

キンケクチブトゾウムシ *Otiorhynchus sulcatus* (F.) の 発育と温度による影響

真崎 誠・大戸 謙二

横浜植物防疫所

Effects of Temperature on Development of the Black Vine Weevil, *Otiorhynchus sulcatus* (F.) (Coleoptera: Curculionidae). Makoto MASAKI and Kenji OHTO (Yokohama Plant Protection Station, 1-16-10, Shinyamashita, Naka-ku, Yokohama 231, Japan). *Res. Bull. Pl. Prot. Japan* 31: 37-45 (1995).

Abstract : The development of the black vine weevil, *Otiorhynchus sulcatus*, was investigated at constant temperatures 12, 15, 18, 21, 24 and 26°C. The developmental threshold temperatures for eggs, larvae+prepupae, pupae, and preovipositional period of adults were 6.32, 2.45, 6.09 and 8.44°C, respectively. The thermal constant for eggs, larvae+prepupae, pupae and preovipositional period of adults were 186.43, 2,061.93, 182.85 and 571.10 degree days, respectively. Developmental speed from 1st instar to 5th instar of larvae was fast as higher temperature, but the developmental speed of 6th and 7th instar was slow as higher temperature. The developmental zero was low as earlier instars of larvae. The developmental zero of 1st to 5th instar was -0.66, -0.40, 1.66, 2.83, and 2.40°C, respectively. Almost larvae pupated at temperature from 12 to 21°C. But at 24°C and 26°C only one larva pupated and the rest of larvae died in prepupal stage. The number of instars varied according to the temperature. Larvae molted 4 or 5 times at 15°C, 5 or 6 times at 18 and 21°C, 6 to 8 times at 24°C, 6 to 9 times at 26°C, respectively. The prepupal period at the temperature 15 to 21°C was long, nearly equaled on larval periods at that temperature. The significance of temperature for development of immature stage and geographical distribution of this insect in Japan is discussed.

Key words : Coleoptera, Curculionidae, *Otiorhynchus sulcatus*, Development, Temperature

緒 言

キンケクチブトゾウムシ *Otiorhynchus sulcatus* (F.) は、ヨーロッパ、北アメリカ、オーストラリア、ニュージーランド等に分布し、ブドウ、オランダイチゴ、キイチゴ類等の農作物やシクラメン、ペゴニア等の観賞植物の重要な害虫として知られている (CRAM; 1965, ESSIG; 1933, PENMAN and SCOTT; 1976, SMITH; 1932)。

本種は我が国では近年まで未発生であったことから、本虫の害虫としての重要性および諸外国における侵入・分布拡大の歴史から考えて、我が国は、本種を植物検疫上の重要害虫に指定して、その侵入を厳重に警戒していた (真崎; 1982)。しかし、1981年に静岡県の一農場で本虫の発生が確認された (MASAKI et al; 1984)。そして、その後の発生調査によって、6都府県でも発生が確認された。植物防疫所と6都府県が直ちに防除を実施した結果、本虫の発生は静岡県および長野県の極めて限られた圃場または温室のみとなった

(松谷・真崎; 1983)。その後の発生は、これらの極めて限られた地域だけであったが、1993年に北海道で新たに発生が確認された (北海道病害虫防除所; 1994)。

本種の生態に関しては諸外国で多くの報告がなされている (EVENHUS, 1978, PENMAN & SCOTT, 1976, SMITH, 1932, STENSETH, 1979) が、本種の生態についてはまだまだ未解明の点があり、我が国における分布拡大および発生動向を知るうえで、また、的確な防除を実施していくうえで、本種の発育と温度の関係について調査したので、その結果を報告する。

本文に先立ちご校閲を賜った加藤利之害虫課長に御礼申し上げます。

材料および方法

静岡県産に由来する本虫の卵、幼虫、蛹、成虫の各態を12, 15, 18, 21, 24, 26°Cの6段階の温度で飼育し、その発育期間を調査した。成虫については、産卵前期

間について調査した。各発育態の調査方法は次のとおりである。

卵期：オランダイチゴ葉を給餌して、21℃で飼育した成虫が産下した24時間以内の卵を採卵し、直径6 cmのシャーレに50卵を並べ各温度区に移した。各温度区では約76 % R.H. で飼育し、毎日同時刻にふ化幼虫数を数えた。

