

ナナホシテントウの卵巣発育に関する研究*

——卵巣発育に及ぼす環境要因の影響——

桜井宏紀・中西秀明**・武田 享

生物生産制御学講座

(1990年7月31日受理)

Studies on the Ovarian Development of the Lady Beetle, *Coccinella septempunctata*

——Effect of Environmental Factor on Oogenesis——

Hironori SAKURAI, Hideaki NAKANISHI and Susumu TAKEDA

Department of Controlled Plant Production

(Received July 31, 1990)

SUMMARY

To clarify the situation of reproductive diapause in *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant, the effects of temperature and day length and process of corpus luteum formation were studied. Ovarian development was inhibited soon after emergence at 25°C and occurred after 3 months under short day condition, whereas it was continuously inhibited under long day condition. Ovary developed slightly under long day condition and was inhibited under short day at 18°C. Results indicated that the long day condition at high temperature induces reproductive diapause and the effect of day length on ovarian development differs between 25°C and 18°C. Histological observation demonstrated a difference of corpus luteum formation between the adults after oviposition and egg degeneration.

Res. Bull. Fac. Agr. Gifu Univ. (55) : 83—92, 1990.

要 約

ナナホシテントウの生殖休眠の実体を明らかにするため、卵巣発育における温度と日長の影響及び産卵と卵退化に伴う黄体形成過程について検討した。ふ化後25°C・長日(16L:8D)で飼育した雌の卵巣発育は継続的に抑制されるのに対し、25°C・短日(10L:14D)では羽化後3ヶ月頃より卵巣は発育し、卵巣小管には黄体が観察された。また野外で採集した前蛹を25°Cで飼育したところ、両日長区とも羽化後卵巣は発達した後、次第に退化し、短日区では羽化後3ヶ月頃より卵巣発育が再開した。このことから高温、長日が生殖休眠の誘起条件として働き、また卵巣発育は幼虫期における栄養蓄積と密接に関係することが示唆された。一方18°Cでの飼育では短日区の卵巣発育は抑制されていたが、長日区の蛹飼育個体で卵巣発育はかなり進行したことから、25°Cと18°Cとの間で卵巣発育に対する日長効果の違いが暗示された。次に卵巣小管における黄体形成過程を組織学的に検討した結果、産卵に伴い形成される黄体は濾胞細胞が集積

* 岐阜大学農学部昆虫学教室業績No.123

** 愛媛県病害虫防除所

したものであり、黄褐色のカロチノイド由来の粒状体を含有していた。一方卵退化に伴い形成される黄体は卵細胞の崩壊残物が集積した卵吸収体であり、黄褐色粒を含有しなかった。このことから黄体を指標として野外個体の生殖状況の解析が可能と考えられた。

緒 言

捕食性テントウムシはアブラムシやカイガラムシの天敵として、自然界で害虫発生の抑圧に重要な役割を果している。害虫の生物防除への積極的利用を図る上で、捕食性テントウムシの生殖機構を明らかにすることは重要である。ナナホシテントウ *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant はわが国で最も一般的なアブラムシ捕食性のテントウムシであり、東海地方では通常2化性で第1世代成虫は夏眠し、第2世代成虫は越冬する¹⁾。本種の休眠の生理機構に関する一連の研究から、夏眠はアラタ体の活性低下に原因する真の休眠であるのに対し、越冬は低温による単なる活動抑制であり、夏眠の誘起には夏季の高温・長日条件が密接に関係することが示唆された^{2~10)}。鞘翅目昆虫の卵巢発育に及ぼす日長要因の影響については、コロラドハムシ *Leptinotarsa decemlineata* Say¹¹⁾、オオニジュウヤホシテントウ *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky¹²⁾、ナナホシテントウ亜種の *Coccinella septempunctata* L. やジュウイチホシテントウ *Coccinella novempunctata* Herbst¹³⁾で報告されている。しかしナナホシテントウの卵巢発育に対する環境要因の影響については不明な点が多い。また昆虫の産卵及び卵退化に伴い、卵巢小管に黄体 (corpus luteum) が形成されることが知られている¹⁰⁾。本種における黄体形成過程の組織学的特徴を明らかにすることは、野外個体の生殖休眠の状態を知る重要な手がかりとなると考えられる。

そこで本研究ではナナホシテントウの卵巢発育に対する温度と日長の影響を検討すると共に、産卵と卵退化に伴う黄体形成過程の違いについて組織学的観察を行うことにより、生殖休眠の機構を追究した。

材料及び方法

供試昆虫：1986年10月から1987年10月にかけて岐阜市柳戸の岐阜大学構内及び隣接する伊自良川の堤防の雑草上でナナホシテントウの卵、前蛹及び成虫を採集した。前蛹はイバラ *Rosa multiflora* Thumb 上でイバラヒゲナガアブラムシ *Macrostiphum rosae ibarae* Matsumura を摂食して生育した個体である。飼育実験にはふ化直後から飼育した卵飼育個体と、前蛹期から飼育した蛹飼育個体の両者を使用した。25°C区では4月中旬から5月上旬にかけて採集した個体を、また18°C区では9月下旬から10月上旬にかけて採集した個体を使用した。幼虫は5~20頭（主に10頭）を、また成虫は雌のみ1~8頭（主に5頭）を1グループとして、内径9.4cm×深さ5.4cmのプラスチック製容器に入れて飼育した。25°C区では全て生きたアブラムシを餌として与えたが、18°C区では成虫期にアブラムシが不足したため、ミツバチ雄蜂児粉末¹⁴⁾も与えた。

