

り返りつつ、筆者自身の研究成果を紹介したい。

1. ショウジョウバエ視覚系の構造と機能

ショウジョウバエの複眼は約750個の個眼からなり、各個眼はR1からR8と呼ばれる8つの異なるタイプの光受容細胞を含む。光受容細胞はラブドメアと呼ばれる突起によって光刺激を感知するが、このうちR7とR8のラブドメアは各個眼の中心部に位置し、R1～6のラブドメアはその外側に位置する(図1D)。R1～6はショウジョウバエのロドプシンアイソフォーム(Rh)のうち、広範囲の波長の光に応答するRh1を発現し、物体の動きの検出にかかわるといわれている(図1B)。一方、R7とR8は複雑なロドプシンの発現パターンをみせ、異なる波長の光を区別する色覚認識にかかわるといわれている。

R7は紫外線感受性のRh3およびRh4を、R8は青色光感受性のRh5および緑色光感受性のRh6を発現するが、R7とR8におけるロドプシン発現の組み合わせは3通りに分けられることが知られている。paleタイプと呼ばれる約30%の個眼においてはR7はRh3、R8はRh5を発現し、yellowタイプと呼ばれる70%の個眼においてはR7はRh4、R8はRh6を発現する(図1B)。R7での転写因子Spinlessの発現によりyellowタイプへの分化が誘導されることが知られている³⁾。paleとyellow以外に、複眼のなかでもっとも背側の領域Dorsal Rim Area(DRA)に存在する個眼のみはR7、R8ともにRh3を発現することが知られている⁴⁾(図1B)。

複眼において受け取られた視覚情報は脳の視覚中枢(optic lobe)へと伝えられる。ショウジョウバエの視覚中枢は大きく分けて4つの神経節からなり、もっとも外側からラミナ、メダラ、ロビュラ複合体と呼ばれ、ロビュラ複合体がさらにロビュラ、ロビュラプレートへと分けられる(図1A)。R1～6の軸索はラミナへと投射し、R7、R8の軸索はラミナを通過してメダラへと直接投射する。ほかの昆虫の神経系と同様、ショウジョウバエ視覚系の神経細胞もその細胞体はcortexと呼ばれる神経節周囲の領域に位置する。そして、その神経繊維を神経節に送り、分岐する

ことによってほかの神経細胞とシナプスを形成する⁵⁾。

各個眼ごとに受け取られた視覚情報は、視覚中枢内においても基本的にカラム単位に保存されて伝達されると考えられる。このときR7とR8は個眼の中心に位置しているが、R1～6は個眼のなかにおいて中心からずれた位置に届く光情報を受け取っている(図1C)。したがって、各個眼の視覚情報をそのまま視覚中枢のカラムに伝えてしまうと、空間上の異なる点からの視覚情報が混ざってしまい、空間解像度が損なわれてしまうことになる。R1～6の軸索はsuperpositionと呼ばれる神経回路の“つなぎ換え”によってこの問題を解決している(図1C、E)。ラミナは各個眼に対応したカートリッジと呼ばれるカラム構造からなるが、R1～6はその軸索がラミナに到達した時点で、軸索を周囲のカートリッジに分配し、これによって各ラミナカートリッジは空間上の同じ点から得られた視覚情報を受け取るようになるのである(図1C)。一つのラミナカートリッジはL1～5と呼ばれる5種類のラミナ神経細胞からなり、カートリッジごとにメダラのカラムへと軸索を投射する。このようにして複眼において隣り合った個眼の情報を分配することによって、空間上の同じ点から得られた視覚情報がメダラの各カラムに集約するのである⁶⁾。

ラミナと比べてメダラおよびロビュラ複合体の神経節ははるかに多くの種類の神経細胞からなり、複雑な層構造を持つ。メダラは10層(M1～10)、ロビュラは6層(Lo1～6)、ロビュラプレートは4層(Lop1～4)に分けられている(図1A)。ラミナとメダラの間およびメダラとロビュラ複合体の間には大きなキアズマが存在し、この過程で視覚情報が前後方向に逆転すると考えられる。メダラ・ロビュラ複合体においてもカラム構造は保持されており、キアズマが存在するにもかかわらず、ラミナカートリッジとメダラカラムは1対1に対応し、同様な対応関係はメダラとロビュラ複合体の間にもみられる⁵⁾。しかし、ロビュラからさらに中枢に投射する神経回路についてはこのような繰り返し構造はほとんどみられない⁷⁾。

光受容細胞R1～6はラミナ神経細胞L1～3とシナプス結合し、R7/8

およびL1～5はそれぞれメダラの異なる特定の層に投射する。メダラはM1～10と呼ばれる10層からなる層構造を示すが、たとえば、R7はM6に、R8はM3に投射し、L1はM1/5に、L2はM2というように特定の投射パターンを示す^{5,8)}(図1A)。このように、R1～8すべての光受

