

Kontyû, Tokyo, 49 (1): 219-240. March 25, 1981

ワタアブラムシの生活環と寄主を異にするバイオタイプ

稲 泉 三 丸

宇都宮大学農学部応用昆虫学教室
〒321 宇都宮市峰町 350

Life Cycle of *Aphis gossypii* GLOVER (Homoptera, Aphididae) with Special Reference to Biotype Differentiation on Various Host Plants

Mitsumaru INAZUMI: Laboratory of Entomology, Faculty of Agriculture,
Utsunomiya University, 350 Mine-machi, Utsunomiya,
Tochigi 321, Japan

Synopsis Populations of *Aphis gossypii* GLOVER on some major host plants were investigated as to their mode of hibernation, selection of host plants and types of their life cycles. Accordingly, on the basis of the results obtained, 4 biotypes could be recognized.

緒 言

越冬寄主上に発生したワタアブラムシ *Aphis gossypii* GLOVER の有翅胎生雌虫（以下「有翅虫」と書く）を種々の中間寄主へ移して飼育すると、その産子や生育の状況に差異があるほか、生育してくる個体も実際に野外で見られる個体と色彩や体の大きさが一致しないものがあることが知られている（稲泉, 1980）。このことから、本種には形態的に区別できないいくつかのバイオタイプ (biotype) が含まれているのではないかと考えられる。

そこで、1967~1979年に、主に栃木県宇都宮市において、本種の越冬寄主植物と中間寄主との間の移動経路、それぞれの植物に出現するモルフ（高橋, 1972）、生活環型の3点に主眼をおいて、野外観察、個体飼育、越冬寄主に発生した有翅虫を主な中間寄主植物へ移して飼育する実験などを行い、本種の生活環を明らかにするとともに、バイオタイプの存在の有無を検討した。

本論に先立ち、種々ご指導をいただいた当教室の田中 正教授ならびに皇学館大学の宗林正人教授、また種々お世話になった当教室の高橋 滋氏に厚くお礼申し上げる。

1. 春季の生態と移住

1) 材料および方法

主寄主植物に移住型有翅虫の発生する時期と中間寄主植物上に有翅虫の飛来する時期を調べるため、宇都宮市内の宇都宮大学構内、庭園、公園、農耕地など十数か所において、3月下旬から約5日おきに野外観察を行った。胎生雌虫で越冬している個体については、前年秋季から同様に野外観察を行うと同時に、野外で数個の鉢に植えたオオイヌノフブリとナズナに11月上旬、数匹ずつの有翅胎生雌虫（以下「無翅虫」と書く）を放飼して観察を行った。また、卵の孵化から有翅虫が発

生するまでの経過を知るため、野外観察と平行して、卵のついた小枝を室内に持ち込んで飼育と観察を行った。

2) 結果

(1) 春季移住型有翅虫の出現期

オオイヌノフグリ、ナズナ、ホトケノザなどで無翅虫のまま越冬した個体は、冬季間も少数の産子をつけ、一部は2月下旬まで生存するようである。幼虫で越冬した個体および冬季に生まれた幼虫は、12月以後あまり発育しないが、3月に入ると急激に発育し始める。有翅虫の出始める時期は、平年では3月中旬で、5月上旬から下旬にかけて多数発生し盛んに飛散する。オオイヌノフグリ、ナズナ、ホトケノザは、5月下旬から6月上旬にかけて成熟し枯死する。

一方、ムクゲ、クロウメモドキ、クロツバラ*、ツルウメモドキ、アカネで卵越冬したものは、4月上・中旬に孵化し、4月下旬に成虫(幹母)となる。幹母の子孫は、1・2世代は無翅型で、5月中旬に出現する第3世代の大部分は有翅虫となる。有翅虫の発生期間は、ムクゲ、クロツバラでは6月10日前後までの約1か月間、ツルウメモドキではやや長く6月20日前後までである。この間、有翅虫は急激に増加し、盛んに中間寄主へと飛散を続ける。アカネでも5月中旬から6月下旬にかけて有翅虫の発生が見られるが、急激に多数の有翅虫が発生することはなく、株によっても発生程度はまちまちである。

以上のように、越冬寄主植物上に移住型の有翅虫が発生し始める時期は、卵越冬寄主と胎生雌による越冬寄主とは、かなりのずれがある。

(2) 中間寄主植物上に有翅虫の飛来する時期

本種の春季の寄主植物のうち、宇都宮市付近でもっとも早く芽を出してくるのは、ヤブガラシで4月20日ごろである。4月下旬には草丈5~8cmに達し、地面に近い若葉裏に有翅虫の飛来が始まる。同じころ、前年秋季にこぼれた種子から生育した4~5cmのコスモスの苗に有翅虫の飛来が見られる。5月上旬にはボケ、フランスギク、カラスノエンドウ、中旬にはイヌホオズキ、5月20日すぎにはハキダメギク、スベリヒユ、ツユクサ、ユリなどの葉裏や芽の付近に有翅虫とその産子した幼虫が見られるようになる。

畑作物では、3月下旬に播種されたジャガイモが4月下旬から5月上旬にかけて発芽してくる。1976年の場合、5月6日には草丈15~20cmに生育したジャガイモで、3株当たり約1匹、5月10日には1株当たり2~3匹の割合で有翅虫が見られた。ジャガイモへの有翅虫の飛来が増えてくるのは5月中旬で、1株当たり十数匹を数える(稲泉, 1968)。キュウリ、ナス(4月中旬苗床播種、4月20日すぎ発芽、5月中旬以降定植)では、露地に定植された直後の5月20日すぎに有翅虫の飛来が増加していくが、同時に、すでに本種の無翅の成・幼虫のコロニーも見られる。これは、発芽後の苗床ですでに有翅虫の飛来を受けていることを示している。サトイモの発芽は5月20日ごろから始まるが、そのころ発芽したばかりの未展開の葉や株に1株当たり十数匹の有翅虫の飛来が見られる。

以上のように、春季の中間寄主植物への有翅虫の飛来は、各植物の発生直後に始まる。しかも、その時期は越冬寄主上に移住型有翅虫の発生する時期とも一致する。

2. 越冬寄主上の有翅虫を中間寄主植物に移す飼育実験

1) 材料および方法

* クロツバラとクロウメモドキは、同属で、寄生している個体も生態の様子もよく似ているので、以後、主に観察、実験を行ったクロツバラの場合について記述する。

実験は、1967～1976年の5月上旬から6月上旬にかけて、野外において胎生雌越冬寄主のオオイヌノフグリ、ナズナ、ホトケノザ、卵越冬寄主のムクゲ、クロツバラ、ツルウメモドキ、アカネ、および越冬寄主ではないがこのころ多数の個体が寄生するヤブガラシより羽化後間もない有翅虫を、水をつけた面相用小筆を用いて直径3cm、長さ10cmの管ビンに採取し、予め直径21cmの素焼製植木鉢に植えておいた種々の植物に10匹ずつ移した。鉢には他からの有翅虫の飛来と他への逃亡を防ぐためガラス鐘（稲泉、1970）をかぶせた。有翅虫を移して飼育を行った植物の種類は、越冬寄主によって多少ちがっているが、春先きに本種の寄生を受けるジャガイモ、サトイモ、キュウリなど11種とした。これらの植物は、自然状態で発芽したか、この時期に苗床で育てられ本葉が2～3枚展開した草丈5～10cmの苗である。マサキだけは15cmに切った新梢を、水を入れたガラス製コップにさして用いた。飼育は風通しの良い室内で、自然光のもとで行った。飼育実験は、24時間後および48時間後に産子の有無を調べ、産子されたものでは、その後約1日おきに、それらの幼虫が第2世代成虫に達するまで生存している有翅虫、産子された幼虫および生育した成虫の全数を調査した。同一組合せの飼育実験は3年間にわたって3回以上繰返して行った。

