

森林害虫の音(振動)による
種内(間)相互作用の解明

「交付金プロジェクト」は、平成13年度に森林総合研究所が独立行政法人となるにあたり、これまで推進してきた農林水産技術会議によるプロジェクト研究（特別研究など）の一部、および森林総合研究所の経費による特別研究調査費（特定研究）を統合し、研究所の運営費交付金により運営する新たな行政ニーズへの対応、中期計画の推進、所の研究基盤高揚のためのプロジェクト研究として設立・運営するものである。

この成果集は、交付金プロジェクト研究の終了課題について、研究の成果を研究開発や、行政等の関係者に総合的且つ体系的に報告することにより、今後の研究と行政の連携協力に基づいた効率的施策推進等に資することを目的に、「森林総合研究所交付金プロジェクト研究成果集」として公表するものである。

ISSN 1349-0605

森林総合研究所交付金プロジェクト研究成果集 40

「森林害虫の音(振動)による種内(間)相互作用の解明」

発行日 平成23年12月31日

発行 独立行政法人森林総合研究所

〒305-8687 茨城県つくば市松の里1番地

電話 029-873-3211 (代表)

目 次

研究の要約	1
第1章 マツノマダラカミキリにおける振動情報の機能解明	5
第2章 モモノゴマダラノメイガの超音波交信の解明とガ類の超音波プロファイルの構築	8
第3章 シロアリのタッピング行動の振動特性の解明と逃避行動	12
第4章 カシノナガクイムシの求愛行動における音響（振動）交信	15

研究の要約

I 研究年次および予算区分

平成 20～22 年（3 か年）

運営交付金（交付金プロジェクト）

II 主任研究者

主査 大谷英児

取りまとめ責任者 大谷英児

III 研究場所 森林総合研究所 東京大学 農研機構果樹研究所

IV 研究目的

昆虫が種内、種間、あるいは植物等、他の生物との間で相互作用を形成するには、その行動を誘発するための“信号刺激”を感知することが必要である。代表的なものには、ガのフェロモン等の化学信号や、セミやコオロギの音声信号などがある。特にフェロモンは害虫の大量捕殺・交信攪乱資材として研究が行われてきたが、種によってはフェロモンによる防除では十分な成果が得られないことがある。これは、交尾や産卵といった一連の行動を完結させるのに、化学的信号刺激に加えて音（振動）など物理的信号刺激が重要である種があるからである。近年、計測機器の発達に伴い、昆虫の新しい信号刺激として、人間には聞こえない“超音波”や、樹幹や木材を伝わる“低周波振動”が重要であることが明らかにされている。そこで、穿孔性害虫・木材害虫等森林害虫の信号刺激である音（振動）特に超音波を特定し、種内（間）相互作用を解明することにより、超音波（振動）による防除という新しい分野を切り開き、物理的（音・振動）防除の基礎を確立する。

V 研究方法

昆虫の超音波交信の有無を、超音波記録と行動解析により調査し、害虫の超音波プロファイルを作成する。

マツが衰弱する過程で発する低周波振動を再現したものや、その他の振動を刺激として与え、マツノマダラカミキリの産卵行動と振動感覚への影響を評価する。

大型のシロアリ種・ネバダオオシロアリの警戒行動音（振動）の周波数特性等を解析する。当該音（振動）を人工的に合成し、超磁歪素子を用いて、基質を介してイエシロアリに投与する振動防除モデル試験を行う。

日本海型・太平洋型カシノナガキクイムシの一連の配偶行動を実験室内で再現し、録画録音する。録音された信号を振動として受容者に与え、その反応を見る。

VI 研究結果

(研究計画表)

実施課題名：森林害虫の音（振動）による種内（間）相互作用の解明

研究期間：平成 20-22

マツノマダラカミキリが、振動に対して警戒反応を示すことを明らかにした。ガ類が交尾時に超音波を發して交尾や防衛を行うことを、ツトガ科、メイガ科、コブ科、ヒトリガ科、シャクガ科、スズメガ科の合計 7 科 24 種において確認した。以上の結果より、これらの様々な森林害虫を対象として、振動や超音波を用いた忌避や交信の阻害が可能であることが示された。

ネバダオオシロアリでは周波数 1kHz がタッピングによる振動の基本周波数であることが明らかとなった。イエシロアリに対して周波数 1kHz の振動を投与する振動防除モデル試験を実施したところ、振動処理区からの逃避行動が観察された。

カシノナガキクイムシ雄成虫を誘導する雌成虫のバズ信号には、音響より振動が重要であることが明らかとなった。オスはメスを孔道に導入した直後、交尾前チャープを發しメスを再び外に連れ出し、交尾をした。

VII 成果の利活用

本プロジェクトの成果である、マツノマダラカミキリ、イエシロアリ、カシノナガキクイムシ、ガ類などの森林害虫の振動（音）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。振動を樹木・家屋等の媒体に発生させて害虫の行動を制御し、摂食や産卵の阻害、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。本防除法を適用することで、一例として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。今後、振動を用いた防除の実用化に向けた研究が必要となる。

VIII 今後の問題

シロアリについては、住宅メーカーとの協力により、被害現場での実用化に向けた取り組みが必要である。カシノナガキクイムシの室内実験には、供試虫の安定的な供給が必須であり、人工飼育法の確立が急務である。振動を用いた防除法の実用化に際して、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。

IX 研究発表

Nakano, R., Skals, N., Takanashi, T., Surlykke, A., Koike, T., Yoshida, K., Maruyama, H., Tatsuki, S., Ishikawa, Y. (2008) Moths produce extremely quiet ultrasonic courtship songs by rubbing specialized scales. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 105: 11812-11817.

Nakano, R., Takanashi, T., Fujii, T., Skals, N., Surlykke, A., Ishikawa, Y. (2009) Moths are

