

セグロカマバチにおける既寄生寄主遭遇が
過寄生と子殺しの頻度に与える影響

三重大学大学院

生物資源学研究科

生物圏生命科学専攻

陸圏生物生産学講座

昆虫生態学教育研究分野

勝山 瞳

平成 23 年 3 月

目次

1. 緒言	1
2. 材料および方法	5
2.1 昆虫と過寄生観察前飼育方法	5
2.2 既寄生寄主と遭遇時の反応を調べるための手順	6
2.3 実験Ⅰ：過寄生観察前日までの飼育方法の影響	7
2.4 実験Ⅱ：既寄生寄主との遭遇経験の影響	8
2.5 解析手順	10
3. 結果	12
3.1 実験Ⅰ：過寄生観察前日までの飼育方法の影響	12
3.2 実験Ⅱ：既寄生寄主との遭遇経験の影響	13
4. 考察	16
4.1 実験Ⅰ：過寄生観察前日までの飼育方法の影響	16
4.2 実験Ⅱ：既寄生寄主との遭遇経験の影響	16
5. 摘要	20
6. 謝辞	22
7. 引用文献	23
8. 表	27
9. 図	28

1. 緒言

同種の個体によって既に寄生された寄主に産卵することを過寄生といい(van Dijken and Waage, 1987), これは野外においても実験室内においても普通に見られる (Salt, 1961; van Alphen and Visser, 1990; Godfray, 1994)。過寄生は, 第1回産卵と第2回産卵が同じメスによってなされる同母過寄生と, 異なるメスによってなされる異母過寄生に分けられる。同母過寄生は, 兄弟姉妹間で競争が起こるため, 単寄生者においては通常得られる適応度上の利益がなく適応的でないが, 異母過寄生では, その利益は第2回産卵起源の子(後着者)の適応度だけで決まり, 後着者の生存率がゼロでない限り, 利益がある。そのため, 未寄生寄主密度が低いときや成熟卵保有数が多いときなど, 状況によっては適応的となる。したがって, 同母と異母を区別する識別能力(自己他者識別能力)の進化が期待される(van Alphen and Visser, 1990; Visser, 1993; Godfray, 1994)。

過寄生が起こった場合, 単寄生時より後着者の生存率は低く, しかも通常第1~2回産卵間隔が長くなるにつれて, 後着者が先着者との競争に勝つ確率は急激に減少する (Visser et al., 1992; Sirot, 1996; Field, 1997; Yamada and Miyamoto, 1998; Yamada and Watanabe, 2002; Yamada and Ikawa, 2003, 2005; ただし, 例外もある, Goubault, et al., 2003)。そのため, 異母過寄生の際, 産卵捕食寄生者が子殺しによって先着者を

殺す行動は適応的であり、それが進化することが期待される。しかし、現在、過寄生の際の子殺しは限られた種でしか知られていない (Godfray, 1994)。ただし、ここで注意すべきことは、先着者が自分の子であるか他者の子であるか判断できないときは、必ずしも子殺しすることが良いわけではないことである。特に、子殺しにコストがかかるとき、あるいは、2頭以上の羽化がある準単寄生者や多寄生者においてはそうである。そういう場合は、同種他個体との遭遇、あるいはその存在を示す手がかり(例えば既寄生寄主)と遭遇したときに、既寄生寄主を受け入れやすくなり、そして子殺し率が高まることが予測される。また、そういった遭遇経験は、今いるパッチで手に入れられる未寄生寄主数が少なくなっていること、あるいは将来急激に減少することを示し、その結果、子殺しを行わない種でも過寄生を受け入れやすくなるかもしれない (Stephens and Krebs, 1986; van Alphen and Visser, 1990)。

セグロカマバチ *Echthrodelphax fairchildii* Perkins (膜翅目：カマバチ科) は、トビロウンカ *Nilaparvata lugens* (Stål), セジロウンカ *Sogatella furcifera* (Horváth), ヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* (Fallén) (同翅目：ウンカ科) の外部寄生蜂で、1回の産卵でウンカの左右どちらかの前翅か後翅の翅芽付け根に1卵を産みつける。先着者と同じ側に卵を産む時、先着者を必ず殺す (Yamada and Ikawa, 2005)。先着者がいない側に産卵する時も、メス成虫は毒針を先着者がいる側に持っていきそれを刺し殺す場合がしばしば生じる (Yamada and Ikawa, 2005)。この非産卵側の毒針刺し率

は、ヒメトビウンカ 5 齢 0 日齢を寄主とした場合、第 1 回産卵と第 2 回産卵の間隔が増加するにつれて増え、異母のときのほうが同母のときより若干高い (Yamada and Ikawa, 2003)。異母においては、常に非産卵側毒針刺しを行うほうが高い利益を得られるが、24 時間以上の産卵間隔でも非産卵側毒針刺し率は 80%前後である。異母において、得られる利益から予測されるより毒針刺し率が低い主な原因として、産卵間隔が 8 時間以内の場合は過寄生された寄主から 2 頭羽化がしばしば生じ、非産卵側毒針刺しを行わなくても行った場合に近い利益が得られることと、自己他者識別と産卵間隔の推定が不完全であることが挙げられる (Yamada and Ikawa, 2003)。また、第 1 回産卵場所と第 2 回産卵場所が同じ場合、非産卵側毒針刺しはほとんど起こらない (伊藤, 2009)。もし、非産卵側毒針刺しにコストがかからないのなら、この場合も行ったほうが (Yamada and Kitashiro, 2002)、既寄生寄主が 2 回以上の産卵を受けている場合、子殺しを確実にすることができると考えられる。これは、非産卵側毒針刺しにコストがあり、そのため、異母でもその率が 100%になりにくいのかかもしれない (Ito and Yamada, 2006)。

セグロカマバチにおいても、同種他個体の存在を暗示するものとの遭遇経験は、子殺し率、過寄生率を高める可能性がある。特に、それらの遭遇頻度の増加に応じて、過寄生率、非産卵側毒針刺し率が高まる可能性がある。実際、1 頭の同種他個体との遭遇は、既寄生寄主受け入れ率を高めた。しかし、非産卵側毒針刺し率を高めることはなかった

(伊藤, 2009)。ただし, 複数頭との遭遇, あるいは他者寄生寄主との遭遇が非産卵側毒針刺し率を高める可能性は十分考えられる。

この研究の目的は, セグロカマバチとその寄主であるヒメトビウンカを使って, 寄生蜂の既寄生寄主遭遇の経験が, 異母過寄生受け入れと非産卵側毒針刺しの頻度にどのように影響を及ぼすかを明らかにすることである。また, 卵を先着者がいる側に産むかいない側に産むかと子の性比についても同時に調べ, それらに与える既寄生寄主遭遇経験の影響も調べた。

2. 材料および方法

2.1 昆虫と過寄生観察前飼育方法

寄生蜂セグロカマバチ（以降カマバチ）と寄主ヒメトビウンカ（以降ウンカ）は、1992年に三重県津市三重大学構内と三重大学付属農場で採取し、恒温室(25℃±1℃, 16時間明期; 8時間暗期)で隔離累代飼育したものを用いた。異母過寄生の際は、隔離飼育している上記の採集場所の異なる2系統のメスカマバチを使い、一方を第1回産卵、他方を第2回産卵用に用いた。

