

## 夜行性昆虫の触覚による空間認知の神経メカニズム

### Neural mechanisms of tactile recognition in the nocturnal insect

研究代表者 九州大学大学院理学研究院生物科学部門 助手 岡田 二郎  
Research Assistant, Department of Biology, Graduate School of  
Sciences, Kyushu University. Jiro OKADA

Neural mechanisms of tactile recognition were examined in the nocturnal insect, American cockroaches. Behavioral analyses showed that cockroaches can detect orientation of objects even by a single antenna. Lesion experiments strongly suggested that the antennal hair plate is one of the critical mechanosensory organ for discrimination of object direction. The mode representing two-dimensional directions of an antennal joint was investigated morphologically in antennal hair plates. Dye filling into mechanoreceptors for the hair plate revealed their central projections. Physiological responses to the hair deflection demonstrated that the mechanoreceptors were characterized as typical phasic-tonic with very slow-adapting.

#### 1. 研究目的

ヒトをはじめ多くの動物において、周囲の物体の形状、配置などを認識すること（空間認知）は視覚に大きく頼っている。視覚はリモート・センシング、並列的情報処理、高時空間分解能など数多くの点で、極めて洗練された感覚である。空間認知の他の手段としては触覚が挙げられるが、手が届く範囲にある物体に限られることや周囲を一通り探るのに時間を要することなどから、触覚はほぼすべての機能面で視覚に劣る。しかしこれは夜行性動物や視界が悪い環境に棲む動物では必ずしも当てはまらない。申請者が近年材料としてきた夜行性昆虫ゴキブリは体長と同程度の長い可動の触角（アンテナ）をもち、その表面は物理的外力より活性化する無数の感覚子で覆われている。昆虫にとってアンテナは周囲の物理的空間環境を検知するためのアクティブセンサーといえる。触覚を手がかりとして空間認知をおこなうためには、アンテナ表面からの触覚情報と、アンテナの位置情報とを結び付け、照合するための神経メカニズムが必要と考えられるが、このような研究例は今までない。

本研究では夜行性昆虫ゴキブリを用いて、アンテナからの触覚情報に基づく空間認知が、脳内のどこの領域で、どのように表現され、いかに行動に反映されるのか、ということ形態、神経生理・行動学的に調べる。

#### 2. 研究経過

##### 2. 1. 方法

###### 【行動学的方法】

動物を自由に回転する発泡スチロールボール上に載せ、上からビデオ撮影した。動物の歩行軌跡を示すボールの回転運動は、ビデオ画像をコマ送り再生することで解析した。接触物体としてのアルミ板（幅 5 mm、高さ 50 mm）を動物から見て右側 0°、45°、90° の位置に 20-30 秒間提示した。物体には右側アンテナの先端約 3 mm のみが接触できるように提示した。視覚の関与を排除するために眼を黒色のペイントで覆った。

###### 【形態学的方法】

様々なアンテナ方向における毛板活性化領域断頭した頭部をユニバーサルステージに載せた。各アンテナ角度において、関節膜と毛板の位置関係を様々なアングルから撮影した。撮影終了後、単離したアンテナを強酸により軟化させ、光学顕微鏡下で毛板感覚毛全体のパターンを調べた。このパターンと関節膜-毛板の位置関係を示す画像データを比較することで、各アンテナ角度における毛板活性化領域を推測した。

毛板感覚子の中枢形態 アンテナ毛板感覚毛の一部をカミソリで刈取り、その部位に 2% 塩化コバルト溶液を滴下した。乾燥を防ぐためワセリンでコバルト滴を覆った後、3-4

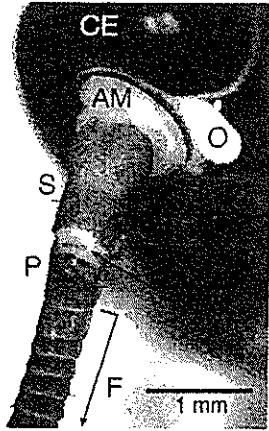


Fig. 1. Hair plates (HPs) at the base of the antenna. Photograph shows the dorsal view of the base of a right antenna. HPs are observed at proximal regions of the Scape (S) and the Pedicel (P).

