フタホシコオロギ (*Gryllus bimaculatus*) の頸部
および胸部における筋肉・神経系の機能解剖

古川直裕¹⁾・富岡憲治²⁾・山口恒夫

700 岡山市 岡山大学理学部生物学教室

1983年4月18日受領

Functional Anatomy of the Musculature and Innervation of the Neck and Thorax in the Cricket, *Gryllus bimaculatus*. NAOHIRO FURUKAWA, KENJI TOMIOKA AND TSUNEO YAMAGUCHI (Department of Biology, Faculty of Science, Okayama University, Okayama 700, Japan)

ABSTRACT One hundred and six pairs of muscles are found within the neck and thorax of the cricket, *Gryllus bimaculatus*, and their general arrangements show a close similarity to those described for *G. domesticus* (Voss, 1904/5), *G. assimilis* (DuPorte, 1920) and *G. campestris* (Kutsch, 1969), three other species of crickets. Possible functions of 38 pairs of muscles relating to the head, wing and leg movements are deduced from morphological and electrophysiological evidence. The majority of nerve fibers innervating the muscles in any one segment are derived from the ganglion of the neighboring segment, the muscles of each segment thus having a plurisegmental innervation. (*Zool. Mag.* 92: 371-385, 1983)

わが国のコオロギの多くのものは、年1化生ないし2化生で、成虫の入手は一定の時期に限られている。ところが、南西諸島産のフタホシコオロギ (*Gryllus bimaculatus*; クロコオロギとも呼ばれる) は、温度を24~27°Cに保つと年間数回世代を交代するので、成虫の入手は時期を選ばず年間を通して可能である (Nishioka and Matsuura, 1977; 山口と富岡, 1983)。

そこで近年、わが国のいくつかの研究室において、フタホシコオロギが直翅目昆虫の神経生物学的研究に好適な実験材料として用いられるようになった (たとえば、下沢ら, 1977; 富岡と山口, 1979 a, b; Tomioka and Yamaguchi, 1980; Sakai and Yamaguchi, 1983)。しかしこれまでに、フタホシコオロギの神経生物学的研究を進める上で、最も基本となる筋肉系の構造やその神経支配に関するまとまった研究が行われていない。そこで、われわれはまず頸部と胸部における個々の筋肉を同定し、その神経支配を調べた。また、得られた結果を、こ

れまでに他のコオロギで報告されている解剖学的知見 (Voss, 1904/5; DuPorte, 1920; Kutsch, 1969) と比較検討した。

材料と方法

実験材料 実験には12時間照明, 12時間暗, 室温約27°Cの条件下で累代飼育されたフタホシコオロギ (*Gryllus bimaculatus*) の成虫を用いた。一般に、雄の頸部、頸部、前胸、中胸は雌のそれらよりも大きい。筋肉系の基本構造や神経の走行については、性差は認められなかった。

筋肉系および神経系の解剖 筋肉系や神経系の形態学的観察は、成虫を80%エチルアルコールで2~3日間固定した後、背板を正中線に沿って切り開き、実体顕微鏡下で注意深く解剖することによって行った。神経の細かい分枝を観察する場合には、炭酸ガスで麻酔した動物を解剖し、脂肪や血管を取り除いてから2~3度生理塩溶液 (Fielden, 1960) で体液を洗い流した後、神経系を2%メチレンブルー溶液で生体染色 (Pantin, 1959) した。神経走行がメチレンブルー溶液による生体染色法を用いてもなお不明瞭なものについては、調べようとする神

現住所 ¹⁾ 701-01 倉敷市 川崎医科大学
第二生理学教室 ²⁾ 753 山口市 山口大学理学部生物学教室

Fig. 1. The musculature in the right half of the neck and thorax. Median section, viewed from the inside following the removal of the left side. The muscles, 89b and 118b drawn in broken lines are located in the laterals of the muscles, 89a and 118a, respectively. The middle part of the muscles, 81a,b, 112a and b are omitted to show the attachments of other muscles. The broken lines "a" and "b" indicate the level of horizontal sections shown in Fig. 3. CS, cervical sclerite; Cx1, Cx2 and Cx3, first, second and third coxae; EP, episternum; H, head; Msn, mesonotum; Mtn, metanotum; NM, neck membrane; Ph1 and Ph2, first and second phragmata; Pn, Pronotum; PoR, postoccipital ridge.

経束を選択的にコバルト染色することによって、その走行径路を追跡した。染色手順は次の通りである。(1)炭酸ガスで麻酔した動物から、染色しようとする神経束をできるだけ長くつけた状態で食道下神経節から後胸神経節までの神経系を遊離する。(2)ワセリン壁で2つのプールに仕切られた容器の一方のプールに生理塩溶液を、他方のプールに15%塩化コバルト溶液を満し、ワセリン壁を通して染色しようとする神経束の断端部を塩化コバルト溶液中に、他の神経系を生理塩溶液中に浸す。(3)標本をそのまま冷蔵庫中(約5°C)に8~12時間放置する。次に、標本を硫化アンモニウムを1~2滴、滴下した生理塩溶液中に数分間浸した後、生理塩溶液で数回洗浄し、70%エチルアルコールで固定する。(4)脱水、透徹、封入して検鏡する。

