

# 学位論文の要旨

氏 名	桐野正人
学位論文題目	ヒメジ科魚類の触鬚の運動制御機構に関する研究

本論文は、ヒメジ科魚類の触鬚の運動制御機構に関して末梢部位での解剖学的な解析と、触鬚の運動に関わる筋肉を支配する運動ニューロンの同定、及び三叉・顔面神経の感覚性の鰓弓神経との反射弓の解明を行った。

第1章では、序論として魚の味覚の背景と触鬚の役割とこの論文との関連について触れ、ヒメジの触鬚に関連した最近の知見を要約した。

第2章では、実験材料と実験方法について記載した。材料は捕獲の方法や管理について、実験方法は大きく分けて生理学的な方法と形態学的な方法に分けて記述した。形態学的な方法としてさらに、肉眼解剖による観察、一般組織標本の光学顕微鏡による観察、灌流固定法、生体標本でのトレーサーによる神経標識法、固定標本でのトレーサーによる神経標識法、卵黄包埋と切片作成について詳しく述べた。

第3章では、触鬚の構造とその動く仕組みについて調べた。触鬚の構造、関節構造の有無、触鬚の動きに関わる筋肉の同定とその機能について検討した。その結果、触鬚は中央を基部から先端に走る軟骨、触鬚神経束、結合性組織、真皮、表皮から構成され、筋組織は存在しないことがわかった。触鬚軟骨の基部終末は変形鰓条骨によって補強されている。その触鬚基部は内側にくぼみを作り、ここに基舌骨より前に突き出した角舌骨が入り込む形、いわゆるボールとソケット状の関節構造を形成している。触鬚軟骨基部には角舌骨周辺に存在する4種類の筋肉の腱が終わり、これらの筋肉が収縮することで左右の触鬚が独立して動くことが分かった。それぞれの筋肉はその機能から伸筋、屈筋、外転筋、内転筋と定義した。

第4章では、ウミヒゴイ属の第一次味覚中枢について調べ、その結果の比較解剖学的な考察を行った。ヒメジ科の第一次中枢は皺を有する背側顔面葉とその下に腹側顔面葉、さらにその下の迷走葉からなる。腹側顔面葉と迷走葉は共に前後に伸びた感覚柱である。ただし、同じヒメジ科に属する魚でも、ヒメジ属の種では腹側顔面葉がみられず、ウミヒゴイ属と大きく異なる。背側顔面葉には皺によって生じた多数の小葉 (lobule) がみられ、各小葉は周辺層、分子層、外側より小型、中型、大型細胞の順に層的な配置がみられる細胞層、そして大型の細胞が散在する深部層からなる。腹側顔面葉と迷走葉ではこのような層的な構築はみられず、小型の細胞が集まったクラスターとその間に中型と大型細胞が散在している。クラスターのサイズは腹側顔面葉より迷走葉のほうがやや大きい。

第5章では、鰓弓神経の投射経路について脂溶性の蛍光色素であるDiIを用いて調べた。

三叉神経は一本の神経根として脳内に入ると、三叉運動神経核と主知覚核に終わる線維が分かれ、残りの全ての線維は後方に向きを変え脊髄下行路を形成する。この脊髄下行路は脳幹を下行し、その間脊髄下行路核に線維を送りながら脊髄の後索核に終わる。この脊髄下行路から顔面葉の前方約1/3の高さで小さな神経束が顔面葉底部に達し、腹側顔面葉の外側側面と顔面中間核に入るのが確認できた。三叉運動神経核には逆行性標識された大小の細胞体があり、三叉神経系では感覚線維と運動ニューロンが直接シナプスする単一シナプス反射経路が存在する。

顔面神経は三叉神経根より後方で脳内に入ると第四脳室の側面の顔面神経感覚路を下行し、背側顔面葉と一部の線維が顔面中間核へと投射する。背側顔面葉において終末線維は特に分子層に局在する。ウミヒゴイ属の種では腹側顔面葉全体にも標識線維がみられた。

舌咽神経は聴神経の第三枝の後方で延髄外側下部から脳内に入り、内側後方へと進む。この間、上行性第二次味覚路を二分するように走り、二つの神経束に分かれる。外側の神経束は迷走葉の最前部内側部に達し終末を開始する。この終末部位は後方に行くにつれて徐々に小さくなり、迷走神経第三枝が入る高さではほとんどなくなる。一方、内側の線維は下行して第四脳室外側に柱状に発達した核を形成する。これは顔面中間核に相同で、この後方には迷走神経からの投射があると推察される。

