

機関番号：12601

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2008～2010

課題番号：20370008

研究課題名（和文） マメゾウムシと寄生蜂の記憶と学習を介した繁殖の適応戦略と個体群動態

研究課題名（英文） Adaptive reproduction strategy and population dynamics through learning and memory of the parasitic wasp and bruchine beetles

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

研究成果の概要（和文）： マメゾウムシ 2 種と寄生蜂ゾウムシコガネコバチを用いた 3 者実験系を対象に、その学習行動と個体群動態を解析した。寄生蜂不在の 2 種競争系では、ヨツモンマメゾウムシがアズキゾウムシを 20 週程度で消滅させた。しかし寄生蜂の存在下では、寄生蜂が宿主 2 種の頻度を学習して寄生する宿主を代えることで、宿主 2 種が交代振動を繰り返して 80 週まで長続きした。昆虫の学習と記憶を介した選択行動は、自然界でも繁殖の適応戦略と個体群動態を介して多様性維持に影響を与える可能性がある。

研究成果の概要（英文）： Population dynamics of three-species experimental systems with two hosts (bruchine seed beetles) and the parasitic wasp was analyzed based on learning and memory of insects. Two-species systems without the wasp showed *Callosobruchus chinensis* went to extinction with competitively dominant *C. maculatus*. However, three-species systems with the wasp which shows frequency-dependent predation based on learning and memory persisted, showing lasting anti-phase population oscillations of two host species. Choice behaviors in prey and predator may affect biodiversity maintenance through adaptive rapid strategy and population dynamics in nature.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	5,900,000	1,770,000	7,670,000
2009 年度	4,100,000	1,230,000	5,330,000
2010 年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
年度			
年度			
総計	14,000,000	4,200,000	18,200,000

研究分野：生物

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード： 個体群動態、3 者宿主-寄生蜂実験系、学習、記憶、アズキゾウムシ、ヨツモンマメゾウムシ、ゾウムシコガネコバチ、生物種の多様性維持

## 1. 研究開始当初の背景

行動生態学と個体群生態学の連携は 1980 年代頃に検討され、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出も一時あったが (Commins and Hassell 1978)、実証研究はほとんどまれであった (例外: Shimada 1985

の実験)。一方、マメゾウムシと寄生蜂の「食う-食われる」の実験系では、Utida (1957) や Fujii (1983) など伝統的に個体数動態が解析されてきたが、それらの昆虫の行動解析そのものはほとんど皆無であった。

嶋田はこれまでマメゾウムシと寄生蜂の実験系で個体群動態の解析を行い、マメゾウ

ムシ-寄生蜂実験系で、宿主の食入した豆が大きな連続分布のパッチで与えた場合と局所的セル状構造で配置した場合とで、個体数動態の変動性に違いが見られ、これには寄生蜂の歩行軌跡（探索 → 寄生を繰り返す）が関係するとの結果を得ている (Shimada 1999)。

行動生態学と個体群動態の連携について、マメゾウムシと寄生蜂には、行動生態学から見ても興味深い行動が見られる。ここ数年、嶋田と元院生の石井弓美子は、寄生蜂ゾウムシコガネコバチ (*Anisopteromalus calandrae*) と2種の宿主(アズキゾウムシ *Callosobruchus chinensis* とヨツモンマメゾウムシ *C. maculatus*) からなる3者実験系の長期個体数動態を調べてきた。その結果、化学物質を基盤とする寄生蜂の「匂い学習」によって、この寄生蜂は条件づけされた宿主種を集中して寄生することが分かってきた。

自然生態系ではどのように生物種の多様性が維持されているかについて、頻度依存的な捕食を示す天敵の存在が Murdoch and Oaten (1975) によって注目されてきた。これが先鞭となり、この40年間ほど天敵-餌の多種系の持続性を解析する理論的研究が盛んに行われたが、一方で、実証研究の報告は全くなかった。その理由は、実験系で容易に維持できて頻度依存的捕食を示す天敵種の候補が見つからなかったからである。

よって、嶋田グループは寄生蜂とマメゾウムシを材料にした「食う-食われる」実験系の個体数動態解析を専門としているが、ゾウムシコガネコバチが豆内の宿主マメゾウムシの幼虫密度に依存して寄生効率が変化することに早くから注目しており、今回ゾウムシコガネコバチを捕食者とした3者系の動態解析を試みることにした。