実験に用いるカマバチは、大量飼育ケージから繭の段階で1頭ずつプラスチックチューブ（4ml; 内径 12.2mm, 高さ 40mm）に移し、羽化するまで恒温室で放置した。羽化したカマバチは円筒形のプラスチックケージ（360ml; 内径 90mm, 高さ 50mm; 以降円筒ケージと呼ぶときはここに記したケージを指す）にウンカ（齢期と頭数は実験によって異なる; 2.3, 2.4 参照）と、希釈した蜂蜜を染み込ませた脱脂綿、水（キューベット（4.5ml; 10×10×45mm）に入れ湿らせた脱脂綿で蓋をした）、ハイポネックス溶液で湿らせた脱脂綿で包んだ約15本のイネ芽だしと共に入れ、個別飼育した。羽化日にオスを上記ケージに2~3頭入れ交尾させた。

2.2 既寄生寄主と遭遇時の反応を調べるための手順

以下に述べる実験 I と II では、異なる環境に置いたカマバチに、それぞれ原則 6 回と 9 回 15 分おきに、24 時間前に寄生を受けた既寄生寄主を与え異母過寄生が起こるかどうかを調べた。第 1 回産卵は 5 齢 0 日齢のウンカに対し行わせたが、後述の実験 I では同じカマバチ個体を使って 15 分おきに原則 6 回、実験 II では 1 頭あるいは同じ系統の 2~3 頭を使って 15 分おきに原則 9 回行わせた。ただし、実験 I では、初めのうちは 15 分の間隔をおかず連続してウンカを与えていたため、また、複数頭使うことをしなかったため、6 回産卵しないことが多く 2~5 回だったこともあった。第 1 回産卵の際、左右どちら側に産卵が行われたかを記録した。過寄生観察の日に、暗期から明期に変わったらすぐにカマバチを取り出し、餌として 2 齢（2 齢には産卵せず寄主摂食のみに利用する）のウンカ 20 頭とカマバチ 1 頭を洗浄済みのキュベットに入れた。4 時間後、最初の既寄生ウンカを与え、カマバチの反応を調べた。ウンカを与えて 10 分しても産卵しない場合を回避とした。すべての既寄生寄主を回避した場合は、回避が産卵そのものに対する興味の喪失から起こっていないことを確認するため、5 齢 0 日齢の未寄生ウンカをすぐに与えたところ、ほとんどの場合産卵が起こったが、1 頭のみ未寄生ウンカにも産卵しなかったため、その個体はデータから除いた。捕食をしたかどうかも記録した。実験 I で、捕食は 2 例見られたが（どちらも 2 回以降の遭遇で捕食に至った）、実

験Ⅱでは見られなかった。しかし、実験Ⅱでは、過寄生を受け入れた後にそのまま捕食をする行動が 13 例見られた。

産卵した場合は、産卵側を確認し、非産卵側毒針刺しの有無を観察した。毒針刺しを行った場合はその回数も記録したが通常 1 回で、2 回以上の場合は 6 度見られただけであった。また、外部生殖器の動きを観察して、子の性を推定した (Yamada and Imai, 2000)。

実験Ⅱの過寄生観察では、供与順 9 回それぞれの既寄生寄主との第 1 回遭遇時に産卵するか回避するかも記録し、第 1 回遭遇時の過寄生率も調査した。

2.3 実験Ⅰ：過寄生観察前日までの飼育方法の影響

2 つの飼育方法、つまりウンカの与え方によって結果に差があるかどうかを調べた。この実験は元々、カマバチの日齢が過寄生率と非産卵側毒針刺し率に与える影響というテーマの下の予備実験として始められたが、飼育方法によって結果が大きく異なり、それがテーマを変える大きなきっかけとなった。そのため、過去の経験の影響を調べる実験としては、不適正な部分もあるが、そのままここに記した。

1 つ目の飼育方法では、カマバチは上記の様に、円筒ケージに蜂蜜水溶液、水、芽だしと共に入れ、羽化日から毎日、餌として 1, 2 齢のウンカ 20 頭と 3, 4, 5 齢のウンカ各 10 頭の計 50 頭を与えた。ただし、毎日与えるこれらのウンカ 50 頭を、4 日間は

そのまま円筒ケージに残し毎日 50 頭を加えるだけにして（つまり 4 日目には円筒ケージ内には、与えたすべてのウンカが生きているならば計 200 頭のウンカがいる）、5 日目にカマバチを新しい円筒ケージに移し、新しいウンカ 50 頭を与えた。6, 7, 8 日目は、2, 3, 4 日目に行ったように古いウンカを残したまま、新しいウンカを入れた。

もう 1 つの飼育方法においては、毎日与えるウンカの齢期と頭数は上記の飼育方法と同じであるが、前日与えたウンカは取り除いた。これを行うため、毎日カマバチを新しいウンカが入った別の円筒ケージに移した。

ウンカの入れ替えを毎日行わず古いウンカを残す飼育方法は、元来、カマバチの日齢の差が過寄生受け入れ率と非産卵側毒針刺し率に及ぼす影響を調べる目的の実験で用いたため、その飼育方法を用いた場合は、カマバチが 5~12 日齢の時の既寄生寄主に対する反応が調べられた。一方、古いウンカを取り除く飼育方法の場合は、カマバチのメスが 5~7 日齢のときに既寄生寄主を与えその反応を見た。

2.4 実験Ⅱ：既寄生寄主との遭遇経験の影響

この実験では、前日の既寄生寄主との遭遇が既寄生寄主と遭遇したときの行動に及ぼす影響を調べた。コントロールとして、前日に未寄生寄主と遭遇させた処理も行った。実験個体は、羽化後、竜田（2009）の飼育方法に従い、毎日 1~3 齢のウンカ計 20 頭、

5 齢ウンカ 1 頭を与え個別に円筒ケージで飼育した。毎日古いウンカは取り除いた。既寄生寄主に対する反応の観察は、カマバチのメス各個体が 5~7 日齢のときに行った。既寄生寄主を与えて反応を見る前々日に、暗期から明期になった直後、実験用のメス個体とは異なるメス個体 2~11 頭を 4 齢 0 日齢と 5 齢 0 日齢のウンカそれぞれ 18 頭の計 36 頭と蜂蜜水溶液、水、芽だしが入った円筒ケージに入れ、16 時間一緒にした。その後、そのメス個体はすべて取り除いた。既寄生寄主に対する反応を観察する前日、暗期から明期に変わったらすぐに実験用のメス個体を、上述の前日カマバチの攻撃にさらしたウンカ 4, 5 齢の計 30 頭（計 36 頭から捕食により死亡したウンカを含みランダムに 6 頭を取り除いた）が入った円筒ケージに入れ、16 時間一緒にした。その翌日、既述の手順に従って、24 時間前に寄生された寄主に対する反応を見た。

