

## 進化論的視野——発生と遺伝——

### 目次

<b>進化論的/系統発生的にみた神経系(I)ー生命の誕生から脊椎動物以前までー</b> .....	<b>4</b>
生命誕生・最初期物語.....	4
単細胞動物.....	4
細胞の分化と分業、感覚細胞の起源.....	4
外皮(体性感覚) .....	4
分泌細胞の発生.....	4
外胚葉、内胚葉、中胚葉.....	4
神経系の起源.....	4
感覚、運動、神経節、脳.....	4
系統樹の話、.....	4
昆虫.....	5
脊索から脊椎へ.....	5
<b>進化論的視野・脊椎動物誕生以降(II)</b> .....	<b>5</b>
系統発生・進化・遺伝子.....	5
進化と遺伝子の積み重ね.....	5
進化と調節遺伝子の変化.....	6
無脊椎動物と脊椎動物.....	7
四足動物の体づくり .....	8
脊椎動物の進化.....	8
オゾン層と両生類.....	9
脊椎動物の分節構造.....	10
脊椎動物のホメオボックス遺伝子.....	11
水中から陸上へ(魚類から両生類へ) .....	11
陸上排卵、羊膜(両生類から爬虫類へ) .....	11
恒温の機構(爬虫類から鳥類、哺乳類、恒温動物へ) .....	12
脳の発達(古い皮質、基底核...鳥類での特殊性) .....	12
新皮質の出現(爬虫類から) .....	12
感覚細胞の発生と感覚神経系の成立.....	12
体性感覚系.....	13
嗅覚系.....	14
味覚系.....	23
<b>顔面神経管内 FACIAL CANAL</b> .....	<b>23</b>

NERVE TO THE STAPEDIUS アブミ骨筋（へ行く）神経.....	23
CHORDA TYMPANI 鼓索神経 .....	23
茎乳突孔の出口で STYLORNASTID FORAMEN.....	23
POSTERIOR AURICULAR 後耳介ー.....	23
DIGASTRIC, POSTERIC, POSTERIOR BELLY顎二腹筋、後腹.....	23
STYLOHYOID 茎突舌骨筋.....	23
顔面上 FACE.....	23
TEMPORAL 側頭枝.....	23
ZYGOMATIC 頬骨枝.....	23
BUCCAL 頬筋枝 .....	23
MARGINAL MANDIBULAR 下顎縁枝.....	23
CERVICAL 頸枝 .....	23
側線系 (Dr. 鬼頭) .....	24
前庭系.....	24
聴覚系.....	29
視覚系.....	30
運動細胞と運動神経系の成立.....	36
運動について.....	37
鯉（弓）と顎.....	37
鯉弓の話.....	37
脊椎動物の調節遺伝子と顎の形成過程 .....	43
反射機構 .....	46
反射reflex (386).....	46
進化論的視野・脊椎動物/哺乳類を主として (III) .....	46
脊髄.....	46
脊髄と反射.....	46
下部脳幹（延髄、橋） .....	48
網様体（上行性網様系ASCENDING RETICULAR SYSTEM,DIFFUSE ACTIVATING SYSTEM）.....	48

網様体と上行性賦活系.....	48
網様体の解剖.....	50
網様体の繊維結合.....	51
網様体の構成.....	54
中心灰白質.....	55
網様体の機能的側面.....	56
小脳.....	57
中脳.....	57
上行性投射系、CATECHOLAMINE (DA, NA, A), INDOLEAMINE(5-HT),.....	57
<b>青斑核</b> <i>nucleus locus coeruleus</i> .....	57
<b>黒質</b> ( <i>substantia nigra</i> ).....	59
<b>縫線核</b> ( <i>nucleus raphe</i> ).....	64
間脳（視床と視床下部）.....	67
大脳辺縁系.....	67
大脳基底核(鳥類における特異的発達).....	68
終脳と大脳皮質、その肥大化.....	68
二本足直立歩行と手の使用　-----サルからヒトへの進化-----.....	68
歩行.....	68
音声のつくり方—喉頭と咽頭　—立体交差にしないわけ—.....	70
脳内の言語関連領域.....	71
認知機能.....	72
<b>生物史的考察（ヒトのからだ）　三木成夫より.....</b>	<b>72</b>
受容系について——感覚系の歴史.....	72
近接受容器.....	74
遠隔受容器.....	75
自己受容器.....	78
近接感覚から遠隔感覚へ.....	79
伝達系について——神経系の歴史.....	80
ヒトの神経系.....	82
感覚と観得.....	87
実施系について——運動系の歴史.....	87
ヒトの運動系.....	89
推進運動から表現運動へ.....	92
<b>進化論の新たな展開—「ほぼ中立説」私の検討—.....</b>	<b>93</b>
1. 集団遺伝学の誕生.....	93

2. 自然淘汰VS中立説論争 .....	95
3. 進化速度と集団の大きさ .....	96

## 進化論的/系統発生的にみた神経系(I)ー生命の誕生から脊椎動物以前までー

生命誕生・最初期物語

単細胞動物

細胞の分化と分業、感覚細胞の起源

外皮（体性感覚）

分泌細胞の発生

腸ホルモン(Dr. T. Fujita)

外胚葉、内胚葉、中胚葉

神経系の起源

感覚、運動、神経節、脳

系統樹の話、

## 昆虫

### 脊索から脊椎へ

## 進化論的視野・脊椎動物誕生以降（II）

### 系統発生・進化・遺伝子

「個体発生は系統発生を繰り返す」という生物発生原則は、厳密に言えば必ずしも正しいとは言えないが、その古典的な命題を、より現代的な分子生物学の言葉でおきかえるとすれば、どのような表現になるかと考えてみよう。

#### 進化と遺伝子の積み重ね

たとえば、原始的脊椎動物から哺乳類までの進化を考えよう。ごく大ざっぱに言えば、本格的な脊椎動物は魚類の形で出現し、その一部が両生類を生み出し、爬虫類、鳥類、哺乳類へと進化してきた。原始的脊椎動物から魚類への進化には、顎を獲得することが必要である。魚類以上のすべての脊椎動物は顎をもっているが、原始的脊椎動物は顎をもたず、ものを噛むことができない。

魚類から両生類への進化のポイントは、四足の形成による陸上への進出であろう。両生類の成体は四足をもっているが、その生殖・発生は、カエルのオタマジャクシの例を見ればわかるように完全に水域に依存している。

四足動物が真に陸上への生活圏を広げるためには、水域に依存しない生殖、水のない場所でも発生できる羊膜卵（発生の途中で、羊膜、漿膜、尿膜という特殊な膜が生じる卵。ニワトリの卵のように乾燥したところでも発生できる）を発明しなければならない。羊膜卵は爬虫類ではじめてみられる。

最後に、爬虫類から鳥類・哺乳類が派生するが、そのためには羽毛の発明、体温の恒温化、さらには胎盤を作り哺乳のシステムを開発する必要がある。

この進化の過程を、現在の哺乳類の遺伝子構成の側から眺めれば、図 1-9 のようになるだろう。前にも述べたが高等動物のゲノム DNA（生物の遺伝子のひとそろいのセット）の構造はきわめて複雑であり、どのような種類の遺伝子が何個あるのかもわかっていない。

そこで、このようなモデルを作って考えざるをえないし、またモデルを使うとわかりやすい。

つまり、哺乳類も脊椎動物であるからには、脊椎動物の基本的な体づくりに必要な遺伝子セット（図 1-9、a）をもっていなければならない。この遺伝子セット（a）は原始的脊椎動物以上のすべての動物群に共有されている。また、すべての哺乳類は顎をもっているので、顎をつくる遺伝子セット（b）をもっている。この遺伝子セット（b）は魚類以上のすべての動物群に共有されているはずである。

次に、四足動物であるからには、四足を形成する遺伝子セット（c）をもっているだろう。遺伝子セット（c）は両生類以上の動物群に共有されている。また、羊膜卵を産むので、羊膜卵を作る遺伝子セット（d）をもっている。遺伝子セット（d）は爬虫類以上の動物群に共通する遺伝子である。さらに、体温保持・恒温動物化のための遺伝子セット（e）、胎盤を作り、哺乳をするための遺伝子セット（f）も獲得しているはずである。もちろん、さまざまな哺乳類の種を決めている遺伝子（g）もなければならない。

このように考えると、哺乳類の体を作っている遺伝子群は、魚類、両生類、爬虫類というさまざまな段階の遺伝子セットから成り立っていることになる。つまり、遺伝情報には歴史性があり、進化の道筋が現生生物のゲノム DNA になんらかの形で残存している、書き込まれている、ということがわかる。

「個体発生は系統発生を繰り返す」という言明を現在の分子生物学・分子発生遺伝学の言葉でいえば、ゲノム DNA の構造は当然塩基の一次元的配列をしたものにすぎないが、その機能的構造は歴史的・階層的構造をしており、個体発生の初期には古い遺伝子・より基本的な遺伝子が発現する、とあってよいだろう。

## 進化と調節遺伝子の変化

遺伝子には構造遺伝子と調節遺伝子とがある。

生きものの形づくりに関与する遺伝子の多くは、調節遺伝子である。そのため進化にともなう形態的な変化の多くは、調節遺伝子に生じた微妙な変化によってもたらされることになる。

魚から両生類への進化のさいに生じたと思われる「四足を作る遺伝子」を考えてみよう。

魚から両生類へ進化したての動物の体を作っているヒフや筋肉、骨は、胴体部分と前足、後足とで質的に同じである。

胴体部分のヒフのケラチンと、足の表皮を作っているケラチンとはまったく同じタンパク質である。脊椎骨と前足・後足の骨は、形こそ違うが、骨を作って

いる素材はまったく同じである。

つまり、具体的な構造タンパク質をコードしている遺伝子（構造遺伝子）には差がないということになる。そうだとすると、「四足を作る遺伝子」は構造遺伝子ではありえず、魚類の段階にはなかった調節遺伝子ということになる。もちろん、生物進化にともなって出現した新しいグループにふさわしい新しい構造タンパク質は必要である。

たとえば、爬虫類から哺乳類が発生するにあたって、胎盤を作り、哺乳をするための遺伝子セットが必要である。その場合、乳汁つまりミルクの主成分であるカゼインというタンパク質をコードする構造遺伝子が新しく出現しなければならない。しかし、進化にともなう形づくりの大規模な変化の多くは、調節遺伝子の変化に帰すことができるだろう。

#### 無脊椎動物と脊椎動物

ヒトとカエルは脊索動物門－脊椎動物亜門－四足上綱に属し、キイロシヨウジョウバエは節足動物に属すると述べたが、脊索動物門に含まれないほかのすべての動物を、無脊椎動物として一括してまとめることができる。

無脊椎動物にはクラゲやヒドラなどの腔腸動物門、プラナリアを代表とする扁形動物門、線虫や回虫の線形動物門、ミミズ、ヒル、ゴカイなどの環形動物門、イカ、タコ、カイ類の軟体動物門、昆虫や甲殻類（エビ、カニ、ミジンコ）などの節足動物門、ウニやヒトデの棘皮動物門など、実に多様な形をした動物が含まれる（図 3-1）。

脊椎動物の基本的体制はヒトを含めて、体の中心を一本の脊索（のちに脊椎＝背骨）がつらぬき、その背側に神経管、腹側に消化管をもつ、といい表わすことができる。

それに対して、無脊椎動物は、クラゲやヒトデなどを別として、ミミズ、エビ、昆虫などでは、脊索動物とはちょうど逆に、背側に消化管、腹側に神経索をもっているということになる。

生きものの体づくりの視点からみて、脊椎動物と無脊椎動物とに共通した原理は、そのいずれも、体の前後軸（もっと簡単にいえば頭－尾の方向性）と背腹軸（背側－腹側の方向性）という基本的な軸性・極性があるということだろう。

また、脊椎動物と無脊椎動物との基本的体制の最も大きい差は、脊椎動物が体の中心に中軸構造をもつことである。

このあと脊椎動物・無脊椎動物の双方に共通した体づくりの原点ともいえるべき前後軸・背腹軸の形成について、もっとも研究のすすんでいる昆虫を例にとつ

て考えてみたい。

.....

蛋白質は働きにより次のように分けられる  
調節蛋白質：核内の DNA と結合して遺伝子の発現を調節するもの  
酵素蛋白質：酵素として働くもの  
構造蛋白質：体や細胞の基質や構造を作るもの

.....

(なぜカエルからヒトが生まれないのか—生きものの形と遺伝情報のはなし  
一、若原より、1992,) 市立図書館

## 四足動物の体づくり

昆虫、特にショウジョウバエの体づくりに比べて、背骨をもつ動物、脊椎動物の体づくりに関与する遺伝子群の解析は進んでいない。

前節で述べたホメオボックス遺伝子はひろく脊椎動物にも知られているが、それぞれのホメオボックス遺伝子が生きものの体づくりとどのように結びつくのかあまりわかっていない。

また、体づくりに関与すると思われるほかの二大遺伝子群—細胞接着関連遺伝子群と細胞シグナル系遺伝子群—についても、個別の遺伝子が要素還元主義的に解析されてはいるが、一個体の脊椎動物の体づくり全体に、どのような役割を果たしているのかは明らかでない。

さらに、体づくりに関与する調節遺伝子・構造遺伝子の発現時期を支配していると思われる「計時遺伝子」やプログラム細胞死を支配する「細胞死」遺伝子などは、その実在すら確かめられてはいない。

そのため四足動物の形づくりの考察は、かなり理論的な推理にならざるをえない。

この節では、脊椎動物の進化にともなって出現したと思われる体づくり遺伝子について述べる。まず、脊椎動物の進化のあとづけをしておこう。

### 脊椎動物の進化

脊椎動物は魚の形でまず現われる。そのもっとも原始的な魚には顎がなかったため、無顎魚綱（現生種では、メクラウナギ、ヤツメウナギなど）と呼ばれ



る。そのなかに顎をつくった魚がでてきて、それらをまとめて板皮魚綱（すべて絶滅種）という。

板皮魚綱のなかから軟骨魚綱（サメ・エイの仲間）と硬骨魚綱（フナ・ニシンなど普通の魚）とが並行して出現する。そのうち、上陸して両生類を生み出したのは、硬骨魚綱のほうであろう。両生綱は爬虫綱をつくり、爬虫綱から鳥綱と哺乳綱が独立に生じた、というのが一般的な脊椎動物の進化の道すじである。

まとめると次のとおりである。

無顎魚綱—板皮魚綱—軟骨魚綱—硬骨魚綱—両生綱—爬虫綱—鳥綱—哺乳綱

無脊椎動物から脊椎動物への体づくり戦略の最大の変化は、体を支える中軸構造の設計の変更である。脊椎動物は、より原始的な原索動物（ホヤ、ナメクジウオ）から進化した動物群であり、その最大の特徴は体を支える中軸構造としての脊索をもつことである。

脊索は、ヒトを含めたすべての脊椎動物において個体発生の初期に形成され、胚の背側を前後軸にそって走る。発生後期になると脊椎におきかわっていく。その意味で、脊椎動物の体づくりの基本プランは、前後軸・背腹軸をどのように確立するか、脊索をどのように形成するかに帰することができる。

脊椎動物のなかでももっとも原始的なグループは、無顎類（メクラウナギ、ヤツメウナギ）であり、文字どおり顎をもたない。

それに対し、より進化した魚やすべての四足動物は顎をもつ。つまり、魚類として成功し、四足動物へ進化していくためには、顎を獲得することが必須だったにちがいない。

人間生活においても、『噛まない人はだめになる』（咀嚼研究センター設立推進グループ編、風人社、1987年）という本があるように、幼児期によく噛むことが脳の発達を促進することが知られている。動物の進化においても、噛むことが脳を発達させた要因であつたらしい。

## オゾン層と両生類

魚類から両生類への進化のポイントは、四足の形成による陸上への進出である。脊椎動物の進化にともなう「四足をつくる遺伝子」の出現についてはあとで述べるとして、ここでは両生類出現の条件を考えて見よう。

現在までほとんど無制限に使用されてきたフロンが、地球のオゾン層を破壊していることは広く知られてきている。このまま推移すると、人類を含む生態系に大きな打撃を与えると予想され、環境問題の重要な柱となっている。

つまり、オゾン層がなくなれば太陽光線に含まれる紫外線が直接地表にとどき、生物の遺伝情報を担っている DNA に損傷を与えるためだ。

ヒトを含む多くの現生生物は地上に住んでいるが、それが可能となっているのは地球全体がオゾン層によって包まれているからである。

よく知られているように、太古の地球には酸素 ( $O_2$ ) が存在していなかった。当然、オゾン ( $O_3$ ) 層も形成されず、太陽からの紫外線は直接地表まで達していた。そのため、太古の地球では生物は地上に住めず、水中でしか生存できなかった。紫外線は水中にとどきにくいからである。

生物が地上に進出したのは、光合成をする植物がどんどん酸素を放出し地球上に酸素がたまり、その一部がオゾンに変化してからである。膨大な時間をかけて作りあげてきたオゾン層のおかげで、両生類は陸上へ進出することができたのである。両生類が出現しなければヒトを含む哺乳類などは進化できないわけがない。こういえば、大切なオゾン層を破壊してしまうということが、いかに愚かなことであるかがわかってもらえよう。

#### 脊椎動物の分節構造

無脊椎動物の環形動物や節足動物は、体全体が体節によって区切られている。その繰り返し構造をもつ体節形成は、ホメオボックス関連遺伝子の「分節遺伝子」群によって支配されていることは先に述べた。

脊椎動物においても、似たような繰り返し構造が知られている。その一つは、初期発生時にみられる体節である。

もう一例として、内臓弓や鰓裂・鰓弓をあげることができる (図 3-7)。

脊椎動物の成体を外側から見ると、その分節構造はあまり明らかでないが、個体発生のある時期には図 3-7 で示されるように、みごとな分節構造がある。初期発生時にみられる体節の分節性は、成体の脊椎骨や神経節の繰り返し構造に反映する。

内臓弓の数は、無顎類のメクラウナギでは 15 対、ヤツメウナギでは 8 対、軟骨魚類では一般に 7 対、硬骨魚類・両生類・爬虫類では 6 対、鳥類・哺乳類では 5 対が発生の一定時期に現われる。

内臓弓はもともと呼吸器官であり、基本的には鰓をつくる。陸上動物では、鰓は不要となり、まったく別の構造に転化する。

その代表が魚類以上の顎であり、哺乳類の耳小骨である。

そのため、内臓弓のうち最前部のもの、すなわち第一内臓弓を顎弓、次を舌弓、以下を鰓弓と呼ぶ。

その内臓弓の分節構造を支配する遺伝子について考えてみよう。

### 脊椎動物のホメオボックス遺伝子

ショウジョウバエのホメオボックス、つまりほぼ共通した 180 塩基対からなる DNA 断片をプローブ（探索子と訳している。DNA の塩基配列の共通性を調べる時の目印）として用い、さまざまな動物の DNA を解析することができる。いろいろな動物のゲノム DNA を取り出し、ホメオボックスと共通した塩基配列があるかどうかを、サザン・ブロットという方法で調べるのでズー・ブロットと呼んでいる。

これまでに、脊椎動物を含めさまざまな動物でホメオボックスが発見されている。環形動物（ミミズやゴカイ）以上すべての門。亜門の動物から報告されている（表 3）ので、体節をもつ動物がホメオボックスをもち、体節のない生物ではホメオボックスはないようである。

脊椎動物では、カエル、ニワトリ、マウス、ヒトなどで詳しく調べられ、たくさんの遺伝子がクローニングされている。しかし、まだその遺伝子産物の機能と直結したデータは得られていない。

ヒトの場合、ホメオボックスをもつ遺伝子は 10~20 個くらいあると考えられているが、これらの遺伝子がつくりだすタンパク質の機能はまだ充分にはわかっていない。

発生初期に働く遺伝子のプロモーター領域（DNA 上の領域で、普通ここに RNA ポリメラーゼが結合し、RNA への転写が始まる）に結合して、その遺伝子が発生のある特定の時期になるまで発現しないように調節しているタンパク質ではないかと推定されている。

カエルのホメオボックス遺伝子の働きについては、第 4 章で詳しく述べる。

（若原より）

### 水中から陸上へ（魚類から両生類へ）

メモ：鰓と顎、反射運動

### 陸上排卵、羊膜（両生類から爬虫類へ）

恒温の機構（爬虫類から鳥類、哺乳類、恒温動物へ）

大脳の発達（古い皮質、基底核...鳥類での特殊性）

新皮質の出現（爬虫類から）

## 感覚細胞の発生と感覚神経系の成立

刺激と受容・・・感覚器官と感覚受容の分子機構

刺激と受容…感覚器官と感覚受容の分子機構 光、音、機械刺激、化学刺激などが、感覚器官にある特殊な易刺激性の上皮細胞を興奮させることからその源である事物を感覚することが始まる。一般に、上皮細胞の膜表面には上記の特定の感覚刺激に特異的に反応する受容蛋白が局所的に存在しており、この受容体にある蛋白分子が反応し、変化し、さらに、つぎのステップの細胞内化学変化をひきおこす。その分子機構について、現在最も良く研究されている視覚性感覚細胞について述べることにする。

感覚と知覚について

われわれをとりかこむ環境のなかの事物や過程が、感覚器官へ直接間接に働きかけるとき、脳髓のなかに生じるそれらの反映を感覚および知覚という。感覚と知覚が発生するには、光であれ音であれ、何らかの物質的刺激物（客体）によって一つまたはいくつかの感覚器官が直接に刺激される必要がある。それゆえに、感覚と知覚は感性的映像といわれる。これは、感覚器官への働きかけが終わると停止する。この点、感情や思考と異なる。感覚が物質的世界の客体（刺激物）が感覚器官に作用するとき、それに固有で単純な（黄色いとか、柔らかいとか、痛いとかの）感性的特性が反映した映像であるのに対して、知覚は、物質的世界の客体が感覚器官に作用した結果生じる映像が結合され意味づけされたものといえよう。生理学的に言えば、刺激受容器に起こる興奮が大脳皮質に達し、その領域の特殊な神経細胞を興奮させた結果感覚は発生するもので、その過程はまったく客観的なものである。そして、感覚が発生するとき、刺激物（物質的客体）が分析される。さらに、大脳皮質間の結合が働いて、連合野を含む一群の皮質神経細胞の興奮が広範囲に起こることにより、特定の客

体が選び出されたり集団化され、かつ表象言語野と結びつけられてはじめて客体が知覚される。

## 体性感覚系

### 種々の知覚様態

一般体性求心系 (cp. 特殊性の体性求心系 一目、耳から) exteroceptive, proprioceptive

### 受容器

皮膚受容器の形態

free or unencapsulated の神経終末

encapsulated の終末

Merkel の disc (自由終末の多少特殊化されたタイプ)

Encapsulated:

Pacinian corpuscles (2-1A 図)

Corpuscle of Meissner (2-1A 図)

Corpuscle of Ruffini (2-1A 図)

Krause and bulbs

### 皮膚受容器の機能的分類

Mechanoreceptors

Meissner

Merkel

Ruffini

われわれが普通 tactile stimuli と呼んでいるのに 4-5 の receptora タイプが関連している。

Thermoreceptors

構造上温度受容器と同等された特別のものはない。が被覆されたものではないことは確からしい。冷覚受容器は、細い有髄線維の自由終末(生理と EM の仕事) (Hensel, '73)

Pain receptors or Nociceptors

cp. Noceo 害を加える。

fine, freely ending fibers

low intensity で神経が直接刺激うけたとき、太い有髄求心線維のみが activate されて、触覚様感覚 tactilelike sensation が起こるが痛み(-)。電気刺激の強度を増していくと thinnest myelinated 線維も activated され痛みを感じるようになる。 \*(C-group, C-fibers)

— Torebojörk や Hallin 1973-1974 の仕事。 —

皮膚の痛みに関して主観的に2つのタイプ

I. 細鋭針を刺激。急に起こり痛少く局所的、刺激が止むと痛みも止まる。  
pricking, fast, first, pain 細い有髄繊維 (group A $\delta$ )

II. 針・深く皮膚、痛み強く範囲が広がり、少し間を置いて起こる痛。刺激止んでもつづく。

stinging, slow, second, pain 細い無髄線維

他に、痛覚刺激に対する神経繊維の感度に2つの主要なタイプがあるようだ (Burgess と Perl, '73; Lym, '77)

I. mechanoreceptors ……A $\delta$  group

II. polymodal or thermal nociceptor …… C group

Pacinian corpuscle ファーテル・パチニー層板小体

Vater - Pacini'sches Lamellen Korperchen

皮下組織など。いくつかの点で皮膚受容器に入れられるよう。単一神経繊維により支配、大きい。 圧→他の種類の刺激にも対応。esp. 振動 vibration

高頻度振動 > 100 サイクル/秒

関節の感覚 joint sensitivity or kinesthesia (運動 [感] 覚)

運動・重量、位置などを関知する感覚、普通はとくに、関節の角度の変化の知覚に関して用いられる。

muscle spindle

Golgi tendon organs

筋紡錘からの情報は筋の長さによるものばかりでなく。fusimotor activity のレベルにも依るので、筋紡錘は関節の絶対位置を記録することはできない。

嗅覚系

## 嗅脳

魚類と両生類では、終脳の主体は嗅覚インパルスを外套部 pallial part に(運ぶ)伝える求心性繊維であり、例えば哺乳類にみられるような皮質様構造の特徴を片鱗も示してない。

比較解剖学的研究から、両生類に見られる3つに分けられる外套の部分は、高等脊椎動物の外套部 pallium に認められる特定部に相当すると推論される。

すなわち

内側部→archicortex or 海馬の原基

外側部→paleocortex or 梨状(葉)皮質

中央部→neocortex = “dorsal area”新皮質の背側皮質

爬虫類では、皮質構造はなお原始型であるが3区分はもっとはっきりしてくる。

哺乳類になりはじめて、背側皮質 dorsal cortex が著明に発達する。この発達の間(発育の経過中)、嗅覚性インパルスの分布は paleocortex と archicortex に限局されるようになる。ここは全体として下等哺乳類で高等の分化のレベルに達したのちは、高等哺乳類で更に発達することはない。

Archicortex にはヒダが形成され folded、海馬溝の発達により、海馬として側脳室の内側壁の中に大きくふくれる(突出する)。新皮質の発達の結果、paleocortex, archicortex は遂に内方に押しやられ、ヒトでは10-1, 4 図にみられるように、全く半球の内側面にみられる。新皮質の発育は他領域の形の変化の原因ともなる。半球皮質の後頭極 occipital pole が発達すると、paleocortex と archicortex は後方に引かれ、遂に、その後、側頭葉の発達にともない再び前方、腹方に引かれる。このためにヒトや多くの哺乳類の archicortex と paleocortex の部分は、環状に近い nearly circular 構造を示し、室間孔前方域から後方に拡がり、ついで下方にそして前方に曲がり、遂に主発点の下方にあたる脳底に達する。模式的には、archicortex は、主として海馬と歯状回によって代表されるが、これは、この線 line の全長にわたってみられる筈である。しかしながら、脳梁が両半球新皮質間の非常な発達によって現れてくると、この位置にある archicortex の部分は著しく縮小する。その部分に相当するものは induseum griseum 脳梁灰白質と一般に考えられている。脳梁膝の下にある脳梁下回(gyrus subcallosus, BNA, JNA, : PNA では Gyrus paraterminalis 終板傍回)は(いく人かの著者—研究者によって)海馬の最前部と見做されている。(cp. 10-4 図, p. 650)。Paleopallium は哺乳類で後方に向かって発達し、梨状葉を形成するが、ヒトでは海馬回(Gyrus hippocampi, JNA, BNA; PNA では Gyrus parahippocampalis, 海馬傍回)の大部分がこれにあたり、その(梨状葉, paleocortex?)残りは帯状回および、帯状回と海馬回(PNA で海馬傍回)を結ぶ

retrosplenial cortex 膨大後部皮質の形で存在すると考えられている。しかしながら、多くの研究者は、帯状皮質は実際は paleocortex と neocortex の移行皮質と考えている(“辺縁系”の後述をみよ)。paleocortex と archicortex には種々の細胞構築的区分域あり、この時点で、海馬回(PNAで海馬旁回)内のブロードマン28野、entorhinal area 内嗅野について注意をひくことで充分である。

