

令和 2 年 6 月 11 日現在

機関番号：14302

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K00972

研究課題名(和文) ナミアゲハ幼虫の持つ適応的なふるまいを発見・理解する探究教材の開発、実践

研究課題名(英文) Development and application of investigation learning materials on adaptive behavior of larvae of swallowtail butterfly

研究代表者

今井 健介 (Imai, Kensuke)

京都教育大学・教育学部・准教授

研究者番号：80447888

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：生物の食うものと食われるものの関係において、食うものが示す適応を理解させる教材として、ナミアゲハが寄主植物に対して示す適応の基礎研究を行った。

その結果、硬い成葉を餌として育てた終令幼虫が、通常より一回多く脱皮し、頭部を大きくし、硬い成葉を速く摂食できるようになることを示した。

また、通常の幼虫が過剰脱皮しないことを説明するため、「過剰脱皮した幼虫が頭を維持する生理的コストのために、若い葉の持つ化学物質を利用できなくなる」という仮説をたて、過剰脱皮終令と通常の終令に実験を行ったが、葉を消化・吸収する能力や吸収した葉を体重に転化する能力に有意な違いは検出されなかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の結果は、ナミアゲハ幼虫が柔らかい葉が利用できるような条件下で、自己の成長を生存に都合が良いように変化させる能力がある可能性を示唆している。このような適応的な表現型可塑性は、生物が環境に適応するように進化していることの証拠である。

ナミアゲハは学校の理科において最も親しまれている生物の一つであり、本研究の成果を活用し、探究学習の課題とすることで、児童・生徒が、身近な生物の進化に自ら気づき、実感を持って理解することが可能となる。

研究成果の概要(英文)：We studied about adaptation of herbivore, larvae of *Papilio xuthus* to overcome defense of their host plant to develop investigation learning materials of science.

We revealed that larvae reared on hard matured leaves developed into final instar larvae with larger head part after excessive molting, and can feed hard matured leaves at higher rate per day.

We also tested whether final instar larvae experienced excessive molting have lower ability to use young host leaves, presumed to have higher level of chemical qualitative defense. However, we could not gained significant positive result in our experiment comparing absorption rate (mass of young leaves absorbed per mass of young leaves fed) and rate of weight gain (per mass of young leaves absorbed) between normal-final instars and excessive-molting-final instars.

研究分野：進化生態学

キーワード：探究学習 生態学 進化生態学 行動

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

生物の「つくり」(形態形質)や「ふるまい」(行動形質)は、すべてなんらかの生存・繁殖上の機能(適応的意義)を有していると仮定する考え方は、生物学の基本の一つであり、理科教育上でも極めて重要である。その理解のためには、教科書でしばしば扱われる特異な種が示す特異な適応の学習ではなく、身近な生物がもつ適応について、学習や観察経験を積み重ねることが必要である。しかしながら、現在の学校理科の教育においては、十分な学習機会が確保されているとは言えない。

本研究で取り扱うナミアゲハ *Papilio xuthus* は、学校理科の代表的な教材であり、小学校第3学年で「アゲハチョウの一生」などとして取り上げられ、さらに、小学校第4学年での「生物の季節変化」、第6学年での「食物連鎖」、中学校理科第2分野での食物連鎖による「自然界のつり合い」等の教材にも用いられている。しかしながら、教育における本種は、昆虫の成長の法則性の理解や、食物連鎖、すなわち生態系における物質やエネルギーの流れの教材とされている。その一方、本種が自己の生存や繁殖の成功度を高めるための「つくり」や「ふるまい」について学んだり、探究したりするための教材としての活用例は少ない。

このような本種の活用状況の背景の一つは、身近な普通種でありながら、本種の生態学的知見が限られていることである(成虫の産卵刺激物質、野外における個体群動態、蛹の色彩変異等を除く)。実際、報告者が理科教育の専門的研究者と共同し、教育現場からの聞き取りを行ったところ、特に幼虫飼育の際に、授業担当者等に説明できない現象がしばしば生じており、生態学的な知見の蓄積と公開が求められていた。

