

## 本能と煩悩（全 12 回）

### 第 4 回 脊椎動物の視床下部

浦野明央（北海道大学名誉教授）

本能行動の制御には、前回までに見てきたように、神経系内にある 3 つの要素、すなわち感覚系、運動系および統合系（動機づけ系を含む）が関わっている。脊椎動物では、脳内の間脳・視床下部という部分（図 1）が、統合系としての重要な機能を司っていて、摂食行動、飲水行動、生殖行動などの本能行動の中枢とされている<sup>1)</sup>。

視床下部が、個体として生存し子孫を残すための本能行動の中枢であるということは、この部位が、系統進化学的にも神経発生学的にも、脊椎動物型の脳の中で、始めに分化した場所であるということとつじつまが合う。最も原始的な現生の脊索動物であるナメクジウオは、脊椎動物型の中腔脳をもつが、その前端部を見ると、いくつかの点で、脊椎動物の視床下部とよく似ている（細胞社会のコミュニケーション 第 9 回 内分泌系の起源 参照）。

また、図 2 に示すように、神経管の先端部が膨らみ、脳の発生が進むととも

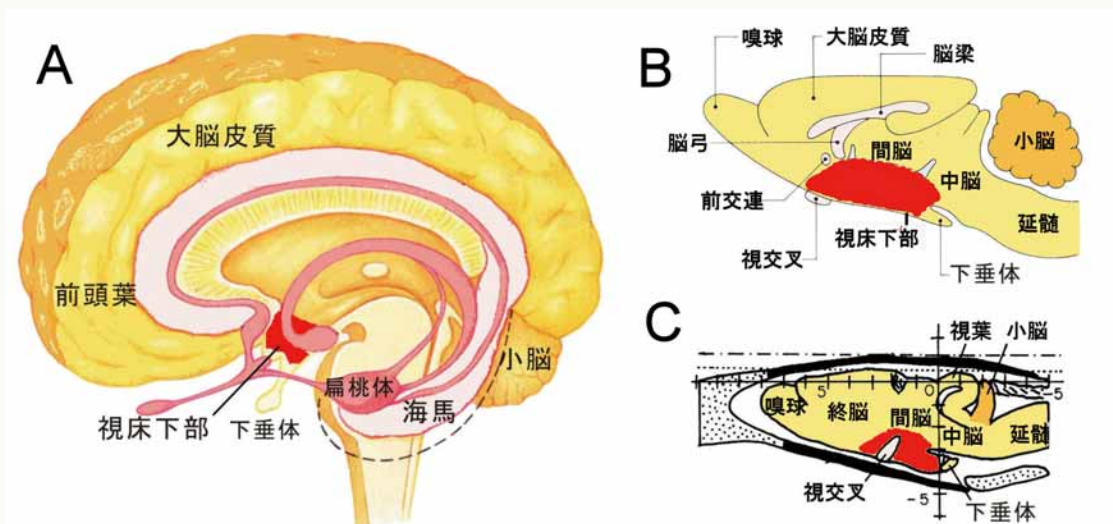


図 1 脊椎動物の脳内における視床下部の位置。A, B, C いずれも視床下部は赤く塗ってある。A はヒトの脳の正中付近の縦断面（Delcomyn, 1999 を改変）。B はラットの脳の縦断面、C は頭骨の中に収まった状態のカエルの脳の縦断面。

