視物質の環境適応と色覚機構の進化に関する一考察

針 山 孝 彦, 塚 原 保 夫*

1. はじめに

多くの生物にとって、彼らが生息する環境の光は、環境に関する多くの情報を生物に与える源の1つとなっている。一方、それぞれの生物が生息する種々の環境の光は、スペクトル特性や光強度においてそれぞれ特徴的な時間空間的な分布を示している¹⁾。現在まで知られている例では、視物質はすべてレチノイドを光吸収部位(発色団)とする光受容蛋白質である。

視物質中の11-*cis*型のレチノイドが光を吸収すると、*all-trans*型に異性化する。その結果、一連の反応が起こり、ある種の酵素が活性化されて電気信号へと変換され则认为られている²⁾。このような反応が起こるためには、刺激光のスペクトル特性が、視物質の吸収スペクトルの範囲になければならないのはいうまでもないが、視物質のスペクトル吸収曲線が、環境光スペクトル分布によく近づくような傾向を示すことが数多く報告されている。たとえば、海水中のスペクトル分布は表層から深海に向かうにつれて短波長光の方が多く含まれるようになる³⁾。これに伴って、海産魚類の視物質は、表層にすむ魚類では、510nm付近に吸収極大($\lambda_{\max}$)があり、深海にすむ魚類の視物質の $\lambda_{\max}$ は約480nm付近にある⁴⁾。また、海洋性魚類の淡水河川遡上の際や、両性類の変態の際のように、1つの種の中でも生息場所が異なると、発色団が変化し、ロドプシン(発色団=retinal)からボルフィロプシン(発色団=3-dehydroretinal)に変化する例が報告されている⁵⁾。淡水河川遡上の際の変化を考えると、海よりも淡水河川の光環境の方が長波長光を多く含んでいる。これに対応して、発色団のイヨノン環に1つ多く二重結合をもつボルフィロプシンの方が、ロドプシンよりも $\lambda_{\max}$ が約20nm長波長側にある。このような

環境光のスペクトル分野と視物質のスペクトル吸収曲線の一致の傾向は、適応の1つの例であると考えられている。視物質の分光学的な特徴は、アポ蛋白質オプシンと発色団との分子の相互作用によって決まる。したがってオプシンか発色団かのどちらかが変化すれば、スペクトル吸収曲線が変化し得る。前者の海産魚類が生息する海中の深度の差による違いのような系統発生的な変化ではオプシンに違いがある例であり、後者の個体発生的な変化では発色団が変わる例である。

ある種の甲殻類の光受容膜は、毎日その半量近くが代謝回転される⁶⁾。この変化は、光反応をおこした受容分子の新生や再生に伴うもののみではない。暗黒中で飼育した動物でも、内在的なリズム発生機構によって光受容分子や光受容膜が増減することが知られている⁷⁾。この意義に関して種々の説があり、それ自体興味のある研究対象である。本稿ではこのように変換速度が早い甲殻類のうち、最近、夏期と冬期で発色団が変化することが報告されているアメリカザリガニを用いて行った電気生理学的研究⁸⁾について述べ、季節の変化に伴いオプシンも同時に変化しているのではないかという可能性を示す。最後に色覚機構の進化を考察し、視覚系の適応と進化について、実験を行なうための作業仮説をたてるよすがにしてみたい。

2. アメリカザリガニ複眼における retinal, 3-dehydroretinal の存在

最近、鈴木らによって、日本産のアメリカザリガニの複眼に、夏期にはretinalのみが、夏期以外の季節ではretinalと3-dehydroretinalの2種が含まれ、その含有率が変化することが報告された^{9),10)}。しかし、3-dehydroretinalが視物質の発色団として、実際に

* Takahiko HARIYAMA & Yasuo TSUKAHARA, 東北大学応用情報学研究センター (〒980 仙台市片平2丁目1-1)