2) 結果

飼育結果を表わす詳しいデータの一部は Tables 1 & 2 に、全体については簡略化して Table 3 に示した。また、表示した有翅虫を移してからの産子ならびに幼虫の生育状況に関するデータの記載は、第1世代が成虫に達し、さらにそれらが第2世代の幼虫を産子するに十分な15日間で打ち切った。

この結果から判明した主な点を以下に挙げる：1) ジャガイモではオオイヌノフグリ、ナズナ、ホトケノザおよびムクゲの有翅虫は、多くの幼虫を産み、その幼虫は成虫まで育つものが多い；2) キュウリではナズナとムクゲの有翅虫が、また、サトイモではアカネ以外のどの寄主上の有翅虫も多くの幼虫を産み、この幼虫の多くが成虫まで生育している；3) ヤブガラシでは胎生雌で越冬した植物上の有翅虫は多くの幼虫を産み、それら幼虫の生育も良好であるが、卵で越冬した寄主上の有翅虫はまったく幼虫を産んでいない；4) アカネの有翅虫は、ほとんどの植物に幼虫を産まなかった。

これらの飼育結果から、有翅虫の発生した越冬寄主によって、それを移して飼育の行われた中間寄主植物上における産子や生育状況にはかなりの差異が見られることが判明した。従って、本種の中には寄主選択や移動経路の異なるいくつかのバイオタイプが含まれていると考えられる。

3. 秋季の生態の観察

1) 材料および方法

野外観察は9月以降、春季と同一場所で、数日おきに両性生殖個体の出現する植物や、越冬寄主植物へ移住の行われる時期、それらの植物上における生態などについて行った。また、夏季の間も寄生の見られる主寄主のムクゲとアカネについては、春季より引き続き野外観察を行った。

2) 結果

(1) 秋季の移住型有翅虫の出現

夏季の間、多くの植物に拡散して寄生生活を続けていた本種は、秋季に入って、越冬寄主への移動を開始する。宇都宮市で、秋季に本種の有翅虫が多数出現してくるのは10月10日前後より11月上旬にかけてであり、それらの見られる主な植物はサトイモ、コスモス、ソバ、ヒャクニチソウ、ツユクサ、ムクゲ、マサキ、ヤブガラシ、キク、ナスなどである。これらの中で、有翅の雌

Table 1. Data on rearing of alate viviparous females bred on *Veronica persica* after transfer to various host plants.
(Alate viviparous females were collected at Utsunomiya unless otherwise specified)

Plants with transfer of aphids	Date of transfer	Number of individuals transferred	Days after transfer and total number of individuals													Body color of grown apterous adults
			1	3	5	7	9	11	13	15						
<i>Solanum tuberosum</i>	8-V, 1976	10	a*	11	28	43	59	72	95	137	—	Pale green and dark green				
			b	8	6	5	3	1	0	—						
			c	6	12	15	19	17	24	36	54	Dark green, green, yellow and yellowish brown				
<i>Colocasia antiquorum</i> var. <i>esculenta</i>	22-V, 1973	10	4	4	3	1	0									
			4	18	36	43	28	36	52	73	Green and yellow					
<i>Cayratia japonica</i>	10-V, 1976	10	6	6	2	1	0									
			19	28	39	53	66	83	125							
			7	6	5	5	4	3	2	Greenish brown and yellow						
<i>Solanum melongena</i>	8-V, 1976	10	22	51	84	98	83	95	135	—						
			8	5	5	3	1	0	32	48	Green and dark green					
<i>Commelina communis</i>	21-V, 1974	10	0	2	3	2	2	1	1	3						
			0	1	2	0	1	2	2	Yellow and green						

<i>Cosmos bipinnatus</i>	11-V, 1974	10	9	12	18	48	70	123	131	Dull yellow and dark green
			3	3	3	3	1	20	58	
<i>Chrysanthemum molifolium</i> var. <i>sinense</i>	10-V, 1976	10	1	3	5	3	2	0	3	Yellow and yellowish green
			3	3	2	1	1	2	2	
<i>Zinnia elegans</i>	28-V, 1975	10	0	1	2	2	0			—
			2	2	0					
<i>Euonymus japonica</i>	28-V, 1975	10	3	7	14	19	21	38	57	—
			3	2	1	1	0	8	19	Dark green
<i>Fagopyrum esculentum</i>	29-V, 1975	10	20	16	16	10	7	9		—
			4	2	1	1	0	2	2	Yellow and dark green

* a, Number of larvae born; b, number of apterous adults which grew up; c, number of alate viviparous females surviving on host plants to which they had been transferred.

Table 2. Data on rearing of alate viviparous females bred on *Hibiscus syriacus* after transfer to various host plants.

Plants with transfer of aphid	Date of transfer	Number of individuals transferred	Days after transfer and total number of individuals													Body color of grown apterous adults	
			1	3	5	7	9	11	13	15							
<i>Solanum tuberosum</i>	15-V, 1975	10	a	1	6	11	15	28	55	147							Yellow
			b	2	3	0	1	3	6	13							
			c	3	3	0											
<i>Solanum tuberosum</i>	8-V, 1973	10*		11	33	31	31	31	97	98	138						Yellow
				3	1	0			12	15	28						
<i>Cucumis sativus</i>	18-V, 1973	10		12	57	92	110	110	120	248						Yellow	
				10	10	4	2	2	1	0							
<i>Colocasia antioquiiorum</i> var. <i>esculenta</i>	22-V, 1973	10		11	33	60	70	73	162	410						Yellow, some of the individuals are green	
				6	5	5	5	4	4	4	4						
<i>Colocasia antioquiiorum</i> var. <i>esculenta</i>	9-VI, 1973	10*		21	34	42	45	52	170	180						Yellow	
				5	5	3	3	3	0	2	20	31					
<i>Cayratia japonica</i>	11-VI, 1973	10		1	3	2	1	1	0						—		
				3	0												
<i>Solanum melongena</i>	15-V, 1976	10		5	13	18	30	33	48	45	58						Yellow
				3	3	2	1	0	5	8	12						
				3	3	2	1	0									

<i>Solanum melongena</i>	12-VI, 1973	10*	31	31	31	35	38	39	—	—	Yellow
			4	1	0	6	9	11	—	—	
<i>Commelina communis</i>	15-V, 1973	10	0	0	0	0	—	—	—	—	—
			2	1	1	0	—	—	—	—	—
<i>Cosmos bipinnatus</i>	20-V, 1973	10	5	39	53	39	78	95	—	—	Yellow
			5	1	1	1	0	0	—	—	
<i>Chrysanthemum morifolium</i> var. <i>sinense</i>	21-V, 1974	10	15	48	49	49	61	172	—	—	Yellow
			6	2	1	0	11	27	—	—	
<i>Zinnia elegans</i>	17-V, 1975	10	3	3	31	6	3	11	16	3	Yellow
			4	4	0	—	2	3	—	—	
<i>Euonymus japonica</i>	18-V, 1975	10	0	48	65	101	69	120	120	85	Yellow, some of the individuals are green
			8	7	5	5	4	0	—	—	
<i>Fagopyrum esculentum</i>	28-V, 1975	10	48	56	48	7	3	3	2	1	Yellow
			9	2	1	0	—	—	—	—	

* Sampled in Nagaoka, Niigata Pref.

Table 3. Data on development of alate viviparous females bred on winter host plants and transferred to various secondary host plants.

