

平成 22 年 6 月 9 日現在

研究種目：若手研究 (B)
 研究期間：2007～2008
 課題番号：19770055
 研究課題名 (和文) 生体情報計測・運動計測の統合による昆虫の飛行制御システムの解析
 研究課題名 (英文) Integrative study on the insect flight control systems employing wireless transmission of electromyograms and optical measurements of wing kinematics

研究代表者
 安藤 規泰 (ANDO NORIYASU)
 東京大学・先端科学技術研究センター・助教
 研究者番号：70436591

研究成果の概要 (和文)：スズメガの飛行制御の神経機構を明らかにするために、自由飛行における飛翔筋活動の遠隔計測と、光学的手法による精密な運動計測を組み合わせた実験系を構築し、飛翔筋活動による羽ばたき制御のしくみを解析した。その結果、3 ミリ秒程度のわずかな筋の活動タイミング調節により、羽ばたき振幅や羽ばたき面を制御していることが明らかになった。このような制御の神経メカニズムを明らかにするために、さらに神経生理学的・神経解剖学的手法により、中枢からの指令情報と、末梢の機械感覚情報の羽ばたき制御に対する役割を解析した。機械感覚器の求心性経路は、胸部神経節、および食道下神経節に渡って広がっており、羽ばたき運動のほかに頭部の運動にも関与することが示唆された。

研究成果の概要 (英文)：To understand neuronal mechanisms for flight control in the hawkmoth, we developed an experimental system comprising wireless telemetry of muscle activities and optical measurements of insect movements. The system allowed us to analyze both flight muscle activities and wing kinematics simultaneously during free flight. Our results indicated that hawkmoths can change wing stroke amplitude and stroke plane widely by slight changes of activity timings in the flight muscles (within 3 ms). We also did neurophysiological analyses of command signals from the brain and neuroanatomical analyses of central projections of peripheral mechanoreceptors located on the wings. The sensory afferents from both the fore- and hindwing spread widely in the thoracic ganglia and the suboesophageal ganglion, which indicated that the sensory afferents are involved in both flight motor pattern generations and head control for stabilizing visual field during brisk flight maneuvers of the hawkmoth.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	2,100,000	0	2,100,000
2008年度	1,000,000	300,000	1,300,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,100,000	300,000	3,400,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：動物生理・行動

キーワード：昆虫，飛行，羽ばたき，筋肉，テレメトリ

1. 研究開始当初の背景

航空機事故では、些細な故障が重大事故につながった例が多い。航空機の安全性向上のためには、単に操縦システムを多重化させるだけでなく、外部環境や自己の損傷状態を認識し、制御可能なアクチュエータを組み合わせることで操縦性能を維持することが重要である。このような、「再構成可能」な操縦システムは近年注目を集めており、各国で開発が進められている。一方、昆虫は3億年以上前の石炭紀からすでに飛行を獲得し、度重なる環境の変化に適応し子孫を残してきた。そして、突風や外敵の攻撃、接触による翅の損傷に対しても墜落することなく飛行を継続できることから、冗長的な飛行システムのモデルといえる。昆虫の飛行システムを解析し、その設計思想を知ることが、生物学的な意義のみならず、将来の機械設計の指針として有用であると考えられる。

昆虫が、突風や翅の損傷にも関わらず飛行を継続できるのは、中枢の指令や様々な自己受容器の入力に基づいて制御される各飛翔筋の協調的な活動と考えられる。また、神経系の指令による能動的な羽ばたき制御だけでなく、翅のたわみといった受動的な変形も、空気力の獲得に大きな役割を果たしている。したがって、昆虫飛行の解析には、生理学的な情報から実際の運動までを同時計測できることが望ましい。

