



令和3年度研究助成 【サウンド技術振興部門】より

カイコの耳—チョウ目幼虫における 機械感覚子による音受容の解明—

東北学院大学 教養学部情報科学科
准教授

土原 和子

1. はじめに

生物は、外界からの刺激を受容して生きていく。昆虫は、我々ヒトのような形の耳を持たないが、空気を伝わる音や気流を検知することができる種が存在する。音を受容するのは聴覚器官であるが、昆虫の聴覚器（音受容器）は多様であり種によって異なっている^{1), 2)}。昆虫の中には、コオロギのようにヒトの耳に該当する、音を受容する鼓膜器官をもつ種も存在する。コオロギの前脚に存在する音受容器が、鼓膜器官である¹⁾。しかし、鼓膜器官をもつ種は限られており、例えばショウジョウバエは鼓膜器官をもたず、触角の基部に存在するジョンストン器官によって音や気流を検知している²⁾。これらの鼓膜器官を含む機械受容器は、同種内でのコミュニケーションや、捕食者と被食者の関係において、使用されることが多い。

本研究では、捕食や寄生を受けるチョウ目幼虫の聴覚に着目した。例えば、モンシロチョウの幼虫は寄生バチや寄生バエに卵を産み付けられる。主にアオムシコバチ等の寄生バチから寄生をうけ、野外において90%の幼虫が寄生を受けていたことが知られている。しかし、幼虫側にもこの寄生に対する防御機構は存在する。ガヤチョウなどの幼虫は、機械受容器の1種である、体表に点在する細い毛のよう

な糸状の機械感覚子（以下、糸状感覚子）で音を検知できることが知られている^{3), 4)}。この糸状感覚子は、接触刺激を受容し、多数存在する剛毛状の機械感覚子（直径：1.5–50 μm、長さ数10 μm以上）と比較して、細い上に、表面が滑らかである（図1）⁵⁾。糸状感覚子は、捕食者であるハチや、寄生者である寄生バチの翅を動かす際に生じる翅音や気流も受容することができる⁶⁾。つまり、捕食者や寄生者を検知して回避をおこなっていると考える。

機械感覚子には感覚細胞が1つだけあり、感覚細胞の樹状突起が感覚子のクチクラ装置の基部近辺まで伸びている（図1）。感覚子が音や

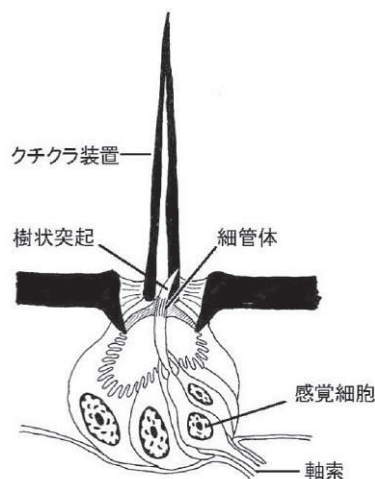


図1 機械感覚子の模式図 (Keil 1997⁵⁾ 改変)

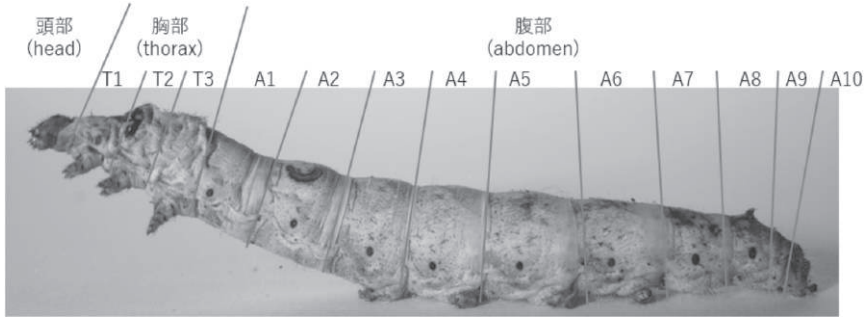


図2 カイコの胸部と腹部の各体節

頭部、胸部、腹部の3つの部位からなり、胸部はT1、T2、T3の3節、腹部はA1-A10の10節からなる。写真は5齢（終齢）幼虫。

気流などの刺激を受けると、粘性力によって傾き、細管体という樹状突起内の構造における刺激が感覚細胞によって電気信号に変換され、脳に伝わり行動が解発される。

我々は、チョウ目の幼虫において、糸状感覚子の分布とその行動反応を明らかにすることを目的に、研究をおこなっている。まずは、代表的なアゲハチョウ科の複数種の幼虫における糸状感覚子の分布を明らかにした。その中でアゲハチョウ科の一種であるジャコウアゲハそしてモデル昆虫であるカイコについて、聴覚に関わる感覚子を特定し、音や気流に対する反応性を明らかにした⁷⁾。

2. 実験方法

本実験では、チョウ目のアゲハチョウの幼虫およびカイコを実験対象とした。カイコをはじめとしたチョウ目幼虫は、頭部1、胸部が3個、胴部が10個の体節にわかれている（図2）。音や気流を受容する感覚子が存在する体節の位置は、種によって異なる。

音の提示実験の概要を図3に示す。ろ紙の上にのせたままスピーカーの中心部の高さに合わせてジャッキの上に移動した。そして、低周波

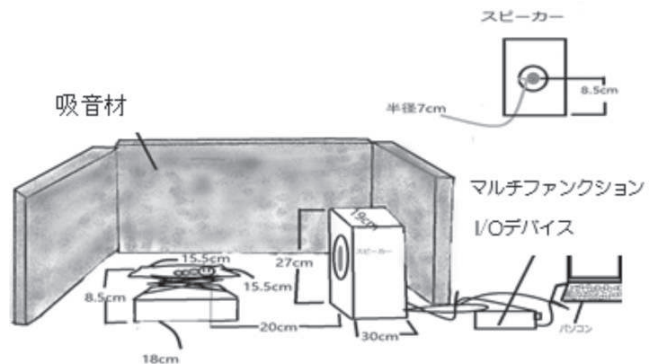
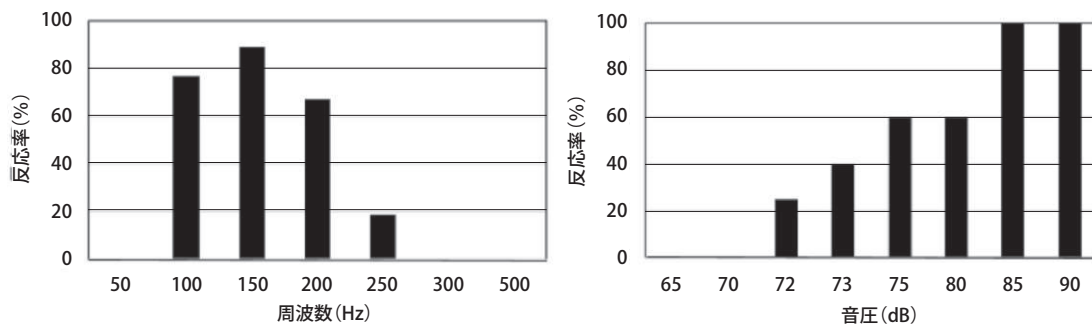


図3 音提示行動実験装置の模式図

領域までカバーできるアンプ内蔵スピーカー（Fostex、NF-01）を用いた。スピーカーの中心部へ頭の向きを合わせ、距離20cmから音を提示し、行動反応の有無を明記した。反応の有無の判定は、音を提示した際、頭部、胸部を動かすという驚愕反応が観察された場合、反応ありとした。

音の提示には、ソフトウェアとしてAvisoft社のRecorderを使用し、ノートパソコンよりNational Instruments社のマルチファンクションI/Oデバイス（USB-6251、BNC-2110）を経由してスピーカーへ信号を出力した。持続時間1秒のトーンバーストによって様々な周波数を与えて、音圧は騒音計（アコー、TYPE6226）



(a) 異なる周波数（音圧 90dB）に対する応答

(b) 異なる音圧（周波数150Hz）に対する応答

図4 音提示におけるジャコウアゲハ4齢幼虫の行動反応 (n=20)

によって校正した（測定距離20cm）。行動については、ビデオカメラによって動画撮影をおこなった。音の提示後、幼虫はすぐにジャッキの上から移動し、実験中の音が聞こえないよう遮音した。また、慣れを避けるために、同個体での反復実験は60分間以上の間隔をおいた。

音の提示は音圧を90dBに固定し、周波数を変化させた。すでにチョウ目の幼虫であるジャコウアゲハでは150Hz（90dB）で反応が高いことが確認できているため、150Hzから音の提示をおこない、徐々に周波数を変化させ、行動反応を示す閾値を確認した。

3. 結果および考察

機械受容をおこなう糸状感覚子は幼虫の種類によって異なる位置にあり、総本数も様々であることがわかった。アゲハチョウ科の幼虫の糸状感覚子を調べたところ、ナミアゲハ、クロアゲハ、キアゲハとジャコウアゲハにおいて、胸部に1対のみ、腹部はA4-A7の体節4対の計5対の糸状感覚子が存在した。次にカイコの糸状感覚子を調べたところ、胸部に4対、腹部に8対の計12対の糸状感覚子が確認できた。

