

モンシロチョウのメス探し行動に対する気象条件の影響

ひろた ただお
廣田 忠雄*

(国際基督教大学理学学科生物学教室)

Key words

鱗翅目, 交尾行動, 日周性,
体温調節, 統計解析

はじめに

昆虫のオスにとって、最大の課題はメスと交尾することである。一部の昆虫を除きオスは子育ての必要がないため、次世代に残せる子の数は交尾したメスの数に比例する。そのためオス達はメスをめぐって激しく競争する。種によっては、オスがなわばりを守るものや、匂いや派手な模様でメスを誘引するものもいる。しかし、オスが多すぎてなわばりを維持するのが困難であったり、メスの分布が疎らすぎて待っていてもメスになかなか会えない場合には、オスはメスを積極的に探し回って、他のオスより早くメスと交尾してしまった方が得策である(デイビス 1994)。このような競争を“早い者勝ち型の競争”と呼び、様々な昆虫にみられる。

オスが効率的にメスを見つけるためには、メスをいつ探すのかも重要なポイントである(巖佐 1998)。エノキタテハの一種(*Asterocampa leilia*: タテハチョウ科)では、オスはメスが羽化してくる時刻に合わせて待ち伏せする(ルートウースキー 1998)。しかしその殆どが外温性動物である昆虫の行動は、温度条件にも強く制約されてしまう。行動するためには筋肉の活動が不可欠だが、体温が低すぎると筋肉の収縮が遅くなるし、体温が高すぎるとタンパク質が変性してしまうので、やはり十分な力が得られなくなる(ハインリッチ 2000)。特に飛翔行動は、胸部筋肉によって一定以上のはばたきが行われなければ十分な浮力が得られないし、タンパクの変性によって運動のバランスが崩れると正常の飛翔が行えないので、温度

条件に影響されやすい。そのため、オスはメスを求めていつでも飛び回れるわけではなく、その日周スケジュールは温度条件に制約されているはずである。

モンシロチョウ(*Pieris rapae crucivora*: シロチョウ科)でも、オスのメス探しスケジュールは、メスを見つけやすい時刻に調節されている可能性が理論的、実証的に研究されている(巖佐 1998, 廣田 2000)。しかし、その日周スケジュールが温度条件にどの程度制約されているのかについては、定量的な解析が十分行われていない。モンシロチョウ類の飛翔行動と体温の関係は大崎(1983)によって調査されているが、観察された飛翔行動が“メス探し”であったのかどうか言及されていない。同じく飛翔が不可欠な行動であっても、オスの訪花行動のスケジュールは、メス探しスケジュールとは統計的に異なる(Hirota & Obara 2000a, 廣田 2000)。つまり、飛翔行動全般に対する解析では、温度条件のメス探し行動スケジュールへの影響を正當に評価できていない可能性がある。そこで本報では、様々な気象条件下でメス探し行動を観察したデータを用い、気温と日照条件の影響を統計的に解析した。

1. 方法

全般的な方法

東京農工大学構内の実験農場に 20 × 25 m のキャベツ畑をつくった。キャベツはモンシロチョウの主要な食草の1つであり、キャベツの上で羽化するメスを探して、オスが盛んに飛び回る姿が頻繁に観察される。キャベツ畑の周囲には、蜜源となるソバを植えた。この畑に構内で採集したモンシロチョウのオスを 80 頭以上放し、終日メス探しをするオスを観察した。交尾後盛んに分散するメスに対し、オスは殆ど分散しないし、観察したキャベツ畑付近にはモンシロチョウの食草はなかったため、1日の観察の間オスの移出入は殆どなかったと思われる(鈴木 2000)。

*Tadao Hirota: The role of visual stimuli in egg laying behavior. of cabbage butterfly

オスの“メス探し行動”は、キャベツの間をゆっくりと蛇行しながらすり抜け、キャベツの葉の上15cm程度から地面すれすれの範囲を低空飛行する行動と定義した。葉の上15cm以上を直線的に飛翔するオスの殆どは、周囲のソバの花に向かっていくことが多く、メスを探す行動とは明確に区別できた(Hirota & Obara 2000a)。一定時間毎にキャベツ畑を一周し、“メス探し”を行っていたオスを数えた。各時刻の気象条件は、観察の直後にデジタル温度計(TNA-120, タスコ)、デジタル照度計(T-1M, ミノルタ)で測定した。

