

〔綜 説〕

習性からみた脳形態

—終脳の細胞構築と習性との関連—

A Morpho-Ethological Study on the Brain

—The Cytoarchitectonics of the Endbrain in Relation to Habit—

佐藤 やす子

(Yasuko SATO)

横浜市立大学医学部解剖学教室

昭和46年6月28日 受領

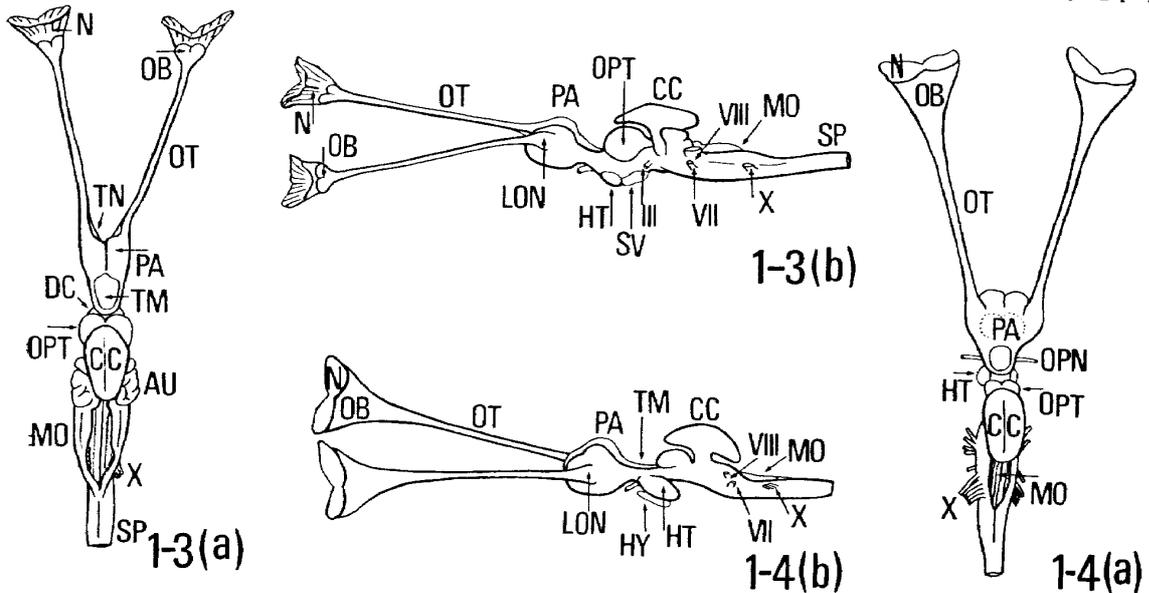
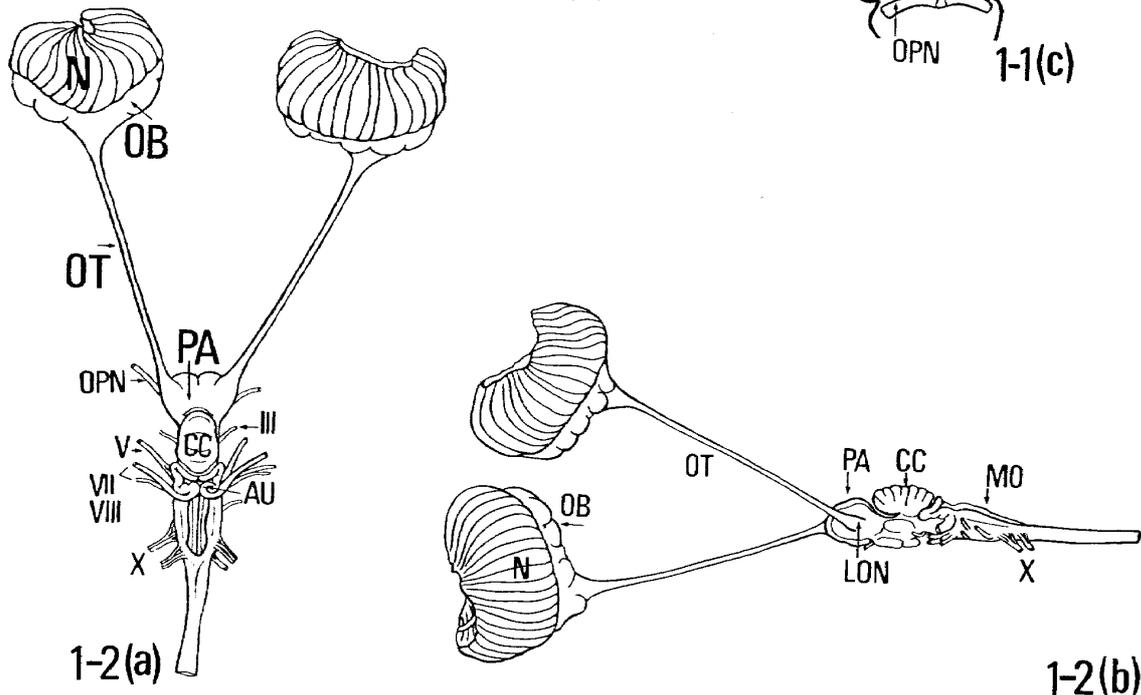
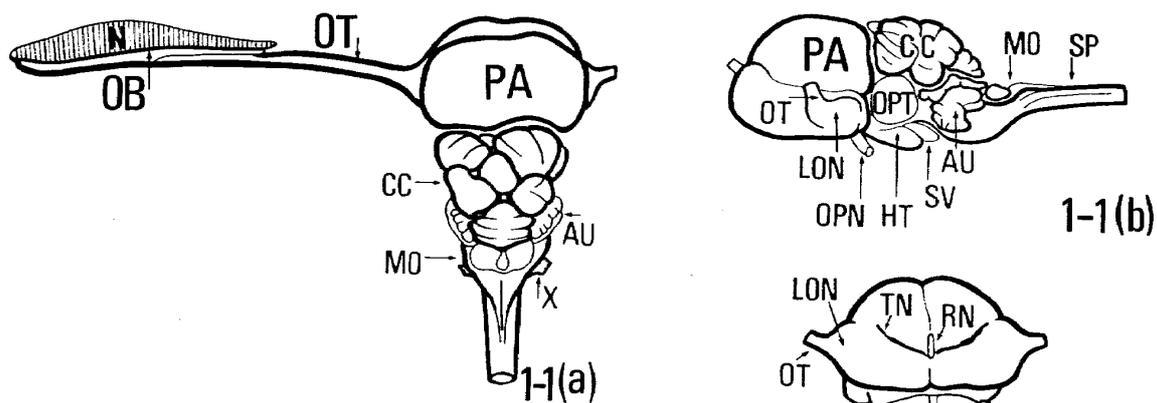
従来、比較神経学領域における多くの研究は、単に各種動物の脳の外形ならびに内部形態の記述を主にしてなされてきたように思われる。ただこのような傾向の中であって、Kappers (1921, 1936) ならびに Herrick (1924) は生態学的な見地から脳の形態を分析する立場をとり、比較神経学の研究に新しい基礎的概念を導入した。すなわち彼らによれば、脳の各部位殊に知覚系領野におけるニューロン集団の発達と分化の様相は、動物の行動および習性と関連していると考えるのである。

つまり外界の情報を処理する知覚系領野は、個体の生活上優位に利用される受容器との関連で、脳全体に対して比較的著明な発達をとげる。しかしこのような脳の発達、固定されたものではなくて、“Plasticity” いわば環境に対する適応性がある。しかもその機構は遺伝的に決定されてはいるものの、他方では、殊に発生の経過中および生後発育初期に、環境からの刺激による支配をうけると思われる。

