解　説

脊椎動物の光周性

太田　航[1]，吉村　崇[1†]
[1] 名古屋大学大学院生命農学研究科 応用分子生命科学専攻

要旨　四季の存在する地域に棲む動物は，季節の変化に応じて行動や生理機能を変えることで環境の変化に適応している．このとき動物たちは日照時間（光周期）を季節の指標としているため，このような性質は光周性と呼ばれる．ウズラやマウスを用いた最近の研究により，脊椎動物における光周性の制御機構が徐々に明らかとなりつつある．本稿では光周性研究の歴史から，我々の研究によって明らかとなった動物が「春」を感じるしくみ，及び光周性制御に重要な光情報を感知している「脳深部光受容器」の発見までを概説し，光情報をもとに引き起こされる動物の巧みな生存戦略を紹介する．

キーワード：季節繁殖，ウズラ，2 型脱ヨウ素酵素 (DIO2)，甲状腺刺激ホルモン (TSH)，オプシン 5

1. はじめに

地球上の中・高緯度地域では，一年の中で春，夏，秋，冬と季節は廻る．そして，毎年春になると沢山の花が咲き，ウグイスがさえずり，ツバメなどの渡り鳥が飛来する一方で，冬が近づくとリスやクマなどが冬眠，冬ごもりをする．このように，季節に合わせて動物たちの行動が変化することは古来より知られていたが，動物たちがいかにして季節の情報を感知しているかは謎に包まれていた．

季節の変化に合わせて行動を変えることにはどのような意味があるのだろうか．その一つは環境への適応であろう．例えば，寒さの厳しい冬は食糧も少なく生存に適した環境であるとは言い難いが，冬眠や渡りという戦略によって寒さと飢えから身を守っている．この環境への適応という視点での一つの顕著な例として，季節繁殖という戦略がある．妊娠・孵卵期間の短いハムスターや鳥類，妊娠期間が約一年のウマは春に，妊娠期間が約半年のヤギやヒツジは秋に交尾行動を行うことが知られているが，これらはいずれも，気候が温暖で食糧にも恵まれ，発育・成長に適した春に仔が産まれるように季節を先取って繁殖活動を行っているのである．

さて，ではこのような動物たちはいったい何を指標として季節を感じ取っているのだろうか．季節とともに変化する環境要因には気温，降水量，日照時間（光周期，photoperiod）などがあるが，気温や降水量は冷夏や暖冬，多雨や空梅雨など年によってばらつきがあるため安定した情報源とは言い難い．一方光周期の場合，春分，夏至，秋分，冬至が毎年決まった時期に訪れるため，季節を判別するうえで信頼できる情報源といえる．地球温暖化問題についての話題を耳にすることの多い昨今でも，光周期は正確なカレンダーを届けてくれるのである．このように，きわめて精度の高い情報源である光周期の変化を感知し，季節変化に応じて行動や生理機能が変わる性質を光周性 (photoperiodism) と呼ぶ．

2011 年 6 月 29 日受付
† 〒 464-8601 愛知県名古屋市千種区不老町
名古屋大学大学院生命農学研究科　応用分子生命科学専攻
吉村　崇
Tel/Fax : 052-789-4056
E-mail : takashiy@agr.nagoya-u.ac.jp

2. 光周性研究の歴史

2.1 光周性の発見

季節とともに植物や動物の活動が変化する不思議な現象は古くから人々の興味を引き付け，数多くの研究者が研究に熱を注いできた．1920 年，アメリカの Garner と Allard はメリーランド・マンモスというタバコの変種を用いた研究で，光周期が開花時期を決定することを発見し，世界で初めて光周性の存在を示した [1]．その後 1925 年，カナダ・アルバータ大学の Rowan によるユキヒメドリを用いた研究により，脊椎動物における光周性の存在が初めて報告された [2]．ユキヒメドリは渡り行動を行い，日照時間の長くなる春に生殖腺を発達させるが，冬季（非繁殖期）に捕獲したユキヒメドリを人工的に春と同様な照明条件下で飼育したところ，生殖腺の発達や繁殖行動が確認されたのである．

