

ウンカ類の翅型に関する研究* (予報)

岸 本 良 一

(京都大学農学部昆虫学研究室)

Studies on the Polymorphism in the Planthoppers (Araeopidae, Homoptera). Preliminary Report. By Ryōiti KISIMOTO (Entomological Laboratory, Kyoto University, Kyoto)

I. まえがき

多くのウンカ類には雌雄共に、あるいはいずれか一方に短翅型、長羽型の2型があるが、このような2翅型をもつことが、それぞれの種にとってどんな意義をもつかを知る事が大切である。それにはまず、その2翅型のもつ諸性質のちがいや、その発現機構を知る必要がある。以下の一連の研究はその目的をもつて行つた実験結果である。

いままでに、トビイロウンカ、セシロウンカ、ヒメトビウンカの3種の害虫について、その翅型決定機構に関する2, 3の研究がある(江崎他'37, 平野'42, 三宅他'51, 末永'50)。これによると生育中の条件によって翅型が決定される事を示しており、その条件として寄主の栄養状態等棲息環境の作用が大きい、生育密度という個体相互間の作用を重視するかにちがいが見られる。

本報告においては、まず上記3種について飼育実験で得られた、この2つの見方の関係を予報的に論じる。

本文に入る前に、御指導を頂いた内田俊郎教授、河野達郎助教授に感謝の意を表する。同時に種々な好意を寄せられた研究室員諸氏にも謝意を表する。大阪農試桑原技師にも数々の御援助を頂いた。併せて御礼を申し上げる。

II. 実験方法

一般的な飼育方法を述べると、野外より採集して来た成虫1対ずつを稻茎と共に径3cmの試験管内に2, 3日入れ、茎内に産卵後取扱し、幼虫が孵化するまで湿度を保つまま放置する。各種とも1週間から10日以内には孵化が始まるが、24時間以内に孵化したものをおらした黒布の上にはらい落し、必要な数だけ2cmの試験管に取る。これに稻茎あるいは葉身を管長一杯に切つて入れ、底に少量の水道水を入れて、餌の萎凋を防ぎ、管内の湿度を保つ。口は布で被つてゴム輪でとめ、横に

5本、縦に12本並ぶ試験管立てに並べ、特別な場合を除き、常温、常日長で飼育する。餌および試験管は計画に応じて一定期間ごとにとりかえる。普通は2~4日である。餌には農林5号糞を用いた。令期や翅型はおむづでも容易に見分けられる。毎日一定時間に観察した

III. 実験結果

1. 集合飼育と長翅型の発見

多数個体を集めて飼育すると長翅型成虫になるものが多くなる事はすでに述べられたが(三宅、平野、前田)、ここにそれを追試した。セシロウンカ、ヒメトビウンカでは7月下旬から8月上旬に稻茎を餌として、またトビイロウンカでは9月中旬から下旬にかけて葉身を用いて飼育した。いずれの場合も親は野外より採集して来た長翅型である。飼育結果は第1表の通りである。

表に示される通り、試験管当たり最初の幼虫数(以下と略す)が低い場合は短翅型が高率だが、d=20では長翅型がいずれの種でも100%に達する。雄の短翅型:トビイロウンカで1匹出たがここでは主として雌に付いてのみ述べる。この両極端の間はトビイロウンカで右に示されるように漸次移行する。

しかし、飼育中の観察によると、高密度区ではいつの場合でも幼虫の摂食や排泄物のため餌の萎凋が早く、試験管内の汚れも多い。令期の進むにつれてこの傾向は強く、種によつてもトビイロウンカは最も強く、メトビウンカでは比較的弱い。従つてこれに伴うとされる死亡率も高密度で高く、低密度では餌も大切さを保ち、死亡率も低い。この摂食や排泄物による「生物的条件づけ(biological conditioning)」と云ふに見れば集合飼育による影響の一つと考えることできるが、餌の状態の変化の直接的影響を分離すること必要である。

2. 餌の萎凋と長翅型の発現

集合飼育における生物的条件づけの影響を知るために

* Contributions from the Entomological Laboratory, Kyoto University, No. 256.

