

ナミアメンボに出現する長翅型と短翅型の雌の卵生産と産卵様式

高橋 玄・渡辺 守*

筑波大学生命環境科学研究科

Egg Production and Oviposition Pattern in the Long- and Short-Winged Females of Water Strider, *Aquarius paludum*. Gen TAKAHASHI 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.* 59: 79-85 (2015)

Abstract: The Japanese water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius), exhibits wing dimorphism: long- and short-winged adults. In order to clarify the reproductive strategy in each morph, changes in the number of eggs in the non-sexual period were examined by dissection. Immediately after emergence, a few immature eggs were found in the ovaries of females in both morphs. The number of immature eggs increased with age, and a maximum of 50 eggs had accumulated in 5-day-old females of each morph. Submature eggs were found in 3-day-old long-winged females, but in 1-day-old short-winged females. Additionally, mature eggs appeared at 5 days of age in long-winged females, later than in short-winged ones. Although the number of mature eggs increased with age, by 13 days, the maximum number of mature eggs in long-winged females was lower than that in short-winged ones. Females younger than 11 days of age showed mate refusal behavior. Females began to oviposit 2 days after copulation. The size of the first clutch of long-winged females was significantly smaller than that of short-winged ones. However, after the fourth clutch, there were no significant differences in clutch size between the two morphs. Therefore, more eggs produced by short-winged females were found during the pre-reproductive period.

Key words: Egg clutch; fecundity; Gerridae; mate refusal behavior; wing dimorphism

緒 言

昆虫類に出現する翅二型は長翅-短翅あるいは有翅-無翅で、いずれも前者は飛翔能力が高く、後者は飛翔できないことが多い (Roff, 1986)。アメンボ類においても、多くの種で翅二型の存在が確認され、飛翔筋の発達した長翅型や有翅型は水域間を移動しながら生活していることが報告されている (Kaitala and Huldén, 1990)。この二型の出現は密度効果を反映した結果であり、長翅型は高密度下において、短翅型は低密度下において発現することが明らかにされてきた (Muraji and Nakasuji, 1988)。日本において北海道から沖縄まで広く分布しているナミアメンボ, *Aquarius paludum* (Fabricius), では、前翅の先端が腹部末端まで達している長翅型と、腹部の半分にも達しない短翅型の二型の存在が知られている (Harada and Taneda, 1989)。

飛翔とは非常にコストのかかる行動であり、飛翔筋の維持には多くの栄養が必要とされる。そのため、翅二型を示す多くの昆虫類では、卵形成と飛翔の間にトレードオフ

があり、一般に、飛翔筋を作らない短翅型雌は多くの卵を生産できるといわれてきた (Rankin et al., 1986)。Spence (1989) によれば、北欧産のヒメアメンボの一種 *Gerris buenoi* Kirkaldy や *G. pingreensis* Drake and Hottes に生じる短翅型雌は、交尾をして間もなくの間は、長翅型雌より多くの卵を産下したという。翅型間における産卵様式の違いは同じカメムシ目で陸上に生息するカンシャコバネナガカメムシ, *Cavelerius saccharivorus* Okajima, でも報告されており、短翅型雌は長翅型雌より 20 日も早い 10 日齢前後から卵を産下し始めたことと Fujisaki (1986) は報告した。また、バッタ目やコウチュウ目においても、短翅型の方が産卵開始は早く、産下卵数は多いと Roff (1986) は述べている。しかし、両型における産下卵数の差が顕著なのは産卵開始後間もない時期だけであり、日齢が進むにつれてその差は小さくなっていくという (Fairbairn, 1988)。ナミアメンボにおいても、産卵開始間もなくは短翅型の方が多くの卵を産下していたが、生涯産下卵数はどちらの型も 500 卵以上であったと Harada (1992) は報告している。また、越冬後

*E-mail: watanabe@kankyo.envr.tsukuba.ac.jp
2014 年 5 月 8 日受領 (Received 8 May 2014)
2015 年 2 月 5 日登載決定 (Accepted 5 February 2015)
DOI: 10.1303/jjaez.2015.79

のナミアメンボの両型で、産下卵数に違いは見られなかったという (Harada, 1993). すなわち、長翅型と短翅型の産下卵数において、差が顕著に現われているのは、産卵開始直後に限られていたのである。したがって、産卵を開始する前までに、両型の間に保有卵数の違いが生じていたと予想される。

