

特集 進化神経行動学

微小脳と巨大脳

——自然は多彩な脳を生み出した

水波 誠

みずなみ まこと (北海道大学大学院先端生命科学研究院)
e-mail: mizunami@sci.hokudai.ac.jp

自然が生み出した多彩な脳のなかでも、最も興味深いものの1つが昆虫の小さな脳である。昆虫の脳は 1 mm^3 にも満たないが、そこにはぎわめて精妙な仕組みがぎっしり詰まっており、昆虫の機敏な行動を制御し、その驚異的な繁栄を実現している。昆虫の微小脳を哺乳類の巨大な脳と対比し、両者に共通する一般原理とそれぞれの脳のユニークな特徴を浮き彫りにする試みについて解説し、進化神経行動学への誘いとしてい。

* *

西洋における伝統的な自然観に、「万物の霊長」たるヒトを「存在の連鎖(進化の階梯)」の頂点におくという考えがあった。ダーウィンの進化論の普及とともに、この人間中心的な自然観は否定され、進化とは何かに向かって一方向に進むようなものではないとの理解が深まった。さまざまな系統の生物において、さまざまな環境への適応により多様な生物が生まれ、ヒトはそのうちの1種と位置づけられる。しかし脳の進化についての考察においては、この伝統的な考えは払拭されていない。ヒト以外の動物の脳は、ヒトの脳の進化に至るまでの原始的段階を表すものとみなし、ヒトの脳を「脳の進化の階梯」の頂点におく考えは、脳研究者の間でさえ根強い。ヒトの脳が自然が生

み出した最高傑作であることに疑いの余地はないが、他の多くの傑作の存在にも目を向けなければ、自然が生んだ圧倒的な豊かさを見逃してしまう。

脳の起源

動物の神経系は、外界から受容した感覚情報を処理し、行動に結びつけるために進化した器官である。1個の細胞からなる生物(原生動物)にも感覚や行動の機能は備わっているが、多細胞動物の進化とともに、情報の受容や運動の制御に特化したニューロン(神経細胞)や、ニューロンどうしが連絡しあう神経系(神経網)が出現してきた。ヒドラ(刺胞動物)の散在神経系がその好例である(図1)。さらに感覚ニューロンと筋細胞を支配する運動ニューロンを結びつける介在ニューロンや、介在ニューロンが密集し情報の統合機能を果たす中枢神経系が出現した。中枢神経系のうち、感覚器官が集中する体の前端部に発達したのが脳(頭部神経節)である。脳を初めてもつに至った動物は、プラナリア(扁形動物)のような左右相称動物であった。古代の左右相称動物から、棘皮動物や脊椎動物に至る旧口動物[†]([†]は用語解説参照。以下同)の系統と、節足動物、軟体動物などに至る新