Plants on which alate viviparous females were bred	Plants with transfer of aphids											
	<i>Solanum tuberosum</i>	<i>Cucumis sativus</i>	<i>Colocasia antiquorum</i> var. <i>esculenta</i>	<i>Cayratia japonica</i>	<i>Solanum melongena</i>	<i>Commelina communis</i>	<i>Cosmos bipinnatus</i>	<i>Chrysanthemum morifolium</i> var. <i>sinense</i>	<i>Zinnia elegans</i>	<i>Euonymus japonica</i>	<i>Fagopyrum esculentum</i>	
Host plants for viviparous females	◎◎◎	◎◎◎	◎◎◎	◎◎◎	◎◎◎	△△△	◎◎◎	○△○	×△△	◎◎◎	△○○	
hibernation	◎◎◎	◎◎◎	◎◎◎	◎◎◎	◎◎◎	—	○◎◎	—	◎◎◎	◎◎◎	—	
	◎◎◎	◎◎◎	◎◎◎	—	△△△	△△△	◎◎◎	△△△	×△△	◎◎◎	—	
Host plants for eggs	◎◎◎	◎◎◎	◎◎◎	×△△	◎◎◎	××△	◎◎◎	○◎◎	○△△	◎◎◎	○○○	
hibernation	△○○	○△△	◎◎◎	××△	××△	×××	○◎◎	○◎◎	—	◎◎◎	—	
	×××	×××	×××	△○○	×××	×××	×××	×××	×××	×××	—	

◎: Number reaching majority adult stage; ○: number reaching minority adult stage; △: borne but no subsequent development; ×: no birth

(male)の発生する植物はサトイモ、コスモス、ソバ、ヒャクニチソウ、ツユクサ、ムクゲ、マサキであった。ヤブガラシやキク、ナスにもおびただしい数の有翅虫が出現するが、雌は発見されなかった。

サトイモなどに雌の発生するのは、例年10月15日以後で、降霜期の10月下旬から11月10日ごろまで見られる。1976年のサトイモでの調査では、任意に採取した有翅個体100匹のうち、雄の個体数は10月15日では0匹、10月18日では4匹、10月23日では45匹、26日では51匹であり、10月28日には降霜のためサトイモの葉は枯れた。

一方、雄の発生する植物では、それより7~10日前から有翅虫の発生が見られる。この有翅虫の全部または一部は、産雌虫(gynopara)と考えられ、10月20日ごろをピークにして盛んに飛散していく。その産雌虫が10月10日に成虫になったとすると、これを産んだ親虫は10月初めには成虫となったはずで、このころに両性生殖世代への分化が始まるものと予想される。

(2) 産卵植物

秋に本種の産卵雌虫(oviparous female)の見られる植物は、ムクゲ、ツルウメモドキ、クロツバラ、クロウメモドキ、アカネ、ワタ、ソバ、ウツギであった。これらのうち、ワタに寄生していたものは1969年11月1日に宇都宮大学構内で発見したものであるが、本植物は標本としてたまたま植えられたもので、わが国では現在ほとんど栽培されていないと思われる。この時、ワタへの産卵は見られなかった。ソバでは、宇都宮市で1974年10月25日に十数匹の産卵雌虫を発見したが、産卵は確認できなかった。もし、ソバに産卵が行われたとしても、植物体は11月上旬に刈取られるため、翌春の生育は不可能である。ウツギでは、宇都宮市内で数回産卵雌虫を発見しているが、産卵は、確認できなかった。ウツギへの産卵雌虫の飛来もごく稀であるから、普遍的な本種の産卵植物ではないと考えられる。従って、これまで確認した本植物の主な産卵植物(主寄主)は、従来から知られているムクゲのほか、ツルウメモドキ、クロツバラ、クロウメモドキ、アカネの五つである。駒崎(1978)は、静岡県清水市でミカンにおいて11月中旬に産卵雌虫を発見し、同時に産卵も確認したという。

産雌虫や雄の出現時期は、前述のとおり宇都宮市では10月中旬から11月上・中旬にかけてである。一方、卵越冬する植物上に初めて有翅虫(産雌虫)の飛来する時期は、ムクゲでは10月15日(1972年)、同16日(1973年)、ツルウメモドキ、クロツバラでは10月12日(1972年)であり、いずれもの年でも10月中旬には有翅虫の飛来が見られるようになる。産雌虫1匹あたりの産子数は5~15匹で、10匹前後であることが多い。この幼虫は10~15日で成虫(産卵雌虫)に達し、10月20日すぎから飛来してきた雄との交尾が見られるようになる。交尾の最盛期は10月下旬から11月上旬で、ほぼ同時期に産卵も行われる。産卵は小枝の芽の基部付近に行われ、産卵雌虫は、11月上・中旬の降霜によって落葉しても、小枝や、時には幹に移って11月下旬まで生存して産卵を行う。

(3) ムクゲとアカネにおけるサイクルの比較

ムクゲでは、5月中旬から6月上旬にかけて、春季移住する有翅虫が多数出現して飛散していくが、その一部がムクゲ葉上に黄~黄緑色の無翅虫を産子し、その後代が秋まで世代を重ねている。夏季の間は1葉当たり約1匹の無翅成虫を中心に、1~2匹の幼虫からなるコロニーが多く、樹全体の個体数は多くない。10月に入ると、1葉当たり十数匹に増加し、有翅型の幼虫が多く見られるようになってくる。この幼虫を室内で飼育したところ、10月20日(1973)ごろから雄が出現し、また、それ以外の有翅虫の子孫からは10月下旬に産卵雌虫が生育した。また、10月上旬に野外のム

クゲから採取した無翅虫の個体飼育の結果(次項)からも、ムクゲ上で一年間のサイクルを営む個体の存在することは明らかである。しかし、10月10日を過ぎるころから、ムクゲ上には他の株や中間寄主植物からも産雌虫や雄が飛来してくるので、秋季には、ムクゲでのサイクルと他のサイクルの個体が混りあう結果となる。

アカネでは、5月中旬に幹母子孫の第3世代に初めて有翅虫が出現して、6月上旬まで飛散を続けるが、ムクゲやクロツバラ、ツルウメモドキの個体のように、第3世代の全部または多くが有翅虫となることはない。第3、第4および第5世代とも無翅虫が主体で、第3世代にやや多くの有翅虫が出現するに留まり、幹母に始まる世代は、同じ株で秋季まで胎生世代を重ねている。また、5月中旬以後、幹母の見られなかった株にも有翅虫が飛来し、その子孫がやはり秋季まで世代を重ねている。本植物に寄生している個体は、黒に近い濃緑色で、夏季には個体数は一時的に少なくなる。有翅虫は、春季にやや多く、その後年間を通じて見られるが、秋季になって特に多く発生することはない。秋季には、他の植物からの有翅型(産雌虫や雄)の飛来は見られず、アカネ上で生ずる雄は全部無翅型である。

従って、アカネに見られる個体は、ムクゲやクロツバラ、ツルウメモドキなどの個体と生態的に異なることが予想される。

4. 両性生殖個体の出現経過に関する個体飼育実験

1) 材料および方法

飼育には両性生殖個体の出現することがわかっているサトイモ、ツユクサ、ムクゲ、コスモス、アカネの無翅虫を用いた。野外のそれぞれの植物から1977年9月27日に、羽化して間もない無翅虫を10個体ずつ採取し、室内で腰高シャーレを用いて個体飼育を行った。ムクゲの個体のみ10月4日に採取したほか、1979年9月30日採取の5個体を追加飼育した。餌として与えるムクゲとサトイモは葉柄から、ツユクサ、コスモスでは茎の先端から5cmに切り取り、切り口をぬれた脱脂綿でくるんだものを用いた。餌の植物は鮮度を見ながら、3~6日に一度交換した。飼育を行った室内は常時窓を開放し、電灯や暖房は使用せず、できるだけ野外の気象に近い状態に保たれた。飼育を開始した9月27日の日長は11時間54分で、このあと1日につき約2分間ずつ日の長さは短くなっていく。9月27日から10日間の飼育室内(宇都宮大学構内)の気温は、最高27.2、最低10.8、平均19.4°Cであった。

また、個体飼育の途中で発生した雄以外の有翅虫が、産雌虫であるかどうかを確かめるため、サトイモ、ツユクサではクロツバラに、コスモスではムクゲに移して飼育を行った。これらの植物の組合せにより、産卵雌虫までの飼育が可能であることは前年の実験で明らかにされていた。

