

## トビイロウンカの配偶行動

竹田 真木 生<sup>1</sup>

京都大学農学部

(1973 年 9 月 3 日受領)

Mating Behavior of the Brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* STÅL. Makio TAKEDA (Entomological Laboratory, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Sakyo-ku Kyoto 606) *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **18** : 43—51 (1974)

A sexually mature female of the brown planthopper, *N. lugens*, vibrated her abdomen before the male approached her. This abdominal vibration seemed to be induced by the visual cue from the male. The visual cue was also probably important for the male to recognize the female. In some cases, however, the male failed to distinguish females from males of the same species or females of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* FALLEN. When a male approached a copulated mature female, she showed a characteristic refusal response; an immature female did not show the response, but escaped the male's temptation. Males preferred brachypterous to macropterous females as their mates when both forms were under their choice. This may be ascribed to a behavioral difference between the two wing forms; the brachypterous female has a stronger tendency to stay on the plant than the macropterous female. The pre-mating period of females ranged from two to five days in the brachypterous form and from three to seven days in the macropterous. Many males became sexually mature within the first day after emergence and most by the second day. There was no apparent difference between the males of the different wing-forms in the frequency of copulation during the adult life. The male's ability to copulate increased for the first five days after emergence and then decreased.

## ま え が き

トビイロウンカ (*Nilaparvata lugens* STÅL) はイネの害虫として、飛翔行動 (大久保・岸本, 1971; 岸本, 1971; 大久保, 1973) や翅型における多型の発現機構 (城野, 1963; 岸本, 1965; 渡辺, 1967) など多くの報告がなされてきた。しかしながら、トビイロウンカの雌雄がどのように出会い、交尾を完了するのか、配偶行動に果す翅型の役割はどうか等については従来ほとんど論じられておらず、その増殖過程を考える上で不十分であると思われた。また、半翅目昆虫全般についても配偶行動の観察がほとんどされていなかった。そこで筆者は、トビイロウンカの配偶行動を観察し、それに関連する若干の実験を行なった。

雌の性的成熟は、従来最初の産卵および成熟卵の形成を目やすにして調べられていたが、実際交尾がそれに先んじて起こるものと思われる。それゆえ、筆者は成熟の目やすとして、羽化から交尾までの期間をとるべきだと

考えた。また、雄についてはあまり注目されていなかったため、これらの性的成熟、交尾能力を調べ、雌および両翅型で比較した。

本文に先だち、本研究の開始を指示され、全面的な指導をいただいた京都大学農学部内田俊郎教授、施設および諸々の援助を下された同石井象二郎教授、また日頃いろいろ助言を下された市川俊英氏はじめ京都大学農薬研究施設の諸氏に深く感謝する。長崎県果試大久保宣雄氏、四国農試小山光雄氏にも教示を受けた。謝意を表する。

## 材料および飼育方法

材料は、1969年9月福岡県筑後市九州農業試験場内で採集し、その後、広口ビン (直径 8 cm, 高さ 13 cm) で継代飼育 (25°C, 14 時間照明) したもので、その中から羽化後 24 時間以内の雌雄成虫を取り出し、供試した。餌植物は、すべてイネ幼苗 (品種金南風) を用いた。

容器は、直径 1.7 cm, 高さ 17 cm のガラス管に、イ

1 現在 弘前大学農学部

ネ幼苗 (4cm) を 3 本いれ、その両端を海綿状のホリウレタン樹脂で栓をし、下端部を水で没した。

実験中の温度は 22~25°C に保った。

## 結 果

### 1. 配偶行動

トビイロウンカの配偶行動に、次の一連の行動が観察された。

雄が雌に接近し、雌の斜め後方位置にとまる (第 1 図 A)。ここで雄の求愛行動がおこるが、雄の接近に先立ち、よく成熟した未交尾雌では、腹部の上下微振動が観察された。雄の求愛行動は、中脚による雌腹部への接触と前翅の振動 (約 10 秒間隔) であった。しかし、短翅型だけでなく、前翅切除雄も正常に交尾を行なった。雄は、同種の雄およびその死骸に対し、またヒメトビウンカ (*Laodelphax striatellus* FALLÉN) 雌に対しても頻繁に求愛行動をとり交尾器の結合動作をとった。求愛行動の後、雄は腹部末端にある交尾器で、雌腹部中央にある雌交尾器を把握する (第 1 図 B)。交尾継続時間は短翅型雄で 1 分 55 秒 ± 33.4 秒、長翅型雄で 2 分 08 秒 ± 20.7 秒 ( $\bar{x} \pm t\sqrt{S^2/n}$ ,  $\alpha \equiv \Pr\{|t| > t_\alpha\} = 5\%$ ) であった。交尾は雌が動き出すことによって解除される。交尾を済ませた雌はイネ苗の根元に降りて吸汁する。既交尾雌に対しても雄の求愛行動が行なわれるが、交尾の前段階で明らかな拒否行動が観察された。これは腹部の激しい横振動と、産卵管をたてる行動であった。前者は求愛を受けた雄によっても見られた。



A

B

第 1 図 求愛 (A) と交尾 (B)。

上: 短翅型雌, 下: 長翅型雄

これら一連の行動について次のような解析を試みた。

#### (1) 雌の腹部微振動を起させる要因

雄の接近に先だっておこる、雌の腹部微振動が何によって起こるかを知るため、次の実験を行なった。

大きな試験管 (直径 3 cm, 高さ 19.5 cm) の内側に小さな試験管 (直径 1.7 cm, 高さ 18 cm) を入れて 2 重管をつくり、できた二つの空間の外側に雌 5 個体をいれた。内側の空間 (小試験管内の空間) の雄、ヒメトビウンカ雄 (いずれも長翅型 5 個体を用いた) などに対する雌の反応と、雄の行動を観察した。また、腹部振動を行なう雌は、通常口吻を餌植物に挿入しているが、腹部振動に吸汁行動が必要か否かを明らかにするため、イネ区、ヒエ区などを設けた。なお、二つの空間の間の空気の交流を遮断するため、内側試験管の上部はパラフィルムで密閉した。設定した区、および結果は第 1 表の通りである。

雌の腹部上下振動は、内側の試験管内に雄の存在しない場合にはほとんどみられなかった。餌植物に対する反応は、イネ > ヒエ > 植物なしの順であった。雌は腹部振動に際して、餌植物へ口吻挿入を行なうが、それは吸汁そのものが腹部振動のために必要であるというよりも、虫体の安定をはかるために行なわれるのであろうと判断される。なぜなら、餌植物ではないヒエに対して、口吻の挿入が観察されるからである。またこの腹部振動は、雄の静止している時より動いている時に多いように思われた (第 2 図も参照)。

#### (2) 雄による雌の認知

##### A. 雌腹部微振動に対する雄の反応

ガラス管内に成熟した雌 1 個体、雄 1 個体をいれ、雌の腹部振動に対する雄の反応をみるために、1 分間隔で両者の位置と行動を追跡した。一例を第 2 図に示したが、ここでは長翅型雌-長翅型雄および長翅型雌-短翅型雄の組み合わせが使われた。

これを見ると、雌の腹部振動によって雄の行動が変化したとは思われず、雄が雌に接近したのは、はじめて雌の腹部振動があつてから 2 時間以上経過していた。ここでは、はじめて雌の腹部振動がおこった時の雌雄間の距離は、短翅型雄区 4.5 cm, 長翅型雄区で 7 cm, 雄が雌に接近を開始した時の両者の距離は 3 cm と短かった。

##### B. 雄触角, 雌前後翅切除区の交尾率の変化

嗅覚刺激の可能性を想定して CO<sub>2</sub> で麻酔した雄の触角 (感覚盤より先の部分) を切除した区、視覚刺激の可能性を想定して雌の前後翅を切除した区 (CO<sub>2</sub> 麻酔), および対照区 (CO<sub>2</sub> 麻酔) の交尾率を比較した。

結果は、雄触角切除区 6/10 = 60%, 雌前後翅切除区 8/14 = 57%, 対照区 9/13 = 69% でいずれも差はないと考えられる。

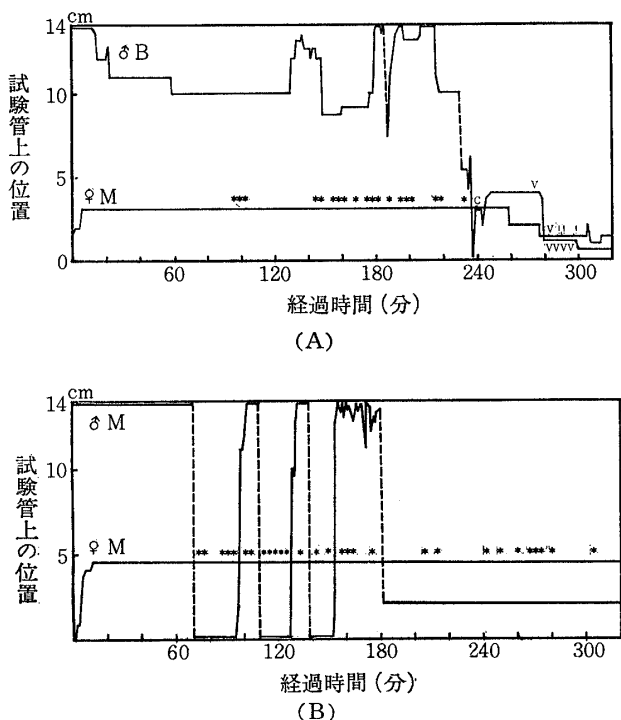
#### (3) 交尾拒否行動

既交尾の雌個体は、交尾拒否行動を示した。後に述べ

第1表 成熟雌の雄，他種ウンカ雄などへの反応

内側の空間 虫の有無と 種類	餌植物の有 無と種類	観 察 時 間			
		0 : 00~0 : 30	0 : 30~1 : 00	1 : 00~1 : 30	1 : 30~2 : 00
♂	○	++	++	+++	++
	○	+	++	+	+
	○		++	+	
	○	+	+	++	
	○	++	+++	+++	+++
♂	—				+
♂	ヒエ				
	ヒエ			+	+
<i>L. striatellus</i>	○				
♂	○				
♀	○	+			
	○				
幼虫	○				
—	○				
	○				
	○				
	○				
	○				

注 + は腹部微振動を行なった雌数を5個体中の反応数で示した。○はイネ苗の存在を示す。



第2図 雌の腹部微振動と雄の行動。

A : 長翅型雌，長翅型雄， B : 長翅型雌，短翅型雄， \* : 雌の腹部振動， C : 交尾， V : 前翅振動， ! : 交尾拒否行動，破線は管壁からの落下を示している。

るように，雌には性的未成熟期があって，この時期には交尾を行なわない。それで，既交尾雌と性的未成熟雌の交尾拒否行動における差異を明らかにするため，次の3区を設けて観察を行なった。

(i) 交尾後1時間経過した長翅型雌1個体(羽化後7日)に対して，短翅型雄3個体と長翅型雄3個体(いずれも羽化後5~10日)を共存させた区。

(ii) 羽化後4時間以内の長翅型雌(性的未成熟)1個体に対して，羽化後5~9日の短翅型雄5個体と長翅型雄5個体を共存させた区。

(iii) 羽化後5日目の長翅型雌(未交尾)1個体に対して，羽化後5~9日の短翅型雄5個体と長翅型雄5個体を共存させた区。

繰り返しはそれぞれ(i) 10回，(ii) 5回，(iii) 5回で，観察は2時間行なった。(i)では雄の求愛行動に対してすべての雌個体が腹部の激しい横振動と産卵管をたてる行動を行なった。(ii)では短翅型雄(2例)，長翅型雄(1例)が求愛行動をとったが，雌は(i)でみられた行動を示さず，イネ苗上を移動し雄から離れ交尾は成立しなかった。(iii)では5個体中4個体が交尾を行なった。

2. 翅型と配偶行動

(1) 異なった翅型，雌雄の組合せと交尾率

第2表 両翅型雄による雌翅型の選択

雄羽化後 日令(日)	短翅型雄					長翅型雄					
	雌羽化後日令(日)		雌交尾数		B≦M	雄羽化後 日令(日)	雌羽化後日令(日)		雌交尾数		B≦M
	B	M	B	M			B	M	B	M	
1	9	12	1	1		3	7	7	1	1	
2	6	6	2	0	B	3	8	7	3	0	B
2	6	7	2	0	B	3	8	8	2	0	B
3	7	7	3	1	B	3	8	8	2	1	B
3	7	7	1	0	B	4	5	6	0	0	
3	8	8	3	1	B	4	7	7	1	1	
4	7	7	2	0	B	4	8	8	1	0	B
4	7	7	0	1	M	4	8	8	2	0	B
4	8	8	2	1	B	4	13	14	2	0	B
5	6	7	2	2		5	9	8	1	0	B
5	10	13	2	1	B	5	11	13	1	0	B
6	5	7	0	1	M	5	11	13	1	2	M
7	7	7	3	0	B	6	8	7	3	3	
8	6	7	2	1	B	7	10	12	2	3	M
8	9	8	2	1	B	7	12	12	3	1	B
10	10	12	1	2	M	8	6	7	1	1	
10	11	12	2	1	B	9	15	13	1	3	M
11	12	12	3	0	B	11	11	9	3	2	B
11	12	12	3	2	B	13	6	8	3	0	B
12	9	11	2	1	B						
計			38	17	15:2:3				27	18	11:4:3

注 1♂×6♀ [3B, 3M] 10時間共存

長翅型または短翅型の雄1個体に対し、長翅型雌3個体、短翅型雌3個体を10時間共存させ、交尾にさいして雄による雌両翅型に対する選好実験を行なった。雄は異なった羽化後日令のものを用いたが、雌は両翅型であり差のないもの(羽化後日令の差が、最大3日以内のもの)を用いた。供試虫の羽化後日令と結果は第2表に示した。

短翅型雄の交尾数は、短翅型雌と38、長翅型雌と17、計55、%では69.1:30.9。長翅型雄の交尾数は、短翅雌と27、長翅型雌と18、計45、%では60.0:40.0で両翅型雄とも短翅型雌を選好した(短翅型雄: $x^2=14.80$ ,  $P<0.005$ , 長翅型雄: $x^2=2.88$ ,  $P>0.05$ で、短翅型雌は長翅型雌に比べ短翅型雄に交尾されやすかったが、短翅型雌は長翅型雌に比べ長翅型雄に交尾されやすいとはいえなかった)。また、短翅型雄、長翅型雄間の選好性にも有意な差はなかった( $x^2=0.8991$   $P>0.25$ )。今度は、短翅型雌を選好した雄の数でみると、短翅型では20雄中15雄、長翅型で19雄中11雄。長翅型雌を選好した雄はそれぞれ3雄であった。短翅型雌選好雄率は75%:57.9%であった。

