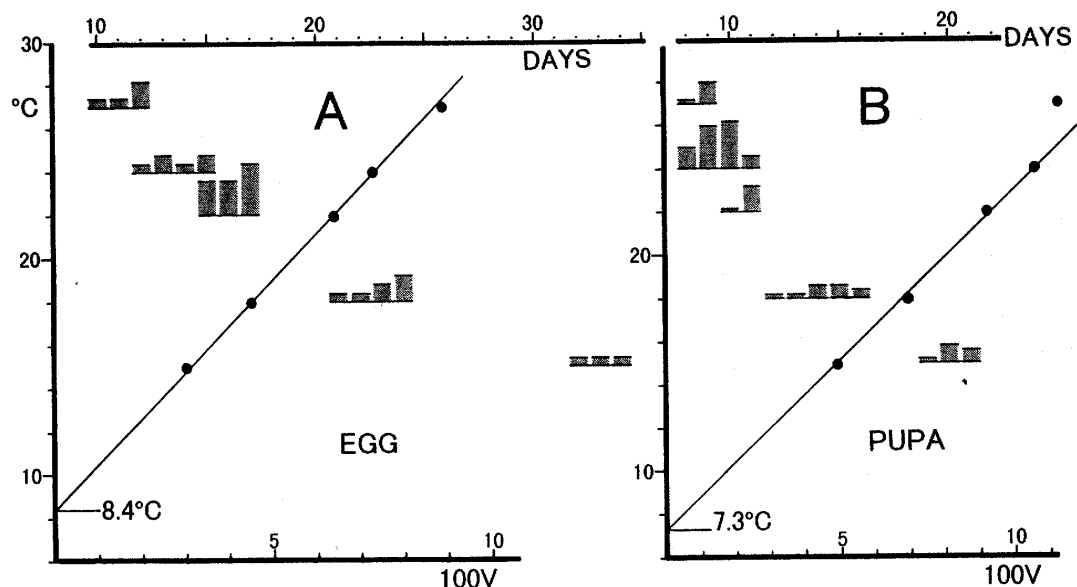


Fig. 2. Duration in days required for development of egg (A) and of pupa (B) in *Epilachna admirabilis* under various temperatures. Velocities of development ( $=1/\text{days}$ ;  $V$ ) are overlaid, and the threshold/thermal constant is  $8.4^\circ\text{C}/223^\circ\text{C}\text{-day}$  for eggs and  $7.3^\circ\text{C}/157^\circ\text{C}\text{-day}$  for pupae. No effect of day-length was observed for the development of eggs and pupae.

## II. 若齢期 (1 齢期から 3 齢期)

## II-1. 一定日長条件下での発育速度

各条件下での発育期間を Table 1 に整理した。各齢期の長さは、一般に  $L1 \approx L3 > L2$  であった。これらの幼虫期間は 16L では長く、10L では顕著に短かった。長日高温条件下では発育遅延が認められ、この場合、各齢期の長さは  $L1 \approx L2 < L3$  となった。この傾向は 16L/27°C 区で最も明瞭に認められた。18°C 区の各日長条件の発育日数を比較すると、幼虫は日長に対し量的に反応していることがわかる (10L: 22.5 日間, 12L: 25.3, 14L: 29.7, 15L: 33.5, 16L: 40.5; Table 1)。22°C 区においては、10L で 19.2 日の発育期間に対し、16L では 30.4 日間を要し、後者ではこの温度より高温側でも低温側でも成長は遅延した。このように、本種の若齢幼虫が日長に反応して発育速度を調節していることは明らかである。

Table 1. Developmental times in days for 1-st to 3-rd instar larvae of *Epilachna admirabilis* under various temperature and day-length conditions, reared with leaves of *Schizopepon bryoniaefolius*. The duration is longer as day-length longer, and prolonged in both temperatures higher or lower than 22°C. Given in mean  $\pm$  s.d.

