

平成 30 年 6 月 6 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(C) (特設分野研究)

研究期間：2015～2017

課題番号：15KT0106

研究課題名(和文) 偏光視を利用した昆虫のナビゲーションの動的神経モデリング

研究課題名(英文) Dynamical neuronal modeling of insect navigation based on polarization vision

研究代表者

佐倉 緑 (SAKURA, MIDORI)

神戸大学・理学研究科・准教授

研究者番号：60421989

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)： 一般に昆虫は天空の偏光パターンから方向を検出する。しかし、天空でパターンを形成し、かつ天候や太陽高度によって時々刻々と変化する偏光刺激が、脳内でどのように符号化されているのかについては未解明な点が多い。本研究は、生物学および天文学的データを用いた動的シミュレーションにより、その実体を明らかにすることが目的である。

まず、複眼に存在する偏光受容領域に関する形態学的データから作成したセンサーマップを用い、実際の偏光パターン情報の入力様式を解析した。加えて、脳内の偏光感受性ニューロンの応答特性をも含めたニューラルネットワークについて、これらの入力に対する方向検出の精度を検証した。

研究成果の概要(英文)： It is well known that many insects deduce their heading direction using polarized skylight. However, it is still unclear how the polarized skylight information, which forms a complicated pattern in the sky and even heavily depending on solar azimuths and/or weather conditions, is coded by neural networks in the brain. In this study, we tried to clarify this by dynamical neural modeling using biological and astronomical data.

We first analyzed input manners of the polarized light information by a sensor map constructing from the morphological data of the polarized light-detecting area of the compound eye (DRA). Moreover, we tested the accuracy in orientation outputs of the neural network model constructed by the response properties of polarization-sensitive neurons in the brain.

研究分野：神経行動学

キーワード：ニューラルネットワーク

## 1. 研究開始当初の背景

昆虫は、その小さいサイズにも関わらず非常に優れたナビゲーション能力を持つ。特にアリやミツバチなどの社会性昆虫を用いた行動学的研究から、昆虫が経路積算によるナビゲーションに秀でていることが明らかとなっているが、そのメカニズムに関しては、まだ解明されていない点が多く残っている。

経路積算を実現するためには、自らの動く方向と距離、つまりベクトルをリアルタイムに把握しなければならない。一般に昆虫では、方角を天空の偏光パターン(図1)から、また距離をオプティックフローや歩数から検出すると考えられている。申請者はこれまで、昆虫を材料として偏光視に基づく方向検出の脳内アルゴリズムを研究してきた。その中で昆虫脳の最高次中枢の一つである中心複合体において、様々なe-ベクトル方向にピークを持つ偏光感受性ニューロン群を発見した。このニューロンはその反応特性から、脊椎動物の脳に存在する特定の方角を向いた時にのみ発火するhead-direction cellと同様、脳内コンパスの働きをするものと考えられる。しかし、この脳内コンパスのナビゲーション中の動作や場所学習の確立にともなう役割などについては、まだ何もわかっていない。

偏光視の神経メカニズムを明らかにする上で一番の問題は、偏光刺激が複雑なパターンを形成し、なおかつ太陽高度(時刻)によって変化することである。この入力 of 複雑さが受容器や中枢神経によってどのように符号化されているのかを明らかにできれば、偏光によって制御される昆虫の脳内コンパスの動作原理をより詳細に解析することができると考えられる。

