

平成 21 年 5 月 8 日現在

研究種目： 基盤研究 (C)
 研究期間： 2006-2008
 課題番号： 18570072
 研究課題名 (和文) 行動補償の神経基盤 -神経系の可塑性についての研究-
 研究課題名 (英文) NEURAL BASIS OF BEHAVIORAL COMPENSATION
 -A STUDY FOR PLASTICITY OF NEURAL NETWORK-
 研究代表者 加納 正道 (KANOU MASAMICHI)
 愛媛大学・大学院理工学研究科・教授
 研究者番号： 80183276

研究成果の概要：

片側尾葉切除後のフタホシコオロギにおける空気流刺激に対する逃避の方向の回復は、自身が歩行することにより生じる自己刺激空気流を手がかりとしている。このような自己刺激が回復に有効に作用するのは片側尾葉切除後 2-6 日の間であることから、行動およびそれを支配する神経系の変化には臨界期 (あるいは感受性期) が存在することが判明した。また、神経系 (巨大介在神経) において切除後 6 日程度で見られる機能変化は、逃避方向の回復と関係している可能性がある。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	2,000,000	0	2,000,000
2007 年度	900,000	270,000	1,170,000
2008 年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
総計	3,600,000	480,000	4,080,000

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： コオロギ、空気流感覚、尾葉、逃避行動、行動補償、可塑性、巨大介在神経

1. 研究開始当初の背景

近年、動物行動の神経基盤を明らかにするため、多くの動物種で定型的行動発現のメカニズムが研究されてきた。その成果の一つとして、“生得的解発機構”の概念の形成があげられる。すなわち、ある「定型的行動」発現のための神経活動のシークエンスがあらかじめ中枢内にプログラムされているということ、そしてそのプログラムが特定の刺激 (鍵刺激) により動作を開始する、というものである。このような考え方にに基づき、これ

までの神経行動学的あるいは行動生理学的な研究は、主に動物の定型的行動とその神経動作との関係を明らかにしてきた。特に多くの無脊椎動物においては、個々の同定可能な神経細胞の活動が特定の行動と関連づけて考えられるようにまでなっている。

全ての動物は、絶えず変化する自然環境のなかでの生存競争を生き抜いている。より高い生存率を獲得するため、それぞれの動物種は様々なそして独自の方策をもっている。そのひとつとして、多様な感覚を用いて周囲の

状況を的確に把握することがあげられる。例えば、コウモリにおける超音波による定位行動や、ある種のヘビに見られる赤外線受容のように、動物はそれぞれの生息環境に適した感覚を特別に発達させることで、その環境内での生存率を上げていることがわかる。しかしながら、自然環境の中では、時としてその感覚器に何らかの損傷を受ける場合がある。損傷を受けた感覚系は周囲の状況を正確に認識できなくなり、事実とは異なる情報を中枢へと伝える。このように間違っただ情報が、最終的に不適切な行動の解発につながる事態も起こりうる。これは、その動物にとって時として致命的でもあり、実際に動物は損傷を受けてからしばらくの間は、そのような危険な状態に曝されることになる。しかしながら、多くの場合において、そのような不適切な行動は次第に正常なものへと修正されていく。これがいわゆる“行動補償”である。多くの動物行動は定型的であり融通のきかない面があるが、このように非常に柔軟な一面ももっている。全ての動物行動は神経系の働きに裏打ちされているため、この様な“行動補償”の根本には神経系の機能変化が存在することは言うまでもない。この様な神経系のもつ柔軟さ、すなわち可塑的性質は学習や記憶をはじめとするさらに高度な神経活動の基盤でもあり、神経系の持つ最も重要な性質の一つである。神経系のこのような性質は理解するには、脊椎動物のみならず、無脊椎動物を含めた研究等、さまざまな方向からのアプローチが必要と考えられる。

2. 研究の目的

本研究は、これまでに申請者らが明らかにしてきた、空気流刺激により解発されるフタホシコオロギの逃避行動のシステムをモデルとして、“行動補償”の基盤となる神経系の機能変化を、行動学的あるいは神経生理学的な手法を用いて明らかにしていくことを目的とした。