	L1	L2	L3	Total	(N)	L1	L2	L3	Total	(N)
16L8D						10L14D				
27°C	10.2 $\pm$ 0.8	10.8 $\pm$ 1.1	14.0 $\pm$ 1.4	35.0 $\pm$ 2.2	(5)	6.3 $\pm$ 0.5	5.5 $\pm$ 0.6	6.8 $\pm$ 0.5	18.5 $\pm$ 0.6	(4)
24°C	9.8 $\pm$ 0.8	9.4 $\pm$ 0.5	12.4 $\pm$ 1.7	31.6 $\pm$ 2.1	(5)					
22°C	9.6 $\pm$ 0.9	9.4 $\pm$ 0.7	11.4 $\pm$ 0.9	30.4 $\pm$ 1.6	(8)	7.2 $\pm$ 0.4	5.2 $\pm$ 0.4	6.8 $\pm$ 0.4	19.2 $\pm$ 0.8	(5)
18°C	14.3 $\pm$ 1.0	12.3 $\pm$ 0.5	14.0 $\pm$ 1.2	40.5 $\pm$ 2.1	(4)	8.2 $\pm$ 0.8	6.8 $\pm$ 0.8	7.5 $\pm$ 0.5	22.5 $\pm$ 0.5	(6)
15°C	16.4 $\pm$ 0.9	14.0 $\pm$ 0.7	16.0 $\pm$ 1.4	46.4 $\pm$ 1.9	(5)	10	9	11	30	(1)
18°C										
12L	9.5 $\pm$ 0.6	6.3 $\pm$ 0.5	9.5 $\pm$ 0.6	25.3 $\pm$ 1.0	(4)					
14L	10.7 $\pm$ 0.5	7.9 $\pm$ 0.9	11.1 $\pm$ 0.9	29.7 $\pm$ 1.1	(7)					
15L	12.0 $\pm$ 0.8	8.8 $\pm$ 0.5	12.8 $\pm$ 0.5	33.5 $\pm$ 1.3	(4)					

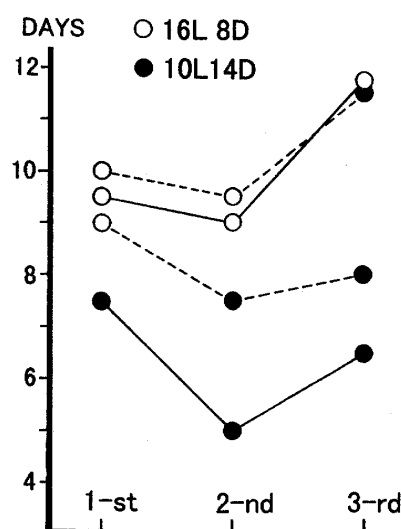


Fig. 3. A comparison of developmental times for 1-st, 2-nd, and 3-rd instar larvae of *Epilachna admirabilis* under 22°C with alternation of day-length (16L/10L). Younger instars are more sensitive to day-length, and the effect continues to the following instar(s).

## II-2. 各齢期で日長を変えたときの発育速度

そこで上記の飼育実験とは別に、長日下におかれた新成虫の卵を用い、どの齢期に光周期を感受しているかを特定するために、齢期ごとに長日条件 (16L) から短日条件 (10L) に移す実験を 22°C で行った (Fig. 3). 例えば 1 齢期を長日飼育し、2・3 齢期を短日で飼育したことを LSS と略記すると、LLL (n=3) と LLS (2) の発育期間はいずれも約 30 日間であり SSS (3) では 19 日間で、一定日長における飼育結果と同じであった。しかし、LSS (n=4) では 2 齢期間が中間的に、3 齢期間が短日飼育に近くなり、全期間を 24.5 日間で経過した。Fig. 3 から、光周期に対する感受性は 1 齢と 2 齢に認められ、とりわけ 1 齢では顕著であり、その影響は次の齢の発育速度にも及ぶことが読み取れる。

発育期間の変化にともなう成長量の相違を 4 齢になった直後の生体重で比較した。測定個体数は少ないが、LLL では 23.2, 23.8, 25.0 mg, SSS では 19.7, 20.5, 20.9 mg であった。短日条件下での速い成長は小さな個体をもたらしたが、体重は発育期間ほど減少していない。この発育期間の減少には、各齢期における眠の長さも関与している可能性がある。飼育日誌に記録された各個体ごと毎日の摂食の有無はそれを示唆しているが、観察間隔が長く摂食量の記録もないため断定はできない。

## III. 終齢期 (4 齢期)

### III-1. 蛹化率

自然状態においては、本個体群は終齢幼虫で越冬休眠に入る。しかし人工的に長日条件 16L で飼育を続けるとほとんどの個体が蛹化した (Fig. 4A)。観察は終齢になってから 150