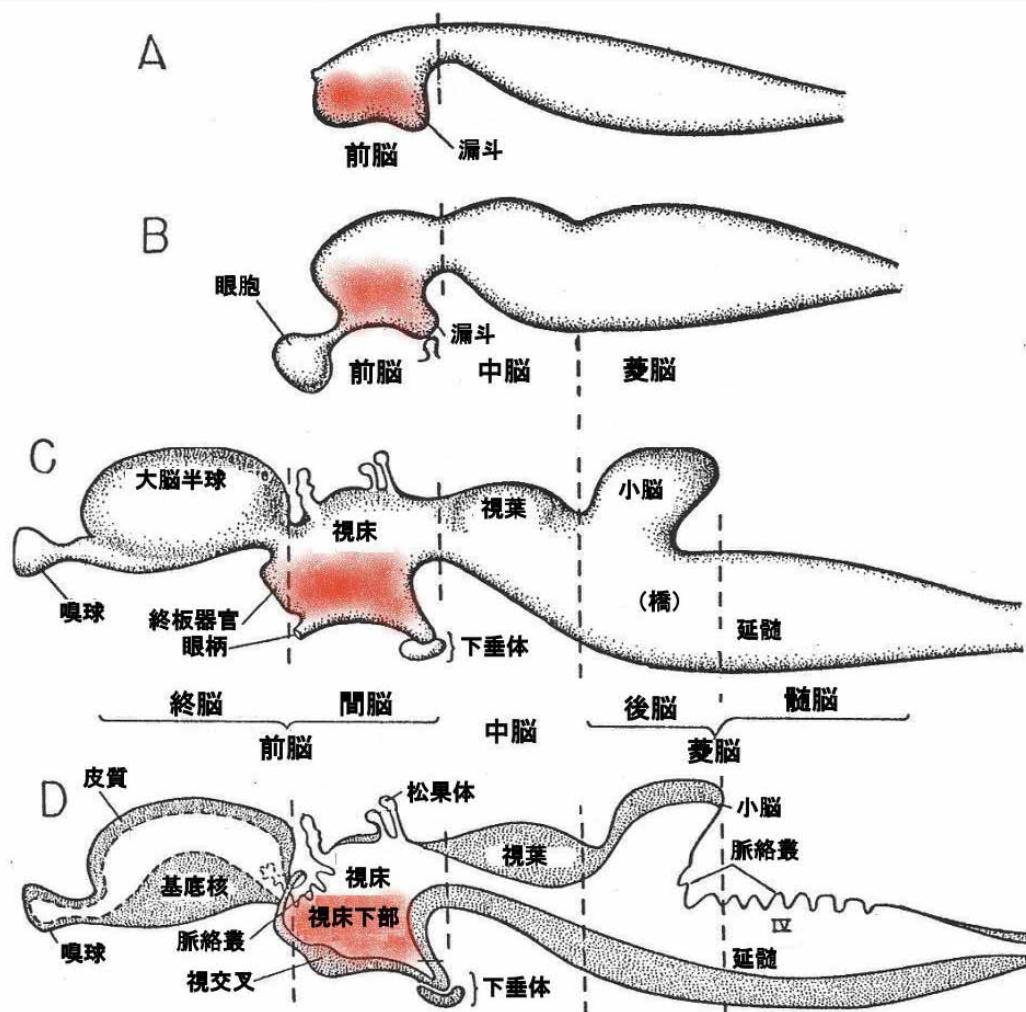


図2 視床下部は、脳の発生の初期に分化してくる。説明は本文。Romer (1962) を改変。

に、前脳、中脳、後脳という脳の主要な部分ができる。その初期に、間脳になる前脳の部域として、前脳胞とよばれる神経管の先端部の膨らみができる。その腹側部が視床下部である (図 2A, 3B)。その後、終脳 (哺乳類では大脳) になる部分が膨らみ出してくる (図 2C)。すでに、脳の発生の初期に、視床下部となる領域が決まっているのである。

ヌタウナギ類からヒトに至る脊椎動物の進化の間に、脳の形は大きく変わったように見える。しかし、形が大きく変わったのは大脳であり、間脳・中脳・菱脳 (後脳+延髄) からなる広義の脳幹<sup>2)</sup>の構造は、「両生類の脳は、脊椎動物の脳の基本型である」と言われているように、脊椎動物の間であまり変わっ

