

ナメクジの嗅覚中枢：非線形振動ネットワークによる認識と記憶

関口達彦、木村哲也、山田 淳、河野永治（三洋電機(株)・筑波研究所）

ナメクジのような軟体動物は、学習行動の多様性と神経系の簡単さから、学習・記憶の神経メカニズムの研究材料としてよく用いられている。特にナメクジの嗅覚学習には、哺乳類に匹敵するレパートリーがあることが知られている[1][2]。最近、その嗅覚中枢である *procerebrum* (PC) が自発的な振動的活動をしていることが報告された[3]。ここでは、チャコウラナメクジ (*Limax marginatus*) を用いて、その嗅覚中枢の機能的構造を明らかにするとともに、そこでの認識と記憶のメカニズムを調べた[4]。

(1) 嗅覚中枢の構造と電位振動

PCはナメクジの脳神経節の左右に一对、脳神経節の両端に飛び出したかたちで存在する。その表面には数万の介在神経細胞の細胞体が並んでおり、脳神経節の中心部に向かって突起を伸ばしている。触角からの神経繊維は、触角神経を通過してこの細胞体層の直下に入力している。即ち、触角先端で捕らえられた匂いの情報は、PCの介在神経細胞へと伝えられ、ここで処理をされて脳の他の部位へと伝えられる。

PCの表面にガラス電極をあてて局所場電位 (Local Field Potential: LFP) を測定すると、約0.7 Hzの振動が観察された。この振動は特に匂い刺激をしなくともPC上のどこでも記録でき、その周波数もほぼ一定であった。また、PCのみを脳神経節の他の部分から切り離しても、振動的活動は継続している。2本の電極を用いて、2点で振動の空間特性を測定したところ、脳神経節の端—中心 (M—L) 軸方向には常に位相勾配が観察され、端側の方が位相が進んでいた。一方、これと垂直な背—腹 (D—V) 軸上の2点で測定すると位相のずれは見られなかった。すなわち、D—V軸に長いベルトが、端から中心方向へ伝わっていることになる。また、PCを中央部付近で2つに切断しても、それぞれの断片からLFP振動は記録できた。この際、両者で振動数は異なり、端側の断片の方が振動数が大きい。

以上のことから、PCは多数の非線形振動子からなる神経ネットワークとして記述でき、L→M軸に沿って固有振動数の勾配が存在することが予想される (図1)。

(2) 学習の効果

ナメクジに食物の匂い (例えばニンジンやキュウリ) を与えた直後に苦み物質 (硫酸キニジン) を与えると、ナメクジはその匂いを避けるようになる (匂い忌避学習)。また、未経験の食物の匂いを与えながらその食物を食べさせると、その匂いに近づきやすくなる (匂い報酬学習)。こうして、学習を行ったナメクジから、触角と脳神経節を取り出し、学習した匂いに対するPCの応答を測定した。その結果、忌避学習をさせた匂いを与えると周波数が減少し、報酬学習をさせた匂いを与えると増加することがわかった。さらにこの周波数変化は、触角とPCのみの標本でも観察された。このことは、PC上に記憶が存在し、これとの関係において受容した匂いの価値を判断していることを示唆する。

このときのPC上の2点で振動を測定し、その位相差を調べた。通常、L→M軸に観察される2点間での振動の位相差にはある程度のゆらぎが観察されるが、学習した匂いを与えた場合には、それが忌避学習であろうと報酬学習であろうと、このゆらぎが小さくなることがわかった。つまり、学習した匂いに対してはコヒーレンシーが上昇することがわかった。

(3) 学習に依存した染色

ナメクジに忌避学習をさせた後、その腹くう内に蛍光色素であるLucifer yellowを注入し、1時間後に解剖をした。すると、PCの介在神経の細胞体の一部がベルト状に染色されていた。その長軸はD-V方向（振動の位相差が無い方向）に並行であった。このような染色像は学習をさせたときにのみ観察され、食物の匂いや硫酸キニジンのみを単独で与えた場合にはみられなかった。また、2つの匂いについて忌避学習をさせたときには、2本のベルトが観察できた。

この結果は、PCが匂いの記憶に中心的な役割を果たしているという先の考えを裏付けるとともに、D-V方向に長い一種の機能ユニットが存在する可能性を示唆する。

これらの結果から、ナメクジのPCが認識と記憶の機能をもった非線形振動ネットワークであることが考えられ、生物の記憶のような複雑な系の研究にとって非常に有用な実験系であると思われる。

本研究の一部は、科学技術庁の平成6年度科学技術振興調整費による「人間の社会的諸活動の解明・支援に関する基盤研究」の一環として行われた。

(4) 参考文献

- [1] C.L.Sahley et al., J.Comp.Physiol.A., 144:1-8(1981)
- [2] 関口達彦 サイエンス 1990年7月号 p.82-92
- [3] A.Gelperin and D.W.Tank, Nature, 345:437-440(1990)
- [4] 木村哲也 日経サイエンス 1994年7月号 p.58-67

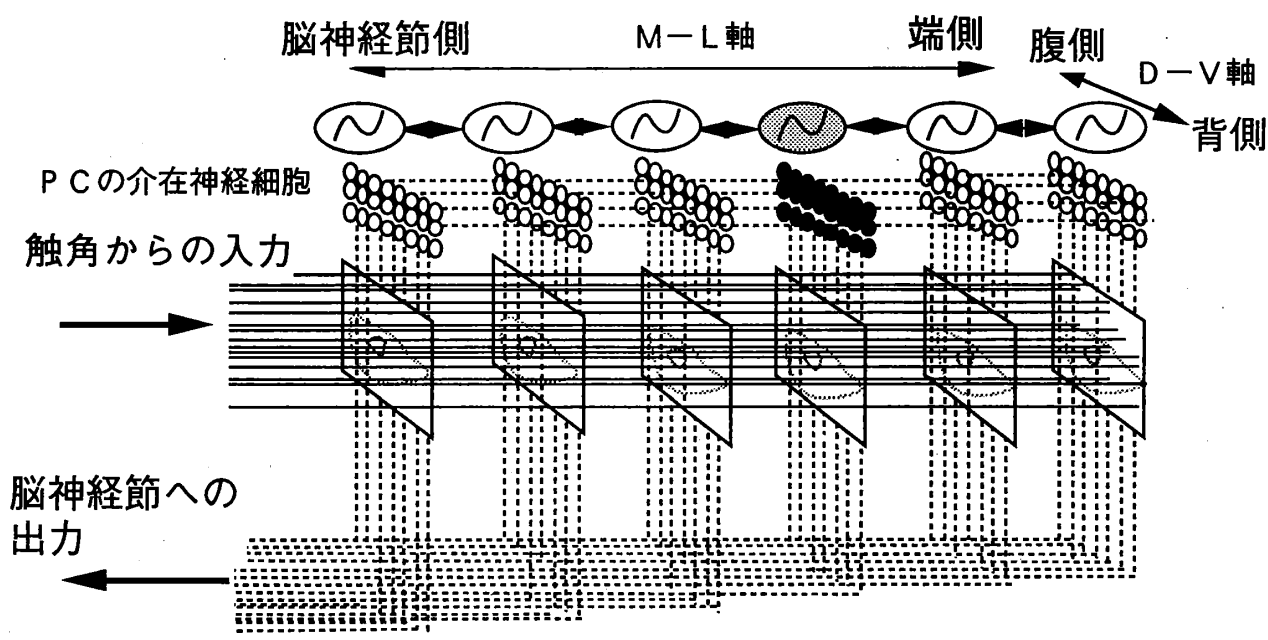


図1 PCの構造モデル

PCはD-V方向に平行な機能ユニットが並んだ非線形振動子のネットワークとして記述できる。黒丸は学習の時にLucifer yellowで染色される細胞群を表している。