

性フェロモン源への雄蛾の定位行動

筑波大学生物科学系神経行動学 ^{かん}神 ^{ざき}崎 ^{りよう}亮 ^{へい}平

はじめに

昆虫が遠く離れた餌やパートナーにかすかな匂いを手がかりにして、飛しょうや歩行によって定位していく様子を目の当たりにすると、昆虫好きな少年ならずとも神秘的な思いに駆り立てられるものである。このような匂いのシグナルを使った昆虫の遠距離定位の行動学的研究は、「性フェロモン」源への雄蛾の定位行動をモデルとして1960年代から精力的に行われてきた。50年代の後半には BUTENANDTらによって、初めて性フェロモンの化学成分がカイコガで単離・同定された。なんと単一の化学物質(ボンピコール)が、カイコガの雄を魅了し、「婚礼ダンス」を引き起こし、雌まで定位させていたのである。さらに、60年代になると、神経の興奮を電氣的活動としてとらえる電気生理学の技術が目覚ましく発達し、カイコガの性フェロモン受容細胞が実に1分子の性フェロモン(ボンピコール)によって興奮し、200分子で行動を解発できることが SCHNEIDERらによって報告された。こういったセンセーショナルな発見は昆虫のフェロモン源への定位行動を研究する多くの人を奮い立たせ、魅力ある研究分野を形成してきた。

昆虫がフェロモン源に定位するときの戦略を説明する次のような二つの仮説が、研究の初期に提唱された。その一つは、①フェロモン源への定位行動は主に走風性によるものである、とする説である。すなわち、フェロモンに遭遇した昆虫は風上に飛しょうし、フェロモンを見失うと風を横切って飛び、再びその塊を見つけ出すことによって匂い源に定位するというものである (KENNEDY and MARSH, 1974)。もう一つは、②ブルーム(匂い物質が存在する空間)内でのフェロモン濃度の差を逐次検知し、濃度の高いほうに飛しょうするという走化性によって定位する、というものである (FARKAS and SHOREY, 1972)。

近年、視覚刺激や風速などの条件を厳密にコントロールした風洞内で、匂い源への昆虫の定位行動を最先端のビデオ技術を用いて解析できるようになり、多くの新しい知見が得られている。そして、これらの知見と既に述べた初期の仮説とを統合した新しいモデルが提唱されて

いる (KENNEDY, 1983; BAKER, 1985)。この統合的なモデルは、二つの基本的な要素からなる。一つは、昆虫がフェロモンに遭遇すると風上に対してある一定の角度を維持しながら飛しょうするが、もし乱流などによって体が予期しない方向に流されたときには視覚情報によるフィードバック機構を利用して、その角度を補正しながら一定の角度を保持して飛しょうする風上視運動操縦である。もう一つは、フェロモン刺激によってあるテンポ(リズム)で昆虫にターンを誘発するプログラムが中枢神経系に内在しており、フェロモンによってこのプログラムが起動し、結果的に昆虫のジグザグ飛しょうを形成するものである。

さらに最近では、ブルーム自体に関する研究も行われ、その詳細な構造がしだいに明らかになってきた。MURLIS (1986)の研究によって、風の中ではフェロモンは、従来考えられてきたように連続的な濃度勾配をもって分布しているのではなく、小さい多数の断続的な塊となって浮遊していることが確認された。ブルーム内で昆虫の触角電図(EAG)によるフェロモン応答を調べた結果もそれを支持している。したがって、飛しょうまたは歩行によってフェロモン源に定位している昆虫はフェロモンを定常的に感知しているのではなく、断続的なパルス刺激として受け取っていると考えられる。

