

2021.10.15 開催
第5回アカデミックカフェ
「日本学術振興会賞受賞記念」

生物多様性に学ぶ巧みな光の使い方

理学研究科 教授 小柳 光正

概要 光は生物にとって重要な環境情報であり、多くの動物は光を視覚や体内時計の調節などのさまざまな生命活動に利用している。それら動物の光利用のしくみは目的や動物によって多種多様であるが、光をキャッチする分子、すなわち光受容タンパク質が単一起源であることから、光受容タンパク質の進化を起点とすることで、動物の光利用のしくみを動物界横断的に調べることができる。この点に着目し、さまざまな動物の多様な光受容タンパク質の機能解析を行った結果、動物の巧みな光の使い方が見えてきた。

キーワード 光受容タンパク質, 眼, 視覚, 奥行き知覚, ピンぼけ, 進化, DFD



会場の様子

1. はじめに

光は生物にとって重要な環境情報であり、ヒトを含む多くの動物は光情報をさまざまな生理機能に利用している。中でも、ものの形、色、位置の情報を得ることが出来る視覚は動物にとって極めて重要な感覚である。この動物の視覚の入り口に位置し光をキャッチする分子が光受容タンパク質で、その性質が、吸収する光の波長域（色）や駆動する情報変換系など、光受容の性質の大部分を決定する。そのため光受容タンパク質は、動物の光利用のしくみを理解する上で最も重要な分子と言える[1]。さらに、さまざまな動物の光受容タンパク質は単一起源であることから、光受容タンパク質の分子進化を起点とすることで、動物の光利用のしくみを動物界横断的に調べることができる。

このような点に着目して、私たちはさまざまな動物の光利用について研究してきた。その結果、動物の視覚システムの進化の全体像や[2, 3], 眼以外での光利用のしくみ[4, 5, 6]など、興味深い発見に至った。特にハエトリグモというクモの研究からは、これまでに知られていなかった意外なしくみによる奥行き知覚を見出したので紹介したい。

2. 動物の奥行き知覚メカニズム

対象までの距離を測る、すなわち奥行きの知覚は、視覚の重要な機能の一つである。動物は様々な視覚の手がかりから奥行き知覚を行うが、相対的な位置情報を知るだけでなく絶対的な距離を測ることができるメカニズムとしては次の3種類がよく知られている。1つ目は、左右の目の見え方の違いなどを利用した両眼立体視であり、ヒトを含む多くの動物がこのメカニズムによって奥行きを知覚している。2つ目は、カメレオンなどの脊椎動物で知られている accommodation と呼ばれるメカニズムである[7]。脊椎動物は一般に眼のレンズの厚みを変えたり動かしたりしてピントを調節するが、対象にピントを合わせるためにどれだけレンズを調節したか、という情報から奥行き情報を得ることができるのである。3つ目は、カマキリなどの昆虫で知られている運動視差と呼ばれるメカニズムで、これらの昆虫は頭部を左右に振った際にどれだけ対象が速く（あるいは大きく）動くかによって距離を判断している[8]。このメカニズムは、走行中の列車から外を眺めたときに近くのものほど速く通り過ぎていくことを思い浮かべるとわかりやすいだろう。

3. ハエトリグモの視覚系

眼は動物によって、大きさ、数、構造など実に多様である[9]。動物界を見渡すと、眼点と呼ばれる単純な構造の眼や、われわれ脊椎動物やイカ、タコなどの軟体動物の眼のようにレンズと網膜を備えたカメラ眼と呼ばれる発達した眼が視覚を支えている。昆虫や甲殻類の眼は、たくさんの個眼が集まった複眼と呼ばれる眼で、カメラ眼とは外見も光学系も大きく異なる。ところが興味深いことに、昆虫や甲殻類と同じ節足動物に属するクモ類は、複眼ではなくカメラ眼でものを見ている。すなわちクモ類の視覚系は、他の節足動物とは独自に進化したものと考えられる。クモ類は一般に4対（合計8つ）のカメラ眼をもつ。クモといえは、網を張って昆虫などの獲物を待ち伏せするクモがよく知られているが、徘徊性で網を張らずに自ら獲物を捕獲するクモも多い。徘徊性のクモの多くは発達した視覚をもつが、その中で最も優れた視覚をもつクモがハエトリグモである（図1）。



図1 ハエトリグモの主眼

ハエトリグモは、英語では *jumping spider* と呼ばれ、その名が示す通り、小バエなどの獲物を飛び掛かって捕獲する。ハエトリグモの正面についているものを見る時に用いる主眼と呼ばれる一対の眼（図1の矢じり）は特に優れていて、その空間分解能、いわゆる視力は、われわれのそれに匹敵するといわれている[9]。その一方で、ハエトリグモは、左右の主眼の視野が重なっていないために、先に述べた両眼立体視を使って奥行き情報を得ることができない。また、レンズがクチクラの固い外骨格に固定されているためにピントの調節にもとづくメカニズムも持っていない[10]。さらに、ジャンプの前に運動視差を生じさせるような動きも報告されていない。にもかかわらず、ハエトリグモは獲物に向かって正確な距離のジャンプをする。すなわち、ハエトリグモはこれらとは異なるメカニズムで奥行き距離測定を行っていると考えられた。

4. ハエトリグモの特殊な網膜構造

ハエトリグモの奥行き距離測定メカニズムを解明するためのヒントは、主眼の特殊な網膜構造にあった。眼のレンズを通った光は網膜に存在する光受容細胞（視細胞）でキャッチされる。一般的に動物の網膜は視細胞層が1層であるのに対して、ハエトリグモの主眼の網膜は視細胞層が4層にも積み重なった特殊な構造をしている[11]（図2）。

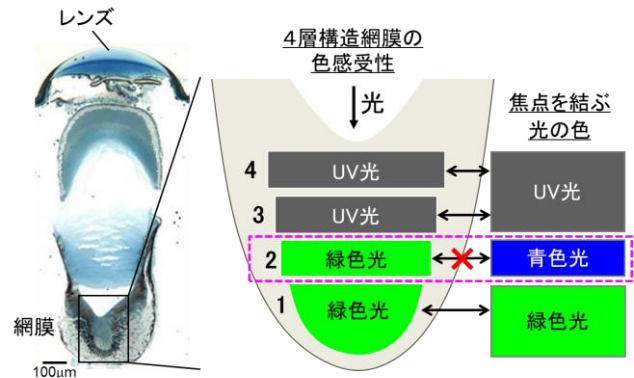


図2 ハエトリグモの4層構造網膜の特徴

また、ハエトリグモの主眼の光学系の解析から、レンズの色収差（レンズの屈折率は光の波長によって異なるため、焦点距離も光の波長によって異なること）のために、レンズから最も遠い視細胞層に緑色光、2番目に遠い視細胞層に青色光、3番目と4番目の視細胞層に紫外光（UV）がそれぞれ焦点を結ぶことがわかっていた[12]（図2）。私たちはまず4層の視細胞層で機能する光受容タンパク質を同定し[13]、各層がどのような色の光に感度を持つのかを調べた。その結果、レンズから遠い第1層と第2層は緑色光を効率よくとらえる緑色光受容層、よりレンズに近い第3層と第4層はUV光を効率よくとらえるUV光受容層であることがわかった[14]（図2）。これをそれぞれの視細胞層に焦点を結ぶ色と比べると、第1層、第3層および第4層では、「焦点を結ぶ光の色」と「受けとる光の色」が一致しているので、これらの視細胞層は、レンズの色収差によって分けられたUV光、緑色光それぞれについてピントの合った像を受け取る役割を果たしていると考えられた。一方、第2層は緑色光受容層であるにも関わらず、焦点を結ぶのは青色光で、緑色光は焦点を結ばない。すなわちハエトリグモ主眼網膜の第2層は、つねに“ピンぼけ”像を受け取っていると考えられた。

5. ピンぼけ像にもとづく距離測定

ハエトリグモ主眼網膜の第2層に生じるピンぼけ像のぼけ量は、例えば、近くにある対象からの光は、遠くにある対象に比べてより遠くに焦点を結ぶため大きくなる（図3上）。そこで私たちは、

