

令和元年6月17日現在

機関番号：32665

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2018

課題番号：15K07327

研究課題名(和文) 昆虫の多種感覚統合-嗅覚・視覚・振動感覚の利用システムの解明

研究課題名(英文) Multimodal sensory cues in insect behavior: the roles of visual, vibratory and olfactory information

研究代表者

深谷 緑 (FUKAYA, Midori)

日本大学・生物資源科学部・研究員

研究者番号：80456821

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：嗅覚刺激により誘導される行動が振動刺激で強化されるなど、入力感覚器の異なる感覚情報の統合利用システムを昆虫を用いて解析した。特定外来生物クビアカツヤカミキリのオスが放出する性・集合フェロモン成分を同定した後、この揮発成分が誘導する雌雄の飛行定位が視覚要因、また非虫体由来揮発物質によって強化されることなどを明らかにした。また異性、外敵モデルとして視覚、振動、嗅覚刺激を単独・複合で提示し、これに対する行動反応を様々な種で評価した結果、行動誘導に機能する各感覚情報が、刺激受容者の環境、生理条件により異なることが示された。本研究成果の適用により環境負荷が低くかつ効果的な害虫制御法の開発が期待できる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

昆虫の中枢神経での情報処理メカニズムの研究が進められている。本研究で得た成果が脳・神経生理学的研究の標的、注目すべき行動指標候補の新規発掘につながる可能性がある。また昆虫は、多種感覚情報利用により環境に応じた行動遂行を可能にする情報処理システムを実装したモデルであるといえる。認知科学、ロボティクス、医療工学など関連分野との連携による今後の研究進展も考えられる。一方、昆虫の情報利用システムに関する本研究成果は、効果的で環境負荷の低い害虫防除法開発に役立つ。クビアカツヤカミキリにおける知見の一部はすでに他の研究機関においても試用されており、この侵入種の動態把握、拡散阻止への寄与が期待される。

研究成果の概要(英文)：Roles of multimodal sensory cues in insects were investigated by analyzing behavioral responses to a single or conjugated cues. In *Aromia bungii*, the major component of the sex-aggregation pheromone released by males was identified. Female and male flight orientation led by this pheromone was enhanced by a visual factor, the color of the landing target. Using several cerambycid species, we examined whether certain objects were recognized by an adult to be either a conspecific, a mate or an enemy. Then, characteristics and functions of visual, vibratory and olfactory cues in conjugation with other cues were examined for several categories of behavior. The relative importance of each mode of sensory signal to induce or alter behavior was shown to depend on sex and the environmental and physiological conditions of the signal receiver. Our results will benefit development of effective pest control methods with a low environmental burden.

研究分野：化学生態学, 情報生態学, 応用昆虫学

キーワード：多種感覚情報 フェロモン 視覚 振動感覚 定位行動 接触化学感覚 嗅覚 *Aromia bungii*

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

動物は視覚、聴覚、嗅覚など、入力 (=受容) 感覚器の異なる多種感覚情報を統合して利用している。例えばヒトでは音を聴くことにより静止した映像が動いてみえる (聴覚 視覚間干渉) (Hidaka et al, 2009 他)。こうした現象の研究から脳の機能や認知システムの解明が進められてきた (柏野, 2010 他)。一方高次な脳機能をもたない昆虫も、複数の感覚情報の統合を行っている (深谷, 2009 他)。ある種のコガネムシのオスは、メスフェロモンにより誘引されるが、視覚定位に切り替えてメスや黒色ルアーに着地する (Fukaya et al, 2006)。このオスはメス特異的であるが位置情報として不安定である嗅覚要因 (性フェロモン) と、特異性は低いながら、位置情報として優れた視覚要因 (メス体色) を同時に利用することでピンポイント着地を可能にしている。この他カミキリムシの歩行定位やガの幼虫の摂食行動などでも嗅覚と視覚のクロスモーダルな協力 (異なる感覚器で受容した情報の協力) が見られた (Fukaya et al, 2004; Yasui et al, 2006 他)。また報告者らは触角の長いカミキリムシが接近者に触角を振って触れようとする「触角反応」は、接近物体の属性のうち視覚要因で誘導されるが、固体を伝わる振動によって強化される現象を観察し (図 1)、この現象には、光条件に依存するなどの視覚情報の欠点を、振動情報が補うという意味があるものと推測された。研究開始当初、このような様々な知見から昆虫の多種感覚情報利用の様相が明らかになりつつあったが、まだそれぞれの種での知見は断片的であり、状況に応じて各感覚情報への依存性 (重要性) を決める一般的な要因の検討は進んでいなかった。

