

# The Analysis of the Cercal Sensory System in Cricket

(コオロギ気流感覚系の研究)

## 学位論文内容の要旨

昆虫の神経系を構成する細胞の数は脊椎動物にくらべて10万分の1程度であるにもかかわらず、すぐれた感覚器や行動発現能力をもち、環境に適応している。細胞数が少なく、同定可能な神経回路網をもつ昆虫は、神経系での情報処理機構をニューロンレベルで解析するのに都合のよい材料である。なかでも、コオロギの気流感覚系は感覚受容から行動発現までの神経経路が比較的よくわかっている系である。

動物の神経系はスパイクという電気的なインパルス信号の形で情報伝達を行っている。スパイク信号はその振幅が一定であり、活動するかしないかというデジタル的な信号であるが、その時系列の中にどのように情報を符号化しているのかということについてはあまりよくわかっていない。情報はスパイクの発火頻度に符号化されているとする *rate coding* 説によって神経系の研究は主に進められてきた。しかし、コオロギの巨大介在神経のスパイク発火頻度をみても、それほど顕著な方向特性は見られない。そこで、コオロギ気流感覚系介在神経ではどのように気流方向を符号化しているのかについて研究を行った。

コオロギは捕食者が近づくと、その時発生する気流の動きを検知して、逃避行動を起こす。捕食者などの発する気流の動きはコオロギの腹部後端にある尾葉と呼ばれる一對の突起状の感覚器によって検出される。尾葉表面には気流感覚毛が数百本生えていて、気流によって感覚毛が倒れると、その根元にある感覚細胞は感覚毛の基部から機械的な押し歪みを受け、その歪みが閾値を超えると神経パルスを発生させる。数百の感覚細胞からの入力を腹部最終神経節で受ける巨大介在神経は、気流情報を統合して上位中枢へ送る。肢の筋肉を支配する運動神経系はこの情報を利用して逃避方向の決定などの運動司令を生成する。

二章ではコオロギの逃避行動の解析結果を示す。コオロギは気流刺激方向とはちょうど反対の方向にかなり正確に逃避行動をおこす。気流刺激による逃避行動の解像度は半値幅43度であった。また、コオロギの逃避方向は均一に分布しておらず、いくつかの角度に偏っていることがわかった。さらに、気流刺激による逃避行動の時間的な解析も行った。コオロギに気流刺激を与え、逃避行動を起こすときの足の筋電をとった結果などから、介在神経が気流に応答してから足の筋肉に応答がみられるまでの間隔はおおよそ40ミリ秒と極めて短いことがわかった。

このような行動解析の結果は *rate coding* による符号化説とは合致しないものである。そこで、複数の介在神経のスパイク発火の時間的な関係の中に気流方向の情報が埋めこまれているのではないかと考え、脳中枢へ気流情報を送っている複数の介在神経から同時に記録をとり、それらの介在神経を特定する手法を開発した。その結果を三章で述べる。複数の介在神経からの同時記録については多数の報告があるが、記録された細胞の同定まではしていない。昆虫の神経系の、構成する神経

細胞数が少ないという特徴を利用し、同時記録された複数の神経の同定を試みた。

四章では同定可能な介在神経どうしの発火の仕組みを明らかにするために、薬理学的実験を行った。その結果、感覚細胞から介在神経への興奮性伝達物質がアセチルコリンであり、ニコチン性アセチルコリン受容体を介して信号が伝達されていることがわかった。

五章ではこれらの結果をふまえ、異なる介在神経どうしの時間的な発火関係を調べた。その結果、特定の組み合わせの介在神経が、特定の方向から気流刺激を与えているときにのみ同期して発火することがわかった。また異なる介在神経の組は、異なる気流刺激方向に対して同期発火していることがわかった。上位中枢が介在神経どうしの同期発火から気流方向を推定しているとすると、観測時間幅は 10 ミリ秒程度でよく、方向解像度も個々の神経の発火率によるものよりも精度が高い。これらの結果は二章の結果と一致するものである。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 河 原 剛 一

副 査 教 授 遠 藤 俊 徳

副 査 教 授 栗 城 眞 也

副 査 准教授 青 沼 仁 志 (電子科学研究所)

## 学位論文題名

# The Analysis of the Cercal Sensory System in Cricket

(コオロギ気流感覚系の研究)

神経系においては神経細胞の発火によって長距離の信号を伝達している。情報をどのようなかたちで符号化しているのかについてはながらく議論されてきたが、いまだ決着がなされていない。本論文ではコオロギの気流感覚系を用いて、神経符号化の研究を行った。

昆虫の神経系は人間を含む脊椎動物に比べ構成する神経細胞の数がかなり少ないにもかかわらず、精緻な感覚受容や運動制御を行っている。なかでもコオロギの気流感覚系は感覚受容から運動出力までの経路が比較的良好にわかっている系である。したがって、本研究で対象としている気流感覚系は、神経システム全体の研究を行うのに適した系といえる。

気流は腹部後端にある尾葉と呼ばれる感覚器官の上に生えている感覚毛で検知される。感覚毛が倒れると、その基部にある感覚細胞がスパイクを発生させ、気流情報が最終腹部神経節に伝えられる。介在神経は多数の感覚細胞からの入力を受け取り、統合して上位中枢へ送る。上位中枢はこの情報を利用して逃避行動を行うための運動司令を発する。

コオロギに気流を与えると、気流の反対方向へ逃避行動を行う。このときの逃避方向と逃避時間に関する行動解析を行うことにより、気流感覚入力による運動出力の特性を確かめた。コオロギの気流方向の認識解像度が 40 度程度と比較的高く、感覚入力から行動出力に至るまで 40ms と短い時間で応答していることが明らかになった。さらに、逃避方向はすべての方向に一様ではなくいくつかの特定の方向に偏っており、また、伝達時間を考慮すると、上位中枢で気流方向を判断する時間は 20ms 以内であることを示した。これらの結果は、コオロギ神経系内部での気流情報の復号処理機構を反映したものと見える。

コオロギ気流感覚系の巨大介在神経は、それらを染色して形態を観察することで、同定することができる。このやり方では逐一細胞内記録を行い、色素を注入して染色・観察しなければ細胞を同定することができない。そこで、細胞内記録と細胞外記録の同時記録により、細胞外記録で得られる介在神経の気流応答の特徴から介在神経を同定するシステムを構築した。これにより、同時に複数の介在神経の活動を記録し、同時に記録された介在神経を同定することができるようになった。

この方法により、複数の介在神経から細胞外記録によって同時記録を行い、特定の介在神経どうしが特定の方向から気流刺激したときのみ、同期発火することを明らかにした。介在神経どうしの

スパイク発火時系列の相互相関関数を計算しその収束する時間より、同期発火とみなす時間幅を10msとした。また、介在神経の組み合わせにより、同期発火する方向は異なる。このことにより、上位中枢はどの介在神経の組が同期しているのかによって気流方向を瞬時に判別できる。これは前述の行動解析の結果とも合致する結果である。

気流を検知する感覚毛の下にある感覚細胞はスパイク信号によって介在神経に気流情報を伝えている。この信号伝達を担う伝達物質についてはこれまで明らかにされていなかった。薬理実験と免疫染色法により、アセチルコリンが伝達物質であり、ニコチン性受容体によって受容されていることを明らかにした。薬理実験には前述のシステムを用い、細胞外記録により介在神経の活動の変化を確かめた。また、細胞外記録と細胞内記録の同時記録によって介在神経どうしの同期発火は、感覚細胞からの興奮性入力と抑制性入力の両方の入力によって実現されていることを明らかにした。

同期発火による情報符号化の例は他の神経系においても報告がなされているが、同定可能な神経細胞どうしの同期発火について研究を行った例はこれまでほとんど行われていない。同定可能な神経細胞での研究は、神経系における情報符号化の仕組みを研究する上で非常に有用なものである。

コオロギ気流感覚系のように、多数のセンサーからの膨大な情報から意味のある情報を抽出、統合する仕組みはセンサーネットワークにおいても重要なものであり、今後の工学的応用も期待される。

これを要するに、著者は、コオロギ気流感覚系において、複数の同定された神経細胞間での情報符号化様式とそのメカニズムを明らかにしたものであり、脳神経科学および神経情報科学に貢献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。