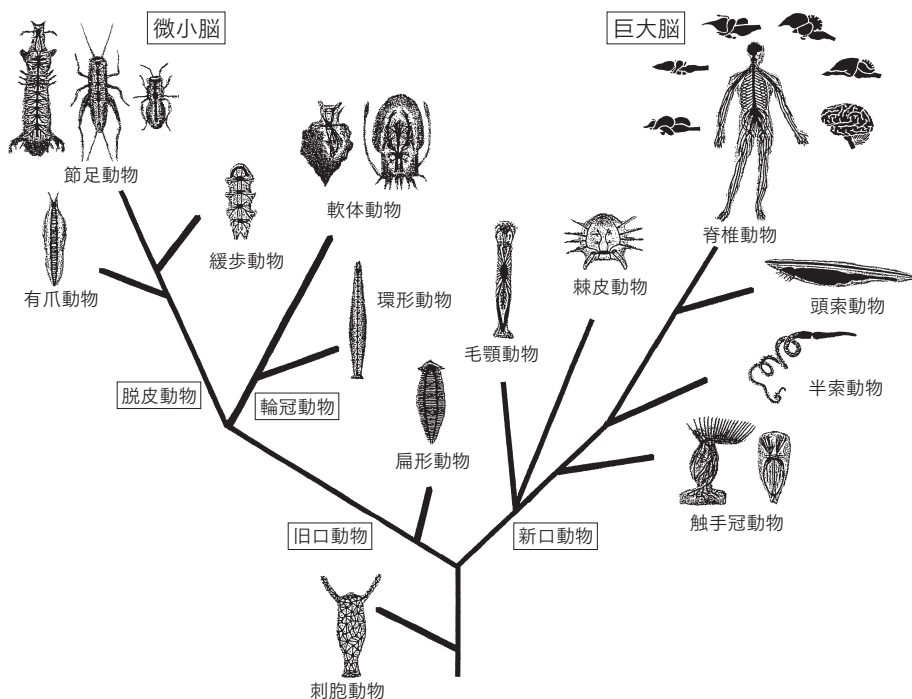


図1—動物の系統樹と脳の進化. 文献(4)を改変.

口動物[†]の系統が分岐した。

3つの系統の動物群とその脳の進化

新口動物の系統から、魚類、両生類、爬虫類が生まれた。それらの動物の脳には、本特集でも解説されているように、それぞれの生息環境や生き方に合わせた実に精妙な機能の発達が見られる。それらの脳は、自然が試みた壮大な実験をうかがい知るためのまたとない好例であり、単に哺乳類の脳に至るまでの進化史の1コマとしてのみ捉えるにはあまりにも惜しい。やがてこの系統から哺乳類と鳥類が生まれた。哺乳類は大きく発達した精巧な脳を発達させ、ついにはヒトの巨大な脳を生み出した。ヒトの脳は、その容積が1000 cc (100万 mm³)を超え、1000億個ものニューロンからなる。一方、鳥類が哺乳類とは異なる独自のデザインの脳を進化させてきたことが、本特集で伊澤により解説されている。

一方、旧口動物の系統は、軟体動物や環形動物などを含めた輪冠動物の系統と、節足動物や線形動物(線虫)などを含めた脱皮動物の系統の2つ

に大別される⁽¹⁾。輪冠動物の系統は、脳とも言えないほどのごく単純なものからよく発達した大型のものまで実に多彩な脳を生み出したが、なかでも特筆すべきなのがタコやイカなどの頭足類の精妙で複雑な脳である。タコやイカは無脊椎動物のなかでは大きな体サイズに恵まれ、その脳も大きく数百 mm³もの容積を誇り、約1億個ものニューロンからなる。これは小型哺乳類の脳にもほぼ匹敵する大きさである。タコやイカは、その生息環境でのライバルである魚類をしのぐ知能をもつ可能性が高いが、実のところはよくわかっていない。一方、陸に上がったナメクジなどの軟体動物では、一般にその脳は小さい。しかし嗅覚処理系の高度な発達など、陸上環境に合わせた独自の進化がみられる⁽¹⁾。

脱皮動物の系統は一般に小さな動物が多く、その脳も小さい。最も発達した脳をもつ節足動物においても、その脳の容積は1 mm³程度かそれ以下であり、構成するニューロンも数十万個にすぎない。それでは節足動物の小さな脳は、脊椎動物の大きな脳と比べると、取るに足りないものなのだろうか？

昆虫の微小脳

節足動物の中で、陸での繁栄に最も成功したのが昆虫類、海での繁栄に最も成功したのがエビ、カニなどの甲殻類である。両者をあわせるとすべての動物種の3/4を占める。昆虫類と甲殻類の脳には共通点と相違点があり⁽²⁾、その進化的な理解は興味深い研究課題であるが(キノコ体の用語解説を参照)、本稿では昆虫に話を絞る。

昆虫の種数は100万種にも及び、全動物種の2/3を占める。昆虫は、種数や個体数からいえば、地球上で最も繁栄している動物群である。この昆虫の繁栄は、鋭い感覚能力、素早い飛翔能力、機敏な行動能力などに支えられているが、それを実現しているのがきわめて精妙なその脳の働きである⁽³⁾。

