

平成 22 年 5 月 31 日現在

研究種目：若手研究(B)  
研究期間：2008～2009  
課題番号：20770055  
研究課題名（和文）昆虫の視覚ナビゲーションにおける空間情報の選択的利用システムの解明  
研究課題名（英文） Selective use of spatial information in insect visual navigation  
研究代表者  
弘中 満太郎 (HIRONAKA MANTARO)  
浜松医科大学・医学部・特任研究員  
研究者番号：70456565

研究成果の概要（和文）：ベニツチカメムシの採餌におけるナビゲーションには、視覚情報が用いられ、キャノピーからコンパスの参照軸としてのギャップを選択することで成し遂げられる。本種は複眼における個眼の配置から、後方に視野としての死角をもつ。この死角に位置する視空間情報の優先順位を低くすることで、ギャップに重み付けをしていることを実証し、動物の空間情報選択システムが感覚情報処理系の制約に強く影響を受けること明らかにした。

研究成果の概要（英文）：Subsocial stinkbug, *Parastrachia japonensis* transports host drupes to its nymph-containing burrow in a wood. In the provisioning excursion, it uses canopy gap for compass reference in its path integration to monitor the directional information, but it has serious problems on this orientation system. The compound eye lacks ommatidia on the caudal side, therefore, the bug has a blind area to its back. The bug could perform the round trip even in an experimental arena with only an artificial round gap entering the blind area. However, when both blind and no-blind gaps were presented, bugs could selectively use a no-blind gap. Thus, I would like to emphasize that the selective use of the spatial information is influenced by the structural limitation of sensory organ of the insect navigators.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	2,200,000	660,000	2,860,000
2009 年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,300,000	990,000	4,290,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：動物生理・行動

キーワード：神経行動

## 1. 研究開始当初の背景

動物が行動を発現するに至る因子は、実世界の物理・化学的構造因子とは異なり、種や個体特有の知覚世界（環世界）によるものである (Uexküll, 1934). 動物は実世界の因子を全て処理することはできず、種特有の感覚器と情報処理系によって情報を選択的に抽出して知覚世界を構築する. ゆえに、「なぜこのように振る舞うのか」という動物行動学の中心命題の理解は、知覚世界を構築する「設計原理」の理解なしには不可能といえる. 動物は複雑な環境にある複数の刺激から、いかにして特定情報を抽出するのか、環世界に基づいて行われる典型的な行動の代表例として、動物のナビゲーション行動を挙げることができる. 昆虫のナビゲーション行動の研究はこれまで「どのような情報を利用しているのか」という興味を中心に研究が進められ、視覚ランドマークや偏光コンパスなど、多彩なキュー (cue; 手がかり) が発見されてきた (Wehner, 1992). しかし近年、行動において複数の情報がどのように動物に扱われ、動物にとっての複数情報の機能は何なのか、という問題 (Shettleworth, 1998) が注目されるようになったことをきっかけに、ナビゲーション行動においても複数情報の「利用」と「選択」に関する報告が出始めてきている (例えば, Knaden and Wehner, 2006). しかし、それらのほとんどの研究では、異種の情報をどう関連付けているかという「利用」の問題が扱われている. そのような現状において、私は、「外環境中からの刺激をいかにして選択的に情報として絞り込むのか」という観点から研究を進め、動物の情報選択システムが感覚情報処理系の制約と適応によって理解できることを提示したいと考えている.

亜社会性カメムシであるベニツチカメムシ *Parastrachia japonensis* の雌親は、林床の落葉の下に造られた巣の幼虫に寄主植物の種子を運搬する. 雌親は複雑な軌跡を描いて地上を探索し、種子を見つけると直線的に巣に定位することができる (Hironaka et al., 2007). この驚異的なナビゲーション行動は昼夜共に観察されるが、特に夜間では、木々の葉が作り出すキャノピー (林冠) の間に開口するギャップ (空隙部) をコンパスの参照軸として方向決定に利用している (Hironaka et al., 2008).

しかし、ヒトには方向情報の抽出がほとんど不可能な複雑なキャノピーのギャップ群から、カメムシがどのように情報を選択しているのかは明らかになっていない. 本研究課題では、キャノピー定位を行うカメムシにお

いて空間情報の選択的利用システムを解明し、昆虫の行動における選択的情報利用システムの本質の理解の端緒となるべき研究を実施した.

