

令和 2 年 5 月 31 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K07439

研究課題名(和文) フライトシミュレータを用いたミツバチの餌場学習の神経基盤の解明

研究課題名(英文) Elucidation of place learning mechanisms in honeybees using a flight simulator

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)：ミツバチの経路積算のメカニズムを解析するため、ミツバチに距離を知覚させるオプティックフロー刺激と方向を知覚させる偏光刺激を与え、その時の飛行軌跡を飛行姿勢のビデオ映像から推定するフライトシミュレータを構築した。ミツバチの偏光に対する飛行応答を解析したところ、彼らが偏光刺激に対して定位行動を示すことが明らかとなった。また野外で採餌訓練を行った個体の定位方向解析した結果、自然光、人工偏光どちらに対しても採餌航行時に受容した偏光への定位が確認できた。また複数の偏光パターンを組み合わせて訓練することにより、加算されたベクトル方向へ定位が発現し、経路積算が実現されることが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

動物のナビゲーションは様々な刺激を統合する複雑な行動であり、その時々で最適なルートを選択する必要があるが、そのメカニズムについてはほとんど明らかとなっていない。本研究では、ミツバチがある程度以上の長距離を航行する際に経路積算によってショートカットルートを選択することが示され、効率的なナビゲーションを実現することが明らかとなった。今後、種々の視覚刺激に対する応答の変化をさらに解析することで、複雑なナビゲーションを実現する仕組みが明らかとなることが期待される。

研究成果の概要(英文)：We constructed a flight simulator for a tethered bee, in which the bee was stimulated with zenithal polarized light. When the e-vector orientation of the polarized light stimulus was slowly rotated, the bee showed clear polarotaxis. To confirm whether a bee orients to the e-vector direction experienced during the foraging flight, we trained the bees using a feeding tunnel and investigated the preferred e-vector orientations of the bees caught at the feeder. Under the natural skylight condition, the bees showed significantly higher preference to the e-vector orientation coincident with that seen from the tunnel. When a UV-transmitted sheet polarizer was put on the top of the tunnel, the bees showed significant preference to the e-vector indicated by the polarizer. Our results indicate that the honeybees refer e-vector information from the skylight during their foraging flight in real time and use it to decide their heading direction.

研究分野：神経行動学

キーワード：昆虫 偏光 経路積算

1. 研究開始当初の背景

多くの動物は空間認知に基づいたナビゲーションを行う。動物がナビゲーションに必要な空間の脳内表現、つまり脳内地図を作成するには、ランドマークの情報を利用する方法と、自分の動きを利用するいわゆる「経路積算」とよばれる方法の2つがあり、状況に応じてこれらの方法を使い分けられていると考えられている。

昆虫は、その比較的少数のニューロンからなる神経系にも関わらず、非常に優れたナビゲーション能力を持つ。例えばサバクアリは、経路積算によって数キロ離れた餌場からでもランドマーク無しに直線的に帰巢することができる。このような経路積算によるナビゲーションは、アリだけでなく多くの昆虫で普遍的に見られることから、昆虫は経路積算の神経基盤を調べるモデル系として幅広く利用されている。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、これらの情報を統合しなければならない。一般に昆虫は方向を天空の偏光パターンから検出しており、その神経情報処理機構に関しては、これまでにアリ、バツタ、コオロギ、ミツバチなど多くの種で研究がすすめられてきた。

一方、距離の検出に関してはほとんど研究がすすんでおらず、唯一アリでは歩数が、ミツバチではオプティックフローが自らの移動距離の推定に用いられることが明らかになっている。経路積算の神経基盤を明らかにするためには、距離の情報の記憶のメカニズムと、それらが方向の情報の記憶とどのように統合されるのかを明らかにする必要がある。

2. 研究の目的

本研究では、上記のように経路積算に利用する環境刺激についてすでに明らかにされているセイヨウミツバチを用いて、経路積算の発現機構およびその行動学的特性から、昆虫の経路積算のメカニズムについて明らかにすることを目的とする。具体的には、拘束状態のミツバチを長時間飛行させるためのフライトシミュレータを構築し、シミュレータ内でのバーチャルリアリティ環境下で特定の餌場を学習させる疑似採餌飛行を発現させる。種々の視覚刺激に対する飛行行動の変化を解析することによって、ミツバチの経路積算型ナビゲーションの発現機構を明らかにすることが本研究の目的である。

