

令和 2 年 6 月 27 日現在

機関番号：37111

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K07446

研究課題名(和文) 社会性昆虫クロオオアリの巣仲間認識機構の神経生物学的研究

研究課題名(英文) Neurobiology of nestmate recognition of social insect ant *Camponotus japonicus*

研究代表者

横張 文男 (Yokohari, Fumio)

福岡大学・理学部・非常勤講師

研究者番号：20117287

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：クロオオアリは同巣の仲間を異巣の仲間から識別することができる。この識別は体表炭化水素(CHC)の巣特異的な濃度組成の違いによる。CHCは18種あり雌特異的な錐状感覚子にある約140本の感覚ニューロン(SN)で受容している。本研究ではCHCに対する個々のSNのインパルス応答を同定して調べた結果、各CHCにはそれぞれ異なる組み合わせのSNが応答していた。異巣のアリのSNは異なるCHC応答スペクトラを示し、同巣のアリでも1か月以上経つとSNの応答スペクトラが変化していた。これはCHCブレンドについての感覚情報が変化したことおよび、これによって巣仲間と非巣仲間が区別できていることを示唆している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

社会性昆虫では同種であっても異なるコロニーの個体に対して不寛容な場合が多い。クロオオアリでも巣仲間と非巣仲間の個体を識別する。その識別には体表炭化水素(CHC)の濃度組成の違いであることが行動実験で示されていたが、そのCHC濃度組成の違いをどのようにクロオオアリが区別しているのかが不明であった。本研究によってCHCを触角の嗅感覚子の感覚ニューロンが匂いとして受容し、CHC組成の違いにより各感覚ニューロンの応答スペクトラが異なることによって巣仲間・非巣仲間を識別していることがわかった。この結果は他の社会性動物の社会性維持の研究や社会性害虫の駆除方法の考案に役立つことが期待できる。

研究成果の概要(英文)：In ants *Camponotus* a difference in colony-specific composition of a set of cuticular hydrocarbons (CHCs) is critical for nestmate recognition. The CHCs are received by female-specific antennal basiconic sensilla. About 140 sensory neurons (SNs) housed in single basiconic sensilla receive colony-specific blends of 18 CHCs. We electrophysiologically recorded responses of single basiconic sensilla to each of 18 CHCs, and identified CHC responses of each SN in single sensilla. Each CHC activated different sets of SNs and each SN was broadly tuned to CHCs. SNs of ants from different colonies exhibited different CHC response spectra. Ants collected one month apart from the same colony also exhibited different CHC response spectra. As the composition ratio of CHCs might change within the same colony, SNs might be affected by the CHC-blend which the ant robed. These results indicate that the peripheral sensory mechanism is critical for discrimination between nestmate and non-nestmate ants.

研究分野：動物生理学

キーワード：電気生理学 化学受容 触角感覚子 体表炭化水素 インパルス応答 クロオオアリ 社会性昆虫 巣仲間識別

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。

1. 研究開始当初の背景

クロオオアリは高度に組織化された社会を形成する真社会性昆虫である。このような社会性昆虫にとって、巣仲間を識別する能力は社会を維持する上で極めて重要である。同巣のアリには、幼虫の世話やグルーミング、栄養交換などの社会行動を示すのに対し、他巣のアリに対しては、攻撃行動や逃避行動などの拒絶的行動を示す (Hölldobler and Wilson, 1990 “The Ants”)。我々の研究グループは、感覚生理学および神経解剖学的手法、更に行動学的手法も駆使して、クロオオアリの巣仲間認識機構について研究してきた。その結果、クロオオアリの雌アリ (女王アリ) と働きアリは異巣のアリに対しては明瞭な攻撃行動を示すのに対し、雄アリは攻撃行動を示さないことを突き止めた。上記のように社会行動に性的二形があることから、我々がカースト毎の触角感覚子の種類と分布を網羅的に調べたところ、巣仲間認識にかかわる錐状感覚子は雌アリ (女王アリと働きアリ) にしかないことを明らかになった (Nakanishi et al., 2009)。さらに巣仲間認識にかかわる錐状感覚子は雌アリ (女王アリと働きアリ) にのみに分布する性的二形は脳構造にも反映されていることが判明した (Nakanishi et al., 2010)。

嗅覚第一次中枢である触角葉は嗅受容ニューロンの軸索と触角葉二次ニューロンとがシナプス連絡する糸球体で構成され、糸球体は匂い情報処理の機能単位である。その糸球体の数が、働きアリと雌アリではおよそ 480 個、雄アリではおよそ 280 個あった。また、働きアリと雌アリでは 7 つの糸球体グループ (T1g-T7g) で構成され、雄アリには T6 糸球体グループは存在せず 6 つの糸球体グループ (T1g-T5g, T7g) で構成されていることが明らかになった。他種のアリでは巣仲間認識に関わる錐状感覚子にある受容細胞が T6 糸球体に特異的に投射することがわかっており (Kelber et al., 2010)、クロオオアリでも触角葉の T6 糸球体は巣仲間認識の一次中枢であると推定できる。触角葉で処理された嗅覚感覚情報は、触角葉投射ニューロンによって前大脳のキノコ体と前運動中枢である前大脳側葉に運ばれる。触角葉の T6 糸球体に樹状突起をもつ投射ニューロンの軸索と T6 糸球体以外に樹状突起をもつ投射ニューロン軸索は、キノコ体傘部と前大脳側葉でも明確に分離した終末領域を持つこともわかった (Nishikawa et al., 2012)。これは、T6 糸球体とそれ以外の糸球体からの情報は、高次中枢である前大脳キノコ体傘部と前大脳側葉でも独立して処理されていることを示している。

アリの体表炭化水素の組成比は巣仲間特異的であり、体表炭化水素が巣仲間 - 非巣仲間を識別する鍵物質であることがわかってきたが、その識別の感覚子レベルの応答の特徴については、次のように相反する報告があった (Ozaki et al., 2005, Sharma et al., 2015)。Ozaki らは、異巣の働きアリの体表炭化水素を錐状感覚子に接触刺激すると強い応答があるのに対し、同巣の働きアリの体表炭化水素では弱い反応しか示さなかったと報告した (Ozaki et al., 2005, Science)。これらの結果から感覚ニューロンが同巣のアリの体表炭化水素には順応を起し反応が弱まり、異巣のアリの体表炭化水素には順応が起こっていないので強く反応しているために、感覚ニューロンの反応の強弱で巣仲

間識別ができると述べている。一方、Sharma らは、同巢と同巢との体表炭化水素を匂いとして錐状感覚子を刺激したところ、その反応の波形全体には若干の違いがあったが反応の大きさには明瞭な差が無かったと報告していた (Sharma et al., 2015)。この結果から Sharma らは中枢内で応答を比較して同巢のアリか異巢のアリかを区別していると考察している。この相違は巢仲間認識機構の解明する上で重大であるため、本研究を計画した。これらの2つの研究では刺激時に同時記録される多数種のインパルスを区別せずに解析しているが、この頃には我々は同時発火する多種類のインパルスを区別する方法を確立し、個々の受容ニューロンを区別して応答特性を調べることが可能になっていた。その結果、クロオオアリの18種類の体表炭化水素化合物それぞれに対する応答特性と、巢仲間および非巢仲間それぞれの体表炭化水素混合物に対する各受容ニューロンの応答特性を個別に調べることが可能である判断し、この研究を始めた。

2. 研究の目的

クロオオアリの体表炭化水素の感覚受容機構を神経生物学的実験によって調べ、クロオオアリの巢仲間認識の神経機構を明らかにすることを目的とする。この研究はクロオオアリだけでなく他の社会性昆虫の社会形成機構の解明に寄与することが期待できる。

3. 研究の方法

共同研究者が合成に成功したクロオオアリの体表炭化水素18種を50°C程度に加熱して揮発させて匂い刺激として錐状感覚子に与えインパルス応答を記録し、インパルス種別に応答特性を明らかにした。具体的には以下の通り。アリの体表炭化水素は揮発性が低く、従来は匂いとしては受容されないとされており、尾崎らの研究 (Ozaki et al., 2005) では、クロオオアリから抽出した体表炭化水素混合物を味物質として扱っていた。しかし、巢仲間認識に関わる触角錐状感覚子の外部構造の特徴から、この感覚子は嗅感覚子であると推測された。行動実験でも攻撃行動が個体間の接触なしでも稀に発現することも観察されていた。そのため、体表炭化水素を匂い刺激として扱うことを次の通り検討した。体表炭化水素刺激に対する応答を調べるには、刺激気流の温度を上げて揮発率を高めることが必要と考え、先ず50~60°C程度に体表炭化水素抽出物を温めて刺激に用いると、異巢のアリからの抽出物には攻撃行動が発現することを、行動実験で確認した。このような予備実験を経て、50°C程度の気流をキャリアとして、50°C程度に加熱した体表炭化水素をこれに混ぜて刺激する装置を開発して、触角錐状感覚子からインパルス応答を記録した。クロオオアリの体表炭化水素は18種からなり、一部の炭化水素は試薬として市販されていたが、市販されていないものは共同研究者に合成していただいていた。