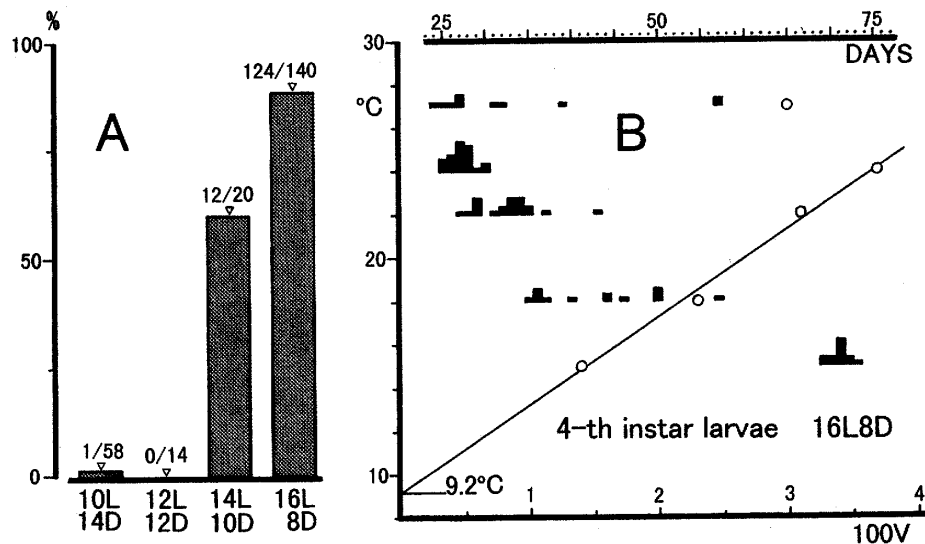


Fig. 4. A: Ratio of pupation under various day-lengths in *Epilachna admirabilis*. Results of various temperatures are pooled. Under short-day condition almost all of 4-th instar larvae examined entered diapause, while most of larvae pupated within 150 days under long-day condition which is never realized in Sapporo. B: Fourth instar duration artificially produced by long-day condition, 16L, gives a threshold of development at 9.2°C. Although a part of larvae reared under 14L at 22°C pupated, the duration for 4-th instar was so long as  $112 \pm 15$  days.

日間継続したが、この期間に 12L 区では 1 個体も蛹化せず、10L 区では 142 日目に 22°C 飼育の 1 個体のみが蛹化した。14L/22°C 区では 20 個体中 12 個体が蛹化したが、その終齢幼虫期間は著しく長かった ( $111.9 \pm 15.2$  日)。このように、長日条件は休眠を浅く短日条件はそれを深くする効果が認められたが、終齢幼虫のこの反応も固有な臨界日長をもたず、日長は量的に作用した。

### III-2. 蛹化した終齢幼虫の発育期間

長日 16L 区で蛹化した個体の終齢幼虫期間を Fig. 4B に示した。日数がばらつく傾向があるのは本来自然状態では起こり得ない現象である以上、当然であろう。発育限界温度は 9.2°C、有効積算温度量は 402 日°C であった。ただし、この期間は 4 齢期後半の摂食停止期間（前蛹期）を含んでいる。4 齢期前半の摂食期間は、一度摂食を停止した個体が再び食べ始める場合もあり正確に測定するのは困難であったが、およそ 2~3 週間である。この期間は短日条件下では短い傾向にあったが、同一条件でもばらつきが大きく、温度による変化は検出できなかった。

3 齢まで長日で飼育した個体を 4 齢から短日に移すと蛹化しないのに対し、卵から 4 齢まで短日飼育した個体を摂食停止後に長日にさらすとまもなく蛹化した。最近、Takeuchi ら (1999) は本種 4 齢期の休眠を詳細に研究し、光周期受容期を 4 齢脱皮後 6.3~12.0 日齢と決定している。

## IV. 蛹期間

これらの 16L 区の蛹は Fig. 2B に示した期間で羽化した。発育限界温度は 7.3°C とやや低く、有効積算温度量は 157 日°C であった。蛹化してすぐに短日条件に蛹を移しても、ほぼ同様の期間で羽化したので、蛹は光周期に反応していないと思われる。自然状態の蛹（すなわち 4 齢で越冬した後の蛹）の成長速度は求めているが、野外では旬平均気温が 15~18°C になる 6 月後半に蛹が観察されるので、今回実験条件下での 15°C で 20.3 日間、18°C で 14.4 日間という結果と矛盾しない。

