

令和 2 年 5 月 29 日現在

機関番号：82111

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07581

研究課題名(和文) 捕食者回避行動に起因するガ類の超音波コミュニケーションの進化

研究課題名(英文) Evolution of ultrasonic communication and predator avoidance in moth

研究代表者

中野 亮 (Nakano, Ryo)

国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・果樹茶業研究部門・主任研究員

研究者番号：90546772

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：ヤガ類の超音波に対する飛翔中の忌避行動は、「旋回」と忌避強度の高い「飛翔停止」に大別できた。種によっては飛翔停止を示さなかったが、このような種は速く飛ぶ、または地際を飛翔することが分かった。さらに、超音波コミュニケーションの有無について解析した結果、超音波に対して飛翔停止をしない種では超音波コミュニケーションをしていないことを明らかにした。超音波コミュニケーションは、捕食者である食虫コウモリが発する超音波を検知するための聴覚を、二次的に使用することで進化したと推測されているが、ヤガ類では捕食者に対する忌避行動から超音波コミュニケーションが進化したことを示唆する。

研究成果の学術的意義や社会的意義

世界的に重要な農業害虫群であるSpodoptera属において、超音波コミュニケーションの有無に差異があることを明らかにした。2019年に日本に初侵入したツマジロクサヨトウでは超音波を発しないが、ハスモンヨトウやシロイチモジヨトウでは、オスが求愛時に超音波を発してメスとコミュニケーションしていた。このように近縁種間でコミュニケーション様式が異なる事例は少なく、性的なシグナルの獲得と進化的背景を探求するのに好適な材料であることを示す。また、超音波に対する飛翔中のガの忌避パターンにも種間差があるものの、忌避を高率で誘起する超音波の時間構造は共通しており、超音波を用いた防除技術の開発に有用である。

研究成果の概要(英文)：Evasive behaviors of flying moths against ultrasounds can be divided into two categories: 'turning-away' and 'flight cessation'. I found that some species never showed the flight cessation, and they can fly fast or usually fly close the ground. Furthermore, I examined the presence of ultrasonic communication and demonstrated that species who do not stop flying in response to ultrasounds do not exert ultrasonic sexual communication. Ultrasonic communication in moth seems to have been evolved through the secondary use of hearing to detect ultrasound emitted by predatory bats, and the present study proposes that ultrasonic communication evolved from predator-avoidance behavior in moths.

研究分野：行動生態、植物保護、昆虫科学、生物音響

キーワード：超音波コミュニケーション 捕食者 配偶行動 忌避行動

1. 研究開始当初の背景

動物は種内コミュニケーションを進化させ、採餌や捕食者の回避、交尾など、生存と生殖に必要な行動を効率的におこなっている。コミュニケーションの獲得においては、これと並行してシグナルの送受信に関わる器官の共進化が必須である。送信器・受信器のどちらが先に進化したかを証明することは困難である場合が多いものの、コミュニケーションの進化的起源を探ることで、人知を越えた生物の適応能力を解明する重要なヒントが得られることが期待される。

夜行性ガ類の主要な天敵であるコウモリは、超音波を用いた反響定位(エコーロケーション)により獲物の位置を高精度に捉えて捕食する[文献]。これに対抗するため、大部分のガ類はコウモリの超音波を感じることができる鼓膜器官を持ち、螺旋飛翔や飛翔停止などの回避行動を進化させている[文献]。さらには、交尾に關与する性的なコミュニケーションで超音波を発するガ類が数多くある[文献]。ガ類の鼓膜器官の位置と構造が上科レベルで維持されている一方、超音波を発する器官は種ごとに異なることが多い[文献]。これは、先に鼓膜器官が進化し、その後で二次的に聴覚を用いる超音波コミュニケーションが進化したことを裏付ける。しかしながら、現時点では超音波コミュニケーションの進化を駆動する要因については未知である。

