

昆虫の微小な脳にひそむ知を探る

神崎 亮平

■ 研究のねらい

昆虫は飛行、歩行、遊泳などの多様な行動様式を示し、時々刻々と変化する環境情報を適切に捉え、餌や交尾のパートナー・産卵場所の探索・帰巢・逃避などさまざまな行動を発現する。このような行動は、わずか 10^4-6 程度のニューロンから成る脳・神経系と、体長数センチメートルの体腔内の筋運動系の活動によって生じる。少数のニューロンからなる脳（微小脳）をもつ生物の、常に変化する環境に適応した行動には、原始的とはいえそこにひそむ知恵がある。

昆虫にとって「匂い」は餌場や交尾のパートナー、産卵場所の探索、社会性の維持など、昆虫の生活上に、さらには種を維持する上で重要な役割を果たしている。匂い源から放たれた匂いの分子は空中に分布し、その分布状態を絶え間なく複雑に変化させている。このような環境下において昆虫はいかにして、匂いの発生源である仲間や餌場を探し当てることができるのだろうか？昆虫の匂い源探索行動を原始的な知のモデルと考え、微小脳による環境情報の処理と行動発現の仕組みをニューロンレベルで究明することが本研究のねらいである。

■ 研究結果

1. 昆虫の匂い源探索の行動戦略

鱗翅目カイコガ(*Bombyx mori*)の雄は、雌が放出するフェロモンの匂いを頼りに歩行によって雌を探し出す。フェロモン源探索行動の高速撮影装置による解析から、昆虫の匂い源探索行動は、一過的な刺激を受容するたびに起動されるプログラム化された歩行パターンから構成されることを明らかにした(図1)。

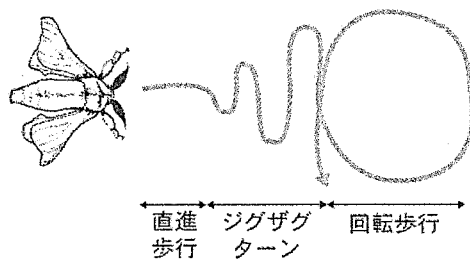


図1 フェロモンの匂い刺激に対して示す雄カイコガのパターン化された歩行。

空中に存在する匂い分子は、不連続な匂いのフィラメントとして存在することが最近示された。そこで、ジグザグ歩行パターンの特性を調べるために無風状態で片側または両側の触角に一過的なフェロモン刺激(巾0.1秒)を一回だけ与え、それによって生じる歩行軌跡を調べた(図1)。カイコガは刺激のたびに0.2-0.5秒間刺激を受けた方向に直進歩行した後、小さなターンから次第に大きなターンへと数回の方向転換(ジグザグターン)

を数秒間行ない、その後続いて回転歩行に移行した。両方の触角を同時に刺激すると体軸方向に直進歩行後、同様にジグザグターン、回転歩行を示した。ターンの方向が転換するまでに要する時間はターン毎に統計的に有意に大きくなった。また、フェロモン刺激のたびにこの一連の行動パターンは正確に最初から繰り返された(図1)。

カイコガの両複眼を黒く塗り視覚を遮断した個体や、頸を固定して頸の動きによって生じる触覚や視運動などの感覚性フィードバックを遮断した個体でも、正常個体と同様な結果が得られた。これは、一連の行動パターンが、これらの感覚入力によって影響を受けないことを示す。したがって、一過的なフェロモン刺激によって発現するカイコガの一連の継続的な行動パターンは、視覚や感覚性フィードバックによる反射の連続(reflex chain)で形成されると考えるよりも、中枢神経系に内在するプログラムが一過性のフェロモン刺激により起動されることで発現すると考えた方が妥当である。また、このプログラムは刺激毎に「リセット」され、再スタートする特徴を持つこともわかった。中枢神経系には、刺激を受けた状態を保持し、一連の行動パターンを発現させるプログラムと刺激毎にそのプログラムを「リセット」する機能が内在すると考えられる。

