

交尾後に摂取したナトリウム塩がナミアゲハ *Papilio xuthus* Linnaeus (チョウ目: アゲハチョウ科) の雄の再交尾時における注入物質量と精子数に与える効果

新原 直*・渡辺 守

筑波大学大学院生命環境科学研究科

Effects of Saline Intake until the Second Mating on the Ejaculates and Sperm Number of Male Swallowtail Butterfly, *Papilio xuthus* Linnaeus. Sunao NIIHARA and Mamoru WATANABE Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba; 1-1-1 Tennodai, Tsukuba, Ibaraki 305-8572, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 53: 91-96 (2009)

Abstract: Although sodium ions induce puddling behavior in males of some butterfly species, the role of sodium ions in the male life history is unclear. Effects of saline intake until the second mating on the mass of spermatophore and accessory substances, as well as the number of eupyrene sperm bundles and apyrene spermatozoa, were examined in the male swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* Linnaeus. The virgin male transferred 6 mg spermatophore and 8 mg accessory substances with 38 eupyrene sperm bundles and 350,000 apyrene spermatozoa to a virgin female during copulation. A small spermatophore, a little accessory substance, and a low number of eupyrene sperm bundles and apyrene spermatozoa in the second mating of mated males the day after the first copulation were found. Mated males fed on both 20% sucrose solution and 0.01 M saline solution for two days after the first copulation transferred similar ejaculates at the first copulation. Saline intake recovered the ejaculate mass. Because a large spermatophore and a large number of sperm must be advantageous to the male under sperm competition in female polyandry, puddling behavior might be important to increase reproductive success in males.

Key words: Apyrene spermatozoa; eupyrene sperm bundles; puddling behavior; sodium ions; spermatophore

緒 言

蝶類の雄が湿地などに飛来し、そこから水分を摂取する「吸水」と呼ばれる行動は古くから知られ (Norris, 1936)、ナトリウムイオンによって解発されることが明らかにされてきた (Arms et al., 1974; Adler and Pearson, 1982; Boggs and Dau, 2004)。通常、花蜜や幼虫期の寄主植物はほとんどナトリウム塩を含んでいないので、吸水行動の目的はナトリウム塩を得るためであると Smedley and Eisner (1995) は指摘している。Pivnick and McNeil (1987) によると、このようにして得たナトリウム塩は、交尾時に雌へ受け渡され、産下卵の孵化率を上昇させるという。もしそうなら、吸水した雄は、しなかった雄よりも繁殖成功率が上昇すると考えられる。雄の繁殖成功率は、交尾時に雌へ注入する精子量と雌が吸収する様々な物質を含んだ精包量で判定されてきた (Boggs and Gilbert, 1979)。多回交尾制の種の場合、

大きな精包ほど交尾囊内で崩壊しにくく、交尾囊内で残存する期間が長いので (Oberhauser, 1992)、その間、産下卵に自己の精子を受精に用いてもらえ、繁殖成功率は上昇する。注入した精子が前の雄の精子と雌の体内で混ざり合ったり (Wedell, 1994)、前の雄の精子を置換したりするならば (Parker, 1992)、注入精子数を増加させることも雄にとって適応的となるであろう。無核精子を多量に注入することも精子競争に有利となると Watanabe et al. (2000) は述べている。

Watanabe and Nozato (1986) は、ナミアゲハ、*Papilio xuthus* Linnaeus (チョウ目: アゲハチョウ科)、の雌は生涯で平均3回交尾すると報告した。性比が等しければ、雌の平均生涯交尾回数と雄の平均生涯交尾回数は等しくなるため、雄も生涯で平均3回は交尾しているはずである。もし雄が最初の交尾で大きな精包を注入できたとしても、それ以降の交尾で小さな精包と少量の精子しか注入できないな

* E-mail: koneyyu2006@yahoo.co.jp
2009年2月16日受領 (Received 16 February 2009)
2009年4月21日登載決定 (Accepted 21 April 2009)
DOI: 10.1303/jjaez.2009.91

