

人工不妊昆虫の生態に関する研究

VI. ハスモンヨトウの人工飼育・ ^{137}Cs - γ 線

半不妊化雄と自然の雄の交尾競争

清 久 正 夫・佃 律 子

(岡山大学農学部応用昆虫学研究室)

Received July 2, 1973

Studies on the Ecology of Insects Sterilized Artificially (Gamma Radiation)

VI. Mating Competitiveness Between the ^{137}Cs γ -Substerile Males Reared Artificially and Natural Ones of the Tobacco Cutworms

Masao KIRYOKU and Ritsuko TSUKUDA
(Laboratory of Applied Entomology)

Two different inbred lines of tobacco cutworms were used for the present experiments. One was a line reared on an artificial medium during the larval period, and the other was reared on leaves of the taro plants. Male pupae from the former medium were irradiated with 12 KR of gamma rays from ^{137}Cs to substerilize. Other males and females from the latter were not irradiated. From one to four substerilized adults with one normal male were exposed to one normal female in a fixed mating-oviposition jar or cage for investigating the male mating competitiveness and mating behaviour between substerilized and normal.

In the experiments using substerilized adults less than two with one normal male were exposed to one female in the jar, the hatch percentages of eggs were more than 41.7%. It might not be fully competitive. When four substerile and one normal males were combined with one normal female, however, the percentage in the egg hatch was 5.6%. The value obtained was significantly lower than the theoretical estimation of hatch percentage, and this indicates that substerilized males had been mated more than normal. The result was considered to be fully competitive based on the percentage of egg hatch. Besides that, number of egg laid in this combination showed a considerable reduction as compared with the control.

緒 言

2回以上の交尾を行なう昆虫において、はじめに正常雄と交尾した雌が γ 線による不妊化雄と再び交尾した場合や、その組み合わせ順が逆になった場合に、不妊の効果がどのように変動するかを知る必要がある。これを調査するための方法として、雌に対し時間を定めて相手の雄を正常のものと不妊化したものと適宜交換する方法 (Alternative mating) や、正常雌に対し一定比率の正常雄と不妊化雄を共存させる方法 (Multiple mating) などがあり、ハスモンヨトウにおいては、筆者らはこれまでに一応の実験成績を得たが (清久・佃 1969 a, 1969 b), 不妊化雄の活動が蛹時代に照射された γ 線によって制限されないときでも、その虫の交尾習性、実験時の環境条件や実験方法などによってその結果が変化することがあるので、今回は上

記の正常雌に対し一定比率の正常雄と不妊化雄を共存させる方法をこまかく吟味し、人工飼育によって得られた雄蛹に γ 線を照射して羽化させた成虫（不妊化雄）と、一方においてサトイモ葉で飼育することによって得られた雄及び雌成虫（正常雄，正常雌）を用い、厳密な環境調節の下で正常雌の単に1個が複数の正常雄と共存する組み合わせ、および1個の雌の相手の複数の雄のうち1個は正常雄であるが他は不妊化雄である組み合わせにみられる雄雌の交尾の状態、雌の産卵と卵の孵化の観察を行なった。なお今回の実験において相手の不妊化雄の数を多くしたときは交配に用いる容器の体積を適宜大きくして密度に依存して増加するであろう不妊化雄の交尾の機会の増加を防いだ。またこれらの実験室における基礎的な観察と平行して圃場における調査も実施されたが、本報文においては、実験室におけるごく基礎的な面のみを処理する。

本報文を草するに当たり実験成績の整理、図および表の作成に協力された応用昆虫学教室の技術補佐員古谷知子嬢に謝意を表する。

材料および方法

実験に供したハスモンヨトウは、2つの飼育系統より得た。その1つは26°C定温室内で人工飼育された雄で、もう1つは同じ室内でサトイモの葉を食餌として飼育された雄と雌である。人工飼育して得た雄蛹は蛹化してから7日目に $^{137}\text{Cs}-\gamma$ 線の12KRが照射された。これは完全不妊線量（清久・佃1969b）の2分の1量に当たる。この線量では完全不妊はとうてい望めないが、不妊化雄の活動、寿命が正常で、初代においてかなりの不妊効果が期待されるばかりでなく、次代の不妊効果（Inherited sterility）もかなり期待できる（佃・清久1971）。交配の方法や容器は原則的には清久・佃（1969b）と同様であるから細部は省略するが、1容器当たりの成虫数が多い実験区では緒言に述べた理由によって、その容器を大きいものと取りかえた。それは24×29×30 cmの金網の昆虫飼育箱（志賀製）で、その内面は全面にわたり紙で裏打ちをした。