2.2 光周性のモデル動物

光周性の発見以降，昆虫や哺乳類でも光周期が生理機能や行動に影響を与える事例が報告されてきたが，動物実験によく用いられるショウジョウバエやマウスといったモデル動物は明瞭な光周反応を示さないため，光周性研究には適さない．一方，鳥類は生殖腺を繁殖期にのみ発達させ，非繁殖期には生殖腺を小さく退縮させるという性質を持つため，光周性研究に用いられることが多い．鳥類のこのような特異な性質は空を飛ぶために可能な限り身体を軽くする必要性から生じたものと考えられている．さらに，数多くの鳥類の中でも，ウズラ（英名 Japanese quail, 学名 *Coturnix japonica*）はもっとも洗練された光周反応を示す優れたモデル動物として知られている．我が国では，そ

の卵が食用として一般に親しまれているが，ウズラ自体の姿を見たことがある方はそう多くはないかもしれない（図1）．しかし実は，独特の鳴き声をもつことから古くは室町時代から鳴き鶉として飼育されるなど日本とのゆかりも深く，我が国で野生から家畜化された唯一の動物種である．

ウズラは日照時間の長くなる春になると生殖腺を発達させる長日性季節繁殖動物であり，雄の生殖腺（精巣）は日照時間の短い非繁殖期（短日条件下）には数十ミリグラム程度であるが，日照時間の長い繁殖期（長日条件下）になると数グラム程度，重量にして 100 倍以上にまで発達する（図 2）．しかもこの劇的な変化は短日条件から長日条件へと移行してからわずか 2 週間足らずで生じる．



図 1　光周性のモデル動物　ウズラ

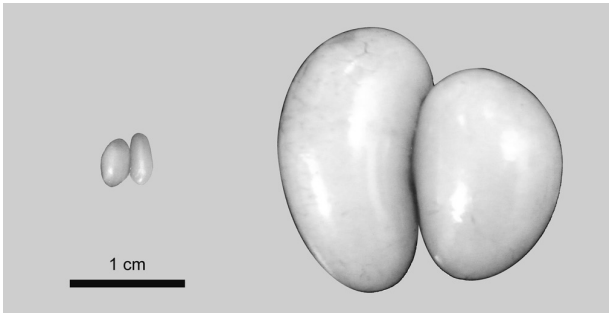


図 2　ウズラの精巣

日照時間の長い繁殖期になると 2 週間で 100 倍以上に発達する (左：短日条件下，右：長日条件下).

3. 鳥類の光周性

光周性研究の優れたモデル動物であるウズラは，国内では愛知県の豊橋地方が一番の生産地となっている．そのため，筆者らの所属する名古屋大学では必要な時に必要なだけウズラを調達できるという地の利があった．我が名古屋大学農学部は伝統的に鳥類を用いた研究が盛んであったことも相まって，筆者らはウズラを用いて脊椎動物が春を感じるしくみについての研究を始めた．

3.1 光周性の中枢

脊椎動物の生殖腺は視床下部 - 下垂体 - 性腺軸 (hypothalamus - pituitary - gonadal axis) によって制御されており，視床下部から分泌された性腺刺激ホルモン放出ホルモン (gonadotropin-releasing hormone: GnRH) が下垂体前葉からの性腺刺激ホルモン (gonadotropin) の分泌を促し，生殖腺が発達する．過去の生理学的な研究により，鳥類の光周性を制御する中枢は脳内の視床下部内側基底部 (mediobasal hypothalamus: MBH)（図 3）に存在すると考えられており，MBH の電気破壊によって光周性が失われることが報告されている [3]．

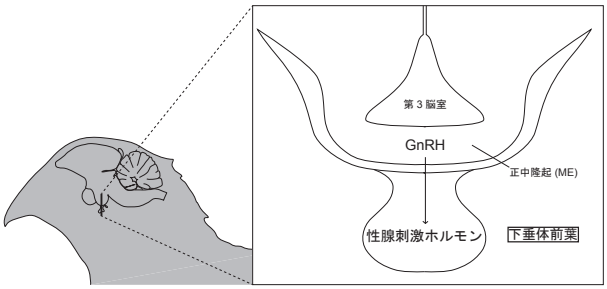


図 3　視床下部内側基底部と下垂体

脳の中央下部に位置する視床下部のうち，内側基底部と呼ばれる部位 (視床下部内側基底部 : MBH) に光周性制御の中枢が存在すると考えられている．MBH 内の正中隆起 (ME) からは性腺刺激ホルモン放出ホルモン (GnRH) が分泌される．分泌された GnRH は下垂体の前葉に働き，性腺刺激ホルモンの分泌を促すことが知られている．性腺刺激ホルモンは血流にのって移動し，生殖腺を発達させる．

