

図・本館

論文

カイコの変態における翅運動に関する神経回路の再編成

辻村秀信

東京都府中市幸町 3-5-8 東京農工大学一般教育部生物

名古屋大学図書
和 1030251

報告番号 乙 第 3473 号

## 目次

### [主論文]

第1章 緒論	4
第2章 材料と方法	6
a. 昆虫の飼育と発生段階	
b. 筋肉系と神経系の解剖学	
c. コバルトの逆行性染色法による運動神経の染色	
d. 神経細胞体の位置と大きさの測定	
e. 電子顕微鏡による軸索数の測定	
第3章 結果	9
第1節 成虫の翅筋とそれを支配する運動神経	9
a. 中胸背縦走筋の解剖学と成虫行動における役割	
b. 中胸背側構造の末梢神経系支配	
c. DLM運動神経の分類	
d. 運動神経各グループの筋肉支配	
e. 細胞体の位置変動の量的解析	
第2節 幼虫の中胸背側縦走筋とそれを支配する運動神経	12
a. 中胸背筋の解剖学と幼虫行動における役割	
b. 中胸背側構造の末梢神経支配	
c. DLMを支配する運動神経	
d. DLM運動神経の細胞体位置の変動	
第3節 成虫翅運動神経の起源	16
a. 腹髄と末梢神経系の解剖学的変化	
b. DLM運動神経の数の変化	
c. DLM運動神経各グループの変化	
第4章 考察	20
第1節 DLM運動神経の個体差と同定方法について	20
第2節 幼虫と成虫の中胸運動系の特徴と相同性について	22
第3節 運動神経の変態における変化と翅運動神経の起源について	24
第4節 末梢神経系の変態における変化と成虫パターンの起源について	26

あとがき	2 8
a. 形態パターンの幼虫と成虫間の相同性について	2 8
b. 今後の研究方向について	2 9
c. 謝辞	3 1
要旨	3 2
引用文献	3 5
略号の説明	4 3
図表	4 4
 [資料] 副論文と参考論文のリスト	 7 2

## 第1章 緒論

この研究は、完全変態昆虫の羽ばたき行動制御のための運動系発生研究の一環として、カイコ *Bombyx mori* の変態における翅運動神経の発生を調べたものである。

昆虫の変態は動物行動を制御する神経回路の発生と再編成機構を研究するためのよい実験系である (Taylor and Truman, 1974; 総説としては Levine, 1984, 1987; Truman, 1987)。なぜなら、完全変態昆虫では変態において幼虫型から成虫型へ行動パターンが変化するとともに形態の劇的な変化が起こる、すなわち、幼虫諸器官は退化し、翅、足、筋肉などの運動器官、触角、複眼などの感覚器官が新たに形成される。神経系はこの行動と諸形態の変化に対応しつつ変化するに違いないからである。第2の理由は、昆虫の神経系は神経細胞数が少なく、現代の技術で十分に個々の細胞を同定しつつ研究することが出来るからである。脊椎動物を用いた従来の神経発生学は常に細胞集団の平均的現象しか調べることが出来なかった。この制約は個々の細胞の持つ個性こそが重要な神経系の研究においては重大な足枷となっていた。ところが昆虫の神経系は神経細胞を個々に同定して調べることが出来るので、最近では神経生物学の良いモデル系と考えられるようになってきている。

完全変態昆虫の一つである鱗翅目昆虫は、変態における神経系の変化が比較的よく調べられている昆虫の一つである。解剖学的には変態中に脳は著しく肥大し、腹髄の縦連合は短縮し神経節は融合する (Tsujimura, 1983d、図1)。組織学的には脳においてはニューロブラストの細胞分裂が見られ、新しい神経細胞の分化が起こる (総説としては Edwards, 1969 と Pipa, 1978; 最近の研究では、Nordlander & Edwards, 1969a,b, 1970; Tolbert et al., 1983)。腹髄においては、ニューロブラストの不等分裂によって幼虫期に作り出された未分化細胞の一部が蛹後期に分化する (Heywood, 1965; Pipa, 1978; Booker and Truman, 1987a)。

近年、個々の神経細胞を同定しつつその発生を調べるという方法が導入され、此の分野の研究は著しく進歩した。タバコスズメガ *Manduca sexta* の腹部神経節ではいくつかの幼虫神経が初期の蛹期または成虫羽化後に退化し、他の運動神経は生き残って成虫運動神経になる (Taylor and Truman, 1974; Giebultowicz and Truman, 1984)。この時、最終腹部神経節では雌雄で生き残る細胞数が異なり、これが運動神経の性的二型の原因となる (Giebultowicz and Truman, 1984)。生き残る幼虫運動神経の樹状突起は変態において再編成され (Truman and Reiss, 1976; Levine and Truman, 1985)、神経間のシナプス結合は変化する (Levine and Truman, 1982)。しかし、これらの研究の大部分は腹部の神経節における研究であって、翅や飛翔筋の形成によってより重大な変化を被ると期待される胸部の神経節に関するも

のは少ない。ただ、同じタバコスズメガに於て中胸の飛翔筋を支配する運動神経のいくつかは幼虫の運動神経から出来る、また、前胸神経節内の主要な Tract は変態に於て維持されて成虫の Tract になると報告されているだけである (Casaday and Camhi, 1976)。

我々は、変態において形成される成虫特異的な行動の 1 つである羽ばたき行動の運動機構の発生を研究するために、カイコの中胸背縦走筋とそれを支配する運動神経に注目した。中胸背縦走筋は、鱗翅目昆虫においては翅運動に主要なパワーを供給する極めて強大な筋肉で、その生理学的及び発生学的研究がもっとも進んでいる (Kammer, 1985)。カイコ蛾の間接飛翔筋とそれを支配する運動神経の解剖学 (Kondoh and Obara, 1982) によれば、雄蛾の中胸背縦走筋 (DLM) は 8 本の太い筋肉束からなり、前胸神経節と中胸神経節に存在する 9 個の運動神経に支配されている。これは雌蛾においても同様である。我々は、この DLM は幼虫体内にある未分化な筋芽細胞から蛹期に形成される事を既に明らかにしている (Tsuji-mura, 1979, 1980, 1986)。そこで、本研究では、この筋肉を支配する運動神経とそれがつくる末梢神経系の分岐パターンの発生を追跡することになった。まず第 2 章では材料と方法を述べる。第 3 章の第 1 節では、成虫の DLM とこれを支配する運動神経の解剖学を記述するとともに、細胞体の大きさと位置の個体差を定量的に測定した結果を述べる。第 2 節では、幼虫の中胸背筋とこれを支配する運動神経の解剖学を記述する。第 3 節では、変態を通じて末梢神経系と DLM 運動神経の変化を追跡した結果を述べる。第 4 章では以上の実験結果にもとずき、特に、DLM 運動神経の個体差と同定方法についてと、幼虫と成虫間の運動系の特徴と相同性について、成虫の末梢神経系パターンと DLM 運動神経の変態における起源についてを考察する。また、「あとがき」では形態パターンの幼虫と成虫間の相同性の意義と今後の研究方向について考察する。

## 第2章 材料と方法

### a. 昆虫の飼育と発生段階

カイコ *Bombyx mori* は、25℃の室温で16時間明－8時間暗の光周条件下で研究室に於て桑葉を餌に飼育した。コバルト染色された運動神経の観察を容易にするために神経節に褐色の色素を持たない第2白卵（w2）系統を用いた。雄雌は区別しなかった。この条件下で5令幼虫は第4幼虫脱皮後約6日間で摂食を停止し、Wandering stage（上簇）に入った。摂食停止より gut purge 迄、gut purge から蛹脱皮まで、蛹脱皮から成虫羽化までの時間は、各々、8.6 時間、1 日と 20.3 時間、8 日と 7.5 時間であった。この論文では、「幼虫」は第4幼虫脱皮5日後の5令幼虫を示す。0日蛹は蛹脱皮後2時間以内のもの、1、2、3、4、6、8日蛹は各々蛹脱皮1、2、3、4、6、8日後の蛹を示す。「成虫」は羽化後0日か1日後の蛾を示す。

### b. 筋肉系と神経系の解剖学

成虫の中胸背縦走筋（DLM）は、Bouin 液で固定したカイコ胸部を正中線で縦方向に切断して調べた。幼虫中胸の背側筋（DLM）の解剖学は、生きたカイコをカイコリンゲル液（Tsujimura, 1983a）中で背側正中線で切断し、胸部の体壁を開き、引き伸ばしてコルク板上にピンで止め、4%フォルマリン液で5分間前固定した後、使用するまで Bouin 液に保存した標本を調べた。筋肉は実体顕微鏡下で内側のものから外側のものへと解剖しつつ描画装置を用いてスケッチした。

腹髄と末梢神経系の解剖学には昆虫解剖用固定液（Chauthani and Callahan, 1966）で1日以上固定した標本を用いた。成虫は胸部を正中線で縦方向に切断し、内部形態を1%アニリンブルー溶液で染色した。幼虫と変態中の蛹は背側正中線で切り開いて水中で解剖し、中腸と脂肪体を注意深く取り除いて神経系と筋肉を1%のアニリンブルー溶液で染色した。腹髄と中胸の末梢神経系を実体顕微鏡下で描画装置を用いてスケッチした。

### c. コバルトの逆行性染色法による運動神経の染色

DLMを支配する運動神経の細胞体はコバルトの逆行性染色法（Sandeman and Okajima, 1973）で染色した。成虫の場合は胸部を縦断してカイコリンゲル液中で解剖し、前胸神経節（PG）と、有翅胸部神経節（PTG）と、そこから出ている末梢神経とを取り出してリンゲル液の入った染色皿に移した。DLMを支配している神経分岐の断端（IIN1c）を同定してコバルト溶液（5% または 10%  $\text{CoCl}_2$  水

溶液に 100 ml 当たり 13 mg の牛血清アルブミンを加えたもの) にひたし (Strausfeld and Obermayer, 1976)、そのまま染色皿中に 4°C 下で 15 - 24 時間置いてコバルトを取り込ませた。幼虫と蛹の場合はカイコをリングル液中で解剖し、無傷の中胸 dorsal nerve と、関係する腹髄の部分、すなわち、食道下神経節 (SG)、前胸神経節 (PG)、中胸神経節 (MSG)、後胸神経節 (MTG)、そして、第 1 腹部神経節 (AG1) を染色皿の中へ取り出し、DLM、背側表皮、伸展受容器を含む中胸の背側構造を支配する (または幼虫の時に支配していた) 中胸の dorsal nerve から出る神経分枝 (背側分枝) を同定し、その神経分枝の切り口から 4°C のもとで 2 - 3 日間 (幼虫)、または、1 - 2 日間 (蛹) コバルト溶液を逆行性に取り込ませた。

神経節は、その後リングル液中で洗浄し、2% の硫化アンモニウムで処理し、1 時間解剖用固定液に浸し、アルコールシリーズで脱水し、安息香酸メチルで透徹した。標本はホールスライドガラスに包埋し、染色された神経細胞体を顕微鏡で神経節の腹面と側面から観察し、描画装置を用いてスケッチした。

#### d. 神経細胞体の位置と大きさの測定

成虫の胸部神経節の大きさと神経細胞体位置を、コンピューターに X - Y 座標を入力する装置 - デジタイザー (Logitec, K-510) を用いてスケッチ図から測定した。細胞体の大きさはその腹面図の面積で表し、また、神経細胞体の位置を定めるために PG と PTG の中胸部 (MG) の座標軸を図 2 に示すように設定した。細胞体の大きさと位置は神経節の大きさのばらつきに対して補正することで標準化した (表 1)。補正式 (変数の説明は図 2 と表 1 を見よ) は、PG の神経については、

$$x^* = x \cdot \bar{a} / a, y1^* = y1 \cdot \bar{b} / b, y2^* = y2 \cdot \bar{f} / f, z^* = z \cdot (\bar{e} - \bar{d}) / (e - d), s^* = s \cdot (\bar{a} \cdot \bar{b}) / (a \cdot b)$$

MG の神経については、

$$x^* = x \cdot \bar{i} / i \text{ (前方の細胞体)}, x^* = x \cdot \bar{h} / h \text{ (後方の細胞体)} \quad y1^* = y1 \cdot \bar{j} / j,$$

$$y2^* = y2 \cdot \bar{l} / l, z^* = z \cdot \bar{k} / k, s^* = s \cdot (\bar{j} \cdot \bar{i}) / (j \cdot i) \text{ (前方の細胞体)},$$

$$s^* = s \cdot (\bar{j} \cdot \bar{h}) / (j \cdot h) \text{ (後方の細胞体)}$$

である。ここに、 $x^*$ ,  $y1^*$ ,  $y2^*$ ,  $z^*$ ,  $s^*$  は  $x$ ,  $y1$ ,  $y2$ ,  $z$ ,  $s$  の補正值で、 $\bar{a}$ ,  $\bar{b}$ ,  $\bar{d}$ ,  $\bar{e}$ ,  $\bar{f}$ ,  $\bar{h}$ ,  $\bar{i}$ ,  $\bar{j}$ ,  $\bar{k}$ ,  $\bar{l}$  は  $a$ ,  $b$ ,  $d$ ,  $e$ ,  $f$ ,  $h$ ,  $i$ ,  $j$ ,  $k$ ,  $l$  の平均値である。

また、成虫運動神経の起源をより詳細に分析するためにいくつかの運動神経について変態の様々な段階で細胞体の大きさを上と同様の方法で測定した。

#### e. 電子顕微鏡による軸索数の測定



幼虫と潜成虫において、DLMだけを支配する背側運動分枝中の軸索数を調べるために、中胸を2%のグルタルアルデヒドと  $\text{OsO}_4$  で固定し、プラスチック樹脂中に包埋し、問題の分枝を樹脂中で同定し、超薄横断切片を作成した。切片は酢酸ウランとクエン酸鉛で染色し、電子顕微鏡で観察し、軸索数を調べた。判定基準は、円または歪んだ円形の電子透過性の高い空胞で、その周辺は膜で仕切られており、神経微小管や神経微細線維、小ミトコンドリアなど、特徴的な細胞下構造を持っているものを軸索とした (Lane, 1974)。

(本論文で用いた略号の説明を43ページに示す。)

### 第3章 結果

#### 第1節 成虫の翅筋とそれを支配する運動神経

##### a. 中胸背縦走筋の解剖学と成虫行動における役割

図3はカイコ成虫の中胸背側部の形態とその末梢神経支配を示す。カイコは中胸背側の片半に8本の筋肉束を持ち、それは付着点により3つのグループに分けられた。最も内側を5本の太い筋肉(DLM1a-e)が縦走し、その上に短く薄い筋肉(DLM3)が位置した。これらの外側には、2本の筋肉(DLM2a, b)が背腹筋(DVM)の後方を斜めに走っていた。

これらの筋肉の動物行動における役割をクチクラの形態と筋肉の付着点によって推測すると、全てが翅運動だけに係り、DLM1a-eとDLM3は翅の打下げに、DLM2a, bは翅の打上げに働くと考えられる。

##### b. 中胸背側構造の末梢神経支配

胸部を支配する末梢神経はPGとPTGとその間の縦連合から出る。DLMはPTGのすぐ前方の縦連合から出る一本の神経根によって支配されていた。この神経根は側方に伸びて3本の神経幹に分かれた。一本の太い神経幹(IIN1b)は前側方に伸びて肩板と前翅を支配し、一本の細い神経幹は前方に伸びてPGから出るmedian nerveの一分枝、transverse nerveと融合し、最後の神経幹(IIN1c)は後方に伸びて4本の分枝に分かれた。この内の第1の分枝は背側へ伸びてDLM1a-eとDVMの間を走りつつ3~4本の短分枝に分かれ、その内の1本は中胸のscutumとscutellamを支配し、他の1本は後方へ行き、DLM2a, bを回ってlateropostnotumのクチクラ上にある伸展受容器を支配し(この分枝はKondoh and Obara, 1982には記載されていない)、残りの分枝は特定の構造を支配せず、DLM1a-eとDVMの間に浮かんでいた。IIN1cの第2の分枝は後方へ走ってDLM2a, bを支配し、第3の分枝はDLM1a-eの内側を背側方向に走り、2本の細分枝に分かれてDLM1eとDLM3を支配した。第4の分枝は背側に伸びてDLM1a-d中の縦方向の割れ目の中に入り、より細い数本の分枝に分かれてこの筋肉を支配した。DLMの形態とその神経支配は雌雄で同じであった。

##### c. DLM運動神経の分類

中胸のDLMを支配する運動神経はIIN1cの切断端からのコバルトの逆行性染色法により明瞭に染色された(図4)。図5と6はPGとMGに染色された運動神経細胞体のスケッチである。32個体中31個体でPGに7個、MGに2個の神

神経細胞体が染まったが、1個体ではP Gに6個、M Gに2個が染まった。神経はおおよそその位置と細胞体の大きさで以下に述べる5つのグループに分類された。

P Gに染まる神経細胞は全て神経節の腹側で、それが支配する筋肉と同側に位置したが、細胞体の大きさにより3つのグループに分類された(図5、7a)。細胞の大きさの違いは個体差ではなく、同じ個体内での神経細胞間の違いであり、個々の動物でP Gの神経細胞に大きさの順に番号を付けると、第1から第4までの細胞の大部分が大細胞のピークに、第5と第6は中細胞のピークに、第7は小細胞のピークに属した。従って、P Gにある神経は3つのグループ、即ち第1から第4の細胞からなる大細胞グループ(P L)と第5と第6の細胞からなる中細胞グループ(P M)、第7の細胞からなる小細胞グループ(P S)(表2)に分類できた。その大きさの平均と標準偏差はP Lが  $1204 \pm 225 \mu\text{m}^2$ 、P Mが  $598 \pm 124 \mu\text{m}^2$ 、P Sが  $301 \pm 63 \mu\text{m}^2$  で、P Mの平均はP Lの平均の半分、P Sの平均はP Mの平均のやはり半分で、平均値は十分に隔たっていた。各グループの変動は小さく、その標準偏差は平均値の20%程度であった。

M Gにある神経細胞は2つのグループに分類され(図6)、1つ(M C)はそれが支配する筋肉の反対側前方に位置し、他(U M)はM Gの後方中央部に位置した。その細胞体の平均の大きさはM Cが  $959 \pm 133 \mu\text{m}^2$ 、U Mが  $848 \pm 140 \mu\text{m}^2$  で(図7と表2)、どちらのグループでも標準偏差は小さく平均の20%以下であった。

#### d. 運動神経各グループの筋肉支配

上の神経細胞の分類が筋肉支配と一致するかどうかを知るために、より末梢の神経分枝からコバルトの逆行性染色を行い、詳しい筋肉支配を解析した。図3に逆行性染色の行われた分枝を示し、結果は表2にまとめた。各分枝からそれぞれ7個以上の標本が染色された。

Dorsal nerve から出る最初の小分枝から染色するとどの神経節にも神経細胞体は染色されず、P T Gのニューロバイル中の一定領域だけが染色された。これは、この分枝が背板のクチクルと伸展受容器だけを支配する感覚性分枝であることと一致する。

第2の分枝から染色すると、3個の細胞が染色された1個体を除いて、ほとんどの個体で2個の神経細胞がP Gの腹側同側に染色され、細胞体の大きさは  $400\text{-}900 \mu\text{m}^2$  であった。この細胞体の大きさと位置はP M細胞のそれと一致する。

第3の分枝はより末梢側で2分岐して、それぞれD L M 1 eとD L M 3を支配する。D L M 1 eへの分枝から染色すると、M G前方反対側に1個の神経細胞が染ま

り、細胞体の大きさは  $600-1050\ \mu\text{m}^2$  間を変動した。この大きさと位置はMC細胞と一致する。DLM3への小分枝からコバルトを取り込ませて染色すると、小さい神経細胞 ( $150-500\ \mu\text{m}^2$  の大きさ) がPGの腹側中央よりの同側に染色され、この細胞体の大きさと位置はPS神経のそれと一致した。

IIN1cの第4の分枝から染色すると、PGに4個とMGに1個の神経細胞が染色され、PGの細胞は  $950-1800\ \mu\text{m}^2$  の大きさとPGの腹側後方に位置し、MGの細胞は後方中央の背側または腹側に位置し、その大きさは  $850-1650\ \mu\text{m}^2$  であった。この細胞体の大きさと位置は前者がPL細胞、後者がUM細胞のそれに一致した。

以上により、PLとUM、MC、PM、PSの神経細胞はDLM1a-d、DLM1e、DLM2、DLM3をそれぞれ支配することが明らかになった。従って、先に述べたDLM運動神経の分類は筋肉支配の点からも正当であると言える。

#### e. 細胞体の位置変動の量的解析

細胞体の位置にはかなりの個体差が見られたので、その変動の特徴をより詳細に検討した。細胞体位置はその重心の座標 ( $x, y_1, y_2, z$ ) で表した。

各グループの細胞体位置は図8と9に表した。座標の平均値は表3に示した。PL細胞はPGの後方同側の腹側にある点 ( $95, 62, 67, -95$ ) の周りに分布した。分布域はY1軸方向よりX軸方向に広く、多くの細胞が腹側の表面近くに分布した。PM神経は互いにはなれた2つの部域に分布し、より広い部域はPGの後方同側でPLの前側方の点 ( $134, 117, 120, -98$ ) の周りに、より狭い部域はPGの前方中央部の点 ( $13, 249, 239, -166$ ) の周りにあった。大部分の個体 (29個体中26) ではPM神経の2個の細胞はどちらも前者の部域にあったが、いくつかの個体 (3個体) では各部域に1個ずつ存在した。PS神経はPGの後方同側部の点 ( $51, 72, 69, -87$ ) の周辺に分布した。