日間冷蔵庫中でバックフィルを行った。脳神経系を摘出後、硫化アンモニウム溶液で発色し、銀増感処理を行った。標本を脱水、透明化の後、光学顕微鏡で毛板の中樞投射を観察した。

【電気生理学的方法】

動物を実験台上に固定し、タングステン電極を毛板感覚毛の根元に刺入した。感覚毛を微細な金属フックにより屈曲させることで起こる機械受容細胞の電気的応答を細胞外記録した。刺激は様々な屈曲速度および変位で台形波状に行った。電極から誘導された応答をデータレコーダに記録後、神経応答解析システムにより頻度解析を行った。

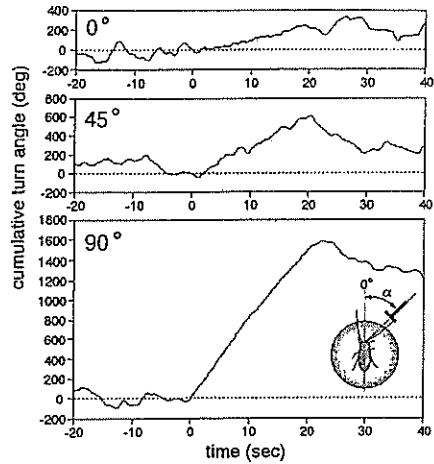


Fig. 2. Time course of object-guided turning in the tethered-walking animal. The test-object was presented at 0°, 45° or 90° horizontally, to the right antenna only (see inset showing object position).

2. 2. 結果および考察

【アンテナの接触による定位行動】

ゴキブリは顕著な接触走性を示すため、広い空間に置かれると狭い空間環境を求めて探索行動を始める。この時、偶然にアンテナに物体が静止するとこれに向かって正確に定位する定位行動が引き起こされる。この行動は自由に回転するボール上でも観察された(図2)。物体提示中、動物は持続的に物体の方向へターンのした。20秒の提示期間における累計ターン角度は物体の提示位置に依存していた。これは動物が片側のアンテナのみでも物体の方向を検知していることを示唆すると同時に、アンテナの位置を検知する自己受容器がこの定位行動に深く関与することを示す。

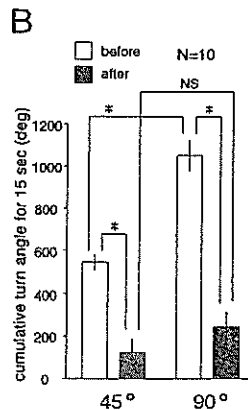
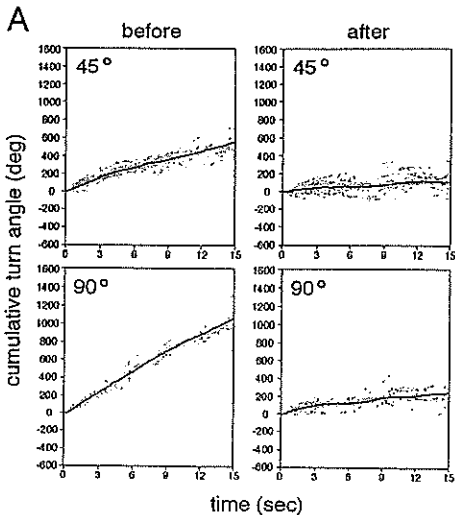


Fig. 3. Effect of shaving the scapal hair plate (S-HP) on object-guided turning in the tethered-walking animals. A. Thin lines in each graph are time courses of cumulative turn angles on individual tests. Thick line in each graph is the average of 30 time courses in 10 animals (3 trials each). B. Summary of the effect of S-HP lesioning on cumulative turn angle for 15 sec.