らば、精子競争に不利となってしまう。しかし、精子の生産と比べて注入物質の生産には大きなコストがかかり (Bissoondath and Wiklund, 1996)、一旦交尾した後に前回と同等の精包量や精子量を回復させるにはしばらく時間がかかる (Sims, 1979; Watanabe and Hirota, 1999)。したがって、吸水により、精包や精子の回復速度が速くなれば、2回日以降の交尾における繁殖成功度は上昇するにちがいない。Watanabe and Kamikubo (2005) は、羽化後のナミアゲハの雄に塩化ナトリウム溶液を与えると、初回交尾時において、注入精子数は変わらないものの、与えなかった雄よりも大きな精包を注入することを示した。

ナミアゲハはハンド・ペアリングによって、自由なタイミングで簡単に交尾させることが可能である (Watanabe and Hachisuka, 2005)。そこで、室内飼育した雄を交尾させた後、一定期間、塩化ナトリウム溶液を摂取させて再び交尾させ、注入した精包の重量や付属腺物質の重量、精子の数を調べた。そして、ナトリウム塩の摂取が、雄の生産する注入物質の重量や精子の数に与える効果を検証し、吸水行動の適応的意義を考察した。

材料および方法

2007年と2008年のそれぞれ5月～9月に、茨城県つくば市周辺で捕獲したナミアゲハの雌に産下させ、孵化した幼虫にキハダ、*Phellodendron amurense* Ruprecht, の葉を与えて飼育した。羽化後、翅が完全に伸びて体の表面が乾燥した後に、0.001 mgの精度で体重を測定し「羽化時体重」とした。また、左前翅の付け根から先端までの長さを0.01 mmの精度で測定し「前翅長」とした。これらの測定後、成虫の左後翅裏面に油性フェルトペンで個体識別番号を記入した。羽化した成虫は羽化直後から飛翔用ケージ (縦40 cm×横40 cm×高さ50 cm, 網目:1 cm×1 cm) に雌雄別々に入れ、自由に飛翔させた。なお、飼育個体は往々にして野外の個体よりも小型化する傾向がある (Watanabe, 1992) ので、実験結果への影響を避けるため、前翅長が50 mm以下であったり、羽化時体重が400 mg未満であったりした雄は実験に使用しなかった。その結果、実験に使用した雄の前翅長の平均は 52.38 ± 1.33 mm ($n=80$, \pm SD)、羽化時体重の平均は 463.43 ± 58.30 mg ($n=80$, \pm SD) となっている。

雄を、羽化翌日に未交尾の雌と交尾させ、雌を解剖して、注入されていた精包の重量と付属腺物質の重量、精包内の有核精子束の数、無核精子の数を測定した。これらの雄を0日～5日間休息させ、その間に毎日5分ずつ溶液を摂取させた。ただし、溶液の摂取は原則として午前中に行ったため、0日間の休息を与えた雄に対しては、再交尾までの間に溶液を与えていない。休息期間中に与えた溶液は、①蒸留水、②20%ショ糖液、③0.01 M塩化ナトリウ

ム溶液である。さらに④20%ショ糖液を5分間与えた後引きつづき塩化ナトリウム溶液を5分間与える雄も用意した。これらの雄を再び未交尾の雌と交尾させ (原則として午後に行った)、注入した精包の重量と付属腺物質の重量、精包内の有核精子束数、無核精子数を測定した。ナミアゲハは20%ショ糖液を摂取させると体重は減らず、卵成熟も盛んになったという (Watanabe, 1992)。一方、0.01 M塩化ナトリウム溶液を摂取させると大きな精包を生産できると Watanabe and Kamikubo (2005) は報告している。そこで本研究では、ショ糖液の濃度を20%に、塩化ナトリウム溶液の濃度は0.01 Mに設定した。

ハンド・ペアリングで雌雄を連結させた後、雌雄が自ら連結を解消するまでを「交尾時間」と定義した。交尾終了後、雄はケージ内へ戻した。雌は、直ちに頭部をピンセットで切り落とした後、腹部をピンセットで切り取り、実体顕微鏡下で解剖して交尾嚢を摘出した。精包と付属腺物質を含めた交尾嚢全体の重さ (精度0.001 mg) を測定した後、交尾嚢から精包を取り出し、付着していた付属腺物質をすべて取り除いてから精包の重さを測定した (精度0.001 mg)。交尾直後の付属腺物質はゲル状で、精確にその重量を測定することが困難なため、交尾嚢全体の重さと付属腺物質を掻き出した後、空になった精包の重さの差から付属腺物質量を算出している。