昆虫飛行の研究では、これまで拘束した状態で計測する手法が主流であった。しかし、拘束飛行の計測では、感覚フィードバックの欠如が計測結果に影響を与えることが報告されている。一方、自由飛行の実験では、取得した三次元画像をもとに、翅の運動のシミュレーションによる流体力学的な解析が行われているが、羽ばたきを指令する飛翔筋活動といった生体情報と統合した研究は行われていない。これまで私が進めてきた昆虫に小型送信機を搭載し、テレメトリで自由飛行中の飛翔筋活動を解析した研究では、解析した運動パラメータの数が十分でなく、飛翔筋活動と運動との明確な相関を見出すに至っていない。したがって、自由飛行中の生体情報（飛翔筋活動）を計測するためのテレメトリと、精密な羽ばたき・胴体の運動を計測するための光学計測技術を統合した解析が必要とされている。

また、鱗翅目昆虫の主要な力を生み出す飛翔筋は、神経支配の点ではトンボ、バッタと同様に運動神経の活動に基づく筋収縮を行うが、構造的にはハチやハエと同様に間接飛翔筋が発達しており、中間的な特質を備えて

いる点で興味深い。その一方で、鱗翅目昆虫の飛行制御の神経機構については、ほとんど知見が得られていない。

2. 研究の目的

本研究の目的は、複数の飛翔筋によって制御される昆虫の羽ばたき飛行を対象に、動物の効率的、冗長的な運動制御の方法を明らかにすることである。この目的を達するために、生体情報の遠隔計測、および光学的な運動の精密計測を統合し、自由飛行での飛翔筋電位・羽ばたき運動・体の運動の同時計測を行う。また、自由飛行の知見に基づき、中枢(脳)および末梢(自己受容器)からの情報による飛行制御を明らかにするために、電気生理学的・神経解剖学的解析を行う

3. 研究の方法

A) 飛翔筋活動の遠隔計測とレーザー構造光による羽ばたき運動計測

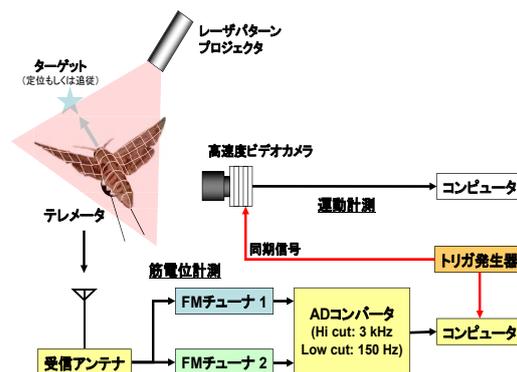


図 1. 実験装置

生体情報計測と運動計測を統合した実験システムの概要を **図 1** に示した。実験昆虫として鱗翅目のエビガラスズメ (*Agrius convolvuli*) を用いた。飛翔筋活動は、昆虫に搭載したテレメータから送信し、受信機で復調した後コンピュータへ記録した。運動の計測は、30本以上のラインをレーザー光源で投影し、運動によって変形して見えるラインの体表での反射像を高速カメラ（毎秒 1000 フレーム）で撮影した。この画像をコンピュータで解析し、翅・胴体の運動を三次元的に再構成した。これら運動の光学計測は研究協力者の王浩の協力を得た。

B) 飛行制御に関わる行動指令情報の解析

中枢である脳からの行動指令情報と飛行制御の役割を解析するために、拘束飛行中のスズメガに、舵取り運動を誘発させる視覚刺

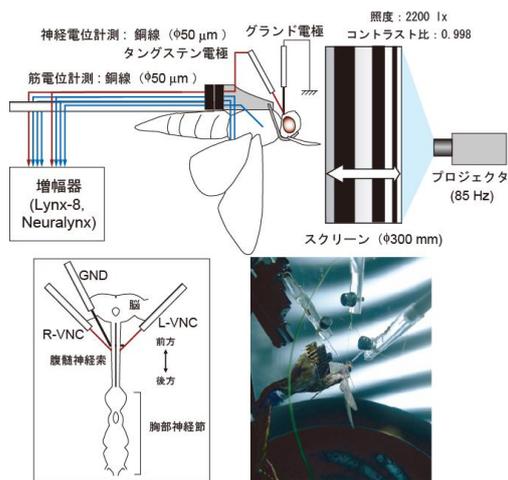


図 2. 電気生理学実験

激(Optic flow)を与え、脳からの行動指令情報が流れる腹髄神経索(VNC: ventral nerve cord)からの細胞外計測を行った(図2)。

羽化後2-5日後のエビガラスズメ成虫を用い、すべての脚を切除して胸部腹側を固定した。左右3種類の飛翔筋に電極を刺入した後、頸部腹側を切開してVNCを露出させ、記録電極を接触、もしくは刺入した。視覚刺激は白黒の格子[視野角18°(正面), 6 Hz]を作成し、左右、および上下に移動させるOptic flowを与えた。記録した信号は計測後にスパイクを抽出し、主成分分析を用いて活動ユニットに分離した。

