

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 6 日現在

機関番号：17301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24570088

研究課題名(和文) 昆虫はいかにして能動触覚と体移動から空間環境を知るのか

研究課題名(英文) How insects know their spatial environment using active tactile sense and idiothetic information

研究代表者

岡田 二郎 (OKADA, Jiro)

長崎大学・水産・環境科学総合研究科(環境)・教授

研究者番号：10284481

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,300,000円

研究成果の概要(和文)：昆虫の能動的な触角(アンテナ)からの触覚情報および体移動に関する情報に基づく空間認知機能について、主にゴキブリを用いた生理実験により調べた。アンテナ末梢感覚系が機能的に保存された単離中枢標本に対してアンテナ運動系を活性化するムスカリン類似物質を投与することで、仮想的な能動感覚の状態をつくりだした。アンテナへの接触刺激に対するアンテナ運動神経の応答を調べた結果、静止時の応答とは質的に異なることを見出した。また胸部神経節を含む単離中枢標本において、ムスカリン類似物質の投与が歩行運動系を活性化すること、この歩行出力に腹部神経節から胸部神経節への上行性入力が必要であることを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：The neural mechanisms of spatial recognition in cockroaches and crickets were examined with special reference to tactile sense from active antennae and idiothetic information. The antennal motor system of the cockroach was activated by application of a muscarinic agonist (pilocarpine) to the isolated CNS specimen. The analysis on spike responses of antennal motor nerves to antennal tactile stimuli revealed that there were substantial differences in the response patterns between the resting and activated states. Application of pilocarpine to the isolated CNS specimen also activated the leg motor system. In addition, the results of lesion experiments suggested that ascending signals from the abdominal ganglia to the thoracic ganglia is critical for pharmacological activation of the leg motor system.

研究分野：神経行動学

キーワード：能動感覚(アクティブ・センス) 空間認知 昆虫 アンテナ(触角) 触覚 体移動 歩行

1. 研究開始当初の背景

動物が未知の外界を知るためには、周囲の環境に対して積極的にはたらきかけ、感覚器を用いてそれを探る必要がある。このとき感覚器を含む体部位は能動的に動き、さらに体移動を伴うことが多い。このような積極的な感覚を能動感覚(アクティブ・センス)という。しかしその神経現象については不明な点が多い。その主な理由は、アクティブ・センスが神経機構として複雑で、かつ動物を用いた生理実験、とりわけ大きな侵襲を伴う場合に再現しにくいためである。

昆虫などの無脊椎動物は比較的単純な神経系からなるが、多くの基本的機能は高等哺乳類のそれとほとんど変わらない。また神経系を構成するニューロンのサイズが脊椎動物と比較して大きいことが多く、ある神経機能について個々の細胞レベルで調査することができる。我々は、動物が空間環境(周囲の物体の構造や配置)をどのような神経機構により認知するのか、という能動感覚が深く関わる空間認知の問題について、昆虫を材料として本研究開始以前から取り組んできた。

空間認知の代表的な手段は視覚と触覚である。昆虫の視覚機能については、古くから詳細に調べられているが、触覚に関する知見は比較的乏しい。視覚は遠隔感覚であり、広い視野からの視覚情報を並列的に処理するのに対して、触覚は近接感覚であり狭い触野を走査しながら時系列的に情報を取り込む。視覚と比較した場合、触覚は空間認知の手段として総合的に劣る。しかしこれは昼行性昆虫では成り立つが、視覚が効かない環境で活発な夜行性昆虫にも当てはまるとは限らない。

夜行性昆虫は一般に発達した触角(アンテナ)を有している。アンテナは、その表面に多数の機械感覚毛を持つと同時に、筋肉によって能動的に可動であり、典型的な能動触覚センサとして機能する。さらに探索時には、アンテナの活発な走査運動に加えて体移動を伴うことから、アンテナ能動触覚系と体移動系は密接に関連している。すなわち夜行性昆虫はアンテナからの能動触覚と体移動の情報を手がかりとして空間環境を認知すると考えられる。

以上の背景のもと、代表者は夜行性昆虫のゴキブリまたはコオロギを用いて能動触覚と体移動に関する行動生理学的研究を一貫しておこなってきた。しかし上述のように、能動感覚は生理実験で不可避の侵襲操作により強く抑圧されるため、研究開始以前の代表者の研究の多くは行動解析に終始することが多かった。

ところが代表者らは研究開始の数年前、ゴキブリにおいてムスカリン類似物質(ピロカルピン)が単離中枢標本のアンテナ運動系を活性化することを見出した(Okada et al. 2009)。またムスカリン類似物質は、昆虫を含む数種の節足動物の歩行中枢を活性化す

ることも分かっていた(Trimmer 1995)。したがって同薬物を注意深く利用すれば、昆虫がアクティブなアンテナと体移動により空間探査する状態を単離中枢標本において模倣できる可能性は高いと考えた。