精包内の精子数の測定は、Watanabe et al. (2000) にしたがって、有核精子束は40倍の実体顕微鏡下で、無核精子は乾燥標本を作製し測定した。初回交尾後、溶液の摂取直前と直後の雄の体重を電子天秤で測定し、この差を溶液の貯蓄量とした (精度0.001 mg)。吸水中に「ポンピング」と言われる肛門から水分を排出する行動を行うので、本実験では、溶液の摂取中に、腹部末端に1.5 mlのマイクロチューブをあてがい、肛門から排出した液体を採取した。貯蓄量と排出量を足した量を「摂取量」と定義した。

結 果

羽化翌日の未交尾の雄と未交尾の雌との交尾はすべて成功した。交尾時間は 62.2 ± 13.50 分 ($n=80$, \pm SD) であった。交尾終了直後、雌の交尾嚢の中には、白色で涙滴型をした精包が1つと、その奥に白色のザラメ状の付属腺物質が入っていた。精包の重量は 5.95 ± 0.70 mg ($n=80$, \pm SD)、付属腺物質の重量は 8.20 ± 1.36 mg ($n=80$, \pm SD) であった。精包内からは有核精子束が 37.6 ± 11.9 本 ($n=80$, \pm SD)、無核精子が $350,550 \pm 126,039$ 本 ($n=46$, \pm SD) 見出された。

交尾後、1日～5日の休息期間中、蒸留水を与えても口吻を伸ばさない雄が見られた。このような雄には、ピンセットで強制的に口吻を伸ばして摂取させた。交尾後の雄は約39 mgの蒸留水を摂取し、その間に黄土色の液体を約

Table 1. Quantity of intake and discharge for distilled water (DW), 20% sucrose solution or 0.01 M saline solution by one day old males after the first copulation (mg, ±SE)

	<i>n</i>	Intake	Discharge
DW	30	39.2±6.98	12.8±5.40
20% Sucrose solution	31	147.8±6.90	0.1±0.10
0.01 M Saline solution	29	90.0±20.53	63.2±20.26
0.01 M Saline solution 20% Sucrose solution [#]	14	111.9±34.83	82.1±34.33
	14	139.4±13.13	0.0±0.00

n: number of males examined.

[#]: males fed on 20% sucrose solution after 0.01 M saline solution.

13 mg 排出した (Table 1). この間の体内における貯留量は約 26 mg となる。シヨ糖液を与えた雄は、滴下すると直ちに口吻を伸ばして摂取を開始し、摂取量は約 148 mg となり、腹部は十分にふくれた。これらの雄はほとんど排出せず、その量は約 0.1 mg にすぎなかった。塩化ナトリウム溶液を与えた雄も、溶液を滴下すると直ちに口吻を伸ばして 5 分間積極的に摂取し、摂取量は平均 90 mg だった。これらの雄は、はじめは黄土色の液体を排出していたが、その後、無色透明の液体を連続的に排出するようになり、排出量は 63 mg となった。したがって、体内への貯留量は 27 mg となり蒸留水と大きな違いはなかった。

塩化ナトリウム溶液を 5 分間与えた後、さらにシヨ糖液を 5 分間与えた雄は、前者を 112 mg、後者を 139 mg 摂取した。この時の塩化ナトリウム溶液の摂取量は塩化ナトリウム溶液のみを与えた雄の摂取量と有意差はなく (Mann-Whitney *U* 検定, $U=183.0, p=0.604$), シヨ糖液の摂取量も、シヨ糖液のみを与えた雄の摂取量と同程度であった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=200.0, p=1.0$).