多岐の分類群に渡るガ類において、オスが交尾の直前にメスの近傍で超音波を発するという研究例が増えつつある[文献]。メスはオスの超音波を聞くと静止するようになり、円滑な交尾に至るが、オスの発音器官を破壊し、代わりにコウモリの超音波に似せた合成超音波を提示しても同様の行動反応を示す。したがって、メスの静止はコウモリに検知されないための積極的な捕食者回避戦略の一つ、フリーズ反応であると推定されている[文献]。つまり、メスはオスとコウモリの超音波を区別せずにフリーズ反応を誘起するため、オスが発音により交尾相手のメスにフリーズ反応を引き起こし、その際に交尾を成功させるのである。フリーズ反応を利用した交尾行動は分類群を越えて見られることから[文献]、ガ類における騙しの超音波コミュニケーションは普遍的な繁殖戦略と考えられる。

オスの発音は交尾の成功率を上げるのに有効なため、鼓膜器官を持つ種のすべてが超音波コミュニケーションを発達させていても不思議ではない。しかしながら、実際には近縁種間で発音する種と発音しない種がいることも分かってきた[文献]。超音波コミュニケーションの獲得の有無が明らかになっている近縁種群について、超音波に対する行動反応を詳細に種間比較することで、超音波コミュニケーションの直接的なきっかけを解明できる可能性がある。

2. 研究の目的

本研究の目的は、ガ類の超音波コミュニケーションの進化的要因の一端を解明することである。ヤガ類は機能的な鼓膜器官を有すものの、種内での超音波コミュニケーションを進化させていない種が散見される。そこで、超音波コミュニケーションを獲得しているハスモンヨトウ[文献]、および発音しないことが分かっているスジキリヨトウを含むハスモンヨトウ近縁種群(ヤガ科 *Spodoptera* 属)を研究対象に、超音波に対する忌避行動パターンの比較、および活動時間と飛翔高度の観点から、コウモリによる捕食圧の推定をおこなう。これら一連の研究により、超音波コミュニケーションの有無が、捕食圧にともなう捕食者回避行動の違いに起因することを明らかにする。

3. 研究の方法

ガ類の超音波コミュニケーションの進化が捕食者を回避する行動戦略に起因することを実証するため、

(1) 交尾時の超音波コミュニケーションの有無をハスモンヨトウ近縁種群を含むヤガ類で明らかにする、

(2) 飛翔・歩行時のコウモリの擬似超音波に対する忌避行動パターンを種間で比較する、

(3) 発音種におけるオスの超音波がメスにフリーズ反応をもたらすかを確認する、

(4) ヤガ類およびガ類を主食とするユビナガコウモリの活動時間のずれの有無を精査するとともに、ヤガ類の飛翔高度をフェロモントラップにより推定して捕食の危険度の低い低空飛行をする種を明らかにする。

ハスモンヨトウのメスは、オスの発音器官を破壊してコウモリの発する超音波に似せた合成音を提示しても交尾を受け入れる[文献]。このことは、メスがオスとコウモリの超音波を区別せず、どちらの音にもフリーズ反応を起こすことを示唆する。したがって、超音波を忌避する行動パターンとその誘起メカニズムが、超音波コミュニケーションの進化を駆動することが予想される。コウモリに食べられないための捕食者回避戦略として、フリーズ反応を発達させた種では、初めは交尾を試みているオスから偶発的に生じた超音波が交尾の成功に貢献した可能性がある。そこで、以下の研究内容を実施した。

(1) 超音波コミュニケーション

日本に分布するハスモンヨトウ近縁種群のうち、シロイチモジヨトウ、アカマダラヨトウ、アフリカシロナヨトウ、クシヒゲスジキリヨトウ、ツマジロクサヨトウが発音器官を持ち、超音波コミュニケーションをおこなっているかを精査した[文献]。当該近縁種群は分子系統関係がす

で決定されていることから、超音波コミュニケーションの獲得または退化の系統的な分岐位置を明らかにできる〔文献 〕。同様に、カブラヤガ、オオタバコガ、ヨトウガ、アワヨトウ、クサシロキヨトウ、イネヨトウ、ヨトウガ、アカエグリバ、ヒメエグリバについても調査した。

