

令和 6 年 6 月 21 日現在

機関番号：22303

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2020～2023

課題番号：20K06743

研究課題名（和文）昆虫の飛翔筋・腹部運動を統括する共通原理の解明

研究課題名（英文）Identification of general strategies governing wing and body movements in insect flight

研究代表者

安藤 規泰（Ando, Noriyasu）

前橋工科大学・工学部・准教授

研究者番号：70436591

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：昆虫は飛行中に翅の羽ばたき運動だけでなく腹部を動かすことが知られており、重心移動による姿勢制御や回転トルクの生成などの効果が示唆されている。しかし自由飛行時における腹部運動の機能、およびその制御に関わる神経筋メカニズムは明らかになっていない。本研究では、腹部の持ち上げ運動に関わる筋を同定し、その筋を切断した際の飛行の変化を解析した。さらに筋電位を行い腹部運動と羽ばたき運動との共通の制御メカニズムについて考察した。その結果、腹部運動が羽ばたき運動と共通の運動パターンで制御され、体軸のピッチ運動の安定に関与することを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の学術的意義は、昆虫飛行における腹部運動の機能と制御を明らかにしたこと、そして飛行という運動が共通の指令信号に基づく全身の体節運動であることを示した点の2点である。特に腹部運動制御の神経筋機構の知見は、共通の運動パターンから各体節の異なる運動を生み出すことを示唆するものである。このことは、昆虫の進化におけるロコモーション（歩行、飛行、遊泳など）の多様化のメカニズムの解明につながる成果と言える。

研究成果の概要（英文）：Flying insects move their abdomens as well as their wings during flight, suggesting effects such as postural control through center-of-gravity shift and generation of rotational torque. However, the function of abdominal movements during free flight and the neuromuscular mechanisms involved in their control remain unclear. In this study, we identified muscles involved in abdominal elevation movements and analyzed postural changes in hovering flight when these muscles were cut in hawkmoths (*Agrius convolvuli*). In addition, we performed electromyogram recording and discussed the common control mechanisms between abdominal movements and wing flapping movements. Our study indicated that abdominal movement is controlled by a common motor pattern with flapping movement and is involved in the stability of body pitch angle.

研究分野：神経行動学

キーワード：羽ばたき飛行 昆虫 腹部 体節 筋電位 スズメガ 筋肉

1. 研究開始当初の背景

昆虫は4億年以上前に翅を獲得し、多様な飛行システムを進化させてきた。昆虫飛行の特徴である羽ばたき飛行の原動力となるのは、翅とそれを駆動する胸部の飛翔筋群である。飛翔筋は、人工物の設計のように翅を動かす目的のためにゼロから作り上げられたものではなく、原始的な節足動物にも見られる各体節を伸縮させる筋が起源である¹⁾。例えば各体節背側を前後方向に結ぶ背縦走筋(図1A)は、胸部では主要な翅打ち下ろし筋として機能するが、他の体節では体の屈曲やしなやかさの調節に作用すると考えられている。この飛行中の体節の運動については、特に慣性モーメントの大きい腹部の屈曲運動が、運動方向と相関して起こることが報告されている。そしてこの屈曲運動による胴体の重心移動が、旋回や左右のバランスの補正に寄与することが示唆されている²⁾。一方、胴体のしなやかさについては、胸部に対する腹部の運動や、両者を結ぶ関節の弾性の違いが飛行の安定性に影響を与えることが報告されている^{3,4)}。しかし、知見の豊富な羽ばたき運動とその制御機構に対して、体節の運動の背後にある神経・筋肉系の制御機構は不明であり、飛行に対する機能の解析も十分とは言えない。