上述の記載は甚だ模式図的であるが、系統発生上のこれら構造物の発達の印象を与えるとは役立つだろう。長いカーブをえがく脳弓や分界条 stria terminalis のような哺乳類やヒトでみられる2・3の特殊な(奇妙な)繊維結合の像(特徴)を説明する。とりわけ、比較解剖学により、下等脊椎動物では全半球を占める脳の部分(paleocortex archicortex)がいかにして、哺乳類になって、新皮質によって全く被いかくされるようになるかを明らかにしてくれる。下等動物において第一に嗅覚に関係すると見做される脳の paleocortex と archicortex の部分は、哺乳類そしてとくに後頭哺乳類において他の重要な機能にとって代わった。

嗅脳 rhinencephalon という術語はしばしば使用されるが、不幸なことにいつも同じ意味で用いられている訳ではない。系統発生学的研究を基礎にして、嗅脳は通常外套部 pallial の archicortex と paleocortex を中隔野、嗅結節、嗅索、嗅球など終脳基底域の部分を一括とする。しかしながら、この術語は生理学的意味を言外に含んでいる。繊維接合分析の結果として、いわゆる嗅脳の多くの部分が、その名称が意味するように特に嗅覚に関係していると考えられることはむづかしい(できぬ。not entitled)ことを明らかにしている。このような術語を用いることは不幸である。

## 嗅神経

第1脳神経である嗅神経は、嗅球 olfactory bulb の下面 under surface に入る

約20本の神経繊維の束で作られる。これらの繊維は篩骨 Os ethmoidale の篩板 Lamina cribrosa の穴を the cribriform plate of the ethmoid bone を貫き鼻腔の上部の上鼻甲介 concha nasalis superior とこれに面した鼻中隔 nasal septum に分布している。この“area olfactoria”では鼻粘膜は黄色味を帯びている。

嗅神経は visceral afferent とみなされている。他の visceral afferent fibres と異なり、嗅神経は ganglion cells (神経節細胞)の細胞突起ではなくして、嗅覚知覚細胞の中心性の無髄の突起である。(このようにその突起を直



接中枢に送るこのような感覚細胞は下等動物では珍しくないが人間では唯一のものである)。この知覚性の嗅細胞は、細長い円柱状の上皮細胞 epithelial cells で sensory hairs を持ち、支持細胞にとりかこまれている。篩骨を通る神経束の所は、鼻腔のリンパ管とつながりをもっており (be related to) そのために鼻の感染が頭蓋腔内にひろがる可能性をもつ。

嗅球の内部で嗅神経は mitral cells の樹状突起とシナプス結合をもち、mitral cells (僧帽細胞) は axons を中枢性に嗅索 tractus olfactorius に送る。しかし、嗅球内の他の細胞も嗅刺激の伝導に関与している。嗅索の繊維は嗅三角 (trigomum olfactorium) で Stria olfactoria lateralis と medialis (外側および内側嗅条、注、P. N. A. にはない、J. N. A. では正確には Stria olfactoria medialis と intermedialis でその日本語訳は、内側嗅条および中間嗅条) に分れる。Substantia perforata anterior (前有孔質) へ (も?) 行く (これは、Stria olf. medialis と思う)。嗅神経繊維の終止繊維は、嗅索を切断して変性終止繊維像を mapping することによって実験的にサル (Meyer and Allison, 1949) とウサギ (Le Gros Clark and Meyer, 1947) で調べられた。ヒトでは終止域はサルの終止域と一致するように思われる (Allison 1954)。この繊維の大部分は uncus 鉤の前 (腹) 部に終わるが、この uncus の部分はヒトでの primary cortical olfactory area 第一次皮質嗅覚野のもっとも重要な部分と思われる。他の繊維は眼窩面の皮質 orbital cortex (prepiriform area, 前梨状野) に行く。実験的には神経繊維はさらに系統発生的に古い幾つかの小さい核、扁桃核 (扁桃体) の内側部にまで繊維を追える。

他の知覚形態をみると、知覚刺激を受ける第一次知覚野 primary sensory cortex は、第二次知覚域 secondary sensory sphere にかこまれている。後者は sensory impressions を適性に解決するに必要なように思われる。類似をあてはめてみると、第一次嗅覚皮質に隣接している皮質、entorhinal area (Brodmann 28 野) は第二次嗅覚野を現すと推測されるかもしれない。しかしながらこの仮説 (Brodal, 1947) は、Adey and Meyer (1952) による実験研究の結果によって反論された。Adey & Meyer は、第一次嗅覚野から entorhinal area への繊維結合を見出すことが出来なかった。

それ以外の嗅覚刺激が一次嗅覚野に達する中枢の道は、多種多様で複雑のようである。そして詳細には判っていない。嗅球 olf. bulb に電気刺激を与えて見ると活動電位 action potentials が脳の多くの場所から得られよう。その内に海馬 hippocampus がある (Berry, Hagamen and Hinsey, 1952)。しかしながら海

馬はとくに sense of smell 嗅覚に関連した脳の一部であるという昔からの考え方は支持されていない (Brodal 1947, review を見よ)。多くの観察から得られるところでは、この特殊の構造物 this peculiar structure は、emotional process と complex psychic function (感情プロセスと複合精神機能) に関連性を持っているようだ (例えば Kaada, Jansen and Anderson 1953 をみよ)。

ヒトでは嗅覚と嗅覚器 (the sense of smell and the olfactory apparatus) は多くの動物に比較して退化的である。にもかかわらず、相互に結合しているところの海馬 (脳弓も含めて) と帯状回はヒトではとくに発達している。他の形態学的特徴と共にこれら事実は嗅覚と海馬との密接な関係を推量するところへの強い反論となっている。意識的知覚における役割に加えて、olfactory impression 嗅覚的印象 (効果) はとくに栄養とか生殖とかに関連した一連の反射 reflexes に対する重要な刺激である。

#### The terminal nerve 終神経

Nervus terminalis は anterior perforated space の内側で内側嗅条 stria olf. med. の領域から走る神経繊維の細かい束である。それは篩板 lamina cribrosa から nasal septum 鼻中隔へ行く。昔の解剖学者が脳神経をかぞえた時、この神経は気づかれなかったのでナンバーをつけられじまいだった。位置的に見てまた恐らく機能的にも嗅神経と関係があろう。ヒトや高等動物では rudimentary であるが胎生期にはみられる。終神経は小さい ganglion 神経節をもち、求心性と遠心性の繊維を有する (Pearson '41)。この神経繊維は実用的なものではないが理論的興味がある。

終神経と一緒にいわゆるヤコブソン器官 (organon vomeronasale) から来る vomeronasal nerve という何本かの繊維が走る。これは鼻中隔上に位置し、sensory cells を含む。中枢性にはこれらの繊維は accessory olfactory bulb と結合をもっている。ヒトでは、これは Jacobsohn 器官同様に胎生期に於いてさえも rudimentary である。

#### 嗅覚器 C. J. Herrick (1922) (を中心に以下まとめる)

脳のうちで嗅覚に関与する部分は、しばしば嗅脳 rhinencephalon とよばれている。魚類では、大脳半球の大部分が嗅覚機能に使われている。そして、動物が高等になるにつれて非嗅覚中心が線条体や大脳皮質の中に加わり、ついにヒトになると大脳半球の非嗅覚部分が嗅脳を被うようになる。ヒト大脳半球の複雑な形をこの進化の歴史に関する知識を離れては正しく理解することはできない

い。単純な嗅覚反射器から我々の分化のよりどころである高次神経過程の偉大な器官までの脊椎動物大脳半球の変態 metamorphosis は1つの大変劇的な歴史であるが、残念ながら、これにたち入ることはできない。

ニオイは下等脊椎動物の多くでは明らかに優位感覚 dominant sense である。このことがサメ (dog fish) にもあてはまり、脳の嗅覚中枢がとてつもなく発達している。文献もすでに引いた。実験動物のほとんどが、たとえばラットや犬で、嗅覚管が減少状体となっているヒトや他の霊長類におけるよりも行動面でニオイの感覚はなお非常に重要な部分を演じている。

終神経 nervus terminalis は細かい神経節をもった神経で魚からヒトまでほとんどの脊椎動物で嗅神経に関連してみいだされている。その繊維は、無髄で鼻の粘膜に達するが、終末の正確な方法は不明である。その繊維は、嗅球まで嗅神経繊維と並んで内方に向かう。そこで終神経は嗅神経と分かれて嗅球附着部と終板との間で大脳半球の内に入る。脳内で、両生類で嗅域と視床下部の全長で後方に走るが、その大脳への結合は正確に定められていない。この神経の機能も全く分からない。

ヒトでは終神経は鼻の嗅粘膜に広く分布している。そしてお互いに吻合する無数の細かい糸 (フィラメント) を呈し嗅神経終末と明らかに区別されるが、両方入り混っている。多数の神経細胞がそれらの繊維間に分散し嗅球の近くに密集してみられる。片側に約 1500 個ある。頭蓋に入ると終神経は嗅球のそばを通過し、さらに後走し普通直回 gyrus rectus 上の pia mater 中に数ケの非常に細かい糸となって埋没する。そして内側嗅条の前端部またはその近くで脳実質に入る。

ほとんどの脊椎動物の鼻の内に、鋤鼻器官 vomeronasal organ または Jacobson 器官として知られる嗅覚上皮の部分の特殊域がある。ここは、鋤鼻神経と呼ばれる嗅神経の特殊な細片糸 (slip) をうけ、ある種の動物では特殊な副嗅球が脳の内はこの神経を受けるために発達している。この器官はカエルでより発達しており、この副嗅球から特別の嗅索が線条体複合体中の扁桃核に向っている (Herrick 1921)。

嗅覚脳中枢は2群に分けられる。すなわち (1) 脳幹の反射中心 (中枢) centers と (2) 嗅覚大脳皮質である。嗅覚反射中心の配列とそれらを結ぶ経路はすべての脊椎動物の脳 (嗅器官を全く欠いているドルファンのような2,3の水棲哺乳類を除いて) で本質的には同じである。これに反して、嗅覚大脳皮質は異なる脊椎動物の群でさまざまに発達をとげている。魚類には真の大脳皮質はない、両生類 (とくにカエル) では、一般嗅覚反射中心から嗅覚性大脳皮質ができる。爬虫類では、単純な組織上のパターンをもったよく発達した嗅覚皮質と非嗅覚皮質の始まりがみられる。鳥類では、嗅器官は減退し非嗅覚皮質が幾らか爬

虫類よりも広くなる。哺乳類になると、嗅覚皮質と非嗅覚皮質共に最大の次元に達し、前者は最低、後者は最高のメンバーとなる。

大脳皮質は全体として時に外套 (pallium) と呼ばれる。脊椎動物進化の内で嗅覚器官に関連する外套部分は、非嗅覚外套よりも早く分化してきており、その故に archipallium 古皮質 (原皮質) と呼ばれてきた。非嗅皮質は新皮質 neopallium (または体性外套 somatic pallium、体性投射繊維を受けるため) と名付けられる。古皮質は、前述されらように、とくにカンガルー、オポムスのような有袋類 marsupialis のような最も下等な哺乳類で最大限の発達を遂げており、海馬と海馬回 (g. hippocampus, or 梨状葉) から成る。新皮質はヒトの脳で最大の大きさとなり、文明人種で現在なお分化の途上にある。人脳では露出している大脳皮質の実際的にすべての部分は、新皮質で、古皮質は比較的サイズが小となり、新皮質の後縁に沿ひ infolding (おりこみ) の過程にほとんどが隠されてしまう。

人体では、特別の嗅覚受容器 receptors は鼻腔の外側壁と内側壁の上部に並んでいる小粘膜域に限られる。第一次嗅覚ニューロンは細胞体はこの粘膜内にある。この細胞の軸索が嗅神経の繊維を形成する。これらは無髄で、篩骨を多数の小束 (嗅系、fila olfactoria) をなして貫き、嗅球内の第一次嗅覚中心の中に自由分枝状に (free arborizations) 終わる。数本の嗅神経繊維は一緒になって糸球体 glomerulus と呼ばれる密な繊維のもつれ entanglement を作って終わる。糸球体はまた第2次嗅覚ニューロン即ち僧帽細胞 mitral cell の1本またはそれ以上の樹状突起をうけている。故に糸球体は嗅覚経路の第1番目のシナプスのあるところである。僧帽細胞の軸索は嗅索を作り、嗅球の基部にある嗅域すなわち第2次嗅核へ入る (discharge)。これらの軸索は側枝を嗅球内の非常に小さなニューロン (顆粒細胞) の間に出す (discharge)。また2つ顆粒細胞の主たる突起は末梢方向に向い僧帽細胞の樹状突起 (間) に終わっている。

すでに注意をうながしておいたが、ニオイも味も共に化学刺激感覚 chemically excited senses ではあるが、嗅覚器官は味覚器官よりもはるかに希釈された刺激物質によって興奮される。嗅覚刺激の閾値はいくつかの方法で有効的に低下させうる。そのいくつかを示すと、すなわち、味蕾の中には特殊受容細胞と末梢神経との間にシナプスがあるのに対して、嗅器官中にはこのようなシナプスは存在しない。末梢受容細胞は直接的に嗅神経を出している。第2に、末梢性味覚神経繊維は延髄の第1次味覚中枢のいくつかのニューロンに中枢性に discharge するが、多くの末梢性の嗅繊維は1つの糸球体内に入り、そこで、1つまたは2つの僧帽細胞だけからの樹状突起にかかわりをもつだけであり、このようにして、個々の僧帽細胞の中で集積・積分 summation を起こ

す（ことを準備する・与える）のである。再び（さらに）、嗅索から顆粒細胞（非常に多数ある）へ側枝が入っているより僧帽細胞から再び顆粒細胞を発火させてそれらの discharge を強めている。これらの devices により、大変弱い末梢刺激でも非常に強い興奮を嗅覚中枢内に引き起こすことができるのである。

嗅索の繊維は嗅球基部からひろがって3つの経路により嗅覚域すなわち第2中枢に達する。：内側、中間、外側嗅条 olf. strial と呼ばれるものである。この第2中枢域はいくつかの亜域に分かれるが、その最も重要なものは(1)外側嗅覚（嗅回）lateral olfactory nucleus (or gyrus)で外側嗅条をうけて、後方に（直接、大脳皮質の側頭葉の端 temporal tip uncus 鉤）むかってひろがっている。この部分は、海馬回と海馬の腹外側端が合するところである。(2) subcallosal gyrus 梁下回と septum 透明中隔を含む内側嗅覚で内側嗅条をうける。(3)中間嗅核で intramediate olf. n. で前有孔質 ant. perforated substance を占め、中間嗅条をうける。これらの核はすべて重要な反射中枢でここで嗅覚刺激は他の感覚入力と結びつき各核は独自の反射パターンを持つ。中間嗅核（嗅結節ともまた Edinger により傍嗅葉ともよばれる）はヒトにおいても多くの他の哺乳類でよく発達しており、恐らくニオイ、触、味、筋感覚を含む鼻口部の食餌反射 feeding reflexes、Edinger がまとめて“oral sense”と呼んだ生理学的複合体にとくに関係しておるのであろう。この鼻口部反射コンプレクスは大脳半球の相互（関）中枢 correlation centers に関する進化歴史の初期の段階において非常に重要な役割をえんじているものと思われる（Edinger の仕事を参照せよ）。

嗅覚領域のこれらの核から第3次の繊維が、視床下部の乳頭体へ、ついで視床上部の手綱核へつづき、これら両者から、シナプスを替えて、繊維路が下方に大脳脚を通過して中脳の運動中心へ導く。乳頭体からの経路を tr. mamillo-peduncularis という。手綱からのものを tr. habenulo-peduncularis (fasciculus retroflexus, Meynert 反屈束) という。乳頭体は視床前核にも繊維をおくる。これが tr. mamillo-thalamicus (fasciculus thalamo-mamillaris BNA または、Vicq d'Azur の tract)であり、嗅覚と一般体性反応の相関に役立っている。またこの第2嗅覚域と大脳脚との間には間脳での中継なしに直接に tr. olfacto-tegmentalis 嗅被蓋路がある。視床上部において、嗅覚神経インパルスは視床の体性知覚中枢、とくに視覚と触覚系、のインパルスと関連し、視床下部において、味覚および種々の内蔵感覚系と関連している。

上述は、嗅覚反射に関与するより重要な経路のうちの2,3を記述したものである。大脳皮質へ到達する嗅刺激は異なる路を通る。それらは嗅球基部の第2次嗅覚域のすべての部分（亜域）から海馬（これはヒトの脳で古皮質の大部分を構成する）へといくつかの olfacto-cortical trs. により送られる。人におけ

るこの経路は入りこんでいるのでここでは記述を試みない。

海馬（以下はアンモン角と呼んだ）は大脳皮質の後・腹縁 postero-ventral border を形成する特殊な脳回で側脳室後角の中にまるめられてあるので脳表面には現れない。海馬は移行型の皮質によって残りの皮質（新皮質）と結合している。海馬の自由縁全長にわたって強い繊維帯、fimbria（采）がついており、これを通して嗅覚投射繊維が第2次嗅覚域から海馬に入ってくる。

海馬は（海馬）白板 alveus を作る広範な連合路系によって大脳皮質の部分と結合しており、このようにして適合しているさまざまな機能系のこれら複雑な相互作用に備えている。海馬采と脳弓柱を通して海馬から脳幹に行く遠心性経路もある。これらの繊維は視床下部と視床上部に共に終わる。視床下部と視床上部に到達した後、これら皮質起源の運動性インパルスは、前述の反射インパルス同様に同一の経道を通して中脳の運動中枢に運ばれる。

以下 Brodal's textbook より

嗅覚受容器(Brodal)

嗅上皮は、鼻腔内で、鼻中隔の後上部と外側壁の相対する部分にある。限局は領域で一部上鼻甲介をためると所にある。この嗅粒膜部は黄味を帯びている。嗅上皮の細長い感覚細胞は支持細胞より結合されている。この感覚毛は“嗅覚棒(杵)、olfactory rod”として、感覚細胞の自由表面からの突出部にある。6～20本の細い毛で被覆している粘液 mucus に突出す繊毛(嗅小毛)cilia の構造を示している。支持細胞には微絨毛 microvilli がある。各嗅細胞の基底部から1本の細い糸状の突起がありこれが一定方向にインパルスを伝える。この形態的特徴は、嗅覚上皮は脊椎動物間における感覚細胞の中で原始型 primitive type であることを示し、嗅覚がすべての感覚中で系統発生的にみて最も古く原始的なもの、であるとい見解を支持する。嗅覚細胞の無髄近位繊維は軸索に相当する comparable(くらべる)ものである。

嗅覚受容細胞間にある程度の組織学上の区別がある。しかし形態学上から特定のタイプにわけるとは光顕上(LeGros Clark, 1956)も電顕上(de Lorenzo, 1963)も成功していない。以下の本を参照。Olfaction and Taste (1975) Taste and Smell in Vertebrates (1970), Douek (1974) monograph.

非常に細い嗅覚上皮からの繊維(径 ca 0.2 μm)は合して細い束となり篩骨 ethmoid bone の篩板 cribriform plate を貫き脳内に入り、嗅球に達する。これらの嗅覚繊維束の全体が第1脳神経すなわち脳神経である(という)。

嗅上皮：多列線毛上皮で3種の cells

- ①嗅細胞
- ②支持細胞

### ③基底細胞

#### 味覚系

顔面神経（中間神経を含む）の分布枝

顔面神経管内 facial canal

Nerve to the stapedius アブミ骨筋（へ行く）神経

Chorda tympani 鼓索神経

茎乳突起の出口で stylomastoid foramen

Posterior auricular 後耳介一

Digastric, posterior, posterior belly 顎二腹筋、後腹

Stylohyoid 茎突舌骨筋

顔面上 face Temporal 側頭枝

Zygomatic 頬骨枝

Buccal 頬筋枝

Marginal mandibular 下顎縁枝

Cervical 頸枝

大錐体神経 N. petrosus major は膝神経節で中間神経を去り、顔面神経管にある裂孔である小さな穴から頭蓋腔の中に入る。そして側頭骨の錐体 pyramid の表面を前方に進み、三叉神経節（半月神経節）の下で且、内頸動脈の外側で破裂孔 Foramen lacerum を貫いて通り、頭蓋底下面に出る。それから大錐体神経は、内頸動脈の周りの交感神経性の神経叢 sympathetic plexus から (plexus caroticus internus) 来る深錐体神経、AN. petr. prof. と一緒になって翼突管神経 N. canalis pterygoidei (vidian nerve) を作る。翼突管 pterygoid canal の中を通过这个の神経は翼口蓋窩に行きそこの翼口蓋神経節 Ggl. pterygopalatinum に終わる。こうして中間神経の中の内蔵遠心性繊維は翼口蓋神経節に達する。この神経節からの節後繊維は分泌性のインパルス涙腺に伝える（頬骨神経 N. zygomaticus とその涙腺神経 N. lacrimalis との交通枝を通じて）。この翼口蓋神経節から起こるあと一つの節後繊維は、鼻腔中の腺へ分泌性インパルス secretory impulses を送る。軟口蓋からの味覚繊維は大錐体神経を通り中枢へ行く。

中間神経からの他の枝である鼓索神経 Chorda tympani は顔面神経管の中で、アブミ骨筋神経 N. stapedius のすぐ下で本幹を離れる。鼓索神経小管 Canaliculus chordae tympani という小さい骨性の管を通して鼓室 cavum tympani にはいり、鼓室内を前方に凸の弧を描いて前方に進み（粘膜につつま

れている) Fissura petrotympanica 錐体鼓室裂を通過して鼓室を去り頭蓋底外面に出る。鼓索神経はそれから舌神経 N. lingualis (from N. mandibul) の後面の腹後方を走り、舌神経に合する。このようにして、顎下腺と舌下腺および口腔の小唾液腺へ行く分泌性 (節前性副交感神経) 繊維は舌神経の中を通り (これは顎下神経節に終わる) もたらせる。舌の前 2/3 からの内蔵求心性味覚繊維は visceral afferent taste fibers は舌神経と鼓索神経をとって中枢へ走る。これらの繊維の perikarya 細胞体は膝神経節中にある。

### 舌咽神経

舌咽神経は、迷走神経と同じタイプの神経繊維を含んでいる。体性遠心性繊維は擬核の前部から起こり、内蔵遠心性繊維は小さな細胞群である。下唾液核 Nucl. salivatorius inferior から起こるようだ。この下唾液核は (副交感性の) 迷走神経背側 (運動) 核のすぐ前方に位置する。cp. (Fig3, Brodal)、内蔵遠心性繊維は副交感性の節前繊維である。内蔵求心性繊維 visceral afferent は、下神経節中に細胞体があり、弧束の前方部に入り、弧束核中の対応したレベルに終わる。これらの繊維のうちの幾らかは、舌の味蕾から来る特殊内蔵求心性繊維 special visceral afferent fibers である。最後に迷走神経のところで述べたように、舌咽神経は三叉神経脊髄路核に終わる若干の繊維を含んでいる。つまりこれらは体性求心性繊維に入れられるべきだろう。

その名前が示すように、舌咽神経は第1に舌と咽頭に分布する。この舌での最終枝 (舌枝 Rr. linguales : 舌骨舌筋 hyoglossus の内側を通り舌根と舌体の一部に分布する) は、舌の後 1/3 と有郭乳頭 Papillae vallatae の粘膜に分布する。これらの枝には、味覚繊維も含めて舌粘膜からの求心性繊維に加えて、支配領域にある小唾液腺へ行く内蔵遠心性繊維も含まれる。

味覚刺激の通る路 The pathways for taste impulses

側線系 (Dr. 鬼頭)

前庭系

前庭神経 The vestibular Nerve

この神経の特殊体性求心繊維 special somatic afferent fibres は双極 (性)



神経節細胞の突起である。この双極神経細胞は内耳道底 Fundus meatus acustici interni にあり、ここで前庭神経節 Ganglion vestibulare (Scarpa) を作る。これらの神経（節）細胞の中樞神経突起が前庭神経を作る。末梢性突起は幾つかの小さい束になり vestibular apparatus (前庭器、平衡器) の種々の部分即ち、三半規管 [前、後、および外側：いずれも C 字状でその両端が卵形囊 utriculus に開いている。その開く所は各管に 1 つずつの膨大部 Ampulla (membranaceae) を有し、各々その内面には C 字形のかたまりがあり、これを膨大部稜 crista ampullaris という。感覚上皮がここにあるため厚くなっている。これに応じて膜の外面膨大部溝 Sulcus ampullaris があり、ここに前庭神経の枝が着ている] の cristae 膨大部稜および卵形囊斑 Macula utriculi と球形囊斑 macula sacculi に進む。

[註] 最近の研究によれば球形囊 sacculus は卵形囊 utriculus と機能上異なるようである。少なくとも部分的にゆっくりした機械的振動 slow mechanical vibrations の受容器 receptor の役をしている。蝸牛神経と前庭神経との間に吻合はあるが、この意義はまだハッキリしていない (Shute 1951 を見よ)。

外側半規管 水平面にあり、外方に向い、弧は最小

前 or (上) 半規管 Pyramis 錐体の長軸と殆ど直角

後半規管 Pyramis 長軸と殆ど平行

#### 前庭神経核

前庭神経細胞の中樞性突起は、索状体 corpus restiforme (背側にある) と三叉神経脊髄路核 (腹側にある) との間を走って脳幹に入る。その繊維の大部分は上行枝と下行枝の 2 つに分れる。そして側枝を出しながら 4 つの前庭神経核に終わる。これらの核は第 4 脳室の床の直下で大部分外側のくぼみにある。下行繊維の若干は、descending or spinal vestibular root (前庭神経の下行根または脊髄根) というはっきりした繊維束を作るに関与し、下行性 or 脊髄性の前庭神経核 (Nucl. vestibularis descendens s. spinalis) に終わる。… 外側核は多くの大型細胞を含むので特徴がある。

• principal nucleus.

Nucl. vestibularis medialis s. triangularis, Schwalbe 前庭神経内側核 (三角核)

Nucl. vestibularis lateralis Deiters 外側核

• angular n., dorsal n.

Nucl. vestibularis superior Bechterew 上核 (or 背側核、J. N. A.)