また，短日条件下で飼育しているウズラの脳内の様々な部位に発光ビーズを埋め込む実験において，MBH に局所的に光を照射した場合に精巣の発達が促されたことから，光周性制御に重要な光受容器（脳深部光受容器）も MBH 近辺に存在することが示唆されている [4]（脳深部光受容器の発見については第 5 章参照）．

3.2 光周性を制御する鍵遺伝子 *DIO2*

1969 年，Follett と Sharp はウズラの精巣の発達には必ずしも連続した光照射が必要ではなく，暗期の中で光感受相と呼ばれる特定の時間帯に光を浴びることが重要であることを報告した [5]．そこで筆者らは短日条件下で飼育したウズラに対して光感受相に光照射を行い，このとき MBH にて光に応答して発現が変化する遺伝子をディファレンシャル解析という手法を用いて探索した．その結果，2 型脱ヨウ素酵素 (type 2 iodothyronine deiodinase: DIO2) をコードする遺伝子 (*DIO2*) の発現が誘導され [6]，3 型脱ヨウ素酵素 (type 3 iodothyronine deiodinase: DIO3) をコードする遺伝子 (*DIO3*) の発現が抑制されることが明らかになった [7]．DIO2 は甲状腺で分泌される活性の弱い甲状腺ホルモン サイロキシン (thyroxine: T_4) を，活性の強いトリヨードサイロニン (triiodothyronine: T_3) へと変換する酵素であり，DIO3 はサイ

ロキシンを不活性型の逆トリヨードサイロニン (reverse T_3: rT_3) へと変換する酵素であった．脳内における甲状腺ホルモンの濃度を実際に測定した結果，長日条件下で飼育したウズラの MBH でのみ活性型甲状腺ホルモン T_3 の濃度が上昇した．また，通常は生殖腺が退縮している短日条件下で視床下部に T_3 を投与すると精巣が発達し，逆に精巣が発達するはずの長日条件下で DIO2 の阻害剤を投与すると精巣の発達が阻害されたことから，季節変化に伴う日照時間の変化によって *DIO2*, *DIO3* という 2 つの遺伝子のスイッチが切り替わることで視床下部内での T_3 の濃度を制御しており，この MBH での局所的な甲状腺ホルモンの代謝が光周性制御の鍵であることが示された（図 4）．

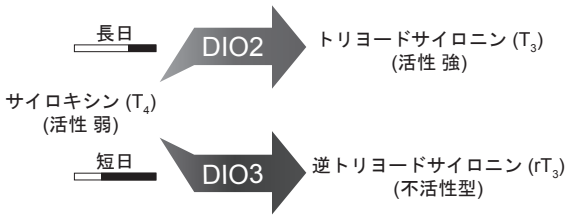


図 4　甲状腺ホルモン活性化酵素 DIO2 と不活性化酵素 DIO3
長日条件になると視床下部内側基底部 (MBH) で 2 型脱ヨウ素酵素 (DIO2) の発現が上昇し，活性の弱い甲状腺ホルモン T_4 が活性の強い T_3 へと変換される．短日条件下では 3 型脱ヨウ素酵素 (DIO3) の発現が誘導され，T_4 は不活性型の rT_3 へと変換される．この MBH での局所的な DIO2 と DIO3 のスイッチの切り換えが光周性制御の鍵となる．図中の白色のバーは 1 日の中の明るい時間帯，黒色のバーは暗い時間帯を表す．

3.3 光周性における甲状腺ホルモンの作用

長日条件下の MBH で局所的に合成された T_3 はどのようにして精巣を発達させるのだろうか．我々は MBH において甲状腺ホルモン受容体の発現部位を検討した．その結果，GnRH を分泌する GnRH ニューロンの神経終末が投射している正中隆起 (median eminence: ME) という部位に発現していることが明らかとなった (図 3 参照)．甲状腺ホルモンは中枢神経系の発達や可塑性に関与することが知られているため，正中隆起を電子顕微鏡を用いて観察したところ，短日条件と長日条件で形態的な差が確認された．すなわち，短日条件下では GnRH ニューロンの周りがグリア細胞（神経系を構成する細胞の一種）に包み込まれて，あたかもシャッターが閉じた様な構造を呈しているのに対し，長日条件下では GnRH ニューロンは隣接する血管系と接触するように露出されており，シャッターが開いた様な構造を示していた [8]．また，免疫染色法により短日，長日それぞれの条件下で飼育したウズラの正中隆起における GnRH 免疫陽性細胞の数を検討した結果，光条件の違いによる差は確認されなかった [8]．これらのことから，GnRH の季節性の分泌は GnRH ニューロンにおける合成段階ではなく，分泌段階でのグリア細胞による物理的なシャッターによって調節されていると考えられた [8]（図 5）．