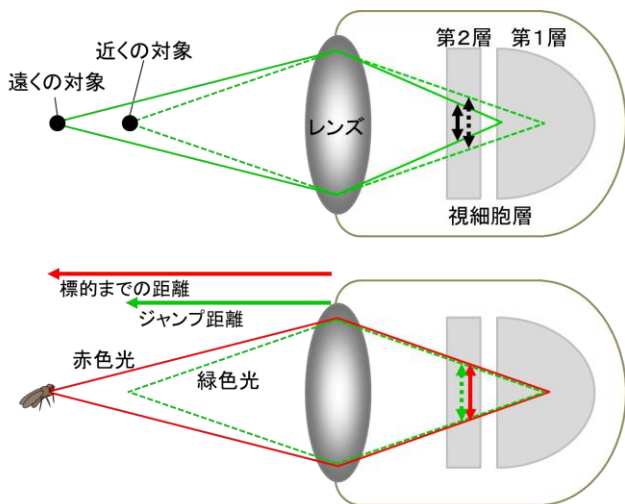


図3 ピンぼけ像のぼけ量にもとづく距離測定

「ハエトリグモは第2層のピンぼけ像のぼけ量をもとに距離を測定している」という仮説を立てた。この仮説を証明するために、私たちは光の波長を変えるとレンズの色収差の効果により第2層におけるピンぼけの量が変わることに着目した実験を行った。すなわち、ハエトリグモにとって通常光である緑色光よりも長波長の赤色光は、緑色光に比べて像が遠くに結ばれるために、同じ距離からの光でも第2層でのピンぼけ度合いが大きくなる（図3下）。一方、大きなピンぼけは対象物が近いことを意味することから、私たちの仮説が正しければ、ハエトリグモは、波長の変化によって第2層のピンぼけ度合いが大きくなると、それを対象物が実際より手前であると錯覚すると予想された（図3下）。この作業仮説にもとづいて、赤色光の下でハエトリグモの対象物（餌）に対するジャンプ行動を観察した結果、予想通り、ハエトリグモは餌に届かない短いジャンプをした[14]。さらに、光の波長を変えることによって短くなったジャンプ距離は、ハエトリグモのレンズの色収差の実測値から理論的に導かれる距離の誤認量とよく一致した。これらの結果から、ハエトリグモがピンぼけ像のぼけ量にもとづいて距離測定を行っていることが証明された。

6. マシンビジョンへの応用

「ピンぼけ像から奥行き距離情報を含む3D画像を得る原理」は、Depth From Defocus (DFD) と呼ばれ、産業的にも注目されている。DFDは、カメ

ラが1つでよい点、リアルタイムで3D情報が得られる点が優れている。また原理的には、画像と距離情報が重なった状態で取得できるため、情報の位置合わせの処理が不要である。これは、2つの画像の比較から3D画像を構築する手法に比べて計算量が少なく済むという実用上の大きな強みである。ハエトリグモの眼は、DFDの初めての生物モデルであり、DFDによる優れた距離測定システム開発のための参考になると期待される。すでに、私たちの発見を受けて、ハエトリグモのしくみを模倣したDFDの試みもなされており[15]、今後の発展が楽しみである。

7. おわりに

視覚の第一の役割は、ものの形を正確に見ることである。その意味では“ピンぼけ”は望ましくない、避けるべき特性である。しかしハエトリグモは、その一見役に立たない情報を巧みに使って奥行きを知覚していることがわかった。ではなぜ、ハエトリグモでは、このようなユニークな奥行き知覚メカニズムが採用されたのか？上述したように、ハエトリグモの眼の空間分解能は非常に高い。ハエトリグモのような小さな眼（少ない視細胞数）で分解能を上げるには、単純には視野を狭くすればよい。実際、ハエトリグモの主眼の視野は、左右の重なりがないほど狭く、それによって直径約500マイクロメートルという小さい眼でも高い空間分解能を実現している。しかしその代償として、ハエトリグモの眼は両眼立体視ができない。つまり、ハエトリグモのピンぼけ像にもとづく奥行き知覚は、このような制約の中でこそ進化し得たしくみといえるのかもしれない。

