

令和 4 年 6 月 15 日現在

機関番号：10101

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2016～2020

課題番号：16H06544

研究課題名(和文) 昆虫の定位型ナビゲーションを実行する全神経回路における計算過程解明

研究課題名(英文) Computational process in neural circuit for orientation navigation in insect

研究代表者

小川 宏人(Ogawa, Hiroto)

北海道大学・理学研究院・教授

研究者番号：70301463

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 67,000,000円

研究成果の概要(和文)：コオロギの音源定位行動をモデルとして、行動を誘発する刺激と神経活動及び行動出力との関係について研究を行った。コオロギは誘引歌を受容してすぐに定位するのではなく、しばらく徘徊してから突然音源に近付いていくアプローチモードを取り、その遷移は内的変化によって生じることを明らかにした。また、多感覚VR装置を用いて仮想空間上の音源へ定位させること成功し、音源定位中に視覚的手掛かりも用いていることを発見した。さらに、聴覚VR環境下で歩行するコオロギの脳内から細胞内記録を行い、中心複合体の扇状体領域に投射するニューロン(P-FN)が、歩行運動の方向と大きさを統合したベクトル情報を表現することを見いだした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

特定の刺激に対する反射的な運動であると考えられていた昆虫の生得的定位行動が、実際には内部状態や刺激パラメータに依存する複雑な統合過程を経て実行されることが示された。さらに定位行動そのものを起こす原因となる刺激とは異なる、別のモダリティの感覚入力もナビゲーションの手掛かりとし得ること、さらにその手掛かりをどの程度用いるかさえも、外界や行動の文脈に依存することを明らかにした。このように生物が複数の感覚入力を統合してナビゲーションを実行していることは、ドローンなどの自動制御や保護対象動物や害獣・害虫の移動予測に重要な示唆を与えるものである。

研究成果の概要(英文)：We studied phonotaxis behavior of crickets as a model system and examined the relationship between auditory stimuli eliciting the phonotaxis and an evoked neural activity or behavioral outputs. We found that crickets do not localize immediately after receiving the calling song, but rather wander for a while before suddenly approached the sound source, and that this behavioral transition is caused by internal changes. We also succeeded in making the crickets to localize a sound source in a virtual space using a multisensory VR device, and found that visual cues were also used during the phonotaxis. Furthermore, we made intracellular recordings from the brain of crickets walking in an auditory VR environment and found that neurons projecting to the fan-shaped body of the central complex (P-FN) represent vector information that integrates the direction and magnitude of walking movements.

研究分野：行動神経科学

キーワード：神経科学 昆虫 行動学 脳・神経 ニューロン

## 1. 研究開始当初の背景

動物は視覚、聴覚、嗅覚、磁気感覚など、様々なモダリティの感覚入力による情報を用いて、目的地への移動、すなわちナビゲーションを行う。移動能力の高い昆虫は優れたナビゲーターであり、特にミツバチやサバクアリなどでナビゲーション戦略の生態行動学的研究が行われてきた。これまでに、彼らが太陽方位や偏光コンパス、ランドマーク、および経路積算システムを用いて高度なナビゲーションを実現していることがわかってきた (Jacobs & Menzel, 2014; Wehner & Müller, 2006)。しかし、刺激源方位の検出から運動制御に至るナビゲーション全体を統御している神経基盤の全容は依然として不明である。

これを明らかにするためには、ナビゲーションを実行している動物から内部状態と外部環境を計測する必要があるが、昆虫のような小型動物ではセンサーやデータロガーなどを身体に搭載することが難しい。近年、齧歯類の空間学習に関する研究で、実験室内に仮想空間 (virtual reality: VR) を視覚的に再現し、その中で半拘束した動物をナビゲーションさせて神経活動を計測する手法が用いられるようになった (Aronov & Tank, 2014)。しかし、生得的定位行動のナビゲーションに VR システムを用いた研究はなく、特に聴覚刺激による VR システムを導入した例もない。また、VR は、動物への感覚フィードバック操作することで、動物に与える感覚刺激を定量的に制御することが可能であることから、実環境で動物が複数の感覚情報をどのように処理し適切な行動発現を行っているかを明らかにすることができる。

## 2. 研究の目的

メスコオロギはオスの誘引歌に対して接近する定位行動を示す。この音源定位行動は神経行動学の古典的なテーマとして研究され、誘引歌の認識や発音メカニズムの研究は進んでいる (Hedwig, 2006)、音源に対する定位型ナビゲーションを実行する神経機構は不明である。そこで、本研究は、実験室内に再現した聴覚的 VR 環境下でコオロギの音源定位行動を再現させ、行動下の神経活動を生理学的に計測することにより、聴覚を手掛かりとするナビゲーションを実現する神経回路と計算過程を解明することを目的とした。また、音源定位行動における視覚情報の役割を明らかにするための複数感覚 VR 装置の開発を行った。さらに、本研究を実施した新学術領域研究の領域内共同研究として、当初計画にはなかった、無限平面装置を用いた気流逃避行動ナビゲーションの解明も目指した。特にこれまでの固定型トレッドミルシステムでは計測不可能だった歩行/ジャンプ運動の選択に対する、内外的環境の影響を調べた。

