

令和元年5月10日現在

機関番号：37111

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K18586

研究課題名(和文) 嗅覚情報の並行処理における触角葉局所介在ニューロンの役割

研究課題名(英文) The neuromodulatory effects of local interneurons on the parallel olfactory processing in the cockroach antennal lobe.

研究代表者

渡邊 英博 (Watanabe, Hidehiro)

福岡大学・理学部・助教

研究者番号：90535139

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：ワモンゴキブリには抹消から中枢まで形態学的に隔離した平行嗅覚経路が存在する。脳内では形態学的に異なる1型と2型投射ニューロンにより平行嗅覚経路が形成されており、細胞内記録法によりこれらの投射ニューロンは異なる嗅覚応答特性を持ち、匂いの異なる特徴を抽出して並行処理を行っていることが明らかになった。2種類の投射ニューロンは一次嗅覚中枢で局所介在ニューロンによって架橋される。投射ニューロンと局所介在ニューロンの同時記録や薬理学的研究により、投射ニューロンの応答には嗅覚細胞からの直接入力によって引き起こされるものと、局所介在ニューロンによって引き起こされる2種類の応答成分があることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では原始的な昆虫であるワモンゴキブリにおいて、匂い物質を処理する脳内並行経路を発見し、それぞれの経路で匂いの濃度や質など異なる側面を抽出し処理していることが明らかになった。このような平行嗅覚路は哺乳類では一般的に報告されているが、昆虫ではミツバチで報告されているのみで、その匂い情報抽出の神経基盤はわかっていなかった。研究成果より、並行嗅覚経路を架橋する抑制性のGABA作動性ニューロンが二次嗅覚ニューロンの匂い応答潜時を厳密に制御していることが明らかになった。原始的なゴキブリをモデルとし、嗅覚並行処理の神経機構を明らかにすることで今後の嗅覚情報処理研究の一助となるであろう。

研究成果の概要(英文)：We examined the physiological features of parallel olfactory pathways in the cockroach. In the cockroach, general odors are processed by two separate populations of secondary olfactory neurons, type1 and type2 projection neurons (PNs). Intracellular recordings revealed olfactory properties and temporal patterns of both types of PNs. Type1 PNs were narrowly tuned but exhibited high sensitivity to effective odors. Type2 PNs were broadly tuned and exhibited clear dose-dependencies. Next, we revealed that odor-evoked responses were temporally complex in type1 PNs, while type2 PNs exhibited phasic on-responses with either early or late latencies. Simultaneous intracellular recordings and pharmacological experiments revealed that the early and late latencies of type2 PNs might be driven by activities of sensory neurons and local interneurons, respectively. These results suggest that two parallel pathways might employ different neural strategies to encode odor information.

研究分野：神経行動学

キーワード：嗅覚情報処理 昆虫 投射ニューロン 触角葉局所介在ニューロン GABA 並行情報処理 ワモンゴキブリ 触角葉

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

動物は外界の複雑な感覚情報から必要な情報を抽出・処理し、素早く行動として出力しなければならない。このような、「素早く」、「正確」な感覚情報の脳内処理を実現しているのが二つの並行する神経経路による「感覚情報の並行処理機構」である。無脊椎動物の嗅覚系に注目すると「フェロモンなどの特殊な匂いと通常の匂い情報を処理する並行した嗅覚経路」の研究は進んでいる。一方、「通常の匂い情報の異なる側面を処理する並行した嗅覚経路」についての研究は膜翅目昆虫ミツバチで部分的に報告されているだけで、二つの神経経路の役割の違いについても不明な点が多い (Galizia and Rössler, 2009; Rössler and Brill, 2013)。申請者は夜行性で嗅覚に依存した昆虫であるワモンゴキブリ (*Periplaneta americana*) の脳内で、通常の匂い情報を処理する並行した嗅覚経路を発見した。ワモンゴキブリは触角上の嗅感覚子に内在する嗅感覚細胞により外界の匂い物質を受容する。嗅感覚細胞は一次嗅覚中枢である触角葉を構成する 205 個の糸球体に投射する (Watanabe et al., 2010; 2012)。糸球体で嗅感覚細胞は二次嗅覚ニューロンである「局所介在ニューロン」と「投射ニューロン」にシナプスする。投射ニューロンは単一糸球体に樹状突起を持ち、高次嗅覚中枢であるキノコ体と側角に終末する。一方、局所介在ニューロンは糸球体間を連結するニューロンであり、投射ニューロンの嗅覚応答を修飾する (Watanabe et al., 2012)。申請者は 1 型および 2 型投射ニューロンによって形成される二つの並行した嗅覚情報処理経路を発見した (渡邊, 2013)。多くの匂い物質は 1 型、2 型両方のタイプのニューロンを興奮させるが、その時間的な応答パターンは大きく異なるため、これらの投射ニューロンは刺激の異なる側面を抽出・符号化していると考えられる。また、投射ニューロンの時間的な応答パターンの形成には糸球体間を接続する局所介在ニューロンの役割を明らかにする必要がある。