申請者はこれまでの研究で、空気流刺激に対するコオロギの逃避行動解発のメカニズムを、行動学および神経生理学的に調査してきた。また、その研究で得られた知見をもとに、感覚除去後のコオロギにおいて実際に行動レベルおよび神経レベルで補償的变化が生じることも明らかにしてきた。特に、行動補償に関与すると思われる特定の機能を持つ神経回路を想定し、その仮説を検証しつつある。また、これまでに片側尾葉切除後のコオロギが空気流刺激に対して示す逃避行動の方向性が回復を示す期間はある程度限

定されていると思われる結果を得ている。もしそれが事実であれば、脊椎動物における刷り込みや両眼視機能の発達における臨界期あるいは感受性期の存在と類似していることから、神経系の可塑的性質における種をこえた共通の特性の一端が現れている可能性がある。すなわち、行動補償を裏付ける神経系の可塑的变化のメカニズムは、多くの動物で共通した部分があると考えられることから、本申請研究で得られる知見は、例えば人間におけるリハビリテーションの効率性などを検討するような場合の、一助にもなると考えられる。

コオロギは高等脊椎動物と比べて比較的簡単な神経系をもつ。また、逃避行動という再現性の高い行動の解発について、行動レベルおよび神経レベルでの基礎的調査がかなり進んでおり、今後のさらなる発展も期待できる。特に個々の神経レベルにおける研究は、同定可能ニューロンを確認することができる昆虫等の無脊椎動物でなければなし得ないものであるが、この様にして得られた知見は人間をも含むさらに高等な動物における神経系の可塑性を理解する上でも重要なものである。

3. 研究の方法

フタホシコオロギは、空気流刺激に対してほぼ正反対の方向に逃避行動を発現する。空気流は腹部末端に一对存在する尾葉上の機械感覚毛により受容され、その情報はさらに中枢内の巨大介在神経 (Giant Interneuron; 以下 GI) によって統合され、逃避行動発現へと進行する。片側の尾葉を除去されたコオロギの逃避方向は不正確となるが、約二週間で補償的回復を示す。この際、GI 等の介在神経にも、機能的な変化が見られる。これらの補償的变化には歩行が可能な飼育環境が必要である。つまり、コオロギの神経系は、運動指令情報と実際の発現行動からもたらされる自己刺激情報との相違をもとに感覚系を補正しているであろうと考えられる。実際に歩行量の大きなコオロギはより多くの補正の機会を経験することができるため、回復の程度も大きい。一方、片側尾葉切除後、自由歩行ができないように体長とほぼ同じ直径のガラスビン内で飼育 (拘束飼育) された個体においては、このような補償的回復は見られないことも明らかとなっている。

本研究は行動学および神経生理学の両面から調査を行った。まず行動学的解析においては、片側尾葉切除後のコオロギがその逃避方向を修正するためにどのような飼育条件

が必要であるかを明らかにすることを目標とした。前述のように逃避方向の回復の程度は片側尾葉切除後の歩行量に依存するため、任意のタイミングで任意の距離を歩行させることのできる「歩行誘発装置」を完成させ研究に用いた。この装置は壁で仕切られた円筒形の飼育スペースを回転させることにより、強制的にコオロギに歩行を行わせるものであるが、その回転の速さを調節することによりコオロギの歩行量をコントロールすることができる。この歩行誘発と、これまでの研究で逃避方向の補償的回復が起こらないことがわかっている拘束飼育（前述）と組み合わせることにより、歩行が補償的回復へ影響をおよぼすことのできる条件を明らかにすることができた。

上記の行動実験と並行し、主に電気生理学的手法を用いて、行動変化と巨大介在神経の機能変化との関係、および運動指令情報のコピー信号を腹部最終神経節に伝えていると考えられる下行性介在神経の検索を行った。この実験においても、上記行動実験で行ったのと同じ方法で飼育したコオロギを用いた。すなわち、片側尾葉切除後どのような飼育をしたかで、逃避方向の回復の程度が異なるが、そのようなコオロギで神経系の調査を行うことにより、どのような神経系の機能変化がどのような行動の変化に対応しているのかを明らかにすることが可能となった。

