

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 12 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23370009

研究課題名(和文) 寄生蜂とマメゾウムシ2種の記憶と学習を介した3者系個体群動態：神経行動学との連携

研究課題名(英文) Population dynamics of one-parasitoid-two-bruchine-host systems with learning and memory: cooperation with neuroethology

研究代表者

嶋田 正和 (Shimada, Masakazu)

東京大学・大学院情報学環・教授

研究者番号：40178950

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,700,000円、(間接経費) 4,110,000円

研究成果の概要(和文)：寄生蜂ゾウムシコガネコバチと宿主アズキゾウムシとヨツモンマメゾウムシによる3種累代実験系を構築し、個体数動態を調べた。豆はアズキとブラックアイを組み合わせて捕食圧を調整した。この寄生蜂は頻度依存的捕食を發揮し、豆内の幼虫・蛹の密度に依存して選好性を切り変える。蜂の導入により、最大で118週まで3者の共存持続が維持され、そこでは2種の宿主の交代振動が現れていた。学習実験では雌蜂が条件づけされた宿主の匂いに惹かれて多く寄生していた。多い宿主種に選好性を高め、少ない宿主種が寄生を免れることで、3種の共存持続性が高く維持されていた。

研究成果の概要(英文)：We examined population dynamics of one-parasitoid-two-host systems, using pteromalid wasp (*Anisopteromalus calandrae*) and two bruchine hosts (*Callosobruchus chinensis*, *C. maculatus*). The resource seeds are provided in combination with the azuki and the black-eye beans, so that we could adjust the predation pressure. Introducing the parasitoid greatly enhanced the coexistence time, to a maximum of 118 weeks, where *C. maculatus* and *C. chinensis* showed anti-phase oscillations. The parasitoid performed frequency-dependent predation on two host species and switched the preference depending on their abundance. Learning experiments confirmed the frequency-dependent predation of *A. calandrae* with olfactory cue. The parasitoid increased their preference for the common host species, which results in three-species coexistence for a long time.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：個体数動態 3者系 学習と記憶 宿主 寄生蜂 ゾウムシコガネコバチ アズキゾウムシ ヨツモンマメゾウムシ

1. 研究開始当初の背景

動物の採餌戦略や繁殖戦略の「適応度」をベースに、行動生態学と個体群動態を連携させる気運が1985年頃に見られた (Sibly and Smith 1985)。最適採餌行動を取り込んだ個体群動態の数理モデルの提唱も一時あったが (Commings and Hassell 1978)、しかし、実証研究はまれであった。一方、神経行動学は1980年代から隆盛となり、21世紀に入って爆発的に成果が出始めた (Zupanc, 2004)。神経行動学は至近要因 (生理的可塑性、学習行動、その遺伝子発現調節) をベースとして、動物の行動研究を発展させている。さらに、米国では Movement Ecology が盛んになり、PNASで特集も組まれている (2005年)。嶋田は (Shimada 1999) これに先駆けて、宿主マメゾウムシと寄生蜂の実験系で個体群動態を解析し、宿主の空間分布が塊状分布と均等分布で異なる時、3種の個体数動態パターンに違いが見られ、これには寄生蜂の歩行 (探索 → 寄生 → 学習と記憶 → 歩行の繰返し) が関係していた。その後の嶋田と石井弓美子による研究で、さらにゾウムシコガネコバチは2種の宿主 (アズキゾウムシ、ヨツモンマメゾウムシ) へのいずれかの強制寄生の24時間条件付けによって、その後、2種のアセトン漬け溶液を豆表面に塗布しても、条件付けされた匂いのついた豆を選択的に寄生行動を示すことが分かったので、この寄生蜂と2種の宿主を使った研究をさらに進めた。

2. 研究の目的

捕食者1種-被食者2種の3者系は、捕食者が Type III の機能的反応を示すときに、少数の被食者を見逃すことで3者の共存が促進されるスイッチング理論が Murdoch and Oaten (1975) によって提唱された。これには捕食者の学習行動が関係している。寄生蜂ゾウムシコガネコバチは匂い学習を示すことが予備実験で分かったので、この蜂を使って宿主2種 (アズキゾウムシ、ヨツモンマメゾウムシ) の匂い学習に関わる条件づけの学習実験を行い、さらに、捕食者1種-被食者2種の3者系の動態を解析し、共存持続性を解明する。

