

ミニ特集：昆虫の音響交信とその利用

チョウ目害虫における超音波を用いた行動制御技術

(独)農研機構 果樹研究所 ^{なか}中 ^の野 ^{りょう}亮

はじめに

多くの農業害虫を含むチョウ目昆虫の天敵はコウモリである。コウモリは、われわれヒトが聞き取ることのできない周波数 20 kHz 以上の超音波（空気中を 1 秒当たり 20,000 回以上振動する音）を発生し、反響音を手がかりに餌や障害物までの距離、大きさ、動き等を認知する (MILLER and SURLYKKE, 2001)。これに対し、ガはコウモリの超音波を検出する能力を発達させることで、生存確率を上げてきた。現在のところ、大型チョウ類約 11 万 5,000 種のうち、85% の種で耳を持つことがわかっている (中野, 2011)。

ガは今から 1 億 9,000 万年前に出現したが、5,000 万年前にコウモリが出現する以前のガの化石からは耳が見つかっていない (中野, 2011)。したがって、コウモリによる超音波を利用したガの捕食行動が、ガの耳を進化させたと推測される。ガの耳の基本構造は、鼓膜、気嚢、(片方の耳で) 1~4 個の聴覚細胞からなる鼓膜器官である (YACK, 2004)。セミの鼓膜器官が 1,200 個以上の聴覚細胞を持つことと比較すると、ガの耳は極めて単純な構造をしていることがわかる。主なチョウ目害虫に関して言えば、スズメガ科・シャチホコガ科は 1 個、ヤガ科・ドクガ科・ヒトリガ科は 2 個、メイガ科・ツトガ科・シャクガ科は 4 個の聴覚細胞を左右の各耳に持つ。一方、ハマキガ (シンクイガ・ハモグリガ含む)・コナガ・ボクトウガ・スカシバガの類には耳がない。

耳の位置は分類群ごとに定められている。スズメガ科では口器 (唇弁の鱗粉が鼓膜の役割を果たすため、厳密には鼓膜器官ではない; YACK, 2004)、シャチホコガ科・ヤガ科・ドクガ科・ヒトリガ科は胸部 (後翅の付け根付近)、メイガ科・ツトガ科・シャクガ科は腹部 (第一節腹面) に耳を持つ (MILLER and SURLYKKE, 2001)。少数の聴覚細胞は一本の感覚子となり、鼓膜内面に一点で付着している (YACK, 2004)。鼓膜裏側に付随する気嚢で増幅された音は鼓膜を振動させ、感覚子を通じて聴覚細胞を興奮させる。すなわち、聴覚細胞は機械受容器であり、鼓膜と感覚子との付着点を振動させる音だけを感じ取る

ことができる (WINDMILL et al., 2007)。そのため、ガは、音の周波数 (音の高低) を識別できない。

耳を持つガは、超音波を検出するとコウモリからの捕食を回避しようとする。飛翔経路の変更、螺旋・ジグザグ飛翔、飛翔・歩行の中止によるダイブ・フリーズ反応がそれに当たる (ROEDER, 1998)。これらの忌避行動により、コウモリは餌となるガの位置を正確に特定できず、捕食が困難になる。捕食しようとするコウモリに対して、みずから超音波を発生して捕食を回避するヒトリガが知られているが、重要な害虫種では報告がない。そのため、ここでは詳細を割愛する (中野・高梨, 2010 を参照)。

ガは、捕食者であるコウモリの超音波を検出する能力を利用して、種内でのコミュニケーションに音を用いるようになった (SPANGLER, 1988; CONNER, 1999; 中野, 2011)。主な害虫種では、ハチノスツヅリガ (養蜂の害虫)・ニカメイガ (イネの害虫)・アワノメイガ (トウモロコシの害虫)・モモノゴマダラノメイガ (モモ・クリの害虫)・ヨモギエダシャク (チャの害虫)・ハスモンヨトウ (野菜多種の害虫) 等が挙げられる (SPANGLER, 1988; CONNER, 1999; NAKANO et al., 2006; 2008; 2009 a; 2009 b; 2010 a; 2010 b; 2012 a; 2012 b) (ノシメマダラメイガ等の貯穀害虫でも発音の報告例はある (TREMATERRA and PAVAN, 1995)。しかし、筆者が日本産のもので調べた限り、明確な超音波の発音は確認できなかった)。これらのガの大部分は、性フェロモンを放出するメスに接近したのに続いて、オスが超音波を発生する。このような求愛超音波は交尾の成功を促すが、その機能が確かめられた実験例は非常に少なく、未解明な部分が多い。