卵巢発育の観察：雌成虫を1.0%生理食塩水中で実体顕微鏡下で解剖し卵巢を取り出し、第1卵胞の長径を接眼鏡に装着したミクロメーターにより測定すると共に、発育ステージを次の5つの段階に分けて記載した²⁾。ステージI：卵胞未発育期、ステージII：卵胞発育初期、ステージIII：卵黄形成初期、ステージIV：卵黄形成中期、ステージV：卵黄形成後期及び成熟卵期。観察後の卵巢を10%ホルマリン液で固定し、常法に従いパラフィン包埋し6mμの連続切片を作製し、Delafieldのヘマトキシリソとエオシンで二重染色し組織観察を行った。

黄体の観察：卵巢小管先端部で輸卵管前庭部 (calyx) に隣接した部位において、黄褐色状の組織残渣である黄体の有無を実体顕微鏡下で観察した。

交尾状況の観察：野外採集雌成虫を生理食塩水中で解剖して受精囊を取り出し、スライドグラスにのせて生理食塩水を滴下し、カバーグラスで押しつぶした後、精子の存在状況を顕微鏡下で観察することにより、交尾経験の有無を判定した。

Table 1. Growth of larvae reared under different conditions

Rearing condition	No. of larvae	Pupation rate (%)	Emergence rate	Sex ratio (♂/♂ + ♀)	Developmental period (days)**		
					Larva	Pupa	Total
25°C, 10L : 14D	217	59.5	57.6	0.60	11.3±1.2	4.4±0.5	15.7±1.2
25°C, 16L : 8D	219	46.6	44.3	0.53	11.0±1.1	4.1±0.4	15.1±1.1
18°C, 10L : 14D	158	35.4	21.5	0.38	32.6±4.4	10.2±1.5	42.8±4.4
18°C, 16L : 8D	170	53.5	45.9	0.55	28.4±4.9	9.5±1.6	37.9±4.9
Outdoors*	85	16.5	16.5	0.57	9.0±0.7	3.1±0.3	12.1±0.8

* outdoor condition in the late June to early July.

** mean±SD

Table 2. Changes in follicle size of female adults reared from egg 25°C

Photoperiod	Days after emergence	No. of insects	Follicle size (mm) (mean±S. D.)	Oogenic stage (%)					Ratio of corpus luteum (%)
				I	II	III	IV	V	
10L : 14D	14	5	0.08±0.04	80	20	—	—	—	0
	28	5	0.07±0.02	100	—	—	—	—	0
	42	5	0.10±0.03	80	20	—	—	—	0
	56	5	0.10±0.03	80	20	—	—	—	0
	70	5	0.08±0.01	100	—	—	—	—	0
	84	5	0.20±0.09	40	20	40	—	—	40
	98	5	0.28±0.14	20	20	60	—	—	60
	112	5	0.29±0.18	20	40	40	—	—	60
	126	4	0.31±0.10	—	50	50	—	—	75
16L : 8D	14	5	0.06±0.01	100	—	—	—	—	0
	28	5	0.06±0.01	100	—	—	—	—	0
	42	5	0.06±0.01	100	—	—	—	—	0
	56	5	0.07±0.01	100	—	—	—	—	0
	70	5	0.06±0.01	100	—	—	—	—	0
	84	5	0.06±0.01	100	—	—	—	—	0
	98	5	0.32±0.50	80	—	—	—	20	20
	112	4	0.08±0.02	100	—	—	—	—	0
	126	4	0.07±0.01	100	—	—	—	—	0

結 果

飼育個体の生存率と発育日数

各飼育条件下での幼虫の発育状況を Table 1. に示す。蛹化率及び羽化率は25°C・短日区で最高で、18°C・短日区では低く、自然条件区(6月下旬から7月中旬に飼育)では最低であった。発育期間は18°C区が25°C区及び自然条件区に比べて2.5~3倍長く、18°C・短日区で最長となった。25°Cでのふ化から羽化までの期間は約15日であり、既報の結果⁹⁾と一致していた。成虫の性比は18°C・短日区以外は雄の方が雌よりも僅かに高かった。

25°C飼育個体の卵巢発育

25°C下での卵飼育個体の卵巢の発育状況を Table 2. に示す。短日区の卵形成は羽化70日後までステージI, IIであるが、84日以降はステージIIIの個体が半数近くを占るようになり、多数の個体で黄体の存在が観察された。長日区の卵形成は98日後にステージVで黄体を有する個体が1頭みられた以外は、全てステージIで黄体も観察されなかった。

25°C下での蛹飼育個体の卵巣の発育状況を Table 3. に示す。短日区では14日後にステージVの個体が出現したが、その後卵形成は低下して56日後にはステージIの個体のみとなった。70日以降卵形成は進みステージIII, IVの個体が多数出現した。黄体はいずれの時期でも20~40%の個体で観察された。長日区では14日後と42日後にステージVの個体が出現したが、56~70日後にはステージIの個体のみとなり、84~98日後にステージIIIの個体が少数出現した。黄体を有する個体は70日以後殆どみられなかった。