3. 研究の方法

寄生蜂ゾウムシコガネコバチを用い、2種の宿主 (アズキゾウムシ、ヨツモンマメゾウムシ) の長期累代実験系を維持し、毎週に豆10gの更新と個体数の生存数・死亡数を算定した。なお、豆は、アズキ (小豆) とブラックアイ (米国産ササゲの一品種) の2種類を用いた。アズキは種皮が固く、豆内の宿主の幼虫・蛹はゾウムシコガネコバチからあまり発見できにくく、避難場所となる。一方、ブラックアイは種皮が薄いので、中にある幼虫・蛹は一網打尽で寄生される。両種の豆の

割合を組み合わせて、AZ10:BL0、AZ8:BL2、AZ5:BL5、AZ2:BL8、AZ0:BL10の5種類の豆条件を設けた。これにより、ブラックアイ比 (Black-eye Ratio; BR) に応じて捕食圧が調整できる (図1)。

また、ゾウムシコガネコバチの学習実験を行った。条件づけ時間 (6時間、12時間、24時間、48時間) の違いによって匂い学習の効果がどの程度明確に固定されるかを調べた。さらに、ゾウムシコガネコバチ同胞種との学習能力の比較実験も行った (図2)。

さらに、連携研究者の柴尾は、アズキゾウムシとヨツモンマメゾウムシの匂いに関わる体表炭化水素の分析を行った。GC-MSで宿主2種のピークの差異を決め、次にその物質を化学合成して作成することを試みた。

最後に、推移行列モデルを構築し、Nelder-Mead法を使った最尤法でパラメータ推定を行い、個体数動態を解析した。

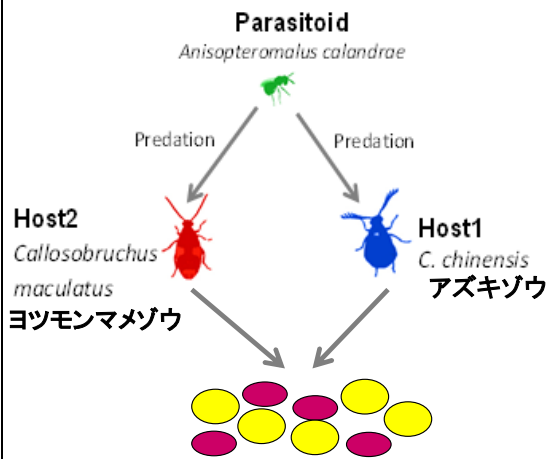


図1 3種累代実験系の構成

4. 研究成果

嶋田は研究協力者の石井弓美子と共同して、寄生蜂ゾウムシコガネコバチと宿主マメゾウムシ2種からなる3者系で、寄生蜂が宿主幼虫密度に依存した寄生学習によるスイッチング捕食 (Murdoch and Oaten 1975 が理論提唱) を介して、宿主2種の個体数が長期に交代振動する共存現象を発見した (Ishii and Shimada 2012, *Proc. Nat' l. Acad. Sci. USA*) (図2)。

この逆位相の振動は捕食圧が中程度の時に発生し (BR=0.2~0.8)、捕食圧が低過ぎると見かけの競争によりアズキゾウムシが消滅し、高過ぎると2種の宿主ともに寄生率が高すぎて寄生し尽くしにより消滅する。この累代実験系での宿主2種の交代振動データは時系列解析にかけられ、2週間の時間遅れを伴って逆位相の振動で両種の個体数最大値が入れ替わることが分かった (図3)。

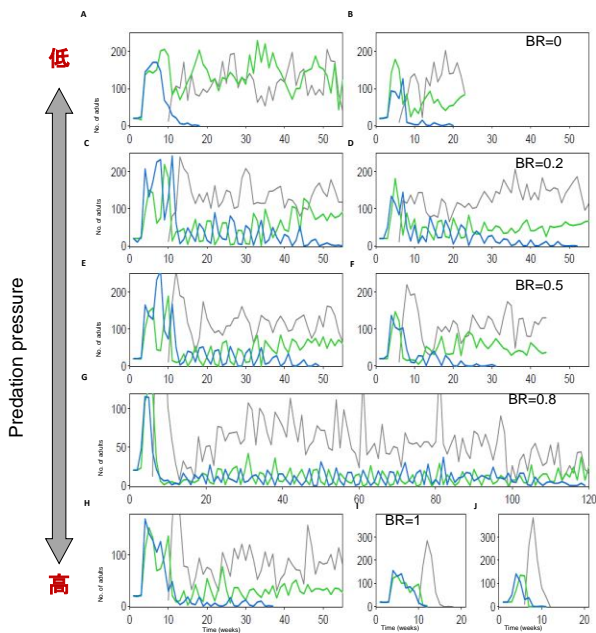


図2 BRに応じた3者系の長期個体数動態。BR=0~1.0で調整されている。横軸は週。3種の個体数は実線で、青=アズキゾウ、緑=ヨツモン、灰=ゾウムシコガネコバチ。

