

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 5月27日現在

機関番号：14501

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2010～2012

課題番号：22770064

研究課題名（和文） 昆虫の偏光視の時間補償を司る神経機構の解明

研究課題名（英文） Time-compensation mechanism for polarization vision in insects

研究代表者

佐倉 緑（SAKURA MIDORI）

神戸大学・大学院理学研究科・講師

研究者番号：60421989

研究成果の概要（和文）：昆虫は天空の偏光パターンをナビゲーションに利用するが、太陽高度によって変化する偏光情報の時間補償のしくみは明らかでない。本研究では、コオロギ脳内の偏光感受性ニューロンの応答を長時間記録することにより、時刻によってe-ベクトル変化に対する応答の振幅が変化することを明らかとした。これは偏光視システムが体内時計の制御下にあり、偏光を利用したナビゲーション行動の時間補償に寄与することを示唆している。

研究成果の概要（英文）：Many insects use polarization pattern of the sky for orientation or navigation. Polarization pattern of the sky changes depending on solar elevation, i. e. time of the day, but it is still unclear how the nervous system compensates the time effect of the polarized light cue from the sky. In this study, long-time recording of neural responses of the polarization-sensitive neurons in the cricket brain were performed, and a diurnal change of the response amplitude with respect to the e-vector rotation was observed. This result suggests that the polarization vision system in insect is controlled by the biological clocks.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2011年度	900,000	270,000	1,170,000
2012年度	900,000	270,000	1,170,000
年度			
年度			
総計	3,200,000	960,000	4,160,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、動物生理・行動

キーワード：ナビゲーション・太陽コンパス・e-ベクトル・昆虫

1. 研究開始当初の背景

多くの動物は優れたナビゲーション能力を持つ。ナビゲーションに必要な空間の脳内表現、つまり脳内地図の作成には、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が、その神経機構に関しては未だ解明されていない。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。経路積算を実現するためには、

自らの動く方角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から、また距離をオプティックフローや歩数から検出していると考えられている。

コオロギは、昆虫が方角を知るために利用している偏光視の研究によく利用されているモデル動物の一つである。これまでに、複眼の背側の領域 (dorsal rim area: DRA) にある偏光を検出するために特化した視細胞や、視髄にある偏光感受性ニューロン (polarization opponent interneuron: POL ニューロン) について、電気生理学および形態学的に詳細な報告がなされている。また、特定の e-ベクトルを持つ偏光に対して定位する polarotaxis を利用した行動学的研究により、種々の偏光条件に対する行動出力も解析されている。一方、脳の高次中枢における偏光情報処理機構は長年の謎であったが、申請者は脳の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。これらのニューロンはその反応特性から、ラットの subculum に存在する特定の方角を向いた時のみ発火する head-direction cell と同様、コンパスの働きをするものではないかと考えられている。このことは、脊椎動物と無脊椎動物が鍵刺激は異なるものの、ナビゲーションを実現する類似の神経設計を持つことを示唆している。

昆虫の偏光視システムを解明するための最も重要な要素として、時間補償の問題があげられる。天空の偏光パターンは太陽の高度によって時々刻々と変化する。そのため、長時間にわたるナビゲーションを可能にするためには、時刻による e-ベクトルの変化を補償する必要があるが、これを実現する機構はまだ明らかになっていない。偏光視の神経機構に関する時間補償の謎を解明するためには、脳内ニューロンからの長時間記録が不可欠である。そこで本研究では、偏光視の脳内情報処理機構の知見が豊富なコオロギを用いて、偏光感受性ニューロンの神経応答の長時間記録により、偏光視の時間補償システムを解明することを目指した。

2. 研究の目的

昆虫の偏光視システムは、天空の偏光パターンを利用するというその機能のため、時間補償の問題を解決しなければならない宿命にある。しかしながら、これまでの偏光視に関する電気生理学的研究は細胞内記録によるニューロンの記載が主であり、この問題に直接答えるような試みはなされてこなかった。そこで本研究では、長時間の記録が可能な細胞外記録を用いてこの問題に取り組む。

偏光感受性ニューロンの e-ベクトル方向に対する応答が、天空の偏光パターンの変化に対してどのように時間補償されているのかを明らかにするため、コオロギの視髄の偏光感受性ニューロンからの細胞外記録により、これらのニューロンの反応の長時間におよぶ時間変化を調べる。具体的には、偏光刺激に対する発火率や、反応のピークを示す e-ベクトル方向の時間変化を調べることにより、偏光視のシステムが、時刻の変化に合わせ e-ベクトル方向や偏光度のコーディングをどのように対応させているのかを解明することを目的とする。