さて、ここで視点を行動学から神経生理学に向けてみよう。まず、このようなフェロモンの匂いを感知する昆虫の主要な嗅覚器官は頭部にある1対の触角である。各触角には、例えばカイコガでは約2万本の感覚子といわれる毛状の構造物があり、匂いのシグナルはこの感覚子の内部にある嗅受容細胞に受容され、神経インパルス列に変換されて脳内に伝達される。脳内では、嗅覚系一次中枢である中大脳、さらに上位の中枢である前大脳など数段階の嗅覚中枢での複雑な処理や、視覚情報などの他の感覚情報との統合処理を経た神経シグナルが形成される。このシグナルが、歩行や飛しょう運動の中枢である胸部神経節内の運動システムを適切に調節し、昆虫の匂い源への定位行動を制御していると考えられる。

我々の研究グループでは、このような匂い、特にフェロモンのシグナルが脳内に入力された後、どのような神経ネットワークを介して、またどのようにその情報が処理されることによって運動システムを制御し、定位行動

が発現するののかという、感覚情報の生体への入力から、出力としての行動までの一連の神経情報処理の過程を解明することを目指している(KANZAKI and SHIBUYA, 1992)。ここでは、このような中枢神経情報処理の研究を行う上で最も重要な基礎的データとなる、フェロモンによって発現する定位行動の運動パターンについて、カイコガをモデルにして解説する。

雄のカイコガは、同種の雌が放出する性フェロモンの主成分であるボンビコールにより、「婚礼ダンス」といわれる、はばたきを伴ったジグザグ歩行を示しながら雌に定位する。前述のように風の中ではフェロモンは小さい多数の塊として不連続に浮遊していることから、風洞内に流入するフェロモン刺激をパルス状にして、その頻度をコントロールすることによって発現するカイコガの定位行動を詳細に分析した。その結果、カイコガはフェロモンパルスごとに起動されるプログラム化されたジグザグ歩行パターンを持つことが示唆され、定位戦略の統合モデルとして提示されたジグザグターンプログラム仮説が、カイコガのフェロモン源定位行動にも適用され、さらにこのプログラムによって形成される運動パターンを飛しょう筋の活動として電気生理学的にとらえることができたことで、この仮説の妥当性がより確実なものになってきた。

I ジグザグ歩行パターンの行動レベルでの解析

風洞内を流れる一定速度(50cm/秒)の気流内にパルス状(0.1秒)のフェロモン刺激をソレノイドバルブの切り替えによって、様々な頻度(DC, 2Hz~0.25Hz)で風上から流入し、雄カイコガの匂い源への定位行動をビデオカメラで撮影し記録した。図-1に、様々な刺激頻度のフェロモン刺激に対する雄カイコガの移動軌跡の例を示した。刺激を定常的または2Hzで与えると、ほとんどの例でカイコガは図-1Aに示されるようにほぼ直線的にフェロモン源に定位した。一方、0.5~0.25Hzの刺激では、風上に対して典型的なジグザグ歩行を示した(図-1D, E)。このジグザグ歩行のパターンを理解するために、ジグザグ行動をカイコガの体軸角度の変化として扱うことによってその解析を行った(図-2)。体軸の角度は風上に直進するときを0度とし、反時計まわりに角度が増加するように、0度から360度で示した(図-2A)。例えば0.25Hzでの結果(図-2E)が示すように、ターンの方向は刺激ごとに設定されていることがわかる。すなわち、風上に対して体軸角度が0~90°(左を向いている)ときに刺激パルスを受けると、まず右にターンし、続いて左ターンの頻繁に起こった。一方、体軸の角度が360~270°(右を向いている)ときには、前とは逆にまず左に