風洞装置を用いて、さまざまな頻度のフェロモン刺激によって生じる雄カイコガの歩行軌跡を観察すると、刺激を連続的に、あるいは 3Hz 以上で与えた場合、雄はほぼ直線的にフェロモン源に定位した。しかし、0.5Hz 以下では風上に対してジグザグターンや回転歩行を示し、刺激頻度によって歩行パターンに顕著な変化がみられた。このような刺激の頻度変化に伴う歩行軌跡の変化は、このジグザグプログラムとそのリセット機構によって説明することができる。すなわち、フェロモンの刺激頻度が増加するに伴いプログラムがリセットされ、再スタートする頻度も必然的に増加する。したがって、高頻度刺激下では、直進歩行と比較的小さい左右へのジグザグターンのみが繰り返し生じることになり、ほぼ直線的に匂い源に定位する。逆に、刺激頻度が低くなるにつれ、ジグザグターン、回転歩行などさまざまな段階でプログラムがリセットされるために、それらが複雑に組み合わせられた歩行軌跡をとることになる。実際の環境下では、カイコガは空中でのフェロモンのさまざまな分布に依存してプログラムのセットとリセットを繰り返し、行動パターンを変化させることによって匂い源に定位すると考えられる。

2. 匂い源探索の神経機構

2.1. フリップフロップ応答

カイコガのフェロモン刺激に対するジグザグ行動の解析から、刺激によって反応した状態を保持する機構が神経系に存在する可能性が示唆された。脳から胸部神経節に運動司令を伝達する下行性介在神経の一部で、一過性のフェロモン刺激によって刺激後もその活動状態を持続する特徴的な応答パターンを示すニューロンがみつかった。図2にその応答の一例を示した。これらの下行性介在神経は、刺激直前に高頻度のインパルス発射を行っているときは、刺激によって発射頻度が抑制され低頻度発射状態となる。逆に、刺激直前が低頻度のインパルス発射のときはまったく同じ刺激によって高頻度のインパルス発射状態になる。新たな刺激までその状態は持続し、刺激毎にこの状態の反転が繰り返される。このような神経応答は、電子回路の記憶素子である「フリップフロップ」の特性と類似することから「フリップフロップ応答」といわれる。

