

クルマエビの神経顆粒に関する研究—IV

食道上神経節より派生する神経のニウロン細胞体の同定

中 村 薫*

Studies on the Granular Inclusion in the Nerve Cells of the Prawn, *Penaeus japonicus* BATE—IV

Identification of the Cell Bodies of the Neurons Deriving
from the Supraoesophageal Ganglion

Kaworu NAKAMURA*

Abstract

Neurons of such nerves as the optic, oculomotor, antennal gland, tegumental, endo- and exopodites of the 2nd antenna, as well as of the protocephalon attractor, were traced to their cell bodies in the supraoesophageal ganglion. Procion yellow was injected electrophoretically into the cut end of each axon at near level of its deriving site from the ganglion. Oculomotor neuron running along the optic nerve had its small cell body in the superior of opposite dorsal olfactory lobe ganglion cell group (DO). As for the oculomotor nerve derived from the lateral side of the ganglion, instead of the cell body, diverged branches were recognized in the neuropile dorso-interior to the olfactory lobe. Neuron in the endopodite nerve of the 2nd antenna had its large cell body in the posterior to the DO, dorsal to the ventral olfactory lobe ganglion cell group (VO), and a little anterior to the posterior ganglion cell group (P). Neuron in the exopodite nerve of the 2nd antenna had its large cell body in the inferior to the former neuron. For the antennal gland nerve, its neuron had a large cell body in the P. Neuron in the tegumental nerve had its cell body in the posterior to the DO and dorsal to the VO. The cell body of the neuron in the nerve to the protocephalon attractor was a giant size, being situated at the hind region of the ventro-posterior ganglion cell group. And its function seemed to be related with the oculomotor circuit because of its indirect control of the eye-stalk abductor via a muscular linkage.

クルマエビの食道上神経節内の神経氈 neuropile 表面に分布する神経細胞集団の中で、腹面後部正中域に位置する腹面後部神経節細胞集団 ventro-posterior ganglion cell group (VP 細胞集団) には過沃素酸-SCHIFF 反応に陽性を呈する顆粒状物質を含有した特殊細胞が認められる¹⁾²⁾。ところで VP 細胞集団はその解剖学的位置関係から当該神経節を構成する第 3

* 鹿児島大学水産学部増殖生理学研究室 (Lab. of Propagation Physiology, Fac. of Fisheries, Kagoshima Univ., Kagoshima, Japan)

脳 tritocerebrum の腹面を占め、後者は機能的には上唇、口胃神経系および後食道交連へ神経を送り、且つ頭胸甲殻、第2触角等との情報連絡を営むとされるが³⁾、上記特殊細胞の機能を明らかにする上で、理解の一助として、その細胞体が位置する当該細胞集団の後部を占める巨大細胞²⁾と別個細胞集団を構成する細胞の少数に関して、先報⁴⁾と同様の蛍光色素注入法を当該神経節派生神経上の軸索側より適用することにより細胞体までの軸索走行を確認し得たのでここに報告することとした。

