

節足動物の視覚系とその行動

針山 孝彦・堀口 弘子・植野 由佳・弘中 満太郎

浜松医科大学 医学部 生物

〒431-3192 浜松市半田山 1-20-1

1. はじめに

「眼とはどんなもの？」と尋ねると、多くの人々は「カメラのようにレンズを持ち暗い箱の構造をしていて、フィルムやCCDアレーのような網膜と呼ばれる感光面を備えたものである」と答えることだろう。

しかし、昆虫をはじめ節足動物の眼とはどんなものであるか答えられる人はどれくらいいるだろう。節足動物の眼として最も有名なものは「複眼」である。複眼で見る世界とは、我々ヒトを含む脊椎動物が見る世界と同じなのか。ルーブル美術館の中を飛び回り、不思議な微笑をたたえるモナリザの口元にとまったハエは、我々が見るようにそこをヒトの口であると見たのだろうか？

地球は46億年前に誕生し、それからおよそ10億年を経て生命が誕生したといわれている。その後、カンブリア紀の爆発と呼ばれる5.6億年前の生物多様化の時代以前に、多細胞化した大きな個体になり、複雑な行動をしていたであろうものを我々は知ることができない。ところで、カンブリア紀になるとバージェス頁岩で発見されるように多様な種類の化石を数多く見ることができるようになる。カンブリア紀を特定できる示準化石である三葉虫は、すでに立派な複眼を持っていた。三葉虫はどんな世界を見ていたのだろうか？

現在の地球上に存在する動物の種は、100万を超えるとされている。便宜的に、脊椎動物と無脊椎動物という分類群に基づいて分けると、その種数の内訳は、おおよそ脊椎動物5%、無

脊椎動物95%ということになる。生物学において系統分類学的に動物を分けるとすると、その発生の様式に従って前口（旧口）動物群と後口（新口）動物群に分けなければならないが、この分類方法でも無脊椎動物を含む前口動物が9割以上を占めると考えて良い。前口動物のうちおよそ85%が節足動物だから、節足動物は現在地球上で最も多様に広がっている門であるといえる。

本稿は節足動物の視覚系を脊椎動物のそれと比較しながら概説する。中でも我々が感じることでできない偏光受容能について詳説し、節足動物の視覚系がつくる不思議の国を垣間見することを目的とする。

2. 節足動物と脊椎動物の光受容器

視物質はタンパク質部分であるオプシンと発色団レチナールが結合したものである。オプシンはおおよそ350個のアミノ酸からなり、ホルモン受容体によく見られる7回膜貫通型の構造をしている。発色団レチナールは現在までに、レチナール、デヒドロレチナール、3-ヒドロキシレチナール¹⁾および4-ヒドロキシレチナールの4種類の同属体が発見されており（図1）、脊椎動物では前者2種の存在が確認され、節足動物では前者3種の存在が確認されている。4-ヒドロキシレチナールは軟体動物のホタルイカの仲間だけに見いだされた²⁾。これらの発色団は同じオプシンに結合した場合、吸収波長域に違いが見られたり、熱安定性が変化したりすることが報告されている。しかしなぜ4種もの視物質発色団が動物界に存在することになった

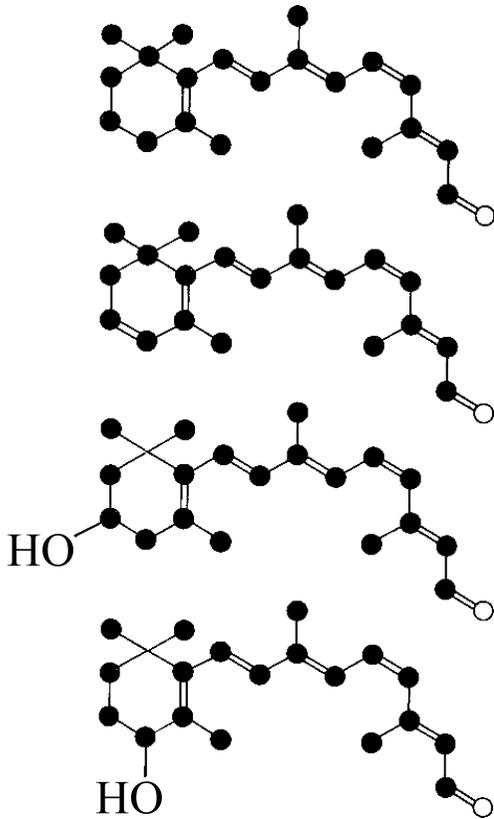


図1 現在まで発見されている4つのレチナル同族体。上から、レチナル、3-デヒドロレチナル、3-ヒドロキシレチナル、4-ヒドロキシレチナル。すべて11-*cis*の形で示している。この構造式の右側の白丸部分でリジンとシッフ塩基結合をしている。

かについては明らかになっておらず、今後の詳細な研究を待たなければならない。

脊椎動物の眼に入った光は、角膜 (cornea) と水晶体 (lens) を経て透明な硝子体を通過し、網膜に像を結ぶ。脊椎動物の眼は節足動物などの眼と設計原理が大きく異なる。網膜の光の入射側には視神経細胞 (ganglion cell)、アマクリン細胞 (amacrine cell)、双極細胞 (bipolar cell)、水平細胞 (horizontal cell) と呼ばれる細胞が神経層を形作っていてその奥に視細胞の層が存在する (図2)。視細胞はその形から桿体細胞 (rod cell) と錐体細胞 (cone cell) と呼ばれる2種に大別される。両者とも光の入射側にシ

ナプスがあり、続いて核そしてミトコンドリアを多数含む内節、それに続くシリア構造を経て多数の膜構造が重なっている外節を持っている。この多層の膜構造は内節に近い部分の細胞膜が外側から内側に向かってくびれを作ることによって生じる。錐体細胞は膜がすべて続いていて、くびれ状の袋がぎっしりと外節内に詰まった構造をしている。一方、桿体細胞ではそのくびれが途中から細胞内部に吐き出され外節の内部に円盤状の袋を多数持つ。この袋状の構造体を円盤膜という。

