

本能と煩悩（全 12 回）

第 3 回 無脊椎動物の微小脳

浦野明央（北海道大学名誉教授）

前回、単細胞性の原生動物であるゾウリムシ、あるいはわずか 302 個のニューロンからなる神経系をもつという線虫 (*C. elegans*) といった単純な体制の動物において、摂食行動および性的な生殖行動という本能行動が見られるとともに、それらの間に、どちらかと言えば相反的な関係があることを見てきた。なお、これらの動物では、本能行動の発現に必要な本能的欲求、すなわち動機づけの要因についての研究が見当たらなかったため、紹介しなかったが、小型のミジンコを餌としている刺胞動物のヒドラで、飽食により摂食の抑制が起こることが知られている。一方、ヒドラに餌を与えない絶食時間を長くすると、餌がもつ化学物質（＝グルタミン酸）に対する触手の感度が高まるという（小泉修, 2009）。

ヒドラに限らず、多くの動物で、飽食は摂食を抑制しているが、食物連鎖の上位にいる動物では、空腹感が、餌を探すための索餌行動を開始させる引き金になっていると考えられる。これらの動物でも、生殖行動は、基本的に雄の個体と雌の個体による両性生殖¹⁾であるが、しばしば摂食行動とは相反的である。生態系の上位にいて繁栄しているこれらの動物は、発達した左右相称の神経系と内分泌系をもつ群、すなわち軟体動物、節足動物および脊椎動物であるが、無脊椎動物の頂点に位置する軟体動物および節足動物と脊椎動物では神経系の構造に違いがある（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）。違いの一つは、その大きさで、脳の細胞数が、モデル動物のショウジョウバエでは 10 万（山本大輔, 2012）なのに対し、ヒトの脳（大脳皮質）では 100 億だという（Mizunami et al, 1999）。そこで、哺乳類の巨大な脳（megalobrain）に対し、節足動物の脳を微小脳（microbrain）と呼ぶことが提唱された（Mizunami et al, 1999）。

