

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

小原 嘉 明

東京都 東京農工大学生物学研究室

昭和 39 年 3 月 18 日 受領

前報 (小原・日高, 1964) ではモンシロチョウの探雌飛翔中の雄と静止中の雄との間に見られる行動を解析したが、本報では雌の交尾拒否姿勢についてのべる。

前報にも記したように探雌飛翔中の雄は、静止雌を見つけるとすぐそれに近づいて交尾しようとする。このときの雌の示す反応には二通りある。一つは見たところ何ら特別な行動をとらずに静止状態をつづける反応である。この場合近寄ってきた雄は直ちにこの雌と交尾する。もう一つの反応はこれとまったく異なる。すなわち雌は翅を開き、腹部を垂直に立てる。この場合以下にのべるような理由によって、近寄ってきた雄との交尾は機械的に阻止される。著者はこの翅を広げて腹部を持上げる姿勢を‘交尾拒否姿勢 (mate-refusal posture)’と名づけ、これについて若干の調査を試みた。

観 察

野外で静止中の雌に飛翔中の雄が近づくと、しばしば‘この交尾拒否姿勢’が見られる。雌は急激に翅を開き、開いた状態でとめる。多くの場合、翅は水平の位置をこえてほぼ 200° くらい、つまり胴と両翅端を結ぶと屋根形になるくらいまで開かれる。同時に腹部はつけ根から $60-90^\circ$ の角度で上方へ曲げられる。交尾器が開かれることも多い (第 1 図)。この姿勢はいわゆる強迫姿勢の典型のような印象を与える。雄がまわりを飛回っている間、雌は硬直したようにその姿勢をとりつづける。

正常な交尾行動の機構については現在調査中であるが、雄はまず雌のわきに同じ方向をむいてとまる。そして翅を閉じている雌の腹端にじぶんの腹端を近づけ、交尾器で雌の交尾器を外側からはさみ交



第 1 図 飼育箱内で近づいてきた雄 (左) に対して交尾拒否姿勢をとって反応する雌 (右)。野外においても同様の反応が見られる。

尾する。

したがって雌が上記のような姿勢をとると、雄が雌に並んでとまることも、腹端を接することも、雌の交尾器をはさむこともできなくなり、交尾は機械的に阻止される。

雌のこのような姿勢とその機械的效果については、すでに Petersen and Tenow (1954) がモンシロチョウの近縁種 *Pieris napi* と *P. bryoniae* について報告し、これを *Abwehrstellung* (防御姿勢) とよんでいる。さらに他のチョウにおいても同様な反応があることを Magnus が確かめており、また *Drosophila* の雌でも同様の行動が知られている (Spieth, 1947)。日本のモンシロチョウについては新村 (1950) がその意味を指摘しているが、それがどのような研究の結果なのか明かでない。いずれにせよ日本のモンシロチョウについて、この行動の実験的研究は行われていない。さらに Petersen and Tenow (1954) は「交尾を望まぬ雌がこの姿勢をとっている」とのべているが、この表現には問題がある。そこであらためてもうすこし基本的な点について実験的な検討を加えることにした。

実験および結果

1. まず交尾拒否姿勢をとる雌ととらない雌にはどういった違いがあるか、という点に注目した。これまでの観察によって、産卵中の雌や羽化後かなりの日数のたった雌は、雄の接近に際して容易にこの姿勢をとるらしいこと、これに反して羽化直後の雌はこの姿勢をとることなく直ちに交尾をおこなうらしいことが示されている。したがって雌が交尾拒否姿勢をとるか否かは、その雌の交尾経験の有無によるものと推定される。そこでこれをたしかめるために次の実験を行なった。

外部生殖器原基のちがいを利用してサナギのときに雌雄を見分け、雌雄を別々のケージに入れて羽化させた。こうして得られた確実に未交尾の雌と雄の一对を同一ケージに移し、そのときの雌の行動を観察した。

観察された 15 対のすべてにおいて、雌は雄の接近に対してまったく拒否姿勢をとることなく、両者は間もなく交尾した。

交尾したものはそのまま放置して交尾を完了させ

た。こうして得られた確実に既交尾の雌を、交尾完了 2, 3 時間後に別のケージに移し、そこへ数頭の雄を放ってそのときの雌の行動を観察した。

この場合には、雄が接近してくるとすべての雌は典型的な交尾拒否姿勢をもって反応した。

どちらの場合にも雄が未交尾であるか既交尾であるかは、雌の反応には影響を与えなかったように思われる。この交尾拒否姿勢が既交尾の雌にはつねに見られる反応であることは、別の実験でも確かめられた (第 1 表)。

