

## 無脊椎動物の視覚

鬼頭 勇次

大阪大学理学部生物学教室  
〒560 大阪府豊中市持兼山町1-1

イカ、タコや昆虫などが驚くべき行動を正確に行なうことができるのは彼らの優れた視覚によることが多い。ホタルイカとショウジョウバエの視覚について最近の進歩を含めて解説する。

### 1. 視物質の同一性

図1は最近遺伝子の構造から明らかにされたアミノ酸配列の類似性から、視物質と共通の先祖を持つと考えられる受容膜蛋白質の系統を示している。これらのおくはいわゆるG蛋白を介して作動する。またショウジョウバエに四種類の視物質の存在が明らかにされた。視物質の構造は図2の様に7本の疎水性アミノ酸残基のつくる $\alpha$ ヘリックスが視細胞の脂質二重膜を貫きそれらを繋ぐ親水性残基のつながるループが細胞膜の内外にある。光を受容する11シス形レチナールはC末端に近いヘリックスにあるリジン残基の $\epsilon$ アミノ基と結合している。視物質はこのように平面的に展開

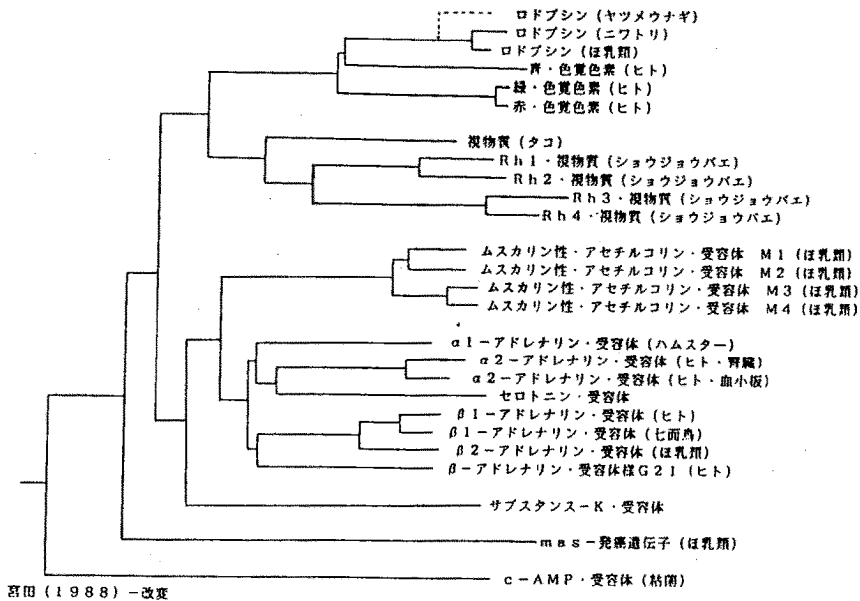


図1 視物質の系統関係 交点からの横軸の長さがそれぞれの進化の距離 (宮田ら1989)



しているのではなく、7本がどの様に束ねられて機能を発揮しているのかは現在精力的に研究されている問題である。視細胞の視感度曲線を決定している視物質の吸収曲線の原因がヒトの4種の視物質の構造の違いや、配列を変えた遺伝子を発現させた研究から明らかにされつつある。また光によってオールトランス形に異性化されたレチナールが、蛋白の構造を変化させG蛋白と相互作用する機構も推定されている。図3は脊椎動物視細胞で視物質の光受容に始まり、最終の細胞内のサイクリックGMPの濃度の変動によるイオンチャンネルの制御にいたる各要素の変化と相互作用を示している。残念ながら現在無脊椎動物ではこの様な図を示すことができない。