Nucl. vestibularis inferior descendings n., supinal nucleus 下核 (下行

路核)

前庭神経核が形態学的に異なった部分に分類されるということは、この異なる種々の亜核が求心性および遠心性の繊維結合に関して異なっており、従って機能的に均一ではないということを考えさせる。この研究はむずかしくいまなお詳しいことは未解の点が多い。まとめてみれば、前庭神経核からの遠心性繊維は主として中枢神経系の他の 3 つの領域即ち小脳と脊髄と外眼筋の核に影響を及ぼすことができるように配列されているといえよう。さらに平衡器 vestibular apparatus からのインパルスは大脳に達する。前庭核からのインパルスが伝わる路のアウトラインをのべることで充分であろう。

小脳求心性繊維 cerebellar afferent fibres は系統発生的に最も古い小脳部分の flocculonodular lobe 片葉 (虫部) 小節に終わる (Dow, 1936)。主として内側核 (medial) と下核 (descending, inferior) からの由来である (Brodal & Torvik, 1957)。第一次前庭神経 primary vestibular fibers は小脳の同一部位プラス虫部垂 uvula に終わる (Brodal & Hoivik, 1964)。

脊髄へ行く繊維の大部分は Deiterus 外側核から来て、前庭脊髄路を作り、内側の前側索 ventrolateral funiculus を下行し仙髄まで行く。体性局在性 somatotopic mamer をもってダイテルス核から起こる (Pompeiano and Brodal, 1957) これらの繊維は脊髄前角に終わるが運動ニューロン motoneurons とは直接接触していない (Hyberg-Hansen and Mascitti, 1964)。内側核 (M) から出た繊維は内側縦束 fasciculus longitudinalis medialis (flm) を下行するが頸髄のみ存在する (Nyberg-Hansen, 1964)。

外眼筋の核 nuclei of the extrinsic eye muscles へ行く第二次前庭神経繊維は系統発生学上古い内側縦束の可成りの部分を占める。この Flm. は延髄から中脳まで脳室系の腹側にはっきりした繊維側として認められる。そして、脊髄前索の中に sulcomarginal fasciculus となって続いている。Flm の構成は大変複雑である。これには中脳にある 2 つの小さい核 (cajal's nucl. interstitialis, Nucl. Darkschewitschi, 恐らく) からの下行繊維の他に、すべての 4 つの前庭神経核からの上行繊維が含まれる (最近の仕事では Brodal & Pompeiano 1957, Pompeiano & Brodal 1957, Pompeiano & Walberg 1957 をみよ)。この上行繊維のうちの若干部は正中線を越える。

上行性の第 2 次前庭神経繊維の可成りの部分は外眼筋を支配する外転、滑車および動眼神経の体性遠心性の諸核におわる。そして、このようにして、眼の位置 position の変化を引きおこす前庭神経繊維からのインパルス (平衡覚のインパルス) を仲介する。

前庭神経核からのインパルスが大脳皮質に達するという生理学的証拠が有る

がこのインパルスに利用される神経回路は充分には判っていない。

前庭神経の中にも遠心性の成分が見い出されている。この繊維は外側核 (Deiterus 核) から出て、前庭器の受容細胞 vestibular receptor cells に終わるように思われる。(Gacek, 1960 を見よ)。

### 三半規管

前庭神経は三半規管の cristae 膨大部稜および utriculus 卵形嚢と sacculus 球形嚢の maculae 平衡斑 P.N.A. [maculae staticae J.N.A., Maculae acusticae 聴斑 B.N.A.] からのインパルスを送る。

膜半規管 Ductus semicircularis, Semicircular duct (containing endolymph)  
内

リンパ

骨半規管 Canalis semicircularis, Semicircular canal (cont. perilymph)  
外リンパ

### 平衡斑 maculae

卵形嚢 macula utriculi

球形嚢斑 macula sacculi

これらの嚢は骨迷路の前庭の内側壁に密着している膜迷路 (上皮と結合組織膜とから成る) で、ここに特殊に分化した感覚上皮である平衡斑がある (感覚上皮はこの他に三半規管の膨大部稜 crista ampullaris にもある。他に蝸牛管の中にあるラセン管にもある。尚これらの部分以外の部分の膜迷路の上皮は単層扁平ないし立方上皮である)。感覚上皮 Neuroepithelium は糸状細胞 fibre cells of Retzius と有毛細胞 hair cells から成る。糸状細胞は支持細胞で、有毛細胞は固有の感覚細胞である。

### Macula と Crista にある感覚細胞の 2 つの Types

Vestibular type I and II hair cells

#### Type I

synapse で普通みられる  
(afferent)

明らかな junctional  
(afferent)

specialization はない。

しかし、axoplasm の中には

#### Type II

"granulated" vesicles

"non-granulated" vesicles

円柱型の細胞

500~2000・の多数のシナプス

小胞がみられる。

梨状型（フラスコ型）の細胞

macular 平衡斑

※平衡砂膜 Membrana statoconiorum (otolithic membrane)

平衡斑の表面を被う軟いムコ多糖類からなる膠質膜で、その中に炭酸石灰と蛋白質 protein より成る多数の平衡砂 statoconia [B.N.A. otoconia 聴砂] (otoliths or otoconia) を含む。

Crista ampullaris 膨大部稜

cupula は cristae の上にある gelatinous body 膠質塊で protein-polysaccharide から成りあきらかに他の内リンパよりも粘性が高い。cupula が存在することはあきらかであるがその生成や構成についてはよく判っていない。平衡砂はない、有毛細胞の平衡毛は長く束状を呈する。

前庭神経は Cristae および maculae からのインパルスを与える。単純化して云えば運動（運動性の）迷路 kinetic labyrinth である、三半規管と静的迷路 static labyrinth である卵形囊 utriculus（そして恐らく一部は球形囊 Sacculus も、Szentagothai, 1952 を見よ）とに区別することは一般的である。

（膜）半規管の適切な刺激は、頭部の運動の結果に起こる内リンパの中の流れである。膨大部稜の中の受容（有毛）細胞 receptor (hair) cells は（平衡）毛と膠質の項 gelatinous cupula が流れの方向の中で位置的变化 displacement を起こした時に刺激されよう。三半規管は各々が垂直に三つの平面に位置しているので、頭をどの方向に動かしても内リンパの流れを引きおこし、その結果、膜半規管から中枢方向に向う神経繊維にインパルスを起こすことができる。平衡斑の感覚細胞に対する適切な刺激は頭の位置が変化したときに生じる、平衡砂を含んだ膠質性の平衡砂膜の変位 displacement のように思われる。膨大部稜 cristae と同じく、平衡斑も僅かながら（程度は落ちるが）頭部の運動（直線状の加速運動 linear acceleration）に反応する。しかしながら平衡斑の主な機能は頭の位置の変化を記録 recording of changes in position of the head にあるように思われる。

## 聴覚系

### 蝸牛神経 The cochlear Nerve

蝸牛神経の特殊体性求心繊維の細胞体は双極神経細胞 bipolar ganglion cells でまとまってラセン神経節 ganglion spirale を作る。ラセン神経節は蝸牛軸ラセン管 long spiral canal of the cochlea ; canalis spiralis modioli の中にある。この神経節細胞の末梢性突起はコルチ器 (corti)、ラセン器 organum spirale (cortii)、の有毛細胞のまわりに終わるが、中枢性突起は一緒になり蝸牛の底部 base にむかって走る小さい神経束を作る。ラセン状に配列した小さな穴を通して (ラセン孔列 tracusus spinalis foraminosus) それらは内耳道底に入りそこでまとまって蝸牛神経を作る。内耳道の深い部分では、蝸牛神経は前庭神経の前方で、顔面神経の下 (尾) 方に位置する。

左側内耳道底 (内側より見る)

### コルチ器

P. N. A. では (J. N. A. , B. N. A. では名称をとくにつけてない) Membrana spiralis ラセン膜という名称をつけている。これは三層より成り

1. 上層 : 感覚上皮より成りラセン器 (corti 器) の特殊部分
2. 中層 : 基板 Lamina basilaris (Basalmsmbran)
3. 下層 : 鼓室階付属 tympanal comective layer

ラセン器の中心をなすラセン弓 arcus spiralis は二列の柱細胞より成る rods or pillars of corti, Pfeilerzellen 即ち 内柱 inner rod, Innenpficiler  
外柱 outer rod, Aubenpfeliler

### コルチ器の有毛細胞

#### 内有毛細胞 inner hair cell

内方に一列に並ぶ。細胞は比較的短い梨状型をしている。1つの cell に 50 ~60 本の hair 毛 (stereocilia ” いわゆる ” 聴毛) がある、kinocilium 繊毛は無い。求心性の繊維の終末ボタンがみられる。

#### 外有毛細胞 outer hair cell

内有毛細胞と多くの点で共通点があるが、もっと高度に specialized である。可成り大の高い円柱状の細胞である。内有毛細胞と似た構造をしている Stereocilia が約 100 本 (内有毛細胞でと同じような構造の求心性および遠心性終末繊維がある。

ラセン器に来る神経繊維は髄鞘を失って上皮層に入り、一部は内有毛細胞に、大部分はトンネル、ニューエル腔を通過して外有毛細胞の底部に達する。細胞底部をとりまく網となって終わる。

上述の如く、蝸牛神経は下小脳脚の背側で幾分か外腹側よりに延髄に入る。これらの繊維は蝸牛神経背側核および腹側核 (Nucl. cochlearis dorsals et ventralis) に終わる。背側核はいわゆる聴結節 aconstic tubercle を索状体の背面にかたちづくり、腹側核は索状体 (= 下小脳脚) の外側に位置して、背側核と融合する。この 2 つの核の構造は異なる。蝸牛神経の (中枢性突起の) 多くは脳幹に入り 2 枝に分れて各々の核に行く。この結合は幾分めんどうである。非常に簡略化して以下のように図示できる。

1. trapezoid body
2. intermediatic aconstic stria
3. sorsal aconstic stria

## 視覚系

第 2 の脳神経である視神経は正確な意味では脳神経ではなくて、網膜が眼胚 optic cup から発達するので、a tract に相応する。ヒトでは視神経は 100 万本以上の神経繊維から成り、即ち全脳神経の 38%にあたる (Bruesch and Arey 1942)。この数的関係が視神経の機能的重要性の形態学的表現ととってもよからう。

## 網膜と視神経

1. 内境界膜 inner limiting membrane
2. 神経繊維層 nerve fiber layer
3. 神経細胞層 ganglion(ic) cell layer
4. 内網状層 inner plexiform layer
5. 内課粒層 inner nuclear layer
6. 外網状層 outer plexiform layer
7. 外課粒層 outer nuclear layer
8. 外境界膜 outer limiting membrane (膜に小孔)
9. 杆錐層 layer of cones (Stabchen) and rods (Zapfen)
10. 色素層 pigment epithelium

神経繊維は網膜の (大多極) 神経細胞 ganglion cells の神経突起 (central processes) から成る。この細胞は双極細胞から刺激をうける。双極細胞は光 (の

波) に反応する錐体細胞 (rods) という感覚細胞 sensory cells により activate 活動化される。神経細胞の突起 (軸索) は optic disc (papilla nervi optici) 視神経円板 (P. N. A) = 視神経乳頭 (B. N. A) に向って網膜の最内層に集中する。視神経円板は視神経の入るところで眼球後極のやや内側に位置する。黄斑 macula (lutea) は後極の外側約 1 mm、視神経円板からは外側 4~5 mm に位置する。中心部に陥凹がありこれを中心窩 Fovea centralis という。黄斑では錐状体細胞のみでアルコールにとける黄色色素を含み最も明らかに物を視ることが出来る。なお黄斑に分布する神経繊維はとくに細くて視神経円板から直接来る (乳頭黄斑束 papillomakuläres Bündel)。この神経繊維が optic disc 神経内板 (視神経乳頭) で強膜 sclera を髄鞘をもつようになり集合して optic nerve 視神経という約 4 mm 中の string 繊維系となる。これは実際に中枢神経の一部であるので視神経繊維の間には glia cells があるが、典型的な脳神経のように Schwann 細胞はない。眼窩の脂肪組織の内をこの神経は後方に向って視神経管に向いここを通過して頭蓋腔に入る。(canalis opticus).

#### ◆ 神経膠細胞 Gliazellen, glial cells

神経膠細胞 Neuroglia, Gliageewebe, glial tissue は中枢神経系である脳と脊髄 (視神経と Retina の脳層にも) にある。末梢神経系にも神経膠組織の続きの外套細胞 (mantle cells) と Schwann 細胞があるが習慣でこれを神経膠組織とはいわない。

神経の最初の部分 (眼球に近い所) では幾分内方にカーブし、後の部分では少し外方にカーブする。視神経の外側に網様体神経節 Ggl. ciliare, ciliary ganglion がある。

optic nerve の後部は 4 つの直筋 (内側直筋、外側直筋、上直筋、下直筋) の近位部分

proximal part にかこまれている。眼球の後方約 1 cm の所で網膜中心動脈と網膜中心静脈 A. et V. centralis retinal が下方より神経の内に入りこみ神経の中心部を網膜までつづく。視神経は 3 つの脳膜と subarachnoidal & subdural spaces の延長によってとりかこまれている。Pia mater は神経を被いその内部へ septa を与える。眼球の後極でこれら脳膜は強膜の結合色素と合一する。この様に視神経のまわりの硬膜下腔とクモ膜下腔は盲状に終わる。視神経管内で眼動脈 A. ophthalmica が視神経の caudolateral を走る。

頭蓋内の経路は短く視神経は内方に向い対側と合一する。こうして視神経の交叉即ち optic chiasma, chiasma opticum 視 (神経) 交叉が作られる。視交叉

は蝶形骨の(視神経)交叉溝 sulcus chiasmatis の上で、トルコ鞍 sella turcica (sella turcica の中央に Fassa hypophysialis 下垂体窩があるがある。)の前方の交叉槽 Cisterna chiasmatis の中に位置する。chiasma から視神経の axons は各々の側に 1 つずつ視索 tr. opticus として後(背)方につづく。視索は大脳脚 cerebral peduncle の外側表面にあり、外側膝状体につづく。視神経(および視索)の繊維の大部分は外側膝状体の神経細胞は視放線 radiatio optica に入って striate area に行く axons を出す。

視(神経)交叉は他の 2, 3 の構造物に対して重要な関係をもっている。視交叉の外側には内頸動脈が走っている。その後方(背側方向に)漏斗 Infundibulum と下垂体茎 hypophyseal stalk がある。前大脳動脈は内頸動脈に動脈瘤 aneurysm が出来たとき視神経或いは視交叉に圧を及ぼす結果となる。

- arrangement
- Macula representation the largest in the cortex
- Retina • corresponding points が striate cortex で合する。

視覚器 C. J. Herrick (1922)

眼は人体のうちで最高級に特殊化された感覚器官である。且つ他の点で非常にユニークな位置を占める。眼の重要な受容部位は網膜である。しかし、網膜はこれ以上のもので、直に脳の一部である。そしていわゆる視神経は真の大脳路 cerebral tract である。これは、網膜の発生を考えてみれば明らかである。

胎生初期に神経管が将来視床となる部分で外側に拡張する。そしてこの領域の上部から“原始視胞 primary optic vesicle”が両側の外側からおちこむ(陥入) evaginate される。眼胞は外方の皮膚に向って成長し、中空の球を作り、その間腔は中空の茎によって第3脳室と連がりを残す。原始(一次)眼胞の形成が進んでいる間、それを被う外胚葉(外皮)が厚くなり遂におちこんで眼のレンズ(水晶体)を作る。眼胞は押しつぶされてその外側と内側の壁が接して腔が閉じられる。そして第二次腔(第二次眼胞または眼胚)が作られるがその壁は2層性で原始(一次)眼胞のものとの外側および内側の壁で作られている。この第2次腔は成人眼で vitreous humor (硝子様水溶物?ゼリー状粘稠液?)を含んでいる。即ち、水溶物(v. h)と境するこの二次眼胞の層は網膜を作り、眼胞の外層は網膜の色素層を作る。そして、視茎は、網膜から脳への神経繊維の成長により視神経を形成する。

網膜は大脳半球がそうであるように実に真に脳の一部であり、その構造は一般に脳の他のそれに似ている。支持細胞、muller 繊維、神経膠性要素(固有神経膠細胞(Astrocytes がよくみられる))があり、これらの間にニューロンがあ



る。ニューロン（神経細胞）は一般に4群に分けられる。(1)錐状体と杆状体 (2)双極細胞 (3)いわゆる神経（節）細胞で視神経の繊維を出す (4)水平細胞 (horizontally disposed correlation neurons)。 (3)群を除いてこれらの型のすべてのものは網膜内 (intrinsic) にある。すなわちその繊維突起を網膜の外に出さぬ。(3)型のニューロンの軸索は網膜外に出て、“視神経”となり視床や中脳に終わる。

網膜の神経層のすぐ外側に色素（上皮）層があるが、これは二次眼胞の外上皮層から形成される。99図は、昔の組織学者により描かれた網膜の10の層を示す。98図はゴルジ法で明らかにされた若干の神経要素の関係を示している。明らかに“核性 nuclear”または“顆粒性 granular”の層は主に神経の細胞体やそれらの核の存在によって特徴づけられている。一方“分子”molecular層は種々のニューロン群の間のシナプスを作っている繊維性の神経終末により主に構成されている。

網膜の杆状体と錐状体は受容器であると同時に視覚経路の第一次のニューロンである。これらの自由縁は外境界膜を貫いて色素層の内にとび出している。眼球の屈折光学系 dioptric の装置（水晶体、humors（硝子体?）、etc.）を通過する光線は、これら受容細胞に到達する前に網膜の全厚部（非常に透明なものである）貫通してはならない。

杆状体の末梢部は色素すなわち視紫 visual purple、ロドプシン rhodopsin を含むが、これは、光線により化学変化を起こし、錐状体で光に対する感受性の神経刺激に対する興奮源（剤）exciting agent として機能すると考えられている。しかし最近のいくつかの実験の示唆する所によれば、ロドプシンは特別の受容機能に関係するとうよりはむしろ光の異なる強度に対する眼の順応 adaptation に関連するようである。この問題はなお未解決のままである。色素層内の（この）褐色の色素は恐らく光順応 light adaptation に関与するものであろう。

光により杆状体と錐状体が興奮しそれが神経細胞活動を起させるこの仲介の確かな機構はまだ不明である。しかし、一旦杆状体と錐状体が活動化されると、この神経刺激は外分子層内にあるシナプスを通して内顆粒層に細胞体をもつ第2次ニューロンに伝わる。

内顆粒層にあるニューロンの種類は一様でなく、あるものは神経のインパルスを外側に伝える（恐らく弱い光のとき積分効果 summation effects のために）が、大部分のものは放射状 radially に刺激を伝達し、“網膜の神経節細胞”の樹状突起とのシナプス結合に効果を与える。後者は第3次ニューロンで、その軸索はいわゆる視神経の繊維の大部分を構成する。この神経は全く末梢神経といわれるものではなく真に脳の経路である。“視神経”の繊維は脳の腹側表面に

達したのち、視交叉に入り、部分的に交叉して対側の脳に向うが、他は同側の“視索 optic tract”に入る。視交叉から、太い交叉性と非交叉性の経路の視繊維が上（方と）後方に向って視床の表面を横切って走る。そして視床で2群に分かれる。あるものは視床枕と外側膝状体（視床の後背部をなす）に終わり、他はこれらの構造物を通過して中脳の上丘の背部すなわち視蓋に終わる。後者の結合は純粋に反射型の反応のためであり、主に眼球の運動と眼の調節作用 accomodation に関している。視床の結合の方は、皮質視覚経路の中継である。これらの関係から申して、視覚器官において、末梢神経に相当するものは何もないことになる。脳の一部である網膜は、それを貫通してくる光の波によって直接的に興奮させられる。いわゆる視神経は脳内の1つの経路でその繊維の大部分が網膜の第3次視覚性ニューロンから来る。とはいうものの他に、脳から逆に来て、外方に走り、網膜内内に自由分枝して（free arborization）終わるものがあるが。これらの遠心性繊維 centrifugal fibers の機能は分かっていない。視交叉よりも末梢部いわゆる視神経を作っている全く同じ神経繊維が chiasma より中枢では視索 optic tracts と呼ばれる。全長に互ってこれらの繊維を optic tracts と名付けるのがより logical 理に叶っている。なぜなら lemniscus system（内側）毛帯系の経路 tracts によく似ているから。下等脊椎動物には視索は毛帯繊維のように、視交叉で完全交叉して視床や中脳に終わる。両眼の視野の重複と立体視のできる動物でのみ、視交叉での視索の交叉が不完全なのである。

## 視細胞信号変換

### Gタンパク質—情報をつかまえて細胞に受けわたす

Gタンパク質が登場する。Guanosine-triphosphate-binding protein といい、グアノシン三リン酸（GTP）と結合するタンパク質の意味である。Gタンパク質はいろいろな生体反応のときに、しばしば登場する重要な物質であり、多少構造を異にするタンパク質群の総称である。その研究でロッドベル（Rodbell）とギルマン（Gilman）に1994年度のノーベル賞があたえられている。

動物の細胞は、つねに適合した情報を受けとり、それに的確に反応する。たとえば、血液の中には各種のホルモンが流れているが、それぞれ化学構造がちがうから、いろいろちがった形をしたミクロの鍵が血中を流れているようなものである。一方、ホルモンに感ずる細胞の膜の表面には、受容体とよぶタンパク質のミクロの鍵穴があって、細胞によって鍵穴の形もさまざまである。そしてミクロな鍵と鍵穴がピッタリとあったときだけ、ある特定なホルモンが選択的に結合し、細胞外からの情報を細胞内につたえる。するとGタンパク質の構

造が変わる（活性化される）。活性化されたGタンパク質は、細胞内にあるいろいろな酵素反応の引き金の役目をして、最終的に細胞内メッセンジャーの量が増えたり減ったりして、その細胞の目的にあった特有な生理作用を発揮する。ホルモン以外にも、神経細胞間の化学物質を介する情報伝達（化学的シナプス伝達）、視細胞の機構、嗅覚機構など、一見無関係に見える生体機能にも、Gタンパク質が随所に登場して不可欠な役割を演じている。味覚には酸味、塩味、甘味、苦味があるが、最近（1995年）わかったことは、酸味と塩味は水素イオンやナトリウムイオンが直接細胞内に入って味の感覚をおこすが、甘味と苦味はGタンパク質を経由して細胞内メッセンジャーを活性化して、特有な味の感覚をおこすらしい。これらのいくつかの例を見ると、動物は進化の過程で、ある基本的な物質や、それらのはたらきによる巧妙な機能を獲得すると、それを体のいろいろな場所で適材適所に利用していることがわかる。

#### 視細胞でのGタンパク質の役目

話を視細胞にもどそう。光を受けて細胞膜の機能が変化する機能について、現在ほとんどまちがいないと考えられているのは、つぎの筋書きで、cGMP カスケード（cascade）とよばれ、文字どおり段々滝のように反応がつぎからつぎへとすすんでいく。

ロドプシンは光があたると、いろいろな中間産物を経て、最後にはオールトランス型レチナールとオプシンに分解してしまうことは前にも述べた。これらの中間産物のなかで、メタロドプシンⅡとよばれるものが、Gタンパク質を活性化する引き金になると考えられている。この活性化過程で一種の循環連鎖反応がおきて、一個のメタロドプシンⅡが約500個のGタンパク質を活性化する増幅作用がある。

視細胞のGタンパク質は phototransduction に関係していることからトランスデュシン（transducin）ともよばれる。これはさらに3つの単位のタンパク質の複合体であり、それぞれの単位タンパク質のはたらきのつがいもくわしくしらべられている。

活性化されたGタンパク質は、ホスホジエステラーゼ（phosphodiesterase）を活性化する。これは細胞内メッセンジャーであるcGMPを分解する酵素で、PDEと略称される。ここでも増幅作用があり、一個の活性化したGタンパク質は約500個のPDEを活性化するから、前の段階での増幅とかけあわせると20万倍以上というおどろくべき増幅をしていることになる。

ここまでのどりつくと、この後におこる現象の理解は、みなさんにすでに予備知識があるからそうむずかしくない。cGMPは細胞内メッセンジャーで、視細胞外節の形質膜の内側から作用して、膜のイオンチャンネルを開かせるのだから

ら、光が照射された結果、PDE が cGMP を 5'GMP に分解すれば、イオンチャンネルは閉じてナトリウムイオンをとおさなくなる (図 16)。すなわち、視細胞は光があたると陽イオンが細胞内に入らなくなり、過分極することが、これで説明できる。

光応答は光の強度に依存して振幅が変化し、一見アナログ信号に見えるが、一個のイオンチャンネルに着目すれば、開くか閉じるかの状態しかとれず、半開きということはない。すなわち 0 か 1 のデジタル信号である。光応答はイオンチャンネルの数、チャンネルを流れる電流量と個々のイオンチャンネルが開閉する時間の積算であるから、マクロで見ればアナログ的である。生物現象はマイクロで見ればデジタル、マクロで見ればアナログという例が多い。

さて、暗いところでは逆な現象がおきていて、視細胞は脱分極している。このとき、明時の反応で消費されたり変化したいろいろな物質がもとにもどる。これらの研究結果は、実験のしやすさから、主として桿体でえられたものだが、錐体でも同様であることは、いろいろな実験から判断してまちがいない。

ここに光—生物電気変換過程の概要をかんたんにまとめておく。一個の光量子が桿体に入射したばあいをしめす。

視細胞へ光量子一個が入射する→一分子のロドプシンの発色団レチナールの立体構造変化をおこす→中間産物メタロドプシン II が生成される→G タンパク質 (トランスデュシン) が活性化される (増幅率は 5 0 0 倍) →cGMP の分解酵素であるホスホジエステラーゼが活性化される (増幅率は 5 0 0 倍) →視細胞内の cGMP が分解される→ナトリウムチャンネルが閉じる→約 1 ミリボトルの視細胞の過分極応答が発生する。

光がつよくて桿体にたくさんの光量子がとびこめば、この反応はもちろん増強される。ずいぶんたくさんのステップを経て、光の変化が視細胞の電位変化に変換されるわけだが、これら一連の複雑なできごとはおどろくほどの短時間で進行する。光が照射されてから視細胞電位が発生するまでの時間 (潜時) は光のつよさや動物が冷血動物か温血動物かによってもちがうが、日常遭遇するつよさの光ではだいたい百分の一秒か、あるいはそれ以下である。

もちろん視細胞電位が出た時点で、動物が必要な行動をおこすわけではない。以後、網膜神経細胞や視覚中枢での情報処理、さらに処理された情報の運動中枢への伝達と運動系の起動からコントロールなどに時間がかかるが、いずれにしても光の情報伝達のせつかくのスピードをむだにするほど遅いことはない。

## 運動細胞と運動神経系の成立

運動について

運動野、運動前野、補足運動野、initiation,

ある順序に指を動かすとかプログラムされた運動を心のなかに描いたとき、単にそれだけで補足運動野のニューロン群が興奮することが最近の研究によって証明されている。この領域のニューロンは直接運動をひきおこす運動領（4野）の神経活動がおこる一秒前に興奮が開始されることで知られているが、運動を前もって心に描いて（プログラムして）準備する心理機構、別の言葉でいえば、行動の意志決定の単純な一要素に関連するように思われる。前頭前野からの入力を強くうけていることは注目に値する。勿論、次のステップの興奮は補足運動野から運動野に皮質皮質間繊維によって伝えられる。なお、運動前野には補足運動野にみられるような神経活動の事実は認められていない。この相違は、行動生理、解剖学的に説明できるだろうか。

## 鰓（弓）と顎

鰓弓の話

魚類や両生類（幼生）では、鰓弓 branchial arch は血液と水との間のガス交換のための器官、すなわち鰓 gill, branchia の支持装置であるが、ヒトの胚子では、鰓は形成されずに、頭頸部の形成に関与する。故に、咽頭弓 pharyngeal arch という用語も好んで使われる。脳神経の支配領域を発生学的に理解することを助けるために、少し詳しく立入ることにする。

ヒトの鰓弓は、第4週の初めに、神経堤細胞 neural crest cell が頭頸部予定域に移動する頃に発生が始まる。

鰓 弓 (branchial arches)

各鰓弓の芯は間葉組織で構成され、その外面は体表の外胚葉で、内面は内胚葉起源の上皮で覆われている。沿軸中胚葉と側板中胚葉に由来する間葉のほかに、鰓弓の芯は多数の神経堤細胞を受け入れ、これらの細胞が鰓弓に遊走して顔面の骨格要素形成に貢献する。鰓弓固有の中胚葉は、顔面と頸部の筋組織を生じる。こうして各鰓弓は、それぞれ独自の筋要素を有することで特徴づけられる。各鰓弓の筋要素はそれ自身の神経を有し、どこへ筋細胞が遊走しても、

その脳神経要素を伴う。さらに各鰓弓は、それ自身の動脈要素を有する(図 16-4, 16-6,)。(鰓弓由来の構造とその神経支配については以下の表にまとめられている。)

表 鰓弓由来の構造とその神経支配

鰓弓	神経	筋	骨格
1. 顎弓	V 三叉神経 一下顎枝	咀嚼筋（側頭筋，咬筋， 内・外側翼突筋）顎舌 骨筋 顎二腹筋前腹 口蓋帆張筋と鼓膜張筋	方形軟骨—キヌタ骨 メッケル軟骨—ツチ骨前ツチ骨靭 帯，蝶下顎骨靭帯，下顎骨の一部
2. 舌骨弓	VII 顔面神経	顔面表情筋（頬筋，耳 介筋，前頭筋，広頸筋， 口輪筋および眼輪筋） 顎二腹筋後腹 茎突？咽頭筋 アブミ骨筋	アブミ骨 茎状突起 茎突舌骨靭帯 舌骨小角と舌骨体の上部
3.	IX 舌咽神経	茎突咽頭筋	舌骨大角と舌骨体の下部
4.～6.	X 迷走神経 上喉頭神 経 （第四鰓弓支 配神経） 反回神経（第六 鰓弓支配神経）	輪状甲状筋 口蓋帆挙筋 咽頭収縮筋 喉頭内の筋	喉頭軟骨（甲状軟骨，輪状軟骨， 披裂軟骨，小角軟骨，および楔状 軟骨）