解析 1: 日周スケジュール

朝5時から夕方5時までに、30分ごとに測定した8日間のデータを用いて解析した(1983年5月30日、6月1日、14日、1984年7月12日、14日、15日、8月10日、11日)。解析にはステップワイズ多項回帰を用い、何次元の回帰を適用すべきか決定した(Zar 1999)。

解析 2: 日照の影響

日照の影響をより明確にするために、気温がほぼ一定の状態データを解析することが望ましい。日照は雲の動きによって瞬間的に変動するのに比べ、気温は比較的緩やかに変化するため、短い間隔で観察を行えば、気温が比較的一定な場合のデータが得られる可能性がある。そこで、1983年6月1日の午前10時~午後2時に1分ごとにメス探しオス数・気温・照度を測定した上で、比較的気温が一定だった時間帯を選び、回帰分析を行った。

2. 結果

解析 1: 日周スケジュール

観察した8日の内、7日で気温によってメス探しオス数を有意に説明できた(図1)。ステップワイズ多項回帰の結果、1983年7月14日と1984年8月10日には2次回帰(図1c, g)、1983年6月1日・1984年7月12日・14日・15日・8月11日には3次回帰(図1b, d, e, f, h)が適用された。有意に回帰できた7日間には、いずれも中間の気温でメス探しオス数がピークになる凸型の回帰曲線が得られたが、ピーク時の気温は24~29とばらついていた。

