動物行動と視覚遺伝子の発現制御

ミツバチをモデルシステムにした解析

笹川浩美*¹, 門脇辰彦*²

社会性を有する昆虫であるミツバチをモデルシステムにした解析により、視覚を担う遺伝子の発現制御と動物行動が密接に関連していることが明らかになってきた。

動物の複雑な行動や社会性行動はどのような仕組みで成り立っているのか？ また、その分子基盤は？ これらの疑問に対して、ヒトやヒト社会をモデルに研究することはきわめて難しい。一方、ミツバチ類は視覚・嗅覚などの感覚系、記憶・学習などの高次機能、集団行動や複雑な社会性行動のメカニズムなどについて、生態→集団→個体→分子レベルで研究するためのモデル動物の一つとして注目されている。最近、ミツバチの光受容細胞で機能するオプシン遺伝子とアレステチン遺伝子の発現が、個体の概日時計・光・個体の加齢によって制御されていることが明らかになった。加えて、ミツバチと他の動物種との比較から、視覚を担う遺伝子の発現制御と、視覚情報が重要な役割をもつと考えられる動物行動が、密接に関連していることが強く示唆された。

§ ミツバチ類の生態と行動の多様性 §

1. ミツバチの生態一般

ミツバチは無脊椎動物門・昆虫綱・ハチ目に属し（主

にハチ類・アリ類が含まれる）、集団生活をする代表的な真社会性昆虫(eusocial insect)*¹の一種である(図1-A, B)。1つのコロニーは、形態および行動の特殊化した数万匹の働き蜂、数千匹の雄蜂、1匹の女王蜂から構成されており、これらの成虫間に互換性はない(カースト制, caste system*²)。すなわち、正常な状態のコロニーでは雄蜂と女王蜂が生殖に関わり(交尾・産卵)、働き蜂は(女王蜂が死亡し、幼虫が存在しないといった特殊な巢内環境を除いて)通常、生殖に関わらない。ミツバチは、セイヨウミツバチ(*Apis mellifera* L., 図1-A)が一般に知られている。たとえば、セイヨウミツバチは産業的な貢献度が高く(改良種は、ハチミツ、ローヤルゼリー、プロポリス、花粉荷(花粉ダンゴ)などの生産性が高い)、また学問分野では、ドイツのカール・フォン・フリッシュ博士が、働き蜂の収穫ダンスの意味を解明するという動物行動学の研究で1973年にノーベル生理学賞を受賞するなど、人間社会との関わりも深い。発展途上国、先進国にかかわらず、我々の生活には不可欠な生物の一種

The Expression Patterns of Genes Encoding Visual Components and Animal Behavior—The Analysis with Honeybees as a Model System

Hiromi SASAGAWA*¹, Tatsuhiko KADOWAKI*², *¹(財) 東京都医学研究機構 東京都神経科学総合研究所, 独立行政法人 農業生物資源研究所 動物生命科学研究科, *²名古屋大学大学院生命農学研究科

*¹共同育児(両親以外で子育てをする個体が存在する)が行なわれ、かつコロニー内では世代が重複していて、繁殖に関する個体間で分業が見られる昆虫のこと。

*²社会性昆虫(social insect)において同一の性内に多型現象が見られ、生殖機能や集団存続に必要な労働の分担に関して特殊化が起こっていること。ミツバチでは、女王蜂と働き蜂はともに雌で、生殖カースト(女王蜂)と非生殖カースト(働き蜂)に分化している。

図 1 ■日本で見られる 2 種のミツバチと生態

A: セイヨウミツバチ (*Apis mellifera* L.) は、明治時代に農業・養蜂業用に導入された。中央に女王蜂、周りに働き蜂が見える。胸部背面に黄色、ピンク、水色のマーカーを塗り、羽化後の日齢を区別した。B: ニホンミツバチ (*Apis cerana japonica* Rad.) は日本の固有種。六角形の巣板上的に働き蜂 (撮影: 松山 茂)。C: 飼育用巣箱とその巣門。1, 2 のように後脚に花粉荷をつけた外勤蜂が見える。D: アブラナに訪花するセイヨウミツバチの外勤蜂。E: ミツバチの巣箱と飼育風景