節足動物の複眼は光の入射側から角膜 (cornea)、円錐晶体 (crystalline cone)、視細胞 (retinula cell) と順に並び、視細胞から出た軸索は基底膜を超えて2次ニューロンであるラミナ層 (lamina) へ投射される。つまり、脊椎動物の網膜と異なり光の入射側に視細胞層が並んでいるという効率の良い設計がなされているのである。複眼は数個から数千個の個眼の集まりであり一つの個眼には数個から十数個の視細胞が含まれている。複眼は、これを構成する個眼の形態によって、連立像眼 (apposition eye) と重複像眼 (super position eye) に分けられる (図3)。連立像眼はレンズ系 (dioptric apparatus : 角膜と円錐晶体) を通った光がその個眼に含まれている視細胞の光受容部位 (ラブドーム) にだけ吸収され、隣の個眼には影響を与えない。ところが重複像眼の場合は、レンズ系に続いて crystalline cone thread (Ct) と呼ばれるライトガイドの役割をする部分があり、その後視細胞が形成するラブドームに続く。このライトガイドの役割をする Ct の屈折率とその周辺を取り囲む色素細胞の屈折率が近いため、レンズ系を通過した光は横に漏れ出し隣接する Ct を超えて拡がり、それぞれのレンズ系に入った光が重複して視細胞に到達することになる。Ct の周囲に存在する色素細胞に含まれる色素顆粒は、明暗順応や日周期リズムによってその分布を変え、明期 (明条件) では Ct を色素顆粒が囲むように色素細胞内に拡がる。すると Ct の屈折率とその周辺の屈折の差が大きくなり、一つの

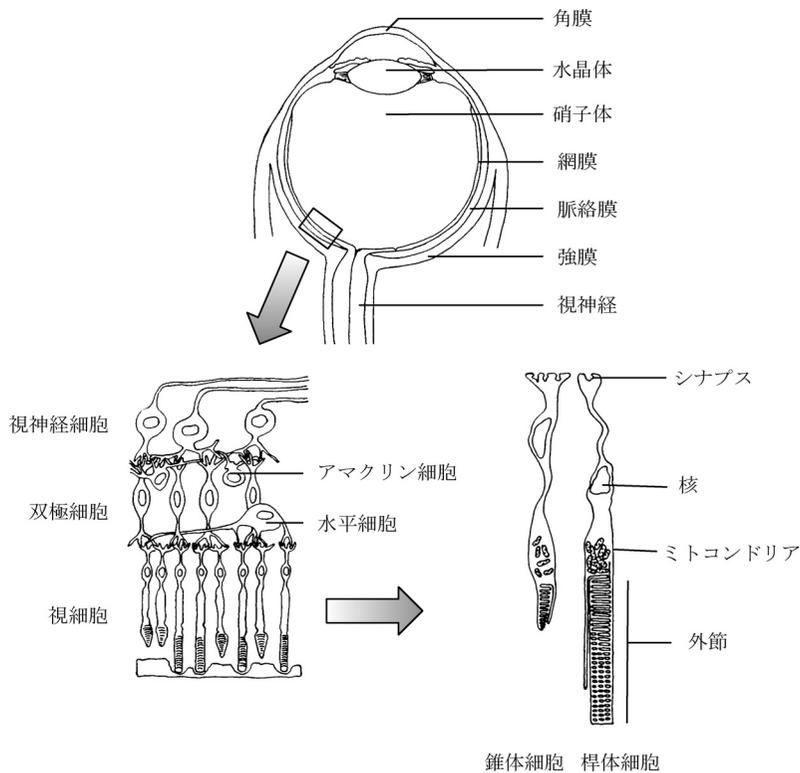


図2 脊椎動物の眼。外界の光は、角膜・水晶体・硝子体を経て網膜に達し結像する。神経層を通過した光は視細胞の外節にある視物質により吸収され、視細胞は過分極応答反応を示す。

視細胞のレンズ系に入った光はそのまま独立して一つのラブドームに到達する。

光受容部位であるラブドームは多数のマイクロビライ (microvilli : 微絨毛) の集まりであり、光受容物質ロドプシンはそのマイクロビライを形成する細胞の膜中に埋め込まれた状態で高密に存在する (図5)。複眼の分類は、前述の形態の違いのほかに、ラブドームの形態によって三つに分類されることがあり、それぞれ分散型ラブドーム、集合型ラブドーム、重集合型ラブドームと呼ばれる (図4)。個眼の中に含まれる視細胞は多数のマイクロビライを出しているが、そのマイクロビライの集まりをラブドメアと呼ぶ。このラブドメアがそれぞれ独立して密着していないものが分散型ラブドームである。このラブドメアが密着しているものを集合型ラブドームと呼び、この密着によって一つの視細胞のラブドメアに入射した光は、隣の視細胞

のラブドメアにもクロストークし、ラブドメアの集まり (ラブドーム) は一つの単位として機能することになる。ザリガニやエビなどで観察される重集合型ラブドームは、一つの視細胞が出すラブドメアが櫛状になっており、それぞれの櫛の歯が隣接する視細胞と交互に重なった形を造り出している。このため重集合型のラブドーム内では必ずラブドメア間のクロストークが起こる。

3. 直線偏光感度は発色団の双極子モーメントの特性に基づき、ラブドームの形態によって偏光感度が異なる

節足動物の光受容器はいわゆる「眼」と呼ばれる器官以外にも身体の種々の箇所で見ついている。眼外光受容器と呼ばれるこれらの器官には脳内光受容器^{3),4)}、心臓神経節光受容器⁵⁾、縦走神経節光受容器⁶⁾、尾部光受容器⁷⁾、など

