

アゲハが見ている「色」の世界

木下 充代*

我々ヒトは、感覚情報の8割を視覚に頼っているといわれている。視覚の大切な機能のひとつに色覚がある。色覚は、多くの動物に共有される感覚であると考えられている。ある動物の見ている色世界は、行動実験によってのみ示すことができる。著者は、これまで鱗翅目昆虫であるナミアゲハの色覚能力について、求蜜行動を指標にした学習弁別実験によって明らかにしてきた。アゲハは、色覚だけでなく、色の恒常性を持つ。単色光を学習したアゲハで測定した求蜜行動の感度は、網膜にある色受容細胞の感度の高い波長域で高くなる。さらに、Y迷路を用いてアゲハが色を知覚できる最小サイズを測定すると、学習した色に限らず約1度であった。複眼の空間分解能を規定する個眼間角度が約1度であることを考えると、アゲハの色覚では個眼ひとつが色知覚の最小ユニットになっているのかもしれない。

1. はじめに

我々が日ごろ経験している視覚世界には、「色」があふれている。色は、光の波長情報と深く関わりがあるが、光そのものに色がついているわけではない。我々が見ている色は、目が受容した物体表面の反射率にしたがって反射された光の波長情報をもとに、最終的に脳が作り出した感覚である。よって、ヒトの色覚に含まれる現象には、目や脳が行っている情報処理の一端があらわれている。

色覚は、ヒトに限らず多くの動物門に広がっている感覚のひとつである¹⁾。しかし、光の受容器である目や脳が異なる動物では、それぞれの動物が見ている色の世界も異なるはずである。我々ヒトの色覚は、網膜にある青・緑・赤受容細胞を基盤とした三原色の色覚系である。一方、鳥類、魚類、昆虫、甲殻類には、網膜に4種類以上の色受容細胞を持つ動物がいる^{2, 3)}。恐らくこれらの動物は、ヒトの見ている色世界とは違う世界を見ているのだろう。ある動物がどのような色世界を見ているのかは、色の学習と弁別を組み合わせた行動実験によって明らかにできる。

花を訪れる行動や、色鮮やかな体色を示す昆虫の仲間は、優れた色覚を持つと予想され、これまでも色覚研究の対象とされてきた⁴⁾。昆虫の色覚は、von Frisch が、ミツバチにおいて行った巧みな実験によって最初に証明された。青色紙の上で蜜を与えられていたミツバチは、さまざまな灰色の中にも一枚だけ置かれた青色紙の上に集まる。ところが、赤色紙の上で蜜を与えられていたミツバチに同じ実験を行うと、赤ともうひとつ同じ明るさの灰色の上にも集まり、赤と灰色とが区別できない。この結果は、ミツバチに青は

いわゆる色として見えているのに対し、赤が色として見えないことを示している。後の研究から、ミツバチの色覚は、網膜にある紫外・青・緑の3種類の色受容細胞を基盤とした三原色の色覚系であることが証明された⁵⁾。赤が色として見えないのは、網膜に赤の波長域を受容する細胞がないからである。ミツバチの三原色は、人が感じるができない紫外線を色として知覚する代わりに赤が色として見えないと考えるとわかりいいだろう。

ミツバチで行われてきた有名な実験結果から、長いこと昆虫の間には赤が色として見えないと考えられてきた。事実、ハエやホウジャクの仲間は、紫外、青、緑受容細胞しか網膜に持たないので、これらの昆虫では赤が色として見えない^{6, 7)}。一方でミツバチと同じ訪花性昆虫であるチョウの仲間は、赤い花にもよく集まることが知られている。また、網膜に赤波長域に感度を持つ受容細胞がある^{8, 11)}ことが報告されている。以上のことを考えると、昆虫に赤が見えないという説はいかにも偏った見方である。

これまでチョウの色覚は、訪花性行動と関係づけて論じられてきた¹²⁻¹⁸⁾。チョウの訪花性行動は古くから多くの観察例があり、チョウの訪花性を示す花の色に好みがあること、種によって色の好みに明確な違いがあることなどがわかっている¹⁹⁾。花色をよく学習、弁別する^{20, 11)}ことなどから、色覚はチョウ類一般に備わっている能力であると予想されていた。ところが、チョウに色覚があるのか?といった疑問に直接答える研究は長いこと行われていなかった。そのような中で、ここ数年ほどの間にいくつかの点で研究が進んだ。ここでは、主にナミアゲハ(*Papilio xuthus*)の

