

昆虫のモチベーションは観測できるか：触角システムの神経生物学的研究

Does antennal movement represent insect's motivation?

A neurobiological study of antennal sensorimotor system in the cockroach

(日本動物学会推薦)

代表研究者 九州大学 岡田二郎

Jiro Okada (Kyushu University)

The antenna of an insect functions as a multi-modal sensor for detecting chemical and physical stimuli, and it is actively movable to scan the surroundings. To explore the relationship between the animal's internal state (motivation or attention) and the antennal movement, behavioral responses to an attractive or aversive odor were examined in the searching cockroach. There were at least two basic states of the antennal movements describing the patterned and random trajectories. Spectral analyses revealed that the spatial regularity in antennal trajectories was increased with the attractive odor stimulus (sex pheromone). Hemocoelic injection of a muscarinic agonist pilocarpine induced spatially-patterned movements of the antennae in intact animals. In isolated brain specimens, pilocarpine also elicited coordinated activities of the antennal motor nerves. The patterned trajectory may reflect an activity of the central pattern generator (CPG) for the antenna, which is frequent in the animals motivated by the attractive stimulus. The random trajectory seems to originate from the same CPG, but probably modulated by unknown sensory inputs. This is more frequent in the searching animals insensible to useful environmental cues. It would be possible that the spatial regularity of the antennal movement is a key index for the animal's internal state.

研究目的

動物は外界の様々な情報を感覚器で受容し、これを中枢神経系で処理し、次に起こすべき適切な行動プログラムを組み立て、発現する。このスキームは一見単純であるが、実際の生体では時々刻々と変化する内部状態が、刺激応答としての出力（行動）を大きく左右する。この内部状態はモチベーション（動機付け）とも呼ばれているが、その実体が具体的にどのような神経現象であるのか、全体像は未だ不明瞭である。本研究はモチベーションの変化を、比較的単純な神経系で構成される昆虫の触角（アンテナ）において行動レベルで調べ、その結果を基礎として生理学手法を適用し、モチベーションの神経メカニズムを個々の細胞レベルで解明することを目的とする。

近年代表者はゴキブリが触角（アンテナ）によって周囲の物理環境をどのように知覚し

ているのかというテーマについて調べてきた。ゴキブリなどの夜行性昆虫は一般に良く発達したアンテナをもち、その表面には化学、機械、温度、湿度受容などにかかわる様々な感覚細胞が存在する。また昆虫アンテナの特徴は自らが動くことにあり、これにより効率的な刺激受容を可能にしていると考えられる。探索行動時のゴキブリに対して静止物体をアンテナに提示すると、ゴキブリは生来の接触走性により、繰返しアンテナで接触しながら物体へ接近しようとする定位行動を示す。この時のアンテナ運動を調べると、物体に一度も触れたことがない時の軌跡パターンと物体に触れた後のそれとが空間的規則性において異なることが既に分かっていた。これはゴキブリの「注意」ともいえるモチベーションの変化がアンテナ運動パターンに表現されていることを強く示唆する。この予備結果を踏まえ、アンテナ運動パターンの変化に関わる神経機構を調べ、昆虫アンテナはモチベーション・インジケータと言えるのか否かを明らかにする。

研究経過

探索時のゴキブリのアンテナ運動

探索は動物が周囲の環境情報を積極的に収集する活動である。このときゴキブリはジグザグ歩行とともに、アンテナを大きく持続的に振り動かす。探索時のゴキブリに対して、誘引的および忌避的な匂い刺激を与え、アンテナ運動と体移動について調べた。アンテナは水平・垂直両方向に動くため、その3次元運動解析には動物の体を固定し、複数の CCD カメラを用いる必要がある。そこで低負荷で自由に回転する発泡スチロール球上に動物を拘束し、自由歩行が可能なテザード条件下で実験をおこなった。

