

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 22 日現在

機関番号：32665

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2012～2014

課題番号：24580075

研究課題名(和文) 昆虫のマルチモーダル感覚情報利用システムの解明

研究課題名(英文) Behavioral study of multimodal sensory integration in insects

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) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：カミキリムシ成虫の多くは、同種他個体などの接近する物体に対し触角を振る「触角反応」を示す。この反応は視覚依存적であり脚腿節の弦音器官で受容される低周波振動により強化された。夜行性種で触角反応が同種個体の歩行時の「足音振動」のプレイバックで強化された事から、振動を視覚の補完情報として利用することが示された。回避行動である落下では視覚-振動間の協力での増幅、また若い個体で落下、成熟個体で触角反応率が高いなど条件による行動の切り替えが見られた。以上の結果等から、昆虫が非特異的で曖昧な情報も含め、性質の異なる複数の情報の統合的利用により環境に対応し、効率よく特定行動を遂行できるものと考えられた。

研究成果の概要(英文)：Cerambycid beetles often demonstrate an antennal response to touch their conspecifics or some objects approaching them from behind. This visual-dependent response was enhanced when they were provided a visual target along with low-frequency waves perceived by their femoral chordotonal organs. When 'footstep' vibrations of walking conspecifics were played, adults *Monoctonus alternatus* responded to the visual target at a similar rate as that when 100-Hz vibrations were played. We propose that the cross-modal effect of vibration could compensate for the reduced visual sensing and provide nocturnal species a better chance to find their mates. Cross-modal effect was also observed between visual and vibrational cues in dropping behavior of *M. alternatus*, and between visual and olfactory cues in enemy avoidance of some other species. We consider that insects can behave intelligently by using multimodal information, i.e., using more than one sensory cue with different modes simultaneously.

研究分野：応用昆虫学

キーワード：多種感覚情報 視覚 振動感覚 回避 触角 カミキリムシ マルチモーダル クロスモーダル

1. 研究開始当初の背景

動物は視覚、聴覚を初めとした、複数の感覚情報(マルチモーダル感覚情報)を統合して利用している。たとえばヒトでは視覚認知が聴覚情報によって影響を受ける(例:音を聴くことにより静止した映像が動いて見える(Hidaka et al., 2009))など、ある感覚情報によって誘導される感覚が、他の感覚情報が加わることによって強化されたり干渉されたりすることも知られる。こうした感覚統合の研究から脳の機能や認知システムの解明が試みられている(柏野, 2010 他)。

一方、微小な脳を持つ昆虫が利用する信号情報においては、ガの性フェロモン、直視目の求愛歌のような特定行動を即座に引き起こす信号刺激(鍵刺激)の研究が先行してきた。しかし単独では機能しない情報要因も、鍵刺激と協力し行動に決定的に機能することがある(深谷 2009)。即ち昆虫もマルチモーダル感覚情報利用を行っており、機能の異なる複数情報を組み合わせて利用し巧妙に行動を遂行することが研究代表者らの研究などから明らかになってきた。

ある種のオスのコガネムシは、メスフェロモンに誘引されメス近くまで飛来するが、視覚定位によってメスや黒いルアーに着地する(Fukaya et al., 2006)。このときメス特異的ではあるが、位置情報としては不安定である嗅覚要因(性フェロモン)と、特異性は低い、位置を示す情報として安定な視覚要因(メス体、暗色であればよい)が同時に機能して着地が起きる。カミキリムシにおいても嗅覚情報(誘引物質)で誘導される配偶定位反応が、視覚情報が加わることで強化される(Fukaya et al., 2004)。さらに研究代表者らは、視覚反応が振動刺激によって強化されるとみられる現象を観察している。