これらの研究目的のため、本研究では以下の4つのテーマに関する研究を行った。

- (1) 音源定位ナビゲーションにおける行動遷移メカニズムの解明
- (2) 多感覚 VR 装置による音源定位行動に対する視覚的手掛かりの影響の検証
- (3) 多感覚 VR 装置による音源定位中の頭方位情報の神経表現の解明
- (4) 無限平面装置による気流逃避行動に対する運動状態及び多感覚入力の影響の解析

以下、「3.研究の方法」および「4.研究成果」については、上記の4項目別に記載する。

## 3. 研究の方法

- (1) 音源定位ナビゲーションにおける行動遷移メカニズムの解明

コオロギの音源定位は、これまで室内のトレッドミル上での実験とフィールドにおける観察の2種類の手法で研究されてきた。特に前者の実験では、トレッドミル上に固定されたコオロギは誘引歌に対してすぐに定位する行動のみに注目していたが、スタートから音源までを通じた音源定位行動は不明だった。そこで本研究では、アリーナ上を自由歩行するコオロギの行動開始から音源に到着するまでの運動を解析し、どのように音源定位の行動ステージが切り替わるのかを調べた。

実験には防音室内に設置した半径 50 cm の円形アリーナを用いた。アリーナの中心からコオロギがスタートすると同時に、外周の内壁に接地したスピーカーから人工誘引歌を提示した。コオロギの行動を上部に設置したビデオカメラによって記録し、胸部と腹部に付けた白い点を自動抽出して、各点の座標データから移動軌跡と時々刻々のコオロギの体軸角度を解析した。さらにコオロギの位置や運動状態 (歩行中か静止中か) によって、誘引歌提示の ON/OFF、及び音圧を変化させた。

- (2) 多感覚 VR 装置による音源定位行動に対する視覚的手掛かりの影響の検証

### ① 聴覚 VR 装置

VR 装置は行動計測部と聴覚刺激装置から構成される (図 1)。行動計測は、胸部を固定した動物を空気圧で浮上させた発泡スチロール製のボール上で歩行させ、ボールの回転方向を光学センサで読み取る球状トレッドミル装置で行った。トレッドミルの周囲に 16 個のスピーカ 22.5° 間隔で配置したスピーカアレイを設置した。トレッドミルの光学センサの信号をもとに、仮想空間におけるコオロギの音源からの位置と音源に対する向きを 2 台のマイクロコントローラで算出した。音源からの距離に応じてボリュームコントローラ IC を用いてマイコンで音圧を制御し、オプトカップラで任意のスピーカから音刺激を提示した。

### ② 多感覚 VR 装置

聴覚刺激に加え視覚刺激をコオロギの全周から行うため、液晶ディスプレイ 4 台を聴覚 VR 装置のまわりに配置した。またトレッドミル上のコオロギに対してスピーカアレイが視覚刺激を妨げないように、コオロギの斜め下方から聴覚刺激を与えられるようにスピーカアレイの構造を設計した。目標物を模した視覚刺激として、白色背景に黒色の円を提示した。①と同様、聴覚刺激にはオスの人工誘引歌を用いたが、音圧と物体サイズは距離によらず 75 dB SPL、視角 30° で固定した。

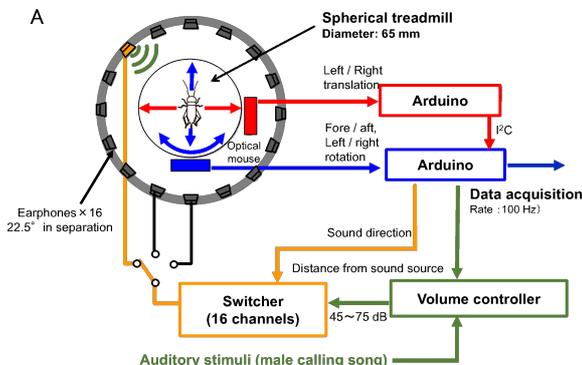


図 1 聴覚 VR 装置

### (3) 多感覚 VR 装置による音源定位中の頭方位情報の神経表現の解明

行動中のフタホシコオロギ脳内の神経活動を記録するため、防音箱中に聴覚・視覚 VR 装置を設置した。(2)の VR 装置と同様に、気流で浮かせた発泡スチロール球のトレッドミル上に頭部を固定したコオロギを載せ、歩行運動に伴う発泡スチロール球の回転を光学センサーで検出した。トレッドミルの周囲に LED ディスプレイと小型スピーカアレイを配置し、コオロギの歩行運動に合わせて LED ディスプレイに表示されるパターンやスピーカアレイから出力される音の方向を変化させることにより、トレッドミル上に固定されたコオロギに仮想的な視覚・聴覚環境をフィードバックした。蛍光色素を充填したガラス微小電極をコオロギ脳内に刺入し、神経細胞から細胞内電位記録を行った。特にこれまでのショウジョウバエを用いた研究で、中心複合体の一部である楕円体 (Ellipsoid body) から頭方位に応じて活動を変化させる神経細胞が報告されていたことから、その下流である扇状体 (Fan-shaped body, FB) に注目して記録・解析を行った。