交尾翌日以降の毎日、日当たりの摂取量や排出量、体内への貯留量の関係はほとんど変わらなかった。またシヨ糖液を与えた雄は排出することはなかった。

初回交尾終了から 8 時間以内に、再び未交尾の雌とハンド・ペアリングを行った 9 頭の雄はすべて交尾を失敗した。すなわち、連結できなかった個体が 6 頭、外見上連結したものの、精包や付属腺物質を注入できなかった個体が 3 頭であった。しかし、初回交尾終了から 12 時間後に行った交尾では、交尾嚢内に精包が形成され、その中には精子が注入されていた。交尾時間は 71.3 ± 24.47 分 ($n=4, \pm SD$) とやや長いものの、初回交尾時と比べると有意差はなかった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=97.0, p=0.375$)。しかし、精包の重量は 1.04 ± 0.18 mg と、初回交尾時に注入した精包より有意に小さかった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=0.0, p=0.001$) (Fig. 1)。休息させている間、蒸留水しか与えなかった雄の精包は、休息日数が増えるにしたがい次第に回復していったが、5 日目になっても初回交尾時より有意に

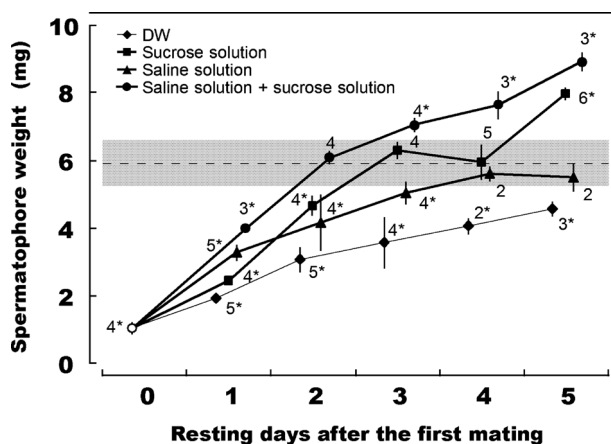


Fig. 1. Effects of the resting period after the first mating on spermatophore weight transferred at the second mating (±SE). The shaded area including a broken line shows spermatophore weight in the first copulation with SD. Numerals beside symbols show sample size. *: significantly different from that of the first mating (Mann-Whitney *U*-test).

小さい 4.55 ± 0.24 mg しか注入されなかった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=11.0, p=0.008$)。塩化ナトリウム溶液を与えた場合、精包重量の増加は蒸留水よりも速く、4 日目で 5.53 ± 0.29 mg と、初回交尾時に注入した重量と有意差が見られなくなった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=40.0, p=0.301$)。シヨ糖液を与えた場合の精包重量の増加はさらに速く、3 日目に有意差がなくなった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=109.0, p=0.359$)。塩化ナトリウム溶液とシヨ糖液の両方を与えた雄の精包重量の増加はさらに急速で、2 日間の休息で初回交尾時と同等の重さの精包に回復した (Mann-Whitney *U* 検定, $U=138.5, p=0.797$)。この時、5 日間の休息を行った雄は、初回交尾時に注入した精包の重量の 1.5 倍となる 8.91 ± 0.30 mg という大きな精包を注入した。

再交尾時に注入した付属腺物質の重量は、初回交尾の 12 時間後では 3.83 ± 0.27 mg と有意に小さかった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=0.0, p=0.01$) (Fig. 2)。蒸留水や塩化ナトリウム溶液を与えた雄は、5 日間与え続けても、初回交尾時よりも有意に少ない付属腺物質しか注入しなかった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=0.0, p=0.003$)。シヨ糖液を与えた雄は、2 日目に 6.74 ± 0.70 mg の付属腺物質を注入して、初回交尾時と有意差はなくなったが (Mann-Whitney *U* 検定, $U=67.5, p=0.065$)、3 日目以降は再び有意差が生じた (Mann-Whitney *U* 検定, 3 日目: $U=39.0, p=0.013$; 4 日目: $U=49.0, p=0.006$; 5 日目: $U=71.0, p=0.005$)。一方、塩化ナトリウム溶液とシヨ糖液の両方を摂取させた雄は、初回交尾の翌日には 8.08 ± 0.25 mg の付属腺物質を注入し、初回交尾時と有意差がなかった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=69.5, p=0.860$)。