なお、感覚情報利用のメカニズムを解析する上で昆虫は有利な研究材料である。その理由として、(1) 明瞭な信号情報を用いることが多く、実験において多種の情報要因を独立に扱うことが容易であること、(2) 小さなスペースで行動観察が可能であり、操作的な実験がしやすいこと、(3) 情報化学物質の構造が解明された種が多く、嗅覚、接触化学感覚の種間比較が容易であること、(4) 生活史が多様であり、生活史と情報利用の進化過程の関係推定が可能であること、などが挙げられる。また昆虫は中枢神経系が比較的小さく、感覚統合の中枢神経レベルでのメカニズム解明が近い将来期待されるが、本研究はその前提となる知見を提示することができると考えられた。

2. 研究の目的

本研究では、昆虫がマルチモーダルな感覚情報、すなわち受容感覚器が異なる複数の感覚情報を同時に利用するシステムを、行動学的、生理学的、進化生態学的な視点から解

明することを目的とした。特に、単独では機能せず、昆虫が信号として積極的に発信しているわけでは無い「弱い」情報と、特異的で強力な信号刺激を統合的に利用できる条件の解明を目指した。

昆虫の中でもカミキリムシは一連の配偶行動において嗅覚、接触化学感覚、視覚情報を信号刺激として用いることが明らかになっている。さらに回避行動では振動の利用も指摘されている。

今回はこのカミキリムシを主な材料として用いるとともに、一方情報発信者側の情報利用システムなどについては一部について寄生性のハチなど他分類群の昆虫も用いた。

まず、触角が長いカミキリムシ成虫が、接近してくる別個体に触角を振って触れる「触角反応」は、刺激受容者が接近者を視覚的にとらえることで誘導される視覚反応であることを確認し、この視覚反応が微弱な振動刺激の存在によって増幅・強化されることを実験的に証明、さらに強化が起きる条件、振動の受容器官を明らかにすることを目標とした。

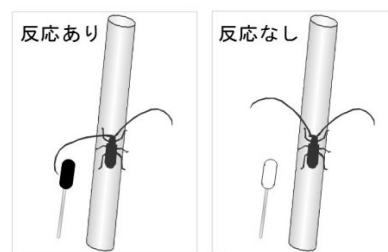
つぎに昆虫においてマルチモーダルな情報利用による行動反応を、触角反応のほかに新規に見だし、その反応を引き起こす刺激の性質を精査した。(その結果、落下反応も振動 視覚のクロスモーダルな協力による行動反応であることなどが明らかになった。この後、接近者に対し、忌避反応である落下・歩行、または同種間の認識 相互交渉の発端となる触角反応を切り替える条件などを精査した。)

さらに近縁異種間での視覚、振動への依存性と系統、生活史から昆虫の振動・視覚情報利用の進化過程の推測を試みた。

3. 研究の方法

(1) 触角反応における視覚、振動感覚のクロスモーダル(異感覚間)な協力

触角反応における視覚・振動の協力作用の存在を複数種で証明、さらに嗅覚要因の介在を検討、次に触角反応を強化する振動の物理的特徴(周波数特性、持続時間など)を解析した。まず複数種のカミキリムシ雌雄成虫に、体長体幅に近似的な大きさの黒色・白色のカプセル型ガラスダミーを後方から提示し、触角反応の誘導条件を確認した。(図1)



(図1) ダミーを後方から接近させ、触角反応の視覚依存性を調べる。

つぎに、供試虫を止まらせた棒材に加振器（EMIC 511-A または type 4809, Brüel & Kjær）を接続し正弦波振動（日本電計社製デジタルファンクションジェネレーターDF 1906 などにより生成、オーディオアンプで増幅）を強度を変えて投与し、振動のみでの成虫への影響を評価、検討した。

触角反応が、視覚依存的に誘導される、すなわち接近者を視認して起きる反応であることを証明したのち、視覚と振動を同時に提示したときの作用を明らかにするため、振動発生装置によってカミキリを止まらせた棒材に微小な振動を与えつつ、視覚刺激を投与し、触角反応率を視覚刺激のみの場合と比べた。配偶定位行動を引き起こす嗅覚情報（誘引物質）が触角反応に及ぼす影響も確認した。