コントロールの場合、過寄生観察を行う前日に、実験用カマバチのメス個体を未寄生寄主 4 齢 0 日齢と 5 齢 0 日齢をそれぞれ 15 頭の計 30 頭と蜂蜜水溶液、水、芽だしが入った円筒ケージに入れた。その 30 頭の未寄生寄主は、8 時間たったら一度すべて取り除き、新しい未寄生寄主 30 頭に入れ替え、16 時間なるべく未寄生寄主に遭遇する環境でカマバチを過ごさせた。

これらの実験用メスカマバチの頭幅は、死亡後、顕微鏡に取り付けたマイクロメーターを使って頭幅を測定した($\times 90$)。前日に既寄生寄主と遭遇させたカマバチの頭幅は $0.633 \pm 0.004 \text{ mm}$ ($n = 22$), 前日に未寄生寄主と遭遇させたカマバチの頭幅は 0.622 ± 0.006

(mean \pm SE) mm ($n = 22$) で、両者に有意差はなかった (t 検定, $t = 1.62$, $P = 0.11$)。

既寄生寄主との遭遇のために使用する既寄生寄主を得るため、カマバチメス個体 2～11 頭を 4 齢 0 日齢と 5 齢 0 日齢のウンカそれぞれ 18 頭の計 36 頭と 16 時間一緒にしたが、この操作で、ほとんどの寄主が寄生されると予想したが、それを確かめるため、使用したウンカ 36 頭中生きていたウンカは供与後そのまま幼虫囊が確認できるまで飼育した (36 頭中 3～5 頭は捕食されて死亡した)。その結果、予想通りほとんどのウンカに幼虫囊が確認され、寄生されなかったウンカは 0～2 頭にすぎなかった。

2.5 解析手順

実験 I では、過寄生率、非産卵側毒針刺し率、産卵側 (第 1 回産卵側と同じ側に産むか反対側に産むか)、子の性比 (オス率) に与える、飼育方法の違いの影響をフィッシャーの正確確率検定 (Fisher's exact test) によって調べた。サンプル数が少ないため、6 回の既寄生寄主を与えた結果を区別せずにまとめて解析した。そのため、当日の既寄生寄主遭遇の影響は、調べられなかった。産卵側の選好性の有無については、2 項検定を用いた。

実験 II では、既寄生寄主と遭遇したときの過寄生率、非産卵側毒針刺し率、産卵側 (第 1 回産卵側と同じ側に産むか反対側に産むか)、子の性比 (オス率) に与える、前日の

経験の違いの影響と当日の既寄生寄主との遭遇の影響をロジスティック回帰分析により調べた。当日の既寄生寄主遭遇の要因は、遭遇順を数値変数としてロジスティック回帰モデルに組み込んだ。この解析は、すべて統計ソフト GENSTAT ver. 11 (VSN International Ltd.)で行った。

非産卵側毒針検査については、第1回目の産卵側と第2回目の産卵側が同じ時は、その検査はほとんど起こらないので、両者の産卵側が異なる場合のみを対象とした。また、毒針検査の解析は遭遇順の代わりに、過去に産卵を行った回数(産卵経験数)を使っても行った。さらに、産卵経験数、過去に非産卵側毒針刺しを行った数(毒針刺し経験数)、前日の影響の3つの要因の影響を調べた。この場合、毒針刺し経験数については、2回以上の経験のサンプル数が少なかったため、経験がない場合と1回以上の経験がある場合の2つに分け、カテゴリ変数として扱った。また、産卵経験0の場合は毒針刺し経験はいつもないので、産卵経験が1以上の場合を対象に解析した。

3. 結果

3.1 実験 I : 過寄生観察前日までの飼育方法の影響

古いウンカを残す方法で飼育した場合、過寄生率は 87.5% ($n=32$) であった。第 1 回産卵時の産卵側と、過寄生時の産卵側が反対だった 13 回の過寄生のうち、13 回とも (100%) 非産卵側毒針刺しが起こった。そのときのオス率は 14.3% であった。また、第 1 回産卵時と反対側に過寄生した頻度は 46.4% であり、産卵側の選好性は見られなかった (2 項検定, $P > 0.5$)。

古いウンカを取り除く方法で飼育した場合、過寄生率は 86.8% ($n=38$) で古いウンカを取り除かなかった場合との間に有意な差はなかったが (フィッシャーの正確確率検定, $P = 1.00$)、非産卵側毒針刺し率は 64.3% で、古いウンカを取り除いた方が、有意に低かった (フィッシャーの正確確率検定, $P = 0.041$)。過寄生時の産卵側が第 1 回産卵時と同じだった割合とオス率は、それぞれ 48.5%, 15.2% で、古いウンカを残した場合と差はなかった (フィッシャーの正確確率検定, どちらも $P = 1.00$)。また、産卵側に選好性はなかった (2 項検定, $P > 0.5$)。

3.2 実験Ⅱ：既寄生寄主との遭遇経験の影響

過寄生率において、前日に既寄生寄主を与えたか未寄生寄主を与えたかの違いと、当日の既寄生寄主供与順の間に有意な交互作用はなかった ($\chi^2 = 1.4$, d.f. = 1, $P = 0.237$)。前日の経験の違いは過寄生率に有意な影響を与えた ($\chi^2 = 39.37$, d.f. = 1, $P < 0.001$)。つまり、前日に既寄生寄主を与えられた場合のほうが、過寄生率が高かった (図 1)。当日の既寄生寄主供与順も過寄生率に有意な影響を与えた ($\chi^2 = 32.98$, d.f. = 1, $P < 0.001$)。つまり、前日の影響にかかわらず、供与順が後になるほど過寄生率が増加した。

供与 9 回それぞれの既寄生寄主との第 1 回遭遇時の過寄生率においても、上記と同じような結果を得た (図 2)。前日に既寄生寄主を与えたか未寄生寄主を与えたかの違いと、当日の既寄生寄主供与順の間に有意な交互作用はなく ($\chi^2 = 0.11$, d.f. = 1, $P = 0.735$)、前日に既寄生寄主を与えられた場合のほうが、第 1 回遭遇時の過寄生率が高く ($\chi^2 = 19.77$, d.f. = 1, $P < 0.001$)、当日の供与順が後になるほど第一回遭遇時の過寄生率が増加した ($\chi^2 = 6.16$, d.f. = 1, $P = 0.013$)。

非産卵側毒針刺し率においては、前日の経験の違いも当日の既寄生寄主供与順も、交互作用も含めて有意な影響が見られなかった (図 3; 前日の影響, $\chi^2 = 1.99$, d.f. = 1, $P = 0.158$; 既寄生寄主供与順, $\chi^2 = 2.65$, d.f. = 1, $P = 0.103$; 交互作用, $\chi^2 = 0.82$, d.f. = 1, $P = 0.366$)。しかし、産卵経験数が多くなると、非産卵側毒針刺し率は減少した (図