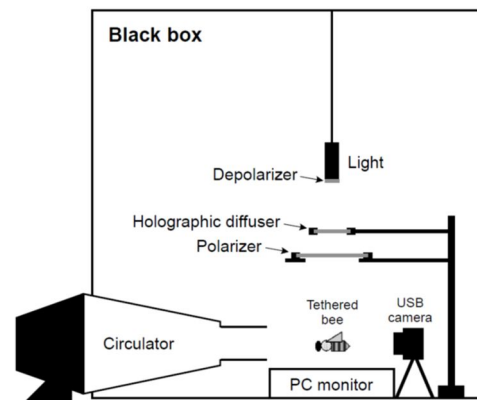


図1 新たに構築したフライトシミュレータの概略図。

3. 研究の方法

飛行中のミツバチは天空の偏光刺激から飛行方向を、オプティックフロー刺激から飛行距離を検出している。そこで、フライトシミュレータ(図1)では、背中で固定したミツバチに対して、下に配置したコンピューターモニターから飛行距離を知覚させるためのオプティックフローを提示し、上部には偏光板を配置して飛行方向を知覚させるための偏光刺激を提示する。また、長時間の安定した飛行を発現させるために、ミツバチ前方からは層流の風刺激を与える。シミュレータ内でのミツバチの飛行行動は、後方および側方に配置した2つのカメラで記録する。後方のカメラによって記録される腹部先端の水平位置は飛行方向の、側方のカメラによって記録される腹部の垂直位置(ピッチ)は飛行速度の指標となり、これらより仮想空間内のミツバチの位置を推定でき、必要に応じてこれらの情報を視覚刺激にフィードバックすることでバーチャルリアリティ空間を実現できる。

さらに事前の採餌経験に基づくナビゲーション行動を解析するため、一部の実験個体に対しては野外に設置した採餌トンネルを用い、人工餌場を学習させる(図2)。トンネル内壁に白黒の格子模様を貼り、飛行中のミツバチが受けるオプティックフロー刺激を操作することで、ミツバチが知覚する距離情報を錯覚させることができる。さらにトンネルの天井に貼った偏光板により方向情報を、トンネル内部に貼った色や形などの視覚刺激によりランドマーク情報をミツバチに与えることで、任意の場所に位置する餌場への採餌飛行を学習させることが可能となる。

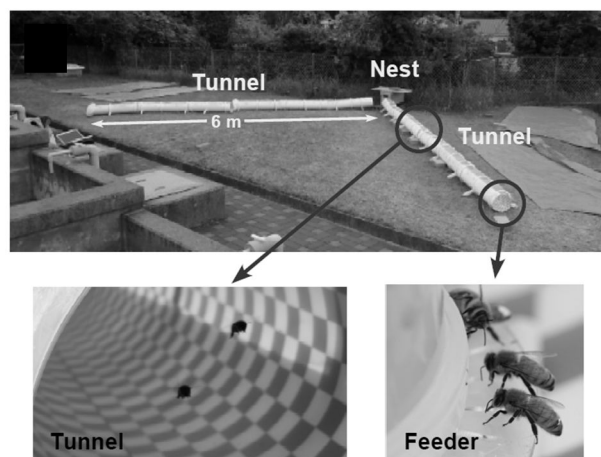


図2 餌場学習用のトンネル。上:全体図、左下:内部、右下:トンネル先端の人口餌場。トンネル内部にランドマーク、天井に偏光板を配置して、任意の場所の餌場を学習させる。

この採餌訓練を施した個体のシミュレータ内での飛行行動を観察することで、ミツバチの経路積算発現のメカニズムを明らかとする。

4. 研究成果

フライトシミュレータ内で飛行中のミツバチに対して、ゆっくりとe-ベクトルが回転する偏光刺激を与えると、腹部の水平位置の周期的な変化が観察された(図3)。この周期変化の周波数は偏光刺激の回転周期と一致することから、ミツバチが特定のe-ベクトル方向に定位する、いわゆる「偏光定位」を示すことが明らかとなった。さらに回転周期や複眼の遮蔽実験などから、この偏光定位行動が自らの飛行方向を一定に保つために起こること、複眼のDRA領域によるUV波長の偏光の検出によって実現されていることが明らかとなった。さらに、腹部の水平位置と垂直角度や提示したオプティックフロー刺激の速度との関係から、偏光定位はミツバチが高速で飛行する時により強く発現することが示唆された。

餌場から巣にもどってきた採餌バチの定位方向の分布を解析したところ、ランダムではなく体軸に対して約120°方向に集中していた。そこで、採餌バチの採餌経験をコントロールできる条件下での定位方向の解析を行うため、野外に設置したトンネルを用いて採餌訓練を行った個体を用いて、定位行動の解析を行った。自然光下で採餌した個体の帰巣時の定位方向を調べたところ、個体ごとのばらつきは大きいものの自然光の偏光方向の周辺に分布する結果となった(図4上)。次に、トンネルの天井に偏光板を配置し、人工の偏光下で採餌した個体で同様の解析を行ったところ、航行時の天空の偏光方向に関わらず、提示した人工偏光の方向への有意な定位が観察された。このことから、これらの定位行動は往路に受容した偏光刺激の記憶によって発現することが強く示唆された。

