

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 6 月 10 日現在

機関番号：13802

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2010～2012

課題番号：22770067

研究課題名（和文）昆虫の点光源コンパスの不安定性とその補償としての並行処理

研究課題名（英文）Instability and compensatory processing of a light compass in insects

研究代表者

弘中 満太郎（HIRONAKA MANTARO）

浜松医科大学・医学部・特任助教

研究者番号：70456565

研究成果の概要（和文）：ナビゲーションを行う動物の多くは、太陽コンパスに代表される、点光源を基準として方向を決定する光コンパスを利用する。しかし、点光源コンパスは、コンパスの不安定性に関連する幾つかの問題を内包している。本研究では、亜社会性ツチカメムシ類の採餌ナビゲーションにおいて、コンパス基準の距離、及び障害物による消失という2つの要因が、光コンパスの機能に影響を与えることを明らかにした。そして、この問題を補償するために、カメムシが複数のコンパス基準の並行処理を行っていることを示した。

研究成果の概要（英文）：Most animal navigators use light compasses such as sun compass to perform their navigation. However, the light compass involves several problems that are related to instability. The present study has clarified that two factors, namely “distance to compass reference” and “disappearance by obstacle” influence to the instability of the light compass in the provisioning navigation of subsocial burrower bugs. And the experimental results have shown that these species independently processes multiple compass references in a light compass to compensate for the instability problems.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	2,000,000	600,000	2,600,000
2011年度	700,000	210,000	910,000
2012年度	600,000	180,000	780,000
年度			
年度			
総計	3,300,000	990,000	4,290,000

研究分野：動物行動学

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，定位，経路積算，太陽コンパス，複眼，ツチカメムシ類，亜社会性，視覚

1. 研究開始当初の背景

特定の方向に体軸を定めながら長距離を移動する行動である「ナビゲーション」は、単純な刺激反応系ではなく、複雑かつ階層的なシステムである。例えばサバクアリでは、巣から出て餌を探し、再び巣に帰るといった採餌ナビゲーションにおいて、偏光コンパス、

太陽コンパス、ランドマークを使うだけでなく（Wehner & Wehner 1990）、風（Müller & Wehner 2007）や地面の凹凸（Seidl & Wehner 2006）などの複数のキューを定位のために利用し、それぞれのキューを積み付けて用いる。そのような複雑で精密なシステムを進化させた背景は、一つには、システムが内包す

る機能的制約としての「情報の不安定性」にある、と考えられている (Biegler & Morris 1996). そうであるならば、ナビゲーションを行う動物個体 (ナビゲーター) がどのような不安定性に直面し、それをどう解決しているのか、を理解しなければ、動物のナビゲーションシステムがなぜこのように設計されたのかを知ることは困難である。

これまで動物のナビゲーションの研究者は、なぜ定位できるのか、という定位機構の解明を目指して研究を進め、昆虫を含めた動物ナビゲーター全般において、定位機構の理解は著しく進んだ。それらの研究成果をもとにして、本研究課題では、「あるナビゲーションシステムがなぜ進化的に設計されたのか」を理解する目的で、動物のナビゲーションシステムのもつ機能的制約と、その解決方法として進化したと想定される補償機構を明らかにすることを目指した。

2. 研究の目的

ナビゲーションにおいて、そのシステムが不安定性を生み出す現象については、サバクアリにおける経路積算の系統的誤差 (Müller & Wehner 1988), マルハナバチにおける速さと正確さのトレードオフ (Chittaka et al. 2003) など、極めて限られた研究例しか存在しない。本研究課題では、太陽等の点光源をコンパス基準とする光コンパス (light compass) に注目し、不安定性を増大させる要因として、「1. コンパス基準 (compass reference) の距離」と、「2. 障害物による一時的消失」の2点について検討した。

「コンパス基準の距離」とは、ナビゲーターとコンパス基準との距離が、動物の移動に伴うコンパス基準の見かけ上の移動に大きく影響を与えることによる問題である。太陽のように無限遠にあるコンパス基準は、動物の移動に伴って見かけ上常に一定して移動するため、コンパスの基準点としてより安定していると考えられる。一方で近距離にあるコンパス基準は、動物の移動に伴って、その方位角やサイズが大きく変化し、安定したコンパスの基準点とは成り難い。