探索時のゴキブリに誘引的匂い（性フェロモン）を与えると、アンテナの水平方向の走査範囲が広がった。また体移動速度は顕著に減少し、頻繁にターンをした。これらの反応は刺激終了後もしばらく持続した。一方、忌避的匂い（リモネン）に対しては、アンテナ運動の著しい抑制が起き、体移動速度の増大が見られた。これらの結果は、探索時のゴキブリが有益な資源の存在を知覚すると、周囲の空間を丁寧に調査することを示している。アンテナ運動の時系列に対してスペクトル解析をおこなったところ、性フェロモン刺激に対しては、水平、垂直成分ともに特定の周波数帯域のパワーピークが見られ、それぞれの周波数にはほぼ 1:2 の関係があった。これはアンテナ運動が空間的により規則的になっている可能性を示す結果である。

アンテナ運動に対する神経活性物質の効果

様々な神経活性物質をインタクトな拘束動物の頭部に微量注入し、アンテナ運動に対する効果を本助成により導入した画像センサを用いて観察した。申請時には既に一部のムスカリン性アゴニストがアンテナ運動を強制発現することは分かっていたが、本研究では、これに加えてニコチン性アゴニスト、アミン類の効果についても調べた。

ムスカリン性アゴニストではピロカルピンが最も効果的で、そのアンテナ軌跡は2つの段階が認められた。投与直後から数分間続く第1段階では、空間的に規則性をもたないランダムなアンテナ軌跡を、以降1時間以上続く第2段階では、8の字を描く極めて規則性のある軌跡を示した。スペクトル解析の結果、水平、垂直成分ともに特定の周波数帯域のパワーピークが見られ、それぞれの周波数には1:2の関係があった。

用いたニコチン性アゴニストのうち、ニコチンは最も顕著な持続的効果を示した。アンテナ軌跡は多くの場合、ランダムだが、少数ながらアーチを描くことがあった。アーチを描く規則性が現れた例においてスペクトル解析をおこなった結果、水平、垂直成分ともに特定の周波数帯域のパワーピークが見られ、それぞれの周波数にはやはり1:2の関係があった。

これまでの多くの先行研究から、生体アミン類は神経液性物質として、動物のモチベーションに強く関与している可能性があるが、今回試した薬物（ドーパミン、セロトニン、オクトパミン、チラミン）はアンテナ運動に顕著な作用を起こさなかった。

摘出脳におけるコリン作動性薬物の効果

顕著な効果を示した2つのコリン作動性物質（ピロカルピン、ニコチン）を摘出脳標本に投与し、脳から延びるアンテナ運動神経の活動を細胞外記録した。ピロカルピンは、ほぼ確実に水平および垂直運動系間で明確な協調関係がある活動パターンを示した。詳細な解析は未だおこなっていないが、これはインタクトな動物で観察された規則性をよく反映している。ニコチンについては現在までのところ明確な薬理効果は観察されていない。

考察

Bell (1991)によると探索は以下の3つのモードに分けられる (Fig. 1) : 1) 有用な資源の存在を未だ動物自身が知らない状態 (ranging)、2) 資源の存在を検知したが位置を特定できず、周囲を詳しく調査する状態 (local search)、3) 資源の位置を特定し接近する状態 (orientation)。冒頭でも触れたが、ゴキブリの触覚定位行動時には、アンテナは規則的な空間軌跡を描くことが多く、これは orientation の状態に相当する。今回、性フェロモンを与えたところ、やはり空間的規則性の増大を示唆する結果がスペクトル解析により得られた。実験装置の都合上、動物周辺では乱流が発生するため匂い源方向を特定しにくいことを考慮すると、これは上記の local search の状態に相当すると考えられる。また以前の研究 (Okada and Toh 2004) から ranging の状態では、アンテナ軌跡はほとんどランダムであることが分かっている。

インタクトな動物における薬理効果の実験では、ピロカルピンで誘発されるアンテナ運動には2種類の作用相があり、特に後半では8の字を描く極めて規則的パターンが発生した。また摘出脳でもアンテナの水平および垂直方向の運動神経間において密接な活動相関が存

在した。これらは空間的に規則性をもつアンテナ運動が、感覚フィードバックを必要とせず、中枢出力系にプログラムされていること、すなわち中枢パタン発生器 (central pattern generator; CPG) の存在を強く示唆する。

先行研究によると、昆虫の感覚細胞の神経伝達物質はほとんどがアセチルコリンであり、その中枢終末部 (前シナプス) にはムスカリンレセプタが存在し、自己抑制的に作用すること、歩行や咀嚼運動の CPG に対してはムスカリン性アゴニストが逆に促進的に作用することが知られている (Trimmer 1995)。