C) 翅の感覚器官の求心性経路の解析

翅の基部には多くの機械感覚器が分布しており、自身の運動や羽ばたきの状態をモニタする自己受容器として機能している。これらの感覚器からの求心性経路は、飛翔筋の運動神経や中枢パターン発生器(CPG: central pattern generator)の神経群と連絡し、羽ばたき運動の制御を行うことがサバクバツタの研究によって明らかになっているが、鱗翅目昆虫では分かっていない。そこで、求心性経路の断端から中枢側へ蛍光色素(フルオレセイン, テトラメチルローダミン)を順行性染色により取り込ませ、共焦点レーザー走査型顕微鏡により、中枢投射を観察した。

4. 研究成果

A) 飛翔筋活動の遠隔計測とレーザー構造光による羽ばたき運動計測

図3に計測結果の例を示した。翅の打ちおろし筋である背縦走筋(DLM: dorsal longitudinal muscle)の活動を指標として、翅打ち上げ筋(DVM: dorsoventral muscle)、および翅後方引き付け筋(3AXM: 3rd axillary muscle)の活動遅れを計算し、翅打ち下ろし時(翅の最下点の位置)の体軸方向、および体軸垂直方向のそれぞれの羽ばたき

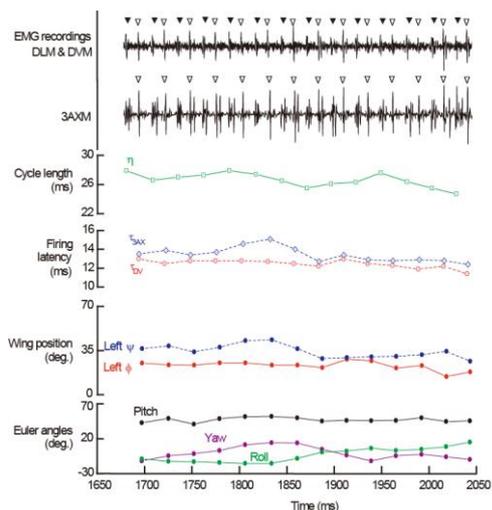


図 3. 計測された飛翔筋活動と羽ばたき・胴体の運動

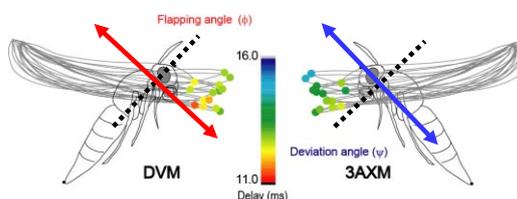


図 4. 飛翔筋活動のタイミングと羽ばたき運動の調節

振幅との相関を解析した。

その結果、DVMの活動の遅れの増大により体軸垂直方向(上下方向; 図4, 赤矢印)の羽ばたき振幅が増大し、3AXMの活動の遅れにより、体軸方向(前後方向; 図4, 青矢印)の振幅が有意に増大することが明らかになった(GLM, $P < 0.05$)。この2つの筋の働きで、全体の羽ばたき振幅のほかに、揚力方向の制御に重要な羽ばたきの面(翅の通過する面)が変化するが、このときのタイミングの変化の時間幅は3ミリ秒程度であった。このことは、30 Hz以上の高い羽ばたき周波数で飛行するスズメガは、筋の極めてわずかなタイミング調節によって、羽ばたきの振幅・羽ばたき面を調節し飛行制御を行うことを示すものである。