(2) 捕食者回避行動

ハスモンヨトウでは、コウモリの超音波に対して飛翔を停止する。そこで、超音波コミュニケーションをおこなうハスモンヨトウとおこなわないスジキリヨトウを中心とした上記ヤガ類について、小型クリップで吊るして飛翔させた成虫にコウモリの擬似超音波 35 パターンを聞かせた。また、寄主植物への定位行動を風洞で再現し、その際に同様の超音波パルスを表示した。これら一連の行動試験により、飛翔・歩行停止や飛翔中の旋回による逃避など捕食者回避行動パターンの種間差を検出した。

(3) オスの発音の機能

オスによる交尾時の発音を確認した種についてはその音を録音・音響解析するとともに、合成音を作成した。これらオスの擬似超音波およびコウモリの擬似超音波を各種の未交尾メスに提示し、発音器官を破壊したオスからの求愛を受入れる割合を明らかにした。

(4) コウモリとの遭遇頻度

ガ類を主食とし個体数の多いコウモリ(ユビナガコウモリなど)の活動時間は夜間前半に集中する〔文献 〕。そのため、昼行性のガ類など、活動時間がこれとずれている種では、超音波に対する忌避行動が退化している〔文献 〕。そこで、赤外線アクトグラフを用いて各種の活動時間を定量した。また、地際を飛翔するガ類はコウモリによる捕食頻度が顕著に低いため、聴覚の感度が低いことが知られている〔文献 〕。そこで、オス成虫を種特異的に捕獲するフェロントラップが確立しているヤガ類を対象に、野外の地上 0~16m の高さ 4m ごとにトラップを設置し、飛翔高度を推定した。

4. 研究成果

(1) 超音波コミュニケーション

ハスモンヨトウ以外の近縁種群 5 種(シロイチモジヨトウ、アカマダラヨトウ、スジキリヨトウ、クシヒゲスジキリヨトウ、ツマジロクサヨトウ)については、シロイチモジヨトウ、アカマダラヨトウ、クシヒゲスジキリヨトウの 3 種でオスによる求愛超音波の発音を確認したものの、スジキリヨトウとツマジロクサヨトウは交尾時に超音波を発しないことを見出した〔文献 〕。ハスモンヨトウ近縁種以外のヤガ類では、カブラヤガとタマナヤガにおいてオスの超音波の発音を確認した。発音器官は見付けられなかったが、羽ばたきとリンクしたクリック音であった。オオタバコガ、アワヨトウ、クサシロキヨトウ、イネヨトウ、ヨトウガ、アカエグリバ、ヒメエグリバでは、配偶行動における特異的な超音波の発音は記録されなかった。

(2) 捕食者回避行動

人為的にその場でヤガ類を飛翔させて超音波刺激を表示したところ、「無反応」、「旋回(ターン)」、「飛翔停止(落下)」の 3 つに分類される忌避行動が観察された。ハスモンヨトウ近縁種群のうち、シロイチモジヨトウ、アカマダラヨトウ、クシヒゲスジキリヨトウ、ツマジロクサヨトウで飛翔の停止が見られたが、スジキリヨトウのみが飛翔停止を示さないことを明らかにした。上記以外のヤガ類では、カブラヤガ、オオタバコガ、タマナヤガで飛翔停止を確認した。しかしながら、アワヨトウ、クサシロキヨトウ、イネヨトウ、ヨトウガ、アカエグリバ、ヒメエグリバは飛翔の停止をおこなわなかった。

室内風洞にて、交尾済みのメスによる寄主植物への定位行動を再現し、その際に合成超音波を表示して定位行動の阻害効果を検証した。その結果、シロイチモジヨトウ、ツマジロクサヨトウ、アカエグリバ、ヒメエグリバでは共通した音響パラメータの超音波で定位阻害の効果が高かった。しかしながら、オオタバコガではその効果は高くなく、防除への応用にはさらなる工夫が必要であると考えられた。