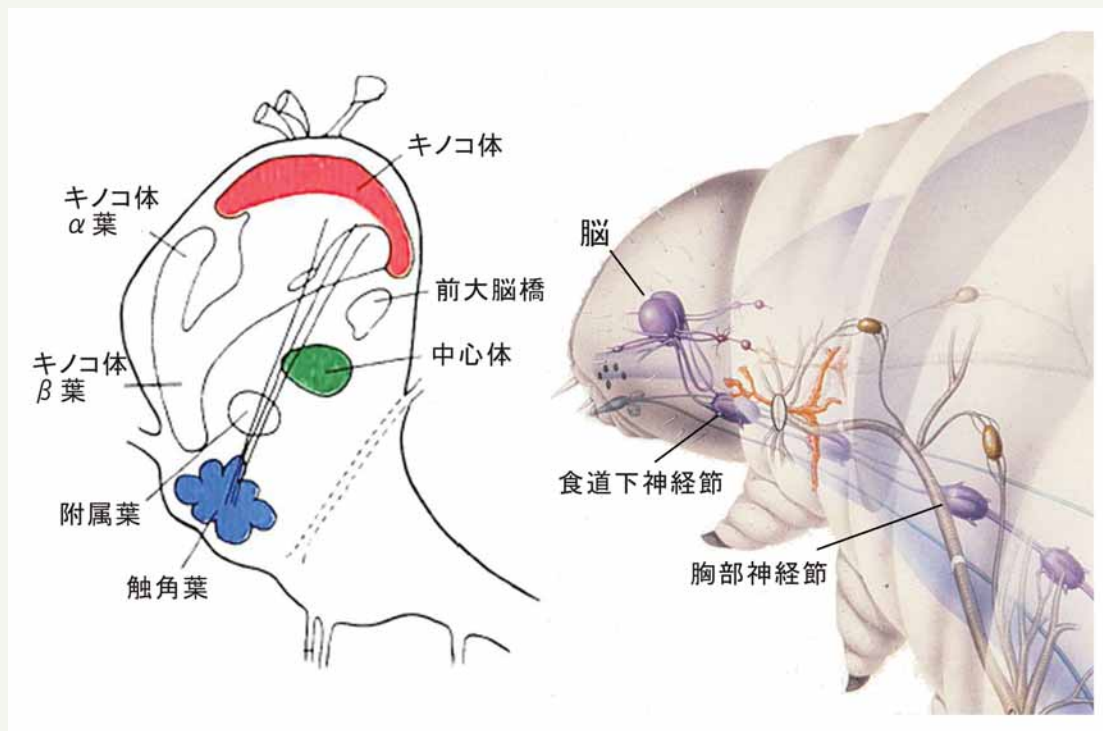


図1 カイコの神経系（右図）および側面から見た昆虫の脳（左図）。脳の図は前大脳の両側にある大きな視葉が除かれている。

無脊椎動物，とくに昆虫，の微小脳

種数や個体数，分布域などから見て，無脊椎動物の中で最も繁栄していると言えるのは，節足動物であり，陸での繁栄に成功したのが昆虫類，海での繁栄に成功したのが甲殻類である。水波 誠（2009）は，この成功をもたらしたのが，小型，軽量，低コストの情報処理装置の傑作である微小脳だという。以下，水波（2009）の総説に沿って，昆虫の微小脳を見ていこう。

微小脳の基本配線： 昆虫の脳（図1）は，おおまかに3つの領域に分けられる。視覚，嗅覚，味覚など，さまざまな感覚情報を処理する**感覚中枢**，運動中枢である胸部神経節に飛翔や歩行を制御する信号を送る**前運動中枢**（前大脳，側腹葉など），および感覚中枢と前運動中枢を結ぶ**連合中枢**（キノコ体など）がそれである（図2）。脳の**感覚中枢**からは胸部神経節の**運動中枢**に直接投射する経路と，前運動中枢を経由する経路があり，さまざまな反射的な行動や本能的な行動を司っている。また，感覚中枢から連合中枢を通して前運動中枢に

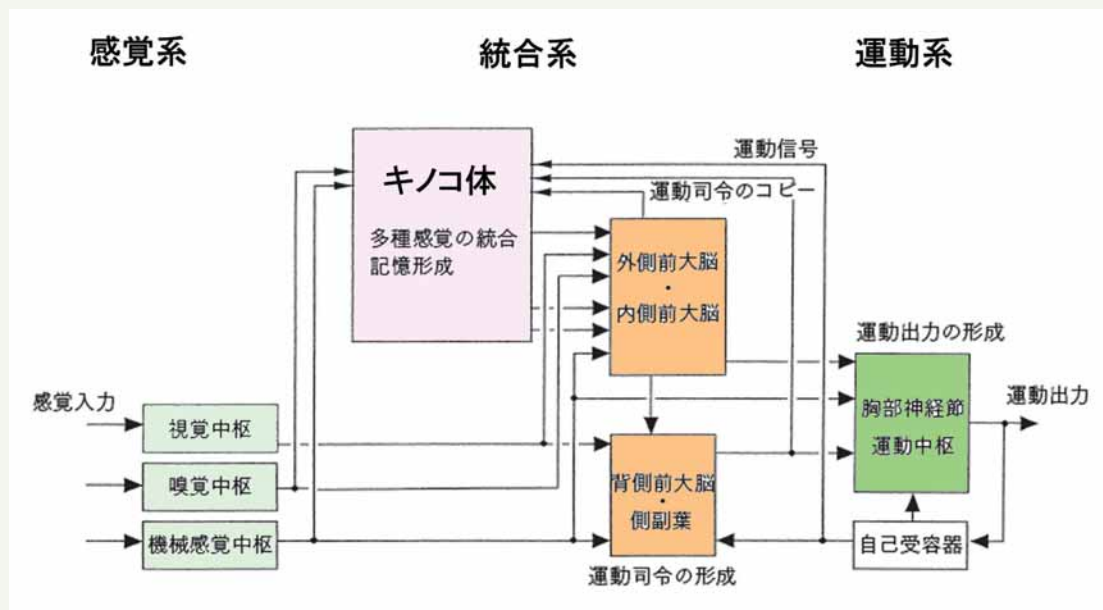


図2 昆虫の微小脳の基本配線. 説明は本文. 水波誠 (2009) を改変.

投射する経路があり、学習による行動の変化などによって直接的な経路の働きを修飾している。

このような脳内の基本配線は、[前回](#)の図2に示した感覚系、運動系、および統合系の関係によく似ている。動物が、刺激を感知して行動を発現するまでの、神経系における情報処理は、旧口動物と新口動物の共通祖先がもっていたものが、進化の歴史の中で保存されてきたものなのかもしれない。昆虫と脊椎動物は、神経系の発生の際に共通の遺伝子群を用いている（[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）が、その共通性が、回路の形成にも反映しているのであろうか。