I 音響防除の取り組み

捕食者であるコウモリの発する超音波を模倣して、ガに忌避行動を引き起こすことで被害を抑えようとする試みは、過去に何度か報告されている (表-1)。BELTON と KEMPSTER は、北米におけるトウモロコシの主要害虫であるヨーロッパアワノメイガの防除に、合成超音波の利用を試みた (BELTON and KEMPSTER, 1962)。6 m 四方の圃場の中心部に水平方向に回転する超音波スピーカーを設置し、50 kHz の超音波を 100 dB SPL (測定距離 30 cm) で提示した。これにより、無処理区と比較してトウモロ

表-1 過去の音響防除の事例

対象種 ^{a)}	周波数	パルス長	パルス間隔	防除効果 ^{b)}	文献
ヨーロッパアワノメイガ	50 kHz	不明	不明	50% (幼虫数)	4)
イラクサギンウワバ	20 kHz	25 ms	50 ms	69% (産卵率)	21)
イラクサギンウワバ	25~30 kHz	10 ms	90 ms	52% (幼虫数)	2)
タバコガ類	25~30 kHz	10 ms	90 ms	0% (幼虫数)	2)
アメリカタバコガ	15~35 kHz	3~11 ms	7~118 ms	0% (成虫数)	6)
ノシメダラメイガ	20~40 kHz	3 ms	3 ms	50% (幼虫数)	7)
ノシメダラメイガ	25 kHz	1,000 ms	5,000 ms	30% (交尾率)	26)
	25 kHz	1,000 ms	なし (単発)	60% (誘引率)	
吸ガ類 (ヤガ)	40 kHz	5 ms	前半 150 ms /後半 30 ms	75% (被害痕数) 50~85% (飛来数)	9)

a) ノシメダラメイガ以外は野外圃場における試験。

b) 無処理区を基準とした時の効果の大きさ (0%で効果がなかったことを表す)。

コシに潜入する幼虫数を50%減少させることができた。合成音の詳細なパルス構造については言及していないが、コウモリの超音波に似せた合成音により、メス成虫が産卵のために飛来する行動を阻害できたと論じている。

レタス・ブロッコリー各圃場におけるイラクサギンウワバの飛来阻害についても、合成超音波の利用が検討された (PAYNE and SHOREY, 1968)。ここでは、圃場に設置した超音波スピーカーからの距離に応じて作物への産卵率を比べている。80 dB SPLの音圧が届く範囲では、20 kHzの超音波 (パルス長25 ms, パルス間隔50 ms) を提示することで、産卵率を無処理区比で69%抑制することができた。

トウモロコシやワタの害虫であるアメリカタバコガに対して、米国農務省USDAによって音響防除が試みられた (AGEE and WEBB, 1969 a)。実用化に先立ち、夜間における紫外線 (ライトトラップ) へのガの誘引行動を阻害する超音波が解析された。その結果、パルス長10 ms, パルス間隔90 ms, 周波数25~30 kHzの超音波による忌避効果を明らかにした (無処理区比で処理区のトラップ率は14%) (AGEE and WEBB, 1969 b)。次いで、ワタ圃場において、タバコガ類とイラクサギンウワバの飛来侵入を阻害するため、上記と類似の構造を示す合成超音波を100 dB SPL (測定距離1 m) で提示した。この時、圃場の一端に超音波スピーカーを並べ、圃場の内側に向けて超音波を出力した。処理区では、イラクサギンウワバの幼虫数は半減した。しかし、タバコガ類の幼虫数は無処理区と同程度であった。アメリカタバコガは、産卵中に超音波を提示してもその行動を中止しない (AGEE, 1969)。したがって、作物の影になっている部位のほか、スピーカーの裏側やスピーカーから遠い部位からメス成虫が侵入した可能性が考えられた。

近年、コウモリの超音波を録音・再生した合成音が、アメリカタバコガの防除に有用かどうかを検証された (GILLAM et al., 2011)。野外試験を行った現地で同所的に分布する食性のメキシコオヒキコウモリが捕食時に発する超音波を使用した。トウモロコシ・ワタ各圃場40 aの中央部に、高さ3 mの位置で超音波スピーカー4台を四方に向けて設置し、パルス長3~11 ms, パルス間隔7~118 ms, 周波数15~35 kHz, 最大音圧98 dB SPLの超音波を出力した (コウモリの捕食時の超音波は、探索期・接近期・終末期に大別され、終末期に向かってパルス長・パルス間隔が短くなる; MILLER and SURLYKKE, 2001)。ここで、圃場内にて、高さ2.5 m以下における捕虫網による成虫の捕獲数、および性フェロモントラップへのオス成虫の捕獲数を調べた。しかしながら、無処理区・処理区間で捕獲数に差異は見られなかった。