MC神経はMGの前方反対側の2部域のどちらか一方に分布した。大部分の個体 (31個体中27) ではPGとMGの間を結ぶ縦連合から伸びる軸索経路より腹側の点 ( $-107, 295, 299, -21$ ) の周辺に分布し、少数 (4) 個体では経路の背側の点 ( $-131, 247, 250, 70$ ) の近くに存在した。この2部域はY座標についても異なり、前者が後者より少し前方にあった。UM神経はMGの後方中央部の2部域のどちらか一方に存在し、20個体中12ではMGとPTGの後胸部を結ぶ縦連合より腹側の点 ( $6, 62, 60, -129$ ) の周辺に、他 (8個体) は背側の点 ( $-17, 15, 18, 136$ ) の周辺に存在した。この細胞

もやはり腹側の部域は背側部域より前方に位置した。

細胞体の位置変動はいつも神経の相対的位置の変化を伴っていた。図5はP Gにある神経のいくつかの例を示す。cやeの例ではP Lの4個の細胞は側方向に広く分布したが、aやbでは小部域に集中していた。P Mの2細胞の相対的位置の変動はより顕著で、2細胞の距離はほとんどの個体で約 23  $\mu\text{m}$ （平均）であったが、いくつかの個体では 120  $\mu\text{m}$  以上であった。

神経グループ間の相対的な位置に関しては、P MはいつもP Lの前側方か前方にあり、P Lの部域と重なることは決してなかった（図5、8）が、P S部域のほとんどはP Lの部域と重なっていた。P S細胞は多くの個体で4個のP L細胞のより中央側に存在したが、数個体ではP L細胞間に分布した。

従って、D L M運動神経はグループ内では個々に区別することはできないが、細胞グループとしては、特異的な細胞体位置と大きさを持つので同定することができる。

## 第2節 幼虫の中胸背側構造とそれを支配する運動神経

### a. 中胸背筋の解剖学と幼虫行動における役割

幼虫の中胸片半の背側には23本の筋肉束が存在した（図10）。筋肉束は、付着点と気管単位で定義される成虫の場合とは違い、ここでは付着点の類似性だけで定義した。命名は著者のモンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* における研究（Tsuji-mura, 1983a）に基づいて行った。幼虫の筋肉束は1本から数本の筋線維から成っていた。8本の長い筋肉（dilla,1b,2,3, dio,lio, lia3a,b）が内側に走り、外側には15本の筋肉（deal,2, dem1-5, depla,1b,2,3,4a,4b,5a,5b）が走る。そのほとんどが縦走筋（lio, dilla,1b, deal,2, dem1,4,5, depla,b）か斜走筋（lia3a,b, dio, dil2,3, dem3, dep2,3,5a,5b）で、僅か3本（dem2, dep4a,b）の短い筋肉が背腹方向に走っていた。

これらの筋肉は摂食、移動、糸はり行動などの幼虫行動に於て様々な姿勢の維持と、胸部の運動に役立っているに違いない。筋肉の付着部位から推測すると、胸部の収縮は両側の dilla,b, deal,2, dem1,4,5, depla,b, dep2, dep5a,b と腹縦走筋の収縮によって起こると考えられる。背方向への屈曲は両側の dil1b, dil3, deal,2, dem1,2,3,4,5, depla,b, dep2, dep5a,b の収縮によって、側方向への屈曲は同側の dilla, lio, dio, lia3a,b の収縮によって、また、時計方向への捻れは右側の lia3a,b, dil2, dep3 と左側の dio, lio の収縮によって起こると考えられる。

## b. 中胸背側構造の末梢神経支配

中胸片半のDLMの全ては中胸の dorsal nerve から出る1本の分枝によって支配されていた(図10)。その dorsal nerve はMSGの前方部から出て体壁に沿って側方に伸び、いくつかの分枝を出していた。第1の分枝は2本の細分枝に分かれ、一方は腹縦走筋を支配し、他方は前方に行ってPGから出ている transverse nerve に融合していた。第2の分枝は前胸と中胸の節間膜を支配していた。第3の分枝は前方に走り、transverse nerve と融合し、気門の筋肉と側方にある一部の背腹筋に分布していた。第4の分枝は側方部のクチクラと翅芽に分布し、最後の分枝(図10A-1、矢印、ここでは背側分枝 db とよぶ)はDLMを含む全ての背側構造を支配していた。

背側分枝は分岐し、外側の背側感覚分枝(dsb)と内側の運動分枝(dmb)の2本に分かれる。背側感覚分枝は中胸背側部のクチクラ(DC)と伸展受容器と考えられる2本の細い繊維質構造(SR)を支配した。背側運動分枝は側方体壁を背側に走りながら、lio, lia3a,b を支配する3本の小分枝と、後方背側に伸びて後方斜走筋 dep2,3 を支配する一本の小分枝を出した。その後、背側運動分枝は、幼虫のDLM中で最大の dil1b を含む背側内筋(dio, dila, lb, 2, 3)を支配する分枝を出した。さらに、背側運動分枝は dil1b の下(外)側を背方に走りながら縦走する背側外後方筋(depla, dep1b)を支配する短分枝を出し、最後に、前方の背側外筋(dea1, 2, dem1, 3, 4, 5)を支配する前方小分枝と後方の背側外筋(dep4a, 4b, 5a, 5b, dem2)を支配する後方小分枝とに分かれた。

## c. DLMを支配する運動神経

電子顕微鏡の観察により背側運動分枝には14本の軸索が含まれていた( $n=5$ )(図11B)。すなわち、多くとも14個の運動神経がこの分枝に軸索を送っている。大部分の軸索は1-2.3  $\mu\text{m}$  の直径を持っていたが、1本だけは約0.5  $\mu\text{m}$  で細かった。軸索は互いに離れており、多量の微小管を含むグリア細胞の細く伸びた数層の細胞質で個々に包まれていた。

一方、背側感覚分枝は直径が0.3  $\mu\text{m}$  から1.2  $\mu\text{m}$  の軸索、約300本からなり(図11A)、運動分枝の軸索と異なり、大部分の軸索は互いに直接に接して、グリアの細胞質に包まれることはなかった。これは運動神経軸索と感覚神経軸索は微細構造上区別できることを示唆している。もし、運動神経軸索だけが比較的厚くグリア細胞層に覆われているのなら、背側運動分枝の14本の軸索は全て運動神経のものであると考えられる。

背側感覚分枝からコバルトの逆行性染色をした場合、MSGやPGを含むどの神経節においても神経細胞体は全く染まらず、MSGと、MTG、PG、SG、AG 1の腹側ニューロバイル中に感覚線維の終末と思われる薄い染色が見られるだけであった(図12、星印)。

背側運動分枝からコバルトの逆行性染色を行うと、大部分の標本でPGとMSGに各々9個と4個の神経細胞が染まった(図12、13)。PGでは8個の神経細胞が腹側の後方同側に大部分の標本で染まった。全ての標本でその内4個は大きく(直径  $26 \pm 3 \mu\text{m}$ )、PLと命名した。他の4個(PM)は中程度の大きさ(直径  $15 \pm 2 \mu\text{m}$ )でPL細胞の前側方に位置した。PGの背側には1個(PD、直径  $24 \pm 3 \mu\text{m}$ )が正中線近くに全ての標本で染まった。MSGにおいては2個の神経(MC、大きい方は直径  $25 \pm 2 \mu\text{m}$ 、小さいほうは  $19 \pm 2 \mu\text{m}$ )が前方反対側に、1個(MD、直径  $19 \pm 1 \mu\text{m}$ )が前方中央部の背側に、他の1個(UM、直径  $34 \pm 4 \mu\text{m}$ )が後方中央部域の背側または腹側に染まった。

少数の標本ではさらにいくつかの神経細胞がPGとMSGに染まった(図13)。PGでは、30標本中3標本で小神経細胞(PS、直径  $14 \mu\text{m}$ )がPL細胞間やそれより中央の正中線近くに、また、やはり3標本でPGの背側前方の反対側に1細胞(PDC)が非常に薄く染色された。MSGでは、もう1個のUM細胞が30標本中2標本で薄く染まり、また、背側の前方反対側には数個の細胞群(MDC)が希に染まった。

コバルトの逆行性染色法は、高濃度のコバルトイオンが使用され、取り込み時間が永くなると余分の神経が染まることがある(Altman and Tyrer, 1980; Hackney and Altman, 1982; Strausfeld and Obermayer, 1976)。特に、同じ神経根から出る他の分枝に軸索を送る細胞が染まることがある。上述の余分に染まる神経がこの種の人工産物かどうかを調べるために、背側の感覚及び運動分枝近くにある他の神経分枝からコバルトの逆行性染色を行った。「db」や「a」部位(図10B)から染色すると余分の神経は全く染まらなかった( $N=5$ )。「tb」部位から染色すると数個のMDCと1個のUMがMSGに、1個のPDCがPGに染まった。「b」部位から染色すると、2個のMC、数個のMDC、1個のMD、2個のUMがMSGに、4個のPL、4個のPM、1個のPD、1個のPDCがPGに染まった( $N=5$ )。これらの事実は、1個のPDC、数個のMDC、2個のUM中の1個が、「tb」分枝へ軸索を送っていることを示している。また、これらの神経が背側運動分枝から染色する時に希に染まるのは、過剰染色による人工産物であることを示している。

以上のような事実から、我々は、4個のPL、4個のPM、1個のPD、2個のMC、1個のMD、1個のUM細胞が背側運動分枝へ軸索を送っていると結論づけることができた。これら神経の合計数13は背側運動分枝を走る直径1  $\mu\text{m}$  以上の軸索数と一致する。勿論、他の可能性は完全には無視できないが、その染色強度と頻度が他の分枝から染色した時に増加しないことから、たぶん、PS細胞は直径約0.5  $\mu\text{m}$  の軸索を持つもう1個の運動神経だろう。

運動神経の両側における対性を調べるためにDLM運動神経を左右の背側運動分枝から同時に染色した(N=10)。その結果、4個のPL、4個のPM、1個のPS、1個のPD、2個のMC、1個のMD細胞は対で存在し、UMは不對であることが分った。

#### e. DLM運動神経の細胞体位置の変動

DLM運動神経の各々のグループの細胞数は殆ど変動しないが、その細胞体の位置には大きなばらつきが存在した。図14にはPGの神経の極端な例のいくつかが示されている。4個のPL細胞は全て腹側の後方同側部域に存在するが、その相対的位置は変動した。4個のPM細胞はいつもPL細胞の前側方に位置し、決してPL細胞とは入り混じらないが、その正確な位置は変動し、希に、その中の1個は他のものより遙か前方にあることがあった(D1、2)。PS細胞はPGの正中線近くでばらついたが、しばしばPL細胞と入り混じることがあった(A)。PD細胞は背側の中央部域に存在したが、その位置は前後方向に変動し、それが後方に位置するときは縦連合のレベルまで内部に陥入することもあることがあった(C、D)。

MSGでは、2個のMC細胞はしばしば近接して存在したが、2、3の標本ではその中の1個が背方へ移動し縦連合のレベルに存在した(図14F)。大部分の標本ではMD細胞は前方背側部位(F)に存在したが、2、3の標本ではより後方の神経節の背側中央部にあった(E)。UM細胞は後方中央域に存在したが、背腹方向に変動し、縦連合より腹側にあるもの(E)や縦連合中にあるもの(F)、神経節の背側表層にあるもの(図13B2)があった。

細胞体位置のこうした変動の特徴と範囲は成虫のDLM運動神経のそれ(Tsujimura, 1987a; 前節)と非常によく似ていた。幼虫のDLM運動神経は細胞体の位置と大きさで個々に同定することは出来ないが、位置のばらつきの特徴を考慮するならば細胞グループとしては同定できることが分かった。



### 第3節 成虫翅運動神経の起源

#### a. 腹髄と末梢神経系の解剖学的変化

変態中に胸部と前方腹部体節の腹髄は縦連合の短縮と神経節の融合によって劇的に変化した(図1)。PGとMSG、MSGとMTG、MTGとAG1、AG1と第2腹部神経節(AG2)間の縦連合は変態の初期段階で短縮し、神経節は互いに近づいた。そして、MSG、MTG、AG1、AG2は互いに融合し、1つの神経節塊、すなわちPTGを4日蛹までにつくった。また、PGはPTGの直前に位置するようになった。

末梢神経系も変化した(図1)。中胸背側構造を支配する中胸 dorsal nerve においては神経分枝の分岐位置が変態中に基部方向に移動した。例えば、腹縦走筋を支配する第1神経分枝はMSGに接近し、遂には蛹8日までに神経節から直接出るようになった。MSGから、transverse nerve と融合し気門筋を支配する第3分枝の分岐点まで、また、翅芽を支配する第4分枝の分岐点までの距離は、幼虫においては各々 1.94 mm と 2.58 mm (N=5) であるが、この距離は変態中に減少し、成虫の蛾においては各々 0.35 mm と 0.38 mm となった。

しかし、末梢神経系の全体的パターンは、主たる神経路において新しい分枝が出現せず、また幼虫の分枝も退化しないので、殆ど変化しなかった。従って、我々は幼虫において中胸のDLMを支配した背側神経分枝(前節)を変態を通じて追跡し同定することが出来た(図1、矢印)。この分枝は、成虫において中胸DLM、中胸背板(Scutum and Scutellum)、伸展受容器を支配するIIN1c神経分枝と同一であった。以下に述べる変態の様々な段階の蛹におけるコバルトの逆行性染色はこの分枝から行った。

#### b. DLM運動神経の数の変化

背側運動神経分枝からコバルトの逆行性染色を行うと、蛹の神経細胞(蛹にDLMは存在しないが、幼虫と成虫においてDLMを支配する神経分枝と相同な分枝から染色されるのでここでは仮にDLM運動神経と呼んでおこう)は幼虫のものよりより明瞭に染まった(図15)。0日蛹の大部分の標本において、PGに10個の神経細胞が、MSGに4個の神経細胞が染まった(図16)。すなわち、MSGでは幼虫時と同数が染まり、PGでは多くの標本において幼虫時より1個だけ多くの細胞が染まった。しかし、これはPGにおけるDLM運動神経細胞数の増加を意味するものではない。なぜなら、前節で述べたように幼虫においてはPGに存在するPS細胞の染色が困難で多くの標本でPGには9個しか染まらないが、後の節で詳

しく述べるようにこの細胞は蛹の時期には容易に染まり、結果として0日蛹ではP Gに10個の細胞が存在することになるからである。従って、染色される細胞数の増加は全く見かけ上のもので、幼虫から蛹0日の間に細胞数の変化はないと考えられる。

蛹脱皮後、D L M運動神経数は両方の神経節で減少した（図16）。2個の神経細胞がP Gにおいて、1個がM S Gにおいて蛹1日までに消失した。また、蛹4日までに更に両方の神経節で各々1個が消失した。その後は数に変化はなく、P GとM S Gは結果的に各々7個と2個のD L M運動神経を持つことになり、これは成虫の細胞数に一致した。

変態において最終的に到達するD L M運動神経数が合計9個であることを確認するために、我々は潜成虫においてD L Mだけ、しかもすべてのD L Mを支配する神経分枝、背側運動神経分枝を電子顕微鏡で観察した（図17）。この分枝中の軸索数は9本（N=5）で、コバルトの逆行性染色で染まる細胞数と一致した。軸索の直径（長軸方向と短軸方向の面積平均）は、4本の軸索で3.7-4.1  $\mu\text{m}$ 、1本で2.0  $\mu\text{m}$ 、1本で1.4  $\mu\text{m}$ であった（図17）。

#### c. D L M運動神経各グループの変化

幼虫の神経節で同定できるD L M運動神経の各グループは変態中の蛹の神経節においても同定できた（図15、18、19）。以下の段落では運動神経の各グループにおける変化を述べる（表4）。

P L細胞は変態のどの段階においても明確に同定でき、成虫のP L細胞になった（図15A、C、G、図18）。それはP Gの腹側後方同側に染まり、大きな細胞体を持ち、細胞数は4個で、この特徴は幼虫のそれと同じである。

P M細胞はP Lの前側方に存在し、蛹期においても決してそれらと入り混じることとはなかった（図15A、C、G、図18）。これは幼虫時のP M細胞と同じである。しかし細胞数は変態中に減少し、4個の内2個の細胞が蛹脱皮から蛹1日の間に消失した（表4）。残った2個は変態を生き残り、成虫の2個のP M細胞となった。

P S細胞は幼虫においてはただ3個体についてのみ染色されたが、蛹脱皮以後は大部分の標本で染色されるようになり、変態を通じて維持され、成虫のP S細胞になった（図15B、C、G、図18、表4）。幼虫期と蛹期のP S細胞の同一性は両時期における細胞体の大きさと位置の類似性に基いている。この細胞はP L細胞間またはそれより中央よりに存在し、しばしばP L細胞の背側部、すなわちP L

細胞の主神経突起がニューロパイルへ向かって細胞体から出る位置の近くに存在した（図15B、図18）。これは幼虫のPS細胞と同様の特徴である。細胞体の大きさは幼虫と蛹0日で同じ範囲に分布し、両時期のPL細胞の範囲からは十分に離れており（図20a）、幼虫のPS細胞と蛹0日のPS細胞の同一性は明瞭であった。

PD細胞は蛹初期にはPGの背側中央部に染色されるが（図15B、F、図18）、蛹3日と4日の間に消失した（表4）。従って、成虫のPGはPD細胞を持たない。

MC細胞は幼虫期と同様に蛹においてもMSGの前方反対側に染色された（図15E、H、図19）が、変態中にその数は減少し、蛹3日までに2個の内1つが消失した（表4）。その後、残った細胞は生き残り成虫のMC細胞になった。このMCグループは幼虫においてはただ細胞体の大きさだけで区別できる2種類の細胞、大細胞（MCL）と小細胞（MCS）よりなる（前節）。このどちらが生き残り、どちらが消失するかを調べるために、細胞体の大きさのヒストグラムを変態の様々な段階で作った（図20b）。ヒストグラムは幼虫期と蛹初期においては二峰性を示し、ピークは各々MCLとMCS細胞に一致した。ただ1個のMC細胞しか存在しない蛹3日以後においては、ヒストグラムは蛹2日のMCLのピークと一致する一峰性を示した。これらの事実は、蛹3日以後のMC細胞はより前段階のMCL細胞から由来すること、また、MCS細胞は変態中に消失することを強く示唆している。この考えは、もう1つの事実によっても支持される。すなわち、1個のMC細胞しか持たない蛹1日と2日の標本におけるMC細胞の大きさは、同じ発生段階の2個のMC細胞を持つ標本のMCL細胞の範囲内にあった。

UM細胞はMSGの腹側または背側の後方中央に存在し、変態を通じて大部分の標本で1個だけ染色された（図15D、E、H、図19、表4）。これはUM神経細胞が変態の間維持されて成虫のUMとなることを示している。蛹のいくつかの段階で幼虫期と同様に希にもう1個の細胞が淡く染色されることがあるが、これは前節で述べたとおりコバルトの逆行性染色法の人工産物であると思われる。しかし、蛹の初期にはより大きい変動が見られた。すなわち、0日蛹で5標本において全く染色されず、また、1日蛹と2日蛹では2個の細胞が同等の濃さで染色される標本が少数存在したが、この原因は不明である（図19、表4）。

MD細胞は幼虫と0日蛹においてMSGの背側前方の正中線近くに染色され、蛹脱皮後消失を開始し、蛹2日までに完全に消失した（表4）。結果的に成虫はこの細胞を持たない。

これらの細胞の他に変態中の様々な段階においてP Gの背側反対側に1個の神経細胞（P D C）が希に染まった（図18、表4）。また、幼虫と初期蛹ではM S Gの背側前方反対側に数個の細胞（M D C）が染まるがあった。これらの細胞は、やはり前節で述べたとおり、コバルトの逆行性染色法の人工産物であると考えられる。

神経の消失時刻は各神経グループに特異的だった（表4）。P M細胞は蛹0日から1日の間に消失し、M D細胞は蛹0日から2日の間に、M C細胞は蛹2日から3日の間に、P D細胞は蛹3日と4日の間に消失した。

## 第4章 考察

### 第1節 DLM運動神経の個体差と同定方法について

無脊椎動物の中樞神経系では個々の神経が特異的な形態と生理を持っており、神経生物学に於てこの特徴は神経細胞の同定に利用されている。しかし、最近、同定された神経に個体差が存在することが様々な点で明らかにされてきた。すなわち、細胞数 (Goodman 1974, 1977, Siegler 1982, Loer et al. 1983)、樹状突起の形態 (Altman and Tyrer, 1974, 1977; Tyrer and Altman, 1974; Burrows, 1975; Truman and Reiss, 1976; Goodman, 1978; Pearson and Goodman, 1979; Rind, 1983; Steeves and Pearson, 1983; Satterlie, 1985)、他の神経とのシナプス結合 (Pearson and Goodman, 1979) の個体差が報告されている。これらの事実は無脊椎動物神経系の遺伝発生の研究の手がかりを与えるが、他方においては、神経細胞同定の信頼性に疑問を投げかける。そこで同定された神経の個体差を分析し、同一の神経にどの程度の個体差が存在するか、また、異なった標本で同一に見える一群の神経が実際に同じ神経を含んでいるかどうかを確かめることが必要である。