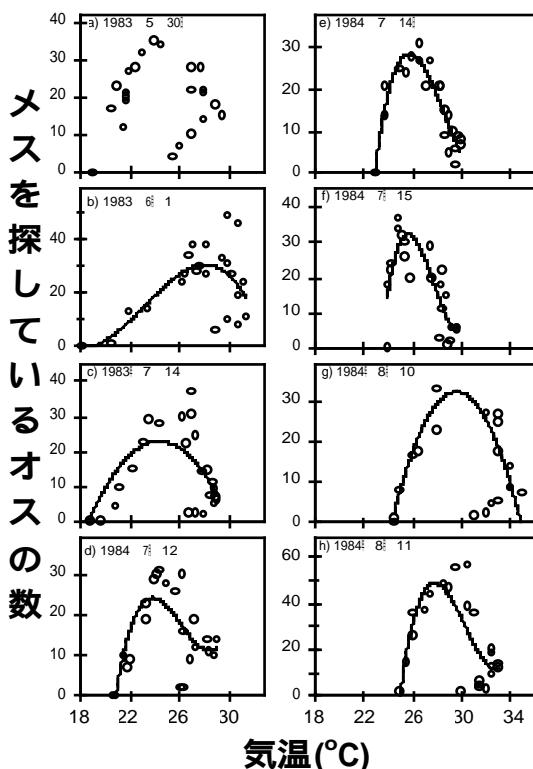


図1 メス探しスケジュールに対する気温の影響

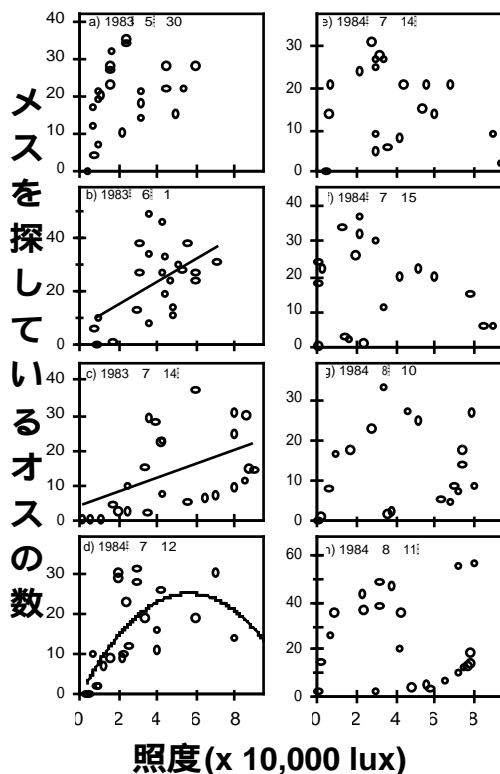


図2 メス探しスケジュールに対する日照の影響

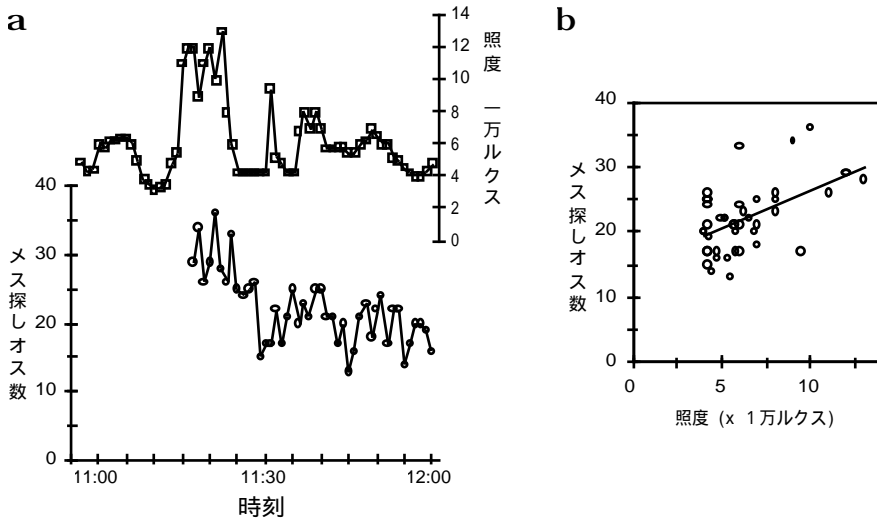
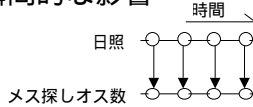
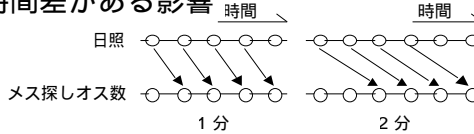


図3 気温がほぼ一定の場合のメス探しオス数に対する日照の影響
 a: メス探しオス数と日照の変化 b: メス探しオス数と日照の相関

a. 瞬間的な影響



b. 時間差がある影響



c. 累積的な影響

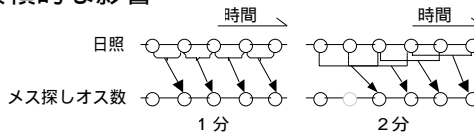


図4 日照がオスの行動に影響する過程の概念図

a: 日照の変化が瞬時に影響する場合 b: 日照の変化が数分後に影響する場合 c: 数分間の平均日照が影響する場合

一方日照は、観察した8日の内5日で有意な回帰が得られず、オスの行動をうまく説明できないようだった(図2)。有意な回帰が得られた日でも、1983年6月1日・7月14日では線形回帰が適用されたのに対し(図2b, c)、1984年7月12日では2次回帰が適用され(図2d)、その傾向は一貫していなかった。

解析 2: 日照の影響

気温の影響をできるだけ排除するため、気温が26.0~27.5 とあまり変動しなかったが、日照は4万~13万ルクスと大きく変動した11:17~12:00のデータを解析した(図3a)。ステップワイズ多項回帰の結果、メス探しオス数は日照の1次回帰として説明できた(図3b; $n = 44$, $R^2 = 0.290$, $p < 0.001$)。

