昆虫の脳神経機能の工学的応用

筑波大学生物科学系　神崎亮平（かんざきりょうへい）

はじめに

昆虫は，様々な変化に富んだ環境に適応して進化した結果，180万種以上に分化したといわれる。我々が，ふだん何げなく目にする，昆虫の飛翔や歩行などの移動運動も，種によって実に多様である。障害物を回避したり，乗り越えながら歩行するアリ，アクロバティックな飛び方をしながらも失速することなく安定して飛行するハエ。小さな昆虫にどうしてこのような行動ができるのだろうかと，その動きの美しさについ見とれてしまうことがある。また，共同して巣をつくり，女王を頂点にした階級構造によって社会的な生活を営むアリやハチの行動に至っては驚嘆に値する。

昆虫のこのような行動は，一般に外界の感覚情報が神経系によって処理された結果として生じる。わずか体長数cmの昆虫が，外界の情報を適切にとらえ，上記のような行動，さらには，餌や交尾のパートナー・産卵場所の探索・帰巣・逃避など様々な合目的的な行動を発現するのである（神崎，1993）。

餌場を探しながら飛翔する昆虫を想像してみよう。彼（女）らは，時々刻々変化する外界の匂い・視覚・風によって生じる触覚など複数の感覚情報を正確に感覚器でとらえる。中枢神経系は，それらの様々な情報を瞬時に統合処理する。そして，適切な運動命令を下すことによって翅を羽ばたかせる。この操作が絶えず繰り返されることによって，昆虫は，目的の餌場まで安定して空中を飛んで行くのである。このような行動の制御が，小さな昆虫の，さらにその内部に納められた神経系によって行われているというのは，驚異というほかない。

工学の分野では，近年，複数の小さなシステム（サブシステム）が自律的に働き，お互いが協調しあうことで全体の秩序を保つ「自律分散」といわれる，より生命（生物）に近いシステムの開発が急がれている。このシステムは，従来の全体を一つに統合する中央制御システムに比べ，一部が壊れてもシステム全体に与える損害は最小ですむというロバスト（頑強）性を持つことから，産業システムへの利用が期待されている。

この自律分散のモデルの一つとして，昆虫の神経系が注目されている。複数の感覚情報の並列的処理や，行動を制御する昆虫の神経機構の解明は，今後，神経機能を広く産業的に応用するためには，もっとも重要な研究の一つとなる。このような研究は，生物学者と工学者の緊密な連携プレーによって達成されるものである。

この章では，昆虫の行動を制御する上で最も基本となる神経系の働きについて，神経行動学的見地から解説する。そして，昆虫の神経系による運動制御のしくみをモデル化し，移動ロボットの制御に適用した例を紹介する。

I　昆虫の行動と神経系

1　昆虫のニューロン

昆虫の神経系は，脊椎動物の脳神経系と同じ構成要素である「ニューロン」からなり，膜電位の発生メカニズムやシナプスでの情報処理の機構も共通している。したがって，昆虫の神経機能を研究するための方法は，脊椎動物のそれとまったく同じである。

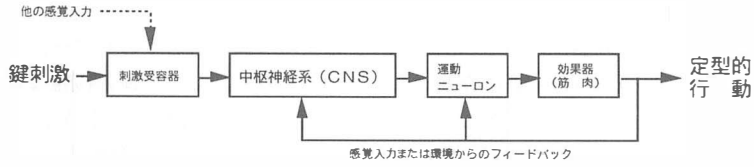
一方，昆虫の脳を構成する細胞数は，1万～10万個のオーダーで，100億個を超える人間のそれよりもはるかに少ない（口絵参照）。これは，昆虫の神経系による感覚情報の受容処理や行動制御が，脊椎動物のそれに比べると単純な神経システムにより行われていることを示している。また，一般に，昆虫のニューロンは，特徴的な形態や生理機能を持つことから，個体間で比較的容易に同定することができる。このような特徴は，神経回路を研究する上で大きな利点となる。

2　定型的行動パターン

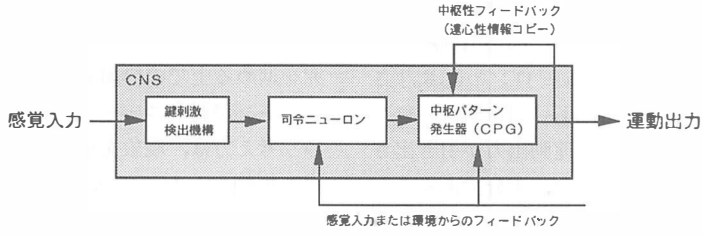
昆虫の行動の多くは遺伝的にプログラム化されており，型にはまったパターン（定型的行動パターン）を示す。このような行動は，感覚刺激→受容器→中枢神経系（CNS）→効果器（筋肉）→行動という，一連の神経系における情報処理の結果として発現する。