交配に用いた成虫はすべてマジックインキで印をつけて交尾の観察や生存日数の調査においてどの個体が交尾し、どの個体が何日に死んだかを明らかにした。交尾してからできるかぎりそれらの交尾状態を観察したが、全部の実験区にわたっては不可能であった。そこですべての雌を死の直後に解剖して交尾嚢内の精莖を調査した。これの有無によって完全交尾が行なわれたか否かは判定できるが、その数のみで回数を判定することはかならずしもできない。しかしこれが多いときは交尾が2回以上おこなわれたものと簡単に考えた。交配日の翌日から第1日、第2日……と数え、毎日の卵塊を取り出してその数と卵粒数および孵化幼虫数を数えた。産卵を開始してから完了日までを一応産卵期間とした。交配日より交配に用いたそれぞれの成虫の死亡日までの日数をそれらの成虫の生存日数とした。

結 果

各種組み合わせ実験における雌体内の精莖数、毎日の産卵数とそれからの孵化幼虫数の観察
(1♂×1♂×1♀, 2♂×1♀)

正常雌1個に対して正常雄を2個共存させた場合と、正常雄1個と不妊化雄1個計2個を共存させた場合は、前者の組み合わせでは交尾がおこなわれ精莖が1雌当たり2・3個見られたが、図1, Bに示すように、大体毎日産卵されその殆んど全部が孵化した場合と、図1, Aのよ

うに、精莢が3個みられたが第2・3および5日目に産卵なく、しかも第1日目の産卵は全部不孵化、第4日目以後に孵化がみられたが、孵化がそれほどよくない場合とがあった。これは雌に対する2つの雄の交尾活動が相互に加害され完全な交尾が出来なかった結果ではあるまいか。これに対して2個の内1個が不妊化雄である後者の組み合わせにおいては、両方の雄がともに交尾しなくて(精莢0)、雌は5日間毎日僅かに産卵したがその全部が孵化しない場合(図1, C)、おもに不妊化雄が交尾したらしく(精莢1)、9日間にわたって連続的ではないが産卵をつづけ、その孵化がきわめて少ない場合(図1, F)、おもに正常雄が交尾したらしく(精莢1)、毎日産卵されその殆んどが孵化した場合(図1, E)、はじめに不妊化雄が、後では正常雄も交尾に加わり(精莢2)雌の初期の産卵中には不孵化卵がまじっているが後期のそれは殆んど全部孵化する場合(図1, D)がみられた。

これらの実験結果より、正常雄2個と正常雌1個では2つの正常雄の間に雌をめぐる交尾に関し競争があり、精莢数は増加するが、時には交尾が不完全となりかえって産卵数や孵化にマイナスの影響をもたらすことがあるらしく、常に産卵数やその孵化が多いとは限らない。次に雄2個の内1個が不妊化雄である場合では、この不妊化雄が効果をあらわすのは、理論通り約50%の確率であるらしいことがうかがわれる。

(2♂ × 1♀, 3♂ × 1♀)

1個の雌に対して3個の雄を共存させたときは、雄がすべて正常雄では少なくとも1回の完全な交尾が行なわれ(精莢1~3)、毎日産卵され、その卵の殆んどが孵化をした(図2, AとB)。これに対して、1個が正常、2個が不妊化雄の組み合わせでは、はじめに正常雄が交尾し、後で不妊化雄も関係したらしく(精莢2)、2日目より大体毎日産卵しその大部分が孵化した場合(図2, C)、交配後2・3日交尾ののびて正常雄と不妊化雄が交尾にあずかったらしく(精莢2)、かなり多くの不孵化卵が生まれた場合(図2, E)、3個の雄はともに完全な交尾ができず(精莢0)、雄が多く存在したことが原因かどうかかわからないが雌が交配日の翌日に不孵化卵を1日だけ生み4日目に死んだ場合(図2, D)、はじめに不妊化雄が交尾し(精莢1)、そのために毎日産卵はあったが、孵化するものが少なかった場合(図2, F)、などいろいろの結果が得られた。