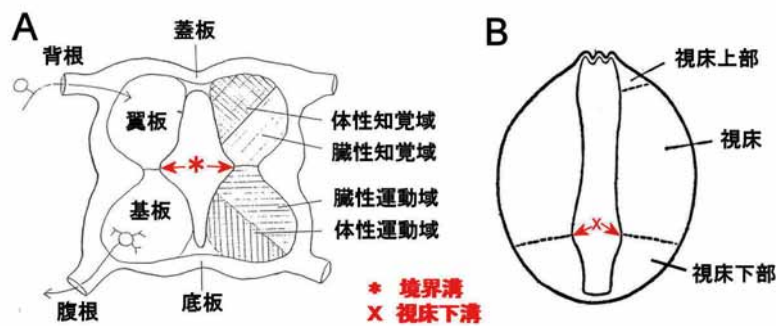


図3 脊髄および間脳の知覚域と運動域。説明は本文。

ていない。本能行動の中枢である視床下部の働きの本質が、大脳の未発達な両生類<sup>3)</sup>を用いることで見えてくるということでもある。

### 視床下部の基本的な構造

三次元的な動物の体、とくに複雑な脳の構造を理解するためには、いろいろな角度から観察することが大切である。

**背腹軸：** これまで何回か、感覚系、運動系、統合系が、本能行動の制御に関わっていると述べてきたが、脊椎動物の脊髄および脳幹の横断面（前額断という、[図3](#)）を見ると、境界溝とよばれる中心管の左右の壁の溝によって背側の知覚域と腹側の運動域に分けられることがわかる（[図3A](#)）。同様の溝が間脳の脳室の左右の壁にもある。視床下溝とよばれるこの構造によって、間脳は、感覚情報の処理を司る背側の視床と、自律機能や内分泌機能の中枢として働き、さらには本能行動の制御に関わる出力を担っている視床下部に分けられる（[図3B](#), [5](#)）。なお、視床下部の正中部は体液（脳室液という）で満たされた第三脳室であるが、その背側部の壁には繊毛をもつ上皮細胞<sup>4)</sup>が多いのに対し、腹側から底部にかけての壁には小さな膨らみや突起をもつ上皮細胞が多い（[図4](#)）。繊毛をはやした上皮細胞は、繊毛の動きによって脳室液の流れを作っている。一方、繊毛をもたない上皮細胞は、脳室液中に情報分子を分泌するか、あるいはそれを検出して、視床下部さらには下垂体の液性制御<sup>5)</sup>に関わっていると考えられている。

**前後軸：** 両生類成体の間脳の正中面に沿って作った断面（矢状断、[図5A](#)）



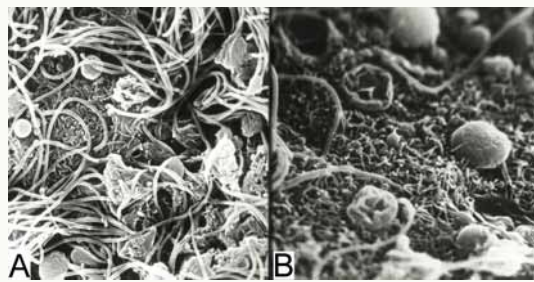


図4 視床下部における第三脳室の走査電顕像。Aは視床下部の背側部の第三脳室の表面で、繊毛をもつ上衣細胞で覆われている。B、一方、第三脳室の底部は情報分子の分泌、もしくは受容に携わっている可能性のある上衣細胞に覆われている。(浦野, 原図)

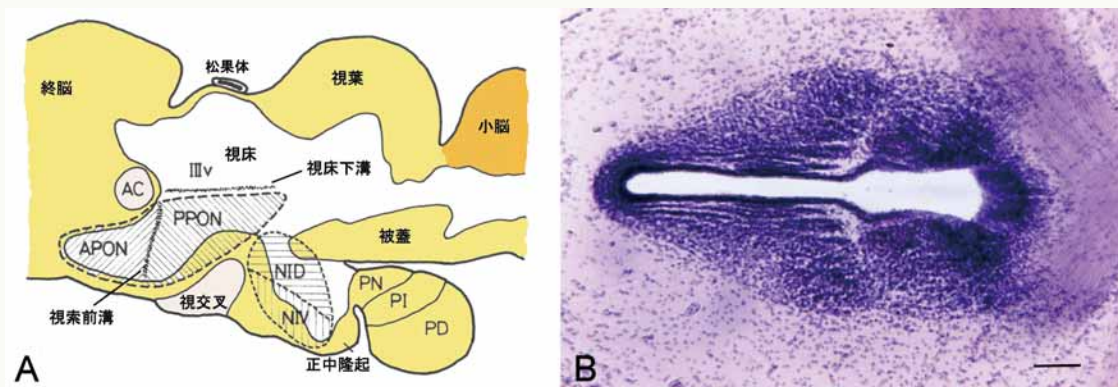


図5 ウシガエルの脳に見る視床下部の基本的な構造。説明は本文。略語：AC, 前交連；APON, 視索前核前部；NID, 背側漏斗核；NIV, 腹側漏斗核；PD, 下垂体主葉；PI, 下垂体中葉；PN, 下垂体神経葉；PPON, 視索前核後部。(浦野, 原図)