- not silent, but whisper ultrasonic courtship songs. *Journal of Experimental Biology* 212: 4072-4078.
- Nakano, R., Takanashi, T., Skals, N., Surlykke, A., Ishikawa, Y. (2009) Ultrasonic courtship songs of male Asian corn borer moths assist copulation attempts by making the females motionless. *Physiological Entomology* 35: 76-81
- Nakano, R., Takanashi, T., Skals, N., Surlykke, A., Ishikawa, Y. (2010) To females of a noctuid moth, male courtship songs are nothing more than bat echolocation calls. *Biology Letters* 6: 582-584.
- 中野亮 (2012) チョウ目害虫における超音波を用いた行動制御技術 植物防疫 66, 300-303.
- Nakano, R., Takanashi, T., Ihara, F., Mishiro, K., Toyama, M., Ishikawa, Y. (2012a) Ultrasonic courtship song in the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Applied Entomology and Zoology* 47: 87-93.
- Nakano, R., Ihara, F., Mishiro, K., Toyama, M. (2012b) Male courtship ultrasound produced by mesothoracic tymbal organs in the yellow peach moth *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Crambidae), *Applied Entomology and Zoology*, 47: 129-135.
- Ohmura, W., Takanashi, T., Suzuki, Y. (2009) Behavioral analysis of tremulation and tapping of termites (Isoptera). *Sociobiology* 54: 269-274.
- Ohmura, W., Takanashi, T., Ohya, E., Suzuki, Y., Kataoka, Y. and Kiguchi, M. (2010) Species-specific vibrational behaviors against photostimulation in termites, *International Congress of IUSSI The Golden Jubilee Proceedings*, 15, 297.
- 大村和香子(2011)光刺激に対するシロアリの警報行動 —自己振動を使って仲間に危険を知らせる—, *しろあり*, 155, 10-12.
- 大谷英児 (2010) カシノナガキクイムシ発音器官の微細構造、第70回日本昆虫学会大会講演要旨集 p63
- 大谷英児、高梨琢磨、所雅彦 (2011) カシノナガキクイムシの振動交信：オスは雌の振動刺激により坑道外に誘導され雌を導入する、第55回日本応用動物昆虫学会大会講演要旨集 p186
- 大谷英児、所雅彦 (2012) カシノナガキクイムシ雄成虫による交尾前チャープ 第56回日本応用動物昆虫学会大会講演要旨集 p186
- 大谷英児 (2012) 穿孔性甲虫類の音響交信とその防除の試み 植物防疫 66: 304-309
- Takanashi, T., Nakano, R., Surlykke, A., Tatsuta, H., Tabata, J., Ishikawa, Y., Skals, N. (2010) Variation in courtship ultrasounds of three *Ostrinia* moths with different sex pheromones. *PLoS One* 5: e13144.
- 高梨琢磨、中野亮 (2010) 「性・死」をかける超音波—鳴くガの多様な発音機構とその機能 昆虫と自然 45, 16-21.
- 高梨琢磨、深谷緑、西野浩史 (2010a) カミキリムシにおける振動反応性と感覚受容器 日本音響学会聴覚研究会資料 40: 293-296.
- 高梨琢磨、大村和香子、大谷英児、久保島吉貴、森輝夫、小池卓二、西野浩史 (2010b) 振動によ

り害虫を防除する方法 PCT/JP2010/65398

高梨琢磨 (2012) 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 植物防疫
66: 297-299.

Takanashi, T., Fukaya, M., Nishino, H. (2012) Substrate vibrations mediate avoidance behavior
via the femoral chordotonal organ in a cerambycid beetle, *Monochamus alternatus*. Abstract
of XXIV International congress of Entomology, Daegu, Korea. PS2M132.

X 研究担当者

第1章 高梨琢磨 (森林昆虫研究領域・昆虫管理研究室主任研究員)

第2章 中野亮 (農研機構果樹研究所研究員) 石川幸男 (東京大学農学生命科学研究科応用昆虫学
研究室教授) 高梨琢磨 (森林昆虫研究領域・昆虫管理研究室主任研究員)

第3章 大村和香子 (木材改質研究領域・木材保存研究室主任研究員)

第4章 大谷英児 (森林昆虫研究領域・昆虫生態研究室主任研究員)

第1章 マツノマダラカミキリにおける振動情報の機能解明

研究目的

マツ材線虫病の媒介者であるマツノマダラカミキリ（以下、カミキリ）は、マツノザイセンチュウ（以下、線虫）によって衰弱したクロマツやアカマツ（以下、マツ）に特異的に産卵する。本章では、カミキリの振動感覚器の除去実験と行動学的実験により、カミキリは衰弱したマツが発する振動を感知し、産卵等の選択行動を示すか検証をおこなった。

研究方法

（1）振動に対する行動反応の解析

カミキリの振動に対する行動反応を観察した。振動刺激は、周波数(25Hz-10kHz)と振幅を変化させたサイン波（パルス長 0.1 秒、パルス間隔 0.9 秒）として加振器に出力して与えられた。振動に対する、以下の行動の有無や変化を観察した。フリーズ反応（脚・触角の自発運動の停止）、発音行動（頸部から摩擦音を発する）、歩行行動、産卵行動（産卵場所の選択、樹皮を剥ぐ産卵加工、産卵管の挿入を経て産卵する）。これらの行動が最も感度良く影響を受ける振動成分の周波数及び振幅の特定をおこなった（高梨ら 2010a）。

また、振動がカミキリの産卵行動と摂食に与える阻害効果も調べた。実験室内において、マツ小丸太の 1 本に 100Hz のサイン波を与え、他の 1 本は振動を与えずに、6 頭のメスを容器に放して産卵選択試験を一晩おこなった（高梨 2012）。

（2）振動感覚器の機能の特定

上記の行動観察実験で特定された合成振動が、腿節内にある弦音器官で受容されているかを証明した。脚部やその他の部位を物理的に破壊または固定し、6 本全ての脚について腿節内の内突起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。除去によって機能消失させた個体を用いて、振動刺激への行動反応(歩行中のフリーズ反応)を示さなくなるかを観察した(高梨ら 2010a)。

（3）衰弱マツの振動の測定と産卵行動の解析

線虫を接種して衰弱したマツ自体から発せられる振動（以下、自発振動）を加速度ピックアップにより記録した。この記録したマツの自発振動をマツ棒材に与えて、カミキリの産卵行動を連続的に観察した。振動を与えない条件と与えた条件で、産卵の有無、産卵行動の頻度と時間を比較した。

結果と考察

（1）振動に対する行動反応

カミキリは広い周波数帯の振動刺激に対してフリーズ反応や発音等の回避行動を示した（高梨ら 2010a）。特に、1kHz以下の低周波成分に対し、高い反応感度が見られた（図1-1）。

振動によってカミキリの産卵行動と摂食行動が抑制されることを明らかにした。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。次に、同様の実

験条件下で摂食選択試験をおこなった。振動を与えられたマツでは摂食行動に変化がみられ、振動のないマツと比べて摂食面積が増加した（高梨2012）。

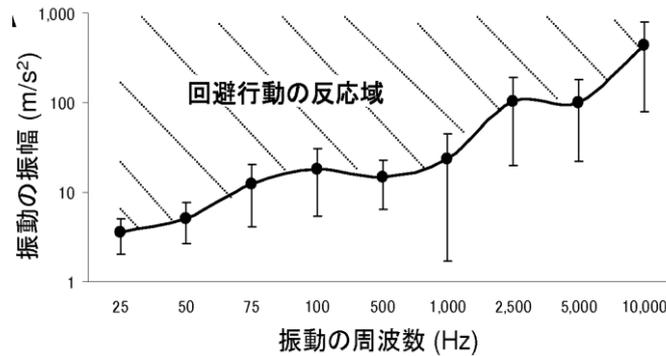


図 1-1 マツノマダラカミキリの回避行動の反応域

(2) 振動感覚器の機能

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。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示さなかった（図 1-2）。一方、無処理個体は振動刺激に対してフリーズ反応を示し、100Hz 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、カミキリは腿節内弦音器官によって 1kHz 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 2010a）。

