昆虫のナビゲーション戦略を支える記憶

弘 中 満 太 郎*

アリ類やハチ類によって代表される中心点採餌者は、中心点となる巣と餌場との間を移動する。移動中の個体にとって巣と餌場は目的地であり、彼らは目的地の間接的な情報を利用することで定位を完遂するナビゲーターである。昆虫が採餌において利用するナビゲーションシステムは、トレイルフェロモンに代表される経路追跡システム、移動方向と距離をベクトル積算する経路積算システム、ランドマークを記憶する地図基盤システムの3つに大別される。それぞれのシステムにおいて、彼らは自身が作り出すcue(手がかり)や、彼らの外環境に存在する種々のcueを利用している。最近の研究から、外環境のcueを用いる昆虫のナビゲーションシステムでは、空間情報の記憶が重要な役割を果たしていることが明らかになってきた。空間情報の獲得、保持、再生及び統合といった記憶の特性は、種や利用されるシステムによって大きく異なり、これはナビゲーターが必要とする記憶の機能が異なるためと考えられる。本総説では、昆虫の間接的な情報を用いたナビゲーションシステムの多様性を紹介し、それぞれのシステムで必要となる空間情報の記憶に関する知見を概説する。

1. はじめに

我々が動物のナビゲーション行動 - 遠距離の目的地(goal)に定位し移動する行動 - を目の当たりにして驚嘆するのは、いかにして遠くの目的地に正確に到達するのか、という不思議によるものだろう。種々のタイプのナビゲーション行動のなかでも、社会性昆虫で見られる採餌ナビゲーションは自然の驚異として我々の目に映る。正確に遠距離の餌場と巣を往復する採餌行動は、どのようなナビゲーション戦略によって成し遂げられているのだろうか。

餌場として適切な場所をより遠くに求めた昆虫のナビゲーターの祖先達が、1つの大きな問題を抱えることになったことは想像に難くない。目的地の直接的な情報を利用できなくなることである¹⁶⁾。例えば、一定距離を過ぎれば餌場からの匂いは届かない。そこでナビゲーターは、目的地の直接的な情報を利用する以外に、種々の間接的な情報を利用するナビゲーションシステムを構築することに成功したと考えられる。しかし同時に、間接的な情報を利用するシステムの獲得は、もう1つの複雑な問題を引き起こしたのではないだろうか。間接的な情報は、目的地との位置関係の情報を記憶することなしには有効に利用できない。すなわちナビゲーターは空間情報の記憶を必要とするようになったのである。

昆虫のナビゲーターは環境中の多様な間接的な情報を使い、それを空間の記憶と密接に絡めることで複雑なナビゲーション

を遂行している。そこで本稿では、まずアリ類やハチ類を代表とした中心点採餌者(central place forager)の間接的な情報を用いたナビゲーションシステムを概観し、その後、採餌ナビゲーションで昆虫がどのように記憶を用いているのか、その記憶特性について最新の研究をまとめたい。

2. 三つのナビゲーションシステム

巣などの中心地(central place)から餌場などに向かい、再び中心地に戻るという往復のナビゲーションにおいて、昆虫は大別して3つのナビゲーションシステムを進化の中で獲得した⁶¹⁾。第一の方法は、往路をそのまま逆戻りすることで目的地である中心地に戻る経路追跡システム(route-following system)である(図1A)。トレイルフェロモンを残し、それをたどって巣や餌場に到達する方法は、このシステムの代表的なものである。一方、中心地から移動する間に、種々のcue(手がかり)によって自らの移動方向と移動距離をモニターし、ベクトル積算することで、現地点から中心地までのベクトルを推測する第二の方法は、経路積算システム(route-integration, path integration system)として知られる(図1B)。経路積算システムによって算出される目的地を指し示すベクトルはグローバルベクトル(global vector)と呼ばれる。第三の方法は、地図基盤システム(map-based system)である。往路で木々などのランドマークの配置を記憶し、記憶したランドマークと実際の風景を照合しながら定位する方法である(図1C)。

昆虫のナビゲーターは、この3つのシステムのなかでさらに種独自の定位方法やcueを用いて採餌ナビゲーションを行う。その多様性をそれぞれのシステム毎にまとめてみよう。

2 - 1. 経路追跡システム

経路追跡システムには、化学的道しるべ(chemical trail)、構造的ガイドライン(structural guideline)、タンデムランニング(tandem running)という3つの異なった定位方法が報告されている。

経路追跡システムの代表ともいえるのは、すでに18世紀からアリ類にて報告されている化学的道しるべである⁴⁾。トレイルフェロモンとも呼ばれるこの方法は、自らもしくは他個体が巣と餌場との間に引いたフェロモンをたどることによって目的地に到達する。

一方、フェロモンとは異なった道しるべを利用する方法も、アリ類で報告されている。構造的ガイドラインと呼ばれる方法では、ナビゲーターが触覚を用いて枝やトンネルなどの構造物の縁や溝などに沿って定位する^{29, 32)}。

*Mantaro HIRONAKA, 浜松医科大学医学部総合人間科学講座生物学部門(〒431-3192 浜松市東区半田山1-20-1)

さらに、餌場に他個体を動員するアリ類で知られる独特なナビゲーションの方法として、タンデムランニングが挙げられる。これは、ハダカアリ属の1種 *Cardiocondyla venustula* で初めて報告された方法で、先頭のリーダーが後続する1個体のフォロアーを餌場に導く⁶²⁾。フォロアーはリーダーの触覚刺激と体表フェロモンを感知することで、化学的導しるべや構造的ガイドライン、あるいは他の定位システムに頼ることなく定位できる²⁷⁾。

2 - 2. 経路積算システム

経路積算システムでは、昆虫は自らの定位方向を知るための「コンパス」と、距離を測定するための「距離計」が必要となる。

方向決定のためにナビゲーターはどのようなコンパスを利用するのだろうか。理論的には外受容(exteroceptive)情報と自己受容(proprioceptive)情報、2つのタイプの情