Table 1. Number of adult of the various forms resulted from the breeding under the various densities shown by the initial numbers of larvae. B denotes the brachypterous form and M the macropterous forms.

S. furcifera 7-24 Aug. 1952

Density	Number of replication	Emerged adults			Mortality (%)	
		M ♂	B ♀	M ♀		
2	9	63	0	38	101	43.9
1	48	21	11	12	44	8.3

D. striatella 9 Aug.-5 Sept. 1952

Density	Number of replication	Emerged adults			Mortality (%)	
		M ♂	B ♀	M ♀		
2	4	26	0	32	58	27.5
1	62	52	41	11	104	16.1

N. lugens 7 Sept.-12 Oct. 1952

Density	Number of replication	Emerged adults			Mortality (%)	
		M ♂	B ♀	M ♀		
2	3	14*	0	12	26	58.3
2	6	17	2	13	32	46.7
5	6	20	4	5	29	3.3
1	49	28	18	0	46	6.1

* including the 1 B ♂

Table 2. Number of adult of the various forms resulted from the breeding with the artificially wilted leaf blade. Initial larval density is one per tube.

S. furcifera 19 Sept.-31 Oct. 1952

Block	Number of replication	Emerged adult			Mortality (%)	
		M ♂	B ♀	M ♀		
Wilted	42	14	0	17	31	26.2
Control	46	20	13	7	40	13.0

N. lugens 11 Sept.-12 Oct. 1952

Block	Number of replication	Emerged adult			Mortality (%)	
		M ♂	B ♀	M ♀		
Wilted	24	10	0	7	17	29.2
Control	22	12	10	0	22	0.0

4. 飼育密度を低くして、餌を萎凋させる実験を、9月上旬から10月にかけて行つた。餌は葉身で、試験管のふた入れる水の量を調節して、乾燥し切つてしまわない程度にたえず萎凋させた。餌および容器は4日ごとに替えた。

実験結果は第2表の通りで、集合飼育の影響なしに全個体を長翅型にすることが可能である。これら標準区と对照区との翅型間の比率の差は統計的に有意である。このような餌の条件の変化が、前に述べた集合飼育にお

ける長翅型発現促進の作用機構のすべてかどうかはもちろん断定し難いが、少なくともその一部であると考えられ、自然条件下では、この様な寄主植物の（成熟等による）直接的変化が、高密度を必要条件としないでも長翅型発現に有効に作用する事は想像出来る。又この実験での死亡もその原因は食物の欠乏と考えられ、萎凋の程度を少なくすれば、それに順応する死亡率を伴わずに高率の長翅型を得ることも可能であろう。

3. 親世代の翅型と子世代のそれとの関係

前の2つの実験では、親はすべて野外より採集して来た長翅型の雌であったが、室内飼育によつて得られた成虫の両翅型にそれ別に産卵させ、これを同時にいろいろな密度で飼育した。材料にはセシロウンカ、ヒメトビウンカを用い、9月に飼育した。餌は葉身である。

結果は第3表の通りで、雌親の翅型のちかいは子世代の翅型には直接的な作用は与えず、いずれの方からも、両翅型がそれぞれ飼育条件に対応して同じような傾向で出現している。又この回の実験では前回に比べて低密度における死亡率が相当高くなつてゐるが、これは実験期間中の高温や、餌として用いた稻の部分が前回とちがうことなどによると思われるが、この高い死亡率に伴つて長翅型がとくに高率になる傾向は見られない。

4. 長翅型の発現と幼虫発育期間

集合飼育や餌を萎凋させることによつて長翅型の比率を増加させたことが出来たが、これに伴う幼虫発育期間の変化について調べて見る。まず集合飼育における場合として、第1表に示した実験の中のトビイロウンカ、第3表のセシロウンカ、ヒメトビウンカをそれぞれ親の翅型を区別せず合計して、その全幼虫発育期間の平均日数、標準偏差を第4表に示す。

各種類とも長翅型雄、長翅型雌は飼育密度が高くなるにつれて発育日数が次第に延長している。この延長はトビイロウンカではd=20で特に明瞭である。一方短翅型雌ではその延長はほとんどないが、あつても長翅型に比べれば少なく、従つて密度が増すにつれて長翅型と短翅型の発育日数が鉄状に次第に大きくなる傾向を示す。d=1では雄は雌より発育が早く、従つて長翅型雄、短翅型雌、長翅型雌の順に発育が早くその差も少ないが、密度が高くなると短翅型雌が最も早く、長翅型雄、長翅型雌の順となり、その差も大きく、発育日数の標準偏差も大きな場合が出て来る。

次に餌の萎凋によつて長翅型を出させた場合を第5表に示す。

この場合には餌の萎凋に伴う発育期間の延長は更に著

Table 3. Number of adult of the various forms resulted from the breeding under the various densities. The offsprings of the parents with different wing-form were distinguished.

S. furcifera

27 Aug.-27 Sept. 1952

Parents	Density	Number of replication	Emerged adults				Mortality (%)
			M ♂	B ♀	M ♀	Total	
M ♀ × M ♂	10	8	22	4	17	43	46.2
	5	4	4	5	4	13	35.0
	1	44	16	11	4	31	29.5
M ♀ × M ♂	10	16	47	4	45	96	40.0
	5	24	53	14	25	92	23.3
	1	78	31	24	9	64	17.9

D. striatella

30 Aug.-30 Sept. 1952

Parents	Density	Number of replication	Emerged adults				Mortality (%)
			M ♂	B ♀	M ♀	Total	
M ♀ × M ♂	10	12	27	5	36	68	43.3
	5	11	22	7	3	32	42.8
	1	100	27	22	7	56	44.0
M ♀ × M ♂	10	4	14	1	10	25	37.5
	5	7	15	4	6	25	28.6
	1	52	18	13	3	34	34.6

Table 4. Larval periods of the various forms resulted from the breeding experiments shown in Table 3 and the third species in Table 1.

S. furcifera

D.	1		5		10		20	
	Mean	s	Mean	s	Mean	s	Mean	s
M ♂	12.7	1.08	13.3	1.28	13.8	1.91	d.	
B ♀	13.0	1.02	13.4	0.77	12.5	1.32		
M ♀	13.6	1.16	14.2	1.29	15.0	2.11		

D. striatella

M ♂	14.7	1.29	15.4	1.71	16.4	2.02
B ♀	15.2	1.64	14.8	0.68	14.7	0.89
M ♀	15.1	1.04	17.2	1.05	17.5	1.58

N. lugens

M ♂	16.4	1.13	17.6	1.46	20.1	2.64	22.9*	1.68
B ♀	17.4	1.27	17.5	2.05	18.5	0.50		
M ♀			19.6	1.36	21.0	1.52	24.6	1.80

* B ♂ was excluded.

しく、標準区の1.5倍にも達する。もつともこの場合の延長も萎凋の程度を変えることによつてある程度変化させることができると思われる。また萎凋区においては標準偏差の増加も著しい。

いずれの場合においても同じ条件下では一般に雄が雌より発育が早いことは普通の場合と同じである。

このような発育のおくれが、ある特定の令期におけるのかどうかを見る為、各飼育条件下でそれぞれの令期に達するまでの平均日数をトビイロウンカについて示す。第6表のようになる。

表から明らかなように、発育の延長に終令に近づく大きいが、特定の令期に集中する傾向は見られず、

Table 5. Larval periods of the various forms obtained in the experiments shown in Table 2.

S. furcifera

	Control		Wilted	
	Mean	s	Mean	s
M.	20.1d.	1.34	31.5	2.96
B.	20.3	1.38		
M.	22.0	1.31	33.5	3.25

N. lugens

M.	16.4	1.34	25.3	2.83
B.	17.4	0.92		
M.			27.1	2.36

Table 6. Average period of the larval development until each instar under various densities and with wilted food in *N. lugens*.