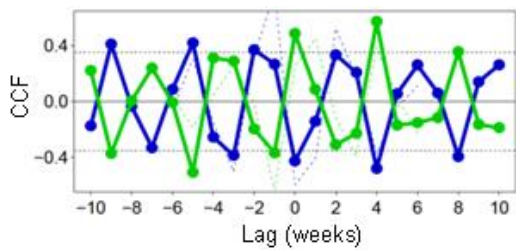


図3 累代実験系に見られた動態の時系列分析。宿主2種の動態は2週間(Lag = 2 wk)の時間遅れを伴って逆位相になっている。

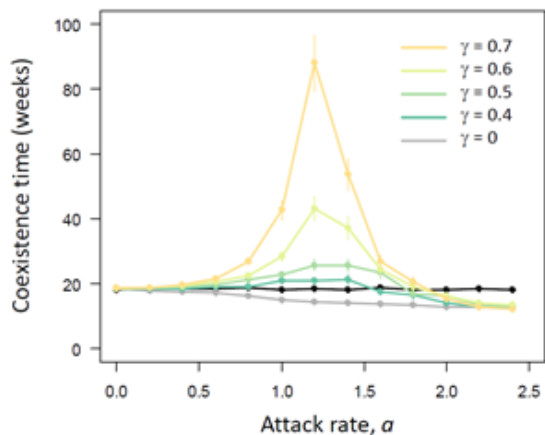


図4 推移行列モデルによる3者系持続時間の解析。 γ は学習効率によるパラメータで、 γ が大きくなるほど、共存持続時間が長引く。

さらに、推移行列モデルによる3者系の共存持続時間を解析したところ、学習効率 γ が大きくなるほど、寄生蜂の頻度依存的な産卵学習効果が強くなり、共存持続時間が長引くことが分かった(図4)

一方、嶋田と石井のゾウムシコガネコバチの学習実験では、12時間以上の強制寄生による条件づけで、匂い学習の効果が明確にみられるようになった(図5)。さらに、嶋田と笹川の実験で、ゾウムシコガネコバチとその同胞種の学習効果の比較実験では、ゾウムシコガネコバチ同胞種は学習効果を有意には示せなかった(図6)。

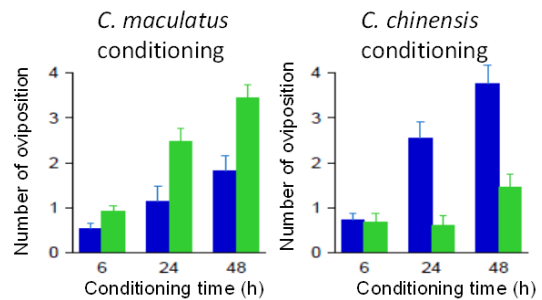


図5 宿主ヨツモンに条件づけした場合(左)と、アズキゾウに条件づけした場合(右)の産卵学習による選好性の偏り。

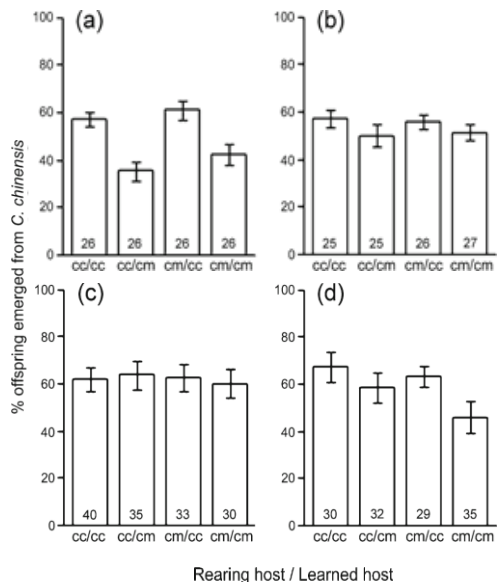


図6 ゾウムシコガネコバチ(上段)と同胞種(下段)による産卵学習。豆当たりの宿主密度が高い場合と(左)、低い場合(右)。横軸は、育った宿主/産卵学習させた宿主の組み合わせで、cc:アズキゾウ、cm:ヨツモン。

さらに、柴尾による宿主2種の体表炭化水素の化学分析によって、GC-MSのピークの違いが際立つ化学物質が検出された。体表炭化水素の11-MeC27と9-MeC27が宿主2種で有意に異なる(図7)。側鎖にメチル基が複雑に結合しているために、純正品購入はできず、現在、化学合成を進めており、バイオアッセイできる状態には間近まで来た。さらに分析を進める予定である。