(2) 両翅型雌雄の行動上の差異

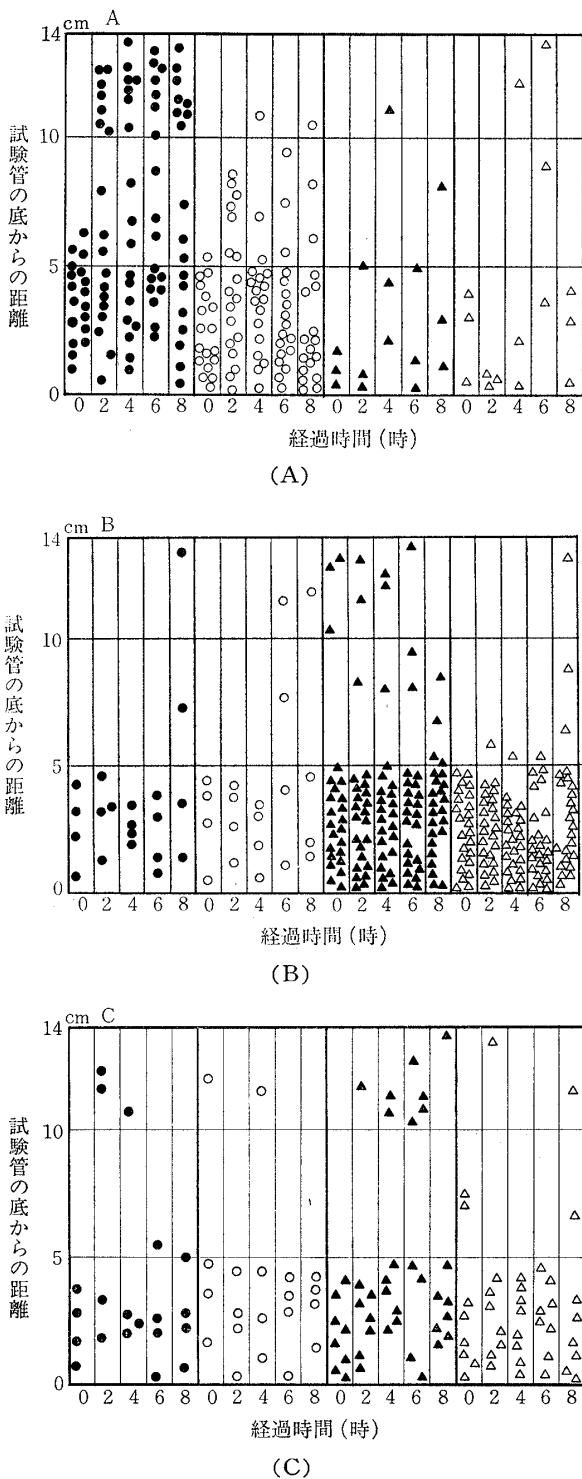
(1)の結果を説明するために、両翅型雌雄の行動の違いを考えた。

A) (1)と同様の組合せで両翅型雌雄の試験管上の位置を2時間ごとに記録した(第3図A)。試験管の底から0~5cmの所にはイネ苗がはいっており、この部分にいる個体をイネ苗定着個体とし、5~14cmにいるものを離脱個体とみなした。

B) 次に雌と雄を比較するために、雌と雄の数を逆転させて雄の両翅型間の行動のちがいをみた(第3図B)。

C) 密度の影響を考え、雌1個体、雄両翅型1個体区をつくって(第3図C)、B)との比較を行なった。

Aでは長翅型雌のイネからの離脱傾向が、短翅型雌のそれより顕著に高い( $x^2=18.15$ ,  $P<0.005$ )が、雄では差はなく( $x^2=0.25$ ,  $P>0.5$ )。Bではやや長翅型の離脱傾向が高いが有意な差はなく( $x^2=2.21$ ,  $P>0.1$ )、雌ではまったく差はなかった。( $x^2=0.36$ ,  $P>0.5$ )。Cでは雌雄とも両翅型間の離脱傾向に差はなかった( $x^2=2.74$ ,  $P>0.05$ ,  $x^2=1.69$ ,  $P>0.1$ )。雌の離脱傾向をA高密度、C低密度で比べると高密度区が高く( $x^2=7.96$ ,  $P<0.005$ )、高密度区でのA雌、B雄の離脱傾向は雌が高かった( $x^2=43.28$ ,  $P<0.005$ )。



第3図 雌雄両翅型のイネ苗離脱傾向の差異。

1試験管に(A)1♂:3B♀, 3M♀, (B)3B♂, 3M♂:1♀, (C)1♂:1B♀, 1M♀を共存させその試験管上の位置をスケッチしたものを共存後の時間ごとに翅型性別を分けて示したもので、各反復を一まとめにしてある。●長翅型雌, ○短翅型雌, ▲長翅型雄, △短翅型雄。試験管の底から0~5cmにはイネ苗がはいておりこの部分の個体をイネ苗定着個体5~10cmのものをイネ苗離脱個体とみなした。

### 3. 雌雄両翅型の性的成熟および雄両翅型の交尾能力の比較

#### (1) 雌両翅型の性的成熟

羽化後0, 1, 2, ~7日間を雌のみで飼育した両翅型の雌1個体と羽化後24時間経過した長翅型の雄1個体をガラス管に収容した。24時間共存させた後、生理食塩水中で雌貯精嚢を解剖し精子の有無を調べ、精子の存在するものを交尾個体とした。貯精嚢中の精子の量については多少の幅が大きく、不明瞭なものは卵を孵化させて二重に確認した。

