

植物防疫

昭和四十六年八月二十五日
昭和二十四年九月三日
第三行刷
（毎月一回三十日発行）
種郵便認可



特集 昆虫の感覚

1971

8

VOL 25

NOC

果樹・果菜に

■有機硫黄水和剤

モナックス

りんご…うどんこ病・黒点病の同時防除に
■有機硫黄・DPC水和剤

モナックス-K

ゴールデンデリシャスの無袋化に
■植物成長調整剤

被膜剤 **サビナック**

■ジネブ剤

ダイファア 原体

■ファーム剤

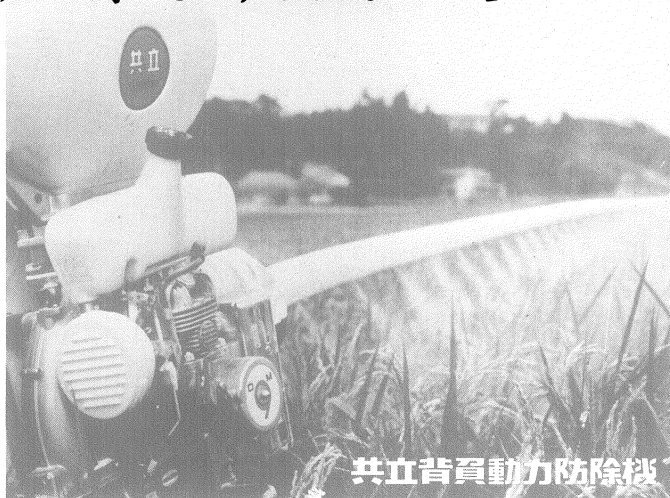
ナックメートF75

大内新興化学工業株式会社

〔〒103〕東京都中央区日本橋小舟町1の3の7

うまい米づくりは、まず防除から……

共立背負動力防除機DM-9は、最新の農薬散布法である粒剤・微粒剤・粉粒剤（ゴマシオ）散布が20m、30mの粉粒ホースを使ってムラなく、均一に行なえます。



共立背負動力防除機

農牧林業の装置化・システム化に奉仕する……



共立エコー物産株式会社

〒160 東京都新宿区西新宿1-6-8(星和ビル) ☎03(343)3231(大代)

省力農薬を追究する



『らく 楽しんで、おいしい米づくり』

「ひとまき3得」のキタジンP粒剤ならできます—

効力・省力・うまい米

もんがれ病、小粒きんかく病に効く…いもち水面施用剤

■一回散布するだけ…キタジンP粒剤は効きめを永く保ちます。一回散布するだけで、茎葉散布の二〜三回の効果があり、大幅に省力化できます。

■機械刈りに適合…キタジンPは稲を丈夫に育てます。そのため倒伏を防ぎ、バインダーでの刈取りも非常に楽になります。

■おいしい米が穫れる…いもち病のほか小粒きんかく病、もんがれ病、害虫などの被害もおさえます。そのため米がきれいになりおいしい米がつくれます。

(もんがれ病・小粒きんかく病に適用拡大しました)



水稻病害総合省力

キタジンP®粒剤

新しい技術・新しいサービス



クミアイ化学工業株式会社

本社 東京都千代田区大手町2-6-2 〒100

舞上りのない
新しい農薬



サンケイ化学株式会社

種子から収穫まで護るホクコー農業

うまい米づくりに協力する



お求めは、お近くの農協へ



●安全なイモチ剤

**ホクコー®
カスミン**

◆ツマグロヨコバイ・ウンカ類に

マクバール® 粉 剤

◆各種野菜—きんかく病・はいいろかび病
も も—はいほし病
いんげん—きんかく病に

スワックス® 水和剤30

◆施設園芸用

ナス・キュウリのきんかく病、はいいろかび病に

スワックス® くん煙錠



北興化学工業株式会社

〒103 東京都中央区日本橋本石町 4-2
支店: 札幌・東京・新潟・名古屋・大阪・福岡

植 物 防 疫

第 25 卷 第 8 号
昭和 46 年 8 月号

目 次

特集：昆虫の感覚

昆虫の感覚序説.....	桑原万寿太郎.....	1
ハエの味覚.....	白石 昭雄.....	10
昆虫の聴覚.....	{勝木 保次..... {柳沢 慧二.....	21
複眼の機能.....	山口 恒夫.....	29
異種感覚の統合.....	立田 栄光.....	38
新しく登録された農薬 (46. 6. 1~6. 30).....		48
中央日より.....	9, 28, 37, 46 人事消息.....	50
換 気 扇.....		37



世界にのびるバイエル農薬 今日の研究・明日の開発



特農・農薬研究所

日本特殊農薬製造株式会社
東京都中央区日本橋室町2の8

決め手がある殺虫剤



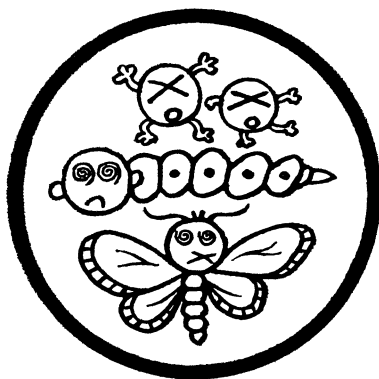
武田薬品

パダン[®]

水溶剤・粉剤・粒剤4

その1

ニカメイチュウの幼虫・成虫・卵のどの時期にも強い殺虫力があります。



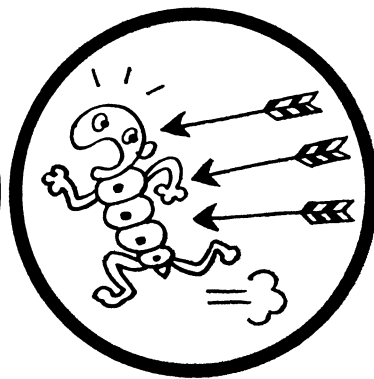
その2

他剤に抵抗性のついたメイチュウにもよく効きます。



その3

速効・残効・浸達性の三つの特性が総合的に働きます。



(稲)のニカメイチュウ・イネツトムシ・イネアオムシ・コブノメイガ・シガラセンチュウ
イネドロオイムシ
(はくさい・かんらん)のアオムシ・コナガ、(茶)のチャノホソガ・ミドリヒメヨコバイ
(柿)のヘタムシ(小豆)のフキノメイガ等の重要害虫に有効です。

- ニカメイチュウとツマグロ
ウンカ類の同時防除に

パダン[®]サイド
パダン[®]ナック
パダン[®]ボール

- ニカメイチュウといもち病の
同時防除に

パダン[®]ジン
粉剤

メイチュウに効果の強いパダンといもち病に効きめのあるキタジンPの混合剤です

- いもち病防除のホープ

武田ラブサイド[®]
水和剤・粉剤

昆虫の感覚序説

九州大学理学部生物学教室 ^{くわ}桑 ^{ばら}原 ^{ますたろう}万寿太郎

I 動物にとって感覚とは何か

昆虫も含めて動物は地球という自然環境の中で、他種あるいは同族個体との諸々の関係をもちつつ、自己、さらには己が種の自己同一性を維持し続けている。生体の特性というものは、広い意味でまさに以上のことの中にあり、そのメカニズムを知ろうというのが生物学だといえるであろう。

ここにいう感覚という現象も動物のそのような特性にかかわるメカニズムの一面としてとらえられる。われわれ自身について感覚といえば、意識にのぼるできごととしてまず把握されるのは当然であるが、生物学で、動物一般さらに広く生体一般について感覚ということがいわれる時、それは全く自然科学の対象としてとらえられるのではなくてはならない。

動物が、常に変化する外界の諸条件に対処して行動しうするためには、まず必要条件として、外界ならびにその変化に関するなんらかの情報を得ることがなければならぬ。その情報を感覚情報とよぶのである。

現実にはそれは神経系をもつ動物についていえば、受容器 (receptor) によって、外界の刺激が受容され、求心性神経 (afferent) のインパルス (impulse) に転換され、中枢神経系 (central nervous system, C. N. S.) に送りこまれる情報である。C. N. S. の中でこの情報は情報処理され、その結果、特定の行動型をコントロールする中枢の活動を解放したり、抑制したりすると考えられる。今ここで「昆虫の感覚」という時、それは以上のような意味で行動系が解放されるきっかけとなるメカニズムを意味する。生物学的に動物の感覚と称するものは、広い意味での行動反応を通してのみ知りうるものである。

近来、電気生理学 (electrophysiology) の発達によって、各種の受容器からの afferent の活動を現実にとらえることができるようになった。それはいいかえれば、afferent の信号を盗聴できるようになったということで、感覚情報の処理機構の解明にとって比類なき大きな貢献である。

しかしながら、それによってある刺激の質的弁別を可能にすると考えられる情報の機構が発見され、その動物のその刺激の質的弁別の可能性が示唆されたとしても、

最終的に行動的には弁別することができないということが立証されれば(行動実験的に)、その動物が感覚的にその刺激の質を弁別しているとはいえないのである。たとえばを脊椎動物での例をとってみる。

ネコの網膜を調べると、相当数の錐体 (cone) が存在し、相互に刺激光に対しての分光感度 (spectral sensitivity) を異にする要素の存在を推定しうる事実が電気生理学的に得られているのであるが、学習実験で色彩弁別能を調べられた結果はいずれも、否定的である。この場合やはりネコは色盲であると判断するより他ないわけで、そのような末端機構があるにもかかわらずなぜ色盲なのかということが感覚情報処理の機構の問題としてあらためて提示されることになる。こと昆虫に関してもその事情は同じである。感覚情報処理機構の解析は、行動解析と電気生理学的解析と受容器ならびに中枢神経系の微細構造の解析とが併立して初めて成果を挙げうるものである。

昆虫というものは、環境に対する適応のきわめて強い動物であり、地上のほとんどあらゆる環境にみ出だされ、その種の数も、昆虫を除く他のすべての動物の種の総和の何倍にもなるほど多い。住家も食性もきわめて雑多で、食性の特異性も強いものが多い。無脊椎動物の中で昆虫はもっとも感覚器のよく発達した仲間であるということは、以上の現実と無関係ではないはずだし、また、感覚生理学的研究の対象としても非常に重要である。害虫のコントロールの面からも、感覚生理学的な着目の重要性は今後急激に増大すると考えられる。

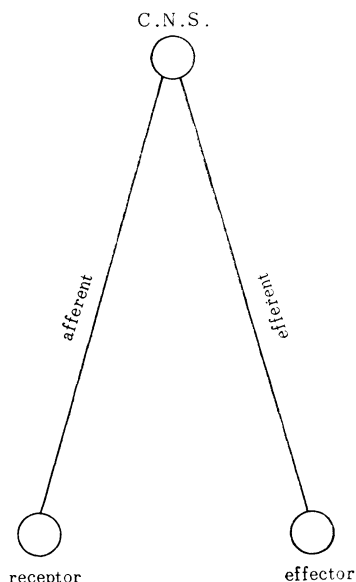
II 感覚生理学

以上に述べたような意味での感覚情報の処理機構を解析するのが、感覚生理学である。かつてはそれは学習法などを主体とするいわゆる行動実験にたよったので、心理学的色彩の払拭されにくい点があったのであるが、現在電気生理学的手法や電子顕微鏡的技術も導入されて、生理学として確立されてきたといえるであろう。

感覚生理学というものは、感覚器の生理学と理解されてはならない。感覚生理学は行動解析に連らなくてはならないのである。感覚の種の弁別とか、解像の能力とかいうことは、何といってもまず第1に感覚器の種類や構造によって制約されるわけであるから、その構造、機能

の解析が感覚生理学にとって重要であることは言をまたない。とはいえたえば昆虫の複眼の光学系の裏面にフィルムを密着させて写真を撮ると、ある程度の解像を示す写真がとれるから、昆虫にはその程度の解像力があると推定したり、もっとひどいのは、個眼のレンズ系が結像するからといって、個眼が解像するといった推論を下したりするのはほとんど意味がない。感覚器の機能というものは、神経要素、なかんずく中枢神経系との関連をはなれては生物学的意味はもたない。1個の個眼を形成する数個の視細胞から発する各神経繊維は、個眼当たり2本のいわゆる *long fiber* を除いては、通常第1の視神経節 (*lamina ganglionaris*) で1個のニューロンにシナプスして単一の情報に統合されてしまう。したがって構造上からも、個眼内部での解像などということはちょっと考えられない。2本の *long fiber* は偏光の振動面の分析とか、色彩弁別などに役立つのであろうが、第2視神経節以下の微細構造は目下研究は進行中でこれからの問題である。そして昆虫でいえば3個の視神経球を通して脳に入る単一繊維について調べると、それらの活動は決して、ある特定の個眼の刺激に1:1の対応を示すといったものではない。詳細は本特集の中でも述べられるであろうが、単純な意味で複眼をモザイク眼とよぶような考えは通用しないのである。

感覚生理学の対象となる現象の全体は図示すれば第1図のようなことになろう。感覚器の中で、適刺激 (*adequate stimulus*) は受容器細胞 (*receptor cell*) によって



第1図

受容され、刺激効果は求心性神経 (*afferent*) のインパルス信号に転換されて中枢神経系に送りこまれる。昆虫の中枢神経系といえ、頭部にあるいわゆる脳と、それと左右の *commissure* でつらなる咽頭下神経節 (*suboesophageal ganglion*) と胸部に3対、腹部に各節1対ずつ存在し互いに、梯子状に神経で連絡され、咽頭下神経節ともつらなる、各神経節が主体である。

中枢神経節には、多数のニューロンが存在し、互いに複雑なシナプス結合をして回路網を形成する。ニューロンには自らが興奮すると、インパルスを生じ、軸索末端が次のニューロンとシナプス接合をすると、次のニューロンを興奮させる興奮性ニューロンと、逆に相手ニューロンの興奮を抑制する抑制性のニューロンとがある。その違いはシナプスで、繊維末端から放出する物質の相違によることは周知の事実である。興奮性ニューロンは繊維末端から興奮性物質を出し、後シナプス膜 (相手ニューロンの膜) を脱分極してインパルス発生に導き、抑制性ニューロンは繊維末端から抑制物質を出して、後シナプス膜を過分極してインパルス発生を抑制するのが一般である。1個のニューロンには、興奮性、抑制性の多数のニューロンがシナプスしており、さらに脱抑制的に働くニューロンも加わり、それらの効果の代数和によってインパルスを出すか出さないかが決められるわけで、きわめて可変性にとんだ、1, 0システムの回路網が形成されているわけである。その結果としてきわめて変化にとんだ *path way* のパターンが形成される。また、昆虫の中枢神経系にはいろいろの神経分泌細胞 (*neurosecretory cell*) が存在し、これらが回路の中で役割を果たすことも忘れられてはならない。

このような複雑な回路の中で、ある固定的な運動型の中核の活動が *trigger* されると、その機構の中で、連鎖的に一定の時間的パターンに従って、適当な筋なら筋へ出力信号が遠心神経 (*efferent*) を経て次々に送り出されることになるが、この場合一つの筋が活動すると、その結果が特殊の受容器に受容され、その *afferent* は中枢へフィードバックされ、次の筋への *efferent* を規整するといった自動制御機構で協調的な運動が完成される例も多いのである。

一つの走性的反応に関してでもこのような刺激反応系が完全に解析された例は昆虫などではまだほとんどないといってもよいのが現状ではあるが、微小電極法の発展に伴い、その解析の可能性は十分開けている。

III 受容器 (receptor)

以上の記述の中に受容器という語が出て来たのである

が、それは感覚器の中で直接に刺激を受容する細胞（受容器細胞といえば明瞭である）を意味することもあり、その細胞の中の刺激受容の局所をさすこともある。たとえば複眼の個眼 *retinula* を形成する視細胞を受容器という場合もあるし、また、視細胞の一部が特化して形成される、*rhabdomere* の *microvilli* が、直接 *photon* を吸収する局所であるという意味で *receptor* とよばれる場合もある。

受容器はそれぞれ適刺激 (*adequate stimulus*) をもち、それに対しておどろくべく低い閾値をもって応ずるのであるが、昆虫でいえば受容器細胞はすべてそれ自体 *neurone* であって、脊椎動物の味細胞 (*taste cell*) などのように表皮細胞から転化して、*afferent* のシナプスを受けているといったもの (*secondary sensory cell*) はない。すべて中枢へ向かって直接に軸索 (*axon*) を送っていると考えてよい。

受容器細胞の膜は、静止の状態では膜の外表面が電気的に正になるように分極しているのが通常で、適刺激をうけて興奮するということは、その刺激の強度に応じた脱分極をすること (*depolarization*) であると一般的にはいってよい。それは膜外の無機陽イオンの透過性を増大することで、細胞の外から内に向かう電流（陽イオンの流れ）を生ずることで、この電流は当然細胞のどこかで膜を内から外によぎって流出することになり、その結果としてその場所にインパルスが発生するのである。

生体の受容器の閾値は一般にきわめて低い。ヒトの視細胞は1細胞に1 *photon* (光量子) が吸収されると1分子のロドプシン分子が分解し、それによってその細胞からの信号が出されると計算されている。昆虫でもヤガの雄が遠方風上にいる雌の性物質に反応するといった場合にも、やはり1分子によって一つの細胞からの信号が送り出されるくらいのことになるはずである。このような閾値の低さというものは、受容器の膜はあらかじめ分極していて、適刺激というものは、それを脱分極させる引金にすぎないという事情によるものである。

刺激によって *receptor* の膜に生ずる電位の変化は受容器電位 (*receptor potential*) といわれ、昆虫受容器では受容器電位はすなわちインパルスを発生させる発生電位 (*generator potential*) と考えてよいと思われる。

神経繊維を伝導する情報はインパルス以外にはない。そしてインパルスの大きさは *all-or-none* の法則に従うので、その大きさによって刺激の強さを伝えることはできないが、ただ刺激の強さが増大すると、インパルスの頻度が増大する。つまり神経繊維はインパルスの頻度をもって刺激の強さを伝える、頻度暗号 (*frequency code*)

といわれるものである。そして受容器は持続的な刺激効果を *digital* な神経信号にかえる転換器 (*transducer*) である。

神経繊維の信号は上述のとおり、強さの情報しか送らない。質の違いはいくつかの異なる要素によって運ばれる。簡単な例でいえば、昆虫の化学受容毛の中の糖受容器が、ショ糖やグルコースの分子で刺激されれば、糖受容器の繊維によって信号が中枢に運ばれ、吻伸展をリリースするし、塩受容器が Na^+ や K^+ で刺激されれば同じく信号が中枢に運ばれて、それは吻反射には抑制的効果を示すのである。光受容器の場合だと、昆虫複眼の視細胞にも分光感度の異なる何種かの細胞が知られており²⁾、同一の光に対するそれらの要素の送りだすインパルス頻度の違いの組み合わせが、中枢機構の中でよみとられるのであろう。

受容器は一般にその適刺激によって、①光受容器 (*photoreceptor*)、②化学受容器 (*chemoreceptor*)、③機械受容器 (*mechanoreceptor*) などにわけられる。湿度受容器 (*hygroreceptor*) とか、熱受容器 (*thermoreceptor*) とか上の分類に入れにくいものもある。

IV 昆虫の感覚器

1 化学受容器 (*chemoreceptor*)

われわれは眼の動物に属するといわれるが、下等動物にとっては、形の把握ということは困難なことである。同じ物でも見る向きによって形が違うといったこともある。昆虫では、食草や配偶個体の確認にあたっては化学感覚が主体的役割を果たす。

化学受容というのは、われわれにとっては嗅覚 (*olfaction*)、味覚 (*gustation*)、共通化学感覚 (*common chemical sense*) の三つに分けられる。動物一般について、この分け方を適用するにはいろいろ困難や不都合があるのであるが、行動学的にはこの分け方は一応便利である。嗅覚というのは、媒体中に希薄な物質粒子が分散してくるのを感じ、遠方にある餌や生物を知る感覚で、閾値はもっとも低い。味覚は接触によっておこされる感覚で、物が食えるか食えないかなどの判定に役立つ。閾値は中等度である。そして最後の共通化学感覚というのは、ホルマリンの蒸気が目にしみるといったようなもので、閾値ははなはだ高く、質の弁別を欠く。これは回避反応につらなる。

昆虫について以上の分け方をあてはめてみると、嗅覚に類するものには、触角や口器のひげで受容されるものが対応し、味覚類似のものは、口器表面、口の内部、肢の附節、産卵管の表面などにみられ、同一モダリティー

に属するとは考えられない点が多い。跗節刺激では *acceptable* なものが、吻の刺激では *rejectable* であるといった例もあるのである。

昆虫の化学受容器は、一般的にいえば、基部が非常に薄いクチクラで表皮クチクラにつらなり、ソケット状にはまり込んだ形になった中空の毛状器官である。毛の壁は比較的薄いクチクラであるが、先端に小孔があることが電顕像から知られる。この中空には体液がつまっているが、その中に数本の神経繊維が入り込み、先端の小孔付近まで達している。この神経繊維末端が受容器である。受容器細胞の本体は、第2図に示したように下方にあり、中枢側に軸索を送っている。

接触化学受容器の場合には、この毛の先端にガラス毛細管に糖溶液などをつめたものをかぶせると、毛の側壁に小孔をうがって、そこにあてがった微小電極によって、先端部の膜の脱分極（受容器電位）と、それにのるインパルスが記録される。刺激を受容してデンドライトの先端が脱分極すると、電流が細胞内に流れこみ、基部に近いところで、細胞外に流出してインパルスを発生し、中枢側に伝導すると同時に先端にも伝導してくるのが、電極にとらえられたのである。

嗅覚の感覚毛もほぼ同様の構造をもっている。接触化

学感覚毛だと、入りこんでいる受容細胞の数は数本で、塩受容器、糖受容器、水受容器などを確認しうが、嗅覚器の場合には非常に多数が入りこんでいて、個々の受容器のインパルスの同定は困難である。おそらく接触受容の場合に比べて、受容器の種類も多く、においのほうがはるかに弁別が多彩であることと関連するのであろう。しかし、切り離された触角で、ガの類などで基部と先端との間で EAG (electroantennogram)⁴⁾ とよばれる総和的な記録が得られ、カイコ蛾の雄の触角は雌の出す性的誘引物質ボンビコール (Bombikol) およびそれと類似の物質にだけ顕著な反応を示すことが確かめられた。

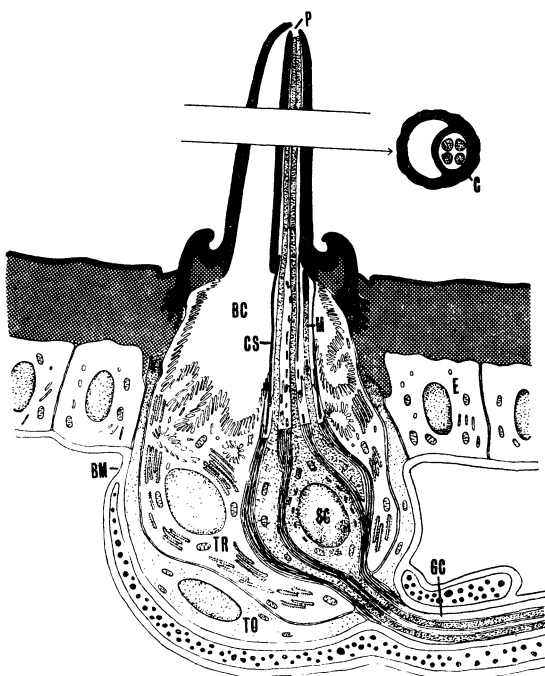
2 光受容器 (photoreceptor)

昆虫の光受容感覚器には二つの種類があり、一つは複眼 (compound eye) という個眼 (ommatidium) の集合体であり、他の一つは単眼 (ocellus) とよばれるレンズ眼である。単眼には *dorsal ocellus* とよばれ、成虫の副眼として通常3個が三角形を形成して複眼の間に存在するものと、*stemmata* または *lateral ocellus* といわれる幼虫の眼とがある。

前者の視細胞は複眼の個眼にみられるものと、よく似ているが、レンズの焦点は網膜層よりずっと深く、網膜層には像は結ばれない。これは像を見る眼ではなく、中枢神経系の鼓舞器官であり、これが光を受容することによって、脳の一般的活動性を高めるのだといわれて来たが、最近では電気生理学的にもいろいろの点から確認されつつある。単眼神経は普通暗黒下で自発放電しているが、光を受容すると抑制されることが知られている⁵⁾。後者は幼虫の体側にみられるもので、これはむしろ成虫の複眼に対応するもので、視覚の役をするものであろう。

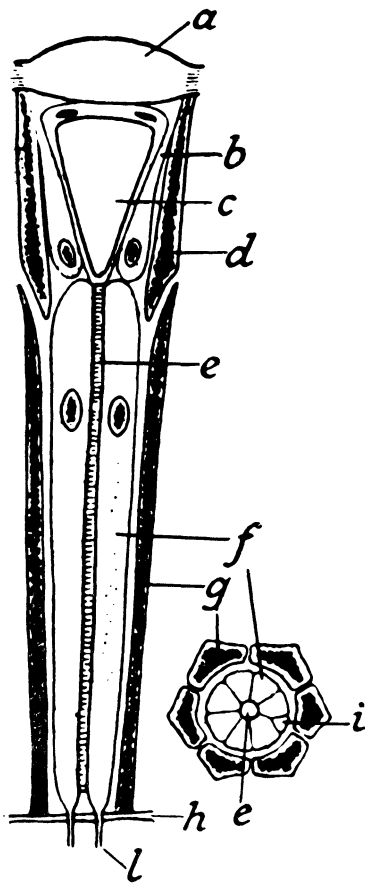
複眼は多数の個眼 (数千から数万に達する) が互いにその光軸を多少ずらして、表面が球状になるように集合したものである。表面からみると網目状にみえるので、*facet eye* の名称もある。個眼の構造は第3図に示したようなものである。複眼には連立像眼 (*apposition eye*) と重複像眼 (*superposition eye*) との二つの型があり、前者は各個眼が色素細胞で仕切れられ、隣接個眼に入った光束が入りこまないような構造をもち、後者は視細胞層 (小網膜 *retinula*) が円錐晶体から離れており、屋間視では色素細胞で前者のように各個眼が仕切られているが、薄明視では色素細胞の色素粒子が一側に凝集して、隣接細胞からの光の入射をゆるしている。前者はトンボやハチのように屋間活動する多くの昆虫にみられ、後者はガなどのような夜光性昆虫や甲殻類にみられるものである。

1 個の個眼の視細胞の数は8個が基本であるが、各視



第2図 昆虫化学感覚毛模式図

SC: 受容器細胞, M: 機械受容器, CS: 化学受容器

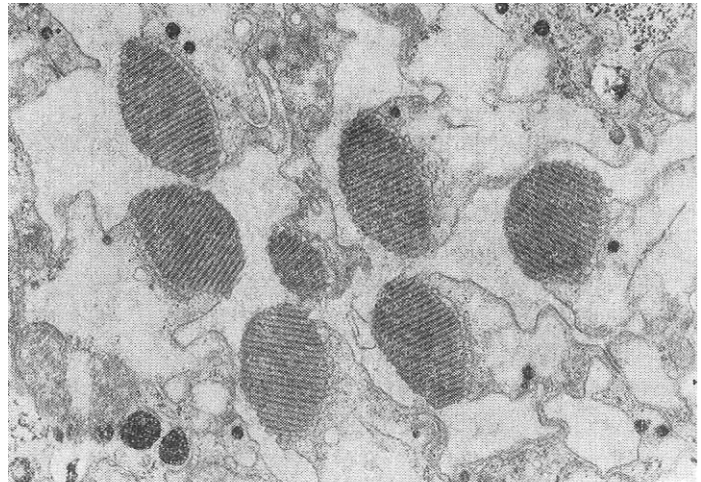


第3図 複眼の個眼模式図

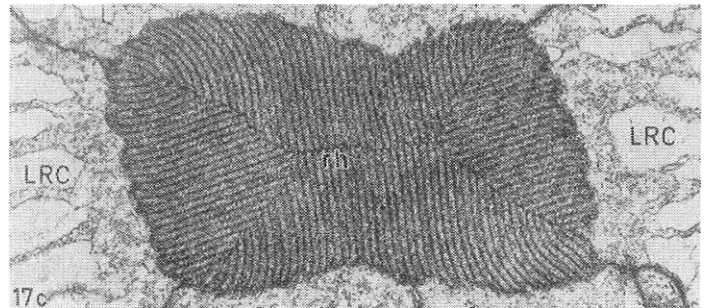
a : 角膜レンズ, b : 角膜レンズを作る細胞, c : 円錐晶体, d : 色素細胞, e : rhabdome, f : 視細胞, g : 色素細胞, h : 基底膜, i : 神経繊維

細胞は、個眼中軸の方向にきわめて細い microvilli という管を出し、これらの管はびっしり配列して、管の長軸方向に直角な断面でみると、蜂窩のような構造にみえる。この管の壁に視物質の分子が軸をそろえて配列しており、これが光受容の場であり、また、偏光分析の場所であると考えられている。その視物質に関しては多くの昆虫でレチナール1 (retinal 1) の存在が認められており^{6),7),8)}、ゴキブリの抽出液にロドプシン (rhodopsin) の存在が認められている⁹⁾。

microvilli が形成する構造を rhabdomere といい、各視細胞の rhabdomere の融合した構造を rhabdome という (第4図、第5図)。ハエの rhabdomere のうち、中央のものは2個の融合したものであり、第4図では明らかでないが、microvilli の方向が直交している。これ



第4図 ハエの個眼の rhabdomeres (約×12,000)



第5図 ミツバチ雄の rhabdome (×14,000)

が前述の long fiber を出す細胞にあたるのであろう。

複眼の表面に電極をおいて ERG (electroretinogram) が得られるが、それには角膜側が負になる単相のものを示す種と、正の On 効果と負の Off 効果とを示す二相性のものを示す種とあり、前者は 40~50/sec といった“ちらつき融合の頻度”(flicker fusion frequency) を示し、後者では 200~300/sec といったきわめて高い $f \cdot f \cdot f$ を示す。前者はゴキブリ、バッタ、トンボ幼生などにみられ、後者はハエ、トンボ、ハチなどよく飛ぶ昆虫にみられる¹⁰⁾。前者を“おそい型”，後者を“はやい型”とよんでいる。しかし、中¹¹⁾は昆虫視細胞に細胞内電極を挿入して受容器電位を直接測定することに成功した。その結果は ERG で fast type のものも slow type のものも単純な脱分極をおこすことが立証された。複雑な ERG は中枢からのフィード・バックによるものもふくまれているのであろう。

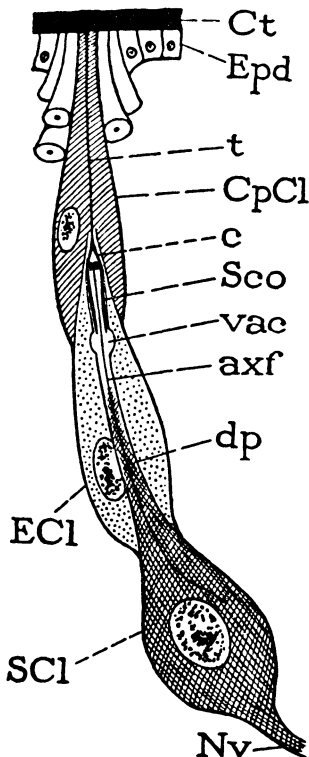
昆虫の色彩弁別能については有名な v. FRISCH の学習実験以来いくたの研究により、ミツバチではほぼヒトのそれに近い色彩弁別能が認められ、三原色説があては

まることが明らかにされている¹³⁾。その後細胞内電位記録の方法によって、分光感度の異なる何種かの細胞の存在が確認されている。

3 機械受容器 (mechanoreceptor)

昆虫の機械受容器の中で第1に注目すべきものは弦音器官 (chordotonal organ) である。これは昆虫の体表クチクラの一部が、他の部に対して相対的に動く場所に存在し、第6図のような構造をもち、受容細胞の一端は基部クチクラの内面に靱帯で付着し、そのデンドライトの先端が可動クチクラとの関節膜に付着していて、クチクラ部分の相対的な動きによってひばられたりゆるめられたりする機械刺激をうけてこれを受容する。関節などの動きの情報を伝える内部感覚 (proprioceptive sense) の働きが多いのであるが、コオロギ、セミ、キリギリス、ヤガなど聴覚のための鼓膜器官 (tympanal organ) をもつものでは、鼓膜の裏面に弦音器が付着して音刺激の情報を送る。

多くの昆虫の触角第2節に存在し、鞭節 (funiculus) との関節膜に付着している JOHNSTON organ といわれる



第6図 弦音器模式図

Ct: 体表クチクラ, Epd: 上皮細胞, SCI: 受容器細胞, Nu: 神経繊維

ものは弦音器が輪状に集ったもので、ミツバチではたとえば飛翔中に他動的に方向をかえられた時これを知覚し、定位に役立っていると思われる¹⁴⁾。その他力では触角に生えている毛の音波への共鳴を第2節と第3節との間の関節膜に捕えて JOHNSTON organ で受容するといわれる。