次に生態と脳形態との間にみられる関連性について述べる (Masai and Sato, 1966)。たとえば、*Gnathopogon elongatus elongatus* (タモロコ) は終脳と視蓋がよく発達するが、延髄殊に迷走葉の発達が貧弱である。*Biwia zezera* (ゼゼラ) は *Gnathopogon* と対照的で、迷走葉と視蓋がよく発達しているが、小脳と終脳の発達が比較的悪い。またこの両者間の正逆いずれの組合せの F_1 においても殊に

延髄の形態は両親の中間型を呈する。習性としては、*Gnathopogon* は、落下する餌をとるために水面に向かい、*Biwia* では水底に留まったままで水面から落下した餌をとる。すなわち *Gnathopogon* の索餌には主に嗅覚と視覚とが、また *Biwia* の索餌には味覚と視覚が主に関与していると考えられる。しかも Suzuki (1963) によれば、これらの F_1 は落下する餌を求めて泳ぎ上るか、または水底にいますままで索餌する。すなわち索餌行動もまた両親の中間型を示すという。この交雑実験からみても、脳の形態と習性との間に相互関係が存在することが推察される。更に個体発生段階での受容器の変化と索餌行動との間にも密接な関連がみられる。Armstrong (1964) によれば、ナマズの類である *Ictalurus nebulosus* の幼魚は孵化後暫くの間は、昼間浅い水中を群をなして泳ぎ、成長するにつれて深い所に移動する。この間に受容系統は視覚から嗅覚に変わり、泥中の索餌に好都合となる。

現在まで動物習性学分野では、主に動物の習性および行動と環境との間の相互反応に注目し、環境に対して個体自体を調和させていく働きをする脳の構造については、殆ど顧みられなかった。そこで、ここでは終脳の形態について生態学的また系統発生的立場から考察を加えるが、脊椎動物中枢神経系の基本型を示すサメ類、哺乳類の原型である爬虫類のうちのヘビ類、最後にヒトの進化に密接に関係する



モグラ類を研究対象としてえらんだ。このなかには、日本の固有種である *Achalinus spinalis* (タカチホヘビ), *Urotrichus talpoides* (ヒミズ), *Dymecodon pilirostris* (ヒメヒミズ) などが含まれている。なお、これらの種はいわゆる “relic species” と考えられ、特徴のある習性を示す (今泉, 1962)。

終脳は神経管の最も吻側から分化し、系統発生上将来高度に開発される可能性を包含していて、極めて複雑な形態ならびに機能を備えるようになる。そこでまず、系統発生的立場 (Romer, 1966) から、終脳の一般構造とその機能分担について述べ、参考とする。

終脳の基本構成と機能分担 (第1~7図)

神経管の吻側部の壁が嗅覚の発達に伴い膨大して前脳胞となり、そこから左右一对の終脳が形成されるが、殊に終脳の吻側部ならびに腹側部は、元来は直接嗅覚に関係した部分で、嗅脳ともいわれる。終脳 (第2, 4, 7図) の腹外側は線条体、腹内側は中隔、背側は外套にそれぞれ分化するが、哺乳類のうち外套が著しく発達するものでは、外套によって嗅脳は背側から覆いかくされる。嗅脳は、嗅球、嗅索、嗅結節更に後方の梨状皮質 (哺乳類では外表面から明瞭に区分される) からなる (第1, 3, 7図)。線条体 (第4, 7図) は新線条体 (哺乳類では尾状核と被殻)、古線条体 (哺乳類では淡蒼球) および原線条体 (扁桃体) からなる。新線条体は側脳室の外側、古線条体は新線条体の腹内側、原線条体は最後部で新線条体の尾側にある。線条体のこれらの部分は系統発生上、爬虫類以上から明瞭に分かれ、やがて経験を含めた情報の統合中枢としての働きをするようになる。両生類および魚類では殆ど嗅覚反射の水準にある原線条体が占めているように思われる。中隔部は嗅球の発達した種類では肥厚している。外套が中隔の背側に接した部分は、海馬を形成する。元来嗅

覚の発達した動物では海馬は比較的大きく隆起し、終脳の発達に伴って次第に後下方に移動する。爬虫類および哺乳類の海馬では (第4図)、細胞の配列が規則的で、層構造を形成する。海馬から外側部の外套 (爬虫類では背側皮質 dorsal または general cortex に相当すると考えられている) は、後、下、前方に発達し大脳皮質の大部分を占めるようになる。系統発生上、海馬を原皮質、前述の嗅脳に属する梨状皮質を古皮質、残りの大脳皮質の大部分を新皮質と呼ぶ (第4, 7図)。魚類、両生類ならびに爬虫類の大脳皮質は殆ど原皮質あるいはそれに、古皮質が加わるだけである。哺乳類では更に、新皮質が著明に発達する。新皮質の神経細胞の配列状態は、一般に6層からなる層的構造 (第6図) を示している。この新皮質は、また嗅覚以外の感覚を新皮質へ中継する視床と線維連絡を有し、その層的構造は皮質表面に対して垂直方向に、導入性 (II~IV層) の層と導出性の層 (V, VI層) に区別されている (van't Hoog, 1920)。更に最近では、電気生理学的方法の開発によって、原始的哺乳類および下等脊椎動物の灰白質における機能局在が決定されてきている (Lende and Sadler, 1967; Schapiro and Goodman, 1969) (第5図)。

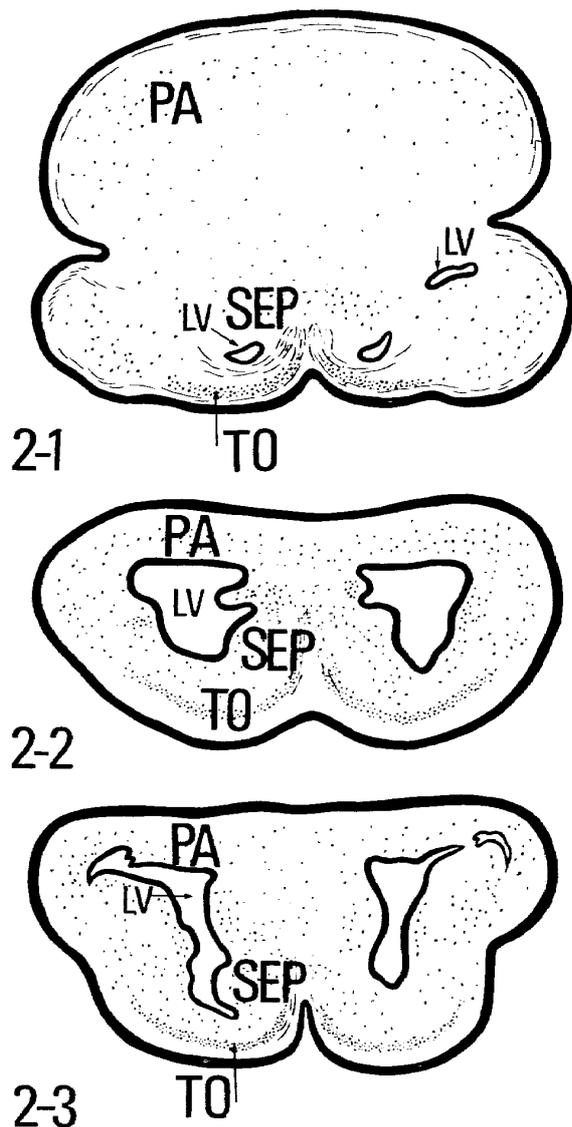
終脳の線維連絡は、脊椎動物を通じて原則的には同様である。終脳と下部中枢 (視床、辺縁系など) との連絡で主なものは、終脳の内側と外側の縦に走る2種の線維束 (第4図)、すなわち内側前脳束と外側前脳束である。内側前脳束は辺縁系、視床下部 (自律中枢) など主に臓性域を互に連絡する。外側前脳束は線条体と視床を連絡し、体性である。また外側前脳束は新皮質の出現と共に、視床と新皮質との間の投射線維を含むようになる。変性線維を染色する Nauta 法が、近年下等脊椎動物にも応用され、実験的に次第に主な灰白質間の線維連絡が明らかにされつつある (Ebbesson and Heimer, 1970)。