### 2. 研究の目的

本研究ではワモンゴキブリがもつ二つの独立した嗅覚並行経路でどのような嗅覚情報がどのような神経機構により抽出・符号化されているかを明らかにすることを目的とする。その神経基盤を明らかにするために、この二つの並行経路を一次嗅覚中枢である触角葉内で架橋する「局所介在ニューロン」に注目する。研究は主に 1) 神経解剖学的手法を用いた触角葉局所介在ニューロンの形態学的な同定、2) 並行回路を形成する 1 型および 2 型投射ニューロンの嗅覚応答の量的解析、3) 局所介在ニューロンによる投射ニューロン応答パターンの形成メカニズムの解析を行う。上記の研究を通して、ワモンゴキブリが持つ嗅覚並行回路の神経基盤を明らかにする。

### 3. 研究の方法

#### (1) 1 型投射ニューロンと 2 型投射ニューロンの応答解析。

ワモンゴキブリの投射ニューロンから、網羅的な細胞内記録を行うことによって、並行経路を構成する 1 型および 2 型の投射ニューロンの嗅覚刺激に対する応答特性を明らかにする。投射ニューロンの匂い刺激に対するインパルス応答を解析することにより、それぞれの嗅覚経路がどの匂い刺激のどのような成分を抽出し、どのように匂いを符号化しているのかを考察する。特に、以下の点に注目した解析を行う。

- 1-1: 化学特性の異なる匂い物質を用い、1 型投射ニューロンと 2 型投射ニューロンの匂い応答特異性を検証する。
- 1-2: 1 型投射ニューロンと 2 型投射ニューロンの匂い刺激に対するインパルス応答の時間的な応答パターンを量的に解析し、匂いの符号化様式を推測する。
- 1-3: 1 型投射ニューロンと 2 型投射ニューロンの匂い刺激に対する濃度応答特性の違いを明らかにする。

#### (2) 投射ニューロンの時間的な応答パターン形成機構の解析。

上記の研究課題の結果から、2 型投射ニューロンの匂いに対する応答には応答潜時が早いものと遅いものがあることが分かった。先行研究より、応答潜時が遅い匂い応答は、GABA 作動性局所介在ニューロンによって制御されていると考え (Watanabe et al., 2012)、以下の二つの研究をおこなう。

- 2-1: 2 型投射ニューロンと局所介在ニューロンから同時細胞内記録を行い、これら二つのニューロンの応答潜時を比較した。また、細胞内記録を行ったニューロンを蛍光色素の注入によって細胞内染色し、さらに GABA 抗体を用いて抗体染色を行うことにより、局所介在ニューロンが GABA 作動性であることを確認する。
- 2-2: GABA 受容体の阻害剤を灌流することにより、GABA 作動性ニューロンからのシナプスを薬理的に抑制した標本を用い、2 型投射ニューロンの匂い応答を細胞内記録法によって解析する。

#### (3) 特定の匂い刺激によって活性化される神経細胞の網羅的な同定。

当初の研究計画では各種神経伝達物質の抗体を用いて免疫組織染色を行い、ワモンゴキブリの局所介在ニューロンの形態学的な同定をおこなう予定だった。しかしながら、同様の研究成果が別の研究グループにより発表されたこと (Fusca et al., 2015) から、より機能的な解析を

行うことにした。本研究では、神経活動に伴い細胞内で増大するマップキナーゼである pERK を標的とした抗体免疫組織染色を用いて、ワモンゴキブリの性フェロモンの主成分の一つであるペリプラノン B (PB) によって活性化される脳内ニューロンを検出する方法の確立を目指す。ゼブラフィッシュではこの方法を用いて、特定の匂い刺激によって活性化される神経細胞を網羅的に同定することに成功している (Yabuki et al., 2016)。しかしながら、昆虫では実験条件がまだ確立していない。そのため、脳内嗅覚経路がよく研究されている性フェロモン刺激を用いて、pERK 抗体により脳内の性フェロモン処理経路が標識できるかを検討した。

#### 4. 研究成果

##### (1) 1 型投射ニューロンと 2 型投射ニューロンの応答解析。

細胞内記録法を用いて 184 本の投射ニューロンの 9 つの異なる化学的性質を持つ匂いに対する神経応答を記録した。細胞内記録を行った投射ニューロンのうち 107 本が 1 型投射ニューロンであり、60 本が 2 型投射ニューロンであった。残りの 11 本は上記の二種類とは形態学的に異なる特殊なタイプの投射ニューロンであった。記録した 1 型投射ニューロンは後方腹側系球体群に属する系球体に樹状突起を持っており、キノコ体傘部の基部・中間部と側角の中心部に神経終末していた。一方、記録したすべての 2 型投射ニューロンは前方背側系球体群に属する系球体に樹状突起を持っており、キノコ体傘部の唇部と側角の前方部に神経終末をしていた。このように、ワモンゴキブリでの嗅覚並行処理経路が確認された。

##### 1-1: 1 型および 2 型投射ニューロンの匂い応答特性

9 種類の化学的性質の異なる匂い物質に対する、1 型および 2 型投射ニューロンの匂い応答特性の解析を行った。細胞内記録に成功した 2 型投射ニューロンの 48% が 4 種類以上の匂い刺激に対し、興奮性の神経応答を示したのに対し、38% の 1 型投射ニューロンは全ての匂い刺激に対し、何の神経応答も示さなかった。上記の結果より、2 型投射ニューロンの方が 1 型投射ニューロンよりも幅広い匂い刺激に対して興奮応答を示すということが示唆された。一方、エナント酸のような酸系の匂い物質は 1 型投射ニューロンだけで処理されるのに対し、ヘキサノールのようなアルコールやシネオールのようなテルペン系の匂い物質は両方の投射ニューロンで並行処理されていた。

##### 1-2: 1 型および 2 型投射ニューロンの時間的な応答パターン

1 型および 2 型投射ニューロンの匂いに対する興奮応答の時間的な応答パターンをクラスタリング解析と主成分解析によって量的に解析した。記録したすべての 2 型投射ニューロンは匂いの種類に関係なく、適刺激となる匂い刺激に対し一過性の興奮応答を示した。つまり、特定の匂い刺激は多数の 2 型投射ニューロンの同期的な発火を引き起こすことになり、匂い刺激を 2 型投射ニューロンの空間的な発火パターンに符号化している可能性が高い。一方、1 型投射ニューロンは匂い刺激に対し複雑な応答パターンを示し、一個一個の 1 型投射ニューロンは適刺激となる匂い物質の種類によって異なった応答パターンを示していた。つまり、1 型投射ニューロンは匂い情報をインパルス発火の時間パターンに符号化している可能性が高い。このように、1 型と 2 型投射ニューロンの時間的な応答パターンの違いは平行経路間で匂い情報の処理様式が異なることを強く示唆している。

上記の 1-1、1-2 の研究成果は 2017 年度に論文として発表した (研究発表論文 )。

##### 1-3: 1 型および 2 型投射ニューロンの濃度応答

続いて、1 型および 2 型両方のタイプの投射ニューロンの適刺激となるシネオールを用いて、各タイプの投射ニューロンの濃度応答を記録した。シネオールはパラフィンオイルで 1/10、1/100、1/1000 濃度に希釈して用いた。匂い応答が記録できた 2 型投射ニューロンは全て、1/1000 濃度の刺激では興奮応答は見られず、濃度を上げると濃度依存的な応答強度の上昇がみられた。一方、1 型投射ニューロンは 2 型のような明瞭な濃度依存性は見られず、1/1000 濃度の刺激でも十分な強度のインパルス応答が観察できた。上記の結果より、1 型投射ニューロンは匂い刺激を高感度で受容できるが、濃度情報を符号化できないことが示唆され、2 型投射ニューロンは匂いの受容感度は低い、濃度情報を正確に符号化していることが示唆された。この研究については、現在も継続中である。

##### (2) 2 型投射ニューロンの時間的な応答パターン形成機構の解析。

2 型投射ニューロンは適刺激となる匂い刺激に対し一過性の興奮応答を示すが、一過性興奮応答の応答パターンのクラスタ解析の結果、応答潜時がことなる二種類の一過性興奮応答が存在することが明らかになった。応答潜時の早いものを「早い応答」、応答潜時の遅いものを「遅い応答」と命名した。早い応答と遅い応答の応答潜時の差は約 20msec であり、個々のニューロンで早い応答を引き起こす匂い刺激と遅い応答を引き起こす匂い刺激が存在した。1 型投射ニューロンと 2 型投射ニューロンの同時記録の結果から、早い応答の応答潜時は 1 型投射ニューロンの興奮応答の応答潜時と一致し、これ以上早い応答潜時の興奮応答はどちらの投射ニューロンでも観察できなかった。そのため、早い応答は嗅覚細胞からの直接の神経入力によって引き起こされると推定した。一方、遅い応答は 2 型投射ニューロン特異的であり、触角葉内の神経回路、つまり局所介在ニューロンによって回帰的に形成されると推定した。上記の仮説を検証するため、生理実験と薬理実験を行った。上記の研究成果については 2017 年度に論文として報告した (研究発表論文 )。

## 2-1: 2型投射ニューロンと GABA 作動性局所介在ニューロンの同時細胞内記録

GABA 作動性局所介在ニューロンは全てではないが多くの糸球体に軸索を伸長させており、触角葉内で糸球体間を接続するニューロンである。GABA 作動性局所介在ニューロンも匂いに対して一過性の神経応答を示し、広い匂い物質に興奮応答を示す。また、ニューロン間でスパイク発火のタイミングが同期していることが知られている (Watanabe et al., 2012)。そこで、GABA 作動性局所介在ニューロンと 2型投射ニューロンから同時細胞内記録を行い、応答潜時を測定した。その結果、GABA 作動性局所介在ニューロンの匂い応答の応答潜時は 2型投射ニューロンの早い応答の応答潜時と同じであり、GABA 作動性局所介在ニューロンの応答もまた嗅覚細胞からの直接的な神経入力によって引き起こされることが示唆された。また、局所介在ニューロンの応答は 2型投射ニューロンの遅い応答に先行して怒っていることも明らかになった。人為的な電流注入による局所介在ニューロンの強制発火は、同時記録している 2型投射ニューロンの膜電位に変化を引き起こさなかったが、高解像の共焦点顕微鏡画像の解析により、記録した局所介在ニューロンは同時記録した 2型投射ニューロンにシナプスしていることが強く示唆された。ワモンゴキブリでは多数の局所介在ニューロンが嗅覚刺激により同期したインパルス発火をすることが示唆されており (Watanabe et al., 2012)、一つの糸球体には約 25本の GABA 作動性の局所介在ニューロンが分布しているということが示されている (Distler et al., 1998)。これらの結果を総合的に考えると、嗅覚刺激によって多数の GABA 作動性局所介在ニューロンが同期発火することにより、シナプスする 2型投射ニューロンの応答が抑制される。GABA 作動性の局所介在ニューロンの神経応答は一過性であるため、その抑制の解除によって 2型投射ニューロンの遅い応答の潜時をコントロールしているものと考えられる。

## 2-2: GABA 受容体阻害下での 2型投射ニューロンの神経応答

上記の研究成果より 2型投射ニューロンの早い応答は嗅覚細胞からの直接入力により引き起こされ、遅い応答は GABA 作動性の局所介在ニューロンからの神経入力によって制御されることが示唆された。この仮説を検証するために、GABA 受容体阻害剤であるピキキュリンの灌流下で 2型投射ニューロンから嗅覚応答を記録し、2つの応答の潜時がどのように変化するかを検討した。結果、早い応答の応答潜時はピキキュリンの灌流の有無によって変わらず、応答強度の変化も見られなかった。この結果は早い応答には GABA 作動性の局所介在ニューロンは関与しておらず、嗅覚細胞からの直接入力によって引き起こされるという結果を強く支持するものである。一方、遅い応答の応答潜時はピキキュリンの灌流下ではより遅い方向にシフトし、応答強度の減少も見られた。このため、遅い応答の潜時は仮説のように GABA 作動性ニューロンによって制御されている事が示唆された。しかしながら、ピキキュリン灌流下でも興奮応答自体は弱いながらもものこっていたため、遅い応答それ自体を引き起こす興奮性の未知の神経回路が存在しているものと考えられる。

上記の結果をまとめると嗅覚細胞から興奮性の入力を受けた GABA 作動性局所介在ニューロンは早い応答のタイミングで一過的に発火し、2型投射ニューロンに抑制性シナプス後電位を引き起こすものと考えられる。GABA 作動性局所介在ニューロンの発火は一過的であるため、その発火の終了とともに 2型投射ニューロンの抑制が解除される。一方、2型投射ニューロンは未知の神経回路より弱い興奮性入力を受けていると考えられる。弱い興奮性入力によって引き起こされる興奮性シナプス後電位は GABA 作動性の局所介在ニューロンが発火している状態では抑制されているが、抑制が解除されると膜電位の抑制後反跳によって先鋭化されるため、2型投射ニューロンに強いインパルス応答が生じる。局所介在ニューロンは多数の糸球体にシナプスしているため、異なる糸球体に樹状突起を持っている 2型投射ニューロンでも遅い応答は同期的に発生する推測される。

上記 2-1、2-2 の研究成果は得られているデータ数が少ないため、今後も研究を続け、十分な結果が得られた時点で国際誌に発表する予定である。

## (3) 特定の匂い刺激によって活性化される神経細胞の網羅的な同定

特定の嗅覚刺激によって活性化される脳内ニューロンを網羅的に同定するため、細胞内マップキナーゼである ERK に注目した。ERK は昆虫を含めた広い動物種の細胞内に存在し、神経細胞では刺激によりカルシウムイオンの流入に伴いリン酸化され pERK となる。そこで、この pERK を抗体によって検出することで刺激によって活性化された神経細胞を同定できると考えた。しかしながら、この方法はゼブラフィッシュなどの脊椎動物では報告があるが、昆虫では報告がなかったため、この研究手法のゴキブリでの確立を目指した。

第一に、GABA 受容体阻害剤の一種であるピクロトキシンをゴキブリの脳内に注射し人為的にゴキブリを癲癇状態にして、ゴキブリの脳内ニューロンを強制的に活性化させた。その結果、ピクロトキシン注射 13 分後の脳標本で pERK 抗体陽性の神経細胞が顕著に増加し、特に、キノコ体ケニオン細胞で強いシグナルが得られた。実際にワモンゴキブリのケニオン細胞は GABA 作動性のニューロンによって制御されていることが分かっているので (発表論文)、この結果から、ゴキブリにおいても pERK 抗体が活性化された細胞を適切に標識していることが示唆された。また、細胞内の ERK がリン酸化されるまではある程度の時間が必要であることも同時に示しており、この結果もゼブラフィッシュの結果とよく一致していた。

続いて、性フェロモンであるペリプラノン B (PB) を用いて触角を刺激した後、脳内での PB 処理経路が実際に pERK 抗体で正確に標識できるかを検討した。上記の研究成果に習い、

10 分間 PB を連続提示した後、脳を固定し、免疫組織染色を行った。その結果、PB を処理する糸球体 (B 系球体) に投射する PB 応答性の感覚細胞および、B 系球体に樹状突起を持つ約 12 本の PB 応答性の投射ニューロンが pERK 抗体によって強く標識された。上記の結果は pERK 抗体を用いた免疫組織染色法が特定の匂いによって活性化される神経細胞を同定するのに効果的であることを示している。加えて上記の神経成分以外に、多数の局所介在ニューロンといくつかの投射ニューロンも pERK 抗体で標識された。このことからフェロモン処理においても触角葉内で局所介在ニューロンを介した、別の処理経路が存在することを強く示唆している。

上記の結果については日本比較生理生化学学会第 40 回大会で報告しており、現在国際誌に論文として投稿準備中である。

#### < 引用文献 >

- Distler PG, Gruber C, Boeckh J. 1998. Synaptic connections between GABA-immunoreactive neurons and uniglomerular projection neurons within the antennal lobe of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Synapse* 29:1-13.
- Fusca D, Schachtner J, Kloppenburg P. 2015. Colocalization of allatotropin and tachykinin-related peptides with classical transmitters in physiologically distinct subtypes of olfactory local interneurons in the cockroach (*Periplaneta americana*). *J Comp Neurol* 523:1569-1586.
- Galizia CG, Rossler W. 2010. Parallel olfactory systems in insects: anatomy and function. *Annu Rev Entomol* 55:399-420.
- Rosler W, Brill MF. 2013. Parallel processing in the honeybee olfactory pathway: structure, function, and evolution. *J Comp Physiol* 199:981-996.
- Watanabe H, Nishino H, Nishikawa M, Mizunami M, Yokohari F. 2010. Complete mapping of glomeruli based on sensory nerve branching pattern in the primary olfactory center of the cockroach *Periplaneta americana*. *J Comp Neurol* 518:3907-3930.
- Watanabe H, Haupt SS, Nishino H, Nishikawa M, Yokohari F. 2012. Sensillum-specific, topographic projection patterns of olfactory receptor neurons in the antennal lobe of the cockroach *Periplaneta americana*. *J Comp Neurol* 520(8):1687-1701.
- Watanabe H, Ai H, Yokohari F. 2012. Spatio-temporal activity patterns of odor-induced synchronized potentials revealed by voltage-sensitive dye imaging and intracellular recording in the antennal lobe of the cockroach. *Front Syst Neurosci* 6:55.
- Yabuki Y, Koide T, Miyasaka N, Wakisaka N, Masuda M, Ohkura M, Nakai J, Tsuge K, Tsuchiya S, Sugimoto Y, Yoshihara Y. 2016. Olfactory receptor for prostaglandin F2alpha mediates male fish courtship behavior. *Nat Neurosci* 19:897-904.
- 渡邊英博. 2013. ワモンゴキブリの末梢から高次中枢までの嗅覚情報処理機構. 比較生理生化学 30:89-105.