不完全変態を行う昆虫類は、例えばヒメコガタコオロギ、*Modicogryllus confirmatus* (Walker), のように羽化後直ちに繁殖活動を開始せず (Tanaka, 1993), 雄雌ともに前繁殖期と呼ばれる期間をもち、性的に成熟するための準備を行い、雌では卵巣が発達してゆく (Lorenz, 2007). Lundgren (2011) によると、カメムシ目の前繁殖期の長さは種によって 1.4 日から 28 日と大きな変異をもつという。ナミアメンボの前繁殖期の長さはどちらの翅型も約 2~3 週間であるが、短翅型の方が早く産卵を開始する傾向にあると Kishi et al. (2002) は報告した。しかし、前繁殖期における卵生産については調べられておらず、産卵を開始する時点までに体内に蓄積された卵数などは不明であった。

これまで、雌の卵生産能力は産下卵数から推定されてきたが (Fairbairn, 1988), 長翅型と短翅型の正確な卵生産能力を比較するには、体内における卵成熟や保有卵数、成熟卵の大きさを調べる必要がある。特にナミアメンボの場合、長翅型は飛翔筋を維持するので、短翅型よりも多くの栄養が必要といえ、結果的に、卵生産速度に違いを生じている可能性がある。本研究では、両型の前繁殖期における卵生産能力を明らかにするため、室内羽化させた雌を未交尾のまま飼育して解剖を行い、保有卵数の経時変化を比較した。次に、雌の性成熟の指標として両型の雌が交尾を受け入れるまでの日齢を調べ、その後、産下卵の数を測定した。また、卵 1 つ当たりに投資する栄養の指標として、成熟卵の大きさと孵化幼虫の大きさを測定した。

なお、原稿を詳細にご校閲下さった本研究室の横井智之助教にお礼申し上げる。本研究の一部は筑波大学先導的研究者体験プログラムの支援を受けて行われた。

材料および方法

2013 年 5~9 月に筑波大学構内 (茨城県つくば市) では、長翅型と短翅型の個体が同所的に群れて生活していた。これらのナミアメンボを、上面を開放したプラスチックケース (70 cm×35 cm, 高さ 15 cm, 水深 3 cm) 内に長翅型と短翅型を合わせて約 10 ペア放飼し、自由に交尾・産卵させた。それぞれの飼育ケースの中には産卵床として発泡スチロール片 (10 cm×5 cm, 厚さ 0.5 cm) を 1 個浮かべた。産卵床を 1 日に 1 回確認し、卵が産下されていた場合、産卵床ごと新しい発泡スチロール片と取り換えた。卵の産下された産卵床を水の入った別容器に移しておくと、1 週間程度で幼虫が孵化した。これらの孵化幼虫を、上面を開放し

たプラスチックケース (70 cm×35 cm, 高さ 15 cm, 水深 3 cm) においては約 30 頭の密度で飼育した。また、成虫期の翅型は幼虫期の密度の影響を受けるので (Muraji and Nakasuji, 1988), 短翅型成虫の羽化を促すため、円形のプラスチック容器 (直径 30 cm, 水深 4 cm) に約 5 頭という低密度でも飼育した。どちらも 14L10D, 25°C の恒温条件を保っている。幼虫には原則として 1 日に 1 回給餌を行った。餌は冷凍して殺したばかりのヒツジキンバエの成虫、*Lucilia cuprina* (Wiedemann), を使用し、1~2 齢幼虫では 10 頭、3~4 齢幼虫では 5 頭、終齢幼虫では 2 頭に対して 1 頭を与えた。

羽化した雌において、飛翔できる長翅型は発達した長い翅をもっているため、短翅型と容易に区別することができた (Harada and Taneda, 1989). 羽化した雌は、ただちに蓋付きプラスチックパック (17 cm×10 cm, 水深 1 cm) に入れて個別飼育した (14L10D, 25°C). 餌として、どの個体にも羽化当日 (0 日齢) から 1 日に 1 頭のヒツジキンバエを与え、翌日の給餌時に前日に与えた餌を取り除いた。

羽化当日 (0 日齢) と各日齢 (1, 3, 5, 7, 9, 13, 17, 21, 29 日) の雌の腹部を実体顕微鏡 (Nikon SMZ1500, ×20~×100) 下でピンセットを用いて解剖し、卵巣内の卵を数えた。保有していた卵は成熟卵と亜成熟卵、未熟卵の 3 段階に分けた (Higashi and Watanabe, 1993). ここで、成熟卵とは、楕円形で卵黄が充填され、卵殻が完成している卵と定義した。亜成熟卵とは卵黄が蓄積されていても卵殻のない卵を、未熟卵は卵黄が充填されておらず透明な卵とした。成熟卵の大きさを測定するために、13 日齢の長翅型雌 8 頭と短翅型雌 10 頭から、産卵孔の一番近くにある成熟卵を 1 個摘出した。摘出した成熟卵は、マイクロメーターで長径と短径を測定し (精度 0.01 mm), 回転楕円体として体積を算出した。