幼虫+前蛹期：幼虫は真崎・杉本(1991)のニンジンブロックを用いた飼育法により飼育した。21℃下に卵を保管し、ふ化した24時間以内の幼虫を1頭ずつ接種したのち各温度区に移した。調査は原則として毎日行った。

蛹期：幼虫期から継続して調査した。しかし、24、26℃区では1頭づつしか蛹化せず、途中死亡したため、24、26℃区における蛹期の調査は、21℃区で蛹化した24時間以内のものを24、26℃区に移して行った。調査は原則として毎日行った。

産卵前期間：羽化成虫にオランダイチゴ葉を給餌し、直径9 cmのシャーレ内で飼育し、原則として毎日産卵の有無を確認した。15、18、21、24℃区は16時間照明としたが、試験機材の都合上、12℃区は自然採光、26℃区は全暗の条件下で行った。

結 果

1. ふ化率、蛹化率、羽化率および産卵虫率

各温度区におけるふ化率、蛹化率、羽化率および産卵虫率をTable 1に示した。ふ化率は12および15℃で低く、18℃以上の温度区で高かった。老熟幼虫の多くは12~21℃の温度区で蛹化したが、24および26℃区では1頭づつしか蛹化しなかった。12~24℃区で羽化した成虫の多くは産卵したが、26℃区で羽化した成虫の半数近くは羽化後まもなく死亡した。

2. 発育日数と発育速度

各温度区における各発育態の発育日数および発育速度をFig. 1に示した。

卵期の発育日数は、12℃で平均33.3日(31~37日)、15℃で平均21.3日(20~23日)、18℃で平均15.6日(15~18日)、21℃で平均13.3日(12~15日)、24℃で平均10.1日(10~11日)、26℃で平均9.7日(9~11日)であり、温度が高くなるにつれて発育日数は短くなった。幼虫+前蛹期の発育日数は、12℃で平均231.1日(207~267日)、15℃で平均150.4日(127~184日)、18℃で平均127.2日(113~139

Table 1. Hatchability, Rate of pupation and Rate of emerged adults of *Otiorynchus sulcatus* at various temperatures

	Temperature(°C)					
	12	15	18	21	24	26
No. of Eggs	50	50	50	50	50	50
Hatchability(%)	56	52	78	70	70	70
No. of Inoculated Larvae	45	50	50	50	50	50
Rate(%) of Pupation ^{a)}	73.3	88.0	82.0	68.0	2.0	2.0
Rate(%) of Emerged Adults ^{b)}	94.1	47.7	100	73.5	(68.0) ^{d)}	(60.0) ^{d)}
Rate(%) of Oviposited Adults ^{c)}	75.0	90.5	90.2	80.0	77.8	53.3

a) : No. of Pupae/No. of inoculated Larvae

b) : No. of Emerged Adults/ No. of Pupae

c) : No. of Oviposited Adults/ No. of Emerged Adults

d) : Pupae which have just pupated on 21 °C was used the test.