第1図 サメ脳外形

1-1: シュモクザメ 1-2: ミツクリザメ 1-3: マンザイザメ 1-4: ネコザメ

(a): 背側 (b): 外側 (c): 腹側

AU: auricle, CC: 小脳体, DC: 間脳, HT: 視床下部, HY: 下垂体, LON: 外側嗅索核, MO: 延髄, N: 嗅囊, OB: 嗅球, OPN: 視神経, OPT: 視蓋, OT: 嗅索, PA: 外套, RN: recessus neuroporicus, SP: 脊髄, SV: 血管囊, TM: 終脳基, TN: 終神経, III: 動眼神経, V: 三叉神経, VII: 顔面神経, VIII: 前庭神経, X: 迷走神経 (著者名を示さない図は、すべて本著者の原図である)。



第2図 サメ終脳横断面 外套の発達を示す

2-1: シュモクザメ

2-2: カスマザメ

2-3: ネコザメ

LV: 側脳室, PA: 外套, SEP: 中隔, TO: 嗅結節

サメの終脳と習性 (第1, 2図)

サメ類の終脳は、系統発生の面からみて殆ど神経管吻側部の発生初期の形態をしめす。また前述したように脊椎動物の基本型と考えられ、機能的には嗅覚反射の水準に留まっていると思われる。最近の実験の中で、Ebbesson and Heimer (1970) は、高等脊椎動物と同様にサメの嗅索線維も外側嗅索核と嗅結節の周辺に終っていることを変性実験によって

確かめている。ただ固有の終脳(半球)に直接終る嗅索線維はない。また、Gilbert *et al.* (1964) は、サメの嗅覚をひきおこす物質殊にサメの餌となる魚類の抽出液をあたえて、固有終脳の背側表面および表面下から誘発電位を認めている。この事から、嗅覚情報はシナプスを介した後に、固有の終脳に終ると考えられる。

サメの習性は Gilbert (1963) 他によって、潜水観察、胃の内容物の検査、標識放流など直接また間接的に調査されている。これらの結果を参考として、以下サメの終脳について述べる。

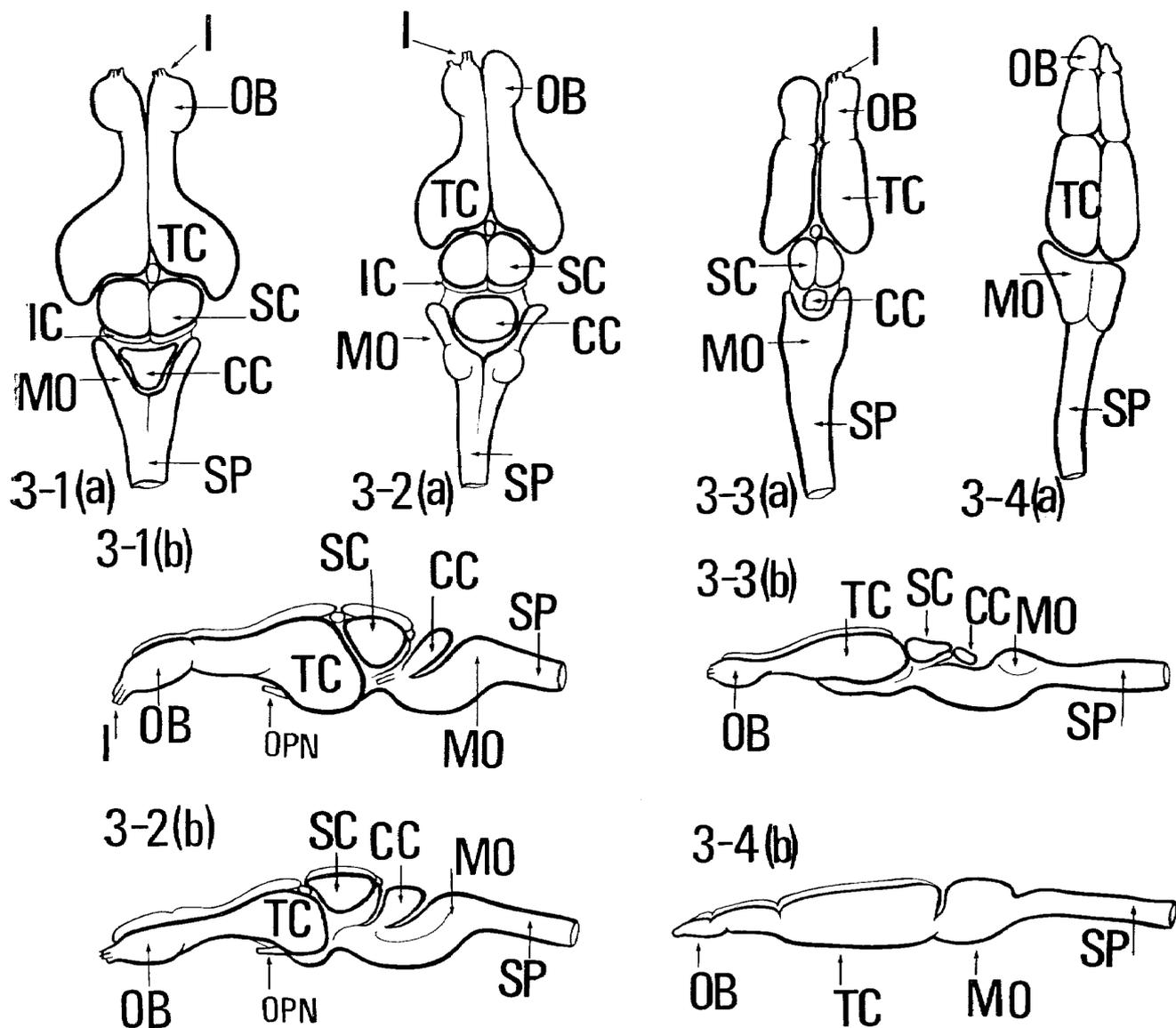
Isurus glaucus, *Isurus oxyrinchus* (アオザメの類), *Sphyrna zygaena* (シュモクザメ), *Alopias superciliosus*, *Alopias vulpinus* (オナガザメの類), *Prionace glauca* (ヨシキリザメ), *Carcharhinus sp.* (メジロザメの一種), (Masai *et al.*, 1969) のような一群(第1図, 1)は表層から中層にかけて迅速強力に泳ぎ、大型外洋性動物を餌とする。これらの種類では、嗅囊に密接した嗅球は著しく膨大し、嗅索は紐状である。*Carcharhinus* の嗅球は、二葉に分岐し、柄を有する。*Sphyrna* (第1図, 1) の嗅囊は細長く、嗅球もそれにつれて索状をなす。嗅索が入る外側嗅索核は、固有終脳の外側表面に楕円状あるいは球状の隆起を形成する。固有終脳の両半球は膨大し、非常によく発達する。従って左右両半球は互に癒合して、外観はひとつの塊りになり、正中線上に浅い溝を残すかまたは、*Carcharhinus*, あるいは *Sphyrna* のように溝がまったく消失する。終脳の横断面をみると(第2図, 1) (佐藤, 未発表), 腹側部には、細胞が密に配列した嗅結節(Johnston のいう *area basalis superficialis* にあたる)がみられる。背側部では、外套および中隔部が著明に膨大して、側脳室は狭小となっている。また外套の細胞配列には、たとえば後述のヘビ類などにみられる層構造のような一定の方向性はなくて原始的である。このように側脳室の背側部すなわち外套が膨大することによって、元来は左右半球間の吻側端にみられる *recessus neuroporicus* (第1図, 1-c) は終脳の腹側面に移動し、そこに終神経が入るのがみられる。外套の背内側部すなわち海馬は後方に発達しているため、間脳との連絡部になっている終脳茎は短くなり、かつ、外套におおわれている(第1図, 1-b)。このような終脳背側部の膨大は、前記の電気生理学的実験を考慮すれば、サメは主に嗅覚によって餌の存在を感知すると思われる。ことに、*Sphyrna* の終脳は、脳全体の

