

昆虫の視覚世界を探る -チョウと人間、目がいいのはどちら？-

Exploring visual world of insects
-butterfly or human, which has better eyesight?-

蟻川 謙太郎
Kentaro ARIKAWA

要 旨

色とりどりの花を訪れるアゲハ。彼らに色は見えているのか？この小さな疑問に始まって、複眼の構造から色の見え方を追求していった研究を紹介。複眼を構成する個眼には3つのタイプがあり、そこに6種の色受容細胞が決まった組合せで含まれること、アゲハはこのうち4種で色を見ているらしいこと等が分かってきた。それからなんと、アゲハはお尻にも特別な“目”をつけている。小さな実験の積み重ねでアゲハが見る世界の理解が少しずつ深まってゆく。その過程の楽しさを紹介。

チョウの視力

まず、「チョウと人間、目がいいのはどっちだろう」という問題を取り上げることにしましょう。目のよしあしは、図1のようなおなじみのパターンを使って調べます。一番上から下までだんだん図形は小さくなっていて、Cの文字の切れ目の方向が識別できるぎりぎりのところが目の良さの指標として使われ、それが空間分解能、いわゆる視力と呼ばれるものです。この視力は一体どんなメカニズムで決まっているのか？その最も重要な要素は眼球の奥にある受光体です。

図2は人間の眼球を横から見たところですが、写真を撮影するカメラに似ているので、カメラ眼と呼ばれます。一番外側には角膜とレンズがあり、その後ろにある空間の奥に、網膜と呼ばれる組織があります。網膜には、受光体である視細胞がびっしりと並んでいます。視力のよしあしには、視細胞がどれ位の大きさで、どれ位のと間隔で並んでいるかが重要です。ここで、隣接する2つの視細胞がなす角度（距離）を θ としますと、 θ の値が視力と深い関係にあります。

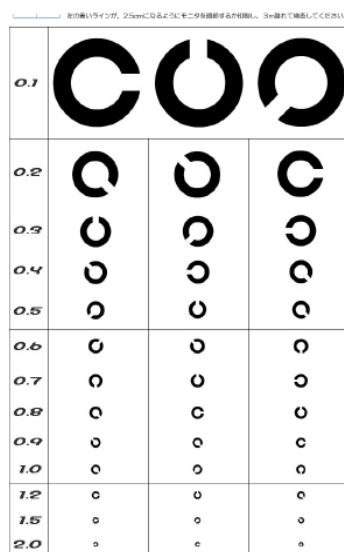


図1 検眼表の一例

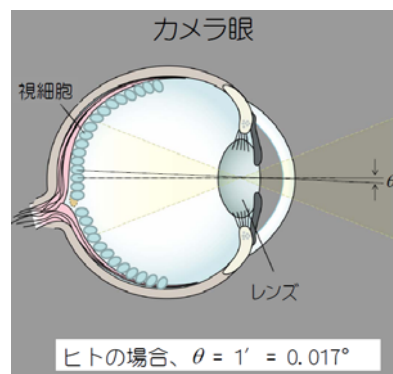


図2 ヒト眼球の断面図（カメラ眼）

θ は人間では、大体 1 分、すなわち 60 分の 1° (0.017°) で、これが視力 1 に相当します。カメラ眼の基本構造は猫

でも、魚でも、また、タコでも変わりません。さらに、ハエトリグモの目でもその奥に細かい視細胞が並んでいるという点では同じです。

ところが、昆虫の複眼はカメラ眼とは構造的にはかなり違っていています。図 3 はアゲハの複眼と昆虫複眼の模式図です。小さな個眼が集まってできています。アゲハの複眼は真っ黒ですが、アオメアブの一種では眼に非常にきれいな色がついていますし、ケバエの一種では複眼の背中部分だけが非常に大きくなっています。こういうバリエーションはありますが、複眼がどれも小さな個眼という単位からできており、個眼が少しずつ角度をなして並んで全体がドーム状になっているという点では同じです。

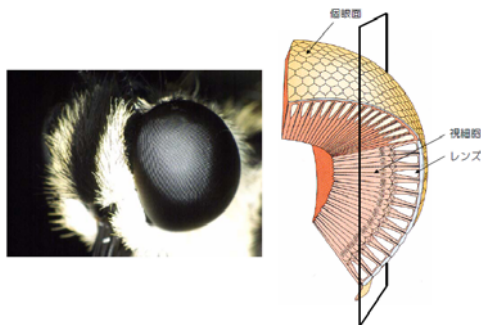


図3 アゲハの複眼(左)と昆虫の複眼モデル(右)

さて、複眼では隣り合う個眼同士の角度 θ が視力を決めることになります。アゲハの場合には θ の値はおおよそ 0.8° です。これが一体どのくらいの視力に相当するのか計算してみますと、約 0.02 です。猫の θ は 0.1° で、視力は 0.2 くらいだろうと推測されます(図 4)。ショウジョウバエという小さな蠅では、 θ が大体 6° で、視力としてはおおよそ 0.003。もうほとんど何も見えていないくらいにぼけてしまっているということになります。



図4 同じ距離から同じ物体を見た場合のヒト、ネコ、アゲハとショウジョウバエの推定視力 (Dan-Eric Nilsson 原図)

