

昆虫の神経系は熱雑音をも利用して 感度を上げている

神経情報研究分野 下澤脩夫、村上 準

コオロギの気流感覚器の機械設計を測り、閾値で感覚細胞に渡る機械エネルギーを推定すると、常温の分子運動エネルギー kT に近く、感度はフォトン1個を検出できる視細胞の100倍である。この機械受容器は自分自身の分子の熱擾乱運動にも反応するため発火パルス列は揺らぐが、中枢は熱雑音の無相関性を利用してさらに微弱な外部信号を検出できる。

コオロギやゴキブリの腹部後端の尾葉には、太さ $1 \sim 10 \mu\text{m}$ 、長さ $30 \sim 1500 \mu\text{m}$ の細長い毛が数百本、突き出ている(図1A、B)。根元には感覚細胞があり、毛が気流で傾くと、基部が感覚細胞の先端に機械的な押しつぶし歪みかける。感覚細胞は機械歪みに反応して神経パルスを中枢へ送る(図1C)。多数の感覚細胞から送られた神経パルス列は、中枢で介在神経によるシナプス統合を受けて外界の気流情報となり、最終的には捕食

者からの逃避などの行動を起こす。気流感覚を発達させた動物は、視覚に頼ることなしに、近くで動く物を検出できる。

1. 気流感覚器のエネルギー感度の測定

レーザドプラ速度計を用いて刺激気流の速度と感覚毛の接線速度を測り、感覚毛の気流・角変位

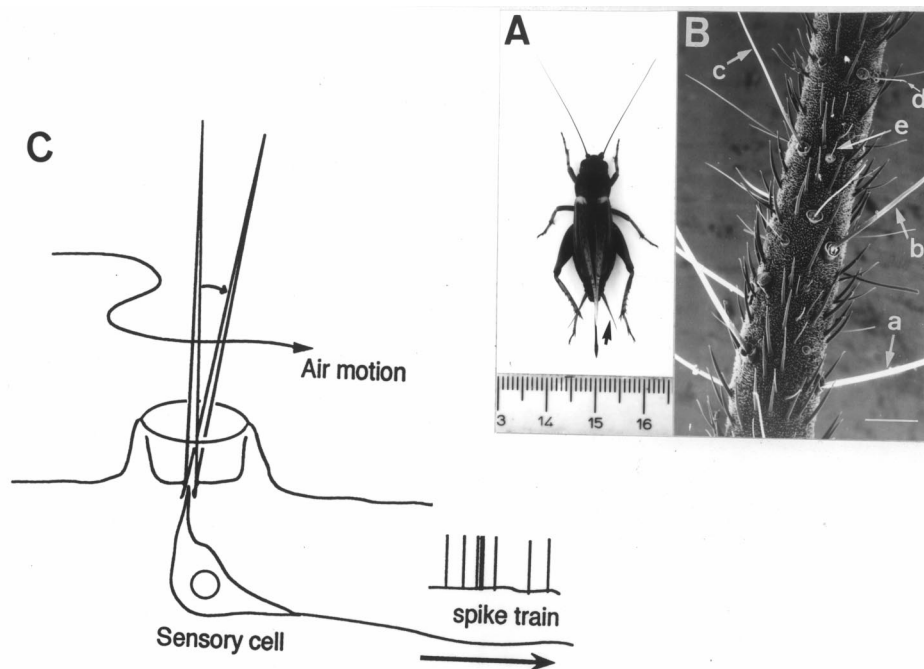


図1. コオロギの尾葉(A、矢印)と気流感覚毛(B)。スケール: $100 \mu\text{m}$ 、a-e: 長さの異なる感覚毛。C: 気流からの粘性力を受けて毛が傾くと、感覚細胞は神経パルス列を中枢へ送る。

の機械的動特性を求めた [1]。感覚毛は 1 mm/s の気流で約 10^{-3} rad 揺れるバンドパス特性を示した。最適周波数は感覚毛の長さにほぼ逆比例し、長さ 30 ~ 1500 μm の気流感覚毛全体としては、10 ~ 500 Hz の周波数帯域をカバーする感覚器アレイであった。流速 0.1 ~ 100 mm/s 程度の気流に対する Reynolds 数は高々 10^{-2} で、粘性力で駆動される機械系である。

気流感覚毛は、根元をバネで支えられた倒立振子で、運動方程式

$$I \cdot d^2 \alpha(t) / dt^2 + R \cdot d \alpha(t) / dt + S \cdot \alpha(t) = N(t)$$