### (4) 無限平面装置による気流逃避行動に対する運動状態及び多感覚入力の影響の解析

コオロギは短い気流刺激を天敵の接近ととらえ逃避行動を行う。その逃避行動では、地面からすべての足を離して空中に跳躍する Jump か、地面に足をつけたまま逃げる Run かのいずれかが選択される (Sato et al., 2019)。本研究テーマでは、気流刺激時の運動状態や気流以外の付加的な感覚入力によって、コオロギが逃避行動の行動選択や運動内容をどのように変化させるかを調べた。運動中の動物に特定の方向から同一の気流刺激を与えるために、弘前大学岩谷靖准教授と共同開発した無限平面装置を用いた (図 2)。

発泡スチロール球を 3 つのモーターで駆動し、ボール上の動物を上部からハイスピードカメラによって撮像した画像から動物の位置と方位を一定に保つようにオンラインでフィードバック制御した。気流刺激と同時にフィードバック制御を停止させ、フィードバック制御用のカメラで逃避行動を動画データとして記録した。気流刺激はボールの中心から 100 mm 離れたノズルから、窒素ガスパフとして 4 段階の気流速度で 200 ミリ秒間与えた。また、刺激方向は無限平面装置でコオロギの頭方位を任意の方向に固定することで変化させた。自発歩行運動はトレッドミル下の光学マウスでボールの回転として検出した。付加的な刺激として 15kHz トーン音を気流刺激ノズルと同じ位置にあるスピーカから提示した。

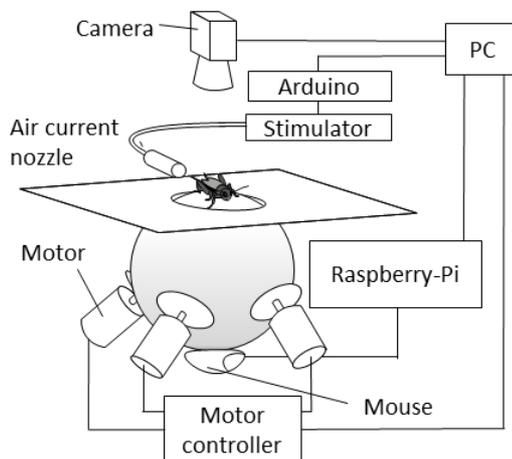


図 2 無限平面装置

#### 4. 研究成果

##### (1) 音源定位ナビゲーションにおける行動遷移メカニズムの解明

誘引歌を提示すると多くのコオロギが音源近くに到達した。音源に定位した典型的な軌跡では、コオロギはスタート後しばらくの間アリーナ中心部の狭い範囲を探索しているが、突然音源へ急速に接近していく行動を示した。このような『接近フェーズ』では、それ以前の行動に比べて一回の連続歩行時間、歩行速度、到達までの総時間に対する歩行時間の割合がいずれも大きかった。特に低い音圧での誘引歌に対しては、接近フェーズの開始位置と時間は個体ごとに異なることから（図 3）、コオロギの音源定位行動は少なくとも二つの行動フェーズから構成されており、接近フェーズは受容した刺激強度に依存して反射的に生じるのではなく聴覚入力への蓄積による内的変化によってもたらされることが示唆された。

また、接近フェーズの途中で音刺激を消失させると、ただちにコオロギは音源に向かわなくなり、最終到達地点と音源間の距離のばらつきは大きくなった。したがって、接近フェーズ中のコオロギは常に音源方位を認識して移動方向を制御していると考えられる。さらに、コオロギが停止している間のみ、あるいは歩行中のみ誘引歌を提示したところ、停止中のみ提示した場合より歩行中のみ提示した場合の方が、定位率が高かった。すなわち、コオロギは特に歩行中に受容した音から得た音源方位情報をもとに定位していることが示唆された。

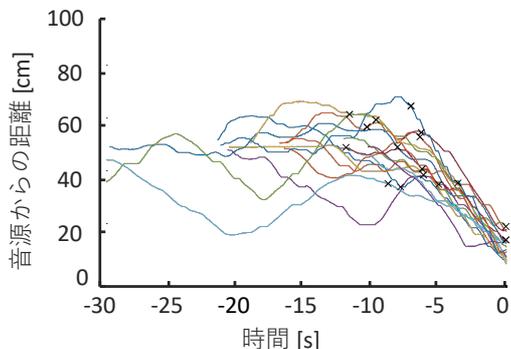


図 3 ゴールまでの時間と音源までの距離の関係  
×は接近フェーズの開始点を示す。

##### (2) 多感覚 VR 装置による音源定位行動に対する視覚的手掛かりの影響の検証

聴覚 VR 装置の仮想空間上の音源から 50 cm 離れた位置から音源定位行動をスタートさせ、その移動軌跡を記録・解析した。その結果、多くの個体が仮想音源に定位し、音源に到達したのちはその周囲を徘徊する行動が観察された（図 4）。この音源から半径 50 mm 以内の滞在時間の割合（滞在率）を比較したところ、誘引歌と異なる周波数ピークを持つ聴覚刺激に対しては滞在率が有意に低下し、同種の誘引歌に対しては刺激音圧が高いほど滞在率が上昇した。したがって、聴覚 VR 環境下でもフタホシコオロギは実環境と同様の音源定位行動を示すことがわかった。