注入した有核精子束数は、初回交尾当日に再び交尾させ

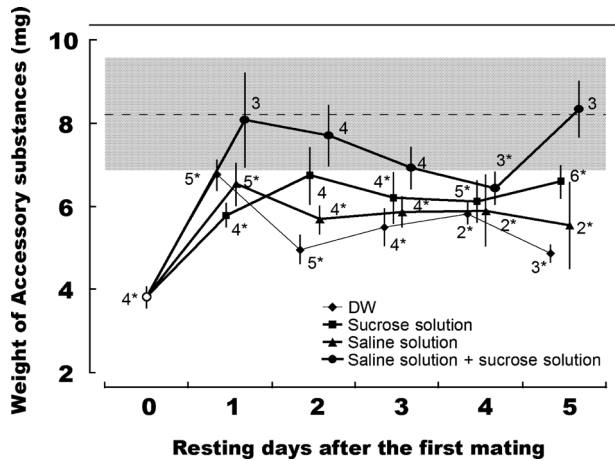


Fig. 2. Effects of the resting period after the first mating on the accessory substance weight transferred at the second mating (\pm SE). The shaded area including a broken line shows accessory substance weight in the first copulation with SD. Numerals beside symbols show sample size. *: significantly different from that of the first mating (Mann-Whitney *U*-test).

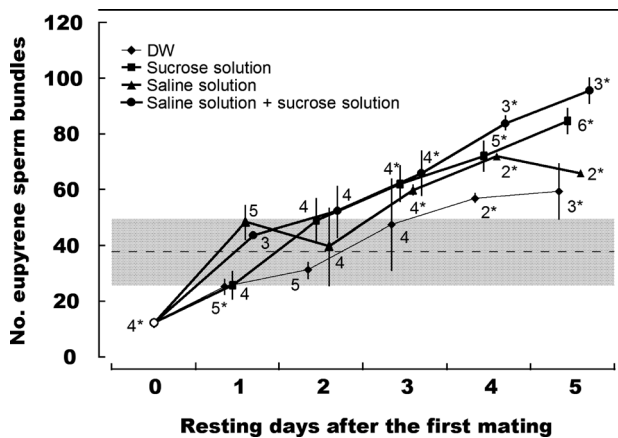


Fig. 3. Effects of the resting period after the first mating on the eupyrene sperm bundles transferred at the second mating (\pm SE). The shaded area including a broken line shows the eupyrene sperm bundle number in the first copulation with SD. Numerals beside symbols show sample size. *: significantly different from that of the first mating (Mann-Whitney *U*-test).

た場合、 12.3 ± 1.8 本と有意に少なかった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=7.0$, $p=0.001$) (Fig. 3). 休息期間中、蒸留水を与えた雄は、2日間の休息で初回交尾時と有意な差のない 31.0 ± 3.1 本の有核精子束を注入していた (Mann-Whitney *U* 検定, $U=116.5$, $p=0.158$). それに対し、シヨ糖液を与えた雄や塩化ナトリウム溶液を与えた雄、塩化ナトリウム溶液とシヨ糖液両方与えた雄が注入した有核精子束の数は、それぞれ1日の休息で初回交尾時に注入した数と有意差が見られなくなった (Mann-Whitney *U* 検定, 順に $U=64.0$, $p=0.054$; $U=104.0$, $p=0.099$; $U=57.0$, $p=0.149$). 最も多量に注入できたのは、塩化ナトリウム溶液とシヨ糖液の両方

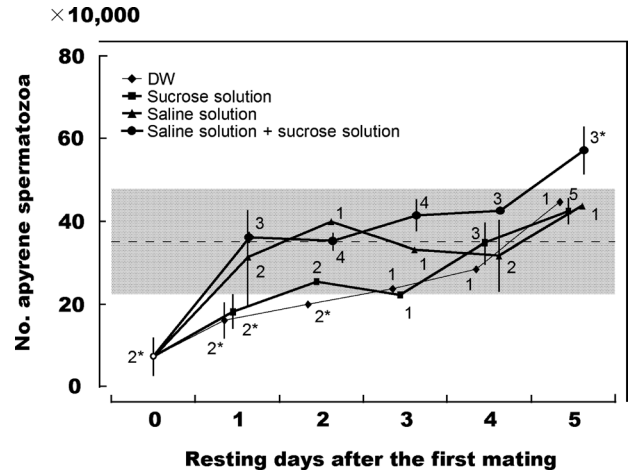


Fig. 4. Effects of the resting period after the first mating on the apyrene spermatozoa transferred at the second mating (\pm SE). The shaded area including a broken line shows the apyrene spermatozoa number in the first copulation with SD. Numerals beside symbols show sample size. *: significantly different from that of the first mating (Mann-Whitney *U*-test).