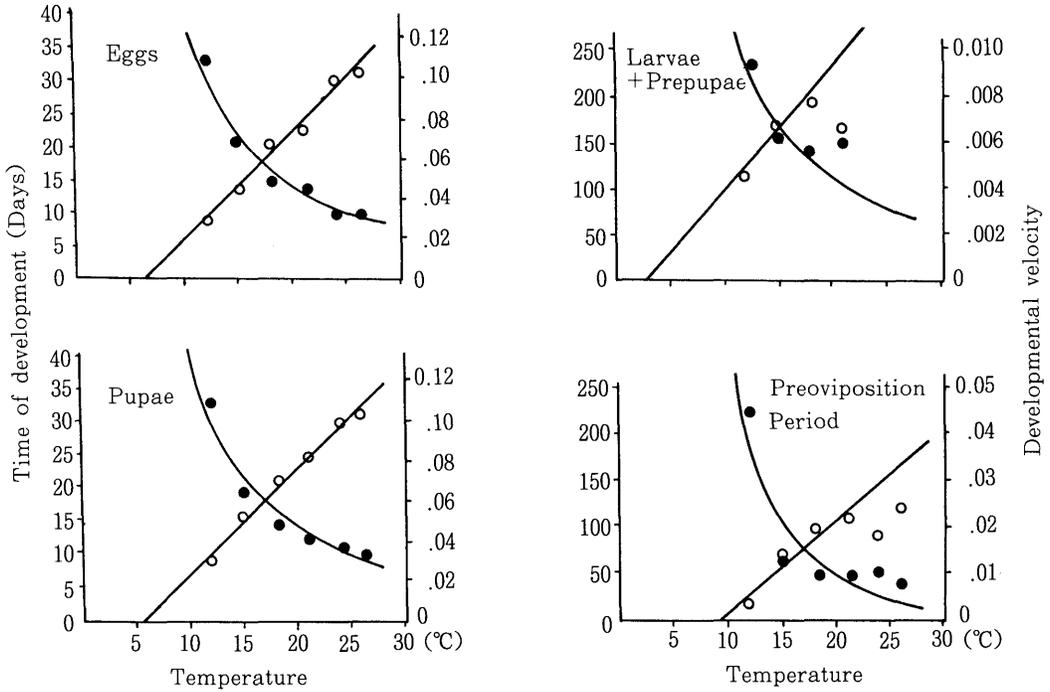


Fig. 1 Relationship between temperature and development for *Otiorynchus sulcatus*.
● : time of development, ○ : developmental velocity

Table 2. Regression equation, developmental zero and thermal constant of each stage of *Otiorynchus sulcatus*

Stage	r^2	Regression equation	Developmental Zero (°C)	Thermal constant (degree days)
Egg	0.995	$V=0.00536392T - 0.0339179$	6.32	186.43
Larva+Prepupa	0.982	$V=0.00048502T - 0.0011905$	2.45	2,061.93
Pupa	0.996	$V=0.00546907T - 0.0333063$	6.09	182.85
Preoviposition Period	0.931	$V=0.00175103T - 0.0147836$	8.44	571.10

V; Developmental velocity, T; Temperature

日), 21°Cで平均154.4日(133~179日), 24°Cで93日, 26°Cで107日であった。このように, 18°Cまでは温度が高くなるにつれて発育日数は短くなったが, 21°Cでは15および18°Cよりも長くなった。

蛹期間は, 12°Cで平均33.5日(31~36日), 15°Cで平均19.3日(18~20日), 18°Cで平均14.2日(13~15日), 21°Cで平均12.3日(11~13日), 24°Cで平均10.2日(9~11日), 26°Cで平均9.3日(9~10日)で

あった。

産卵前期間は, 12°Cで平均258日(221~321日), 15°Cで平均68.9日(64~79日), 18°Cで平均51.1日(36~108日), 21°Cで平均46.8日(35~77日), 24°Cで平均53.3日(33~73日), 26°Cで平均39.9日(28~55日)であった。Fig. 1より回帰式を求め, 各発育態の発育零点および発育有効積算温度を算出し, Table 2に示した。各発育態の発育零点は, 卵期6.32

