

東京大学農学部公開セミナー

第 38 回

動物の行動を科学する

(講演要旨集)

カラスの特異な食習性と地域食文化

生圏システム学専攻 教授 樋口 広芳

蛾のプロポーズ

— 匂いと音によるコミュニケーション —

生産・環境生物学専攻 教授 石川 幸男

マツノマダラカミキリ成虫の行動と松枯れ

森林科学専攻 教授 富樫 一巳

悩めるペットの行動治療

応用動物科学専攻 准教授 武内 ゆかり

日時 2010年6月19日(土) 13:30~16:30
場所 東京大学弥生講堂・一条ホール
主催 東京大学大学院農学生命科学研究科・農学部
共催 (財)農学会

目 次

カラスの特異な食習性と地域食文化 1

生圏システム学専攻 教授 樋口 広 芳

カラスはほかの多くの鳥と異なり、いろいろな場所にすみ、さまざまなものをいろいろな方法を使ってとって食べる。また、ある方法がうまくいかない場合には、その場で別の方法を試みる。カラスは、この多様で柔軟性に富む行動上の特徴と関連して、多くの地域で異なる生態や行動を見せる。地域と結びついたカラスの独自の生態や行動は、人間社会の地域文化と似たところがある。食習性に注目し、カラスの地域食文化とも呼べるものの例とそれが生じる背景を紹介する。

蛾のプロポーズ—匂いと音によるコミュニケーション— 10

生産・環境生物学専攻 教授 石川 幸 男

夜の暗闇の中で活動する蛾は、どうやって「同種」の配偶者との出会いを果たしているのだろうか？ 蛾のメスが匂い（性フェロモン）で同種のオスを誘うことは古くから知られていたが、最近になって、誘われて来た蛾のオスが超音波のラブソングを奏でることがわかった。オスのラブソングは、その言葉から浮かぶイメージとはほど遠く、.....

マツノマダラカミキリ成虫の行動と松枯れ 16

森林科学専攻 教授 富 樫 一 巳

マツノマダラカミキリは枯れたばかりのマツに産卵し、幼虫はその内樹皮を食べて発育する。マツノサイセンチュウは松枯れの原因であり、カミキリは線虫を枯れたマツから健全なマツに運ぶ。カミキリと線虫は互いの種がいるときに増殖率が上がるので、相利共生の関係にある。しかしながら、あまりに多数の線虫がカミキリに便乗すると短命化するが、マツを枯らす能力は高くなる。この結果、線虫保持数によってカミキリは子世代の餌生産に寄与するグループ、繁殖に寄与するグループ、2つの機能を持つグループに分割される。このような相互関係がマツ林の松枯れの発生パターンに大きく関係する。また、飛翔が松枯れの発生地拡大の速度に関係する。

悩めるペットの行動治療 23

応用動物科学専攻 准教授 武内 ゆかり

我が国では空前のペットブームと呼ばれる時代に入り、犬と猫の総飼育数はすでに 19 歳以下の人口を凌ぐ勢いだが、少子高齢化の波とともにこの数はさらに増加することが予想されている。こうして多くのペットが飼育されながら、問題行動を理由に飼育放棄される動物も少なくない。こうした現状に対応するべく、我が国においても、問題行動を治療する「動物行動医療」が近年発展してきた。問題行動をもつ動物を救うために、そして飼い主たちの苦悩を軽減するためにも私たち動物行動医療に従事する獣医師の仕事に期待される場所は決して軽くはない。ここでは、問題行動治療の基礎と実際、そして問題行動にまつわる研究について紹介する。

司会進行 30

生圏システム学専攻 准教授 吉田 薫

カラスの特異な食習性と地域食文化

生圏システム学専攻 教授 樋口 広芳

全身が黒いハシブトガラスやハシボソガラスなどのカラス類は、ほかの多くの鳥と異なり、行動が多様で、しかも柔軟性に富んでいる。たとえば、多くの鳥はある決まった場所で特定の食物を独自の方法でとって食べるのに対して、カラスはいろいろな場所にすみ、多様なものをいろいろな方法を使ってとって食べる。また、ある方法がうまくいかない場合には、その場で別の方法を試みる。

カラスは、この多様で柔軟性に富む行動上の特徴と関連して、いろいろな地域で異なる生態や行動を見せる(1)。地域と結びついたカラスの独自の生態や行動は、人間社会の地域文化と似たところがある。この章では、とくにカラスの食習性に注目し、カラスの地域食文化とも呼べるものの例を紹介したい。また、カラスにとって文化とは何か、なぜカラスは文化をもつのか、文化はどのようにして伝播していくのかについても考えてみたい。

本稿は、今夏出版される予定の『カラスの自然史』(樋口広芳・黒沢令子編、北海道大学出版会)所収の「カラスの特異な食習性と地域食文化」の簡略版である。詳細は、そちらの報文を参照されたい。

1. 地域と結びついた特異な生態や行動

1-1. 貝やクルミを割って食べる

カラスはくちばしでつついて割れない貝やクルミを空中から落とす。落とす場所はコンクリート道路、駐車場、線路、河原などである。空中から落とすさい、カラスはクルミなどと一緒に急降下する。地上に落ちた木の実が、はじけて見えなくなってしまうことを防いでいるようだ。この行動は、平らな道路などがなかった時代、川原の石の上などに落としていたときには、とくに重要であったにちがいない。

空中から落下させるこの一連の行動は、かなり定型化されたもので、基本的なところは遺伝的にプログラムされた生得的な行動ではないかと思われる。しかし、何をどのように扱い、どのくらいの高さからどこに落として割るか、といった部分は、個体の成長の過程で学んでいくものと考えられる。

地域の食文化という点で注目されるのは、何を落とすかということである。貝を落として割る行動は、北海道から九州まで、海岸近くにすむハシボソガラスで観察されてい

る。しかし、行動が見られる頻度という点でいうと、北海道や東北などの沿岸部で多く見られる。たとえば北海道東部の沿岸部を旅行すると、コンクリートの道路や建物の上にカラスが落として割ったホッキガイが多数散乱しているのが目につく。

クルミ、正確にいうとオニグルミを落として割るのは、東北地方などでよく見られる。やはりハシボソガラスによるもので、秋から冬にかけて頻繁に見られる。カラスはクルミのなる秋にそれらを多数食べると同時に、あちこちに貯える。冬の間には食べているのは、そうして貯えておいたものだ。

東北地方の仙台市や秋田市にすむハシボソガラスは、オニグルミの実を車にひかせて割る（図 1）。クルミの実は空中から落としても割れないことが多いので、これらの地域のカラスは割る技術をもう一步先に進めているといえる。カラスはクルミをくわえて路上に降り、タイヤが通りそうな位置に置いたのち、近くの樹上やガードレールの上でまつ。車がひいていくと飛び出していき、砕けた中身をつまんで食べる。クルミがなかなか車にひかれないと、路上に出て行ってクルミの位置を少しずらすこともある。柔軟性に富んだ行動の見本といえる。なかには、赤信号で止まっている車のタイヤの前に出て行ってクルミを置くものもいる。この場合は 100%割れることになる。



図 1. 車の通りそうな路上にオニグルミの実を置くハシボソガラス。樋口広芳撮影。

人間社会が発達させた高度な科学技術を利用して、これらのカラスは生きていることになる。カラスは自分たちのやっていることの意味をきちんと理解し、何をどうすればどうなるかがわかっていて行動しているにちがいない。

仙台では、車を利用したクルミ割り行動が見られるのは、市内の比較的限られた場所である。これらの場所には、次のような共通点がある（1）。

- 近くにクルミの木がある。

クルミの実が得やすいという条件が、まず必要なのではないかと思われる。

- 車が停車、または徐行する交差点やカーブ、急な坂、ロータリーなどがある。

車の速度が落ちるので、クルミの実をおきやすいということなのだろう。

- 車利用行動を引き起こすのに適度な車の交通量がある。

適度な交通量とは、クルミを置くためにカラスが長時間待つことがなく、かつ、クルミを置きに行く時も割れたクルミを食べに行く時もカラス自身がひかれることのない交通量のことである。安全性と確実性の両方がかかわる条件である。



図 2. 幼稚園の屋外の手洗い場から石鹼をもち去るハシブトガラス。柴田佳秀撮影。

1-2. 石鹼やロウソクをかじるカラス

千葉県松戸市にすむハシブトガラスは、屋外にある洗面所から石鹼を次々にもち去る（図 2）。ある幼稚園では、3 週間あるいは 5 週間でそれぞれ 60 個もの石鹼がもち去られた。カラスはもち去った石鹼を、近くの林や人家の庭先などの地表付近に埋め込み、埋め込んだあとに落ち葉などをかぶせ、外から見えないようにする。このようにして隠した石鹼は、あとで少しづつかじって食べる（図 3）。カラスは石鹼の油脂分を好んでいるようだ。