Condition	Instar	Total			
		I	II	III	IV
d= 1	3.3	5.5	8.1	11.1	16.4d.
5	3.1	5.5	8.2	12.2	17.9
10	3.0	5.8	8.5	12.3	19.1
20	3.0	5.9	9.3	14.9	22.9
Control	3.1	5.9	9.2	13.0	16.9
Wilted	3.2	6.8	11.8	16.7	25.9

大きくなつて行く。この延長は餌の萎凋の実験の場合特に顕著であつたことから考えて主として食物の不足によるものと考えられ、このような条件下で長翅型の出現が促進されると思われる。

3. 飼育中のウンカ幼虫の行動

集団飼育によつて雌の翅型決定に影響を与えることができる事を述べたが、実際、飼育期間中に各幼虫個体の行動を観察すると、お互いの間に行動上の干渉があることがある。d=1 の場合には大抵の個体はほとんど動かない。従来もその場で行われる場合が多いが、密度が高くなると、ある個体の移動につれて他のいくつかの個体も葉の上を上下あるいは表裏へとある程度の間隔をおよびに移動する。特に高密度ではたえずこのような事が見られる。幼虫相互に行動上の干渉がどのようにもつてゐるか実際に飼育中のものについて知るために、個体が餌の上で占めている位置を管の底からの高さで記し、いろいろな密度区で各令虫について幼虫の餌の上の分布状態を記録した。一定の試験管のものを毎日

早朝に調査し、これを羽化するまで続けた。終令期近くになると高密度区での個体の行動はかなり活発になるので記録をとることが困難になるが、日周期的に特定の位置を選択するような傾向は見られなかつた。トビイロウンカ、ヒメトビウンカについて各令毎の観測総数に対する百分率で頻度分布を表わすと第1図、第2図のようになる。d=1, d=10 の場合を示す。

トビイロウンカでは d=1 の場合には初令幼虫を除き、以後の令虫はほとんどすべて水面に非常に近い部分に位置するが、密度が高くなるとこの部分は充た

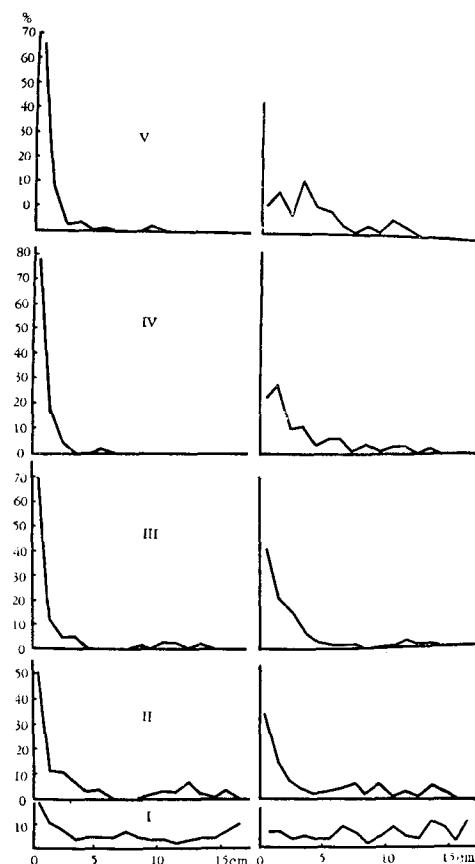


Fig. 1. Distribution of the each instar larvae on the leaf blade of *N. lugens*, showing the height(cm.) from the bottom on the abscissa and percentage frequency on the ordinate. On the left column from the bottom the figures correspond with 1st, 2nd, 3rd, 4th and 5th instar larvae, in which each initial density is 1. On the right column initial density is 10.

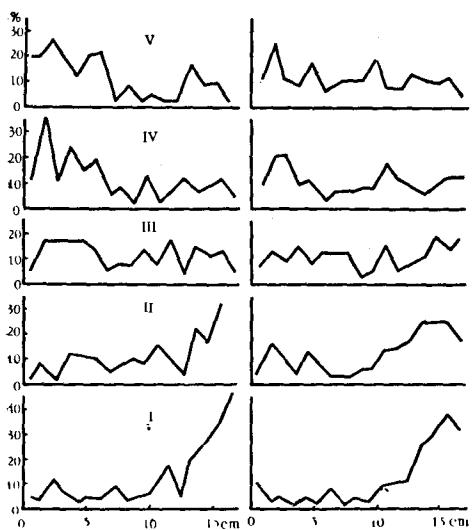


Fig. 2. Distribution of the each instar larvae on the leaf blade of *D. striatella*, the explanations are the same to that of the Fig. 1.

