

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 8 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26291089

研究課題名(和文) 寄生蜂の学習行動によるスイッチング捕食理論の新展開：個体群動態と神経行動学の統合

研究課題名(英文) New perspective on switching predation theory based on learning behavior of the parasitic wasp: integration of population dynamics and neuroethology

研究代表者

嶋田 正和 (SHIMADA, Masakazu)

東京大学・総合文化研究科・教授

研究者番号：40178950

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,100,000円

研究成果の概要(和文)：嶋田と柴尾、松山は、ゾウムシコガネコバチが宿主マメゾウ2種の探査に利用するカイロモンの同定と合成を試みた。各宿主の足跡物質を捕集・抽出して候補を絞り込み、GC-MSで構造を推定した。その結果、カイロモンは分枝鎖飽和炭化水素で、アズキゾウ主要成分11-MeC27と、ヨツモン主要成分9-MeC27など3つが特定できた。4つを化学合成し蜂に与えたところ、産卵学習と記憶効果の再現に成功した。嶋田と笹川はコマコバチの一種で、宿主の発育段階が学習効果に与える影響を調べ、(1)蛹宿主は学習できるが幼虫宿主は学習できない、(2)蛹宿主で学習した記憶に基づいた幼虫宿主の探索はできない、の2点を発見した。

研究成果の概要(英文)：Shimada, Shibao and Matsuyama analyzed and synthesized kairomones when the parasitoid wasp *Anisopteromalus calandrae* searched the two species of *Callosobruchus* seed beetles. We collected and extracted footprint chemical substances of each seed beetle, and determined their chemical structures using GC-MS. Kairomones of *C. chinensis* were mainly 11-MeC27, and most of *C. maculatus* were 9-MeC27, 3-MeC29, 9,13-diMeC29. When we synthesized the four substances and provided wasps them, we could induce wasps parasitizing behaviors and memories with learning the substances. Shimada and Sasakawa examined effects of different host developmental stages (the pupae and the final instar larvae of *C. chinensis* and *C. maculatus*) on learning behavior of parasitizing in *Heterospilus prosopidis*. We discovered (1) they could learn the pupae but not the larval stage, (2) they could not find the larval stage with memories of the pupae they had learned.

研究分野：生物学

キーワード：寄生蜂ゾウムシコガネコバチ 宿主からのカイロモン 寄生学習 記憶 匂い物質 寄生蜂コマコバチ 発育段階の違いの学習

1. 研究開始当初の背景

神経行動学は 1990 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、動物の行動研究を進展させている。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)。食う-食われるの生物間相互作用では、宿主の匂い (カイロモン) を寄生蜂が知覚 → 探索 → 寄生 → 学習と記憶 → スイッチング捕食 → 個体群動態へと分野横断的な行動生態学が実現できる時代となった。応募者のこれまでの研究成果と着想の経緯 Shimada (2010) は「迅速な適応性」現象として、生物の表現型可塑性や学習行動の背景にある物質 基盤や遺伝子発現を体系立てて解説した。

そして、Ishii and Shimada (2012, PNAS) は、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 者実験系で、寄生蜂が宿主幼虫の 頻度依存的な寄生行動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現象を発見した。これは捕食圧が中程度の時に発生し、捕食圧が低くても高くても宿主 2 種の交替振動を伴う 3 者系の共存持続性は見られない。強制寄生で条件づけされたゾウムシコガネコバチを用いて、宿主 2 種の「匂い物質」を同定し、化学合成した物質を幼虫不在の豆に塗布すると、条件づけされた宿主の匂い物質が付着した豆に接近し、針刺し行動まで示す。

分担者の松山と柴尾は嶋田と共同して、この宿主特有の匂い物質 (カイロモン) を同定、化学合成に成功しつつある。寄生蜂はこの化学物質を学習し記憶し、その結果、スイッチング捕食が起こり、3 者系での宿主の交替振動が生じると想定される。寄生蜂と 2 種宿主の 3 者系での個体数動態パターンに関わる昆虫の学習行動を解析した研究は、世界的にも皆無である。

2. 研究の目的

今期の研究目的は、以下である。

(1) 寄生蜂が知覚する宿主匂い物質の特定、学習・記憶効果のバイオアッセイ実験。これにより、宿主の匂い物質を GC-MS で分析し、化学物質を特定するとともにそれを化学合成し、バイオアッセイで同じ学習行動を誘発するか? また、寄生蜂の触角電図 (EAG 法) で寄生蜂がその物質を触角で知覚するか、等を確認する。(2) 宿主 2 種-寄生蜂 3 者系の「匂い物質」から見た個体ベースモデルの個体数動態の解析。これには中程度の捕食圧が効いている。アズキばかりだとアズキゾウムシは「見かけの競争 (apparent competition)」で消滅し、ブラックアイ豆ばかりだと宿主は 2 種とも寄生し尽くされ 3 種系は崩壊する。