である。

野生のミツバチは、セイヨウミツバチを含め地球上で計 9 種が同定されている。そのうち、8 種 (トウヨウミツバチ *Apis cerana* Fabr., サバミツバチ *Apis koschevnikovi* Buttel-Reepen, クロオビミツバチ *Apis nigrocincta* Smith, キナバルヤマミツバチ *Apis nuluensis* Tingek, Koeniger and Koeniger, オオミツバチ *Apis dorsata* Fabr., ヒマラヤオオミツバチ *Apis laboriosa* Smith, コミツバチ *Apis florea* Fabr., クロコミツバチ *Apis andreniformis* Smith) がアジア地域に生息する。日本には、明治時代に農業や養蜂の目的で導入されたセイヨウミツバチ (図 1-A) と、日本の固有種であるニホンミツバチ (*Apis cerana japonica* Rad., 図 1-B) の 2 種が生息している。アジアに生息するミツバチ種の多様性は、生物層の厚い、より複雑な外部環境に対する適応の結果と考えられ、ダニやスズメバチに対する巧妙な天敵戦略が観察されるなど、興味深い行動が観察できる。社会性行動の発達とその分子基盤の進化を考える上で、大変興味深い。

2. ミツバチ社会における働き蜂の役割

ミツバチコロニーの存続に必要な仕事は、生殖行動を除くほとんどすべてが働き蜂の分業によって行なわれている。分業とは、働き蜂が加齢に伴って仕事を転換することである。すなわち、働き蜂は発達と老化に伴い、ミツバチ社会に必要な 10 種以上の仕事 (巣部屋の掃除、幼虫・蛹・女王蜂の世話、食物の加工と貯蔵、巣の建築、門番、花蜜や花粉の採取、水集めなど) を次々に変えていく。羽化後間もない若齢蜂は、主に幼虫と女王蜂の世話を行ない、中年齢蜂は食糧の貯蔵および管理、巣の建築 (六角形の巣部屋作り) や管理を行なう (これら巣の中の仕事をする働き蜂を内勤蜂と呼ぶ)。その後、巣の入口付近に待機して、巣の存続を脅かす外敵や天敵と戦ったり、日中出入りする仲間のチェック (巣仲間の認識) を行なうなど、門番の仕事に就く (図 1-C)。そして老齢蜂は巣の外 (野外) へ出て外勤蜂となり、花蜜・花粉・水・プロポリス (巣内の衛生管理対策として巣の目張りを利用される抗菌活性物質を含む植物のヤニ類) などを採取し巣へもち帰る (図 1-C, D)。外勤には遠距離の花と巣の位置を認識する必要があり、高度な記憶力、学習能力

を伴う仕事である。また外勤蜂は、収穫ダンスの発信と受信など、個体間で様々な情報交換を行なう。

3. 行動の可逆性とコロニーの可塑性

働き蜂の分業と寿命は季節によって異なる。すなわち、夏に生まれた働き蜂は羽化後1~2週間、秋では2~3週間で外勤蜂になる。その後寿命まで(夏は1~2週間、秋は2~3週間)を外勤蜂として過ごす。一方、晩秋に羽化した働き蜂は越冬して翌春まで生き残るので、寿命が数カ月と長くなり、外勤蜂になる時期も夏、秋と比較して遅くなる。

加齢に伴う分業・仕事の転換過程は、働き蜂構成員の総数、日齢のバランス、食糧の有無などによって変動する。たとえば、コロニー内の外勤蜂数がスズメバチなどの天敵の出現により減少すると、羽化後1週間前後の若齢蜂が外勤の仕事を行なうようになる。また逆に、コロニー内における内勤蜂の総数が減少すると、老齢の外勤蜂が内勤を行なう。このように、働き蜂の分業制は可塑性に富み、集団およびコロニー(巣)の内部環境、およびコロニーを取り巻く外部の自然環境によって変化しうる社会性行動の一つと考えられる。分業、すなわち仕事の転換に伴い、働き蜂の脳内では神経細胞の形態および機能の変化が観察される^(1~4)。また、幼若ホルモンやオクトパミンなど、内因性の要因によっても制御される^(5~9)。体活動リズムに関しても、若い内勤蜂は特定のリズムをもたず24時間常に活動するが、外勤蜂は日中に活動し夜間は休息するという強い体活動リズムをもつ⁽¹⁰⁾。このように、ミツバチの働き蜂は羽化後に様々な行動パターンの変化・発達を起こす。したがって、ミツバチ類は社会性動物行動の分子基盤を明らかにするための良いモデルシステムである。