上記の調査は、これまでに神経生理学および行動学的知見が蓄積されてきているフタホシコオロギを用いて行うが、ある程度データが出そろった時点で別種のコオロギにおいても同様の行動学的および神経生理学の実験を行い、両者の間での類似性を調査する。この作業により、結果として得られた行動補償の神経メカニズムがある程度普遍的なものなのか、あるいはフタホシコオロギに特徴的なものなのかを特定できる。より普遍的と思われるメカニズムは、今後他動物種においても検証のテーマともなりうる。

4. 研究成果

フタホシコオロギは、捕食者等が作り出す空気の動きを感じとり、刺激源とは反対の方向へ逃避行動を解発する。空気流の感覚器は多数の機械感覚毛であり、それらは腹部末端に存在する一対の尾葉上に密生している。そのため、片側の尾葉を切除されたコオロギは、空気流刺激に対して間違った方向へ逃避を行う。しかしながら、尾葉切除後約14日間、自由に動き回れる状態で飼育すると、逃避方向は正常個体レベルまで補償的に回復する。

回復の程度はその期間の歩行量に依存することが明らかとなっている（Kanou and Kondoh, 2004）。

この行動補償のメカニズムを行動学および神経生理学的に明らかにするため、まずコオロギの歩行誘発装置と歩行量を計測するシステムを完成させた。これにより、回復期間中の任意の時期に任意の距離の歩行を経験させることができるようになった。このシステムを用い、歩行経験のタイミングと逃避方向における補償の程度との関係を調査した。これまでの研究から、自由歩行を制限する条件で拘束飼育すると逃避の方向性が回復しないことがわかっているので（Kanou et al., 2002）、歩行誘発条件と拘束飼育条件とを任意に組み合わせながら片側尾葉切除後14日間の飼育を行ったところ、切除後2-6日の間に経験した歩行が、逃避の方向性の回復に最も有効であることが明らかとなった。また、その後は回復に対する歩行の影響力は極度に低下することから、切除後6日目頃に補償的回復を支配する神経系の機能変化の臨界期が存在することが明らかとなった。同時にこの結果は「歩行時に自分が作り出す空気流による残された尾葉への自己刺激が補償的回復に必要である」という仮説を強く支持するものであった。

この仮説をさらに直接的に証明するために、人工的な自己刺激空気流を作り出す装置を開発した。これは片側尾葉切除後のコオロギをスチロール球の上におき、コオロギの歩行にあわせてスチロール球が回転するようにしたものである。コオロギはこの上で歩行するが、体は固定されているので静止歩行となるため、自己刺激空気流は生じない。この状態で、コオロギの歩行開始に合わせて人工の空気流刺激を与える（偽自己刺激）。すなわち、この装置を用いることにより歩行とそれによって生じる自己空気流刺激とを分離することができた。この偽自己刺激を、本来の自己刺激と同じ方向から与えながら飼育すると逃避方向の回復、すなわち行動補償を再現することができた。しかしながら、本来の自己刺激とは異なる方向から与えた場合、回復は見られなかった。このことは前述の仮説の妥当性を改めて強く支持するものであった。

次に、歩行開始から偽自己刺激空気流を与えるまでの時間を変化させることにより（刺激遅延）、自己刺激空気流が逃避方向の補償的回復に効果的に作用するために必要とされる時間的同調性について調査した。最終的な結論はまだ得られていないが、どうやら1

秒程度の刺激遅延が境界らしく、それよりも長い遅延で刺激を与えた場合は、その刺激が自分の行動（歩行）により生じたものとは認識されない。しかしながら、遅延時間と刺激の持続時間はトレード可能な要素である可能性もあり、その詳細については継続的に調査中である。この研究において得られる結果は、コオロギの神経系内で運動情報とその結果生じる感覚情報がどのように関連づけられ、処理されているのかを知るための重要な手がかりとなる。

一方、前述のように逃避行動の回復には片側尾葉切除後比較的早い時期（2-6日程度）に自己刺激空気流を経験することが必要であるため、その期間の巨大介在神経の機能変化について電気生理学的手法を用いて調査した。その結果、それら機能変化のあるものは切除後6日後までの早い時期に起こっていることが判明した（Kanou and Kuroishi, 2008）。すなわち神経系に見られるこれらの変化は逃避の方向のコントロールと深く関係する変化と考えられる。これは巨大介在神経の機能変化と行動の変化との関係を直接的に明らかにしたものであり、今後の研究の土台となるものと考えられる。