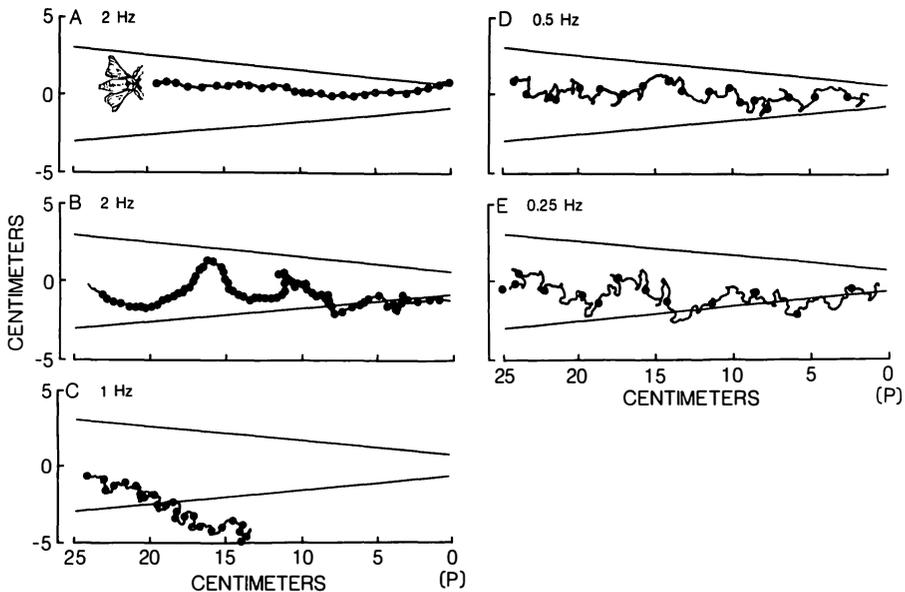


図-1 様々なフェロモン刺激頻度(2~0.25Hz)に対する雄カイコガの定位歩行の移動軌跡(KANZAKI et al., 1992)

黒丸(●)は、フェロモンが風洞内に流入(0.1秒)されたときのカイコガの頭部の位置。四塩化チタンの発煙によりシミュレートしたブルームを実線で示した。プロットの右側が風上、P: フェロモン源の位置。

ターンし、続いて右ターンをするというパターン化されたターンが頻繁に観察された。つまり、雄のカイコガはフェロモンのパルス刺激を受けるたびに、その時々風の風上に対する体軸角度に応じて右または左ターンを開始するようである。

そこで、このジグザグターンをさらに詳しく調べるために、無風状態で片側の触角のみにフェロモン刺激(0.1秒)を一回だけ与え、その歩行軌跡を調べた(図-3)。カイコガは、刺激を受けた触角側からターンをはじめ、約4秒間小刻みなターンを数回繰り返した後、分単位で持続する大きな回転に移った(図-3B)。片方の触角を根元から切除した個体でも、残った触角側からターンをはじめ同様なジグザグターンを示した(図-3Ac, d)。このような持続的なジグザグパターンの解発には、短時間(0.1秒)のフェロモン刺激で十分であり、持続的な刺激は全く必要としなかったことから、カイコガはフェロモン刺激によって発現するジグザグターンを解発するプログラムを内在していることが強く示唆される。

次に、このようなジグザグターンの特徴をとらえるために、ターンごとのテンポ(ターンとターンの時間間隔)と角度変化を計測したところ、ターンごとにそれらの値は徐々に増加することがわかった(図-4A, B)。同様の結

果が0.25Hzの繰り返し刺激に対する歩行軌跡でも得られた(図-4C, D)。これはジグザグ行動のプログラムは刺激ごとに初期状態になり(リセット)、そのプログラムが刺激ごとに繰り返し実行されることが原因であると考えられる。もしこの仮定が正しいならば、フェロモンの定常的刺激や高頻度の連続刺激(2Hz)では、ジグザグプログラムのリセットが頻繁に起こることが要因の一つとなって、ほぼ直線的に匂い源に定位する結果になったと推測される。

