

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 5月 23日現在

機関番号：13901  
 研究種目：基盤研究(C)  
 研究期間：2009～2011  
 課題番号：21580223  
 研究課題名（和文） 魚類の味覚および内臓感覚神経路—感覚系の全貌理解を目指して  
 研究課題名（英文） Gustatory and general visceral sensory pathways in teleosts  
 研究代表者  
 山本 直之（YAMAMOTO NAOYUKI）  
 名古屋大学・生命農学研究科・教授  
 研究者番号：80256974

研究成果の概要（和文）：キンギョを研究対象として、味覚神経回路を調査した。その結果、延髄から間脳を経て大脳にいたる味覚路の全貌が明らかとなった。また脳幹から大脳に直接いたる内臓感覚神経路の存在がティラピアにおいて明らかとなった。

研究成果の概要（英文）：Central gustatory pathways were investigated in goldfish. It turned out that gustatory information (taste sense) reaches the telencephalon relayed by rhombencephalic and diencephalic centers. Also, direct ascending pathways of general visceral sense from the brain stem to the telencephalon were revealed in tilapia.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	2,100,000	630,000	2,730,000
2010年度	900,000	270,000	1,170,000
2011年度	800,000	240,000	1,040,000
総計	3,800,000	1,140,000	4,940,000

研究分野：魚類神経解剖学、魚類神経生理学

科研費の分科・細目：水産学・水産学一般

キーワード：魚類・真骨魚類・感覚系・味覚・内臓感覚・神経回路

1. 研究開始当初の背景

哺乳類においては、各種感覚情報は脳新皮質の感覚野にいたる。また、到達する大脳皮質領域はそれぞれの感覚によって異なっている。嗅覚を除き、感覚情報は間脳の視床によって中継されて大脳にいたる。鳥類など他の脊椎動物の多くも基本的には同様である。ところが、魚類の大脳（終脳、端脳）は長いあいだ嗅覚処理のみに関わると信じられてきた。魚類も視覚や味覚といった感覚情報を統合して、餌や敵などに適切に対処していることは明らかであり、これらの行動制御への大脳の関与は大いにありうることである。研

究代表者のこれまでのキンギョを対象とした研究によって、聴覚、視覚、および側線感覚は、間脳の糸球体前核群と呼ばれる領域を介して大脳にいたることがわかってきた。すなわち断片的知見しかない他の魚種と異なり、唯一キンギョにおいては神経回路情報に基づいた大脳の「感覚地図」が完成しつつある。しかしながら、味覚と内臓感覚（一般臓性感覚：内臓の膨満感、消化管の化学感覚など）については不明であった。

2. 研究の目的

遊泳から縄張り行動、さらには回遊や繁殖に

いたるさまざまな魚類の行動の背景には中枢神経系の働きがある。しかしながら豊富な研究が存在する哺乳類などと比べると、残念ながら魚類中枢神経系に関する知見は断片的である。さまざまな行動の開始や動機付けには感覚刺激の受容と統合が重要な役割を果たしているが、感覚系に関する不明点が多い。本課題は、餌の探査や摂食に対する動機付けやこれらの行動の制御に特に重要な味覚および内臓感覚の中枢神経路（線維連絡）を調査するとともに、研究代表者がこれまでに得ている他の感覚系に関する知見とあわせて魚類中枢感覚神経路の全貌の理解を目指した。さらに、繁殖制御や摂食行動制御の理解は今後の水産増養殖技術の進歩のために重要であり、その土台となる各種魚類の脳アトラス（脳のどこにどのような構造があるのかを示す「脳地図」）の存在が不可欠である。そこで、神経回路に関する知見に基づいた、これまでにない水準の魚類脳アトラス集の作成事業の開始も目的とした。

