

Central Mechanisms Controlling Locomotor Behavior in the Field Cricket *Gryllus bimaculatus*

長崎大学大学院生産科学研究科
甲斐 加樹来

発達した神経系と運動系をもつ動物の移動について生理学的に見たとき、大きく二つの注目すべき点がある。一つは、運動器官に時空間的に協調した活動を発生させて推進力を得る機能であり、もう一つは、必要に応じて運動器官の活動を修飾し、自己を適切な移動先に導く機能である。移動の基礎となる運動器官の周期的な出力は、多くの場合、中枢神経系に内在する中枢パターン発生器によって形成される。中枢パターン発生器は、外部からの感覚フィードバックやタイミング信号の入力を必要とせずに、運動器官に周期的な出力を発生させるための神経ネットワークで、比較的少数のニューロンからなる。歩行リズムや遊泳リズムを形成する中枢パターン発生器は、脊椎動物では脊髄に存在するが、無脊椎動物では体に散在する局所中枢に存在する。これらの中枢パターン発生器は、外部からの感覚刺激や、種々の内的要因によって誘発された上位中枢からの司令によって活性化され、運動が解発される。一方、脳などの高次中枢は、様々な感覚入力を統合することで動物自身が置かれた状況に適した運動パターンを選択・発現し、それを維持・修飾している。これら高次中枢における移動の調節機構は未だ不明な点が多いが、著者はこの問題について昆虫を用いて明らかにすることを研究目的とした。昆虫の神経系は脊椎動物のそれと比較して単純であり、かつ構成ニューロンのサイズが大きいいため、様々な電気生理学的手法が適用可能であるとともに、個々の細胞レベルでの議論が可能である。著者は、神経生物学分野において多用されるフタホシコオロギ (*Gryllus bimaculatus*) を実験材料として選定し、高次中枢（前大脳）における歩行制御の神経機能の解明をめざして本研究を行った。

第一部では、一般的な埋め込みワイヤ電極を用いた電気生理学的手法にファクトリ・オートメーション機器として用いられる画像センサを導入して、非拘束昆虫の中枢から神経活動の細胞外記録と歩行活動の計測を同時に行うための実験システムを開発した。本システムでは、画像センサによるリアルタイム画像解析の結果をアクチュエータにフィードバックして、カメラが動物を自動追尾すると同時に、画像解析によって算出される行動パラメータ（動物の位置および体軸方向）をアナログ出力して、神経活動と共に記録する。これにより、比較的広範囲にわたり動物の挙動を高倍率で撮影することが可能となった。また動物のターンにともなって自動回転するスリップリングを装備することにより、埋め込み電極リード線の振れが完全に解消され、長時間にわたる神経活動記録が可能となった。

第二部では、第一部で開発したシステムを用いて、自発歩行中のフタホシコオロギの前大脳から歩行と関連した活動を示す 33 例のスパイクユニットを記録・解析し、それらの特徴付けを試みた。歩行時の発火頻度変化の特徴から、スパイクユニットの大部分は 5 タイプに分類された。また一部のスパイクユニット間において、歩行中と停止中で発火同期性の程度が異なる現象、および脳内の左右間での協調的発火現象を見出した。これら歩行関連ニューロンの多くは、体表面への機械刺激に対して興奮性応答を示した。スパイク活動記録部位は、前大脳のキノコ体および中心複合体の近傍に分布していた。

第三部では、歩行制御に関わるニューロンの活動様式、細胞形態、および投射領域を調べるために、トレッドミル上を拘束歩行するコオロギの前大脳に細胞内記録法を適用した。その結果、18 例の局所介在ニューロンと 3 例の下行性介在ニューロンから電氣的活動と細胞形態を得た。スパイク活動と歩行活動を比較したところ、歩行速度、旋回角度、旋回加速度など種々の歩行成分との相関を示すニューロンの存在が明らかとなった。ニューロン活動の時間的变化には、歩行活動の変化に先行する場合と、追従する場合が存在した。各ニューロンの細胞形態について解析した結果、局所介在ニューロンおよび下行性介在ニューロンともに中心複合体近傍の側副葉と呼ばれる領域に分枝を持つ例が多く見られた。

以上から、フタホシコオロギの前大脳で記録された歩行関連ニューロンは、末梢からの機械感覚入力を受けつつ、歩行の発現、維持、修飾に関わることが示唆された。また、複数の歩行関連ニューロン間において、歩行時と停止時でそれらの発火同期性の程度が変化する現象が初めて明らかにされた。さらに、多くの歩行関連ニューロンの突起が分布する前大脳側副葉は、当該ニューロン群の入出力部位であり、歩行調節において重要な機能を担う領域であることが強く示唆された。