一方、「障害物による一時的消失」は、点光源コンパスでは、その基準が障害物により容易に遮断される状況が生まれるという問題である。動物が移動する過程で、途中まで見えていたコンパス基準が、障害物に一時的に隠れるような状況が生まれた場合、そのナビゲーションの定位精度や速度は大きな影響を受けることが予想され、不安定性が増加すると考えられる。

この予想される2つの機能的制約が、動物のナビゲーションに影響を与えているのか、もし与えているのであればナビゲーターはどのように対処しているのか、について明ら

かにすることを試みた。

3. 研究の方法

ツチカメムシ科 (Cydnidae) に属するフタボシツチカメムシ *Adomerus rotundus* とベニツチカメムシ科 (Parastrachiidae) に属するベニツチカメムシ *Parastrachia japonensis* は、周囲のキャノピー (林冠) に開口しているギャップ (空隙部分) をコンパス基準として利用し、巣と餌場を往復する正確なナビゲーションを成し遂げている。これらの亜社会性ツチカメムシ類の採餌ナビゲーションをモデルとして、以下の4つのテーマについて研究を進めた。

- (1) ナビゲーションシステムの解明
- (2) 障害物による一時的消失の野外調査
- (3) コンパス基準の距離による制約と補償
- (4) コンパス基準の並行処理の検証

(1) ナビゲーションシステムの解明

動物のナビゲーションシステムが内包する不安定性の問題と、その解決方法である補償機構を明らかにする前段階として、フタボシツチカメムシのナビゲーションシステムと、利用されるキューの階層性を明らかにした。本種では、太陽コンパスとキャノピーコンパスを用いた経路積算システムが利用される可能性が考えられた。そこで、野外及び実験室内において採餌軌跡を詳細に観察し、帰巢中のカメムシを移送させて軌跡を観察することで、そのナビゲーションシステムを明らかにした。また、太陽を鏡により反射させる実験と、人工のキャノピーを提示する実験により、本種が利用するコンパス基準を特定した。さらに、太陽コンパスとキャノピーコンパスの定位方向を不一致にすることで、2つのコンパス基準に関する階層性を明らかにした。

(2) 障害物による一時的消失の野外調査

点光源コンパスの機能的制約の一つとして、コンパス基準の障害物による消失に着目し、野外において障害物とコンパス基準との位置関係について調査した。コンパスの基準点となる大型のギャップに影響を及ぼす障害物として、樹木の幹を想定し、ベニツチカメムシの繁殖場所で、どのように樹木が分布するのかを調査した。その後、ベニツチカメムシの出巣と帰巢の採餌軌跡を地表にプロットし、その軌跡上で、一定間隔毎に全天空写真を撮影した。一連の全天空写真から、樹木の幹がギャップをどのように消失させるのかを明らかにした。

(3) コンパス基準の距離による制約と補償

コンパス基準として利用するギャップまでの距離が定位の精度に影響を与えるのか、

また、どのような距離のギャップが選択されるのか、について実験的に検証した。ベニツチカメムシの繁殖場所において、コンパスの基準として利用可能と想定される大型のギャップまでの距離を測定したところ、2mから17mまで距離的に大きなばらつきがあることが明らかになった。そこで、0.5m（近位）と2.5m（遠位）という距離の異なる2つのギャップを開口させた箱型の実験アリーナ（図1）を野外に設置し、その内部でカメムシを餌場に訓練し、コンパスの基準として利用されるギャップと、その際の定位精度を明らかにした。

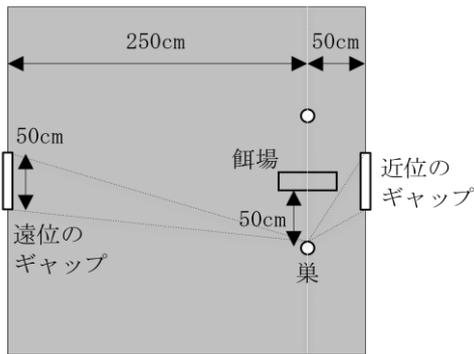


図1 距離の異なるギャップを提示したアリーナ

(4) コンパス基準の並行処理の検証

フタボシツチカメムシやベニツチカメムシのキャノピーコンパスを用いた採餌ナビゲーションでは、複数のキャノピーギャップが周囲に開口していることから、複数のコンパス基準を利用できる状況にある。障害物によるコンパス基準の一時的消失を補償するために、ナビゲーターが複数のコンパス基準を同一システム内で独立に並行処理している可能性を実験的に検証した。