II 高速度撮影によるジグザグターンの解析

ジグザグ歩行時の翅の動きを高速度撮影(500~1,000フレーム/秒)により分析したところ、ターンと常に同期した翅の動作が観察できた。カイコガはターンをするとき、その回転の外側の翅は振り下ろされた後、後方に牽引され、振り上げられる。一方、回転の内側の翅は振り下ろされる直前に既に外側の翅より後方に牽引されており、牽引されたままの状態で振り下ろされる。このため回転の内側の翅は外側の翅に比べ、その先端の軌跡は細長いだ円になる。このようにターンと同期して翅を後方に引くという動作が観察され、しかもその牽引のタイミングが左右のターンで異なっていた。すなわち、回転の

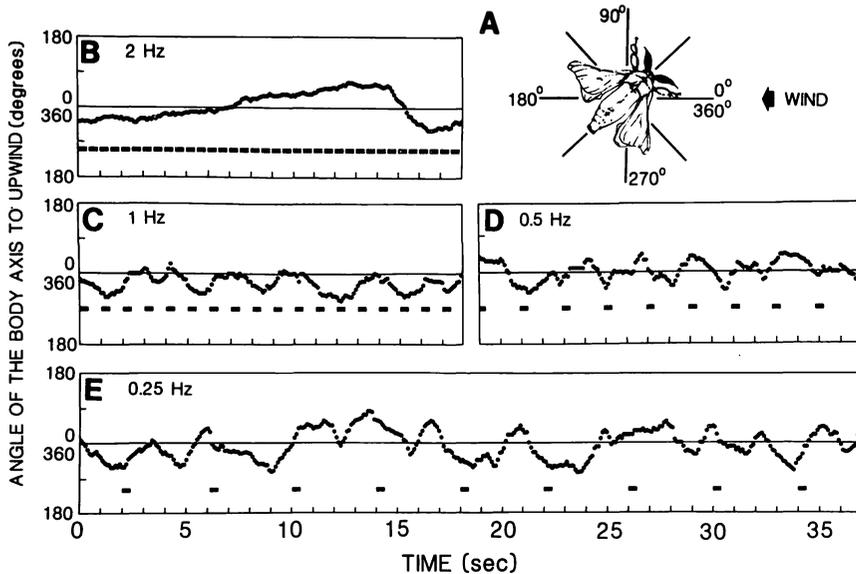


図-2 雄カイコガのジグザグ歩行パターンを体軸角度の時間変化としてプロットしたもの(KANZAKI et al., 1992)

体軸角度は、風上に直進するときを0度とし、(A)のように反時計回りに角度が増加するように0度~360度で表した。(A)のカイコガの場合は体軸角度は45度となる。B~Eの各プロット下方の太い実線はフェロモン刺激(0.1秒)を示す。