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16件）

- 1・Takuwa H, Ota S, Kanou M, Effects of the delay of artificial air puff from the start of walking on the compensation of escape direction in unilaterally cercus-ablated crickets. *Comparative Biochemistry and Physiology* 151B: 453-454 (2008)、査読無
- 2・松浦哲也・加納正道・山口恒夫、「コオロギの発現行動とその切替機構 - 遊泳・飛翔・歩行-」比較生理生化学、日本比較生理生化学会、25: 147-155 (2008)、査読有
- 3・松浦哲也・加納正道、「コオロギの逃避行動と巨大介在ニューロン」比較生理生化学、日本比較生理生化学会、25: 96-105 (2008)、査読有
- 4・Kanou M, Kuroishi H, Functional recoveries of giant interneurons in early period after unilateral cercal ablation in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science* 25: 931-936 (2008)、査読有
- 5・Kanou M, Kuroishi H, Takuwa H, Rearing under different conditions results in different functional recoveries of giant interneurons in unilaterally cercus-ablated crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science* 25: 653-661 (2008)、査読有
- 6・Takuwa H, Ohta S, Kanou M, Effects of self-generated wind on compensational recovery of escape direction in unilaterally cercus-ablated crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science* 25: 235-241 (2008)、査読有
- 7・Ohta S, Takuwa H, Kanou M, Necessity of synchronization between artificial air puff and the onset of walking for the behavioral compensation in unilaterally cercus-ablated crickets. *Comparative Biochemistry and Physiology* 148B, 3: 351 (2007)、査読無
- 8・Takuwa H, Nakamura N, Kanou M, The relationship between the compensational recovery of the response rate of wind-evoked escape and the sensory input in unilaterally cercus-ablated crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 148B, 3: 346 (2007)、査読無
- 9・Kanou M, Morita S, Matsuura T, Yamaguchi T, Morphology and electro-physiology of water receptors on legs of the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science* 24: 953-958 (2007)、査読有
- 10・Kanou M, Morita S, Matsuura T, Yamaguchi T (2007), Analysis of behavioral selection after sensory deprivation of legs in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science* 24: 945-952 (2007)、査読有
- 11・Takuwa H, Kanou M, Sensitive period in which walking affects recovery of direction of wind-evoked escape in cricket *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science* 24: 331-337 (2007)、査読有
- 12・Matsuura T, Kanou M, Changes in response properties of the cricket giant interneurons during

postembryonic development.
International Congress Series (ICS 1301), pp 262-265 (2007), Elsevier, 査読有

- 13・Takuwa H, Kuroishi H, Kanou M, Effects of self-generated wind for the behavioral compensation of a unilaterally cercus-ablated cricket during recovery period. *Zoological Science* 23;12: 1192 (2006)、査読無
- 14・Kuroishi H, Takuwa H, Kanou M, Functional changes of giant interneurons and the recovery of wind-evoked behavior after unilateral cercal ablation in the cricket, *G. bimaculatus*. *Zoological Science* 23;12: 1191 (2006)、査読無
- 15・Takuwa H, Kuroishi H, Kanou M, Does a self-generated wind affect the behavioral compensation of a unilaterally cercus-ablated cricket, *Gryllus bimaculatus*? *Comparative Biochemistry and Physiology* 145B: 3-4: 16 (2006)、査読無
- 16・Kuroishi H, Takuwa H, Kanou M Compensational recovery of response rate after unilateral cercal ablation and the functional change of cricket giant interneurons. *Comparative Biochemistry and Physiology* 145B: 3-4: WS4 (2006)、査読無

[学会発表] (計 19 件)

- 1・田桑弘之・太田真司・加納正道「歩行開始と自己刺激との時間的同調がコオロギの行動補償に与える効果」、日本比較生理生化学会第 30 回大会、2008 年 7 月 19 日、北海道大学
- 2・田桑弘之・太田真司・加納正道「コオロギの行動補償と偽自己刺激空気流の時間的同調について」、日本動物学会中四国支部・愛媛県例会、2007 年 12 月 15 日、愛媛大学
- 3・太田真司・田桑弘之・加納正道「コオロギの行動補償を引きおこす人工空気流刺激と歩行との同調性について」、日本動物学会第 78 回大会、2007 年 9 月 22 日、弘前大学
- 4・田桑弘之・中村奈津子・加納正道「片側尾葉切除後のコオロギ逃避行動の発現率の回復とその臨界期」、日本動物学会第 78 回大会、2007 年 9 月 22 日、弘前大学

