

回遊・渡り・帰巢（全12回）

第10回 動機づけ

浦野明央（北海道大学名誉教授）

これまで、いろいろな動物の回遊・渡りおよび帰巢を、主に行動生態学的な側面から見てきた。それによって、アリストテレスに始まる先人たちが述べている“動物、とくに脊椎動物、の回遊・渡りといった「移動」のパターンには、多様ではあるが、基本的な相似点が見られる”という理解が、妥当であることを確認することができた。本連載で見てきた魚類から哺乳類に至る脊椎動物の「移動」の共通点は、移動距離に関わらず、食物を求めての、あるいは繁殖のための、積極的、かつ定期的（多くの場合、季節的）な往復であった。

「移動」のメカニズムについてはほとんど触れてこなかったが、行動パターンの基本的な相似点から、まだよく分かっていない「移動」のメカニズムについて推察することができる。食物を求めての、あるいは繁殖のための「移動」を制御しているメカニズムの主要な要因に、摂食行動または繁殖行動を制御している機構が組み込まれている、と考えてもよいように思われるのである。一般的に、本能行動とされている動物の行動は中枢神経系、とくに脳内の視床下部という部位、によって制御されている。

それぞれの行動は、鍵刺激とよばれる特定の刺激によって引き起こされるとされている。動物個体が鍵刺激に曝されると、脳内では感覚系がそれを受け取って処理し、行動を発現するための情報を運動系に伝える。それによって運動系はプログラムされている一連の筋運動を生ずる、というのである。しかし、刺激があれば、いつでも行動を生じるわけではない。喉が渇いていなければ、水を見ても飲まないというように、刺激によって行動が誘起される時には、その行動に関わる内的な条件が満たされている、すなわち動機づけられている¹⁾必要がある（図1）。

動機づけと本能行動の中枢

鳥類や哺乳類では、微小電極による脳内のさまざまな領域の破壊や電気刺激による実験から、本能行動とされている摂食行動あるいは繁殖行動のそれぞれ

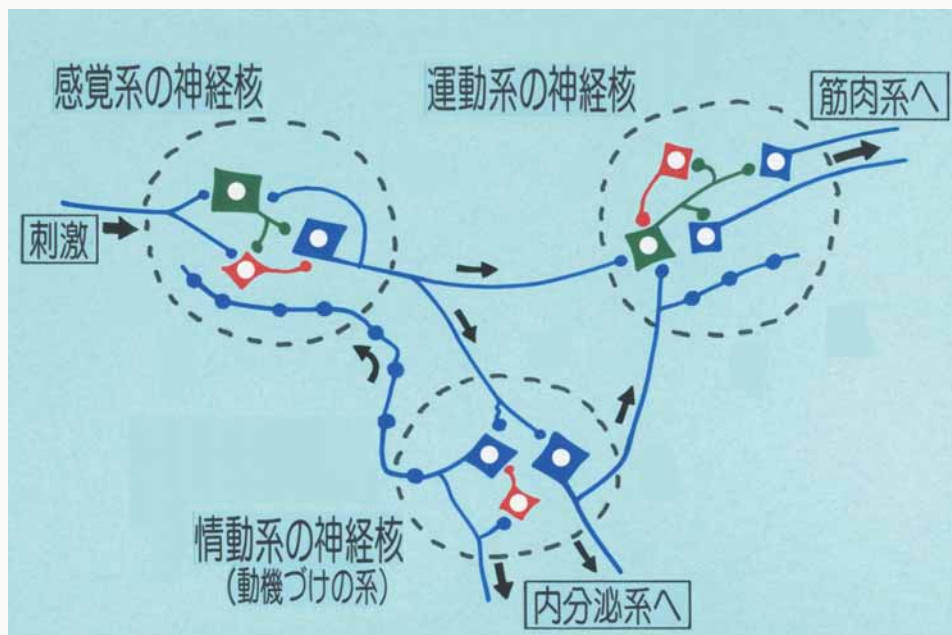


図1 本能行動を制御する脳内の神経回路の概念。感覚系は、行動を誘発する刺激を知覚すると、運動系に信号を送って中枢プログラムを起動する。それによって、運動系は、秩序立った筋肉の動きを生じ、行動を制御する。この時、情動系によって感覚系と運動系が動機づけられていないと、感覚系から運動系に情報がうまく伝達されず、行動が生じない。なお、中枢内にあって動機づけに携わっている情動系は、内分泌系の制御にも関わる。