結果は第3表上段に示した。雌の羽化から交尾に至る期間は短翅型では2~4日間、長翅型では3~7日間であった。

#### (2) 雄両翅型の性的成熟

(1)と同様に羽化後0, 1~5日間(0, 1~8日間)雄のみで飼育した両翅型雄1個体に対し、羽化後5~6日目の短翅型雌1個体を12時間共存させ、(1)と同じ方法で交尾個体を確認した。共存時間は12時間とし午前5時~午後5時、午後5時~午前5時までの2区に分けた。

その結果は第3表下段に示した。雄の羽化後交尾に至る期間は雌に比べ短かく、羽化後12~36時間で長翅型33%(午前5:00~午後5:00)、33%(午後5:00~午前5:00);短翅型50%(午前5:00~午後5:00)、0%(午後5:00~午前5:00)の個体が性的成熟を終えていた。60時間目以後、交尾率が低下した場合があったが、その理由は明らかではない。

#### (3) 雄の交尾能力

雄の交尾能力を調べるために次の三つの条件を設定した。

(i) 羽化後24時間経過した短翅型あるいは長翅型の雄1個体に対して成熟した未交尾の短翅型雌1個体を共存させた。共存後雌をとり出し、新たに未交尾雌1個体と共存させ、雄が死ぬまで毎日この操作をくり返した。とり出した雌を解剖し交尾の有無を確認した。繰り返しは両翅型でそれぞれ10回ずつ行なった。

結果は第4表の通りで、各個体の交尾回数は短翅型で3~9回、長翅型で1~10回とバラつき、特に顕著な周期性は認められなかった。交尾能力の持続を10個体でまとめてみると、2日目より徐々に低下したが、特に短翅型の低下が早く見られた。生存日数あたりの交尾数は短翅型0.51、長翅型0.56であった。交尾数および10個体合計の交尾数の日変化を分散分析した結果は、両翅型間に有意な差は存在しなかった( $F=0.4737$ ,  $F=$

第3表 雌雄両翅型の羽化から交尾可能状態に至る期間

			羽化から雌雄共存までの時間 (日)											
			0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
♀	M	供試個体数	21	21	19	16	8	7	4	3	1	3		
		交尾率(%)	0	0	47	25	75	85	50	100	100	100		
♀	B	供試個体数	5	6	10	7	26	5	2	2	4	3	9	
		交尾率(%)	0	67	80	85	100	100	100	100	100	100	89	
♂	M	供試個体数	15	14	12	11	13	14	15	15				
			18	17	13	17	9	9	7	—	1	—	4	5
		交尾率(%)	33	86	59	82	85	64	87	80				
			33	65	54	12	22	67	67	—	100	—	100	100
♂	B	供試個体数	8	11	11	19	17	39	17	18	7			
			3	9	10	6	9	4						
		交尾率(%)	50	82	63	42	71	79	100	68	82			
			0	67	20	0	67	50						

注 雌では共存時間 24 時間, 雄では共存時間 12 時間 (AM 5:00~PM 5:00 [上段], PM 5:00~AM 5:00 [下段]) LD 14:10, AM 10:00 点灯, M:長翅型, B:短翅型

第4表 両翅型雄の交尾数の日変化

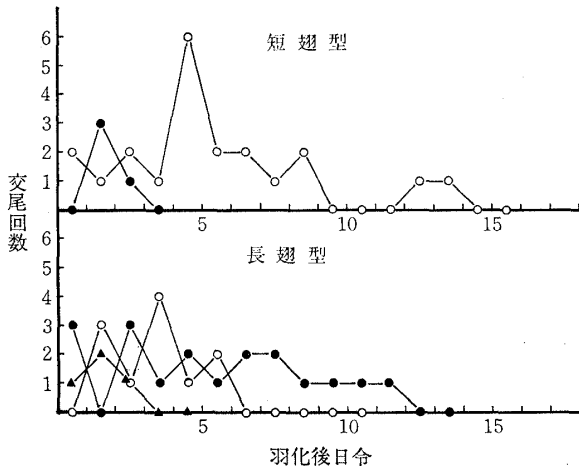
		♂羽化後日令														交尾回数	生存日数	交尾回数/生存日数
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15			
B♂	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-						5	11	0.45
	+	+	+	+	+	-	+	+	-							7	10	0.70
	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-	+	+		9	15	0.60
	+	+	+	-	-	-	+	-								4	9	0.44
	+	-	-	+	-	+	-	-	-							3	11	0.27
	+	+	+	-	-	-	-	-								3	9	0.33
	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-		8	15	0.53
	+	+	+	-	+	-	-	-								4	8	0.53
	-	+	+	-	+	-	-	-	+							4	10	0.40
	+	+	-	-	-	-	-	-	+							3	10	0.30
交尾個体数		9	7	8	5	5	3	5	1	2	1	1	0	2	1	50	99	0.51
	+	+	+	+	-	+	+	+								7	9	0.78
	+	-														1	2	0.50
	+	+	+	-	-	+	+	-	-							5	11	0.45
	+	+	+	+	+	+	+	-	-							7	11	0.63
	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+			9	14	0.64
	+	+	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-				6	13	0.46
	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+			8	14	0.57
	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-						1	11	0.09
	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-				9	13	0.69
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-			10	14	0.71
交尾個体数		10	7	7	5	3	7	7	3	4	3	2	3	2	0	63	112	0.56
交尾個体数 B+M		19	14	15	10	8	10	12	4	6	4	3	3	4	1	113	211	0.53