神経系の構成に基づいた定型的行動の発現の様式を図-1に示した。定型的行動は，一般に外界の感覚刺激との対応関係が非常に厳密であり，通常はある種の特定な感覚入力の組合せによってのみ引き起こされる。このような刺激は，「鍵刺激」といわれる。鍵刺激は受容器で受容され，受容細胞の活動電位の頻度パターン変化として神経情報に変換される。次に，その情報は脳などのCNS内

The Application of Insect Neural Mechanisms to Engineering.　By Ryohei KANZAKI



図－1　神経系の構成に基づいた定型的行動の発現の様式



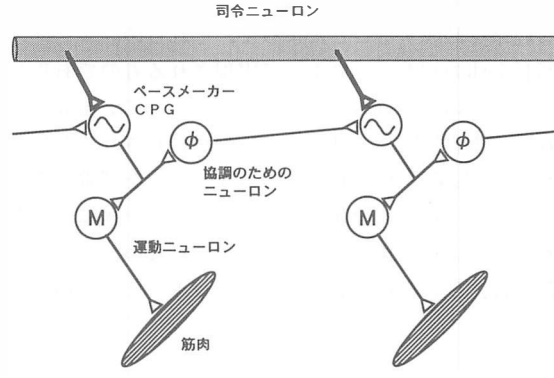
図－2　中枢神経系の機能の概念．図-1の中枢神経系（CNS）のみを詳細に示した．

の神経回路で処理され，行動を制御する運動出力情報に変換される。その情報は，運動ニューロンを介して効果器（筋肉）に伝達され，一連の筋肉群を協調性のあるパターンで収縮し，弛緩させることによって，合目的的な行動を引き起こすわけである。さらに，自らの行動によって生じた感覚情報（例えば，自己受容器の情報）は，CNSまたは運動ニューロンにフィードバックされ，CNSの命令どおりの動きであったかどうかのチェックが行われ，適切な補正がなされる。このような一連の情報処理の繰り返しによって，安定した行動が発現する。

昆虫の定型的行動パターンにおいては，CNSへの感覚入力と，CNSからの運動出力である行動パターンが明確な対応関係を示す。昆虫のこのような特徴も，CNSの機能を研究する上での利点となる。

3　中枢神経系の役割

行動を解発し，制御する上で中心的な役割を果たすのが，CNSである。CNSは，図-2のような階層構造によって機能すると考えられる。(1)鍵刺激検出機構：受容器に入力された感覚刺激が定型的行動パターンを発現させるための鍵刺激であるかどうかを検出する機能。(2)中枢パターン発生器（Central Pattern Generator：CPG)として，一連の筋肉群の順序だった規則的な収縮・弛緩を起こすための運動パターンを形成する機能。反射弓を介した単純な運動である反射はこのCPGを介さないので，定型的行動パターンとは異なる。(3)CPGには複数の運動パターンがあり，それぞれ特定の鍵刺激と対応した運動パターンを出力すると考えられる。鍵刺激検出機構と対応するCPGを結び，それを活性化する



図－3　ザリガニの遊泳肢を制御するリズム発生回路．各遊泳肢にはリズムを発生する振動子として機能するニューロンがあり，司令ニューロンによってつながっている．
注：この図はあくまでも司令ニューロンの概念を示すものであり，実際の神経回路網は，ずっと複雑である．

単一またはあるグループのニューロンは，司令ニューロン(Kupferman and Weiss, 1978)，または運動制御ニューロン（Shepherd, 1988）とよばれる。

4　司令ニューロン

司令ニューロンの概念は，Wiersma and Ikeda (1964)が，ザリガニの腹髄の中を走る何本かの介在ニューロンを刺激すると，腹部の遊泳肢が，自然に見られる遊泳肢の運動と同様なリズム活動を生じることを見いだしたことに起因する。加える刺激には，リズム性が必要なく，刺激が持続する間このリズム運動が引き起こされたことから，彼らは，この種の介在ニューロンは遊泳肢のリズム活動を「司令（command)」する能力を持つと考え