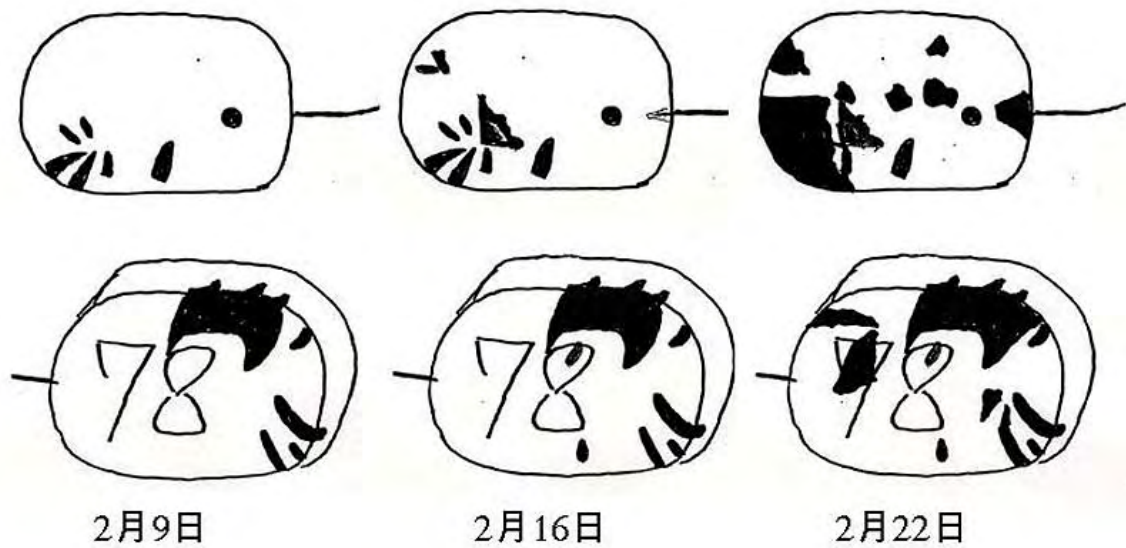


図3. 隠しておいた石鹼をハシブトガラスがかじって食べていく過程 (2)。黒い部分がかじられたところ。

石鹼のもち去り行動は、松戸市のいくつかの場所で見られるほか、東京や神奈川などのいくつかの地域でも観察されている。神奈川県のある場所では、洗車場にカラスが頻繁に訪れ、やわらかい石鹼の入った缶に頭を突っ込み、石鹼を食べていく。やわらかい石鹼の表面には嘴の跡が多数ついている。考古学の研究者が働く発掘現場の多くでも、頻繁に石鹼が持ち去られる。東京大学の構内でも、カラスが白い石鹼をくわえて飛び去るのを見たことがある。野外に石鹼を置く習慣のある地域では、カラスに石鹼食文化が発達しているようだ。

類似の例として、野外に立てられたロウソクをもち去るカラスもいる (図4)。京都市のある神社では、訪れた人たちが野外にロウソクを立ててお参りする習慣がある。お盆や年末年始などには、何千本ものロウソクが参道沿いに立てられることもある。この付近にすむハシブトガラスは、そうしたロウソクをくわえて近くの林などにもち去る。もち去ったロウソクは林床の落ち葉の間やわらぶき屋根のわらの間などに隠し、石鹼どうよう、あとになって取り出してかじる。ロウソクも油脂分をふくむので、カラスに好まれるのではないかと思われる。

この稲荷で使われるロウソクの多くは、和ロウソク、あるいはそれに由来するもので、芯もロウソク自体も太く、つけた火が消えにくい。そこで、カラスがもち去ったロウソクに火が残っていることがあり、ボヤ騒ぎになることもある。



図 4. 火のついたろうソクをもち去るハシブトガラス (3)。ビデオより。樋口広芳撮影。

2. カラスにとっての地域食文化

上記のようなことがらをカラスに見られる地域の食文化と考え、そのあり方を少し整理してみる。

まず、例としてあげられるような採食行動が特定の地域に限定して見られるということは、その行動が生まれてからあとの成長の過程で獲得されたものであることを示唆している。もし、遺伝的にプログラムされた生得的な行動であるならば、生息する地域のどこでも同じように見られるはずである。ただし、空中から貝などを落とす例でのべたように、行動の基本となるところは生得的な行動であることもある。

次に、問題の行動が発達している背景には、その行動を見せるカラスをとりまく環境の特性が関連している。貝やクルミを空中から落とす行動や、車を利用したクルミ割り行動は、貝やクルミがそれぞれ豊富に得られる地域で発達している。当たり前といえれば当たり前かもしれないが、基本となる重要なことである。

おそらく問題の行動は、それが発生しやすい条件のところで発達し、またその行動が発達していくことによって生活が安定する、あるいは安定するとまではいかないにしても「豊かになる」ところで発達している。地域の特性に合わせて行動が発達している、とあってよい。この点は、車を利用したクルミ割り行動の中に顕著に現れている。この

例では、前記のようにクルミの得やすさ、クルミの割りやすさ、交通量などといったいくつかの局地的な地域特性とのかかわりの中で行動が発達している。

生活が「豊かになる」ということは、生活するうえで問題の行動が必要不可欠ではないかもしれないが、それがあることによって何らかのプラス面が加わる、ということである。たとえば石鹼やロウソクは主食ではないので、カラスの生存率や繁殖率を増加させるものではないかもしれない。しかしそれらは、油脂分をふくむ食物を好むカラスにとっては文字通り、食生活を豊かにすることになっているのではないかと思われる。人間社会のものをふくめて、文化とはまさにそのような側面をもっているのではないだろうか。

地域の食文化といった場合、単に特定地域で特定のものを食べている、といったことだけを意味するのではない。その食べ方、人間世界でいえば調理法ともいえる部分も合わせて発達しているところが重要だ。カラスの場合、通常では割れないものを高いところから落として割る、あるいは車にひかせて割る、石鹼やロウソクを持ち去り、貯えておいて少しずつかじって食べる、などといった部分が、まさに独特の文化を生み出しているといえる。

もうひとつ、カラスの食文化で注目すべきことは、環境条件が整っている地域すべてで同じ食文化が見られるわけではない、ということだ。特定の貝を食べる例でも、オニグルミを食べる例でも、環境条件が整っていても、具体的にいえば問題の貝やクルミが多数手に入る地域でも、問題の行動が発達していない地域は多い。食物の得やすさなどが十分ではないことが関係しているのかもしれないが、個体の特性のようなものがかわっている可能性がある。同じものがあっても、また同じことに遭遇しても、それを利用し、行動を発達させることのできる個体、あるいは発達させようとする個体がいるとは限らない。能力や関心をもつ個体のいる地域で、はじめて発達していくということなのではないかと思われる。車を利用したクルミ割り行動の発達などには、とくに個体の特性が関係しているように思われる。ひらめきのよい個体が現れない地域では、高度な先見性を必要とする行動は発達しないだろう。

事例紹介のところでは特殊な例を中心にのべたが、カラスの地域食文化は決して特殊なものではない。たとえば、東京などの大都市にすむハシブトガラスが、人間が大量に出す生ゴミに強く依存して生活しているのも（図 5）、地域に根ざした食文化の典型例といえる。生ゴミをあさるさいには特別変わった行動を見せるわけではないので、当たり前になってしまっているが、カラスの食生活ということでは大変革である。かれらはなにしろ、「生ゴミ」とはいえ、通常の間人ではなかなか食べられないようなぜいたくなものを毎日食べているのだ。銀座などのレストラン街に出没するカラスは、コレ

ステロール過多で成人病になっているものが多いのではないかと、私は心配している。

今後、地域ごとの食習性をもっとくわしくわかってくれば、ハシボソガラス、ハシブトガラスどちらも、それぞれの地域に独自の食文化がふつうに発達していることが明らかになるに違いない。



図5. 生ごみに集まるハシブトガラス。樋口広芳撮影。

3. 食文化をもつ理由

カラスが見せるこうした地域の食文化のようなものは、ほかの鳥ではほとんど見られない。なぜ、カラスでよく見られるのだろうか。それは、カラスがいろいろなところにすみ、いろいろなものをもって食べる何でも屋としての性質をもっていることと関係している。何でも屋とはいっても、手当たり次第に何でも食べるということではない。その季節、その場所の状況に合わせて手に入りやすいもの、好みのもの、栄養価のあるものを見つけ出して食べているのである。

そしてそれを実行するためには、型にはまった行動ではなく、融通の利く性質を発達させている必要がある。融通の利く性質があってはじめて、しかるべき時に、しかるべきものを、しかるべき方法で処理して食べることができているにちがいない。カラスがそれぞれの地域で独特の文化を発達させているのは、この何でも屋としての性質と行動の柔軟性の両方に裏打ちされている。カラスは、それぞれの地域で豊富に得られる資源を効率よく利用しながら、生活を安定させたり、生活の中身を豊かにしたりしているのである。

人間もいろいろな環境にすみ、いろいろなものをもって食べる。そして行動は柔軟性

に富んでいる。その結果、地域ごとにいろいろ異なる文化を発達させている。ヒトとカラスは、共通する点が実に多い。

4. 参考文献

- (1) 樋口広芳, 森下英美子. 2000. 『カラス, どこが悪い! ?』. 小学館, 東京.
- (2) Higuchi, H., Miyagawa, Y., Morishita, E., Kuboshima, E., Yoshida, H. and Shibata, Y. 2003. Soap storing by crows. Global Environmental Research 7:161-164.
- (3) Higuchi, H. 2003. Crows causing fire. Global Environmental Research 7:165-168.

プロフィール

ひぐち ひろよし
樋口 広芳

所 属

生圏システム学専攻 生物多様性科学研究室

略 歴

1977-1988年 東京大学 助手
1986-1988年 米国ミシガン大学 客員研究員
1988-1994年 (財)日本野鳥の会 研究センター所長
1994年 東京大学 教授

主な研究活動

生物多様性の仕組、意味、進化、保全に広く関心をもって研究している。とくに興味をもっているのは、島にすむ生物の生態と進化、托卵習性の進化、日本列島の生物相の起源と発達、動物の知的な行動の発達過程、希少種や渡り鳥の生態と保全、野生動物と人間生活との軋轢の発生機構、温暖化が生物多様性に与える影響などである。最近の15年ほどは、人工衛星を利用して渡り鳥を追跡し、渡り経路や渡りの経時移動パターンを明らかにする研究に励んでいる。また、カラスと人間生活との軋轢発生の仕組、マガンによる農業被害の発生機構、サシバの環境利用と採食生態、コアジサシの新繁殖地創成と保全・管理、ツバメの環境利用と繁殖生態などについての研究にも取り組んでいる。研究手法としては、通常の野外観察以外に、いろいろな先端科学技術を取り入れている。

主な著書

- (1) 樋口広芳. 2010. 生命にぎわう青い星—生物の多様性と私たちの暮らし—. 化学同人社.
- (2) 樋口広芳. 2005. 鳥たちの旅—渡り鳥の衛星追跡—. NHK出版.
- (3) 山岸哲, 樋口広芳編著. 2002. これからの鳥類学. 裳華房.
- (4) 樋口広芳, 森下英美子. 2000. カラス, どこが悪い!? 小学館.

