

学位論文題名

Organization and Neural Activity of a Higher Center of an Insect Brain

(昆虫の脳の高次中枢の組織構造と神経活動)

学位論文内容の要旨

昆虫は地球上の全動物種のうち70% (約70万種) を占め、進化的に成功を収めた動物であり、その脳を構成する神経細胞の数がヒトに比べるとわずか10万分の1であるにもかかわらず、複雑で精巧な行動を示す。昆虫の脳の運動制御、感覚統合、記憶や学習などのメカニズムを解明することは、ヒトなどの脳の高次機能の基礎的知見を与え、また、ロボットなどに用いることが可能な、新しい情報処理装置の開発につながると期待できる。本研究では昆虫の脳の情報処理様式を明らかにする目的で、ワモンゴキブリのキノコ体に関する研究を行った。

昆虫の脳にはキノコ体と呼ばれる高次中枢があり、学習、配偶行動、運動制御などに関与すると考えられている。ワモンゴキブリのキノコ体は20万個の内在神経細胞(ケニオン細胞) からなり、傘と呼ばれる入力部位で様々な感覚情報の入力を受け、処理した後、柄、 α 葉、 β 葉の3つの出力部位から脳の様々な領域に信号を出力する。本研究では、私はゴルジ染色法、鍍銀染色法などを用いてワモンゴキブリのキノコ体の組織学的研究を行った。また、運動制御におけるキノコ体の役割を明らかにするために極細の銅ワイヤ埋め込み電極を用いて自由行動中のキノコ体の神経活動の記録を行った。

鍍銀染色法によって、ワモンゴキブリのキノコ体の出力部位に15対の明暗の層(スラブ)が観察された。スラブは他の染色法でも再現性良く観察され、キノコ体全体を通して、互いの位置関係を保存していた。さらにゴルジ染色法によってスラブ内でケニオン細胞の軸索が多数絡まりあった薄いシート構造が観察された。一つのシートはキノコ体全体を通して、一つのスラブに属し、決して他のスラブに入る事はなかったことから、ワモンゴキブリのキノコ体は、スラブ特異的なケニオン細胞からなるシートによってできる、明暗合わせて30の構造単位を持つ事がわかった。また、ゴルジ標本の詳細な観察の結果、ケニオン細胞は細胞体の位置、傘部での樹状突起の広がりやその形態的な特徴、軸索の傘部内での走行位置などによって、4つ(K1-K4)に分類できた。4つのタイプの細胞は細胞体も軸索も同心円状に分布しており、K1細胞の細胞体は、最内側を占め、傘の繊維層の内側を走行しながら、短い枝を傘の神経叢にのぼす。同心円の外側に行くにつれて、K2細胞、K3細胞の細胞体があり、K3細胞の軸索は傘の繊維層の最外側を走行する。両者はともに刺状構造に富んだ枝を傘の神経叢にのぼす。K4細胞の細胞体は最外側を占め、軸索は直接傘の神経叢に入りながら枝を出す。K1細胞の軸索は柄の最内側を通り、 α 葉の最後方へ投射する。 α 葉の中間部はK2細胞が投射し、最前方へはK3細胞とK4細胞が投射するが、K4細胞は最前方のスラブにしか投射していないのに対しK3細胞は近隣のスラブにも投射している。それぞれのタイプのケニオン細胞はそれ

ぞれ特定のスラブに投射するので、キノコ体はスラブに投射するケニオン細胞によって、4つの領域に分けることができる。以上のことから、キノコ体はケニオン細胞からなるシート、スラブ、領域という組織学的な階層性を持つことがわかった。それに加え、キノコ体の外来ニューロンには、樹状突起を暗層または明層のいずれかにしか広げておらず、しかも特定の層にしか枝を広げていないニューロンも観察された。つまり、キノコ体の外来ニューロンは個々に決まった、特定のスラブのセットから入力を受けており、スラブが単なる構造単位だけでなく、哺乳動物の大脳皮質の「コラム」と同様に機能単位である可能性を示唆している。

