

ミニ特集：昆虫の音響交信とその利用

マツノマダラカミキリにおける振動情報の機能解明と防除への応用

(独)森林総合研究所

同志社大学ニューロセンシング・バイオナビゲーション研究センター

たか なし たく ま
高 梨 琢 磨

はじめに

多くの昆虫は固体を伝わる振動や空気中を伝わる音に敏感であり、様々な場面でこの能力を利用する種が存在する。例えば、捕食者が接近時に発する音や振動をいち早く検知して捕食者を回避する種、振動を発することでまわりの同種と集合する種、そして配偶者の発する音を手がかりに配偶者を認識する種などがある。このように音や振動は、情報として様々な機能を持つことが明らかにされつつあるが、害虫における知見は、いまだ十分に蓄積されていない。

近年、環境や健康への配慮から、害虫防除のために殺虫剤が使用できなくなる例がでてきている。殺虫剤の代替となる天敵生物やフェロモン剤等を用いた防除法も存在するが、対象害虫種は限られているため、広範囲の害虫に適用できる新しい防除法の開発が望まれている。また、音や振動を用いた防除法の開発の試みはなされているが、成功例は極めて少ない。

本稿では、筆者の研究グループによる森林害虫であるマツノマダラカミキリ *Monochamus alternatus* の基礎と応用の両側面の研究成果を中心に、コウチュウ目昆虫における振動情報を用いた行動や交信、感覚について解説する。一連の結果は、西野浩史助教（北海道大学）、小池卓二教授（電気通信大学）、深谷 緑博士（東京大学）らとの共同研究によるものである。

I コウチュウの振動情報とその応用

振動により誘発される行動反応は、様々な昆虫分類群で確認されている（HILL, 2008）。害虫や天敵昆虫の例としては、カメムシにおける振動による配偶行動、寄生バチにおける振動による宿主への定位等があげられる。一方、農林害虫を多く含むコウチュウ目では、摩擦器官による音発生は相当数知られているが、これに対して振動による配偶行動や回避行動の誘発に関する研究例は9科

18属と少ない（高梨・深谷, 2011）。この研究例には家屋害虫のシバンムシやナラ類の害虫カシノガキクイムシ *Platypus quercivorus*（大谷, 2012）、ゴミムシダマシ科における振動による配偶行動、そして樹木害虫のクワカミキリ *Apriona japonica*（HOSOMI, 1996）と家屋害虫のオウシュウイエカミキリ *Hylotrupes bajulus*、農業害虫のコロラドハムシ *Leptinotarsa decemlineata* における振動受容による擬死やフリーズ反応（行動の停止）等の回避行動が含まれる（高梨・深谷, 2011）。オウシュウイエカミキリにおいて、オスの摩擦音が接触時に振動として伝わり、メスの配偶行動に影響する（BREIDBACH, 1986）。また、砂漠の地表面下に生息するキリアツメゴミムシダマシの近縁種は、風により生じる振動を検知して風に吹き寄せられた餌を得ることができる。最近、筆者らはカブトムシ *Trypoxylus dichotomus* の蛹が振動を発生させることで同種幼虫にフリーズ反応を誘発し、蛹室への侵入を抑制することを明らかにした（KOJIMA et al., 2012）。また、コガネムシ科などの成虫において、膝下器官を含む頸節が振動を受容することが電気生理学的手法により調べられている（高梨・深谷, 2011）。しかし、これらの種を含むコウチュウ目全体において、振動を受容する弦音器官は全く特定されていない。

応用研究例として、害虫が特定の振動によって行動をひきおこす習性を利用した行動制御による防除に関連する研究がわずかにある。例えば、クワカミキリのイチジク *Ficus carica* に対する食害は振動を与えることで抑制できることが確かめられている（HOSOMI, 1996）。また、ヨコバイなどセミ目において、配偶行動（異性への定位）を振動によって阻害する可能性が示されている（MAZZONI et al., 2009）。一方、シロアリは咀嚼時の振動を用いて餌である木材を選択するが、この振動を操作することでシロアリの誘引する方法が考案されている（EVANS et al., 2007）。しかし、これらの振動を用いた行動制御による防除が実用化された例はない。そのほか、害虫の食害や運動により生じる振動を検出することで、貯穀害虫や樹木害虫の存在を評価する応用例があるが、詳細は大谷（2012）と MANKIN et al.（2011）を参照されたい。