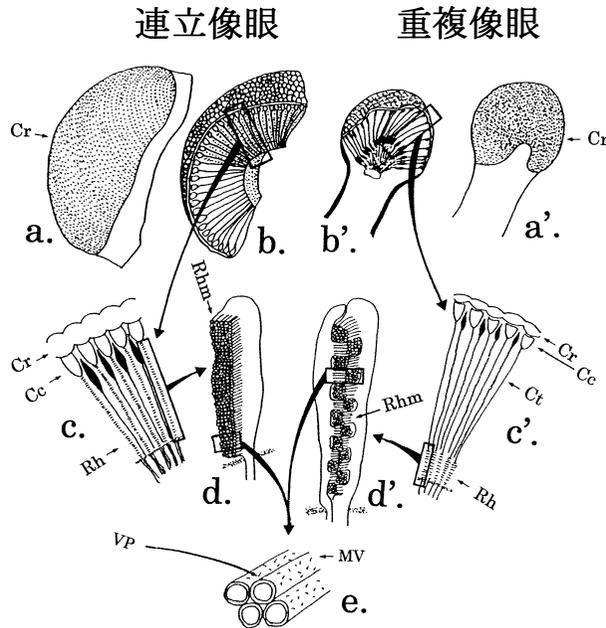


図3 脊椎動物の複眼。複眼の光の入射側から角膜と円錐晶体と続く。連立像眼では円錐晶体の直下にラブドーム(c)があるが、重複像眼では円錐晶体とラブドームの間に crystalline cone threadがある(c')。光受容部位のラブドームはそれぞれの視細胞が形成するラブドメアが集まったもの(d, d')であり、ラブドメアは多数のマイクロビライ(e)によって作られている。

Cr : 角膜 Cc : 円錐晶体 Ct : Crystalline cone thread Rh : ラブドーム Rhm : ラブドメア Mv : マイクロビライ (微絨毛) VP : 光受容物質

が挙げられる。複眼や単眼を除去した昆虫の、脳のある部分に光刺激を与えると概日リズムに entrain することができることから、脳内光受容器は日周性のコントロールに関与する器官として注目を浴びてきた。幼虫側単眼がさなぎから成虫に変態する際に脳内に引き込まれて脳内光受容器となるものや、クリプトクロームを持つのではないかと組織などがこれまで報告されているが⁷⁾、未だこれらの光受容器が日周性に直接関連しているという確証はない。また、最近になってフナムシの心臓神経節に光受容能があり心臓の拍動リズムをコントロールしていることが明らかになったがその心拍のコントロールがどのような生物学的意味を持つかは不明である。複眼や単眼と同じように身体の表面にあるアゲハチョウの尾部光受容器は、唯一その行動学的意味づけが報告されていて、アゲハチョウが交尾行動を行う際、雌雄の尾部の結

合を確認するために用いられていることが分かった⁸⁾。これらの眼外光受容器にはレンズなどの結像するための付属器官がなく、結像することができないため、主に明暗の弁別を司っているのではないかと考えられている。

脊椎動物においても、円口類のヤツメウナギで有名な松果体⁹⁾で見られるように脳内の視交叉上核付近に位置する眼外光受容器がある。ここにある視細胞は整然と配列し、確かに第三の眼と呼ばれても不思議ではない構造をしている¹⁰⁾。しかしレンズと呼ぶことのできる構造体はなく(両生類ぐらゐまでは頭部に磨りガラスの窓のような光を通過する場所が造られているが)像を結ぶことはできない。

レンズを持った眼は外界の多様な光情報を受け取ることができる。頭部の外側に位置する複眼と単眼は光受容のためにレンズを持つ特殊化した構造をしているため、他の眼外光受容器に

a. 分散型 b. 集合型 c. 重集合型

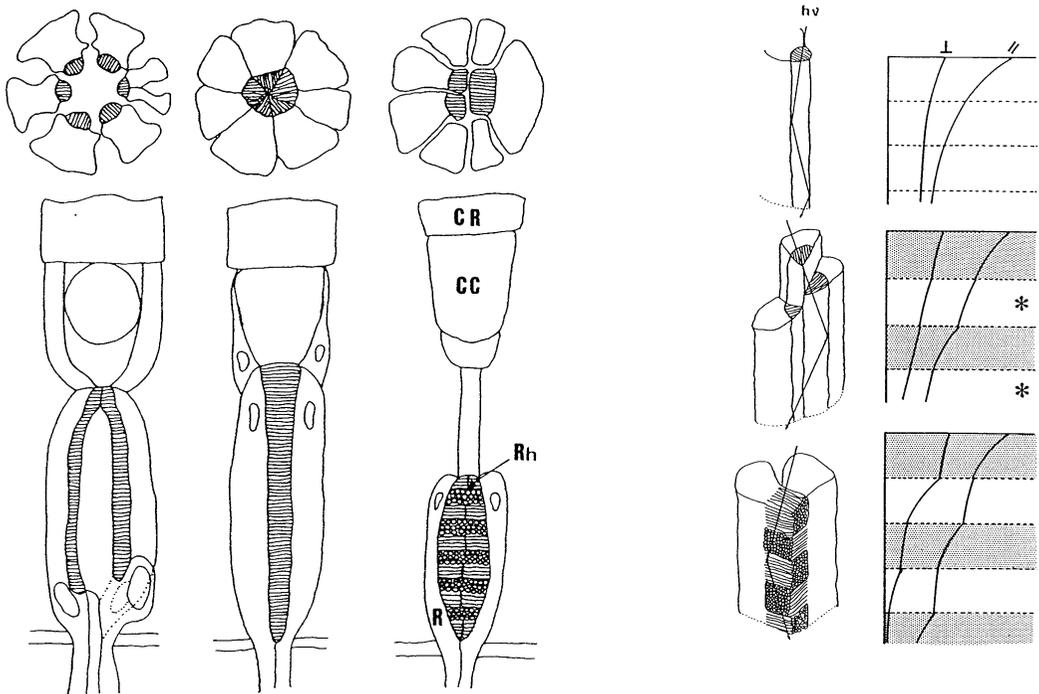


図4 ラブドームの形態によって分類した三つのグループ。分散型はそれぞれの視細胞が形成しているラブドメアが離れている。集合型はそのラブドメアが個眼の中心で集まり一つの固まりのように見える。重集合型はラブドメアが視細胞から櫛状にマイクロビライの集まりを突出しており、マイクロビライの集まり同士が隣の視細胞と直交する形になっている。分散型ラブドームに入射した光は、マイクロビライの長軸方向で急激に吸収が起こるが短軸方向のそれはなかなか吸収されない。集合型ラブドームでは隣接するラブドメアに光がクロストークする。隣接するラブドームのマイクロビライの方向がずれていれば戻ってきた光により偏光感度は上がる。重集合型のものではマイクロビライの方向が櫛状構造を単位として繰り返されるので、実効的に最大の偏光感度が生み出される。