筋肉の機能的同定 個々の筋肉の機能は、筋肉

を直接電気刺激することにより、または動物が静止あるいは飛翔時における筋肉の自発的な電氣的活動や、光、音刺激に対する電氣的応答を誘導することによって調べた。

電気刺激は動物を炭酸ガスで麻酔後、部分的にクチクラを除去することによって、あるいは胸部の隔壁に沿って切断することによって露出した筋肉に、双極型の銀電極(直径、100 μ m)を接触し、電子管刺激装置(Nihon Koden, MSE-3R)からの矩形波パルスアイソレータを介して通電することによって行った。

頸部筋肉から電氣的活動を誘導する場合には、まず動物の頸部を伸ばすように頭部背面と前胸背板とを金属棒にコロフォニウムワックスで接着固定し、次いでその金属棒を動物の体が水平になるように支持台に固定した後、頸部外膜を部分的に切除して頸

Fig. 2. The outer musculature in the right half of the neck and thorax visible following the removal of muscles shown in Fig. 1. Median section viewed from the inside. The small muscle, 64x drawn in a broken line is located in the lateral of the muscles, 68c and 71d2. The broken lines "a" and "b" indicate the level of horizontal sections shown in Fig. 3. Ba, basalare; PIR2 and PIR3, second and third pleural ridges; Sa, subalare; St1 and St2, first and second stigmata. For other abbreviations, see Fig. 1.

部筋肉を露出した。頸部筋肉の電氣的活動は、記録電極として3M酢酸カリウムを満たしたガラス微小電極を露出した筋肉に、不関電極として直径約100 μm のタングステン線を頸腔内にそれぞれ刺入することによって誘導された。胸部筋肉から電氣的活動を誘導する場合には、前胸背板のみを金属棒に接着して動物を固定（他の固定法は上記と同様）した後、胸部側板上に小穴をあけ、その小穴を通じ、記録電極として先端部を除いてポリスチレンを塗布して絶縁した直径100 μm のステンレススチール線を筋肉に刺入し、不関電極として直径100 μm のエナメル銅線を腹腔内に刺入した。

誘導された筋肉の電氣的活動はオシロスコープ（Nihon Kodan, VC-7）で観察し、特に、胸部筋肉からの電氣的活動を誘導観察した後は、記録電極を介して1 μA 程度の通電を行ってから動物を解剖し、通電によって生じた焼傷部位を確認することによって、電氣的活動の誘導された筋肉を同定した。

また場合によっては、記録電極に約0.1 μA の電流を通電して鉄イオンを刺入部位に電離させた後、刺入部位を含む胸部組織のパラフィン連続切片を作り、その切片を2%フェロシアン化カリウム溶液と2%塩酸溶液との等量混合溶液で処理することによって、電離した鉄イオンをフェロシアン化鉄として検出し、筋肉を同定した。

筋肉および神経番号の命名 筋肉番号は、主としてSnodgrass (1929)がバッタの一種*Dissosteira carolina*で用いた命名方式に準拠した。各神経節から派出する神経根および神経根から分枝する側枝は、前方のものから順次番号を付した。

結 果

頸部および前胸部の筋肉系とその神経支配 筋肉系

頸部と前胸部には、頭部と前肢の運動に關与する筋肉があり、本実験では、前肢内の筋肉を除いて42対の筋肉が同定された（図1～3、表1）。個々の

Fig. 3. The musculature in the right half of the neck and thorax. Horizontal sections at two different levels, viewed from above. (a) horizontal section at the level corresponding to broken line "a" in Figs. 1 and 2. (b) horizontal section at the level corresponding to broken line "b" in Figs. 1 and 2. The circles drawn in broken lines indicate the coxae (Cx1 — Cx3). PIA1, PIA2 and PIA3, first, second and third pleural arms; PIR1, first pleural ridge; SA1, first sternal apophysis. For other abbreviations, see Figs. 1 and 2.

筋肉の形態および機能の特徴をまとめると次のようになる。

48, 49 後頭隆起の後部背側から背部第1隔壁まで走行する背部縦走筋である。49は48に比べてやや大型で、より腹側に位置する。両筋肉ともに、水平面内における頭部の回転筋 (rotator) として働く。

50 頸部硬皮前方内側から後頭隆起の筋肉49の付着点腹側にかけて走行する斜走筋である。垂直および水平面内における頭部の回転筋として働く。

51 頸部硬皮後方外側から後頭隆起にかけて、筋肉50の外側を、50とほぼ平行に走行する斜走筋である。垂直および水平面内における頭部の回転筋として働く。

52 頸部硬皮前方内側 (筋肉50の内側) から前胸背板前方内側にかけて、食道に沿って走行する斜走筋である。垂直および水平面内で頭部が回転する際に、回転筋として働く。

53 頸部硬皮後端外側から前胸背板前部、筋肉52の内側にかけて走行する斜走筋である。垂直および水平面内での頭部の回転筋として働く。

54a 頭部と頸部硬皮を結ぶ短小な筋肉である。

54b1 前肢の底節前方から正中線を横切り、反対側の頸部硬皮前端に走行する細長い筋肉である。左右の54b1は、正中線上で交差する。

54b2 前胸側腕から筋肉54b1とほぼ平行に走行し、頸部腹側の中央付近に付着する細い筋肉である。

55a, b 前胸側腕より幕状骨後部にかけて走行する腹部縦走筋で、腹側が55a、背側が55bである。筋肉は54b1の腹側を走行する。

56 背部第1隔壁から頸部背側部にかけて、数本に分かれて走行する薄い背部縦走筋である。

57a 前胸前側板腹側部から幕状骨外側にかけて走行する腹部縦走筋である。垂直および水平面内での頭部の回転筋として働く。

Fig. 4. Dorsal view of the ventral musculature of the thorax. The anterior parts of the muscles, 60a,b and 61 are omitted to show other muscles. SA2 and SA3, second and third sternal apophyses; Spn1 and Spn2, external pits of first and second spinae. For other abbreviations, see Figs. 1, 2 and 3.