Functional Analysis of Vibration Signal in *Monochamus alternatus* and Application to Pest Control. By Takuma TAKANASHI

（キーワード：振動，行動制御，感覚，マツ材線虫病，コウチュウ）

II マツノマダラカミキリの回避行動と振動受容器

マツノマダラカミキリは、マツ材線虫病（マツノザイセンチュウによるマツ集団枯損）を媒介し、我が国のマツ属（クロマツ *Pinus thunbergii*, アカマツ *P. densiflora*, リュウキュウマツ *P. luchuensis*）に壊滅的な被害を与えている重要森林害虫である。マツノマダラカミキリの防除は、これまで殺虫剤等の化学農薬に頼って行われてきたが、感染拡大を防ぐに至っていない。さらに農薬による害虫防除が、生態系や人体の健康へ影響を与える可能性が懸念されている。安全性が高い害虫防除法の開発の必要性が高まってきているなか、振動を用いた防除技術の開発を目指して、マツノマダラカミキリの振動情報の機能解明と、害虫防除に応用するための研究を筆者らは進めている（高梨ら, 2010 a; 2010 b）。以下、これらの結果について解説する。

最初に、マツノマダラカミキリの振動に対する行動反応を観察した。静止中の個体に振動刺激を与えて、振動刺激を加速度計により測定した。振動刺激は信号発生器で作成したサイン波（パルス長 0.1 秒、パルス間隔 0.9 秒）で、周波数（25 Hz–10 kHz）と振幅を変化させて加振器に出力した。行動観察の結果、本種は広い周波数帯の振動刺激に対してフリーズ反応（脚・触角の自発運動の停止）や発音（胸部摩擦器の運動）（BREIDBACH, 1986）等の回避行動を示した。特に、1 kHz 以下の低周波成分に対し、高い反応感度が見られた（図-1：高梨ら 2010 a）。

次に、振動受容器の検索を組織学的手法により行った。まず塩化ニッケルを用いた逆行性染色（西野, 2008）により、マツノマダラカミキリの脚、触角、胸部の神経と感覚受容器を観察した。その結果、特殊化した鼓膜器官や膝下器官は持たないものの、脚の腿節中に発達した弦音器官（腿節内弦音器官）を持つことを、コウチュウ目で初めて発見した。腿節内弦音器官は約 25 個の神経細胞が細長い内突起（クチクラ）に付着する構造をとっており（図-2）、脚の接地面から振動を鋭敏に受容する機能を持つことが強く示唆された。また、腿節内弦音器官に加えて、頭部の触角基部には近距離での音（粒子速度）の受容に関係するとされるジョンストン器官も存在することがわかった（高梨ら, 2010 a）。

続いて、腿節内弦音器官の振動受容器としての機能を行動実験より検証した。まず 6 本すべての脚について腿節内の内突起（図-2）を外科手術により抜き取ることで、弦音器官を完全に除去した。弦音器官を除去した個体は、振動刺激を与えたところ、歩行中にフリーズ反応をほとんど示さなかった（図-3）。一方、無処理個体は振

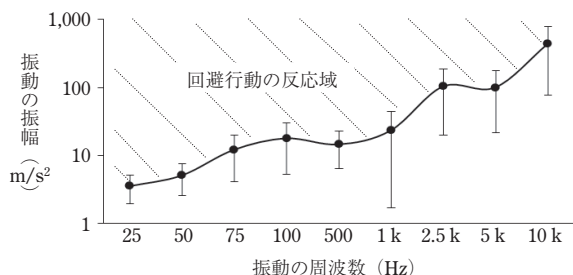


図-1 マツノマダラカミキリの回避行動の反応域（斜線部）

曲線は反応をおこす最少の振動の振幅値（閾値）（平均値±標準偏差）。静止中の個体は振動刺激に対してフリーズ反応や発音を示し、特に 1 kHz 以下の低周波成分に対して感度よく反応した（N = 10）。