対象とした錐状感覚子に約140個の感覚ニューロンがあり、各体表炭化水素刺激に対して十数個程度の感覚ニューロンからのインパルス応答が同時記録される。このインパルスをその波形の特徴から分類する特注のソフトウェアを用いて仕分けし、それぞれの感覚ニューロンの応答の特徴を調べた。それぞれの感覚子に含まれる感覚ニューロンの応答スペクトルを、ソフトウェアRを用いて統計処理した。

4. 研究成果

真社会性昆虫であるクロオオアリは同巢の仲間を異巢の仲間から区別し、異巢の仲間を排除する。この識別には体表炭化水素化合物 (CHC) の巢特異的な濃度組成の違いが重要であり、この化合物は雌特異的な錐状感覚子によって受容され、その情報は脳の特異的な部域で処理されている。しかしながら、前述したように CHC ブレンドの識別には末梢と中枢のどちらかがおもに関与するかは議論の的になっていた。クロオオアリでは錐状感覚子にある約 140 本の感覚ニューロン (SN) が 18 種の CHC の巢特異的なブレンドを受容しており、CHC 受容の複雑な過程が巢仲間識別の神経機構の理解を難しくしている。従来の研究では感覚子の個々の SN の応答を区別できていなかったが、本研究では 18 種の CHC に対する個々の SN のインパルス応答を同定して、上記の問題解決に挑んだ (図 1)。各 CHC にはそれぞれ異なる組み合わせ SN が応答していた。分析の結果、アリは、応答する SN の組み合わせパターンは CHC の化学構造に基づいている可能性が示された。異巢のアリの SN は異なる CHC 応答スペクトラを示し、同巢のアリでも 1 か月以上経つと応答スペクトラが変化することがわかった。CHC の組成比率は日々変化しているため、アリの体表を覆う CHC ブレンドも変化し、したがって中枢に送られる CHC ブレンドについての感覚情報もそれに伴って変化することも明らかになった。この結果から巢仲間識別のしくみを以下のように考察した。同巢のアリの CHC の濃度組成に対する応答パターンがテンプレートとして中枢内の形成されており、異巢のアリに遭遇した時に受容する CHC に対する応答パターンをテンプレートと比較し、それが同等であれば巢仲間として認識し、異なれば異巢のアリと判断する。CHC の濃度組成はゆっくりと変化しており、1 ヶ月程度で大きく変化し、その合わせてこのテンプレートも変化し、巢仲間識別に利用されている。

現在、以下の論文の投稿準備中である。

Hidehiro Watanabe, Shoji Ogata, Nonoka Noudomi, Kousuke Tateishi, Hiroshi Nishino, Ryosuke Matsubara, Mamiko Ozaki, Fumio Yokohari : Sensory coding of cuticular hydrocarbons for nestmate and non-nestmate discrimination in the ant.

