解 説

昆虫の短中距離ナビゲーションを支える神経基盤

Neural Basis Underlying Short- and Middle-range Navigation in Insects

小 川 宏 人* *北海道大学

Hiroto Ogawa* *Hokkaido University

1. は じ め に

昆虫はサイズが小さく、固い外骨格に覆われた身体や6本脚による運動が機械仕掛けを彷彿とさせるせいか、昔からロボット工学者に強い興味を抱かせてきた。不安定な路面状況下での運動性や飛翔能力を模したいいわゆる「昆虫ロボット」の開発は現在もお枚挙にいとまがなく、最近でも昆虫のような超小型の飛翔マシンが報告されている[1]。移動能力の高い昆虫は優れたナビゲーターでもある。動物は視覚、聴覚、嗅覚、磁気感覚など、様々なモダリティの感覚入力による情報を用いて、目的地への移動、すなわちナビゲーションを行うが、特に昆虫ではミツバチやサバクアリなどでナビゲーション戦略の生態行動学的研究が行われてきた。その結果、彼らが太陽方位や偏光コンパス、ランドマーク、および経路積分(Path-integration)システムを組み合わせて高度なナビゲーションを実現していることが分かってきた[2][3]。しかし、それらの神経メカニズムについては、偏光受容に関連するコンパスニューロン[4]などの研究があるものの、目的地の設定や経路選択、運動制御に至るナビゲーション全体を統御する脳神経系の仕組みについてはまだに不明な点が多い。近年、上述のような長距離ナビゲーションではなく、短～中距離(数～数十センチメートル)の移動運動について、ナビゲーションを可能とする要素制御系に関する興味深い研究が報告されつつある。本稿では昨年報告されたトンボの獲物捕獲飛翔に関する研究を紹介するとともに、我々が行ってきたコオロギの気流逃避運動系に関する神経行動学的研究について概説する。最後に、文部科学省科学研究費助成事業2016年度新学術領域「生物ナビゲーションのシステム科学(生物移動情報学)」(領域代表・橋本浩一)の中で、我々が計画している「昆虫の定位置ナビゲーションを実行する全神経回路における計算過程解明」の試みについても紹介したい。

2. トンボの獲物捕獲飛行行動における内部モデル

動物の運動を高精度で制御するには「予測」と「運動計画」が必要だが、それらは「内部モデル」によって得られる[5]。特にヒトやヒト以外の霊長類における上腕の到達運動、すなわち腕を目標に向かって伸ばす運動についての多くの研究によって、脳は感覚運動制御のために三種類の内部モデルを使用していることが分かっている。すなわち、目標物の動きを予測するための物理特性のモデル[6][7]、必要とする運動軌跡を得るために必要な運動指令信号を得るための逆モデル[8]、そして自身の運動結果によって生じる感覚入力を予測する順モデル[9][10]である。しかし、昆虫を含む無脊椎動物の運動に内部モデルが用いられているかどうかは不明であった[11][12]。Janelia farmのAnthony Leonardoらのグループは、トンボの獲物捕獲行動を2台の高速度カメラと18台のモーションキャプチャカメラシステムを用いて計測し、トンボが我々の上腕到達運動と同様に内部モデルを用いていることを明らかにした[13]。

トンボは飛行しながらショウジョウバエなどの飛翔している小型昆虫を餌として捕獲する。餌の動きは予測が難しいため、トンボはあらかじめ飛行経路を計画することなく(すなわち内部モデルに依存することなく)、反射的な運動で捕獲すると考えられていた[14][15]。しかし、Leonardらは、捕獲飛行中の頭部と胴体部の位置と方向(図1)から、トンボが身体ダイナミクスの順モデルと逆モデル、さらに餌の動きのモデルを使用していることを突き止めた。すなわちトンボの頭部は、視覚的に餌を追跡するため、餌の予測角度位置を予測して回転している。一方、この餌の追跡の結果生じる頭部-胴体の角度は、胴体部の規則的な回転運動を誘導して、餌の飛行経路に同調するように制御している。すなわち、獲物を捕獲するための飛行経路ステアリングの大枠は内部モデルによって制御され、視覚は獲物の予想外の動きをした際の対応に使われているらしい(図2)。