しかし観察の過程で、日照の変化とオスの行動

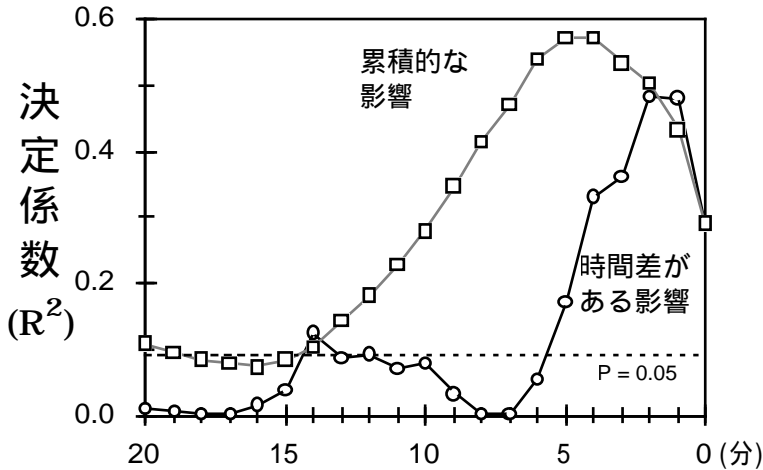


図5 時間差を考慮したメス探しオス数と日照の関係。

○, 1-20分前の日照との回帰。□, 1-20分間の平均日照との回帰。縦軸は回帰分析の決定係数。破線は回帰が5%水準で有意になる決定係数。破線の上にある点がある場合、その回帰が有意であることを示す。

の変化に、時間差があることが示唆された。そこで1~20分前の日照の変化が、オスの行動に影響すると仮定して回帰分析をやり直した(図4b)。すると1~4分の時間差を考慮すると、決定係数(R^2 ; 説明力の高い回帰ほど1に近づく)がより高くなった(図5)。

また日照の影響が数分間にわたって累積される可能性もあるので、メス探しオスを数える直前の1~20分間の平均照度を用いて回帰分析を行った(図4c)。すると1~9分間の平均照度を用いた回帰では、より高い決定係数が得られた(図5)。

3. 考察

8日中、7日で有意な回帰が得られたし、一貫して凸型の回帰曲線が得られたことから、気温はオスのメス探しスケジュールに影響しているようである。この結果は、胸部温度が高すぎても低くすぎても飛翔筋の収縮能力が下がるという事実と一致する(ハインリッチ 2000)。しかし、メス探しオス数がピークになる気温が、日によって24~29とばらついたことを考えると、異なる日の日周スケジュールを気温だけで予測するのは難しいかもしれない。

日照は、回帰が有意になった日でも、回帰直線の形に一貫性がなかったことから、メス探しの日

周スケジュールにあまり影響していないようである。しかし、一般的に日照は外温性動物が体温を得るのに重要な熱源であり、モンシロチョウでも早朝などの気温が低いときにはメス探し行動を促進する(Hirota & Obara 2000b)。にも関わらず何故、日照は日周スケジュールをうまく説明できなかったのだろうか?それは、気温が一定以上高くなると、日照を用いて体温を上げる必要がなくなるためかもしれない。飛翔行動全般は、体温が28~32の時に頻りに観察されるので(Ohsaki 1986)、気温が28以上になると飛翔行動は日照に影響されにくくなるのかもしれない。もしそうなら、気温の影響の方が大きいので、日照の影響が検出できないのかもしれない。だからこそ、気温がほぼ一定だった時の解析では、日照の影響が検出されたのだろう。

また、日照とメス探しオス数の関係は、1~4分前の照度や、1~9分間の平均照度を考慮することでより明確になった。この時、平均照度を用いた回帰分析の方が決定係数が高かった。何故、メス探しの活動性は平均照度によってうまく説明できるのだろうか?原因の1つに、飛翔に必要な体温を得るためには、日照の影響が一定以上の時間蓄積する必要があるためかもしれない。しかし、解析に用いた時間帯の気温は26.0~27.5であり、

飛翔が可能になる体温(28~32℃)に達するのに、それ程時間がかかるとは思われない。よって、その可能性は低いかもしれない。

他の原因として、雌雄を視覚的に識別する能力が、日照によって影響される可能性がある。日本産モンシロチョウでは、メスが紫外線を反射する一方、オスが紫外線を吸収するため、オスは紫外線を識別して雌雄を見分けている(小原 1994)。したがって照度が低下し、紫外光が不足する状況では、オスは雌雄を見分けられなくなってしまうのかもしれない。そのような状況下では、オスはメスを探すのを控えて、吸蜜などの他の行動をとるのかもしれない。

以上のように、日照の影響が遅れて表れる原因は定かではない。しかし、オスのメス探し行動に対する日照の影響を論じる際に、一定の時間差を考慮に入れる必要性をみだした意義は大きい。