さらに振動受容感覚器（弦音器官）を除去した個体を棒材に止まらせ、行動反応の変化から、この弦音器官が受容感覚器である可能性を検討した。

以上のようにバーチャル環境条件、すなわち加振器による合成振動の投与、各種モデル提示による視覚刺激提示、誘引物質（嗅覚刺激）の調節投与の組合せ条件に対する、個体の行動反応を、肉眼観察、ビデオ録画して観察し、反応の評価を行った。

触角反応は、接近個体によって発生する振動（足音振動）を利用して、触角反応を強化し、確実に接近者に触れるという意味があると予測した。この予測を検証し、振動利用の生態的意味を解明するために、足音振動（接近者により生じる寄主樹木から発生する振動、捕食者による振動など）のプレイバック、合成振動を投与し、行動反応を解析した。

(2)回避行動における視覚-振動感覚、嗅覚-視覚のクロスモーダル(異感覚間)協力

オオアオカミキリほか刺激臭物質を放出する個体の抽出物を視覚刺激とともに提示し、落下、威嚇、触角反応など供試虫の行動変化を解析した。揮発性成分を処理したガラス棒等を棒材上の成虫に直接近づける方法、また揮発成分を成虫をいれた容器内に量やタイミングを調節して投与する方法で、嗅覚刺激と視覚刺激のそれぞれ単独、同時提示の場合の反応を調べた。

このほかマツノマダラカミキリを用い、複数の感覚情報への供試虫の反応を解析、落下等、回避行動における情報の機能を調べた。

次に昆虫が利用する感覚情報を決定する要因、特に夜行性種（マツノマダラカミキリなど）、昼行性種（ゴマダラカミキリなど）間での視覚、振動感覚への依存性の差異を検出、振動依存性の進化過程を考察した。

以上に述べた全ての行動反応解析において、反応の定量化を行うために、振動、風、視覚刺激、揮発性物質をコントロールできるバーチャル環境スペースで実験を行うとともに、行動反応を映像で記録し、行動カテゴリーを定義した上で行動反応を評価した。

4. 研究成果

(1) 触角反応における視覚、振動感覚のクロスモーダルな協力の証明

視覚依存的触角反応の振動による強化

カミキリムシが後方からの接近者に触角で触れる触角反応は視覚依存的反応であり、3つの垂科に渡る触角の長いカミキリムシに広く見られる行動であることを確認した。同種成虫同士の遭遇時においては、この触角反応直後に配偶行動、あるいは闘争・回避行動に至ることから、触角反応が他個体の体表を触角で探り、コンタクトフェロモン、接触物理刺激などを受容するアクティブセンシング行動であると考えられた。さらにこの視覚反応が微小な固体振動感覚によるクロスモーダルな協力により強化されることを3種のカミキリを用いて証明した(図2)。視覚・振動に対する反応性には性差が無かった。またゴマダラカミキリの定位行動を引き起こす匂い物質(嗅覚要因)は触角反応に単独作用、協力作用を示さず、触角反応への嗅覚要因の関与は示唆されなかった。



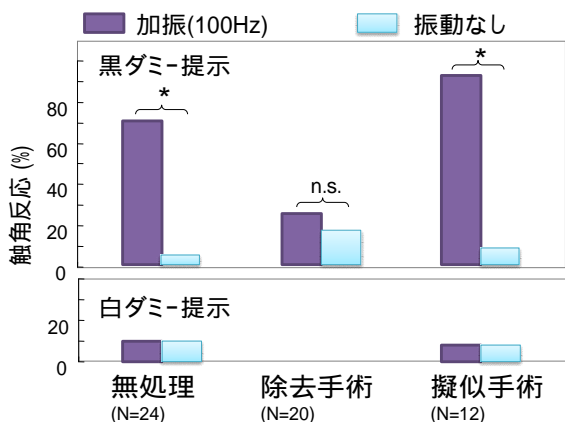
(図2) 上左 加振器に接続した棒材（長さ30cm、直径2.5cm）上右 ダミーの供試虫への提示