57b 前胸前側板腹側部から後頭隆起にある筋肉48の付着点背側部にかけて、外側を走行する細長い斜走筋で、走行の途中でその一部は分岐して頸膜の背側部に付着する。機能的には、垂直および水平面内の頭部の回転筋である。

57c 頸部硬皮前方内側から背部頸膜後方外側にかけて、筋肉50の内側に沿って走行する薄い筋肉である。

58a, b 背部第1隔壁から、58aは前胸背板の前方内側に、58bは中央内側にかけて走行する背部縦走筋である。

59 前胸側腕から背部第1隔壁にかけて走行する背腹筋で、中、後胸の筋肉117b, c (後述)にそれぞれ相当する。

60a 前胸腹板側甲から中胸腹板側甲にかけて筋肉87a, b (後述)の間を走行する腹部縦走筋である。

60b 前胸腹板側甲から第2棘にかけて筋肉87bの背側を斜めに走行する腹部縦走筋である。

61 前胸腹板側甲内端から第1棘にかけて斜走

する腹部縦走筋である。なお、雌では中胸が小さいため、筋肉61も短小である。

61x 前胸側腕と前胸腹板側甲との間にある短い筋肉である。この筋肉は、中、後胸の筋肉86, 115 (後述)に相当するが、それらに比べてはるかに小さい。

62 前肢底節内側前方から側縁後方の前胸背板にかけて走行する背腹筋である。

63 前肢底節後方から前胸背板の側縁内端に走行する背腹筋で、前肢底節の隔離筋 (remotor) として働く。

64a, b 前肢底節後側部から、64bはまっすぐ前胸背板側方に、64aはやや後方にかけて走行する背腹筋である。前肢底節の外転筋 (adductor) である。

64x 前胸側腕上部と前胸背板側部とを結ぶ短小な筋肉である。筋肉71b1と71b2の間を走行し、前胸側腕と前胸背板との付着部位は円板状になっている。

65a, b 前肢底節後方から前胸背板後方につ

Table 1 (1) Comparison between muscles of four species of crickets

Author Species	Muscle number				Function
	Voss (1904/5) <i>Gryllus</i> <i>domesticus</i>	DuPorte (1920) <i>Gryllus</i> <i>assimilis</i>	Kutsch (1969) <i>Gryllus</i> <i>campestris</i>	Present work <i>Gryllus</i> <i>bimaculatus</i>	
	0.dlm1	4		48	
	dlm2	4	49	49	Rotator of head
	dvm γ	9		50	Rotator of head
	dvm β	10		51	Rotator of head
	ism2	8		52	Rotator of head
	ism	7		53	Rotator of head
	dvm δ	11		54a	
	vlm2	13		54b1	
	vlm3	3		54b2	
	vlm4,5	2,1		55a,b	
	I.dlm1a	XIX		56	
	0.vlm5a	5		57a	Rotator of head
	idvm1,2	6		57b	Rotator of head
	dvm α	12		57c	
	I.dlm3a,b	20,19	58a,b	58a,b	
	ism	21	59	59	
	vlm4+5	16		60a	
	vlm6	17		60b	
	vlm7	18		61	
	zm	XXIX		61x	
	dvm1	22		62	
	dvm2	23		63	Remotor of coxa
	pm6	24,24a		64a,b	Abductor of coxa
	pm12	XXVIII		64x	
	dvm7	—		65a,b	Remotor of coxa
	stm	—		65x1	
	—	—		65x2	
	—	—		65x3	
	bm1	28		—	
	bm2	29		66a	
	bm3	30		66b	
	bm7	31		67	
	pm5	27		68a	Promotor of coxa
	pm4	26		68b,c	Promotor of coxa
	pm6a	25b		71b1	Depressor of trochanter
	dvm8	25d		71b2	Depressor of trochanter
	bm4	25c,e		71c	
	pm4a	25		71d1	Depressor of trochanter
	dvm5	25a		71d2	Depressor of trochanter

blank in the column, not available; — absent

Table 1 (2) Comparison between muscles of four species of crickets

Author	Muscle number				Function
	Voss (1904/5)	DuPorte (1920)	Kutsch (1969)	Present work	
Species	<i>Gryllus domesticus</i>	<i>Gryllus assimilis</i>	<i>Gryllus campestris</i>	<i>Gryllus bimaculatus</i>	
	II.dlm1,2	35,36	81a,b	81a,b	
	dlm3,4	XXXVI	82	82	
	dvm7	45	83	83	
	pm9	49	85a	85a	
	pm10,11	47	85b	85b	
	pm12,13	48	85c	85c	
	zm	LI	86	86	
	I.vlm2	14,14a		87a	
	vlm3	15		87b	
	vlm1	XIII		88	
	II.dvm1	38	89a	89a	Elevator of forewing Promotor of coxa
	dvm6	38a	89b	89b	
	dvm2	39	90	90	Elevator of forewing Remotor of coxa
	dvm2	39a	91	91	Elevator of forewing Remotor of coxa
	bm1	52	92	92	
	bm2	53		—	
	bm7	LII		93a	
	ifm	51		93b	
	pm5a,b	43	95a,b	95a,b	
	pm4	42	96	96	Abductor of coxa
	pm14	46	97	97	Depressor of forewing
	pm1,2	41	98	98	Depressor of forewing Promotor of coxa
	pm6	44	99	99	Depressor of forewing Remotor of coxa
	pm7	—	—	—	
	stm			99x1	
	stm			99x2	
	bm3,6	54	100a	100	
	bm5	53	100b	101	
	dvm5	40	103a	103a	Elevator of forewing Depressor of trochanter
	pm3	40a	103b	103b	Depressor of forewing Depressor of trochanter
	bm4	LV	103c	103c	
	ism	37	117b	117b	