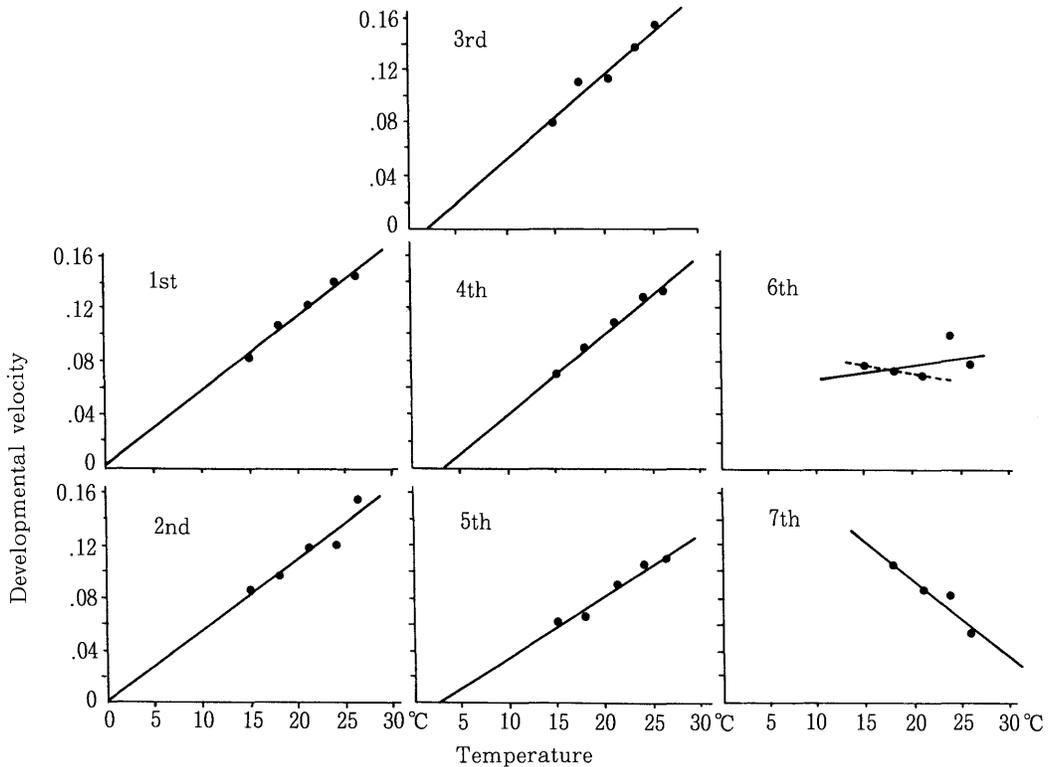


Fig. 2 Relationship between temperature and developmental velocity for each instar larvae of *Otiorynchus sulcatus*.

℃、幼虫十前蛹期2.45℃、蛹期6.09℃、産卵前期8.44℃であった。發育有効積算温度は、卵期186.43日度、幼虫十前蛹期2,061.93日度、蛹期182.85日度、産卵前期571.10日度であった。ただし、幼虫十前蛹期においては、21℃以上で發育遅延がみられたことから、21℃以上を除いて發育零点および發育有効積算温度を算出した。同様の理由から産卵前期も24および26℃を除いて發育零点および發育有効積算温度を算出した。

幼虫の各齡期毎の温度と發育速度の関係をFig. 2に示した。1齡から5齡では温度が高くなるにつれて發育は早くなったが、6齡では、15、18、21℃の本来發育適温と考えられる温度区で、むしろ温度が高くなるにつれて、發育はわずかながら遅延した。7齡では温度が高くなるにつれて明らかに發育は遅延した。回帰式より1～5齡幼虫の發育零点を求めると、1齡-0.66℃、2齡-0.40℃、3齡1.66℃、4齡2.83℃、5齡2.40℃で、齡が若いほど發育零点は低い傾向にあった。

3. 幼虫の齡

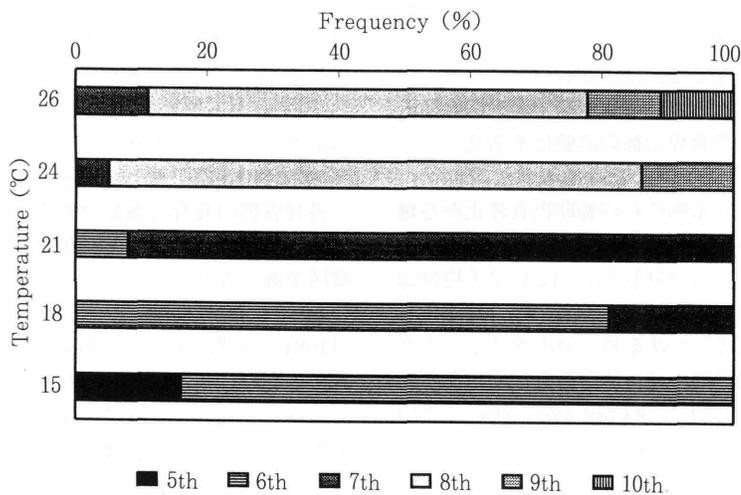
各温度区における幼虫の各齡期間をTable 3に示した。最終齡の齡期間は摂食停止までの期間とした。