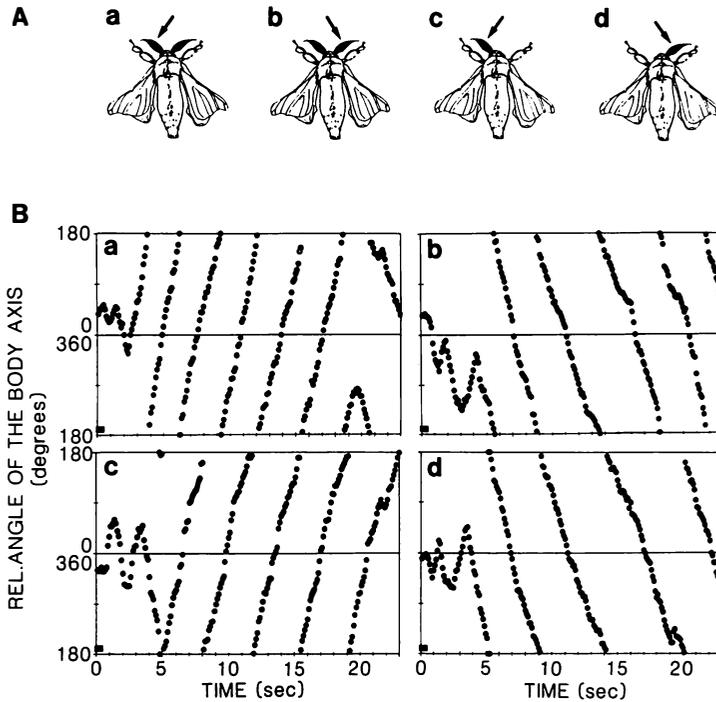


図-3 片側の触角にフェロモン刺激(0.1秒)を一回だけを与えたときの体軸角度の時間変化(KANZAKI et al.,1992)
 (A)a~dの矢印に示されたように刺激を与えた。それぞれの結果を(B)のa~dに示した。各プロット下方の太い実線はフェロモン刺激(0.1秒)を示す。詳細は本文参照。

外側の翅では翅が振り下ろされてから後方に引かれるのに対して、内側の翅では振り下ろしとほぼ同時に牽引されるので、振り下ろしと、後方への牽引の位相関係が左右のターンで異なっているわけである。このような翅の動作は、タバコズメガなどの飛しょう昆虫と同じだった。また、すべての肢を切除して、滑らかな平板にカイコガを置くとはばたきの力だけで移動する(滑る)ことができるようになる。そこで、このような全肢を切除した個体にフェロモン刺激を与えてみたところ類似のジグザグ行動が観察できた。そのテンポを調べてみると、歩行によるターンと同様に徐々に長くなる傾向があった。また、大きくターンをしているカイコガにフェロモンを吹きかけると、小さなターンを繰り返し行ったことから、前述したリセット的な特徴も確認できる。したがって、ジグザグ歩行と共通した内因性のプログラムが、翅の動作も同時にコントロールしていることが考えられる。

III ジグザグターンプログラムの電気生理学的解析

ジグザグ歩行と翅の動作を共通にコントロールすると考えられる内因性のプログラムを電気生理学的なシグナ

ルとしてとらえることを試みた。

既に述べたように高速度撮影の結果から、左右のターンによって翅の振り下ろしと後方への牽引の位相関係が異なることがわかっている。それぞれの動作を制御する飛しょう筋活動の位相変化を調べ、ターンの指標とした。胸部を固定台に固定したカイコガから銅線により同側の翅の振り下ろし筋(DLM)と翅を後方に牽引する飛しょう筋(3AXM)から筋電位を誘導した。図-5Aに示したようにフェロモン刺激によってそれぞれの筋から同頻度(約40Hz)のはばたきパターンが記録された。

発光ダイオードによる視覚刺激によって視運動反射を起こさせ、強制的にカイコガを左または右にターンさせることで、まず左右へのターンによるDLMと3AXMの活動の位相関係を調べた。記録側(同側)へのターンでは、3AXMとDLMの活動の位相は同期した(図-5Aa, d)。一方、逆方向へのターンではDLMと3AXMの活動には位相のずれが生じ(図-5Aa, b)、高速度撮影で確認できたターンに伴う翅の振り下ろしと後方への牽引の位相関係の結果と一致することが確認できた。

