

"系統発生からみた脳神経 "

Phylogenetic consideration of cranial nerves.

亀田総合病院 脳神経外科

Kameda Medical Center, Department of Neurosurgery

田中 美千裕

Michihiro TANAKA, MD., Ph.D.

keywords: cranial nerves, placode, evolutionary origin

はじめに

脳神経の分類

12本の脳神経には頭の進化の歴史が刻まれていると言われる。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する。12対の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る。

第1群：I, II, VIII… プラコードから形成される特殊感覚器の神経で、I, II, VIIIが相当する。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、脳に発達した。つまり終脳形成の原動力となった感覚器といえる。

第2群：V, VII, IX, X, XI… 魚の鰓弓の神経にあたるもので初期のヒト胎児の頸の横に、魚の鰓に似た切れ込みと膨らみいわゆる鰓弓が形成されるが、この鰓弓の神経にあたるのがV, VII, IX, X, XIである。

第3群：III, IV, VI, XII… 脊髄神経における運動枝に相当し、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)がこれに属する。

脳神経に上記の3群があるということは、脊椎動物の頭部の成り立ちをよく反映している。

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形成され、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で、脊髄神経の前角(運動枝)、と脳神経の第3群がそれに相当する。

舌の筋肉は、進化の過程で体節から発生し脊髄のそばで将来骨や筋肉になる組織である。舌は頭のうしろの体節から、首を通してあごの下まで筋肉を伸ばして形成されるので、舌は下顎の一部というように、むしろ手足の筋肉に近いとも言える。カエルやカメレオンなど両生類・爬虫類では、舌は獲物を捕るための手と同じ働きをしている点でも舌下神経が上肢の筋肉を動かす脊髄前角から出る運動神経と相同であると言える。

原始的脊椎動物から哺乳類までの進化

アメーバのような単細胞生物では、外界といっても、ほんの狭い周囲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、細胞内セカンドメッセンジャーに伝えられて行動する。このことはすなわち、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、ここでは物理的な変化(触覚・冷温・痛覚)と、化学的な変化(味覚・嗅覚)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し、これを高度化する上で脳神経の発達是不可欠であった. 1.

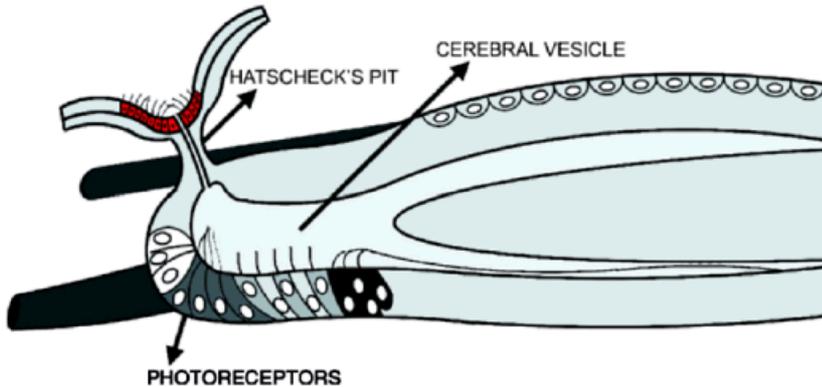


Fig.1 Scheme of a sagittal section through the cerebral vesicle of the cephalochordate amphioxus. Ventrally there is a cluster of photoreceptors and more dorsally there is a small opening, Hatscheck's pit, which has been considered by some authors a precursor of the nasohypophyseal duct of early vertebrates. Modified from Wicht and Lacalli 2005.

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(嗅覚)や物理的な変化(音や光刺激)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. (Fig.1) 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てきた. この複雑な遠隔受容器の発生過程で大きな役割を果たしているのがプラコードと呼ばれる予定表皮の領域に作られる肥厚した構造である. 7)

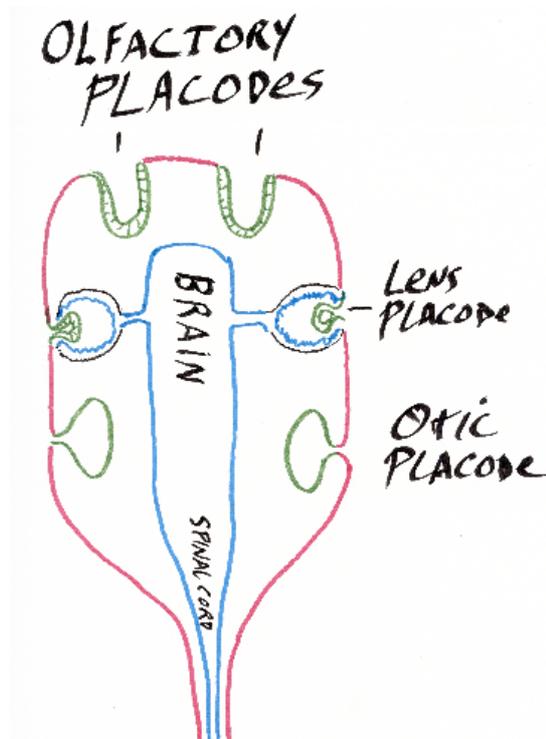


Fig 2 : 脊椎動物の特殊感覚性脳神経発生、olfactory, optic, oticの3つのvesicleが終脳の巨大化に大きな役割を果たしている.

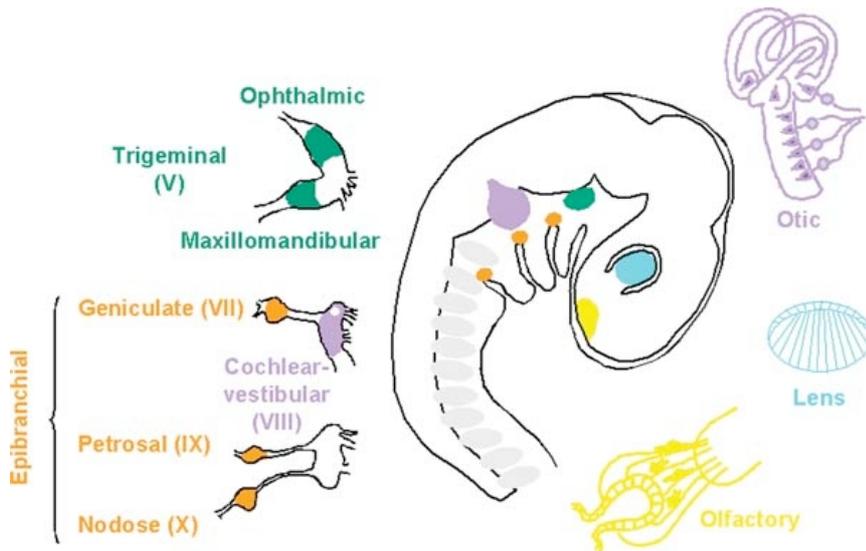


Fig.3 The olfactory (yellow), lens (blue), trigeminal (green), otic (purple) and epibranchial (orange) placodes locate to characteristic positions here shown in a side view of a 3-day-old chick embryo. Their derivatives are shown with sense organs on the right and cranial ganglia on the left. Adapted from D'Amico-Martel and Noden, 1983.