### ●第一鰓弓(first branchial arch)

第一鰓弓は、眼の下方を前方に伸びる上顎突起 (maxillary process) という背方部と、メッケル軟骨を含む下顎突起 (mandibular process) という腹方部からなる (図 16-5, 16-8A)。その後の発達中にメッケル軟骨はその背方部の2小部分を除いて退化消失するが、これらの2部は残存し、それぞれキヌタ骨 (incus) とツチ骨 (malleus) とを形成する。上顎突起の間葉は引き続き、顎前骨 (premaxilla)、上顎骨 (maxilla)、頬骨 (zygomatic bone)、および側頭骨 (temporal bone) の一部を膜性骨化により生じる。下顎骨 (mandible) はメッケル軟骨を取り巻く間葉組織の膜性骨化により、同様に形成される。さらに、第一鰓弓は中耳の骨の形成に寄与する。

第一鰓弓の筋系は咀嚼筋 (側頭筋, 咬筋, および内・外側翼突筋), 顎二腹筋前腹, 顎舌骨筋, 鼓膜張筋および口蓋帆張筋により構成される。第一鰓弓の筋への神経の供給は三叉神経の下顎枝のみでまかなわれる。第一鰓弓由来の間葉は顔面の真皮にも寄与するので、顔面の皮膚の知覚神経の供給は三叉神経の眼枝, 上顎枝, および下顎枝でまかなわれる。

個別の鰓弓の筋が、つねにその鰓弓固有の骨または軟骨要素に付着するとは限らず、ときには周辺部に遊走することもある。しかしこれらの筋の起源は、その神経支配が鰓弓由来であるので、つねに追跡可能である。

### ●第二鰓弓(second branchial arch)

第二鰓弓または舌骨弓 (hyoid arch) の軟骨 (ライヘルト軟骨 Reicherts cartilage) は、アブリ骨 (stapes), 側頭骨の茎状突起, 茎突舌骨靭帯を生じ、その腹方部から舌骨小角および舌骨体の上部を形成する。舌骨弓に筋はアブリ骨筋, 茎突舌骨筋, 顎二腹筋の後腹, 耳介筋および表情筋群である。第二鰓弓の神経である顔面神経はこれらの筋のすべてを支配する。

### ●第三鰓弓(third branchial arch)

この鰓弓の軟骨は舌骨体の下部と舌骨の大角を生じる。この鰓弓の筋系は、茎突咽頭筋に限られる。筋は第三鰓弓の神経である舌咽神経によって支配される。

### ●第四および第六鰓弓



これらの鰓弓の軟骨要素は癒合して、喉頭の甲状軟骨、輪状軟骨、披裂軟骨、小角軟骨、および楔状軟骨を形成する。第四鰓弓 (fourth branchial arch) の筋 (輪状甲状筋、口蓋帆挙筋、および咽頭収縮筋群) は第四鰓弓の神経である迷走神経の枝、すなわち上喉頭神経で支配される。しかし喉頭内部の筋は、第六鰓弓 (sixth branchial arch) の神経である迷走神経の枝、すなわち反回神経の支配を受ける。(Langman, 第7版, 1995, より)

## 咽頭嚢

ヒトの胚子は5対の咽頭嚢を有し、これらの咽頭嚢のうち、最後の1つは非典型的で、しばしば第四咽頭嚢の一部と考えられている。咽頭嚢を覆う内胚葉性上皮から多数の重要な器官が生じるので、各咽頭嚢の運命は個別に論議する。

### ● 第一咽頭嚢 (first pharyngeal pouch)

第一咽頭嚢は茎状の憩室、すなわち耳管鼓室陥凹 (tubotympanic recess) を形成し、将来の外耳道 (external auditory meatus) である第一鰓溝の上皮性被覆と接触する。この膨出部の末梢部は拡張して嚢状構造の原始鼓室 (primitive tympanic cavity)、すなわち中耳腔 (middle ear cavity) となり、この咽頭嚢の基部は狭小のままとどまり、耳管 (auditory tube, eustachian tube) を形成する。鼓室の内胚葉性被覆は、のちに鼓膜 (tympanic membrane, eardrum) の形成に参加する

### ● 第二咽頭嚢 (second pharyngeal pouch)

この咽頭嚢の上皮性被覆は増殖し、上皮芽を形成して周囲の間葉内に侵入する。この上皮芽は、二次的に中胚葉組織の侵入を受けて、口蓋扁桃 (palatine tonsil) の原基を形成する。胎生第3～5ヵ月中に、扁桃はしだいにリンパ組織の浸潤を受ける。この咽頭嚢の一部が残存して、扁桃窩 (tonsillar fossa) として成人で見出される。

### ● 第三咽頭嚢 (third pharyngeal pouch)

第三および第四咽頭嚢は、その末端に背側翼と腹側翼があることが特徴である。発生第5週に、第三咽頭嚢の背側翼の上皮が分化して、下上皮小体

(inferior parathyroid gland) となり、腹側翼が胸腺 (thymus) を形成する。両線すなわち下上皮小体と胸腺の原基は咽頭嚢との連絡を失い、次いで胸腺は下上皮小体を引きつけながら尾内方に移動する。一方、胸腺の主要部は胸郭内の最終的位置へ急速に移動し、そこで反対側の対応部と癒合するが、その尾方部がとくには残存して甲状腺内に埋没するか、あるいは独立した胸腺巣 (thymic nests) となる。

胸腺の発育と発達は思春期まで続く。幼児では胸腺は胸郭のかなりの空間を占め、胸骨の後方で、心膜と大血管の前方に位置する。年長者では萎縮しかつ脂肪組織で置換されるので、胸腺を見出すことは難しい。

第三咽頭嚢の上皮小体組織は、最終的に甲状腺の背側表面で定位し、下上皮小体を形成する。

#### ● 第四咽頭嚢 (fourth pharyngeal pouch)

この咽頭嚢の背側翼の上皮が、上上皮小体 (superior parathyroid gland) を形成する。上皮小体が咽頭壁との連絡を失うと、尾方に移動してきた甲状腺に接着し、ついには甲状腺の背側表面に上上皮小体として見出されるようになる。

#### ● 第五咽頭嚢 (fifth pharyngeal pouch)

これは発生してくる咽頭嚢のうち最後のものであり、通常、第四咽頭嚢の一部と考えられている。この咽頭嚢は鰓後体 (ultimobranchial body) を生じ、のちに甲状腺と合体する。鰓後体 (後鰓管体) の細胞は甲状腺の傍濾胞細胞 (parafollicular cell) またはC細胞を生じる。これらの細胞カルシトニン (calcitonin) を分泌する。これは血中のカルシウム値の調整に関するホルモンである。

### 1 2本の脳神経 — 頭の進化の歴史が刻まれている —

脊髄から脊髄神経が出るように、脳からも、脳神経が出て、頭のいろいろな部分を支配します。脳神経はあわせて12本あります。脊髄神経とは異なり、きわめて個性的で、それぞれに番号と名前がついています。

脳神経は、由来や働きによって、3つの群に分けることができます。第1は、頭にだけある特殊な感覚器の神経です。嗅覚を伝える嗅神経 (I)、視覚を伝える視神経 (II)、聴覚と平衡覚を伝える内耳神経 (VIII) がこれにあたります。

脳神経の第2群は、魚の鰓弓の神経にあたるものです。人間でも、ごく初期

の胎児の頸の横に、魚の鰓に似た切れ込みと膨らみがみえます。この膨らみを鰓弓といい、脊椎動物が、魚から四足の動物に進化した名残りだと考えられています。この鰓弓の神経にあたるのは、三叉神経（V）、顔面神経（VII）、舌咽神経（IX）、迷走神経（X）です。副神経（XI）は、もともと迷走神経のおとも神経なので、鰓弓神経に含まれます。

脳神経の第3の群は、脊髄神経にあたるもので、残りの脳神経がここに含まれます。外眼筋を支配する動眼神経（III）、滑車神経（IV）、外転神経（VI）と、舌の筋を支配する舌下神経（XII）です。

脳神経に3つの群があるということは、わたしたちの頭の成り立ちをよく反映しています。脊椎動物の身体は、骨格と筋からなる体壁と、その中に包まれる内臓からできていました。体壁は、前から後ろまで貫く一本の脊柱と、それを動かす筋と神経を含んでいます。この神経が、脊髄神経、そして脳神経の第3の群にあたります。

この原始的な脊椎動物の前方の部分が、2つの理由で大きくなって、頭ができたのです。1つは、嗅覚、視覚、聴覚のための感覚器が生まれたことです。こういった特殊な感覚器は、身体の前方に集めたほうが、動物が生きていく上で何かと便利です。この感覚器からの情報を処理するために、神経管の前方部が膨らんで、脳になったと考えられます。

頭ができたもう一つの理由は、鰓弓です。鰓弓はもともと、頸の横にできたものですが、その鰓弓のもっとも前方の部分を使って、顎が作られたのです。その後、もう少し後方の鰓弓も顔の一部に参加するようになりました。

脳神経は、複雑で個性的なのですが、そこにはわたしたちの頭の進化の歴史が、刻みこまれているのです。

## 脊椎動物の調節遺伝子と顎の形成過程

### 「内臓弓分節遺伝子」

先に述べた脊椎動物の体節や内臓弓のような分節構造が、ホメオボックス関連遺伝子によって支配されているという直接的証拠はない。しかし、脊椎動物においても同じような調節遺伝子システムがはたらいていると考えるのが合理的であろう。

ショウジョウバエのホメオティック遺伝子とのアナロジーをもう少し敷衍すれば、脊椎動物の初期発生時に、内臓弓を分節する遺伝子（ショウジョウバエの分節遺伝子群に対応）と、分節された内臓弓の個性化を支配する遺伝子（ショウジョウバエのホメオティック遺伝子に対応）を想定することができる。

鰓裂は脊椎動物以前の半索動物（ギボシムシなど）、原索動物（ホヤ、ナメクジウオ）でも見られる。ギボシムシでは60~100対、ナメクジウオでは60対もあるといわれている。

つまり、「内臓弓分節遺伝子」様の調節遺伝子は、脊椎動物以前の半索動物や原索動物の形づくりにも働いていると思われる。

前節（昆虫の進化と形づくり）でホメオティック遺伝子の進化によって、多足類から原始的昆虫が分化し、さらに有翅型昆虫が出現したというモデルを示したが、「内臓弓分節遺伝子」様の調節遺伝子が脊椎動物の体づくり、とくに咽頭のあたりのパターンを決める基本的な遺伝子であると考えられる視点は重要であろう。

とりあえず、魚類での顎の発明には「内臓弓分節遺伝子」、「内臓弓個性化遺伝子」の進化があると考えて論を進める。

#### 顎の発明

脊椎動物の長い歴史のなかで、顎の発明こそ最大の事件であると考えられる学者は多い。その意味からいっても、「顎を形づくる遺伝子」を考えることは、脊椎動物の体づくりのうえからも重要である。

咽頭の両側に並んで生じた内臓弓は、その構成要素としていくつかの軟骨、血管、神経からなる。無顎類までの内臓弓は鰓の原基であり、血管と軟骨が鰓を構成する主要な組織である。魚以上の動物の顎を形成するのはその軟骨である。

つまり、一部の鰓の軟骨を転用することによって、われわれヒトを含めた脊椎動物は顎を獲得したわけだ。

現存する無顎類の祖先型である甲皮魚（絶滅種）は、10対の内臓弓をもっていたが、進化の過程で第一、第二内臓弓を失い、第三、第四内臓弓を顎へと転用するようになった。

第三内臓弓（つまり、現生生物の顎弓にあたる）の上半分を上顎へ、下半分を下顎へと変化させ、さらにそれを強化するために、第四内臓弓（現生生物の舌弓）の上半分を上顎と頭骨との間に引き込み、両者をつなぐ働きをさせる。この変形した内臓弓の上半分を舌顎骨と呼ぶ。第四内臓弓の下半分は、下顎の間に入り込んでそれを強化する。（図3-8）。

この内臓弓の形の変化、とくに内臓弓を構成する軟骨の形づくりは、「内臓弓個性化遺伝子」群の働きによるものだろう。昆虫のホメオティック遺伝子が進化の過程で、頭部、胸部、腹部体節の個性化を導き、さらに頭部体節に顎部をつくりだし、胸部体節に翅をつくりだしたのと同じようなプロセスがあったと推定することができる。

顎の発明にともなって、咽頭のあたりの形態も一変する。内臓弓軟骨の形態の変化と、それにとまなう新しい機能の獲得の有名な例として、哺乳類の耳小骨があげられる。

### 耳小骨の形づくり

哺乳類の中耳には、鼓膜からの振動を伝えているアブミ骨、キヌタ骨、ツチ骨という三つの耳小骨があることはよく知られている。この耳小骨の系統発生を調べてみれば、脊椎動物の進化にとまなう体づくりの変化をうかがうことができる。

中耳は空気を含んだ小さい部屋で、外側に鼓膜が接しており、ツチ骨の一部が鼓膜に接し、鼓膜の振動をキヌタ骨を経由してアブミ骨に伝える。鼓膜は、進化の過程で不要になった鰓穴の痕跡器官である。

哺乳類の祖先型と考えられる爬虫類では、耳小骨は一つしかない。それは耳小柱と呼ばれ哺乳類のアブミ骨に相当する（図 3-9）。この骨こそ、無顎類から板皮類への進化の過程で上顎と頭骨の両者をつなぐ役割を果たした舌顎骨が変化したものである。

それでは、哺乳類の残り二つの耳小骨、キヌタ骨、ツチ骨はどこから由来するのか。爬虫類では、方形骨、関節骨という内臓弓軟骨由来の骨が下顎の関節（顎関節）を形づくる。しかし、哺乳類の下顎は歯骨という単一の骨で構成される。そのため、働きを失った方形骨がキヌタ骨へ、関節骨がツチ骨へと変化したという。

つまり、哺乳類の耳小骨の形づくりをまとめてみれば、基本的には内臓弓軟骨の形を修正することにより、一部は歯骨として下顎の形成にあたらせ、一部の骨をアブミ骨（舌顎骨）、キヌタ骨（方形骨）、ツチ骨（関節骨）へと転用したということになる。

これをこれまで繰り返し述べてきた体づくりに関与する調節遺伝子の階層構造に引き寄せて考えれば、まず、分節構造としての内臓弓を形づくる遺伝子（「内臓弓分節遺伝子」）が内臓弓に設計し、個々の内臓弓の個性を支配する調節遺伝子（「内臓弓個性化遺伝子」）群が、進化のそれぞれの段階に応じて、舌顎骨、方形骨、関節骨、歯骨等の形づくりをおこなうようになったと考えることができる。

その階層性は、当然「内臓弓分節遺伝子」がより基底をなす遺伝子群であり、「内臓弓個性化遺伝子」のほうがより新しく、より上層を占める遺伝子群であるといえよう（図 3-10）。

（若原より）

## 反射機構

反射reflex (386)

外界の作用によって感覚器が刺激されると、興奮が知覚神経をへて運動神経に伝わり、効果器（筋肉や腺）に達し、意識とは無関係に反応を起こすこと。つねにきまったかたちで、自動的・機械的に、そして瞬間的に迅速におこなわれる（十分の数秒以下）。光の反射 reflexion になぞらえた名称で、生体を機械に見立てたデカルトの思想によっている。しかし、光の反射とはまったく異なる複雑な現象である。一般の動物ではふつう、知覚神経と運動神経のあいだに数個の神経細胞が介在し、それらが神経中枢の一定の部位に集合して＜反射中枢＞をつくり、複雑な興奮伝達・切換えをおこなっている。反射はふつう、動物の生存に適した性質のものである。四肢の皮膚を針でつつくと、その肢の屈筋が収縮して刺激から逃げようとする反射が起こる。その反射中枢は脊髄にある。これは単独の単純な反射であるが、体の姿勢を保つ場合には、四肢の屈筋と伸筋が調整された反射を同時に起こす。これは、個別反射が組み合わせられ統合された反射で、その中枢は延髄にある。反射は順次に上位の中枢によって統合がおこなわれ、外圍の複雑な事態に適した反応が起こる。また消化管では各種の反応がつぎつぎに連続的に起こって、各部の運動や消化液の分泌が秩序だった順序でおこなわれる。神経系の働きは、意識現象を除けば、ほとんどすべて反射であって、人間も姿勢の保持、運動、内臓の活動などを、意識することなしに、合目的的に遂行している。反射は生得的なものであるが、生後、経験によって改変された反射を条件反射といい、その中枢は大脳に形成される。動物の本能行動は反射が特定の刺激にたいする比較的局所的な反応であるのとは異なっており、その発動のメカニズムについては諸説があるが、パーブロフは無数の反射と条件反射の連鎖であるとしている。→条件反射

## 進化論的視野・脊椎動物/哺乳類を主として (III)

### 脊髄

#### 脊髄と反射

人間は、自由意志に基づいて外界に働きかけ、意志的、創造的な運動を行う点で特別な位置にたつ動物であるとはいえ、そうした**随意的運動**は、人間進化の過程で、**反射運動**のうえに構築されたものとして理解する必要がある。

脊髄は、あとでみる脳幹とともに、反射のための基盤として、依然として重要であり、大脳皮質を介しての随意運動の存在によって、なんらその価値と重要性を減ずるものではない。

脊髄を横断面でみると、中央部にH字状をした灰白質（神経細胞からなる）と、それを取り巻く白質（神経線維からなる）とがあり、中心部には脊髄中心管とよばれる管構造がみられる。

灰白質を三区域に大別し、前に突出する部分を前角（または前柱）、後ろに突出する部分を後角（後柱）、そして両者をつなぐ部分を中間質（その側方への突出部を側角、または側柱）とよんでいる。（図 2-8）。

前角には、運動神経線維を派出して身体末端部へ運動の指令を伝える運動神経細胞がある。後角には、知覚に関係する神経細胞がある。また、中間質は自律神経に関係の深い部分であって、その一部である側角には、交感神経のはじまりになる神経細胞がある。

さて、脊髄からは合計 31 対の脊髄神経が出入りしており、頸神経 8 対、胸神経 12 対、腰神経 5 対、仙骨神経 5 対、および尾骨神経の 1 対である。

これらの脊髄からの出入状態をみると、脊髄の前外側部と後外側部からそれぞれ前根、および後根として出入し、後根は膨大して脊髄神経節とよばれる知覚性神経細胞の集合する場所をつくったのち、前根と一緒に椎間孔を経て脊柱管から離れ、それは前枝と後枝とに分かれる。後枝は背部の皮膚知覚と筋肉運動を支配するが、前枝は背部を除く体幹と四肢に分布して、その皮膚知覚と筋肉運動をつかさどる。この場合、図 2-9 から明らかなように、前枝と後枝はそれぞれ知覚性と運動性の神経線維をともに含んでおり、知覚性のものは、末梢からの知覚性インパルス（インパルスは興奮の生理学的表現）を脊髄にもち込み、運動性のものは運動性インパルスを末梢の運動器官に伝える。

なお、前枝についていえば、胸神経のそれを除いては単独に経過することなく、一定の規範に基づいて上下数本のものが吻合して神経叢をつくったのち、それからの分枝として末梢神経が出る。たとえば、坐骨神経は仙骨神経叢の枝であり、橈骨神経、尺骨神経、正中神経などは腕神経叢の枝である。胸神経の前枝だけは、肋間神経として吻合することなく単独に経過する。

つぎにここで、以上にみた解剖学的事項を基礎として、反射の原理を取り扱う。すでにみたように、知覚性インパルスを運んで脊髄にはいる知覚線維（その細胞体は脊髄神経節にある）と、運動性インパルスを運んで末梢の筋などの運動実行器に伝える運動線維（その細胞体は脊髄の前角細胞）がある。知覚線維は後根からはいり込み、そのまま運動性の前角細胞に連絡する場合と、さらに脊髄を上行するものがあり、前者においては、ここに反射弓が成立することになる。

いわゆる脚気のとくに膝蓋腱をたたいて行う大腿四頭筋腱反射（膝蓋腱反射）などは、もっとも簡単な反射弓でできており、知覚線維と運動線維とがただ1個の介在細胞を介してできたもので、これを単シナプス性反射とよんでいる（図 2-10）。これにたいする多シナプス性反射というのは、両線維の間に介在する神経細胞の数が多いのをいい、反射弓は複雑な構成をとる。

（藤原 知著）

## 下部脳幹（延髄、橋）

### 網様体（上行性網様系 ascending reticular system, diffuse activating system）

脳幹網様体 *formatio reticularis* 以下 from Brodal

脳幹網様体は古典的神経解剖学者により CNS の中の1つの分離された部分として認められた。世紀の変わり目に *reticular formation* の結合が大筋として知られ、その機能に関する仮説が打ち出された（勇敢にも）。しかしながら、形態学者も、生理学者も、臨床家も今世紀前半の間それ程注目しなかった。今や古典となった Moruzzi と Magoun による“脳幹網様体と脳波の活動”が 1949 年に出版されて以後、この状況は全く一変した。その主たる理由は、網様体が、われわれが意識と呼ぶなど秘めた機能の維持に関与している如く思えたからである。それにつづいて、生理学的研究は Moruzzi と Magoun のこの最初の観察を確認し更におしすすめた (Rossi と Zanchetti, 1957 の総説をみよ)

#### 網様体と上行性賦活系

Chloralose で麻酔されたネコで脳幹を電氣的に高頻度の刺激を与えると、脳波上の高振幅除波（註：睡眠パターン）の同期性発射が低振幅速波活動（註：覚醒パターン）に置き替えられる。これはヒト脳波でみられるリラックスしたねむたげな (drowsy) 状態から注意をむけた覚醒した状態 (alert) への移行に見られる相当する変化に大変よく似ている。これらの変化は一般に脱同期性 (desynchronization) 賦活 (activation) 又は覚醒反応 (arousal reaction) と呼ばれる。これらは前皮質に広範に起こり。“広帆性視床 (投射) 系” (diffuse thalamic system, H. H. Jasper) を介すると考えられている (第 2 章で言及したがこの章でも後で考察する)。これらの変化は、内側の延髄 *reticular formation*、橋および中脳の被蓋それに背側視床下部、および視床下核 (subthalamus) の刺激



で起こる。同様の変化が脊髄神経、三叉神経、内臓神経(?, splanchnic), 迷走神経、聴神経、他の脳神経の自然又は電気刺激によっても惹起される。(文献については Rossi と Zanchetti, 1957)。これらの経路により reticular formation に入ってくる刺激は、potentials が記録される。大脳を電氣的に又はストリヒニンにより刺激すると、同様に、reticular formation に potentials を与える。且つ、又、睡眠中の“下位離断脳 encephale isolé”ネコ(脊髄が他の脳部分から分離されたネコ: 延髄・脊髄間切断ネコ—“註” Bremer, 1937)において EEG arousal 脳波上の覚醒パターンを引き起こすことがある。室頂核刺激は reticular formation を介して皮質電位に影響を及ぼす。脳幹で“特殊感覚路”を切断した後(内側毛帯と脊髄視床路切)、神経や reticular formation の刺激で脳波の賦活がなおも得られる。しかしながら、脳幹の中心部を破壊してしまうと、行動上催眠状態となり、皮質電位は同期性 synchrony となる。そして、中心部が正常の時は有効であった刺激でによっても賦活化は得られなくなる。同様の結果でサルでも(French, von Amerongen と Magoun, 1952)。これら及び他の観察から、“上行性網様系”(ascending reticular system)が脳幹にあると結論された。この概念は更に研究されて elaborate された(きめこまかくされた)。この系は tonically active(持続性 or 緊張性に活動化する)活動レベルは求心インパルスの量、humoral の物質、アドレナリン、CO<sub>2</sub>に依存し、系の活動は脳波に反映し、完全な覚醒と集中からうとうと～睡眠に至るさまざまな種類の意識レベルを決定すると考えられた。この系は“特殊”“感覚系”と対照的に、全く広帆に構成されていると考えられた。上行性賦活系の構造上の基盤は、脳幹の reticular formation “非特殊性”視床核(前者から後者への上行性結合を含み)又更に視床から皮質への投射である。この上行性伝達の生理学的観察により一連の短い軸索をもった細胞 short-axoned cells から成るとされた。更に、この系の賦活は第一義的に特殊感覚路からの“側枝によるひろがり”(collateral spread)により起こると結論された。

“賦活系、activating system”が脳幹に存在することは確立され、この発見が脳の重要な機能を大幅に理解せしめたが、以後この系の解剖学的基盤に関する修飾が起こって来た。Moruzzi と Magoun(1942)はこの点、彼らの結論は、解剖学知見が少ないが故に彼らの結論は一時的 tentative 也と明白に述べている。後年この原著名の断言(ことわり)—保留—が無視された。著者らが”reticular 網様体”ということばを命名(ascending reticular system 註)に含めたことは(不幸)まずかった。これは形態学上の言葉であり生理学的知見が、形態学に定められた網様体よりも吻側に広げてしまったことは明白である。視床の一部は賦活のメカニズムに関与し、昔の anatomist により網様核と名づけられたとし

でも、之を reticular formation とは正当には含めることは出来ぬ。命名するにあたって明白さが欠けていた為に大きな混乱が起こった。賦活系の同義語として網様系ということばをしばしば用いられているが、これは只事態を混乱におとし入れるだけである。”activating system”は機能的概念であり、”reticular formation”は形態学的概念である。ことは明白にすべきである。この理由で、この教科書でMoruzzi と Magoun の概念を云々する際には”reticular”という言葉は用いない。“上行性 ascending”という言葉を残しておくこともまずい(誤解を招く)なぜなら、上行性賦活に関連する領域は相応する活動を脊髄にも為すからである。“賦活系”について語るとき“脳幹の”という言葉を用いた方がよい。脳幹という術語は異なって使用されるからである。一般の使用に賛同してここでは、肉眼的意味に取り、延髄、橋、中脳を含んで使用しよう。網様体の構造を結合について説明した後、われわれは、その機能と賦活系の主題に立ち戻ろう。

#### 網様体の解剖

脳のある部位がいわゆる網様構造を呈しそのために“網様体”といわれることがあったとしても、例えば脊髄の如き、ここでは脳幹の網様体を取り扱う。上に述べた境界を定め(定義)に従って、Medulla, pons と mesencephalon をいうことになる。系統発生的に脳の古い部分、昔の解剖学者により名付けられた。その特徴は、構造上、すべての方向に走るたくさんの繊維群により分離されている種々の型と大きさの細胞の散在性の集団(diffuse aggregations of cells)からできている。境界のはっきりした細胞群、赤核、上オリーブ核、脳神経核は、含まれない。かなり輪郭のとれた核 Nrl(nucleus of the lateral funiculus ともいう)、Nrt(Bechterew)は構造上 reticular formation に属するが、一般に reticular formation といったときには除かれる。これらの核は(paramedian reticular nucleus と共に)reticular formation の残りとは異なり、小脳に投射するので正当な理由となろう。これは5章で述べたが、かくして他の機能的にもことなる。

縫線核 raphe、網様構造にも関わらず特別名称、故に含有せず。

以下 reticular formation は Nrt, Nrl, Nrm を除く中脳—橋—延髄の網様構造を呈する域とする大雑把に脳幹の中心部、末梢に長神経束(medial longitudinal fasciculus, medial lemniscus, spinothalamic tract)と接す。

Meessen と Olszewski (1949) ウサギ (細胞群に分ける)  
Olszewski と Baxter (1954) ヒト  
Brodal (1959) ネコ

Valverde (1962)

ラット

Petrovicky (1966)

モルモット

図6-1 ヒト reticular formation Olszewski と Baxter (1954)

図6-2 ネコ reticular formation Brodal (1975)

大細胞が reticular formation 内側(約内側 2/3)にある。小、中と混じて、外側 1/3 は小細胞のみ。

また大細胞はあるレベルに特にみられる(図6-4をみよ)

R. gc. gigantocellularis (延髄)

R.p. c. pontis caudalis →R. p. o. 暫時移行(巨大細胞を欠く)

Golgi 研究

Scheibel と Scheibel (1958)

Leontovich と Zhukova (1963) “すべて axons は前後方向に多少走る如し”

典型的な Golgi II 細胞なし (短軸索、多枝、介在ニューロン又は連合細胞の原型 prototype)

ラットで Valverde (1961b)は外側の小細胞性領域に極めて少数の Golgi II 型をみる。

すべての長軸索よりいくつかの側枝を出し、分子パターン様ならざる如し、樹状突起は通常長く放射状にひろがる。いわゆる isodendritic 型 (Ramón-moliner と Nauta, 1966; 他)。ほとんどが、脳幹の長軸に対して垂直面に dendrite がひろがることは特徴的である。脳幹正中部に神経細胞周囲—raphe nuclei (縫線核)

区分—Taber, Brodal と Walberg (1960)

細胞の型及び他のいくつかの点で縫線核は網様体に似る。

PPRF (paramedian pontine reticular formation)

reticular formation の背部にある特定の散在性に区分される領域で水平視 horizontal gaze のコントロールに関連(7章の g. 参照)

“the reticular core of the brainstem”

reticular formation と若干の他の細胞群をまとめて命名として若干の研究者はこの名称の使用を好む(討論については Scheibel 1980)をみよ。

網様体の繊維結合

遠心性繊維：脊髄、視床、および脳幹内及びより吻側の他の諸核へ。

reticulospinal tracts (4章. p.205).