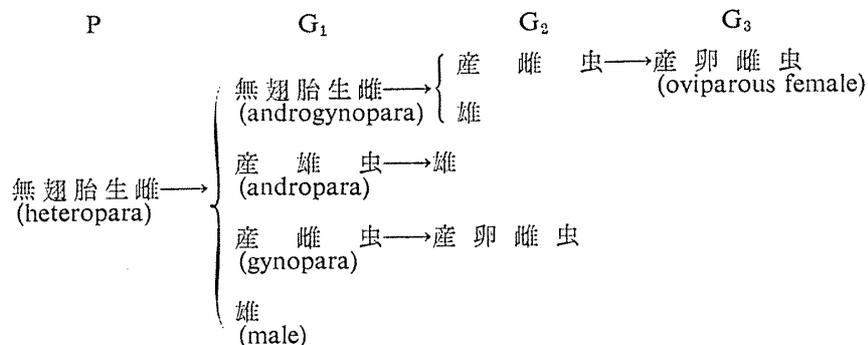
アカネに寄生している個体の累代飼育は、1974年8月27日から、2葉をつけた茎を5cmの長さに切り、それを腰高シャーレに入れ、宇都宮市の10月上旬の平均気温、日長に見合う15°C、11時間52分に設定した人工気象器を用いて行った。個体飼育は5匹の無翅虫で開始したが、途中からは産子された幼虫の中から任意に2匹をとり、その後代飼育を行った。

2) 結果

サトイモ、ムクゲおよびアカネでの飼育結果の中から代表的な例について簡略化し、また出現してくるモルフのそれぞれに柴田(1955)、高岡(1960)、高橋(1962)により名称をつけて示すと次のようである。最初に供試した無翅虫をPとし、その後代をG₁、G₂、G₃……として記載した。

(1) サトイモの個体の累代飼育経過

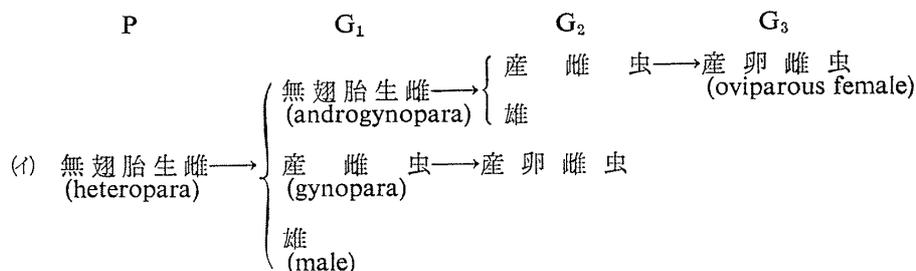
10 匹の無翅虫で出発した個体飼育の経過は、すべて同じではなかったが、次の例に大体集約される。



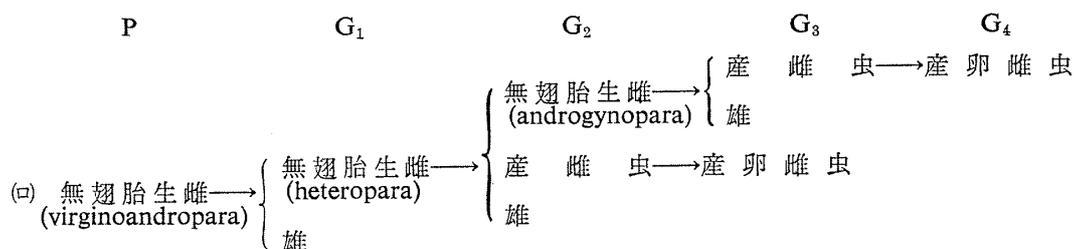
また、ツユクサの個体での累代飼育の結果も、サトイモのそれとほぼ同様であった。

(2) ムクゲの個体の累代飼育経過

10 匹の個体飼育では次に例示するような結果となった。



1979 年 9 月に追加飼育した 5 個体の結果は、(イ) のタイプになったものが 3 例と、新たに次にあげる (ロ) のタイプが 2 例見られた。

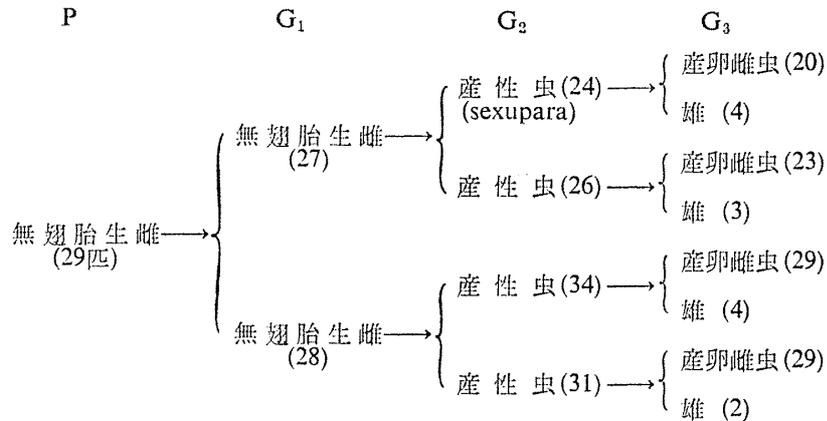


コスモスの個体を用いての累代飼育の結果は、ムクゲの (イ) のタイプとほぼ同様であった。

(3) アカネの個体の累代飼育経過

飼育の結果は 5 組ともまったく同じパターンとなったので、その 1 例を示すと次のとおりである。カッコ内の数字は、G₂ まではその型の産子した幼虫数を、G₃ では生育した型ごとの成虫数を表わす。

最終結果は 20 例であったが、いずれも産卵雌虫と雄が同じ親虫から生まれるパターンで、最後に産子された 1~4 匹が無翅の雄であった。同様の個体飼育を 1977 年 10 月 15 日から室内の自然日長、温度下で行ったところ、上記とまったく同様な結果が得られた。下記のうち、産卵雌虫と雄を産む無翅型は高橋 (1962) によると産性虫 (sexupara) に相当する。



本植物には産雌虫や雄の飛来はまったく見られず、本植物に春以来生活していた無翅の個体から無翅型の雄が出現してくるところから、非移住型の生活環を営なむものと判定できる。

5. 中間寄主植物上の有翅虫を越冬寄主へ移す飼育実験

1) 材料および方法

秋の飼育に用いた有翅虫は、10月中旬から11月上旬にかけて本種の有翅虫の発生しているサトイモ、コスモス、ソバ、ヒャクニチソウ、ツユクサ、ムクゲ、ヤブガラシ、キク、ナス、マサキより採取した。有翅虫を移して飼育を行った植物は、越冬寄主となるムクゲ、ツルウメモドキ、クロツバラ、オオイスノフグリ、キク、オオバコ、イチゴなどである。このうち、ツルウメモドキでは、2~3葉をつけた小枝(長さ約20cm)を、水を入れたコップにさして用い、ムクゲとクロツバラでは1葉ずつ葉柄をぬれた脱脂綿でくるみ、腰高シャーレを用いて飼育を行った。その他の植物は野外から掘り取ってきたものを鉢に植えて用いた。その他の方法は、春における越冬寄主から中間寄主へ、有翅虫を移しての飼育実験と同じである。

2) 結果

詳しい飼育データの表示はサトイモ (Table 4) とコスモス (Table 5) の有翅虫を用いた結果だけに止め、全体的には Table 6 にまとめて示した。

この結果から、秋の中間寄主から越冬寄主への移動の経路について、ある程度の推察をなしうるように思われる。また、サトイモ、コスモス、ソバ、ヒャクニチソウ、マサキに由来した有翅虫からは、産卵雌虫と胎生雌虫の両方、ツユクサ、ムクゲからは産卵雌虫のみ、ヤブガラシ、キク、ナスからは胎生雌虫のみが得られる。これによって、秋になっても両性生殖世代の出現しないバイオタイプが存在することが推察される。

この結果の中で、サトイモ、コスモスなどに由来した有翅虫からは、胎生、卵生両方の個体を得られている。これは、春の飼育実験 (Table 3) においても、卵で越冬したタイプと胎生雌で越冬した両方のタイプの有翅虫がよく幼虫を産んでいるところから、野外のこれらの植物には、両方の越冬型に由来する個体が、春以来混棲しているものと考えられる。従って、1例をあげると、サトイモ上に寄生している卵越冬タイプの有翅虫の多くは、この実験でもっともよく産卵雌虫を産むクロツバラに、少数はムクゲとツルウメモドキに、また、胎生雌で越冬するタイプの有翅虫はもっともよく胎生雌を産むオオイスノフグリに移住するものと推察される。

Table 4. Data on rearing of alate viviparous females bred on *Colocasia antiquorum* var. *esculenta* after transfer to various host plants.