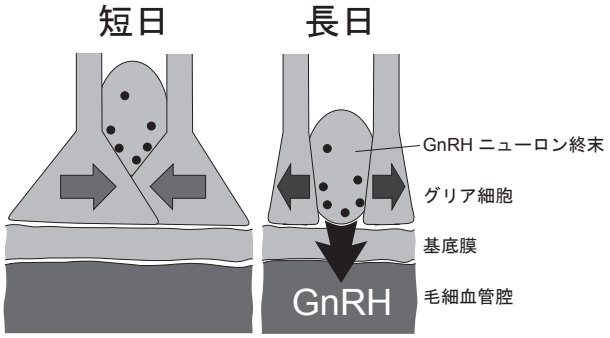


図 5 正中隆起での GnRH ニューロン終末とグリア細胞の形態変化
短日条件下では GnRH ニューロン終末の周りがグリア細胞のシャッターによって閉ざされている．一方，長日条件下では T_3 によってシャッターが開き，GnRH ニューロンは隣接する血管系と接触するように露出されている．シャッターが開くことで GnRH は毛細血管中へと放出される．

3.4 春ホルモンの発見

上述の研究により，日照時間の違いによる MBH での局所的な甲状腺ホルモンの代謝が光周性の制御に重要であることは分かったが，鍵遺伝子 *DIO2* はどのように制御されているのだろうか．遺伝子レベルでの研究を行うに当たって，鳥類ではゲノム情報の欠如が大きな障壁となっていた．しかし 2004 年にニワトリのゲノム情報が解読されたことで，鳥類においてもマイクロアレイなどによるゲノムスケールの網羅的遺伝子発現解析が可能となった．残念ながら，ニワトリは家禽化される過程で明瞭な光周反応を失ってしまったため光周性研究には適さない．しかしウズラはニワトリと同じキジ目キジ科の近縁種であったため，ニワトリマイクロアレイをウズラに適用することが可能かもしれないと考えられた．この可能性を実際に検討したところ，ウズラにおいてもニワトリマイクロアレイの約 96 % のプローブが利用可能であることが判明した．そこでニワトリの遺伝子が高密度に配置されたニワトリマイクロアレイを用い，*DIO2* 遺伝子の発現を制御する遺伝子を探索した．その結果，日照時間が 12 時間を超えると下垂体の付け根に位置する下垂体隆起葉 (pars tuberalis: PT) にて甲状腺刺激ホルモン (thyroid stimulating hormone: TSH) が合成されることが判明した．さらに，下垂体隆起葉で産生された TSH は MBH に存在する TSH 受容体に作用することで *DIO2* 遺伝子の発現を制御していることが明らかになった [9]．

生理学の教科書によると，TSH はその名の通り甲状腺を刺激し甲状腺ホルモンの合成，分泌を促進するホルモンである．したがって下垂体前葉で合成され，末梢血中へと放出されると，甲状腺ホルモンの分泌を促すことによって代謝や成長を制御しているとされている．しかし我々の発見から TSH には脳に作用して光周性を制御―すなわち，動物に「春」を伝える春ホルモンとしての機能も備わっていることが明らかになったのである [9]．この発見は従来の生物学の常識を覆すものであった．甲状腺刺激ホルモンという一つのホルモンに，代謝や成長と光周性の制御という異な

る機能を備えさせることで，動物は巧みに環境への適応を図っているのである．

4. 哺乳類の光周性

4.1 夜を告げるホルモン メラトニン

哺乳類以外の脊椎動物は，眼（網膜）以外に松果体や脳深部でも光を受容することが知られている[10,11]．しかし哺乳類では眼が唯一の光受容器官であるとされており，眼で入力された光情報は体内時計の中枢が存在する脳の視床下部の視交叉上核 (suprachiasmatic nucleus: SCN) を介して松果体へ伝えられ，メラトニンというホルモンの分泌パターンへと置き換えられる．メラトニンは松果体から夜間（暗期）に分泌されるホルモンであるため，短日条件下では分泌時間が長く，長日条件下では分泌時間が短くなる．長日性季節繁殖動物のハムスターでは，日照時間が長く（メラトニンの分泌時間が短く）なる春から夏にかけて妊娠・出産を行う．逆に，短日性季節繁殖動物であるヤギやヒツジは日照時間が短く（メラトニンの分泌時間が長く）なる秋から冬にかけて繁殖活動を行う．ハムスターに松果体除去を施すと生殖腺の発達や体重増加などの光周反応を示さなくなる[12]ことや，メラトニンの代償投与によって光周性を人工的に操れる[13]ことなどから，メラトニンは哺乳類における光周性制御に必須なホルモンであると考えられている．