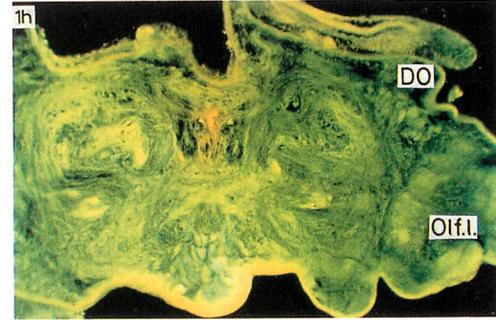
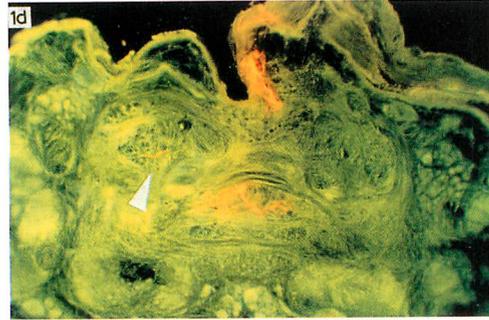
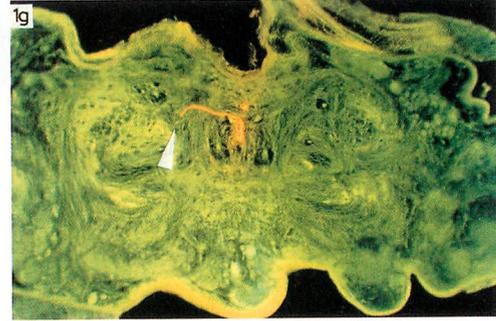
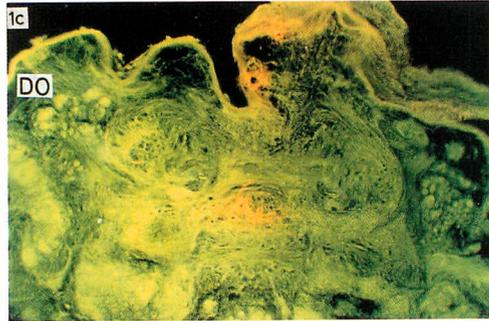
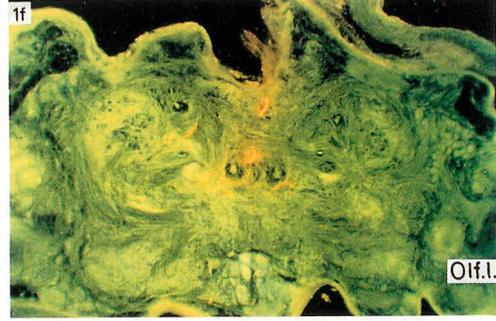
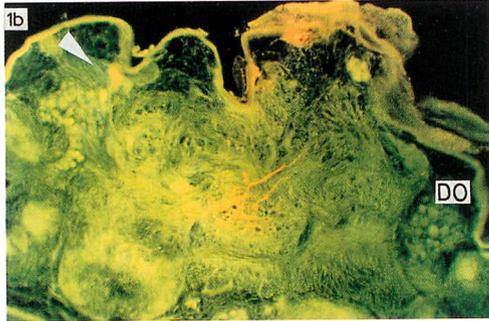
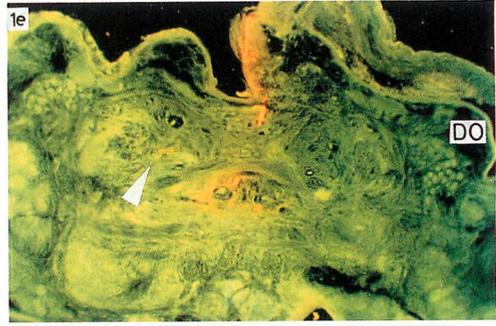
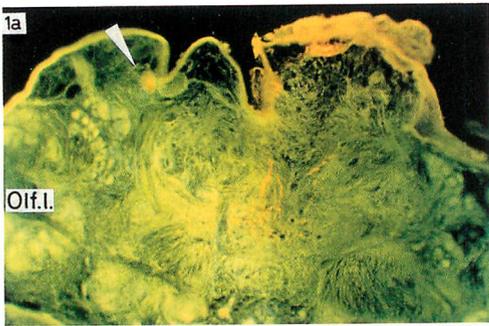
実験方法

材料には体重10g前後の養殖クルマエビ、*Penaeus japonicus* BATEを用いた。食道上神経節を摘出し、15%の割合にホルマリンを溶かしたSØRENSEN緩衝液(pH 7.4)で1-2晩冷蔵庫内で固定の後、予め用意した実験装置に移し当該神経節より派生する眼柄、動眼、第2触角内・外肢、触角腺、殻tegumentalおよび原頭部牽引筋protocephalon attractor⁵⁾等の各神経を確認して、各軸索束の切断面より4%プロシオン黄水溶液を充填したガラス電極を挿入することにより電気泳動的に注入実験を開始した。なお切断面は極力、神経節寄りの派生箇所付近に近付けて設定し、その面における挿入部位は全ての例で神経鞘膜に接した最外層に位置する軸索群の中からもなるべく径の大きい軸索を選んで対象とした。これは注入速度がはやいことと、注入状態が経時的に確認容易な理由による。以上に関する装置、方法等は先報⁴⁾と同様の要領に従った。通電終了の後、神経節は直ちに、もしくは1晩緩衝液中に放置し以後脱水、パラフィン包埋の処理を経て約18~20µmの連続切片とし、オイキットEukitt封入を施した。標本の観察は蛍光顕微鏡下で450nm波長帯の励起蛍光に依った。なお原頭部牽引筋支配神経に関しては、別途末梢部位までの解剖学的追跡を試み該当筋の形態を明確にした。