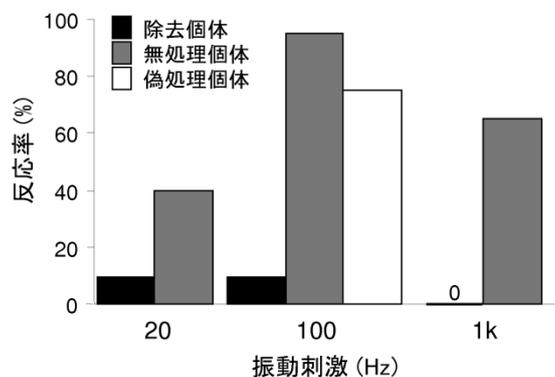


図 1-2 腿節内弦音器官を除去したマツノマダラカミキリの回避行動

(3) マツの自発振動と産卵行動

マツの自発振動は低周波成分（50–200Hz）からなり、マツの衰弱過程での水分生理状態が大きく変化する特定の時期に多発した。カミキリはマツの自発振動の周波数帯域と振幅を含む振動刺激に反応を呈したことから、衰弱したマツの自発振動を感知して産卵選択を行う可能性が示された（高梨ら 2010a）。

次に、マツの自発振動を再現してカミキリに与えたところ、産卵数の増減は見られなかったが、マツ上の定着率は増加し、産卵かみ跡形成や産卵管挿入等の行動について頻度や時間に増減が見ら

れた。

このことから、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ことが示唆された。カミキリはマツの揮発性成分に誘引されて産卵をおこなうが、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。

今後の問題点

以上の結果を応用して、振動を樹木等に発生させてカミキリの行動を制御し、産卵を阻害することが可能であることが示された。振動を用いた防除法は、カミキリムシ科の森林害虫だけでなく、振動に感受性のある甲虫類や他の害虫種にも広く適用可能である。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（高梨ら 2010b、高梨 2012）。

要約

マツノマダラカミキリは振動に対してフリーズ反応等を示し、その感度は低周波域で高いことを明らかにした。さらに、低周波域の振動を受容できる感覚器が脚にあることも特定した。カミキリの産卵に適する衰弱したマツは、低周波域を含む自発振動を発する。本種はこの自発振動を感知し、産卵する樹木を選択している可能性が示唆された。

引用文献

高梨琢磨、深谷緑、西野浩史（2010a） カミキリムシにおける振動反応性と感覚受容器 日本音響学会聴覚研究会資料 40: 293-296

高梨琢磨、大村和香子、大谷英児、久保島吉貴、森輝夫、小池卓二、西野浩史（2010b） 振動により害虫を防除する方法 PCT/JP2010/65398

高梨琢磨（2012） 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 植物防疫 66: 297-299

（高梨琢磨）

第2章 モモノゴマダラノメイガの超音波交信の解明とガ類の超音波プロフィールの構築

研究目的

本章では、チョウ目害虫（ガ類）の農作物への飛来・侵入を阻害することができる可能性のある超音波の特性の解明を目的とする。音の周波数および時間構造の組合せは無限にある。そこで、チョウ目害虫が忌避する音を効率的にスクリーニングするため、配偶行動時における音響交信に着目した。記録された音響信号の機能解析をおこない、受信者が好む音・嫌う音・無視する音の鍵となる特性を明らかにできる。また、ガ類が交尾や防衛に用いる超音波のプロファイルを作成して、超音波を用いた防除技術開発のための基礎情報を構築した。

研究方法

モモヤクリの重要害虫であるモモノゴマダラノメイガ(*Conogethes punctiferalis* (Guenée))を用いた。配偶行動時に発せられる音を超音波用マイクロフォンで記録し、その周波数と時間構造を解析した。本種の発音器官および鼓膜器官を特定したのち、これらを破壊することで発音が交尾に及ぼす効果を行動実験により明らかにした。また、行動連鎖を詳細に解析し、発音の機能を解明した。次に、モモノゴマダラノメイガを含めた日本産のガ類において、交尾や防衛のために発音する種のプロファイルを既報に基づき作成した。

結果と考察

(1) 超音波特性

モモノゴマダラノメイガのオスは、暗期後半にメスの元へ飛翔しながら接近し、メスの周囲で超音波を発した。1 cmの計測距離における音圧は103 dB SPLであり、ガ類が求愛時に発する超音波としてはヒトリガの一種*Cycnia tenera*に次ぐ大きな音圧であった (Nakano *et al.* 2009, 2012a)。発音の前半部は持続時間が14-47 ms (平均28 ms, N = 24) のパルスを、後半部は102-860 ms (平均174 ms, N = 66) のバーストを構成し、これらは持続時間が0.1 ms以下のクリックの集合であることが分かった (図2-1a)。周波数帯域は40-120 kHzと広く、そのピークは82 kHzであった (Nakano *et al.* 2012a) (図2-1b)。

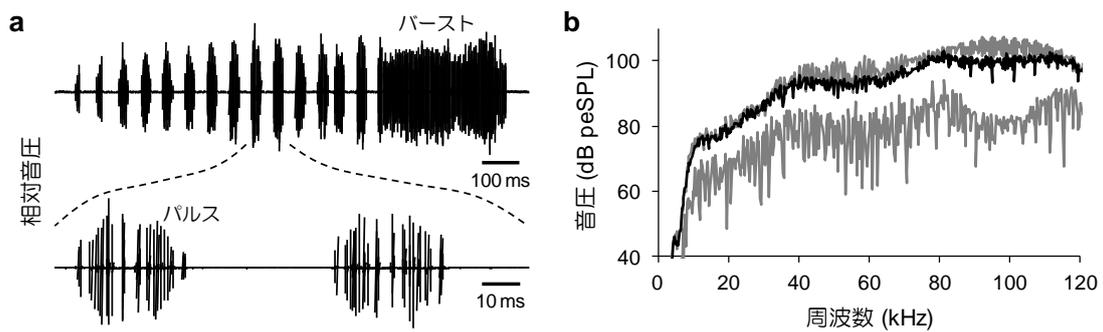


図 2-1 モモノゴマダラノメイガのオスが発する求愛超音波
(a, オシログラム ; b, パワースペクトラ (黒色, 平均 ; 灰色, 最大/最小 ; N = 8))