2. 研究の目的

本研究の目的は、昆虫のアンテナ能動触覚系とそれに密接に関わる体移動系の神経機構および両者の相互作用について、生理実験により解明することである。すなわち体移動を伴う能動触覚により空間環境がどのような神経現象として中枢に取り込まれ、処理され、そして適応的行動に反映されるのか明らかにすることをめざした。具体的にはゴキブリまたはコオロギを材料として以下3項目について調べた: 1) アンテナ機械感覚・運動系における能動触覚の神経機構、2) 歩行運動系を活性化する薬物の同定とその作用様式、3) アンテナ機械感覚・運動系と歩行運動系の相互作用。これらについて、主に中枢単離標本を用いた実験により、アンテナ能動触覚系と体移動系にもとづく空間認知の体系的な理解をめざした。

3. 研究の方法

(1) アンテナ鞭節への触覚刺激に対するアンテナ運動神経の応答

アンテナ触覚系が機能的に保存されている単離中枢標本をワモンゴキブリ(*Periplaneta americana*)で作成し、アンテナ鞭節表面への接触刺激に対する応答を2種類のアンテナ運動神経(柄節外転神経および柄節内転神経)から細胞外記録した。5種類存在するアンテナ運動筋において、記録を行った両神経が支配する運動筋(柄節外転筋および柄節内転筋)はアンテナの水平方向の運動に関わる筋肉である。柄節外転筋はアンテナをやや下方に向かって外転させ、柄節内転筋はアンテナをやや下方に向かって内転させる。アンテナ運動系を活性化させるピロカルピンの灌流投与前および後において、アンテナ鞭節へ各種方向(吻側、尾側、背側、腹側)からソレノイドによる接触刺激をおこない、両神経の応答を方向間で比較した。ピロカルピンの投与により、アンテナ運動神経の活動はトニックな自発活動から群放電(バースト)活動へと変容する。バースト活動はスパイクの一過的高頻度放電と低頻度放電の繰り返しであり、それぞれアクティブ相および非アクティブ相と呼ぶ。バースト活動時における刺激開始のタイミングについて、実験者の判断によりアクティブ相または非アクティブ相に二分してスパイク頻度解析をおこなった。また刺激応答に関わる機械感覚器の局在を調べるため、鞭節の刺激部位より近位側のアンテナ感覚神経の切断を行い、その前後で刺激応答を比較した。

(2) 歩行運動系を活性化する薬物の検索

昆虫の歩行中枢は基本的に胸部神経節に存在するとされる。ワモンゴキブリを用いて、脳から腹部神経節まですべての中枢が保存された単離標本を作製し、各種薬物の灌流投与が後肢の基節下引筋を支配する神経 (coxal depressor nerve: CDN) の遠心性活動に与える効果について検証した。また薬物で惹起した CDN 遠心性活動に関わる中枢神経節を調べるため、切断実験を行った。すべての中枢神経系がインタクトな標本の各神経節を順次切断する処理に加えて、当初より胸部神経節のみからなる標本での CDN 活動についても調べた。

4. 研究成果

(1) アンテナへの触覚刺激に対するアンテナ運動神経の応答

ピロカルピン投与前の静止状態におけるアンテナ運動神経の刺激応答は、刺激方向に応じて一貫したパターンを示した。アンテナ鞭節の物側に物体が接触すると、柄節外転神経は活性化し、鞭節尾側に物体が接触すると柄節内転神経が活性化した。すなわち静止状態のアンテナへの触覚刺激は、仮想的には刺激物体からアンテナを離脱させる回避反応を誘発した (図 1)。

ピロカルピンの投与は、両アンテナ運動神経のリズミカルなバースト活動を惹起した。鞭節接触刺激に対するアンテナ運動神経の応答については、スパイク頻度が比較的高いアクティブ相と、スパイク頻度が比較的低い非アクティブ相で異なる結果が得られた。すなわち仮想上のアンテナ運動方向と対面するように物体が鞭節に接触すると、基本的には回避反応が起こるが、追従するように物体が接触すると、アンテナを物体に押し付ける抵抗反応が起こる (図 2)。これは、能動触覚時のアンテナ応答が、その運動フェーズに依存して逆転することを示す。

アンテナ神経の切断実験において、その前後でアンテナ運動神経の接触刺激応答に本質的な変化は認められなかった。これは、アンテナ運動神経の触覚応答が鞭節表面の機械感覚子ではなく、アンテナ基部に存在する機械受容器により引き起こされることを示唆する。