各温度区とも齡期間は、若齡で短く、終齡または終齡の一つ前の齡で長くなる傾向にあった。

温度と最終齡の出現率をFig. 3に示した。幼虫の脱皮回数温度が高くなるにつれて多くなった。15℃における最終齡は5齡および6齡で、その出現率はそれぞれ16%、84%であった。18℃では6齡および7齡で、その出現率はそれぞれ81%、19%と6齡がほとんどであった。21℃でも6齡および7齡であったが、その出現率はそれぞれ8%、92%と逆に7齡がほとんどであった。24℃では7齡、8齡および9齡で、その出現率はそれぞれ5%、81%、14%であった。26℃では7齡、8齡、9齡および10齡で8齡が67%と多く、9齡や10齡も出現した。24および26℃における8齡、9齡および10齡の幼虫は、摂食活動が不活発であり、特

Table 3. Developmental period in each instar larvae of *Otiorhynchus sulcatus* at various temperatures

Temperature	Instars Number	Developmental Period (Days) of Instar Larvae									
		1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th	8th	9th	10th
15 °C	5	12.0	11.0	12.0	18.0	21.7					
	6	12.0	11.6	12.6	13.3	14.8	13.1				
18 °C	6	9.0	10.3	8.8	11.2	15.9	14.2				
	7	10.0	9.8	10.3	10.3	12.3	12.3	9.5			
21 °C	6	8.0	7.5	8.0	9.0	14.0	14.5				
	7	8.1	8.4	9.0	9.0	10.8	14.4	11.5			
24 °C	7	7.0	7.0	7.0	9.0	12.0	10.0	14.0			
	8	7.1	8.4	7.2	7.5	9.4	10.0	11.8	18.0		
	9	7.7	10.3	8.3	7.3	10.0	10.3	13.7	28.7	?	
26 °C	7	6.0	7.0	6.0	8.5	9.0	12.5	13.0			
	8	6.9	6.5	6.6	7.4	8.6	12.4	20.2	33.8		
	9	6.5	5.5	7.0	7.5	9.5	15.5	13.0	48.0	?	
	10	7.5	6.5	6.5	7.0	10.0	12.5	18.0	55.0	31.0	?

**Fig. 3** Relative frequency in the final instar larvae of *Otiorhynchus sulcatus* at the temperature.

に9齢および10齢のほとんどの個体は脱皮後全く摂食しなかったり、脱皮後まもなくして死亡した。なお、24および26°Cで蛹化した各1頭は7齢であった。

4. 幼虫期間と前蛹期間（終齢期摂食停止後の非摂食期間）

終齢幼虫は、温度によって異なるが、概ね10～20日

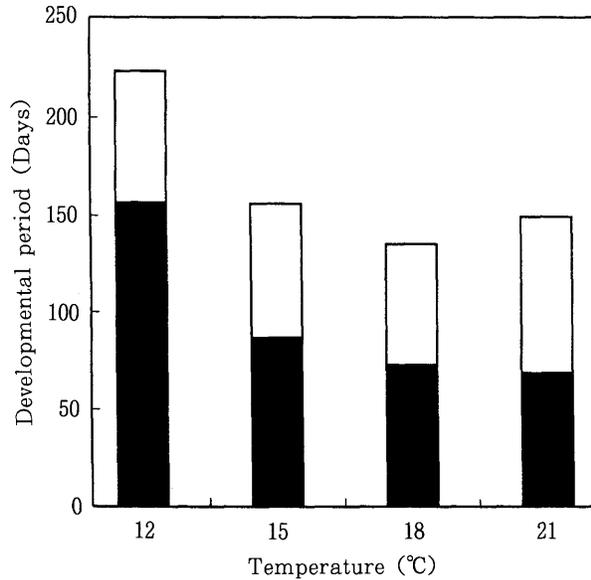


Fig. 4 Relationship between larval period and prepupal period for *Otiiorhynchus sulcatus*.
 ■ : larvae, □ : prepupae

間摂食したのち摂食を停止し、以後蛹化まで摂食しない期間が続いた。旺盛に摂食中の終齢幼虫の体色はやや赤味がある白色半透明で、内部の消化器官が見えるが、摂食量が少なくなる頃には体は乳白色となり、摂食停止後は淡黄色になった。摂食期間中の幼虫の活動は活発であったが、摂食停止後の活動は不活発であった。