生物の運動のしくみを考える上では、その進化的背景を含めて議論することが極めて重要である。この考えに立つと、飛翔筋も体節の筋も起源が共通であることから、各体節の筋を統合的に制御し蠕動運動を行っていた祖先の形質を飛翔昆虫が残しているのであれば、筋シナジー(個別の筋を制御するのではなく複数の筋のまとめりごとに制御する)によるシンプルな制御を想定できる。例えば各体節の背縦走筋が同期して収縮すれば、胸部では翅を打ち下ろし、他の体節では体を背側に反らせる効果が予想されるが、これは申請者の観察結果とよく対応する⁵⁾(図1B)。このことから、羽ばたき運動と胴体の運動は独立に制御されているのではなく、胴体全体の蠕動運動を支配していた共通の神経機構による不可分の運動であり、羽ばたくと腹部が連動して動いてしまうことが結果として機能を持つ、という解釈が考えられる。以上から、構造的・機能的にも分化した体節間の運動制御の根底に、祖先から引き継いだ共通の制御メカニズムが存在するのだろうか、というのが本研究課題の核心をなす学術的な問いである。

2. 研究の目的

本研究の目的は、飛行における昆虫の腹部運動について、その制御メカニズムを昆虫飛行の進化に基づく仮説である筋シナジーの観点から解析するとともに、飛行制御に果たす機能を解明することである。

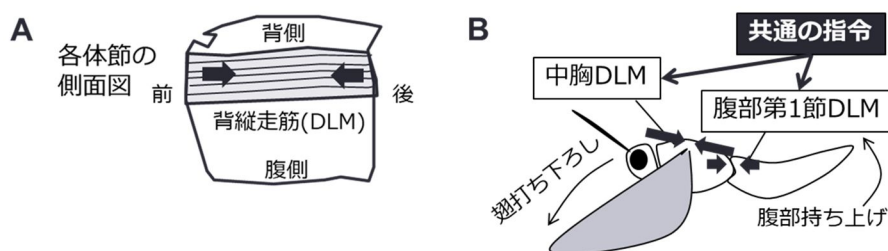


図1 飛行における体節運動。(A) 体節の基本構造。(B) 共通の指令による羽ばたき・腹部運動制御メカニズムの仮説。

3. 研究の方法

3.1 実験昆虫

研究室にて継代飼育したチョウ目エビガラスズメ (*Agrius convolvuli*) の雄成虫を用いた。

3.2 腹部運動を担う筋の同定と筋活動抑制方法の検討

腹部運動を制御する筋の同定のために、解剖および電気刺激を行った。解剖にて位置を確認した腹部第一節背縦走筋 (ab1-DLM) に刺激電極を外骨格に開けた穴より刺入し、ファンクションジェネレータを用いてパルス刺激を行った。腹部の水平面からの角度をカメラ画像から解析した。

次に ab1-DLM の活動を抑制するための方法として、筋の切断と、腹部の各体節の神経節を結ぶ腹髄神経索の切断を行い、切断前後での腹部運動の変化を拘束飛行 (胸部を固定した状態で羽ばたかせる条件) で行った。腹部運動の計測には高速度カメラ (1000 fps) を用いた。

3.3 自由飛行における腹部運動の機能の解析

60 cm × 60 cm × 60 cm のアクリル容器に 2 台の高速度カメラと赤外線照明を配置し、容器内に置いた造花への吸蜜時のホバリング飛行を解析対象とした。無処理の個体と ab1-DLM を切除した個体について、自由飛行中の体軸角度と腹部角度を画像解析によって得られた三次元座標から計算し、飛行姿勢の指標として平均角度、また姿勢の安定性の指標として体軸および腹部角度の標準偏差を算出した。

3.4 腹部運動の制御機構の解析

腹部運動の制御方法、および腹部運動と胸部の羽ばたき運動を統括する制御機構を明らかにするために、ab1-DLM と相同な中胸の翅打ち下ろし筋 (中胸背縦走筋, th-DLM) の筋電位を計測した。実験は拘束飛行で行い、昆虫の前面に設置した液晶モニタで上下に振動する横縞模様を提示し、視運動反応 (背景の動きに追従する反応) による腹部の上下運動を誘発させた。計測された筋電位のスパイクを検出し、th-DLM と ab1-DLM の活動タイミングの相関、および腹部運動との相関を解析した。