## 2. 視物質の多様性

知られている視物質の数が少なく、それらがかなり異なる性質を持っていたことから、ロドプシン・クリソプシン・ポルフィロプシン・アイオドプシン・サイアノプシンなどよばれてきた。魚やカエルでは季節や多分かれらの光環境の変化に応じて蛋白質の構造を変えることなく、色素団のレチナール(ビタミンA1アルデヒド)のイオン環の3、4の位置に2重結合を増設して $\pi$ 電子系をのばして約20nm長波長側に吸収極大を移動させている。これは脊椎動物に限られたことであると考えられてきたが、最近ザリガニでも秋から冬にかけて2重結合の多いレチナール(ビタミンA2アルデヒドまたは3,4-DEHYDRORETINAL)を持つ視物質に転換していることがわかった(図4)。ショウジョウバエではレチナールのイオン環の3の位置にOH基をつけた3-HYDROXYRETINALを持つ視物質が発見されて、これがキサントプシンと名づけられた。昆虫界の多くでこの視物質が使われていることが明らかにされた。ホタルイカはレチナールを持つ視物質(吸収極大484nm)、2重結合の多いレチナールを持つ視物質(吸収極大500nm)さらにイオン環の4位にOH基をもつ全く新しい視物質(吸収極大470nm)を持つことがわかった。いろいろな視物質が発見されてくと、

chromophore of visual pigment

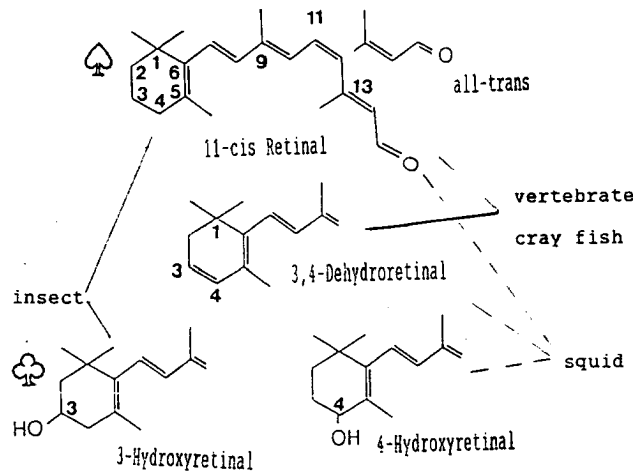


図4 視物質の色素団の構造 クローバとスペードは植物起源を示す

吸収極大(色)やレチナールの前駆体のカロチノイドにもとづく名前はまぎらはしいので、色素団がレチナールのものはA1視物質 (A1-PIGMENT)、ビタミン A2アルデヒドのものはA2視物質 (A2-PIGMENT)、昆虫の3-HYDROXYRETINALのものはA3視物質 (A3-PIGMENT)、ホタルイカで発見されたものはA4視物質 (A4-PIGMENT) として整理すればよい。

さらに存在場所や吸収極大を明らかにして、例えばニワトリ錘体の A1-PIGMENT(564)とすれば他の色覚色素と区別できるし、桿体でも錘体でもないタコの感桿の A1-PIGMENT(480)は脊椎動物の桿体視物質であるロドプシン (500) やクリソプシン (480) でないことが理解される

### 3. 無脊椎動物の色覚

チョウやハチに波長識別する能力があることは訓練法で見事に示されている。複眼を構成する個眼の7~8個の視細胞には、吸収極大の異なる視物質がそれぞれ別の視細胞の感桿に存在し、それらの光反応の情報は別々に処理されている。脊椎動物の網膜で錘体が平面的に配置しているのとは異なり縦に青・緑・赤の受容体(感桿)が配置されている場合がある。ホタルイカの網膜では上からの光が投射する位置の視細胞層はたいへん厚く(600 $\mu$ m)、上側の400 $\mu$ mの層にはA4-Pigment(470)、下にA2-Pigment(500)の層がある(図5)。これらの視物質は別々の視細胞の感桿に含まれている。下側の視物質層には上の厚いA4-Pigment層によって短波長側がフィルターされた光が到達するので吸収極大が550nmにあるのと等しくなる。深海の太陽光は短波長側は散乱され、長波