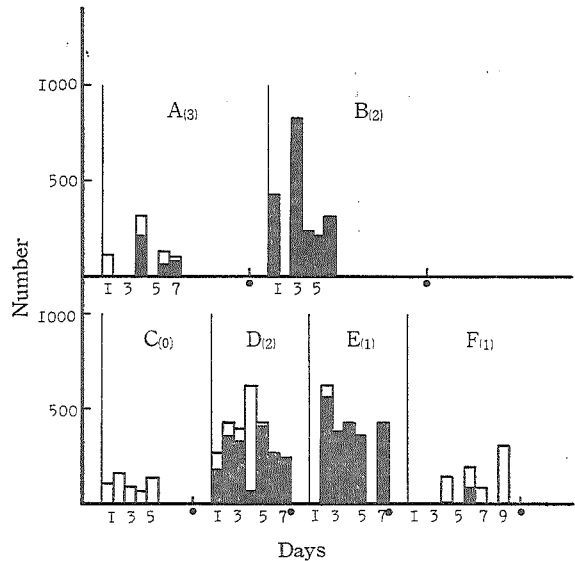


Fig. 1. Number of eggs laid during each five days (white) by a normal female mated with a sterilized male and a normal one or at least one of them (C-F) and of larvae hatched (black), and the cases that, instead of both a sterilized male and a normal one, two normal males were used (A, B). Number of spermatophore showed in parentheses and black circles indicated the days of each female died.

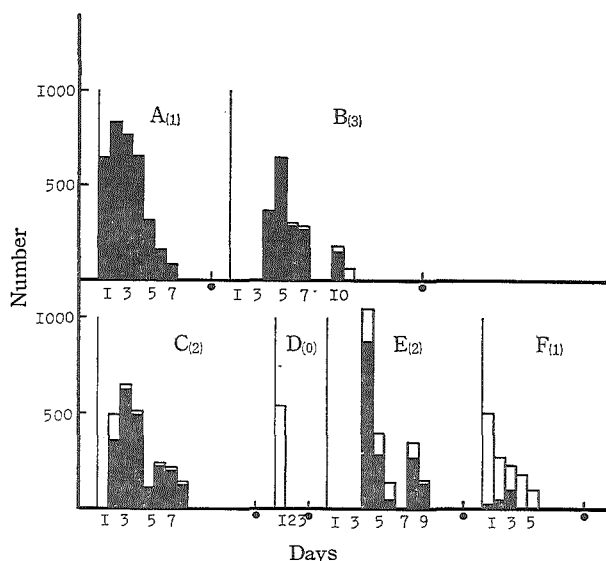


Fig. 2. Number of eggs laid (white) and larvae hatched (black) of a normal female mated with two sterilized males and a normal one (C-F) and those of a normal female mated with three normal males (A, B).

考えられるから前者の実験より大きい飼育箱の中で交配をした。雄が正常雄のみ5個の場合は完全交尾の機会が多く(精莖1~3), 雌は殆んど毎日産卵をつづけ, その卵の殆んど全部が孵化をした(図3, A, B), これに対して雄5の内4が不妊化雄であると, 図3のC, D, E, F, Gが示すように, その実験区も少なくとも1回は不妊化雄が交尾に関係したらしく(精莖2~5), 雌は産卵をしたが, その卵の殆んどが低い孵化を示した。これらの実験により1個の雌に対して不妊化雄4, 正常雄1の割合においてはじめて, かなり顕著な不妊効果が期待されるものと考えられる。

正常雌に対する不妊化雄と正常雄の交尾競争に関する実験の総合結果

不妊化雄×正常雄×正常雌の1×1×1, 2×1×1, 4×1×1の組み合わせ実験より得られた雌体内の精莖数, 産卵期間, 卵塊数, 卵塊当たり卵粒数, 総産卵数, 孵化率, 成虫の交配後の生存日数を表1~表3にまとめた。

これらの結果より, 正常雄のみの3U♂×1U♀の組み合わせは交尾の頻度を増し, 正常に毎日産卵されその孵化も良好であるが, 不妊化雄が2個で, 2T♂×1U♂×1U♀では, 不妊化雄が交尾を試みる機会が前項の組み合わせより多いにもかかわらず, 不妊化雄の効果は50%内外でいまだ充分不妊の期待が持てないように思われる。