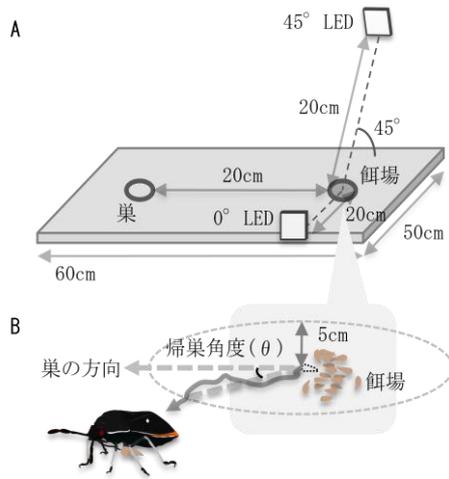


図2 複数光源アリーナ (A) と帰巣角度の測定方法 (B)

フタボシツチカメムシに、(1) で確立した室内の実験系において、採餌ナビゲーションを行わせた。図2で示したような実験アリーナに、コンパスの基準点として高度が異なる2つのLED光源（仰角45度と仰角0度）を設置し、それぞれのLEDをカメムシが出巣後に移動・消失させた。その後、帰巣角度を測定することで、カメムシがそれぞれの光源を独立して並行処理しているかどうかを明らかにした。

4. 研究成果

(1) ナビゲーションシステムの解明

フタボシツチカメムシの雌親は、採餌のために巣を出た後、曲がりくねった軌跡を描いて地表のシソ科植物の種子を探索した。餌場で種子を発見した後に、カメムシは巣の方向に定位し、直線的に帰巣した。帰巣直前、及び帰巣途中のカメムシを、人為的に別の地点に移送した場合、移送後の帰巣軌跡は、移送する前に予想される帰巣軌跡と平行移動したことから、何らかのコンパスを利用した経路積算システムを利用していることが明らかになった。

周囲に視覚的目標のない屋外で、帰巣中のカメムシに対して、太陽の位置を鏡で反転させた場合、カメムシは直ぐに180度方向転換を開始したことから、本種は太陽をコンパス基準として利用できることがわかった。一方、太陽の見えない曇天時に、実験アリーナ上にキャノピーギャップを模した人工的な覆いを提示した場合でも、正確に巣に定位することができた。このギャップの位置を帰巣するカメムシに対して180度転向させた場合、帰巣角度もまた180度転向したことから、キャノピーギャップを基準とするキャノピーコンパスを利用できることが明らかになった。太陽と人工ギャップの両方のコンパス基準がそれぞれ反対の定位方向を示すように不一致な状態にした場合、カメムシはギャップの基準を優先させた。これらの情報をもとに、

(4) の複数のコンパス基準の並行処理の検証のための実験系を確立した。

(2) 障害物による一時的消失の野外調査

ベニツチカメムシの採餌ナビゲーションが行われる繁殖場所には、多数の樹木が林立していた。カメムシの採餌軌跡上で撮影した一連の全天空写真から、大型のクスノキやハゼなどの樹木の幹が障害物となりうる状況が、採餌中に頻繁に存在することが明らかになった。特に、カメムシが樹木側面の近傍を横切の際に、特定の位置にあるキャノピーのギャップが一時的に消失したり、再び出現したりすることが確認された。

(3) コンパス基準の距離による制約と補償
コンパス基準としての安定性が異なると予想される近位と遠位の2つのギャップそれぞれを、単独で提示した場合、ベニツチカメムシはどちらのギャップでも巣へ定位できた。しかし、その帰巣角度のばらつきは、遠位のギャップに比べて近位のギャップで大きくなり、遠位のギャップを利用することで、正確な定位が可能になることが示唆された。両方のギャップを同時に提示した場合には、帰巣角度のばらつきは小さくなり、高い定位精度が観察された。この結果は、本種のキャノピーコンパスでは、ギャップまで距離が定位精度に影響することを示している。

遠位と近位の両方のギャップを提示し、帰巣途中でどちらか一方を閉鎖した場合も、カメムシは巣へ帰巣できた。定位精度が高い遠位のギャップを閉鎖した場合にも、カメムシは近位のギャップを利用して帰巣できた。途中で片方を閉鎖しても帰巣できるというこの結果は、2つのギャップを関連づけていないことを意味しており、カメムシがそれぞれのギャップを独立したコンパス基準として並行処理 (parallel processing) している可能性が強く示唆された。

