

本能と煩悩（全 12 回）

第 2 回 本能の起源

浦野明央（北海道大学名誉教授）

生物は、単細胞であれ多細胞であれ、個体として「自己保存の能力」と「種の保存の能力」という要件を満たしている。これらの要件は、個体および種の存続にとって必須であるが、そこに関わる生物の活動には、エネルギー源となる栄養が必要である。ところが自身でエネルギー源を合成できない従属栄養の多細胞生物である動物¹⁾は、それを植物や藻類、ほかの動物を食物として摂取すること、すなわち摂餌や摂食によってまかなっている。

一方、動物による種の保存、すなわち生殖には多様なパターンがあるが、いずれもが、成長し成熟した個体によって行われていると言ってもよいだろう。極端な言い方になるが、摂餌や摂食によるエネルギーの獲得は、成長し成熟して子孫を残すための行動であると言える。筆者が研究していたサケは、産卵のために生まれた川に帰る頃には、餌を食べなくなる。人間の場合なら、井でおかわりをしていた若者が、思春期を迎えて恋をするようになり、いわゆる色気が、食いに優先するようになる。本能的な欲求によって動機づけられた摂食行動や生殖行動などの生得的な行動の遺伝子プログラムは、生活史の特定の段階で発現する、あるいは減弱するのである。

前回「すべての現生生物の共通祖先細胞が誕生する以前の化学進化の時代から、エネルギーを用いて自身を複製する分子（遺伝子 DNA）が、太古の海に存在していたと考えられている。生物が生物であるための、自己保存と種の保存という能力は、最初の細胞の誕生以前の何億年かの歴史の中で生まれた事象だったのかもしれない。」と述べた。実験的な証拠はあまりないのだが、本能的な欲求が、自己保存と種の保存、とりわけ後者のための行動の根底にあることを考えると、本能はたいへん古い起源を持った、しかもそのプログラムが遺伝子上によく保存された事象ではないだろうか。