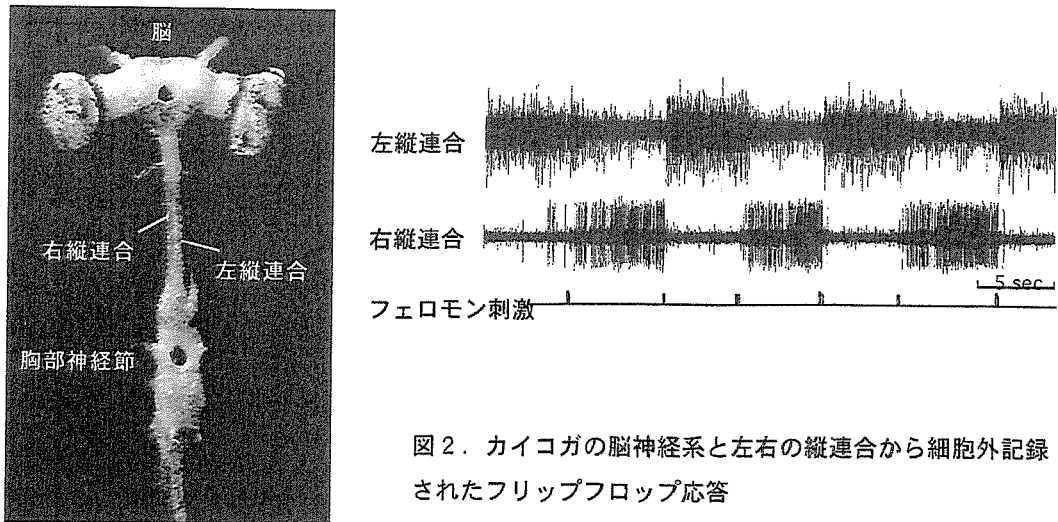


図2. カイコガの脳神経系と左右の縦連合から細胞外記録されたフリップフロップ応答

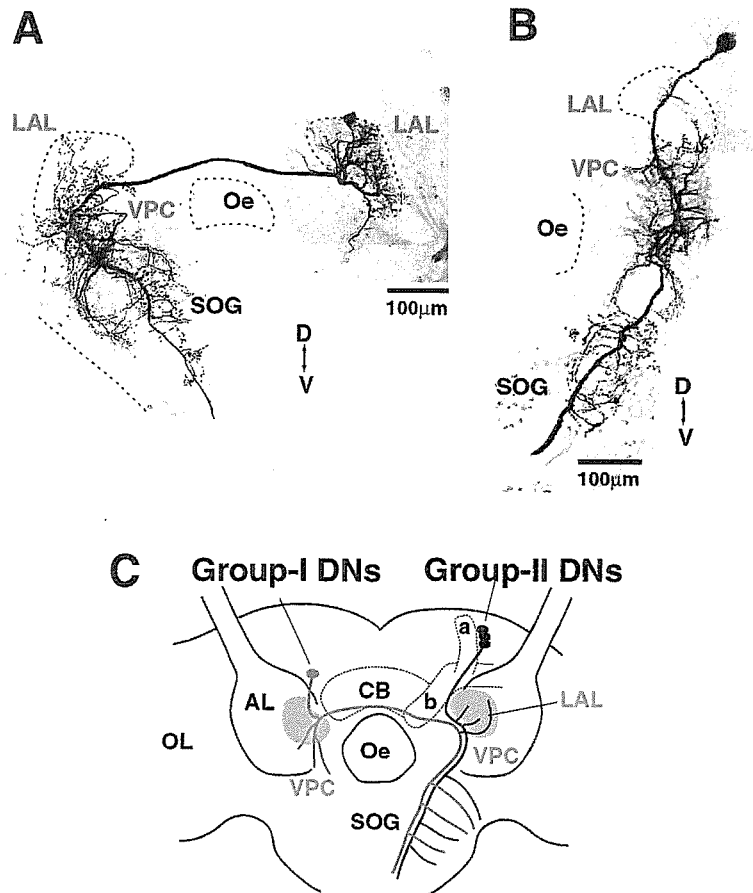


図3 A フェロモン刺激に反応してフリップフロップ応答を示した Group-I 下行性介在神経。B - 過激な興奮応答を示した Group-II 下行性介在神経。C 模式図。A-Cは正面像。AL 触角葉, CB 中心体, LAL 側副葉, Oe 食道, OL 視葉, SOG 食道下神経節, VPC 前大脳腹側, a,b キノコ体 α および β 葉。D-V 背側-腹側。

2.2. フリップフロップ型神経情報の行動発現上の役割

カイコガはターンと同期して頸をターンと同側に回転させる。すなわち、直進歩行時には正面を向き、右ターン時は右方向、左ターン時は左方向に頸を回転させる。高速度撮影装置を用いて歩行による方向転換と、頸の回転方向の転換のタイミングを計測すると、両者の変換のタイミングが一致した。したがって、フリップフロップ応答と頸の回転を支配する頸運動神経の活動を同時に記録し、比較することで、フリップフロップ応答とジグザグ行動との対応関係を調べることができる。その結果、頸運動神経はそれと同側のフリップフロップ応答とみごとに同期して発火し、対側のフリップフロップ応答とは相反的であることを明らかにした。

