

寄生蜂の学習能力とその能力を利用した
生物的防除技術の開発

神戸大学農学部助手

高須 啓志

1 研究の背景と目的

害虫防除は現在、化学農薬が主体であるが、化学農薬の多用は環境汚染や二次害虫の発生、害虫の薬剤抵抗性の発達など多くの問題をもたらした。その反省から、環境にやさしい害虫防除として天敵を利用した生物的防除が注目されている。しかし、現在のところ、生物的防除が適用できる場面は少なく、その防除効率もかつての農薬ほど高いものではない。そのため、天敵が本来持つ、害虫個体群を制御する能力を最大限に引き出す生物的防除技術の開発が望まれている。

近年、寄生蜂は高い学習能力を持ち、寄主の生息場所あるいは寄主自体の匂い、色、形を記憶し、その記憶した寄主や生息場所の形質を利用して効率的に寄主を探索することが明らかになりつつある。しかし、学習の成立条件や記憶期間などの学習の基本的特性や生理的機構は解明されていない。また、これまでの寄生蜂を利用した害虫防除においても学習能力はまったく考慮されていない。

そこで、本研究では風洞実験装置を用いた室内実験により蛹寄生蜂 *Pimpla luctuosa* の寄主と餌の匂いの学習の基本的特性を明らかにし、その結果を基に寄主と餌の探索における学習の役割を考察した。また、野外実験により放飼前の学習が野外放飼後の蜂の寄主探索に及ぼす影響についても調べた。

2 研究方法・研究内容

寄生蜂は 1995・1996 年に神戸大学構内で採集した蛹寄生蜂 *P. luctuosa*

翌代飼育し、その後代を実験に用いた。寄主は農林水産省農業環境技術研究所で飼育されていたアワヨトウ *Mythimna separata* を翌代飼育して用いた。実験では、寄主 1 頭をキムワイプ (Kimberly-Clark Co.) で包んで蜂に与え産卵させた。以下の実験は風洞実験装置 (50 cm X 50 cm X 100 cm) を用い、25℃、風速 35cm/s、照度 1780lux の条件で行った。

(1) 寄主の匂いの学習

本寄生蜂が産卵中に寄主あるいはその付近の匂いを学習できるか否かを明らかにするため、以下の 3 つの経験の異なる蜂、(1) 寄主にまったく産卵した経験のない蜂、(2) 匂いの付いていない寄主に産卵を経験した蜂、(3) バニラあるいはストロベリーの匂いを付けた寄主に産卵を経験した蜂のバニラあるいはストロベリーの匂いに対する選好性を調べた。

(2) 経験回数が学習効率に及ぼす影響

蜂が寄主の匂いを学習するために必要な経験回数を明らかにするため、以下の実験を行った。まず、産卵後 4 日目の産卵経験のない蜂にバニラかストロベリーの匂いの付いた寄主 1 頭を与え産卵させた。10 分後、その蜂の経験した匂いに対する反応を調べた。この過程を蜂が学習するまで一日当たり最高 3 頭の寄主を与えて行った。

(3) 記憶の期間

寄主の匂いを学習した蜂がどのくらいの期間学習した匂いを好むのかを明らかにするため、学習後 1 日、3 日、5 日、7 日および 15 日間寄主を与えなかった蜂の学習した匂いに対する反応を調べた。

(4) 2 種の匂いの学習

一部の昆虫では 2 種以上の刺激を一度に学習できず、新たな刺激を経験するとその刺激を記憶し以前学習していた刺激の記憶が消失する、いわゆる記憶の干渉が起こる。そこで、この蜂が複数の刺激を経験した場合記憶の干渉が起こるか否かを調べた。まず、