報を利用する可能性が考えられる。クモでは自己受容情報を使って方向を知るという報告があるが⁶⁰⁾、昆虫では報告はない。昆虫ではじめに報告されたのは、外受容情報の太陽である。Santschi⁴⁶⁾は鏡を使って太陽の位置を変えることで、クロナガアリ属 *Messor* とヒメアリ属 *Monomorium* のアリ類が定位方向を変化させることを示し、太陽コンパスを証明した。太陽の位置はアリ類に方向の cue として用いられるのである。太陽を模した電球への反応を観察することで、太陽コンパスを検証することもできる。ベニツチカメムシ(*Parastrachia japonensis*)は、巣の幼虫に雌親が給餌する亜社会性のカメムシである⁵⁴⁾。実験室内に設置した電球を移動すると、帰巢中のカメムシの定位方向は電球の移動角度に合わせて変化し、光源を参照点として自らの定位方向を決定していることがわかる(図2)²³⁾。太陽光が大気の子によって散乱されることで作り出される空の偏光は、セイヨウミツバチ(*Apis mellifera*)⁵⁵⁾やサバクア

A: 経路追従システム

B: 経路積算システム

C: 地図基盤システム

図1 中心点採餌に利用される3つのナビゲーションシステム 中心点採餌者は巣などの中心地から出発し(実線の矢印)、餌場などにたどり着いた後、再び中心地に戻る(点線の矢印)。往路をたどることで中心地に戻る経路追従システム(A)。移動軌跡を複数の線分に区分し、それぞれの線分での方向と距離(例えば α_1 , d_1)を積算することで中心地を推定する経路積算システム(B)。ランドマークを観測して地図のような記憶をつくることで位置を特定する地図基盤システム(C)。文献⁶¹⁾より改変。

図2 帰巢するベニツチカメムシの光源の移動に対する反応 太陽を模して電球を1つのみ点灯させた実験室内で、ベニツチカメムシを1 m 離れた餌場に訓練した。床上に設置した電球 a を消し、反対側の電球 b を点灯させることで光源を水平に180°逆転させると、帰巢途中のカメムシはすぐに帰巢方向を反転させた。実線は電球 a の点灯時の、破線は電球 b の点灯時の帰巢軌跡をそれぞれ示している。文献²³⁾より改変。

リ(ウマアリ属)の1種 *Cataglyphis bicolor*¹⁴⁾ など、開放空間で活動するナビゲーターにとって重要な方向決定の cue となっている。夜間では、夜行性のアリ類によって月コンパスの利用が報告されたのに加えて^{30, 47)}、月光が作り出す極めて微弱な夜空の偏光が、タマシコガネ属の1種 *Scarabaeus zambesianus* の方向決定に使われることが明らかになった¹³⁾。採餌ナビゲーションにおいて星が方向の cue として利用されるという報告はないが、ヤガ科の1種 *Noctua pronuba* の渡りにおいては、星コンパスの可能性が示唆されている⁵²⁾。しかし、複眼には高い分解能が考えられないという光学的側面からの批判もあり⁵⁷⁾、昆虫の星コンパスはまだ十分な検証がなされているとは言えない。

光環境に影響を受けないと考えられる cue を用いたコンパスも報告されている。地磁気は、セイヨウミツバチがダンスを踊る際³⁴⁾ や出巣の際に⁴⁸⁾、方向決定の cue として用いられる。

また最近、風コンパスとキャノピーコンパスという興味深い2つのコンパスが報告されている。チュニジアの Maharès に近い海岸線の地域では昼間、2-6m/s の風が一定方向から吹く。その開放空間に棲息するサバクアリの1種 *C. fortis* は、風向を基準にして自らの定位方向を決定することができる³⁸⁾。一方、森に棲息するナビゲーターの場合、頭上は鬱蒼としたキャノピー(林冠)で覆われている。キャノピーの複雑なパターンをアリが昼間の定位に利用できることは報告されていたが²⁶⁾、キャノピーに開口するギャップ(空隙部)を光源としてコンパスのように利用することはできるだろうか。ベニツチカメムシは、月も星も見られない夜間に林床で正確な経路積算による帰巣を行うが²⁴⁾、このときに頭上のキャノピーとギャップとの僅かな光量の違いを検出して、単一のギャップからでも方向情報を得ることができるのである(図3)²⁵⁾。

昆虫は経路積算システムで距離をどのように計測しているのだろうか。現在では、2つの主要な方法が確認されている。セイヨウミツバチでは、飛翔中に消費したエネルギーから飛翔距離を測定しているという「エネルギー消費仮説」が長く支持されてきた^{21, 55)}。しかし現在では、飛翔するミツバチは網膜上を流れる映像(オブティックフロー: optic flow)の速度を評価して距離を測定することが実験的に証明されている^{17, 53)}。一方、徘徊性のサバクアリの1種 *C. fortis* では、歩数計(step counter)により距離が測定されていることが近年明らかになった⁶³⁾。10m 離れた餌場に到達したアリを捕獲し、脚先に豚の毛の竹馬を履かせることで歩幅を長くする、脚を切ることで歩幅を短くする、という処理を施した後に帰巣させる。すると、歩幅を長くしたアリは巣の推定距離を過大推定し、歩幅を短くされたアリは過小推定したのである。

2 - 3. 地図基盤システム

地図基盤システムの代表は視覚ランドマークの利用である。目的地付近から見た樹木などのランドマークの網膜上での位置と形状を、スナップショット(snap shot)として記憶する方法は、イメージマッチング(image matching)と呼ばれる¹¹⁾。ナビゲーターは、網膜上に映っている像と記憶したスナップショットの像を一致させるように移動することで、目的地に近づくことができる^{6, 60)}。目的地までの距離が遠い場合には、移動によってランドマークの形状

やサイズが大きく変化してしまうため、1つのスナップショットを記憶しておくだけでは不十分となる。ヨーロッパアカヤマアリ(*Formica rufa*)を用いた実験では、目的地までのルートを複数の線分に分割して、それぞれでスナップショットを記憶することが示唆されている³¹⁾。

このように、地図基盤システムを使うある種のナビゲーターはルートに沿って複数のランドマークの記憶を保持し順次再生して定位している。この事実から、ランドマークの利用には経路追隨的な特徴を兼ね備える場合があるという認識が最近なされるようになってきている。本稿では、ランドマークの利用を一括して地図基盤システムとしてまとめたが、今後はより適切な枠組みが必要になるかもしれない。また、Collett¹¹⁾ はイメージマッチングに加えて、ベクトルを再生するためにランドマークを利用する recognising scenes, ランドマークを左右の決定に用いる