また、神経系における時間補償システムの解明に加えて、神経系の最終出力である偏光視に基づく行動において、時間補償がどの程度重要な意味を持つのかを調べるため、採餌の際に比較的長時間に渡るナビゲーションを必要とするミツバチを用いて、ナビゲーション行動中のミツバチが天空からの偏光情報に対してどのように反応するのか、またその行動が時刻によって影響を受けるのかどうかについても調べることにした。まずは、実験室内で採餌飛行を再現するため、拘束状態のミツバチを長時間飛行させるフライトシミュレータを構築し、上方からの偏光刺激に対する飛行行動の変化を詳細に記述することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 視髄の偏光感受性ニューロンからの細胞外記録



図1 POL ニューロンの形態

これまでに、視覚の一次中枢である視葉のうち視髄 (図1: Me) において複眼から偏光の e-ベクトル情報を受け取る 2 次ニューロンが同定されている (図1, POL ニューロン)。そこで、拘束状態のコオロギを用い、この POL ニューロンから長時間にわたる細胞外記録を行ない、種々の e-ベクトル方向の偏光刺激に対する応答が時刻によりどのように変化するかを解析した。このニューロン群は左右の視髄に枝を持つ特徴的な形態を持っているため、入力部位とは反対側の視柄断端から吸引ガラス電極により細胞外の記録ユニットを得ることができる。これまでの研究から、POL ニューロンに類似した左右の視葉をつなぐ形態を持つ概日リズムに関与するニューロン群において、吸引電極を用いた長時間記

録の報告があるため、本研究でも同様の手法を用いることによりPOLニューロンからの記録を行う。また、POLニューロンは回転するe-ベクトルの刺激に対して強い応答を示すことや、最大応答を示すe-ベクトル方向が3方向に限られていること、刺激の偏光度に比例して応答が変化することなど、その応答特性が詳細に調べられているので、吸引電極を用いた多ユニット記録からPOLニューロンからの記録ユニットを分離することは比較的容易である。

(2) 偏光刺激下での採餌飛行行動の解析

コンピューターモニタの上にミツバチを吊るすことで、飛行しているミツバチの下から視覚刺激を与えるフライトシミュレータを構築する(図2)。モニタにはミツバチに飛行運動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、ミツバチの長時間飛行を実現するため、ミツバチの前方からは風刺激を与えた。フライトシミュレータ内での疑似飛行中に偏光板を人為的に回転させe-ベクトルの向きを変えた時の飛行行動を、ミツバチの後方に配置したwebカメラによって撮影した。撮影した映像を用いて、ミツバチ腹部の左右方向への動きを解析することでミツバチの飛行方向を数値化し、e-ベクトル変化との相関関係を解析した。偏光板は 1.8° /秒の速度で時計回りおよび反時計回りに回転させ、非回転の状態と比較した。

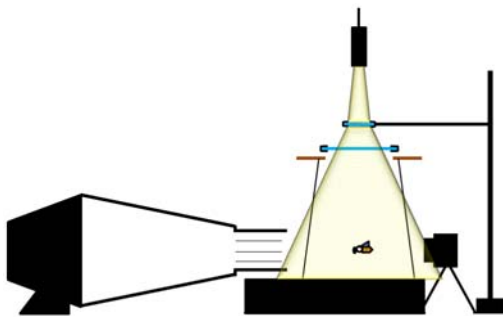


図2 フライトシミュレータの模式図

4. 研究成果

(1) 視髄の偏光感受性ニューロンからの細胞外記録

偏光視の一次中枢である視葉の一部の視髄に存在する偏光感受性ニューロン(POLニューロン)からの長時間記録を試みた。吸引電極による多ユニット記録から偏光刺激に対する応答を解析することにより、POLニューロンの記録ユニットを単離した。これらのユニットの応答を長時間記録したところ、主観的時刻によりe-ベクトル変化に対して応

答の振幅が変化することが明らかとなった。このことは偏光視システムが体内時計の制御下にあることを示しており、偏光視の時間補償の仕組みを明らかにする上で、重要な発見である。今後、POLニューロンと体内時計との関係を電気生理学的、薬理的に詳細に調べることで、時間補償のさらなる解明を目指したい。また、今回用いた神経活動の長時間記録の方法を脳の他の部位にも応用することで、より高次のレベルで偏光パターンの日中変化を補償する仕組みを明らかにできると考えている。

