

令和 2 年 6 月 26 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K08158

研究課題名(和文) チョウ目幼虫の耳の進化：捕食回避のための機械感覚子は生活様式に規定されるか？

研究課題名(英文) Caterpillar mechanoreceptors: morphology, distribution and evolution of mechanosensilla in lepidopteran larvae

研究代表者

高梨 琢磨 (Takanashi, Takuma)

国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等

研究者番号：60399376

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：チョウ目の幼虫は、体表に存在する糸状の機械感覚子(以下、糸状感覚子)で音や気流を感知することが知られている。本課題において、この糸状感覚子の同定並びに比較を複数の分類群においておこなったところ、糸状感覚子を1)胸部にのみ持つ種、2)腹部にのみ持つ種、3)腹部と胸部の両方に持つ種、そして4)糸状感覚子を欠く種がみられた。感覚子の有無は、植物体内外での摂食(内部食や外部食)等の生活様式と捕食回避に関連していると考察した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

音受容器として鼓膜器官やジョンストン器官に関する研究は複数の昆虫で蓄積があるものの、完全変態であるチョウ目の幼虫において音や気流を受容する機械感覚子の研究は極めて少ない。本成果により、糸状感覚子の配置がチョウ目において多様化しており、かつ生活様式に規定されている可能性が示された。今後、行動・生理・進化学そして生物音響学的手法による研究展開が期待される。

研究成果の概要(英文)：Many insects possess hair-type mechanoreceptors, i.e., mechanosensilla, which are external structures housing mechanosensory neurons distributed along the cuticle surface. We revealed a variation in the number and position of filiform sensilla in different lepidopteran species. Filiform sensilla were located on different body parts as follows: i) the thorax, ii) the thorax and abdomen, and iii) the abdomen. We speculate that the different patterns of filiform sensilla are associated with predation avoidance and mode of life (e.g., host plants).

研究分野：応用昆虫学

キーワード：機械感覚 感覚子 昆虫 音

1. 研究開始当初の背景

昆虫は様々な機械受容器を持ち、空気を伝わる音や気流を検知できる(生物音響学会 2019)。コオロギの前肢に存在する音受容器は、ヒトの耳に該当する、音を受容する鼓膜器官である。しかし、鼓膜器官を持つ種は限られており、例えばショウジョウバエは鼓膜器官を持たず、触角の基部に存在するジョンストン器官によって音や気流を検知している。その他、コオロギでは、腹部末端の尾葉における多数の機械感覚子により、気流を検知する。これらの機械受容器は、同種内でのコミュニケーションや、捕食者と被食者の関係において、使用されることが多い。

本課題では、チョウ目の幼虫の機械感覚子とその受容器に着目した。ガやチョウなどのチョウ目の幼虫は、機械受容器の1種である、体表に点在する細い毛のような糸状の機械感覚子(以下、糸状感覚子)で音を検知できることが知られている(Markl and Tautz 1975)。この糸状感覚子は、多数存在する剛毛状の機械感覚子と比較して、細い上に、表面が滑らかである(直径:直径数 μm 、長さ数 $10\mu\text{m}$ 以上)(図1)。刺激を受けた感覚子の傾きが細管体を通じて受容され、感覚細胞が興奮する。ヨトウガの1種において、糸状感覚子は、捕食者であるハチなどの翅を動かす際に生じる翅音や気流も受容することができる。つまり、捕食者を検知して、それらから回避をおこなっていると考えられる。

その他の幼虫における機械感覚の例として、オビカギバの1種では、寄主植物を利用したシェルター(巣)への同種侵入者に対する警戒を、植物を伝わる振動を用いて行う(Yack et al. 2001)。また、発音による捕食者に対する防衛については、カイコガ上科では発音機構や機能が知られている(Bura et al. 2016)。これらでは、硬化した大顎による摩擦、そして気門からの空気放出による発音が確認されている。