(2) 配偶行動

モモノゴマダラノメイガはオスのみが発音し、中胸の側方部にオス特異的な振動膜からなる発音器官を持っていた (Nakano *et al.* 2012b)。また、鼓膜器官は雌雄ともに腹部の第一節にあることを確認した。次いで、メスの鼓膜器官、もしくはオスの発音器官を破壊し、求愛時における発音の効果および機能を探った。これらの器官を破壊すると、交尾率が5%以下に低下した (図 2-2a)。そこで、配偶行動を解析したところ、オスがメスに接近して発音すると、メスは翅を背側に立て、その直後にオスがメスの近傍に着地して交尾器を結合するに至ることが分かった。メスが翅を立てない場合、オスは着地せず、交尾できなかったことから、メスの翅立て行動が交尾の受入れを表すものと考えられた。メスの翅立て行動と発音との関係を検証した結果、鼓膜器官を破壊したメスもしくは発音器官を破壊したオスでは、翅立て行動が引き起こされないことを明らかにした (Nakano *et al.* 2012a, 2012b) (図 2-2b)。これらの結果から、オスの発する超音波は、メスが交尾を受入れるために必要な信号を含むことが分かった。

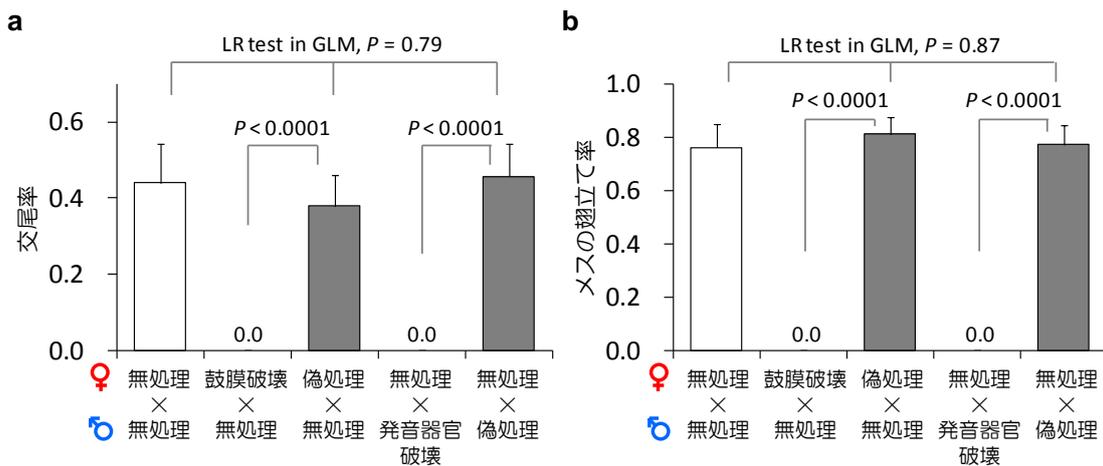


図 2-2 交尾におけるオスの超音波の機能

(音の有無による交尾率 (a) と交尾を受入れる合図であるメスの翅立てを示す割合 (b) の差異)

(3) 超音波プロフィール

表 2-1 に、日本産ガ類 24 種の発音の機能を示した。ヤガ科 3 種、ヒトリガ科 3 種、コブガ科 2 種、メイガ科 4 種、ツトガ科 7 種、シャクガ科 2 種、スズメガ科 3 種において発音が報告されており、その機能は交尾のために用いられることが最も多く (20 例)、防衛をおこなう種 (8 例) もあった (Nakano *et al.* 2008, 2009, 2010, 2012a; Takanashi *et al.* 2010; 高梨・中野 2010)。これらの音の周波数は、5kHz 未満の低周波から 125kHz の超音波までと様々で、30-90kHz の超音波が最も多かった。また、発音器官も多様であり、胸部の振動膜が最も多くみられ、次いで胸部や翅、腹部の摩擦器官、咽頭の気流による発音も含まれた (高梨・中野 2010)。

表 2-1 ガ類の超音波のプロファイル

種名	科名	機能
ハスモンヨトウ	ヤガ	交尾
カブラヤガ	ヤガ	交尾
トビスジアツバ	ヤガ	交尾
ヒトリガ	ヒトリガ	防衛
アカハラゴマダラヒトリ	ヒトリガ	交尾・防衛
キマエホソバ	ヒトリガ	交尾・防衛
アオスジアオリンガ	コブガ	交尾?・防衛?
サラサリンガ	コブガ	交尾?・防衛?
コハチノスツヅリガ	メイガ	交尾
ガイマイツヅリガ	メイガ	交尾
ハチノスツヅリガ	メイガ	交尾
ノシメマダラメイガ	メイガ	交尾
モモノゴマダラメイガ	ツトガ	交尾
ニカメイガ	ツトガ	交尾
マエアカスカシノメイガ	ツトガ	交尾
クワノメイガ	ツトガ	交尾
アワノメイガ	ツトガ	交尾
アズキノメイガ	ツトガ	交尾
シロオビノメイガ	ツトガ	交尾
ヨモギエダシャク	シャクガ	交尾
ウコンエダシャク	シャクガ	交尾?
シモフリスズメ	スズメガ	防衛?
メンガタスズメ	スズメガ	防衛?
オオシモフリスズメ	スズメガ	防衛?

今後の問題点

超音波を用いた害虫防除技術の開発にあたり、メスが交尾の受入れを引き起こす刺激を模倣しないことが重要となる。しかしながら、パルスとバーストからなるオスの超音波のうち、どの要素をメスが好むかは未解明である。今後、メスが好みを示すオスの超音波を明らかにするとともに、捕食者であるコウモリの超音波との整合性を確認し、忌避効果を発揮する超音波の特定が可能になると考えられる（中野 2012）。

要約

モモノゴマダラノメイガは配偶行動時にオスがメスの近傍で超音波を発する。オスの超音波を受容したメスは、交尾の受入れの合図として翅を立てるため、雌雄間での超音波を用いた交信が交尾に必須となる。また、モモノゴマダラノメイガを含めた日本産ガ類24種のうち、ほとんどが交尾のための発音をおこない、発音によって防衛をおこなう種も見られた。