注 1♂×1♀(B), 24 時間共存, 交尾+ 非交尾-

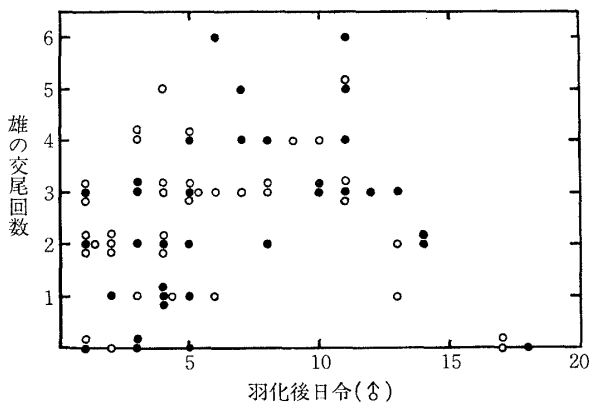
0.1090)。

(ii) (i) においては供試された雌が1個体であり, 雄の交尾能力が最高に発揮されていなかった。今度は, 羽化後4時間以内の雄1個体に成熟した長翅型雌10個体を24時間ごとに共存させ, 羽化後の交尾数を追った。

第4図に示したように, 交尾回数, 交尾周期とも個体ごとの変動があって顕著な傾向は認められない。最大交尾回数は1日あたり短翅型で6回, 長翅型4回, 全生存期間を通じて短翅型で21回/16日, 長翅型18回/14日であった。生存日数あたりの交尾雌数は, それぞれ短翅



第4図 雄における交尾回数の変異の数例。



第5図 雄の羽化後交尾能力の変化。

○ 短翅型雄, ● 長翅型雄  
雄:雌=1:6, 共存時間:10時間

型: 1.00, 1.31, 長翅型: 0.80, 1.25, 1.00 であった。

(iii) 羽化後何日目に雄の交尾能力が最も高くなるかを調べるために、羽化後 1, 2, ~19 日間雄のみで飼育した雄 1 個体に対し、成熟した長翅型の未交尾雌 6 個体を毎日 10 時間共存させて、交尾数を調べた。

第 5 図に示したように、雄の交尾回数は羽化後 5 日目頃まで次第に高くなり、10 日目以降は下降した。1 日あたりの最大交尾数は 6 回であったが、これは供試雌数の上限値であり、供試個体を増せば、これを上まわるかもしれなかった。

### 考 察

トビイロウンカの配偶行動において、雄が何によって雌を認知するかという問題がある。雄の接近に先だち、雌の腹部上下振動が観察されたが同様の行動はヒメトビイロウンカにおいても観察されている (小山, 1972)。第 1

表の結果からこれは雄の存在による視覚刺激による外因性の行動であるとみなされた。従って、これは、嗅覚物質が重要な役割を果たしている多くの昆虫の例で観察されたような、雌の生理的リズムによってもたらされる行動とは異なっていると思われた。

アメリカシロヒトリ (*Hyphantria cunea* DRURY) では、雄は 3 m の雌のにおいの誘引圏にはいると “random flight” から “searching flight” を始めるという (HIDAKA, 1972)。

トビイロウンカにおいても、雌の腹部振動の後、雄の行動が変化するかと思われたが、第 2 図ではそのような様子はなかった。また雄は、同種の雄やその死骸、他種ウンカに対しても求愛行動をとった。さらに雄の触角切除区で、交尾率の大きな低下がみられなかったことなどから、トビイロウンカの配偶行動においては、sex pheromone 等嗅覚刺激物質が重要な役割をになっているとは考えにくい。むしろ、雄に対する求愛行動および雌雄間の体色の著しい相違などを考えると、視覚刺激が重要で、しかもその認識はあまり厳密ではないのではないと思われる。

OSSIANNILSSON (1949) によれば、北欧に棲むウンカ類の中に、雄がその腹部の振動によって発音する種が数種報告されている。従って、トビイロウンカにおいても雌の腹部振動が聴覚刺激である可能性があるが、しかし、雄に対する求愛行動は、それでは説明することができない。また彼の方法によって、筆者は本種の発音を確認することはできなかった。

小原 (1964) はモンシロチョウ雌の交尾拒否姿勢を調べた。小原はこの拒否姿勢に明瞭な信号機能の存在を否定しつつも、それに対する雄の反応の分化に注目し、この拒否行動は信号機能を備えつつある段階ではないかという推測を行なっている。

トビイロウンカにおいて、肥大した腹部を持つ雌には 2 種類あるが (既交尾雌と成熟未交尾雌)、かりに未交尾雌腹部の上下振動が交尾受容の信号で、既交尾雌の腹部振動および産卵管たてが交尾拒否の信号機能を持つものとする、腹部肥大雌への雄の行動が極めて能率化されることになる。