では、脳の左右を連絡する前交連の後方下部に視床下部が広がっている。図2Bに見られるように、脳の発生の早い時期に、視床下部の前方・下部から一対の眼になる部分（眼胞とよばれる）が膨らみ出してくる<sup>6)</sup>。眼が完成すると、そこから左右の視神経が交叉しながら脳内に入り込み、視交叉とよばれる場所になる。両生類では、視床下部は、その視交叉によって、大きく前方の領域と後方の領域に分けられる。前方の視索前核とよばれるニューロン集団が分布する領域は、眼胞が膨らみだした後にできた溝（視索前溝）によってさらに前後に分けられる（図5B）。また、視交叉後方の領域は、後方・下部に膨らんで漏斗部となり、その後方（動物種、例えばヒト、によっては下方）に下垂体が形成される。

左右軸： 視床下部のニューロン集団は、正中の第三脳室を挟んで、ほぼ左右対称に分布しており（図6, 7）、内側から外側に向かって室周層、内側部、外

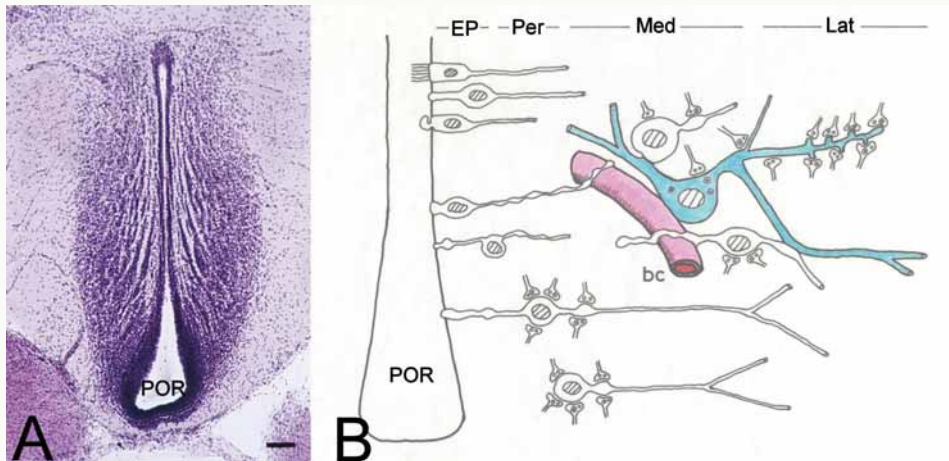


図6 ウシガエルに見る視床下部のニューロンの脳室周囲から外側にかけての分布. Bは, 同一ニューロンを連続的に電顕で観察するゴルジ電顕法により作成した. EP, 上衣細胞層; Per, 室周層; Med, 内側部; Lat, 外側部; POR, 視索前陥凹. (Urano, 1984 を改変)

表1 視床下部の主要な神経核.

	室周層	内側部	外側部
◀前▶	室周核	内側視索前野 前視床下部核	外側視索前野
	視交叉上核	視索上核 室傍核	外側視床下部
	弓状核	背内側核 腹内側核	
◀後▶			

側部に分けられる. 脳室壁の上衣細胞層と室周層の間は, 視床下部と脳幹を結ぶ線維の薄い層となっている. 魚類や両生類では, 室周層には小型ニューロンが層状に並び, 内側部には突起を外側に伸ばしているニューロンが分散して分布する (図6). この外側部に伸びている内側部のニューロンの突起には, 多くのシナプスが見られる (Urano, 1984). 一方, 哺乳類では, 室周層, 内側部, 外側部, それぞれの部域の前後軸に沿って, 表1に示すような神経核 (後述) が分布する.