引用文献

- Nakano, R., Skals, N., Takanashi, T., Surlykke, A., Koike, T., Yoshida, K., Maruyama, H., Tatsuki, S., Ishikawa, Y. (2008) Moths produce extremely quiet ultrasonic courtship songs by rubbing specialized scales. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 105, 11812-11817.
- Nakano, R., Takanashi, T., Fujii, T., Skals, N., Surlykke, A., Ishikawa, Y. (2009) Moths are not silent, but whisper ultrasonic courtship songs, *Journal of Experimental Biology*, 212, 4072-4078.
- Nakano, R., Takanashi, T., Skals, N., Surlykke, A., Ishikawa, Y. (2010) To females of a noctuid moth, male courtship songs are nothing more than bat echolocation calls. *Biology Letters* 6, 582-584.
- Nakano, R., Takanashi, T., Ihara, F., Mishiro, K., Toyama, M., Ishikawa, Y. (2012a) Ultrasonic courtship song of the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Crambidae), *Applied Entomology and Zoology*, 47, 87-93.
- Nakano, R., Ihara, F., Mishiro, K., Toyama, M. (2012b) Male courtship ultrasound produced by mesothoracic tymbal organs in the yellow peach moth *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Crambidae), *Applied Entomology and Zoology*, 47, 129-135.
- 中野亮 (2012) チョウ目害虫における超音波を用いた行動制御技術、*植物防疫* 66, 300-303.
- Takanashi, T., Nakano, R., Surlykke, A., Tatsuta, H., Tabata, J., Ishikawa, Y., Skals, N. (2010) Variation in courtship ultrasounds of three *Ostrinia* moths with different sex pheromones. *PLoS One* 5, e13144.
- 高梨琢磨、中野亮 (2010) 「性・死」をかける超音波—鳴くガの多様な発音機構とその機能、*昆虫と自然* 45, 16-21.

(中野亮・石川幸男・高梨琢磨)

第3章 シロアリのタッピング行動の振動特性の解明と逃避行動

研究目的

本章ではシロアリの警戒行動に着目し、警戒行動時に基質（木材）との接触で生じる音（振動）特性を解析する。得られた結果をもとに当該音（振動）を人工的に合成してシロアリに投与することにより、振動刺激によるシロアリ防除の可能性を追求する。

研究方法

シロアリは種特異的な警戒行動を有する(Ohmura *et al.*, 2009)。警戒行動の一種であるタッピング行動（＝頭部を基質に叩きつける行動）は、多くのシロアリ種で見られる行動であるが、その音（振動）特性は種によって異なることから、他種のシロアリにより生じる音（振動）に敏感に反応することが考えられる。本研究では、タッピング行動の観察が容易な体長 13mm 前後の大型のシロアリ種・ネバダオオシロアリ (*Zootermopsis nevadensis* (Hagen)) を用いて、タッピング行動により生じる音（振動）を高性能マイクロフォンならびに加速度計で採集し、その周波数特性等を解析した(Ohmura *et al.*, 2010; 大村, 2011)。さらに、当該音（振動）を人工的に合成し、超磁歪素子を用いて基質を介して、イエシロアリ (*Coptotermes formosanus* Shiraki) に投与する振動防除モデル試験を行い、シトロネラル（：イエシロアリに対する忌避効果を有し、防除薬剤としても使用されている）による防除モデル試験との効力比較を行った。イエシロアリは体長 5mm 前後であり、木材加害種として日本・アジアを始め世界的にも大きな被害を及ぼす種である。

- (1) 合成振動投与実験：超磁歪素子を用いてバルサ小板を介してイエシロアリ（職蟻・兵蟻混合）に対して異なる周波数の振動（50Hz, 1 kHz, 5 kHz。持続時間 100ms, 間隔 900ms）を与え、振幅を 0.05 ~24 m/s² に変化させて、逃避行動を最も効果的に誘発する周波数ならびに最小限の振幅閾値を計測した（N=50、2 反復試験）。
- (2) 振動防除モデル実験：2つのスギ辺材の一方に超磁歪素子による振動（1kHz, 15m/s², 持続時間 100ms, 間隔 900ms）を与え（振動処理区）、もう一方には振動を与えない条件（無処理区）とし、イエシロアリによる選択嗜好試験を 1 分間実施した（N=136-157、3 反復試験）。
- (3) シトロネラルによる忌避モデル実験：2つのスギ辺材の一方にシトロネラル 10,000 倍希釈液 0.9mL を塗布した後、水を与え（処理区）、もう一方は無処理区として水のみを与え、イエシロアリによる選択嗜好試験を 1 分間実施した（N=78~80、3 反復）。

結果と考察

ネバダオオシロアリのタッピング音を解析した結果、周波数1kHzがタッピングによる振動の基本周波数であることが明らかとなった。

次にイエシロアリに対して周波数1kHzの振動が特異的に効果があるか確認するため、50Hz, 1kHz, 5kHzの各種振動を投与したところ、1kHzにおける振幅閾値が最も低かったことから、イエシロアリが1 kHzの振動に対して最も感度よく逃避行動を示すことが明らかとなった。さらに周波数1 kHzの振動を上述の条件で投与する振動防除モデル試験を実施したところ、振動処理区からの逃避行動が観察され、無処理区への移動個体数が一分間で有意に増加した(Student' s t test, $P=0.002$) (図3-1、表3-1)。比較実験として、イエシロアリに対して忌避性を示すシトロネラルを用いて、振動防除モデル試験と同様の選択試験を行った。その結果、イエシロアリは処理区から無処理区へ有意に移動した(Student' s t test, $P=0.005$) (図3-2、表3-2)。

振動による逃避とシトロネラル処理区からの逃避が同等であったことから、振動による防除が汎用性のある防除薬剤相当の効果があると考えられる。

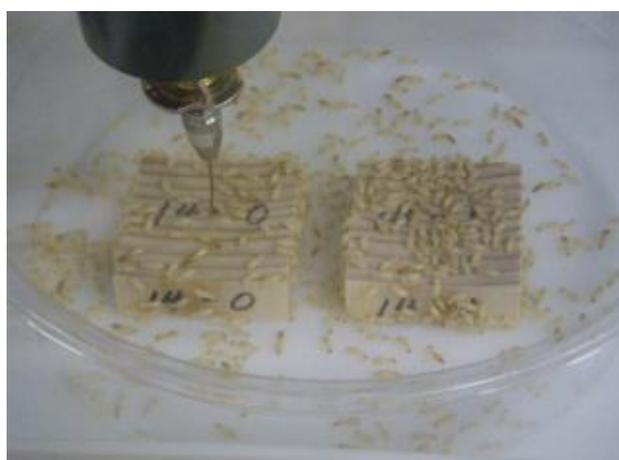


図 3-1 振動開始 60s 後の試験片上のイエシロアリの様子
(木材は吸音スポンジ上に設置。振動を投与しない無処理区への振動伝搬は生じないことを加速度計にて確認)

表 3-1 振動開始 60s 後の試験片上のイエシロアリ割合

処理区	無処理区
30	70
33	67
32	68



図 3-2 シトロネラル処理 60s 後の試験片上のイエシロアリの様子

表 3-2 シトロネラル処理 60s 後の試験片上のイエシロアリの割合

処理区	無処理区
34	66
31	69
35	65

今後の問題点

シロアリ防除への適用可能性を確認するためには、住宅メーカーの協力により、様々な建材が使用されている住宅でも超磁歪素子が防除効果を発揮できるかどうかをモデル住宅等で実証する必要がある。

要約

シロアリが危険時に行う警戒行動を解析し、シロアリが危険と感じる、つまり嫌う振動特性を明らかにした。その特性振動を人工的に合成してシロアリに投与することによって、ケミカルフリーなシロアリ防除の可能性が示唆された。

引用文献

Ohmura, W., Takanashi, T. and Suzuki, Y. (2009) Behavioral analysis of tremulation and tapping of termites (Isoptera), *Sociobiology*, 54(1), 269-274.