比べて種々の光受容能を獲得している。例えば、整然と並んだ視細胞層に鮮明に結像することによって形を弁別したり、その結像された部位にそれぞれ別の波長帯域に应答する視物質を持った視細胞を並べることにより色弁別能を獲得したりした。

視物質発色団としてのレチナル同属体は、ビタミンAの末端のアルコール基が酸化されてアルデヒド基になったものである。オプシンの中ではリジン残基のアミノ基との間でシッフ塩基の形で共有結合している。レチナルの化学構造を少し詳しく観察すると、環状部分と鎖状部分とに分けることができる。環状部分はメチ

ル基3個を持ち、タンパク質部分と強く相互作用する。鎖状部分は、一重結合と二重結合が交互に並ぶという共役二重結合をなしている。レチナル自身の極大吸収波長は360nm付近にあるのだが、これがタンパク質と結合することで我々の可視光域に吸収帯域を持つように波長シフトする。暗順応状態であればロドプシンの中に含まれるレチナルは11-*cis*型をしており、光が当たることにより11-*cis*型からall-*trans*型に構造を変化し、次の情報変換系を駆動することになる。

11-*cis*型やall-*trans*型のレチナルを石英のスライドガラス上で拡げると一方向に並ぶ、そ

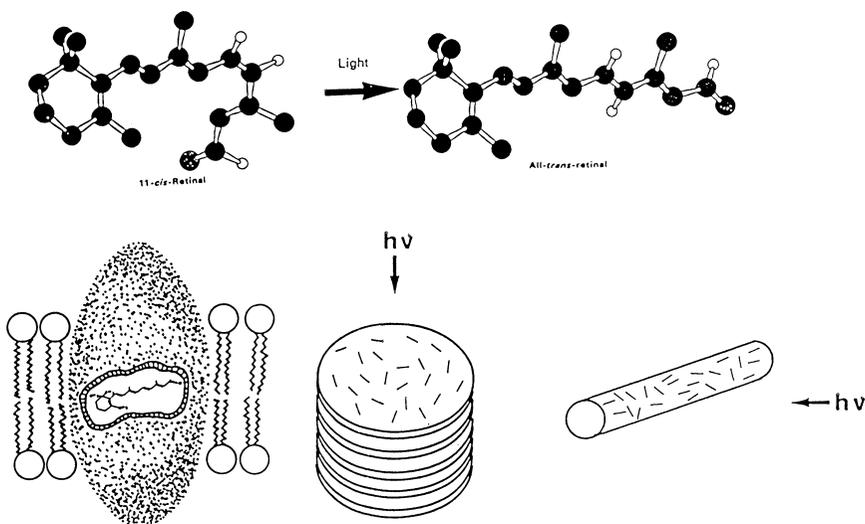


図5 発色団の双極子モーメント. 視物質発色団は暗条件下では 11-*cis* 型でオプシンと結合しているが, 光照射によって *all-trans* 型に光異性化する. この発色団の構造からも推定できるように, 発色団は環状構造から鎖状構造にかけて光吸収に対して偏りのある双極子モーメントを持つ. そのモーメントの方向を円盤膜とマイクロビライ膜の上の短い線として示している. ロドプシンは膜タンパク質であるのでこの図ではランダム分布, フリーローテーションしているため, 物質の偏りはない.

の性質を使って, レチナルが吸収する紫外光の直線偏光を照射し, 直線偏光成分に対してどのような吸収特性を持つか調べたところ, 環状部分から鎖状部分に引いた線分方向に強い吸収特性があることが分かった^{11),12)} (図5). このレチナルの双極子モーメントによる吸収特性によってオプシンと結合した状態でも直線偏光に対して二色性を示す.

オプシンは膜タンパク質である. 膜タンパク質は, 脂質二重膜内に浮遊するような状態で存在しており (図5), 膜中で自由に回転したり (フリーローテーション), 自由に場所を移動したり, ごく少ない例として膜の内側と外側をフリップフロップしたりすることが知られている. 脊椎動物の円盤膜を用いて, 膜の流動性について調べた実験がある. その結果, 脂質二重膜はオリーブオイルとほぼ同じ粘性であった¹³⁾. このような脂質二重膜の中でオプシンがどこにもアンカーすることなく浮遊していたとするとレチナルが二色性を持っていたとしても, 実効的に直線偏光に対する細胞としての二色性は消失する. 現実に脊椎動物の視細胞外節に垂直に

光をあてると偏光の特性は現れない. そのため我々は偏光を弁別できないのである. ところが, 平板に対して光が横から当たった場合は, 直線偏光の方向を区別することができる (図5). 実際, いくつかの魚種でこの直線偏光の受容・弁別が報告されている¹⁴⁾. 二色性を持つロドプシンが膜に対してどのように配置するかによって, 双極子モーメントの性質が現れるか否かが決まるのである.