25°C下での卵胞の発達状況を Fig. 1. に示す。卵胞の発達状況は卵形成ステージの変化とよく対応していた。卵及び蛹飼育個体とも短日下では84日以降急激に卵胞は発達するのに対し、長日下では84日以降少數個体で僅かに発達がみられただけであった。各飼育区とも約5%の個体で産卵がみられ、それらの産卵時期を図中に矢印で示した。蛹飼育個体では卵巣発育と平行して産卵が行われていたのに対し、卵飼育個体では産卵時期に卵巣発育がみられなかったことから、後者では卵巣が例外的に発達した少数個体が産卵したものと推定される。

18°C飼育個体の卵巣発育

18°C下での卵巣の発育状況を Table 3. に示す。卵飼育個体についてみてみると、短日区では殆どがステージIであり、長日区では大部分がステージIで、ステージIIの個体が少数存在した。両日長区とも黄体形成個体は羽化56日後まで観察されなかった。蛹飼育個体についてみてみると、短日区では全てステージIで、黄体は全く観察されなかった。長日区では28日以降ステージII, IIIの個体が出現し、56日後には黄体形成も観察された。

18°C下での卵胞の発達状況を Fig. 2. に示す。卵胞の発達状況は卵形成ステージの変化とよく対応しており、蛹飼育個体の長日区で28日以降に卵胞の発達がみられた以外は、卵胞の発達は示されなかった。

野外個体の卵巣発育の季節的变化

野外採集個体の卵巣の発育状況を Table 5. に示す。11月から2月にかけては殆どの個体がステージI, IIであり、3月以後卵形成は急激に進み、4月には殆どの個体がステージIV, Vで、黄体形成率及び交尾率も高い値を示した。5月には新成虫の出現に伴いステージIの個体が半数を占め、6月には全てステージとなった。7月には卵形成は少し進み、8月にはステージVの個体も出現し、9月にはステージIII, Vの個体によって占られ、黄体形成率は最高となり、交尾率は100%となった。

野外個体の卵胞の発達状況を Fig. 3. Aに、また調査期間中の平均気温と日長の季節的变化を Fig. 3. B

Table 3. Changes in follicle size of female adults reared from pupa at 25°C

Photoperiod	Days after emergence	No. of insects	Follicle size (mm) (mean±S. D.)	Oogenic stage (%)					Ratio of corpus luteum (%)
				I	II	III	IV	V	
10L : 14D	14	5	0.37±0.50	40	40	—	—	20	20
	28	5	0.14±0.09	60	20	20	—	—	40
	42	5	0.16±0.14	80	—	20	—	—	20
	56	5	0.07±0.02	100	—	—	—	—	20
	70	5	0.13±0.06	40	60	—	—	—	20
	84	5	0.39±0.21	—	40	40	20	—	40
	98	5	0.27±0.11	20	20	60	—	—	40
	112	4	0.41±0.23	25	—	50	25	—	25
16L : 8D	14	5	0.42±0.37	40	—	40	—	20	20
	28	5	0.18±0.16	60	20	20	—	—	60
	42	5	0.33±0.53	80	—	—	—	20	40
	56	5	0.07±0.01	100	—	—	—	—	20
	70	5	0.06±0.01	100	—	—	—	—	0
	84	5	0.13±0.10	80	—	20	—	—	20
	98	4	0.17±0.11	50	25	25	—	—	0
	112	4	0.07±0.01	100	—	—	—	—	0

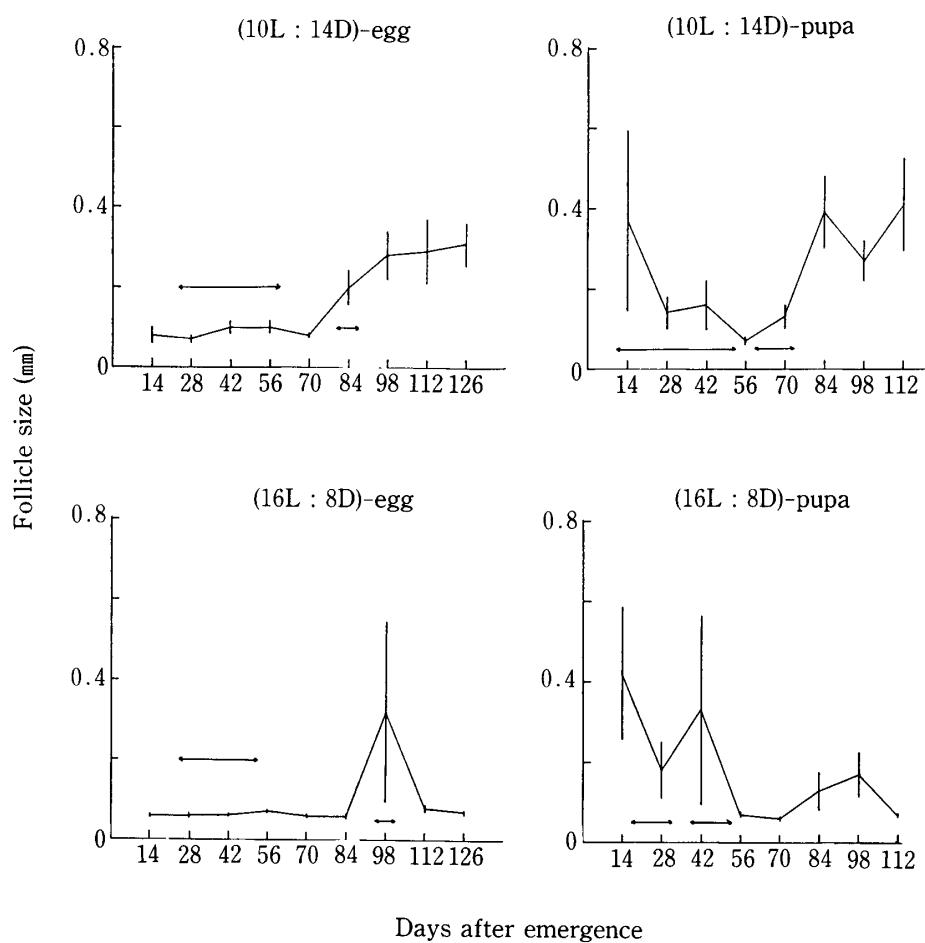


Fig. 1. Changes in follicle size of female adults reared at 25°C.
↔: oviposition period.