Ohmura, W., Takanashi, T., Ohya, E., Suzuki, Y., Kataoka, Y. and Kiguchi, M. (2010) Species-specific vibrational behaviors against photostimulation in termites, *International Congress of IUSI The Golden Jubilee Proceedings*, 15, 297.

大村和香子(2011)光刺激に対するシロアリの警戒行動 —自己振動を使って仲間に危険を知らせる—, *しろあり*, 155, 10-12.

(大村和香子)

第4章 カシノナガキクイムシの求愛行動における音響（振動）交信

研究目的

カシノナガキクイムシ (*Platypus quercivorus* (Murayama)) はミズナラ、コナラなどのブナ科樹木樹幹に穿入加害する甲虫である。植物病原菌を媒介し、集中加害を受けた樹木はほとんど枯死することから、各地で問題となっている。成虫には、両性とも鞘翅裏面先端部に「ヤスリ器」が、対応する腹部背板先端部に「コスリ器」があり、これらを用いて求愛時や被ストレス時に発音することが知られている (Ohya and Kinuura, 2001)。本プロジェクトでは特に求愛時の雌雄の発音を詳細に観察し、音響のみならず振動による交信の可能性を探った。

研究方法

本種の求愛行動を詳細に観察するため、人工的にオス成虫を接種営巣させたコナラ丸太を使って実験を行った。丸太は断面をアクリル板で覆い、坑道内部が見えるようにした。ここに羽化脱出直後のメス成虫を放し、雌雄の行動の動画を記録した。高感度録音システム (Brüel & Kjaer: 4179、2660、2610) と小型 CCD カメラシステム (TOSHIBA IK-UM40) を用いて録画録音し、音声を PC ソフト (Avisoft-SASLab Pro) で解析した (Ohya and Kinuura, 2001 ; 大谷ら, 2011)。

先行実験から、雌雄が交信する場合、信号を発する側と受け取る側は常に接触していたことから、この信号伝達は音ではなく、振動による可能性が高かった。そこで、録音された信号を振動として受容者に与え、その反応を見ることにした。音声を PC ソフト (Avisoft-SASLab Pro) で WAV ファイルに変換したのち、安定した中央部 2 秒間のみを連続再生し、これによって振動する小型振動子 (GMM テック、R12-50HF) 先端を坑道内の成虫の鞘翅末端に軽く触れた (図 4-1)。

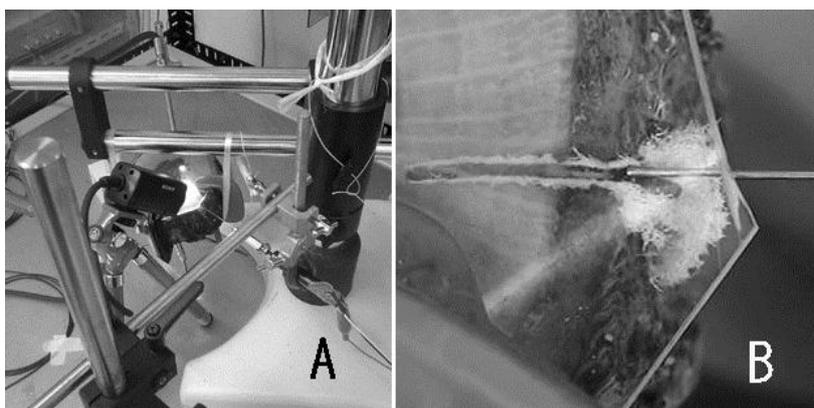


図 4-1 カシノナガキクイムシのバズ振動再現実験。

A : 除振台の上でマニピュレーター (手前左) を操作し、アクリル張りの材(中央)の右下から小型振動子 (GMM テック、R12-50HF) を挿入している。挿入部を上からビデオカメラで撮影しているところ。

B : 小型振動子挿入部のクローズアップ (A のカメラ映像)。写真右方向から挿入されたのち徐々に抜かれて行く振動子に誘導されながら、坑道外に半身を乗り出しているオス (振動子先端と鞘翅が接触していることに注意)。

結果

成虫は雌雄とも鞘翅-腹部型の発音器官を持つ。左鞘翅の裏面正中先端部に「ヤスリ器」が、対応する腹部背板先端部に「コスリ器」があった（図 4-2）。本種は化学生態学的、遺伝学的に分化した太平洋型と日本海型の 2 型が知られているが、発音器官においても型間で変異が認められた。すなわち雌雄とも太平洋型のほうがヤスリ器の目の幅が顕著に太かった。メスではさらに、ヤスリ器の全長、コスリ器の幅とも有意に大きかった（表 4-1）（大谷、2010）。

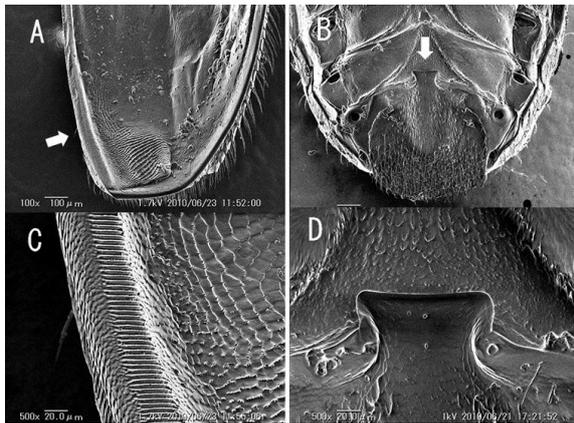


図 4-2 カシノナガキクイムシ成虫の発音器官。

A：太平洋型メス左鞘翅裏面後部

(矢印：ヤスリ器)。

B：日本海型メス腹部背板後部

(矢印：コスリ器)。

C：A のヤスリ器のクローズアップ。

D：B のコスリ器のクローズアップ。スケールは A、B が 100 μm、C、D が 20 μm。

表 4-1 カシノナガキクイムシ発音器官の地域差

	ヤスリ器の長さ (mm)		コスリ器の幅 (mm)		0.1mm 当たりのヤスリの目の数		n
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	
日本海型	0.58 ± 0.02	0.51 ± 0.02	0.10 ± 0.01	0.09 ± 0.01	34.0 ± 1.73	38.3 ± 2.00	9
太平洋型	0.66 ± 0.03	0.53 ± 0.03	0.11 ± 0.01	0.09 ± 0.01	22.4 ± 1.26	32.7 ± 1.77	10
p (Utest)	0.0003	0.2166	0.0113	0.2343	0.0002	0.0004	
	**	ns	*	ns	**	**	

