

回遊・渡り・帰巢（全12回）

第11回 記憶・定位・航行

浦野明央（北海道大学名誉教授）

今回は、回遊や渡りなどの「移動」が誘起される時に、中枢神経系、とくに脳内、において、行動の制御に携わっている感覚系と運動系が、動機づけられていることが大切であることを述べた。また、さまざまな動物に見られる「移動」という本能行動の共通点が、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）な往復であることから、摂食行動や繁殖行動は「移動」の背景となっている行動と考えてもよいであろうと述べ、視床下部にあって、脳内のいろいろな場所に投射しているオレキシンニューロンや GnRH ニューロンのようなペプチドニューロンが、「移動」の動機づけに関わっているのではないかと述べた。しかし、動機づけられた感覚系や運動系が、どのようにして情報を処理し、それを記憶と照らし合わせ「移動」を制御しているのか、ということにはふれなかった。

これまでも述べてきたように、「移動」はある熟知地域内にあるホームレンジと、別の熟知地域内のホームレンジとの間を往復する行動である。このような往復が可能だということは、第2回のミツバチの帰巢の所で述べたように、動物がそれぞれのホームレンジの位置を、それぞれの種が持つ知覚に見合った地図上に記憶していることに他ならないのだが、その地図が脳内のどの場所に、どのようにして作られているのかは、まだよく分かっていない。しかし、感覚系がどのように磁気コンパスや天体コンパスあるいは匂いなどの情報を用いて移動する方向を定め（**定位**）、**運動系**がそれをどのように地図上に当てはめて移動しているのか（**航行**）については、ある程度のこと分かってきた¹⁾。

定位と航行の中核—視蓋

筆者は、かつて、動物が目の前を移動する物体を追いかけようとする行動のメカニズムを明らかにしようという研究に携わっていたことがある。その時に集めた多くの神経解剖学的あるいは神経生理学的な情報から、中脳の背中側を形作っており、哺乳類では上丘、哺乳類以外の脊椎動物では視蓋と呼ばれてい