4.2 マウスを用いた光周性研究

さて，哺乳類を代表するモデル動物といえば，マウスが真っ先に思い浮かぶが，冒頭でも述べたようにマウスは明瞭な光周反応を示さない周年繁殖動物であるため，光周性研究には適さないとされてきた．しかし長年の飼育経験からマウスも冬季になると繁殖成績が落ちると感じていた筆者らは，マウスにも潜在的には光周反応を示す能力があると直感し，マウスを用いた光周性研究を開始した．

メラトニンを合成する酵素の活性を遺伝的に欠いている C57BL/6J 系統と，正常にメラトニンを合成できる CBA/N 系統を用いて長日刺激に対する反応を検討した結果，メラトニンを合成できる CBA/N 系統では，鳥類と同様に TSH や DIO2 の発現量が増加することが分かり，メラトニンを合成できない C57BL/6J 系統では長日刺激による遺伝子発現量の変化は見られなかった[14]．

また，メラトニンを合成できない C57BL/6J 系統でも PT（TSH の産生部位，3.4 参照）にメラトニン受容体が存在することが知られていたため，この系統にメラトニンを投与したところ，TSH, DIO2 の発現が抑制され DIO3 の発現が促進された[14]．これらの結果により，哺乳類の場合 TSH, DIO2, DIO3 という光周性制御の中心を担う役者たちがメラトニンの制御下にあることが明らかになった．

哺乳類においても DIO2, DIO3 の発現している MBH には TSH 受容体が存在する．そこで，マウスの脳内で春ホルモン TSH がウズラと同様な働きをするかを検討するため，C57BL/6J マウスの脳室内に TSH を投与したところ，ウズラと同様に TSH の濃度に依存して DIO2 発現量が上昇した[14]．これらの結果から，従来光周性研究には不向きとされてきたマウスにおいても，鳥類同様の光周性制御機構が存在し，マウスも有用な光周性のモデル動物となり得ることが示された．以下に，哺乳類の光周性制御機構を示す（図 6）．

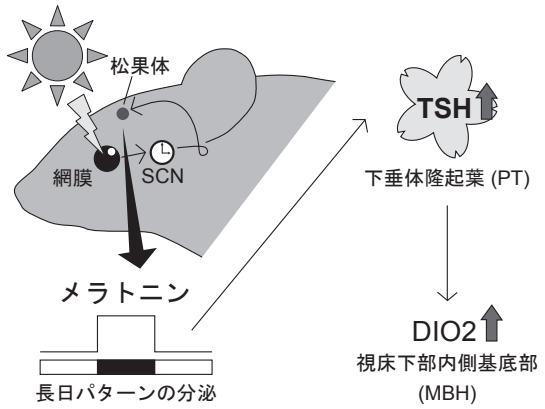


図 6　哺乳類の光周性制御機構

網膜で受容された光情報は体内時計の中枢が存在する視交叉上核 (SCN) を介して松果体へと伝えられ，日長の情報がメラトニンの分泌パターンへと置き換えられる．長日刺激の場合，メラトニンの分泌時間が短くなること (長日パターンの分泌) により PT での春ホルモン TSH の合成が促進される．PT で合成された TSH が MBH の TSH 受容体に作用することで DIO2 の発現が誘導され，長日性季節繁殖動物では生殖腺が発達する．

5. 光周性を制御する脳深部光受容器

季節を感知するためには日照時間（光周期）が重要であることはこれまでに紹介してきたが，肝心の光情報はいったいどこで感知されているのだろうか．先人たちの研究により，鳥類では光周性を制御する光受容器が脳深部に存在する可能性が示唆されている．世界で初めて脳深部光受容器の存在を提唱したのは，ミツバチの 8 の字ダンスをはじめとする発見によって動物行動学の基礎を築いたことで有名な Karl von Frisch（1973 年ノーベル生理学・医学賞受賞）である．1911 年，Frisch は彼自身の学位論文の研究で，ヒメハヤ（小魚の一種）の体色変化に関わる光受容器が眼以外にも脳深部にあることを報告した[15]．また，Benoit は目隠しをしたアヒルに長日刺激を与えると正常な精巣発達が起こるが，頭に黒いキャップをかぶせて長日刺激を与えるとこの反応が消失することを報告し[16]，Menaker らはスズメの頭皮の下に墨汁を注入し，脳への光を遮断することによって精巣の発達が抑制されるが，松果体除去はこの反応には影響しないことを示した[17]．その後も鳥類をはじめ，魚類や爬虫類などでも脳深部光受容器官の存在を示唆する研究が行われてきたが，その実態については謎に包まれていた．