## 2. 研究の目的

林内でナビゲーションを行うベニツチカメムシが、複雑なキャノピーのギャップ群からどのように情報を抽出しているのか、という問題を明らかにするために、以下の3つのテーマを中心にすえて、本研究課題を進める.

(1) 新規定位システムであるベニツチカメムシのキャノピー定位の行動学的記載

申請者が報告したベニツチカメムシの夜間の定位は、キャノピー定位 (Hölldbler, 1980) が、夜間に利用されることを動物で初めての直接実証したものであると同時に、キャノピーのギャップをコンパス様に利用するという点で、これまで未知であった全く新しい動物の能力の発見である. 本種のキャノピー定位システムにおいて、①複数のギャップの利用様式及び、②他の定位キューとの階層構造の解明を進める.

(2) 空間情報選択に関係すると予想される感覚器特徴の記載

動物に情報の選択性が推定される場合、その行動を司る感覚器および中枢の情報処理系には、選択性を担う形態的・生理的適応が期待される. 昆虫の複眼には、複眼の部位によって個眼のサイズや内部構造が異なるという現象-部位局在性 (regionalization) - が見られることがある (例えば, Wehrhahn, 1979). ベニツチカメムシは、370個ほどの個眼によって複眼が形成されているが、既に予備的な観察から部位局在性を確認しており、これを定量的に記載する. 同時に複眼の外部形態と内部形態の観察から、視覚情報の受容範囲の構造的制約の存在を明らかにする. これらの観察により、本種の空間情報の選択的利用様式に影響を与える重要な感覚器特徴を明らかにする.

(3) ナビゲーション行動における空間情報の選択的利用様式の行動学的検証

本種がそのキャノピー定位において、無数に存在するギャップ群全体から特定の位置のギャップを選択し、それをコンパスの参照軸としている可能性について行動学的に明らかにする. 複数のギャップが存在した場合には利用されないが、単独で存在した場合にはカメムシが方向情報を抽出できるというギャップが存在することを、定位精度、定位速度などの行動パラメーターから示すと同

時に、それを複眼の特徴と関連づけて理解することで、本種の空間情報の選択システムを明らかにする。

### 3. 研究の方法

#### (1) キャンノピー定位の行動学的記載

複数ギャップの利用様式(①)については、野外に設置した3×3×2メートルの箱形の実験アリーナを用いて夜間に実験を行った。側面及び天井は黒色のプラスチックボードで覆った。サイズの異なるギャップが存在していた場合、どちらかのギャップを選択して利用するのか、両方のギャップの位置関係から方向情報を得るのかを確かめるため、天井には大小2つのギャップを配置した。カメムシを出巢させ、中心部の餌場に到達した時点で、天井を180度回転させ、あるいはその後に鏡面对象となるようにギャップの位置を変化させ、カメムシの帰巢方向を測定した。

また、本種が用いると予想される偏光コンパスや化学的マーキングという別の定位キューとギャップとの情報処理上の階層性を明らかにする実験を行った(②)。この実験は、1つだけギャップを開口させた箱形の实验アリーナにおいて昼間に行った。偏光及び化学的マーキングが示す定位方向を、ギャップが示す方向とは異なった方向に設定するコンフリクト実験により、カメムシがどちらの方向に定位するかを調べた。

#### (2) 感覚器特徴の記載

本種のギャップ検出及びその情報処理に特に重要と考えられた複眼の視野に関して解析した。複眼を走査型電子顕微鏡にて観察し、複眼の外部形態とレンズの配置を観察した。また、光学顕微鏡及び透過型電子顕微鏡の観察により、個眼の内部構造を観察した。同時に、複眼の水平断面(赤道面)、垂直断

面及び矢状断面で個眼の光軸を測定し、それぞれの最外縁の個眼が向く方向から、複眼の視野を推定した。

#### (3) 選択的利用様式の行動学的検証

地平線近くに配置された同じサイズの2つのギャップを、カメムシが片方を重み付けすることで選択的に利用する可能性を検証した。実験には直径4メートルのドームテントを用いた。テントを暗幕で覆い、暗幕を円形に切り抜くことでギャップを提示した(図1A)。ドームテントの中心部に餌場を配置し、巣を北側に配置した。この餌場-巣軸上と、餌場-巣軸に直交する軸上にギャップを配置した(図1B)。餌場-巣軸上のギャップ(CとD)は、後方に死角が存在するという本種の複眼の特性から、帰巢時もしくは出巢時に振り返らなければ見えなくなり、餌場-巣軸に直交する軸上のギャップ(AとB)は、出巢及び帰巢時共に通常の定位状態においては死角に入らないギャップに相当する。