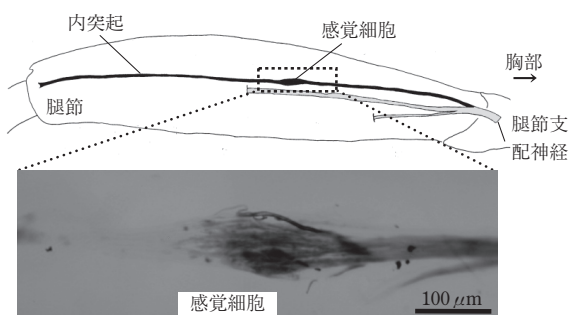


図-2 マツノマダラカミキリの腿節内弦音器官

上図：感覚細胞は腿節支配神経から分岐し、細長い内突起に付着する。下図：塩化ニッケルにより染色した点線枠部の感覚細胞の拡大図。

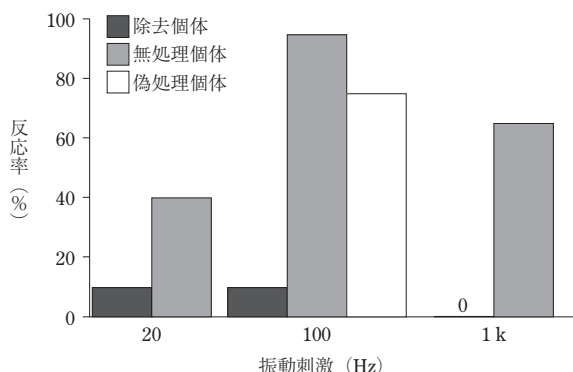


図-3 腿節内弦音器官を除去したマツノマダラカミキリの回避行動

腿節内弦音器官を除去した個体は、無処理の個体や偽処理（100 Hz のみ）個体と比べて、異なる周波数の振動刺激によりフリーズ反応を示しにくくなった（N = 11 ~ 21）。

動刺激に対してフリーズ反応を示し、100 Hzの振動刺激に対してはほとんどの個体が反応した。また、脚表皮を傷つけた偽処理個体も無処理個体と同様に振動刺激に対してフリーズ反応を示した。以上の結果から、本種は腿節内弦音器によって1 kHz以下の低周波振動を受容することが明らかになった（高梨ら、2010 a）。

III マツノマダラカミキリの生殖行動と振動情報

マツノマダラカミキリは振動を回避行動だけでなく生殖行動においても利用する。視覚刺激に対して触角を大きく動かす反応は振動刺激によって強化された（深谷・高梨、2010）。この振動は視覚による認識を補完し、配偶者の存在を示す情報として作用すると考えられる。マツノマダラカミキリは同種だけでなく異種の昆虫や鳥類等の捕食者の接近も、寄主木に発生する振動によって認識することが可能と推測される。このようにマツノマダラカミキリは、情報の発信者が捕食者であるのか配偶者であるのかを振動の特性から識別し、前者であれば回避行動を示し、後者であれば触角を動かして配偶者を探索すると考えられる。また腿節内弦音器官を除去した個体では、触角の反応に対する振動の効果がほとんど見られなくなる。回避行動と同様、この弦音器官が触角の反応にかかわる振動を受容していると考えられる（深谷・高梨、2010）。