Table 4. Changes in follicle size of female adults reared at 18°C

Photoperiod	Days after emergence	No. of insects	Follicle size (mm) (mean±S. D.)	Oogenic stage (%)					Ratio of corpus luteum (%)
				I	II	III	IV	V	
<hr/>									
Rearing from egg	10L : 14D	14	5	0.07±0.02	100	—	—	—	0
		28	4	0.07±0.02	100	—	—	—	0
		42	4	0.09±0.02	100	—	—	—	0
		56	4	0.11±0.07	75	25	—	—	0
	16L : 8D	14	5	0.08±0.03	80	20	—	—	0
		28	5	0.10±0.04	100	—	—	—	0
		42	5	0.09±0.03	80	20	—	—	0
		56	5	0.09±0.03	80	20	—	—	0
Rearing from pupa	10L : 14D	14	5	0.08±0.02	100	—	—	—	0
		28	5	0.07±0.01	100	—	—	—	0
		42	5	0.08±0.01	100	—	—	—	0
		56	5	0.09±0.01	100	—	—	—	0
	16L : 8D	14	4	0.08±0.02	100	—	—	—	0
		28	5	0.24±0.21	60	—	40	—	0
		42	5	0.11±0.06	80	20	—	—	0
		56	5	0.28±0.16	20	40	40	—	40

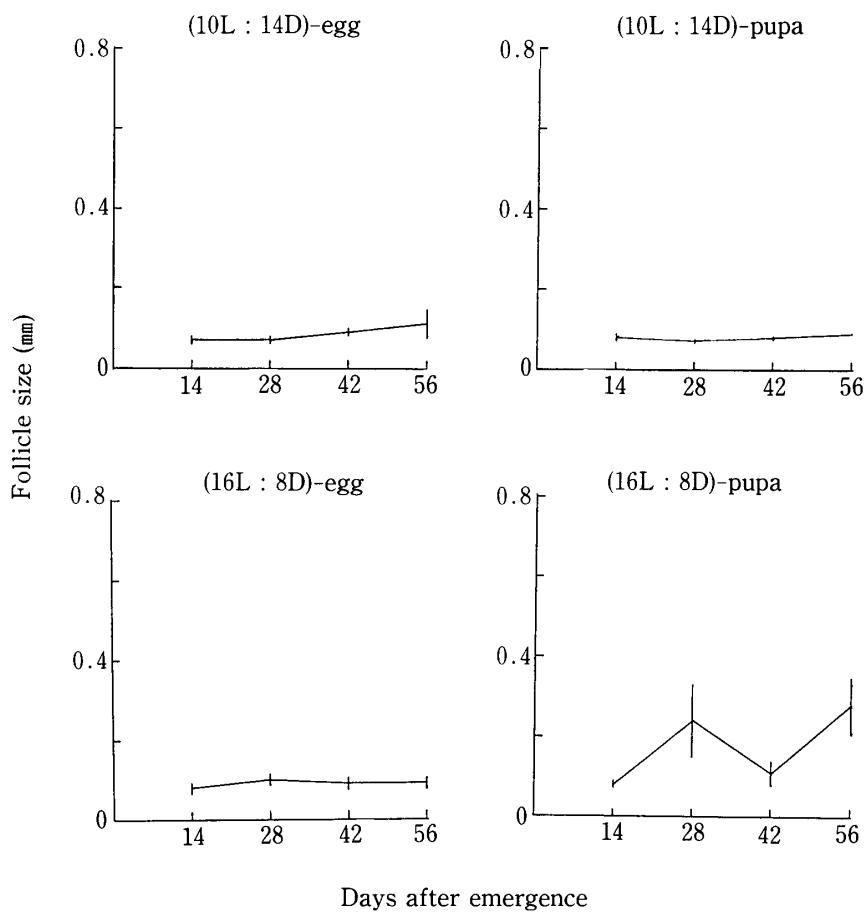


Fig. 2. Changes in follicle size of female adults reared at 18°C.