されてしまいしだいに水面から離れた高い位置を占める個体の比率が増し、またこの傾向は高令幼虫程強い。初令幼虫ではこのような位置の選択性は示さず大体一様に全葉面にちらばる。従つて、飼育密度が高くなつても配列状態が変化することはない。

ヒメトビウンカにおいてはやや様子がちがい、初令においては上方の部分を好み、2、3令になると一様に分布するようになり、終令になると底部をやや選択する。しかしこの傾向もトビイロウンカの場合程明瞭でなく、各個体もやや不活発である。密度が高いと、やはり個体相互に刺戟し合うことが観察されるが、配列の状態が顕著に変るという程ではない。セシロウンカではやはり顕著な選択性は示さないが、幼虫は活発で、終令期には相互干渉はかなり強い。

これから見て、集合飼育によつて個体間に行動上の干渉が起るとしても主として中令以後と考えられ、トビイロウンカのように幼虫が活発で、好適な場所を選択する性質が強いと、その干渉の度合いも強くなる。密度が高くなると、好適な位置から離れた場所を占める個体も増して来るが、このような場所の直接的な影響が強いかどうかは断言できないが、このような実験の範囲内ではその可能性は少ない。ここに述べたのは試験管内の現象であるが、野外においても、三宅(1951)によつてこの様な選択性がトビイロウンカについて示されている。

IV. 考 察

以上主要害虫である3種ウンカについて、雌長翅型発現に及ぼす2、3の要因についての実験結果を述べた。一般的にいつて、ここに用いた3種においては低密度、好適な餌の条件下では短翅型ばかりか、またはその率が一番高い。そして飼育密度が高くなるあるいは餌を萎凋させると長翅型が大部分となる、この傾向は各種に共通で一応基本型と考えられる。しかし、3種とも100%長翅型を得ることは比較的容易であるが、100%短翅型を得ることはトビイロウンカでは容易であるがヒメトビウンカ、セシロウンカではやや難い。これも他の実験の結果から必ずしも不可能ではないが判つたが、トビイロウンカに比べれば長翅型発現に対して敏感である。短翅型の出現は色々な外的要因、たゞ範囲の集つた条件下で可能性が与えられる。この実験から想像されるが、高密度や餌の萎凋などによってこの好適範囲から外れるとそれは長翅型の出現を引き起こす。今までの多くの研究は、アブラムシの有翅無翅型の決定機構についての研究にも見られる様に、この好適範囲から外れさせ、長翅型や有翅型の発現をおこすような要因を色々な方向から取扱つて来た。それに対して短翅型の出現に可能性を与える条件をまとめてあるいはその範囲はどうかという方向に注目する必要がある。種類間に短翅型出現の難易の差があることは、機構についても同様の見地から研究する必要がある。

親世代の翅型が、直接子世代のそれを決定するではなく、幼虫発育期の棲息環境に左右されることなく、ここで主として取上げた高密度飼育には当然“条件づけ”が伴うと考えられ、同時に飼育密度が高までも餌の萎凋によつて100%長翅型を得ることより、自然条件下ではこのような状態が主要な役割を担われる場合も少なくないと考えられ、又飛翔能のないのが、このような寄主等の棲息環境の不適化による適応的型だと考えることができるから、高密度条件のものが、どこまで自然状態で主要な役割を果すか、それの場合で考慮されるべきであろう。しかし、かなり新鮮に保たれても、高密度条件下では何時も死となり、観察によつても個体間の行動上の干渉が見られるから、少なくとも生理学的には高密度条件での出現の作用要因の一つと考えることが出来る。動作を構成すると考えられる幼虫個体間の相互作用に対する条件づけの作用とが同じ方向の作用である。その分析や、普遍的価値の評価が困難となる。