小原はさらに、交尾拒否姿勢の起源について触れ、これは飛びたちの初発行動の定形化の過程ではないかと述べている。

トビイロウンカの場合の産卵管たて行動は未成熟雌には見られず、従ってこれは交尾を済ませた雌の産卵衝動の高まりによる産卵の初発行動の定形化過程と考えられ

るが、この点は今後産卵行動との比較検討を行なう必要がある。

また第4図A, B, Cで明らかなように、短翅型—長翅型、雌—雄の間にはイネからの離脱傾向が高密度などで異なっており、このことが第2表に見られた短翅型雌選好性の原因になっていると思われる。大久保(1969)も歩行距離とともに雌の試験管壁、およびイネ苗上の分布を調べ、高密度で長翅型のイネ苗離脱傾向が高くなり、それゆえ機会的にイネ苗への産卵数が低下すると報告している。このことはまた、産卵数の変化だけでなく両翅型の雌雄の配偶頻度も決定すると思われた。岸本(1965)は産卵習性の分析から短翅型雌を増殖型とよんだが、この実験から短翅型雌はよく交尾される型でもあったことが推察された。

トビロウンカの雌には、産卵前期間の存在が知られている。岸本(1965)は短翅型で2~4日、長翅型で3~10日としている。Mochida(1970)は成熟卵形成を短翅型で1~7日、長翅型で3~14日と報告しており、前者に比べややバラつきが大きくなっている。筆者の調べた羽化から交尾までの期間も、わりあいこれらに近かった。従来、成熟の尺度としては産卵前期間や成熟卵形成が用いられてきたが、次の点で交尾までの期間を直接求めた方がよいのではないと思われる。第1に交尾は産卵に先行する。第2に雄との比較が可能である。さて、雄は雌に比べ早く成熟する。雄の成熟に至る正確な時間は時間区分を細分化すれば出るが、雌との十分な共存時間を考慮すると実験設定上の困難がある。雄の交尾率が羽化数日後に低下するものがあったが、この原因についてははっきりしない。雄の交尾が飼育条件により強く影響されるためか、KENNEDY(1958)のいうように飛翔と定着の拮抗反射の結果であるのか、また飛翔衝動の高まった雄が試験管上部を徘徊していたためにイネ苗上に定着していた雌個体と機会的に遭遇しなかったのか、といった可能性が考えられる。飛翔行動のピークは市川(1972)によれば、羽化後2~4日であった。長翅型雌の交尾率の増大はこのピークの直後にみられている。大久保・岸本(1970)は飛翔中の雌個体はすべて未交尾であったと報告している。従って、本種の交尾は teneral period→飛翔→定着の直後におこり、交尾後ただちに産卵が行なわれるものと思われる。なお第3表下段において飛翔ピークを過ぎた雄の交尾率が100%に達しなかったものがありあった。前述のように、雄は同種雄個体に対しても激しい求愛行動をとることが明らかになった。雌雄を共

存させる前の雄の隔離期間中にもこのような行動は起こっていたものと思われる。従ってこれが雄の交尾衝動を低下させた可能性があり、第3表の結果はこれに起因するのではないかと考えられるが確かではない。もっともこうした状況は野外条件では考えられない。

雄の交尾能力は短翅型、長翅型で有意な差はなかったが、第4表では短翅型の交尾水準が長翅型に比べやや早く低下する傾向があった。第5図においてもその傾向がうかがわれた。しかし、第5図では短翅型の交尾水準が早く上昇する傾向が見られた(6日目までの傾向は $\alpha = \Pr\{|t| > t_{\alpha}\} = 5\%$ で有意)。これは短翅型が飛翔しないということによるのかもしれない。また、短翅型雄発現の生態的意味が、長翅型と同程度の交尾能力を獲得するまでの時間を短縮することにあるとするならば、天敵等にさらされる野外条件にあっては、その幼虫期間が短いということと重なって、種々の死亡要因に遭遇する確率を減すこととなり、このことが高い生存価を持つことになるのではあるまいか。この点については野外での実験的検討を待ちたい。

本実験で供試した個体は全て飼育室での累代飼育を行なったものである。従って、雄の交尾能力は野外個体群で期待される値よりも低い可能性があることを付記しておきたい。

## 摘 要

トビロウンカの配偶行動を観察し、その行動解析と交尾に関する若干の実験を行なった。

(1) 雄の接近に先だつ成熟雌の腹部上下微振動は、雄の存在による視覚刺激によって起こる。雄による雌の認識は視覚刺激が重要であると思われるが、その程度はあまり厳密なものではなかった。

未成熟雌個体は既交尾個体でみられたような交尾拒否行動をとらず、イネ苗上を移動して雄からのがれた。

(2) 両翅型の雄に両翅型の雌を選択させる組み合わせを作ると、どちらの場合も短翅型の雌がよく選好された。これは短翅型の雌がイネ苗により多くとどまることによると思われた。

