

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 19 日現在

機関番号：13901

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2013～2015

課題番号：25660118

研究課題名(和文) 森林昆虫の密度調節に関わる寄生蜂の繁殖戦略 - 見えない寄主をどう見分けるのか -

研究課題名(英文) Reproductive strategy of parasitoid wasps involved in the density regulation of forest insects -how the parasitoids of subcortical beetles evaluate concealed hosts under tree bark-

研究代表者

肘井 直樹 (Hijii, Naoki)

名古屋大学・生命農学研究科・教授

研究者番号：80202274

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：視覚的に寄主の位置や大きさを識別することができない樹皮下穿孔性昆虫の寄生蜂においても、露出型寄主の寄生蜂と同様、寄主サイズに依存した次世代の雌雄の産み分けを行なうのかどうかを明らかにするため、実験装置を新たに製作し、キタコマユバチ (*Atanycolus genalis*) を用いて、寄主供試実験と産卵行動の観察を行った。その結果、このハチは生得的な寄主サイズ評価基準を持ち、供試する寄主サイズ分布のばらつきが小さい場合は、生得的な基準により次世代性配分を決定したが、異なるサイズの寄主を連続して与える実験では、Charnovの寄主サイズモデルに従った、相対評価に基づく次世代性配分が認められた。

研究成果の概要(英文)：(1) We developed a new experimental apparatus for laying eggs and rearing of parasitoid wasps on subcortical-beetle larvae, in which different sizes of coleopteran larval host could be alternately set under a piece of tree bark. (2) With the system, we examined the oviposition behavior and sex allocation of eggs of a solitary idiobiont ectoparasitoid, *Atanycolus genalis*, parasitic on invisible hosts under tree bark. (3) The offspring sex ratio (proportion of males) of the parasitoid decreased with increasing host-size class when supplied with hosts with little size variation in each size class. Our experiment of host-size manipulation (supplied with a L-size host, followed by a M-size host, and so on) showed that the parasitoid parasitic on such concealed hosts, similarly to many other parasitoid wasps that attack exposed hosts on leaves, could externally evaluate relative host size and manipulate the sex of their offspring accordingly, as suggested by Charnov's sex allocation model.

研究分野：森林保護学

キーワード：寄生蜂 寄主選択 樹皮下穿孔性昆虫 探索行動 性比調節 寄主サイズ キタコマユバチ 産卵実験装置

1. 研究開始当初の背景

森林昆虫の密度調節には、物理的要因のほか、鳥や小型哺乳類をはじめクモなどの捕食者、寄生蜂や線虫、微生物などの様々な生物が関わっている。このうち、膨大な数と種類を誇る寄生蜂の果たす役割については、未知の部分が多く残されている。その理由として、森林内での昆虫個体群の変動様式、群集の食物網構造のほか、寄生蜂の生活史や寄生様式、寄主昆虫群集との相互関係がほとんど解明されていないことが挙げられる。

一般に寄生蜂は、外部/内部、単寄生/多寄生といった寄生様式の違いのほかに、寄主の種類や大きさの識別方法の違いによっても区別される。本課題で対象とした「樹皮下穿孔性昆虫に寄生する寄生蜂」は、食葉性の鱗翅目幼虫等を寄主(寄生する相手)とする寄生蜂(露出型寄主の寄生蜂:下左図)とは異なり、視覚的には寄主を識別できないタイプの寄生蜂である(下右図)。彼らがどのような機構によって寄主を認識しているのか、またどのような要因が次世代生産能(適応度)に関与しているのかという点については、まだ多くの謎が残されている(Wang & Yang 2008)。

これまでの筆者らは、こうした、樹皮下穿孔性昆虫を寄主とする、形態の大きく異なる2種の同所的寄生蜂に着目し、生活史、樹幹内空間分布や寄主サイズとの関係などの比較を通じて、2種間の寄生様式の違いをもたらす要因を検討してきた(Urano & Hijii 1991a,b, 1995)。しかし、野外では、樹木ごとの寄主の分布や密度や、それらを利用する寄生蜂の種類がきわめて多様であることから、寄生蜂がどのような内在的機構によって次世代の産み分けという(適応度を高めるような)適応的行動をとるのかについては、大きな課題として残されていた。