図1 細胞内記録によるスペクトル感度曲線 夏型は $\lambda_{\max}$ が600nmでスペクトル感度曲線は1種類、冬型(夏期以外の季節型)は $\lambda_{\max}$ が560, 600, 600, 640nmで、そのスペクトル感度曲線は4種類。

どのように機能しているかどうかについての研究はまだ行なわれていなかった。ただ、これまで否定されていた無脊椎動物における3-dehydroretinalの存在が、アメリカ産のアメリカザリガニ¹¹⁾、またオーストラリア産のザリガニの複眼でも見出され¹²⁾、retinalと共存していることが確認されている。

アメリカザリガニの視細胞の形態は古くからよく調べられている。1つの個眼はR8と呼ばれる小さな視細胞^{13), 14)} ($\lambda_{\max} = 440\text{nm}$ で全季節を通して記録される)と、この下に続くR1-7と呼ばれる大きな視細胞をもつ¹⁵⁾。このR1-7の視細胞の偏光特性とスペクトル感度曲線に関して数多くの報告がある。ここで、従来報告されているスペクトル感度曲線や吸収スペクトルについて述べてみると、MSP (microspectrophotometry) で $\lambda_{\max}$ が530-550nm¹⁶⁾、ERGで565-570nm^{17), 18)}、視細胞内記録で冬期に556nmと夏期に600-620nm¹⁹⁾、また同じく細胞内記録で538-634nm²⁰⁾、sustaining fiberからの記録で560-575nm^{21), 22)} などと、そのスペクトル感度曲線及び $\lambda_{\max}$

に相当のパラツキがある。

また、発色団が夏期にはretinalだけで夏期以外の季節ではretinalと3-dehydroretinalの両方であることが知られていなかった時代において、夏期と冬期に分けた実験では、細胞内記録による日本産のアメリカザリガニ視細胞では、夏期の $\lambda_{\max}$ が600nm、冬期の $\lambda_{\max}$ が560nmであった¹⁹⁾。この結果を、夏期にはretinalのみが含まれ、冬期には3-dehydroretinalも含まれることと単純に対応させてみると、夏期には冬期に比べて長波長側に40nmほど $\lambda_{\max}$ が移動し、3-dehydroretinalを発色団としてもつボルフィロプシンの方が短波長側で感度が高いことになる。これは発色団のイオン環に二重結合が1つ多いため吸収が長波長側に移るという報告⁵⁾と矛盾することになる。またこの論文で報告された、夏期と冬期でスペクトル感度曲線が変化するという結果に注目し、冬期の日本でアメリカザリガニを用いて実験を行なったWatermanらの結果²⁰⁾では、535nmから634nmまでの広い範囲の $\lambda_{\max}$ のパラツキがあっ

図2 夏型と冬型の複眼の発色団と視細胞応答の $\lambda_{\max}$ 夏型の $\lambda_{\max}$ はほとんど600nm付近にある。発色団としてはretinalのみが含まれる。冬型の $\lambda_{\max}$ は540nmから640nmまで広い範囲にわたっており、560nmと660nmがもっとも多い。発色団としてはretinalと3-dehydroretinalの両方が含まれる。

た。しかしこの時代には、個眼の光軸に沿って刺激光を入射させることが行なわれていなく、 $\lambda_{\max}$ のバラツキは個眼内にある色素顆粒などによるフィルター効果によるものではないかと指摘されていた。最近の報告でもバラツキの原因についての考察は、red-brown proximal screening pigment (網膜の色素顆粒)の移動によるものだとすること²³⁾以外になされていない。しかし、同様の方法で記録された各種の昆虫ではこれほどまでのバラツキはみられない²⁴⁾ので、色素顆粒の移動だけでアメリカザリガニ特有のこれらのバラツキを説明することは困難である。ではなぜアメリカザリガニの場合に $\lambda_{\max}$ についての報告でこれだけバラツキが多いのであろうか。