経路積算に従ってナビゲーションを行うためには、航行時に受容した方向(偏光)と距離(オプティックフロー)の情報を蓄積していく必要がある。このことを確認するために、トンネルの前半分は0°、後半分は90°のe-ベクトル方向になるように偏光板を配置し、その時の定位方向を調べた。このようなトンネルで採餌をした個体は、積算された45°の偏光方向に有意に定位し(図4下)、復路では積算によるショートカットを選択することが明らかとなった。トンネル内壁に配置した格子模様の大きさからハチが採餌飛行中に受容する距離情報を換算するとおおよそ300mであり、少なくとも300m以上の距離を飛行する場合には経路積算を発現すると考えられる。今後、距離情報を様々に変化させた時の結果と比較することで、飛行距離と経路積算との関係を明らかにしていく予定である。

またこれらの実験と平行して、このような偏光方向の記憶に基づく方向選択の神経メカニズムを電気生理学的に解明するため、モデル昆虫であるコオロギを用いた実験系の確立をすすめている。ミツバチのフライトシミュレータを応用し、トレッドミルを用いたコオロギの歩行解析システムを構築し、レーザーによる罰刺激を利用して特定の方向への歩行を発現するように訓練できることを確認した。今後、行動中の個体から脳神経活動を細胞外記録することにより、学習前後の脳内の偏光感受性ニューロンの応答特性にどのような変化が起こるかについて解析し、経路積算の神経メカニズムをより直接的に解明できる実験系へと改良していく計画である。