これまでに報告者は、本種が、本種との共存の歴史が浅い外来ミカン科植物ヘンルーダ(アゲハソウ)上でも飼育可能なことに着目し、幼虫の過剰脱皮現象、静止場所選択、吐糸行動、糞投棄行動などの適応的行動についての知見を蓄積、報告した(「ナミアゲハの植物への適応の生態学的研究とその成果に基づく教材開発および実践」科研費課題番号 25350247)。また、ヘンルーダが、しばしば教育現場でのナミアゲハ飼育に用いられていることから、上記の現象の学校理科の教材としての活用法を提案した。

これらの結果は、ヘンルーダという、本種が通常利用していない植物で行われたものである。そのため、研究の過程においては、ヘンルーダ上の幼虫が摂食の途中で葉を切断・落下させるなどの非適応的行動が、しばしば観察された。小学校等で本種の適応を学習する適切な教材を開発するためには、ナミアゲハが適応し、通常用いているカンキツ類植物を用いて、上述と同様の生態学的基礎研究を行う必要があることが示された。

### 2. 研究の目的

先の研究における教育現場からの聞き取りにより、ヘンルーダで育て、途中からカンキツに移植した幼虫が、飼育容器から「脱走」する事例があることが判明した。報告者らは、実験室の環境でもこの現象が再現されること、それがカンキツの成葉に移植した場合によく起こり、カンキツの若葉に移植した場合には起こらないことを確かめた。また、ヘンルーダの葉がカンキツよりも柔らかいことから、このような現象が成葉の物理的な硬さに関連して生じたものであると考察した。

上記の知見を踏まえ、本研究では、本種が、成長を続けるカンキツ類の葉を効率よく利用するための適応的な表現型可塑性を持ち、カンキツ成葉が多い環境下で育つと、大きな頭殻(と大顎)を発達させ、硬い成葉を摂食する能力を高めること、カンキツ幼葉が多い環境下で育つと、頭殻を不要に発達させずに成長すること、カンキツ幼葉が多い環境下で育った幼虫は、カンキツ成葉で育った幼虫に比べて、幼葉の質的防衛にうまく対応できることの検証を試みた。

また、これらの研究と並行して、本種で観察でき、適応の学習教材として活用可能な形質の発見・教材化を試みた。

### 3. 研究の方法

#### (1) 食草の変更が、幼虫の生存と成長及ぼす影響の解析

京都市で採集したアゲハチョウのメス1個体に計46個の卵を産卵させ、25℃、16L:8Dの恒温器内で飼育した。飼育には同一の株から、同時に採集し、冷蔵保存したグレープフルーツの展葉直後の若葉、あるいは成葉を用いた。

本実験では、幼葉のみで蛹化まで飼育する処理、終令の手前まで幼葉で飼育する処理、3令以降成葉で飼育する処理を設け、46個の卵をそれぞれの処理に無作為に振り分けて飼育し(図1)、各個体の脱皮日(脱皮後の頭殻が発見された日付)、死亡日、蛹重(湿重量)を記録し、頭殻を保管した。

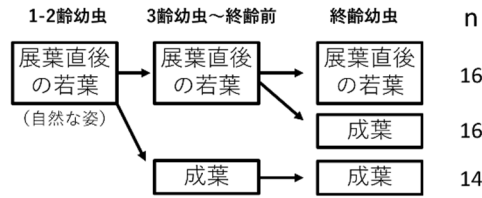


図1 実験(1)におけるエサ処理と供試個体数(n)

(2) 食草の変更が、頭殻の成長に及ぼす影響の解析

(1)の実験で得られた頭殻を、Nikon製の実体顕微鏡撮影装置で前面から撮影し、得られた画像を「Image J」ソフトウェアで解析することで、各処理・各令期の幼虫の頭幅と大顎の幅を計測した。