Table 5. Seasonal changes in follicle size of female adults

Date	No. of insects	Follicle size (mm) (mean \pm S. D.)	Oogenic stage (%)					Ratio of corpus luteum (%)	Mating (%)
			I	II	III	IV	V		
1986	Nov. 5	10 0.18 \pm 0.20	70	10	20	—	—	20	—
	12	8 0.09 \pm 0.06	88	—	12	—	—	13	—
1987	Dec. 10	10 0.14 \pm 0.09	70	20	10	—	—	20	—
	Jan. 10	10 0.13 \pm 0.05	70	30	—	—	—	30	—
	Feb. 12	11 0.16 \pm 0.11	64	18	18	—	—	9	—
	Mar. 11	10 0.88 \pm 0.52	—	30	10	—	60	10	70
	Apr. 10	10 1.05 \pm 0.28	—	—	—	50	50	40	70
	29	10 1.12 \pm 0.39	10	—	—	20	70	50	80
	May 15	10 0.30 \pm 0.35	50	10	30	—	10	20	30
	June 12	10 0.07 \pm 0.01	100	—	—	—	—	0	20
	July 15	9 0.15 \pm 0.10	56	33	11	—	—	33	67
	Aug. 10	10 0.29 \pm 0.31	40	30	20	—	10	20	50
	Sept. 14	10 0.74 \pm 0.29	—	—	70	—	30	60	100
	Oct. 9	11 0.38 \pm 0.37	46	—	36	9	9	18	36

に示す。11月から2月までは気温の低下と平行して、卵胞の発達は抑制された。3月には気温の上昇と平行して卵胞は急激に発達し、4月には卵胞の発達は最高となり、越冬個体が生殖活動を活発に行っていることが示された。5、6月に出現した第1世代新成虫の卵胞の発達は、夏季の高温下では抑制されるが、気温が少し低下する9月には著しく進み、生殖活動は最高となった。越冬個体と第1世代個体の卵胞の発達度が最高となる4月と9月の気候は、日長とともに13~14時間で、気温はそれぞれ13~16°Cと21~26°Cであった。

黄体の形成過程

卵成熟個体の卵巣小管の実体顕微鏡観察では、濃密な固り状の黄体がみられた(Fig. 4. A)。産卵に伴い空隙化した卵巣小管の部分では、濾胞上皮細胞層は陷入、収縮し(Fig. 4. B, C)，細胞内には黄褐色の粒状物が多数出現した(Fig. 4. D)。各細胞は扁平化し層状に集積し上皮栓(epithelial plug)を形成し、その最先端部には黄褐色粒の融合により生じた黄褐色の固型物が分布した(Fig. 4. E)。この産卵後に形成される上皮栓は、産卵前のもの(Fig. 4. F)に比べて著しく長く、構成する濾胞上皮細胞数も多かった。

卵退化個体の卵巣小管の実体顕微鏡観察では、淡く輪状に黄体がみられた(Fig. 5. A)。卵退化に伴い卵胞では細胞質の融解と濾胞上皮細胞による卵質の吸収が起り(Fig. 5. B, C)，卵質は消失し(Fig. 5. D)，濾胞上皮細胞層は陷入、収縮すると共に、細胞は崩壊、消失し(Fig. 5. E)，卵巣小管先端部には細胞崩壊物が分布していた(Fig. 5. J)。この卵吸収体である黄体には、黄褐色粒は含有されていなかった。

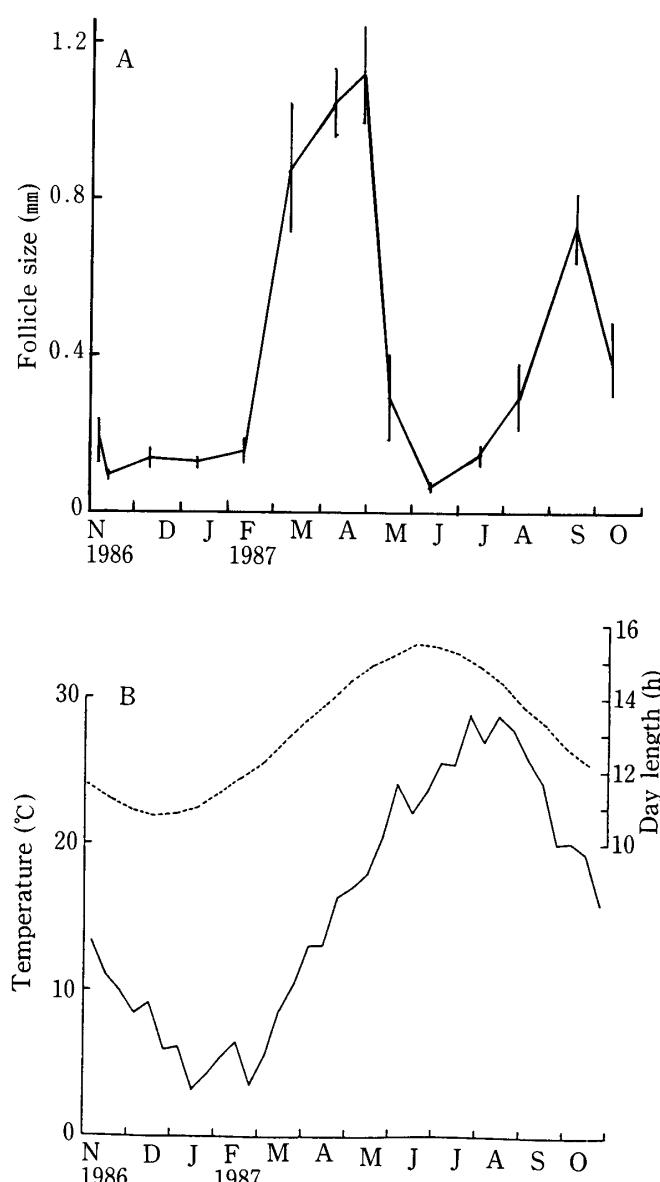


Fig. 3. A. Seasonal changes in follicle size of female adults collected in the field.
B. Seasonal changes in mean atmospheric temperature in Gifu-City (solid line) and maximum day length at 35°N (broken line).

