

令和 3 年 6 月 21 日現在

機関番号：32665

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18K05679

研究課題名(和文) アリを共通の捕食者とするアリガタバチと寄主カツオブシムシの3者系共進化の解明

研究課題名(英文) A study of the evolution of the tritrophic interaction between a parasitoid wasp, its host beetle and their common predatory ants

研究代表者

西村 知良 (NISIMURA, Tomoyosi)

日本大学・生物資源科学部・准教授

研究者番号：30548417

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では寄生蜂キアシアリガタバチが寄主ヒメマルカツオブシムシ幼虫の有害な毛をアリなどの捕食者への防衛戦略として利用するという寄主 寄生蜂 アリの3者系の仮説を調べた。まずハチを誘引する寄主の物質を定性的に確認したが特定できなかった。寄主の毛のアリへの有害性とハチへの無害性を行動実験で明らかにした。有害性は毛の絡みつきによることと、その毛の特徴的な微細構造を電子顕微鏡で確認した。またハチが毛に対応する生理学的コストは少なかった。系統解析のためにハチの遺伝子の一部を明らかにした。このように、この3者系では特にハチが寄主に対して特徴的な性質を持つことが分かったが、仮説全体の立証は今後の課題である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では、アリを共通の捕食者とする寄主 寄生蜂の3者系の共進化という仮説を確かめることを目的として行われた。今回の研究ではその確実な立証までは至らなかったが、寄主の有害な毛に対する結果がアリとハチで顕著に異なり、それぞれ特徴的な相互関係がある可能性を示すことができた。今後この相互関係の仮説の全体が正しいことを確かめることで、これまでにない組合せの3者系としてあらたな共進化のケースとして進化生態学的に重要な知見となる。今回はその一部の相互関係の確認のみに終わったが、そのことで立証の可能性を示したと言える。

研究成果の概要(英文)：We studied on the evolution of the tritrophic interaction between a parasitoid wasp, its host beetle and their common predatory ants. The existence of the attractive substance from the host to the wasp was qualitatively revealed but the substance was not identified. The behavioral experiments showed that the hair of the host was harmful to the ant but was not to the wasp. The observation with the electron microscope revealed that the cause of the harmfulness would be entanglement of the hair and the hair has characteristic fine structure which may induce the entanglement. Moreover, the cost of the wasp which deal with the hair would be physiologically slight. A part of the mitochondrial genes of the wasp was studied. Thus, among the tritrophic interaction, though it was revealed that the wasp has distinctive character to the host, the evolution of the interaction would not be sufficiently studied and should be studied in the future.

研究分野：動物生理学

キーワード：生理学的コスト 誘引物質 微細構造

## 1. 研究開始当初の背景

アリガタバチ類は、シバンムシなどの甲虫の幼虫に外部寄生する寄生蜂である。その中のキアシアリガタバチ(以下この成虫をハチと表記する)は、衣類の害虫で有名なヒメマルカツオブシムシの幼虫を寄主とする(岩田 1941, 山田 1942)。カツオブシムシ幼虫の尾部には、抜けやすく絡みつきやすい長い毛がある。その長毛はアリ等の捕食者を絡め殺すほど強力である。しかし、このハチは長毛に絡まらずに寄生できる。危険な毛を持たない甲虫類がいるにもかかわらず、キアシアリガタバチがこの幼虫に寄生するのはなぜだろうか。

このハチは、ヒメマルカツオブシムシの幼虫(以下寄主と表記する)を麻痺させ、狭い場所に運び、腹部の毛を抜き、そこに産卵し、最後に体に付いた長毛を掃除するという行動を寄主の長毛に絡まらずに行う(岩田 1941, 山田 1942)。本研究ではこの行動・性質を進化させた要因が捕食者のアリであるという仮説を立てた。つまり、このハチは栄養的な捕食寄生だけでなく、寄主の毛を自らの防衛戦略として利用しているという仮説である。これはアリを共通の捕食者とする寄主寄生蜂の3者系の共進化として考えられる。もしこの仮説が正しければこれまでにない生態学的知見と言える。

## 2. 研究の目的

この3者系の共進化の存在を確かめるために「このハチがこの寄主に寄生する理由はハチ自身がアリへの防御として寄主の毛を利用するためではないか」という仮説を立てた。この仮説を検証するために「ティンバーゲンの4つのなぜ」を参考に4つの研究分野からのアプローチを検討した。「4つのなぜ」は、ある行動を個別の要因から問題提起することで、行動を統合的かつ本質的に理解するための枠組みだからである。本研究では、その至近要因(化学生態学)・究極要因(行動生態学)・個体発生要因(生活史戦略)・系統的要因(生物地理)の各アプローチについてお互い関係する個別目標を設定し、それを統合することで仮説の立証を目指した。