バナナかストロベリーの付いた寄主に産卵を数回経験させその匂いを学習させた。その蜂に同様な方法でもう一方の匂いを経験させた後、両方の匂いに対する反応を調べた。

(5) 未報酬の経験が学習行動に及ぼす影響

いったん蜂がある寄主の匂いを学習したとしても、その匂いがあるからといって寄主が存在するとは限らない。たとえば、その匂いを持った寄主全てが既に寄生されていれば、その寄主への産卵はできない。そのように学習した匂いを手がかりとした寄主探索が未報酬となる場合の蜂の行動を調べた。前述の方法でバナナかストロベリーの匂いを蜂に学習させた後、その蜂に同じ匂いの付いた擬寄主（寄主と同じ大きさの綿をキムワイプで包んだもの）を与えた。その後、その蜂の匂いに対する反応を調べた。

(6) 餌の匂いの学習

本種の雌成虫は生存と卵巣成熟のため餌（蜜や他の昆虫の甘露など）を探索する。その餌探索における学習の役割を調べた。羽化後2日間餌を与えていない蜂を次の3つの餌条件、ハチミツ水のみ、砂糖水のみ、水のみで3日間飼育した。その後、ハチミツに対するこれらの蜂の選好性を調べた。

(7) 寄主と餌の探索における学習の役割

本種が寄主と餌の異なる二つの匂いを同時に学習できるか否か、学習できる場合どちらの匂いに選好性を示すかを明らかにするため、以下の実験を行った。水のみ、ハチミツのみ、寄主のみの3つの異なる餌条件で2日間飼育した蜂にバナナの匂いの付いた寄主とハチミツを与え、それらの匂いを学習させた。その後、バナナとハチミツに対する選好性を調べた。

(8) 野外放飼における学習の効果

これまでの寄生蜂の生物的防除の問題点の一つに定着率の低さがある。圃場に放飼した蜂の大半が害虫である寄主を探索することなく圃場から分散してしまうのである。蜂の放飼した圃場への定着率は放飼前に蜂に寄主あるいは寄主植物の手がかりを学習させることで改善できる可能性がある。そこで、以下の野外実験を行った。神戸大学農学部構内に1mx2mの実験区を設けた。そこにポット植えのダイズ20株（4x5列）を置き、そのダイズ10株の葉の上に10頭のバナナの匂いの付いた寄主を置いた。バナナの匂いの付いた寄主を与え学習させた蜂と匂いを学習していない蜂を1頭ずつ実験区の中央から放飼し、その蜂の寄主発見数を記録した。

3 研究結果

(1) 寄主の匂いの学習

バナナの匂いを経験した蜂の90%はバナナの匂いを、ストロベリーの匂いを経験した蜂の80%はストロベリーの匂いを選好した。しかし、産卵経験のない蜂の全個体や匂いのない寄主に産卵を経験した蜂の90%はどの匂いにも反応しなかった。この結果は、蜂が産卵中に寄主と寄主のまわりの匂いを結び付けて学習し、その後、学習した匂いを手がかりに寄主を探索していることを示している。蜂は産卵管を寄主内部に挿入した時、寄主体液が産卵刺激となり、産卵が促進される。したがって、産卵管で寄主体液を認知する時、触角による匂いの経験があると寄主とその匂いを結び付ける連合学習が成立し、その後、経験した匂いが刺激となって寄主探索行動が引き出されると考えられる。

(2) 経験回数が学習効率に及ぼす影響

産卵未経験蜂では、バナナの匂いの付いた寄主への産卵回数が増すにつれてその匂

いを選好する蜂の割合が高まり、その割合は2回の産卵経験で18%、4回で30%、7回の産卵経験で90%に達した(図1)。ストロベリーを用いた場合でも同様の結果を得た。この結果から、高等動物や他の昆虫と同様に、本種の寄主の匂いの学習でも経験を繰り返すことにより学習効果が上がることが明らかになった。次に、以前の学習経験が学習曲線に及ぼす影響を調べた結果、産卵未経験の蜂に比べ学習経験蜂はより少ない経験で未経験の匂いを学習することがわかった。以前バナナを学習した蜂の90%はストロベリーの付いた寄主に4回産卵を経験するとその匂いを学習し、産卵未経験蜂より少ない経験で学習効率が上がることがわかった(図1)。また、ストロベリーを学習した蜂のバナナに対する学習効率も同様であった。