雌の交尾受容日齢を調べるため、羽化後蓋付きプラスチックパック内で個別飼育していた雌を、1 日に 1 回 12:00~17:00 の間に、長翅型の野外雄 5 頭を入れた円形プラスチック容器内に投入した。アメンボ類のどちらの翅型の雄も、同じ割合で両型の雌と交尾していたことが知られているので (Batorczak et al., 1994), 本実験では容易に手に入る長翅型の雄を用いた。雄の交尾試行に対する雌の反応の有無を判断する実験のため、供試した野外雄は交尾活性の高い個体を選んで使用した。すなわち、筑波大学構内で採集し、採集後 3 日間以上を雄のみで飼育した個体に対して、実験当日、野外で採集した雌を与え、雌を前肢で捕まえマウントしようとした雄を交尾活性の高い個体と判断した。

野外で採集した雄雌を室内で同一の容器に入れると、ほとんどすべてのペアは 5 分以内に交尾を開始する。そこで本実験では、実験開始後 5 分以内に、供試雌がこれらの野

外雄のいずれかにマウントされ、交尾器が挿入された場合、その雌に交尾受け入れの活性があるとみなした。一旦交尾態ができると他の4頭の雄は干渉しなかったので、交尾終了まで放置した。なお、雌を供試してから5分の間に、雌が雄を避け続けたり、雌が雄の求愛から逃げたり、マウントした雄を振り落とした場合、交尾を受容しない個体とみなして、雌を容器から取り出した。取り出した雌は元の飼育容器に戻して、個別飼育を再開した。実験に用いた野外雄は実験終了後に再び飼育集団に戻した。ただし、雌と交尾した野外雄はそれ以降の実験には使用しなかった。この供試雌に対する操作は、羽化翌日から交尾を受け入れるまで、毎日繰り返した。

交尾した雌は、交尾終了後から再び蓋付きプラスチックパックで個別に飼育し、産卵するのに十分な大きさの発泡スチロール片(5cm×2cm、厚さ0.2cm)を産卵床として1つ入れ、自由に産卵できるようにした。交尾翌日から雌が死亡するまで1日に1回産卵床を確認し、産卵していた場合、産卵床を交換すると共に産下卵数を数えた。ナミアメンボは1回の産卵で複数の卵を直線上に並べて産下するため、この卵のまとまりをクラッチと定義した。産下卵は深さ1cmに水を張ったプラスチックカップ(直径10cm、深さ2cm)の中に入れて、14L10D、25°Cで静置した。毎日カップを確認して孵化個体数を調べ、産卵から通常約7日で孵化するため(本文結果参照)2カ月以上経っても孵化しなかった卵は、孵化しない卵として扱った。

孵化直後の1齢幼虫を同一クラッチ内から3頭ずつ無作為に選び、70%エタノールで固定した。このクラッチは各雌が最初に産んだクラッチである。1齢幼虫は体が軟らかく、腹部が伸縮しやすいため、固定しても長さの変化しない中肢の腿節を実体顕微鏡(Nikon SMZ1500、×50)のマイクロメーターを用いて測定し、体の大きさの指標とした。なお、1齢幼虫の時点では成虫で見られるような性的体サイズ二型が見られなかったため、雄雌を区別せずに解析を行った。

本実験では、Mann-WhitneyのU検定を用い、長翅型と短翅型の保有卵数や産下卵数、卵の体積、幼虫の中肢節長の違いを比較した。また、Z検定により長翅型雌と短翅型雌の産下卵の孵化率を検定した。

結 果

野外で採集したナミアメンボの雌から採卵し羽化させた289頭のうち、雌は142頭だった。このうち、長翅型雌と短翅型雌はそれぞれ同数の71頭が羽化し、中間的な長さの翅をもつ個体は見られなかった。長翅型雌の体長は 14.9 ± 0.62 mm(±SD)で、短翅型雌の 14.5 ± 0.59 mm(±SD)より有意に大きかった(Mann-WhitneyのU検定、 $U=3898.5$ 、 $p<0.001$)。