科学的な証拠に基づいて**本能の起源**を明らかにするためには、現生生物の間

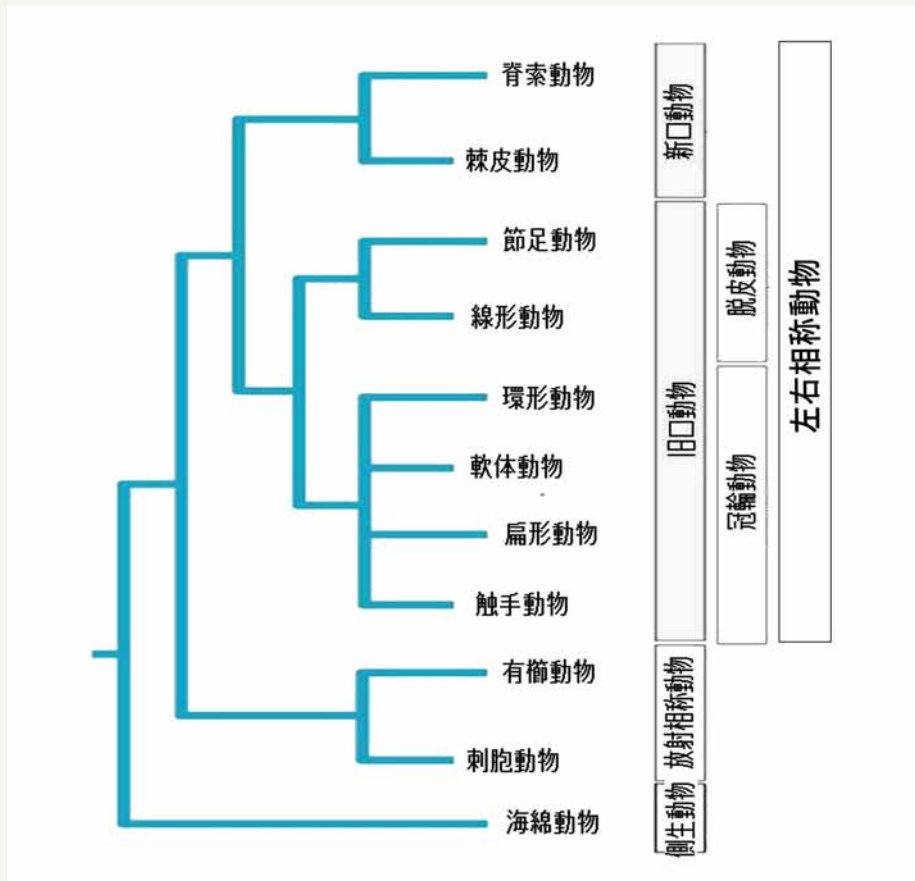


図1 動物の系統進化. 線虫が属する線形動物は、節足動物などとともに脱皮動物類に置かれている。図中には代表的な門だけが表示されている。

で、本能行動の遺伝子プログラムに関わる情報を、系統発生的に比較することが必要である、というよりは、それしかアプローチの方法がない、というべきであろう。必ずしも十分だとは言えないが、側生動物や放射相称動物も含めた多くの動物種のゲノム情報が、利用できるようになってきた。そういったことも踏まえて、現時点で得られている情報を整理してみよう。

本能行動を制御する神経系の要素

側生動物および放射相称動物を除いたほとんどの無脊椎動物および脊椎動物は、左右相称の体制をもつので左右相称動物とよばれている（図1）。その中枢神経系は、体の内外からの感覚刺激を受容し処理する感覚系、筋肉に適切な時系列で指令を送り意図した運動を生み出す運動系、および感覚系と運動系をつなぐ統合系からなるが、統合系は、入力情報を統合し、解釈し、どんな反応

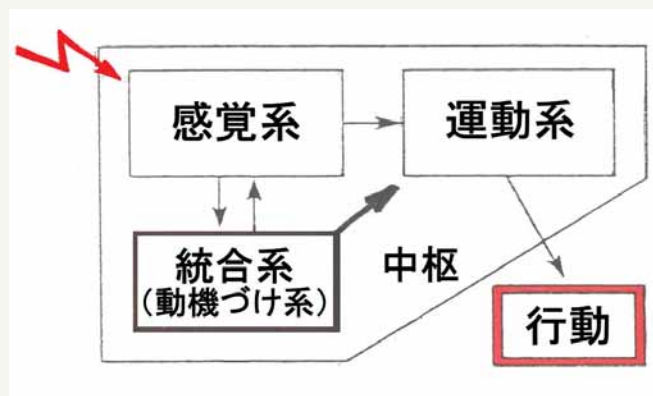


図2 感覚系・運動系・統合系の関係を示した模式図。説明は本文。

をすべきか判断を下しているという (デルコミン, 1999)。なお、本能行動の発現には、本能的な欲求による動機づけが必要であるが、それを行っている動機づけ系 (回遊・渡り・帰巢 第10回 動機づけ 参照) は、統合系の主要な部分である (図2)。

脊椎動物の動機づけ系の中心は、視床下部とよばれる脳内の領域である。脊椎動物の脳は、中腔であることから、進化とともに大きく複雑な構造をもつようになり (細胞社会のコミュニケーション 第8回 無脊椎動物型から脊椎動物型の脳へ 参照)、高次機能を営む大脳が発達した²⁾が、根源的とも言える本能行動の中枢は、脳の領域のなかでも系統発生的にもっとも古いとされている視床下部に残されたのである。(視床下部については、第4回でより詳しく述べる。) ここで気になるのは、本能的な行動を制御するシステムが、どう進化してきたかである。

ゾウリムシの摂食と接合

単細胞性の原生生物のなかには、通常は二分裂による無性生殖を行うが、食糧不足などのストレスによって、有性生殖をするものがある。繊毛虫のゾウリムシもそのような生物の1種で、その生活史に沿った行動の変化から本能の起源を垣間見ることができると思われる。まずゾウリムシの生活史を内藤豊博士 (1982) にしたがって見ておこう。

ゾウリムシの生活史： ゾウリムシには、ふつう大小2個の核がある。大核は

遺伝情報の発現に、小核は、動物の生殖細胞がしているように、子孫への遺伝情報の伝達に関わる。餌が豊富な時は、前後に二分裂し、無性生殖によって増えていく。十分に成長した個体は、細胞口が見えなくなり、餌をとるのを止める。ついで、大核と小核がともに分裂し、体の前半部と後半部に分かれていく。まもなく、体の中央部がくびれ、2匹の小さなゾウリムシとなる。しかし、餌が欠乏したり、二分裂が数多く繰り返され個体が性的に成熟すると、‘接合型’が一致する2個体の間で、有性生殖ともいわれる接合がおきる（細胞社会のコミュニケーション 第1回 細胞社会とは 参照）。