(Price 1997 より)

2. 研究の目的

本研究では過去の知見を踏まえながら、寄主昆虫の種類、探索範囲の大きさ、探索範囲内での寄主昆虫の種構成やサイズ分布、探索範囲内での寄生蜂密度、樹皮の厚さなどを人為的に操作できる室内操作実験系を新たに開発する。これを用いて、これらの変数を操作しながら寄生蜂個体ごとのデータを蓄積し、こうしたタイプの寄生蜂における行動原理とそれにもとづく野外での繁殖戦略の一端を明らかにすることを目的とした。

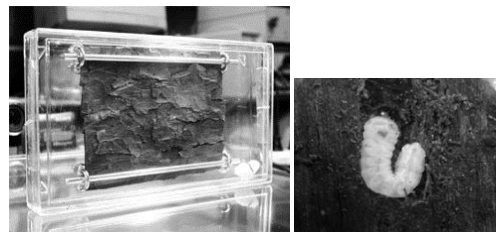
本研究は、視覚的には寄主を識別できない寄生蜂の寄生様式と繁殖戦略、とくに次世代の雌雄を産み分けることができる蜂が適応度を高めるために、どのような情報をどのような方法で蓄積し利用しているのかを、操作

実験によって明らかにしようとしたものである。この成果はまた、クモ類や鳥類とともに、森林生物の密度調節を通じて森林生態系の動的平衡性の維持に大きく関わる寄生蜂の「捕食圧」の定量的評価を行なうための手がかりを与えるものと考えている。

3. 研究の方法

(1) 寄主の人工接種による飼育観察システム(産卵アリーナ)の開発

野外で採集または飼育した寄主を、スチロールケースを用いて新たに作成した産卵・飼育容器内の試料材(野外で採取したマツ樹皮)に接種し、さらに野外で採集または飼育羽化させた寄生蜂のキタコマユバチ(*Atanycolus genalis* コマユバチ科)を用いて寄主認識と産卵実験を行なった。



(2) 産卵アリーナを用いた寄主供試実験

一定面積の探索範囲(樹皮)内での寄主昆虫の種の違い(ゾウムシ、カミキリムシの幼虫)、サイズクラスの異なる供試寄主(L, M, S)の組み合わせ、寄主を与える順序(S, L, L, S, S, M, L等)など、1変量あたり3~4水準を設定して実施した。

寄生蜂1個体あたりの生涯産卵数を記録するとともに、寄主上で孵化した寄生蜂幼虫を寄主とともに別のスチロール容器内で飼育し、羽化率、羽化した成虫の性比、体サイズ等を記録した。また、親蜂の行動を長時間録画可能なデジタルビデオカメラで記録し、探索行動、探索時間、産卵行動、産卵時間などを、観察対象の親蜂の体サイズや、供試した寄主のサイズとの関連から解析を行なった。また、雌蜂1頭あたりに与えた全寄主の生重から、変動係数($CV = (\text{供試した全寄主の生重の標準偏差}) / (\text{供試した全寄主の生重の平均値})$)を求め、供試寄主の生重のばらつきの程度と次世代性比の関係を検討した。

4. 研究成果

(1) 産卵アリーナを用いた実験系の有効性

予備調査で得られたデータと初年度に得られたデータを合せて解析し、この実験系の有効性を検証した。産卵率(産卵数/産卵試行数)、次世代の休眠率、生存率、性比(雄比)を記録し、それぞれの項目に影響を与える主要因を、一般化線形混合モデルを用いて明らかにした。