割合からみて非常に膨大していることは、小脳体の発達と共に、このサメが外洋性で襲撃的な性質のあることを反映している。

上述の種類は分類学上 Galeoidea に属している。しかし *Mitsukurina owstoni* (ミツクリザメ)、(第1図, 2), (佐藤他, 1971) は、Galeoidea に属するが深海性であって、終脳の背側部は他の種類に比べて相対的に発達程度が低い。

他方, *Squalus sp.* (ツノザメの一種), *Deania*

rostrata (マンザイザメ), *Centroscyllium ritteri* (カシミザメ), *Etmopterus lucifer* (フジクジラ), *Pristiophorus japonicus* (ノコギリザメ) のようなサメ (Masai *et al.*, 1969), (第1図, 3; 第2図, 2) は、深海あるいは浅海の海底に棲む。外洋性の前述の種類とは違って、運動は緩慢で無脊椎動物や小さい魚類を餌とし、たとえばヒトを攻撃するような危険性がない。これらのサメでは、終脳は全体として扁平で発達程度が低い。また左右の半球は吻側

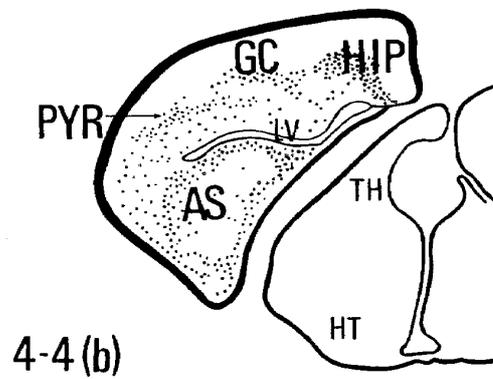
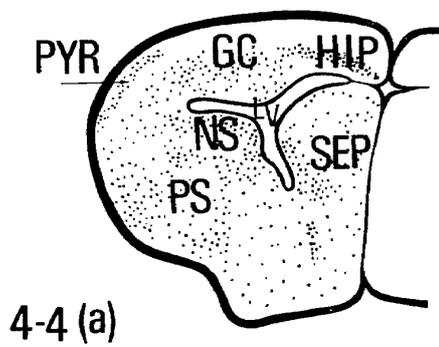
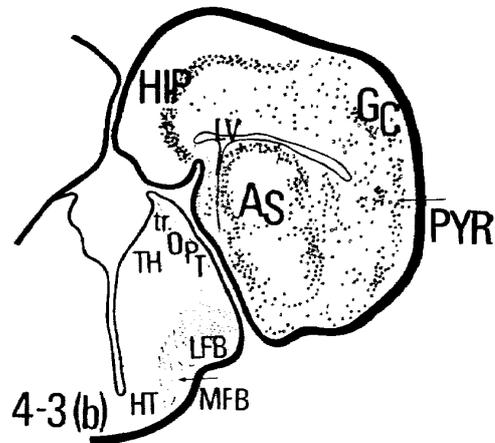
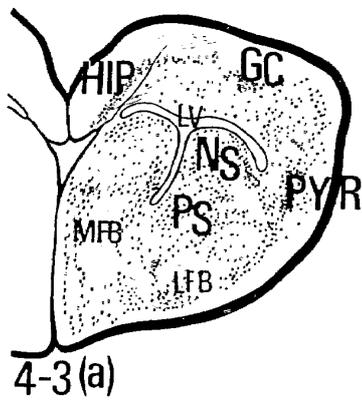
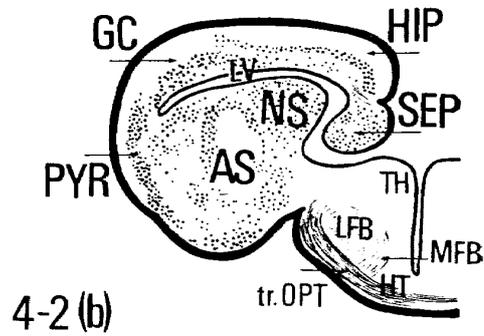
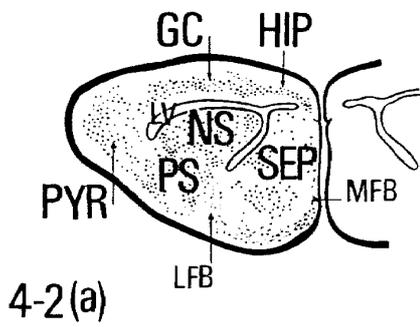
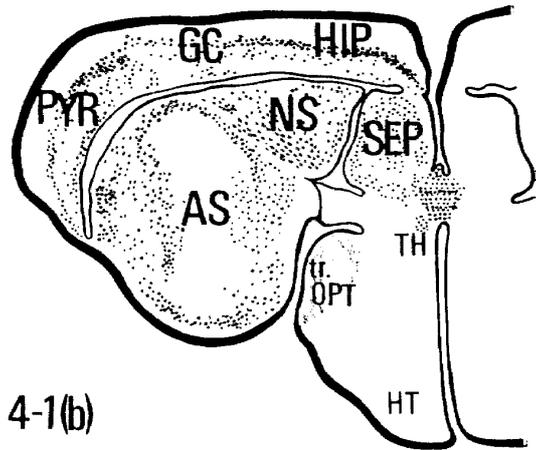
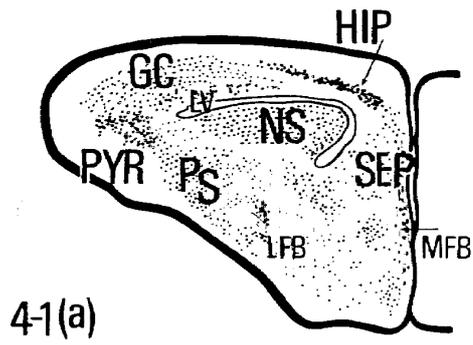


第3図 ヘビ脳外形

3-1: アオダイショウ, 3-2: ハブ, 3-3: タカチホヘビ, 3-4: メクラヘビ

(a): 背側 (b): 外側

CC: 小脳体, IC: torus semicircularis, MO: 延髄, OB: 嗅球, OPN: 視神経, SC: 視蓋, SP: 脊髄, TC: 終脳, I: 嗅神経



端で分離し (第1図, 3), recessus neuroporicus は元来の正中吻側端に存在する。終脳背側部 (外套) は、終脳底部に比較して相対的に発達していないので、側脳室は拡大し終脳茎は比較的長く、背側から外套でおおわれることなく露出する。

海底に棲む上記のサメのうち、*Pristiophorus* が *Pristiophoridae* に属する以外は *Squaloidea* に属する。*Chlamydoselachus anguineus* (ラブカ), (Masai, 1961, Sato and Masai, 1969), *Heterodontus japonicus* (ネコザメ), (Masai, 1962; Sato and Masai, 1966), (第1図, 4; 第2図, 3), *Notorhynchus platycephalus* (エビスザメ), (Masai, 1963), *Mitsukurina owstoni* (佐藤他, 1971), (第1図, 2), などは、前述の *Squaloidea* のサメと多くの共通した終脳の様相を示し、習性と脳形態との間に平行的な関連性のあることがわかる。