チョウに色は見えるか？

小さな花を上手に見つけて蜜を吸いに来る昆虫に、こんなにピンボケの世界しか見えていないということは、俄かには信じ難いですね。本当に昆虫の眼はそんなに悪いのだろうか？たとえば、色はどう見えているのだろうか？また、人間には見えない何かが見えているのではないかということも考えられるわけです。色が見えないと赤い花というのは周りの草に溶け込んで、あまり目立たなくなります。この疑問は実験によって解くことができます。

まず、チョウには本当に色が見えているのかどうかを調べた実験を紹介しましょう。アゲハは大きな昆虫で、捕まえるのが大変なくらい早いスピードで飛びますけれど、実験室の中で状況を整えてやりますと、狭いところでも正常な行動をします。たとえば赤い色紙の上で蜜を吸わせるということを毎日一回繰り返して3日くらいたつと、アゲハはお腹がすくと赤い色紙に降りてきて蜜を吸うようになります。

次に、蜜はどこにも置かないで、赤、青、緑、黄色4色の色紙を並べておきますと、アゲハはちゃんと赤い色紙のところに行きます。色紙の位置を変えても赤い色紙のところへ降りてきます。この行動は、赤い色紙だけではなく、青でも黄色でも緑でも、どの色でトレーニングしても見られます。これで彼らが、少なく

とも4つの色紙を見分けて、自分のトレーニングを受けた色を選びとっているのだということはわかります。

しかしこれでは本当に色が見えているといえるかどうかは分かりません。もしかするとアゲハは白黒でこの世界を見ているのかもしれない。白黒で見えていたとしてもそれぞれの色紙は明るさが違いますから、明るさで選んでいるという可能性も考えられるわけです。この点を確認するために、いろいろな濃さのグレーの紙の中にひとつだけ赤い色紙を混ぜてアゲハに見せる実験をします。もしアゲハが世界を白黒で見ているのだとすれば、アゲハは赤い色紙と、おなじ濃さに見える灰色の紙を混同するはずですが、ところが、アゲハはまったく例外なく、アゲハは自分がトレーニングを受けた赤い色紙のところ、青でトレーニングを受けた場合には青い色紙のところに行くという行動を示します。これで初めて、アゲハには色を見分ける力があるということが示せたことになります。

アゲハの色知覚

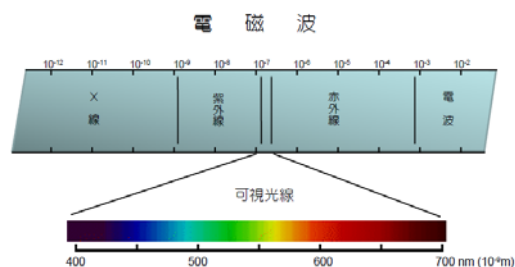


図5 電磁波と波長

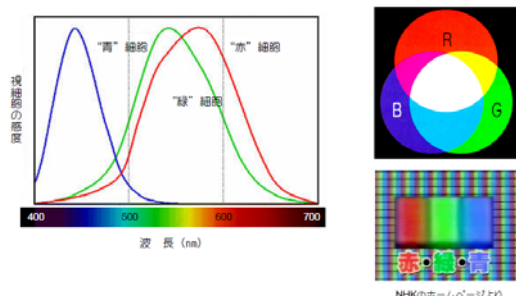


図6 ヒトは3種類の細胞で色を見る

ここで波長について、少しだけ復習しておきましょう (図5)。地球上には、電磁波が満ちており、X線、紫外線、赤

外線、電波もその一部です。我々に見える光は可視光線と呼ばれ、それは波長が400から700ナノメートルの電磁波です。波長が違う光は色が違って見え、この虹の7色を見る力が色覚です。

人間の眼には、波長を色の差として見るメカニズムとして、3つの異なる細胞があります (図6)。450ナノメートルくらいの青い光でよく反応する視細胞、530ナノメートルの緑視細胞、570ナノメートルの赤視細胞の3種です。人間はこれらの細胞をうまく使い分けて、色を感じているのです (左図)。たとえば、青の細胞だけが反応すると青が見え、緑と赤が一度に反応すると黄色を感じ、赤だけであればもちろん赤が感じられるのです。この原理は、テレビの画面に応用されています (右図)。テレビの画面を拡大鏡で拡大して見ると、そこには青緑赤の3種類の発光体があり、それらがキラキラと光っています。白い部分では3種類が全部光っているし、青い部分では青しか光っていません。そこで我々の色覚系は、レッド、グリーン、ブルー＝RGBの3原色でできている (3原色の原理) という言い方をします。

アゲハではどうでしょう？アゲハの眼の中にも視細胞が沢山あり、その視細胞はどれも同じに見えるのですが、実はその感度に差があるのかも知れない。また、色が見えるとする、いろいろな色を受容する細胞があるに違いないと思われます。そこで、アゲハの眼にはどんなものがあるのだろうかを調べてみました (図7)。

アゲハ複眼の断面を見ると、個眼が花のように見えます。はなびらのひとつひとつが視細胞です。個眼のまんなかにあって少し濃く染まっているところは光を受容する部分、感桿です。この標本はアゲハの眼を切って、青い色素アズール2で染色してあります (左図)。それで全体が青っぽく見えています。しかしあるとき、この切片を染色しないで、観察してみました。すると非常に驚いたことに、染色もしていないのにある個眼では真ん中のところに黄色の点々が、別の個眼では赤い点々があることに気がつきました (右図)。これら4つの点は、光を受容する感桿部分を取り囲ん