§ ミツバチの行動と視覚情報 §

視覚とは光の刺激に対する感覚のことで、眼(光の刺激を受ける感覚器)を有する動物にとって特に重要な感覚の一つである。生物体が刺激の変化を受け取ることを感覚といい、視覚、嗅覚、聴覚、味覚、触覚が含まれる。たとえば、動物は視覚により食物や交配パートナーを探し、危険な環境を避け、天敵から身を守ることなどが可能となる。昆虫類の眼はレンズ眼でヒトに比べて単純なつくりであるが、物体の形および様々な色を認識することができる。

ミツバチは高度に発達した視覚系をもち、訪花や帰巣過程において、立体認識、空間認知、色別(色の識別)

を行なうことが知られている。働き蜂の複眼は5,000~6,000個の個眼から成り、それぞれ9個の光受容細胞(R1~R9)を含んでいる⁽¹¹⁾。この光受容細胞には、各々異なった波長(350, 440, 540 nm)に応答する3種類のロドプシン(rhodopsin: 紫外, 青色, 緑色)が存在する。ロドプシンは、脊椎動物と無脊椎動物の両者において光に応答する視物質の一つである。したがって、ミツバチは太陽光に含まれる紫外線は認識できるが、赤色を認識することはできない。ミツバチのもつ3種類のロドプシンのタンパク質部分(オプシン, opsin)をコードする遺伝子はすでに同定されており、紫外オプシンと青色オプシンはショウジョウバエ(*Drosophila melanogaster*)の光受容細胞でも機能することが示されている⁽¹²⁾。このことは、ミツバチのロドプシンを介するシグナル伝達経路が、ショウジョウバエにおいてもよく保存されていることを意味している。

次に、ミツバチの視覚と行動との関係に注目してみよう。一般に、ミツバチの自然巣および巣箱の巣門(巣の出入口、図1-C, E)周辺には太陽光が届くが、巣の内部には太陽光が届きにくく、常に薄暗い環境であることが多い。したがって詳細は不明であるが、巣の内部における蜂(特に内勤蜂)は、ほとんど視覚に頼ることなく、主に嗅覚・触覚・聴覚などの感覚系に依存して情報を得ているものと考えられている。働き蜂の視覚系は、オリエンテーションフライト(野外における自分の巣の位置を学習するために行なう飛行)開始とともに活性化され、外勤の仕事を行なう時点で成熟すると考えられる。また先述したように、外勤蜂の活動は日中がほとんどで、夜間は外勤を行わず巣内で休息することから、視覚は光が存在する主に日中のみ必要であると考えられる。

§ ミツバチにおける緑色オプシンと視覚アレスチン遺伝子の発現制御 §

1. 概日時計に依存した発現制御

筆者らは働き蜂の加齢に伴う分業制の分子基盤を明らかにする目的で、羽化直後の働き蜂(若齢)と外勤蜂(通常は老齢)の脳内で発現レベルが異なる遺伝子のスクリーニングを行なった(投稿中)。このスクリーニングにより同定された遺伝子の中で、緑色オプシン遺伝子と視覚アレスチン遺伝子に注目し、働き蜂の複眼におけるこれらの遺伝子の発現制御について解析を行なった⁽¹³⁾。視覚アレスチン(visual arrestin)は、光により活性化されリン酸化されたロドプシンに結合し、そのシグナル伝達を阻害する。すなわち、ロドプシンの脱感作に機能する細胞質タンパク質である。図2-Aに示すように、12時

図 2 ■ 緑色オプシンと視覚アレスチン遺伝子発現の日周リズム

A: 外勤蜂の 12 時間明期(白棒)/12 時間暗期(黒棒)条件下(12L/12D)における日周リズム。B: 外勤蜂の 24 時間全暗条件下(D/D)における日周リズム。C: 3 日齢の若い蜂の 24 時間全暗条件下(D/D)における日周リズム。緑色オプシン(■)と視覚アレスチン(▲)の mRNA レベルの相対値を示す。

外勤蜂の 2 つの遺伝子発現にはそれぞれ日周リズムがあり(A)、体内の概日時計によって制御されていることがわかる(B)。内勤蜂の 2 つの遺伝子発現にも日周リズムがある(C)。