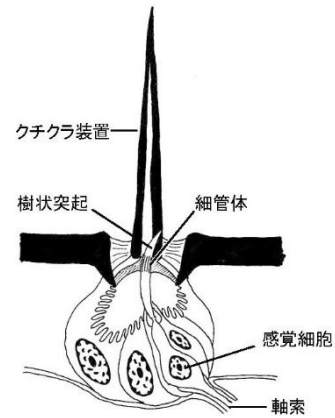


図1 機械感覚子の模式図。

(Keil 1997) 改変

2. 研究の目的

チョウ目の幼虫は、体表に点在する感覚子で、捕食者に由来する音や気流を検知することができる。この感覚子の数や位置が多様であると考えられる。本研究では、1)チョウ目を網羅する分類群における感覚子の形態観察をおこなう。さらに、寄主植物における外部食や内部食などの生活様式の変化によって、感覚子が発達や退化をおこなっていることを考察する。また、2)捕食者に対する防衛行動である発音の特長をチョウ目の幼虫において明らかにする。

3. 研究の方法

ガ類及びチョウ類の幼虫を日本各地で採集し、気流を感知する糸状感覚子の同定並びに比較をチョウ目28上科200種以上でおこなった。幼虫の糸状感覚子の同定は、実態顕微鏡下でプロアーを使用して気流の刺激を与えて、反応する感覚子を記録した。その際、幼虫の胸部と腹部を体節ごとに分けた(図2)。

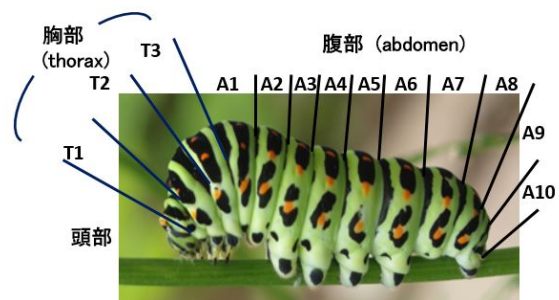


図2 チョウ目幼虫の胸部と腹部の各体節

4. 研究成果

1) チョウ目幼虫の糸状感覚子

ガ類及びチョウ類の幼虫を観察した結果、糸状感覚子を1)胸部にのみを持つ種、2)腹部にのみ持つ種、3)腹部と胸部の両方に持つ種、そして4)糸状感覚子を欠く種がみられた。

例えば、ヤガ上科において、1)胸部にのみを持つ種と、3)腹部と胸部の両方に持つ種が、ヤガ科他3科において観察された。胸部の3節(T1, T2, T3)に1-2対、腹部には最大5節に1対存在した。一方、アゲハチョウ科において、3)腹部と胸部の両方に持つ種のみが見られ、胸部の糸状感覚子1対が存在する体節と、腹部の糸状感覚子4対が存在する体節が存在した(土原ら 2020)。

アゲハチョウ科を除いたチョウ目幼虫では、タテハチョウ科とヤガ科において、糸状感覚子が報告されている。近年明らかになったタテハチョウ科のオオカバマダラの幼虫では、胸部のT1に2対、そして腹部のA3-6とA10に各1対で5対存在する(Taylor and Yack 2019)。ヨトウガの1種では、胸部のT1に2対、T2とT3に各1対で4対存在し、腹部には存在しない(Markl and Tautz 1975)。これらの感覚子の分布は、アゲハチョウ科の腹部と共通しているものもあるが、胸部のうち特にT1は特異的と考えられ、感覚子は分類群ごとに多様化していると推測される。

チョウ目の約 98%の種を含む二門類では糸状感覚子を持つ種が多く多様性に富んでいたが、二門類以外(より原始的な分類群)では糸状感覚子を欠く種が多い傾向があった。ただし、二門類においても葉などのシェルターに隠れて生活する内部食の種で糸状感覚子を欠くことがあった。チョウ目幼虫において、内部食から植物体外に出て摂食する外部食へと進化してきたとされている。その過程で糸状感覚子を発達させ、天敵に対する防衛を進化させてきた可能性が高い。

2) チョウ目幼虫の発音

スズメガ科のオオシモフリスズメは、腹部の末端側の体節(A8)にある気門から空気を放出することで、5-9 kHzの音を発することを明らかにした(Sugiura and Takanashi 2018)。さらに捕食者に対して頭突きなどの防衛行動を示した。また、ヤママユガ科のウスタビガは、オオシモフリスズメと異なる腹部の体節(A1)の気門から、空気放出によって発音を示した(Sugiura et al. 2020)。その音の特性は6-15kHzであった。カイコガ上科には上述2種と類似した発音機構が確認されており、これらの発音は捕食者である鳥類等への威嚇や警告として機能していると考えられる。A1の気門からの発音は初めての報告となり、カイコガ上科で異なる発音が独立に進化してきたことを示すものである。