我々はこの問題を明らかにするために、retinalだけを含むアメリカザリガニ(夏型のアメリカザリガニ)、およびretinalと3-dehydroretinalの両方を含むアメリカザリガニ(冬型のアメリカザリガニ)を用いて細胞内記録を行なった。複眼視細胞からフィルター効果などの光学的な問題がおこる可能性を除去するた

め、充分暗順応させたアメリカザリガニの個眼の光軸に沿って刺激光を入射させ、さらに電極刺入の際、機械的な刺激によって色素顆粒の移動や感度の低下がおこらないよう注意して光受容膜電位を記録し、スペクトル感度曲線を得た。

3. Retinal, 3-dehydroretinal とスペクトル感度曲線

夏期に採集したもの、あるいはいかなる季節に採集したアメリカザリガニでも25°C, LD 12:12の飼育環境下で一週間以上飼育した夏型のものでは、 $\lambda_{\max}$ が600nm(図1上)で、 $\lambda_{\max}$ やスペクトル感度曲線の全体の形にバラツキはほとんどなかった(図2上)。

しかし、夏期以外の季節に採集したもの、あるいは夏期に採集したものでも、6°C 連続暗黒下で1ヶ月以上飼育した冬型のアメリカザリガニでは、図1の下に示すように大きく分けて4つのスペクトル感度曲線が記録された。その $\lambda_{\max}$ の分布を図2の下

図3 細胞内記録によるスペクトル感度曲線の結果とEbreyの標準化曲線を合わせたもの 夏型： $\lambda_{\max}$ が600nmでretinalの標準化曲線とよく一致する。冬型：4つのスペクトル感度曲線はそれぞれretinal(A1), 3-dehydroretinal(A2)の標準化曲線とよく一致する。各点のbarは標準偏差, n; 20例 640nmの結果は2例の平均である。

に示す。縦軸は記録を行なった細胞数である。冬型のアメリカザリガニの複眼には、図2のHPLC(高速液体クロマトグラフィー)による結果に示されるように明らかに3-dehydroretinalが含まれ、夏型のものには含まれていない。

このように、retinalと3-dehydroretinalの両方が含まれている冬型のアメリカザリガニの複眼からの視細胞応答には、注意深く個眼の光軸に沿って刺激光を入射させた実験でも、 $\lambda_{\max}$ が異なるいくつかのスペクトル感度曲線が得られた。retinalのみを含む夏型のザリガニの複眼からは1種類のスペクトル感度曲線が得られ、その $\lambda_{\max}$ の位置はほとんど変わらないことが確かめられた。したがって、3-dehydroretinalの存在する場合にのみスペクトル感度曲線のバラツキがおり、3-dehydroretinalもretinal同様、視物質の発色団として機能していることが推論される。

複眼がretinalのみを含んでいるときに、 $\lambda_{\max}$ が600nmのみであり、retinalと3-dehydroretinalの両方を含んでいるときに、600nmより短波長側の560nmにも $\lambda_{\max}$ をもつ細胞がある。これらの視細胞の

視物質のオプシンと発色団の関係には、以下に述べるような2つの可能性が考えられる。1つは、オプシンは同一で、3-dehydroretinalをもつ視細胞がretinalをもつ視細胞よりも短波長側の560nmに $\lambda_{\max}$ がある可能性である。しかしこのことは、3-dehydroretinalが長波長側に $\lambda_{\max}$ をもつという事実と矛盾する。もうひとつの可能性は、別のオプシンが新たにできて、retinalを発色団とする視物質の $\lambda_{\max}$ が短波長側の560nmに移動し、3-dehydroretinalを発色団とする視物質は理論通り長波長側の600nmに $\lambda_{\max}$ があるという可能性である。これらの可能性を検討するために、視物質の発色団は11-*cis*の形で存在し、これが光を吸収しall-*trans*の型に異性化するという反応を指標にして、いくつかの単色光による選択光順応実験を行なった。つまりある発色団を含む視物質がある波長の光によってどのくらい異性化されるかを、光順応の前後での11-*cis*の型とall-*trans*の型の量を定量して解析した。