(3) 雌の羽化から交尾に至るまでの期間は短翅型で2~4日、長翅型で3~7日であった。雄では1日以内にかんりの個体が成熟を完了していた。

雄の交尾能力は短翅型と長翅型で明らかな違いがなかった。観察期間中の最高交尾回数は1日6回、全生存期間を通して21回であった。



## 引用文献

- HIDAKA, T. (1972) Biology of *Hyphantria cunea* DRURY (Lepidoptera: Arctiidae) in Japan. XIV Mating behavior. Appl. Ent. Zool. 7: 116~132.
- 市川俊英 (1972) ウンカ類の多型現象と移動に関する化学, 生物学的研究—トビロウソウを中心にして— 京大農学部 修士論文.
- 城野 晋 (1963) トビロウソウの翅型決定に関する密度効果の分析. 応動昆 7: 45~48.
- 岸本良一 (1965) トビロウソウにおける多型現象とそれが個体群増殖の過程で果たす役割. 四国農試報 13: 1~106.
- KENNEDY, J. S. (1956) The experimental analysis of aphid behaviour and its bearing on current theories of instinct. Proc. 10th Int. Congr. Ent. Montreal 1956 2: 397~404.
- MOCHIDA (1970) Red-eyed form of the brown planthopper. Bull. Kyushu Agr. Expt. Sta. 15: 141~273.

- 小原嘉明 (1964) モンシロチョウ (*Pieris rapae crucivora*) の配偶行動に関する研究 II. 雌の“交尾拒否姿勢”について. 動雑 73: 175~178.
- 大久保宣雄 (1967) トビロウソウ成虫の密度効果について. 日生態会誌 17: 230~233.
- 大久保宣雄 (1973) 宙吊り飛しょう法によるウンカ類飛しょうの実験的研究 第1報 トビロウソウの飛しょうの特徴およびそれらに与える物理的環境条件の影響. 応動昆 17: 10~19.
- 大久保宣雄・岸本良一 (1971) トビロウソウ第4, 5回成虫期の飛しょう行動の日周期性. 応動昆 15: 8~16.
- OSSIANNILSSON, F. (1949) Insect drummers. Opuscula Entomologica, Supplementum X.
- 小山光雄 (1972) ウンカ・ヨコバイ類の配偶行動と不妊化法研究への展開. 日本昆虫学会第32回大会(松山)講演.
- 渡辺 直 (1972) トビロウソウのはね型決定に及ぼす密度効果. 応動昆 11: 56~61.

## 新刊紹介

**Insect Population Ecology. An analytical approach** G. C. VARLEY, G. R. GRADWELL and M. P. HASSELL 著 (1973) Blackwell Scientific Public 発行, 212 pp. 約 2,200 円

イギリスの著名な昆虫生態学者 3 人の共著による本書は, まえがきによると大学の学生と一般の研究者向きに書かれたという。したがって昆虫個体群生態学の入門書といったもので, 内容も比較的平易に, やさしい英語で書かれ, 図の中にはその虫のそのステージの形態図を入れるなど, 昆虫や個体群生態学の知識のない読者にも分かりやすいように心がけられている。が, その内容は高度で, 最近の成果も随所にもりこまれている。この書は, 個体群動態論における VARLEY らの学説の紹介であり, それは単なる理論ばかりでなく, 天敵による生物防除へと展開されていて, そういう面でも興味深い。

ただ, 一統した感想では, その理論の基を NICHOLSON のモデルにおき, その拡張で個体群動態を説明できるとして, 方法的には生命表アプローチ万能をとり, いわゆる Key factor をみつけて, それと二, 三の主要な要因をとりくんだモデルを

つくることで, 個体群の動きの予測も防除手段の予見も可能であるという主張は, あまりにも単純すぎて, すべての昆虫にそのままあてはまるとは思えない。NICHOLSON のような単純化されたモデルを, そのまますぐに野外の個体群に適用しようとするには, 大きな問題があろう。また, 生命表アプローチの有能なことは認めるにしても, その精度の問題や他の地点への個体群へ一般化しにくい点など, 問題点も明確にしてその解決も示してほしい。

全部で9章から成り, 第1章は導入の部分, 第2~4章で個体群生長の理論, 種間競争の理論, 個体群動態における天敵の役割の理論が述べられ, この本の理論的基礎を成す部分, 第5章が個体群動態に対する気候と気象要因の働き方, 第6章が生命表の解説, 第7~8章で実際の野外個体群での例が示され, VARLEY らの行ってきたフニャクガの個体群動態の解析と森林害虫でのいくつかの例がとりあげられている。最後に9章で, 天敵の導入による生物防除の実際例と将来の展望でしめくられている。付録として各章に対する実験と問題とその解答が与えられ, 本書で使われた用語や記号の説明もついている。

(農技研 中村和雄)

## 新刊書

以下の新刊書が, 学会に寄贈され, 事務局に保管されています。

- A. L. LUCAS and P. R. STETTENHEIM (1972) Avian Anatomy Integument Part I and Part II, Agricultural Research Service, USDA, 340 pp., 410 pp.
- T. LEWIS (1973) Thrips. Their Biology, Ecology and

Economic Importance, Academic Press, London and New York, 349 pp.

- W. R. HORSFALL, H. W. FOWLER, JR, L. J. MORETTI and J. R. LARSEN (1973) Bionomics and Embryology of the Inland Floodwater Mosquito *Aedes vexans*, University of Illinois Press, Chicago, 224 pp.