埋め込み電極を用いたキノコ体の出力部位の神経活動の記録によって、キノコ体の外来ニューロンは感覚刺激に応答したもの（感覚ユニット）、運動と関係があったもの（運動関連ユニット）、感覚刺激に応答し、かつ運動と関係があったもの（感覚-運動ユニット）に分類できた。これらのユニットはキノコ体の出力ニューロンの活動を反映していると考えられ、それぞれのグループ内においてもニューロンの神経活動は非常に多様であった。感覚ユニットには（1）多種感覚刺激に応答するもの、（2）体の様々な部位に対する接触刺激に応答するもの、（3）右と左の付属肢の感覚刺激を区別して反応するもの、（4）刺激の種類によって応答の潜時が異なるものなどがあつた。運動関連ユニットは、自己受容器からの信号を受け取っていると考えられるものがあつたが、（1）運動の開始とともに発火頻度が減少し、運動の終了後も低い発火頻度を維持するもの、（2）記録時間中に神経活動の応答が変化するもの、（3）歩行運動の方向に関係があつたもの（方向選択性ユニット）、（4）運動の開始に先行して発火頻度が増加するものが見つかった。方向選択性ユニットは、運動出力のコピー(efference copy)を受け取っていると考えられた。とくに運動に先行して発火頻度が上昇するユニットは運動が開始されるより非常に早くから発火が始まる事から、運動司令を出力するユニットではなく、運動の準備に関連しているユニットであると考えた。運動に先行して発火するニューロンは哺乳動物の皮質運動野や大脳基底核でも観察されている。これらの事からキノコ体は様々な感覚信号や運動の開始や維持を含めた運動に関連する信号を統合しているという仮説を提案した。同時に複数のユニットの神経活動が記録された時、それらのユニットの性質は似ていたが、詳細な解析から、全く同一ではないことがわかった。それらには運動の準備に関連していると考えられるものと運動をモニターしていると考えられるものが同時に記録された例もあつた。私の記録方法では電極のごく近傍にある神経細胞の活動しか記録出来ないので、同時記録したユニットは互いに非常に近くに存在すると考えられる。種々の染色法の結果から、キノコ体の出力ニューロンは数個ないし数十個ずつが密集してクラスターを形成していることが示唆されていることと考え合わせて、キノコ体の出力ニューロンは似た性質のニューロンがクラスターを形成し、そのクラスターは感覚情報と運動の準備を含めた運動関連の信号を1組のセットとして、脳の様々な領域に出力しているという仮説を提案した。

本研究によって、昆虫の脳のキノコ体にはシート、層、領域という階層的な組織学的単位があること、また、キノコ体は脳の様々な感覚情報と運動に関連する情報を統合し、運動の開始や維持などにも関与している可能性があることが明らかになった。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 下 澤 楯 夫
副 査 教 授 狩 野 猛
副 査 教 授 河 原 剛 一
副 査 助 教 授 水 波 誠

学 位 論 文 題 名

Organization and Neural Activity of a Higher Center of an Insect Brain

(昆虫の脳の高次中枢の組織構造と神経活動)

近年、工学設計を生物から学ぶ気運が高まっている。なかでも昆虫は全動物種の70%を占め、地球環境への適応に最も成功を収めた動物群の1つであり、その脳を構成する神経細胞の数がヒトに比べるとわずか10万分の1であるにもかかわらず、極めて複雑で精巧な行動を示す。昆虫の「微小脳」のメカニズムを解明することは、次世代情報処理技術の開発やマイクロロボットへの応用につながると期待できる。