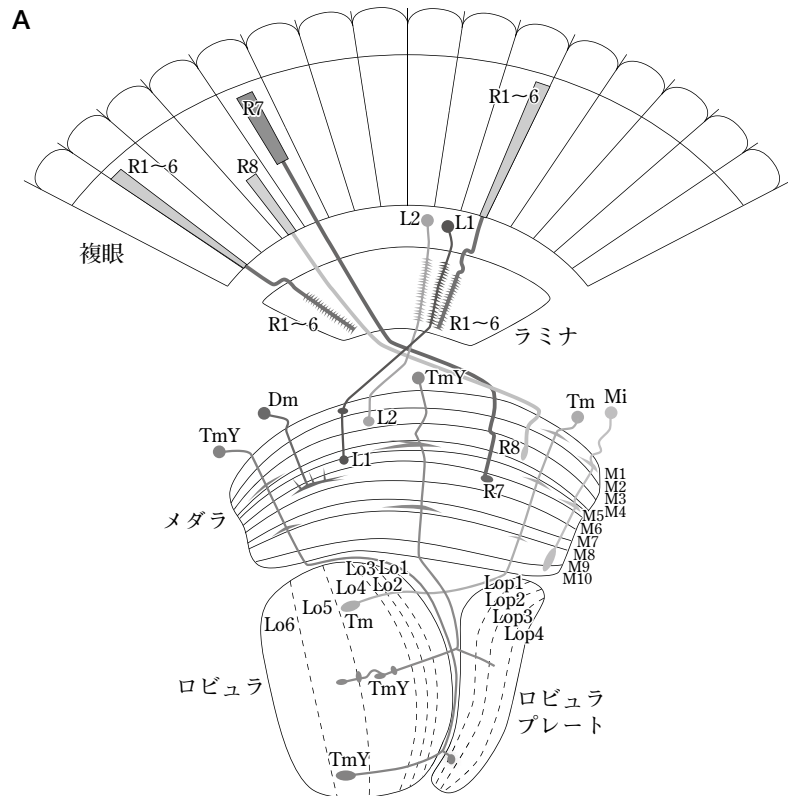
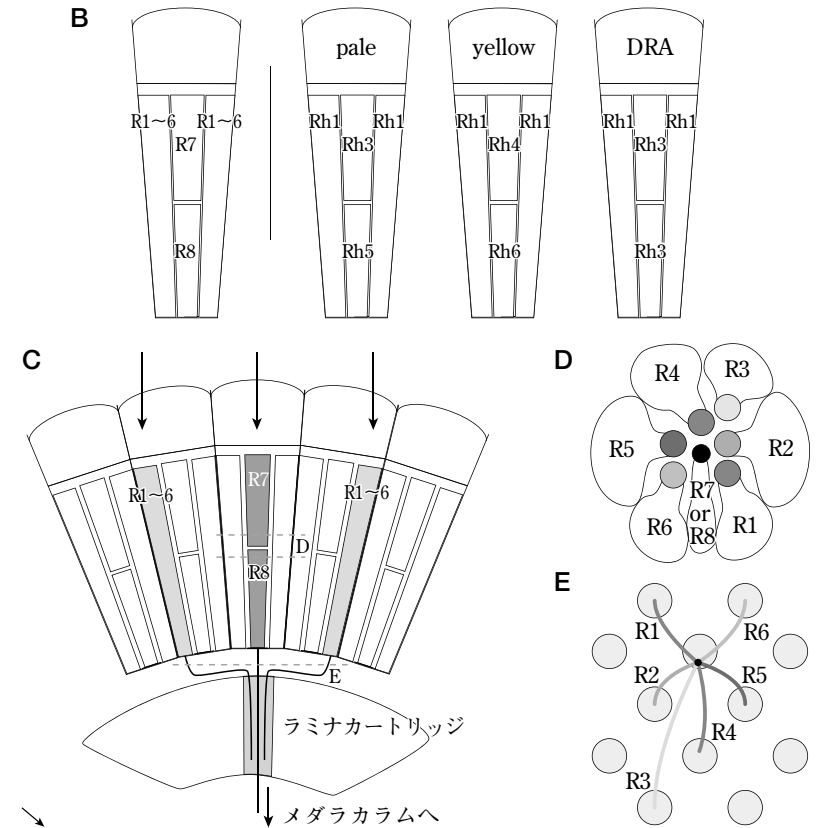


図1 ショウジョウバエ視覚系の模式図(口絵カラー参照)

A: 複眼の光受容細胞によって受け取られた視覚情報はラミナ、メダラ、ロビュラおよびロビュラプレートへと伝えられる。光受容細胞R1～6はラミナに投射し、ラミナ神経細胞L1～5はメダラに投射する。R7/8は直接メダラに投射する。Mi、Dm、Tm、TmYといったさまざまなメダラ神経細胞はメダラの各層およびロビュラ・ロビュラプレートに投射する。↗



B: 複眼のなかの各個眼は8種の光受容細胞R1～8を含む。個眼の周囲に位置するR1～6は常にロドプシンRh1を発現するが、個眼の中央に位置するR7およびR8におけるロドプシン発現は個眼のタイプによってpale、yellow、DRAの3通りに分類される。

C: R1～6光受容細胞は個眼の中心からずれた位置に入射する光を受け取る。空間上の同じ点から入射した光情報を一つのカラムに集めるために、R1～6は隣のラミナカラムに軸索を投射する。

D: 光受容細胞はラドメアと呼ばれる構造によって光刺激を受け取る。R1～8の細胞体は個眼の周囲に位置し、中心部に向かってラドメアを伸長している。R7およびR8のラドメアは個眼の中央に位置し、R1～6のラドメアはその周囲に位置する。

E: 一つの個眼に由来するR1～6は周囲のラミナカラムに軸索を投射する。灰色の丸はラミナカラムを示す。D、EはそれぞれCで示した点線上の断面図。