(3) オスの発音の機能

大量飼育が可能であったシロイチモジヨトウにおいて、超音波コミュニケーションの有無を検証した。シロイチモジヨトウのオスは、性フェロモンを放出するメスに接近した後、超音波を発した。この時、オスの後胸にある一対の振動膜からなる発音器官を破壊、もしくはメスの鼓膜器官を破壊すると、交尾の成功率が低下することを明らかにした。また、無音化したオスがメスへ求愛する際にコウモリの擬似超音波を表示すると、交尾の成功率がレスキューされることも確認した。

(4) コウモリとの遭遇頻度

赤外線アクトグラフにより、16 時間明期・8 時間暗期の飼育条件での活動量を定量したところ、使用した上記ヤガ類はすべて夜行性であり、暗期直後とそれ以降にもう一山の活動ピークを持つ

つことが分かった。そこで、飛翔パターンを可視化するため、発生予察用のフェロモン剤が使用可能な種については高度別に設置したフェロモントラップで誘殺量を調査するとともに、飼育条件での最大飛翔速度を計測した。

設置した0~16mすべての高さのトラップに数多く誘引されたものは、ハスモンヨトウ、ツマジロクサヨトウ、シロイチモジヨトウ、ヨトウガ、カブラヤガ、タマナヤガ、イラクサギンウワバであった。このうち、ツマジロクサヨトウ、カブラヤガ、タマナヤガは高い位置のトラップへの誘殺量が多い傾向があった。一方、スジキリヨトウとイネヨトウの大部分は、地上0mの高さのトラップにのみ誘引されることを見出した。

室内での飛翔行動の映像解析により飛翔速度の算出した結果、ハスモンヨトウ、シロイチモジヨトウ、スジキリヨトウ、クシヒゲスジキリヨトウ、オオタバコガ、イネヨトウの飛翔速度は遅く、ヨトウガ、アワヨトウ、クサシロキヨトウ、アカエグリバ、ヒメエグリバの飛翔速度は速いことが分かった。

これらの結果を総合すると、計15種のヤガ類について、忌避行動として「飛翔停止」をする種(8種)でのみ、交尾時の発音(6種)が認められた一方、「飛翔停止」をしない種(7種)は発音もしなかった。加えて、飛翔速度が遅くて飛翔高度が高い種が超音波に対して飛翔停止を示し、かつ種内で超音波を用いたコミュニケーションを発達させていることが示唆された。すなわち、飛翔高度の低いイネヨトウとスジキリヨトウは、飛翔速度が遅いものの、コウモリからの捕食圧が低いことで「飛翔停止」をしないように進化したことが考えられる。また、飛翔高度が高くとも、飛翔速度が速い種も「飛翔停止」は示さないことは、コウモリの発する超音波を検知した後に速く飛んで捕食されるのを回避していることを示唆する。したがって、飛翔停止をする種では、超音波刺激に対する飛翔停止またはそれに類する行動反応がオスの求愛超音波によっても誘起されることで超音波コミュニケーションが発達したことが伺える。ツマジロクサヨトウとオオタバコガには「飛翔停止」と発音の直接的な関係性が見られなかったが、両種とも長距離移動することにこの謎を解く鍵が隠されている可能性がある。

<引用文献>

- Miller LA, Surlykke A. (2001) *BioScience*
- Roeder KD. (1998) *Nerve Cells and Insect Behavior*, 3rd ed.
- Nakano R, Takanashi T, Surlykke A. (2015) *Journal of Comparative Physiology A*
- Conner WE. (1999) *Journal of Experimental Biology*
- Nakano R. et al. (2008) *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*
- Nakano R. et al. (2013) *Scientific Reports*
- Nakano R. et al. (2014) *Proceedings of the Royal Society of London B*
- Nakano R. et al. (2009) *Journal of Experimental Biology*
- Nakano R. et al. (2010) *Biology Letters*
- Dumas P. et al. (2015) *PLoS ONE*
- 船越, 内田 (1975) *日本生態学会誌*
- Surlykke A. et al. (1998) *Naturwissenschaften*
- Fullard JH. (2001) *Proceedings of the Royal Society of London B*
- Nakano R, Nagamine K. (2019) *Frontiers in Ecology and Evolution*