昆虫の触覚の器官は毛状感覚器である。前述の化学受容器のようにソケットをもって体表についている。化学受容器より壁が厚く、先端の孔はない。受容器細胞のデンドライトは毛の基部に近いところで壁に付着し、毛の動きを受容する。化学受容器にもたいていの場合このような受容器が基部に付着し、感覚毛自体の動きを受容する。

このような触覚毛は、肢などの関節部に対称的に生えていて、関節の動きの情報を送る。歩行などの運動の協調に役立つフィード・バックの情報を送る場合もあり、頭部の胸部と接する面に対称的に存在して、頭部に対する胸部の位置の変化の情報を送り、飛翔中の体位の平衡をとったりたとえばカマキリが、頭を獲物に向けた時胸部に付着している捕獲肢 (前肢) を数ミリ秒というはやさで獲物にねらいを合わせる、その調節に役立っている。また、ミツバチが、垂直の巣面で、収獲ダンスをおどる時、重力方向を太陽の方向と読みかえて、それに対する餌の方向に向かって直線を描く。その時の体軸の重力方向に対する角度の調節にも、これが役立っている。

4 その他の受容器

昆虫が optimum な温度を選ぶ例はたくさん知られている。ミツバチでは水の蒸気を条件刺激とする条件反射も成立する¹⁶⁾。受容器を適確にきめることは困難な場合が多いが、ミツバチの場合にも触角にあることは確かである。これが、水に対する chemoreceptor であるのか、蒸発による熱の放出を受容する thermoreceptor であるのか問題であるが、いろいろの知見があって、まだはっきりしたことはいえない^{17), 18), 19), 20)}。温度受容器は体表一面にあるらしく思われる。

その他時間の感覚といったものが考えられる。ミツバチの時刻学習やゴキブリの概日周期 (circadian rhythm) で知られるようなものであるが、これは局在する受容器ということではつかみにくいと思われる。ただし、外界のリズムとは独立の内的要因としての周期性というものは動物の行動を対象にすると、きわめて重要なものでありそれについては後に述べる。

V 感覚と行動

以上に感覚の基本について述べて来たのであるが、感

覚と行動との関連についていろいろの問題がある。

1 リリーサー (releaser)

信号刺激 (sign stimulus) という言葉がある。いわゆる ethologist の中には, releaser (解発因) と sign stimulus とを区別して用いようという人もある。筆者は生理学的な立場からそれはしない。動物が社会生活の中で同族仲間のある特性によって、与えられるものだけを餌や敵から与えられるものと区分する必要はメカニズムの上からは必要がない。ある特定の生得的行動型の中樞が、特定の刺激または、刺激のパターンによって trigger される時、その刺激要因を releaser とか、sign stimulus とかいうのである。sign stimulus というと、receptor の adequate stimulus などの意味の stimulus と混同されやすいが、releaser は stimulus pattern である場合も多いのであるから、一般にリリーサーとよんだほうがよいかもしれないと考える。何種かのリリーサーが同時に働いて総和的效果を示す例も多く知られている。

ともかくリリーサーとか信号刺激とかいう考えの根底は、既にいったような、一連の協調運動から成るある生得的行動の中樞があって、今リリーサーとよぶ、その感覚情報がこの中樞を活性化する trigger (引き金) となるということにある。

リリーサーによって trigger される行動型には大別して二つのものがある。その一つは、たとえば餌を食うとか、雌と交尾するとかいったそれ自体で完結する一連の連鎖行動であり、他の一つは、appetitive behavior (探索行動) といわれるもので、それ自体はあたかも、ある完結行動 (consummatory behavior) のリリーサーを探し求める合目的 (purposive) な行動ともみえるものである。しかし、それは実は、結果においてリリーサーをみつけるチャンスを増大するようなある移動運動 (locomotion) が trigger され、同時に完結行動のリリーサーに対する閾値が非常に低下するといったことを伴うにすぎないとみられる。たとえばまだ中枢神経系の発達もないヒドラがその触手で還元グルタチオンが水中に拡散してくるのを受容すると、触手がのびて大きくゆれ、口が開く反応がリリースされるが、触手への餌の接触が伴わない限り決して餌をのみこむ運動は表われない。ただ、接触により刺胞が発射されるその閾値は非常に低下しているのである。還元グルタチオンによってリリースされる反応は appetitive behavior であるといってよいであろう。昆虫の場合にも同じように考えて不都合はおこらない。

昆虫は食草をそのにおいて弁別し、誘引される場合が多いのであるが、その場合そのリリーサーが、その植物

に種特異的に存在するものであれば、種特異的な選別が行なわれることになるし、もしある程度広く分布する成分がリリーサーであれば、それだけ広い範囲のものを食うことになる。バッタなどはほとんど何でも食うのであるが、バッタにとっては今まで述べた例のようにそれ自体は栄養価をもたないある特殊な物質がリリーサーになるのでなく、糖がそのままリリーサーなのである。糖は食性の特異性の強い場合においても、いったん trigger された食餌反応を持続させる効果をもつことが多いのであるが、普通なものでは、もっと特異なリリーサーがなければ食餌反応が trigger されないということである。

食草の限定には、もう一つリリーサーとは反対にある物質が忌避させるという例もあるわけである。ほとんどの草に含有されるあるものがリリーサーとなるので何でも食うがある忌避物質がふくまれていると、その抑制的效果のほうがちか勝って、それは食わないということがある。

昆虫のリリーサーについて述べる時、忘れることのできないのはフェロモン (pheromone) のことである。フェロモンという語は比較的新しいのであるが、古くから体内の内分泌器官で血液中に放出され、体内に全体的な反応を表わしたり、体内のはなれたところに顕著な反応をおこさせたりする物質をホルモン (hormone) とよんできたわけであるが、たとえば、昆虫の性物質のように、雌の分泌器官から体外に放出され、空気を媒体として、遠くはなれた雄に大きな効果をひきおこすようなものをフェロモンとよぶようになった。つまり他個体に作用して効果を及ぼす物質である。

ヤガが1マイルも風下から、風上にいる雌の存在を知って集ってくるということに、BUTENANDT は著目し、多数のカイコからこれを抽出することを試み、ついにその活生物質を単離し、前にもちょっと述べたボンビコール (Bombykol) という名を付けた²¹⁾。この物質は雄のカイコ蛾にはげしい性行動をリリースするのであるが、D. SCHNEIDER⁴⁾が遊離した触角から、この物質で刺激した時だけ、はげしい EAG の反応が出ることをみたことは既に述べた。

このようにある物質だけが特異的に作用して、ある行動反応をおこすという時には、どうしても、全く特異的にその物質にだけ反応する receptor が必要であると考えられる。ところが一般に嗅覚の化学受容毛は、味覚受容毛と異なり、1本の受容毛に非常にたくさんの受容細胞が入りこんでいる。それはおそらく、ミツバチで学習実験で確かめられているように²²⁾、非常に多くのにおいの種を弁別するということと関連があるように思われる

のであるが、数が多い故に1本1本の receptor 繊維の反応を弁別的に記録することは困難なのである。

昆虫のフェロモンはこの他にもいろいろ調べられている。性フェロモンでいえばマイマイガ (gypsy moth) についてアメリカで研究されて、有効物質の isolation に成功し gyptol と名付けられているし、ゴキブリのフェロモンについても研究がすすめられているが、このほうはまだ構造確定には至っていない。これら性誘引物質の研究は害虫防除の立場からもきわめて重要である。昆虫の世界ではフェロモンの果たす役割はいろいろで、ミツバチの女王物質 (queen substance) のように、ハタラクバチに経口的に伝えられて効力を発揮するものもある。この場合ハタラクバチへの効果とは、卵巣の発達をおさえ、また、女王蜂の存在を知らせて、巢内の秩序を維持させるのである²³⁾。

ミツバチやアリなどで、同一コロニーに属する個体の認知においてなされることについては顕著な事実がたくさんある。このような場合、おそらく同種の個体が共通にもつ何種かの物質に敏感で、コロニーによるそれぞれのそれぞれの濃度の割合のわずかの差が弁別されるといったメカニズムが推定される。イヌや人間が個別嗅を区別するなど、似たことであるかもしれない。色覚の弁別において、何種かの分光感度の異なる受容器からの、同一色光刺激に対する情報のそれぞれの強度の組み合わせのよみとりが推定されると似ている。

昆虫のリリーサーとしては、化学刺激が主要ではあっても、視覚的なものもいろいろある。たとえばヤゴは水中で小さい動くものによって攻撃、摂食の行動がリリースされるし、モンシロチョウは、雌の後翅の裏面の適当な紫外線反射によって誘引され交尾行動をリリースされる。この場合においては問題ではないらしい。

こまかい形態はリリーサーとはなりにくい。ミツバチの学習実験でも、輪郭の入組の度合 (Gliederung) の対比が弁別されるけれど、形そのものの学習はできないことが証明されている²⁴⁾。

2 行動と内的要因

行動の基本的メカニズムとして、生得的な中枢機構と、リリーサーとしての感覚情報のインプットを考えて来たのであるが、行動というものは、決して生得的、固定的な刺激-反応系 (S→R) の複合につぎるものではない。

まず第1に学習効果によって新しい行動形成が獲得される。ミツバチは訪花恒常性 (Blumenstetigkeit) といって、最初にたまたまレンゲならレンゲの花を訪れ、蜜を吸って帰る体験をもった個体は、その後少なくとも当分はレンゲの花しか訪れない。このことは花の側からい

えば同種の花粉だけもたらされる利得があり、ミツバチ側にしてみれば、花の構造に習熟し、直ちに蜜腺のありかを探しだせることになる。自然の妙といえるのであるが、これはミツバチが一度の体験でその花の色と香を学習することによる。生得的なりリーサーとは全く異なる事態である。

このように行動型には学習によって新たなものが獲得されていく一面があるが、それとは別に、いわゆる固定的反応といわれるものも、動物の内的要因によってかえられる事実を看過するわけにはいかない。この内的要因というものは、個体全体として表われてくるもので、飢えとか生殖腺の周期とか、24時間に近いいわゆる概日周期 (circadian rhythm) とかいったものにかかわるもので、多く周期的変化をもつもので、時々刻々に変わるものである。たとえば、チョウでもミツバチでも、跗節化学受容毛にシロ糖溶液などの刺激を加えると吻伸展の反応を示すわけであるが、飲むだけシロ糖液をのました直後には閾値はほとんど無限大に上昇しており、いかに高い濃度のシロ糖液で跗節受容器を刺激しても、吻伸展反応は示されない。しかし、時間がたつにつれ、徐々に閾値は低下し始める。そして1昼夜といったかなり長い時間の後に一定の最低値にまで下ってしまう。ハエなどでは、この閾値の低下とほぼ反対に歩行の活動性の上昇がみられる。心理学的な表現をかりれば、動因とか、motivation (動機づけ) とかいわれる現象に関係する事実であろう。

飢えの測定は、現象が多面的な内容をもっていて、非常に注意を要するのであるが (パラレルに進行している変化の中何を指標にとっていくかでかなり違った結果が出るので)、その生理学的解析は進んでいる。たとえば、ハエなどで crop がいっぱいになることはほとんど関係ないが、foregut に流入し始めると、糖が foregut の一種の化学受容器を刺激し、その情報は側心体にフィード・バックして、ホルモンの分泌をうながし、それが中枢神経系の吻伸展をコントロールする中枢の閾値を高めるといったシステムが、多角的な実験の結果から推定されている。さらに実証が必要なのではあるが、生理的に解析しうる現象であることにはまちがいない。

Circadian rhythm の解析はなかなか容易ではないが、これもまた、生理的周期であることにまちがいはない²⁵⁾。そして、その周期の位相によっていろいろ反応性の違いがあるのである。性的周期とリリーサーの有効性の変化など、脊椎動物については今更例を挙げて説明するにも及ばないであろう。昆虫ではそれほど顕著ではないけれども原則は同じである。内的要因 (endogenous factor) というものは、いたずらに神秘的に表現されるのが能では

ない。昆虫の本能的行動などは、ほぼ生理学的に解析されうるであろう。

文 献

- 1) R. GRANIT (1955) : Receptor and sensory perception. 4 : Yale University Press.
- 2) H. AUTRUM (1965) : in Color vision : Physiology and experimental psychology, J. A. Churchill.
- 3) 森田弘道(1968) : 化学受容 (情報科学講座 B・6・2) 共立出版.
- 4) D. SCHNEIDER (1957) : Electrophysiologische Untersuchungen von Chemo-und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori*. Z. vergl. Physiol. 40 : 8~41.
- 5) P. RUCK (1961) : Electrophysiology of the insect dorsal ocellus I. J. gen. Physiol. 44 : 605~627.
- 6) T. H. GOLDSMITH (1958) : Proc. Natl. Acad. Sci. 44 : 123.
- 7) J. J. WOLDEN, J. M. BOWNERS and I. J. SHEER (1960) : Biochim. Biophys. Acta- 43 : 531.
- 8) M. H. BRIGGS (1961) : Nature 162 : 874.
- 9) J. J. WOLKEN and I. J. SHEER (1963) : Exptl. eye. Res. 2 : 182.
- 10) H. AUTRUM (1950) : Z. vergl. Physiol. 32 : 176.
- 11) K. NAKA (1961) : J. gen. Physiol. 44 : 571.
- 12) K. v. FRISCH (1914) : Zool. Jahrb. Physiol. 37 : 1.
- 13) K. DAUMER (1956) : Z. vergl. Physiol. 38 : 413.
- 14) M. KUWABARA (1957) : Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. (Biol.)・1 : 13.
- 15) ——— (1957) : J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. Zool. 13 : 458.
- 16) L. M. ROTH and E. R. WILLIS (1951) : J. exp. Zool. 116 : 527.
- 17) V. LACHER (1964) : Z. vergl. Physiol. 48 : 587.
- 18) P. W. WINSTON and C. C. GREEN (1967) : Naturwissenschaften. 54 : 499.
- 19) G. C. DETHIER and L. M. SCHOONHAVEN (1968) : J. ins. Physiol. 14 : 1049.
- 20) F. E. KELLOGG (1970) : J. ins. Physiol. 16:99.
- 21) A. BUTENANDT, R. BECKMANTH and E. HECKER (1961) : Z. Physiol. Chem. 324 : 71.
- 22) K. v. FRISCH (1919) : Zool. Jb. (Physiol.) 37 : 1.
- 23) C. G. BUTLER, R. K. CALLOW and N. C. JOHNSTON (1959) : Nature 184 : 1871.
- 24) M. HERTZ : Z. vergl. Physiol. 8 : 694., ibid. 11 : 107. (1930), ibid. 14 : 629. (1931).
- 25) 桑原万寿太郎(1971) : 代謝 8 : 34.

中 央 だ よ り

— 農 林 省 —

○病害虫発生予報第4号発表さる

農林省は 46 年 7 月 26 日付け 46 農政第 2695 号昭和 46 年度病害虫発生予報第 4 号でもって、おもな病害虫の向こう約 1 カ月間の発生動向の予想を発表した。その概要は、①北日本でいもち病の多発が予想される。②紋枯病、セジロウンカ、イネツトムシ、コブノメイガ、ミカンハダニ、リンゴの斑点落葉病、カキノヘタムシガなどの発生がやや多くなる。③発生時期は概して平年並

である。といったものであった。なお、今回の予報にとりあげられた病害虫は下記のとおりである。

〔イネ〕いもち病、白葉枯病、紋枯病、ニカメイチュウ、セジロウンカ、トビイロウンカ、ツマグロヨコバイ、イネツトムシ、コブノメイガ、アワヨトウ、〔カンキツ〕かいよう病、黒点病、ヤノネカイガラムシ、ミカンハダニ、〔リンゴ〕斑点落葉病、モモシンクイガ、コカクモンハマキ、リンゴハダニ、〔ナシ〕黒斑病、黒星病、シンクイムシ類、ハダニ類、〔ブドウ〕晩腐病、〔カキ〕炭そ病、うどんこ病、カキノヘタムシガ、フジコナカイガラムシ、〔チャ〕コカクモンハマキ、チャノホソガ、カンザワハダニ

次 号 予 告

次 9 月号は下記原稿を掲載する予定です。

庭木のおもな害虫類	永沢 実・河合省三
斑点米とカメムシ類	長谷川仁・杉本達美
アズキ落葉病とその病原菌	成田武四・赤井 純他
トマトの ghost spot	岸 国平
作物の葉害とその要因	行本峰子・正垣 優

有機塩素殺虫剤の土壌残留と作物による吸収

川原 哲城

植物防疫基礎講座 生命表 (3)

巖 俊一

同

野その調査技術 (3) 村上 興正

定期購読者以外の申込みは至急前金で本会へ

1 部 180 円 千 16 円

ハ エ の 味 覚

ハエの摂食行動における化学感覚受容器の役割

九州大学理学部生物学教室 しろ 白 石 昭 雄

序

動物は外界のさまざまな刺激を受容する特別に分化した感覚器を持っているが、これらの感覚器のうち化学刺激に反応するものを化学受容器、とくに味覚などのように化学物質が水に溶けた状態で与えられたとき刺激が成立するものを接触化学受容器と呼んでいる。ヒトの舌の表面にもこの種に属する化学受容器が存在し、甘味、にが味、塩味、酸味などの味を感じることができる。しかし、ヒトの場合、外界の全情報量の約9割が視覚を通して入ってくるといわれているので、化学受容器からの情報それ自身は、生活する上にそれほど重要な役割を果たしていないと思われる。これに反して、今から述べるハエなどの昆虫の仲間では、これらの化学受容器が、個体保存、生命維持などに直接関与し、重要な役割を果たしていることがわかっている。しかしながらこれらの問題を取り扱った多くの実験は、化学刺激と昆虫の行動を直接定性的に結びつけた点では、重要な意味を持っているが、一步話を進めて特定の化学刺激と化学受容器の関係、化学受容器からの情報が中枢でどのように処理され動物の行動と結びついているかなどの問題を定量的に取り扱うという点では、まだまだ踏み込みがたりず、むしろ今後感覚生理学の分野で大発展をとげる研究分野といえよう。ここではアオブエ (*Phormia regina*) の摂食行動のうち、とくに糖水溶液の摂取反応に対する化学受容器の役割について最初触れ、その後その摂取反応を調節している体内の諸要因について述べる。なにしろ基礎データが不十分なので、現象を説明するために筆者の推論が入ることになると思われる。

I 電気生理的実験法

(受容器電位と活動電位)

化学刺激に伴う化学受容器の興奮現象を電気生理的方法を使ってとらえるには、普通 Side-wall recording 法が使われる (MORITA et al., 1959)。まず1本の化学感覚毛のなるべく先端に近い所にガラス微小電極を刺入する。ガラス微小電極のなかには前もってハエ用リンガー (BUCK, 1953) をつめておく。これを記録電極と呼んでいる。一方、白金線またはハエ用リンガーをつめたガラ

ス毛細管を肢の切り口、または唇弁の根本から刺入し不関電極として使用する。記録電極から導出された電位変化は直流増幅器を通して、陰極線オシロスコープに導びかれ観察、記録される。このような準備の後に、化学感覚毛の先端に直径約 80μ のガラス毛細管を使って、たとえば $0.25M$ シロ糖液を与えると受容細胞の興奮に伴う電気的変化が観察できる。第1図 (MORITA et al., 1959)

第1図 受容器電位とインパルス (MORITA et al., 1959)

A: $0.25M$ シロ糖刺激に対する反応
B: 感覚毛をピンセットでつまんだ後、
 $0.25M$ シロ糖で刺激した時の反応
(時間の単位は 60cy/sec)

Aはこのようにして得られた結果の1例を示している。負の方向にゆっくりとした時間経過を持って変化する成分(受容器電位)と、その受容器電位によって速い時間経過で正の方向に変化する成分(活動電位、別名インパルス)とが観察される。神経、感覚細胞などの興奮性の細胞は静止時細胞の内側は外側に対して負に分極している。これを静止電位と呼びその大きさは、 $-50 \sim -100mV$ である。ハエの化学受容器について、静止電位を直接計った実験がないので、その大きさはわからないが、確かに静止電位を持っていることは事実である。まず刺激物質は化学感覚毛の先端の小穴を通して受容細胞の突起の先端に到達する。受容細胞の突起の先端には、化学刺激を受け入れるために特別に分化した構造 (receptor site) が存在し、ここで反応が成立する。その結果静止状態にあった受容器膜の膜抵抗が減少し電気化学的電位向配に従ってイオン電流が膜の外側から内側へ流入する。これ

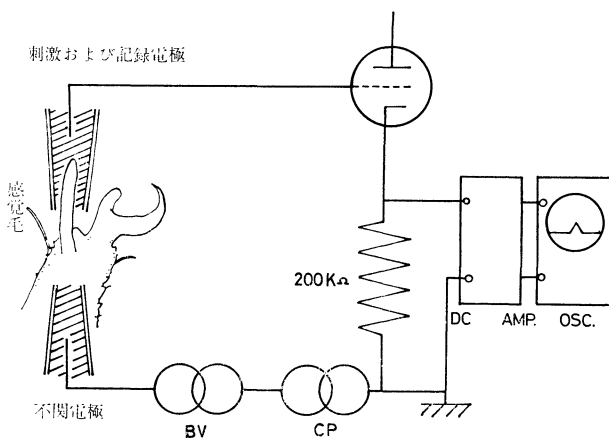
を受容器膜の脱分極と呼び、この時起こる電位変化が前述した受容器電位に他ならない。この際流れる電流はおもに1価の陽イオンにより運ばれる。一般に受容細胞から発生する受容器電位とそれに続くインパルスの発生場所は別であることが多い。ハエの化学受容器についても、いろいろの証拠から受容器電位発生に必要な膜の脱分極は細胞の突起の先端付近で起こること、インパルスの発生は感覚毛の基部に存在する細胞体の近くで起こることが確かめられている (MORITA, 1959 a)。受容細胞の突起の先端付近で内むきに流入したイオン電流は、細胞体の近傍のインパルスを発生する場所から流出する。第1図Aにも示されているように、Side-wall recording法で受容細胞が興奮した際の電位変化を記録すると、受容器電流は、細胞の外側ではインパルス発生場所から突起の先端に向けて流れる。この間の電位降下は受容器電位の場合には、記録部位が不関電極に対して負に、インパルスの場合は逆に電流が流れて正に記録される。第1図Bの記録はAを記録した後、感覚毛の途中をピンセットでつまんだ後、シロ糖刺激を与えたものであるが、反応は起こっていない。このことは少なくとも受容器電位は受容細胞の先端で発生することを示している。

以上の記述でも明らかなように、化学受容器のうちの糖受容器は、糖刺激に対して特異的に反応し、受容器電位およびインパルスを発生する。受容器は化学エネルギーを電気エネルギーに変える変換器と考えてよい。糖刺激に対して特異的に反応する化学受容器を糖受容器、水および塩刺激に特異的に反応する化学受容器を、それぞれ、水受容器および塩受容器と呼んでいる。これら3種

類の化学受容器のうちどの細胞が興奮しているかは、それぞれの細胞の出すインパルスの高さの違いで区別できる。アオバエに関して述べると、水受容器からのインパルスが一番小さく約0.5mV、糖受容器からのインパルスは0.8~1.8mV、塩受容器については2種類あって、おもに1価の陽イオンに反応する塩受容器のインパルスは1~1.5mVで一番大きい。第2番目の塩受容器のインパルスの高さは0.5~0.8mVである。最初化学感覚毛の化学受容器がどのような性質を持っているかを調べるには、Side-wall recording法で実験を進めることが必須条件であるが、いったんそれらの性質がわかった後では実験の目的に応じて方法を変えるのが普通である。本文の主題である糖の摂食行動における化学受容器の役割といった問題を取り扱う場合には、次に述べる簡便法、tip recording法 (HODGSON et al., 1955) で十分その目的が達せられる。第2図はその方法を模式的に示したものである。基本的なSet-upはSide-wall recording法と同じである。異なる点は1本のガラス毛细管を使って刺激と反応の導出を同時に行なう点である。したがって刺激物質が電解質の場合には問題はないけれども、非電解質の場合には化学物質をある電解質溶液に溶かし刺激液を作る必要がある。たとえばシロ糖の場合、これを0.01M食塩水に溶かし、これをガラス毛细管につめ図に示されているように感覚毛の先端にかぶせる。その結果、シロ糖分子と受容器が反応し、生ずるインパルスが観察できる。刺激液のなかの電解質はイオン電流を運ぶ役目をするわけである。この方法を使うと、長さが50 μ 程度の小さな感覚毛の場合でも、それを傷つけることなく比較的容易に反応を観察記録できる。しかし、最大の欠点は水受容器に関する厳密な実験がこの方法ではやれない点である。水受容器は純水で最も大きな反応を示し、刺激液に化学物質が混入していると、反応にその影響が表われるからである。

II 化学感覚毛の基本構造

ハエは肢の附節、唇弁の外側および内側に大小数百本の化学感覚毛を持っている。肢の化学感覚毛を附節化学感覚毛と呼び、一番長いもので約250 μ 、一番短いもので約30 μ 、種類は機能的に大別して5種類、数は1本の前肢当たり約300本である (GRABOWSKI et al., 1954)。ハエの味覚に関する行動実験には従来この前肢がよく使われた。唇弁の外側の化学感覚毛を唇弁化学感覚毛と呼び、一番長いもので約400 μ 、



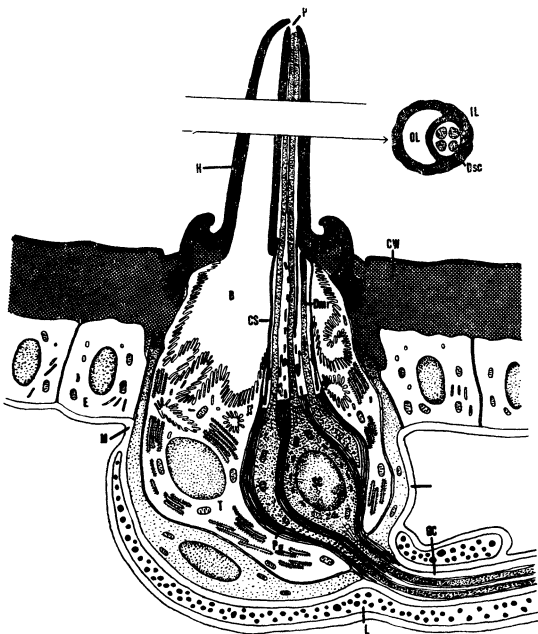
第2図 Tip recording法 (HODGSON et al., 1955)

ハエの附節および唇弁化学感覚毛からインパルスを記録する方法

DC AMP: 直流増幅器, OSC: 陰極線オシロスコープ,

BV: 電位補正, CP: 校正用

短いもので約 50μ である。種類は大別して5種類、1個の唇弁当たりの感覚毛の数は約200本である (WILCZEK, 1967)。ハエの化学受容器の電気生理的な研究には、これらのうちの最も長い感覚毛 (the largest hair) がよく使われてきた。附節および唇弁の化学感覚毛は組織学的には毛状感覚子 (sensilla trichodea) に属する。唇弁の内側の化学感覚毛は適当な日本語がなく、われわれは *interpseudotracheal papillae* と英語名でそのまま呼んでいる。長さは約 10μ 、1個の唇弁当たりの数は約80である (WILCZEK et al., 1967)。組織学的には錐状感覚子 (sensilla basiconica) に属する。これらの化学感覚毛のなかにはいずれも味に感ずる化学受容器が存在していて、先端で味を感じることができる。感覚毛の形、大きさなどは、それぞれ違っているもおのおの化学感覚毛の基本構造は以下述べるように同じである。これを唇弁化学感覚毛を例に取って説明しよう。第3図は、1本の唇弁化学感覚毛を模式的に示したものである。一番大きいもので、長さ約 400μ 、その基部の直径約 9μ 、先端直径は約 1.5μ である。この先端には直径約 1μ の小穴が



第3図 ハエの唇弁化学感覚毛の模式図 (TOMINAGA)

L: 神経鞘, GC: 神経膠細胞, BM: 基底膜, TOC: Tormogen 細胞, TRC: Trichogen 細胞, EPg: 神経膠細胞突起, SC: 感覚細胞, EC: 上皮細胞, CW: クチクラ上皮, H: 感覚毛, BC: 基底腔, CS: クチクラ鞘, Dmr: 触角細胞突起, Dsc: 味覚細胞突起, IL: 内腔, OL: 外腔, P: 細孔

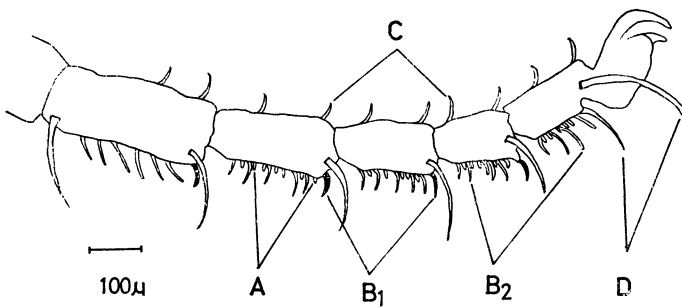
開いていて、この小穴を通して刺激物質は感覚細胞の先端に到達する。感覚毛は、内腔と外腔の二つの部分に分れているが、そのうちの内腔には通常4本の第1次感覚細胞 (bipolar neuron) の突起がつまっている。外腔には電顕観察でも特別な構造はみいだせない。内腔と外腔は、電気的には先端で導っていることがわかっているが、組織学的な証拠はまだみつからない。

電気生理的な実験から、化学感覚毛のなかには、水受容器 (EVANS, 1962 a), 糖受容器, 1価の陽イオンにも反応する第1の塩受容器 (EVANS, 1962 b; GILLARY, 1966), 適刺激が何であるかは明白になっていないが、脂肪酸の Na 塩 (たとえば吉草酸ナトリウム) などで刺激すると、前三者とは明らかに別の細胞が興奮していることがわかる (第2の塩受容器), これも現在では塩受容器と考えられているので (DETHIER et al., 1968), 合計4種類の化学受容器が存在することがわかる。

1本の唇弁化学感覚毛のなかにある4本の第1次感覚細胞の突起は、それぞれ水、糖、2種類の塩に反応する化学受容器と考えられるが、肢の附節化学感覚毛に関しては、1本の感覚毛当たり確かに4本の神経細胞の突起が確認されているのだけれども、電気生理的方法で調べてみると後述するように、感覚毛の種類によって存在する化学受容器の種類が異なっていることがわかる。たとえば B_2 型に属する化学感覚毛は糖刺激にのみしか応じない。この場合残りの3個の細胞は機能的に退化してしまったものか、それともそれらの細胞の果たす役割を発見できないのか今のところ全くわからない。 *interpseudotracheal papillae* については、糖受容器と塩受容器の存在は確認されているが、水受容器については、感覚毛が小さいので技術的な困難さも手伝って、存在するという証拠はまだみつからない。附節および唇弁化学感覚毛の基部にはもう1本の感覚細胞が存在し、感覚毛に与えられた機械的刺激に応ずることがわかっている、機械的受容器と呼ばれている (WOLBALSHT et al., 1958)。

III 附節および唇弁化学感覚毛の種類とその機能

第4図はアオバエの1本の前肢に存在する化学感覚毛を模式的に示したものである。1本の附節は5個の小節 (tarsomere) に分れていて、肢の基部から先端のほうへ、1, 2……と番号がつけられている。たとえば肢の先端の小節は第5小節 (the 5th tarsomere) と呼ばれる。附節化学感覚毛は、すでに、純粋に形態学的な立場から分類されているが、電気生理的方法によりこれらを再検討した結果、形態学的な分類と一致しない点が明らかとな



第4図 ハエの1本の前肢に存在する附節化学感覚毛を模式的に示したものの (SHIRAISHI et al.)

ったので、ここではそれらを考慮して分類を行なう。A型の化学感覚毛は附節に存在する感覚毛のうち一番小型のもので、長さは平均 36μ 、数は120本である。B₁型の化学感覚毛は第5小節を除く各小節の先端に1対ずつ存在する。長さは平均 58μ 、数は8本である。B₂型の化学感覚毛は、その型はB₁型と変わらないが後述するようにその機能は全く別である。B₂型の感覚毛は肢の附節以外に脛節 (tibia) にも存在しその数は約120本である。他の4種類の化学感覚毛がいずれも附節の腹側に存在するのに対して、C型の感覚毛のみは肢の脊側に存在する。大きさは約 100μ 、数は1本の肢当たり42本である。D型の化学感覚毛は第1および第5小節には2対、他の小節には1対、合計14本存在する。長さは平均 176μ である。このようにハエの1本の前肢には5種類、合計約300本の化学感覚毛が存在するわけである。次に電気生理的方法によりこれら5種類の化学感覚毛について調べた結果を述べよう。下表はその結果を示したものである。A型の化学感覚毛は外からのいかなる種類の化学刺激にも応じない。そして非常に頻度の低い (1 Hz) 自発性放電を示す。B₁型の化学感覚毛は水刺激にのみ応ずる。この感覚毛の第2の特徴は2種類のかなり頻度の高い自発性放電 (100~150 Hz) を示すことであ

附節化学感覚毛のなかに存在する化学受容器の種類と性質 (SHIRAISHI et al.)