なお予備実験から視覚依存性の高さが窺われたことから本研究で材料のひとつとしたクビアカツヤカミキリ *Aromia bungii* は侵入種であり、2011 年に本邦での発生が初めて記録された。その後の分布拡大などから 2018 年に特定外来生物に指定されたが、本研究の開始当初はその生態はほとんど未解明であった。

2. 研究の目的

報告者らは昆虫が用いる感覚情報について研究し、特に視覚情報で誘導される反応が振動刺激で強化されるなど 2 感覚間の協力作用などを明らかにしてきた。本研究では複数情報利用によって誘導される昆虫の行動、特に視覚 - 振動 - 化学感覚 (嗅覚・接触化学感覚) の 3 感覚の統合的利用システムの解明を主な目標とする。昆虫は捕食者・同種同性・異性など未知の接近者を複数の感覚刺激によって識別し相手に応じた行動を取るが、本研究ではこの行動反応を決定する感覚情報の構造・性質・作用を解析、この際、環境条件、個体の属性による差異も検討する。また本研究で得た知見の難防除害虫対策への応用、効果的で環境負荷の小さい方法による虫害制御法の開発を目指す。

3. 研究の方法

本研究では「視覚」「振動感覚」「嗅覚」など受容感覚器の異なる複数の感覚情報を用いることが想定されるカミキリムシなどの昆虫を材料とし、行動解析実験から、各感覚情報の単独の機能、異種感覚の複合的な機能を解析した。主に下記のような実験を行った。

- ・未知の接近物体への反応 (同種異性, 同種同性, 外敵などを想定) カミキリムシ類に視覚、嗅覚、振動要因を単独・組み合わせで提示し、視覚依存的触角反応 (図 1)、威嚇、回避行動反応などを解析した。このとき、ガラスダミーや液晶画面による視覚刺激提示、加振器による合成振動の投与など様々な手法を用いた。
- ・視覚・接触化学感覚を廃し揮発成分のみの刺激活性を評価するバイオアッセイ法を開発し、適用した。

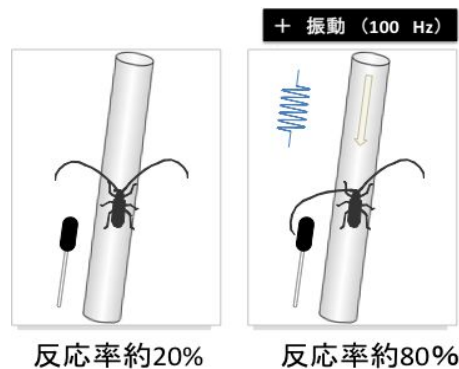


図 1 視覚依存的反応の振動による強化 (模式図)。数値はマツノマダラカミキリにおける結果。右が視覚刺激とともに固体振動を与えた場合。振動強度 0.03 m/s^2 (0-peak) (高梨・深谷, 2011)

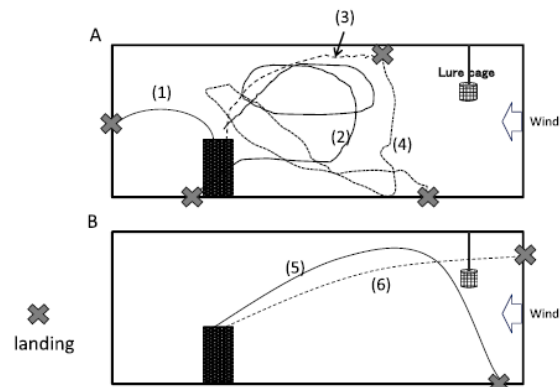


図 2 カミキリムシの飛翔定位行動の風洞内観察。(5)(6) はオス成虫現存時のメス風上定位の軌跡の例 (Fukaya et al, 2017)