考 察

ナナホシテントウの生殖休眠支配における環境要因の効果が、25°C下での飼育実験結果から推測できる。25°C下では卵飼育個体の卵巣発育は羽化後継続的に抑制されており、また蛹飼育個体でも卵巣は羽化直後に発育した後、次第に退化していった。このように高温下では日長に無関係に雌成虫は生殖休眠に入った。蛹飼育個体で羽化直後に卵巣発育がみられたことについては、幼虫期に栄養摂取が良好であったためと考えられる。即ち蛹飼育個体は幼虫期に野外で餌を充分に摂食するのに対し、卵飼育個体では幼虫密度が高過ることにより共喰いも起り、栄養蓄積が充分に行われない。なお卵飼育区でも少数の個体が羽化後産卵を行ったが、これは栄養蓄積が例外的に良好であった個体が産卵したものと推定され、野外では夏眠期の真夏でも少数の幼虫が例外的にみられることと一致している。一方、休眠覚醒における日長効果が卵巣発育の再開状況から示される。25°C短日区では卵及び蛹飼育個体とも羽化後3ヶ月頃より卵巣発育が起るの

に対し、長日区では殆ど起らなかった。短日条件は休眠覚醒に効果的に作用しており、既報の見解を裏づけている。

18°C下での飼育実験では長日区の蛹飼育個体を除いて卵巣発育は殆どみられなかった。野外での越冬個体の卵巣成熟率は4月に最高となるが、この頃の気温の上限である18°C下で卵巣発育が不良であったことについては、卵巣の発育速度が関係すると考えられる。18°C下での幼虫の発育期間は25°C下でのそれに比

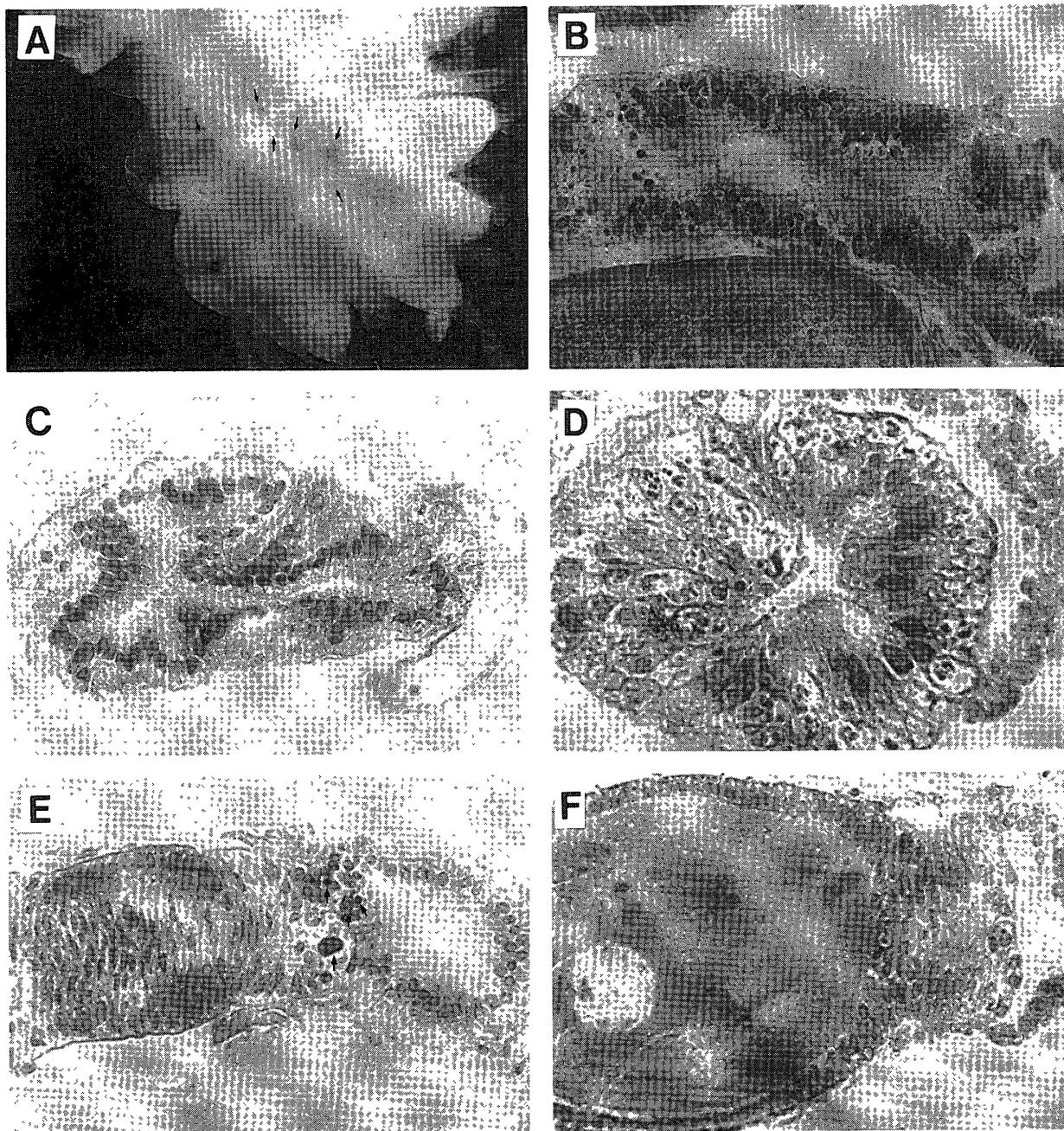


Fig. 4. Corpus luteum formation after oviposition.