### 視床下部の主要な神経核

前回, 微小脳では単一ニューロンが情報処理上の機能単位として働く事が多いが, 巨大脳ではニューロン集団が機能単位となっている, と述べたが, 脊椎動物型の脳の特徴の一つは, 多くのニューロンが, 神経核<sup>7)</sup>とよばれる機能的な集団を作っていることである. もちろん, 視床下部のニューロンもいくつか

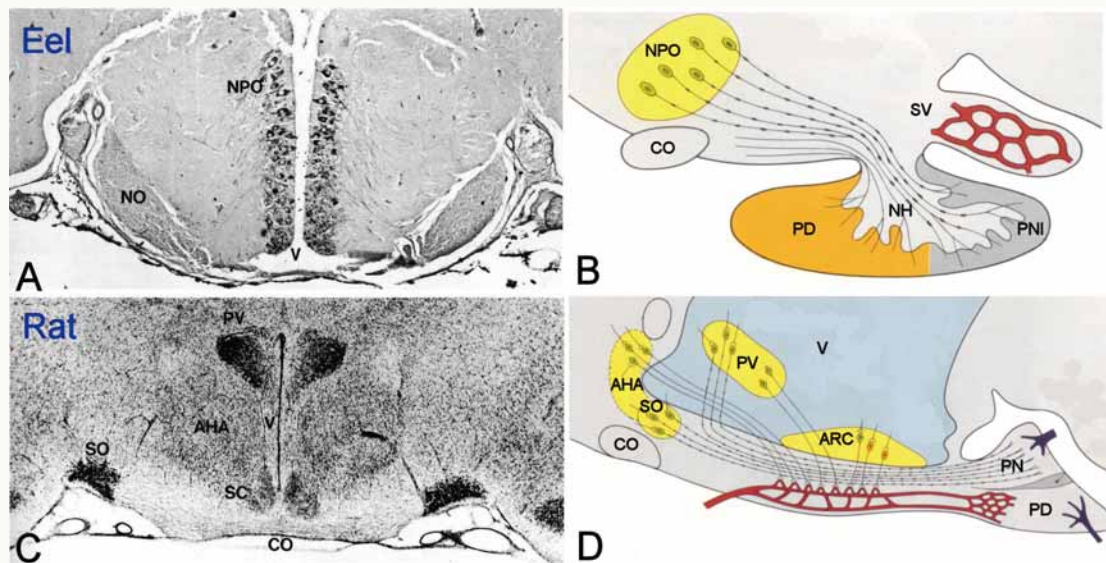


図7 視床下部の主要な神経核。Aは、ウナギの脳(B)の視索前核(NPO)のレベルでの前額断面。Cは、ラットの視床下部(D)を、室傍核(PV)と視索上核(SO)が同時に観察できるように作成した断面。詳しい説明は本文。略語：AHA, 前視床下部核；ARC, 弓状核；CO, 視交叉；NO, 視神経；NH, 神経下垂体；PDとPN, 図5の説明参照；PNI, 下垂体神経中葉；SV, 血管嚢；V, 脳室。比較内分泌学会編, 内分泌器官のアトラス(1987)より改変。

の神経核を作っているが、その分布や構成は、例として図7に示したように、相同性は保たれているものの、脊椎動物の進化とともに複雑になっていった。

図7に示したのは、ウナギの視索前核、およびラットの室傍核と視索上核である。これらのニューロン集団は、神経分泌核ともよばれており、下垂体神経葉に線維を送って、血中に神経下垂体ホルモン<sup>8)</sup>を放出している。ウナギの視床下部では、ニューロンが脳室に沿って層状に分布しているが、ラットの視床下部では、神経分泌核が室傍核と視索上核に分かれている<sup>9)</sup>。しかも、同じ組織標本内に、視床下部の全体に涉って、ウナギの視床下部には見られない神経核が、いくつか分布しているのである。