を5日間与えた雄で、初回交尾時の2.5倍となる 95.7 ± 4.7 本を注入した。

初回交尾の12時間後に再び交尾させた雄が注入した無核精子数は $73,615 \pm 46,058$ 本で、初回交尾時と比べて有意に少なかった (Mann-Whitney *U* 検定, $U=0.0$, $p=0.004$) (Fig. 4). サンプル数が少なかったものの、3日間以上蒸留水を与えた雄が再交尾時に注入した無核精子数は、初回交尾時に注入した無核精子数と大きな差は生じなかった。一方、2日間シヨ糖液を与えた雄は、初回交尾時と有意差のない $253,839 \pm 8,348$ 本の無核精子を注入していた (Mann-Whitney *U* 検定, $U=13.0$, $p=0.106$). 塩化ナトリウム溶液や、塩化ナトリウム溶液とシヨ糖液の両方与えた雄が初回交尾翌日に注入した無核精子は、前者が $312,620 \pm 116,548$ 本、後者 $359,872 \pm 15,114$ 本であり、初回交尾時に注入した数と有意差がなかった (Mann-Whitney *U* 検定, それぞれ $U=34.0$, $p=0.686$; $U=46.0$, $p=0.470$). なお、5日間塩化ナトリウム溶液とシヨ糖液両方与えた雄は、初回交尾時の1.5倍となる $571,750 \pm 59,211$ 本の無核精子を再交尾時に注入した。

考 察

水分は昆虫が生きていく上で必要不可欠なものである。Watanabe (1992) は、絶食させたナミアゲハが8日間しか生きられなかったのに対して、水を与えた個体は15日間生きのびることを示した。しかし、水分の過剰摂取は通常行われず (Smedley and Eisner, 1996), 体内に留めることができる量には限りがあると考えられている。Watanabe and Kamikubo (2005) は、1Mという高濃度の塩化ナトリウム

溶液を与えたナミアゲハの雄はほとんどポンピングを行わないと報告した。Smedley and Eisner (1995) は、吸水中に積極的にポンピングを行うシャチホコガの一種、*Gluphisia septentrionis* Walker, の雄はナトリウムイオンを体内に留めていたと報告している。本研究において、蒸留水を与えた雄の排出した液体は、摂取した水に糞の混ざったものであり、摂取中に排出されていた。同様の傾向が塩化ナトリウム溶液を与えた雄にもみられたが、糞の排出後、さらに多量の無色透明の液体が排出された。排出液からナトリウム塩はほとんど検知できなかった（未発表）、水を与えた雄よりも多量に摂取しポンピングによって排出した目的は、不必要な水分を排出しナトリウムイオン塩を体内に留めることだったにちがいない。蒸留水や塩化ナトリウム溶液を与えた雄は、毎日、体内に約 20~25 mg を貯め、残りはすべて排出していたからである。一方、ショ糖液を与えた雄は、摂取中には排出しておらず、5 分間、積極的に摂取しているようにみえた。栄養をすべて体内に留めようとした可能性がある。塩化ナトリウム溶液を体内に約 30 mg 貯留した雄にさらにショ糖液を与えた時、ショ糖液だけを与えた雄とほとんど変わらない摂取量を示したことは、雄にとってショ糖液が重要な栄養であることを伺わせた。