翅型は雌雄とも高密度条件や餌の萎凋条件の下では幼虫の発育が遅れるが、これは必ずしも長翅型のもつ必須性質ではなく、むしろこのような条件下でもたらされたものであると考えられる。ただ長翅型がこのようなおれを割合容易に、かなり大巾に示したことは一つの注すべき性質であろう。

雌はほとんど長翅型ばかりで、トビイロウンカで $d=20$ 区に 1 四だけ短翅型が得られたが、平野(1942)によつても、雄の短翅型は雌のそれに比べて少なく、種によつてその両方に特異性があるとされている。ここではこれについてふれないので別報にゆづりたい。

V. 要 約

- セジロウンカ、ヒメトビウンカ、トビイロウンカ 3 種について雌の長翅型発現に及ぼす 2, 3 の要因について研究した。
- 親世代の翅型が直接子世代のそれを決定することなく、幼虫発育期間の環境要因に左右されることが判った。
- 幼虫期間を低密度で飼育すると、短翅型が高い比率で現れるが、高密度例えば 1 試験管当たり初期幼虫数を 20 にすると、全部長翅型となる。短翅型はトビイロウンカで最も出やすく、他の 2 種でやや劣る。
- 幼虫期間の餌を萎凋させても、飼育密度の影響なしに 100% 長翅型にすることができる。
- 高密度飼育、萎凋した餌で飼育した場合いづれも、長翅型になるものの幼虫期間が長くなる。雄の長翅型についても同様である。低密度では翅型による発育期間の差は少なく平均的に見て長翅型雄、短翅型雌、長翅型雌順に羽化して来るが、高密度では短翅型雌、長翅型雄、長翅型雌の順となる。
- 高密度における飼育中の観察によると、幼虫の発育に進むにつれて好適な位置を選択するため、この傾向の強い種では、個体間の干渉が強くなり、低密度飼育ではほとんど占められないような場所にも位置するようになる。
- 高密度飼育における個体間の直接的相互作用とこの高密度飼育に伴う生物的条件づけとを区別することの必要性を論じた。

VI. 参考文献

- 江崎悌三・橋本士郎(1937): 農事改良資料 127: 1~135.

平野伊一(1942): 病虫雑誌 26: 37~42, 90~94, 157~163, 188~191, 235~239, 277~285, 316~321, 376~378.

三宅利雄・藤原昭雄・石井卓爾・東越要(1951): 広島農試報告 1: 1~21.

三宅利雄(1953): 広島農試報告(略年): 1~25.

末永一(1950): 九州農業研究 7: 61~62.

末永一(1953): 九州農業研究 12: 5~11.

SUMMARY

Factors determining the wing-forms of the adults, macropterous and brachypterus form, of the three species of the planthopper, *Sogata furcifera*, *Delphacodes striatella* and *Nilaparvata lugens* which are the common pests of the rice plant, are under the investigations. Results are reported here preliminary.

1. Wing-form of the parent did not determine hereditarily that of the offspring. The wing-form is determined by the environmental factors acting during the larval period.

2. Bred solitarily during the whole larvae period, the brachypterus form increases in its percentage in the female in all species. On the contrary, the breeding under crowded conditions accelerates the appearance of the macropterous form; for example, when twenty larvae were crowded per tube (2 cm in diameter and 17.5 cm in length), all the emerged adults become macropterous in each species. The brachypterus females emerge more easily in *N. lugens* than the other two species. Brachypterus male did not appear except one example in *N. lugens*.

3. The wilting of the leaf blade given for food gives definite effect to produce the macropterous form without the effect of the crowding.

4. Both the crowding during the larval period and the wilting of food leaf accelerate the appearance of the macropterous form as mentioned above, and in these two cases the larval periods of the macropterous forms of the both sexes were elongated, particularly in the latter case.

5. According to the observation during the breeding period, behavioral interference among the members in a tube becomes remarkable with progress of the instar. This fact is more accelerated when the species employed shows the particular preference to a position on the food plant, as shown in *N. lugens*.