節足動物の機械受容器 —その比較生物学—

菅 原 隆*

節足動物の双極性機械受容細胞は、先端に細管体を持つ細管体細胞(TBC)と有桿感覚子受容細胞(SSC)に分けられる。体表のクチクラ感覚子(外部受容器)の受容細胞は、多くの場合陸棲の節足動物ではTBC、水棲節足動物(甲殻類)ではSSCである。同じTBCの範疇に入っても、クモ類、等脚目甲殻類、多足類、昆虫類のそれぞれでクチクラ装置への付着のしかたなどが異なり、進化の過程で別の経路で陸上生活に適応した収斂の結果として、TBCを持つようになったと考えられる。SSCは甲殻類と昆虫類だけに見られる細胞で、内部受容器の弦音器官の感覚子細胞として知られていた。有翅昆虫では通常内部受容器にのみ知られるが、最近体表に埋め込まれたSSCが見いだされた。無翅昆虫では、甲殻類類似のSSCのあるクチクラ感覚子が存在する。また、等脚類のTBC感覚子には、有桿感覚子のなごりが見られる。さらにショウジョウバエにおいて、1遺伝子の欠損によってTBCがSSCに変容することが見いだされた。以上のことから、甲殻類と昆虫に関する双極性細胞の系統関係は次のように考察される。まずSSC類似の細胞が原型であり、陸上生活者では体表のクチクラ装置の発達に伴いTBCが生じ、一方水中生活者ではSSCがそのままクチクラ感覚子となった。また一部のSSCは体内に潜って内部受容器(弦音器官)を形成した。

1. はじめに

近年の分類学によると、節足動物は鋏角群Chelicerata(カブトガニ綱、クモ綱、ウミグモ綱を含む)、甲殻群Crustacea(甲殻綱のみ)、単肢群Uniramia(触角類Anntenata、気管類Tracheataと同じ、多足類と昆虫綱を含む)という先祖を異にする3グループから構成されている。それぞれの群

を門とする分類もあるようである。

これらのグループを生息環境からみると、鋏角群ではクモ綱が陸上生活に適応して繁栄しているが、他の綱は海中にとどまり、古い形態を維持している。甲殻群(甲殻綱)は、そのほとんどが水中生活に適応して水中動物層の主要な部分を占めているが、一部は陸上生活への移行を見せている。単肢群は、そのすべてが陸上生活に見事に適応し、昆虫にいたっては空中までも制して、地球を席巻している。このように、上陸という進化上のエポックでも、3つのグループが独立にそれを試みてきたのだと思われる。

さて、本稿の主題は、これら節足動物の機械受容器はどのようにこうした環境への適応に貢献しているか(逆にみれば、どのように適応を反映しているか)、またそのことが、それぞれのグループの系統関係にどの程度関連づけられるであろうか、という点にある。グループによって研究の進展に非常な差があるけれども、これまでのデータをまとめて、何か見えてくるかもしれないと思うのである。見過ごしたデータをご存じの方は、是非ご教授願いたいと、あらかじめお断りしておく。

他の無脊椎動物と同じく、節足動物の感覚細胞はすべてニューロンである。形態的には、まず多極性細胞(multipolar cell)と双極性細胞(bipolar cells)とに分けられる。

多極性細胞でもっとも良く知られているのは、甲殻類^{1, 40, 92, 129})や昆虫^{41, 42, 96})の伸張受容器で、特殊な筋や結合組織性の繊維(strand)に分枝した樹状突起がもぐり込み、典型的な内部受容器を形成している。伸張受容器のように特別な付属装置がなく、体壁表皮層の裏や消化管など通常の器官に樹状突起を広げている多極性細胞は、節足動物のほとんどのグループで確認されている^{122, 123, 132})。これらは、機械受

*Takashi SUGAWARA, 埼玉医科大学大学生物学教室(〒350-0496 埼玉県入間郡毛呂山町川角981)

図1 A-F 昆虫のクチクラ感覚子 A コオロギ *Teleogryllus commodus* の尾葉。多くの感覚毛が存在している。スケールは500 μ m。B Aの一部の拡大。3種のクチクラ感覚子を示す。スケールは10 μ m。C 毛状機械感覚子の模式図。D 糸状感覚子(FH)のクチクラ装置と受容細胞先端の付着部⁵²⁾。E 鐘状感覚子(CS)の先端部⁵²⁾。F 接触化学感覚子。1個の機械受容細胞(TBC)と2個の化学受容細胞(CC)を示す¹⁰⁸⁾。BH, 剛毛状感覚毛; CH, 棍棒状感覚毛; DS, 樹状突起鞘; E, 表皮細胞; G, グリア細胞; IS, 樹状突起内節; OS, 樹状突起外節; RLS, 受容リンパ腔; SF, 支持繊維束; TB, 細管体; The, 鞘生細胞; To, 窩生細胞; Tri, 毛生細胞

容器として各器官の動きをモニターしている^{84, 121)}。こうした多極性細胞は、受容細胞自体に特別な分化がみられず、比較生物学的な調査は、主に付属装置やその位置についてなされている^{40, 41, 92)}。本稿では、これ以上多極性細胞については取り上げない。

双極性受容細胞は、単一もしくは複数が一つにまとめられて数個の支持細胞(supporting cells もしくは enveloping cells)によって取り囲まれ、さらに受容細胞先端はクチクラ様の鞘で包まれている。このように1セットになった刺激受容ユニットを

「感覚子(sensillum, 複数は sensilla)」と呼ぶ。本稿では、これら双極性細胞より構成される機械受容器の比較生物学的考察を行うことにする。

2. 感覚子の種類

2. 1. クチクラ感覚子(cuticular sensilla)

感覚子に体表のクチクラが特殊化した「クチクラ装置(cuticular apparatus)」が付属している場合、

これをクチクラ感覚子と呼ぶ(図1, 3, 4)。もちろん外部受容器であるが、自分の運動によるクチクラの変形を受容する場合は、自己受容器としても働く。

クチクラ装置は多くの場合毛状の突起物であり、感覚毛(sensory hair)と呼ばれる(図1 A, B)。その形状は様々であり、それに応じて感覚子にも多様な名称が付けられているが、ここではまとめて「毛状感覚子(hair sensilla)」と呼んでおく。機械受容

図2 A-D 有桿感覚子
A 2種類の受容細胞を持つ有桿感覚子の模式図。コオロギ *Teleogryllus commodus* で見いだされた表皮に埋め込まれた有桿感覚子を元に描く。右端のB-Dはそれぞれの写真の位置を示す。B 先端部の横断面の電顕写真。管鞘(T)がtype-2の外節(OS2)を包み、さらに支持細胞(AtC)に包まれる。スケールは0.5 μ m。C Type-1外節(OS1)とtype-2外節(OS2)がともに有桿体細胞(SpC)に囲まれ、有桿体腔(SpS)の中に入っている。有桿体腔を囲んで有桿体(Sp)が存在する。スケールは0.5 μ m。D Type-1内節(IS1)とtype-2内節(IS2)が有桿体細胞に包まれる。有桿体は内節と有桿体細胞の細胞間結合の裏打ちタンパクに結合している。スケールは0.5 μ m。CD, 繊毛膨大部; CR, 繊毛小根; Cu, クチクラ; E, 表皮細胞; G, グリア細胞; SCB, 受容細胞の細胞体 (B-D は文献124より)

感覚子の感覚毛は、その基部周囲のクチクラが膜状に薄くなり、機械刺激を受けて傾きやすくなっている。さらに薄膜の外側を肥厚したクチクラの輪が取り囲むことが多い、すなわち、ソケットの中に感覚毛が立っている構造である。ソケットの裏側に、毛を支える弾力性に富む繊維構造(suspension fibers)(図1 C, SF)があり、毛は元の位置に戻る。

一方、嗅覚に關与する感覚毛は、その壁に多くの小孔があり、化学物質が毛軸内部に入る。この感覚毛基部には通常ソケット構造がない。

味覚感覚毛は先端に小孔があり、対象に接触するので、機械受容も同時に行うことが多く(接触化学感覚毛と呼ばれる)、その場合はソケット構造がある。特殊なものとして、湿度-温度受容感覚子があるが、ここでは触れないことにする。

また、昆虫の鐘状感覚子(campaniform sensilla)は感覚毛の代わりにドーム状のクチクラ装置がソケットに囲まれている(図1 B, E)。クモ類の割目器官(slit organ)では、スリット状に薄いクチクラがあつて、その中に受容細胞先端が入り込んでいる(図3 B)。これらは特殊なクチクラ感覚子で、自己受容器としての働きが重要である。

これらクチクラ感覚子の受容細胞の先端部は、まとめられて最内層の支持細胞(鞘生細胞 thecogen cellと呼ばれることが多い)が作り出す細胞外物質の樹状突起鞘(dendritic sheath, 以下 DS と略)に包まれる(図1 C)。この鞘の先端部は、化学感覚子では毛の先端部まで侵入し、機械感覚子では毛の基部に付着する。

2. 2. 有桿感覚子(scolopidium, scolopial sensilla)

有桿感覚子は、甲殻類と昆虫にのみ見いだされている内部受容器である(図2)。通常、多数が集合して弦音器官(chordotonal organ)を形成している。体節や付属肢の関節部の屈伸を受容できる位置に二カ所で付着している場合が多く、基本的な機能は伸張受容である。昆虫の聴覚器(鼓膜器官)や膝下器官(subgenual organ)、ジョンストン器官(Johnston's organ)は特殊化した弦音器官である。

有桿感覚子の特徴づけるのは、有桿体(scolopale)という構造である。これは最内層の支持細胞である有桿体細胞(scolopale cell)の細胞質内に形成される構造で、多数の縦に並行して走る微小管群と、その間を埋める電子密度の高い物質からなる。この物

質にはアクチンが含まれており¹³¹⁾、受容細胞との細胞間結合(アドヘレンス結合)の裏打ちをしている。なお、scolopale という語は、上記の DS(細胞外構造である)を指すように用いられている論文(特に古いもの)があるので、注意を要する。

有桿感覚子の受容細胞の先端部を包む鞘には、細長い管鞘(tube)と短い帽鞘(cap)の二種がある。帽鞘は昆虫の弦音器官にのみみられ、体表クチクラに直接連結することはない。一方、管鞘の中には、先端が体表クチクラに連結している場合がある。これらの鞘は、有桿体細胞から分泌されることが明らかになっている^{13, 61)}。

ここで注意しておかねばならぬことは、有桿感覚子は弦音器官にのみ見られるものではないということである。後述するように、水棲甲殻類のクチクラ感覚子は、実は有桿感覚子の特徴を持っている。感覚器官の外形ではなく、受容細胞及び支持細胞の構造を確かめねばならない。

3. 双極性受容細胞の形態

3. 1. 基本的構造

細胞体から伸びる1本の樹状突起は、途中の基底小体(basal bodies)を境にして、細胞体側の内節(inner segment)と先端側の外節(outer segment)に分かれる。

内節は、受容細胞を取り囲む支持細胞と有隔結合(septate junction)もしくはアドヘレンス結合(adherens junction)で結合される。

外節は少なくともその基部に基底小体から派生する繊毛軸糸構造(axoneme)を持っている。この軸糸構造部は、内節よりもはるかに細い。基底小体の内節側には、繊毛小根(ciliary rootlet)が見られる。外節の軸糸構造は、通常“9+0”構造で、可動繊毛に比べて、中心小管を欠いている。ただし、“9+2”構造を持つものや、特殊な例として“11+0”構造を持つものも知られている(後述)。外節は、ふつう1本だけであるが、2本の外節が1つの内節から派生している場合もある(後述)。

外節の軸糸構造部は、有桿体細胞の一部を除いて(後述)ごく短く、それより先の部分は径が増大して、軸糸構造を失い、代わりに単独微小管が多数含まれるようになる。化学受容細胞では、外節は感覚毛の中にその先端近くまで入り込み、また分枝することが多い。一方、機械受容細胞はその外節の形態が大

大きく異なる2種類の細胞に分けられる。それらを、構造上の特徴から「細管体細胞」と「有桿感覚子受容細胞」と呼んでおく。

3. 2. 細管体細胞(tubular body cell)の特徴

細管体細胞(以下TBCと略)の先端部は微小管が密に詰まり(文献⁸⁴⁾から計算すると昆虫では200本/ μm^2 以上)、さらにその間隙を電子密度の高い物質が埋めている。この構造を細管体(tubular body 以下TBと略)と呼ぶ。間隙を埋める物質は、少なかったり、ほとんど認められない場合もあり、これらは未発達なTBと考えておく。この物質の化学組成はまだ確定されていない。

TBCは、すべてクチクラ感覚子の受容細胞である。それも、陸棲の節足動物にのみ見いだされている。この意味については後に考察する。先端のTBは、クチクラ装置の傾きや変位によって力を受けやすい場所に位置している。その付着場所は、動物群によって異なる。軸糸構造部および繊毛小根はごく短い。

TBの役割については諸説あるが、機械受容チャネルが外節膜に存在することを考慮すると、クチクラ装置の変形の際、膜の裏側で、クチクラ装置あるいはDSに対して弾力性のあるブロックとして膜をはさみ込み、チャネルの開閉を効率的に行うために発達したのではないかとと思われる。

3. 3. 有桿感覚子受容細胞(scolopidial sensory cell)の特徴

有桿感覚子は、前述のように支持細胞にある有桿体で特徴づけられるが、その受容細胞(以下SSCと略)はTBがなく(似たような構造が認められる場合もある—後述)、軸糸構造の9つのダブレットのAファイバは電子密度の高い物質で埋められ、はっきりとした腕が認められる(図2C)。

支持細胞にある有桿体はSSC内節とのアドヘレンス結合の裏打ちをし、さらに外節部先端の鞘まで延び、全体として筒状の枠を形成している。外節はこの枠で囲まれた有桿体腔(scolopale space)の中に、先端と基端をそれぞれ鞘と内節とで固定された弦のように置かれる。この配置により、伸張や振動を外節が効率よく受容できるのであろう。

SSCはさらに次のように2種類に分けられる⁹⁰⁾。

3. 3. 1. Type-1のSSC

昆虫のみで知られている。軸糸構造部が長く先端近くまで続き、それに伴って外節が細いままである(図2, OS1)。先端近くに膨大部(ciliary dilation)があつて、ここで軸糸構造が崩れ、その中心部には電子密度の高い構造が認められる。膨大部より先は単独微小管を含むが徐々に細くなり、先端部は帽鞘に包まれて終わり、さらにこれを包む支持細胞の一つのattachment cellが体壁の上皮細胞層などに付着する。(別の細胞が仲立ちをしている例もある)。しかし例外的に管鞘に包まれているものもある(後述)。内節の繊毛小根は長く延び、細胞体に達するものもある。

1つの有桿感覚子に含まれるtype-1細胞の数は1または2個で、また次のtype-2細胞との並存も知られる(図2はこの例)。

3. 3. 2. Type-2のSSC

甲殻類のSSCはすべてこのタイプである。昆虫でも一部の有桿感覚子にこのタイプが見られる。

外節の軸糸構造部は短い場合が多く、すぐに外節の径は増大して内節の径と同じぐらいになる。従ってtype-1に比して太い。太くなると軸糸のダブレットは膜に沿って拡散し、Aファイバも腕のない中空なファイバとなる。太くなった外節には単独微小管が出現し、その数は先端に向かって増大する(図2, OS2)。先端部はすべて管鞘に包まれる。内節の繊毛小根は、昆虫では短い、甲殻類では長く延びる。

4. 各動物群の機械受容器の特徴

4. 1. クモ綱

鋏角群では、クモ綱でのみ双極性細胞の調査が進んでいる。

4. 1. 1. 毛状感覚子

体表や付属肢には多数の感覚毛が存在する。このうち、特に毛が細長く、ソケットの縁がピンの口のようにもり上がった構造をしている感覚毛を窩毛(または穴毛、聴毛trichobothrium)と呼ぶ。機械刺激、特に気流などに非常に敏感に動かされる。サソリ類⁸⁶⁾、真正クモ類^{23, 24)}の肢の窩毛は、その基部から凹部を体内に向けたヘルメット状の突起を持ち、この突起にTBC先端部が付着する(図3A)。TBCの数は、クモ(*Tegonaria*)で4個、サソリで4個

図3 A. B クモ類のクチクラ感覚子の模式図 A 窩毛感覚子²⁴⁾。B 割目器官⁸⁾。説明は本文。EW, クチクラが伸張した壁; Ex, 外クチクラ; He, ヘルメット; IM, 内膜; IR, 内受容リンパ腔; Me, 中クチクラ; OM, 外膜; OR, 外受容リンパ腔; TB, 細管体

(*Euscorpis*)または7個(*Bathus*)である。クモでは電気生理学的に3方向の受容域が確認されており⁵⁶⁾、4個のTBCのうち1個は毛の傾きの受容には関与していないらしい。受容細胞外節の周囲には支持細胞により受容リンパ腔(receptor lymph space以下RLSと略)が形成される。クモの場合には、厚いDSがヘルメットまで達せず、TB部は直接RLS内液に浸されている。

窩毛以外の毛状感覚子では、数種のクモの肢にあるものは小さいながらヘルメットが認められ、3個のTBCが付着している⁴⁵⁾。また、TBCが1個だけの感覚子も見いだされている¹¹²⁾。この場合にはヘルメット構造はなく、DSが毛軸内部まで入り込むが、TBC先端部(すなわちTB部)は、毛の基部で終わっている。

2種類のクモで接触化学感覚毛が調べられている^{46, 60)}。いずれも20個ほどの受容細胞を持つが、そのうち2個がTBCで、毛の基部で終わる。

これらのクモ類とサソリ類の感覚子では、DSと外節の間に電子密度の高い顆粒体が存在している。機械感覚に関与しているかもしれない。

マダニの仲間の受容細胞は、特殊である。付属肢に多くの機械感覚子や接触化学感覚子が観察され^{25, 43, 44)}、それらがTBCを持つばあいは必ず2個のTBCが存在する。奇妙なことに、これらの受容細胞(化学受容細胞も含む)の軸糸構造は、“9+0”ではなく“11+0”となっている。節足動物の中でも、マダニ科だけに報告されている特徴である。ヒメダニ科の種の感覚子では、TBCがやはり2個のペアで存在するが、軸糸は“9+0”である^{25, 104)}。

4. 1. 2. 割目器官(slit organ)

真正クモ類の付属肢に広く分布するこの器官は、スリット状のクチクラ装置を持ち、多数がスリットを平行に並べて存在している場合、その形状から琴形器官(lyriform organ)と呼ばれる。

それぞれの割目器官には2個のTBCが含まれ、両方を包むDSの先端部が、スリットの部分の薄いクチクラ膜(外膜)に連結している。TBCの1つがこの先端にまで達し、面白いことにTBの部分が2つに分岐している。もう一方のTBCは外クチクラの底部付近で終わるが、この位置に外クチクラから薄膜(内膜)が延びて、DSに連結している。すなわちRLSは内膜によって内外2つの部分に分かれている⁸⁾(図3B)。実は、こうしたRLSの分割は、クモの窩毛感覚子にも認められる(図3A)。毛状感覚子と同様、DSと外節の間に顆粒体が見られ、支持細胞は3種が確認されている。

最近出糸突起に見いだされたクチクラ感覚子は、昆虫の鐘状感覚子様のクチクラ装置を持っているが、2個のTBCやRLSの構造から、割目器官の変化したものと思われる⁵⁴⁾。

割目器官はクチクラの変形を感知する受容器で^{9, 10, 18)}、昆虫の鐘状感覚子(後述)に対比されてきた。しかし、その構造上の相違以上に、刺激-興奮連関のメカニズムが両者で異なることが近年の研究で明らかになってきた^{74-76, 111, 113)}。それによると、RLSの内液は通常の血リンパと同様にNa⁺に富み、受容器電位はNa⁺依存性であり、そのチャネルも確認された。昆虫の場合は、後述のようにK⁺依存性である。

4. 2. 甲殻綱

4. 2. 1. 弦音器官

付属肢のあらゆる関節には弦音器官が分布する⁸⁷⁾。また、自切に関与する張力受容器として働くものもある²⁶⁾。しかし、微細構造の研究は意外に少ない^{82, 88, 90, 100-102, 130)}。それらによると、構成する SSC はすべて type-2 である。1 つの有桿感覚子内の SSC の数は 1 ないし 2 で、2 個の場合、それぞれで外節の軸糸部の長さとは毛根の長さに違いがある。機能に違いがあるかどうかは不明である。

4. 2. 2. 水棲甲殻類の毛状感覚子

昆虫に比べて研究が遅れていたが、近年の研究で水棲甲殻類の毛状感覚子の機械受容細胞は TBC ではなく SSC であることがわかってきた。

SSC が感覚毛に連結する構造には 2 種類ある。1 つは SSC 外節を包んだ管鞘が肥厚して特別な弦(chorda)となって感覚毛基部に連結するものである。SSC 外節は感覚毛からかなり離れたところで終わり、あとはこの弦(支持細胞に包まれる)だけが感覚毛に達する。弦が毛の傾きによって外節を引っ張り、刺激を伝える。この例はまずザリガニ平衡器官(statocyst)の感覚毛で報告され¹¹⁰⁾、さらに第二触角の感覚毛で見いだされた^{78, 79)}(図 4 A)。これらの感覚子では、1 個の有桿感覚子に 3 個の SSC がある。

他方、SSC 外節先端がかなり深く毛軸中に入り込んでいる感覚毛が甲殻類の様々なグループに多数

見いだされてきた^{4-6, 20, 27-33, 58, 91, 98, 99, 120)}。こうした感覚毛は、ほとんどの場合先端部に小孔を持っており、化学受容細胞の外節と一緒に毛軸内に入り込んでいる。これらの細胞全体を有桿体が包んでいる(図 4 B)。すなわち、有桿感覚子の中に SSC と化学受容細胞が含まれている。SSC と化学受容細胞はその構造(軸糸構造や繊毛小根)に違いがあるので区別できる。1 つの有桿感覚子の中の受容細胞の数は様々であり、SSC の数も 1 から 3 まである。こうした甲殻類の接触化学感覚毛は、毛の基部にソケットが発達せず、毛全体のしなりが SSC を刺激するようである。

なお、甲殻類の触角には aesthetasc という化学感覚毛が多数見られる。これには数個から数百個の受容細胞が見られるが、多くの場合それらの樹状突起は 1 本の内節から 2 本の外節が派生している⁶⁷⁾。こうした細胞は多足類にも見られる(後述)。

4. 2. 3. 感覚毛のないクチクラ感覚子

十脚類の胸脚の特に先端部には、漏斗管器官(funnel-canal organ)と名付けられた感覚器が多く分布することが知られていた。これは表面に感覚毛を持たず、栓でふさがれた漏斗状のくぼみからクチクラ内に管が続いている。体表クチクラへの機械的刺激に応答するので、これは「甲殻類の鐘状感覚子」だと思われた¹¹⁵⁾。ところが微細構造が明らかになると、この感覚子は数個の SSC と多数の化学受容細胞がまとめて有桿体に取り囲まれた化学-機械感覚子であることが判明し^{53, 109)}、単純に「鐘状感覚

図 4 A, B 水棲甲殻類のクチクラ感覚子の模式図
A 感覚毛基部に弦(Ch)で連結するタイプ⁷⁸⁾。B 感覚毛軸内に先端近くまで入り込んでいるタイプ³³⁾。
Bu, クチクラの球状膨大部; CC, 化学受容細胞; F, 屈曲の支点; Sp, 有桿体; SSC, 有桿体感覚子受容細胞型の機械受容細胞; T, 管鞘

子」と対比できなくなった。同様の構造は、橈脚類の口器にも見いだされている⁹⁵⁾。

以上のように、水棲の甲殻類の感覚子は、機械受容細胞があればすべて有桿感覚子の特徴を有している。ところが、陸棲甲殻類のクチクラ感覚子では、これらと少し様子が違う。

4. 2. 4. 陸棲甲殻類のクチクラ感覚子

水から離れて生活できる甲殻類としては、端脚目ハマトビムシ科があるが、この仲間は生涯を通じて水から離れるようには適応していない。本格的に陸上生活に適応したのは、等脚目ワラジムシ亜目の動物たちで、擬気管の獲得、特殊化した育房などの適応形態を示している。

このワラジムシ亜目の動物のクチクラ感覚子の機械受容細胞には、TBが発達していることがわかってきた。*Hemilepistus* の第二触角の毛状感覚子は4個の受容細胞を含むが、3個は毛の先端にまで延びる化学受容細胞である。残りの1つの細胞は毛の基部で終わり、ここにTBを持つ。この形態はちょうど昆虫の接触化学感覚子(図1F)に類似している。TBの左右をDSから突出したこぶが挟み込んでおり、毛の傾きによってTBを圧迫する構造になっている⁴⁹⁾。ワラジムシ *Porcelio* の体表の感覚子の中でもっとも多い三角鱗状の感覚子にも、同様なTBとDSのこぶが見いだされた¹³⁷⁾。この感覚子にはTBのある受容細胞以外に、2個の化学受容細胞が含まれている。また、支持細胞は7個ある。さらに、洞穴生活者の *Titanethes* の第二触角にも三角鱗状の感覚子があり、7個の受容細胞のうち1個がTBを持ち、そのまわりにDSのこぶがあることが確認された^{34, 35)}。ホソワラジムシ *Metoponorthus* の第二触角先端近くの多くの感覚毛にも、TBの存在が認められている⁸⁵⁾。

これらの感覚毛ではTBがはっきりと認められるが、一方で最内層の支持細胞に不完全ではあるが有桿体のなごりが確認できる。こうしたことから、TBの発達、陸上生活への適応形態の一つであろうと考えられる。

さらに、*Titanethes* の第二触角にある剛毛状の感覚子では、TBCとSSCの並存が確認された³⁶⁾。この感覚子の基部はソケット状になっており、9個の受容細胞のうち1個の先端部がこの基部に終わり、TBを形成している。残りの8個のうち1個は中が詰まって腕のあるAファイバと長い繊毛小根を持っ

ており、SSCと認められる。これらを取り囲む最内層の支持細胞に不完全ながら有桿体がある。この感覚子も、水中生活から陸上生活への移行を反映している例と考えられる。

4. 3. 多足類

「多足類」は現在の分類学では正規の分類群ではないが、単肢群から昆虫を除いたものとしてまとめておく。

体表には様々な形の毛状感覚子があり、それらに機械受容細胞が含まれる場合にはすべてTBCである。倍脚綱のフサヤスデ *Polyxenus* の頭部には1個のTBCのみが存在する感覚毛がある。このTBCは1本の内節から2本の外節が派生し、毛の基部ではなくソケットの裏側に先端を付着させる。また軸糸構造は“9+2”である⁴⁹⁾。同じフサヤスデの触角先端にある錐状感覚子の中に、化学受容細胞と一緒に1個のTBCがあるものがあるが、これもやはり2本の外節を持つ³⁹⁾。このTB部分は、クチクラ装置基部でそれぞれ半円形に広がり、他の化学受容細胞の外節(やはり1細胞から2本)を取り囲むように配置する。

結合綱ナミコムカデ *Scutigera* の前肛体節にある窩毛感覚子には、16個のTBCがある。それぞれの外節は2本あり、2細胞からの4外節が1組となって、感覚毛基部の周囲に8組が等間隔に付着する。この感覚子はあらゆる方向への傾きに反応できる。軸糸構造は“9+2”である⁶⁴⁾。

唇脚綱のイシムカデ *Lithobius* の触角の毛状感覚子は化学-機械感覚子で、18個の受容細胞のうち1個だけが毛の基部で終わり、TBを形成する。これらの外節はすべて1細胞につき1本であり、軸糸構造は“9+0”である⁷⁷⁾。

多足類の触角のすぐ後ろには側頭器と呼ばれる器官があり、湿度受容器ではないかと思われる。イシムカデ¹²⁶⁾で2-4個、ナミコムカデ⁶⁵⁾で10個ほどの受容細胞があり、すべて外節を2本持っている。

これらを見ると、多足類では2本の外節を持つ受容細胞が多数を占めているようで、またそれらが“9+2”構造を持つ点も含めて、節足動物の中では特異なグループといえる。

4. 4. 有翅昆虫類

近年の昆虫の分類学では、無翅昆虫とされてきた3グループ(カマアシムシ、トビムシ、コムシ)をそ

れぞれ独立した綱とし、シミ類(イシノミ、シミ)と有翅昆虫を真の昆虫綱とする傾向にある⁶⁷⁾。本稿では、便宜上古い分類に即してみよう。

有翅昆虫での機械受容器の研究は非常に進んでおり、良くも悪しくも他のグループとの比較の基準となってきた。受容細胞の分類(TBC と SSC)も、有翅昆虫のものが基準となっている。あまりにも多くの文献があり、すばらしい総説⁸⁴⁾もあるので、ごく簡単に触れるにとどめる。

4. 4. 1. クチクラ感覚子

毛状感覚子で単純な機械感覚子は、すべて1個のTBCのみを持つ。TB部は毛の基部に直接さし込まれているか、DSによって連結され、毛の傾きによって圧迫・変形を受ける。こうした感覚子の中で、特に直翅上目の昆虫(コオロギ、バッタ、ゴキブリ、ナナフシ)の尾葉(尾角 *cercus*)にある窩毛感覚子は、形態・発生・生理の重要な研究対象である(図1A)。このうち長い毛を持つ糸状感覚子(*filiform sensilla*, FH)は窩毛感覚子の典型で、気流に非常に敏感に反応する^{116, 117)}。またコオロギの尾葉の基部付近にある棍棒状の感覚毛を持つ感覚子(*clavate hair sensilla*, CH)は重力覚の感覚子と考えられている¹⁰⁶⁾。同様の感覚子がゴキブリの1種にも見いだされている⁶³⁾。これらは、毛は棍棒状でも、基部の形態は窩毛感覚子と同じである。

接触化学感覚毛も多様な形態のものが知られているが、その化学受容細胞の数は異なっても、機械受容細胞はただ1個のTBCであり、DS内で毛の基部付近にTBを形成して終わっている(図1F)。

鐘状感覚子は感覚毛が短縮してドーム状を呈した形状をしており、ドームの中心部にTBが直接埋め込まれたり、DSによって付着している。体表や付属肢の、クチクラが自分の動きで変形を受けそうな箇所には必ず分布している(図1B, E)。ドームの形状は通常正円ではなく楕円であり、感知するクチクラの変形に方向性がある。

これらのクチクラ感覚子の支持細胞は3種類が知られている(図1C)。鞘生細胞(*thecogen cell* または *dendritic sheath cell*)は最内層で受容細胞を包み、また発生時にDSを作る。次の層は毛生細胞(*trichogen cell*)で、発生時に感覚毛またはドームを作る。最外層は嚢生細胞(*tormogen cell*)で、ソケット部を作る。以上が感覚子の構成細胞で、感覚子はさらに上皮細胞に囲まれ、受容細胞から出てい

く軸索はグリアに包まれる。

受容細胞外節はDSに包まれて、RLSの内液に浸っている。この内液はクモの場合と異なり、 K^+ に富んでいる。すなわち細胞内液とはほぼ同じイオン組成をしている。 K^+ はRLSを取り囲む嚢生細胞の膜にある K^+ ポンプによって細胞から供給される¹²⁵⁾。この状況は、脊椎動物の内耳毛細胞の置かれた状況に類似している⁶⁸⁾。こうした高い K^+ イオン液に浸された外節での受容器電位の発生、さらには受容細胞のインパルス発生のメカニズムは、ゴキブリ腿節の棘状感覚子(特殊化した鐘状感覚子)を用いて精力的に研究されている^{48, 127)}。ここではこれ以上立ち入らないことにする。

4. 4. 2. 弦音器官

甲殻類と同様、ほとんどあらゆる関節部に弦音器官が存在する。そのSSCは一部を除いてtype-1である。弦音器官を構成する有桿感覚子の数は1から数百まで多様であるが、1つの弦音器官ではそのすべての有桿感覚子において、原則としてSSCの数は同じである(例外はジョンストン器官である)。

昆虫の聴覚器である鼓膜器官(*tympanal organ*)は、クチクラが薄くなった鼓膜に弦音器官が配置して作られている。昆虫によって様々な体の部位に見られるが、すべてその有桿感覚子内のSSCは1個だけである。従来から良く知られたコオロギ・キリギリス類(前肢脛節)、バッタ類(腹部)、セミ類(腹部)、ヤガ類(後胸部)に加えて、近年において新しくカマキリ(後胸中央部)¹³⁵⁾、ハンミョウ(腹部)^{119, 136)}、コガネムシの1種(前胸部)⁹⁷⁾、ヤドリバエの数種(前胸部)^{80, 103)}に鼓膜器官が見いだされた。これらもtype-1のSSC1個からなる有桿感覚子で構成されている。

こうした鼓膜器官を持つ昆虫の近縁種で、鼓膜器官がない場合でも、それに相同なtype-1SSC1個からなる有桿感覚子の弦音器官が見いだされている^{133, 134)}。またコオロギの前肢の鼓膜器官(および膝下器官)と相同な弦音器官が中肢、後肢にもある^{73, 81, 106)}。こうしたことから、体のあちこちに存在する単一のtype-1SSCからなる有桿感覚子は特に振動受容に適しており、その中から鼓膜器官が分化してきたと考えられる。

2個のtype-1SSCを持つ有桿感覚子から構成される弦音器官として最大なものは、腿節弦音器官(*femoral chordotonal organ*)であら

う^{83, 89, 90, 94, 114, 118})。この器官は脛節の屈伸に反応するもので、SSCの刺激受容メカニズムを調べるための優れた標本を提供している。Type-1 SSC 2個が並存すると、振動より伸張刺激に反応しやすくなるのであろうか。

昆虫で type-2の SSCが見られるのは、主として触角にあるジョンストン器官である。この器官の有桿感覚子には、多くの場合 2 個の type-1の SSC に混じって 1 個の type-2 SSC が存在する。しかし昆虫によってはどれかが欠けて 2 個だけになっているものも見いだされている¹⁵⁾。これらの SSC 先端は帽鞘ではなく甲殻類と同様の管鞘に包まれ、なかには管鞘が直接クチクラに連結している場合もある。ジョンストン器官は触角第 2 節に存在し、第 3 節以上の部分が気流などで傾くのを感知しており、この点では甲殻類のクチクラ感覚子に機能が似ている。双翅目のカ(蚊)では、ある範囲の音に敏感に反応することが良く知られている。こうしたジョンストン器官の type-2 SSC の中には、先端部に TB 様の電子密度の高い物質を持つものもある^{19, 59)}。

以上のような弦音器官は、2 カ所の間に張り渡された配置をしており、そのために振動や伸張刺激に敏感に応答できるのである。しかし、近年コオロギの雌の産室壁に見いだされた有桿感覚子¹²⁴⁾は、これらとは異なる配置と構造をしている(図 2)。まず、この感覚子は表皮細胞層に埋め込まれており、外部からも内部からも存在が容易に確かめられない(コバルトもしくはニッケルの細胞内取り込み法によって、偶然発見された)。その SSC は type-1 と type-2 が 1 個ずつあるものと、type-1 が 1 個だけのものがある。いずれの場合にも先端は管鞘に包まれ、さらに支持細胞(attachment cell)が包んで、クチクラに達している。クチクラは軟らかく、卵がこの産室に入ると産室壁が広げられる。この伸張を受け止めるように、感覚子は表皮細胞層に斜めに埋め込まれている。この感覚子の持つ系統学的意味は後に考察する。

4. 5. 無翅昆虫類

4. 5. 1. シミ類(Thysanura)

シミ目は、シミ亜目(Zygentoma)とイシノミ亜目(Microcoryphia または Archaeognatha)に分かれるが、最近ではこれらを独立の目にする傾向にある。毛状機械感覚子は、有翅昆虫のそれと同様、TB が

毛の基部に付着している。ところが、脱皮時の感覚子形成の研究によると、その形成のされ方が有翅昆虫と異なり、またシミ類とイシノミ類でも異なる¹²⁾。すなわち、有翅昆虫では、単純な機械感覚子の場合、TBC 先端の脱皮孔(旧クチクラにつながる)は TB が付着する毛の基部にある。また接触化学感覚子の場合、先端の小孔がそのまま脱皮孔で、TB は毛の基部に新しく形成されてそれより上は退化する。一方シミ類では、TBC 1 個だけの感覚子でも、脱皮孔は毛の先端である。またイシノミ類では、60-160 μm の長さの毛の下から 25 μm ほどのところ(すなわち毛の途中)に脱皮孔がある。いずれも毛の基部に新しい TB が形成され、それより上は退化する。この研究からの推論は、脱皮孔より上の部分は「2 次的な毛状突起 secondary hairprocess」であり、本来は単純機械感覚子も先端部に脱皮孔があったのではないか、というものである¹²⁾。とすると、脱皮孔に関する限り、シミ類よりイシノミ類の方が有翅昆虫に近くなる。

ところが、有桿感覚子では事情が異なる。有翅昆虫触角のジョンストン器官の有桿感覚子は、前述のごとく通常 2 個の type-1(絨毛小根は長い)と 1 個の type-2(絨毛小根は短い)SSC からなる。シミ類でもこれは同じで、ただしどれか 1 個を欠くものもまれに存在する。一方、イシノミ類ではどれも 2 個の type-2 SSC のみからなり、しかもその絨毛小根は甲殻類の type-2 SSC に似て長いのである¹⁰⁷⁾。すなわち、シミ類の方が有翅昆虫に近そうなのである。

これら 2 種類の機械感覚子に見られる系統関係の「ねじれ」についての解釈は、今のところできていない。

4. 5. 2. トビムシ類(Collembola)

原始的な昆虫(もしくは昆虫の近縁群)であるトビムシの感覚子は、その系統関係を考える上で重要である。

トビムシの肢の先端には強いかぎ爪が備わっているが、その周囲に多くの剛毛状感覚子がある。それぞれには 1 個の受容細胞が含まれ、毛の基部で TB を形成している。すなわち TBC であるが、最内層の支持細胞に有桿体が不完全ながら見られる。また RLS の発達も悪い³⁷⁾。

また、かぎ爪の両側にある 1 対の毛状感覚子には 3 個の受容細胞が含まれ、うち 1 本は化学受容細胞の特徴を示し、毛の先端にまで外節を延ばす。残り

の2個は軸糸構造がSSCのそれで、先端は毛の基部に終わるがTBはない。2個のうち1個は長い繊毛小根を持つ。さらに最内層の支持細胞に有桿体が見られる³⁷⁾。すなわち、これら2個の受容細胞は甲殻類のtype-2 SSC類似である。また触角の第3節と第4節に存在する短い毛状感覚子は、1個のtype-2 SSCが毛の基部に先端を付着させ、ほかに4個の化学受容細胞が毛軸内に入る³⁾。これらの感覚子は水棲甲殻類の化学-機械感覚子にそっくりである。

肢の先端部には弦音器官も存在するが、これは2個の有桿感覚子からなり、それぞれは2個のtype-2 SSCを含んでいる。ここでも、甲殻類の弦音器官となっている³⁷⁾。

一方、触角第1節に存在するSSCは、樹状突起がT字型に分岐し、その一方に内節、他方に外節が延びて、それぞれの端が筋と結合組織に付着している²⁾。これは、内部受容器としてのSSCの存在のしかたの試行の一つのようにも思える。

4. 5. 3. コムシ類(Diplura), カマアシムシ類(Protura)

コムシ類は昆虫の祖先の形態をとどめるといわれているが、感覚器の研究は進んでいない。触角にあ

る窩毛感覚子は4個の受容細胞を持ち、いずれも毛の基部で終わっている。その内1個だけが太くて、TBを持つ。この毛には基部からソケットの少し上まで平行した管が付属しており、3個の受容細胞はこの管に関した化学受容細胞かもしれない。全体を3個の支持細胞が取り囲み、その最内層のものに有桿体が見られる⁷⁾。従って、この感覚子でも甲殻類の化学-機械感覚子との類似が見られる。

カマアシムシでは、擬眼(pseudoculus)と呼ばれる器官が化学感覚器らしいという報告^{11, 66)}以外、微細構造は調べられていないようである。

5. 感覚子発生の分子生物学

この10年ほどの間に、キイロショウジョウバエの末梢神経系の発生の遺伝子解析が、2, 3の研究グループを中心に精力的に展開されてきた。これ自体で1つの総説になりうるので^{69, 70)}、ごくさわりだけを紹介しておく。

キイロショウジョウバエ幼虫の各体節には、クチクラ感覚子と有桿感覚子、それに多極性細胞が決まった位置に配列している⁵¹⁾。遺伝子欠損により特定の受容細胞が失われる^{17, 62)}。こうした遺伝子解析から、次のようなことがわかってきた。

図5 キイロショウジョウバエで明らかにされた双極性感覚細胞の発生における細胞系列とそれに関与する遺伝子 説明は本文。

5. 1. クチクラ感覚子の発生(図5左)

正しい位置にクチクラ感覚子が発生するには、まず *achaeta-scute* 遺伝子複合体(A-S C)などの proneural genes といわれる遺伝子の発現が必要である⁵⁰⁾。これによりある範囲の外胚葉細胞がニューロンになることが決められるが、それらのうちからただ1個が1次感覚母細胞(SMC1)に決まるのは、側方抑制(lateral inhibition)が働く結果であり、このためには *Notch*, *Delta* などの neurogenic genes の発現が必要である⁵⁵⁾。

こうして決まったSMC1が分裂してSMC2と支持細胞母細胞になる。このとき *numb* などの cell fate genes と呼ばれる遺伝子が欠損していると、

両方とも支持細胞になってしまう¹²⁸⁾。支持細胞母細胞は分裂して毛生細胞と窩生細胞に、SMC2は分裂して受容細胞と鞘生細胞になる。これで単一受容細胞からなるクチクラ感覚子の細胞構成は整ったことになる。化学感覚子のように受容細胞が多いものは、さらに受容細胞が分裂するが、これには *pox neuro* 遺伝子が関与している^{38, 93)}。またクチクラ感覚子に近接して存在する多極性細胞のいくつかは、クチクラ受容細胞の分裂により形成されることが確認された^{21, 22)}。

奇妙なことに、SMC1が分裂する際に、*cut* 遺伝子が発現しないと、クチクラ感覚子がまるごと有桿感覚子に変化してしまうことが見いだされている^{14, 16)}。

図6 A-H 昆虫と甲殻類における双極性機械受容細胞の系統関係 受容細胞以外の細胞成分は省略した。A Type-1のSSC類似的仮想細胞。クチクラ(Cu)と表皮基底膜(BM)の間に存在。B Type-2 SSC類似的仮想細胞。C A, Bから派生し有桿体(Sp)と管鞘(T)(あるいは帽鞘)を持つSSC。コオロギで見いだされた¹²⁴⁾。D Bから派生したと考えられる昆虫のTBC。樹状突起鞘(DS)と細管体(TB)を持つ。E Cから派生したと考えられる、毛軸に入り込むタイプの水棲甲殻類のクチクラ感覚子。通常化学受容細胞も含む。F Cから派生したと考えられる通常の弦音器官を構成するSSC。G Eから派生したと考えられる陸棲甲殻類のクチクラ感覚子。TBを持つ。H Fから派生したと考えられる、毛の基部に弦(Ch)で付着するタイプの水棲甲殻類のクチクラ感覚子。

この2つの感覚子の関係を考える上で重要なことだと思われる。

5. 2. 有桿感覚子の発生(図5右)

クチクラ感覚子の *achaeta-scute* 遺伝子複合体に相当するものが *atonal* 遺伝子である^{71, 72)}。*atonal* はクチクラ感覚子の neurogenic gene の働きも持つようで、側方抑制により SMC1 が決められる。

SMC1 が分裂するとき cell fate genes (*numb* など) がないとすべて支持細胞になるのは、クチクラ感覚子と同じである。2 度もしくは 3 度の分裂で SSC と支持細胞を形成する。SSC と有桿体細胞 (SpC) が同じ細胞の分裂によって生じることは確かであるが、他の支持細胞の形成にはまだ未確認な点がある。

複数の有桿感覚子が集合して弦音器官を形成する場合は *atonal* が上皮増殖因子受容体のシグナリングを活性化させることにより (*rhomboïd* その他の遺伝子が関与) 周囲の外胚葉細胞からさらに SMC1 を形成させ、その数を増す¹³⁸⁾。

有桿感覚子に近接した多極性細胞は、やはり SSC の分裂によって生じることが確認されている^{21, 22)}。

6. 機械受容器と系統進化

まず言えることは、外部受容器としてのクチクラ感覚子の受容細胞は、陸上生活者は TBC、水中生活者は (甲殻類しか調べられてないが) SSC という原則である。これは、おそらく空気と水という媒体の分子密度の違いによるものであろう。

同じ TBC でも、クモ類と昆虫類とでは、付着の仕方に違いがある。また RLS 内液のイオン組成とそれに伴う電位発生のメカニズムにも違いがある。進化の過程で別の経路で陸上に上がった 2 グループが、収斂の結果として TB を持つようになったのである。

昆虫類と甲殻類は、ともに (タイプの差こそあれ) SSC を持つこと、また陸上生活者は似たような TB を持つという点から見ると、両者の間は以外に近いものかもしれない。多足類はちょっとこのグループからはずれるように思える。

以前から昆虫における機械受容器の進化としていわれてきたのは、まず TB 型毛状感覚子がはじめにあり、クチクラ装置の短縮によって鐘状感覚子が生じ、さらに体内に沈降して有桿感覚子 (弦音器官) が

生じた、というものであった^{84, 97)}。しかし、無翅昆虫や甲殻類までも範囲を広げ、またショウジョウバエの遺伝子欠損でクチクラ感覚子から有桿感覚子への変容が起こるという結果も考慮すると、むしろ SSC に原型を求める方が妥当ではないかと思える^{78, 109)}。コオロギ産室で見いだされた表皮に埋まった有桿感覚子も、この考えを支持すると思われる。以下に試案を述べよう (図 6)。

1. Type-1 の SSC に近い形の外節、すなわち長い軸糸構造部を持つ受容細胞が原型である (A)。
2. Type-1 型の外節の末梢部が膨大化し、軸糸構造が失われ、代わりに微小管の数が増大して type-2 SSC 類似の受容細胞が生じた (B)。
3. 外節が伸張や振動を効率よく受容するために、支持細胞が有桿体を形成し SSC が完成した (C)。
4. 一方、昆虫において、体表クチクラと結合した外節先端は、クチクラの変形を効率的に受容するために TB を形成した (D)。この場合、外節全体を支持する有桿体は不要となる。さらに機械刺激を効率よく受けるように、クチクラ装置が発達し、感覚毛が生じた。(外節膜が化学物質の受容体を獲得すると、化学受容器に発展する)。
5. 関節部などの屈曲を受容しやすいように、SSC は体腔内に位置を下ろし、弦音器官を形成した (F)。
6. 甲殻類では、有桿感覚子先端をまとめる管鞘が体表クチクラと結合を強め、感覚毛が出現してもその内部や基部に外節を付着させる方向をとった (E, H)。
7. 陸上に上がった甲殻類は、その環境への適応として、2 次的に TB を発達させた (G)。

以上は、昆虫と甲殻類に限った機械受容器の発展を「見たように」描いてみたものである。ここに入らない謎も多い。鉗角類の機械受容器はどのような経路で発達してきたのだろうか？甲殻類の aesthetasc や多足類に見られる 2 本外節型の受容器は、どのようにして出現したのだろうか？マダニ類の “11+0” 型の受容器の起源はどこに求められるのだろうか？

わが地球の全動物種の 8 割ほどまでを占める節足動物が、さらなる謎解きへのチャレンジを待っている。

文 献

- 1) Alexandrowicz, J.S.: *Biol. Rev.* 42: 288-326 (1967)
- 2) Altner, H.: *Zoomorphol.* 108: 173-181 (1988)
- 3) Altner, H. & Thies, G.: *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 13: 315-330 (1984)
- 4) Altner, I., Hatt, H. & Altner, H.: *Cell Tissue Res.* 228: 357-374 (1983)
- 5) Altner, I., Hatt, H. & Altner, H.: *Cell Tissue Res.* 244: 537-547 (1986)
- 6) Ball, E.E. & Cowan.: *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 277: 429-457 (1977)
- 7) Bareth, C. & Juberthie-Jupeau, L.: *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 15: 426-438 (1986)
- 8) Barth, F.G.: *Z. Zellforsch.* 112: 212-246 (1971)
- 9) Barth, F.G.: *J. Comp. Physiol.* 78: 315-336 (1972)
- 10) Barth, F.G.: *J. Comp. Physiol.* 81: 159-186 (1972)
- 11) Bedini, C. & Tongiodi, P.: *Monitore Zool. Ital. (N.S.)* 5: 25-38 (1971)
- 12) Berg, J. & Schmidt, K.: *Tissue & Cell* 28: 9-16 (1996)
- 13) Blöchl, R. & Selzer, R.: *Cell Tissue Res.* 252: 669-678 (1988)
- 14) Blochlinger, K., Jan, L.Y. & Jan, Y.N.: *Genes Dev.* 5: 1124-1135 (1991)
- 15) Bode, W.: *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 15: 139-154 (1986)
- 16) Bodmer, R., Barbel, S., Sheperd, S., Jack, J.W., Jan, L.Y. & Jan, Y.N.: *Cell* 51: 293-307 (1987)
- 17) Bodmer, R., Carretto, R. & Jan, Y.N.: *Neuron* 3: 21-32 (1989)
- 18) Bohnenberger, J.: *J. Comp. Physiol.* 142: 391-402 (1981)
- 19) Boo, K.S. & Davies, D.M.: *Can. J. Zool.* 58: 1969-1979 (1980)
- 20) Brandt, A.: *J. Morphol.* 198: 219-229 (1988)
- 21) Brewster, R. & Bodmer, R.: *Development* 121: 2923-2936 (1995)
- 22) Brewster, R. & Bodmer, R.: *Dev. Gen.* 18: 50-63 (1996)
- 23) Christian, U.: *Cytobiol.* 4: 172-185 (1971)
- 24) Christian, U.H.: *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 66: 31-36 (1973)
- 25) Chu-Wang, I.-W. & Axtell, R.C.: *J. Parasitol.* 59: 545-555 (1973)
- 26) Clarac, F.: In: *Structure and Function of Proprioceptors in the Invertebrates* (Mill, P.J., Ed.), pp.299-321, Chapman & Hall (1976)
- 27) Crouau, Y.: *Biol. Cell* 39: 349-352 (1980)
- 28) Crouau, Y.: *C. R. Acad. Sci. Paris* 290: 1381-1384 (1980)
- 29) Crouau, Y.: *Zoomorphol.* 98: 121-134 (1981)
- 30) Crouau, Y.: *Biol. Cell* 44: 45-56 (1982)
- 31) Crouau, Y.: *J. Submicrosc. Cytol.* 15: 295-299 (1983)
- 32) Crouau, Y.: *Biol. Cell* 53: 191-194 (1985)
- 33) Crouau, Y.: In: *Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea* (Felgenhauer, B.E., Watling, L. & Thistle, A.B. Eds.), pp.153-171, A.A.Balkema (1989)
- 34) Crouau, Y.: *Biol. Cell* 80: 71-74 (1994)
- 35) Crouau, Y.: *Can. J. Zool.* 72: 2199-2204 (1994)
- 36) Crouau, Y.: *Biol. Cell* 85: 191-195 (1995)
- 37) Crouau, Y., Bauby, A. & Deharveng, L.: *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 16: 245-261 (1987)
- 38) Dambly-Chaudière, C., Jemet, E., Burri, M., Bopp, D., Basler, K., Hafen, E., Dumont, N., Spielmann, P., Ghysen, A. & Noll, M.: *Cell* 69: 159-172 (1992)
- 39) Duy-Jacquemin, M.N.: *C. R. Acad. Sci. Paris* 292: 79-84 (1981)
- 40) Fields, H.L.: In: *Structure and Function of Proprioceptors in the Invertebrates* (Mill, P.J., Ed.), pp.65-114, Chapman & Hall (1976)
- 41) Finlayson, L.H.: *Symp. Zool. Soc. Lond.* 23: 217-249 (1968)
- 42) Finlayson, L.H. & Lowenstein, O.: *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 148: 433-449 (1958)
- 43) Foelix, R.F. & Axtell, R.C.: *Z. Zellforsch.* 114: 22-37 (1971)

- 44) Foelix, R.F. & Chu-Wang, I.-W.: Z. Zellforsch. 129 : 548-560 (1972)
- 45) Foelix, R.F. & Chu-Wang, I.-W.: Tissue & Cell 5 : 451-460 (1973)
- 46) Foelix, R.F. & Chu-Wang, I.-W.: Tissue & Cell 5 : 461-478 (1973)
- 47) Forrest, T.G., Read, M.P., Farris, H.E. & Hoy, R.R.: J. Exp. Biol. 200 : 601-606 (1997)
- 48) French, A.S., Klimaszewski, A.R. & Stockbridge, L.L.: J. Neurophysiol. 69 : 669-673 (1993)
- 49) Gaffal, K.P., Tichy, H., Theiß, J. & Seelinger, G.: Zoomorphol. 82 : 79-103 (1975)
- 50) Ghysen, A. & Dambly-Chaudière, C.: Trends Genet. 5 : 251-255 (1989)
- 51) Ghysen, A., Dambly-Chaudière, C., Aceves, E., Jan, L.Y. & Jan, Y.N.: Roux's Arch. Dev. Biol. 195 : 281-289 (1986)
- 52) Gnatzy, W. & Schmidt, K.: Z. Zellforsch. 122 : 190-209 (1971)
- 53) Gnatzy, W., Schmidt, M. & Römbke, J.: Zoomorphol. 104 : 11-20 (1984)
- 54) Gorb, S.N. & Barth, F.G.: Zoomorphol. 116 : 7-14 (1996)
- 55) Goriely, A., Dumont, N., Dambly-Chaudière, C. & Ghysen, A.: Development 113 : 1395-1404 (1991)
- 56) Görner, P.: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 30 : 69-73 (1965)
- 57) Gullan, P.J. & Cranston, P.S.: The Insects: An Outline of Entomology, Chapman & Hall (1994)
- 58) Guse, G.-W.: Protoplasma 95 : 145-161 (1978)
- 59) Hallberg, E.: J. Morphol. 167 : 305-312 (1981)
- 60) Harris, D.J. & Mill, P.J.: Tissue & Cell 5 : 679-689 (1973)
- 61) Hartenstein, V.: Development 102 : 896-886 (1988)
- 62) Hartenstein, V. & Campos-Ortega, J.A.: Roux's Arch. Dev. Biol. 195 : 210-221 (1986)
- 63) Hartman, H.B., Bennett, L.P. & Moulton, B.A.: Zoomorphol. 107 : 81-87 (1987)
- 64) Haupt, J.: Z. Zellforsch. 110 : 588-599 (1970)
- 65) Haupt, J.: Z. Zellforsch. 122 : 172-189 (1971)
- 66) Haupt, J.: Z. Zellforsch. 135 : 539-551 (1972)
- 67) Heimann, P.: Cell Tissue Res. 235 : 117-128 (1984)
- 68) Hudspeth, A.J.: Nature 341 : 397-404 (1989)
- 69) Jan, Y.N. & Jan, L.Y.: In: Development of *Drosophila melanogaster* (Bate, M. & Martinez-Arias, A., Eds), pp.1207-1244, Cold Spring Harbor Lab. Press (1993)
- 70) Jan, Y.N. & Jan, L.Y.: Ann. Rev. Genet. 28 : 373-393 (1994)
- 71) Jarman, A.P., Grau, Y., Jan, L.Y. & Jan, Y.N.: Cell 73 : 1307-1321 (1993)
- 72) Jarman, A.P., Sun, Y., Jan, L.Y. & Jan, Y.N.: Development 121 : 2019-2030 (1995)
- 73) Jeram, S., Rössler, W., Cokl, A. & Kalmring, K.: J. Morphol. 223 : 109-118 (1995)
- 74) Juusola, M. & French, A.S.: Pflügers Arch. 431 : 125-128 (1995)
- 75) Juusola, M. & French, A.S.: J. Neurophysiol. 74 : 2513-2523 (1995)
- 76) Juusola, M., Seyfarth, E.-A. & French, A.S.: J. Neurophysiol. 72 : 2026-3028 (1994)
- 77) Keil, T.: Zoomorphol. 84 : 77-102 (1976)
- 78) Kouyama, N. & Shimozawa, T.: Cell Tissue Res. 226 : 565-578 (1982)
- 79) Kouyama, N., Shimozawa, T. & Hisada, M.: Experientia 37 : 379-380 (1981)
- 80) Lakes-Harlan, R. & Heller, K.-G.: Naturwissenschaften 79 : 224-226 (1992)
- 81) Lin, Y., Rössler, W., & Kalmring, K.: J. Morphol. 221 : 191-198 (1994)
- 82) Lowe, D.A., Mill, P.J. & Knapp, M.F.: Proc. Roy. Soc. Lond. B 184 : 199-205 (1973)
- 83) Matheson, T. & Field, L.H.: Cell Tissue Res. 259 : 551-560 (1990)
- 84) McIver, S.B.: In: Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology (Kerkut, G.A. & Gilbert, L.I., Eds), Vol. 6, pp.71-132, Pergamon (1985)
- 85) Mead, F., Gabouriaux, D. & Corbière-Tichané, G.: Zoomorphol. 83 : 253-269 (1976)
- 86) Meßlinger, K.: Zoomorphol. 107 : 49-57 (1987)
- 87) Mill, P.J.: In: Structure and Function of Proprioceptors in the Invertebrates (Mill, P.J., Ed.), pp.243-297, Chapman & Hall

- (1976)
- 88) Mill, P.J. & Lowe, D.A.: *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 184: 179-197 (1973)
 - 89) Moran, D.T., Rowley, J.C. III & Varela, F.G.: *Cell Tissue Res.* 161: 445-457 (1975)
 - 90) Moulins, M.: In: *Structure and Function of Proprioceptors in the Invertebrates* (Mill, P.J., Ed.), pp.387-426, Chapman & Hall (1976)
 - 91) Munn, E.A. & Klepal, W.: *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 14: 89-98 (1974)
 - 92) 新井田昭美: *動物生理* 6: 146-153 (1989)
 - 93) Nottebohm, E., Dambly- Chaudière, C. & Ghysen, A.: *Nature* 359: 829-832 (1992)
 - 94) Nowel, M.S., Shelton, P.M. & Stephen, R.O.: *J. Exp. Biol.* 198: 1977-1988 (1995)
 - 95) Ong, J.E.: *Z. Zellforsch.* 97: 178-195 (1969)
 - 96) Osborne, M.P. & Finlayson, L.H.: *Quart. J. Micr. Sci.* 103: 227-242 (1962)
 - 97) Rice, M.J.: In: *Sensory Physiology and Behavior* (Galun, P., Hillman, P., Parnas, I. & Werman, R., Eds.), pp.135-165, Plenum (1975)
 - 98) Rieder, N.: *Zool. Anz.* 202: 317-330 (1979)
 - 99) Risler, H.: *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 66: 42-47 (1973)
 - 100) Risler, H.: *Zool. Jb. Anat.* 95: 94-104 (1976)
 - 101) Risler, H.: *Zool. Jb. Anat.* 98: 29-52 (1977)
 - 102) Risler, H.: *Zool. Jb. Anat.* 100: 514-541 (1978)
 - 103) Robert, D., Amoroso, J. & Hoy, R.R.: *Science* 258: 1135-1137 (1992)
 - 104) Roshdy, M.A., Foelix, R.F. & Axtell, R.C.: *J. Parasitol.* 58: 805-816 (1972)
 - 105) Rössler, W.: *Cell Tissue Res.* 269: 505-514 (1992)
 - 106) Sakaguchi, D.S. & Murphey, R.K.: *J. Comp. Physiol.* 150: 141-152 (1983)
 - 107) Schmidt, K.: *Cytobiol.* 11: 153-171 (1975)
 - 108) Schmidt, K. & Gnatzy, W.: *Z. Zellforsch.* 126: 206-222 (1972)
 - 109) Schmidt, K. & Gnatzy, W.: *Cell Tissue Res.* 237: 81-93 (1984)
 - 110) Schöne, H. & Steinbrecht, R.A.: *Nature* 220: 184-186 (1968)
 - 111) Seyfarth, E.-A. & French, A.: *J. Neurophysiol.* 71: 1422-1427 (1994)
 - 112) Seyfarth, E.-A., Gnatzy, W. & Hammer, K.: *J. Comp. Physiol. A* 166: 633-642 (1990)
 - 113) Seyfarth, E.-A., Sanders, E.J. & French, A.: *Brain Res.* 683: 93-101 (1995)
 - 114) Shelton, P.M.J., Stephen, R.O., Scott, J. J.A. & Tindall, A.R.: *J. Exp. Biol.* 163: 345-358 (1992)
 - 115) Shelton, R.G.J. & Laverack, M.S.: *Comp. Biochem. Physiol.* 25: 1049-1059 (1968)
 - 116) Shimozawa, T. & Kanou, M.: *J. Comp. Physiol. A* 155: 485-493 (1984)
 - 117) Shimozawa, T. & Kanou, M.: *J. Comp. Physiol. A* 155: 495-505 (1984)
 - 118) Slifer, E.H. & Sekhon, S.S.: *J. Neurocytol.* 4: 419-438 (1975)
 - 119) Spangler, H.G.: *Physiol. Entomol.* 13: 447-452 (1988)
 - 120) Strickler, J.R. & Bal, A.K.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 70: 2656-2659 (1973)
 - 121) Sugawara, T.: *J. Comp. Physiol.* 130: 191-199 (1979)
 - 122) Sugawara, T.: *Cell Tissue Res.* 217: 23-36 (1981)
 - 123) Sugawara, T.: *J. Insect Physiol.* 39: 335-346 (1993)
 - 124) Sugawara, T.: *Cell Tissue Res.* 284: 125-142 (1996)
 - 125) Thurm, U. & Küppers, J.: In: *Insect Biology in the Future* (Locke, M. & Smith, D.S. Eds.), pp.735-763, Academic Press (1980)
 - 126) Tichy, H.: *Zool. Jb. Anat.* 91: 93-139 (1973)
 - 127) Tokkeli, P.H. & French, A.S.: *J. Neurophysiol.* 74: 1200-1211 (1995)
 - 128) Uemura, T., Shepherd, S., Ackerman, L., Jan, L.Y. & Jan, Y.N.: *Cell* 58: 349-360 (1989)
 - 129) Wales, W. & Ferrero, E.A.: *Zoomorphol.* 107: 133-144 (1987)
 - 130) Whitear, M.: *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 245: 291-325 (1962)

- 131) Wolfrum, U.: Cell Tissue Res. 261 : 85-96 (1990)
- 132) Wright, B.R.: In : Structure and Function of Proprioceptors in the Invertebrates (Mill, P.J., Ed.), pp.323-386, Chapman & Hall (1976)
- 133) Yack, J.E. & Fullard, J.H.: J. Comp. Neurol. 300 : 523-534 (1990)
- 134) Yack, J.E. & Roots, B.I.: Cell Tissue Res. 267 : 455-471 (1992)
- 135) Yager, D.D. & Hoy, R.R.: Science 231 : 727-729 (1986)
- 136) Yager, D.D. & Spangler, H.G.: J. Comp. Physiol. A 176 : 587-599 (1995)
- 137) Ziegler, A. & Altner, H.: Cell Tissue Res. 282 : 135-145 (1995)
- 138) zur Lage, P., Jan, Y.N. & Jarman, A.P.: Current Biol. 7 : 166-175 (1997)