Plants with transfer of aphid	Date of transfer	Number of individuals transferred	Days after transfer and total number of individuals										Body color of grown apterous adults		
			1	5	10	15	20	25							
<i>Rhamnus nipponica</i>	20-X, 1973	a	4	17	24	24	14								Greenish brown
		b	1	3	4	3	2	s.10	s.24	2					
		c	1	3	4	3	2	2							
<i>Celastrus orbiculatus</i>	23-X, 1973	10	9	14	22	24	23	20	31	59				Yellow	
		10	3	2	1	1	0	p.4	p.10	p.14	p.20				
<i>Celastrus orbiculatus</i>	18-X, 1976	10	0	4	4	4	4							Dark green	
		10	6	4	3	2	0	s.4							
<i>Hibiscus syriacus</i>	23-X, 1973	10	3	3	3	3	3							Greenish brown	
		10	2	1	0					s.3					
<i>Veronica persica</i>	18-X, 1974	10	12	16	20	21	55	53						s. Dark greenish brown, p. Pale yellowish green	
		10	2	2	1	0	p.2	p.8	p.15	p.15	s.15				

s: Oviparous females; p: apterous viviparous females.

Table 5. Data on rearing of alate viviparous females bred on *Cosmos bipinnatus* after transfer to various host plants.

Plants with transfer of aphids	Date of transfer	Number of individuals transferred	Days after transfer and total number of individuals							Body color of grown apterous adults			
			1	5	10	15	20	25					
<i>Hibiscus syriacus</i>	21-XI, 1973	a	16	64	76	82	78	76	70	—	Greenish brown		
		b	5	10	8	6	5	s.15	s.31	—			
		c	15	21	28	32	23	17	10	—			
<i>Celastrus orbiculatus</i>	18-X, 1974	10	5	5	2	1	0	s.9	s.15	s.22	—	Dark green	
<i>Celastrus orbiculatus</i>	2-XI, 1973	10	2	39	23	18	19	p.1	12	28	—	Dull yellowish green	
<i>Rhamnus nipponica</i>	2-XI, 1973	10	3	5	1	1	1	1	p.8	p.12	—	Greenish brown	
<i>Veronica persica</i>	3-XI, 1973	10	2	2	2	2	8	s.10	—	—	—	Dark green	
<i>Chrysanthemum molifolium</i> var. <i>sinense</i>	3-XI, 1973	10	7	11	21	50	51	65	p.1	64	73	—	Dark green
<i>Plantago asiatica</i>	18-X, 1974	10	3	2	4	7	4	4	4	p.5	p.18	—	Dark green
<i>Fragaria chiloensis</i> var. <i>anamassa</i>	18-X, 1974	10	7	13	6	5	2	1	1	10	—	—	Dull yellowish brown
			3	5	3	2	0	0	p.4	p.4	—	—	
			1	8	10	7	5	5	1	1	—	—	
			1	3	3	1	0	0	5	s.5	—	—	

Table 6. Data on development of alate viviparous females bred on secondary host plants and transferred to various winter host plants.

Plants on which alate viv. fem. were bred	Plants with transfer of	<i>Hibiscus syriacus</i>	<i>Celastrus orbiculatus</i>	<i>Rhamnus nipponica</i>	<i>Veronica persica</i>	<i>Chrysanthemum morifolium</i> var. <i>sinense</i>	<i>Fragaria chiloensis</i> var. <i>ananassa</i>	<i>Plantago asiatica</i>
<i>Colocasia antiquorum</i> var. <i>esculenta</i>		○ Ovi.	◎ Apt.	◎ Ovi.	◎ Apt.	×	×	×
<i>Cosmos bipinnatus</i>		◎ Ovi.	○ Apt.	◎ Ovi.	◎ Apt.	○ Apt.	◎ Ovi.	△
<i>Fagopyrum esculentum</i>		◎ Ovi.	◎ Ovi.	◎ Ovi.	◎ Apt.	△	△	△
<i>Zinnia elegans</i>		◎ Apt.	◎ Apt.	◎ Ovi.	◎ Apt.	○ Apt.	△	×
<i>Commelina communis</i>		×	△	◎ Ovi.	△	×	×	×
<i>Hibiscus syriacus</i>		◎ Ovi.	◎ Ovi.	○ Ovi.	×	×	×	×
<i>Cayratia japonica</i>		○ Apt.	○ Apt.	○ Apt.	◎ Apt.	△	△	△
<i>Chrysanthemum morifolium</i> var. <i>sinense</i>		◎ Apt.	◎ Apt.	○ Apt.	◎ Apt.	◎ Apt.	△	○ Apt.
<i>Solanum melongena</i>		○ Apt.	○ Apt.	×	◎ Apt.	×	△	◎ Apt.
<i>Euonymus japonica</i>		◎ Apt.	○ Apt.	×	◎ Apt.	○ Apt.	◎ Apt.	◎ Apt.
		○ Ovi.						

Apt.: Apterous viviparous females; Ovi.: oviparous females. Symbols are the same as those in Table 3.

6. 秋季の気象条件による飼育実験

1) 材料および方法

材料としては、卵生タイプの寄生するムクゲ、卵生、胎生両方のタイプの寄生するサトイモとジャガイモ、胎生タイプのみが寄生しているヤブガラシ、ナスの無翅虫を、1977年5月下旬に野外より採取して用いた。それぞれの無翅虫10匹ずつを、直径22cmの鉢に植えた同じ植物に移して累代飼育を行った。各世代とも任意に選んだ10匹の成虫の産子した100個体（一時期の個体に片寄らぬよう、産子の前、中、後期の中から任意に抽出）について、生育してくるモルフを調査した。両性生殖世代の出現は、雄の出現の有無によっても判定できるが、本実験ではさらに、出現した雄以外の有翅虫をムクゲ、クロツバラ、オオイヌノフグリなどに移して、その後代に生育するモルフを確認した。最初に用いた無翅虫のうち、ムクゲの個体だけは、室内で5月15日にムクゲより採取した有翅虫をジャガイモに移し、その産子した黄色の個体を用いた。飼育は宇都宮市で両性生殖個体の分化が始まる10月上旬の日長（11時間50分）、温度（昼間20°C、夜間12°C）に設定した人工気象器を用いて行った。

2) 結果

ムクゲの無翅虫をジャガイモに移して飼育したものでは、6月初めから7月末にかけて4世代を経過し、第1～3世代は無翅虫、第4世代は有翅虫と雄（有翅）が出現した。第4世代に出現した有翅虫は、さらにムクゲに移して飼育したところ、産卵雌虫を産出し、最後の第6世代はすべて両

Table 7. Data on development of sexual dimorphism under controlled environment (day length: 11 hours 50 minutes; temperature: day time 20°C, night 12°C).

Plants where sampled apt. viv. fem. were bred	Plants used for rearing	Morphs bred in each generation					
		G-1	G-2	G-3	G-4	G-5	G-6
<i>Hibiscus syriacus</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	Apt.	Apt.	Apt.	Apt. Gyno.* ¹ Male	Gyno.* ¹ Male	
Yellow individuals of <i>Solanum tuberosum</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	Apt.	Apt.	Apt.	Apt. Gyno.* ¹ Male	Gyno.* ¹ Male	
Dark green individuals of <i>Solanum tuberosum</i>	<i>Solanum tuberosum</i>	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²
<i>Colocasia antiquorum</i> var. <i>esculenta</i>	<i>Colocasia antiquorum</i> var. <i>esculenta</i>	Apt.	Apt.	Apt. Al.* ²	Apt. Gyno.* ³ Al.* ² Male	Apt. Gyno.* ³ Al.* ² Male	Apt. Al.* ²
Dark green individuals of <i>Solanum melongena</i>	<i>Solanum melongena</i>	Apt.	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²
<i>Cayratia japonica</i>	<i>Cayratia japonica</i>	Apt.	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²	Apt. Al.* ²

*¹ Oviparous females after transfer to *Hibiscus syriacus*.*² Apterous viviparous females after transfer to *Veronica persica*.*³ Oviparous females after transfer to *Rhamnus nipponica*.