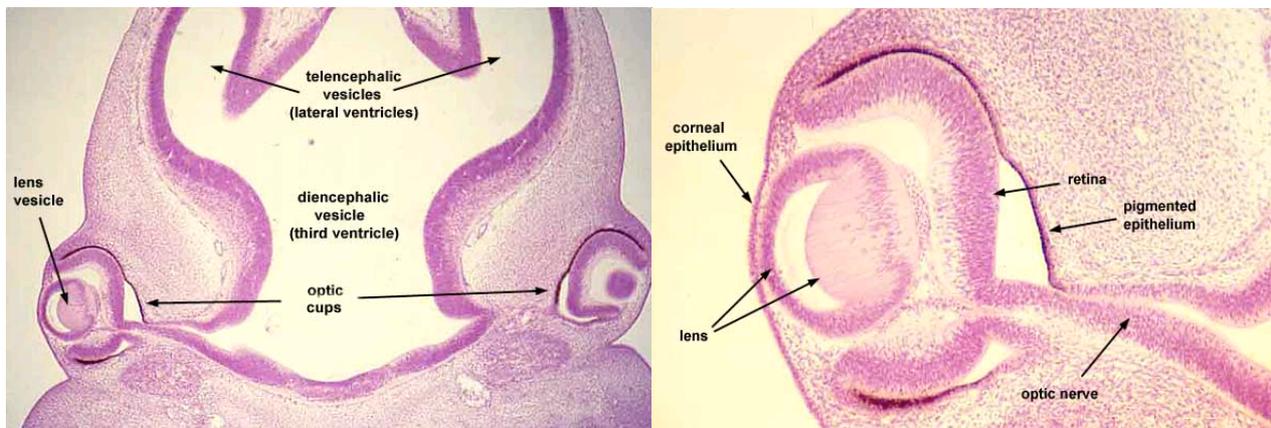


Fig.4 : Embryological development of optic apparatus (@7 weeks)

眼胞は外方の皮膚に向かって成長し、中空の球を作り、その間腔は中空の茎によって第3脳室とつながりを残す。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 (Fig4).

本格的な脊椎動物は魚類の形で出現し、その一部が両生類へ進化。またその両生類の一部が爬虫類、鳥類、哺乳類へと進化。原始的脊椎動物から魚類への進化には、顎の形成・発達が大きな役割りを果たしている。

side memo : 古生物学からみた脳神経と鰓弓。
ハイコウイクチスは1999年に中国雲南省海口(ハイコウ)で発見された魚類化石で、(Fig.5A)

5億3500万年前カンブリア紀中期に生息していた脊索動物の一種。現在判明しているもっとも原始的な魚類のひとつ。ハイコウイクチスは光を像として見ることのできる眼をもった最初の魚類である。眼を獲得することで外敵からいち早く逃げ出すことが出来るようになったのである。²⁾

魚類といっても、ハイコウイクチスの特徴は現代の魚類とは著しく異なっていた。まずあごが無く口は開きっぱなし。おそらく海水を吸い込んで中に含まれるプランクトンを濾しとって食べていたと思われる。そして硬い骨格を持たず、体の中心に走っているのも背骨ではなく脊索という筋肉の束である。ただこの脊索という「体の軸」を獲得したことで、ハイコウイクチスは当時の生物としてはかなりすばやく泳ぐことができた。尾びれを持っていなかったため現代の魚類よりは泳ぐのはうまくなかったが、それでもアノマロカリスのような捕食生物から逃げ出すには十分だった。

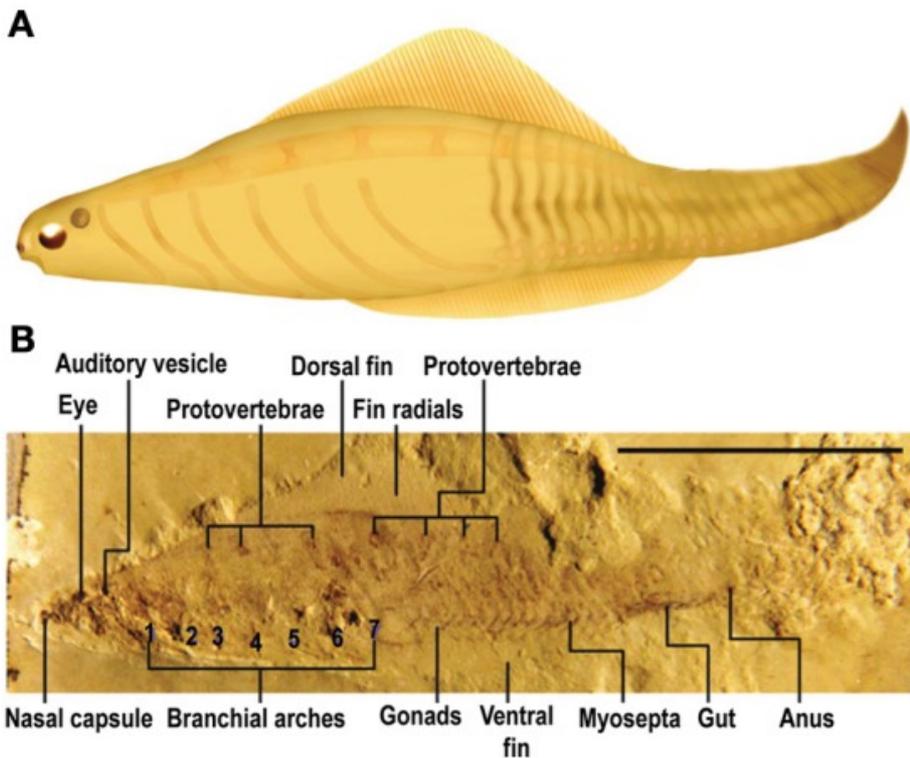


Fig.5: ハイコウイクチスの化石より復元した外見Aと化石B

保存状態の良いこの化石は脊索動物門の基本構造を有しており、nasal capsule, eye, auditory vesicleの3つが備わっていることから5億3500万年前カンブリア紀中期にすでにプラコードによる特殊感覚器の発生が完成していたことを示す。また鰓が7対あり、無顎類の特徴である眼球と、7つの鰓裂を有していることから、ヤツメウナギに近い外観をしていたことが示唆されている。(Fig.5 B)²⁾

