

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 10 日現在

機関番号：13802

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25450485

研究課題名(和文) 昆虫走光性の新しい理解と誘引要因としてのエッジ属性の解明

研究課題名(英文) Elucidation of the function of visual edge as an attractive cue for positive phototaxis in insects

研究代表者

弘中 満太郎 (HIRONAKA, Mantaro)

浜松医科大学・医学部・助教

研究者番号：70456565

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：昆虫が正の走光性によって人工光源に集まることは、身近な生物現象である。昆虫走光性に関しては、コンパス理論、マッハバンド理論、オープンスペース理論という3つの主要な仮説が提案されているが、いずれも多様な走光性反応を十分に説明できてはいない。本研究では、顕著な走光性反応を示す幾つかの分類群の昆虫の飛翔軌跡と到達地点を解析し、それらの昆虫が光源と背景との境界部に向かうことを示した。本研究の結果は、既存の3つの仮説とは異なり、昆虫がその正の走光性において明暗や波長、そして偏光による視覚的エッジへ誘引されていることを示唆している。

研究成果の概要(英文)：Insects gather around artificial light sources is a familiar phenomenon which thought to be based on positive-phototaxis. Three earlier hypotheses of insect phototaxis known as the compass, Mach band and open space theories, support a limited number of phototactic behavioural reactions of several specific species, but fall short in explaining all phototactic reactions. In this study, the trajectories and arrival points of several phototactic insects were observed precisely, and the results clearly showed that the insects always headed to the boundary between a light source and its black background. Contrary to the three earlier hypotheses, we revealed that insects are attracted by the visual edges of luminance, colour and polarization contrasts in the positive-phototaxis.

研究分野：動物行動学

キーワード：走光性 定位 視覚的エッジ ライトトラップ 光捕虫器 害虫防除

1. 研究開始当初の背景

“飛んで火に入る夏の虫”という諺は、灯火の魅力に抗うことができずに身を滅ぼしてしまうという昆虫の行動の定型性に事寄せている。昆虫の正の走光性(空間内の光源に定位して、その近傍に接近する行動反応)は、身近な生物現象であり、これまで数多くの研究がなされてきた。しかし実は、昆虫がどのような仕組みで灯火に誘引されるのか、その行動がどのような生物学的意義のもつのかについて、いまだ決着のついていない謎の現象である。

現在、昆虫の走光性の仕組みと生物学的意義を説明するものとして、3つの有力な仮説「コンパス理論」、「マッハバンド理論」、及び「オープンスペース理論」が提案されている。コンパス理論では、人工光源を月や太陽と誤認した結果として昆虫が光源に引き寄せられている、と説明する。ほぼ無限遠に存在する月や太陽を目印にして、一定の定位角度を保って体軸を固定することで直線的に移動している場合、昆虫が外灯などの比較的近くに存在する人工光源を間違えて目印とすると、定位角度が刻々と変化してしまう状況におちいる。昆虫は目印に対する定位角度を保とうと体軸を補正し続け、光源を中心に螺旋状を描く運動をしてしまう(von Buddenbrock, 1917; Lloyd, 2006)。

マッハバンド理論では、昆虫の光源の近くへの誘引は、逃避のために最も暗い方向へ定位するという行動が引き起こされた結果である、という説明がなされる(Hsiao, 1973)。昆虫は側抑制と呼ばれる神経機構をもつことで、ヒトと同様に、明度が高い領域と接する暗い領域を、より暗いと錯視すると考えられている。そのため、光源の明るい部分のすぐ横の暗闇が、周囲の闇よりも一層暗く知覚され、暗闇に逃避しようとした昆虫は反対に光源の周囲に直線的に定位してしまう。

昆虫が光源の明るい部分へ定位していると考えられる仮説は、オープンスペース理論と呼ばれている。この理論では、空間内の明るい部分を、昆虫は解放空間の指標としていると説明する(Mazokhin-Porshnyakov, 1960)。落葉の下や、林冠に覆われた林内にいる昆虫が、それらの閉鎖空間から脱出する際には、空などの明るい部分に向かう必要がある。人工光源に誘引される昆虫は、開放空間を目指して移動中の昆虫である、と解釈される。しかし、これらの昆虫走光性を説明する3つの主要な理論は、十分な実験的検証が行われたわけでもなく、また、それぞれについて幾つかの重要な現象的及び論理的矛盾が指摘されており(例えば、Hsiao, 1973)、科学的な決着がついていない状況にある。