視床下部に限らず、脊椎動物の脳には、上に述べたような系統進化学的な違いがあるが、視床下部の主要な機能を担う神経核やそれを構成するニューロンには、多くの共通性がある。それらの神経核は、次回以降の本連載中にしばしば登場してくるので、表1から主要な神経核を抜き出して、ここでその概略を紹介しておこう(細胞社会のコミュニケーション 第10回 神経系と内分泌系参照)。



**室周核：** 視床下部前部の脳室壁に沿って分布する小型ニューロンの集団で甲状腺刺激ホルモン放出ホルモン（TRH）あるいはソマトスタチンを産生するニューロンが存在する。

**視交叉上核：** 第三脳室の底部，視交叉の直上に位置する小さな集団であるが，網膜からの直接的な線維の投射がある。哺乳類では，体内時計として概日リズムの形成に関わっている（[細胞社会のコミュニケーション 第12回 細胞社会を総合的に見る](#) 参照）。

**弓状核（漏斗核）：** 視床下部後部，正中隆起の直上に分布する小型ニューロンの集団であるが，ドーパミンニューロンや何種類かのペプチドニューロンがあつて，生殖など，幾つかの神経内分泌機能に関わっている。

**視索前野（視索前核）：** 視床下部前端の内側部と外側部に位置するニューロン集団で，性ステロイドホルモンの影響下に，生殖機能の制御に携わる。種によっては，雄の性行動の引き金中枢と言われている。

**前視床下部核：** 視床下部の前方・内側部のニューロン集団で，温度感受性をもつニューロンが存在する。体温調節に関わっている。

**室傍核と視索上核（視索前核）：** 先に述べたように，内側部に位置し，神経分泌核としてホメオスタシスの維持に重要な働きをもっている。

**背内側核と腹内側核：** 視床下部の後方・内側部にあつて摂食や雌の性行動の発現に関わっている。

**外側視床下部：** 摂食行動や飲水行動の制御に重要な部位とされているが，それだけでなく，脳内の多くの部位との連絡があり，多様な機能をもつと考えられる。

### 視床下部と脳内の他の部位との関係

統合系としての視床下部が，本能行動を制御するためには，感覚系および運動系との情報のやり取りが必要である。そこで，視床下部と脳内の他の部位との関係の概略を見ておこう。

**視床下部と他部位との神経連絡：** [図8](#)は，雄のヒキガエルの性行動の引き金中枢とされている視索前核に，脳内のどこから線維の投射があるかを調べた結

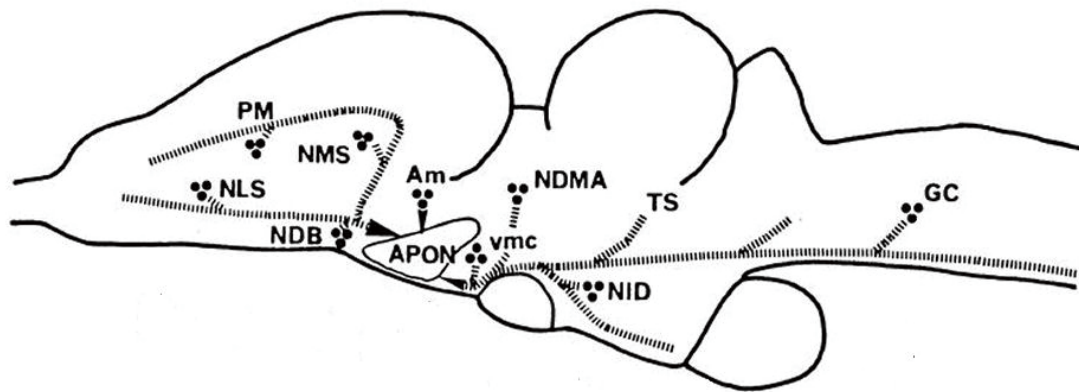


図8 雄ヒキガエルの脳内における脳内各部位から視索前核前部（APON）への投射。説明は本文。Fujita and Urano (1986) より。

果をまとめたものである (Fujita and Urano, 1986)。それによると、視索前核に投射している主な部位は、扁桃核 (Am) などの辺縁系、感覚情報（おそらく体性感覚）を処理している視床の核 (NDMA)、聴覚情報を処理している中脳の半円堤 (TS)、運動の制御に関わる延髄の中心灰白質 (GC)、および視床下部内の神経分泌核 (vmc) と漏斗核 (NID) であった。一方、魚類でも両生類でも、抗体を用いた免疫染色法によって調べた視床下部ニューロンは、脳内に広く投射していた。