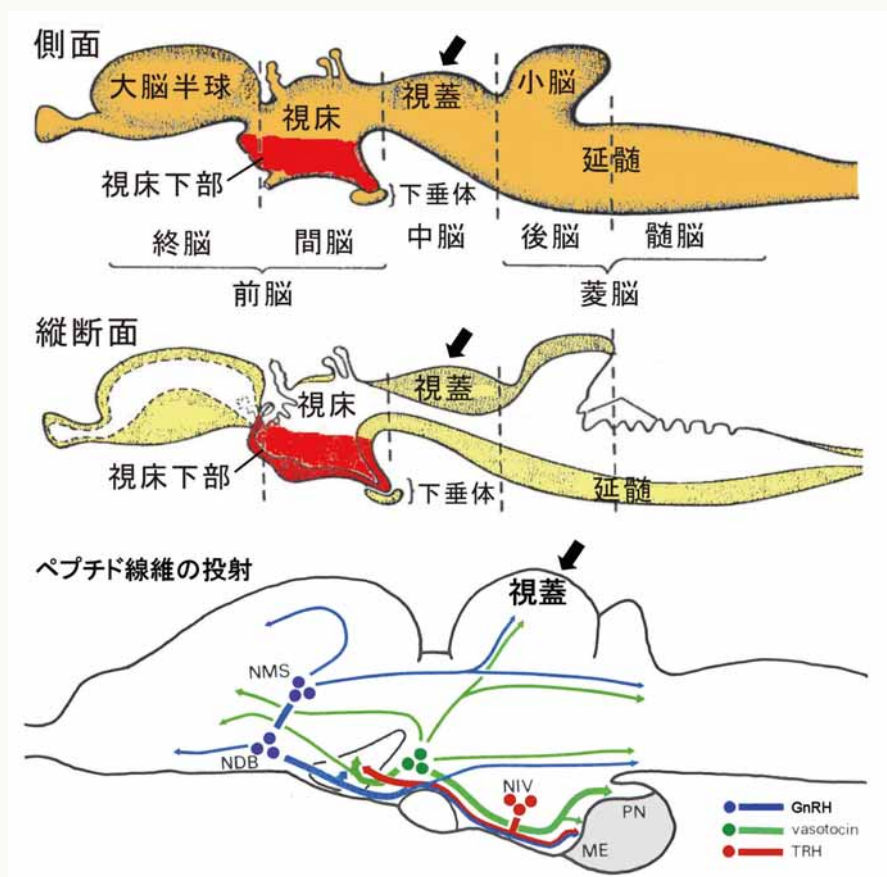


図1 上段および中段：脊椎動物の脳の基本型における中脳・視蓋の位置（矢印）。図中の赤い部分は視床下部。下段：ヒキガエルの脳内における内側中隔（NMS）とブローカ対角帯核（NDB）のGnRHニューロンの投射部位。脊椎動物の脳の基本型の図はRomer（1962）を改変。

る場所（図1）が定位と航行を司っている中枢と言ってもよいのではないかと考えるようになった。

視蓋は、魚類、両生類、爬虫類および鳥類では、視葉とも呼ばれており、数層の線維層と細胞層が交互に重なる層状構造を持つ（図2）。脳の中で、このような構造を持つのは、大脳皮質や小脳など、高度の情報処理と記憶を司っている部位である。右側および左側、それぞれの網膜から出て脳内に入った視神経のほとんどが、眼前の視野の中心を0点とする座標に対応するように、反対側の視蓋の表層に投射し（図3）、この部位の深層から伸びてきたニューロンの樹上突起とシナプスを作って、視覚情報を処理する。基本的な処理は、視野に入ってきた対象物体を、感度と分解能の良い網膜の中央部で捕らえるように体、頭および眼球を動かし、どのような物体か認識することであるが、おそら

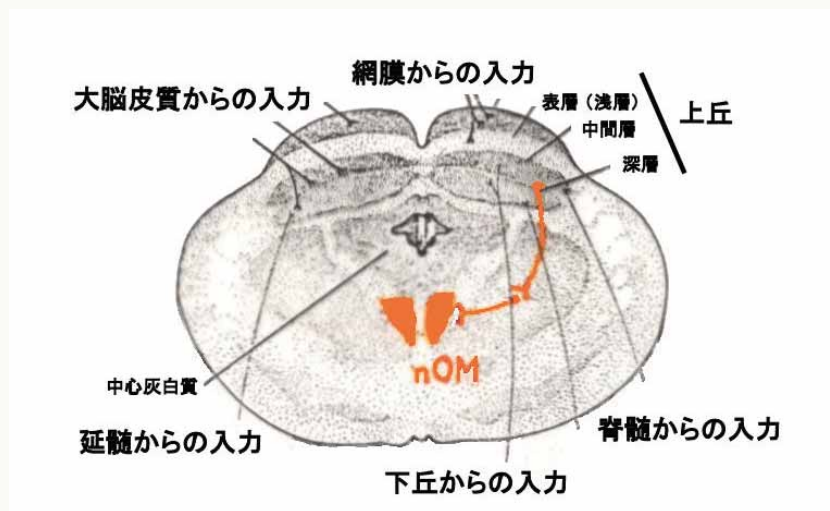


図2 ラット上丘の層状構造および脳内各部位と網膜からの線維の投射。橙色で示した構造は、眼球運動を制御している上丘深層のニューロンから動眼神経核 (nOM) への線維の投射経路。