雌のヤスリ器の長さ、コスリ器の幅において日本海型と太平洋型で有意差あり。ヤスリの目の密度は雌雄とも地域間で有意差あり。

求愛行動について、地域差は認められなかったため、ここでは日本海型について記述する。メスは始め、チチチチ・・・と断続的に鳴きながら（図 4-3-SRC）穿入孔を探索した。メスはフラスの噴出した穿入孔を発見すると鳴き止み、頭部から穿入孔に侵入した。次にメスは、メスを排除しようとする孔道内のオスの鞘翅後部に頭頂を押し付けながら腹部末端を振動させ、ブーという 5～10 秒間のバズ（連続音）（図 4-3-BZ）を発生した（図 4-3-I）。バズは雌雄の接触が維持された状態で持続し（接触が途切れるとバズも中断）、オスは後ずさりしながら外に身を乗り出し、メスを招き入れるよう穿入孔の入り口を譲った（図 4-3-I）。この瞬間メスは直ちに発音を止め、素早く孔道に入っていた。

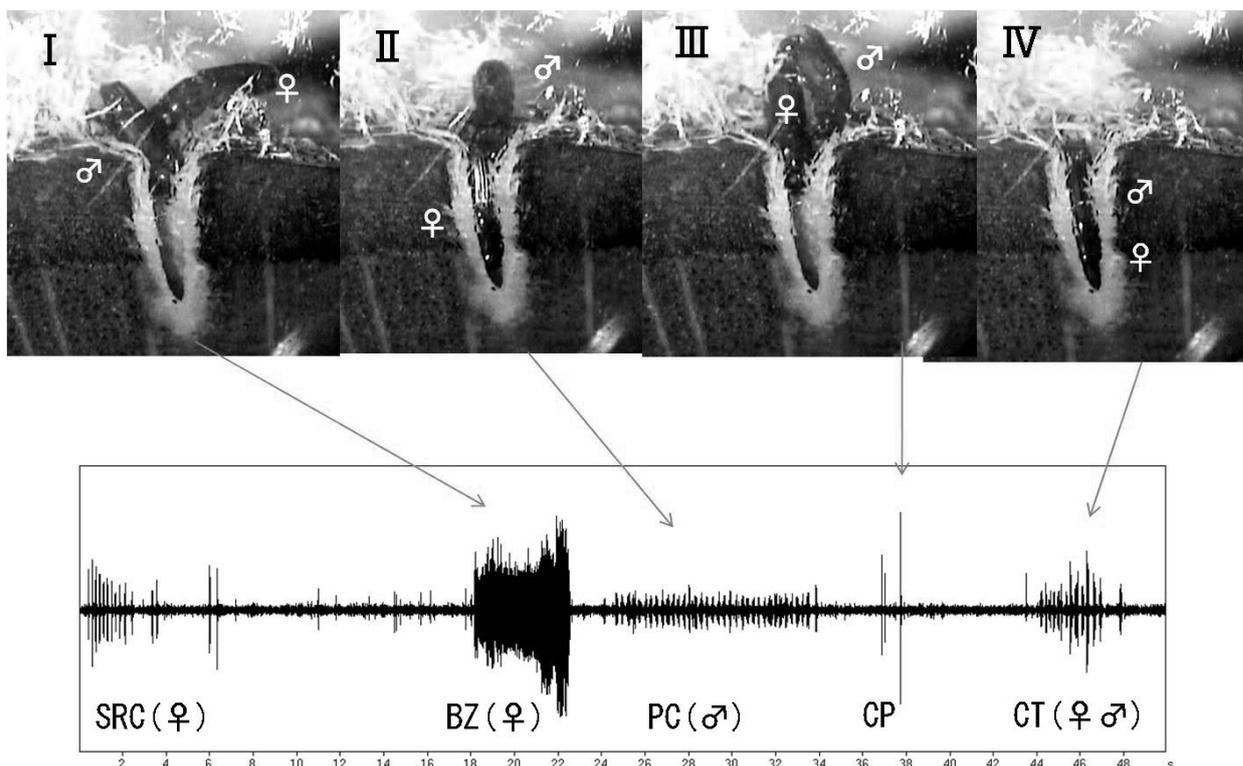


図 4-3 カシノナガキクイムシの一連の求愛行動。I：メスのバズ (BZ) によって坑道外に誘導されるオス。II：オスのチャープ (PC) によって坑道外に誘導されるメス。III：交尾 (CP)。IV：メス続いてオスと坑道内に戻り、チャープ (CT) を鳴き交わす雌雄。下：一連のチャープ・バズの波形 (50 秒間)。SRC: メスによるオス探索チャープ、BZ: メスによるオス誘導バズ、PC: オスによる交尾前チャープ、CT: 雌雄の鳴き交わしチャープ。

メスに続いてオスも孔道に戻ると、すぐに今度はオスが腹部末端を震わせチーチーチーという交尾前チャープ (図 4-3-PC) を発した (図 4-3-II)。この場合も雌雄の接触は保たれたまま、オスは穿入孔から後向きに体を乗り出し、次いでメスが同様に体を半分ほど表し、一瞬の短い交尾を行い (図 4-3-III)、雌雄とも直ちに孔道内に戻った。その後坑道内で雌雄の鳴き交わしチャープ (図 4-3-CT) が観察された (図 4-3-IV)。

次に、WAV ファイルに変換したバズを小型振動子で再生しながら、マニピュレーターで振動子の先端をオスの鞘翅背面末端に付かず離れず釣り出すように刺激したところ、オスはメスのバズを受容した場合同様、徐々に坑道外に誘導された (図 4-4 下)。この際、振動の強さを、振動なし・弱・中・強の 4 段階としたところ、オスは信号がまったくない場合以外は反応し、正常の行動を示した。また、振動子は振動する際に音も発生していたので、振動子先端をオス体表面すれすれに近づけて、音はするが振動は伝わらない状態にしたところ、この行動はまったく誘発されなかった。