本研究では同定の信頼性が重要な意味を持つので運動神経の個体差に特に注意を払った。一般に神経細胞の同定に用いられ、本研究でも用いられている細胞の形態学的特徴、すなわち、細胞体の大きさと位置について個体間のばらつきを成虫のDLM運動神経について定量的に調べた結果、DLM運動神経の細胞体の大きさには一般的な個体差しかないが、位置には大きな個体差が認められた。各神経グループは特異的な細胞体領域を持っていたが、中には離れた2ヶ所に領域を持つものがあることが分かった。細胞体位置に一定の変動があることは他の昆虫でも報告されている (Cohen and Jacklet, 1967; Crossman et al., 1971; Altman and Tyrer, 1974; Taylor and Truman, 1974) が、運動神経の細胞体位置が2つあるという事例は初めてである。しかし、それにも拘らず、DLM運動神経は細胞体の大きさと位置により5つのグループに、即ち、PGの後側方の4つの大細胞 (PLグループ)、PGの側方または前方中央の2つの中細胞 (PMグループ)、PGの後方中央近くの1つの小細胞 (PSグループ)、MGの前方反対側の1細胞 (MCグループ)、MGの後方中央のにある1細胞 (UMグループ) に再現性よく分類することができた。しかも、この分類は筋肉支配と一致し、PLとUMはDLM1a-dを、PMはDLM2a, bを、PSはDLM3を、MCはDLM1eを支配した。成虫の場合のような定量的な検討は行わなかったが、幼虫においてもこういったDLM運動神経の特徴は同様であった。この事実は、運動神経は少なくとも少数の細胞を扱う場合には細胞体の大きさと位置によって同定することができるという、昆虫の神経

生物学において従来から一般に受け入れられてきた方法がこの系でも正当であることを示している。しかし、本研究で明らかなように細胞体位置には大きな個体差が存在することがあるので、この方法による同定は前もって個体差の傾向と範囲が調べられている時のみ有効であるといえる。また、細胞体数の変動がいくつかの系で報告されている (Goodman, 1974, 1977; Siegler, 1982; Loer et al. 1983) が、カイコの DLM 運動神経ではかなり一定なので発生学的研究は有利である。

細胞体位置の大きな違いが樹状突起の形態やシナプス結合の個体差を反映しているかどうかは重要な問題である。雄蛾の UM 神経において、Kondoh and Obara (1982) は、細胞体が神経節の背側にあると腹側にあると、その神経は同様の主突起を持ち、その主突起は前方に延びて背側のニューロバイルへはいり、そこで2分岐して左右の軸索として神経節の外へ出ていくと報告している。我々の予備的観察においても2つの離れた領域に細胞体を持つことのある PM、MC、UM 神経は、どちらの領域に細胞体を持つ場合でも少なくとも主突起のニューロバイル中の経路は同じで、同様の所で樹状突起を形成していた。この事実は樹状突起は細胞体の変動してもかなり一定であることを、すなわち、細胞体位置は違っても機能的には同じ神経であることを示唆している。同様の現象が他の動物でも知られている。バッタの単眼の介在神経では (Goodman, 1978)、ML 1-3 神経の細胞体は脳の2部位の内どちらか一方に存在する、即ち、脳間部の背側か、時々だが、前大脳の小細胞塊中の単眼側路の近くに存在する。モノアラガイの一種では (Benjamin, 1976) 2個の巨大神経細胞の位置がいくつかの神経節間を変動する。この場合は生理学的に解析されており、細胞体位置の変動は神経相互のシナプス結合や他の神経からの同定しうる入力、更に、この神経の軸索終末の投影域に於けるどんな変動とも相関を持たないという。従って、細胞体位置の変動は無脊椎動物神経系に共通の特徴かも知れない。

神経細胞体位置のこのような変動は神経発生の仕組みを反映したものかも知れない。昆虫の成虫表皮系の構造はいくつかの不連続な区画 (コンパートメントと呼ばれている) からできている (Garcia-Bellido et al., 1973, 1976; Crick and Lawrence, 1975; Lawrence and Morata, 1976)。各神経グループの細胞が特異的な存在領域を持つという事実は神経節もまたいくつかの区画からできていることを示唆している。PGの腹方同側に存在する PL と PS 細胞は互いに近くに存在し、細胞体は幾らか入り混じることがあったが、これとは対照的に PM と PL 細胞は細胞体位置はばらつくが決して入り混じらなかった。これはこの2つのグループの細胞領域間の距離が大きいために起こっているのではない。PMの領域はPLに十分に近いが、

PLの前側方の斜めの領域に限定されているからである。こういった事実はPLとPM細胞の領域間に区画の境界があることを示唆している。この考えによれば、PSとPLは同一の区画に存在し、PMは他の区画に存在することになる。しかし、現在のところ昆虫の神経節の区画の研究は殆どない。Katsuki et al. (1980) はカイコで遺伝的モザイクの神経節を作ったが、神経節に区画の境界があるとは報告していない。しかし、黄色と岸（東京農工大学）は同じ種で食道下神経節と脳の遺伝的モザイクを作り、これらの構造はそれぞれ少なくとも3対の区画からなることを発見した（私信）。最近の昆虫中枢神経系の研究はバッタの神経節には区画の境界があることを示唆している。サバクバッタ *Schistocerca americana* では、神経節は特定数の原細胞（ニューロブラストと中央原細胞）から発生し、各原細胞は一定数の子孫細胞をつくる（Bate, 1976; Goodman and Spitzer, 1979; Goodman et al., 1980; Bate and Grunewald, 1981）。こうして出来た細胞体は神経節全体が成長する時移動するが、中には同一のニューロブラストの子孫が神経節の特定の領域に集まって同一のグリアに囲まれて存在する場合がある（Goodman et al., 1980）。これらの事実は、表皮系の構造と同様に成虫の神経節も同じニューロブラストの子孫細胞が互いに隣接して存在し、区画化を示すかも知れないことを示唆している。将来、こういった研究が進展し細胞体位置変動の規則性や原因が明らかにされれば、神経細胞同定の信頼性を一層高いものにすることが出来るだろう。

## 第2節 幼虫と成虫の中胸運動系の特徴と相同性について

カイコにおいては、幼虫の中胸背側構造とそれを支配する末梢神経の解剖学は成虫のそれ（Kondoh and Obara, 1982 と Tsujimura, 1987a に記載されている）とは見たところ非常に異なっていた。成虫に比べて、幼虫の筋肉系は多数（23本）の細い筋肉束からなり、個々の筋肉束はより少数の筋線維を含む。その長さ、方向、付着部位はより多様である。従って、末梢神経の分枝パターンはより複雑になる。他方、成虫の筋肉系は少数の（8本）の筋肉束からなるが、筋肉束は多数の筋線維を含み、太い。その末梢神経の分枝パターンは当然より単純である。これら幼虫と成虫の違いはその行動とクチクラの性質に適応したものと考えられる。幼虫は、柔らかく弾力的なクチクラを持つので、胸部を様々な方向に曲げたり捻ることにより、多様な行動において微妙にかつ滑らかに動き、姿勢を維持することが出来る。これとは反対に、成虫は硬い外骨格と内骨格（クチクラの陥入で体内への突起や折れ込みにより出来る）を持ち、これらはほとんどの場合一方向へしか動かすことが出来ない。成虫のDLMは専ら翅の上下運動にだけ働く（Kondoh and Obara, 1982）が、

その動きは速くて力強い。従って、当然の事ではあるが、運動系、すなわち筋肉とそれを支配する末梢神経、クチクラの形態学的特徴はその行動に適応したものといえる。

しかし、注意深く比較すると、幼虫と成虫の筋肉系と末梢神経系には重要な違いを含みつつも共通の基本型が存在することが分かる。中胸の背側構造と、それを支配する神経分枝（幼虫の「d b」分枝と成虫の I I N I c 分枝）から出る細分枝には、神経分岐の順序、細分枝の走る方向、それが支配する筋肉の相対的位置、筋肉と神経走行の相対的位置関係の点で比較すると、幼虫と成虫間で相同性が認められる（図 2 1、表 5）。図 2 1 の「a」は、「d b」分枝または I I N I c から出る最初の相同な分枝で、最も外側部を背側に走り、背側表皮と伸展受容器を成虫と幼虫の双方で支配する（表 5）。「b」分枝は第 2 の相同な分枝で、後方背側部へ走り、幼虫と成虫で相同な後方斜走筋（幼虫では dep2,3、成虫では DLM2a,b）を支配する。「c」分枝は第 3 の相同な分枝で、背側方向に走り、長い縦走筋（dilla,b, dil2,3, dio, DLM1a,b,c,d）を支配する。ここで、dil2,3 筋と DLM1a,b,c,d 筋は相同である。「d」は長い縦走筋（dil2,3, DLM1a,b,c,d）の外側表面を背側に走り、その筋肉のすぐ背側で幼虫と成虫間で相同な体節内縦走筋（幼虫では dep1a,b、成虫では DLM1e）を支配する。「e」は最後の相同な分枝で、最も背側まで走り、短い背側後方筋（幼虫では dep4a,b, dep5a,b, dem2、成虫では DLM3）を支配する。この場合、dep5a,b 筋と DLM3 筋は相同である。幼虫においてはこの外に多くの筋肉が存在した。例えば、lia3a,b や lio は、体節の側部を斜走し、背側分枝から出る側方短分枝（lsb）により支配されるが、成虫には相同筋を持たない。更に、背側前方及び中央部の短筋肉（dea1,2, dem1,3,4,5）は、背側前方分枝（dab）により支配されるが、これも成虫に相同筋を持たない。

神経節の構築にも共通の基本型が認められた。幼虫（この論文）には成虫（Kondoh and Obara, 1982; Tsujimura, 1987a）に比べてより多くの運動神経が存在する。しかし、神経を細胞体の位置、大きさ、位置変動の特徴などの点で比較すると大きな相同性が両者の間に存在することが分かる（表 6）。幼虫は P G の同側後方の腹側に 3 種類の神経細胞を持っている。すなわち、4 個の P L、4 個の P M、そして、1 個の P S 細胞である。これらの神経は成虫の 3 種類の神経細胞、4 個の P L、2 個の P M、1 個の P S 細胞にそれぞれ相同である。幼虫と成虫の P L 細胞はどちらも P G の腹側後方同側部に存在し、大きい。幼虫の P S 細胞は正中線近くに存在し、小さい。その位置は P L 細胞間や、それより中央側の部域で変動するが、これは成虫の P S についても同様である。幼虫の P M 細胞は P L 細胞より小さく、その前側



方に位置して、決してPL細胞と混じり合うことはない。しかも、PM細胞の1つは時々他のものから離れて、より前方の中央部に存在することがある。これらの特徴は成虫のPM細胞のものと同じである。幼虫のMCとUM細胞もまた成虫のものと相同である。幼虫の2つのMC細胞は、ともにMSGの前方反対側に位置する。多くは、どちらもMSGの腹側に存在するが、時々、2つの内の1つは、より背側に移動し、縦連合の中より背側に位置することがある。これらは成虫のMC細胞の特徴と同じである。幼虫のUM細胞は不對で、MSGの後方中央部の背腹方向の帯域の様々な部位に見いだされ、これも成虫のUMと同様の性質である。成虫と幼虫間の違いは、幼虫に特異的な神経グループ(PDとMD)が存在することと、相同なPMとMCのグループにおいて構成細胞数が異なることである。この違いが筋肉系の違いとどの様に関係しているかは現在のところ不明である。

結論的には、見かけ上の違いにもかかわらず、胸部のdorsal nerveの分枝や、筋肉、神経節の構築には幼虫と成虫間で意味のある相同性を認めることが出来る。これは昆虫の異なった目間にみられる形態の基本型の反映かも知れない。例えば、鱗翅目幼虫の胸部の筋肉系における基本型(Tsujimura, 1983a)、同腹部の筋肉系における基本型(Tsujimura, 1983b)、様々な目にみられる成虫胸部の筋肉系の基本型(Matsuda, 1970)、腹部体節の末梢神経系における基本型(Schmitt, 1954; Libby, 1958, 1961; Eaton, 1985)、様々な目における神経節の構築の基本型(Weevers, 1985)、神経節中の運動神経配列の基本型(Taylor and Truman, 1974)、そして、飛翔運動神経の数と位置における基本型(Kondoh and Obara, 1982)が既に報告されている。

本研究では、変態に於て劇的な変化を遂げる完全変態昆虫の胸部体節の運動系の諸形態について、幼虫と成虫間でかなりの相同性が存在することを明らかにした。この結果は、成虫と幼虫の運動系は、機能的、形態的に大きく異なるにも拘らず、発生上深く関係している事を示唆している。

### 第3節 運動神経の変態における変化と翅運動神経の起源について

完全変態昆虫のいくつかの系において、幼虫腹髄に存在する同定された運動神経細胞のいくつかが変態を生き残り成虫で再利用されると報告されている。例えば、タバコスズメガの胸部と腹部の神経節における運動神経(Taylor and Truman, 1974; Truman and Reiss, 1976; Casaday and Camhi, 1976; Levine and Truman, 1982, 1985; Giebultowicz and Truman, 1984)や、チャイロコメノゴミムシダマシ *Tenebrio molitor* の胸部神経節における運動神経(Breidbach, 1987a)がそれであ

る。ところが、これまで調べられた限りでは腹部と胸部の神経節に於て変態中に新しい運動神経が発生したとする事例がなく、Levine and Truman (1985) は、彼らが調べた全ての成虫運動神経が形態学的に相同な運動神経を幼虫の同じ神経節内に持つことから、成虫の運動神経は全て幼虫のそれから出来ると論じた。しかし、これらの研究のほとんどは、変態において大きく変化しない腹部の神経節や、機能的に余り変化しない筋肉を支配する運動神経に関するもので、変態において初めて形成される行動を制御する運動神経に関するものは少ない。

本研究で明らかになったカイコのDLM運動神経の変態における変化をまとめると図22のようになる。14個の幼虫のDLM運動神経中、4個のPL、2個のPM、1個のPS、1個のMCL、1個のUM細胞が変態を生き残り成虫のDLM運動神経となる。また、2個のPM、1個のPD、1個のMCS、1個のMD細胞が蛹初期に消失する。この結果は、幼虫と成虫の中胸運動系の比較研究によって得られた(前節)、成虫のDLM運動神経は特定の幼虫DLM運動神経と相同であるとの考えを実証している。Cadaday and Camhi (1976) は、タバコスズメガに於て、胸部のいくつかの飛翔運動神経(本研究の成虫DLM運動神経と相同)が幼虫の運動神経から出来ることを示した。本研究は、カイコでは、いくつかではなく全ての成虫DLM運動神経が幼虫のそれから出来ることを示し、新たな成虫特異的神経の発生の可能性を否定した。

前節に述べたように、DLM運動神経は、幼虫及び成虫に於て、神経細胞体の大きさと位置の類似性に基づいていくつかのグループに分類し同定することが出来る。本研究では、細胞体の大きさ、位置、位置変動の特異性に基づいて、蛹の異なった時期の神経細胞(グループ)を同定した。この種の同定法において、同定の誤りをさけるための1つの方法は、より短い間隔で調べることである。蛹の初期段階に於て、我々は、0.5日間隔で数標本ずつ運動神経を染色したが、本研究の結果と同じ結論を得た(未発表)。従って、神経細胞の同定に同様の方法を用いる限り、上述の結論は覆ることはないと考ええる。もちろん、今回の研究は異なった発生段階の細胞グループが細胞系統に於て同一だということを厳密には証明しておらず、今のところある発生段階で染色された神経細胞が次の段階で染色されたものと異なるという可能性を完全には拭うことが出来ない。このような神経細胞同定の信頼性にまつわる状況は、完全変態昆虫における同定された神経の変態に関する他の著者の研究においても同様であり(Taylor and Truman, 1974; Truman and Reiss, 1976; Casaday and Camhi, 1976; Levine and Truman, 1982, 1985; Giebuftowicz and Truman, 1984; Breidbach, 1987b)、異なった発生段階の神経細胞グループの同一性の完全

な証明が将来の研究に必要である。それは、初期の発生段階に細胞をラベルし、それを発生させて、同一の標本で変態中の運命を追跡するといった実験（たとえば、Breidbach, 1987a のような）を含まねばならない。

完全変態昆虫の変態において成虫の運動神経の起源を調べた研究結果のすべては、胸部神経節にあるか腹部神経節にあるかにかかわらず、また、それが制御する行動が幼虫時の行動に類似しているか全く新しいかにかかわらず、成虫の運動神経は幼虫の運動神経から出来る事を示唆している。これとは反対に、介在神経のいくつかは変態において新しく分化する事が明らかにされている。チャイロコメノゴミムシダマシでは、胸部と最終神経節のいくつかの介在神経は変態初期に新しく発生する（Breidbach, 1987b）。タバコスズメガ（Booker and Truman, 1987a）とキイロシヨウジョウバエ *Drosophila melanogaster* (Truman and Bate, 1988) では、変態中に胸部神経節において神経細胞数が劇的に増加するが、これは、幼虫期に増殖した未分化な小細胞が変態に於て新しく成虫の介在神経に分化するためであるという。この様な事実から、Booker and Truman (1987a) は、成虫の腹髄神経系は、運動神経と幼虫特異的な介在神経の作る基本的枠組みの再編成と、変態中に分化する新しい成虫介在神経の追加によって構築されると推測している。現在のところ成虫神経の起源のこういった多様性の調節機構や生理学的意義は知られていない。

#### 第4節 末梢神経系の変態における変化と成虫パターンの起源について

ハチミツガ *Galleria mellonella* (Randall, 1968) と タバコスズメガ (Taylor and Truman, 1974) の腹部体節に於て、幼虫の末梢神経は変態中維持されて成虫の末梢神経になる。この結果、幼虫と成虫の末梢神経パターンは明らかに類似したものとなる。しかし、胸部においては成虫のパターンは見たところ幼虫のパターンとは非常に異なる (Nuesch, 1957; Eaton, 1974; Tsujimura, 1976)。例えば、胸部の腹髄から出て胸部の諸構造を支配する神経根の数は成虫では幼虫よりも多い。従って、変態中の末梢神経系に大きな解剖学的変化が予想される。ところが一方で、前節に述べたように中胸の背側構造を支配する末梢神経の分岐パターンには詳細に検討すると高い相同性がある。変態中の胸部の末梢神経系にはどのような変化が起こっているのだろうか？

本研究においてカイコ中胸の dorsal nerve の変態における変化を追跡した結果、幼虫と成虫の末梢神経系のパターンの違いは末梢神経系に起こる形態形成運動による事が分かった。すなわち、各神経の分岐点の移動と神経束の局所的な短縮が起こり、これにより見かけ上、末梢神経の分岐パターンと胸部神経根数に変化が起こる。

しかし、主たる神経分枝は維持され、その基本的パターンは変化しない。モンシロチョウにおいても同様の事が報告されている (Tsujimura, 1976)。これは、成虫の運動神経が幼虫の運動神経から出来るという事実と一致する。また、幼虫体内に存在する成虫原基 (これは変態によって、成虫の感覚器官になる) や成虫筋原基は幼虫期に既に末梢神経の分布を受けているとの報告 (Tsujimura, 1976, 1979, 1980) とも一致する。従って、成虫の末梢神経系の分岐パターンは変態期以前、多分胚発生期に形成される基本的分岐パターンの形態形成運動による修飾によって形成されるといえる。こうした末梢神経系の変態の細胞レベルの機構は現在のところ明かではない。背側運動分枝に於て、細く伸びたグリアの細胞質による運動神経軸索の巻き込みが蛹初期に1時的に消失するので (Tsujimura, unpublished)、神経軸索だけでなくグリア細胞もまたこの現象に関与していると考えられる。

あとがき

a. 形態パターンの幼虫と成虫間の相同性について

本研究を含む神経系の変態に関する一連の研究によって、幼虫と成虫間には、筋肉系、末梢神経系の分岐パターン、神経節の構造について高い相同性が存在する事が明らかになった。この相同性は単なる見かけ上の類似性ではなく、発生における起源という観点からも重要な意味を持つ。すなわち、変態によって新しく形成される成虫筋は形態学的に相同な特定の幼虫筋上に存在する筋芽細胞から発生する (Tsujimura, 1979; 1980; 1986)。末梢神経系は変態において分岐点の移動や神経束の局所的伸縮を行うが、その基本的分岐パターンは変化せず、幼虫の末梢神経から成虫の末梢神経が形成される (Tsujimura, 1976 および本研究)。さらに、幼虫の運動神経の一部が生き残って成虫の運動神経になり、成虫に特異的な運動神経の発生はない (本研究)。従って、神経系の各部分、筋肉、感覚器官とそれらを結ぶ神経によってつくられる形態的ネットワークの基本的パターンは胚発生において形成され、変態においてはただ部分的に修飾されるだけである。

この事実は昆虫変態の特徴を典型的に表現しているのかも知れない。胚発生においては、未分化な細胞がつくる一様で内部構造を持たない細胞集団から、分化した細胞からなる一定の形態パターンが形成される。しかし、変態によって形成される成虫の諸構造は、幼虫体内に特別に準備された未分化細胞群だけから形成されるのではない。幼虫構造の一員として既に分化し、一定の空間的パターンに配列された細胞も成虫構造の形成に参画する (Locke, 1981)。すなわち、成虫構造は、それが幼虫構造と見かけ上どの様に異なっていようと、あくまで既存の幼虫構造の上に造られるのである。従って、成虫形態のパターン形成に幼虫形態のパターンが影響することは当然期待される。しかし、他方で見かけ上非常に異なった形態が共通の基本型の上に形成されるという事実は重要である。そもそも、変態は共通の基本型から形態の多様性を生み出すための1つの仕組みとして進化したものかも知れない。この発生学的研究は、形態の多様性がどのような仕組みで生じるのかという発生学と進化学上の基本問題を考える上で重要な資料を提供するだろう。また神経系の形態はその機能と関係するので行動の進化を考える上でもこの研究は重要だろう。従って、成虫形態と幼虫形態間にどのような基本型が存在し、そのどのような修飾によってそれぞれに特異的な形態が形成されるのかといった観点は、昆虫変態の研究にとって重要である。