図3 ベニツチカメムシのキャノピーコンパス 夜間にキャノピーのギャップをコンパスの参照点として利用しているかどうかを検証するため、側面と上面を暗青色のプラスチックボードで覆った実験アリーナを屋外に設置した。アリーナ上面にギャップとして直径90cmの開口部を設け、アリーナの中心に餌場と巣を配置した(A)。カメムシが巣から餌場に到達した時点で、アリーナ上面を180°回転させギャップの位置を反転させると、カメムシは巣とは反対の方向に定位した(B)。実線は出巣軌跡を、破線はギャップ反転後の帰巣軌跡を示す。文献²⁵⁾より改変。

biased detours, 顕著なランドマークのみを網膜に固定してそれに接近する aiming at beacons を含め, ランドマークの利用方法を4つに分類している。視覚ランドマークについて議論する際には, 昆虫が4つのどの方法を採用しているのかについて注意深い検討が必要だろう。

複数のランドマークを記憶するが, それを1つずつ独立して使う上記の方法に対して, 複数のランドマーク記憶を統合することで新しい空間情報を生み出して利用する方法は, 認知地図(cognitive map)と呼ばれる。昆虫では, Gould¹⁹⁾によりセイヨウミツバチ(*Apis mellifera ligustica*)が認知地図を持つ可能性が提案された。昆虫の認知地図があるか否かについては, 現在も長い論争が続いている。最近, 完全な飛翔軌跡をハーモニックレーダーにより追跡する実験から, ミツバチが行動圏内の任意のどの位置からでも, 目的地に近道をとって定位できることが明確になった³⁷⁾。この結果は, ミツバチが地図状の空間記憶を持つ強力な証拠といえる。しかし, 認知地図を持つことを完全に証明するには, 目的地や習慣的な移動コース近くのランドマークを使っていないことを示さなければならないなど, 厳密な実験条件が求められ⁸⁾, さらに検討が必要である。

複数の匂い情報を昆虫のナビゲーターがランドマークのように利用できるかどうかについては, 明確な証拠は得られていない。しかし数種のアリでは, 道しるべ追従特異性(trail-following idiosyncrasy)と呼ばれる, 個体固有のトレイルフェロモンを定位に利用することが報告されており^{2, 35)}, アリ類が複雑なフェロモンの世界に生活している可能性を我々に類推させる。嗅覚ランドマーク(olfactory landmark)や嗅覚地図(olfactory map)が存在するのにか

については, 今後さらなる研究が必要である⁴⁵⁾。

さらに驚くべきことに, サバクアリの1種 *C. fortis* は地表の凹凸である触覚情報をナビゲーションに利用することが明らかになった⁴⁹⁾。触覚ランドマークとも呼ぶべきこの方法は, 彼らの経路積算システムと併用される。これは昆虫のナビゲーションの多様性を示す好例ではないだろうか。

上述した昆虫のナビゲーションシステムと cue に関する報告を表1に整理した。

3. ベニツチカメムシにみる空間情報の記憶の必要性

間接的情報を基盤とするナビゲーションシステムの利用にあたり, 昆虫のナビゲーターはどのような記憶が必要になってくるのだろうか。単独で採餌をするアリ類と類似した採餌ナビゲーションを行うベニツチカメムシを例に考えてみよう。

林内で生活するベニツチカメムシは, 繁殖期になると落葉下に小さな巣を造り, そこに産卵する。幼虫が孵化すると雌親は巣から出て寄主木の種子を歩いて探索し, 発見した実を幼虫のために巣に持ちかえるという子育て行動を行う⁵⁴⁾。この子育て行動は雌親が単独で行う。子育て時期には寄主木の樹冠下に多くの種子が落下し, そこが餌場となる。巣は寄主木の周囲に広範囲に造られるが, 樹冠の縁から通常5m程度¹⁸⁾, 長い場合には20mも離れた所にあることもある。その結果としてカメムシは, 長距離を歩行して餌場に到達し, 実を探索し, 再び歩いて帰巢しなくてはならない。この採餌ナビゲーションを観察したところ, 出巢

表1 採餌ナビゲーションで昆虫が用いるシステムと cue

システム	cue	文献
A. 経路追従システム		
	化学的道しるべ	Bonnet 1779 ⁴⁾
	構造的ガイドライン	Jander 1977 ²⁹⁾ ; Klotz & Reid 1992 ³²⁾
	タンデムランニング	Wilson 1959 ⁶²⁾
B. 経路積算システム		
	方向のcue	
	太陽	Santschi 1911 ⁴⁶⁾
	昼間の空の偏光	von Frisch 1967 ⁵⁵⁾ ; Duelli & Wehner 1973 ¹⁴⁾
	月	Santschi 1923 ⁴⁷⁾ ; Jandar 1957 ³⁰⁾
	星 ^{a)}	Sotthibandhu & Baker 1979 ⁵²⁾
	夜空の偏光 ^{b)}	Dacke et al. 2003 ¹³⁾
	磁気	Lindauer & Matrin 1968 ³⁴⁾ ; Schmitt & Esch 1993 ⁴⁸⁾
	風	Müller & Wehner 2007 ³⁸⁾
	キャノピー	Hironaka et al. 2008 ²⁵⁾
	距離のcue	
	オプティックフロー	Esch & Burns 1996 ¹⁷⁾ ; Srinivasan et al. 1996 ⁵³⁾
	歩数計	Wittlinger et al. 2006 ⁶³⁾
C. 地図基盤システム		
	視覚ランドマーク	Collett 1996 ¹¹⁾
	認知地図	Gould 1986 ¹⁹⁾ ; Menzel et al. 2005 ³⁷⁾
	触覚ランドマーク	Seidl & Wehner 2006 ⁴⁹⁾

^{a)} 星コンパスは採餌ナビゲーションで確認されたものではない。

^{b)} 夜空の偏光は採餌ナビゲーションで確認されたものではない。

したカメムシは広範囲をくねくねと複雑な軌跡を描いて歩き回ることが明らかになった。しかし一度実を見つけると、巣への最短経路に近い直線的な帰巣を示した。そして巣の近くまでたどり着いた後に鋭角的に方向転換し、その周囲を探索するような行動に切り替えて巣穴を目指した(図4 A)^{22, 24)}。