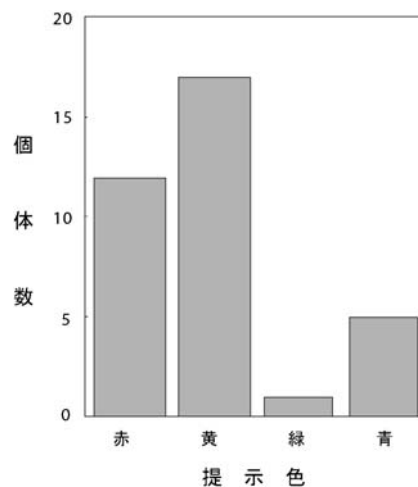


図1 求蜜行動の生得的色嗜好性

*Michiyo KINOSHITA, 総合研究大学院大学, 先端科学研究科(〒240-0193 神奈川県三浦郡葉山町湘南国際村)

求蜜行動を指標とした行動実験による色覚の証明^{21, 22)}と、網膜の構成と色覚の関係^{23, 24)}について述べることにする。

2. 訪花性行動と色覚

2 - 1. 訪花性行動と生得的色嗜好性

羽化後初めて蜜源を探索するチョウにとって、花を示す最も頼りになる情報が色で、その選択には生得的な好みが大きく影響すると考えられる。室温30度、ハロゲンランプで十分に照明し、幼虫の食草である柑橘系植物を配置した部屋の中に、魚網を周囲に張り込んだ50センチ四方の小さなかごを置く。ここに、羽化後2日間絶食させた求蜜未経験のアゲハを放つ。この条件下では、アゲハはかごの中を、網に衝突することなく自由に飛び回ることができる。かごの床に青、緑、黄色、赤の4種類の色円板を提示して、各個体が最初に選んだ色を記録した。夏型のメスアゲハは、黄色または赤を緑や青に比べ有意に選ぶ(図1)。一方、夏型のオスは同様の実験で青を選択する。このように雌雄で色の嗜好性に差が見られる。ところが、食草のない部屋で同様の実験を行った場合は、雌雄ともに青を選択する(未発表)。これは、食草から出る匂い物質などが、雌雄の生得的色嗜好性に影響を与えているためかもしれない。

2 - 2. 色紙の学習と弁別能力

以前チョウ類の訪花行動は、波長特異的行動のひとつであるかのように理解されていた^{12, 13)}。これには、厳密に行われた色紙の学習弁別実験系の確立が報告されていなかったことが影響しているようだ。波長特異的行動というのは、特定の波長光によって特定の視細胞が興奮すると、反射的に特定の行動が引き起こされることをいう²⁵⁾。訪花行動が波長特異的行動でないことをいうために、色の学習・弁別、