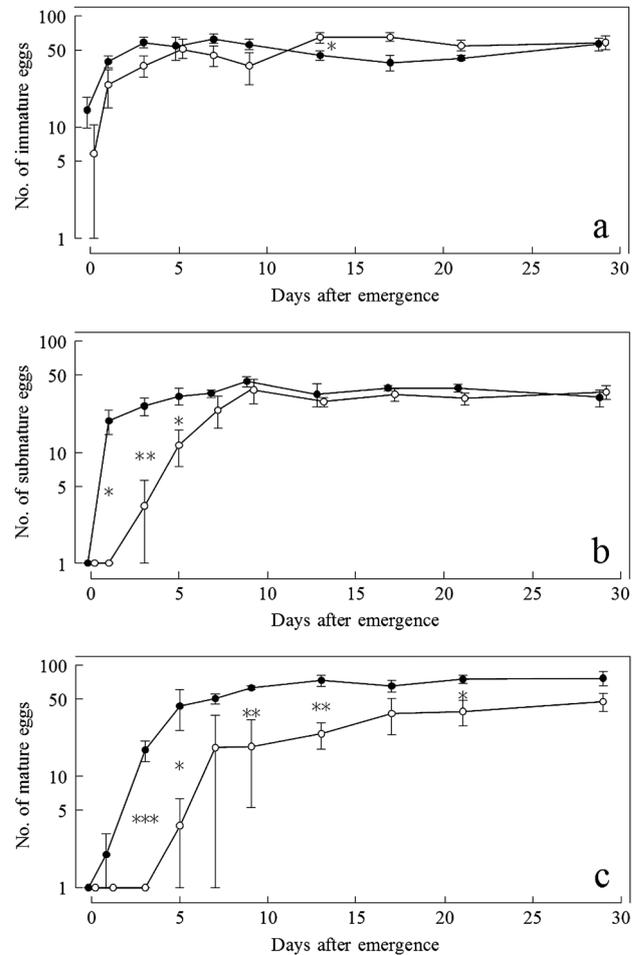


Fig. 1. Changes in the daily number of immature eggs (a), submature eggs (b), and mature eggs (c) in females of the long-winged (open circles) and short-winged (closed circles) morphs after emergence. Bars represent standard errors (* $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$; Mann-Whitney's U test).

羽化当日(0日齢)の個体を解剖すると、腹部のクチクラ内側にわずかな脂肪体が附着していたのみで、消化管などを含めても腹部内部には空隙が多かった。卵巣は小さく扁平で、左右それぞれ4本の卵巣小管が認められた。このような腹部の状態は、両型で違いが認められなかった。

前繁殖期における卵成熟過程

羽化当日の雌の卵巣小管内には未熟卵が少数しか存在せず、長翅型雌では全くもっていない個体が75%を占めていた。Fig. 1aで示したように、平均卵数は長翅雌型で約5卵、短翅雌型で約13卵となったが、両型に有意な違いは認められなかった。羽化翌日(1日齢)になると長翅型で23卵、短翅型で38卵と増加し、5日齢で両型とも50卵程度となった。長翅型雌が保有する未熟卵数はやや少なかったものの、13日齢を除き、両型で有意な差は認められなかった。5日齢を超えると、どちらの型も約50個の未熟卵を保有するようになり、29日齢頃までは、ほぼ同数の未

熟卵を保有していたといえる。

長翅型雌の場合、垂成熟卵は早くとも3日齢にならないと出現しなかった (Fig. 1b)。5日齢になると11卵となり、ほぼ上限と思われる30卵を蓄積するようになったのは9日齢以後であった。一方、短翅型雌では、羽化翌日 (1日齢) で20卵近くの垂成熟卵が確認され、長翅型雌よりも有意に多かった。5日齢には、長翅型雌の上限である約30卵に達し、長翅型雌と短翅型のもつ保有垂成熟卵数に有意差が認められなくなったのは7日齢以降であった。

長翅型雌と短翅型雌における卵生産能力の違いは保有成熟卵数に顕著に現われた (Fig. 1c)。長翅型雌の場合、成熟卵を体内で確認できるようになった日齢は5日齢であったが、短翅型雌の場合、どの個体も羽化翌日 (1日齢) には成熟卵が確認された。長翅型の保有成熟卵は29日齢になっても約40卵にすぎなかった。一方、5日齢になった短翅型雌の平均保有成熟卵数は長翅型雌の上限となる40卵にせまっていた。その後も成熟卵数は増加し、13日齢では約72卵となり、これがほぼ上限のようであった。

交尾と産卵

雄にマウントされ交尾器の挿入を受け入れた雌の日齢は、長翅型では平均11.7日、短翅型では平均11.1日で、両型に有意な差は認められなかった (Table 1)。交尾した

Table 1. Female age of accepting mating, onset of oviposition, and the copulation duration for each morph (\pm SD)

	Mating age [day]	Onset of oviposition [day]
Long-winged	11.7 \pm 3.0 (17)	14.5 \pm 3.2 (17)
Short-winged	11.1 \pm 3.1 (7)	12.6 \pm 2.4 (7)
	$U=54.5, p=0.75$	$U=35.0, p=0.12$

(): number of females examined.