世界的に重要な貯穀害虫であるノシメダラメイガの防除にも、超音波に対する忌避行動を活用できる可能性がある。HUANGらとSVENSSONらの各研究グループは、室内において超音波を用いた繁殖活動の抑止を試みた (HUANG et al., 2003; SVENSSON et al., 2003)。一定数の雌雄の成虫をアクリル (樹脂) 製ケースに入れ、外部から超音波を出力した際の交尾率とその次世代幼虫数を調査した (パルス長およそ3 ms, パルス間隔およそ3 ms, 周波数20~40 kHz, 86 dB SPL (ケース内で測定距離50 cm) の超音波; HUANG et al., 2003)。交尾率 (交尾成功時にオスからメスへ受け渡される精包数) は、無処理区と比べて処理区で30%の減少にとどまったものの、次世代幼虫数は50%減少した。一方、風洞の風上に設置した性フェロモン剤へのオスの誘引、および幼虫の餌 (麦芽・干しブドウ) へのメス (交尾済み) の誘引を合成超音波で阻害可能かも調べられている (SVENSSON et

al., 2003)。オスもしくはメスが風上に向かって飛翔中に、パルス長 1,000 ms, 周波数 25 kHz, 106 dB SPL (測定距離 1 m) の超音波を提示した。すると、オス・メスの誘引源への到達率は、ともに無処理区と比べて処理区で 40% 減少した (オスの到達率, 無処理区 88%, 処理区 53%; メスの到達率, 無処理区 59%, 処理区 35%)。

日本国内では、モモ果実への吸ガ類 (アケビコノハ・アカエグリバ・オオエグリバ等) による吸汁被害を低減させる目的で、コウモリの擬似超音波を利用した防除技術が開発中である (小池, 2008: 私信)。使用した合成超音波は、パルス長 5 ms, パルス間隔 150 ms もしくは 30 ms, 周波数 40 kHz である。スピーカーを 3.5 m 間隔で圃場の周囲に設置し、外側に向けて超音波を出力した。105 dB SPL 以上の音圧が届く範囲におけるモモ果実への被害痕数は、無処理区比で 75% 減少させることができた。また、ガの飛来数については、50 ~ 85% 減らすことができた。

II 防除に有効な超音波構造

音を受容すると聴覚細胞は活動電位を発生させるが、その発生頻度が多いほど音の存在を認知できる (ROEDER, 1998)。ガの聴覚における音の基本パラメーターは、音の周波数・持続時間 (パルス長)・反復の度合い (パルス間隔) であり、組合せ次第で聞こえやすい音・聞こえにくい音が決まる。音圧も当然ながら重要な要因であるが、大きな音ほど遠くに届き、ガを忌避させやすいことは自明である。音圧は、防除技術となる超音波発生装置の能力に依存するため、ここでは深く掘り下げないこととする。

1 周波数成分

周波数に関して音響防除の実用性を考慮すると、①ガの忌避行動を効率的に誘発する周波数であること、②遠くまで届く周波数であること、③超音波による弊害をもたらさないこと、の 3 点が重要であろう。ガの耳獲得における進化的起源を類推すると、コウモリが利用する周波数 20 kHz 以上の音をよく感受することは間違いない。例えば、ヤガ・ツツガ 44 種の聴覚は、周波数 20 ~ 60 kHz の範囲の音に対する感受性ももっとも高い (図-1; SURLYKKE et al., 1999; NAKANO et al., 2008)。超音波は大気中で減衰しやすいことも勘案しなければならない。20 ~ 40 kHz の超音波は、10 m で約 -40 dB, 80 kHz では約 -47 dB のレベルで減衰する (20°C 条件下)。ヒトは 20 kHz 以上の超音波を音として認知できないため、騒音問題は避けられると思われる。超音波による健康被害は報告がないが、主に夜間における圃場での防除技術で