### 3. 研究の方法

#### (1) 神経回路の調査

軸索流によって軸索に沿って運ばれる性質を利用して、神経回路を明らかにすることができる標識物質（トレーサー）を用いた実験を主に行った。すなわち狙った脳部位にトレーサーを投与し、脳組織切片を作成し、酵素組織化学的な手法を用いてトレーサー物質を可視化する。これによって、トレーサーを注入した脳部位が、どこから情報を受けて、次にどこへ情報を送っているのかを形態学的に明らかにすることができる。下位の中枢から上位の中枢へと、順を追って神経回路を調査し、最終的には脳のどこに到達するのかを調査した。

#### (2) 脳アトラス

キンギョとニホンウナギのNissl染色切片を作成した。脳アトラスに使用する切片は、1枚の欠落もない連続切片が望ましく、また、切片作成時の切断方向がわずかでも斜めになってはいけい。複数の個体で組織切片を作成して、その中から最も状態のよいものを選んだ。

### 4. 研究成果

#### (1) 味覚神経回路

キンギョの味覚神経路については、1次中枢から2次中枢への投射、2次中枢から間脳の3次中枢への投射が報告されていたが、その先の経路は不明であった。3次中枢の神経連絡を調査したところ、大脳の背側野内側部の小領域に投射していることがわかった（図1参照）。この領域は、視覚、側線感覚、聴覚が到達する場所とは異なっていた。また2次中枢の神経連絡についても再調査したところ、脳幹にある2次味覚核から直接大脳（主に腹側野）に到達する経路も存在することがわかった。これらの成果をキンギョ大脳における「感覚地図」とともに雑誌論文①として公表した。また、研究途上で適宜学会報告も行っている（学会発表①、④、⑤、⑧）。

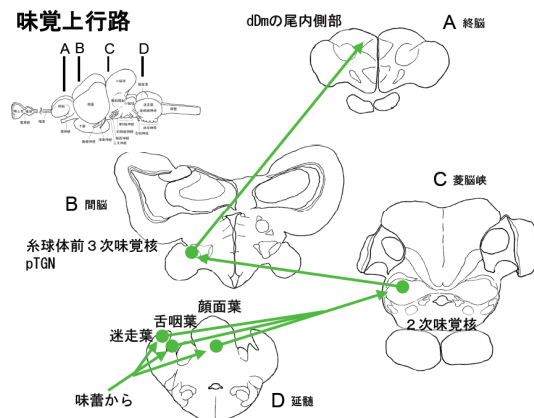


図1 味覚上行路の模式図

#### (2) 内臓感覚神経回路

内臓感覚の神経路については、キンギョにおいて1次中枢から2次中枢への投射についてのみ知られていた。ティラピアにおいて、1次中枢と2次中枢の神経連絡を調査したところ、これら脳幹の神経核から直接間脳や大脳（腹側野）に到達する神経投射が存在することがわかった。これらは魚類では最初の知見であり、雑誌論文③として公表した。キンギョについても1次中枢と2次中枢の神経連絡を調査したが、雑誌論文に公表できるような質のデータが十分な例数得られていないため、現在も継続して調査しているが、これまでに得られている知見については、学会発表を行った（学会発表⑥）。

#### (3) 視床後核の神経連絡

視床後核は味覚に関係する神経核として知

られていたが、その線維連絡についての十分な調査はなされていなかった。キンギョにおいて、この神経核の線維連絡を調査したところ、これまでの理解と異なり、主に内臓感覚を受けること（味覚も受ける）、延髄の1次味覚中枢に投射していることがわかった。これらの結果から、この神経核は内臓感覚に基づいて、味覚情報処理や摂食行動を調整していると考えられる。研究成果は、雑誌論文②として公表した。また学会でも報告を行った（学会発表②、⑦）。

#### (4) 一般体性感覚の神経回路

味覚と内臓感覚の他に、一般体性感覚（触覚や振動などの感覚）が脳にいたるかどうかが、また到達するとしたらどこか、については不明であった。キンギョの一般体性感覚神経系を調査したところ、三叉神経感覚核群、延髄の外索核、および脊髄から半円堤（哺乳類の下丘に相同な中脳領域）にいたる経路が存在することがわかった。また、この半円堤の領域（半円堤外核）は脳の背側野内側部に線維を送ることが既に知られている（Yamamoto and Ito, 2008; J Comp Neurol 508:615-647）外側糸球体前核の一部に投射することがわかった。したがって、一般体性感覚も脳に到達していることが明らかとなった。これらの研究成果は、雑誌論文①として公表した。

