

ニコラス・J・ストラスフェルト

昆虫の脳アトラス

Nicholas J. Strausfeld

Atlas of an Insect Brain

概略編

まとめ編

化学感覚系、機械感覚系、運動神経系、神経分泌細胞

protocerebrum、deutocerebrum、tritocerebrum、食道下神経節

central complex

逐次訳編

原書 2, 3, 5, 6, 7 章

プロトコル編

1991 April

translated by ITO Kei

この冊子の利用方法

この冊子は、Nick Strausfeld 著 "Atlas of an Insect Brain" (Springer-Verlag, 1976) の和訳である。

本冊子は、「概略編」「まとめ編」「逐次訳編」に分かれる。

「概略編」は、「まとめ編」の要点のみを整理したものである。

「まとめ編」は、「逐次訳編」の記述を部位ごとにまとめて、再編成したものである。原書はAtlasであるので、記述は切片の断面単位で書かれており、部位別にまとまってはいない。そのため各部位の位置関係、線維の連絡等はわかりにくい。「まとめ編」は、その欠点を補うものである。従って、内容は「逐次訳編」と完全に重複する。また、部位によって同じ記述の現われることもある。原書の記述に矛盾のあるところ、同じ部位を指すと思われるが、記述場所によって部位名の異なるところなどは、そのままにしてある。

「まとめ編」に記載した各部位間の線維連絡は、原書に記載されたもののみをまとめたものである。従って、ここに記載された連絡が実際にイエバエに存在することはほぼ確実だが、ここに記載されていない連絡が存在しないという保証はないことに、注意されたい。また、イエバエとショウジョウバエが全く同じ生物ではないことも注意を喚起したい。

また、視覚系については、原書自体がかなりまとめて記載しているので、わざわざまとめなかった。逐次訳編の、Plate 7-10~18,31,33を参照されたい。また、概略編、まとめ編のprotocerebrumの項にも、視覚系からの神経の投射が記載されている。あわせて参照されたい。

「逐次訳編」は、原書の2,3章を抄訳、5,6,7章を全訳したものである。ただし、各図の解説中の記述の順序は、図中の位置ごとに整理してある。そのほか見やすいように、順序や書き方は随時変えてあるが、内容に異同はない。文中の学名には、分かる範囲で和名を補った。

原書の1章は、昆虫解剖学の歴史の話、4章は、固定による組織の変化などについて記述してあり、ここには訳さなかった。また、原書の付録である、組織学のテクニック編は、見やすいようにプロトコルの形にして掲載した。

写真・イラスト等の図版は原書を参照されたい。なお、原書自体はすでに絶版になっているので、手元にない方は図書館や古本屋を探されたい。

ハエの脳について学ばれる人は、この冊子の「概略編」と、「逐次訳編」2,3章、5章をまず読むことを勧める。「逐次訳編」2,3章は、ミクロな細胞分類などがまとめてあり、これは概略編には書いていない。然る後に、興味のある部位について、「まとめ編」で詳しい記載を調べる一方、原書巻末の索引を見て関連する図を探し、「逐次訳編」6,7章を参考にしながら読まれると良いと思う。

現在日本には(世界にも?)、ハエの脳の構造についてコンパクトにまとめてある書籍はない。この冊子が、わずかでも参考になることを願っている。

< 訳出上の留意事項 >

・部位名は原語で示し、検索を楽にするため基本的に単数形に直した。

・一部の部位名は、日本語化した。

sub-oesophageal ganglion : 食道下神経節

mushroom body : キノコ体

optic focus (foci) : 視覚中枢

ventral nerve cord : ventral nerve cord

など

・位置を示す単語の訳

ventral 下側 (語義通り"腹側"とすると腹部と混乱する)

dorsal 上側 (本来"背側"だが、ventralの対語なので)

・そのほか特殊な訳語

arbolization 樹状枝部、樹状分岐

blebbed 泡状の

collateral 側枝

root 根元

varicose コブ状の

large field 広範囲に広がる

small field 狭い範囲に広がる

strip field 細長い範囲に広がる

・よく使用した略語

s l pr : superior lateral protocerebrum

s m pr : superior medial protocerebrum

i l pr : inferior lateral protocerebrum

i m pr : inferior medial protocerebrum

v-l pr : ventro-lateral protocerebrum

ant m-sens r, 機械感覚領域 : antennal mechano-sensory region

目次

この冊子の利用方法	2	
< 訳出上の留意事項 >	2	
	概略編	まとめ編
脳の主な部位	8	
単語帳	8	
視覚系信号の経路		22
化学感覚系信号の経路	9	22
【嗅覚】	9	22
【味覚】	9	22
【キノコ体】	9	22
*antennal nerve : 入力線維	9	23
*antennal lobe : 1次ニューロパイル	9	23
*antenna-glomerular tract (ant gl)	9	24
*calyx : 2次ニューロパイル	10	25
*pedunculus : 3次ニューロパイル	10	27
* lobe : 3次ニューロパイル	10	27
* lobe、 lobe : 3次ニューロパイル	11	28
*inferior protocerebrum : 4次ニューロパイル	11	28
機械感覚の情報経路	11	30
*機械感覚領域【antennal mechano-sensory region (ant m-sens r)】	11	30
*median bundle	12	31
下降神経、運動神経	12	33
【脳内の遠心性線維】	12	33
【ventral nerve cordへ】	12	33
【ventral nerve cord】	13	34
【左右の連絡】	13	34
【口器、触覚等への下降神経】	13	34
口器への神経 (labro-frontal nerve, maxillary-labellar nerve)		34
神経分泌細胞	13	35
高次機能	13	36
protocerebrum	13	36
*superior protocerebrum	13	36
*anterior optic tubercle	14	39
*ventro-lateral protocerebrum (v-l pr)	14	39
*dorsal protocerebrum	15	42
*lateral horn	15	43
*posterior protocerebrum	15	44
*posterior optic tubercle	16	45
*posterior slope	16	45
*deutocerebrum	16	47
*tritocerebrum	16	48

*食道下神経節	17	48
central complex	17	49
*総論		49
*central body	17	49
*ellipsoid body (楕円体)	17	50
*lateral protuberance (l pt) (側方突出部)	17	51
*superior arch (表層アーチ)	18	51
*fan shaped body (f b) (扇状体)	18	52
*nodulus (noduli) (小さなコブ)	18	53
protocerebral bridge complex	18	54
*protocerebral bridge	18	54
*buttress (控え壁)	19	55
*inferior bridge	19	55
その他のcentral complex	19	56
*isthmus (isthmi) (峡部)	19	56
*accessory body	19	56
*ventral body (腹部体)	20	56

逐次訳編

2、3章の抄訳

神経系を構成する細胞 (外側から)	60
group 2 介在ニューロンの形態的な分類	60
神経節の機能的3層構造	61
中枢神経系の構成	61
ニューロパイルの外形	61
頭と脳を結ぶ神経 cranial nerves	62
感覚神経	62
視覚	62
化学感覚	62
感覚系介在ニューロパイルの特徴	63
central body 複合体	64

5章 ハエの脳の数的側面

1. 脳の体積、重さ、大きさ	65
2. 細胞体の位置と、数	66
3. 脳の領域の体積と、細胞密度	66

6章 切片とアトラス

Plate 6 - 1 脳最前部 (前100 μ) 横断面	68
Plate 6 - 2 脳上部 (A: 上120 μ B: 上130 μ) 水平断面	69
Plate 6 - 3 脳前部 (前80 μ) 横断面	70
Plate 6 - 4 脳前部 (前65 μ) 横断面	71
Plate 6 - 5 脳前部 (前55 μ) 横断面	72
Plate 6 - 6 脳前部 (前45 μ) 横断面	73
Plate 6 - 7	74

Plate 6 - 8	中部の水平断面(上20 μ)	下が前	74
Plate 6 - 9	脳前部(前35 μ)横断面		75
Plate 6 - 10	脳前部(前24 μ)横断面		76
Plate 6 - 11	central bodyの模型		77
Plate 6 - 12、13	central bodyの連続切片		78
Plate 6 - 14	central bodyのいくつかの神経		80
Plate 6 - 15	脳中部(前15 μ)横断面		81
Plate 6 - 16	脳中部(前5 μ)横断面		82
Plate 6 - 17	脳中部(前0 μ)横断面		83
Plate 6 - 18	脳中部(後20 μ)横断面		84
Plate 6 - 19	脳中部(上10 μ)水平面(右が前)		85
Plate 6 - 20	脳中部(後30 μ)横断面		86
Plate 6 - 21	脳中部(後40 μ)横断面		87
Plate 6 - 22	脳後部(後60 μ)横断面		88
Plate 6 - 23	脳後部(後90 μ)横断面		89
Plate 6 - 24	脳後部(後150 μ 、160 μ)横断面		90
Plate 6 - 25	脳中部(下20 μ)水平断面(右が前)		91
Plate 6 - 26	脳下部(下130 μ)水平断面(下が前)		92
Plate 6 - 27	脳下部(下150 μ)水平断面(下が前)		92
Plate 6 - 28	脳後部(後180 μ ~ 235 μ)横断面		93

7章 神経の形と性質

導入			94
Plate 7 - 1	キノコ体pedunculusのKenyon細胞の軸索の例		94
Plate 7 - 2	antennal lobe ; antennal mechano-sensory region ;		96
Plate 7 - 3	antennal lobe ; antenno-glomerular tract ; inter antennal connective		97
Plate 7 - 4	antennal lobe ; 食道下神経節のflange ; calyxへのprotocerebral glomerular tract ; キノコ体 ; antenno-glomerular tract		98
Plate 7 - 5	キノコ体calyx ; antenno-glomerular tractの遠心,求心線維 ; protocerebral bridge ; great commissure		99
Plate 7 - 6 a	olfactory lobeからの終末 ; calyxの帯状配列		100
Plate 7 - 6 b	calyx ; protocerebrum ; median bundle ; protocerebral glomerular tract		100
Plate 7 - 7	Kenyon cell ; 2次介在ニューロン ; calyxの帯状配列 (plate6-21)		101
Plate 7 - 8	calyxからpedunculusへの投射 ; protocerebrumの3次介在ニューロン ; グリア、pedunculus、extrinsicなニューロンの配置		102
Plate 7 - 9	pedunculusとlobe ; protocerebrumとprotocerebral bridge ; 対側への結合		103
Plate 7 - 10上	視覚系の一次受容器 ; laminaの向心性、遠心性ニューロン		104
Plate 7 - 10下	クロバエCalliphora erythrocephalaのlaminaの曲がった表面の鳥瞰図		105
Plate 7 - 11と12	Medullaの構造		107
Plate 7 - 11	垂直方向の神経と無軸索神経 1		108
Plate 7 - 12	垂直方向の神経と無軸索神経 2		109
Plate 7 - 13	視覚系の2次、3次シナプス領域 ; 2nd optic chiasma ; lobula optic nerve		111
Plate 7 - 14	medullaとlobula複合体 ; 広い範囲に広がる神経、非対称神経		112
Plate 7 - 15	medullaとlobulaのtangential細胞 ; 層状構造 ; 2nd optic chiasmaの狭い範囲に広がるT, Y細胞		113
Plate 7 - 16	lobulaとlobula plateに共有される神経		114

Plate 7 - 1 7	脳に向かう3次介在ニューロンの分離; lobula複合体; 視覚中枢; 巨大下降神経	115
Plate 7 - 1 8	lobulaの出力線維; ventro-lateral protocerebrum; median bundle; dorsal protocerebrum; mushroom bodie	116
Plate 7 - 1 9	単眼と複眼の、神経の分岐(横断面)単眼神経	117
Plate 7 - 2 0	superior protocerebrumへのmedian bundle; , lobeの結合; superior lateral fascicle; 食道下神経節	118
Plate 7 - 2 1	ventro-lateral protocerebrumへのellipsoid body; protocerebrumの、短軸索、 無軸索神経; 食道下神経節; pars intercerebralisの神経分泌細胞	119
Plate 7 - 2 2	central bodyの連絡; inferior medial protocerebrum; ventral body; median fascicle; 食道下神経節; median bundle	120
Plate 7 - 2 3	protocerebrumの全体的染色; central body; protocerebrumの垂直的結合; lobula-lateral horn; キノコ体	121
Plate 7 - 2 4	protocerebrum, protocerebral bridgeへのfan shaped bodyの連絡; キノコ体; calyxへの遠心性フィードバック	123
Plate 7 - 2 5	central body; protocerebrumとantennal mechano-sensory regionへの連絡	124
Plate 7 - 2 6 A	fan shaped bodyと、posterior slope, ventral body, superior protocerebrumとの連絡	125
Plate 7 - 2 6 B	クロバエCalliphora erythrocephalaのprotocerebrum後面図	125
Plate 7 - 2 7 A	superior arch; ventral body; 後部視覚中枢	126
Plate 7 - 2 7 B	central body下部とventral body(水平断面・下が前)	126
Plate 7 - 2 8	central body; 狭い範囲に広がるニューロンの形	127
Plate 7 - 2 9	クロバエ; 3次元再構成; コバルト注入染色; 単眼への遠心性神経; NCC II; lobula plate giants; 多様式の下降神経	128
Plate 7 - 3 0	posterior protocerebrumとposterior slope	129
Plate 7 - 3 1	optic lobeから脳への連絡水平断面(下が前)	130
Plate 7 - 3 2 A	兵隊バチErytalis tenaxのposterior ventro-lateral protocerebrum (lobula plateの視覚中枢)にある巨大下降神経	132
Plate 7 - 3 2 B	下降神経; posterior protocerebrumの巨大神経	132
Plate 7 - 3 3	視覚中枢と脳中央部の連絡; ventro-lateral protocerebrum からventral nerve cordへの下降線維	133

付録 Staining Methods

The Cajal Block Impregnation by Reduced Silver	134
Bodian Reduced Silver (by Power)	134
Bodian Reduced Silver (modified by Chen)	135
The Holmes-Blest Technique	136
The Nissl Procedure for Insect C.N.S	136
Golgi Methods (Selective Impregnations of Single Neurons)	137
a. Golgi-Colonnier Technique	137
b. Golgi-Colonnier Technique for glia	137
The Mixed Golgi Technique	137
<Post Chromated Golgi Rapid>	138
<Double Chromation>	138
<Prefixed Golgi-Colonnier>	138

概略編

八工の脳の概略

脳の主な部位

【視覚系】 retina optic lobe (lamina medulla lobula, lobula plate)

【化学系】 antenna antennal lobe antenno-glomerular tract
mushroom body (calyx pedunculus , , lobe)

【機械系】 antennal mechano-sensory region median bundle

【高次処理】 protocerebrum

視覚系 ventro-lateral protocerebrum (v-l pr) , lateral horn
anterior optic tubercle, posterior optic tubercle
化学系 inferior lateral (i l pr) , inferior medial (i m pr)
連合野 superior lateral (s l pr) , superior medial (s m pr)
dorsal protocerebrum, posterior protocerebrum
運動野 posterior slope

【中心野】 central complex
central body
ellipsoid body, superior arch, fan shaped body
lateral protuberance, nodulus
protocerebral bridge complex
protocerebral bridge, inferior bridge, buttress
ventral body, accessory body, isthmus

【神経分泌】 pars intercerebralis, antennal lobe 下
retrocerebral nerve
retrocerebral complex (corpora allata, corpora cardiaca)

単語帳 : ()内は複数、()の無いものは、形容詞か英語

anterior 前方 posterior 後方 lateral 側方 medial 中間、内側 median 正中
dorsal 背側 (= 上方) ventral 腹側 (= 下方) retro 後方
proto- 第1 deuterio- 第2 trito- 第3
cerebrum (cerebri) 脳、大脳 ganglion (ganglia) 神経節 retina (retinae) 網
lamina (laminae) 薄膜 medulla (medullae) 髄質 lobula (lobulae) 小葉
glomerulus (glomeruli) 房 calyx (calyces) 杯 pedunculus (pedunculi) 小脚、柄
tubercle 結節 ellipsoid 楕円 nodulus (noduli) コブ、小結節
protuberance 突起、隆起部 buttress 控え壁 isthmus (isthmus) 峡部
pars (partes) 部分 corpus (corpora) 体 allatus 付着した cardiacus 心臓の、胃の

化学感覚系信号の経路

視覚と異なり、1次ニューロンで対側に情報が伝わる

【嗅覚】

化学受容器は主に触覚の第3節(左右各8300ケ)。

antennal lobeの1次介在ニューロン antenno-glomerular tract

キノコ体Calyxの2次介在ニューロン (Kenyon cell)

、 、 lobeの3次介在ニューロン

inferior protocerebrumの4次介在ニューロン

【味覚】

口器のlabellum、pharynx

食道下神経節の1次介在ニューロン antenno-glomerular tract

脚の味覚器 胸部神経節でシナプス 食道下神経節に入る

キノコ体

統合、知能、学習等の中枢ではなく、化学感覚介在ニューロパイル。

(嗅覚神経からしか入力を受けない。電気生理実験で、嗅覚によって興奮する。)

視覚系のmedullaに対応。medullaを層方向に縮め、深さ方向に引き伸ばした形

*antennal nerve : 入力線維

内側 嗅覚レセプターの軸索 (antennal lobeへ)

一部は、そのままcalyxへ(視覚のretinaからmedullaに至る神経と対応)。

外側 機械感覚の軸索 (antennal mechano-sensory regionへ)

*antennal lobe : 1次ニューロパイル

房状構造。個々の房(glomerulus)は、基本的には触角の1セットの感覚終末からなる。

【calyxへの1次介在ニューロン】

・ antenno-glomerular tractを経て、キノコ体のcalyxに至る。

樹状突起の範囲は、glomeruli2,3ケから20近くまで、大きく差がある。

・ 後方に投射して、ventral nerve cordへの下降神経の樹状突起の間に終末する神経もある。

【calyxからの遠心性ニューロン】

・ calyxから antenno-glomerular tractを介して、antennal lobeに終末する線維。

【左右のつながり】

inter antennal connective : antennal lobeの後面を結ぶ。

cf. 視覚系1次ニューロパイル: lamina 同側からの入力のみ、左右連絡無し

嗅覚系1次ニューロパイル: antennal lobe 左右の触角から入力、左右互いに連絡

*antenno-glomerular tract (ant gl)

【tractの起源】

・ deutocerebrum (antennal lobeとmechano-sensory region)、tritocerebrum (flange) 食道下神経節から

root1,2 antennal lobeから

root3 flange (tritocerebrumの食道孔内縁)から

root4,5 食道下神経節、ventral nerve cordから

【calyxへの経路】

- ・同側のantennal lobeとcalyxを結ぶ。
一部の線維はinter glomerular tractへ分岐して、対側のcalyxにつながる。
- ・central bodyとは線維の行き来はない。

*calyx : 2次ニューロパイル

【線維の出入り】

- ・同側のant glから : antenno-glomerular tract (1次介在)
- ・対側のant glから : inter glomerular tract (in gl) (1次介在)
- ・pedunculus, , lobeへ : pedunculus (ped) (2次介在)
- ・antennal lobeへ(遠心性) : antenno-glomerular tract (ant gl)
- ・前方superior protocerebrumへ : protocerebral glomerular tract (pr gl)
- ・posterior collar, inferior bridgeへ : calyx tangential神経 (ca tan)
calyxからキノコ体外へ出る神経は、ant gl, pr gl, ca tanのみである。

【calyxの構造】

- ・calyxは3つの同心円状部分に分けられる。内 axial zone、collar、lip 外
- ・深さ方向には、2層構造になっている。

【Kenyon cell】

- ・2次介在ニューロンで、細胞体はcalyxの後縁、側縁の上とまわりに位置する。
トゲ状 (spiny:KS 1, KS 2)、カギ爪状 (clawed:KCl 1)
- ・トゲ状Kenyon cellの細胞体は、calyxの中心軸と反対側、に片寄っている。
- ・カギ爪状Kenyon cellの細胞体は、calyx周縁部と、axial領域の線上に片寄っている。
カギ爪状 - トゲ状 - カギ爪状 の3つの細胞体の集まりがある。
- ・Kenyon cellは、pedunculus (ped) に投射し、 、 lobeに入る。
- ・pedunculusの途中から出て4次化学感覚ニューロパイル (il pr) に至る線維もある。

【calyxへの興味深い入力】

- ・胸部神経節からventral nerve cord ant glを介してcalyxのlip領域へ(クロバエの例)。
- ・pedunculus分岐部の巨大な樹状分岐からcalyxへ再帰する線維(pedunculus側方を巻く)。

*pedunculus : 3次ニューロパイル

【Kenyon cell 軸索】

- ・均質な lobe 断面に対し、pedunculusはしま状のニューロパイル構造を示す。
calyxの異なるクラスのKenyon cellから出た軸索からなる。
- ・周囲のim pr, il pr, great commissureを介して対側のpedunculusに入る線維もある。
- ・3次介在ニューロンの樹状分岐は、Kenyon cellの軸索と直交or平行する。

* lobe : 3次ニューロパイル

- ・Kenyon cell 側枝の典型的なへび状の配列(蛇行)が見られる。細い線維が点在する。

【連絡】

- ・im pr, il prへ(4次化学ニューロパイル)
- ・sm pr, dorsal protocerebrumへ(連合野)
- ・ventral bodyへ(中心野)
- ・posterior slopeの下降神経へ(運動野)
- ・視覚系lateral hornの3次介在ニューロン同士の連絡

* lobe、 lobe : 3次ニューロパイル

- 、 lobeは軸索側枝の分岐パターンが異なる。 lobeの根元は渦巻状。

【連絡】

- ・ i m prへ (4次化学ニューロパイル)
- ・ ventral bodyへ (中心野)
- ・ 正中を越えて、脳の後方 (posterior slope) へ (運動野)
- ・ 左右の lobeは連絡していない。
fan shaped bodyとは直接連絡しない。

*inferior protocerebrum : 4次ニューロパイル

【protocerebrum内の連絡】

- ・ 太い線維が、lateral (i l pr) とmedial (i m pr) を結ぶ。
- ・ 内側、外側で上下のsuperior medial (s m pr) とinferior medial (i m pr) をつなぐ。

【入力】

- ・ キノコ体pedunculusと 、 、 lobeから (化学系)
- ・ optic tubercle (medulla, lobulaの入力) から (視覚系)
- ・ ellipsoid body, fan shaped body, ventral bodyから (中心野)

【出力】

- ・ s l pr, s m prへ (連合野)
- ・ lateral horn (l ho) の視覚中枢へ (視覚系)
- ・ ventral body, protocerebral bridge, inferior bridge,
ellipsoid body, superior archへ (中心野)

機械感覚の情報経路

触覚の弦音器官、Johnstone器官、クチクラの毛、剛毛、口器の感覚器などから来る。感覚器の部位によって、各方向から脳に入る。

median bundleを通して、脳の腹側から上方のprotocerebrumに介在される。

protocerebrumには半同心円状の、入力経路に特異的な領域がある。

脳下部左右の機械感覚領域 (mechano-sensory region) は、感覚入力を受けてmedian bundle等へ線維を出すとともに、介在ニューロンを受けてventral nerve cordへの下降線維を出す。

*機械感覚領域【antennal mechano-sensory region (ant m-sens r)】

【位置と形状】

- ・ deutocerebrum内、antennal lobe後方、食道下神経節 (sog) の両側
- ・ 側方の視覚中枢のニューロパイルとくっついて見える。両ニューロパイルを結ぶ介在ニューロンもある。
- ・ tegumentary nerveから入る頭部外皮の感覚神経や、腹部神経節の機械感覚介在ニューロンなどからも、1次、2次、3次介在する。
- ・ バッタなどでは、腹部神経節からの機械感覚とともに、聴覚も処理しているらしい。

【入力】

- ・ antennal nerve外側の機械感覚線維から
大半は、同側に入る。わずかな対側への神経は、脳の両側へ入る (対側のみは無し)。
- ・ 後部は、ventral nerve cord下部を走る上行線維も受ける。
- ・ 対側のprotocerebrumや、lateral horn、同側のlobulaからも投射する。

【出力】

- antenno-glomerular tract
 - root3 tritocerebrumのflange前部から。
口器のpharynx,labium, maxillaからの感覚神経終末と連絡
 - root4,5 食道下神経節から出て、ant m-sens rを突き抜ける。
- median bundleへ
- s l pr, s m prへ (連合野)
- protocerebral bridge, inferior bridgeへ (中心野)
- posterior slopeへ (運動野)

*median bundle

- 起源 食道下神経節から
機械感覚ニューロパイル (ant m-sens r) から
ventral nerve cordventral nerve cordを経由して胸部神経節から
- protocerebrum上部で左右に分かれ、左右のs m pr, s l prに至る。
終末はprotocerebrumの天井から広がり、2次介在ニューロンの軸索につながる。
- median bundleは最低3つに分かれる。
 - 前方 (6000本) : deutocerebrum, tritocerebrumから、dorsal protocerebrumの表層部ニューロパイルへ。
 - 中央 : 中部で交差する。神経分泌経路NCC Iなどが通る。
 - 後方 : 斜め後に上り、superior protocerebrumに広がる。

【キノコ体との関連】

- protocerebrum-glomerular tract根元付近のs m prの神経終末と連絡。
- キノコ体からの3次介在ニューロンの終末との間に、濃密な線維の網状構造がある。

【median bundleからの線維】

- dorsal protocerebrum median bundle central complexやtritocerebrum
- median bundle ventral body
- median bundleの終末領域 protocerebrum上を通過してposterior slope NCC IIを通過して後方へ。
- dorsal horizontal tractを介して後方にのび、ventral nerve cordの根元へ (運動野)。

【神経分泌経路として】

- pars intercerebralis (pars in) の神経分泌細胞から、median bundleを介してretrocerebral nerveへ。

*下降神経、運動神経

【脳内の遠心性線維】

- calyxからantenno-glomerular tract (ANT GL) を介して、antennal lobeへ
- median bundleの下降神経によるtritocerebrumへの神経連絡
などいろいろ

【ventral nerve cordへ】

- v-l prの前部、後部視覚中枢から
- giant neuron
 - ほとんどの昆虫のventral nerve cordの背側に見られる1対のgiant fiber。
v-l prのlobula視覚中枢から出る。mechano-sensory region等に側枝を出す。
- lobula plateの水平、垂直のgiant neuronから (視覚系)
- lobe付近の3次嗅覚神経の終末の間の樹状分岐から (化学系)
- antennal mechano-sensory regionから (機械系)
- 食道下神経節から (機械、化学系)

- superior protocerebrumから (連合野)
- inferior bridgeから (中心野)
- posterior slopeから (運動野)
- ventral nerve cordの背側に入る下降ニューロンの一部は、昆虫の標準よりはるかに巨大。

樹状突起は、準細胞体 (pseudo perikaryon) から放射状に出る。突起ごとにトゲの配置が大きく異なるのに注意。4次介在ニューロンの多くは、この細胞上に集束する。

【ventral nerve cordventral nerve cord】

- ventral nerve cordv n cの線維数は、イエバエで約5600といわれる。
- ventral nerve cordの上方1/3には、脳からの下降する神経がある。
- 太い下降神経：v-l prの視覚中枢からのgiant fiberや、他の視覚中枢のminor giantsを含む。
- 中位の下降神経、細い下降神経：posterior slope, dorsal protocerebrum, antennal mechano-sensory regionからの下降神経。
- central bodyからventral nerve cordv n cに至る線維は見つかっていない。
- 多くの軸索は、食道の下で対側のventral nerve cord線維束にクロスする。

【口器、触覚等への下降神経】

- 触角の筋肉への運動神経：antennal mechano-sensory regionニューロパイル後部
- 口器の筋肉への運動神経：食道下神経節の食道周縁部
口器への神経 (labro-frontal nerve, maxillary-labellar nerve)

*神経分泌細胞

- 主な神経分泌細胞の線維の経路

脳上部正中 NCC I : median bundleの交差経路を介して

左右 NCC II : sub-ellipsoid commissureの垂直部分を介して

脳下部左右 NCC III : 食道孔に沿って

- 3経路とも脳から後に出て、retrocerebral nerveを形成し、retrocerebral complex (アラタ体corpora allata、側心体corpora cardiaca) に至る。

pars intercerebralisの線維は、主にNCC IIを通る。

一部はNCC IIを形成するが、ellipsoid body下部でなく、protocerebrumニューロパイルの後方を、単眼からの入力介在ニューロンと平行に下る。

高次機能

protocerebrum

*superior protocerebrum

superior medial protocerebrum (s m pr)

superior lateral protocerebrum (s l pr)

- 全種類の入力の3,4次介在ニューロンが連絡している。
機械感覚領域、lateral horn (視覚系)、キノコ体 (化学系)
pars intercerebralis (神経分泌細胞：側心体corpora cardiacaへ)
tritocerebrum, central bodyへの細い神経もある

【位置と形状】

- lateral, medial protocerebrumの上部が一体化し、superior protocerebrumとよばれる。

- ・左右は前方ではつながっている。
後方は、dorsal furrow, pars intercerebralisによって隔てられている。

【superior inferior間の連絡 (s m pr-i m pr)】

- ・lateral, medial intracerebral cascade：内側、外側で、上下をつなぐ。

【左右の連絡】

- ・anterior dorsal commissure, frontal, accessory median commissure, superficial commissure
- ・median fusion　median bundleの上でアーチ状に、左右のs m prが融合する。
主にmedian bundle終末からなる。

【medial lateral間の連絡 (s m pr-s l pr)】

- ・anterior collar：　lobeを巻いて、medial lateralをつなぐ。

【外部との連絡】

- ・v-l prの視覚中枢, lateral hornと(視覚系)
- ・calyx,　lobeと(化学系)
- ・median bundleと
- ・NCC IIへの神経分泌細胞線維
- ・単眼神経節に上る遠心性神経もある。
- ・ellipsoid body, superior arch, fan shaped body,
inferior bridge, ventral bodyと　(中心野)
- ・antennal mechano-sensory regionと(機械系)
- ・胸部神経節の介在ニューロンからの上行線維
- ・posterior slope、ventral nerve cordと(運動野)

*anterior optic tubercle

- ・左右はinter tubercle tractで結ばれている。

【optic lobeからの投射】

- ・medulla, lobulaから anterior optic tractが入る。視葉と脳を結ぶ最も前方の束。

【protocerebral bridgeとの連絡】

- ・dorsal horizontal tract (d h t)
- ・lateral dorsal horizontal tract (l d h t)。
- ・dorsal lateral horizontal fascicle (d l h fasc)

【そのほかの連絡】

- ・i l pr, i m prと(化学系)
- ・後方左右のlateral hornと(視覚系)
- ・accessory bodyと(中心野)

*ventro-lateral protocerebrum (v-l pr)

- ・i l prの下に位置し、一部融合して見える。
- ・前部視覚中枢、後部視覚中枢がある。posterior fascicle of optic fociで連絡。
- ・左右の視覚系の4次neuropil(視覚中枢)間や、4次(視覚中枢)と3次(lobula)の間を結ぶ線維が多数ある。

【optic lobeから視覚中枢への投射】

- ・lobula　前部視覚中枢、後部視覚中枢、側方視覚中枢(後部視覚中枢の上側方)
- ・lobula / lobula plate　後部視覚中枢
- ・medulla　前部視覚中枢、後部視覚中枢

【連絡】

- ・lateral hornの視覚中枢, s l pr, i l pr, i m prと(視覚系、化学系、連合野)

- antennal nerve と (化学系)
- superior arch, protocerebral bridge, ellipsoid body と (中心野)
- ventral body と (中心野)
- 食道下神経節と
- posterior slope と (化学系)
- great commissureの2nd chiasma を通って、対側のventral nerve cordへ (運動系)
- 1 対のgiant neuron (他のminor giant に比べ、特に巨大) v-l prから発し、ventral nerve cordventral nerve cordに至る。

【great commissure】

- central bodyの下で左右の脳を結ぶ
- v-l pr とdorsal protocerebrumからの線維が赤道面で出会って、形成。
 - 後方 視覚中枢から対側のventral nerve cordへ
 - 中部 protocerebrumと、対側のantennal mechano-sensory regionを結ぶ。
両側のlobula, v-l pr, deutocerebrumを結ぶ。
 - 前 後部視覚中枢とventral bodyから、deutocerebrum とv-l prへ

*dorsal protocerebrum

- 左右は、pars intercerebralis (pars in) で隔てられている。

【連絡】

- v-l pr と (視覚系)
- キノコ体と (化学系)
- 食道下神経節, ant m-sens r と (機械系)
- median bundleの前方の線維と (機械系)
- protocerebral bridge, inferior bridge と (中心野)
- ventral body と (中心野)
- ventral nerve cord への下降神経 (運動系)

*lateral horn

【commissure of lateral horns】

脳の左右の上部を結ぶ最もはっきりした連絡。

【連絡】

- v-l pr の視覚中枢, s m pr, anterior optic tubercle と (視覚系)
- lobulaから、同側、対側のlateral hornへ (視覚系)
- lobulaからの終末は、lateral hornとv-l prで著しく異なる。
- キノコ体 lobe と (化学系)
- antennal mechano-sensory region と (機械系)
- ventral body, superior arch と (中心野)

*posterior protocerebrum

【連絡】

- lobula plate, lobula と (視覚系)
- ventral body, protocerebral bridge と (中心野)
- 対側のventral nerve cordへ (運動系)

***posterior optic tubercle**

- ・ posterior protocerebrumの、lobula plate由来の視覚中枢の一部

【連絡】

- ・ lobula plateから、同側、対側のposterior optic tubercleへ (視覚系)
- ・ 同側のventral bodyと (中心野)

posterior slope*【入力】**

- ・ lobula plateからの、水平、垂直のgiant fiber
- ・ lobulaからの水平、垂直のgiant fiber
- ・ posterior optic tract

左右のmedulla前端を結び、同側 / 対側のposterior slopeで樹状分岐する。

- ・ 単眼神経
- ・ s l pr, v-l prから (連合野、視覚系)
- ・ キノコ体、lobeから (化学系)
- ・ antennal mechano-sensory regionから (機械系)
- ・ accessory body, lateral protuberance, protocerebral bridgeから (中心野)
- ・ 胸部神経節からの上行神経

【出力】

- ・ 単眼神経節へ
- ・ protocerebral bridge, fan shaped bodyへ (中心野)
- ・ ventral nerve cordへの左右対称、または片側のみの下降神経 (運動系)

***deutocerebrum**

- ・ 前部にantennal lobe
- ・ 後部にantennal mechano-sensory regionがある。

***tritocerebrum**

- ・ 食道の両脇

【連絡】

- ・ antenno glomerular tract calyxへ (化学系)
- ・ median bundle protocerebrum上部へ (機械系)
- ・ pars intercerebralisからの下降神経 (神経分泌)
- ・ labro-frontal nerve, maxillary-labellar nerve

口器からの神経、食道下神経節とtritocerebrumに入る。

- ・ frontal ganglionや腸の筋肉への線維を出す。
- ・ central bodyともつながる。(中心野)

*食道下神経節

バッタでは、食道下神経節は2本の神経線維束で脳上部につながっている。

ハチ、ハエでは、脳上部と食道下神経節の結合部は短く、neuropilで埋まっている。

- 食道下神経節は、層状になっている。異なる感覚入力に対応しているらしい。

(sub-oesophageal nerve, tritocerebral nerve, 胸部神経節)

【連絡】

- tritocerebrumと
- dorsal protocerebrumと
- maxillary-labellar neuronの線維が食道下神経節基部に入る。

central complex

多種の感覚の統合器官、脳内の恒常性維持の主要部分

3次以上の全ての感覚ニューロパイルと連絡

superior archは、さらに2次ニューロパイルにも少し連絡

pars intercerebralisの神経分泌細胞とも連絡

感覚ニューロパイルと下降神経の間に横切るように位置する

lobula plate posterior slopeの直接連絡以外のほとんどの感覚経路は、この領域からの影響を受ける

この領域の除去 運動協調機能の欠如

” の電気刺激 混乱した運動の誘発

*central body

前ellipsoid body (eb), 中上superior arch (s ar), 後上fan shaped body (f b)

中下lateral protuberances (l pt), 後下noduli (nodulus) (no)

- central bodyは、脳内のほとんどの部位とつながっている。
- 4次の末梢神経、deutocerebrum, tritocerebrumにもつながる。
- medullaにもつながるが、キノコ体にはつながらない。
- central bodyからventral nerve cordに至る線維は見つかっていない。

*ellipsoid body (楕円体)

- 横断面は、ハエでは輪形、膜翅類、鞘翅類、直翅類では3日月型

【連絡】

- lateral protuberance, isthmus, ventral bodyと(中心野)
- 各protocerebrumと(各感覚系)
- protocerebrumの線維が、中央の溝ventral grooveを通過して、superior archやfan shaped bodyに出入りする。

*lateral protuberance (l pt) (側方突出部)

- superior arch, fan shaped body外縁から前方へ、ellipsoid bodyの上部外側をのびる。

【連絡】

- posterior bridge-lateral protuberance tract (pb lpt t)
同側のprotocerebral bridgeとつながる。
- posterior slopeへの軸索に由来し、fan shaped bodyにのびる神経。

*superior arch (表層アーチ)

- ・ central body の上 1/3 を占め、lateral protuberance の後の高さに位置する。

【連絡】

- ・ 各 protocerebrum に連絡。
- ・ 脳と fan shaped body を連絡する線維の大多数は、superior arch を通る。
- ・ superior arch の最下層 (stratum a) は、superior arch と fan shaped body のインターフェース。両側の ventral body に投射する神経の扇型の樹状分岐がある。

*fan shaped body (f b) (扇状体)

- ・ central body の下 2/3 を占め、ellipsoid body の後に位置する。
- ・ fan shaped body の後端の縁は、波型になっている。ここは buttress や inferior bridge からの連絡を受ける。
- ・ 線維が扇状に配置。放射方向に約 14 の bundle が後面から入り、前方にのびる。7 対の扇状線維束 (stave) になる。扇状線維束は、前方下にのびる線維を出すので、水平方向にも扇状に見える。
- ・ 大きく 3 層に分けられる。(上 下 : stratum a, b, c)

【扇状線維束】

- ・ 直翅目では 8 対。ハエでは 7 対。
8 対目は、lateral protuberance に相当。
fan shaped body の後面に、protocerebral bridge complex から線維が入り、各束が 1 対の扇状線維束 (stave) をつくる。
各束には少なくとも 4 本の線維がある。

【連絡】

- ・ 7 対の扇状線維束は、下の同側、対側の nodulus と連絡。
- ・ fan shaped body の内面から、ellipsoid body や ventral body に線維がでる。
- ・ ellipsoid body 下側の溝 (ventral groove) を通って、protocerebrum に連絡。
- ・ 各 protocerebrum に連絡
- ・ tritocerebrum の flange と

*nodulus (noduli) (小さなコブ)

- ・ fan shaped body の下に位置する。左右 1 対の小さなコブ状突起。中心と表層の同心円状配列をとる。

【連絡】

- ・ fan shaped body とは多くのキアズマで同側、対側につながる。
- ・ イエバエでは、noduli は fan shaped body, ellipsoid body, lateral protuberance 以外の部分とは連絡していない。鞘翅目 (かぶと虫) では、lateral protocerebrum と連絡している。

*protocerebral bridge complex

protocerebral bridge, inferior bridge, buttress (控え壁)

*protocerebral bridge

- ・ great commissure 後方。脳から離れて、細胞体の中に埋まっている。

【連絡】

- ・ protocerebral bridge は、ほとんどの線維を central body と共有している。
- ・ protocerebral bridge への入力
optic tubercle、キノコ体, posterior slope, inferior bridge の 4 次 neuropil

< central complex内 >

- fan shaped body への出力 (8 対に分ける)。
 - 両端のsegment 8は、同側のlateral protuberanceのみに投射する。 .
 - segment 1 ~ 7は、同側、対側に投射する。
 - fan shaped bodyのsegment 1は、 protocerebral bridgeの同側のsegment 1と対側のsegment 7から投射を受ける。
 - noduliはfan shaped bodyから同側、対側に投射を受ける。
 - p br 同側のf b 同側のnoの中心部
 - p br 対側のf b 対側のnoの周辺部
- inferior bridge, lateral protuberanceと連絡

< 脳の他の部分と >

- optic tubercle と
- dorsal protocerebrum, great commissure と
- 対側のlobula plateから
- 単眼神経の線維は入らない。 s m pr, s l prから単眼神経節に上る遠心性神経の一部はprotocerebral bridgeにも投射する。
- 同側、対側のposterior slopeに連絡し、下降神経の間で樹状分岐する。

*buttress (控え壁)

- protocerebral bridgeの中央付近左右(左右1対)、 inferior bridgeの上
- 【連絡】
- optic tubercle と
 - great commissure, lateral protuberance, median bundle終末領域, ant m-sens rと

*inferior bridge

- great commissure後方、 protocerebral bridgeの下
- 【連絡】
- superior protocerebrumと(連合野)
 - medullaと(視覚系))
 - calyx tangential (ca tan)の側枝と(化学系)
 - median bundle終末領域と(機械系)
 - 下降神経がventral nerve cordに向かう(運動系)

その他のcentral complex

*isthmus (isthmi) (峡部)

- ellipsoid bodyの両側、 ventral bodyの上、 pedunculus, lobeの内側
- 【連絡】
- 互いにinter isthmus connectiveで連絡。
 - fan shaped body, ellipsoid body等(中心野)
 - i m prにもものびる。

*accessory body

- central body前側方、 ventral body後方
- 【連絡】
- lobulaからの視神経(optic tubercleを介して)(視覚系)
 - fascicle of ventral bodyの神経を受ける

- posterior slope と (運動野)

*ventral body (腹部体)

- central body の前方両側
- inter ventral body connective
posterior commissure of ventral body で左右互いに連絡。
- 口側 (oral:or) 、眼側 (ocular:oc) の 2 つのセグメントに明瞭に分かれる。

【連絡】

- ellipsoid body, superior arch, fan shaped body, accessory body
inferior bridge, protocerebral bridge と (中心野)
- fan shaped body を介して、posterior slope, ant m-sens r と (機械系、運動野)
- 各 protocerebrum と (視覚、化学、機械系、連合野)
- anterior optic tract, 視覚中枢, posterior optic tubercle, 対側の lateral horn と (視覚系)
- antennal lobe, lobe, lobe と (化学系)
- median bundle の tritocerebrum 神経と
- 食道下神経節と

まとめ編

Atlas of an Insect Brain

2, 3, 6, 7 章の、部位別再構成によるまとめ

「まとめ編」は、「逐次訳編」の記述を部位ごとにまとめて、再編成したものである。原書はAtlasであるので、記述は切片の断面単位で書かれており、部位別にまとまってはいない。そのため各部位の位置関係、線維の連絡等はわかりにくい。「まとめ編」は、その欠点を補うものである。従って、内容は「逐次訳編」と完全に重複する。また、部位によって同じ記述の現われることもある。原書の記述に矛盾のあるところ、同じ部位を指すと思われるが、記述場所によって部位名の異なるところなどは、そのままにしてある。

視覚系信号の経路

視覚系については原書自体がかなりまとめて記載しているので、逐次訳編のPlate 7-10 ~ 18,31,33を参照されたい。また、概略編、まとめ編のprotocerebrumの項にも、視覚系からの神経の投射が記載されている。あわせて参照されたい。

化学感覚系信号の経路

【嗅覚】

化学受容器は主に触覚の第3節にある(左右各8300ケ)。

antennal lobeの1次介在ニューロンからantenna-glomerular tractsを通過して後部上方のキノコ体mushroom bodyのCalyxにある2次介在ニューロン(Kenyon cells)に至る。

ついで、lobeに至る。3次介在ニューロンの軸索はKenyon cellsの軸索と交差し、inferior protocerebrumの4次介在ニューロンに至る。

【味覚】

口器のlabellum、pharynxから2対の神経を通過して食道下神経節に入る。ここに1次介在ニューロンがある。そこからantenna-glomerular tractにつながる。

脚の味覚器からは、胸部神経節でシナプスして食道下神経節に入る。

視覚と異なり、1次ニューロンで対側に情報が伝わる。

【キノコ体】

キノコ体は膜翅類Hymenopteraのミツバチやスズメバチなどの社会性昆虫で大きく発達しているため、統合、知能、学習等の中枢と言われていたが、この部位はantennal lobeの嗅覚神経からしか入力を受けず、電気生理実験で、嗅覚によって興奮するので、化学感覚介在ニューロパイルと見るべきである。

ミツバチ類で非常に発達し、ガなどで貧弱(触覚、キノコ体は大きい、格子構造が少ない)なのは、嗅覚行動の複雑さ(感じられる臭いの種類)の差で説明できる。

化学感覚 キノコ体の2次、3次ニューロンは、視覚とよく対応。

1次ニューロパイルからの入力(antenna-glomerular tract) 投射は、不均一

2次 calyx内で、Kenyon細胞樹状突起の葉状、コラム状配列と連絡

Kenyonから3次にのびる線維は、平行だが不均一なコラム状

(各コラム内の線維の連絡経路は、ほぼ均一)

キノコ体は、medullaを層方向に縮め、深さ方向に引き伸ばした形

pedunculus内で、平行線維の均一な各コラム間が、2次元方向に多層に連絡

- 3次、lobe内で、側枝によって均一、不均一なコラム間が連絡する。
 lobe 軸索の側枝は中位、軸索の回りにラセン状、正弦曲線状に投射し、
 違う種類のKenyon細胞間を連絡
 、lobe 軸索の側枝は長く、離れた線維へ投射
 3次ニューロンの樹状突起は、多数のKenyon軸索を横切り、信号を集束、
 il pr, i m prへ投射

*antennal nerve : 入力線維

- ・化学受容器は主に触覚の第3節にある(左右各8300ケ)。
- ・antennal nerveは、側方(目の側)からantennal lobeに入る。
 大きく2つに分かれる
 内側 嗅覚レセプターの軸索(同側、対側の房状構造glomeruliへ)
 同型の感覚終末は、1つのglomerulusを作る。
 一部の線維(long olfactory fibers)は、antenna-glomerular tractのroot2aを介して、直接calyxへ(視覚のretinaからmedullaに至る神経と対応)。
 axial領域の奥深い位置につながる。
- 外側 機械感覚の軸索(antennal mechano-sensory regionへ)
 一部は、lobeへの侵入部で軸索側枝を出しながら後方のニューロパイルへ。
 (触覚のレセプターからでなく、anterior tegumentary nerveを介して合流した、頭部クチクラのレセプターからの線維と思われる)
- ・ほかに、optic antennal focusに投射する線維もある。
- ・antennal lobe後面で、inferior inter antennal connective (i in ant con)を介して対側にも投射する。

*antennal lobe : 1次ニューロパイル

【房状構造glomerulus】

- ・antennal lobeは、外側の房状部、内側の線維状部、上部の拡散状部の最低3つに分けられる。
- ・房状部の個々の房(glomerulus)は、基本的には、触角の球根状の第3節にある化学受容繊毛(sensillae: 左右各8300ケ)からの、1セットの感覚終末からなる。
- ・片方のlobe内のみ神経、両側にまたがる神経、antenna-glomerular tractに投射する神経などの配列で、房の区画化が強調される。

- glomerulus gl1 : 最も一般的、小さな拡張した終末からなる。
 終末の大半は同側。一部の房は、対側との連絡を持たない。
 gl2 : 広がった終末からなる。(lobeの後方・上方)
 gl4とともにやや均質な非glomerular的ニューロパイルを形成する。
 gl3 : タル形の終末の配置
 gl4 :

- ・異なる型のglomeruliを結ぶ、lobe内のみを結ぶintrinsicな神経もある。
 膜翅類では、いろいろな形、樹状枝部の大きさを持つintrinsicな神経がある。たとえば、ある神経は1対の感覚glomeruliに侵入し、ほかのものは5~10のglomeruliに侵入する。イエバエでは、樹状枝部の形態から最低4種に分類できる。それぞれの中にも、かなりの大きさの変化がある。あるものは全ての、あるものは1/3ほどの、またあるものは10以下のglomeruliに侵入する。
- ・左右のlobeにまたがるintrinsicな神経もある。

【calyxへの1次介在ニューロン】

- ・ antenno-glomerular tract (ANT GL) を経て、キノコ体のcalyxに至る。
- ・ calyxへのびる介在ニューロンの樹状突起の範囲は、glomeruli 2,3ヶから20近くまで、大きく差がある。対照的に、わずかの範囲の臭いしか関知しないある種のSphingid蛾では、ほとんど全てのglomeruliに連絡する大きな樹状突起範囲を持つ (Pearson 1971)。
- ・ 後方、脳の後部に投射して、ventral nerve cordへの下降神経の樹状突起の間に終末する介在ニューロンもある (p.122 IP)。

【calyxからの遠心性ニューロン】

- ・ calyxのcollar領域から、antenno-glomerular tractを介して、antennal lobeに終末する線維がある。

【左右のつながり】

- ・ antennal lobeの後面、median bundleが上方へ投射する後側で、lobe左右がinter antennal connectiveでつながる。対側のantennal lobeに投射する同側の感覚神経antennal nerveを含む。
- ・ 視覚系1次ニューロパイル: lamina 同側からの入力のみ、左右連絡無し
- ・ 嗅覚系1次ニューロパイル: antennal lobe 左右の触角から入力、左右互いに連絡

*antenno-glomerular tract (ant gl)

【tractの起源】

- ・ deutocerebrum (antennal lobeとmechano-sensory region)、tritocerebrum (flange) 食道下神経節からの、5本の根元 (root) に由来する。
 - root1 antennal lobeの背側から出る1次介在ニューロン
 - root2 antennal lobeの正中に近い後面から出る、1次介在ニューロン
 - root2a antennal nerveの内側の線維から、直接calyxに至る感覚ニューロン (long olfactory fibers: L O F) : 視覚のretinaからmedullaに至る神経と対応
 - root3 flange (tritocerebrumの食道孔内縁)前部からのニューロン: 樹状突起はflange内で、口器のpharynx, labium, maxillaからの感覚神経 (labro-frontal nerve, maxillary labellar nerve) の終末と連絡
 - root4 食道下神経節の中心層からのニューロン、ventral nerve cordからの線維を含む minor circum-oesophageal connectiveを構成する軸索など
 - root5 食道下神経節の側方層からのニューロン、ventral nerve cordからの線維を含む

【calyxへの経路】

- ・ 5本のrootは上にのびて、inter ventral body connective (in v bo con) の後に至り、互いに集まって各約7500本の軸索からなる2本の線維束になる。
 - fan shaped bodyの両側をかすめて後上方にのびる。
 - キノコ体のcalyx前面に入って、その縁をほとんど一周する。
 - 1次介在ニューロンの線維は、calyxニューロパイルに直角に入る。
- ・ ant glの線維は、同側のantennal lobeとcalyxを結ぶ。
 - 一部の線維はinter glomerular tractへ分岐して、対側のcalyxにつながる。
- ・ ant gl線維の一部 (全部?) は、calyxへ入って広範囲に終末する。
- ・ fan shaped bodyをはじめとするcentral bodyとは線維の行き来はないが、平行する線維が、calyxへの入り口、inter glomerular tract (INT GL) との分岐部まで存在する。

【その他の線維】

- ・ ant glに沿って、superior, inferior, ventro-lateral protocerebrumなどから dorsal horizontal tractに至る神経が走る。
- ・ クロバエで、胸部神経節から calyx の lip 領域への入力、コバルト注入法で示されている。この線維は、ANT GLの後方の部分にはいる (Figure 7-9D)。

*calyx : 2次ニューロパイル

【antenna-glomerular tractからの入力】

- ・ antenno-glomerular tract (ant gl) は、calyx の pedunculus との接合部の前側上部、commissure of lateral horn のちょっと表層側の位置に入る。
ant gl は、calyx の前面に入り、その縁をほとんど一周する。
1次介在ニューロンの線維は、calyx ニューロパイルに直角に入る。
- ・ calyx の最前部の領域は、s m pr から protocerebrum-glomerular tract を介して入る、膨大した終末のみが集っている。その樹状枝部は、median bundle からの小範囲に広がる終末と混じりあう。

【calyx に入出入りする線維】

- ・ 同側の ant gl から : antenno-glomerular tract (1次介在)
- ・ 対側の ant gl から : inter glomerular tract (in gl) (1次介在)
- ・ pedunculus, , , lobe へ : pedunculus (ped) (2次介在)
- ・ antennal lobe へ (遠心性) : antenno-glomerular tract (ant gl)
- ・ 前方 superior protocerebrum へ : protocerebral glomerular tract (pr gl)
- ・ posterior collar, inferior bridge へ : calyx tangential 神経 (ca tan)
calyx からキノコ体外へ出る神経は、ant gl, pr gl, ca tan のみである。
- ・ calyx や antenno-glomerular tract の側方への分岐が、lobula 等の視覚線維と連絡しているという以前の研究は、誤りらしい。

【calyx の構造】

- ・ calyx は3つの同心円状部分に分けられる。
内側 axial zone (ax z) pedunculus の奥深くまでのびる。ハチの basal ling に相当。
collar (col)
外側 lip (lip)
- ・ 深さ方向には、2層構造になっている。

【calyx 内での終末】

- ・ antenno-glomerular tract からの終末は、calyx 内で3層に分かれる。
axial zone 深く、lip と collar 領域全体の内側表面、axial zone 上部
- ・ collar 領域で表層部に周状に配置する終末の一部は、inter glomerular tract (int gl) を介して対側の calyx に側枝をのばす。
- ・ long olfactory receptor (lof)
antennal nerve に由来するカギ爪型の一つ。
calyx の axial 領域の中深くに位置する。
視覚系の、medulla 深くに位置する retina からの終末と似ている。

【calyx 内の線維連絡】

- ・ axial zone では、ある種のカギ爪状の Kenyon cell (lof 他) は、collar, lip 領域から pedunculus に向かう2次介在ニューロン (トゲ状の Kenyon cell) の下降する軸索と相互作用する (plate 7-6)。多分、これらの小さな終末は axial zone のカギ爪型

樹状突起、軸索とシナプスする。

- ・ calyx tangential (ca tan)

calyx の lip 領域と、 protocerebrum の posterior collar (P CO) 双方に侵入する。

この側枝はさらに内側に向かい、 inferior bridge ニューロパイルに至る。

ハエの calyx では、 ca tan が、視覚系 medulla 内の無軸索の intrinsic なニューロンに似ている唯一の細胞である。

【代表的な Kenyon cell】

・ Kenyon cell は 2 次介在ニューロンで、細胞体は calyx の後縁、側縁の上とまわりに位置する。甲虫類、鱗翅類 (チョウ・ガ)、膜翅類 (ハチ)、直翅類 (バッタ)、双翅類 (ハエ・カ) では、2 種の Kenyon cell がよく見られる。

トゲ状 (spiny:KS 1, KS 2)、カギ爪状 (clawed:KCI 1)

・ トゲ状 Kenyon cell の細胞体は、calyx の中心軸と反対側に、特徴的に片寄っている。

・ カギ爪状 Kenyon cell の細胞体は、calyx 周縁部と、axial 領域の線上に片寄っている。

カギ爪状 - トゲ状 - カギ爪状 の 3 つの細胞体の集まりがある。

・ KS 1 トゲ状 lip に侵入

・ KS 2 トゲ状 lip に侵入 KS1 より小さい lobe へ投射、 lobe へ投射しない

・ KCI 1 カギ爪状 collar に侵入 (plate 7-26)

他の種類の Kenyon cell

・ 樹状突起の特徴と、calyx 内の位置で判断できる。

・ KCI 2 カギ爪状 axial 領域の表層部ニューロパイルで枝状分岐

・ KCI 3 カギ爪状 axial 領域の表層部ニューロパイルで枝状分岐

・ KCI 4 カギ爪状 pedunculus との接合部で枝状分岐

細胞体は接合部のまわりにエリ状に分布

・ KCI 5 カギ爪状 pedunculus との接合部で枝状分岐

細胞体は pedunculus 中心軸の真上に分布

・ KBLS 双称トゲ状 樹状突起は lip 領域

・ KBDS 双称拡散 樹状突起は collar 領域内の 1 層

・ KBS 2 層性 樹状突起は collar 領域内の 2 層

・ KDS 放射状拡散 樹状突起は lip 領域

【Kenyon cell の投射】

・ Kenyon cell の軸索は、pedunculus の特異的な深さで、トゲ (spine) や側枝 (axon collateral) を出す。

・ calyx 内で同じ樹状突起パターンを示す細胞が、pedunculus や lobe で異なる軸索形態をとることは良くある。

・ 長軸に平行な断面での lobe 内のバンド状の配列は、Kenyon cell のトゲの帯状配列を反映している。この帯状配列は、モノアミン蛍光のバンドと対応している。

・ Kenyon cell は、pedunculus (ped) に投射し、 、 lobe に入る。

・ axial zone 深くのカギ爪状の Kenyon cell は、 lobe にはのびるが、 lobe にはのびない。

・ pedunculus の途中から出て il pr (4 次化学感覚ニューロパイル) に至る一連の線維もある。

【calyx への興味深い入力】

・ 胸部神経節から ventral nerve cord ant gl を介して calyx の lip 領域へ (クロバエの例)。

・ pedunculus 分岐部の巨大な樹状分岐から calyx へ再帰する線維 (pedunculus 側方を巻く)。

*pedunculus : 3次ニューロパイル

【Kenyon cell 軸索】

- calyxのKenyon cellからの神経は、下部のpedunculus divisionで分かれ、*il pr*, *im pr*, *sm pr* lobeに至る。
- 均質な lobe断面に対し、pedunculusはしま状のニューロパイル構造を示す。
しま状構造は全長にわたって同位相で続く。
calyxの異なるクラスのKenyon cellから出た軸索からなる。
- Kenyon cellからの軸索は、多くのトゲ (spine) と側枝 (collateral) を形成する。
- 周囲の *im pr*, *il pr*に出る線維がある。
- 一部の線維は lobeやpedunculusから出て、great commissure (g c) を介して対側の脳に至り、対側のpedunculusか、近く protocerebrumのニューロパイルに侵入する。
(*il pr* contra, ped-ped contra)
- pedunculusの断面は、calyxの異なるKenyon cellに由来する準同心円状の構造を示す。
- protocerebrum内のグリア細胞のラミナが、pedunculusの限られた部分に侵入する。これは均質なKenyon cellの軸索を仕切るのに役立っている。
- 3次介在ニューロン (extrinsic cells) は、pedunculus内で、Kenyon cellの軸索の一部と幾何学的に正確に交差、または平行する形で、樹状分岐する。
一部の線維は、pedunculusとcalyxの接続部付近まで上っている。
lobe内の限られた領域のみのKenyon cell軸索と交差するものもある。
- pedunculus分岐部 (ped div) には、calyxへ再帰する線維につながる巨大な樹状分岐がある。同じような神経は、甲虫 *Hoplia farinosa* やハチでも見られる (Figure 7-24)。

【周囲との関係】

- lateral fascicle, median fascicle (*l fasc*, *m fasc*) の間に、pedunculusの上面が位置する。pedunculusや lobeは周囲に埋まっていて、渦巻状の線維が囲んでいる。
pedunculusから *il pr*, *im pr*にのびる3次介在ニューロンの線維が、この構造を強調する。
- median fascicleの太い束とsynaptic neuropil
pedunculusの分岐部のすぐ後ろに位置する。
- pedunculusの回りのニューロパイルは、漏斗 (funnel) 状の配列を取る。ここには多くの種類の神経があるが、大部分はmedian bundleと、それに関連する介在ニューロン (準平行に並ぶ神経を含む) の終末である。
- posterior collar (*p co*) を介してpedunculusの後を回る平行な線維の経路がある。

* lobe : 3次ニューロパイル

【lobe内の構造】

- Kenyon cell 側枝の典型的なへび状の配列 (蛇行) が見られる。細い線維が点在する。

【3次介在ニューロンの線維の連絡】

- *im pr*, *il pr*へ (微少な樹状突起が、すぐ周囲のinferior protocerebrumと連絡)
- *sm pr*へ、dorsal protocerebrum (*d pr*) へ
- posterior slopeの下降神経へ
- ventral body (*v bo*) へ
- lobeから lateral horn (*l ho*: 後部左右) への3次介在ニューロン同士の連絡がみられる。lateral hornで、lobulaからの拡散した終末 (*lo t*) と連絡する。
- 一部の線維は lobeやpedunculusから出て、great commissure (g c) を介して対側の脳に至り、対側のpedunculusか、近

くの protocerebrum のニューロパイルに侵入する。

(-pr contra, ped-ped contra)

【lobe 周囲】

・ anterior collar

lobe を巻いて、lateral protocerebrum と、後方の i m pr, s m pr を結ぶ。

・ superior anterior optic tract (s a op t)

lobe の内側を巻いて、posterior median fascicle (p m fasc) につながる。

・ pyriform fascicle (pyr fasc)

後方左右 lateral horn と、前部の inter tubercle tract, p m fasc をつなぐ。

* lobe、 lobe : 3 次ニューロパイル

【lobe の構造】

・ 中央から左右 50 ~ 150 μ : 、 は左右水平に走る。

50 μ で後方に曲がって、ellipsoid body の直前に達する。

・ 、 lobe は軸索側枝の分岐パターンが異なる。 lobe の根元は渦巻状。

【 lobe からの線維】

・ i m pr へ

・ equatorial horizontal tract (eq h t) を介して、同側の ventral body (v bo) へ

・ 正中を越え、対側の lobe の後を通って、脳の後方へ

・ 左右の lobe は連絡していない。

・ わずかな連絡が、 lobe と対側の lobe を結んでいる (-)。

fan shaped body から lobe を介して両側の s l pr に至る連絡があるが、lobe でのこの線維の終末はキノコ体神経とは連絡していない。

【 lobe からの線維】

・ i m pr へ

・ equatorial horizontal tract (eq h t) を介して、同側の ventral body や posterior slope へ。

・ chiasma of lobe を介して、対側の equatorial horizontal tract へ

【lobe 周囲】

・ median fascicle が、pedunculus 分岐部の後方を通る。

・ median bundle は lobe の前方を通っている。

*inferior protocerebrum : 4 次ニューロパイル

【inferior protocerebrum への入力】

< lateral, medial 双方へ (i m pr, i l pr) >

・ pedunculus と 、 、 lobe から

・ optic tubercle (op tu) から tubercle protocerebral tract を介して

op tu: medulla の tangential cell と lobula の円柱状神経からの線維束。(視葉と脳を結ぶ最も前方の束)

・ fan shaped body から

ventral body から median fascicle を介して

< medialへ (i m pr) >

- ventral body から fascicle of the ventral body を介して
- ellipsoid body から

< lateralへ (i l pr) >

- anterior optic tractの4束の後側方分岐postero-ventral branchの1つから

【protocerebrum内の連絡】

- 太い線維が、dorsal horizontal tractとposterior median fascicleの間を通って、inferior lateral (i l pr) とinferior medial (i m pr) を結ぶ。
- medial, lateral intracerebral cascade (l intr casc, m intr casc)
内側、外側で上下のsuperior medial (s m pr) とinferior medial (i m pr) をつなぐ。
- superior lateral (s l pr) とinferior lateral (i l pr) の境界は不明瞭。
- heterolateral neuronは、対側のi m pr同士をつなぐ(?)。

【inferior protocerebrumからの出力】

< medial, lateral双方から (i m pr, i l pr) >

- circum connectives (circ)を介してequatorial horizontal tract (eq h t) につながり、後方のventral bodyへ
- fan shaped bodyの後下方で脳左右をつなぐgreat commissureを介して、postero-vertical fascicle (p v fasc) へ
- median fascicle (m fasc) :

equatorial horizontal tract (eq h t) の外側、antennal lobeの上に位置する。

s m pr, i m prと、ventral body, equatorial horizontal tractを結ぶ。

- lateral fascicle (l fasc) : median fascicleの外側

前方のv-l prに始まり、2つに分かれる。

内側latero-medial (l m fasc) : i l prに

外側上部superior lateral (s l fasc) : lateral horn (l ho) の視覚中枢に

< medialから (i m pr) >

- superior archへ (superior arch commissure) : 対側のcentral body と結ぶ。
- median bundleの上部左右のdorsal horizontal tract (d h t) を介して、protocerebral bridgeへ

< lateralから (i l pr) >

- ellipsoid bodyへ

機械感覚の情報経路

触覚の弦音器官、Johnstone器官、クチクラの毛、剛毛、口器の感覚器などから来る。感覚器の部位によって、各方向から脳に入る。

median bundleを通して、脳の腹側から上方のprotocerebrumに介在される。

protocerebrumには半同心円状の、入力経路に特異的な領域がある。

(pedunculus, lobeを半分囲み、impr, ilprにのびる)

脳下部左右の機械感覚領域 (mechano-sensory region) は、感覚入力を受けてmedian bundle等へ線維を出すとともに、介在ニューロンを受けてventral nerve cordへの下降線維を出す。

*機械感覚領域【antennal mechano-sensory region (ant m-sens r)】

【位置と形状】

- deuterocerebrum内
- protocerebrum下部、1次嗅覚antennal lobe後方、食道下神経節 (sog) の両側
- ventral nerve cordから1次、2次neuronに向かう上行神経の通る穴がある。
- mechano-sensory regionの輪郭付けはむずかしい。ボディアン染色では、側方の視覚中枢optic focusのニューロパイルとくっついて見える。視覚と機械感覚の両ニューロパイルを結ぶ介在ニューロンもある。
- この領域は、antennalと名付けられているが、tegumentary nerveから入る頭部外皮の感覚神経(複眼の間の剛毛)や、腹部神経節の機械感覚介在ニューロンなどからの1次、2次、3次ネットワークも提供している。
- バッタなどの相同のニューロパイルでは、腹部神経節からの機械感覚とともに、聴覚も処理している可能性がある。

【ant m-sens rへの入力】

- antennal nerve (ant n) は、側方(目の側)からantennal lobeに入る。
大きく2つに分かれる 内側 嗅覚レセプターの軸索(同側、対側のantennal lobeへ)
外側 機械感覚の軸索 (mechano-sensory regionへ)
- antennal nerveの機械感覚線維は、antennal mechano-sensory regionのニューロパイルに直角に入る。
- 機械感覚の軸索の終末の大半は、同側に終末する。
観察できたわずかな対側への神経は、脳の両側へ侵入し、分岐する。
- ant m-sens r後部は、ventral nerve cordventral nerve cordからの上行線維も受ける。
脊策の下方1/4にある細い線維。
胸部神経節や胸部腹部の機械・化学受容器から。
median bundleへの線維も含む。
- antennal nerveの機械感覚の軸索の一部は、lobeへの侵入部で軸索側枝を出しながら後方のant m-sens rニューロパイルへのびる。
(触覚のレセプターからでなく、anterior tegumentary nerveを介して合流した、頭部クチクラのレセプターからの線維と思われる)
- 2nd chiasma of the great commissure (2nd ch g c)
protocerebrumと対側のantennal mechano-sensory regionを結ぶ
- lateral hornのニューロンの樹状突起も侵入する。
- lobulaからの同側への投射も侵入する。

【ant m-sens rからの出力】

- ant m-sens rからのゆるい線維束は、great commissureの間の正中両側を縫うように上がり、左右合流してposterior vertical fascicle (p-v fasc) になる。

第一の分岐 (p-v fasc 1) : s l pr, s m prへ。

第二の分岐 (p-v fasc 2) : protocerebral bridgeのbutressを経て inferior bridgeに拡散。

- antenno-glomerular tract (ANT GL) に入る線維
 - root3 flange (FLA) 前部から。
 - FLA内で、口器のpharynx,labium, maxillaからの感覚神経終末と連絡
 - root4,5 食道下神経節から出て、ant m-sens rを突き抜ける。
 - root4 食道下神経節の中心層、ventral nerve cordから
 - root5 食道下神経節の側方層、ventral nerve cordから
- median bundleへの上行線維は、後方に位置する細胞体に由来し、ant m-sens rニューロパイル内で樹状突起を出している。
- posterior slopeに線維をのぼす。
- ventral nerve cordへ下降する神経は、posterior slope内の穴を通る。脳後部で上側へ移動し、食道下に集まる。太さは中位～細い。
- central body (fan shaped body等)を介して、ventral body, posterior slope, i m pr, s m prなどにつながる。

【左右のつながり】

- 食道下のinter ant m-sens fascicleのゆるい線維で結ばれる。
- major sub-oesophageal connective (ma su oes con) で結ばれる。
 - ma su oes conからは食道下神経節本体に線維が"吊り下がる"。
- ant m-sens r前部は、sub-oesophageal commissure (sub oes c) でつながる。
- 食道孔の左右のニューロパイルには、ant m-sens rを通じて分岐する樹状突起がある。
 - その上には、oesophageal bridgeのsuperior archを介して左右のant m-sens rをつなぐ神経がある。

ハエの脳からの下降神経の多くは、多くの感覚様式のニューロパイルに侵入し、その結果多くの様式の命令を体神経節に伝える。近縁種では、対応する下降神経は視覚か機械感覚のどちらかのニューロパイルにしか侵入しない(カマドコオロギ *Gryllus domestics* の dorsal giant fiber)。これらでは樹状突起の大多数は機械感覚、一部は視覚のみ(バッタ *Locust* の DCMDニューロン)に侵入する。

同様に、双翅類の異なる種でも、相同の器官に差がある。例えばショウジョウバエ *Drosophila* の giant fiber は medial protocerebrumニューロパイルに入るが、クロバエ *Calliphora* では、機械感覚領域ant m-sens rや視覚領域optic focusに入る。

*median bundle

- 下端 : tritocerebrumの食道孔 foramen 付近に位置する。起源は3つある。
 - 食道下神経節 (sub-oesophageal ganglion) から。前端部はflangeを介して trito-cerebrumにつながる。
 - その後ろの機械感覚ニューロパイル (ant m-sens r) から
 - ventral nerve cord/ventral nerve cordを経由して胸部神経節から
- 途中 :
 - 後側で、inferior inter antennal connectiveを介して左右のantennal lobeがつながる。
 - lobeの前方を通る。
 - 上行するmedian bundleの上でアーチ状に、左右のs m prが融合する (median fusion)。median bundleの終末が、主に m fusを形成する。
- 上端 : protocerebrum上部で左右に分かれる。
 - dorsal fusionを経て左右のs m prへ。
 - さらにanterior collarを経てs l prに至る。

終末はprotocerebrumの天井から広がり、2次介在ニューロンの軸索につながる。

側枝を出して両側に投射するものもある。

- ・ median bundleは最低3つに分かれる。
 - 前方 (6000本) : deutocerebrum, tritocerebrumから、dorsal protocerebrumの表層部ニューロパイルへ。
 - 中央 : 中部で交差する (ch mb)
NCC Iなどが通る。
 - 後方 : posterior division of median bundleを経て、斜め後に上り、superior protocerebrumに広がる。

【median bundleへの入力】

- ・ median bundleへの一群の軸索が、食道下神経節の感覚neuropil中に"吊られている"。
- ・ 食道下神経節の線条構造のニューロパイルには、median bundleに向かう神経の樹状突起がある。
- ・ antennal mechano-sensory regionのニューロパイルからmedian bundleへの上行線維はニューロパイル後方に位置する細胞体由来し、ニューロパイル内で樹状突起を出す。
- ・ ventral nerve cordに由来するmedian bundleの線維

【キノコ体との関連】

- ・ calyxの最前部の領域は、s m prからprotocerebrum-glomerular tractを介して入る終末が集まっている。その樹状枝部は、median bundleからの小範囲に広がる終末と混じりあう。
- ・ pedunculusの回りのニューロパイルの漏斗状の部分にある神経の大部分は、median bundleと、それに関連する介在ニューロン(準平行に並ぶ神経を含む)の終末である。
- ・ s m pr, i m pr内の、median bundle入力関連の神経と、キノコ体からの3次介在ニューロンの終末の間に、濃密な線維の網状構造がある。

【median bundleからの線維】

- ・ dorsal protocerebrumの内側縁の細胞が、median bundleを介してcentral complexやtritocerebrumとつながる。
- ・ median bundleの最後方の束などを介して、ventral bodyに至る。
- ・ median bundleの終末領域からの神経が、protocerebrum後面の上を通過してposterior slopeに至り、NCC IIを通過して後方にのびる。
- ・ median bundle関連ニューロンが、median bundleからの終末のある領域で樹状突起をのばし、dorsal horizontal tractを介して後方にのびて、posterior protocerebrumに至る。そこで下方に沈み、ventral nerve cordの根元に至る。終末は知られていない。

これらは側枝を、buttressとinferior bridgeや、inter tubercle tractを介して対側のprotocerebrumなどにのばす。

- ・ pars intercerebralis (pars in) の神経分泌細胞から、median bundleを介してretro-cerebral nerveに至る。
- ・ pars intercerebralisからmedian bundleを通過して、tritocerebrumのflangeに降りる下降神経が、superior protocerebrum内でふくられた樹状枝部を持つ。

flangeで側枝を出し、labro-frontal nerveを通過してfrontal ganglionに至るもの。

食道下神経節を通過して後方へ向かう、側心体への神経分泌細胞らしきもの。

(その形は、Schistocerca vagaの側心体への神経分泌細胞に似ている。

Schistocercaの側心体神経軸索への泳動イオン注入で、少なくとも一部のmedian bundle神経は神経分泌性であることがわかっている。)

バッタなど、s m prの樹状突起の一部が、median bundleを通過して側心体につながる神経分泌細胞に由来しているという証拠がある。

下降神経、運動神経

【脳内の遠心性線維】

- ・ calyx から antenno-glomerular tract (ANT GL) を介して、antennal lobe へ
- ・ median bundle の下降神経による tritocerebrum への神経連絡
などいろいろ

【ventral nerve cord へ】

・ 脳からの下降神経の多くは、多くの感覚様式のニューロパイルに侵入し、その結果多くの様式の命令を体神経節に伝える。近縁種では、対応する下降神経は視覚か機械感覚のどちらかのニューロパイルにしか侵入しない(カマドコオロギ *Gryllus domesticus* の dorsal giant fiber)。これらでは樹状突起の大多数は機械感覚、一部は視覚のみ(バツタ Locust の DCMD ニューロン)に侵入する。

同様に、双翅類の異なる種でも、相同の器官に差がある。例えばショウジョウバエ *Drosophila* の giant fiber は medial protocerebrum ニューロパイルに入るが、クロバエ *Calliphora* では、機械感覚領域や視覚領域に入る (Figure 7-32B)。

・ ventral nerve cord の背側(運動神経側)半分に入る下降ニューロンの一部は、昆虫の標準よりはるかに巨大である。樹状突起は、準細胞体(pseudo perikaryon)となづけた単一の部分から放射状に出る。突起ごとにトゲの配置が大きく異なるのに注意。

4次介在ニューロンの、多くはこの細胞上に集束し、一部は樹状突起に平行に走り、一部は交差する。樹状突起のパターンやトゲの密度の形態上の多様性は、多分入力が多モード性を反映している。樹状突起の膨大部から出る、厚い平たい軸索を持つ。

< 視覚系から >

- ・ 視覚中枢(optic focus)から

視覚中枢から ventral nerve cord に入るニューロンは、2~4の視覚中枢の情報をリレーしていると思われる。これは lobula や lobula plate のニューロン6~12種に相当する。一部の下降線維は複雑な側枝を持つ。これらは central body からの線維と連絡する。

・ 4次感覚ニューロパイル(視覚中枢, il pr)から ventral nerve cord に下降する軸索の多くは、posterior slope ニューロパイルを経由する。一部はこの領域で側方に突起を出す。

< giant neuron >

- ・ 1対の giant fiber が、ほとんどの昆虫の ventral nerve cord の背側に見られる。ventro-lateral protocerebrum の lobula 視覚中枢から出る。mechano-sensory region 等に側枝を出す。
- ・ superior giant neuron は dorsal protocerebrum の4次化学感覚ニューロパイルから出る。
- ・ lobula plate の水平、垂直の giant neuron から ventral nerve cord に下降する。

一部の終末は、posterior sub-oesophageal commissure を介して ventral nerve cord に入る下降神経のトゲ状の樹状枝部と連絡する。対側の posterior slope へトゲの多い側枝を出すものもある。

< 化学感覚系から >

- ・ lobe 付近の3次嗅覚神経の終末の間の樹状分岐から、太い下降神経が ventral nerve cord に軸索を延ばす。

< 機械感覚系から >

- ・ mechano-sensory region から

< 食道下神経節から >

・ 食道下神経節(sog)は、ventral nerve cord に通じる下降神経(desc)の、大きな左右対称の樹状枝部を含む。大多数の下降神経同様、この下降神経は元になる親ニューロパイルの後に位置する。

< そのほかの場所から >

- ・ posterior slope から(左右対称、または片側のみ)
- ・ inferior bridge から

・ 原則的には、superior protocerebrum からの下降神経は比較的軸索が小さく、側方下へのびて ventral nerve cord に入る。

< 脳後部の下降線維の経路 >

- ・ posterior slope の superior, inferior connective の間の隙間と、 posterior slope 内の穴には、 antennal mechano-sensory region、 dorsal protocerebrum からの下降神経が通る。
- ・ 食道孔には、視覚中枢と上部の protocerebrum からの下降神経と、 median bundle への細い上行神経がある。
- ・ 食道下神経節と antennal mechano-sensory region からの下降神経は、 ventral nerve cord への侵入を前にして、脳後部で上側へ移動し、食道下に集まる。

【ventral nerve cord】

- ・ ventral nerve cord (v n c) の線維数は、イエバエで約5600といわれる。
- ・ ventral nerve cord の上方1/3には、脳からの下降する神経がある。
- ・ 全ての上行、下降神経線維はそれぞれの束に集まっている。
- ・ 太い下降神経： v-l pr の視覚中枢からの giant fiber や、他の視覚中枢の minor giants を含む。
- ・ 中位の下降神経、細い下降神経： posterior slope, dorsal protocerebrum, antennal mechano-sensory region からの下降神経。
- ・ 上行神経と、中位の下降神経の間：胸部神経節からの介在ニューロンを含む色々な直径の線維がある。
- ・ central body から ventral nerve cord v n c に至る線維は見つかっていない。

【左右の連絡】

- ・ 脳からの下降神経の、もっとも後方の commissure。一部の線維は posterior slope 後方に分岐を出す：
posterior commissure で、下降軸索が左右連絡する。
caudal sub-oesophageal connective
- ・ 多くの軸索は、下降神経の posterior sub-oesophageal commissure (plate6-26) を介して、食道 (oesophagus) の下で対側の ventral nerve cord 線維束にクロスする。

【口器、触覚等への下降神経】

- ・ 食道下神経節の flange 部には、口器の筋肉に向かう運動神経がある。
- ・ maxillary-labellar nerve には、口器筋肉にのびる運動神経がある。特徴的な運動タイプの樹状突起と、準細胞体 (pseudoperikaryon) が見られる。
- ・ 触角の筋肉への運動神経は、antennal mechano-sensory region ニューロパイルの後方の表面部に位置する。樹状突起のパターンは、この種の神経に特徴的なものである。
- ・ ある神経は、pars intercerebralis から、median bundle を通って、tritocerebrum の flange に至る。superior protocerebrum 内で膨れた樹状枝部を持つ。flange で側枝を出し、labro-frontal nerve を通って frontal ganglion に至る。

口器への神経 (labro-frontal nerve, maxillary-labellar nerve)

【上行線維】

- ・ 前方の labro-frontal nerve (lab ph n) と、maxillary-labellar nerve (max lab n) の maxillary 側につながる 1 対の根元は、食道下神経節に埋め込まれている。
- ・ labro-frontal nerve (la-ph n), maxillary-labellar nerve が、食道下神経節と tritocerebrum に入る。
- ・ max-labl nerve から食道下神経節に入る感覚神経終末の、拡散した、しま状の配置
少なくとも 2 つのグループのレセプターが、2 つのレベルで終末する。olfactory lobe と同様、これらのレセプターニューロパイルには、同側、対側の intrinsic な神経 (int) と、無軸索の amacrine ふう神経がある。
- ・ labro-frontal nerve の感覚神経の軸索は、protocerebrum にも至る。

【下降線維】

- ・ maxillary-labellar nerve を介して、口器筋肉にのびる運動神経。
- ・ tritocerebrum は labro-frontal nerve (lab-ph n) からの線維も受け、frontal ganglion や腸の筋肉への線維を出す。

神経分泌細胞

- ・ 主な神経分泌細胞の線維の経路

脳上部正中 NCC I : median bundle の交差経路を介して

左右 NCC II : sub-ellipsoid commissure の垂直部分を介して

脳下部左右 NCC III : 食道孔に沿って

- ・ 3 経路とも脳から後に出て、retrocerebral nerve を形成し、retrocerebral complex (アラタ体 corpora allata、側心体 corpora cardiaca) に至る。

pars intercerebralis の線維は、主に NCC II を通る。

一部は NCC II を形成するが、ellipsoid body 下部でなく、protocerebrum ニューロパイルの後方を、単眼からの入力介在ニューロンと平行に下る。

- ・ NCC II の細胞体の樹状突起の一部は、central body 前方の s m pr にある。
- ・ superior arch と、median furrow 両側の medial protocerebrum の表層ニューロパイル内の樹状枝部の間とを結ぶ神経の両端は、「後シナプス的」なトゲ状の特徴を持たない。たぶんこれらの神経は神経分泌細胞である。pars intercerebralis にある細胞体の多くは、神経分泌細胞的な組織化学的特性を持っている。バッタ Locust や Schistocerca では s m pr の樹状突起の一部が median bundle を通って側心体につながる神経分泌細胞に由来しているという証拠がある。
- ・ pars intercerebralis の細胞体から太いニューライトが superior arch の上面にのび、そこで大きな膨らみと一群のコブを形成する。これらの終末特化は、バッタ Locust の脳へのコバルト注入でみられる神経分泌細胞とよく似ている。

高次機能

protocerebrum

*superior protocerebrum

superior medial protocerebrum (s m pr)

superior lateral protocerebrum (s l pr)

- superior protocerebrumには、全種類の入力の3,4次介在ニューロンが連絡している。

機械感覚領域から (前部、中部)

lateral hornから 視覚

キノコ体、 、 、 lobeから 化学感覚

& pars in 神経分泌細胞 (側心体 corpora cardiacaへ)

tritocerebrum, central bodyへの細かい神経もある

- superior protocerebrumは、tritocerebrumとfrontal ganglion、脳後部複合体 (側心体等)を介して、交感神経系 (不活発神経系)と密接に連絡している。tritocerebrumや神経分泌細胞の樹状突起への、3,4次介在ニューロンの多様な集束がみられる。
- lateral protocerebrum, medial protocerebrum, v-l protocerebrumの全体にわたってplate7-18,21,22に示した無軸索神経と似た特徴を示す、数百の細かく分岐した線維がある。これは、視葉を除く脳の細胞タイプの中で、最大の数を構成すると思われる。

【位置と形状】

- lateral, medial protocerebrumの上部が一体化し、superior protocerebrum (s pr) とよばれる。
dorsal horizontal tract (d h t), lateral d h t (l d h t),
lateral horn (l ho), inferior medial protocerebrum (i m pr) などに接する。
- 左右のsuperior protocerebrumは前方ではつながっている。
後方でdorsal furrow、さらに後方でpars intercerebralisによって隔てられている。
- s l pr, i l prの間に、lateral dorsal horizontal tract (l d h t)の渦巻状の線維がはっきり見える。
- s l pr, i l prは、optic tubercleの少し後。
- posterior collarは、superior protocerebrum (s pr)の最後部を示す。

【superior inferior間の連絡 (s m pr-i m pr)】

- lateral, medial intracerebral cascade
内側、外側で、上下のs m prとi m prをつなぐ。

【左右superior間の連絡 (s pr-s pr)】

- anterior dorsal commissure (a d c)
dorsal fusionの上、inter tubercle tract (in tu t)の斜め後
同側、対側のs l prの表層部をつなぐ。
- 左右のmedial protocerebrumは、
前方：frontal, accessory median commissure
(medial intracerebral cascadeに連続している)
後方：superficial commissure
でつながっている。

- median fusion

上行する median bundle の上でアーチ状に、左右の s m pr が融合する。
median bundle の終末が、主に median fusion を形成する。

【medial lateral間の連絡 (s m pr-s l pr)】

- lobe 後方で、s l pr と s m pr が融合する。前後方向の太い神経線維の穴が空いている。i m pr や i l pr に比べ、線維構造があるので見分けがつく。

- anterior collar

lobe を巻いて、s m pr, i m pr と、前方の lateral protocerebrum を結ぶ。

【superior medialと外部との連絡 (s m pr)】

- s m pr から oblique superior fascicle posterior collar を介して lateral horn を結ぶ神経。

- lobe の後ろ側上方で、superior protocerebrum から ellipsoid body に至る 4 つの線維が、中央に集中する。

oblique ellipsoid tract 2本 lateral ellipsoid tract 2本

- oblique ellipsoid tract

medial protocerebrum から ventral body に連絡。

- protocerebral glomerular tract の細い線維束

calyx から前方にのびて、s m pr 前部と結ぶ。

calyx の最前部の領域はこの線維の泡状の終末のみが集まっている。

樹状枝部は、median bundle からの小範囲に広がる終末と混じりあう。

- lobe から s m pr に伸びる外部の線維。

- NCC II への神経分泌細胞線維の樹状突起が、central body 前方の s m pr にある。

- s m pr と lateral horn を結ぶ介在ニューロンが、lobe の前を巻いている。

- lateral horn-medial protocerebrum tract (l ho m pr t)

commissure of lateral horns の両側すぐ上。

lateral horn と medial protocerebrum を結ぶ短い線維

【superior lateral と外部との連絡 (s l pr)】

- lateral horn のしま状構造に比べ、s l pr は、より均質な線維状構造を持つ。

- lateral ellipsoid tract

ellipsoid body, superior arch, fan shaped body から、一部の線維が s l pr に至る。

- superior arch の outer tract が、s l pr に連絡。

- fan shaped body から ellipsoid body の下側の溝 (ventral groove) を通って、片方の lobe を通り、両側の s l pr に至る連絡がある。多分キノコ体神経とは連絡していない。

- posterior median fascicle からの線維が、s l pr に直角に入る

- s l pr から lateral horn に入る線維

- superior lateral fascicle (s l fasc)

脳を垂直に通る拡散した配列のニューロン

s l pr と v-l pr を結ぶ。

- lateral protocerebrum の表層ニューロパイルの大きな樹状枝部からの軸索が、下にのび、posterior slope や ventral nerve cord に至る。

- median bundle

protocerebrum 前面で終末する。

線維は後にのびて、後面の斜めに posterior slope に降りる部分の神経の樹上突起に連絡する。

【superior medial, lateral と外部との連絡 (s m pr, s l pr-)】

- antennal mechano-sensory regionからのゆるい線維束
great commissureの間の正中両側を縫うように上がる。
左右合流してposterior vertical fascicleになる。
第一の分岐がs l pr, s m prに至る。
- superior protocerebrumから、太い線維がcentral bodyの下のgreat commissureに入る。
- dorsal horizontal tract (d h t)
superior protocerebrumの前面から出た一部の線維が、inferior bridgeに至る。
- s m pr, s l prから単眼神経節に上る遠心性神経もある。
- ellipsoid bodyを囲むprotocerebrumには、lateral dorsal horizontal tract (l d h t)の表面で小さいが複雑な分岐をするventral bodyからの線維が貫通している。線維は左右にのびて、pedunculusのまわりやsuperior protocerebrumに至る。
- 胸部神経節の「連合 (associative)」介在ニューロンからの上行線維が、posterior slopeで複雑に分岐し、一部はsuperior protocerebrumにも侵入する。
- superior protocerebrum, v-l prからのinternuncialな介在ニューロンが、posterior slopeで終末する。
- superior protocerebrumからの下降神経は、原則的には比較的軸索が小さく、側方下へのびてventral nerve cordに入る。
- superior protocerebrum, ventral body (v bo), posterior slope (p sl) に由来する神経で、central bodyには独立した線条構造の水平層が出来ている。

【superior, inferior medial と外部との連絡 (s m pr, i m pr-)】

- median fascicle
s m pr, i m prと、ventral body, equatorial horizontal tractを結ぶ。
- 一部の神経は、s m pr, i m pr内の、median bundle入力関連の神経と、キノコ体からの3次介在ニューロンの終末の間に、濃密な線維の網状構造を作る。

【superior, inferior lateral と外部との連絡 (s l pr, i l pr-)】

【median bundle との連絡】

- median bundle (mb) 上部で2つに分かれる。
dorsal fusion (d fus) を経て左右のs m prに広がる。
さらにanterior collar (a co) を経てs l prに至る。
- median bundle後部の線維が、posterior division of median bundleを経て、斜め後に上り、superior protocerebrumに広がる。
- 上行するmedian bundle (mb) の上でアーチ状に、左右のs m prが融合する (median fusion:m fus)。median bundleの終末が、主にm fusを形成する。
- median bundle線維の終末はprotocerebrumの天井から広がり、2次介在ニューロンの軸索につながる。
- pars intercerebralisからmedian bundleを通して、tritocerebrumのflangeに降りる下降神経が、superior protocerebrum内でふくれた樹状枝部を持つ。
flangeで側枝を出し、labro-frontal nerveを通してfrontal ganglionに至るもの。
食道下神経節を通して後方へ向かう、側心体への神経分泌細胞らしきもの。
バツタなど、s m prの樹状突起の一部が、median bundleを通して側心体につながる神経分泌細胞に由来しているという証拠がある。
- median bundleからの一部の線維の終末は、lateral protocerebrum, dorsal protocerebrumに入り、同時に対側のs m prに側枝を出す。

*anterior optic tubercle

【位置と形状】

- sl pr, il prの前方。
- 左右はinter tubercle tractで結ばれている。
- sl prの表層部はinter tubercle tractの斜め後で、anterior dorsal commissureを介してつながる。

【optic lobe からの投射】

• medullaのtangential cell とlobulaのcolumnar elementからの神経束anterior optic tractが入る。視葉と脳を結ぶもっとも前方の束。

2 : medullaから、optic tubercleのanterior optic tractの上側の束へ

4 : optic tubercleへのanterior optic tract。

4a:posterior median fascicle, pyriform fascicle

4b:intertubercle tract

4c:anterior optic tract 1,4 の後下方への分岐

4d:anterior optic tract 2,3 の後下方への分岐

【protocerebral bridge (後部左右) との連絡】

- anterior protocerebrum-protocerebral bridge tractの一部
lateral dorsal horizontal tract (ldht) からのわずかな線維を含む。
optic tubercleとprotocerebral bridgeを連絡する。
- dorsal horizontal tract (dht)
inter tubercle tractから分岐して、中央部を前後に結ぶ。
protocerebral bridgeへ入力する。
- lateral dorsal horizontal tract (ldht)。
dorsal horizontal tractの側方。
protocerebral bridgeと連絡。
- dorsal lateral horizontal fascicle (dlhf)
protocerebral bridgeと連絡。
Powerが、ショウジョウバエにおけるこの連絡について記述している(1943)。
- 同側のoptic tubercleから protocerebral bridgeのbutressに至る線維。

【そのほかの連絡】

- im pr前部にも入る。
- tubercle protocerebral tract
il pr, im prにつながる。
- pyriform fascicle
前部のinter tubercle tract, posterior medial fascicleと、後方左右のlateral hornをつなぐ。
- accessory bodyにつながっている。

*ventro-lateral protocerebrum (v-l pr)

• lateral protocerebrum, medial protocerebrum, v-l prの全体にわたって、plate7-18,21,22に示した無軸索神経と似た特徴を示す、数百の細かく分岐した線維がある。これは、視葉を除く脳の細胞タイプの中で、最大の数を構成すると思われる。

【位置と形状】

- v-l prの前部は、anterior optic tractのpostero-ventral branchによって、脳の他の部分と区切られている。
 - i l prの下に位置し、一部融合して見える。
 - v-l prの形は、中央から後方posterior slopeまで、著しく変化する。
 - 前方では、視覚中枢最両端は、正中より左右350 μ 。
 - 中央付近では、v-l pr外縁は正中側に近づくが、視覚中枢との境界は明瞭。
 - この位置のv-l prのほとんどは、横断面に平行or垂直な線維で占められる。
 - これらの線維束の連絡は、
 - 一部はlobula, lobula plateからv-l prの視覚中枢へ。
 - 1束は、前部視覚中枢からposterior fascicle of optic fociを経て、後部視覚中枢へ。
 - 大部分は横断面に平行に、great commissureに集まる。
- これらの線維は、左右の視覚系の4次neuropil (視覚中枢)間や、4次(視覚中枢)と3次(lobula)の間を結ぶ。

【視覚中枢optic foci】

- lobulaからの線維は、前方のlobula optic nerveなどを介してv-l prに至る。
- anterior optic tract
 - medulla, lobulaからoptic tubercleに入る
 - postero-ventral branchが、4つの束に分かれる。
 - 束1 : v-l prの視覚中枢へ。
 - 束2,3 : 視覚中枢のventral bodyとの境界部へ。
 - 束4 : i l prへ。
- v-l prの後部には、lobulaからの神経終末があり、lateral fascicleを介してdorsal protocerebrumにつながる。そのさらに後ろで、lobula, lobula plateからの神経を受ける。
- lateral fascicle : 前方のv-l prに始まり、分岐する。
 - 内側 (latero-medial fascicle) : i l prに
 - 外側上部 (superior lateral fascicle) : lateral hornの視覚中枢に
 - 後方斜め内側 (lateral dorsal horizontal tract) :
 - optic tubercle と protocerebral bridgeを結ぶ。
- posterior lateral fascicle
 - 視覚中枢から横斜め前方にのび、lateral hornに至る。
- posterior-lateral tract
 - superior arch から i m prにのびる posterior tract から分岐して、v-l prの視覚中枢に連絡する。
- i l prとv-l prを結ぶ介在ニューロンがある。
- great commissureの2nd chiasma
 - central bodyの両側の、v-l prの視覚中枢の後、中央部にある一部の神経が、これを通して脳の対側に渡った後、ventral nerve cordにつながる。
 - 一部の細胞体は、高く離れた脳の後上部、superior protocerebrum後面の上にある。
- 1対のgiant neuron
 - v-l prから発し、ventral nerve cord ventral nerve cordに至る。
 - 他のminor giantに比べ、特に巨大。ほとんどの昆虫のventral nerve cordの背側に見られる。

【optic lobe から視覚中枢への投射】

< lobula 前部視覚中枢 >

1a : lateral hornのcommissureを介して、lobula から、対側のlobulaと、対側の前部視覚中枢の側縁へ

4 : optic tubercle への anterior optic tract。

4a:posterior median fascicle, pyriform fascicle

4b:intertubercle tract

4c:anterior optic tract 1,4 の後下方への分岐

4d:anterior optic tract 2,3 の後下方への分岐

7 : posterior median fascicleの一部として生じ、前部視覚中枢最後部に拡散する。

5a : lobulaから下側前部視覚中枢へ

5c : lobulaから側方、下方の視覚中枢へ

8 : lobulaから同側の前部視覚中枢へ

10 : 視覚中枢のposterior commissureのすぐ上で、両側のlobulaを結ぶ経路。

10a:対側の前部視覚中枢への側枝

11 : lobulaから、前部視覚中枢の後部へ

16a : 表面に帯状に樹状分岐するlobulaのtangentialから前部視覚中枢へ

< lobula 後部視覚中枢 >

16b : 表面に帯状に樹状分岐するlobulaのtangentialから後部視覚中枢へ

24 : lobulaから中央下側の後部視覚中枢へ。

30 : lobulaから後部視覚中枢への、狭い範囲に広がる神経。

< lobula 側方視覚中枢 (後部視覚中枢の上側方) >

13 : 側方視覚中枢へのlobula tangential。

< lobula / lobula plate 前部視覚中枢 >

< lobula / lobula plate 後部視覚中枢 >

6 : lobula / lobula+lobula plateからの、混じった線維束

6a:posterior median fascicleの線維の大部分を形成する。

6b:後部視覚中枢を経て前部視覚中枢へ

9 : lobula / lobula plateからの二重束。

・後部視覚中枢へ。

・融合して視覚中枢のposterior commissureへ。対側に投射し、対側のlobula複合体に至る。

11 : lobula / lobula plateから、後部視覚中枢の、inferior bridgeのすぐ側方へ

14,15 : 狭い帯状の範囲に広がるtangential。

lobula plateから posterior slope 真上の後部視覚中枢にのび、inferior bridgeの下に入り込む。

17,18 : lobula plateの狭い範囲に広がる神経

同側、対側のposterior optic tubercleへ

対側のlobula plateへ

27 : lobula / lobula plateから後部視覚中枢への、狭い範囲に広がる神経

28,29 : lobula plateから後部視覚中枢への、狭い範囲に広がる神経。

< medulla 前部視覚中枢 >

2 : medulla から、optic tubercle の anterior optic tract の上側の束へ

3a : medulla lobula 上部で一部が拡散 他は前部視覚中枢へ。

経路 2 と 3 は、2 次視覚ニューロパイルと、lobula からの入力を受ける視覚中枢を結ぶ唯一の連絡である。

< medulla 後部視覚中枢 >

25 : medulla からの posterior optic tract と、その側枝。

25a,i : 同側の後部視覚中枢へ (plate 7-17)。

25b,c,g,h : 対側の後部視覚中枢へ。

【その他】

• superior lateral fascicle

脳を垂直に通る、拡散した配列のニューロン
s l pr とつながる。

• antennal nerve から v-l pr に入る神経。

• superior arch commissure の線維

v-l pr 最上部と対側の central body を結ぶ。

• superior arch は、pedunculus の分岐部の後面を通る軸索を介して、v-l pr の樹状枝部につながっている。

• ellipsoid body から側方にのびて v-l pr の視覚中枢最側方に入る神経。

• sub-oesophageal ventro-lateral fascicle

食道下神経節とつながる。

• internuncial な介在ニューロンが、posterior slope で終末する。

【左右の連絡】

• great commissure

central body の下で左右の脳を結ぶ

v-l pr と dorsal protocerebrum からの線維が赤道面で出会って、形成。

後 下降線維の posterior chiasma

視覚中枢から対側の ventral nerve cord へ

2nd chiasma、その上の superior chiasma

protocerebrum と、対側の deutocerebrum の antennal mechano-sensory region を結ぶ。

両側の lobula, v-l pr, deutocerebrum を結ぶ線維を含む。

前 1st chiasma

後部視覚中枢と ventral body から、deutocerebrum と v-l pr へ

• v-l pr の視覚中枢間の連絡。

• lobula の小範囲に広がる神経が、脳前部の optic tubercle につながる。

optic tubercle は、accessory body につながっている。

accessory body : central body 前側方、ventral body 後方

• lobula の広範囲に広がる神経は、脳後部の great commissure を介して対側の v-l pr の視覚中枢に投射する。

• v-l pr と central body が連絡する。視覚中枢の線維の一部は、central body の正中の少し対側がわに終末する。

• v-l pr から対側の ventral body, i m pr につながる神経もある。

*dorsal protocerebrum

【位置と形状】

• lateral horn からの線維と、dorsal horizontal tract の間にある。

- ・左右は、pars intercerebralis (pars in) で隔てられている。
- ・great commissureが間を結ぶ。
- ・左右のdorsal protocerebrumはinferior bridgeニューロパイルを介して接する。
dorsal protocerebrumニューロパイルは、脳後部中心面付近でinferior bridgeと融合し、さらに後方で再び分かれてposterior slopeに至る。
- ・cerebrumの異なる部分の間の細い線維からなる層状配置がある。

【外部との連絡】

- ・protocerebral bridgeと連絡している。
- ・median bundleの前方の線維 (6000本)
deutocerebrum, tritocerebrumからdorsal protocerebrumの表層部ニューロパイルに上る
- ・前方は、dorsal horizontal tract (d h t) とbutress (but) につながる。
- ・dorsal horizontal tract (d h t) と、posterior medial fascicle (p m fasc)
dorsal protocerebrumの中間部を占める。
太い線維が、d h tとp m fascの間を通過して、i m prとi l prを結ぶ。
- ・median fascicle
ventral bodyからのびる線維が、dorsal protocerebrumへ
- ・lateral fascicle
v-l prにつながる。
- ・lateral fascicle of inferior bridge
posterior collarから線維を受ける。
- ・postero-vertical fascicle
食道下神経節とant m-sens rから線維を受ける。
- ・circum-oesophageal fascicle
食道下神経節が、これを介してdorsal protocerebrumと、tritocerebrumのsupra oesophageal bridgeに合流する。
- ・3次介在ニューロンがキノコ体からdorsal protocerebrumに向かう。

【下降神経】

- ・dorsal protocerebrumからの下降神経は、posterior slopeのsuperior, inferior commissure間の隙間と、ニューロパイル内の穴を通過してventral nerve cordに向かう。中位～細い 直径の下降神経になる。
- ・superior giant neuronはdorsal protocerebrumの4次化学感覚ニューロパイル (plate 7-23) から出る。

*lateral horn

【位置と形状】

- ・lateral hornの周囲は、脳のほかの部分とはっきり区別できる。
- ・s l prの、より均質な線維状構造に比べ、lateral hornはしま状構造。
- ・antenna-glomerular tractは、calyxとpedunculusの接合部の前側上部、commissure of lateral hornのちょっと表層側の位置に入る。

【左右の連絡】

- ・commissure of lateral horns
脳の左右の上部を結ぶ最もはっきりした連絡。
posterior collarを介して左右のlateral hornをつなぐ。
commissure of lateral hornsの神経束は、キノコ体とは連絡しない。

- lateral horn-medial protocerebrum tract
 commissure of lateral hornsの両側すぐ上。
 lateral hornとmedial protocerebrumを結ぶ短い線維
 これもキノコ体とは連絡をしない。

【外部との連絡】

- lateral hornの線維の由来
 superior protocerebrumから
 lobulaから (tract between lateral horn and lobulaを介して)
- < protocerebrumとの連絡 >
- posterior lateral fascicle
 v-l prの視覚中枢からlateral horn下側へ入力。
- superior lateral fascicle
 lateral fascicleの外側上部
 v-l prからlateral hornの視覚中枢につながる。
- pyriform fascicle
 後方左右lateral hornと、前部のinter tubercle tract, posterior median fascicleをつなぐ。
- s m pr から oblique superior fascicle commissure of lateral horns posterior collarを介してlateral hornを結ぶ神経。 lobeの前を巻く。
- lateral hornに樹状突起を広げる神経の軸索が、s l prに向かう。
- < lobulaとの連絡 >
- 垂直に並んだlobula tangential cellからの同側の終末が入る。一部はcommissureを介して対側のlateral hornに至る。
 経路 1 : lateral hornのcommissure。
 1a : lobulaから、同側、対側のlateral hornへ
 1b : lobulaから、対側のlobulaと、対側の前部視覚中枢の側縁へ
- lateral hornのlobulaからの終末は、v-l prでの視葉からの終末と著しく異なる (plate 7-18)。
- < central complexほか、との連絡 >
- vertical division of the sub-ellipsoid commissure
 ventral bodyからellipsoid bodyの下をくぐって、対側のlateral hornの方にのびる。
- superior arch commissure (s ar c)
 lateral hornと対側のcentral bodyを結ぶ。
- キノコ体 lobeからlateral hornへの、3次介在ニューロン同士の連絡がみられる。lateral hornで、lobulaからの拡散した終末(lo t)と連絡する。
- ventral body後方のantennal mechano-sensory regionには、lateral hornのニューロンの樹状突起も侵入する。

*posterior protocerebrum

【位置と形状】

- posterior protocerebrumの一部は、posterior optic tubercleを構成する。

【連絡】

- < 視覚系との連絡 >
- lobula plateから後方に出る線維は、posterior protocerebrumの視覚中枢に至る。
- lobula plateとlobula、さらにposterior protocerebrumを結ぶ周期的連絡がある。 (plate 7-16,7-17)
- posterior protocerebrumの、lobula plate終末の視覚中枢からの線維が、内側斜め前のcommissure of posterior optic foci

と、その前方の great commissure に入る。

< central complex との連絡 >

- ventral body の posterior tract

脳後部で inferior bridge 両側の posterior proto cerebrum に入る。

- accessory body と posterior protocerebrum の視覚中枢の連絡は少ない。
- posterior protocerebrum のニューロパイルである lobula plate の視覚中枢が、proto-cerebral bridge と連絡する。
- protocerebral bridge から対側の fan shaped body の扇状線維束に入る線維が、posterior protocerebrum からの拡散した樹状枝部の後を通る。この線維は細い側枝を後方に出し、protocerebral bridge の側方の根元に至る。

< 下降神経 >

- posterior protocerebrum からの下降神経が、交差して ventral nerve cord 背側に入る。
- plate 7-32A のように、非常に大きな下降神経がある。4 次介在ニューロンの多くは、この細胞上に集束する。樹状突起のパターンやトゲの密度の形態上の多様性は、多分入力が多モード性を反映している。
- 下降神経が 3 次介在ニューロンの終末部から出て、posterior protocerebrum, posterior slope に入る。下降神経の終末はここで、下降神経の軸索 - 樹状突起的な側枝に集まる。下降神経の主な樹状分岐は 4 次視覚ニューロパイルにある。
- median bundle 関連ニューロン mb 1, mb 2 は、median bundle からの終末のある領域で樹状突起をのびし、dorsal horizontal tract を介して後方にのび、posterior proto-cerebrum に至る。そこで下方に沈み、ventral nerve cord の根元に至る。終末は知られていない。

*posterior optic tubercle

【位置と形状】

- posterior protocerebrum の、lobula plate 由来の視覚中枢の一部は、posterior optic tubercle を構成する。

【連絡】

- 一群の線維で、同側の ventral body につながる。
- plate 7-31 : 経路 17, 18
lobula plate の狭い範囲に広がる神経から、
同側、対側の posterior optic tubercle へ
対側の lobula plate へ

*posterior slope

【posterior slope への入力】

< 視覚系からの巨大線維 giant fiber >

- lobula から posterior slope への両側性 giant lobula neuron。
posterior slope で、水平 / 垂直の lobula plate 神経と、単眼神経節からの終末に連絡する。
great commissure を介して、対側の posterior slope に至る。
- lobula plate から posterior slope の食道周辺部へのびる、水平、垂直の giant fiber。
(horizontal, vertical giant fibers of lobula plate)
一部の終末は、posterior sub-oesophageal commissure を介して ventral nerve cord に入る下降神経のトゲ状の樹状枝部と連絡する。対側の posterior slope へ側枝を出すものもある。
- horizontal giant visual interneuron
lobula の内層から posterior slope へ
- giant vertical fiber (いわゆる Pierantoni fibers)。
lobula から posterior slope の食道周辺部へ投射する 8 本の巨大な垂直線維

cell 1,2,3 垂直線維の前方の3つ組

cell 4,5 上後方に曲がっている

cell 6,7,8 前上方に曲がっている

8本とも、下部では同じような分岐パターンをとる。

- lobulaとlobula plateから同側のposterior slopeへの線維束

giant lobula complex neuronの小さな超周期的 (個眼ごとのコラム構造より大きな単位の構造) 配列を構成するらしい。

- v-l prから対側のposterior slopeにある視覚中枢に向かうgiant neuron。

< その他の視覚系から >

- posterior optic tract (p op t)

medulla前端からposterior slopeに至る

- posterior optic tractの下部の線維束は、medullaの小範囲に広がるtangential cell に由来する。

対側のmedullaへのびる

同側 / 対側のposterior slopeに樹状分岐する。

- lobula plate-protocerebral bridge fiber

lobula plateから対側のposterior slopeに向かう、中くらいの太さの線維

- contra mim : 一見対側からに見えるが、実際は同側のgiant neuronの最初のnodeの回りで終末する線維。同側のposterior slopeと、対側の後部視覚中枢の2ヶ所で突起を出す。

< 単眼から >

- 単眼神経がposterior slopeのneuropilへ直角に侵入する。終末は

lobula plateからのgiant neuronの終末

giant lobula plate-lobula neuronの終末

対側のlobulaからのgiant lobula neuronの終末に近い。

< 化学感覚系から >

- equatorial horizontal tract

キノコ体、lobeからの神経が、同側のventral bodyやposterior slopeに至る。

< 機械感覚系から >

- posterior vertical fascicle

antennal mechano-sensory regionの神経が上方に線維を延ばし、posterior slope上部のニューロパイルに至る。

- 脳後部のprotocerebrum

- lobula plateのもっとも後方の終末

- ocellar ganglion (ocl n) からの終末

- キノコ体からの3次neuronに連絡する、dorsal protocerebral regionの介在ニューロンの樹状分岐

- posterior deutocerebrumのmechano-sensory region

から、posterior slopeに線維をのばす。

< protocerebrumから >

- lateral protocerebrumの表層ニューロパイルから、posterior slopeやventral nerve cordに至る。

- superior protocerebrum, v-l prからのinternuncialな介在ニューロン

- protocerebrumの3次介在ニューロンの終末部から、posterior protocerebrum,

posterior slopeに入り、下降神経の軸索 - 樹状突起的な側枝に集まる。下降神経の主な樹状分岐は4次視覚ニューロパイルにある。

< central complexから >

- equatorial horizontal fascicle (eq h fasc)

accessory body後面から、後方のposterior slopeに至る。

- lateral protuberanceから、posterior slopeへ。fan shaped bodyにも伸びている。

- 同側、対側の、posterior slopeとprotocerebral bridgeを結び、下降神経の間で樹状分岐する神経。

< ventral nerve cord から >

- ・胸部神経節の連合 (associative) 介在ニューロンからの線維が、posterior slope 内で複雑に分岐する。下降神経の樹状枝部、superior protocerebrumニューロパイル、pedunculusの脇などへ侵入。
- ・ventral nerve cord から対側のposterior slope に入る太い神経。

【posterior slope を経由する線維】

- ・視覚中枢 (optic foci) からのgiant neuronが、posterior slope で樹状枝部を生じ、胸部腹部神経節に至る。
- ・posterior slope のsuperior, inferior connective間の隙間とニューロパイル内の穴には、
 - ・antennal mechano-sensory regionからの上行 / 下降神経
 - ・dorsal protocerebrumからの下降神経 (desc (pr))
 が通る。
- ・4次感覚ニューロパイル (視覚中枢, il pr) から ventral nerve cordに下降する軸索の多くは、posterior slopeニューロパイルを経由する。一部はこの領域で側方に突起を出す。
- ・median bundleの終末領域からの神経。protocerebrum後面の上を通過してposterior slopeに至り、NCC IIを通過して後方にのびる。

【posterior slope からの出力】

< 単眼神経節へ >

- ・giant neuron やlobulaからの向心性神経から、上る1対の遠心性神経。
- ・s m pr, s l prから上る遠心性神経。ある場合にはposterior optic tractにも達している。lobulaやmedullaなどの視覚系の感覚ニューロパイルに由来し、単眼神経とprotocerebral bridgeの両方に投射する。

< central complexへ >

- ・central complexの、protocerebral bridge, fan shaped bodyに線維を出す。
- ・fan shaped bodyを介してventral bodyと、posterior slope, antennal mechano-sensory regionを結ぶ神経。

< ventral nerve cordへ >

- ・ventral nerve cordへの左右対称、または片側のみでの下降神経
- ・posterior slope, 視覚中枢, anterior protocerebral regionからの線維がposterior slopeを経てventral nerve cordに投射する。
- ・ventral nerve cordの中位～細い直径の下降神経：posterior slope, dorsal protocerebrum, antennal mechano-sensory regionから

【左右のつながり】

- ・脳の両側は、posterior slopeのsuperior, inferior connective (superior：食道上、inferior：食道下)でつながる。
- ・胸部神経節から出てposterior slopeに至る一部の上行神経は、inferior connectiveで対側へ渡る。

*deuterocephalon

【位置と形状】

- ・前部にantennal lobe
- ・後部にantennal mechano-sensory regionがある。

【連絡】

- ・median bundle (m b) が、deuterocephalonと食道下神経節の機械感覚neuropilからの神経を受ける。
- ・central bodyともつながる。
- ・great commissure

2nd chiasma of the great commissure

protocerebrumと対側のdeuterocephalonのantennal mechano-sensory regionを結ぶ

1st chiasma of the great commissure (1st ch g c)

後部視覚中枢とventral bodyから、deuterocephalonとv-l prへ

*tritocerebrum

【位置と形状】

- ・食道の両脇

【連絡】

- ・ antenno glomerular tract
 - deutocerebrum (antennal lobeとmechano-sensory region)
 - tritocerebrum (flange)
 - 食道下神経節
 - から、calyxへ。
- ・ median bundle線維の大半 (最も前方の束)
 - deutocerebrum, tritocerebrumから dorsal protocerebrumの表層部ニューロパイルに上る。
- ・ pars intercerebralisからの下降神経。
 - superior protocerebrum内で泡状の樹状枝部を持つ。
 - median bundleを通して、tritocerebrumのflangeに降りる。
 - flangeで側枝を出し、labro-frontal nerveを通してfrontal ganglionに至る。
- ・ labro-frontal nerve, maxillary-labellar nerve
 - 口器からの神経
 - 食道下神経節とtritocerebrumに入る。
- ・ frontal ganglionや腸の筋肉への線維を出す。
- ・ central bodyともつながる。
- ・ 5次ニューロンが、fan shaped bodyからtritocerebrumのflange (fla)にのびる。
- ・ posterior commissure of ventral body
 - 左右のventral body後面を結ぶ。
 - 対側のtritocerebrumからの線維を含む。
- ・ supra-oesophageal bridgeを介して、食道上で左右がつながる。
- ・ 左右のtritocerebrumをつなぐ線維束が食道の上下にある。

*食道下神経節

- ・ 食道下神経節は、層状になっている。異なる感覚入力に対応しているらしい。
 - (sub-oesophageal nerve, tritocerebral nerve, 胸部神経節)
- ・ heterolateral root of antenno-glomerular tract
 - 食道下神経節上面の小さな線維束
 - tritocerebrum間
 - antennal glomerular tractと対側の食道下神経節との間の線維を含む。
- ・ circum-oesophageal fascicle
 - dorsal protocerebrumと、tritocerebrumのsupra oesophageal bridgeに合流する。
- ・ maxillary-labellar neuronの線維が食道下神経節基部に入る。
 - バッタでは、食道下神経節は2本の神経線維束で脳上部につながっている。
 - ハチ、ハエでは、脳上部と食道下神経節の結合部は短く、neuropilで埋まっている。

central complex

*総論

多種の感覚の統合器官、脳内の恒常性維持の主要部分

この領域に入るニューロンは、脳内でもっとも複雑な配置をとる

(superior arch, fan shaped body, ellipsoid body)

深さ方向のコラム状構造と、層状の格子構造から成る3次元モジュール構造

3次以上の全ての感覚ニューロパイルと連絡

superior archは、さらに2次ニューロパイルにも少し連絡

感覚ニューロパイルと下降神経の間に横切るように位置する

pars intercerebralisの神経分泌細胞とも連絡

lobula plate posterior slopeの直接連絡以外のほとんどの感覚経路は、この領域からの影響を受ける

この領域の除去 運動協調機能の欠如

” の電気刺激 混乱した運動の誘発

感覚入力を受け、多種の感覚を統合し、下降神経と相互作用する。

• central complexの構成要素

central body, ventral body, isthmi (isthmus),
protocerebral bridge, inferior bridge, buttress (控え壁)

• central bodyの構成要素

前ellipsoid body (eb), 中上superior arch (s ar), 後上fan shaped body (f b)
中下lateral protuberances (l pt), 後下noduli (nodulus) (no)

• central bodyは偏平化した1対のdorsal horizontal tractの下に位置し、antenna-glomerular tractには含まれている。

*central body

前ellipsoid body (eb), 中上superior arch (s ar), 後上fan shaped body (f b)
中下lateral protuberances (l pt), 後下noduli (nodulus) (no)

【脳各部との連絡】

• central bodyは、脳内のほとんどの部位とつながっている。

4次の末梢神経、deutocerebrum, tritocerebrumにもつながる。

medullaにもつながるが、キノコ体にはつながらない。

• 最近コバルト注入法で、medullaからcentral bodyへの細い投射が報告された。

• central bodyからventral nerve cordに至る線維は見つかっていない。

• 左右のv-l prが、central bodyにつながる。

視覚中枢からの線維の一部の終末は、central body正中の少し対側がわにある。

• antenno-glomerular tractは、fan shaped bodyをはじめとするcentral bodyとは線維の行き来はないが、平行する線維が、calyxへの入り口、inter glomerular tractとの分岐部まで存在する。

• 脳の各部との入力・出力線維の他に、central bodyには内部をループ状にめぐる経路もある。両側にまたがる他の多くの神経と同様、この神経は左右対称ではなく、特徴的な非対称の樹状分岐対を持つ。

• その上、central bodyのニューロパイルの外側部分は、内側部分と連絡する。これは左右間の相互作用だけでなく、片側内での横方向の相互作用の存在を示唆している。これはfan shaped body noduli, protocerebral bridge fan shaped bodyの神経投射パターンからも示唆されていたことである。

• 結局、central bodyは中央に位置してはいるが、本質的には左右1対のシナプス領域である。

*ellipsoid body (楕円体)

【位置、形状】

- ・横断面では、ellipsoid bodyは左右に少しのびたドーナツ型。ニューロパイルは、ハエでは輪形、膜翅類、鞘翅類、直翅類では3日月型(上側がない)。
- ・下辺は前方に6°ほど傾いている。lobeの後面に接する。
- ・最前部：ellipsoid bodyの第1層は斑点状のneuropilからなる。上向き三日月の互いの縁は、上側で融合する。
中部：ellipsoid bodyのmatrixは、放射状の線維からなる。三日月上部は融合して、輪型になる。
後部：ellipsoid bodyの上端がfan shaped bodyとくっつく。
- ・層状構造を持つ。横方向には帯状模様を示す。

【tract一覧】

lateral ellipsoid tract (l et)	protocerebrumと連絡
superior division (l et (s))	lateral protuberanceと連絡
interior division (l et (i))	isthmusと連絡
inferior lateral ellipsoid tract (i l et)	protocerebrumと連絡
oblique ellipsoid tract (o et)	protocerebrumと連絡

【連絡】

- ・ellipsoid body中央上縁は、複雑に分岐した無軸索の神経で、lateral protuberanceにつながっている。
- ・lobeの後ろ側上方で、superior protocerebrumからellipsoid bodyに至る4つの線維が、中央に集中する。
 oblique ellipsoid tract (o dt) 2本 lateral ellipsoid tract (l et) 2本
- ・lateral ellipsoid tract (l et)
 ellipsoid bodyへ
 ventral grooveを通り抜けて、superior archやfan shaped bodyへ
 左右に分かれて、lateral protocerebrumへ
- ・oblique ellipsoid tract (o et)
 ventral bodyとmedial protocerebrumをつなぐ
 さらにmedian intracerebral cascadeを介してsuperior protocerebrumにもつなぐ。
- ・arched commissure of the ventral body
 ventral bodyとつながる。
- ・ellipsoid bodyとisthmusの間の神経が、i m prにも連絡。
- ・ellipsoid body, superior arch, lateral protuberanceの両方に侵入する神経。
- ・ellipsoid bodyから側方にのびて、pedunculusの近くでi m prに入る神経。
- ・ellipsoid bodyから側方にのびて、v-l prの視覚中枢最側方に入るもの。
- ・ellipsoid bodyとi l prを結ぶ神経。
- ・ellipsoid bodyの後縁下部に侵入し、s m prへ線維をのばす神経。

【ventral groove】

- ・ドーナツ中央の穴
- ・protocerebrumの線維が、ventral grooveを通して、superior archやfan shaped bodyに出入りする。
- ・lateral ellipsoid tractの一部は、ventral grooveを通して、superior archとellipsoid bodyを結ぶ。

*lateral protuberance (l pt) (側方突出部)

【位置、形状】

- ・ superior arch と fan shaped body 外縁にくっついている。そこから前方へ、ellipsoid body の上部外側の縁をのびる。
- ・ lateral protuberance は superior arch から左右に出っ張っているが、同側の protocerebral bridge と直結しているので、別の組織とみなされる。superior arch と共有する線維もある。

【連絡】

- ・ posterior bridge-lateral protuberance tract (pb lpt t)
fan shaped body 左右
同側の protocerebral bridge とつながる。
protocerebral bridge 内で、桁 (girder) 状の連絡を作る。
- ・ lateral protuberance への多くの分岐は、泡状、コブ状、トゲ状の混じった終末特化の例となっているが、1つの分岐には1種の終末特化しかない。
- ・ lateral protuberance の軸索の一部は、posterior slope への軸索に由来し、fan shaped body にのびている。
- ・ protocerebral bridge の buttress と、dorsal horizontal tract (d h t) の後方の根元から、一群の泡状の樹状枝部を受ける。これらの神経は fan shaped body の後で正中面を越え、峡部 isthmi (isth) に至る。

*superior arch (表層アーチ)

【位置、形状】

- ・ 前方 左右、前後の長軸方向の線維からなる。
中央 ほぼ直線的な線維(放射方向)からなる。
後方 横方向からみても、水平方向からみても、斑点状。fan shaped body の上方向への線維を共有する。
- ・ central body の上1/3を占め、lateral protuberance の後の高さに位置する。

【tract一覧】

frontal tract (f t s ar) protocerebrum に連絡。

vertical tract (v t s ar) i m pr の表層の neuropil に連絡。

outer tract (o t s ar) s l pr に連絡。

medial tract (m t s ar) i m pr に連絡。

superior arch commissure (s ar c) を含む。

superior arch commissure (s ar c) 両方の protocerebrum をつなぎ、対側の central body と結ぶ。つながっているのは、

v-l pr 最上部

lateral horn

medial protocerebrum

lateral protocerebrum

posterior tract (p t s ar) i m pr に連絡。

posterior-lateral tract (p l t s ar) posterior tract の分岐。

v-l pr の視覚中枢に連絡。

【連絡】

< central complex 内 >

- ・ 脳と fan shaped body を連絡する線維の大多数は、superior arch を通る。
- ・ superior arch の matrix と ellipsoid body が連絡している。

- ・ pedunculusの分岐部の後面を通る軸索を介して、v-l prの樹状枝部につながっている。・ posterior lateral tract (p l t s ar)からの線維が fan shaped body 内にのびる。
- ・ outer tractからの広がった終末が、fan shaped bodyのa層の、手前から後へのびる。
- ・ central bodyを斜めに横切り、対側のlateral protuberanceで終末する神経。
- ・ superior archの最下層(stratum a)は、superior archとfan shaped bodyのインターフェース。両側のventral bodyに投射する神経の扇型の樹状分岐がある。

[例]・ superior archの片側半分に投射領域を持つ神経。

- ・ stratum aの下に位置し、fan shaped bodyニューロパイルの最上部に侵入する神経。

< 脳の他の部分と >

- ・ superior archは、正中を走る太い線維で、protocerebral bridge-inferior bridge (inf b-p b)の根元につながる。
- ・ pedunculusの分岐部の後面を通る軸索を介して、v-l prにつながっている。
- ・ 上部のprotocerebrumからの太い神経束が、anterior crossを介してsuperior archに入る。
- ・ anterior crossに由来する平行線維が、superior archに入り、central bodyの巨大ニューロンの垂直な分岐と直交する。クロバエではこの巨大ニューロンは、superior arch, fan shaped bodyの左右幅全体に侵入し、同時に一群の線維をellipsoid bodyにのばす。flangeへものびる。
- ・ superior arch表層のニューロパイルが、protocerebrumの最も正中側の表層ニューロパイルにつながっている。
- ・ central body中央部の多層化した神経が、superior arch表層に至る6レベルのニューロパイルに侵入する。これはfan shaped body下から横に出て、pedunculusの横でi m prにつながる。
- ・ superior archとfan shaped bodyを通して下降、さらに下方のantennal mechano-sensory regionと、上方のi m pr, s m prのprotocerebral glomerular tract (pr gl)の根元付近へ至る神経。
- ・ superior archと、median furrow両側のs m pr表層ニューロパイルをつなぐ神経。樹状分岐は両端ともコブ状・泡状で、「後シナプス的」なトゲ状の特徴を持たない。多分これらの神経は神経分泌細胞である。pars intercerebralisにある細胞体の多くは、神経分泌細胞的な組織化学的特性を持っている。

*fan shaped body (f b) (扇状体)

【位置、形状】

- ・ central bodyの下2/3を占め、ellipsoid bodyの後に位置する。
- ・ fan shaped bodyの後端の縁は、波型になっている。ここはbuttressやinferior bridgeからの連絡を受ける。
- ・ 線維が扇状に配置。放射方向に約14のbundleが後面から入り、前方にのびる。7対の扇状線維束(stave)になる。扇状線維束は、前方下にのびる線維を出すので、水平方向にも扇状に見える。
superior archの下に密度の濃い層状構造をつくる(stratum a)。
- ・ 大きく3層に分けられる。(上 下: stratum a, b, c)
- ・ 内部の前 後への線条は、左右幅全体に扇状に広がる神経の面に平行である。

【扇状線維束】

- ・ 直翅目Schistocerca gregariaの場合
protocerebral bridgeの左右からでる2組の8本の束が、f b内で十字交差。
おのおのの束は4本の線維を含む。
- ・ Gomphocerris rufusの場合 (Figure6-13A)
8対の扇状線維束(stave)がある。
同様の構造だが、1束あたり4本よりも多い。束の間に太い神経がある。
- ・ イエバエ、クロバエ、ショウジョウバエの場合
直翅目の8対目の神経束は、lateral protuberanceに相当。

fan shaped bodyの後面に、protocerebral bridge complexから線維が入り、各束が1対の扇状線維束(stave)をつくる。各束には少なくとも4本の線維がある。

protocerebral bridge complexには3つの部分がある(plate 6-22)
 protocerebral bridge 本体：一部はlateral protuberanceと直結
 inferior bridge
 buttress (medial horizontal tractからの線維を一部含む)

【連絡】

< central complex内 >

- ・ 7対の扇状線維束は、下の同側、対側のnodulusと連絡。
 - ・ 複雑なキアズマを経て、
 - ・ 1対の7本の線維になって、
- ・ nodulusから同側のfbのstratum a, cに入り、上に上がってsar表層に至る神経。
- ・ nodulusから、扇状線維束と平行に軸索をのばし、sarに至る神経。樹状枝部は、ほぼコラム状。
- ・ fan shaped bodyの内面から、ellipsoid bodyやventral bodyに線維がでる。
- ・ fan shaped bodyからellipsoid bodyの投射は同側性。
- ・ inferior bridgeからの線維
 protocerebral bridgeからの線維
 posterior slopeからの線維 が入る。
- ・ fan shaped bodyから、protocerebral bridge-lateral protuberance tract (pb lpt t) に至る神経。

< 脳の他の部分と >

- ・ fan shaped bodyからellipsoid body下側の溝(ventral groove)を通り、片側のlobeを介して、両側のsl prに至る神経。
 lobe内面でのコブ状終末は、多分、同側のfan shaped bodyに入る太い入力線維を巻いていて、キノコ体神経とは連絡していない。
- ・ superior archのposterior tractを介して、im prからcentral bodyに入る神経。
 fan shaped body内で終末。
 fan shaped bodyとsuperior archで樹状分岐し、対側のposterior tractに入る。
- ・ fan shaped bodyとim pr, ventral bodyをつなぐ神経。
- ・ 5次ニューロンが、fan shaped bodyからtritocerebrumのflangeにのびる。
- ・ 同側のil prへ
- ・ 同側の視覚中枢への神経。
- ・ 側方の視覚中枢に由来する、大きな扇状のinternuncial介在ニューロンの軸索が入る。
- ・ 対側のprotocerebrumに由来する巨大な線維がある。

*nodulus (noduli) (小さなコブ)

【位置、形状】

- ・ fan shaped bodyの下に位置する。左右1対の小さなコブ状突起。
- ・ noduli内の突起は、まとめて考えると、中心と表層の同心円状配列をとる。

【連絡】

- ・ fan shaped bodyとは多くのキアズマで同側、対側につながる。
 - p br 同側のfb 同側のnoの中心部
 - p br 対側のfb 対側のnoの周辺部

- ・小さなellipsoid nodular tract (e no t) が、ellipsoid body につながる。
- ・central body を上 下、前 後にのびる拡散した、扇状線維束の樹状枝部につながる。神経。層によって終末の特化が異なる。fan shaped body 内層以外は泡状、コブ状。
- ・protocerebral bridge の縁と fan shaped body, noduli の対側がわを結ぶ神経。
- ・fan shaped body noduli の投射パターンでは、central body のニューロパイルの外側部分は、内側部分と連絡する。片側内での横方向の相互作用の存在を示唆している。
- ・イエバエでは、noduli は fan shaped body, ellipsoid body, lateral protuberance 以外の部分とは連絡していない。鞘翅目 (かぶと虫) では、lateral protocerebrum と連絡している。

protocerebral bridge complex

protocerebral bridge, inferior bridge, buttress (控え壁)

*protocerebral bridge

【位置、形状】

- ・great commissure 後方
- ・protocerebral bridge は、脳から離れて、細胞体の中に埋まっている。

【連絡】

- ・protocerebral bridge は、ほとんどの線維を central body と共有している。
- ・protocerebral bridge への入力
 - optic tubercle、キノコ体, posterior slope, inferior bridge の 4 次 neuropil
- < central complex 内 >
 - ・fan shaped body への出力 (8 対に分ける)。
 - 両端の segment 8 は、同側の lateral protuberance のみに投射する。
 - segment 1 ~ 7 は、同側、対側に投射する。
 - fan shaped body の segment 1 は、protocerebral bridge の同側の segment 1 と対側の segment 7 から投射を受ける。
 - noduli は fan shaped body から同側、対側に投射を受ける。
 - p br 同側の f b 同側の no の中心部
 - p br 対側の f b 対側の no の周辺部
 - ・protocerebral bridge から対側の fan shaped body の扇状線維束に入る線維が、posterior protocerebrum からの拡散した樹状枝部の後を通る。細い側枝を後方に出し、protocerebral bridge の側方の根元に至る。
 - ・inferior bridge と連絡する。
 - ・protocerebral bridge-lateral protuberance tract (pb lpt t) :
 - lateral protuberance へ連絡。
 - antenna-glomerular tract の内側に位置する。
- < 脳の他の部分と >
 - ・protocerebrum-protocerebral bridge tract
 - pb lpt t の下に位置する。
 - 前部 protocerebrum から線維が来る。
 - ventral body の posterior tract (p t v bo) の線維と混じっている。
 - optic tubercle からの lateral dorsal horizontal tract (l d h t) からのわずかな線維を含む。
 - ・dorsal horizontal tract (d h t: buttress から出る) を介して
 - i m pr 前部、optic tubercle と連絡
 - ・lateral dorsal horizontal tract (l d h t) を介して

optic tubercleと連絡

- dorsal lateral horizontal fascicle (d l h fasc) を介して、
optic tubercleと連絡。
Powerが、ショウジョウバエにこの連絡について記述している (1943)。
- dorsal protocerebrum, great commissureと連絡している。
- lobula plate-protocerebral bridge fiber
対側のlobula plateから中くらいの太さの線維が入る。
- 単眼神経の線維の脳内への経路は、protocerebral bridge近くに達する。しかしbridgeの神経には入らず、前を迂回する。
単眼神経が視葉optic lobeやprotocerebral bridgeと密接に関連しているという記述があるが、直接の証拠はない。
- s m pr, s l prから単眼神経節に上る遠心性神経 (ocl 6) は、
視覚中枢側方のposterior optic tractを介してlobulaやmedulla
protocerebral bridge
の両方に投射する。
- 同側、対側のposterior slopeに連絡し、下降神経の間で樹状分岐する。

*buttress (控え壁)

【位置、形状】

- protocerebral bridgeの中央付近左右 (左右 1 対)
- inferior bridgeの上

【連絡】

- medial horizontal tractからの線維を一部含む。
- buttressの根元は、dorsal horizontal tract (d h t) からの線維を受ける。great commissureからの側枝も侵入している。
- median bundle関連ニューロンが、median bundleからの終末のある領域で樹状突起をのびし、dorsal horizontal tract (d h t) を介して後方にのび、posterior protocerebrumを経て、ventral nerve cordの根元に至る。終末は知られていない。細い側枝をbuttressとinferior bridgeにのびず。
- 後方は、dorsal protocerebrumにつながる。
- lateral protuberanceに、線維を出す。fan shaped bodyの後で正中面を越え、isthmus に至る。
- fan shaped bodyの後端の波型の縁から、f bへ線維が侵入する。
- ant m-sens rからのゆるい線維束が、great commissureの間の正中両側を縫うように上がり、左右合流してposterior vertical fascicle (p-v fasc) になる。第二の分岐がbuttressを経てinferior bridgeに拡散する。
- 同側のoptic tubercleからbuttress (bu) に至る線維。

*inferior bridge

【位置、形状】

- great commissure後方、protocerebral bridgeの下
- protocerebrumのニューロパイルは、脳後方の正中面付近でinferior bridgeと融合し、さらに後方で再び分かれてposterior slopeに至る。
- 左右のdorsal protocerebrumはinferior bridgeニューロパイルを介して接する。

【連絡】

- inferior bridgeを介して左右の脳を結ぶ神経。
- superior protocerebrum (s pr) の前面から出た一部の線維は、dorsal horizontal tract (d h t) を介して、inferior bridge (inf b)

に至る。

- ・ 対側のpedunculusの下のposterior collarにつながる神経。
- ・ calyx tangential (ca tan) の側枝は、calyxのlip領域とprotocerebrumのposterior collar双方から出て、内側に向かい、inferior bridgeニューロパイルに至る。
- ・ median bundle関連ニューロンが、median bundleからの終末のある領域で樹状突起をのぼし、dorsal horizontal tract (d h t) を介して後方にのび、posterior protocerebrumを経て、ventral nerve cordの根元に至る。終末は知られていない。細かい側枝をbuttressとinferior bridgeにのぼす。
- ・ lobula plateからの経路14,15：狭い帯状の範囲に広がるtangential。
lobula plateからposterior slope真上の後部視覚中枢にのび、inferior bridgeの下に入り込む。
- ・ medullaからの神経の一部は、inferior bridgeのニューロパイルに左右対称につながる。
- ・ 下降神経がventral nerve cordに向かう。

その他のcentral complex

*isthmus (isthmi) (峡部)

【位置、形状】

- ・ ellipsoid bodyの両側、ventral bodyの上、pedunculus、lobeの内側

【連絡】

- ・ 互いにinter isthmus connectiveで連絡。
- ・ fan shaped bodyにも連絡。この線維束は、fan shaped body, ellipsoid bodyからventral bodyに向かう線維も含む。
- ・ fan shaped body中央の神経は、片側のisthmusに至る。
- ・ ellipsoid bodyとisthmusは、中心細胞体層(central rind)からの神経によってつながり、imprlにもものびる。
- ・ protocerebral bridgeのbuttressと、dorsal horizontal tract (d h t)の後側の根元から、lateral protuberanceを介して、fan shaped bodyの後で正中面を越え、isthmusに至る神経。

*accessory body

【位置、形状】

- ・ central body前側方、ventral body後方

【連絡】

- ・ accessory body (acc bo) は、lobulaからの視神経と、fascicle of ventral bodyの神経を受ける。
- ・ optic tubercleは、accessory bodyにつながっている。
- ・ accessory body (acc bo) とposterior protocerebrumの視覚中枢の連絡は少ない。
- ・ accessory body後面から出たequatorial horizontal fascicleは、後方のposterior slopeに至る。

*ventral body (腹部体)

【位置、形状】

- ・ central bodyの前方両側
- ・ 最前面は、equatorial horizontal tractの外側、antennal lobeの上に位置する。
- ・ inter ventral body connectiveで左右互いに連絡。
- ・ ventral body (v bo) は周囲とははっきり区別できる。

- ・口側 (oral:or)、眼側 (ocular:oc) の2つのセグメントに明瞭に分かれる。
- ・線条構造のニューロパイルがある。

【連絡】

< central complex内 >

- ・ inter ventral body connective が、左右をつなぐ。
i l pr, i m prからの線維も含まれる。
- ・ posterior commissure of ventral body
 - ・ supra-oesophageal bridge の直上に位置する
 - ・ 左右のventral body後面を結ぶ。
 - ・ 対側のtritocerebrum (fla) からの線維を含む。
- ・ arched commissure of the ventral body を介して、 ellipsoid body、対側のventral body とつながる。
- ・ 左右のventral bodyの前面は、同側の細胞体からのsuperior arch内の分岐とつながる。
- ・ inferior bridge, protocerebral bridge から、superior arch 正中中部で平行な2本に分岐し、ジグザクに垂直面を下降して、左右のventral body, accessory body に至る神経。
- ・ fan shaped body を介して、posterior slope, ant m-sens r と結ぶ神経。
- ・ fan shaped body 下部とventral body が、扇型のニューロンで左右非対称に結ばれる。
- ・ fan shaped body とventral body を結ぶ大きな水平の神経。
- ・ 両側のventral body は、単一の細胞体線維 (c b f) に由来する一群の線維によって ellipsoid body と fan shaped body に結ばれている。

< 脳の他の部分と >

< 上方と >

- ・ equatorial horizontal tract を介して circum connective を通り、前方の i m pr, i l pr から連絡を受ける。
- ・ median fascicle
 - ・ , lobe の pedunculus からの分岐部の後方を通る。
 - ・ ventral body の最前面につながる。
 - ・ s m pr, i m pr と、ventral body, equatorial horizontal tract を結ぶ。
 - ・ i l pr, dorsal protocerebrum にもつながる。
 - ・ 分岐して、ななめ後方左右へ postero-lateral fascicle (p l fasc) をのばす。
- ・ equatorial horizontal tract
 - ・ ventral body の内側から出る
 - ・ lobe からの神経が equatorial horizontal tract に入り、同側のventral body や posterior slope に至る。
 - ・ circum connective equatorial horizontal tract を介して、前方の i m pr, i l pr から連絡を受ける。
- ・ frontal-median commissure
 - ・ median fascicle と、ventral body から発し、左右を結ぶ。
 - ・ 左右の medial protocerebrum を結ぶと書いてあったが、、、。
- ・ oblique ellipsoid tract
 - ・ ventral body と medial protocerebrum をつなぐ。
さらに median intracerebral cascade を介して superior protocerebrum にもつなぐ。
- ・ v-l pr から、対側のventral body, i m pr につながる神経。
- ・ s m pr から軸索を dorsal horizontal tract (d h t) にのばすと同時に、側枝を前下方にのばし、lateral protuberance に達し、そこで後に曲がってventral body と視覚中枢に達する神経。
- ・ anterior cross が左右の protocerebrum を結ぶ。median intracerebral cascade とつながっている。arched commissure of the ventral body を介してventral body につながる。

- anterior optic tractの後方下部 (posterior-ventral) への分岐が、ventral bodyに向かう。
- 同側の lobe とventral body の連絡。
- ellipsoid body周囲のprotocerebrumは、lateral dorsal horizontal tract (l d h t) の表面で小さいが複雑な分岐をするventral bodyからの線維が貫通している。線維は左右にのびて、pedunculusのまわりやsuperior protocerebrumに至る。
- median bundleのtritocerebrum神経が、flangeに側枝を出し、ventral body、食道下神経節のventro-lateral fascicle、antennal mechano-sensory regionに侵入する。

< 後方と >

- posterior tract of the ventral body
後上方にのびる。
後方で、inferior bridge両側のposterior protocerebrumに入る。
後部視覚中枢につながる。
- protocerebral bridge-lateral protuberance tractの下に、
anterior protocerebrumからのprotocerebrum-protocerebral bridge tract
posterior tract of the ventral body
の混じった線維束がある。
- fascicle of the ventral body
後斜め側方にのび、i m prに至る。
後方で、線維はdorsal protocerebrumとaccessory bodyの中に拡散する。
- 一群の線維で、同側のposterior deutocerebrumの視覚中枢 (posterior optic tubercle) とつながる。
- 食道孔の下から出る食道下神経節の単極神経からの線維も受ける。

< 側方と >

- sub-ellipsoid connective
inter ventral body connectiveと平行に正中を越え、対側のlateral hornにつながる。
- vertical division of the sub-ellipsoid commissure
ellipsoid bodyの下をくぐって、対側のlateral hornの方にのびる。
- 1st chiasma of the great commissure (1st ch g c)
後部視覚中枢とventral bodyからdeutocerebrumとv-l prへ。

< 前方と >

- inter antennal lobe commissure
左右のantenna-glomerular tractの間
ventral bodyとantennal lobeをつなぐゆるやかな線維束

逐次訳編

原書	2、3章	概説	抄訳
	5章	イエバエ脳の細胞数	全訳
	6章	イエバエ脳の写真	全訳と項目整理
	7章	イエバエ脳の図	全訳と項目整理
	付録	各種染色法	プロトコル化

2、3章の抄訳

神経系を構成する細胞 (外側から)

非細胞性neural lemma

ムコ多糖の中にagranular, filamentous, collagen-like, fibrillarの3層を含む。
perineural cellsによって分泌。

perineural cells

tight junctionなどで相互に結合し、高分子物質などの選択的透過を行う。

neuroglia

rind内

- class 1 突起の多い細胞体。
- class 2 rind層の内側にあり、神経細胞のperikaryon (細胞体) や neuriteを覆っている。

neuropil内

- class 3 ニューロパイル層にあるグリア細胞の総称。いろいろなタイプがある。
- class 4 鞘細胞。tractやaxonを覆っている。

trachea

気管細胞。

neurons

ほとんど全てがunipolar。細胞体が神経系表層にあり、そこから内部へneuriteが伸びている。

group 1 レセプター終末

細胞体は感覚器の方にある。クチクラに付くものはbipolar、
体内器官に付くものはmultipolar。

group 2A 軸索のある介在ニューロン

- intrinsic elements 脳内の特定の部位内で軸索を伸ばしている
- interneuron 脳内の違う部位をつなぎ、情報の流れが分かっている。
(感覚器からの中継により、1次, 2次, 3次,,)
- internuncial 脳内の違う部位をつなぐが、情報の流れ方が形態からは分からない。

group 2B 軸索の無い介在ニューロン

長い軸索を持たず、メッシュ状の突起を持つ。アマクリン細胞風。

group 3 運動ニューロン

筋肉につながる神経細胞。頭部筋肉につながるものが主。
胸部腹部の筋肉には、神経節の細胞を介してつながるらしい。

group 4 神経分泌細胞

1. tritocerebrumから出て前腸、唾腺につながり、回帰するもの。
2. 脳の後ろの分泌組織(側心体、アラタ体)につながるもの。
NCC I、NCC II : superior protocerebrum から
NCC III : 食道下神経節から

突起末端の形 (例外もある)

- presynaptic 膨れたもの、棍棒状のもの、花状の根元の部分
 - postsynaptic トゲ状のもの、花状のもの
- 細胞体に付くシナプスはほとんど無い。

group 2 介在ニューロンの形態的な分類

category I 単純な、軸索有ニューロン

実質的bipolar : 感覚入力部に多い

実質的multipolar : 感覚からの3次 interneuronが統合部に入るところに多い

対側に軸索を伸ばすもの commissural interneuron

胸部の方に軸索を伸ばすもの interganglionic interneuron

category II 複雑な、軸索有ニューロン

実質的multipolar : protocerebrumの中心体から出るか、ここにつながるものが多い

category III 単純な、無軸索ニューロン

各突起が同じような構造を持っているもの

category IV 複雑な、無軸索ニューロン

突起によって構造が異なるもの

category V マルチニューロン

ひとつの細胞体から電氣的に独立な複数の軸索が出ているもの

神経節の機能的3層構造 (脊椎動物とは背腹反対になっている)

dorsal 運動 category が多い。 例 : DMD、giant neuron

middle 連合 複雑な構成、category , が多い。

ventral 感覚

脳も3層構造だが、感覚野が大きく、運動野は小さい(筋肉が少ない)。

脳の連合野は3つに分かれる。

protocerebral bridge

central body : superior arch, fan shaped body, ellipsoid body, noduli

ventral bodies

中枢神経系の構成

胸部、腹部神経節頭部と、cervical connective でつながっている。

食道下神経節

食道上神経節

ニューロパイルの外形

optic lobe :

lamina (1次), medulla (2次), lobula (lobula & lobula plate 3次)

mid brain :

protocerebrum 食道の上

2つのドーム (superior protocerebrum : s m pr, s l pr)

mushroom body の calyx (Ca)、 lobe ()

中央のみぞ (median furrow : m fu)

pars intercerebralis (pars i)

前方の optic tract (a op t), optic tubercles (結節 op tu)

その下に ventro-lateral protocerebrum (v-l pr)

lobulaから protocerebrumに神経をつなぐ optic pedunculus (柄 op ped)

lobulaからの信号の入る lateral horn (l ho)

後方の optic tubercles (p op tu)

左右の medullaをつなぐ後方の optic tract (p op t)

(neuropilの他の部分とは独立した束になっている。)

左右をつなぐ protocerebral bridge (p b)

その下に ventral nerve cord/ventral nerve cordの発する posterior slopes (p sl)

(ここで食道下神経節の後部に接している。)

deuterocephalon 食道の上

antennal lobes (ant lob)

その後ろの内部に mechano-sensory regions (ant m-sens)

tritocerebrum 食道の脇

sub-oesophageal ganglion :

脳とは tritocerebrum 及び、proto, deuterocephalon からの軸索でつながっている。

頭と脳を結ぶ神経 cranial nerves

複眼からの visual receptor axons

単眼からの ocellar nerve : 脳の後部に入る

receptor axon でなく、単眼神経節で 1 次介在している。

アンテナからの olfactory receptor axons : antennal lobe へ

mechano-sensory receptor axons : antennal m-sens region へ

(顔面の剛毛の神経も一部合流する。)

脳後方からの運動神経の同じ場所から出て、上下に分かれる。

口器の感覚、運動神経 : labro-frontal nerves : tritocerebrum に入る。

maxillary-labellar nerves : 食道下神経節に入る。

感覚神経

視覚

レチナの R1 ~ R6 : lamina へ、R7, R8 : medulla へ

視葉の 1, 2, 3 次介在ニューロンをへて、protocerebrum の視覚中枢に入る。

medulla, lobula と視覚中枢 optic focus は、左右が連絡している。

視覚中枢の 4 次介在ニューロンをへて、信号は胸部に伝わる。

化学感覚

【嗅覚】

化学受容器は主に触覚の第 3 節にある (左右各 8300 ケ)。

antennal lobe の 1 次介在ニューロンから antenno-glomerular tracts を通って後部上方の mushroom body の Calyx にある 2 次介在ニューロン (Kenyon cells) に至る。ついで、lobe に至る。3 次介在ニューロンの軸索は Kenyon cells の軸索と交差し、inferior protocerebrum に至る。

【味覚】

口器の labellum, pharynx から 2 対の神経を通して食道下神経節に入る。ここに 1 次介在ニューロンがある。そこから antenno-glomerular tracts につながる。

脚の味覚器からは、胸部神経節でシナプスして食道下神経節に入る。

視覚と異なり、1 次ニューロンで対側に情報が伝わる。

機械感覚

触覚の弦音器官、Johnstone 器官、クチクラの毛、剛毛、口器の感覚器などから来る。感覚器の部位によって、各方向から脳に入る。

median bundle を通って、脳の腹側から上方の protocerebrum に介在される。

protocerebrum には半同心円状の、入力経路に特異的な領域がある。

(pedunculus, lobe を半分囲み inferior medial & lateral protocerebrum にのびる)

脳上部の領域superior protocerebrumは、全種類の入力の3,4次介在ニューロンが連絡。

前部、中部 機械感覚領域
lateral horn 視覚
キノコ体、 、 lobe 化学感覚
& pars in 神経分泌細胞 (側心体corpora cardiacaへ)
tritocerebrum, central bodyへの細かい神経もある

superior protocerebrumは、tritocerebrumとfrontal ganglion、脳後部複合体 (側心体 等)を介して、交感神経系 (不活発神経系)と密接に連絡している。tritocerebrumや神経 分泌細胞の樹状突起への、3,4次介在ニューロンの多様な集束がみられる。

左右の連絡

視覚 2次、3次、4次
化学感覚 1次、 (3次)、4次

感覚系介在ニューロパイルの特徴

【各感覚経路に共通な特徴】

感覚線維 1次ニューロパイルの集束：円柱 (cartridge) 状、房 (glomerular) 状

2次、3次ニューロパイル：・コラム状神経からの横方向の突起

・無軸索神経のネットワーク

が出した連続的に並んだ線条構造が、格子状に配置

平行な経路の多重化 : 2次 (medulla, calyx, superior medial protocerebrum)

より広範囲な樹状突起を持つ神経への集束：3次、4次ニューロパイル

【視覚と化学感覚の比較】

2次、3次

視覚 八手の巣状の均一な配列 (2次元層構造)

2次 3次元 (層間) 方向には不均一 (イエバエ medulla では40層以上)

高速で飛行する捕食性昆虫 (トンボ類 Odonata など) では、層構造が発達

平面方向の信号の和は、接線方向の線維 (tangential) によって集計され、脳や対側の格子へ伝達される。

層内の一部分の信号の和は、コラム状線維の側方突起で集計され、より深い層に伝達される (周期的、超周期的神経や、多層性無軸索神経)。

3次 lobulaには、層間の連絡は少ない

化学感覚 キノコ体の2次、3次ニューロンは、視覚とよく対応。

1次ニューロパイルからの入力 (antenna-glomerular tract) 投射は、不均一

2次 calyx内で、Kenyon細胞樹状突起の葉状、コラム状配列と連絡

Kenyonから3次にのびる線維は、平行だが不均一なコラム状

(各コラム内の線維の連絡経路は、ほぼ均一)

キノコ体は、medullaを層方向に縮め、深さ方向に引き伸ばした形

pedunculus内で、平行線維の均一な各コラム間が、2次元方向に多層に連絡

3次 、 、 lobe内で、側枝によって均一、不均一なコラム間が連絡する。

lobe 軸索の側枝は中位、軸索の回りにラセン状、正弦曲線状に投射し、違う種類のKenyon細胞

間を連絡

、 lobe 軸索の側枝は長く、離れた線維へ投射

3次ニューロンの樹状突起は、多数のKenyon軸索を横切り、信号を集束、
lateral, medial inferior protocerebrumへ投射

対応	視覚	化学感覚	機械感覚
1次	lamina	antennal lobe	
2次	medulla	calyx, pedunculus	superior protocerebrum?
3次	lobula複合体	、 、 lobe	
4次	視覚中枢	lateral, medial inferior protocerebrum	

神経経路は、感覚ごとにほぼ独立

異なる感覚間を連絡する神経の多くは、central body内、一部は4次ニューロパイル間を結び、下降運動神経に連絡

キノコ体は膜翅類Hymenopteraのミツバチやスズメバチなどの社会性昆虫で大きく発達しているため、統合、知能、学習等の中枢と言われていたが、この部位はantennal lobeの嗅覚神経からしか入力を受けず、電気生理実験で、嗅覚によって興奮するので、化学感覚介在ニューロパイルと見るべきである。

ミツバチ類で非常に発達し、ガなどで貧弱(触覚、キノコ体は大きい、格子構造が少ない)なのは、嗅覚行動の複雑さ(感じられる臭いの種類)の差で説明できる。

ある感覚器のない昆虫の神経を調べ、中枢を類推する

例：目のない兵隊白アリ

lamina, medulla無い、

lobulaには他の感覚系やcentral bodyからの介在ニューロンが終末

4次視覚中枢も萎縮

水中生活の異翅類マツモムシNotonecta glauca

触覚は退化、ほとんど機械感覚のみ

antennal lobe無い、キノコ体は萎縮して lobeと一体化

化学感覚中枢inferior lateral & medial protocerebrumは小型化

視覚中枢 ventro lateral protocerebrumは平常

central body 複合体

protocerebral bridge, ventral body, central body から成る。

central body: 多種の感覚の統合器官、脳内の恒常性維持の主要部分

この領域に入るニューロンは、脳内でもっとも複雑な配置をとる

(superior arch, fan shaped body, ellipsoid body)

深さ方向のコラム状構造と、層状の格子構造から成る3次元モジュール構造

3次以上の全ての感覚ニューロパイルと連絡

superior archは、さらに2次ニューロパイルにも少し連絡

感覚ニューロパイルと下降神経の間に横切るように位置する

pars intercerebralisの神経分泌細胞とも連絡

lobula plate posterior slopeの直接連絡以外のほとんどの感覚経路は、この領域からの影響を受ける

この領域の除去 運動協調機能の欠如

” の電気刺戟 混乱した運動の誘発

感覚入力を受け、多種の感覚を統合し、下降神経と相互作用する。

5 章 八工の脳の数的側面

5.1～5.11表は、脳の数えられる特徴 - 体積、質量、細胞体の数と位置、神経の相対的密度、ニューロパイル領域の体積的割合 - を示す。5-1,5-2図は、ニューロンとグリアの位置、周辺細胞層 (rind) とニューロパイル、神経束部 (tract) の割合を示す。ニューロパイルは、脊椎動物のsubstantia griseaに、神経束部はwhite matterに相当する。

以前の出版物からは、わずかな比較しかできない。Witthoft (1967) の解説は、働きバチと雄バチ (*Apis mellifica*) の脳の細胞数の信頼すべき値を提供している。彼の数値から計算した細胞密度は、イエバエ (*Musca domestica*) のデータとよく符合する。

5.1と5.2表を除いて、この章で示した値は、性的に成熟した羽化後4～7日目のメスの八工から求めたものである。頭と脳の最大寸法は、固定前の八工から計測し、細胞数はニッスル、ポディアン染色した標本から測定した。数値は、絶対的である。つまり、それぞれの細胞は各10 μ切片に含まれる細胞体を数えることによって記録され、切片の境界で切断された細胞体は、別に記録し、合計した後2で割ってある。同じ細胞を2回数えないよう、カメラ・ルシダを用いて方眼を視野内に投影した。各マス目について、計測済みか未だかを記録した。直径の大きなニューロンについては、写真にとって引き伸ばしてもよいが (Becker 1965)、八工の周辺細胞層は、この方法を使うには細胞が密に詰まりすぎている。

グリア細胞とニューロンは、ニッスル染色 (付録1) したパラフィン切片で最もよく見分けられる。ニューログリアは濃く染まった核とクリアな細胞質 (微分干渉顕微鏡でのみ見分けられる) を持つ。神経細胞体は好塩基的な (塩基性色素でよく染まる) 核と、青～紫に染まる細胞質 (まだら: granular 又は均質: agranularなニッスル小体) を持つ。また、電子顕微鏡用に固定し、メチレンブルーで染色した2 μのアラルダイト連続切片によって、グリア細胞体からの多極性 multipolarな分岐を見ることが出来る。

これらの観察法と、ゴルジ染色によるグリアの観察を組み合わせると、

食道上神経節 (脳) におけるグリアとニューロンの比は1:12、
食道下神経節 1: 6

である。グリアとニューロンの比は、他の昆虫の腹部神経節でも計測されているが、その値は大変高い。例えば、

Becker (1965) : *Carausius* の腹部第2神経節 グリア:ニューロン=3:2
Sbrenna (1971) : *Schistocerca*の腹部第1神経節 グリア:ニューロン=4:1
Gymer & Edwards (1968) : *Acheta* の端部神経節 グリア:ニューロン=8:1

と報告している。

表の全細胞数は、神経細胞体のものである。細胞の直径は、細胞体層 (rind) の位置によって異なる。

最も小さい細胞体: 1st optic chiasma周囲、lobula plate後方、lobula上方・後方
(4.2～6.0 μ)

キノコ体のcalyx上方、後方 (3.2～5.4 μ)

最も大きい細胞体: pars intercerebralis内の神経分泌細胞 (10～35 μ)

食道下神経節の後側方の神経分泌細胞・頭部筋肉の運動神経

(8.4～26 μ)

そのほかの部位では、細胞の直径は3.9～20 μの間である。細胞直径の均一な部位は2ヶ所あり、視葉 (optic lobe) と、calyxの上方・後方である。他の部位では不均一性なので、統計的なサンプリングが無意味になる。

脳の部位の体積と、そこに侵入するニューロンのパック密度は、reduced silver標本から測定し、固定・包埋による長さ方向の15%の縮みを補正した (3章)。体積の測定には、プラノメトリー法と、重量測定法が可能である。ここでは、簡単なので後者を用いた。脳全領域の10 μ連続切片の写真を1:200に引き伸ばし、各領域を切り抜いて重さをはかり、同じ倍率での100000 μm³の標本と比べて補正をし、体積に変換した。

1. 脳の体積、重さ、大きさ

脳の体積と湿重量は、

オス 0.2783mm³ 0.35mg

メス 0.3100mm³ 0.42mg

である。比重は1.3になる。頭部カプセル全体の体積は、メスで3.03mm³であり、脳との体積比は1:11である。この比は、甲虫類の大きな頭部カプセル(例えば、ハチより小さな脳しか持たないクワガタムシ *Lucanus cervus*) と比べると、文句なく大きい。オスの甲虫と働きバチの脳:頭部は、それぞれ1:300と1:6である。たぶん、ショウジョウバエや、*Alaptus*などの小さな寄生性膜翅類(ハチ)のような小型昆虫では、この比は1:4近くなる。イエバエでは、頭部カプセルの内部の多くはエア・サック、口器の収納部、ptilinum(蛹押し空け時に使う、額内部のサック)、頭部筋肉、ニューラルレンマにつながる脂肪体、で占められる。

ハチとゴキブリ *Periplaneta*の頭部体積を、5.1表に示す。Nederと、Farrell & Kuhlembeckの結果の大きな食い違いに注意。これらの数値の平均を、5.11表での細胞密度の計算に利用した。脳:体重の比は、5.1表に示した。メスのハエは卵を生むと体重が8%減るので、値に少し差がある可能性がある。オスとメスの違いも示した(5.2表も参照)。

2. 細胞体の位置と、数

5.1, 5.2図は、脳の縦断面、横断面、水平断面と、rindの神経細胞体、グリア細胞体、ニューロパイルと神経束部(tract)の位置を示す。5.3表は大体の細胞体の位置と、その絶対的な細胞数を示す。rindのほとんどの部分は、特定の部分を輪郭づけられないこと、ゴルジ染色では神経の機能する部位が細胞体から300 μも離れていることがあること、に注意。しかし、周辺細胞体の位置は、軸索とその樹状突起の位置と同様に特異的であるというよい証拠がある。これは胸部神経節でみられる形態的特異性と似た状況である(Cohen & Jacklett 1967, Bentley 1970, Burrows & Hoyle 1973)。しかし脳の細胞数は多く、正確な細胞体地図の作成にはまだ時間がかかる。従って、5.3表のコメント欄は、一部の知られているrindからニューロパイルへの投射を示しているのであって、例えばfrontal rindの細胞が全てolfactory somato-sensory regionと視覚中枢, central bodyに投射しているというのではない。実際、ventral nerve cord(vnc)にのびる神経の細胞体の一部は、この領域にある。

3匹のメスのハエから平均した脳の全神経細胞数は、 3.38×10^5 (約34万)である。うち76%は視葉に関係している。5.4表はイエバエ、ミツバチ、アメンボ *Gerris* (Guthrie 1961)、比較のため他の門に属するタコ(Young 1962)について、脳:視葉の比を示す。視葉の異なる領域に関連する神経細胞数の比(受容部のレチナを含む。ここではR1~R6は一つのチャンネル、R7とR8は独立の2つのチャンネルとして数えられる。)は、個眼のレチナと、それに続く一連のretinotopic columnの比で表わせる。その値は、

retina 3 : lamina 6 : medulla 42 : lobula plate 1 : lobula 3

である。視覚中枢からの下降神経の数は、正確には知られていないが、左右の脳について200を越えず、それよりかなり少ないと推定される。上の比で行けば、

retina 3 : lamina 6 : medulla 42 : lobula plate 1 : lobula 3 : 下降神経 0.04

になる。

267000以上のニューロンが視覚系ニューロパイルに関連している。残り71000のうち、90%が食道上神経節の感覚系ニューロパイルに関連している。

わずか3000ほどのニューロンが、中枢複合体central complex (protocerebral bridge, central body, ventral body)に関連する。たぶんこの推定は一般的で、細胞体が軸索無し(anaxonal)、あるいは特定の部位内だけに広がる(intrinsicな)ニューロンにつながっていない限り、その機能部位は複数の神経部位をつないでいることを思い起こす必要がある(2章参照)。

4000の細胞が、食道下神経節に関連している。しかしその体積の多くは、食道上神経節に投射する1次、2次の化学・機械感覚受容ニューロンで占められている。残りの約1950のニューロンが、脳の主要な部位とつながらないものである。

3. 脳の領域の体積と、細胞密度

脳の全体積は、3匹のメスのハエの平均で0.2783mm³である。このうち26.49%は周辺細胞体層(rind)であり、Witthoftの測定のうち雄バチの値(38%)とはよく合うが、働きバチの値(55%)とは合わない。ハエの脳のニューロパイルの体積は0.2046mm³で、うち最低16%は神経束部(tract)で占められる。さらに18.5%が、optic chiasmaで占められる(5.5表と5.2

図参照)。視覚系と嗅覚系のニューロパイル (tractを含む)の占める割合は、5.6図に示した。細胞数と同様、体積的にも視覚系が脳の過半を占める。1次から4次の視覚・化学感覚ニューロパイルの体積比は、5.7表と5.8表に示した。central bodyの連合野ニューロパイルも、比較のため示した。fan shaped bodyが主要な構造体であることに注意(5.9表)。中枢複合体 (central complex) のニューロパイル (とtract) 体積比は、

protocerebral bridge 0.24% : central body 4.4% : ventral body 1.34%

である。

明らかに輪郭づけられる単一の細胞体領域からのニューロンによって構成される部位については、ニューロパイル内のニューロン密度、つまりシナプス結合部に侵入する細胞体の数を計算できる。感覚ニューロパイルに「関連する」細胞体と、特定のニューロパイルにのびて、特定のグループを「特徴づける」細胞体には、明らかな差がある。ニューロン密度は、視葉のlamina、medulla、lobula、キノコ体のcalyx、ニューロパイル全体、周辺細胞体層 (rind) 全体、についてのみ、計算することができる。(5.10、5.11表)

体積あたり密度の最大なのは、Kenyon cellののびるキノコ体の中である。脊椎動物と比べると、密度最大とされている小脳の顆粒細胞層の4倍に近い高密度である (Braitenberg & Atwood 1958)。ハエの2次、3次ニューロンの詰まり具合は、霊長類の対応する部位である膝状体 (geniculate) と第17野に比べ、10~20倍近い。ハエの視葉の体積あたり密度は、ほぼハチに等しい。Witthoftは、ハチの細胞密度はハエの3倍と計算しているが(5.10表)、5.11表のデータではハエ、ハチ、ゴキブリの細胞密度は、ほとんど等しい。

最後に、脳への感覚線維の大体の数について言及しておく必要がある。感覚線維と運動線維を両方含む神経では、この測定は特にむずかしい。しかし現在では、ひとつのグリアの鞘を共有するような細い線維は感覚線維、2 μ を越えるような太い線維は運動線維と見なされている。複眼と単眼を除いては、以下の数字は第一近似であり、修正の余地がある。

2つの複眼は平均5600の個眼を持っている。それぞれの個眼は8つの視覚レセプターを持つので、44800の線維がretinaから出て、3/4はlaminaの1次視覚ニューロパイルで終末する。残りはmedullaに投射する。3つの単眼は750~900のレセプターを持つ。これらは単眼神経節で12の巨大1次介在ニューロンに変換され、posterior slopeのニューロパイルに至る。

antennal nerveのoral segment (嗅覚) は、14500の細い線維 (0.2~1 μ) を含む。ocular strand (機械感覚) は、7000のレセプター線維 (太さ平均0.8 μ) を含む。これらのうち一部は、前頭部の外皮の神経に由来するものである。後頭部の外皮の神経は首のところ (cervical connective) でCNSに入り、1300のレセプター線維を持つ。その線維の多くは直径0.5 μ 以下である。labro-frontal nerveは3000、maxillary labellar nerveは5000の線維を持ち、tritocerebrumと食道下神経節に入る。

首の部分 (cervical connective) には、約5600の線維がある (Cogshall 1973)。現時点では、このうちどれだけが感覚ニューロパイルあるいは感覚神経レセプターによるものかわからない。しかし、reduced silver染色では、connectiveの腹側の細い線維の大部分は前方にのびて、median bundleの付け根、antenna-glomerular tractの付け根、deutocerebrumの機械感覚ニューロパイルに至ることが示される。概算では、cervical connectiveの感覚線維は約4000である。残り1600の太い線維のうち、大部分は脳と胸部神経節を遠心性に結ぶ線維と思われる。言い替えば、上行性 (註：逆のような気もするが) のinterneuron又はinternuncialである。

以上をまとめると、脳はおおむね80000の感覚線維を受ける。出力線維の数、胸部神経節への下降性interneuronの数1000というのが妥当だろう。

6、7章の全訳

原書にかかれているすべての内容を含んでいるが、順序、書き方は見やすいように変更してある(見にくかったらごめんなさい)。

参考文献は、省略した。原書を見てほしい。

Plate 6 - 1 脳最前部 (前100 μ) 横断面

図の右端は左端より8 μ ほど後ろに傾いている。

中央部左右

・ optic tubercle (op tu) : medullaのtangential cellとlobulaのcolumnar elementからの神経束(aop t me, aop t lo)。これらのanterior optic tract (aop t) は、視葉と脳を結ぶもっとも前方の束。

- ・ 左右はinter tubercle tract (in tu t) で結ばれている。
- ・ inferior medial protocerebrum前部 (a pro i m pr) にも入る。
- ・ 左右のtubercle protocerebral tract (tu pr t) を介してinferior lateral (i l pr)& medial protocerebrum (m pr) にもつながる。
- ・ superior, inferior lateral protocerebrum (s l pr, i l pr) は、op tuの少し後。

上部左右

・ anterior collar (a co) が lobeを巻いている。lateral protocerebrumと、後方のinferior, superior medial protocerebrum (i m pr, s m pr) を結ぶ。

中央部

・ inferior medial protocerebrum (i m pr) 前部

・ i m pr, i l prは、circum connectives (circ)を介してequatorial horizontal tract (eq h t) につながり、45 μ 後方のventral bodyに連絡する。

・ キノコ体の lobe 上部左右

・ キノコ体の lobe inferior protocerebrumの下(中央部ちょっと下方)

両者は、この写真の20 μ 後方で融合する。

下の方

・ antennal lobe

食道のへこみventral fissure (v fi) の両側。

下部左右

・ ventro-lateral protocerebrum (v-l pr) の前部 (anterior prominence:a pr) が、

anterior optic tractのpostero-ventral branch (p-v aop t) によって、脳の他の部分と区切られている。

Figure 6 - 1

上の写真の外側。medulla, lobulaを示す。

Plate 6 - 2 脳上部 (A:上120 μ B:上130 μ) 水平断面
下が前,左が中心,右が側方

A :

前方(下) optic tubercle (op tu)

superior anterior optic tract (s a op t) : lobeの内側をまいて
posterior median fascicle (p m fasc) につながる。

後方(上) calyx キノコ体のカサ

内側中央 oblique superior fascicle (o s fasc) commissure of lateral horns (c l ho) につながる。
superior medial protocerebrum (s m pr)

B :

前方左右

- ・ posterior-ventral anterior optic tract (p-v a op t) と anterior optic tract (a op t)

前方(下)

- ・ optic tubercle (op tu) 中央部で inter tubercle tract (in tu t) につながる。
- ・ in tu から、中央部を前後に結ぶ dorsal horizontal tract (d h t) が分岐。
lobeのまわり
- ・ pyriform fascicle (pyr fasc) が、後方左右 lateral horn (l ho) と、前部の in tu t, p m fascをつなぐ。

内側中央

- ・ commissure of lateral horns (c l ho) が、posterior collar (p co) を介して左右の lateral hornをつなぐ
- ・ commissure of lateral hornの神経束は、キノコ体とは連絡しない (plate 6.20)。
- ・ pars intercerebralis (pars in) 神経分泌細胞

内側前方

- ・ dorsal fusion of the protocerebrum (d fus)

内側後方

- ・ protocerebral bridge (p b) が斜めに lateral dorsal horizontal tract (l d h t) を介して op tuと連絡。
- ・ ocellar nerve (ocl n) 単眼神経

後方

- ・ pedunculus (ped) キノコ体の軸

Figure 6 - 2

A : medullaの tangential cell と optic tubercle のつながり。

B : s m pr から oblique superior fascicle posterior collar を介して lateral horn を結ぶ神経。

Plate 6 - 3 脳前部 (前80 μ) 横断面

中央上下

- ・ median bundle (mb) 上部で2つに分かれ、dorsal fusion (d fus) を経て左右のsuperior medial protocerebrum (s m pr) に広がる。さらにanterior collar (a co) を経てsuperior lateral protocerebrum (s l pr) に至る。
- ・ 同側、対側のs l prの表層部は、d fusの上、inter tubercle tract (in tu t) の斜め後で、anterior dorsal commissure (a d c) を介してつながる。
- ・ median bundleの上部左右に、前方のinferior medial protocerebrum前部と、後方のprotocerebral bridgeを結ぶdorsal horizontal tract (d h t) の断面が見える (plate6-21)。

中部左右

- ・ inferior medial & lateral protocerebrum (i m pr, i l pr) ;
, , lobe, pedunculusとつながっている。同側のi m pr, i l prは、太い神経束で結ばれている (図の二重矢印)。

中部右端

- ・ postero-ventral branch of the anterior optic tract (p-v a o p t) の4つの束。
束1 : ventro-lateral protocerebrum (v-l pr) の視覚中枢 (optic foci) へ。
束2,3 : 視覚中枢のventral bodyとの境界へ (plate 6-9)。
束4 : inferior lateral protocerebrum (i l pr) へ。

中部左右

- ・ pedunculus (ped) calyxのKenyon cellからの神経 (plate 7-24)
下部で分かれ (pedunculus division:ped div)、 , , lobeに至る。
均質な lobe 断面に対し、pedunculusはしま状のmatrixを示す。

Figure 6 - 3

- A : median bundle 最上部で分かれるところ
B : lobeの蛇行したmatrix。細い線維が点在する。
D : ゴルジ・コックス染色で、 lobeに周囲からの線維侵入のないことがわかる。
s l prとs m prは、後方でつながっている (図の上部の破線部分)。
E : 後ろからの図。median bundleは lobeの前方を通っている。
F : lobe内の、Kenyon cellの終末。

Plate 6 - 4 脳前部 (前65 μ) 横断面

上部左右

- lobe後方で、sl prとsm prが融合する。前後方向の太い神経線維の穴が空いている (図左上の矢印)。im prやi l prに比べ、線維構造があるので見分けがつく。
- lateral horn (l ho) の周囲は、脳のほかの部分とはっきり区別できる。lobulaからの神経lo l hoが見える。

中部左右

- ventro-lateral protocerebrum (v-l pr) の一部である視覚中枢 (optic foci:op fo) が見える。ここにはlobulaからの神経lobula optic nerve (lo op n) が入る。
- v-l prの後部は、65 μ 後ろでlobulaからの神経終末があり、lateral fascicle (l fasc)を介してdorsal protocerebrumにつながる。そのさらに後ろで、lobula, lobula plateからの神経を受ける。

中部中央

- 本体と lobeの間の左右方向の部分が見える。前方20 μ では、もっとはっきりした lobeが の前に位置する。中央から左右50 ~ 150 μ では、 は左右水平に走り、50 μ で後方に曲がって、ellipsoid bodyの直前に達する (plate 6-12)。
- から太い線維が同側のequatorial horizontal tract (eq ht) に、またchiasma of lobe (ch)を介して対側のeq htにつながる。

下部中央

- median bundle (m b) が、deuterocephalonと食道下神経節の機械感覚neuropilからの神経を受ける。

上部中央

- median bundleは最低3つに分かれる。
 - 前方 (6000本) : dorsal protocerebrumへ
 - 中央 : 中部で交差する (ch mb)
 - 後方 : posterior division of median bundle (p div mb) を経て、斜め後に上り、後25 μ でsuperior protocerebrumに広がる。

中部左右

- 図の左側100 μ の白い破線median fascicle (m fasc) (plate 6-5)
- superior, inferior medial protocerebrum (s m pr, i m pr) と、ventral body (v bo), equatorial horizontal tract (eq ht) を結ぶ。

下部左右

- antennal lobeがinter antennal connective (in ant con) でつながる。対側のantennal lobeに投射する同側の感覚神経antennal nerveからなる (plate 7-2)。

Figure 6 - 4

- A, B : lobeの葉状の形。ニューロパイル内にグリア細胞体がある (矢印)。
- B : , lobeからinferior medial protocerebrumに伸びる線維 (矢印)。
- C : pedunculusに特徴的なしま状のニューロパイル。全長にわたって同位相で続く。calyxの異なるクラスのKenyon cellから出たアクソンからなる (plate 7-24)。pedunculusのアクソンの2/3はped divで分岐して と lobeに至る。
- D : lobeの蛇行した構造。矢印の線維はi l prへの外部の線維。
- E : lobe から s m prに伸びる外部の線維。
- F : antennal lobe内の感覚神経終末の2形態 (plate 7-2,7-3)。

Plate 6 - 5 脳前部 (前55 μ) 横断面

中部左右

- ventral body (v bo) の最前面 (中部左右)
 - 上のmedian fascicle (m fasc) につながる。
 - equatorial horizontal tract (eq ht) の外側、antennal lobe (ant lob) の上に位置する。
- median fascicleの太い束とsynaptic neuropilは、pedunculusの分岐部のすぐ後ろに位置する (Figure6-5A)。
- median fascicleの外側 : lateral fascicle (l fasc)
- 前方のventro-lateral protocerebrum (v-l pr) に始まり、内側 (latero-medial:l mfasc) と外側 (superior lateral:s l fasc) に分岐する。さらに、後方斜め内側にも分岐して、lateral dorsal horizontal tract (l dh t) の束になる (plate 6-2)。

上部左右

- superior medial, inferior medial protocerebrum (s l pr, i m pr) が区別できる。内側、外側でlateral, medial intracerebral cascade (l intr casc, m intr casc) を介して上下につながっている。
- 左右のmedial protocerebrumは、m intr cascに連続したfrontal, accessory median commissure (fr m c, acc m c) を介してつながる。

中部左右

- lobulaからの視神経optic nerve (lo op nと、 で囲んだ線維束) が、視覚中枢に入っている。
- giant optic neuronからの軸索 (op fo gn) が、外側-下側に見える。ventro-lateral protocerebrum (v-l pr) から発し、胸部のventral nerve cord/ventral nerve cordに至る (plate 7-32B) (giant neuron) 。

中部中央

- median bundleの1対の太い線維 (g mb) が後方に伸びる。pars intercerebralis (pars in) の神経分泌細胞から発し、retro-cerebral nerveに至る。

下部左右

- antennal lobe : antennal nerveからの感覚神経が見える (矢印)。

Figure 6 - 5

A : , lobeのpedunculusからの分岐部水平断面。 lobeは を半ば巻いている。からの神経がequatorial horizontal tractに入り、同側のventral bodyやposterior slopeに至る。からも一部の神経がhorizontal tractに入る。

median fascicleは、分岐部の後方を通る。

B : ゴルジ・コックス染色。optic tubercleとmedial protocerebrumは染まっているが、median bundleは染まっていない。矢印はmedian bundleの経路。

C : antennal lobeの房状構造。

D : 同 均質な樹状枝構造。

E : 同 不均質な樹状枝構造。antennal lobeは、外側の房状部、内側の線維状部、上部の拡散状部の最低3つに分けられる。

F : 視覚中枢 (optic foci) からのgiant neuronの樹状突起。posterior slopeで樹状枝部を生じ、胸部腹部神経節に至る。

Plate 6 - 6 脳前部 (前45 μ) 横断面

中部中央

- lobeの足が透明な円状に見える。
- frontal-median commissure (fr m c)の太い線維、細い線維が見える。fr m cはmedian fascicle (m fasc) と、ventral body (v bo) から発し、左右を結ぶ。
- !!! plate 6-5では、左右のmedial protocerebrumを結ぶと書いてあったが、、、。
- ventral body内には、太い線維(尾つき矢印)が見える。
- 左右の lobeは連絡していない。同側の lobeと対側の lobeは連絡しているらしい。(plate 7-20)

上部左右

- lateral dorsal horizontal tract (l d h t)がこの位置ではっきり見える。
- superior, inferior lateral protocerebrum (s l pr, i l pr)との間に、渦巻状の線維がある。
- l d h tは、median intracerebral cascade (m intr casc:図の矢印)を介してmedian fascicle (m fasc)にもつながる。m intr cascは、s l prとi l prの境界の便利な指標となる。
- superior medialとsuperior lateral protocerebrum (s m prとs l pr)の境界ははっきりしない。
- 上行するmedian bundle (mb)の上でアーチ状に、左右のs m prが融合する(median fusion:m fus)。median bundleの終末が、主にm fusを形成する。

中部左右

- lateral fascicle (l fasc) は2つに分かれる。
 - 内側latero-medial (l m fasc) : inferior lateral protocerebrum (i l pr) に
 - 外側上部superior lateral (s l fasc) : lateral horn (l ho)の視覚中枢に
- giant nerveの軸索(尾つき矢印)が、ventro-lateral protocerebrum内に見える。
- anterior optic tract (plate 6-3)の後方下部への分岐(posterior-ventral:p v a op t1, p v a op t2)。
p v a op t3は、ventral bodyに向かう。

Figure 6 - 6

- A : lateral hornのしま状構造と、s l prの、より均質な線維状構造
- B : s l pr内の介在ニューロンの、拡散した樹状枝部
- C : 150 μ の厚い切片 : s m prとlateral hornを結ぶ介在ニューロンが lobeの前を巻くところを、後ろから見る。
- D : 視覚中枢にp v a op t2の入ったところのmatrix。
- E : 選択的ボディアン染色で、lobulaの一群の3次neuronの周期的配列を示す。

Plate 6 - 7

A : laminaの赤道面の水平断面

・ laminaはretina (ret) のすぐ下側に位置する。境界には、fenestration layer (開口層?) とcell body layer細胞層 (cbl) がある。receptorの軸索はretinaから出てcblの細胞の間を通り、columnar external plexiform layer (epf) に至る。コラム (optic cartridge) は均質だが、配置は前後で差がある。

- ・ laminaは水平方向の1st optic chiasma (1 och) を経て medullaに至る。
- ・ 外形は、3章のFigure3-1,3-2、4章のplate 4-2を参照。

B : laminaのcartridge内の、L2, L3 の1次介在ニューロンのゴルジ染色。

C : receptorの軸索とcartridgeの十字状交差。

- ・ 1次介在ニューロンの単極細胞の細胞体 (cb) と、epithelial glia cell (epi) 。
- ・ lamina内層で、軸索はとなりと水平方向に交差する (矢印)。

D : cartridge内の、1次介在ニューロン (L2) と、遠心性神経の終末 (C2)。

E : plexiform層 (epf) の外側1/3にある、lamina tangential cell (lam tan I) 終末。

F : 外側から見たoptic cartridgeの配列。

Figure 6 - 7

medulla neuropilのコラム状・層状構造

内層部の神経束は、交互にlobulaとlobula plateに入る (lo1-3とlp1-3)。 (plate7-13 ~ 15)

Plate 6 - 8 中部の水平断面 (上20 μ) 下が前

- ・ medulla (me) と、前方のlobula (lo) ,後方のlobula plate (lop) を示す。
- ・ medullaとlobulaは、2nd optic chiasma (2 och) でつながる。
- ・ lobula plate (lop) から後方に出る線維は、posterior protocerebrumの視覚中枢optic foci (p pr:op fo) に至る。この位置ではposterior optic tubercle (p op tu) を構成する。
- ・ lobulaからの線維は、前方のlobula optic nerves (lo op n) を介してventro-lateral protocerebrum (v-l pr) に至る。
- ・ medullaから発する、あるいはmedullaに至るtangential cellの軸索は、medullaの前端部のcuccati bundle (cucc) から出入りする。ここからposterior optic tract (p op t) が出る。この神経束は、lobulaとlateral protocerebrumの間の下側の隙間を通して、内側斜め後へ向かう (plate 6-19,6-25) 。

Figure 6 - 8

A : lobula plateとlobula、さらにposterior protocerebrumを結ぶ周期的連絡。

(plate 7-16,7-17)

B : medullaのコラム状・層状構造。

int:内部の細胞intrinsic cell

am:接線方向に広がる、軸索のないアマクリン細胞

la tan:lamina tangential終末の樹状突起 (plate 6-8,6-7E)

tan neu:posterior optic tractにのびる神経の、接線方向の樹状突起

C : lobulaからventro lateral protocerebrum (v l pr) にのびる3次介在ニューロン (a)。v l prで軸索のない線維 (anax) の広がった構造と、対側のv l prにのびる太い神経 (b) につながる。

D : lobulaの小部分に樹状分岐する神経。同じレベルで同じ形に分岐している。

Plate 6 - 9 脳前部 (前35 μ) 横断面

上部左右

- ・ lateral, medial protocerebrumの上部が一体化し、superior protocerebrum (s pr) とよばれる。dorsal horizontal tract (d h t), lateral d h t (l d h t), lateral horn (l ho), inferior medial protocerebrum (i m pr) との境界を破線で示す。
- ・ 左右のsprは、ここより前方では融合している。ここより後方-65 μ までは、dorsal furrow (d fu) によって、さらに後方ではpars intercerebralis (pars in) によって隔てられている。

中部左右

- ・ equatorial horizontal tractの根root (r eq h t) が、ventral bodyの内側から出る。
- ・ lateral fascicle, medial fascicle (l fasc, m fasc) の間にpedunculusの上面が位置する。pedunculusや lobeは周囲に埋まっていて、渦巻状の線維が囲んでいる。

pedunculusから inferior lateral, medial protocerebrum (i l pr, i m pr) にのびる3次介在ニューロンの線維が、この構造を強調する(plate 7-20)。

中部中央

- ・ anterior cross (a cr) が左右の protocerebrum を結ぶ。median intracerebral cascade (m intr casc) とつながっている。arched commissure of the ventral body (ar cv bo) を介してventral bodyにつながる。
- ・ lobeの後ろ側上方で、superior protocerebrumから ellipsoid bodyに至る4つの線維が、中央に集中する。
oblique ellipsoid tract (o dt) 2本 lateral ellipsoid tract (l et) 2本
- ・ antennal lobeの後面で、左右がinferior inter antennal connective (i in ant con) でつながる (Figure 6-9D, plate 7-3)。

下部中央

- ・ median bundleの下端 (r mb) が、tritocerebrumにつながり、食道の開口部foramen (oes for) に位置する。protocerebrumに至るmedian bundleの起源は、3つある。

食道下神経節sub-oesophageal ganglion (s o g) 前端部はa pro sog flange (fla) を介してtritocerebrumにつながる。

その後ろの機械感覚neuropil

ventral nerve cordventral nerve cordを經由して胸部神経節

- ・ labro-frontal nerve (la-ph n), maxillary-labellar nerveが、食道下神経節とtritocerebrumに入る。

Figure 6 - 9

A : ventral bodyからmedian fascicleを介してinferior lateral protocerebrumに至る神経と、lobeからinferior medial protocerebrumに至る3次介在ニューロン。

B : ventral bodyからmedian fascicleを介してi m prに至る神経。

C : median fascicle, medial intracerebral cascade, arch of the ventral body。

D : 左右のantennal lobeがinternuncialにinferior inter antennal connectiveでつながる。

E : antennal lobe内の、6つの房状のreceptor終末。

F : antennal lobe固有の細胞 (Figure 6-5D,E)

Plate 6 - 10 脳前部 (前24 μ) 横断面

上部中央

- ・左右の脳半球はdorsal furrow (d fu) によって隔てられる。そのため上部のdorsal rind (d rind) と中部central bodyまわりのcentral rind (cen rind) が連続する。

中部中央

- ・central bodyの最前部のellipsoid body (e b) が見えだす。
e bのneuropilは、ハエでは輪形、膜翅類、鞘翅類、直翅類では3ヶ月型 (上側がない)。
e bの下端は、少し前方に傾き、lobeの後面に接する。
- ・lateral ellipsoid tract (l et) の線維は、一部はe bに入り、一部はventral groove (v g) を通り抜けて、superior archやfan shaped bodyに入る (plate6-11 ~ 14)。
また一部は左右に分かれて、lateral protocerebrumに至る。
- ・ellipsoid bodyとventral bodyは、arched commissures of the ventral body (ar cv bo) でつながる。
- ・oblique ellipsoid tractは、ventral bodyとmedial protocerebrumをつなぐ (6-6)。さらにmedian intracerebral cascade (m intr casc) を介してsuperior protocerebrumにもつなぐ。
- ・上部のprotocerebrumからの太い神経束が、central bodyのsuperior arch (anterior cross-superior arch:a cr-s ar) に入る (6-11 ~ 14)。

中部左右

- ・ventro-lateral protocerebrum (v-l pr) (下) とinferior lateral protocerebrum (i l pr) (上) は融合して見える。
- ・ventral body (v bo) は周囲とははっきり区別できる。
 - ・上方に、posterior tract of the ventral body (p t v bo) がのびる。
 - ・ellipsoid bodyの下をくぐって、対側のlateral hornの方に、vertical division of the sub-ellipsoid commissure (v div su eco) がのびる。
- ・median fascicleは分岐して、ななめ後方左右へのびるpostero-lateral fascicle (p l fasc) をのばす。

下部中央

- ・antenna-glomerular tract (r ant gl) とmedian bundle (r mb) の前方の根元が見える (6-9)。
- ・食道下神経節 (sog) は下側の正中で融合している。

Figure 6 - 10

- A : 左手のsuperior protocerebrumに入る一連のmedian bundle線維 (かぶと虫)。
終末はprotocerebrumの天井から広がり、2次介在ニューロンの軸索 (d) につながる。これらの組織は、pedunculus中のKenyon cell 軸索 (7-20) に似た準平行な配列 (par) をとる。ハエでは、もっと拡散した構造をとる。
- B : ellipsoid body内の層状構造 (1,2) と、横方向の帯状模様 (z) (上からの図)。
- C : lateral hornとsuperior lateral protocerebrumの間の空間 (破線)。
lateral hornにはlobulaからの、s l prにはmedian bundleからの終末がある。
lateral hornの終末は、ventro-lateral protocerebrumでの視葉からの終末と著しく異なる (7-18)。
- D : 後ろから見たantennal lobe。

Plate 6 - 11 central bodyの模型

- central bodyの構成要素
 - ellipsoid body (eb) 前, superior arch (s ar) 中上, fan shaped body (f b) 後上,
 - lateral protuberances (l pt) 中下, noduli (nodulus) (no) 後下
- central complexの構成要素
 - central body, ventral body, isthmi (isthmus),
 - protocerebral bridge, inferior bridge, buttress (控え壁)

A : ellipsoid body と superior arch (s ar) に侵入する神経。central body の前後軸は、図では30° 水平面から傾いている。矢印 : lateral ellipsoid tract。

B : fan shaped body (fb) と noduli (no)

C : 前からみた、ドーナツ状によりあわされた ellipsoid body。

矢印 : inferior ellipsoid tract。

1, 2 : ellipsoid body の層状構造

cb f : 上部の dorsal rind に至る central body fiber

D : 右 が前 横面

noduli は fan shaped body の下に位置し、多くのキアズマでつながる。

E : 上 が上 前から

F : 上 が上 後から

lateral protuberance は superior arch から左右に出っ張っているが、同側の proto cerebral bridge と直結しているので、別の組織とみなされる (6-13)。

fan shaped body の後端の縁は、波型になっている。ここは buttress や inferior bridge からの連絡を受ける。

G : 上 が後 上から H : 上 が後 下から

矢印 : ventral groove を通って、superior arch と fan shaped body に出入りする protocerebral fiber。

superior arch と ellipsoid body の間の連絡の一部も、ventral groove の穴を通る。

Plate 6 - 12, 13 central bodyの連続切片

構造

ellipsoid body (楕円体)

y=0.45-35 lobeの後端は、ellipsoid body前面の下端と接する。

y=0.25 ellipsoid bodyの第1層は斑点状のneuropilからなる。上向き三日月の互いの縁は、上側で融合する。

y=0.2,0.15 ellipsoid bodyのmatrixは、放射状の線維からなる。三日月上部は融合して、輪型になる。。

y=0.05,0.0 ellipsoid bodyの上端がfan shaped bodyとくっつく。

lateral protuberance (lpt) (側方突出部)

y=0.00 superior archとfan shaped body外縁にくっついている(破線)。

そこから前方に、y=0.35まで、ellipsoid bodyの上部外側の縁をのびる。

lpt内の太い線維,lptとsuperior arch(sar)で共有される線維に注意。

superior arch (表層アーチ)

y=0.2 左右、前後の長軸方向の線維からなる。

y=0.05 ほぼ直線的な線維(放射方向?)からなる。

y=0~-0.25 matrixは斑点状で、fan shaped bodyの上方向への線維を共有する。

fan shaped body (fb) (扇状体)

線維が扇状に配置。放射方向に約14のbundleが後面から入り、y=-0.5 0.0へ前方にのびる。superior archの下に密度の濃い層状構造をつくる(stratum a)。

扇状の線維束は、前方下にのびる線維を出すので、水平方向にも扇状に見える。

(fig6-12B, plate6-13 y=-0.2)

y=-0.1~-0.45 複雑なキアズマを経て、下のnoduliと連絡している(Figure6-20A-C)。

y=-0.2 7対の扇状線維束(stave)が、1対の7本の線維になって、同側、対側のnoduliに連絡。

イエバエでは、noduliはfan shaped body, ellipsoid body, lateral protuberance以外の部分とは連絡していない。鞘翅目(かぶと虫)では、lateral protocerebrumと連絡している。

fan shaped bodyとの連絡

7対の扇状線維束(stave)は、各種のneuronからなる。

直翅目 *Schistocerca gregaria* の場合

protocerebral bridgeの左右からでる2組の8本の束が、fb内で十字交差。

おのおのの束は4本の線維を含む。

Gomphocerripus rufus の場合(Figure6-13A)

同様の構造だが、1束あたり4本よりも多い。束の間に太い神経がある。

イエバエ、クロバエ、ショウジョウバエの場合

直翅目の8対目の神経束は、lateral protuberanceに相当。

protocerebral bridge complexの各束が1対の扇状線維束(stave)をつくる。

各束には少なくとも4本の線維がある。

protocerebral bridge complexには3つの部分がある(plate 6-22)

protocerebral bridge本体：一部はlateral protuberanceと直結

inferior bridge

buttress (medial horizontal tractからの線維を一部含む)

y=-0.1 protocerebral bridge-lateral protuberance tract (pb-lpt)の始点

y=-0.8 pb-lptは、ここまで追える。

y=-0.9 (plate 6-23,7-26B) ここで、pbを水平に跨ぐ桁(girder)状の構造につながる。

y=-0.8 -0.2 protocerebral bridgeから扇状線維束に至る一連の線維。3つに分類。

太い矢印 $y=-0.8$ のinferior bridge (inf B) より。

尾つき矢印 $y=-0.7$ のbuttressのapexより。

つき矢印 $y=-0.8$ のprotocerebral bridge本体 (pb) より。

protocerebral bridgeの軸索は、pb-l p t から来た桁状の樹状枝部と直交する。
(plate 6-22,7-24,7-28,7-25b)

protocerebral bridge以外のcentral bodyと脳の間連絡

ellipsoid body ($y=0.45 \sim 0.0$) (楕円体)

lateral ellipsoid tract (l et)	protocerebrumと連絡
superior division (l et (s))	lateral protuberanceと連絡
interior division (l et (i))	isthmusと連絡
inferior lateral ellipsoid tract (i l et)	protocerebrumと連絡
oblique ellipsoid tract (o et)	protocerebrumと連絡

isthmus (峡部)

互いにinter isthmus connectiveで連絡。

fan shaped bodyにも連絡 (fb-isth t)。この線維束は、fan shaped body, ellipsoid bodyからventral bodyに向かう線維も含む。

ventral body (腹部体)

互いにconnectiveで連絡 (i v bo con)。

nodulus (noduli) (小さなコブ)

小さなellipsoid nodular tract (e no t) が、ellipsoid bodyにつながる。

superior arch (上部アーチ)

frontal tract (f t s ar) protocerebrumに連絡。

vertical tract (v t s ar) inferior medial protocerebrumの表層のneuropilに連絡。
($y=0.2$)

outer tract (o t s ar) superior lateral protocerebrumに連絡。

medial tract (m t s ar) inferior protocerebrumに連絡

両方のprotocerebrumをつなぎ、途中でcentral bodyに入る線維superior arch commissure (s ar c)を含む。

posterior tract (p t s ar) inferior medial protocerebrumに連絡 ($y=0.0 \sim -0.1$)。

posterior-lateral tract (p l t s ar) posterior tractの分岐

ventro-lateral protocerebrumの視覚中枢に連絡 ($y=-0.25$)

脳とfan shaped bodyを連絡する線維の大多数は、superior archを通る (6-14H)。

superior archと比較してのfan shaped bodyの構造上の特徴

複雑な層状の配置

狭い範囲の神経が、protocerebral bridgeからの扇状線維束 (stave) に沿って、あるいはその中間の、body下部の部分に固まっている (plate 7-22 ~ 24)。

Figure 6 - 12

A : 上85 μ の水平断面

superior archは、この方向からみても横断面同様斑点状 ($y=-0.1$)。

superior archのmatrixとellipsoid bodyが連絡している。

B : 上50 μ の水平断面

fan shaped bodyの後面に、protocerebral bridge complexから線維が入る。

fan shaped bodyの内面から、ellipsoid bodyやventral bodyに線維がでる。

Figure 6 - 13

A : Gomphocerripus rufusのfan shaped body。8対の扇状線維束 (stave) がある。

矢印 : giant fiber

B : protocerebral bridgeとcentral bodyの連絡のまとめ

i.protocerebral bridgeへの入力は、主にoptic tubercleと、キノコ体,posterior slope, inferior bridgeの4次neuropilから来る (7-26B)。

posterior slope,inferior bridgeは、fan shaped bodyにも線維を出す。

ii.protocerebral bridgeを8対に分ける。

両端のsegment 8は、同側のlateral protuberanceのみに投射する。

segment 1~7は、同側、対側に投射する。

fan shaped bodyのsegment 1は、protocerebral bridgeの同側のsegment 1と対側のsegment 7から投射を受ける。

noduliはfan shaped bodyから同側、対側に投射を受ける。

p br 同側のf b 同側のnoの中心部

p br 対側のf b 対側のnoの周辺部

iii.fan shaped bodyからellipsoid bodyの投射は同側性。

Plate 6 - 14 central bodyのいくつかの神経

A : ellipsoid body内の、inferior lateral protocerebrumから来た輪型の樹状枝部

B : superior archとfan shaped bodyの層状構造の一部は、内部の、あるいはnoduliにつながる神経のsmall field elementによって形成される。

図では左のnodulusに、同側 (ip)、対側 (ct) の2つの神経が入っている。

同側の神経は、fbで3層 (a,b,c)につながる。内部の神経 (int) が、a,b,cにのびる。

C : ventral grooveから入ってきた単一の神経の、a層での線維分岐。

c層とnodulusの間の同側の連絡。

D : no, s ar, fbの同側性の線維。

左 : ac層に入る。上に上がってs ar表層に至る。

右 : 手前から後に、扇状線維束 (stave) と平行に軸索をのばす。s ar, fbに至る。樹状枝部は、ほぼコラム状 (plate 7-25,26a)。

E : superior archのposterior lateral tract (p l t s ar)からの線維 (f b内)。y=-0.25

F : superior arch内の、inferior medial protocerebrumからの線維の膨れた終末。

G : nodulusと、同側、対側のfbを結ぶ2本の神経。

H : superior archのouter tractからの広がった終末が、fbのa層の手前から後へのびる。

Figure

central bodyは、脳内のほとんどの部位とつながっている。

4次の末梢神経、deutocerebrum, tritocerebrumにもつながる。

medullaにもつながるが、キノコ体にはつながらない。

Plate 6 - 15 脳中部 (前15 μ) 横断面

上部左右

- dorsal protocerebrumが、pars intercerebralis (pars in) で隔てられている。
- protocerebrumの縁には神経分泌細胞の大きな細胞体が位置する。
脳の後方の下100 μ で脳から出て (NCC I, NCC II)、retrocerebral complex (側心体、アラタ体) につながる。
- ほかの細胞体は、neuronを出して、median bundleを介してcentral complexやtritocerebrumとつながる。
- dorsal protocerebrumの中間部は、dorsal horizontal tract (d h t) と、medial fascicleの後半部 (p m fasc) で占められる。後20 μ で、線維はprotocerebral matrix内に拡散する。
- 太い線維 (図の左上矢印) が、d h tとp m fascの間を通過して、inferior lateral protocerebrum (i l pr) とinferior medial protocerebrum (i m pr) を結ぶ。

中部左右

- ventral body が、2つの部分に分かれる。(oral:orとocular:oc) inter ventral body connective (in v bo con) が、左右をつなぐ。
- 対側のlateral hornにつながるsub-ellipsoid connective (su ect) が、in v bo conと平行する。(plate6-10)
- 図の左側：ventral bodyからのびる線維の根元
 - a: median fascicleを介してdorsal protocerebrumへ
 - b: arched commissureを介して対側のventral bodyへ (plate 6-9)
 - c: ellipsoid bodyへ
- ventral bodyのposterior tract (p t v bo) が、後40~60 μ で、inferior bridge両側のposterior protocerebrumに入る。

下部中央

- antenno-glomerular tractの根元 (r ant gl と、尾つき矢印) が、この位置で集まる。
ant glは、antennal lobeと、labro-frontal nerve, maxillary labellar nerveをのばす感覚neuropilから来る。
- 食道下のminor circum-oesophageal connective (mi circ oes con) を構成する軸索はant glに入ってゆく。
- 食道横に、median bundleの根元 (r mb) がある。
- 食道下神経節は、層状になっている (A,B,C)。異なる感覚入力に対応しているらしい。
(sub-oesophageal nerve, tritocerebral nerve, 胸部神経節)

Figure 6 - 15

- A : dorsal protocerebrumのneuropilの層状配置。層は、cerebrumの異なる部分の間の細い線維からなる。ここではneuropil (n) が、lateral hornからの線維 (*) と、dorsal horizontal tract (d h t) の間にある。
- B : antennal nerve から ventro-lateral protocerebrum に入る神経。
- C : 視覚中枢 (optic foci) から胸部神経節に降りる2本の神経 (矢印)。
- D : 2つの視覚中枢をつなぐ内部神経
- E : ellipsoid body と isthmus の間の神経。inferior medial protocerebrum にも連絡。
- F : ventral body のoral, ocularの2つの部分。

Plate 6 - 16 脳中部 (前5 μ) 横断面

上部中央

- superior arch commissure (s ar c) の線維が、
ventro-lateral protocerebrum (v l pr) 最上部
lateral horn (l ho)
medial protocerebrum, lateral protocerebrum
とつながる。(中部左右矢印)

これらの線維は、脳と、対側のcentral bodyを結ぶ。

中部左右

- ventral bodyから上方のinferior medial protocerebrum (i l pr) に、多くのグループの線維を出す (fascicle of the ventral body: fasc v bo)。後20 μ で、線維はdorsal protocerebrumとaccessory bodyの中に拡散する (plate 6-18)。
- 左右のventral bodyは、inter ventral body connective (in v bo con) でつながる。
この線維には、inferior lateral, inferior medial protocerebrum (i l pr, i m pr) からの線維も含まれる。
- 3次介在ニューロンの太い束が、lobulaから視覚中枢optic focus (op fo) に至る。op foには、minor giant neuronsの樹状突起がある (矢印)。後方下側にのびて、ventral nerve cord ventral nerve cordに至る。
- medullaから斜め後方にのびてきたposterior optic tract (p op t:6-8) の断面が、lobulaのすぐ内側に見える。
- optic antennal focus (op-ant fo) には、lobulaとantennal nerveからの終末がある。

下部中央

- 食道下神経節 (sog (stri)) は、水平方向に層状になっている。垂直方向の線維が、層を横切る。一部はY字型の分岐 (矢印) を行ない、median bundleのantenna-glomerular tract (ant gl) に至る。
- 食道下神経節上面のheterolateral root of antenno-glomerular tract (het r ant gl) の小さな線維束は、tritocerebrum (fla) 間の線維と、antenna-glomerular tractと対側の食道下神経節との間の線維を含む。

Figure 6 - 16

A : 甲虫類コガネ虫Hoplia farinosaのlateral protocerebrumの水平断面 (上が前)。

median bundleが、図の右上の正中面から入ってきて、protocerebrum全面で終末する (図の左)。

線維はここから後にのびて (細い矢印)、後面 (図の右下) の斜めにposterior slope (中抜き矢印) に降りる部分の神経の樹上突起に連絡する。

B : イエバエのpedunculusの断面 (ゴルジ)。calyxのKenyon cellからの軸索が、多くのとげ (spine) と側枝 (collateral) を形成する (矢印)。

外部からの3次介在ニューロン (3rd) が、Kenyon cellの軸索と平行に並ぶ。

C : ellipsoid body (eb) ,superior arch (s ar) ,lateral protuberance (l pt) の両方に進入する神経。

Plate 6 - 17 脳中部 (前0 μ) 横断面

上部左右

- medial protocerebrum (m pr) は、dorsal horizontal tract (d ht) と posterior division of the median fascicle (p m fasc) に、ほとんど追いつき出された格好。
- superior, inferior lateral protocerebrum (s l pr, i l pr) の境界は不明瞭。脳周囲 (perikarya) の細胞体や、anaxonal elements (p.162) の外側からの線維の束が、穴状に見えている (*)。

中部左右

- ventral body には、fascicle of ventral body (fasc v bo) と、その後方への tract (p tv bo) (6-18) への太い線維がある。
- ventro-lateral protocerebrum (v-l pr) と dorsal protocerebrum (d pr) からの線維 (矢印) が、赤道面で出会い、左右の脳を結ぶ great commissure (g c) (6-21,23) になる。
- medulla のもっとも後方の面が見えている (図の右上端)。
medulla と lobula plate 間の細胞体は、2nd optic chiasma (2 o p) の後方に並ぶ。
- lobula plate (lo p) には、posterior slope にのびる giant fiber の樹状突起に注目。
(vertical giant fibers op lo p: v g f lo p) (horizontal, ..., h g f lo p)
これらの線維は、後40 μ で視葉から出る。
- lobula (lo) は、対側の lobula plate の giant fiber を共有する。(v g f lo) lateral furrow の axon of vertical giant fiber lobula (ax v g f lo) が、両側の lobula plate の tangential cell を結んでいる。
- lop on : lobula plate から posterior slope への、最前端の small field elements の origin lo-lop on : lobula と lobula plate から posterior slope の視覚中枢への線維束

中部中央

- antenno-glomerular tract の根元は (r ant gl)、この位置で最もはっきり見える。
線維はここから上にのびて、inter ventral body connective (in v bo con) の後に至り、互いに集まって各約7500本の軸索からなる2本の線維束になる。さらに上側方にのび、後10 ~ 50 μ で fan shaped body (f b) をかすめ、キノコ体の calyx につながる (6-11B)。

Figure 6 - 17

- A : superior lateral protocerebrum に十字に入る posterior median fascicle からの線維
 B : dorsal horizontal tract (d ht) : dorsal protocerebrum の線維 (矢印) が入るので胴回りが増加する。
 C : central body の下の great commissure に入る、superior, ventro-lateral protocerebrum (s pr と v-l pr) からの太い線維
 D : lateral horn に樹状突起を広げる神経。軸索 (*) は superior-lateral protocerebrum に向かう。
 E : i m pr と s m pr の軸索の著しい減少 (plate 6-15 と比較)
 F : 甲中類コガネ虫 *Hoplia farinosa* の脳。3次介在ニューロンが lobe を出て、後方 (図の上方) dorsal protocerebrum (d pr) に向かう。太い下降神経 (矢印) が3次嗅覚神経の終末の間に樹状分岐し、ventral nerve cord/ventral nerve cord に軸索を延ばしている。

Plate 6 - 18 脳中部 (後20 μ) 横断面

中部中央

- ・ central body は偏平化した 1 対の dorsal horizontal tract (d h t) の下に位置し、antenna-glomerular tract (ant gl) にはさまれている。
- ・ 左右の medial protocerebrum (m pr) は、1 対の superficial commissure (s pr c1 & 2) でつながっている。

中部左右

- ・ ventral body (v bo) が見える最後方の位置。後面は supra-oesophageal bridge (su oes b) の直上に位置する posterior commissure of ventral body (p c v bo) で、対側と結ばれる。この tract は対側の tritocerebrum (fla) からの線維を含む。
- ・ 左側 (+x 側) の ventral body の tract は、 $z=0, x=1$ と、 $z=0.5, x=-1$ の 2 ケ所に見える。この tract は fascicle of the ventral body (fasc v bo) の後上方を回り込んでいる。
- ・ ventro-lateral protocerebrum (v-l pr) の形は、ここから後方で、posterior slope まで、著しく変化する。
前方の前 60 μ 付近では、視覚中枢 (optic foci) 最両端は、正中より左右 350 μ (plate 6-4)。
前 60 μ から前 0 μ まで v-l pr 外縁は正中側に近づくが、視覚中枢との境界は明瞭。
この位置では v-l pr のほとんどは、横断面に平行 or 垂直な線維で占められる。
これらの線維束の連絡は、
a. 一部は lobula, lobula plate から v-l pr の視覚中枢へ (plate 6-19, 23, 7-17)。
b. 1 束は、前部視覚中枢から posterior fascicle of optic foci (p fasc op fo) を経て、後部視覚中枢へ。
c. 大部分は横断面に平行に、great commissure に集まる。
これらの線維は、左右の視覚系の 4 次 neuropil (視覚中枢 optic focus) 間や、4 次 (視覚中枢) と 3 次 (lobula) の間を結ぶ。
- ・ accessory body (acc bo) は、lobula からの視神経と、fascicle of ventral body の神経を受ける。

下部中央

- ・ maxillary-labellar nerve (max-labl n) の前方 (口側) の線維と、後方から前方への 2 本の投射 (内) が見える。投射は前 0 μ で周囲の neuropil に拡散する。

下部左右

- ・ 食道下神経節と、ventro-lateral protocerebrum が、sub-oesophageal ventro-lateral fascicle (su oes v-l fasc) を介してつながる。

Figure 6 - 18

- A : superior lateral protocerebrum のしま状の neuropil
 B : posterior median fascicle から protocerebrum への線維
 C : v-l pr 内の視覚中枢と、posterior fascicle of optic foci への線維
 D : 対側の posterior slope にある視覚中枢に向かう 2 本の giant neuron (g (contra))
 E : posterior tract of the superior arch (p t s ar) から central body に入る 2 本の神経。
 a: fan shaped body 内で終末。
 b: 途中の fan shaped body と superior arch で樹状分岐し、対側の p t s ar に入る。
 F : maxillary-labellar nerve の、口器筋肉にのびる 2 つの運動神経 (1 つは狭い樹状突起、1 つは広い樹状突起)
 G : protocerebral bridge (pb) から pb l pt を経て lateral protuberance (l pt) に至る神経
 H : 食道下神経節の感覚 neuropil 中に "吊られている"、median bundle への一群の軸索 (plate 6-18 の下部中央矢印 H)。

Plate 6 - 19 脳中部 (上10 μ) 水平面 (右が前)

後方(左)

- ・ medulla前端から posterior slope (p sl) (inferior bridge:inf bに連続) に至る posterior optic tract (p op t) を示す。

後方(中央)

- ・ posterior protocerebrumのneuropil (lobula plate終末の視覚中枢optic foci:p pr:lo p op fo) からの線維が、内側斜め前の commissure of posterior optic foci (c p op fo) と、その前方のgreat commissure (g c) に入る。
- ・ g cの前半分?は、lobula から由来する前部視覚中枢からの線維 (g c(a op fo))
- ・ g cの前は、giant lobula neuronの軸索 (as g lo) (plate 7-19,23)。

後方(右)

- ・ lobula plateのhorizontal,vertical giant neuron からの太い軸索 (g f lop) が見える。

前方(右)

- ・ ventral body (v bo) から後斜め側方に、fascicle of ventral body (fasc v bo) がのびる。
- ・ accessory body (acc bo) とposterior protocerebrumの視覚中枢の連絡は少ない。
- ・ central body下部のnoduli (no) や、antennal lobe (ant lo) の上縁が見える。

Figure 6 - 19

- ・ 異翅類マツモムシ *Notonecta glauca* のhorizontal giant visual interneuronの図。
lobulaの内層から posterior slope へ至る。
- ・ contra mim : 一見対側からに見えるが、実際は同側のgiant neuronの最初のnodeの回りで終末する線維。同側のposterior slope (p sl) と、対側の後部視覚中枢の2ヶ所で突起を出す (plate 7-19)。

Figureの挿入図：各種の昆虫の、medulla・lobula複合体の水平断面の比較 (左が前)

i. カゲロウ類

lobula plateは、lobulaの上側表面を前後にアーチするneuropilの細い橋。

ii. 膜翅類 (ハチ)、直翅類 (バッタ)、半翅類 (異翅類：カメムシ、同翅類：セミ)

lobulaとlobula plateは未分割。2層に分かれ、内層はlobula plateに相当。

iii. トンボ類

lobulaとlobula plateは未分割。2層に分かれ、内層はlobula plateに相当。

iv. 甲虫類、鱗翅類 (ガ、チョウ)、双翅類 (ハエ、カ)

前側のlobulaと後側のlobula plateからなる。

lobula外表面のstrip-field?とlobula plate内のgiant visual neuronの位置関係は同じ。
medullaからのhomotopicな投射と、前端のcuccati bundleの位置不変にも注意。

Plate 6 - 20 脳中部 (後30 μ) 横断面

上部中央

- ・脳の左右の上部を結ぶ最もはっきりした連絡 (commissure of lateral horn: c l ho) が見える。

上部左右

- ・c l hoの両側すぐ上に、lateral hornとmedial protocerebrum (m pr) を結ぶ短い線維 lateral horn-medial protocerebrum tract (l ho m pr t) がある。
- ・c l ho, l ho m pr tの2つは、キノコ体とは連絡をしない。
- ・lateral hornの線維は、superior protocerebrum (s pr) とlobula (plate 6-18のt l ho-lo) から来る。下側では、前0 μ でposterior lateral fascicle (p l fasc) から入力を受ける (plate 6-17)。p l fascは後20 ~ 30 μ で、ventro-lateral protocerebrum (v-l pr) の視覚中枢から発する。
- ・antenna-glomerular tract (ant gl) が、calyx (ca) の、pedunculusとの接合部の前側上部、commissure of lateral hornのちょっと表層側の位置に入る。
- ・calyx とsuperior protocerebrum (s pr) をつなぐ protocerebral glomerular tract (pr gl) と、calyx と対側のantennal glomeruliをつなぐ inter glomerular tract (in gl) の根元が見える。
- ・ant gl, pr gl, in glの3つのみが、calyx とbar one enigmatic cellの入力、連絡の線維。(plate 7-5)
- ・calyx は3つの同心円状部分に分けられる。
内側 axial zone (ax z) pedunculusの奥深くまでのびる。ハチのbasal lingに相当。
collar (col)
外側 lip (lip)
- ・calyx とpedunculusの接合は、後60 ~ 80 μ の位置。
- ・rs pr c2 : protocerebrumのsuperficial commissureの2つめの根元

中部中央

- ・食道下神経節 (sog) は、circum-oesophageal fascicle (circ oes fasc) を介してdorsal protocerebrum (d pr) と、tritocerebrumのsupra oesophageal bridge (su oes b) に合流する。

中部左右

- ・accessory body後面 (6-18) から出たequatorial horizontal fascicle (eq h fasc) は、後方のposterior slopeに至る。
- ・commissure of optic foci (c op fo) は、中央でgiant commissure (g c) につながる。

Figure 6 - 20

A ~ C : fan shaped body とnoduli の間の投射

A : 扇状線維束 (stave) 5 と6 の、同側、対側への投射 (plate 6-12,13の解説参照)。

B : 扇状線維束6 から対側へ、7 から同側への投射。

C : 扇状線維束1 ~ 3 から対側へ、2 ~ 4 から同側への投射。

D : コガネ虫 *Hoplia farinosa* の、fan shaped body とinferior medial protocerebrum (i m pr), ventral body (v bo) をつなぐ神経。

E : イエバエのcentral bodyの縦断面 (横8 μ)。superior archとfan shaped bodyの境界のしま (a) に注意。ellipsoid bodyの2層の境界に、線を引いてある。

矢印は側方 ~ 側方の投射を横切る線維の向きを示す。

Plate 6 - 21 脳中部 (後40 μ) 横断面

中部中央

・ fan shaped body の後下方に、脳左右をつなぐ great commissure (g c) の最前部 (キアズマ状) がある (1st chiasma of great commissure: 1st ch g c)。inferior medial, lateral protocerebrum (i m pr, i l pr) から、postero-vertical fascicle (p v fasc) への線維を含む。p v fasc の根元は r p v fasc。

・ そのすぐ上に、lobula からの 1 対の vertical giant fiber (v g f lo) がある。

下部左右

・ 機械受容の antennal nerve (ant n) 線維は、antennal mechano-sensory region (ant m-sens r) の neuropil (1 次嗅覚 antennal lobe 後方の点線内) に十字交差する。

左右の ant m-sens r は、食道下の inter ant m-sens fascicle (int ant m-sens fasc) のゆるい線維で結ばれる。

・ maxillary-labellar neuron (max labl n) の 2、3 番目の strand が、食道下神経節 (sog) 基部に入る。食道の穴のまわりの線維の断面は、ventral nerve cord の上行神経に由来し、median bundle や、labro-frontal nerve (lab-ph n) の受容神経の間にある tritocerebrum (flange) に至る。

中部左右

・ lobula plate からの線維は、3 グループに分けられる。

下 horizontal, vertical giant lobula plate neuron (h g f lo p, v g f lo p) の太い線維

lobula plate 後面からの一群の細い線維

lobula plate-protocerebral bridge fiber (lop-pb) : 対側の posterior slope に向かう中くらいの太さの線維

上 horizontal strip-field fiber : posterior collar (p co) を介して、対側の lobula plate に至る。

上部中央

・ dorsal horizontal tract (d h t) が、protocerebral bridge の buttress (bu) に入る。

・ fan shaped body に、inferior bridge (6-23) からの線維 (inf b-fb) と protocerebral bridge からの線維 (pb fb) が入る。

・ lateral protuberance (l pt) と protocerebral bridge の間の線維 (pb-lpt t) が、antenna-glomerular tract (ant gl) の内側に位置する。

・ その下に、anterior protocerebrum からの線維 (pr-pb t)、ventral body の posterior tract (p t v bo) の混じった線維束がある。

pr-pb t の一部は、lateral dorsal horizontal tract (l d h t) からのわずかな線維を含み、optic tubercle (op tu) と protocerebral bridge (pb) の連絡を示す。

Figure 6 - 21

A : lobula からの 1 対の太い線維 (lon) が fan shaped body (fb) 後面の下で正中を横切る。

B : そのような神経の、lobula 内での樹状突起 (plate 7-19, 23)。

C : pedunculus の断面。calyx の異なる Kenyon cell に由来する準同心円状の領域。

D : ハチ *Apis* の antenna-glomerular tract からの平行な線維と、calyx 内での小範囲に広がる終末。。

E、F : maxillary-labellar neuron からの感覚神経の終末

G : スズメバチ *Vespa germanica* の calyx 内の拡散した終末 (plate 7-5)。

Plate 6 - 22 脳後部 (後60 μ) 横断面

上部中央

- ・ dorsal protocerebrumは左右2つに分かれ、great commissure (g c) が間を結ぶ。

ここより後方では、protocerebrumのmatrixは中心面付近でinferior bridgeと融合し、さらに後方で再び分かれてposterior slopeに至る (plate 6-25)。

下部中央

- ・ 食道下神経節 (sog) の両側に、antennal mechano-sensory region (ant m-sens r) が位置する。

両側のant m-sens rは、major sub-oesophageal connective (ma su oes con) で結ばれる。ma su oes conからは食道下神経節本体に線維が"吊り下がる"。

中部左右

- ・ ant m-sens rからのゆるい線維束は、great commissureの間の正中両側を縫うように上がり、左右合流してposterior vertical fascicle (p-v fasc) になる。

第一の分岐 (p-v fasc 1) はsuperior medial, lateral protocerebrum (s l pr, s m pr) に至る。

第二の分岐 (p-v fasc 2) はprotocerebral bridgeのbuttressを経てinferior bridgeに拡散する (後80 μ)。

上部左右

- ・ posterior collar (p co) は、superior protocerebrum (s pr) の最後部を示す。
- ・ lateral horn (l ho) は小さくなり、neuropilは見えなくなる。

下部左右

- ・ 視覚中枢 (optic foci:op fo) の4次neuropilも、後30 μ から小さくなる。
- ・ 後60 μ から後方では、視覚中枢にはlobula plateからの線維が、lobula, lobula plate共有の線維しか入らない。

Figure 6 - 22

A : antenno-glomerular tractがcalyxへ入るところ。広範囲に広がる線維に注意 (6-22Dと比較)。posterior collarの小さなtract (t p co) は、dorsal protocerebrumへの線維を含む。

B : calyxのaxial zone, collar, lip : axial zoneはneuropilの中心を構成し、下方pedunculusにのびる。] はcollar, lipのneuropil内層を示す。ハチ、ゴキブリ同様、ハエのcalyxは深さ方向に2層構造になっている。

C : great commissureのsuperior chiasmaと2nd chiasma : 両側のlobula, ventro-lateral protocerebrum, deutocerebrumを結ぶ線維を含む。

D : スズメバチ *Vespa crabro* のcalyxに入る antenno-glomerular tractの広範囲の終末。

calyx内の2層構造と、axial zone (ax z) への樹状突起に注意。

E : posterior vertical fascicleから protocerebral bridgeのbuttressに至る線維。

F : イエバエcalyxのaxial zone内のKenyon cellの輪状配置。膜翅目(ハチ)のbasal ringに相当する。

G : スズメバチ *Vespa germanica* のcalyx collarへの、Kenyon cellのトゲの多い樹状突起。(plate 7-7のハエの場合と比較)

Plate 6 - 23 脳後部 (後90 μ) 横断面

中部左右

- ・ posterior slope部のprotocerebrumを示す。
中部左右、上下各60 μ の部分(破線内)は、主にlobula plateからの視神経の終末からなる。
- ・ protocerebrum下部は食道下神経節, antennal mechano-sensory regionと接する。
- ・ 左右のdorsal protocerebrumはinferior bridge neuropil (inf b) を介して接する。
- ・ dorsal protocerebrumはlateral fascicle of inferior bridge (l fasc inf b) を介してposterior collar (p co) からの線維を受け、postero-vertical fascicle (p v fasc) を介して食道下神経節とant m-sens rからの線維を受ける。
前方は、dorsal horizontal tract (d h t) とbutress (but) につながる。
- ・ posterior optic tract (p op t) は、lobula複合体のgiant fiberの上に位置する。
- ・ wide-field giant fibers of the lobula complex (wf g f lo-lop) : lobula plate全域 に突起をのぼし、lobulaに軸索をのぼす (plate 7-17,19)。
- ・ 矢印5 : giant fiber
矢印1 ~ 4 : 視覚中枢からventral nerve cordにのびるminor giant

中部中央

- ・ protocerebral bridge (pb) は、脳から離れて、細胞体の中に埋まっている。
central bodyに線維をのぼす (plate 6-12) 。

下部中央

- ・ 食道下神経節 (sog) とantennal mechano-sensory region (ant m-sens r) (deutocerebrum) には、ventral nerve cordから1次、2次neuronに向かう上行神経 (内) の通る穴がある。
- ・ ant m-sens rからventral nerve cordへ下降する神経 (desc (sog)) もある。

Figure 6 - 23

- A : posterior tract of ventral body (p t v bo) の線維がposterior neuropilに拡散するところ。
- B : posterior protocerebrumから下降する神経の交差。ventral nerve cordの背側に入る。
- C : 食道下神経節内の層状配置。
- D : 食道下神経節内の、ventral nerve cordに下降する神経の密集した樹状突起。
- E : 食道周囲の線維。下側の線維(矢印)は、ant m-sens rの層状構造を形成する。一部は上方に線維を延ばし、posterior vertical fascicleを介してposterior slope上部のneuropilに至る。

Plate 6 - 24 脳後部 (後150 μ 、160 μ) 横断面後150 μ

- protocerebrumは
 - lobula plateのもっとも後方の終末
 - ocellar ganglion (ocl n) からの終末
 - キノコ体からの3次neuronに連絡する、dorsal protocerebral regionの介在ニューロンの樹状分岐
 - posterior deutocerebrumのmechano-sensory region
 からなる。これらはposterior slope (破線内) に線維をのばす。
- 脳の両側は、posterior slopeのsuperior, inferior connective (s con p sl : 食道上, inf con p sl : 食道下) でつながる。
- s con p sl, inf con p slの上下の隙間と、posterior slope内の穴には、
 - antennal mechano-sensory region (ant m-sens r) からの上行 / 下降神経 (desc (ant))
 - dorsal protocerebrumからの下降神経 (desc (pr))
 が通る。
- 最下部のneuropilは、胸部神経節からの上行internuncial neuronの線維束間のわずかな連絡がある (con asc)。
- con asc と inf con p slの間を、食道下神経節とant m-sens rへの上行神経が通る。
- 胸部神経節から出てposterior slopeに至る一部の上行神経 (asc (p sl)) は、inf con p slを対側へ渡る (矢印)。
- 食道周囲の穴には、視覚中枢optic fociと上部のprotocerebrumからの下降神経 (desc) と、median bundleへの細かい上行神経 (asc (mb)) がある。

後160 μ

- 脳の後、食道の上を通過して左右のmedullaを結ぶposterior optic tract (p op t) がある (plate 6-28)。
一部の線維は左右のlobula plateを結ぶ。
- p op tの下側の線維束 (lw str) はmedullaの小範囲に広がるtangential cellに由来する。
対側のmedullaへのびる
同側 / 対側のposterior slopeに樹状分岐する。
- 食道下神経節とantennal mechano-sensory regionからの下降神経は上側へ移動し (矢印)、食道下に集まる。
- 頭部神経節からの大きなpre-motor軸索、求心性軸索が、ventral nerve cordへの侵入を前にして上側に集まる。

Figure 6 - 24

- A : 後部視覚中枢からの下降神経の大きな樹状突起の分枝。軸索は脳の正中の方へのびる (矢印)。
 B : 単眼神経がposterior slopeのneuropilへ直角に侵入する。
 C : ventral nerve cordventral nerve cordから対側のposterior slopeに入る太い上行神経の、軸索端の樹状分岐
 D : medulla tangential, small field lobula plate tangential, dorsal proto-
 cerebrum (内) からの4つのinternuncial、の軸索端の樹状分岐。

Plate 6 - 25 脳中部 (下20 μ) 水平断面 (右が前)

- ・脳下部の左右は、great commissure (g c) のキアズマで連絡している。
 - 後 posterior chiasma of descending fibers (p ch desc)
 - 視覚中枢optic foci (*) から対側のventral nerve cordventral nerve cordへ
 - 2nd chiasma of the great commissure (2nd ch g c)
 - protocerebrumと対側のdeutocerebrumのantennal mechano-sensory region (ant m-sens r:antennal lobe 後方) を結ぶ
 - 前 1st chiasma of the great commissure (1st ch g c)
 - 後部視覚中枢(*) とventral body (v bo) から deutocerebrum とventro-lateral protocerebrumへ
- ・ antenno-glomerular tract (内ant gl) の位相の揃った線維束。
- ・ 左右のant glの間は、ventral body とantennal lobeをつなぐゆるやかな線維束inter antennal lobe commissure (in ant co)。
- ・ posterior slope (p sl) の後側にあるposterior optic tract (p op t) にも、位相の揃った線維束がある。一部の線維は同側のposterior slopeのneuropilに入る。
- ・ 対側のmedullaからの線維が、p op tを経て、lobula plate内側の後部視覚中枢posterior optic fociに入る (矢印lo p op fo)
- ・ 視覚中枢optic foci とposterior slope から発し、ventral nerve cordventral nerve cordに至る太い下降神経 (desc) が見える。
- ・ mb:median bundle

Figure 6 - 25

- A : 1st chiasma of the great commissureの太い下降神経descと、脳の両側をつなぐ細い線維。
- B : lobula plate (lo p) から視覚中枢 (lo p op fo) に至るsmall strip field neurons
- C : スズメバチ *Vespa germanica* のantennal lobe glomeruli (房)
- D : *Eristalis tenax* のantennal lobeへの、対側からの受容神経
- E : ミツバチ *Apis mellifica* のantennal lobe glomerulus内の、フォーク型の複雑な終末 (トゲspineやコブvaricosityを生じている)
- F : *Eristalis tenax* のposterior slope内の、広範囲に広がる運動神経 (?) の樹状突起

Plate 6 - 26 脳下部 (下130 μ) 水平断面 (下が前)

図の左

- antennal nerve (ant n) の機械感覚strandがantennal mechano-sensory region (ant m-sens r, 前部 a 後部 p) に入る。
ant m-sens r前部は、sub-oesophageal commissure (sub oes c) でつながる。
ant m-sens r後部は、ventral nerve cordventral nerve cordからの線維も受ける (plate 7-2)。

図の右

- 垂直方向の線維 (* のついたneuropil) は、labro-frontal nerve からの終末を含む。
- 下降神経 (desc) の太い線維、視覚中枢からのgiant axonに注意。
- 下降神経の一部は、posterior sub-oesophageal commissure (p su oes c) を通って対側へ渡る。

Figure 6 - 23

- A : ventral nerve cordventral cordから機械感覚neuropilに入る上行線維。
B : supra-oesophageal bridgeを経由して食道上下を対側へ渡るtritocerebrum神経。
C : median bundleの下降神経によるtritocerebrumへの神経連絡。

左 : ミツバチ *Apis mellifica* のtritocerebrum

右 : バッタ *Gomphocerrius rufus*

ハチ、バッタでは、脳上部と食道下神経節の結合部は短く、neuropilで埋まっている。

バッタでは、食道下神経節は2本の神経線維束で脳上部につながっている。

tritocerebrumはlabro-frontal nerve (lab-ph n) からの線維も受け、frontal ganglionや腸の筋肉への線維を出す。

どちらの種でも、左右のtritocerebrumをつなぐ線維束が食道の上下にある。

Plate 6 - 27 脳下部 (下150 μ) 水平断面 (下が前)

- 前方のlabro-frontal nerve (lab ph n) と、maxillary-labellar nerve (max lab n) のmaxillary側につながる1対の根元 (maxillary-lab : 食道下神経節に埋め込まれている) を示す。
- ventral nerve cordventral nerve cord (v n c) の下方2/3から上行する感覚神経 (asc (sens)) の線維束。
- ventral nerve cordの上方1/3には、脳からの下降する神経がある。
- 3対目 (まん中) の上行線維束対は、posterior slopeに入る (asc (p sl)) 。

Figure 6 - 27

- A : protocerebrum内で拡散する、labro-frontal nerveの感覚神経の軸索端
B : posterior slope内の、ventral nerve cordからの終末と、median bundle (m b) に向かう正中側の軸索の束
C : ミツバチ *Apis mellifica* のmax-lab1 nerveから食道下神経節に入る感覚神経終末の、拡散した、しま状の配置
D : ミツバチの食道下神経節のneuropilに分枝を持つ、giant descending neuronの軸索 (7-32B)

Plate 6 - 28 脳後部 (後180 μ ~ 235 μ) 横断面A : 後180 μ

- ・左右の脳の最後方の連絡 (posterior optic tract: p o p t)。
- ・p o p tの後で、posterior slope, 視覚中枢, anterior protocerebral regionからの線維がposterior slopeを経てventral nerve cordventral nerve cordに投射する。
- ・この位置では、posterior slopeは主に胸部神経節 - 脳のinternuncialの樹状分岐した終末からなる。
- ・ventral nerve cordv n c下方1/3の3本の太い線維束は、上行する神経。
- ・lobula plateのgiant horizontal nerveの終末は、このneuropilの最後部に至る。
- ・asc p sl : posterior slopeへの上行神経
- ・asc : 食道下神経節, 脳上部への上行神経

B ~ D : 後235 ~ 200 μ

- ・ventral nerve cordventral nerve cord (v n c) の断面 (後 前)。

B :

- ・全ての上行、下降神経線維はそれぞれの束に集まっている。
- ・下方1/4の細い線維 (asc) は、胸部神経節や胸部腹部の機械・化学受容器から脳への上行神経。median bundleへの線維も含む。
- ・太い下降神経 (L desc) : ventro-lateral protocerebrumの視覚中枢からのgiant fiber (g f) (plate 6-16) や、他の視覚中枢のminor giantsを含む。
- ・中位の下降神経、細い下降神経 (M desc) : posterior slope, dorsal protocerebrum, antennal mechano-sensory regionからの下降神経。
- ・ascとM descの間：胸部神経節からの介在ニューロンを含む色々な直径の線維がある。
- ・central bodyからventral nerve cordv n cに至る線維は見つかっていない。

C、D :

- ・脳からの下降神経の、もっとも後方のcommissureを示す。
 下降線維のposterior commissure (p c desc)
 caudal sub-oesophageal connective (c s u o e s c)
- ・一部の線維はposterior slope後方に分岐を出す (後200 μ) 。
- ・ventral nerve cordv n cの線維数は、イエバエで約5600といわれる。

7章 神経の形と性質

1 導入

ゴルジ染色で1回に染まる神経は、330000ヶ程度の神経細胞に比べ、非常に少数である。

サンプル数を増やせば調べることのできる細胞数は増えるが、あるタイプの細胞が染まりにくく、調べられない可能性はある。全ての神経細胞を染めたボディアン染色の連続切片と比較すれば、ゴルジの染色特異性がわかる。

reduced 銀染色や電顕から、

最低11種の線維 / lamina内で目からの終末に関連する線維

2800のlaminaカートリッジ / 片方の目

1000サンプル染色して、10000の細胞が染まる。染まる細胞は全体の0.02%。

L1, L2 monopolar : 35% receptor terminal : 13%

L3 monopolar : 11% L4 monopolar : 8% L5 monopolar : 8%

T1 centripetal : 7% type2 centrifugal : 7% type3 centrifugal : 6%

wide field type1 tangential : 3%

11種のうち、残り2種は、ゴルジの変法(Golgi 5Bb, Golgi-Cox)で染まる。全細胞数のうちこれらが染まる確率は、

amacrine : 0.004% type2 tangential : 0.006%

このような確率がゴルジ法共通のものなら、染まり具合にムラがでてもおかしくない。

以下の図では、同種の線維の沢山あるような、optic lobe, antennal lobe, mushroom body, 視覚中枢の入力線維について、代表的な例を示す。他の部分の、1対、2対しかない細胞は、染めることのできたわずかな例をそのまま示す。

銀染色で確認できた神経はできるだけ記載するが、neurofibrillaやneurotubulusを持たない線維は、銀染色では染まらない。(例: laminaへの遠心性神経)

Plate 7-1 キノコ体pedunculusのKenyon細胞の軸索の例

上: 20000のKenyon cell軸索の約1/3の電顕断面

下: Golgi-Colonnier法による染色

キノコ体 平均14線維/pedunculusが染まる。 : 全体の0.07%。

medulla + lobula, lobula plate : 全体の0.08%

central body : 全体の0.075%

1対しかないようなある一つの細胞を染めるには、1000匹のハエを調べる必要がある。

giant neuron (v-l prに樹状突起、ventral nerve cordに軸索)は、1000サンプルのうち1例しか染まらなかった(確率0.05%)。一方reduced 銀染色では、全てで染まった。

lobula plateとprotocerebral bridgeを結ぶ1対の神経(plate 6-23)は、ゴルジでは染まらなかった。

2 図の構成

各図は、多数の図からの知見の合成。格子入り接眼鏡を用いて、格子入り用紙に神経をマップした。微分干渉顕微鏡による光学的切片で、脳の特定の小範囲内の、神経の位置を確定した(Figure7-1a,b)。

各図は、一部の線維について抽出して描いてあり、その間にある別の構造は描かれていない事がある。

*口絵 (Frontispiece)

- ・ イエバエ *Musca domestica* の片側の脳 の概念図。
3つの視覚処理領域 lamina (La), medulla (Me), lobula (lo) の同心円的配置を示す。
- ・ lamina, medulla, lobulaの神経は、コラム構造 (茶色) と層構造 (黒) を持つ。

lamina

- ・ medullaへの介在ニューロン L1 ~ L5、T1。
- ・ laminaに入る感覚神経終末 R1-6。
- ・ laminaへの遠心線維： 狭い範囲に広がる C2, C3、広い範囲に広がる Lam tan1, tan 2。

medulla

- ・ medullaへの感覚神経 R7, R8。
- ・ lobulaに至る 2次介在ニューロン tm1, tm2。
- ・ medulla, lobulaの、接線方向に広い範囲に広がる tangential cell は、狭い範囲に広がる神経の内側 - 外側の配列と十字に交差する。

lobula

- ・ 脳の ventro lateral protocerebrum (vl pr) への 3次介在ニューロンは、いくつかの独立したグループに集中されて、視覚中枢 (op fo) に至る。

脳

- ・ 広範囲に広がる神経が、視覚中枢間を特徴的な形態で連絡し、ventral nerve cord (ventral nerve cord) や、脳の他の部分 (superior protocerebrumなど) に結ぶ。
- ・ antennal lobe (ANT LO) は、概念的に描いてある。antennal nerve (ant n) から入力信号を受け、キノコ体 mushroom body の calyx (Ca) に連絡する。嗅覚系の Antennal lobe とキノコ体は、それぞれ視覚系の lamina と medulla に相同である。
両者の 1次介在ニューロン領域 (lamina と antennal lobe) には、ともに無軸索神経 (amacrine:am) が存在することに注意。
視覚系には、medullaにもある。

Plate 7 - 2 antennal lobe ; antennal mechano-sensory region ;
median bundle起源 ; 腹側神経索の上行神経 (plate 6-25 ~ 27)
(水平断面 : 上が前、下が後、中央が正中)

antennal nerve

- antennal nerve (ant n) は、側方 (目の側) から antennal lobe に入る。
大きく 2 つに分かれる 内側 嗅覚レセプターの軸索 (同側、対側の glomeruli: gl へ)
同型の感覚終末は、1 つの glomerulus を作る。
外側 機械感覚の軸索 (mechano-sensory region へ)
- glomerulus gl1 : 最も一般的、小さな拡張した終末からなる。
終末の大半は同側。glomeruli の一部は、対側との連絡を持たない。
gl2 : 広がった終末からなる。 (lobe の後方・上方)
gl4 とともにやや均質な非 glomerular 的ニューロパイルを形成する。
gl3 : タル形の終末の配置
gl4 :
- intrinsic な神経は、異なる型の glomeruli を結ぶ。
- antennal nerve の機械感覚の軸索の一部は、lobe への侵入部で平行した小さな軸索の束 (axon collaterals) を生じる (en passant)。そこからさらに後方のニューロパイルへのびる。これは触覚のレセプターからでなく、anterior tegumentary nerve (plate 4.2) を介して合流した頭部クチクラのレセプターからの線維と思われる。

機械感覚領域 mechano-sensory region

- mechano-sensory region の輪郭付けはむずかしい。ボディアン染色では、側方の optic focus のニューロパイルとくっついて見える。実際 internuncial が、視覚と機械感覚の両ニューロパイルを結んでいる。図では大体の輪郭を、点線で示した。
 - 触角の筋肉への運動神経 (mot) は、ニューロパイルの後方の表面部に位置する。樹状突起のパターンは、この種の神経に特徴的なものである (2 章)。
 - 機械感覚の軸索の終末の大半は、同側に終末する。観察できたわずかな対側への神経は、脳の両側へ侵入し、分岐する。
 - ニューロパイルには、ventral nerve cord (v n c) からの重要な入力が入っている (asc fib v n c)。
 - わずかな median bundle (mb) への上行線維は、ニューロパイルの後方に位置する細胞体由来し、antennal mechano-sensory ニューロパイル内で樹状突起を出している。
 - ventral nerve cord (v n c) に由来する median bundle の線維を 1 つ、図に示した。
 - ventral nerve cord に由来し、運動神経 (mot) の樹状突起に混じって平行に走る一群の線維 (paral) がある。
 - mechano-sensory region から ventral nerve cord に下降する神経 (desc) が 1 つある。
 - この領域は、antennal と名付けられているが、tegumentary nerve から入る頭部外皮の感覚神経 (複眼の間の剛毛) や、腹部神経節の機械感覚介在ニューロンなどからの 1 次、2 次、3 次ネットワークも提供している。
 - パッタなどの相同のニューロパイルでは、腹部神経節からの機械感覚とともに、聴覚も処理している可能性がある。
- antennal nerve の解剖学的、電気生理学的研究の文献 (本文参照)

Figure 7 - 2

甲虫類コガネ虫 *Hoplia farinosa* の antennal nerve 内の嗅覚・機械感覚線維

Plate 7 - 3 antennal lobe ; antenno-glomerular tract ;
inter antennal connective (plate 6-1,7-4)
(横断面・後から：左が上)

- ・ antennal lobeは、独立した房 (glomeruli) に区画化されている。個々のglomerulusは基本的には、触角の球根状の第3節にある化学受容繊毛 (sensillae) からの、1セットの感覚終末からなる。
- ・ 片方のlobe内のみ (INT)、あるいは両側にまたがる (B INT)、 antenno-glomerular tractに投射する (ant GL)、などの神経の配列で、区画化が強調される。
- ・ median bundle (MB) が上へ投射する後側で、 inferior inter antennal connectiveを介して左右のlobeがつながっている。

図の左側 (ページ下方) のlobeに示したもの

- ・ INT 1対のintrinsic neuron (片側のlobeのみに広がる)
- ・ CENT F antenno-glomerular tract (ANT GL) からの遠心性下降神経
- ・ B INT 左右相称のintrinsic neuronの分岐
- ・ IP 後方、脳の後部に投射して、ventral nerve cordへの下降神経の樹状突起の間に終末する介在ニューロン

図の右側 (ページ上方) のlobeに示したもの

- ・ CENT P 求心性の1次介在ニューロンの樹状枝部の一部
antenno-glomerular tract (ANT GL) を経て、右キノコ体のcalyxに至る。
- ・ R-CONTRA 対側のantennal nerveに由来する感覚終末

intrinsic nerve

・ 膜翅類では、いろいろな形、樹状枝部の大きさを持つintrinsic neuronがある。たとえば、ある神経は1対の感覚glomeruliに侵入し、ほかのものは5~10のglomeruliに侵入する。イエバエでは、樹状枝部の形態から最低4種に分類できる。それぞれの中にもかなりの大きさの変化がある。あるものは全ての、あるものは1/3ほどの、またあるものは10以下のglomeruliに侵入する。

介在ニューロン

- ・ 1次介在ニューロン (CENT P) の樹状突起は、一部のglomeruliにしか連絡しない。この領域は、antennal lobeから antenno-glomerular tract (ANT GL) に出る神経に特徴的な部位である。
- ・ calyxへのびる介在ニューロンの樹状突起の範囲は、glomeruli2,3ヶから20近くまで、大きく差がある。対照的に、わずかの範囲の臭いしか関知しないある種のSphingid蛾では、ほとんど全てのglomeruliに連絡する大きな樹状突起範囲を持つ (Pearson 1971)。

嗅覚葉のシナプス結合の参考文献 (本文参照)

Figure 7 - 3 八子の「二重calyx」

antenno-glomerular tractからの1次介在ニューロンの終末を示す。calyxニューロパイルの区画化や層状構造と、それにとまなうKenyon cellの樹状突起と終末線維のタイプに注意 (plate7.6a,b)。protocerebrumの線維束とpedunculusの根元の近いことにも注意。

Plate 7 - 4 antennal lobe ; 食道下神経節のflange ;
calyxへのprotocerebral glomerular tract ;
キノコ体 ; antenno-glomerular tract (plate 6-2,3,10,12,13,20)
後方から水平に見た図

antenno-glomerular tract (ANT GL)

・ deuterocerebrum (antennal lobeと mechano-sensory region)、triticerebrum (flange)、食道下神経節からの、5本の根元 (root) に由来する。

root1 antennal lobeの背側から出る1次介在ニューロン

root2 antennal lobeの正中に近い後面から出る、1次介在ニューロン

root2a antennal nerveの内側の線維から、直接calyxに至る感覚ニューロン (long olfactory fibers:LOF) : 視覚のretinaから medullaに至る神経と対応

root3 flange (FLA) 前部からのニューロン : 樹状突起はFLA内で、口器のpharynx, labium, maxillaからの感覚神経終末と連絡

root4 食道下神経節の中心層からのニューロン、ventral nerve cordからの線維を含む

root5 食道下神経節の側方層からのニューロン、ventral nerve cordからの線維を含む

・ 5本のrootは融合し、fan shaped body (fb) の側縁を通して、後上方に上り、calyx (CA) につながる。fbをはじめとする central bodyとは線維の行き来はないが、平行する線維が、calyxへの入り口、inter glomerular tract (INT GL) との分岐部まで存在する。

・ ANT GLの線維は、同側のantennal lobeとcalyxを結ぶ。しかし一部の線維はINT GLへ分岐して、対側のcalyxにつながる。左右のcalyx同士のみを結ぶ線維は見つかっていない。

・ 視覚系と嗅覚系の対比

1次 lamina :同側のみの入力 antennal lobe: 左右の触角から入力、左右互いに連絡

2次 medulla: 左右互いに連絡 calyx: 直接の連絡なし

ほかの昆虫との比較

・ Schistocerca gregariaにも、ANT GLの後方に対になった構造がある (Williams 1972)。ハエの食道下神経節からのrootに対応するとみられる。

・ ある種の甲虫では、複数のANT GLのrootのうち少なくとも1対は、antennal lobeより後から出ている (Jawlowski 1936)。

・ クロバエで、胸部神経節からcalyxへの入力が、コバルト注入法で示されている。この線維は、ANT GLの後方の部分にはいる (Figure7-9D)。

protocerebral glomerular tract (PR-GL)

・ calyxから前方にのびて、superior medial protocerebrum前部と結ぶ細い線維束

略語

c : antennal nerve 外側線維束の終末

d : mechano-sensory regionへの、antennal nerve 外側線維束

f : 食道下神経節 (SOG) の前面

g : ventral nerve cordからの上行神経の断面

PED : キノコ体のpedunculus : lobe、 : lobe、 : lobe

Figure 7 - 4

上 : 左calyxのゴルジ・ラピッド染色。lip, collar, axial zoneの領域を示す。

下 : 半翅類マツモムシ *Notonecta glauca* のキノコ体は、葉状のpedunculus、lobeと、Kenyon cellの樹状突起が主にcollar部に広がる、ずっと小さなcalyxを持つ。同様に、antennal lobeもたいへん小さい。

Plate 7 - 5 キノコ体calyx ; antenno-glomerular tractの遠心,求心線維 ;
protocerebral bridge ; great commissure (plate 6-21,22)

protocerebral bridge (PB)

- ・ protocerebral bridge (PB) は、ほとんどの線維を central body と共有している。
- 一部は、dorsal horizontal tract (d h t) を介して optic tubercle と、また、inferior bridge, dorsal protocerebrum, great commissure と連絡している。
- ・ ここでは posterior protocerebrum のニューロパイルである lobula plate の視覚中枢との連絡を示してある。
- ・ buttress (BU) の根元は、dorsal horizontal tract からの線維を受け (plate 6-1,4)、great commissure (GC) からの側枝 (collaterals) も侵入している。
- ・ rpb は再帰的な線維で、fan shaped body から発し、protocerebral bridge-lateral protuberance tract に至る (plate 6-13 y=0.08 ~ 0.2)。

calyx

- ・ 左 (図の下側) の calyx は、antenno-glomerular tract に入るトゲ状の樹状枝部を描いてある。樹状枝部が collar 領域のみにあることに注意。
- 全経路は示していないが、この神経は 2 次シナプス領域 (calyx) から 1 次シナプス領域 (antennal lobe) に向かう遠心性経路の一つである。終末は、antenno-glomerular tract に由来する lobe 内にある。
- ・ 左の calyx の下の神経は、protocerebrum の posterior collar (P CO:plate 6-22) にあり、median bundle の終末端部 (mbf) に関連する準平行な線維の経路に従う。
- ・ 右 (図の上側) の calyx は、antenno-glomerular tract (ANT GL) からの広範囲に広がる終末と、axial zone (AX Z:calyx と pedunculus の結合部) に侵入する 2 種の小さな終末を描いている。
- ・ axial zone では、ある種のカギ爪状の Kenyon cell (lof 他) は、collar, lip 領域から pedunculus に向かう 2 次介在ニューロン (トゲ状の Kenyon cell) の下降する軸索と相互作用する (plate 7-6)。多分、これらの小さな終末は axial zone のカギ爪型樹状突起、軸索とシナプスする。
- ・ カギ爪型の一つである long olfactory receptor (lof) は、calyx の中深くに位置する。これは視覚系の、medulla 深くに位置する retina からの終末と似ている。
- ・ Calyx tangential (ca tan) は、calyx の lip 領域と、protocerebrum の posterior collar (P CO) 双方に侵入する。この側枝 (inf b co) はさらに内側に向かい、inferior bridge ニューロパイルに至る。
- ハエの calyx では、ca tan が、視覚系 medulla 内の無軸索の intrinsic なニューロンに似ている唯一の細胞である。
- antenno-glomerular tract と、protocerebral glomerular tract を除けば、calyx から pedunculus, , lobe 以外に出る神経は、ca tan のみである。
- ・ ゴキブリ *Periplaneta* の calyx には、4 つの intrinsic なニューロン (quartet cell) がある (Weiss 1974)。これらは calyx ニューロパイルの特定の場所に侵入する。
- ハチ *Apis*、バッタ *Locust* でも、Calyx 内のみに樹状分岐する神経が報告されている (Srausfeld 1970b)。

Figure 7 - 5

上: *Gomphadorina* の分割された calyx。巨大な pedunculus、相対的に小さな central body (fb)、カップ状の calyx に注意。これらは、嗅覚情報の統合のための巨大な calyx ニューロパイルを象徴している。

下: クロヤマアリ *Formica rufus* の calyx と pedunculus。Kenyon cell の軸索と平行する太い intrinsic な線維を示す。

Plate 7 - 6 a olfactory lobeからの終末 ; calyxの帯状配列 (plate 6-22)

- antenno-glomerular tractからの終末は、calyx内で、3層に分かれる。
axial zone深く、lipとcollar領域全体の内側表面、axial zone上部
- 図ではやや太い線維が、lip,collar領域で狭い範囲に広がるコブ状の終末を生じている。
トゲ状のコブ(1)、なめらかなコブ(2)の、2種の終末がみられる。
- 細い終末(3)は、collar領域の表層部(内側=細胞体から最も遠い側)に周状に配置している。
- これらの終末の一部は、inter glomerular tract(int gl)を介して、対側のcalyxに側枝をのばす。
終末at 側枝ac、終末bt 側枝bc(対側のant glから)
- axial領域内の細い線維(4)は、antennal nerveからのlong olfactory fibers(lof)。
- calyxのlip領域に位置する2層性のKenyon cell(KBS)は、plate7-5で示した広範囲に広がる終末の間に、樹状突起をのばす。

Plate 7 - 6 b calyx ; protocerebrum ; median bundle ;
protocerebral glomerular tract (plate 6-20)

- antenno-glomerular tract (ANT GL)は、calyxの前面に入り、その縁をほとんど一周する。1次介在ニューロンの線維は、calyxニューロパイルに直角に入る。
- calyxの最前部の領域は、superior medial protocerebrum(S M PR)から protocerebrum-glomerular tractを介して入る、膨大した終末のみが集まっている。その樹状枝部(樹状突起?)は、median bundle(MB)からの小範囲に広がる終末と混じりあう。
- Kenyon cell : 化学感覚ニューロパイルの2次介在ニューロン
- K(LIP) : 前部lip領域のKenyon cell
- K(Ax) : axial領域後部の、カギ爪状のKenyon cell

Figure 7 - 6 B

- 甲虫類コガネ虫Hoplia farinosaのキノコ体。pedunculus内のいろいろのレベルの付随軸索とトゲを持つ、カギ爪状Kenyon cell (type KCL2)を示す。
- calyx内で同じ樹状突起パターンを示す細胞が、pedunculusやlobeで異なる軸索携帯をとることは良くある。長軸に平行な断面でのlobeのバンド状の配列は、Kenyon cellのトゲの帯状配列を反映している。この帯状配列は、モノアミン蛍光のバンドと対応している。

Plate 7 - 7 Kenyon cell ; 2次介在ニューロン ; calyxの帯状配列 (plate6-21)

代表的なKenyon cell

・ Kenyon cell は 2 次介在ニューロンで、細胞体はcalyxの後縁、側縁の上とまわりに位置する。甲虫類、鱗翅類(チョウ・ガ)、膜翅類(ハチ)、直翅類(バッタ)、双翅類(ハエ・カ)では、2種のKenyon cellが良くみられる。

トゲ状 (spiny:KS 1, KS 2)、カギ爪状 (clawed:KCI 1)

・ トゲ状 Kenyon cell の細胞体は、calyx の中心軸と反対側に、特徴的に片寄っている。

・ カギ爪状 Kenyon cell の細胞体は、calyx 周縁部と、axial領域の線上に片寄っている。

カギ爪状 - トゲ状 - カギ爪状 の3つの細胞体の集まりがある。

・ KS 1 トゲ状 lipに侵入

・ KS 2 トゲ状 lipに侵入 KS1より小さい lobeへ投射、 lobeへ投射しない

・ KCI 1 カギ爪状 collarに侵入 (plate 7-26)

他の種類のKenyon cell

・ 樹状突起の特徴と、calyx内の位置で判断できる。

・ KCI 2 カギ爪状 axial領域の表層部ニューロパイルで樹状分岐

・ KCI 3 カギ爪状 axial領域の表層部ニューロパイルで樹状分岐

・ KCI 4 カギ爪状 pedunculusとの接合部で樹状分岐

細胞体は接合部のまわりにエリ状に分布

・ KCI 5 カギ爪状 pedunculusとの接合部で樹状分岐

細胞体はpedunculus中心軸の真上に分布

・ KBLS 双称トゲ状 樹状突起はlip領域

・ KBDS 双称拡散 樹状突起はcollar領域内の1層

・ KBS 2層性 樹状突起はcollar領域内の2層

・ KDS 放射状拡散 樹状突起はlip領域

Plate 7 - 8 calyxからpedunculusへの投射 ; protocerebrumの3次介在ニューロン ;
 グリア、pedunculus、extrinsicなニューロンの配置 (plate 7-24,6-4A,B)
 pedunculusに平行に切り、腹側 (後下方) から見た図
 下が前、右が外側、左が中央

calyx

・ calyxの3領域Kenyon cell (K) は、pedunculus (ped) に投射し、lobe (左下の断面) や、lobe (図にはない) に入る。

LZP : lip領域後部 COL : collar領域 AX.Z : axial領域

・ Kenyon cellの軸索は、pedunculusの特異的な深さで、トゲ (spine) や側枝 (axon collaterals) を出す。

protocerebrum

・ 3次介在ニューロン (extrinsic cells) は、pedunculus内で、Kenyon cellの軸索の一部と幾何学的に正確に交差、または平行する形で、樹状分岐する。

cell 1,3 Kenyon cell 軸索に交差

cell 2,4,5 Kenyon cell軸索に平行

cell 2は、pedunculusとcalyxの接続部まで上っている。

cell 6 lobe内の限られた領域のKenyon cell 軸索と交差

・ pedunculusとlobeからの神経は、同側のinferior lateral & medial protocerebrum (i l pr, i m pr) 内で集団で終末する。

・ 短いinternuncialな軸索 (I) は、同側のi l prとi m prをつなぐ。

・ heterolateral neuron (H) は、対側のi m pr同士をつなぐ(?)。

・ 下降神経 (desc) が、3次介在ニューロンの終末部から出て、posterior protocerebrum, posterior slopeに入る。下降神経の終末はここで、下降神経の軸索 - 樹状突起的な側枝に集まる。下降神経の主な樹状分岐は4次視覚ニューロパイルにある。

・ Lob 1は、視覚系からの3次介在ニューロンの終末の集まり。

・ lob 2は、lobulaから出て、calyxとの接続部でpedunculusの上側表面をかすめる。

protocerebrumのposterior collar (P CO) で終末する。この線維束が有翅昆虫 (ptery-gote) に共通の特徴ならば、calyxや antenno-glomerular tractの側方への分岐が、視覚入力線維と連絡しているという、銀染色による以前の研究は、誤っている。

グリア

・ protocerebrum内のいくつかのグリア細胞の形態も示す。グリアのラミナはpedunculusの限られた部分に侵入していることに注意。これは均質なKenyon cellの軸索を仕切るのに役立つ。

Figure 7 - 8

カイコ *Bombix mori* のcalyxの、lipとcollarの帯状配列に、antenno-glomerular tract から、2種の拡散した広範囲に広がる終末が侵入している。

Plate 7 - 9 pedunculusと lobe ; protocerebrumとprotocerebral bridge ;
 対側への結合 (plate 6-2A,2B, Figure6-2B)
 水平断面、下が前、中央が正中

図の左側

・ dorsal lateral horizontal fascicle (d lh fasc) を介して、同側の protocerebral bridge (p b : 後部中央) と optic tubercle (op tu : 前部左右) を結ぶ線維束がある。

Powerは、ショウジョウバエにおける両者の連絡について記述している (1943)。

・ 図はイエバエのゴルジ染色。同側の optic tubercle (op tu) から protocerebral bridge の buttress (bu) に至る線維 (op tu-bu) を示す。

・ 多くの神経では細胞体は見えないが、lobe から lateral horn (l ho : 後部左右) への 3 次介在ニューロン同士の連絡がみられる。lateral horn で、lobula からの拡散した終末 (lo t) と連絡する。

・ 一部の線維は lobe や pedunculus から出て、great commissure (g c) を介して対側の脳に至り、対側の pedunculus か、近くの protocerebrum のニューロパイルに侵入する。 (-pr contra, ped-ped contra)

・ lobe の微少な樹状突起が、すぐ周囲の protocerebrum と連絡している。

図の右側

・ superior protocerebrum (s pr) の前面から出た一部の線維は、dorsal horizontal tract (d h t) を介して、inferior bridge (inf b) に至る。

図の中央

・ median bundle 関連ニューロン mb 1, mb 2 は、median bundle からの終末のある領域 (図には示していない) で樹状突起をのばし、dorsal horizontal tract (d h t) を介して後方にのび、posterior protocerebrum に至る。そこで下方に沈み、ventral nerve cord の根元に至る。終末は知られていない。

・ mb 1, mb 2 は、buttress と inferior bridge に、細かい側枝をのばす。

・ mb 2 は、樹状突起ふうの線維 (mb 2 cpl) を、inter tubercle tract (int tu t) を介して対側の protocerebrum にのばす。

Figure 7 - 9

A : ミツバチ *Apis mellifica* の lobe の断面。argyrophilic な線維の発達した線条構造に注意。この構造は双翅目ではそれほど特徴的でない。

B : plate 7-20 で示す pedunculus-pedunculus 終末に似た、ハチの lobe の終末。終末は同側の protocerebrum から遠心性に由来している可能性もある。

C : ハチの lobe の層状構造。軸索は inferior medial protocerebrum に向かっている。

D : クロバエ *Calliphora erythrocephala* の ventral nerve cord に由来する、calyx の lip 領域への終末。(胸部神経節への塩化コバルト注入)

E : *Sphinx ligustri* の calyx の intrinsic な細胞

F : ハチの lobe から posterior slope の下降神経に至る 3 次介在ニューロンの樹状突起。

Plate 7 - 10 上 視覚系の一次受容器 ; laminaの向心性、遠心性ニューロン
= amacrine細胞 (口絵、plate 6-7)

イエバエのlaminaの4種の構成要素を示す。

- ・ Re 'scotopic' 青緑 (490nm) 受容器の終末 (Re)
 - ・ 茶 lamina内を連絡するamacrine細胞
 - ・ 緑 遠心性の終末
 - ・ 黒 medullaへ投射する一次向心ニューロン
 - 1 L1, L2, L3単極細胞 受容器から直接入力を受ける
 - 2 amacrine受容器と、amacrine細胞などからの混合入力
 - 3 T1, L4, L5 無軸索神経 (laminaの amacrine突起) を介して、受容器から入力を受ける
- ・ L1 ~ L5は、laminaの上、retinaの下にある細胞体に由来する (Figure7-10a-c)。
T1はmedulla上方の細胞体に由来する (口絵)。
- ・ ゴルジ、電顕観察によると、laminaの"optic cartridge"のコラム状の区画は、各々6つの受容器終末を受け、狭い範囲に広がる細胞 (遠心、向心) を含む。
 - ・ retinaからの終末は、L1,L2の融合した樹状突起と、L3単極細胞に連絡する。
 - ・ 一つのcartridgeにある終末は、6つの偏菱形 (rhomboidal) に並んだ個眼の、同じ方向を向いた受容器から信号を受ける。従って、個眼内の偏菱形に並んだ6つの受容器は、6つのcartridgeに信号を送る (図のRe)。
 - ・ 各々の個眼は、同じ方向を向いた1対の青 (460nm) と紫外 (360nm) 受容器を持つ。これはlaminaを通過して、medullaに投射する (下図のRel)。この長い線維によって、retinaの配置はmedullaまで正確に維持される。
 - ・ 複眼の各受容器によって取得される視野の方向は、medullaへの長い終末と、laminaのL1+L2, L3終末にまとめられる。
 - ・ laminaのcartridge内、cartridge間の連絡は複雑である。
 - ・ medulla由来の広範囲に広がるTan1, Tan2遠心性終末は、cartridge間を連絡する。
 - ・ 少なくとも1種類の無軸索細胞 (amc) では、cartridge内の突起が要素間を連絡し、接線方向の突起が突起間、他の細胞 (L5等) との間を結ぶ。
 - ・ L4単極細胞は、互いにシナプスしあい、自分のcartridgeと隣のcartridgeのL1,L2単極細胞基部にシナプス連絡する、側枝の規則的なネットワーク (L4 col) を生じる。
 - ・ 電顕観察では、狭い範囲に広がる遠心細胞 (C2, C3) は、L1, L2, L3単極細胞にシナプス連絡し、C3は受容器にもシナプス連絡する。
 - ・ 無軸索神経 (amacrine) は最も複雑な神経である。
 - a 受容器からシナプスを受け、L4樹状突起とT1細胞にシナプスする。
 - b. 他のamacrine細胞の突起と互いにシナプスしあう。
 - c. 接線方向の線維 (am tan) を通じて、L5単極細胞の小さなトゲにシナプスする。
 - ・ L5単極細胞は、type 2 tangential cell (L tan 2) からシナプスを受ける。

表 7 - 10 - 1

- ・ cartridge各要素間のシナプス結合の大体の比を示す。

表 7 - 10 - 2

- ・ cartridge間の要素 (L4の側枝や、広範囲に広がる遠心線維の終末など) からの機能的連絡を示す。

Plate 7 - 10 下 クロバエ *Calliphora erythrocephala* の lamina の曲がった表面の鳥瞰図 (bar=20 μ)。

・接線方向の lamina tangential cell (L tan 1, L tan 2)

・2種の amacrine 細胞

am : イエバエの無軸索神経と同じ

他方 : クロバエ *Calliphora*, キンバエ *Lucilia* にはあるが、イエバエ *Musca* にはない。

(種間の線維構造の相違は、lamina と medulla の無軸索神経において著しい。例えばハナアブ科 *Syrphidae* の lamina の無軸索神経は、上記よりさらに異なっている。)

・medulla (Me) からの接線方向の線維の投射

・L2, L4 神経の、medulla への投射

・ハエの lamina は、一層の感覚ニューロパイルの複雑な相互連絡の好例である。さらに入り組んだ結合が、広い視野を統合して v-l pr に伝える要素である medulla や lobula で観察される。しかし、単純な線維の連絡も存在する。例えば2種の遠心線維のみからシナプスを受ける L3 神経や、type 1 transmedullary cell (7-11 図) である。

Figure 7 - 10 retina の下の lamina の比較図

A : 甲虫類コガネ虫 *Hoplia farinosa*

B : トンボ類トンボ *Coenagrion puella*

C : 半翅類マツモムシ *Notonecta glauca*

・これらの種の2層構造に比べると、双翅類 *Diptera* の lamina ははるかに単純である。双翅類にはただ1種の深い受容器終末しかなく、各 cartridge には単純な狭い範囲に広がる単極細胞がある。

・4種の retina-lamina 間の関係の略号と名前

N type : neural superposition 重複像眼 (夜行動物)

S type : superposition 重複像眼 (夜行動物)

A type : apposition with fused rhabdomers (10B) 感桿融合型連立像眼

H type : apposition with separate rhabdomeres 感桿分離型連立象眼

注 : 重複像眼はレンズ部と網膜受容器が離れている。明順応時は各個眼の間は色素で仕切られるが、暗順応時は色素が上下に分離して個眼間で光を通すので、複数のレンズからの光が一つの受容器に像を結ぶ。明るい分解能は低い。連立像眼はレンズと受容器が近く、個眼間は色素で仕切られている。暗い分解能は高い。

・半翅類に典型的だが、1つの個眼からの受容器の軸索は、コヒーレントな束として lamina 表層に達し、水平垂直に十字交差して retina での配置から lamina での配置に変換する。これは双翅類の retina lamina の変換と一見似ている。しかしイエバエでは R1 ~ R6 は視野の方向に従った lamina の cartridge に投射するが、マツモムシではそうではない。マツモムシの6つの分離した短い光受容器は、少なくとも明順応時には同じ視野を持っているにもかかわらず、それぞれ隣りあう cartridge に投射する。

・Hタイプ (ハエ等) の投射パターンは、N, S, A とは著しく異なる。

N, S, A タイプでは、ある cartridge の個々の終末の組は、モザイク状の視野の一方向を代表する。

N, S, A タイプでは、retina からの線維は通常1つの lamina cartridge に入る。複数の cartridge に入るのはたまに観察されるが、例外的である。Hタイプでは複数に入るのが通常である。

・ホモトピック : retina 直下の lamina cartridge に入る。

ヘテロトピック : 直下以外の lamina cartridge に入る。

・マツモムシ型の retina-medulla 投射は、Benacus や タガメ *Lethocerus* でも知られている。

・4タイプの lamina とともに、1対のホモトピックな長い線維が lamina を貫通し、medulla の異なる層で終末する。1st optic chiasma を経るので、前後方向の配列は retina-lamina と逆転している。(retina 前端 lamina 前端 medulla 後端)

・イエバエ、クロバエ、ショウジョウバエでは、R7,R8からの長い視覚線維(Lvf)はlaminaでシナプスを作らない。コガネ虫、トンボ、マツモムシでは、Lvfは2種に分かれる。

直通型・トゲや側枝を持つもの(10Aのcol)

・どのタイプのlaminaでも、2種の狭い範囲に広がるmedulla由来の遠心線維が侵入している。(図のC、イエバエのC2,C3に相当する)

・どのタイプのlaminaも、lamina下の細胞体に由来する水平型無軸索神経amacrine cell (amc)を持つ。

・T1 medulla-lamina T-cellの樹状枝部は、amacrine細胞の拡張した突起部と同じ深さにある。イエバエでのT1細胞と突起の関係に等しい。

・S,A,Hタイプのlaminaは、深いのと浅いのの少なくとも2種の短い受容器終末を持つ。

コガネ虫は最も単純：Rs, Rd

トンボ : 深いのは2種(Rd 2, Rd 1)

マツモムシ : 浅いの2種、深いの1種

各個眼は、各々のタイプの終末を、各1対出す。

深い終末：medullaへのLvfとともにlamina cartridgeの深くまでホモトピックに投射し、水平方向の突起を隣接する6つのcartridgeに伸ばす。浅い終末は、

浅い終末：2対の浅い終末は、深い終末の入ったcartridgeに隣接する2列のcartridgeに侵入し、どちらも6つのcartridgeに線維を送る。

・以上のようにゴルジ像はイエバエとこれらの昆虫で似ているが、それは直ちに同じ神経連絡が存在することを意味するのではない。

【凡例】

A : Lwf ab 2種の広い範囲に広がる単極細胞

コガネ虫 C 狭い範囲に広がる(水平、垂直軸に沿って2,3 cartridge) 遠心線維

Tan 1a,b, Tan 2 接線方向に数層、2層に広がるmedullaからの終末

T1 medullaからlaminaに向かうT cellの広範囲の広がり

B : amc amacrine細胞 amc des イエバエのloop fiberと相同

トンボ amc asc 単極細胞の細胞体から上皮に伸びるamacrineの上行突起

amc とT1 amacrineの突起と、T1細胞の狭い範囲の樹状分岐

Lsf 2層の単極細胞 L(wf) 広い範囲に広がる単極細胞

C : Rs het ヘテロトピックな、2ヶ所に投射する受容器終末

マツモムシ Rd 深い、広範囲に広がる終末

L uni d 第2層の、単一cartridgeの単層の単極細胞

L uni s 第1層の、狭い範囲に広がる単極細胞

L as 第2層及び1,2層境界にある、狭い範囲に広がる非対称単極細胞

Lwf (a) 広範囲に広がる、拡散した単極細胞

L wf bi 広範囲に広がる2層性単極細胞

A ~ C : Bm retinaの基底膜 Fen- 中間部と細胞体層(皮質)

1,2 laminaの2つの層 1 och 外側の1st optic chiasma

注意：Sタイプのlaminaでは、L,C,T細胞の樹状分岐はより広範囲である。夜行性昆虫では、単極L細胞は全て広範囲に広がる。SタイプとAタイプのlaminaの違いは、カゲロウ類Ephemopteraの単一個体で観察された。オスの複眼は中心部が重複像眼で、縁が連立像眼である。境界部は連続的で、1st optic chiasmaを共有しともにmedullaの2層に、境界を接して投射する。しかし両タイプのmedullaは、均質のlobulaに投射する。

Plate 7 - 11と12 Medullaの構造

・視覚系の2番目のシナプス領域であるmedullaでは、ニューロンが垂直方向のコラム状に集合し、接線方向にのびる無軸索神経や、tangential cellの樹状突起や終末を貫通して線維を伸ばしている。medullaの細胞は以下のように分類できる。

1 接線方向のtangential cell

2 垂直方向のコラム状神経

長軸索神経

trans medullary neuron ("Tm cells") lobulaへ

全て、medulla外側表面の上にある細胞体由来

T-cells lobula, lobula plateのどちらかへ

Y-cells lobula, lobula plateの両方へ

多くは、medulla内側や、lobula plate後方の細胞体由来

短軸索神経

tangential cellの軸索が蛇行する層をはさんで、medulla外側2/3と内側1/3を連絡する

拡散した無軸索神経

接線方向に層を形成する神経

コラムに平行して、垂直方向に線維を伸ばす神経

・medullaのニューロパイルのうち、外側2/3はlamina由来、内側1/3はlobula複合体に由来する。tyoe IV sheath gliaは、両者の境界であるtangential cell蛇行層の、入力線維と出力線維の間に位置する。

・plate 11と12は、垂直方向の神経と無軸索神経を示す。

Plate 14と15は、tangential cellの形を示す。

・電顕写真によると、medullaの各コラムには最低各34本の軸索がある。ゴルジ染色の染色行程を一つの標本に繰り返した実験では、medullaあたり合計600近い神経が染色され、同じタイプの2つの神経のコラムごとの違いについての情報も得られた。多くの標本の研究から、medullaの水平面内の場所ごとに、細胞の違いがあるかについて述べる事ができた。コラムごとの神経のバック状況は、わかる範囲で文字xを付して図の説明に示した。

Plate 7 - 11 垂直方向の神経と無軸索神経 1

・ medullaの表面と各層は図では水平の平行線で示した。medullaは実際はカーブしているが (plate 6-8)、図では全ての細胞は、medullaが平均厚さ110 μ の板になるように縮小 拡大して描いてある。

・ 蛇行層serpentine layerが、medullaを外側2/3と内側1/3に分ける。外側と内側の線維構造は著しく異なる。内側には主として、

長軸索神経の軸索側枝

短軸索神経の終末

T3神経 (lobulaへ), T4神経 (lobula plateへ) の最初の樹状突起

【上図】

- ・ 左端 : laminaのL1, L2, L3単極細胞からの終末
retinaからのR7 Long visual fiber
- 右端 : laminaのL4, L5単極細胞からの終末
retinaからのR8 Long visual fiber
- 中程 : T1細胞の終末
laminaへ狭い範囲に広がるC2, C3遠心性神経の樹状突起
T1a : medulla内を連絡する短軸索神経が、1st optic chiasmaに線維を伸ばす。
- ・ T2神経は、lobulaに投射する。
- ・ 黒い細胞は全て、コラムあたり1つある(x)。
- ・ 茶色い細胞は、拡散した無軸索神経と、層状の短軸索intrinsic神経 (右に向かう)。

【下図】

- ・ 黒い細胞は、transmedullary cellを示す。
 - type 1, typw 2 : 単一コラム内に樹状突起 (1/コラム)
 - type 5 : 3つのコラムに樹状突起 (1/コラム)
 - type 21 : 円状に並ぶ9つのコラムに、幾層かに樹状突起 (1/6コラム)
- ・ 茶色い細胞は、非対称な短軸索intrinsic神経

Plate 7 - 12 垂直方向の神経と無軸索神経 2

A

- ・広い範囲に広がる、単層 (type 3 : 1/2コラム)、多層 (type 8, 12) のtransmedullary cell。
- ・type 8, 12は、
トゲ状の樹状突起を蛇行層の上下に持つ。
六角形のコラムの3軸方向に配置された、3または6ケのコラムにつき1つずつある。
- ・type 12は、medullaの下半分 (腹側) にしか見られない。
- ・type 10と12に隣りあうゴルジ染色されない神経は、"incerta sedis" に分類されよう。この神経のlobula, lobula plateでの終末は調べられていない。

B

黒 :

- ・type 6 transmedullary cellの各種の形。終末は図Hに示す。全ての細胞が蛇行層直下で、泡状の側枝を伸ばしている。しかし樹状突起の分岐パターンは多様である。
- ・最も一般的な突起の形を、図の左から3,4,5,6番目の細胞に示す。

茶色 :

- ・狭い範囲に広がる層状の、拡散した長軸索神経Y-cell。lobula, lobula plateの両方へ向かう。同じような神経は、ウシアブTabanusでも報告されている。
- ・Y1, Y2, Y3, Y16は、1/コラム。

C

黒 :

- ・狭い範囲に広がる、トゲ状の突起突起を持った2層、多層性のtransmedullary cell。
- ・type 2細胞の、より一般的な変形を示す (plate 7-11下と比較)。
- ・type 16とtype 17は、コラムあたり1つつ。六角形コラムの3方向に沿って、軸索のどちらかの側に、大きく重なりあう3コラム分の大きさの樹状突起を伸ばす。

茶色 :

- ・拡散した、多層性のコラム状の無軸索神経。図の右端の、極端に非対称な細胞に注意。これはわずかに離れたコラムを結ぶ短軸索神経の一つの形を示すと思われる。

D

黒 :

- ・広範囲に広がる層状のtransmedullary cell。medulla外側2/3には、泡状の樹状突起が局在している。
- ・type 4 : 1/コラム type 13, 14 : 1/6コラム
- ・これらの神経の周期的配置は、laminaでのコラム状神経要素の配置と同じである。

茶色 :

- ・コラム状の短軸索intrinsic神経
- ・右から2番目の細胞は、medulla内側の細胞体由来する。
- ・左端の細胞は、1/コラム。2、3番目の細胞は、1/2コラム。突起はコラムの垂直軸に沿って伸びる。

E

- ・層状の単層amacrine細胞。蛇行層の内側 (図の下) の神経は泡状・コブ状の突起を持つのに対し、外側 (上) の突起はトゲ状でコブ状である。

F

黒と茶色：

- ・ Y-cellのlobula, lobula plateでの終末。この領域での相対的な終末の深さを示す。

G

- ・ 数字のあるのはY-cell。数字のない茶色の細胞は、コラム状の狭い範囲に広がる無軸索神経。単一の細胞体の単一のニューライトから、機能的に独立(と思われる)ないくつもの樹状突起群が出ていることに注目。
- ・ Y7以外の全てのY-cellは1/コラム。
- ・ Y7, Y8, Y18, Y19の樹状突起は、medullaの内側1/3に局在している。モンシロチョウ *Pieris brassicae* など、ある種の昆虫では、全てのY-cellがこの形である。
- ・ Y8は全て、medulla内側の細胞体に由来する。
Y5, Y18は全て、lobula plate後方の細胞体に由来する。
Y19はmedulla内側かlobula plate後方のどちらかの細胞体に由来するらしい。
図の左端上側の3つの細胞体は、無軸索神経を形成している。

H

- ・ transmedullary cellのlobulaでの終末。
- ・ T2 (7-11下、7-12C)の終末は、カッコでくくってある。その右の終末は、T3 (12a)に由来する。medullaでは本質的に異なる形態の神経の終末が、lobulaでは似たような形態をとっていることに注意。
- ・ medullaのコラムからの入力線維の軸索の束を電顕で観察すると、各コラムは30~40本の線維をlobulaへ、15~25本の線維をlobula plateへ送る。うちY-cellの80%は両ニューロパイルで共有される。
- ・ 2本の軸索 (R7, R8) がretinaの各コラムからmedullaに投射し、6本の軸索 (L1, L2, L3, L4, L5, T1) がlaminaの各コラム (cartridge) からmedullaに投射する。2つの広い範囲に広がる神経 (Tan 1, Tan 2) と2つの狭い範囲に広がる神経 (C2, C3) が、medullaから出てlaminaで終末する。
- ・ lobula, lobula plateからmedullaに向かう遠心線維は見つかっていない。

Plate 7 - 13 視覚系の2次、3次シナプス領域 ; 2nd optic chiasma ;
lobula optic nerve (Plate 6-7, 6-7)

- ・2次、3次視覚系シナプス領域 (medullaとlobula複合体) のコラム構造は、2次、3次介在ニューロンの柵状構造が特徴的である。この図はmedulla, lobula, lobula plate の水平断面を示す。
- ・medullaには、laminaのcartridgeやretinaの個眼同様、約2800のコラムがある。各コラムはretinaからのlong visual fiberを受ける (R7, R8)。laminaをシナプスを作らずに通過して、optic chiasmaを通してmedullaで終末する。最初のシナプスはmedullaの神経に対して行なう。
- ・medullaの各コラムは、2nd optic chiasmaを経てL1, L2, L3, L4, L5, T1の終末も受ける (plate 6-7, 巻頭口絵)。この前後方向の交差はコラムの空間的配置を維持している。
- ・図では、medullaの各コラムは、lobulaへの2次介在ニューロンのうち最も一般的にゴルジ染色されたもので代表させた。plate 11,12 で示したmedullaの多様な2次介在ニューロンは、2nd optic chiasma (2ch) を経て、lobula, lobula plateの一方または両方に投射する。
- ・前方のlobulaと後方のlobula plateは、狭い範囲に広がる神経で結ばれている。例えばT6神経は5コラムごとに1つ、T5神経は各コラムに2つずつ存在する。T6はlobulaとlobula plateの異なるモザイク配置のコラムを結び、T5はそれをlobula plateの2つの層に二重化する役割を果たしている。より深い方の層では、これらはモザイク配置を左右方向 (正中～側方方向) に1周期分ずらしている。T5の2つの層には、protocerebrumのposterior slopeに軸索を伸ばす水平、垂直方向のlobula plate giant neuronの樹状突起が入っている (plate 7-19, 7-29)。
- ・2nd optic chiasma (2ch) は、一部の線維のみしか描いていない。実際はmedullaは数千のlobula複合体へ向かう神経を持つ。各コラムあたり最低30の軸索が、medullaのモザイク構造をlobula複合体へ伝える。
- ・lobula, lobula plateの3次介在ニューロンの周期性は、medullaのその1/3である。
(あるタイプのlobulaのコラム要素の神経は、medullaから投射されたコラム3つ分に対して1つが対応する。これは、このコラムの樹状突起が侵入する周囲18コラムを"自由"な状態にする。別のタイプの神経は、medullaの6角形モザイク配置の3方向の軸に対して3コラムごとに存在する。)
- ・図では、lobulaの神経のうち2種のみが周期的な柵の構成要素として描かれている。樹状突起が互いに重なりあったり触れあったりして、lobula全長にわたる樹状突起の連続的なフェルト状構造を作っていることに注意。
(medullaからの投射範囲などからみると、一部のタイプの細胞はlobulaの一部に局在している。medullaのコラムは、tangential cellによって一様に構成されているが、lobulaにはある種の"コラム冗長性"がある。一部のlobula tangential細胞は、投射された視野の一部分、例えば複眼の下半分とか、両眼の視野の重複する部分など、のみから線維を受けている。)
- ・giant variants (g v) がしばしば観察される。どれも似ていて同じタイプの細胞に見えるが、それぞれventro-lateral protocerebrumのきわめて様々な視覚中枢部位に投射する。
- ・一群のlobula神経は、lobulaの内側 (前側) を出てlobula optic nerve (lo op n) として同側、対側のventro-lateral protocerebrumの視覚中枢に向かう。

Figure 7 - 13

A : medullaのintrinsic細胞の柵状配列

B : lobulaとlobula plateを結ぶ、狭い範囲に広がるT5細胞。投射されたmedullaのコラムに対応する一対に注意 (矢印 : 、が図にはない、...)

C : lobulaの神経同様6コラムに1つしか見られない、広い範囲に広がるmedullaのintrinsicな神経。

Plate 7 - 14 medullaと、lobula複合体；広い範囲に広がる神経、非対称神経
(plate 6-7, 6-8)

- ・ medullaとlobulaでは、コラム状の神経からの樹状突起はニューロパイルの特異的な深さで分岐し、層を形成する。しかし層構造は主として、amacrine cell (plate 7-12) とtangential cell によって形成されるといい良い。図は、脳や対側の視葉に至る、medulla、lobulaの広い範囲に広がるtangential cellを示す。
- ・ laminaやmedullaは均質な構造を持ち、非対称な要素は段階的にしか生じないが、3次介在神経領域(lobula)では、はるかに不均質な構造を持つ。

medulla:

- ・ 2本のgiant medulla neuronは、posterior optic tract (p op t) を介して左右のmedullaを結ぶ。一方の終末の樹状突起群 (Me g t) は、他方の樹状突起群 (Me g d) の外側に位置する。
- ・ 一部のmedulla神経は (Me diff)、拡散した配置をとる。そのひとつは、medullaの蛇行層 (serpentine layer) の外側内側両方に線維を伸ばす。軸索はposterior optic tract (p op t) を介してposterior slopeに至る。

medulla & lobula:

- ・ giant optic lobe neuron (g op lob) の樹状分岐が、medulla内側に広がる。樹状分岐はlobula, lobula plateにも広がる。medulla, lobula複合体での終末の分布パターンの違いは、2nd optic chiasmaの幾何学的構造に従っている。この神経はこれまで、イエバエ以外の各種の双翅類diptera (ハエ、カ) や鱗翅類lepidoptera (チョウ、ガ) で観察されてきた。各ニューロパイルでの分岐の様子は、主によって異なる。

lobula:

- ・ 小さな、細長い範囲に広がる神経がlobula plateに示されている。これらは複眼から投射された視野のモザイク構造に沿って、上から下へ(背腹)、前から後へと並んでいる。protocerebrumの後部視覚中枢に投射する。
- ・ lobulaに描かれた5つの神経は、狭い範囲に広がるtangential cellの例である。
- ・ もっとも外側の、非対称な樹状分岐領域の神経 (Lob ass) は、lobulaの内側(口側)の端ではトゲ状の突起を持ち、外側(複眼側)ではコブ状の突起を出す。その形態は、plate 7-17に示したlobula plateの神経と似ている。
- ・ 2つのcolumnar tangential cell (tan col 1, tan col 2) は、狭い範囲に広がる3次介在神経と似た樹状分岐領域を持つが、実際はわずか1対の軸索線維によって構成されている。
- ・ lobulaに描かれた残り2つの神経は、lobulaニューロパイルの上側(背側)半分に、拡散した樹状分岐を出している。多くの標本で観察されたが、下側(腹側)にはひとつもない。

Figure 7 - 14

- A : medullaのモザイク状コラムの、広範囲に広がる線維。このHolmes-Blest銀染色像の切片は、Me g t樹状突起群の位置で、medullaの層に沿って作られた。
- B : Aより30 μm深い蛇行層 (Cuccati bundle) の位置の切片。大量のmedulla tangential cellの軸索が、posterior optic tractにつながるmedulla前端中央の出口に向かって走っている。
- C : ハナアブ *Erastalis tenax* のmedullaからlobula plateへの2nd optic chiasmaにおける、線維の平行な配列。
- D : chiasmaを斜めに抜ける、medullaからlobulaへの一群の神経

Plate 7 - 15 medullaとlobulaのtangential細胞；層状構造；
2nd optic chiasmaの狭い範囲に広がるT, Y細胞
(plate 6-7, 6-8)

medulla:

- Y-cell (plate 7-13) : medulla lobulaとlobula plate両方
 - T2, T3-cell (7-12) : medulla lobula
 - T4-cell : medulla lobula plate
- これらの細胞体は、lobula plate後方にある。
- transmedullary cellの細胞体はmedulla外側に位置し、lobulaに連絡する (7-13,14)。
 - Me wf : 広い範囲に広がるtangential cell。突起はL2単極細胞の終末の深さで、medulla全域に広がる。
 - 狭い範囲に広がるtangential cellを4つ示した。
 - diff; bi str : 蛇行層の外側または内側に樹状分岐するもの。
 - bi-diff : 拡散した2層の突起を、内側のレベルに出すもの。
 - uni : 対側のmedullaに投射し、そこで単層のコブ状の終末を形成するもの。
 - medullaの蛇行層の外側と、対側の蛇行層の内側を結ぶような連絡は見られない。
 - 軸索は、水平面より0から0μmの高さで、束 (Cuccati bundle) になってmedullaから出る。

lobula:

- wf : 表面近くの、広範囲に広がる神経
- sf : 中間の深さで、細長い範囲に広がる神経
- s. diff, l. diff : 内側 (前側) 半分の深さで、それぞれ狭い範囲、広い範囲に広がる拡散した神経
- 狭い範囲に広がる神経は、近くの視覚中枢 (op fo) に入って絡み合った終末を形成し、視葉でのモザイク状構造を失う。より縦方向の突起の多い同じような形態の神経は、lateral hornに入る (plate 7-23)。

lobula plate:

- 細長い範囲に広がる2種の神経を示した。これらの形態は基本的にtelodendricで、protocerebrumの後部視覚中枢からの遠心線維の終末であると思われる。

lobula plate表面に沿って走るもの

大きなコブ状の側枝を、lobula plate全深さにわたって伸ばすもの。

Figure 7 - 15

- A : 2nd optic chiasmaでの、medulla後部のコラムからlobula外側 (投射的には前側) に向かう線維のパターン
- B : Me wfの深さでmedullaのコラム中を走るtangential線維の規則的な配置。
- C : クロバエCalliphoraのmedulla断面の連続トレース。コラム要素間の線維の変化を示す。各層はコラム間の2次元的平面ネットワーク (laminaからの1次介在ニューロンの終末とlobulaへの2次介在ニューロン) を示す。各層はmedulla全域に広がり、場所によらず均質な線維構造をとる (Figure 3-7)。

Plate 7 - 16 lobulaとlobula plateに共有される神経 (plate 6-8)

・ T-cell, Y-cell以外には、狭い範囲に広がるモザイク状に配置された神経がlobulaとlobula plateを結ぶ。これらはposterior protocerebrumの視覚中枢やposterior slopeに投射する。

- 1: lobula plateから脳に向かう、非対称の神経
- 2: lobulaとlobula plateに広がり、lobulaから脳に向かう巨大なモザイク状神経
- 3: lobulaでは非対称的に、lobula plateでは小さく対称的に広がる、2番目に直径の大きい神経。
- 4: 広い範囲に広がるT-cell (T6)。
- 5: 非対称なT-cell (T7)。

T-cellは、細胞体からのcell body fiberと軸索線維がT字型を構成する。

6a,b:posterior protocerebrumに投射する、小さく広がるモザイク状神経の2形態。

10: 1対のT5神経 (plate 7-13)。これらの神経の樹状突起や終末と、T4神経のmedullaでの樹状突起やlobulaでの終末の類似性に注意 (plate 7-14)。

視覚系神経L2 (plate 7-10), Tm1 (plate 7-13), T4, T5は、これまでゴルジ染色された全ての昆虫で観察されている。また全ての昆虫で、T4, T5神経は、ハエのlobula giant neuronの樹状突起群に相同な構造と同じレベルで終末している。

7: 対側のlobulaからのモザイク状の終末。同様の神経は、ハナアブ科Syrphidaeの各種で観察されている。これは同側と対側の視覚系に投射されたモザイク状の複眼視野マップを結ぶ、唯一のモザイク状連絡と思われる。

8: lobula内のintrinsicな神経。外層と内層を結ぶ。

9: lobulaのamacrine細胞。medullaのamacrine細胞ほど一般的ではない。同種の神経はlobula plateには見られない。

Figure 7 - 16

・ lobulaとlobula plateの一部の神経は、不均質な配置を示す。これらの"非対称性"はsemi-thin切片で容易に観察され、ゴルジ染色やコバルト注入実験の結果と比較できる。

・ 2次介在ニューロンのretinotopicで均質な神経配置は、lobula, lobula plate表面まで伝えられる。3次介在ニューロンのいくらかは、lobula, lobula plateの層構造の全平面領域にわたって均質に分布する。これはmedullaでの構造 (Figure 7-15) と実質的に同じである。しかしその他の神経は、モザイクの一部の領域に局在している。この局限された領域はmedullaやlaminaには反映されておらず、lobula複合体以降に特有のものである。

・ 図CのXYZは六角形モザイクの3方向を示す。アトラスの座標系と混同しないように！

A : lobula, lobula plate共通の、小範囲に広がる神経の周期的な構造を示す。大きな黒点はplate 7-18のtype 3神経を示す。

B : lobulaの上前部のコラムに広がる神経を示す。

B Iのような六角モザイクにマップされ、

B IIのように、左右の複眼の視野の重複する部分の上部を占めると考えられる。

C : lobula plate前部のコラムに局限され、下部 (腹側) ほど密に分布する神経。

C Iのようにマップされる。

D : lobula plate後部に垂直に分布する神経。モザイクの上半分に非対称的に分布する。

D Iのようにマップされる。

E : lobula赤道部に分布する、広範囲に広がるtangential cell。

Plate 7 - 17 脳に向かう3次介在ニューロンの分離；lobula複合体；
視覚中枢；巨大下降神経 (Plate 6-19, 6-25) (右が前)

・ medullaからの神経は、lobula, lobula plateのどちらか、または両方へ、視覚情報を伝達する。複眼から視葉を伝わる平行した経路は、少なくとも形態的には、3次介在神経領域(lobula複合体)から脳に向かう出力線維によって分離される。以下に述べる原則には例外もあるが、これまでのところ全ての3次介在ニューロンにあてはまっている。

・ lobula plateに出入りする神経は、lobulaに樹状分岐するかに関わらず、posterior protocerebrumの視覚中枢がposterior slopeに連絡する。

・ lobulaに由来する神経は前方に伸びて、ventro-lateral protocerebrumの視覚中枢、水平面より130 μm上方の視覚中枢、optic tubercle、lateral hornに投射する。

・ 視覚情報の大半は3次介在ニューロンから同側の中枢に伝えられる。対側を結ぶ連絡は

lobula, lobula plateを結ぶ、広い範囲に広がる神経

対側の視覚中枢へ向かう、狭い範囲に広がる神経

が一般的である。ある種の小範囲に広がる周期的なコラム状神経のみは、両側のlobulaに連絡し、左右の目を結んでいる。

・ 図には、posterior slopeに向かうmedullaのtangential cell (m tan) も示した。

・ 茶色で示した細胞(ボディアン染色による像)は、視覚中枢からventral nerve cordventral nerve cordや対側のventro-lateral protocerebrumに投射する。

・ 特に興味深い特徴を、以下に列挙する。

1: lobula plateの非対称な細長い範囲に広がる神経。plate 7-14のlobulaの神経と似ている。

2: lobula - lobula plateの狭い範囲に広がる神経が、posterior protocerebrumに投射。

3: lobula plate - lobulaからposterior protocerebrumに投射する神経。

4,5: lobulaの細長い範囲に広がる神経が、posterior slopeに投射。

6: lobulaの広い範囲に広がる神経の軸索(plate 7-15)が、deutero-cerebrumの機械感覚領域ant m-sens rのすぐ上の高さで、ventro-lateral protocerebrumに深く侵入する。

7: lobulaから2つの視覚中枢に侵入する比較的珍しい例

8: 対側のlobulaに由来する、小範囲に広がる神経の終末

9: 視覚中枢から対側のlobulaにのびる遠心線維

10: 対側のlobulaからの終末

f: 対側の脳半球に由来し、lobula, lobula plateから視覚中枢に入るコブ状の線維の複雑なパターン

CB: 多数の視覚中枢に侵入し、上方のcentral bodyに至る神経の、小範囲に広がる樹状枝部

g lo lop: posterior slopeの下部(腹側)ニューロパイルに至る、lobula複合体のgiant neuron

Int: antenal lobe内のintrinsicな神経

白抜き: 嗅覚受容器からの線維

ant gl: antenno-glomerular tract

calyxへの3本の小範囲に広がる介在ニューロンとともに示した。

V-L PR: ventro-lateral protocerebrum

POST PR: posterior protocerebrum

Figure 7 - 17

・ ventro-lateral protocerebrum、posterior protocerebrum、posterior slopeを後上方から見た透視図。視覚系ニューロパイルは陰をつけてある。略号は6章(p.57)参照。

・ 黒線は、ventral nerve cordventral nerve cordへの視覚ニューロパイルの経路を示す。

Plate 7 - 18 lobulaの出力線維 ; ventro-lateral protocerebrum ;
median bundle ; dorsal protocerebrum ; mushroom body
(plate 6-6)

- ・この複合イラストは、左脳半球のY座標 $45 \mu \pm 40 \mu$ の位置の横断面を示す。
- ・向きを分かりやすくするため、
 - d h t : dorsal horizontal tract
 - l d h t : lateral dorsal horizontal tract
 - eq h t : equatorial horizontal tract
 の位置を示した。
- ・前ページまでの図と同様、大多数のlobula神経は同側の視覚中枢に投射しているように描いてある。
- ・しかし神経1は、両側のeq h tに線維をのばす。
(極めて大きく広がる樹状分岐が、左右両側の多数の視覚中枢に対称に投射し、片側のlobula複合体に終末を形成する。)
- ・通常視覚中枢は、一群の均質な終末のセットを含む。例えば、視覚中枢2 foに至る神経2、3 foに至る神経3、7 d foに至る神経7の終末に注意。神経7は、水平原点面より上のinferior lateral protocerebrumに至っている。しかしその拡散した終末群は、ボディアン染色では目立たない。
- ・神経4,5,6は、lobulaのそれぞれ異なった場所で樹状突起を広げているが、視覚中枢4-5 foと一緒に終末する。しかし、終末の形態は異なっている。
- ・図には示していないが触れておく必要があるのは、lobulaの接線方向の樹状分岐と、多くの視覚中枢に侵入する拡散した終末(?)を結ぶ、遠心または向心性の神経である。
- ・視葉の狭い範囲に広がる神経と、広い範囲に広がる神経が、単一の視覚中枢に入り交じって投射していることがある。
- ・図にはlateral horn (l ho) の無軸索神経や、lateral hornからsuperior lateral cascade (s l casc) を介して視覚中枢につながる連絡も示してある。
- ・inferior medial protocerebrum (i m pr) と視覚中枢に拡散する樹状枝部は、lateral dorsal horizontal tract (l d h t) の神経に由来する。
- ・触覚視覚中枢antenna-optic focus (ant op fo) に向かうantennal nerve (ant sens) と、ant op fo内の密な樹状枝部 (ventral fissure に向かう) を結ぶ連絡も示した。
- ・他に図に示したのは、
 - ・大きな下降線維 (desc) : median fascicle (m-fasc) を介してeq h tに向かう。
 - ・median bundleに由来する介在ニューロン (mb inとmb f) の準平行な配列が、以下を構成する。
 - median intracerebral cascade (m intr casc)
 - cascade下端からdorsal protocerebrumに戻る再帰的線維 (rec mb)
 - ・lobeの根元と、Kenyon cell軸索がpedunculus (ped) を下降して と lobeに分岐する様子
 - ・Lo int : lobulaニューロパイルの無軸索amacrine神経

Figure 7 - 18

A : ventral nerve cordへのgiant neuronの、多数の視覚中枢に侵入する樹状突起群。一部の中枢は多くの分岐が入っているのに、一部の中枢にはほとんど樹状突起が入っていないことに注意。

B : 脳の前部の視覚中枢(lobulaの終末)を前から見た透視図。略号は6章(p.57)参照。

黒線はgreat commissureを介して左右の脳半球の視覚中枢同士を結ぶ神経群を示す。

Plate 7 - 19 単眼と複眼の、神経の分岐 (横断面)

単眼神経

- ・単眼(ocelli)は、頭部カプセルの上、左右の複眼後縁部の間にある3つ組の目。
- ・双翅目では、3つの単眼は1つの神経節を共有する。レセプター軸索は、単眼直下の単眼神経節で、最低4種以上の向心性ニューロンの樹状突起につながる。
- ・1次介在ニューロンは、posterior slopeでの終末の樹状分岐や、単眼神経節での樹状突起パターンによって、分類できる。神経節には全部で12ケの向心性ニューロンがある。
 - 3対(6ケ)：1つの単眼の下で樹状分岐
 - 4つ：2つの単眼の下で樹状分岐(中+左、中+右、右+左×2)
 - 1対(2ケ)：3つの単眼の下で樹状分岐
- ・単眼神経節の直下、protocerebral bridge(pB)のすぐ後ろで、線維が交差する。
 - 3対のうち片方は、ここで交差して、脳の狭い範囲に終末する(ocl 1)。
 - 1対は、脳内で交差して、広い範囲に終末する(ocl 2)。
 - 2つの単眼に樹状分岐する神経4つのうち2つは、対側の脳につながる(ocl 3)。
 - 3つの単眼に樹状分岐する神経は、交差せずに、同側の脳につながる(ocl 4)。

posterior slope

- ・単眼神経の終末は、protocerebrumのposterior slopeにある。lobula plateからのgiant neuron(vgflop, hgflop)の終末や、giant lobula plate-lobula neuron(gloplo)の終末、対側のlobulaからのgiant lobula neuron(glo)の終末に近い。図では、左のlobulaからの終末を示す。plate 7-23は、右からのを示す。
- ・posterior slopeには、ventral nerve cordへの左右対称、または片方みの下降神経(desc1~4)もある。これらは脳の外へ出る神経であり、単眼神経ではない。
- ・posterior slopeは、拡散した配置のinternuncialな神経(PS intn 1,2)を介して、dorsal protocerebrumのより前方の部分につながっている。たぶん、これらはgiant neuronやlobulaからの向心性神経から、単眼神経に上る1対の遠心性神経(ocl 5)に中継している。
- ・superior medial & lateral protocerebrum(smpr, slpr)から単眼神経節に上る遠心性神経(ocl 6)もある。
- ・単眼神経の断面には、15本程度の細い線維がみられる。その線維の脳内への経路は、protocerebral bridge近くに達する。しかしbridgeの神経には入らず、前を迂回する。
- ・単眼神経が視葉optic lobeやprotocerebral bridgeと密接に関連しているという記述があるが、記述には直接の証拠が提示してなく、ocl 6の投射を記述していると思われる。
- ・ocl 6の線維の最も遠い部分は、ある場合には視覚中枢の側方の、posterior optic tractに達している。これは、ocl 6がlobulaやmedullaなどの視覚系の感覚ニューロパイルに由来すること、単眼神経とprotocerebral bridgeの両方に投射することを示している。

Figure 7 - 19

- A : ocl 3と、ocl 2の一部の、樹状枝部(中央の単眼の樹状突起は、この切片にない)。
- B : 単眼の網膜(retina:ocl re)からのレセプター線維の配列。
- C : 2対のocl 1の樹状枝部。図Bでは、最も側方のレセプター軸索が最も短い。中央のレセプターは、向心性線維の最初の節に達する。
- D : posterior slopeでの単眼神経の終末のゴルジ染色。
- E : クロバエ*Calliphora erythrocephala*の単眼神経に出入りする細い線維。 Pb : protocerebral bridge connective
- F : キンバエ*Lucilia caesar*のlobula plate全体。giant lobula plate neuronが侵入している。
- G : ocl 1の終末の、horizontal lobula plate neuron(hgflop)の終末との合流。
- H左 : クロバエ*Calliphora erythrocephala*のposterior slopeのocl 1, 3の終末。(単眼神経へのprocion yellowの拡散で染色)
- H右上下 : ocl 3の典型的なしわ状の外見(イエバエのコブ)と、ocl 1の分岐した終末。胸部神経節に通ずるgiant fiber軸索に包まれている。ニューロパイルの自己蛍光に対比して、軸索は黒く見える。

Plate 7 - 20 superior protocerebrumへのmedian bundle ;
 , lobeの結合 ; superior lateral fascicle ;
 食道下神経節 (plate 6-3,6-9) (横断面)

- ・ median bundle線維の大半 (最も前方の束) は、deutocerebrum, tritocerebrumから dorsal protocerebrumの表層部ニューロパイルに上る。図は、 $y=0.8$ (前80 μ)、ellipsoid body (e b) , superior archの前に位置する lobeの前で切ったもの。
- ・ 1対の巨大な fan shaped body は、superior archニューロパイルの最前部 (s ar t:superior arch terminal) を示す。superior archニューロパイルは、pedunculusの分岐部 (ped div) の後面を通る軸索 (s ar ax) を介して、ventro lateral protocerebrum (v l pr) の樹状枝部につながっている。

lobe関連

- ・ わずかな連絡が、左 (図の下) の lobe と右 (上) の lobe を結んでいる (-)。
- ・ 左右の lobe は、equatorial horizontal tract (eq ht) を介して、同側のより後方に位置する ventral body (v bo) につながっている。
- ・ 1対の介在ニューロン (contra) が、左の lobe の幹から出て、正中を越え、右の lobe の後を通して、脳の後方へ向かう。
- ・ lobe は、Kenyon cell 側枝の典型的なへび状の配列が見られる。
- ・ 1対の3次介在ニューロンが右の lobe から出て、lobe表面を取りまき、外側に位置する inferior lateral protocerebrum (i l pr) で終末する。終末は、視覚中枢 (optic foci:op fo) 前部で inferior lateral protocerebrum (i l pr) と ventro-lateral protocerebrum (v l pr) を結ぶ internuncial ニューロンの樹状枝部と、連絡する。
- ・ 図の左側には、 lobe と同側の ventral body (v bo) の連絡を示す。

lateral protocerebrum

- ・ ventro-lateral と superior lateral protocerebrum (v l pr, s l pr) は、脳を垂直に通る superior lateral fascicle (s l fasc) を介して、拡散した配列のニューロンで結ばれる。

正中部

- ・ 1対の下降神経 (desc-mb) が、median bundle を通って、pars intercerebralis から tritocerebrum の flange (fla) に降りる (desc mb fla)。superior protocerebrum 内でふくれた樹状枝部を持つ。片方の神経は、flange で側枝を出し、labro-frontal nerve を通って frontal ganglion に至る。
- ・ もう片方は、tritocerebrum では終末しないで、かわりに食道下神経節を通して後方へ向かう。その形は、Schistocerca vago の側心体 (corpus cardiaca) への神経分泌細胞に似ている。Schistocerca の側心体神経軸索への泳動イオン注入で、少なくとも一部の median bundle 神経は分泌的であることがわかっている。
- ・ 図に示した細胞の極性は、median bundle の神経は下降神経であるという Power の観察を支持している。これはハエでは少数派である。
- ・ 食道下神経節の flange 部には、口器の筋肉に向かう小さな運動神経 (motor) を示した。
- ・ antenno-glomerular tract (ant gl) の根元に向かうと思われる2つの神経を、食道下神経節の背側層ニューロパイルに示した。

Figure 7 - 20 クロバエ Calliphora erythrocephala の食道下神経節

A : max-lab1 nerve の maxillary 線維からの終末

B : 食道下神経節介在ニューロンの細胞体 (perikarya)

C : 介在ニューロン樹状突起のみぞ状配列と、対側との結合

Plate 7 - 21 ventro-lateral protocerebrumへのellipsoid body ;
 protocerebrumの、短軸索、無軸索神経 ;
 食道下神経節 ; pars intercerebralisの神経分泌細胞 (plate 6-10,11)

- ・横断面ではellipsoid bodyは左右に少しのびたドーナツ型。下辺は前方に垂直から6°ほど傾いている。
- ・その後には、superior arch (s ar) と、左右にlateral protuberanceがある。

superior arch

・図では、superior archとmedian furrow両側のmedial protocerebrumの表層ニューロパイル内の、plate7-20に示したコブ状・泡状の樹状枝部の間との結合を示す。superior arch内の分岐はsuperior protocerebrum表面と同様に泡状で、ニューロンの両端とも、「後シナプス的」なトゲ状の特徴を持たない。たぶんこれらの神経は神経分泌細胞である。pars intercerebralis (pars in)にある細胞体の多くは、神経分泌細胞的な組織化学的特性を持っている。バツタLocustやSchistocercaでは、superior medial protocerebrumの樹状突起の一部がmedian bundleを通して側心体につながる神経分泌細胞に由来しているという証拠がある。

ellipsoid body

- ・ellipsoid bodyには、2種のニューロンからの樹状分岐を示す。
 左ゆ1側方にのびてpedunculusの近くでinferior medial protocerebrumに入るもの。
 右ゆ2側方にのびてventro-lateral protocerebrumの視覚中枢最側方に入るもの。
- ・これらの神経の多くからのellipsoid body神経の一部も示した。
- ・これらは、いかに一次的な神経(?) primary elementsが、Bodian染色でみられるような一部のニューロパイルの外形 (6-12,13) を決めるかを示している。
- ・茶色で示した神経は、ventral groove (ドーナツの穴) を通る線維を介してellipsoid bodyとsuperior archを結ぶ。ellipsoid body側はventral body (v bo) にのびて、左右対称または非対称の樹状分岐をする。この神経と、lateral protuberanceとinferior medial protocerebrumを結ぶをつなぐ神経は、ともに脳の腹側(下側)に位置する細胞体に由来する。

protocerebrum

- ・図のlateral protocerebrum, dorsal protocerebrumには、median bundleからの3つの終末を示す(mb1~3)。終末は右のprotocerebrumに入り、同時に対側のprotocerebrumのsuperior medial lobeに側枝を出す。
- ・左半球には、複雑に分岐するintrinsicな神経(int)を示す。その主軸線維は半球の側面の輪郭に沿い、深さ方向に多くの樹状分岐を出す。各分岐は異なった分岐パターンを持ち、各樹状枝部は、例えばコブ状の突起(vari)のような特定の線維分化をするらしい。
- ・ellipsoid bodyを囲む左のprotocerebrumは、lateral dorsal horizontal tract (ldht)の表面で小さいが複雑な分岐をするventral body (v bo)からの線維(v bo 1)が貫通している。線維は左右にのびて、pedunculusのまわりやsuperior protocerebrumに至る。
- ・右のsuperior protocerebrumには、2つのintrinsicな神経を示す。
 anax 軸索を持たない。
 int 1本の主軸と、2本以上の終末の特化した線維を持つ。
- ・lateral hornには、2つの無軸索の神経を示す(anax l ho)。

視覚中枢 optic focus (foci)

- ・右の、eb2の線維からの侵入を受ける視覚中枢は、同時にlobulaの視覚神経(茶色)からの終末や、minor giant neuronの1本からの樹状突起も受ける。

食道下神経節

- ・食道下神経節は、maxillary-labellar nerve (max-lab n)のmaxillary strandからのレセプター終末(re)を受ける。少なくとも2つのグループのレセプターが、2つのレベルで終末するのに注意。olfactory lobeと同様、これらのレセプターニューロパイルには、同側、対側のintrinsicな神経(int)と、無軸索のamacrineふう神経がある。
- ・1対の遠心性終末の樹状分岐(desc)が、レセプター終末の両方のレベルに侵入している。
- ・上行神経(asc)は多分、antenna-glomerular tractの根元に入るか、脳の後部に向かう。

Plate 7 - 2 2 central bodyの連絡 ; inferior medial protocerebrum ;
ventral body ; median fascicle ;
食道下神経節 ; median bundle (plate6-11 ~ 15)

central body

- ・ central bodyには、樹状枝部が少なくとも6つの線維束を形成する (plate6-12,13のstratum a)、小範囲に広がる神経を含む。
- ・ central bodyの上1/3 (superior arch:s ar) は、lateral protuberanceの後のレベルに位置する。下2/3 (fan shaped body:f b) は、ellipsoid bodyの後に位置する。
- ・ noduliは、この図では同側のfan shaped bodyとsuperior archにつながっている。
- ・ plate7-21同様、superior arch表層のニューロパイルはprotocerebrumの最も正中側の表層ニューロパイルにつながっている。
- ・ central body中央部の多層化した神経 (cb ms) は、superior arch表層に至る6レベルのニューロパイルに侵入する。これはpedunculusの横でprotocerebrumのmedial inferiorニューロパイルにつながる。
- ・ 右側のnodulusは、central bodyを上、下、前、後にのびる拡散した樹状枝部につながる (plate6-12,13の扇状線維束stave 5に相当)。異なった終末特化を示す多層化した線維に注意。fan shaped body内層以外は泡状、またはコブ状。内層には、脳側方の4次視覚ニューロパイル (plate7-24) に由来する、大きな扇状のinternuncialの軸索が入る。
- ・ noduli内の突起は、まとめて考えると、中心と表層の同心円状配列をとる。
- ・ 5次ニューロン (茶色) が、fan shaped bodyからtriticerebrumのflange (fla) にのびるのを示す。

ventral body

- ・ median bundleに由来する終末 (mb t) の複雑な分布を示す。この図では、線維はmedian bundleの最後方の束 (図の点線) から来る。median fascicle (m fasc) を介してventral bodyとprotocerebrumを結ぶ神経に由来する左側の終末の配置に注意。
- ・ ventral bodyには、食道孔の下から出る食道下神経節の単極神経 (v bo-sog) からの、平たい線維も受ける。
- ・ mb col : median bundleのtriticerebrum神経の、flangeでの泡状の側枝終末。
- ・ 右側のflangeの2つの複雑な樹状枝部の一部は、ventral body、食道下神経節のventro-lateral fascicle (so v-l fasc)、antennal mechano-sensory region (ant m-sens r) に侵入する。
- ・ ventral body後方のantennal mechano-sensory regionには、lateral hornのニューロンの樹状突起も侵入する。

pedunculus

- ・ 左右のpedunculusには、1対のKenyon cellの tractを示す (plate7-24)。

Figure 7 - 2 2 主な神経分泌細胞の線維の経路

A : 前面から、矢印は神経分泌細胞樹状突起への視覚、化学感覚、機械感覚の経路

B : 上から、retrocerebral nerve (retro n) の起源、

C : 正中断面

NCC I : median bundleの交差経路を介して

NCC II : sub-ellipsoid commissureの垂直部分を介して (plate6-10)

NCC III : 食道孔に沿って

- ・ 3経路とも脳から後に出て、retrocerebral nerveを形成し、retrocerebral complex (アラタ体corpora allata、側心体corpora cardiaca) に至る。
- ・ pars intercerebralisの一部の線維もNCC IIを形成するが、protocerebrumニューロパイルの後方を、単眼からの入力介在ニューロンと平行に下る。

Plate 7 - 23 protocerebrumの全体的染色 ; central body ;
 protocerebrumの垂直的結合 ; lobula-lateral horn ;
 キノコ体 (plate 6-15,16,20)

- ・バックグラウンド Golgi-Cox法, Golgi-rapid法
- ・手前(黒) Golgi-Colonnier法

キノコ体 mushroom body

- ・図全体で、約120 μ の厚さ。横断面。左のprotocerebral lobelは、少し前に倒し、後にねじってある。
- ・その効果で、左のキノコ体のpedunculusの回りのニューロパイルの、漏斗 (funnel) 状の配列がよく見える。ここには多くの種類の神経があるが、大部分はmedian bundleと、それに関連する介在ニューロン (準平行に並ぶ神経を含む)の終末である。
- ・右のcalyxには、antenna-glomerular tractからの狭い範囲に広がる終末を示してある。
- ・posterior collar (ρ) を介してpedunculusの後を回る平行な線維の経路に、特に注意。
- ・lateral protocerebrumの表層ニューロパイルの大きな樹状枝部 (desc) にも注意。その軸索は下にのび、posterior slopeやventral nerve cordに至る。
- ・左右のprotocerebrumには、calyx (ca) に由来するKenyon cell (K) の平行線維の一部を示す。右のpedunculusを出てinferior lateral protocerebrum (4次化学感覚ニューロパイル)に至る一連の線維に注意。

central body

- ・lateral medial protocerebrum, ventro lateral protocerebrumの全体にわたってplate7-18,21,22に示した無軸索神経と似た特徴を示す、数百の細かく分岐した線維がある。これは、視葉を除く脳の細胞タイプの中で、最大の数を構成すると思われる。
- ・ゴルジ - コックス染色 (茶色) は、ventral bodyの線条構造のニューロパイルと、fan shaped body (fb) とventral body (v bo) を結ぶ大きな水平の神経を、よく示している。
- ・左右のventral bodyは、inter ventral body connect (i v bo t) で結ばれている。
- ・superior arch commissure (s arc) の「途中で」 superior archに入る樹状枝部にも注意。
- ・central bodyには、noduliに至る2つの形の狭い範囲に広がる神経 (no1, no2) もある。図の右側の線維 (no1) : 両側のnoduliに同側、対側に連絡する。
 左側の線維 (no2) : fan shaped bodyの2つのレベルにつながる。その細胞体線維 (neurite) は、同時に短いコブ状の膨らみを、fan shaped bodyの中央部にのばす。
- ・intrinsicなニューロンが1つ (s ar int)、central bodyを斜めに横切り、対側のlateral protuberance (l pt) で終末する。

食道下神経節 suboesophageal ganglion

- ・食道下神経節 (sog) は、ventral nerve cordに通じる下降神経 (desc) の、大きな左右対称の樹状枝部を含む。大多数の下降神経同様、この下降神経は元になる親ニューロパイルの後に位置する。
- ・食道孔の左右のニューロパイルには、antennal mechano-sensory region (ant m-s r) を通じて分岐する樹状突起がある。その上には、oesophageal bridgeのsuperior arch (s ar oes b) を介して左右のant m-s rをつなぐ神経がある。
- ・食道下神経節の線条構造のニューロパイルには、median bundleに向かう神経の樹状突起がある。

protocerebrum

- ・ニューロンpr1, pr2に由来するsuperior medial protocerebrumの1対の樹状突起が、軸索 (ax1, ax2) をdorsal horizontal tract (d h t) にのばす。同時に側枝を前下方にのばし、lateral protuberanceに達し、そこで後に曲がってventral body (v bo) とoptic focus (op fo) に達する。
 いわゆる「軸索側枝」 (axon collateral: ax cols) とそれに続く分岐や終末特化は、central bodyや視覚系以外での2つの複雑な細胞形態の例となっている。

lateral protuberanceへの多くの分岐は、泡状、コブ状、トゲ状の混じった終末特化の例となっているが、1つの分岐には1種の終末特化しかない。

・無軸索のニューロンと異なり、これらは「セグメント化された」「区画 (compartment) 化された」と呼ぶことができる。無軸索ニューロンでは、1本の限られた長さの線維に各種の終末特化が存在する。

・左の protocerebrum の4つの大きな神経細胞 (pr3 ~ 6) は、superior, inferior, ventro-lateral protocerebrum の異なった部分に侵入するが、比較的単純な形態を持つ。すなわち、その終末は全ての部分でトゲ状である。

軸索は前方にのびて、同側の antenno-glomerular tract を通り、dorsal horizontal tract (d h t) に至る。

・pr1 ~ 6の最前方の投射は、anterior cross (plate6-9) のレベルにある。crossの断面の直径は大きいですが、投射を独立した線維として銀染色で観察することはできなかった。

・左右の protocerebrum は、lateral horn (l ho) の commissure (cl ho) でつながっている。

左の lateral horn は、垂直に並んだ lobula tangential cell からの同側の終末を示す。一部は commissure を介して対側の lateral horn に至る。

視葉 optic lobe

・giant lobula neuronの樹状突起を、右のlobulaに示す。軸索はgreat commissureを介して、最終的には対側のposterior slopeに至る。

・l ho-lo t : lateral horn ~ lobula tract

Plate 7 - 24 protocerebrum, protocerebral bridgeへのfan shaped bodyの連絡；
キノコ体；calyxへの遠心性フィードバック (plate 6-12,13,14)

・図の面は、キノコ体のpedunculusの長軸と、前後方向の突起に平行に描いてある。(Figure 6-12a,b)

central body

- ・ fan shaped body には、3種のニューロンの樹状枝部を示す。
同側のinferior lateral protocerebrum (ilpr)へ：ドット、白抜き
同側の視覚中枢へ：黒
fan shaped body内の終末は、protocerebral bridgeの神経の扇状線維束(stave)に沿って、左右に放射状に、前から後に広がる。(plate6-12,13の解説参照)
- ・ 黒いニューロンの右側最側方の分岐は、対側の最も遠い扇状線維束にのびる。この神経の最後の分岐は、正中の左に位置し、右の扇状線維束にのびる。この神経からの一群の線維は、平たい螺旋状の配置をとる。
- ・ fan shaped bodyの4つめの樹状分岐(しましま：細胞体intからのびる)は、central body内部のintrinsicな線維で、fan shaped bodyとellipsoid bodyを結ぶ。
- ・ 2つの神経eb1, eb2は、ellipsoid bodyとinferior lateral protocerebrum (ilpr)を結ぶ。
eb1：脳の中央部の細胞体層から出て、ellipsoid body前面に侵入する。
eb2：ellipsoid bodyの後面から侵入する。
- ・ lateral protuberance (lpt)には、protocerebral bridgeのbuttress (bu)と、dorsal horizontal tract (dht)の後の根元から、一群の泡状の樹状枝部を受ける。これらの神経はfan shaped bodyの後で正中面を越え、峡部isthmus (isth)に至る。
- ・ 同側のisthmusとellipsoid bodyを結ぶ神経(eb3)もある。

キノコ体 mushroom body

- ・ 右のキノコ体には、tractを介してlobeにのびるKenyon cell (K)を示す。ほかに、lobeにのびるもの、lobeにのびるものも示す(pedunculus分岐部ped divで切れている)。axial zone深くのカギ爪状のKenyon cellの配置に注意。これらは、lobeにはのびるが、lobeにはのびない。
- ・、lobeは軸索側枝の分岐パターンが異なる。lobeの根元は渦巻状。
- ・ 左のpedunculus分岐部(ped div)には、calyxへ再帰する線維につながる巨大な樹状分岐を示す。同じような神経は、甲虫類コガネ虫Hoplia farinosaやハチでも見られる(Figure 7-24)。
- ・ 3次介在ニューロン(in)は、pedunculus内のKenyon cell軸索と平行。図にはventral bodyを越えてpedunculusとlobeを結ぶ経路を示す。

正中部

- ・ inferior bridge (inf b)は多数の樹状枝部を含む。そのうち、対側のpedunculusの下のposterior collar (pco)のニューロパイルにつながる2つを示す。

Figure 7 - 24

左：ミツバチApis mellificaのcalyxの、再帰的神経の終末樹状分岐

下：protocerebral bridge, central body複合体と、キノコ体のcalyxの間の位相的關係を示す見取り図

Plate 7 - 25 central body ; protocerebrumとantennal mechano-sensory regionへの連絡 (plate 7-26)

正中～横150μ付近の縦断面3枚の切片からの再構成 (太い矢印：切片間の不連続部)

右が前

- ・ニューロン1、2：前部細胞体層 (rind) の細胞体から
- ・ニューロン1：superior archとfan shaped bodyを通して下降、さらに下方のantennal mechano-sensory regionと、上方のinferior, superior medial protocerebrumの、protocerebral glomerular tractの根元 (r pr gl t) 付近へ。
- ・ニューロン2：ellipsoid bodyの後縁下部に侵入し、dorsal medial protocerebrumへ線維をのばす。
- ・ニューロン3：細胞体はpars intercerebralisにある。太い細胞体線維がsuperior archの上面にのび、そこで大きな膨らみと、一群のコブを形成し、ニューロン1の最初の分岐と並列する。これらの終末特化は、バッタLocustの脳へのコバルト注入でみられる神経分泌細胞とよく似ている。
- ・一群の平行線維4は、superior archの前面を通る。細胞体は明らかでない。

Figure 7 - 25 A central body ; flange (tritocerebrum神経節)
(plate 7-20,22)

- ・クロバエCalliphora vomitoriaのcentral bodyの正中断面
- ・anterior cross (plate6-9) に由来する平行線維は、superior archに入り、central bodyの巨大ニューロンの垂直な分岐と直交する。
- ・クロバエではこの巨大ニューロンは、superior arch, fan shaped bodyの左右幅全体に侵入し、同時に一群の線維をellipsoid bodyにのばす。flangeへの、わずかしが観察されていない連絡枝の1本も出している。
flange：頭部の生長 (vegetative) 中枢

Figure 7 - 25 B protocerebral bridgeとcentral bodyの連絡
(plate 6-13,7-26B)

- ・protocerebral bridgeの神経はゴルジ染色で染まりにくい。染まる神経の大半は、central bodyにのびる。ここでは、dorsal horizontal tract (d h t) とlateral protuberance (l pt:plate6-13のpb-lptを介して) に入入りする桁状の神経を示す。
- ・白抜きは、protocerebral bridgeに由来し、下方のinferior bridgeニューロパイルにつながる神経。
- ・protocerebral bridgeの前少し下方にあるfan shaped bodyを、後方から見ている。
noduliに同側、対側につながる1対の垂直な扇型の神経を示す。
- ・重ねて描いたのは、fan shaped bodyへの平行線維 (para:plate7-25a) と、bridgeの左縁とfan shaped body, noduliの右側を結ぶ神経。
- ・ocln：単眼神経の一部

Plate 7 - 26 A fan shaped bodyと、posterior slope, ventral body,
superior protocerebrumとの連絡
(正中断面・右が前)

- ・ superior protocerebrum, ventral body (v bo) , posterior slope (p sl) に由来する神経で、central bodyには独立した線条構造の水平層が出来ている。
- ・ ニューロン 1 は、fan shaped bodyを介してventral bodyと、posterior slope, antennal mechano-sensory region (m-sens r) を結んでいる。
- ・ ニューロン 2、3、4 は、superior, inferior medial protocerebrum内の、median bundle入力関連の神経と、キノコ体からの3次介在ニューロンの終末の間に、濃密な線維の網状構造を形成している。
- ・ fan shaped body内の前後への線条は、左右幅全体に広がる神経 (plate 7-24) の面に平行である。protocerebral bridgeに由来する各扇状線維束 (stave) は、図に示した4つの神経細胞の線維のコラム型の各列と同じ位置にある。

Plate 7 - 26 B クロバエCalliphora erythrocephalaのprotocerebrum後面図

- ・ 下降神経の間で樹状分岐する同側 (1)、対側 (2) の、posterior slopeとprotocerebral bridge (Pb) を結ぶ経路を示す。
- ・ 下降神経のうち2つ (HGD, VGD) は、lobula plateの水平 (HG)、垂直 (VG) の巨大ニューロン (giants) に由来する (plate 7-19,29,32)。
- ・ 狭い範囲に広がるニューロンが、protocerebral bridge (Pb) から central body (CB) の fan shaped bodyにのびる (Figure6-13b)。
- ・ 胸部神経節の「連合 (associative) 」介在ニューロンからの上行線維 (3) の、posterior slopeでの複雑な分岐パターンを示す。下降神経の樹状枝部、superior protocerebrum ニューロパイル、pedunculus (PED) の脇などへの侵入に注意。
- ・ NS : 1対の神経分泌細胞。軸索はcentral body前方を通り、NCC 1を介して後方に向かい、retrocerebral nerveに入る。
- ・ P cdesc : 下降軸索のposterior commissure (plate6-28)。

Plate 7 - 27 A superior arch ; ventral body ; 後部視覚中枢
水平断面・下が前 (plate 6-19,25)

- ・ superior arch の最下層 (stratum a) (superior arch:s ar と fan shaped body:f b のインターフェース) には、ventral body に投射する神経の扇型の樹状分岐がある。
- ・ 図には 3 つのニューロンを示す。
白抜き：superior arch の右半分に左右非対称な投射領域を持つ。側枝は対側にのび、(2つ)左半分の前2/3周に至る。
黒塗り：stratum aの下に位置し、fan shaped body ニューロパイルの最上部に侵入する。
これらは、両側のventral body に投射する。口側 (oral) セグメント (v bo or)、眼側 (ocular) セグメント (v bo oc) での非対称の投射領域に注意。
- ・ posterior deutocerebrum の視覚中枢 (optic foci:op fo) (posterior optic tubercle: plate6-8) と、同側のventral body を結ぶ一群の線維がある。
- ・ central body の両側にあたる、ventro lateral protocerebrum の視覚中枢の後、中央部に、1 対の樹状枝部がある。細胞体の1つは、脳の後上部、superior protocerebrum の後面の上にある。
これらの軸索は、great commissure (Figure6-25a) の 2 番目のキアズマを通して脳の対側に渡った後、ventral nerve cord につながる。
- ・ inferior bridge を介して左右の脳を結ぶ神経にも注意。

Figure 7 - 27 A protocerebral bridge - central bodyニューロンの樹状突起

peri : 神経細胞体 (perikaryon) cbf : 細胞体線維 (ニューライト)
so : 軸索を囲むグリア細胞体

Plate 7 - 27 B central body下部とventral body (水平断面・下が前)

- ・ fan shaped body 下部とventral body が、扇型のニューロン (白抜き) で左右非対称に結ばれている。
- ・ 両側のventral body は、単一の細胞体線維 (cbf) に由来する一群の線維によってellipsoid body と fan shaped body に結ばれている。
- ・ 右のventral body はposterior tract (p tv bo) を介して後部視覚中枢につながる。
- ・ ventral body は、口側 (oral:or)、眼側 (ocular:oc) のセグメントに明瞭に分かれる。
下の挿入図では、commissureによって左右を結ぶ2つのニューロンを示す。セグメントの区別がよくわかる。

plate 7-27 A と B は、central body の異常な複雑さと共に、前後方向の層構造を示している。扇型ニューロンは、protocerebrum からの線維によるニューロパイルに作られた扇状線維束 (stave 1~7) 構造を反映していることにも注意。

Plate 7 - 28 central body ; 狭い範囲に広がるニューロンの形
横断面 (plate 6-12,13,14)

A : superior arch (s ar) は、正中を走る太い線維で、protocerebral bridge-inferior bridge (inf b-p b) の根元につながる。

・細胞 (1) は、2本の平行な分岐からなる。垂直面をジグザクに走り、左右のventral body (v bo) とaccessory body (acc bo) に至る。

・左右のventral body (v bo) の前面は、同側の細胞体 (2) からのsuperior arch内の分岐とつながる。

・右に示す細胞 (3) は、protocerebrumからのコブ状の終末。

B : 同側のprotocerebral bridge (pb) とlateral protuberance (l pt) の、protocerebral bridge-lateral protuberance tract (pb lpt t) を介した連絡を示す。

・protocerebral bridgeから対側のfan shaped body (扇状神経束stave 6) に至る交差した神経もある。

・この図に示した全ての神経は、ellipsoid body (eb) の下縁に投射している (7-24)。

・ellipsoid body中央上縁は、複雑に分岐した無軸索の神経で、lateral protuberanceにつながっている。

C : 図のfan shaped bodyの左半分は、対側のprotocerebrumに由来する巨大な線維を含む。

・中央の神経は右のisthmus (isth) に至る。isthmusはさらにellipsoid bodyにつながる。

・右のlateral protuberance (l pt) の軸索は、posterior slopeへの軸索に由来し、fan shaped bodyにのびている。

D : ellipsoid body (eb) とisthmus (isth) は、中心細胞体層 (central rind) からの神経によってつながり、左のinferior medial protocerebrum (i m pr) にのびる。

・左右のlateral protuberanceは、pb lpt tを介して、それぞれ同側のprotocerebral bridgeとつながっている。これらはprotocerebral bridge内で、plate7-25Bに示した桁 (girder) 状の連絡を作る。

・protocerebral bridgeから対側のfan shaped bodyの扇状線維束stave 5に入る線維はposterior protocerebrumからの拡散した樹状枝部の後を通る。この線維は細い側枝を後方に出し、protocerebral bridgeの側方の根元 (lateral root:l rpb) に至る。

E : キノコ体mushroom bodyとcentral bodyが連絡しているかどうかは、記述によって異なる。ゴルジ法によるある研究では連絡を認め (Goll,1965)、別の研究では連絡を否定する (Williams,1972)。しかしゴルジ法によって染まる細胞はとても選択的なので他の種で連絡が見られないと言うだけでは、Gollの見解を否定することはできない。

・この図では、fan shaped bodyから片方のlobeを介して両側のsuperior lateral protocerebrumに至る謎めいた連絡を示す。fan shaped bodyには、ellipsoid bodyの下側の溝 (ventral groove:v g) を通って入る。

・たぶん、lobe内面でのこの線維のコブ状終末は、同側のfan shaped bodyに入る太い入力線維 (plate 6-24) を巻いていて、キノコ体神経とは連絡していない。

F : 脳の各部との入力・出力線維の他に、central bodyには内部をループ状にめぐる経路もある。両側にまたがる他の多くの神経と同様、この神経は左右対称ではなく、特徴的な非対称の樹状分岐対を持つ。

・その上、central bodyのニューロパイルの外側部分は、内側部分と連絡する。これは左右間の相互作用だけでなく、片側内での横方向の相互作用の存在を示唆している。これはfan shaped body noduli、protocerebral bridge fan shaped bodyの神経投射パターンからも示唆されていたことである。

結局central bodyは中央に位置してはいるが、本質的には1対のシナプス領域である。

Plate 7 - 29 クロバエ；3次元再構成；コバルト注入染色；
単眼への遠心性神経；NCC II；lobula plate giants；
多様式の下降神経

解剖学的研究は、ゴルジ染色のみによる必要はない。この図は、メチレンブルー - アズールII染色の4 μ アラルダイト切片と、塩化コバルトを逆行性に拡散させたあと硫化コバルト結晶を注入したニューロンを描いたものである(塩化コバルト溶液を線維断面から注入するか、結晶を胸部神経節、単眼神経節に置く)。

・右のlobulaには、posterior slopeの食道周辺部へ投射する8本の巨大な垂直線維giant vertical fiber (いわゆるPierantoni fibers)を示す。

イエバエMuscaやクロバエCalliphoraでは、これらは3つのグループに分類できる。

cell 1,2,3 垂直線維の前方の3つ組

cell 4,5 上後方に曲がっている

cell 6,7,8 前上方に曲がっている

(Figure6-16)

8本とも、下部では同じような分岐パターンをとる。

これらの軸索は、見やすいように、脳を前からみたかのように描いてある。

他の部分は実際は後からみている。

・Ocl-het：単眼の介在ニューロン終末間の、食道下の連絡(ゴルジ染色)。

・cell 9,10 lobula plateから単眼への遠心性ニューロン

・cell 11,12 posterior slopeから単眼への遠心性ニューロン

・cell 13,14,15 神経分泌細胞線維NCC IIへの横方向の細胞体。樹状突起はcentral body前方のsuperior medial protocerebrumにある。

・vis H, vis V protocerebrumの視覚ニューロパイルから同側のventral nerve cordへの下降神経

・vis-mech,vis-chem 視覚と、機械感覚and/or化学感覚4次ニューロパイルから対側のventral nerve cordへの下降神経

・右のlobula plateには、3つの巨大水平細胞giant horizontal cellを示す。これらは2次拡散で染めた。胸部神経節に塩化コバルトをいれ、シナプス経路で拡散させた。

・脳からの下降神経の多くは、多くの感覚様式のニューロパイルに侵入し、その結果多くの様式の命令を体神経節に伝える。近縁種では、対応する下降神経は視覚か機械感覚のどちらかのニューロパイルにしか侵入しない(カマドコオロギGryllus domesticsのdorsal giant fiber)。これらでは樹状突起の大多数は機械感覚、一部は視覚のみ(バッタLocustのDCMDニューロン)に侵入する。

・同様に、双翅類の異なる種でも、相同の器官に差がある。例えばショウジョウバエDrosophilaのgiant fiberはmedial protocerebrumニューロパイルに入るが、クロバエ Calliphoraでは、機械感覚領域や視覚領域に入る (Figure 7-32B)。

Figure 7 - 29

A：クロバエの食道をめぐるgiant connectives。(ゴルジ)

B：クロバエのposterior slopeの単眼介在ニューロン間の、両側性の連絡。(ゴルジ)

C：イエバエの"Pierantoni"細胞の、垂直な樹状突起。(ゴルジ)

D：クロバエの下降神経樹状突起。(コバルト注入)

E：水平(H)、垂直(V)のlobula plate giant neuronの終末。(ゴルジ)

Plate 7 - 30 posterior protocerebrumとposterior slope
横断面 (plate 6-23,7-19)

- posterior slopeにある終末：
 - superior, ventro-lateral protocerebrumからのinternuncialな介在ニューロン
 - 感覚ニューロパイルからのニューロン (medulla, lobula plate, - lobeなど)
 - 胸部神経節から、ventral nerve cordを通過して上行する"複雑な"internuncial介在ニューロン。
- トゲ状の樹状突起を持った太い神経は、胸部神経節に下降する多様な形の下降神経 (plate7-29)。
- 微少なトゲのある細い分岐を持つ少し細い神経 (図の茶色) は、胸部神経節の抑制性神経に似ている。
- maxillary labellar nerve後セグメントの、物の筋肉への運動ニューロンを、比較のため示す。特徴的な運動タイプの樹状突起と、準細胞体 (pseudoperikaryon:ps per) が見られる。
- 4次感覚ニューロパイル (視覚中枢, inferior lateral protocerebrum) から ventral nerve cordに下降する軸索の多くは、posterior slopeニューロパイルを経由する。一部はこの領域で側方に突起を出す (矢印)。
- 単眼からの神経 (plate7-19)、giant lobula plate神経 (g flop) も、この領域への重要な入力である。
- gc : great commissureからの、後方への線維
 - mbf : median bundleの終末領域からの神経。protocerebrum後面の上を通過してposterior slopeに至り、NCC IIを通過して後方にのびる。
 - asc : ventral nerve cordからの上行神経。

Plate 7 - 31 optic lobeから脳への連絡水平断面 (下が前)

- ・ optic lobeの感覚ニューロパイルの巨大さは、このアトラスを通じて繰り返し述べた。optic lobeはまた、食道上神経節 (脳)のニューロパイルへの入力経路の大部分を出している。この2枚の図は、脳に入る視神経の多様性を示している。
- ・ 特に重要なのは、
 - ・ lobulaから、ventro-lateral protocerebrumの前部視覚中枢へのびる線維束の分離。
 - ・ lobula plateやlobula+lobula plateから、後部視覚中枢へのびる線維束の多様性。
- ・ medullaからの線維束は、主に同側、対側の後部視覚中枢、posterior slopeにのび、両側のmedullaをつないでいる。
- ・ 最近コバルト注入法で、medullaからcentral bodyへの細かい投射が報告された。posterior optic tractからsuperior archにのびる側枝が、同じ様な経路をたどる。
- ・ 視神経の投射は、抑制銀染色で調べ、左 (図の右)のoptic lobeからトレースした。投射経路は左右対称である。
- ・ 視覚中枢、antennal lobe, inferior bridge, great commissureの、両側を結ぶ経路は斜線で示した。
- ・ 前部視覚中枢から同側に下降するgiant neuron (G) も示した (plate7-17)。

経路の説明

- 1 : lateral hornのcommissure。
 - 1a : lobulaから、同側、対側のlateral hornへ
 - 1b : lobulaから、対側のlobulaと、対側の前部視覚中枢の側縁へ
- 2 : medullaから、optic tubercleのanterior optic tractの上側の束へ
- 3 : medulla-lobula上部を結ぶ細い線維束。一部の線維はlobula内に拡散する。他は前部視覚中枢に投射する (3a)。経路2と3は、2次視覚ニューロパイルと、lobulaからの入力を受ける視覚中枢を結ぶ唯一の連絡である。
- 4 : optic tubercleへのanterior optic tract。
 - 4a:posterior median fascicle, pyriform fascicle
 - 4b:intertubercle tract
 - 4c:anterior optic tract 1,4の後下方への分岐
 - 4d:anterior optic tract 2,3の後下方への分岐
- 5 : lobulaからの同側への投射
 - 5a:下側前部視覚中枢へ
 - 5b:antennal mechano-sensory regionへ
 - 5c:側方、下方の視覚中枢へ
- 6 : lobula / lobula+lobula plateからの、混じった線維束
 - 6a:posterior median fascicleの線維の大部分を形成する。
 - 6b:後部視覚中枢を経て前部視覚中枢へ
- 7 : posterior median fascicleの一部として生じ、lobula前部に由来する視覚中枢最後部に拡散する。
- 8 : lobulaから同側の前部視覚中枢へ
- 9 : lobula / lobula plateからの二重束。
 - ・ 後部視覚中枢へ。
 - ・ 融合して視覚中枢のposterior commissureへ。対側に投射し、対側のlobula複合体に至る。
- 10 : 視覚中枢のposterior commissureのすぐ上で、両側のlobulaを結ぶ経路。
 - 10a:対側の視覚中枢への側枝
 他にlobula間を結ぶ、狭い範囲に広がるモザイク状の線維も含む (plate7-33)。
- 11 : lobula / lobula plateからの、混じった線維束
 - ・ lobulaから、前部視覚中枢の後部へ
 - ・ lobula / lobula plateから、後部視覚中枢の、inferior bridgeのすぐ側方へ

- 12 : posterior slope への両側性 giant lobula neuron。
slope で、水平 / 垂直の lobula plate 神経と、単眼神経節からの終末に連絡する。
- 13 : 側方視覚中枢への lobula tangential。
- 14,15 : 狭い帯状の範囲に広がる tangential。
lobula plate から posterior slope 真上の後部視覚中枢へのび、 inferior bridge の下に入り込む。
- 16 : 表面に帯状に広がる lobula の tangential
16a: 前部視覚中枢へ
16b: 後部視覚中枢へ
- 17,18 : lobula plate の狭い範囲に広がる神経
同側、対側の posterior optic tubercle へ
対側の lobula plate へ
- 19,20 : lobula plate の水平 / 垂直 giant fiber。 posterior slope の食道周辺部へ。
- 20a: 対側の posterior slope と同側の lobula plate を結ぶ投射 (plate 6-19a)。
- 21 : lobula / lobula plate からの広範囲に広がる giant neuron。同側の posterior slope への投射。
- 22 : lobula+lobula plate からの太い線維。同側の posterior slope へ
投射はほとんど経路 21 と同じ。giant lobula complex neuron の小さな超周期的 (cf. pp.33、個眼ごとのコラム構造より大きな単位の構造) 配列を構成するらしい。
- 23a,b : lobula plate から posterior slope の食道周辺部への二重線維。
- 24 : lobula から中央下側の視覚中枢へ。
- 25 : medulla 由来の神経 : posterior optic tract と、その側枝。
25a,i: 同側の後部視覚中枢へ (plate 7-17)。
25b,c,g,h: 対側の後部視覚中枢へ。
25e: tract 上部の線維束。左右の medulla の giant tangential をつなく。
(plate 7-14 の Me.g)
25d: tract 下部の線維束。小範囲に広がるニューロンからの軸索。
25f: 同側の脳中心部に向かう側枝。
- 26 後 : medulla から posterior slope へ
- 26 前 : medulla-lobula tract。とても細かい連絡で、optic pedunculus の下側細胞体層からの cell body fiber の束である可能性がある (従って未確定)。
- 27 : lobula / lobula plate から後部視覚中枢への、狭い範囲に広がる神経
- 28,29 : lobula plate から後部視覚中枢への、狭い範囲に広がる神経。
(たぶん、plate 7-15 の asymmetric small strip-field cells)
- 30 : lobula から後部視覚中枢への、狭い範囲に広がる神経。
(たぶん、asymmetric small strip-field cells)

Plate 7 - 3 2 A 兵隊バチ *Erystalis tenax* の posterior ventro-lateral protocerebrum
(lobula plate の視覚中枢) にある巨大下降神経 (Figure 2-6a)

- ・ ventral nerve cord (ventral nerve cord) の背側 (運動神経側) 半分に入る下降ニューロンの一部は、昆虫の標準よりはるかに巨大である。この図の神経は、樹状突起の膨大部から出る、厚い平たい軸索を持つ。軸索が細胞体層の細胞体につながっていない点を除けば、この細胞は脊椎動物の皮質細胞と間違われてもおかしくない。
- ・ 樹状突起は、準細胞体 (pseudo perikaryon: ps per) となづけた単一の部分から放射状に出る。突起ごとにトゲの配置が大きく異なるのに注意。
- ・ 4 次介在ニューロンの、多くはこの細胞上に集束し、一部は樹状突起に平行に走り (矢印)、一部は交差する。樹状突起のパターンやトゲの密度の形態上の多様性は、多分入力が多モード性を反映している。

Plate 7 - 3 2 B 下降神経 ; posterior protocerebrum の巨大神経 (plate 6-5, 23, 28)

- ・ reduced ボディアン染色 (pp. 189) で大直径線維を選択的に染色した 18 枚 (180 μ) の切片からの再構成
- ・ 後部視覚中枢, inferior bridge (inf b) からの下降神経と、ventro-lateral proto-cerebrum の lobula 視覚中枢から ventral nerve cord に向かう巨大ニューロン (giant) を示す。
- ・ superior giant neuron は dorsal protocerebrum の 4 次化学感覚ニューロパイル (plate 7-23) から出る。
- ・ 多くの軸索は、下降神経の posterior sub-oesophageal commissure (plate 6-26) を介して、食道 (oesophagus) の下で対側の ventral nerve cord 線維束にクロスすることに注意。
- ・ 選択的染色なので全ての樹状突起は観察できないが、少なくとも樹状突起の最初の膨大部 (plate 7-32A の準細胞体に似た部分) までは観察できる。

Figure 7 - 3 2 B

- ・ ventro-lateral protocerebrum の巨大線維 giant fiber の樹状突起の再構成。メチレンブルー - アズール II 染色の 3 μ アラルダイト切片による。
- ・ 1 対の giant fiber は、ほとんどの昆虫の ventral nerve cord の背側に見られる。双翅類では、これらは頭部ニューロパイル (脳?) に由来する。

Plate 7 - 33 視覚中枢と脳中央部の連絡 ; ventro-lateral protocerebrum
からventral nerve cordへの下降線維 ;
(2枚のゴルジ - ラピッド染色から : 斜めの水平・横断面)

A : ventro-lateral protocerebrumの視覚中枢間の連絡。

- ・ 右のlobulaから、小範囲に広がる神経が出て optic tubercleにつながる。
- ・ 広い範囲に広がる神経は、脳後部のgreat commissureを介して対側のventro-lateral protocerebrumの視覚中枢に投射する。
- ・ 左右のventro-lateral protocerebrumは、central bodyにつながっている。右のoptic focusからの線維の終末は、central bodyの正中の少し左にあることに注意。
- ・ optic tubercleは、accessory bodyにつながっている。その後下方にはcentral bodyがある。
- ・ 左のventro-lateral protocerebrumには、対側のventral body, inferior medial protocerebrum (central bodyの横)につながる神経を示した。
- ・ 右のmedullaからの単一の神経の一部はinferior bridgeのニューロパイルに左右対称につながる。
- ・ もう1本のmedullaの神経は、posterior optic tractを介して左のlobulaに投射する。

B : 右のprotocerebrumの各視覚中枢optic focusから、同側のventral nerve cordventral nerve cordに至る minor giant optic lobe neuron。

- ・ 視覚中枢からventral nerve cordに入るニューロンは、2~4の視覚中枢の情報をリレーしていると思われる。これはlobulaやlobula plateのニューロン6~12種に相当する。
- ・ 一部の下降線維は複雑な側枝 (collateral) を持つ (desc col op fo)。これらはcentral bodyからの線維と連絡する。
- ・ 左右のlobula plateには、giant neuron (g lo p) を示す (plate7-19)。
- 右の2対の終末は、posterior sub-oesophageal commissureを介してventral nerve cordに入る下降神経のトゲ状の樹状枝部と連絡する。対側(左)のposterior slopeへの、1本のトゲの多い側枝に注意。
- ・ 原則的には、superior protocerebrumからの下降神経は、比較的軸索が小さく、側方下へのびてventral nerve cordに入る。
- ・ 右のlobulaに出入りする小範囲に広がる神経も示す。Syrphidの一種で示されたのと同様、これらは両側のlobulaを結び、両lobulaを結ぶ線維 (heterolateral lobula-lobula tract) は、一部しか示していない。
- ・ 右のmedullaの広い範囲に広がる神経は、posterior optic tractを介して対側のmedullaにつながる。tractは一部しか示していない。
- ・ medulla-medullaの連絡はボディアン染色で容易に観察できるが、lobula-lobulaは困難である。ゴルジ染色では、central bodyの下少し後方を通っている。great commissureの一部を形成する。

Staining Methods

Methods described in The Atlas of the Insect Brain (Strausfeld) pp.188-195

The Cajal Block Impregnation by Reduced Silver

1. remove cuticle
2. place the brain into 4% silver nitrate
3. R.T. in the dark 36 hrs.
4. wash with D.W. several times each for 15 min. constant agitation
5. reduce in 1-2% hydroquinone with 5ml neutral formaline
6. R.T. 24 hrs.
7. wash in water
8. dehydrate
9. embed (paraffin or celloidin)
10. section
11. dewax
12. tone with gold chloride (option)
13. cover

Bodian Reduced Silver (by Power)

1. open head capsules
2. fix in Carnoy
60% EtOH, 30% chloroform, 10% Acetic acid
R.T. 24 hrs.
3. wash with 70% EtOH
4. dehydrate
5. clear in toluol, methylbenzoat (or in Terpinol alone) + 1% Celloidin
6. embed in Tissuemat or paraffin
7. section
8. dewax and hydrate
9. place in coplin jar with 2% silver protienate + 4-20 g copper turnings
10. 37° C in the dark 48 hrs
11. rinse in D.W.
12. reduce 10-15 min. in 1% hydroquinone + 5% sodium sulfite
13. rinse in D.W.
14. place again in coplin jar with 2% silver protienate + 4-20g copper turnings
15. 37° C in the dark 24-48 hrs
16. rinse in D.W.
17. reduce again 10-15 min. in 1% hydroquinone + 5% sodium sulfite
18. rinse in D.W.
19. place in 1% gold chloride + 1% citric or acetic acid
20. tone 25° C in bright light 10-15 min.

21. rinse quickly in water
22. place 10-30 min. in 2% oxalic acid until the sections appear bluish red
23. rinse very quickly in D.W.
24. fix 15 min. in sodium thiosulfate
25. wash, dehydrate, clear, and mount

Bodian Reduced Silver (modified by Chen)

* marks the difference from the upper protocol.

1. open head capsules
2. fix in Carnoy
60% EtOH, 30% chloroform, 10% Acetic acid
R.T. 24 hrs.
3. wash with 70% EtOH
4. dehydrate
5. clear in toluol, methylbenzoat (or in Terpinol alone) + 1% Celloidin
6. embed in Tissuemat or paraffin
7. section
8. dewax and hydrate
9. place in coplin jar with 2% silver protienate + 4-20 g copper turnings
- *10. 37° C in the dark 16 hrs
11. rinse in D.W.
12. reduce 10-15 min. in 1% hydroquinone + 5% sodium sulfite
13. rinse in D.W.
14. place again in coplin jar with 2% silver protienate + 4-20 g copper turnings
- *15. 37° C in the dark 10 hrs
16. rinse in D.W.
- *17. reduce again 3 hrs. in 1% hydroquinone + 5% sodium sulfate
18. rinse in D.W.
19. place in 1% gold chloride + 1% citric or acetic acid
20. tone 25° C in bright light 10-15 min.
- *21. rinse 3 times in D.W.
- *22. place 2 min. in 2% oxalic acid
- *23. rinse very quickly in D.W.
22. place 10-30 min. in 2% oxalic acid until the sections appear bluish red
- * (5 changes of the soln. is recommended)
- *24. fix 10 min. in sodium thiosulfate
25. wash, dehydrate, clear, and mount

The Holmes-Blest Technique

1. fix in Bouin or Carnoy or AAF
2. R.T. 8-12 hrs.
3. wash in 70% alcohol (bouin) or 95% alcohol (Carnoy, AAF)
4. embed in paraffin
5. section
6. dewax, hydrate
7. placed in 20% silver nitrate in the dark 2-3 hrs.
8. rinse
9. incubate 37° C 10-20 hrs.
in 27.5 ml M/5 boric acid
22.5 ml M/20 borax
5-10 ml 1% silver nitrate
2-6 ml pyridine or pyridine derivative (2,6 lutidine and 2,4,6 collidin)
250 ml D.W.
10. reduce (without washing) 55° C 3-7 min
in 3 g hydroquinone
30 g sodium sulphite
in 300 ml D.W.
11. wash in tap water
12. rinse in D.W.
13. place in 1% gold chloride + 1% citric or acetic acid
14. tone 25° C in bright light 10-15 min.
15. rinse quickly in water
16. place 10-30 min. in 2% oxalic acid until the sections appear bluish red
17. rinse very quickly in D.W.
18. fix 15 min. in sodium thiosulfate
19. wash, dehydrate, clear, and mount

The Nissl Procedure for Insect CNS

1. fix in Carnoy or AAF
2. dehydrate
3. embed in paraffin
4. section
5. dewax and rehydrate
6. stain 8-10 min. in 0.5-1.0% Cresyl Violet
(heat 5 g Cresyl Violet in 1000 ml D.W. to 80° C, then cool)
7. wash in 3 times of 95% EtOH
8. differentiate in 10 % White Rosin dissolved in 95% EtOH
(White Rosin = Penresina, Penick & C. New York)
9. dehydrate and mount

Golgi Methods (Selective Impregnations of Single Neurons)

a. Golgi-Colonnier Technique

1. open head capsules
2. place in
1 vol. of 25% glutar aldehyde
3 vol. of 2.5% potassium dichromate
3. R.T. in the dark at least 7 days
4. wash in 0.75% silver nitrate until there is no more red precipitate
5. place in fresh silver nitrate
R.T. in the dark at least 7 days

b. Golgi-Colonnier Technique for Glia

1. open head capsules
2. fix in weak unbuffered formaldehyde 1 day
3. wash in 2.5% potassium dichromate
4. place in
1 vol. of 25% glutar aldehyde
3 vol. of 2.5% potassium dichromate
5. R.T. in the dark at least 7 days
6. wash in 0.75% silver nitrate until there is no more red precipitate
7. place in fresh silver nitrate
R.T. in the dark at least 7 days

The Mixed Golgi Technique

Karnovsky's fixative

8 g paraformaldehyde
200 ml D.W.
stir at 60° C
clear with 1 mg NaOH
cool
add 3.75 g NaH₂PO₄-H₂O
4 ml glutar aldehyde

1. inject Karnovsky's fixative into the abdomen
2. open head capsules
3. place in the fixative R.T. 12 hrs
4. wash in phosphate buffer
27.4 ml of 0.9078% KH₂PO₄
72.6 ml of 1.1876% Na₂HPO₄-2H₂O

<Post Chromated Golgi Rapid>

5. place 1 hr. in
2 vol. of 1% osmic acid
3 vol. of phosphate buffer
6. wash in phosphate buffer
7. place 5-7 days in
1 vol. of 1% osmic acid
40 vol. of 2.5% potassium dichromate
8. Place more than 5 days in
0.75% silver nitrate

<Double Chromation> good for large diameter neurons and for E.M.

5. Place 2 hrs in
1 vol. of 1% osmic acid
4 vol. of 2% sodium dichromate
6. wash in phosphate buffer
7. wash in 2.5% potassium dichromate
8. place more than 8 days in
Golgi-Colonnier mixture
+ 4 g of alpha D glucose / 100 ml
9. Place more than 5 days in
0.75% silver nitrate

<Prefixed Golgi-Colonnier> good for E.M.

5. place more than 7 days in
Colonnier soln.
+ 25 g sucrose / 200 ml
6. wash thoroughly in 2.5% dichromate
7. place 1 day in
1 vol. of 1% osmium
20 vol. of dichromate
8. Place more than 5 days in
0.75% silver nitrate