なお分類は Gilbert (1963) 及び松原 (1955) による。

ヘビの終脳と習性 (第3, 4図)

ヘビの終脳では (第4図), 外套部は海馬および背側皮質に、側脳室の腹外側は梨状皮質と線条体に、腹内側は中隔にそれぞれ区別され、哺乳類終脳の基本的構成を一通り備えるようになる。このうち線条体は、有羊膜類になって初めて著明に分化する。こうして原線条体 (nucleus sphericus) には嗅覚線維が入り (Heimer, 1969), 更に Hall and Ebner (1970) によれば、カメの新線条体 (Johnston のいう dorsal ventricular ridge に相当する) には、視床からの光に関係する投射線維が入るということである。Karten (1967, 69) が鳥類で行った変性実験によると新線条体の尾側部は聴覚と、外側部は視覚と関係があるという。この事から、同じく *Sauropsida* に属するヘビにおいても、視床から線条体への投射線維の中にはそれぞれ、光および音刺激の興奮に関与する線維が含まれていると思われる。すなわち線条体は、まず嗅覚に関係して系統発生的

な発展を開始するが (魚類, 両生類), やがて嗅覚以外に脳の下部中枢から送られてくる体性 (somatic) 知覚の統合に関与するようになる。新線条体が統合中枢の働きをもつことは、組織化学的にもコハク酸脱水素酵素反応が強度で、エネルギー代謝の活発であることによっても反映されている (Masai *et al.*, 1966)。外套の中で原皮質 (海馬) と古皮質 (梨状皮質) との間に出現する背側皮質 (dorsal or general cortex) (第4図) は、間脳の中継核のひとつである外側膝状体からの投射線維を受け、哺乳類の新皮質の原型を形成する (Hall and Ebner, 1970)。しかしその神経細胞の構成は一層に配列され、更に進化した哺乳類が示す多層の構造 (第6図) と対照的である。更に Orrego (1960) の誘発電位法による結果からも、爬虫類の背側皮質には嗅刺激を受け入れる部分とは別に、光による興奮が入る部分のあることが確かめられた。Schapiro and Goodman (1969) は、ワニの線条体の背外側部を電気刺激すると全身の統合的な運動が起り、視蓋を刺激した場合にはそれよりも、もっと素早い運動がおきるという事を報告した。両生類以下では視蓋が最高の中枢で、視蓋を電気刺激すると運動が誘発されるが、爬虫類では更に高次の線条体の刺激によっても反射運動の傾向があらわれてくる。

生態面からみて、ヘビは種々の方向に分化しているが、系統上最も標準的で特殊化の程度が少ない *Colubridae* について述べる (Bellairs and Underwood, 1951)。習性はゴリス (1966) による野外観察結果を参考にした。

Natrix tigrina (ヤマカガシ), *Natrix vibakari* (ヒバカリ), *Elaphe climacophora* (アオダイショウ), *Elaphe quadrivirgata* (シマヘビ) のような種類 (第3図, 1), (正井, 1966; 佐藤, 正井, 1968) は、殆ど昼間に活動し、行動範囲は樹上、屋内、水辺などと広く地上生活を行う。脊椎動物を捕食し一部には攻撃的な性質もある。このような習性をもつヘビの終脳は非常によく発達している。嗅球は楕円形をなし嗅索は短い。固有の終脳

第4図 ヘビ終脳横断面

4-1: ヒバカリ, 4-2: ハブ, 4-3: タカチホヘビ, 4-4: メクラヘビ

(a): 新線条体, 古線条体を示す (b): 原線条体を示す, (a) よりも尾側

AS: 原線条体, GC: 背側 (一般) 皮質, HIP: 海馬, HT: 視床下部, LFB: 外側前脳束, LV: 側脳室, MFB: 内側前脳束, NS: 新線条体, PS: 古線条体, PYR: 梨状皮質, SEP: 中隔, TH: 視床, tr. OPT: 視索

(第4図, 1-a, b)の腹側部には嗅結節があり, 細胞集団が薄板を形成する(このような嗅覚野は, サメと同じ構造である)。中隔は数個の核群からなり, かなり発達している。線条体のうち原線条体は比較的発達がよくて, 横断面では紐状に配列した細胞集団が楕円形をし, 終脳の後半分を占めている。他方, 新線条体ならびに古線条体は, 側脳室の外腹側に発達している。また原皮質(海馬)は背側皮質と共に終脳の外側方に向けて拡がっており, 線条体と原皮質(fascia dentata はヘビ類では貧弱)の発達によって側脳室は狭小となる。従って終脳を背側からみると, 横径が大きく, 側方からは高くなっている。

上述の一群とは対照的に, *Achalinus spinalis* (タカチホヘビ), (正井, 1966; 佐藤, 正井, 1968), (第3図, 3; 第4図, 3)は夜行性で, 昼間は落葉あるいは石の下にかくれ, 運動は緩慢であり, 性質は穏和である。ミミズなどの無脊椎動物を捕食する。*Dinodon orientalis* (シロマダラ)もまた夜行性であり, 運動は緩慢であって昼間は石の下などに潜んでいる。これらのヘビの脳は一般に細長く, 嗅球, 嗅索, 嗅結節, 中隔, 原線条体のように嗅覚に関する部分は, *Natrix* や *Elaphe* などの群と同じ様相であるが, 線条体の発達が悪い。横断面において中隔を基準として, 線条体の大きさをみると, 殊に新線条体の発達が非常に貧弱である。また原皮質では, 海馬の外側方への発達程度も低い。

このような習性を有する *Achalinus*, *Dinodon* の終脳は, その全体の割合からみて嗅覚に関する部分すなわち, 嗅球, 嗅結節, 中隔, 原線条体が相当の部分占めるので, 索餌行動には嗅覚が優位に利用

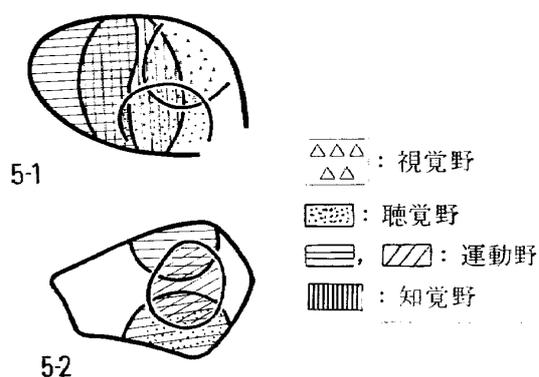
されるということが推測される。それと対照的であるのが昼間性で活発な運動をする *Natrix*, *Elaphe* などの類である。これらでは嗅刺激以外に, 光刺激, 音刺激による情報の統合中枢である新線条体が非常に発達している。

他方, 原始的なヘビである *Typhlops braminus* (メクラヘビ), (佐藤, 正井, 1968), (第3図, 4; 第4図, 4)は, ヘビ類の系統分化の初期に特殊化し, 地下生活をして昆虫などをとる。その終脳は全体として細長く, 嗅球, 中隔, 原線条体が発達するが, 新線条体は発達していない。

Typhlops は原始的な Typhlopidae に属して (Bellairs and Underwood, 1951) いるが, 脳の様相はより高等な Colubridae に属し (Okada, 1938), *Typhlops* と習性の類似している *Achalinus* の脳の様相に近づいている。また Crotalidae に属し, pit organ (三叉神経支配)ならびに毒腺のある *Trimeresurus flavoviridis flavoviridis* (ハブ), (第3図, 2; 第4図, 2)は, かなり特殊化しているが, その新線条体は, *Natrix* のようになり発達している。

モグラの終脳と習性 (第5~7図)