でいる色素で、赤と黄色の2つのタイプがあることがわかりました（図8）。

この色素の役割は何か、とても気になります。光が通るのは、その感桿の中ですから、その周囲についている色素というのは、少し不思議です。物理の教科書を開いて見ますと、光が非常に細い光ファイバーの中を通るときには、光のごく一部分が、ファイバーの外側に染み出して伝播すると書いてあります。

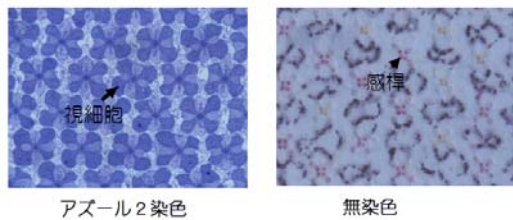


図7 アゲハの眼の断面図

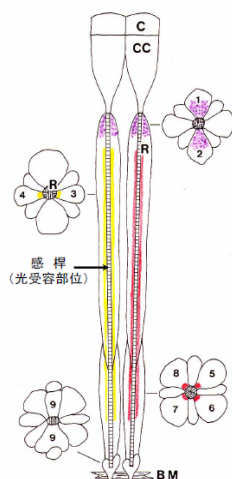


図8 アゲハの光受容部位（感桿）の周囲には色素がある

アゲハの感桿というのは直径がわずか2ミクロンくらい、ごく細い光ファイバーのようなものなので、光がその中に入り込みますと、かなりの部分がこの感桿の外を伝播するという事です。その、外を伝播した光が色素に当たりますと、そこで吸収されるので、これは、赤や黄色のフィルターになっているだろうということが想像できます。

そこで、簡単な実験をしました。アゲハの眼をバサッと剃刀で切り、下のほうから光を当てて上から覗きます。すると、驚いたことに、今まで外から見たら真っ

黒にしか見えなかった複眼が、それぞれの個眼が赤や黄色に輝いて見えたのです（図9）。当然、赤い個眼には中に赤い色素があり、黄色い個眼には中に黄色い色素があります。なかには少し薄い赤もあります。それは赤い色素が少量含まれている個眼です。このピンク色の個眼にはもうひとつ際立った特徴があることがわかりました。それは蛍光です。同じ標本を、下から光を当てて撮影したあと、上から紫外線を当てて蛍光を撮影してみるとわかります。ピンクの個眼が紫外線の下強い蛍光を出していることが分かります（図10）結果として、アゲハの複眼には3種類の個眼、すなわち赤い色素を持った個眼、赤い色素が少しで蛍光色素を持った個眼、それと黄色い色素を持った個眼があることがわかりました。

それぞれの個眼には、9個の視細胞が含まれています（図11）。8つは個眼の上の方ではなびらのように並びますが、



図9 内側から照明したアゲハの複眼

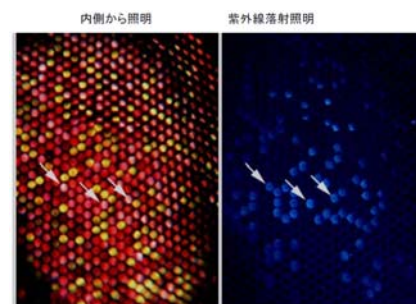


図10 アゲハ複眼には色素が異なる3種類の個眼がある

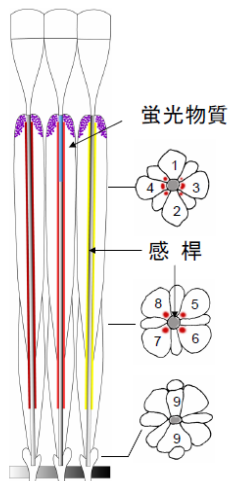


図 11 アゲハ個眼に含まれる 9 個の視細胞

9 つめは一番下のところについている小さな細胞です。9 個の視細胞が、それぞれ 3 タイプの個眼の中に入っていますから、細胞の種類としては $3 \times 9 = 27$ 種類もの細胞があるということになります。

それぞれの細胞が、いったいどういう感度を持っているか、とりわけ人間の RGB に相当するものがあるのかを調べたいので、電気生理という方法を使いました。視細胞は神経細胞の一種で、活動するときに電流が発生します。この電流は皆さんが小学校や中学校で使った電気のテスターのようなもので測定することができます。先端の直径を 0.1 ミクロンくらいまで細くしたガラス管に塩水を詰め、その塩水をテスターの電極のところに繋いで電極にします。この電極を視細胞の中に刺すと、その細胞が活動するときの電流を測定

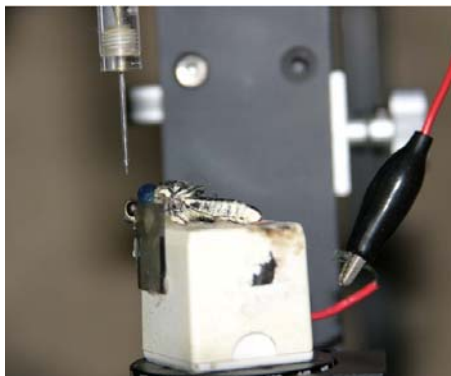


図 12 神経細胞活動を電気生理的に測定する装置

することができます（図 12）。電極が入った細胞に対して色々な波長の光を与えると、どの波長の光でその細胞が反応するかということを測定することができるわけです。

図 13a のグラフは、横軸に、当てた光の波長、縦軸には計算で求めた相対的感度を示しています（分光感度）。520 ナノメートル（緑）の光に非常に高い感度があり、赤ではほとんど感度がありません。青でも感度が低いのですが、400 ナノメートルよりも短い波長のところで少し感度があります。400 ナノメートルが人間の視覚の可視光線の限界ですが、それよりも短い波長の紫外線のところにも感度があるということです。