Table 2. Clutch size in the oviposition order for each morph (\pm SE)

Order	Long-winged	Short-winged	
1	18.1 \pm 2.6 (17)	41.0 \pm 2.6 (7)	$U=12.0, p<0.001$
2	18.0 \pm 3.9 (17)	27.0 \pm 3.9 (7)	$U=37.0, p=0.152$
3	23.2 \pm 3.3 (17)	40.3 \pm 3.2 (7)	$U=24.0, p<0.05$
4	23.1 \pm 2.5 (17)	26.0 \pm 8.9 (7)	$U=55.5, n.s.$
5	22.7 \pm 4.1 (17)	19.7 \pm 6.3 (7)	$U=44.0, n.s.$
6	24.4 \pm 5.2 (14)	22.2 \pm 7.1 (6)	$U=40.0, n.s.$
7	23.9 \pm 3.7 (11)	20.5 \pm 7.4 (4)	$U=40.0, n.s.$
8	20.8 \pm 5.9 (10)	27.7 \pm 4.1 (3)	$U=18.5, n.s.$
9	28.5 \pm 9.5 (6)	41.0 \pm 18.0 (2)	$U=10.0, n.s.$
10	30.5 \pm 15.5 (2)	17.5 \pm 4.5 (2)	$U=3.0, n.s.$
11	11.5 \pm 4.5 (2)	9 (1)	—, —
12	4 (1)	35 (1)	—, —
13	15 (1)	— (0)	—, —

(): number of females examined.

雌の多くは、交尾後2~3日経ってから産卵を開始した。長翅型雌の平均的な産卵開始日齢は14.5日であったのに対し短翅型雌は12.6日だったが、両型に有意な差は認められなかった。

卵は、ある程度まとまったクラッチとして発泡スチロールに産下された。最初のクラッチは、長翅型雌で平均18卵、短翅型雌で平均41卵となり、有意に短翅型雌の方が多かった (Table 2)。その後の産卵は平均して2~3日おきに行われ、クラッチの大きさは産卵回数の進行と共に個体変異が大きくなり、4クラッチ目から両型間で有意な差は見られなくなった。両型で有意差が認められたのは、第1と第3クラッチにすぎない。

どのクラッチでも卵の孵化はほぼ齊一に生じた。第1クラッチの場合、卵期間は、長翅型雌の産下卵で6.9 \pm 0.3日 (\pm SE, $n=16$)、短翅型雌では7.0 \pm 0.4日 (\pm SE, $n=7$)と、有意差は認められなかった (Mann-Whitney の U 検定, $U=54.5, p=0.916$)。その後に産下されたクラッチについても、卵期間はおおむね1週間で、両型が産下した卵の卵期間に違いはなかった。すべての産下卵は複眼の形成段階まで発生を進めている。第1クラッチの場合、両型の雌の産んだ卵の孵化率はどちらも90%を超えていた (Fig. 2)。第2と第3クラッチでは、長翅型雌の産下卵の孵化率が短翅型雌のそれよりも有意に低かったが、第5クラッチまでに両型の雌が産下した卵の孵化率はいずれも80%を超えていた。しかし、第6クラッチ以降の孵化率は、短翅型雌の産下した卵が80%を超えていたものの、長翅型雌の産下卵で有意に低くなっていた。なお、短翅型の第9クラッチ以降の孵化率は2個体の雌による平均孵化率にすぎないが、20~30%近くまで減少していた。

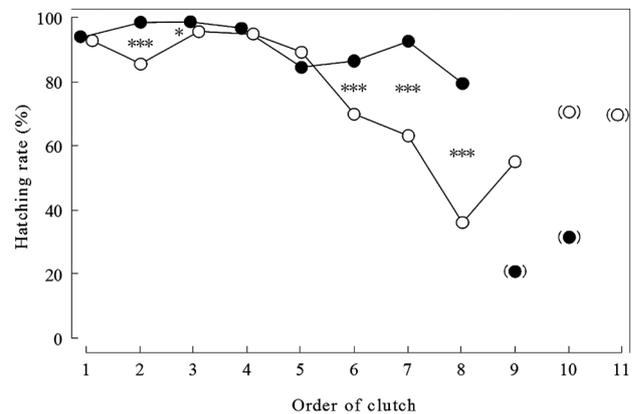


Fig. 2. Changes in the hatching rate with clutch order in females of the long- (open circles) and short-winged (closed circles) morphs. The hatching rates of the 9th and 10th clutches of long-winged females, and of the 10th and 11th clutches of short-winged females were derived from 2 clutches (* $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$; Z-test).