(3) 食草の変更が、終令幼虫の摂食・消化・同化効率に及ぼす影響の解析

上記と同様に、1メス由来の卵を、3齢から終齢手前(通常脱皮時は4齢、過剰脱皮時は5齢)までのエサ処理を変更して飼育する実験を行った(図2)。各処理で得た終令の若葉および成葉利用能力を測定するため、終令になった個体から、無作為に半数を選んで若葉で飼育し、残りの半数は成葉を与えて飼育した。

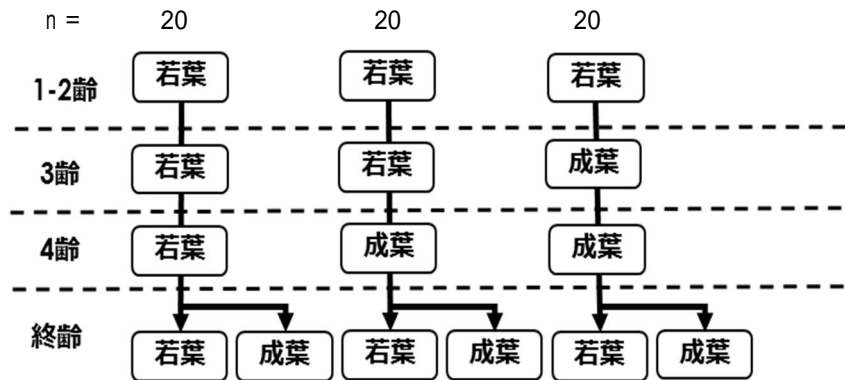


図2 実験(3)におけるエサ処理と供試個体数(n)

\* 供試個体数nからは1令と2令の期間に死亡した個体は除去した。

3令期以降の各令期については、脱皮日と死亡日、その令期間に取り込まれた葉の乾燥重量(推定値)、その令期間の排泄物の乾燥重量、令期当初の幼虫体重(湿重量)、蛹重を測定した。また、脱皮後に残された頭殻を保管した。

(4) 行動観察教材の取得

別に飼育した幼虫を用い、摂食行動と吐糸行動のハイスピード撮影と、蛹化と羽化のタイムラプス撮影を行った。また、緑色および灰色型の蛹を、フォトグラメトリー技術で3Dモデル化した。ハイスピード撮影にはOlympus TG-6を用い240fpsで記録し、タイムラプス撮影は、ロジクール製WEBカメラを、LiveCapture3(フリーソフト)で制御して実施した。3Dモデルの生成は、Agisoft Photoscan 1.4を用いた。

4. 研究成果

(1) 食草の変更が、幼虫の生存と成長に及ぼす影響の解析

成葉はナミアゲハの幼虫にとって質の悪いエサであることが確認された。すなわち、3令以降も成葉で育った幼虫は、3令以降、蛹化まで幼葉で育てた幼虫に比べて、成長が遅く、小さな蛹になった。

しかしながら、終令手前まで柔らかい幼葉で育ち、終令になってから硬い成葉で育てた幼虫では、他の処理よりも終令期の死亡率が高く、かつ顕著に蛹重が小さくなった(図3)。

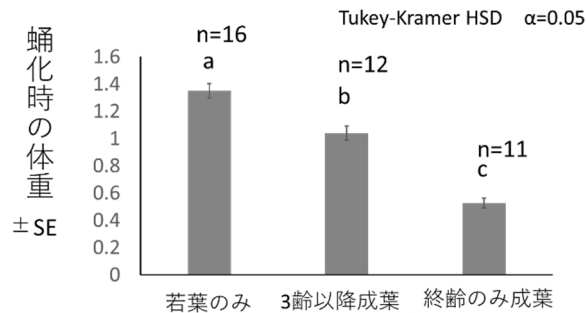


図3 3令以降のエサ条件による蛹重 (g) の違い

先の研究の実験では、柔らかいヘンルーダ葉から硬いカンキツ葉への移植を行うことで同様の結果を得たが、それが葉の硬さに起因しているのか、ヘンルーダとカンキツの葉の質に起因しているのかは不明であった。同種のカンキツの葉のみを用いた本実験でも同様な結果が得られたことは、「硬い成葉で育った幼虫は、それに対処できるような形質に成長する」という仮説を補強するものである。

