

特集：昆虫の翅多型〔1〕

ウンカ類における翅多型：その多様性と意義

前 三重大学生物資源学部 ^{きし}岸 ^{もと}本 ^{りよう}良 ^{いち}一

はじめに

有翅亜綱では一対の中胸翅と一対の後胸翅を持つが、この翅が二次的に退化したり消失したものがある。これに対して脚のほうはほとんど変化がないし、頭部や生殖節の付属肢も種内や近縁種間の変異は少なく、翅が生活史の変化に対応して変化しやすいことを示している。変化したものと正常なものとは並立するとき翅多型と呼ばれ、その出現機構や存在意義は興味深い。翅多型はいろいろな科で発達しているが、半翅目の中の植物吸汁性のアブラムシ類、ウンカ類、カメムシ類、捕食性のアメンボ類についての研究が多い。これは害虫としての重要性に負うところが大きいが、その半面研究対象が害虫に偏るおそれもある。

翅多型が一つの個体群の中で併存するためには、季節や生息場所が変わるとき翅型間で綱引きのようなことが起こり、併存が種全体としては有利に働くと考えるのが妥当なところであろう。例えば長翅型は翅とこれを動かす飛翔筋の発達に多くのエネルギーを必要とし、また産卵前期間も長いので目の増殖という点では不利であるのに対して、短翅型は翅の発達に要するエネルギーを繁殖に使えるし、産卵前期間が短いという利点がある。一方、新生息地を求めて移動分散するという点では長翅型が明らかに有利であるが、移動に伴う危険もあり、季節を誤れば移動は全くむだになる。いろいろな種を調べていくと、よく似た生活史を持ちながら違った翅多型様式を示すものがあり、その多様性の大きいことがわかる。一つの科または亜科はそれに属する種が互いに牽制しつつ、あるいは補完しつつ生息環境を埋めているように見える。どのような生息条件に適応して翅多型が発達したか、どのような利点があるかは、一つの生息域にすむできるだけ多くの種（全種）について考えなければならないであろう。

I ウンカ類 (Delphacidae) の生活

ウンカ上科 (Fulgoroidea) にはウンカ科をはじめ 20

科が含まれ、アオバハゴロモ科 (Flatidae) など少数の農業害虫を含む科もあるが、大部分はあまり目立たないが変化に豊かな形や生活史（土中や樹皮下生活など）を持つ小型の吸汁性昆虫で、近年生活史の研究対象として注目されるようになった (NAULT and RODRIGUEZ eds., 1985; DENNO and PERFECT eds., 1994)。

ウンカ科はウンカ上科の中ではアリズカウンカ科 (Tettigometridae: 幼虫は土中生活) について原始的な科で、この科だけに豊富な翅多型が発達している。記載された種数は最も多いが、翅多型や生活史についての研究はまだ十分とはいえない。東アジアでは種数も豊富であり、個体数密度も概して高い。日本では作物害虫として 20 種があげられている (農林有害動物・昆虫名鑑, 1987) が、生活史に関する研究もほとんど重要害虫に限られてきたといえよう。

日本産ウンカ科は幾つかの亜科からなる。セスジナガウンカ (Stenocraninae), コブウンカ (Tropidocephalinae), タケウンカ (Stirominae), ホソミドリウンカ (Saccharosydinae) 亜科ではセスジナガウンカ亜科以外は種数も少なく、長翅型しか出現せず (ヤスマツナガウンカは前後翅とも変形して飛翔できないが短翅型とはいえない), 2 翅型が現れるのはヨシウンカ (Chlorioninae), ザオウンカ (Kelisiinae, 本文には含まれていない) 亜科と種数の多いウンカ亜科 (Delphacinae) である。越冬は休眠状態にある成虫、幼虫、卵のほか低温による発育の遅れや停止によると思われるものが幾らかある。食草はイネ科とカヤツリグサ科 (セスジナガウンカ亜科のうちの多く) に偏っており、ほかにはイボクサ (ツユクサ科) にクロウンカ、ミゾソバ (タデ科) にシロカタウンカ、ミズイモ (サトイモ科) にタロイモウンカが寄生する (南西諸島) 程度である。タケウンカがタケ類を食草とし木本性といえるかもしれないが、ほかには木本植物に寄生する種は日本本土にはいない (以下、ウンカ種名はウンカを略したカタカナで、寄主植物名はウンカ種名のあとに (カタカナ) で示す)。