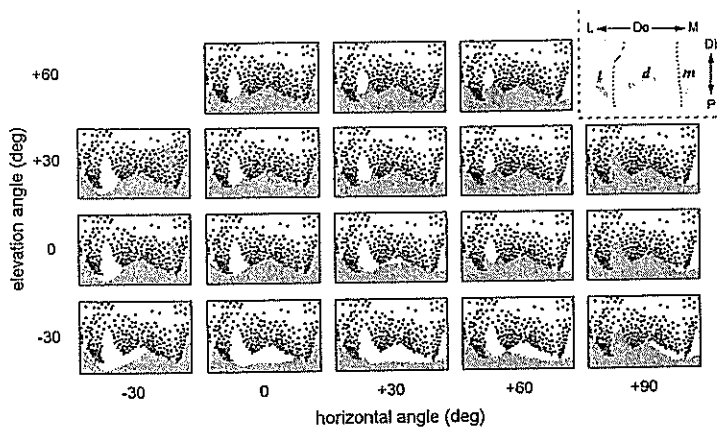


Fig. 4. Area of the scapal hair plate (S-IHP) activated at various horizontal and elevation angles (left S-IHP). The area shaded indicates the activated region located under the joint membrane.

アンテナ自己受容器の一つである毛板の破壊実験を試みた(図1)。毛板は多くの節足動物において関節近傍の体表面に存在する機械感覚毛の集合体である。関節が屈曲すると屈曲角度依存的に一部の領域の機械感覚毛が近傍の関節膜の下に入込み、物理的に屈曲されることで活性化される。ゴキブリのアンテナは根元から順に柄節、梗節、それより先の鞭節から構成される。梗節と鞭節の間の関節は主に垂直方向のみにしか動かないが、柄節と頭部の間の関節は水平方向にも可動である。約200本の機械感覚毛からなる柄節毛板の破壊前後における触覚定位行動を調べた(図3)。破壊前の動物では、45°と90°での物体提示に対して提示方向依存的なターンが観察されたが、破壊後はターンの成績が著しく

落ちた。しかし破壊後の動物においても、提示方向(右側)へターンする傾向は僅かに認められた。以上の行動実験の結果から、ゴキブリが片一方のアンテナだけでも物体の提示方向を検知すること、およびこれに関わる代表的感覚器官の一つとしてアンテナ毛板が挙げられることが明らかとなった。

【各アンテナ方向における毛板活性領域】

柄節毛板が物体の方向検知に関わることが分かったが、様々なアンテナ方向において、毛板のどの領域が活性化されるのかは他の節足動物を含めて不明である。そこでゴキブリアンテナの柄節毛板において詳細な形態観察をおこなった。柄節-頭部間の関節はボールジョイント状構造であり、2次元的に可動である。図4は左側アンテナ柄節の様々な方向における活性化領域を示す。柄節毛板は内側、背側、外側のサブ・グループに分けられるが、とりわけ外側のサブ・グループは柄節の上下方向の運動の影響を比較的受けにくく、物体の水平方向成分を正確に表現しうることが推測された。

【毛板感覚子の中核形態】

毛板を構成する機械感覚子が脳のどの領域へ投射するのかを検索した(図5)。軸索はまず中大脳背側部へのび、ここで細かい分枝が観られた。軸索はさらに食道下神経節へ下り、ここで再度分枝をのびた後、標本によっては腹髄中を前胸神経節へ向かってのびていた。毛板機械感覚子は脳内において高次機械感覚中枢へ情報を送ると同時に、胸部神経節へも情報を送ることで、直接的に歩行運動

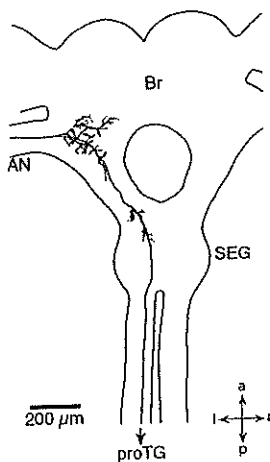


Fig. 5. Central projection of a mechanosensory cell for the hair plate (dorsal view).