に従う。 I は感覚毛の慣性モーメント、 S は毛を支えるバネの強さ、 R はその内部抵抗、 $N(t)$ は気流が粘性力で感覚毛を引き倒すトルクである。いま、角変位 $\alpha(t)$ を実測したから、トルク $N(t)$ を与えれば I 、 R 、 S 、つまり感覚毛の機械設計が分かる [1-5]。

感覚毛に働く力は Stokes (1851) [6] で求めた。元々は、空気の粘性が振子の周期に与える効果を評価するための、慣性項のない Navier-Stokes 方程式の厳密線形解である。当時は世界各地で重力加速度を振子の周期の精密測定で決めており、空気の粘性の影響を補正する必要があった。粘性流体中を、正弦波速度で横切る円柱に働く力が、単位長さ当たりの機械インピーダンスとして与えられている。

床面の近くには、流体が床表面に粘りつき、あまり動かない境界層が出来る。境界層の厚みは周

波数の $-1/2$ 乗に比例し、低い周波数の流れは短い感覚毛に届かない [6]。この境界層効果と実測した $\alpha(t)$ から、ある高さにおける感覚毛と気流の相対速度を求め、その部分の感覚毛の機械インピーダンスを掛けて、単位長さ当たりの力に直す。感覚毛の全長にわたってトルクを積算すれば $N(t)$ を得る。1 本の感覚毛につき、約 15 通りの周波数のそれぞれで $\pi/4$ 離れた 2 つの時刻の $N(t)$ を算出して運動方程式へ代入した 20 ~ 30 個の連立方程式から、最小自乗法で 3 つの未知数 I 、 R 、 S を求めた。

測定された I 、 R 、 S は、感覚毛の長さときれいな関係を示した (図 2)。 I は感覚毛の形から幾何学的に決まる値と良く合い、 S も微小な錘の重力トルクを利用した静的測定と合っていた。内部抵抗 R は初めて測定されたもので予想外に大きく、その値と長さ依存性は Stokes の機械インピーダンスの実部で決まる気流-感覚毛間の粘性摩擦抵抗の値に近かった。すなわち、気流から感覚細胞までの機械系はインピーダンス整合しており、気流から感覚細胞への最大パワー供給が実現されている。つまり、内部抵抗 R は単なる摩擦抵抗ではなく、感覚細胞による機械エネルギーの吸収と生化学的エネルギーへの変換が機械抵抗に見えている。

気流感覚毛の流速-変位特性と閾値流速から閾値角変位 θ_0 を決定した。閾値角変位は、周波数に関わらず、1000 μm の長い毛で約 4×10^{-5}

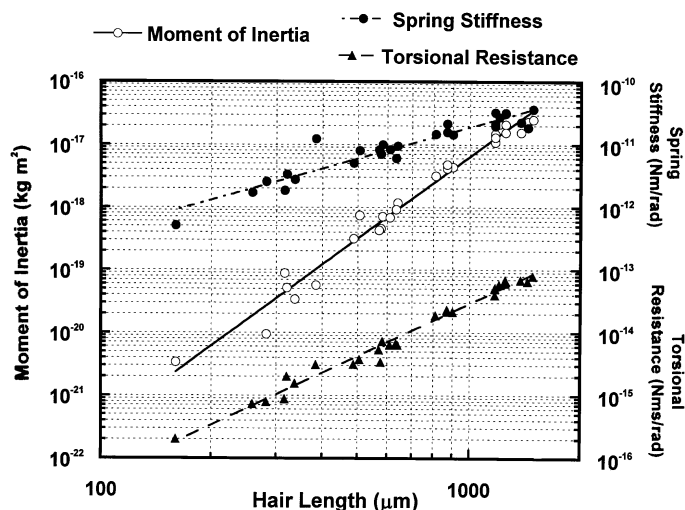


図 2. 気流感覚毛の機械パラメータ。横軸：感覚毛の長さ、白丸と実線：慣性モーメント、黒丸と破線：毛を支えるバネの強さ、三角と点線：感覚毛を支える内部抵抗

rad、 $100\text{ }\mu\text{m}$ の短い毛で約 $4 \times 10^{-4}\text{ rad}$ であった。 θ_0 と R から、抵抗 R で1周期に消費される機械エネルギー、つまり感覚細胞に渡されるエネルギーの上限を推定したところ、常温(300 K)の kT ($4 \times 10^{-21}\text{ J}$)に近かった(図3)。