- A. Ovariole containing matured egg. Arrows show corpus luteum ($\times 40$)
- B. Follicle cells just after oviposition ($\times 200$)
- C. Shrinking of follicular epithelium ($\times 200$)
- D. Yellow brown grains distributed in shrunk cells ($\times 200$)
- E. Epithelium plug was formed, containing yellow brown grain (arrows) ($\times 200$)
- F. Epithelium plug in non-ovipositing female ($\times 200$)

べて2.5倍以上長いことから、羽化後56日間の観察では卵形成は充分に進行しない可能性がある。また18°C飼育個体では羽化後餌のアブラムシが不足したため、ミツバチ雄蜂児粉末を与えた影響も考えられる。しかし18°C一長日区の蛹飼育個体で卵形成がかなり進行しており、18°Cでは長日条件が卵巣発育を促進することが分る。Niijma & Kawashita¹⁵⁾は18°C下ではナナホシテントウの卵巣発育が長日条件によって促進されたことを報告している。このように18°Cと25°Cの間では卵巣発育に対する日長効果の違いが示され興

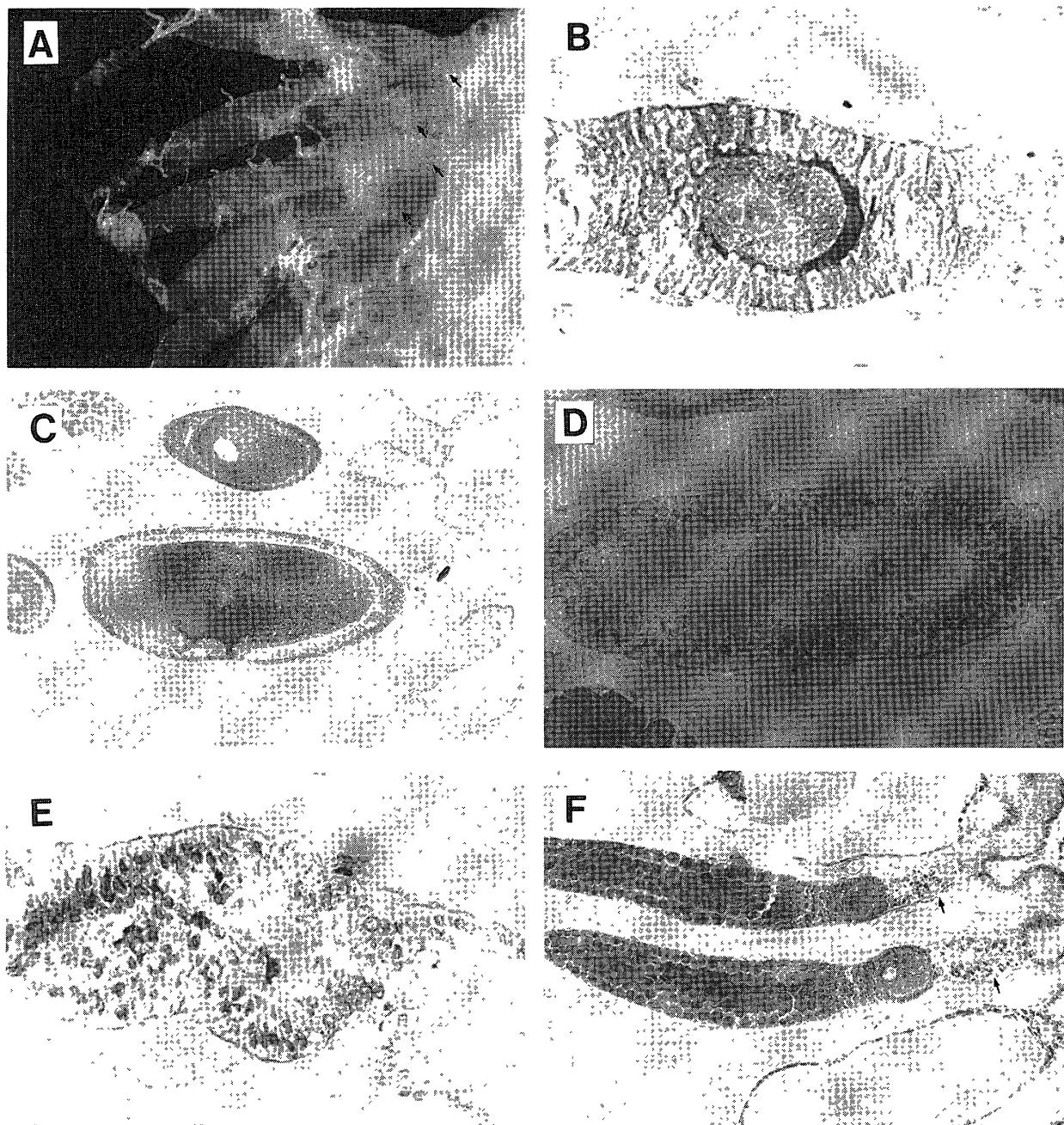


Fig. 5. Corpus luteum formation after egg degeneration

- A. Ovariole containing follicle of stage II. Arrows show corpus luteum ($\times 40$)
- B. Degeneration of follicle of stage II ($\times 400$)
- C. Degeneration of follicle of stage IV ($\times 200$)
- D. Disappearance of ooplasm of follicle of stage IV ($\times 200$)
- E. Shrinking of follicular epithelium ($\times 200$)
- F. Cytoplasmic debris (arrow) deposited in ovariole ($\times 40$)