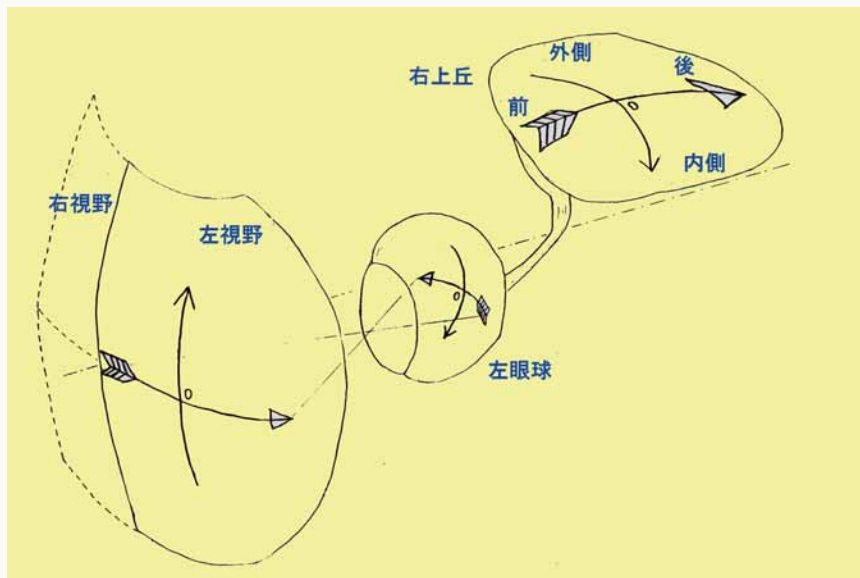


図3 哺乳類の視野の座標軸が、左側の眼球を経て右側の上丘に投射する様子。

く視覚情報の記憶²⁾にも関わっているのであろう (Kinoshita et al., 2002, 2004, 2005)。哺乳類でも、上丘は両生類などの視蓋とよく似た構造と機能を持つが、進化にともない、大腦皮質の視覚野などが対象物体の認識を司るようになった。

なお、上丘や視蓋の深層には、視覚情報に加え、方向についての情報を持ったさまざまな入力があって、対象物を定位し、それに向かって体を動かす行動、すなわち航行の制御に関わっていると考えられる。この時、対象物が記憶され

ている固定された目標であれば、その目標を基準にして自分の位置や移動方向を認知することも可能であろう。前回の「動機づけ」の図1では、感覚系の神経核と運動系の神経核を分けて図示したが、上丘や視蓋の層状構造は、感覚情報を用いて定位し、航行のための運動情報に変換している「移動」の中枢と言ってもいいのではないだろうか。

動機づけ系から視蓋への投射

前回、本能行動を制御する脳内の神経回路が、行動を誘起するためには、その回路を作っている感覚系と運動系が動機付けられている必要がある、と述べた。そして、食物を求めての「移動」にはオレキシンが、繁殖のための「移動」には GnRH（生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン）が関わっていると考えられるとした。このように書いたのは、有力な根拠、すなわちオレキシンニューロンと GnRH ニューロンが脳内のいろいろな領域に加えて、視蓋の深層にも投射しているということが分かっていたためである。しかし、線維の投射があるというだけでなく、感覚系と運動系が活性化されていて、両者の間の情報伝達の効率が高まっていることが確かめられなければ、オレキシンあるいは GnRH が動機づけに関わっているとは言い難い。

この問題については、サケの回遊について筆者と共同研究を進めてくれた伊藤悦朗博士（現・徳島文理大学教授）の研究室の木下雅恵博士が、体外に切り出しスライスしたニジマスの視蓋を標本とし、電気生理学的な方法（図4右）を用いて、視蓋深層のニューロンの視覚刺激に対する興奮性の応答が GnRH によって高まることを確認している（Kinoshita et al., 2007）。実験では、生理食塩水中においた視蓋のスライス標本中の視神経線維の層を電気刺激し、深層のニューロンに生じた電流をパッチ電極法³⁾で記録している。図4左側に並んでいる記録の左列は GnRH を投与する前に視神経刺激によって生じた興奮性の電流、右列は GnRH を投与した時の興奮性電流であるが、右列最上段ではコントロールとして生理食塩水が投与されている。なお、サケ科魚類の脳内にはアミノ酸配列が若干ことなる2種類の GnRH（sGnRH, サケ型と cGnRH-II, ニワトリ II 型）が存在するが、いずれの GnRH も 50 nM（n は nano, 10^{-9} ）という低濃度で、興奮性電流の振幅が倍近くになっている。この結果から、GnRH ニューロンが、視蓋において、感覚情報が運動情報に変換される時の動