## 考 察

以上の結果を組み合わせ、札幌個体群の生活史を再構成してみる。若齢期については日長により発育速度が変化するので期間推定が難しい。若齢期間推定のために Fig. 5A を用意した。この図では Table 1 のデータをもとに“等発育期間線”を推定し、札幌の半月平均気温と日長（薄明薄暮の 30 分を追加してある；理科年表 1996 年版）を描き加えた。測定点が十分ではないので等期間線の中央部高温域は信頼性に乏しいが、若齢幼虫が実際に多く出現する 8 月中旬から 9 月上旬は、札幌の気候条件下で若齢幼虫がもっとも早く発育できる時期と一致した。光周期に対する感受性が齢によって変化すること (Fig. 3) を考慮し、以下のように期間を近似した：例えば 6 月 25 日に産まれた卵は 7 月 17 日に孵化するが、Fig. 5A からこの時点の若齢幼虫期間は約 30 日間と読み取れる。しかし、齢の進行とともに発育期間は変化するので、その半分の期間 (15 日) を加えた 8 月 1 日の推定期間を求めると約 28 日間。そこで両者の中間値 29 日間を、この場合の推定若齢期間とした。

なお、この個体群の寄主植物（ミヤマニガウリ、アマチャヅル）が利用可能な期間は、い

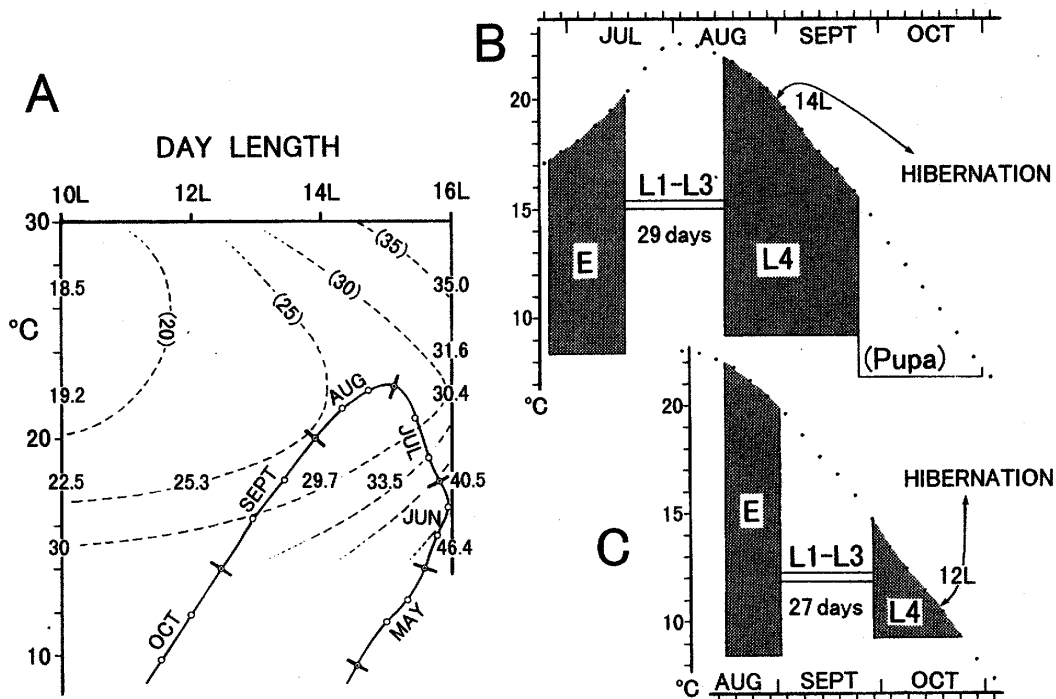


Fig. 5. A: A presumed isogram of developmental duration for 1-st to 3-rd instar larvae of *Epilachna admirabilis* on day-length/temperature dimensions. Numerals indicate days for the development under given conditions (cf. Table 1). A seasonal change in air temperature and day-length (add 30 min. for twilight) in Sapporo is shown by a sectionalized line, and indicates that the season most young larvae in the Sapporo population actually passing (middle August to early September) is the season in which they can develop fastest. B and C: Reconstructed life cycles of *E. admirabilis* in an egg laid on June 25 (B) and that on August 15 (C). Duration for 1-st to 3-rd instar larva was approximated by Fig. 5A as follows: e.g. in case of Fig. 5B, 1-Eggs laid on June 25 hatch on July 17 when the isogram gives a period as 30 days. 2-Because day-length affects also in 2-nd instar (Fig. 3), another period is estimated on the middle, August 1, as 28 days. 3-Averaging the both, 29 days is the duration approximated for the case. Other periods for egg, 4-th instar larva, and pupa are estimated based on Fig. 2A, Fig. 4B, and Fig. 2B, respectively.