微小脳と巨大脳： 当然ではあるが、小さくて短命な昆虫と大きくて長命な脊椎動物、とくに哺乳類、との間には共通性だけではなく、繁殖戦略に見られるような大きな違いがある（[表1](#)）。要点は、微小脳では末梢の感覚ニューロンで情報を高度に選別するのに対し、巨大脳では情報をできるだけ脳に集め精密に処理することである。また、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²⁾が機能単位となっている。情報処理系の並列性と階層性についての組み立て方にも違いがあり、巨

比較する項目	微小脳	巨大脳
脳の基本構造	神経節の連鎖	中空脳
ニューロン数	少数	多数
機能単位	単一ニューロン	ニューロン集団
冗長度	低い	高い
感覚系の情報収集	末梢のフィルター	情報を脳に集中
感覚系・運動系の階層性	浅い	深い
視覚系の機能	運動視	形態視
学習能力	最小限	高い
記憶系の機能	定型行動の微調整	柔軟な行動変容による適応
運動司令信号	単一または少数ニューロン	多数のニューロンの司令を加算したベクトル
運動プログラム	少数の定型的プログラム間の切り替え	内部モデルの変容による運動学習

表1 節足動物の微小脳 vs 哺乳類の巨大脳. 水波誠 (2009) より主要な項目を抜粋.

大脳の方が、階層性が深いという。

運動系にも違いがあり、動きの速さが重要な昆虫では、少数のニューロンを使って、生得的に準備されている運動プログラムを素早く読み出すが、巨大脳では多くのニューロンが作り出すベクトルにより、きめ細かい運動制御を行っているという。

微小脳における動機づけ： 昆虫の脳神経系はさまざまな神経ペプチドあるいは神経ホルモンを産生している (日本比較内分泌学会, 2007)。ショウジョウバエでは、それらのうち、インスリン様ペプチドなど幾つかが、摂食行動の動機づけに関わっている可能性がある。また、カイコでは、空腹状態になると、62 アミノ酸残基からなる HemaP というペプチドの血リンパ中の濃度が高まり、食道下神経節中のドーパミン含量が低下する。それによって、摂食行動のための動機づけが起こると報告されている (Nagata et al, 2011)。

一方、クロコオロギでは、雄の性行動の動機づけに生体アミンが関わっている可能性が示されている。クロコオロギの雄の性行動は、求愛発音、交尾、およ

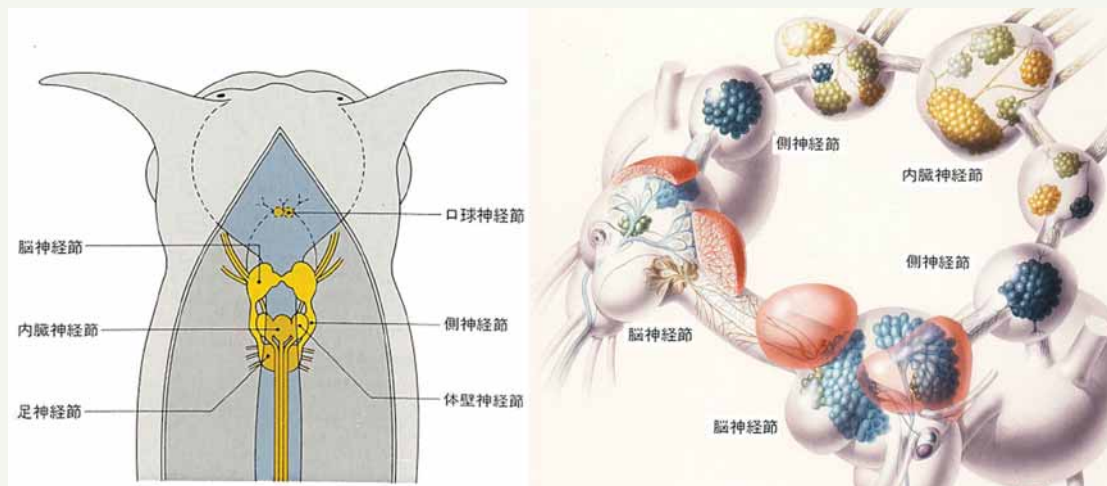


図3 モノアラガイの神経系. 体内における神経系の位置 (左) と消化管を囲むように分布している脳神経節などの集まり (右). 各神経節の表面に描かれているのは, 神経ホルモンを産生している神経分泌ニューロン. 内分泌器官のアトラス (1987) を改変.

び精包準備行動からなるが, オクトパミンが求愛発音行動を促進する神経ホルモンとして, 中胸神経節内で合成され, 体液中に放出される. 一方, セロトニンが抑制性神経ホルモンとして, 脳内で合成され体液中に放出されると考えられる (長尾隆司, 1992). なお, 単独で飼育された孤独相のフタホシコオロギでは, 脳内のドーパミンが, 攻撃性を高めていると考えられる (Iba et al, 1995).

