

軟体動物アフリカマイマイにおける口筋運動調節機構*

吉田 将之**

広島大学生物圏科学研究科

Mechanisms of Regulation of the Buccal Muscle Movement in the African Giant Snail, *Achatina fulica*

Masayuki YOSHIDA

Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University
Hiroshima 730, Japan

要 旨

軟体動物アフリカマイマイ (*Achatina fulica*) は、その中枢神経節内に同定可能な多数の巨大ニューロンを有し、神経生物学的な研究に有用な材料を提供している。本研究では、動物の行動発現の神経的基盤を探るため、アフリカマイマイの摂食行動に注目し、この動物における口筋収縮の調節機構と、律動的な摂食運動パターンの発生機構とを同定ニューロンレベルで明らかにすることを目的とした。

1. 口筋収縮の調節機構

主に口球神経節中のニューロンによって駆動される口球の運動リズムは、歯舌伸出期、歯舌牽引期、休止期にわけられる。本研究では、生理学的、形態学的な基準に基づき、アフリカマイマイの口球神経節中に、口筋に対する運動ニューロンを7対同定し、B1～B6、B10と名付けた。これらのうち、B1～B6は歯舌牽引期に活動する筋を支配し、B10は歯舌伸出筋を支配していた。

同定ニューロンのうち、B4- 歯舌牽引筋間、B10- 歯舌伸出筋間の伝達物質を、阻害剤を用いた薬理学的な実験によって調べたところ、B4とB10の主な興奮性伝達物質は、いずれもアセチルコリンであることが示唆された。

さらに本研究においては、アフリカマイマイにおける二つのタイプの筋収縮調節様式を明らかにした。一つは、B4とB10ニューロンによって引き起こされた歯舌牽引筋と歯舌伸出筋それぞれの収縮を、1対の脳神経節ニューロンが修飾する例。もう一つは、B10ニューロンによる歯舌伸出筋収縮が、B10自身がつペプチドによって修飾される例である。

脳神経節に同定されているv-CDNs (ventral-right (left) cerebral distinct neurons) は、B4発火あるいはアセチルコリン投与による歯舌牽引筋収縮に対して増強効果を示した。v-CDNは歯舌牽引筋に直接軸索を送っており、v-CDNの細胞体、軸索経路、及び歯舌牽引筋中の神経終末はセロトニン様

広島大学総合科学部紀要Ⅳ理系編、第19巻(1993)

* 広島大学審査学位論文

□頭発表日 1993年2月13日、学位取得日 1993年3月25日

**現在の所属：広島大学生物生産学部水産動物生理学研究室

の免疫応答性を示した。またB4発火、あるいはアセチルコリン投与による歯舌牽引筋収縮は、セロトニンを筋に与えることによっても増強された。これらの結果から、v-CDNによる筋収縮増強は、その末端から放出されたセロトニンが、筋に直接作用することによってもたらされていると考えられる。またv-CDNは、B10による歯舌伸出筋収縮も、主に筋に直接作用することによって増強した。

歯舌伸出筋に対するコリン作動性の運動ニューロンB10は、アフリカマイマイから単離した生理活性ペプチドACEP-1 (*Achatina Cardio Excitatory Peptide-1*) 様の免疫応答性を示した。B10発火によって筋に引き起こされた興奮性接合部電位 (EJP) はACEP-1投与によって増大し、それに伴って筋収縮が著しく増強された。一方アセチルコリン投与による筋収縮は、ACEP-1投与によって影響を受けなかった。すなわちACEP-1は、アセチルコリンと共にB10から放出され、シナプス前部であるB10の神経終末に作用してアセチルコリンの放出を増大するように働いているものと思われる。

2. 口球リズムの発生機構

口球のリズミックな運動を駆動するような神経活動 (Rhythmic Motor Activity, RMA) の中心は口球神経節に存在するが、本研究では、口球神経節内のRMAを開始させる能力を持つニューロンを脳神経節中に2対、口球神経節中に1対同定し、その特性を調べた。