以上を総合すると、探索時の動物の内部状態 (モチベーションあるいは注意) に関するスキームが浮かび上がってきた (Fig. 1)。動物が積極的に情報収集する時にはアンテナ運動が活性化するが、忌避物体からの回避の際には抑制される。有益な手がかりが未だ見つからない状態 (ranging) では、アンテナ CPG は常に様々な感覚入力による修飾を受け、アンテナ軌跡はランダムな様相を呈する。ここではいわば「分割的注意」の状態、動物は様々な種類の外部信号を高感度に受容しなければならない。一方、有益な資源の存在を知った状態 (local search) や、既にその位置を特定し接近する状態 (orientation) では、恐らく感覚入力が中枢で抑制され、本来 CPG にプログラムされた規則的なアンテナ運動パターンが発生する。ここではいわば「選択的注意」の状態、動物は手がかりを得た資源にさえ到達すればよい。前者はフィードバック的、後者はフィードフォワード的に資源探索しているとも言える。

このようにアンテナ運動軌跡、特にその空間的規則性の程度を指標として、昆虫のモチベーションあるいは注意という内部状態が客観的に観測可能であることが分かってきた。近い将来、細胞内記録法と各種コリン作動性薬物を適用することで、その神経メカニズムについて細胞レベルで説明できると期待される。

研究発表

口頭発表

1. 石田 ゆり、岡田 二郎、藤 義博 ; 「フタホシコオロギの空間感覚とアンテナ」、日本動物学会九州支部大会 (沖縄、2005)
2. 岡田 二郎、藤 義博 ; 「ワモンゴキブリのアンテナ筋の生理特性」、日本比較生理生化学会 (東京、2005)
3. 岡田 二郎 ; 「昆虫アンテナの触知覚」、日本比較免疫学会 (東京、2005)
4. 岡田 二郎、西山 勝浩、藤 義博 ; 「ワモンゴキブリのアンテナのキネマティクス」、日本動物学会 (つくば、2005)
5. 西山 勝浩、岡田 二郎、藤 義博 ; 「匂い源探索時のワモンゴキブリのアンテナ運動」、日本動物学会 (つくば、2005)
6. 池田 俊、趙 雪梅、岡田 二郎、藤 義博 ; 「ワモンゴキブリの触角弦状感覚子」、日本動

物学会 (つくば、2005)

7. Jiro Okada; "Active tactile sensing by the insect's antenna", The 2nd International Symposium of Entomological Science COE (Kyoto, 2005)

誌上発表

1. Jiro Okada and Yoshihiro Toh; "Active tactile sensing for localization of objects by the cockroach antenna", J. Comp. Physiol. A. (2006, in press).
2. Katsuhiko Nishiyama, Jiro Okada, and Yoshihiro Toh; "Behavioral analyses of antennal movements in the searching cockroach" (in submission).

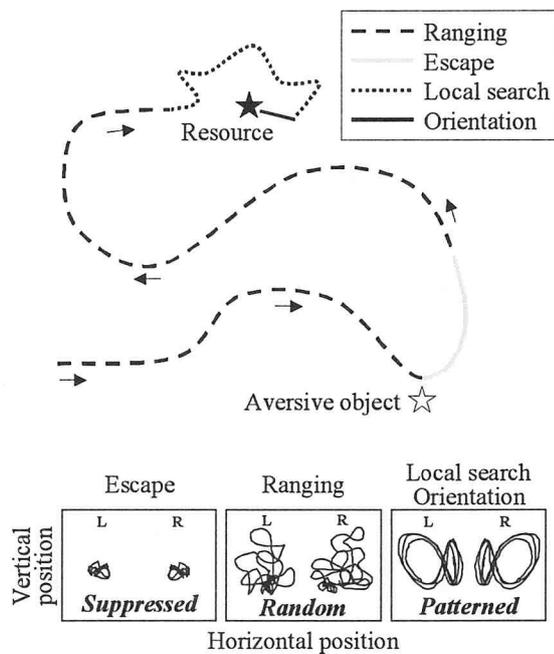


Fig. 1. Various searching modes and antennal trajectories