この細胞が、9 個の視細胞のうちのどれに相当するかというのは、ひと工夫して調べることができます。先ほどのガラス管の中の塩水に色素を混ぜておき、感度測定をした後で、電極中の色素を、細胞の中に注入します。それには、圧力をかけてもいいし、あるいは、色素というのは溶液の中に入れるとイオン化しますから、電気泳動的に、すなわち電気をかけてもいいわけです。このようにして染めた例が図 13b です。4 番の視細胞が染まっています。これで、4 番は緑色受容細胞であることが分かったわけです。

このような手法でデータを何百と集め、アゲハの目の中にはどういう種類の細胞があるかをまとめたのが図 14 です。その結果、RGB に加え、紫外線と紫がありました。さらにもうひとつ、6 番目の細胞も見つかりました。

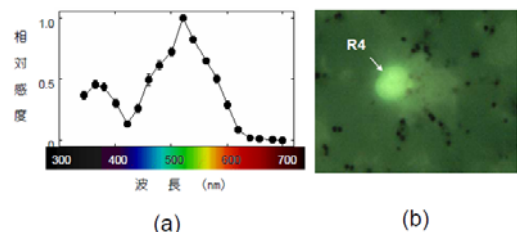


図 13 アゲハ視細胞の感度の光に対する特性

これは、広帯域といって、何色ということなく 400～650 ナノメートルの範囲を広くカバーする変った細胞です。これら

の6種類の細胞がそれぞれどこにあるかという話は省きますが、先の複眼を下から照らした写真(図9)に当てはめて見ますと、黄色いところには青と緑が、赤いところには紫外、青、赤が、ピンク色のところには、紫と広帯域があるということがわかりました。

これまで述べたように、アゲハの眼には6種類の細胞があります。人間の眼には色を見る3種類の細胞に加えて、暗い環境であたりを見るためのもう一種類の細胞があります。つまり全部で4種の細胞のうち、色を見るのには3種だけが使われているということです。では、アゲハではどうでしょう。それを調べるために、私たちはアゲハの波長弁別能を測ってみることにしました。図15はヒトの波長弁別曲線です。縦軸には最小弁別波長差 $\Delta\lambda$ (デルタ・ラムダ)、横軸は波長です。波長がどれくらい変わるとそれが色の違いとして見えるかというぎりぎりの値をプロットしてあります。



図14 アゲハの目には6種類の異なる波長帯に感ずる視細胞が分布する

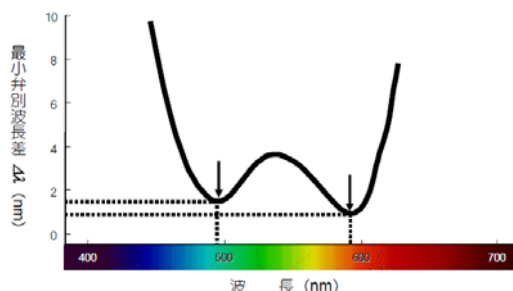


図15 ヒトの波長弁別能曲線(Df-function)

グラフには500ナノメートルと600ナノメートルの近辺に深い谷があって、これはたとえば600ナノメートルのところだと、約1ナノメートルの波長差があると違う色に見えるということを意味

しています。500ナノメートルのところでも、2ナノメートル弱の違いが分かります。ところが470ナノメートルくらいになりますと、8ナノメートル違ってようやく違う色に見えるくらいになります。谷間が2つあるのは、われわれの色覚が3原色だからです。一つ目の谷(500ナノメートル弱)のところでは、青の細胞と緑の細胞の感度が重なり、2つ目の谷(600ナノメートル付近)のところでは、緑と赤の感度が重なっています。3原色の系ではこのように谷間が2つになるのです。ですから、もしもアゲハでこの波長弁別能曲線を測れば、谷間の数と位置とから何原色の色覚系なのか、さらに、どの細胞を使っているのかということの推定ができると考えられます。

アゲハの波長弁別能を測定するにはまた行動実験が必要になります。今度は色紙ではなく、実験台の下に穴を開けて、下から単色光、すなわちある特定の波長の光だけを含む光を出して、それを見ながら蜜を吸うというトレーニングを課します。

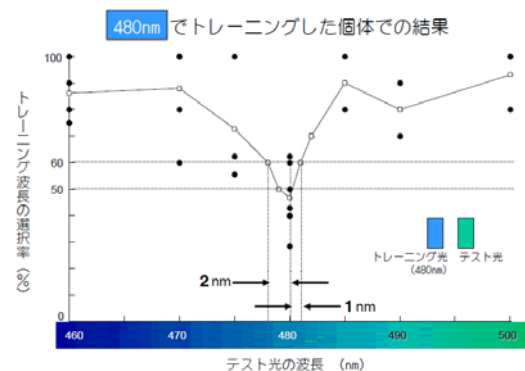


図16 アゲハのトレーニング波長の選択率とテスト光波長の関係

その結果、2-3日間トレーニングされたアゲハは特定の単色光を見せると蜜を吸うようになります。そのようなアゲハに、トレーニングに使っていた波長とそれとは違う波長を2つ並べて見せてます。もしもアゲハがその2つを区別できたとすると、アゲハは自分の吻をトレーニングの波長のほうに伸ばし、もし区別できないときは、両方半々に選びます。