(4T♂×1U♂×1U♀,
5U♂×1U♀)

1個の雌に対して5個の雄が共存した場合は, すでに述べたように体積当たりの個体数すなわち密度が高くなり, 特に不妊化雄が多く混在した場合, この交尾の機会が密度に依存して多くなると

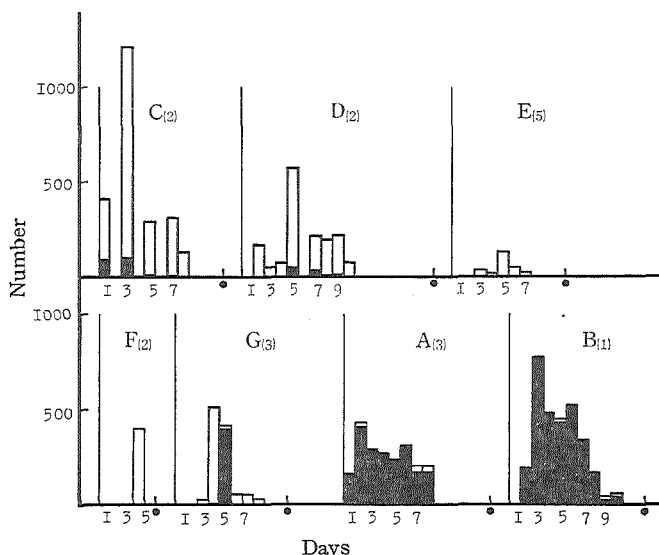


Fig. 3. Number of eggs laid (white) and larvae hatched (black) of a normal female mated with four sterilized males and a normal one (C-G) and those of a normal female mated with five normal males (A, B).

Table 1. Mating competitiveness of one substerilized male of the tobacco cutworm combined with one normal male and female

Mating T♂×U♂×U♀	Test No.	No. sperma- tophores	Duration oviposition period	No. egg batches	No. eggs per batch	Total No. eggs laid	% egg hatch	Longevity (days)		
								T♂	U♂	U♀
1×1×1	1	0	5	7	112.5	572	0	10	11	18
	2	2	7	13	290.7	2673	72.1	10	16	7
	3	1	7	5	446.0	2230	81.7	1	15	7
	4	1	5	13	59.8	756	13.1	7	10	10
	Mean	1.0	6.0	9.5	227.1	1557.7	41.7	7.0	13.0	10.5

T♂ and U♀ indicate the sterilized male and normal female.

Table 2. Mating competitiveness of two substerilized males of the tobacco cutworm combined with one normal male and female

Mating T♂×U♂×U♀	Test No.	No. sperma- tophores	Duration oviposition period	No. egg batches	No. eggs per batch	Total No. eggs laid	% egg hatch	Longevity (days)		
								T♂	U♂	U♀
2×1×1	1	2	7	8	339.9	2352	93.0	7.0	11	14
	2	0	3	2	270.5	541	0	4.0	4	2
	3	2	9	13	157.4	2209	60.7	9.5	14	11
	4	1	5	16	86.4	1294	12.9	5.0	9	9
	Mean	1.2	6.0	9.7	213.5	1599.0	41.7	6.3	9.5	9.0

Table 3. Mating competitiveness of four substerilized males of the tobacco cutworm combined with one normal male and female

Mating T♂×U♂×U♀	Test No.	No. sperma- tophores	Duration oviposition period	No. egg batches	No. eggs per batch	Total No. eggs laid	% egg hatch	Longevity (days)		
								T♂	U♂	U♀
4×1×1	1	2	8	9	270.5	2374	4.3	4.5	2	11
	2	2	10	17	92.2	1567	3.6	6.0	1	17
	3	5	1	1	402.0	402	0	12.0	5	5
	4	2	6	11	25.8	256	0	11.0	11	10
	5	3	6	6	201.3	1032	19.9	8.0	10	10
	Mean	2.8	6.2	8.8	198.4	1126.2	5.6	8.3	5.8	10.6