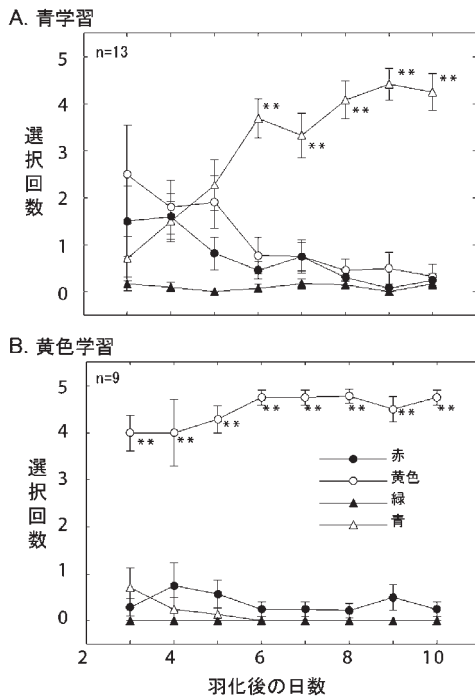


図2 色紙の学習効果 A. 青色紙の学習。羽化後6日目より青を有意に選ぶ。B. 黄色の色紙の学習。1日目から黄色を有意に選ぶ。

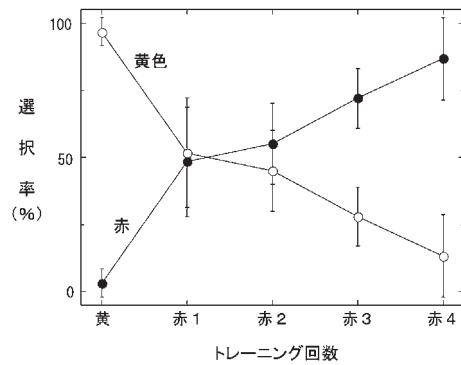


図3 色嗜好性の変更 黄色を学習していたアゲハに赤で4回蜜を与えると、色嗜好性は赤に完全になる。

さらに学習の書き換えが可能であることを行動学的に示す。

求蜜未経験のアゲハに、羽化後2日目から、ある色たとえば青の円板を一枚提示して、その上でのみ砂糖水を1日1回十分な量与える。3日目、求蜜経験の影響を調べるために、再び砂糖水を与える前に青・緑・黄色・赤の4種類の色紙を見せて、5回色紙を選ばせ、各色紙がそれぞれ何回選ばれたかを記録する。このときは、砂糖水はどの色紙上にも置かない。このテストが終わった後に、再び青色紙の円板を一枚だけ提示して砂糖水を十分に与える。これを8日間繰り返すと、遅くとも4日間の学習により、青を他の色から有意に選ぶようになる(図2A)。緑色の学習は、青に似たものになった。一方、もともと好きな黄色では、初日から黄色をよく選ぶ(図2B)。生得的嗜好性が高かった赤での学習は黄色の学習曲線に近いものになる。学習曲線は、生得的に好まれるか好まれないかによって異なる結果となった。

学習した特定の色への嗜好性は、さらに他の色紙上で砂糖水を与えることで容易に変わる(図3)。黄色を一週間学習したアゲハは、黄色を赤からよく弁別する。このアゲハに、赤の色円板を一枚提示して、赤の色円板上で砂糖水を1滴与える。続いて、赤と黄色を同時に提示して10回選択させ、それぞれの色が何度選ばれたかを記録する。テスト中は、砂糖水はどちらの色紙上にも置かない。これを4回繰り返すと、アゲハは赤を選ぶようになる。色の嗜好性は、学習により何度でも変わり得る。また、一度学習させた個体に、えさがない状態で連続して色の選択をさせていくと、最初は学習していた色を選んでいますが、次第に他の色にも訪問するようになる。このことは、アゲハが蜜源の探索に負の学習も利用していることを想像させる。

ある色紙を8日間学習した個体に対して、灰色を含む13種類の色紙を同時に提示しても、基本的にはアゲハは学習した色紙をよく弁別する。ただし、黄色を学習した個体は、黄色とオレンジを、青を学習した個体は青と水色の間で混同する。つまり、アゲハにとって、黄色とオレンジ、青と水色はそれぞれ同じ色の仲間であると認識されたことになる。アゲハの色覚にも我々と同じく色カテゴリーに相当するものがあるのかもしれない。灰色の学習は、他の色紙を学習した場合と比べて明らかに学習効率が悪く、10日間の学習では他の色から有意に選択するようにはならなかった。灰色という特殊な刺激は、生得的に求蜜行動を引き起こし

にくいかもしれない。

2 - 3 色覚の有無

色覚は、視覚刺激を明るさによってではなく、その波長分布特性によって見分ける能力と定義される²⁵⁾。青色紙上で砂糖水を与えられていたアゲハは青色紙を他の色紙からよく弁別できる(図4 A)。ここで提示している4種類の色紙はそれぞれ明るさが異なるので、アゲハは各色紙を明るさの違いによって見分けることも可能である。そこで、アゲハの色覚をより厳密に証明するため、以下に述べる2つの実験を行った²⁶⁾。