生息環境は、湿度の高い池、沼、海岸、低湿地、休耕水田から、乾燥した畑地、路傍、土手、山間の荒地にまたがっている。いずれも日当たりの良い、寄主植物の単純植生またはそれが優占する場所で発生数が多い。大

型植物(例えばヨシやマコモ)には大型種, 小型植物(シバ, ギョウギシバ)には小型種がすみ, 植物の大きさ(例えば草丈)とウンカの大きさ(例えば体長)の間には高い相関が見られる。飛び立った長翅型成虫は一時的に寄主以外の植物上に着陸することがあり, 寄主植物の取り扱いには注意を要する。

II ウンカ科における翅多型

ウンカ科における翅多型の問題点は, 長翅型を原形とするウンカ科においてイネ科植物を主な食草に限定しつつ比較的豊富な種群に分化してきた過程で短翅型との併存がどのような役割を果たしたかを明らかにするものといえよう。東海～近畿地方(一部関東, 南西諸島)産約50種(図-1に一部を示す)について野外調査または室内飼育したが, 日本新分布4種, 未同定少数個体種2種(議論には含まれない)が発見された。野外調査はバキューム型採集機と捕虫網を併用した。

ウンカ類の翅多型の形態的特徴を雌の翅端長/体長で示すと, 短翅型ではタテヤマヨシ(ヨシ), *Delphacodes nigriella*(仮称: ヒメクロ, チゴザサで飼育はできたが十分とはいえない)が最も小さく約0.5で翅は顕著に退化している。全体的には体長との相関は見られず0.5～0.8である。この比が1に近いかそれを超えるもの, クワハラ(クサヨシ), カヤ(ススキ)では長翅型にかなり接近し, 中翅型といえるかもしれないが, 他種の短翅型と連続している(図-2)。一つの種の中で中間型が得られるこ

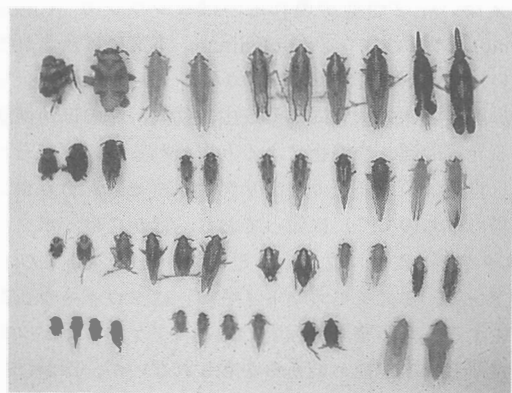


図-1 日本産ウンカ類の例

各組み合わせのうち右が雌, 左が雄, 4個体がならんでいるのは長翅型(右)と短翅型(左)。上第1列右からテラウチ(夏型), エゾナガ, エゾナガ(黒斑型), タマガワナガ, ヒロズ, 2列 ホソミドリ, トビイロ, セジロ, ヒメトビ, ゴマフヒラアシ, 3列 コブ, タテゴト, タロイモ, クワハラ, シロオビ, 4列 タテヤマヨシ, クロ, サメシマ, チビ。

とがあるが例外的である。一方, 長翅型ではホソミドリ(マコモ)とホホグロ(ススキ)でこの比が高いが, これを除けば1.2～1.3で体長との相関は見られない。長翅型だけの亜科でもこの比は同じかまたはコブウンカ亜科ではむしろ低い。

