

チャバネアオカメムシ *Plautia crossota stali* の複眼における構造的部域差

誌名	日本応用動物昆虫学会誌
ISSN	00214914
著者名	山濱,由美 弘中,満太郎 針山,孝彦
発行元	日本応用動物昆虫学会
巻/号	58巻4号
巻号補足	
掲載ページ	p. 319-327
発行年月	2014年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



チャバネアオカメムシ *Plautia crossota stali* の複眼における構造的部域差

山濱 由美*・弘中 満太郎・針山 孝彦

浜松医科大学総合人間科学講座生物学

Regional Differences in Photoreceptor Structures in the Compound Eye of the Stinkbug, *Plautia crossota stali*. Yumi YAMAHAMA,* Mantaro HIRONAKA and Takahiko HARIYAMA Department of Biology, Hamamatsu University School of Medicine; 1-20-1 Handayama, Higashiku, Hamamatsu, Shizuoka 431-3192, Japan. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 58: 319–327 (2014)

Abstract: We investigated the regional structural characteristics of the compound eye of the stinkbug, *Plautia crossota stali*, in order to elucidate their functional significance for visual orientation. Towards the frontal end of the eye's equatorial line, we found some special structural features: smaller inter-ommatidial angles, indicating high acuity; and longer rhabdoms, suggesting high sensitivity compared to other regions of the eye. When the bug is flying towards a light source, it orients itself such that the target is always captured by this specialized region. These anatomical and behavioral studies both indicate that the bug exhibits marked regional specialization of the retina. In the dorsal region of the eye, there is another special ommatidial structure: untwisted, orthogonally oriented microvilli, which suggests e-vector discrimination ability. These findings are the first reported examples of regional specializations in the eye of a heteropteran species, and may reflect ecological features of its habitat.

Key words: Compound eye; fovea; dorsal rim area; regional differences; rhabdom structure

緒 言

昆虫の複眼は多数の個眼から成っており、一つ一つの個眼の形態は複眼の部域によって異なることが知られている。個眼の構造的な違いは、機能の違いを生み出すので、ある昆虫の個眼構造の違いを観察することは、その種の視覚に関わる行動や生態を推察する重要な手がかりとなる。

昆虫が、飛翔や採餌、交尾などの生活行動において頻繁に使う複眼の部域で、個眼の構造の違いが顕著に観察される。ここは、隣り合う個眼の光軸がなす角度である個眼間角度 (inter-ommatidial angle: $\Delta\phi$) が顕著に小さく、複眼内で際立って空間分解能が高いので注視帯 (acute zone) と呼ばれる。注視帯は、ヒトの中心視野 (central visual field) において視細胞密度が高く空間分解能が高いことと類似している。Land (1989, 1999) によれば、注視帯の個眼構造が違うのは、複眼という限られた空間内でより機能性を高めた結果だろうとされ、生態学的な適応を踏まえた連立像眼の注視帯のバリエーションは、基本的には以下の3つのパターンに分類されている。第一に、前方飛翔のための注視帯である。チョウやバッタなど、特に飛翔性の昆虫におい

て、飛翔や移動によって生じる流速場 (velocity flow-field) のパターンを検出するために、赤道面前方部の空間分解能が最も高くなっている。このタイプの注視帯では、雌雄差はみられず、赤道面前方を中心として水平軸方向と垂直軸方向とで異なる空間分解能の勾配が形成された結果、水平軸上に楕円の注視帯が形成されている。第二に、獲物や異性を捕獲するための注視帯がある。トンボやカリバチ、カマキリなど、餌として他の昆虫や交尾相手の追跡をする昆虫では、背側や赤道面前方、腹側などに特に発達した1個あるいは複数個の注視帯がみられる。このタイプでは、性差が存在し、完全に独立した部域として存在する、などの外見上からも確認できる顕著な構造をもつ場合がある。第三に、水平方向の注視帯がある。アメンボやサバクアリなど、水面や砂上で生息する昆虫において、赤道面を中心として水平軸方向に細長く空間分解能が高い領域が発達していることが知られている。このタイプは、第一の前方飛翔のための注視帯と構造は類似しているが、より顕著に水平軸上に細長い形状を示す。これらの注視帯は、昆虫の種類によっては、空間分解能が高いだけでなく、視細胞や角膜レンズなどが他の部域よりも発達し光感度を修飾し

* E-mail: hamahama@hama-med.ac.jp

2014年5月23日受領 (Received 23 May 2014)

2014年6月20日登載決定 (Accepted 20 June 2014)

DOI: 10.1303/jjaez.2014.319

ているものも知られている。このような空間分解能と光感度が共に高い領域は、特に「フォベア (fovea)」(Stavenga, 1979) と呼ばれている。

また、注視帯の他にも、顕著な複眼の構造的部域差として、ハチ、アリ、ハエ、チョウ、バッタ等の昆虫において、複眼の背側の特定の個眼群が、特殊化している例が知られる (Labhart and Meyer, 1999)。複眼背縁部 (dorsal rim area) と呼ばれるこの部域は、①個眼の光軸が天頂方向を向く、②感桿分体が他の個眼と比べて幅が太く、長さが短い、③2つの感桿分体の微絨毛 (マイクロビライ: microvilli) 配向の成す角度が90°である、④感桿が光軸上でねじ曲がったりせず微絨毛が常にまっすぐである、⑤光学系が退化傾向で広い視野が達成されている、といった5つの構造的特徴をもつ。この特徴によって高感度の偏光弁別能をもつ (Land, 1997; 針山ら, 2005) ことができ、天空の偏光パターンを弁別し、帰巢や渡りなどの偏光コンパスを使った定位行動に関与していると考えられている (Labhart and Meyer, 1999; Homberg and Paech, 2002)。

こうした昆虫の複眼の部域による構造的差異と機能性に関する解析は、1970年代から1980年代に多くの研究が行われてきたが (Horridge, 2005)、特定の分類群において研究が進められているのみであり、昆虫全体としては、十分に理解が進められ一般化されているとはいえない。カメムシ目 (Heteroptera) の昆虫においては、Fischer et al. (2000) により、彼ら自身による研究結果と Bedau (1911) や Kuhn (1926) らの過去の研究報告例を合わせて、約70種類以上のカメムシ目昆虫の個眼の感桿構造の種間差に関する報告が行われている。しかし、複眼における構造的部域差に関する情報は乏しく、マツモムシ *Notonecta glauca* (Schwind, 1983) とアメンボ *Hebrus ruficept* (Fischer et al., 2000) の報告例以外に、構造的部域差と機能性に注目した研究はみられない。