#### 5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計 5 件)

- Watanabe H, Koike Y, Tateishi K, Domae M, Nishino H, Yokohari F. 2018. Two types of sensory proliferation patterns underlie the formation of spatially tuned olfactory receptive fields in the cockroach *Periplaneta americana*. *The Journal of Comparative Neurology* 526(16):2683-2705. (査読有)  
DOI: 10.1002/cne.24524.
- Watanabe H, Nishino H, Mizunami M, Yokohari F. 2017. Two Parallel Olfactory Pathways for Processing General Odors in a Cockroach. *Frontiers in Neural Circuits* 11(32):32. (査読有)  
DOI: 10.3389/fncir.2017.00032.
- Takahashi N, Katoh K, Watanabe H, Nakayama Y, Iwasaki M, Mizunami M, Nishino H. 2017. Complete identification of four giant interneurons supplying mushroom body calyces in the cockroach *Periplaneta americana*. *The Journal of Comparative Neurology* 525(1):204-230. (査読有)  
DOI: 10.1002/cne.24108.
- Carle T, Watanabe H, Yamawaki Y, Yokohari F. 2017. Organization of the antennal lobes in the praying mantis (*Tenodera aridifolia*). *The Journal of Comparative Neurology* 525(7):1685-1706. (査読有)  
DOI: 10.1002/cne.24159.
- 横張文男、渡邊英博、社会性昆虫クロオオアリの巣仲間認識機構の解明に向けて、昆虫と自然、Vol.52、2017、pp.36-39 (査読有)

[学会発表](計 13 件)

Watanabe H, Ogata S, Noudomi N, Matsubara R, Ozaki M, Yokohari F. 2018. Sensory reception of cuticular hydrocarbons for the nestmate and non-nestmate discrimination in the Japanese carpenter ant. 日本比較生理生化学会第 40 回大会.

Zen A, Watanabe H. 2018. Sex pheromone processing pathway visualized by using anti-pERK antibody in the male cockroach brain. 日本比較生理生化学会第 40 回大会.

立石康介、渡邊英博、田中真史、西村至央、佐久間正幸、横張文男、2018、ワモンゴキブリ幼虫の性および集合フェロモン受容の感覚子の同定とその特徴、第 62 回日本応用動物昆虫学会

Watanabe H. 2017. Response profiles of sensory neurons in basiconic sensilla to cuticle hydrocarbons, key semiochemicals for nestmate discrimination in Japanese carpenter ant *Camponotus japonicus*. 2017 ISCE/APACE.

Koga H, Watanabe H, Nishino H, Hojo M, Omura W, Takanashi T, Yokohari F. 2017. Interspecies and intercaste comparisons of antennal lobe constitution in seven species of termite. 2017 ISCE/APACE.

Tateishi K, Watanabe H, Tanaka M, Nishimura Y, Sakuma M, Yokohari F. 2017. Identification of sex and aggregation pheromone-receptive sensilla in nymphal cockroaches. 2017 ISCE/APACE.

Koga H, Watanabe H, Nishino H, Hojo M, Omura W, Takanashi T, Yokohari F. 2017. Comparative study of antennal lobe glomeruli in seven species of termites. 日本比較生理生化学会第 39 回大会

Tateishi K, Watanabe H, Tanaka M, Nishimura Y, Sakuma M, Yokohari F. 2017. Antennal sensilla receiving sex and aggregation pheromones on nymphal cockroaches. 日本比較生理生化学会第 39 回大会

Iwamoto M, Hayashi M, Hara K, Watanabe H, Yokohari F. Hygroreception mechanism: The apical part of hygro- and thermoreceptive sensillum expands / shrinks depending on relative humidity in the honeybee *Apis mellifera*. 日本比較生理生化学会第 39 回大会

Watanabe H, Koike Y, Nishino H, Yokohari F. 2016. Postembryonic development of sex pheromone-receptive olfactory sensory neurons in the cockroach. 17th International Symposium on Olfaction and Taste

Watanabe H, Nishino H, Mizunami M, Yokohari F. 2016. Olfactory processing via temporally and spatially segregated parallel pathways in an insect brain. Environmental Sensing and Animal Behavior

Watanabe H, Nishino H, Mizunami M, Yokohari F. 2016. Two parallel coding strategies to process general odor in basal insects. The joint meeting of the 22nd International Congress of Zoology and the 87th Meeting of the Zoological Society of Japan.

〔その他〕

ホームページ等

福岡大学研究者情報

<http://resweb2.jhk.adm.fukuoka-u.ac.jp/FukuokaUnivHtml/info/5035/R108J.html>

## 6 . 研究組織

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。