各温度区における幼虫期間と終齢期摂食停止から蛹化までの前蛹期間をFig.4に示した。各温度区における終齢期摂食停止後の前蛹期間は、12°Cで平均66.2日、15°Cで平均69.4日、18°Cで平均62.6日、21°Cで平均80.7日で、各温度区における差は幼虫期間より少なかった。幼虫+前蛹期間中に占める前蛹期間の比率は12°Cで平均26.6%、15°Cで平均49.4%、18°Cで平均44.2%、21°Cで平均55.9%であった。

考 察

内田 (1957) は、昆虫の発育零点について目を区別しないでその頻度分布を調査した結果、約10°Cを中心とした正規曲線のような山型の分布を示したと報告している。今回の調査結果から、キンケクチブトゾウムシの卵、幼虫+前蛹、蛹および産卵前期の発育零点は、それぞれ6.32°C、2.45°C、6.09°C、8.44°Cといずれ

も10°Cより低く、特に、幼虫の1齢、2齢では-0.66°C、-0.40°Cと低くかった。本種は中央ヨーロッパ原産 (Essig; 1931) で、また、本種と同じ*Otiiorhynchus* 属の多くのゾウムシがヨーロッパの寒冷地および中央ヨーロッパの高地に生息している (Essig; 1933) が、本調査で示された本種の発育零点にも北方系昆虫の生理的特性の一端がうかがえる。

各発育態の発育と温度の関係についてみると、卵のふ化率は12および15°Cで50%台と低く、18°C以上の温度区で高くなっていることから18°C以上の温度が卵期の発育にとって適温と考えられる。時広・北川 (1984) の横浜市における調査によると、本種の越冬成虫の産卵は4月中旬から始まり、11月初旬まで続いている。18°C以上の気温は我が国では初夏から初秋にあたる。田中・時広 (1983) およびCRAM (1965) は、夏の高温は本種の産卵とふ化に悪影響を与え、平均気温28°C付近ではふ化しなかったと報告している。田中・時広 (1983) は産下された卵そのものにふ化する能力を欠いていたと報告していることから、夏期の高温はふ化に与える影響より成虫に及ぼす影響が大きいと考えられる。

次に幼虫期の発育と温度の影響についてみると、若齢期から中齢期にかけては、温度が高くなるにつれて発育は早くなるが、6齢または7齢の終齢もしくは終

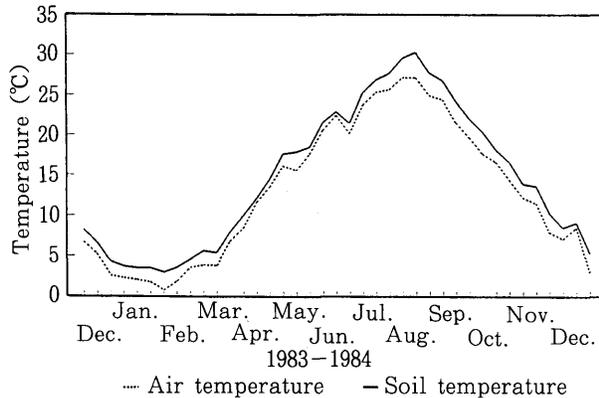


Fig. 5 The change of temperature on Hiratsuka city Kanagawa prefecture from December 1983 to December 1984.

齢前において、21℃以上の温度区で温度が高くなるほど発育に悪影響が生じている。特に、24、および26℃以上の温度区では、50頭中1頭づつしか蛹化できず、真崎・杉本(1991)においても24℃では8%しか蛹化していない。STENSETH(1979)によると、27℃では全ての前蛹が乾燥状態となり死亡したと報告している。本試験では24および26℃でも多くの幼虫が終齢もしくは前蛹まで成育していることから、24℃以上の温度は、終齢期前後の幼虫の発育に悪影響を与え、蛹化阻害をおこすと考えられる。田中・時広(1983)および時広・北川(1984)の調査から推定すると、我が国の西南暖地において、4～5月に産下された卵からふ化した幼虫は、7～8月に終齢または終齢近くの幼虫に成長することになる。西南暖地におけるこの時期の地温は24℃以上になっており、発育および生存に強く影響することになる。市原(1975)は本邦産のサビヒョウタンゾウムシ *Scepticus griseus* およびトビイロヒョウタンゾウムシ *Scepticus uniformis* の越冬成虫の産卵に由来する幼虫は7月下旬に蛹化し、8月上旬ころから羽化し、絶えず新成虫が出現すると報告している。本試験では、24および26℃で育ったキンケクチプトゾウムシの幼虫は、この温度で1頭も羽化できなかったことから、サビヒョウタンゾウムシのように夏期に新成虫が羽化してくることはないであろうと推察される。神奈川県総合農業試験場気象月報(1984)をもとに作成した平塚市の気温と地温をFig. 5に示した。我が国の関東地方において、平均地温が24℃以上になる時期は7月～9月と推定される。本試験において、24、26℃の温度で蛹化できなかった終齢幼虫および前蛹の多くは2カ月以上、長いものは5カ月以上も生存