た。このようにある特定の鍵刺激によって，興奮し，その興奮が結果的に一連の筋肉群に協調性のあるパターンで収縮と弛緩を引き起こす，単一または一群の介在ニューロンは「司令ニューロン」と呼ばれるようになった（図-3）。

BentleyやKonishiは，「司令ニューロン」を次のように定義している（Shepherd, 1988）。「ある介在ニューロンが活動さえすれば，一群の運動ニューロンの興奮とか抑制を通じて，はっきり同定可能な行動の一部が引き起こされるとき，そのニューロンを司令ニューロンとよぶ。」さらに，Kupferman and Weiss (1978) は，「司令ニューロンと呼ぶに当たっては，ある決まった運動出力が引き出されるのに，そのニューロンが必要かつ，十分であることが証明されなければならない。」としている。

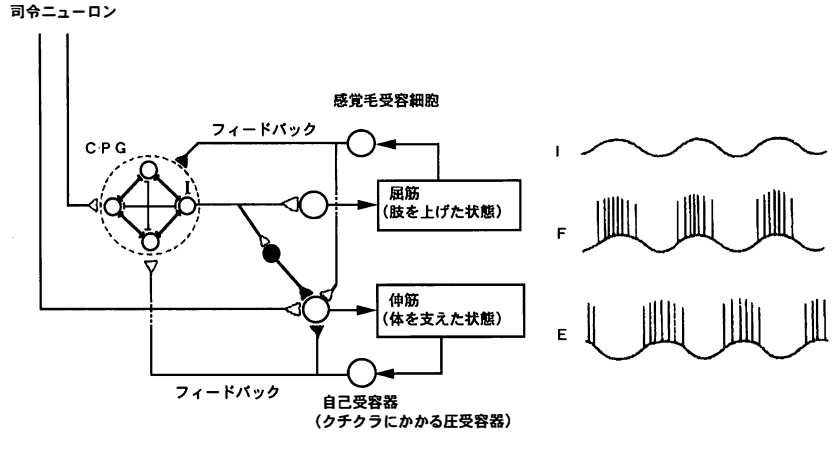
最近の研究では，生体の様々な状態や外部環境の変化に適合した行動は，単一の司令ニューロンのみの作用によって生じるのではなく，複数の司令ニューロンが並列的な経路を形成することによって，それらのニューロンの活動全体のパターンによって実現されるものであると考えられている（Shepherd, 1988）。このような，司令ニューロンの概念に関しては多くの議論が交わされてきた。しかし，ある条件下では，1 個のニューロンを刺激することによって，特異的な運動出力パターンを引き起こすことができるという事実が変わるわけではない。

例えば，秋の夜長に聞かれるコオロギのいくつかの歌のパターン（誘引歌，求愛歌，戦闘歌）は，左右の前翅の複雑な擦り合わせのパターンの違いによって生じるものであるが，この一連の複雑な運動パターンは，脳から胸部神経節に出力される特定の下行性介在ニューロン（司令ニューロン）の興奮状態（スパイク頻度）を変えることによって制御されている。Bentley (1977) らは，このニューロンを様々な頻度で電気刺激することによって，異なった種類の歌を歌わせることに成功している。

中枢神経系による運動制御の階層的な概念は，その研究を進める上での枠組みとして重要であり，様々な運動パターンが司令ニューロンの切り替えによって生じるという考え方は，現象を単純化し過ぎてはいるものの，生物を規範とした工学モデルを考える上では魅力的である。

コオロギの例のように，動物のある行動パターンを外部の信号（例えば電気刺激など）で変化させようとしたとき，その行動パターンをつくりだす多種類の筋肉の一つ一つを統合して制御することは，制御すべき要素が多く，容易ではない。それよりも司令ニューロンを制御することによって多くの筋肉群の協調的な活動パターンを変え，行動を変化させた方がはるかに簡単であろう。

神経生理学的に解明された昆虫の神経系の階層構造をモデル化し，移動ロボットの運動制御に利用する研究が最近始まった。Case Western Reserve University のBeerやQuinnらの昆虫規範型の 6 肢歩行ロボットの研究



図－4　ゴキブリの歩行系のリズム発生器．1 本の肢を制御する神経回路を示した模式図．バースト発射を形成する介在神経と屈筋（F），伸筋運動神経（E）の典型的な活動パターンを右に示す．CPG を構成するニューロンは，その膜電位を絶えず振動させていた（I）．CPG 内のニューロンのいくつかは，スパイク非発生型ニューロン（non-spiking neuron）であり，これがシナプスを介して肢の屈筋運動ニューロンを駆動する．△：興奮性接続，▲：抑制性接続（Pearson, 1976 を改編）