各組み合わせ内の各実験区間にはかなりの変異がみられる。各組み合わせごと、それぞれの平均値（各表の最下欄に示す）によって、組み合わせ1×1×1、2×1×1、4×1×1と不妊化雄の増加順にそれらがどのように変動するかを調べてみると、孵化率は41.7→41.7→5.6%で、最後の組み合わせにおいて約8分の1に減少し、明らかに不妊効果が認められる。精莢数は1.0→1.2→2.8と増加し交尾の頻度が増加するらしい。しかし産卵期間と卵塊数には大きい変化がない。これに対して総産卵数は1557.7→1599.0→1126.2と最後の組み合わせほど明らかに減少しており、卵塊当たり卵粒数は僅かの差ではあるが、不妊化雄の組み合わせが多い順に227.1→213.5→198.4と逐次減少の傾向を示している。これらの結果より不妊化雄の割合が多い組み合わせでは、①雄が多いことで1雌に対する交尾の頻度が増加するらしく、②雌の総産卵数が減少し、③卵塊数は減少しないけれども卵塊当たり卵粒数は減少する。つまり小さい

卵塊が生まれることになり、④それらの卵は大部分が孵化しない。」ということがうかがわれる。なお交配後の成虫の生存日数については、不妊化雄と正常雌では大きい変化が認められないが正常雄では13.0日→9.5日→5.8日と逐次明らかな短縮が認められる。雄の割合が多い組み合わせにおいては雄の活動が盛んでエネルギーの消耗が速く、その結果として生存日数が短縮するのも知れないが、不妊化雄ではさほどでなく正常雄のみが特に短縮した原因はよくわからない。しかしその結果としてはその個体群内において不妊化雄が正常雄よりも交尾に関して有利となって不孵化卵が増加することに関連すると思われる。

Table 4. Mating competitiveness of multiple normal males of the tobacco cutworm combined with one normal female

Mating U♂×U♀	Test No.	No. sperm- atophores	Duration oviposition period	No. egg batches	No. eggs per batch	Total No. eggs laid	% egg hatch	Longevity (days)	
								U♂	U♀
2×1	1	3	7	4	162.2	649	49.3	13.5	13
	2	2	6	9	225.7	2031	93.2	14.5	14
	Mean	2.5	6.5	6.5	194.0	1340	71.3	14.0	13.5
3×1	1	1	7	12	287.6	3452	100	8.3	10
	2	3	7	10	255.9	1834	76.0	11.3	17
	Mean	2.0	7.0	11.0	271.7	2643	88.0	9.8	13.5
5×1	1	3	8	10	235.8	1902	96.7	17.0	13
	2	1	10	14	187.2	3022	93.9	12.8	12
	Mean	2.0	9.0	12.0	211.5	2462	95.3	14.9	12.5

なお正常雄のみが正常雌1個に対して2～5個共存した実験の総合結果を表4に示した。この場合各種組み合わせ内の実験区は、いずれも2個のみであるが一応それらの平均値をもって検討をした。雄の割合が多い順に一定の傾向をもって変動を示すものは、孵化率が71.3→88.0→95.3%と、卵塊数が6.5→11.0→12.0と増加することであって、前項でみられた精莢数の増加、卵塊当たり卵粒数や総産卵数の減少は明らかでない。

考 察

今回の実験のうちで不妊効果が最も高いと思われる1個の正常雌に1個の正常雄と4個の不妊化雄とを組み合わせた実験成績を選び、それと性比が全く等しい正常雄のみ5個を組み合わせたとを比較して、各種の生態的性質が不妊化雄を組み入れたことでどれ程変動するかを比較検討することにする。表3と4の最下欄に記載した平均値を比較してみると、不妊化雄を組み入れたものでは、正常雄の生存日数と、正常雌の産卵期間が短い傾向を示し、正常雌が産出する卵塊数が約3分の2に、総産卵数が約2分の1に、孵化率が約20分の1に減少した。 γ 線照射とは直接の関係はなさそうに見える正常雄の生存日数と正常雌の産卵期間が短縮することについては、その原因はわからないが、前者は共存する不妊化雄の交尾の機会が正常雄よりも多くなる結果として卵の孵化率が減少することと関連し、後者は全体としては産卵数が減少することと関連するのではないと思われる。

次に筆者らのこれまでに実施した「*Sterile male technique*」の基礎的知識のための交尾と産卵実験(佃・清久, 1969), γ 線照射の雄と無照射の雌の組み合わせ実験および無照射雌に