Apt.: Apterous viviparous female; Al.: alate viviparous female; Gyno.: gynopara.

性生殖個体であった。ジャガイモの黄色小形個体の飼育結果も、ムクゲの結果とまったく同様であった。

サトイモでは第3世代に初めて有翅虫が出現し、第4・第5世代には無翅虫のほか有翅虫と雄が出現した。第6世代は有翅虫と無翅虫で、雄は出現しなかった。第3世代以降の有翅虫を、さらに卵越冬寄主であるクロツバラと胎生雌虫で越冬する寄主であるオオイヌノフグリに移して飼育したところ、第3・第6世代では無翅胎生雌虫、第4・第5世代では産卵雌虫と胎生雌虫の両方が出現した。

また、ナス、ヤブガラシ、ジャガイモの暗緑色個体では、第1・第2世代以降有翅虫が出現したが、第6世代を越えても雄はまったく出現せず、これらの有翅虫の子孫もすべて無翅胎生雌虫となった (Table 7)。

これらのことから、本種には明らかに、秋季の日長や温度下で両性生殖世代を生じ、卵越冬生活環へと進むバイオタイプと、胎生のみ生活環を営むバイオタイプの二つのタイプの存在することが認められる。しかし、両バイオタイプの夏季における寄主植物がかなり共通しているため、多くの植物上で両方の個体が混棲しているものと考えられる。

考 察

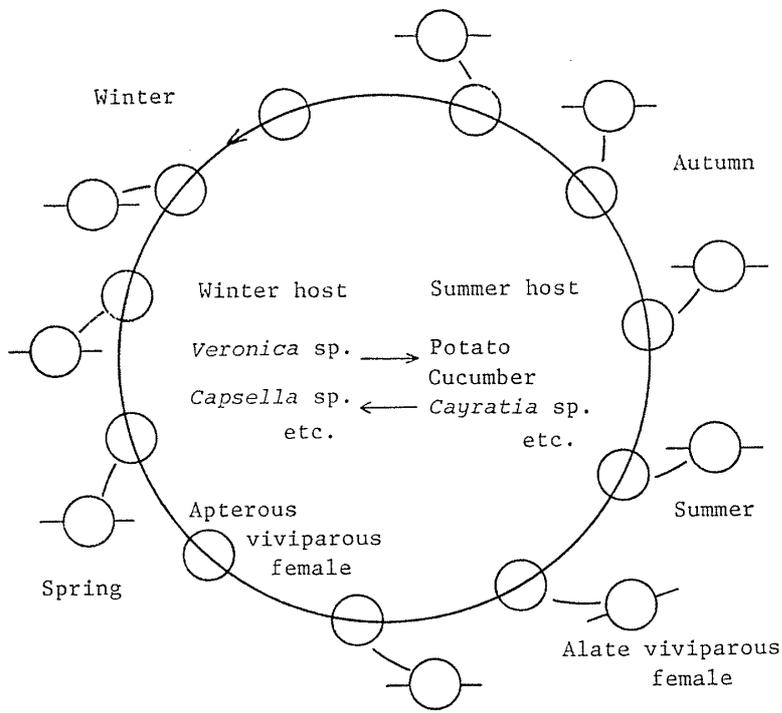
ワタアブラムシには同一地域に、卵で越冬する生活環と、胎生雌虫で越冬する生活環のあること

はすでに指摘されているが (KRING, 1959; 稲泉, 1970), それらが別個のバイオタイプなのか, 両者とも同一クローンの中に生ずるものなのかなど, 両越冬型の関係については明らかにされていない。本種と同様に両越冬型の存在することが明らかになっているモモアカアブラムシについては, 両型の関係やその分化の機構について, 多少の考え方が提起されている。高岡 (1960) は, モモアカアブラムシの生活環についての記述の中で, 秋季に出現した胎生雌の一部は, そのまま夏季寄主上に残って越冬し, 翌春, 単為生殖世代を繰り返すと述べ, 不完全生活環の存在を明記したが, 完全生活環を営むタイプとの関係については言及しなかった。BLACKMAN (1971, 1972, 1974) は, モモアカアブラムシの自然個体群における生活環の変異を研究し, 完全生活環型, 不完全生活環型および中間生活環型の存在することを認め, それらが遺伝的に決定されたものであり, 厳密な意味での不完全生活環は実際にはあまり多くはなく, 胎生雌越冬の主体は “androcyclic clone” であると述べている。また, 不完全生活環を営むタイプは, 完全生活環を営むタイプに2次的に由来したものであるとした。一方, LAMPEL (1968) は, モモアカアブラムシや他の多くのアブラムシに見られる生活環の相違は, 完全生活環から不完全生活環への絶え間ない推移の一段階であると見なした。また, BONNEMAISON (1951) は, モモアカアブラムシはフランスでは日長 11 時間半~13 時間, 平均気温が 20~22°C の時に両性生殖世代が発現するが, これが両性生殖世代が発現する唯一の因子ではなく, 単為発生を営む地域では, 他の環境条件が良好な場合には, 単為発生のみを繰り返すバイオタイプが出現するとした。そして, このバイオタイプは日長や温度に影響されずに残存し, 両性生殖世代を発現する能力を失ったものであると主張した。これに対して BODENHEIMER and SWIRSSY (1975) は, このバイオタイプが遺伝的に固定したものかどうかは疑わしく, 両性発生へ転換するわずかな傾向を保持しているのではないかとした。

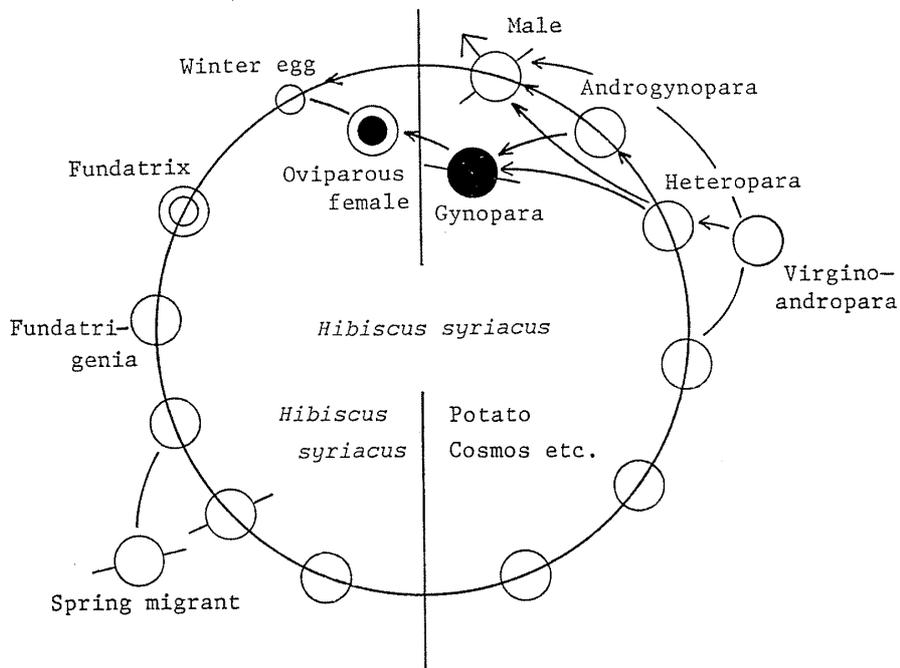
本報の実験の結果, 1) 種々の中間寄主植物上に秋季に発生した有翅虫 10 個体ずつを越冬寄主に移して調べたところ, 有翅虫の発生した植物によって, 胎生雌虫のみが出現するもの, 胎生雌虫と産卵雌虫の両方が出現するもの, 産卵雌虫のみが出現するもの, の三とおりあること; 2) 秋の種々の中間寄主植物から有翅虫を採取して調べてみると, 雄の発生している植物としていない植物があること; 3) 卵越冬した個体と胎生雌虫で越冬した個体の後代を夏季に, 両性生殖個体の出現する 10 月上旬の日長, 温度に設定した人工気象器を用いて飼育すると, 前者では雄や産卵雌虫が出現してくるが, 後者からは両性生殖個体は出現してこないことが判明した。以上のことから, 一つのクローン中に, 完全生活環を営む個体と不完全生活環を営む個体とが混って出現するのではなく, 不完全生活環を営むクローンが系統的に固定して, 独自の寄主転換をする一つのバイオタイプとして存在するものと考えられる。サトイモやコスモスなどいくつかの植物上に発生した有翅虫を越冬虫寄主に移して得られた個体の中に, 両越冬型の混っているのは, 両越冬型の個体が夏季の間多くの中間寄主植物上で混棲しているためと考えられる。しかし, モモアカアブラムシで知られるような中間生活環型の存在する可能性もあり, 今後個体飼育により確認する必要があると考えられる。