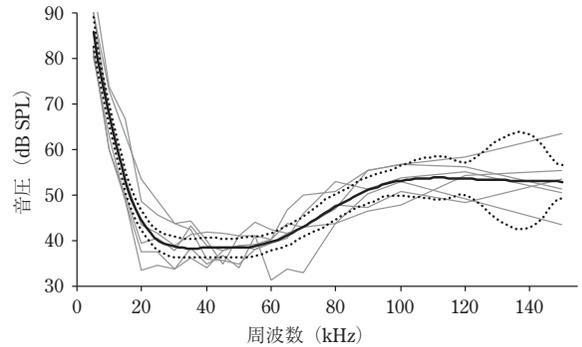


図-1 アワノメイガのメス成虫における聴覚細胞の応答閾値 (NAKANO et al., 2008 を改変)
太い実線が一般化加法混合モデルによって推定された平均、点線が平均の 95% 信頼区間、細い実線が個体ごとに得られた閾値を表す。

あるため、ヒトへの直接的な害は少ないことが想定される。周囲の動植物への影響もないとは断言できないが、超音波を感受可能なネコ目動物 (イヌ・ネコ・ハクビシンほか) 等は何らかの反応を示すであろう。これらのことから、チョウ目害虫の音響防除としては、周波数 20 ~ 40 kHz の超音波を利用するのが最善と言える。

2 時間構造

ハスモンヨトウの仲間やカブラヤガの仲間等ヤガを中心に、感受しやすい時間構造が精査されている。これらの種で、小さな音で聴覚細胞に多くの活動電位を発生させる最小のパルス長は、10 ~ 69 ms である (SURLYKKE et al., 1988; WATERS and JONES, 1996)。すなわち、これよりも持続時間の短いパルスは、ガにとって聞こえにくい。この時、パルスの反復が 1 秒間に 30 回以上の早いサイクルでは、すぐに聴覚細胞が“慣れ”てしまい、応答性が急激に低下する (パルス長 10 ms の時にパルス間隔が 23 ms 以下となる場合 (ここではパルスの 1 サイクルが 33 ms であり、パルス長 10 ms を差し引いた 23 ms がパルス間隔となる); WATERS, 1996)。また、パルス間隔が 2 ~ 10 ms 以下では、隣り合ったパルスを連続音として認知してしまうため、より早く“慣れ”をもたらし、忌避効果を低減させる (SURLYKKE et al., 1988; TOUGAARD, 1996)。種によってこれらの値は前後するが、大部分のコウモリが発する超音波の特性とは逸脱する部分が多いことに注意が必要である。これは、コウモリがガに気づかれにくい超音波を発して捕食するように進化したことと関連すると推測されている (JONES and WATERS, 2000)。キクガシラコウモリがガを捕食する時に発する超音波のパルス長はおおよそ 25 ~ 50 ms で、ガに

とって非常に感受しやすい時間構造を示す。しかし、このような長いパルスを利用するコウモリは、ガが聞き取りにくい高い周波数の超音波を発する（日本産キクガシラコウモリが発するパルスの主要成分は 68 kHz の単一周波数である）。

表-1 の事例におけるパルスの時間構造と防除効果、およびガの聴覚特性とを照らし合わせると、パルス長 3 ms は短く、1000 ms は長すぎるために忌避効果が低いと思われる。パルス長 5 ms も忌避効果が最大ではないことが推定されるが、スピーカーを近接して設置し、出力した超音波の届く範囲を広げたことにより、防除効果を補償した可能性がある。高い忌避反応をガにもたらしパルス構造と比べ、パルス間隔 3 ms は短く、90 ms は長いであろう。図-2 はほんの一例であるが、ガの飛来を効率的に忌避する超音波のパルス構造を示す。モモノゴマダラノメイガでは、このような超音波パルスを連続して出力することで、性フェロモンに対するオス成虫の誘引を 70% 抑制できた（室内実験にてノイズを提示した時の誘引率と比較した場合の値；中野、未発表）。

おわりに

超音波を使った防除技術を確立するためには、ガが感知しやすく、かつ慣れにくいパルス構造を選定する必要がある。パルス長が長いほど聴覚細胞を興奮させるが、すぐに慣れて活動電位の発生が鈍くなる。パルス間隔が長いほど慣れは生じにくい、数秒単位時間当たりにおける聴覚細胞の活動電位の発生頻度は低下する。したがって、10 ms 以上のパルス長とパルス間隔をそれぞれ設定しつつ、最大の忌避効果を長期に亘って発揮する構造を模索しなければならない。

実用性の面では、スピーカーを圃場等の周囲に設置し、外側に向けて超音波を出力するのが妥当と思われる。出力可能な音圧に依存する部分大きい、超音波発生装置の設置台数が少なくても済むことも経済的に望まれる。そのため、圃場面積が極端に広い大規模な栽培体系よりも、面積が限られる一般的な果樹栽培や施設栽培等における防除に好適であると想像する。果樹の吸ガ類を除き、作物への産卵を抑止することができれば幼虫による食害を軽減できる。チョウ目害虫による圃場などへの飛来侵入経路を超音波で遮断し、特にメス成虫による産卵のための移動を阻害できればよい。その点では、貯穀害虫であるノシメダラメイガ等の防除にも超音波は