前回, 線虫の本能行動の発現をセロトニンが促進していると言ったが, 無脊椎動物全般において, 本能行動の制御, とくに動機づけに, ホルモンとして働いている生体アミンが関わることを考えておく必要があるであろう.

軟体動物の同定ニューロンと摂食行動

軟体動物・腹足類のアメフラシ (海産) やモノアラガイ (淡水産) の神経系は, 脳神経節, 側神経節, 足神経節, 腹神経節などが連なり, 食道を環状に囲んだ形をしている (図3). それぞれの神経節には数百から数千のニューロンがある. ニューロンの細胞体は神経節の表面直下に並び, 神経突起が内側に走って神経叢を作っている.

ニューロンの細胞体は大型で直径が $500 \mu\text{m}$ になるものまであるので, 実体

顕微鏡で同定することができる。そのため、一つ一つに記号が付され、同定ニューロンとしてその性質や相互関係が明らかにされている。しかも、摂食行動を観察しながら、ニューロンの活動を記録できるので、行動とニューロンの活動を関連づけることができる。また、個々の同定ニューロンを体外に切り出すことができるので、細胞内で起きた特定の遺伝子の発現変動を定量的に解析することができる。行動を遺伝子レベルで理解するのにも欠かせない材料である (Wagatsuma et al, 2005)。

モノアラガイの摂食行動の回路： モノアラガイはアメフラシと同じように草食性で、好みの食物の味を化学刺激として口唇部で受容すると、口を開き歯舌を突き出して食物をつかみ、口球内に引き込んで口を閉じる、という一連のリズミカルな動作を繰り返す。この摂食行動の動作を制御しているのが図4に示した神経回路で、感覚系が受け取った食物についての情報が、並列的に分散処理され、摂食行動のための中枢パターン発生器 (central pattern generator, CPG) 内の運動ニューロン (B1-B10) に伝えられる。その基本構成は、先に示した昆虫の微小脳の基本配線 (図2)、あるいは前回の図2に示した感覚系、運動系および統合系の関係とよく似ていることに注目して欲しい。

なお、アメフラシの摂食行動に関わる系では、モノアラガイの司令ニューロン CBI (図4) に相当する B31/B32 ニューロンが、情報伝達に関わる気体因子の一酸化窒素 (NO)³⁾ を持続的に産生することで、自身とその周辺のニューロンを抑制している。気体である NO は神経組織内を三次元的に拡散するので、それによって、摂食行動の回路の活動が抑制的に調節されていると考えられるという (Miller et al, 2011)。モノアラガイの神経系でも NO が働いているので、図4に示したネットワークでも、同じことが起きている可能性が考えられる。

本稿では、微小脳におけるニューロン間の配線図、すなわち神経回路について話を進めてきた。しかし、本能行動を理解するためには、解剖学的に神経回路を解明するだけでなく、ホルモンなどの情報分子の作用による動機づけも考慮して、より広い意味でニューロンが作っているネットワークを捉えなければいけないのであろう。