## b. 今後の研究方向について

当面の課題としては、変態における神経系の変化をより多側面から明らかにすることである。

その第1は、変態において生き残る運動神経の変化をより詳細に記載することである。本研究によって、いくつかの幼虫運動神経が成虫の運動神経になる事が明らかになったが、これは運動神経が幼虫と成虫で同じ形態や生理を持つことを示すものではない。鱗翅目昆虫のDLM運動神経は変態中に中枢でも末梢でも大きく変化することが示唆されている。カイコの場合は、幼虫の中胸DLMは全て退化し、成虫の筋肉は新しく特定の幼虫筋とそれを支配する末梢神経分枝上に存在する小細胞（筋芽細胞）から分化する（Tsujimura, 1979, 1980, 1986）。この時、運動神経の軸索終末を順向性のコバルト染色法で調べると、初期蛹に於て、退化しつつある幼虫筋上に細神経分枝の退化像が広範にみられた（Tsujimura, 1983c）。また、ヤマユガの一種 *Antheraea polyphemus* (Stocker and Nuesch, 1975) や、タバコスズメガ (Rheuben and Kammer, 1981)、カイコ (Tsujimura, 1983c) では、蛹初期及び中期には発生しつつある成虫筋中へ軸索終末から多数の細突起が伸び、成虫に特異的な軸索終末構造は蛹後期に分化する。また、中枢においては、幼虫期の樹状突起の多くの分枝が蛹初期に退化し、成虫に特異的な分枝が成虫発達中に新たに伸びる（Tsujimura, 1987b）。従って、成虫のDLM運動神経の細胞体と軸索は幼虫神経のそれらからできるが、成虫に特異的な形態と生理は変態中に形成され、これによって成虫の翅運動を制御する神経回路網ができると考えられるので、この過程の詳細な研究は重要である。

また、現在のところ、将来成虫の運動神経になる幼虫運動神経が幼虫に於て真の運動神経として働いているかどうかは明かでない。しかし、幼虫中胸の運動系の解析（本研究）によれば、これらの神経は幼虫において運動神経として機能していると考えられる。なぜなら、幼虫の中胸背側部には23本もの多くの筋肉束が存在するが、それらを支配する背側運動分枝は14本の軸索しか含まない。もし、成虫の運動神経になる9本が幼虫に於て機能しないとしたら、多くとも5個の運動神経で互いに方向と付着部位が異なり、幼虫行動に於て異なった働きを行う23本の筋肉を制御しなければならないことになる。これでは幼虫の多様な行動に於て中胸の微妙かつ巧妙な制御は不可能だからである。もし幼虫においてこれらの神経が機能しているなら、変態中に異なった形態と生理を持つ成虫の神経へと再編成されるはずである（Rheuben and Kammer, 1980）。成虫における幼虫神経の再利用が明らかな完全変態昆虫の様々な実験系の中で、タバコスズメガの生殖器に関係しない腹部体

節にあるいくつかの運動神経に於てだけ電気生理学的方法によってこの再編成が証明されている (Levine and Truman, 1982, 1985)。この様な発生過程における神経特異性の転換は神経発生学上非常に興味あるものである。従って、将来、成虫の運動神経になる幼虫神経が幼虫時に機能し、幼虫の筋肉を制御しているか否かを定めることは重要である。

第2は、蛹初期に消失する運動神経の運命を明確にすることである。本研究ではコバルトの逆行性染色法を用いているので、幼虫神経の消失は単に背側分枝へ軸索を送っている神経細胞数の減少を示しているに過ぎない。これは神経細胞の退化の結果かも知れない。実際、他の著者 (Giebulitowicz and Truman, 1984) はタバコスズメガにおいていくつかの腹部運動神経が蛹初期に退化することをトルイジンブルー染色法で発見した。他の解釈は、こういった運動神経は背側神経分枝から軸索を単に引き込めるだけ、または、細胞体を退化させずに軸索だけを崩壊させるというものである。これらの細胞は、成虫発達の間に他の筋肉を支配する運動神経か、介在神経、グリア細胞といった異なったタイプの細胞に変化するのかも知れない。サバクバッタの胚においては (Goodman et al., 1981)、ある特定の神経細胞は発生初期にはルート形成の役割をする軸索を伸ばすが、後にこの軸索は退化し、別の方向に新しい軸索を形成することが明らかにされている。カイコ胸部の運動神経において、以上の可能性のどちらかを定めるためにトルイジンブルー染色により神経細胞の退化を予備的に調べたが、現在のところ細胞死の明瞭な証拠は得ていない。

さて、今後の長期的な研究方向が問題である。変態における神経系再編成の諸現象をより総合的に記載してその全体像を明らかにすることは昆虫学上重要であるが、昆虫神経系の研究がモデル系の研究として神経科学の進歩に貢献するには、やはり、神経系再編成の細胞及び分子レベルのメカニズムの解析へ向かうべきだろう。その一つはホルモンとの関係である。神経回路の再編成や、その活性の調節にホルモンが関与していることは多くの動物で明らかにされているが、そのメカニズムが解析されている例は少ない (森田、1982)。昆虫の変態は昆虫ホルモンによって調節されていることは周知のとおりであり、神経系の再編成がこれらのホルモンによって調節されていることは当然期待できる。既にこの方向の研究がいくつか報告されている (Truman and Schwartz, 1982, 1984; Bennett and Truman, 1985; Weeks and Truman, 1985, 1986; Booker and Truman, 1987b)。もう一つは、神経回路形成や、その再編成の仕組みを細胞間相互作用の立場から細胞分子生物学的に解析しようとするものである。このテーマは神経生物学の古くからの課題であり、昆虫の神経系においても、近年、胚発生や再生を対象とした研究が急速に発展し、重要な

成果が生まれている（総説として、Bastiani et al., 1984; Murphey et al., 1984）。変態過程を対象とした神経発生の研究においても、従来からの実験形態学的解析方法に加えて、モノクローン抗体法や遺伝子クローニング技術など、最新の分子生物学的解析方法を採用するならば、問題への新しいアプローチを切り開くことができるかも知れない。

#### c. 謝辞

最後に、この論文をまとめるにあたり、様々な助言とご指導を頂いた名古屋大学理学部の大西英爾教授、終始変わらぬ激励をいただいた名古屋大学の石崎宏矩教授、東京農工大学一般教育部の小原嘉明教授、原稿を読み意見を頂いた東京農工大学の新田毅教授と本谷勲教授に感謝の意を表す。



## 要旨

〔はじめに〕 神経発生研究の単純なモデル系の1つとして、我々は昆虫の羽ばたき行動を制御する運動系の変態における発生に興味を持っている。カイコの雄蛾においてはこの行動に主要な役割を果たす中胸背縦走筋は8本の太い筋肉束からなり、前胸神経節と有翅胸部神経節の中胸部に存在する9個の運動神経により支配されている。変態中に幼虫筋肉は退化し、成虫筋肉は幼虫体内にある未分化な筋芽細胞から新たに形成される。しかし胸部神経系の変化は殆ど知られていない。そこで本研究ではカイコのDLMを支配する運動神経とそれのつくる末梢神経の分岐パターンの変態における発生を調べ、翅運動に関する神経回路の発生機構を考察した。

〔材料と方法〕 カイコ (*Bombyx mori*) の第2白卵系統を用いた。筋肉系の解剖学には Bouin 液で固定した標本を、腹髄と末梢神経系の解剖学には Chauthani and Callahan の昆虫解剖用固定液で固定した標本を用いた。解剖図は実体顕微鏡下で描画装置を用いて描いた。中胸背(縦走)筋(DLM)を支配する運動神経はコバルトの逆行性染色法で染色した。即ち、DLMを支配している神経分枝(背側分枝)を同定し、ここから5%または10%の  $\text{CoCl}_2$  を取り込ませて硫化アンモニウムで発色させた。染色された運動神経細胞体は顕微鏡下で描画装置を用いてスケッチした。神経細胞体の位置と大きさの定量的測定はデジタイザーを用いてスケッチ図から行い、測定値は神経節の大きさで補正した。DLMを支配する背側分枝中の軸索数は常法に従って製作した超薄切片を電子顕微鏡で観察して調べた。

〔結果と考察〕 1. 最初に成虫のDLMとこれを支配する運動神経の解剖学を記述すると共に、細胞体の大きさと位置の個体差を定量的に測定し神経細胞の同定方法の検討を行った。カイコ成虫のDLMは雌雄共に8本の筋肉束からなり、この内、縦走する6本(DLM1a-eとDLM3)は翅の打下げに、斜走する2本(DLM2a, b)は翅の打上げに働いている。これらの筋肉は全て有翅胸部神経節(PTG)の前方部から出る神経根の一分枝(IIN1c)によって支配されていた。コバルトの逆行性染色で調べると、DLMを支配する運動神経は、前胸神経節(PG)に7個、PTGの中胸部(MG)に2個存在し、細胞体の位置と大きさにより5つのグループに、すなわちPGの後側方の4個の大細胞(PL)、PGの側方または前方中央の2つの中細胞(PM)、PGの後方中央近くの1つの小細胞(PS)、MGの前方反対側の1細胞(MC)、MGの後方中央の1細胞(UM)に再現性よく分類することが出来た。この分類は筋肉支配と一致し、PLとUMはDLM1a-dを、PMはDLM2a, bをPSはDLM3をMCはDLM1eを支配した。運動神経細胞体の数と大きさと位置を定量的に測定すると細胞数は極めて一定で細

胞体の大きさには一般的な変動しかないが、位置には大きな個体間変動が認められた。各グループは特異的な細胞体領域を持っていたが、特にPM、MC、UM細胞は離れた2カ所に領域を持つことが分かった。これは無脊椎動物の運動神経では初めての事例である。以上の事実は、DLM運動神経は細胞体位置の個体間変動を考慮しつつ行えば、細胞体の位置と大きさで同定しつつ研究することが出来ることを示している。

2. 次に幼虫中胸の背筋とこれを支配する運動神経の解剖学を記述し、幼虫と成虫間の中胸背側運動系の特異性と相同性を考察した。幼虫の中胸片半の背側には少数の筋線維からなる23本の筋肉束が存在し、この内10本が縦走し、10本が斜走し、残りの3本が背腹方向に走り、幼虫行動に於て胸部の屈曲、収縮、捻れ等の運動や姿勢維持に働くと推測された。これらの筋肉は中胸神経節の前方部から出る中胸 dorsal nerve の一分枝(db)に支配されていた。この db 分枝には電子顕微鏡で14本の運動性軸索が観察された。コバルトの逆行性染色法で調べると多くの標本でPGと中胸神経節(MSG)に13個の運動神経が存在し、細胞体の位置と大きさに基づき、PGの4個の大細胞(PL)、4個の中細胞(PM)、1個の背側細胞(PD)とMSGの2個の反対側細胞(MC)、1個の背側細胞(MD)、1個の不對中央細胞(UM)に分類できた。この他に少数の標本でPGに1個の小細胞(PS)が染色された。従って細胞体数は軸索数と一致した。細胞体の大きさには一般的変動しかなかったが、位置には成虫のものと同様の個体間変動がみられた。以上の幼虫運動系を成虫のそれと比較すると、見かけ上の違いにもかかわらず筋肉系と神経系の形態パターンに共通の基本型が存在することが分かった。即ち、幼虫運動系は、成虫にない特異的形態の他に、成虫のIIN1cから出る全ての細分枝、成虫DLMの全ての筋肉束、全ての成虫運動神経に対する相同物を持っていた。この事実は、成虫の翅運動系は機能的にも形態的にも大きく異なる幼虫運動系と発生上深く関係することを示唆している。

3. 最後に成虫の末梢神経系分岐パターンとDLM運動神経の起源を変態を通じて追跡し調べた。腹髄と末梢神経系は変態中に劇的に変化した。胸部の縦連合は短縮し、PGとMSG、後胸神経節、腹部第1、2神経節は融合して1つの神経塊(PTG)となった。dorsal nerve においては神経の局所的伸縮と神経分岐点の神経節側への移動が起こり、幼虫の db 分枝は成虫のIIN1cとなったが、主たる神経路に於て新しい分枝形成はなく、末梢神経の基本的分岐パターンは維持された。従って、成虫末梢神経系の分岐パターンは幼虫の持つ基本的パターンの修飾によって形成されるといえる。DLM運動神経は14個の幼虫神経中5個が変態初期に消失

し9個が生き残り成虫運動神経になった。グループ別にみると幼虫の4個のPL、2個のPM、1個のPS、1個のMC、1個のUM細胞が変態を生き残り各々成虫のPL、PM、PS、MC、UM運動神経となった。また、幼虫の2個のPM、1個のPD、1個のMC、1個のMD細胞が消失した。変態によって運動神経が9個に減少することは潜成虫の背側分枝中の運動性軸索数の観察によっても確認された。従って全ての成虫DLM運動神経が幼虫のそれからできることが分かった。新たな成虫特異的運動神経はなかった。この結果は先に述べた幼虫と成虫間に存在する運動系の高い相同性と一致しており、翅運動のための神経回路の形成は幼虫運動神経の再利用を含む過程で、今後、末梢における支配筋肉の乗り換えや、中枢における樹状突起の変化、介在神経の変化等が研究されねばならない。また、タバコスズメガの成虫腹部の多くの運動神経が幼虫運動神経から出来ることが報告されているので、完全変態昆虫の変態に於て成虫運動神経はそれが胸部にあるか腹部にあるかに拘らず、また、それが制御する行動が幼虫時のものに類似しているか否かに拘らず、幼虫運動神経から出来ると考えられる。

## 引用文献

- Altman, J.S. and N.M. Tyrer (1974) Insect flight as a system for the study of the development of neuronal connections, pp. 159-79. In L. Barton-Browne (ed.) Experimental Analysis of Insect Behavior. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.
- Altman, J.S. and N.M. Tyrer (1977) The locust wing hinge stretch receptors. II. Variation, alternative pathways and 'mistakes' in the central arborizations. J. Comp. Neurol. 172:431-40.
- Altman, J.S. and N.M. Tyrer (1980) Filling selected neurons with cobalt through cut axons, pp. 119-50. In N.J. Strausfeld and T.A. Miller (eds) Neuroanatomical Techniques. Insect Nervous System. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- Bastiani, M., K.G. Pearson, and C.S. Goodman (1984) From embryonic fascicles to adult tracts: Organization of neuropile from a developmental perspective. J. Exp. Biol. 112:45-64.
- Bate, C.M. (1976) Embryogenesis of an insect nervous system. I. A map of the thoracic and abdominal neuroblasts in Locusta migratoria. J. Embryol. Exp. Morphol. 35:107-23.
- Bate, C.M. and E.B. Grunewald (1981) Embryogenesis of an insect nervous system. II. A second class of neuron precursor cells and the origin of the intersegmental connectives. J. Embryol. Exp. Morphol. 61:317-30.
- Benjamin, P.R. (1976) Interganglionic variation in cell body location of snail neurones does not affect synaptic connections or central axonal projections. Nature (Lond) 260:338-40.
- Bennett, K.L. and J.W. Truman (1985) Steroid-dependent survival of identifiable neurons in cultured ganglia of the moth Manduca sexta. Science (Wash., D.C.) 229:58-60.
- Booker, R. and J.W. Truman (1987a) Postembryonic neurogenesis in the CNS of the tobacco hornworm, Manduca sexta. I. Neuroblast arrays and the fate of their progeny during metamorphosis. J. Comp. Neurol. 255:548-59.

- Booker, R. and J.W. Truman (1987b) Postembryonic neurogenesis in the CNS of the tobacco hornworm, Manduca sexta. II. Hormonal control of imaginal nest cell degeneration and differentiation during metamorphosis. J. Neurosci. 7:4107-14.
- Breidbach, O. (1987a) The fate of persisting thoracic neurons during metamorphosis of the meal beetle Tenebrio molitor (Insecta: Coleoptera). Roux's Arch. Dev. Biol. 196:93-100.
- Breidbach, O. (1987b) Constancy and variation of the serotonin-like immunoreactive neurons in the metamorphosing ventral nerve cord of the meal beetle, Tenebrio molitor L. (Coleoptera: Tenebrionidae). Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 16(1):17-26.
- Burrows, M. (1975) Monosynaptic connections between wing stretch receptors and flight motoneurons of the locust. J. Exp. Biol. 62: 189-219.
- Casaday, G.B. and J.M. Camhi (1976) Metamorphosis of flight motor neurons in the moth Manduca sexta. J. Comp. Physiol. 112:143-58.
- Chauthani, A.R. and P.S. Callahan (1966) A dissection technique for studying internal anatomy of different stadia of Noctuidae. Ann. Entomol. Soc. Amer. 59:1017-18.
- Cohen, M.J. and J.W. Jacklet (1967) The functional organization of motor neurons in an insect ganglion. Philos. Trans. R. Soc. (B) 252: 561-72.
- Crick, F.H.C. and P.A. Lawrence (1975) Compartments and polyclones in insect development. Science (Wash., D.C.) 189:340-47.
- Crossman, A.R., G.A. Kerkut, R.M. Pitman, and R.J. Walker (1971) Electrically excitable nerve cell bodies in the central ganglia of two insect species Periplaneta americana and Schistocerca gregaria. Investigation of cell geometry and morphology by intracellular dye injection. Comp. Biochem. Physiol. 40A:579-94.
- Eaton, J.L. (1974) Nervous system of the head and thorax of the adult tobacco hornworm, Manduca sexta (Lepidoptera: Sphingidae). Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 3(1):47-66.

- Eaton, J.L. (1985) Morphology of the abdominal nervous system of the adult tobacco hornworm, Manduca sexta (Lepidoptera: Sphingidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 78:845-51.
- Edwards, J.S. (1969) Postembryonic development and regeneration of the insect nervous system. Adv. Insect Physiol. 6:97-137.
- Garcia-Bellido, A., P. Ripoll, and G. Morata (1973) Developmental compartmentalization of the wing disc of Drosophila. Nature New Biol. 245:251-53.
- Garcia-Bellido, A., P. Ripoll, and G. Morata (1976) Developmental compartmentalization in the dorsal mesothoracic disc of Drosophila. Dev. Biol. 48:133-47.
- Giebulitowicz, J.M. and J.W. Truman (1984) Sexual differentiation in the terminal ganglion of the moth Manduca sexta: role of sex-specific neuronal death. J. Comp. Neurol. 226:87-95.
- Goodman, C.S. (1974) Anatomy of locust ocellar interneurons: constancy and variability. J. Comp. Physiol. 95:185-201.
- Goodman, C.S. (1977) Neuron duplications and deletions in locust clones and clutches. Science (Wash., D.C.) 197:1384-86.
- Goodman, C.S. (1978) Isogenic grasshoppers: Genetic variability in the morphology of identified neurons. J. Comp. Neurol. 182:681-706.
- Goodman, C.S., M. Bate, and N.C. Spitzer (1981) Embryonic development of identified neurons: origin and transformation of the H cell. J. Neurosci. 1:94-102.
- Goodman, C.S., K.G. Pearson, and N.C. Spitzer (1980) Electrical excitability: a spectrum of properties in the progeny of a single embryonic neuroblast. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 77:1676-80.
- Goodman, C.S. and N.C. Spitzer (1979) Embryonic development of identified neurones: differentiation from neuroblast to neurone. Nature (Lond.) 280:208-14.
- Hackney, C.M. and J.S. Altman (1982) Cobalt mapping of the nervous system: how to avoid artifacts. J. Neurobiol. 13(5):403-11.

- Heywood,R.B. (1965) Changes occurring in the central nervous system of Pieris brassica L. (Lepidoptera) during metamorphosis. J. Insect Physiol. 11:413-30.
- Kammer,A.E. (1985) Flying, pp.491-552. In Kerkut,G.A. and L.I.Gilbert. (eds) Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology. vol.5. Nervous system: structure and motor function. Pergamon Press, Oxford.
- Katsuki,M, A.Murakami and I.Watanabe (1980) Fate mapping of some tissues in the genetic mosaics of the silkworm, Bombyx mori. Zool. Mag. 89:269-76.
- Kondoh,Y. and Y.Obara (1982) Anatomy of motoneurones innervating mesothoracic indirect flight muscles in the silk moth, Bombyx mori. J. Exp. Biol. 98:23-37.
- Lane,N.J. (1974) The organization of insect nervous systems, pp. 1-71. In J.E.Treherne (ed.) Insect neurobiology. North-Holland Pub. Co., Amsterdam, Oxford.
- Lawrence,P.A. and G.Morata (1976) Compartments in the wing of Drosophila:a study of the engrailed gene. Dev. Biol. 50:321-37.
- Levine,R.B. (1984) Changes in neuronal circuits during insect metamorphosis. J. Exp. Biol. 112:27-44.
- Levine,R.B. (1987) Neural reorganization and its endocrine control during insect metamorphosis. Curr. Topics Dev. Biol. 21:341-65.
- Levine,R.B. and J.W.Truman (1982) Metamorphosis of the insect nervous system: changes in morphology and synaptic interactions of identified neurones. Nature (Lond.) 299:250-52.
- Levine,R.B. and J.W.Truman (1985) Dendritic reorganization of abdominal motoneurons during metamorphosis of the moth, Manduca sexta. J. Neurosci. 5(9):2424-31.
- Libby,J.L. (1958) The nervous system of certain abdominal segments of the cecropia larva (Lepidoptera: Saturniidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 52:469-80.
- Libby,J.L. (1961) The nervous system of certain abdominal segments and the innervation of the male reproductive system and genitalia of Hyalophora cecropia (Lepidoptera:

- Saturniidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 54:887-96.
- Locke, M. (1981) Cell structure during insect metamorphosis, pp.75-103. In L.I.Gilbert and E.Frieden (eds) Metamorphosis. A Problem in Developmental Biology, 2nd edition. Plenum Press, New York and London.
- Loer, C.M., J.D.Steeves and C.S.Goodman (1983) Neuronal cell death in grasshopper embryos: variable patterns in different species, clutches, and clones. J. Embryol. Exp. Morphol. 78:169-82.
- Matsuda, R. (1970) Morphology and evolution of the insect thorax. Mem. Entomol. Soc. Can. 76:5-426.
- 森田弘道 (1982) 性行動のメカニズム。特定研究「動物行動の発現機構」総括班研究報告書 3
- Murphey, R.K., W.W.Walthall and G.A.Jacobs (1984) Neurospecificity in the cricket cercal system. J. Exp. Biol. 112:7-25.
- Nordlander, R.H. and J.S.Edwards (1969a) Postembryonic brain development in the Monarch butterfly Danaus plexippus plexippus L. I. Cellular events during brain morphogenesis. W. Roux' Archiv. 162:197-217.
- Nordlander, R.H. and J.S.Edwards (1969b) Postembryonic brain development in the Monarch butterfly Danaus plexippus plexippus L. II. The optic lobes. W. Roux' Archiv. 163:197-220.
- Nordlander, R.H. and J.S.Edwards (1970) Postembryonic development in the brain of the Monarch butterfly Danaus plexippus plexippus. L. III. Development of brain centers other than the optic lobes. W. Roux' Archiv. 164:247-60.
- Nuesch, H. (1957) Die Morphologie des Thorax von Telea polyphemus Cr. (Lepid.) II. Nervensystem. Zool. Jahrb. Anat. 75:615-42.
- Pearson, K.G. and C.S.Goodman (1979) Correlation of variability in structure with variability in synaptic connections of an identified interneuron in Locusts. J. Comp. Neurol. 184:141-66.
- Pipa, R.L. (1978) Patterns of neural reorganization during the postembryonic development of insects. Int. Rev. Cytol.