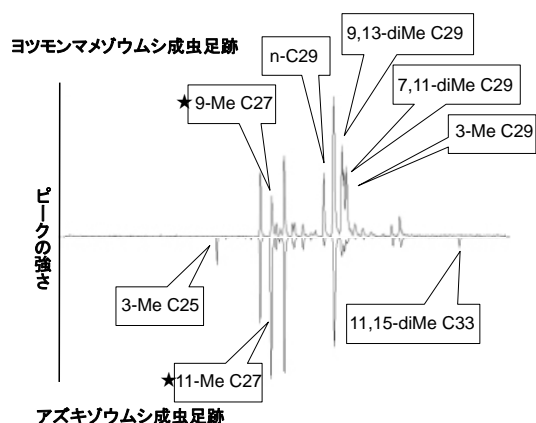


図7 GC-MSによるイオン・カレント・黒的グラムの波形。上段：ヨツモン、下段：アズキゾウ。体表炭化水素の11-MeC27と9-MeC27が宿主2種で有意に異なる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計4件)

- ① Sasakawa K., Uchijima K., Shibao H. and Shimada M. (2013) Different patterns of oviposition learning in two closely related ectoparasitoid wasps with contrasting reproductive strategies, *Naturwissenschaften*, 100:117-124 査読有
DOI:10.1007/s00114-012-1001-6.
- ② Sasakawa K., Sato M. and Shimada M. (2012) Additional notes on *Anisopteromalus* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae), the sibling species of a parasitic wasp of stored-product pests, *Anisopteromalus calandrae* (Howard): A new alternative host, an eye color mutant, and DNA barcodes, *Entomological science*, 15:349-351 査読有
DOI:10.1111/j.1479-8298.2012.00521.x
- ③ 嶋田正和. (2012) 迅速な適応性-生物の進化を考える., 比較内分泌学, 38:72-75 査読有
DOI:http://dx.doi.org/10.5983/nl2008

jsce. 38. 74

- ④ Ishii Y. and Shimada M. (2012) Learning predator promotes coexistence of prey species in host-parasitoid systems, *Proc. Nat' l. Acad. Sci. USA*, 109:5116-5120 査読有
DOI:10.1073/pnas.1115133109

[学会発表] (計5件)

- ① 嶋田正和, 笹川幸治, 長瀬泰子, 柴尾晴信, 石井弓美子. 学習が苦手なゾウムシコガネコバチ同胞種と宿主マメゾウムシ2種の3者系動態, 第58回日本応用動物昆虫学会大会, 2014年03月28日, 高知大学
- ② 嶋田正和, 笹川幸治, 柴尾晴信, 石井弓美子. 学習できないゾウムシコガネコバチ同胞種でも宿主2種の交替振動が発生可能か?, 第61回日本生態学会大会, 2014年03月17日, 広島国際会議場
- ③ M. Shimada, Y. Ishii, K. Sasakawa, H. Shibao, and S. Nakayama. Parasitic Wasp Learning Promotes Coexistence with Hosts' Generation Cycles in Host-Parasitoid System: Neural Model Analysis, International Symposium on Advances in Theory of Interactions: Linking Individual Behavior, Population Processes and Community Dynamics, 2012年06月18日, 京都大学
- ④ M. Shimada, Y. Ishii, K. Sasakawa, S. Nakayama, Parasitic Wasp Learning Promotes Coexistence with Hosts' Generation Cycles in Host-Parasitoid System: Neural Model Analysis, 24th International Congress of Entomology, 2012年08月14日, Exco, Daegu (韓国)
- ⑤ 嶋田正和, 中山新一朗, 笹川幸治, 柴尾晴信. 宿主2種を寄生するゾウムシコガネコバチの個体ベースモデル: Baldwin効果, 第60回日本生態学会, 2013年03月09日, 静岡県コンベンションアーツセンター

[その他]

<http://park.itc.u-tokyo.ac.jp/shimada-lab/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

嶋田 正和 (SHIMADA MASAKAZU)
東京大学・大学院情報学環・教授
研究者番号: 40178950

(2) 研究分担者

柴尾 晴信 (SHIBAO HARUNOBU)
東京大学・大学院総合文化研究科・特任研究員
研究者番号: 90401207
(平成25年度より連携研究者)

(3) 研究協力者

笹川 幸治 (SASAKAWA KOUJI)
東京大学・大学院総合文化研究科・特任研究員
研究者番号：30647962

石井 弓美子 (ISHI YUMIKO)
国立環境研究所・生物・生態系環境研究センター・特別研究員