いずれも6月上旬から10月中旬・下旬までであり、その現存量は8月に急激に増加する (Fig. 1; cf. 日野水ら, 1981)。ミヤマニガウリは5月上旬に発芽するが、成長が遅く、越冬成虫による摂食初見は5月下旬。本個体群は両寄主が混生する林床に生息するため依存比率は状況により変化し、全体としては主にミヤマニガウリに依存している。竹内・田村 (1994) はアマチャヅルで本種東京個体群を飼育した場合、発育期間が顕著に延長することを報じている。後述の議論はミヤマニガウリでの飼育結果に基づくが、本個体群はアマチャヅルもかなり利用しているので、札幌でも遅延が起こるのならば、この植物の利用は個体群の適応度に重大な影響を与えているはずである。

野外個体群で観察されたもっとも早い越冬雌による産卵は6月25日、もっとも遅い産卵観察例は8月15日なので、それらの生活史を再構成した結果を Fig. 5B・C に示した。6月25日生まれの卵は8月15日に終齢になり (50日間) 9月上旬に摂食を停止する。そのときの日長は14L以下であり終齢幼虫は越冬できる休眠に入る。もしも16L条件下のように休眠

が浅ければこの個体は11月1日に羽化するが (Fig. 5B), もはや餌が枯死しており越冬できずに死亡するはずである。越冬成虫は体液中に体重の2.5%程度のトレハロースを蓄積しており (Hoshikawa, 1981), 羽化後の摂食がなければその合成は不可能であろう。一方, 8月15日に産下された卵は9月28日に終齢となり (43日間), かるうじて終齢期の摂食を終えて10月下旬には越冬に入る (Fig. 5C)。実際, 野外での越冬幼虫の生体重はかなりばらつき ( $36.2 \pm 8.4$  mg;  $n=23$ ), 22 mg 前後の小さな終齢も含まれている。この小さな個体が羽化できるかどうかは確認されていないが, 7月上旬でも未だ蛹化していない幼虫が観察されることがある。虫が生存可能な限界を9月中に終齢になることと仮定すれば, 雌は8月16日以前に産卵しなければならないことになる。なお Fig. 5B・C は極端な例であり, この個体群の大部分の幼虫は前述のように8月中旬から9月上旬に1~3 齢期を過ごしている。

このように, 札幌では幼虫越冬による年一化の生活史は必然である。もし仮に, 6月25日の卵が, 短日10L条件と同じく若齢期を20日間程度で経過するとすれば, 終齢は8月上旬の15Lの日長を経験することになり, 越冬休眠が不安定になる。逆に, 日長に関わらず若齢期に40日間を必要とするならば, 8月1日生まれの卵が終齢になるのは9月26日となり, 新成虫雌の有効な産卵期間は7月後半の2週間程度に圧縮される。それゆえ, 生活史の全体を通じて若齢期の発育期間調節は重要な意味をもっている。

この若齢期の季節適応は, どちらを向いて変化してきたのであろうか—長日での発育遅延なのか, それとも短日での発育促進か? 地理分布のパターン (Hoshikawa, 1980) は, 本種が暖温帯から冷温帯に分布を広げてきたことを示唆している。このとき, トホシテントウは寄主植物の生活史からの制約 (早い冬枯) に対応して, 短日条件下での発育促進という性質を新しく獲得したのであろう。逆に, 一化性を保持するために長日での発育遅延が選択されたという見方も可能かもしれない。しかし, 札幌より2ヶ月早く, 5月に新成虫が羽化する東京の個体群でもその産卵ピークは札幌と同じ8月上旬前後であり (Takahashi, 1932; 河野, 1934; 竹内・田村, 1994), 暖温帯における年一化の調節は, 主として成虫の産卵過程と終齢幼虫の越冬休眠で行われていると考えられる。