III 短翅型率の雌雄相関による翅型様式

個体群中の2翅型の比率は季節や生育条件によって変わるが, この変化は雌雄間で異なる。翅多型の種間差異の一つの指標としてその相関をとると幾つかの型に分けることができる(図-3)。

1 MM型

雌雄ともに長翅型しか現れない種。セスジナガウンカ, コブウンカ, タケウンカ, ホソミドリウンカ各亜科の種はすべてこの型に入る。ウンカ亜科ではわずかにハコネホソ(ススキ)だけがこの型にはいるが, ほかの種で野外ではいまだで発見されなかった翅型が飼育条件下で出現することがしばしばあり, この種でも全く短翅型が出ないかどうか今後検討してみたい。この型にはかなり灯火に飛来する種もあるが, 移動性が高いというほどではない。

2 BM型

雌では2翅型が現れるが, 雄では長翅型だけもしくは

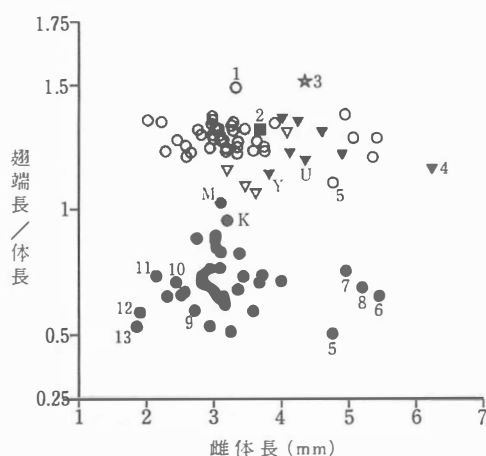


図-2 ウンカ科(雌)における体長と(翅端長/体長)比の相関

1: ホホグロ, 2: ハコネホソ, 3: ホソミドリ, 4: テラウチ, 5: タテヤマヨシ, 6: クロスジオオ, 7: サッポロ, 8: ヒロズ, 9: セスジ, 10: サメシマ, 11: タテゴト, 12: チビ, 13: ヒメクロ, ▼: セスジナガウンカ類 (U: ウプサラ産 *Stenocranus minutus*, Y: ヤスマツ), ▽: コブウンカ3種, K: クワハラ, M: カヤ。熱帯産も含めて, 短翅型(●)は37種, 長翅型は54種について示した。