実を探索している雌親を拾い上げ、人為的に移送した後に実を与えて帰巣させる。すると、どの地点に移送しても、カメムシは移送による巣の位置の受動的な変化を認識できず、移送前に巣のあった方位に正確に定位した。そして捕獲された地点から実際の巣までの距離と同じ程度歩いた後、鋭角的に方向転換して巣の探索行動を開始した(図4 B)。この結果は、ベニツチカメムシが経路積算システムを利用していること示している^{22, 24)}。カメムシの1回の採餌周遊にかかる平均時間は40分ほどである。帰巣ベクトルはこの間、常に更新される必要があり、カメムシは少なくともベクトル情報を処理するワーキングメモリを必要とすることになる。

出巣時にも記憶が重要な役割を果たす。通常、ベニツチカメムシは餌場となる寄主木の方向を目指して出巣する²⁴⁾。しかし、餌場で実が見つからない場合はその探索範囲を広げ、寄主木とは異なった方向で餌を得ることがある。その次の出巣方向を観察すると、カメムシはそれまで出巣していた寄主木の方向ではなく、前回餌を得た方向に出巣することが明らかになった(図5)。採餌に成功した方向を記憶しているのである。

ベニツチカメムシとは異なり、地図基盤システムを利用する種においても、出巣と帰巣で記憶が重要になることは容易に予想できる。例えば、巣の周辺の視覚ランドマークをスナップショットとして情報化し、イメージマッチングを使って帰巣する場合なら、採餌周遊中の期間はスナップショットを記憶しておかなければならない。同様に餌場の

ランドマークは、帰巣してから次の採餌開始まで記憶していなければならない。

ナビゲーションにおいて動物は、空間位置に関する情報を獲得(acquisition)して神経系に保持(retention)し、後にその情報を行動に読み出し(retrieval)・再生(recall)するという一連のメカニズムを遂行する必要に置かれている。効率的な定位を求めるためには、動物はナビゲーションの途中でも、次の採餌までのインターバルの期間でも、記憶を処理し続けなければならない。その事実は、我々に「どのように記憶が獲得されるのか」、「どのくらい保持されるのか」、「なにをきっかけに読み出し・再生がなされるのか」という疑問を投げかける。さらに動物は複数の記憶をまとめあげる、すなわち統合(integration)することがある。ナビゲーションの記憶についても「複数の空間情報の記憶を統合できるのか」という問題も浮かぶ。昆虫のナビゲーションにおける記憶の特性とはどのようなものなのか。これらの疑問に答える最新の行動学的研究を紹介しよう。

4. 記憶の獲得

ナビゲーションの記憶がどの程度の速さで昆虫に獲得されていくのか、という問題をまず考えよう。経路積算システムを利用するナビゲーターは、餌場に一度たどり着けばもうその時点で、巣までの方向情報と距離情報の記憶を獲得していることになる。ではそれらのベクトル記憶は一度で完全に獲得できているのであろうか、あるいは複数回の経験により徐々に獲得していくのだろうか。サバクアリの1種 *C. fortis* の距離記憶について、この問題が実験的に検討された⁷⁾。アリを一定の距離だけ離れた餌場に細長い直線通路で導き、餌場に到達した個体を別の実験通路に移して帰巣させる実験を行う。するとアリは記憶した距離だけを直線的に歩いた後、通路内で巣を探索するようにター

図4 ベニツチカメムシの採餌軌跡と移送後の帰巣軌跡 出巣したカメムシは曲がりくねった軌跡を描いて種子を探索し(実線)、実を発見した後、直線的に帰巣した(点線)(A)。実を探索中のカメムシを巣の反対側に移送して実を与えると、巣のあるべき方向へ定位し、巣のあるべき距離で鋭角的に方向転換して巣の探索を開始した(B)。文献²²⁾より改変。

図5 ベニツチカメムシの採餌方向の記憶 採餌方向記憶実験の方法の概略図(A)とカメムシの出巣方向(B)。寄主木に対して左45°の方向を採餌方向とし、地表にラインを引いた。1回目の出巣では、寄主木を中心として40°の範囲でカメムシに餌を発見させて帰巢させた。次の出巣では、採餌方向のラインに乗るまでカメムシを追跡した。Aに示した実線は、その2回目の採餌における典型的な出巣軌跡を示している。採餌方向のライン上で餌を与えてカメムシを帰巢させ、その後、3回目の出巣時における定位方向を測定した。Bの黒丸(●)はカメムシ1個体の定位角度を示している。カメムシは1回目に餌を得た寄主木の方ではなく、2回目に餌を得た採餌方向に出巣した。円内の矢印は平均ベクトル、 a は平均定位角度、 r は平均ベクトルの長さ、 N はサンプル数をそれぞれ示した。

ンを繰り返す。餌場からターン開始位置までの距離は、アリが記憶した距離を意味している。実験の前に餌場に一度のみ到達させて帰巢させた1回訓練のアリと連続して6回訓練したアリで、記憶距離の正確さに違いがあるかどうか確かめられた。両グループ間で正確さの指標となる非系統的なばらつき(変動係数)に違いはみられず、アリは1回の経験で正確に距離記憶を獲得できることが明らかになった。同じく経路積算システムを使うゴウシュウオオアリ属の1種 *Melophorus bagoti* も同様の実験方法で調べられ、距離記憶の正確さが訓練と共に上昇しないことが報告されている⁴⁰⁾。経路積算システムの帰路の距離記憶は、その採餌周遊時の往路のベクトル積算で完全に獲得されるのである。一方、餌場までの往路の方向や距離の記憶が、同様の傾向を持つのかどうかについて明確な答えは得られていない。

地図基盤システムにおけるランドマークの記憶も、急速に獲得される。幾つかのハチ目昆虫では、戻ることが予想される巣や餌場などから出発する際に、左右に弧を描いてホバリングしてから離れていく定位飛行(orientation flight)と呼ばれる特徴的な行動が報告され⁵⁶⁾、これは周囲のランドマークなどの視覚情報を学習するためのものと考えられている³⁾。初めて出巣したセイヨウミツバチ(*Apis mellifera ligustica*)を、わずか5-10分間の定位飛行のみ経験させて捕獲し、移送する。すると巣の周囲のランドマークが見える場所ならば、どの地点に移送された場合でも帰巢することができる⁵⁾。これは、ミツバチが周囲のランドマークを記憶として数分程度で獲得できることを示している。