#### (5) 脳アトラス

キンギョについては、脳アトラスに使用できる質の高い、完全な連続切片が作成できた。全ての切片の写真撮影はすでに終了しており、全ての神経核の範囲を確定する作業を行った後でアトラスを作成し、学術雑誌に投稿する予定である。ニホンウナギについては、雑誌に投稿するために使用できる品質の組織切片はまだ得られていないが、神経核の同定作業はある程度進行しており、途中経過を学会発表した（学会発表③）

#### 5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計4件）

- ① Kato T, Yamamoto N: Ascending gustatory pathways to the telencephalon in goldfish. The Journal of Comparative

Neurology. 2012, vol. 520, 2474-2499. DOI:10.1002/cne.23049 査読有

- ② Kato T, Yamada Y, Yamamoto N: General visceral and gustatory connections of the posterior thalamic nucleus of goldfish. The Journal of Comparative Neurology. 2011, vol. 519, 3102-3123. DOI:10.1002/cne.22669 査読有
- ③ Yoshimoto M, Yamamoto N: Ascending general visceral sensory pathways from the brain stem to the forebrain in a cichlid fish, *Oreochromis (Tilapia) niloticus*. The Journal of Comparative Neurology. 2010, vol. 518, 3570-3603. DOI:10.1002/cne.22415 査読有
- ④ Yamamoto N, Kato T, Okada Y, Somiya H: Somatosensory nucleus in the torus semicircularis of cyprinid teleosts. The Journal of Comparative Neurology. 2010, vol. 518, 2475-2502. DOI:10.1002/cne.22348 査読有

〔学会発表〕（計11件）

- ① Yamamoto N: Central gustatory pathways in teleosts. GCOE International Symposium: Formation and Function of Brain Networks: From Genes to Behavior, 平成24年1月12日、名古屋大学
- ② 加藤健、山本直之: キンギョの摂食制御に関わる視床後核のニューロンは脳と脳幹の味覚・内臓感覚中枢に軸索側枝を送る、平成23年日本水産学会秋期大会、H23年9月30日、長崎大学
- ③ 平野圭亮、加藤健、山本直之: ニホンウナギ *Anguilla japonica* の脳アトラス作成、平成23年日本水産学会秋期大会、H23年9月30日、長崎大学
- ④ Kato T, Somiya H, Yoshimoto M, Yamamoto N: Gustatory ascending pathways to the telencephalon in goldfish. Society for Neuroscience 2010, 平成22年11月16日、米国
- ⑤ Yamamoto N: Understanding the sensory circuitries in teleost fishes with special reference to their interaction with neuroendocrine and reproductive behavioral systems. Neuroscience Symposium (IBRO School of Neuroscience

2010), 平成22年10月13日、マレーシア

- ⑥山田悠介、加藤健、山本直之: キンギョの内臓感覚神経路、平成22年度日本水産学会秋季大会、平成22年9月23日、京都大学
- ⑦加藤健、山田悠介、山本直之: キンギョの視床後核の線維連絡、平成22年度日本水産学会秋季大会、平成22年9月23日、京都大学
- ⑧加藤健、宗宮弘明、山本直之: キンギョの味覚回路について、2009年度日本魚類学会、平成21年10月10日、東京海洋大学

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

山本 直之 (YAMAMOTO NAOYUKI)  
名古屋大学・生命農学研究科・教授  
研究者番号: 80256974

### (2) 研究分担者

吉本 正美 (YOSHIMOTO MASAMI)  
日本医科大学・医学部・講師  
研究者番号: 00182832

宗宮 弘明 (SOMIYA HIROAKI)  
名古屋大学・生命農学研究科・教授  
研究者番号: 50147972

(H21 まで)

### (3) 連携研究者

なし