視細胞は可視光の光子1個(約 $3 \times 10^{-19}\text{ J}$)を検出できる最高感度に進化した生物センサだと考えられてきた。しかし、この気流感覚器は光子の1/100のエネルギーを検出できる。昆虫の気流感覚器は、常温で動作するセンサとして究極の感度を実現している。恐らく、我々の聴覚器を含めて、光子のように巨大なエネルギー量子を持たない機械受容器、化学受容器、イオンチャネルなどはすべて、進化を通じた感度向上の結果、熱雑音に直面している。

2. 感覚細胞の発火揺らぎと感度向上

神経細胞のような閾値発火素子を雑音にさらすと、雑音のエネルギーを借りたランダムなサンプリングが起こる。さらに雑音の無相関性を利用すれば、閾値以下の信号を検出できる[7-8]

気流感覚細胞の活動を細胞内記録し、気流への応答パルス列を調べた。刺激気流として、閾値以下の正弦波(60 Hz)を与えても細胞はパルス列

を発射しないが、閾値程度の白色ガウス雑音(GWN、帯域 500 Hz)を共存させると不規則な欠落をともなうパルス列で応答する。そのパワースペクトル密度を求めると、正弦波信号の周波数にピークがあり、パルス列に信号成分が含まれていた。周りの雑音レベルからのピークの高さ(S/N比)は、共存させた雑音の大きさとともに高くなり、最大に達した後再び雑音に埋れるようになった(図4)。つまり、コオロギの気流感覚器は、雑音が無ければ検出できない閾値以下の微弱な信号を、外部雑音の助けを借りて検出できることがわかる。この現象はStochastic Resonance(SR)と呼ばれている[9-10]

ついで、2つの気流感覚細胞を同時に細胞内記録し、微弱な正弦波刺激に対するパルス発火時刻の揺らぎを調べたところ、細胞間で互いに無相関であった。気流感覚細胞に、閾値付近の正弦波気流のみを与えると、ある平均発火位相の周りに概ねガウス分布に近く揺らぐ(図5a)。刺激正弦波の同一周期内でA、B2つの細胞が平均発火時刻からそれぞれ τ_A 、 τ_B だけずれて発火する2次の結合事象の生起確率を計測し、2つの細胞の揺らぎ分布の直積(帰無仮説=独立)を差し引くと、何も残らない(図5b)。2つの神経の発火揺らぎに相関は無い。測定した11組の気流感覚細胞全てが無相関であった。つまり、微弱な正弦波刺激

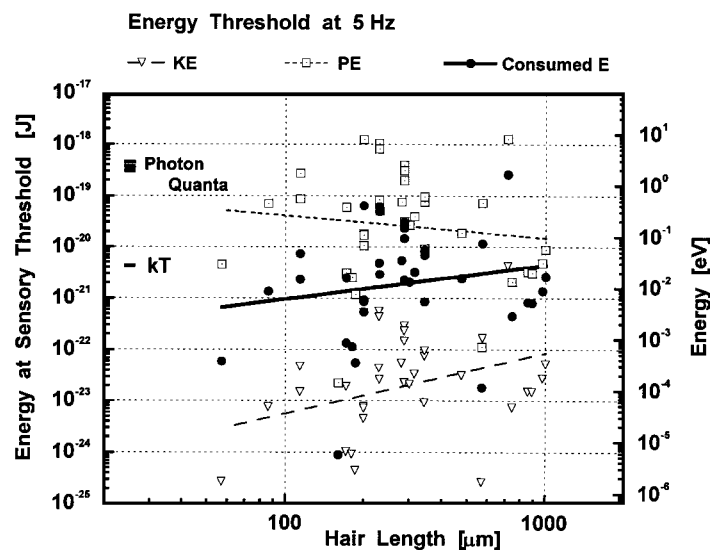


図3. 気流感覚細胞のエネルギー閾値。5 Hz の場合。黒丸は1周期に失われる機械エネルギー、白四角 PE はパネに蓄えられる弾性エネルギー(ピーク値)、白三角 KE は毛の運動エネルギー。