図6-4. 主に2つの域(pons(→主に同側性)と medulla(→両側性)), 内側 2/3 of

reticular formation 小と大細胞。脊髄の運動ニューロンとはシナプス結合をせず VI-VIII に終わる。

#### 上行性投射

下行性と同じく選択的起始部位(2つ)がある。内 2/3 から 1つは延髄、他は橋下部-延髄上部(2つの巨大細胞は上行せず(下行繊維のみ出す)脊髄への影響のみ)。両側性(図 6-4) (Brodal と Rossi, 1955) (又 Golgi と Nauta 法で) 上述の域の少なくとも 1/3 の細胞は中脳より前方に axon を出す如し。加え、中脳 reticular formation よりも上行繊維あり (Nauta と Kuypers, 1958)。可成りの上行繊維が、若干の“非特殊核”に終わる (cp. 6-12 図、430 頁) しかし上行繊維の終止に関しては open question 也。中脳 reticular formation → 視床下部、preoptic area, 内側中隔核、更に尾状核やレンズ核、この中脳からの繊維は視床を貫通せずその腹側を通る。この興味ある点は後述する。以上の所見は鍍銀法で大体確かめられた (Lynch et al., 1973) (又、Bowsher, 1975) 橋 reticular formation 以下の傷は繊維では繊維は視床下核を超えて吻側へ行かない。それよりも吻側の傷では、若干の繊維が e. g. 尾状核、前頭葉にさえも追跡し得る。reticular formation 上行繊維の少なくとも若干のものはコリン作動性 (Shute と Lewis, 1967) 又、2つの豊富なノルアドレナリン性の上行投射あり (脳幹 reticular formation から) (Fuxe, ら、1970) このコリン性をノルアドレナリン性は上行賦活系の一部と考えられる。

#### 長い上行、及び下行投射の解剖学的特徴

1. 可成りの細胞が長い 2 分されて、1 方が視床、他方が脊髄に至る長い軸索。(図 6-5, 6) (マウス・ラット) 生理学的にも同定さる (Magni と Willis, 1963).
2. 上行投射ニューロンは下行投射ニューロンよりも大筋でより尾方に位置する。(重複あるが)

下行、上行インパルス互いに影響をおよぼす(図 6-6) (左)。非常に密接な integration がある。

側枝が、脳神経核(すべての)に一知と運と一 後索核にも側枝行く如し。reticular formation → 前庭神経核へも (Hoddevik, Brodal と Walberg, 1975). 主として R, gc. 中脳 reticular formation からない。

#### 求心性繊維 (reticular formation へ)

脊髄から多数、これは直接の脊髄網様体繊維入力で前側索を脊髄視床路に混

じて上行する。内側毛帯の側枝は証明できずこの二次知覚繊維により activate されるものは少ない脊髄視床路の側枝もさして重要でない脳幹では背内側方向に分かれ、終末枝と側枝を reticular formation 細胞の大多数の dendrites と同じ面、脳幹長軸に垂直に出す。両側性、内側 2/3、ネコで、R. gc, R. p. c. -R. p. o. の 2 域に多く終わる (Rossi, Brodal, 1957)。この areas は大体、長上行性繊維の起始領域に相当する。このことは reticular formation を介して脊髄から視床への直接的経路があることを示している。又、nucleus subcaeruleus にも多く終わるといふ。reticular formation に入る脳神経知覚繊維のインパルスについてはよく知られてなく少ないようだ (第一次知覚繊維)。第二次知覚繊維は、しかしながら、その側枝を reticular formation に出すことが Golgi で示さる。三叉神経脊髄路核から、前庭神経核から然り。前庭 (第二次) 網様体繊維は比較的特殊なパターンあり (Lapdli と Brodal, 1968)。4 つの主核より出ず。しかし分布域は異なる。主は R. gc. と R. p. c. (PPRF) - 水平性眼球運動にとり neural substrate (7 章)。上行性 acoustic 路も側枝、視覚性 impulses 上丘 → reticular formation 上丘からも来る。

嗅覚性インパルスはよくは判らぬが可能な路が Guillery 1956, 1957; Nauta 1956, 1958 により挙ぐ。

前章で述べたが小脳からの繊維がある。特に室頂核から、内側 2/3、特に延髄 reticular formation (Walberg, Pompeiano, Westrum, と Hauglie-Hanssen 1962) この繊維は前方投射域、を共に供給する。

“Higher level”からは

外側視床下部 (Nauta, 1958, および 11 章)

淡蒼球 (Johnson と Clemente 1959; Nauta と Mehler, 1966) 主に中脳に終わる。

上丘から、2 つの maximum termination area 皮質 reticular formation 繊維の主たる終止域に一致する。網様体脊髄繊維を出すと同定された若干のニューロンを含めて、多くのニューロン  
上丘刺激で単シナプス性に興奮する (Udo と Mano, 1970; Peterson ら 1974)

皮質網様体繊維 (視蓋網様体よりも impressive)

2-6 msec の短潜時反応、(Hugelin et al., 1953) 主に知覚運動野から、皮質脊髄路と共に下行し脳幹で経過中これを離れ reticular formation に。(皮質網様体繊維のあるものは皮質脊髄路の側枝からも)。一様に密に終わるのでなく 2 域 R. gc と R. p. c. -R. p. o. (Rossi と Brodal, 1956a). 他の動物でも同様 lateral

parvicellular reticular formation へも(弱い投射あり:サル・ラット)中脳 reticular formation へも(Szentágothai と Rejkovits, 1958; Pearce, 1960; Valverde, 1962).

黒質からも(網様部)→中脳、橋、延髄レベルの reticular formation へ(Rinvik, Grofová と Ottersen, 1976; Jayaraman, Batton と Carpenter, 1977).他には縫線核からも投射がある。

### 網様体の構成

今まで見て来た処、繊維結合から reticular formation は diffuse 散漫に構成されているのではないことがわかる。いくつかの主たる求心繊維の終末部とか長遠心性繊維の起始部とかは主なる部位がかなりハッキリと決まっておる。これら終止部起始部とかは特定核群にキツキツと対応している訳ではないけれども。又、reticular formation の内側 2/3 と外側 1/3 域とでは注目すべき差異がみられる。外側 1/3 は小細胞のみで上行繊維にしても下行繊維にしても軸索は比較的短い。内側 2/3 だけが多くの大型細胞を含み、可成りの数の上行及び下行繊維を出している。従って、reticular formation の effector 機能と呼ぶものは、主として、その内側 2/3 によって介されており、一方外側 1/3 は細胞内側に伸びた axons により、大部分前者(内側 2/3)に影響を与えるように思われる。特に reticular formation の外側部はしばしば loosely に連合の領域といわれるところの機能を行うということはあるような仮説である。内側 2/3 域には、更に、不完全ではあるが、レベル間に分割がみられ(segregation)。あるレベルは主たる影響を脊髄に与え、他のレベルは脳のもつと前方に act する(6-4 図をみよ)。これらの reticular formation の形態学上の構成は、reticular formation は機能上一つの散漫性に構成された単位 entity であるとする仮説に強く反論となる。

細胞構築や繊維結合の研究だけでは部分的で Golgi 所見も重要。樹状突起パターンと軸索の分子など Golgi 研究で明らかにされる特徴がある。reticular formation の典型的細胞は可成り長い樹状突起をもっており、Golgi 標本で、細胞の”dendritic fields”がいかにか重複しているか顕著に見られる。更に異なる種々の求心系に属する繊維の側枝が広い範囲に互り重複していることを見ることができる。Scheibel と Scheibel (1958)により強調された通り、この(重複 etc.)は内側部(reticular formation)で優勢にみられる。そしてここから長い上行及び下行投射繊維が起こるのである。軸索分岐のこの重複は“特定入力がいかに保たれるかをみることをむづかしくされている”(Scheibel と Scheibel, 1958, p. 34)。

Reticular formation は散漫性に構成されているとという印象を与える。多くの所で reticular formation の細胞の dendrite が近辺の核に広がる。逆も然り。すべての脳神経核⇔reticular formation, collaterals を Golgi II 欠く、(大多数の細胞脳幹の長軸に沿って軸索をのぼす。Scheibel (1958) (p. 42) reticular formation の内部結合について興味ある認識を示した。“むしろ、脳幹の微細構造は以下の如くなるべし。即ち、適正なる生理学的条件下では、一つのインパルスパターンは、諸要素の相互結合が広帆なるが故に、いかなる考え得るうる経路とも reticular formation 内に恐らく記し得よう”しかしながら Golgi の実験所見から彼らは興味ある特徴に注目した。reticular formation は 6-3 図に例示した如く一連の分節より成る如し、構成の原則は同じでも、各“分節”の機能は異なるであろう。①上行性細胞、下行性細胞の別がレベルにより異なる。②求心繊維レベルにより異なる。reticular formation 求心繊維の主たる分布域についての研究から

従って、皮質、小脳(室視核から)上丘、前庭インプットは最も一番に(それだけではないにしても)脊髄の reticular control に影響をおよぼしていると考えることができる。

生理学的データと一致する。

種々の源からの知覚情報は reticular formation 全体に到達するようにみえるために reticular formation への求心性インプットは diffuse であると一致に云われるが厳密には正しくない。Scheibel, Scheibel, Mollica, Moruzzi (1955). Reticular formation の units 上に求心インパルスの広範な convergence があつたとしてもこの convergence は not unlimited だ。

厳密な意味で reticular formation に密接に関連している3つの小域、縫線核、青斑核、中心灰白質について考察する。縫線核と青斑核は省略し、他の項へ。

#### 中心灰白質

Nissl 標本で区別される所なるも生理・解剖上問題多し、比較的密な、主として小型の、細胞より成り。小部分に区分内側、外側、背側(部)核(Hamilton と Skultety, 1970; Hamilton, 1973a). ヒトでの Olszewski と Baxter (1957) による示唆と一致。

(遠心路は)

内側から被蓋へ、前方へ Forel 野、(VTA)へ、

背側核から同側の視蓋域、外側手綱核外側核から、後部視床下部、いくつか

の視床核：下オリーブ核(Walberg, 1965, 1974a).

研究は少ないが(求心繊維)も同側核、背側核と異なるが予測さる。(全体としてみると)帯状回から、前頭前野、海馬、中隔核、外側視床下部、脚間核から、他に脊髄、reticular formation から黒質、不確帯、視床網様核、視床下部(VM核)。

生理学的には、怒り反応、食餌反応、膀胱トーンスへの影響、痛みに関連、中心灰白質を電気刺激すると、侵害刺激に対する反応性が消失する。この効果は、痛みを伝える脊髄ニューロンに対する抑制(反応)action によるものと一般に考えられている。中心灰白質から脊髄への直接投射はないようだし、縫線核とくに raphe magnus (R. m.) の刺激で鎮痛作用を引き起こすので、c. g. →R. F. →spinal cord と示唆される。

中心灰白質は縫線核と共に、morphine-induced analgesia と関連ありと推測されている。脳刺激による鎮痛とモルフィンによる鎮痛作用との間に類似があると云っても、両方のメカニズムに関しては多くの点でなお推測の域を出ない。

#### 網様体の機能的側面

多数の機能が網様体(reticular formation)により影響をうけることが知られている。事実、小脳の如く、脳の他の部分との相互結合を考えたとき、神経系によってコントロールされているほとんどすべての機能に対して reticular formation は重要なものであるであろう。reticular formation の機能的役割のいくつかの側面をここで考察してみよう。上行性賦活系の概念については次節で述べる。ここでは、主として reticular formation の“下行性”の作用すなわち、体性、内臓性特に脊髄メカニズムに対する影響について考えてみよう。

往時より脳幹が、筋のトーン(緊張)、反射、呼吸、他の自律機能とくに心臓血管コントロールに必要なある一部の部位を持つことが知られていた。中枢神経系の構成に関する一般的見解を軌を一として、40年ばかり前は、このような機能のコントロールに関与する特定の“中心 center”を脳幹が持っていると推量されておった。reticular formation の特定部位を刺激又は破壊して運動活動、血圧、呼吸の↑や↓が実験的に調べられた。どの area がというように。大筋でこの中心対(ペア)は空間的に一致する。たとえば、筋抑制—血管抑制—吸気—(たとえば Test-figure 17, Brodal, 1957 をみよ)。

後年になって以上は極端な単純化なることを知る。—相互的に拮抗的センター域—統合されて起こる。変化も同時に起こる。Bach (1952) …reticular



formation 統合コントロールの複雑性 複雑豊富な相互結合をこの integration は要求する。瞬間々で変化する。ホルモン因子によっても影響されよう。とはいっても、このことは reticular formation の一定部位が他と違う何かの特定のある機能があるという可能性まで排除しているものではない。基本的には、脳領域間のすべての cooperation 協同は、直接、間接の相互結合に依存しているものだ。知識はしかしながら、断片的也。

Magoun と Rhines (1946), Rhines と Magoun (1946). 延髄 reticular formation の腹内側部抑制性(myotatic reflex と muscle tone)…除脳動物における硬直した四肢が弛緩 flaccid する上記の抑制野よりも外側部、および吻側の橋・中脳部視床の正中核および中心灰白質、視床下核、視床下部…促進域。

形態学的にみて興味あるものはこの Magoun の抑制域は、網様体脊髄繊維を出す延髄脊髄領野と可成りよく一致する。この領域を刺激すると、屈筋および伸展運動ニューロンに IPSP が記録さる。(たとえば Jankowska, Lund, Lundberg, と Pompeiano, 1968 をみよ)。

促進効果に関してはもっと複雑なもの。

以上 from Brodal's Text

## 小脳

## 中脳

下等動物では視覚中枢、神経作用頭端移動の法則(Gesetz der kranialen Wanderung von nervoesen Funktionen), cf. p. 36, 平沢興、大脳の最高中枢, 1950

上行性投射系、Catecholamine (DA, NA, A), Indoleamine(5-HT),

青斑核nucleus locus coeruleus

昔、細胞の強い色素沈着の故に注目(しばしば nucleus pigmentosus pontis と呼ばれる)。すべての哺乳類にある如し、第四脳室の前部の床の近くにある。三叉神経主知覚核のやや前方から尾端が始まり、前方に三叉神経中脳路核の腹方と(一部細胞が混じながら)のびている。青斑核は主に中型ニューロンか

ら構成されており、細胞質にやや粗なメラニン顆粒をもつ。加え、小型のニューロン(通常メラニンを含まず)がみられる。青斑下核 nucleus subcaeruleus は、青斑核の腹外側にみられるやや散在性の細胞群をさす名称である。ノルアドレナリンに富む脳幹の域に属する。1964年に Dahlström と Fuxe はラットでかかる細胞群を 12, A-1~A-12 と名付けた。ノルアドレン(ノルエピネフリン) Falck-Hillarp 法で緑の蛍光。A6 が青斑核に相当する。noradrenergic neurons を多く含むネコ、サル、恐らくヒトも、しかしながら、中止すべきは NA 細胞の位置はネコでもサルでも青斑核の領域に厳密に相当するのではなく。例えば青斑下核や結合腕付近にまでひろがる。動物種により差違あり。

#### 遠心性結合

非常に広範、組織蛍光法(正常標本及び青斑核又は遠心路破壊後に繊維を追跡)と化学的分析との相関とから、2つの主たる上行性 NA 神経路が定められた。背側の経路は、好んで、全大脳皮質、海馬、扁桃体を支配する。そして視床中継核 thalamic relay nuclei にたくさんの側枝を出す。腹側又は中間の経路は、視床下部を支配する。他の繊維は上小脳脚を通り、小脳へ行く(Olson と Fuxe, 1971, 他)。それから尾方への投射は網様体を含めて下部脳幹に行く(Olson と Fuxe, 1972)。1個のノルアドレナリン性脂肪が分岐により、全大脳皮質を供給し得る(Olson と Fuxe, 1971; Maeda と Shimizu, 1972)。終末枝はたいへん細く。varicosities が密。他に HRP など、ARG. …

両側性に広範な大脳皮質へ

同側性に前索を通り、腰髄まで、

縫線核へも行く。

求心性結合。……少ししか判っていないし……

視床下部(ここに少し NA 細胞を含む)からウサギ青斑核へ(永野と中村 1970)EM.

帯状回からも投射あり Domesick (1969)

小脳から Snider (1975)

縫線核(特に R. p., R. d.)から Sakai ら(1977)

黒質から Sakai ら(1977)

扁桃核から Hopkins と Holstege (1978)

青斑核と付近の域は、縫線核同様に、非常に広範な遠心系、ほとんどすべての CNS へ。分岐が激しい。ラットで全体の 1400 ヶと数が制限(Swanson, 1976)。仮定として、賦活系の大切な部分ならん。且、たとえば、皮質の覚醒 cortical arousal, 逆説睡眠 paradoxical sleep への導入(Jouvet 1972 をみよ)末梢性血管に対する圧・反応を mediate 調節する。(脊髄への投射と介して)(Ward と Gunn 1976)

## 黒質(substantia nigra)

ヒトでよく発達している。内眼で暗黒く弓状の帯、大脳脚内に両側にみえる。細胞内密に詰まった色素顆粒(メラニン)、この dark zone(いわゆる緻密部 pars compacta)の腹側に特、黒質はより散在性の細胞よりなり、それが一部腹側の方に向かって大脳脚中に侵入しているところの一つの境界帯式を作る。黒質のこの部分は(いわゆる網様部 part reticulata)内眼でも黒い帯の腹側部に区別し得る。淡蒼球や赤核と同様黒質は鉄を一定、とくに glia 細胞内に含んでいる。緻密部の多数の細胞がその樹状突起を腹方に網様部に向かって送っていることは特別に興味あることである。電子顕微鏡の研究で、この dendrites は神経終末に密に包まれている。その結果、緻密部 neuropil が微細構造に淡蒼球とすごく似た形を示す。この類似点の他にこの2つの核は病理学的状態で相応して変化をしばしば示す。

## 基底核と関連核の繊維結合

われわれの知識はいまだにむしろ不完全である(この主題に関して)。

確証は、顕著な黒質：線条体ドーパミン投射と縫線背核 dorsal nucleus of the raphe からのセロトニン結合

ARG, HRP 法正確で詳細な構成

以前考えられた以上に結合があり、核間の結合は以前信じられていたよりも(より)特異的 specific 一般に種々の亜核は豊富に相互に結合されている。

大きい求心結合は大脳皮質から尾状核と被殻への繊維の如し、淡蒼球内節と黒質のみが固有大脳基底核以外の部位に相当程度(量)の投射をするように思われる。主な結合のいくつかを Fig4-11 に示した。

大脳皮質からの投射：すべての皮質からといってよい。尾状核と被殻へ局在性あり、重複あるが(前後内外も)側頭葉が霊長類で発達するために動物差がみられる(局在性に)。しかし ARG 以後、4野→両側性に被殻へ 3. 1. 2 野→厳密に同側性に被殻へ 9 野は+らしいが尾状核投射は無視できるほど少ない。

以上の ARG の仕事からみて、尾状核と被殻を一つの機能上単位と見做し得ず。又、Yeterian と Van Hoesen (1978) Brain Research サル 連合野→尾状核内で1カ所以上に。皮質間相互結合のあるつの部位から尾状核の同一部位に終わる。尾状核を“運動”か“知覚”かのみ機能を持つと考えると注意を喚起した(Teuber 1976)。単一独立の皮質、線状体ニューロンか又は皮質脊髓路などの axon か、解決していないが独立らしい。V 層、(Wise と Jones, 1976, Jones, Coulter, Burton, と Porter 1977)。

黒質からの投射：

大きな源泉也。大部分が緻密部の細胞が起始。(pars compacta)。少数が網様部からと ventral と ventrolateral 被蓋域にある黒質近傍細胞群から起こる。この繊維は局在的構成黒質の背内縁部に沿って上行し、視床下部へ、そして内包の内側部に入り、それから背吻側方向に走り、尾状核の頭部と被殻の前部に至る。線状体のもっと後部に行く繊維は Forel 野で主たる神経束から離れ外側を走り、視床下核の背側を通り、内包の後部と淡蒼球を貫いて走る。ドーパミンを含む。線状体ドーパミンの主たる源である。この繊維系の変性はパーキンソン病の病因上重要な面と考えられている。ドーパミン合成の前駆物質 (1-Dopa)-1-dihydroxyphenylamine 治療。しかしながら近年 CNS 中のドーパミン病以外の種々の疾患について関連している。

分裂病治療に用いる薬物は脳内においてドーパミン antagonist (拮抗薬) である (総説として Matthysee, 1973; Snyder, Banerjee, Yamamura と Geenberg, 1974; Iversen, 1975 をみよ) という知覚はとくに興味あるものである。dopaminergic 路は脳内にもある故、ドーパミン受容体のブロック阻止 (後) に観察される抗精神薬効果にとってどのドーパミン経路が crucial カギなのか、明らかになるにほど遠い。

視床からの投射：

第3番目の重要な線条体求心繊維の成分は視床からのもの也。髄板内核群から、局在性あり。

centralis lateralis CL

centralis medialis CM

paracentralis →線条体の前部へ

centrum medianum CM

Parafascicularis PF →線条体の後部へ

cp. 新見教科書。 中心内側核 Nucleus medialis centralis (中心正中核 Nucleus centromedianus) 視床線条体路同様 patchy の終止。

CM→尾状核、被殻 (ネコ) Royce (1978a)

CM→被殻のみ (サル) Kalil (1978) 種による差かどうか？

縫線核からの投射

第4番に量的に重要な源は raphe nuclei と思われる。

Dorsal nucleus of the raphe この核を破壊すると線条体セロトニン量↓と合成酵素の tryptophan hydroxylase ↓。脳内で最も高いセロトニン濃度が線条体にみられるが、主に striatum の腹尾域であるようだ。この系は抑制系。しかしこ

の系の(線条体へのセロトニン入力)の機能的意義については実線条体を均一なる構造物と考えてはならぬ。このように線条体は少なくとも4つの主な求心繊維成分を受けるが、よく記載されている尾状核と被殻への遠心性投射は淡蒼球へ行くものと黒質へ行くものとである。

線条体遠心繊維は非常に細く(平均0.6 $\mu$ m)乏髓 poorly myelinated である。小束として Wilson の”pencil”として集まり淡蒼球に集まりそれからこの核内を又沿っていく。尾方へは脳脚を Edinger の”comb system”の腹側成分として横切り、それから、黒質に至る。Golgi および EM の研究で、線条体淡蒼球繊維は、黒質へ行く繊維(軸索)の側枝であることが示された(Fox and Rafols, と Cowan 1975)。線条体遠心路には正確な部位局在がある。(サル、ラット、ネコも同類)。

尾状核→淡蒼球 (内・外の両節)の背側

被殻の後部→最も外側

黒質はもう一方の線条体からの終止野であるこの10年前黒質求心系の多くの仕事があり図 4-11, 4-12 にまとめた。内包の後肢と脳脚中を通過中に(striatum の)腹内部と最吻側から出た繊維は、より尾方;背側域から出た繊維により次第に背側方におしやられる線条体黒質繊維は緻密部と網様部へ共に分布する。明瞭な内・外の部位局在をもつ、尾状核頭部の腹内側→黒質の最も内側、被殻の後部→最も多側。

#### 淡蒼球黒質繊維

変性鍍銀法では通過繊維のため決定がむづかしかつたが、ARG, HRP により存在が確定した。更にネコで Grofová 1975, 1979)は entopeduncular 核(脳脚内核)(淡蒼球内節に相当)からも緻密部に(網様部にはない)弱い投射を証明した。

#### 他の黒質求心繊維の起始核として

縫線核背核, 扁桃体の中心核、分界条(stria terminalis)の bed nucleus 他、側坐核(nucleus accumbens septi)から Bunney と Aghajanian (1976a), Swanson と Cowan (1975)-ARG. しかし他の研究者(HRP で)negative.