感覚毛の型	刺激物質の種類				塩受容器の自発性放電			
	糖	塩		水	塩受容器	他の受容器		
		1	2			1	2	3
A								
B ₁								
B ₂	○			○		○	○	
C	○	○			○			
D	○	○	○		○			○

る。これらの事実からこの感覚毛の3種類の感覚細胞がなんらかの意味で活性を示していることになる。自発性放電を示す2種類の細胞のうち低いインパルスを出す細胞の自発性放電は、1価の陽イオン、シ₃糖などの非電解質ではほとんど影響を受けない。しかし、カルシウムなどの2価の陽イオンで特異的に抑制される。高いほうのインパルスを出す細胞の自発性放電は、1価の陽イオン、シ₃糖などの非電解質で抑制され、その様子が唇弁水受容器に

対するこれら化学物質の抑制作用によく似ていることから、この受容器が水受容器ではないかと想像したのであるが、Side-wall recording法で感覚毛に電極を刺入し先端から何も刺激しない状態でも、この自発性放電は観察され、しかもこの状態で先端から別のガラス毛細管を使って純水で刺激すると、別の種類のインパルス (水受容器のインパルス) が観察できるので、自発性放電を示す細胞が水受容器であるという考えは一応放棄した。しかし、この細胞の自発性放電が高いと、水受容器からの反応は観察できないので、この細胞自身が水受容器である可能性はまだ残っている。B₂型の化学感覚毛は糖刺激にのみ応ずる。C型の化学感覚毛は糖および塩刺激に応ずる。C型の感覚毛の糖受容器は、他の糖受容器と生理学的にみた性質が非常に異なっている。第1に順応 (adaptation) が非常に速く、高濃度のシ₃糖で刺激すると1秒以内にインパルスを出さなくなり、しかも10~15分待たないと反応は回復しない。このように順応の速い細胞が実際の摂食行動と機能的にどのように結びつくかは非常に考えにくい点である。第2にこの受容器が出すインパルスには定常状態が存在しない。この感覚毛に含まれている塩受容器は、1価の陽イオンに反応する第1番目の塩受容器でしかも自発性放電を示す。D型の化学感覚毛は糖および2種類の塩刺激に反応する。塩受容器は両者とも自発性放電を示す。

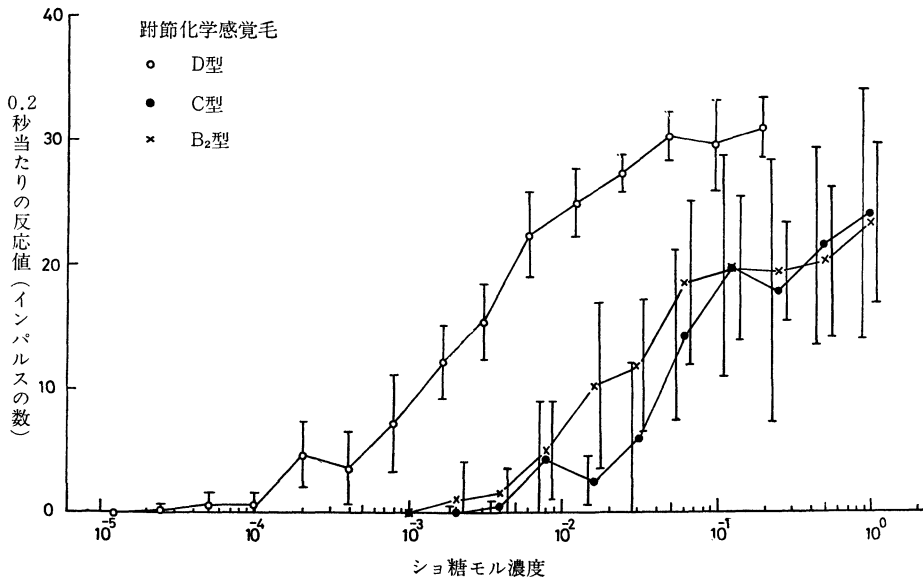
ハエの1個の唇弁には、前述したように大小合わせて約200本の感覚毛が存在するが、形態学的に5群に分けられ、生理的方法に基礎をおいた分類とよく一致している。名称はそれぞれ、the largest hair, large hair, intermediate hair, marginal hair, different hair である。簡単のため、今後これらの感覚毛をそれぞれ II 型, l 型, i 型, m 型, d 型の感覚毛と呼ぶことにする。II 型の感覚毛に関して、長さは $330\sim 430\mu$ 、数は1個の唇弁当たり約20本である。l 型の感覚毛に関して、長

さは $160\sim 330\mu$ ，唇弁当たりの数は $20\sim 24$ 本である。i 型の感覚毛に関して，長さ $110\sim 250\mu$ ，唇弁当たりの数は 20 本である。m 型の感覚毛について，長さはまちまちで $6\sim 250\mu$ の幅を持っているが，平均すると約 50μ ，唇弁当たりの数は $50\sim 60$ 本である。これら 4 種類の化学感覚毛は，唇弁の一定の場所にかなり規則正しく配列されていて，大きさもだいたい統一されているが，最後に残った d 型の感覚毛については，このような規則性はみられない。その数は唇弁当たり $60\sim 70$ 本である。附節化学感覚毛の場合と異なって，1 本の唇弁化学感覚

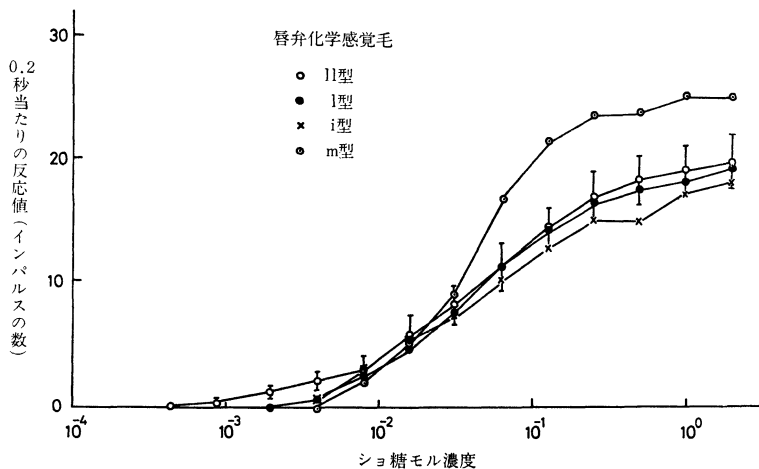
毛には，いずれも 4 種類の化学受容器を含んでいる。したがって 1 本の化学感覚毛から，それぞれの刺激に応じて，4 種類の反応が観察，記録できる。

IV 附節および唇弁糖受容器と反応濃度曲線

今まで，ハエの附節および唇弁化学感覚毛に関する一般的な性質および内在する化学受容器の種類などについて述べてきた。本章では化学受容器のうちとくに糖受容器に注目して，それらの基質特異性，濃度依存性などについて話を進める。Interpseudotracheal papillae に関し



第5図 D, C, B₂ 型の附節化学感覚毛の糖受容器に対するショ糖刺激による反応濃度曲線 (SHIRAISHI et al.)

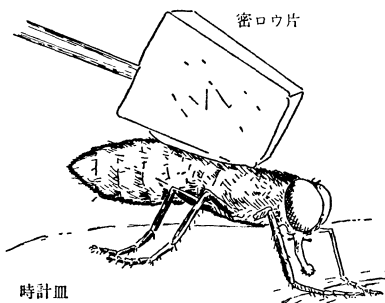


第6図 ll, l, i, m 型の唇弁化学感覚毛に対する糖受容器のショ糖に対する反応濃度曲線 (SHIRAISHI et al.)

ては定量的な実験例がないのでここでは触れない。13ページの表でも明らかなように、ハエの附節には糖と反応する化学感覚毛が3種類存在する。まず、これらの化学感覚毛をシヨ糖で刺激した場合の反応をおおの、化学感覚毛についてお互いに比較検討してみよう。第5図にその結果が示されている。

Tip-recording 法を使い、1回の刺激時間は約0.5秒で、得られたインパルスの記録の最初の0.15秒を除いた次の0.2秒間のインパルス数をもって反応の大きさが示されている。反応濃度曲線のおおのの反応値は10~15例の平均値である。この図から明らかなように、D型の化学感覚毛の糖受容器が、一番低い閾値、最大反応値が一番大きいことなど、全体の反応としては最大である。このD型の感覚毛の糖受容器がハエの吻伸展反射に重要な役割を果たすことになる。刺激物質として果糖およびブドウ糖を使って実験を進めた場合も、第5図と同じような結果が得られた。しかし、シヨ糖の場合と比較して、果糖およびブドウ糖の糖受容器に対する電気生理的な閾値が高い値を示すので、それだけ反応濃度曲線全体が高濃度側へ移行した結果になる。

第6図は唇弁化学感覚毛の4種類の糖受容器 (II型, I型, i型, m型) に対するシヨ糖刺激による反応の結果を示したものである。方法は附節化学感覚毛について行なった様式と全く同じである。反応濃度曲線のおおのの反応値は10~20例の平均値である。また、各反応値の平均値に対する標準誤差の値は、感覚毛の種類によりそれほど差がなかったもので、ここではII型の反応濃度曲線に関してのみそれらが図示されている。II型, I型, i型それぞれの感覚毛の糖受容器は同じシヨ糖刺激に対してほとんど同じ反応を示していることがわかる。ただし、II型の感覚

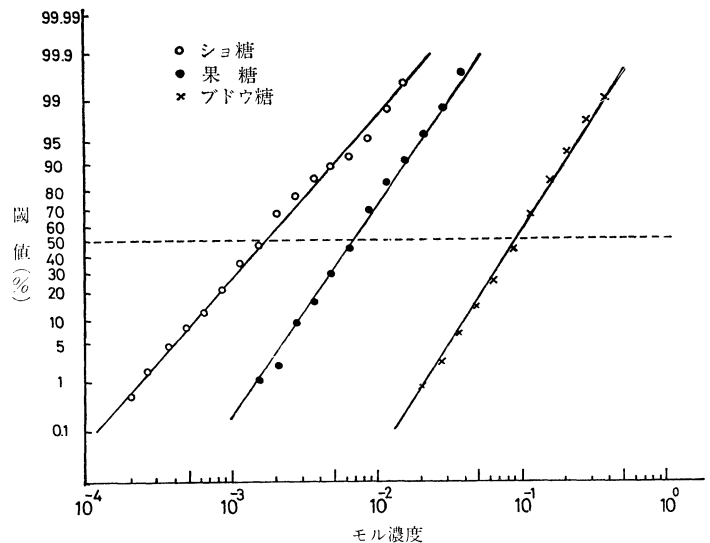


第7図 ハエの糖刺激による吻伸展反射反応を模式的に示したもの (SHIRAISHI et al.)

毛の糖受容器は他と比較して閾値は一番低い。後述するようにこのII型の感覚毛の糖受容器が、ハエの摂食行動に一番重要な役割を演じているのではないかと考えられている。m型の化学感覚毛の糖受容器は他の三者と比較して反応濃度曲線が異なった様子を示している。まず、最大反応値が非常に大きいこと、次に図では反応値が平均値で示されているのでそれほど顕著に表現されていないが、反応濃度曲線が非常に急峻であることなどである。果糖およびブドウ糖刺激でも同じような結果が得られた。

V 吻伸展反射と附節および唇弁糖受容器

水のみを与えて一定時間絶食させたハエの附節をある濃度の糖溶液で刺激すると、ハエは唇弁を伸ばしてその糖溶液を摂取しようとする。この反応を吻伸展反射、そしてこの反応を引き起こすに必要な糖の最低濃度を閾値と呼んでいる。吻伸展反射実験で得られた糖に対する閾値と電気生理的方法で得られた附節糖受容器の反応とを比較検討すれば少なくともどの型の感覚毛に存在する糖受容器が吻伸展反射に直接関係しているかが推測できるはずである。同様に絶食させたハエの唇弁化学感覚毛自身を直接糖溶液で刺激しても吻伸展反射が起こる。唇弁化学感覚毛についても、行動実験で得られた閾値と電気生理の結果を比較すれば、吻伸展反射に直接関係していると思われる化学感覚毛の種類が解明できるはずである。このような方針で実験を進め、吻伸展反射に直接関

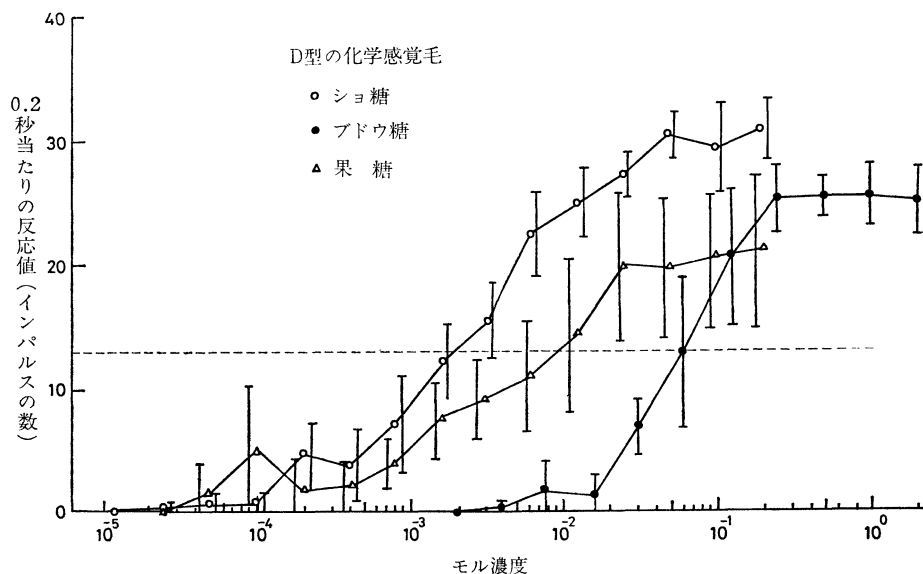


第8図 シヨ糖、果糖、ブドウ糖刺激によって得られた吻伸展反射を引き起こす閾値と糖の濃度との関係 (SHIRAISHI et al.)

係していると思われる附節 および 唇弁化学感覚毛の種類, 性質などを決定した。

まず, 生後5日目のハエを24時間水のみを与えて絶食させる。これらのハエを第7図に示しているように, ハネで密ロウ片に固定する。次に2Mの糖溶液を作り, これを3/4の割合で薄めて刺激液を作る。電気生理の実験と条件を同じにするために溶媒として0.01M食塩水を使用する。時計皿にこれらの糖溶液を入れ, ハエの1対の前肢のみを浸すことにより, 吻伸展反射を引き起こす糖濃度, すなわち閾値濃度を各個体ごとに決める。1回の実験では約50匹のハエを使用するので, 4回ないし5回の実験で得られた約200匹のハエについての結果を, 実験に使った各濃度ごとに閾値の頻度を数え, 全個体に対する百分率を計算し, それを閾値の低いほうから順次積算しその結果を市販の正規確率紙にプロットする。このようにしてシヨ糖, 果糖, ブドウ糖について得られた結果が第8図に示されている。結果はよく直線になっている。今縦軸の目盛50の値(グラフの点線)とおのおのの糖の回帰直線との交点を読むと, シヨ糖 $1.8 \times 10^{-3}M$, 果糖 $8 \times 10^{-3}M$, ブドウ糖 $9 \times 10^{-2}M$ である。これらが, 附節化学感覚毛を糖溶液で刺激した場合の吻伸展反射を引き起こすに必要な糖の閾値濃度の中央値である。ここでもう一度第5図に示されているシヨ糖刺激による3種類の附節化学糖受容器の反応濃度曲線を思い出してみよう。吻伸展反射を引き起こすに必要なシヨ糖の平均濃度, $1.8 \times 10^{-3}M$ に対する3種類の糖受

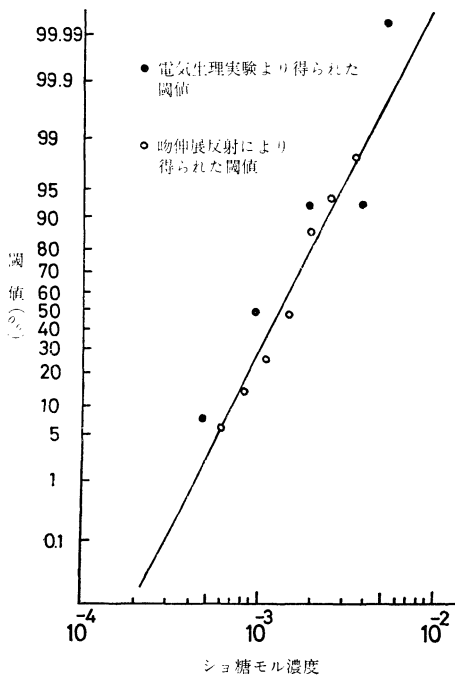
容器の反応を調べてみると, 明らかに反応を示しているのはD型の化学感覚毛の糖受容器のみで, C型およびB₂型の感覚毛の糖受容器はほとんどインパルスを出していないことがわかる。このことからハエの吻伸展反射に直接関係しているのはD型の感覚毛の糖受容器で, インパルスの数は1本の感覚毛当たり0.2秒に14発ということになる。果糖およびブドウ糖刺激の場合も同様の結果を得た。第9図はD型の化学感覚毛の糖受容器に関して, シヨ糖, 果糖およびブドウ糖刺激で得られた反応濃度曲線をまとめて示したものである。この図から, シヨ糖, 果糖およびブドウ糖に関して吻伸展反射実験で得られたおのおのの糖の閾値濃度, $1.8 \times 10^{-3}M$, $8 \times 10^{-3}M$, および $9 \times 10^{-2}M$ に対するD型の感覚毛の糖受容器の反応濃度曲線から得られるインパルス数(第9図の点線とおのおのの反応濃度曲線との交点)を推定してみると, どの糖に関しても14~16発という値が得られる。これらのことから糖の種類を問わず吻伸展反射が起こるためには, 1本の感覚毛当たり0.2秒間に平均14発のインパルスが中枢へ伝えられるという結論になる。吻伸展反射に使用した1対の前肢には合計28本のD型の化学感覚毛が存在するが, これらが全部正常と考えると吻伸展反射が起こるためには0.2秒当たり392発のインパルスが中枢側へ伝えられる計算になるが, 経験的には28本の感覚毛の糖受容器がすべて正常であることはほとんどなく, 半分ぐらいは死んでいるのでそれを考慮すると中枢へ送られるインパルスの数も0.2秒当た



第9図 シヨ糖, 果糖, ブドウ糖刺激に対するD型の感覚毛の糖受容器の反応濃度曲線 (SHIRAIISHI et al.)

り 200 発という計算になる。

次に附節の場合と同じ種類のシヨ糖液を使って唇弁化学感覚毛を直接刺激し、それに伴う吻伸展反射を調べた。24 時間水のみを与えて絶食させたハエをそのハネで密ロウ片に固定する。次にこのハエを板の上にそっと止まらせた感じでその肢を固定し、小型の金属性の薬匙で直接唇弁にシヨ糖液を与え、吻伸展反射を引き起こす最低濃度（閾値濃度）を決定した。第 10 図の白丸は、約 50 匹のハエを使っての結果を示したものである。データの処理方法は第 8 図を得るのに使用した方法と全く同じである。縦軸の目盛 50 に対する回帰直線の横軸の目盛を読むと、 $1.5 \times 10^{-3} M$ である。第 6 図の 4 種類の唇弁糖受容器の反応濃度曲線のなかで、シヨ糖濃度 $1.5 \times 10^{-3} M$ でインパルスを出しているのは II 型の感覚毛のみであり、その数は 1 本の化学感覚毛当たり平均 1 発ということになる。このことを別の角度から確かめるために、電気生理的方法により、II 型の感覚毛の糖受容器が 1 発インパルスを出すシヨ糖濃度を 20 個体について調べた。これらの結果を処理して示したのが第 10 図の黒丸である。例数が少ないので、結果は少々ふれているが、唇弁を直接刺激して得られた吻伸展反射に対する閾値を示し

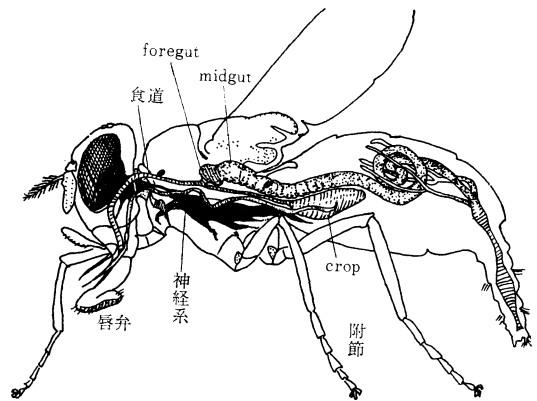


第 10 図 唇弁化学感覚毛を直接刺激した場合の電気生理的な閾値（黒丸）と吻伸展反射により得られた閾値（白丸）との関係 (SHIRAIISHI et al.)

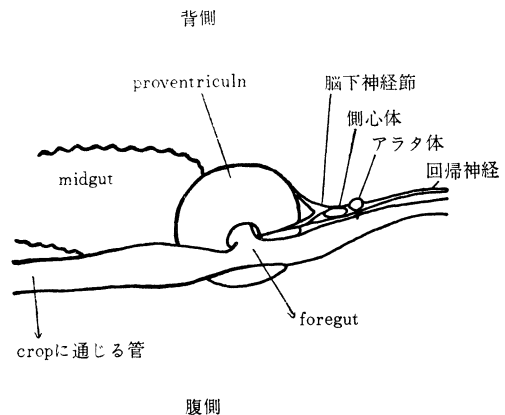
た回帰直線の上に乗っていると考えるとよい。ほんの少し黒丸全体が低濃度側へ移行していたとしても、この付近のシヨ糖濃度ではインパルスの数にすると 1~2 発の違いである。1 個の唇弁に II 型の化学感覚毛は 10 本存在するので、これらが同時に発火したとしても 10 発のインパルスで吻伸展反射が起こることになる。

VI ハエの摂食行動を調節する内部的要因

24 時間絶食させたハエにたとえば、2.0M のブドウ糖を十分与えた後に、附節化学感覚毛を刺激してブドウ糖に対する吻伸展反射の閾値濃度を調べてみると、その値が非常に上昇していることがわかる。たとえば、2.0M のブドウ糖を飲ませる前の吻伸展反射に対する閾値は平均 $9 \times 10^{-3} M$ であるのに飲ませた後では 1.5~2.0M に上昇する。このようなハエの糖溶液摂取後に起こる吻伸



第 11 図 ハエの消化器系を模式的に示したもの (WEBER, 1938)



第 12 図 Foregut の部域を拡大して模式的に示したもの (DETHIER et al., 1958)

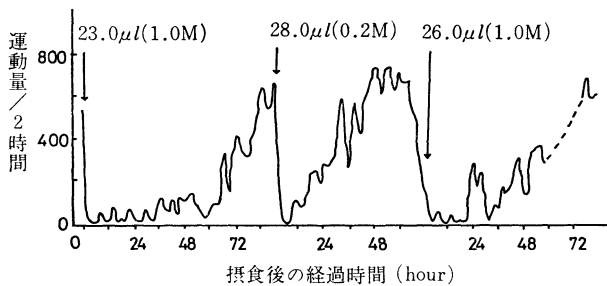
展反射に対する閾値の上昇の原因として、次のような理由が考えられている。第1の原因は、foregut に存在する伸張受容器 (stretch receptor) からの情報が中枢レベルで糖溶液に対する摂取反応を抑制するという事実である (GELPERIN, 1966; DETHIER et al., 1958)。第11図はハエの消化器系 (WEBER, 1938)、また、第12図は foregut の部域を拡大して模式的に示したものである (DETHIER et al., 1958)。唇弁を通して摂取された糖溶液はまず crop に貯えられる。血液中の糖濃度が低下すると crop に貯えられた糖溶液は midgut に移行し、そこで消化吸収されるが、crop と midgut の間には foregut と呼ばれる部域があり、この場所に糖溶液が通過する時に起こる消化管の壁の膨張を感じる一種の伸張受容器が存在する。この伸張受容器からのインパルスは回帰神経 (recurrent nerve) を通って脳へ伝えられる。この伸張受容器からの情報の中枢レベルでの抑制機構を明らかにする意味で1実験例を次に示そう (DETHIER et al., 1967)。24時間絶食させたハエに 2.0M のブドウ糖溶液を飲ませると個体差はあるけれども、100匹の平均値を取ると1匹当たり $15.0\mu\text{l}$ 摂取する。次に同じように24時間絶食させたハエの回帰神経を切断した後で、2.0M のブドウ糖溶液を与えると1匹当たり平均 $37.4\mu\text{l}$ 摂取する。また、回帰神経を切断したハエのなかには crop が破れるまでブドウ糖溶液を摂取し続ける個体がある。これらの事実は、附節および唇弁化学感覚毛の糖受容器から中枢へ送られる情報と、foregut の伸張受容器から中枢へ送られる情報の関係を非常に端的に示している。すなわち附節および唇弁糖受容器からの情報は、糖溶液の摂取を促進する方向に働き、foregut の伸張受容器からの情報は糖溶液の摂取を抑制する方向に働く。想像するにハエの中枢には foregut の伸張受容器からの情報が常にきていて、これが糖溶液摂取に関する体内の閾値を決めていると思われる。たとえばハエが高濃度の糖溶液を十分摂取した場合には、消費される糖の量は一定と考えると crop に貯えられた糖溶液は長い時間かかって midgut へ送りこまれる。この期間 foregut の伸張受容器は常に刺激を受けその興奮の様子を中枢へ伝える。糖摂取を抑制する方向へ体内の閾値は上昇している。このような体内の状態の時附節または唇弁化学受容器からインパルスが中枢へ送られてきても、foregut の伸張受容器からの抑制作用による体内の閾値を越えることができず摂食行動は起こらない。これに対してハエが濃度の薄い糖溶液を摂取した場合には、crop に貯えられた糖溶液は早く消費される。その結果 foregut の伸張受容器からの抑制が取れて、附節または唇弁の化学感覚毛が刺激さ

れると、その糖溶液を摂取する。第2の原因は腹部の壁に存在すると思われる受容器からの抑制である。今までハエの糖溶液摂取に対する閾値の上昇には crop の体積そのものは直接関係ないといわれてきた。しかし、24時間絶食させたハエについて、腹部の体腔の壁に分布している神経 (胸部神経節から枝分かれして腹部の壁に分布している神経) を切断すると、切断しないハエと比較して約2倍の糖溶液を摂取する。crop の体積が増大すると当然腹壁を圧迫する。腹壁にはこのような圧迫に反応する受容器が存在し、あまり crop の体積が増大すると糖溶液の摂取に対して抑制的に働くのであろう。第3番目はハエの運動中枢からの抑制であるが、この問題は次章で説明する。

VII ハエの摂食行動と Locomotor activity

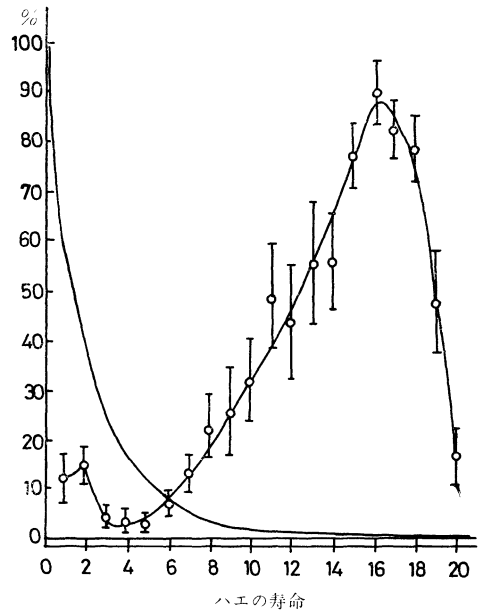
ハエの locomotor activity をどのような規準で測定するかは非常にむずかしい問題であるが、ここでは tilting-type actograph chamber を使って測定された結果を基に話を進めよう (GREEN, 1964)。長さ 5 cm、直径 2 cm の筒のまわりをナイロンの網で被い、これを横にして底の中央で筒全体を支える。一方の端にマイクロスイッチのようなものを取りつけこれに電圧をかけておく。ハエがマイクロスイッチのある方向へ移動すると、その重みで筒全体が少し傾きスイッチが入り電流が流れる。ハエが反対の方向に動くときスイッチは切れる。このような単位時間当たりのスイッチの on-off を数えれば、ハエが何回筒の中を動きまわったかがわかる。この数をここでは spontaneous locomotor activity (以下略して運動量と呼ぶ) と名づけている。この locomotor activity は、ハエの食物の摂取と密接な関係がある。ハエが十分に糖溶液を摂取した直後には、ほとんど動かず、その後の時間経過に伴って運動量は増大する。運動量が最大になったところで再び糖溶液を摂取すると再び運動を停止する。第13図にはこれらの様子が示されている。運動量が最大になった時点でまず 1.0M シュ糖液を $23.0\mu\text{l}$ 摂取した。その直後ハエは全く動かなくなる。時間が経過するにつれて運動量は増大し4日目に最大に達する。このまま放置しておけば運動量は再び低下してついには餓死するが、ここで 0.2M シュ糖を $28.0\mu\text{l}$ 摂取すると運動量は再び急激に減少する。1.0M シュ糖の場合と違って今度は、運動量が最大になるまでに2日間しか必要としない。与えられたシュ糖液の濃度の違いにより運動量の変化の周期が異なっていることがわかる。

第14図は、ハエに 0.5M シュ糖液を与えた直後から餓死するまでのハエの運動量の変化と、crop 内に1度



第 13 図 シ糖液摂取後の運動量の変化 (GREEN, 1964)

貯えられたシ糖液が消費されていく過程を示したものである。ハエの寿命には個体差があるので、これを標準化するために全寿命を 20 等分 (1 目盛はだいたい 3 時間 40 分程度になる) しておおのの時間について運動量を出し、その値を、その個体の全寿命のうちで最も高い運動量で割って百分率になおし、この百分率で出された値を 7 匹の個体について平均したのが図の白丸の値である。別に 7 匹のハエを使って、0.5M シ糖液を十分に与えた後、crop 内のシ糖液がどのように減少していくかを示したのが同じく第 14 図のなかに実線で示されている。グラフでは crop に残存するブドウ糖の量で示されている。この図から、ハエが 0.5M シ糖液を十分摂取した直後から、最初の 15 時間 (横軸の目盛 5 にあたる) で、ハエは crop 内のシ糖液の 90% 近くを消費してしまっていることになる。この間ハエは、ほとんど運動しない。その後、時間の経過に伴って運動量は増大し最大に達するが、この時刻には crop 内にほとんどシ糖液は残っていない。その後運動量は減少してハエは餓死する。このようなシ糖液摂取と運動量の関係に関して、次のような機構が考えられている。foregut をシ糖液が通過する時、その伸張受容器が刺激を受けるが、この伸張受容器からのインパルスは、まず脳下神経節 (hypocerebral ganglion) に送られる。その結果、脳下神経節一側心体複合体 (hypocerebral ganglion-corpus cardiacum complex) から一種のホルモンが分泌される。このホルモンが中枢神経系、シナプス後膜などに働いて locomotor activity を抑制する。したがって crop にシ糖液が存在する間は、それが消化吸収される過程で、必ず foregut の伸張受容器を刺激し続けるので、その間ホルモン分泌が続いて起こり運動が抑制され続けることになる (第 12 図参照)。この現象が神経支配でないことは、回帰神経 (recurrent nerve) を切断しても運動の抑制機構になんら変化がないことから結論されている。前章の最後に、ハエの摂食行動を抑制する要因



第 14 図 シ糖液摂取後の運動量の変化と crop に残存しているシ糖の量との関係 (GREEN, 1964)

として、運動中枢からの抑制という項目を上げたが、それはまさに上記のようなことで、分泌されたホルモンにより、ハエ全体の運動量が低下した状態では、たとえ附節および唇弁糖受容器が刺激されたとしても、実際の摂食行動が起こらないのはむしろ当然といえよう。

結 論

今までいろいろの角度から、ハエの味覚反応について述べてきたが、最後にこれらをまとめてみよう。ハエにある濃度のシ糖液を与えた場合に、ハエがその溶液に対していかなる反応を示すかは、おもに二つの要因により決定される。その第 1 は、ハエの内的要因であり、第 2 は化学受容器からの情報の大きさである。現在のところ、その存在は確認されていないが、ハエは血液中の糖濃度を検出する化学受容器を持っていると思われる。この化学受容器からの情報により、crop に貯えられた糖溶液が midgut に運ばれ消化吸収されることになるが、この間 foregut の伸張受容器を刺激する。伸張受容器からの情報は、糖溶液の摂取反応に対して抑制的に働く。同時にホルモンの分泌を促し、ハエ自身の運動そのものをも押えられる。このような条件下では、ハエの摂取反応に対する内部的な閾値は非常に上昇していると考えられる。crop に貯えられた糖溶液が少なくなると、伸張

受容器からの抑制も取れ、ハエの活動も活発になる。このような状態では、逆に内部的な閾値は低下していると考えられる。附節化学糖受容器からの情報は、糖の摂取に対して常にこれを促進する方向に働いている。ここで前に、24時間絶食させたハエが吻伸展反射を引き起こすためには、0.2秒当たり200発のインパルスが必要であると述べたが、これは非常に重要な意味を持っている。つまり吻伸展反射、内容を広げて摂食反応が起こるためには、ハエの内部的諸要因により決定される閾値のレベルを、化学受容器からの情報量により決定される閾値レベルが越えなければならない。内部的要因により決定される閾値レベルが高いと、実際の行動が起こるためには、化学受容器からより多くの情報が中枢側へ伝えられる必要がある。ハエが2.0Mのブドウ糖溶液を十分に摂取した後では、吻伸展反射は1.5~2.0Mのブドウ糖でないと起こらないという事実はこのことを端的に示している。

塩および水の摂取反応についても、糖の摂取反応について述べた場合と全く同じ機構で考えられる。今まで塩受容器からの情報は、ハエの糖の摂取反応に対して常に抑制的に作用すると考えられてきた(DETHIER, 1953)。その証拠として、たとえばシヨ糖溶液に1.0M食塩を混ぜると、シヨ糖溶液だけでは吻伸展反射を起こしていたのに、食塩との混合液では吻伸展反射は起こらないという事実、また1対の前肢を使って、一方の肢をシヨ糖液で刺激して吻伸展反射を起こした状態で、もう一方の肢を食塩水で刺激すると一度伸した吻を逆に縮めるなどの事実を上げている。しかし、前者の場合、たとえば0.2Mシヨ糖液に1.0M食塩を混合すると、糖受容器の反応は、受容器レベルで50%以下に抑制される。糖の濃度が低い場合には、この抑制の程度はさらに大きくなるので、純粋な糖溶液の場合と比較して、中枢側へ送られるインパルスの数は、当然減少しているわけで、その結果として吻伸展反射が起こらないのは当然といえよう。後者の場合、今までは塩受容器からのインパルスが、中枢レベルで抑制性のシナプスを介して、直接糖受容器からのインパルスを抑制すると考えられていた。しかし、このようにきめつけてしまうと、ハエがある条件によっては、0.5~1.0Mの食塩水を摂取するといった現象は説

明できない。塩の摂取反応についても糖の場合と基本的には同じ機構を考えて事実を説明したほうがむしろ自然である。一方の肢を糖溶液で刺激した場合、吻伸展反射が起こったということは、糖刺激に対する体内の抑制機構が低下している結果、附節化学受容器からの情報が直接反応に結びついたということであり、逆にもう一方の肢を塩受容器で刺激した場合に吻を縮めたという事実は、塩受容に対する体内の抑制機構が強く働いたということである。糖に対する反応系と、塩に対する反応系を比較した場合に、反応の方向が逆の場合には、相対的に強い方向に行動が起こると考える。

文 献

- MORITA, H and YAMASHITA, S. (1959) : *Science* 130, No. 3380, 922.
 ——— (1959 a) : *J. Cellular. Comp. Physiol.* 54 : 189.
 BUCK, J. B. (1953) : In *Insect Physiology*. K. D. Roeder, editor. John Wiley and Sons, Inc. New York. p. 147.
 HODGSON, E. S., LETTVIN, J. Y. and ROEDER, K. D. (1955) : *Science* 122, No. 3166, 417.
 GRABOWSKI, C. T. and DETHIER, V. G. (1954) : *J. Morphol.* 94 : 1.
 WILCZEK, M. (1967) : *ibid.* 122 : 175.
 TOMINAGA, Y. : in *prepalation*.
 DETHIER, V. G. (1953) : *Biol. Bull., Woods Hole* 105 : 257.
 ——— and BODENSTEIN, D. (1958) : *Z. Tierpsychol.* 15 : 129.
 ——— and GELPERIN, A. (1967) : *J. Exp. Biol.* (1967) 47 : 191.
 ——— and HANSON, F. E. (1968) : *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.* 60 : 1296.
 EVANS, D. R. and MELLON, D. F. (1962 a) : *J. Gen. Physiol.* 45 : 488.
 ——— . ——— (1962 b) : *ibid.* 45 : 651.
 GILLARY, H. L. (1966) : *ibid.* 50 : 337.
 WOLBARSH, M. L. and HANSON, F. E. (1958) : *ibid.* 48 : 673.
 SHIRAISHI, A., TANABE, Y. and MORITA, H. : in *prepalation*.
 GELPERIN, A. (1966) : *J. Insect Physiol.* 12 : 829.
 WEBER, H. (1938) : *Grundriss der Insektenkunde*. Verlag von Gustav Fischer in Jena. p. 192.
 GREEN, G. W. (1964) : *J. Ins. Physiol.* 10(77) : 727.