第6章では、触鬚の運動制御に関わる運動ニューロンを同定し、触鬚を動かす反射弓について考察した。顔面運動神経根に投与した結果から顔面運動神経核は吻方亜核と尾方亜核の二つに分かれることが分かった。吻方亜核は腹側後方だけではなく、反対側にも樹状突起を伸ばす。舌顎枝にトレーサーを投与した結果から、触鬚の動きに関わる筋肉を支配しているのは主に尾方亜核であることが分かった。尾方亜核は樹状突起を外側腹側と後方に伸ばす。触鬚での味覚線維は背側顔面葉の分子層に終末する。DiIを背側顔面葉に投与した結果、この部位より上行性第二次味覚核や顔面中間核への投射がみられたが、尾方亜核の樹状突起野への投射はみられなかった。尾方亜核にトレーサーを注入した結果、顔面中間核において逆行性標識された細胞がみられたことから、背側顔面葉から顔面中間核を介した反射弓の存在が推測される。三叉神経は顔面運動尾方亜核へ直接投射しない。三叉神経線維と顔面運動尾方亜核との間は顔面中間核、三叉神経主知覚核、後索核の3つの何れかを介して行われ、3種の反射経路が示唆された。

第7章では本論文で得られた結果に基づき、魚類の味覚、触覚、味覚中枢について総合的な考察を行った。

## 論文審査の要旨

報告番号	理工研 第232号	氏名	桐野 正人
審査委員	主査	清原 貞夫	
	副査	塚原 潤三	阿部 美紀子
		笠井 聖仙	

学位論文題目 ヒメジ科魚類の触鬚の運動制御機構に関する研究  
( Studies on physiological mechanisms for controlling the barbel movement in goatfish )

## 審査要旨

本論文は、ヒメジ科魚類の触鬚の運動制御機構に関して末梢部位での解剖学的な解析と、触鬚の運動に関わる筋肉を支配する運動ニューロンの同定と鰓弓神経との反射弓の解明をした。

第1章は、序論として魚の味覚研究の背景と触鬚の役割についてこの論文との関連について述べ、ヒメジの触鬚において最近得られた知見を要約した。

第2章は、実験材料と実験方法について記載した。材料は捕獲の方法や管理について、実験方法は大きく分けて生理学的な方法と形態学的方法に分けて記述した。形態学的方法としてさらに、灌流固定法、生体標本でのトレーサーによる神経標識法、固定標本でのトレーサーによる神経標識法、卵黄包埋と切片作成について詳しく述べた。

第3章は、触鬚の構造とその動く仕組みについて調べた。触鬚の構造、関節構造の形態、触鬚の動きに関わる筋肉の同定とその機能について検討した。触鬚は中央を基部から先端に走る軟骨、触鬚神経束、結合性組織、真皮、表皮から成り筋組織は存在しない。触鬚軟骨の基部終末は内側にくぼみを作り、ここに基舌骨より前に突き出した角舌骨が入り込む形、いわゆるボールとソケット状の関節構造を形成している。触鬚軟骨基部には角舌骨周辺に存在する4種類の筋肉が腱を介して終わり、これらの筋肉が収縮することで触鬚が動くことが分かった。

第4章は、ウミヒゴイ属の第一次味覚中枢について調べた。ヒメジ科の第一次中枢は皺を有する背側顔面葉とその下に腹側顔面葉、さらにその下の迷走葉からなる。顔面葉、迷走葉は共に前後に伸びた感覚柱を形成している。背側顔面葉には皺によって生じた多数の小葉がみられ、各小葉は外側の線維からなる分子層とその内側に外側より小型、中型、大型細胞の順に層状の配置をしている細胞層、そして大型の細胞が散在する深部層からなる。このような層状の構築は腹側顔面葉と迷走葉ではみられない。背側顔面葉の皺と層構造が高度に分化した組織であり、それが形成された進化的考察は見事である。

第5章は、鰓弓神経の投射経路について脂溶性の蛍光色素であるDiIを用いて調べた。三叉神経は一本の神経根として脳内に入ると、三叉運動神経核と主知覚核に終わる線維が分かれ、残りの全ての線維は後方に向きを変え脊髄下行路を形成する。この脊髄下行路の大半の線維は脊髄の後索核に終わる。この脊髄下行路から顔面葉の前方約1/3の高さで小さな神経束が腹側顔面葉底部に達し、その外側側面と顔面中間核に入るのが確認できた。三叉運動神経核には逆行性標識された大小の細胞体があり、三叉神経では感覚線維と運動ニューロンが直接シナプスする単シナプス反射経路が存在する。

顔面神経は三叉神経根より後方で脳内に入り、背側顔面葉と腹側顔面葉の全体と顔面中間核へと投射する。背側顔面葉において終末線維は特に分子層に終わる。

舌咽神経は聴神経の第三枝の後方で延髄外側下部から脳内に入り、二つの神経束に分かれる。外側の神経束は迷走葉の最前部内側部に終末する。一方、内側の線維は下行して第四脳室外側に柱状に発達した核を形成する。鰓弓神経のすべての投射域を明らかにし、第一次味覚中枢での体部位局在構築の全貌を示したことは高く評価できる。