結果

眼柄神経と動眼神経：眼柄神経の基部、即ち食道上神経節寄りの内側面の神経鞘膜下の軸索束表面には径の太い軸索の走行が認められ、1本ないし2、3本を数え得る。本実験で対象とした軸索は末梢に向かうに伴ない背表面に方向を振らせ眼柄神経の外側寄りより派生する神経分枝(動眼神経枝と解される)の基部まで至り、両者の同一性もしくは連絡の可能性を窺わせる。中枢側では当該軸索は食道上神経節域に至って軸索束本体の中に埋没するか、もしくは一時的に埋没の後、再び神経鞘膜下の表面に現われた後、神経節の前方寄りの中央位置で正中線上より神経氈に入る(Fig. 8)。以後、軸索はその径を減じ降下を続ける。途上比較的細い分枝をそれまでとは反対側の方向に下寄りに派生し、これはそのまま側方に向かい

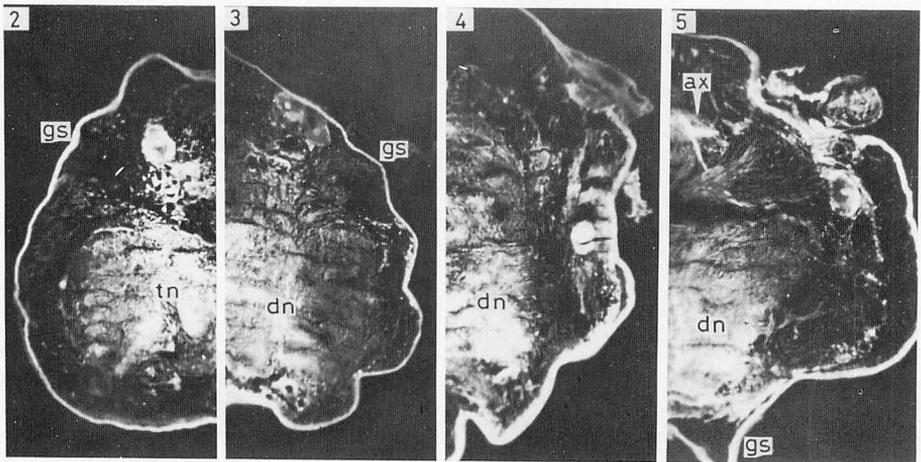
Fig. 1 Fluorescent microphotographs of the oculomotor neuron in the supraoesophageal ganglion. Successional sections show the cell body situated at the superior of the dorsal olfactory lobe ganglion cell group (DO) (arrow in Fig. 1a and 1b), its connecting branch from the axon trunk (arrow in Fig. 1c-1g), and other dendri-form branches. All figures sectioned transversally are arranged from anterior to posterior.



嗅葉 olfactory lobe 内側に至りそこで上方向に向きを変えて背面嗅葉部神経節細胞集団 dorsal olfactory lobe g. c. g. (DO) の上部に隣接した小細胞集団内に細胞体を位置させた小形細胞に終わる。他方、先の軸索本体は少し降下して複雑な樹状分枝を細胞体と同側もしくは反対側にも繰り返して派生させて終わる (Fig. 1)。

動眼神経の軸索は食道神経節の後側方より神経氈に入った後、嗅葉内側の背部域に樹状分枝を以て終わり本実験では細胞体の確認は出来なかった。

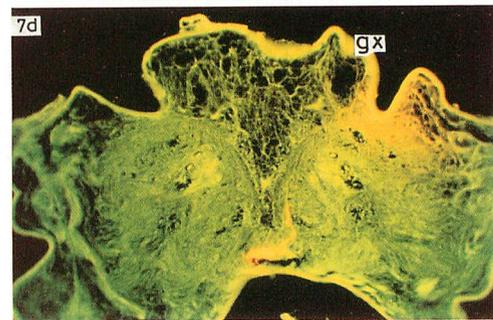
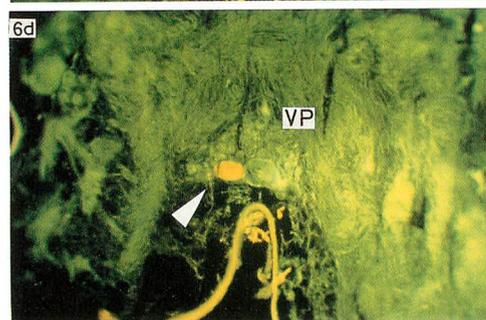
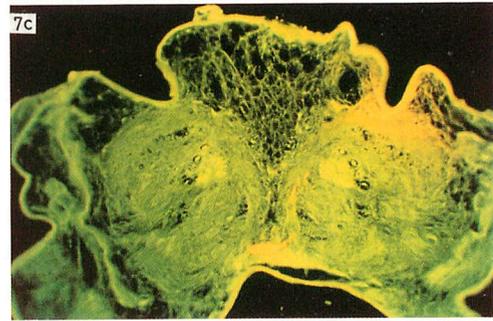
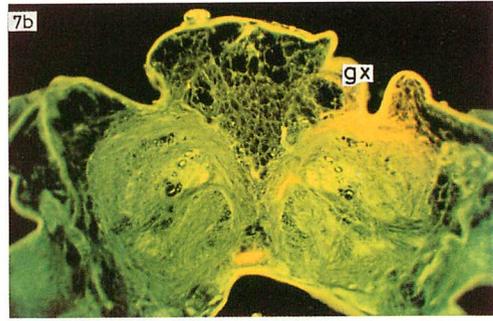
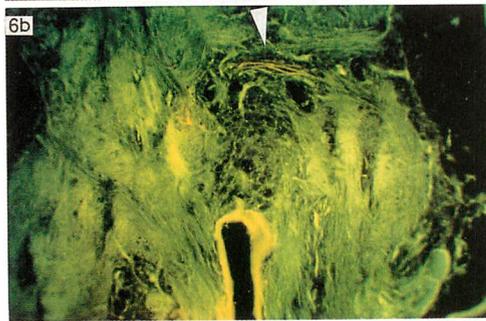
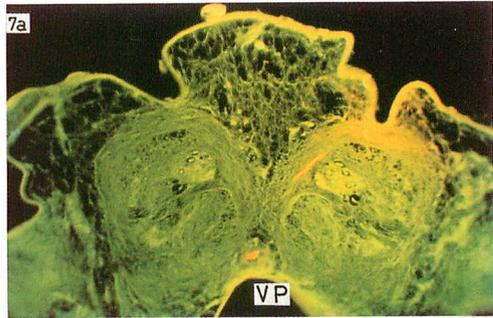
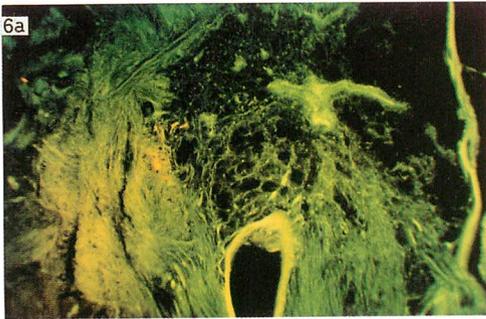
第2触角内肢・外肢神経：内肢神経軸索束の背面神経鞘膜下の表面を走る軸索は神経節に



Figs. 2-5 Fluorescent microphotographs of cell bodies of the neurons which go to such nerves as the antennal gland, endopodite of the 2nd antenna, tegumental and exopodite of the 2nd antenna (in Fig. 2, 3, 4 and 5, respectively). All figures are transversal sections of the lateral area of the posterior neuropile of the supraoesophageal ganglion. Abbrev., ax: axon of neuron to the exopodite of the 2nd antenna, dn: deutocerebral neuropile, gs: ganglionic sheath or neural lamella, tn: tritocerebral neuropile.

入ってその径を減じ、第3脳側の側方神経氈を通過して後部神経節細胞集団 posterior g. c. g. (P) の少し前方、腹面嗅葉部神経節細胞集団 ventral olfactory lobe g. c. g. (VO) の背(上)方、DO細胞集団の後方に位置する小細胞集団に細胞体を占める大形細胞に終わる (Fig. 3)。

Figs. 6 and 7 Fluorescent microphotographs of cell bodies of the neurons to the protocephalon attractor nerve. Intermittent horizontal sections of the supraoesophageal ganglion (Fig. 6) show an opposite branch (arrow in Fig. 6b) to the cell body situated on midline at the ventro-posterior ganglion cell group (VP) (arrow in Fig. 6d). Successional transversal sections of the posterior neuropile of the ganglion (Fig. 7) show the cell body situated at the end position of the VP. Giant axon is also observed in the dorsal connective tissue to the neuropile (gx in Fig. 7b and 7d). Each section is arranged from dorsal to ventral (Fig. 6) or anterior to posterior (Fig. 7).



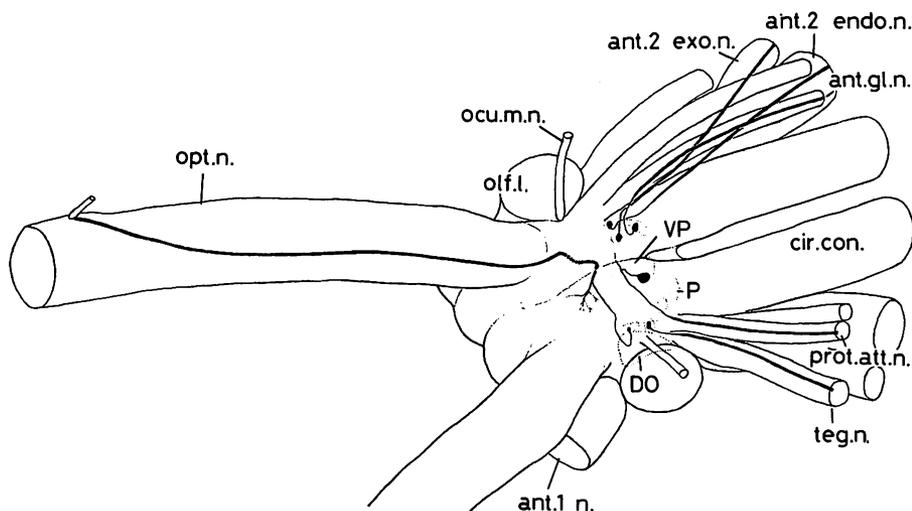


Fig. 8 Diagrammatic representation of the supraoesophageal ganglion indicating the locality of the cell bodies of the different neurons which belong to such nerves as the antennal gland, endo-and exopodites of 2nd antenna, optic, protocephalon attractor and tegumental. Abbrev., ant. gl. n. : antennal gland nerve, ant.1 n. : 1st antenna nerve, ant.2 endo. n. : 2nd antenna endopodite nerve, ant.2 exo. n. : 2nd antenna exopodite nerve, cir. con. : circumoesophageal connective, DO : dorsal olfactory lobe ganglion cell group, ocu.m.n. : oculomotor nerve, olf. 1. : olfactory lobe, opt. n. : optic nerve, P : posterior g. c. g., prot. att. n. : protocephalon attractor nerve, teg. n. : tegumental nerve, VP : ventro-posterior g. c. g. .

外肢神経軸索束の背面神経鞘膜下の表面を走る軸索は神経節に入ってその径を減じ、第3脳の側方神経叢を通過してP細胞集団の前方、VO細胞集団の背(上)方、DO細胞集団の後方、先の内肢に関する細胞集団より少し腹(下)方に配置する小細胞集団に細胞体を占める大形細胞に終わる (Fig. 5).

触角腺神経：当該神経軸索束の内側腹方寄りの非常に太い軸索は神経節に入ってその径を急に減じ、第3脳の最後端の神経叢の背部に至って該当神経叢の背面に位置するP細胞集団を構成する大形細胞に終わる (Fig. 2).

殻神経：当該神経の背面神経鞘膜下の軸索束表面を走る軸索は神経節に入ってその径を減じ側部の神経叢中を前方へ向かい、DO細胞集団の後方、VO細胞集団の背(上)方の小細胞集団に細胞体を占める大形細胞に終わる (Fig. 4).

原頭部牽引筋支配神経：当該神経軸索束の外側を走る軸索は神経節に入ってその径を減じ、第3脳神経叢の側背方より神経叢に入り、正中線を越えた反対側の第2脳 deutocerebrum 神経叢背方に細い分枝を派生して後、正中線に近づきつつ降下して第3脳の腹面正中線上に位置するVP細胞集団の後部を占める巨大細胞²⁾の細胞体に終わる (Fig. 6, 7).

以上の注入実験の結果は整理して Fig. 8 に模式的に示した。当該神経節の後部域に派生箇所を備える神経はいずれもその軸索束内の運動ニウロンの細胞体を第3もしくは第2脳の神

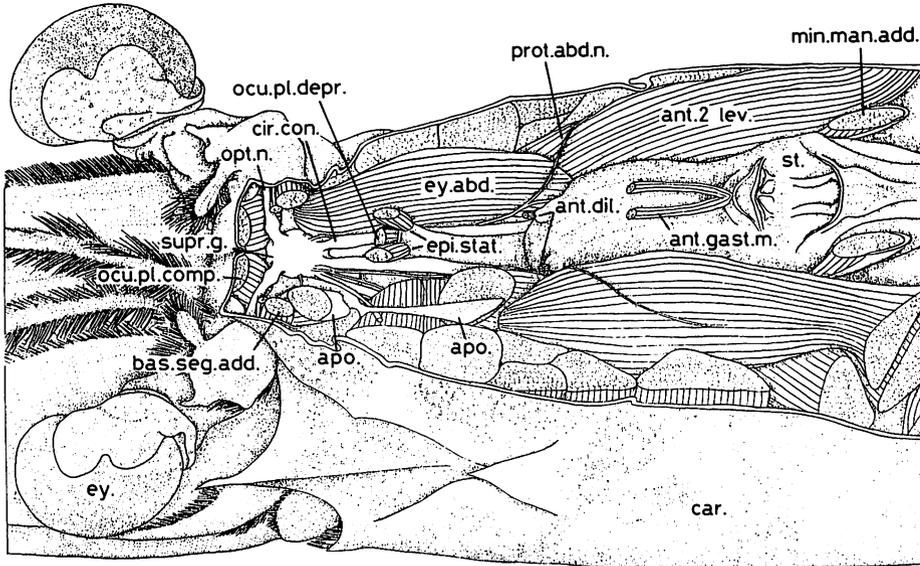


Fig. 9 Diagram of the innervation of the protocephalon attractor nerve deriving from the dorso-posterior of the supraoesophageal ganglion. Each left of the paired eye-stalk abductor and anterior end of the 2nd antenna levator is cut off, indicating the existence of the oar-like apodeme. Abbrev., ant. dil. : antero-dorsal dilator muscle, ant. gast. m. : antero-dorsal gastric mill muscle, ant.2 lev. : 2nd antenna levator muscle, apo. : apodeme, bas. seg. add. : basal segment adductor muscle, car. : carapace, cir.con. : circumoesophageal connective, epi. stat. : epistomal stator muscle, ey. : eye-stalk, ey. abd. : eye-stalk abductor muscle, min. man. add. : minor mandibular adductor muscle, ocu. pl. comp. : ocular plate compressor muscle, ocu. pl. depr. : ocular plate depressor muscle, prot. abd. n. : protocephalon abductor nerve, st. : stomach, supr. g. : supraoesophageal ganglion.

経軀表面に配置した細胞集団の中に置くことが確認された。

ところで原頭部牽引筋支配神経に関しては支配筋への走行状態を概略的に Fig. 9 に示した。特に該当筋の前方支点部位を脱皮殻を用いて観察しその結果を Fig. 10 に表現した。即ち該当筋はその前端部が第2触角基部関節の正中線寄り前縁より背後方且つ反正中線側へ向かって派生した櫛状腱突起の外面に付着し、頭胸甲の内側面に沿って筋束の丈を背方に広げつつ後方へ走り、後端部は中腸腺の側方、幽門胃レベルにおいて三日月型の付着面を示して頭胸甲の背寄り側面の中央域に付着する筋肉で、頭胸甲内を走る代表的な側筋に当たる。他方、第2触角腱突起の内面は、眼柄基部関節の反正中線側後縁より派生した籠状腱突起にその前端部を付着させた別の筋肉（解剖学的配置より判断して眼柄外転筋に属す）の後方支点ともなっている。

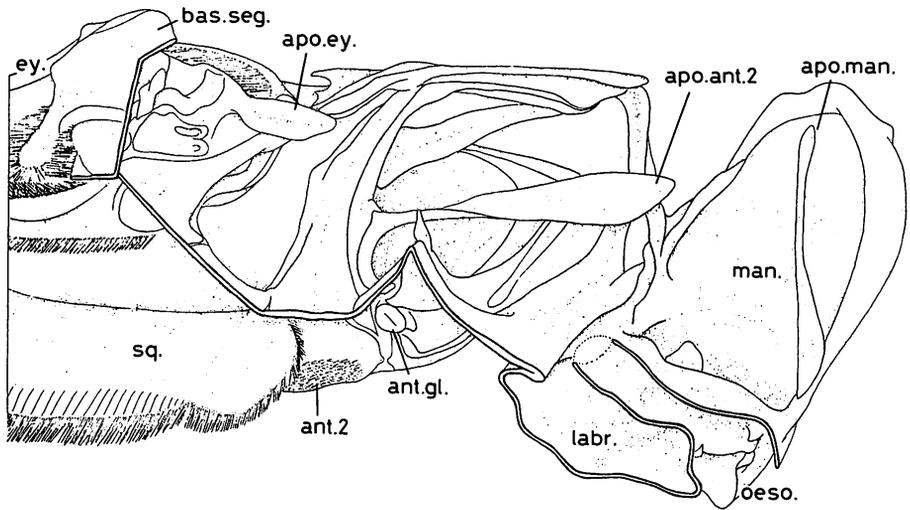


Fig. 10 Median section of the head exuvia, showing the exoskeletal construction of the basal segment of the eye-stalk, 1st and 2nd antennae. Upper part to the oesophagus is cut off. Basal apodeme of the eye-stalk is like a spatula which derives from the inner edge of the outside of the joint. Apodeme of the 2nd antenna is an oar-like form, deriving from the inner edge of the inside of the ringed joint. Abbrev., ant. gl.: excretory pore of the antennal gland, ant. 2: 2nd antenna, apo. ant. 2: apodeme of the 2nd antenna, apo. ey.: apodeme of the eye-stalk, apo. man.: apodeme of the mandible, bas. seg.: basal segment of the eye-stalk, ey.: eye-stalk, labr.: labrum, man.: mandible, oeso.: oesophagus, sq.: squama of the 2nd antenna.

考 察

動眼神経の解剖学的報告としては YOUNG⁵⁾ の *Penaeus setiferus* における例があり、本実験の開始に当たり著者は予備的にクルマエビでも同様な走行状態を確認した。基本的に該当神経は2本ありその1本は嗅葉背面部において食道上神経節の側方へ派生する、いわゆる動眼神経と、他の1本は眼柄神経としてその軸索束中を走り末梢部で当該神経より派生する(動眼神経枝)ものに分けられる。この点は SANDEMAN⁶⁾ の *Carcinus maenas* における眼柄運動に関する電気生理学的実験の結果等からも支持される。本実験で対象となった眼柄神経内の軸索はその後者に属すニウロンであろうと判断される。しかし細胞体の位置関係は SANDEMAN⁶⁾ の *Carcinus maenas* の例と異なり、後者の場合眼柄引き込み運動ニウロンは後部正中線寄りに位置し、嗅葉とは大きく隔たる位置に細胞体を配す。クルマエビでは嗅葉により近く位置しており、且つ正中線とは大きく隔たる点、等は今後のクルマエビでの形態学的な同一ニウロンの同定に例を重ねることと機能面での相同性を確認する必要があるが、両者間の眼柄運動の相違点が存在することは比較に値するものと考え。又、いわゆる動眼神経に関しては本実験の結果より判断すると、感覚ニウロンをも軸索束中に含むも

のと解される。

第2触角内肢・外肢神経に関しては、両者の運動ニューロンの細胞体は非常に近接して配置されていることが形態学的位置関係からみても明らかである。そして触角腺神経および殻神経に関する結果も併せて考慮すると、いずれも第3脳の機能に深く係わっていることが推察される。

原頭部牽引筋支配神経に関しては、該当筋の備える前端支点が、眼柄基部関節の腱突起と連絡した別の筋肉の後端支点ともなっている点から、両者の筋肉は機能面で連動する蓋然性が高い。即ち前者は第2触角を挙げると同時に後者は眼柄を外転させる運動を組み合わせて生じさせなければ不合理なものと推察される。この点は前者に関係した運動ニューロンの細胞体がVP細胞集団に同定されたことを考慮すると、当該細胞集団の果たす機能には一つに眼柄運動を支配するニューロン群との間に何らかの重要且つ不可欠な回路網が介在することを窺わせる。

要 約

1. クルマエビの食道上神経節より派生する眼柄、動眼、第2触角内肢・外肢、触角腺、殻および原頭部牽引筋の各神経に関して、プロシオン黄注入法による軸索逆行追跡を試みた。
2. 眼柄神経内を走る動眼神経の細胞体は該当眼柄とは反対側の背面嗅葉部神経節細胞集団の上部に位置する細胞集団に所在する小形細胞で、軸索は神経嚢内で樹状分枝を派生する。
3. 食道上神経節より派生する動眼神経内の軸索は当該神経節には細胞体を確認出来ず、その分枝終末は嗅葉内側の背部神経嚢中に認められた。
4. 第2触角内肢神経の軸索の細胞体は後部神経節細胞集団の少し前方、腹面嗅葉部神経節細胞集団の背方、背面嗅葉部神経節細胞集団の後方に位置する細胞集団に所在する大形細胞である。
5. 第2触角外肢神経の軸索の細胞体は内肢軸索の細胞体より少し腹方に位置する細胞集団に所在する大形細胞である。
6. 触角腺神経の軸索の細胞体は後部神経節細胞集団に所在する大形細胞である。
7. 殻神経の軸索の細胞体は背面嗅葉部神経節細胞集団の後方、腹面嗅葉部神経節細胞集団の背方に位置する細胞集団に所在する大形細胞である。
8. 原頭部牽引筋支配神経の軸索の細胞体は腹面後部神経節細胞集団の後部を占める巨大細胞であると同定された。加えて該当筋は眼柄運動に関与する筋肉と連動した機能が推察される点から、当該細胞集団は動眼ニューロン群と重要不可欠の回路網を形成する可能性を指摘した。

文 献

- 1) 中村 薫 (1974) : クルマエビの神経分泌に関する研究－I 食道上および眼柄内神経節に分布する神経節細胞集団の位置的關係。鹿大水紀要, **23**, 173-184.
- 2) 中村 薫 (1974) : クルマエビの神経分泌に関する研究－II PAS陽性物質の組織化学的検討およびVP神経節細胞集団のトポグラフィー。同上, **23**, 185-193.
- 3) BULLOCK, T. H., and G. A. HORRIDGE (1965): "Structure and Function in the Nervous

- Systems of Invertebrates", Vol. 2, W. Freeman and Company, San Francisco and London, 816-833.
- 4) 中村 薫 (1978): クルマエビの神経顆粒に関する研究-I 食道上神経節における VP 細胞集団の軸索連絡. 鹿大水紀要, 27, 9-17.
 - 5) YOUNG, J. H. (1959): Morphology of the white shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus 1758). *Fish. Bull.*, 145, 1-168.
 - 6) SANDEMAN, D. C. (1969): The synaptic link between the sensory and motoneurons in the eye-withdrawal reflex of the crab. *J. Exp. Biol.*, 50, 87-98.