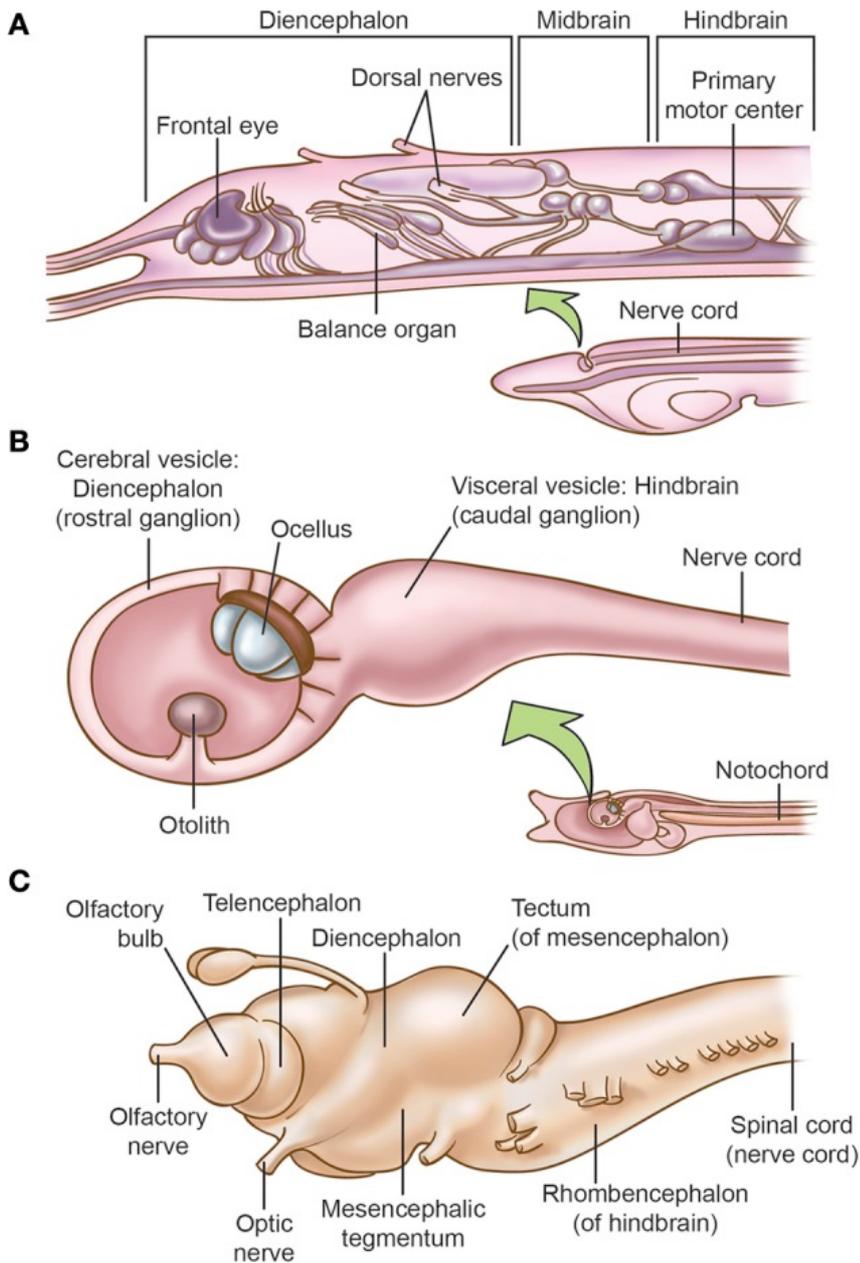


Fig. 6: Comparison of the brains of (A) larval amphioxus, (B) larval tunicate *Ciona intestinalis*, and (C) the lamprey *Lampetra fluviatilis*. In all three pictures, anterior is to the left. Based on Young (1962), Nieuwenhuys (1972, 1977), Burighel and Cloney (1997), Nieuwenhuys and Nicholson (1998), Fritzsich and Glover (2009), and Glover and Fritzsich (2009). Only the lamprey has a well-delineated tripartite brain and the full suite of neural-crest derivatives.

Feinberg TE et al. : The evolutionary and genetic origins of consciousness in the Cambrian Period over 500 million years ago. *Front Psychol.*4: 667. 2013.

ナメクジウオのdorsal thalamus (視床背側)へ至る入力線維と、そこからの投射線維。
原始的な脊索動物ながらも、脊椎動物の高度化する脳の基本骨格を備えていることがわかる。(Fig.6,7)