昆虫の聴覚

鶴見女子大学歯学部生理学教室 かつき やすし やなぎさわ けいじ
 勝木 保次・柳沢 慧二

I 昆虫の聴覚器官

一般に聴覚器の機能は、その動物の持つ発音能力あるいはその動物の行なうコミュニケーションと密接な関係にある。したがって音を出す性質の昆虫では非常に聴器が発達している。ひとくちに昆虫の聴器といっても形態学的にいろいろの形があり、また、同じ器官でもその発音能力などによって聴取範囲がかなり異なっている。

カでは雌の羽音は雄の触角にある触毛により捕えられ、触角の第2節と第3節の間にあるジョンストン器官(Johnston's organ)とよばれる聴器によって感受される³⁾。第1図(b)は雄のカのジョンストン器官の模式図で、感覚細胞(S)は第2節の内側に環状に配列しており、その中枢端は側壁(Ped)に、末梢端は第3節の基部にある環状板(Pl)から出ているくまで状の突起(Sp)にそれぞれ付着している。(Ax)は感覚細胞の軸索(axon)で、これを通して感覚細胞で得られた音の情報が中枢神経系へ伝えられる。

尾毛脚上の感覚毛(cercal hair sensilla)やその他の部

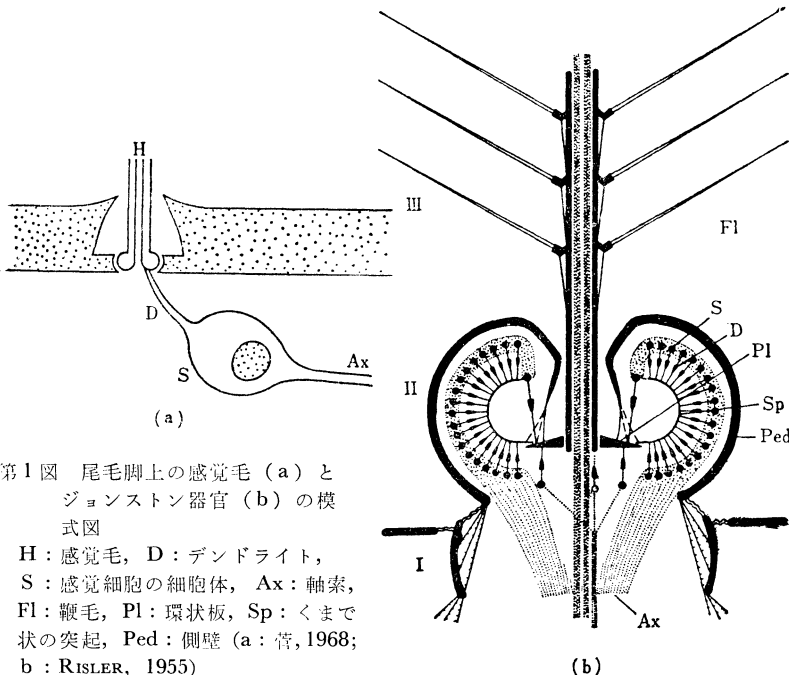
位にある感覚毛も、音受容器として働くことが知られている。これは音受容器としては最も簡単な構造をしていて(第1図(a))、空気の振動によって毛がゆれるとその基部に付着している感覚細胞の樹状突起がひずみを受けこれが刺激となって感覚細胞が興奮し、中枢神経へ信号が伝えられる。感覚毛はかすかな風のそよぎや動物の足音などに鋭敏に応じ、ゴキブリでは感覚毛からはいる情報が逃避行動をひきおこす。

ひざ下器官(subgenual organ)は脚の脛節にある扇状につらなり合った感覚細胞の薄い層からなる。この器官はそっくり体液の中に浸っていて、脚に伝わる振動によって揺り動かされる。これは本来地面を伝わる振動を感受する器官であり、その最適刺激は振動の加速度である。

昆虫の音受容器の中では鼓膜器官(tympanic organ)が最も良く発達した構造を示している。この器官の特徴は音波を受けるために鼓膜をそなえ、前記の器官に比べるとはるかに高い音、時にはわれわれが聴くことのできない超音波をも感受する点にある。感覚細胞は付着細胞

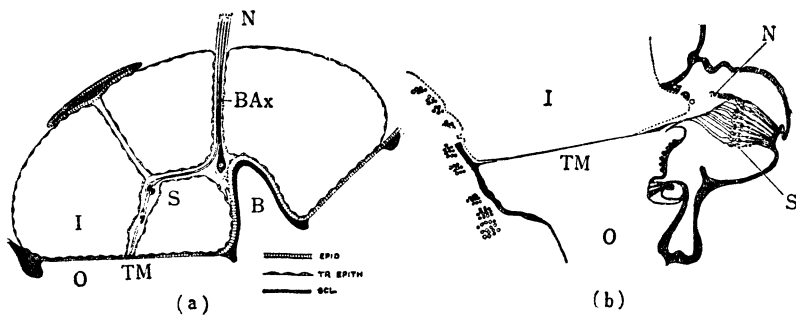
とよばれる細胞を介して鼓膜または気管壁についている。一つの鼓膜器官に含まれる感覚細胞の数や器官の存在場所などは、昆虫の種類によっていちじるしく異なる。ある種のヤガでは後胸部に鼓膜器官があり、感覚細胞の数はわずかに二つである⁷⁾。直翅目のコオロギ、キリギリスなどでは前肢の脛節にあり、100個以上の感覚細胞がある。また、バッタなどでは第1腹節にあり、100個近い感覚細胞がある。第2腹節に鼓膜器官をもつセミでは、感覚細胞の数は1,500にも達する。

鼓膜器官の基本的構造や感覚細胞の形態は光学顕微鏡で調べられたかぎりでは、器官の存在場所や感覚細胞の数に

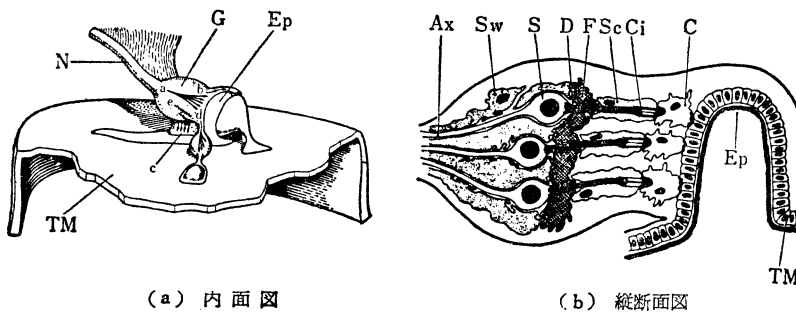


第1図 尾毛脚上の感覚毛(a)とジョンストン器官(b)の模式図

H: 感覚毛, D: デンドライト,
 S: 感覚細胞の細胞体, Ax: 軸索,
 Fl: 鞭毛, Pl: 環状板, Sp: くまで状の突起, Ped: 側壁 (a: 菅, 1968;
 b: RISLER, 1955)



第2図 ガ (a) とセミ (b) の鼓膜器官の横断面図
TM: 鼓膜, S: 感覚細胞, N: 鼓膜神経, I: 内部, O: 外部
(a: ROEDER と TREAT, 1957; b: VOGEL, 1923)



第3図 バッタの鼓膜器官
TM: 鼓膜, G: 聴神経節, N: 鼓膜神経, C: 付着細胞, Sc: 有桿細胞,
F: 線維状鞘細胞, Sw: シュワン細胞, S: 感覚細胞の細胞体, D: デンド
ライト, Ax: 軸索, Ci: 線毛, Ep: 隆起部 (GRAY, 1960)

かわりなく同じである。GRAY¹⁾ はバッタの鼓膜器官を電子顕微鏡を使って詳細に調べた。第3図 (a) は鼓膜器官の内面図である。堅い表皮で縁どられた厚さ2~3 μ の鼓膜のほぼ中央に膜の肥厚した部分があり、これに60~80個の感覚細胞が付着している。同図 (b) は3個の感覚細胞が付着細胞を介して鼓膜に付いている状態を模式的に示している。有桿細胞 (scolopale), 線維状鞘細胞 (fibrous sheath cell), シュワン細胞 (SCHWANN's cell) によって囲まれている感覚細胞は末梢側に直径0.2 μ のデンドライト (dendrite) を、中枢側に直径0.3~1.5 μ の軸索を出している。デンドライト (樹状突起) の先端には直径0.2 μ の線毛がある。しかし、この線毛は高等動物の聴細胞にみられる毛とは異なった構造をしている。このように鼓膜器官の微細構造はかなり詳しく研究されているが、音波によりどの部分が振動し、感覚細胞を興奮させるかといった詳しい仕組みについては、まだ十分に研究されていない。一般には線毛の部分が最初に歪みを受けて感覚細胞の興奮を起こすと考えられている。

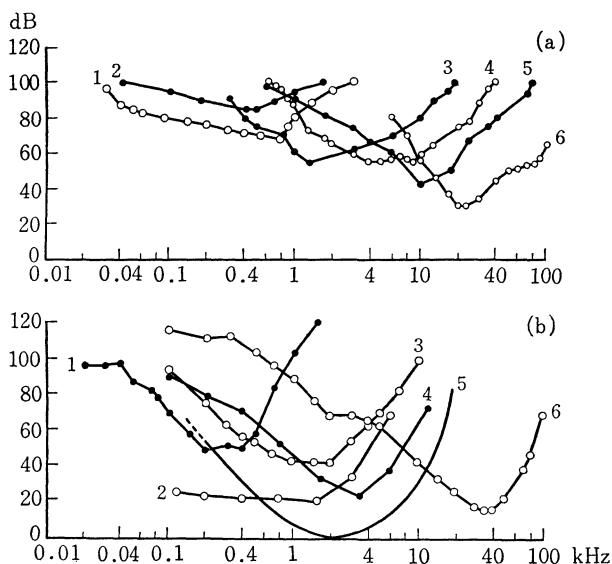
感覚細胞の軸索が集まって鼓膜神経 (tympanic nerve) となり中枢の神経節につながっているため、感覚細胞のデンドライトの先端から軸索の終わりまで、一つの細胞で刺激の受容から中枢への刺激の伝導までを受持っている。これは脊椎動物の耳の感覚細胞とは非常に異なる点で、このようなタイプの感覚細胞は第一次感覚細胞 (primary sensory cell) とよばれている。

II 昆虫の可聴音

昆虫がどの周波数範囲の音をきくことができるかということは、その昆虫の種類、用いる聴器によっても異なるし、また、音の強さによっても異なる。聴神経の応答を記録しながら異なった周波数の音についてそれぞれの閾値 (threshold, 応答をおこす最小の刺激の

大きさ) を測定して、縦軸に音の強さ、横軸に音の周波数をとって図示すると閾値曲線 (threshold curve) が得られる。いろいろの昆虫 (a) および参考のためにいくつかの脊椎動物 (b) の音受容器の閾値曲線を第4図に示す。閾値曲線が音受容器全体の、あるいは聴神経全体の応答を忠実に表わしている場合にはその動物の可聴曲線 (audibility curve) と考えることができる。

感覚毛は一般に低音に応じ、閾値は高い (強い音でなければ応じない)。たとえば、イナゴでは100dBの音に対して0.4~1.07kHzの間で応ずるが、とくに0.4~0.5kHzの音に対して感度が良い (第4図 (a) 2)。このように特定の周波数の音に対してとくに感度が良くなるときに、その周波数を最適周波数 (best frequency) と呼ぶ。スズムシの尾毛脚上感覚毛は100dBの強さでは0.03~3kHzの音に応じ、0.8kHzの音に対して最も感度が高く、最小閾値は約70dBである (第4図 (a) 1)。トノサマバッタの第1腹節の感覚毛は70dBで0.8~4kHzの音に回答し、2kHzのあたりが最も感度が良い (第5図, 1st Abdominal)。



第4図 無脊椎動物の昆虫 (a) および脊椎動物 (b) の音受容器の閾値曲線

(a) 1: スズムシ(H), 2: コバネイナゴ(H), 3: ヒグラシ(T), 4: トノサマバッタ(T), 5: キリギリス(T), 6: *Conocephalus saltator*(T); (H) 感覚毛, (T) 鼓膜器官

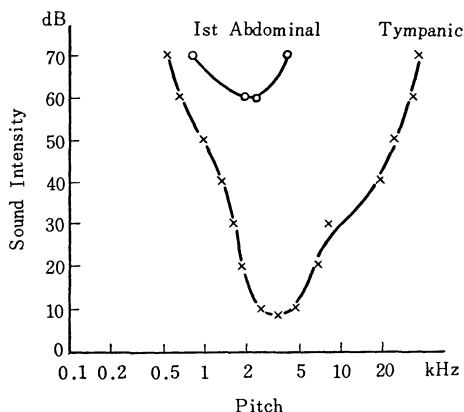
(b) 1: キイロシマヘビ, 2: ナマズ, 3: トカゲ (*Uma notata*), 4: トリ (bullfinch), 5: ヒト, 6: ショウカツシヨクコオモリ (菅, 1968)

雄のカのジョンストン器官は $0.15 \sim 0.55 \text{ kHz}$ の音に応ずるが、最適周波数は 0.38 kHz である。しかし、この最適周波数は日令によっても変化する。これはジョンストン器官の先にある触角の共鳴周波数が日令とともに変わるためであろう。いずれにしてもカ最適周波数は雌の超音の周波数とほぼ一致している。

キリギリス、コオロギ、ゴキブリなどの肢の脛節にあるひざ下器官は $1 \sim 5 \text{ kHz}$ の振動に対して応答する。

鼓膜器官は一般に感度が良い。可聴範囲は昆虫の種類によりいじむしく異なる。最適周波数の低いほうから順に列挙すると、スズムシ・マツムシ…… $0.7 \sim 0.8 \text{ kHz}$ 、トノサマバッタ…… 4 kHz 、ニイニイゼミ・アブラゼミ…… 5 kHz 、コバネイナゴ…… $4 \sim 9 \text{ kHz}$ 、キリギリス・クツワムシ…… 10 kHz 、アケビコノハ・アカエグリバ(ヤガ)…… 17 kHz 。外国産でキリギリス科の *Conocephalus saltator* が $20 \sim 30 \text{ kHz}$ 、ある種のヤガは $15 \sim 60 \text{ kHz}$ という非常に高い最適周波数を示すとされている。

鼓膜器官の最適周波数は、その昆虫が最も必要とする音、つまり仲間の鳴き声や外敵の出す音、たとえばヤガの場合にはコオモリの出す超音波の中に強く含まれてい



第5図 トノサマバッタの第1腹節毛細胞 (Ist Abdominal) と鼓膜神経 (Tympanic) の応答野 (YANAGISAWA ら, 1967)

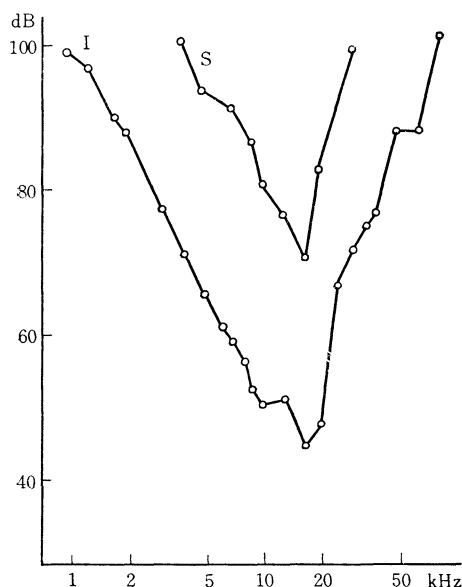
る音の周波数とほぼ一致していて、必要な音の情報を受けやすくなっている。

III 音の強さと周波数の弁別

音の強弱は神経線維を伝わる信号すなわちインパルス (impulse) の頻度と興奮する神経細胞の単位 (ニューロン neuron) の種類や数によって表わされる。つまり強い音に対しては、多数のニューロンがたくさんのインパ

ルスを生じ、弱い音に対してはごく一部のニューロンがわずかのインパルスを伝えるのみである。このことは多数の感覚細胞があるトノサマバッタの鼓膜器官においてはもちろん、感覚細胞が二つしかないヤガの鼓膜器官においても認められる。ヤガでは二つの感覚細胞の閾値は 20 dB も異なっている。したがって強い音に対しては二つの感覚細胞が興奮するが、音が弱くなるに従って一つだけしか興奮しなくなり、また、その細胞の発するインパルスの数も減少する。しかし、第6図からわかるように、二つのニューロンの応答野 (response area, 単一ニューロンについて画いた閾値曲線をとくに応答野とよぶ) はたんに縦軸にそって平行移動した形になっているだけで、両者の最適周波数は同じである。したがってこの二つのニューロンでは周波数の分析はできない。

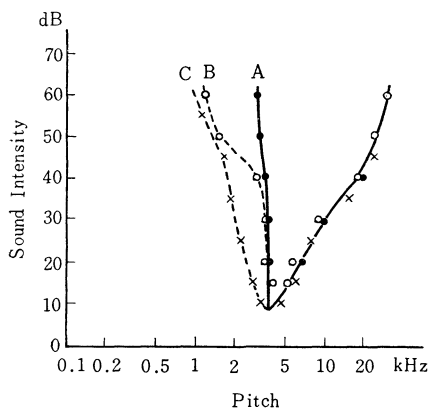
しかし、トノサマバッタの鼓膜器官は第3図に示したような構造になっているが、その細胞を詳しく調べると図中に小さく示した a, b, c, d の四つの細胞群に分れる。われわれの研究では、鼓膜神経の応答野は大体どのニューロンでも似ていて、ヤガの場合と同様に縦軸に平行移動した型、つまり閾値の異なる細胞群からなり、形



第6図 アケビヨノハ (ガ) の2本の鼓膜神経線維の応答野 (SUGA, 1961)

態学的に分けられた4群とは対応しなかった。しかし、その後の研究で、鼓膜神経の応答は応答野の異なる2群の細胞に分けられ、さらに応答の様式の差や閾値の差を形態学的所見と結びつけて、結局形態の異なる4群の細胞の応答はそれぞれ異なり、これらの細胞群の組み合わせにより、ある程度周波数分析が行なわれるであろうとされている¹⁴⁾。

われわれはこれとは別に、やはりトノサマバッタの中樞のニューロンの音刺激に対する応答を調べているうち



第7図 トノサマバッタ中枢音応答ニューロンの応答野 Aに見られるすどい立上りが、B、Cと次第にゆるやかで広い応答野に変化する (本文参照)。(YANAGISAWA ら, 1967)

に、鼓膜神経からの信号を受けた中枢ニューロンの応答野が、他の音受容器からの信号を遮断することによって変化すること、すなわち鼓膜神経の信号を伝えている中枢ニューロンは、感覚毛やひざ下器官からの低音の信号によって、低音側を抑制されていることを見出した¹³⁾。第7図のAは感覚毛からもひざ下器官からも信号がきているとき、Bは感覚毛からの信号をすべてなくしたとき、Cはひざ下器官からの信号もなくしてしまったときで (鼓膜器官だけが入力になっている)、Cの応答野は第5図に示したトノサマバッタの鼓膜神経の典型的な応答野と非常によく一致する。このことは昆虫の中樞神経系内には周波数の分析を行なう神経機構が存在することを示すものである。最近、別種のバッタでまた異なった応答野を持つ中枢ニューロンの存在が報告されている。いずれにしても、音の情報を伝える中枢ニューロンのおもなものは、中枢神経系全体にその線維をのぼした1~数対の大神経線維である。同様に一つのニューロンが中枢神経系全体にその線維をのぼしていることは、ザリガニの巨大神経線維を初め、多くの甲殻類や昆虫類の中樞ニューロンについて認められている。

このような鼓膜神経およびその中枢での周波数弁別機構とは別に、尾毛脚神経では単一ニューロンのインパルスが300~400Hzよりも低い音に対しては、音の波と同期して出ているので、低い音についてはその周波数の情報がインパルスの数として尾毛脚神経を介して中枢に送られていると思われる。

IV 鳴き声の識別

鳴き声の中に強く含まれている音の周波数が、その昆虫の鼓膜器官の最適周波数とほぼ一致するということは、鼓膜器官が同種の昆虫の鳴き声を最も鋭敏に感受するようにできていることを示す。しかし、鼓膜器官の周波数分析能力はそれほど鋭いものとは考えられない。では近縁種の鳴き声は何によって識別されるのであろうか。REGENは雄のコオロギの鳴き声が雌を誘引するためにはそれに含まれている周波数は、大して重要ではなく、音の時間的変化が重要であることを示した⁹⁾。この説はその後のたくさんの実験によっても、支持されている。たとえば、樹上に住む3種の *Oecanthus* 属のコオロギでは、21°Cで雄のヤスリ音の頻度が毎秒 *O. nigricornis*……53, *O. quadripunctatus*……33, *O. argentinus*……43であり、*O. n.*の雌は *O. q.*と *O. a.*の鳴き声には応じない。ところが、*O. q.*の雄のいる箱を31°C、*O. a.*の箱を26°Cに上げるとヤスリ音の頻度はみんな53となり *O. n.*の雌が応じるようになる。この際の雄

の鳴き声の中に最も強く含まれている音の周波数はそれぞれ 3.3, 4.4, 3.9kHz であった。つまりこの程度の周波数の差は種間識別に役立っておらず、重要なのはヤスリ音の頻度であるといえる¹²⁾。

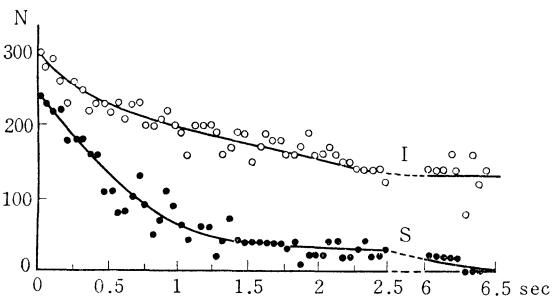
虫の鳴き声に対する鼓膜神経の放電は常にそのヤスリ音と同期しているから、ヤスリ音のリズムは忠実に中枢神経へ伝えられる。しかし、この放電は異種の昆虫が出すヤスリ音にも同期する場合があるから、この際には鼓膜神経には種間の鳴き声を区別する能力はない。したがってある特定のヤスリ音のリズムが雌に反応を起こさせるためには中枢神経系のどこかに——たとえば脳の中に——そのリズムを識別できるニューロンがなければならぬ。

鼓膜神経は一般に刺激の続く間放電する順応の遅い神経線維からなるが、線維により多少の差が認められる場合がある。ヤガでは閾値の低い神経線維に比べて閾値の高い線維は順応が早い(第8図)⁹⁾。しかし、鼓膜神経線維と中枢の大神経線維の放電を比べると中枢の線維のほうがはるかに順応が早い。昆虫の鳴き声は強さが急速に変化するパルス状の音からなり、鳴き声の識別は強さの変化するリズムによってなされるから、順応の早い中枢の大神経線維はこのような鳴き声についての情報を送るのに適しているといえる。

V 方向感覚

チョウやトンボのように空中をとぶ昆虫では眼によって相手の位置をきめることが容易であろう。しかし、草の中で生活しているキリギリスやコオロギにとっては、むしろ聴覚によって相手の存在を知ることが多い。このためには鳴き声の弁別と同時に音源の方向についての情報も必要になる。

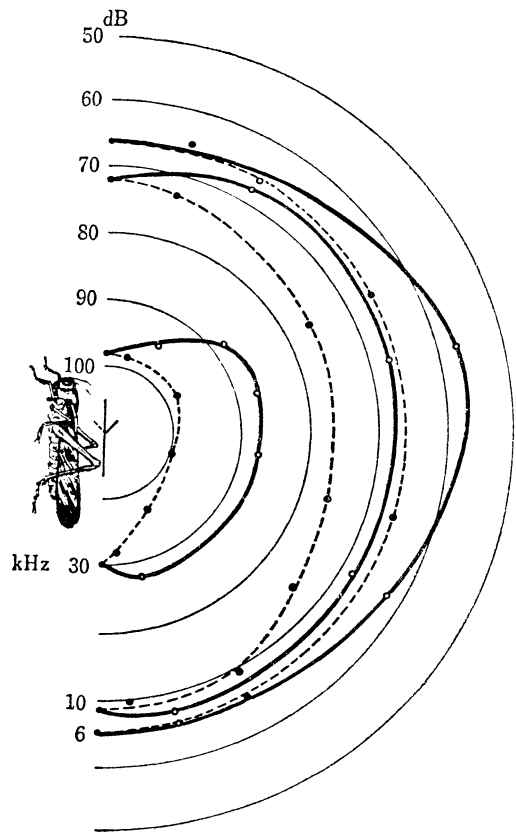
音源の方向認知の手がかりになるものとして左右聴器での音圧の差、時間の差、位相の差などが考えられる。



第8図 アケビコノハ(ガ)の2本の鼓膜神経線維の順応
縦軸：インパルス頻度(数/秒)、横軸：刺激(17kHz)
を始めてからの時間(SUGA, 1961)

また、受容器の指向性も重要で、ことに片方にしか受容器のないときには、その向きをかえることによって音源の方向を定める。もちろん1対の鼓膜器官があれば方向感覚はさらに良くなる。左右の鼓膜神経からインパルス記録しながら、音源の方向を変えて鼓膜器官が刺激される度合いを比べると、10~20dBに相当する差がある。この差は音の周波数が低いときには小さく、高いときには大きい。第9図はトノサマバッタの鼓膜器官の指向性を示している²⁾。

鼓膜器官が腹部または胸部にあるバッタやヤガでは左右の鼓膜器官間の距離は1cm以内、前肢にあるキリギリスやコオロギでもせいぜい1~2cmしか離れていない。したがって左右の鼓膜器官に音波が到達する時間の差はせいぜい0.06ミリ秒で、これは左右の鼓膜器官が刺激される度合いの差(10~20dB)によって生ずる応答の潜時(latency, 刺激から最初の応答までの時間)の差——これはときには1ミリ秒にも達する——に比べると



第9図 トノサマバッタの鼓膜器官の指向性
音源の方向を変えて測定された左(……), 右(——)
鼓膜器官の閾値。使用された刺激音は 6, 10, 30kHz
(KATSUKI と SUGA, 1960)

はるかに小さい。また、10~20dB も弱い刺激しかこない側ではしばしば閾値以下の刺激になり、1 側しか刺激されないということになる。鼓膜器官の発生電位は音波と同期しないゆるやかな電位変化であることが知られているが、したがって神経線維の送るインパルスも音波とは同期していない。それ故位相差も音源の方向についての手がかりとはならない。

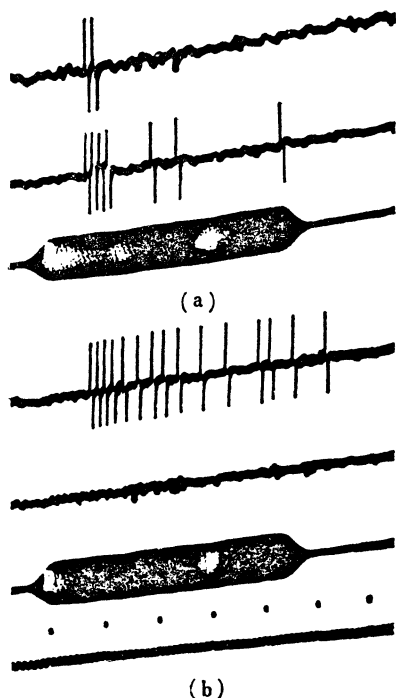
キリギリス科では方向感覚をさらに鋭くするための中枢神経機構が見いだされている¹⁰⁾。中枢にある左右一对の大神経線維から同時にインパルスを記録すると、常に音源に近いほうの線維がたくさんのインパルスを送っている(第10図(a))。片方の鼓膜神経——たとえば音源に近いほうの神経を切断すると同側の大神経線維の放電は停止するが、反対側の線維のそれは逆に増加する(同図(b))。いいかえれば鼓膜神経は同側の中枢の神経線維に対しては興奮的に、反対側の線維に対しては抑制的に働いている。左右の鼓膜器官が刺激される度合いに差のあるときには、より強く刺激されたほうの鼓膜神経は、