Suppl.7: 403-38.

- Randall,W.C. (1968) Anatomical changes in the neuromuscular complex of the proleg of Galleria mellonella L. (Lepidoptera, Pyralididae) during metamorphosis. J. Morph. 125:105-28.
- Rheuben,M.B. and A.E.Kammer (1980) Comparison of slow larval and fast adult muscle innervated by the same motor neurone. J. Exp. Biol. 84:103-18.
- Rheuben,M.B. and A.E.Kammer (1981) Membrane structures and physiology of an immature synapse. J. Neurocytol. 10:557-75.
- Rind,F.C. (1983) The organization of flight motoneurons in the moth, Manduca sexta. J. Exp. Biol. 102:239-51.
- Sandeman,D.C. and A.Okajima (1973) Statocyst-induced eye movements in the crab Scylla serrata: III. The anatomical projections of sensory and motor neurones and the responses of the motor neurones. J. Exp. Biol. 59:17-38.
- Satterlie,R.A. (1985) Structural variability of an identified interneurone in locusts from a wild population. J. Exp. Biol. 114: 691-95.
- Schmitt,J.B. (1954) The nervous system of the pregenital abdominal segments of some Orthoptera. Ann. Entomol. Soc. Am. 47: 677-82.
- Siegler,M.V.S. (1982) Electrical coupling between supernumerary motor neurones in the locust. J. Exp. Biol. 101:105-19.
- Steeves,J.D. and K.G.Pearson (1983) Variability in the structure of an identified interneurone in isogenic clones of locusts. J. Exp. Biol. 103:47-54.
- Stocker,R.F. and H.Nuesch (1975) Ultrastructural studies on neuromuscular contacts and the formation of junctions in the flight muscle of Antheraea polyphemus (Lep.) I. Normal adult development. Cell Tiss. Res. 159:245-66.
- Strausfeld,N.J. and M.Obermayer (1976) Resolution of intraneuronal and transynaptic migration of cobalt in the insect visual and central nervous systems. J. Comp. Physiol. 110:1-12.
- Taylor,H.M. and J.W.Truman (1974) Metamorphosis of the

- abdominal ganglia of the tobacco hornworm, Manduca sexta. Changes in populations of identified motoneurons. J. Comp. Physiol. 90:367-88.
- Tolbert, L.P., S.G. Matsumoto and J.G. Hildebrand (1983) Development of synapses in the antennal lobes of the moth Manduca sexta during metamorphosis. J. Neurosci. 3:1158-75.
- Truman, J.W. (1987) The insect nervous system as a model system for the study of neuronal death. Curr. Topics Dev. Biol. 21:99-116.
- Truman, J.W. and M. Bate (1988) Spatial and temporal patterns of neurogenesis in the central nervous system of Drosophila melanogaster. Dev. Biol. 125:145-57.
- Truman, J.W. and S.E. Reiss (1976) Dendritic reorganization of an identified motoneuron during metamorphosis of the tobacco hornworm moth. Science (Wash., D.C.) 192:477-79.
- Truman, J.W. and L.M. Schwartz (1982) Programmed death in the nervous system of a moth. Trends Neurosci. 5:270-73.
- Truman, J.W. and L.M. Schwartz (1984) Steroid regulation of neuronal death in a moth nervous system. J. Neurosci. 4:274-80.
- Tsujimura, H. (1976) Changes of the nervous system during metamorphosis in white cabbage butterfly, Pieris rapae crucivora. Zool. Mag. (Abstract) 85:358.
- Tsujimura, H. (1979) Metamorphosis of flight muscles and peripheral nerves in Bombyx mori. Zool. Mag. (Abstract) 88:458.
- Tsujimura, H. (1980) Occurrence of flight muscle rudiments in two lepidopterous larva, Pieris rapae crucivora and Bombyx mori. XVI Int. Con. Entomology. Abstract pp.186.
- Tsujimura, H. (1983a) Anatomy of external structure and musculature of thoraces in the larva of the lepidopteran Pieris rapae crucivora. J. Morph. 177:181-90.
- Tsujimura, H. (1983b) Anatomy of external structure and musculature of abdominal segments in the larva of the lepidopteran Pieris rapae crucivora. J. Morph. 177:191-203.
- Tsujimura, H. (1983c) Development of neural innervation of the indirect flight muscles during metamorphosis in Bombyx

- mori. Zool.Mag. (Abstract) 92:527.
- Tsujimura,H. (1983d) Anatomical changes of the central nervous system during metamorphosis in Pieris rapae crucivora Boisduval (Lepidoptera: Pieridae). Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 12:119-27.
- Tsujimura,H. (1986) Metamorphosis of the flight motor system in the silk moth, Bombyx mori. 1st Int. Con. Neuroethology, Tokyo. Abstracts pp.76.
- Tsujimura,H. (1987a) Variations in location and size of identified flight motoneurons in the silk moth, Bombyx mori L. (Lepidoptera: Bombycidae). Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 16:271-84.
- Tsujimura,H. (1987b) Change in dendritic morphology of flight motor neurons during metamorphosis in the silk moth, Bombyx mori. Zool. Sci. (Abstract) 4:969.
- Tyrer,N.M. and J.S.Altman (1974) Motor and sensory flight neurons in a locust demonstrated using cobalt chloride. J. Comp. Neurol. 157: 117-38.
- Weeks,J.C. and J.W.Truman (1985) Independent steroid control of the fates of motoneurons and their muscles during insect metamorphosis. J. Neurosci. 5:2290-300.
- Weeks,J.C. and J.W.Truman (1986) Hormonally mediated reprogramming of muscles and motoneurons during the larval-pupal transformation of the tobacco hornworm, Manduca sexta. J. Exp. Biol. 125:1-13.
- Weevers,R.de G. (1985) The insect ganglia, pp. 213-397. In Kerkut,G.A. and L.I.Gilbert (eds) Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology. vol.5. Nervous system: structure and motor function. Pergamon Press, Oxford.

略号の説明

A G 1	第 1 腹部神経節	A G 2	第 2 腹部神経節
d a b	背側前方分枝	d b	背側分枝
D C	背側部のクチクラ	d e a	背側外前方筋
d e m	背側外中央筋	d e p	背側外後方筋
d i l	背側内縦走筋	d i o	背側内斜走筋
D L M	背縦走筋	d m b	背側運動分枝
d s b	背側感覚分枝	D V M	背腹筋
l i a	側方内前方筋	l i o	側方内斜走筋
l s b	側方短分枝	M C	中胸神経節反対側細胞
M C L	中胸神経節反対側大細胞	M C S	中胸神経節反対側小細胞
M D	中胸神経節背側細胞	M D C	中胸神経節背側反対側細胞
M G	有翅胸部神経節の中胸部	M S G	中胸神経節
M T G	後胸神経節	I I N 1 b	中胸背側部を支配する神経幹
I I N 1 c	翅と肩板を支配する神経幹	P D	前胸神経節背側細胞
P D C	前胸神経節背側反対側細胞	P G	前胸神経節
P L	前胸神経節大細胞	P M	前胸神経節中細胞
P S	前胸神経節小細胞	P T G	有翅胸部神経節
S G	食道下神経節	S R	伸展受容器様構造
t b	横神経と融合する神経分枝	U M	中胸神経節不對中央細胞

(表 1) 成虫の P G と M G の平均的大きさ ( $\mu\text{m}$ )。

PG	Ventral image	a	209	b	373		
	Lateral image	d	205	e	131	f	378
MG	Ventral image	h	224	i	188	j	312
	lateral image	k	204	l	317		

図 2 を見よ。a = 前胸神経節の幅、b = 前胸神経節の前方縁と縦軸との交点、d = 前胸神経節の腹側方向の厚さ、e = 前胸神経節の背側方向の厚さ、f = 前胸神経節の前方縁、h = 有翅胸部神経節の中胸部後方の幅、i = 有翅胸部神経節の中胸部前方の幅、j = 縦軸と有翅胸部神経節の前方縁の交点、k = 有翅胸部神経節の中胸部後方の幅、l = 有翅胸部神経節の中胸部前方縁の縦座標。

(表2) 成虫のDLM運動神経各グループの神経細胞数 (Cell No.)、細胞体の平均的大きさ (AV.)、筋肉支配 (muscle)。

GROUP	CELL NO.	SIZE( $\mu\text{m}^2$ )		MUSCLE
		AV.	S.D.	
PL	4	1204	225	DLM1a-d
PM	2	598	124	DLM2
PS	1	301	63	DLM3
MC	1	959	133	DLM1e
UM	1	848	140	DLM1a-d

S.D. = 標準偏差。

(表3) 成虫のDLM運動神経各グループの神経細胞体の平均位置の座標。  
細胞体位置として2部域を持つグループについては平均値は別々に計算した。

		P L	P M	P S	M C	U M
AREA 1	X	95±34	134±20	51±26	-107±14	6±23
	Y1	62±19	117±16	72±18	295±10	62±18
	Y2	67±20	120±16	69±29	299±11	60±17
	Z	-95±24	-98±25	-87±73	-21±17	-129±15
AREA 2	X		13±13		-131±12	-17±47
	Y1		249±16		247±13	15±20
	Y2		239±8		250±8	18±22
	Z		-166±6		70±15	136±11

(表4) 変態におけるDLM運動神経数の変化(様々な数を持った神経節の出現頻度で表す)。

		Larva		Pupa				Adult	
		0	1	2	3	4	6		
Total ganglia		30	27	18	21	15	16	10	27
Neuron group	num. of cells								
P L	( 4 )	30	27	18	21	15	16	10	27
P M	( 4 )	24	24	0	0	0	0	0	0
	( 3 )	6	2	1	0	0	0	0	0
	( 2 )	0	1	15	21	15	16	10	27
	( 1 )	0	0	1	0	0	0	0	0
	( 0 )	0	0	1	0	0	0	0	0
P S	( 1 )	3	20	17	21	15	16	9	27
	( 0 )	27	7	1	0	0	0	1	0
P D	( 1 )	30	27	17	21	14	4	0	0
	( 0 )	0	0	1	0	1	12	10	27
P D C	( 1 )	(3)	(3)	(1)	(1)	0	(5)	(2)	(1)
	( 0 )	27	24	17	20	15	11	8	26
MC	( 2 )	30	27	18	19	2	0	0	0
	( 1 )	0	0	0	2	13	16	10	27
UM	( 2 )	(2)	(2)	3(3)	3(3)	(2)	(1)	(1)	0
	( 1 )	27	20	11	15	13	13	8	27
	( 0 )	1	5	1	0	0	2	1	0
MD	( 1 )	30	27	6	1	0	0	0	0
	( 0 )	0	0	12	20	15	16	10	27
M D C	(several)	(3)	(1)	(2)	0	0	0	0	0
	( 0 )	27	26	16	21	15	16	10	27

括弧内の数は、P D CとM D Cでは薄く染まった細胞を持つ神経節の数を表し、UMでは、2個染まり、1個が濃く、もう1個が薄く染まった細胞を持つ神経節の数を表す。幼虫におけるデータは、前節から引用した。



(表5) 幼虫と成虫間で相同な神経分枝によって支配される構造。

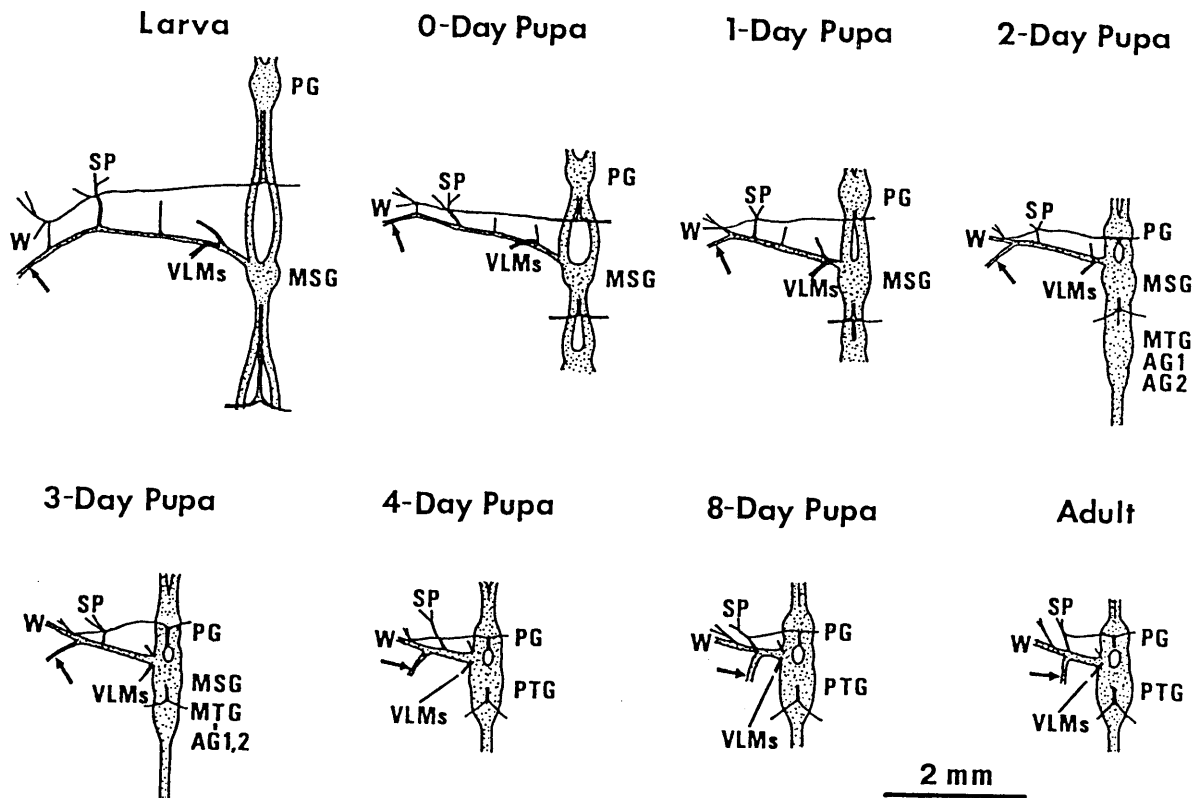
Structure		
Nerve branch		
	Larva (present study)	Adult (Tsuji-mura, 1987)
a	epidermis, stretch receptor	epidermis, stretch receptor
b	dep2 <sup>*</sup> ,3 <sup>*</sup>	DLM2a,b
c	dil1a,b, dil2 <sup>*</sup> ,3 <sup>*</sup> , dio	DLM1a,b,c,d
d	depl1a <sup>*</sup> ,b <sup>*</sup>	DLM1e
e	dep4a,b, dep5a <sup>*</sup> ,b <sup>*</sup> , dem2	DLM3
lsb	lia3a,b, lio	_____
dab	de1,2, dem1,3,4,5	_____

星印は成虫のそれと相同な幼虫の筋肉。

(表 6) 幼虫と成虫間で細胞体位置の相同な D L M 運動神経。

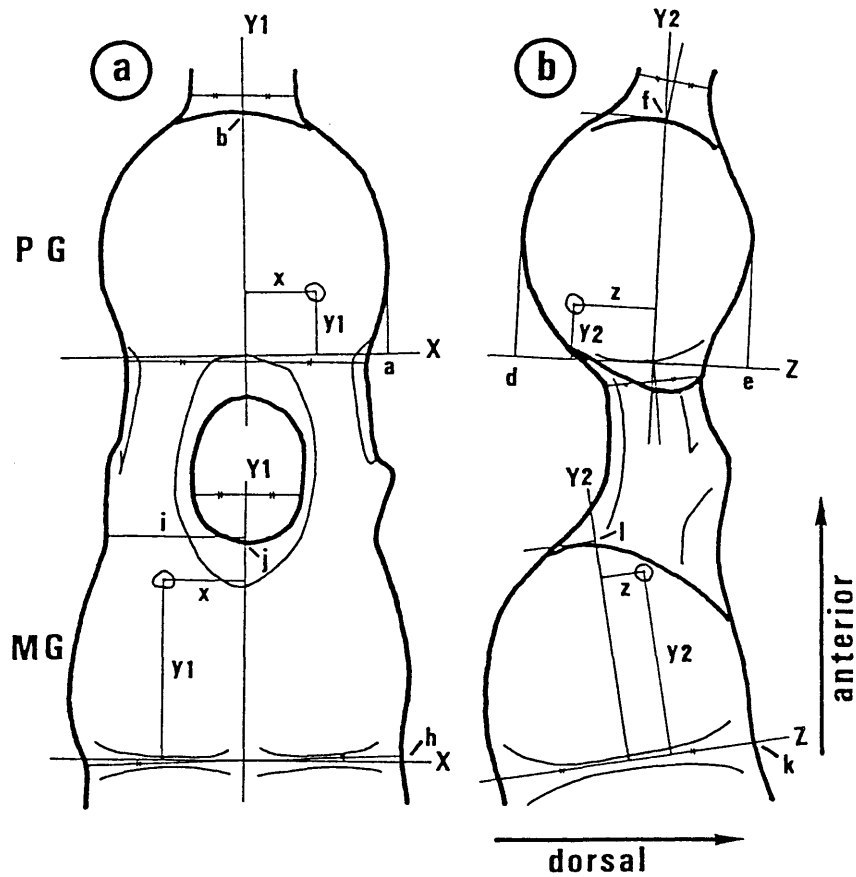
Soma position	Neuron group	
	Larva (present study)	Adult (Tsujimura, 1987)
P. I.	PL(4), PM(4), PS(1)?	PL(4), PM(2), PS(1)
M. C.	MC(2)	MC(1)
M. M.	UM(1)	UM(1)
others	PD(1), MD(1)	

P. I. = 前胸神経節の腹側同側部。M. C. = 中胸神経節の前方反対側部。M. M. = 中胸神経節の後方中央部。カッコ内の数字は、各グループの神経細胞数。



(図 1) 中胸 dorsal nerve と胸部と前方腹部体節の腹髄神経節の変態における解剖学的変化。

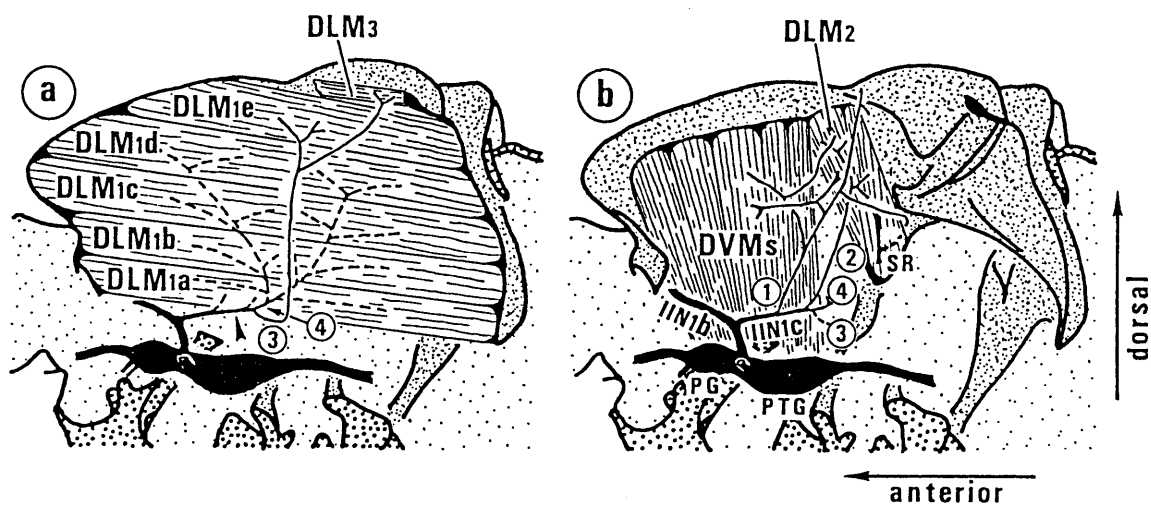
A G = 腹部神経節。M S G = 中胸神経節。M T G = 後胸神経節。P G = 前胸神経節。P T G = 有翅胸部神経節。S P = 気門筋。V L M = 腹縦走筋。W = 翅 (芽)。矢印は D L M を含む中胸背側構造を支配する背側神経分枝。