この所見の違いの説明は恐らく、Tsai の腹側被蓋野(VTA)および黒質緻密質内側部にあるドーパミン細胞を区別することがむづかしいことであろう。他方、しかしながら、VTA から側坐核への投射は確立されるが如し(Björklund と Lindvall, 1978, for reference)

皮質黒質路、一つの論争点であるが

変性法(Rinvik, 1966), EM(Rinvik, と Walberg, 1966)は疑問としたが HRP 法で何人かの研究者は、前頭前野(少数の散在性に)→黒質

ARG (Künzle, 1978) 6.9 野→緻密部(サル)。patchy 分布。

第3番目の、最近まで予期されなかった源は、恐らく(+)のちに確証。

視床下核 subthalamic nucleus

最近 Nauta と Cole (1978) ARG で多量にあることをサル、ネコで認めた。上述の多くの研究から黒質は新線条体からの投射に加えていくかの求心繊維系があることが明瞭たるべし。同様な黒質はその繊維を線条体にばかりおけているのではないことも明白となった。すなわち、顕著な黒質視床投射が証明された。このことは黒質が視床を介して大脳運動皮質に影響を与えることを可能ならしめる。しかしながら、黒質線条体により(介して)、黒質—線条体—淡蒼球—視床—皮質のルートを通じて同様の影響を大脳皮質に対して与えることができよう。専らでにとしても、主として黒質網様部の細胞から黒質・視床投射がおこるようだ。終止は VM と VL の内側部の一部。VL からは(2章をみよ)。大脳運動領へ投射がしられている。

黒質視蓋投射

両側性(同側性優位)恐らく網様部のみから出て、上丘の中間～深層に York と Faber (1977) の生理学的仕事によれば視覚性定位行動に関して重要であろう。Bentivoglio, van der Kooy と Kuypers (1979) 逆行性蛍光二重標識法によれば網様部の大多数が上丘か又は視床に投射する。しかし、可成りの細胞が両方に繊維を送る(dichotomizing axons)。同研究で彼らは黒質・線条体繊維には分岐軸索はみられなかった。

以上に加えるに HRP 法で最近で弱い投射が次に見られた。

黒質→下部脳幹 reticular formation (Rinvik, Grofová と Ottersen, 1976)

→中心灰白質(Hopkins と Niessen, 1976; Grofová, Ottersen と Rinvik, 1978)

特に興味あるのは黒質の緻密部から線条体へ行くものばかりでなく。他に olfactory tubercle (嗅結部)、扁桃体のような basal forebrain structures へ更に皮質前頭葉にさえ行くものがあるという研究である。これら脳底前脳部(basal forebrain structure)への黒質遠心性投射はドーパミン性である。これらが黒質線条体繊維(ドーパミン性の)の分岐かどうか定められていない。Fallon ら(1978)は新線条体へと allocortex へ投射する nigra 緻密部でドーパミンを含む細胞が分離集団を作っていることを示した。

脳内のいわゆるドーパミン経路が多く出版させた。この投射についての大きな関心はとくに分裂病治療に使用する薬物は脳内でドーパミン拮抗薬 dopamine antagonist として動く(作用する act)という観察に由来する。黒質線条体投射

は CNS 内で最大の—少なくとも一番よく調べられている—ドーパミン経路であろうが、この数年のいくつかの lines が明らかに示すところで、中脳におけるドーパミン含有細胞は黒質の緻密部にのみ局在しているのではない。この部から連続して内側にある Tsai の ventral tegmental area へ nigra からつづいており、背側へは中脳 reticular formation の腹側部にドーパミンを多量に含んだ細胞が散在している。(最近の総説として Björklund と Lindvall, 1978 をみよ)。このニューロン帯 (band) の内の細胞ははっきりした distinct な遠心性および求心性の繊維結合を持っている。この事実は心に銘記すべきである。脳機能中でのドーパミンの役割に関して一般化することに対する警告 (Warning として役立つ。) である。種々の求心遠心結合により、一目瞭然、黒質は様々の高次脳機能に多方向の活躍をする。ドーパミン以外の伝達物質候補に注目。

striofugal...GABA  
 (nigral)...substance P } 異なる線条体ニューロンから？

striatofugal fibers → GABA → { ドーパミン含有細胞につく、 }  
 { ドーパミン非含有細胞に }

共に (単シナプス性に黒質視床細胞黒質上丘細胞にがドーパミン性黒質線条体細胞に単シナプス性につくかは今はお、論じている。(deleted) 議論のあるところ)

pallidonigral fibers → GABA →

ドーパミン性黒質線条体ニューロンは直接尾状核の黒質への投射のニューロンに接触するのではなく (Kitai et al.) 線条体の介在ニューロンにつく (McGreer ら、1975)。

黒質視蓋ニューロンは恐らく GABAergic

視床下核の繊維結合 (4-11 図をみよ) はとくにむづかしかった。

非常に最近まで確証さえいたものは淡蒼球外節から視床下核へあるだろうということ (Ranson ら 1941) (他に)。この淡蒼球、視床下核、投射には部位局在がみられ、GABA 性らしい。この他の視床下核求心性投射として、origin が HRP で (ネコ、サルで)。

縫線核背核 dorsal raphe nucleus

青斑核

黒質緻密部 (これは相互性結合！！)

(大脳)脚橋核 pedunculopontine nucleus

上述の如く淡蒼球は内節と外節とから成っている。

ARG(サル、ネコ)。Nauta と Cole (1978)は視床下核は以前一般に考えられていたように内節へだけでなく。内・外両節へ投射することを示した。淡蒼球の内節は、黒質の網様部と共に、基底核固有部以外に繊維を送る基底核(群)の唯一の部分である。これらの淡蒼球より出る遠心性繊維は2つのはっきりした束に分かれている。

一つは ansa lenticularis      レンズ核(係蹄)

他は fasciculus lenticularis      レンズ核(索 or 束)      内包に対し(関し)異なるコースをとる。

レンズ核蹄は主に淡蒼球内節の外側部から起こる。この繊維は淡蒼球の腹側縁に沿って走り、内包の後肢のまわりをかすめて通り、Forel の H 野に入る。レンズ核束の方は、内節の背内側より起こり、内包内を数ヶの小さい束を作って通り抜ける。レンズ核蹄は及び束を作って通り抜ける。レンズ核係蹄及び束は、Forel H 野の中で合体し、外側及び前方方向に fasciculus thalamus 視床(核)束を通る。fasciculus thalamicus 中の繊維の大部分は VLo, VLm の外側部、VApc に終わる。又 CM 核にも終わる他に pedunculopontine 核(脳幹、上小脳脚繊維に一部埋もれている)。

#### 前障 claustrum

ハッキリした機能は知られていないようだ。全大脳皮質から局在パターンを示して前障に投射があるという点で皮質線条体投射によく似ている。相互結合がある。前障→皮質で運動量へ行くものが両側性(同側優位)なるは興味あり、他の前障遠心系は充分には知られていない。

視床下核と黒質を含んだ大脳基底核の繊維結合は完全にほど遠い。しかい明瞭なるべきことは、これらの脳の部分は、脊髄繊維を与える諸核に対して限られた範囲の影響しか与えないということである。実際、たった一つの重要な候補としては黒質視蓋路のみである。基底核は、何をさておいても第一に、大脳と視床核との間の collaboration に関与しているように思われる。このことは次の事実から云えよう。即ち、基底核はよく構成された皮質投射をうけており大量の遠心繊維を視床核に送る。他方、最近の研究で基底核の繊維結合は思ったよりももっともつとこみいつていることが判った。臨床との結びつきは gap がある。

#### 縫線核(nucleus raphe)

細胞構築上区別されるいくつかの minor 細胞群から成っている。比較的せま



い多少とも連続している延髄下端から中脳前部まで脳幹の正中部に沿ってひろがっている (raphe = seam 縫目) 細胞周囲である。種々の亜核群は互いにあるレベルで融合し、どこでも reticular formation とはつきり境界づけされている訳ではない。6-8 図はネコ水平断切片の主たる局在を示す図。全部で8つの核が

the nucleus raphe obscurus (R. o.)  
nucleus raphe pallidus (R. pa.)  
nucleus raphe magnus (R. m.)  
nucleus raphe pontis (R. p.)  
nucleus centralis superior (C. s.)  
nucleus raphe dorsalis (R. d.)  
nuclei linearis intermedius (L. i.)  
nuclei linearis rostralis (L. r.)

cp. Taber, Brodal, と Walberg (1986) 他の動物、ヒト、他研究者のもの、細点除き、一致、

解剖学的構成と結合に関して、縫線核は main reticular formation といくつかの類似点を示す。種々の raphe nuclei はある程度特別の単位であろう。

縫線核 (特に R. d. と C. s.) はセロトニン (5-HT) 含有細胞を含む脳の主要部分となるべし

(Dohlstöm と Fuxe, 1964; Björklund, Falck と Stenevi, 1971) 縫線核の遠心性結合 (efferents) (6-9 図をみよ) Brodal, Taber と Walberg (1960) (modified Gudden 法) ネコ

後年 鍍銀法、ARG 法、上行性遠心路は豊富で非常に広汎であることが確証された。

ラット (Conrad, Leonard と Pfaff, 1974) ネコ (Taber, Foote と Hobson, 1976; Bobillier ら、1976)。終止 (or 供給する) 部位として (上行性)

中脳のいくつかの細胞群 (e. g. 中心灰白質)

視床下部の核

髄板内核および他の核 (視床)

小脳

扁桃体の一部 (あるもの)

海馬形成のあるもの

中隔

尾状核、被殻

大脳皮質さえ：特に前頭葉

Falck-Hillarp 法で大体として上記域にセロトニン繊維分布 (Fuxe, Hökfelt と Ungerstedt, 1970)。すべての遠心繊維がセロトニン作動性でないかもしれぬ。特に raphe dorsalis (R. d.) と centralis superior (C. s.) からとくに R. d. から起こる。前頭葉にもいく (Lorens と Guldborg, 1974)。他に raphe efferents の特別な目標として大脳の脳室壁

上衣細胞 ependymal cells の表面の cilia と microvilli に繊維。細かい varicose の神経繊維セロトニン含む。(Falck-Hillarp 法)。←rostral raphe nuclei から、

下行性の遠心性繊維 (縫線核からの)

上行性よりも量的に多くない。ARG 法で、橋・延髄の reticular formation, 脳神経核、小脳、脊髄へ少し、etc.

HRP 法で

尾状核と被殻 ←主に R. d. (Nauta, Pritz, と Lasek, 1974; Miller ら, 1975)

海馬 ←主に C. s. と R. d. (Segal と Landis 1974a; Pasquier と Reinoso-Suarez 1977)

青斑核 ←主に R. p. と R. d. (Sakai ら, 1977)

VI 小葉、VII 小葉←raphes (Shinnar, Maciewicz と Shofer, 1975)

Crus II. ←主に R. p. と R. o. (Taber, Hoddevik と Walberg, 1977).

脊髄 I, II, V 層←主に R. m. と R. pa.

多くの縫線核脊髄繊維が中間外側細胞柱 (intermediolateral all column) に終わり、交感神経節前繊維に単シナプス性抑制作用をする。(Cabot, Wild と Cohen, 1979)

raphe afferents 求心性結合も同様に特定パターンあるが如くなるものその様よく知られてない。鍍銀法を用いて Brodal, Walberg, Taber (1960) は、脊髄、小脳、大脳皮質からの求心繊維が少量あり、縫線核亜核中 4 亜核のみを供給することを見出した。(その分布パターンは 3 つの源からで多少異なる)。脊髄遠心繊維の主源である nucleus raphe magnus (R. m.) はすべてからの最も重要な終止目的であるように思われる。小脳へ投射する raphe pontis (R. p.) が、小脳からの主たる求心性入力を受けている (小脳からは R. m. へも行くが) ことは意義があるろう (B.W. Taber, 1960; Miller と Strominger, 1977)。更に注目すべきは、raphe dorsalis (R. d.) は脊髄、大脳皮質、小脳からの直接の投射は殆ど受けて

いないこと也。縫線核への主たる入力は恐らくこれら前述以外の部位から来る。いくつかの領域からの求心繊維が記述された。即ち、中隔核、外側 preoptic 域、外側視床下部、手綱核、前頭前野、しかし特定のどの部位に終わるかはいつも記されてない。しかしながら

Edwards (1975) ARG. 中脳 reticular formation→R. m., R. d.

Usunoff ら(1975) 尾状核→R. m.

Chu と Bloom(1974) 青斑核→R. d., R. p., R. m. C. s.

他に

弧束核→R. d. のみ

中隔核→R. d. と…

C. s. →R. d.

同様にこれらの縫線核と reticular formation 及び脳幹にあるいくつかの小核との間に豊富な結合がある。Scheibel, Tomiyasu と Scheibel (1975)

Golgi 法、R. p., L. r. で調べ、ニューロンが腹背方向に走る血管に沿って集団を作っていることを見た。ニューロンの樹状突起、棘(-)、推測するに縫線ニューロンは血液中をながれる物質に対する chemosensor(化学受容)として作用し、例えば睡眠-覚醒リズムに関連あるかもしれない。

minor units 間では大きな差違があるにも不拘き、縫線核複合体は、大きく云って、一つの(単位)本位 entity; something with objective reality; an obstruction or arche-typal conception のように思われる。これは、広範な遠心繊維投射によって広範な脳の領域に明らかに影響を及ぼす。図 6-9 に簡単に示してこれを示す。上行性セロトニン系を、核破壊して行動研究(rat が主)。運動活動が増強、不眠症、反応性亢進、攻画性 etc. …

## 間脳 (視床と視床下部)

### 大脳辺縁系

30 数年前、Scoville と Milner (1954, 1957) は、てんかん治療の目的で、両側側頭葉切除術を施行されたのち、重篤な短期記憶の喪失 (recent memory loss) に陥った患者 HM の例を報告した。それ以来、海馬は学習、記憶、側頭葉てんかんに関連するという推定のもとに、その機能を理解しようとして、膜チャンネルから人の行動のレベルまで研究の対象とされるようになってきた。

Scoville, WB and Milner, B (1957) J. Neurol. Neurosurg. Psychiatr. 20, 11-21.  
Scoville, WB (1954) J. Neurosurg. 11, 64-66.

長期記憶として情報が蓄えられるとき、“あたま”で覚えたものと、“からだ”で覚えたものと少なくとも二種類の記憶に便宜的に分けられるように思われる。便宜的としたのは、この2つは様相としては区別されるものの、体験としては、密接に関連しているものと考えられるからである。とまれ、一つは大脳新皮質が関与する、事実やエピソードに関する宣言的 (declarative) 記憶で、もう一つは小脳系が関与する技能や操作に関する手続的 (procedural) 記憶とに分けられる。一方を知的記憶、他方を動作記憶と言ってもよい。第三の記憶様式として提唱したいのは、自己が移動するとき連続的に変化する周囲の環境を一連のものとして allocentric? に認知する環境関連的 (surrounding-related) 記憶で、海馬系がこれに関与する。

海馬は記憶すべき情報を受取り、フィルターにかけて、固定をしてもよいとの go sign をだすのでは？ 認知記憶が大脳皮質に蓄えられるが、その固定の過程で。作業仮説[海馬は、大脳皮質に長期的な記憶痕跡を形成するための記憶制御装置である。] 3 steps; ① Ctx→Hipp (input) ②Hipp 内の情報処理 ③Hipp→Ctx (output) — ④視覚記憶では記憶痕跡を (最終的に) 貯える貯蔵庫 (となるニューロン群) は下部側頭回ニューロン回路のなかに求められるべきであり、一方海馬には、下部側頭回ニューロン群のシナプス結合変化を調節することによって記憶課程を制御するという役割をもったニューロン群が存在する、という仮説 (宮下)。cp. スパース表現 sparse coding モデル。

## 大脳基底核(鳥類における特異的発達)

### 終脳と大脳皮質、その肥大化

#### 二本足直立歩行と手の使用 -----サルからヒトへの進化-----

cf. [近代科学への発展] に 直立歩行、手足の分業、脳の発達を移動歩行

脊髄を脳の上位中枢から切り離しても、脊髄の神経機構が働いて歩行に似た一連の動作が見られることが、今世紀の初めには知られていた。その後の脳幹レベル別の切断実験と微小電極刺激を用いた仕事によって、上丘前・乳頭体後

の横断面で切断された脳をもつ動物（ネコ）は、特別な部位に特別な刺激を外から与えられない限り、自発的に歩行が開始されないが、その前方にある視床下核（nucleus subthalamicus, SUB, この核および近傍の領域をまとめて視床下歩行野、subthalamic locomotor region, SLR, という）が脊髄側に含まれるように切断された除脳動物は、なんら刺激が与えられなくても、勝手に歩き始めることが明らかにされた。SUB を両側性に破壊するとその後7-10 日間にわたってネコは自発歩行を開始しなくなる。ところで、上の特別な部位とは、中脳にある楔状核（nucleus cuneiformis, NCF, 別名中脳歩行誘発野、midbrain locomotion region, MLR）で、歩行開始をひきおこすための特別な条件の電気刺激（パルス幅 1msec, 30-50/sec, 数-数 10  $\mu$  A）が抗重力筋の緊張が適度に保たれているときに与えられることが必要である。このことから、SLR が自発歩行の開始機構に関与しており、その作動を待って歩行運動を駆動することに種々の系が関与して、歩行が実現されると考えられる。

有働によれば、これらの系を担う構造として、楔状核（NCF）、錐体路、黒質、網様体が第一候補とされる。なお、歩行遂行の最終的なプログラムは脊髄内の神経機構にあると思われるが、歩行を合目的に継続する中枢機構は小脳にあり、恐らくは大きく関与しているであろう大脳基底核の神経機構の解明とともに今後の重要な課題である。

#### 臀部 — 身体の直立に大切なところ —

お尻がやや後ろに膨らんでいるのは、男も女も同じです。そこには直立して歩くための大切な筋があるために、膨らんでいるのです。

お尻の膨らみを作るのは、大臀筋という筋で、その陰に中臀筋、小臀筋という筋が隠れてきます。これらは、骨盤と大腿骨の上部をつなぐ筋ですが、走りかたや働きが少し違います。

大臀筋は、仙骨と腸骨の後面からはじまって、大腿骨の後面の上半分と大腿の筋を覆う丈夫な筋膜で終わります。この筋の働きは、2つあります。1つは、身体を立てて前に倒れないようにすること。もう1つは、大腿の筋膜を緊張させて、膝を伸びた状態で固定することです。つまり、大臀筋は、きをつけの直立姿勢を、保つ筋なのです。人間の大臀筋は、四足のけものやサルなどに比べて、よく発達しています。

中臀筋と小臀筋は、大腿骨の外側の大転子というでっぱりで終る筋です。筋の働きは、大腿骨を外側に上げることです。逆に大腿を固定して考えれば、片足で立ったときに身体を足の上に引っ張り上げて、内側に倒れないようにします。つまり中臀筋と小臀筋は、歩行の際に、地面についた足の上に身体を引き上げる筋なのです。

この3つのお尻の筋の下には、骨盤と大腿を結ぶいくつかの筋があり、また下肢に行く坐骨神経が骨盤から出てくる通り道があります。坐骨神経は、大腿の裏側と、下腿と足の全体に神経を送り、筋の運動の指令や皮膚の知覚の情報を伝えます。たくさんの神経線維が集まっているので、鉛筆のように太い神経です。そして身体の中で、もっとも長い神経でもあります。たとえば足の裏にもいくつかの筋がありますが、これらの筋を支配する神経の細胞は、脊髄の中で、胸椎の一番下あたりの高さにあります。ここから出た神経の線維は、脊柱管を下り、仙骨の前面の孔から出て、骨盤の後ろの孔を通り、大臀筋の下に現れ、ここから大腿と下腿の後ろを通過して、足の裏に達します。その長さは1メートル以上にもなります。長いだけに、坐骨神経は、傷みやすいのです。

## 音声のつくり方ー喉頭と咽頭 ー立体交差にしないわけー

口から食道に通じる食物の道と、鼻から気管に通じる空気の道は、のどの奥にあたる咽頭で交差しています。この咽頭から気管に向かう空気の取り入れ口が喉頭です。喉頭は、軟骨によって囲まれています。大人の男性では、喉頭の軟骨の一部が首の前面に飛び出して、のどぼとけを作っています。

イヌやネコなど人間以外の哺乳類では、喉頭の軟骨は、咽頭の中に高く飛び出し、鼻腔の後ろにはまり込んでいます。そのため、鼻から取り入れた空気はもっぱら喉頭に入り、口から取り入れた食物はもっぱら食道に入ります。これに対して人間の喉頭は低く、咽頭の中にわずかに飛び出しているだけです。そのため、人間の喉頭の口は、ふだんは咽頭の中に開いていて、食物を飲みこむときだけ持ち上がって、喉頭蓋によってふたされます。つまり、動物の咽頭では、食物の道と空気の道が立体交差になっているのに対し、人間の咽頭では、信号機のついた交差点になっているのです。

喉頭の内腔は、前庭ヒダ、声帯ヒダという2組のヒダが壁の両側から張り出して、せばめられています。声帯ヒダの中には、声帯靭帯および声帯筋が入っています。声帯ヒダの間の隙間は、声門裂とよばれます。

喉頭には、4種類の小さな軟骨と軟骨を動かす小さな筋がいくつかあります。声帯筋もそういった筋のひとつです。喉頭筋の運動は、迷走神経によって支配されています。これらの筋は、声門裂の幅を変えたり、声帯の緊張を変えたりすることができます。声門裂をせばめておいて、急激に空気を吐き出すと、声帯ヒダが振動して声が生じます。

人間は、さまざまな種類の声を出します。この声は、声帯で作られた空気の振動そのままではありません。声帯で作られた振動は、咽頭を通過して口腔と鼻

腔に伝えられます。つまり、人間の声は、声帯で作られた空気の振動を、口腔と鼻腔で共鳴させて生まれるのです。ためしに口をしっかりと閉じて声を出してみると、口という付属共鳴腔の働きがわかるでしょう。

人間の咽頭で、食物の道と空気の道が信号機のついた交差点になっているのは、音声を出すためにどうしても必要です。喉頭を通過する空気が、ほかの動物のようにもっぱら鼻に向かうようでは、声帯で作った空気の振動を、口で共鳴させることはできません。

ただし、声を出すという人間的な営みのために、犠牲にされたものがあります。老人や幼児が気管に餅やピーナッツを詰まらせて、ときにはそれで亡くなることがあります。このような交差点による事故は、立体交差では防ぐことができます。

## 脳内の言語関連領域

ヒトの言語野については、後連合野にある感覚性言語野、前連合野にある運動性言語野、それに前頭葉後部内側面の補足運動野にある上 or 前？言語野が、現在知られている。感覚性言語野は、頭頂連合野と側頭連合野にわたり広い領域を占めており、視覚性または聴覚性の一連の符号シグナルを意味のある概念形成の言葉としてまとめ、理解する機能に関与している。運動性言語野は、前頭前野の後下部を占めており概念を言葉としてまとめて表現する機能に関与している。一方、上言語野は、あまり研究が進んでいないが、発声・発語に関与する喉頭筋をはじめ、咽頭筋や口腔を形成する諸筋の連続的、瞬間的に変化する運動をスムーズならしめるために、なんらかのある種の準備状態を作るのに貢献しているように思われる。その意味でこの領域は小脳や基底核との密接な機能関連が想像される。実際、繊維連絡をみると、

つぎに、優位半球（右利きの人には左半球の運動野が訓練の結果、右半球に対して相対的に皮質運動野の活動性が高まっていると考えられる、このことを左半球優位という）と言語野との関係について述べる。一般に、言語野は優位半球に宿るとされているが、右利きの人でも 7-8%は右半球に言語野があり、逆に左利きの 70%弱の人の右半球に言語野があるという報告がでてくる（和田法による）。この方法は、北海道大学の精神科医の和田淳博士によって考案されたアミ

タール？頸動脈注入による一側性言語野瞬間麻酔法を用いた研究の結果である。  
このことから考えて、

## 認知機能

### 生物史的考察（ヒトのからだ） 三木成夫より

#### 受容系について——感覚系の歴史

からだの内外におこったさまざまな変化、さらにわれわれ自身の動きは、それがどんなにわずかのものであっても、敏感にわれわれの肉体と心をゆり動かす。これらの変化は、表面に毛のはえている特殊の細胞（感覚細胞）から受けとられる。この窓口は一般に<感覚器>とよばれ、目・耳・鼻・舌・皮膚などの各器官が区別される。

ところで、これらの感覚器をたがいに比較してみると、その形といい、そのしめる位置やひろがりといい、さらにそれによって受けとられる変化の質といい、はなはだ異なる。そして、そのおのおのから入った内外の変化の伝わる経路はさまざまである。すなわち<五感>といわれるこれらの感覚器は、けっして同列にならべられるものではないことがわかる。

しかし一方、これらの感覚器から入った変化はすべて伝達系（神経系）を経て、筋肉や腺などの実施系へ運ばれるというひとつの共通点をもっている。つまり、内外のどんな変化も、ことごとくそれらにふさわしい“肉体と心の動き”という形に翻訳されるのである。

ここでは、このような観点から、あらためて受容系の歴史をふり返ってみよう。

まず、アメーバのような単細胞生物では、外界といっても、ほんの身のまわりの出来事だけが、細胞膜でとらえられ、それが、細胞質そのものの動き（偽足）として表現される。すなわち、適不適の条件に対して、一般に**向背の運動**をおこすに過ぎない。

これが多細胞の生物になると、外部に面した皮膚の細胞層（外皮）が、外界



の変化を受けとり、その入り江ともいふべき内に面した腸管の細胞層（腸管上皮）が、内界の変化を受けとる。そして、そこでは物理的な変化（触覚・冷温痛覚）と、化学的な変化（味覚）がおのずから区別されるのであるが、それらはいずれも、細胞の表層に面したほんのわずかな領域の変化に過ぎない（近接受容）。このようにして、近接受容器としての触覚器と味覚器が分化するのである。

下等動物にくらべ、高等動物特に脊椎動物では、近くのものから、しだいに遠くのものまで感ずるようになる（遠隔受容）。すなわち、遠方から波及した化学的な変化（におい）や物理的な変化（音や光）にも反応するようになり、遠隔受容器としての嗅覚器・聴覚器、そして視覚器がそなわるようになる。

これらの遠隔受容は、脊椎動物が水中から陸上にその居を移すとともにしだいに発達し、ついに人類では何万光年の宇宙のかなたまで見ることができるようになる。すなわち、動物の分化とともに、かれらのすむ世界はしだいに拡大されるのであるが、これらの受容器（鼻・耳・目）は、すべてからだの**前端に集まり、しかも左右対称に配列する**。これは、**近接受容器特に触覚器が、からだ全体にひろがっていることと対照的**である。

このようにしてからだの先端には、動物性器官の入り口ともいふべきこれらの受容器が、植物性器官の文字どおりの入り口である（口）とともに開口することになる。人々はこの部分を“顔”とよぶのであるが、以上のことから<顔>とは、その動物の動物性および植物性両器官の全体を象徴するひとつの形態であることがわかる。（図Ⅲ-1）

ヒトの胎児で、この部分の発生過程をながめると、そこには、脊椎動物のさまざまな顔のおもかげを歴史的にたどることができる（図Ⅲ-2）

以上に述べたものは、われわれのからだをとりまく内外の変化の受容器であるが、このほかに、**自分自身の動きを受けとる装置、すなわち自己受容器**が見られる。このうち、姿勢の変化を敏感に感じとり、それを正す装置（平衡器）はなんらかの形ですべての動物に見られる。単細胞生物では**細胞質内の慣性**がこれにあたり、より分化した形では、**小さな袋に浮かんだ石**が、刻々の変化によって、**袋の内面の毛をなでる**というしかけになっている。

脊椎動物では、このほか、より複雑な運動に応じてさらに新しい装置（**三半規管**）が追加されるが、これらはすべて外界の音の波動を受けとる聴覚器とその構造がはなはだ似ている。したがって、そこでは平衡器と聴覚器は、つねにひとつづきの構造として、頭の骨の中におさまっているのである。自己受容器として、以上のほか、**みずからの筋肉の伸縮の模様を感じとる装置**が、すべての筋肉に見られる。これは、脊椎動物が特に**水中から陸上にその居を移し、しだいに複雑な運動をするようになると急速に発達する**のであるが、これ

によって動物たちは、全身の筋肉の正確な協同運動をなめらかに行なうことができる。

このようにわれわれのからだには、ピンからキリまでの受容器がそろっているが、もとはといえば波間にただよいながら獲物の味や、潮の流れを感じとる原始的な感覚細胞がしだいに分化して、以上のような形になったものと考えられる。

## 近接受容器

### 触覚器（皮膚）

“はだで感ずる”といわれるように、われわれは、全身の皮膚で、さまざまな物体にふれることができるが、なかでも手足、特に手の指の皮膚はもともと鋭敏な触覚器となる。

一般に皮膚は厚い細胞層（表皮）と、これを裏うちするじょうぶな線維層（真皮）の二層一組みからなる。これは、その下のやわらかいクッション（皮下組織）によって、骨や筋肉とゆるやかに結合する。

皮下組織には脂肪がたくわえられ、神経や血管が縦横に走っているが、このうち神経は、さまざまな形で先述の三層に終わる。この終わり方によって、冷温痛覚などの識別がなされるという。表皮は最下層の細胞の増殖によってつくられ、しだいに角化しながら垢となってはげおちるが、特に強い角化によって毛や爪などに変化し、またおちくぼんで皮脂腺や汗腺をつくる。真皮は、にわかをつくる線維（膠原線維）が、縦横に入りくんでできたもので、そのじょうぶな構造によって、からだの内部をつねに保護するのである。（図Ⅲ-3）

このような皮膚の構造ができたのは、哺乳類になってからで、ヒドラのような下等動物では、一層の細胞だけで皮膚ができています。そして、そのうちのあつもの（触細胞）が外界の変化を感じとるのである。

このように、直接表面の皮膚の感覚細胞が露出するのは一般に動物が水中で生活していた時であるが、やがて上陸とともに皮膚の細胞は何層にもなり、その表面がかたくなって、いずれも鈍感な鱗やよろい・とげなどにかわるが、そのなかでも哺乳類の毛のあるものは、つけ根に豊富な神経をからませて、敏感なアンテナ（感覚毛）となる。一方細胞層の下には、しだいに厚い膠原線維の層がつくられ、大部分の知覚神経がここに終わり、皮膚への衝撃のほとんどが、これで受けとめられるようになる。

ところで下等動物では、触覚に受けた刺激は、ただちに全身の運動となって現われるが、哺乳類ではこれに皮膚の運動が加わり（皮筋）、さらに霊長類では、手の運動やさまざまな内臓運動までがこれに参加する。痛みで顔をしかめたり、爪でかいたところが赤くなったりするのは、この一例であろう。すなわち動物

の分化とともに、触覚に応ずる運動が、しだいにさまざまな色彩をおびるようになってくるのである。

### 味覚器（舌）

“舌で味わう”といわれるように、食物の味は舌を中心として、口の粘膜で感じとられる。そしてこれ以外の場所では、いかなる味も識別することができないのである。

舌は、口腔の底からもり上がった筋肉の塊を口腔の粘膜がおおったものである。この筋肉は、くびの前面の筋肉のつづきで、手足と同じ体壁系、すなわち動物性筋肉に属する。

したがって、舌はのどから出た手ということになるが、この粘膜の表面には、こまかな突起がさまざまな形ではえている（舌乳頭）（図Ⅲ-4）。そして、そのあるもののつけ根には、味を感じる細胞の集団が、花の蕾のような形で散在している（味蕾）。舌の知覚神経は、この味蕾にとどいているほか、広く粘膜に分布して、さまざまな味を感じとるのであるが、一般に4種の味（塩からい、にがい、すっぱい、あまい）が、それぞれ異なった領域で受けとられるといわれる。われわれの舌では、中央部がほとんど味を感じないのに対し、周辺部ははなはだ敏感であることが知られている。（図Ⅲ-5）

ところで、ミミズのような下等動物では、この味細胞が触細胞と同じく全身に散らばり、からだ中で味をきき分けることができる。ところが、脊椎動物では、水中で生活する魚類の場合、これらの細胞は、もつばら顔面に集まり、水にとけた餌の味を、ここで受けとるようになる。しかしこれらの味細胞は、動物の上陸とともに、乾燥した皮膚の表面から、湿った口の中にいっせいに逃げ込み、ついに味は、ここでしかわからなくなっているのである。