は，その中でも最も成功した例であろう（Beer et al., 1993）。

II　昆虫の神経機能の移動ロボットへの応用

昆虫の飛翔や歩行などの移動運動は，翅の上下運動，肢の前後・上下方向などへのリズミックな運動が基本である。これは，効果器（筋肉）の協調の取れたリズミカルな運動によって発現する。このようなリズムは，上述のようなCNSに内在するCPGによって形成される。昆虫は様々な協調の取れた移動運動を示すが，そのパターンを発生するための基本的な神経メカニズムはみなここに含まれている。昆虫の歩行や飛翔に関与するCPGの存在は，Pearson（1976）のゴキブリの歩行に関する研究（図-4）や，Burrows（1975）のバッタの飛翔に関する研究によって，明らかになっている。

CPGは，感覚刺激によって活性化された上位の中枢から下行する司令情報によって活性化され，制御される。さらにこのCPGは，筋肉やクチクラの自己受容器からのフィードバックや，中枢神経系内部における下位中枢から上位中枢へのフィードバックによっても制御されている（図-1，2，4）。

図-4に示した，Pearson（1979）のゴキブリの歩行を制御する神経回路（flexor burst-generator model）を規範として，Beer et al.（1993）は，図-5のような移動運動の制御回路のモデルを提唱した。彼は，このモデルをコンピュータ上でシミュレーションすることによってさまざまな6肢歩行パターンを実現させた。さらに，Quinnは，そのシミュレーションの結果をもとに実際の6肢歩行ロボットを製作した（口絵参照）。

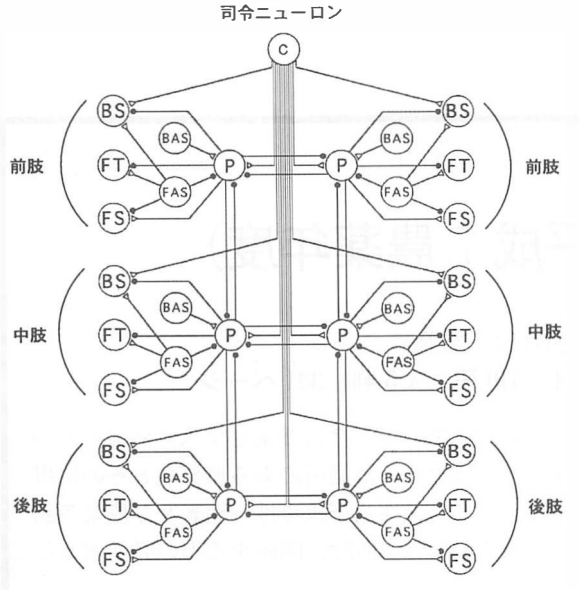


図-5　移動運動の制御回路．△：興奮性の接続，●：抑制性の接続．本文参照．（Beer and Chiel（参考文献1），1993を改編）

図-5に示したモデルは，以下のように説明される。ペースメーカー（P，CPG）の活動は，肢の引き下げ（FT）と後方への振り（BS）を抑制し，前方への振り（FS）を興奮させる。結果として，肢は引き上げられた状態で，前方に振られることになる。ペースメーカーの活動（バースト）の間では，肢は接地され（FT），司令ニューロン（C）の持続的な興奮性情報によって，肢を後方に振る。肢が前方または後方への振りの極大点に達すると，それぞれの肢の角度を感知するセンサーからのフィードバック信号が生じ，それによってCPGの出力は調節を受ける。肢の前方への振りの角度を感知するセンサー（FAS）からの信号は，CPGの活動を抑制する。一方，後方への振りの角度を感知するセンサー（BAS）は，CPGを興奮させる。前方への振り角度センサー（FAS）は肢を下げたり（FT），前方への振り（FS）を起こす運動ニューロンに直結している。

安定した歩行を達成するためには，それぞれの肢の運動は相互になんらかの関係でつながっている必要がある。Beerら（1993）は，隣り合った肢のペースメーカー間に抑制の結合を入れ，司令ニューロンの出力の大きさを変化させることによって，早歩きでは，昆虫に通常見られる三肢歩行[*1]が，そしてゆっくりとした歩行では，波状歩行[*2]が実現されたことを報告している。

Beer以前にも昆虫を真似た6肢歩行ロボットが制作されている。しかし，この場合，6肢のそれぞれの運動の制御がすべて中央制御装置に依存しており，その歩行パターンはあらかじめプログラム化され，歩行パターンの変化は，プログラムを変更することによって達成されるという，複雑な制御を要したものである。