第一の実験では、von Frischがミツバチで行った実験を模倣した。様々な明るさの灰色列の中に、正解の色紙を一枚だけ混ぜて提示する古典的な方法では、アゲハは間違えることなく色紙を選択した(図4 B)黄、緑、赤を学習したアゲハでも同様の結果になった。ミツバチは、赤が色として見えないため、赤と灰色を混同するが、アゲハには赤が色として見えていることがわかる。この結果は、昆虫で赤を色として見ていることが示された最初の例である。

第二の実験は、4種類の色紙を提示して、学習させた色紙にのみ中性フィルターを重ねることによって、直接学習させた色紙の明るさを減少させた。この実験においても、アゲハは正しく学習した色紙を選んだ。中性フィルターの光透過率がある一定量以下になるとアゲハは、他の色紙を選ぶようになる。これは、色を知覚するには、一定以上の明るさが必要であることを示している。この結果は、我々の色覚でも、ある色の明るさを下げていくと、最後には茶色から黒に見え、色が特定しにくくなるのと似ている。以上の結果は、アゲハは学習した色紙の明るさではなく、波長分布特性いわゆる色によって選んでいることを示している。これらの実験によって、アゲハが色覚を持つことが初めて証明されたことになる。現在では、メスアカモンキアゲハ、タテハチョウの仲間などで色覚の有無に言及した研

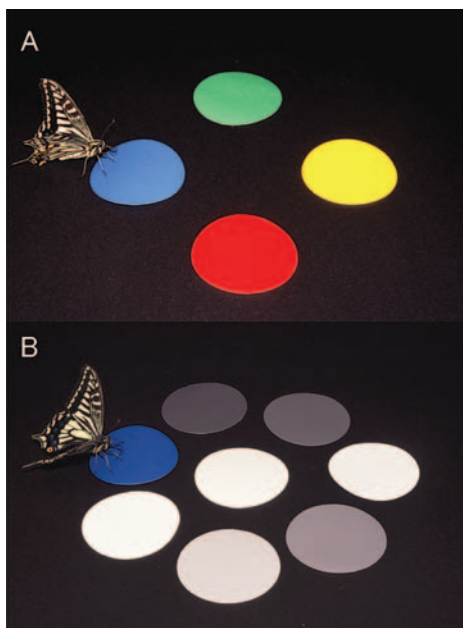


図4 色覚の有無を示す実験 A. 青の色紙を学習したアゲハは、4種類の色紙から青色紙を選ぶ。B. 灰色列からも正しい色紙(青)を選ぶ。

究が行われている²⁷⁻²⁹⁾。夜行性鱗翅目であるホウジャクの色覚は非常に感度が高く、ヒトがまったく色を知覚できない星明かりの元でも色を識別できるそうだ³⁰⁾。

我々の色覚では、色には色相、明度、彩度が含まれている。色相は、いわゆる色のことである。我々にとって、ある明度を学習することは、色の学習に比べ難しい。アゲハにおいて、求蜜行動を使って明度の学習弁別実験を行うと、一定の学習効果は見られるが、その速度は非常に遅くなる(未発表)。明度の学習は、アゲハにとっても難しいようだ。

2 - 4 色覚の恒常性

ある動物が色覚を持つかどうかは、「色覚の恒常性」と呼ばれる現象の有無を証明することでより確実になる。色覚の恒常性とはたとえば、りんごを屋外のひなたで見ても、部屋の中で蛍光灯の下で見てもその色が赤に見える現象をいう。色を知覚するとき、その情報を最初に受容するのは目である。物体の表面で反射されて目に届く波長情報は、照明光に含まれている波長分布の違いによって、大きく変わる。つまり、野外で見たりんごと室内で見ているりんごでは、目に届いている波長情報は大きく異なる。しかし、我々にはりんごの「色」は「赤」に見える。このように照明光の波長分布特性が変化することによって、物体表面で反射して目に届く光の波長分布特性が変化しても、知覚される色が一定に保たれる³¹⁾。この現象は、色を指標に物体を識別する動物にとって、大事な現象である。では、この現象はアゲハにもあるのだろうか？

色覚の恒常性の有無は、色モンドリアン(図5 A)と呼ばれるパターンを使ってテストされる。色モンドリアンは、大きさの異なる四角のパッチを、ひとつのパッチ周辺が他の色一色で囲まれないように配置して、ある領域の色知覚が周辺にある特定の色から影響を受けないように構成したものである。白色光の下で黄色を学習したアゲハは、色モンドリアンの中からも黄色のパッチを迷うことなく選ぶ