蛾のプロポーズ—匂いと音によるコミュニケーション—

生産・環境生物学専攻 教授 石川 幸男

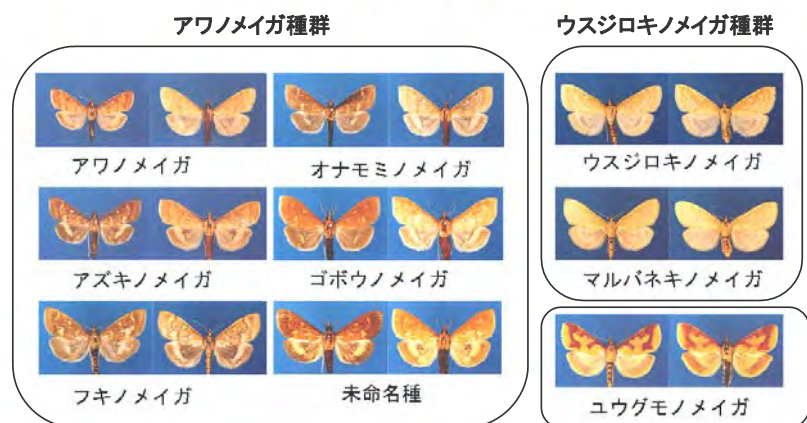
1. はじめに

生命の営みの中で、自分と同じ種の「正しい」配偶者を見出すことは最も重要なことのひとつである。昆虫の種数は数百万にも及ぶとされている。それぞれの種はどうやって「同種」の異性を発見しているのだろうか？昼に活動する昆虫の多くが、他の情報と並んで、あるいはそれ以上に視覚情報を活用していることは想像に難くない。しかし、夜行性の昆虫ではどうであろうか？夜行性の昆虫では、視覚よりも嗅覚や聴覚に頼ることが多いのではないだろうか？実際、私が研究の対象としている夜行性のアワノメイガ（栗野冥蛾）とその近縁種（以後、アワノメイガ類という）では、異性の探索と配偶行動に嗅覚と聴覚が大きな働きをしていた。

2. アワノメイガ類

アワノメイガは、トウモロコシの害虫である。この蛾の仲間には世界で21種がみつまっているが、日本にはその内8種が生息している（下図）。これらの中には、専門家でも形態での区別がつかないほど似ている虫が多くいる。アワノメイガの近縁種がどのような植物を寄主（食草）としているかを調べてみると、イタドリ、ギシギシ、アザミ、フキ、ホップ、ショウガ、ヨモギなど、実に多様であることがわかった（次頁表）。「蓼食う虫も好き好き」のことわざを地で行くように、タデ科やキク科などの植物を寄主としている種が多い。トウモロコシが属するイネ科の植物を寄主とする種は日本にはアワノメイガしかおらず、アワノメイガの食性はこの仲間の中ではむしろ例外であることが見てとれる。近縁でありながら多様な植物を寄主とするアワノメイガ類は、昆虫の種分化ならびに寄主選好性の進化の研究にとって格好の材料となっている。

日本のアワノメイガ類（左♂ 右♀）



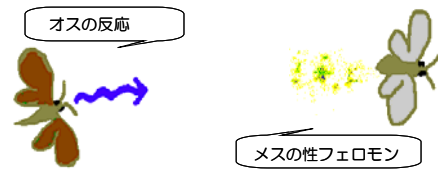
3グループに分けられる。グループ内の種は区別が難しい

アワノメイガ属 *Ostrinia* (Lepidoptera: Crambidae) 代表的寄主植物

<i>O. latipennis</i>	ウスジロキノメイガ	イタドリ	タデ科
<i>O. ovalipennis</i>	マルバネキノメイガ (新種)	イタドリ	
<i>O. palustralis</i>	ユウグモノメイガ	ギンギシ	キク科
<i>O. furnacalis</i>	アワノメイガ	トウモロコシ他	
<i>O. scapularis</i>	アズキノメイガ	マメ類ほか多数	
<i>O. orientalis</i>	オナミノメイガ	オナモミ、ハンゴンソウ	
<i>O. zealis</i>	ゴボウノメイガ	ゴボウ、アザミ	
<i>O. zaguliaevi</i>	フキノメイガ	フキ	
<i>O. sp1.</i>	ツワブキノメイガ (仮称)	ツワブキ	

3. アワノメイガ類の性フェロモン

蛾の仲間では一般にメスが「性フェロモン」と呼ばれる複数の化学物質からなる匂いを出して同種のオスを呼び寄せている。性フェロモンは、それを構成する化学物質が何であるかだけではなく、そのブレンド比が「同種であること」の証としてとても重要である。アワノメイガ類のメスが出す性フェロモンを丹念に調べたところ、フェロモンを構成する化学物質の種類は類全体でも6と多くないが、予想どおり、種ごとに使用する化学物質の組合せとブレンド比が異なっていた。蛾のオスはメスが出す性フェロモンのブレンドの違いを正確に嗅ぎ分け、同種のメスのもとへと飛んでいくのである。



種特異性

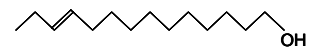
- 種間の差異: 大
- 種内の変異: 小

アワノメイガ類の性フェロモン

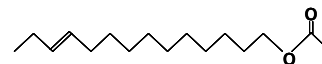
	14:OAc					E11-14:OH
	Z9-	E11-	Z11-	E12-	Z12-	
ウスジロキノメイガ						●
マルバネキノメイガ		●				●
ユウグモノメイガ		●	●			
アワノメイガ				●	●	
アズキノメイガ		●	●			
オナミノメイガ		●	●			
ゴボウノメイガ	●	●	●			
フキノメイガ	●	●	●			
ツワブキノメイガ	●	●	●			

E11,Z11 は 2 重結合の位置と幾何異性を、OH はアルコール、OAc はアセテートを示す。直鎖の炭素数はすべて 14。丸の大きさは、おおよその成分比を示す。

構造式の例



E11-14:OH



E11-14:OAc

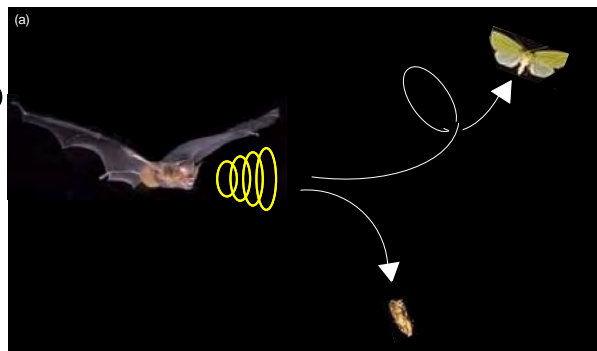
さて、性フェロモンを頼りにメスの傍にたどり着いたオスは、今度はどうやって自分が同種のオスであることをメスにアピールするのであるだろうか？我々はこの研究を進めるうち、オスが超音波のラブソングを奏でることを発見した。このラブソングの役割を理解してもらうために、まず、蛾類の耳について説明する。

4. 蛾類の耳

意外と思われるかもしれないが、大部分の蛾は耳（鼓膜器官）をもっている。蛾の耳はヒトには聴こえない 20-50 kHz の超音波に高い感受性を示すことが多いが、この値はコウモリが発する超音波の周波数帯と概ね一致する。実は、蛾の耳は天敵であるコウモリに対する適応進化の結果として獲得されたものと信じられている。食虫性コウモリの多くは超音波を発し、その反響（エコー）によりエサとなる昆虫類の大きさ、位置を捕捉する（反響定位）。このような状況下、コウモリが発する超音波を逆探知できる耳を獲得し、捕食を回避する術を身につけた蛾が進化の上で有利になったと考えられている。蛾はコウモリの超音波を探知すると、その時の状況に応じて螺旋飛翔、落下（ダイビング）、動きの完全停止（エサと認識されないための不動化）などをしてコウモリを回避する。探知した超音波の強さからコウモリとの距離と危険度を評価し、適切な回避行動をとっていると推定されている。



ガ類の一般的な捕食者回避行動
 “探索期”の音： 飛翔コースの変更
 “接近期”の音： 螺旋飛翔・飛翔の中止(落下)
 音の大きさによるらしい



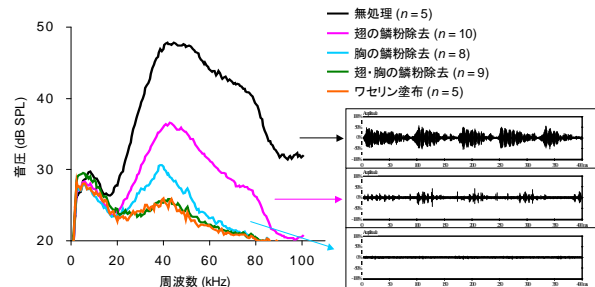
5. オスが発する微弱な超音波

前述のように、アワノメイガのオスは性フェロモンを頼りにメスのもとに飛んでくる。メスの近くに着地したオスは、さらにメスに近づく（およそ 1 cm）と垂直に立てた翅を細かく振動させることで微弱な超音波を発していた。メスの耳の神経応答を調べたところ、オスの超音波のピーク周波数（40 kHz）に対する感受性が高いこと、音がとても小さいため雌雄間の距離が 3 cm 以内でないと聞こえないことがわかった。また、超音波の発生メカニズムを超高速度カメラと超音波用マイクロフォンを用いた同期記録等により調べたところ、オスは前翅と胸部にある特異な鱗粉を摩擦させて超音波を発生させていることが明らかになった。鱗粉による発音メカニズムの解明は昆虫において初めてである。