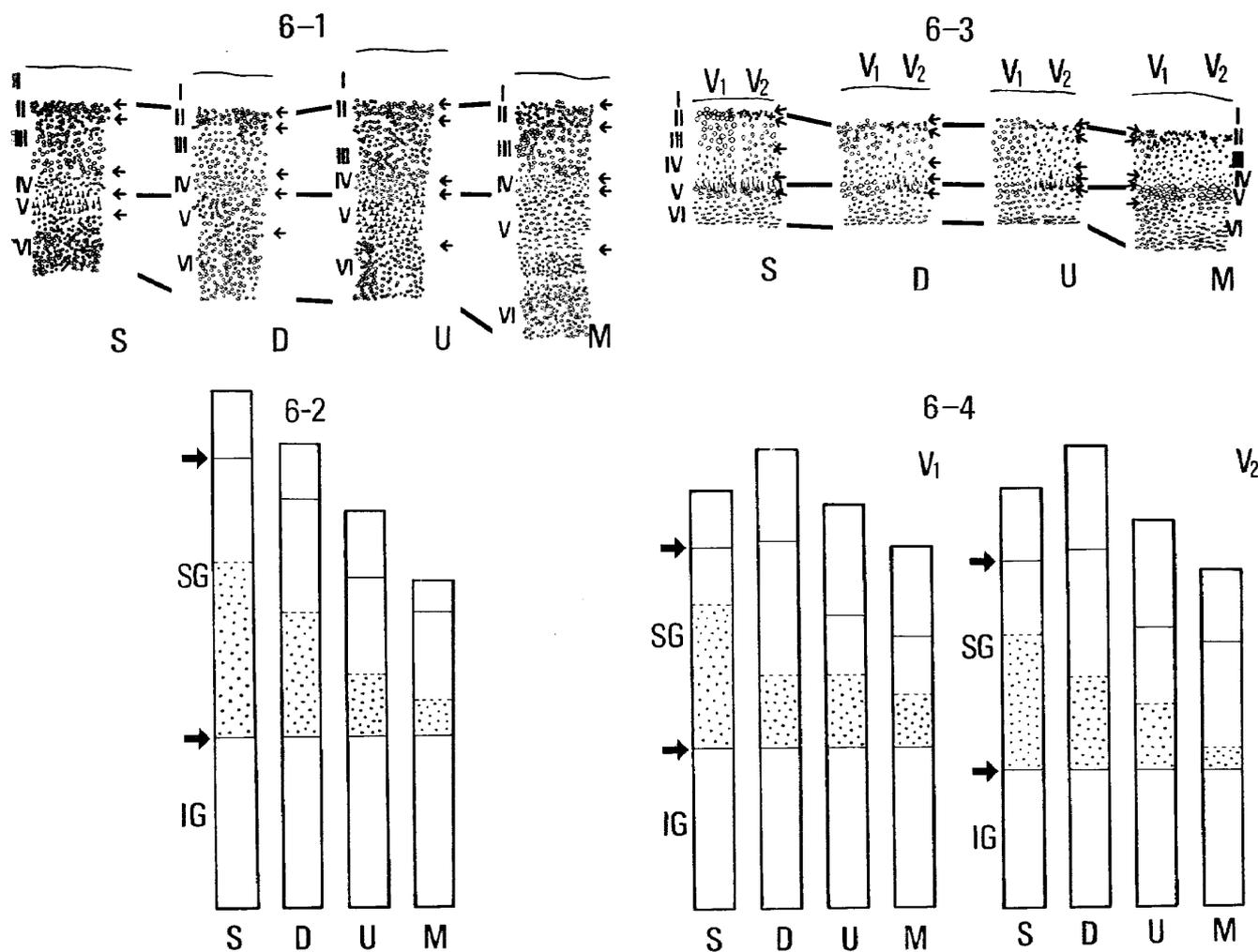
モグラが属する原始的真正哺乳類になると, 爬虫類になって示された終脳の灰白質の基本的構成のうちの背側皮質に相当する部分が極度に発達して大脳新皮質を形成するようになる。大脳新皮質(第7図)は, 光, 音, 皮膚刺激による興奮を受けとって, 最も高度の分析と統合とを行う装置である。高等哺乳類と同様に原始的哺乳類でも, 各種の情報の中継に参与する視床の中継核からの投射線維は, 対応する大脳新皮質の各知覚領野の第I及び第II~IV層(supragranular layers)に入ってくる (Ebner, 1969)。Lende and Sadler (1967)の *Erinaceus europaeus*, Allison and van Twyver (1970)の *Scalopus aquaticus* を用いて行われた誘発電位法と大脳皮質の電気刺激の実験によると, モグラ類の大脳新皮質の機能局在部位は“amalgam”のようになっている(第5図)。すなわち第1次の体性運動知覚野, 視覚野, 聴覚野は互いに一部が重なり合っていて, 高等哺乳類にみられる広範囲にわたる連合野は非常に狭くなっている。末梢受容器からの情報処理系統の中で, 大脳皮質での分化は, 末梢神経節よりも一層動物の生態を著明に反映しているということである。すなわち *Coati* の鼻さきの感覚



第5図 原始哺乳類大脳皮質の機能局在を示す

5-1: *Erinaceus europaeus* (ハリネズミ)
(Lende and Sadler より一部改写)

5-2: *Scalopus aquaticus* (トウブモグラ)
(Allison and Twyver より一部改写)



第6図 モグラ類の脳新皮質横断面 層的構造を示す

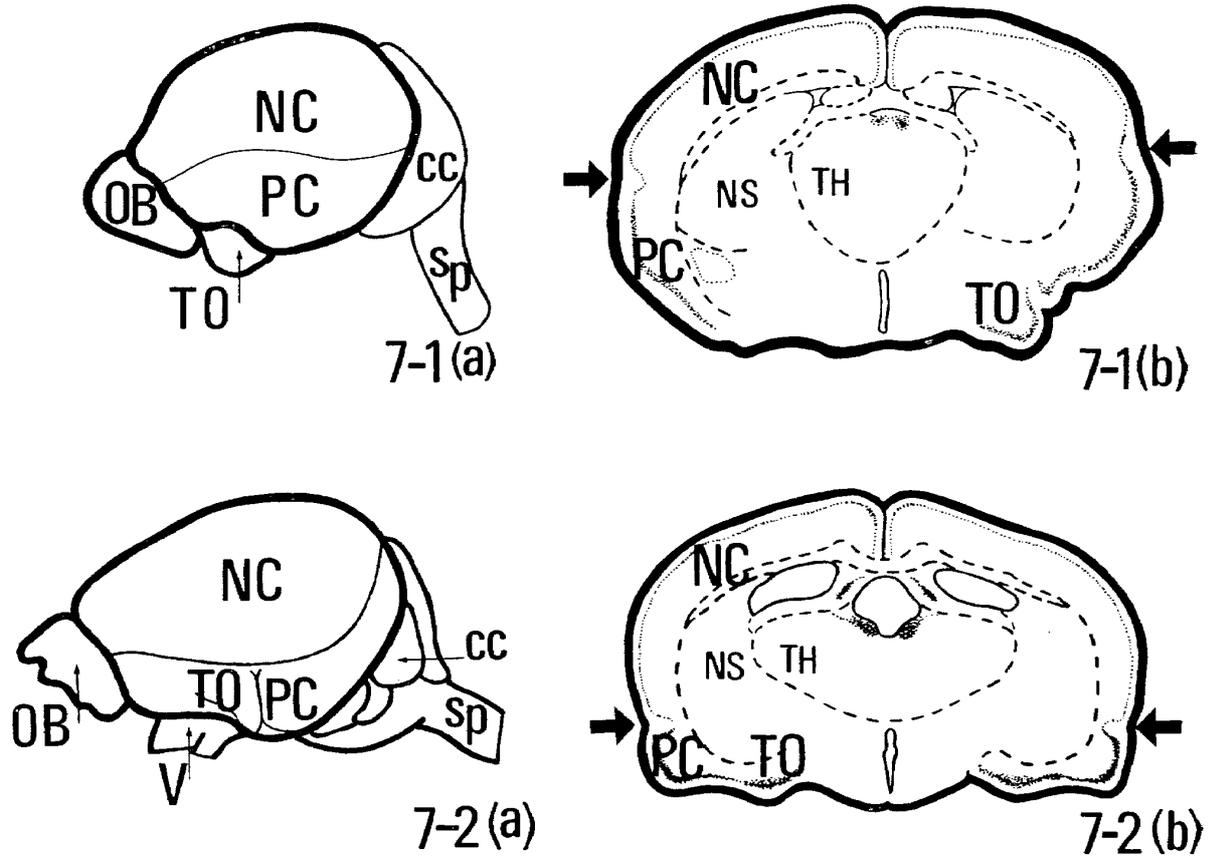
6-1: 運動知覚野 6-2: 運動知覚野の各層の相対的な厚さの比較, トガリネズミの下顆粒層を基準とする。6-3: 視覚野 6-4: 有線野 (V_1) 及び外側隣接部 (V_2), トガリネズミの下顆粒層を基準とする各層の相対的な厚さを示す