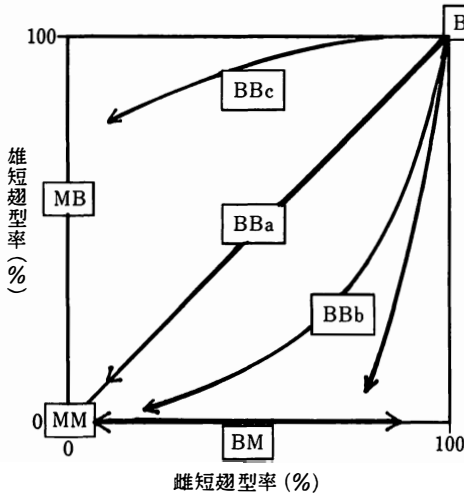


図-3 ウナカ科各種における短翅型率の雌雄相関の各型

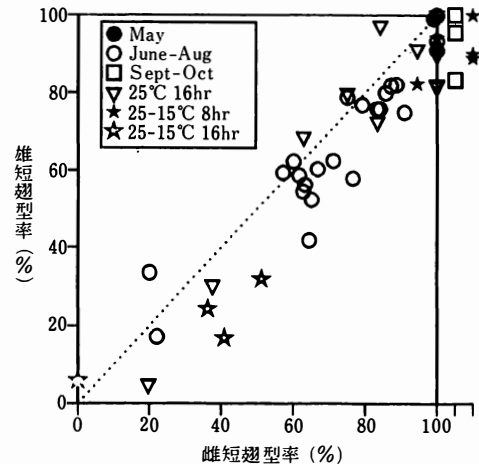


図-4 ニセトビロウナカにおける野外調査、室内飼育 (16, 8時間照明) による短翅型率の雌雄相関

短翅型が非常に少ない種。セジロ(イネ), セジロモドキ(メヒシバ), ヒエ, *Tagosodes pusanus* (仮称ネッタヒエ, いずれもイヌビエ) は熱帯原産種で, 夏の間は長距離分散して温帯でも1年性イネ科植物の上で増殖する。雌では好適生育条件(高品質の餌, 低密度)下で短翅型率が, 不適当になると長翅型率が増加する。短翅型率は中程度ないし低い。雄の短翅型は長年の研究でも見つからない(セジロではウナカシヘンチュウに寄生された雄に短翅型が出る)。これらの種では休眠現象とは関連がないが, 短日(8時間照明)下で雌の短翅型率が少し増加する。

温帯産種ではセスジ(スズメノヒエ), クロスジオオとタチヤマヨシ(ヨシ)がこれに入るが, 後の2種ではまれにオスにも短翅型(今までの調査でそれぞれ2個体)が得られ, またセスジでも越冬明け個体の中には(翅端長/体長)比が1に近いものが今までに5個体得られ, 中翅型と考えてもよいが, 典型的な長翅型と連続しているので, さらに解析する必要がある。いずれの種でも雌の短翅型率は越冬世代で非常に高く, 夏~初秋には長翅型率が20~50%になる。したがって熱帯産のBM型とは別扱いしたほうがよいかもしれないし, 次のBBb型と完全に区別することはできないかもしれない。

3 BB型

雌雄ともに2翅型が現れるが, どちらの短翅型率が優勢かによって3型に分けられる。

(1) BBa型

短翅型率が雌雄平行して変動する型で, 安定した標準型といえよう。発生数の多いニセトビロとトビロモ

ドキ(アシカキ), クワハラ(クサヨシ), サメシマ(チゴザサ)のほか, クロモンヒラアシ(アキメヒシバ), ゴマフヒラアシ(チガヤ), サツポロトビ(ケカモノハシ), 日本新分布種 *Ecdelphax dentata* (仮称チガヤチャイロ; チガヤ), *Numata corporaali* (仮称チガヤシロ; チガヤ), *Indozurriel dantur* (仮称ミスジウナカ; ウシノシツペイ), *Laoterthrona testacea* (仮称トグシバウナカ; トグシバ)もこれにはいる。これらはいずれも多年生のイネ科植物(アキメヒシバは一年生)に寄生するが, いずれも春世代(5月)と秋世代(9~10月)では短翅型率が非常に高く, 夏世代(6~8月)では長翅型が低率(ゴマフヒラアシ)または高率(トグシバ)に現れることもあるが, 多くの種では中程度である。25~15°C, 8時間照明下で飼育すると幼虫期の休眠を経過するか否かにかかわらず短翅型が, 16時間照明下では長翅型が高率で現れる。長翅型率は飼育密度を高くすると16時間では顕著に増加するが, 8時間ではほとんど増加しない。ニセトビロでの調査結果を図-4に示す。

(2) BBb型

短翅型率は変動するが雌のほうが常に高いという, 移動の役割の性的差異を考えるとBM型につながる型と思われる。雌雄ともに短翅型率の変動幅の広い場合の例として熱帯から温帯まで分布圏の広いシロウスでは, 越冬世代(1~5月)には短翅型率は雌雄ともに非常に高いが, 夏世代(6~8月)には長翅型率が増加し, 雌で50%くらい, 雄で80~90%に達する。秋冬期には短翅型率が再び増加する(図-5)。BBa型の場合と同様16時間照明下では長翅型率は高く, 飼育密度が高くなると顕著に増