昆虫の脳を構成するニューロンは少ないので、ヒトの脳をスーパーコンピュータにたとえると、その性能(情報処理能力)ははるかに劣る昆虫の脳は、せいぜいノートパソコン程度にすぎないだろう。しかし、コンピュータの売れ行きは、性能だけで決まるのだろうか？ 性能はスーパーコンピュータにはるかに劣るが価格が安く小さくて使い勝手のよいノートパソコンが、市場という生存競争の現場では圧倒的な勝利者である。そうすると、昆虫の脳は、陸上生態系という生存競争の現場で

は圧倒的な成功をおさめているとの見方が成り立つ。そこで私は、昆虫を代表とする高等無脊椎動物の脳を「微小脳」と呼び、哺乳類の脳「巨大脳」と対比して捉えることを提案した⁽⁴⁾。微小脳は、自然が生み出した小型、軽量、低コストの情報処理装置の傑作ではないかと提案したのである。

微小脳の基本配線

図2は、微小脳の基本配線を明らかにする目的で、ゴキブリの脳の神経配線について調べた結果をまとめたものである⁽⁵⁾。昆虫の脳の領域を大まかに3つに分けると、視覚、嗅覚などさまざまな感覚情報を処理する感覚中枢、胸部神経節に下降性のニューロンを送り、飛翔や歩行を司る運動中枢の働きを制御する前運動中枢(外側前大脳、内側前大脳、背側前大脳、側副葉など)、そして感覚中枢と前運動中枢を結ぶキノコ体[†]などの連合中枢に分けられる。脳の感覚中枢から胸部神経節の運動中枢に至る経路に着目すると、まず感覚中枢からは運動中枢に直接投射する経路があり、また前運動中枢を経由して運動中枢に投射する多数の経路がある。これらはさまざまな反射的な行動や本能的行動を担う。一方、感覚中枢からは、キノコ体などの連合中枢を通して、前運動中枢の一部に投射する経路があり、直接的な経路の働きを

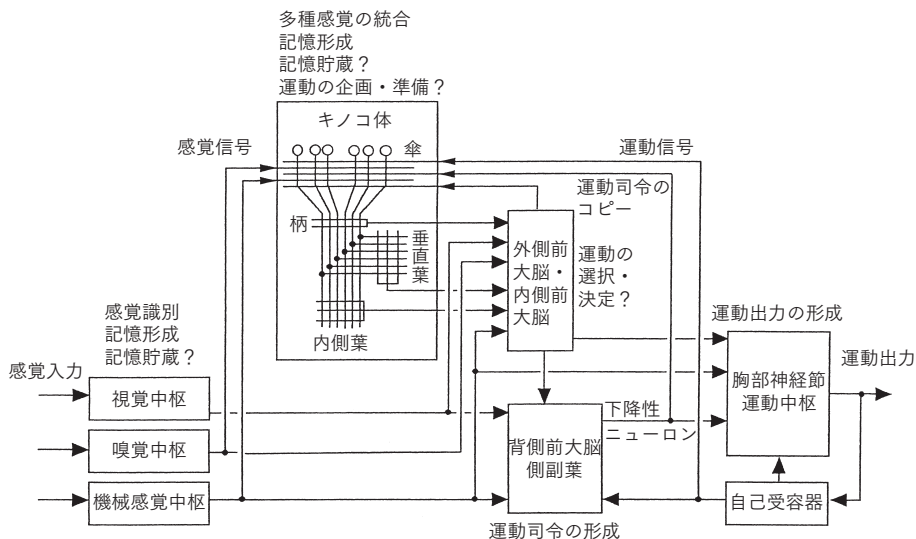


図2—昆虫の脳における主要な信号の流れを仮説的に示した模式図。文献(5)を改変。

修飾している。この経路は学習による行動変化を担う。このような並列的かつ重層的な昆虫の脳の回路構築は、哺乳類を含む脊椎動物の脳の感覚運動経路の基本構築と驚くほど似ている^{*1(6)}。昆虫の脳と脊椎動物の脳の基本設計の共通性はおそらく収斂進化によってもたらされたのであろう。

微小脳と巨大脳の共通起源

一方、脊椎動物と昆虫の脳にみられる共通性には、共通の起源に由来するものもある⁽⁷⁾。動物の発生では、初期胚の段階で働く遺伝子により、どの部分が将来背側になりどの部分が腹側になるかが決められる。脊椎動物の中樞神経系は背側にあり、節足動物の中樞神経系は腹側にあるので、それらの中樞神経系は別々の起源をもち、独立に進化してきたと考えられてきた。しかし、1990年代になって、脊椎動物の神経系が走る背側を決定する遺伝子と、昆虫の神経系が走る腹側を決定する遺伝子には互換性があることが示された。ツメガエルの背側を決定する遺伝子がショウジョウバエの初期胚の背側で働くようにすると、ハエの背側に神経系が生じ、ハエの腹側を決定する遺伝子がツメガエルの初期胚の腹側で働くようにすると、ツメガエルの腹側に神経系が生じたのである。昆虫は、脊椎動物が背腹を逆さにして歩いていると考えればよいのである。

昆虫と脊椎動物の中樞神経系の形成にも同一の遺伝子群が使用されている。ショウジョウバエとマウスの脳の形成に関わる共通の遺伝子もいくつか見つかっている。いま脳の特定の部分の構造が正しく形成されないマウスの受精卵に、対応するハエの遺伝子を入れると、正常な脳が形成される。これは無脊椎動物と脊椎動物が進化の途上で分岐する前の共通の祖先動物において、すでに中樞神

経系の形成のための基本的プランが確立されていた可能性を示している。昆虫の脳と脊椎動物の脳は、どうやら、その基本的な部分は、共通の祖先から引きついだものらしい。

微小脳と巨大脳を比べる

ここまで昆虫と哺乳類の脳の共通性について議論したが、両者の性能を比べると顕著な違いが目立つ。進化の観点からは、それらの違いはどのように理解できるだろうか。私は、哺乳類と昆虫では生存のために必要とされる行動能力に違いがあることに着目した⁽⁴⁾。ピアンカは、表1のように、生物の繁殖戦略にはr戦略とK戦略という対照的な方式がありうることを指摘し、小さくて短命な動物では前者が、大きくて長命の動物では後者が進化しやすいと論じた⁽⁸⁾。私はこの考えを採用し、同じ陸生動物でも、大きくて寿命が長い哺乳類と小さくて短命の昆虫では、要求される行動能力に違いがあると考え、昆虫を典型とするr戦略者の生き方に適合した脳を微小脳、哺乳類を典型とするK戦略者の生き方にふさわしい脳を巨大脳と呼ぶことを提案した⁽⁴⁾。

表2は昆虫の微小脳と哺乳類の巨大脳の違いについて仮説的にまとめたものである⁽⁹⁾。すでに他で詳しく解説したので⁽³⁾、本稿では要点のみを述べる。まず、ニューロン数の少ない微小脳では、末梢の感覚ニューロンの段階で取捨選択した情報だけを脳に伝達する。これに対してニューロン数の多い巨大脳では、末梢の情報はできるだけ脳に集中し、集まった膨大な情報を精密に処理できる。また、微小脳の場合は、単一のニューロンが情報処理上の1つの単位(機能単位)として働くことが多い。一方、哺乳類の脳では、多数のニューロンからなる集団が機能単位となっている。この機能単位の相違は、処理内容の精密さや処理速度の差に反映される。次に、情報処理系の組み立て方(システム)を比べると、微小脳においても巨大脳においても、その情報処理は、並列性と階層性を併せもつが、巨大脳では階層が非常に深く、微小

*1 たとえばマククリーン⁽⁵⁾は、哺乳類の脳では、反射行動のための脳領域(脳幹)、本能行動のための脳領域(大脳辺縁系)、認知・思考のための脳領域(大脳新皮質)の3つの領域が重層的にかさね合わされていることを指摘した⁽⁶⁾。哺乳類の脳の働きが3つの領域の「三位一体」の働きにより実現していると捉えると、昆虫の脳の基本配線との本質的な類似性が読み取れる。

表1——生活史戦略におけるr戦略者とK戦略者。文献(8)を改変。

	r戦略者	K戦略者
気候	変化に富む, 不規則に変化	安定, 規則的に変化
生存曲線	初期死亡が高い	初期死亡が低い
種内・種間競争	変化に富む, しばしばおだやか	通常厳しい
体サイズ	小さな体	大きな体
成長	早い発育	ゆっくりした発育
繁殖	1回繁殖, 子の数多い	多回繁殖, 子の数少ない
生存期間	短命(1年以下が多い)	長命(1年以上が多い)
資源利用	スペシャリスト	ジェネラリスト

表2——微小脳と巨大脳の比較。文献(9)を改変。

項目		微小脳	巨大脳
動物	代表的動物 種の多様性 大きさ 寿命 生活史戦略	節足動物門 ~100万種 小型(~mm, cm) 短命(~月, 年) r戦略者	脊椎動物亜門哺乳綱 ~5万種 大型(~m) 長命(~10年) K戦略者
総論	脳の基本構造 ニューロン数 冗長度 情報収集 機能単位 情報処理の特質 感覚系・運動系の階層性	神経節の連鎖 少数(~10 ⁶) 低い 末梢で高度に選別 単一ニューロン 速さ重視, 経済性重視 非柔軟性容認 浅い	管状構造 多数(~10 ¹²) 高い 多くの情報を脳に集中 ニューロン集団 精密さ重視, 柔軟性重視 低効率容認, 遅さ容認 深い
感覚系	感覚系の機能 視覚系の機能 形態視の性質	少数フィルタによる特徴抽出 運動視の重視 大きいものを見る	外界地図の作成 形態視の重視 小さいものを見る
記憶系	学習能力の必要性 機能的役割 情報の貯蔵	最小限あればよい(短命のため) 定型行動の微調整 感覚-運動経路の特定のシナプスの変容?	高いほどよい(長命のため) 柔軟な行動変容による環境適応 大容量記憶回路への収容
運動系	制御系の性質 運動司令信号 運動プログラムの適応的 変容	軽い体を速く動かす 単一または少数ニューロンによる司令 少数の定型的運動プログラム間の切り替え	重い体を精密に動かす 多数のニューロンの司令を加算したベクトル 内部モデルの変容による運動学習

脳では階層が浅い。これらはすべて、情報処理の「素早さ」で勝負するか、「精密さ」で勝負するかの違いといえる。

感覚系ではどうだろうか。昆虫の微小脳では、視覚や聴覚などの感覚器によって捉えた情報は、末梢の感覚フィルターによって生物学的な意義に富む少数の情報だけが抽出され、脳に伝達される傾向が強い。一方、哺乳類の脳では、感覚情報は末梢ではあまり加工を受けずそのまま大脳皮質の感覚野に投射され、視覚や聴覚に関する空間的イメージは外界地図として再現される。また微小脳の視覚系においては、像の形を見分ける形態視よりも、外敵や餌の接近についての情報をもたらす運動視が重視される。これに対して、哺乳類の視

覚系は細胞数をはるかに多いので、像の細かな特徴を捉える優れたパターン識別能を示す。

記憶系の特性にも違いがある。昆虫でも哺乳類でも、行動のどの要素が学習によって変わりやすく、どの要素は変わりにくいかは、遺伝的に決められている。しかし、哺乳類では、経験によって変わりうる要素の割合が高いのに対し、昆虫では遺伝的に決められている要素の割合が高い。また哺乳類の脳では、側頭葉や小脳などの大容量の記憶回路が存在し、無限ともいえる量の記憶を貯蔵できる。これに対して昆虫の微小脳の記憶系は、容量に限界があるようである。

運動系でも、昆虫と哺乳類の脳には、明瞭な違いが認められる。動きの速さで勝負する小さな昆

虫では、少数のニューロンによる運動指令を使って、生得的に準備された運動プログラムを読み出し、すばやく筋肉に命令を下す。動きの精密さで勝負する哺乳類では、多くのニューロンがつくり出す「ベクトル」によりきめ細かな運動制御を実現する。

* *

このように、昆虫の脳と哺乳類の脳の違いを対比的に捉えることで、昆虫の脳の特徴が浮き彫りになってくるし、ひるがえって哺乳類の脳の特徴も明らかになる。昆虫の脳は哺乳類の脳のミニチュア版ではなく、哺乳類の脳とは異なる生き方を支えるために最適化設計された、「もうひとつの」情報処理装置なのである。

本稿では、昆虫の脳のみを取り上げたが、動物の脳は多種多様であり、そこにはわれわれには想像もつかない未知の情報処理の仕組みが隠されているに違いない。今後、さまざまな実験技術をも

つ若い研究者がこの分野に参入し、数億年の自然選択によって生み出された情報処理装置についての理解が深まることを願ってやまない。私たち人類が自然の宝箱から学べることは多いはずである。なお、無脊椎動物のさまざまな脳の画像を、ホームページ「無脊椎動物脳プラットフォーム」⁽¹⁰⁾に掲載しているので参照されたい。

文献

- (1) 阿形清和・小泉修編: 神経系の多様性——その起源と進化, 培風館(2007)
- (2) N. J. Strausfeld: *Brain Behav. Evol.*, **52**, 186(1998)
- (3) 水波誠: 昆虫——驚異の微小脳, 中公新書(2006)
- (4) M. Mizunami et al.: *Zool. Sci.*, **185**, 323(1999)
- (5) R. Okada et al.: *J. Comp. Neurol.*, **458**, 158(2003)
- (6) ポール・D. マククリーン著, 法橋登編訳: 三つの脳の進化, 工作舎(1994)
- (7) 丹羽尚・他: 科学, **72**, 315(2002)
- (8) E. R. Pianka: *Amer. Natur.*, **104**, 592(1970)
- (9) M. Mizunami et al.: *Zool. Sci.*, **21**, 1141(2004)
- (10) 無脊椎動物脳ギャラリー: <http://platform.invbrain.neuroinf.jp/>

【用語解説】

旧口動物と新口動物 動物の胚発生では、1個の細胞である受精卵が分裂を繰り返し、細胞の塊となる。やがて、表面からの細胞の陥没が進み、陥没部が表面に突き抜けて、細胞塊は1本の管となる。この管の内側が消化管になる。最初に陥没した側が口になる動物を旧口動物、突き抜けた側が口になる動物を新口動物という。

キノコ体 節足動物などの脳でみられるキノコを連想させる形をした中枢。一次嗅覚中枢(触角葉)からの神経投射をうける2次嗅覚中枢であるが、昆虫では多種の感覚の連合中枢として働き、脊椎

動物の終脳(大脳)の働きを連想させる。キノコ体の進化史には謎が多い。たとえば、節足動物とは系統的に遠いと考えられている環形動物(ミミズなど)の脳にも類似の形態の中枢が見られるが、それらは独立に進化したものだろうか? また、昆虫類は陸生の甲殻類から進化したと考えられているが、甲殻類の脳にはキノコ体に対応する中枢は認められない。一方、節足動物のなかでも系統的に古い、剣尾類(カブトガニ)、クモ形類などの脳は立派なキノコ体を備えている。節足動物の進化史において、キノコ体はいったん消失し、のちに復活したのだろうか?