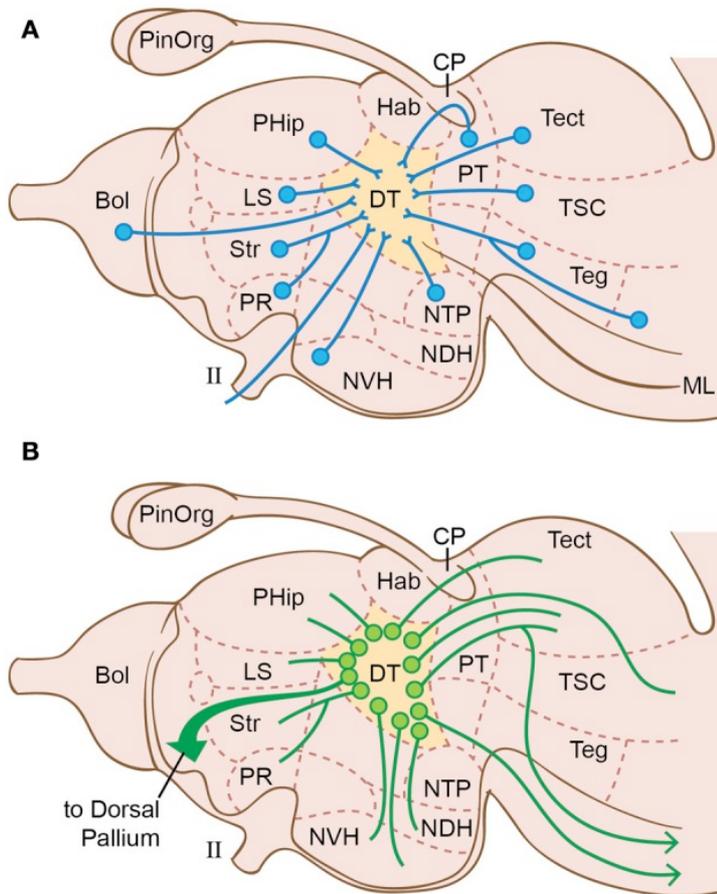


Fig. 7: Brain regions in lampreys, emphasizing the connections of the dorsal thalamus (DT) according to Nieuwenhuys (1972); Nieuwenhuys (1977) and Nieuwenhuys and Nicholson (1998). (A) Afferents to dorsal thalamus. (B) Efferents from dorsal thalamus. II, optic nerve; Bol, olfactory bulb; CP, commissura posterior; Hab, ganglion habenulae; LS, lobus subhippocampalis; ML, medial lemniscus; NDH, nucleus dorsalis hypothalami; NVH, nucleus ventralis hypothalami; NTP, nucleus tuberculi posterioris; PinOrg, pineal organ; PHip, primordium hippocampi (= hippocampus, medial pallium); PR, nucleus preopticus; Str, corpus striatum; PT, area pretectalis; Tect, tectum mesencephali; Teg, tegmentum; TSC, torus semicircularis.

脳神経の発達と顎の獲得

脊椎動物は顎を持たない円口類(無顎類)と顎を持つ顎口類(有顎類)に大別できる。また円口類と顎口類の共通祖先として汎円口類を想定する説が有力である。

そして円口類 (Cyclostomata)は脊索動物門, 脊椎動物亜門のうち、ヤツメウナギ類とヌタウナギ類を含む系統。現在する 無顎類は全て円口類に分類される。

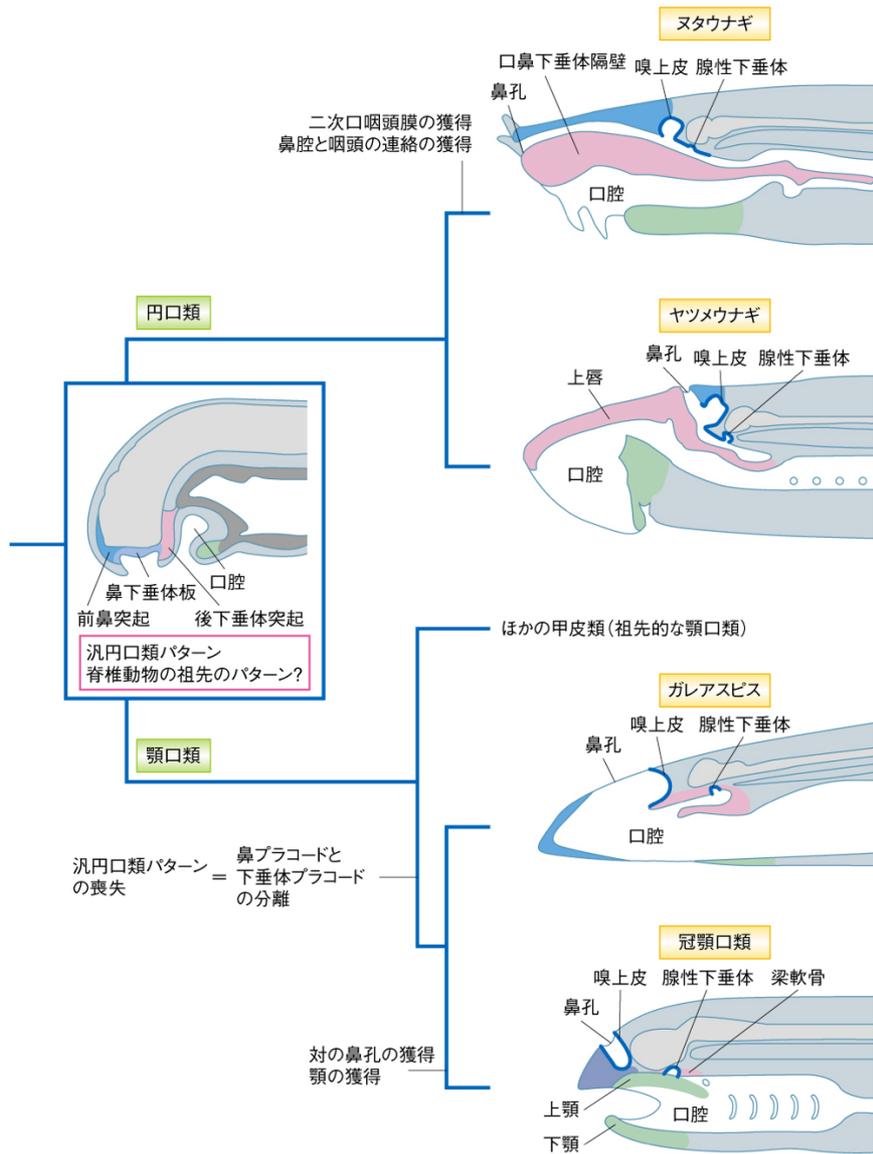


Fig. 8: 脊椎動物の系統と頭部の形態の進化

初期の顎口類であるガレアスピスは円口類のように1つの鼻孔をもつ。一方で、顎口類の特徴である2つの嗅上皮をもち、腺性下垂体と嗅上皮とが分離していたと考えられている。汎円口類パターンがすべての脊椎動物の共通祖先に共有されていたと仮定すると、ガレアスピスの形態は、鼻ブラコードと下垂体ブラコードの分離、すなわち、汎円口類パターンの喪失をともなった、現生する顎口類への遷移段階を示している可能性がある

Kuratani, S.: Evolution of the vertebrate jaw from developmental perspectives. *Evol. Dev.*, 14, 76-92, 2012

このような顎を獲得したことで、鼻ブラコードと下垂体ブラコードの分離が起こり、嗅脳と神経下垂体はそれぞれ独立に発達することができ、終脳は脳神経からの多くの入力情報の処理に特化するようになり、相乗効果で発達した。(Fig.2,3,8)

side memo 脊椎動物は高次免疫機構である獲得免疫系を備えており、新奇病原体に対して一定の割合で生き残ることが出来る一方、一度罹った病気には罹りにくくなる。中でも軟骨魚類から哺乳類までの有顎類で

は、リンパ球がつくるイムノグロブリン(Ig)型の抗原受容体(抗体およびT細胞受容体)が獲得免疫系の中心的役割を果たしているが、無顎類(ヌタウナギやヤツメウナギ)では、variable lymphocyte receptor(VLR)と呼ばれるまったく異なる種類の抗原受容体が用いられていることが近年の研究から明らかとなり、脊椎動物とは独立して獲得免疫系を発達させて来たと考えられるようになってきた。