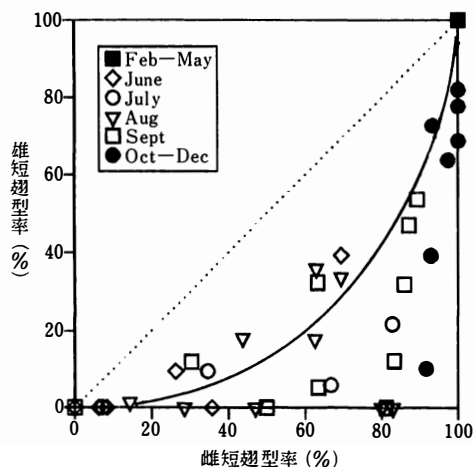


図-5 シロズウンカ (*Toya propinqua*) における発生時期別短翅型率の雌雄相関

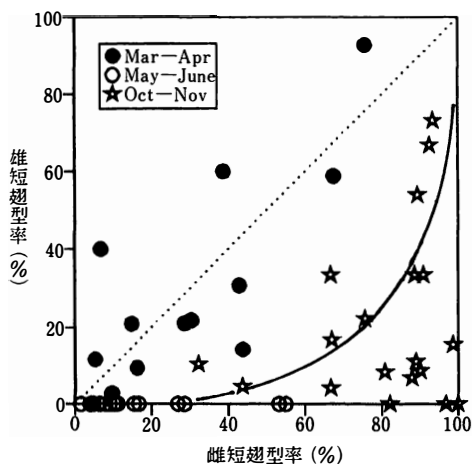


図-6 ヒメトビウンカ (*Laodelphax striatellus*) における発生時期別短翅型率の雌雄相関、曲線は秋期の短翅型率相関を示す。

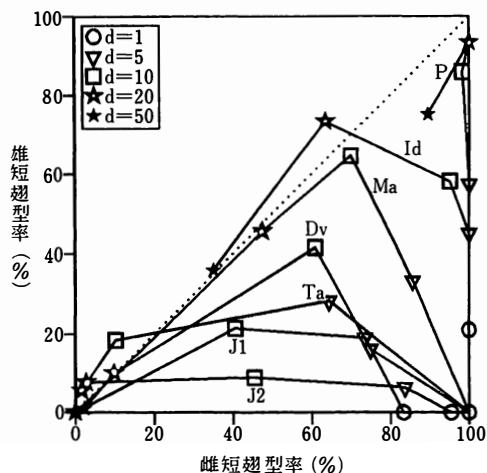


図-7 アジア各地産トビイロウンカ (*Nilaparvata lugens*) における短翅型率の雌雄相関 (KISIMOTO, 1989 より一部変更)

短翅型率が中間密度で増加し、雄短翅型出現にとって最適密度が存在することを示しているが、その率は産地によって変動する。Dv:ダバオ(フィリピン), Id:インドネシア, J1:八丈島, J2:石垣島, Ma:マレーシア, P:ロスバニョス(フィリピン), Ta:タイ

短翅型率だけが季節的に BBb 型に沿って変動する。サッポロ(ヨシ), タテゴト(カゼクサ), 日本新分布の *Sogatellana semicirculara* (仮称カモノハシウンカ, 寄主:ケカモノハシ) もこの型に入る。

トビイロウンカはイネの害虫としてアジアに広く分布し、熱帯の系統には日本産に比べて短翅型率が非常に高いものがある (IWANAGA et al., 1987; KISIMOTO, 1989)。熱帯でのイネの周年連続栽培に伴って短翅型率の高い系統が出てきたものと考えられ、日本産からでも短翅型率の高い系統を選抜することができる。各地産のものを 25°C16 hr 照明, 密度 1, 5, 10, 20 で飼育した結果, BM 型から BBA 型の間に分散したものとなった (図-7)。ロスバニョス(フィリピン)産は雌では密度が変化してもほとんど短翅型のみで、雄では密度が高くなると短翅型率が非常に高くなる。選抜すると長翅型をほとんど出さない系統がつかれる。インドネシア, マレーシア, ダバオ(フィリピン)産では密度 1 では雌短翅型率・雄長翅型率が高く, 5 では雌雄ともに 2 翅型が現れ, 10 では雌雄同率線に近づき, 20~50 では同線に沿って長翅型率が増加した。タイ産では雄の短翅型率がさらに低い。長距離飛来虫の子孫と考えられる日本産では BM 型に近く, 密度 5~10 で雄に 5~10% の短翅型が現れた。熱帯産トビイロにおいても雄短翅型出現が幼虫期の最適密度