マツノマダラカミキリは同種個体や異種の動物の動きにより寄主木に生じる振動を感知するだけではなく、それとは全く別の原因で生じる寄主木の振動を感知している可能性がある（高梨ら、2010 a）。本種の産卵対象である衰弱したマツは、通水阻害（水ストレス）が原因となって、周囲長のひずみの変化や微小な高周波振動が多発する（堀ら、2007）。筆者はマツが衰弱する過程において、マツ自体が特異的な振動（以下、自発振動）を発することを発見した。このマツの自発振動は低周波成分からなり、マツの衰弱過程での水分生理状態の時間的変化に連動していた。次に、マツの自発振動を再現してマツノマダラカミキリに与えたところ、産卵時間や定着率に増減が見られた。このことから、マツノマダラカミキリはマツの自発振動を寄主木の情報として認識すると示唆された。本種はマツの揮発性成分に誘引されて産卵を行うが、この揮発性成分に加えて振動を産卵に利用していると考えられる。

IV 振動を用いた害虫防除

昆虫における振動情報を活用することで、害虫の行動

制御による新たな防除技術の開発が可能となる。筆者は、振動によってマツノマダラカミキリの産卵が完全に抑制できることを明らかにした。実験室内において、クロマツ小丸太の1本に100 Hzのサイン波を与え、他の1本は振動を与えずに、6頭のメス（3反復）を容器に放して産卵選択試験を一晩行った。その結果、振動を与えられたマツにおける産卵数はゼロで、振動のないマツにおいては平均で15.0となった。また、摂食頻度も減少した。

以上の結果から、微弱な振動を樹木などの媒体に発生させて害虫の行動を制御し、産卵や摂食の阻害、忌避等によって防除するための手法を考案、国際特許を出願した（高梨ら、2010 b）。振動を発生させる装置としては、小型で周波数可変域が広い超磁歪素子という材料が有用と考える。例えば、景勝地・公園等のマツ名木ごとに高出力の振動発生装置を取り付けてマツを守ることができ、生態系への影響を最小限にした被害防止が可能となるだろう。

振動を用いた防除法は、農林害虫のカミキリムシだけでなく、振動に感受性のあるコウチュウや他の害虫種にも広く適用可能である。今後、振動情報に関する基礎的知見が蓄積することで、本防除法が果樹や農作物等の被害対策にも用いられることが期待される。一方、実用化に際して、振動に対する害虫の「慣れ」による効果の減少や振動の基質となる植物への影響など解決すべき問題があるため、これらの対策が必要となる。また、本防除法を既存の防除法と併用することで、防除効果の増強が期待できる。

引用文献

- 1) BREIDBACH, O. (1986): Behav. Processes 12: 169 ~ 186.
- 2) EVANS, et al. (2007): PCT/AU2007/000215 (特許).
- 3) 深谷 緑・高梨琢磨 (2010): 聴覚研究会資料 40: 297 ~ 302.
- 4) HILL, P. S. M. (2008): Vibrational Communication in Animals. Harvard University Press, Cambridge, 261 pp.
- 5) 堀 研一郎 (2007): 第16回アコースティック・エミッション総合コンファレンス論文集, p. 113 ~ 116.
- 6) HOSOMI, A. (1996): Proceedings of Japan Informal Group Meeting on Human Response to Vibration held at the Hokkaido Safety and Health Service, JISHA, Sapporo, p. 25 ~ 34.
- 7) KOJIMA, W. et al. (2012): Behav. Ecol. Sociobiol. 66: 171 ~ 179.
- 8) MANKIN, R. et al. (2011): Amer. Entomol. 57: 30 ~ 44.
- 9) MAZZONI, V. et al. (2009): Entomol. Exp. Appl. 133: 174 ~ 185.
- 10) 西野浩史 (2008): NTS 出版, 東京, p. 600 ~ 611.
- 11) 大谷英児 (2012): 植物防疫 66: 304 ~ 309.
- 12) 高梨琢磨ら (2010 a): 聴覚研究会資料 40: 293 ~ 296.
- 13) ———ら (2010 b): PCT/JP2010/65398 (特許).
- 14) 高梨琢磨・深谷 緑 (2011): 昆虫の発音によるコミュニケーション, 北隆館, 東京, p. 52 ~ 64.