無顎類は主にその食物は吸血性に他の脊椎動物の血を吸うなど、食物の多様性に乏しかったが、有顎類となって、積極的に外界の動植物を食べるようになると、その食物摂取時に暴露する抗原の種類は一機に増えたと考えられ、無顎類時代とは異なる進化した自己免疫のシステムをより発達させたと考えられている。

魚類から両生類への進化… 四足の形成、陸上への進出が両生類を生み出した。両生類の成体は四足をもってはいるが、その生殖・発生は、カエルのオタマジャクシのように水辺で行われる。

脊椎動物の脳神経配列の共通点と分類

求心性 (afferent neuron)と遠心性 (efferent neuron)の観点から次の2つに分類される。

感覚性成分 (求心性 afferent neuron) を主とする脳神経 I,II,V,VII

運動性成分 (遠心性 efferent neuron) を主とする脳神経 III,IV,VI,X,XI

感覚性成分 (知覚性脳神経 V, VII, VIII, IX, X) は、それぞれ神経節を持っているが、これらは脊髄神経節と相同で、菱脳領域の神経堤に由来する。

所属する中枢神経の長軸方向のtopographicalな観点から次の4つに分類される。

Forebrain… I,II,

Midbrain… III, IV,V,VI,VII,VIII

Hindbrain… IX,X,XI,

Spinal cord …XII

表1 鰓弓由来の構造とその神経支配

鰓弓	神経	筋	骨格
第1鰓弓 (顎弓)	V.三叉神経(V3)	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
第2鰓弓 (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

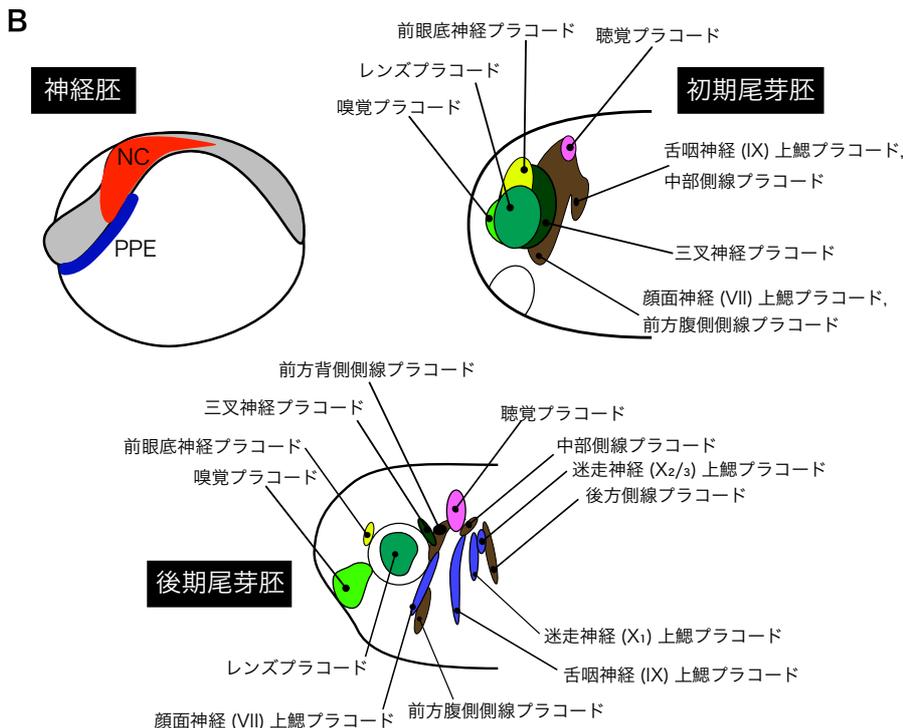
鰓弓	神経	筋	骨格
第3鰓弓	IX 舌咽神経	茎突咽頭筋	舌骨大角と舌骨体の下部
第4～6鰓弓	X 迷走神経 上喉頭神経 (第4鰓弓支配神経) 反回神経 (第6鰓弓支配神経)	輪状甲状筋 口蓋帆挙筋 咽頭収縮筋 喉頭内の筋	喉頭軟骨 (甲状軟骨, 輪状軟骨, 披裂軟骨, 小角軟骨, および楔状軟骨)

脊椎動物らしさの源になったプラコード

眼・鼻・耳などの感覚器は、placode と呼ばれる肥厚化表皮外胚葉から形成される。

これら感覚器官の多くは、発生の間にプラコードとよばれる予定表皮の領域に作られる肥厚した構造から作られる。プラコードは長く脊椎動物に特有の構造と考えられ、脊椎動物が進化の過程で誕生したことに深く関わっていると考えられてきた。(Fig.9)

我々の祖先がプラコードを獲得し、「脊椎動物らしく」なった背景にはどのような分子機構があるのかが近年解明されてきた。1)



Schlosser, G. (2008). BioEssays 30: 659-672. を参考にした

Fig.9: ツメガエル胚における頭部素材の原基的な配置。

(A) 表皮 / 神経境界内における PPE (Pre-Placodal Ectoderm 予定プラコード領域), NC(Neural Crest 神経堤), HG(Hatching gland: 予定孵化腺) の位置関係. 神経胚を背側から見た図.

(B) PPE 領域に由来する各プラコードの配置. 各時期の胚を側方から見た図. 左側が頭部側. Schlosser, G et al 2008

脊椎動物にもっとも近縁の動物であるホヤ（脊椎動物を含む脊索動物門に属する動物の一種）の付着突起と呼ばれる部分が脊椎動物のプラコードに相当する器官（進化的起源が同じ相同器官）であることがわかって

きた。脊椎動物でもホヤでもプラコードは脳を含む神経が作られる領域と表皮の作られる領域の境界部分に出来る。ホヤのプラコードになる細胞は、もともと脳を作る細胞と同じ細胞が分裂してでき、つまり脳を作るはずだった細胞の一部からプラコードが作られる。脳を作る細胞では周囲の細胞からFGFと呼ばれる司令分子を受容して、脳を作る遺伝子回路（プログラム）が起動する。

side memo: ホヤはなぜ注目されるのか？ ホヤの成体は、脊索動物の特徴である内柱や鰓裂をはじめ、心臓、生殖器官、神経節、消化器官などをもち、近年脊椎動物の進化的起源解明の材料として多く使われている。従来、ナメクジウオよりも形態的に脊椎動物と似つかわしくないホヤ（尾索動物）がもっとも古い脊索動物であったと考えられた。しかし2008年Putmanらはナメクジウオのゲノム解読で2万1600個の遺伝子を発見し、すでに解読済みであったホヤ（尾索動物）とヒト（脊椎動物）のゲノムを比較して、現生の脊索動物ではナメクジウオの系統がもっとも古い時代に分かれたことがわかった。(Fig.10)⁶⁾