その一方で、経験に応じて徐々にランドマークの記憶を獲得していくかのような現象も報告されている。経路積算システムに加えて地図基盤システムを併用する *M. bagoti* は、巣の周囲に配置された円柱型のランドマークを1回の

経験では十分に記憶できず、3回、7回、15回と繰り返し経験することで記憶していく可能性が実験的に示唆されている⁴¹⁾。

5. 記憶の保持

経路積算システムの方向情報や距離情報は、どの程度保持されるのだろうか。帰路の方向記憶については、サバクアリの1種 *C. fortis* で実験が行われた。巣から12m離れた餌場に到達したアリを数日間保持して、別の位置のアリーナに移送して帰巢させると、方向成分はおおよそ4.5日で有意に低下し、帰路の方向情報が長期記憶であることがわかる⁶⁵⁾。

距離情報については、帰路の距離をどの程度保持できるかという点について2種のアリから報告がある。餌場に到達したゴウシュウオオアリ属の1種 *M. bagoti* をプラスチック容器に自然光条件下で保持した場合、24時間後には帰巢距離が短くなり、変動係数が増加して正確さが低下する傾向が観察された⁴⁰⁾。 *C. fortis* でも同様に24時間後には変動係数が増加した⁷⁾。 *C. fortis* の1日あたりの平均採餌回数は4.2回であり、平均の採餌周遊の時間は52.9分である。また日中の砂漠という乾燥条件のために、採餌に出かけている時間は4時間が生理的な限界であると考えられている⁷⁾。また *M. bagoti* でも、最大の採餌周遊時間は64分である³⁹⁾。すなわちこれらのアリ類は帰路の距離記憶を24時間以上持続させる必要性がナビゲーション戦略上ないため、24時間以内の保持時間しかもたないのかもしれない。一方で、 *C. fortis* を2日間にわたり繰り返し同じ餌場に訓練した場合、その距離記憶はおおよそ2.5日後に半減することが報告されている⁶⁵⁾。記憶獲得の状況に応じて、保持時間に違いが生まれる可能性が考えられる。

地図基盤システムで利用されるランドマーク記憶の保持

時間は、上述のベクトル記憶とは全く異なった様相を示す。ベクトル記憶が検証された、*C. fortis* を用いて巣の周囲に配置した3つのランドマークを2日間以上学習させる。学習後、アリを捕獲してガラス瓶で一定期間保持し、ランドマークを配置した実験アリーナに放虫すると、20日間の保持後もアリはランドマークが示す巣の位置に定位できた⁶⁵⁾。これは本種の平均採餌日数7.3日より長い。また、*M. bagoti* でも巣の周りのランドマークを、8日後にも保持していることが報告されている⁴¹⁾。

驚くような長期間、ランドマーク記憶を保持する種も知られる。ヤマアリ属(*Formica*)のアリ類では、個別のワーカーが特定の道筋や餌場を選好する、ルートファイデリティ(route fidelity)⁴³⁾、場所固執性(site fidelity)²⁸⁾と呼ばれる現象が知られる。Rosengren と Fortelius⁴⁴⁾ は、ヤマアリ属のアリ類において、このルートファイデリティ/場所固執性がキャノピーを含む視覚ランドマークによって決定されていることを実験的に明らかにした。そして、秋に記憶したランドマークによる選好性が、冬期休眠を経た7ヶ月後の翌春にも存在していることを報告している。冬期休眠を挟んだ長期のランドマーク記憶は、近縁種でも報告がある。イメージマッチングであると考えられるランドマーク利用によって餌場を選択するヤマアリ属の1種 *F. uralensis* でも、秋に見られた場所固執性が6ヶ月後の翌春にも引き続き観察されたと報告されている⁴⁵⁾。

F. uralensis は夜間にも採餌を行うが、昼間と同様に場所固執性が観察される。Salo と Rosengren⁴⁵⁾ は、夜間の場所固執性にどのようなシステムや cue が利用されているかを明らかにするため、視覚ランドマーク、化学的道しるべ、化学的マーキング、自己提供の cue(idiothetic cue)、地磁気をコントロールした詳細な実験を行った。その結果、光のない環境下での場所固執性には、ホームレンジに配置された匂いマーキングが利用されている可能性が強く示唆される結果を得ている。トレイルフェロモンやマーキングフェロモンなどの嗅覚、構造的ガイドラインなどの触覚の記憶が、昆虫のナビゲーションに使われているとして、それがどの程度の期間記憶されるのかは全く明らかにされていない。ナビゲーションにおける視覚以外の cue の記憶の問題は、今後の大きなテーマの1つであろう。

6. 記憶の再生

複数の記憶を保持するナビゲーターは、特定の状況下で適切な記憶を読み出し・再生しなくてはならない。例えば、同じ餌場へ往復する地図基盤システム利用者は、往路と復路で異なったランドマーク記憶を再生する必要があるだろう。幾つかのアリ類は、進行方向の側面に存在する壁や枝のような横に伸びたランドマーク(extended landmark)のエッジを記憶し、それを網膜上の特定の位置に固定することで、ランドマークと平行して定位することができる^{12), 42)}。このようなランドマーク記憶を用いる場合には、往路と復路で正反対の複眼にエッジが固定されるように記憶を再生する必要があるが、どのような条件が再生に関与しているのだろうか。Harris ら²⁰⁾ は、巣から餌場を見て左側に幅1m、高さ20cm 壁を置いた環境下でヨーロッパアカヤマアリの餌場まで3日間訓練した。訓練後、餌を食べていない個体と餌を食べた個体を餌場までの中間地点か

ら放虫すると、餌を食べていない個体は壁が左側に、餌を食べた個体は壁が右側になるように定位した。摂食条件が特定のランドマーク記憶の再生を決定しているのである。

複数のスナップショットを記憶するナビゲーターは、ルート上の適切な地点で適切なスナップショットを再生しなければならない。スナップショットは番号順に並べられて記憶されており、あるスナップショットと景色とのマッチングが、次のスナップショットの再生を引き起こすのだろうか。この仮説を検証するために、ゴウシュウオオアリ属の1種 *M. bagoti* は定位途中でルート上の様々な地点に移送させられた。しかし、アリはどの地点でもその地点において適切なランドマークに定位することができた³³⁾。すなわち、複数のスナップショット記憶をアリは番号順ではなく適宜再生することができるのである。