一方, 円柱状のマイクロビライを持つ節足動物の視細胞では, ロドプシンが膜の中でフリーローテーションしていても, マイクロビライの長軸方向に対する直線偏光の吸収率は短軸方向に比べて約2倍高いと考えられる. 理解を簡単にするためにマイクロビライに含まれるロドプシンの双極子モーメントを図6のように考えてみよう. 双極子モーメントの方向がランダムな状態で存在した場合 (図6-a), A面では, 長軸方向の光も短軸方向の光も吸収することができる. しかし, B面では長軸方向の光の吸収は起こるが, 短軸方向の光は吸収できない. そのため, 長軸の吸収:短軸の吸収=2:1となり節足

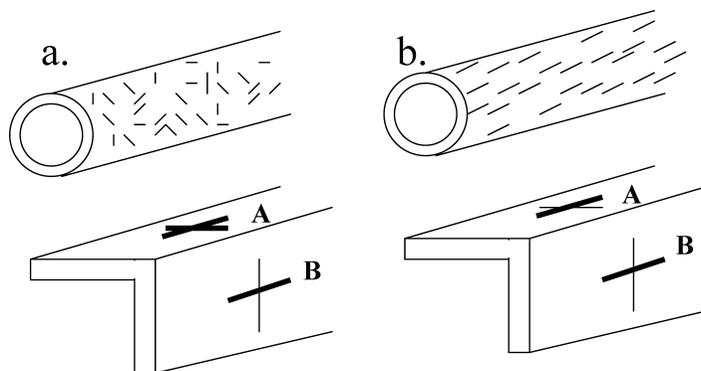


図6 ロドプシンがaのようにマイクロビライ中でランダム分布し、フリーローテーションしているとする。a下図のようにその直線偏光の吸収の方向はA面で長軸と短軸の方向、B面で長軸方向のみとなり、足し合わせると長軸：短軸=2:1となる。一方マイクロビライ中でロドプシンが運動を制限され、回転も一方向に定められていればbのようになりA面もB面も長軸方向だけの吸収になり偏光感度は ∞ となる。

動物のマイクロビライは直線偏光アナライザーとして機能することになる。

ところが、実際に視細胞に微小電極を刺入して直線偏光に対する細胞電位を記録するとほとんどの節足動物で2:1よりも高い偏光感度を示す。これはロドプシンが膜中で運動を制限されていることを示している。では、ロドプシンはどのように運動を制限されているのであろうか。

直径およそ60nmのマイクロビライを長軸に垂直に切断し、輪切りの像を電子顕微鏡で観察すると中心に軸のような構造が観察される。この軸の周辺には自転車のスポークのような像も観察できることから、この電子密度の高い構造がロドプシンのアンカープロテインと結合している可能性が考えられる¹⁵⁾。しかし生理学的な実験により示唆されたロドプシンの運動性の制限を司るタンパク質の詳細な報告は未だ得られていない。

いくつかの節足動物の視細胞にガラス電極を刺入し、その直線偏光の偏光角に対しての応答性を調べてみた。それぞれの種からの記録は、生きたままの個体の動きを固定し、眼柄を持つ種ではその眼柄の動きもデンタルセメントなどを用いて固定した。角膜の表面に微細なカミソリで一辺が30 μ m程度の三角形の穴を開け、その穴からガラス微小電極を視細胞内に刺入し応

答を記録した(図7)。すると偏光角の違いによって応答の高さに違いが見られた。その偏光感度を示したものが図8である。イエバエやフナムシなどの分散型ラブドームを持つ種に比べてサワガニやザリガニといった重集合型のラブドームを持つ種の方が圧倒的に高い偏光感度を示した。トノサマバツタなどの集合型ラブドームを持つものでは、分散型と重集合型の間中間的な値を示し、ラブドームの形態によって偏光感度が異なっていることが明らかになった。

光の吸収は光路の長さや光吸収をする物質の濃度の影響を受ける(Lambert-Berr's Law)。図9-bから分かるように、光路であるラブドームで光吸収が起こるとラブドームの中であればあるほど到達する光量は減少することになる。光の吸収確率の異なる二つの物質が一つのラブドームに含まれていたとしてそれぞれを点線と2点破線のカーブで示すと、吸収された光量はそのカーブで示した部分の積分で示される。この現象をマイクロビライにあるロドプシンの偏光の吸収能に当てはめて考えてみると、吸収確率の低いものであっても、光路が長く濃度が高いと偏光感度は減少することが分かる。ではなぜラブドームの形態の違いが生理学的記録による偏光感度の違いに結びつくのだろうか。図9-bで示したself-screening effectによる直線偏光

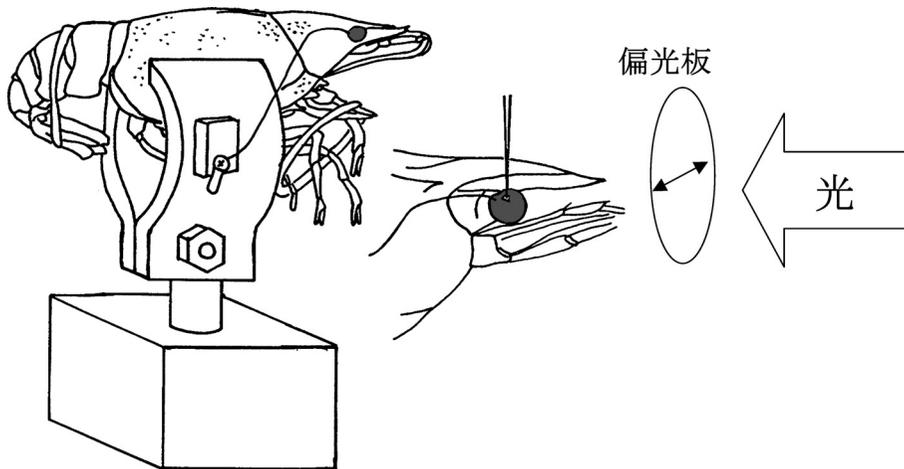


図7 ザリガニを用いた単一視細胞の偏光受容能の測定方法。ザリガニを生かしたまま尾部と脚部の動きを制限する。胸部を固定した後、眼柄の動きを歯科用セメントで固定する。角膜表面にごく小さな穴を開けそこを通してガラス微小電極を刺入する。ガラス微小電極の先端は $1\mu\text{m}$ 以下の径であり単一視細胞に刺入すれば膜電位を測定することができる。静止膜電位を指標に細胞内刺入した後、光刺激すると脱分極性の応答を示す一定の光量で偏光板の角度を変えながら刺激すると、一般にマイクロビライの長軸方向と偏光の方向が一致したときに最大応答を示す。