より強く同側の中枢神経を刺激し、より強く反対側の中枢神経を抑制するので、左右の差は中枢神経系では、より強調される。

VI ヤガの逃避行動

すでに記したように、ヤガの鼓膜器官にはたった二つしか感覚細胞がないが、これを上手に使って、ヤガは天敵であるコオモリの出す超音波をききわけて逃避行動をとる。ヤガを自由にとばせておき、竿の先にスピーカーをつけて人工的にコオモリの声に似せた音を出して観察すると、ヤガの逃避行動は二つの行動に大別される⁹⁾。音が強いとき、つまりヤガが竿のそばをとんでいるときには、種々の急降下、宙返りあるいは翅をとじて落下などの行動をとる。この場合、ヤガの行動と音源との間には一定の関係はなく、ヤガはとにかく地上へ落ちるように行動する。音が弱いとき、すなわちヤガがスピーカーからはなれているときには、ヤガは何回か方向転換をして、結局音源からはなれる方向へとび去る。ヤガはこの種の音を30~40m もはなれていてもきくことができる。おおざっぱに言えば、コオモリは平均の大きさのヤガのエコーをこの距離の10分の1くらいの距離でしかきくことができない。それ故、これだけにはなれたところでもきくことができ、方向転換を行なうということは、飛行速度がコオモリよりもはるかにおそいヤガにとって非常に有利なことである。コオモリがそばにいるときに不規則な落下行動をとることも、コオモリからのがれる有効な手段である。

コオモリの鳴き声を人工的に作る際に以下の要素を考慮しなければならない。①超音波の周波数、②音の強さ、③鳴き声はパルス状になって発せられるので各パルスの長さ、④パルスとパルスの間の時間、⑤パルス列の続く長さ。これらの要素はみんな独立に変えることができるのでこれらを変えてヤガの応答を調べた結果、ヤガの末梢神経から中枢神経系へ伝えられる信号の中には、周波数に関する情報はなく(周波数のきき分けができないことについてはすでに説明した)、パルスの強さと長さについてのかなり正確な情報とパルスとパルスの間隔およびパルス列の長さに関する正確な情報を持っていることがわかった。ヤガの聴覚受容細胞は二つしかなくて、しかもその閾値が20dB も違っていることはすでに述べたが、したがって以上の情報は、はなれたところから発せられた弱い音の場合には、一つの細胞によって受容され中枢へ伝えられている。中枢神経系内でも、この情報はかなり忠実に再現されながら、胸部神経節から脳へと伝えられる。



第10図 片方(音源に近いほう)の鼓膜神経を切断する前(a)と後(b)でのT大神経線維の応答

上から、音源から離れているほうの線維および近いほうの線維の放電、13kHzの刺激音を表わす。

(b)の最下線は10msecのシグナル
(SUGA と KATSUKI, 1961)

中枢神経系内ではさらにいくつかのニューロンが、これらの音情報のうちの一部の要素、たとえばパルスの始まる時間のみ、あるいはパルス列の時間のみを伝えることが見出されている。しかし、まだ逃避行動をおこす運動ニューロンと結びつくところまでは解明されていない。

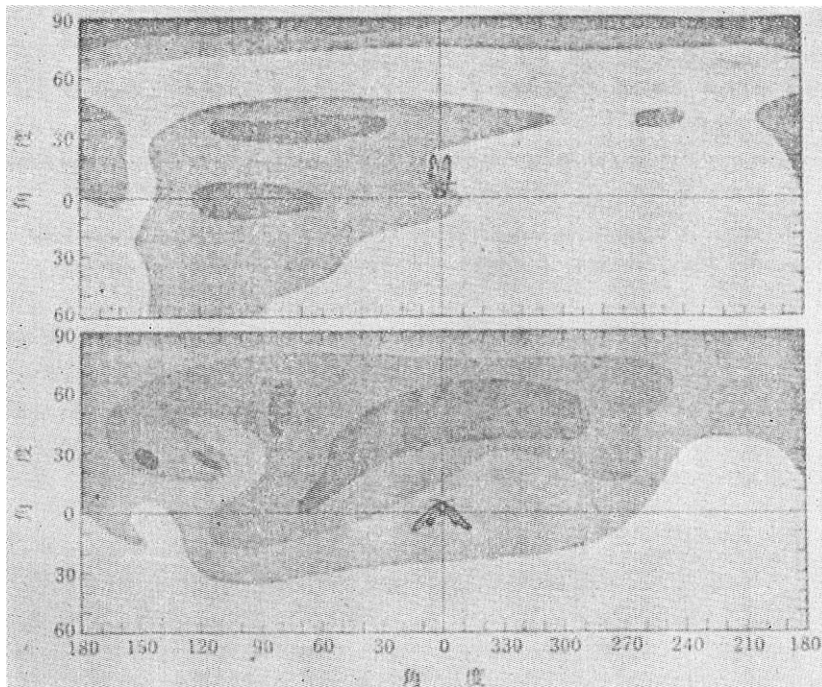
音源の方向についての情報は、左右鼓膜神経からの情報の差により与えられ、中枢神経系内でそれが強調されるような処理機構の存在することはすでに述べた。空中をとぶヤガの場合、コオモリが左右ばかりでなくて上下どちらからきているかも知らなければならない。ヤガは飛ぶときには1秒間に30~40回の頻度で翅を上下させるが、これを真横から見ると鼓膜器官を隠したり見せたりしながら飛んでいることになる。鼓膜神経のインパルス放電をもとにして、鼓膜器官の指向性を翅が上りきった状態と下った状態とで判定すると第11図に示すようになる⁴⁾。翅が上った状態では音源に近いほうの鼓膜器官は反対側の器官より20~40dB強く刺激され、下った状態では左右差はなくなるかわりに上下差が10~25dB生ずる（上方からは翅でかくされるために音は伝わりにくくなる）。したがって翅運動により、ヤガは上下左右どちらから音がきているかをききわけることができるの

である。

最近、ヤガの脳内で閾値上20~30dBの音でかえって抑制されるニューロンが見つかった⁹⁾。ヤガの二つの鼓膜器官受容細胞は閾値が20dBばかり違うので、この中枢ニューロンは閾値の低い受容細胞から興奮的、閾値の高い細胞から抑制的な信号を受けているのではないかと考えられる。そして、ヤガの逃避行動は、すでに述べたように弱い音に対しては方向転換、強い音に対しては不規則な落下運動であるから、この脳内ニューロンが二つの異なった逃避行動と関係があるのではないかと考えられている。たとえば、強い音をきいたときに翅運動をとめてしまって落下するのは、この脳内ユニットが翅運動ニューロンの活動のもとになっていて、脳内ユニットの活動が完全に抑制されたため、翅運動もとまってしまったのだと考えると一応の説明はつく。しかし、これは全くの仮説で、これ以上の証明はなされていない。

おわりに

以上簡単に昆虫の聴覚生理学のいくつかの問題点を解説してみた。全編にわたり菅乃武男君のすぐれた総説（参考文献参照）を参考にした。コオモリの超音波分析



第11図 ヤガの鼓膜器官の指向性（メルカトル式投影図法により示す）

指向性は翅の位置によっていじりく影響される。上図は翅が上がりきったとき、下図は翅が下った状態での指向性を示す。影の色が濃い方向に対して鼓膜器官の感度は悪い。感度が5dB下がるごとに濃い影を用いて示す。(ROEDER, 1965)

機構などの解説書でもあるので一読をおすすめしたい。ヤガの聴覚について、さらに詳しくは ROEDER の論文を参照されたい。もう 10 年以上も前のことになるが果実の成熟期近くなるとヤガの害の大きいのを予防するため超音波の利用を試験的に行なってみたが、当時われわれの知識は今日ほどではなかったのうましくゆかなかった。薬物の毒作用が喧ましい最近では今一度この問題を考え直してみる必要があるかもしれない。

引 用 文 献

- 1) GRAY, E. G. (1960) : Phil. Trans. Roy. Soc. 234 : 75~94.
- 2) KATSUKI, Y. & SUGA, N. (1960) : J. Exp. Biol. 37 : 279~290.
- 3) RISLER, H. (1955) : Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontag. Tiere 74 : 478~490.
- 4) ROEDER, K. D. (1965) : Scientific American 213 : 94~102.
- 5) ——— (1966) : Science 154 : 1515~1521.
- 6) ——— (1969) : J. Insect Physiol. 15 : 825~838, 1713~1718.
- 7) ——— & TREAT, A. E. (1957) : In "Sensory Communication" ed. by W. A. ROSENBLITH. MIT Press 545~560.
- 8) SUGA, N. (1961) : Jap. J. Physiol. 11 : 666~677.
- 9) 菅 乃武男 (1968) : 『音受容』情報科学講座「感覚情報 II」55~116. 桑原万寿太郎編, 共立出版
- 10) SUGA, N. & KATSUKI, Y. (1961) : J. Exp. Biol. 38 : 545~558.
- 11) VOGEL, R. (1923) : Zeit. Anat. Entwicklung 67 : 190~231.
- 12) WALKER, T. J. (1958) : Ann. Entom. Soc. Amer. 50 : 626~636.
- 13) YANAGISAWA, K., HASHIMOTO, T. & KATSUKI, Y. (1967) : J. Insect Physiol. 13 : 635~643.
- 14) MICHELSEN, A. (1968) : Nature 220 : 585~586.

中 央 だ よ り

一 農 林 省 一

○昭和 45 年度農業の生産、出荷数量まとまる

45 年度 (44.10~45.9) の農業生産額は、904 億円で前年に比べて 2.0% 増加し、一方、出荷額は 829 億円で前年に比べて 1.5% 増加した。

農業生産額の内訳をみると、殺虫剤 370 億円、対前年比 2.8% 増、殺菌剤 198 億円、対前年比 14.8% 減、殺虫殺菌剤 73 億円、対前年比 2.2% 減、除草剤 231 億円、対前年比 23.5% 増などとなっており、出荷額についてもほぼ同じような傾向がみられる。

次に、出荷額について水稲用と園芸その他用に分けてみると、水稲用出荷額は 409 億円、園芸その他用は 420 億円と推定され、その比率は 49.4 対 50.6 となっている。

水稲用農業は、過去数年間、毎年かなりの伸びを示したが、本年は米の生産調整および病虫害の発生が例年に比べて少なかったなどの原因で、前年に比べて 5% 減少し、農業総出荷額の半分以上になった。とくに殺菌剤の減少が顕著であり、また、省力化を目的として着実な伸びをみせてきた殺虫殺菌剤の減少が目立った。

他方、園芸その他用の農業は、商品農産物としての強い需要に支えられた栽培面積の増加などにより着実な伸びをみせており、農業出荷額は前年に比べて 9% の増加となっている。

農業の低毒性化の傾向は、農業による危被害および農

産物中における残留毒性の社会問題化に伴い急速に進展しており、本年度においても特定毒物が全体の 0.4%、毒物が 6.8% と昨年の 1.4%、9.1% をそれぞれ下回り、劇物、普通物は全体の 92.8% を占め前年の 89.5% を上回った。なお、BHC、ドリン剤などの使用規制および残留許容量の設定がすすむにつれて今後もこの傾向は続くものと思われる。

45年度の農業輸出額は、ソ連、インドネシア、韓国などの伸張により 117 億円に達し、前年に比べて 39.1% の増加となった。仕向地別にみると、韓国 18 億円、ソ連 15 億円、インドネシア 14 億円、イタリア 6 億円、パキスタン 5 億円と前年を大幅に上回り、中国については前年を下回ったが 10 億円を達成した。

輸出の内訳は、原体、中間体が 63 億円で、前年に比べ 42.6% の増となり、製剤についても殺虫剤 30 億円、殺菌剤 10 億円、除草剤 13 億円といずれも増加している。

品目のおもな動向をみると、原体、中間体では、MEP、マラソン、MNFA、ホスベル、IBP、CPA、MH、製剤では DDVP 乳剤、MEP 乳剤、ダイアジノン乳剤、TPN 水和剤、CAT 水和剤、リニエロン水和剤などが前年を上回り、TPN 原体、チオファネート原体などが本年度新たに輸出されたことが注目された。

次に輸入は、前年とほぼ同じの 99 億円であり、その内訳は、原体が 62 億円で前年に比べて 1.7% 増となったが、製剤は 37 億円で前年に比べて 2.7% の減となった。

品目別には、原体でヘプタクロール、MPP、CVP、クロルフェナミジン、ランネート、シメトリン、製剤で D-D、バミドチオン、パラコートが増加が目立った。

複眼の機能

岡山大学理学部生物学教室 山 口 恒 夫

節足動物の主要な視覚器である複眼 (compound eye) は多数の個眼 (ommatidium) がハチの巣状に集合したものである。個眼は複眼の構造単位であるとともに、光学的にも独立した単位であって、古くから脊椎動物や頭足類のカメラ眼と対比して複眼の光学的、生理学的機能の特異性が論ぜられてきた。中でも EXNER(1891) の提唱したモザイク説はごく最近までほぼ正しいものと考えられてきた。彼の考えでは個々の個眼はその光軸上のみの像を受容するので、複眼全体としてみれば外界の像は非常にきめの粗いモザイク像として受容されたうえ、脳に投影される。したがって、この説によれば、①複眼の像形成に関しては個眼のみが機能単位であり、②複眼から脳までの視覚情報の伝達に関しても個眼単位の伝達様式が存在し、③複眼で得た視覚情報はすべて脳で解読されることになる。仮に光学機械としての複眼にはEXNERの説がそのままあてはまったとしても、われわれは脳に第2の複眼とでもいうべきものを想定しなければならないのである。ところが、最近の複眼の電気生理学的、電子顕微鏡学的研究のいちじるしい進展に伴って、複眼視覚のモザイク説的な考え方は大幅に修正せざるを得なくなってきた。

この論文では現在まで知り得た事実に基づいて複眼の視覚機構を述べるとともに、視覚情報によって解読され

る動物の行動についても触れてみたい。

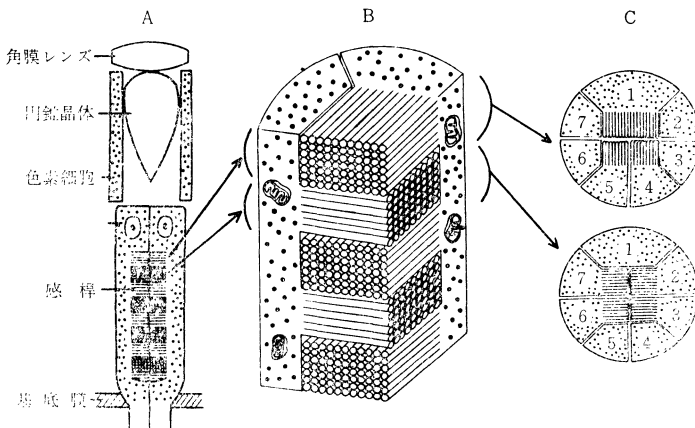
I 複眼の構造と機能

複眼の構造単位である個眼は角膜レンズ (corneal lens), 円錐晶体 (crystalline cone) から成る光学系と、7~8個の視細胞 (retinular cell), それを取り巻く色素細胞をもって構成されている(第1図A)。視細胞の内縁からは microvilli と呼ばれる小管が多数突出し、互いに密接して感桿小体 (rhabdomere) を形成している。各視細胞の感桿小体は、多くの場合いろいろの様式で融合して感桿 (rhabdome) という複合体を作っている。たとえばミツバチでは8個の視細胞のうち隣接した視細胞の感桿小体が融合したかのように4個の感桿小体で感桿が形成されているし、ザリガニなどでは7個の視細胞の感桿小体は特定の感桿小体の組み合わせをもって互いに直交し、しかも層状に積み重なっている(第1図B, C)。これに対してハエ、アブなどの双翅類の視細胞では各感桿小体がそれぞれ独立し、互いに遊離したままになっている。

1 複眼の光学系

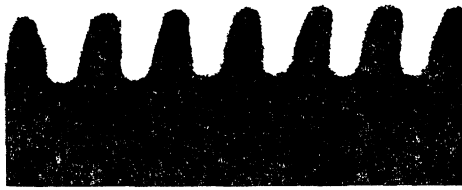
個眼の最外部にある角膜レンズはキチン質でできた凸レンズ状のもので近紫外部までの光を透過させる。ウマバエなどの双翅類の角膜レンズには屈折率の異なる層

状構造があり、これが一種の干渉フィルターの役目をして双翅類の複眼に特有な色光反射が現われる(BERNARD & MILLER, 1968 a, b)。また、ガのような夜行性昆虫には角膜レンズ表面に corneal nipple と呼ばれる乳首状の突起があって光学的に非常に面白い機能をもっているらしい(第2図)。すなわち、BERNHARD らの一連の研究(たとえば MILLER ら 1968; BERNHARD ら, 1970) によると corneal nipple は光が空気中から屈折率の極端に異なる角膜レンズに透過する際に一種のインピーダンス整合装置として働いているらしい。つまり corneal nipple の配列、周期、形状が角膜レンズ表面からの光の反射を防いでいるのであって、その



第1図 ザリガニ個眼の構造模式図

A: 個眼の構造, B: 視細胞と感桿の一部を拡大した図, C: 隣接している感桿小体のレベルでの横断面図 (EGUCHI, 1965)



第2図 マダラチヨウの corneal nipple の電子顕微鏡像

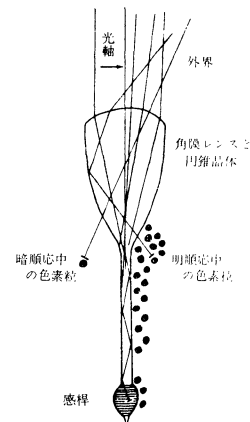
corneal nipple の先端から基部までの長さは約 $2,000\text{\AA}$ (BERNHARD ら, 1965)

効果は corneal nipple の高さの2倍の波長で最大となる。鱗翅類の一部を除いて一般に昼行性昆虫にはこのような nipple 構造が見られないことからしても、乏しい光の下で行動する夜光性昆虫にとっては corneal nipple は重要な光学系であろう。

EXNER (1891) によれば角膜レンズと円錐晶体は中心部がもっとも屈折率の高い円筒レンズであって、夜行性昆虫や甲殻類にみられるような円錐晶体と感桿の距離の長い個眼 (重複眼, superposition eye) では焦点距離が角膜レンズと円錐晶体の真中にある。したがって、暗順応で色素細胞の色素粒が円錐晶体の端に凝集した場合には個眼間の仕切りがなくなるので、1個の個眼の感桿には隣接個眼の像も結像し直立の重複像がみられる。これに対して昼行性昆虫にみられるような角膜レンズと円錐晶体の短い個眼 (連立眼, apposition eye) では暗順応した場合でも像は重複しない。ところが、①角膜レンズと円錐晶体を遊離した標本で重複像をみることができが、その像は感桿の後方に結ばれていること (NUNNEMACHER, 1961; KUIPER, 1962; WINTHROP & WORTHINGTON, 1966), ②円錐晶体の屈折率は一樣であること (KUIPER, 1962; CARRICABURU, 1965, 1966 a, b; HORRIDGE, 1969), ③色素粒の移動は重複眼の解像力に影響を与えないこと (HASSENSTEIN, 1954) などの事実がホタル、ガ、甲殻類の重複眼で得られてきた。現在では角膜レンズから入った光は第3図のように円錐晶体の内面を反射しながら感桿に到達するという考え方——light guide theory が最も妥当である (たとえばHORRIDGE, 1968, 1969; MILLER 1968 DØVING & MILLER, 1969)。色素細胞の機能としては、後述のように視細胞の光感受性が非常に高いので、順応度に応じて色素粒を移動して隣接個眼からの迷光を防ぐことが考えられている。

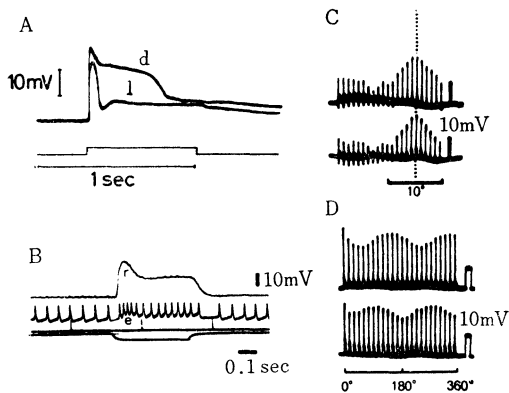
2 視細胞の機能

個眼の光学系によって導かれた光は視細胞の突出部である感桿に到達する。前述のように各感桿小体は mic-



第3図 重複眼の円錐晶体がフォトガイドとして光を感桿に導くことを示す模式図 (HORRIDGE, 1968)

rovilli で構成されていて、そこには視物質 (retinene-protein complex, たとえば GOLDSMITH, 1964; WALD, 1968 a) があって光化学反応により視覚情報を電気信号に変換しているものと考えられる。その証左として、①アオバエの感桿の光吸収特性と複眼から抽出された視物質の光吸収特性は一致している (LANGER & THORELL, 1966), ②ザリガニやカニの一種 *Libinia emarginata* の感桿には2色性 (dichromism) があって、光吸収の主軸は microvilli の長軸と平行している (WATERMAN ら, 1969; HAYS & GOLDSMITH, 1969), という微小分光法を用いた実験結果がある。光電変換の結果として視細胞に発生する電位変化——受容器電位 (receptor potential) は微小電極法を用いてカプトガニで HARTLINE ら (1952)、昆虫類で KUWABARA & NAKA (1959) が初めてその導出に成功して以来、多くの種類で詳細に研究されてきた。視細胞の受容器電位は脱分極性の電位変化であって、その脱分極の大きさはほぼ光の強さの対数に比例し、一般に光照射の初めに現われる早い経過をもつ部分 (dynamic phase) と、それに続く持続性の部分 (static phase) とからなっている (第4図A)。普通、受容器電位に重畳するインパルスはみられないが、ミツバチの雄の視細胞では受容器電位に重畳したインパルス群が報告されている (NAKA & EGUCHI, 1962)。しかし、最近の BAUMANN (1968) や SHAW (1969) の報告によると正常なミツバチ雄の視細胞では受容器電位の立ち上がり一つのみが大きな可変のスパイク (graded spike potential) が重畳するのみであって、実験材料が悪くなるとスパイク群が現われるという。したがって、一般の複眼視細胞でも他の感覚細胞と同様に受容器電位に基づいたインパルス



第4図 視細胞の受容器電位

A: バッタの暗順応(d)および明順応(l)視細胞の受容器電位 (TUNSTALL & HORRIDGE, 1967), B: カブトガニ視細胞の受容器電位(r)と偏心細胞のインパルス(e) (BEHRENS & WULFF, 1965), C: バッタの個眼軸に対する入射光の角度と受容器電位の大きさ. 同一眼内の2個の視細胞から受容器電位を同時に誘導し, 両者の acceptance angle が等しいことを示す. D: Cと同じ2個の視細胞の種々の方向に振動する偏光に対する反応. 最大反応が60度ずれていることに注意 (C, Dともに SHAW, 1967)

を発生しているのか, 大いに疑問である。もしインパルスが発生していてもその発生部位が視細胞の軸索が貫いている基底膜以下であるために通常の電位導出法ではひっかかってこないのか, あるいは視細胞の興奮がインパルスの形式をとらないで電気緊張的に第2次神経線維に伝えられるのか, 現在のところその決め手になる実験結果は得られていない。ただ, 他の昆虫類や甲殻類と異なって1個の個眼内に8~20個の視細胞と1~2個の偏心細胞(eccentric cell)があるカブトガニでは受容器電位とインパルス発生との関係が明瞭になっている。すなわち, カブトガニ個眼では視細胞のみに光感受性があり受容器電位を発生し, 偏心細胞では視細胞の受容器電位の大きさに比例した頻度のインパルスが発生する(第4図B)。一方, カブトガニやバッタなどの視細胞では暗黒下または微弱な光で1~数mVの一過性の脱分極——小電位(miniature potential)が現われる(カブトガニ YEANDLE, 1958; FUERTES, 1959; ADOLF, 1965; FUERTES & YEANDLE, 1964, バッタ SCHOLLES, 1964; SHAW, 1967)。これは受容器電位発生に必要な閾値下の光量での電位変化であって, 小電位の間隔の分布および小電位間の相関などから各小電位は独立した事象であることがわかった。おそらく小電位発生部位は感桿小体であって, 1光子が吸収されると1個の小電位が発生す

るものと考えられている。

既に述べたように感桿の microvilli の配列などの差異から1個の個眼には, 偏光に対して異なる感受性を示す視細胞が2種類以上存在することが考えられる。事実, ミツバチ (SHAW, 1969a), ザリガニ (SHAW, 1969b; WATERMAN & FERNÁNDEZ, 1969), カニの一種 *Carcinus maenas* (SHAW, 1966, 1969b) の個眼には互いに直交する振動面をもつ偏光のどちらかに最大の感度をもつ2種類の視細胞, バッタ (SHAW, 1967, 1969b) やトンボ (HORRIDGE, 1969) の個眼には60度ずつずれた振動面をもつ偏光のどれかに最大の感度をもつ3種類の視細胞の存在することが, それぞれ受容器電位を指標にして確かめられている(第4図C, D)。いずれの場合も microvilli の配列の種類と偏光に対する視細胞の種類とは一致している。

視細胞の分光感度に関しては, クロバエ (BURKHARD, 1962), ミツバチ (AUTRUM & VON ZWEHL, 1962; AUTRUM, 1965), トンボ (AUTRUM & KOLB, 1968; AUTRUM, 1965), バッタ (BENNETT ら, 1967), マツモムシ (BRUCKMOSER, 1968), ゴキブリ (MOTTE & GOLDSMITH, 1970, 1971), ザリガニ (NOSAKI, 1969; WATERMAN & FERNÁNDEZ, 1970) で受容器電位を指標にして調べられている。その結果, たとえばミツバチでは340m μ , 430m μ , 460m μ , および530m μ の波長にそれぞれ最大感度をもつ4種類の視細胞, ザリガニでは440m μ と594m μ の波長に最大感度をもつ2種類の視細胞のあることがわかった。最近のゴキブリの実験では, 視細胞の電位記録と視細胞内への色素注入とを組み合わせた方法により, 同一個眼内に分光感度の異なる2種類の視細胞が存在することが確かめられた。しかし, トンボでは複眼の上部には *Anax* で380m μ , *Libellula* で410m μ , 下部には *Anax* で420~520m μ , *Libellula* で450~550m μ にそれぞれ最大感度をもつ視細胞が多く, 分光感度の異なる視細胞は必ずしも同一個眼に存在するとは限らず, 複眼上で不等分布している場合もあるらしい。さらにザリガニでは偏光感度の異なる視細胞間でも分光感度には差がないという結果も得られている。

II 視葉と視覚情報処理

複眼には各個眼と脳との間に視葉(optic lobe)と総称される複雑な神経回路網がある。視葉は普通, 昆虫類では lamina ganglionaris, medulla, lobula complex の三つに区分されるが, 鱗翅類などでは lobula complex はさらに lobula と lobula plate に分けられる(第5図A)。下等な甲殻類では視葉は lamina ganglionaris と

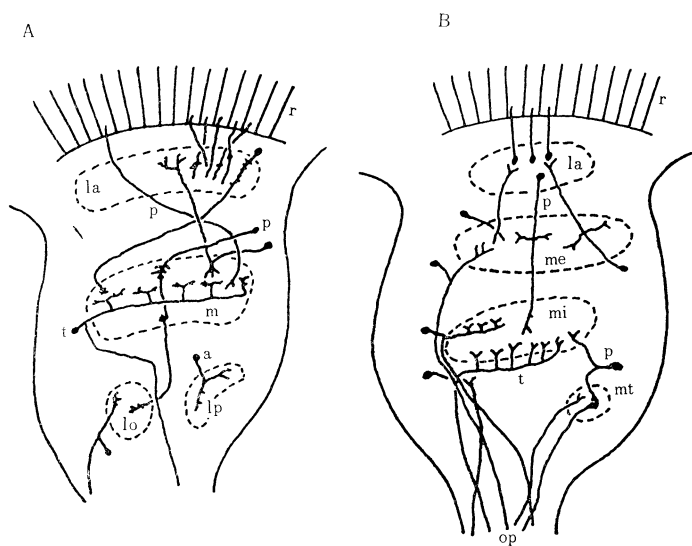
medulla の二つに分かれているだけであるが、軟甲類では medulla が medulla externa と medulla interna とに分かれている。眼柄の非常に発達した十脚類ではさらに medulla terminalis が加わっている (第5図B)。

まず, lamina ganglionaris では視細胞の軸索と第2次神経細胞とのシナプスがみられる。感桿が融合しているバッタのような場合には, 1個の個眼から出た軸索はそのまま一緒になって lamina ganglionaris で第2次神経細胞にシナプスして optic cartridge と呼ばれる構造単位を作る。感桿が融合していないハエでは BRAITENBERG (1967) や HORRIDGE & MEINERTZHAGEN (1970 a, b) が軸索の走行を詳細に追跡して次のようなことがわかった。すなわち, 第6図のように8本の軸索 (このうち1本は非常に細く, 個眼の下部にある視細胞の軸索) のうち6本は互いにねじれあっておのおの, 別々の optic cartridge にシナプスする。したがって, 1個の optic cartridge には近接している6個の個眼から1本ずつの軸索がシナプスしているのであって, ハエの optic cartridge はバッタなどとは全く構造的に異なった単位になっている。残り2本の軸索は lamina ganglionaris で第2次神経細胞とシナプスしないまま medulla まで走行している。感桿の融合しているウミザリガニでも optic cartridge で個眼間の軸索の組み替えをするが

(HÁMORI & HORRIDGE, 1966 b), その詳細は不明である。視細胞の acceptance angle (点光源と個眼軸とのなす角度と受容器電位の大きさの関係—acceptance angle curve で, 電位が最大値の 1/2 になった時の角度) はバッタでは同一個眼内の視細胞はいずれも約6度 (SHAW, 1967) で差はないが (第4図C), ハエの場合は1個1個の視細胞の acceptance angle は約3度 (VOWLES, 1966) であっても同一個眼内では視細胞の占める位置によって少しずつずれている。しかし, 第6図Aに示されているように, 隣接個眼で視細胞の光軸が一致しているものは同一の optic cartridge に軸索を出していることは WIEDMAN (1965) や BRAITENBERG (1967) の光学的, 形態学的研究からも十分に確かである (第6図で, 点光源の位置, 視細胞, optic cartridge に付されている記号 a, b, c に注意)。

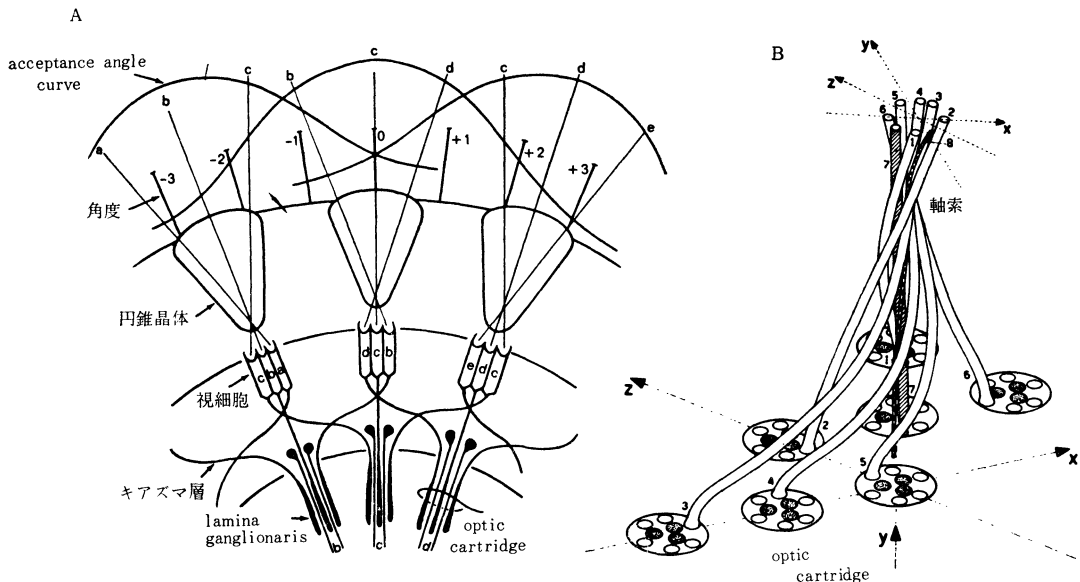
昆虫類では lamina ganglionaris と medulla および medulla と lobula complex の間に, 甲殻類では lamina ganglionaris と medulla externa および medulla externa と medulla interna の間にキアズマがあって, キアズマを中心として上部と下部では神経要素による個眼の配列 (ommatidial array) が 180 度逆転している。視葉の神経線維には視葉の各部分を結ぶが横に分枝しない perpendicular cell, 横に多数分枝して他の多数の神経線維とシナプスしている tangential cell, 限られた部分のみで分枝している amacrine cell などがある。また, 視葉内には求心性のみならず遠心性の神経線維も多数ある。視葉の神経回路網に関しては古くはコルジ染色法を用いた CAJAL (1915), ZAWARZIN (1913), HANSTRÖM (1924) の研究, 最近では電子顕微鏡を用いた PEDLER & GOODLAND (1965), TRUJILLO-CENÓZ & MELAMED (1966), TRUJILLO-CENÓZ (1965, 1966), MELAMED & TRUJILLO-CENÓZ (1967), HÁMORI & HORRIDGE (1966 a, b, c, d) の研究, ゴルジ染色法を用いた STRAUSFELD & BLEST (1970), STRAUSFELD (1970) の研究がある。しかし, lamina ganglionaris の一部を除いて, 後述のような視葉の視覚情報処理網としての機能を説明するだけの構造的資料はまだ整っていない。