この実験アリーナにおいて、夜間、それぞれ単一のギャップで帰巢できるかどうかを確かめた。その後、死角に入るギャップと入らないギャップの2つが開口している状態で帰巢できるかを確かめた。最後に、2つのギャップを開口した状態で出巢させ、それぞれのギャップを1つだけ閉鎖した状態で帰巢させる実験を行い、カメムシがどの方向に定位するかを測定した。

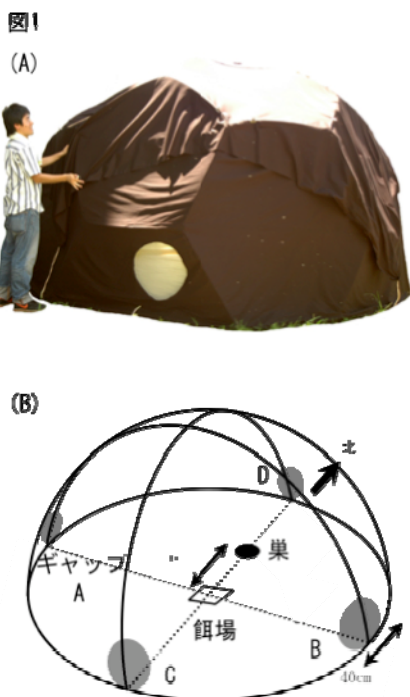
### 4. 研究成果

本研究課題では、キャンノピー定位の情報利用に関する(1)～(3)の3つのテーマについて、以下のような主な成果を得た。

#### (1) キャンノピー定位の行動学的記載

複数ギャップの利用①: 大小2つのギャップを天井に開口させた実験アリーナにおいて、カメムシは餌場に到達して種子を得た後、正確に巣へ定位した。餌場に到達した際に天井を180度回転させた場合、カメムシは巣とは180度反対の方向へ定位した。一方、カメムシが餌場に到達した際に180度回転させ、さらにギャップの位置関係が鏡面对称になるように天井を反転させた場合、カメムシはランダムに定位した。これらの結果は、ベニツチカメムシは大小2つのギャップの位置関係を識別でき、複雑なギャップの空間配置から方向情報を抽出する能力があることを明らかにしたものである。

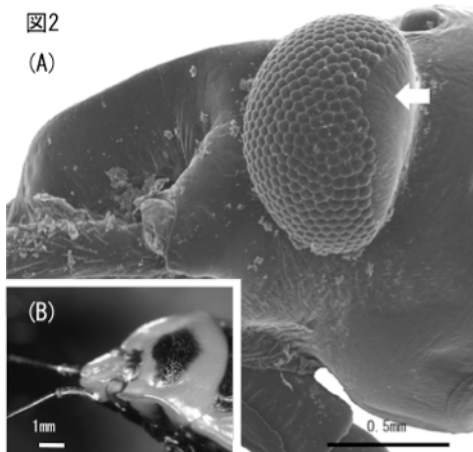
他の定位キューとの階層性②: ギャップから青空が見える条件で出巢させ、餌場に到達した際に天井を90度回転させた。青空がもつ偏光情報とギャップが示す方向をコンフリクトさせたところ、カメムシはギャップの移動に合わせて定位方向を90度シフトさせた。また、ギャップを利用している場合、帰巢ベクトルが100%を示している帰巢開始直



後のカメムシに、0%ベクトルを示す化学的マーキングを提示することで、2つの定位情報をコンフリクトさせたところ、カメムシは化学的マーキングを優先した。

### (2) 感覚器特徴の記載

本種の複眼は体側に半球状に張り出している。複眼の表面には丸みを帯びたレンズをもつ約370個の個眼が観察された。しかし、張り出した前胸背により隠れてしまう複眼の後方には、レンズが観察されず、個眼が存在しないことが観察された(図2A矢印)。水平断面、垂直断面及び矢状断面について、最外縁の個眼の光軸から推定したところ、上方に関しては30度ほどの範囲が両眼視できるが、前方、後方、下方は両眼視できないことが明らかになった。特に後方には個眼が存在しないため、後方の水平断面の約100度、矢状断面の約70度が死角と考えられた。本種の頭部は左右にほとんど向きを変えることができないことから、振り返るなど体軸を変化させることなしに後方を見ることはできないと推定された。