加する。8 時間照明下では短翅型率が高く、高密度でも長翅型率の増加は顕著ではない。雌短翅型率が常に高い (60%以上) チビ, シロカタでは、雄短翅型率が季節的に大きく変動する。

ヒメトビではやや複雑で、季節によって型が変わるように見える (図-6)。越冬世代 (3~4 月) には短翅型率が雌雄同等で BBA 型であるが、夏世代 (5~6 月) には一転して BM 型となり、雄の短翅型はほとんど現れない。秋世代 (10~11 月) には日長が短くなって幼虫休眠に入る前には雌雄ともに短翅型が現れ、BBb 型を示す。同じく休眠幼虫で越冬するチクゼン (ジュズダマ) もこの型に入るが、野外では雌の短翅型率がいつも高いので、雄の

で促進され、条件が満たされれば BBb から BBa へ移行することがわかった。トビイロは、多年生の野生 *Oryza* 属植物 (*O. sativa spontanea*, *O. perennis*) 上でよく育つことが分かっているが、野生イネだけを生息場所とする系統が存在すれば、トビイロモドキ、ニセトビイロと同様 BBa 型に入るのではないと思われる。

BBb 型に入る種のうちサッポロ、タテゴトでは、長日下でも幼虫発育期に密度がある程度高いと雄短翅型が出現することがわかった。したがって短翅型率の雌雄相関図で BM 型線の中央あたりに中高の部分 (短翅型雄の出現) ができ、トビイロのタイやダバオ産のような形となる。夏野外で雄短翅型が得られることは少ないが、飼育では 40% に達することもある。両種とも休眠幼虫で越冬し、休眠明けには雌雄ともに短翅型が非常に高い。

(3) BBc 型

野外では雌雄ともに短翅型率が非常に高く、雌に低率の長翅型が現れる型。ニホン (マコモ)、ヒロズ (ヨシ) はウンカ類の中でも大型で大型寄主植物の地際に住み定住性の高い種で、幼虫越冬する。しかし、16 時間照明、高密度下で飼育すると雄にも長翅型が現れるが、その率は雌よりはるかに低い (図-8)。この型は高度な短翅型化を達成した後、移動分散の必要が生じたときには雌の長翅型に依存するという戦略をとったのであろう。ヒロズの雌は灯火に飛来することがあるが、長翅型雄を野外採集したことはない。このほか湿地に生息するナカノ (サヤヌカグサ)、クロ、ヒメクロのほか山地性のシロオビ (ヌカボ、ホソムギ)、カヤもこの型に入り、案外多いことがわかった。いずれも室内で長日、高密度で飼育すると雌ではかなり高率で、雄でも低率ながら長翅型が得ら

れる。

4 MB 型

雌は長翅型だけで、雄に短翅型が高率に出現するという種は発見されていない。

IV ま と め

ウンカ上科の多くの種は、多年性の木本～草本を寄主とし、長翅型を主とするのに対し、ウンカ科がイネ科～カヤツリグサ科の多年生草本を主な寄主とし、種を多様化するとき比較的少数の極相的優占種を寄主を選び、その上での生息環境を層化して生息場所を多様化し、飛翔機能をかなり残しているものや定住を目指して極端に短翅型化するものが分化し、ウンカ上科の中では例外的に変化に富んだ翅多型を持つようになったものと思われる。

1 翅型に及ぼす系統的背景的影響

ウンカ科の中でも翅多型を示すのはウンカ亜科、ヨシウンカ亜科に限られ、さらに同属の種は同じ短翅型率の雌雄相関型を示す例が幾つか見られる。これは系統発生が生活と深い関係を持ちながら進められ、翅型分化にも強い影響を与えることを示すものと考えられる。