発音の有無

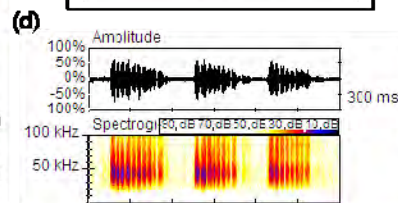
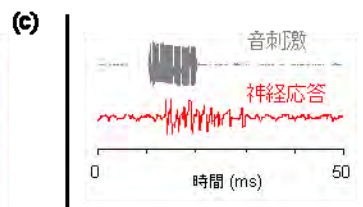
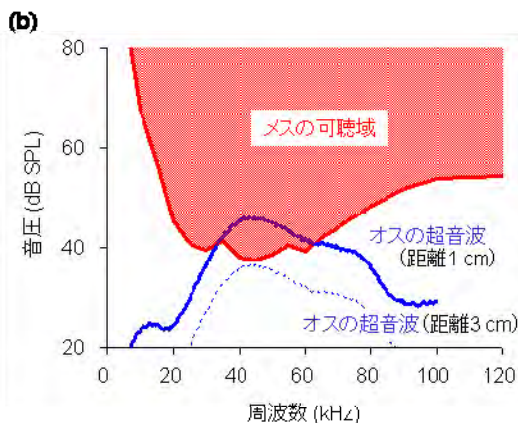
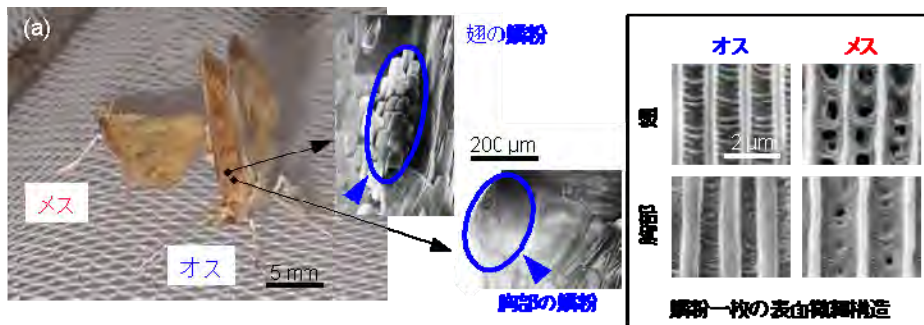


発音器官



👂 オスの翅立て時に、主に30-60kHzの超音波を発していた

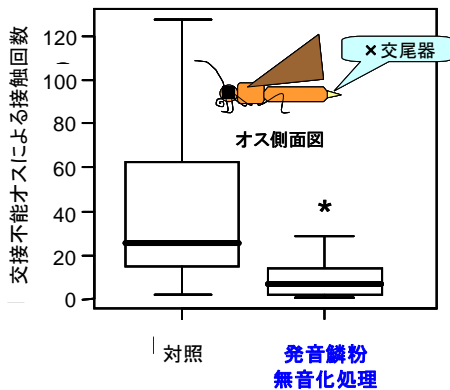
オス特異的の鱗粉に処理すると発音を阻害



6. オスのラブソングの効果 —メスは恐怖で動けない—

オスの発する微弱な超音波は、メスにどのような反応をもたらすのであろうか？オスの発する超音波の再生音を用いた行動実験によって、オスの超音波は交尾時のメスの逃避を抑制することが分かった。メスの逃避を抑制することで、オスは交尾器の結合を繰り返し試みることができる。したがって、結果的にオスは発音することで交尾成功率を上げていることが示された。オスの超音波に対するメスの反応は、コウモリの超音波に対する反応（不動化）と基本的に同じである可能性が高い。すなわち、アワノメイガのメスはオスの超音波とコウモリの超音波を聞き分けられず、オスの出す超音波でも身が凍りついてしまうのである。オスはとんでもない“ラブソング”を奏でているものである。

発音による逃避抑制



発音によりメスの逃避が抑制

配偶者認識？

音刺激	dB SPL	n	交尾成功率(%)
生音(偽処理) [ボジコン]	(46)	20	95.0
ノイズ [ネガコン]	22	14	64.3
アワ音	46	20	80.0
アズキ音	46	20	80.0
FM音	74	20	90.0
CF音	74	20	95.0
40 kHz サイン波	46	20	80.0

Fisher's exact test, $P = 0.18$

音の波形に基づく配偶者認識はない

発音の機能 まとめ

メスは
 { 異種の音に対しても交尾を受入れる
 { 同種オスの音とコウモリの音を区別しない



オスの発音は
 { 配偶者認識として機能していない
 { メスに捕食者回避行動をもたらす

アワノメイガのラブソングはメスを恐怖で動けなくする！

プロフィール

いしかわ ゆきお
石川 幸男

所 属

生産・環境生物学専攻 応用昆虫学研究室

略 歴

1979年 東京大学農学部 助手
(1984-1986年 ミシガン州立大学 客員研究員)
1994年 東京大学農学部 助教授
1996年 東京大学大学院農学生命科学研究科 助教授
2010年 東京大学大学院農学生命科学研究科 教授

主な研究活動

蛾類における性フェロモン生産・受信システムの進化に関する研究
蛾類における音響交信に関する研究
昆虫における変態と休眠の制御に関する研究

主な著書

- (1) 中野亮・高梨琢磨・田付貞洋・石川幸男 (2009) ガの超音波交信：コウモリへの対抗戦略と音響交信の進化. 蛋白質核酸酵素 54: 748-753.
- (2) Miura, N., T. Nakagawa, K. Touhara and Y. Ishikawa (2010) Broadly and narrowly tuned odorant receptors are involved in female sex pheromone reception in *Ostrinia* moths. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 40: 64-73.
- (3) Nakano, R., T. Takanashi, N. Skals, A. Surlykke and Y. Ishikawa (2010) Ultrasonic courtship songs of male Asian corn borer moths assist copulation attempts by making the females motionless. *Physiological Entomology* 35: 76-81.
- (4) Nakano, R., T. Takanashi, N. Skals, A. Surlykke and Y. Ishikawa (2010) To females of a noctuid moth, male courtship songs are nothing more than bat echolocation calls. *Biology Letters* (published online 10 March 2010. doi: 10.1098/rsbl.2010.0058).

マツノマダラカミキリ成虫の行動と松枯れ

森林科学専攻 教授 富樫 一巳

夏から秋に日本の各地でアカマツやクロマツが枯れます。いわゆる松枯れです。その典型的な枯れでは全ての緑葉が数週間で赤茶色になります。この枯れの原因はマツノザイセンチュウという生物であり(清原・徳重 1971), マツノマダラカミキリ成虫がその線虫を伝播します(Mamiya & Enda 1972, 森本・岩崎 1972)。そこで, この伝染病に材線虫病という名前が与えられました。その後の研究から, この線虫は北米原産であり, 1900年代に長崎県に侵入したと考えられています。マツは世界のいろいろな国で大規模に植林されています。そのため, それらの国はこの線虫の侵入を防止する努力をしています。しかしながら, この線虫は1982~1988年に台湾, 中国, 韓国に侵入し, 1999年にはポルトガルに侵入しました。

マツノマダラカミキリは線虫によって枯れたばかりのマツに産卵し, その中で発育を完了します。新成虫は枯死木から飛び出し, 健全なマツに線虫を伝播します。このことは, カミキリが線虫と共存することによって産卵資源が増加し, その結果カミキリの増殖率が高くなることを意味します。一方, 線虫はカミキリと共存することによって新しい資源に到達し, 高い増殖率を得ることができます。このため, カミキリと線虫は相利共生の関係にあると言われます。しかしながら, 個々のカミキリも線虫と相利共生の関係を持っているのでしょうか。線虫はカミキリの行動に影響を与えないのでしょうか。もし影響を与えるとすれば, 松枯れの時間的空間的パターンにどのように関係するのでしょうか。ここでは, マツノマダラカミキリとマツノザイセンチュウの生活史と生態の説明のあと, それらの相互関係や松枯れの時間的空間的パターンのいくつかについて紹介したいと思います。

1. マツノマダラカミキリの生活史と成虫の分散

マツノマダラカミキリの成虫は体長2cm前後の昆虫で, 東アジアのマツ林に生息し, 枯れ始めたマツや切り倒されたマツの幹や枝に産卵します(図1)。産卵時, 雌成虫は大顎で樹皮に傷をつけ, その傷口から産卵管を内樹皮の中や内樹皮と材の間に挿入して, そこに産卵します。幼虫はマツの内樹皮を食べて成長し, 3回の脱皮を経て4齢幼虫になります。3齢や4齢になると材の中に穴を掘り, その中から出て摂食を行います。日本の本州中部では, 秋に幼虫の多くが材中の穴の末端部を大きくし, 穴の入り口に木屑を詰めて越冬します。この穴の中(蛹室と呼ばれます)で, 幼虫は春から初夏に蛹に, 6~7月に成虫となり, その後1週間ほどして枯れたマツから出てきます。脱出直後の成虫は性成熟していません。雌成虫は枝の樹皮を食べながら3週間ほどで性成熟します。成虫は6月から9月頃までマツ林内で生活します。このカ

ミキリは通常1年で卵から成虫になります。

未成熟の成虫は成熟した成虫よりも高い移動力を持ちます。このことは、成虫を吊り下げて飛翔能力を調べた研究 (Ito 1982) や標識した



図1. マツノマダラカミキリの幼虫, 蛹, 成虫

成虫を野外に放して捕獲率を比較した研究によって示されています。北米の同属の種では、未交尾の雌は交尾した雌よりも飛翔能力の高いことが示されています (Akbulut & Linit 1999)。