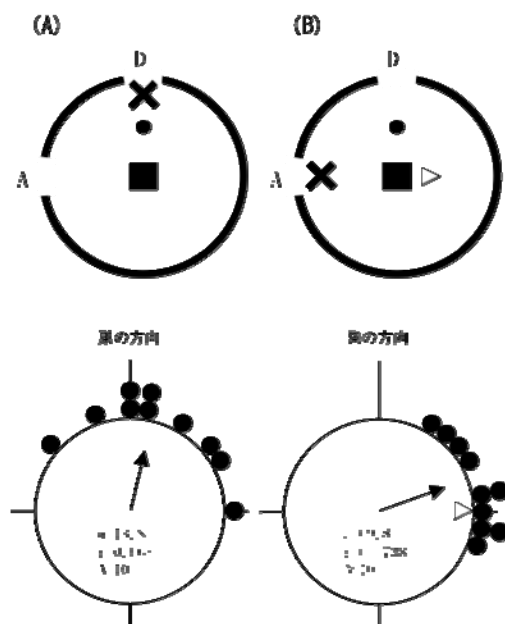
### (3) 選択的利用様式の行動学的検証

視野の後方に存在する死角のため、本種は天空半球上の地平線上に近い場所に位置する特定のギャップを検出しにくい。すなわち、餌場と巣を往復するカメムシは、餌場-巣軸上にある地表に近いギャップが死角に入り一時的に見ることができないと考えられた。この死角と関連したギャップの情報上の特性が、ギャップの選択的な利用に関係しているかどうか確かめた。

地平線上に1つのギャップを提示した場合、帰巣あるいは出巣時に死角に入るような位置にあるギャップでもカメムシは利用することができ、正確に巣へ定位した。また、死角に入るギャップと入らないギャップの2つのギャップを提示した場合、カメムシは同様に正確に定位した。そこで、その2つのギャップを見せながらカメムシを出巣させ、餌場に着いた段階で片方のギャップを閉塞して

帰巣させた。カメムシは死角に入る方のギャップが閉塞されても正確に巣へ定位した(図3A)。一方、死角に入らないギャップが閉塞された場合、カメムシは90度定位方向をシフトさせた(図3B)。これらの結果は、カメムシは2つのギャップが併存した場合、単独でそれぞれを利用できるにも関わらず、ギャップに重み付けをすることにより、一方のギャップを主として利用することがあることを示している。本種のキャノピー定位にみられるギャップの選択的利用は、複眼の死角という感覚器の構造的な制約を反映させたものであることが強く推察される。

図3



ナビゲーターは複雑な環境の中から定位のための適切なキューを選択することでナビゲーションを成し遂げる。特に、太陽や月など一義的に決定されるものではない目印を利用する場合、ナビゲーターは環境中から適切な目印を選択して定位に利用しなければならない。しかし、これまで、定位に適切な目印とは、空間中のどの位置にあるものなのかは十分に明らかになっていないといえなかった。

昆虫のナビゲーションにおいて、空間中のどの位置からキューを利用しているのかを明らかにした研究例は極わずかである。例えば、Fourcassié (1991) は、red wood ant *Formica lugubris* が、巣の近くにある高い木を帰巣の際のランドマークにしていることを報告した。また Fukushi (2001) は、wood ant *Formica japonica* が高い位置の林冠を参照にして定位していることを実験的に明らかにした。さらに最近、Graham & Cheng (2009) は、帰巣するアリの周囲を様々な壁で覆う詳

細な実験によって, desert ant *Melophorus bagoti* が低い位置のランドマークを定位に利用していることを実証した. この Graham & Cheng (2009)らの「昆虫が特定の空間的位置のランドマークを利用する」という発見は, 動物のナビゲーション研究者に, どのような基準でその位置のランドマークを選択するのか, という問題を新たに提示した. そして, 本研究課題で得られた成果は, その問題に対する一つの答えを示したといえる.