していたことから、10月以降24℃以下の温度になった時に蛹化する可能性も残されている。いずれにせよ、21℃以上、特に、24℃以上の温度で発育に悪影響が生じる幼虫の齢は、終齢または終齢近くと推察されることから、夏の高温期をいずれの齢で経過するかが、翌年の発生密度に影響を及ぼすことになるであろう。

本調査から幼虫期と蛹期の間にはほぼ幼虫期間に匹敵する長い非摂食期間が認められた。STENSETH(1979)は、この終齢期における摂食停止後の非摂食期間を前蛹期間としている。本調査において前蛹期間は温度によって多少異なったが、12～18℃で約60～70日、21℃で約80日であった。卵期、幼虫期、蛹期と比較して前蛹期には各温度区における差が少ないことから、前蛹期は温度の影響を受けにくく、その期間は約70日前後と推察される。また、老熟幼虫は細かい粒子状の土を消化管の内容物と混ぜ合わせ周囲の土に吹きつけて蛹室を作り、その中で蛹化する(SMITH; 1932)ことから、前蛹期は温度以外のその他の環境要因の影響も受けにくいと考えられる。

本試験で温度は幼虫の脱皮回数にも影響することが示された。田中・時広(1983)、PENMAN and SCOTT(1976)およびSTENSETH(1979)は、本種の産卵パターンは3回のピークをもっていると報告しており、時広・北川(1984)の調査では、11月上旬まで産卵したと報告している。本試験の結果と気象データから我が国における本種の齢型を推定すると、初夏から夏にかけて育った幼虫はその多くが7齢型であり、秋から冬にかけて育った幼虫の多くは6齢型となり、最も遅くに産卵された卵に由来する幼虫の一部は5齢型になると推定される。また、野外で採集された成虫の体長

Table 4. Monthly average air temperature(°C) at some locations in Japan.

Location	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
Sapporo	6.4	12.0	16.1	20.2	21.7	17.2	10.8	4.3
Aomori	7.6	13.0	16.8	20.9	22.9	18.4	12.0	6.2
Sendai	10.0	14.9	18.3	22.0	24.1	20.1	14.4	8.9
Karuizawa	6.3	11.5	15.3	19.0	20.2	15.7	9.2	4.1
Matsumoto	10.4	15.6	19.3	23.1	24.1	19.3	12.3	6.8
Shizuoka	14.6	18.5	21.8	25.3	26.7	23.6	18.3	13.5
Osaka	14.6	19.2	23.0	27.0	28.2	24.2	18.3	12.9
Fukuoka	14.6	18.8	22.3	26.9	27.6	23.7	18.2	13.0
Naha	21.1	23.8	26.2	28.3	28.1	27.2	24.5	21.4

に個体差が見られるが、これは寄主植物による他、幼虫の齢型も関与している可能性があると考えられる。本試験では、各齢期毎の頭幅は測定しなかったが、観察から、18°Cで育った個体が全体的に大きく感じられた。24および26°Cで出現した8齢、9齢、10齢の幼虫は、観察において、頭幅に増加が見られなかったことから、これらは悪環境下における過齢脱皮と考えられる。