成熟卵と孵化幼虫の大きさ

成熟卵の体積は長翅型雌で $1.93 \pm 0.06 \text{ mm}^3$ ($\pm \text{SE}$, $n=8$), 短翅型雌で $2.19 \pm 0.06 \text{ mm}^3$ ($\pm \text{SE}$, $n=10$) と、短翅型雌の方が有意に大きかった (Mann-Whitney の U 検定, $U=47.0$, $p<0.01$). この有意差は短径に影響を受けており、長翅型雌の短径は $0.75 \pm 0.01 \text{ mm}$ ($\pm \text{SE}$), 短翅型雌では $0.79 \pm 0.01 \text{ mm}$ ($\pm \text{SE}$) ($U=8.0$, $p<0.01$) と、短翅型雌の方が有意に長かった. 一方、長径は長翅型雌で $2.59 \pm 0.03 \text{ mm}$ ($\pm \text{SE}$), 短翅型雌で $2.60 \pm 0.02 \text{ mm}$ ($\pm \text{SE}$) ($U=35.0$, $p=0.656$) で有意な差はなかった.

孵化幼虫の大きさの指標として中腿節の長さを測定したところ、長翅型雌由来の幼虫の中腿節長は $1.02 \pm 0.03 \text{ mm}$ ($\pm \text{SE}$, $n=15$) で、短翅型雌由来の幼虫の $1.04 \pm 0.01 \text{ mm}$ ($\pm \text{SE}$, $n=15$) よりも有意に小さかった (Mann-Whitney の U 検定, $U=61.0$, $p<0.05$).

考 察

不完全変態を行う昆虫類においては、羽化後性的に成熟するまでの間、成虫は摂食に専念するといわれてきた. 藤崎 (2009) によると、ホオズキカメムシ、*Acanthocoris sordidus* (Thunberg), は性的に未成熟な間は吸汁して栄養の獲得に励んでいるという. 雌が前繁殖期の間に卵生産を行ったり、羽化時にもっていた未熟卵を産下可能な大きさの卵に成熟させて蓄積する例は、モノサシトンボ、*Coperana annulata* (Selys) (Watanabe and Adachi, 1987) をはじめとして多くの種で知られるようになってきた. アメンボ類においても、雌の摂食量の増加に伴う卵生産量の増加は、*G. buenoi* Kirkaldy で報告されている (Rowe and Scudder, 1990). Harada (1992) は、ナミアメンボの短翅型雌の方が長翅型雌より産卵開始直後に多くの卵を産下することを示したが、両型の前繁殖期間の長さは異なっていたという. 本研究において、ナミアメンボの両型の雌とも、交尾を受け入れた日齢や産卵を開始した日齢に違いは認められず、羽化後、性成熟するまでに摂取した栄養はほぼ同等であったといえる. また、実験に用いた長翅型雌のすべては飛翔筋を発達させていた. したがって、もしこれらの雌が十分な量の餌を得られなかった場合、両型の卵生産過程に違いの生じた可能性はあるかもしれない.

一般に、前繁殖期の卵生産過程において、雌は日齢と共に未熟卵を成熟させていく (Lundgren, 2011). 本研究においても、未熟卵数は加齢と共に増加し、両型とも5日齢には50卵となって上限に達したようであり、翅型による違いは見られなかった. したがって、亜成熟卵へ発育させる前の段階までは、どちらの翅型でも同様に卵生産していたと考えられる.

未熟卵を亜成熟卵へ成熟させる過程とは、卵の中に卵黄を充填する過程であるため、多くの栄養が必要になり、餌

不足の雌では卵成熟が遅れたり (Watanabe et al., 2011)、産下卵数が減少したり (Kaitala, 1991) することが報告されている. 本研究の場合、どちらの型にも同量の餌を与えたにも関わらず、長翅型雌における亜成熟卵の生産量の増加速度は短翅型雌と比べて遅く、9日齢にならないと、先行する短翅型雌の亜成熟卵数とほぼ同数にならなかった. しかし、結果的に、11日齢 (=性成熟直前) には両型ともほぼ同数 (30個ほど) の亜成熟卵を蓄積していた. このことは、交尾後間もなく、蓄積していたすべての成熟卵を産下してしまえば、次回以降の産卵のために用意されていた亜成熟卵の数は両型で等しくなることを意味している.