その一方で、昆虫の走光性を利用した捕虫・殺虫技術は、予察灯、色彩粘着トラップ、電撃誘殺灯などとして製品化され、農業や商業の現場に導入されている。これらの物理的な害虫制御技術は、化学物質を使わない「環

境に優しいクリーンな技術」として、今後大きな発展の可能性をもつものである。しかし、昆虫の走光性現象が科学的に未解明であるという現状は、これらの応用現場において、製品開発や製品使用のための指針を決められない、といった大きな問題点を生み出している。

2. 研究の目的

上述の背景をもとにして、本研究課題では、昆虫が「どのように」、「なぜ」、光に誘引されるのかという謎の解明に取り組んだ。昆虫走光性の既存の理論とは異なる新しい仮説「昆虫は光源の発光部に定位して接近するのではなく、光源と背景との境界部分である視覚的エッジ(visual edge)に定位して接近する」(エッジ注視仮説)を実証することを目的とした。そのために、以下の3つのステップにより本研究課題を進めた。まず、エッジ注視仮説の昆虫における一般性と多様性を明らかにする[(1)一般性と多様性の理解]。次に、誘引を引き起こすエッジの新しい属性を明らかにする[(2)新しい誘引属性の解明]。そして最後に、既存の昆虫走光性の説明を整理し、一般市民に新しい仮説を広く啓蒙する[(3)走光性仮説の啓蒙]。これらのステップを経ることで、これまで謎の現象であった昆虫走光性に対する新しい理解を進めた。

なお本報告書では、得られた成果のなかから、[(1)一般性と多様性の理解]として、多様な昆虫種の光源に対する定位パターン、について記載した。また、[2.新しい誘引属性の解明]としては、光源に対するエッジ注視行動の波長依存性と直線偏光によるエッジへの定位パターン、について記載した。

3. 研究の方法

多様な昆虫種の光源に対する定位パターン

昆虫の走光性に関する複数の仮説を区別するためには、走光性を示す個体が光源のどの位置に到達するのか、とその移動軌跡を観察することが必要とされる(Spencer et al., 1997)。そこで、農業害虫を中心とした5目に属する17種類(チャバネアオカメムシ、ツヤアオカメムシ、ミナミアオカメムシ、ツマグロヨコバイ、トビイロウンカ、タバココナジラミ、ネギアザミウマ、オオタバコガ、イネヨトウ、コナガ、モンシロチョウ、アオドウガネ、ヒトスジシマカ、キロシヨウジョウバエ、アシグロハモグリバエ、オオチョウバエ、ホシチョウバエ)の昆虫の成虫をパネル型LED光源に対して飛翔させ、その飛翔軌跡と光源に対する定位パターン(到達地点の分布)を明らかにした。

実験は気温25℃、湿度70%に調節した実験室で行った。床、天井及び壁の全面を低反射の布で覆った暗室に、正方形の均一な発光面をもつ大型の光源を垂直に立てて設置し

た。光源には、白色（ピーク波長が 460nm と 570nm）もしくは紫外（375nm）の単波長に近い光を発するパネル型 LED 光源（LDL-TP-300 シリーズ、CCS 社、発光面 30×30cm）を使用した。飛翔台から 90cm もしくは 60cm 離れた位置に 1 台の光源を設置して発光させた。光強度は 1.0×10^{13} photons/cm²/sec とした。発光面の近傍に対する到達地点を観察しやすくするため、光源を中心に 60×60cm の大きさの黒色の背景板を配置した。

飛翔台から、十分に暗順応させた昆虫を 1 個体もしくは複数個体を同時に放虫し、一定時間、その行動を観察した。大型の種は、赤外線暗視機能の付いたビデオカメラで発光面と背景板をモニターして、その最初の到達地点を記録した。微小な種は、60×60cm の大きさの透明粘着シートを発光面と背景板の前面を覆うように配置して、実験後に昆虫の付着位置を確認することで到達地点を特定した。