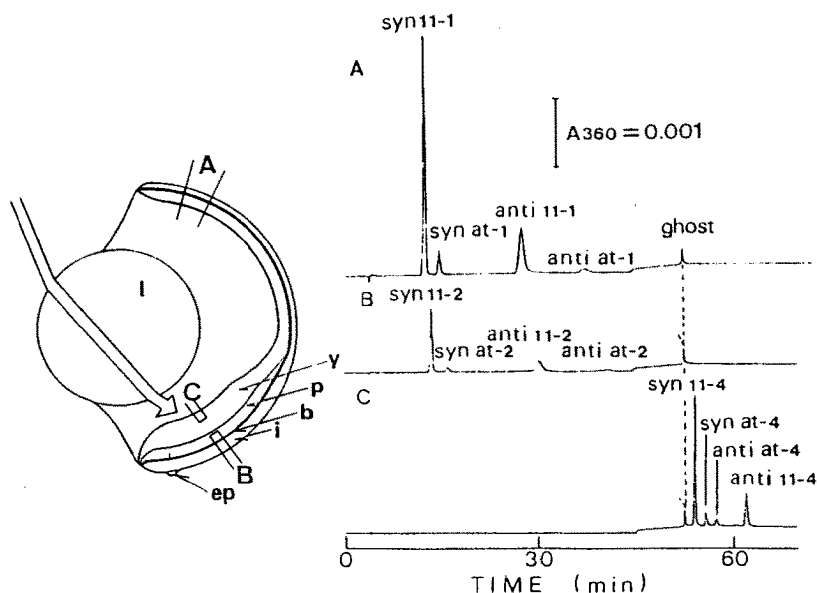


図5 ホタルイカの眼の断面図と網膜の視物質色素団の HPLC による分析

l レンズ、ep 眼の下側にある発光器、b 黒色素層、i 視細胞内節層、y 黄色の視物質を含む視細胞外節層、p ピンク色の視物質を含む視細胞外節層、A, B, C 網膜の ABC の部分はそれぞれ一種類の色素をもつことを示している。レチナールはオキシムとして抽出分析されたので各異性体は syn と anti になる、syn-11-1は syn 11-cis-retinal(1), anti-at-2は anti-all trans 3-dehydroretinal, syn-11-4 は syn-11-cis-4-hydroxyretinal.

長側は吸収されるので青い(470~480nm)単色光である。この環境に棲む魚類やイカ、タコはこの光環境に適応した視物質のみを持っている傾向がある。ホタルイカの網膜の全面に存在する主視物質であるA1-Pigment(484nm)がそれにあたる。またこれらの動物の発光も適応的であることが知られている。ホタルイカは上からの太陽光に対応して、多分自分の影を消すために、体の全面に散在する多くの小発光器から下向きに青い光を出している。とくに有名であるのは第4腕の先端にある大型発光器の強い光である。これらの発光のスペクトル分布や発光に直接関係する蛍光物質の特性を調べた結果、深海の太陽光よりはるかに長波長の光も出していることがわかった。彼らの世界では黄色や赤い光は安全光である。行動学的実験からイカやタコには優れた形態視とともに色識別の能力が期待されてきたが生理学的には実証できていなかったが、ホタルイカの例はその可能性を示している。

#### 4. ショウジョウバエとホタルイカの眼の光学系

ハエの眼の光学系はよく研究されている。各個眼の7個の感桿の先端はそれぞれのレンズの焦点面にあり、隣接する個眼の光軸のずれは隣接する感桿を焦点とする光軸のずれに相当する(図6)。空間の一点からの光を7個の個眼の感桿に受け取り、それらの感桿を持つ視細胞の情報は一括して二次神経細胞に送られている。したがってハエは同じ点を7個の眼を使ってみている。イカやタコ