第 1 表 4 頭の既交尾雌と 5 頭 (うち精巣除去雄 1) の雄とをそれぞれ一対ずつ同一ケージに入れて、雌の交尾拒否姿勢の有無をしらべた結果。+ は交尾拒否姿勢を示したことを示す。雌 IV - 雄 II は雄 II がにげて実験不可。

| | | ♀ I | ♀ II | ♀ III | ♀ VI |
|------|-----|-----|------|-------|------|
| ♂ | I | + | + | + | + |
| ♂ | II | + | + | + | |
| ♂ | III | + | + | + | + |
| ♂ | IV | + | + | + | + |
| 精巣除去 | | + | + | + | + |

2. つぎに既交尾雌の交尾拒否姿勢を解発させる因子に注目した。

上の実験の過程で、雌は雄が近くにいても雄が静止しているかぎり交尾拒否姿勢をとらないことが観察された。いっぽう雌は雄が近くに飛んできたり、あるいはそばから飛去ったりするときにはただちに交尾拒否姿勢をとった。このことから雌の交尾拒否姿勢を解発するものは動いている雄の翅であることが想像される。

前報でのべたようなモデルを使って野外で実験してみたところ、上の考えを確かめることができた。すなわち既交尾の雌は、雄のモデルを回転させながら近づけたり近くをかすめて動かししたりしたときには、かならず明瞭な交尾拒否姿勢を示したが、モデルの動きをとめるとまたもとのとおり翅を閉じた静止の姿勢にもどった。そして再びモデルを動かすとそのたびごとに交尾拒否姿勢が解発された。

このとき雌のモデルを用いても、静止中の雌に同様な交尾拒否姿勢を解発することができたから、こ

の姿勢を解発するものは単にある物体の動きであって、その物体の光学的性質にはよらぬようにおもわれた。そこで別種のチョウであるモンキチョウ (*Colias hyale poliographus*) に対するモンシロチョウの既交尾雌の反応を見た。その結果モンシロチョウ雌の反応はまちまちかつ不明確で、明瞭な交尾拒否姿勢を示したのもあり、まったく反応しないものもあった (第2表)。しかしモンシロチョウ雌の交尾拒否姿勢を解発するものは、必ずしもモンシロチョウの雄の翅ばかりではない、ということを確認するには十分であった。

第2表 モンキチョウ (雄3頭, 雌1頭) に対してモンシロチョウの既交尾の雌 (4頭) が交尾拒否姿勢を示すかどうかを見た実験の結果。+: 交尾拒否を示す, -: 交尾拒否を示さず, ±: どちらとも判断できず。

| <i>Pieris rapae</i> (♀) | A | B | C | D |
|----------------------------|---|---|---|---|
| <i>Colias hyale</i> | | | | |
| I (♂) | - | - | ± | - |
| II (♂) | + | ± | ± | - |
| III (♂) | + | ± | ± | - |
| IV (♀) | + | + | ± | - |

考察および結論

以上の観察, 実験およびその結果から既交尾雌の交尾拒否姿勢について考察してみた。

1. 機構について: 実験2からもわかるように, この反応は雄の翅を動かすことによって容易に解発できる。これは生得的 (遺伝的) な反射反応のようにおもわれる。雄の翅の作り出す光学的刺激が雌の複眼に刺激として作用すると, いわゆるIRM (Innate Releasing Mechanism—生得的解発機構) が働いて, 交尾拒否姿勢がとられるものと考えられる。その際リリーサーとして働くためにはある一定の光学的特徴が必要であるらしい。モンキチョウに対する反応が一定でなかったのはこのためであろうと想像される。

2. その意義について: この拒否反応を示すのが既交尾の雌だけであり (実験1), この姿勢にある雌の交尾に成功した雄の観察例が一つもないことか

ら, この姿勢の機能は一度交尾した雌の再交尾を防ぐことにあると思われる。実際, 雄の綿密な探雌行動と強引なほどの交尾攻勢, さらに平均1時間から1時間半におよぶ交尾時間とを考えると, 交尾拒否姿勢には少なくとも上にのべた点においてかなり重大な意義があると考えられる。

3. この行動の起原について: 雌の翅を広げて腹部をもち上げるこの行動は, 肥大した腹部の重心を前方にうつして飛立とうとする行動の一部であり, 雄の flutter response と同様に飛び立ちの初発行動が定型化したものと想像されるが, これについては現在研究中である。