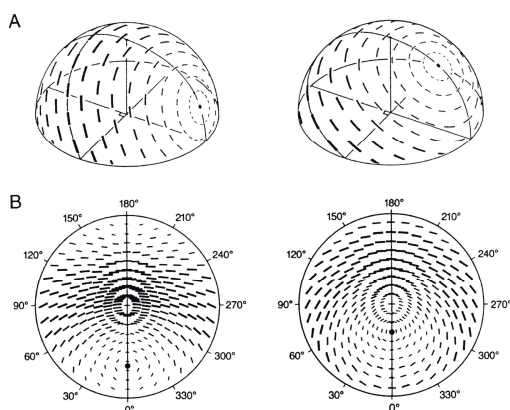


図1 異なる2つの太陽高度における天空の偏光パターン。偏光のe-ベクトルは太陽を中心とした同心円状に分布する。

## 2. 研究の目的

ナビゲーション行動の実現には、まず正確なコンパス情報の符号化が必要である。申請者はこれまでに、偏光視の一次ニューロンとコンパスニューロンの応答特性を用いた計

算機シミュレーションにより、太陽高度や天候によって変化する天空の偏光パターンから安定してコンパス情報を抽出するニューラルネットワークを提唱した。しかしながら、このシミュレーションで想定されている刺激は様な円偏光の刺激であり、実際には天空でパターンを形成している偏光刺激が、全体として感覚器でどのように捉えられて中枢に送られているのかについてはあまり議論されていない。これまでの実験系では、一般に均質なe-ベクトルのみを含む偏光が刺激として用いられることが多く、偏光パターンのようなムラがあり、かつ時間変化を伴う刺激を実験室で再現することは非常に難しい。そこで本研究では、生物学的および天文学的データを用いたシミュレーションにより、実際に感覚器に偏光情報がどのように入力され、それらが既知の脳内の偏光情報処理回路によってどのように符号化されるのかを明らかにすることを目的とした。

## 3. 研究の方法

### (1) 偏光パターンの動的モデル作成

天空の偏光パターンはレイリー散乱によって記述できる。これにより一日の太陽の位置変化およびその年周変化を加味した偏光パターンの動的モデルを作成する。昆虫がオリエンテーションの際に偏光パターンを参照する場合、一番の問題点は太陽の位置や天候によってパターンに変化が生じることである。e-ベクトルの分布は太陽高度によって大きく変化するため、一日の太陽の移動およびその年周変化を加味したモデルを作成し、入力刺激がナビゲーション中にどの程度変化するかを明らかにする。

### (2) 偏光感覚器のセンサーマップ作成

昆虫は複眼背側にある特別な領域(dorsal rim area, DRA)で偏光を検出する。DRAに含まれる視細胞では微絨毛の並びに平行なe-ベクトルを持つ偏光が効率よく吸収され、偏光フィルターとしての機能を持っている。そこでミツバチやコオロギなどのモデル動物を用いて、DRA全体にわたる視細胞の形態を調べる。また、すでに報告されているDRAの視細胞の偏光感度や角度感度などの生理学的データから、それぞれの細胞が天空のどの領域からの光を受け取るかを網羅的に調べる。これらの形態学的なデータと生理学的なデータを組み合わせることにより、DRA全体の偏光センサーマップモデルを作成する。

### (3) 偏光情報処理神経回路のモデル化

(1)の刺激を(2)のセンサーマップモデルに入力し、センサーアレイによる偏光パターンの検出様式をシミュレーションする。入力された偏光刺激がDRAの複眼によってどの程度統合されるか、またその統合によってパターンが感覚器でどのように知覚されるかを、天候や時刻、季節で比較し、偏光視シ

システムが外界の刺激をどのくらいの精度で符号化し得るのかを調べる。

また、申請者がこれまでに構築した昆虫脳内の偏光情報処理経路に関わる神経回路モデル(図2)と(1)のセンサーマップモデルを統合し、偏光パターンの動的モデルを入力刺激とした時の方向検出の安定性について確認する。特に、太陽高度の変化による偏光パターンの変化が出力に与える影響を調べ、偏光視の時間補償の必要性について探る。