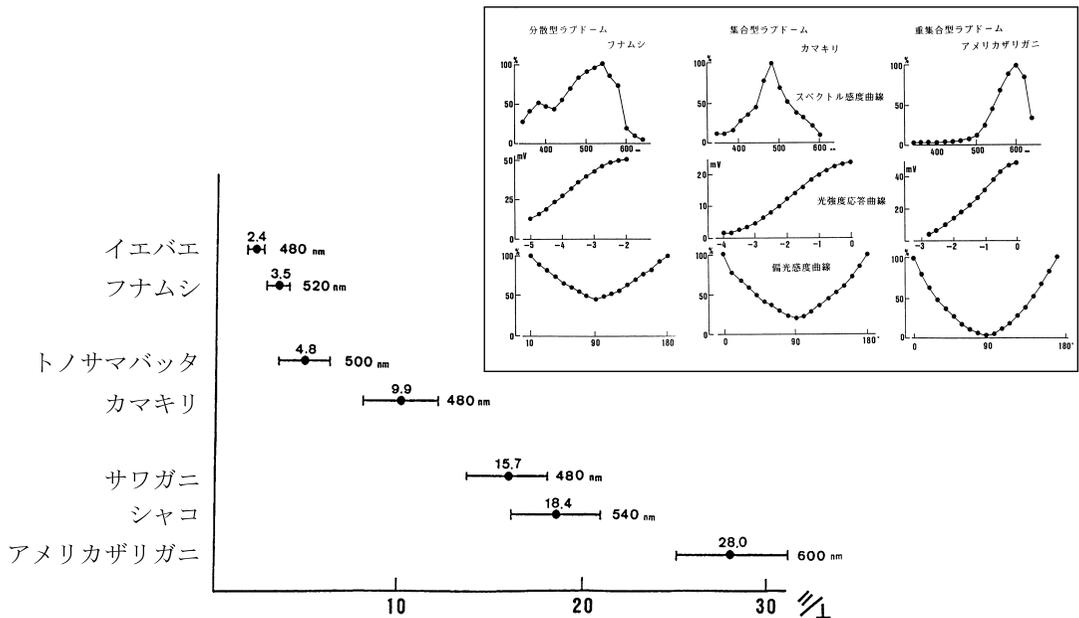


図8 種による偏光感度の違い。挿入図はフナムシ、カマキリ、アメリカザリガニを例にしたスペクトル感度曲線と、光強度応答曲線および偏光感度曲線を示す。スペクトル感度で最大の応答を示した波長で、光強度応答と偏光感度実験を行った。ラブドームの構造の違いにより偏光感度が異なることが分かる。それぞれの種による偏光感度を示したものが下図である。分散型ラブドームのイエバエ、フナムシが最も低く、重集合型のサワガニ、シャコ、ザリガニが最も高いことが分かった。

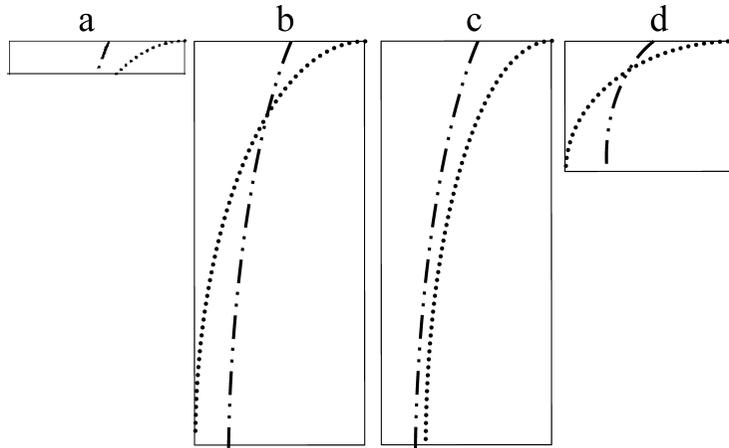


図9 直線偏光がマイクロバイの長軸方向と短軸方向にどのように吸収されるかについて、Lambert-Berrの法則から考えた模式図。aとbが基本的なロドプシン濃度を持っているラブドームとする。aのようにラブドームが短ければ点線で示したマイクロバイの長軸方向の吸収の方が破線で示した短軸方向のそれよりも高い。しかしラブドームの長さがbのように長くなれば、破線部分のようにラブドームの深いところで短軸方向に吸収されるべき光量が残る、吸収確率は上がる。そのために偏光感度は下がる。これが分散型ラブドームで生じていると考えられる。cはロドプシン濃度が低く、ラブドーム長が一定の長さがある場合である。濃度が薄ければ光路が長くても偏光感度は高くなる。dはbに比べて濃度が高く、光路が短い場合である。濃度が高いと偏光感度は光路が短くても低くなる。……………マイクロバイの長軸方向の吸収曲線。———短軸方向の吸収曲線。

の吸収率の減少を何とかキャンセルすることはできないだろうか。図9-aのように光路を短くすること、あるいは図9-cのように光路中の物質の濃度を減少すれば良いのだ。濃度が高ければ図9-dのように光路が短くても偏光感度が減少する。そして自然界にはこの問題解決の方法があった。一度あるラブドームである方向の直線偏光を吸収した後に、他方向の直線偏光成分を別のラブドームで吸収させるという方法である(図4右図)。とくに重集合型ラブドームでは直線偏光の吸収率の減少が巧みにキャンセルされていて、すべてのマイクロバイがほとんど最大の偏光比を生じることができる。実際に視細胞内記録法によって偏光感度を記録すると、分散型ラブドームが最も感度が低く、およそ2程度であるが、集合型ラブドームではおよそ5程度になり、重集合型では20に達する(図8)。つまり、偏光感度は、1. 一つの視細胞が出すマイクロバイの方向を一定方向にする。2. ラブドームを短くする。3. ラブドームに含まれて

