チョウ類の尾端光受容系

蟻 川 謙太郎*

チョウ類は腹部末端(尾端)に2対の光受容細胞を持つ。尾端光受容系は、少なくともアゲハチョウのオスでは、交尾をするときになくてはならない感覚器であることがわかった。オスの光受容細胞は、オスとメスの交尾器がきちんと結合すると暗くなるような場所にあり、その場所が暗くなったことによってオスはメスときちんと結合できたということを確認しているらしい。本稿ではまず、尾端光受容系がどのような経緯で発見されたか、光受容細胞の反応と構造はどのようなものかの2点について述べ、次いでこの光受容系が何の役に立っているのかを調べるために行った実験のいくつかをご紹介します。

1. はじめに一尾端光受容器発見の経緯

まず、尾端光受容器がどのような経緯で発見されたかを述べておこうと思う。きっかけはまさに偶然であった。

アゲハチョウ科のチョウ類の多くは、幼虫期にミカン科植物の葉を食べて育つ。幼虫が確実に餌にありつけるよう、母チョウはミカン科植物を選んで、卵をひとつひとつその葉に産みつける。大学院に入学したとき、私は母チョウがどのようにして産卵すべき植物を見つけるのかという問題に興味を持ち、まず産卵行動の神経機構の研究を始めた。

メスの腹部をあおむけにして解剖するとすぐに神経系が見える。腹部末端神経節からは左右に6対の末梢神経束が伸びている。このうちの一本を吸引電極で保持して神経の活動電位を記録しているときに、妙な反応をする細胞があることに気がついた。光があたると持続的に活動電位を発生し続けるのである。

この活動電位の由来はどこにあるのかというのが、まず最初の問題だった。標本を実体顕微鏡で覗くための照明を点灯すると、チョウは頭を光源の方へ向

ける。消灯すると頭を元の位置に戻す。光は複眼で受容されるという常識に従えば、複眼から入った光の情報が巡りめぐって腹部末端の神経を興奮させているということになる。もしそうならば、複眼を切ってしまうと反応はなくなるはずである。そうして頭部を切り落としてみた。しかし、反応はそのままだった。

次に考えたのは、中枢神経系の内部に光に応答する細胞がある可能性である。そういう細胞はザリガニやイソアワモチの神経系でも知られていたもので、昆虫にもあるのかも知れない。(アゲハ中枢内の光受容細胞は、後に発見した¹⁾。)そこで吸引電極を神経につけたままで、胸を切り落とし、腹部の神経節を上から順々にひとつずつ切り落とし、とうとう腹部末端神経節だけになった。電極で吸い込んでいる神経束以外の神経束もすべて切り落とした。それでも反応は出ている。残っていた神経は前から数えて5番目の神経(N5)だった。ここで腹部末端神経節を切り落としても反応が残れば、この反応の由来は神経節内部の細胞ではなく、末梢にある細胞ということになる。電極と神経節の間でN5を切断してみたが、果たして反応はそのままだった。N5は主に交尾器周辺に分枝を伸ばしている神経である。

お尻に“目”!? あまりにもショッキングであった。私はこの光受容器の研究を続けることにし、産卵行動の研究は後回しにした¹⁾。

2. お尻の“目”は4個ある

腹部末端神経節からは左右に6対、合計12本の神経が伸びている。よく調べてみると、このうち一番後方の2対(N6とN5)が光に反応すること、そしてオスもメスも同じように光に反応することがわかった。反応は光を当てている間、持続的に発射される

*Kentaro ARIKAWA, 横浜市立大学理学部・科技団さがけ研究21(〒236-0027 横浜市金沢区瀬戸22-2)

図1 尾端光受容細胞の反応 a) オス腹部を左側面から見たところ。腹部末端神経節から伸びる神経を切って、末梢側の断端を吸引電極で吸い上げているところの模式図。b) 吸引電極を使って記録される光受容細胞の活動電位。左の数字は刺激光の相対的強度。