以上の結果は、フリップフロップ応答がカイコガのジグザグターンおよび回転歩行を司令する神経情報であることを示すものである。

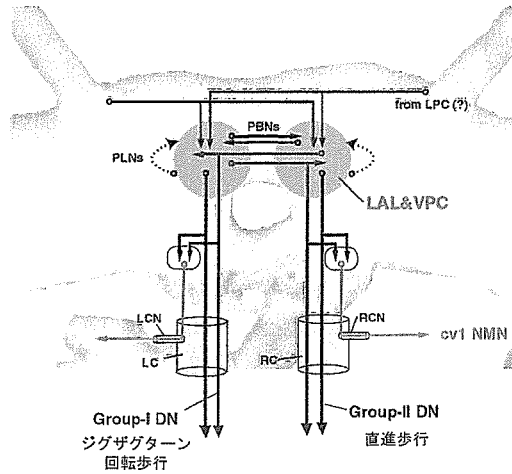


図4 カイコガ脳内のLALといわれる神経叢では、フェロモン刺激によって一過的な興奮応答とフリップフロップ応答が形成される。前者は、Group-I、後者は Group-II 下行性介在神経によって胸部神経節に伝達され、それぞれ直進歩行とジグザグターン・回転歩行を発現させると考えられる。頸運動神経(cv1NMN)は、Group-I 及び Group-II から情報を受けることが、生理学的形態学的に示された。

3. 昆虫の匂い源探索行動の制御機構

カイコガの頸の回転を支配する頸運動神経（図4、cv1NMN）からフェロモン応答を記録すると、フェロモン刺激直後にまず一過的な興奮応答を示し、それに続いてフリップフロップ応答を示すことが明らかになった。頸運動神経への神経投射を組織学的に調べたところ、フリップフロップ応答を示す Group-I 下行性神経と一過性の興奮応答を示す Group-II 下行性神経が投射することが示唆され、頸運動神経は2種類の異なる神経応答パターンにより支配されると考えられる（図4）。

以上の結果は、カイコガの匂い源探索行動も頸の回転と同様にこれらの2種類の神経情報により制御された行動であることを示す。一過性の応答は刺激直後の直進歩行を、そしてフリップフロップ応答はその後のジグザグターンおよび回転歩行を解発するものと考えられる。匂いが複雑に存在する環境下では、これら2つの応答パターンが刺激ごとに繰り返されることで匂い源探索行動が指令されると推測される。

昆虫は、たとえその行動がプログラム化された固定的なパターンであったとしても、匂いの分布状態（環境）に依存して、プログラムのセットとリセットを繰り返すことにより、柔軟な行動パターンを作り出すという戦略を獲得してきたのだろう。固定的な行動にいかにして柔軟性を持たせ、環境変化に適応するかという課題に対して、微小脳を持つ昆虫が

示す一つの解答を見ることができたと思う。これは、「昆虫記」を表したファーブル以来の大きな謎、すなわち「昆虫は匂いをたよりにいかいして遠距離を定位するか？」という謎解きでもあった。

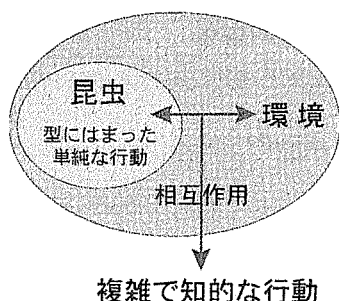


図5 昆虫の行動は単純な定型な行動パターンが基本であるが、環境との相互作用によって、行動を変容し、環境に適応した一見複雑で知的とも思われる行動を示すことができる。

■今後の展望

昆虫の匂い源探索行動は基本的には、固定的パターンとして表現されるが、環境（匂いの分布状態）との相互作用により、変容することが可能なことが今回の研究により示された。このような環境に適応するための行動の変容は、固定化された神経回路網が異種感覚情報の統合処理や記憶・学習機構により修飾を受けることによって起こると考えられる。今後は、さらに固定化された行動、そしてその基盤となる神経回路網が異種感覚情報、記憶学習によりどのように修飾を受けるかという立場から、微小脳における(1)異種感覚情報の統合処理、(2)記憶学習についても研究を展開する。

本研究では、微小な脳がもつユニークな環境情報処理という立場から、特に匂いの情報処理を基準にその機能の分析を行ってきた。しかし、最近の研究では、高等脊椎動物の感覚情報処理、たとえば匂い識別のメカニズムについて系統発生的に異なる昆虫の脳との共通性が議論されるようになってきた。このようなニューロンシステムに共通する情報処理機構の解明も含め、微小脳にひそむ環境適応能、すなわち原始的な知のしくみをさらに追求して行く。