4. 研究成果

電気刺激実験の結果、刺激周波数の上昇に対して腹部角度が上昇したことから、ab1-DLM が腹部の上下運動を担う筋であることが示された。また、ab1-DLM を切断すると拘束飛行において羽ばたき運動と同期した腹部の運動が消失したことから、ab1-DLM の切断が腹部運動の抑制に有効であることが示された。一方、腹髄神経索を切断すると、ab1-DLM の切断よりも腹部運動が抑制されたが、昆虫の活性が低下し、自由飛行で飛ぶことができなかったことから、腹部運

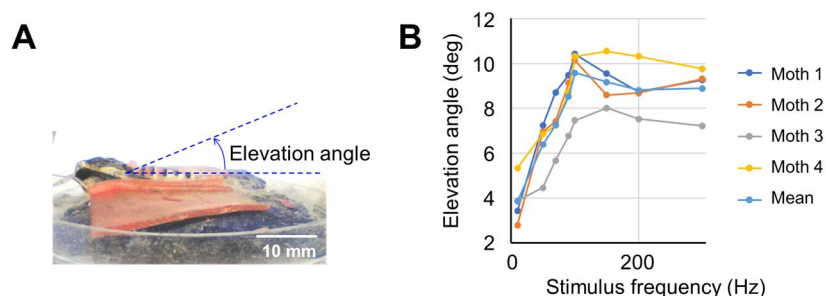


図 2 ab1-DLM への電気刺激。(A) 実験条件と腹部角度の定義。(B) 刺激周波数と腹部角度の変化。

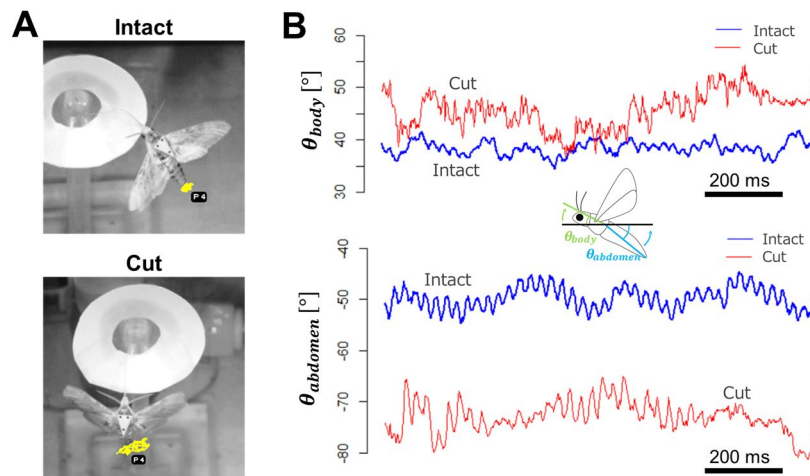


図3 腹部運動を抑制した際のホバリング飛行の変化。(A) 無処理個体 (intact) と ab1-DLM 切除個体 (cut) のホバリング飛行の例。腹部の軌跡を黄色の点で示す。(B) ホバリング飛行中の体軸角度 (θ_{body}) と腹部角度 ($\theta_{abdomen}$) の変化。

動の抑制方法として ab1-DLM の切断が有効であると判断した。腹髄神経索の切断は、腹部運動全体を停止することになるが、腹部運動には気管のからの酸素の取り込みを促進する役割もあるとされていることから、羽ばたき運動を維持するのに十分な酸素を得られなくなったことが活性の低下の原因と考えられた。