4 ; 前日の影響, $\chi^2 = 0.64$, d.f. = 1, $P = 0.424$; 産卵順, $\chi^2 = 5.6$, d.f. = 1, $P = 0.018$; 交互作用, $\chi^2 = 1.32$, d.f. = 1, $P = 0.25$)。さらに, 産卵経験数と毒針刺し経験数の要因を同時に入れた解析では, 以下に述べるように, 毒針刺し経験を積むと毒針刺しを行いやすくなることが分かった (表 1, 図 5)。この解析では, 産卵経験数が 5 以上になると前日未寄生を供与した場合について, 毒針刺し経験がない場合のケースが全くなかったため, まず, 産卵経験数が 4 以下について行った。その結果, 前日の影響と毒針刺し経験の間に有意な交互作用が検出された ($\chi^2 = 3.9$, d.f. = 1, $P = 0.048$; その他の交互作用はなかった ; 前日の影響と産卵経験の交互作用, $\chi^2 = 0.11$, d.f. = 1, $P = 0.739$; 産卵経験と毒針刺し経験の交互作用, $\chi^2 = 1.16$, d.f. = 1, $P = 0.282$)。また, 産卵経験の影響は, 有意ではなかった ($\chi^2 = 1.12$, d.f. = 1, $P = 0.29$)。しかし, 産卵経験数を 3 以下にすると全ての交互作用は消え (前日の影響と毒針刺しの影響の交互作用, $\chi^2 = 0.73$, d.f. = 1, $P = 0.393$, 前日の影響と産卵経験の交互作用, $\chi^2 = 0.19$, d.f. = 1, $P = 0.664$; 産卵経験と毒針刺し経験の交互作用, $\chi^2 = 3.03$, d.f. = 1, $P = 0.082$)。毒針刺し経験の影響のみ有意であった ($\chi^2 = 5.95$, d.f. = 1, $P = 0.015$)。このことは, 前日の影響は, 産卵経験が 4 回以上の時現れることが分かる。また, 前日既寄生寄主を与えた場合についてのみの解析を行うと, 産卵経験と毒針刺し経験の影響はどちらも有意であった (産卵経験, $\chi^2 = 14.69$, d.f. = 1, $P < 0.001$; 毒針刺し経験, $\chi^2 = 15.83$, d.f. = 1, $P < 0.001$; 交互作用, $\chi^2 = 0.12$, d.f. = 1, $P = 0.732$)。また, 毒針刺しの過去の経験

がある場合だけを取り上げて、解析すると、産卵経験の影響はあったが、前日の影響はなかった（産卵経験, $\chi^2 = 6.77$, d.f. = 1, $P = 0.009$; 前日の影響, $\chi^2 = 1.56$, d.f. = 1, $P = 0.211$; 交互作用, $\chi^2 = 0.33$, d.f. = 1, $P = 0.568$ ）。これらのことから、毒針刺し経験と産卵経験の影響があるが、産卵経験の影響は後半に現れることが分かる。産卵経験数が4以下について行った解析で見られた、前日の影響と毒針刺し経験については、 P 値が0.05よりわずかに小であることを考えると、現時点では、明瞭でないと考えられる。

過寄生時の産卵側が第1回産卵時の反対側であったかどうかに関しては、前日の経験の違いも当日の既寄生寄主供与順も、交互作用も含めて有意な影響が見られなかった（図6; 前日の影響, $\chi^2 = 0.12$, d.f. = 1, $P = 0.727$; 既寄生寄主供与順, $\chi^2 = 0.41$, d.f. = 1, $P = 0.521$; 交互作用, $\chi^2 = 1.15$, d.f. = 1, $P = 0.285$ ）。

性比に関しては、前日の経験の違いにかかわらず、当日の供与順が後になるほどオス率が増加したが（図7; $\chi^2 = 5.1$, d.f. = 1, $P = 0.024$ ）、前日に既寄生寄主を与えられた場合のほうが、オス率が高かった（ $\chi^2 = 4.76$, d.f. = 1, $P = 0.029$ ）。前日に既寄生寄主を与えたか未寄生寄主を与えたかの違いと、当日の既寄生寄主供与順の間に有意な交互作用はなかった（ $\chi^2 = 0.01$, d.f. = 1, $P = 0.936$ ）。

4. 考察

4.1 実験Ⅰ：過寄生観察前日までの飼育方法の影響

古いウンカをそのままケージに残す飼育方法では、古いウンカを取り除く飼育方法に比べて、非産卵側毒針刺し率が高かった。これは、前者の上記の個別飼育方法においては、毎日ウンカ 50 頭を足していくので、4 日目には、ケージ内に生きているウンカが 200 頭近くとなり、既寄生寄主と遭遇することが多くなるためかもしれない。しかし、実験Ⅱから前日の既寄生寄主との遭遇は非産卵側毒針刺し率の増加を導かなかった。実験Ⅱより実験Ⅰでは、前日の既寄生寄主密度が高いと予想されるため、非産卵側毒針刺し率が上がったかもしれない。

4.2 実験Ⅱ：既寄生寄主との遭遇経験の影響

前日の既寄生寄主との遭遇は、過寄生率を上げる効果があった。同様に、第 1 回遭遇時の過寄生率も、前日既寄生寄主を与えた場合は高くなった。これは、予想通りであり、適応的な反応である。前日未寄生寄主を与えた場合と既寄生寄主を与えた場合両方において成熟卵保有数は減少していると予測されるが、後者のほうが減少は少なく、成熟卵

を多く持っている可能性があり、それが前日の影響の差を導いたとも考えられる。しかし、竜田（2009）は、過寄生を与える前日に未寄生寄主を与えた場合と何も与えなかった場合を比較しところ、成熟卵数に違いはあるが過寄生率に差がないことを示した。このことから、過寄生の決断を成熟卵保有数ではなく前日の寄主遭遇経験によって判断していると考えられる。

前日に未寄生寄主を与えた場合も既寄生寄主を与えた場合も、当日、既寄生寄主を連続して与えていると過寄生を受け入れやすくなった。これとは対照的に、当日、未寄生寄主を連続して与えていると過寄生を受け入れにくくなる（竜田，2009）。両者ともに成熟卵保有数は減少しているだろうにもかかわらず、遭遇する寄主が未寄生か既寄生かによって過寄生受け入れ率が反対方向に変化した。上記と同じように、このことも、過寄生するかどうかの決断を成熟卵保有数ではなく経験によって判断していることを示唆する。

非産卵側毒針刺し率は、連続産卵を続けるに従って、前日の経験の差にかかわらず、非産卵側毒針刺しを控えるようになった。一部の寄生蜂では、産卵は、寿命の減少を伴うことが知られている（例えば、Ellers and van Alphen, 1997）。また、社会性昆虫を中心に、最近、飛翔などの生理的に負担の大きい行動には、寿命の減少というコストが伴うことが知られるようになった（Rueppell, 2009）。セグロカマバチは寄主を持ち上げて産卵するため、これは生理的に負担の大きな、いわゆる重労働である。非産卵側毒

針刺しにかかる時間は通常 10 秒以内で、産卵の総時間（数分）に比べて短く（伊藤，2009），非産卵側毒針刺しのコストは産卵に比べて少ないと思われるが，産卵が続くと，その負担が大きくなり，控えるようになるのかもしれない。