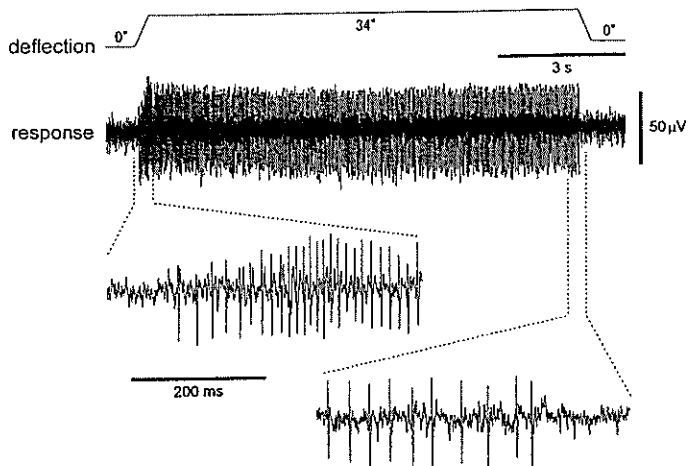


Fig. 6. Response of the S-HP sensillum to artificial deflection, from right lateral S-HP. The hair was deflected distally by 34° from its resting position, held for 11 sec, then released (top trace). Single unit impulses were observed as long as the hair deflected (2nd trace).

指令系を制御する可能性が示された。

#### 【アンテナ毛板感覚子の応答】

柄節毛板機械感覚子の屈曲応答を細胞外記録した(図6)。台形波状の屈曲刺激に対して、感覚子は屈曲開始時に一過的に高頻度のインパルスが発生した後、持続的発火へと移行することから、典型的な phasic-tonic 型であることが分かった。持続発火は顕著な遅順応性を示し、20分間の屈曲に対してもインパルス放電が止まることが無かった。これらの結果は、アンテナ毛板感覚子が屈曲の速度と変位の両方を表現しうること、およびアンテナ自発運動が長期間停止している状況(例えば外敵の存在を察知しフリーズしている状態など)においてもアンテナの位置を正確に検知していることを示唆している。

### 3. 研究成果

夜行性昆虫における触覚認知の行動学的基礎と実験系が確立された。物体の方向検知に関わる感覚器官が同定され、これの解剖学的、生理学的知見を得ることができた。

### 4. 今後の課題と発展

本研究により、夜行性昆虫における触覚認知の行動学的、形態学的、生理学的基礎データを得ることができ、実験系の基盤が確立された。当初の計画では以上のデータを基に中枢機構についても調べる予定であったが、基礎データを得ることに多大な時間を費やしたため、中枢機構の多くが今後の課題として残された。しかし既にアンテナのリズミックな運

動と同調した活動を示す中枢ニューロンが数個見つかり、これらのニューロンの中枢形態、アンテナ位置情報と共に接触情報もコードしうるのかどうかを現在解析中である。今後は様々な性質の触覚性中枢ニューロンを、出来る限りインタクトに近い標本を用いて網羅的に検索し、これらの機能と触覚認知を結び付けることで、ニューロンレベルからみた高次脳機能の研究を展開していきたいと考えている。

### 5. 発表論文リスト

1. The role of antennal hair plates in object-guided tactile orientation of the cockroach (*Periplaneta americana*). Okada, J., Toh, Y. *J. Comp. Physiol. A.*, 2000, 186, 849-857
2. Peripheral representation of antennal orientation by the scapal hair plate of the cockroach, *Periplaneta americana*. Okada, J., Toh, Y. *J. Exp. Biol.*, 2001 (印刷中)
3. Role of hair plates in the rhythmic antennal movement of the cockroach (*Periplaneta americana*). Okada, J., Toh, Y. (投稿準備中)