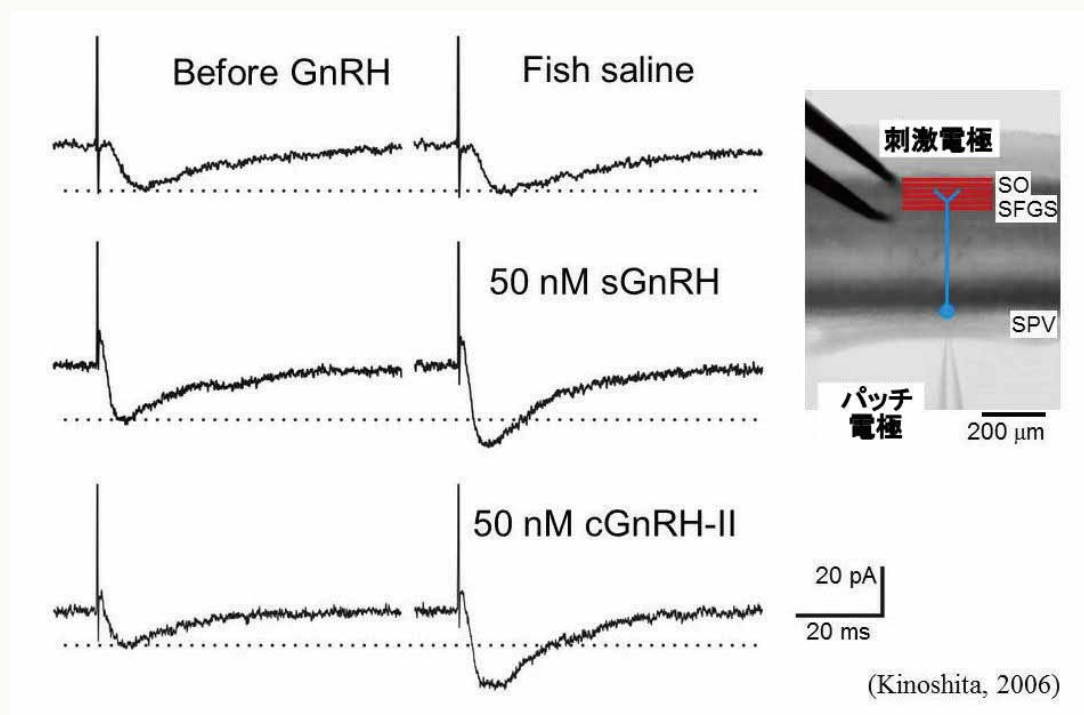


図4 ニジマスの視蓋における GnRH の作用。説明は本文。

機づけに関わっていると言ってもよいだろう。

視蓋からの出力と中枢プログラム

動物が「移動」するために必要な遊泳や歩行のような運動が、脳幹の特定の神経核を電気刺激することによって誘発できるという（佐藤真彦, 1996）。魚類では遊泳中枢、哺乳類では歩行誘発野とも呼ばれているこの領域には、脊髄に線維を送っている司令ニューロンがあって、脊髄の各体節で側枝を出し、遊泳のための筋収縮や四肢の動きを順序正しく駆動するための中枢プログラムを制御している。しかし、視蓋の深層ニューロンから出ている航行のための運動情報が、遊泳中枢や歩行誘発野に直接伝わっているかよく分かっていない。したがって、どのように遊泳中枢や歩行誘発野の司令ニューロンが制御されているかが、ここで問題になる。

視蓋は、脳内のいろいろな領域と線維連絡しているが、ニジマスを用いた実験により、深層ニューロンが投射している部位として、視蓋前野、半円堤、峽核といった中脳の主要なニューロン集団⁴⁾が確認されている（Kinoshita et al., 2006）。これらの領域は、視覚情報、聴覚情報、あるいは側線が感じる水中の