成虫は短距離分散と長距離分散を行います。標識した成虫 756 頭を放して移動距離を調べた研究では、75%の成虫は放逐点から 100m以内で捕獲されましたが、1頭は 2.4km離れた地点で捕獲されています (井戸・小林 1977)。1～5日齢の未成熟の成虫をマツ林の健全木に放すと、林冠が閉鎖している場合、成虫は平均 11.5 日間その木に滞在しましたが、疎になると、平均 1.4～5.4 日間滞在しました。別の研究では 2.2～2.5 日間滞在することが示されています。飛翔距離と方向の解析から、未成熟の成虫はランダムな飛翔をし、林冠が疎な場合、直線距離で 7.1～37.8m/週を移動することが示されました。野外で捕獲した成虫についても、捕獲後3週間までのデータから、10～20m/週の移動が推定されました。このような短距離分散に対して、長距離分散を調べた研究では、その平均移動距離が 1.82kmであると推定されています (Takasu et al. 2000)。

未成熟の成虫は線虫によって発病したマツに誘引されることはありませんが、成熟した成虫は発病木に誘引されます。それは、発病木から発生するテルペン類とエタノールに成虫が反応するからです (池田 1981)。野外では6月の成虫は発病木と空間的に独立に分布しますが、7月以降それらの分布の重なりは大きくなりました。その重なりは 25 m²以上の区画 (コドラート) で大きくなりました。このことから、未成熟なとき、成虫は発病木に関係なく林内を移動し、性成熟すると発病木に誘引され、発病木を含む 25 m²内の健全木で摂食を行うと考えられました。



図2. マツノザイセンチュウの成虫

2. マツノザイセンチュウの生活史

枯れた木の中で、線虫は糸状菌を食べて増殖し

ます。1期幼虫は卵内で脱皮し、2期幼虫となって卵から出てきます。そして、増殖型3期幼虫、4期幼虫を経て成虫になり(図2)、交尾して雌は受精卵を生みます(Mamiya 1975)。25℃では卵から成虫になるまでに4-5日しか掛かりません。樹体内の線虫密度が増加すると、2期幼虫の一部は分散型3期幼虫となり、カミキリの蛹室の周りに集まります。カミキリが成虫に脱皮すると、幼虫は分散型4期幼虫となり、カミキリ成虫の気管の中に入り込みます。枯れ木から脱出した直後にカミキリの線虫保持数を調べると、その数のばらつきは極めて大きく、これまでの最大の記録は29万頭であることが報告されています(Kishi 1995)。

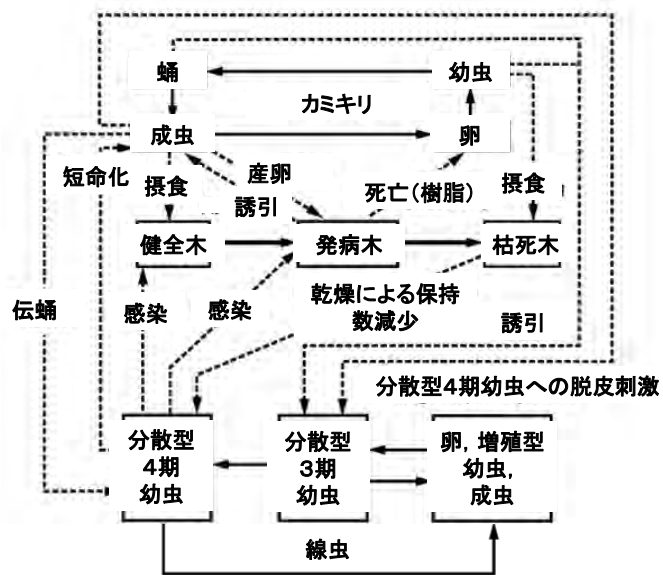


図3. マツノザイセンチュウとマツノマダラカミキリの生活史、およびそれらとマツの相互関係

線虫はカミキリ成虫が樹皮を食べるときに出来る傷口から木の中に侵入します(図3)。健全木に侵入した線虫はマツに萎凋を引き起こして枯らしめます。カミキリの雌成虫は枯れたばかりのマツに傷をつけて産卵します。この傷口からも線虫は木の中に侵入します。また、交尾のために、雄成虫は枯れたマツにいますが、樹皮に傷がある場合、線虫はカミキリから離れて樹皮上を移動して既存の傷から木の中に入ることが確かめられています(Arakawa & Togashi 2002)。そのほかに、カミキリの配偶行動の間に、線虫はカミキリの異性間を移動することや(Edwards & Linit 1992, Togashi & Arakawa 2003)、雌成虫の生殖器官に侵入することが知られています(Arakawa & Togashi 2002)。このような複雑な伝播経路が線虫の存続に寄与していると考えられます。

3. マツノマダラカミキリの個体群に及ぼす線虫の影響

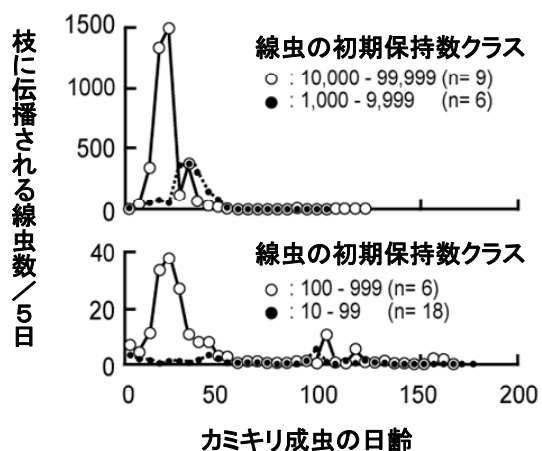


図4. マツノマダラカミキリ成虫の線虫伝播曲線

カミキリ成虫が木から脱出して10日から40日までの間に、線虫の大部分は成虫から離脱します。離脱線虫のうち木に伝播される数を明らかにするために、成虫をマツの切り枝で飼育したところ、5日当たりの線虫伝播数は初期保持数とカミキリ成虫の日齢に依存して変化しました(図4)。

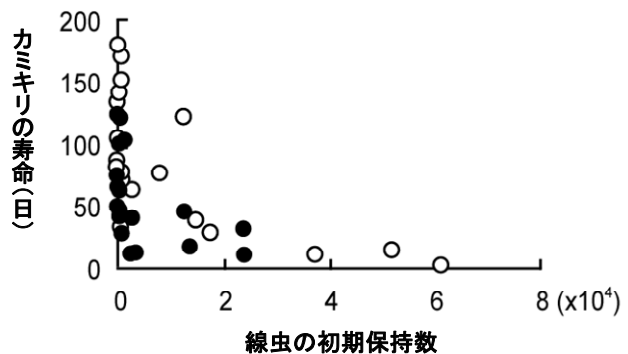


図5. マツノザイセンチュウの初期保持数とマツノマダラカミキリ成虫の寿命の関係

線虫の初期保持数が多いほど枝への伝播線虫数は多いのですが(図4)、平均寿命は短くなります(図5)。

もう少し細かく見ると、カミキリが1万頭以上の線虫を保持すると、ピーク時に平均 1,500 頭/5日の線虫を伝播します(図4)。カミキリは健全なマツに2~3日滞在して樹皮を食べます。そのため、伝播のピーク時には平均 750 頭の線虫をマツに伝播することになります。300 頭の線虫を接種するとマツの成木は枯れますので(橋本・讃井 1974)、1万頭以上の線虫を保持する成虫は1頭でもマツを枯らすことが出来ます。カミキリは枯れたばかりのマツに産卵しますので、このようなカミキリは子世代の餌を生産することになりますが、短命のために繁殖に参加することはできません。

これに対して、カミキリが 1,000~10,000 頭(中程度)の線虫を保持するとき、1頭ではマツを枯らすことはできません。しかしながら、それらが1本の健全木に集まると、マツを枯らすのに十分な数の線虫をマツに伝播できます(図4)。カミキリが 1,000 頭未満の線虫を保持するとき、それらはマツ枯れにほとんど寄与できません。1万頭未満の線虫を保持した場合、カミキリの寿命は線虫の影響をほとんど受けません。このようなカミキリは繁殖に大いに寄与することになります。

このように、線虫によってカミキリ成虫は機能の異なる3グループ(子世代の餌生産に関わるグループ、繁殖に関わるグループ、餌生産と繁殖に関わるグループ)に分割されることが示唆されました。

4. 林内における発病木の時間的・空間的变化

マツが材線虫病に感染する時期はカミキリ成虫のいる時期です。このため、林の中では新しい発病木の数は5、6月から増加することになります。例えば、千葉県では、新しい発病木の87%は6月から8月までの間に発生しました(真宮 1976)。石川県では新しい発病木数は6月から8月まで毎月増加し、その後10月まで毎月ほぼ同数の発生が見られました。

林内の発病木の空間的発生パターンを明らかにするために、カミキリ成虫が発生する前に、毎年枯れたマツの幹と枝を林から全て除去して発病木の発生を調べました。その結果、その空間的発生パターンは季節と線虫の侵入後の経過

