

昆虫の前大脳側葉の機能的組織化

学位論文内容の要旨

昆虫は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、ワモンゴキブリの前大脳側葉に関する研究を行った。

前大脳側葉は、昆虫の脳内の領域の1つである。これまでの昆虫の脳に関する研究においては、主に学習の成立と記憶の形成に深く関与しているとされるキノコ体に焦点が当てられ、その周囲の前大脳側葉を始めとした他の領域については、その構造の曖昧さのために、何も研究されていないに等しい状況であった。このため、本研究は、細胞内に色素を注入した種々の前大脳側葉ニューロンの投射領域を比較、検討することで、前大脳側葉の構造解明に先鞭をつけることを試みた。また、免疫組織学的手法を用いて、キノコ体と前大脳側葉とを連絡するGABA作動性経路の同定を試みた。

63例の前大脳側葉ニューロンの形態観察により、前大脳側葉の機能的組織化が明らかにされた。触角の感覚細胞からの投射を受ける一次感覚中枢である触角葉から前大脳側葉に投射する側葉入力ニューロンは23例観察された。それらにはフェロモン情報を担うもの、主に一般の匂い情報を担うもの、温度湿度感覚を担うと考えられるものがあつたが、これらの前大脳側葉での投射領域は、明白に区別されていた。一般の匂い情報を担うものは、側葉の背部領域(上側葉と呼ぶ)の中心部(側角)に投射するが、フェロモン情報は上側葉の前方部に、温度湿度感覚は上側葉の後方外側部に送られる。また、17例のキノコ体からの側葉入力ニューロンのうち、キノコ体の α 葉から出力を受けるもの、 β 葉から出力を受けるもの、 α 葉と β 葉の接合部から入力を受けるは、それぞれ、上側葉の背側から後方にかけて、背側から後方内側にかけて、後方から腹側にかけて投射していた。中大脳出力ニューロンの投射領域とキノコ体出力ニューロンの投射領域とは一部を除いてほとんど混じり合うことはない。このような傾向は個々のニューロンの形態が違っていても観察されることから、前大脳側葉では、中大脳出力ニューロンの投射領域はそれが担っている感覚情報に応じて、キノコ体出力ニューロンの投射領域はそれが出力を受ける領域に応じて組織化されていると推測できる。12例観察された前大脳側葉からキノコ体へ情報を伝えるキノコ体入力ニューロンの多くは、上側葉の周囲を走行しており、これらの感覚を統合していると考えられる。また、上側葉内のキノコ体出力ニューロンの投射領域を含む領域に密に樹状突起を広げているキノコ体入力ニューロ

ンの存在もいくつか確認された。このようなニューロンはキノコ体傘部全体を広く神経支配しており、フィードバックの役割を担っている可能性があると考えられる。11例の前大脳側葉からの出力ニューロンのなかには、温度湿度感覚情報の投射領域に樹状突起を広げるもの、フェロモン情報の投射領域に樹状突起を広げるもの、一般の匂い情報の投射領域である側角に樹状突起を広げるものなどがあり、それぞれキノコ体の後方、キノコ体の前方、側葉の前部領域（側葉前部）に投射していた。感覚情報の一部はほとんど他の感覚と統合されずに、これらの領域に送られている可能性が示唆される。

ワモンゴキブリの脳内の抑制性経路を明らかにする目的で、 γ アミノ酪酸（GABA）作動性ニューロンの分布を免疫組織学的手法を用いて明らかにした。GABAは動物の中樞神経系において最も主要な抑制性の神経伝達物質である。脳全体を通じてGABA免疫反応性の広範囲な分布が見られたが、キノコ体の内在細胞は全く染色されなかったため、キノコ体に枝を伸ばしている三種類のGABA免疫陽性繊維群が同定できた。第一のGABA作動性ニューロン群は4つの神経細胞から構成され、キノコ体の傘の中に一様な分枝を広げていた。このニューロンはその形態から、前述のフィードバックを担う可能性があるニューロンの一つと同定された。第二のGABA作動性ニューロンはキノコ体の腹側から、キノコ体接合部にシート状の枝を広げており、キノコ体出力ニューロンであることが示唆された。第三のGABA作動性ニューロン群は食道神経環から、触角葉とキノコ体を結ぶ経路に沿って、キノコ体傘部の中に繊維を送り込んでいた。

