

平成 21 年 5 月 21 日現在

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2007～2008

課題番号：19570071

研究課題名（和文）対象物までの距離を測る昆虫の視覚神経機構の神経解剖学的、
神経生理学的基礎研究課題名（英文）Neuroanatomical and neurophysiological basis of the visual mechanism
for distance estimation in insects

研究代表者 藤 義博（TOH YOSHIHIRO）

九州大学・大学院理学研究院・名誉教授

研究者番号：60037265

研究成果の概要：

本研究は昆虫を対象として、視覚的に距離を推測する仕組みを調べた。ハンミョウ幼虫の単眼視覚系では、距離に特異的に応答するニューロンを生理学的、形態学的に同定した。さらに、光学的方法で遠近識別の仕組みを調べ、新しい距離計測の仕組みを提唱した。ハンミョウ成虫の複眼視覚系では、俯角による距離識別の仕組みを提唱し、これを定性的に検証した。カマキリの複眼視覚系では、ニューロン構築を調べ距離特異的応答を記録した。スズメガ科のホシホウジャクでは、解像度が低いとされる重複像眼が距離検出に不可欠な高分解能を獲得する仕組みを形態学的に調べた。

交付額：

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	2,300,000	690,000	2,990,000
2009 年度	1,200,000	360,000	1,560,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・動物生理・科学

キーワード：(1) 昆虫 (2) 視覚 (3) 距離感受性 (4) 神経生理学 (5) 神経解剖学
(6) 複眼 (7) ハンミョウ (8) スズメガ (9) カマキリ

1. 研究開始当初の背景

多くの動物にとって、対象物までの距離を測ることは生死に関わる重要な視覚機能である。被捕食者は敵からの安全距離を測り、捕食者は捕獲可能な距離を測り、餌となる動物に忍び寄る。高速で飛翔する鳥や昆虫、疾走する動物は障害物からの距離を測り、衝突を回避する。さらに、ヒトにとっては、深度知覚は立体把握に不可欠で

ある。

ヒトは無意識のうちに周囲の様々な対象物との距離を測っている。そのなかで、両眼視差がよく知られるが、その有効距離は1m以内と短く、主要な方法ではない。むしろ、ヒトは種々の物体の絶対的サイズを記憶しており、その物体を臨む視角から三角測量で距離を測っている。そのほかにも、複数の仕組みを利用している。他方、眼が固定された昆虫は頭部を左右に動か

し、それにより生じる対象物の網膜像の変位速度で距離を測る。近くの物体の像は速く動き、遠くの物体の像はゆっくりと動く。これは運動視差とよばれる。その他にも、昆虫にも複数の距離識別機構がある。

距離感覚はこのように重要な視覚の属性であるが、その特性形成の神経機構はほとんど解明されていない。ニューロンレベルでの距離検出機構の研究の出発点は、視覚系の構築を明らかにし、距離に特異的に応答する介在ニューロンの同定が不可欠である。しかし、現在までそのようなニューロンが同定された例は少ない。

2. 研究の目的

本研究では、視覚系の構造を解析し、距離感受性視覚介在ニューロンを同定することを目的とした。具体的には、カマキリ、ハンミョウの幼虫と成虫、スズメガ等の昆虫を対象とし、網膜層とそれに続く視葉のニューロン構築を調べ、そのなかで距離特異的に応答するニューロンを同定することを目的とした。

3. 研究の方法

本研究では3種の昆虫（ハンミョウ *Cicindela chinensis* の幼虫と成虫、カマキリ *Tenedora aridifolia*、ホシホウジャク *Macroglossum pyrrhosticta*）を材料とした。これらの昆虫の採餌・採蜜行動は視覚に依存しており、特に獲物・花弁までの距離の測定が不可欠であることが行動観察で示されている。

これら3種の昆虫の4種の視覚系について、以下の方法で研究を進めた。

1) 視覚センサーである眼の細胞構築を電子顕微鏡観察で調べた。

2) 距離感受性ニューロンを同定するためには、視覚情報処理の場である視葉のニューロン構築が明らかにされていることが必要条件である。そのため、視葉のニューロン地図の記載を銀染色、ゴルジ渡銀法で進めた。

3) 昆虫は動く対象物にしか反応しない。従って、距離感受性ニューロンは運動検出ニューロンに属すると考えられる。(ただし、運動検出ニューロンの99%は距離感受性ニューロンではない。)そこで、まず運動検出ニューロンの検索を電気生理学的方法で進めた。さらに、標的の距離を変化させ、特定の距離に選択的に応答するニューロン(距離感受性ニューロン)の検索を行った。

4) 代表者はハンミョウの成虫は対象物への俯角により距離測定とする仮説をたてた。この仮説を野外での行動観察と複眼の視野を測定することで検証した。

4. 研究成果

昆虫の眼には成虫が1対持つ「複眼」と、幼虫が頭部両側に数個ずつ持つ小さな眼、「単眼」に分けられる。複眼は昼行性の種がもつ連立像眼と夜行性の種が持つ重複像眼に分けられる。本研究で対象とした4種の眼は、カマキリとのハンミョウ成虫が連立像眼、スズメガが重複像眼、ハンミョウ幼虫が単眼である。以下に4種の昆虫で得られた成果を要約する。

1) カマキリの複眼視覚系

カマキリは餌となる昆虫を待ち伏せし、前肢(所謂、カマ)の進展距離に獲物が接近するとカマで捕獲する。図1に複眼と視葉を通る頭部水平切片を示している。視覚系は個眼レンズ層、網膜層、4層の視葉で構成される。眼の曲率は前方が大きく、その結果、個眼間角が小さくなり、解像度が高いことを示している。個眼網膜層の情報は、介在ニューロンにより視葉を中枢側に伝えられる。本件急では、視葉に電極を刺入し、距離感受性応答を検索した。その結果、わずか2例であるがそのような記録に成功し、その1例を図2に示している。この記録のニューロンは2cmの距離で左右に振動する図形には応答するが、距離13cmには応答しない。昆虫の複眼視覚系で、このような距離感受性が確認されたのは、国内外で最初である。

図1 カマキリの複眼視覚系

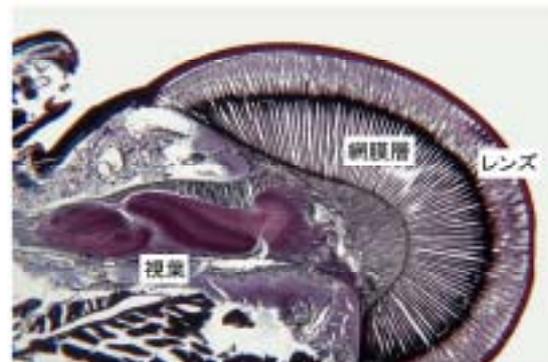
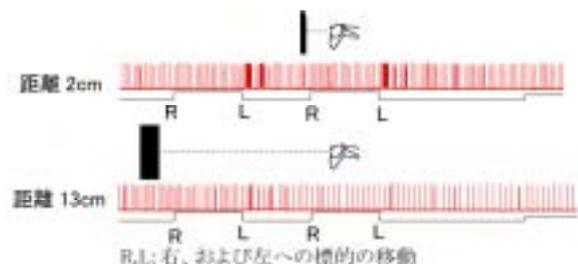


図2 距離2cm(上)、13cm(下)の距離で左右に動く標的に対する視葉ニューロンのスパイク放電



2) ハンミョウの複眼視覚系

ハンミョウの複眼視覚系もカマキリと同様連立像眼であるので、網膜の説明は省略する。ハンミョウは遠くで標的が動くと、これを追尾して捕獲する。追尾可能な距離を測る仕組みを行動実験で調べた。左右の複眼の一方をペイントで覆っても、追尾行動は影響されなかった。さらに、運動視差を利用するための頭部の動きも見られなかった。そのため、運動視差、両眼視差の可能性は排除された。

ハンミョウは体長2cm程度であるが、静止姿勢ではその頭部は1cmの高さにある。頭部と前胸部の間接は厚いくちクラで接し可動性が乏しい。静止姿勢では複眼の高さ、傾斜は常に一定である。ハンミョウはその視野の前方で動く獲物を、高さ1cmから見下ろしていることになる(図3)。遠くのものには俯角が小さく、接近するに従い俯角が増大する。

俯角がある値(図3の臨界俯角)に達すると、「追跡可能な距離まで接近」というメッセージとなり、追跡行動が解発されると仮定した。その距離を臨界距離として図3に表している。

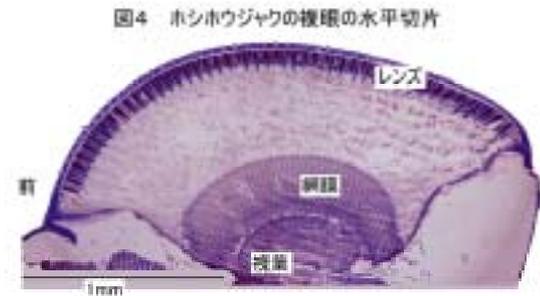
行動実験で、ハンミョウは臨界距離より遠い対象物に対しては追跡することはなかった。対象物の俯角が臨界俯角より小さい場合、ハンミョウにとっては「追跡するには遠すぎる」というメッセージになると考えられた。この仮説は、複眼を部分的に覆うことで定性的に確かめられた。さらに、垂直面で複眼の個眼間角を計測した結果、水平面から下方を臨む領域で解像度が高いことが明らかになった。この組織学的観察は、ハンミョウが対象物を臨む俯角で遠近の識別をする可能性を支持するものであった。



3) スズメガの複眼視覚系

スズメガ科のホシホウジャクは薄暮時に行動し、複眼は感度は高いが、解像度が低い重複像眼である。ホウジャクガはホバリングしながら体長と同じ長さの物を花弁に挿入し、花弁から花弁に迅速に飛翔する。採蜜時には、花弁からの距離を正確に測ることが不可欠である。この仕組みについては、運動視差、両眼視差等の仮説が提唱されている。精巧な採蜜行動のためには高空間分解能、高時間分解能が要求される。本研究ではホシホウジャクの複眼の構築を調べた。図4に複眼の断面像を示しているが、レンズと網膜が大きく離れている。これが重複像眼の特徴で、空間分解能低下の根拠となっている。個眼のレンズは角膜レンズと直下の円錐小体から

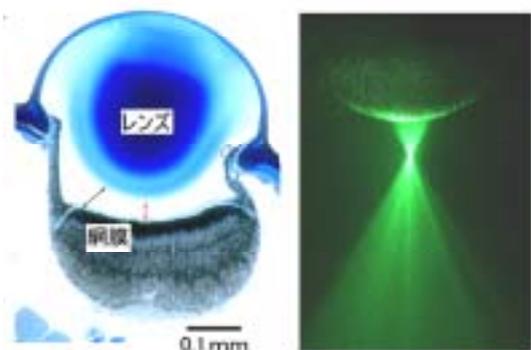
なる。図4の角膜レンズの曲率は、カマキリ(図1)のそれに比べきわめて小さい。この球形の角膜レンズが、直下の円錐小体と組み合わせたり、高解像に寄与することが示唆された。



4) ハンミョウの幼虫の視覚系

ハンミョウの幼虫の視覚系は複眼ではなく6対の単眼からなる。一側の6個の単眼のうち、2個は大きく(300~500 μ m)、残り4個は小さい。幼虫は地面に掘った巣穴に住み待ち伏せをする。小さな昆虫などが接近すると、ジャンプしこれを捕獲する。他方、観察者が巣穴に近づくとも巣穴の奥に逃避する。ジャンプと逃避行動は標的の絶対的サイズと高さ依存して切り替わるが、ここでは高さ(頭部からの距離)について説明する。ジャンプと逃避の切り替えは、換言すると遠近の識別は左右にある4個の大きな単眼のうち1個のみで可能であることを既に報告している。さらに、代表者は単眼視葉内に遠距離感受性ニューロンと近距離感受性ニューロンを同定している。単一の単眼で距離間受精を生じる仕組みとして、単眼レンズの結像面と網膜の位置に注目した。「レンズ光学の基本から対象物の距離に応じてその結像面が前後すること」と「単眼のレンズ-網膜間距離が網膜中心部と周辺部で異なること(図5の赤と青の矢印)から、遠近識別の仕組みを提唱した(図5)。

図5 ハンミョウ幼虫の単眼の縦断像(左)と単眼角膜レンズの焦点面の計測(右)



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6件)

藤義博ハンミョウの視覚行動. 昆虫と自然, 42:13-16 (2007).

Toh, Y. and Okamura, J.-Y.(2007) Morphological and optical properties of the corneal lens and retinal structure in the posterior large stemma of the tiger beetle larva. *Vision Res.* 47: 1756-1768.

Nishiyama, K., Okada, J. and Toh, Y. (2007) Antennal and locomotor responses to attractive and aversive odors in the searching cockroach. *J. Comp. Physiol. A*, 193: 963-971.

Matsuda Y., Koshihara, T., Osaki, T., Suyama, H., Arisaka, F., Toh, Y. and Kawabata, S. (2007) An arthropod cuticular chitin-binding protein endows injured sites with transglutaminase-dependent mesh. *J. Bio. Chem.* 282: 37316-37324.

Yamawaki, Y. and Toh, Y. (2009) Responses of descending neurons to looming stimuli in the praying mantis *Tenodera aridifolia*. *J. Comp. Physiol. A*, 195:253-264.

Okada, J., Morimoto, Y. and Toh, Y. (2009) Antennal motor activity induced by pilocarpine in the American cockroach. *Comp. Physiol. A*, 195: 351-363.

[学会発表](計8件)

藤義博:コガネグモの視覚系の構造. 第78回日本動物学会、2007年9月20~22日、弘前市.

山脇兆史・藤義博:自由行動下カマキリにおける下降性ニューロンの動き刺激への応答. 第78回日本動物学会、2007年9月20~22日、弘前市.

水田省吾・岡田二郎・藤義博:小規模閉鎖空間におけるフタホシコオロギの場所選択. 第78回日本動物学会、2007年9月20~22日、弘前市.

Toh, Y.: Structure of the optic lobe of orb-weavers *Argiope amoena*: localization of cerebral photoreceptors. The 8th Congress of the International Society for Neuroethology (July 22-27, 2007, Vancouver, Canada).

Yamawaki, Y. and Toh, Y.: Responses of praying mantis descending neurons to motion stimuli. The 8th Congress of the International Society for Neuroethology (July 22-27, 2007, Vancouver, Canada).

Okada, J., Nishiyama, K., Morimoto, Y. and Toh, Y. The active antennae of the cockroach: A behavioral and physiological study of the antennal movement, The 8th Congress of the International Society for Neuroethology (July 22-27, 2007, Vancouver, Canada).

倉内敏章・山脇兆史・藤義博・市川敏夫:ゴミムシダマシ蛹の防衛反射行動における刺激受容機構. 第79回日本動物学会、日本動物学会2008年9月7~9日、福岡市.

山脇兆史・藤義博:カマキリ下降性ニューロンの形態と接近刺激への応答. 日本動物学会第79回日本動物学会、2008年9月7~9日、福岡市..

[図書](計1件)

藤義博(共著)昆虫ミメティックス 株式会社エヌ・ティ・エス (2008) 338-346

6. 研究組織

(1)研究代表者

藤義博(TOH YOSHIHIRO)
九州大学・大学院理学研究院・名誉教授
研究者番号:60037265

(2)研究分担者

岡田二郎(OKADA JIRO)
長崎大学・環境科学部・准教授
研究者番号:10254481

山脇兆史(YAMAWAKI YOSIFUMI)
九州大学・大学院理学研究院・助教
研究者番号:80325498