に対応する中枢が、主に視床下部（図2）に存在することが確かめられている。これらの中枢は、神経核とよばれるニューロンの集団で、核内では隣接したニューロン同士が局所的な神経回路を作っているが、それだけでなく、後述するように、行動の発現に関わる他の幾つかのニューロン集団とも連絡してネットワークを作っている（図1）。また、摂食中枢、あるいは繁殖中枢（性行動の引き金中枢）として働いている神経核には、行動の発現に関わるペプチドを合成・分泌しているニューロン（ペプチドニューロンと呼ばれている）が存在し、その線維を脳内のいろいろな場所に送り出している。視床下部のペプチドニューロンの多くは、脳下垂体にも信号を送っていて、内分泌機能の制御にも関わっている（図1）。

摂食行動は動物個体が生きていくための、繁殖行動は種が存続していくための、動物にとって極めて重要な行動であるが、前者は飢え、後者は性成熟という内的要因が、いわゆる動機づけ要因となっている。これらの要因は、摂食行動なら血中のグルコース（ブドウ糖）の濃度、すなわち血糖値の低下、繁殖行動なら血中の性ステロイドホルモン濃度の上昇によって、ネットワークを活性

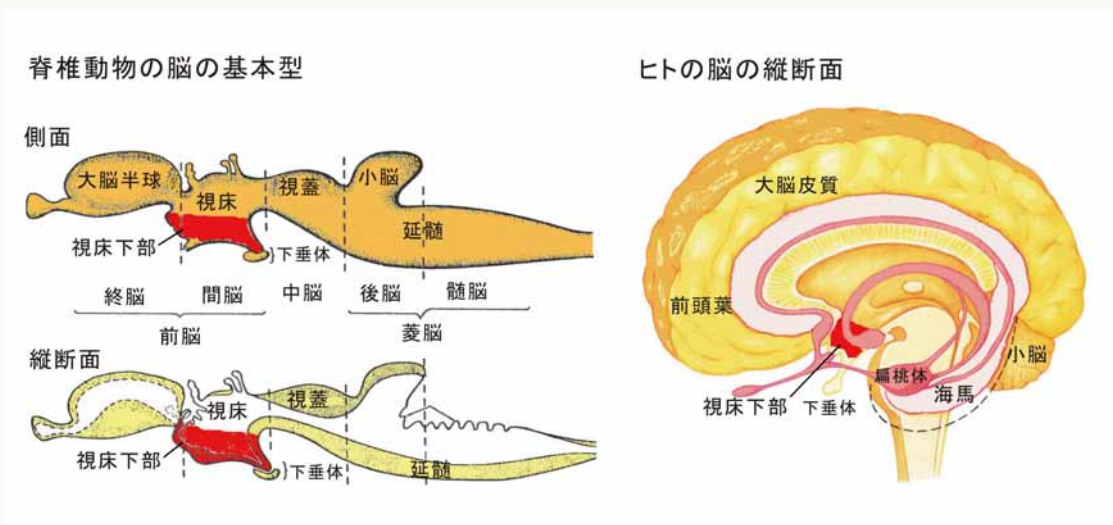


図2 脊椎動物の脳の基本型およびヒトの脳における視床下部の位置。ほとんどの脊椎動物の脳は前後軸に沿って長く伸びており、その中央部の腹側、すなわち間脳の底部に視床下部が位置する（図中の赤い部分）。ヒトの場合、発生段階で脳が屈曲して大脳皮質が極度に発達することから、相対的には視床下部が小さく見えるが、その位置は基本型と同じように脳の底部である。なお、視床下部は、脳の発生段階の初期に分化してくる領域で、動物の生存に必要な多くの機能の中核になっている。（脳の基本型の図は Romer (1962)、ヒトの脳の図は Delcomyn (1998) を改変）

化し、それぞれの行動を動機づける。なお、動機づけ要因となっている血中の情報分子の変動は、それらの分子の受容体を持つ脳内のニューロンによって検出されており、その情報が摂食中枢あるいは繁殖中枢のニューロンに伝えられて、電気活動や遺伝子発現を変化させている。

摂食行動のネットワークと「移動」

摂食行動の中枢として知られている視床下部の外側部にはオレキシンニューロン²⁾が局在する。このニューロンは脳内の多くの領域に投射する一方、エネルギー代謝に関わるさまざまな情報を受け取っている（図3）。オレキシンニューロンに、エネルギー代謝に関する情報を送っているニューロンの多くが、脳の底部、正確には視床下部腹側の正中近くに分布している。