その結果、産卵アリーナにおいて、野外と同様の雌蜂による寄主探索、産卵行動が観察された。産卵率は、野外個体(野外で採集し

てアリーナに入れた個体)(53%)よりも飼育個体(アリーナで生まれた次世代個体)(75%)の方が有意に高く、野外個体では、産卵環境の変化が低い産卵率の一因であると考えられる。

寄主がカミキリムシ幼虫かゾウムシ幼虫かの違いは産卵率に影響を与えることはなく、同程度の産卵率であった。しかし、次世代生存率は、カミキリムシ幼虫が寄主の場合は57%と、ゾウムシ幼虫を寄主とした場合の30%に比べて有意に高い値を示した。このことから、本実験系の寄主サイズ操作に用いる寄主としては、カミキリムシ幼虫の方が適していることが示唆された。

次世代性比は、寄主生重の影響のみを受け、寄主生重が大きくなるにつれて性比(雄比)が低下する、野外個体群で観察された先行研究の結果(Urano & Hijii 1995)と同様の傾向を示した。このことから、本実験系の産卵アリーナは、雌蜂の寄主サイズ精査行動を妨げることなく、寄主サイズ依存的性比調節を可視的に観察できることが示された。

(2)キタコマユバチの寄主サイズによる性比調節

キタコマユバチに生得的な寄主サイズの評価基準が存在するかどうかを明らかにするため、最初の産卵の際に寄主サイズに応じて雌雄どちらを配分するかを記録し、さらに寄主を生重によって3つのグループ(S-size: 10-20 mg, M-size: 30-50 mg, L-size: 70-100 mg)に分け、雌蜂にS-sizeの寄主のみ、M-sizeの寄主のみ、もしくは、L-sizeの寄主のみを連続供試した場合にどのような次世代性配分を行なったのかを解析した。その結果、最初の産卵における次世代性配分から、寄主生重22-23 mgを境に雌雄が完全に分かれる閾値が存在することが明らかとなった。すなわち、雌蜂は、20 mgを下回るような小さな寄主には雄卵のみを配分し、それを上回る生重の寄主には雌卵のみを配分した。このことから、キタコマユバチの雌は、生得的に寄主サイズの大小判断基準を持っていることが明らかとなった。また、S-sizeの寄主のみ、M-sizeの寄主のみ、L-sizeの寄主のみを連続供試した場合、生得的な寄主サイズ基準に類似した次世代性配分が確認された。すなわち、ここではCharnovの寄主サイズモデルに従った相対評価に基づく次世代性配分は認められなかった。

ところが、雌蜂にL-sizeの寄主を供試した後にM-sizeの寄主を供試すると、この場合のM-sizeの寄主における性比(性比:0.5)は、M-sizeの寄主のみを経験した場合の性比(性比:0.05)よりも有意に高くなった。L-sizeの寄主のみ、M-sizeの寄主のみに産卵をした場合、次世代性比はどちらも雌側に傾いたことから、両寄主サイズは、キタコマユバチにとって絶対的に大きな寄主であ

ると考えられる。しかし、L-sizeの寄主への産卵を最初に経験することで、L-sizeに比べて相対的に小さなM-sizeの寄主へ雄を配分する割合が増えた。すなわち、この、異なるサイズクラスの寄主を連続して与える条件のもとでは、Charnovの寄主サイズモデルに従った相対評価に基づく次世代性配分が認められた。実際に、雌蜂に供試した寄主の生重のばらつき(CV)が小さいと、次世代性比は、生得的な基準に従って、雄側か、雌側に大きく傾き、生重のばらつきが大きくなるにつれて、性比は有意に0.5(雄:雌=1:1)に近づいた。

以上のことから、

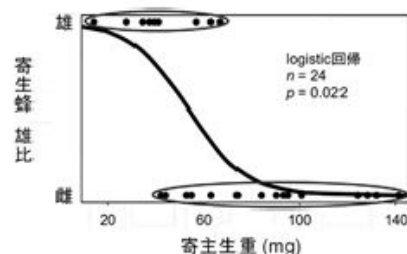
1)キタコマユバチは生得的な寄主サイズ評価基準を持ち、供試する寄主サイズ分布のばらつきが小さい場合は、生得的な基準により次世代性配分を決定する