以上の報告は、昆虫の移動運動が反射的に生じているのではなく、内部モデルによってあらかじめ計画されていることを示唆している。より長距離のナビゲーションについても、経路決定が何らかのパラメータを最適化するモデル

原稿受付 2016年10月4日

キーワード: Escape Behavior, Directionality, Cricket

〒060-0810 札幌市北区北10条西8丁目

*Kita-ku, Sapporo-shi, Hokkaido

が組み込まれている可能性がある。新学術領域「生物移動情報学」では、このようなナビゲーションモデルを構築するための様々な試みを行っていく予定である。

図1 獲物捕獲行動中のトンボの頭部および胴体方位の計測
a: マーカーをつけたトンボ (*Plathemis Lydia*). b: 18台のカメラデータから再構成したマーカーの三次元配置.
c: トンボの体軸, 注視角度, 餌の方位. d, e: 獲物捕獲行動での飛行経路と頭部および胴体方向. 文献[13]より許可を得て転載

3. コオロギの気流誘導性逃避運動の方向制御

獲物捕獲のような目標追尾運動のほかに, 移動方向の制御が重要な行動として捕食者からの逃避行動がある(捕食者と被食者がともに移動運動制御を磨き上げてきたのは, 進化生物学的に興味深い). 捕食者からの攻撃から逃れるためには, 反応速度とともに移動方向, すなわちどちらに逃げるかが重要な要素となる[16]. コオロギやゴキブリなどの直翅目昆虫は捕食者の接近を捉えるため, 尾部に尾葉と呼ばれる気流感覚器官を発達させてきた. 彼らは短い気流パフを捕食者の接近として捉え, 刺激の到来とは逆側に歩行, あるいはジャンプする逃避行動を示す. 我々はフタホシコオロギ (*Gryllus bimaculatus*) を材料として, この気流逃避運動の解析と気流方位検出メカニズムについての研究を行ってきた.

コオロギの尾葉は腹部後端に一对存在する, 長さが数ミリ~1センチメートルのアンテナ状の感覚器官であり, その表面には500本~750本の毛状の機械感覚子が生えている(図3A)[17][18]. 毛状感覚子の基部はソケット上の構造になっており, 内部に感覚神経細胞が1個ずつ存在する. 感覚神経細胞は空気粒子変位を感覚毛の機械的な動きとして検出するが, 感覚毛の部地理学的特性と感覚細胞の樹状突起(神経細胞の入力部位)の付着位置によって, 空気流の周波

図2 内部モデル駆動型の獲物捕獲の飛行操舵
うすいグレー矢印は予測モデルによる, 濃いグレー矢印は視覚反応による操舵制御経路を示す. 文献[13]より許可を得て転載

図3 コオロギの気流感覚系
A: フタホシコオロギと尾葉. B: 最終腹部神経節と蛍光染色した巨大介在ニューロン

数や方向に感受性を持つ[19][20]. 数百個に及ぶ機械感覚毛アレイの情報を統合することにより, 尾葉感覚系は空気流の方向やダイナミクスを表現していると考えられている[21]. 我々の研究も含め[22][23], 尾葉感覚系の神経情報処理システムについては詳細な研究が進んでいるが[21][24], 気流が引き起こす行動出力としての逃避運動について, 刺激方位との関係性を定量的に解析する研究は行われていなかった. そこで我々は歩行運動を高速でモニタできる空気リフト型トレッドミルを用いて, バーチャル空間内でのコオロギの気流誘導性逃避行動を解析した[25].

コオロギは背部を固定されてボール上を歩行するため, 動物に常に同じ方位, 強度で気流刺激を呈示できる(図4A). 例えば, コオロギの左側90°の方向から流速1.0[m/s], 持続時間200ミリ秒の短いパフを与えるとコオロギは身体を回転させつつ右側に歩行する(図4B). 図4に見られるように, コオロギは刺激に対してターン運動と並進運動を同時に示すが, その後はほとんどターン運動を示さず, 断続的な並進運動を繰り返して刺激から遠ざかっていく. そこで我々はこの最初の運動を最初期反応(Initial response)と定義した. 最初期反応は400~600ミリ秒で終了する連続した短い運動であることから, 上腕の到達運動のように, ほぼフィードフォワードに制御されていると考えられる. そこで我々は, 最初期反応終了時における並進運動による移動方向とターン運動による回転角を計測し, それを体軸に対する気流刺激角度に対してプロットした. このとき, 刺激角度については, 後方からの刺激を0°で時計回りに正の値としたのに対し, 運動出力結果である移動方向とターン角度はコオロギの前方を0°, 反時計回りを正の値にする(図4C). その結果, 移動方向はほぼ $y = x$ に近い直線で近似することができた(図5A). これはコオロギが気流刺