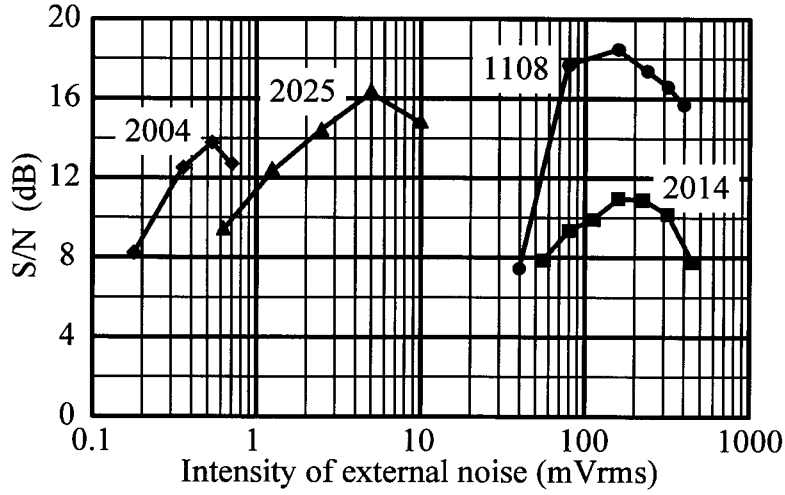


図 4. 気流感覚細胞の Stochastic Resonance。正弦波信号の周波数は 60 Hz。GWN の帯域幅は 500 Hz。

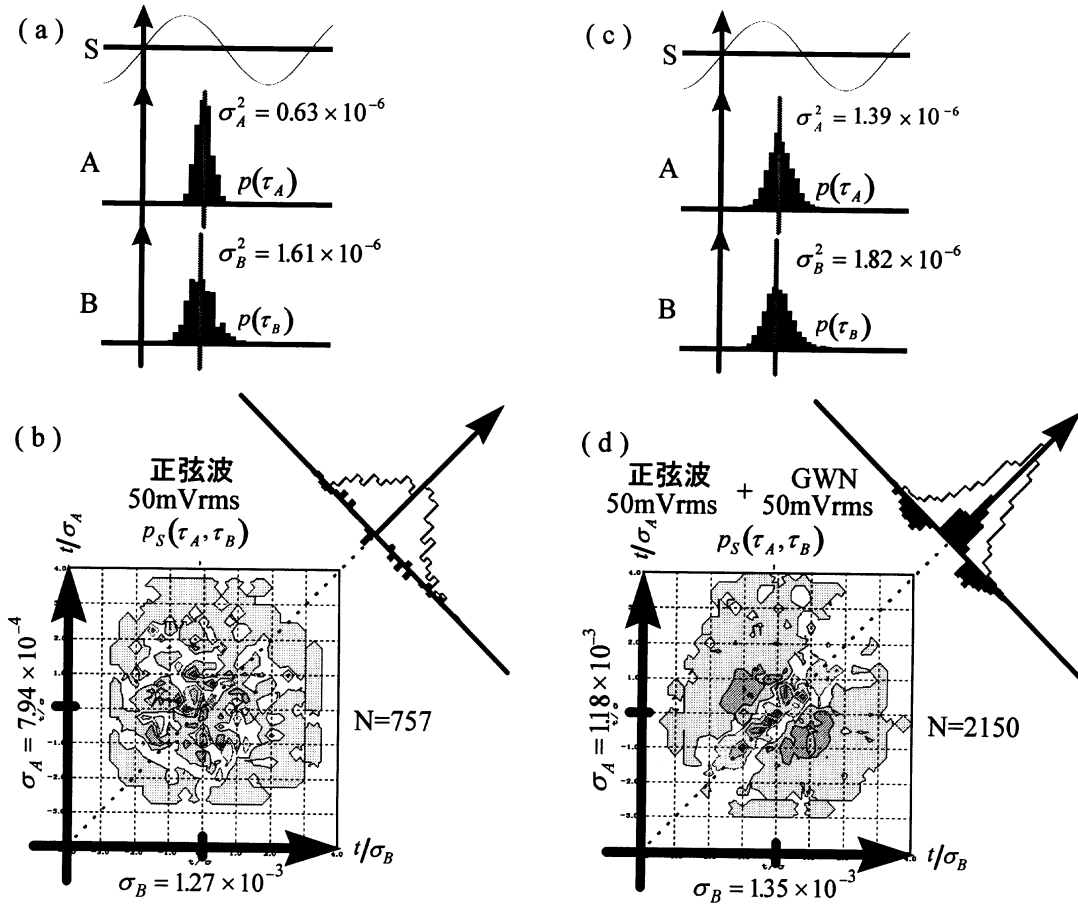


図 5. 二つの気流感覚細胞の発火揺らぎの独立性：(a) (c) は閾値程度の正弦波刺激のみを与えた場合。(b) (d) は同じ正弦波刺激に GWN を共存させた場合。(a) (c) は発火時刻の揺らぎの分布。 σ_x^2 は各々の発火時刻の分布の分散。(b) (d) は 2 つの細胞が同一周期で発火したときの揺らぎ量の結合確率密度分布から、それぞれの感覚細胞の発火時刻の分布の直積（独立な場合の結合確率分布）を差引いた残り。右斜め上への投射は、2 つの細胞の発火時刻の見かけの相互相関（白抜き）と独立帰無仮説からの差（黒塗り）を示す。正弦波の周波数は 60 Hz、GWN の帯域幅は 500 Hz。2 次元確率分布の軸は、発火時刻揺らぎの標準偏差で正規化して表示。

に対する発火時刻の揺らぎは、2つの細胞に共通な（実験装置や建物の振動など）外部の雑音ではなく、細胞内部の互いに独立な雑音に起因している。

閾値付近の正弦波に同程度の外部雑音を加えて刺激すると、2つの感覚細胞の発火時刻の揺らぎに高い相関が表れる（図5d、右上がり対角線に沿った山、および45度方向へ積算投射した相互相関関数）。このときの揺らぎの分散は、正弦波のみの場合の2倍程度にしか増えない（図5a、c）。分散は揺らぎのパワーに対応するから、感覚細胞の発火揺らぎを引き起こす内部雑音は、閾値付近の外部雑音と同程度のエネルギーを持つことがわかる。感覚細胞のエネルギー閾値は kT 付近であるから、この内部雑音は細胞を構成する分子

の熱擾乱運動に由来すると考えざるを得ない。

3. まとめ

コオロギの気流感覚系は、感度を上げる向きに進化し、熱雑音に出会っている。感覚細胞は、熱雑音近くに閾値を設定して、分子のブラウン運動への無意味な応答を避けている。雑音は、線形な系では信号検出の障害でしかない。しかし、非線形なパルス発火素子である感覚細胞は、内部の熱雑音のエネルギーを借りて、熱雑音以下の微弱な外部信号をStochasticにサンプリングする。さらに中枢は、熱雑音によるサンプリングの無相関性を利用して、外部信号を感覚細胞のパルス列の共通成分として抽出している。

[参考文献]

- [1] T. Kumagai, T. Shimozawa and Y. Baba (1998) Mobilities of the cercal wind-receptor hairs of the cricket, *Gryllus bimaculatus*, J. Comp. Physiol. A 183: 7-21