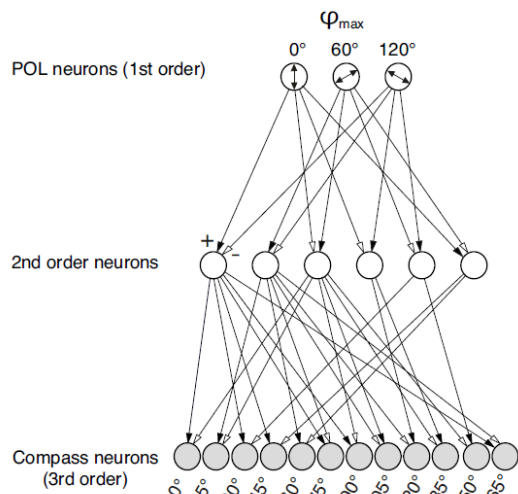


図2 コオロギ脳内の偏光検出システムのニューラルネットワークモデル。3種類のPOLニューロンの応答比が高次中枢ではコンパスニューロン群の応答の集合として符号化される。

#### 4. 研究成果

まず、シミュレーションに必要な生物学的データの取得を行った。ミツバチやコオロギの複眼の透過型電子顕微鏡写真を元に、複眼の偏光検出部位であるDRA全体にわたる視細胞の形態を調べ、e-ベクトル方向の検出能を算出した。これらの形態学的データと、これまでに報告されているDRAの視細胞の偏光感度や角度感度のデータに基づいて、DRAのそれぞれの個眼を介して入力する偏光情報の理論値を算出し、シミュレーションに用いる入力層としてのセンサーマップを構築した。

DRAに含まれる個眼の数、視細胞の微絨毛の配列、受容野が異なる複数の昆虫種において、それぞれにマップを作成し、天空の偏光パターンを刺激として用いた時の全体としての入力について、シミュレーションによる解析を行い、時刻(太陽高度)による偏光パターンの変化によって、入力する刺激の質がどのように変化するのかについて検討した結果、同じ偏光パターンを利用する昆虫でも、DRAに入力する情報が種によって大きく異なる可能性が示唆された。これらのDRAの特性の違いと個々の昆虫の生活形態との関連についても考察中である。

次に、脳内の偏光感受性ニューロンの応答特性をも含めたニューラルネットワークに対して、これらのセンサーマップを入力層と

した際の符号化についてもシミュレーションを行った。このニューラルネットワークは、コオロギの偏光感受性ニューロンの応答特性に基づいて作成したものであるが、入力を他の昆虫のDRAの性質に従って変えた場合の方向検出力について、現在解析中である。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計9件)

Kimura KD, Sato M, Sakura M, Neural mechanisms of animal navigation, Lecture Notes in Computer Sciences, 10922, 2018 (in press)

Fukuyama K, Sakaguchi S, Shimabe O, Toyoda T, Tscheckl M, Metric discrepancy results for geometric progressions with small ratios, Acta Mathematica Hungarica, 2018 (in press)

Okada R, Pham DL, Ito Y, Yamasaki M, Ikeno H, Measuring the flight ability of the ambrosia beetle, *Platypus quercivorus* (Murayama), using a low-cost, small, and easily constructed flight mill, Journal of Visualized Experiments, 2018 (in press)

佐倉 緑, 岡田 龍一, ミツバチの天空コンパスナビゲーション - 空を見て方向を知るしくみ, 生物の科学 遺伝, 72, 2018, 2-6

Pham DL, Ito Y, Okada R, Ikeno H, Isagi Y, Yamasaki M, Phototactic behavior of the ambrosia beetle, *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera: Platypodidae), before and after flight, Journal of Insect Behavior, 30, 2017, 318-330

佐倉 緑, 昆虫の偏光視に基づくナビゲーション, アグリバイオ, 1, 2017, 188-193

佐倉 緑, 昆虫の偏光視に基づくナビゲーション, 昆虫と自然, 51, 2016, 42-46

佐倉 緑, 昆虫の偏光コンパスの神経機構, 比較生理生化学, 32, 2015, 195-204

Hojo MK, Sakura M, Yamaguchi K, Shigenobu S, Ozaki M, Antennal RNA-sequencing analysis reveals evolutionary aspects of chemosensory proteins in the carpenter ant *Camponotus japonicus*. Scientific Reports, 5, 2015, 13541

〔学会発表〕(計16件)