5.1 光受容分子 ロドプシン類

そもそも光はどのようにして受容されるのか．ほとんどの動物においてその役割を担うのが「ロドプシン類」と総

称される光受容分子である．ロドプシン類には，網膜の桿体細胞に存在するロドプシンや錐体細胞に存在する錐体オプシンに代表されるように，視覚で機能し形態視を司るもの（視物質）と，体内時計の光によるリセットや体色変化など，視覚以外で機能し非形態視を司るメラノプシンなどがある．

ロドプシン類はさまざまな脊椎動物や無脊椎動物において同定されており，現在 2000 種類以上が報告されている．ロドプシン類は 7 回膜貫通構造をもつ G タンパク質共役型受容体 (G-protein coupled receptor: GPCR) の一種であり，その構造はタンパク質部分であるオプシンと発色団レチナール（ビタミン A のアルデヒド誘導体）から成る．レチナール部分が光を吸収し，それを取り囲むオプシン部分が吸収する「色」に関係する [18]．ロドプシン類が光情報を伝達する仕組みを代表的な視物質であるロドプシンを例に説明すると，まず，レチナールは光を受けると 11 シス型から全トランス型へと異性化され，共役している G タンパク質へと情報を伝える．情報を受け取った G タンパク質は結合していた GDP を GTP に交換し活性状態となり，活性化した G タンパク質は次いでホスホジエステラーゼという酵素を活性化する．この酵素の働きにより細胞内の cGMP が分解され濃度が急激に減少し，これによって平常時には開いている cGMP 依存性の陽イオンチャネルが閉じるため細胞内への陽イオンの流入が止まり，視細胞は過分極性の応答を示す [19]．

5.2 ウズラ脳内で発現するロドプシン類の探索

光周性を制御する脳深部光受容器を特定するため，我々のグループはニワトリのゲノム配列からロドプシン類に属する遺伝子ファミリーの塩基配列を探し出し，^{33}P ラベルプローブを用いた *in situ* hybridization 法によって，ウズラ脳内での発現を網羅的に検討した．その結果，MBH の上部に位置する室傍器官 (paraventricular organ: PVO) に「オプシン 5」だけが発現していることが分かった [20]．オプシン 5 は未だその生理機能が明らかでない新規なロドプシン類であった．免疫組織化学によってオプシン 5 の発現部位を詳細に検討した結果，脳室に突起を伸ばす「髄液接触ニューロン」という細胞に発現していることが分かった [20]．髄液接触ニューロンはかねてよりその形態的特徴から何らかの感覚受容器ではないかと指摘されていた．また，発生段階での視細胞にも似た形状であるため脳深部光受容器の候補として疑われていた細胞であった．

5.3 機能未知のロドプシン類 オプシン 5

前述の通り，オプシン 5 は生理機能未知の新規なロドプシン類であったため，果たして本当に光に反応するのか，すなわち光受容器として機能するための光応答性をもつのかということは大きな問題であった．そこで筆者らは，オプシン 5 をアフリカツメガエルの卵母細胞に強制発現させ，二本刺膜電位固定法という電気生理学的な手法を用いてオプシン 5 の光応答性を確認した．その結果，420 nm 付近に