(図2) 成虫のPGとMGにおけるの神経細胞体位置の座標軸。

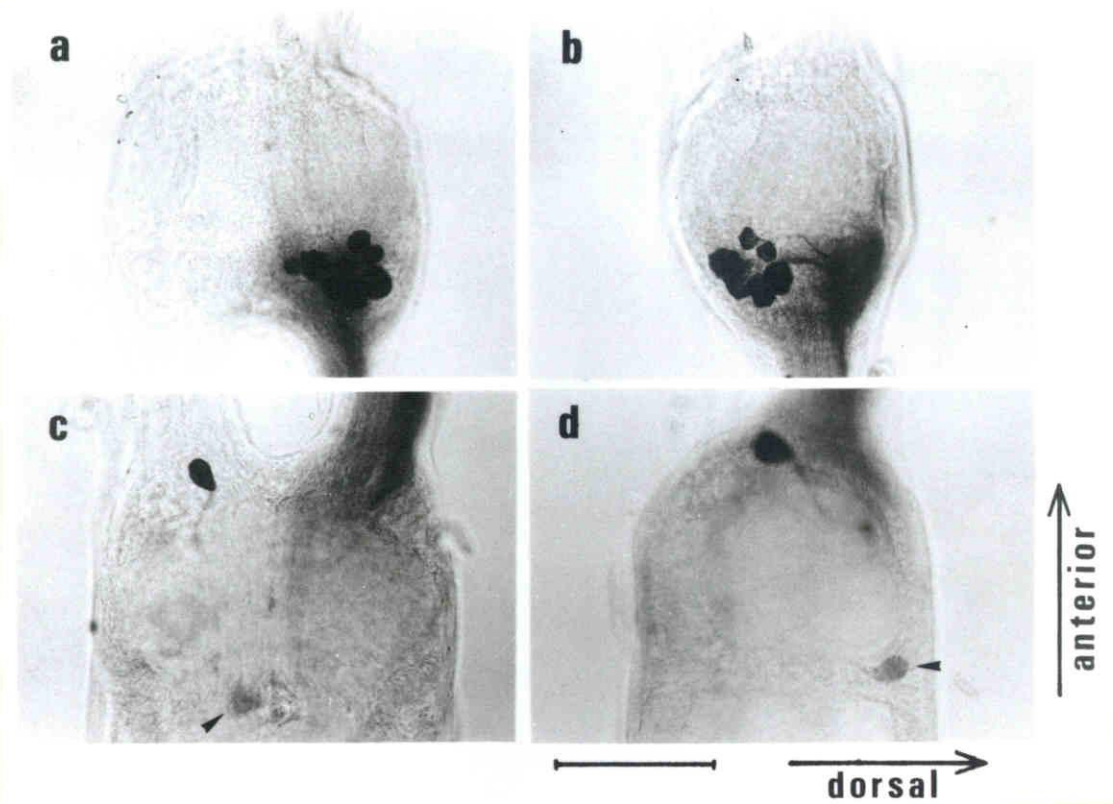
a = 腹面図、b = 側面図。

細胞体の位置は座標 (x, y1, y2, z) で表す。PGの側面図では、縦軸 (Y1) はPGの直前方の縦連合の横断線の中点とPGの後方部の横断線の中点を通る直線とした。横軸 (x) は、PGの周辺細胞層の後方境界線とY1との交点を通り、Y1に垂直になるように設定した。PGの側面図では、縦軸 (Y2) はPGの前方境界線とPGの直前方の縦連合の正中線との交点と、PGの周辺細胞層の後縁とPGの直後方の縦連合の正中線との交点を結ぶ直線上に設定した。第3軸 (Z) はY2に垂直に、PGの周辺細胞層の後方縁に接して設定した。MGの腹面図では、縦軸 (Y1) はMG前方の両側の縦連合間の空間の横断線の中点と、MGの後方縁上の横断線の中点を結ぶ直線上に設定した。MGの横軸 (X) はY1に垂直に、PTGの中胸部と後胸部との境界線とY1の交点を通るように設定した。MGの側面図では第3軸 (Z) はPTGの中胸部と後胸部との境界線上に設定した。縦軸 (Y2) はZに垂直にPGの中胸部と後胸部の境界の中点を通るように設定した。a, b, d, e, f, h, i, j, k, lの説明は表1の説明を見よ。

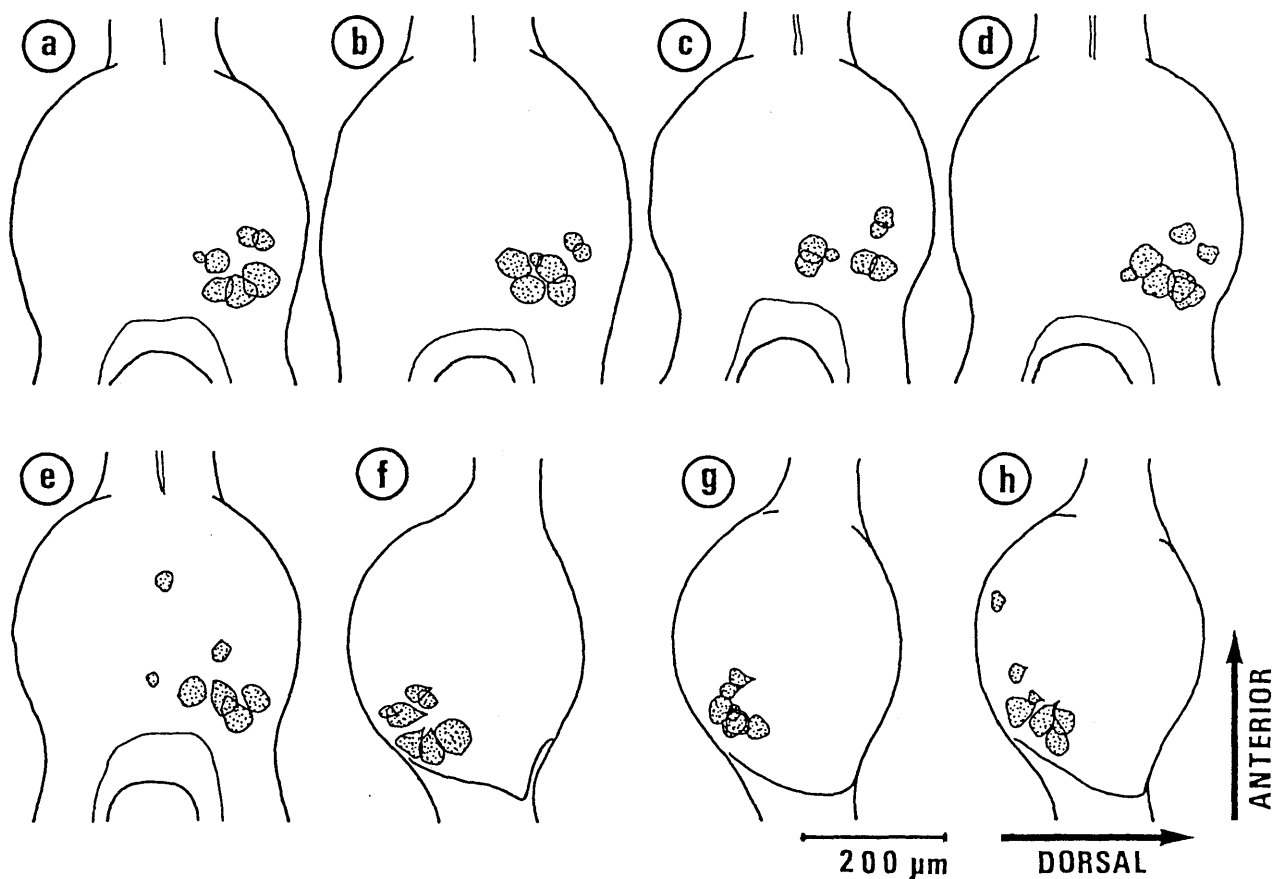


(図3) 成虫の中胸に於けるDLMの形態と神経支配。

a = 内側の形態、b = 外側の形態。 DLM = 背縦走筋、DVM = 背腹筋、PG = 前胸神経節、PTG = 有翅胸部神経節、SR = 側方背板上の伸展受容器、IIN1b = 肩板と翅を支配する神経分枝、IIN1c = 中胸の背側を支配する神経分枝。楔印は神経を切断しコバルトを逆行性に取り込ませて染色を行った位置を示す。番号はDLMの小グループを支配するより末梢の神経細分枝。

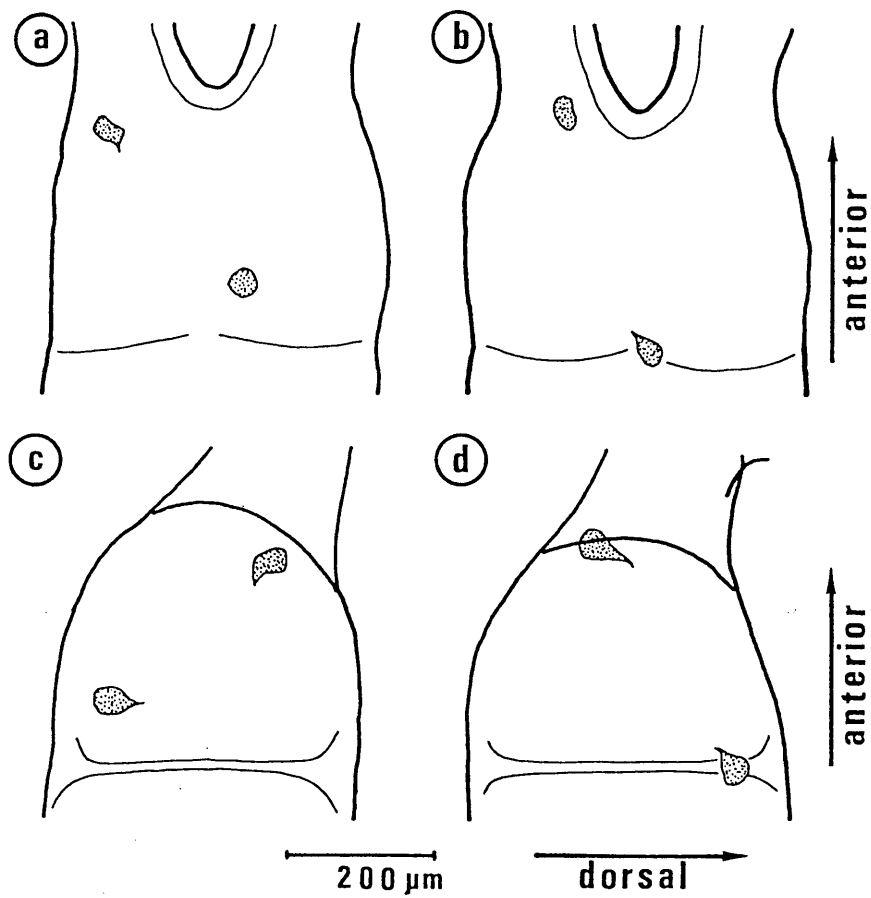


(図4) 成虫のDLM運動神経細胞体の顕微鏡写真。  
 a = PGの腹面図、b = PGの側面図、c, d = MGの腹面と側面図。  
 楔印はMGのUM神経細胞を示す。神経は図中右側のIIN1cからコ  
 バルトを逆行性に取り込ませて染色した。バー = 200  $\mu$ m。



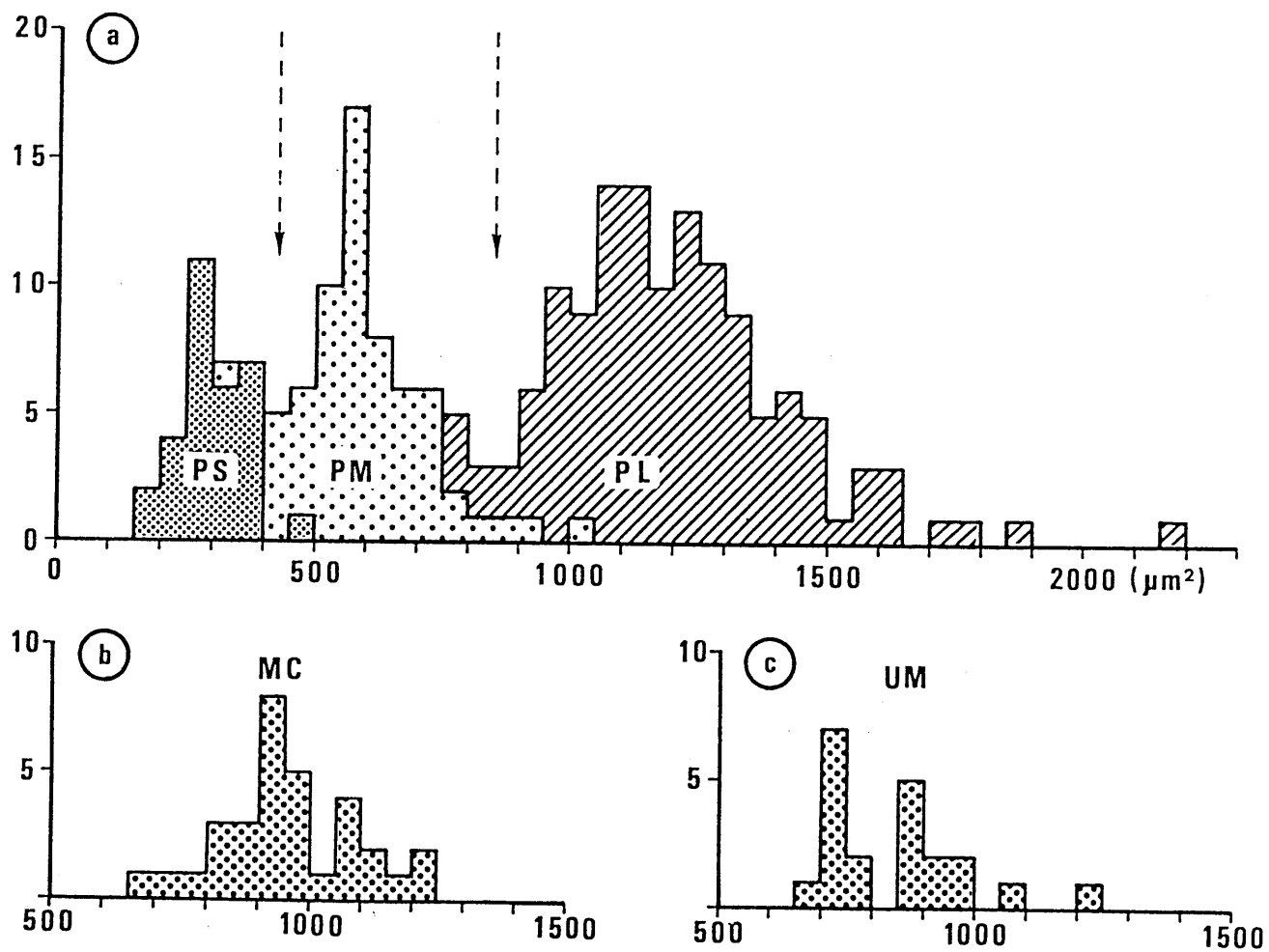
（図5）成虫PGのDLM運動神経の描画装置による線画。

a - e = 腹面図、f - h = 側面図。 a と f、d と g、e と h はそれぞれ同一標本。全ての神経節で7個の神経細胞が存在し、かなり一定した大きさのグループ、即ち、4個の大細胞、2個の中細胞、1個の小細胞に分類された。その絶対的および相対的位置はどちらも変動した。バー = 200  $\mu$ m。

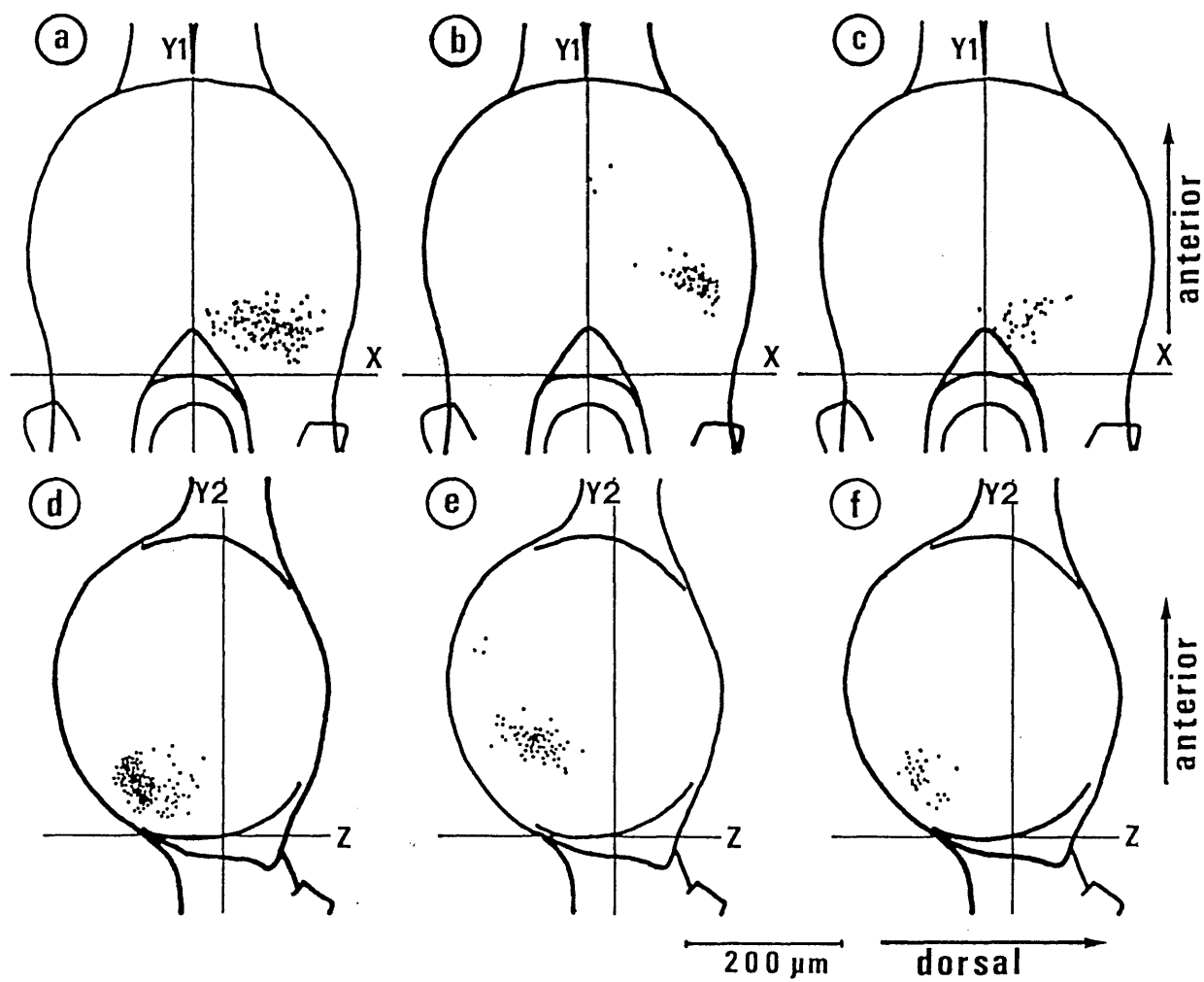


(図6) 成虫MGのDLM運動神経の描画装置による線画。  
a, b = 腹面図、c, d = 側面図。aとc、bとdはそれぞれ同一標本。全ての神経節が2個の神経細胞を持っていた。



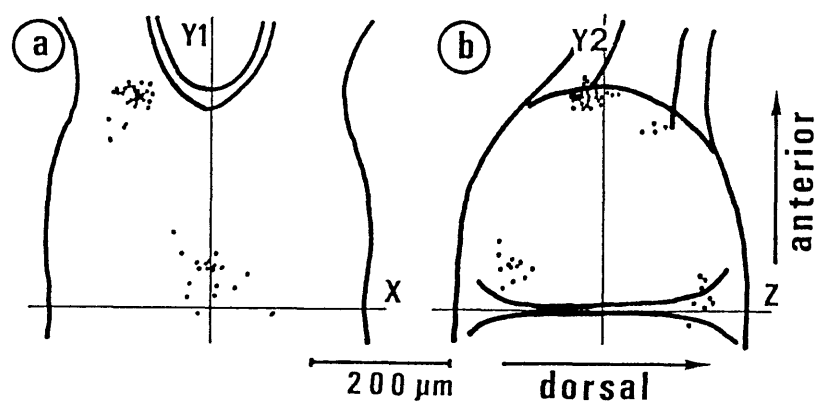


(図7) 成虫のDLM運動神経細胞体の大きさのヒストグラム。  
 a = PGの細神経胞、b, c = MGの神経細胞。縦軸：神経細胞数、横軸：細胞体の大きさ。