上に述べたヒキガエルの視床下部への入出力を、哺乳類のそれと較べてみても、基本的なパターンには違いがないが、哺乳類には、辺縁系および視床を介した新皮質との連絡が見られる。この視床下部と新皮質の間接的な連絡に、どのような機能的意義があるのかは、今のところよく分からない。

ここで重要なのは、機能的核磁気共鳴法 (fMRI) などによって脳の機能を視覚化する最近の研究から、脳の多くの機能が、脳内の複数の部位の活動によって成り立っていることが明らかになってきたことである。ただ、先端的なイメージング法には、まだ時空間的な分解能に多くの問題があるので、これまでに蓄積された知識とうまく組み合わせる努力が重要であろう。それによって、本能行動の機構だけでなく、それにとまなう心の動きまで視覚化できることが期待される。



註

- 1) 視床下部は、意識にはのぼらないが、動物個体が生きていくために必須の自律機能や内分泌機能、さらには本能行動などを総合的に制御している統合中枢である。
- 2) 脳幹という時、狭義には中脳・後納・延髄が一体となった系を指すが、大脳の高次機能に対して、本能行動や自律機能の中枢を重視する時には、間脳も含めた広い部域を広義の脳幹という。
- 3) 第2回 本能の起源で述べたように、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（脳機能の頭頂移動）。そのため、哺乳類では、視床下部の活動が、大脳あるいは大脳辺縁系からの投射による影響を受けていることが、よく知られている、なお、筆者の経験であるが、両生類の脳は四肢動物の脳の基本型とは言えても、魚類の脳を理解するのには適していない。
- 4) 上衣細胞：脊椎動物型の脳の特徴である脳室の壁を覆っている細胞。
- 5) ニューロンの電気活動による神経的な制御に対し、ホルモンのような液性の情報分子による制御を液性制御という。
- 6) 視床下部の前方・腹部と網膜のニューロンは、発生学的には起源が同じである。そのためか、網膜から視床下部への直接の投射がある。また、鳥類以下の脊椎動物では、視床下部腹部のニューロンの中に、光感受性をもつものがある。
- 7) 脊椎動物の脳内では、多くのニューロンが集まって形態学的にも機能的にも共通性をもった集団、神経核、を作っている。神経核内では、タイプの異なる何種類かのニューロンが、いわゆる核内回路を形成しており、この回路によって情報処理を行っている。
- 8) 神経下垂体ホルモンには、バソプレシン族およびオキシトシン族のファミリーペプチドが含まれ、魚類は前者としてバソトシン、後者としてイソトシンを産生している。ヒトの場合、後葉ホルモンという言い方もあるが、ここではヒト以外の動物の話をしているので、本来の名前である神経下垂体ホルモンを用いた。
- 9) マウスを用いた神経分泌核の発生を追った研究から、始めに境界溝付近に室傍核のニューロンが出現した後、そこから視索上核のニューロンが外側に押し出されていくことが示されている (Hyodo et al, 1992)。哺乳類でも、神経分泌核は脳室周辺のニューロンに由来するのである。

## 参考文献

日本比較内分泌学会 [編] : 内分泌器官のアトラス. 講談社 (1987)

日本比較内分泌学会 [編] : ホルモンハンドブック 新訂 eBook 版. 南江堂 (2007)

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)

Fujita Y., Urano A.: The afferent projection to the anterior part of the preoptic nucleus in Japanese toads, *Bufo japonicas*. *Zool Sci* 3: 677-686 (1986)

Hyodo S., Yamada C., Takezawa T., Urano A.: Expression of provasopressin gene during ontogeny in the hypothalamus of developing mice. *Neuroscience* 46: 241-250 (1992)

Romer A.F.: *The vertebrate body*. Saunders WB (1962)

Urano A.: A Golgi-electron microscopic study of anterior preoptic neurons in the bullfrog and the toad. *Zool Sci* 1: 89-99 (1984)

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