また、多感覚 VR 装置を用いて、仮想音源と同じ座標に物体を提示する視覚刺激を誘引歌とともに与えたところ、視覚刺激の有無に関わらず試行個体の 80%以上が音源へ定位した。さらに、仮想音源に初めて到達するまでの行動軌跡を解析したところ、音源方向に対する体軸角度のばらつきは、視覚刺激の提示で有意に小さくなった。このことから、音源定位行動中のコオロギは視覚情報を定位の手がかりとして用いることが示唆された。

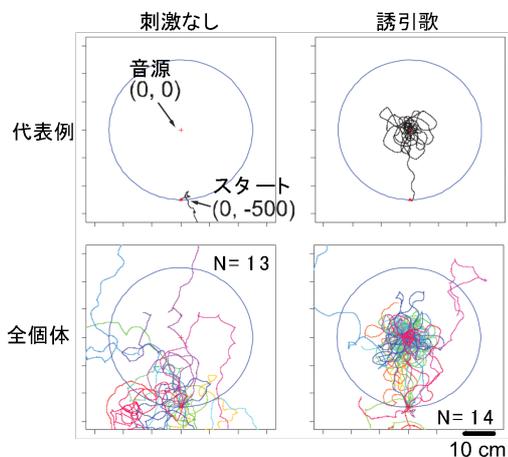


図 4 仮想空間上の音源(0, 0)に対するメスコオロギの音源定位行動の軌跡

##### (3) 多感覚 VR 装置による音源定位中の頭方位情報の神経表現の解明

VR 空間を歩行するフタホシコオロギの脳内において、歩行とともにその活動を変化させる神経細胞を探索した結果、中心複合体の前大脳橋 (Protocerebral bridge, PB)、扇状体、小結節 (Noduli, N) に投射する特定の神経細胞 (P-FN 神経細胞) が、動物の頭方位と歩行速度の両方を符号化していることが分かった。細胞形態から、この神経細胞は PB 領域に輸入部位を、FB、N 領域に出力部位をそれぞれ持つと推測された。P-FN 細胞は、動物が歩行中に特定の方向を向いたときに発火し、その強度は歩行速度と正の相関を示した。一方、P-FN 細胞は歩行中の聴覚刺激や視覚刺激には応答しなかった。これらの結果は、P-FN 神経細胞が自己運動情報を優先的に中心複合体に伝達していることを示唆する。今後、P-FN 細胞が符号化する自己運動情報が、外部環境から得られた聴覚刺激の音源や視覚的な目標などに対する方向情報を符号化する神経回路にどのように影響するかを調べ、昆虫のナビゲーションの神経機構の解明を進める。

#### (4) 無限平面装置による気流逃避行動に対する運動状態及び多感覚入力の影響の解析

##### ① 運動状態の影響

コオロギは静止中に気流刺激を受容すると、直ちに **run** または **jump** によって刺激方向と反対側へ逃避したのに対し、歩行中に刺激されると、ほとんどの場合歩行運動を直ちに停止した。停止した後すぐに逃避行動を起こす確率は静止時の逃避反応確率よりも高く、また一時停止は静止時には逃避行動を示さないような弱い刺激に対しても、高い確率で生じた。これらの結果から、運動中の気流刺激に対する逃避運動の反応閾値は静止時よりも低く、さらに一時停止反応の閾値は逃避運動のそれよりもずっと低いと考えられる。これまでの研究では、静止時のコオロギが気流刺激に対して動かない場合、「無反応」とその場で「静止し続ける反応 (**freezing**)」が分離できなかった。今回の実験で、コオロギが気流刺激に対して **Freezing** 反応を行動選択肢として取りうることを示唆された。静止時と運動中の逃避行動を詳細に比較したところ、刺激開始から逃避行動が起こるまでの反応潜時は、運動時のほうが静止時に比べて長く、**run** でも **jump** でも運動中の方が移動速度は遅く、また **run** による移動距離は運動中の反応では短くなることが分かった。また、運動中の逃避行動においても、静止時の反応と同様に、コオロギは刺激の反対側へ移動していたが、運動中は静止時に比べて刺激方位と移動方向のズレが大きくなり、移動方向制御が不正確になることが分かった。以上の結果から、運動中のコオロギの逃避行動パフォーマンスは静止時よりも低いことが示された。運動中の刺激に対する感受性の高さは、逃避行動のパフォーマンスの低さを補っている可能性がある。