味深い。また野外個体の卵巣発育が最高となった4月と9月の平均日長は両者とも13.5時間であったことから、同一の日長条件が越冬個体と夏眠個体の両者の卵巣発育を刺激する可能性も考えられる。

黄体形成過程の観察結果から、産卵後にみられる黄体は滌胞細胞が集積したもので、黄褐色のカロチノイド由来の粒状体を含有することが分った。同様な知見はハナバチ類でも示されている^{16,17)}。卵退化に伴い生じる黄体は卵細胞の崩壊に由来する卵吸収体（oosorption body）であり、黄褐色粒は存在しなかった。実体顕微鏡下では産卵痕である黄体と卵退化痕であるそれとの明瞭な区別はできなかったが、組織学的観察により両者の区別は可能であった。野外採集個体の卵巣の組織学的観察から、4月と9月には産卵痕がみられるのに対し、7、8月の夏眠期及び11月～2月の越冬期には卵退化痕がみられた。このことから黄体の組織学的観察により、野外でのナナホシテントウの生殖状況の解明が期待される。

謝辞 ミツバチ雄蜂児粉末を御贈与下さった玉川大学農学部松香光夫教授にお礼申し上げる。

文 献

- 1) Sakurai, H., Goto, K. & Takeda, S. : Emergence of the ladybird beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant in the field. Res. Bull. Fac. Agr. Gifu Univ. (48) : 37-45, 1983.
- 2) Sakurai, H., Hirano, T. & Takeda, S. : Physiological distinction between aestivation and hibernation in the lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* (Coleoptera : Coccinellidae). Appl. Ent. Zool. **21** : 424-429, 1986.
- 3) Sakurai, H. & Takeda, S. : 'Characteristics of diapause in *Coccinella septempunctata bruckii* in Japan', in "Ecology of aphidophaga" Hodek, I. ed. Prague : Academia, 173-178, 1986.
- 4) Sakurai, H., Hirano, T., Kodama, K. & Takeda, S. : Conditions governing diapause induction in the lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* (Coleoptera : Coccinellidae). Appl. Ent. Zool. **22** : 133-138, 1987.
- 5) Sakurai, H., Hirano, T. & Takeda, S. : Change of electrophoretic pattern of haemolymph protein related to diapause regulation of the lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii* (Coleoptera : Coccinellidae). Appl. Ent. Zool. **22** : 286-291, 1987.
- 6) 桜井宏紀・平野哲司・児玉和幸・後藤研也・武田 享：ナナホシテントウの休眠の誘起と覚醒の支配要因。岐阜大農研報 (51) : 35-42, 1986.
- 7) 桜井宏紀・平野哲司・武田 享：ナナホシテントウの夏眠及び越冬に伴う体成分の変化。岐阜大農研報 (52) : 31-51, 1987.
- 8) 小川慎也・桜井宏紀・武田 享：ナナホシテントウの脳一側心体系の微細構造に関する研究Ⅰ. 側心体の微細構造の季節的变化。岐阜大農研報 (53) : 167-173, 1988.
- 9) 小川慎也・桜井宏紀・武田 享：ナナホシテントウの脳一側心体系の微細構造に関する研究Ⅱ. アラタ体の微細構造の季節的变化。岐阜大農研報 (53) : 175-181, 1988.
- 10) 森川和英・桜井宏紀・三好武彦・武田 享：ナナホシテントウの中腸の微細構造とプロテアーゼ活性の休眠に伴う变化。岐阜大農研報 (54) : 71-79, 1989.
- 11) De Wilde, J. & De Loof, A. : "The physiology of insecta" 2nd ed., 1 : 11-95, 97-157, 1973.
- 12) 栗原守久：オオニジュウヤホシテントウの卵形成に関する研究. I. 光周期によるオオニジュウヤホシテントウ卵巣の可逆的発育に関する解剖学的および組織学的観察。岩手大農研報 8 (3) : 223-233, 1967.
- 13) Hodek, I. & Ruzicka, Z. : Photoperiodic response in relation to diapause in *Coccinella septempunctata* (Coleoptera). Acta Ent. Bohem. **76** : 209-218, 1979.
- 14) 岡田一次・千場英弘・丸岡健良：ミツバチ雄蜂児を餌としたテントウムシの人工飼育。玉川大農研報 **11** : 91-97, 1971.
- 15) Niijima, K. & Kawashita, T. : Studies on the ovarian development in *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant. Bull. Fac. Agr. Tamagawa Univ. (22) : 7-13, 1982.
- 16) 前田泰生・栗原守久：ツツハナバチ属の卵形成と基部卵母細胞の退化に関する解剖学的および組織学的研究。昆虫 **39** : 138-158, 1971.
- 17) Kurihara, M., Maeta, Y., Chiba, K., & Sakagami, S. F. : The relation between ovarian conditions and life cycle in two small carpenter bees, *Ceratina flavipes* and *C. japonica* (Hymenoptera, Anthophoridae). J. Fac. Agr. Iwate Univ. **15** (3) : 131-153, 1981.