本種北限個体群幼虫の季節適応の特徴は次のように要約できる:

- 1) 幼虫越冬: 幼虫期に安定した食糧を保証するため秋季に資源量が増大するウリ科植物に依存した本種は, 多くのテントウムシと異なり, 幼虫越冬の生活史を選択した (cf. Fig. 1)。終齢幼虫は短日条件でより深い休眠に入る (Fig. 4)。
- 2) 冷温帯適応: 暖温帯から冷温帯へと分布を拡大したとき, 寄主の生活史に同調するため, 本種は短日条件で若齢期間を短縮する性質を獲得した (Table 1, Fig. 3, Fig. 5A, C)。
- 3) 北限での成虫越冬との関連: しかし, 長日条件下での若齢期成長速度は変化しなかった (?), 北限個体群において成虫越冬が生じて, 越冬成虫による早い産卵によって個体群全体の季節適応が破綻することはなかった (Fig. 1, Fig. 5B)。

—もしこの仮説が真ならば, 暖温帯の本種個体群においては, 若齢期における発育期間の調節能力は札幌個体群より低いと予測される。幼虫の発育期間は個体群が依存する寄主によっても大きく変化する (竹内・田村, 1994)。依存する寄主植物の地理変異の問題も含め, 暖温帯における本種個体群の生活史の調査が今後に期待される。



## 文 献

- 日野水 仁・片倉春雄・星川和夫・木村俊宏・中野 進, 1981. 札幌近郊におけるオオニジュウヤホシテントウ群の食草現存量の評価. ニュー・エントモロジスト, **30**: 11-18.
- Hoshikawa, K. 1980. Notes on the larval hibernation of *Epilachna admirabilis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Low Temperature Science, Ser. B*, (38): 69-75.
- Hoshikawa, K. 1981. Notes on adult hibernation of *Epilachna admirabilis*, with special reference to comparison with larval hibernation (Coleoptera: Coccinellidae). *Low Temperature Science, Ser. B*, (39): 9-20.
- 石井 実, 1988. 一化性昆虫の季節学. (中筋房夫編)「生活史と行動」: 66-108. 冬樹社, 東京.
- Ishii, M. & Hidaka, T. 1979. Influence of photoperiod on the adult differentiation in the pupae of the univoltine papilionid, *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera: Papilionidae). *Applied Entomology and Zoology*, **14**: 360-361.
- Ishii, M. & Hidaka, T. 1982. Characteristics of pupal diapause in the univoltine papilionid, *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera: Papilionidae). *Kontyû, Tokyo*, **50**: 610-620.
- Ishii, M. & Hidaka, T. 1983. The second pupal diapause in the univoltine papilionid, *Luehdorfia japonica* (Lepidoptera: Papilionidae). *Applied Entomology and Zoology*, **18**: 456-463.
- Katakura, H. 1976. On the life cycle of *Epilachna admirabilis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Sapporo, northern Japan, with special reference to its hibernation by adult stage. *Kontyû, Tokyo*, **44**: 334-336.
- 河野常盛, 1934. 十星瓢蟲の生活史に就いて. 昆虫, **8**: 138-152.
- 国立天文台 (編), 1995. 理科年表 平成 8 年. 丸善, 東京, 1043 pp.
- 前田泰生, 1978. 日本産ツツハナバチ類の比較生態学的研究. 特に花粉媒介昆虫としての利用とマネージメントについて. 東北農業試験場研究報告, (57): 1-221.
- 正木進三, 1974. 昆虫の生活史と進化. 中央公論社, 東京, 208 pp.
- Takahashi, T. 1932. Studies on *Epilachna* lady beetles in Japan. *Journal of Tokyo Nogyo Daigaku*, (3): 1-115.
- 竹内将俊・田村正人, 1994. 異なる寄主植物に依存するトホシテントウ 2 個体群の生活史. 日本応用動物昆虫学会誌, **38**: 79-84.
- Takeuchi, M., Shimizu, A., Ishihara, A. & Tamura, M. 1999. Larval diapause induction and termination in a phytophagous lady beetle, *Epilachna admirabilis* Crotch (Coleoptera: Coccinellidae). *Applied Entomology and Zoology*, **34**: 475-479.