一般に体表で味を感じる下等動物の場合、味に対する反応は、それに対する向背の運動に終始した。これにくらべて、口の中で味を感じる陸上の動物では、舌の運動がこれにとってかわり、さらに口やのどのいわゆる植物性筋肉がこれに参加する。すなわちいやなものは、たとえば顔をしかめてただちに外へはき出されるのであるが、このほか消化液の分泌運動がこれに加わり、ついにわれわれの日常に見られるようなきわめて複雑な形ができ上がるのである。

### 遠隔受容器

#### 嗅覚器（鼻）

においては、ふつう鼻の奥で受けとられる。われわれの鼻の内部のようすは、すでに呼吸器のところでも述べたが、それは中央の仕切りで左右に分かれ、それぞれ、外側から出っ張った三段の棚によって、さらに多くの通路に分けられて

いる。

においを感じずる細胞（嗅細胞）は、この天井にあたるわずかの部分（嗅上皮）に集まる。

ここは黄味がかっているので、周囲から区別されるが、ここには、アンテナを下に向けて、細長い糸（嗅神経）を伸ばした嗅細胞がならぶ（図皿－6）。これらの嗅神経は、天井のふるいの目を通して、天井裏の大きい部屋（頭蓋腔）におさまる脳の一部（嗅球）につづく。

空気中にただよようにおいの微粒子は、鼻から吸い込まれるが、その一部がここに到達し、この部分の粘液にとけたのち、いわばひとつの味として嗅細胞のアンテナに受けとられ、この興奮が嗅神経を通して脳まで伝えられるのである。したがって鼻の通りの悪い人は、ふつうにおいの感覚がにぶくなる。

さて嗅覚器は、脊椎動物ではじめてつくられた高級な味覚器といわれる。すなわち、魚類ではまず一對のほら穴として、これが顔面に現われるのであるが、そのおのおのの底に敷きつめられた嗅細胞で流れてくる水のおい、すなわち味が受けとめられる。この場合、その味の“方向”と“距離”が識別されるので、この点に盲目である近接受容器（味覚器）に対し、鼻は<遠隔受容器>ということになる。

この鼻のほら穴は、上陸とともにその底がぬけて口と交通し、空気の通路となり、呼吸の一役をになうことになるが、陸上の動物では鼻腔の急激な発達によって、別に新しい道が口と交通し、古い道が消え、口腔の一階と鼻腔の二階は、一枚の天井（口蓋）で仕切られることになる。（図皿－7）

ところで魚たちは、においに対して全身の**向背運動**（近づいたり遠ざかったり）だけで、これに応じたのであるが、上陸とともに鼻が口と交通すると、しだいに呼吸運動がこれに参加し（においをかぐ）、ついに嘔吐や血管反応といった植物性運動までが、これに加わることは、日常しばしば経験するところである。

## 聴覚器（耳）

われわれは音を耳で聞く。音ははじめ、空気をふるわせて伝わってくるのであるが、やがて耳の穴（外耳道）の底に張った一枚の膜（鼓膜）を振動させる。これは、ただちにその奥の部屋（鼓室）に組み込まれた三つの耳小骨（ツチ骨・キヌタ骨・アブミ骨）を、次々にふるわせ、ついに頭の骨にうがたれた複雑な洞窟（骨迷路）をみたす液体をふるわせる。つまり空気の振動が液体の振動にかえられるのである。

ところで骨迷路の中には、これと同じ形をした膜のチューブ（膜迷路）が浮かび、この中には、さらに液体（内リンパ）がみたまわっているが、この内リン

パの振動が、カタツムリのようにまいた膜迷路（蝸牛）の感覚細胞の毛をなで、この刺激が最後に脳に伝えられるのである。なお耳小骨には二つの小さな筋肉がくっついて、この振動を調節し、また鼓室はのど（咽頭）と一本の管（耳管）で結ばれて、外気の気圧と鼓室の気圧をつねに等しくしている。われわれが登山の際に経験する耳つまりも、つばをのみ込むとなおるのは、この耳管が開通するためと考えられる。

ところで、水中の時代では、水の振動が音であった。すなわち耳のはじまりは、潮の流れを感じとる感覚器（側線器）ということになる（図Ⅲ-8）。これは、振動を感じずる毛のはえた感覚細胞群が、左右対称にからだの側面に一列にならんだもので、これによって、震源の方向と距離が受容される。ここに遠隔受容器としての働きがはじまるわけである、魚類の耳は、この側線器の分化したものと考えられ、ここではより高い振動数が受けとられる。したがって、われわれの蝸牛の中にみちている内リンパは、昔の海水のなごりということになる。図Ⅲ-9

さて耳が、水中でまだ側線器として働いていた頃、これに対する反応は、主としてからだと眼球の運動であらわされた。しかし陸上で生活するようになると、えらの骨や筋肉に由来する耳小骨や耳の筋肉がこの運動に加わり、さらに強い音に対しては、耳管を通して、呼吸でこれに対抗するようになる。このほか、さまざまな植物性運動が加わり、われわれの音に対する反応は、きわめて、複雑なものとなってくるのである。

## 視覚器（目）

外界の明暗と色彩は、目で受けとられる。われわれの目は、前部に開閉自在の絞り窓（虹彩）があいたゴムのボールのような球（眼球）で、そこから一本の柄（視神経）が伸びて脳につづく。

虹彩の窓は、厚い透明なおわん（角膜）でふたをされ、さらに角膜の表面は涙でうるおされながら、上下のまぶたでおおわれる。虹彩の窓の後ろにはレンズ（水晶体）が、四方にひっ張られて、宙づりとなっているが、その前には透明な液体（眼房水）がつねに循環し、レンズの後ろにはドロドロの液体（硝子体）がつまっている。

また眼球の厚い壁は三層からなっているが、これらはみな脳につづきである。つまり目は、脳の一部が伸びて、鼻の両側にその顔をのぞかせたものに他ならない。すなわち壁の内層は、脳そのものにつづきで、ここでは一枚の膜（網膜）になっているが、これには光と色を感じとる細胞（杵状体と錐状体）などがぎっしりとならび、虹彩の窓の真後ろ（中心窩）では、特にこれが密である。

中層は脳をおおう血管に豊む膜（脳軟膜）のつづきで、ここでも血管が発達

して（脈絡膜）、網膜を養うが、前方にはレンズの厚さをかえる筋肉（毛様体筋）や、虹彩の開閉をつかさどる筋肉（瞳孔拡大筋および括約筋）がそなわっている。（図Ⅲ-10.11）

外層は、脳のいちばん表面をおおうじょうぶな膜（脳硬膜）のつづきで、ここではしろ目（強膜）となっていて、前方は〈角膜〉とくっついているが、ここには眼球を動かす六種の筋肉（外眼筋）が付着している。

ところで、このような構造が完成したのは脊椎動物であって、**無脊椎動物の**下等なものには、目という特殊な装置はない。そこには皮膚の細胞にまじって、光を感じる細胞（視細胞）が散在し、明暗を感ずるだけであるといわれる。

ところが、動物の分化とともに、やがてこれらの細胞は一つの集団をつくり、さらにこの部分がおちくぼんで暗箱の構造となり、ついには、そこにレンズや絞りまでがそなわり、いわゆるカメラ眼が完成する。すなわち、光はしだいにはっきりと焦点を結ぶようになり、はじめはただ漠然と明暗を識別するに過ぎなかったものが、やがて光源の方向と距離を受けとるようになる。この調節は、脊椎動物ではさらに正確となってくるが、水中での視界はまだきわめてせまい。

これにくらべて陸上では、その球状のレンズが四方にひっ張られてひらたくなり、視空間がいきよに拡大される。そして、特に視野の中心では、はっきりと像を結び、これによって対象への注視が、それもしだいに両眼で行なわれるようになる。こうして、もっとも正確な遠隔受容器としての目ができ上がるのである。

ところで、下等動物では視覚による反応は、単に向背の運動だけであったと考えられる。これにくらべて、特に目の筋肉の分化した高等動物では、対象の変化によって虹彩・毛様体・まぶた、さらには眼球そのものが動き、ついにはくびの運動までがこれに加わる。そして、多くの植物性運動がさらに加わり、視覚による全身の反応は、一般にきわめて複雑かつ微妙なものとなってくるのである。

## 自己受容器

### 平衡器（耳）

われわれは、自分自身の体位や動きの変化を、耳の奥にある平衡器で感ずる。これは骨迷路に浮かぶ膜迷路の後ろ半分からなりたつ。それは球状と楕円状の袋（球形嚢および卵形嚢）に三つのドーナツ型のチューブ（三半規管）が、たがい直角に交わるようにくっついたもので、これらの袋やチューブの中には液体（内リンパ）がみちている。（図Ⅲ-12）

球形嚢と卵形嚢の底には、小さな石（耳石）がしずみ、そこにはえている感覚細胞の毛を静かにおさえつけている。そして、からだがよろめき、あるいは

頭が上下、左右、前後に動いたとき、この石がゆれて、毛をなでるしかけとなっている。一方、三半規管のそれぞれの輸の一端は、わずかにふくれ上がって、その壁には、やはり毛のはえた感覚細胞がならんでいる。そして、頭が前後左右、あるいは水平に回転したとき、それぞれの半規管に内リンパの流動がおこって、この感覚細胞の毛をなびかせるしかけとなっている。そして、この興奮が脳へ伝えられるのである。

このような平衡器は、すべての動物に共通したものである。すなわち、動物が地球上でひとつの運動をする時には、そこが水中であれ陸上であれ、あるいは空中であれ、これだけの装置が必要なのである。ただしこの場合、一般に運動の単純な無脊椎動物では、**わずかに球形嚢に相当するものだけ**しかなく、もっとも簡単なアメーバでは、**細胞質内の粒子の慣性**だけでこれがまかなわれるという。

一般に平衡反射は、全身の動物性筋肉によって体位の立て直し、すなわち、反動という形でなされるが、この際特に眼球の運動が、このひとつの代表として行なわれる。これは目標がからだの外になくて、その内にあるので、そこでは一般の向背運動は見られない。このように**動物性筋肉によってささえられている平衡反射も、動物の分化とともに、しだいに植物性筋肉の運動がこれに加わり、特にめまいによる吐気（はきけ）は、日常しばしば経験するところである。**

## 筋肉感覚器

筋肉の伸縮は、その内部にふくまれる受容器によって感じとられる。これは、筋肉や腱の一部に知覚神経が**まつわりついて終わったもの**（筋紡錘・腱紡錘）で、筋肉の動きはすべて受けとめられ、おのおのの運動の調節がなされる。このような受容器は、動物の分化とともにしだいに発達し、特にその四肢で全身をささえながら歩く哺乳類では、きわめて精密な伝達の回路がつけられる。このためかれらの運動は、一般に複雑微妙な様相をおびてくる。しかし、また一方において、この受容器のおかげで、特に強い収縮ははげしい痛み（けいれん）を、またそのときどきの筋肉の状態は、われわれにそれぞれの気分（緊張感、さわやか、だるさなど）をおこさせる。このことは、植物性筋肉についても同じで、特に心臓や血管の動きは、それがどんなにかすかなものであっても、われわれの心を端的に表現する、いわば肉体的な基礎となるものである。

## 近接感覚から遠隔感覚へ

以上のように、われわれの肉体に受容された内外の変化は、さまざまの道を通って実施系に送られ、色とりどりの運動や腺の分泌となって現われる。この

場合、受けとられる変化は、動物の分化とともに、身近なものからしだいに遠くのものへとおよぶ傾向にある。

すなわち、触覚・味覚といった原始的な近接感覚の上に、しだいに嗅覚・聴覚・視覚といった遠隔感覚が加わってくるのである。

一方、これらの遠隔感覚によってひきおこされる運動は、目標に対する原始的な向背運動の上に、しだいに数多くの表現運動が加わり、これによって、動物の表情がしだいに豊かになってくる。この場合、近接感覚と向背運動との間に、また遠隔感覚、特に目の発達と表現運動との間に、それぞれある密接な連関があり、このことは、動物分化のひとつの指標を提供するものではないかと考えられる。

触覚が優位をしめる下等動物と、視覚が優位をしめる高等動物とを比較した場合、そこには、両者の世界におのずからある大きなへだたりが見られるのであって、このことのなかに、われわれ人間の独自の世界を解明するひとつの鍵が秘められているのではないかと思われる。

ヒトのからだー生物学的考察 三木成夫著（うぶすな書院 1997）

## 伝達系について——神経系の歴史

受容系の窓口から入ったさまざまな変化は、これまで述べたように、それぞれの形で、われわれの肉体と心をゆり動かす。

すなわち全身の筋肉や腺にこれらの変化が波及するのであるが、これはたがいに手をつないだ特殊な細胞（神経細胞）の鎖を通してなされる。

これは、一般に〈神経系〉とよばれ、末梢神経系（はじめと終わりの長い手）と中枢神経系（途中の鎖の塊）に区別されるが、このなかで特に植物性器官、すなわち内臓の感覚と運動にたずさわるものは〈植物性神経系〉とよばれ、本来の神経系すなわち〈動物性神経系〉から区別される。

このように、神経系もまた運動系と同じく動物性と植物性に分けるのが、もっとも自然の形と思われるのであるが、今日では動物性神経系が〈体性神経系〉、植物性神経系が〈自律神経系〉とよばれ、両者の本来の関係は一般に見失われてしまっている。

神経系は、このようにいろいろと分類され、特にわれわれヒトでは、きわめて高度に分化した複雑な形を示すが、下等動物の場合、これは表皮と筋層の間にひろがる神経細胞のひとつの網に過ぎない。すなわち神経系は、位置的にな



がめても、感覚系と運動系にはさまれて発生するのである。このもつとも原始的な形はヒドラで見られ、ここでは表皮の感覚細胞が手を出して、筋細胞にふれただけのものであるが（次頁図Ⅲ-13-1）、動物の分化とともに新たに両者の間を橋渡しする細胞（神経細胞）ができてくる。これは、一方の手（樹状突起）を感覚細胞に、他方の手（神経突起）を筋細胞に、それぞれかけたものである（図Ⅲ-13-2）。このように2本の手のはえた神経細胞がしだいに増えて、はじめに述べた鎖となる（図Ⅲ-13-3・3）。したがって、この両手をふくめた神経細胞は、鎖の1こまとなるので、昔から神経系を構成する1つの単位とみなされ、〈神経単位（ニューロン）〉とよばれている。

ところでこの鎖は、たがいに連絡して網の目（神経網）をつくり、しかも神経細胞だけ集まって塊（神経節）をつくる傾向があるが、動物の分化とともに、そのからだは長細く伸びて頭尾・左右の方向が定まってくると、たとえばヒルなどの環形動物では、まず、その頭端に1対の神経節ができる。次いで、ミミズなどでは、体節ごとにつくられたこのような1対の神経節が頭尾の方向につらなり、神経のはしご（神経梯）をつくる。そして、最後に脊椎動物では、これが背中の中を走る1本の太い管（神経管）となる。

このようにして、神経網はしだいにそのすがたをかえ、ナメクジウオのような下等な脊椎動物では神経細胞の集団である神経管と、そこへ出入りする神経線維の2つの部分に大きく分けられることになる。前者の中樞神経、後者が末梢神経であることはいうまでもない。ここでは、全身と口の部分で受けとられた触覚と味覚を個体運動にかえるのが、この神経系の役目と考えられる。

しかし、やがてからだの頭端に鼻・目・耳といった遠隔感覚器がつけられると、ここから入った変化を、からだ全体の筋肉系へ伝えるそれぞれの中心ができてくる。すなわち、神経管が、これらの3つの感覚器に相当して、だんごのようにふくれ上がり（前脳・中脳・後脳）、これより後方の部分（脊髓）と区別されるようになる。（図Ⅲ-14）

一方これと平行して、すべての感覚系から入った変化を1か所にまとめ（統合）、ここから、それぞれの筋肉へ命令を送ってさまざまな運動をおこす、いわば中央政府（感覚中枢と運動中枢）がつけられるようになる。この中枢の座は、時とともに後脳（原始魚類）、中脳（高等魚類・鳥類）、前脳（哺乳類）と、しだいに頭進し、ついに人類ではこの前脳が極端に発達して、大脳半球となる（前頁図Ⅲ-15）。すなわち、嗅覚の伝達系としての前脳（嗅脳）は、全感覚の統合系としての大脳半球にほとんどおおい隠されてしまうのである。

ところで神経系は、このように、はじめには内外の変化を動物性筋肉に伝達し、個体運動をおこさせていたもの（動物性神経）であるが、受容系の項でも述べたように（105頁）、高等動物では、これらの変化がしだいに植物性筋肉に

も伝えられ、さまざまな植物性器官の働きをおこさせるようになる（植物性神経）。すなわち、動物的な向背運動の上に、しだいに、より植物的な表現運動が加わり、われわれヒトでは、これがもっとも豊かな色彩をおびるようになる。

## ヒトの神経系

われわれヒトの巨大な脳と、それにつづく細長い脊髄は、それぞれ硬軟二重の膜（軟膜と硬膜）につつまれ、頭の骨と背骨の中（頭蓋腔と脊柱管）におさまる。軟膜は、さらに二層（クモ膜と狭義の軟膜）に分かれ、その間（クモ膜下腔）に豊富な血管の網と透明な液（脳脊髄液）を入れ、脳と脊髄を養う。（図Ⅲ-17）

脳は脊髄に相当した古い部分（脳幹）と、それにおおいかぶさるように発達した大小2対の新しい部分（大脳半球と小脳半球）に大きく分けられる。この新しい隆起は、前に述べた前脳と後脳の天井の一部が、それぞれ左右にふくれ出したもので、人類では特に大脳半球の発達が著しい。このような脳の分化にともない、その内腔はさまざまな部屋（各種の脳室）に分けられるのであるが、所によりその壁はきわめてうすくなって、脳室の中にちりめんのようにまくれ込み（脳室脈絡叢）、先に述べた脳脊髄液を脳室の中に分泌する。これは、後脳のところで脳の外に流れ出し、クモ膜下腔をみたす。（図Ⅲ-18）

脳幹の領域には、12対の神経（脳神経）が出入りする。これは、頭部の動物性感覚と運動（目・鼻・耳の感覚と、目・舌・くびの運動）、および呼吸系の植物性感覚と運動（顔面・消化－呼吸系の感覚と運動）をつかさどる。これに対して脊髄へは30対あまりの神経（脊髄神経）が出入りする。これは、くびから下の動物性感覚と運動（皮膚や筋肉の感覚と手足や胴体の運動）および循環・排出系の植物性感覚と運動（全血管系および骨盤内臓の感覚と運動）をつかさどる。このなかで、主として血管系にまつわりつきながら全身に分布する植物神経は〈交感神経〉とよばれ、それ以外の主として内臓管に分布する〈副交感神経〉と拮抗的に働く。

脳幹と脊髄の内部には、それぞれ神経の出入りする場所に相当して、感覚と運動に関係した神経細胞の集団（終止核と起始核）がならぶ。そして脳幹の内部には、これらの感覚運動の中継所が、さまざまな形で配列し（脳幹網様体諸核・視床諸核・大脳諸核など）、さらに大脳半球の表面には、神経細胞が層状にならんで（大脳皮質）、その一部分は嗅覚による食と性の運動をつかさどり（古い皮質）、他の大部分はより高次の感覚運動の統合を行なう（新しい皮質）。そして、すべての運動にともなう平衡の保持を、小脳がつかさどるのである。

## 脊髄と脊髄神経

脊髄動物の歴史をふり返ると、中枢神経は脊髄から発生したものであることがわかる。

すなわち、原始の型をとどめるナメクジウオでは、頭部感覚器の分化が見られず、そこでは、はっきりと脳に相当するものはない。ここでは背側から知覚線維が入り（後根）、腹側から運動線維が出ていく（前根）、というはなはだ単純な形をとる。そして、脊髄の内部でも背側に知覚性の、また腹側に運動性の神経細胞が、それぞれ体節ごとにグループをつくって全長に配列する。この場合知覚線維は体節と体節の間を、運動線維は体節の中央を走るの、両者は上からながめると、交互の配列を示すことが特徴とされている。

この関係は、**魚類**になると大きくかわる。すなわち、めいめい勝手に走っていた知覚・運動両線維が、脊髄を出るとすぐに1本にまとまり、しかも、知覚性神経細胞が脊髄から外に出て、大きな神経節（脊髄神経節）をつくるようになる。そして、この関係は哺乳類までつづくのであるが、動物の分化とともに脊髄の断面をながめると、神経細胞の集団（灰白質）がH型をなして、周囲の神経線維の集団（白質）からはっきりと区別されるようになる。

このHの背腹の突起（後角と前角）には、それぞれ動物性感覚と動物性運動をつかさどる神経細胞が集まるが、**哺乳類**になると側方の突起（側角）が現われ、ここには主として全身の血管系を支配する植物性の神経細胞が集団をつくる。すなわち、ここから出た運動線維は、大動脈の前壁と脊柱の側壁でバトンタッチをして、それぞれ内臓の動脈と体壁の動脈にからまりつきながら末梢へ走る。この主として動脈支配の神経系は＜交感神経系＞とよばれるが、これによって内外のもろもろの変化は、血管運動という別の形に翻訳され、ここからいわゆる心の働きという、特に人間において豊かに発達した表現運動が見られるようになる。

一方、全身の皮膚（顔をのぞく）と動物性筋肉へ分布する30余対の脊髄神経は、下等動物では規則正しい体節性の配列をなすが、動物の分化とともにくびや手足ができると、これらの領域では配列がみだれ、特に哺乳類の手足の領域には、それぞれ数対がたがいに複雑に入りまじって、操車場のレールのような形となる（神経叢）。（前頁図Ⅲ-19）

## 延髄と鰓弓神経

延髄は中枢神経系のなかで、脊髄とともにその歴史はもっとも古い。すなわちそれは、吸収系の入り口である鰓腸を支配する脳（鰓脳）として発生したものである。したがって、原始魚類の延髄には鰓弓の感覚と運動をつかさどる神経（鰓弓神経）が一行にならんで出入りし（三叉・顔面・舌咽・迷走の

各神経)、その内部には、これらの神経核(終止核と運動核)が規則正しく配列する。(図Ⅲ-20)

このなかで最終尾の迷走神経は、食道から胃腸すなわち腸管の大部分を支配するが、その途中、鰓腸のつけ根をしめる心臓へ枝を出す。すなわち魚類たちは、これによって水を呼吸し(えら呼吸)、獲物をのみ込み(魚食)、さらに心臓の働きを助ける。このことから延髄は、吸収-循環という植物性過程のいわば前半部を大きく支配し、これなくしては栄養も酸素も全身に補給することができず、したがって死を意味するものであることがわかる。このように延髄は植物性神経系のきわめて重要な一翼をになっているのである。

この関係は、動物が上陸して鰓腸に大きな革命がおこってもかわることはない。すなわち、延髄はそしゃく・吸乳・燕下という鰓弓の新しい運動のみならず、肺と胸郭による同じく新しい呼吸運動をも支配し、さらに新たにできた唾液腺・涙腺に分泌をうながし、(顔面・舌咽神経)、舌の運動にもたずさわる(舌下神経)。つまり延髄は、陸上生活においても消化・呼吸など植物性運動を支配するだけでなく、表情・発声など表現運動のたいせつな中枢となる。

ところで、われわれは脊髄の末端部(仙髄)に、ちゅうどこれと対照的な排出という植物性過程の後半部を支配する重要な中枢があることを忘れてはならない。これは、泌尿-生殖系や消化系の末端に分布し(骨盤内臓神経)、排尿・射精・出産・排便をつかさどる。つまり、延髄とこの仙髄は、たがいに極性の関係を保ちながら、植物性過程の入り口と出口をおさえる。そして中枢神経系のなかで、この両者はたがいに強く手を結び、つねに協力しながら、前に述べた交感神経系と拮抗的に働くので、一般に、この両者を<副交感神経系>とよんでいるのである。

### 小脳と内耳神経

延髄は、以上のように仙髄と一組みになって、植物性過程を主宰するきわめて重要な位置をしめるものであるが、ここにはまた身体の平衡をとりながら、運動をなめらかに行われせる一つの中枢がある。それは、陸海空いずれの生活にとっても欠くことのできないたいせつな部分で、<小脳>とよばれ、延髄の前端背側部が特に発達してできたものである。すなわちここは、延髄の動物性知覚部をなす。そこには、側線器と前庭器からやってきた知覚神経が入る。前者は鰓弓神経の一部からなり、後者は内耳神経の一部からなっていて、あわせて<前庭側線神経>とよばれるが、これは小脳の中で、もっとも古い部分<古小脳>に終わる。一方、全身の筋肉(胴体)の働きを受けとる道が。脊髄からここに入るのであるが、これは古小脳に次いで古い部分(旧小脳)に終わる。

小脳に見られるこの二つの部分は、いわば脊椎動物における小脳の基本構造

であるが、動物がやがて水中から陸上へ、その生活の場を移すとともにこれらの部分に著名な変化がおこる。

すなわち、まず側線器の退化とともに、古小脳は前庭神経だけを受けとる小さな部分（小脳片葉）に退化し、一方、**胴体で泳ぐ水中運動が、四足で歩く陸上運動**にとってかわると、**胴体に関係した旧小脳が、四足に関係した新しい部分（小脳半球・新小脳）に、その両側からはさまれたかっこうとなる（小脳虫部）。**

このように個体運動の一大革命は、このほか小脳や延髄、そして次に述べる中脳の内部に、次々に新しい中継所をつくる（小脳核・オリブ核・赤核）。この場合、特に**二本足で歩く人類と、胴体だけで泳ぐ鯨類**では、それらの構造が対称的に発達するのである。

こうして小脳は、個体運動を行なうために欠くことのできない存在となり、すべての運動経路は、ここを通過することとなり、特に随意運動を行う人類では、小脳と大脳との結合がもっとも強くなる（橋の発達）。

## 中脳と視神経

延髄と小脳は以上のように、植物性器官の前半と平衡器官にそれぞれ関係してできたもので、この両者をあわせて<後脳>とよぶ。

ここにはまた平衡器官の一部から発生した聴覚器の神経（蝸牛神経）が、前庭神経と一緒に終わるが、これにくらべて中脳は、もっぱら視覚器だけに関係した部分といえる。したがって後脳を仮に鰓脳（延髄）と耳脳（小脳）に分けるとすれば、この中脳は眼脳ということになろう。魚類や鳥類の中脳では、ちょうど延髄の背側部から小脳半球ができるように、その背側部が左右に大きくふくれ出して半球をつくる（中脳半球または中脳視蓋）。この半球の表面には、小脳半球や後で述べる大脳半球の場合と同じく、神経細胞が規則正しく一列からならんで層状に配列するのが目につく。ここには目の網膜に端を發した神経線維の束（視索）がいっせいに終わり、ここから出た神経伝達路が延髄や脊髄までくだり（視蓋延髄路・視蓋脊髄路）、獲物に向かうさまざまな運動をおこさせる。

これにくらべて、中脳の腹側部（中脳被蓋）には、目のさまざまな筋肉（内眼筋と外眼筋）を支配する神経（動眼神経と滑車神経）の起始核があり、先述の中脳視蓋や前に述べた延髄の前庭神経から影響を受け、光や平衡の変化に応じて、さまざまに目を動かすのである。

このほか中脳被蓋には、前脳や後脳・脊髄を結ぶ上り下りの伝達路が通過し、さらに中脳の脳室に面した部分には、植物性の伝導路が同じように走る。

この関係は、哺乳類になると大きくかわり、視索の大部分は、この頭側に発

達する脳の新しい部分（間脳）に終わって、大きい左右の中脳半球は小さい丘に退化し（上丘）、その下にできた聴覚の中継所（下丘）とともに四つの高まり（四丘体）をつくる。それにともない、中脳の脳室も著しく退化して、一本の細い管（中脳水道）になり、間脳と後脳の脳室を連絡するにとどまる。一方、中脳被蓋には、**運動に関係したさまざまな神経核が現われ（赤核や黒質）、**さらにその腹側には大脳から下がる巨大な伝導路（大脳脚）が左右に大きく発達する。