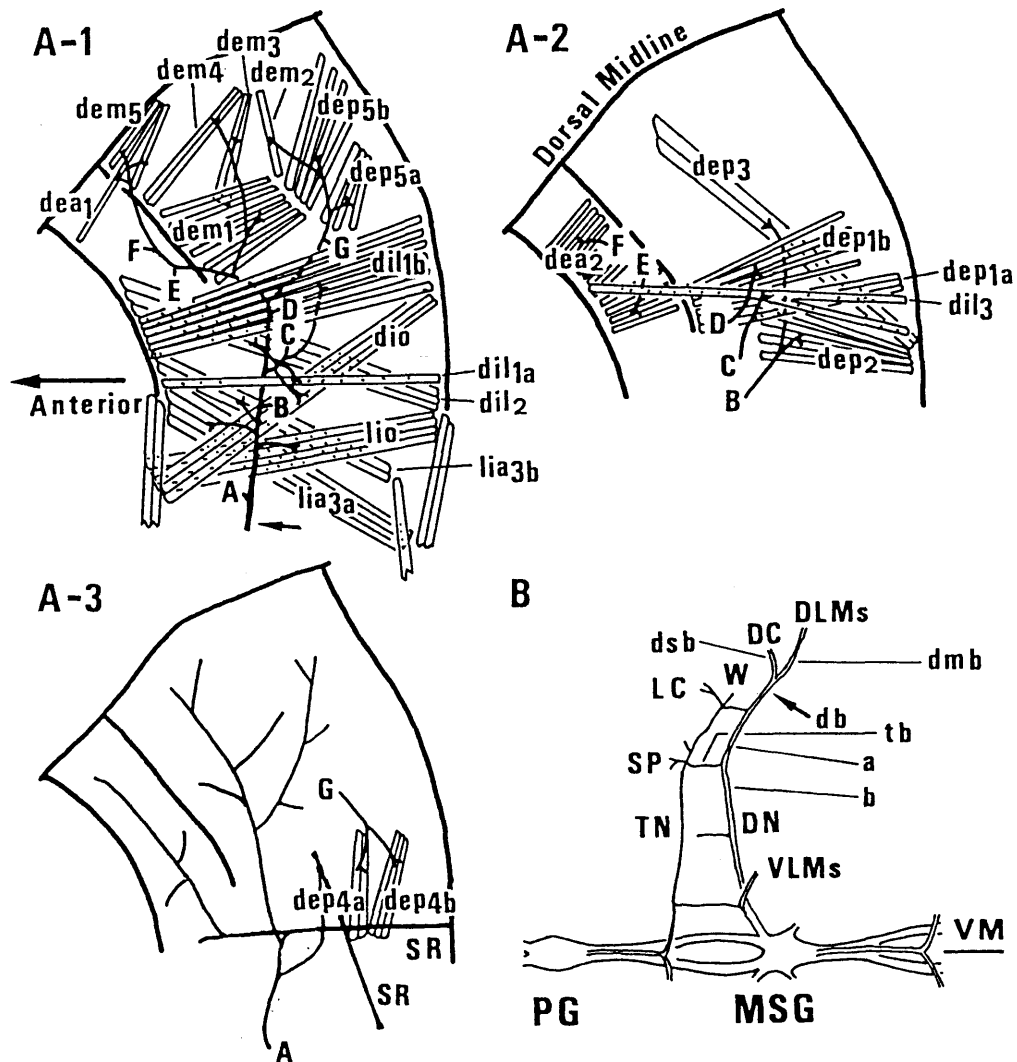


(図 8) 成虫 PG の DLM 運動神経細胞体の重心の分布。

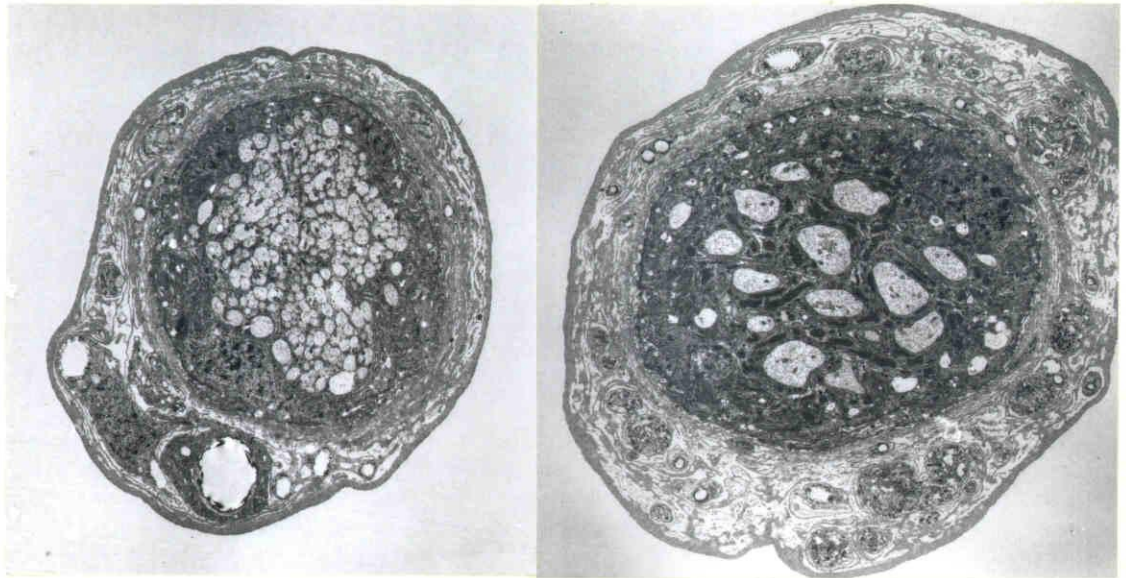
a - c = 腹面図、d - f = 側面図。a , d = PL 細胞、b , e = PM 細胞、  
c , f = PS 細胞。



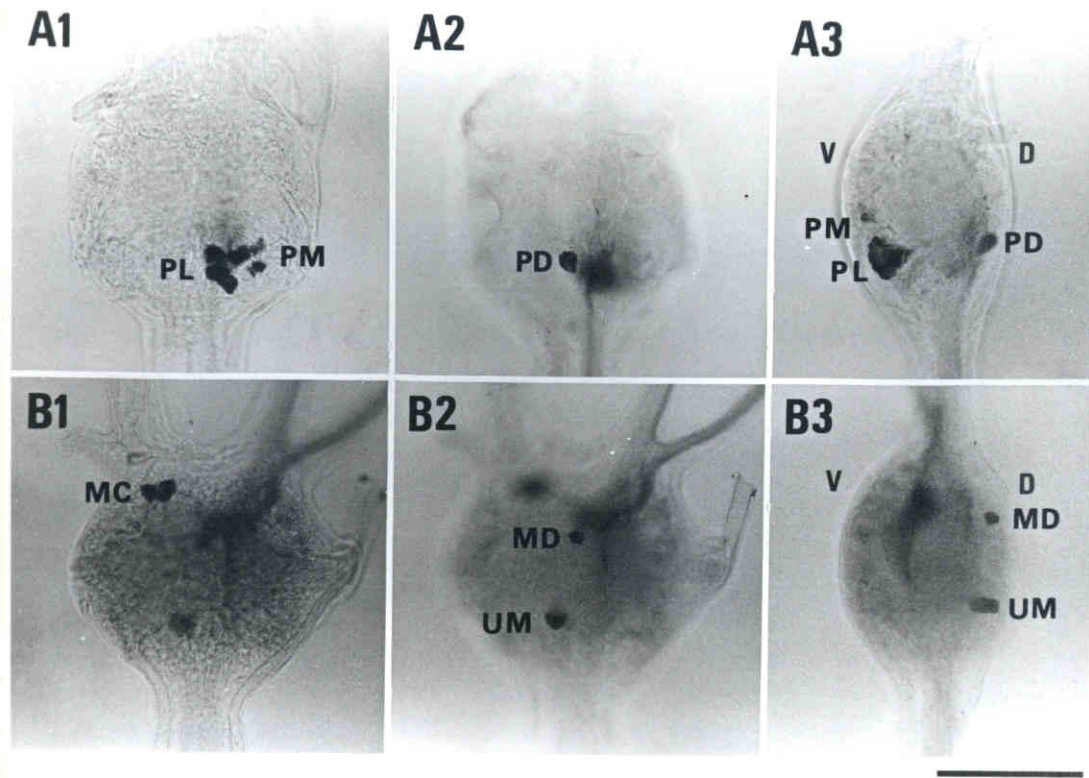
(図9) 成虫MGのDLM運動神経細胞体の重心の分布。 a = 腹面図、b = 側面図。



(図 10) 幼虫中胸の DLM と背側構造を支配する末梢神経系の解剖学。  
 A-1: 解剖の第 1 段階。A-2: 解剖の第 2 段階。A-3: 解剖の第 3 段階。B: 腹髄と中胸の dorsal nerve。A、B、C、D、E、F、G は別々の図に描かれた神経分枝の結合部位。  
 db (矢印) = 背側分枝。DC = 背板のクチクル。dea = 背側外前方筋。dep = 背側外後方筋。dem = 背側外中央筋。dil = 背側内縦走筋。dio = 背側内斜走筋。DLM = 背縦走筋。dmb = 背側運動分枝。DN = 中胸の dorsal nerve。dsb = 背側感覚分枝。  
 lio = 側方内斜走筋。MSG = 中胸神経節。PG = 前胸神経節。  
 SP = 気門。tb = 横神経と融合する神経分枝。TN = 横神経。W = 翅芽。VLM = 腹縦走筋。VM = 腹側正中線。

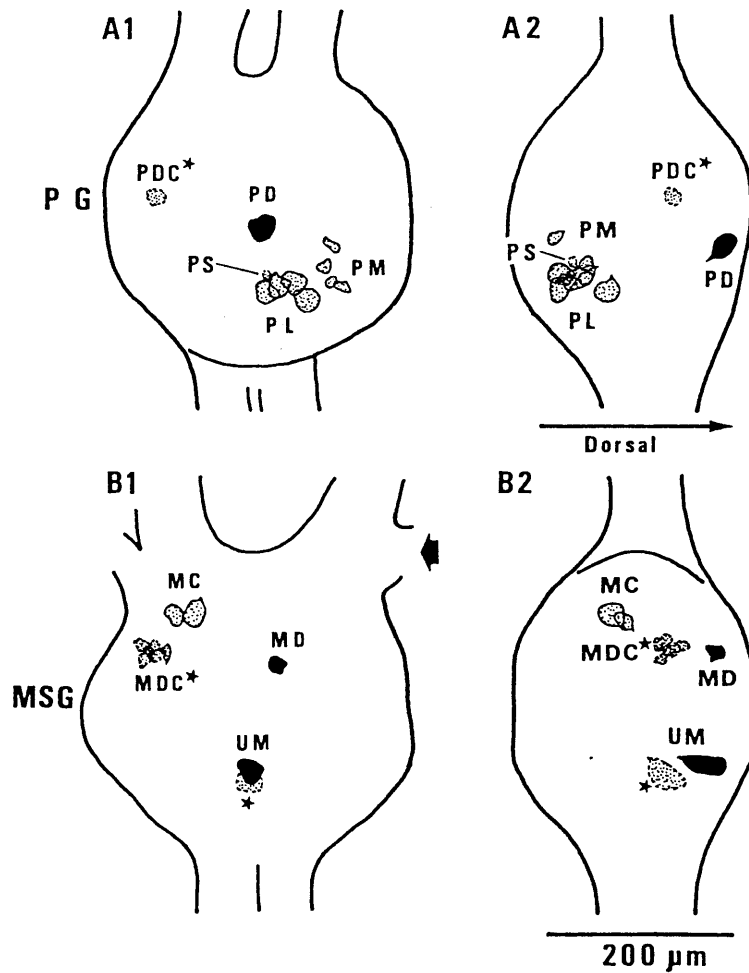


（図 1 1）幼虫中胸の背側構造を支配する背側感覚分枝（A）と運動分枝（B）の横断切片の電子顕微鏡写真。白星印＝直径  $0.5\mu\text{m}$  の細軸索。  
バー＝  $5\mu\text{m}$ 。



(図12) 幼虫のDLM運動神経の顕微鏡写真。

背側分枝から染色した。A1 = PGの腹側(腹面図)。A2 = PGの背側(腹面図)。A3 = PGの側面図。B1 = MSGの腹側(腹面図)。B2 = MSGの背側(腹面図)。B3 = MSGの側面図。写真の上側は、神経節の前方。側面図では、VとDは各々腹側と背側を示す。PL = 前胸神経節の大神経細胞。PM = 前胸神経節の中神経細胞。PD = 前胸神経節の背側神経細胞。MC = 中胸神経節の反対側神経細胞。MD = 中胸神経節の背側神経細胞。UM = 中胸神経節の不對中央神経細胞。星印は感覚神経線維の終末部。バー = 200  $\mu$ m。



(図 1 3) 幼虫の D L M運動神経細胞体の線画。

A 1：前胸神経節の腹面図。A 2：前胸神経節の側面図。

B 1：中胸神経節の腹面図。B 2：中胸神経節の側面図。

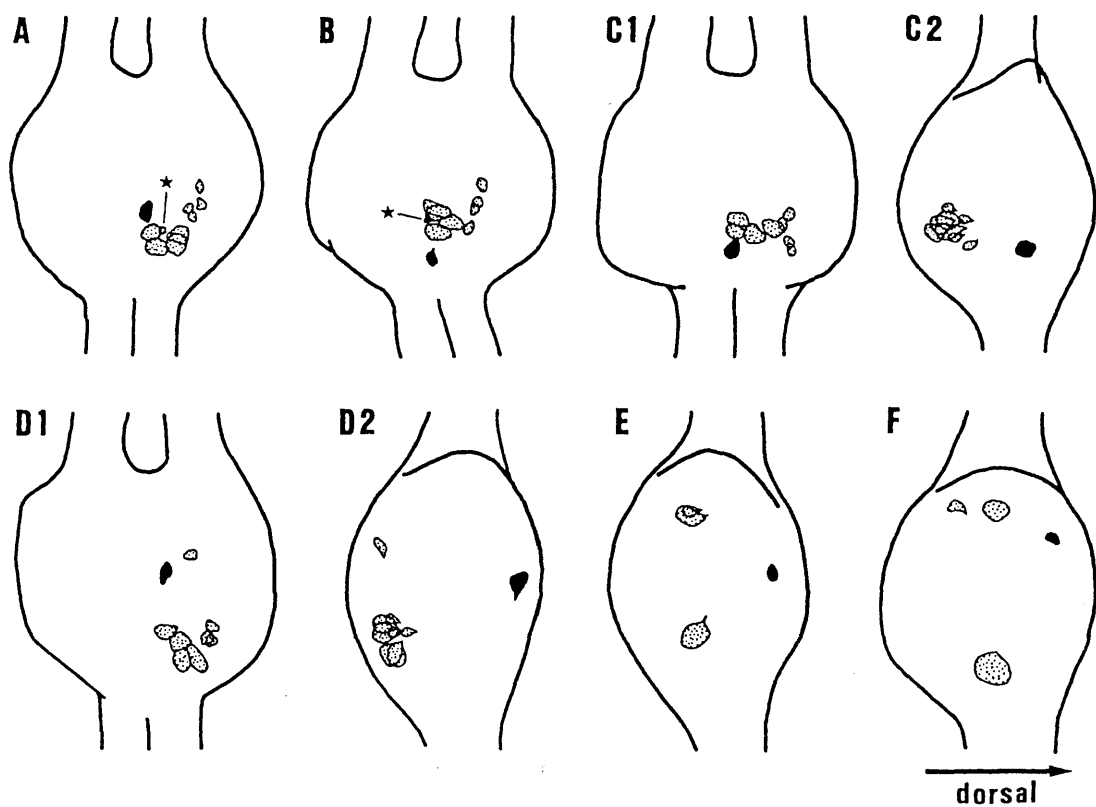
P D C = 前胸神経節の背側反対側神経細胞。P S = 前胸

神経節の小神経細胞。M D C = 中胸神経節の背側反対側

神経細胞。M D C = 中胸神経節の背側反対側神経細胞。

他の略号は、図 1 2 のものと同じ。矢印は dorsal nerve  
で、その末梢の分枝からコバルトの逆行性染色が行われた。

星印は背側運動分枝に近い神経分枝からコバルトの逆行  
性染色を行った時染色される神経細胞を示す。

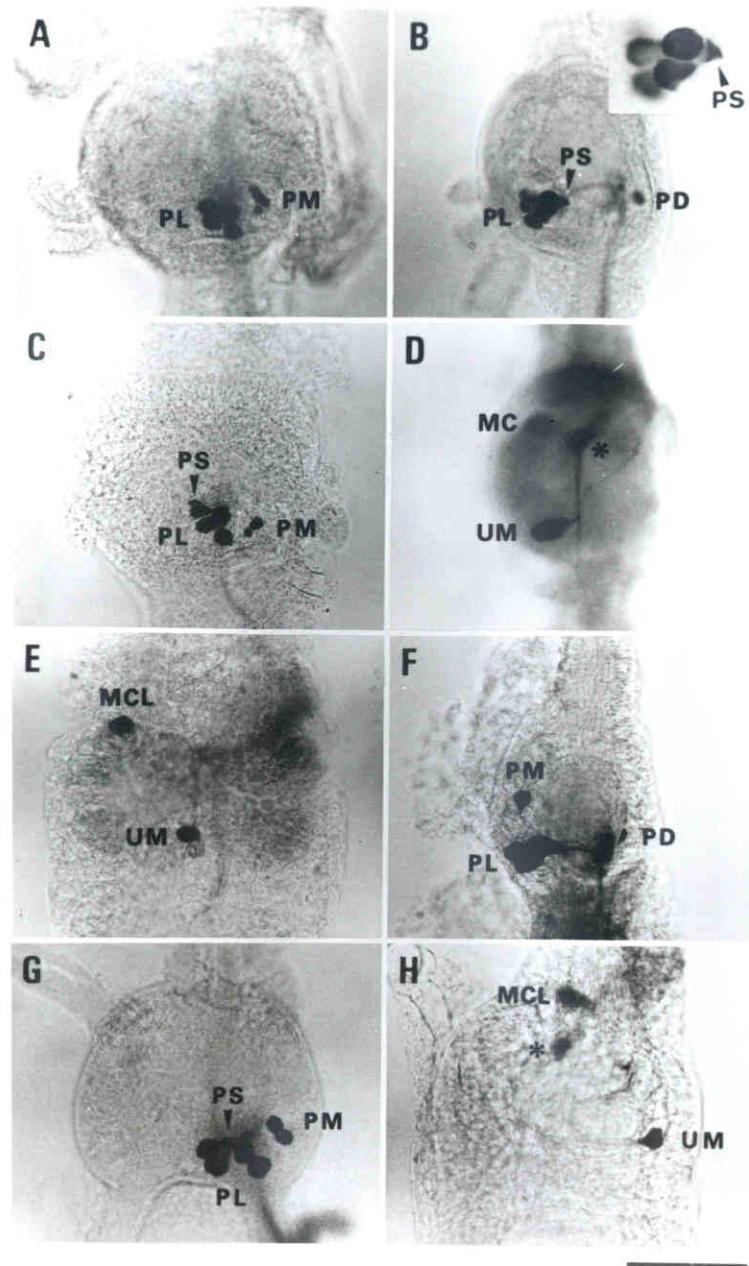


(図14) 幼虫のDLM運動神経の細胞体位置の変動。

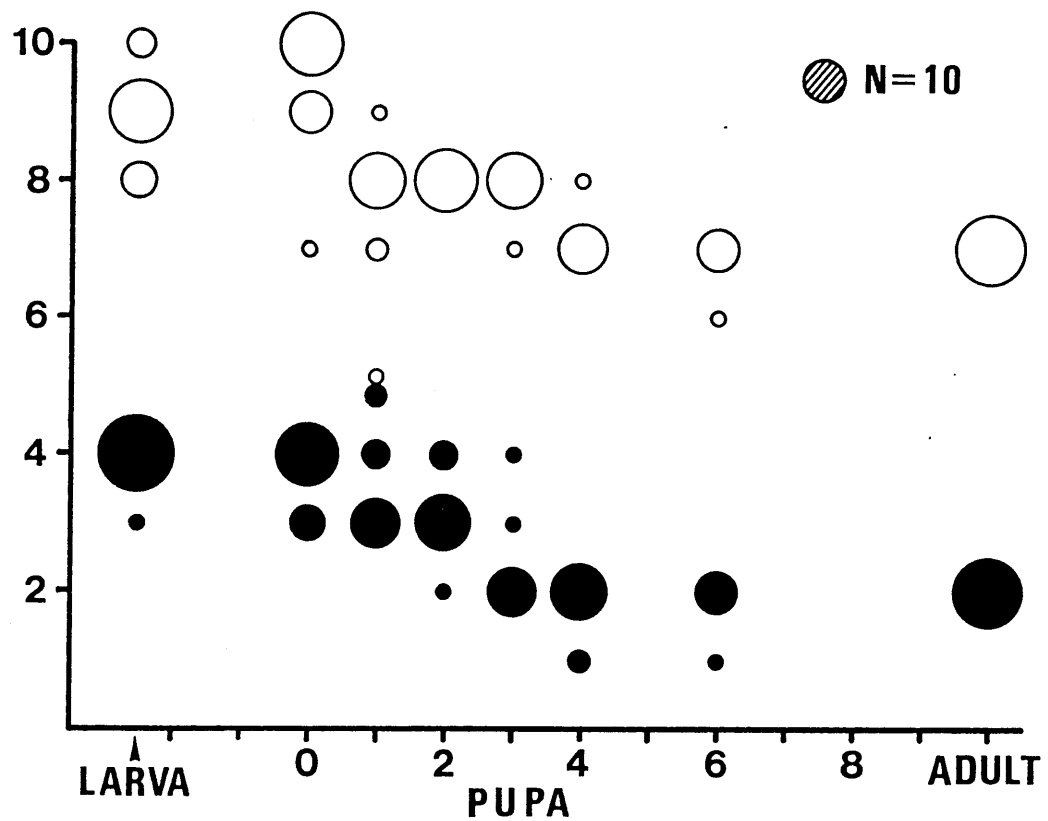
A、B、C1、C2、D1、D2：前胸神経節。E、F：中胸神経節。

A、B、C1、D1は、腹面図。C2とD2は側面図。黒く塗りつぶした神経細胞はPGのPD細胞とMSGのMD細胞。星印はPS神経細胞を示す。



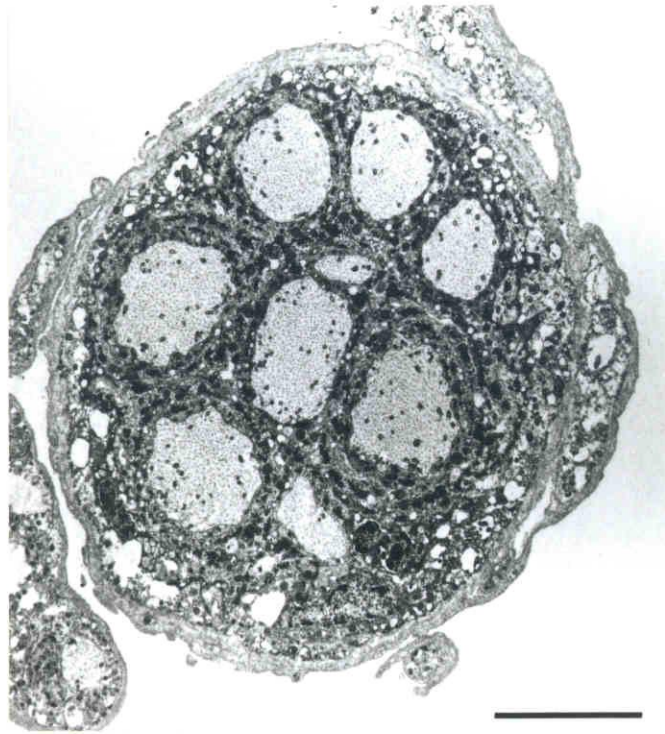


(図15) コバルトの逆行性染色法により染色された変態中のDLM運動神経。  
 A: 0日蛹のPG (腹面)。B: 0日蛹のPG (側面)。挿入写真はPS細胞の強拡大写真。C: 1日蛹のPG (腹面)。D: 1日蛹のMSG (側面)。  
 E: 3日蛹のMSG (腹面)。F: 4日蛹のPG (側面)。G: 6日蛹のPG (腹面)。H: 6日蛹のMSG (側面)。写真の上方は、神経節の前方。側面写真では、写真の右側が神経節の背側。PL = 前胸神経節の大細胞。PM = 前胸神経節の中細胞。PS = 前胸神経節の小細胞。PD = 前胸神経節の背側細胞。MCL = 中胸神経節の反対側大細胞。UM = 中胸神経節の不對中央細胞。星印は背側感覚分枝からくる感覚線維の軸索終末を示す。  
 バー:  $200\mu\text{m}$  (Bの挿入写真では  $100\mu\text{m}$ )。