2 生息場所と翅型率

短翅型は飛翔機能を省略し、そのエネルギーを他の機能に動員できる利益があるが、移動機能 (飛翔による配偶相手の探索や生息場所の開拓) が犠牲になる。実際には多年生極相型の寄主では飛翔による脱出の必要はあまりなく、むしろ飛翔移動に伴う危険性のほうが高いのかもしれない。多年生餌植物や永続的植生にすむ種では短翅型率が高いといわれているが、ウンカ科では一年生草本を食草とする種はむしろ少なく、一年生イネ科を寄主とする *Sogatella* 属 (BM 型) が移動性が高いことはこれと適合するが、シロカタ (BBb 型) やクロ (BBc 型) はこれでは説明がつかない。むしろ食草の上での生息場所によって翅型率型が異なる場合が多い。例えばヨシ群落では草冠部にテラウチ (MM)、エゾナガ (MM)、中間～下部にクロスジオオ (BM)、ヨシ (BM)、下部～地際部にサッポロ (BBb)、ヒロズ (BBc)、マコモでは草冠部にホソミドリ (MM)、地際部にニホン (BBc)、ススキでは草冠部にハコネホソ (MM)、地際部にナガラガワ (BBa)、チガヤでは草冠部にコブウンカ 3 種 (MM)、下部にゴマフヒラアシ、チガヤシロ、チガヤチャイロ (各 BBa) が異所的に生息する。BBa, BBc 型の種は長大～短小寄主ともに密生した植生の地際のやや暗い所を好む傾向が強い。

3 体長と翅型

体長と短翅型率雌雄相関型との間には、明確な相関は

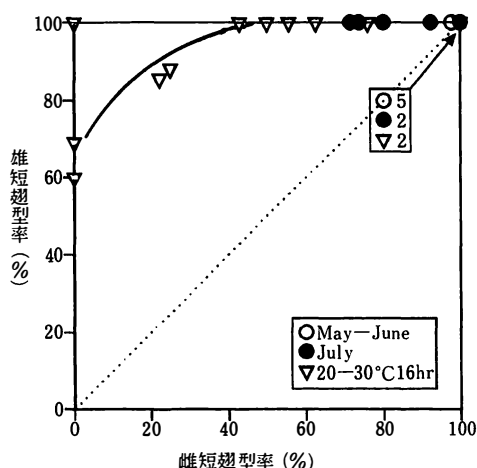


図-8 ヒロズウンカ (*Hirozunka japonica*) における短翅型率の雌雄相関

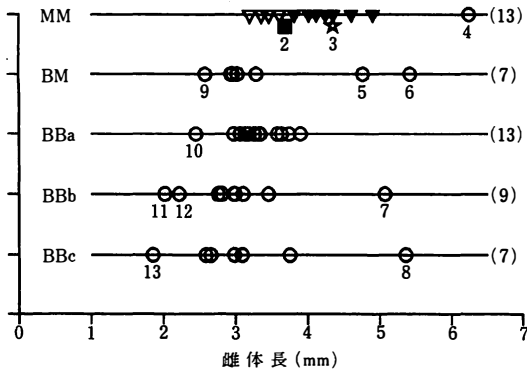


図-9 ウンカ科各種における体長(雌)と短翅型率雌雄相関型との関係。(数字)は種数, 番号のついたウンカ種名は図-2と同じ。

見られない(図-9)。しかし各型の小型種だけでは $MM > BM > BBa > BBb > BBc$ の傾向がうかがわれ、小型種が短翅型化に適合しやすかったことを示唆するものであろう。同一種内で短翅型と長翅型の間には体長や頭幅に差はほとんど見られない。