3. 研究の方法

化学分析と化学合成は GC-MS による構造分析を実施する。個体ベースモデルの解析は数値シミュレーションを実施する。

4. 研究成果

嶋田は院生の古瀬を指導して、コガネコバチ科 *Anisopteromalus* 属の寄生蜂のスイッチング捕食の学習行動を解析した。羽化したコガネコバチに 1 回目の条件付けとしてアズキゾウカヨツモンマメゾウカのどちらかの幼虫~蛹を与え 48 時間学習させる。次に、2 回目の条件付けとして、1 回目とは逆の宿主種の幼虫~蛹を与え、12 時間、24 時間の産卵学習効果を調べた。その結果、2 回目の条件付けで 1 回目と同一の宿主種を与えた実験区や 2 回目の条件付けは空のシャーレに放置した実験区と比較して、選好性は大きく変化した。1 回目の条件付けの宿主種が寄生し尽くされたと知覚する「負の産卵学習」が必要かもしれない。

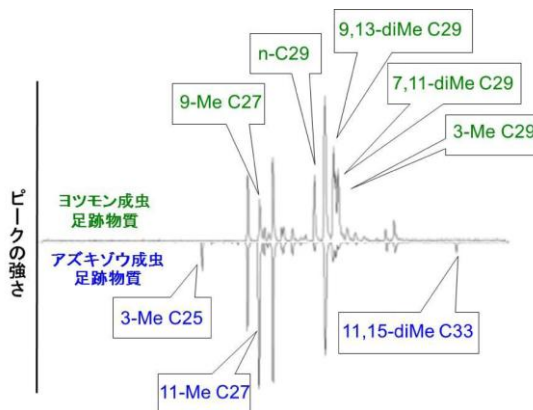


図1 2 種マメゾウムシの足跡フェロモンの GC-MS の結果

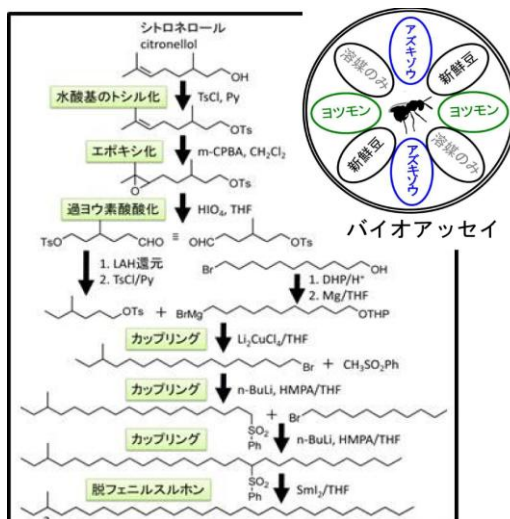


図2 2 種マメゾウムシのカイロモン合成の手順とバイオアッセイのやり方

嶋田・松山・柴尾はコガネコバチが産卵学習の時にこの宿主2種を識別するカイロモンを特定するために、各宿主の匂い物質を捕集・抽出して候補化合物を絞り込み、GC-MS分析を行なって構造を推定した。その結果、宿主2種の雌成虫が残した足跡の成分が分枝鎖飽和炭化水素であり、アズキゾウの主要な成分 11-MeC27 と、ヨツモンに特有かつ主要な成分である 9-MeC27、3-MeC29、9,13-diMeC29 が有力なカイロモン候補物質であった。これら4つの候補物質の化学合成してバイオアッセイしたところ、ハチの産卵行動を誘発し、学習・記憶効果を再現することに成功した(前ページ 図1、2)。

笹川は、嶋田と共同して、マメゾウムシ類の幼虫にも蛹にも寄生するコマユバチの一種 *Heterospilus prosopidis* において、宿主の発育段階が学習効果に与える影響を調べた。選択産卵実験の結果、本種は(1)蛹宿主は学習できるが幼虫宿主は学習できない、(2)蛹宿主で学習した記憶に基づいた幼虫宿主の探索はできない、という2点を明らかにした。また、ビデオカメラによる産卵学習行動の解析から行動要素と頻度を解析した結果、学習効果の違いは行動要素や頻度ではなく、産卵管などで検知される蛹宿主・幼虫宿主の違いに起因している可能性が示唆された。

さらに、嶋田は中山と共同で、脳での学習行動を模した Rescolra-Wagner 方程式をもとに、寄生蜂が宿主2種をスイッチング捕食する個体数動態を解析した。

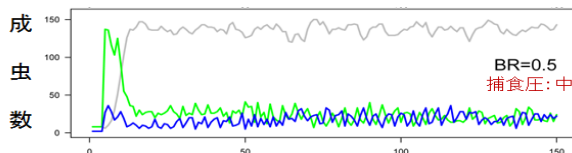


図3 宿主2種と寄生蜂の3者系の時間発展の個体数動態。横軸は週。捕食圧が中程度の時に宿主2種の個体振動が現れ、3者系が長期に持続する。

また、嶋田と阿部は、環境中で探索者が餌などを探すときに、天敵が介在しながら対象の餌の位置が無情報である状況下での個体の動きを、Levy歩行とランダム歩行で比較し、一般に最適であると言われてきた Levy歩行でも、天敵が介在するとランダム歩行よりも不利になる場合もあることが確認でき、国際誌に発表した。

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3件)

① Koji Sasakawa, Masato S Abe, Masakazu

Shimada (2016) Does the host's developmental stage affect host preference following an ovipositioning experience in *Heterospilus prosopidis*?, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 161: 57-64 査読有

DOI: 10.1111/eea.12490

② Abe M. and Shimada M. (2015) Levy walks suboptimal under predation risk., *PLoS Comp. Biol.*, 11: e1004601 査読有

DOI: 10.1371/journal.pcbi.1004601

③ 嶋田正和 (2014) 生物集団のダイナミクス: 頻度依存的に学習する天敵は餌種の共存持続性を高める, 生体の科学, 484-485 査読無

[学会発表] (計10件)

① 嶋田正和, 長瀬泰子, 笠田実. 寄生蜂2種の生命表形質の可塑性と競争を取り入れた推移行列の解析, 第61回日本応用動物昆虫学会, 2017年3月29日, 東京農工大学小金井キャンパス(東京都小金井市)

② 古瀬郁子, 柴尾晴信, 嶋田正和. ゾウムシコガネコバチのスイッチング学習, 第61回日本応用動物昆虫学会, 2017年3月29日, 東京農工大学小金井キャンパス(東京都小金井市)

③ 柴尾晴信, 笹川幸治, 石井弓美子, 松山茂, 嶋田正和. 寄生蜂の選択的探索行動を解発する宿主由来のカイロモンーハチが学習するのは単一成分か、ブレンドか?ー, 第61回日本応用動物昆虫学会, 2017年3月28日, 東京農工大学小金井キャンパス(東京都小金井市)

④ 嶋田正和, 長瀬泰子, 笠田実. 寄生蜂2種の生活史形質の可塑性と競争を取り入れた推移行列の elasticity 解析, 第64回日本生態学会, 2017年3月15日, 早稲田大学(東京都新宿区)

⑤ 嶋田正和, 長瀬泰子, 小林祐一郎, 笹川幸治. 寄生蜂ゾウムシコガネコバチと近縁種による競争下での推移行列の固有値感度分析, 第60回日本応用動物昆虫学会, 2016年3月29日, 大阪府立大学(大阪府堺市)

⑥ 柴尾晴信, 笹川幸治, 石井弓美子, 松山茂, 嶋田正和. 賢い天敵は足跡で獲物を見分ける?!ー寄生蜂の産卵学習カイロモンー, 第60回日本応用動物昆虫学会大会, 2016年3月27日, 大阪府立大学(大阪府堺市)

⑦ 嶋田正和, 長瀬泰子, 小林祐一郎, 笹川幸治. 密度依存的な推移行列と弾力性: 寄生蜂2種の競争実験, 第63回日本生態学会, 2016年3月21日, 仙台国際センター(宮城県仙台市)

⑧ 嶋田正和, 長瀬泰子, 笹川幸治, 小林祐一郎. 寄生蜂ゾウムシコガネコバチと近

縁種における表現型可塑性を考慮した推移行列の固有値感度分析, 第 59 回日本応用動物昆虫学会, 2015 年 3 月 28 日, 山形大学 (山形県山形市)

- ⑨ 嶋田正和, 長瀬泰子, 小林祐一郎. 表現型可塑性と適応度コスト: 生活史戦略の異なる同属寄生蜂の比較モデル解析, 第 62 回日本生態学会, 2015 年 3 月 21 日, 鹿児島大学 (鹿児島県鹿児島市)
- ⑩ Shimada M., Nakayama S. and Ishii Y. Parasitoid learning generates frequency-dependent oscillations in the 2-host-1-parasitoid system: Neural model analysis, Netherlands-Japan Seminar on Parasitoid Biology, 2014 年 8 月 29 日, ヴァーヘニンゲン (オランダ)

[その他]

ホームページ等

<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・大学院総合文化研究科・教授
研究者番号: 40178950

(2) 研究分担者

松山 茂 (MATSUYAMA, Shigeru)
筑波大学・生命環境系・講師
研究者番号: 30239131

笹川 幸治 (SASAKAWA, Koji)
千葉大学・教育学部・助教
研究者番号: 30647962

(3) 連携研究者

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