### 前脳と嗅神経

前脳はからだの最先端に発生した一对の感覚器、すなわち鼻に関してできたもので、いわば鼻脳ともいうことができる。

魚類・両生類など水中で生活する動物の前脳は、前方に突出した一对の脳の袋（嗅脳）と、さらにそれにつづく一对の球（嗅球）とからなる。嗅上皮で受けとった変化は、ここから出る知覚神経（嗅神経）を通過して、嗅球まで運ばれる。すなわち、ここが脳の中でおいを受けとる最初の間ということになるが、これは、さらに嗅脳の各部分（梨状葉・海馬など）を経て、そのあるものは脊髄の動物性運動核へ、他のものは植物性過程の中枢である間脳の腹側部（視床下部）を経て、延髄や仙髄の植物性運動核へそれぞれ運ばれる。これによって動物たちは、においに対する向背の運動や捕食・えら呼吸などさまざまな内臓運動を行なう。つまり嗅覚は、味覚とともに特に植物性過程と深いつながりをもつのである。

このような前脳は両生類までで、爬虫類では、著しい変化がおこる。すなわち、嗅覚以外のすべての感覚が、いっせいに集まる一つの間が、前脳の一部に新しい皮質として形成される（新皮質）。間脳の中心部（視床）を経て上がってきたこれらの感覚は、この新皮質で折り返し、ふたたび脊髄の運動核まで下がるのであるが、このとき前脳の内部に、**新皮質とともに新しくできた巨大な運動核（大脳核）**を中継する。つまり、**感覚と運動の新しい統合の間が、前脳につくられるのである。**（図Ⅲ-23）

この新皮質は、哺乳類ではにわかに大きく左右にふくれ上がり、特に霊長類では多くのしわをつくるようになり、人類ではこれが発達の極に到達する（132頁図Ⅲ-22・図Ⅲ-23）。そして、ここから脊髄までまっしぐらに下がる**随意運動の道（錐体路）**が完成する。

これにくらべて、嗅脳としてはじめからあった古い部分（古皮質）は、新皮質の蔭に隠れて外からは見えなくなるが、これは吸収—循環—排出という植物性過程の中枢として、これらの統合をいとなむのである（大脳辺縁系）。

## 感覚と観得

われわれは前に受容系の歴史で、近接感覚から遠隔感覚に至るひとつの流れを指摘したが、これは神経系についてもいえることがわかった。つまり触覚と味覚にたずさわる脊髄と延髄の上に、嗅・視・聴覚をつかさどる前・中・後脳がしだいにつけ加わっていくのである。そして、この場合、前者で受容された近接感覚は、運動系と直結し（脊髄および鰓弓神経）、ただちに向背運動に移されるのに対し、後者の遠隔感覚は、大脳皮質の発達と相まってしだいに統合され、これに対応する向背運動の上に、さらにより植物的な表現運動をももたらすこととなるのである。

一般に変化の受容には、量体得と質体得の両側面が識別され、それぞれ<感覚>および<観得>とよばれている。そして、感覚は向背運動に、観得は表現運動にそれぞれ関係をもつといわれているが、この2つの体得性能は動物の分化とともにしだいに発達し、霊長類特に人類では、ともに進化のひとつの頂点に到達したといわれている。すなわち感覚過程から精神が、観得過程から心情がそれぞれうまれてくるのであるが、これらの発達によって人々は“考える”ことをはじめる。

この間の事情を、神経系分化の歴史のなかであらためてながめることが、今後に残されたきわめて重要な課題ではないかと思われる。

ヒトのからだ—生物史的考察  
三木成夫著（1997）より

## 実施系について——運動系の歴史

受容系から伝達系を経て、全身にくまなくひろがった内外の変化は、最後にわれわれの肉体と心を、さまざまな形でゆり動かす。すなわち、刻々の変化が感覚細胞から神経細胞の鎖を、いわば将棋倒しのように伝わって、さまざまな筋細胞や腺細胞に波及するのである。これによって、色とりどりの個体運動や内臓運動、さらには、腺の分泌などがおこるのであるが、このように受容された内外の変化を、ひとつの働きとして外にあらわす諸器官を、一般に<実施系>、あるいは<運動系>とよぶ。

これには、個体運動にたずさわる動物性筋肉と動物性骨格、それにまた内臓運動にたずさわる植物性筋肉と植物性骨格、さらには腺が区別される。すなわち神経系と同じく、ここでも動物性と植物性の2つが分けて考えられるのであるが、今日では一般に、運動系といえば動物性筋肉と骨格、つまりせまい意味

での運動系のことしかいわない。

ところでわれわれヒトの実施系は、動物性・植物性いろいろとりまぜて、きわめて複雑な形ができ上がっているが、これまでも述べたように、下等動物特に無脊椎動物には、心臓をのぞけば、動物性筋肉、すなわち個体運動にたずさわる筋肉だけしかそなわっていない。かれらは、表皮の下に発達した縦横に走る筋層(内輪外縦層)\*をたがいに収縮させて、ゆっくりと進んでいくのである。(蠕動運動)。

\*内輪外縦層 外側の筋層は縦に走り、内側の筋層は輪状に走る

これが下等脊椎動物では、背中に1本のやわらかいひも(脊索)が通り、ここを中心にして筋層が発達する。そして、からだの全体を左右にくねらせて水中を進むのである(ナメクジウオ、ヤツメウナギの無顎類)。

そして一方、腸管の前端には、植物性筋肉(鰓弓筋)が発達し、この運動によって捕食、およびえら呼吸という植物性運動が本格的にはじまる。つまり、それまで単なるせん毛運動によってなされいた内臓運動が、はじめて筋肉にゆだねられ、ここに植物性筋肉が出現するのである。

この状態は、つづいて現われた魚類ではかなりようすが異なってくる。すなわち、まず脊索が骨になり(脊柱)、ここから筋肉の支柱として背腹に骨の突起が出て1列にならぶ。このような骨は、さらにはからだの全表面をおおい、表皮とともにかたい鱗をつくり、からだを内外からささえるための骨格系ができる。次いで、えらのつけ根と排出口の位置に、それぞれ1対のひれが現われて、より複雑な運動が行なわれるようになる。

これに対して植物性筋肉は、えらの領域からしだいに腸管・排出管・そして血管の壁へひろがっていく。

このようにして植物性器官へ、動物性器官のひとつである筋肉が、神経をもなってしだいに強く介入していくのである。

このような運動系にもっとも大きな革命がおこるのは、動物たちが水中から陸上にその居を移す時であろう。そこでは両生類で見られるように、まずひれが四肢にかわり、その先には5本の指がそなわり、これらがたいらになった胴体の全身運動を助けるようになる。(142頁図Ⅲ-29)

次いでえらがしだいに退化して、頭と胴体の間にくびが形成され、(66頁図Ⅱ-22)えらの筋肉は商売がえをして、燕下・発生など呼吸とは直接関係のない働きをするようになる。

この両生類が、やがて陸上に定着して爬虫類から哺乳類になると、四肢がさらに発達して胴体をもち上げ、4足の歩行がはじまる。そして、前進運動から



解放された胴体の筋肉は、呼吸にたずさわり、くびの筋肉は一部が舌を動かし、一部がおなかに下がって呼吸を助けるようになる（横隔膜）。一方、えらの筋肉の一部は顔面にせり出して乳を吸い（口輪筋）、さらに目・耳・鼻の入り口の開閉をつかさどり、さまざまな表情をあらわすようになる（表情筋）。（144 頁図Ⅲ-30）

つづいて運動系におこった変化は、霊長類の手の発達であろう。すなわち前進運動からなかば解放されたこの手は、しだいに食と性の補助として働くようになるが、これがすべての運動から完全に解放されるのは、じつに人類の直立にはじまる。すなわち、かれらはこの手でもって、あるいは指さし、あるいは文字をしるし、人類独自の世界をつくり上げていくのである（139 頁図Ⅲ-27）

## ヒトの運動系

日常の起居動作にたずさわる動物性運動系には、この支柱をなす骨格系と、これを動かす筋肉系とが区別される。

〈骨格系〉は脳脊髄を保護しながら、その腹側にそって走る屋台骨（脳頭蓋＋脊柱）を中心にしてつくられる。脳頭蓋は、中に脳をおさめる頑丈な骨のケースで、数種の骨がたがいにかみあってできたもので、この底には脳神経や脳の血管が出入りするさまざまな穴があいている。（130 頁図Ⅲ-21）

脊柱は、30 個あまりの臼状の骨（椎骨）が上下つらなってできたもので、それぞれ背中に腕を出して脊髄をかかえ、胸部ではさらに腹側に腕を出して（肋骨）肺をとり囲む。脊柱のその他の領域では、肋骨は退化して、わずかにそのなごりをとどめるに過ぎない。

四肢の骨は脊柱につづく部分（上肢帯＝肩甲骨＋鎖骨、下肢帯＝寛骨：左右のものが骨盤をつくる）と、それから先の部分（手＝上腕骨＋前腕骨＋手骨、足＝大腿骨＋下腿骨＋足骨）に分かれるが、一般に手の骨は、足にくらべてたがいに動きやすくできている。（136 頁図Ⅲ-25）

筋肉系は脊柱の背側を、骨盤から脳頭蓋まで一気に走る筋肉群（背側筋群）と、からだの腹側面を構成するさまざまな筋肉群（腹側筋群）の 2 群に大きく分けられる。腹側筋群は、くび・胸・腹・骨盤部でそれぞれにすがたをかえ、特にくびの下部と腹の下部とから、それぞれ手と足の筋肉が腹側と背側に分かれて出てくる（屈筋群と伸筋群）。この場合、上肢を動かす筋肉は腹部をのぞいた胴体の全面からおこるのにくらべ、下肢を動かす筋肉は骨盤からしかおこらない。すなわち手の運動は、足よりも自由に行なわれる。（137 頁図Ⅲ-26）

次に、われわれの内臓運動にたずさわる植物性運動系は、吸収－排出系と循環系の 2 群に大別されるが、このことについてはそれぞれの項目で述べたとおりである。この場合吸収系すなわち腸管の前端は、かたい骨（上顎骨と下顎骨）

で装備され、これを動かす筋肉は、動物性筋肉と同じ横紋筋にかわり、これが食道の途中までつづいてるが、排出系には、このような分化はけっして見られないのである。

### 胴の筋肉

もともと動物の運動は、胴部とこれにつづくしっぽの筋肉によって行なわれる。脊椎動物では、これらの屋台骨として脊索が現われ、これを中軸として背側と腹側に筋肉群（背側および腹側筋群）がつくられ、それぞれ脊髄神経の後枝と前枝によって支配を受ける。ところで、この2つの筋群は、しっぽの部分では背腹に発達するが、胴部では、脊索の腹側に現われる巨大な体腔によって腹側筋群は周囲に押しやられ、体腔の壁となる。

このような胴体の筋肉は動物の陸上とともに新しくできた手足の筋肉に、しだいにその前進運動の役目をゆずり、腹側筋群は一転して吸収—排出などの植物性運動にたずさわるようになる。そして哺乳類では、体腔の中央に横の間仕切り（横隔膜）ができて胸腔と腹腔が分かれ、腹側筋群は、胸壁の筋肉（肋間筋）と腹壁の筋肉（腹直筋・腹斜筋）に、それぞれ分化する。そして、前者は胸郭の骨組みを動かして呼吸運動に専念し、後者はおなかを動かして腹圧をつくり、排出運動の一役をになうようになる。

これにくらべてしっぽの筋肉は、すべての脊椎動物を通じて、その基本構造にまったくかわりはないのであるが、人類でしっぽの退化が始まると、その腹側筋群は骨盤の底に移動し、そこに張りつめて、骨盤内の内臓を下からささえるようになる（骨盤隔膜）。かくして、胴体としっぽの筋肉の中で特に腹側筋群は、上陸とともにしだいに個体運動から、呼吸や排出運動へひとつの転向を試みることがわかった。これは、植物性器官に対する動物性器官の介入の一例と考えられよう。

### えらの筋肉

吸収系の項で述べたように、えらは、腸管のはじめの部分が特に分化してきたものである。一般に、水の中で生活する原始的な無脊椎動物では、この部分の筋肉を動かして、小さな獲物を水とともに口から吸い込み、その両脇に開いた穴（えらのあな）から水だけをはき出し、みずからを養っていたのである。すなわち、えらは腸管の入り口に、捕食器官としてつくられたものであることがわかる。したがって下等動物では、先に述べた胴の筋肉で獲物に近づき、このえらの筋肉で獲物をとって食べていたのである。

脊椎動物では、えらあなが水呼吸の場として利用されるようになり、この部分が著しく発達する。そこでは、規則正しい呼吸運動が必要となり、平滑筋が

しだいに横紋筋にかわる。そして捕食と呼吸運動が同時に行なわれるようになる。しかしこの関係は、動物の陸上とともに大きくかわる。つまり、最初のえら骨（顎弓）を残して、後のものは著しく退化しそこにひとつのくびれ、つまりくびれができるのである。一方、最初のえらあな以外のすべてのえらあなは閉じてなくなり、したがってえらの筋肉は、もはやえら呼吸の運動には関係しなくなる。そしてあるものは退化したえら骨にくっつき、あるものは顔面にせり出して、表情・燕下・発声など、およそえらの運動とは関係のないさまざまな新しい仕事をはじめようになるのである。

このうち表情運動と発声運動は、動く舌による構音運動とともに、特に哺乳動物で著しい発達をとげる。すなわち、向背運動に対して、新たに表現運動がしだいに付け加わってくるのである。これは、交感神経の発達にともなう心臓・血管の微妙な働きや、各種の腺の色とりどりの分泌が、さらに表情を豊かにすることと相まって、植物性の運動が、しだいに心情表現にたずさわるようになるひとつの例と考えられる。

## 頭とくびの筋肉

顔面から口、そしてのどにかけて見られる諸筋肉は、先に述べたように、えらの筋肉のいわば衣がえをしたものであることがわかった。これらは、したがって、頭部および頸部の内臓を動かす筋肉であって、つまり植物性筋肉に他ならないのである。

これに対し、それ以外の頭頸部の筋肉は、ことごとく動物性筋肉ということになる。それは眼球を動かす諸筋肉（6種の外眼筋）、舌を動かす諸筋肉（内舌筋と外舌筋）、さらにくびを動かす諸筋肉（舌骨下筋群と頸回転筋、すなわち胸鎖乳突筋と僧帽筋など）に分かれる。

このなかで6種の外眼筋は、目をもつすべての脊椎動物に等しく見られる。つまりこれらは、すでに古くから今日の形にでき上がっていたことを示している。この目の筋肉は、動物性筋肉であり、目の動きは向背運動と同じ意味をもつ。われわれが、日常相手の目を見て警戒するのは、このことによる。目が、“心の窓”といわれるゆえんもここにある。

これにくらべて舌の筋肉は、動物の上陸とともに発達する。これは、これまでしばしば述べたようにくびの前面を上下に走る筋肉の上端がさらに伸びて、口の底にもり上がったもので、この動物性筋肉が捕食にたずさわることを考えると“のどから出た手”という表現の意味がさらにあきらかになるであろう。このほか、くびの筋肉の下端が胸の底まで下がって横隔膜となり、この働きによって呼吸のリズムを自由自在にあやつることもできるようになる。また、くびの両側の筋肉はえらの筋肉の一部と融合し、えらの退化とともにくびの回転

をつかさどる。鳥類や哺乳類さらにわれわれ人間では、このようにしてはじめて後ろをふり返ることが可能となる（回顧）。

頭頸部の動物性諸筋肉もまた、このようにしてわれわれの心の動きを、さまざまな形で表現していることになる。

## 手と足

脊椎動物の歴史のなかで、古生代の終わりにかれらが上陸を試み、以来2対のひれがしだいに上肢と下肢に発達していったことは、もっともめざましい変化といわねばならない。

中生代とともにかれらは陸地に定着して、地上をわがもの顔にのし歩き、やがて、爬虫類の時代が到来するのであるが、そのあるものはふたたび海にもどり（魚竜や海ガメ）、あるものは空に飛び立つ（鳥類）。すなわち、文字どおり陸海空にその生活の場をひろげるのであって、これにともない、かれらの四肢は、それぞれの形に分化する。

これが、**新生代**になると、全身に毛皮をまとった新型の動物である哺乳類の世界にとってかわる。かれらもまた、陸海空に所せましと活躍するのであるが、そのあるものは樹上に新しい生活の場を求める。われわれ人類の祖先である霊長類は、このようにしてジャングルの中で数千万年の間、生活をつづけてきたのである。枝から枝へ飛び移るかれらの生活が、今日のわれわれの動物性器官の基礎をつくり上げたのであって、特にものを精密に把握する手の微妙な動きは、この長い期間につちかわれてきたものと考えられる。

ところで人類は、霊長類のなかで、このように樹上生活をすて去った数少ない種類のひとつといわれる。サバンナに生活の場を求めたかれらは、一般の動物と同じく獲物・異性、およびその敵を識別し、それらに対する向背運動にあげくれたことはいままでのないが、この特殊な霊長類は、これら“食と性”以外の自然現象にも、いつの間にかめざめるようになったという。すなわち、観得性能の異常な発達、この開かれたサバンナの自然に対する視界拡大の強い衝動をよび、この内部の機能が、しだいに人類のを直立の姿勢に導いていったというのである。そして、この機能は、高度に分化した手を働かせて、数々の造形をうみ、こうしてもっとも新しい運動系である手と足が、心情表現および個体運動の新しい道具としてもちいられるようになったのである。

## 推進運動から表現運動へ

運動系の歴史を以上のようにふり返ってみると、まず、動物の上陸とともに、それまで推進運動だけを行っていた動物性の筋肉が、しだいに呼吸－排出という植物性過程にも関係をもつようになってくるのが目につく。次いで、この

ようにしだいに豊富になった植物性運動が、特に哺乳類では心情の表現に不可欠のものとなることがわかる。すなわち、推進運動だけに終始する下等動物から、しだいに豊かな表現運動をもつ高等動物がうまれてくる。そして人類では、推進運動のいわば最後の切り札とも思われる四肢までが、造形・直立といった人間独自の心情機能に奉仕するようになる。すなわち、動物性器官のひとつの象徴ともみられる手足が、心情という植物的な過程に関係をもつようになるのである。

このなかでも特に人類直立のすがたは、その美しい手の形とともに、動物進化の頂点を飾るにふさわしいひとつの象徴ではないかと思われる。

I 章のはじめに、生物の姿勢というものは、かれらが地球上に生活する限り、その“重力の方向”に応じた“直立”の姿勢が、ある意味ではもっともすなおな形ではないかと述べた。いま生物の歴史をひもとくと、植物たちは、すでに古生代の昔において、この体位を完成していたことがわかる。すなわち、太古の海にただようかれらの祖先（ソウ類）は、上陸とともに大空と大地にむかってまっすぐにそのからだを伸ばしきったという（シダ類）。これにくらべ、“横ばい”という無理な姿勢で、中生代・新生代の長年月を過ごした動物たちは、第4紀の百万年で、にわかには立ち上がることに成功したのである。

わが国の“能”は、この人間の象徴とも思われる立ちすがたの完成を、ひとつの目標においたものと推察されるが、ちなみにどの国の言葉をみても、例外なく“直立”に“正”の意味が込められているという。平衡のとれたひとつの瞬間に、人の心は無意識にひきよせられるのであろう。

ヒトのからだー生物史的考察ー（三木）1997

## 進化論の新たな展開ー「ほぼ中立説」私の検討ー

ダーウィンの『種の起原』以来、進化論は、まずメンデル遺伝学、ついで遺伝子レベルの研究とあいまって発展してきました。中でも注目されるのは、日本の学者によって唱えられた進化の中立説。注目の理論の行方を含め、進化論の現在とは？

### 1. 集団遺伝学の誕生

進化論は多くの人々が興味をもち、ときには論争に参加したりして、とても特殊な学問分野です。そして多くの人々が理解できたように思ってしまうのですが、

実はまだまだわからないことがいっぱいあるのです。しかし、DNAの塩基配列が比較可能になるなど、分子生物学の手法を用いた遺伝学の進歩によって進化論は検証可能なサイエンスとして見通しがたちそうになってきました。

科学としての進化論は、C・ダーウィンが1859年に『種の起原』で、個体の変異が自然淘汰（とうた）によって蓄積され進化がおこるという考え方を発表したことから始まります。しかし、ダーウィンは、遺伝の原理を知らなかったため、自然淘汰の機構について十分に説明することができず、大変悩んだようです。

ダーウィンが生存中の1865年に、G・メンデルは、エンドウマメを用いた実験で遺伝の原理（メンデルの法則）を発見し、論文「植物雑種の研究」として発表しました。しかし、メンデルの理論は当時、十分に理解されず、ダーウィンもメンデルの仕事に注目しませんでした。

今世紀の始めにメンデルの法則が再発見されると、ダーウィンの進化論をメンデル遺伝学のもとに構築しようという動きー生物に有利な変異が自然淘汰によってどうやって親から子に伝えられるのかを説明しようという動きがおこり、こうしたなかで進化機構の解明に大きな影響を与えることになる集団遺伝学が誕生しました。

集団遺伝学とは、生物集団の遺伝的構成が、自然淘汰でどのように変化するのか、個体から集団へどのように変異が広がるのかを数学的解析と観察によって明らかにする学問で、1930年代にR・A・フィッシャー、J・B・S・ホールデンおよびS・ライトによってその基礎が作られました。

集団遺伝学で最も基本となる量は、たとえばヒトの集団でABO血液型のA遺伝子が30%といったような、集団中の遺伝子の割合すなわち遺伝子頻度です。集団遺伝学は、この遺伝子頻度が自然淘汰でどのように時間とともに変化するかということを理論的に明らかにし、現在の「進化の総合説（ネオ・ダーウィニズム）」の基盤となりました。

しかし、遺伝子頻度を変化させる要因は何かという問題について、フィッシャーは自然淘汰だけと考えたのたいして、ライトは偶然の要因も大事であると考え、激しい論争がおこなわれました。

偶然の要因というのは、次代に子どもを残す際、有限のいくつかの個体が偶然に取り出され、それにとまって遺伝子頻度が変化する過程をいいます。フィッシャーは、自然の生物集団はかなり大きいので、このような偶然による変化は無視すべきであると主張しました。

ライトは、生物の集団は全体として大きいけれど、遺伝に直接関係する繁殖で結ばれる集団は地域的にかなり分断されていて、各地域内での偶然による変化が、生物の生存にとって好ましい遺伝子の組み合わせを作る上で重要である

と考えました。ライトの説は遺伝子の組み合わせを重要視するもので、「平衡推移仮説」と呼ばれました。

## 2. 自然淘汰VS中立説論争

1960年代になり遺伝子の直接の産物であるたんぱく質のアミノ酸配列をいくつかの種で比べることができるようになりました。65年のE・ズッカーカンドルとL・ポーリングによる、血液に含まれるたんぱく質・ヘモグロビンとミトコンドリア内に存在するたんぱく質・チトクロムcの進化についての報告が分子進化の研究の第一歩です。

彼らはこの2つのたんぱく質のアミノ酸配列の比較から、どうもたんぱく質の進化の速度は一定らしいという、いわゆる分子時計に気がつき、報告しています。

国立遺伝学研究所の木村資生は先にのべたライトの影響を受け、偶然の要因について数学的解析をおこなっていましたが、こうした理論と分子進化のデータを結ぶつけることを考えました。ズッカーカンドルとポーリングのデータを検討した結果、木村は「分子進化の中立説」を68年に発表しました。

中立説とは、分子レベルでの進化の大部分は自然淘汰には無関係で、有利でも有害でもない中立な突然変異が偶然によって集団中に増え、古い遺伝子を置き換えることによると主張する説です。この説には、自然淘汰を信奉する人たちから厳しい批判が浴びせられました。

1970年代および80年代は分子レベルの研究としておもにたんぱくレベルの研究が進み、各種たんぱく質のアミノ酸配列が進化によってどのように変化していくか、また生物集団内にどのようなたんぱく多型（1つのたんぱく質についてわずかに性質の違う分子種が共存すること）が存在するかが数多く研究されました。

こうした研究によって明らかになった分子進化の特徴の1つが、たんぱく質のアミノ酸の置き換えがほぼ一定の速度で起こっているという分子時計です。分子時計が示したのは、分子の進化は表現型（生物の示す形態的、生理的な性質）の進化と無関係であるということであり、進化生物学の研究者たちにとっては驚くべき事実でした。ヘモグロビン $\alpha$ の系統樹を示す図1では表現型が早く変わった種でも、生きた化石といわれるような種でもほとんど同じように変化しています。

分子時計は自然淘汰説では説明できず、中立説を支持すると考えられました。また生物集団のたんぱく多型について電気泳動法を用いた数多くの測定がおこなわれ、多型の適応上の意味すなわち自然淘汰の働きについていろいろ検討さ

れました。しかし、たんぱくレベルのデータからは、自然淘汰対中立説論争に決着はつかず、論争は続きました。

### 3. 進化速度と集団の大きさ

1980年代の終わりごろになると遺伝子DNAの塩基配列を決める技術が進歩し、1990年代には遺伝子そのものの配列を比較研究できるようになりました。こうしてDNAやたんぱく質にたいする解像力が増すと、いままで見えなかった変化が見えてきます。

たとえば次のような同義置換です。たんぱく質のアミノ酸配列を決める遺伝情報は、4種の塩基、ATGCという文字で書かれ、1つのアミノ酸は3文字からなる暗号でできています。ATGCから重複を許して3文字とるやり方は64通り可能ですが、実際のアミノ酸は20種しかありません。1つのアミノ酸に何通りかの暗号が対応していて、塩基が変化しても対応するアミノ酸が変わらない場合もあり、これを同義置換と呼びます。アミノ酸が変わる非同義置換は同義置換に比べて表現型にたいする効果が大きいと予想されます。実際に遺伝子DNAの塩基配列を比較すると、同義置換の方が非同義置換より速く進化していることがわかってきました。このことは中立説の予測通り、すなわち同義置換は中立でどんどん置換が起こっていますが、非同義置換は有害効果をもつものがあり、進化が遅くなると考えるわけです。

しかし、たんぱく質のアミノ酸の置き換えを考えた時、有害なものや中立なものとははっきり区別できるものでしょうか。私は1970年始めから、有害と中立の中間クラスのアミノ酸置換が相当あるのではないかと考え検討してきました。これを「ほぼ中立説」と呼びます。図2に考え方を示します。

さて、ほぼ中立なクラスのアミノ酸置換＝突然変異がたくさんあるとしますと、中立説とどのように違ってくるのでしょうか。完全中立な突然変異が、今までの遺伝子を置き換えていく速度は、突然変異率に等しく他の要因とは無関係であることがわかっています。しかし、ほぼ中立なクラスでは、集団の大きさが重要な要因としてかかわってきます。

一般に有利な突然変異はまれで、多くは有害ですが、集団が大きいとそれだけ淘汰が有効に働いて変異は集団から除かれることが多いのです。集団が小さいと、中立なものの割合がふえて、置換速度が高まるわけです。したがって「ほぼ中立説」では、進化速度と集団の大きさとの間には負の相関が期待されます。

この予測を塩基配列の比較で検討してみることにしましょう。このとき同義置換と非同義置換とにわけると検討しやすくなります。同義置換の方が非同義置換よりも完全中立に近いからです。図3にはこうして調べた、ほ乳類の三日



の系統樹を示します。図から同義置換に比べ非同義置換の方が枝の長さの違いが小さいのがわかります。これはネズミの方がヒトに比べ世代が短く集団が大きいことを考えと、先ほどの予測とあっています。

このように遺伝子の進化には偶然と淘汰の要因がともに重要であると考えられますが、両者の関係を明らかにするのは容易ではありません。表現型と分子進化とのつながりを明らかにする必要がありますが、これには各種の相互作用について研究しなければなりません。

たんぱく質同士、たんぱく質と遺伝子、たんぱく質内のアミノ酸の間など、多くのレベルの相互作用についてもっと知る必要があります。おそらくは、なるべく簡単な系を用いて、相互作用とそれにもとづくネットワーク、そしてネットワークのシフトと遺伝子の変化との関係をみきわめることによって、生物の形の進化を含め、真の理解が得られるでしょう。

現在、国立遺伝学研究所を含む世界中の大学や研究所で遺伝子とその産物について研究がおこなわれています。進化学発展の機が熟しているといえましょう。

by 太田朋子 (980220, SNAH)