次に, 本種における完全生活環タイプと不完全生活環タイプの農業上における意義について多少の考察を加えておきたいと思う。

第 1 に, 両タイプの春季の出発点の相違をあげることができる。卵越冬を行ったものでは, 春季移住型有翅虫は 5 月中旬から出現し, 作物への寄生開始時期は早くても 5 月 20 日以後である。一方, 胎生雌虫で越冬したタイプは, 冬季間もごくわずかながら増殖も行い, 3 月上旬には少数の有翅虫も出現する。宇都宮市周辺で, 春季もっとも早く作付けられるジャガイモでは, 5 月上旬に発

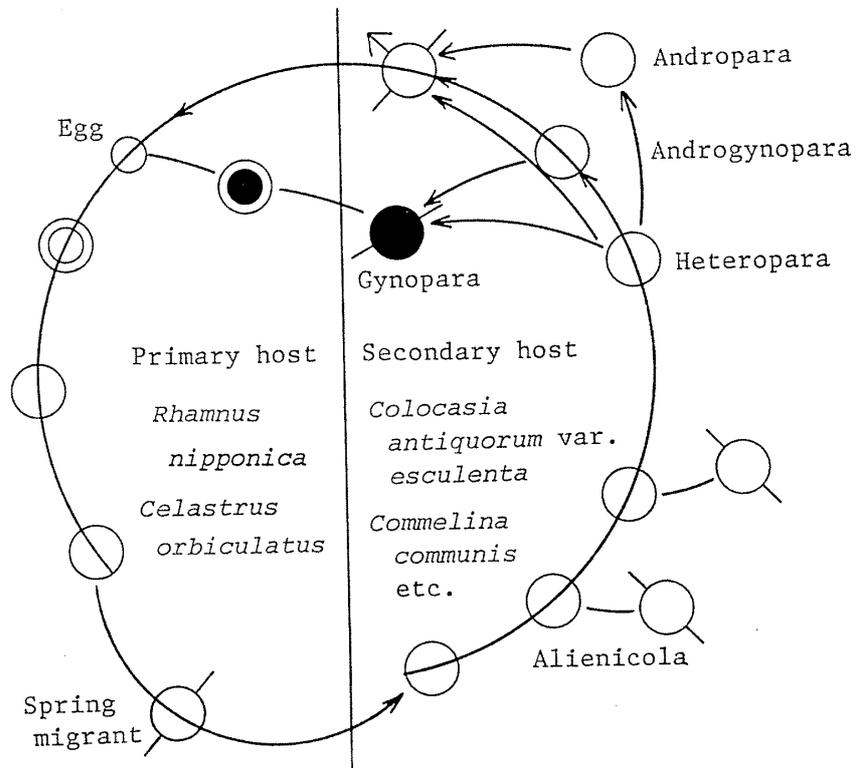


1. Anholocycle

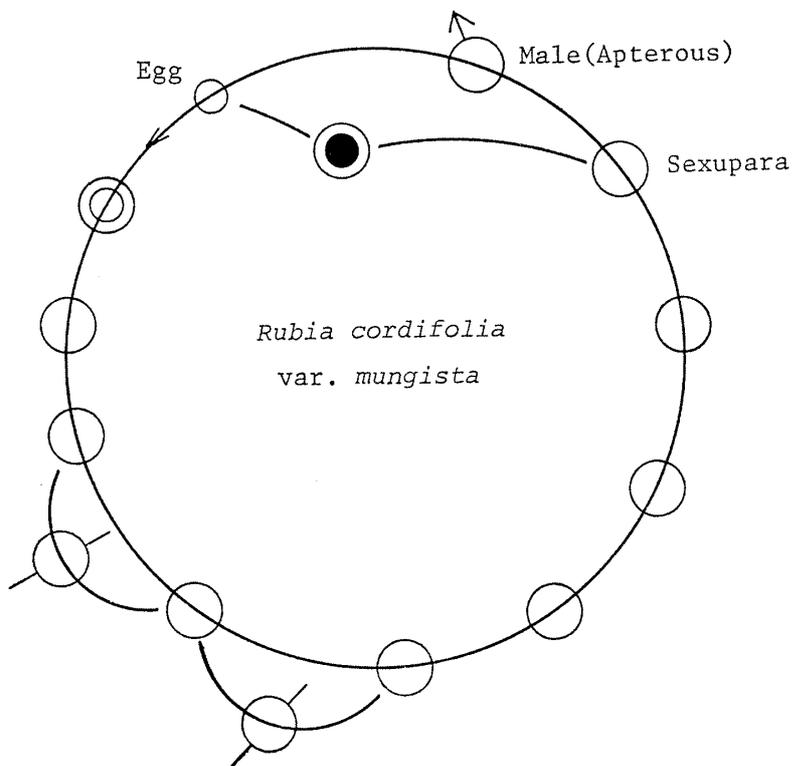


2. Autoecious and Heteroecious holocycle

Fig. 1-1. Life cycle and biotype differentiation in *Aphis gossypii*. 1, Anholocycle; 2, autoecious and heteroecious holocycle; 3, heteroecious holocycle; 4, monoecious holocycle.



3. Heteroecious holocycle



4. Monoecious holocycle

芽するが、胎生雌越冬タイプの有翅虫は、この発芽と同時にジャガイモへの飛来を開始し、緑色の個体を産子する。これに対して、卵越冬したムクゲなどに由来する黄色個体の寄生は、5月20日すぎにならないと認められない。このように、両タイプの春季移住型有翅虫の発生期のずれが、早春における中間寄主植物への寄生開始時期のずれとなって現われてくる。ここに不完全生活環タイプが、作物の発芽とともに早期に寄生を開始し、作物上で優勢な個体群を確立する様子がうかがえる。

第2に越冬寄主植物の普遍性の問題がある。不完全生活環を営むタイプの、もっとも有力な越冬源となるイヌノフグリ類やナズナ、また、夏季間の有力な増殖源となるヤブガラシなどは一般的な雑草であり、畑地や水田、人家の周辺や空地などに普通に見られる。これに対して、完全生活環タイプの発生源となるムクゲは庭や公園などに人為的に栽植される植物である。クロウメモドキやクロツバラ、ツルウメモドキは小川や水田地帯、および林縁などに自生しているが、局限される場合が多い。これから見て、不完全生活環を営むタイプの寄主植物は、完全生活環を営むもののそれよりはるかに普遍性が高く、この点からも、不完全生活環タイプの農業上における重要性がうかがえる。

本種的生活環は、次のようにまとめられるものと考えた (Fig. 1).