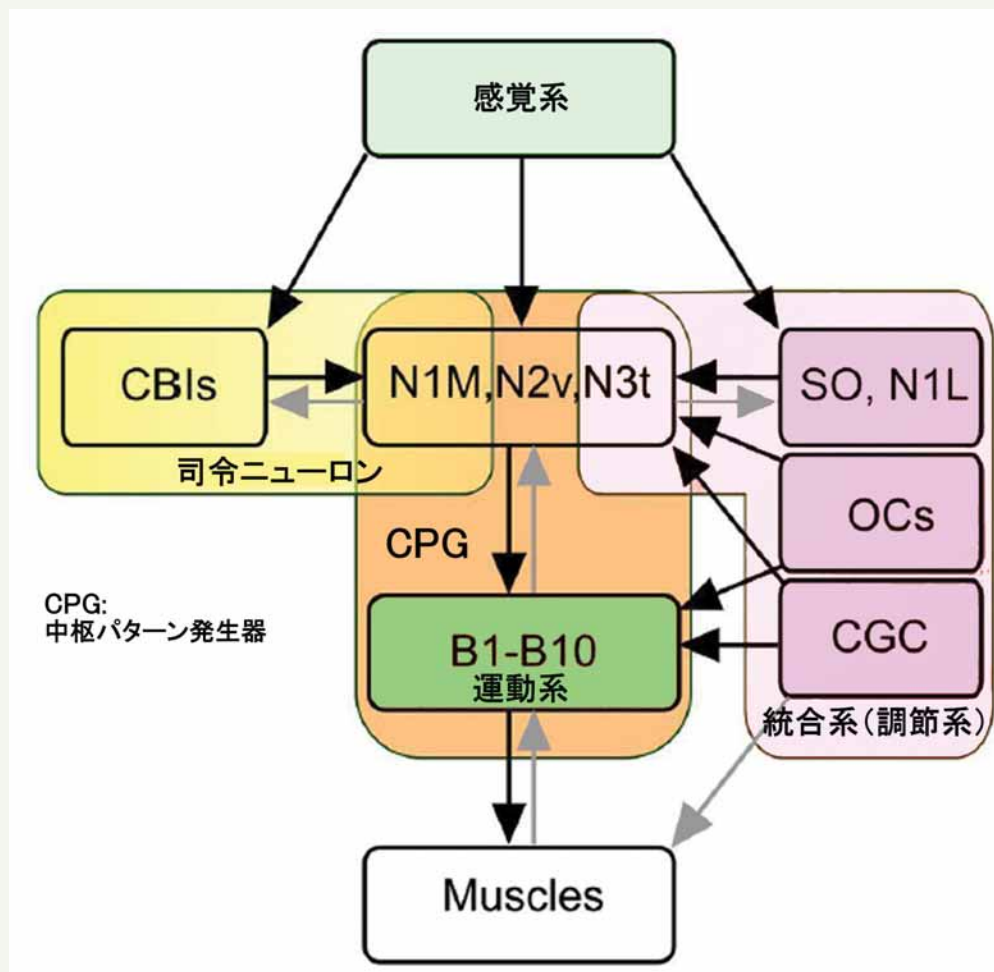


図4 モノアラガイの摂食行動を制御する口球神経節内の基本的な配線。アルファベットと数字で示しているのは、同定ニューロン。説明は本文。

註

- 1) 生物教育用語集（動物学会 / 植物学会 [編], 1998）によれば，両生生殖は，雌雄両性の性的に分化した個体がそれぞれ形成する生殖細胞（配偶子）の合体すなわち受精によって成立する有性生殖の様式，とある．雄と雌，いずれか一方の性だけで行われる有性生殖は単性生殖とよばれる．
- 2) 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．

- 3) NO は、細胞間の情報伝達に関わる気体因子と知られている。ニューロン内では神経型 NO 合成酵素により L- アルギニンから 2 段階の酸化反応を経て合成され、細胞外に放出される。放出された NO は、傍分泌ホルモンとして三次元的に拡散して周辺のニューロンに作用し、可溶性グアニル酸シクラーゼ (GTP から cGMP を合成する) を活性化する。

参考文献

小泉 修：ヒドラの散在神経系とその行動能力。日本比較生理生化学会 [編]：さまざまな神経系をもつ動物たち。共立出版 (2009)

長尾隆司：本能行動の切り換えを調節する神経ホルモン。さきがけ研究 21 「知と構成」研究報告書 (2002)

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)

水波 誠：特集 進化神経行動学—微小脳と巨大脳—自然は多彩な脳を産み出した。科学 6 月号：636-641 (2009)

山本大輔：遺伝子と性行動—性差の生物学。裳華房 (2012)

Benjamin P.R.: Distributed network organization underlying feeding behavior in the mollusk *Lymnaea*. *Neural Systems and Circuits* 2: 4 (2012)

Iba M., Nagao T., Urano A.: Effects of population density on growth, behavior and levels of biogenic amines in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Zool Sci* 12: 69-702 (1995)

Miller N., Saada R., Fishman S., Hurwitz I., Susswein A.J.: Neurons controlling *Aplysia* feeding inhibit themselves by continuous NO production. *PLoS ONE* 6(3): e17779 (2011)

Mizunami M., Yokohari F., Takahata M.: Exploration into the adaptive design of the arthropod

“Microbrain” . Zool Sci 16: 703-709 (1999)

Nagata S., Morooka N., Asaoka K., Nagasawa H.: Identification of a novel hemolymph peptide that modulates silkworm feeding motivation. J Biol Chem 286: 7161-7170 (2011)

Wagatsuma A., Sadamoto H., Kitahashi T., Lukowiak K., Urano A., Ito E.: Determination of the exact copy numbers of particular mRNAs in a single cell by quantitative real-time RT-PCR. J Exp Biol 208: 2389-2398 (2005)

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。