色素顆粒による光吸収の違いが起こることを防ぐために、ラブドームのみを分離した標本を作成し、選択光順応実験を行なった。3つに分けたラブドー

	560 nm	600 nm	640 nm
夏型		Ps + A 1
冬型	Pw + A 1	Ps + A 1 Pw + A 2	Ps + A 2

図4 今までの結果から示唆される仮説 夏型のアメリカザリガニではアポ蛋白質オプシンが1種類で発色団も retinal だけであり、冬型のものには、2種の発色団と2種のオプシン(Ps, Pw)が存在すると考えられる。

ム標本を1つはそのまま暗黒中に放置し、また他の2つのそれぞれに620 nmと540 nmの単色光(7×10^{15} quanta/cm²·sec)を10秒間光照射した。HPLCにより定量し、これらの標本中の11-*cis*型からall-*trans*型に変化した割合を比較した。長波長光620 nmの照射では3-dehydroretinalが相対的により多く光異性化し、短波長光540 nmではretinalの方が相対的に多く異性化された。つまり短波長側(540 nm)の順応光では、ロドプシンがボルフィロプシンより多く光を吸収し、長波長光620 nmの順応光ではボルフィロプシンがロドプシンより多く光を吸収し、光異性化されたと結論される。つまり、3-dehydroretinalの方がretinalよりも長波長側を吸収するという知見と矛盾しない結果となった。

図1で示したスペクトル感度曲線と、Ebrey²⁵⁾が作成した計算図表によって再構成したスペクトル吸収曲線(以下、標準化曲線)を比較すると、図3のようになる。図3 aは、夏型のアメリカザリガニのスペクトル感度曲線で、retinalを発色団とする視物質の標準化曲線によく一致する。図3 bは、冬型の、retinalと3-dehydroretinalの両者を含む複眼からのスペクトル感度曲線のうち比較的急峻な曲線で、 $\lambda_{\max}$ が560 nmと600 nmのスペクトル感度曲線である。 $\lambda_{\max}$ が560 nmのスペクトル感度曲線と600 nmのスペクトル感度曲線の、両者ともretinalの標準化曲線とよく一致する。とくに、 $\lambda_{\max}$ が600 nmのスペクトル感度曲線は半値幅が夏型のものと殆ど変わらない。図3 c, dは、冬型のアメリカザリガニで $\lambda_{\max}$ が640 nmと600 nmで比較的幅の広いスペクトル

感度曲線である。これは両者とも、3-dehydroretinalの標準化曲線によく一致する。

HPLCによる解析の結果と合わせて考えてみる。夏期にはretinalだけが視細胞に含まれ、その $\lambda_{\max}$ は600 nmだけで、スペクトル感度曲線はretinalを発色団にもつ視物質の標準化曲線によく一致する。冬期では夏期とまったく同じような $\lambda_{\max}$ が600 nmのスペクトル感度曲線でretinalの標準化曲線によく合うものと、新しく $\lambda_{\max}$ が560 nmでretinalの標準化曲線によく合うもの、また $\lambda_{\max}$ が600 nmと640 nmで3-dehydroretinalの標準化曲線によく合うものの3種が加えられて、合計4種になる。極性の高い溶媒を用いてHPLCによる分析²⁶⁾を行なったところ、現在知られている3-hydroxyretinalのような他の発色団²⁷⁾²⁸⁾はまったく検出されず、これらの差は他の発色団によるものとは考えられない。選択光照射実験の結果における、短波長側の順応光でretinalをもつ視物質の吸収がより高いことも考え合わせて、夏期以外の季節には、新たなオプシンの合成が、なんらかの形で誘導されたことが推論される。つまり冬期には冬型のオプシン合成が誘導され、それにretinalが結合すると、 $\lambda_{\max}$ が560 nmとなり、冬型のオプシンに3-dehydroretinalが結合すると $\lambda_{\max}$ が600 nmで幅の広いスペクトル感度曲線が得られる。冬期に残存する夏型のオプシンにretinalが結合すると $\lambda_{\max}$ が600 nmで夏型と同じスペクトル感度曲線が得られ、夏型のオプシンに3-dehydroretinalが結合すると、 $\lambda_{\max}$ がより長波長側の640 nmで幅の広いスペクトル感度曲線が得られるものと考えれば、こ

の実験結果は納得できる (図4)。

11-*cis* 型のレチノイドがオプシンの合成を誘導していることは、ハエで Schwemer ら^{29) 30)} によって観察され、またショウジョウバエでモノクローン抗体を用いて谷村ら³¹⁾ によって確認された。同様の機構がアメリカザリガニに存在すれば、これまで述べてきた結果は、11-*cis* 型の retinal と 3-dehydroretinal がそれぞれ固有のオプシン合成を誘導していることになる。3-dehydroretinal が存在するとオプシンもまた2種存在することは、予備的な生化学実験によって推定され、現在研究が進められている。

4. 機能的な意義について

ここに示された視物質の季節変動には、どのような機能的意味が隠されているのであろうか。行動学的な観察が十分でないので、これまでに述べた実験結果に基づいて機能的な意義を考察してみよう。スペクトル感度曲線が夏には1種で、冬には4種になるという変化で考え得る意義には2つある。第1は帯域を広げること、第2は色覚機構の基礎となることである。

ここで色覚機構と系統発生との関連について考えてみよう。系統樹の流れに沿って、光受容器官が発現し、まず無方向性の光の受容が行なわれるようになり、つづいて光受容器官の分化が進むと、光のおぼろげな入射方向が弁別可能になる。つぎに光受容器官の分化がより一層進み、光の入射方向が明確になるがまだパターン弁別が不可能であるという段階を経て、光受容器官と高次ニューロンがより進化した、側抑制機構などが出現し、コントラストが強調され、パターンを弁別できるようになる。これらの機能の進化の流れは、その光受容器官の存在様式に従って、分散光覚、神経光覚、眼点、複眼、レンズ眼などと呼ばれている³²⁾。形態学的に、より組織化されればされるほど、パターン弁別の機構がより複雑化していることに気がつく。

パターン弁別能力が高い動物で、もっとも末梢で見られるシナプス機構には、ギャップジャンクションを介して受動的に広がる正の結合機構と、化学シナプスによる側抑制機構があげられる。このような機構をもちパターン弁別能力がある動物が色弁別能力をもてば、色そのものが情報をもたなくてもコントラストが豊富となり、全体的には利用し得る情報が増える。刺激の属性である色の弁別能力に注目してみると、パターン弁別能力はないが、色の弁別能力がある

ことが報告されている例は少ない^{33) 34)}。色の弁別能力は、パターン弁別能力に付け加えられる形で出現するものであろう。

脊椎動物で色覚のある生物では、最末梢に3種の錐体細胞があり、つづく二次ニューロンの水平細胞は色対比型細胞であり、これらが色覚の必須の機構であるといわれている。この色対比型ニューロンとは、ある波長帯では正の、その周辺の波長帯では負の極性応答をする神経細胞のことである。このようなニューロンがアメリカザリガニの視覚系の末梢にあり得るであろうか。

パターン弁別に不可欠な機構に側抑制機構がある。最も簡単な側抑制機構はバッタにみられるもので、特別な構造をもたず、光を受容した視細胞に生じた電位変化自身がその周辺の視細胞に影響を与え、網膜全体に側抑制がおこるものである。つぎに簡単な機構はアワビの目で発見されたもので、特別なシナプス構造をもたず、光を受容した視細胞からその周辺に抑制性化学物質が一様に放出されるものである。またタコでは、やや組織化されたシナプスが側抑制機構に関与していることが報告されており、カブトガニでは組織化されたシナプスがみつられている。高次な動物の中核側では、刺激の特徴抽出型ニューロンをもつようになる³⁵⁾。