1) 不完全生活環: オオイヌノフグリやナズナ、ホトケノザなどを主な越冬寄主とし、夏季の間ヤブガラシを有力な増殖源として各種の農園芸作物や植物に寄生している。日本では冬季に積雪の少ない関東以南の地域に普通に見られるタイプと考えられる。ただ、暖地では、かなり多くの種類の越冬寄主植物が存在するものと考えられる。

2) ムクゲを主寄主とする完全生活環: この中には、早春ジャガイモやナス、ピーマン、サトイモ、キクなど多くの植物に寄生し、コスモスやソバ、ヒャクニチソウなどに両性生殖世代を生じ寄主転換するタイプとムクゲ上で幹母子孫の第3世代に生ずる有翅虫がムクゲに幼虫を産み、その後代がそのまま秋季まで寄主転換しない生活環を営むタイプとが含まれている。9月下旬から10月上旬に heteropara が出現し、産雌虫 (gynopara) と雄 (male)、雄・産雌虫産出雌 (androgynopara) を産下する。また、少数ながら heteropara と雄を産む virginoandropara も出現する。春季の飼育実験で、ムクゲの有翅虫はサトイモに多数の幼虫を産むが、秋季の飼育実験ではサトイモの産雌虫はムクゲに産卵雌虫を産むことは少ない。また、サトイモにおける秋季の多形の出現の様子は、ムクゲのタイプと異なっているところから、次の3)のタイプと異なる可能性がある。2)と3)のタイプの夏季における中間寄主植物の一部は共通なものと考えられるが、両者の関係については、なお検討の余地が残されている。

KRING (1959) は、本種の北米における生活環を研究し、主寄主はムクゲと *Catalpa bignonioides* WALT. であり、一年生のアオイ科、タデ科、ウリ科などの中間寄主の間で行き来するが、一部は主寄主に残って周年経過すると述べ、したがって、ワタアブラムシは移住を必須としないアブラムシで、これは MORDVILKO (1928) の提唱した任意移住 (facultative migration) にあたると述べている (cf. 青木, 1976)。

3) クロツバラ、クロウメモドキ、ツルウメモドキを主寄主として、種々の中間寄主植物の間を行き来する完全生活環のタイプ: 9月下旬から10月上旬にかけて、中間寄主上に heteropara が出現して、雄・産雌虫産出雌や産雄虫 (andropara)、産雌虫、雄などの多型を産出する。有翅虫を移しての飼育実験の結果からは、サトイモ、ツユクサとクロツバラの間の転換がもっとも優勢と考えられる。柴田 (1955) の報告した生活環はこのタイプに近いが、秋季に出現する多型の種類が筆

者の飼育結果と異なっている。

4) アカネでの単寄生性の生活環のタイプ: 10月中旬以後, 産性虫 (sexupara) が出現し, 産卵雌虫と雄を産出する。本生活環の両性生殖個体には翅のあるモルフはまったく出現しない特徴を持っている。したがって, 秋季になっても他の植物からの飛来の見られないアカネだけの閉ざされた生活環である。

アカネの無翅胎生雌虫は, やや大形で, 触角や頭部および腹部の背面刺毛は他の寄主の個体よりわずかに短い傾向があるが, 他の寄主の個体と区別できない。しかし, 他のモルフの形態を見ると, 幹母では口吻先端節や後脚第2跗節の刺毛の配列, 腹部の体側突起の位置が他の寄主の個体とやや異なっている。雄は, 無翅であるが, 有翅, 無翅両型の間中型の形質をそなえている。産卵雌虫では, 触角が6節であり, 後脛節が細く, そこにある偽感覚孔の個数も著しく少ないなど, 他の寄主の個体と大きく異なっている。アカネの個体は KRING (1955, 1959) も述べているように, ワタアブラムシが永い間移住を繰り返しているうちに, より好適な2次寄主 (アカネ) を獲得し, そこに孤立化して, 次第に新しい種へと進化しつつあるものと考えられる。

要 約

春季および秋季における越冬寄主と中間寄主間で有翅虫を移す飼育実験, 秋季における中間寄主上の無翅虫の個体飼育による両性生殖個体の出現経過に関する実験, 秋季の気象条件下における卵越冬個体と胎生雌越冬個体の飼育実験, 周年にわたる野外観察, などの結果から総合的に判断して, ワタアブラムシは次の四つのバイオタイプがあると考えられた。

1) 秋季になっても両性生殖個体はまったく出現しないで, オオイヌノフグリやナズナなどの雑草類で胎生雌のまま越冬する不完全生活環; 2) ムクゲを主寄主とする完全生活環で, この中にはムクゲだけで周年経過するものと, コスモスやヒャクニチソウなどを中間寄主として寄主転換するものが含まれる; 3) クロツバラやクロウメモドキ, ツルウメモドキを主寄主として, サトイモやツクサなどの中間寄主の間を行き来する完全生活環; 4) アカネだけで周年経過する非移住型の完全生活環。

Summary

Biotypes of *Aphis gossypii* could be classified into the four categories described below on the basis of investigation into the process by which sexual dimorphism developed experiments on individual rearing and rearing after transfer to plants as well as field observations: (1) Anholocycle type of hibernation as vivipara without any sexual dimorphism was produced in autumn. (2) Holocycle type alternating between *Hibiscus syriacus* and various other host plants. Some of the individuals remained on *Hibiscus syriacus* to complete a holocycle on this plant. (3) Holocycle type living on *Rhamnus nipponica*, *R. japonica* and *Celastrus orbiculatus* as primary host plants as well as on many other host plants during summer. (4) Holocycle type living on *Rubia cordifolia* var. *mungista*. This is a form with apterous males which remained on the some host plants, suggesting a non migratory life cycle.

文 献

- 青木重幸, 1976. アブラムシの移住の起源に関する MORDVILKO の理論. *Rostria*, **26**: 189-197.
- BLACKMAN, R. L., 1971. Variation in the photoperiodic response within natural populations of *Myzus persicae* (SULZ.). *Bull. ent. Res.*, **60**: 533-546.
- 1972. The inheritance of life-cycle differences in *Myzus persicae* (SULZ.) (Hom., Aphididae). *Ibid.*, **62**: 281-294.
- 1974. Life-cycle variation of *Myzus persicae* (SULZ.) (Hom., Aphididae) in different parts of the world, in relation to genotype and environment. *Ibid.*, **63**: 595-607.
- BODENHEIMER, F. S. and SWIRSKI, E., 1957. The Aphidoidea of the Middle East., pp. 249-297. Weizmann Science Press, Jerusalem.
- BONNEMAISON, L., 1951. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. *Ann. Épiphyt.*, **2**: 1-380.
- EASTOP, V. F., 1958. A Study of the Aphididae (Homoptera) of East Africa. pp. 72-73. Her Majesty's Stationery Office, London.
- 稲泉三丸, 1968. ジャガイモに寄生するアブラムシ類の発生消長に影響する諸要因について. 応動昆, **12**: 10-17.
- 1970. ワタアブラムシの主寄主植物の記録, ならびに中間寄主植物への飛来について. 応動昆, **14**: 29-38.
- 1980. ワタアブラムシの生活環とその多型に関する研究. 宇都宮大学農学部学術報告特輯, **37**: 1-132.
- 駒崎進吉, 1978. カンキツ園でのアブラムシの越冬. 第22回応動昆大会講演要旨集, 48.
- KRING, J. B., 1955. Biological separation of *Aphis gossypii* GLOVER and *Aphis sedi* KALTENBACH. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **48**: 442-444.
- 1959. The life cycle of the melon aphid, *Aphis gossypii* GLOVER, an example of facultative migration. *Ibid.*, **52**: 284-286.
- LAMPEL, G., 1968. Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels. 264 pp. Jena, Gustav Fischer.
- 柴田文平, 1955. 蚜虫の生態的研究 (9), 生態について. 宇都宮大学農学部学術報告, **3**: 1-8.
- 高橋良一, 1962. アブラムシの生活に関する術語. あきつ, 京都, **10**: 43-46.
- 高岡一郎, 1960. モモアカアブラムシ *Myzus persicae* (SULZER) の生態に関する研究, 生活環における多型を中心として. 秦野たばこ試験場報告, **48**: 95 pp.