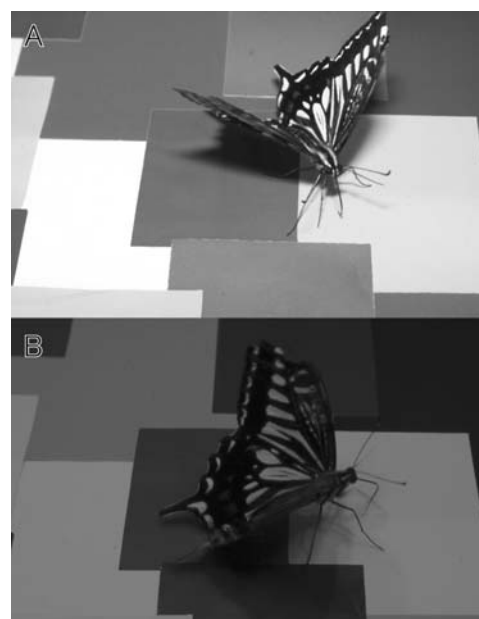


図5 色覚の恒常性を示す実験 A. 黄色を学習したアゲハは、白色光下でモンドリアンから学習色を選ぶ。B. 赤色光の下でも、正しい学習色(黄色)を選ぶ。

(図5A)。照明光を赤くしても、黄色のパッチを選ぶ(図5B)。照明光を青や緑にしても、同じ結果になる。

構成する色どうしの違いが大きいパターンを使った実験では、アゲハは学習した色に一番近い色を選んでる可能性がある。この仮説を否定するには、よく似た色で色覚の恒常性をテストする。より単純なテストにするために、エメラルド緑と青緑の色円板を黒い背景に貼り付けたパターンを使う。このとき緑の色光下で測定した青緑の反射スペクトルは、白色光の下で測定したエメラルド緑の色紙の反射スペクトルと一致する色紙の組み合わせを使う(図6A)。もし、アゲハが色紙からの反射スペクトルの違いだけで弁別をしているのであれば、エメラルド緑を学習したアゲハは、緑色光の下では青緑を選ぶはずである。しかし、結果はそうはならず、照明光が緑であってもアゲハはエメラルド緑を選ぶ(図6B)。照明光の色が濃くなっていくと、アゲハは正しい色を選べなくなっていく。これは、色覚の恒常性が、照明光に広い範囲の波長が一定条件以上の割合に含まれるときに成立する現象であることを示している。これは、我々が運転中、高速道路などにあるトンネルに入ったときオレンジ色の照明によって、周囲にあるものがすべてオレンジの濃淡で見えるのと同じである。

なぜ、目に届く光が変化しても、色の知覚は一定に保たれるのか？ヒトの色覚の恒常性を詳しく調べた Land は、その仕組みとしてレチネックス理論を提唱した³²⁾。この理論では、となり合う領域の反射スペクトルを比較することで、照明光の波長分布特性を相殺し、脳は最終的に物体表面の分光反射率を色として知覚していると説明する。現在も彼の理論は正しいと考えられているようだ。しかし、いまだに Land が示唆した情報処理をしている脳領域はどの動物においても特定されていない。