アメリカザリガニの複眼は高度に分化した光受容器官であり、光受容細胞では偏光受容能力が非常に高く、さらに高次の介在ニューロンにも偏光受容能力があることが示されている³⁶⁾。一般的に偏光受容能力は、太陽コンパスと関連づけて考えられていることが多い。これまで提案された機能には、(1)太陽コンパス、(2)光量子の受容能力を増大する、(3)色と同じようにコントラストの数を増す、(4)水中を覗くことができる、(5)人工的な水平面を知覚するなどあげられ、パターン視との関連のある(3)の機構が注目される³⁷⁾。

アメリカザリガニのように高度に分化した光受容器官の視細胞に、種々の波長特性をもった視物質が含まれるとどのようなのであろうか。まず第1に、冬期のアメリカザリガニでは、先にあげた3種の受容細胞が必要であるという条件は満たされている。一方、側抑制機構を備えた神経系に2種の視物質が含まれれば、ある細胞はその細胞の吸収帯では正の、他の色素をもつ細胞の波長帯では負の反応をおこすはずである。つまり色対比型の機構が存在し得る。アメリカザリガニのように重集合型のラブド

ームをもつ動物では、1個眼内のそれぞれの視細胞はほぼ同じ視野をもつので、個眼内で側抑制がおこれば、より理想的に1つの視野内での波長特性が強調する色対比がおこり、第2の条件もみたされることになる。新たな能力を獲得するまでの経過をみると、より複雑な機能をもつにはそれ以前にもっていた機能を利用することが出発であると考えるのが自然であろう。色の弁別能の機構は、パターン視に必須な側抑制機構という既に存在していた神経系の上に、新たな視物質が視細胞に含まれるということだけで、先に述べた末梢における色弁別機構の2つの条件がみたされるので、色の弁別能をえられるという可能性は充分にあり得ると思われる。このようにして、色に関する情報をより多く中枢に供給することが可能になれば、それを受けて、つぎに色に関する特徴抽出ニューロンが出現するという過程を経て、色弁別能力が完成するのではないだろうか。偏光応答が高位のニューロンに見られることは個眼内の視細胞が特別な組み合わせをもって二次ニューロンに結合している証拠であり、ほんの僅か配線が変われば色覚が可能となることは有り得ることと思われる。一方、側方に興奮が同符号のまま広がる機構しかない場合は、すべての光受容細胞の信号が足し合わされ単に帯域が広げられたことになる。側方への相互作用がこれらのどちらであるのかを、実験的に明らかにすることが楽しみである。

5. おわりに

行動学的にアメリカザリガニの色覚の存在が証明されているわけではないので、2種の発色団が存在することによって色覚を得ているのか、あるいは波長の受容域を広げ感度の帯域を広げているのか、まだ分からない。また、予測される側抑制機構はバッタやハエでbumpを指標にして視細胞末端部に存在することの研究を進めているが、末端部で安定したbumpを記録することが困難であるため、直接証明するにはまだ時間がかかりそうである。しかし夏を除く季節に、retinalと3-dehydroretinalが複眼中に存在し、春と秋とが交尾の季節であること、また一見全く同じ色に見えるアメリカザリガニでも赤色光下で観察すると、雄のハサミだけが雌雄の他の箇所比べて白く輝いてみえることなどから、おそらく行動学的にも近い将来色覚の存在が証明されることと思われる。