電気的变化や振動などといった情報を受け取っているのです。遊泳中枢や歩行誘発野の司令ニューロンは、視蓋深層のニューロンから、直接、航行のための情報を受け取るのではなく、上に述べたニューロン集団によって処理された情報を受け取っているのかも知れない。

ほとんどの動物の体は左右相称にできており、感覚器官も左右で対になっている。嗅覚や聴覚などを用いて定位し、目標に向かって移動しようとする時には、それがたいへん有利に働く。動物個体は、目標に正対していない時、感知する刺激の強さが、体の左と右で異なることを検出して定位し、目標に向かって航行することができるからである。特定の匂いや音を利用して航行する時には、刺激の強さだけが指標となるので、おそらくその匂いなり音だけを記憶しておくだけでも航行は可能であると思われる。では、視覚を用いて航行する時の記憶はどのようになっているのだろうか。今回、視蓋が「移動」の中枢であろうとは書いたが、視覚情報がどのようにして記憶されているのか、また記憶がどのようにして呼び出され、行動の制御に使われているのか、といったことまでは書けなかった。次回は、最近研究が進んでいるヒトの脳のデータなども踏まえて、この問題に踏み込めれば、と考えている。

註

- 1) 動物が特定の方向に向かって移動する際には、移動する方向を定め、その決定に従って行動するとされている。前者は orientation (定位)、後者は navigation (航行) と呼ばれているが、正確な渡りのためには定位だけでなく、記憶による「移動」の経路の補正が必要となることが多い (レーヴン他, 2007)。
- 2) 現在、記憶が成立する機構は、情報を伝えるためにシナプス前部から放出されるアミノ酸伝達物質のグルタミン酸が、情報を受け取っているシナプス後部の NMDA 型グルタミン酸受容体に結合して起きる一連の変化によって、新しくシナプスが作られることによる、と説明されている (小倉明彦、富永恵子, 2011)。このような機構で記憶が成立する脳内の部位として、海馬や小脳がよく研究されているが、視蓋でも、視神経の終末からグルタミン酸が伝達物質として放出されると、受容する視蓋のニューロンが NMDA 型受容体を介する一連の応答を示す。
- 3) ニューロン細胞膜の表面に、滑らかに研磨したガラス電極の微小な先端を押し当て、細胞

膜を通る電流の変化を記録する方法。

- 4) 視蓋前野は視蓋の前方にある領域、半円堤は哺乳類の聴覚中枢である下丘と相同な視蓋後部の下方にある領域、峡核は視蓋の後方にある領域。

参考文献

レーヴン他著 R/J Biology 翻訳委員会監訳：52 行動生物学、52.2 学習は行動に影響を及ぼす。レーヴン／ジョンソン生物学 [下]、培風館 (2007)

小倉明彦、富永恵子：シリーズ《生命機能》3 記憶の細胞生物学。朝倉書店 (2011)

佐藤真彦：脳・神経と行動。岩波書店 (1996)

Kinoshita, M., Ueda, R., Kojima, S., et al.: Multiple-site optical recording for characterization of functional synaptic organization of the optic tectum of rainbow trout. *Euro J Neurosci* 16: 868-876 (2002)

Kinoshita, M., Hosokawa, T., Urano, A., Ito, E.: Long-term potentiation in the optic tectum of rainbow trout. *Neurosci Letters* 370: 146-150 (2004)

Kinoshita, M., Fukaya, M., Tojima, T., et al.: Retinotectal transmission in the optic tectum of rainbow trout. *J Comp Neurol* 484: 249-259 (2005)

Kinoshita, M., Ito, E., Urano, A., et al.: Periventricular efferent neurons in the optic tectum of rainbow trout. *J Comp Neurol* 499: 546-564 (2006)

Kinoshita, M., Kobayashi, S., Urano, A., Ito, E.: Neuromodulatory effects of gonadotropin-releasing hormone on retinotectal synaptic transmission in the optic tectum of rainbow trout. *Euro J Neurosci* 25: 480-484 (2007)

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。