下 非加振、または加振棒材上で、提示されたダミーに触角反応を示したマツノマダラカミキリ成虫の比率。

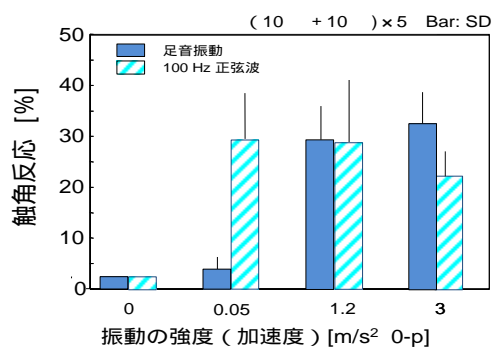
(♀♂各15~7) ~5 ANOVA 3要因; ダミー色 $p < 0.001$; 振動の有無 $p < 0.001$; 性別 n.s. ($p > 0.5$)

触角反応に介在する振動受容器官の特定

触角反応を引き起こす振動刺激は、脚の腿節に存在する弦音器官で受容されることを、マツノマダラカミキリの弦音器官切除実験の結果から明らかにした(図3)。また触角反応強化を引き起こす振動は100Hz近辺の低周波であった。すなわち振動受容器官、反応する周波数域とも回避行動誘導の場合と同等であった。



(図3) 弦音器官を除去した個体、疑似手術個体、無処理個体の白、黒ダミーに対する触角反応。
加速度 0.03m/s²



(図4) 足音振動プレイバック及び 100Hz 正弦波振動存在下での黒モデルへのマツノマダラカミキリの触角反応。

足音振動利用による視覚反応の強化

接近する他個体の発生させる「足音振動」など環境内の振動が同種個体認知に機能している可能性を検証するため、性別・大きさなど属性の異なる個体の接近時の振動(足音振動)を採録したが、個体属性による振動の物理的特性に明確な差異はなかった。次に採録した足音振動の再生ほか、数種の合成振動を供試虫に投与、それぞれ視覚依存的触角反応の強度 - 反応の関係を調べた。足音振動再生により、1000 Hz の正弦波と同程度(図4)、の視覚依存的触角反応の強化が認められた。以上からカミキリムシは接近者の振動を検知することにより視覚の機能を補うことができると考えられた。とくにマツノマダラカミキリは夜行性で有り、視覚の及ぶ範囲は狭く、振動による情報の補完は有効と考えられた。ただし足音振動により接近者の性別を判別するとは考えられず、性認知は、他の要因(コンタクトフェロモン)により行われているものと考えられた。

(2) 回避行動における視覚 振動感覚、嗅覚 - 視覚の協力、反応の切り替え

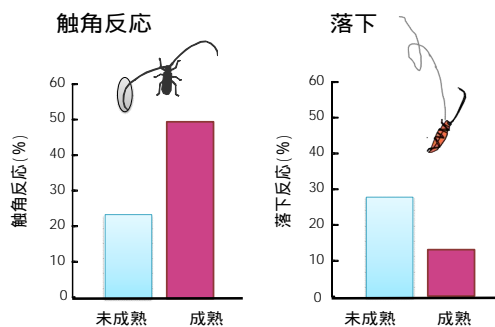
回避における視覚 - 振動の協力

「落下」を誘導する要因をマツノマダラカミ

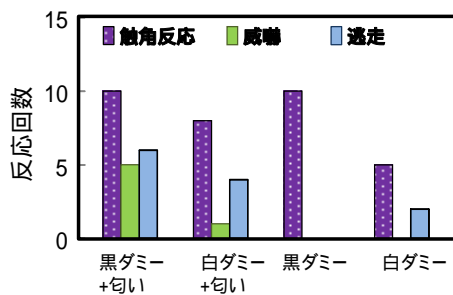
キリ、キボシカミキリで検討した。成虫の落下反応は材に伝わる弱い固体振動のみ、あるいは黒色の物体提示による視覚刺激では誘導される率が低いが、更に視覚刺激と振動刺激を同時に与えたとき落下率が顕著に高くなった。以上から落下反応は2要因のクロスモーダルな協力で強化されることが実験により明らかになった。