文 献

- 1) 原田敦, 尾田義治, 塚原保夫: 日本生物環境調節学会第24回大会講演要旨集, 14-15 (1986)
- 2) 塚原保夫: 光受容細胞における信号の変換, 287-290, 特定研究「光生理現象の初期過程」, 昭和57年2月
- 3) Locket, N. A.: Handbook of Sensory Physiology, vol. VII/5, pp. 71, Springer-Verlag (1977)
- 4) Crescitelli, F., McFall-Ngai, M. & Horwitz, J. comp. Physiol. A, 157, 323-333 (1985)
- 5) Bridges, C. D. B.: Handbook of Sensory Physiology, vol. VII/1, pp. 417-480 (1972)
- 6) Hariyama, T., Eguchi, E. & Meyer-Rochow, V. B.: J. exp. Biol., 123, 1-26 (1986)
- 7) 針山孝彦, 杉田陽一, 原田敦, 塚原保夫: 第8回日本動物生理学会大会, 30 (1986)
- 8) Hariyama, T. submitted
- 9) Suzuki, T., Makino-Tasaka, M. & Eguchi, E.: Vision Res., 24, 8, 783-787 (1984)
- 10) Suzuki, T., Arikawa, K. & Eguchi, E.: Zool. Sci., 455-461 (1985)
- 11) Goldsmith, T. H.: Photochem. Photobiol. 42, 805-809 (1985)
- 12) Meyer-Rochow, V. B. & Suzuki, T.: Comp. Biochem. Physiol., 83 B, 75-78 (1986)
- 13) Cummins, D. & Goldsmith, T. H.: J. comp. Physiol. 142, 199-202 (1981)
- 14) Krebs, W. & Lietz, R.: Cell Tissue Res., 222, 409-415 (1982)
- 15) Eguchi, E.: J. Cell. Comp. Physiol., 66, 411-430 (1965)
- 16) Goldsmith, T. H.: Vision Res., 18, 475-482 (1978)
- 17) Kennedy, D. & Bruno, M. S.: J. gen. Physiol., 44, 1089-1102 (1961)
- 18) Kong, K-L. & Goldsmith, T. H.: J. comp. Physiol., 122, 273-288 (1977)
- 19) Nosaki, H.: Z. vergl. Physiol., 64, 318-323 (1969)
- 20) Waterman, T. H. & Fernandez, H. R.: Z. vergl. Physiol., 68, 154-174 (1970)
- 21) Woodcock, A. E. R. & Goldsmith, T. H.: Z. vergl. Physiol., 69, 117-133 (1970)
- 22) Traviño, D. L. & Larimer, J. L.: Z. vergl.

- Physiol., 69, 139-149 (1970)
- 23) Bryceson, K. P.: J. exp. Biol., 125, 401-404 (1986)
 - 24) Langer, H.: In Photoreceptor Optics, pp. 429-455, Springer-Verlag (1975)
 - 25) Ebrey, T. G.: Vision Res., 17, 147-151 (1977)
 - 26) Seki, T., Fujishita, S., Ito, M., Matsuoka, N., Kobayashi, C. & Tsukida, K.: Vision Res., 26, 2, 255-258 (1986)
 - 27) Tanimura, T., Isono, K. & Tsukahara, Y.: Photochem. Photobiol. 43, 225-228 (1986)
 - 28) Matsui, S., Seidou, M., Horiuchi, S., Uchiyama, T. & Kito, Y.: Abstract for ICER Satellite Symposium on Photoreception in visual cells, 30 (1986)
 - 29) Schwemer, J.: Biophys. Struct. Mech., 9, 287-298 (1983)
 - 30) Paulsen, R. & Schwemer, J.: Eur. J. Biochem., 137, 609-614 (1983)
 - 31) Tanimura, T., et. al. submitted
 - 32) 吉田正夫: 光感覚, 現代生物学の課題 3, 1-13 (1975)
 - 33) Ichikawa, T. & Tateda, H.: J. comp. Physiol., 139, 41-47 (1980)
 - 34) Ichikawa, T.: Brain Res., 397, 381-385 (1986)
 - 35) 塚原保夫, 青木清: 光運動反応, 58-87, 共立出版 (1981)
 - 36) Waterman, T.H.: In Photoreception and Vision in Invertebrates, pp. 63-114, Plenum Press (1984)
 - 37) Leggett, L. M. W.: Nature 262, 709-711 (1976)