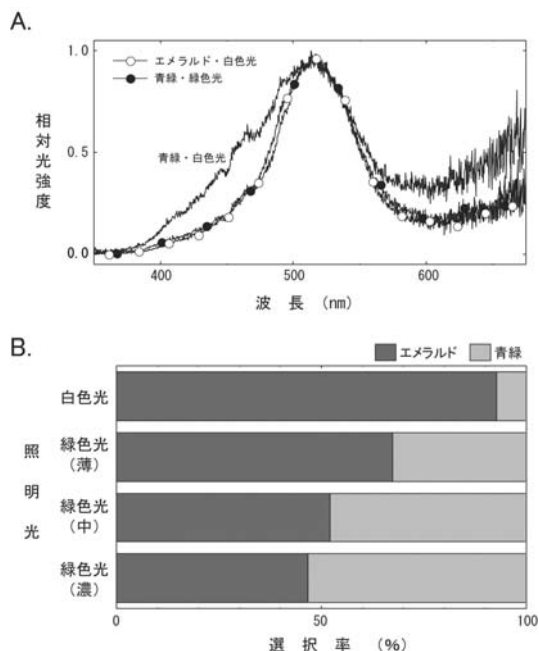


図6 似た色紙を使った色覚の恒常性 A. 色紙の反射スペクトル。緑色光(薄)の下で青緑の反射スペクトルはエメラルド緑の白色光下の反射スペクトルと一致する。B. 弁別実験結果。エメラルド緑を学習したアゲハは、白色光下でも緑色光(薄)下でも学習色を選ぶ。

ヒトの色覚には、色の見え方が、物体とその背景の反射スペクトルの対比によって決まることを示す色対比や明度対比と呼ばれる現象がある。色対比は、周りが赤、中央が灰色というドーナツ状のパターンを我々が見たとき、中央の灰色がうっすらと緑色に見える現象である。この現象は、赤が緑を誘導することから、色誘導とも呼ばれる。また背景の色と誘導される色の関係は、反対色と呼ばれる。

アゲハの色覚には、色対比が含まれるだろうか？アゲハに、黒の背景上に置いた似た色紙の中から緑を選ぶように学習させる。このアゲハに、同じ色紙のセットを見せて、背景の色を変える。アゲハは黄色の背景上では黄緑を、青い背景上では青緑を選ぶ。この結果は、アゲハの色覚に色対比と反対色があることを示している(未発表)。

明度対比は、同じ明るさの灰色を、黒の背景に置いたときと、白の背景に置いたときとは、知覚される明るさが異なってしまう現象をいう。アゲハにとって絶対的な明るさの学習は難しいが、相対的な明るさの違いは学習できる。より暗い刺激に砂糖水があることを学習したアゲハは、同じ2つの明るさを持つ視覚刺激のうち、明るい背景上にあるものを、暗い背景上にあるものから弁別する。これは、明るい背景上にある物体のほうが、暗い背景上にある物体より暗く感じることを示している(未発表)。以上の結果は、アゲハの色覚に色対比と明度対比が含まれていることを示している。これらの対比によって起こる色覚現象は背景と物体の境界でより強く起こるようで、野外での生活において物体がより際立って見えるようにはたらくのだろう。

以上に述べた色覚の恒常性、色対比、明度対比の3つの色覚現象は、色覚の神経機構においてこれらの現象は互いに関係が深いと考えられている。現在昆虫の間では、ミツバチで色覚の恒常性と色対比が³³⁻³⁵⁾、ホウジャクで色覚の恒常性³⁶⁾、ハエが色覚と色カテゴリーを持つことなどが報告されている³⁷⁻³⁹⁾。よって、これらの色覚現象は、色覚を持つ動物に共有される現象でもあり考えていいのだろう。一方、色覚の恒常性の限界や、反対色の組み合わせなどが種により異なるのは、それぞれの種を持つ色覚と環境適応や進化の道筋に違いがあったからだろう。

3. 網膜の構成と色覚

3-1. 網膜の構成

色覚のもとになる波長の情報を最初に受け取るのは、目にある光受容細胞である。昆虫の複眼は、個眼と呼ばれる小さな目が多数集まってできている(図7A)。各個眼には、角膜と円錐晶体のレンズ系と、個眼に含まれる複数の視細胞から出る微絨毛が作る光受容部位(感桿)が個眼中央にある(図7B)。アゲハの場合、複眼は約1200個の個眼からなり、各個眼には9つの視細胞が含まれる(図7C)。微絨毛が感桿を作る位置によって、視細胞には1番から9番まで番号がつけられている。この個眼の基本構造は全ての個眼で共通である。各個眼は色素細胞に取り囲まれることにより、光受容の独立した単位として働く。

色覚を持つには、異なる波長域に感度を持つ光受容細胞が網膜に2種類以上必要である。昆虫の網膜には、種によって3種類から6種類の色受容細胞が含まれている。波長情報を最初に受ける色受容細胞が網膜にどのように配列しているかは、色覚の理解に大切な知見のひとつである。