図16は、480ナノメートルでトレー

ニングしたアゲハの示す、典型的な結果です。このグラフは横軸にテスト光の波長を、縦軸にトレーニング波長（480 ナノメートル）を選んだ確率です。テスト光が 480 ナノメートルということは 2 つのまったく同じものがでているわけで、そのとき選択率は 50% になっています。テスト光の波長が長くなる、あるいは短くなるにしたがって、トレーニング波長を選ぶ確率はぐっと上がり、グラフは V 字型の曲線になります。選択率 60% のところに線を引いて、この幅を測ると、彼らがいったい何ナノメートルの波長差を色の違いとして見分けたのかということが分かります。

このような測定を色々な波長でトレーニングして、チョウにその答えを聞きました。その結果を全部まとめたのが図 17 です。アゲハの波長弁別曲線です。この曲線には 430、480、そして 560 のところに大きな凹みがあります。へこみが 3 つですから、これは、アゲハの色覚が 4 原色ということを示唆しています。

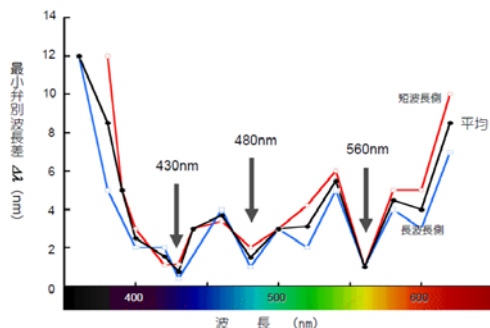


図 17 アゲハの波長弁別能曲線

この曲線（図 17）を他の動物と比較してみます。ミツバチは 1973 年にノーベル賞をとったカール・フォン・フリッシュが研究に使った材料です。この曲線は、フォン・ヘンベルセンがずいぶん前にやった実験の結果で、へこみは 2 つです。弁別できる波長差もアゲハよりはずっと粗いようです。アゲハのほうがミツバチよりも色がよく見え、しかも可視光線が赤いところにまで広がっているという点で、ミツバチよりもずいぶん優れていることを意味します。また、人間はアゲハと同様、大体 1 ナノメートルの差を見ることができます

が、短波長のところではアゲハよりも非常に弱い。ですから、少なくともこの 3 種類を比べますとアゲハの優勝ということになります。

さて、このグラフをただだけでは、4 原色ということは想像が付きますけれども、4 つがどの視細胞に当たるのかということは分かりません。実は解剖学的あるいは生理学的に、この中のどれが関係しているのかというのを突き止めるのは容易ではありません。そこでまずは、理論的な計算で推測してみました。図 18 に示す受容器ノイズ依存モデルという式を使い、どの視細胞の組合せがもっとも行動実験に合うかを計算してみました。その結果、6 種類から紫と広帯域を除外して、紫外線、青、緑、赤を含めて計算するとその結果は太い線のようになり、行動実験の結果とだいたい一致することが分かりました（図 19）。この結果から、私たちは、アゲハの色覚には紫外線と青と緑と赤の 4 つの視細胞が関わっていると予測しています。この予

$$\begin{aligned} \Delta\lambda &= \frac{(\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2}{(\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2} \\ &= \frac{(\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2}{(\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2} \\ &= \frac{(\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2}{(\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2} \end{aligned}$$

σ_i : noise of receptor class i
 v_i : noise level of single receptor i
 n_i : number of receptor i
 f_i : signal of receptor i
 $\Delta\lambda$: perceptual difference of stimuli
 $\Delta\lambda_c$: minimum discriminable wavelength difference
 q : quantum catch of receptor i
 λ : wavelength of light
 I : intensity of light
 $P(\lambda)$: spectral sensitivity of receptor i

$$\Delta\lambda = \frac{(\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2}{(\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2 + (\sigma_1 \sigma_2)^2 (\lambda_1^2 - \lambda_2^2)^2}$$

$$\frac{dP}{d\lambda} = \frac{k}{1 + k} \frac{dP}{d\lambda}$$

$$P(\lambda) = A \exp\left(-\frac{(\lambda - \lambda_c)^2}{2\sigma^2}\right) + B \exp\left(-\frac{(\lambda - \lambda_c)^2}{2\sigma^2}\right) \quad \sigma = 0.5 \sqrt{\frac{1}{n}}$$

図 18 受容器ノイズ依存モデル
(Noise-limited color opponency model)

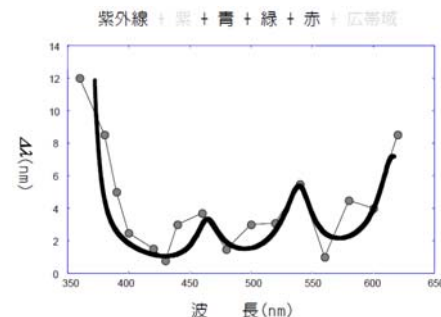


図 19 アゲハ波長弁別行動（折れ線）と受容器ノイズ依存モデルによるシュミレーション曲線（太線）の比較



図20 アゲハの色覚をなす紫外線、青、緑、赤の4色の個眼分布

測を複眼の模式図と重ねてみますと(図20)、除外した紫と広帯域は蛍光を出す個眼に含まれていることが分かります。少なくとも、蜜を飲むという行動で使われている色覚には、蛍光を出すピンク色の個眼は使われてないようです。