- ・飛翔定位を誘導する要因の同定，機能解析については観察ケース内での刺激投与，行動観察の他，風洞内での飛翔定位観察（図 2），野外誘引試験などを行った。活性化学物質の特定，化学構造解析の際には GC-EAD による嗅覚応答分析，GC-MS ほか機器分析による活性成分の解析を行った。
- ・防除への適用を目指した野外試験においては，色や構造の異なるトラップを用い，視覚刺激，複数の誘引成分などによる誘殺効果を解析した。

4. 研究成果

昆虫の多種情報利用システム，特に視覚情報で誘導される反応が振動刺激で強化されるなどモード（受容感覚器）の異なる感覚情報間の協力作用の解明，さらに多種感覚情報を用いた環境低負荷型の害虫防除法の開発を目的として研究を進め，主に下記の結果を得た。

(1) クビアカツヤカミキリにおいてはオスが性・集合フェロモンを放出する事を確認し，その主成分を (*E*)-2-*cis*-6,7-epoxynonenal と同定した (Fukaya et al, 2017; Xu et al, 2017; 図 3)。つぎに 野外誘引試験により，フェロモン主成分合成品（ラセミ混合物；嗅覚要因）に加え，着地目標としてのトラップ色（視覚要因），成虫の食餌由来の揮発成分（嗅覚要因）が相乗的に作用し成虫の飛翔定位を制御することを明らかにした（深谷ら，投稿準備中）ほか，フェロモン主成分の光学異性体それぞれの活性を評価した (Yasui et al, 2019)。

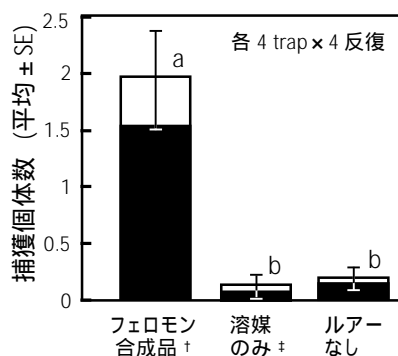


図 3 合成フェロモン成分を用いた野外誘引試験でのクビアカツヤカミキリ成虫の捕獲数 (1 trap 当り). (2016 年 7-8 月徳島県内)

1 期・約 7 日を 4 反復. a - b 間に有意差有 ($p < 0.001$) †: (*E*)-2-*cis*-6,7-epoxynonenal (沈体) 50 mg / trap, ‡: isopropanol. 1ml / trap (Xu T et al, 2017)

(2) クビアカツヤカミキリ，またその近縁種を用い，接近する異性，外敵などの認識をもたらす各種感覚情報の作用を調べた。接近者モデルの提示で誘導される視覚依存的反応である「触角反応」が，クビアカツヤカミキリでは振動に加え別の環境要因によって変化すること（深谷，未発表），近縁種では同種個体由来の揮発物質の有無で切り替わることが示唆された（山中・深谷ら，未発表）。またクビアカツヤカミキリでは環境条件や個体の属性などにより情報要因への依存性が変化することを明らかにしている（桐山・深谷ら，投稿準備中）。以上からこれまで未解明であった嗅覚の介在も加え，マツノマダラカミキリ *Monochamus alternatus* の固体振動への反応（Takanashi et al, 2016）などとの比較により，視覚 嗅覚 振動感覚情報の利用と環境の一定の関係が示唆されている。

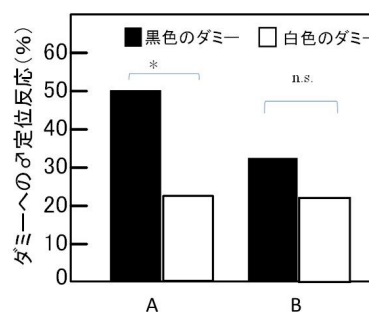


図 4 ゴマダラカミキリのメス由来揮発成分存在下でのオスのダミーへの定位反応率. A, B はそれぞれ寄主植物 A, B から発生したオスを示す (草木・深谷・岩田, 未発表)