##### ② 高周波音の影響

飛翔中のコオロギは 15 kHz 以上の高周波音に対して回避運動をとることが知られている (Moiseff et al., 1978)。我々はこれまでに、地上で静止しているコオロギに高周波音を先行して提示すると気流に対する逃避行動が変化することを報告した (Fukutomi et al., 2015)。さらに本研究では、この先行音による修飾効果に対する音周波数及び聴覚刺激と気流刺激の時間的關係性の影響を調べた。まず音周波数の影響を調べるため、誘引歌の搬送周波数である 5 kHz トーンと、飛行中に回避運動を引き起こす 15 kHz トーンを状況刺激として使用し、気流刺激に先行して提示した。その結果、5 kHz トーンは移動方向を若干後方へ偏らせたものの反応閾値の上昇は見られなかった。一方、15 kHz トーンは移動方向の変化と反応閾値の上昇に加え、移動距離の増大とターン角度のばらつきの上昇をもたらした。すなわち、忌避的な信号である高周波の音ほど気流逃避行動への影響が大きいことがわかった。次に時間的關係性の影響を調べるため、音刺激の先行時間と両刺激の重複時間が異なる複数のパターンの刺激を用いた。その結果、音刺激の先行時間を 200 ミリ秒に短縮しても移動方向は後方へ偏ったが、同時に提示した場合は移動方向の変化は見られなかった。また、先行音を気流刺激前に終了させ、重複提示しない場合でも、移動方向の変化が観察された。驚くことに音刺激終了から 600 ミリ秒の間隔を開けて気流刺激を提示しても、移動方向の変化が生じた。これらの結果は、移動方向の変化には音刺激が気流刺激に対して先行することが必要であり、さらに音刺激の情報は終了後少なくとも 600 ミリ秒間は保持されることを示している。一方、反応閾値は、音刺激のタイミングにかかわらず上昇した。したがって、音刺激による移動方向の変化と反応閾値の上昇は、異なる神経メカニズムによって修飾/制御されていると考えられる。

以上、4 項目について研究を実施し、音源定位行動も気流逃避行動も、単に定位を引き起こす刺激だけでなく、他の感覚器からの入力や運動などの内的状態によって複雑に変化していくことがわかった。これは生得的定位行動におけるナビゲーションにおいて、多感覚統合や運動フィードバックが重要な役割を果たしていることを示唆する。その神経基盤を明らかにするために、中心複合体ニューロンをはじめとする様々な神経細胞活動の計測を定位中の動物から行ってきた。残念ながらまだその全容の記述は研究期間内に終了しなかったが、現在も神経生理学的な実験と解析は進行中であり、行動実験によって得られた知見から推定されるナビゲーションの神経機構を明らかにしていきたい。