記憶の再生に、複数のナビゲーションシステムが関係しているかどうかについても検証が行なわれている。サバクアリの1種 *C. fortis* は、経路積算システムと視覚ランドマークによる地図基盤システムを併用する。Collett ら⁹⁾ は、経路積算システムのベクトル記憶が、見慣れたランドマークに遭遇することで再生されることがあるかどうかを実験的に検証した。L字型の通路の片側に巣を置き、通路を通じてアリをランドマークが配置された餌場へ導く。餌を得たアリは通路を通ることなく斜辺を描くよう、グローバルベクトルに沿って直線的に帰巣する。複数回の訓練後、餌場付近のランドマークは変化させずにL字の一辺を伸長もしくは短縮して出巢させる。餌場において訓練時とは異なったグローバルベクトルを持つことになったアリは、餌場のランドマークに遭遇することで訓練時のグローバルベクトルを再生することができるだろうか。アリは訓練時のランドマークに遭遇しても訓練時のグローバルベクトルを再生することはなく、正確にその往路の経路積算から得られたベクトルに従って帰巣した。見慣れたランドマークは、経路積算システムに影響しないのである。

では反対に、グローバルベクトルの状態が、特定のランドマーク記憶の再生を促進することはあるだろうか。巣を挟むように置かれた2つの円筒形のランドマークに訓練された *C. fortis* は、グローバルベクトルが0%になった時点(巣の近傍に到達した地点)でランドマークに遭遇し巣を探索する行動に切り替えることになる。実験的に帰巣ルートの途中にランドマークを移動させると、アリはグローバルベクトルが0%ではない状態でランドマークに遭遇するが、その場合にはランドマークを無視する³⁸⁾。これは巣を示すランドマークが経路積算システムのベクトル残量に関連して再生される、という可能性を示す結果である。しかし一方で、Kohler と Wehner³³⁾ は、*M. bagoti* において、グローバルベクトルが100%と0%のアリをルートの途中に移送しても、ランドマークを使った定位に影響がないことを示した。これは *C. fortis* の結果とは反対に、ランドマーク記憶がグローバルベクトルの状態とは完全に独立して再生されていること意味する。経路積算システムが視覚ランドマークの記憶再生にどのように関与するのか、さらなる研究が必要である。

7. 記憶の統合

様々な記憶システムにおいて、動物は先の複数の経験を

結びつけて行動に反映することが知られる。昆虫のナビゲーターは、幾つかの異なった記憶を統合することができるのだろうか。サバクアリの1種 *C. fortis* はその経路積算システムで、前回と今回の出巢時のベクトル記憶を統合せず、最も新しい往路での方向記憶と距離記憶のみを、帰巢の方向と距離推定に用いることが報告されている⁹⁾。距離に関しては直線通路を用いた実験でさらに詳しい検証が行われた。アリを一定距離離れた餌場に導き帰巢させることを繰り返し、同一の餌場に5回訓練する。その直後、6回目の出巢時にそれまでの2倍もしくは半分の距離の餌場に出巢させ、帰巢距離を測定する。するとアリは、訓練時の距離に全く影響を受けずに、6回目の出巢時に歩行した距離だけ歩いて巣を探索するターンを示す⁷⁾。経路積算システムにおいて、経験した複数の距離記憶を統合しないという結果は、ゴウシュウオオアリ属の1種 *M. bagoti* でも確認されている⁴⁰⁾。

一方、地図基盤システムの認知地図という概念では、複数の記憶の統合が前提条件となる。昆虫はランドマークによる位置情報を統合することができるのだろうか。Menzel³⁶⁾ は、セイヨウミツバチ (*Apis mellifera carnica*) を午前と午後で方向の異なる別々の餌場に訓練した。そして、餌場から巣の近くまで帰巢したミツバチを捕獲し、2つの餌場の中間地点に移送した。すると、ミツバチは巣までの最短距離を示す新規のルートをとって帰巢することができた。片方の餌場に訓練したのみのミツバチでは、同じ中間地点に移送された場合でも帰巢できない。少なくともミツバチでは、2つ以上のランドマーク記憶を統合することで、新しい空間情報を得ている可能性が高いだろう。

8. 今後の展開

昆虫の採餌ナビゲーションと記憶の関係について今後、どのような行動学的展開が期待されるかを考えてみよう。まず、各ナビゲーションシステム内での記憶特性の違いの問題が挙げられる。これまでの研究は、少なくともシステムによって記憶特性が異なることを明らかにした。それでは、cue に対応した記憶特性は見られるだろうか。例えば、経路積算システムを用いるナビゲーターには、複数の cue を方向決定に利用する種が知られる。サバクアリの1種 *C. fortis* は太陽コンパスと偏光コンパスを使うが、偏光コンパスを優先することが報告されている⁵⁹⁾。太陽による方向情報と偏光による方向情報は、その獲得、保持、再生において同じ特性を持つのだろうか。そのような視点は、ナビゲーションを行う動物に一般的にみられる、ナビゲーションシステムや cue の階層性¹⁾ についての機能的な理解を進めることができるだろう。

ナビゲーションの記憶特性が、モチベーションなどナビゲーターの置かれた状況(コンテキスト: context)とどのような関係があるのかも興味深い。ヨーロッパアカヤマアリは、摂食の有無によって、往路と帰路のどちらの記憶を呼び起こすかを決定する³⁰⁾。彼らのように出巢と帰巢で同じナビゲーションシステムを利用する種では、例えば、記憶の保持特性がコンテキスト依存적かどうかを検証することができるだろう。前述のようにベニツチカメムシは帰巢時に経路積算システムを使い巣へ定位する²²⁾。一方、巣にカメムシがいる状態で巣自体を移送して、採餌経験のある

カメムシを出巢させると、その定位方向は前回の採餌地点のあるべき方向、すなわち採餌地点の方位へと集中する。この結果から、セイヨウミツバチ⁵⁵⁾ や *C. fortis*¹⁰⁾ で報告されているように、カメムシが帰巢と共に、先に訪れた餌場への出巢時にも経路積算システムに頼ることがわかる。そこで、帰巢と出巢で方向記憶の保持時間に違いがあるかどうかを実験した。餌場にたどり着いたカメムシと巣の中のカメムシを透明なカップに閉じ込めて、一定時間後にそれぞれを帰巢、出巢させた。餌場で閉じ込められた個体は、2時間後までは巣への定位角度は正確であるが、3時間後には定位できなくなった(図6 A-C)。一方、巣に閉じ込められたカメムシは3時間後に出巢させても、24時間後に出巢させても、正確に餌を採餌した方向へ定位できる(図6 D)。ベニツチカメムシの経路積算システムの方向記憶は、出巢と帰巢というコンテキスト依存の特性を持つのである。