成果リスト

原著論文

- Kanzaki R (1998) Coordination of wing motion and walking suggests common control of zigzag motor program in a male silkworm moth. *J Comp Physiol A* 182: 267-276
- Mishima T and Kanzaki R (1998) Coordination of flipflopping neural signals and head turning during pheromone-mediated walking in a male silkworm moth *Bombyx mori*. *J Comp Physiol A* 183: 273-282
- Kanzaki R, Mishima T, Takasaki T, Nagasawa S, and Shimoyama I (1998) Motor control by sex pheromone in *Bombyx mori*. *Biochemist* 20(4): 34-36
- Ai H, Okada K, Hill ES, and Kanzaki R (1998) Spatio-temporal activities in the antennal lobe analyzed by an optical recording method in the male silkworm moth *Bombyx mori*. *Neurosci Lett* 258: 135-138

- Mishima T and Kanzaki R (1999) Physiology and morphology of olfactory descending interneurons of the male silkworm moth, *Bombyx mori*. *J Comp Physiol A* 184: 143-160
- 藍浩之、岡田公太郎、神崎亮平(1998) 光学的計測法による昆虫の中脳における匂い情報処理の時空間的解析。日本味と匂学会誌 5(3): 549-552
- 神崎亮平・藍浩之・岡田公太郎・熊谷恒子(1999) 昆虫の脳における匂い情報処理と行動発現。日本味と匂学会誌 6(2):121-137

国際学会招待講演

- Kanzaki R, Mishima T, Takasaki T, Nagawawa S, Shimoyama I (1998) Motor Control by Sex Pheromone in *Bombyx mori*. 2nd International Symposium on Insect Pheromones (30 March -3 April, WICC-International Agricultural Center, Wageningen, The Netherlands)
- Kanzaki R (1998) Insects and Micromachine, International Micromachine Symposium (29-30 Oct, The Science Museum, Tokyo, Japan)
- Kanzaki R (1999) Neural and behavioral mechanisms of odor-source searching strategy of a male silkworm moth. 国際比較生理生化学会 (24-28 Aug, Calgary, Canada)
- Kanzaki R (1999) Behavioral and Neural Mechanisms of Odor-Source Searching Strategy of a Silk Moth Evaluated with a Mobile Robot. Gordon Research Conferences (29 Aug -3 Sep, Queen's College, Oxford University, England)
- Kanzaki R (1999) Neural and behavioral mechanisms of odor-source searching strategy in insects: New approaches by robotics and a telemetry system. First Asia-Pacific Conference on Chemical Ecology (1-3 November, Shanghai, China)

発表

- Kanzaki R, Kuwana Y and Shimoyama I (1997) Neural and behavioral mechanisms of odor-source searching strategy of a silkworm were evaluated by a mobile robot. *Society of Neuroscience* (New Orleans, LA, USA, Oct 25-30)
- Kanzaki R, Ai H, Okada K and Yokokawa T (1998) High-speed voltage-sensitive dye imaging of the antennal lobe in *Bombyx mori*. *2nd International Symposium on Insect Pheromones* (WICC-International Agricultural Centre Wageningen, The Netherlands 30 March - 3 April)
- Kanzaki R and Mishima T (1998) Programmed odor-orienting behavior based on flip-flop neural signals in a male silkworm moth. *Society for Neuroscience* (Los Angeles, USA, Nov 7-11)
- 神崎亮平、福田文彦 (1997)カイコガのフェロモン源探索行動の戦略。第41回日本応用動物昆虫学会 (4月1-3日、東京大学農学部)
- 神崎亮平、桑名芳彦、下山勲 (1997) カイコガの匂い源探索の戦略と実環境下での評価。第8回日本比較生理生化学会 (7月18-20日、北海道大学)