初回交尾から 12 時間後に再び交尾させた雄は、小さな注入物質と少量の精子しか注入できなかった。蒸留水を与えた雄は、幼虫期に蓄積した栄養だけを用いるので、2 回目の交尾時に注入した精包や付属腺物質は、休息しても初回の大きさまでに回復しなかったといえる。このような雄は、雌と出会って運良く交尾を成功させても、雌は他の雄と再び交尾してしまう可能性が高い。一方、塩化ナトリウム溶液を与えた雄は、精包を初回交尾時と同等の大きさまで回復するのに 4 日かかったものの、有核精子束の数を 1 日で、無核精子の数を 2 日速く回復できたので、ナトリウム塩は精子の生産速度を速める効果があると考えられた。しかし、その生理学的機構については不明である。ショ糖液のみを与えた雄よりも、塩化ナトリウム溶液とショ糖液の両方を与えた雄の方が、注入物質と精子を速く生産できたという結果は、吸蜜だけでなく吸水も行えば、初回交尾時に注入した注入物質と精子を素速く回復させられることを示唆している。なお、注入物質中に一定量のナトリウム塩が含まれていたという報告は多い (Adler and Pearson, 1982; Smedley and Eisner, 1996 など)

大きな精包は雌の再交尾不応期間を延長でき、多量の精子は精子競争に有利になるという利益があるので、雄はできるだけこれらを多量に生産しようとしていると Cook and Wedell (1996) は述べている。本研究により、どの溶液を与えた雄でも、生産コストの低い精子は精包よりも速く回復させていることがわかった。むしろ、2 日間以上休息させた雄は、どの溶液を与えていても、初回交尾時よりも多

量の有核精子束を注入するようになったことが重要であろう。小さな精包しか注入できなくても繁殖成功率を高めようという雄の戦略だと考えられる。なお、生産にコストのかかる付属腺物質は、1 日で回復させることができたにもかかわらず、休息日数が増加しても、初回交尾時以上の大きさは生産しなかった。

多回交尾制の種の雌は、複数の雄と交尾することで多量の栄養を贈呈されることが期待されている (Watanabe, 1988)。ナミアゲハは、幼虫時代に蓄積させた栄養だけでは、羽化直後の雌の蔵卵数の半分も成熟させることができないので (Watanabe, 1992)、雌の適応度は雄から注入される栄養に依存しているといえよう。しかし、雌にとって交尾とは、栄養を贈呈されるという利益がある一方で、連結態は動きが鈍く外敵から捕食されやすく (Watanabe, 1978)、吸蜜や産卵にさく時間が減少されるなどコストがかかっている (Forsberg and Wiklund, 1989)。したがって、交尾することで雄から得られる栄養による利益がコストを上回るからこそ雌は多回交尾を行っているといえ、実際、多回交尾する種の雄ほど精包の生産量は多く、生産速度も速い (Svärd and Wiklund, 1989)。Molleman et al. (2005) は、雌の生涯交尾回数が多い種の雄ほど吸水に訪れる個体が多いことを明らかにした。交尾相手となった複数の雌に再交尾を抑制させるためには、それぞれの雌に大きな精包を注入することが必要である (Oberhauser, 1992)。したがって、付属腺物質ではなく精包の量を早く回復させることが重要であり、ナミアゲハの雄が、吸蜜だけでなく吸水を行うことは適応的であるといえよう。

摘 要

ナトリウム塩は蝶類の雄の吸水行動を解発するが、生活史におけるナトリウム塩の役割は明らかになっていなかった。再交尾までに摂取したナトリウム塩がナミアゲハの雄の生産した精包の重量や付属腺物質の重量、有核精子束の数、無核精子の数に与える効果を調べた。雄は初回交尾時に 38 本の有核精子束と 35 万本の無核精子を含んだ 6 mg の精包と 8 mg の付属腺物質を雌に注入した。初回交尾の当日に再び交尾させた雄は小さな精包と付属腺物質、少量の有核精子束、無核精子しか注入できなかった。再交尾までに 0.01 M 塩化ナトリウム溶液と 20% ショ糖液を与えた雄は、2 日間の休息で初回交尾時と同等の量の注入物質を注入できた。初回交尾後の塩摂取は注入物質を急速に回復させたといえる。多回交尾制の種では大きな精包や多量の精子は精子競争に有利になるため、吸水行動は雄の繁殖成功率を高めるであろう。