## 2. 研究の目的

寄生蜂ゾウムシコガネコバチと宿主2種のマメゾウムシ(アズキゾウムシ、ヨツモンマメゾウムシ) からなる3者実験系の個体数動態を解析するとともに、その動態の最中に系内で、学習と記憶による繁殖の適応戦略がどのように発揮されているかを解析する。さらに、一般性の高い理論モデルの原型を構築することで、自然界で天敵と餌種からなる生態系で種多様性の維持に学習による頻度依存的捕食がいかに効いているかを示すことである。

## 3. 研究の方法

寄生蜂ゾウムシコガネコバチ (*Anisopteromalus calandrae*) と2種の宿主(アズキゾウムシ *Callosobruchus chinensis* とヨツモンマメゾウムシ *C. maculatus*) を研究対象とし、3者系

を組むときに捕食圧を調整するため、アズキとブラックアイの2種の豆の比を変えて与えることにした。アズキは種皮が固く、豆内の宿主幼虫は攻撃率が低く寄生率が低いが、ブラックアイは種皮が薄いために寄生蜂からの寄生効率は非常に高く、一網打尽に寄生される。長期累代実験系では、120mm×120mm×30mmのプラケースにブラックアイの割合を、0/0.2/0.3/0.8/1.0に変えて直径60mmに入れ、これを毎週に更新することで、これら3種の昆虫を、3種の個体数動態を観測し、時系列データを解析した。

この長期累代実験系から寄生蜂をある一定数取り出し、その蜂に2種の宿主を1:1で与えて3時間放置し、その選好性を調べた。

また、短期実験として、同一種の宿主をある一定時間連続して与え寄生させることで「条件づけ」した寄生蜂に2種の宿主を1:1で均等に与えた時の寄生率を調べることで、条件づけの効果を計測した。この時、動画録画の連続コマを取り込んだ追尾システム(重心の座標を差分で取る自前のプログラム)で、豆の上をどのように移動したかを記録し歩行軌跡を撮った。

## 4. 研究成果

まず、寄生蜂が存在しないマメゾウムシ2種の競争実験系では、多くの場合、ヨツモンマメゾウムシがアズキゾウムシを消滅させる。まれにアズキゾウムシが勝ち、ヨツモンマメゾウムシが消滅することもあった (Ishii and Shimada 2008、図1(上)を参照)。いずれの場合でも、マメゾウムシ2種だけの種間競争系では20週程度で片方が消滅することになり、競争的排除が見られた。

ところが、寄生蜂を導入すると、寄生蜂1種-宿主2種の3者系では、寄生蜂を導入した寄生蜂1種-宿主2種の3者実験系の動態を観測すると、2種のマメゾウムシに4週間の周期で交代振動が発生し、3者系のまま80週以上も持続することが見られた (Ishii and Shimada 2010、図1(下))。このとき、寄生蜂の個体数はヨツモンマメゾウムシの周期のピークにやや同調しているように見えるが、これは豆内でヨツモンマメゾウムシの方が幼虫競争に強いことと関係しているのかもしれない。

次に、短期実験の結果として、雌寄生蜂をいずれか1種の宿主幼虫に強制的に連続寄生させた条件づけの歩行軌跡は、図2のようになった。図2(左)はアズキゾウムシに条件づけさせた場合、(中)はヨツモンマメゾウムシに条件づけさせた場合、(右)は条件づけをさせなかった場合の、それぞれの歩行軌跡である。明らかに、条件づけされた宿主のアセトン抽出液が塗布された豆の方に、雌蜂

は集中して接近し、触覚による探査を繰り返す、時には腹部を上げて針刺し行動を見せた。それに対し、条件づけをされなかった対照の雌蜂は、各々の宿主の匂いがするそれぞれの豆に接近するだけでなく、アセトン液だけの塗布やブラックアイのアセトン抽出液だけの塗布に対しても、万遍なく探す歩行軌跡となっている。