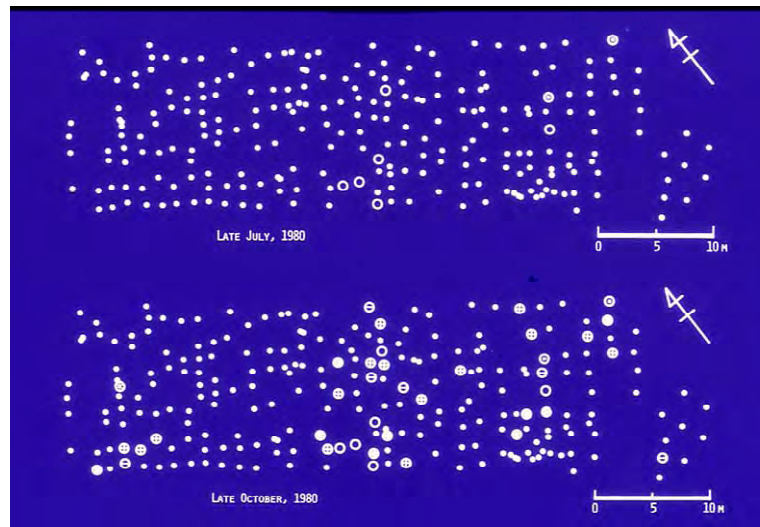


図6. クロマツ林における材線虫病の発病木の時間的空間的分布 (Togashi, 1991)
1980年7月までの発病木(大きな○)(上図)と10月までの発病木。白丸は健全木である。

年数に依存して異なることが分かりました。線虫の侵入から数年間、6, 7月(カミキリ成虫の発生期間の前半)の発病木は林内で局所的に発生し、8~10月には6, 7月の発病木の周りで新しい発病木が発生しました(図6)。このため、発病木は季節を通して林内で集中分布を示しますが、その程度(分布集中度)は6, 7月に高く、その後低下しました。このようなパターンはカミキリの行動と初期の線虫保持数によって次のように説明できます。脱出時に1万頭以上の線虫を保持していた、未成熟のカミキリによって、シーズン初期の発病木が発生します。中程度の線虫数を保持していた、性成熟したカミキリが発病木とその周囲の健全木に集まることによって、シーズン後期の発病木が発生します。そのために、発病木は集中分布を示すことになりません。

線虫の侵入後数年を経ると、6, 7月の発病木は林内で広く発生し、8~10月には6, 7月の発病木の周りで新しい発病木が発生しました。つまり、発病木は6, 7月に均一またはランダム分布を示すのですが、それ以後は集中分布を示しました。シーズン初期の発病木の発生位置と前年に発病枯死した木の発生位置を調べると、前年に高い割合で発病が見られた場所で、当年のシーズン初期の発病木の発生率が高くなり、履歴効果が認められました。現在、この履歴効果の2過程が明らかにされています。その一つは、伝播された線虫が健全木の枯れ枝に局在して越冬し、翌年の春以後にマツを発病させるというものです。もう一つは、マツの根は癒合することがあり、前年の枯死木から健全木に、癒合した根を通して線虫が伝播するというものです。この履歴効果と初期線虫保持数の多い、未成熟のカミキリによって6, 7月の発病木の均一またはランダム分布が引き起こされたと考えることができます。8月以降の集中分布は、中程度の線虫数を保持していた、性成熟したカミキリによって引き起こされたのでしょう。

5. マツノザイセンチュウの分布拡大

海岸のマツ林などで、松枯れは最初の発生地から次第に発生場所が広がることに気が付きます。これはマツノザイセンチュウの未発生地への分布拡大と同じことです。そのため、線虫の分布拡大速度は材線虫病の発生地最前線の移動速度によって表すことができます。これまでの資料を整理すると、平均6km/年で分布が拡大することが分かります(表1)。

線虫の分布拡大はカミキリ成虫の長距離分散と人間の枯死木移動によって起こります。近隣マツ林への線虫の分布拡大は主にカミキリの分散によるものであろうと想像されます。この妥当性が数理モデルを用いて証明されました(Takasu et al. 2000)。そのモデルでは、ある健全

木密度のマツ林を想定し、その中でのカミキリ密度、マツ健全木密度、およびマツ発病木密度の相互関係を定式化しています。野外で得られた密度を使って、モデルのパラメータの値を決定しました。次に、カミキリは脱出後すぐにマツ林から分散して、到着したマツ林で線虫の伝播と増殖を行うと仮定し、短距離分散する成虫の移動距離の頻度分布や長距離分散する場合の距離の頻度分布の実測値に適合する関数、短距離分散する成虫と長距離分散する成虫の割合を用いて、発病木の年次的発生を表すモデルを作成しています。そのモデルを使った解析によると、長距離分散の成虫の割合が0から少し高まると、線虫の拡大速度は急激に増加し、その後は緩やかに増加して数km/年に達します。しかしながら、長距離分散する成虫の割合があまりに高くなると、線虫の分布拡大は停止することが示されました。線虫の分布拡大速度にはマツの初期密度と防除の強さが影響することも示されています。

小さな昆虫の行動がマツ林の松枯れパターンに深く関わっていることを理解していただけたでしょうか。マツ枯れの研究は膨大です。そして、それらの成果の上にここで紹介したような結果が得られています。そのため、ここでは引用文献を個々に記すこと止めました。興味のある方は、以下の文献を参考にしていただけたいと思います。

富樫一巳(1996)松枯れをめぐる宿主-病原体-媒介者の相互作用. 久野英二(編著)「昆虫個体群生態学の展開」455p, 京都大学学術出版会, 京都, 285-303.

富樫一巳(2006)マツノマダラカミキリの生活. 柴田叡弍・富樫一巳(編著)「樹の中の虫の不思議な生活」290p, 東海大学出版会, 東京, 83-106.

表1. 材線虫病の局地的な分布拡大

速度 (km/年)	研究期 間(年)	県	文献
3-15	4	千葉	松原(1976)
4-5	5	静岡(東)	藤下(1978)
9-10	5	静岡(西)	藤下(1979)
4	3	愛知	加藤・奥平(1977)
2-3	1	福岡	萩原ほか(1975)
4.2	9	茨城	山本ほか(2000)

Togashi et al., (2004)

プロフィール

とがし かつみ
富樫 一巳

所 属

森林科学専攻 森林動物学研究室

略 歴

1978年 石川県林業試験場 技師
1988年 石川県林業試験場 研究員
1990年 石川県林業試験場 専門研究員
1991年 広島大学総合科学部 助教授
1999年 広島大学総合科学部 教授
2004年 東京大学大学院農学生命科学研究科 教授

主な研究活動

森林昆虫の生態に関する研究，特にマツノマダラカミキリーマツノザイセンチュウーマツの相互関係に関する研究．

主な著書

- (1) Togashi, K. (2008) Vector-nematode relationships and epidemiology in pine wilt disease. B.G. Zhao, K. Futai, et al. (eds.) *Pine Wilt Disease*. Springer, Tokyo, 162-183.
- (2) 柴田叡弐・富樫一巳（編著）（2006）樹の中の虫の不思議な生活，東海大学出版会，東京．
- (3) Togashi, K., Y. J. Chung, and E. Shibata (2004) Spread of an introduced tree pest organism --- the pinewood nematode. S.-K. Hong, J. A. Lee, et al. (eds.) *Ecological Issues in a Changing World -Status, Response and Strategy*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands, 173-188.
- (4) Mimura, Y., K. Kawasaki, F. Takasu, K. Togashi and N. Shigesada (2004) Modelling the range expansion of pine wilt disease. R. Cook and D.J. Hunt (eds.) *Nematology Monographs & Perspectives 2*. Brill, Leiden, Netherlands, 843-853
- (5) 富樫一巳（1996）松枯れをめぐる宿主－病原体－媒介者の相互作用．久野英二（編著）*昆虫個体群生態学の展開*．京都大学学術出版会，京都，285-303.

悩めるペットの行動治療

応用動物科学専攻 准教授 武内 ゆかり

1. ペットの問題行動

ペットの問題行動とはどのように定義されるのであろうか？残念ながら、現時点では動物行動学の専門家の間でも統一された定義は存在しない。これは動物の行動が発現する動機について、まだ十分に理解されていないことや、個体によって行動が発現する動機付けの程度が異なることに起因しているのかもしれない。米国の動物行動学専門医達は、問題行動を“異常な行動、社会や飼い主に迷惑となる行動、または飼い主の資産や動物自身を傷つける行動”などと定義づけている。いずれにせよ、治療されうる問題行動とは、飼い主によって問題と認識されたときにはじめて“問題行動”となることには違いないだろう。

米国のコーネル大学獣医学部行動診療科における犬の症例を筆者が調査したところ、1993～1997年の5年間における688症例（のべ1090診断）では、65%が攻撃行動と診断されている。続く問題行動は、分離不安（飼い主不在時にのみ認められる無駄吠え、破壊的活動、不適切な排泄といった行動学的不安徴候）が10%、不適切な排泄（不適切な場所における排泄）が6%、破壊行動が3%、過剰咆哮が2%、恐怖症が3%、不安気質が2%、関心を求める行動が3%、その他が6%であった。こうした比率は、ほぼ、我が国においても同じである。

一方、猫についても同様に調査したところ、1994～1998年の5年間における308症例において、もっとも多いのが排泄の問題（54%）で、その内訳は不適切な排泄が44%、尿スプレー（尿による匂い付け行動）が10%であった。続いて、人間に対する攻撃行動が19%、猫同士の攻撃行動が17%、異嗜（食物以外の物質を摂食してしまう行動）が4%、その他が6%であった。我が国において行動問題を専門に診療している獣医師の間では、もっとも多い問題が人間に対する攻撃行動と認識されているが、これはおそらく両国間における発症率の相違が反映されているのではなく、我が国では飼い主が排泄問題で行動診療科を訪れることが少ないことに起因すると考えられる。実際のところ、一般動物病院における相談比率を尋ねると、不適切な排泄問題がもっとも多いと認識されているからである。