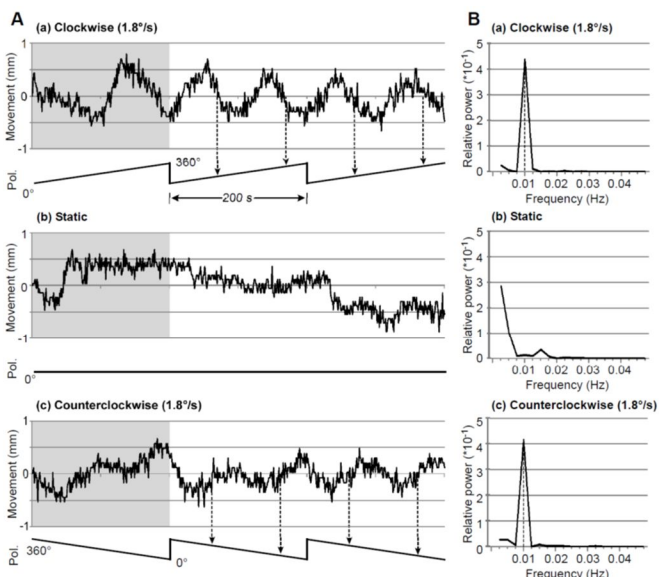


図3 回転する偏光刺激に対する腹部挙動(A)とそのパワースペクトル(B)。時計回り、反時計回りの回転刺激では周期性が見られるが静止した偏光刺激では見られない。

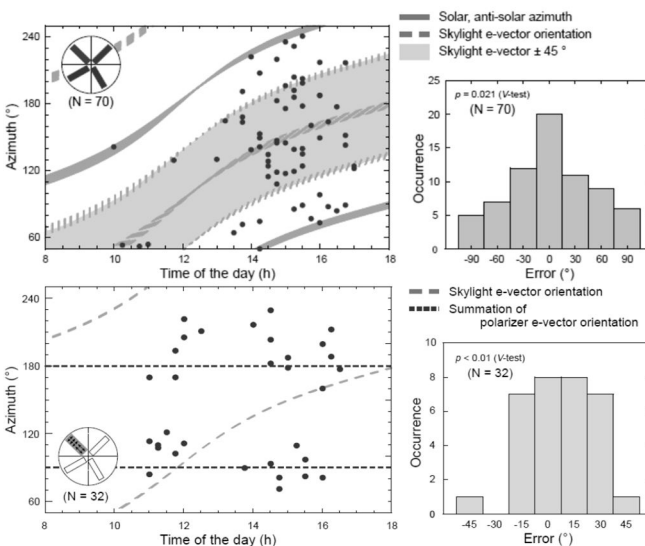


図4 採餌訓練した個体の定位行動。自然光下で訓練した場合(上)と人工の偏光(ルートのうち半分が0°で半分が90°)で訓練した場合(下)の定位方向(左)と偏光方向と定位方向の誤差(右)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Kimura KD, Sato M, Sakura M	4. 巻 10922
2. 論文標題 Neural Mechanisms of Animal Navigation.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Lecture Notes in Computer Science	6. 最初と最後の頁 65-81
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/978-3-319-91131-1_5	査読の有無 無
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 木村 幸太郎, 佐藤 正晃, 佐倉 緑	4. 巻 72
2. 論文標題 動物ナビゲーションの神経基盤	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 生物の科学 遺伝	6. 最初と最後の頁 512-518
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 Iwatani Y, Ogawa H, Shidara H, Sakura M, Sato T, Hojo MK, Honma A, Tsurui-Sato K	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） 10.1016/j.cois.2019.02.010	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 T, Iritani R, Sakura M	4. 巻 33
2. 論文標題 Host manipulation by parasites as a cryptic driver of energy flow through food webs	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Current Opinion in Insect Science	6. 最初と最後の頁 69-76
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.cois.2019.02.010	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 佐倉 緑、岡田 龍一	4. 巻 72
2. 論文標題 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	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 生物の科学 遺伝	6. 最初と最後の頁 2-6
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 佐倉 緑	4. 巻 1
2. 論文標題 昆虫の偏光視に基づくナビゲーション	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 アグリバイオ	6. 最初と最後の頁 188-193
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 Ai H, Okada R, Sakura M, Wachtler T, Ikeno H	4. 巻 10
2. 論文標題 Neuroethology of the waggle dance: how followers interact with the waggle dancer and detect spatial information.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Insects	6. 最初と最後の頁 336
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/insects10100336	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 該当する

〔学会発表〕 計19件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Ueno Y, Onishi H, Okada R, Sakura M
2. 発表標題 Bees decide their flight direction based on the polarized-light pattern in the sky.
3. 学会等名 日本比較生理学会第41回東京大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Otani M, Okada R, Sakura M
2. 発表標題 Comparative study of olfactory responses to the oriental orchid flower in Japanese and European honeybees.
3. 学会等名 日本比較生理学会第41回東京大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 上野 由雅, 岡田 龍一, 佐倉 緑
2. 発表標題 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
3. 学会等名 日本動物学会近畿支部研究発表会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Sakura M, Onishi H, Okuyama A, Matoba N, Kobayashi N, Okada R
2. 発表標題 Honeybees choose their way to home using e-vector information from the sky
3. 学会等名 International Congress for Neuroethology 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 松原 伸明, 岡田 龍一, 佐倉 緑
2. 発表標題 フタホシコオロギの視覚情報に基づく場所記憶形成
3. 学会等名 日本動物学会第89回札幌大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小林 樹里, 岡田 龍一, 佐倉 緑
2. 発表標題 ミツバチの嗅覚 - 味覚連合学習におけるオクトパミンの役割
3. 学会等名 日本動物学会第89回札幌大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Matsubara N, Okada R, Sakura M
2. 発表標題 Place memory based on visual information in the cricket <i>Gryllus bimaculatus</i>
3. 学会等名 日本比較生理学会第40回神戸大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Chen X, Okada R, Walter S, Sakura M, Xing Y, Menzel R
2. 発表標題 Life history of navigational exploration and social communication in honeybees
3. 学会等名 13th Goettingen Meeting of the German Neuroscience Society (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松原 伸明, 佐倉 緑
2. 発表標題 フタホシコオロギにおける視覚情報に基づく場所記憶の形成
3. 学会等名 日本動物学会近畿支部研究発表会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐倉 緑、奥山 晶子、的場 なつみ、小林 宜弘、岡田 龍一
2. 発表標題 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
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 佐倉 緑
2. 発表標題 ミツバチはなぜ迷子にならないのか？
3. 学会等名 ミツバチサミット2017（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Matsubara N, Okada R, Sakura M
2. 発表標題 Place memory based on visual information in the cricket <i>Gryllus bimaculatus</i> .
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第39回福岡大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Hojo MK, Shigenobu S, Ishii K, Yamaguchi K, Sakura M, Ozaki M
2. 発表標題 Evolution of odorant receptor gene family in social Hymenoptera.
3. 学会等名 ISOT 2016（国際学会）
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Sakura M, Okuyama A, Matoba N, Kobayashi N, Okada R
2. 発表標題 Honeybees choose their way to home using e-vector information from the sky.
3. 学会等名 第38回日本比較生理生化学会東京大会
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
--	---------------------------	-----------------------	----