Matsubara, N, Okada R, Sakura M, Place memory based on visual information in the cricket *Gryllus bimaculatus*, 日本比較生理生化学会第 39 回福岡大会 2017.11.25-26, 福岡大学 (福岡県)

Okada R, Ikeno H, Aonuma H, Behavior of follower bees in a hive before departure after the dance communication, 日本比較生理生化学会第 39 回福岡大会, 2017.11.25-26, 福岡大学 (福岡県)

佐倉 緑, ミツバチはなぜ迷子にならないのか?, ミツバチサミット 2017, 2017.11.11-12, 筑波大学 (茨城県)

佐倉 緑, 奥山 晶子, 的場 なつみ, 小林 宜弘, 岡田 龍一, ミツバチは天空の e-ベクトル情報に基づいて飛行方向を決定する, 日本動物学会第 88 回富山大会, 2017.9.21-23, 富山県民会館 (富山県)

松原 伸明, 佐倉 緑, フタホシココロギにおける視覚情報に基づく場所記憶の形成, 2017 年日本動物学会近畿支部春季研究発表会, 2017.5.13, 神戸大学 (兵庫県)

Sakura M, Okuyama A, Matoba N, Kobayashi N, Okada R, Honeybees choose their way to home using e-vector information from the sky, 日本比較生理生化学会第 38 回東京大会, 2016.9.2-4, 玉川大学 (東京都)

佐倉 緑, 岡田 龍一, フライトシミュレータを用いたミツバチの採餌行動の解析, 第 28 回自律分散システム・シンポジウム, 2016.1.21-22, 広島大学 (広島県)

佐倉 緑, 昆虫の偏光視に基づくナビゲーション機構の解明, 第 4 回ネイチャー・インダストリー・アワード, 2015.12.4, 大阪科学技術センタービル (大阪府)

佐倉 緑, 的場 なつみ, 小林 宜弘, 岡田 龍一, セイヨウミツバチの採餌経験に基づく偏光定位行動の解析, 日本動物学会第 86 回新潟大会, 2015.9.17-19, 朱鷺メッセ: 新潟コンベンションセンター (新潟県)

〔図書〕(計 3 件)

佐倉 緑, 岡田 龍一, 藍 浩之, 共立出版, パプロフのミツバチ: 餌のにおいはどれ? - ミツバチの吻伸反応を用いた味とにおいの連合学習実験 - 「研究者が教える動物実験 第 3 巻 行動 (日本比較生理生化学会編)」, 2015, 4 (178 - 181)

Aonuma H, Sakura M, Kurabayashi D, Nova

Science Publisher, Memory mediated by internal state: memory of lost suppresses motivation of fight in the cricket *Gryllus bimaculatus*. In "Memory Consolidation (Eds. Ito E, Sakakibara M)", 2015, 16 (37 - 52)

Sakura M, Watanabe S, Nova Science Publisher, Olfactory oscillation and its role for learning and discrimination of odors in the terrestrial slug. In "Memory Consolidation (Eds. Ito E, Sakakibara M)", 2015, 10 (65 - 74)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)  
なし

取得状況 (計 0 件)  
なし

〔その他〕  
ホームページ等  
なし

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

佐倉 緑 (SAKURA, Midori)  
神戸大学・大学院理学研究科・准教授  
研究者番号: 60421989

### (2) 研究分担者

福山 克司 (FUKUYAMA, Katsushi)  
神戸大学・大学院理学研究科・教授  
研究者番号: 60218956

太田 泰広 (OHTA, Yasuhiro)  
神戸大学・大学院理学研究科・教授  
研究者番号: 10213745

岡田 龍一 (OKADA, Ryuichi)  
兵庫県立大学・環境人間学部・研究員  
研究者番号: 20423006

### (3) 連携研究者

なし

### (4) 研究協力者

ミリアム・J・ヘンツエ (HENZE, Miriam J.)  
University of Queensland・QBI・研究員  
(平成 28 年度より研究協力者)