この領域にあって腹内側核とよばれているニューロン集団中には、“飢え”あるいは“空腹”という摂食行動の動機づけ要因に関わる血糖値の低下を感知し、オレキシンニューロンを興奮させているニューロンが存在する。一方、腹内側核の近くの弓状核には、摂食にともなって上昇する血中のインスリン濃度を感知する、あるいは脂肪細胞から分泌されるレプチンというタンパク質ホル

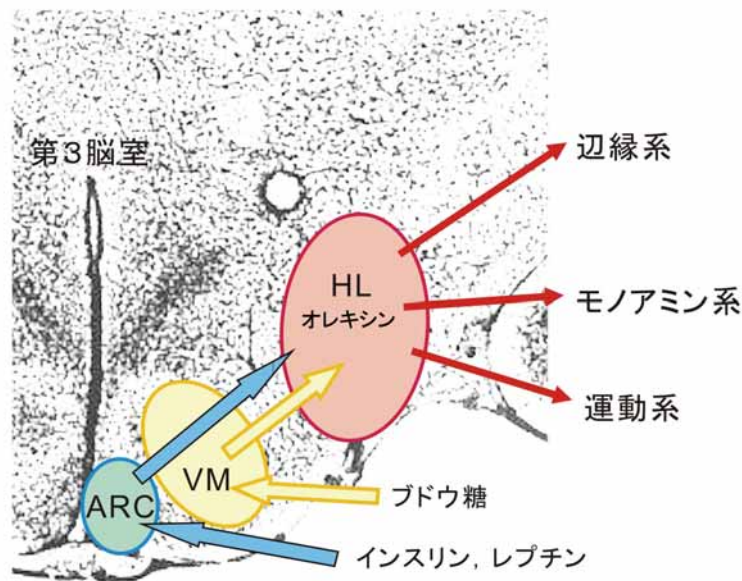


図3 ラットの視床下部におけるオレキシンニューロンの位置とその入出力。説明は本文。ARC, 弓状核; VM, 腹内側核; HL, 外側視床下部。

モンを感知するニューロンがあり、それらがオレキシンニューロンの活動を抑制している (Niswender and Schwartz, 2003)。

オレキシンニューロンの興奮は、口に入れる、咀嚼する、飲み込むといった摂食に関わる一連の筋肉の動きを制御している延髄の中枢プログラム³⁾を起動し、摂食行動を促進していると考えられる。それだけでなく、辺縁系を介した情動系の活性化、ドーパミンやノルアドレナリンなどを情報分子とするモノアミン系を介した長時間にわたる脳の覚醒状態の維持、自発運動量の増加などが報告されている。なお、哺乳類で報告されているのと同様のオレキシンの脳内分布とその摂食行動における作用が、魚類、両生類、および鳥類でも報告されている (Wong et al, 2011)。

ここで野生動物の食物を求めての季節的な「移動」について考えてみよう。夏の間、極地や亜寒帯などの高緯度地域、あるいは高原や山岳地帯で生活していた動物には、秋から冬にかけて、温暖で食物が入手できる地域に移動するものがある。これらの動物が秋になって直面する問題は、餌の不足による飢餓状態である。野生の魚類や両生類が、どのようなメカニズムで空腹だと感じているか調べた研究はあいにく見あたらないが、餌を与えない、すなわち絶食させると、血糖値が低下する一方で、オレキシン遺伝子の発現が高まるという報告

(Volkoff et al., 2005; Calle et al., 2006; Fox et al., 2009) がある。また、上に述べたように、オレキシンはモノアミン系を介して脳の覚醒状態を長時間にわたって維持し、自発運動量を増加させている。

ここから先は推論、すなわち実験的な証拠のない予想、になってしまうのだが、秋になって飢餓状態に直面して動機づけられた動物の脳内では、オレキシンニューロンの活動レベルが高まると考えられる。そうすると、モノアミン系による覚醒状態が維持され、「移動」行動の中枢プログラムが持続的に働き続けることになるのではないだろうか。上に“ここから先は推論”と書いたが、この推論にはヒントとなる本があった。それは、角尾肇博士の著書“お腹がすいたら運動しなさい (早川書房 2010)”という本で、その冒頭部に「ライオンにとって空腹感が生じるということは、食事をするために狩りに出掛けるということの意味します。」と書かれていたのである。これは、実験動物なら“空腹⇒オレキシンニューロン⇒摂食”であるが、野生動物では“空腹⇒オレキシンニューロン⇒索餌⇒摂食”ということであり、動物によっては索餌のための「移動」が 5,000 km、時には 10,000 km にも及ぶ、ということではないだろうか。