謝辞

本研究の共同研究者である、永田崇博士、塚本寿夫博士、佐伯真二郎博士、磯野邦夫博士、徳永史生博士、七田芳則博士、木下充代博士、蟻川謙太郎博士、寺北明久博士に、この場をかりて深く感謝いたします。

参考文献

- [1] Koyanagi M & Terakita A (2014) Diversity of animal opsin-based pigments and their optogenetic potential. *Biochim Biophys Acta*. 1837(5):710-6.
- [2] Koyanagi M, Kubokawa K, Tsukamoto H, Shichida Y, Terakita A (2005) Cephalochordate melanopsin: evolutionary linkage between invertebrate visual cells and vertebrate photosensitive retinal ganglion cells. *Curr Biol*. 15(11):1065-9.
- [3] Koyanagi M, Takano K, Tsukamoto H, Ohtsu K, Tokunaga F, Terakita A (2008) Jellyfish vision starts with cAMP signaling mediated by opsin-G(s) cascade. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 105(40):15576-80.
- [4] Koyanagi M, Kawano E, Kinugawa Y, Oishi T, Shichida Y, Tamotsu S, Terakita A (2004) Bistable UV pigment in the lamprey pineal. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 101(17):6687-91.
- [5] Koyanagi M, Takada E, Nagata T, Tsukamoto H, Terakita A (2013) Homologs of vertebrate Opn3 potentially serve as a light sensor in nonphotoreceptive tissue. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 110(13):4998-

- 5003.
- [6] Wada S, Shen B, Kawano-Yamashita E, Nagata T, Hibi M, Tamotsu S, Koyanagi M, Terakita A (2018) Color opponency with a single kind of bistable opsin in the zebrafish pineal organ. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 115(44):11310-11315.
 - [7] Harkness L (1977) Chameleons use accommodation cues to judge distance. *Nature.* 267(5609):346-9.
 - [8] Kral K (2003) Behavioural-analytical studies of the role of head movements in depth perception in insects, birds and mammals. *Behav Processes.* 64(1):1-12.
 - [9] Land M F & Nilsson DE (2002) *Animal eyes.* (Oxford University Press).
 - [10] Land M F (1969) Movements of retinae of jumping spiders (*Salticidae - Dendryphantinae*) in response to visual stimuli. *J Exp Biol.* 51(2):471-93.
 - [11] Land M F (1969) Structure of retinae of principal eyes of jumping spiders (*Salticidae - Dendryphantinae*) in relation to visual optics. *J Exp Biol.* 51(2):443-70.
 - [12] Blest, A. D., Hardie, R. C., McIntyre, P. & Williams, D. S. The spectral sensitivities of identified receptors and the function of retinal tiering in the principal eyes of a jumping spider. *J Comp Physiol A.* 145, 227-239 (1981).
 - [13] Koyanagi, M, Nagata, T, Katoh, K, Yamashita, S & Tokunaga, F (2008) Molecular evolution of arthropod color vision deduced from multiple opsin genes of jumping spiders. *J Mol Evol.* 66(2):130-7.
 - [14] Nagata T, Koyanagi M, Tsukamoto H, Saeki S, Isono K, Shichida Y, Tokunaga F, Kinoshita M, Arikawa K, Terakita A (2012) Depth perception from image defocus in a jumping spider. *Science.* 335(6067):469-71.
 - [15] Guo Q, Shi Z, Huang YW, Alexander E, Qiu CW, Capasso F, Zickler T (2019) Compact single-shot metalens depth sensors inspired by eyes of jumping spiders. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 116(46):22959-22965.

発表者紹介

小柳光正 福岡県出身。1995年京都大学理学部卒業。2001年京都大学大学院理学研究科生物科学専攻博士課程修了。分子進化学分野で学位を取得。2001年より同専攻でポスドク、2004年より大阪大学大学院理学研究科宇宙地球科学専攻助手を経て、2006年に現所属に着任。2019年より現職。専門は光生物学・分子進化学で、動物界を俯瞰的にとらえた研究により、動物の光利用の多様性や進化の解明を進めている。また近年は、自身が発見した光受容タンパク質を光スイッチとして用いた“生命現象の光操作”にも取り組んでいる（これも巧みな光の使い方といえるだろう）。