対して、照射雄と無照射雄を交互に交尾させる実験（清久・佃，1969 a）の結果に基づいて理論的に推定した n 個の不妊化雄とそれぞれ 1 個の正常雄・雌の組み合わせにおける卵の孵化率期待値と今回の実験値とを比較してみると表 5 のとおりで、比較的低い線量を用いたときでも一部の例外の他は期待値より低い孵化率が得られた。なお、前報の実験値と今回のそれを比較してみよう。

Table 5. Comparison between the experimental result and theoretical estimation of percentages in egg hatch

No. substerilized males combined	1	2	3	4
Theoretical estimation by Kiyoku and Tsukuda (1969 a) (%)	45.1	33.7	28.0	14.7
Experimental results of present experiments (%)	41.7	41.7	—	5.6

前回の実験では、組み合わせの中へそれぞれ不妊化雄を 1, 2, 3 個組み入れた際、総産卵数は対照区の平均 1724.6 に対して、それぞれ 1319.3, 1415.6, 703.0。今回は対照区の 2464 に対して、それぞれ 1557.7, 1599.0, 1126.2 であるから、それらが対照区より一般に少ないこと、不妊化雄が 1 個のときと 2 個のときではその間に大きい差がないこと、前回では 3 個、今回では 4 個組み入れたとき明らかに大きい減少がみられたことはともによく似た傾向であった。しかし、その孵化率は前回の実験では、それぞれ 3.0, 4.2, 1.3% であるのに比べて、今回ののは、41.7, 41.7, 5.6% であるから、その間にかなりの相違がみられた。この原因については、いろいろであろうが、線量は前回は 20 KR、今回は 12 KR の低線量であるので不妊化の程度が異なることが原因の一つであろう。また前回は不妊化雄、正常雄の両方がいずれも、半人工飼料によって飼育されたものであるのに対し、今回の不妊化雄は同様であるが、これと交尾競争をする正常雄と産卵を行なう正常雌はいずれもサトイモの葉で飼育されたものであるからそれらの交尾活動や抵抗力が前者に比べてすぐれているかも知れないことも原因の一つと考えられる。次に両実験区の組み込まれる不妊化雄の数が増加するのに対して、孵化率が個の減少する程度を比較してみると、前回の実験では不妊化雄 1 個のときの孵化率は 3.0% で、3 ときは 1.3% であるから、その減少百分率は 56.6% となり、今回の実験では、それが 1 個のときの孵化率が 41.7%、4 個のとき 5.6% であるから、81.1% の減少率が示され、前者より減少率がかかなり大きい。従って、線量が小さくとも、組み込む不妊化雄の数が多ければ不妊効果の増加することが予期された。

摘 要

ハスモンヨトウの幼虫を人工飼料で飼育し、その蛹に ^{137}Cs ガンマー線の低線量 12 KR を照射して不妊化雄をつくる一方において、サトイモの葉で飼育して得た雄と雌とは照射せずに正常雄と正常雌として、前者 1～4 個を後者の 1 対とそれぞれ組み合わせ、両種の雄の交尾競争に関する研究を行なった。

正常雄・雌の 1 対に対して不妊化雄 1 個又は 2 個を組み合わせたときは、産出された卵の孵化率が両組とも全く同数の 41.7% であって、不妊化の効果は充分ではなかった、不妊化雄を 4 個組み入れた場合では、それらは正常雌と交尾し、卵塊数および卵粒数が少なく、孵化率も低下して 5.6% であった。よって人工飼料で飼育した個体に比較的低線量を照射して不妊化し

たものも不妊効果が充分期待されることがわかった。なお孵化率によって理論的な期待値と比較や、前報の 20 KR 照射の実験成績との比較考察をも行なった。

文 献

- 1) 清久正夫・佃 律子：応・動・昆中国支部会報 (10), 29—31 (1969 a)
- 2) 清久正夫・佃 律子：日本応・動・昆会誌 13 (2), 61—69 (1969 b)
- 3) 佃 律子・清久正夫：応・動・昆中国支部会報 (10), 27—29 (1969)
- 4) 佃 律子・清久正夫：岡山大農学報 (38), 9—14 (1971)