以上から、ab1-DLM を切断することで胸部—腹部間のジョイントの動きを抑制する方法と、運動解析の再現性を高めるため造花に対するホバリング飛行を組み合わせた実験により、腹部運動の飛行制御に対する機能を自由飛行で解析した。当初、切断後の個体が飛行しない課題があったが、切断後1日静置することでホバリング飛行が可能であることが分かり、解析に十分なデータを取得することができた。その結果、ホバリング飛行は可能であるものの、未処理の個体群と比べて体軸角度の増大、体軸角度の変動の増大、下向きの腹部角度の増大、および腹部角度の変動の増大が認められ、飛行が不安定になる傾向が観察された(図3)。体軸角度や腹部角度の振動の増加は、能動的な腹部運動が抑制されていることから、飛行中の羽ばたきによる振動がより大きく腹部に伝わったことを示唆し、これが飛行の不安定化を招いたと考えられる。そしてこの振動の増大の原因として、関節の筋を切断したことによる胸部 - 腹部間の柔軟性の増大が原因と考えられる。このことから、胸部—腹部間の筋肉は、腹部運動を担うアクチュエータとして

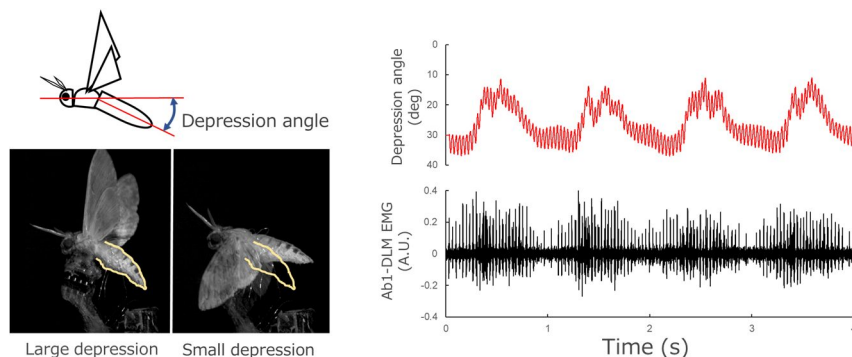


図4 拘束飛行中の ab1-DLM の筋電位計測。腹部運動 (左), 腹部角度 (右上), および ab1-DLM の筋電位 (右下) をそれぞれ示す。

の役割のほかに、振動を減衰させるダンパの役割も担うことが考えられる。

拘束飛行における ab1-DLM の筋電位を計測では、腹部運動制御の神経筋メカニズム、および羽ばたきを担う胸部の背縦走筋 (th-DLM) との相関解析からリズム生成の共通原理について考察した。ab1-DLM は th-DLM と異なり複数スパイクからなるバースト活動が特徴で、スパイク数と腹部の角速度に相関がみられたことから (図 4)、腹部の運動とともに腹部角度の維持を行っていることが示された。その一方で、羽ばたき周期において ab1-DLM が活動しない位相が見られたことから、ab1-DLM の活動サイクルは羽ばたき運動のリズム生成機構とカップリングしていることが示唆された。これらの結果は、研究計画において掲げた仮説である羽ばたき運動と腹部運動の共通原理を支持するものであり、共通の運動パターンが胸部と腹部それぞれの末梢における運動ニューロンの活動閾値や筋骨格系の力学的特性の違いを通して、羽ばたき運動と腹部運動という異なる運動を生み出していると考えられる。

研究全体を総括すると、研究前半に実施した腹部運動の機能解析では、ab1-DLM を切断した個体で飛行解析を行い、ab1-DLM が上下の腹部運動の主要な筋であること、そして切断による腹部運動の抑制によりピッチ角が不安定化することを示した。これは腹部運動の機能が、従来示唆されていた方向制御だけでなく、姿勢の安定化に深く関わっていることを初めて示した成果であった。前述の後半の成果と総合すると、本研究課題により昆虫飛行における腹部運動の機能と制御を明らかにできたとともに、シンプルな運動パターンから異なる運動を生み出す結果から、昆虫の進化におけるロコモーション (歩行、飛行、遊泳など) の多様化のメカニズムの解明につながる成果を得ることができたと言える。