チョウには偏光が見える

色の話はこのくらいにして、チョウが変わったものを見ているということをご紹介しましょう。偏光です。偏光とは、波の振動面がそろっている光をさします。水平に進む偏光は、おおまかには水平面で振動する水平偏光と、垂直面で振動する垂直偏光とに分類できます。

偏光をアゲハチョウに見せたらいったいどうなるかということ、図21に示す装置を使って実験します。刺激提示面には窓が2つあり、ここにフィルターを入れて刺激を作ります。赤いフィルターを裏から照らして、赤い光のところで蜜を吸うようにトレーニングします。するとアゲハは、たとえば赤と青を出すと、必ず赤のほうに向かうようになります。そういうアゲハに縦偏光の赤と偏光ではない赤を見せると、アゲハはほぼ確実に縦偏光の赤を選びます。横偏光と非偏光を並べると、今度は偏光ではない方に向かいます。人間にはこの違いが全く区別できないので、非常に不思議な感じがします。

アゲハは偏光をいったいどのように見分けているのかは、実はまだあまりはっきりと分かっていません。たとえば、チョウは2つの偏光を違う色としてみている可能性もありますし、単なる明る

さの違いとして見分けている可能性もあります。いくつかの実験をしてみますと、どうも明るさの違いとして見ているらしいという結果が出ていますが、最終的な結論には検証実験が必要です。

今までの話を少しまとめてみましょう。“アゲハと人間、いったい目のいいのはどちらだろう”という疑問です(図22)。視力では明らかに人間が勝っていますが、紫外線が見えるかという点に関しては、アゲハのほうに軍配が上ります。色覚は3原色対4原色で、視野、見える波長の範囲が広いということでは、アゲハのほうが勝っていると言えます。どのくらい細かい波長差が識別できるのかという点では、両方とも1ナノメートルで、まあ引き分けです。偏光は人間には区別できませんが、区別できるということでアゲハのほうがいいでしょう。視野は今回お話しませんでした。複眼は背後も真上も真下もよく見えるので、視野の広さではアゲハが勝っています。結局のところどっちの目がいいのかはなかなか難しいところですが、どうもチョウのほうが優れているのではないかという印象を持っています。

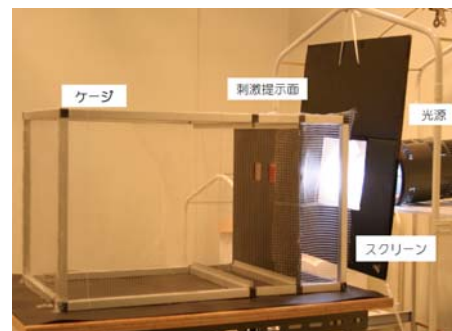


図21 アゲハの偏光識別を調べる実験装置

	ヒト	アゲハ
視力	☀ 1.00	☀ 0.02
紫外線	見えない	☀ 見える
色覚	3原色	☀ 4原色
波長弁別	☀ 1 nm	☀ 1 nm
偏光	区別できない	☀ 区別できる
視野	狭い	☀ 広い

図22 アゲハと人間、目がいいのはどちら？

アゲハのお尻の眼

チョウのほうが人間より優れているのではないかという話を、別の側面からご紹介しましょう。これまでは、頭部の目の話をしました。ところが、このアゲハには、お尻にもうひとつ別の目があります。一体そんなところに目を付けて、アゲハは一体何を見ているのかということも考えてみたいと思います。

このアゲハのお尻の目というのは、実は、私が大学院生のときに偶然発見したものです。図 23a はアゲハのメスのおなかを切って仰向けに固定し、そこにある神経の 1 本から神経の活動を測れるような記録電極をつけたところ。この状態にして、お尻のところに懐中電灯で光を当てますと、驚いたことに、活動電位が観測されました（図 23b）活動電位の頻度が高いほど、その神経は強く活動しているということを示します。左に記入した数字は光の強さで、光が強くなれば相応して神経は活発に活動することを示しています。光に対する反応は複眼からは割に簡単に記録されますが、お尻からこんな反応が観察されるというのは非常に奇妙なことです。これを初めて観察したときに、お尻に目があるという結論はいきなり導き出せたわけではありません。いくつかの実験を重ね、最終的にはお尻のごく小さな部分だけを切り取ってもまだ、その部分が反応したということが決定的な証拠になりました。当てる光の波長を変えてみますと、紫外線から青にかけての波長でよく感じるということが分かりました（図 24）。

チョウのお尻の一体どの部分に光を当てると反応するのかということをは細かく調べることもできます。お尻のあちこちに小さいスポット光を当てますと、反応が出る場所と出ない場所があります（図 25）。オスでは肛門の上ペニスの少し下の部分がよく感じます。メスでは産卵管の横とそのすぐ下のところがよく感ずるということが分かりました。