そこで、次にフェロモン刺激を実際に与え、DLMと

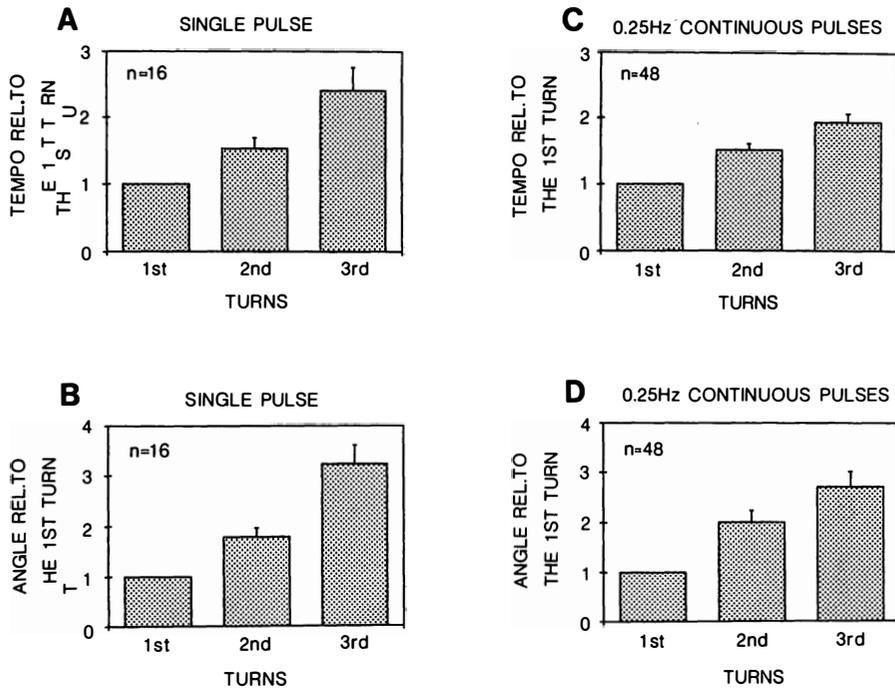


図-4 片側の触角にフェロモン刺激(0.1秒)を一回だけ与えたとき(A, C)と、0.25Hzで刺激(0.1秒)を繰り返したとき(B, D)に発現するジグザグターンのテンポ(A, B)とターンの角度(C, D)の相対的变化(KANZAKI et al., 1992) どちらの値もターンごとに増加した。詳細は本文参照。

3AXMの活動の位相変化を調べた(図-5B)。もし、ジグザグターンのプログラムが存在するならば、フェロモンのパルス刺激に対して数回の位相の変化(同期と非同期)が繰り返されるはずである。また、リセット機構があるならば、刺激のたびに位相は同期するはずである。さらに、行動実験でも明らかのように2Hzのフェロモン刺激ではカイコガはほぼ直線的に匂い源に定位したことから、2Hzでは大きな位相変化が繰り返し起こることはないはずである。図-5Bに示すように記録電極側の触角に2~1Hzで繰り返し刺激を与えると、3AXMの活動はDLMの活動と同位相を保ち、位相の変化はみられなかった。刺激頻度を0.25Hzに下げると、DLMに3AXMの活動が先導し、しかも一度小さな位相のずれが生じた後、再び同期して、さらに大きな位相のずれを生じた。また、フェロモンの刺激ごとに3AXMとDLMの活動は同期しているのがわかる。結果はまさに予想したとおりになったのである。

このように、行動学的な解析から示唆されたフェロモ

ン刺激によって解発される内因性ジグザグターンプログラムとそのリセット機構が飛しょう筋(DLM, 3AXM)活動の位相変化として電気生理学的に確認されたのである。

カイコガはフェロモン源への定位の戦略の一つとして、フェロモンによって起動されるジグザグターンプログラムを利用していることが明らかになってきた。カイコガは一度フェロモンの塊に遭遇すると、内因性のジグザグターンプログラムを実行し、ターンごとにフェロモンの走査範囲を広めながら次のフェロモンの塊を探索し、運よく次のフェロモンの塊に遭遇できれば、また同様な走査パターンをスタートさせ、さらに次のフェロモン塊を探すとこのアルゴリズムを利用してフェロモン源への方向の決定を行っていると考えられる。

主な参考文献

1) BAKER, T. C. (1985): Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, Pergamon Press, Oxford, pp. 621~672.