S: トガリネズミ, D: ヒメヒミズ, U: ヒミズ, M: コウベモグラ, V_1 : 有線野, V_2 : V_1 の外側隣接部, I~VI, ←: 各層及びその境界を示す, : IV層, —, ←: 上顆粒層 (IV層を含む) と, 下顆粒層の範囲及び境界, IG: 下顆粒層, SG: 上顆粒層

は高度に敏感であるが, おなじく Procyoninae (アライグマの類) に属し, 前肢の感覚が発達している Raccoon と比較すると, 形態的な関連性は三叉神経節よりもむしろ脳新皮質の体性知覚野において明瞭に示されている (Barker and Welker, 1969)。従ってここでは習性との関連性を, 脳新皮質の細胞構築について述べる (佐藤他, 1969; 佐藤, 1970)。材料は八ヶ岳で採集したいわゆるモグラ類で, 分類学上は Soricoidea に属する *Sorex shinto* (トガリネズミ), *Dymecodon pilirostris* (ヒメヒミズ), *Urotrichus talpoides* (ヒミズ) および参考として

Mogera wogura kobeae (コウベモグラ), *Mogera wogura wogura* (アズマモグラ) を用いた。また機能的各領野の同定には Lende and Sadler (1967) 及び Allison and Twyver (1970) の地図を参考にし, その習性は今泉と小原 (1966) ならびに宮尾 (1970) の野外調査によった。

地上棲の *Sorex* には眼裂があり, 角膜は露出して眼は外部から明瞭に認められる。前肢その他に殆ど特殊化がみられず, 食虫目の祖先型に最も類似したいわゆる “basal type” の食虫目である。細胞構築的に Rose-Brodmann (Rose, 1912) の第4, 6野



第7図 モグラ類における大脳新皮質と古皮質の発達を示す

7-1: ヒメヒミズ 7-2: *Galemys pyrenaicus* (水棲モグラの類) (Stephan et Bauchot より改写)

(a): 外側, (b): 前頭断

CC: 小脳体, NC: 新皮質, NS: 新線条体, OB: 嗅球, PC: 古皮質, TH: 視床, TO: 嗅結節, SP: 脊髄, V: 三叉神経, ←: 新皮質と古皮質との境界 (rhinal fissure)

および第5, 7野に一致する体性運動知覚野 (第6図, 1), についてみると, その第II層から第IV層すなわち supragranular layers の厚さは, 第V層と第VI層から成る infragranular layers の厚さより比較的に大きい。視覚野 (第6図, 3) は, Rose-Brodmann の第17野に一致し, 主として小細胞から成り, 第II~IV層の厚さは第V, VI層に比較して厚くなっていて, 一般哺乳類における層構造の標準型を示す。Mogera (コウベモグラおよびアズマモグラ) は *Sorex* と対照的で, 地下生活をし, 前肢の掌は外方に向いたシャベル状になっている。眼裂はなく, 従って角膜の表面は角化した厚い皮膚でまったくおおわれている (佐藤, 未発表)。この体性運動知覚野では, 第II~IV層の厚さは減少し, 第Vおよび第VI層に対する比は *Sorex* に比較すると小さい (第6図, 2)。Mogera の後頭部で,

Sorex の視覚野に相当する部分の第II~IV層の厚さは, 体性運動知覚野と同様に薄い。Mogera のこの部位からは, 光刺激による誘発電位が認められないといわれるが (Allison and van Twyver, 1970), 恐らく光による興奮を伝える投射線維が入る supragranular layers の退化によるものと考えられる。shrew-mole といわれる *Dymecodon* と *Urotrichus* は共に半地下棲である。*Dymecodon* の前肢の掌は, *Sorex* よりも巾が広がっているだけであるが, *Urotrichus* では Mogera のようなシャベル状に近い。また *Dymecodon* および *Urotrichus* は両者共, 眼球は完全に皮膚でおおわれている点で Mogera と似ているが, この皮膚は Mogera に比べて薄い (佐藤, 未発表)。すなわちこれら shrew-mole の形態は, *Sorex* と Mogera の中間的な様相の幾つかを示していて, その棲息状態との関連性

を反映していると考えられる。shrew-mole の体性運動知覚野では、第 II~IV 層と第 V, VI 層との比は、*Urotrichus* は *Mogera* に、*Dymecodon* は *Sorex* にそれぞれ接近している。視覚野の第 II~IV 層と第 V, VI 層との割合は、*Sorex* と *Mogera* との間である (第 6 図, 4)。なお supragranular layers と infragranular layers の厚さの比の大小は、1% の危険率で有意である (佐藤, 1970)。

Hall and Diamond (1968) によれば、*Erinaceus europaeus* の新皮質の後頭部に、細胞構築的に有線野とその外側に隣接する部分とを区別し、電気生理学的にも第一次視覚野 (V_1) の周辺に第二次の中樞 (V_2) が存在することを報告している (Diamond and Hall, 1969) が、*Sorex*, *Dymecodon*, *Urotrichus*, *Mogera* でも組織学的に同じ構造の部分がある (第 6 図, 3, 4), (佐藤, 1970)。すなわち V_2 の第 II, III 層における細胞密度は V_1 に比べると粗であるが、第 II 層については、細胞がやや小塊をなす傾向が 4 種を通じてみられる。また第 V 層には濃染する小型錐体細胞がみられる点で、一般に V_2 は V_1 から区別される。しかしこれら 4 種の中で、*Mogera* の後頭部にみられる V_1 および V_2 は、細胞の分化も他に比べて低く、また厚さも薄いので退化していると考えられる。聴覚野については 4 種を通じて殆ど差は認められなかった。また各領野たとえば、体性運動知覚野と視覚野とは細胞構築的な重なり合いがみられ、電気生理学的にきめられた機能局在の “amalgam” を形能的に支持するものであろうと考える (佐藤, 未発表)。

モグラ類の脳新皮質と習性との関連を考えると、地上棲の *Sorex* では体性運動知覚野と視覚野の supragranular layers の発達が良好であり、地下生活をする *Mogera* では *Sorex* とは対照的にこれらの部位の supragranular layers の発達は悪い。更に *Dymecodon* と *Urotrichus* では半地下棲の習性を反映して、これらの部位の発達程度は、*Sorex* と *Mogera* の中間の様相を示す。体性運動知覚野の supragranular layers が *Sorex* で発達していることは、ヒゲの触覚が、索餌その他地上生活で占める優位性によるものかも知れない。この事は Stephan et Bauchot (1959) が、水棲生活もする *Galemys pyrenaicus* の脳新皮質の増大 (第 7 図) は、発達した視覚およびヒゲによって昼間水中で索餌する生態を反映していることと関連があるように思われる。一般にモグラ類の聴覚野が発達することは不十分な視覚の代償になっていると推測される。