図2 尾端光受容器の局在 オスメスの腹部末端を左側面から描いたところ。P1, P2: 光受容部位1および2。P1にはN6が、P2にはN5が分布している。

活動電位として観察することができる(図1)。分光感度は紫外線から紫で高い²⁾。

反応を記録しながら小さな光スポットを腹部のあちこちにあててみると、オスでは肛門管上のスカフィウム(photoreceptive site 1, P1)とペニス下方の膜状部位(P2)が、メスでは肛門突起の両脇(P1)とその少し下方の膜状部位(P2)とが光に反応することがわかった(図2)。P1にはN6、P2にはN5の分枝が伸びていた。

図1からもわかるように、N5とN6から記録できる光受容細胞の活動電位は、どんな場合でも単一の振幅を持ったユニットである。このことは、1本の神経束には1本の光受容細胞軸索しか含まれていないことを示唆している。すなわち、スカフィウムなどの光受容部位には、それぞれの部位におそらく1つずつ、1個体に合計4個の特徴的な感覚神経細胞があって、腹部末端神経節に向かって軸索を伸ばしていると考えられる。

そこで次に、電子顕微鏡を使ってP1にある感覚神経細胞を徹底的に観察した。スカフィウムや肛門突起には機械感覚毛が多く生えているので、組織の内部にも感覚神経細胞自体は沢山ある。その中にひとつ、非常に特徴的な形をした細胞があった。図3はその細胞の末梢部分の電子顕微鏡写真である。末梢部分は直径30~40ミクロンの球状で、内部に細胞の核を含む細胞体がある。細胞体の一方からは太い

図3 P 1に存在する尾端光受容細胞の電子顕微鏡写真 Ax; 軸索, Cy; 細胞体の細胞質部分, N; 光受容細胞の核, n; グリア細胞の核, Ph; ファオソーム。スケール=5 ミクロン。

図4 アゲハの交尾行動

a) アゲハ交尾行動の流れ。接近から交尾の成立まで平均20秒、交尾の姿勢は約1時間続く。交尾後は分離し、両者とも飛び去る。b) 交尾していないときのオス交尾器のスケッチ。c) 交尾中のオス交尾器のスケッチ。屈曲したスーパーウルクスとスカフィウムのあいだにメスのラメラポストヴァギナリスという構造を挟み込んでメスを固定する。スカフィウム上にあるP1は、このとき完全に覆い隠される。

軸索が腹部末端神経節まで伸びている。細胞体の他方からは数本の突起が伸び、突起の先端は更に細く管状に枝分かれする。突起とその先端から伸びる管状の膜は、互いにかきまらるようにして丸くまとまっている。管状あるいは円板状の膜が沢山集まった構造は、いろいろな光受容細胞に共通して見られる特徴である。存在場所、数、構造から判断すると、図3の細胞がアゲハのお尻にある“目”の本体であると考えてまず間違いない⁸⁾。管状の膜が丸くまとまった様子がミミズ皮膚の光受容細胞などに見られる“ファオソーム(phaosome: phao=光, some=体)”と呼ばれる構造に似ているので、私たちもこの

細胞を“ファオソーム型の光受容細胞”に含めることにした¹⁰⁾。この細胞は幼虫にはなく、蛹期の後半に形成されることもわかった⁹⁾。

3. お尻の“目”は交尾の成立に必要である

ところで、お尻の“目”が何の役に立っているだろうか。交尾器に強い光を当てると、チョウは交尾器の一部を大きく動かす¹⁾。この動きを司る神経回路は、腹部神経系に局在している。さまざまな生理実験の結果を総合すると、お尻の“目”はチョウが積極的に交尾器を動かす行動と何か密接な関係があ

るように思われる³⁾。そのような行動としてすぐに思い浮かぶのは、交尾時のオスの行動である。そこで、交尾行動を特にオスに着目して観察することにした。行動実験のために、学内に11×7×3メートルの網室を作った。網室の中に処女メスを固定しオスを放すと、オスはすぐにメスを発見して接近する。それに続いて起こる一連の行動を、図4 aに示した。