接近者に対する回避-触角反応の切替え

マツノマダラカミキリ成熟個体は未成熟個体よりも落下しにくく、触角反応を示しやすい傾向が伺われた。この落下率、触角反応率の差は、落下による交尾の機会損失-触角接触による捕食のコストの差によるものと推測された。また生理的条件による視覚情報の意味の文脈依存性も暗示された。



(図5) 振動存在下で視覚刺激を与えたときの未成熟・成熟個体の触角反応 - 落下反応率 (100Hz、0.5 m/s², N=40 pooled data)



(図6) 刺激物質を処理した黒または白ダミーを提示したときのオオアオカミキリ成虫の行動

威嚇、回避行動における視覚-嗅覚の協力

甲虫の配偶定位における嗅覚 視覚間のクロスモーダルな協力関係は判明している (Fukaya et al, 2004; 2006)。今回威嚇・回避行動における視覚 嗅覚情報の協力作用がオオアオカミキリで観察された。

本種は同種個体が放出する刺激性揮発物質(警報物質)単独投与ではフリーズ反応(回避行動)等を示した。一方、視覚刺激のみ提示したときには他の種と同様に触角反応を示すが、視覚刺激と嗅覚刺激(忌避物質)を同時に提示したときには威嚇行動、闘争行動

が誘導された(図6)嗅覚刺激により同種間交渉から外敵対応へと視覚要因の機能がシフトしたと考えることができる。

振動による摂食阻害誘導

振動による同種間交渉と回避行動の切り替え条件を考えるため、摂食抑制を示す振動の性質の検証を行った。意外にも触角反応を強化するレベルの数倍の強い振動も、摂食を阻害しなかった。この結果が『慣れ』の影響による可能性を考え、連続的または断続的な振動を与えた。連続的振動には摂食阻害効果がなく、ある範囲のパルス間隔を持つ断続的振動に摂食抑制効果が認められた。忌避的反應解発には触角反応よりも強いレベルの振動を必要とし、さらに適切なパルス間隔が必要であることが示された。自然界には様々な振動が存在するが、捕食者による連続的な振動発生は少ない。パルス間隔が、振動源識別の鍵になる可能性も考えられた。

発信者(signaler)のマルチモダリティ

警告色を持つ寄生蜂ウマノオバチのメスが、刺激性揮発物質(嗅覚情報)を放出することが、トビロケアリを用いた行動アッセイによって確認された。被食者が複数の忌避的情報を発信することで、受容側(receiver)である視覚依存的、嗅覚依存的な外敵の両者に対応しているものと考えられた。

情報利用システムの進化

各情報への依存性と系統、生活史の関係をカミキリムシ科で検討したところカミキリ亜科、フトカミキリ亜科では化学要因より視覚、振動で生活史依存性が高い傾向が見られ、夜行性種で視覚依存性の低下、振動感覚への依存性が生じることが伺われた。

以上要するに、生態情報は情報担体により、即時性、拡散性など特性が異なる。また情報は種や性特異性、不可欠性などの差異を持つ。昆虫の利用する個々の情報は必ずしも複雑では無いが、性質の異なる情報を統合することで、情報の確実性を高め、特定行動を遂行できる。また各要因の強度、タイミングなどの検知、自己の内的条件による優先情報の切り替えにより、最適時に最適な行動を取ることを可能にしていると考えられた。

<引用文献>

柏野 牧夫 音のイリュージョン: 知覚を生み出す脳の戦略. 岩波書店, 2010.