光源に対するエッジ注視行動の波長依存性

光源の発光面と背景に作られた明暗のエッジに対する顕著なエッジ注視行動（visual edge fixation）が光源の波長の違いにより変化するかどうかを明らかにするため、キイロショウジョウバエ成虫とチャバネアオカメムシ成虫をそれぞれ自由飛翔させ、異なる波長をもつ光源に対する定位パターン、飛翔率及び誘引率を記録した。基本的な実験系は、「多様な昆虫種の光源に対する定位パターン」と同様とした。

光源には、紫外（ピーク波長が 375nm）、青紫（450nm）、青（470nm）、緑（525nm）、橙（590nm）、白（460nm と 570nm）の 6 つのパネル型 LED 光源を使用した。キイロショウジョウバエは飛翔台から 60cm、チャバネアオカメムシは 90cm 離れた位置に 1 台の光源を設置して発光させた。キイロショウジョウバエでは、バイアル瓶で 1 時間暗順応させたのち、飛翔台から放虫して 10 分間自由飛翔させ、粘着シートへの付着位置を到達地点として記録した。チャバネアオカメムシでは、1 時間暗順応させたのち、1 個体ずつ飛翔台に乗せて自由飛翔させ、発光面もしくは背景板に衝突した位置を到達地点として記録した。

直線偏光によるエッジへの定位パターン

偏光方向の違いによって作られた視覚的エッジに対してエッジ注視行動が解発されるかどうかを明らかにするため、チャバネアオカメムシ成虫を自由飛翔させ、直線偏光フィルターを用いて作出した異なった偏光方向の光が生み出すエッジに対する定位パターンを明らかにした。基本的な実験系は、「多様な昆虫種の光源に対する定位パターン」と同様とした。

光源には、白色（ピーク波長が 460nm と 570nm）のパネル型 LED 光源を使用した。こ

の光源の発光面前方に直線偏光フィルター（MLPH40, MeCan Imaging Inc.）を配置した。発光面の左半分と右半分で偏光フィルターの透過軸の方向を変えることで、3 つのタイプの鉛直方向に伸びる偏光エッジ（透過軸が左側垂直で右側水平の vhPOL エッジ、左側 -45° で右側 +45° の ±45POL エッジ、左側垂直で右側垂直の vvPOL エッジ）を発光面の中心に作出した。それぞれフィルターを通した光強度が 4.4×10^{12} photons/cm²/sec となるよう統一した。

チャバネアオカメムシを 1 時間暗順応させたのち、1 個体ずつ飛翔台に乗せて自由飛翔させ、到達地点を記録した。それらの到達地点をカウントして、発光面の中心に配置した垂直の偏光エッジの近傍（エッジエリア）への誘引率と密度を求めた。

4. 研究成果

多様な昆虫種の光源に対する定位パターン

チョウバエ類を除く 15 種ではいずれも、白色あるいは紫外のパネル型 LED 光源に対する強い正の走光性が観察された。例えばチャバネアオカメムシでは、飛翔台から飛翔した個体は雌雄を問わず、ほぼ直線的か緩やかな外側からのカーブを描いて、パネルの発光面とその横の黒い背景板との境界部分周辺に到達した。この光源の明暗のエッジへの注視行動は種もしくは分類群により大きな違いが観察された。チャバネアオカメムシなどは、正方形の発光面の四辺のエッジに対して万遍なく到達地点が分布した。一方、チョウ目とハエ目に属する種では、垂直に立てた光源の下方の水平のエッジに到達地点が集中する傾向が認められた。