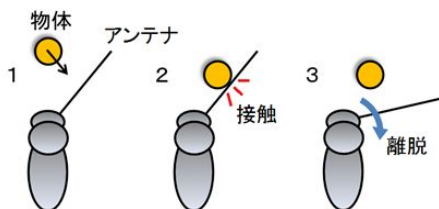


図 1. 静止アンテナの回避反応

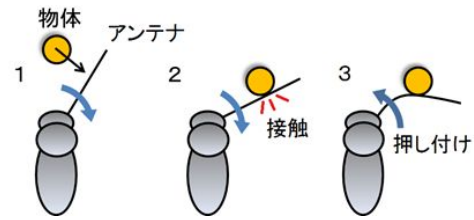


図 2. 能動アンテナの抵抗応答

(2) 歩行運動系を活性化する薬物

中枢単離標本に対するピロカルピンの灌流投与は、歩脚運動神経 (CDN) のバースト活動を引き起こした (図 3)。昆虫における代表的アミン 3 種類 (ドーパミン、セロトニン、オクトパミン) の効果についても調べた結果、いずれも単独で CDN のバースト活動を惹起することはなかったが、オクトパミンは CDN の持続的興奮を、セロトニンは持続的抑制を引き起こした。

中枢神経節の切断実験においては、後胸神経節のみの標本で CDN バーストがピロカルピン投与により誘発されたこと、腹部神経節からの分離が CDN バースト活動に影響を与えたことから、少なくとも後肢の歩行運動の中枢パターン発生器 (central pattern generator: CPG) はおそらく後胸神経節に存在すること、および腹部神経節から胸部神経節への上行性入力があることが CDN 出力に関与することが明らかとなった。

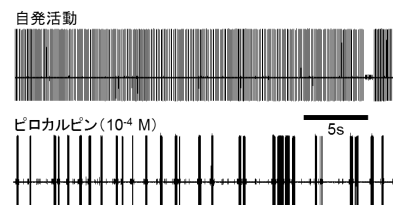


図 3. ピロカルピンで誘発された歩脚運動神経のバースト活動

(3) 総括と展望

本研究では研究開始当初の目標として前述の 3 項目を掲げた。これらのうち、能動触覚時のアンテナ運動系の神経機構および歩行運動系を活性化する薬物の同定については一定の成果が得られたものの、アンテナ機械感覚系の神経機構、およびアンテナ機械感覚・運動系と歩行運動系の相互作用については、ほとんど未着手のまま研究期間終了を迎えることとなった。

今後の取り組みとしては、細胞内記録法を適用することで、未着手の課題について個々のニューロンレベルで解析を進めたい。また本研究課題と関連して、コオロギの触覚系および歩行系における研究成果も得られ始めており、新たな実験系での進展も期待される。

<引用文献>

Okada J, Morimoto Y, Toh Y (2009) Antennal motor activity induced by pilocarpine in the American cockroach. *Journal of Comparative Physiology A* 195: 351-363

Trimmer B (1995) Current excitement from insect muscarinic receptors. *Trends in Neuroscience* 18: 104-111

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計3件)

Sugimachi S, Matsumoto Y, Mizunami M, Okada J (2016) Effects of caffeine on olfactory learning in crickets. 査読有 *Zoological Science* (査読有、印刷中)

Kai K, Okada J (2013) Characterization of locomotor-related spike activity in the protocerebrum of the freely walking cricket. *Zoological Science* 30: 591-601 (査読有)
doi: 10.2108/zsj.30.591

Okada J, Akamine S (2012) Behavioral response to antennal tactile stimulation in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Comparative Physiology A* 198: 557-565 (査読有)
doi: 10.1007/s00359-012-0729-y

[学会発表](計11件)

杉町 誓児、岡田 二郎、フタホシコロギの嗅覚学習に対するカフェイン経口投与の効果、日本応用動物昆虫学会年次大会、2015年3月28日、山形大学(山形県・山形市)

武田 慎也、岡田 二郎、ゴキブリのアンテナへの接触刺激に対するアンテナ運動神経の応答、日本動物学会年次大会、2013年9月26日、岡山大学(岡山県・岡山市)

甲斐 加樹来、岡田 二郎、コオロギ前脳における歩行関連局所介在ニューロンと下行性ニューロンの共通投射領域 日本動物学会年次大会 2012年9月15日、大阪大学(大阪府・豊中市)

Kai K, Okada J. Locomotor-related neurons in the cricket brain: activity patterns and cellular morphologies. 日本比較生理生化学会年次大会、2012年7月7日、総合研究大学院大学(神奈川県・三浦郡葉山町)

[図書](計2件)

Okada J, Atlantis Press, Scholarpedia of Touch, 2015, 827 (pp88-91を執筆)

岡田 二郎、共立出版、研究者が教える動物実験 第1巻 感覚、2015、212 (pp31-43を執筆)

[その他]

ホームページ

<http://research.jimu.nagasaki-u.ac.jp/IST?ISTActId=FINJPDdetail&ISTKidoKbn=&ISTErrorChkKbn=&ISTFormSetKbn=&ISTTokenChkKbn=&userId=100000241>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

岡田 二郎 (OKADA, Jiro)
長崎大学・水産・環境科学総合研究科(環境)・教授
研究者番号: 10284481

(2) 研究協力者

武田 慎也 (TAKEDA, Shinya)
長友 和也 (NAGATOMO, Kazuya)
杉町 誓児 (SUGIMACHI, Seigo)