B) 飛行制御に関わる行動指令情報の解析

拘束飛行中のスズメガは、左右・上下方向のOptic flowに対し、視覚刺激の方向と反対方向へ動くとする視運動反射と呼ばれる行動を行う。図5左図に示した拘束飛行時の打ちおろし筋(DLM)の活動周波数は、羽ばたき周波数に相当し、上下方向の視覚刺激(図5, 赤矢印)に対してのみ変化した。一方、舵取り筋と呼ばれ、(A)の結果からも羽ばたき振幅や羽ばたき面の調節に関与する3AXMのDLMに対する活動遅れは、左右・上下への視覚刺激ともに変化した。左右3AXMの活動を比較すると、左右への視覚刺激に対して

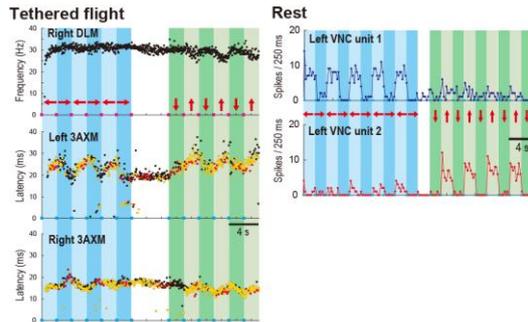


図 5. 拘束飛行時の DLM の活動周波数, 左右 3AXM の活動遅れ (左図) および静止時の左 VNC より記録された 2 種類のユニットの活動頻度 (右図)

は相反する変化を, 上下の刺激に対しては斉一な反応を示した. 本研究では VNC からの神経活動計測も同時に行ったが, 静止時には明瞭な視覚刺激に対する応答 (図 5 右図) が観察されるものの, 拘束飛行中は活動が増大し, 視覚刺激に対する応答の判別が困難であった. これは VNC には脳から下行する神経のほかに, 末梢から上行する神経が存在し, 両者の活動が上昇するためと考えられた. 一方, 静止時の VNC の神経活動を主成分分析によりユニットに分離したところ, 左右への刺激のみに応答するユニットと上下の刺激にのみ応答するユニットが認められた. このような特徴的な指令神経の活動が, 例えば前者が左右の舵取りに関する飛翔筋活動の調節を, 後者が羽ばたき周波数や振幅といった全体の力の調節に関する制御をしていると考えられる.

C) 翅の感覚器官の求心性経路の解析

前翅, 後翅から中枢へ向かうそれぞれの神経束 2N1b, 3N1c を染色した像を図 6 に示した. 鱗翅目は前翅と後翅を物理的に結合させ, あたかも一對の翅のように羽ばたき, とりわけスズメガの後翅は前翅と比べ非常に小さい. しかし, 中枢投射は非常に似通っており, 胸部神経節, および食道下神経節で投射領域の広範囲な重複が認められた. このことは両翅の情報が, 情報処理の初期の段階で統合されていることを示唆するものである. 一方で, 前翅の最も前縁の感覚器からの情報を受け取る 2N1b1 のみが明瞭な両側性の投射を示し, 後翅の前縁の経路には認められなかった. このことから, 結合した「一對の翅」の前縁の情報は, 左右で統合され, 羽ばたき全体の調節に関与していると考えられる.

また, 翅に存在する個別の機械感覚器について解析した結果, 翅のひずみを受容する鐘状感覚子を含む経路の多くが食道下神経節へ上行することが分かった. さらに食道下神経節では, 頭部の運動を制御する頸運動神経