2. 行動診療の実際

行動診療のプロセスを簡単にまとめると、まず動物の問題行動で困ってい

る飼い主から連絡が入った時点で獣医師が重篤度および緊急度を判断し、診療が必要であると認められた場合は診察予約を入れるとともに、動物に関する全般的な情報と問題行動の概要をあらかじめ知るための診察前質問票（全般的な情報、問題行動の内容と経過、家の環境、動物の経歴などといった項目から構成される）を飼い主に送付する。獣医師によってはこうした質問票を使用しない場合もあるが、これらの情報をあらかじめ得ることにより、診察日以前に診察計画を立てることが可能となる。診察は、コンサルテーション形式で行われ、多くの場合は飼い主に問題行動の概要を説明してもらってから始まる。飼い主は、ペットを手に入れた経緯や初生期の環境などを質問されることもあるので、受診するにはあらかじめペットの情報を整理しておく必要がある。診察前質問票には、ほぼすべての必要事項が盛り込まれているので、飼い主が情報を整理する際にも役立つことになる。診察の際には、分離不安などの診断を確定するために、わざとその場面を再現して動物の状態を観察することなども行われる。すなわち、ペットを一頭のみにしてどのような状況になるのかを固定カメラなどを通して観察するのである。こうしたことにより、分離不安の程度が明らかとなるだけでなく、飼い主が分離不安だと思っていたペットが単にいたずら好きだったというようなことが判明することもある。

診察が終了したら、類症鑑別に必要な医学的検査が実施される。問題行動の種類によってその内容は異なるが、一般的な身体検査、血液性状検査、生化学検査、内分泌検査、神経学的検査などが挙げられる。これらの検査を経て、問題が行動学的なものだと判断された場合は、獣医師により診断が下され、飼い主に治療方法（後述）が提案される。すなわち、今後問題を解決するために飼い主が行うべき事項が説明されることとなる。医学的検査によっては診断までに時間を要する場合もあるが、たとえそうであっても仮診断が下され、飼い主は最終診断に至るまでの間、どのようにペットと付き合っていくべきかの方法を教えてもらうことになる。多くの場合、飼い主はこの診察日のみ来院すればよく、以降は、電話や電子メールなどによって担当獣医師と連絡を取りながらペットの問題を治療していくこととなる。治療の進捗状況によっては、治療内容が変更されたり追加されることもあるので、飼い主は担当獣医師としっかり連絡をとらなければならない。行動治療の予後は飼い主の応諾性（理解力と実践力）に依存する部分が大きいため、治療内容については飼い主が十分に納得する必要がある。

3. 問題行動の治療方法

実際に問題行動を診断・治療する際には、それぞれの症例に合わせた方法を考えていかねばならない。多種多様な症例において共通して適用される行動治療の方法には、行動修正法、薬物療法、医学的療法がある。

行動修正法は、不適切な動物の行動を望ましい行動に変化させる手法で、ペットの喜ぶおやつなどを報酬として望ましい行動パターンを強化するオペラント条件付けや、恐怖の対象を徐々に馴化させていく系統的脱感作など、動物の学習原理に基づいて考案されており、行動治療の中心となる。ほとんどの問題行動に対して有効な方法であるが、実際には飼い主が動物に対して実施することになるため、その効果は飼い主の応諾性に依存することとなる。

薬物療法は、薬剤やホルモン剤を使用して問題行動を緩解していく方法である。多くの飼い主は、特定の薬剤を投与すれば、魔法のようにたちどころに問題行動が解決すると誤解しがちであるが、行動治療学領域では、現在のところ薬剤投与のみで問題行動が完全に解消することはないとされており、ほぼすべての症例において薬物療法は、行動修正法を補助する形で利用される。攻撃行動や常同障害、分離不安といった問題行動には、神経伝達物質の異常が関与すると考えられているため、欧米においては、様々な向中樞薬が広く用いられている。行動修正の基本は再学習であるため、健忘の副作用が少ないセロトニン再取り込み阻害剤や選択的セロトニン再取り込み阻害剤が長期的に投与されることが多い。我が国においてこうした薬物を頻用するのは、動物行動医療を専門とする獣医師が中心であるが、軽度の恐怖症などの場合にはジアゼパムやアセプロマジンなどといった薬剤が一般の臨床獣医師からもよく処方される。プロジェスティンのようなホルモン剤は、かつては攻撃行動や過度の性行動に対して処方されていたが、現在は肥満や乳腺・子宮疾患、糖尿病など副作用の問題から使用頻度が減少している。

問題行動治療の際には、外科的療法が考慮される場合も多く、その中心は雄の去勢である。残念ながらその他のものは対症療法（緊急避難的な治療方法）に過ぎず、通常は行動修正法の補助として用いられる。雄に施される去勢では、精巣より分泌される雄性ホルモンが原因となる問題行動のいくつかが改善される可能性がある。犬については、マーキング、マウンティング、放浪癖に対して一定の効果が期待でき、猫については、放浪癖、猫同士の喧嘩、尿スプレーに対してかなり有効であることが確認されている。一方、雌に対する避妊は、子宮蓄膿症や乳腺腫瘍などに対する予防的観点から、繁殖予定のない雌動物に勧められるが、問題行動の治療に用いられることは、猫における過度の発情行動に対する治療以外にはほとんどない。

大型犬や顎の力の強い犬種、犬歯の鋭い犬種などでは、その殺傷能力が高いため、過去に咬傷事故を起こした経歴を持つ場合は、その犬歯を短く切断する手術を勧められることがある。本来持っている犬の犬歯を切断することは随分と残虐なイメージを持たれるかもしれないが、近年獣医学領域でも歯科を専門として診療する獣医師が現れてきて、犬歯切断後も犬は正常に食事をすることが可能であるし、全身的な問題もほとんど生じない。病院に駆け込んで何針も縫うような咬傷事故は、ほとんど犬歯によるものであることか

ら、犬歯を切断する必要性は理解してもらえらることだろう。とはいえ、犬歯を切断しただけでは、犬が咬みたいという動機付けには変化がないため、大型犬であればその被害は大きくなりかねない。これが行動修正法を併用しなければならない所以である。しかしながら、こうした咬傷事故を何度も経験している飼い主は、多くの場合動物に触れるどころか近寄ることさえ怖いと感じている。このような飼い主が行動修正法を確実に実践していくためには、まずその恐怖感を取り除かなければならない。苦渋の決断で犬歯を切断し、行動修正法を実施することで以前のような絆を取り戻せた飼い主も多く存在することを覚えておいていただきたい。

4. 犬の問題行動に関わる遺伝学的研究

犬は家畜として長い歴史を持ち、狩猟や使役などさまざまな目的に応じて徹底した育種改良が進められた結果、現在では国際的に普及している主なものだけでも140以上の犬種が作り出され、手のひらに乗るほど小さなチワワから巨大なセントバーナードまで、形も大きさもさまざまである。外貌と同様に、その気質についても犬種差は大きく、勇猛果敢で攻撃的な犬もいれば、友好的で誰にでも愛想良く振る舞える犬もいる。

こうした犬種と気質との関係は古くから調べられてきた。カリフォルニア大学のHartらは、13項目の行動特性に着目して、代表的な54犬種の間で各行動特性のポイントを獣医師らに依頼して比較した。その結果、ドーベルマンやシェパードのような番犬に使われる犬種では当然のことながら領土防衛や警戒咆哮といった行動傾向が強く、逆にラブラドルやゴールデンレトリバーのようないわゆる家庭犬では攻撃性が全般に低く服従訓練に対する反応性が高いことなど、行動特性に際立った犬種差のあることが数量化されて示された。そしてこのうち興奮のしやすさや一般的な活動性については遺伝的要因の影響が強いことが示唆された。こうした研究は英国や日本でも追試され、類似の結果が得られていることから、その遺伝的影響は飼い主の国籍や性格、飼育されている地域を越えて保存されていることが容易に想像される。また、気質に関わる攻撃行動や不安傾向などといった問題行動についてもそれぞれの犬種で発現頻度が異なることから、遺伝的な素因との関連が指摘されている。例えばバーニーズマウンテンドッグに攻撃性が出現したとしても、選択繁殖によってすぐにその攻撃性は根絶されるか少なくとも頻度が減じるようになる。こうしたことも攻撃行動の遺伝的背景を示唆するものである。

筆者らは、同一犬種内における気質の個体差の遺伝的背景を探る上で、2犬種すなわち日本古来の柴犬と使役犬としても名高いラブラドルレトリバー種に着目した。柴犬は犬の先祖種であるオオカミと遺伝的に近縁であるとともに安定した人気犬種であるゆえ遺伝的多様性を保持していることか

ら、ラブラドルレトリバー種は歴史が古く、その行動特性を選抜することで盲導犬、探知犬、狩猟犬、スポーティング犬、家庭犬など様々な系統が維持されていることから、好個のモデルと考えられる。また、両犬種の気質は大きく異なると予想されること（図 1）から、それぞれの研究が互いに補完しあう可能性も推察される。

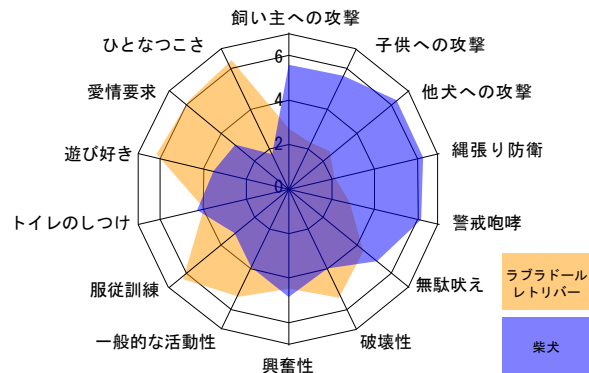


図 1 我が国における 96 名の臨床獣医師による犬種別気質評価の一例；ラブラドルレトリバーとシバイヌは、ほぼ正反対の気質と評価された。（はじめてでも失敗しない愛犬の選び方・幻冬舎, (2007)を引用改変）

柴犬の研究では、飼い主に対して「気質評価アンケート調査」を実施するとともに、各個体からゲノムを抽出するための血液や被毛を採取した。続いて犬における気質関連遺伝子を