オスはメスを発見後(ステップ1)、メスに近寄ってメスの腹側に回り込む(ステップ2)。そのときオスは腹端のバルバ(図2)を大きく開き、中の交尾器を露出させる。オスは自分の交尾器をメスの腹部のあちこちに押し付けるようにして相手の交尾器を探索する(ステップ3)。メスの交尾器がうまく見つかりとドッキングが成立し(ステップ4)、オスはメスにぶら下がる交尾姿勢に入る(ステップ5)。オスがメスを発見してからドッキングが成立するまで平均およそ20秒、その後交尾姿勢はおおよそ1時間続き、交尾は終了する(ステップ6)。

もしもオスのお尻の“目”を破壊してしまうと、交尾行動にどのような影響が現われるか?それを調べるために我々はP1にある1対の光受容細胞を、軽く熱したハンダゴテでこすってから、交尾行動を観察した。電気生理学的にも、熱処理したP1は光に全く反応しない。熱処理は、しかし、光受容細胞のごく近くに交尾に必要な何か別の構造があると、それも破壊している可能性が捨て切れない。そこで、P1に黒い塗料を塗るという方法を併用した。対照実験として、透明な塗料を塗ったオスも準備した。

行動実験の結果は明白であった(図5)。無処理の

オスの交尾成功率が約66%であったのに対し、P1を熱処理したオスは28%、黒く塗ったオスは23%しか交尾に至らなかった。一生懸命メスに交尾を挑んで交尾器の探索(ステップ3)は行なうものの不調に終わり、ついには交尾をあきらめてしまうのである。透明塗料を塗った対照個体は問題なく交尾した。しかし何もなかった個体の割合がどの処理でも25%前後で一定であることから、P1の処理が交尾の動機づけを低下させたわけではないこともわかる(図5の白部分)。

P1の存在するスカフィウムには、機械感覚毛が密生している。交尾に触覚が無関係ということは少し考えにくい。そこで、この毛を焼きつぶして交尾行動への影響を調べたところ、交尾成功率は約40%にまで低下した。P1の処理よりは効果が小さいが、触覚も交尾に利用されているということは、はっきりわかる。そこで注目したいのが、P1を処理したにもかかわらず交尾を成功させた約25%である。お尻の“目”が利かないので交尾には相当の困難を来したが、残された触覚をたよりになんとか窮地を切り抜けたものと考えられる⁵⁾。

4. お尻の“目”で交尾器のかみ合わせを確かめている

お尻の“目”が交尾の成立に必要であることはわかった。次は、チョウが光の情報をどのように使って交尾行動を調節しているかという問題を考えたい。

交尾しているとき、オスはメスにぶら下がる。こ

図5 P1を処理したオスの、処女メスとの交尾成功率 *; $p < 0.05$, **; $p < 0.01$ (Mann-Whitney U-テスト)。

交尾行動のステップ

図6 交尾行動中のオスP1の反応 シミュレーション。
*; $p < 0.05$ (Mann-Whitney U-テスト)

のとき両者の体をつないでいるのは腹部の末端だけである。オスの交尾器には、スーパーウックスという大きな鍵状の構造があって(図4 b), オスはこれを折ってスカフィウムとの間にメスの交尾器の一部をしっかりとさみ込み(図4 c), メスにぶら下がる。スーパーウックスを折るための筋肉は大きく強力なためこの結合は非常に強固で、交尾中のペアを無理に引き離そうとするとどちらかの腹部がちぎれてしまうことすらある。

ところで、スカフィウムにはP1がある。交尾中のオスのスカフィウムは、メス交尾器の一部と自分のスーパーウックスによって腹部に押し込まれている。この状態ではおそらく光はほとんどP1に届いていないものと思われる。それを実際に測定した。交尾行動の各ステップ(図4 a)でのオス交尾器の状態をできるだけ正確に再現し、P1の反応を測定した。ステップ4と5については、実際に交尾させたペアをつけたままオス腹部を解剖し、両者が離れないうちに測定を行なった。

図6は測定結果である。横軸には照度2000ルクスの時の活動電位の数、縦軸には交尾行動の各ステップを取ってある。バルバを開いてメスの腹側に回り込んでいる時の反応をピークに、探索、把握とP1の反応は劇的に下がる。この結果は、交尾器を探索していきちんとした位置にメスの交尾器を捉えることができると、P1が急に暗くなるということを意味している。いままで強く反応していたものが突然反応しなくなる、すなわち、“反応の急激な低下”=“交尾器が正しく結合した”という情報になってい

るらしい。交尾器を少しずれた状態で把握してしまうとP1は暗くならないので、もう一度把握を解除して探索を繰り返すことになる。P1が処理された個体では、バルバを開いて回り込んでいる時にもP1が反応することはない。従って、仮にきちんと交尾器が結合したとしてもP1の反応が急激に低下することはないので、結合を認識することができずに探索を続け、ついには交尾をあきらめてしまうのだろう⁶⁾。

5. 展望

この研究には未解決の問題もまだまだ多い。まず、なぜ交尾の成立という場面でわざわざ光を使うシステムが進化してきたのか? この疑問に何か実験的に答えを出すことができるかどうか、いま思案中である。オスのP1を左右両方ともつぶしてしまうと交尾成功率が下がったが、どちらか片方だとうなるか? この実験をすると、P1を使ってチョウが交尾器の結合を検出するメカニズムがより詳細に分析できるのではないかと考えた。結果は意外なものだった。左をつぶすと交尾成立があやうくなるが、右だけしかつぶさなかったときには問題なく交尾するのである。お尻の“目”の機能に左右性が存在するのである。光受容器による交尾行動調節の中枢機構が、脳の左右性の神経基盤を探るいいモデルになるかもしれない。これ以外にも、メスのお尻の“目”は何をしているのか、N5につながるもう1組の細胞P2は何をしているのか、興味は尽きない。こうし

た未解決の問題の中に、お尻の“目”が単にチョウに見られる面白い一現象という側面を超えた、新しい大きな展開が潜んでいるような気がする。新しい問題をじっくりと探索して、ひとつひとつ解決して行きたいと思う。

謝辞

一連の研究を通じて、上智大学の青木清先生と横浜市立大学の江口英輔先生には沢山の有益なご助言をいただいた。また、細胞の微細構造の記載は島崎(宮古)由美子さん、行動実験による生物学的意義の解明は須山大輔君と藤井隆法君が中心になって行なった研究の成果である。深く感謝する。

文 献

- 1) Arikawa, K.: Naturwiss 80: 326-328 (1993)
- 2) Arikawa, K. & Aoki, K.: J. Comp. Physiol. A148: 483-489 (1982)
- 3) Arikawa, K. & Aoki, K.: J. Insect Physiol. 30: 853-860 (1984)
- 4) Arikawa, K., Eguchi, E., Yoshida, A. & Aoki, K.: Nature 288: 700-702 (1980)
- 5) Arikawa, K., Suyama, D. & Fujii, T.: Nature 382: 119 (1996)
- 6) Arikawa, K., Suyama, D. & Fujii, T.: J. Comp. Physiol. A180: 295-299 (1997)
- 7) Arikawa, K., Uchiumi, K. & Eguchi, E.: Naturwiss 78: 82-84 (1991)
- 8) Miyako, Y., Arikawa, K. & Eguchi, E.: J. Comp. Neurol. 327: 458-468 (1993)
- 9) Miyako, Y., Arikawa, K. & Eguchi, E.: J. Comp. Neurol. 363: 296-306 (1995)
- 10) Röhlich, P., Aros, B. & Virágh, S.: Z. Zellforsch. 104: 345-357 (1970)