このような背景から、本研究では、果樹害虫であるチャバネアオカメムシ *Plautia crossota stali* (Scott) (カメムシ目: カメムシ科) について、複眼の構造を網羅的に解析し、複眼の構造的部域差を検討することによって、複眼の機能を明らかにし、構造から推測される行動について考察を行った。また、本種は光源に対して強く誘引される走光性の性質をもつことが知られ (守屋ら, 1987)、光に向かう際には光源を注視するような動きがみられる。そこで、特に光源を注視する複眼の部域を明らかにすることを試みた。

電顕試料作製にご協力いただいた浜松医科大学実験実習機器センター超微形態共同実験室の太田勲氏に心より感謝する。また、行動実験にご助力いただいた柳孝夫氏 (佐賀大学)、および向井裕美氏 (鹿児島大学連合大学院) に心より感謝する。本研究は、農林水産省委託研究プロジェクト「生物の光応答メカニズムの解明と省エネルギー、コス

ト削減技術の開発」のうち、「害虫の光応答メカニズムの解明と高度利用技術の開発 (INSECT-1102)」の予算および JSPS 科研費 25450485 の研究助成を受けて行った。

材料および方法

1. 供試虫および飼育

供試虫は、浜松市内および佐賀市内において、2009年および2010年の5月から9月の期間、野外の夜間照明下に集まってきた個体を捕獲した。採集した虫は、12L12D (明期 6:00~18:00)、23°C にコントロールしたインキュベータ内で、水を浸み込ませた脱脂綿による給水と水戻しダイズを与えて1週間飼育した後、実験に用いた。

2. 電子顕微鏡観察および光学顕微鏡観察

暗順応した夜の個体の複眼の構造を、光学顕微鏡と走査電子顕微鏡 (SEM) および透過電子顕微鏡 (TEM) を用いて観察を行った。供試虫は、インキュベータの照明消灯時である18時より暗状態を維持し、6時間後の午前0時に暗室内の赤色灯の下で素早く胸部を切断した。SEM観察用の試料はそのままの状態、TEM観察および光学顕微鏡観察用の試料はさらに左眼のみを摘出した後、カルノフスキー固定液 (2% パラホルムアルデヒド+2% グルタルアルデヒド, 0.1M カコジル酸緩衝液, pH 7.4) に浸漬し、アルミホイルで固定瓶ごと遮光した上、前固定を5°Cの冷蔵庫内で一晩行った。さらに、0.1M カコジル酸緩衝液 (pH 7.4) で数回洗浄し、2% 四酸化オスミウム溶液に置換し、1時間の室温での後固定を行った。SEM観察用の試料は、エタノール脱水系列およびプロピルアルコール置換系列による脱水・置換後、凍結乾燥装置 (JFD-300, 日本電子) を用いて凍結乾燥を行った後、試料台に載せて四酸化オスミウムで蒸着し (Plasma multicoater, PMC-5000, メイワフォース), 複眼の表面構造を FE-SEM (電界放射型走査電子顕微鏡, S-4800, 日立ハイテクノロジーズ) を用いて観察した。TEM観察および光学顕微鏡観察用の試料は、オスミウム後固定したものを、エタノール脱水系列およびプロピレンオキシドによる脱水・置換を行った後、アララルダイト樹脂を45%混合した Quetol 812 樹脂 (日新 EM) に包埋した。樹脂包埋後、ウルトラミクロトーム (UCT, Leica) を用いて、ガラスナイフを用いて切片厚 1 μm の準超薄切片を作製し、スライドガラスに載せて2% トルイジンブルー染色液で染色し、光学顕微鏡 (ECLIPSE E-600, ニコン) で観察した。超薄切片は、ダイヤモンドナイフ (Diatome Ultra 45°, Diatome) を用いて、切片厚 80 nm の超薄切片を作製し、0.5% ホルムパール膜を貼ったグリッドメッシュ (VECO 75 mesh Cu, 日新 EM) に切片を載せ、2% 酢酸ウラン染色液および鉛染色液 (18-0875, Sigma-Aldrich) による電子二重染色を行った。さらに真空蒸着装置 (JEE-4X, 日本電子) によるカーボン蒸着を行った後、TEM (JEM-

1220, 日本電子) 観察し, 冷却 CCD カメラ (Gathan) により画像取得を行った。画像解析は, Image-J (ver.1.41, NIH) を用いた。

複眼の個眼数は, それぞれ 5 個体の雌雄の左複眼について, 背側および腹側から低倍率で撮影した画像を元にカウントした。本種の複眼の側方縁のほぼ中間地点には, 個眼の欠失している部位があり, この部位を通る水平軸面を複眼の赤道面と決め, カウントの目印とした。性による個眼数の差については, t -検定により比較した。

複眼の 4 つの部域 (背側, 赤道面前方, 赤道面側方, 腹側) の個眼直径は, 5 個体の雌の左複眼の SEM 画像から, 個眼の最大直径を各部域それぞれ 20 個眼ずつ測定した。部域間による差は, 一元配置分散分析を行った後, ボンフェローニ法での多重比較を行った。

複眼の視野は, 複眼の赤道面を含む平行な面 (水平軸) の準超薄切片, および赤道面に対して垂直で複眼の前方最外縁の個眼軸を含む面 (垂直軸) の準超薄切片の像を作成し, その個眼の光軸から推定した。それぞれの複眼断面の切片において, 2 つの最末端部の個眼の光軸がなす角度を計測した。

個眼間角度 $\Delta\phi$ の計測は, 形態学的解析により行った。雌の左複眼を, 垂直軸および水平軸それぞれにおいて, 切片作製時の切削角度を微調整しながら薄切片し, 各個眼列の正中断面 (光軸) を通る準超薄切片を作製した。さらに光学顕微鏡観察により取得した画像から, 隣り合った個眼正中面の中心軸がなす角度 (水平軸: $2\Delta\phi_h$, 垂直軸: $2\Delta\phi_v$) を計測し, 個眼間角度 $\Delta\phi$ ($\Delta\phi^2 = \Delta\phi_h^2 + \Delta\phi_v^2$) を算出した (Stavenga, 1979)。得られた $\Delta\phi$ から個眼軸密度 (axial density = $1/(\sqrt{3}\Delta\phi^2/2)$ (個眼軸数/平方度)) を求めた後, 個眼軸密度の分布図を複眼の SEM 像上に重ね, 個眼軸密度の最も高い部分を複眼の注視帯として特定した。

複眼の個眼構造の部域差を検討するために, 複眼の背側, 赤道面前方部および腹側の各部域において, 個眼の縦断面および横断面の構造を TEM 観察した。横断面の観察から, 個眼は 8 つの視細胞からなり, 6 つの周辺視細胞が 2 つの中心視細胞を取り囲む形が観察された。そこで, Fischer et al. (2000) の方法に従い, 中心視細胞の細胞体が伸びている方向を下として, 周辺視細胞の左側から R1~R6 とし, 中心視細胞は下側を R7, 上側を R8 とした。赤道面前方を含む複眼の矢状面準超薄切片を用い, 背縁部を除く背側, 赤道面, 腹側の個眼において, レンズ表面から基底膜までの個眼全長, レンズ長, 円錐細胞長, 視細胞長を Image-J を用いて測定し, 各部域の平均値および標準偏差を求めた。部域による差については, 各部域間で一元配置分散分析を行った後, ボンフェローニ法による多重比較を行った。

3. 走光性に用いられる部域の観察

チャバネアオカメムシが走光性を示して光源に飛翔する際の, 光源を注視する複眼の部域を調べるために, 光源に対する複眼の角度を計測した。複眼の特定の部域にて光源を注視する場合, 光源の角度を変化させた場合には, それに応じて複眼の定位角度の変化が想定される。そこで, 光源をカメムシの飛翔台の水平方向 0° と仰角 45° の 2 つの方向からそれぞれ照射した。供試虫は, 照明消灯後の 18 時より暗順応させ, 6 時間後の午前 0 時より実験を開始した。高さ 90 cm の飛翔台から 90 cm 離れた位置に疑似白色光の LED 光源 (LDF-26×26SW, シーシーエス) を 0° および仰角 45° に設置し, 1×10^{19} photons/($\text{m}^2 \cdot \text{sec}$) の光を照射した。翅を広げて飛翔する瞬間の定位姿勢を側方から 10 個体撮影し, 複眼の側面辺縁と光源の発光面からの法線とがなす角度 (定位角度 θ) を計測した。この結果を元に, 赤道面前方を含む複眼の矢状面準超薄切片で, 水平方向の光源に対する定位角度 θ_0 と仰角 45° 方向の光源に対する定位角度 θ_{45} , それぞれと光軸が一致する個眼を求め, 0° および仰角 45° 方向からの光を注視する複眼領域を特定した。

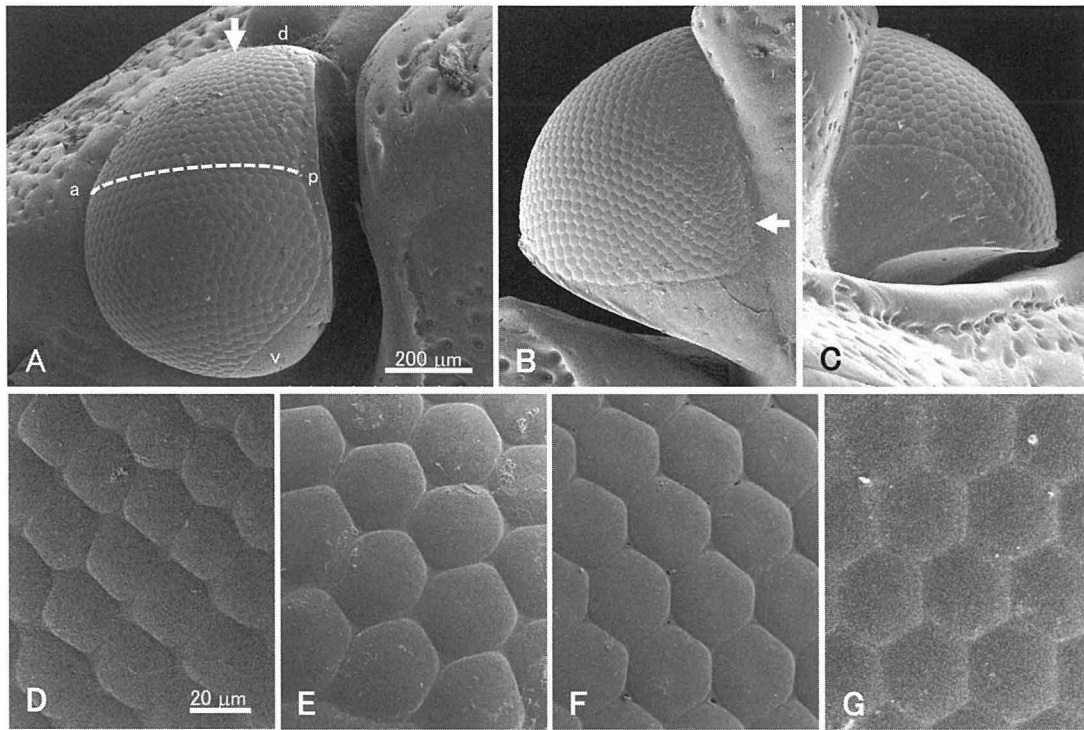
結 果

1. 複眼の外部形態

チャバネアオカメムシの複眼は球を 1/4 に経割した形状であり, 胸部と接する複眼後方側には個眼はみられない (第 1 図 A, B)。垂直軸 (背腹軸) 方向においては, 腹側の末端部に個眼が存在しない部分がみられた (第 1 図 C)。複眼を構成する個眼数の平均および標準偏差は, 雄では 754.2 ± 22.8 個 ($n=5$), 雌では 717.4 ± 36.7 個 ($n=5$) であり, 雌雄による有意差はみられなかった (t -検定, $t=1.90$, $p=0.09$)。個眼の形状は, 複眼の赤道面付近では正六角形で, 水平軸方向に平行に規則的に配列し, 背側や腹側の部域では, 個眼形状は正六角形に加えて五角形のものもみられた (第 1 図 D-G)。複眼の個眼直径を比較したところ, 背側が $26.17 \pm 1.70 \mu\text{m}$, 赤道面前方が $30.90 \pm 1.67 \mu\text{m}$, 赤道面側方が $31.25 \pm 2.13 \mu\text{m}$, 腹側が $29.78 \pm 2.31 \mu\text{m}$ であり (第 2 図), 一元配置分散分析により有意な差が存在することが認められた ($F=116.96$, $p<0.0001$)。各部域の比較では, 赤道面の側方および前方の間では有意差はみられなかった ($p=0.33$, ボンフェローニ法)。一方, 赤道面前方の個眼は背側 ($p<0.0001$, ボンフェローニ法) や腹側 ($p<0.0001$, ボンフェローニ法) の個眼に比べ有意に大きく, また, 腹側の個眼は背側の個眼に比べ有意に大きいことが示された ($p<0.0001$, ボンフェローニ法)。

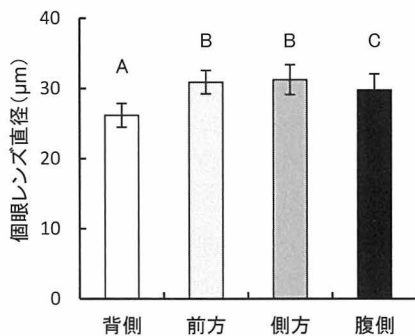
2. 複眼の視野および注視帯

赤道面前方を含む垂直軸および水平軸方向の切片から, 複眼の末端部の個眼光軸を結んだ角度は, 垂直軸方向が 200° , 水平軸方向が 115° であった (第 3 図 A, B)。また水



第1図 チャバネアオカメムシ雌の左複眼のSEM観察像

A: 左側方からの全体像, a: 赤道面前方, p: 赤道面後方, d: 背側, v: 腹側, 破線は複眼の赤道, 矢印は複眼背縁部を示す. B: 左背面からの全体像, 矢印は複眼背縁部を示す. C: 左腹面からの全体像. D: 背側の個眼拡大像, E: 腹側の個眼拡大像, F: 赤道面前方の個眼拡大像, G: 赤道面側方の個眼拡大像.



第2図 チャバネアオカメムシ雌の個眼直径の部域差

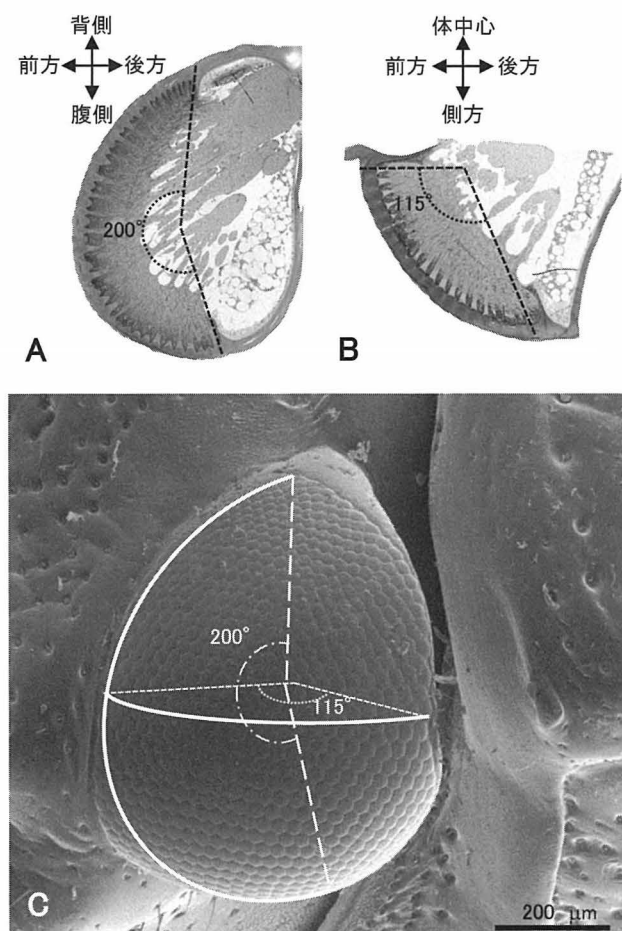
雌左複眼のSEM観察像より, 各部域の個眼直径を比較した. 前方および側方は, それぞれ複眼の赤道面前方部と赤道面側方部を示す. 数値は, 平均値±標準偏差 ($n=5$) を示す. A, B, C は, ボンフェローニ法での多重比較により, 各部域間で有意な差があったことを示す.

平軸方向の切片から, 赤道面前方の個眼の光軸は体の前後軸に対してほぼ平行であった (第3図B). したがって, チャバネアオカメムシは頭部前方を中心に垂直方向は約 200° , 水平方向は約 230° の範囲の視野をもつと考えられた (第3図C).

第4図は, 複眼前方を中心にした個眼軸密度の分布図である. 赤道面前方部の数個の個眼群が 0.036 (個眼軸数/平

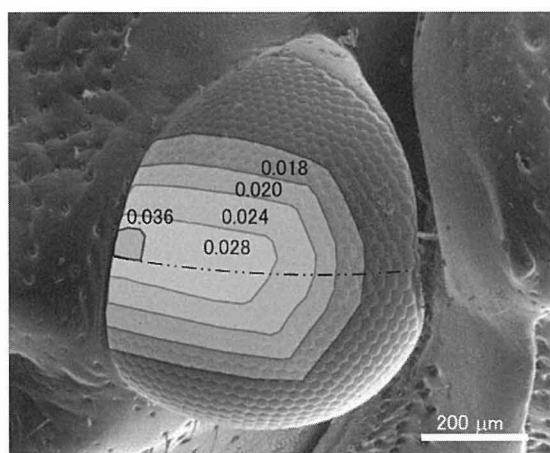
方度) と最も高く, この部分を中心として, 垂直軸方向は等間隔に徐々に低くなる傾向がみられた. 一方, 水平軸方向は赤道面の個眼列の前方部から中間地点付近までの個眼軸密度は 0.028 (個眼軸数/平方度) と一定で, 中間地点より後方に向かってほぼ等間隔に低くなった. したがって, 赤道面前方部が複眼内で最も空間分解能が高く, 個眼軸密度の分布は赤道面前方を中心として, 同心円状ではなく, 水平軸方向に緩やかな帯状に広がった分布勾配をもつことが示された.

チャバネアオカメムシは, 背面からの観察で, 飛翔の直前には複眼の前方の個眼で光源をとらえて一旦停止してから飛翔を開始することが観察された. この一旦停止する行動を個体の側面から写真撮影すると, 水平方向からの光源に対して平均 86.2° , 仰角 45° からの光源に対して平均 63.5° の定位角度 θ を示した (第5図A-D). 赤道面前方部を含む複眼の矢状面切片上において, それぞれの定位角度と光軸が等しい個眼は, 水平 0° と仰角 45° のいずれでも2個程度が相当し, 水平 0° では赤道面から腹側方向へ2個目と3個目の個眼, 仰角 45° では赤道面から背側方向へ4個目と5個目の個眼であった (第5図E). したがって, 水平 0° から仰角 45° の範囲からの光源を注視する複眼の部域は, 赤道面前方を中心とする約 23° の範囲であり (第5図F), 複眼の特定部位で光源を注視することが示された.



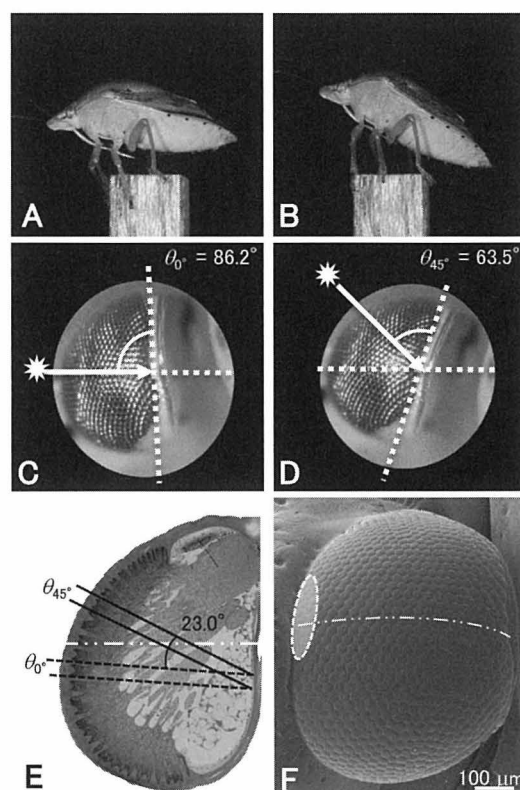
第3図 複眼の視野

A: 赤道面前方部を含む垂直軸方向の縦断切片, B: 赤道面の縦断切片, C: AとBより求められた複眼の視野角度。



第4図 複眼前方の個眼軸密度

個眼軸密度(個眼軸数/平方度)の分布を複眼のSEM像に重ねて表示した。二点破線は赤道面を示す。

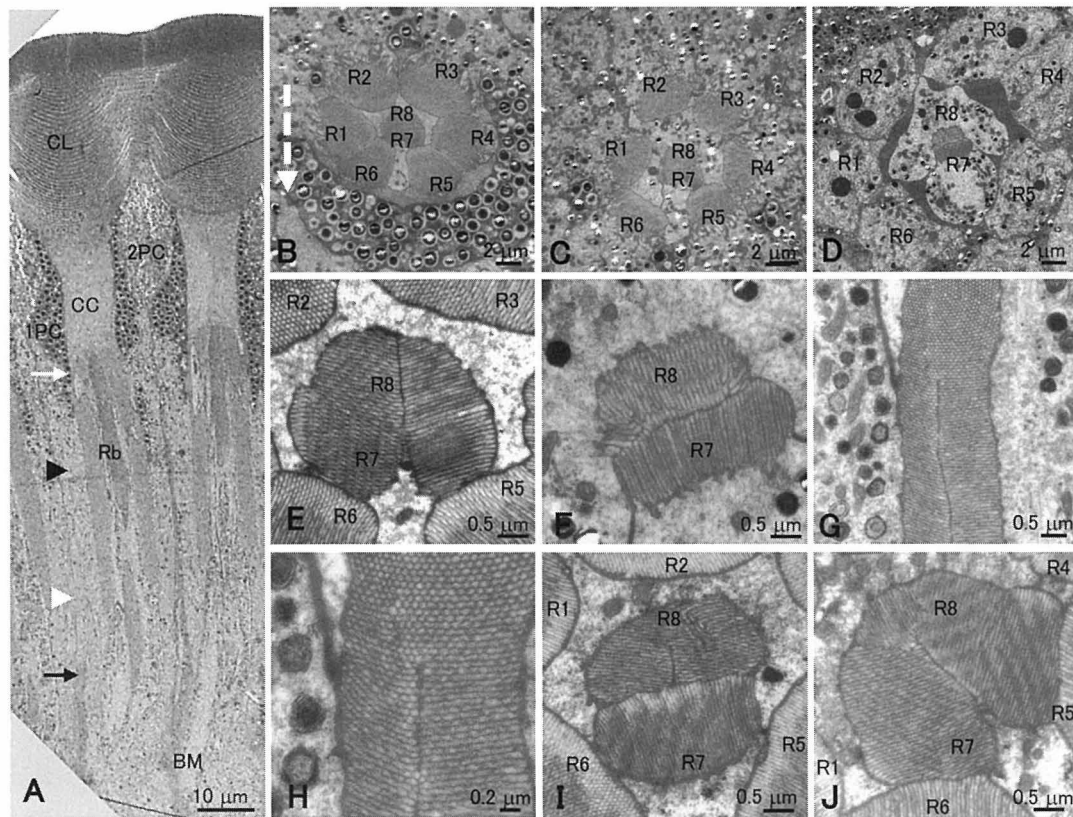


第5図 光源への定位姿勢と複眼の定位角度, および光源の注視部域

A: 水平方向0°の光源に対する定位姿勢, B: 上方光源(45°)に対する定位姿勢, C: 水平方向0°の時の複眼の定位角度(θ), 右上に各10個体の定位角度の平均値を示した。D: 水平方向45°の時の複眼の定位角度, E: 複眼の赤道面前方部を含む垂直軸方向の縦断切片, 破線は θ_0 と光軸が一致する個眼, 黒実線は θ_{45} と光軸が一致する個眼, 二点破線は赤道面を示す, F: 複眼において θ_0 および θ_{45} の光を受容する個眼部域。

3. 複眼の個眼構造

チャバネアオカメムシの複眼は連立像眼であり, 個眼間には一次色素細胞および二次色素細胞が観察された(第6図A)。個眼は, 角膜レンズ, 4個の円錐細胞と8個の視細胞から構成され, 感桿(ラブドーム, rhabdom)は6個の周辺感桿と2個の中心感桿から構成される分散感桿型であった。周辺感桿R2-R3間とR5-R6間を通る個眼の中心軸は, 複眼の水平軸方向に沿って平行に規則正しく配置し, 周辺感桿のR5とR6に挟まれた中心感桿のR7はどの部位においても側方方向に配向していた(第6図, 第8図, 第9図)。周辺感桿の個眼の縦断面の観察から, 中心感桿の感桿分体(ラブドメア, rhabdomere)は視細胞のほぼ全長にわたって存在するのに対し, 周辺感桿の感桿分体は短く, 視細胞の中間地点付近で消失した。個眼の横断面の観察からは, 6個の周辺感桿は放射状に配置され, 感桿の遠位側では隣接する感桿分体は接触しているが(第6図B), 近位側になるにつれて離れることが観察された(第6図C, D)。周



第6図 個眼の内部構造

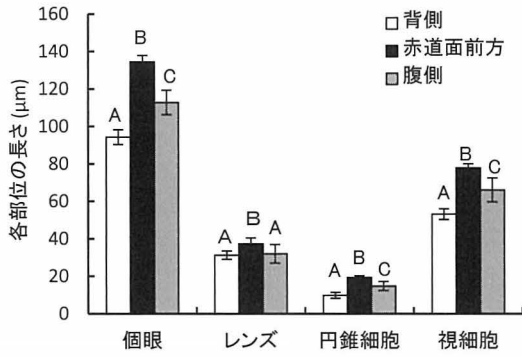
A: 個眼の縦断面 (赤道面), B: 遠位側の感桿の横断面 (赤道面, Aの白矢印部), 白破線矢印は側方方向を示す (以下, C, D, E, F, I, Jにも適用), C: 中間部位の感桿の横断面 (赤道面, Aの黒矢頭), D: 近位側の感桿の横断面 (赤道面, Aの黒矢印), E: 遠位側の中心感桿の横断面 (Bの拡大像), F: 近位側の中心感桿の拡大像 (Dの拡大像), G: 中心感桿の縦断面 (赤道面, Aの白矢頭付近), H: 中心感桿の縦断面の拡大像 (Gの拡大像), I: 遠位側の中心感桿の拡大像 (背側部域), J: 遠位側の中心感桿の拡大像 (腹側部域), CL: 角膜レンズ, CC: 円錐細胞, Rb: 感桿, IPC: 一次色素細胞, 2PC: 二次色素細胞, BM: 基底膜, R1~R6: 周辺感桿, R7~R8: 中心感桿.

辺感桿の微絨毛の配向は, 中心感桿をはさんで対極に配置するR1とR4, R2とR5, R3とR6はそれぞれ平行であり, 隣接するR2とR3, R5とR6間ではそれぞれの微絨毛配向が直交していた (第6図B). 周辺感桿のこのような構造は, 複眼の背縁部の特定の個眼群以外の部域では大きな違いはみられなかった. 遠位側の中心感桿のR7とR8は, それぞれの視細胞において微絨毛の先端同士が密着することでV字型の構造を形成し, さらにR7とR8の感桿分体が集合して一つのV字型構造を形成していた (第6図E). 一方, 基底膜に近い近位側の中心感桿では, 各感桿分体での微絨毛先端部の対合は消失し, R7とR8の微絨毛が平行に配向していた (第6図F). この中心感桿における微絨毛配向の変化は, 複眼背縁部の個眼群を除いた全ての部域の個眼で観察され, 中心感桿の縦軸方向のほぼ中間地点で起こっていた (第6図G, H).

遠位側の感桿構造について, 背側, 赤道面前方, および腹側の部域で比較すると, 部域によって中心感桿の微絨毛配向のパターンにいくつかの多様性がみられた. 赤道面前

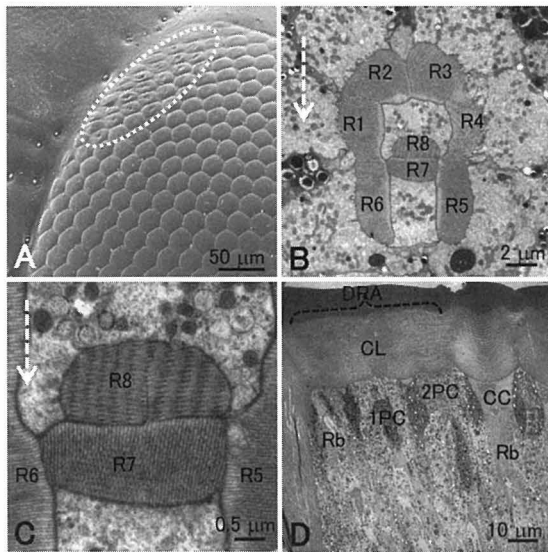
方では, 前述のR7とR8によるV字型構造の個眼がほとんどであったが, 背側の部域では, 赤道面付近でみられたタイプに加えてR8部分のみがV字型の構造がみられた (第6図I). 一方, 腹側では, R8のV字型構造がさらに変形した中心感桿構造が多数観察された (第6図J).

背側, 赤道面前方および腹側の各部域において, 個眼の各部位の縦断面の長さを比較した (第7図). その結果, 個眼の全長, 角膜レンズの長さ, 円錐細胞の長さおよび視細胞の長さは, それぞれにおいて一元配置分散分析により有意な差が存在することが認められた (個眼全長: $F=164.50$, $p<0.0001$; 角膜レンズ長: $F=7.98$, $p=0.002$; 円錐細胞長: $F=67.22$, $p<0.0001$; 視細胞長: $F=78.33$, $p<0.0001$). 赤道面前方部の個眼は, 個眼全長および個眼各部位の全ての点で, 背側や腹側の個眼よりも有意に大きかった (いずれも $p<0.01$, ボンフェローニ法). また, レンズ以外の部位において, 腹側の個眼は背側の個眼よりも有意に大きいことが示された (個眼長, 円錐細胞長, 視細胞長: $p<0.01$, ボンフェローニ法; レンズ長: $p=0.679$,



第7図 個眼の各部位の長さとその部域差

赤道面前方部を含む垂直軸縦断面の準超薄切片より、背側、赤道面前方、腹側の各部域における個眼長、角膜レンズ長、円錐細胞長、視細胞長を示した。数値は、平均値±標準偏差 ($n=10$) を示す。A, B, C は、ボンフェローニ法での多重比較により、各部域間で有意な差があったことを示す。



第8図 複眼の背縁部の外部および内部構造

A: 複眼の背縁部のSEM像、白点線部が特殊化した個眼群を示す、B: 感桿横断面のTEM像、矢印は側方方向を示す、C: 中心感桿部分の拡大像、矢印は側方方向を示す、D: 縦断面のTEM像、DRA: 背側背縁部、CL: 角膜レンズ、CC: 円錐細胞、Rb: 感桿、1PC: 一次色素細胞、2PC: 二次色素細胞、R1~R6: 周辺感桿、R7~R8: 中心感桿。

ボンフェローニ法)。

4. 複眼背縁部

複眼の背縁部に存在する十数個の個眼群 (第8図A) は、感桿の感桿分体配向が他の背側部域とは異なり、中心視細胞のR7とR8の微絨毛配向は、遠位側から近位側まで途中で変わることなく、互いに直交していた (第8図B, C)。また、周辺感桿はコの字型に配置され、R5とR6の間以外、隣接した感桿分体は近位から遠位まで接合しており、R1

複眼部位	周辺感桿	中心感桿遠位	中心感桿近位	Fischerの分類	角膜レンズ
背縁部				IV'	
背側				III	
赤道面					
腹側				I	

第9図 個眼構造の部域差の模式図

各部域の個眼横断面のTEM観察像から、周辺感桿、中心感桿、角膜レンズの形状を模式図として示した。背側、赤道面および腹側の周辺感桿模式図欄に示された矢印は、周辺感桿および中心感桿の複眼内における配向を示す。Fischerの分類は、Fischer et al. (2000) のカメムシ下目の中心感桿形状パターン分類に基づいている。IV'はFischerの分類のタイプIVの変形型を示す。

とR6, R4とR5の微絨毛配向はR8の配向と平行であることが観察された (第8図B, C)。この部域の個眼は複眼の背側後方の体軸寄りに位置しており (第1図AおよびBの矢印)、その光軸は天頂方向を向いている。これらの個眼の視細胞長は、他の背側部分よりも短い傾向がみられた (背縁部: $89.88 \pm 1.37 \mu\text{m}$, 背側部分: $94.30 \pm 3.93 \mu\text{m}$)。また、角膜レンズが平らで、円錐細胞が短いことが観察された (第8図D)。

複眼背縁部およびそれら以外の部域における周辺感桿と中心感桿の微絨毛の配向、および角膜レンズの形状についての模式図を、第9図としてまとめた。

考 察

カメムシ亜目の昆虫において、複眼の構造的部域差と機能性に注目した研究は極めて少ない。わずかな報告例としては、腹側を水面に向けて水面下を泳ぐマツモムシ *Notonecta glauca* の個眼の構造の研究例がある。マツモムシでは、複眼の背側と腹側とで個眼の中心感桿の微絨毛配向が大きく異なっており、腹側の中心感桿のR7とR8の感桿分体の微絨毛が直交配向し、水面に反射する直線偏光の検出に働いていると考えられている (Schwind, 1983)。また、アメンボ *Hebrus ruficept* では、背側外側の個眼の中心感桿は遠位側がR7近位側にR8が縦に並んでいるのに対し、腹側ではR7がなくR8のみから構成され、中心感桿構造に部域差があることが報告されている (Fischer et

al., 2000). 本研究では, チャバネアオカメムシの複眼の形態を詳細に観察することで, 2つの顕著な構造的部域差が発見された。

チャバネアオカメムシの複眼で観察された第一の構造的部域差は, 注視帯 (acute zone) である。本種は, 複眼全体としては広い視野 (垂直軸 200°, 水平軸 230°) が確保されているのにもかかわらず, 光源に対して定位する際には, 光源の仰角に合わせて複眼の定位角度を変え, 常に複眼の赤道面前方付近で光をとらえることが明らかとなった (第5図)。この複眼の赤道面前方付近は, 構造的観察から個眼軸密度が最も高く, 空間分解能の高い「注視帯」であることであるといえる (第4図)。チャバネアオカメムシの個眼軸密度の分布は, 赤道面前方を中心として, 同心円状ではなく, 水平軸方向にゆるやかな帯状に広がった分布勾配をもつ。この個眼軸密度の分布パターンは, Land (1989, 1999) の連立像眼の注視帯のバリエーションのうち, バッタやチョウなどの飛翔性昆虫でみられる「前方飛翔のための注視帯」のタイプに相当すると考えられる。前方飛翔タイプとして知られているトノサマバッタ *Locusta migratoria* の個眼軸密度の最も高い部分は赤道面前方で 0.9 (個眼軸/平方度), 「獲物や異性を捕獲する」タイプとして知られる雄バチ *Apis mellifera* では背側前方部で 1.4 (個眼軸/平方度), 「水平方向」のタイプであるアメンボ *Gerris lacustris* では赤道面前方で 0.4 (個眼軸/平方度) であることが知られている (Land and Nilsson, 2012)。個眼軸密度の値は複眼を構成する個眼数に影響されるため, 数値上で単純に比較することは難しいが, 個眼軸密度の分布パターンの傾向から, チャバネアオカメムシは「前方飛翔のための注視帯」のパターンであることが示唆された。同時に, この赤道面前方部域の個眼は, 個眼のレンズ直径および円錐細胞長, 視細胞長が他の部域に比べて有意に大きく, ①個眼軸密度が高い (空間分解能が高い), ②個眼の開口部の焦点距離と複眼半径が大きい (空間分解能と感度が高い), ③感桿が長い (感度が高い), といった複眼のフォビアの構造的特徴 (Stavenga, 1979) の諸条件を満たしている。

チャバネアオカメムシの複眼で観察された第二の構造的部域差は, 複眼の背縁に存在する十数個の個眼群である (第8図)。注視帯を含む他の全ての部域と異なり, この個眼群では, 中心視細胞である R7 と R8 の感桿の微絨毛配向が直交していた。この他にも, 微絨毛配向が途中で変化しない, 光軸が天頂方向へ向く, 感桿の長さが短い, 角膜レンズは他の部域に比べて平らで円錐細胞も短い等の特徴がみられた。これらの特徴は, 天空の偏光パターン受容のために特殊化した「複眼背縁部」の5つの構造特徴 (Labhart and Meyer, 1999) に合致する。カメムシ目の昆虫における複眼背縁部の存在は, 形態学的解析および行動学的解析共に, これまでに全く報告がない (Labhart and

Meyer, 1999)。チャバネアオカメムシの複眼に複眼背縁部の機能が備わっていることが, 生態学的にどのような適応的意義をもつのかは, 未だ不明であるが, 偏光コンパスを使った定位を行う可能性を推察させる。

複眼背縁部以外の個眼の中心感桿の構造においても, 部域差が観察された。一般に, カメムシ下目 (Pentatomomorpha) の個眼の中心感桿の構造は, R7 と R8 のそれぞれの感桿分体が中心部で V 字型に集合する構造で, 感桿の遠位側において比較したとき, 4タイプの種間差があると報告されている (Fischer et al., 2000)。チャバネアオカメムシの複眼では, 大部分の個眼の遠位側の中心感桿構造は Fischer らの分類のタイプ III に相当したが, 背側にはタイプ IV とタイプ III が混在し, 腹側はタイプ I であり, さらに複眼背縁の個眼群ではタイプ IV に類似しているが V 字型ではなく平行な配向構造のタイプ IV の変形型 (IV') がみられた (第6図, 第8図, 第9図)。したがって, Fischer et al. (2000) が報告したカメムシ下目の中心感桿の構造的差異は, 種間差というよりはむしろ複眼内の構造的部域差である可能性が考えられる。チャバネアオカメムシでみられた中心感桿構造の部域差が何らかの部域特異的な機能性をもつかどうかについては, 今後の検討課題である。

本研究では, チャバネアオカメムシの複眼構造を解析することにより, 複眼に構造的な部域差が存在することを明らかにした。カメムシ目昆虫における複眼の構造的部域性は, 他の分類群の昆虫でこれまで観察されてきた複眼の構造的部域性の進化的な, あるいは機能的な理解を進めるのに役立つと思われる。今回観察した構造的な要素以外にも, 個眼の受容角 (acceptance angle) や色素細胞や色素の分布, タペータムや角膜レンズ上の乳頭突起などの反射構造など, 視覚機能に関わる様々な要素は数多く存在しており (Stavenga, 1979; Horridge, 2005; Land and Nilsson, 2012), それらの多くは部域性が報告されている (Stavenga, 1992; Stavenga et al., 2001 など)。複眼の部域性が視覚機能の分化と強い関係があるので, 昆虫の複眼の部域性を観察することは, 昆虫の行動適応と生態学的背景を推察することに他ならない。複眼の構造の観察と行動学的解析を同時に進めることで, 昆虫の視覚行動の理解を一層促進させることができる。昆虫の視覚研究は, 世界的に広く深く研究が進められており, 行動現象に結び付けなければならない害虫コントロールにおいては, それらの視覚研究の情報を利用していく必要があるだろう。

摘 要

本研究では, チャバネアオカメムシ *Plautia crossota stali* の複眼の外部および内部構造を詳細に観察し, 視覚定位行動において機能的な役割を果たす複眼の構造的部域差につ

いて検討した。チャバネアオカメムシの赤道面前方部域の個眼は、背側や腹側の領域に比べて個眼間密度が高く、角膜レンズや円錐細胞などの光学系構造が大きいことや、長い感桿構造をもつことから、空間分解能と感度が共に高い部域である複眼のフォベアであることが強く示唆された。本種は光に対して強い走光性を示すが、本種が上方光源に対して視覚定位する際、姿勢を変えて複眼の赤道面前方部付近のフォベアで光をとらえていることが明らかになった。また、複眼の背側領域の一部には、中心視細胞であるR7とR8の感桿の微絨毛の配向は直交配向で偏光アナライザー機能を持ち、微絨毛の直交配向は途中で変化せず、光軸は天頂方向へ向き、感桿の長さが短く、角膜レンズは他の部域に比べて平らで円錐細胞も短い、といった天空の偏光パターンの弁別に関わる複眼背縁部 (dorsal rim area) の構造特徴を示す個眼領域が確認された。

引用文献

- Bedau, K. (1911) Das Facettenauge der wasserwanzen. *Z. Wiss. Zool.* 97: 417–456.
- Fischer, C., M. Mahner and E. Wachmann (2000) The rhabdom structure in the ommatidia of the Heteroptera (Insecta), and its phylogenetic significance. *Zoomorphology* 120: 1–13.
- 針山孝彦・堀口弘子・植野由佳・弘中満太郎 (2005) 節足動物の視覚系とその行動. *Vision* 17: 27–38. [Hariyama, T., H. Horiguchi, Y. Ueno and M. Hironaka (2005) Visual systems and behaviors in arthropods. *Vision* 17: 27–38.]
- Homberg, U. and A. Paech (2002) Ultrastructure and orientation of ommatidia in the dorsal rim area of the locust compound eye. *Arthropod Struct. Dev.* 30: 271–280.
- Horridge, A. (2005) The spatial resolutions of the apposition compound eye and its neuro-sensory feature detectors: observation versus theory. *J. Insect Physiol.* 51: 243–266.
- Kuhn, O. (1926) Die Facettenaugen der Landwanzen und Zikaden. *Z. Morphol. Ökol. Tiere* 5: 489–558.
- Labhart, T. and E. P. Meyer (1999) Detectors for polarized skylight in insects: a survey of ommatidial specializations in the dorsal rim area of the compound eye. *Microsc. Res. Tech.* 47: 368–379.
- Land, M. F. (1989) Variations in the structure and design of compound eyes. In *Facets of Vision* (D. G. Stavenga and R. C. Hardie, eds.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 90–111.
- Land, M. F. (1997) Visual acuity in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 42: 147–177.
- Land, M. F. (1999) Compound eye structure: matching eye to environment. In *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision* (S. N. Archer, M. B. A. Djamgoz, E. R. Loew, J. C. Partridge and S. Vallerger, eds.). Springer-Verlag, Netherlands, pp. 51–71.
- Land, M. F. and D.-E. Nilsson (2012) *Animal Eyes*. 2nd ed. Oxford University Press, New York. 271 pp.
- 守屋誠一・志賀正和・馬淵正人 (1987) 果樹カメムシ類の予察灯誘殺状況およびチャバネアオカメムシ誘殺個体の体サイズの変動. 果樹試報 A 14: 79–94. [Moriya, S., M. Shiga and M. Mabuchi (1987) Analysis of light trap records in four major species of fruit-piercing stink bugs, with special reference to body size variation in trapped adults of *Plautia stali* Scott. *Bull. Fruit Tree Res. Stn. A* 14: 79–94.]
- Schwind, R. (1983) Zonation of the optical environment and zonation in the rhabdom structure within the eye of the backswimmer, *Notonecta glauca*. *Cell Tissue Res.* 232: 53–63.
- Stavenga, D. G. (1979) Pseudopupils of compound eyes. In *Handbook of Sensory Physiology*. 7/6/6A (H. Autrum, ed.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 357–439.
- Stavenga, D. G. (1992) Eye regionalization and spectral tuning of retinal pigments in insects. *Trends Neurosci.* 15: 213–218.
- Stavenga, D. G., M. Kinoshita, E.-C. Yang and K. Arikawa (2001) Retinal regionalization and heterogeneity of butterfly eyes. *Naturwissenschaften* 88: 477–481.