2)供試する寄主サイズ分布のばらつきが大きくなるにつれて、雄:雌=1:1に近づくように次世代性配分を決定する

3)寄主サイズ分布がある程度のばらつきを持った上で、寄主サイズ分布が変動することにより、寄主サイズを相対的評価(性比曲線のシフト)して性配分するようになることが、本操作実験系によって初めて明らかにされた。

考察と研究の意義

半数倍数体の性決定様式を持つ膜翅目昆虫(蜂類)では、母蜂は体内に受精嚢とよばれる器官を持っており、交尾で得た精子を一旦ここに蓄え、産卵に際して授精卵(雌卵)、未授精卵(雄卵)の産み分けという形で性比調節を行なう。単寄生の寄生蜂では1頭の寄主が子にとっての唯一の食物資源となるため、寄主サイズは繁殖成功度を左右する決定的要因となる。すなわち、羽化する蜂のサイズはその寄主サイズに制約され、小さな寄主で育った小さな蜂の繁殖能力(産卵数、交尾能力など)は大きい蜂に比べて劣ることが予想される。さらに、より大きい蜂になることの意義は蜂の雌雄間で異なるものと考えられ、次世代生産という点では、母蜂は相対的に大きい寄主に対しては雄蜂になる卵(雄卵)よりも雌卵を産む方が有利であると予想される(van den Assem 1971)(下図:試作品を用いての結果の一部、未発表データ)。



寄主の大きさによる *Atanycolus genalis* の雄卵、雌卵の産み分け (中島・野井 未発表)

寄主サイズに依存する寄生蜂の次世代への性配分様式や繁殖成功度の問題については、Charnov et al. (1981), Charnov (1982)以降、1990年代初めまで、彼らの実験にもとづく理論的予測モデル - すなわち母蜂は産卵に際して寄主サイズを相対的な尺度で捉えており、相対的に小さな寄主には雄卵を、相対的に大きな寄主には雌卵を産みつけ、寄主サイズ分布の変化に対応して性比のシフトが起こる - を検証する室内実験や野外実験が数多く行なわれてきた (King 1987; Hails 1989 等)。しかしそこで扱われてきたものの大部分は、寄主 (exposed hosts) を視覚的に認識し、その情報 (寄主種や体サイズ) を直ちに産卵行動に反映させることのできる寄生蜂であり、森林内でしばしばみられる樹皮下穿孔性昆虫等の '見えない寄主 (concealed hosts)' を利用する寄生蜂については、とくにその繁殖戦略に関する知見は、その多くが寄主探索行動とその誘因の推定に限られていた (Wang & Yang 2008)。後者のタイプの寄生蜂の性比調節に関する研究例としては、Kishi (1970) や Urano & Hijii (1991a,b,1995) があるが、本課題で取り上げた、適応度要素としての寄主サイズ評価のメカニズムの解明に至るまでには長い中断があった。これは、見えない寄主をどのように探索し、その種類や大きさをどのような情報にもとづいて評価し、雌/雄卵の産み分けを決断しているのかが、野外でみられるような複雑な寄主 - 寄生蜂系では、まさに '見えなかった' ことによる。

本研究は、こうしたタイプの寄生蜂が、樹木内の寄主サイズ分布についての情報をどのように検出し、蓄積し、利用するのか、さらにどのような判断基準にもとづいて次世代生産を行なうのかを、可視化された室内操作実験系によって明らかにできることを示した。

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0件)
(2016年7月投稿予定)

〔学会発表〕(計0件)

〔図書〕(計0件)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

肘井直樹 (HIJII, Naoki)
名古屋大学・大学院生命農学研究科・教授
研究者番号: 80202274

(4) 研究協力者

中島寛文 (NAKASHIMA, Hirofumi)