アゲハチョウ科を除いたチョウ目の幼虫では、タテハチョウ科とヤガ科において、糸状感覚子が報告されている^{3), 8)}。タテハチョウ科の

オオカバマダラの幼虫では、胸部に2対、そして腹部のA3-6とA10の体節に各1対で5対存在する⁸⁾。ヨトウガの一種では、胸部に4対存在し、腹部には存在しない³⁾。これらの感覚子の分布は、アゲハチョウ科の腹部と共通しているものもあるが、胸部の糸状感覚子の位置は種によって大きく異なっており、感覚子は分類群ごとに多様化していると推測される。

以上の結果から、チョウ目の幼虫において、1) 胸部、腹部両方に糸状感覚子をもつもの、2) 胸部のみ糸状感覚子をもち腹部にはもたないもの、3) 腹部のみ糸状感覚子をもち胸部にはもたないもの、4) 糸状感覚子をまったくもたないものに4つに分類された。これらの違いは、その種の生息環境にも影響していると考えられる。

次に、ジャコウアゲハを用いて、音の提示実験をおこなった。異なる周波数の提示実験は、音圧を90dBに固定しておこなった。その結果、100Hz-200Hzにおいて、もっとも行動反応が観察されることがわかった。50Hz、300Hz、500Hzではいずれも反応はみられなかった。周波数の下限値は50-100Hzの間にある可能性が高く、300Hz以上では行動反応は起こさなかった（図4a）。

続いて、異なる音圧の提示実験は、行動反応

が多くみられる周波数の150Hzに固定しておこなった。その結果、85–90dBでは100%の反応率であったが、75–80dBで60%の反応率になり、最小値の閾値は72dBとなった。72dB以下では行動反応は起こさなかった（図4b）。

次にカイコを用いて、音の提示実験をおこなった。異なる周波数の提示実験は、音圧を90dBに固定しておこなった。その結果、ジャコウアゲハと同様に100Hz–200Hzにおいて、もっとも行動反応が観察されることがわかった。しかし、ジャコウアゲハと異なり、カイコでは300Hzでも80%以上、400Hzでも35%以上の行動反応が観察された。周波数の下限値は50–100Hzの間にある可能性が高く、500Hz以上では行動反応は起こさなかった。

4. 今後の展望

カイコの糸状感覚子を切除することより、音もしくは振動を検知するためにはどの感覚子が重要なのか、もしくは感覚子の本数が重要なのかを確定する。また、振動を同じ感覚子で検知しているのか、別々なのかを確定する。次に、風流に対する反応を確認する。捕食者の翅音だけでなく、空気の流れを検知しているかどうかを確認するためである。そして、音プラス風流、その他基質を伝わる振動との異なる組み合わせにより、反応の違いを確認する。そして、カイコにおける音受容（振動や風流も含む）の

機構を解明する。

昆虫の聴覚の研究では、ガの幼虫の一部で感覚子が、音や気流をも検知する機械感覚受容器であることが1970年代に行動・生理学的に示されているものの、幼虫の音受容において、細胞や分子レベルにまで踏み込んだ研究は手付かずのままである。モデル生物で音や振動などの機械受容の応答機構を解明できれば、この後、音受容体の単離、遺伝子解析、変異体の作成などの分野に広がると考えている。

謝辞

本研究は、一部にカワイサウンド技術・音楽振興財団、科研費補助金の支援を受けて実施しました。心より感謝申し上げます。サンプル採取や実験の進め方などご協力・ご助言いただきました、科研費補助金の共同研究者の皆様には感謝致します。

参考文献

- 1) J. Yack, *Microsc. Res. Tech.* 63, 315–337 (2004).
- 2) D. Yager, *Microsc. Res. Tech.* 47, 380–400 (1999).
- 3) H. Markl and J. Tautz, *J. Comp. Physiol.* 99, 79–87 (1975).
- 4) 土原和子, *生き物と音の事典*, 310–311, 朝倉書店 (2019).

- 5) T. Keil, *Microsc. Res. Tech.* 39, 506-531 (1997).
- 6) J. Tautz and H. Markl, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4, 101-110 (1978).
- 7) 土原和子ほか, 日本音響学会聴覚研究会資料 50 (2), 135-138 (2020).
- 8) C. J. Taylor, J. Yack, *J. Exp. Biol.* 222, jeb211862 (2019).