既存の走光性の仮説であるコンパス理論で予想される、顕著なスパイラル状の軌跡はいずれの種でも観察されなかった。また、マッハバンド理論により予想される発光面のすぐ脇、あるいはオープンスペース理論が示す発光面の中心に到達地点が集中分布することは確認されなかった。パネル型 LED 光源と背景との視覚的エッジの近傍に到達地点が集中した 15 種においては、走光性の最終段階である光源の周囲で、光源に引き寄せられているのではなく、光と周囲が作り出すコントラストの強い境界部分、すなわち視覚的エッジに定位して接近していることが強く示唆された。今回の実験で観察した「直接光と背景が作り出す視覚的エッジ」ではなく、太陽等の光源によって照らされることで作り出される「反射光の視覚的エッジ」に昆虫が強く反応することは、多くの昆虫の分類群で報告されている。この現象はエッジ注視行動と呼ばれる（Varju, 1976）。このエッジ注視行動が、光源に対しても引き起こされた可能性を考えれば、走光性のエッジ注視仮説はさまざまな昆虫の走光性の一般概念として適用できるかもしれない。

光源に対するエッジ注視行動の波長依存性

キイロショウジョウバエでは、紫外と白の波長の光源に対して強いエッジへの注視行動が観察された。紫外と白の両方で、下方の水平エッジへの定位傾向が観察され、そのうち紫外ではやや発光面寄りに到達地点が分布した。青紫、青、緑、橙の4つの波長では、光源への誘引率が非常に低く、到達した個体の分布パターンも明確ではなかった。チャバネアオカメムシでは、6つの波長のいずれでも発光面の四辺のエッジに対する強い注視行動が観察され、波長依存性は認められなかった。すなわち、光源に対するエッジ注視行動は、昆虫の種によっては波長により影響を受け、特定の波長のみで認められることを明らかにした。

直線偏光によるエッジへの定位パターン

隣接した2枚の偏光フィルターの透過軸を90°直交させて発光面の中心に作出したvhPOL エッジの近傍には、多くのチャバネアオカメムシの個体が誘引された。光源に誘引された全体の個体の51.9%が偏光エッジであるvhPOL エッジの周囲に到達し、エッジエリアの密度は 0.1000 ± 0.0018 個体/cm² (mean \pm SE, N=5)であった。一方、対照として透過軸を平行にしたvvPOL エッジではエッジエリアに18.9%が誘引され、その密度は 0.0350 ± 0.0017 個体/cm² (mean \pm SE, N=5)であり、vhPOL エッジとの有意な差が認められた。さらに、vhPOL と同様に偏光フィルターの透過軸を90°直交させて、鉛直軸に対して45°ずつ傾けて配置した ± 45 POL エッジでは、23.5%がエッジエリアに誘引され、密度は 0.0500 ± 0.0021 個体/cm² (mean \pm SE, N=5)となり、他の2つの偏光エッジに対して中間的な値が得られた。これらの結果から、チャバネアオカメムシは光強度の違いによる明暗のエッジのみならず、直線偏光の方向の違いによって光源に作り出された視覚的エッジを識別して、エッジ注視行動を示すことを明らかにした。

<引用文献>

Buddenbrock, W. von (1917) Die Lichtkompassbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen. Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Kl. 8B: 1-26.

Hsiao, H. S. (1973) Flight paths of night-flying moths to light. J. Insect Physiol. 19: 1971-1976.

Lloyd, J. E. (2006) Stray light, fireflies, and fireflyers. In Ecological Consequences of Artificial Night Lighting (Rich C. and T. Longcore eds.). Island Press, Washington DC, pp. 281-304.

Mazokhin-Porshnyakov, G. A. (1960) Why

insects fly to light by night. Inst. Bio. Physics. (AN SSSR, Moscow), translated from Entomol. Obozr. 39: 52-58.

Spencer, J. L., L. J. Gewax, J. E. Keller and J. R. Miller (1997) Chemiluminescent tags for tracking insect movement in darkness : application to moth photo-orientation. Great Lakes Entomol. 30: 33-43.

Varju, D. (1976) Visual edge fixation and negative phototaxis in the mealworm beetle *Tenebrio molitor*. Biol. Cyber. 25: 17-26.