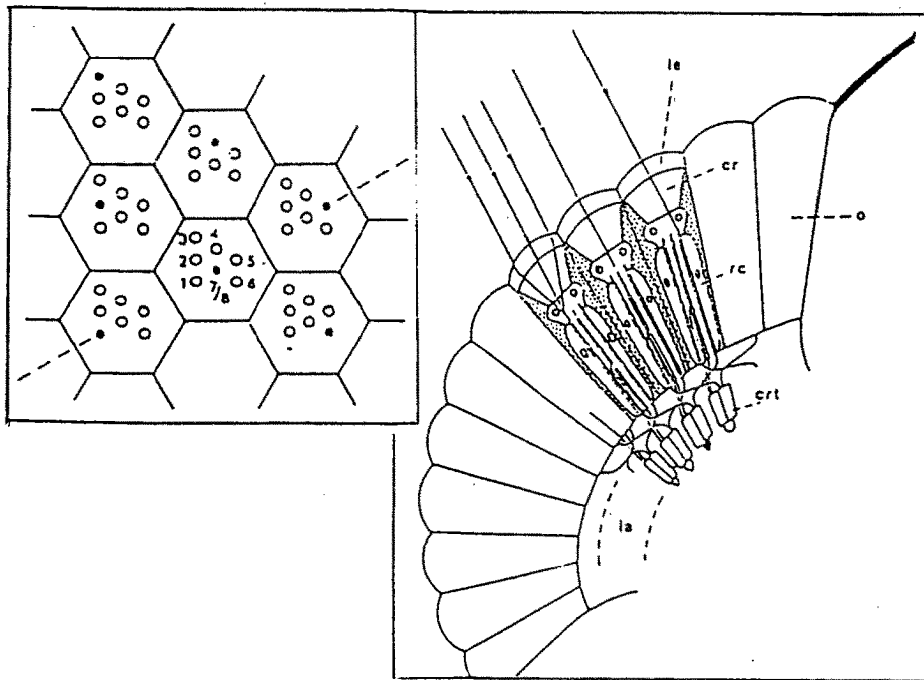


図6 ショウジョウバエ複眼の構造の模式図

左 感桿層の横断図 隣接する黒丸で表わされた7つの感桿の光軸は一致している。個眼の中心にある7番の感桿の下に8番の感桿がある。

右 複眼の断面図(左図の点線の面で切られている) o 個眼、le レンズ、cr クリスタルコーン(硝子体)、re 視細胞、la ラミナ、二次神経層、crt カートリジ、隣接個眼の同じ光軸をもつ(感桿)視細胞と連絡している。

の眼は系統発生的にも脊椎動物とは別の頂点にあるが、ほぼ球形のレンズをもつ魚の眼についてなされているような光学的性質の研究はあまりない。開眼類のスルメイカ、ホタルイカなどでは角膜はなく、レンズ表面が海水にさらされている。 $F$  (焦点距離)  $= 2.5 * R$  (レンズの半径) (Matthiessen's Ratio) がほぼ正確に成り立っており、中林先生 (紀南病院眼科) がガラス水槽のイカについて、早業の検影法で前後上下の方向から屈折異常を調べられた結果、青 (470nm) でほぼ正視で、赤 (600nm) で少し遠視 (+2D) であった。水の中で上の焦点距離の関係を満足させる一様なレンズの屈折率は 1.67 でなければならず、このような大きな値を得るために、魚のレンズは周辺から中心に向かって屈折率を上げることによって達成されている。イカのレンズは脊椎動物のように細胞でできているのではなく、細胞膜が分泌重層してできている。測定された結果は少ないが、やはり中心に向かって屈折率が高くなっているものである。この様なレンズは当然収差もほとんどない。スルメイカの視細胞感桿の平均の長さは  $250\mu\text{m}$  もあり、ホタルイカでは最長  $600\mu\text{m}$  もある。視物質の濃度も高いからこれらの感桿をもっている視細胞の感度は極めて高いことが想像できる。しかし理想的なレンズを考えると、10cm 前方から無限大の距離まで光源を移動させても像の位置はせいぜい  $10\mu\text{m}$  しか移動しない。もし像を結ぶ位置が感桿の深いところであればボケのはんいが広がるだけである。しかし彼らの行動は精妙である。何かわれわれの知らない機構が働いているのであろう。