深谷 緑 無駄の少ないエレガントな情報利用システム—昆虫の配偶定位における多種情報利用. [昆虫科学が拓く未来 藤崎憲治ら編(京都大学学術出版会)] pp389-422, 2009.

Hidaka S, et al. Alternation of sound location induces visual motion perception of a static object. *Pros One*,

[DOI: 10.1371/journal.pone.0008188] 2009.

Fukaya M, et al. "Visual 'pinpoint' location associated with pheromonal cue in males of the black chafer *Holotrichia loochooana loochooana* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Applied Entomology and Zoology*, 41.1: 99-104, 2006.

Fukaya M, et al. "Visual and olfactory cues for mate orientation behaviour in male white spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca*." *Entomologia Experimentalis et Applicata* 111.2 :111-115, 2004.

5. 主な発表論文等

(雑誌論文)(計10件)

Nakano R, Takanashi T, Surlykke A. Moth hearing and sound communication. *The Journal of Comparative Physiology A*. (査読有り) 201: 111- 121, 2015. [DOI: 10.1007/s00359- 014-0945-8]

Tsubaki R, Hosoda H, Takanashi T. Substrate-borne vibrations induce behavioral responses of a leaf-dwelling cerambycid *Paraglenea fortune*. *Zoological Science* (査読有り) 31 :789-794, 2014. [DOI: 10.2108/zs140029]

Kojima W, Sugiura S, Makihara H, Ishikawa Y, Takanashi T. Rhinoceros beetles suffer male-biased predation by mammalian and avian predators. *Zoological Science* (査読有り) 31: 109-115, 2014. [DOI: 10.2108/zsj.31.109]

Nakano R, Takanashi T, Surlykke A, Skal N, Ishikawa Y. Evolution of deceptive and true courtship songs in moths. *Scientific Reports*. (査読有り) v3: 1-8, 2013. [DOI: 10.1038/srep02003]

小島 渉・石川幸男・高梨琢磨 だましのコミュニケーションの進化:カブトムシの蛹は振動によって幼虫から身をまもる. 遺伝(査読有り) 67: 372-377, 2013. [http://ci.nii.ac.jp/naid/40019687990/]

高梨琢磨・二橋 亮 生物音響学の最前線 - 生物ソナー, 聴覚と工学的応用 生物科学(査読なし) 65(2):66-67, 2013. [http:// www.ruralnet.or.jp/seibutsu/065_02.htm]

高梨琢磨・深谷 緑・小池卓二・西野浩史 昆虫における振動情報の機能解明と害虫防除への応用. 生物科学 (査読有り) 65(2):102-107, 2013. [http://ci.nii.ac.jp/naid/40019830342]

深谷 緑 キボシカミキリの配偶行動の制御要因、体サイズ 昆虫と自然 (査読なし) 48(5):9-13, 2013.
[<http://ci.nii.ac.jp/naid/40019687225>]

高梨琢磨 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 (査読有り) 66(6):297-299, 2012.
[<http://ci.nii.ac.jp/naid/40019341359>]

高梨琢磨・小島 渉 森林昆虫における振動情報の機能解明と害虫防除への応用 木材保存 (査読あり) 38(4):157-162, 2012.
[https://www.jstage.jst.go.jp/article/jwpa/38/4/38_157/_pdf]

[学会発表](計 14 件)

深谷 緑・高梨琢磨 マツノマダラカミキリの視覚・振動情報の統合利用- 振動によって見え始める? 第 59 回日本応用動物昆虫学会大会. 2015 年 3 月 26 日~3 月 28 日, 山形大学 (山形市)

坂本洋典・小池卓二・深谷 緑・高梨琢磨 マツノマダラカミキリの定着を振動により阻害する. 第 59 回日本応用動物昆虫学会大会. 2015 年 3 月 26 日~3 月 28 日, 山形大学 (山形市)