亜成熟卵から成熟卵への成熟過程では、卵黄を蓄積させるだけでなく卵殻の形成のためにさらに多くの栄養を必要とするに違いない (Watanabe, 1992). 本実験において、成熟卵の生産速度に翅型間で大きな違いが認められた. 翅型によって雌体内で保有している成熟卵数に違いが生じる例は、ヒメコガタコオロギなどによって報告されている (Tanaka, 1993). Roff (1984) によると、フタホシコオロギ属の一種 *Gryllus firmus* Scudder の短翅型雌の生涯産下卵数は長翅型雌の1.6倍になったという. ナミアメンボの場合、交尾した雌が産卵を開始する13日齢の時、長翅型雌は短翅型雌の半数以下しか成熟卵を保有していなかった. 長翅型は成熟卵だけでなく、飛翔筋の維持にも栄養を必要としたためといえよう. 最初のクラッチの大きさはこれらの保有成熟卵数を反映し、第2クラッチと併せた2つのクラッチで交尾前に蓄積していたほぼすべての成熟卵を産みきったと考えられた. 第4クラッチ以降で有意差がなかったことは、その後、両型の雌は同様に卵を生産していた可能性が高い. なお、交尾という刺激が卵生産を促進するという種は多いものの (Loher and Edson, 1973)、本実験では、複数回交尾を行わせなかったため、ナミアメンボにおける交尾経験と卵生産の関係は不明である.

ナミアメンボの短翅型雌の成熟卵は、長翅型雌のそれより大きく、孵化幼虫も大きかった. ナガカメムシ類の一種 *Horvathiolus gibbicollis* (Costa) の短翅型でも同様の傾向が見られ、長翅型と比べて多くの大きな卵を産めたのは、短翅型の方が卵1つ当たりに多くの栄養を投資したためかもしれないと Solbreck (1986) は述べている. 一般に、大きい卵から孵化した子は体サイズが大きく生存率も高いといわれ (星野・西村, 2001)、ナミアメンボの場合も、大きい孵化幼虫は餌資源などをめぐる生存競争において有利となる可能性がある. 羽化した水域でしか繁殖ができない短翅型は卵の数だけでなく、1つ1つの成熟卵への投資量を多くし、質も高めていると考えられた.

両型の卵生産過程には羽化後間もない時期から差が生じており、短翅型は1日齢から成熟卵を有し、繁殖期に入る前までに多くの成熟卵を蓄積させていた. その結果、短翅

型は交尾直後から多くの卵を産下できたと考えられる。一方、原田(2004)は、長翅型の個体が前繁殖期に飛翔することが多いと述べた。本実験では前繁殖期の長翅型の個体に飛翔を許さなかったが、飛翔筋維持のため、前繁殖期における卵生産が影響を受けた可能性がある。

摘 要

夏の開放水面において同所的に生息しているナミアメンボ、*Aquarius paludum* (Fabricius), の長翅型と短翅型の産卵戦略を明らかにするため、飼育し羽化させた未交尾雌を解剖して保有卵を数え、日当たり産下卵数を比較した。卵巣内の未熟卵の数は日齢と共に増加し、両型とも5日齢には50卵を数えた。亜成熟卵の生産は、短翅型雌では1日齢から、長翅型雌では3日齢を過ぎてから開始された。亜成熟卵が30卵まで蓄積されるのにかかる期間は、短翅型雌では5日間となり、長翅型雌より早かった。そのため、短翅型雌は1日齢ですでに少数の成熟卵が出現しており、13日齢までに70卵程度が蓄積されていた。これに対して、長翅型雌は5日齢になってから成熟卵が観察され始め、13日齢になっても30卵程度しか蓄積していなかった。どちらの型も交尾は11日齢から受容し、その2日後から産卵が開始された。前繁殖期の期間に違いはなかった。交尾直後は、短翅型の方が多くの卵を産下した。短翅型雌の成熟卵は長翅型雌よりも大きかった。これらの結果を、両型の移動能力の違いから考察した。