(3) ゴマダラカミキリ *Anoplophora malasiaca* において，コンタクトフェロモンの主要な成分群である“ゴマダラクトン”類 (Yasui et al, 2007) の合成が成功したことにより，このフェロモンを構成する 3 群 15 成分に及ぶ活性成分の合成品がすべて整った。この合成品だけの混合物によってオス交尾試行を誘導する強いメス性フェロモン活性が再現された。これをもって報告者らが 1993 年頃から進めてきた複雑な組成を持つ本種コンタクトフェロモンの同定が完了した (Fujiwara-Tsujii et al, in press)。またこれと同時に，本種雌雄の配偶定位から交尾に至る行動連鎖に介在する多種感覚情報（嗅覚要因 - 視覚要因 - 接触化学感覚要因）の利用システム（深谷，2009; Yasui, 2009 reviews 他）全体の解明に至ったといえる。

(4) ゴマダラカミキリ成虫は汎食性であるが，寄主揮発成分を同種個体への歩行定位の際に利用する (Yasui, 2009 review 他)。同種の草本食個体は木本食個体とは利用する嗅覚化学物質の普遍性や依存性が異なること，また視覚要因への依存性が異なる事が示唆された (図 4)。この結果から交尾の場ともなる寄主植物環境への適応と多種感覚情報利用システムの関係が明らかになってきた (深谷・草木ら，投稿準備中)。

(5) クビアカツヤカミキリにおいては，雌雄を誘引する合成フェロモン成分（ラセミ体）の誘引機能が，採餌場所由来成分に含まれると予想される別の揮発性成分，また視覚刺激によ

て劇的に増大することを明らかにした(深谷ら,投稿準備中)。これらの結果をもとに環境負荷低負荷型で効果的な捕殺・モニタリング法を作成した。本種はサクラ,モモ,ウメなどを枯死させ甚大な被害をもたらす特定外来種である。今回の研究で得た知見は,すでに一部の他研究機関と情報共有され,発生予察などのために試用されており,喫緊の課題である本種動態の把握,ひいては拡散阻止への寄与が見込まれている。

- (6) このほかルリボシカミキリ *Rosalia batesi* の配偶行動など種内情報交渉における情報利用システムなどについて興味深い結果を得ている(Kiriyama et al, 2018 他)。また視覚・接触化学感覚から独立に,揮発成分の忌避・回避行動誘導作用を簡便に評価できるバイオアッセイ系を開発した。これを用いて,カミキリムシ幼虫の天敵である大型寄生蜂ウマノオバチ *Eurobracon yokahamae* のメスが放出する揮発成分の潜在的な外敵(アリの一種)に対する忌避効果を評価した(日下部・深谷,投稿準備中)。

以上のように,本研究では昆虫の多種感覚情報,特に視覚,振動,化学感覚(嗅覚・接触化学感覚)の機能と構造,また環境や個体属性による情報利用の可塑性などに関する新知見を得た。これらにより多種感覚情報の統合的利用システムの一般的特性の解明が進んだといえる。本研究の成果は環境負荷が低く効果の高い害虫制御法の新規開発・改良への応用が期待される。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計10件)

Fujiwara-Tsujii N, Yasui H, Yasuda T, Wakamura S, Akino T, Fukaya M, Suzuki S, Hoshi T, Hagiwara H, Ono H: Contact sex pheromone activity of synthetic gomadalactones in male white-spotted longhorn beetle, *Anoplophora malasiaca* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Chemical Ecology*, in press (査読有)

所 雅彦・高務 淳・松本 剛史・滝 久智・向井 裕美・浦野 忠久・高梨 琢磨・加賀谷 悦子・桐山 哲・深谷 緑・岩田 隆太郎: クビアカツヤカミキリ (*Aromia bungii*) のフェロモン等を用いた群馬県館林市における野外誘引試験. 関東森林研究 69(2), 印刷中 (査読有)