##### <引用文献>

- Jacobs LF, Menzel R (2014) Navigation outside of the box: what the lab can learn from the field and what the field can learn from the lab. *Mov. Ecol.*, 2: 3.
- Wehner R, Müller M (2006) The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103:12575-9
- Aronov D, Tank DW (2014) Engagement of neural circuits underlying 2D spatial navigation in a rodent virtual reality system. *Neuron*, 84:442-56.
- Sato N, Shidara, H, Ogawa H (2019) Trade-off between motor performance and behavioural flexibility in the action selection of cricket escape behaviour. *Sci. Rep.*, 9:18112.
- Moiseff A, Pollack GS, Hoy RR (1978) Steering responses of flying crickets to sound and ultrasound: Mate attraction and predator avoidance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 75:4052-6
- Fukutomi M, Someya M, Ogawa H (2015) Auditory modulation of wind-elicited walking behavior in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *J. Exp. Biol.*, 218:3968-77.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計18件（うち査読付論文 13件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Yamao Hiroki, Shidara Hisashi, Ogawa Hiroto	4. 巻 1
2. 論文標題 Central projections of cercal giant interneurons in the adult field cricket, <i>Gryllus bimaculatus</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology	6. 最初と最後の頁 cne.25336
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.25336	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Sato Nodoka, Shidara Hisashi, Kamo Shunsuke, Ogawa Hiroto	4. 巻 139
2. 論文標題 Roles of neural communication between the brain and thoracic ganglia in the selection and regulation of the cricket escape behavior	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Insect Physiology	6. 最初と最後の頁 104381 ~ 104381
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jinsphys.2022.104381	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Ifere Nwuneke Okereke, Shidara Hisashi, Sato Nodoka, Ogawa Hiroto	4. 巻 225
2. 論文標題 Spatial perception mediated by insect antennal mechanosensory system	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 243276
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.243276	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Sato Nodoka, Shidara Hisashi, Ogawa Hiroto	4. 巻 8
2. 論文標題 Action selection based on multiple-stimulus aspects in wind-elicited escape behavior of crickets	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Heliyon	6. 最初と最後の頁 e08800 ~ e08800
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.heliyon.2022.e08800	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ando Noriyasu, Shidara Hisashi, Hommaru Naoto, Ogawa Hiroto	4. 巻 33
2. 論文標題 Auditory Virtual Reality for Insect Phonotaxis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Robotics and Mechatronics	6. 最初と最後の頁 494-504
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.20965/jrm.2021.p0494	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 小川宏人、本丸尚人、設樂久志、安藤規泰	4. 巻 56
2. 論文標題 コオロギ音源定位における内的状態に依存した行動遷移	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 39-42
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hommaru Naoto, Shidara Hisashi, Ando Noriyasu, Ogawa Hiroto	4. 巻 223
2. 論文標題 Internal state transition to switch behavioral strategies in cricket phonotaxis behavior	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 jeb229732
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.229732	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Maekawa Takuya, Ohara Kazuya, Zhang Yizhe, Fukutomi Matasaburo, Matsumoto Sakiko, Matsumura Kentarou, Shidara Hisashi, Yamazaki Shuhei J., Fujisawa Ryusuke, Ide Kaoru, Nagaya Naohisa, Yamazaki Koji, Koike Shinsuke, Miyatake Takahisa, Kimura Koutarou D., Ogawa Hiroto, Takahashi Susumu, Yoda Ken	4. 巻 11
2. 論文標題 Deep learning-assisted comparative analysis of animal trajectories with DeepHL	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Nature Communications	6. 最初と最後の頁 5316
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41467-020-19105-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 小川宏人、福富又三郎、染谷真琴	4. 巻 31
2. 論文標題 コオロギの聴覚刺激による生得的行動の修飾とその神経基盤	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 超音波TECHNO	6. 最初と最後の頁 1-4
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nodoka Sato , Hisashi Shidara , Hiroto Ogawa	4. 巻 9
2. 論文標題 Trade-off between motor performance and behavioural flexibility in the action selection of cricket escape behaviour	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 18112
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-019-54555-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Koki Makino, Noriyasu Ando, Hisashi Shidara, Naoto Hommaru, Ryohei Kanzaki, Hiroto Ogawa	4. 巻 1
2. 論文標題 Auditory-Visual Virtual Reality for the Study of Multisensory Integration in Insect Navigation	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biomimetic and Biohybrid Systems	6. 最初と最後の頁 325-328
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-3-030-24741-6_30	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yasushi Iwatani, Hiroto Ogawa, Hisashi Shidara, Midori Sakura, Takuya Sato, Masaru K. Hojo, Atsushi Honma, Kaori Tsurui-Sato	4. 巻 33
2. 論文標題 Markerless visual servo control of a servosphere for behavior observation of a variety of wandering animals	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Advanced Robotics	6. 最初と最後の頁 183-194
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/01691864.2019.1570334	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Takuto Sakuma, Kazuya Nishi, Kaoru Kishimoto, Kazuya, Nakagawa, Masayuki Karasuyama, Yuta, Umezu, Shinsuke, Kajioka, Shuhei J. Yamazaki, Koutarou D. Kimura, Sakiko Matsumoto, Ken Yoda, Matasaburo Fukutomi, Hisashi Shidara, Hiroto Ogawa, Ichiro Takeuchi	4. 巻 33
2. 論文標題 Efficient learning algorithm for sparse subsequence pattern-based classification and applications to comparative animal trajectory data analysis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Advanced Robotics	6. 最初と最後の頁 134-152
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/01691864.2019.1571438	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Someya Makoto, Ogawa Hiroto	4. 巻 120
2. 論文標題 Multisensory enhancement of burst activity in an insect auditory neuron	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Neurophysiology	6. 最初と最後の頁 139 ~ 148
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1152/jn.00798.2017	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Fukutomi Matasaburo, Ogawa Hiroto	4. 巻 7
2. 論文標題 Crickets alter wind-elicited escape strategies depending on acoustic context	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 15158
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-017-15276-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Sato Nodoka, Shidara Hisashi, Ogawa Hiroto	4. 巻 103
2. 論文標題 Post-molting development of wind-elicited escape behavior in the cricket	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Insect Physiology	6. 最初と最後の頁 36 ~ 46
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jinsphys.2017.10.003	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 設樂久志, 小川宏人	4. 巻 71
2. 論文標題 コオロギの音源定位ナビゲーション - 神経行動学が迫る動物のナビゲーションメカニズム	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 生物の科学 遺伝	6. 最初と最後の頁 519-525
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ogawa Hiroto	4. 巻 34
2. 論文標題 Neural Basis Underlying Short- and Middle-range Navigation in Insects	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Journal of the Robotics Society of Japan	6. 最初と最後の頁 685 ~ 689
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.7210/jrsj.34.685	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計52件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 16件)