引用文献

- Batorczak, A., P. Jahlbínski and A. Rowiński (1994) Mate choice by male water striders (*Gerris lacustris*): expression of a wing morph preference depends on a size difference between females. *Behav. Ecol.* 5: 17–20.
- Fairbairn, D. J. (1988) Adaptive significance of wing dimorphism in the absence of dispersal: a comparative study of wing morphs in the waterstrider, *Gerris remigis*. *Ecol. Entomol.* 13: 273–281.
- Fujisaki, K. (1986) Reproductive properties of the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera: Lygaeidae), in relation to its wing polymorphism. *Res. Popul. Ecol.* 28: 43–52.
- 藤崎憲治 (2009) カメムシはなぜ群れる? 離散集合の生態学. 京都大学学術出版会, 京都. 279pp. [Fujisaki, K. (2009) *Why Do Stink Bugs Aggregate?* Kyoto University Press, Kyoto. 279pp.]
- Harada, T. (1992) The oviposition process in two direct breeding generations in a water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius). *J. Insect Physiol.* 38: 687–692.
- Harada, T. (1993) Reproduction by overwintering adults of water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius). *Zool. Sci.* 10: 313–319.
- 原田哲夫 (2004) アメンボ—その変幻自在な分散の調節—。飛ぶ昆虫, 飛ばない昆虫の謎(藤崎憲治・田中誠二 編)。東海大学学術出版会, 神奈川, pp. 27–36. [Harada, T. (2004) Water strider: the variable regulation of flight. In *Flight and Phase Polymorphism of Insects* (K. Fujisaki and S. Tanaka, eds.). Tokai University Press, Kanagawa. pp. 49–62.]
- Harada, T. and K. Taneda (1989) Seasonal changes in alary dimorphism of a water strider, *Gerris paludum insularis* (Motschulsky). *J. Insect Physiol.* 35: 919–924.
- Higashi, T. and M. Watanabe (1993) Fecundity and oviposition in three skimmers, *Orthetrum japonicum*, *O. albistylum* and *O. triangulare* (Odonata: Libellulidae). *Ecol. Res.* 8: 103–105.
- 星野 昇・西村欣也 (2001) 水生生物種に共通の一般原則: モデルで考える。水生動物の卵サイズ—生活史の変異・種分化の生物学—(後藤 晃・井口恵一郎 編)。海游舎, 東京, pp. 103–128. [Hoshino, N. and K. Nishimura (2001) Common rule of aquatic animals. In *Evolutionary Biology of Egg Size in Aquatic Animals* (A. Goto and K. Iguchi, eds.). Kaiyusha, Tokyo, pp. 103–128.]
- Kaitala, A. (1991) Phenotypic plasticity in reproductive behaviour of waterstriders: trade-offs between reproduction and longevity during food stress. *Funct. Ecol.* 5: 12–18.
- Kaitala, A. and L. Huldén (1990) Significance of spring migration and flexibility in flight-muscle histolysis in waterstriders (Heteroptera, Gerridae). *Ecol. Entomol.* 15: 409–418.
- Kishi, M., T. Harada and J. R. Spence (2002) Adult flight in a water strider exposed to habitat drydown in the larval stages. *Naturwissenschaften* 89: 552–554.
- Loher, W. and K. Edson (1973) The effect of mating on egg production and release in the cricket *Teleogryllus commodus*. *Entomol. Exp. Appl.* 16: 483–490.
- Lorenz, M. W. (2007) Oogenesis-flight syndrome in crickets: age-dependent egg production, flight performance, and biochemical composition of the flight muscles in adult female *Gryllus bimaculatus*. *J. Insect Physiol.* 53: 819–832.
- Lundgren, J. G. (2011) Reproductive ecology of predaceous Heteroptera. *Biol. Control* 59: 37–52.
- Muraji, M. and F. Nakasuji (1988) Comparative studies on life history traits of three wing dimorphic water bugs *Microvelia* spp. Westwood (Heteroptera: Veliidae). *Res. Popul. Ecol.* 30: 315–327.
- Rankin, M. A., M. L. McAnelly and J. E. Bodenhamer (1986) The oogenesis flight syndrome revisited. In *Insect Flight: Dispersal and Migration* (W. Danthanarayana, ed.). Springer, Berlin, pp. 27–48.
- Roff, D. A. (1984) The cost of being able to fly: a study of wing polymorphism in two species of crickets. *Oecologia* 63: 30–37.
- Roff, D. A. (1986) The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution* 40: 1009–1020.
- Rowe, L. and G. G. E. Scudder (1990) Reproductive rate and longevity in the waterstrider, *Gerris buenoi*. *Can. J. Zool.* 68: 399–402.
- Solbreck, C. (1986) Wing and flight muscle polymorphism in a lygaeid bug, *Horvathiolus gibbicollis*: determinants and life history consequences. *Ecol. Entomol.* 11: 435–444.
- Spence, J. R. (1989) The habitat templet and life history strategies of pond skaters (Heteroptera: Gerridae): reproductive potential, phe-

- nology, and wing dimorphism. *Can. J. Zool.* 67: 2432–2447.
- Tanaka, S. (1993) Allocation of resources to egg production and flight muscle development in a wing dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. *J. Insect Physiol.* 39: 493–498.
- 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 Y. Adachi (1987) Fecundity and oviposition pattern in the damselfly *Coperia annulata* (Selys) (Zygoptera: Platycnemididae). *Odonatologica* 16: 85–92.
- Watanabe, M., D. Suda and H. Iwasaki (2011) The number of eggs developed in the ovaries of the dragonfly *Sympetrum infuscatum* (Selys) in relation to daily food intake in forest gaps (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 40: 317–325.
-