いるロドプシンの濃度を低くする。4. 集合型か重集合型のラブドーム構造にする、ということによって高くなるのが分かる。

4. 直線偏光はどのように動物の視覚世界で用いられているか

地球上で用いられている光のほとんどすべての光源は太陽といえる。太陽光自身は特定の方向に直線偏光の偏りはない。しかし、大気に包まれる地球に太陽光が降り注ぐとき、異なる屈折率の界面を超えることになり、直線偏光の偏りが生じる。しかしこれは地球規模での現象であり、地球にとって極めて小さな我々ヒトを含む生物には直接的な影響はない。ヒトは水平線(地平線)方向を眺めた場合、せいぜい数十kmの先しか見ることができない。その距離を半径とした半球のドームを考えると、その天空には大気があり微粒子があり、晴れた日には青空が広がっている。空が青く見えるのは空気中の散乱によるわけだが、この光の散乱は天空に偏光

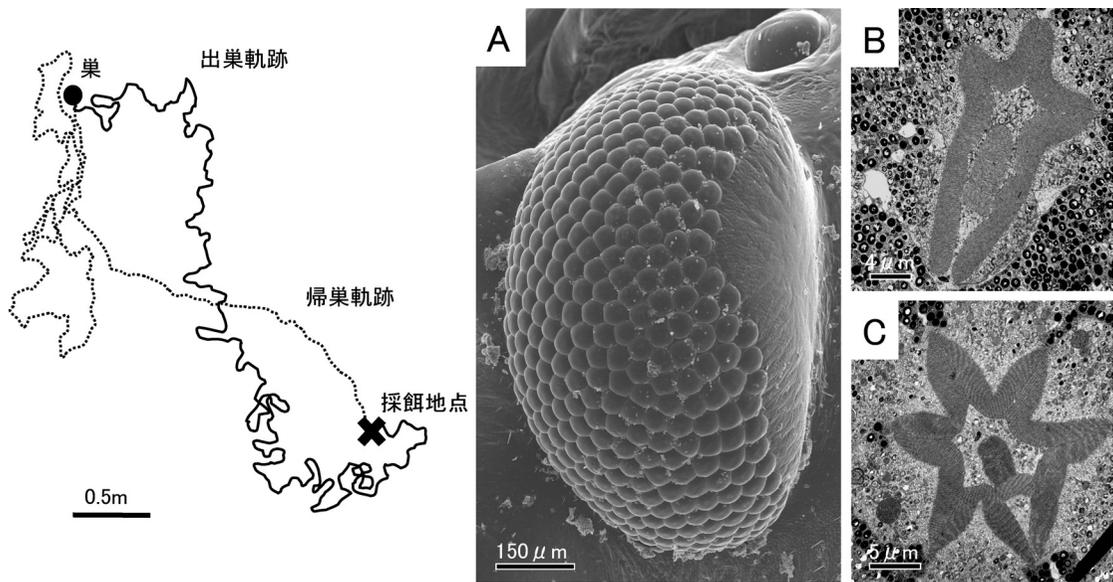


図 10 カメムシの偏光受容. ベニツチカメムシは春に交尾をした後、雌は地表に落ち葉などで巣を作り産卵する。幼虫が孵化すると雌親は寄主木であるボロボロの木の實を林床で探索し、発見後直線的な軌跡を描いて帰巣する。——— 出巣の軌跡。…………… 帰巣の軌跡。A. カメムシ左側複眼の走査電子顕微鏡像。B. 背側に位置する個眼内のラブドームと視細胞の透過型電子顕微鏡像。一つの視細胞はほぼ一方方向にマイクロビライを出している。C. 腹側の個眼内のラブドームと視細胞。一つの視細胞は扇形にマイクロビライを出しており、そのマイクロビライの方向は一つの視細胞でほぼ 60° から 90° ずれている。そのため視細胞として偏光受容能はない。

成分の偏りも生じる。太陽の位置と天頂を結ぶ線に対して垂直な方向の直線偏光が多くなる。この天空の偏光分布パターンを使ってミツバチが巣と餌場の間を Navigation し、巣箱内で 8 の字ダンスを行って仲間に餌場の場所を伝えることは K. von Frish がノーベル賞を受賞した見事な研究によって有名になった¹⁶⁾。

日本でも、林床の中で徘徊しながら餌を探し、餌を自分の巣に持ち帰り子育てをするベニツチカメムシという種がいる。餌を探すため、巣から出かけるときはあちらこちらと歩き回り複雑な軌跡を描くが、餌を発見し餌を引きずりながら巣に戻るときは直線的である。本種がどのように方向の手がかりを知っているかを調べるために、複眼のいろいろな場所における個眼の形態を調べてみた。カメムシの複眼はおよそ 370 個の個眼からなり、外部形態からは背側の方が腹側に比べて個眼サイズがわずかに小さいこと

が分かる。透過型電子顕微鏡を用いて個眼の断面を観察するとその光受容部位であるラブドームの構造に背側と腹側で顕著な違いがあることが分かった。背側の個眼内にあるラブドメアは、マイクロビライがほとんど一方方向を向いているのに対して、腹側のは扇形をしており、マイクロビライの方向は一視細胞内で 60° から 90° に広がっている。つまり背側の視細胞は偏光視が可能であるが腹側のそれは偏光視をできないことが示唆された。カメムシの背側の複眼を黒ペイントで覆うと帰巣できなくなることから、この特徴的な視細胞群が帰巣のための手がかりを受容し、その手がかりの一部として偏光が使われているのではないかと考えている¹⁷⁾。

地球上に降り注いだ太陽光は、屈折率の異なる界面を透過したり反射したりすることによって直線偏光の偏りを生じることになるので地球上には至る所で偏光がある。つまり天空のパ