図4 トレッドミルを用いた気流誘導性歩行運動の計測
A: 球状トレッドミルと気流刺激装置の概略. B, C: 左側から刺激した場合のバーチャル空間内での歩行速度とターン角速度(B)と歩行軌跡(C). Cの左は刺激と運動の角度データの定義を示す. 文献[25]より転載

激に対してほぼ正反対の方向に移動していることを意味する. 一方, ターン角度のプロットは, 正弦波で近似できるような分布を示した(図5B). すなわち, コオロギは真横からの刺激に対しては, その逆方向に頭を向けるようにターンするが, 前方からの刺激に対してはターンを伴わずにそのまま後ずさっていることが分かる. このように, 最初期反応においても, コオロギは気流に対して刺激角度に依存して運動を制御しており, かつ並進運動とターン運動の刺激角度依存性が異なっていることが分かった.

では, このような刺激角度依存的な制御は, 神経系の何処で行われているのだろうか? 尾葉感覚系で抽出された気流刺激の情報は, 巨大介在ニューロンと呼ばれる8~11

図5 最初期反応における並進移動方向 (A) とターン角度 (B) の刺激角度依存性各点はある個体から得られたデータを示す。文献 [25] より転載

図6 移動方向とターン角度の刺激角度依存性に対する腹側縦連合神経束の半側切断の影響
A は食道下-前胸神経節間で、B は第4-最終腹部神経節間で切断した場合。文献 [25] より一部改変

対の神経細胞によって、尾部から頭部へ運ばれる。巨大介在ニューロンは、中枢神経系のうち最も尾側にある最終腹部神経節内に樹状突起を持ち、各体節の神経節を繋ぐ腹側縦連合内を通過して脳まで太く長い神経軸索を投射するが (図3B)、その途中の胸部神経節や腹部神経節にも軸索分枝を広げている [26]。したがって、巨大介在ニューロンは、胸部神経節内に存在する歩行リズムを生成する神経回路 [27] [28] や、肢の筋肉を収縮させる運動ニューロンを直接制御している可能性がある。そこで胸部神経節と頭部を繋ぐ腹側縦連合の片側を切断したところ、コオロギは気流刺激に対して歩行運動は示すものの、移動方向とターン角度の刺激角度依存性は完全に消失した (図6A)。一方、最終腹部神経節とその頭側にある第4腹部神経節の間で片側の腹側縦連合を

切断しても、特に切断した反対側からの刺激に対して移動方向もターン角度も刺激角度依存的に制御された (図6B)。すなわち刺激方位依存的な運動制御は、巨大介在ニューロンによる上行性神経信号が半側失われても可能だが、両側の脳からの下行性信号を必要とする。逃避行動は反応速度を重視するため、脳を介さず胸部神経系内に生じる反射的な運動であると考えられてきたが、以上の結果から、逃避歩行運動の方向制御には脳からの下行性運動指令が必須であることが分かった。おそらく非常に短い期間で脳内で気流の方向情報が読み出され、それに基づいた運動計画への変換が行われていると考えられる。

現在我々は、コオロギ脳内の気流感覚-歩行運動連関における方向情報の変換に関与する神経機構を、カルシウムイメージング法などを用いて解析している [29]。また最近、先行する聴覚刺激を組み合わせると、気流を与えると、移動方向の角度依存性が変化することを発見した [30]。歩行運動方向が異種感覚統合によって影響を受けるということは、逃避運動が決してハードワイヤードな神経回路だけで制御されている定型的な行動ではないことを示唆している。環境や行動の状況 (context) に応じてナビゲーションが柔軟に変化するメカニズムの解明にも近づくことができるかもしれない。