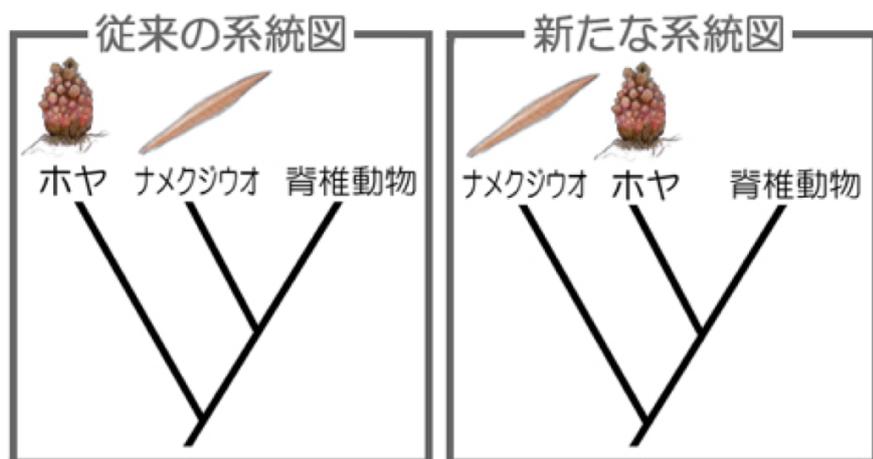


Fig.10: 脊索動物門の系統発生

彼らの研究で、脊索動物共通の祖先から、頭索動物のナメクジウオが最初に分岐し、その後、尾索動物のホヤが分岐したことで、ホヤでは大規模なゲノムの再構成、脱落が起きてゲノムが小型化していたため、全ゲノム重複が分かりにくくなっていたことが確認できた。さらに、ナメクジウオのゲノムが驚くほど太古の脊索動物の共通祖先のありようを今に残していることを示唆する結果となった。また、ナメクジウオとヒトで、遺伝子を制御する非翻訳配列が緩やかに保存されていたことも衝撃的なことであった。

この研究の結果から京都大の佐藤矩行教授によると「脊索動物の進化と脊椎動物の起源について、最終決着がついた。新たな学説はもう生まれぬ」とまで言及している。

第0脳神経:終神経…この神経は、Fritschが1878年にサメで発見し、又タウナギを除く全ての脊椎動物に存在していることが示された。Terminologia Anatomica(解剖用語に関する学会)では第0脳神経として終神経が記載されている。終神経は、嗅索とは独立に、その内側を通る神経として軟骨魚類で初めて認められた。肉眼解剖学的には、嗅上皮からはじまり、終脳の終板の近傍で脳に入っている。終板の近傍で脳に入ることから終神経という名前が付けられている。神経の走行中に散在性の自律性神経細胞を有し、しかもこれが密集して嗅球の近くで終神経節が存在している。

第I脳神経…嗅神経の発生原基であるOlfactory placodeは、視神経を除く脳特殊感覚神経などとともに、他の中枢神経の原基の神経管や末梢神経原基の神経堤などとは位置的に離れた非神経性の外胚葉上皮組織の中に形成されるplacodeに属し、神経管・神経堤よりはるかに古い系統発生的な起源を有している。¹⁾

嗅神経は visceral afferent(内臓求心性) とみなされていて、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、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無脊椎動物などの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、近年では髄液循環におけるその重要性が示唆されえいる。一方、鼻粘膜の感染が頭蓋内にひろがる危険性もあり、ヘルペス脳炎などの感染経路であり、嗅索→ 外側嗅条 → 鈎皮質、扁桃核への感染により側頭葉内側の脳炎を呈する。(Fig.11)

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。

side memo 鈎皮質や扁桃核がてんかんの焦点の場合、発作のオーラとして幻嗅 olfactory hallucination (生塵や腐った肉、ゴムの焼けるような不快な臭い)が特徴的で、またヒトは匂いにより過去の記憶が鮮明に蘇ることも、嗅覚中枢の主座が大脳辺縁系であることの臨床的側面と言える。

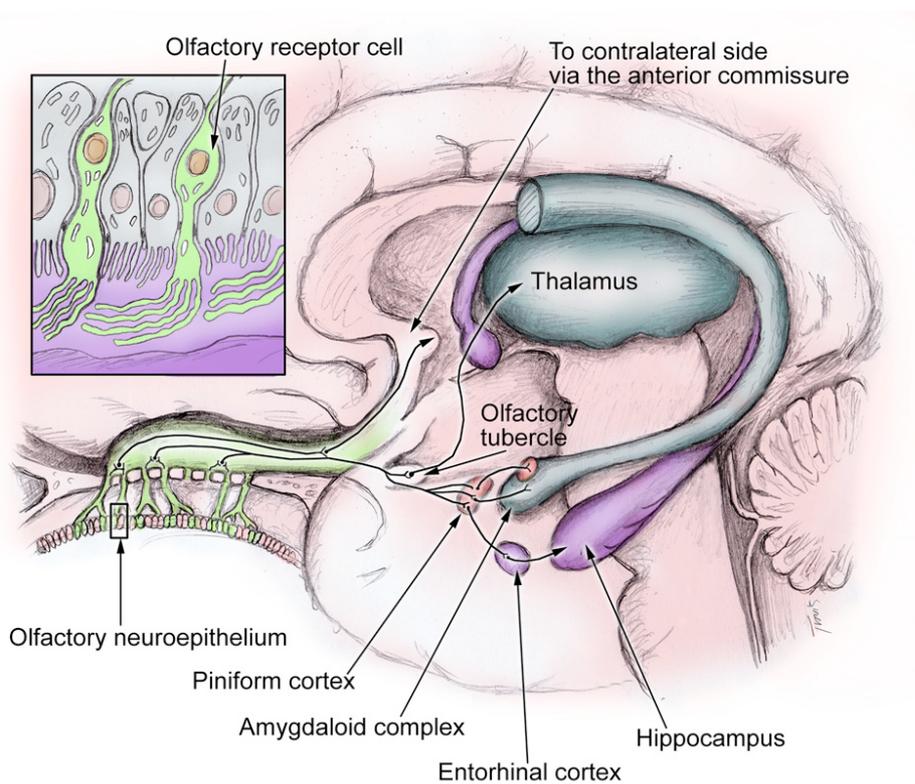


Fig.11: Rhinencephalon limbic system : 嗅脳-大脳辺縁系

大脳の一部で、嗅覚に関与する狭義の嗅脳(嗅葉、前孔質、扁桃核、梨状葉などが含まれる)と、それに情動や性的機能が加わり複雑に発達した広義の嗅脳(海馬とその隣接領域が含まれる)とがある。

side memo 視神経以下11対の脳神経が交叉するのに、嗅神経だけが交叉しない。その理由として、嗅球自体がそもそも終脳の延長だから、嗅索は交叉しない。"感覚入力(知覚)は対側の視床を目指す"という法則は、終脳に直接入る嗅神経には、視床に到達しないだけでなく、交叉しないという点でもあてはまらない。また脊椎動物の身体は、乱暴に言うと、鼻と泌尿生殖器との間に後から上肢・下肢ができたもの