- 5・Matsuura T, Kanou M, Morita S, Yamaguchi T, “Sensory basis of motor program selection in the cricket behavior”, 第 30 回日本神経科学大会、2007 年 9 月 10 日、パシフィコ横浜 (横浜)
- 6・太田真司・田桑弘之・加納正道「コオロギに対する偽自己刺激空気流の時間的同調の必要性」、日本比較生理生化学会第 29 回大会、2007 年 7 月 8 日、岡山大学
- 7・田桑弘之・中村奈津子・加納正道「フタホシコオロギ逃避行動の反応率の回復と感覚入力との関係」、日本比較生理生化学会第 29 回大会、2007 年 7 月 6 日、岡山大学
- 8・太田真司・田桑弘之・加納正道「片側尾葉切除後のフタホシコオロギの行動補償に対する自己刺激空気流の効果」、日本動物学会中四国支部大会、2007 年 5 月 20 日、鳥取大学
- 9・田桑弘之・中村奈津子・加納正道「片側尾葉切除後のフタホシコオロギにおける逃避行動の発現率の回復」、日本動物学会中四国支部大会、2007 年 5 月 20 日、鳥取大学
- 10・太田真司・田桑弘之・加納正道「片側尾葉切除後のコオロギの行動補償におよぼす自己刺激空気流の影響」、日本動物学会中四国支部・愛媛県例会、2006 年 12 月 16 日、愛媛大学
- 11・鳥取大学黒石博之・田桑弘之・加納正道「空気流刺激に対するコオロギの反応率の回復と巨大介在神経の反応特性の変化」、日本動物学会中四国支部・愛媛県例会、2006 年 12 月 16 日、愛媛大学
- 12・田桑弘之・黒石博之・加納正道「片側尾葉切除後のコオロギの行動補償におよぼす自己刺激空気流の効果について」、日本動物学会第 77 回大会、2006 年 9 月 22 日、島根大学
- 13・岡山大学黒石博之・田桑弘之・加納正道「空気流に対するコオロギの反応率の回復と巨大介在神経の補償的变化との関係」、日本動物学会第 77 回大会、2006 年 9 月 22 日、島根大学
- 14・Matsuura T・Kanou M, “Changes in response properties of the cricket giant interneurons during postembryonic development” The Third International Conference on Brain-Inspired Information Technology (Brain IT 2006), Hibikino, Kitakyushu, Japan, Sept. 9 2006

- 15・田桑弘之・黒石博之・加納正道「片側尾葉切除後のコオロギの行動補償に自己刺激は影響するのか?」、日本比較生理生化学会第28回大会、2006年7月29日、クリエート浜松
- 16・黒石博之・田桑弘之・加納正道「空気流に対するコオロギの反応立の回復と巨大介在神経の機能的変化」、日本比較生理生化学会第28回大会、2006年7月27日、クリエート浜松
- 17・松浦哲也・加納正道「コオロギ4令幼虫における巨大介在ニューロンの反応特性」、第29回日本神経科学大会、2006年7月19日、国立京都国際会館
- 18・黒石博之・田桑弘之・加納正道「コオロギの行動補償と巨大介在神経の反応性の変化」、日本動物学会中四国支部大会、2006年5月2日、愛媛大学
- 19・田桑弘之・加納正道「尾葉切除後のコオロギの行動補償における自己刺激の効果」、日本動物学会中四国支部大会、2006年5月2日、愛媛大学

〔図書〕(計2件)

- 1・加納正道、知りたいサイエンス「昆虫はスーパー脳」第7章「ゴキブリはなぜ捕まえるににくい?」山口恒夫 編 技術評論社 pp185-216 (2008)
- 2・加納正道、昆虫ミメティックス ー昆虫の設計に学ぶー 第2編・第1章・第4節「逃避行動の補償的回復と神経系の可塑性」下沢楯夫・針山孝彦 監修 エヌ・ティー・エス pp111-118 (2008)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

加納 正道 (KANOU MASAMICHI)
愛媛大学・大学院理工学研究科・教授
研究者番号: 80183276

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし