

本能行動の切り換えを調節する神経ホルモン

長尾 隆司

■研究のねらい われわれ人間を含め動物は、行動によって環境の変化に対応している。しかし、自分をとりまく環境が同じであっても必ず同じ行動をとる訳ではない。では、どのようにしてある特定の行動が現れるのだろうか。外界の刺激が行動を引き起こすためには、行動の基盤である神経系がある特定の状態になっている必要があり、そのことを動機づけという。ホルモンは、体内の状態、中でも神経系をとりまく環境を調節することにより、動機づけや行動の切り換えに深く関わっている。動機づけのしくみを明らかにするためには、神経系がホルモンによってどのように調節されているかを明らかにする必要がある。

本研究では、脊椎動物に比べて神経系が単純な昆虫を材料として、定型的な行動とされている本能行動に的を絞り、神経ホルモンによる動機づけ調節のしくみを明らかにすることを目指した。

■研究の成果 性行動や闘争行動などの本能行動で見られる行動パターンは、動物が生まれつき持っているものが多く、一定の環境条件のもとで、一定の刺激を受けると動物は決まりきった反応を示す。これを定型的行動 (fixed action pattern) と呼んでおり個体による違いはほとんど見られない。定型的行動を引き起こす原因となる動物の形、色、音、匂い、さらには行動といった特性をリリーサ (releaser) という。リリーサは遺伝的に定まった、種に固有のものである。しかし、リリーサがあれば動物は機械じかけのように同じ行動を起こすかといえそうではない。われわれがその時の気分によってある行動を起こすか否かの選択を行っているのと同じように、動物は同一の環境におかれ、同一の刺激にさらされたとしても、いつも同じ行動を示すとは限らない。動物も人間と同じように、自分をとりまく環境が同じであっても必ず同じ行動をとる訳ではなく、そのときの自分のからだの内部状態によって示す行動も変化させている。

1. 神経ホルモンによる性行動発現の調節のしくみ

クロコオロギの雄の性行動は、求愛発音、交尾、そして交尾後に次の交尾のための精包 (精子の詰まった玉) を生殖口に準備する精包準備行動の3つの主要な要素から成っている (図1)。雄は、精包準備行動を行ってから1時間たたないと求愛発音を行わない。つまり、求愛発音の動機づけのためには、精包準備行動から1時間経過することが必要である。行動実験や、体液や中枢の抽出物の注入実験などから、この動機づけには、神経系だけでなく神経ホルモンによる液性調節が関与していることがわかった。さらに、各種薬物の微量注入や、動機づけ調節に有効な体液や中枢の分画の推定分子量から、生体アミンが神経ホルモンの最も有力な候補物質と考えられるようになった。

体液や中枢内の極微量の生体アミンを定量するのは技術的に困難なため、行動と生体アミンの作用を直接結びつける研究は極めて少ない。この困難を克服するため、逆相高速液体クロマトグラフィーと電気化学検出法を組み合わせ (HPLC-ECD 法)、分析条件の最適化を図った結果、主要な生体アミンとその前駆物質、代謝産物を同時にしかも高感度で分析

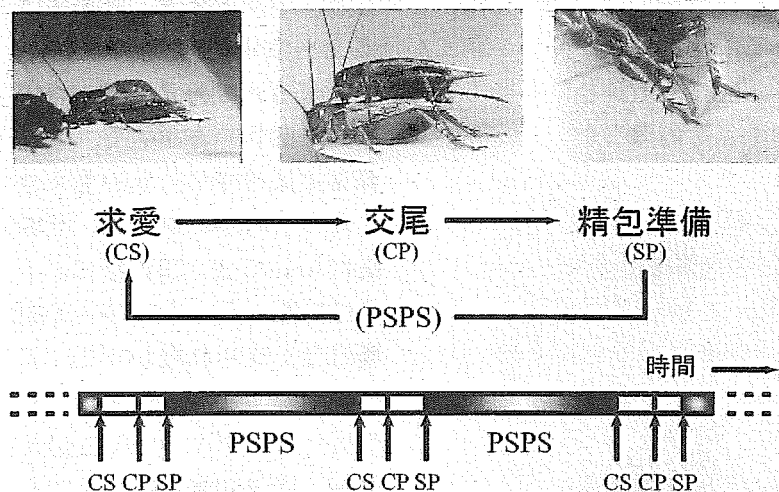


図1 クロコオロギの雄の性行動のシーケンス

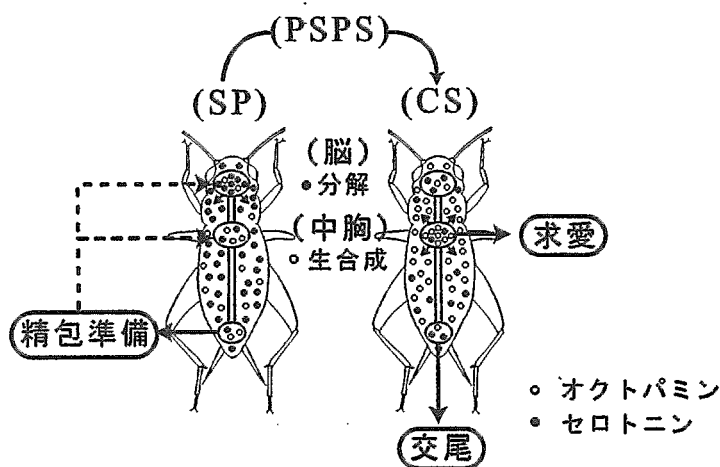


図2 雄の性行動を調節する神経系と生体アミンの関係

として中胸神経節内で合成され体液中に放出されており、セロトニンは、抑制する神経ホルモンとして脳内で合成され体液中に放出されていると考えられる (図2)。

2. クロコオロギの闘争行動の解析

クロコオロギの雄は、他の雄と出会うと、必ずと言っていいほど闘争行動を行う。勝敗は、お互いの攻撃性の高さに依存する。攻撃性はその時のコオロギの内部状態によって様々に変化する。勝ち続けていた雄が急におとなしくなったり、負け続けていた雄が交尾を経

できる系の開発に成功した。この系を用いることにより、いろいろな動機づけの状態にあるコオロギの中枢や体液中の生体アミンの濃度分布が精密に測定できるようになった。その結果、コオロギの中枢内には、オクトパミン、ドーパミン、セロトニンが、主要な生体アミンとして存在していることがわかった。そして、求愛発音時には、中胸神経節と体液中でオクトパミンが増加し、セロトニンは、脳と体液中で減少していた。一方、精包準備時には、逆の現象が見られた。

このことから、オクトパミンは、求愛発音行動の発現を促進する神経ホルモン

験した途端、勝ち続けるようになったりする。このように、攻撃性には個体差があり、またその個体の状態によって大きく変化するので、飼育条件や環境を様々に変化させた場合の闘争行動を解析し、攻撃性を定量化する指標を見つけた。

飼育条件を、集団と単独隔離の2つに分けたところ、隔離飼育は集団飼育に比べて発育が早くしかも体重の重い個体が現れた(図3)。

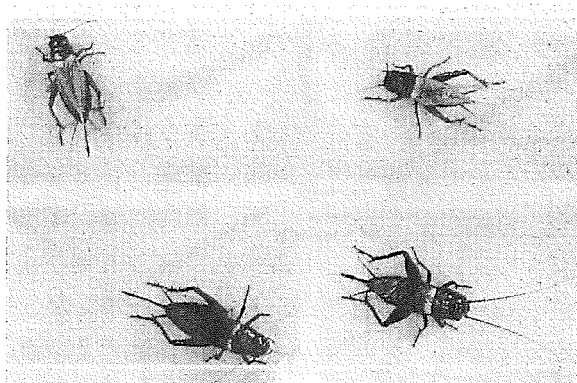


図3 生育環境が発育におよぼす影響
 集団飼育コオロギ(上)とインター
 ネットコオロギ(下)。左が雄、右が雌

るが、平均体重は、隔離個体の60-70%程度となった。羽化に至るまでの日数についても隔離個体の方が短く、過密個体に比べて早くしかも大きく育つことがわかった。行動面については、飼育密度による性行動のシーケンスへの影響は全く見られなかった。また精包準備から求愛発音に至るまでの時間についても過密個体、過疎個体間に大きな変化は見られず、性行動の動機づけには環境からの影響をほとんど受けない生得的なシステムが関わっていると考えられる。

闘争行動における勝敗の結果は、哺乳動物で一般的に見られる傾向、すなわち、体重の重い個体のほうが勝つ傾向が集団飼育、隔離飼育のいずれのグループ間においても見られた。闘争の内容については、接触の少ないディスプレイ中心のものと、激しい接触をとめない戦闘に至る場合に分かれた。集団飼育の場合は、短時間で終わる穏やかな闘争が多いのに対し、隔離飼育の場合は、集団飼育では見られない激しい攻撃性を長く保持する個体が多く現れた(図4)。

また、隔離飼育個体は、集団飼育個体に比べて明らかに活動性も高かった。透明な飼育ケースで隔離飼育した”インターネットコオロギ”は集団で飼育されたコオロギに比べて異常なまでの凶暴性を示した。

彼らの攻撃性は、隔離の時期よりはむしろ幼虫期の隔離の期間に強い相関を示すように思われる。さらに、完全な遮光状態で飼育した遮光コオロギも高い攻撃性

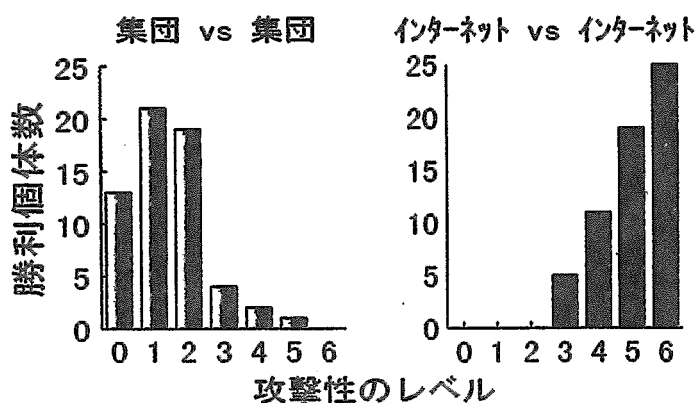


図4 生育環境が攻撃性におよぼす影響

を示すが、”インターネットコオロギ”ほどの凶暴性を示す割合は少なかった。このことから、攻撃性は単に隔離による感覚系の遮断の程度に依存するだけではなく、感覚入力に対する個体の反応の不整合性が大きく、その個体のストレスの原因となり攻撃性に反映するものと考えられる。

3. 性行動と闘争行動の選択のメカニズムの解明に向けて

雄コオロギにとって、雌の存在は、性行動へのリリーサであるが、雄が性行動に動機づけられるためには、神経ホルモンが中枢内で特定の濃度で分布している必要がある。この条件が満たされているときにリリーサからの刺激が入って初めて性行動が発現する。リリーサからの情報は、性行動を制御する神経回路に送られるとともに、ホルモン系にも作用する。神経回路は、これらホルモン系による調節を受ける。さらに、性行動の各要素の行動出力にともなう遠心性コピーがホルモン系に作用して新たなホルモンの生合成と代謝を活性化する（図5）。このような神経系とホルモン系の相互作用によって、コオロギの雄の性行動が制御されていると考えられる。性行動に関与するこれらの神経ホルモンはほとんど同定することができた。闘争行動についても、これまでの行動学的な解析と神経生化学的な分析の結果より、性行動と同様の制御系が関与していると考えられる。すなわち、雄にとって、他の雄の存在がリリーサとして働き、その情報は、闘争行動を制御する中枢内の神経回路に送られるとともにホルモン系に作用する。そして、神経回路は、ホルモン系による調節を受ける（図5）。

それでは、これら2つの行動の選択はどのようにして行われているのだろうか。性行動と闘争行動を制御する各神経回路は、お互いに抑制しあうが、その抑制の程度は、中枢内の神経ホルモンによる局所的な調節を受けていると考えられる。したがって、この排他的な2つの行動は、リリーサからの情報だけでなく、体液を介したホルモンと中枢内の局所的な神経ホルモンという2系統のホルモン系によって調節されていると考えられる。このような神経系とホルモン系の複合した調節によって、内外の環境の状態に応じた柔軟な行動の選択が可能となるのだろう。

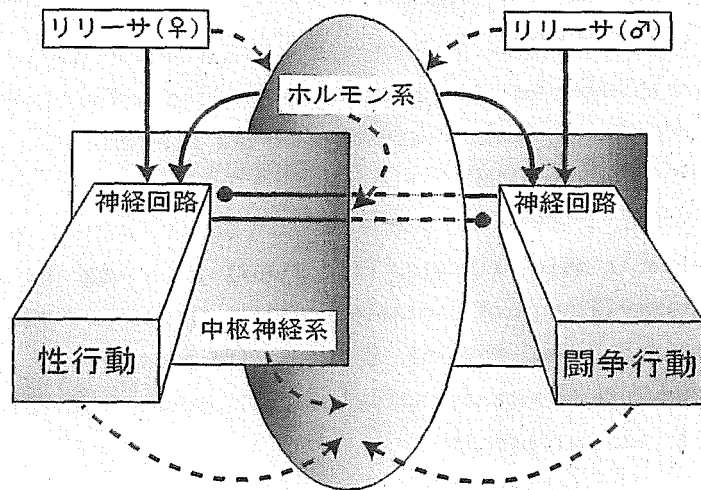


図5 本能行動の切り換えのしくみを示す模式図

■今後の展開

中枢や体液中の神経ホルモンの分布パターンは単にある行動の発現の結果を反映するだけでなく、次の行動の発現を調節するものと

して積極的に神経系に作用することがわかった。このようなホルモン系による調節のしくみが明らかになれば、外部環境からの感覚情報（リリーサ）のみでなく、ホルモンという内部環境からの情報を加えた複合的な行動制御システムを扱うことが可能となる。これら神経系およびホルモン系を包含した複合システムの解析を通して得られる行動選択の数理モデルは、これまで神経系のみで考えられてきたシステムの限界を越える、より柔軟な行動選択のメカニズムの解明への強力な道具となることが期待される。

さまざまな影響をおよぼす環境に対し、生き物はうまく適応することによって生き延びてきた。しかし、われわれ人間は、自然状態とはおよそかけ離れた人工的な環境を生み出すことによって進化を遂げてきた。仮想現実という言葉に代表される人工環境は、とりわけ個体間の社会関係という面から考えれば、“ふれあい”という生き物には不可欠とされるコミュニケーションをきわめて希薄なものにしている。発生、発達過程での個体間相互作用（社会的経験）が個体の動機づけシステムや適応能にどのような影響をおよぼすのか。その問いかけを通して、全ての生き物に共通な生命的環境の本質を見出していきたい。

■ 発表論文リスト

- M. Iba, T. Nagao and A. Urano Effects of population density on growth, behavior and levels of biogenic amines in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Zool. Sci.* 12 695-702 (1995)
- T. Nagao Aggressive behavior in male crickets: Aggressiveness, population density, and behavioral history. *Zool. Sci.* 13 118 (1996)
- M. Iba, T. Nagao and A. Urano The levels of biogenic amines in the corpora allata, corpora cardiaca and frontal ganglion in the cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Zool. Sci.* 13, 213-217 (1996)
- T. Saito, T. Nagao, M. Okabe and K. Saito Neurochemical and histochemical evidence for an abnormal catecholamine metabolism in the cerebral cortex of the Long Evans Cinnamon rat before excessive copper accumulation in the brain. *Neurosci. Lett.* 216 195-198 (1996)
- T. Nagao Effects of isolation rearing on aggressiveness and levels of biogenic amines in male crickets. *Proc. XXXIII Intl. Cong. Physiol. Sci.* P072-30 (1997)
- T. Nagao Effects of isolation rearing in mating behavior in male crickets. *Proc. Jap. Soc. Comp. Physiol. Biochem.* (in press)
- T. Nagao Developmental and behavioral changes induced by isolation in male cricket. *Zool. Sci.* (in press)