4. おわりに

昆虫は地球上のあらゆる地域に生息する、最も繁栄に成功した生物種であるが、それは驚異的な移動能力に支えられている。モナーク蝶やアサギマダラのように、数百キロから数千キロにわたる渡りを行うものもいるが、このようなナビゲーションがどのような神経メカニズムによって実現されているのかについては、依然として謎に包まれている。新学術領域「生物移動情報学」は、制御工学、データ科学、行動生態学、神経科学の分野の研究者が連携し、その謎に挑もうとする野心的なプロジェクトである。我々のグループでは気流逃避行動に加えて、新たに音源定位行動をモデルとして、その定位運動メカニズムに取り組む予定である。メスコオロギはオスコオロギの鳴き声 (誘引歌) に対して近づいている定位行動を示す。この行動は神経行動学の最も古典的な研究テーマであり、鳴き声の認識や音源方位検出の神経機構についての研究は多いが [31]、脳内で音源に対する自分の方位情報がどのように表現されているのか [32]、その情報が歩行運動方向をどのように決定するのかについては、依然として不明である。本新学術領域では、視覚的なバーチャルリアリティ (VR) に加えて聴覚的 VR 環境下でコオロギの音源定位行動を再現し、様々な運動パラメータと脳活動の同時計測を行っていく計画である。この新学術領域研究によって昆虫のナビゲーションメカニズムを明らかにすることができれば、形やサイズ、見た目

の動き方だけでなく、実際に昆虫が用いている制御システムで動く昆虫ロボットの開発につながるかもしれない。

謝辞 3章で紹介した研究は、JSPS/MEXT 科研費「24120502」「2611501」「26440176」、および JST 戦略的創造研究推進事業さがけ研究の助成を受けて行った。