blank in the column, not available; — absent

Table 1 (3) Comparison between muscle of four species of crickets

Author	Muscle number				Function
	Voss (1904/5)	DuPorte (1920)	Kutsch (1969)	Present work	
Species	<i>Gryllus domesticus</i>	<i>Gryllus assimilis</i>	<i>Gryllus campestris</i>	<i>Gryllus bimaculatus</i>	
	III.dlm1	57	112	112a	Depressor of hindwing
	dlm1a	—	—	112b	
	dlm3,4	—	—	113	
	pm9	—	114a	114a	
	pm10,11	68	114b	114b	
	pm12	67	114c	114c	
	zm	LXVIII	115	115	
	II.vlm4+5	34		116	
	vlm3	33		117	
	III.dvm1	59	118a	118a	Elevator of hindwing Promotor of coxa
	dvm6	59a	118b	118b	
	dvm3,4	60	119	119	Elevator of hindwing Remotor of coxa
	dvm2	60a	120	120	Elevator of hindwing Remotor of coxa
	bm1	69		121a	
	II.vlm2	32		121b1,b2	
	III.bm5	72		122	
	bm2	70	123	123,124	
	pm5a,b	64	125a,b	125a,b	
	pm4	63	126	126	Abductor of coxa
	pm1	62	127	127	Depressor of hindwing
	pm2	62	128	128	Depressor of hindwing Promotor of coxa
	pm6	65	129a	129a	Depressor of hindwing Remotor of coxa
	pm7	66	129b	129b	
	bm3	71	130	130	
	dvm5	63	133a	133a	Elevator of hindwing Depressor of trochanter
	pm3	63a	133b	133b	Depressor of hindwing Depressor of trochanter
	bm4	LXXII	133c	133c	
	ism	58	117c	117c	

blank in the column, not available; — absent

Fig. 5. The nervous system of the right side of the thorax showing the numbers of muscles innervated by motor nerve branches. Br1 — Br6, first — sixth branches; Mn, median nerve; MsG, mesothoracic ganglion; MtG, metathoracic ganglion; PG, prothoracic ganglion (showing only the posterior part); SH, sensory hair; Tn, transverse nerve. For other abbreviations, see Fig. 1.

て平行して走行する2本の背腹筋で、ともに前肢底節の隔離筋として働く。

65x1, x2 x1は気門の前部を背側から腹側に、x2は気門の後部をx1と逆向きに背側から腹側にかけて走行する気門中の短かな筋肉である(図2では、65x2は65x3の外側にあるため、図示されていない)。

65x3 気門の腹側から前、中胸間の隔壁の中部の膜にかけて走行する筋肉である。

66a 前肢底節の外側より前胸側腕内側にかけて走行する筋肉である。

66b 前肢底節後内側より前胸側腕内側にかけて走行する筋肉である(図4では、66bは55aの腹側にあるため、図示されていない)。

67 第1棘から前肢底節外側後部にかけて、筋

肉61の腹側を走行する筋肉である。

68a, b, c 68aは前胸前側板の腹端から前側板背部に走行する背腹筋である。68bは前胸前側板の腹端から側縁前側に沿って、68cは68bの内側を68bと平行に走行し、それぞれ前胸背板外側に付着する背腹筋である。68a, b, cはともに前肢底節の回前筋(promotor)として働く。

71b1, b2, d1, d2, c 前肢転節後方の腱から、71b1, b2は側腕の外側を通過して、71b1は前胸背板後部に、71b2は筋肉71d2の後方を前胸背板後部に、また、71d1, d2, cは側腕の内側を通過して、71d1は前胸背板にある筋肉68a, b, cの付着点の前方に、71d2は側縁の後側に沿って前胸背板に、71cは側腕に走行する。これらの筋肉はいずれも前肢転節の下引筋(depressor)とし

で働く。

神経支配

頸部および前胸部の筋肉系は、主に食道下神経節と前胸神経節からの神経束によって支配されている(図5)。

食道下神経節からは、第6神経根が後方に向けて走行し、前胸神経節の第1神経根と融合する前でその一部が分枝して、筋肉55a, bに終末する。

前胸神経節からは、第1～第6神経根および横行神経が1対ずつ走行する。第1神経根は食道下神経節の第6神経根と融合し、前胸背部縦走筋(48, 49, 58a, b)に終末すると共に、その途中で第1, 第2側枝を分枝する。第1側枝は第2神経根の第3側枝と融合して筋肉50, 51に、第2側枝は中胸神経節の第1神経根と融合して筋肉52に終末する。第2神経根は6本の側枝を分枝する。その第1側枝は前肢内の筋肉に、第2側枝は頸部の感覚毛基部および57bに、第3側枝は筋肉50, 51(前述)および57aに、第4側枝は筋肉68a, b, cに、第5側枝は筋肉53および前胸背部から中胸腹部を斜めに走行する血管壁、さらに前胸背板の前端部にある感覚毛基部に、第6側枝は筋肉62にそれぞれ終末している。第6側枝はさらに背側後方に走行しているが、その正確な終末部位は不明である。なお、第2側枝と第3側枝を結ぶ細い神経束が存在する。第3神経根は筋肉54b1, b2, 71b1, b2, c, d2に終末する。また、第3神経根はその基部で第2神経根と融合する個体もある。第4神経根は前肢に走行する太い神経束で、聴覚神経もこの神経束に含まれる。第5神経根は、その基部で筋肉66a, 67に走行する分枝を出し、さらに第1側枝は筋肉64a, bに、第2側枝は筋肉63, 65a, bに終末する。第6神経根は中胸神経節の第1神経根と融合し、その後、2本の神経束に分枝する。そのうち1本の神経束は中胸神経節の第2神経根と融合する。他の神経束は分枝して筋肉61に終末し、次いで前胸神経節の後部中央付近から走行する横行神経と再び融合する。融合後、まもなく神経束は分枝して筋肉59および前、中胸間の太い気管に終末するが、残りは前方に走行して筋肉52(前述)に終末する。中央神経は食道下神経節と前胸神経節間にある1対の縦連合の間にある1本の神経束で、そのほぼ中央から左右の筋肉54a

に終末する分枝を出す。

なお、筋肉56, 57c, 60a, b, 61x, 64x, 65x1, x2, 71d1に終末する神経については、その走行径路を明らかにすることはできなかった。

中胸部の筋肉系とその神経支配

筋肉系

中胸部には中肢および前翅の運動に関与する筋肉があり、中肢内の筋肉を除いて下記のような31対の筋肉が同定された(図1～4)。

81 a, b 第1隔壁から第2隔壁にかけて走行する背部縦走筋で、背側が81a, 腹側が81bである。

82 第2隔壁の117b(後述)付着部の外側より中胸背板外側の91(後述)の付着部外側にかけて走行する。

83 中胸背板外側の前方より中胸底節前方の腹板にかけ、第1隔壁に沿って走行する背腹筋である。

85 a, b, c 85aは中胸側縁のほぼ中央から中胸背板後部外側にかけて91と99(後述)の間を、85bは中胸側縁背部から中胸背板前部外側にかけて103aと96(後述)の間を、85cは中胸側縁背部から中胸背板後部外側にかけて91と99の間を走行する。

86 中胸側腕から中胸腹板側甲にかけて走行する短い筋肉である。

87 a, b 87aは第1棘から中肢底節前方にかけて腹板上を、87bは第1棘から中胸腹板側甲にかけて87aの背側にある筋肉60aと60bとの間を走行する。

88 第1棘から第2棘にかけて走行する細い腹部縦走筋である。

89 a, b 89aは中胸背板の前部から中肢底節前部にかけて、89bは89aの外側を89aと平行して走行する背腹筋である。89bは89aに比べてやや小型で、腹側に長い腱を持つ。89aは前翅の打ち上げ筋として働くほか、中肢底節の回前筋として働く。

90 中胸背板外側の後部から中肢底節後部にかけてのやや大型の背腹筋で、前翅の打ち上げ筋(elevator)として、また中肢底節の隔離筋として働く。

91 中胸背板外側の後部から中肢底節後部にかけて、筋肉90の外側後方を走行するやや小型の背腹筋で、筋肉89bと同様に腹側はやや長い腱となる。

前翅の打ち上げ筋および中肢底節の隔離筋としての機能をもつ。

92 中胸腹板側甲内端から中肢底節内側の前部にかけて腹板上を走行する筋肉である。

93 a, b 93aは第2棘から中肢底節外側の後部にかけて腹板上を走行する。93bは第2棘から中、後胸間側方の隔膜腹端にかけて、116（後述）の背側を走行する筋肉である。

95 a, b 両者は中肢底節前方から走行し、中胸前側板に付着する薄い筋肉で、95aは前方に、95bは後方に位置する。

96 中胸前側板背端から中肢底節外側の前部にかけて、中胸側縁に沿って走行する背腹筋で、中肢底節の外転筋として働く。

97 中胸翅関節前部から中肢底節前方にかけての背腹筋で、前翅の打ち下げ筋としての機能をもつ。

98 中胸翅関節前部から中肢底節前方にかけて筋肉97の内側を、それと平行に走行する背腹筋で、前翅の打ち下げ筋として、また中肢底節の回前筋として働く。

99 中胸の後側板関節節片から中肢底節後部にかけて走行する背腹筋である。前翅の打ち下げ筋および中肢底節の隔離筋としての機能をもつ。

99 x1 中、後胸間の気門中を背腹方向に背側前方から腹側中央に走行する短小な筋肉である。前胸の筋肉65x1に相当する。

99 x2 中、後胸間の気門中を99x1と逆方向に走行する。前胸の筋肉65x2に相当する。

100 中胸腹板側甲中央から中肢底節内側後部にかけて走行する筋肉で、前胸の筋肉66aに相当する。

101 中胸腹板側甲中央から中肢底節の外側後部にかけて走行する。

103 a, b, c 中肢転節後方の腱より、103aは中胸背板中央外側に、103bは中胸翅関節後部に、103cは腹板側甲にかけて走行する筋肉である。中肢転節の下引筋として働く。

117 b 第2隔壁から中胸側腕にかけて走行する背腹筋である。

神経支配

中胸部の筋肉系は主として、中胸神経節から左右に1本ずつ派出されている第1～第6神経根および横行神経によって支配されている。

第1神経根は前胸神経節の第6神経根および中胸神経節の第2神経根からの分枝と融合した後、一部は分枝して筋肉61に終末し、残りの神経束は再び前胸神経節の横行神経と融合する（前述）。第2神経根は第1神経根と融合する分枝を出すとともに、2つの側枝に分岐する。その第1側枝は第3神経根の第1側枝と一諸になって、第1隔壁の感覚毛基部に終末する。第2側枝は筋肉81a, bおよび82に終末する。第3神経根は大きく4本の側枝に分岐し、その第1側枝は筋肉89a, bおよび83に終末する分枝を出した後、背側に走行して第2神経根の第1側枝と融合する。第2側枝は細かく分枝を出して、筋肉95a, b, 96, 97, 98にそれぞれ終末する。第3側枝は中肢内に向かって走行するが、その詳細な走行径路は不明である。第4側枝は筋肉92, 103a, b, cに終末する。第4神経根は中肢に走行する神経束である。第5神経根は第1側枝と第2側枝に分岐し、前者は筋肉85a, b, cに、後者は筋肉90, 91, 93a, 99にそれぞれ終末する。また、第1側枝の分枝の一つは第3神経根の第2側枝と融合する。縦連合から分かれた第6神経根および横行神経は、後胸部神経節の第1神経根と融合する。なお、筋肉86, 87a, b, 88, 99, 99x1, 99x2, 100, 101に終末する神経についてはその走行径路を明らかにすることはできなかった。

後胸部の筋肉系とその神経支配

筋肉系

後胸部では31対の筋肉が同定された。後胸部の背部縦走筋と背腹筋の大部分は、頸部、前胸部、中胸部に比べてよく発達しており、機能的には後肢と後翅の運動に関与する筋肉である。これらの筋肉の個々の形態的、機能的な特徴は次のようになる。

112a 第2隔壁から第3隔壁にかけて走行する大型の後胸背部縦走筋で、後翅の打ち下げ筋として働く。

112b 112aの外側を後胸背板中程、119（後述）の付着部の内側から第3隔壁にかけて走行する。やや短い筋肉である。

113 第3隔壁の117c（後述）付着部の外側より、後胸背板外側の120（後述）の付着部外側にかけて走行する薄い筋肉である。

114 a, b, c 114aは後胸側縁のほぼ中央から後胸背板後部外側にかけて斜めに、119と129a

(後述)の間を走行する筋肉である。114b は後胸背板前部外側から後胸側縁背部にかけて133aと126 (後述)の間を走行する小型の背部縦走筋で、114c は後胸側縁背部から後胸背板後部外側にかけて、119 と129aの間を走行するやや大型の背部縦走筋である。

115 後胸側腕と後胸腹板側甲との間にある短い筋肉である。

116 後胸腹板側甲から中胸腹板側甲にかけて走行する腹部縦走筋である。

117 後胸腹板側甲から第2棘にかけて、筋肉116の背側を走行する筋肉である。

117c 第3隔壁から後胸側腕にかけて走行する背腹筋である。

118a, b 両筋肉共に後胸背板前部の外側から後肢底節前部にかけて走行する背腹筋で、118aは大型であるが、その外側を平行して走行する118bは比較的小型の筋肉で、腹側に長い腱をもっている。118aは後翅の打ち上げ筋として、また後肢底節の回前筋として働く。118bはその走行から後肢底節の回前筋と考えられるが、その詳細は不明である。

119 後胸背板後部外側から後肢底節後部にかけて走行する大型の背腹筋で、後翅の打ち上げ筋として、また後肢底節の隔離筋として働く。

120 後胸背板後部の外側から後肢底節後部にかけて、筋肉119の後外側を平行して走行する比較的小型の背腹筋で、後肢底節からの長い腱を持つ。後翅の打ち上げ筋として、また後肢底節の隔離筋として働く。

121a 後肢底節前部から後胸腹板側甲内端にかけて走行する筋肉である。

121b1, b2 第2棘から後肢底節前部にかけて走行する筋肉である。121b1は後肢底節の前外側部(筋肉128と129の付着部の間)に、121b2は後肢底節の前方(筋肉118の付着部の内側)に付着する。

122 後胸側腕外端から後肢底節外側にかけて走行する。

123, 124 後胸腹板側甲から後肢底節の外側(筋肉119と129aの付着点の間)にかけて走行する筋肉で、123が外側に、124が内側に位置する。

125a, b 後肢底節前方から後胸前側板に付着する薄い筋肉で、125aは前方に、125bは後方

に位置する。

126 後胸前側板背端から後肢底節前部外側にかけて、後胸側縁に沿って走行する背腹筋で、後肢底節の外転筋として働く。

127 後胸翅関節前端から後肢底節前方にかけての背腹筋で、後翅の打ち下げ筋として働く。

128 後胸翅関節から後肢底節前方にかけて、筋肉127と平行に走行する背腹筋で、後翅の打ち下げ筋として、また後肢底節の隔離筋として働く。

129a 後胸後側板関節節片から後肢底節後部にかけて走行する大型の背腹筋で、後翅の打ち下げ筋として、また後肢底節の隔離筋として働く。

129b 後胸後側板背部から中程に向け、後側板に沿って走行する薄い筋肉である。

130 後胸腹板側甲の中央から、筋肉123,124の腹側を、後肢底節の後方にかけて走行する筋肉である。

133a, b, c 133aは後胸背板前部の外側から、133bは133aの外側を後胸翅関節後部の内側から、133cは後胸腹板側甲中央から共に後肢底節後部にかけて走行し、後肢底節の下引筋として働く。

神経支配

後胸部の筋肉系は主として後胸神経節によって支配されている。後胸神経節からは第1～第6神経根、横行神経、および第5神経根と横行神経間、横行神経と第6神経根間から腹部に向う神経束が各1対ずつ派出している(図5)。

第1神経根は後胸神経節から派出してまもなく中胸神経節の第6神経根と融合し、さらに末梢側で中胸神経節の横行神経と融合する。横行神経と融合後、神経束の一部は分枝して筋肉93b, 116, および117bに終末し、残りの神経束は再び後胸神経節の第2神経根と融合する。第2神経根は第1神経根と融合後、筋肉118aの前方に沿って背側に向かって走行し、第1, 第2側枝に分岐する。第1側枝は途中で第3神経根からの分枝と一諸になって、後胸背板前方の感覚毛基部に走行する。第2側枝は末梢で分枝して筋肉112aに終末すると共に、後胸背板後方および第3隔壁背部の感覚毛基部に走行する。なお、第2神経根の基部からも分枝が派出しているが、それが支配する筋肉などについては不明である。第3神経根は4本の側枝に分岐している。その第1側枝は筋肉118a, bに終末すると共に、末梢側で第2神経根の第1側枝と一緒に(前述)。第2

側枝は筋肉125 a, b, 126, 127, 128 に終末するが、筋肉126に走行する途中で、第5神経根の第1側枝からの分枝と融合する。第3側枝は後肢の底節に向うが、その詳しい走行径路は不明である。第4側枝は他の側枝に比べてより腹側にあって、筋肉121 a, 133 a, b, c に終末する。第4神経根は後肢に向って走行する太い神経束である。第5神経根は2本の側枝に分岐する。その第1側枝は筋肉114 a, b, c に終末するが、その途中で分岐を出して第3神経根の第2側枝と融合する(前述)。第2側枝は細かく分岐して、筋肉119, 120, 122, 123, 124, 129 a に終末する。第6神経根は縦連合から分岐して腹部に走行する。横行神経は分岐して筋肉117, 117 c, 130 に終末するほか、神経束の一部は腹部に向って走行する。また、第5神経根と横行神経の間および横行神経と第6神経根との間から細い神経束が分岐して腹部に走行する。なお、筋肉112 b, 113, 115, 121 b1, b2, 129 b については、それらを支配する神経の走行径路を明らかにすることはできなかった。

考 察

本実験では、フタホシコオロギの頸部と前胸部で42対の、中胸部で32対の、後胸部で31対の筋肉をそれぞれ同定し、さらに食道下神経節および胸部神経節からこれらの筋肉への神経走行を明らかにした。フタホシコオロギで明らかにされた筋肉系の詳細を、これまでに報告されている他種コオロギ、*Gryllus domesticus* (Voss, 1904/5), *G. assimilis* (DuPorte, 1920), *G. campestris* (Kutsch, 1969), *Teleogryllus oceanicus* (Carlson, 1977) のそれらと比較すると、近縁種間においてさえいくつかの相違点が見出される。次にこれらの相違点を挙げながら、フタホシコオロギの筋肉系と神経走行の特徴を述べてみる。なお、他のコオロギでは神経走行のまとめた研究は、これまでに行われていない。

一般にコオロギ類では、中胸部と後胸部の背部縦走筋や背腹筋は互いに相同の位置に存在しているが、一部の例外(例えば、筋肉114 a)を除いて、後胸部の筋肉は中胸部の筋肉より発達している。特に後翅の飛翔運動に参与する後胸部の背腹筋118 a, 119,

128, 129 a および背部縦走筋112 aの発達は著しい。しかし、中胸部の筋肉65 x3, 83 および後胸部の筋肉129 bは、それぞれ後胸部と中胸部に相同の筋肉が見当たらない。また一般に、胸部の大部分のものは一つの体節内に存在するか、または二つの体節にかけて存在している。しかし、筋肉60 bは前胸から後胸まで三つの体節にわたって走行する唯一の筋肉である。また、前胸内のみ存在する筋肉54 b1は、正中線を横切って左右に斜走する唯一の筋肉である。

一方、胸部の筋肉系の基本的な走行に関しては、腹部の筋肉系(白井と山口, 未発表)でみられるような雌雄差は全くない。ただ、雄の中胸部の筋肉、中でも特に背腹筋は雌のそれらに比べると、非常によく発達している。これは雄のみが左右の前翅を動かし、前翅にある摩擦器をこすりあわせることによって、歌を奏することに直接結びつけて考えることができよう。また、雌に比べると、雄では筋肉88が長く、第1棘と第2棘との間隔も長い。