ターンになった偏光だけでなく、池や川そして動物や植物が反射した光なども直線偏光の偏りを持つのである。行動生態学的な視点から、1. 色の代わり（視覚対象間の偏光によるコントラストの増強）¹⁸⁾、2. 動く餌の認識（魚の鱗などの反射でできた偏光の強度が動きによって変化する現象）、3. 水中が見やすい、あるいは見えにくい現象が起きることによって水面を認識する、4. 水面を通して水中を見る¹⁹⁾、そして上に述べた、5. 空の偏光パターンによるナビゲーションを通して、生物が偏光を利用していると考えられている。

5. おわりに

動物界にはいろいろな眼の形態があり、動物はその眼を通して外界を内界に形作っている。モナリザの口元にとまったハエの眼は、光受容物質を多数含んだマイクロビライの集まりが光受容部位を形作り小さなレンズを持つ一つの個眼を作り、その個眼が多数集まって一つの複眼を形成している。そこにできたそれぞれの像は、明らかに我々がもつカメラ眼の像とは異なるものである。しかしハエやミツバチたちは色や形を弁別し、その上我々には認識できない直線偏光まで利用している。もしかしたら、ほかにも我々の知らない光の性質を利用している動物がいるかもしれない。

ダーウィンが悩んだ「眼のようなあまりにも複雑な器官が自然選択によって作られたとは考えられない」という問題は、「およそ 40,000 世代の間小さな突然変異を繰り返せば平板上の構造からカメラ眼の構造に変化する」という最近の研究²⁰⁾によって解決されたかのように見えた。しかし、動物は同種間・異種間との相互作用も含めた環境との相互作用を持ち、外界の情報はそれぞれ独自の入力・処理システムによって行動に現れ、その行動によって生命を維持している。「それぞれの種が持つ眼が形作る情報世界とはどのようなもので、その情報世界はどのように進化してきたのだろうか」という疑問は、ダーウィンの後輩としての我々の新しい疑問で

はないだろうか。

動物の種それぞれの特化した眼を通して外界を見るということは、受容器から情報処理システム全体を含むことである。視覚研究とはこの全体を理解しようとすることであり、それぞれの種の情報世界同士の関わり合いを知ることが動物を理解することにつながる。動物界全体の情報処理システムの普遍性とその基本となる生物の設計原理を発見することができればと願っている。

文 献

- 1) K. Vogt: Chromophores of insect visual pigments. *Photochemistry and Photobiophysics*, **Suppl.** 273–296, 1987.
- 2) S. Matsui, M. Seidou, S. Horiuchi, I. Uchiyama and Y. Kito: Adaption of a deep-sea cephalopod to the photic environment. *Journal of General Physiology*, **92**, 55–66, 1988.
- 3) T. Hariyama: The brain as a photoreceptor: intracerebral ocelli in the firefly. *Naturwissenschaften*, **87**, 327–330, 2000.
- 4) A. Hofbauer and E. Buchner: Does *Drosophila* have seven eyes? *Naturwissenschaften*, **76**, 335–336, 1989.
- 5) H. Miyamoto, S. Takano, H. Yamagishi, H. Horiguchi and T. Hariyama: Photosensitive heart of the isopod crustacean *Ligia exotica*. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, **136**, 541, 2003.
- 6) D. H. Edwards, Jr.: Crayfish extraretinal photoreception. I. Behavioral and motorneuronal responses to abdominal illumination. *Journal of Experimental Biology*, **109**, 291–306, 1984.
- 7) S. Veleri and C. Wulbeck: Unique self-sustaining circadian oscillators within the brain of *Drosophila melanogaster*. *Chronobiology International*, **21**(3), 329–342, 2004.
- 8) K. Arikawa, D. Suyama and T. Fujii: Light on butterfly mating. *Nature*, **382**, 119, 1996.

- 9) S. Tamotsu and Y. Morita: Photoreception in pineal organs of larval and adult lampreys, *Lampetra japonic*. *Journal of Comparative Physiology A*, **159**, 1–5, 1986.
- 10) S. Tamotsu, T. Oichi, K. Nakao, Y. Fukada, Y. Shichida, T. Yosizawa and Y. Morita: Localization of iodopsin and rod-opsin immunoreactivity in the retina and pineal complex of the river lamprey, *Lampetra japonica*. *Cell Tissue Research*, **278**, 1–10, 1994.
- 11) G. Drikos, H. Ruppel, W. Spring and P. Morys: Polarized UV-absorption spectra of retinal isomers—I. Measurements in extremely thin monocrystal platelets. *Photochemistry and Photobiology*, **40**, 85–91, 1984.
- 12) G. Drikos and H. Ruppel: Polarized UV-absorption spectra of retinal isomers—II. On the assignment of the low and high energy absorption bands. *Photochemistry and Photobiology*, **40**, 93–104, 1984.
- 13) R. A. Cone: Rotational diffusion of rhodopsin in the visual receptor membrane. *Nature*, **236**, 39–43, 1972.
- 14) D. J. Coughlin and C. W. Hawryshyn: A cellular basis for polarized-light vision in rainbow trout. *Journal of Comparative Physiology A*, **169**, 479–491, 1995.
- 15) A. C. Zelhof and R. W. Hardy: WASp is required for the correct temporal morphogenesis of rhabdome microvilli. *Journal of Cell Biology*, **164**(3), 417–426, 2004.
- 16) K. von Frisch: The dance language and orientation of bees. *Belknap, Cambridge*, 1967.
- 17) 弘中満太郎：変化する環境下での昆虫のナビゲーション戦略—いろいろな視覚 cue を使うカメムシ—. *遺伝*, **58**(2), 52–58, 2004.
- 18) L. M. W. Leggett: Polarised light-sensitive interneurons in a swimming crab. *Nature*, **262**, 709–711, 1976.
- 19) L. Schneider and H. Langer: The structure of the rhabdome in the Bifunctional compound eye of the pond skater, *Gerris lacustris*. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, **99**, 538–559, 1969.
- 20) D. E. Nilsson and S. Pelger: A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proceedings of Royal Society of London. Biological Sciences*, **256**, 53–58, 1994.