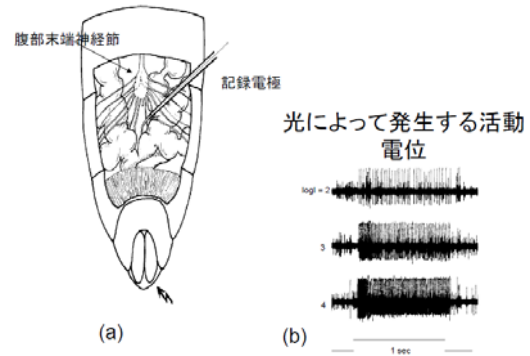


図 23 アゲハ腹部末端神経節の光応答電位

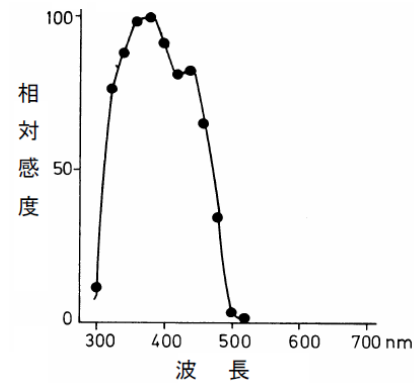


図 24 お尻の目の感度と波長

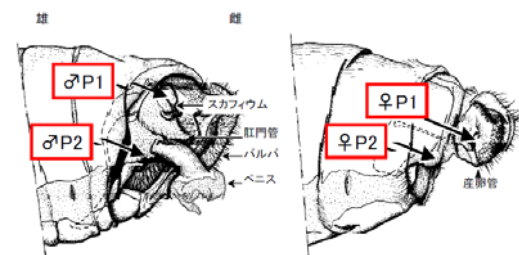


図 25 アゲハのお尻光受容器の局在

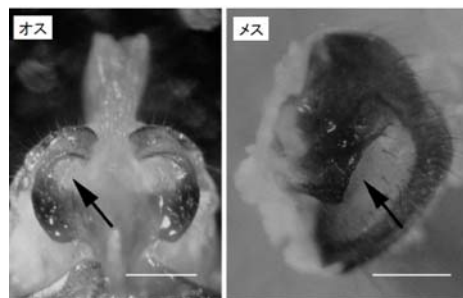


図 26 アゲハのお尻光受容部の走査電子顕微鏡による観察図

実体顕微鏡で見えますと、オスの局所には窪みがあって、内部が透明になっています。この部分で光を感じます（図 26 左）。メスの産卵管は左右の肛門突起に挟まれていて、肛門突起の横腹に雪で

作るカマクラのような洞穴様構造があり、受光部はこの中にあるようです（図26右）。この部分も内側が透明で、いかにも光が通りやすい構造です。オスの透明な皮膚の下を丹念に電子顕微鏡で調べていきますと、図27に示す細胞が見つかりました。細胞の核があり、その上部に膜が一杯詰まったような“ファオソーム”と呼ばれる構造があり、長い軸索が伸びています。このファオソームの中に光を受けとるタンパク質がたくさん含まれていて、そこで光を活動電位に変換しているらしいということが分かりました。このように、チョウのお尻には光を受けとる機能があり、しかもその細胞が存在することが分かりました。

チョウのお尻の目の役割は？

一体チョウのお尻の目は何のためにあるのだろうか。幼虫にあるかどうかを調べてみましたが、それは見つかりません。サナギになったその日から、時間を追って調べて見ますと、その細胞は実はサナギの後半で出てくることが分かりました。したがって、これは何か成虫に特有な行動に関係あるだろうということになり、交尾行動が頭に浮かびました。

図28は交尾中のアゲハを写したものです。上はメスで下はオス、このようにオスとメスはお尻の先端をくっつけてあって交尾します（a, b）。結合しているところを腹側から見ますと（c）、オスはその光受容部位を両方から挟むようなバルバという構造を持っており、これでメスの腹端を挟む交尾姿勢をとっています。このバルバは、光を当てることによって開き、光を消すと閉じます。バルバの開閉がどのような波長の光で起きるかを調べてみますと、やはり紫外線から青が効果的でした（図29）。これはお尻の光受容細胞の分光感度曲線とよく



図27 ファオソームが局在するアゲハ尾端光受容細胞の模式図

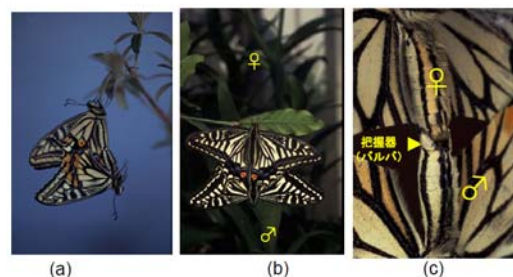


図28 アゲハの交尾状況

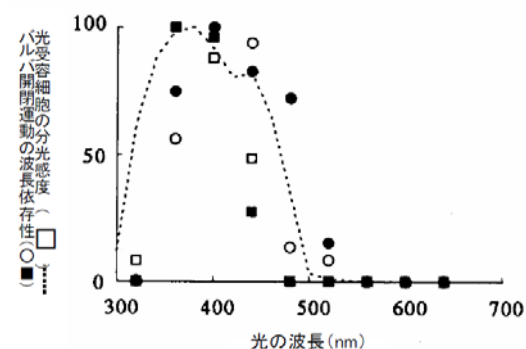


図29 アゲハのバルバ開閉と光の波長の関係

似ており、お尻のところで光を受け取ってお尻を開けているのだということが想像できます。

しかし、チョウのお尻の目が実際何の役に立っているかは、やはりアゲハに聞かなければなりません。そこで、大学の庭におおきな網室を作り、その中に羽ばたきができるようにしてメスのアゲハを沢山くりつけ、この中にオスのアゲハを放ちました。すると、オスはメスを見つけてさっと寄って、交尾をすぐに完成させることができます。