(2) 偏光刺激下での採餌飛行行動の解析

フライトシミュレータ内に拘束したミツバチは、飛翔する際に上方からの偏光刺激に応答して飛行方向を変化させた。腹部の左右方向への動きを詳細に解析し、上方からのe-ベクトル方向の変化との相関を調べた結果、ゆっくりと回転するe-ベクトルの偏光刺激を上部から与えると、ミツバチは回転に追従して左右へのターンを繰り返すことが明らかとなった(図3)。このことは、飛行中のミツバチが天空の偏光パターンを利用して「偏光定位」によって自らの飛行方向を調節することを示唆している。

これまで、餌場から巣に戻ってきた巣仲間に餌場の位置を教える8の字ダンスを踊る際、偏光刺激によってダンスの方向を変化させることはよく知られていたが、実際の飛行行動中に偏光情報をどのように利用しているのかについては、まだわからない点が多い。今回の結果は、ミツバチが飛行中に方向を知る手がかりとして偏光のe-ベクトル情報を参照していることを表しており、ナビゲーション行動における偏光視の役割を知る上で大きな意味がある。今後は、定位するe-ベクトル方向と採餌経験との関連やその時間変化についてさらに解析することで、学習に基づいて発現するナビゲーション行動における偏光視の役割やその時間補償の仕組みについて調べていく予定である。

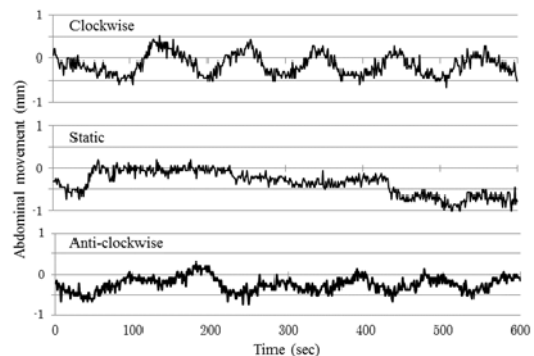


図3 回転する偏光刺激下での飛行方向の変化

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5件)

① Sakura M, Aonuma H, Aggressive behavior in the antennectomized male cricket *Gryllus bimaculatus*, *Journal of Experimental Biology*, 査読有, 2013, 印刷中

② Kidokoro-Kobayashi M, Iwakura M, Fujiwara-Tsujii N, Fujiwara S, Sakura M, Sakamoto H, Higashi S, Hefetz A, Ozaki M, Chemical discrimination and aggressiveness via cuticular hydrocarbons in a supercolony-forming ant, *Formica yessensis*, *PLoS ONE*, 査読有, Vol. 7, 2012, e46840, DOI:10.1371/journal.pone.0046840. Epub2012Oct24.

③ Sakura M, Watanabe T, Aonuma H, Aggressive Behavior of the white-eye mutant crickets *Gryllus bimaculatus*, *Acta Biologica Hungarica*, 査読有, Vol. 63, 2012, pp. 69-74
DOI: 10.1556/ABiol.63.2012.Suppl.2.7.

④ Mizuno T, Sakura M, Ashikaga M, Aonuma H, Chiba R, Ota J, Model of a sensory-behavioral relation mechanism for aggressive behavior in crickets, *Robotics and Autonomous Systems*, 査読有, Vol. 60, 2012, pp. 700-706
DOI: 10.1016/j.robot.2011.11.004

⑤ Sakura M, Okada R, Aonuma H, Evidence for instantaneous e-vector detection in the honeybee using an associative learning paradigm, *Proceedings of the Royal Society B*, 査読有, Vol. 279, 2012, pp. 535-542
DOI: 10.1098/rspb.2011.0929

[学会発表] (計12件)

① 佐倉 緑、昆虫における偏光視の神経メカニズム、Animal 2011: 日本動物心理学会 (第71回)・日本動物行動学会 (第30回)・応用動物行動学会/ 日本家畜管理学会 (2011年度) 合同大会、招待講演、2011年9月8-11日、慶応義塾大学三田キャンパス

② Sakura M, Okada R, Aonuma H, Instantaneous e-vector detection in the honeybee using an associative learning

paradigm, 8th International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry, 2011年5月31日-6月5日, 名古屋国際会議場

③ Sakura M, Okada R, Aonuma H, Associative Learning for the polarized light in the honeybee, The 9th International Congress of Neuroethology (ICN2010), 2010年8月5-6日, Palacio de Congresos Salamanca, Spain

他9件

[図書] (計1件)

① 佐倉 緑 (分担執筆)、行動生物学辞典 (項目: 星座コンパス、太陽コンパス)、東京化学同人、2013年、印刷中

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・講師
研究者番号: 60421989

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし