

クワゴ複眼内色素および基底細胞核の日週移動性*

小山長雄・滝沢達夫・小松玲子

Nagao KOYAMA, Tatsuo TAKIZAWA and Reiko KOMATSU: Daily Rhythmic
Migration of the Retinal Pigments and the Nuclei of Basal

Cells in the Compound Eye of *Bombyx mandarina*.

(1959年9月20日受理)

クワゴの複眼は円筒形の晶子体 crystalline cone をもち、網膜色素細胞 reticular pigment cell に含まれるチョコレート色の色素粒が、明適応時には内方に向かって移動し、網膜部全般にひろがり、暗適応時には外方へ移動して晶子体側に密集する(小山, 1954; 八木・小山, 1957)。複眼のこれら構造上および機能上の特徴は、いっばんの夜行性蛾類と同様である。またこれらの点ではカイコガもまた夜行性蛾類のカテゴリーに入るべきものである。しかしながら典型的な夜行性蛾類では、複眼の桿状小体層 rhabdomere の先端に位置する6~8コの網膜細胞核 nucleus of reticular cell は、その全部が網膜色素 reticular pigment の移動につれて網膜部内を移動する(JOHNAS, 1911; NOWIKOFF, 1931; COLLINS, 1934; 八木, 1935; DAY, 1941)。ところがクワゴとカイコガの複眼ではこのような現象はみられず、網膜細胞核はその全部が同位置にとどまって、移動することがない(小山, 1954, 1955)。この見地からすれば、両種は真の夜行性蛾類に属するとはいいがたいであろう。ただしクワゴは恒定暗黒条件下では、網膜色素がほとんど移動しないが、自然環境で、ただ光条件のみを一定(恒暗)にしたばあい、午前のみわずかな時間だけ(約1時間)網膜色素の下降移動がみとめられるから、この現象のまったく存在しないカイコガよりも夜行性蛾類に近い機能をもっているといつてさしつかえない。しかもクワゴ複眼のこのような暗黒条件下の色素下降現象が外発日週性を示すことは、無週期性(カイコガ)と内発日週性(ヤガその他多くの蛾類)との中間型が、網膜色素の移動現象において存在することを意味するものであって、光感受器官の機能進化の過程からみて興味のある問題といえよう。しかしクワゴでのこの観察(小山, 1954)は KIESEL (1894) その他がほかの蛾類でなした

と同様に、光瞳孔 glow の外観的变化によって認知されたものであり、とくに網膜色素細胞以外の部における色素の移動や、細胞核のたたくまいには触れられていない。そこで私たちはこれらの残された問題についてさらに研究をこころみることにした。

本文に入るに先立ち、平素ご懇篤なご指導をたまわっている八木誠政先生に厚くお礼を申しあげる。

実験材料および方法

クワゴは当学部桑園内に設置した誘蛾灯によって採集したもの、カイコガ♀で誘引したものおよび同桑園で採集した幼虫を飼育してえた成虫を用いた。したがって材料はほとんどが♂で、また生理的時期は斉一とはいえない。

実験区はつぎの2区である。

恒定恒暗区；これは温湿度および光の条件(0ルクス)を一定に持続させた実験区である。実験にあたっては、蛾を1日前に温度22°C、湿度74%、暗黒状態の容器に入れ、そのままつぎの日から2時間ごとに数頭あて供試した。

自然恒暗区；光の条件(0ルクス)だけを一定に持続させ、他の環境条件は自然状態にした実験区である。すなわち実験開始1日前に蛾を百葉箱に入れて、暗黒状態で保護し、つぎの日から2時間ごとに数頭とりだして供試した。

実験期間は両区とも7月26日午前0時から7月27日午後7時(1957年)までである。各区からとりだした蛾は、すみやかに光瞳孔の変化をしらべ、頭部を切断してカルノワ液で固定、常法によってパラフィン切片として観察した。このばあい一部は無染色とし、その他はグレナハー液で色素を脱色後、ハイデンハイン鉄ヘマトキシリンで染色した。

* 信州大学繊維学部生物学教室研究業績第46号

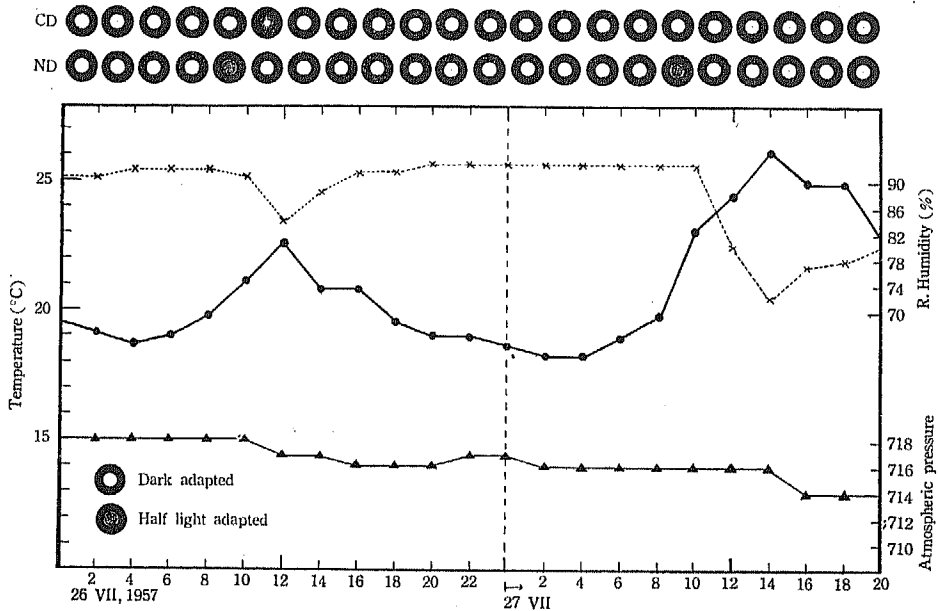


Fig. 1 Changes of glow of the eye in the constant (CD) and the natural (ND) conditions under darkness.

実験結果

実験期間内における光瞳孔の観察結果と、自然恒暗区の気象条件をまとめてみると、図1のとおりである。

恒定恒暗区 (CD)

複眼は終始暗適応の状態で(写真4)、青白色の光瞳孔が明らかに観察された。しかしながら7月26日の午前11時にだけ一時的に光瞳孔が縮少し、かつやや曇ってみえる個体があった。これらの個体も午前12時以後はふたたび完全な光瞳孔を表わした。27日にはこのような個体はなかった。光瞳孔が、A—一時的に縮少しした個体の複眼では、網膜色素が晶子体の内端を少しく越えて下降していたが、晶子体を完全に包むまでにはいかなかった(写真5)。しかし午前12時にいたると、B—ふたたび色素は上昇して晶子体内端を露出するようになるのがみとめられた(写真4)。

基底色素はAのばあいにはBよりわずかに少なくなり(写真1)、Bのばあいでは基底細胞核は基底膜を越えて網膜部に侵入する像が観察された(写真2・3)。

自然恒暗区 (ND)

ほとんど全部の個体が26・27の両日とも午前9時附近

で一時的に光瞳孔を消失し、いわゆる半明適応の現象を表わし、その他の時刻では写真のような暗適応状態を継続する日週性を示した。半明適応の個体の複眼をみると、網膜色素の移動率は50~70%を示した(写真6)。このような暗黒下における網膜色素の下降移動につれて、基底色素はCD区のばあいと同様にわずかに少なくなり、完全暗適応の状態にもどるとふたたび増加した(写真2とほぼ同程度)。

基底細胞核は暗適応のとき、CD区午前12時のばあいと同様に基底膜の外方に侵入するものがあり、半明適応のときには全部基底膜の直下に位置した。しかしどちらの実験区においても、またどの時刻の複眼においても網膜細胞核の移動はまったくみとめられず、核は桿状小体の外端に定位していた。

考 察

夜行性蛾類の複眼の網膜色素は、明適応のときには網膜部を下降し(明適応)、暗状態のときには上昇して(暗適応)、投射光の調節をはかることは周知の事実である(小山, 1959の引用文献参照)。

しかし蛾を暗黒状態にひきつづきおくとときは、その複

眼は暗適応を持續するとはかぎらない。多くは1日の一定時間に明適応と同様な色素の下降移動をおこす。この現象はさいしよ KIESEL (1894) が指摘し、そのご DEMOLL (1909 a), JOHNAS (1911), PARKER (1932), HORSTMANN (1935) などが研究した。

クワゴについては小山 (1954) が上述の研究者と同様に、偽瞳孔の変化を指標にして研究し、光線の存在下では他の環境要因がどのようなものであっても、明適応を持續し、また暗黒状態でも温湿度を一定にしたばあいは、暗適応を持續することをみとめた。しかし自然状態で暗黒状態のもとに蛾を保護したばあいは、午前10~12時に一時的に光瞳孔が消失することを発見した。そして暗黒状態でおこるこのような一時的な色素移動には、温度が深い関係をもつものであろうとした。この実験でも、ND区において毎日ほぼ一定時刻に光瞳孔の変化がみとめられた。ただ外観的には通常の明適応と同じようであるこの偽瞳孔の変化も、切片によってみるときは少しく趣をこにする。すなわち完全明適応時の網膜色素移動率は100%であるに比し、このばあいでは50~70%にすぎなかった。これと同様な現象は恒定恒暗状態に保護したいわゆる内発性色素移動のさいのヤマムシガ科の複眼でもみられた (小山, 1955, 1957)。いずれも光刺激が他の環境要因による刺激よりも、色素移動に強い作用力を有することを示すものであろう。

クワゴで色素下降のおこった時刻は、毎日の気温の上昇途中に相当し、湿度と気圧の日変とはかならずしも一致していない。したがって湿度と気圧が影響しないとは断ぜられないが、少なくとも温度の方が密接な関係をもつことは明らかであろう。光瞳孔の消失時刻がさきの実験 (小山, 1954) よりも、1時間以上も早かったのは実験施行時の気象条件とくに気温の日変のちがいがいによるものと理解される。

CD区では実験第1日目に一時わずかな色素下降がおこることがみとめられた。しかし第2日目には、この現象は観察されなかったので、この結果のみでは“クワゴの網膜色素が他の夜行性蛾類と同様な内発日週移動性をもつ”とはなしがたい。なお暗黒状態下の色素移動は、虫の生理状態のいかんでも左右されるので (小山, 1957), こんごさらに種々なばあいについての吟味が必要であろう。第1日目におこった色素移動は前処理期間が1日であったため、前処理前に蛾体のうけた環境作用が after effective に持續されたものと考えられるので、やはり

ここでは単一要因 (温度) による外発日週性であるとするのが妥当であろう。

色素移動型からみれば、絹糸虫類ではヤマムシガ科 (α) のものが内発日週性、クワゴ (β) が外発日週性、カイコガ (γ) は無週期性とみとめられるので、環境の日変にたいする適応性は、 $\alpha \rightarrow \beta \rightarrow \gamma$ の順に低下しているものと考えられる。

さて、基底色素の移動は Crustaceae にひろくみとめられ (WELSH, 1930), また昆虫でもアカタテハ *Vanessa caudui* (DEMOLL, 1909 b), ダイコクコガネ *Copris occus* (八木, 1953), ヤマムシガ科 Saturniidae (小山, 1955) でみとめられた。クワゴの複眼でも同様な現象が存在し、網膜色素の移動方向とひとしい方向に移動する (色素移動量はごく少ない) ことが観察された。したがって基底色素もまた網膜色素と同時的な日週移動性を有するものと考えられる。これは両色素を含む細胞が後胚子発生的に起源を一にする (小山, 1956) ためではあるまいか。

基底色素の移動につれて基底膜の直下にある基底細胞の核もまた移動する (核全体の位置の移動でなく、核の先端が伸長して基底膜の孔から内部へ侵入するのをさす)。このような核の移動はヤマムシガ科でもみとめられたが (小山, 1955), 他の夜行性蛾類ではまだしらべられていない現象である。基底細胞核の移動がどのような意味をもつかは不詳であるが、おそらく光感受機能の増大に関係するものであろう。また夜行性蛾類に普遍的にみられる網膜細胞核の移動は、クワゴではカイコガと同様にまったくおこなわれないので、光感受機能は低いものと考えてよからう。

クワゴの恒暗状態でおこる外発的な網膜部内色素および基底細胞核の移動は、直接いかなる機制によって生じするか不明であるが、いっばんには新陳代謝を強く低下させるような手段によっておこすことができるものであるから (小山, 1957), 温度の日変がその時刻における虫体の生理機能を低下させる方向にはたらいっているものと考えることができる。このばあい小山 (1954) が指摘したように、光の照射によっておこる色素下降と、光の欠除下で内発・外発的におこるそれとが、同じ機制によっておこるかどうかがきわめて重大な問題であるが、この実験の範囲内では論議はゆるされない。

摘 要

クワゴの複眼内色素の日週移動性とこれにともなっておこる基底細胞核の行動について研究した結果が、この報告に記載されている。その大要はつぎのとおりである。

1. 温度(22°C)・湿度(74%)・照度(0ルクス)の恒定な環境下では、複眼の色素はほとんど下降することがなく、暗適応を継続する。

2. 光条件のみを欠除させ(暗黒)、他の気象条件を自然環境と同じにしたばあいは、毎日午前9時ごろ一時的に色素の下降がおこった。しかし網膜色素の移動率は50~70%にすぎなかった。

3. 複眼が暗適応のときは、基底細胞核は基底膜の外方に侵入し、明適応のときにはその直下に位置する。したがってこの核は基底色素の移動と行動をともにし、2項のばあいは日週性を示す。

4. 網膜細胞核はいずれのばあいも、ぜんぜん移動しなかった。これはカイコガと同様である。

5. 1項のばあいにも、第1日目の午前11時に色素下降わずかにおこったが、それは2日目まで持続されなかったから、2・3項の事実をもって、クワゴ複眼内色素および基底細胞核は外発日週的に移動するものと考えられる。

文 献

COLLINS, D.L. (1934) J. Exp. Zool., 69: 165—185.
 DAY, M.F. (1941) Biol. Bull., 80: 275—291.
 DEMOLL, R. (1909a) Zool. Jhrb. Abt. Syst. Bd. 28.
 ——— (1909b) Arch. ges. Physiol., 129: 461—475.
 HORSTMANN, E. (1935) Biol. Zbl., 55: 93—97.
 JOHNAS, W. (1911) Zeit. wiss. Zool., 97: 218—261.
 KIESEL, A. (1894) Uer. cl. Wiener Akad. math. naturw. Kl. Bd. 103, S. 97.
 KOYAMA, N. (1954) J. Fac. Text & Seric. Shinshu Univ., Ser. A, 4: 15—62.
 ——— (1955) Ibid. 5: 1—54
 ——— (1956) Ibid. 6: 1—14

——— (1957) Res. Rep. Fac. Text. & Seric. Shinshu Univ., 7: 84—90.
 NOWIKOFF, M. (1931) Zeit. wiss. Zool. 138: 1—67.
 PARKER, G. H. (1932) Erged. Biol., 9: 239—291.
 WELSH, J. H. (1930) Proc. Nat. Acad. Sci. Washington, 16: 386—395.
 八木誠政 (1935) 農林省農試彙報, 2: 487—490.
 ——— (1953) Jap. J. Zool. 11(2):
 ———・小山長雄 (1957) ニュー・エント, 6(1): 5—14

Summary

Daily rhythmic migrations of the reticular and the basal pigments and of the basal nuclei in the compound eye of *Bombyx mandarina* were studied. The results obtained are shown in the followings.

1. The retinal pigments have continued the state of dark adaptation, without downward moving, in the constant dark environment (temperature 22°C, R.H. 74%.)

2. In the natural environments with constant darkness the downward migration of the pigments happened temporarily at about 9 a.m. every day (Fig. 1), the migration index being 50~70%.

3. A part of nucleus of the basal cell elongated and intervened into the ommatidia when the eye showed dark adaptation, while in light adaptation no movement occurred. The basal nucleus showed similar movement as the basal pigments, so in the case of the topic 2, the migration showed the daily rhythmicity.

4. Neither migration has occurred in the nucleus of reticular cell in all environmental conditions as in the case of the eye of domestic silkworm moth.

5. In the case of the topic 1, the downward migration of retinal pigments was observed a little in the first day, but its tendency was not maintained until the second day.

The above two facts (topic 2 and 3) will indicate

that the migration of retinal pigments and the nuclei of basal cells in the compound eye of *B. mandarina* is controlled by an exogenous course with the daily rhythmicity.

Explanations of Photographs

Photo 1. Basal pigments at 11 a. m. in the constant environments under darkness (unstained).

Photo 2. Ditto, at 12 a. m., upward migrations are seen.

Photo 3. Nuclei of the basal cells as seen in Photo 2 (stained after depigmentation).

Photo 4. Completely dark adaptation of the reti-

nular pigments, at 10 a. m. in the natural condition under darkness (unstained).

Photo 5. Retinular pigments in the same case as Photo 1 (unstained).

Photo 6. Half light adaptation of the retinular pigments which are observed at 9 a. m. in the natural condition under darkness (unstained).

Abbreviations in Photographs

Cc : Crystalline cone Bn : Nucleus of basal cell
Bp : Basal pigment cell Nc : Nerve cord
Rp : Retinular pigments