図6 ベニツチカメムシの帰巢と出巢における方向記憶の保持時間 餌場に到達したカメムシを1時間(A)、2時間(B)、及び3時間(C)、透明なカップ内で保持し、その後餌を与えて帰巢させた場合の定位方向を測定した。カメムシの1個体の定位角度を黒丸(●)で示した。また、一度餌を運搬した後に巣内で3時間(○)及び24時間(○)保持し、その後出巢させたカメムシの定位方向を測定した(D)。円内の矢印は平均ベクトル、aは平均定位角度、rは平均ベクトルの長さ、Nはサンプル数をそれぞれ示した。

9. おわりに

ナビゲーションシステムと記憶は密接な関わりを持つ。その関連性を昆虫のナビゲーションにおいて概観すると、第一に、目的地に定位するという同じ機能にもかかわらず、記憶の保持や統合はナビゲーションのシステムによって大きく異なることが明らかになった。また第二に、類似するナビゲーションシステムや cue を利用する近縁なグループにおいても、保持時間など記憶特性が異なっていることが明らかになった。これらはなぜなのだろうか。

記憶はコストを伴うと予想されることから¹⁵⁾、記憶のシステムは動物にとってより適切に設計されていると考えられる。自然選択によってナビゲーターに獲得された記憶システムは、その生態的背景において必要となる記憶の機能に応じた特性を有しているに違いない。また同時に、種特有の感覚器官や脳などの感覚情報処理上の制約が、ナビゲーションにおける記憶システムの特性に影響を与えていることも考えられる¹⁶⁾。哺乳類や鳥類では、脳の海馬が空間記憶に重要であることが報告され、その容量と行動的可塑性の相関の研究が進められている⁵¹⁾。昆虫では、キノコ体が視覚を用いた記憶に重要であることがハエやコオロギで報告されているものの⁶⁴⁾、ナビゲーションにおける記憶特性との関連は多くの謎に包まれている。記憶機能の検証と感覚情報処理の解明の相補的な進展が、ナビゲーションにおける記憶システムの理解には欠かせないだろう。ヒトの脳に比べてなきに等しい神経系を持つ昆虫が驚嘆するナビゲーションを遂行して足元を歩いていく、目の前を横切っていく。昆虫のナビゲーションを支える記憶の理解は、まだ端緒についたばかりなのである。

謝辞

本稿をまとめるにあたり、浜松医科大学医学部の針山孝彦教授に丁寧な御指導を頂きましたことを心より感謝致します。また、佐賀大学農学部藤條純夫名誉教授、野間口眞太郎教授、Hofstra University の Filippi Lisa 博士には、本稿で取り上げた実験に関して様々な支援を頂きました。それらの研究は、日本学術振興会、日本科学財団などから多くの助成を受けてなされたものです。

文 献

- 1) Able, K.P.: *Am. Zool.*, 31, 157-167 (1991)
- 2) Aron, S., Deneubourg, J.L., & Pasteels, J.M.: *Insectes Soc.*, 35, 355-366 (1988)
- 3) Becker, L.: *Z. Vergl. Physiol.*, 41, 1-25 (1958)
- 4) Bonnet, C.: In *Oeuvres d' Histoire naturelle et de Philosophie*. Vol. 1. pp535-536, Imprimerie de Samuel Fauche (1779)
- 5) Capaldi, E.A., & Dyer, F.C.: *J. Exp. Biol.*, 202, 1655-1666 (1999)
- 6) Cartwright, B.A., & Collett, T.S.: *J. Comp. Physiol. A*, 151, 521-543 (1983)
- 7) Cheng, K., Narendra, A., & Wehner, R.: *Behav. Ecol.*, 17, 227-235 (2006)
- 8) Collett, M., & Collett, T.S.: *Curr. Biol.*, 16, 48-51

- (2006)
- 9) Collett, M., Collett, T.S., Chameron, S., & Wehner, R.: *J. Exp. Biol.*, 206, 877-882 (2003)
- 10) Collett, M., Collett, T.S., & Wehner, R.: *Curr. Biol.*, 9, 1031-1034 (1999)
- 11) Collett, T.S.: *J. Exp. Biol.*, 199, 227-235 (1996)
- 12) Collett, T.S., Collett, M., & Wehner, R.: *J. Exp. Biol.*, 204, 1635-1639 (2001)
- 13) Dacke, M., Nilsson, D.-E., Scholtz, C.H., Byrne, M., & Warrant, E.J.: *Nature*, 424, 33 (2003)
- 14) Duelli, P., & Wehner, R.: *J. Comp. Physiol. A*, 86, 37-53 (1973)
- 15) Dukas, R.: *J. Theor. Biol.*, 197, 41-50 (1999)
- 16) Dyer, F.C.: In *Cognitive Ecology* (Dukas, R. ed.), pp201-260, The University of Chicago Press (1998)
- 17) Esch, H., & Burns, J.: *J. Exp. Biol.*, 199, 155-162 (1996)
- 18) Filippi-Tsakamoto, L., Nomakuchi, S., Kuki, K., & Tojo, S.: *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 88, 374-383 (1995)
- 19) Gould, J.L.: *Science*, 232, 861-863 (1986)
- 20) Harris, R.A., de Ibarra, N.H., Graham, P., & Collett, T.S.: *Nature*, 438, 302 (2005)
- 21) Heran, H., & Wanke, L.: *J. Comp. Physiol. A*, 34, 383-393 (1952)
- 22) Hironaka, M., Filippi, L., Nomakuchi, S., Horiguchi, H., & Hariyama, T.: *Anim. Behav.*, 73, 739-745 (2007)
- 23) Hironaka, M., Tojo, S., & Hariyama, T.: *Appl. Entomol. Zool.*, 42, 473-478 (2007)
- 24) Hironaka, M., Tojo, S., Nomakuchi, S., Filippi, L., & Hariyama, T.: *Zool. Sci.*, 24, 535-541 (2007)
- 25) Hironaka, M., Inadomi, K., Nomakuchi, S., Filippi, L., & Hariyama, T.: *Naturwissenschaften*, in press (2008)
- 26) Hölldobler, B.: *Science*, 210, 86-88 (1980)
- 27) Hölldobler, B., Möglich, M., & Maschwitz, U.: *J. Comp. Physiol. A*, 90, 105-127 (1974)
- 28) Hölldobler, B., & Wilson, E.O.: *The Ants*, 732pp, Harvard University Press (1990)
- 29) Jander, R.: In *Encyclopedia of Ethology* (Grzimek, B. ed.), pp145-163, Van Nostrand Reinhold (1977)
- 30) Jander, R.: *Z. Vergl. Physiol.*, 40, 162-238 (1957)
- 31) Judd, S.P.D., & Collett, T.S.: *Nature*, 392, 710-714 (1998)
- 32) Klotz, J.H., & Reid, B.L.: *J. Insect Behav.*, 5, 71-82 (1992)
- 33) Kohler, M., & Wehner, R.: *Neurobiol. Learn. Mem.*, 83, 1-12 (2005)
- 34) Lindauer, M., & Martin, H.: *Z. Vergl. Physiol.*, 60, 219-243 (1968)
- 35) Maschwitz, U., Lenz, S., & Buschinger, A.: *Experientia*, 42, 1173-1174 (1986)
- 36) Menzel, R., Geiger, K., Joerges, J., Müller, J., & Chittka, L.: *Anim. Behav.*, 55, 139-152 (1998)
- 37) Menzel, R., Greggers, U., Smith, A., Berger, S., Brandt, R., Brunke, S., Bundrock, G., Hülse, S.,