繁殖行動のネットワークと「移動」

動物の「移動」には、サケの産卵回遊やヒキガエルの池に向かっての移動行動のような繁殖のための行動もある。脊椎動物の繁殖行動は、性成熟にともなって発現するので、生殖腺の発達を制御している視床下部—下垂体—生殖腺系が、繁殖のための「移動」の動機づけに関わっている可能性がある。

図4の上の図は、北米産のヒョウガエルの雄が繁殖期に見せる合唱のための脳内の神経ネットワークの概略、下の図は、雄のラットを受け入れて交尾行動を示す時の雌ラットの脳内ネットワークの概略である。どちらのネットワークも、図中に示した部域のニューロン集団に、性ステロイドホルモンが作用することにより動機づけられていると考えられる。なお、多くのヒョウガエルの雄は、先に産卵場所に出現した個体の鳴き声を目指して移動するので、「移動」のための動機づけは合唱のそれと重複しているように思われる。

ここで気になるのは、「第5回 両生類の産卵行動」の図4に示した生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン (GnRH) による脳波の活性化、すなわち覚醒状態の誘発である。オレキシンニューロンと同じように、GnRH ニューロンも脳内の

さまざまな領域に投射しており、多くのニューロンを同調的に興奮させている可能性がある。しかも、脳から下垂体に向かう血液中に放出された GnRH は、下垂体を介して、生殖腺からの性ステロイドホルモンの合成・分泌を高めている。実際に、繁殖期の雄ヒキガエルの脳内への GnRH の微量投与は、脳波の活性化と血中テストステロン濃度の上昇を引き起こす。(上では触れなかったが、オレキシンも下垂体に働いて、成長ホルモンなどの分泌を促進している。)したがって、繁殖行動の場合は、GnRH と性ステロイドホルモンが、協同して繁殖行動を動機づけていると考えられる⁴⁾。

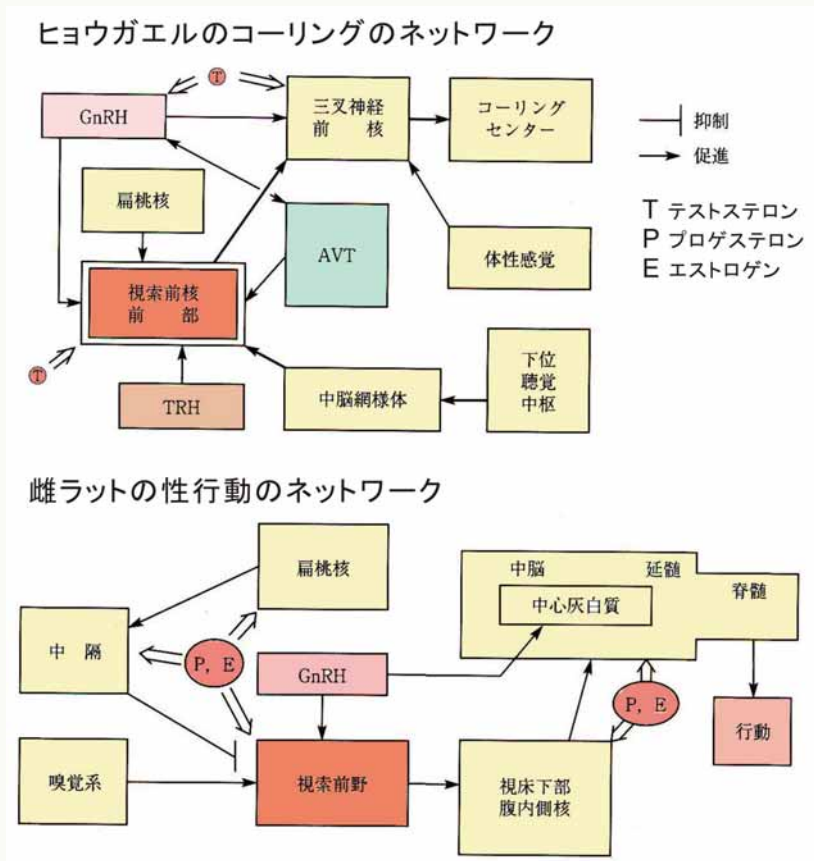


図4 繁殖行動を制御する神経ネットワーク。上はヒヨウガエルが合唱して鳴く時の回路、下は雌のラットが雄を受け入れる時の神経回路。いずれの回路もステロイドホルモン（図中のT, P, E）の作用により情報伝達に関わる遺伝子の発現が活性化されるが、行動の発現には生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン（GnRH）を産生しているニューロンによる動機づけが必要である。AVT, バソトシンニューロン；TRH, 甲状腺刺激ホルモン放出ホルモン産生ニューロン。