Yasui H, Fujiwara-Tsujii N, Yasuda T, Fukaya M, Kiriyama S, Nakano A, Watanabe T, Mori K: Electroantennographic responses and field attraction of an emerging invader, the red-necked longicorn beetle *Aromia bungii* (Coleoptera: Cerambycidae), to the chiral and racemic forms of its male-produced aggregation-sex pheromone. *Applied Entomology and Zoology* 54: 109-114, 2019 (査読有)

上杉 龍士・深谷 緑: 北日本で越冬できないコナガは毎年どこからどのように飛来するのか? 昆虫と自然 53(13):32-35, 2018 (査読無)

Kiriyama S, Iwata R, Fukaya M, Hoshino Y, Yamanaka Y: Mating behavior of *Rosalia batesi* (Coleoptera: Cerambycidae) is mediated by male-produced sex pheromones. *Insects*, 9: 48, 2018 (査読有)

Fukaya M, Kiriyama S, Yasui H: Mate-location flight of the red-necked longicorn beetle, *Aromia bungii* (Coleoptera: Cerambycidae): an invasive pest lethal to Rosaceae trees. *Applied entomology and Zoology*, 52: 559-565, 2017 (査読有)

Xi T, Yasui H, Teale ST, Fujiwara-Tsujii N, Wickham JD, Fukaya M, Hansen L, Kiriyama S, Hao D, Nakano A, Zhang L, Watanabe T, Tokoro M, Millar, J.G: Identification of a male-produced sex-aggregation pheromone for a highly invasive cerambycid beetle, *Aromia bungii*. *Scientific Reports*, 7(1): 7330, 2017 (査読有)

Kubota K, Kubota N, Fukaya M, Simoyama R: Hybrid zone between closely related lucanid species belonging to the genus *Platycerus* (Coleoptera, Lucanidae). *Special Bulletin of the Coleopterological Society of Japan*, 2017(1): 8- 96, 2017 (査読有)

Takanashi T, Fukaya M, Nakamuta K, Skals N, Nishino H: Substrate vibrations mediate behavioral responses via femoral chordotonal organs in a cerambycid beetle. *Zoological Letters*, 2(1):18, 2016 (査読有)

深谷 園実・村上 健・深谷 緑・森廣 信子・矢島 民夫・福田 健二: 解剖によるクロツヤヒラタゴムシの食性調査. 昆虫(ニューシリーズ) (*Jpn.J.Ent.*), 18(4): 95-103, 2015 (査読有)

[学会発表](計 16 件)

深谷 緑・桐山 哲・伊東 桂・岩田 隆太郎・安居 拓恵・所 雅彦・高梨 琢磨・加賀谷 悦子: クビアカツヤカミキリのフェロモン・糖酢液併用による誘殺法: 改良の試み 日本応用動物昆虫学会第 63 回大会, 2019 年.

辻井(藤原)直・安居 拓恵・安田 哲也・若村 定男・秋野 順治・深谷 緑・鈴木 敏夫・萩原 久大・星 隆・小野 裕嗣: ゴマダラカミキリの接触性フェロモン成分ゴマダラクトン類の活性評価. 日本応用動物昆虫学会第 63 回大会, 2019 年.

安居 拓恵・辻井(藤原)直・安田 哲也・深谷 緑・桐山 哲・中野 昭雄・渡邊 崇人・森 謙治: クビアカツヤカミキリのオス成虫が放出する性・集合フェロモン主成分の光学活性体同定と触角応答および野外誘引実験. 日本応用動物昆虫学会第 63 回大会, 2019 年.

桐山 哲・伊東 桂一・立石 和輝・深谷 緑・岩田 隆太郎: 特定外来生物クビアカツヤカミキリの飛翔能力と気温および体温との関係. 日本応用動物昆虫学会第 63 回大会, 2019 年.

所 雅彦・滝 久智・高務 淳・松本 剛史・向井 裕美・浦野 忠久・高梨 琢磨・加賀谷 悦子・桐山 哲・深谷 緑・岩田 隆太郎: 侵入害虫クビアカツヤカミキリ防除に向けた信号化学物質の探索. 第 130 回日本森林学会大会, 2018 年.