4 日長と翅型

移動分散と定住の機能を季節的に分担し、長日を寄主植物の繁茂期のシグナルとしてとらえて長翅型発現、短日を定住季節のシグナルとして短翅型発現を促進するメカニズムは、どちらに重点をおくにしても、またどの翅型率相関型をとる種においても有利であろう。翅型率の季節的変動に及ぼすこの効果は明確で、これに矛盾する例はない。休眠にあまり関係のない熱帯産種においても人為的短日下で短翅型率が増加する傾向が見られるのは、このメカニズムの根深さを示すものと思われる。

幼虫越冬するヒメトビ、チクゼンでは休眠誘起の臨界短日に達する以前の日長下では初めは雌、しだいに雄でも短翅型率が増加し、翌年休眠から覚めて羽化したものでは短翅型率は雌雄平行して高くなる。短翅型化と休眠入りが同じ系列で、臨界値が異なる現象であることを示している。このことは BBa, BBc 型、また成虫越冬、卵越冬の種にもあてはまると思われる。日長はテラウチの季節型にも決定的効果を示す。

5 雌雄による翅型の役割の差

一般に雌は餌、産卵場所を探すために移動するが、雄はこのほかに雌を探すためにも、多分きめの細かい移動をすると考えられる。雌が持つ新しい生息、産卵場所の探索のための移動は種の生存にとって決定的重要性を持ち、生息条件、主として餌条件に単純に反応して好適なら短翅型率、不適なら長翅型率が増加して移動に備える。最も定住性の進んだ BBc 型の種で雄よりも雌に長翅型

出現の能力が多く残されていることはこのことを示していると考えられる。

雄では翅型に及ぼす要因に対する反応の振幅も大きく、日長に対する短翅型率反応でも高低極端な反応をすることが多い。また BBb 型の幾つかの種では好適密度下で短翅型が現れるという雄ならではの反応もある。この雄の反応の変異が翅多型の様式を複雑にしていると考えられる。しかし雄の短翅型には、幼虫発育期間が短いということのほかにはどのような利点があるのか、単に利用価値の少ないものは省略するというだけなのかよくわかっていない。

6 密度と翅型

実験的に密度を変えて飼育すると、多くの場合密度の増加にしたがって長翅型率が増加し、特に BBc 型種で自然では見られないような高密度下で初めて低率ながら雄に長翅型が現れた。しかし密度の増加の効果には餌条件の劣化も含まれており、秋たいの餌植物の地上部は衰弱、枯死するので、これに反応して長翅型が出現することは種にとって不利益であり、実際野外では短翅型率が顕著に増加する。長翅型率の増加は長日下では顕著であるが、短日下では低い。したがって長翅型率の季節変動における密度効果の果たす役割には限界があると考えられる。むしろ中間密度で雄の短翅型が出現することのほうが生態的に興味深い。

7 害虫ウンカと翅型

作物害虫ではないウンカ類の様子がわかってくると、害虫とその近縁のウンカ類の翅多型がかなり偏ったものであることがわかる。温帯産のウンカ類は短翅型化が進んでおり、一年生のイネ科作物に適應できたのはわずかにヒメトビだけで、セジロ、トビイロは南方からの飛来虫である。南西諸島ではタロイモ(ミズイモ)、トウモロコシ(トウモロコシ)、ウシウンカ類(サトウキビ)が発生する。詳しくは今後の研究に負うが、いずれも BB 型で、多年生作物に適應していると思われる。本土でも牧草など多年生イネ科作物の栽培が続くと、温帯産ウンカ類の中にこれらに適應する種が現れるかもしれない。

参 考 文 献

- 1) DENNO, R. F. and T. J. PERFECT (1994): Planthoppers, Their Ecology and Management, Chapman & Hall, New York, 799 pp.
- 2) IWANAGA, K. et al. (1987): Entomol. Exp. Appl. 43: 3~10.
- 3) KISIMOTO, R. (1989): 1st Asia-Pacific Conf. Entomol., Abstr.: 9.
- 4) Nault, L. R. and J. G. Rodriguez, eds (1985): The Leafhoppers and Planthoppers, John Wiley & Sons, New York, 500 pp.