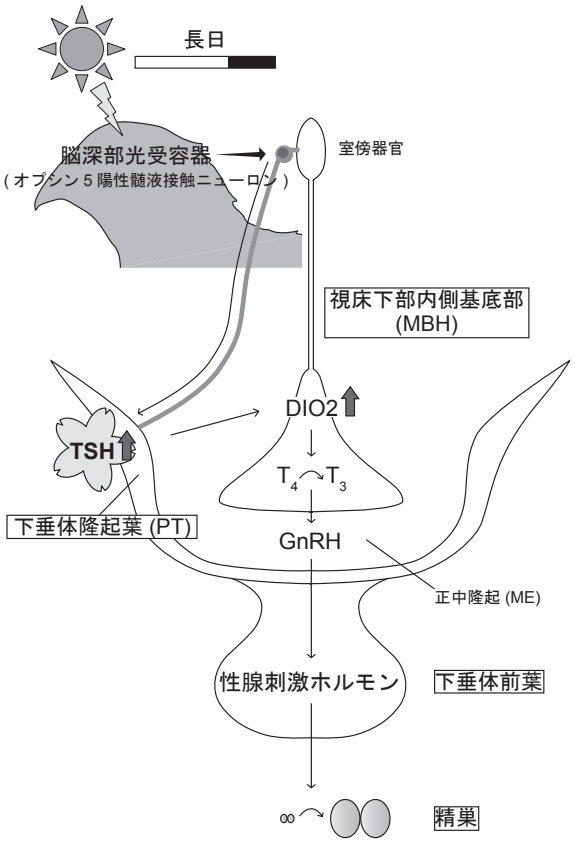


図 7　鳥類の光周性制御機構

脳深部光受容器 (オプシン 5 を発現する髄液接触ニューロン) で受容された光情報 (長日) が PT へと伝えられると春ホルモン TSH が分泌される．TSH は MBH に作用し，光周性の鍵遺伝子 DIO2 の発現を誘導する．DIO2 (2 型脱ヨウ素酵素) は甲状腺ホルモン T_4 を活性の高い T_3 へと変換し，T_3 の作用により ME でのグリア細胞のシャッターが開く．これにより GnRH の分泌が促され，下垂体前葉から分泌される性腺刺激ホルモンを介して生殖腺が発達する．

吸収極大を持つ，紫色感受性の光受容分子であることが確認できた [20]．しかし，この結果は意外なものであった．一般的に，紫色のような短波長光に比べて赤色のような長波長光の方が組織を透過しやすいため，脳深部光受容器の機能を担うロドプシン類は長波長感受性であると考えられていたためである．しかし，紫外線領域を含む短波長光もウズラの脳内を透過する．また，実際に 420 nm 付近にピークを持つ光源を用いて，松果体除去及び目隠しを施したウズラに長日刺激を与えたところ精巣がフルサイズまで発達した [20] ことから，オプシン 5 が紫色を中心とした短波長光を感知して光情報を読み取り光周性を制御する脳深部光受容器として機能していることが明らかになった．この発見により，鳥類における光周性制御機構の光情報の入力から生殖腺の発達までの一連の流れを結ぶことができた（図 7）．

5.4 オプシン 5 は哺乳類にも存在する

機能未知の新規なロドプシン類「オプシン 5」は鳥類において光周性を制御する脳深部光受容器として働いているこ

とが明らかになった[20]．現在の生物学では哺乳類においては眼（網膜）が唯一の光受容器官であるとされている．しかし，鳥類の脳で光を感知しているオプシン 5 の相同遺伝子は，我々ヒトを含む哺乳類にも存在しており，網膜や脳内で発現していることが報告されている[21]．もしかすると我々ヒトも気づかないうちに脳で直接光を感じ取っているのかもしれない．

6. おわりに

本稿では脊椎動物の光周性と題して鳥類，哺乳類の光周性を中心に紹介してきた．筆者らの研究テーマは動物生理学を背景としているため，バイオメカニズム学会員の皆様にはなじみがなく，難解であったかもしれないが，光周性を示す動物たちの環境への巧みな適応戦略の魅力が少しでも伝わり，皆様の研究の一助となれば幸いである．