このようなゾウリムシの生活史は、上に述べたサケの生活史や食い気と色気の関係に似ているところがあるように思える。とくに、無性生殖期に見られる摂餌相から二分裂相に入るところ、および無性生殖期の摂餌相から有性生殖期に入るところが、多細胞動物の成長・成熟から生殖期への転換に対応しているように思われる（樋渡宏一，1994 参照）。

ゾウリムシの摂餌とストマチン： ゾウリムシの摂餌は、細胞口から、餌となる微生物を食胞に包み込んで細胞内に取り込む食作用によって行われる。そこで、Reuter et al (2013) は、さまざまな細胞膜の働きに関わることが知られているストマチンファミリーのタンパク質に目をつけた。彼らは、まず、哺乳類で既知のストマチン遺伝子の配列情報をもとに、ゾウリムシのゲノムデータベース³⁾を検索し、ゾウリムシのストマチン遺伝子20個を得ることができた。次いで、それらの配列情報から推定されるタンパク質のアミノ酸配列をもとに、幾つかの特異的な抗体を作成し免疫染色を行い、ファミリータンパク質の1つであるSTO4が食胞に分布していることを確かめた。しかも遺伝子工学的にSTO4遺伝子の働きを抑制したところ、食作用が抑えられた。単細胞生物のゾウリムシの生理機能の多くが、膜タンパク質の働きに依存しているので、二分列を休止して生殖活動に入る時に、ストマチンファミリーのタンパク質が、何らかの役割をもっているのかもしれない。

生殖に関わる因子： 無性生殖期に入り50回ほど細胞分裂を重ねると、性成熟を迎えるとされている。この時、接合型が一致する相手に出会えると接合による有性生殖が起きるが、相手に出会えなければ自家生殖を行うという。成熟

した相補的な細胞が接合するためには、腹部表面にある繊毛の膜に接合型物質 (mating-type substances) が存在することが必要である。接合型物質は、gp38 と呼ばれるシアル酸を含む分子量 38k の糖タンパク質で、接合していなくても、成熟している細胞ならもっているが、性成熟していない細胞にはまったくないという (Ognibene et al, 2008)、一方、ゾウリムシの自家生殖は、ほぼ一定の間隔で起きているが、グルコースやソルビトールなどによる高浸透圧刺激によって、その間隔が平均して 1/3 ほど短くなる。この反応は、インスリンによって活性化する細胞内情報伝達系が仲介している可能性があるという (Prajer, 2005)。

以上に紹介したように、ゾウリムシの摂餌と生殖に関わる因子の同定が緒につき始めた。しかもゲノムデータベースが公開されているので、今後、分子レベルの手法も含めて、性の起源や本能の起源に関わる研究が進むことが期待できそうである。

線虫 (*Caenorhabditis elegans*) の本能行動の背景

古くからモデル動物と言われてきた線虫 (*C. elegans*) は、左右相称で体節をもたない線形動物門の動物で、脱皮により成長することから系統進化上は、節足動物などと同じ脱皮動物類だとされている (図 1)。雌雄同体の個体と雄があり、前者は個体内で自家受精する。一方、後者は、雌雄同体の個体と交尾して子孫を残す。

体長 1mm のこの動物は、モデル動物として重用されてきた。それは、1) 体を構成する細胞が 1,000 個ほどしかなく、体が透明なので、生きたまま個々の細胞が同定できる上、発生時の細胞系譜が解明されている；2) 早くから全ゲノムの塩基配列が決定され、遺伝子操作の材料として優れているので、発現解析や強制発現の実験が容易である；3) 成体の神経系はわずか 302 個のニューロンからなるので、全神経回路が知られている、といった利点があるためである。さらに、運動が平面的で、行動解析が容易なので、行動遺伝学の材料にもよく用いられているという (桂 勲, 2000)。

産卵と摂餌： 線虫は、孵化すると約 3 日で成虫となり、生殖を開始する。雌

雌雄同体の個体の産卵行動には活動期と休止期があるが、その周期は不規則である。休止期から活動期への移行が、2対の同定運動ニューロンが放出するセロトニンによって誘起される。次いで、同じニューロンが放出するアセチルコリンによって、産卵行動そのものが引き起こされる (Waggoner et al, 1998)。ここで興味深いのは、放出している運動ニューロンこそ違いますが、セロトニンが、アセチルコリンを介して摂餌行動の制御にも携わっていることである (Song and Avery, 2012)。このセロトニンによる産卵と摂餌の誘起は、餌のある状態が、産卵行動と摂餌行動を同時に高める、ということと矛盾していない。一方、雌雄同体の個体で見られた産卵と摂餌の同時的な誘起に対して、雄が餌の探索よりも、異性である雌雄同体の個体の、フェロモンを介した探索を優先すると報告されている (Sakai et al, 2013)。雄の線虫が見せた生殖行動が摂餌行動に優先するという結果は、有性生殖を行う動物に広く見られる現象なのかもしれない。