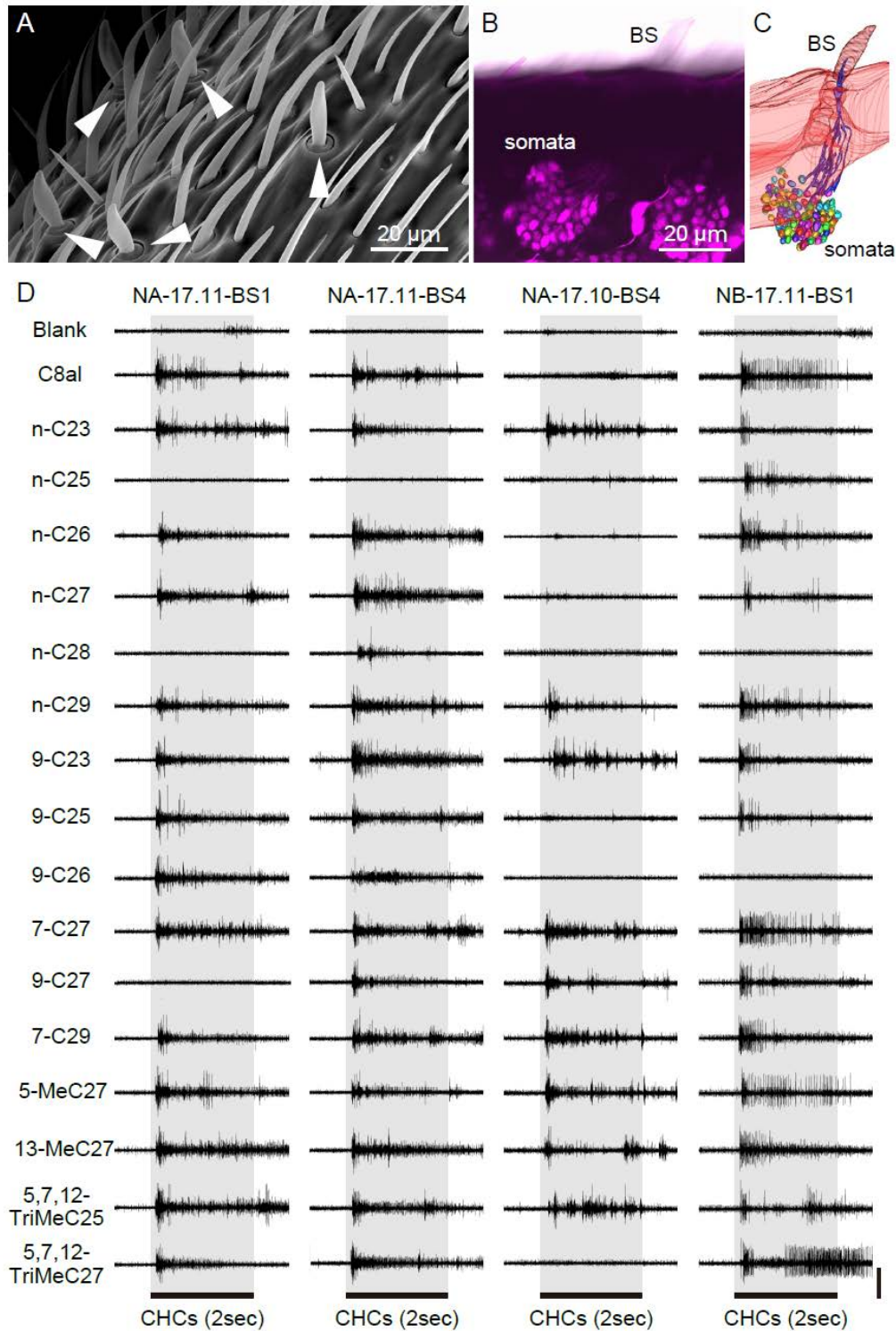


Fig 1 Extracellular recordings from single basiconic sensilla in *C. japonicus*. (A) Basiconic sensilla on the ant antenna. Basiconic sensilla are indicated by arrowheads. (B, C) SNs in a basiconic sensillum. Retrograde staining of antennal afferents (B) and their 3D reconstruction (C) revealed approximately 140 SNs in a single basiconic sensilla. (D) Typical responses of four different basiconic sensilla to tested CHCs. Each basiconic sensillum exhibited “all-or-nothing” responses to tested CHCs. Recorded basiconic sensilla are termed as “colony name (NA, NB or NC) - sampling date (year. month) - sensillum number (BS1-6)”. The 2-sec CHC stimuli are indicated by horizontal bars under electrophysiological traces and gray boxes. Vertical bar = 0.2 mV.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Watanabe Hidehiro, Koike Yukino, Tateishi Kosuke, Domae Mana, Nishino Hiroshi, Yokohari Fumio	4. 巻 526
2. 論文標題 Two types of sensory proliferation patterns underlie the formation of spatially tuned	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology	6. 最初と最後の頁 2683-2705
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） https://doi.org/10.1002/cne.24524	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 Watanabe Hidehiro, Nishino Hiroshi, Mizunami Makoto, Yokohari Fumio	4. 巻 11
2. 論文標題 Two Parallel Olfactory Pathways for Processing General Odors in a Cockroach	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Frontiers in Neural Circuits 32	6. 最初と最後の頁 32
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fncir.2017.00032	査読の有無 有
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 横張文男、渡邊英博	4. 巻 52（9）
2. 論文標題 社会性昆虫クロオオアリの巣仲間認識機構の解明に向けて	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 36-39
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 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 Watanabe H, Nishino H, Mizunami M, Yokohari F.	4. 巻 11
2. 論文標題 Two parallel olfactory pathway for processing general odors in a cockroach	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Frontiers in Neural Circuits	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fncir.2017.00032	査読の有無 有
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 Mizunami M. Nishino H. Yokohari F.	4. 巻 7
2. 論文標題 Status of and Future Research on Thermosensory Processing	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Frontiers in physiology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fphys.2016.00150	査読の有無 有
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 Carle T. Watanabae H. Yamawaki Y. Yokohari F	4. 巻 525
2. 論文標題 Organization of the antennal lobes in the praying mantis (Tenodera aridifolia)	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of comparative neurology	6. 最初と最後の頁 1685-1706
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.24159	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 Takahashi n. Katoh K. Watanabe H. Iwasaki M. Mizunami M. Nishino H.	4. 巻 525
2. 論文標題 Complete idenntifaication of four giant interneurons supplying mushroom body calyces in the cocoroach Periplaneta america	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of comparative neurology	6. 最初と最後の頁 204-230
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.24108	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 Tateishi Kosuke, Nishimura Yukihiro, Sakuma Masayuki, Yokohari Fumio, Watanabe Hidehiro	4. 巻 10
2. 論文標題 Sensory neurons that respond to sex and aggregation pheromones in the nymphal cockroach	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1599-1615
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-58816-8	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 -