オスのアゲハは、とまっているメスを見つけるとすぐに近寄ってきて腹側に回りこみ、バルバを開きつつ、メスのおなかに触り、自分の交尾器がうまくメスの交尾器

に当たると、それを把握して交尾にいたります。発見から交尾までは平均 20 秒ほどです。この交尾姿勢は 1 時間くらい続きます。

さて、交尾行動に対して、例のお尻の目が果たす役割を調べるために、まずオスのお尻にある眼をハンダゴテでちょっと焼きつぶしてみます。また、黒いマスカラとか透明なマスカラをお尻に塗りつけるというようなことも試み、光が遮断されたものの、光が遮断されなかったもので、交尾の成功率を測ってみました。何も処理しない五体満足なオスですと、交尾成功率は大体 7 割ですが、お尻の目を熱で焼くか、黒いマスカラを塗ってしまいますと、成功率はぐっと下がります。ところが透明なマスカラだと大丈夫で、また、お尻の毛だけを熱処理しても大丈夫です。つまり、オスは交尾のためにお尻の目を使っているということが分かりました。お尻の目がある部分というのは、ちゃんと交尾をすると真っ暗になるようになっていきます。真っ暗になることイコールきっちりメスと結合できているということで、交尾行動が次のステップに移っていくようです。もし、交尾器の噛み合わせが悪くて、どこから光が漏れていますと、それは交尾器の噛みあわせがうまくいってないということで、もう一回交尾を解いて、ちょっと角度を変えてやり直しをしているようです。

メスはお尻の目だけをつぶしても、交尾行動にはまったく影響ありません。では、メスのお尻の目の役割は何か？実は産卵行動と関係しているということがわかってきました。メスのアゲハは、みかんの葉を見つけて、ドラミングという行動（これは足のつま先にある味覚器を使って葉っぱの味を確かめる行動）で本当に未完であることを確かめます。葉の確認できると体を曲げて、産卵管を葉に接触させ、その接触が刺激となり、卵を一個産みつけます（図 30）。産卵の成功率は、正常なメスでは 8 割ほどです。私たちは、産卵管のところにある目を黒く塗りつぶしたり焼きつぶしたりして、メスアゲハの産卵成功率を調べました。

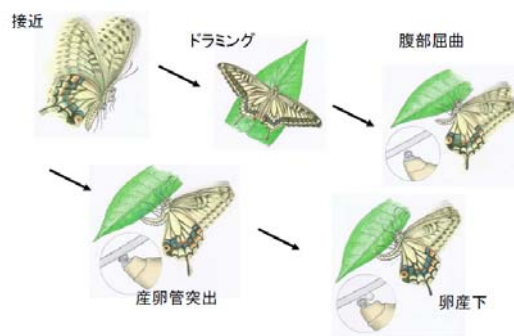


図 30 アゲハの産卵行動

すると、目を焼きつぶされると、ほとんど産卵できず、黒い塗料を塗ってもかなり悪くなるのですが、透明な塗料だったら大丈夫でした。ということで、やはり光の情報が産卵行動にとっても重要な役割を果たしていることが解りました。面白いのは、肛門突起にある機械感覚毛（接触の刺激を受け取る受容器）を熱処理しても全く卵が産めなくなるということです。このことは、光感覚と機械感覚の両方ともオンになったときのみ卵が排出されるということを示しています。その神経機構というのも現在、細かく調べているところです。

お尻の目は一体何の役に立っているのか。オスの場合にはメスとの結合をチェックすること、メスの場合には産卵管がちゃんと外に出ていてお尻の先端が機械的に刺激されるということで、卵が産める状態かをチェックしているのだということがわかりました。しかし、この程度のことになぜ光を使わなくていけないのかということはまだ分かりません。何も光を使わなくてもいわゆる接触刺激だけでも、間に合いそうな気がしますね。光が使われているなにか意外な理由があるのだろうと思います。

今日はアゲハを題材にした私たちの研究の一端をお話させていただきました。きょうお話したこと以外にもまだまだ面白いことはたくさんあります。科学の研究は、もとをただせばやはり研究者の好奇心がスタートです。皆さんもぜひ本当に面白いと思えることを追求し、科学を楽しんでいただきたいと思います。

註

本文は平成20年12月26日に開催された第3階中部大学ライフサイエンスフォーラムにおける蟻川謙太郎博士の講演内容を演者の許可を得て編集したものである。

----- 著 者 -----
蟻川謙太郎 (Kentarō ARIKAWA)

1957年生まれ、自由学園最高学部理学科コース卒。上智大学大学院修了、理学博士。横浜市立大学助手、助教授、教授を経て、06年より総合研究大学院大学先導科学研究科教授。この間、オーストラリア国立大学客員研究員、米 NIH 奨励研究員、JST さきがけ研究21研究員などを歴任。昆虫を対象に色覚系のはたらきについて、さまざまな実験手法を駆使して研究している。専門は神経行動学。

受賞歴：日本比較生理生化学会吉田奨励賞、国際ロレアル賞、日本動物学会賞、横浜文化賞、木原記念学術賞。