本報では、気温はメス探しの日周スケジュールを、日照は気温一定条件下での行動をうまく説明できた。だが、気象条件と日周スケジュールの関係は、日によってばらつきがあり、単純には一般化できそうもない。これは、メス探し行動が温度以外の生態学的要因にも影響されており、その要因が日によって変動するために生じるばらつきかもしれない。例えば捕食圧が強ければ、オスは気象条件が飛翔に適していてもメス探しを控えるだろう。しかも捕食者の密度が時期によって変動すれば、日周スケジュールも日によって変動するかもしれない。しかし Kingsolver (1987)は、シロチョウ科のチョウは、飛翔行動が十分行える時間帯には、殆ど捕食されないと報告している。これは、捕食圧の影響が温度条件によって飛翔が抑制されてはじめて強くなることを意味し、温度条件で説明できない変動は、捕食圧によっても説明できないのかもしれない。

また、オスがメスを見つけやすい時刻に行動を調節しているとすれば、メス数の変動も原因になるかもしれない。メスが1度交尾するとしばらく交尾せずに産卵に専念することや、既交尾のメスと交尾すると前のオスとの精子競争が生じることから、オスは羽化したての処女メスと交尾するのが望ましい(廣田 2000)。したがって、メスの羽化パターンが日によって変動すれば、オスのメス探しスケジュールも変動する可能性がある。事実、

昆虫の羽化時刻は季節・気象条件によって変動する。また、葉の下などの隠れた場所で羽化したメスが、オスに見つかりやすい場所に出てくるまでにかかる時間も温度条件に依存している(Hirota 他 2001)。今後は、処女メスの得られやすさがどのように変動し、オスのメス探しスケジュールにどの程度影響しているのか明らかにしたい。

なお本報は Hirota & Obara (2000b)の概説であり、引用文献は一般の読者にも手に入りやすい和書・訳書を選んだ。したがって、より詳細な内容や原著論文の引用が知りたい場合には Hirota & Obara (2000b)を参照していただきたい。

また、著者の研究は下記にも公開されている。
<http://www.tuat.ac.jp/~ethology/Columbo/index-j.html>

引用文献

- デイビス NB (1994) 配偶システム, 『進化からみた行動生態学』クレブス JR, デイビス NB・編, 山岸哲, 巖佐庸・監訳, 蒼樹書房, pp. 323-367
- ハイブリッチ B (2000) 熱血昆虫記: 虫たちの生き残り作戦. 渡辺政隆, 榊原充隆・訳. どうぶつ社
- 廣田忠雄 (2000) 花より交尾: モンシロチョウのメス探し. *インセクトリウム* 37(5): 132-137
- Hirota T, Hamano K, Obara Y (2001) The influence of female post-emergence behavior on the time schedule of male mate-locating in *Pieris rapae crucivora*. *Zool Sci* 18(4): 475-482
- Hirota T, Obara Y (2000a) Time allocation to the reproductive and feeding behaviors in the male cabbage butterfly. *Zool Sci* 17(3): 323-327
- Hirota T, Obara Y (2000b) The influence of air temperature and sunlight intensity on mate-locating behavior of *Pieris rapae crucivora*. *Zool Sci* 17(8): 1081-1087
- 巖佐庸 (1998) 数理生物学入門: 生物社会のダイナミクスを探る. 共立出版
- Kingsolver JG (1987) Predation, thermoregulation, and wing color in pierid butterflies. *Oecologia* 73(2): 301-306
- 小原嘉明 (1994) モンシロチョウの結婚ゲーム. 蒼樹書房
- 大崎直太 (1983) チョウの体温調節と生息場所の利用のしかた, 『動物行動の意味』日高敏隆・編, 東海大学出版会, pp. 63-100
- Ohsaki N (1986) Body temperatures and behavioural thermoregulation strategies of three *Pieris* butterflies in relation to solar radiation. *J Ethol* 4: 1-9
- ルートウースキー RL (1998) チョウのパートナー選び. *日経サイエンス* 10月号: 104-110
- 鈴木芳人 (2000) 日常的移動, 『蝶の自然史』大崎直太・編, 北海道大学出版, pp. 165-179
- Zar JH (1999) *Biostatistical Analysis*. 4th ed, Prentice-Hall, New Jersey