〔学会発表〕 計11件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 5件）

1. 発表者名 Watanabe Hidehiro, Ogata Shoji, Noudomi Nonoka, Matsubara Ryosuke, Ozaki Mamiko, Yokohari Fumio
2. 発表標題 Sensory reception of cuticular hydrocarbons for the nestmate and non-nestmate discrimination in the Japanese carpenter ant
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第40回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Haruka Koga, Hidehiro Watanabe, Hiroshi Nishino, Masaru Hojo, Wakako Omura, Takuma Takanashi, Fumio Yokohari
2. 発表標題 Interspecies and intercaste comparisons of antennal lobe constitution in seven species of termite
3. 学会等名 2017 ISCE/APACE (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kousuke Tateishi, Hidehiro Watanabe, Masashi Tanaka, Yukihiro Nishimura, Masayuki Sakuma, and Fumio Yokohari
2. 発表標題 Identification of sex and aggregation pheromone-receptive sensilla in nymphal cockroaches
3. 学会等名 2017 ISCE/APACE (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Haruka Koga, Hidehiro Watanabe, Hiroshi Nishino, Masaru Hojo, Wakako Omura, Takuma Takanashi, Fumio Yokohari
2. 発表標題 Comparative study of antennal lobe glomeruli in seven species of termites
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第39回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kousuke Tateishi, Hidehiro Watanabe, Masashi Tanaka, Yukihiro Nishimura, Masayuki Sakuma, and Fumio Yokohari
2. 発表標題 Antennal sensilla receiving sex and aggregation pheromones on nymphal cockroaches
3. 学会等名 日本比較生理生化学会第39回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 立石康介、渡邊英博、田中真史、西村至央、佐久間正幸、横張文男
2. 発表標題 ワモンゴキブリ幼虫の性および集合フェロモン受容の感覚子の同定とその特徴
3. 学会等名 第62回日本応用動物昆虫学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Watanabe H. Koike Y. Nishino H. Yokohari F.
2. 発表標題 Postembryonic development of sex pheromone-receptive olfactory sensory neurons in the cockroach
3. 学会等名 17th International Symposium on Olfaction and Taste (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Watanabe H. Nishino H. Mizunami U. Yokohari F.
2. 発表標題 Olfactory processing via temporally and spatially segregated parallel pathways in an insect brain
3. 学会等名 Environmental Sensing and Animal Behavior (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Watanabe I. Nishino I. Mizunami U. Yokohari F.
2. 発表標題 Two parallel coding strategies to process general odor in basal insects
3. 学会等名 The joint meeting of the 22nd International Congress of Zoology and the 87th Meeting of the Zoological Society of Japan (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Ogata S. Watanabe H. Ozaki M. Mastubara R. Yokohari F.
2. 発表標題 A novel device for stimulation with refractory CHCs, key substances for nestmate discrimination on antennal receptor I
3. 学会等名 第38回日本比較生理生化学大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 立石康介、横張文男、渡邊英博
2. 発表標題 ワモンゴキブリの後胚発生に伴う嗅覚細胞のフェロモン応答特性の変化
3. 学会等名 日本動物学会第90回大阪大会
4. 発表年 2019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
研究分担者	渡邊 英博 (Watanabe Hirehiro) (90535139)	福岡大学・理学部・助教 (37111)	