口球神経節ニューロンB1は、はじめ、口筋に対する運動ニューロンとして同定されたが、このニューロンを持続的に発火させると、口球神経節内にRMAが発生することがわかった。B1発火によって発生したRMAは、B1を連続的に発火させている間維持されたが、B1の発火を止めるとすぐに止まった。しかしながら、RMAが自発的に発生しているときには、B1は、それ単独でRMAを発生させるために必要とされたような高い頻度の連続発火は示さなかった。

v-CDNは、前述の筋収縮増強効果に加えて、口球神経節におけるRMAの発生に対して指令ニューロンの能力を示した。v-CDNを連続的に発火させると、RMAが発生し、v-CDNの発火を止めた後もしばらくの間リズムは持続した。この持続的なRMAを発生させるという点が、B1や後述のC1と異なる。さらに、セロトニンを神経節に投与することによってもv-CDN刺激と同様の効果を得た。

脳神経節ニューロンC1もまた、口球神経節のRMAに関与していることがわかった。C1は、軸索を口球神経節に投射しており、このニューロンを発火させることによってRMAが発生した。運動リズムは、C1の発火を止めるまで続いた。RMAの継続中、C1はリズムと同期した周期的な抑制性入力を受けた。これは口球神経節からのフィードバックであると思われる。自発的に発生しているRMAの継続中にC1やv-CDNを持続的に過分極させ、その発火を抑えてもRMAは影響を受けない。このことは、口球神経節単独でRMAを発生し得るという結果と矛盾しない。

ニンジンジュースなどの味刺激を唇 - 神経節標本の口唇部に投与すると、口球神経節にRMAが発生した。このとき観察されるリズムは、少なくとも部分的には摂食リズムを反映しているものと思われる。このときのB1とC1及びv-CDNの活動を調べたところ、C1は味刺激に対して興奮性の応答を示した。C1の興奮は味刺激を取り除いた後でもしばらく続いた。これに対し、v-CDNは味刺激に対して若干過分極する傾向があった。B1は、口筋に対する運動ニューロンでもあるので、味刺激によるRMAの発生に伴って周期的なバーストを示すが、B1を過分極させて発火できなくした状態でもRMAは維持された。

いくつかの無脊椎動物で、リズミックな行動を開始するニューロンが同定されており、それらは、その機能から主に二つのカテゴリーにわけられる。一つは"ドライバー"ニューロンで、リズムの

維持のために持続的に発火する必要がある。もう一つは"トリガー"ニューロンで、短時間の発火によって持続的なリズムを開始する能力を持つ。アフリカマイマイのB1、C1ニューロンは、"ドライバー"のカテゴリーに入れられるだろう。これに対しv-CDNは"トリガー"的な要素を含んでいると思われる。軟体動物腹足類のいくつかの種においても口球リズムを開始するニューロンが同定されているが、その性質は種によって様々である。また、一つのリズム発生神経回路が、異なる複数の律動運動を制御しているという報告もある。今回の実験からでは、B1、C1あるいはv-CDNが開始する運動リズムが同質のものであるかどうかは不明である。しかし少なくともC1は、味刺激によって誘発される摂食リズムの発生に実際に関与している可能性が示唆された。B1は口筋に対する運動ニューロンでもあるので、リズムの発生に伴って断続的にバーストする。この際のB1の発火状態が、発生中のリズムの頻度や強さの調節に関わっているのかもしれない。またv-CDNは、口球神経節中の多くの運動ニューロンや口筋に対して興奮性の連絡を持っているのに加え、口球リズムのパターンジェネレーターを活性化する作用がある。よってこのニューロンは、摂食系全般の興奮性を高める働きがあると思われる。

現在数種の腹足類において、摂食行動を修飾するセロトニン作動性の脳神経節巨大ニューロンの存在が報告されており、それらは形態、機能の面で多くの類似性を有していることから、互いに相同なニューロンであろうと考えられている。アフリカマイマイのv-CDNもこの一員であると思われる。さらに、C1と類似した機能を持ったニューロンも他の数種の腹足類で同定されており、これらは神経節内に占める位置にも共通性が見られる。このような、種間における相同なニューロンの存在は、摂食行動の適応進化という観点からも興味深い。