単純ではない動機づけのメカニズム

動物の行動は、さまざまな外的要因の影響を受けている。例えば、生息環境の季節的な変化（年周変動）、月の満ち欠けによる月周変動、地球の自転に起因する昼夜のリズム（日周リズム）や潮汐リズムといった周期的な変化は、光や温度などの物理的要因を始めとするさまざまな要因の周期的変化をもたらす。一方、動物自身の体内にも、ほぼ1日の周期で回転する概日リズムや概年リズム、発生・成長・成熟にともなう生活史、といった変動要因がある。こういった要因は単独にではなく、重なり合って動物個体の生理現象、ひいては本能行動の動機づけに影響を与えている。

筆者は、本能行動とされているシロザケの回遊を分子レベルで調べ、遺伝子プログラムを解明することを目指して研究を進めてきたが、念頭にあったのは図5に示すような成長から成熟にかけての生体制御系の切り換えであった。シロザケに限らず、脊椎動物ではその成長を促進している脳—下垂体—内分泌系は、脳の成長ホルモン放出ホルモン（GHRH）—下垂体の成長ホルモン—肝臓のインスリン様成長因子I（IGF-I）という系である（図5左側）。この系で

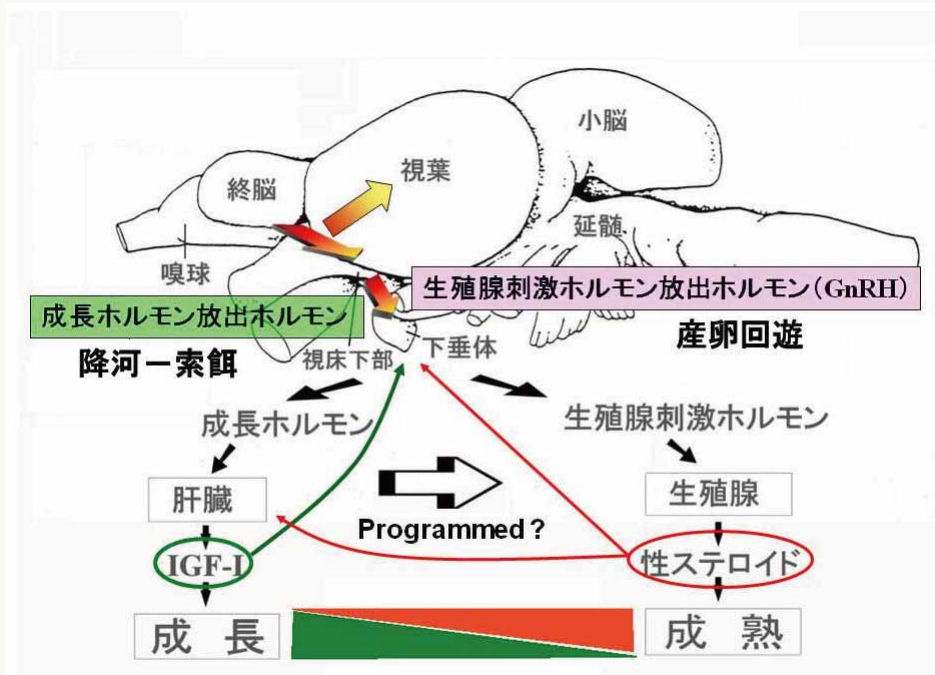


図5 シロザケの脳—下垂体—内分泌系において、成長から成熟への切り換え時に見られる主要な制御系の変化。この変化が、降海および索餌回遊から産卵回遊へのプログラムの切り換えにも関わっている可能性がある。説明は本文。