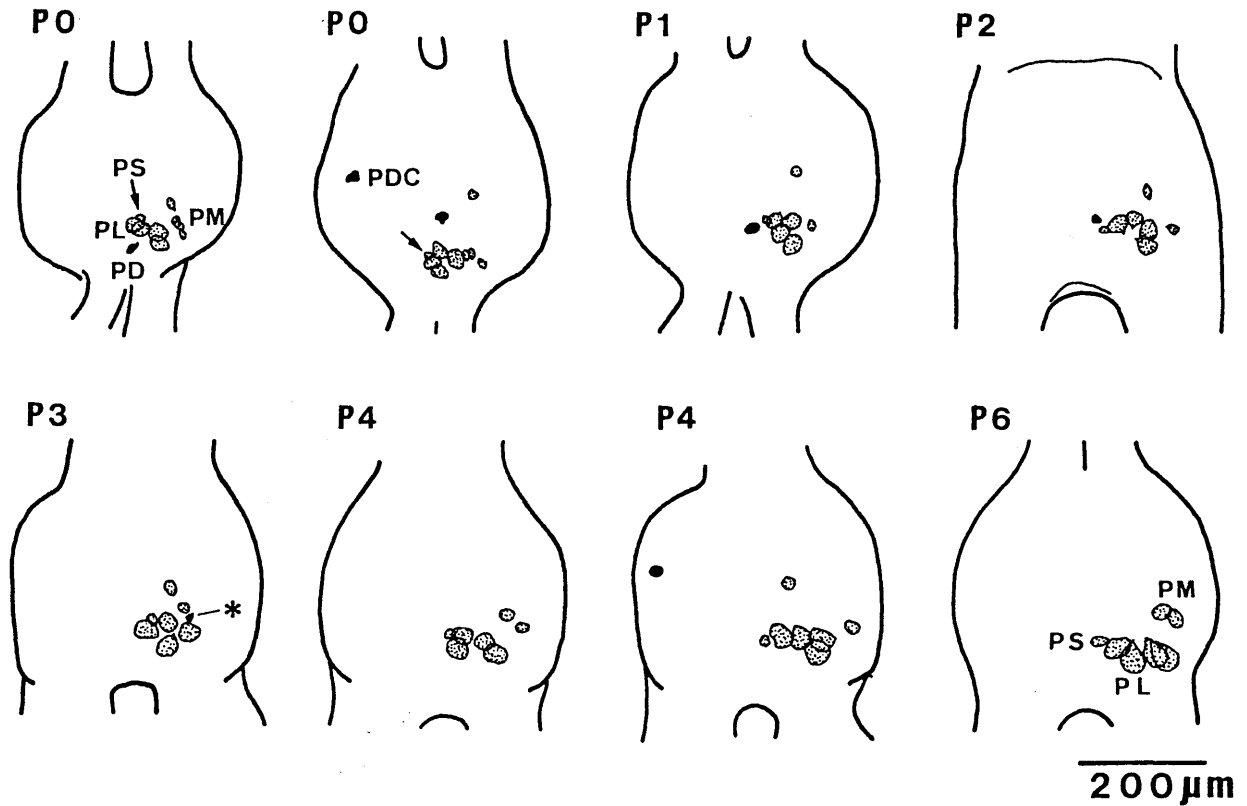


(図 16) 変態におけるPGとMSGのDLM運動神経総数の変化。

中空の円=PGにある神経細胞。中実の円=MSGにあるの神経細胞。  
 円の面積は、標本数を表す。斜線の円は、10標本の大きさを示す。  
 縦軸：細胞数。横軸：発生段階(日)。

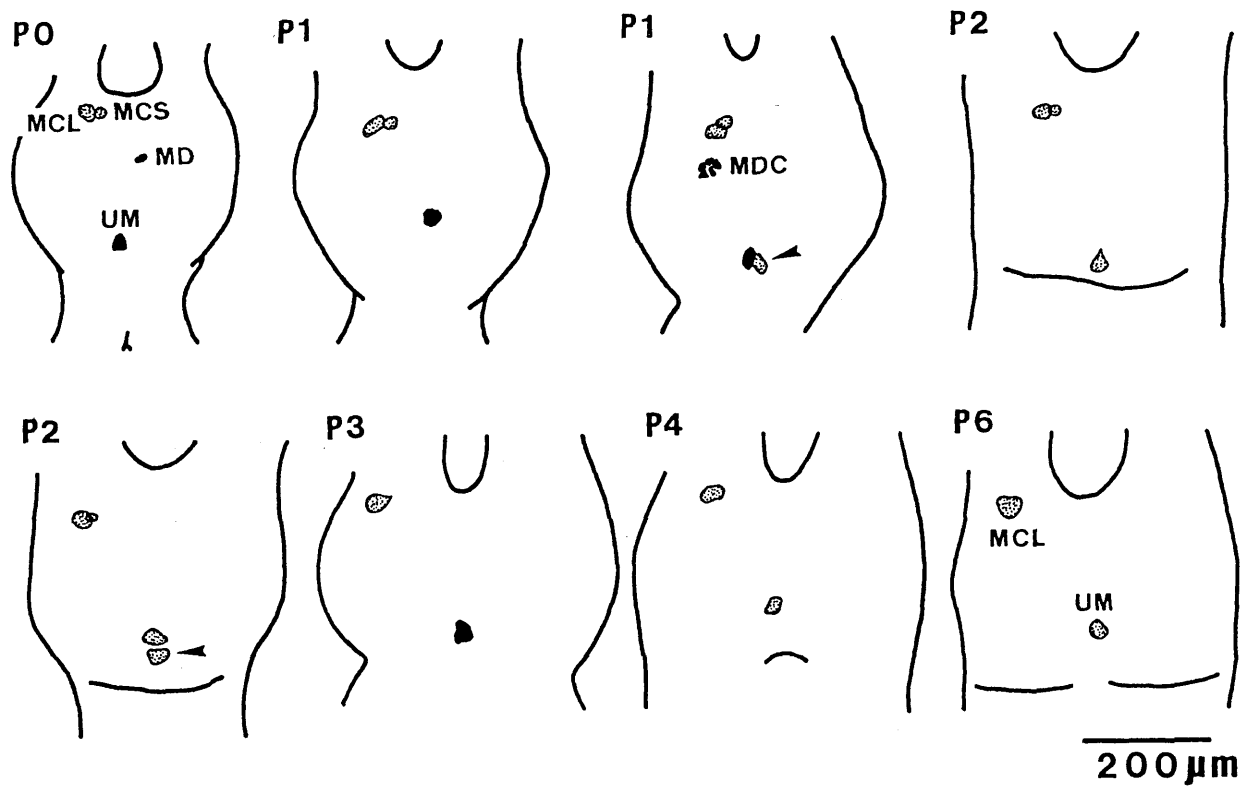


(図 17) 潜成虫における背側運動分枝の電子顕微鏡写真。バー = 5  $\mu$ m。



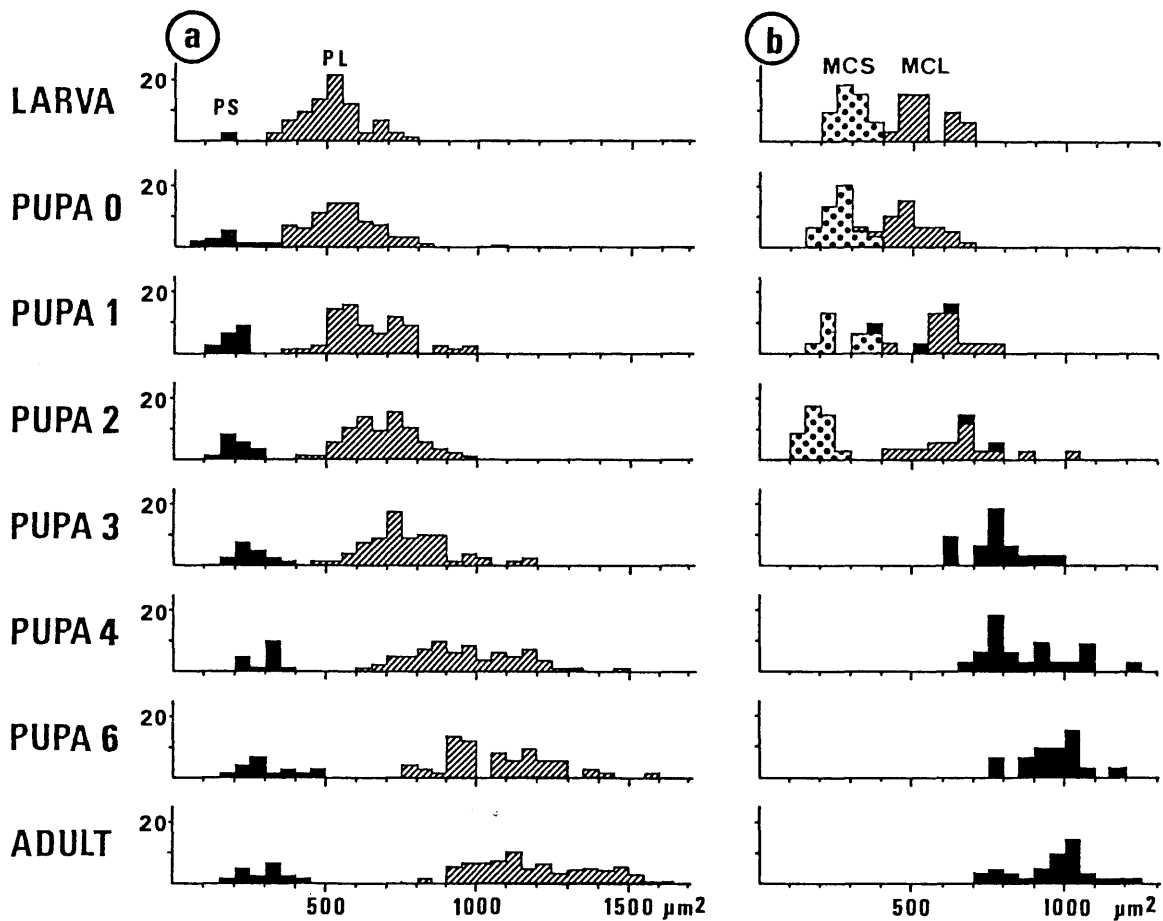
(図 18) 変態における P G の D L M 運動神経の変化 (腹面)。

P 0, 1, 2, 3, 4, 6 = 0、1、2、3、4、6 日蛹。中実の細胞は、神経節の背側に存在した。点を打たれた細胞は、腹側に存在した。P D C = 前胸神経節背側反対側細胞。他の略号は図 19 のものと同じ。矢印は P S 細胞を指す。星印は、退化しつつある P D 細胞で、神経節の側方へ移動したものを示す。



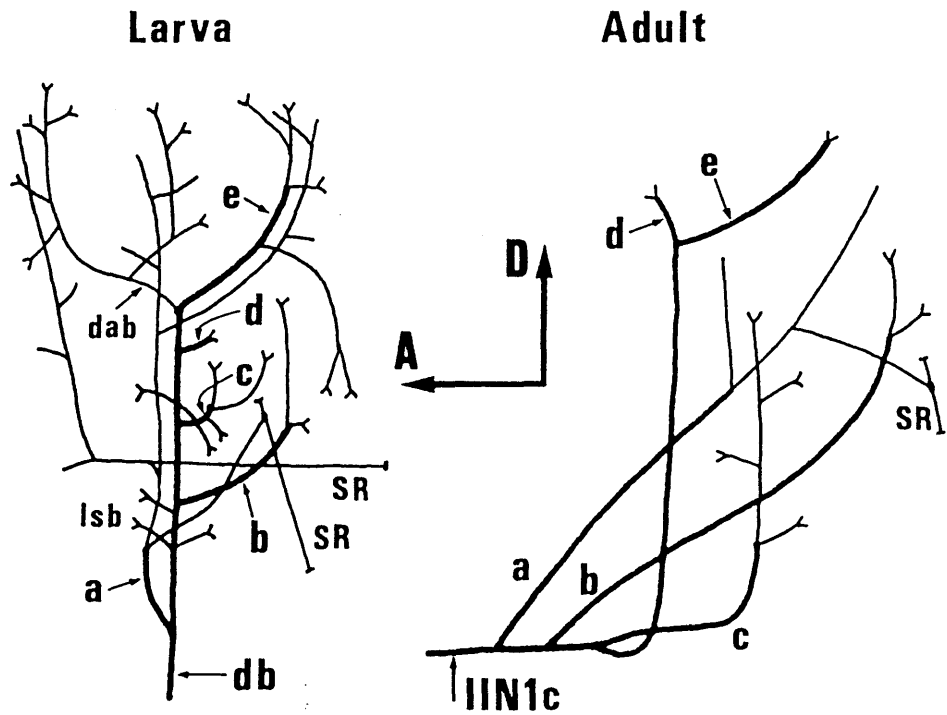
（図 19）変態におけるMSGのDLM運動神経の変化。

P0, 1, 2, 3, 4, 6 = 0, 1, 2, 3, 4, 6日蛹。MCS = 中胸神経節の反対側小細胞。MDC = 中胸神経節の背側反対側細胞。他の略号は図19と同じ。楔印は淡く染まった余分のUM細胞を指す。

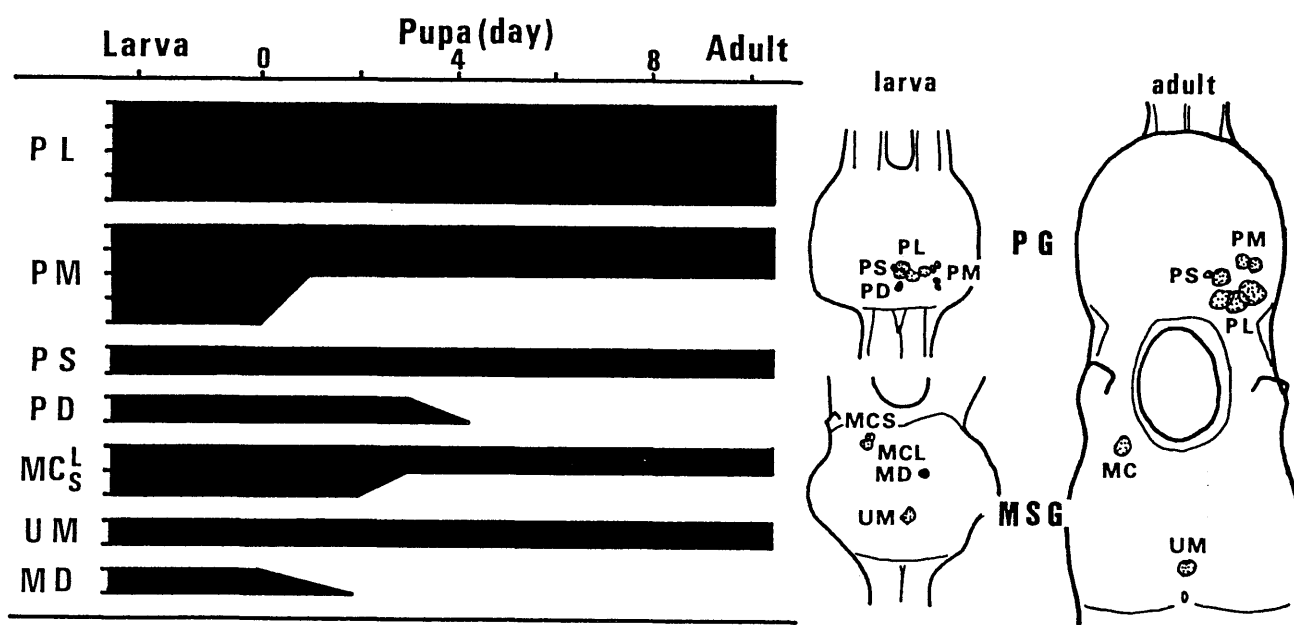


(図 20) 変態中の神経グループにおける細胞体の大きさのヒストグラム。

a : PS と PL 細胞。 b : MCS と MCL 細胞。縦軸 = 染色された細胞の頻度 (%)。横軸 = 細胞体の大きさ (腹面からみた細胞の面積)。a においては、細胞全数 (100%) は、すべての PG が 5 個 (1 個の PS 細胞と 4 個の PL 細胞) を持つとした場合の合計数とした。斜線の棒は、大きい方から 4 番目までの細胞の大きさの頻度。塗りつぶした黒棒は、5 個の細胞を持つ神経節における最小の細胞の大きさの頻度。b においては、全細胞数は、すべての MSG が 2 個の細胞 (1 個の MCS と 1 個の MCL) を持つと仮定した場合の合計数とした。斜線をつけた棒と点を打った棒は、各々、2 個 (MCL と MCS) の細胞を持つ神経節における大細胞と小細胞の大きさの頻度分布を示す。塗りつぶした黒棒は、1 個の細胞を持つ神経節における細胞の大きさの頻度を示す。



（図 2 1）中胸の背側神経分枝の幼虫と成虫における分枝パターンの比較。太線は相同の分枝を示す。a、b、c、d、e = 相同の分枝。db = 背側分枝。I I N 1 c = 成虫の中胸の背側構造を支配する神経分枝。lsb = 側方短分枝。dab = 背側前方分枝。A = 前方。B = 背側。SR = 伸展受容器。



(図 2 2) 変態中の D L M 運動神経の運命の模式図。 黒棒の太さは細胞数を表す。  
横軸 = 発生段階 (日)。



〔資料〕 副論文と参考論文のリスト

〔副論文〕

1. H. Tsujimura (1987) Variations in location and size of identified flight motoneurons in the silk moth, *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* 16: 271-284.
2. H. Tsujimura (1988) Metamorphosis of wing motor system in the silkworm, *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae): Anatomy of the sensory and motor neurons that innervate larval mesothoracic dorsal musculature, stretch receptors, and epidermis. *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* (in press).

〔参考論文〕

1. 辻村秀信 (1979) モンシロチョウの変態過程における発生段階の同定方法の検討. 東京農工大学一般教育部紀要 15: 67-74.
2. 辻村秀信 (1982) 鱗翅目昆虫の変態と神経系. 遺伝 (裳華房) 36: 23-29.
3. H. Tsujimura (1983) Anatomical changes of the central nervous system during metamorphosis in *Pieris rapae crucivora* Boisduval (Lepidoptera: Pieridae). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* 12: 119-127.
4. H. Tsujimura (1983) Anatomy of external structure and musculature of thoraces in the larva of the lepidopteran *Pieris rapae crucivora*. *J. Morphol.* 177: 181-190.
5. H. Tsujimura (1983) Anatomy of external structure and musculature of abdominal segments in the larva of the lepidopteran *Pieris rapae crucivora*. *J. Morphol.* 177: 191-203.
6. 中村浩、辻村秀信 (1984) ディスク型およびスラブ型の電気泳動装置の作製. 東京農工大学一般教育部紀要 21: 143-156.
7. Hama, T., H. Tsujimura, T. Kaneda, K. Takata, and A. Obara (1985) Inductive capacities for the dorsal mesoderm of the dorsal marginal zone and pharyngeal endoderm in the very early gastrula of the newt, and presumptive pharyngeal endoderm as an initiator of the organization center. *Develop. Growth & Differ.* 27: 419-433.

8. 辻村秀信 (1986) 昆虫神経系の変態. 植物防疫(日本植物防疫協会)  
40:4-10.