視葉と脳とを結ぶ神経線維群は昆虫



第5図 視葉の構造模式図

A: 昆虫類 (鱗翅類) の視葉, B: 甲殻類 (十脚類) の視葉
r: 視細胞, la: lamina ganglionaris, m: medulla, me: medulla externa, mi: medulla interna, mt: medulla terminalis, lo: lobula, lp: lobula plate, p: perpendicular cell, t: tangential cell, a: amacrine cell, op: 視神経



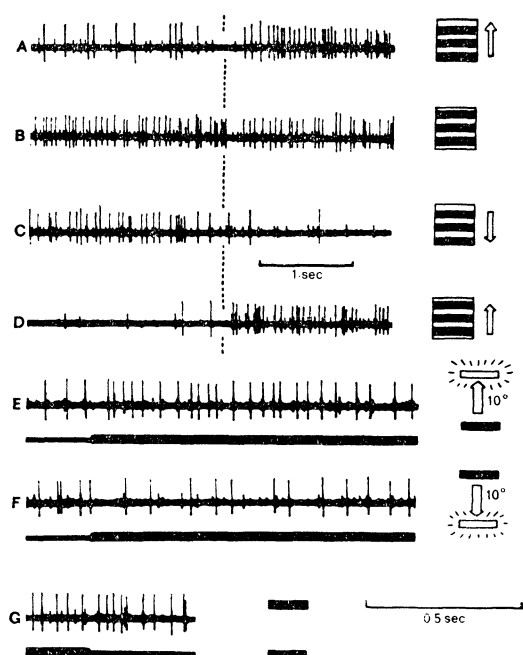
第6図 ハエ視細胞の軸索と optic cartridge の関係

A : 光源の位置, 視細胞の光軸および optic cartridge の関係. 光源の位置 (b, c, d) が光学系により個眼中では逆になり (d, c, b), さらに optic cartridge では元に戻る (b, c, d) ことにも注意 (HORRIDGE, 1968), B : 1 個の個眼からでた 6 本の視細胞の軸索 (1~6) は別々の optic cartridge に入り, 他の 2 本は lamina ganglionaris をバイパスして走行する. optic cartridge 中の点のある小円は第 2 次神経線維を示す. (BRAITENBERG, 1967)

類に比べて甲殻類の十脚類では非常に長く, 視神経(optic nerve)と呼ばれている。この視神経を構成する神経線維の数は NUNNEMACHER ら (1964) および NUNNEMACHER (1966) の電子顕微鏡を用いた算定の結果によれば, ザリガニでは約 18,000 本, イチョウガニでは約 29,000 本, ヤドカリでは約 43,000 本, ウミザリガニでは約 70,000 本である。それで個眼 1 個に対する神経線維数は, ザリガニでは 5.7 本, イチョウガニでは 4.7 本, ヤドカリでは 9.1 本, ウミザリガニでは 5.8 本という割合であって, もちろん視細胞の軸索数には一致していない。

視葉の機能に関しては, 最近バッタ (BURTT & CATTON, 1960; HORRIDGE ら, 1965), *Romalea* (NORTHROP & GUIGNON, 1970), ハエ (BISHOP ら, 1968; McCANN & DILL, 1969; MIMURA, 1970), カイコ (ISHIKAWA, 1962), チョウ (SWIHART, 1968, 1969), スズメガ (COLLETT, 1970) の視葉の各部位で種々の神経線維の性状が明らかにされて, 視覚情報の処理, 統合の場としての視葉の神経機構が次第にうかがえるようになった。ハエの medulla では受容領域が比較的小さく (視角にして 15~45 度), 光照射や運動物体に反応する神経線維がみられるが, lobula ではすべての神経線維の受容領域が

拡大し, しかも一定方向に運動する物体にのみ応答する神経線維や反応側の複眼からの視覚情報を伝達する神経線維がみられるようになる。バッタの lamina ganglionaris には光照射で on 反応を示す神経線維, 運動物体にのみ応答する神経線維, 一定の方向に運動する物体にのみ応答する神経線維 (第 7 図) などがあり, lobula には光ばかりではなく音刺激にも応答する多類的 (multi-modal) な神経線維もある。チョウの lamina ganglionaris には光照射で on 反応をする神経線維, medulla には光照射で持続性の反応を示す神経線維, 特定の波長の光にのみ応答する神経線維, 運動物体に反応する神経線維, 特定方向に運動する物体にのみ応答する神経線維, 光照射で抑制される神経線維などがみられる。スズメガでは lobula から反対側の視葉の medulla まで走行して運動物体に反応する神経線維, medulla から反対側の視葉の medulla まで走行し光照射に反応する神経線維, 脳から medulla まで遠心的に走行し両眼の視野内で特定方向に運動する物体にのみ応答する神経線維などがある。このように視葉にある神経線維の特性は動物の種類によってかなり異なっているが, 一般に複眼で捉えた視覚情報は lamina ganglionaris から medulla, lobula へと伝達されるに従って, より細かく, より多彩にその特徴が

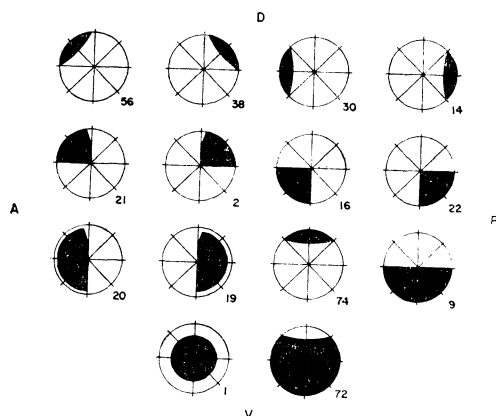


第7図 一定方向に運動する物体にのみ応答するバツタ視葉の神経線維の反応

A~D: 横縞を縦方向に動かした時の反応。点線は運動の開始時点で、Bのみは停止時点。上方への運動に反応し、下方への運動では抑制される。E~G: 光源を順次に点滅させても方向により反応が現われるが(EとF)、2光源を同時に点滅させた場合にはほとんど反応はみられない(G) (HORRIDGE ら, 1965)

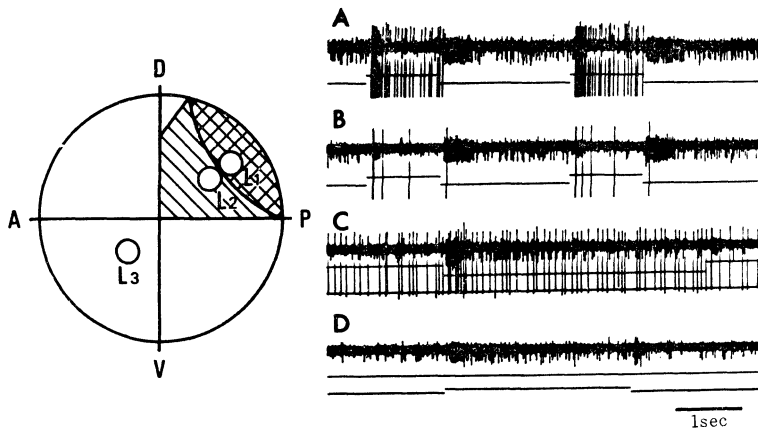
抽出されるものと考えられる。

このような視葉の視覚情報処理機能は WIERMSMA とその共同研究者によって行なわれた甲殻類の視神経の機能分析の結果からも実証される (たとえば WATERMAN & WIERMSMA, 1963; WATERMAN ら, 1964 a, b, c; WIERMSMA & YAMAGUCHI, 1966, 1967 a, b; WIERMSMA, 1970)。たとえばザリガニの視神経では約 90 種類の神経線維が機能的に同定されている。このうち視覚情報のみの伝達に關して神経線維は 46 種類あって、①光照射に対して持続的に応答する神経線維 (sustaining fiber), ②暗黒または減光に対して持続的に応答する神経線維 (dimming fiber), ③物体の運動に応答する神経線維 (movement fiber), ④光あるいは物体の運動に応答するが動物の体位によって受容領域の大きさと位置が変化する神経線維 (space constant fiber) の 4 種類に大別される。この 4 種類の型の神経線維はそれぞれ受容領域の差によってさらに細分される。たとえば sustaining fiber では第8図のように 14 種類の神経線維が区別され、おのお



第8図 ザリガニの sustaining fiber の受容領域
複眼全体を円として表わし、黒く塗ってある部分が受容領域 (数字は神経線維のコード番号) (WIERMSMA & YAMAGUCHI, 1966)

の神経線維の受容領域は複眼の垂直および水平軸を中心として配列し、しかも大幅に重複して複眼全体をおっている。他の型の神経線維でも複眼上での受容領域の配列様式は sustaining fiber と基本的に同様である。神経線維の受容領域と興奮との関係で重要なのは sustaining fiber の側方抑制 (lateral inhibition) と dimming fiber の側方興奮 (lateral excitation) の現象である。すなわち、sustaining fiber では受容領域外に光照射すると抑制され、dimming fiber では受容領域外に光照射することにより興奮し、受容領域内外の光に対する関係は両者では全く鏡像的である (第9図)。したがって輪郭の不鮮明な光点や暗点を与えた場合には、sustaining fiber と dimming fiber において光点や暗点の中心部が受容領域にある神経線維と周辺部が受容領域にある神経線維との興奮の差は拡大されて、光の明暗のコントラストは増加することになる。おそらくこのような神経機序に基づいて視覚情報の空間的な尖鋭化 (funneling) が行なわれるものであろう。側方抑制はカブトガニの第2次神経線維 (たとえば HARTLINE ら, 1952) やバツタの medulla や lobula の光に応答する神経線維 (HORRIDGE ら, 1965) でもみられ、視覚情報処理の基本的な神経機序といえよう。一方、メナガガサミ、イセエビ、*Carcinus* などでは運動物体の速度と方向に関する情報はそれぞれ別個の movement fiber によって伝達されている。また、一般に甲殻類の視神経には体表などにある機械刺激受容器からの情報を遠心的に伝達する mechanoreceptor fiber が多数含まれている。さらに反対側の複眼からの視覚情報を伝達する遠心性の神経線維、視覚刺激と機械刺激の両方に応答する multimodal な神経線維もある。このよ



第9図 ザリガニの sustaining fiber (大きいインパルス) および dimming fiber (小さいインパルス) の興奮と抑制

両神経線維の受容領域は部分的に重複し、前者は挿入図の二重斜線部に、後者は二重斜線部および斜線部に相当。A：両線維の受容領域が重複している部分 (L_1) を照射した時の反応で、光のオンで sustaining fiber が興奮し、オフで dimming fiber が興奮することを示す。B：光照射部位を sustaining fiber の受容領域からわずかに離すと (L_2)、sustaining fiber は散光にのみ反応しインパルス数は少ないが、dimming fiber の反応はAとほとんど変わらない。C：あらかじめ L_1 と L_2 を照射し、次に L_2 のみを消した場合、 L_2 の光照射は sustaining fiber に抑制効果をもつことを示す。D：両線維の受容領域外 (L_3) を照射すると、dimming fiber が興奮することを示す。各記録の中および下のビームは光照射のオン (上方への振れ)、オフ (下方への振れ) を示す。(山口と大塚, 1969 a)

うな神経線維の個々の機能は現在のところ明確にされてはいない。ただ、①ザリガニ、イセエビ、*Carcinus* の space constant fiber では平衡器からの入力で複眼の水平軸以下の受容領域が抑制されることにより、体位の変化に伴って受容領域の大きさと位置が変化することは平衡器の除去によって確かめられるし、②ザリガニの sustaining fiber では、光照射で発生するインパルスの頻度は動物の静止時に比べて活動時には高い——などという事実からすれば、遠心性神経線維が抑制的にあるいは疎通的に求心性神経線維に働き情報の伝達量を制御するという可能性は十分にある。さらに、イセエビの medulla terminalis は触覚から入る化学情報の処理の場であるという報告 (MAYNARD & DINGLE, 1963; MAYNARD & YAGER, 1968) やザリガニの視葉は学習の場でもあるという報告 (EISENSTEIN & MILL, 1965) からすれば、mechanoreceptor fiber や multimodal な神経線維には視覚情報処理以外の機能もあるものと推察される。

III 視覚情報と行動

前章までに述べたように、構造的にも機能的にも等質である個眼の集合した複眼では色や偏光に関する視覚情

報は視細胞のレベルで抽出し、光の明暗、物体の運動などの視覚情報は個眼に連絡する第2次神経線維以降の神経回路網で抽出される。しかし、抽出された視覚情報の特徴は動物の種類によってかなり異なっている。たとえば「動物の動きに応答する」という最も基本的な特性で定義づけられる movement fiber にしても、ハエとザリガニの movement fiber では明らかに両者のもっている運動情報の時空間的内容には差がある。すなわち、ハエの lobula の movement fiber では運動情報の抽出には必ず運動方向の特徴抽出が相伴い、順応やくり返し刺激で現われる反応性の低下——馴れ (habituation) が少ない。これに対してザリガニの movement fiber では運動のみの抽出であって、方向に関する特徴抽出はみられず、順応や habituation

もいちじるしい。したがって、ハエの場合には複眼上に投影された物体の運動状態が時々刻々、詳細に検出されているが、ザリガニの場合にはむしろ物体の運動の過渡的な変化のみが検出されていることになる。ところが運動情報の特徴抽出に関するこのような差異は両者の行動を比較した場合、前者の差異がそのまま後者の差異になっていることに気付くであろう。すなわち、小型の飛翔昆虫であるハエは飛翔中も静止中も絶えず外界の被視物体の運動状態を監視し、いったん外敵の接近を認知した時にはすばやく適切な方向に逃避行動をとる。これに対して、水中の泥の穴や物陰にひそむザリガニでは視界に入った運動物体が外敵であると認知した時には急速に腹部を屈曲して後方に跳びずさったり、あるいは十分に発達した鉗脚をかざして威かしもしくは防御の姿勢を示す。したがって、ハエの行動には時々刻々、逃避方向の決め手になるだけの詳細な運動情報が必要であるし、ザリガニの行動には外敵の接近という過渡的な運動情報のみで十分なのかもしれない。

ところで、昆虫類や甲殻類の行動は本能行動であって、一見複雑な行動も本能的な部分行動が連鎖的に展開しているものである。本能行動の型は種により生得的、遺伝

的に固定されたもので、外界の適刺激により解発される。上述のハエやザリガニの行動の寸描もある程度の可変性を含みながらも視覚刺激により解発された本能行動なのである。もちろん、同種の動物でも雌雄により同一の視覚刺激で異なる行動が解発される場合がある。たとえば、シオマネキでは雄が雌を誘引する場合には発達した鉄脚を一定のパターンで動かし、雌のみは鉄脚の運動パターンを求愛の視覚信号として受容し接近する (ALTEVOGT, 1957 a ; CRANE, 1941 a)。カマキリでは視覚情報と行動の解発との関係が、雌雄間で全く対比的である。すなわち、雌にとっては視界内で動く自分より小さい影像是すべて攻撃行動を解発するが、これに対して雄は雌の視界内で数時間もかけて、まさに雌の目を盗んで接近する (ROEDER, 1963)。モンシロチョウの配偶行動においては雌雄の翅の光学的特徴が重要な視覚的手がかりになっている (OBARA, 1970 ; OBARA & HIDAKA, 1968)。すなわち、雌の翅は明らかに近紫線を反射しているのに対して、雄の翅ではほとんど完全にそれを吸収している。既に述べたように、昆虫複眼には近紫線に反応する視細胞があって、人間の目には等しく見える雌雄の翅もモンシロチョウでは明らかに雌雄で異なった翅パターンとして区別されているのであろう。このような考えは紙片に紫外線反射物質 (ZnO) と食黄を塗って雌と光学的に似せたモデルに対しても雄が配偶行動を示すという実験結果からも支持されよう。

次に行動の生得性に關連して、ミツバチのパターン弁別について少し触れてみよう。ミツバチがパターン弁別の能力をもつことは、たとえば HERTZ による一連の学習実験の結果からも明らかである (HERTZ, 1929 a, b, 1931, 1933)。しかし、ミツバチのパターン弁別には輪郭の入り組みの度合の差が重要であって、たとえば円と十字図形は弁別しても、円、三角形、四角形は弁別できない。また、ミツバチには生得的に図形に誘引される性質があって、輪郭の入り組みのはげしい図形により強く誘引される。したがってミツバチにとっては円は3角形でもまた4角形でもあるのであって、このことはわれわれが動物の視覚、とくにパターン弁別などの神経機構を考える場合に、ともすれば人間の視覚を根底にした発想に基づきがちであるが、あくまでも種固有の行動解発に結びつく視覚の存在を示唆している。

最後に偏光情報と行動との關連について、述べておこう。多くの昆虫や甲殻類では偏光を利用する定位の事実が知られている。ミツバチでは偏光を利用して仲間へ餌場の方向と距離をコミュニケーションしていることが VON FRISCH によって発見されている (VON FRISCH, 1948,

1949, 1950)。ミツバチは餌場から巣に戻ると垂直の巢面でダンス (Wagging dance) をするが、そのダンスは VON FRISCH の分析によるとダンスの速さでもって餌場までの距離を表現し、ダンスの直進運動の方向でもって重力の方向を巣の出入口でみる太陽の方向とみたてた時の餌場の方向を表現している。この場合、太陽が雲にとざされていても天空の一角がみえればミツバチは正しく太陽の方向を知り、ダンスでもって餌場を表現できる。ミツバチのこの感覚の手がかりは太陽光に含まれる偏光である。前述のようにミツバチの複眼の個々の視細胞には偏光を検出する機能があることは電気生理学的にも確かめられており、太陽の位置の認知には偏光が手がかりであることは疑いない。

紙面の都合で項目によっては説明不足になってしまった。とくに動物の定位や運動視反応 (optokinetic response) は視覚情報処理の問題や行動に關連して重要ではあるが、今回はいっさい触れなかったことをおことわりする。

文 献 (おもなもののみ引用)

- AUTRUM, H. (1965) : Physiology and Experimental Psychology of Color Vision, J. A. Churchill, London.
- BRAITENBERG, V. (1967) : Exp. Brain Res. 3 : 271.
- COLLETT, T. (1970) : J. Neurophysiol. 33 : 239.
- FRISCH, K. VON (1953) : The Dancing Bees, Methuen & Co., London.
- FUORTES, M. G. F. & S. YEANDLE (1964) : J. gen. Physiol. 47 : 443.
- HARTLINE, H. K., H. G. WAGNER & E. F. MACNICHOL, JR. (1952) : Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. 17 : 125.
- HORRIDGE, G. A. (1968) : Interneurons, W. H. Freeman & Co., San Francisco : 145.
- & I. A. MEINERTZHAGEN (1970 a) : Z. vergl. Physiol. 66 : 369.
- , J. H. SCHOLLES, S. R. SHAW & J. TUNSTALL (1965) : Physiology of Insect Central Nervous System, J. E. Treherne and J. N. L. Beament (Eds), Academic Press, New York : 165.
- LANGER, H. & B. THORELL (1966) : Exp. Cell. Res. 41 : 673.
- MCCANN, G. D. & J. C. DILL (1969) : J. gen. Physiol. 53 : 385.
- MILLER, W. H., G. D. BERNHARD & J. A. ALLEN (1968) : Science 162 : 760.
- MOTE, M. I. & T. H. GOLDSMITH (1971) : ibid. 171 : 1254.
- OBARA, Y. (1970) : Z. vergl. Physiol. 69 : 99.
- SHAW, S. R. (1969 a) : Vision Res. 9 : 999.

STRAUSFELD, N. J. & A. D. BLEST (1970) : Phil. Trans. Roy. Soc. London B : 258.
 SWIHART, S. L. (1969) : J. Insect Physiol. 15:1347.
 WATERMAN, T. H. & H. R. FERNÁNDEZ (1970) : Z. vergl. Physiol. 68 : 154.
 ———, ——— & T. H. GOLDSMITH (1969) : J. gen. Physiol. 54 : 415.

WIERSMA, C. A. G. (1966) : Symp. Soc. Exp. Biol. 20 : 151.
 ——— & T. YAMAGUCHI (1966) : J. comp. Neurol. 128 : 333.
 ——— & ——— (1967 a) : J. exp. Biol. 47 : 409.

中央だより

一 本 会

○第1回発生予察事業電子計算機利用方法調査委員会開催

本会は6月17日付けで農林省より病虫害発生予察事業の今後の発展に資するための有力な手段と考えられる電子計算機の利用方法に関する調査事業の実施について委託を受け、7月14日に本会会議室において各委員（下記のとおり）、農政局植物防疫課関係官ら22名が参集して第1回の委員会が開催された。

本会ならびに福田植物防疫課長から挨拶があつてのち、委員長に高木信一氏（農技研）、副委員長に河野達郎氏（農技研）が選出され、直ちに高木委員長司会のもとに協議に入った。

おもな協議事項は次のとおり。

- 1 従来の関係資料の検討
- ① 電子計算機利用による水稻主要病虫害発生予察法（杉野委員—静岡農試）
- ② カンキツかいよう病菌、黒点病菌、そうか病菌の生態（小泉委員—園芸試験津支場）
- ③ 過去10カ年のいもち病と紋枯病の発生動向の解析（高坂委員—九州農試）
- ④ イネ縞葉枯病の発病率を推定するモデル（河野委員—農技研）
- ⑤ いもち病に関する資料（加藤委員—農技研）
- 2 今後の調査の進め方について
- ① 対象作物および病虫害

イネ

病害：いもち病、紋枯病、白葉枯病

虫害：ニカメイチュウ、ツマグロヨコバイ、セジロウンカ、トビイロウンカ、ヒメトビウンカ（縞葉枯病）

カンキツ

病害：そうか病、かいよう病、黒点病

虫害：ヤノネカイガラムシ、ミカンハダニ

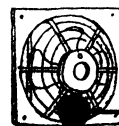
② 小委員会

水上、河野両委員（農技研）が中心となり、病害、虫害、物理統計それぞれの専門分野における関係者による部会を招集して調査検討を行なう。

なお、関係文献の収集整理については後藤委員（本会）が中心となつて行なう。

発生予察事業電子計算機利用方法調査委員会委員

高木	信一氏	（農業技術研究所病理昆虫部長）
水上	武幸氏	（〃〃病理科長）
加藤	肇氏	（〃〃病理科
		糸状菌第2研究室）
河野	達郎氏	（〃〃昆虫科長）
宮下	和喜氏	（〃〃昆虫科
		害虫防除第2研究室長）
中村	和雄氏	（〃〃〃
		害虫防除第2研究室）
奈須	壮兆氏	（〃〃〃
		昆虫発生予察研究室長）
奥野	忠一氏	（〃〃物理統計部調査科長）
橋口	渉子氏	（〃〃〃調査科
		統計研究室）
塩見	正衛氏	（〃〃〃
		試験設計研究室）
北島	博氏	（園芸試験場環境部長）
中川	行夫氏	（〃〃環境部気象研究室長）
小泉	銘冊氏	（〃〃興津支場病害研究室）
是永	龍二氏	（〃〃〃虫害研究室）
高坂	淳爾氏	（九州農業試験場環境部第1部長）
杉野	多万司氏	（静岡県農業試験場植物防疫部
		発生予察研究室主幹）
後藤	和夫氏	（日本植物防疫協会研究所）



換気扇

○編集部だより

本号は3月の「農薬の施用法」、5月の「花の病害」に続いての本年3冊目の特集号です。口絵写真は本号に限り休載いたしました。ご了承ください。

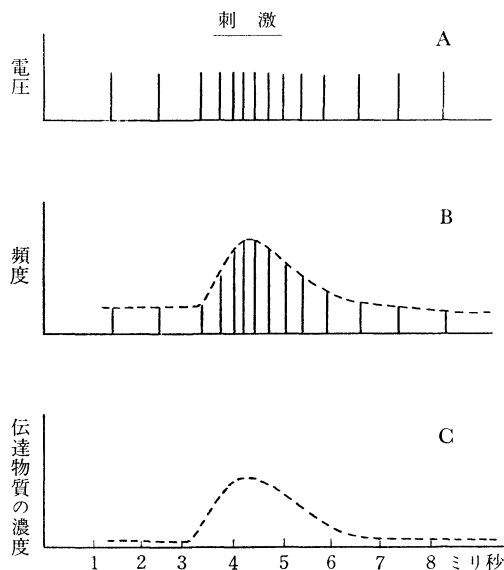
異 種 感 覚 の 統 合

九州大学理学部生物学教室 ^{たて}立 ^だ田 ^{ひで}栄 ^き光

多種多様なしかも変化する環境の中で動物が生命を維持することはわれわれの想像以上に困難なことである。生物体は本来不安定なものであり自然界で生体はその形態と機能を維持するためには生体の統一的制御機構が働いていなければならない。生命とは何かという問題はさておいても生命がなくなった生物体はその時から崩壊の方向に変化し始める。その不安定性に対抗して生物体を生物体たらしめるのが協調と呼ばれる生理現象である。動物体は半閉鎖系であり、外部環境と直接接触し環境の状態に特別良く反応する部分が受容器である。受容器によって受容された外部環境の状態または変化は感覚信号として伝えられ動物に一定の反応を生ずる。それは常に生体の自己保存に繋がるものである。しかし、生体の維持は単なる消極的な自己保存の上に成り立つものでなく、外界から積極的に物質を取り入れたり、また、物(新しい生物体も含めて)を積極的に作り出すことによって成り立つ動的なものである。そこでは定常状態とは異なった激しい内的状態の変化、たとえば概日周期性や性周期、飢餓と飽満という状態があり、これらは時に相反する行動を動物に引き起こす。このように多様な動物の行動を律する因子は、光、温度、化学物質、機械的刺激があり、これらが同時に、また、継時的に種々の受容器を通して受容されるので、それらの及ぼす効果は単一の因子の刺激による反応の観察、解析からだけでは類推できない。動物の異種感覚の統合機構の研究が動物の反応(行動)の研究にとって重要なゆえんである。そのためには受容器の種類やそれぞれの感覚系内で行なわれる情報処理の研究が重要ではあるが、本稿ではこの特集の他の総説との重複をさけるために異種感覚の統合に焦点を絞って筆を進める。

I 感覚信号の伝達

最初に感覚の統合に関与する要素、神経細胞とシナプスに見られる基本的な現象について述べる。神経繊維中を伝導する興奮は悉無律(all-or-nothing law)に従って発生する活動電位である。活動電位の大きさは神経繊維の種類によって決まっていて与えられる刺激の質または大きさにはよらない。したがって神経繊維によって伝えられる情報は活動電位そのものではない。第1図を見ていただきたい。受容器に与えられる刺激は強さと持続



第1図 感覚神経繊維の活動電位発生とその頻度と神経末端における伝達物質の放出。横軸は時間

をもっているが、今受容器に一定の強さの刺激を与えると第1図Aのように求心性神経には活動電位が漸続するインパルスとして発生し、伝導していく。刺激の強さに対応するのはAに見られるように発生するインパルスの頻度の増加である。頻度の変化をインパルス間の間隔の逆数として表わすと頻度の変化は連続的である(B)。そして最大頻度が刺激の強さに対応している。外界の刺激は一般に連続的であるから頻度の変化が連続的であるのは都合が良い。神経末端にインパルスが到達するとCのように頻度に対応して伝達化学物質が放出され次の神経繊維に新たに一定の関係で活動電位が発生する。したがって神経繊維によって伝えられる情報は本来アナログ的なものである。

刺激の種類の違いを伝えるためには異なった神経繊維がなければならない。これらの神経繊維はそれぞれ刺激の種類によって区別され、ある刺激について信号を伝える神経繊維は他の刺激を伝えることができないし、仮に活動電位が発生してもその種類は区別できない。刺激の種類を表わすのに種(modality)と質(quality)という言葉が用いられる。たとえば視覚、聴覚、嗅覚などのようにその間に連続性が認められないようなものを異種の

感覚といい、これに対して同じ種の感覚内での差、たとえば聴覚における周波数の差を質的な差と呼びこの差は連続的である。1本の神経繊維は異質の刺激に応答するが、異種の刺激には応答しない。刺激の種の増加に反応するためには神経繊維、または神経繊維群の増加が必要であるが、刺激の質の増加は必ずしも神経繊維の数の増加に1:1で対応しなくても良い。なぜなら2本の神経繊維でも四つの質の刺激に対して興奮状態の異なる順列として(−, −), (−, +), (+, −), (+, +)があり少なくとも三つの質の情報を伝えうるからである(−, −の組み合わせは情報とならない)。逆にいうと、1本1本の神経繊維による質の識別の精度は高くなくても、神経繊維の数が増加すると質の識別の精度が結果として高くなる。質と種の区別は時とすると判然としなことがある。われわれの経験する‘熱い’という感覚は冷覚と温覚の同時刺激によるもので、2種の受容器の興奮により新しい感覚が成立することもある。

神経繊維に沿って伝導されたインパルスは次の神経繊維に興奮を伝達するが、二つの神経細胞が接触する所で特別な伝達機能を持つ場所をシナプスと呼ぶが、ここではシナプス前繊維から化学物質が放されシナプス後繊維の膜に到達してシナプス後繊維にシナプス後電位を発生させる。シナプスには興奮性シナプスと抑制性シナプスがあり異なる神経繊維からの情報統合に重要な役割を持っている。興奮性シナプスでは神経末端から放出された伝達物質によってシナプス後繊維に脱分極性の興奮性シナプス後電位が発生し、その大きさが閾値を越えると活動電位が発生する。抑制性シナプスでは神経末端から放出された伝達物質はシナプス後繊維に逆に過分極の抑制性後シナプス電位を発生し、活動電位の発生を止める作用を持つ。両者の伝達物質は異なっているのが普通である。

さて、異種感覚情報が統合(integrate)されるのは一般に周辺の第1次感覚神経繊維から数えて3番目、すなわち第3次の神経繊維のレベルである。第1次の神経繊維と第2次神経繊維のシナプスではなんらかの形で同種情報の統合が行なわれ、もしここに異種情報が直接くるとは情報の混乱を招く。昆虫の複眼では第4次の神経繊維で統合が行なわれるといわれているが、すでにmedullaの層で異種感覚刺激に対する反応が見られているのでやはり第3次神経繊維に入る所で統合が行なわれているのであろう。異種感覚の統合の過程に入るとこれに関与する神経繊維は一般の感覚神経繊維のように、視神経繊維、聴神経繊維と呼ぶことは必ずしも適当でない場合が出てくる。むしろどのような機能に関与するかによ

って適当な介在神経系として名前がつけられるのが良い。

感覚信号が統合される場合、入力がある比重を持って比較されるのが普通である。たとえば摂食行動に関する刺激は他の刺激に優先して統合機構で処理される。また、傷害に関する刺激はどの刺激にも優先して統合され逃避反応を解発する。昆虫では嗅刺激が他の刺激に優先することが多い。一般に刺激の質の優先順位は定常的に受容されている圧、温度などが低く、嗅覚、聴覚、視覚などの刺激のような一過性の刺激が優先する。

比較機構の最も簡単な例として同種感覚に見られる相互抑制について考察してみる。カブトガニ(*Limulus*)の複眼では1個の個眼を照射すると個眼からきた神経繊維に活動電位が発生するが、もし隣接する個眼を同時に照射すると、隣接する個眼の神経繊維の側枝によって抑制をうけて反応が減少する(HARTLINE & GRAHAM, 1932)。今、A B 2個の個眼が強さの違った光で照射されると、たとえばAのほうが強く照射されると、個眼でおこる興奮はAのほうがBより大きく、多くの活動電位を発生する。ところがそれぞれの側枝を通してかけられる抑制はBのほうがAより大きい。その結果AとBからの出力を比べてみるとBのほうがAより相互抑制がない時に比べて非常に少ない活動電位しか発生しないことになる。すなわち明暗の対照が強調されるのである。ここでは相互抑制が対照の強調を引き起こしたにすぎないが、キリギリス(*Gampsocleis*)の聴覚系では左右の鼓膜器官からきた感覚神経繊維がシナプスを介して相互抑制を行なっているが、この場合には左右からくる音の強弱が上記のような機構で比較され、虫がどちらのほうを向くかが決定される(SUGA & KATSUKI, 1961)。

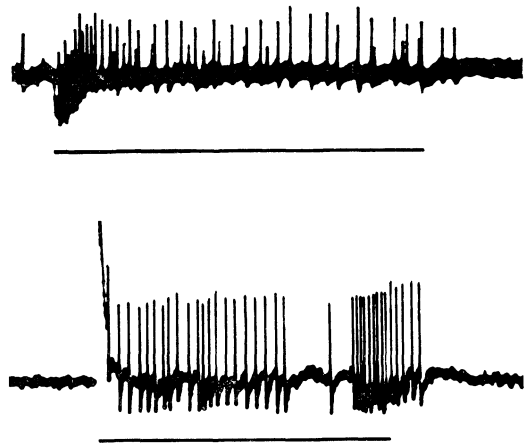
異種感覚の比較にも同様の機構が考えられる。異種の感覚が異なった行動を引き起こす場合に抑制が一方に起こる場合は優先順位は明らかである。コオロギ(*Gryllus*)の跳躍反射は尾葉の刺激でおこるが、性行動を引き起こす刺激は反射を抑制する(HUBER, 1965)。この場合抑制は直接受容器からくるのではない。むしろ、抑制が起こるためには、各種の情報が入ってきてある回路に入り、信号が回路を回っている間に新たな信号も加算蓄積され最後に加えられた信号が閾値を越えるとある行動の開始となり、同時に他の行動(反応)に抑制がかかるのであろう。そのような蓄積の状態を内的要因と呼ぶ。もし二つの相反する行動がそれぞれ別の蓄積回路を持っているならば、相互の関係はちょうどマルチバイブレーターに使われるフリップフロップ回路のように二つの安定状態を持つと考えて良い。優先順位はこのように内