本研究によって、昆虫の前大脳側葉では中大脳からの感覚情報やキノコ体からの出力情報が組織的に配列されていること、前大脳側葉とキノコ体とを連絡している経路の一部はGABA作動性であることが分かった。

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

昆虫の前大脳側葉の機能的組織化

近年、動物の脳の研究から新しい情報処理原理を学ぶ研究が盛んに行われている。昆虫はその脳を構成する神経細胞の数が少ないにもかかわらず、その行動は精巧で複雑である。昆虫の脳の仕組みの解明は、ヒトの脳の解明のための基礎的知見を与えるとともに、マイクロロボットなどの開発にもつながると期待できる。

本論文では、昆虫の脳の情報処理様式を明らかにする目的で、ワモンゴキブリの前大脳側葉に関する研究を行っている。前大脳側葉は昆虫の脳内の高次中枢領域の1つである。これまでの昆虫の脳に関する研究では学習・記憶に深く関与するキノコ体に焦点が当てられ、その周囲の前大脳側葉を始めとした他の領域については、ほとんど研究がなされていない。そこで本論文は、細胞内に色素を注入した種々の前大脳側葉ニューロンの投射領域を調べ、前大脳側葉の構造の解明に先鞭をつけている。また、免疫組織学的手法を用いてキノコ体と前大脳側葉とを連絡する γ アミノ酪酸（GABA）作動性経路の同定を試みている。GABAは主要な抑制性の神経伝達物質の1つである。本論文は4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、ワモンゴキブリの脳内のGABA作動性ニューロンの分布を免疫組織学的手法を用いて調べ、側葉に樹状突起を持ちキノコ体の傘の中に一様な分枝を広げて終末する4個のGABA作動性ニューロンを同定している。これらのニューロンが前大脳側葉からキノコ体の傘へのフィードバックを担っている可能性について論じている。

第3章では、64例の前大脳側葉ニューロンの色素注入による形態観察から、前大脳側葉内に機能的な組織化があることを明らかにしている。観察されたニューロンは4つのグループに分類されている。第1のグループは触角の感覚受容細胞の投射を受ける一次感覚中枢である触角葉に樹状突起を広げ、前大脳側葉で終末する側葉入力ニューロンであった。それらにはフェロモン情報を担うもの、一般の匂い情報を担うもの、温度湿度

感覚を担うものがあつたが、それらの前大脳側葉での終末領域は、明白に区別されていた。第2のグループは、キノコ体から発して側葉で終末する側葉入力ニューロンで、側葉での投射域は中大脳出力ニューロンの投射領域とほとんど重なりあわなかった。それらにはキノコ体の α 葉から出力を受けるもの、 β 葉から出力を受けるもの、 α 葉と β 葉の接合部から入力を受けるものがあり、それぞれ側葉の異なる領域に投射していた。第3のグループは前大脳側葉からキノコ体の傘に投射するキノコ体入力ニューロンで、その多くは、上側葉の周囲を走行しており、様々な感覚を統合していると考えられた。前述のGABA作動性ニューロンもこのグループに属していた。第4のグループは前大脳側葉から前大脳の様々な前運動中枢領域に投射する側葉出力ニューロンで、温度や湿度感覚情報の投射領域に樹状突起を広げるもの、フェロモン情報の投射領域に樹状突起を広げるもの、一般の匂い情報の投射領域である側角に樹状突起を広げるものなどがあり、それぞれ前大脳の異なる領域に終末していた。

第4章では、前大脳側葉の触角感覚情報に関する投射地図、およびキノコ体からの出力に関する投射地図の機能的な意義について論じている。

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前大脳側葉には触角で受容した感覚情報や高次連合中枢であるキノコ体からの出力情報を組織的に配列した地図があ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。