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Ryo Nakano, Andrew C. Mason	4. 巻 13
2. 論文標題 Early erratic flight response of the lucerne moth to the quiet echolocation calls of distant bats	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 PLoS ONE	6. 最初と最後の頁 e0202679
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1371/journal.pone.0202679	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 中野亮	4. 巻 9
2. 論文標題 超音波でガを追い払う	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 AFCフォーラム	6. 最初と最後の頁 30
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 Nakano Ryo, Mason Andrew C.	4. 巻 121
2. 論文標題 Hearing sensitivity is more relevant to acoustic conspicuousness than to mechanical constraints in crambid moths	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Biological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 174 ~ 184
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/biolinnean/blw029	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 該当する
1. 著者名 Nakano Ryo, Nagamine Keisuke	4. 巻 7
2. 論文標題 Loudness-duration tradeoff in ultrasonic courtship songs of moths	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 244
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fevo.2019.00244	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 中野亮	4. 巻 73
2. 論文標題 イチゴ施設栽培における超音波を活用した防蟻技術	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 植物防疫	6. 最初と最後の頁 680 ~ 683
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 -

〔学会発表〕 計13件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Ryo Nakano
2. 発表標題 Trade-off between loudness and duration of ultrasonic courtship songs in moth
3. 学会等名 55th Annual Conference of the Animal Behavior Society (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中野亮
2. 発表標題 最新研究ツールが解き明かすガ類・求愛超音波の発音メカニズムと機能
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 中野亮
2. 発表標題 ヤガ類の飛翔特性とコウモリ回避行動、そして超音波コミュニケーション
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 中野亮
2. 発表標題 合成超音波を用いたガ類害虫の防除
3. 学会等名 第18回RIBSバイオサイエンスシンポジウム
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 三代 浩二、外山 晶敏、中野 亮
2. 発表標題 防除圧の異なる果樹園における黄色粘着トラップへの土着天敵類誘殺数の比較
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 Ryo Nakano
2. 発表標題 Use of artificial ultrasounds for moth pest management
3. 学会等名 16th Invertebrate Sound and Vibration Meeting (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ryo Nakano
2. 発表標題 Use of artificial ultrasounds for moth pest management
3. 学会等名 NARO International Symposium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ryo Nakano, Akio Ito, Ikuo Matsuo
2. 発表標題 Artificial ultrasonic pulses repelling moth pests
3. 学会等名 The 4th Annual Meeting of the Society for Bioacoustics (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 中野亮
2. 発表標題 カ類の求愛超音波に見られる音圧と長さのトレードオフ
3. 学会等名 第62回 日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中野亮
2. 発表標題 果実吸蛾類の超音波忌避行動
3. 学会等名 令和元年度果樹茶業研究会「常緑・落葉果樹病虫害研究会 虫害分科会」
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ryo Nakano
2. 発表標題 Applied Bioacoustics: the ultrasonic flight disruption and other ecological aspects in moths
3. 学会等名 The 6th Annual Meeting of the Society for Bioacoustics (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中野亮
2. 発表標題 チョウ目害虫を超音波で防除する
3. 学会等名 SIP（戦略的イノベーション創造プログラム）「次世代農林水産業創造技術」「持続可能な農業生産のための新たな総合的植物保護技術の開発」研究成果発表会ならびに令和元年度農作物病害虫セミナー（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中野亮
2. 発表標題 ヤガ類の超音波を用いたコミュニケーションと捕食者回避戦略
3. 学会等名 第64回日本応用動物昆虫学会大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔出願〕 計0件

〔取得〕 計1件

産業財産権の名称 果菜類栽培施設へのチョウ目害虫の飛翔行動を合成超音波により阻害する方法	発明者 松尾行雄、中野亮	権利者 同左
産業財産権の種類、番号 特許、第6644299号	取得年 2020年	国内・外国の別 国内

〔その他〕

<p>コウモリの超音波でガの侵入を阻止 - イチゴハウスでの産卵を9割以上も抑制 - https://www.affrc.maff.go.jp/docs/press/at_tach/pdf/191224-3.pdf</p>

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