#### (2) 食草の変更が、頭殻の成長に及ぼす影響の解析

予測とは異なり、同じ脱皮回数を経た幼虫で比較すると、成葉で育った幼虫ほど頭殻が小さい傾向があった。しかしながら、成葉で育った幼虫は高確率 (91.7%) で過剰脱皮を経験して、6令で緑色の終令幼虫となっていた。過剰脱皮を経た終令幼虫は、通常の終令幼虫よりも大きな頭殻をもっていた。このことから、成葉で育った幼虫が、成葉の利用パフォーマンスが高くなるように成長するという予測が裏付けられた。

#### (3) 食草の変更が、終令幼虫の摂食・消化・同化効率に及ぼす影響の解析

本実験でも、上述のエサ処理による過剰脱皮率の違い、蛹重の違いが再現された。加えて、成葉で育った幼虫ほど、成葉を食べる速度 (日当たりの取り込み量) が高くなることが明らかになった。このことから、成葉で育てた終令幼虫が、大きな頭殻をもつことで、硬い成葉を効率よく利用できるという仮説が裏付けられた。

一方、幼虫に幼葉を与えた際のパフォーマンスとして、葉を消化・吸収する能力 (排泄されなかった葉の重量 / 摂食した葉の乾燥重量)、吸収した葉を体重に転化する能力 (体重増加量 / 排泄されなかった葉の重量) を比較したが、有意差は検出されなかった。「幼葉が多い環境下で育った幼虫は、成葉で育った幼虫に比べて、幼葉の質的防衛に上手く対応できるように成長する」という仮説は、本結果からは支持されなかった。

#### (4) 行動観察教材の取得

摂食および吐糸行動は、通常スピードの動画では判別が難しかったが、今回用いたデジタルカメラの 240fps の動画では十分に観察できた。この結果は、价格的に普及帯に近い機材であっても、目視とは大きく異なる現象が観察できること、児童の主体的・探究的な学びへの動機付けのツールとして活用可能であることを示している。

また、蛹の 3D モデル制作では、羽化後に翅、脚、口吻となる部位や、腹部の気門が観察できる高精度のモデルを得た (図 4)。心理的に手に取りにくい蛹についても、このような ICT 教材を介することで、深い学びにつながる主体的な観察・発見が可能となることが示唆された。



図4 緑色型の蛹の 3D モデルのスクリーンショット  
原図は 3D-PDF 形式

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 今井健介 村上忠幸
2. 発表標題 ナミアゲハ幼虫中令期の幼葉給餌が幼虫の発育に及ぼす影響
3. 学会等名 日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 今井健介 村上忠幸
2. 発表標題 食樹の葉の硬さがアゲハチョウ幼虫の摂食能力に及ぼす影響
3. 学会等名 日本環境動物昆虫学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 今井健介 藤浪理恵子
2. 発表標題 本学キャンパスを活用した自然教育・研究のとりくみ
3. 学会等名 京都教育大学主催 国連SDGs ポスター展示「KYOKYO SDGs - 私たちができること」
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 今井健介・村上忠幸
2. 発表標題 ナミアゲハ幼虫の若令期のエサ質が老令期のパフォーマンスに及ぼす影響
3. 学会等名 日本環境動物昆虫学会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

アゲハチョウの生態を探究する教材の開発  
<http://natsci.kyokyo-u.ac.jp/~imai/index.php/ageha>  
藤森キャンパスからのICT教材発信（カラーパンフレット概要およびSDGs ポスター掲載）  
[http://natsci.kyokyo-u.ac.jp/~imai/index.php/fujinomori\\_sizen\\_ICT](http://natsci.kyokyo-u.ac.jp/~imai/index.php/fujinomori_sizen_ICT)

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	村上 忠幸  (Murakami Tadayuki)  (20314297)	京都教育大学・教育学部・教授    (14302)	