第6章は、触鬚の運動制御に関わる運動ニューロンを同定し、触鬚を動かす反射弓について考察した。顔面運動神経根にDiIを投与した結果から顔面運動神経核は吻方亜核と尾方亜核の二つに分かれることが分かった。吻方亜核は腹側後方だけではなく、反対側にも樹状突起を伸ばしていた。舌顎枝にトレーサーを投与した結果から、触鬚の動きに関わる筋肉を支配しているのは主に尾方亜核であることが分かった。尾方亜核は樹状突起を外側腹側と後方に伸ばしていた。触鬚での味覚情報は背側顔面葉の分子層に終末する。DiIを背側顔面葉に投与した結果、上行性第二次味覚核や顔面中間核への投射がみられたものの、尾方亜核の樹状突起野への投射はみられなかった。尾方亜核にトレーサーを注入した結果、顔面中間核において逆行性された細胞がみられたことから、背側顔面葉から顔面中間核を介した反射弓の存在を示唆する。同時にこの部位には終脳や視蓋からの入力も直接あるいは間接的に受容していると考えられ、今後の研究の発展が期待される。

以上本論文はヒメジ科魚類の運動制御機構について総合的に明らかにし多くの新事実を示し、魚類の神経科学ばかりでなく脳の進化などの一般的な神経科学の発展にも寄与している。よって、審査委員会は博士(理学)論文として合格と判定する。

## 最終試験結果の要旨

報告番号	理工研 第232号	氏名	桐野 正人
審査委員	主査	清原 貞夫	
	副査	塚原 潤三	阿部 美紀子
		笠井 聖仙	

平成18年1月25日の博士論文発表会において、主査と副査を含む約25名の教官及び学生の前で、学位申請者桐野正人氏による学位論文の発表が行われ、その内容及び関連事項について質問が行われた。その一部を以下に示す。いずれの質問に対しても満足すべき回答を得ることができた。

質問1：触鬚を動かす感覚情報はどのようなものか。

回答：直接的には触鬚表面で感じる触覚と味覚情報である。しかし、視覚、側線、聴覚情報も関与していると予測される。中層を泳いでいる場合に通常は触鬚を頭部腹面に格納しているが、時々触鬚を前方に押し出し遊泳する。この時はおそらく視覚や側線情報が利用されていると思われる。

質問2：触鬚を持つ魚はヒメジ以外にも多くの魚種でみられる。この魚の触鬚の特徴は何か。

回答：真骨魚の触鬚はほとんどすべての魚種で味蕾を持ち、触鬚が味覚と触覚のセンサーとして働いている点は共通している。ヒメジの特徴は先ず個々の味蕾が大型で、その直行型の神経支配に特徴があり、触鬚は味覚と触覚の深さ探知機として機能している。さらに、触鬚を能動的に動かせるのも大きな特徴である。

質問3：触鬚を動かす運動ニューロンを破壊すると餌を探せなくなるのか。

回答：触鬚や舌頭神経を切断すると餌を探せなくなるので、その可能性は高い。

質問4：触鬚の運動が顔面運動ニューロンに支配されていることは理解した。実際の触鬚の運動はかなり複雑で精緻であるが、それはどのように制御されているのか。

回答：今回明らかにした4種の筋肉はおそらく異なる4群の運動ニューロンに支配され、それらの活動はおそらく興奮性や抑制性介在ニューロンを介して相互に連絡しており、活動が時間的なプログラムで制御されているはずである。触鬚の大きな前後の動きや、左右の細かで迅速な動きはおそらくこのプログラム機構によって制御されていると考えられ、その詳細は今後の課題である。

質問5：今回明らかにしたこの反射弓は上位中枢からの制御は受けていないのか。

回答：受けていると思われる。最近当研究でゴンズイの顔面運動核は間脳の第三次味覚中枢やその近傍の部位に存在するニューロンからフィードバック制御を受けていることが明らかにされている。この部位は味覚や自律神経の中枢であることから、味覚の記憶情報や体の生理的状況に応じて触鬚の運動が加減されるものと思われる。

質問6：触鬚で受け取られた味覚と触覚情報は他の行動にも利用されるのか。

回答：顎骨運動や鰓蓋運動に関係していると思う。顎骨運動は三叉運動核や顔面運動核で制御されており、触鬚の運動を制御する顔面運動核の部分と相互に情報がやり取りされ、触鬚の運動、顎骨運動、鰓蓋運動が円滑に展開されるものと推測する。

質問7：触鬚の運動の神経制御機構は個体発生のいつごろ形成されるのか。

回答：大変難しい問題である。仔魚から稚魚になっていく段階でかなり複雑な動きが可能になるので、それに対応して神経機構も発達すると予想されるが、具体的にデータは現時点ではない。

質問8：顔面運動ニューロンの活動は実際に触鬚の刺激に対応して変化したか。

回答：大変重要な問題であるが、今回はこの点については詳しく調べなかった。今回使用した麻酔薬などの影響で運動ニューロンの活動が抑えられた可能性もあるので、今後自由遊泳している個体からの神経活動の記録方法の開発が必要であろう。

以上の結果から、4名の審査委員は申請者が大学院博士後期課程修了者としての学力と見識を備えていると判断し、博士(理学)を与えるにたる資格をもつものと認めた。