本研究課題では, キヤノピーギャップをコンパスの参照軸として利用するベニツチカメムシが特定の位置のギャップを選択することを明らかにした. ギャップが単独で存在する場合, カメムシはいずれの位置のギャップを利用しても正確に帰巢し, その定位精度は変わらなかった. しかし, 2つのギャップを選択させた場合, カメムシは死角に入らないギャップを選んだ. 正確に帰巢できることから, カメムシは死角に入るギャップからさえも正確な方向情報を得ることができる. しかし, それらの条件におかれたカメムシは, 出巢時や帰巢時に頻繁に立ち止まり, ギャップを振り返るような行動を示した. これは死角に入るギャップが死角に入らないギャップよりも情報として不安定であることを強く示唆している. 死角に入るギャップの情報処理は, ゆえにコストがかかる. すなわち, ベニツチカメムシは1つにはギャップの選択基準を情報の安定性に置いていると考えられる.

ナビゲーターは複数のシステムやキューを階層的に利用する. 階層性を生み出す要因としても安定性が重要視されている (Shettleworth, 1998). 時空間的な安定性の変化を生み出す要因として, 我々はこれまで, 外部環境変化に注目してきた. 例えば, 太陽は雲によって隠されると利用できないが, 空の偏光は利用できる. サバクアリはこの機能上の違いにより偏光を太陽より優先すると考えられる (Wehner & Müller, 2006). しかし, 本研究結果は, 動物が自己誘導的に生み出す情報の安定性の違いも, 情報の選択に重要な役割を果たしていることを示している. 我々は, 今後, キューの選択や行動システムの決定において, 安定性の違いを何が生み出すのかという視点を持たなければならないだろう.

#### 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4件)

1. Mukai H., M. Hironaka, N. Baba, T. Yanagi, K. Inadomi, L. Filippi and S. Nomakuchi: Maternal-care behaviour in *Adomerus*

*variegatus* (Hemiptera: Cydnidae). The Canadian Entomologist, 査読有り, 142, 2010, 52-56

2. 弘中満太郎, 針山孝彦: 昆虫の視覚定位行動とその人工光による変化. 日本応用動物昆虫学会誌, 査読有り, 53, 2009, 135-145
3. Filippi, L., N. Baba, K. Inadomi, T. Yanagi, M. Hironaka, and S. Nomakuchi: Pre- and post-hatch trophic egg production in the subsocial burrower bug, *Canthophorus niveimarginatus* (Heteroptera: Cydnidae). Naturwissenschaften, 査読有り, 96, 2009, 201-211
4. 弘中満太郎: 昆虫のナビゲーション戦略を支える記憶. 比較生理生化学, 査読有り, 25, 2008, 58-67

[学会発表] (計6件)

1. 弘中満太郎, 稲富弘一, 藤條純夫, 針山孝彦: 見えやすい情報に重み付けする: 複眼の構造的制約とキューの優位性. 日本動物学会第80回大会, 2009年9月17日, 静岡県コンベンションアーツセンターグランシップ, 静岡
2. 弘中満太郎, 稲富弘一, 藤條純夫, 針山孝彦: ベニツチカメムシの複眼の構造的制約はランドマークの優位性を決定する. 第53回日本応用動物昆虫学会大会, 2009年3月29日, 北海道大学, 札幌
3. 弘中満太郎, 馬場成実, 堀口弘子, 針山孝彦: 遠くに営巣したカメムシはナビゲーションが上手い-営巣位置と定位能力の相関-. 日本動物学会第79回大会, 2008年9月7日, 福岡大学, 福岡
4. Hironaka, M and T. Hariyama: Canopy orientation in the nocturnal foraging excursion of the subsocial bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae). The Second International Conference on Invertebrate Vision, 2008. Aug 3, Bäckaskog Castle, Sweden

[図書] (計2件)

1. 弘中満太郎: 共立出版, 動物の生き残り術: 行動とそのしくみ. 2009, 183-200
2. 弘中満太郎: エヌ・ティー・エス, 昆虫ミメティックス, 2008, 494-503

#### 6. 研究組織

##### (1) 研究代表者

弘中 満太郎 (HIRONAKA MANTARO)  
浜松医科大学・医学部・特任研究員  
研究者番号: 70456565

(2)研究分担者  
なし

(3)連携研究者  
なし