で、嗅覚は最も古い知覚の機能である。そのため、脳が入力系と出力系にまだ十分分化していない混沌の時期の状態を残しているため、交叉しない原始的な形態の入力線維となっているとする考え方もある。

第II脳神経…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、細胞配列や構造は終脳そのものと言え、正に脳の一部(脳の出店)である。そしていわゆる視神経は真の大脳路 cerebral tractと言え。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かって成長し、中空の球を作り、その間腔は中空の茎によって第3脳室とつながりを残す。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。

side memo 視神経はなぜ脳の外で交叉するか

脊髄神経の感覚(温痛覚)の回路が右の背髄に入り、背髄内で交差して左の視床を目指すのと同様に、脳神経も、たとえば右三叉神経の回路は、右の橋(脳幹)に入り、脳幹で交叉して左の視床を目指す。ところが、視神経は、脳幹を通らないため、視交叉で交叉する。つまり他の感覚神経が脳幹でおこるはずの交叉が脳の外でおこっていると言える。この現象は、発生学的に視神経が脳の延長であるという事実に合致している。

side memo: 脊髄は腹側が運動の出力、背側が感覚入力と機能分化している。なぜか?

脊椎動物の祖先は長らく水底にいて、上から差し込む太陽の光を受けるために太陽側に光受容器が出現した。水底にいた理由は重力があったためと思われる。地球に生まれた生物の中樞神経の機能は、地球の重力に適応するために出力系が地球側に、太陽の光を受けるために入力系が太陽側に分布したと想像される。そして終脳(telencephalon)も腹側に相当する中心構よりも前半に運動野やブローカーなど言語の運動野の機能が局在し、背側に位置する中心構よりも後半の皮質に1次体性感覚野や、言語における入力野のウェルニッケ、そして光情報の入力を受ける視覚野が局在する。

脳神経の進化は顎の獲得により加速した

顎は鰓を上下に動かすように関節化させて登場した。そして、顎の噛む力を制御するため三叉神経中脳路が生まれ、顎骨弓は地上生活に適応した音を聞くための装置、耳小骨へと劇的変遷を遂げた。顎を獲得したことで、食べられなかった硬いものや、逃げようとする獲物をはさんだり砕いたりすることで食べられるようになった。その後、顎の周辺に集中した感覚神経・運動神経は視覚や聴覚、嗅覚の発達へとつながったと考えられている。^{3,5)}

複雑な器官の発生プロセスを解明する「進化発生学」は、進化の研究で最もホットな分野の一つとなっていて、新たな手掛かりが、続々と見つかっている。たとえば保存状態のよい化石には、四肢や鳥の羽といった複雑な器官ができる前の、中間段階を物語る貴重な痕跡が残されている。また、生物の初期段階である胚や遺伝子の研究からも、多くの手掛かりが得られる。胚が細胞分化を繰り返し、体の構造ができていく「発生」の過程で、様々な器官を形づくる遺伝子を調べると、そこからは意外な関係が明らかになる。たとえばハエの複眼とヒトの眼は構造が異なるが、共通のルーツから進化したこともわかってきた。

例として、光受容細胞をつくる遺伝子の研究が進み、脊椎動物と無脊椎動物の眼の違いは、実はそれほど大きくないことがわかってきた。光受容細胞の分化を促す遺伝子群はヒトも昆虫も同じだし、光受容細胞はどちらのタイプも、オプシンというタンパク分子を使って光を感知している。⁴⁾

こうしてみると、眼の進化の新たなシナリオが浮かび上がる。おそらく最古の眼は、海にすむ小さなゼラチン質の尾索動物、サルパ類の眼のようなものだったのだろう。サルパ類の目は、光受容細胞が並んだ穴で、光源の方向を感知できるのだが、サルパ類の目を形づくる遺伝子群は、脊椎動物の眼をつくる遺伝子群と同じで、サルパ類も私たちヒトと同じようにオプシンで光を感じとっている。

進化の末に、眼の光学受容体を形づくる遺伝子群はより複雑で洗練された構造をつくるようになり、やがて光を集めて像を結ぶレンズができた。水晶体は、クリスタリンという透明なタンパク質でできている。ある研究者によると、クリスタリンは「タンパク質でできたガラスのようなもの」で、光を屈折させる性質をもつ。クリスタリンは水晶体に使われるずっと以前から生物の体内にあったが、別の用途に使われていた。

たとえば、ホヤの中樞神経系でもクリスタリンが見つかるが、そこでは重力を感じとる器官の一部として使われている。初期の脊椎動物が登場してから 遺伝子に突然変異が生じ、目の細胞がクリスタリンをつくるようになったのだろう。そして、光を集めて周囲の世界の像を結ぶという、とても有用な新しい用途に使われるようになったのである。

第VII脳神経… 聴神経の系統発生

魚類のように水中の時代では、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。これは、振動を感じ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配列されたもので、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を感知できる。したがって、我々哺乳類の蝸牛の中に満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。 (Fig.12)