的要因も大きく関与する。昆虫が水を飲むか、糖を飲むか、あるいは塩を飲むかという場合には優先順位は内的な状態を検知する受容器の情報に依存する。

異種感覚情報は、シナプスに抑制と興奮という2種類の型があったように、むしろある行動の解発に協同的に働く場合がある。一般に鼓舞器官と呼ばれるものからくる情報は動物の活動性を高めている。双翅類の平均棍や、脚の自己受容器や、ミツバチその他の単眼がその例である。

II 昆虫の反射

動物に一定の刺激を一定の受容器に与えたときに定型的な反応が見られるときにこれを反射という。無脊椎動物に見られる典型的な反射は、機械的刺激に対するザリガニの反射運動 (stretch reflex) やミミズの収縮反射 (contraction reflex) がある。昆虫ではコロログその他の尾葉の刺激による後肢を使つての跳躍や (HUBER, 1965), ハエやチョウの附節糖刺激による吻伸展反射がある (MINNICH, 1922)。コロログの尾葉刺激に対する反射は、尾葉にある受容器の神経繊維と、これにシナプスする巨大神経繊維と、さらにこれにシナプスする運動神経繊維からなる反射弓によりおこる。ハエやチョウ、ミツバチの吻伸展反射弓はこれより少し複雑で附節からの受容器神経繊維は胸部神経節でシナプスして最後に吻伸展の運動神経繊維にシナプスするが、別に吻の上にある感覚毛からの受容器神経繊維も脳でいくつかのシナプスを経て吻伸展運動神経繊維に連絡している。反射はそれぞれの感覚毛の糖刺激でおこるが、同じ感覚毛にある塩受容器の刺激は一般に吻伸展を抑えるが、時によると水や塩の刺激でも吻伸展がおこることは前に述べた。これらの間の関係は本特集の別の総説で詳述されるはずなのでここではこれ以上立ち入らないが、ハエの吻の感覚毛刺激による吻伸展運動解発の機構は生理学的に興味がある現象なので少し述べてみる。ハエの吻の糖刺激による吻伸展は吻の上にあるただ1本の感覚毛の刺激によって解発される。その閾値は Sh 糖の場合で数千分の1モルである (DETHIER, 1955)。感覚毛受容器の反応を調べてみると、反応は濃度の増加とともに増し0.2~0.5モルで最大値に達するが、吻伸展に対する閾値以上の濃度の増加でおこる受容器の反応の増大は吻伸展反射に対してなんらの意味を持たない。また、吻伸展に関与する運動神経繊維の数は非常に少なく数本にすぎないのに対して、感覚毛の数は数十本ある。したがって1本の感覚毛受容器が興奮すれば反射がおこるのであるから興奮する受容器の数の増大も吻伸展に対して全く無意味であ



第2図 ハエの糖受容器の活動電位発生 (上の記録) と吻伸展運動神経繊維の活動電位発生 (下の記録). 横棒は 500 ミリ秒の刺激時間

る。すなわち、この場合の統合は受容器一つ一つから A or B or C……の形で行なわれ各入力間にほとんど加算 (and) が行なわれていない。第2図は1本の受容器の反応と運動神経繊維の反応の例を示したものである。運動神経繊維の反応はそれが解発されたときにはほとんど常に同じような型で反応する。反応の型は受容器興奮の型とは全く異なっていて、しかも定型的であるから、反射弓の途中には定型的な反応を発生する機構、たとえば円環型に連った回帰回路 (recurrent circuit) のようなものが介在していると推定される。これに対して附節の感覚毛受容器の糖刺激の場合には、吻伸展を生ずるためには感覚毛刺激に加算が見られる。すなわち1本1本の感覚毛刺激では吻伸展を生じない場合でも2本同時に刺激すると吻伸展がおこる。したがって吻伸展に対してそれぞれの感覚毛からの情報の統合は A and B and C……という形で行なわれる。同じような受容器からなる吻と附節の感覚毛群が行動的には異なった役割を持っていることが推定される。

コロログの跳躍反射やハエやミツバチの吻伸展反射は all-or-nothing におこり、反射の大きさが段階的に変化することはあまりない (吻伸展は時によると不完全な場合がある)。しかし、ある種の反射では反応が段階的に変化する。特別な例として昆虫ではないが軟体動物腹足類のイソアワモチ (*Oncidium*) の外とう反転反応の例を示す。この反応はイソアワモチの背部に接触刺激を与えるとおこる。この反応は体表に広く分布する多数の触受容器神経繊維が数個の運動神経細胞である巨大神経細胞にシナプスして反射弓を形成するので反射と呼んで良

い。1個の巨大神経節細胞は体表の半分以上の広さの受容野 (receptive field) を持ち、その内ではどこを刺激しても巨大神経節細胞は興奮するし、また、外とうの反転もおこる。したがってそれだけ多数の受容器神経繊維が1個の神経節細胞にシナプスしている。どの部分を刺激しても反射がおこるので、A or B or C……という形で統合が行なわれるが、それぞれの部分では刺激の強さ(接触面積)を増すと巨大神経節の興奮が大きくなるので A and B and C……という条件で反射がおこる。しかも外とうの反転の程度は刺激の強さによって、一定の型で徐々に大きくなる。特異な例なのでとくにここに述べた。

相拮抗する反射ないし反応の間にはどちらかが優先する反射系から抑制がかかるか相互抑制がかかり抑制の大小によって反応が決定されることは前に述べた。反射における相互抑制の典型的な例は拮抗して働く筋、たとえば屈筋 (flexer muscle) と伸筋 (extensor muscle) や環状筋 (circular muscle) と縦走筋 (longitudinal muscle) の間でみられる。前述のイソアワモチの場合も拮抗筋収縮に由来すると思われる抑制が巨大神経節細胞でみられる。コオロギの跳躍反射の抑制は反射弓における第3次の神経繊維すなわち運動神経繊維に脳からの神経を介してかかる。

III 昆虫の multimodal neuron

昆虫の神経系にみられる、異種感覚刺激に応ずる multimodal neuron はどのようなものだろうか。HORRIDGE, SCHOLLES, SHAW & TUNSTAL (1965) はバッタ (*Locusta*) の視葉の medulla の部分から、聴一視覚刺激に反応する audio-visual unit, olfacto-globular tract から、視一触角刺激に応ずる visual-antennal unit, optic commissure から audio-visual unit を記録した。medulla の audio-visual unit は鼓膜器官に与えた音刺激の 'on' に反応する一方、光刺激の 'on' にも反応した。音に対する反応は鼓膜器官を破壊すると消失した。音刺激を光刺激に先行させると光に対する反応が少し小さくなった。くり返し与えられた音刺激に対しては反応は急速に小さくなるが、光のくり返し刺激に対しては反応の減少 (habituation) はゆっくりおこった。この unit は反応の記録と位置から推定して、数が少ないが medulla の一定のレベルに横に広く分枝していると考えられた。olfact-globular tract にある visual-antennal unit は複眼光刺激と触角の機械的刺激に応ずる unit で、触角刺激に対する反応は急速な habituation を示した。DINGLE & CALDWELL (1967) はゴキブリ (*Periplaneta*)

の脳から multimodal unit の反応を記録したが、いずれも visual-mechano unit であった。三つの型があったが、一つは光刺激の 'off' でインパルスを生じ、体表や附節や尾葉の機械刺激に興奮的に応答した。第2の型のも光刺激の 'on' に興奮的に、同側の触角の動きにも興奮的に応答したが、第3の型のものは光刺激の 'on' に興奮的に応答したが、光刺激の 'off' と腹部の接触刺激に対しては自発性の活動電位の抑制がおこった。

われわれも後述するようにハエおよびミツバチの触角嗅刺激の 'on', 'off' に対して興奮的または抑制的に反応し、同時に単眼光刺激の 'on', 'off' に応ずる unit や触角機械的刺激と単眼光刺激に応ずる unit を見出した。もしも介在神経繊維が異種感覚神経繊維と抑制性シナプスで結合している時には、独立にそれぞれの受容器を刺激しても興奮性シナプス結合をしている場合にのみ反応し、抑制性シナプス結合をしているものは反応しないが、両者を同時に刺激すると興奮性シナプス結合による反応の減少が現われる。興奮性シナプス結合の場合でも片方が介在神経繊維興奮の閾値以下の場合には独立に刺激しても閾値以上のシナプス結合をしているものに対してだけ反応が見られるが、両者を同時に刺激すると介在神経繊維の反応の増大が見られる(促進現象)。情報の統合研究の複雑な理由の一つはここにある。

IV ミツバチの嗅反応と単眼

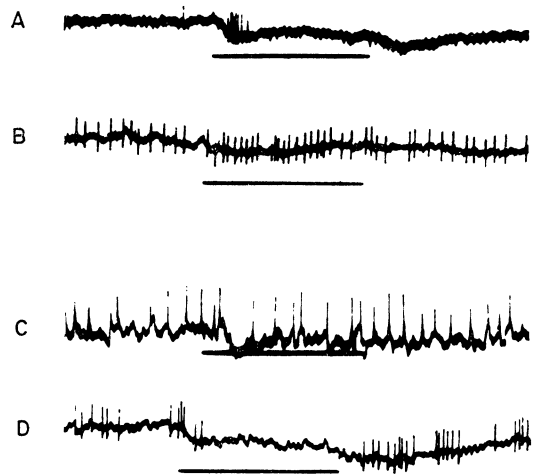
ミツバチが蜜源を求めて花を訪れる時、蜜源の位置を知るの第一には、巣の中における仲間からの情報伝達(収獲ダンス)によるが、飛しょう中は視覚によって行動し、花を識別して寄ってくるが、花に接近すると嗅覚によって近づくといわれている。ミツバチは蜜源を探す時だけでなく個体はその群に属するかどうかの識別や、飛しょうする女王蜂の追跡などには嗅覚が重要な働きをする。これらは他の種感覚と独立にまたは統合されて行動を決定する。ここでわれわれがミツバチ (*Apis mellifera*) について行なった嗅反応と単眼光刺激の相互作用の神経生理学的研究結果について述べてみよう。

昆虫には複眼の他に光受容器として単眼を持ったものが多い。単眼の構造は単一のレンズの下に光受容細胞が一層に並んでいて、光受容細胞間には色素細胞がなく、複眼のように個眼を形成せず、図形の識別はできない。光の有無または明るさの識別しかできない。KALMUS (1945) は昆虫の無翅類 (Apterigota) では単眼がなく、有翅類 (Pterigota) でも翅が発達したものに単眼がみられることから、単眼の有無と翅の有無は高い相関関係を持つことを指摘した。ハチの類では夜行性のものの単眼

は昼行性のものの単眼より大きい。KERFOOT (1967) は13種のハチについて単眼の大きさと求餌のために飛しょう行動を開始する時の明るさとの間に負の相関関係があることを示した。単眼は古くから昆虫の活動性を高める鼓舞器官 (stimulatory organ) であることが示唆されている (WOLSKY, 1933)。ミツバチでは単眼をぬりつぶすと走光性が乱れ (MÜLLER, 1931), また, 正常な個体では早朝1ルクス以下の明るさで求餌のために飛び立つが, 3個の単眼をぬりつぶした個体は4.5倍の明るさにならないと飛しょう行動に移らない (SCHRICKER, 1964)。また, ハエやミツバチは匂を条件刺激とし, 肢の附節に対する糖刺激でおこる吻伸展反応を無条件反応として, パブロフ型の条件反射が成立する (TAKEDA, 1961)。西浦 (1969) によるとミツバチの条件反射成立のためには一定の明るさが必要であり, 単眼をぬりつぶすと条件反射の成功率が, 1ないし10ルクスの時には約20%低下した。10ルクス以上の光の下では両者の間に差がみられなかったのは, ぬりつぶされた単眼に, キチンの皮質から洩れた透過光の強さが閾値を越えたためと考える。

このようなミツバチの行動制御における単眼の役割の神経機構を調べてみた。ハエやミツバチの前額部のキチンを開いて脳を露出し, 先端の直径が1ミクロン以下のガラス微小電極を刺して脳神経節細胞の活動電位を記録しながら匂を触角に吹きつけると, それに応じて活動電位の発生や自発性活動電位の抑制がみられる。第3図はハエの脳から得られた単一神経繊維の反応の記録例である。活動電位が嗅刺激で発生または増加するような興奮性反応を示す神経繊維と刺激によって自発性活動電位の発生が抑制される神経繊維があったが, 反応はそれぞれ一過性 (phasic) のものと持続性 (tonic) のものがみられた。ハエでは tonic な反応は比較的下位の中枢の神経繊維でみられ, 上位のものでは phasic な反応がみられた。一般に感覚刺激に対する反応は上位の中枢では phasic になり, さらに上位の中枢では再び tonic になることが知られている。

一方, 単眼の光受容細胞は受容器電位を発生するが活動電位は発生せずに伝達物質を放出する。ハエやトンボでは第2次神経繊維は暗黒中で自発性活動電位を発生し (dark discharge) 光刺激によって活動電位の発生が抑制される (RUCK, 1954)。ミツバチでは光照射時のみに第2次神経繊維に活動電位が発生する。脳内では触角刺激と単眼刺激に应答する antenno-ocellar unit がみられるが, その反応型は種々である。触角刺激に対する反応に及ぼす光の効果から区別すると光による促進, 抑制, 脱

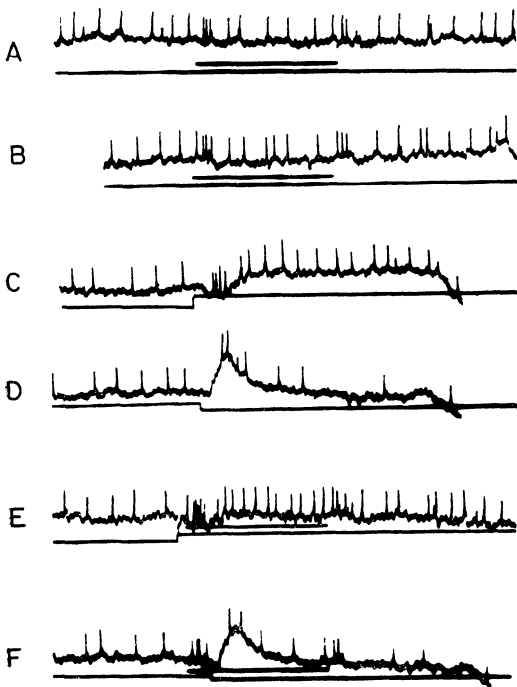


第3図 ハエの脳でみられた嗅反応

A: phasic な興奮性反応, B: tonic な興奮性反応,
C: phasic な抑制反応, D: tonic な抑制反応.
横棒は 500 ミリ秒の刺激時間

抑制に分けられる。また, その効果の現われ方に遅速があった。光照射中と暗黒中における嗅反応を比較してみると, 光照射中は嗅反応が増大するもの (light-facilitatory unit) と逆に反応が減少するもの (light-occlusive unit) があった。ハエでは前者は protocerebrum に多く, 後者は deutocerebrum および tritocerebrum に多く見られた。ミツバチでは両者とも protocerebrum に見出された。また, light-facilitatory unit は暗黒中では反応の潜時がのびたが, light-occlusive unit では短縮した。光の効果は点燈直後, 消燈直後に最も大きく現われることが多い。第4図に示した unit は嗅刺激, 単眼光刺激にそれぞれ反応するが両者を同時に与えると点燈時には反応が一番増加し, 消燈時にははっきり抑制されている。一方, ある unit は光刺激に対しては活動電位を発生しないが, 嗅刺激に対して光抑制のみがみられた。

光促進には光照射によって直ちに効果が現われるものの他に徐々に促進現象が現われる例があった (delayed facilitation)。第5図はミツバチでみられたものである。光照射の条件下で嗅反応が得られているときに暗黒にすると, その直後に直ちに嗅反応が抑制される。ところが再び単眼照射を開始しても, その直後には嗅反応は現われない。照射を続けながら嗅反応を観察すると嗅反応は徐々に回復し, この例では約8分後に完全に回復した。光照射による単眼神経の反応の極大または極小は点燈または消燈直後に現われるので, このような遅促進 (delayed facilitation) が生ずるためには, 単眼神経と嗅覚系との

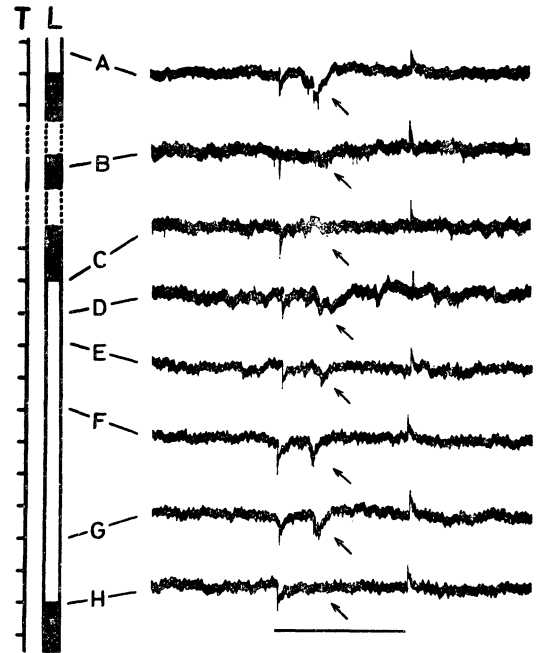


第4図 ハエの脳でみられた antenno-ocular unit の反応

A: 明時の嗅反応, B: 暗時の嗅反応, C: 点燈に対する反応, D: 消燈に対する反応, E: 嗅刺激と点燈に対する反応, F: 嗅刺激と消燈に対する反応。下線向上きの振れは点燈, 下向きの振れは消燈。横棒は 500 ミリ秒の嗅刺激

間には介在神経網の存在が推定されるが、介在神経網の個々の要素(神経繊維)の反応を観察しただけでは介在神経網の統合機構を証明できない。単眼の鼓舞作用に関与する機構として *delayed facilitation* は重要な現象であろう。

ミツバチの単眼の鼓舞作用に似たものでさらに単純な形式の、光による行動の制御の例がイソアワモチで知られている。前に述べたようにイソアワモチでは背部体表の触刺激で外とうの反転反応がおこる。外とうの反転は自然状態でイソアワモチが岩の上を這っているときにもおこるが、動物が岩などから転落したり、ひっくり返ったりした場合に起きる時にまず外とうの端を反転させてから正常位にもどるので、動物にとっては、重要な行動の初期反応であると思われる。ところで、この反射の運動神経は古くから知られている光感受性巨大神経節細胞のうちの光興奮性巨大神経節細胞と同一のものである。細胞体に光があたると脱分極を生じ、時には活動電位さえ発生することができる。すなわち光照射によって



第5図 ミツバチの嗅反応に対する点燈の遅延効果
矢印は嗅反応を示す。白と黒の縦棒は光の明暗を示し(L), Tは時間経過(分)を示す。
横棒は 500 ミリ秒の刺激時間

この細胞自体の興奮性が多かれ少なかれ高まる。したがって光照射条件下で背部に触刺激を与えると暗黒中よりも容易に外とう反転反射がおこることになる。明時と暗時で動物の行動が変わる機構として最も単純な系なので例にあげたが、昆虫ではこのような例は知られていない。

V 昆虫の行動

動物の行動には単純な反射から複雑な性行動のようなものまでであるが、反射自身も前述のように生体内では独立した系ではない。また、行動を解析分解しても必ずしも反射にまで分解することができるとは限らない。ここでは比較的単純な行動の解析例を示してみる。

少し季節はずれであるが、ホタルの光に対する定位行動をみてみよう。ホタルの雌は閃光に対して体を光源のほうに向ける。この反応は雌雄の交信に用いられるものであるが真暗な箱の中にホタルの雌をおいて閃光を与えると短い閃光刺激でも雌は一斉に光源のほうを向く。閃光の時間は非常に短くても良いので定位行動は閃光が消えた後で行なわれる。したがって定位行動そのものは暗黒中で光源に対する修正という経過を経ないで行なわれる。MITTELSTAEDT(1962) はこれを *open loop system* と呼んだ。これを模式化すると第6図Aのようになる。

いったん刺激が受容されると、以後は定まった順序で反応が連鎖的におこり修正がきかない。しかし、定位の方向は刺激の方向によって決まるので反射とは区別される。

変化しつつある刺激に対して絶えず行動の修正が行なわれる機構にはフィードバック (feedback) 回路が必要である。昆虫にみられる視運動反応 (optomotor reaction) を見てみよう。ハエやミツバチを縦緯のある回転するドラムの中に入れると虫は緯目の移動を追いかけて移動する。この行動は結果的には視野における緯目の移動が相対的に少なくしている。すなわち感覚入力の変動に対して動物の移動が起こるが、それが結果的には入力変動に対して抑制的なフィードバック回路を形成することになる。これを模式化すると第6図Bのようになる。この場合のフィードバックは神経的ではない。MITTELSTAED はこれを open loop と呼んだ。閉回路の他に制御中枢 (commanding center) が入っているのは、ある回転速度では緯目を追う運動が起こったり消失したりするのでなんらかの内的要因が関与していると考えられるからである。

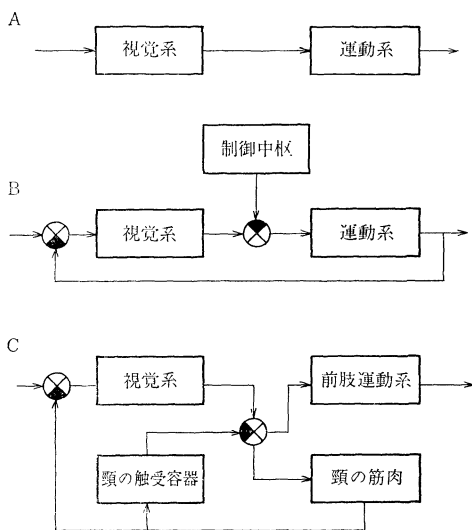
カマキリが餌を捕える反応は少し複雑である。カマキリは前肢の長さに相当する距離以内にある小さな動く物体をすばやく前肢で捕える。餌の位置に関する情報が複眼から直接前肢に伝えられるとすると、回路は open

loop system となるが、実際にはカマキリの前肢が着いている体の軸と頭が向いている方向の間には偏りがあるから餌を捕える行動は頭の方と体軸との角度と餌のある方向との角度に関する情報との統合に依存する。カマキリの頸の曲がりの程度を受容器は胸部前端頸の周りにある触感覚毛である。頸を曲げると頭部の後壁が左右いずれかの感覚毛をより強く刺激する。カマキリが頭を餌のほうに向けるのは複眼のある部分が脊椎動物の網膜の中心窩 (fovea) のように解像力が良くこの部分をぬりつぶすと餌を捕える成功率が落ちることが知られているので、頭を動かすことで餌の像をこの部分に投影させていると考えられる。fovea に投影させる行動もそれ自体フィードバック回路を形成している。次に頭の方の体軸からの偏りは、その偏り分だけ前肢の打方向の修正を生ずる。これらを総合すると第6図Cに示す模式的回路となる。カマキリの頸の周りの触感覚毛を破壊すると餌を捕える成功率が 85~90% から 20~30% に減少した。

VI 昆虫の飛しょう行動

さて、模式化するには少し複雑な行動に関係する感覚情報の役割についてみてみよう。昆虫の飛しょう行動については WEIS-FOGH (1956) は自己受容器による調節の重要性を指摘したが、その後の研究で、自己受容器を切除しても前胸神経節だけで頭部に空気があたると、拮抗筋に対する運動神経にあるリズムで活動電位が発生することが明らかになった (WILSON, 1961)。ただし、このリズムは正常の場合の約2分の1の頻度で、これを正常に戻すためには翅の基部にある受容器群からの感覚信号が必要であった。Schistocerca では脳を電気刺激すると飛しょう行動が解発されたが、脳が除かれた虫では飛しょうは前胸神経節の自己受容器で調節されていた (HUBER, 1960)。

飛しょうの解発の要因は肢の附節が物体からはなれることであるが、触角に対する機械的刺激 (風) が飛しょう行動を解発するものもある。空気の流れの受容器が触角ではなく、頭部にある感覚毛であるものもある (WEIS-FOGH, 1956)。ゴキブリでは頭部と胸部との相対的な傾きが飛しょう行動を解発する (DIKONOFF, 1963)。視野にうつる像が全体として移動することが飛しょうを解発することもある。これらの各種刺激のうちには自然の環境で飛しょうを解発するものもあるが、本来は飛しょうの継続のための刺激も含まれる。たとえばハエやバッタに対する風の効果は飛しょうの継続のためにも必要な刺激である。しかし、附節の触刺激の除去は頭を切除した動物でも飛しょうを解発するが、飛しょうの継続に



第6図 昆虫の行動調節系

A : ホタルの閃光に対する定位 (open loop system),
B : ハエの視運動反応 (closed loop system), C :
カマキリの捕餌反応 (simple mesh and negative
feedforward system)

は関係しない。

昆虫の飛しょう中の姿勢制御には各種の感覚信号が利用されている。太陽が傾くと光を背に受けて斜めに飛ぶ昆虫は多い。左右の眼に非対象的に入る光によって翅の打数の変化がおこる結果である。この他重力受容によって姿勢制御が行なわれている例が報告されている (MITTELSTAEDT, 1950)。昆虫は特別に発達した重力の受容器はないが、頭部にかかる重力が前述の頸の周りにある触受容器によって受容されていることをトンボで確かめた。双翅類の平均棍は後翅の退化したもので姿勢制御に関係する。飛しょう中には前翅と同じ頻度で振動し、水平面内における体の回転を受容しているといわれている。片方の平均棍を除いても飛しょうに変化はないが、複眼を覆って片方の平均棍を除去すると体の回転に大きな影響が出たことから、平均棍と視覚が姿勢制御に関与していると思われる。

昆虫の翅の有無と単眼の有無の間には相関関係があることは既に述べたが、*Shistocerca* や *Anacridium* では単眼をぬりつぶすと飛しょう速度が正常のものに比較して減少した (BAYRAMOGLU-ERGENE, 1964, 1965)。また、カマキリでは単眼をぬりつぶすと樹枝を登る速度が減少した。

最近三村 (1971) はハエの視葉における視覚情報処理機構の研究中に、運動視と関係があると思われる神経繊維を見出した。点光の運動に対する反応は応答できる点光の運動方向により非方向性型とか一方向性型その他に分類できたが、興味深いのは頭部に空気流を吹きつけて飛しょうと同じ状態にすると、反応の促進や抑制がおけると同時に、方向選択性が変わったり、反応型が変わったことである。飛しょう時には空気流による機械刺激受容で視覚の解析機構に変化が生じていることが推定される。

VII 昆虫の配偶行動

配偶行動は雌雄の個体間の、また、個体内での複雑な反応の連鎖から成っており、その神経生理学的解析はあまり行なわれていない。ここでは配偶行動の解発、抑制について若干の例を述べる。モンシロチョウ (*Pieris rape crucivora*) の雄は雌の翅が反射する紫外線で雌を認知する (小原, 1968)。トンボの類の配偶行動の解発もともに視覚による。翅の光の透過性の差によって識別するのであるが、遠距離からの刺激は種特異性が少なく、近接した時の刺激は種特異性が大きい (KRIEGER & KRIEGER-LOIBL, 1958, その他)。ガの仲間は化学物質 (性フェロモン) によって非常に遠くから雄は雌に誘引され

るが、近接してフェロモンの濃度が高くなると交尾行動が解発される (SCHNEIDER, 1964)。雄のカマキリの交尾行動は脳からの抑制をうけていることが知られている。雄があまり性急に雌に近づくと、その動きが刺激となって雌は雄を捕えて頭を食べるが、頭のない雄は交尾の姿勢に入る。脳からの交尾行動に対する抑制が解けたと考えられる。事実雄の食道下神経節からの神経回路を切断しただけで雄は交尾の姿勢をとる。交尾行動の停止は一般的に生殖器の受容器の機械的刺激が信号になっている。

逆に配偶行動が他の反射を抑制する例がある。先に述べたコオロギの跳躍反射は、コオロギが鳴いている時や、交尾行動に入っている時にはおこらない。同じことはコオロギの脳のきのこ体の電気刺激でもおこった。

VIII 条件反射と学習

条件反射または学習においては異種の刺激が昆虫の反射ないしは行動を変える。この変化は多かれ少なかれ永続的なもので、このような変化を行動の可塑性 (plasticity) と呼び今まで述べられたような可逆的な変化と区別する。条件反射または学習においては無条件反射や行動に新たに異種感覚の信号が結びつくが、その機構が新しい回路の新生、たとえば新しいシナプスの形成であるのか、本来在った異種感覚信号伝達系に対する抑制がとけるのかは議論の分かれるところである。YOUNG (1961) はタコの学習で後者の考えをとっている。学習については脳が重要な働きをしていると考えられるが、昆虫では単離した胸部一肢の標本で肢の電気刺激に対する学習が成立する (HOYLE, 1965)。ミツバチでは跗節の糖刺激に対する吻伸展反応を無条件刺激として嗅刺激、湿度刺激または単色光刺激を条件刺激として条件反射を形成することができる (TAKEDA, 1961)。これらの条件刺激のうち、嗅および湿度刺激は1回ないし数回の強化で条件反射が形成されるが、複眼の単色光刺激を条件刺激とすると条件反射の成功率はいちじるしく低下し、かつ条件反射は不安定である。この不安定性が視覚系と跗節化学受容一吻伸展系の結合の優先順位の低さを表わすものとは考えにくい。なぜなら糖を飲ませながら色に対する学習を調べてみると、ミツバチはただ1回の訪問 (実験) で学習が成立するからである。したがって条件反射と学習では、視覚系と化学受容一吻伸展系との結合には異なった内在系が関与すると考えられる。この内在系が視覚による条件づけの場合には不安定を引き起こし、学習の場合には安定なのであろう。先に述べた単眼の条件反射に対する関与もこのような内在系を通して行なわれるの

であろう。

動物の異種感覚の統合を考察してきたが、結局、程度の差はあるが反射と呼ばれる単純な刺激—反応系における統合ないしは各反射間の干渉と、今述べたような内在系（内的要因）を通しての統合とは異なったレベルで考慮されなければならないのに気づく。それは動物の狭義の自己保存、すなわち定常状態保持による生命維持と広義の自己保存、すなわち不安定状態を通しての新たな生命維持とに対応しているように思われる。前者はともかくとして後者の統一的研究は今日のところ未開の研究分野として多くの問題を提供している。

文 献

- BAYRAMOGLU-ERGENCE, S. (1964) : Z. vergl. Physiol. 48 : 467.
 ——— (1965) : ibid. 51 : 96.
 DETHIER, V. G. (1955) : Quart. Rev. Biol. 30:348.
 DIAKONOFF, A. (1936) : Arch. néerl. Physiol. 21 : 104.
 DINGLE, H. and R. L. CALDWELL (1967) : Nature 215 : 63.
 HARTLINE, H. K. and C. H. GRAHAM (1932) : J. Cell. Comp. Physiol. 1 : 277.
 HORRIDGE, G. A., J. H. SCHOLES, S. SHAW and J. TUNSTALL (1965) : The Physiology of the Insect Central Nervous System : pp. 165.
 HOYLE, G. (1965) : The Physiology of the Insect Central Nervous System. pp. 203.
 HUBER, F. (1963) : Z. vergl. Physiol. 44 : 60.
 ——— (1965) : The Physiology of the Insect Central Nervous System. pp. 233.
 KALMUS, H. (1945) : Proc. Roy. Ent. Soc. Lond. A 20 : 84.
 KERFOOT, W. B. (1967) : Amer. Nat. 101 : 65.
 KRIEGER, F. and E. KRIEGER-LOIBL (1958) : Z. Tierpsychol. 15 : 82.
 MIMURA, K. (1970) : Nature 226 : 964.
 MINNICH, D. E. (1922) : J. Exp. Zool. 35 : 57.
 MITTELSTAEDT, H. (1950) : Z. vergl. Physiol. 34 : 422.
 ——— (1962) : Ann. Rev. Entomol. 7 : 177.
 MÜLLER, E. (1931) : Z. vergl. Physiol. 14 : 348.
 西浦道子 (1969) : 動雑 78 : 389.
 小原嘉明 (1968) : 植物防疫 22 : 478.
 RUCK, P. (1964) : J. Cell. Comp. Physiol. 44:527.
 SCHNEIDER, D. (1964) : Ann. Rev. Entomol. 9:103.
 SCHRICHER, B. (1964) : Z. vergl. Physiol. 49 : 420.
 SUGA, N. and Y. KATSUKI (1961) : J. Exp. Biol. 38 : 759.
 TAKEDA, K. (1961) : J. Ins. Physiol. 6 : 168.
 WEIS-FOGH, T. (1956) : Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B. 239 : 553.
 WILSON, D. M. (1961) : J. Exp. Biol. 38 : 471.
 WOLSKY, A. (1933) : Biol. Rev. 8 : 370.
 YOUNG, J. Z. (1961) : ibid. 36 : 32.