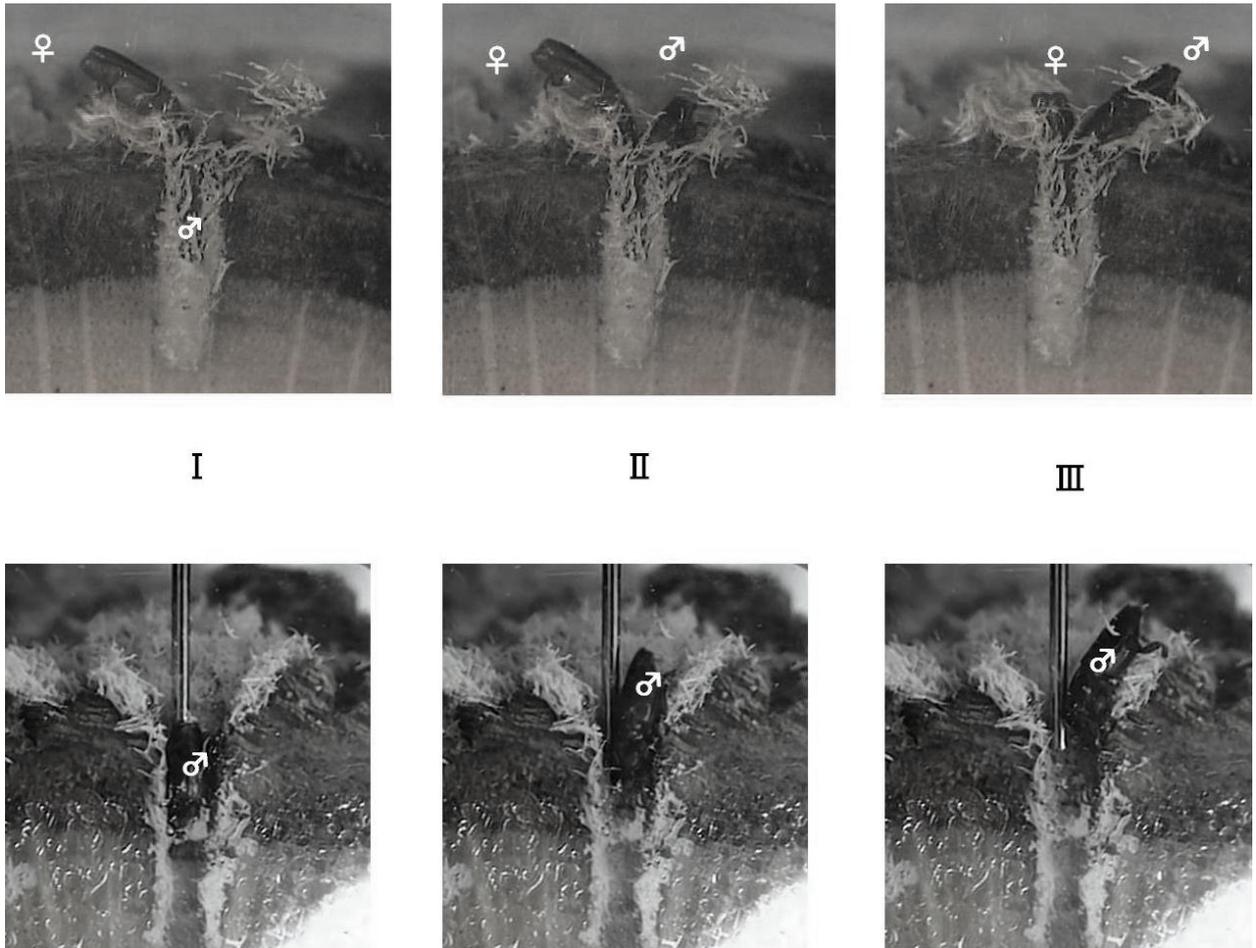


図 4-4 カシノナガキイムシのバズによるオスの誘導。上：正常なメスのバズによる場合。Ⅰ：オスにより坑道外に押し出されたメスが、頭部をオス鞘翅後部に押しつけながらバズを開始。Ⅱ：バズにより徐々に坑道外に誘導されるオス。Ⅲ：オスが全身を外に出した瞬間に急いで坑道内に入るメス。下：メスの代わりに小型振動子で再現したバズで刺激した場合。Ⅰ、Ⅱ、Ⅲとも上と同じタイミング。

考察

営巣オスは、オス誘導バズを発するメスを受け入れたことから、彼らはこの音（あるいは振動）によって、メスが穿入孔に進入しようとしていることを感知し、メスを孔道内に導入したことは明らかである。

この録音されたバズを振動として営巣オスに与えたところ、オスは様々なレベルの信号に反応し、かつ信号がない場合は反応しなかったため、オスはメスのバズを音よりも振動として感知するものと考えられた（大谷ら、2011）。

オスはメスを孔道に導入した直後、交尾前チャープを發しメスを再び外に連れ出し、交尾をした（大谷・所、2012）。この際も、オスとメスの体は常時接触していたため、メスもオスの信号を振動として感知して誘導されたものと考えられるが、振動子によるこの再現実験は未完である。

これらの仮説を確かなものにするためには、雌雄の体に振動受容器官を特定する必要がある。バズの際、メス頭頂がオス鞘翅後端に触れていたこと、さらに特異的に陥没したオスのこの部分には、太い剛毛が多数生えていることから、これが感覚器官であるかも知れない。しかし他の部分、たとえば触角や脚の弦音器官の可能性も高い。これらの疑問に答えるには今後の研究が必要だ。

今後の問題点

カシノナガキクイムシの振動交信の研究は緒に就いたばかりである。他の甲虫についても振動交信についての報告は徐々に始まったところである。本種の害虫としての重要性がますます高まる中、音や振動を利用した新たな防除を開発するためにも、この分野の研究の急速な発展が望まれる。

要約

カシノナガキクイムシ雄成虫を誘導する雌成虫のバズ信号には、音響より振動が重要であることが明らかとなった。オスはメスを孔道に導入した直後、交尾前チャープを発しメスを再び外に連れ出し、交尾をした。

引用文献

Ohya, E. and Kinuura, H. (2001) Close range sound communications of the oak platypodid beetle *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera: Platypodidae), Applied Entomology and Zoology 36, 317-321.

大谷英児 (2010) カシノナガキクイムシ発音器官の微細構造、第 70 回日本昆虫学会大会講演要旨集 p63

大谷英児、高梨琢磨、所雅彦 (2011) カシノナガキクイムシの振動交信：オスは雌の振動刺激により坑道外に誘導され雌を導入する、第 55 回日本応用動物昆虫学会大会講演要旨集 p186

大谷英児、所雅彦 (2012) カシノナガキクイムシ雄成虫による交尾前チャープ 第 56 回日本応用動物昆虫学会大会講演要旨集 p186

(大谷英児)