## 3. 研究の方法

次の4つの要因(研究分野)とそれぞれの具体的な<個別目標>に沿って研究を進めた。

(1) 至近要因: 行動を起こすしくみ(化学生態学): <ハチを誘引する物質を寄主から抽出・特定>飼育中の寄主やその糞からハチを誘引する物質を得ることを目的に実験した。まず、誘引行動をPCや動画ソフトで、自動追跡し効率的に分析するための観察方法の確立を試みた。また、その行動を粗抽出物を用いた実験室内での行動実験や野外での誘引トラップによる調査などの生物検定によって、寄主由来の物質に対するハチの誘引性や行動変化を調べた。生物検定の結果を踏まえ、さらに化学的手法と生物検定を用いて誘引活性の高い成分を含んだ抽出物を得て、それをさらに化学的に分析し誘引物質を特定することを目指した。その誘引物質は各地のハチ個体群を採集に利用することも目的とした。

(2) 究極要因: 寄生行動の適応価の損失と利益(行動生態学): <長毛への対処行動による損失の定量>様々なサイズの寄主に対する寄生行動を記録した。麻痺、寄主の毛の除去、長毛の掃除の行動を観察した。また通常の寄主とあらかじめ長毛を除いた寄主に寄生させ、ハチの損失を産卵数減少や寄生行動の期間で調べた。<アリの捕食を防ぐ寄主の毛の利益の定量>寄主や寄主の長毛に対するアリの行動(捕食・忌避など)を調べた。<寄生行動の地理的変異>様々なハチ個体群における行動の地理的変異を調べることを目指した。

(3) 個体発生要因: ハチ個体が寄生する経緯(生活史)<寄主の生活史に対する生活史戦略の解明>ハチの野外での季節消長の解明を誘引トラップによる調査で試みた。また様々な温度・光周条件で飼育し休眠の有無やその期間、臨界日長などについて調べた。<生活史(休眠)の地理的変異>各地の個体群のハチにおける休眠の特徴における地理的変異の解明を試みた。

(4) 系統的要因: 各地のハチ個体群の系統関係(生物地理学)<ミトコンドリアDNAによるハチの地域個体群の遺伝的系統関係の解明>採集した各地域個体群のハチの塩基配列を決定し、その遺伝的変異から系統関係を推定することを目的に、ハチのミトコンドリアDNAのCOI領域について塩基配列を調べた。

## 4. 研究成果

(1) 行動を起こすしくみ(化学生態学)では、誘引物質特定のための行動実験に利用する動画による観察方法を確立した。同時に画像解析ソフトによるハチの行動の自動追跡方法も確立した。自動追跡は誘引物質特定の行動実験の高精度で簡便な遂行に役立つ。またこれによる定量的な行動解析は行動の適応価の解明にも効果的に利用できる。そのための行動解析を試験的に行った。容器内でハチが寄主を探索し発見する動画をあらかじめ撮影し、画像解析ソフトの自動追

跡機能を用いることで、両者の物理的距離の経時的変化を詳細な数値の情報に変換した。寄主やその糞から化学的に抽出した様々な物質を用いて、この手法で行動解析をすれば、誘引物質の効率的な特定やその効果の行動変化を効率的に検出解析できる。

ハチが寄主由来の物質に誘引されるかどうかについて確かめるために、実験室で寄主の糞や脱皮殻に対するハチの行動を定性的に観察すると、明らかにそれらに誘引された。そこでまず誘引物質の候補として寄主の糞を選んだ。寄主を大量飼育して得た糞を誘引源として野外(大学構内)でハチの捕獲試験を行った。罌は約5gの糞を入れたつるし下げ型ピットフォールトラップ(直径約7cm 深さ約15cm)を15個用意した。2020年8月下旬の約1週間、野外に設置した。その結果1mm前後の甲虫、コバチなどの微小な昆虫が十数個体捕獲できたものの目的のハチは捕獲できなかった。現在研究室で継代飼育しているハチは以前7~8月に大学構内で捕獲したので、生息するはずである。捕獲できなかった理由は、ベイトの量や、試験時期とハチの出現時期のずれの可能性がある。今後実験条件等の改善の余地がある。

また、糞などの寄主由来物質を用いて各地の個体群を採集することを目的としていたが、この研究期間において、新興感染症の感染拡大という社会情勢によって国内の移動が著しく制限されており行うことができなかった。

(2) 寄生行動の適応価(行動生態学)では、まず寄主の長毛(槍状毛)の機能を行動実験で調べた。クロヤマアリ(以下アリ)と寄主(ヒメマルカツオブシムシ幼虫)を容器内で自由に歩行させると、寄主に接触したアリは歩行に異常を示し行動不能になった。一方、死んだカツオブシムシへの接触はアリに行動不能をもたらさなかった。ハチで同様の実験を行うと、ハチの活動に異常は生じなかった。

走査型電子顕微鏡でアリとハチの体表を調べると、寄主の長毛がアリの脚や触角に束で絡みついていて、ハチにはなかった。また、アリに有害性を示すカツオブシムシの長毛に花弁状の構造があった。これが有害性の原因である可能性がある。

ハチが寄主に寄生する行動を類型に分けた。行動を撮影し詳細に観察した結果、ハチは寄主への攻撃から産卵まで、約8つの典型的な行動を複雑な順序で示した。この典型的な行動の意味を確かめるために、その中の一つ、産卵前に寄主の有害な槍状毛を抜く行動(毛抜き行動)に注目した。あらかじめ人為的に毛を抜いた寄主を用意し、産卵数を指標に毛抜き行動のコストを調べた。するとハチが生涯で可能な寄生回数や、生涯産卵数が明らかになった。この産卵数について、寄主1頭当たりで検討した結果、人為的に毛を抜いた寄主では、無処理の寄主より、ハチの生涯産卵数がわずかに多かったが有意差はなかった。産卵数を指標にした場合、この行動の生理学的コストは検出できなかった。このことから、ハチの産卵数に反映するような生理学的なコストを生じないほど、少ないコストでハチは寄主の有害な毛を扱うことが可能であると結論付けられた。またそのしくみの一つとして、有害な毛が絡みにくいハチの体表面の構造などが考えられ、今後検討する必要がある。

産卵数では寄主の有害な毛を扱う行動に産卵を減少させるまでのコストを検出できなかったが、次に、ハチの成虫の寿命期間を指標に同様にコストを調べることを試みた。するとハチにある一定条件で連続して寄主を与えた場合、ハチが生涯において寄生に費やせた期間に関して、通常の寄主よりも人為的に毛を抜いた寄主に対しては有意に長かった。このように産卵数ではなく時間的なコストにおいて、有害な毛に関するこの行動のコストを検出した。

(3) ハチ個体が寄生する経緯(生活史)では、研究室で継代飼育しているハチを、一定温度一定光周期で飼育した。条件は20 LD16:8または20 LD12:12であった。まず基本的な生活史として、卵~幼虫~蛹化(繭)まで約1カ月であるのに対して、羽化までの繭の期間が数カ月と非常に長いことが分かった。この繭の期間は、個体ごとにばらつくが、恒温器の故障もあって、光周期による効果があるかはわからなかった。現在も継代飼育しているので今後の課題である。

上記の寄主を用いた野外調査では今回ハチを採集することはできなかった。実験室飼育で明らかになった非常に長い数カ月ある繭の期間と、寄主が幼虫として野外で活発に活動(成長)する季節が春から夏までだと予想されることから、ハチ成虫はすでに初秋には野外にはいない可能性が考えられた。

(4) 系統的要因: 各地のハチ個体群の系統関係(生物地理学)ハチのオス4個体を用いて、ミトコンドリアDNAのCO1領域(バーコード領域)の塩基配列を調べた。その結果、約600~700の塩基配列を得た。ただし、まだ、塩基配列にサンプルごとのばらつきがみられ、確定はしていない。今後の課題である。

以上のように、キアシアリガタバチと寄主ヒメマルカツオブシムシ幼虫とアリの3者系における共進化についての行動学的、生理学的、生態学的知見を不十分ではあるが得ることができた。ただし、当初予定していたように、共進化の存在そのものを検討するほどの知見を得ることはできなかった。今回明らかになった、ハチの行動学的特性などを手掛かりに今後慎重に研究を進めていく必要がある。

<引用文献>

岩田久二雄 (1941) 「ヒメマルカツヲブシムシ」の天敵 昆虫, 15, 50-51.

山田保治 (1942) 羊毛重要害蟲 「ヒメマルカツヲブシムシ」の天敵「キアシアリガタバチ」に就きて 第一報. 防虫科学, 6, 1-23.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 西村知良
2. 発表標題 寄生蜂キアシアリガタバチの産卵に対する寄主カツオブシムシの槍状毛の影響
3. 学会等名 日本昆虫学会第79回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 相樂理嘉・門川朋樹・西村知良・沼田英治
2. 発表標題 ヒメマルカツオブシムシ槍状毛のクロヤマアリに対する防御効果
3. 学会等名 日本昆虫学会第78回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 相樂理嘉・沼田英治・西村知良
2. 発表標題 ヒメマルカツオブシムシ幼虫のクロヤマアリに対する防御行動
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------