哺乳類の supragranular layers の神経生物学の意義について考察すると、この層は視床の中継核からの投射線維を受け、種々の知覚の発現様式に関与する。従って組織化学的には、supragranular layers ではエネルギー代謝に重要な役割をもつコハク酸脱水素酵素の活性が強い (Masai and Ishibashi, 1968)。最近 Shimada (1970) がマウスで、オートラジオグラフィを利用して追跡した結果によれば、supragranular layers は個体発生の過程で比較的后期に形成される。また Fífková and Hassler (1969) は、光から遮断されたラットでは視覚野の supragranular layers の厚さが減少することを報告している。このように supragranular layers は van't Hoog (1920) の “deep localization” の概念によれば、導入性 (afferent) の性質を有して、環境からの input によって影響を受けやすい層であるということが分かる。以上幾つかの事実から、ここで述べたモグラ類の生活様式と脳新皮質の層構造とがよく平行していることが理解できる。更に Kurpina (1968) は、コウモリの一種 *Nyctalus noctula* が夕空を迅速に飛び交い、機敏に方向転換し、遠くにいる餌を探し出すことができるという生態が、このコウモリの聴覚野の第 III 層と運動野の第 V 層が発達していることに現われ、他方真の暗闇でも飛行し、巧みに索餌する他のコウモリ *Plecotus auritus* では体性知覚野は発達するが、視覚野の発達は貧弱であると報告している。すなわち高次神経活動の分析統合にあたる脳新皮質は、以上述べたようにその動物の生態を反映して、皮質の発達と生態とがよく平行しているといえる。

要 約

終脳の分析機構が嗅覚反射の水準にある軟骨魚類、更に線条体での統合機能が加わった爬虫類、そして哺乳類では、最後に高次の統合機能を担う脳新皮質を備えるというように、終脳における優位の機能が進化の段階でそれぞれ違っている。しかもこれらの終脳の細胞構築は、分類学上の位置よりもむしろ習性と密接な関連があると思われ、これを morpho-ethological の面から研究した。

サメ、ヘビ、モグラの各群を通じて考えられることは、外洋でもあるいは地上生活でも主に昼間活発に活動し攻撃的である種類では、終脳がよく発達する。これと対照的に深海や浅海の海底に棲み、また地下生活をし、あるいは夜行性であり、性質も穏和

な種類では、終脳は貧弱である。従ってヒトにおいても同様に、高次の精神活動を司っている大脳新皮質の細胞構築もまた、生活と密接に関連して進化するものと思われる。なお食虫目のような原始的な哺乳類の大脳皮質は、最も複雑なヒトの大脳皮質の基本型を示しているのので、それらの研究は、ヒトの大脳皮質の形態および機能的な解明の一手段になると考えている。

終りに正井教授の懇切なる御指導と御校閲に深く感謝する。また図の作成については、西村徳子技術員の協力を得、材料の採集および貴重な標本を利用する便宜をあたえていただいた各位に厚く謝意を表す。

なおこの研究の一部は文部省科学研究費ならびに、横浜市立大学脳障害研究費によった。

文 献

- ALLISON, T. AND H. VAN TWYVER (1970) *Expl. Neur.* 27: 554.
- ARMSTRONG, P. B. (1964) *J. Comp. Neur.* 123: 147.
- BARKER, D. J. AND I. WELKER (1969) *Brain Res.* 20: 75.
- BELLAIRS, A. d'A. AND G. UNDERWOOD (1951) *Biol. Rev.* 20: 193.
- DIAMOND, I. T. AND W. C. HALL (1969) *Science.* 164: 251.
- EBBESSON, S. O. E. AND L. HEIMER (1970) *Brain Res.* 17: 47.
- EBNER, F. F. (1969) *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 167(1): 241.
- FIFKOVÁ, E. AND R. HASSLER (1969) *J. Comp. Neur.* 135: 167.
- GILBERT, P. W. (1963) *Shark and Survival*, Heath, Boston.
- , E. S. HODGSON AND R. F. MATHEWSON (1964) *Science.* 145: 949.
- ゴリス・リチャード (1966) 日本の爬虫類, 小学館, 東京.
- HALL, W. C. AND I. T. DIAMOND (1968) *Brain Behav. Evol.* 1: 184.
- AND F. F. EBNER (1970) *J. Comp. Neur.* 140: 101.
- HEIMER, L. (1969) *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 167(1): 129.
- HERRICK, C. J. (1924) *Neurological Foundations of Animal Behavior*, Henry Holt, New York (reprinted in Hafner, 1962).
- VAN'T HOOG, E. G. (1920) *J. Nerv. Ment. Dis.* 51: 313.
- 今泉古典 (1962) 自然科学と博物館, 29: 1.
- , 小原秀雄 (1966) 世界哺乳類図説 (食虫目, 皮翼目), 新思潮社, 東京.
- KAPPERS, C. U. A. (1921) *Vergleichende Anatomie des Nervensystems*, Bohn, Haarlem.
- , G. C. HUBER AND C. CROSBY (1936) *The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, including Man*. MacMillan, New York (reprinted in Hafner, 1960).
- KARTEN, H. J. (1967) *Brain Res.* 6: 409.
- , (1969) *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 167(1): 164.
- KURPINA, M. (1968) *J. Hirnforsch.* 10: 39.
- LENDE, R. A. AND K. M. SADLER (1967) *Brain Res.* 5: 390.
- MASAI, H. (1961) *Yokohama Med. Bull.* 12: 231.
- , (1962) *Yokohama Med. Bull.* 13: 249.
- , (1963) *Jap. J. Ichthyol.* 10: 27.
- AND Y. SATO (1966) *Jap. J. Ichthyol.* 13: 183.
- AND T. KUSUNOKI AND H. ISHIBASHI (1966) *Experientia* 22: 745.
- AND H. ISHIBASHI (1968) *J. Hirnforsch.* 10: 272.
- , Y. SATO, Y. OKADA AND M. AOKI (1969) *J. Hirnforsch.* 11: 347.
- 正井秀夫 (1966) 解剖誌 41(6): 付 4.
- 松原喜代松 (1955) 魚類の形態と検索, 石崎書店, 東京.
- 宮尾嶽雄 (1970) 動物生態学入門, 地域文化研究所, 千葉.
- OKADA, Y. (1938) *A Catalogue of Vertebrates of Japan*, Maruzen, Tokyo.
- ORREGO, F. (1960) *Arch. Ital. Biol.* 99: 425.
- ROMER, A. S. (1966) *Vertebrate Paleontology*, 3rd ed. Univ. Chicago Press, Chicago and London.
- ROSE, M. (1912) *J. Psychol. Neurol.* 19: 119.
- SATO, Y. AND H. MASAI (1966) *Proc. 11th Pacific Sci. Congr.*, vol. 7.
- 佐藤やす子, 正井秀夫 (1968) 解剖誌, 43(4): 付 2.
- , 正井秀夫, 伊藤博信 (1969) 解剖誌, 44: 85.
- (1970) 日本解剖学会関東地方会発表, 東京.

- , 正井秀夫, 青木光義 (1971) 日本魚類
学会年会発表, 東京.
SCHAPIRO, H. AND D. C. GOODMAN (1969)
Expl. Neur. 24: 187.
SHIMADA, M. (1970) *Acta Anat. Nippon.* 45:

91.
STEPHAN, H. *et* R. BAUCHOT (1959) *Mammalia*
23: 1.
SUZUKI, R. (1963) *Bull. Jap. Soc. Scient.*
Fish. 29: 655.