間明期/12 時間暗期の条件下(以下、12L/12D と略)で飼育した外勤蜂(強い体活動リズムをもつ)において、ノーザンハイブリダイゼーション(Northern hybridization)を行なうことによって 2 つの遺伝子の発現には日周リズムをもつことがわかった。さらにこのリズムは、外勤蜂を 24 時間全暗条件下(以下、D/D と略)で 3 日間

飼育した後も同様に観察された(図 2-B)。これらの結果から、緑色オプシン遺伝子と視覚アレスチン遺伝子の発現は、体内の概日時計によって制御されていることが明らかになった。また、図 2 の A と B を比較すると、緑色オプシン遺伝子発現のリズムは 12L/12D と D/D で同等な振幅を示すが、視覚アレスチン遺伝子発現のリズムの振幅は D/D 下で小さくなることがわかる。したがって、緑色オプシン遺伝子発現の日周リズムは視覚アレスチン遺伝子に比べてきわめて強く安定であることが示唆される。視覚アレスチンの mRNA レベルは光 ON(明期開始)の直前にピークに達し、緑色オプシンの mRNA レベルは光 ON 直後にピークに達している(図 2-A, B)。したがって、mRNA レベルがタンパク質レベルを反映すると仮定すれば、ミツバチの光受容細胞では緑色オプシンの合成以前に視覚アレスチンの蓄積が起きていると想定される。さらに興味深いことに、24 時間全暗条件下(D/D)で飼育した 3 日齢の若い蜂(体活動の日周リズムを示さない)について、これら 2 つの遺伝子発現を調べたところ、mRNA の絶対量は外勤蜂に比べてきわめて低いにもかかわらず、発現の日周リズムは観察された(図 2-C)。この結果は、光受容細胞の緑色オプシンと視覚アレスチン遺伝子の発現を制御する概日時計は、体活動リズムを制御する概日時計とは独立して動いていることを示唆する。

2. 光と加齢による発現制御

次に、緑色オプシンと視覚アレスチン遺伝子の発現に対する光とミツバチの加齢の影響をノーザンハイブリダイゼーションによって解析した。羽化直後の働き蜂を D/D で飼育すると、緑色オプシン遺伝子の発現は低レベルのまま変化しない(図 3-A)。しかし、12L/12D で飼育すると、羽化後 1 日齢の若齢蜂においても緑色オプシン遺伝子発現の増加が観察された(図 3-B)。同様に、外勤蜂を 12L/12D で飼育すると緑色オプシン遺伝子発現は継続する(図 3-D)。一方、外勤蜂を D/D 下で飼育すると、緑色オプシン遺伝子の発現は速やかに減少する(図 3-C)。これらの結果から、緑色オプシン遺伝子の発現は光により直接正に制御されていると考えられる。一方、視覚アレスチン遺伝子の発現は、D/D においても加齢により増加する(図 4-A)。しかし、光は緑色オプシン遺伝子同様にアレスチン遺伝子発現の増加を促進する(図 4-B)。したがって、視覚アレスチン遺伝子の発現は、加齢と光の照射の両方によって正に制御されていることがわかった。以上のように、働き蜂の緑色オプシンと視覚アレスチン遺伝子の発現パターンは独立しており、概日時

図 3 ■ 光による緑色オプシン遺伝子発現の制御

ミツバチ働き蜂を 24 時間全暗条件下 (D/D) または 12 時間明期/12 時間暗期条件下 (12L/12D) で、7 日間飼育した場合における緑色オプシン遺伝子の発現レベル。羽化後 0 日齢の若い蜂 (A, B) と外勤蜂 (C, D) を用いた。

この遺伝子発現は、羽化直後から光周期のない D/D で飼育した場合低レベルを保つが (A)、光周期のある 12L/12D では増加した (B)。外勤蜂を D/D で飼育した場合、急速に減少した (C)。緑色オプシンの遺伝子発現は、光によって直接正に制御されていることがわかる。

図 4 ■ 加齢と光による視覚アレスチン遺伝子発現の制御

羽化後 0 日齢の若い蜂を 7 日間、24 時間全暗条件下 D/D (A) または 12 時間明期/12 時間暗期条件下 12L/12D (B) で飼育した場合における視覚アレスチン遺伝子の発現レベル。

この遺伝子発現は、D/D でも加齢とともに増加するが (A)、12L/12D の場合では増加が促進される (B)。加齢と光の両方によって正に制御されていることがわかる。

計、光、加齢という複数の因子により制御されていることが明らかとなった。

3. 自然状態の働き蜂における発現制御

野外の巣箱で飼育されている自然状態のコロニーを用いて、内勤蜂と外勤蜂の緑色オプシン遺伝子と視覚アレスチン遺伝子の発現をノーザンハイブリダイゼーションを用いて解析し、それぞれ比較した。羽化日が同じ、す

図 5 ■ 自然条件下(野外)の働き蜂における緑色オプシンと視覚アレスチン遺伝子発現の制御

羽化後 10 日齢および 21 日齢の内勤蜂と外勤蜂における緑色オプシンと視覚アレスチン遺伝子の発現レベル。

野外で飼育されている群の蜂 (図 1-A, C, E) における 2 つの遺伝子発現は、内勤蜂よりも外勤蜂のほうがいずれも高い。この結果は、室内実験での結果 (図 2~4) とよく一致する。

なわち日齢が同じ蜂を行動観察によって行動別にサンプリングし、それぞれの個体を比較した。10 日齢と 21 日齢の働き蜂には、それぞれ内勤蜂の個体と外勤蜂の個体

が観察された。その結果、同一日齢であっても内勤蜂よりも外勤蜂のほうが、2つの遺伝子の発現レベルは高いことが明らかになった(図5)。これは、巣箱内で働く内勤蜂に比べて、野外で働く外勤蜂は光の影響がより多いことに起因すると考えられる。先述した実験室内で得られた結果(図2~4)は、自然状態のコロニー由来の蜂での結果とよく一致している。

§ 様々な動物種における視覚遺伝子の発現制御 §

1. ショウジョウバエとミツバチの比較

ミツバチ以外の種における視覚遺伝子の発現制御はどのようになっているのだろうか？ ショウジョウバエの視覚感受性は、光 ON の4時間後に最低となり、光 OFF (明期終了・暗期開始)周辺の広範囲でピークを示すことが報告されている⁽¹⁴⁾。したがって、ショウジョウバエの視覚遺伝子のいくつかは、概日時計により制御されているものと予想される。実際、*trpl* (光受容細胞でロドプシンの活性化により開くイオンチャンネルの一つ)、*Rh4* (微量な紫外オプシン)、*Rh5* (微量な青色オプシン)などの遺伝子発現は日周リズムを示す⁽¹⁵⁾。しかし、遺伝子発現のリズムが視覚感受性のリズムと一致するのは *trpl* 遺伝子のみであり、その他の遺伝子についてはその日周リズムの生理的意義は明らかでない。さらに、ショウジョウバエの主要な視覚遺伝子である *Rh1* (主要な青色オプシン) や2つの視覚アレスチンは日周リズムを示さない⁽¹⁶⁾。したがって、視覚遺伝子によってコードされるタンパク質の機能やシグナル伝達経路はショウジョウバエとミツバチでよく保存されているが、これら視覚遺伝子の発現制御は2種類の昆虫の間で大きく異なっているといえる。

2. 脊椎動物とミツバチの比較

脊椎動物の光受容細胞ではミツバチと同様に、オプシン遺伝子とアレスチン遺伝子の発現が日周リズムを示す。マウスでは、オプシンとアレスチンの mRNA レベルは、各々光 ON 直後と光 OFF 直前にピークを示す⁽¹⁷⁾。また、ヒキガエル (*Bufo marinus*) やシクリッド (*Haplochromis burtoni*, アフリカ産淡水魚で、子育てという特異な行動をする) では、オプシン mRNA は光 ON 直前に増加し、明期時間内において高レベルで存在するが、暗期時間内では低レベルに下がる⁽¹⁸⁾。これらの発現リズムは、前述したミツバチのものとは異なっており、視覚遺伝子発現の日周リズムが動物種特異的に制御されていることを示す。さらにマウスにおいては、光は

アレスチン遺伝子の発現レベルを正に制御し、オプシン遺伝子の発現レベルを負に制御する⁽¹⁹⁾。したがって、オプシン遺伝子発現レベルに対する光の効果は、ミツバチとマウスでは逆になっていることがわかる。

以上のように、視覚遺伝子の発現は、複数の因子によって制御されていること、さらに、その発現パターンは動物の種類によって大きく異なっていることがわかる。推定の域を出ないが、この事実から、視覚遺伝子の発現は、動物行動の特徴や習性の違いばかりでなく、動物の生活様式、すなわち単独性から社会性へ至る進化の過程、さらには種の多様性をもたらした進化と深く結びついているのではないだろうか。

§ 動物行動と視覚遺伝子の発現制御 (仮説の提案) §

セイヨウミツバチやトウヨウミツバチ (たとえばニホンミツバチ) のように閉鎖空間に営巣するミツバチの働き蜂は、羽化後1~2週間は薄暗い自然巣あるいは巣箱(図1-E)の中で内勤の仕事を行ない、その後門番を経て、巣の外に出て外勤の仕事を行なう外勤蜂になる。そこで、ミツバチの働き蜂の分業に見られる行動と視覚遺伝子の発現制御についてのモデル(仮説)を提唱したい。

セイヨウミツバチの巣の内部のように光の届きにくい薄暗い場所(恒暗条件下)においては、オプシン遺伝子の発現レベルは低く抑えられている。そのため、内勤蜂の視覚系は外勤に必要な高度な行動・仕事を行なうにはまだ未熟であると考えられ、外勤はできないと推察される。しかし、巣外で行なう排泄行動や、加齢に伴いオリエンテーションフライトや門番を行なうことによって、ミツバチは光に照射されオプシン遺伝子の発現レベルが上昇し、若齢蜂の未熟な視覚系は徐々に発達・成熟していく。このようにして、若い内勤蜂は加齢に伴い成熟したすべての感覚系(視覚、聴覚、嗅覚、味覚、触覚)を兼ね備えた外勤蜂になる。感覚系が成熟した外勤蜂は、収穫ダンスの追従から得られた情報の処理や、太陽コンパスを利用した食糧と巣の位置の認識など、非常に高度な情報処理や複雑な行動、集団内での社会性の維持が可能な適応力ある蜂へと発達・成長していくものと考えられる。このモデルは、光が働き蜂の分業をコントロールする一つの重要な因子であることを強く示唆するものである。また、外勤蜂は日中に視覚を使って活発に活動し、夜間は視覚を使わずに巣箱内で休息していることが多い^(20,21)。この1日の活動における視覚の必要性和、オプシン遺伝子およびアレスチン遺伝子発現の日周

リズムは一致している(図2)。したがって、概日時計、光、加齢によって制御されるミツバチの視覚遺伝子の発現パターンは、ミツバチの一生および1日の活動における視覚の必要性に合致している。以上のことは、視覚遺伝子の発現制御と視覚を要する動物行動が密接に関連していることを強く示唆しており大変興味深い。

さらに、ミツバチの仲間には、オオミツバチ (*Apis dorsata*) やコミツバチ (*Apis florea*) のように、木の枝や岸壁などの開放空間に営巣する仲間もいる。また、セイヨウミツバチの分蜂群が開放空間に営巣することもある。この場合の、ミツバチの行動と視覚遺伝子の発現制御に対する光の影響について多くの疑問がわいてくる。たとえば、このような場合には、ミツバチ個体は年齢や仕事の種類にかかわらず常に光に照射されることになり、視覚遺伝子の発現制御が通常とは異なってくると予想されるなど大変興味深い。

以上のモデルを証明するためには、ミツバチ類の生態をより深く追究するとともに、さらに多くの動物種における視覚遺伝子の発現パターンと動物の行動生態を詳細に解析することが必要である。

謝辞：本稿執筆の機会を与えていただいた福山大学 藤田泰太郎先生に感謝いたします。また、常に外野から声援を送っていただいている名古屋大学 北川泰雄先生、ミツバチの研究に参加した学生、青木 誠、高田 護、加納佳典、原 弘明君にも感謝します。本研究にご協力いただいた(財)東京都医学研究機構 東京都神経科学総合研究所 市川真澄博士、独立行政法人 農業生物資源研究所 動物生命科学研究所の井上 元博士、新保 博博士、志賀正和博士、川崎健次郎博士、平井剛夫博士、若村定男博士、秋野順治博士、筑波大学 応用生物化学系 松山 茂 講師、野々垣養蜂園の野々垣禎造氏、養蜂研究所 井上敦夫氏に感謝申し上げます。

文献

- 1) S.E. Fahrbach & G.E. Robinson : *Learn. Mem.*, 2, 199 (1995).
- 2) R. Menzel & U. Muller : *Annu. Rev. Neurosci.*, 19, 379 (1996).
- 3) R. Menzel & M. Giurfa : *Trends Cognitive Sci.*, 5, 62 (2002).
- 4) 笹川浩美：脳の科学, 25, 227 (2003).
- 5) 笹川浩美：“生命をあやつるホルモン——動物の形や行動を決める微量物質”，日本比較内分泌学会(編)，講談社，2003, p.52.
- 6) G.E. Robinson: “Neurobiology and Behavior of Honeybees”, Springer-Verlag, 1987, p.266.
- 7) 笹川浩美：“環境昆虫学——行動・生理・化学生態”，本田計一，田付貞洋，本田 洋(編)，東京大学出版会，1999, p.143.
- 8) H. Sasagawa, M. Sasaki & I. Okada : *Appl. Entomol. Zool.*, 24, 66 (1989).
- 9) H. Sasagawa & Y. Kuwahara : *Agric. Biol. Chem.*, 52, 1295 (1988).
- 10) D.P. Toma, G. Bloch, D. Moore & G.E. Robinson : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97, 6914 (2000).
- 11) T.H. Waterman : in “Invertebrate Visual Centers and Behavior I”, ed. by H. Autrum, Springer-Verlag, 1981, p. 281.
- 12) S.M. Townson, B.S.W. Chang, E. Salcedo, L.V. Chadwell, N.E. Pierce & S.G. Britt : *J. Neurosci.*, 18, 2412 (1998).
- 13) H. Sasagawa, R. Narita, Y. Kitagawa & T. Kadowaki : *Eur. J. Neurosci.*, 17, 963 (2003).
- 14) D.M. Chen, J.S. Christianson, R.J. Sapp & W.S. Stark : *Visual Neurosci.*, 9, 125 (1992).
- 15) A. Claridge-Chang, H. Wijnen, F. Naef, C. Boothroyd, N. Rajewsky & M.W. Young : *Neuron*, 32, 657 (2001).
- 16) S.J. Hartman, I. Menon, K. Haug-Collet & N.J. Colley : *Mol. Vis.*, 7, 95 (2001).
- 17) J.F. McGinnis, J.P. Whelan & L.A. Donoso : *J. Neurosci. Res.*, 31, 584 (1992).
- 18) J.I. Korenbrot & R.D. Fernald : *Nature*, 337, 454 (1989).
- 19) D.B. Farber, J.S. Danciger & D.T. Organisciak : *Exp. Eye Res.*, 53, 781 (1991).
- 20) 大谷 剛：日経サイエンス, 18, 90 (1988).
- 21) 大谷 剛：“昆虫社会の進化”，博品社，1993, p.93.

お知らせ

第16回 電子顕微鏡技術研修会「夏の学校」

会期：2003年7月25日(金)～27日(日)(2泊3日)
会場：ホテル富士見ハイツ(静岡県田方郡伊豆長岡町古奈185-1)

内容：基礎コース(実技：透過型電子顕微鏡試料作製法)
基礎コース(実技：走査型電子顕微鏡試料作製法)
応用コース(免疫電顕法)
アフターセブン(夕食後に講師への質問コーナー)
メーリングリスト(研修会前後の相談場所)

教育講演：病理診断における細胞診と電顕・水口國雄(帝京大医)／電子顕微鏡で観る生体防御機構・朴 杓允(神大)
参加費：会員45,000円，非会員55,000円，学生(大学院生

含む)40,000円(受講費，テキスト代，宿泊費，実習教材費，食事代，懇親会費，保険料含む)

募集人員：60名(定員になり次第締切ります)

申込締切：6月24日(火)

問合せ先：〒213-8507 川崎市高津区二子5-1-3

帝京大学医学部附属溝口病院電子顕微鏡室
第16回電子顕微鏡技術研修会 実行委員長 海野和俊
Tel & Fax : 044-844-3385,

E-mail: kaz-unno@med.teikyo-u.ac.jp

http://www02.so-net.ne.jp/~emtech/