4. 交尾拒否姿勢の信号的機能について: 最後にこの姿勢の信号的機能について若干考察しておきたい。この姿勢には実際的な交尾拒否の機能のほか, 近寄ってきた雄を回避させて追払う信号刺激としての機能があるのではないかという想定も可能である。これをたしかめてみるために観察をおこなった。観察は野外でおこなわれ, 飛翔雄が雌の交尾拒否反応を認知してからその後どのような行動をとるかに注意をはらった。その結果雄の行動には大別して二通りあることがわかった。すなわち比較的すみやかに飛去る場合と, 雌が拒否姿勢をとっているにもかかわらず強引に交尾しようとするところをみる場合とである。その両者の数を記録したものを第3表にかかげてある。この結果をみれば明らかなように, 交尾拒否姿勢に上述のような信号的機能を認めることは不可能である。

第3表 交尾拒否姿勢を認知した飛翔雄のその後の行動の観察結果。飛び去り: 比較的すみやかに飛び去る。下段は雌にまつわりついたり交尾しようとするところみたまの (実際的な交尾は不可能)。

| | |
|---------------------|------------|
| 飛び去り | 11 (28.2%) |
| 徘徊, 接触および交尾しようとする行動 | 28 (71.8%) |
| 合計 | 39 |

しかし雄に二通りの行動型が見られることは注目し値する。その理由の一つとして雄自身の性的衝動の大小があげられるが, これは研究中である。いづれにせよ, 全体の30%弱ではあるが11頭の雄が比較的すみやかに飛立ったことは, それが遺伝的に決定されているにせよ, この姿勢が一応信号としての

機能を発揮しはじめているのではないかと考えられる。行動の進化の上で注目すべき問題であるといえよう。もちろん確かなことはさらに多くの綿密な研究を待たねばならないが、雄の flutter response と同様にこの交尾拒否姿勢も信号刺激として確立の途上にあるのかも知れない。

文 献

MAGNUS, D. Personal communication to B. Petersen.

新村太郎 (1950) 蝶の一生. 岩波写真文庫, p. 54.

小原嘉明・日高敏隆 (1964) モンシロチョウ (*Pieris rapae crucivora*) の配偶行動に関する研究 I. 探雌飛翔雄に対する静止雄の 'flutter response' について. 動物学雑誌 73: 131—135

PETERSEN, B. AND O. TENOW (1954) Studien am Rapsweissling und Bergweissling (*Pieris napi* L. und *Pieris bryoniae* O.). Isolation und Paarungsbiologie. Zool. Bidrag Uppsala 30: 169—198.

SPIETH, H.T. (1947) Sexual behaviour and isolation in *Drosophila*. I. The mating behaviour of the species of the *willistoni* group. Evolution 1: 7

ABSTRACT Mating Behaviour of the Cabbage White, *Pieris rapae crucivora* II. The 'Mate-refusal Posture' of the Female. Y. OBARA (Biological Laboratory, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo) Zool. Mag. 73: 175—178. (1964)

As briefly noted in the previous paper (Obara and Hidaka, Zool. Mag. 73: 131—135), males of the cabbage white butterfly flying in search of females immediately approach any resting female they find. The female responds to the approaching male with either one of the following responses: 1) she stays motionless and permits the male to mate her, 2) she abruptly opens her wings and lifts her abdomen upright, copulation being mechanically prevented. This second response and its mechanical effect have been pointed out by Petersen and Tenow (1954) in *Pieris napi* and *P. bryoniae* (Abwehrstellung) as well as by Magnus in other butterflies. For the *Pieris rapae crucivora* of Japan, Niimura

(1950) described the same behaviour, but no analytical attempts were made hitherto. The present paper deals with some experimental results on this 'mate-refusal posture' of *Pieris rapae crucivora* female.

Males and females were separated within their pupal period by genitalia-anlage inspection. Such 'never-mated' pair of a male and a female were put in a cage and their behavior was observed. In 15 cases observed, all females stayed motionless during the male's approach and copulation took place without any hindrance. Those pairs which thus copulated were not disturbed until the end of copulation. Then, 2-3 hours after the termination of copulation, these 'mated' females were transferred to a cage with several males. Here, all females responded to the approach of males with the typical mate-refusal posture. Another series of experiments (Table I) indicated that this posture is regularly taken by mated females upon the approach of males. It will therefore be safe to conclude that this 'mate-refusal posture' is a response characteristic to mated females and is never released in virgin females. One complete copulation seems sufficient to change the psycho-physiological state of a female butterfly.

This response appears to be of reflex nature. Experiments with models demonstrated the importance of the wing movement of the male as a releasing stimulus of this posture. Female wings were also effective, but the models of another species, *Colias hyale poliographus* (males and females) failed to release a regular and typical response. Optical features of the object seem to play an important rôle as well as motion.

It seems likely that the mate-refusal posture has some ecological significance in preventing excess copulation of once mated and fertilized females. Field observations revealed, however, that this posture has no apparent signaling function. That about 30% of males soon flew away from the female taking this posture appears to suggest that its ritualization is now in progress. (Received March 18, 1964)