ところで、*G. domesticus* や *G. assimilis* で報告されている筋肉(Voss, 1904/5; DuPorte, 1920)の中には、本実験で用いられた *G. bimaculatus* に見出されなかったものがある。すなわち、他のコオロギでは中、後肢底節の筋肉92, 121 aに相同な筋肉が前肢底節に、前、後肢底節の筋肉66 a, 123, 124に相同な筋肉が中肢底節に、それぞれ存在することが報告されているが、それらの筋肉は、*G. bimaculatus* ではみられなかった。また、*G. domesticus* のみで報告(Voss, 1904/5)されている後胸部の筋肉129 bに相同な中胸部の筋肉も確認されなかった。逆に、*G. bimaculatus* で見出された筋肉で、他種コオロギで報告されていないものがある。すなわち、*G. domesticus* では気門に存在する筋肉65 x2, x3に相当する筋肉が、*G. assimilis* では前胸部の筋肉65 a, b および後胸部の筋肉112 b, 113, 114 aに相当する筋肉が報告されていない(Voss, 1904/5; DuPorte, 1920)。また、*G. campestris* では、主に中、後胸部の背腹筋と背部縦走筋のみが調べられているが、後胸部の背部縦走筋112 b, 113に相当する筋肉は報告されていない(Kutsch, 1967)。さらに、*G. assimilis* では、中胸部の背腹筋83は雄にのみ存在することが報告されているが(DuPorte, 1920), *G.*

*bimaculatus*では雄の方が発達しているものの、雌にも背腹筋83が存在している。なお、*Teleogryllus oceanicus*の頸部、胸部の筋肉系については、同定されている筋肉数が少ないので、*G. bimaculatus*の筋肉系と対比することはできない(Carlson, 1977)。以上のように、コオロギの筋肉系は種間で若干の差異がみられるが、この差異はあくまで種特異的なものか、それとも解剖の精度に由来するものかは、本実験の範囲では決めつけることはできない。

同定された105対の筋肉のうち、81対のものについては、それぞれの筋肉に走行している神経枝を確認することができた(図5)。神経走行の詳細については不明な点も多いが、雌雄差だけはまったく見られなかった。

一般に、一つの胸部神経節から派出する神経枝の大部分のものは、同じ体節内に存在する筋肉に走行している。しかし中には、頸部の筋肉52にみられるように、互いに隣接する二つまたは三つの神経節からそれぞれ派出する神経枝が、同一の筋肉に走行している場合もある。したがって、主として頸部の諸筋肉によって駆動される頭部の運動と、前胸部の諸筋肉によって駆動される前肢の運動は、それぞれ食道下神経節、前胸神経節および中胸神経節によって制御されることになる。また、中胸部の諸筋肉によって駆動される中肢と前翅の運動は、前胸神経節と中胸神経節によって制御され、後胸部の諸筋肉によって駆動される後肢と後翅の運動は、中胸神経節と後胸神経節によって制御されることになる。おそらく、このような運動の多神経節制御の実態は、本実験で得られた結果をもとにして、今後、個々の運動ニューロンや、神経節間を縦走している介在ニューロンの形態と機能の両面を解析することによって、より明らかにされるであろう。

謝 辞

本研究の一部は、文部省科学研究費補助金特定研究「動物行動の発現機構」によって行われた。

文 献

- CARLSON, J. R. (1977) The imaginal ecdysis of the cricket (*Teleogryllus oceanicus*)
- II. The roles of identified motor units. *J. Comp. Physiol.* 115: 319-336.
- DUPORTE, E. M. (1920) The muscular system of *Gryllus assimilis* Fabr. (= *Pennsylvanicus* Burn.). *Ann. ent. Soc. Am.* 13: 16-52.
- FIELDEN, A. (1960) Transmission through the last abdominal ganglion of the dragonfly nymph, *Anax imperator*. *J. Exp. Biol.* 37: 832-844.
- KUTSCH, W. (1969) Neuromuskuläre Aktivität bei verschiedenen Verhaltensweisen von drei Grillenarten. *Z. vergl. Physiol.* 63: 335-378.
- NISHIOKA, M. AND I. MATSUURA (1977) Two-spotted crickets, *Gryllus bimaculatus* De Gear, as an excellent diet for terrestrial anurans. *Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol. Hiroshima Univ.* 2: 165-185.
- PANTIN, C. F. A. (1959) *Notes on Microscopical Technique for Zoologists*. Cambridge Univ. Press, London, pp. 54-55.
- SAKAI, M. AND T. YAMAGUCHI (1983) Differential staining of insect neurons with nickel and cobalt. *J. Insect Physiol.* 29: 393-397.
- 下沢楯夫・宮本武典・久田光彦(1977) コオロギ発音筋神経群の発生段階と雌雄差。動物学雑誌 86: 377.
- SNODGRASS, R. E. (1929) The thoracic mechanism of a grasshopper, and its antecedents. *Smithon. misc. Coll.* 82: 1-111.
- TOMIOKA, K. AND T. YAMAGUCHI (1980) Steering responses of adult and nymphal crickets to light, with special reference to the head rolling movement. *J. Insect Physiol.* 26: 47-57.
- 富岡憲治・山口恒夫(1979a) 静止時および飛翔時におけるコオロギ介在ニューロンの電氣的活動。日本動物生理学第1回大会発表論文抄録, P29.
- (1979b) 感覚刺激で駆動されるコオロギ頭部の運動と頸部筋肉の電氣的活動。動物学雑誌 88: 517.
- 山口恒夫・富岡憲治(1983) コオロギ「実験遺伝学講座」第6巻。共立出版(印刷中)

Voss, F. (1904/5) Über den Thorax von *Gryllus domesticus*, mit besonderer Berücksichtigung des Flugelgelenks und dessen Bewegung. (Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des

Mechnismus des Insektenleibs, Insbesondere des Flügels.) *Z. wiss. Zool.* 78: 268—354, 355—521, 645—696, 697—759.