1. 発表者名 Hiroto Ogawa, Nodoka Sato, Hisashi Shidara
2. 発表標題 Roles of neural signals descending from and ascending to the brain in the cricket escape behavior.
3. 学会等名 50th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Okereke O. Ifere, Hisashi Shidara, Nodoka Sato, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Mechanosensory antennal inputs modulate cercal-mediated escape behavior in crickets.
3. 学会等名 50th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Kazuhide Kiuchi, Hisashi Shidara, Yasushi Iwatani, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Cricket changes their wind-elicited escape behavior depending on locomotion states.
3. 学会等名 50th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Hikaru Chida, Kazuki Kai, Hisashi Shidara, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Morphological and electrophysiological properties of wind-sensitive interneurons in the cricket brain.
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第43回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Kota Shirahata, Hisashi Shidara, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Subcellular heterogeneity in Ca <sup>2+</sup> responses to airflow in the local non-spiking interneurons of crickets.
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第43回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 木内和秀, 設樂久志, 岩谷靖, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ気流誘導性逃避行動は刺激時の運動状態によって変化する
3. 学会等名 日本動物学会第92回オンライン米子大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 加茂駿翼, 設樂久志, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ尾葉の機械感覚子の部分的切除による気流誘導性逃避行動への影響
3. 学会等名 日本動物学会第92回オンライン米子大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 千田輝, 甲斐加樹来, 設樂久志, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ脳内の気流応答性介在ニューロンの応答特性と形態
3. 学会等名 Neuroscience 2021 – 第44回日本神経科学大会 –
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 白旗洸太, 設樂久志, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ局所ノンスパイク介在神経における気流刺激に対する不均一なCa <sup>2+</sup> 応答
3. 学会等名 Neuroscience 2021 – 第44回日本神経科学大会 –
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ifere Nwuneke Okereke, 設樂久志, 佐藤和, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギの触角機械感覚系による障害物の空間知覚
3. 学会等名 Neuroscience 2021 – 第44回日本神経科学大会 –
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 盧安華, 設樂久志, 福富又三郎, 岩谷靖, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ気流誘導性逃避行動に対する聴覚記憶の時間効果
3. 学会等名 Neuroscience 2021ー第44回日本神経科学大会ー
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ifere Nwunke Okereke, 設樂久志, 佐藤和, 小川宏人
2. 発表標題 Antennal mechanosense of obstacles modulates the movement trajectory in wind-elicited escape behavior of crickets
3. 学会等名 日本動物学会第65回北海道支部大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 佐藤和, 設樂久志, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ気流逃避行動における行動選択の神経基盤
3. 学会等名 日本動物学会第91回オンライン大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 木村響, 福富又三郎, 小川宏人, 根東知央, 日高幹也, 岡田二郎, 河端雄毅
2. 発表標題 なぜコオロギは音を聞くと空気流刺激に対する逃避行動を変化させるのか: 捕食者シミュレーションによる逃避成功判定
3. 学会等名 日本動物学会第91回オンライン大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小川宏人, 林田賢樹, 甲斐加樹来, 設樂久志
2. 発表標題 コオロギ脳内ニューロンにおける聴覚刺激と機械感覚刺激に対する多感覚応答の方向選択性
3. 学会等名 Neuroscience 2020—第43回日本神経科学大会—
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Hiroto Ogawa, Kazuki Tanaka, Makoto Someya, Hisashi Shidara
2. 発表標題 Different cell groups encode stimulus intensity and direction in insect mechanosensory system.
3. 学会等名 49th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kajuki Kai, Hisashi Shidara, Noriyasu Ando, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Neural activity in the central complex of the crickets during phonotaxis.
3. 学会等名 49th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hisashi Shidara, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Role of GABAergic inhibitory inputs on dendritic integration for wind direction-selectivity in the insect's mechanosensory projection neurons.
3. 学会等名 49th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Koki Makino, Noriyasu Ando, Hisashi Shidara, Naoto Hommaru, Ryohei Kanzaki, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Auditory-visual virtual reality for the study of multisensory integration in insect navigation.
3. 学会等名 Living Machines 2019: Conference on Biomimetics and Biohybrid System (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yoshiki Hayashida, Hisashi Shidara, Kajuki Kai, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Directional tuning characteristics of multisensory neurons in the cricket brain.
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第41回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤和, 設樂久志, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギの生得的逃避行動における異なる戦略間のトレード・オフ
3. 学会等名 日本動物学会第90回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 本丸尚人, 設樂久志, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギの音源定位ナビゲーションにおける接近フェーズの解析
3. 学会等名 日本動物学会第90回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小川宏人, 田中寿希, 染谷真琴, 設樂久志
2. 発表標題 昆虫の機械感覚系における異なる刺激情報の符号化をになう細胞集団
3. 学会等名 Neuro2019 第42回日本神経科学大会・第62回日本神経化学会大会合同大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 本丸尚人, 設樂久志, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギの音源定位行動における行動戦略
3. 学会等名 日本動物学会第63回北海道支部大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 林田賢樹, 設樂久志, 甲斐加樹来, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ脳内の多感覚ニューロンの異種刺激に対する方向選択性の解析
3. 学会等名 日本動物学会第63回北海道支部大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ音源定位ナビゲーションにおける行動要素抽出と環境操作
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小川宏人, 福富又三郎, 染谷真琴
2. 発表標題 コオロギの聴覚刺激による生得的行動の修飾とその神経基盤
3. 学会等名 日本音響学会2019年春季研究発表会(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hisashi Shidara, Naoto Hommaru, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Phonotactic behaviors in freely-moving female crickets
3. 学会等名 48th Annual Meeting of Society for Neuroscience(国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nodoka Sato, Hisashi Shidara, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Trade-off between speed, directional accuracy and behavioral flexibility in action selection of the escape behavior in the cricket