参考文献

- 1) Snodgrass, R. E. (1935). *Principles of insect morphology*. New York: McGraw-Hill.
- 2) Berthe, R. and Lehmann, F. O. (2015). Body appendages fine-tune posture and moments in freely manoeuvring fruit flies. *J Exp Biol* 218, 3295-3307.
- 3) Noda, R., Nakata, T. and Liu, H. (2014). Body flexion effect on the flight dynamics of a hovering hawkmoth. *Journal of Biomechanical Science and Engineering* 9, 14-00409-00414-00409.
- 4) Dyhr, J. P., Morgansen, K. A., Daniel, T. L. and Cowan, N. J. (2013). Flexible strategies for flight control: an active role for the abdomen. *J. Exp. Biol.* 216, 1523-1536.
- 5) Ando, N. and Kanzaki, R. (2016). Flexibility and control of thorax deformation during hawkmoth flight. *Biol Lett* 12, 20150733.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Ando, N., Kono, T., Ogihara, N., Nakamura, S., Yokota, H. and Kanzaki, R.	4. 巻 17
2. 論文標題 Modeling the musculoskeletal system of an insect thorax for flapping flight	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Bioinspiration & Biomimetics	6. 最初と最後の頁 66010
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1088/1748-3190/ac8e40	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 安藤規泰	4. 巻 56
2. 論文標題 昆虫の羽ばたくしくみ：外骨格と飛翔筋	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 昆虫と自然	6. 最初と最後の頁 15-19
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 無
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 3件/うち国際学会 4件）

1. 発表者名 Yuji Motegi, Junnosuke Arafune, Noriyasu Ando
2. 発表標題 Function and neuromuscular mechanism of abdominal movement in hawkmoth flight
3. 学会等名 27th International Congress of Entomology（国際学会）
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 安藤 規泰, 茂木 宥志, 山田 開都, 荒船 淳之介
2. 発表標題 昆虫飛行における筋・骨格系の制御メカニズム
3. 学会等名 第36回自律分散システム・シンポジウム
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 MOTEGI Yuji, ANDO Noriyasu
2. 発表標題 Neuromuscular control of abdominal movement in hawkmoth flight
3. 学会等名 第45回日本比較生理生化学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 安藤規泰
2. 発表標題 昆虫の飛行における筋骨格系のはたらき
3. 学会等名 日本機械学会第35回バイオエンジニアリング講演会(招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Noriyasu Ando
2. 発表標題 Adaptive movement: inspiration from insects
3. 学会等名 The 34th International Union of Biological Sciences General Assembly(招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Noriyasu Ando, Junnosuke Arafune Yuji Motegi Kazuki Sekiguchi and Takuma Oshiman
2. 発表標題 Role of the abdominal joint muscle in the flight of hawkmoths
3. 学会等名 Bio-inspired, Biomimetics, and Biohybrid (Cyborg) Systems, IEEE EMBC 2023 Workshop(国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Noriyasu Ando
2. 発表標題 Measurement and modeling of thoracic indirect flight system of hawkmoths
3. 学会等名 The 11th International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 大志万拓真, 安藤規泰
2. 発表標題 飛行中の昆虫の腹部運動を制御する腹部背縦走筋の活動パターン解析
3. 学会等名 第74回日本動物学会関東支部大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 ARAFUNE Junnosuke, ANDO Noriyasu
2. 発表標題 Role of abdominal movement in free flight of hawkmoth
3. 学会等名 第44回日本比較生理生化学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 荒船淳之介, 安藤規泰
2. 発表標題 昆虫の羽ばたき飛行における腹部運動の役割
3. 学会等名 第73回日本動物学会関東支部大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Noriyasu Ando, Norio Hirai, Makoto Ima, and Kei Senda
2. 発表標題 Free-flight electromyogram recording in chestnut tiger butterflies, <i>Parantica sita</i>
3. 学会等名 第42回日本比較生理生化学会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

羽ばたき運動を生み出す昆虫の筋骨格モデル https://www.maebashi-it.ac.jp/department/sle/info/prize/43_1.html 前橋工科大学生命工学領域生体機械システム研究室 https://sites.google.com/view/andolab-j/

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

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------