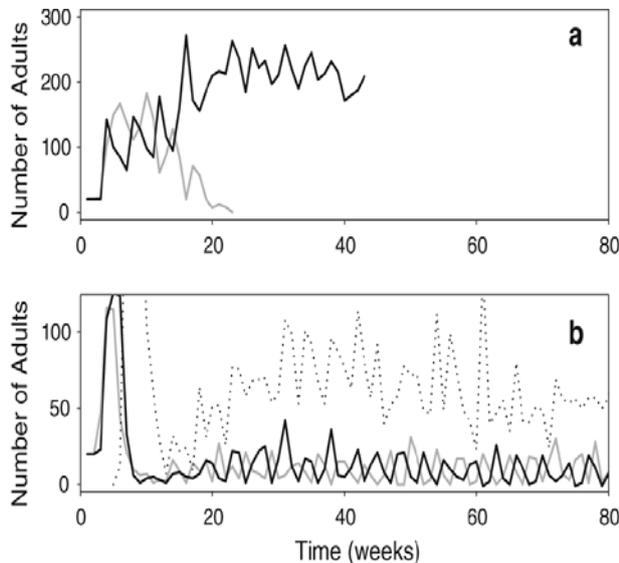


図1 (上) 寄生蜂を導入せず2種のマメゾウムシだけの実験系の動態。ヨツモンマメゾウムシが競争的排除でアズキゾウムシを消滅させ、この系は20週程度で片方がいなくなる。(下) 寄生蜂を導入した寄生蜂1種-宿主2種の3者実験系の動態。2種のマメゾウムシに4週周期の交代振動が発生し、3者系のまま80週以上も持続する。太い黒線：ヨツモン、グレー線：アズキゾウの個体数。

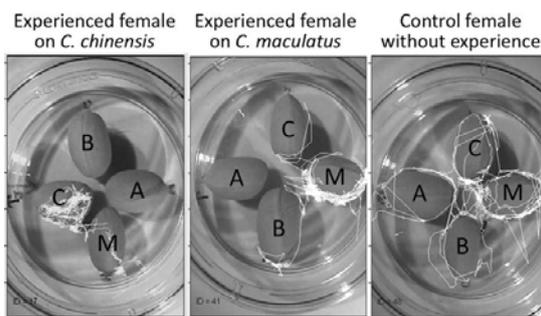


図2 (左) アズキゾウムシに条件づけされた雌蜂の歩行軌跡。(中) ヨツモンマメゾウムシに条件づけされた雌蜂の歩行軌跡。(右) 条件づけしなかった雌蜂の歩行軌跡。写真中のアルファベットは、A：アセトンのみを塗布。B：ブラックアイの豆をアセトン漬けにして抽出したものを塗布。C：アズキゾウムシ幼虫を食入豆と一緒にアセトン抽出したものを塗布。M：ヨツモンマメゾウムシ幼虫を食入豆と一緒にアセトン抽出したものを塗布。

これらの結果から、餌となる宿主種の頻度に依存して、寄生経験からより多い方の宿主の「匂い学習」を介して、その匂いを記憶し次の宿主を寄生対象として探しに行く「賢い天敵」としてのゾウムシコガネコバチのような寄生蜂は、自然界で生態系の生物種の多様性を維持するように働く可能性がある。

また、寄生蜂の学習は前の世代の選好性が次世代に引き継がれる可能性がある。つまり、母蜂がある宿主種に寄生した場合、その宿主で育つ寄生蜂は幼虫から蛹、そして新成虫になる時に、育った宿主の「匂い」に含まれた状態で一緒にいるので、羽化時に匂い学習で得た化学情報を頼りに選好性を記憶して新たな宿主を探しに行くことになる。このように、前の世代の選好性があたかも「獲得形質が次世代に継承する」かのように伝わる可能性がある。ボールドウィン効果という「有機的選択の概念」を唱えた古典的な Baldwin (1896)の本質を、Rapid Adaptation (迅速な適応性)の文脈で、表現型可塑性(エピジェネティクス)や学習行動の神経生理分野などの現代生命科学の知見をもとに、ゲノム情報の変化なしに次世代に伝わる現象を考察した (Shimada et al. 2010)。

#### 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 Shimada M., Ishii Y., and Shibao H. (2010) Rapid adaptation: a new dimension for evolutionary perspectives in ecology. *Population Ecology*. 52:5-14 査読有
- ② Ishii Y. and Shimada M. (2010) The effect of learning and search images on predator-prey interactions. *Population Ecology*. 52:27-35 査読有
- ③ Takahashi H., Horibe N., Shimada M. and Ikegami T. (2008) Analyzing house fly's exploration behavior with AR methods. *The Journal of the Physical Society of Japan*. 77: 084802-1-6 査読有
- ④ Ishii Y. and Shimada M. (2008) Competitive exclusion between contest and scramble strategists in *Callosobruchus* seed-beetle modeling. *Population Ecology* 50:197-205 査読有

[学会発表] (計2件)

- ① Ishii Y. and Shimada M., Olfactory search image and host-parasitoid dynamics. Japan-Netherlands Seminar on Parasitoid Biology, 2010年8月24日, 東京大学駒場

- ファカルティハウス
- ② 石井弓美子, マメゾウムシ個体群の種間競争モデリング, 第 57 回日本生態学会, 2010 年 3 月 15 日, 東京大学駒場キャンパス

[その他]

ホームページ等

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

## 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) 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・助教

研究者番号: 90401207

### (3) 研究協力者

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