既寄生寄主との遭遇によって非産卵側毒針刺し率が高まることが期待されたが，それは見られなかった。しかし，非産卵側毒針刺しの経験をすると，非産卵側毒針刺しを容易に行うようになった。この適応的意義は，現時点でははっきりしないが，以下の様に説明できるかもしれない。今回の 15 分間隔の供与は，後半にカマバチに疲労をもたらしたため，非産卵側毒針刺し率の低下をもたらしたため，既寄生寄主との連続遭遇は非産卵側毒針刺しの増加をもたらさなかったと思われる。しかし，15 分でなくもっと長い間隔で供与した場合は，疲労がないかもしれない。その場合，非産卵側毒針刺しの経験が非産卵側毒針刺し率を増加させることは，結果として，既寄生寄主との連続遭遇が非産卵側毒針刺し率の増加をもたらす可能性が高くなる。今後 15 分より長い間隔で供与して，この真偽を確かめてみる価値がある。ただ，これが真実であっても，なぜカマバチが，既寄生寄主との遭遇回数に直接反応しないかの疑問は残る。

実験Ⅱにおいて前日既寄生寄主を与えたときの非産卵側毒針刺し率は，実験Ⅰのウンカを取り替えなかった時ほど高くならなかった。これについての考えられる原因については，既に言及したが，それ以外に，実験Ⅰにおいては，既寄生寄主以外に多く存在する未寄生寄主に寄生した結果，非産卵側毒針刺しをせず，疲労度が少なかった可能性が

挙げられる。もしかしたら、前日に未寄生寄主と既寄生寄主両方を与えると、非産卵側毒針刺し率をもっと高くなる可能性がある。これは、今後の課題として残った。

性比に関しては、通常セグロカマバチは5歳のウンカに対しては未寄生寄主でも既寄生寄主(2回寄生された寄主を含む)でもほとんどメスを産むが(Ito and Yamada, 2005; 伊藤, 2009), この実験で前日既寄生寄主を与えた個体はオス率が高くなった。また、当日既寄生寄主を連続して与えてもオス率が高くなった。オス率の上昇は、高くはないが、明瞭であった。既寄生寄主が多いことは、次世代においてウンカ密度が低いことを意味し、オスの方がメスより移動能力が優れているために、オスを産むのかもしれない。

5. 摘要

1. ウンカの寄生蜂セグロカマバチを飼育するとき、ウンカの供与の仕方を2通りで行った。両方とも毎日ウンカを与えたが、一方では前日与えたウンカを残し（既寄生寄主との遭遇頻度が高くなる）、他方では前日与えたウンカを取り除いた。過寄生率、過寄生時の産卵側（先に産卵された個体がいる側に産むかいない側に産むか）、性比においては、2つの飼育方法間で差はなかったが、非産卵側毒針刺し率は後者より前者で高かった。これは、既寄生寄主との遭遇経験が、その後の既寄生寄主への反応に影響を及ぼす可能性を暗示した。そこで、その影響を詳しく調べるため、前日に既寄生寄主を与えるか未寄生寄主を与えるかして、その影響の差を調べた。さらに、当日の既寄生寄主遭遇が与える影響も調べるため、既寄生寄主に対する反応をみる当日、9回連続して既寄生寄主を与え、各寄主に対する反応を調べた。

2. 前日に未寄生寄主と遭遇した場合より既寄生寄主と遭遇した場合の方が、過寄生率が高かった。また、前日の経験の違いにかかわらず、既寄生寄主供与順が後になるほど過寄生率が増加した。

3. 非産卵側毒針刺し率については、前日の経験の違いも当日の既寄生寄主供与順も、有意な影響が見られなかった。しかし、産卵経験数が多くなると、非産卵側毒針刺し率は減少し、毒針刺し経験を積むと毒針刺しを行いやすくなった。

4. 産卵側については、前日の経験の違いも当日の既寄生寄主供与順も、有意な影響が見られなかった。

5. 前日に既寄生寄主を与えられた場合のほうが、オス率が高かった。また、前日の経験の違いにかかわらず、当日の供与順が後になるほどオス率が増加した。

6. 謝辞

本研究を進めるにあたり，多大なご指導とご助言をいただいた三重大学大学院生物資源学研究科昆虫生態学研究室の山田佳廣教授，ならびに塚田森生准教授に厚く御礼申し上げます。

また，日頃研究に対して助言や協力を惜しまれなかった当研究室卒業生の伊藤恵実博士と，当研究室の協力研究員である石川善大氏に深く御礼申し上げます。

さらに，日々共に過ごし温かく支援してくださった当研究室卒業生の乾未来氏，大橋祐佳氏，竜田和輝氏，矢嶋隆善氏，武内暁氏，佐原寛美氏，西岡幹矢氏，増田実氏，大河内晃氏，杉本健太郎氏，水谷祐真氏，ならびに，当研究室専攻生の小出哲哉氏，眞鍋亨治氏，尾崎智哉氏，竹内久男氏，今井良輔氏，長澤恵介氏，大仲桂太氏，加藤啓佑氏，橋本真帆氏，松尾悠司氏，川竹友志氏，中山留惟子氏，野田詩織氏，山田純一氏に心から感謝いたします。

7. 引用文献

van Alphen, J.J.M. and Visser, M.E. (1990) Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 35, 59-79.

van Dijken, M.J., and Waage, J.K. (1987) Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 43, 183-192.

Ellers, J. and Van Alphen, J.J.M. (1997) Life history evolution in *Asobara tabida*: plasticity in allocation of fat reserves to survival and reproduction. *Journal of Evolutionary Biology*, 10, 771–785.

Field, S.A., Keller, M.A., and Calbert, G. (1997) The pay-off from superparasitism in the egg parasitoid *Trissolcus basalus*, in relation to patch defence. *Ecological Entomology*, 22, 142-149.

Godfray, H.C.J. (1994) *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton.

Goubault, M., Plantegenest, M., Poinso, D. and Cortesero, A.M. (2003) Effect of expected offspring survival probability on host selection in a solitary parasitoid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 109, 123-131.

- 伊藤 恵実 (2009) 寄生蜂セグロカマバチにおける同母過寄生の適応的意義. 三重大学大学院生物資源学研究科博士論文.
- Ito, E. and Yamada, Y.Y. (2005) Profitable self-superparasitism in an infantidal parasitoid when conspecifics are present: self-superparasitism deters later attackers from probing for infanticide. *Ecological Entomology*, 30, 714-723
- Rueppell, O. (2009) Aging of social insects. In: *Organization of insect societies: from genome to sociocomplexity* (Gadau J. and Fewell J., Eds.), Harvard University Press, Cambridge. PP.51-73.
- Salt, G. (1961) Competition among insect parasitoids. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 15, 96-119.
- Sirot, E. (1996) The pay-off from superparasitism in the solitary parasitoid *Venturia canescens*. *Ecological Entomology*, 21, 305-307.
- Stephens, D.W. and Krebs, J.R. (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- 竜田 和輝 (2009) セグロカマバチにおける既寄生寄主受け入れを左右する要因: 明期後経過時間, 寄主遭遇頻度, 成熟卵保有数の重要性の評価. 三重大学大学院生物資源学研究科修士論文.

- Visser, M.E. (1993) Adaptive self- and conspecific superparasitism in the solitary parasitoid *Leptopilina heterotoma*. Behavioral Ecology, 4, 22-28.
- Visser, M.E., Luyckx, B., Nell, H.W. and Boskamp, G.J.F. (1992) Adaptive superparasitism in solitary parasitoids: marking of parasitized hosts in relation to the pay-off from superparasitism. Ecological Entomology, 17, 76-82.
- Yamada, Y.Y., and Ikawa, K. (2003) Adaptive significance of facultative infanticide in the semi-solitary parasitoid *Echthrodelphax fairchildii*. Ecological Entomology, 28, 613-621.
- Yamada, Y.Y. and Ikawa, K. (2005) Superparasitism strategy in a semisolitary parasitoid with imperfect self/non-self recognition, *Echthrodelphax fairchildii*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 114, 143-152.
- Yamada, Y.Y. and Imai, N. (2000) Determination of the sex of eggs and the mating status of ovipositing females of *Echthrodelphax fairchildii* based on oviposition behaviour. Entomological Science, 3, 579-583.
- Yamada, Y.Y. and Miyamoto, K. (1998) Payoff from self and conspecific superparasitism in a Dryinid parasitoid, *Haplogonatopus atratus*. Oikos, 81, 209-216.

Yamada, Y.Y. and Watanabe, T. (2002) Payoff from self and conspecific superparasitism in a parasitoid, *Haplogonatopus atratus*(Hymenoptera: Dryinidae): the case of third instar hosts. Entomological Science, 5, 161-170.

8. 表

表 1 産卵経験数, 非産卵側毒針刺し経験数, 前日の経験が非産卵側毒針刺し率に与える影響

産卵 経験 数	非産卵側毒針刺し経験数									
	前日未寄生寄主遭遇					前日既寄生寄主遭遇				
	0	1	2	3	0	1	2	3	4	
0	5/8 ^a	-	-	-	9/10	-	-	-	-	
1	7/9	2/2	-	-	5/7	4/4	-	-	-	
2	3/5	4/4	1/1	-	2/5	2/2	2/2	-	-	
3	4/4	2/2	1/2	-	3/6	2/3	2/2	1/1	-	
4	1/1	2/4	3/4	1/1	2/6	4/4	1/1	-	-	
5	-	3/4	1/1	-	0/5	1/1	2/3	1/1	-	
6	-	-	1/2	1/1	0/1	2/2	3/3	1/1	1/1	
7	-	-	0/2	-	0/1	0/1	1/3	-	1/2	
8	-	-	-	1/1	0/1	-	2/3	-	-	

^a 分母, サンプル数; 分子, 非産卵側毒針刺しを行った場合の数。

9. 図

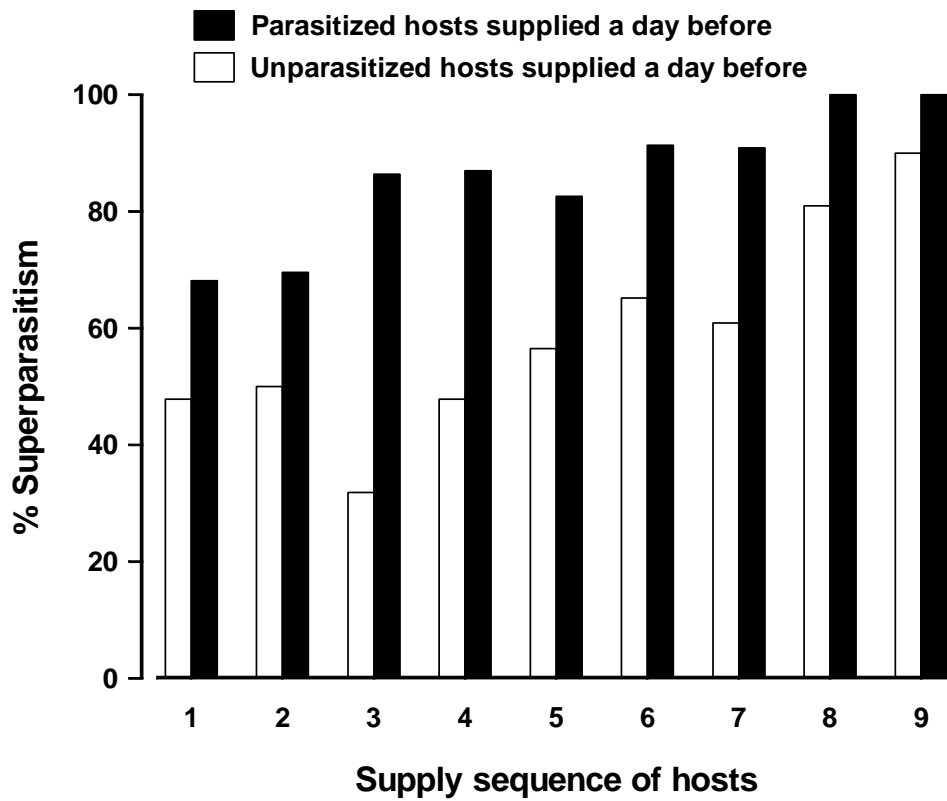


図1 前日の経験（未寄生寄主との遭遇か既寄生寄主との遭遇か）と既寄生寄主供与順が過寄生率（既寄生寄主受け入れ率）に与える影響。

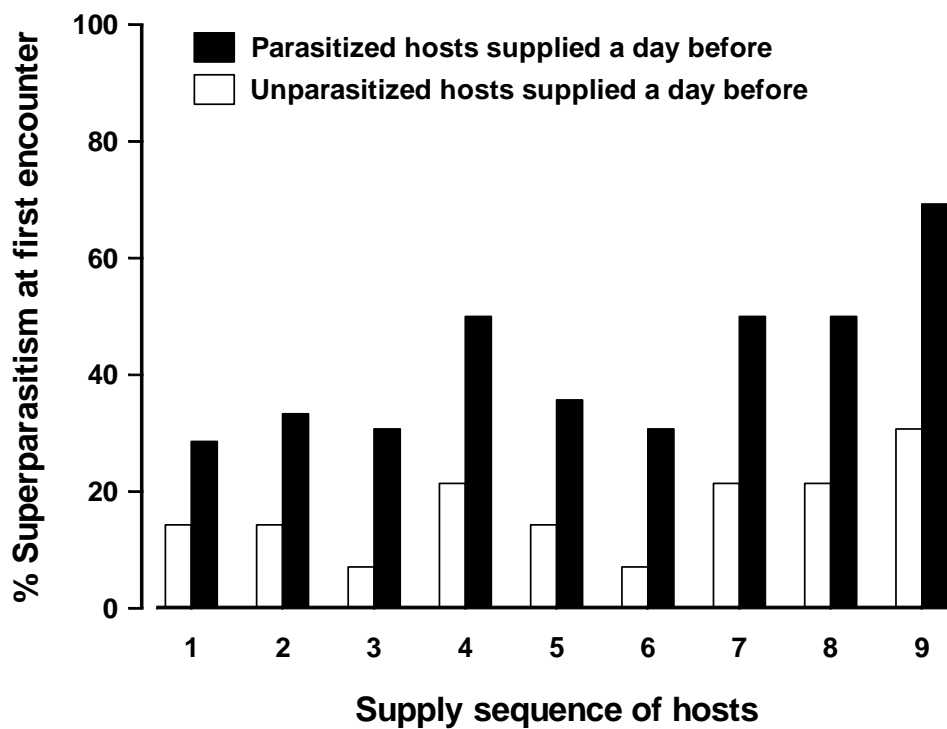


図2 前日の経験（未寄生寄主との遭遇か既寄生寄主との遭遇か）と既寄生寄主供与順が第1回遭遇時の過寄生率（既寄生寄主受け入れ率）に与える影響。

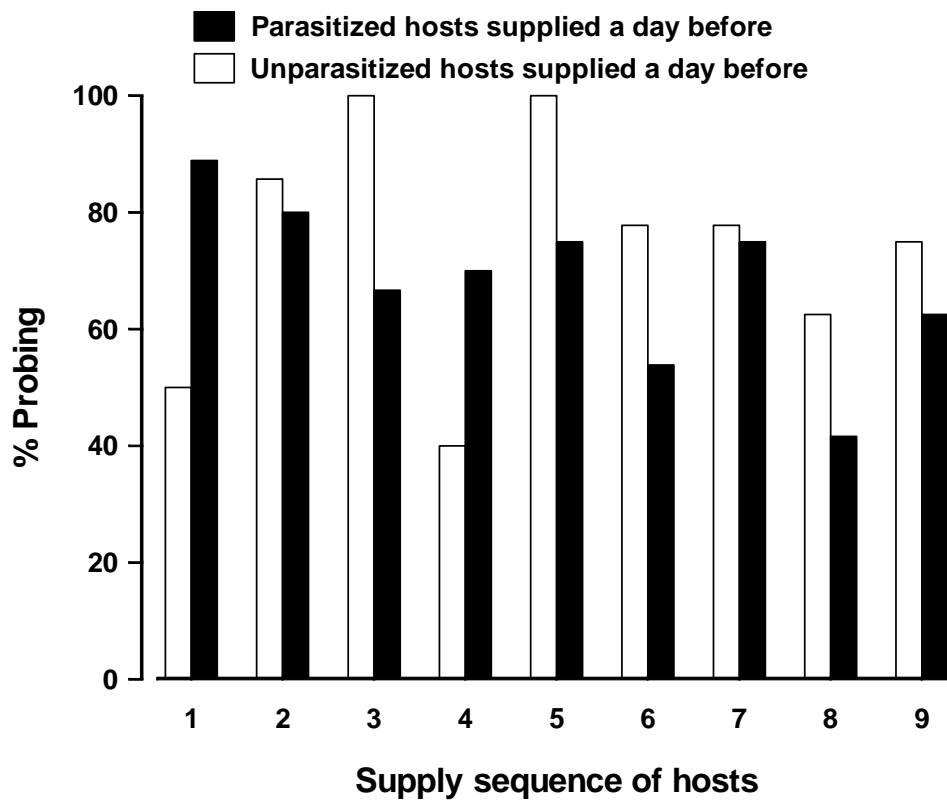


図3 前日の経験（未寄生寄主との遭遇か既寄生寄主との遭遇か）と既寄生寄主供与順が非産卵側毒針刺し率に与える影響。

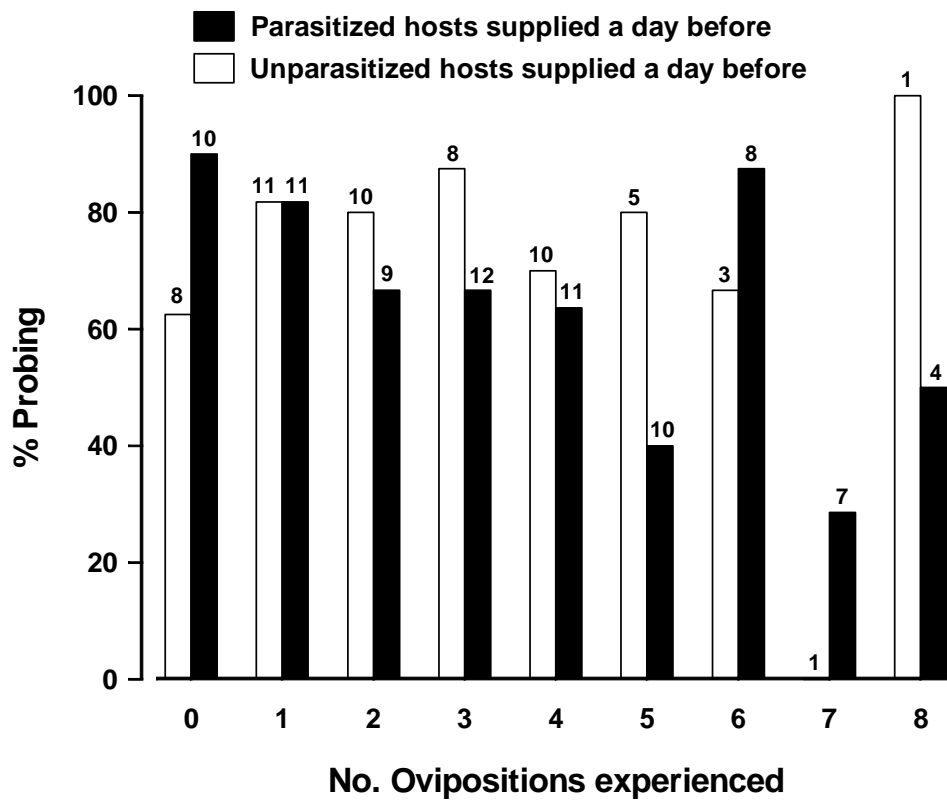


図4 前日の経験（未寄生寄主との遭遇か既寄生寄主との遭遇か）と過去の産卵回数が非産卵側毒針刺し率に与える影響。各棒グラフの上の数値はサンプル数。

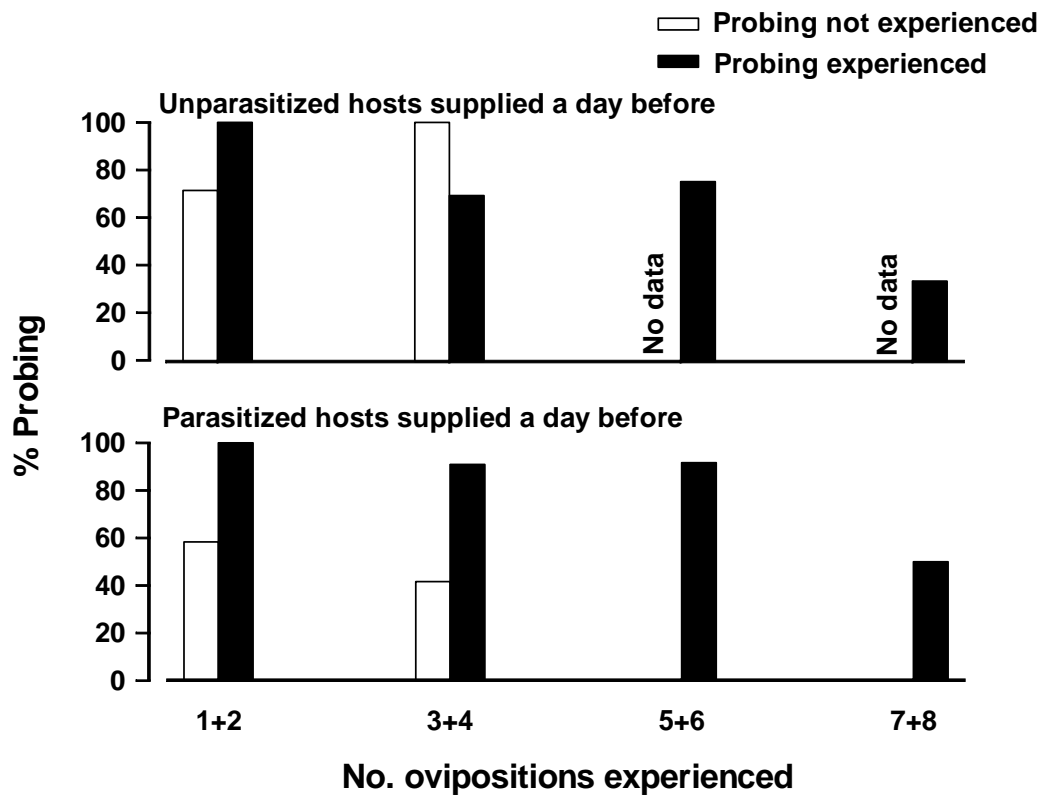


図5 産卵経験数, 非産卵側毒針刺し経験数, 前日の経験が非産卵側毒針刺し率に与える影響。

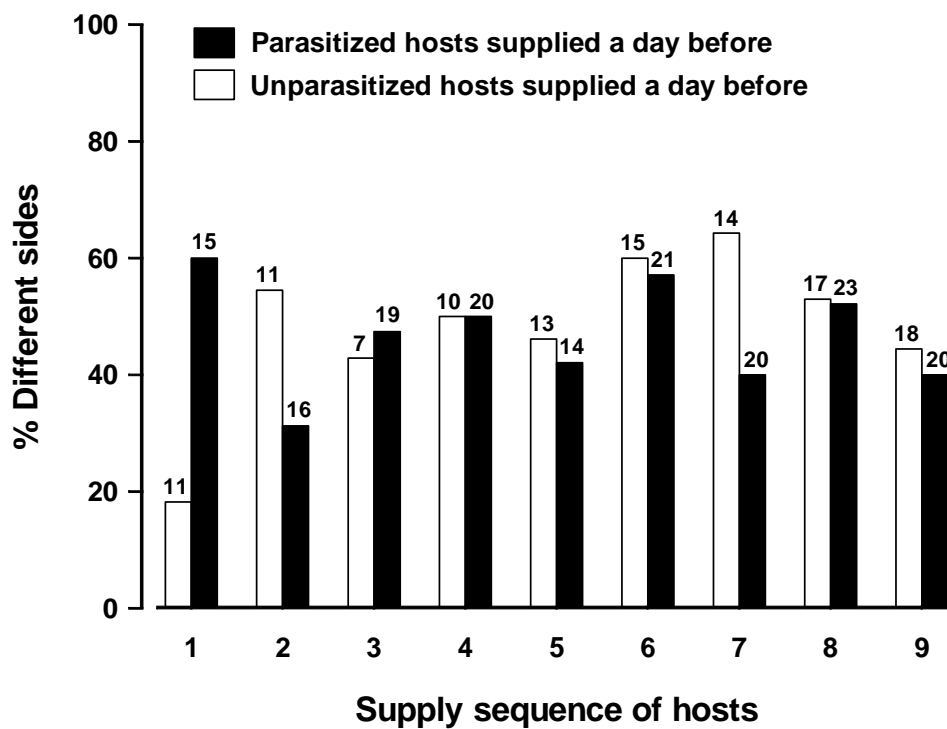


図6 前日の経験（未寄生寄主との遭遇か既寄生寄主との遭遇か）と既寄生寄主供与順が過寄生時の産卵側（第1回産卵時と反対の側への産卵の割合）に与える影響。各棒グラフの上の数値はサンプル数。

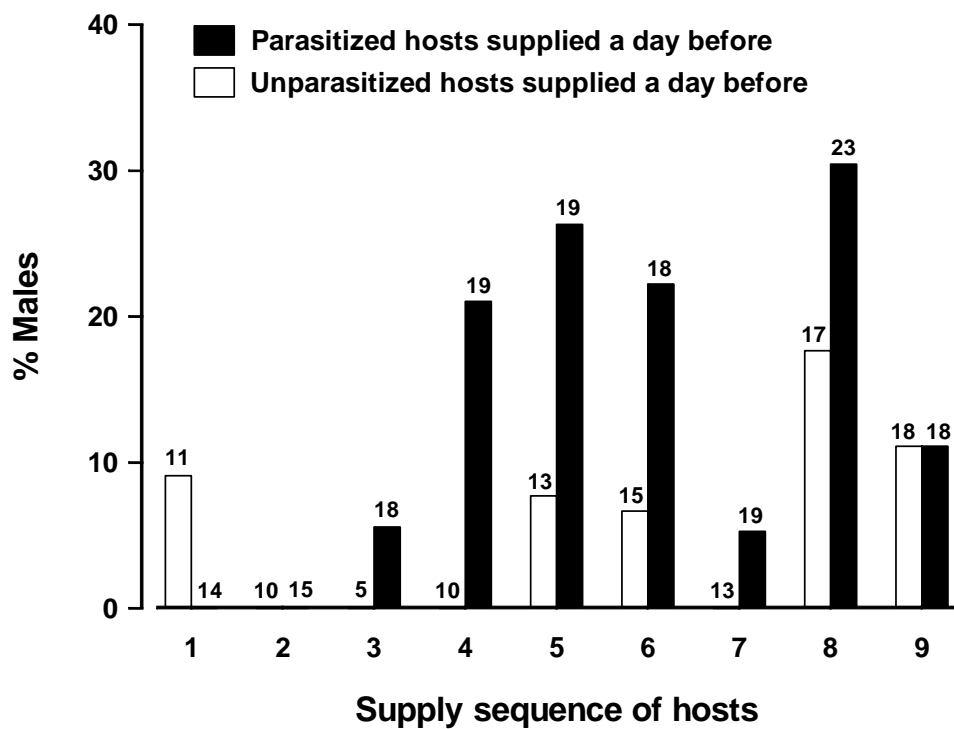


図7 前日の経験（未寄生寄主との遭遇か既寄生寄主との遭遇か）と既寄生寄主供与順が子の性比（オス率）に与える影響。各棒グラフの上の数値はサンプル数。