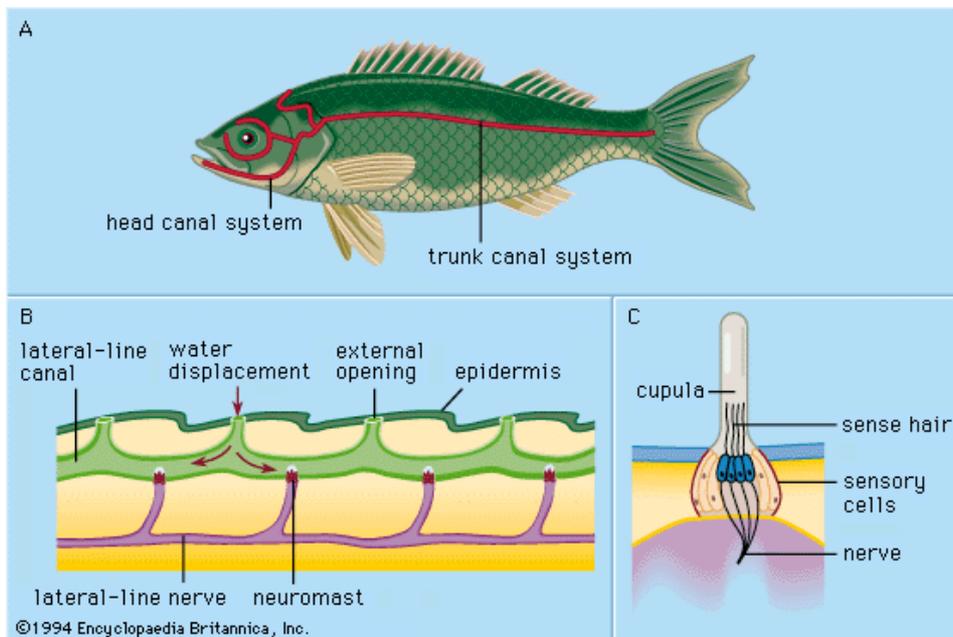


Fig. 12: 側線器官(Lateral line organs)の解剖

側線器官(Lateral line organs)の系に属する個々の末端器が感丘(neuromast)となって、特定の脳神経から分枝を受けている。感丘とこれに分布する神経は、発生学的には胚の外胚葉の肥厚によって生ずるプラコード(placodes)に由来している。また、近くで生ずる他のプラコード、すなわち聴板(auditory placode)からは内耳が発達するが、内耳の感覚細胞は、側線系の感丘におけると同様にいわゆる有毛細胞である。このよ

うに内耳と側線系とが起源的に密接な関係を持つことから、両者を一まとめにして聴側線系(acoustico-lateralis system)と呼ぶ。⁸⁾

機能面で最も基本的な有毛細胞における刺激受容の機構が、両器官系で共通であることが明らかにされつつある。

なお、この側線器には通常型側線器と特殊型側線器がある。ナマズ類の小孔器は通常型側線器から特殊な方向に分化した特殊型側線器である。通常型から区別される構造上の特徴は、感覚上皮が体表を遠く離れた内部に位置しており、そのため環境水との機械的な接触がない、または寒天様の棒状ないし鐘状突起であるクプラ(cupula)が失われているなどの諸点がある。

また魚類は電流に対して鋭敏に反応する。同時に、多くの種は自ら放電できるばかりでなく、おそらく自分の体の周りに電磁場をつくりだすこともでき、電気を感じることができる。魚類の電流に対する反応は種としての特異性があり、ナマズはキンギョよりもより強く反応し、同一種の魚でも大きな個体は小さな個体よりも電流に速やかに反応する。ナマズは地震発生前に生じる地殻の微小な電磁波を感じることができる。

ロレンチーニ器官(Ampullae of Lorenzini)…サメの鼻先に孔が点々とあいていて、それらの孔の奥にはゼリー状物質が詰まったチューブがあることが発見されたのは17世紀後半、この構造は発見者の名にちなんで「ロレンチーニ器官」と呼ばれる。その後この器官の役割については長らく謎であった。ロレンチーニによる発見から200年近く経って、これは微弱な電流を感知する脳神経であることが証明された。サメでは主に上顎、鼻孔付近に多く分布する受容体で、その分布は側線と関連性がある。(Fig.13)

多くの水棲生物はいわば微弱な電池のような存在でもある。魚の細胞中の塩分濃度と海水のそれとが異なることで、魚と海水の間に電位差が生じる。ただ、それによって周囲に作られる電場は非常に微弱である。ところが実験の結果、海中の1cm離れた2点間に100万分の1ボルトという電位差が存在するだけでも、サメはそれを感知できることが明らかになった。

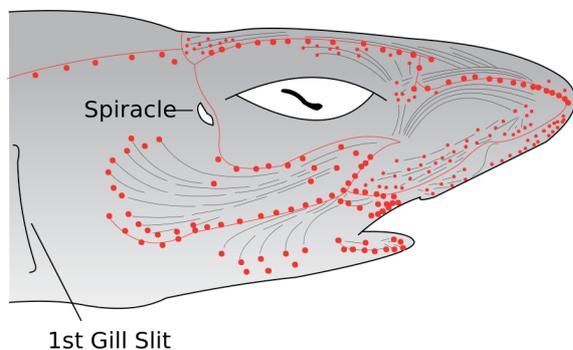


Fig.13 : Ampullae of Lorenziniの分布。一度この鋭敏なレーダー器官に感知されたら獲物は逃げるのが困難である。

このように脊椎動物は12対の脳神経をそれぞれの種の環境に応じて進化させることで、高度な感覚器へと発展させ、外来の敵をいち早く察知しながら、かつ食物を効率よく捕獲することに成功し、大繁栄を遂げた。脳神経の進化が種の繁栄に繋がったと言える。

まとめ

1. 脳神経12対を分類すると脊椎動物中枢神経系の基本構造が見えてくる。

2. 近年遺伝子マーカーにより個々の脳神経の発生プロセスが解明されつつあり、プラコードの発生をホヤなどに代表される原始脊索動物においても見出すことができ、特殊感覚器の脳神経の進化的起源を知る手がかりとなっている。

3. 我々の祖先がプラコードを獲得し、脊椎動物へと進化し、脊椎動物の特徴である軟骨形成や骨格形成の神経堤細胞、体節（硬節による区画 metameric arrangement）、精巧な後脳のパターン、精密な神経系、複雑な内分泌系へと発展させてきた背景には、顎の獲得により加速化された脳神経12対の発達と機能分化が貢献していると考えられる。

References

1. D'Amico-Martel A, Noden DM. Contributions of placodal and neural crest cells to avian cranial peripheral ganglia. *Am J Anat.* 166(4):445-68. 1983
2. Feinberg TE, and Mallatt J, The evolutionary and genetic origins of consciousness in the Cambrian Period over 500 million years ago. *Front Psychol.*4: 667. 2013.
3. Higashiyama H, Kuratani S.: On the Maxillary Nerve, *JOURNAL OF MORPHOLOGY* 275:17-38, 2014
4. Ikeda T, Matsuoka T, Satou Y "A time delay gene circuit is required for palp formation in the ascidian embryo" *Development* 140, 4703-4708. December 1, 2013
5. Kuratani, S.: Evolution of the vertebrate jaw from developmental perspectives. *Evol. Dev.*, 14, 76-92, 2012
6. Putman NH, et al. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature* 453, 1064-1071,2008
7. Schlosser, G. : Do vertebrate neural crest and cranial placodes have a common evolutionary origin? . *Bioessays* 30, 659-672. 2008
8. Neil Shubin, *Inner Fish: A Journey into the 3.5-Billion-Year History of the Human Body.* Vintage 2009