参考文献

1) Garner, W. W. and Allard, H. A.: Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants, J. Agric. Res., 18, 553-606, (1920).
2) Rowan, W.: Relation of light to bird migration and developmental changes, Nature, 115, 494-495, (1925).
3) Sharp, P. J. and Follett B. K.: The effect of hypothalamic lesions on gonadotrophin release in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*), Neuroendocrinology, 5, 205–218, (1969).
4) Homma, K., Ohta, M. and Sakakibara, Y.: Photoinducible phase of the Japanese quail detected by direct stimulation of the brain. In: Suda, M., Hayaishi, O. and Nakagawa H. (eds) Biological rhythms and their central mechanism, Elsevier/North-Holland Biomedical, Amsterdam, 85–94, (1979).
5) Follett, B. K. and Sharp, P. J.: Circadian rhythmicity in photoperiodically induced gonadotrophin release and gonadal growth in the quail, Nature, 223, 968-971, (1969).
6) Yoshimura, T., Yasuo, S., Watanabe, M., Iigo, M., Yamamura, T., Hirunagi, K. and Ebihara, S.: Light-induced hormone conversion of T4 to T3 regulates photoperiodic response of gonads in birds, Nature, 426, 178–181, (2003).
7) Yasuo, S., Watanabe, M., Nakao, N., Takagi, T., Follett, B. K., Ebihara, S. and Yoshimura, T.: The reciprocal switching of two thyroid hormone-activating and -inactivating enzyme genes is involved in the photoperiodic gonadal response of Japanese quail, Endocrinology, 146, 2551–2554, (2005).
8) Yamamura, T., Hirunagi, K., Ebihara, S. and Yoshimura, T.: Seasonal morphological changes in the neuro-glial interaction between gonadotropin-releasing hormone nerve terminals and glial endfeet in Japanese quail, Endocrinology, 145, 4264–4267, (2004).
9) Nakao, N., Ono, H., Yamamura, T., Anraku, T., Takagi, T., Higashi, K., Yasuo, S., Katou, Y., Kageyama, S., Uno, Y., Kasukawa, T., Iigo, M., Sharp, P. J., Iwasawa, A., Suzuki, Y., Sugano, S., Niimi, T, Mizutani, M., Namikawa, T., Ebihara, S., Ueda, H. R. and Yoshimura, T. : Thyrotrophin in the pars tuberalis triggers photoperiodic response, Nature, 452, 317–322, (2008).
10) Okano, T., Yoshizawa, T. and Fukada, Y.: Pinopsin is a chicken pineal photoreceptive molecule, Nature, 372, 94–97, (1994).
11) Siopes, T. D. and Wilson, W. O.: Extraocular modification of photoreception in intact and pinealectomized coturnix, Poult. Sci., 53, 2035–2041, (1974).
12) Hoffman, R. A. and Reiter, R. J.: Pineal gland: influence on gonads of male hamsters, Science, 148, 1609–1611, (1965).
13) Stetson, M. H. and Tay, D. E.: Time course of sensitivity of golden hamsters to melatonin injections throughout the day, Biol. Reprod., 29, 432-438, (1983).
14) Ono, H., Hoshino, Y., Yasuo, S., Watanabe, M., Nakane, Y., Murai, A., Ebihara, S., Korf, H. W. and Yoshimura, T.: Involvement of thyrotropin in photoperiodic signal transduction in mice, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A., 105, 18238–18242, (2008).
15) von Frisch, K.: Beiträge zur physiologie der pigmentzellen in der fischhaut, Pflüger's Arch Gesamte Physiol Menschen Tiere, 138, 319–387, (1911).
16) Benoit, J.: Rôle des yeux dans l'action stimulante de la lumière sur le développement testiculaire chez le Canard (avec démon- strations), C. R. Soc. Biol. (Paris), 118, 669–671, (1935).
17) Menaker, M., Roberts, R., Elliot, J. and Underwood, H.: Extraretinal light perception in the sparrow III: the eyes do not participate in photoperiodic photoreception, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A., 67, 320-325, (1970).
18) 寺北明久 , 塚本寿夫 : 光を受容する分子：視物質の仲間 , 日本比較生理生化学会（編）: 動物の多様な生き方 1 見える光，見えない光 動物と光のかかわり , 1-4, 共立出版 , (2009).
19) 七田芳則 , 山下高廣 : 脊椎動物の視細胞が光を受けるしくみ , 日本比較生理生化学会（編）: 動物の多様な生き方 1　見える光，見えない光 動物と光のかかわり , 44-45, 共立出版 , (2009).
20) Nakane, Y., Ikegami, K., Ono, H., Yamamoto, N., Yoshida, S., Hirunagi, K., Ebihara, S., Kubo, Y. and Yoshimura, T.: A mammalian neural tissue opsin (Opsin 5) is a deep brain photoreceptor in birds, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A., 107, 15264–15268, (2010).
21) Tarttelin, E. E., Bellingham, J., Hankins, M. W., Foster, R. G. and Lucas, R. J. : Neuropsin (Opn5): a novel opsin identified in mammalian neural tissue, FEBS Letters, 554, 410-416, (2003).



太田　航（おおた　わたる）
2011 年 3 月 名古屋大学農学部資源生物科学科卒業．現在，名古屋大学大学院生命農学研究科応用分子生命科学専攻博士課程前期課程在学中．哺乳類における光受容タンパクの生理機能に関する研究に従事．日本時間生物学会会員．

吉村　崇（よしむら　たかし）
1996 年 名古屋大学大学院農学研究科博士課程後期課程 中途退学．博士（農学）．現在，名古屋大学大学院生命農学研究科 教授．光周性の制御機構の解明に従事．