5. 主な発表論文等

(雑誌論文)(計5件)

弘中満太郎, 針山孝彦, 昆虫の色選好性とその応用的利用, 色材協会誌, 査読有, 89, 2016, 印刷中
DOI: 印刷中

山濱由美, 弘中満太郎, 針山孝彦, チャバネアオカメムシ *Plautia crossota stali* の複眼における構造的部域差, 日本応用動物昆虫学会誌, 査読有, 58, 2014, 319-327
DOI: 10.1303/jjjaez.2014.319

弘中満太郎, 針山孝彦, 昆虫が光に集まる多様なメカニズム, 日本応用動物昆虫学会誌, 査読有, 58, 2014, 93-109
DOI: 10.1303/jjjaez.2014.93

遠藤信幸, 若桑基博, 蟻川謙太郎, 弘中満太郎, ミナミアオカメムシ自由飛翔時の波長選好性, 日本応用動物昆虫学会誌, 査読有, 58, 2014, 23-28
DOI: 10.1303/jjjaez.2014.23

本多健一郎, 弘中満太郎, 蟻川謙太郎, 光を利用した病害虫防除技術, オプトロニクス, 査読無, 11, 2013, 98-104
DOI: なし

(学会発表)(計6件)

弘中満太郎, 中村信太郎, 針山孝彦, 美山和宏, 井上弘, 昆虫走光性のエッジ効果を利用した工場用光捕虫器の開発, 第60回日本応用動物昆虫学会大会, 2016年03月26日~2016年03月29日, 大阪市立大学(大阪府・堺市)

Endo N, Hironaka M, Spectral preference and use of light traps for the population monitoring of the southern green stink bug, *Nezara viridula*, XVIII. International Plant Protection Congress, 2015年08月24日~2015年08月27日, Berlin (Germany)

弘中満太郎, 針山孝彦, 昆虫の視覚世界を規範とした高性能な害虫誘引・隠蔽技術, 第

59 回日本応用動物昆虫学会大会小集会「光の
エントモミメティクス：構造色と視覚の模
倣」2015年03月26日～2015年03月28日，
山形大学（山形県・山形市）

弘中満太郎，向井裕美，藤條純夫，田中信
太朗，針山孝彦，昆虫は光源の何に魅かれて
いるのか：エッジやその他の視覚的属性への
定位，第 58 回日本応用動物昆虫学会大会，
2014年03月26日～2014年03月28日，高
知大学（高知県・高知市）

宮本武彰，増田俊雄，弘中満太郎，針山孝
彦，アングロハモグリバエの LED 光源に対す
る波長依存的な走光性行動，第 58 回日本応
用動物昆虫学会大会，2014年03月26日～
2014年03月28日，高知大学（高知県・高知
市）

宮竹貴久，加村徹，難波加奈，弘中満太郎，
長田翠，針山孝彦，佐々木力也，篠田一孝，
やっぱり UV が好き！ タバコシバンムシ
を誘引する光の技術，第 58 回日本応用動物
昆虫学会大会，2014年03月26日～2014年
03月28日，高知大学（高知県・高知市）

〔図書〕（計 1 件）

弘中満太郎，東海大学出版部，昆虫科学読
本-虫の目で見た驚きの世界（分担執筆），
2015，296（15-28）

〔産業財産権〕

出願状況（計 2 件）

名称：捕虫器

発明者：針山孝彦，弘中満太郎，永山敦士

権利者：国立大学法人浜松医科大学，沖縄県

種類：特許

番号：特願 2016-027856

出願年月日：2016年02月17日

国内外の別：国内

名称：虫用輝度・照度計

発明者：針山孝彦，弘中満太郎

権利者：国立大学法人浜松医科大学

種類：特許

番号：特願 2014-160595

出願年月日：2014年08月06日

国内外の別：国内

6. 研究組織

(1) 研究代表者

弘中 満太郎（HIRONAKA, Mantaro）

浜松医科大学・医学部・助教

研究者番号：70456565

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

八瀬 順也（YASE Junya）

兵庫県立農林水産技術総合センター・病害
防除部・主任研究員

研究者番号：80535443

遠藤 信幸（ENDO Nobuyuki）

農業・食品産業技術総合研究機構・九州沖
縄農業研究センター生産環境研究領域・主
任研究員

研究者番号：20414857