<引用文献>

- 生物音響学会 生き物と音の事典 朝倉書店 (2019)
- H. Markl, J. Tautz, J. Comp. Physiol. 99, 79-87 (1975)
- J. Yack, M. L. Smith, P. J. Weatherhead, Proc Natl Acad Sci 98, 11371-11377 (2001)
- V. L. Bura, A. Y. Kawahara, J. Yack, Sci. Rep. 6, 31469 (2016)
- T. Keil, Microsc. Res. Tech. 39, 506-531 (1997)
- 土原和子、山崎一夫、杉浦真治、井上大成、高梨琢磨 聴覚研究会資料 50, 135-138(2020)
- C. J. Taylor, J. Yack, J. Exp. Biol. 222, jeb211862 (2019)
- S. Sugiura, T. Takanashi, Biol. J. Linn. Soc. 123, 3, 496-505 (2018)
- S. Sugiura, T. Takanashi, W. Kojima, Z. Kajiura, Ecol. doi:10.1002/ecy.3112 (2020)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Sugiura Shinji, Takanashi Takuma, Kojima Wataru, Kajiura Zenta	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Squeaking caterpillars: independent evolution of sonic defense in wild silkmoths	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.3112	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 土原和子、山崎一夫、杉浦真治、井上大成、高梨琢磨	4. 巻 135
2. 論文標題 チョウの幼虫の聴覚	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 日本音響学会聴覚研究会資料	6. 最初と最後の頁 138
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Sugiura, S., Takanashi, T.	4. 巻 123
2. 論文標題 Hornworm counterattacks: defensive strikes and sound production in response to invertebrate attackers	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Biological Journal of Linnean Society	6. 最初と最後の頁 496-565
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx156	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Sugiura Shinji, Takanashi Takuma, Kojima Wataru, Kajiura Zenta	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Whistling Caterpillars: Size-Dependent Production of Sounds	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Bulletin of the Ecological Society of America	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/bes2.1754	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Takuma Takanashi, Kazuo Yamazaki, Shinji Sugiura, Takenari Inoue, Kazuko Tsuchihara
2. 発表標題 Caterpillar mechanoreceptors: morphology, distribution and mechanical response of sensilla in various lepidopteran larvae
3. 学会等名 5th Annual Meeting of the Society for the Bioacoustics (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 高梨琢磨、杉浦真治、山崎一夫、井上大成、土原和子
2. 発表標題 チョウ目幼虫の機械感覚：気流感覚子の多様性
3. 学会等名 第63回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 土原和子、伊藤伊智朗、高梨琢磨
2. 発表標題 チョウの幼虫の音響刺激に対する行動反応
3. 学会等名 第89回日本動物学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 土原和子、山崎一夫、杉浦真治、井上大成、高梨琢磨
2. 発表標題 ガ類の幼虫における気流感覚子の分布
3. 学会等名 日本動物学会第88回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 杉浦 真治、高梨 琢磨
2. 発表標題 オオシモフリスズメ幼虫の天敵に対する反撃行動
3. 学会等名 第61回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 土原和子
2. 発表標題 チョウの幼虫の耳：糸状機械感覚子の分布の多様性と音響刺激に対する行動反応
3. 学会等名 第64回日本応用動物昆虫学会大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 高梨琢磨	4. 発行年 2018年
2. 出版社 化学同人	5. 総ページ数 170
3. 書名 持続可能性社会を拓くバイオミメティクス (pp.118-124)	

1. 著者名 生物音響学会	4. 発行年 2019年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 464
3. 書名 生き物と音の事典	

〔産業財産権〕

〔その他〕

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	土原 和子 (Tsuchihara Kazuko) (10300823)	東北学院大学・教養学部・准教授 (31302)	
研究分担者	山崎 一夫 (Yamazaki Kazuo) (30332448)	地方独立行政法人 大阪健康安全基盤研究所・微生物部・主幹研究員 (84407)	
研究分担者	杉浦 真治 (Sugiura Shinji) (70399377)	神戸大学・農学研究科・准教授 (14501)	
連携研究者	井上 大成 (Inoue Takenari) (20353592)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・チーム長 (82105)	