参考文献

- [1] K.Y. Ma, P. Chirattananon, S.B. Fuller and R.J. Wood: "Controlled flight of a biologically inspired, insect-scale robot," *Science*, vol.340, pp.603–607, 2013.
- [2] L.F. Jacobs and R. Menzel: "Navigation outside of the box: what the lab can learn from the field and what the field can learn from the lab," *Mov. Ecol.*, vol.3, Article 3, 2014.
- [3] R. Wehner and M. Müller: "The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation," *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol.15, pp.12575–12579, 2006.
- [4] S. Heinze and U. Homberg: "Maplike representation of celestial E-vector orientations in the brain of an insect," *Science*, vol.16, pp.995–997, 2007.
- [5] D.W. Franklin and D.M. Wolpert: "Computational mechanisms of sensorimotor control," *Neuron*, vol.3, pp.425–442, 2011.
- [6] M. Zago, G. Bosco, V. Maffei, M. Iosa, Y.P. Ivanenko and F. Lacquaniti: "Internal models of target motion: Expected dynamics overrides measured kinematics in timing manual interceptions," *J. Neurophysiol.*, vol.91, pp.1620–1634, 2004.
- [7] J.R. Flanagan, S. King, D.M. Wolpert and R.S. Johansson: "Sensorimotor prediction and memory in object manipulation," *Can. J. Exp. Psychol.*, vol.55, pp.87–95, 2001.
- [8] M. Kawato: "Internal models for motor control and trajectory planning," *Curr. Opin. Neurobiol.*, vol.9, pp.718–727, 1999.
- [9] D.M. Wolpert, Z. Ghahramani and M.I. Jordan: "An internal model for sensorimotor integration," *Science*, vol.269, pp.1880–1882, 1995.
- [10] B. Mehta and S. Schaal: "Forward models in visuomotor control," *J. Neurophysiol.*, vol.88, pp.942–953, 2002.
- [11] J. Huston and V. Jayaraman: "Studying sensorimotor integration in insects," *Curr. Opin. Neurobiol.*, vol.21, pp.527–534, 2011.
- [12] B. Webb: "Neural mechanisms for prediction: do insects have forward models?," *Trends Neurosci.*, vol.27, pp.278–282, 2004.
- [13] M. Mischiat, H. Lin, P. Herold, E. Imler, R. Olberg and A. Leonardo: "Internal models direct dragonfly interception steering," *Nature*, vol.517, pp.333–338, 2015.
- [14] R.M. Olberg, A.H. Worthington and K.R. Venator: "Prey pursuit and interception in dragonflies," *J. Comp. Physiol. A*, vol.186, pp.155–162, 2000.
- [15] R.M. Olberg, R.C. Seaman, M.I. Coats and A.F. Henry: "Eye movements and target fixation during dragonfly prey-interception flights," *J. Comp. Physiol. A*, vol.193, pp.685–693, 2007.
- [16] J. Casas and O. Dangles: "Physical Ecology of Fluid Flow Sensing in Arthropods," *Ann. Rev. Entomol.*, vol.55, pp.505–520, 2010.
- [17] J. Palka, R. Levine and M. Schubiger: "The cercus-to-giant interneuron system of crickets. I. Some aspects of the sensory cells," *J. Comp. Physiol. A*, vol.119, pp.267–283, 1977.
- [18] J.P. Miller, S. Krueger, J. Heys and T. Gedeon: "Quantitative characterization of the filiform mechanosensory hair Array on the cricket cercus," *PLoS ONE*, vol.6, e27873, 2011.
- [19] T. Shimozawa and M. Kanou: "The aerodynamics and sensory physiology of range fractionation in the cercal filiform sensilla of the cricket *Gryllus bimaculatus*," *J. Comp. Physiol. A*, vol.155, pp.495–505, 1984.
- [20] M. Landolf and J.P. Miller: "Stimulus/response properties of cricket cercal filiform hair receptors," *J. Comp. Physiol. A*, vol.177, pp.749–757, 1995.
- [21] G.A. Jacobs, J.P. Miller and Z. Aldworth: "Computational mechanisms of mechanosensory processing in the cricket," *J. Exp. Biol.*, vol.211, pp.1819–1828, 2008.
- [22] H. Ogawa, G.I. Cummins, G.A. Jacobs and J.P. Miller: "Visualization of ensemble activity patterns of mechanosensory afferents in the cricket cercal sensory system with calcium imaging," *J. Neurobiol.*, vol.66, pp.293–307, 2006.
- [23] H. Ogawa, G.I. Cummins, G.A. Jacobs and K. Oka: "Dendritic design implements algorithms for extraction of sensory information," *J. Neurosci.*, vol.28, pp.4592–4603, 2008.
- [24] H. Ogawa and J.P. Miller: "Cercal system," In: *Encyclopedia of Computational Neuroscience*. D. Jaeger and R. Jung, eds., Springer-Verlag, 2015.
- [25] M. Oe and H. Ogawa: "Neural basis of stimulus-angle-dependent motor control of wind-elicited walking behavior in the cricket *Gryllus bimaculatus*," *PLoS ONE*, vol.8, e80184, 2013.
- [26] K. Hirota, Y. Sonoda, Y. Baba and T. Yamaguchi: "Distinction in morphology and behavioral role between dorsal and ventral groups of cricket giant interneurons," *Zool. Sci.*, vol.10, pp.705–709, 1993.
- [27] K.G. Pearson and J.F. Iles: "Discharge patterns of coxal levator and depressor motoneurons of cockroach, *Periplaneta americana*," *J. Exp. Biol.*, vol.52, pp.139–165, 1970.
- [28] A. Buschges, T. Akay, J.P. Gabriel and J. Schmidt: "Organizing network action for locomotion: Insights from studying insects walking," *Brain Res. Rev.*, vol.57, pp.162–171, 2008.
- [29] H. Ogawa and Y. Kajita: "Ca²⁺ imaging of cricket protocerebrum responses to air current stimulation," *Neurosci. Lett.*, vol.581, pp.282–286, 2015.
- [30] M. Fukutomi, M. Someya and H. Ogawa: "Auditory modulation of wind-elicited walking behavior in the cricket, *Gryllus bimaculatus*," *J. Exp. Biol.*, vol.218, pp.3968–3977, 2015.
- [31] B. Hedwig: "Pulses, patterns and paths: neurobiology of acoustic behaviour in crickets," *J. Comp. Physiol. A*, vol.192, pp.677–689, 2006.
- [32] J.C. Seelig and V. Jayaraman: "Neural dynamics for landmark orientation and angular path integration," *Nature*, vol.521, pp.186–191, 2015.

小川宏人 (Hiroto Ogawa)

1992 年岡山大学大学院自然科学研究科修了, 博士(理学)。富士通研究所, JST・ERATO 研究員を経て, 1997 年埼玉医科大学講師, 2008 年北海道大学准教授, 2016 年同教授。2002～2003 年モンタナ州立大学客員研究員, 2009～2013 年 JST さがけ研究員, 北米神経学会, 日本神経科学会などの会員。