3. 学会等名 48th Annual Meeting of Neuroscience(国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hiroto Ogawa, Kazuki Tanaka, Makoto Someya, Hisashi Shidara
2. 発表標題 Stimulus-intensity impacts on direction encoding and its temporal dynamics in insect mechanosensory projection neurons
3. 学会等名 48th Annual Meeting of Society for Neuroscience(国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 設樂久志, 本丸尚人, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ音源定位行動におけるナビゲーション戦略
3. 学会等名 Neuroscience 2018—第41回日本神経科学大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 田中寿希, 染谷真琴, 設樂久志, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ気流応答性投射ニューロンにおける刺激速度依存的な方向選択性修飾の解析
3. 学会等名 Neuroscience 2018—第41回日本神経科学大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 染谷真琴, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ感覚系介入ニューロンの多感覚統合における線形性は活動レベルに依存する
3. 学会等名 Neuroscience 2018—第41回日本神経科学大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 福富又三郎, 設樂久志, 尾原和也, 西和弥, 佐久間拓人, 前川卓也, 竹内一郎, 小川宏人
2. 発表標題 機械学習による生体ナビゲーションの軌跡分析: コオロギ逃避行動における時系列データ解析
3. 学会等名 Neuroscience 2018—第41回日本神経科学大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Noriyasu Ando, Koki Makino, Hisashi Shidara, Naoto Hommaru, Ryohei Kanzaki, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Auditory and Visual virtual reality for the study on multisensory integration in insect navigation
3. 学会等名 Symposium on Systems Science of Bio-Navigation 2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Makoto Someya, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Coincident multisensory inputs enhance bursting activity via large and long-lasting EPSPs in insect auditory neuron.
3. 学会等名 47th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Matasaburo Fukutomi, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Crickets modulate wind-elicited escape behavior depending on auditory context with sound carrier frequency.
3. 学会等名 47th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Nodoka Sato, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Action selection between walking and jump in the wind-elicited escape behavior of the cricket
3. 学会等名 47th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Hiroto Ogawa, Nodoka Sato, Matasaburo Fukutomi
2. 発表標題 Action selection for escape behavior in the cricket.
3. 学会等名 The 44th Naito Conference on Decision Making in the Brain-Motivation, Prediction, and Learning (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 染谷真琴, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ同定投射ニューロンにおける聴覚及び機械感覚入力の多感覚統合
3. 学会等名 第40回日本神経科学大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐藤和, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ気流誘発性逃避行動における行動選択
3. 学会等名 第40回日本神経科学大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 福富又三郎, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギは聴覚状況に応じて気流逃避行動を変化させる
3. 学会等名 日本動物学会第88回富山大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐藤和, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ気流誘発性逃避行動における刺激パラメータ依存の行動選択
3. 学会等名 日本動物学会第88回富山大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Nodoka Sato, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Action selection between running and jump in the wind-elicited escape behaviors of the cricket.
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第39回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Noriyasu Ando, Hisashi Shidara, Naoto Honmaru, Ryohei Kanzaki, and Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Virtual auditory navigation in crickets.
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第39回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 牧野航己, 安藤規泰, 設樂久志, 本丸尚人, 神崎亮平, 小川宏人
2. 発表標題 仮想現実環境を用いた昆虫の定位行動における複数感覚の役割の解析
3. 学会等名 日本動物学会第70回関東支部大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Hiroto Ogawa, Ruriko Mitani
2. 発表標題 Diversity of GABAergic inhibitory impacts on dendritic integration for directional tuning in insect mechanosensory projection neurons.
3. 学会等名 46th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Matasaburo Fukutomi, Hiroto Ogawa
2. 発表標題 Acoustic stimulus impacts on directional variability of wind-elicited walking behavior in the cricket.
3. 学会等名 46th Annual Meeting of Society for Neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 小川宏人, 三谷瑠里子
2. 発表標題 昆虫の機械感覚性投射ニューロンにおける樹状突起カルシウムシグナルから予測される活動電位の空間動態
3. 学会等名 第39回日本神経科学大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 佐藤和, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ気流誘発性逃避行動における成虫脱皮後の経時的变化
3. 学会等名 第39回日本神経科学大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 染谷真琴, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギの初期感覚情報処理における多感覚統合
3. 学会等名 第39回日本神経科学大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 福富又三郎, 小川宏人
2. 発表標題 コオロギ気流誘導性歩行運動と下行性神経活動は先行する聴覚刺激によって修飾される
3. 学会等名 第39回日本神経科学大会
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 染谷真琴, 小川宏人, 上川内あづさ	4. 発行年 2019年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 464 (うち2ページを執筆)
3. 書名 生き物と音の事典	

1. 著者名 Yoshichika Baba, Hiroto Ogawa	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Springer Japan	5. 総ページ数 376 (うち18ページを執筆)
3. 書名 The cricket as a model Organism; Development, Regeneration, and Behavior	

1. 著者名 Hiroto Ogawa, John P. Miller	4. 発行年 2017年
2. 出版社 Springer Japan	5. 総ページ数 376 (うち18ページを執筆)
3. 書名 The cricket as a model Organism; Development, Regeneration, and Behavior	

〔産業財産権〕

〔その他〕

小川研究室 研究内容 <a href="https://www.sci.hokudai.ac.jp/~hogawa/research/research2.html">https://www.sci.hokudai.ac.jp/~hogawa/research/research2.html</a>  新聞報道 「コオロギも恋のためらい？」 北海道新聞2020年11月18日夕刊
---

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	安藤 規泰  (Ando Noriyasu)  (70436591)	前橋工科大学・工学部・准教授    (22303)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	設楽 久志  (Shidara Hisashi)  (00812736)	三重大学・医学系研究科・助教    (14101)	2018-2020 学振特別研究員

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------