中央だより

一本 会一

○微量散布に関する第6回現地研究会開催さる

本年度から微量散布研究会の事業の一環として、昨年実施された水稻対象の他に、野菜、果樹などを新たにに加え、地上微量散布に関する開発試験を依頼しているが、今回栃木県農業試験場へ委託した加工トマトの輪紋病に対する防除効果試験が実施される機会に現地研究会を開催した。

7月27日午前10時より栃木県大田原市大神の現地圃場において県農試病理昆虫部試験担当者、本研究会幹事、本研究会会員ら関係者約80名が参加し、試験設計、供試機の散布装置の説明があり、農業機械化研究所技術者ら立会いのもとに2供試機（農業機械化研試作機、MDE型背負動力散布機）によるポリオキシンALの無

支柱トマトに対する同場散布試験を開始、11時30分好条件下で散布作業を終了した。

続いて午後1時より大田原市農業協同組合講堂において研究会が開催された。本会ならびに栃木県農業試験場八木沢場長より挨拶があつてのち、園芸試験場北島幹事が座長となり、まず園芸試験場佐々木そ菜部長の“加工トマト生産の現状と将来について”の講演が行なわれ、次に今年大阪府農林技術センターで試験された野菜（カンラン、ハクサイ、タマネギ）に対する地上微量散布試験の成績の概要について、村田農業機械課長ならびに平岡病虫課長から紹介があり、続いて栃木県農試高橋病理昆虫部長から午前中の現地試験における薬剤の落下、付着量の結果などについて説明があつた。その後総合研究討論に入り、活発な質疑応答が行なわれ3時10分閉会した。

研究会終了後栃木カゴメ株式会社工場および試験農場を見学、4時30分西那須野駅前で解散した。



® EMULSOGEN I-BRANDS

ヘキストの Emulsogen Brands は微細分布力と即効乳化力に優れ、
農薬には最適な乳化剤といえます。
適用範囲が広く、特に攪拌設備の必要がないので経済的な乳化剤です。
ご使用の分野・範囲・適用範囲については、十分な資料が揃っています
のでご相談ください。



[1] Emulsogen IC・Emulsogen IT

有機殺虫剤用乳化剤

溶解性の良い、非イオン、アニオンの混合物

構成処法

Diazinon	2,4-D-Ester	Lindan
60% Diazinon	40% 2-4-Disooctyl ester	20% Lindan
36% Xylene	35% 石油	76% Xylene
2% Emulsogen IC	5% Emulsogen IT	4% Emulsogen IC
2% Emulsogen IT		

[2] Emulsogen 124・Emulsogen 150

有機殺虫剤用の一対の乳化剤で、124は比較的低い親水性を示し、150は比較的高い親水性を示す。

124と150の使用濃度の配合比を、下記に示します。

これらは各溶剤各に示します。

	Xylene	Solvent Naphtha	Petroleum
	124 : 150	124 : 150	124 : 150
Lindan (25%)	4 : 6	3 : 7	—
Toxaphene (50%)	4 : 6	3 : 7	6 : 4
Malathion (40%)	5 : 5	3 : 7	—
Chlorodon (50%)	2 : 8	4 : 6	1 : 9

使用量は最高5%であるが、使用要求量により2%迄減らすことが出来ます。

さらにヘキストでは、次の様な商品があります。

Emulsogen IP } 有機殺虫剤用乳化剤
Emulsogen I 40 }
Emulsogen EL 非イオン乳化剤
Dispersion Agent SI 殺虫剤生産時の水和剤
Phenyl Sulfonate CA アニオン乳化剤

FARBWERKE HOECHST AG.

FRANKFURT/MAIN-HOECHST WEST GERMANY

ヘキスト ジャパン株式会社

化成品事業部 助剤部

本社 東京都港区赤坂4-10-33 (ヘキストビル) TEL 03-584-0371(代) 〒107
大阪支店 大阪市東区農人橋1-6 (アメリカカーナビル) TEL 06-942-1271(代) 〒540
名古屋営業所 名古屋市中区錦2-2-13 (名古屋センタービル7F) TEL 052-231-6618 〒460
足利出張所 栃木県足利市大正町869 TEL 0284-41-6748 〒226
北陸出張所 金沢市円光寺町口69 TEL 0762-42-5957 〒921



新しく登録された農薬 (46.6.1~6.30)

掲載は登録番号，農薬名，登録業者（社）名，有効成分の種類および含有量の順。
なお，アンダラインのついた種類名は新規のもので，次の〔 〕は試験段階時の薬剤名。

『殺 虫 剤』

除虫菊粉

11632 キング除虫菊粉 キング化学 ビレトリン0.8%

除虫菊乳剤

11633 キング除虫菊乳剤³ キング化学 ビレトリン
3%

除虫菊エキス

11631 キング除虫菊エキス⁶ キング化学 ビレトリン
6%

EPN・BPMC粉剤

11698 ホスバッサ粉剤²⁰ クミアイ化学工業 EPN
1.5%，BPMC 2%

EPN・BPMC乳剤

11710 住化ホスバッサ乳剤 住友化学工業 EPN45%，
BPMC 20%

11711 日農ホスバッサ乳剤 日本農薬 同上

11712 ヤシマホスバッサ乳剤 八洲化学工業 同上

11713 ミカサホスバッサ乳剤 三笠化学工業 同上

11714 金鳥ホスバッサ乳剤 大日本除虫菊 同上

11715 ホクコーホスバッサ乳剤 北興化学工業 同上

11716 三共ホスバッサ乳剤 三共 同上

11717 三共ホスバッサ乳剤 北海三共 同上

11718 山本ホスバッサ乳剤 山本農薬 同上

11719 サンケイホスバッサ乳剤 サンケイ化学 同上

11720 「中外」ホスバッサ乳剤 中外製薬 同上

11721 トモノホスバッサ乳剤 トモノ農薬 同上

11722 日産ホスバッサ乳剤 日産化学工業 同上

11723 ホスバッサ乳剤 クミアイ化学工業 同上

マラソン・PAP乳剤

11623 住化マラパップ乳剤 住友化学工業 マラソン
20%，PAP 35%

11624 三共マラパップ乳剤 三共 同上

11625 山本マラパップ乳剤 山本農薬 同上

11626 トモノマラパップ乳剤 トモノ農薬 同上

11627 サンケイマラパップ乳剤 サンケイ化学 同上

11628 「中外」マラパップ乳剤 中外製薬 同上

エチルチオメトン・MPP粒剤

11701 ダイシストン・バイジット粒剤³ 日本特殊農薬
製造 エチルチオメトン 3%，MPP 3%

11702 ヤシマダイシストン・バイジット粒剤³ 八洲化
学工業 同上

DDVP乳剤

11622 特農DDVP乳剤⁵⁰ 日本特殊農薬製造 DDVP
50%

DDVP・DEP乳剤

11703 特農ペア乳剤⁴⁰ 日本特殊農薬製造 DDVP
20%，DEP 20%

DDVP・クロルベンジレートくん煙剤

11639 ダンスモレート 富士化成薬 DDVP16%，

クロルベンジレート 7%

PAP粉剤

11636 住化バブチオン粉剤² 住友化学工業 PAP 2%

11637 住化バブチオン粉剤³ 住友化学工業 PAP 3%

PAP水和剤

11638 住化バブチオン水和剤⁴⁰ 住友化学工業 PAP
40%

PAP・DAEP乳剤

11652 日産サンワミン乳剤 日産化学工業 PAP 25
%，DAEP 25%

11653 日曹サンワミン乳剤 日本曹達 同上

DEP・MTMC粉剤

11694 日農ディブツマサイド粉剤 日本農薬 DEP
4%，MTMC 2%

11695 特農ディブツマサイド粉剤 日本特殊農薬製造
同上

DEP・BPMC粉剤

11700 ディブバッサ粉剤 八洲化学工業 DEP 4%，
BPMC 2%

MEP・EDB乳剤

11705 バインテックス乳剤¹⁰ サンケイ化学 MEP
10%，EDB 10%

ダイアジノン水和剤

11663 ホクコーダイアジノン水和剤³⁴ 北興化学工業
ダイアジノン 34%

11664 「中外」ダイアジノン水和剤³⁴ 中外製薬 同上

11665 マルカダイアジノン水和剤³⁴ 大阪化成 同上

11666 山本ダイアジノン水和剤³⁴ 山本農薬 同上

ダイアジノン・MTMC粒剤

11706 ツマジノン粒剤 三井東圧化学 ダイアジノン
3%，MTMC 2%

ダイアジノン・EDB乳剤

11731 T-7.5ダイアエタン乳剤 井筒屋化学産業 ダ
イアジノン 20%，EDB 10%

ECP粉剤

11635 キング VC粉剤³ キング化学 ECP 3%

CYP・NAC粉剤

11704 ホクコーシュアナック粉剤 北興化学工業
CYP 1%，NAC 1%

NAC水和剤

11667 サンケイミクロデナボン水和剤⁸⁵ サンケイ化
学 NAC 85%

NAC・クロルフェナミジン粉剤

11691 クミアイガルナック粉剤 クミアイ化学工業
NAC 2%，クロルフェナミジン 2%

PHC・MTMC粉剤

11699 特農ワイエース粉剤 日本特殊農薬製造 PHC
0.7%，MTMC 1.5%

PHC・BPMC粉剤

11707 サンバッサ粉剤 八洲化学工業 PHC 0.7%,
BPMC 1.5%

BPMC・クロルフェナミジン粉剤

11692 クミアイガルバッサ粉剤 クミアイ化学工業
BPMC 2%, クロルフェナミジン 2%

BPMC・クロルフェナミジン粒剤

11693 クミアイガルバッサ粒剤 クミアイ化学工業
BPMC 4%, クロルフェナミジン 3%

クロルベンジレート乳剤

11696 トモノアカール45 トモノ農薬 クロルベンジ
レート 45%

11697 山本アカール45 山本農薬 同上

クロルフェナミジン粉剤

11688 トモノスパノン粉剤 トモノ農薬 クロルフェ
ナミジン 2%

クロルフェナミジン乳剤

11690 トモノスパノン乳剤 トモノ農薬 クロルフェ
ナミジン 50%

クロルフェナミジン水和剤

11689 トモノスパノン水和剤 トモノ農薬 クロルフェ
ナミジン 60%

フェニソプロモレート乳剤

11748 エイカロール乳剤25 日本チバガイギー フェ
ニソプロモレート 25%

EDB乳剤

11629 ミカサEDB乳剤40 三笠化学工業 EDB 40%

EDB・ダイアジノン・BPMC油剤

11708 T-7.5ダイバーA油剤 井筒屋化学産業 EDB
25%, ダイアジノン 5%, BPMC 3%

11709 T-7.5ダイバーB油剤 井筒屋化学産業 EDB
1.25%, ダイアジノン 0.25%, BPMC 0.15%

DBCP粒剤

11641 日産ネマセツト粒剤20 日産化学工業 DBCP
20%

貯穀用マラソン剤

11634 キングコクゾーミン キング化学 マラソン 1%
アレスリンエアゾル

11730 ワイバアゾル 大正製薬 アレスリン 0.2%

『殺 菌 剤』

銅粉剤

11727 三共散粉ボルドウ 三共 塩基性硫酸銅 11%
(銅 6%)

11728 三共散粉ボルドウ 九州三共 同上

IBP・ポリオキシシン粉剤

11740 日農キタポリ粉剤 日本農薬 IBP 2%, ポリ
オキシシン複合体亜鉛 D 0.04% (ポリオキシシン
D 400 PSDU/g)

11741 クミアイキタポリ粉剤 クミアイ化学工業 同上

EDDP粉剤

11678 日農ヒノザン粉剤 日本農薬 EDDP 1.5%

11679 日農ヒザン粉剤25 日本農薬 EDDP 2.5%

EDDP乳剤

11680 日農ヒノザン乳剤30 日本農薬 EDDP 30%

BEBP粉剤

11681 「中外」コーネン粉剤 中外製薬 BEBP 2%

11682 「中外」コーネン粉剤30 中外製薬 BEBP 3%

BEBP乳剤

11683 「中外」コーネン乳剤 中外製薬 BEBP 50%
フサライド粉剤

11684 ホクコーラブサイド粉剤 北興化学工業 フサ
ライド 2.5%

11685 日農ラブサイド粉剤 日本農薬 同上

フサライド水和剤

11686 ホクコーラブサイド水和剤 北興化学工業 フ
サライド 50%

11687 日農ラブサイド水和剤 日本農薬 同上

石灰硫黄合剤

11630 キング石灰硫黄合剤 キング化学 多硫化カル
シウム 27.5% (全硫化態硫黄として 22%)

マンゼブ粉剤

11677 ジマンダイセン粉剤 東京有機化学工業 マン
ゼブ 5%

キャプタン水和剤

11669 キャプタン水和剤80 日本カーバイド工業 キ
ャプタン 80%

11670 三共キャプタン水和剤80 三共 同上

11671 三共キャプタン水和剤80 北海三共 同上

11672 三共キャプタン水和剤80 九州三共 同上

11673 山本キャプタン水和剤80 山本農薬 同上

11674 ヤシマキャプタン水和剤80 八洲化学工業 同上

11675 「中外」キャプタン水和剤80 中外製薬 同上

11676 キングキャプタン水和剤80 キング化学 同上

カスガマイシン・CPA・有機ヒ素粉剤

11668 日産カスランモン粉剤 日産化学工業 カスガ
マイシン・塩酸塩 0.14% (カスガマイシンとし
て 0.12%), CPA 2%, メタンアルソン酸鉄
0.4%

『殺 虫 殺 菌 剤』

MEP・NAC・ポリオキシシン粉剤

11736 日農ポリスミナック粉剤 日本農薬 MEP
2%, NAC 1.5%, ポリオキシシン 0.04% (ポリ
オキシシン D 400 PSD U/g)

11737 クミアイポリスミナック粉剤 クミアイ化学工
業 同上

MEP・MTMC・IBP粉剤

11642 三共キタチオンPツマサイド粉剤 三共 MEP
2%, MTMC 1.5%, IBP 2%

11643 三共キタチオンPツマサイド粉剤 北海三共 同上

MEP・MTMC・フサライド粉剤

11651 日農ラブサイドツマスミ粉剤 日本農薬 MEP
2%, MTMC 1.5%, フサライド 2.5%

11745 ラブサイドツマスミ粉剤 呉羽化学工業 同上

MEP・MTMC・ポリオキシシン粉剤

11732 日農ポリツマスミ粉剤 日本農薬 MEP 2%,
MTMC 1.5%, ポリオキシシン 0.04% (ポリオ
キシシン D 400 PSD U/g)

11733 クミアイポリツマスミ粉剤 クミアイ学工業 同上

MEP・ポリオキシシン粉剤

11734 日農ポリチオン粉剤 日本農薬 MEP 2%, ポリオキシン 0.04% (ポリオキシン D 400 PSD U/g)

11735 クミアイポリチオン粉剤 クミアイ化学工業 同上

NAC・カルタップ・フサライド粉剤

11649 ラブサイドバダンナック粉剤 武田薬品工業 NAC 1.5%, カルタップ 2%, フサライド 2.5%

11743 クレハララブサイドバダンナック粉剤 呉羽化学工業 同上

MPMC・カスガマイシン・CPA粉剤

11640 日産カスランメオパール粉剤 日産化学工業 MPMC 2%, カスガマイシン 0.14% (0.12%), CPA 2%

MTMC・IBP粉剤

11644 三共キタジンPツマサイド粉剤 三共 MTMC 2%, IBP 2%

11645 三共キタジンPツマサイド粉剤 北海三共 同上

11646 三共キタジンPツマサイド粉剤30 三共 MTMC 2.5%, IBP 3%

11647 三共キタジンPツマサイド粉剤30 北海三共 同上

MTMC・フサライド粉剤

11650 日農ラブサイドツマサイド粉剤 日本農薬 MTMC 2%, フサライド 2.5%

11744 ラブサイドツマサイド粉剤 呉羽化学工業 同上

MTMC・ポリオキシン粉剤

11738 日農ツマポリ粉剤 日本農薬 MTMC 2%, ポリオキシン 0.04% (ポリオキシン D 400 PSD U/g)

11739 クミアイツマポリ粉剤 クミアイ化学工業 同上

11648 ラブサイドバダン粉剤 武田薬品工業 カルタップ 2%, フサライド 2.5%

11742 クレハララブサイドバダン粉剤 呉羽化学工業 同上

『除 草 剤』

PCP・MCPE除草剤

11660 山本パーロックK粒剤 山本農薬 PCP 20%, MCPE 0.6%

11729 山本パーロックD粒剤 山本農薬 PCP 17%, MCPE 0.8%

PCP・リニュロン除草剤

11656 「中外」ハタベツト水和剤 中外製薬 PCP 73%, リニュロン 5%

11657 ヤシマハタベツト水和剤 八洲化学工業 同上
DCMU除草剤

11661 トモノジウロン水和剤 トモノ農薬 DCMU 80%

シメトリン・フェノチオール除草剤

11654 グラキール粒剤1.5 北興化学工業 シメトリン 1.5%, フェノチオール 0.7%

11655 グラキール粒剤2.5 北興化学工業 シメトリン 2.5%, フェノチオール 0.7%

DPA除草剤

11725 カヤタタキ粒剤15 鉄興社 DPA 15%

11726 カヤナイト粒剤15 昭和電工 同上

ピクロラム除草剤〔K-1〕

11658 ホドガヤケイピン 保土谷化学工業 4-アミノ-3,5,6-トリクロル-2-ピリジンカルボン酸カリウム 20 本当たり 120mg

11659 石原ケイピン 石原産業 同上

『農 薬 肥 料』

CVP複合肥料

11750 三菱ビニフェート硫加燐安12号 三菱化成工業 CVP 0.3%, 硫安 42%, 燐安 35%, 塩加 20% (N 13%, P₂O₅ 17%, K₂O 12%)

11751 三菱ビニフェート複合燐加安S 550 三菱化成工業 CVP 0.09%, 硫安 46%, 燐安 33%, 硫加 20% (N 15%, P₂O₅ 15%, K₂O 10%)

NAC複合肥料

11749 ナック化成 光興業 NAC 1.2%, 硫酸アンモニア 37.7%, りん酸アンモニア 15.2%, 過りん酸石灰 28.6%, 塩化加里 17.2% (N 10%, P₂O₅ 10%, K₂O 10%)

『植物成長調整剤』

植物成長調整剤

11746 ビマコール液剤 日本特殊農薬製造 α-ナフタリン酢酸ナトリウム 20%

『そ の 他』

生石灰

11724 アカコメ印ボルドー液用生石灰 米庄石灰工業 酸化カルシウム 95%

11747 三和印ボルドー液用粉末生石灰 三和産業 同上

11662 ニッポール 日産化学工業 ポリオキシエチレンアルキルアリルエーテル 99%

人 事 消 息

古田 力氏 (中国農試環境部病害第2研究室長) は農事試験場環境部病害第1研究室長に
 石井正義氏 (農事試験環境部病害第1研究室) は中国農業試験場環境部病害第2研究室長に
 藤田謙三氏 (青森県農試病理昆虫科主任研究員) は青森県農業試験場病理昆虫科長に
 香川 寛氏 (同上試病理昆虫科長) は同上場古間木支場長に
 中野博視氏 (宮城県農政部長) は宮城県農業試験場場長事務取扱に
 佐々木 清氏 (同上県農試場長) は退職
 安 正純氏 (埼玉県農試病虫部長) は埼玉県農業試験場次長に
 高野光之丞氏 (同上部専門員) は同上場病虫部長に
 和泉清久氏 (神奈川県園試技術研究部長) は神奈川県農政部企画課主幹に
 大垣智昭氏 (同上試根府川分場長) は同上県園芸試験場技術研究部長に
 渡辺昭夫氏 (同上県農業総研連絡科長) は同上場根府川分場長に
 長江春季氏 (九州農試畑作部畑作病害研究室主任研究官) は三重県農業技術センター紀南かんきつセンター専門技術員に

芳岡昭夫氏 (奈良県農試技術課病理昆虫係長) は奈良県農業試験場技術課長に
 上住 泰氏 (同上課病理昆虫係) は同上課病理昆虫係長に
 上田和男氏 (同上課長) は日産化学工業株式会社へ
 尾添 茂氏 (島根県農試病虫科長) は島根県農事試験場長に
 渡部一真氏 (同上場場長)・入沢周作氏 (同上場次長) は退職
 日岳義満氏 (熊本県農試場長) は熊本県農政審議員に
 田尻竜彦氏 (同上県農政部次長) は同上県農業試験場長に
 沢村健三氏 (園試盛岡支場病害研究室長) は弘前大学農学部へ
 徳島県農業試験場は徳島県名西郡石井町字石井 1660 の1 [郵便番号 779-32] へ移転。電話は石井 08867 (4) 1660 番に変更
 株式会社トーマン化学品石油本部は東京都千代田区大手町2の6の1 [郵便番号 100] へ移転。電話は東京 03 (218) 8055 番で従来どおり
 共立農機株式会社は株式会社共立と社名変更

鎧谷大節氏 (北海道農業試験場病理昆虫部長) は8月16日急逝されました。謹んでご冥福をお祈りいたします。

農 薬 要 覧

— 1971 年 版 —

農林省農政局植物防疫課監修

農薬要覧編集委員会編集

お待たせいたしました。いよいよ発売！

本年度版は改正農薬取締法および関係法規全文収録！

新しく登録された農薬 (45年10月1日～46年3月31日) を別冊付録として贈呈！

B 6 判 514 ページ タイプオフセット印刷

実費 1,100 円 千 110 円

お申込みは前金 (現金・振替・小為替) で本会へ

植 物 防 疫

第 25 卷 昭和 46 年 8 月 25 日印刷
第 8 号 昭和 46 年 8 月 30 日発行

実費 200 円 千 16 円 1 カ年 2,240 円 (千共概算)

昭和 46 年

編 集 人 植物防疫編集委員会

— 発 行 所 —

8 月 号

発 行 人 井 上 菅 次

東京都豊島区駒込1丁目43番11号 郵便番号 170

(毎月 1 回 30 日発行)

印 刷 所 株式会社 双 文 社

社 団 日 本 植 物 防 疫 協 会

東京都板橋区熊野町13-11

電 話 東京 (944) 1561 ~ 3 番

振 替 東京 177867 番

— 禁 転 載 —

増収を約束する

日曹の農薬

新発売

シトラゾン

乳 剤

ミカン
ハダニ
防除に！

日本曹達が発明開発した新殺ダニ剤です。
高温時に使え薬害の心配がありません。
薬剤抵抗性ハダニに対しても効力抜群です。
人畜に対する毒性が低く安心して使えます。
ボルドー以外の殆んど他剤と混用できます。



日 本 曹 達 株 式 会 社

本社 東京都千代田区大手町2-2-1

支店 大阪市東区北浜2-90

作物は狙われている！

雑草と病気、厳しく臨んでください。

新製品

稲の穂枯れ・馬鈴薯の疫病防除に

ジマンダイセン粉剤

苗代・直播・稚苗移植の除草に

アタックウェード乳剤

手まきで使える除草剤

畑作用 **ニップ粒剤**

☆お求めは、農協・特約店でどうぞ……

〈誌名ご記入の上、総発売元へお申越下されば説明書進呈〉

製造元 東京有機化学工業株式会社
農業・イオン交換樹脂・化学品の総合メーカー

総発売元 三洋貿易株式会社

〒101 東京都千代田区神田錦町2の11
東京・大阪・名古屋・札幌・福岡・岡山

新 製 品

ハダニ掃落調査機 (ブラッシングマシン)

用途

果樹、および花卉類、野菜類、特用作物その他のハダニの密度を調査するのに精度が高く能率よく行うことができるもので、ほ場や、樹別の密度調査や、ほ場の防除試験を効率よく実施することができます。

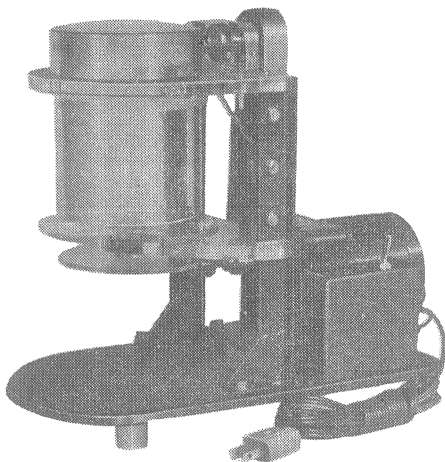
本機の特徴

1. 動くハダニを固着させて正確に調査できる。
2. ハダニ、卵別に平易に調査できる。
3. 多量の葉を一度に調査できるので能率が高い。
4. ハダニや、卵を圧潰することがない。

1 セット ¥68,000

● 附属品

1. 調査用ガラス板 1 組(12枚)
2. 粘着剤(容易に水洗い出来る) 1 缶



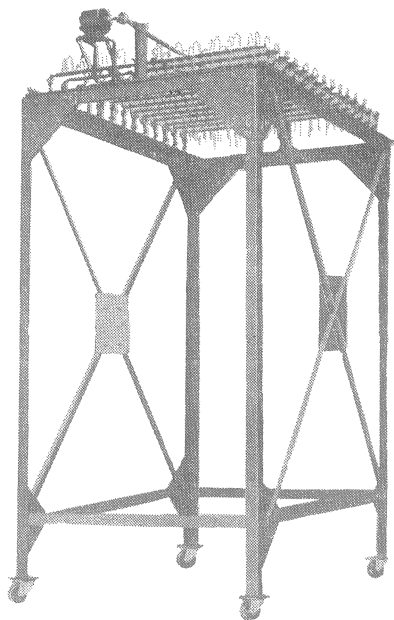
農薬流亡試験装置 (DIK雨滴発生装置)

PAT. 4368045

植物防疫の分野における降雨の影響についての実験にはある限定した面への自然状態の降雨の再現が重要な実験手段となります。本装置は在来のノズルやシャワー方式と異なり霧状から $\phi 4\text{ mm}$ 程度迄の雨滴を正確に再現することが出来る装置です。

本装置の特徴

1. 降雨分布が均一となる。
2. 任意(霧状～ $\phi 4\text{ mm}$)の滴径が容易に設定できる。
3. 任意に降雨量を規定できる。
4. 簡単に実験場所を移動できる。



大起理化工業株式會社

本 社 東 京 都 荒 川 区 町 屋 2 丁 目 16 番 2 号
TEL 東 京 0 3 (892) 2 1 9 1 番 (代 表)

(カタログを御送りします。) 工 場 埼 玉 県 大 里 郡 岡 部 町 榛 沢 新 田

スパノンあれば憂いなし

安心して、気軽に使える殺虫剤です。

- 散布適期の巾が非常に広い
- 人畜毒性、魚毒性、天敵や一般生物に毒性が少ない
- 残留毒性・残臭の心配がない



ニカメイチュウに

スパノン粒剤・粉剤

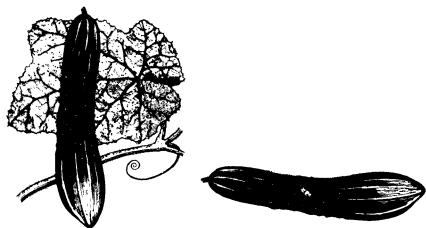
メイチュウ・ウンカ・ヨコバイに

ツマスパノン粉剤

ミツスパノン粒剤



日本農薬株式会社



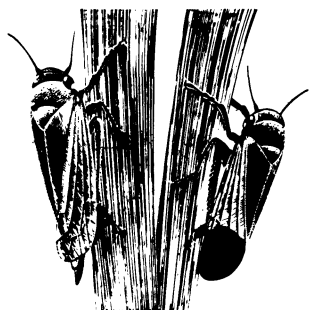
※ダイジノン・ロッド ジクロン・ロッド

- マッチで点火するだけで、他の器具を必要としないので、手間がかからず病害虫の防除作業が簡単にできます。
- 水を使用しませんので、液剤のようにハウス内の湿度を上昇させることがなく、病害の発生を助長させることがありません。



ペア乳剤40

- 大根・キャベツなど十字花科野菜のアオムシコナガなどの害虫を的確に防除できます。
- キャベツなど十字花科野菜の幼苗期にも薬害の心配なく安心して使用できます。
- 低毒性の薬剤で、桑のクワハムシ、クワノメイガ防除にも最適です。



※コスバン粉剤

- 新しいカーバメート系殺虫剤で、ツマグロ、ウンカ類にすぐれた殺虫力があります。
- コスバン粉剤は低温時における効力がすぐれております。春先のヒメトビウンカ、晩秋のツマグロヨコバイ防除に最適の薬剤です。



ネマモール粒剤

- ネマモールは使用薬量が少力で、強力な殺線虫効果を発揮しますので、大変経済的です。
- 使い方が簡単でガス抜きの必要もなく、また生育中に使用できるので省力化にも役立ちます。
- ネマモールは作物の生育を促し、良質の作物を増収できます。
- たばこにも使用できます。



自信を持ってお奨めする

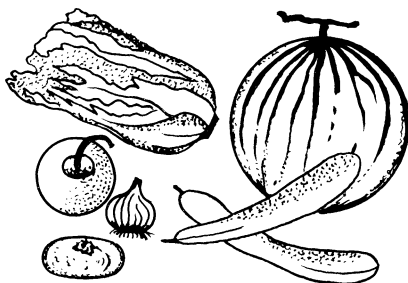
兼商の農薬

■残留毒のない強力殺虫剤

マリックス

■果樹・そさいの有機銅殺菌剤

キノゾー®



■みかんのハダニ・サビダニに

アゾマイト

■みかんの摘果剤，NAA

ピオモン

■りんご・柑橘・茶・ホップのダニに

スマイト

■りんごの葉つきみ剤

ジョンカラー

■夏場のみかん用ダニ剤

デルボール

■水田のヒルムシロ・ウキクサ・アオミドロ・ウリカワに

モゲトン



兼商株式会社

東京都千代田区丸の内2-4-1

新・刊・好・評

近畿大学教授・平井篤造

神戸大学教授・鈴木直治共編

感染の生化学—植物—

A 5 判 474 頁
2800 円 円 140 円

前編—糸状菌および細菌病

* 感染 (神戸大学農学部教授・鈴木直治) * 細胞壁と細胞膜 (香川大学農学部教授・谷 利一) * 呼吸 (北海道農業試験場病理昆虫部技官・富山宏平) * 光合成 (農業技術研究所病理昆虫部技官・稲葉忠興) * 蛋白質代謝 (近畿大学農学部教授・平井篤造) * 核酸代謝 (京都大学農学部助教授・獅山慈孝) * フェノール物質の代謝 (東北大学農学部教授・玉利勤治郎) * ファイトアレキシン (島根大学農学部教授・山本昌木) * ホルモン (農業技術研究所生理遺伝部技官・松中昭一) * 毒素 (鳥取大学農学部教授・西村正暁)

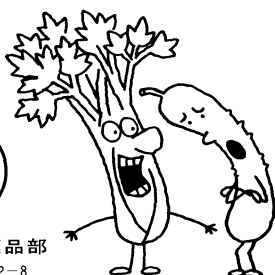
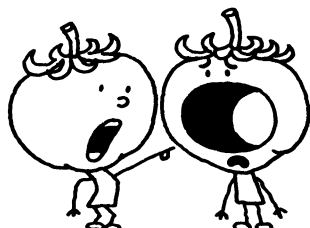
後編—ウイルス病

* 感染 (近畿大学農学部教授・平井篤造) * 呼吸 (岩手大学農学部教授・高橋 壮) * 葉緑体 (名古屋大学農学部助手・平井篤志) * 蛋白質代謝 (植物ウイルス研究所研究第1部技官・児玉忠士) * 核酸代謝 (岡山大学農学部助教授・大内成志) * 感染阻害物質 (九州大学農学部助手・佐古宣道)

農 業 技 術 協 会 刊

東京都北区西ヶ原1-26-3 (〒114)

振替 東京 176531 TEL (910) 3787 (代)



明治製菓・薬品部
東京都中央区京橋2-8

躍進する明治の農薬

イネしらはがれ病の専用防除剤

フェナジン明治 水和剤 粉剤

トマトかいよう病の専用防除剤

農業用 **ノボビオン明治**

タバコの立枯病

野菜、果樹、コンニャク細菌病防除剤

アグレプト水和剤

ブドウ(デラウェア)の種なし、熟期促進
野菜、花の生育(開花)促進、増収

ジベレリン明治

いつも
良いものをと
願っている
あなたに



■野菜のアブラムシ、ダニ防除に

エカチン®TD粒剤

■ヨトウ・ネキリ退治の特効薬

ネキリトン®



三共株式会社
農薬部 東京都中央区銀座3-10-17
支店営業所 仙台・名古屋・大阪・広島・高松

北海三共株式会社
九州三共株式会社

資料進呈

昭和四十六年八月二十五日
昭和四十六年九月三十日
昭和二十四年九月九日
発行
刷
（植物防疫第二十五卷第八号）
種 毎月一回三十日発行
郵便 三十日発行
認可

実費 二〇〇円（送料六円）