所 雅彦・高務 淳・松本剛史・滝久智・向井裕美・浦野忠久・高梨琢磨・加賀谷悦子・桐山 哲・深谷 緑・岩田 隆太郎: クビアカツヤカミキリ (*Aromia bungii*) のフェロモン等を用いた群馬県館林市における野外誘引試験. 第 8 回関東森林学会, 2018 年.

草木 昇・深谷 緑・岩田 隆太郎: ゴマダラカミキリ草本発生個体の配偶定位における寄主植物成分利用. 日本応用動物昆虫学会第 62 回大会, 2018 年.

深谷 緑・桐山 哲・中山 雄飛・岩田 隆太郎・所 雅彦・安居 拓恵・中野 昭雄・渡邊 崇人: 侵略的外来種クビアカツヤカミキリ成虫の野外における誘殺 - 糖酢液 および 視覚要因がフェロモントラップの誘引性に与える影響. 日本応用動物昆虫学会第 62 回大会, 2018 年.

草木 昇・深谷 緑・岩田 隆太郎: 一次性広食性種ゴマダラカミキリにおける草本発生個体の成虫配偶定位と寄主成分利用の特異性. 第 7 回関東森林学会, 2017 年.

深谷 緑・桐山 哲・安居 拓恵・辻井 直・中野 昭雄・渡邊 崇人・所 雅彦・Millar JG: 移入害虫クビアカツヤカミキリの誘引性フェロモン成分の構造と機能. 第 29 回日本環境動物昆虫学会, 2017 年.

Yasui H, Fujiwara-Tsujii N, Fukaya M, Kiriyama S, Nakano A, Watanabe T, Tokoro M, Xu T, Teale SA, Millar JG: Red-necked longhorn beetle, *Aromia bungii*, an invasive pest of Rosaceae trees: Present status of distribution, damage, and monitoring trials in Japan. ISCE/APACE (The International Society of Chemical Ecology/ Asia-Pacific Conference of Entomology) Kyoto, 2017 年.

Fukaya M, Takanashi T: Vibration enhances vision-dependent antennal response against approaching conspecifics in the Japanese pine sawyer beetle, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). XXV International Congress of Entomology, Orlando, Florida, USA, 2016 年.

深谷 緑・桐山 哲・安居 拓恵: 侵入害虫クビアカツヤカミキリの配偶行動と性フェロモンの存在. 日本昆虫学会第 76 回大会・第 60 回日本応用動物昆虫学会大会合同大会, 2016 年.

深谷 緑・桐山 哲・中野 昭雄・渡邊 崇人・安居 拓恵: クビアカツヤカミキリ被害モモ園での成虫ルアートラップによる誘引試験. 日本応用動物昆虫学会第 61 回大会, 2016 年.

安居 拓恵・辻井 直・鈴木 敏夫・萩原 久大・風間 祐輝・小野 裕嗣: ゴマダラカミキリのコンタクト フェロモン Gomadalactone C と類縁体の活性 日本昆虫学会第 76 回大会・第 60 回日本応用動物昆虫学会大会合同大会, 2016 年.

Fukaya M, Takanashi T: Cross-modal enhancement of substrate vibration on the visual dependent antennal whipping response in the Japanese pine sawyer beetle. 15th International Meeting on Invertebrate Sound and Vibration, Ottawa, Ontario, Canada, 2015 年.

〔図書〕(計1件)

深谷 緑: キボシカミキリの配偶行動と生態情報利用, 体サイズ. [岩淵喜久男 編 『カミキリムシの生態』 389p. Science Watch, 北隆館] pp157-185, 2015年.

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名: 安居 拓恵

ローマ字氏名: YASUI, Hiroe

所属研究機関名: 国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構

部局名: 中央農業研究センター

職名: 上級研究員

研究者番号: 80414952

(2) 研究協力者

研究協力者氏名: 辻井 (藤原) 直

ローマ字氏名: FUJIWARA-TSUJII, Nao

研究協力者氏名: 星崎 杉彦

ローマ字氏名: HOSHIKAKI, Sugihiko

研究協力者氏名: 高梨 琢磨

ローマ字氏名: TAKANASHI, Takuma

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。