今回取り上げたゾウリムシと線虫は、詳しくは述べなかったが、いずれも摂食行動および生殖行動についての分子レベルでの解析が進んでいる。ゾウリムシは二分裂による無性生殖、自家生殖、あるいは接合の間、摂餌していない（分裂中なのでできない？）が、雌雄同体の線虫では生殖と摂餌が、同じセロトニンという情報分子で、同時に誘起されていた。しかし、雄の線虫では、有性生殖時に、生殖行動の方が摂餌行動に優先していた。原始的な動物でも、より進化した動物に見られるような本能行動への性の影響があると考えられる。動物の本能行動を見る時には、常に性差に気を配る必要があるのだろう。

註

- 1) 生物は、エネルギーや栄養の獲得の違いにより、独立栄養生物と従属栄養生物に分けられる。独立栄養生物である植物、藻類、ラン藻などの細菌類は、太陽光のエネルギーを利用して光合成を行い、無機のCO₂から有機分子を作り出す（化学エネルギーを利用するものもある）。自身で無機物から有機物を作ることができない動物などの生物は、独立栄養生物が生産するエネルギーと有機物に依存して生きているため、従属栄養生物とよばれている。

生態学的には、前者は一次生産者、後者は消費者ともよばれる。

- 2) 脊椎動物の脳には、「脳機能の頭頂移動」という法則がある。進化とともに、脳の多くの統合機能が、中脳や間脳から新しく進化し発達した大脳に移行した。
- 3) 一般に、多細胞生物の細胞がもつ DNA は、2組のセット、すなわち雄からきたセットと雌からきたセットから成っている。そのうちの1セット分がゲノムで、そこにはその細胞がもつすべての遺伝情報が含まれているとされている。そのため、1セット分のゲノム全体、すなわち全ゲノム、の塩基配列が、多くの生物で解析され、データベース化され公表されている。

参考文献

桂 勲：線虫の行動遺伝学。 山本大輔 [編]：行動の分子生物学。シュプリンガー・フェアラーク東京 (2000)

内藤 豊：ゾウリムシ。 今泉芳典他 [編] 動物の世界 16。日本メールオーダー (1982)

樋渡宏一：私の「生」・ジウリムシの「性」。 生命誌 6 (1994)

Delcomyn F. [著], 小倉明彦・富永恵子 [訳]：ニューロンの生物学。トッパン (1999)

Ognibene M., Giovampola C.D., Trielli F., Focarelli R., Rosati R.F., Corrado M.U.D.: Identification and characterization of a 38 kDa glycoprotein functionally associated with mating activity of *Paramecium primaurelia*. Eur J Protistol 44: 81-90 (2008)

Prajer M.: Glucose, sorbitol and insulin as exogenous agents that monitor intrasutogamous interval (IAI) in *Paramecium primaurelia*. Folia Biol 53: 215-221 (2005)

Reuter A.T., Stuermer C.A.O, Plattner H.: Identification, localization, and functional implications of the microdomain-forming stomatin family in the ciliated protozoan *Paramecium tetraurelia*. Eukaryo Cell 12: 529-544 (2013)

Sakai N., Iwata R., Yokoi S., Butcher R.A., Clardy J., Tomioka M, Iino Y.: A sexually conditioned switch of chemosensory behavior in *C. elegans*. PLoS ONE 8(7): e68676 (2013)

Song B.-M., Avery L.: Serotonin activates overall feeding by activating two separate neural pathways in *Caenorhabditis elegans*. J. Neurosci. 32: 1920-1931 (2012)

Waggoner L.E., Zhou G.T., Schafer R.W., Schafer W.R.: Control of alternative behavioral states by serotonin in *Caenorhabditis elegans*. Neuron 21: 203-214 (1998)

本稿へのコメント・質問は aurano@sci.hokudai.ac.jp でお待ちしています。