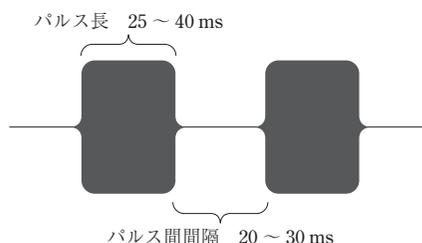


図-2 チョウ目害虫に高い忌避効果が期待されるパルス構造の一例

利用できる。耳を持たないハマキガやコナガには適用できない防除技術ではあるが、殺虫剤に依存しない行動制御資材として、音響防除技術の今後の発展に期待する。

引用文献

- 1) AGEE, H. R. (1969) : Ann. Entomol. Soc. Am. **62** : 1122 ~ 1128.
- 2) ———— · J. C. WEBB (1969 a) : J. Econ. Entomol. **62** : 1322 ~ 1326.
- 3) ———— (1969 b) : Ann. Entomol. Soc. Am. **62** : 1248 ~ 1252.
- 4) BELTON, P. and R. H. KEMPSTER (1962) : Entomol. Exp. Appl. **5** : 281 ~ 288.
- 5) CONNER, W. E. (1999) : J. Exp. Biol. **202** : 1711 ~ 1723.
- 6) GILLAM, E. H. et al. (2011) : Southwest. Nat. **56** : 103 ~ 133.
- 7) HUANG, F. et al. (2003) : J. Stored Prod. Res. **39** : 413 ~ 422.
- 8) JONES, G. and D. A. WATERS (2000) : Proc. Roy. Soc. Lond. B **267** : 1627 ~ 1632.
- 9) 小池 明 (2008) : 植物防疫 **62** : 39 ~ 42.
- 10) MILLER, L. A. and A. SURLYKKE (2001) : BioSci. **51** : 570 ~ 581.
- 11) NAKANO, R. et al. (2006) : Naturwissenschaften **93** : 292 ~ 296.
- 12) ———— et al. (2008) : Proc. Natl. Acad. Sci. USA **105** : 11812 ~ 11817.
- 13) ———— et al. (2009 a) : J. Exp. Biol. **212** : 4072 ~ 4078.
- 14) ———— et al. (2009 b) : Comm. Integr. Biol. **2** : 123 ~ 126.
- 15) ———— et al. (2010 a) : Biol. Lett. **6** : 582 ~ 584.
- 16) ———— et al. (2010 b) : Physiol. Entomol. **35** : 76 ~ 81.
- 17) ———— et al. (2012 a) : Appl. Entomol. Zool. in press.
- 18) ———— et al. (2012 b) : ibid. in press.
- 19) 中野 亮 (2011) : 昆虫の発音によるコミュニケーション, 北隆館, 東京, p. 87 ~ 103.
- 20) ———— · 高梨琢磨 (2010) : 遺伝 **64** : 66 ~ 67.
- 21) PAYNE, T. L. and H. H. SHOREY (1968) : J. Econ. Entomol. **61** : 3 ~ 7.
- 22) ROEDER, K. D. (1998) : Nerve Cells and Insect Behavior. Harvard University Press, Cambridge, 238 pp.
- 23) SPANGLER, H. G. (1988) : Annu. Rev. Entomol. **33** : 59 ~ 81.
- 24) SURLYKKE, A. et al. (1988) : J. Comp. Physiol. A **162** : 367 ~ 374.
- 25) ———— et al. (1999) : Naturwissenschaften **86** : 238 ~ 241.
- 26) SVENSSON, et al. (2003) : Entomol. Exp. Appl. **106** : 187 ~ 192.
- 27) TOUGAARD, J. (1996) : J. Comp. Physiol. A **178** : 669 ~ 677.
- 28) TREMATERRA, P. and G. PAVAN (1995) : J. Stored Prod. Res. **31** : 43 ~ 48.
- 29) WATERS, D. A. (1996) : J. Exp. Biol. **199** : 857 ~ 868.
- 30) ———— and G. JONES (1996) : ibid. **199** : 847 ~ 856.
- 31) WINDMILL, J. F. C. et al. (2007) : ibid. **210** : 2637 ~ 2648.
- 32) YACK, J. E. (2004) : Microsc. Res. Tech. **63** : 315 ~ 337.