本研究では昆虫の脳の情報処理様式を明らかにする目的で、ワモンゴキブリを材料に、昆虫の脳の最高次中枢であるキノコ体に関する研究を行っている。本研究は5章からなる。

第1章では、本研究の背景として、昆虫の神経系の基本的な特徴とその工学への応用の可能性について論じている。

第2章では、昆虫の脳の構造について概観している。昆虫の脳にはキノコ体と呼ばれる高次中枢があり、学習、配偶行動や運動の制御などに関与すると考えられている。キノコ体は入力ニューロン、内在ニューロン（ケニオン細胞）および出力ニューロンから構成される。入力ニューロンは傘と呼ばれる入力部位でケニオン細胞に様々な感覚情報を伝える。ケニオン細胞で統合された信号は、柄、 α 葉、 β 葉の3つの出力部位で、出力ニューロンに伝えられる。出力ニューロンは脳の様々な領域にキノコ体の出力信号を伝える。

第3章では、ワモンゴキブリのキノコ体の組織学的研究を行っている。渡銀染色およびゴルジ染色標本の詳細な観察の結果、キノコ体の出力部位には15対の明暗の層があり、各層は別々のケニオン細胞の集団から構成されていること、すなわちキノコ体は30個のモジュール（構造単位）から構成されていることを見出ししている。さらに、ケニオン細胞には4つの形態的なタイプがあり、それぞれのタイプのケニオン細胞はそれ

ぞれ特定のスラブを形成していること、すなわち、キノコ体を構成する30個のスラブは4つのグループ（領域）に組織化されていることを見い出している。さらに、キノコ体の出力ニューロンには、樹状突起を暗層または明層のいずれかにしか広げておらず、しかも特定の層にしか枝を広げていないものがあること、すなわち、キノコ体の外来ニューロンには個々に決まった特定のスラブのセットから入力を受けているものがあることを観察している。このことから、スラブは単なる構造単位だけでなく、哺乳動物の大脳皮質の「コラム」と同様に機能単位である可能性を指摘している。

第4章では、運動制御に於けるキノコ体の役割を明らかにするために、極細の埋め込みワイヤ電極を用いて自由行動中のキノコ体の神経活動の記録を行っている。キノコ体の出力ニューロンはその活動の特徴から、感覚刺激に応答したもの（感覚ユニット）、運動と関係があったもの（運動関連ユニット）、感覚刺激に反応しかつ運動と関係があったもの（感覚-運動ユニット）の3つに分類されたが、それぞれのグループ内でもニューロンの活動は非常に多様であることを見い出している。例えば、運動関連ユニットには自己受容器からの信号を受け取っていると考えられるものが多かったが、それ以外に、（1）記録中に活動のパターンが顕著に変化したもの、（2）歩行運動の方向に関係があったもの（方向選択性ユニット）、（3）運動の開始に先行して発火頻度が増加するものを見い出している。方向選択性ユニットは運動系が出す出力命令のコピーを受け取っていると考えている。特に運動に先行して発火頻度が上昇するユニットは、運動の開始にはるかに先行して発火を始める事から、運動司令を出力するユニットではなく、運動の準備に関連しているユニットであると考えている。運動に先行して発火するニューロンは哺乳動物の皮質運動関連領域野や大脳基底核でも観察されている。これらの結果から、キノコ体は様々な感覚信号や運動の開始や維持に関わる運動関連信号を統合しているという仮説を提案している。

第5章では、本研究で得られた知見を基に昆虫の脳のシステム設計について考察し、昆虫の脳の神経回路は全体として3つの階層から構成されているという仮説を提案している。

これを要するに、著者は、微小な情報処理装置である昆虫の脳の最高次中枢であるキノコ体についての研究を行い、キノコ体には階層的に組織化されたモジュール構造があること、また、キノコ体は様々な感覚情報と運動情報を統合し、運動の開始や維持などの高次運動制御に関与していることを明らかにし、昆虫の脳のシステム設計について新知見をもたらしたものであり、神経情報工学の発展に寄与するところ大なるものがある。

よって著者は、北海道大学博士（工学）の学位を授与される資格あるものと認める。