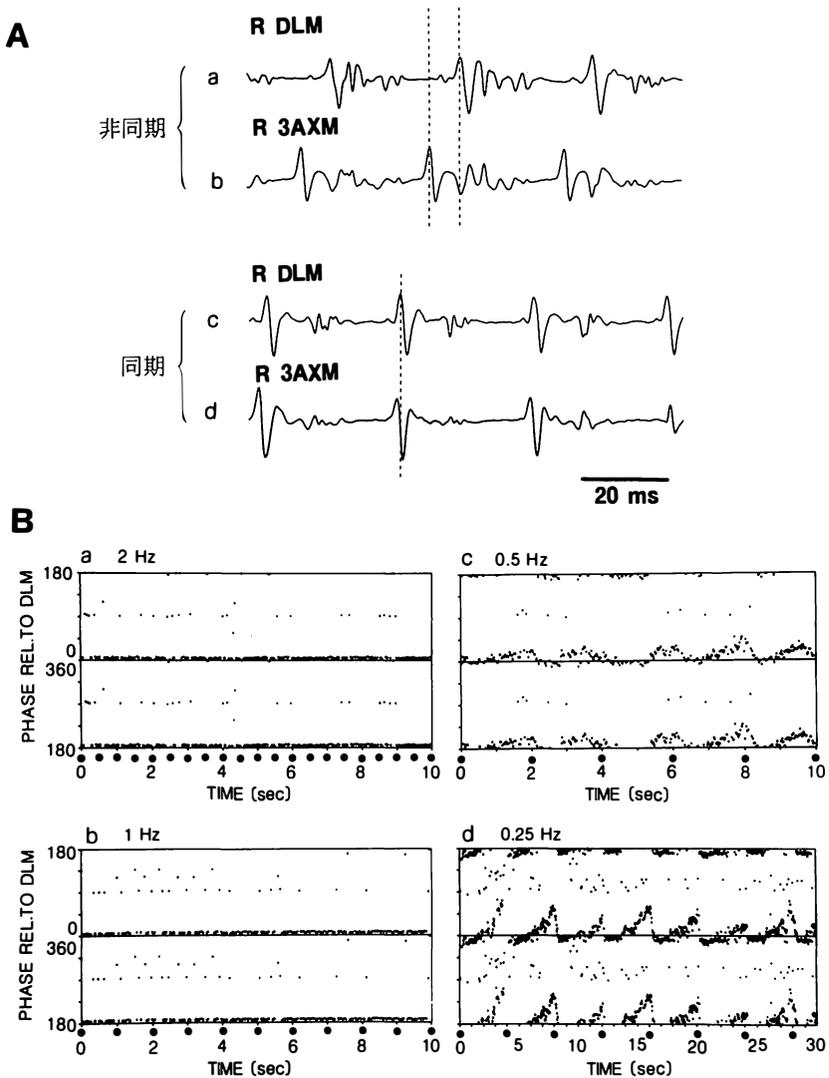


図-5 (A)右翅の振り下ろし筋(R DLM)と牽引筋(R 3AXM)から記録した筋電図。aとbの筋電図では、DLMと3AXMの活動に位相のずれが生じている。cとdでは同期しているのがわかる。(B)様々な頻度でフェロモン刺激を与えたときのDLMの活動に対する3AXMの活動の位相変化。DLMの周期的活動を基準にしてその1周期を360度で表し、3AXMの活動がその位相に比べてどのように変化しているかをプロットした。2~1Hzでは同期(Ac, d)している。0.5Hz以下の刺激頻度では位相変化が現れたが(Aa, b)、刺激(0.1秒)ごとに同期しているのがわかる。黒丸(●)は刺激。詳細は本文参照。

- 2) FARKAS, S. R. and H. H. SHOREY (1972): Science 178: 67~68.
- 3) KANZAKI, R. and T. SHIBUYA (1992): Zool. Sci. 9: 241~264 (総説).
- 4) ——— et al. (1992): zool. Sei. 9: 515~527.

- 5) KENNEDY, J. S. (1983): Physiol. Entomol. 8: 109~120.
- 6) ——— and D. MARSH (1974): Science 184: 999~1001.
- 7) MURLIS, J. (1986): Mechanisms in insect olfaction, Clarendon, Oxford, pp. 27~38.