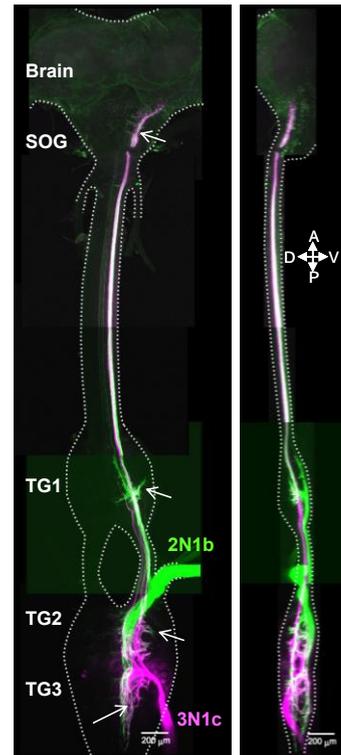


図 6. 前翅 (2N1b, 緑), 後翅 (3N1c, マゼンタ) の機械感覚神経群の中核投射

の投射領域と上行した投射領域が重複していたことから, 羽ばたきの変化と連動して頭部を制御することで, 素早い運動中でも安定した視覚情報が得られるようにしているものと考えられる. この経路は, これまでに報告のなされているハエの頭部の運動制御機構と共通するものと考えられる.

本研究では, 自由飛行における飛翔筋活動・運動解析を中心に, 飛行制御の神経機構へと解析を進めた. 飛行制御は, 3 ミリ秒程度のわずかな飛翔筋のタイミング制御によって行われ, これには中枢からの指令と末梢からの感覚情報に基づく調節が深く関わっている. 今後, この両者の役割を神経生理学的に解明する必要がある. その一方で, 自由飛行と, 神経生理学で採らざるを得ない拘束飛行との実験結果の整合性, 検証を行うための手法を検討する必要がある. その一つの解決として, すべての実験結果を統合的に検証するための, 神経・筋・骨格モデルを構築する予定である.

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 1 件)

- 1) Wang H, Ando N, and Kanzaki R, Active controls of free flight maneuvers in a

hawkmoth, *Agrius convolvuli*. Journal of Experimental Biology, 査読有, Vol. 211, 2008, pp. 423-432.

[学会発表] (計 6 件)

- 1) Wang H, Ando N and Kanzaki R, The steering control of free flight maneuvers in *Agrius*. Society for Experimental Biology Annual Main Meeting, 2007 年 3 月 31 日-4 月 4 日, Glasgow, Scotland.
- 2) Ando N, Wang H, Kanzaki R, Flight control of a freely flying hawkmoth: flight muscle activities and wing kinematics. The 8th Congress of the International Society for Neuroethology, 2007 年 7 月 22 日-27 日, Vancouver, Canada.
- 3) 安藤規泰, 王浩, 神崎亮平, スズメガの間接飛翔筋制御機構の解析. 日本動物学会第78回大会, 2007年9月20日-22日, 弘前大学, 青森.
- 4) 安藤規泰, 王浩, 神崎亮平, スズメガの翅機械感覚受容細胞の中樞投射. 日本動物学会第79回大会, 2008年9月7日, 福岡大学.
- 5) Hao Wang, Noriyasu Ando, Ryohei Kanzaki, An optical-physiological combined approach for studying insect flight and developing insect-mimetic flyable robots. 第26回日本ロボット学会学術講演会, 2008年9月10日, 神戸大学.
- 6) 安藤規泰, 佐野泰仁, 安藤敏之, 高橋宏知, 神崎亮平, マルハナバチの視覚情報による衝突回避行動の解析. 日本比較生理生化学会第31回大会, 2009年10月23日, 大阪市.

[図書] (計 3 件)

- 1) 安藤規泰 (2008) 昆虫飛行の神経系と筋肉系. 「昆虫ミメティクス～昆虫の設計に学ぶ～」, エヌティーエス, pp.397-407
- 2) 王浩, 安藤規泰 (訳) (2008) 昆虫の翅の静的・動的計測手法. 「昆虫ミメティクス～昆虫の設計に学ぶ～」, エヌティーエス, pp.706-715
- 3) 安藤規泰 (2009) スズメガ. 「身近な動物を使った実験 4」, 三共出版, pp.74-86

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称 :
発明者 :
権利者 :
種類 :
番号 :

出願年月日 :
国内外の別 :

○取得状況 (計 0 件)

名称 :
発明者 :
権利者 :
種類 :
番号 :
取得年月日 :
国内外の別 :

[その他]
ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

安藤 規泰 (ANDO NORIYASU)
東京大学・先端科学技術研究センター・助教
研究者番号 : 19770055

(2) 研究分担者

()

研究者番号 :

(3) 連携研究者

()

研究者番号 :