(3) 記憶の期間

バナナの匂いを学習した蜂の全ては経験後1時間目までバナナを選好したが、その後、その匂いを選好する蜂の割合は低下した。その割合は7日目には60%、15日目には50%となり、経験後15日目でも約半数の蜂が経験した匂いを記憶していることがわかった。また、この経験後15日目の匂いに反応しなかった個体はバナナの付いた寄主に2回だけ産卵を経験することでその匂いに対する選好性を回復させた。この結果については二つの解釈が可能である。一つは、経験後15日目の蜂は経験した匂いに対する反応を失したがまだその記憶は残っており、再度の経験ですぐに記憶が引き出された。もう一つは、その蜂のバナナに対する記憶は消失していたが、(2)の結果のようにその以前の学習経験によりその匂いを速く学習し直した。

(4) 二つの匂いの学習

蜂がバナナの匂いの付いた寄主とストロベリーの匂いの付いた寄主に産卵した場合、どちらの匂いにも反応した。したがって、本種は二つの寄主と結び付いた匂いを学習し、少なくともふたつの匂いの経験では記憶の干渉は起こらないことがわかった。

(5) 餌の匂いの学習

ハチミツを摂取した蜂の75%はハチミツの匂いを選好したが、砂糖水のみ摂取した蜂の90%あるいは水のみを摂取した蜂すべてはハチミツの匂いに反応しなかった。この結果は、本種が餌の摂取中に餌の匂いを学習し、その後その匂いを手がかりに餌を探索することを示している。このような餌の匂いの学習は寄生蜂では幼虫寄生蜂 *Microplitis croceipes* 以外知られていない。

(6) 寄主と餌の探索における学習の役割

バナナの匂いの付いた寄主に産卵し、ハチミツを摂取した蜂のハチミツとバナナに対する選好性は蜂の餌摂取条件により異なった(図2)。2日間水のみを摂取した蜂の70%はバナナよりハチミツの匂いを選好したが、ハチミツを2日間摂取した蜂の75%はバナナの匂いを選好した。また、2日間寄主体液を摂取した蜂の30%はハチミツを、50%はバナナを選好し、その割合には有意な差は認められなかった。これらの結果は、蜂は寄主と餌の両方の匂いを同時に記憶でき、空腹の時には餌を、そうでないときは寄主を探索するというように自身の空腹度に応じて寄主と餌の探索を切り替えていることを示している。寄主体液を摂取した蜂の餌の匂いと寄主の匂いの選好性は同程度であったことは以下のように解釈できる。寄主体液を摂取した場合は水の場合に比べ蜂の寿命は長くなるが、蜂蜜を摂取した場合に比べると寿命は短い。したがって、寄主体液のみを摂取した蜂は水のみを摂取した蜂に比べると餌要求度は高くないが、ハチミツを摂取した蜂より餌要求度は高い。しかも、寄主体液摂取は卵巣の成熟を促進するため、その蜂は多くの成熟卵を持ち寄主探索要求は高いと考えられる。したがって、寄主体液

を摂取した蜂はハチミツを摂取した蜂より餌の匂いに対する選好性が高く、また水のみを摂取した蜂より寄主の匂いに対する選好性が高くなったと考えられる。

(7) 野外放飼における学習の効果

ポット植えのダイズ 20 株（葉上には寄主が設置）のプロットにまったく産卵経験のない蜂を放飼したところ、10 頭すべての蜂は寄主を探索することなくプロットから分散した。しかし、バニラの匂いの付いた寄主に産卵経験した蜂 10 頭中 8 頭はダイズ場で寄主探索を行い、そのうち 7 頭は複数の寄主を発見した。この結果は明らかに放飼前の寄主の匂いの学習がプロットへの定着率を高めたことを示している。

以上の結果から、本種は匂いに関して高い学習能力を持ち、その学習は寄主や餌の探索に重要な役割を果たしていることが明らかになった。今後、寄主と匂いあるいは餌と匂いといった二つの刺激の結び付けがどのような生理的機構によって起こっているのか、また、記憶が脳のどの部分でどのような形で行われているのかといった学習の機構を解明する必要がある。また、野外放飼実験では、学習が定着率を高めることが明らかになった。今後さらに放飼前経験と定着率や寄主探索効率に及ぼす影響を調べ、最も効果的な寄生蜂を産み出す放飼前学習法を開発する必要がある。

4 研究がもたらす効果および波及効果

本研究により、蛹寄生蜂が高い学習能力を持つことが明らかになった。最近の研究で数多くの幼虫寄生蜂の学習能力が確認されており、高い学習能力が証明されているミツバチなどの社会性膜翅目昆虫と同様に多くの寄生性膜翅目昆虫でもこのような学習能力があると考えられる。今後、さらに多くの膜翅目昆虫の学習能力を調べ、種間の比較を行い、このグループの系統発生と学習能力の関係を調べることで、このグループの昆虫での学習能力の発達過程を解明することができよう。また、昆虫を含め動物の学習の生理的機構はまだ解明されていない。寄生蜂は簡単に飼育でき容易に行動が観察できるため、学習研究の良いモデル生物である。寄生蜂を用いた学習の生理的機構の研究を進めることは動物の学習機構の解明に貢献することになる。さらに、本研究の野外実験で得た結果は学習効果が害虫防除における寄生蜂の天敵としての有効性を強化することを示唆している。害虫防除に寄生蜂を利用する場合、大量の寄生蜂を増殖し放飼するだけでなく、その天敵の学習能力を利用することでさらに防除効率を高めることができると思われる。

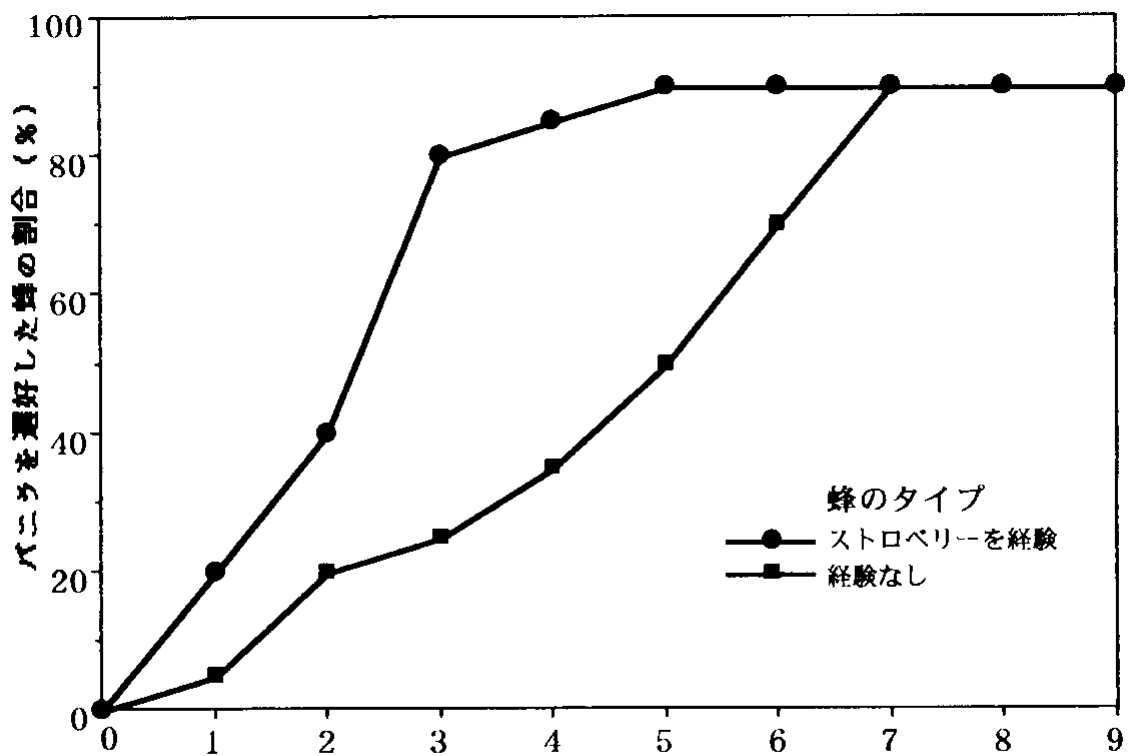


図1 経験回数が学習効率に及ぼす影響

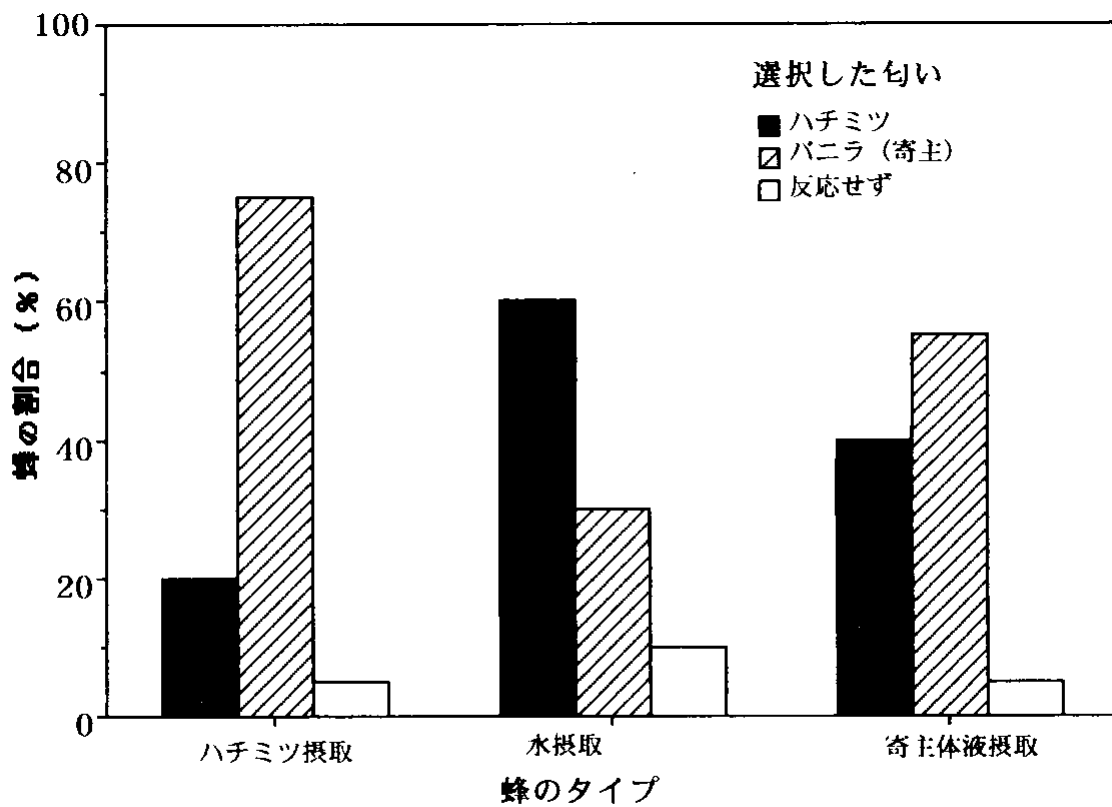


図2 ハチミツと寄主を経験した蜂の匂いの選好性