- Plümpe, T., Schaupp, F., Schüttler, E., Stach, S., Stindt, J., Stollhoff, N., & Watzl, S.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102, 3040-3045 (2005)
- 38) Müller, M., & Wehner, R.: *Naturwissenschaften*, 94, 589-594 (2007)
- 39) Muser, B., Sommer, S., Wolf, H., & Wehner, R.: *Aust. J. Zool.*, 53, 301-311 (2005)
- 40) Narendra, A., Cheng, K., & Wehner, R.: *J. Exp. Biol.*, 210, 570-577 (2007)
- 41) Narendra, A., Si, A., Sulikowski, D., & Cheng, K.: *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 61, 1543-1553 (2007)
- 42) Pratt, S.C., Brooks, S.E., & Franks, N.R.: *Ethology*, 107, 1125-1136 (2001)
- 43) Rosengren, R.: *Acta. Zool. Fenn.*, 133, 1-106 (1971)
- 44) Rosengren, R., & Fortelius, W.: *Insectes Soc.*, 33, 306-337 (1986)
- 45) Salo, O., & Rosengren, R.: *Ethology*, 107, 737-752 (2001)
- 46) Santschi, F.: *Rév. Suisse Zool.*, 19, 303-338 (1911)
- 47) Santschi, F.: *Mém. Soc. Vaudoise Sci. Nat.*, 4, 137-175 (1923)
- 48) Schmitt, D.E., & Esch, H.E.: *Naturwissenschaften*, 80, 41-43 (1993)
- 49) Seidl, T., & Wehner, R.: *J. Exp. Biol.*, 209, 3336-3344 (2006)
- 50) Seyfarth, E.A., & Barth, F.G.: *J. Comp. Physiol. A*, 78, 176-191 (1972)
- 51) Sherry, D.F.: In *Cognitive Ecology* (Dukas, R. ed.), pp261-296, The University of Chicago Press (1998)
- 52) Sothibandhu, S., & Baker, R.R.: *Anim. Behav.*, 27, 786-800 (1979)
- 53) Srinivasan, M.V., Zhang, S.W., Lehrer, M., & Collett, T.S.: *J. Exp. Biol.*, 199, 237-244 (1996)
- 54) Tsukamoto, L., & Tojo, S.: *J. Ethol.*, 10, 21-29 (1992)
- 55) von Frisch, K.: *The Dance Language and Orientation of Bees*. 566pp, Harvard University Press (1967)
- 56) Wehner, R.: In *Handbook of Sensory Physiology*, vol. /6C (Autrum, H. ed.), pp287-616, Springer (1981)
- 57) Wehner, R.: *Annu. Rev. Entomol.*, 29, 277-298 (1984)
- 58) Wehner, R., Michel, B., & Antonsen, P.: *J. Exp. Biol.*, 199, 129-140 (1996)
- 59) Wehner, R., & Müller, M.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103, 12575-12579 (2006)
- 60) Wehner, R., & Räber, F.: *Experientia*, 35, 1569-1571 (1979)
- 61) Wehner, R., & Wehner, S.: *Ethol. Ecol. Evol.*, 2, 27-48 (1990)
- 62) Wilson, E.O.: *Psyche*, 66, 29-34 (1959)
- 63) Wittlinger, M., Wehner, R., & Wolf, H.: *Science*, 312, 1965-1967 (2006)
- 64) Zars, T.: *Curr. Opin. Neurobiol.*, 10, 790-795 (2000)
- 65) Ziegler, P.E., & Wehner, R.: *J. Comp. Physiol. A*, 181, 13-20 (1997)

Abstract

Insect navigational strategy based on memory

Mantaro Hironaka, Faculty of Medicine, Hamamatsu University School of Medicine, Handayama 1-20-1, Hamamatsu, Higashi-ku, Shizuoka 431-3192, Japan

Central place foragers such as ants and bees are prominent navigators displaying a variety of navigational systems. These navigational systems are roughly classified into three types, route-following system, such as trail pheromone; path integration system that is dependent on compass and odometer; and map-based system, based on memories of visual landmarks. Recent work on ants and bees has revealed a major role of long-term memories in the navigational systems. For example, the directional and odometric memories are acquired perfectly in no more than one trail in the path integration system. Navigators using the map-based system retain the visual landmark memories as "snap-shots" for a few days or a month, and recall the right memory in the appropriate context. Honeybees might assemble a cognitive map to integrate their landmark memories. In the present review, I emphasize how traits of the navigational memory such as acquisition, retention, recall and integration, are dependent on the navigation systems and behavioural backgrounds of the insect navigators.

Keywords: navigation, spatial memory, orientation, path integration, landmark, cognitive map, homing, acquisition, retention, recall