引用文献

Adler, P. H. and D. L. Pearson (1982) Why do male butterflies (*Pieris*

- rapae*) visit mud puddles? *Can. J. Zool.* 60: 322–325.
- Arms, K., P. Feeny and R. C. Lederhouse (1974) Sodium: stimulus for puddling behavior by tiger swallowtail butterflies, *Papilio glaucus*. *Science* 185: 372–374.
- Bissoondath, C. J. and C. Wiklund (1996) Male butterfly investment in successive ejaculates in relation to mating system. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 285–292.
- Boggs, C. L. and B. Dau (2004) Resource specialization in puddling Lepidoptera. *Environ. Entomol.* 33: 1020–1024.
- Boggs, C. L. and L. E. Gilbert (1979) Male contribution to egg production in butterflies: evidence for transfer of nutrients at mating. *Science* 206: 83–84.
- Cook, P. A. and N. Wedell (1996) Ejaculate dynamics in butterflies: a strategy for maximizing fertilization success? *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 263: 1047–1051.
- Forsberg, J. and C. Wiklund (1989) Mating in the afternoon: time-saving in courtship and remating by females of a polyandrous butterfly *Pieris napi* L. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 349–356.
- Molleman, F., R. A. Grunsven, M. Liefing, B. Zwaan and P. Brakefield (2005) Is male puddling behaviour of tropical butterflies targeted at sodium for nuptial gifts or activity? *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 345–361.
- Norris, M. J. (1936) The feeding-habits of the adult Lepidoptera Heteroneura. *Trans. Roy. Ent. Soc. London* 85: 61–90.
- Oberhauser, K. S. (1992) Rate of ejaculate breakdown and intermating intervals in monarch butterflies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 367–373.
- Parker, G. A. (1992) Marginal value theorem with exploitation time costs: diet, sperm reserves, and optimal copula duration in dung flies. *Am. Nat.* 139: 1237–1256.
- Pivnick, K. A. and J. N. McNeil (1987) Puddling in butterflies: sodium affects reproductive success in *Thymelicus lineola*. *Physiol. Entomol.* 12: 461–472.
- Sims, S. R. (1979) Aspects of mating frequency and reproductive maturity in *Papilio zelicaon*. *Am. Midl. Nat.* 102: 36–50.
- Smedley, S. R. and T. Eisner (1995) Sodium uptake by puddling in a moth. *Science* 270: 1816–1818.
- Smedley, S. R. and T. Eisner (1996) Sodium: a male moth's gift to its offspring. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 809–813.
- Svärd, L. and C. Wiklund (1989) Mass and production rate of ejaculates in relation to monoandry/polyandry in butterflies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 395–402.
- Watanabe, M. (1978) Adult movements and resident rations of the black-veined white, *Aporia crataegi*, in a hilly region. *Jpn. J. Ecol.* 28: 101–109.
- Watanabe, M. (1988) Multiple matings increase the fecundity of the yellow swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L., in summer generations. *J. Insect Behav.* 1: 17–29.
- Watanabe, M. (1992) Egg maturation in laboratory-reared females of the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae), feeding on different concentration solutions of sugar. *Zool. Sci.* 9: 133–141.
- Watanabe, M. and A. Hachisuka (2005) The dynamics of eupyrene and apyrene sperm storage in ovipositing females of the swallowtail butterfly *Papilio xuthus* (Lepidoptera: Papilionidae). *Entomol. Sci.* 8: 65–71.
- Watanabe, M. and M. Hirota (1999) Effects of sucrose intake on spermatophore mass produced by male swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. *Zool. Sci.* 16: 55–61.
- Watanabe, M. and M. Kamikubo (2005) Effects of saline intake on spermatophore and sperm ejaculation in the male swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* (Lepidoptera: Papilionidae). *Entomol. Sci.* 8: 161–166.
- Watanabe, M. and K. Nozato (1986) Fecundity of the yellow swallowtail butterflies, *Papilio xuthus* and *P. machaon hippocrates*, in a wild environment. *Zool. Sci.* 3: 509–516.
- Watanabe, M., M. Bon'no and A. Hachisuka (2000) Eupyrene sperm migrates to spermatheca after apyrene sperm in the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. (Lepidoptera: Papilionidae). *J. Ethol.* 18: 91–99.
- Wedell, N. (1994) Dual function of the bushcricket spermatophore. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 258: 181–185.