21°Cで蛹化した蛹を24および26°Cに移した本試験では、24°Cで68%、26°Cで60%が羽化している。この結果から蛹期に受ける高温の影響は幼虫期よりも遙かに少ないと考えられる。本試験の15°Cの羽化率が47.7%と低くなっているが、真崎・杉本(1991)の報告では15°Cの羽化率は100%となっており、本試験の12°Cにおける羽化率も94.1%となっていることから、温度による影響以外の要因により、低い羽化率になったと考えられる。

本試験で示されたように、本種の産卵前期間は1カ月以上と長い。このことは、本虫の防除対策上好都合である。幼虫は土中に生息することから防除しにくい。長い産卵前期間中に成虫防除を徹底することにより、幼虫による被害も少なくすることができ、また、次世代成虫の発生密度を少なくすることが可能と考えられる。羽化時期は、本試験で示された発育零点と発育有効積算温度および各地の気象データから推定可能である。また、越冬成虫の産卵開始時期について、時広・北川(1984)は、気温12~14°Cと報告していることから、同温度を目安に成虫防除を開始する必要がある。

Table 4に国立天文台編理科年表(1994)から、我が国の主な都市数カ所の4月から11月までの気温を例示した。Fig.5に示されるように、地温は気温より約

1~3°C高い。本試験の結果と理科年表の気象データから、我が国における本虫の分布を推定すると、本種は西南暖地以南では発生しにくく、北海道、東北地方および軽井沢、松本等の標高が高い地域での発生が問題となるであろう。また、西南暖地以南で発生したとしても、夏の高温の影響により翌年からの発生密度は漸次低くなると推察され、大きな被害とはならないであろう。

引用文献

- CRAM, W.T. (1965) Fecundity of the root weevils *Brachyrhinus sulcatus* and *Sciopithes obscurus* on strawberry in laboratory and outdoors. Can. J. Plant Sci. 45: 169-176.
- ESSIG, E.O. (1931) A History of Entomology. The Macmillan Co, New York. 1029pp.
- ESSIG, E.O. (1933) Economic importance of the genus *Brachyrhinus* (Otiorrhynchus). Mthly. Bull. Calif. State Dept. Agric. 22: 397-409.
- EVENHUS, H.H. (1978) Bionomics and control of the black vine weevil *Otiorrhynchus sulcatus*. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. 43: 607-611
- 北海道病害虫防除所(1994)平成5年度の発生にかんがみ注意すべき病害虫。北農61(2): 30-33.
- 市原伊助(1975)サビヒョウタンゾウムシ類の生態と防除。植物防疫29: 273-275.
- 神奈川県総合農業試験場(1984)神奈川県総合農業試験場気象月報
- 真崎 誠(1982)侵入が警戒される重要甲虫類—ゾウムシ類を中心として—。植物防疫36: 299-304.
- MASAKI, M., K. OHMURA and F. ICHINOHE (1984) Host range studies of the black vine weevil, *Otiorrhynchus sulcatus* (F.) (Coleoptera: Curculionidae). Appl. Entomol. Zool. 19(1): 95-106.
- 真崎 誠・杉本俊一郎(1991)ニンジンブロックによるキンケクチプトゾウムシおよびクチプトゾウムシ亜科数種ゾウムシ幼虫の飼育。植物防疫所調査研究報告27: 7-11.

- 松谷茂伸・真崎 誠 (1983) キンケクチプトゾウムシの生態と防除. 植物防疫 37: 380-386.
- PENMAN, D.R. and R.R. SCOTT (1976) Adult emergence and egg production of the black vine weevil in Canterbury. N.Z.J.Exp.Agric. 4: 385-389.
- SMITH, F.F. (1932) Biology and control of the black vine weevil. USDA Tech. Bull. 325: 45pp.
- STENTH, C. (1979) Effects of temperature on development of *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera: Curculionidae). Ann. appl. Biol., 91: 179-185.
- 田中健治・時広五郎 (1983) キンケクチプトゾウムシ *Otiorhynchus sulcatus* (F.) に関する研究. 植物防疫所調査研究報告 19: 19-23.
- 時広五郎・北川憲一 (1984) キンケクチプトゾウムシ *Otiorhynchus sulcatus* (F.) に関する研究. 2 越冬成虫の産卵様式. 植物防疫所調査研究報告 20: 73-75.
- 内田俊郎 (1957) 昆虫の発育零点. 日本応用動物昆虫学会誌 1: 46-52