- [2] T. Kumagai, T. Shimozawa and Y. Baba (1998) The shape of wind-receptor hairs of crickets and cockroach, J. Comp. Physiol. A 183: 187-192
- [3] T. Shimozawa, T. Kumagai and Y. Baba (1998) Structural scaling and functional design of the cercal wind-receptor hairs of cricket, J. Comp. Physiol. A 183: 171-186
- [4] 下澤楯夫、熊谷恒子 (1998) 昆虫気流感覚毛の機械設計の解析、日本音響学会誌54-3: 245-253
- [5] 下澤楯夫 (1998) 昆虫気流感覚毛の機械設計の計測と解析、日本機械学会 [No. 98-8I] 機械力学・計測制御講演会論文集 (Vol. A) 1-4
- [6] G. G. Stokes (1851) On the effect of the internal friction of fluids on the motion of pendulums. Trans. Camb. Phil. Soc. vol. 9: p. 8 (Reprinted in Mathematical and physical papers, vol. III, pp 1-141, Cambridge University Press, 1901)
- [7] J. J. Collins, C. C. Chow and T. Imhoff (1995) Stochastic resonance without tuning. Nature 376: 236-238
- [8] 村上 準、熊谷恒子、下澤楯夫 (1998) 昆虫気流感覚細胞の感度向上に寄与する内部雑音の独立性．電子情報通信学会技術報告 MBE97-149: 43-50
- [9] J. K. Douglass, L. Wilkens, E. Pantazelou and F. Moss (1995) Noise enhancement of information transfer in crayfish mechanoreceptors by stochastic resonance. Nature 365: 337-340
- [10] 村上 準、下澤楯夫、馬場欣哉 (1996) コオロギ気流感覚細胞における Stochastic Resonance . 電子情報通信学会技術報告 MBE96-28: 25-32