(4) コンパス基準の並行処理の検証

高度差のある2つのLEDを点灯した実験アリーナにおいて、フタバシツチカメムシは正確な出巣と帰巣のナビゲーションを示した。帰巣直前に、2つのLEDの位置を逆転させると、カメムシは巣とは反対方向に定位したことから、2つの光源の高度の違いを弁別していることが示唆された。帰巣直前及び帰巣途中で、点灯していたLEDの片側を消したところ、消灯に影響を受けることなく、残りのLEDのみが点灯した状態で巣へ正確に定位することができた。さらに、帰巣直前に片側を消してすぐに、点灯中のLEDの位置を180度反対になるように入れ替えたところ、カメムシは巣とは反対方向に定位した。これらの結果は、フタバシツチカメムシが2つのLEDを、それぞれ独立に、同時に、かつ出巣時からあらかじめコンパスの基準として処理していることを示しており、複数のコンパス基準をカメムシが並行処理している可能性が強く示唆された。

以上の結果は、点光源コンパスを用いてナビゲーションを行う動物が、「コンパス基準の距離」と「障害物による一時的消失」という2つの機能的制約に直面していることを明らかにしたといえる。

複数のキューが存在し、それぞれの情報としての価値が異なる場合、ナビゲーターは価値の高い情報を優先的に利用すると考えられる。これは、本研究においても、価値が低

いと考えられる近位のギャップと高いと考えられる遠位のギャップを同時に提示した場合の定位精度が、遠位のギャップのみを提示した場合の精度と同じであったという(3)の実験からも支持される。しかし、両者が利用できる場合でさえ、ベニツチカメムシは価値の低い近位のギャップの情報を遮断してしまうことなく、同時並行的に情報処理をしていることが示唆された。これは、コンパス基準が一時的に消失する環境に対応するための、これまで知られていない補償機構であると考えられる。

コンパス基準の一時的消失については、数多くの研究者が議論してきたように、異なるナビゲーションシステムによるバックアップという補償が考えられてきた。サバクアリの一種が、太陽と空の偏光から得られる方向情報を並行的に処理するのは、太陽コンパスという1つのシステムが不安定性に曝されても、偏光コンパスという別のシステムで補完するためといえる (Wehner 1989)。

一方、本研究で明らかにしたのは、点光源コンパスにおいて複数のコンパス基準を並行的に処理するというシステムである。動物のナビゲーションにおいて、同一コンパスにおける並行処理は、これまで報告されていない。これは一つには、点光源コンパスシステムの場合は、太陽や月など、ある時間断面においては基準となる目標が単一しか存在しないため、並行処理はそもそも不可能であると考えられてきたことにも一因がある。近年、森の中でキャノピーのギャップを点光源としてコンパスに利用するカメムシが報告されたことで (Hironaka et al. 2008)、点光源コンパスにおける複数のコンパス基準の並行処理が行われている可能性が浮上した。キャノピーコンパスで基準とされるギャップは、動物の周囲に無数に存在すると同時に、木々の幹により移動中に頻繁に一時的な消失状態になる。つまり、ギャップを利用した点光源コンパスは、他の太陽や月などのコンパス基準に比べて、ある時間スケールではより不安定性が高い。この問題を解決するため、亜社会性のツチカメムシ類は、同一コンパス内での複数のコンパス基準の並行処理という補償機構を獲得したのかもしれない。

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)

[学会発表] (計4件)

① Hironaka M, Baba N, Hariyama T. Use of multiple compass references in path integration of the subsocial burrower bug, *Adomerus rotundus*. XXIV International Congress of Entomology, 2012年8月23日,

EXCO (Daegu) Korea

②弘中満太郎, 馬場成実, 針山孝彦, 昆虫におけるコンパス情報の並行処理システムの発見, Animal2011 (日本動物行動学会第30回大会), 2011年9月8日, 慶応義塾大学三田キャンパス (東京都)

③山濱由美, 弘中満太郎, 針山孝彦, チャバネアオカメムシの視覚定位行動と複眼の構造, 日本動物学会第81回大会, 2010年9月23日, 東京大学 (東京都)

④弘中満太郎, 馬場成実, 針山孝彦, 草原のキノビー定位: フタボシツチカメムシのナビゲーションシステム, 日本動物行動学会第29回大会, 2010年11月19日, 沖縄県男女共同参画センター (沖縄県)

[図書] (計1件)

①弘中満太郎, 共立出版, 研究者が教える動物飼育 第2巻, 2012, 79-84

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・特任助教
研究者番号: 70456565