Beerら（1993）は，全肢それぞれに独立したCPGを持たせ，隣り合った肢のCPG間で，相互に抑制し，さらに運動出力によって生じた感覚入力による反射（フィードバック）によって，CPGが修飾されるようになっている。司令ニューロンの活動の強弱を変化させることによって，歩行速度を変え，それに応じた歩行パターンを得ることに成功したわけである。このような昆虫規範（自律分散）的な制御では，その構築が単純であるばかりで

*1　（左前肢，右中肢，左後肢）と（右前肢，左中肢，右後肢）の3肢の踏み出しが交互に起こり，3肢でからだを支えて移動する．

*2　肢の踏み出しが，後ろから前へ順に移動し，肢の動きが波のようになる．

なく，肢が一つ破損しても他の肢は独立して動作できるので，未知の環境での行動にも適応できる可能性がある。

おわりに

昆虫の神経系は，(1)それを構成する神経細胞数が少なく，神経回路が比較的容易である，(2)CNS への感覚入力と CNS からの運動出力の対応関係が明確である，などの特徴を持ち，神経機能を研究する上で優れたモデルとなる。

昆虫が，外界の情報を適切にとらえ，餌や交尾のパートナーの探索・帰巣・逃避など様々な合目的的な行動を遂行できるのは，昆虫の腹側に存在するわずか数 cm の糸のような中枢神経系の情報処理による。この微小な神経系内に複数の感覚情報を並列的に処理する機能や，行動を適切に制御する機能が内在している。

昆虫の神経機能を工学的に利用するための研究は，まだ始まったばかりであり，Beer や Quinn らのように，ある程度の成功を収めたケースは世界的にみてもまだ少ない（Beer, 1993）。しかし，今後，Biology と Robotics の学際的研究が，世界的に推進されることは疑う余地がない。去る 5 月，つくばと名古屋で Biorobotics と Bio-Mechatoronics に関する国際ワークショップが開催され，Biology と Robotics の共生（symbiosis）について討論され，21 世紀への研究の一つの方向性として指し示された。わが国においてこのような国際ワークショップが開催されたにもかかわらず，国内では，生物学者と工学者の共同研究が，まだほとんど行われていないというのは皮肉なものである。

神経機能の工学的利用を考えるならば，そのモデルとなる昆虫の神経機能の基礎的研究を今後さらに推進することが必須であることはいうまでもない。さらに，生物学・農学・工学・物理学・数学などの研究者による学際的共同研究によって，昆虫神経機能の産業的利用を目的とした研究が，産官学規模の支援によって，さらに精力的に推進されることを切望する。

参考文献

1) Beer, R. D. et al. eds. (1993) : Biological Neural Networks in Invertebrate Neuroethology and Robotics, Academic Press.
2) Burrows, M. (1975) : J. Exp. Biol. 63 : 713～733
3) 久田光男, 内藤　豊 (編) (1982) : 行動生物学入門, 産業図書, 東京.
4) 神崎亮平 (1993) : 植物防疫　47(11) : 493～498.
5) Kupferman, I. and K. R. Weiss (1978) : The Behavioral and Brain Sciences 1 : 3～39.
6) 桑名芳彦 (1994) : 遺伝　48(9) : 38～41
7) Pearson, K. G. (1979) : The Neurosciences, Fourth Study Program, The MIT Press : 145～147.
8) Shepherd, G. H. (1988) : ニューロバイオロジー, 学会出版センター, 東京, 山元大輔訳.
9) Wiersma, C. A. G. and K. Ikeda (1964) : Comp. Biochem. Physiol. 12 : 509～525.

本会発行図書

農薬適用一覧表（平成 7 農薬年度）

農林水産省農薬検査所　監修

定価　3,500 円（本体 3,399 円）　**送料　340 円　A 5 判　391 ページ**

平成 7 年 9 月 30 日現在，当該病害虫（除草剤は主要作物）に適用のある登録農薬をすべて網羅した一覧表で，殺菌剤，殺虫剤，除草剤，植物成長調整剤に分け，各作物ごとに適用のある農薬名とその使用時期，使用回数を分かりやすく一覧表としてまとめ，付録として，毒性及び魚毒性一覧表及び農薬商品名・一般名対比表を付した。農薬取扱業者の方はもちろんのこと病害虫防除に関係する方の必携書として好評です。