Mukai M, Nisjino H, Takanashi T. Sensing vibration in land bugs: the unusual morphologies of leg chordotonal organs. 第 1 回生物音響学会年次研究発表会. 2014 年 12 月 13 日~12 月 14 日, 同志社びわこリトリートセンター (大津市)

深谷 緑・日下部良康・高梨琢磨 落下反応におけるマルチモーダルな情報利用 若いカミキリほどよく落ちる? 日本動物行動学会第 33 回大会 2014 年 11 月 1 日~11 月 3 日, 長崎大学 (長崎市)

高梨琢磨・椿 玲未・北島 博・細田奈麻絵 生息環境に適応したカミキリムシ類の振動反応性 第 63 回高分子討論会 2014 年 9 月 25 日, 長崎大学 (長崎市)

高梨琢磨 樹木害虫が利用する振動・化学情報とその防除への応用. 日本木材学会組織と材質研究会. 2014 秋季シンポジウム 2014 年 9 月 18 日, 東京大学農学部 (東京都文京区)

深谷 緑 フトカミキリ亜科 3 種の配偶行動-化学感覚、視覚、振動感覚などの複合的利用-日本昆虫学会第 74 回大会, 第 13 回穿孔性昆虫を語る会. 2014 年 9 月 13 日~9 月 16 日, 広島大学東広島キャンパス(東広島市)

深谷 緑・日下部良康・高梨琢磨 カミキリムシの落下反応-接近者認知における多感覚情報利用. 第 58 回日本応用動物昆虫学会 2014 年 3 月 26 日~3 月 28 日, 高知大学朝倉キャンパス (高知市)

深谷 緑・日下部良康 ウマノオバチのゆとりある産卵行動はなぜ妨害されないのか. 日本動物行動学会第 32 回大会 2013 年 11 月 29 日~12 月 1 日, 広島大学 (東広島市).

桐山 哲・小澤汐里・深谷 緑・日下部良康・岩田隆太郎 オオアオカミキリ成虫の匂いによる個体間コミュニケーション. 日本甲虫学会第 4 回大会・日本昆虫学会関東支部第 50 回大会合同大会. 2013 年 11 月 23 日~2013 年 11 月 24 日, 東京農業大学厚木キャンパス (厚木市)

深谷 緑・高梨琢磨 カミキリムシの配偶行動における視覚、振動感覚の機能と触角反応. 日本昆虫学会 73 回大会 2013 年 9 月 13 日~9 月 16 日, 北海道大学 (札幌市)

Takanashi T, Fukaya M, Nishino H. Substrate vibrations mediate startle behavior via femoral chordotonal organ in a cerambycid beetle. The 14th Invertebrate Sound and Vibration international meeting. 2013 年 7 月 23 日~7 月 26 日, Glasgow, UK.

深谷 緑・高梨琢磨 断続的な振動刺激によるマツノマダラカミキリの摂食抑制. 第 57 回日本応用動物昆虫学会 2013 年 3 月 27 日~3 月 29 日, 日本大学湘南キャンパス (藤沢市)

椿 玲未・細田奈麻絵・北島博・深谷 緑・神崎菜摘・小池卓二・黒田克史・森直樹・西野浩史・野村周平・土原和子・矢崎健一・Voigt D・高梨琢磨 生息環境に適応した昆虫の振動: 反応性と接着機能. 日本化学会第 94 回春期年会 2013 年 3 月 27 日~3 月 30 日, 名古屋大学 (名古屋市)

[その他]

コラム

深谷 緑 リュウキュウクロコガネのフェロモンと「怠けメス」 むしむしコラム・おーどーこん-近くて不思議な虫の世界-日本応用動物昆虫ポータルサイト.
(2015 年 4 月 9 日掲載)
[<http://column.odokon.org/>]

6. 研究組織

(1)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

(2)研究分担者

高梨 琢磨 (TAKANASHI, Takuma)
独立行政法人森林総合研究所・その他部局等・研究員
研究者番号: 60399376