は GHRH が降海を引き起こし (Ojima and Iwata, 2010)、成長ホルモンが海水適応と摂食の制御に関わる。一方、十分に成長した成体では、脳の GnRH—下垂体の生殖腺刺激ホルモン—生殖腺の性ステロイドが性成熟を促進する (図 5 右側)。また、GnRH は母川への溯上行動を促進する。そのため、成長した個体が性的に成熟する時には、脳—下垂体—内分泌系において GHRH に始まる成長の制御系から GnRH に始まる生殖の制御系への切り換えがあると考えたのである。ところが、シロザケの産卵回遊を通して得られた結果は、成長を制御する系と性成熟を制御する系が、サケの体内で相互に影響しあっていることを示唆するものであった。

生物現象を縦割りにし、それぞれを解析するという古典的な発想ではなく、総合的に理解しようという攻め方が必要なのだと痛感した次第である。上に述べたオレキシンや GnRH の「移動」における役割も、単独にではなく、他のシステムとの関わり合いを明らかにするという立場で研究を進める必要があるのだろう。

註

- 1) 動機づけと情動についての佐藤真彦博士 (1996) の一文を引用しておこう。「人間が動機づけられた行動を行なう場合、飢え・渇き・性・怒り・恐れなどの感情を伴っていることを意識できる。人間以外の動物が、このような感情を意識しているかどうかかわからないが、外に現れた行動や表情から、感情に対応した脳内の過程を推定できる。これらの脳内の過程を情動、表出された反応を情動反応という。」
- 2) オレキシン (orexin) は、哺乳類の摂食行動を促進する視床下部のペプチドとして Sakurai et al (1998) によってその存在が初めて報告された。以降、魚類から鳥類に至る脊椎動物各綱でもその存在が確認されている。30 ほどのアミノ酸残基からなるこのペプチドの詳細については、日本比較内分泌学会編「ホルモンハンドブック eBook 版」(南江堂, 2007) を参照して欲しい。
- 3) 中枢プログラム (central pattern generator, CPG) とは、中枢にあって、プログラムされていると考えられている一連の筋運動、例えば歩行や遊泳、を支配し制御しているニューロンネットワークをいう。“食べる” という行動にも、それを司る CPG の存在があると考えられる。

4) 雄ヒキガエルの脳内への GnRH 微量投与により、数時間後には血中のテストステロン（雄性ホルモンの一つ）の濃度が高まるが、脳波の活性化は 12~24 時間後に見られる。これは、まずテストステロンによって脳内ニューロンの遺伝子発現、それに続いて電気活動が高まることを示している。この過程を経て動機づけられた中枢プログラムが、繁殖池への移動を制御しているのではないかと考えられる。

参考文献

佐藤真彦：脳・神経と行動。 岩波書店 (1996)

Calle, M., Kozicz, T., van der Linden, E., et al.: Effects of starvation on Fos and neuropeptide immunoreactivities in the brain and pituitary gland of *Xenopus laevis*. *Gen Comp Endocrinol* 147: 237-246 (2006)

Delcomyn, F.: *Foundation of Neurobiology*. WH Freeman and Company (1998)

Fox, B.K., Breves, J.P., Hirano, T., Grau, E.G.: Effects of short- and long-term fasting on plasma and stomach ghrelin, and the growth hormone/insulin-like growth factor I axis in the tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Domestic Anim Endocrinol* 37: 1-11 (2009)

Niswender, K.D., Schwartz, W.K.: Insulin and leptin revisited: adiposity signals with overlapping physiological and intracellular signaling capabilities. *Front Neuroendocrinol* 24: 1-10 (2003)

Ojima, D., Iwata, M.: Central administration of growth hormone-releasing hormone and corticotropin-releasing hormone stimulate downstream movement and thyroxine secretion in fall-smolting coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Gen Comp Endocrinol* 168: 82-87 (2010)

Romer, A.S.: *The Vertebrate Body*, 3rd ed. Saunders (1962)

Sakurai, T., Amemiya, W., Ishii, M., et al.: Orexin and orexin receptor: A family of hypothalamic neuropeptides and G protein-coupled receptors that regulate feeding behavior. *Cell* 92: 573-585 (1998)

Volkoff, H., Canosa, L.F., Unniappan, S., et al.: Neuropeptides and the control of food intake in fish. *Gen Comp Endocrinol* 142: 3-19 (2005)

Wong, K.K.Y., Ng, S.Y.L., Lee, L.T.O., et al.: Orexins and their receptors from fish to mammals: A comparative approach. *Gen Comp Endocrinol* 171: 124-130 (2011)

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。