クロニングし、その翻訳領域における多型を同定した。これらの多型と飼い主が評価した気質との関連を解析したところ、solute carrier family 1 (glial high affinity glutamate transporter), member 2

(*SLC1A2*) 遺伝子の一塩基多型 (471T>C 多型) と攻撃性因子得点が有意に関連しているということが明らかとなった（図 2）。

さらにこの関係は、個体群を由来別（動物病院に依頼して回収したサンプルと雑誌を通じて回収したサンプル）に分割しても保持されていた。

続くラブラドルレトリバー種の研究では、盲導犬に焦点を絞りカリフォルニア州盲導犬協会の協力を得て、プロフェッショナルなトレーナーによる訓練記録の気質評価部分と各個体における遺伝子多型との関連を解析したところ、*SLC1A2* 遺伝子の

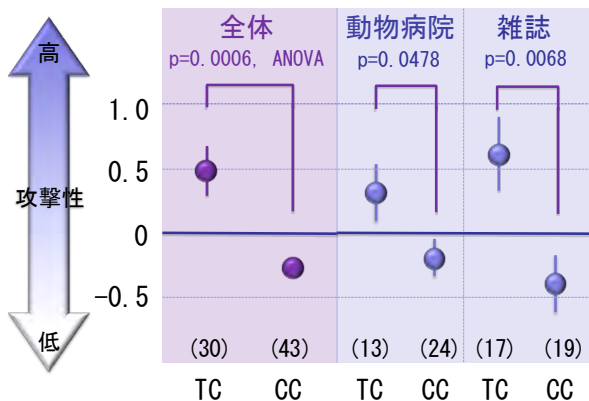


図 2 シバイヌの *SLC1A2* 遺伝子多型 (471T>C) における遺伝子型と気質評価スコアの関係；*SLC1A2* 遺伝子に存在する一塩基多型は、シバイヌの「攻撃性」と関連すると考えられた。括弧内には例数を表示した。TT 遺伝子型は個体数が少ないために解析から除外された。（*Anim. Genet.*, 40, 616-622 (2009)を引用改変）

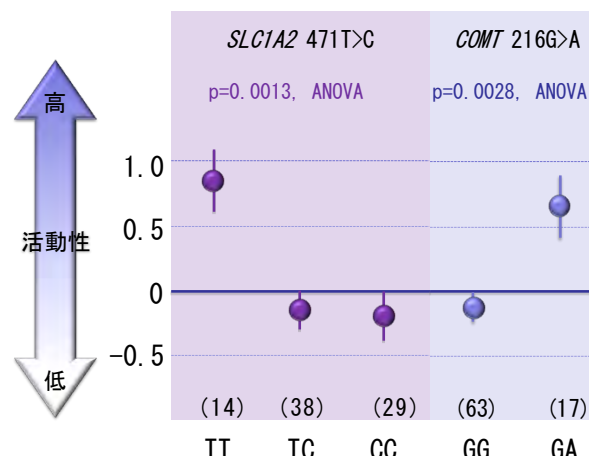


図 3 ラブラドルレトリバー種の *SLC1A2* 遺伝子多型 (471T>C) および *COMT* 遺伝子多型 (216G>A) と気質評価スコアの関係；両一塩基多型は、盲導犬の「活動性」と関連すると考えられた。括弧内には例数を表示した。*COMT* 遺伝子における AA 遺伝子型は個体数が少ないために解析から除外された。（*Anim. Genet.*, 40, 217-224 (2009)を引用改変）

471T>C 多型と catecholamine-O-methyltransferase (*COMT*) 遺伝子の 216G>A 多型と活動性因子得点が有意に関連していることが明らかとなった (図 3)。

柴犬の研究ではアンケート調査を飼い主に依頼したという点で気質評価が客観性に乏しい点が、ラブラドルレトリバー種の研究では盲導犬の繁殖コロニーにおいて遺伝的多様性に乏しい点が、それぞれ今後の検討課題として挙げられるものの、両犬種で *SLC1A2* 遺伝子の 471T>C 多型が気質に関連していたという結果は興味深い。*SLC1A2* 遺伝子は脳内における神経伝達物質である興奮性アミノ酸の細胞内取り込みを行うトランスポーター遺伝子であり、この遺伝子の多型が興奮性アミノ酸の伝達効率を変化させる可能性のあること、柴犬の攻撃性には反射的要素が大きいこと、盲導犬の訓練士によって活動性が評価される際には衝動性が重要視されること、などから、それぞれの研究における関連性は、犬種の枠を超えて「反射性」や「衝動性」といった気質との関連を反映しているのかもしれない。

こうした研究の進展によって気質に関連する遺伝子群が同定されることになれば、多大な投資を要するにも関わらず合格する個体は半数にも満たない盲導犬や他の使役犬において早期に適性評価を行うことで育成率の向上がはかれるとともに、不向きな個体に無理なトレーニングを課す必要がなくなるなど、犬の福祉にも資する効果が期待されよう。また、一般の家庭犬に対しても、個々の気質に適した育成方法や問題行動の治療方法を提案することが可能となるだろう。

5. おわりに

動物行動医療は、動物行動学が誕生した欧米においてもまだ歴史の浅い領域である。我が国においても、問題行動を専門に扱う獣医師が、筆者を含めてようやく何人か現れてはきたが、いまだに飼い主ばかりでなく獣医師でさえも、ひとたび生じた問題行動は治療できないと思い込んでいるように思われる。獣医学は日々進歩を重ねており、今や CT・MRI など最新の機器を駆使した高度な診療も大病院では当たり前のこととなりつつある。こうした技術革新の中で、ややもすると我々は検査データのみに目を奪われたり、臓器や疾患に注目するあまり対象動物の個体としての存在や尊厳を見失いがちである。不安や恐怖に起因する苦痛から動物を解放してやるという獣医師本来の役割を果たすための一手段として、また伴侶動物とその飼い主の真の幸せを考えるソフトウェアとして、動物行動医療がますます発展し、臨床の最前線で活躍する獣医師の間に広く浸透していくことを、斯学を志すものの一として願って止まない。

プロフィール

たけうち
武内 ゆかり

所 属

応用動物科学専攻 獣医動物行動学研究室

略 歴

1989-1991年 国立精神・神経センター神経研究所 流動研究員
1991年 東京大学農学部 助手
1996年 東京大学大学院農学生命科学研究科 助手
1997年 東京大学大学院農学生命科学研究科 助教授
2008年 東京大学大学院農学生命科学研究科 准教授

主な研究活動

米国で伴侶動物の問題行動に対する先端的な診療治療技術を習得して我が国で実践の道を拓くとともに、基礎と臨床を結ぶ応用獣医学的研究の展開を目指しています。具体的には「犬の気質に関する行動遺伝学的研究」と「伴侶動物における問題行動の治療法に関する研究」を行っています。詳細は、<http://www.vm.a.u-tokyo.ac.jp/koudou/j-home.htm> をご覧下さい。

主な著書

- (1) 武内ゆかり「家庭犬や競走馬の性格も遺伝子で決まる？」2010, ニュートン別冊「知りたい！遺伝のしくみ」, ニュートンプレス
- (2) 武内ゆかり (監訳)「動物病院における獣医動物行動学の適用と展望」2009, インターズー
- (3) 武内ゆかり「はじめてでも失敗しない愛犬の選び方」2007, 幻冬舎
- (4) 武内ゆかり (監修)「図解雑学 Q&A イヌの本音」2006, ナツメ社
- (5) 武内ゆかり (監訳)「臨床獣医行動学の最新情報」2005, 学窓社
- (6) 武内ゆかり (監修)「しぐさでわかる愛犬の医学」2005, 幻冬舎
- (7) 森裕司, 武内ゆかり「動物看護のための動物行動学」2004, ファームプレス
- (8) 武内ゆかり, 森裕司「臨床獣医師のためのイヌとネコの問題行動治療マニュアル」2001, ファームプレス
- (9) 武内ゆかり (監修)「図解雑学 イヌの心理」2001, ナツメ社

< 司 会 進 行 >

生圏システム学専攻

准教授 吉田 薫

プロフィール

よしだ かおる
吉田 薫

所 属

生圏システム学専攻 保全生態学研究室

略 歴

- 1978 年 東京大学農学部農業生物学科卒業
- 1984 年 東京大学大学院農学系研究科博士課程修了（農学博士）
- 1986 年 日本学術振興会 特別研究員
- 1987 年 東京大学農学部 助手
- 2000 年 東京大学大学院農学生命科学研究科 助教授

主な研究活動

- (1) 環境負荷を低減する飼料米の開発
- (2) 植物のリン貯蔵機構の解明
- (3) 湖沼の富栄養化を改善するリン吸収植物の作出
- (4) 環境ストレス耐性機構におけるイノシトール代謝産物の役割解明とその分子育種への応用

主な著書

- (1) Yoshida, K.T., Wada, T., Koyama, H., Mizobuchi-Fukuoka, R., Naito, S. (1999) Temporal and spatial patterns of accumulation of the transcript of *myo*-inositol-1-phosphate synthase and phytin-containing particles during seed development in rice. *Plant Physiol.* 119: 65-72.
- (2) Suzuki, M., Tanaka, K., Kuwano, M., Yoshida, K.T. (2007) Expression pattern of inositol phosphate-related enzymes in rice (*Oryza sativa* L.): Implications for the phytic acid biosynthetic pathway. *Gene* 405: 55-64.
- (3) Kuwano, M., Mimura, T., Takaiwa, F., Yoshida, K.T. (2009) Generation of stable “low phytic acid” transgenic rice through antisense repression of *1D-myoinositol 3-phosphate synthase* gene using the 18-kDa oleosin promoter. *Plant Biotechnology J.* 7:96-105.
- (4) 吉田薫『新版植物のPCR実験プロトコール』（秀潤社）（分担執筆）
- (5) 吉田薫『生物学辞典』（東京化学同人）（分担執筆）