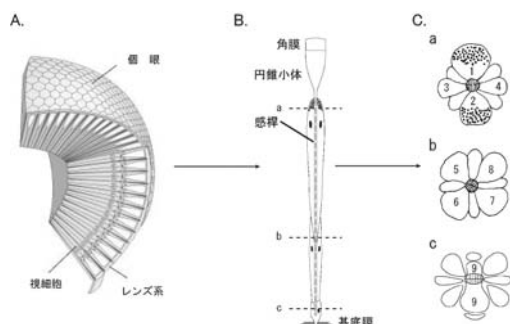


図7 昆虫複眼とアゲハの個眼構造 A. 複眼の一般的構造。B. 個眼の縦断図。C. 個眼の異なる深さ (a, b, c) での横断面。

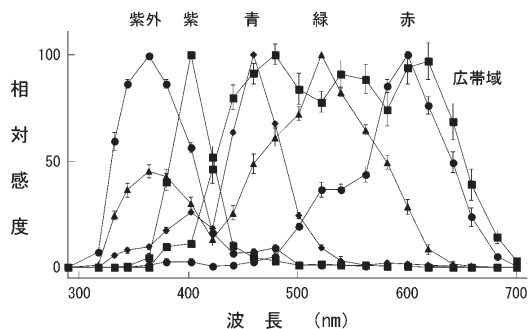


図8 アゲハ網膜に含まれる色受容細胞の分光感度

アゲハ網膜には、紫外、紫、青、緑、赤、広帯域の計6種類の色受容細胞が含まれている(図8)。個眼は、一見どれも同じであるかのように見えるが、6種類の色受容細胞の個眼における配置を調べたところ、個眼は色受容細胞の組み合わせによって3タイプにわかれることがわかった(表1)⁴⁰⁾。この3タイプの個眼は、網膜上に異なる含有率で不規則に配列する。近年アゲハ網膜で見つかった色受容細胞の分布における特徴、個眼に多様性があること、個眼の種類が3タイプであること、各タイプの個眼が不規則に並ぶことは、ミツバチや他の鱗翅目の昆虫でも共通する特徴であることがわかってきた⁴¹⁻⁴³⁾。霊長類の網膜でも、3種類の色受容細胞のうち青受容細胞は全体の7%しかなく、各色受容細胞は不規則に並ぶ⁴⁴⁾。以上のことを考え合わせると、3種類のユニットが不規則に並ぶという特徴は、色覚となんらかの関係がありそうである。具体的には網膜の構成は、少なくとも知覚レベルでの波長に対する感度や視覚の空間分解能に影響を与える。

表1 3タイプの個眼における色受容細胞の組み合わせ

個眼タイプ	占有率 (%)	視細胞			
		1・2番	3・4番	5-8番	9番
I	50	紫外・青	緑	赤	赤?
II	25	紫	緑	広帯域	赤?
III	25	青	緑	緑	緑?

3-2. 求蜜行動の作用スペクトル

求蜜行動の作用スペクトルとは、各波長に対する求蜜行動の感度を示したものである。アゲハ網膜にある色受容細胞の分光感度は、350nmから650nmまで広がっている。各6種類の色受容細胞の網膜全体における含有率は異なる

ので、網膜全体の感度は波長によって異なる。波長に対する求蜜行動の感度の関係性を調べることで、色受容細胞の分布等と関係が見えるはずである。これを調べるには、アゲハの求蜜行動の最終に起こる吻伸展を指標に特定の波長の光だけを含む刺激(単色光)の学習・弁別実験系を確立した後、作用スペクトルを測定する²³⁾。

羽を固定した羽化後2日目の求蜜未経験のアゲハを、石英のスクリーンに投影した特定波長の単色(1.5×2.0cm)に手で近づけ、刺激の上で1日1回、10日間砂糖水を与える。11日目より、石英のスクリーンに1.5×2.0cmの大きさの刺激2つを1.5cmの間隔で同時に提示した。ひとつは学習した単色光、もうひとつは石英のスクリーンのみである。このうち単色光の光量を中性フィルターによって変化させたうえで、羽を固定したアゲハを手で2つの刺激が同時に見えるように近づけて、吻伸展が学習光に向かって起きるかどうかを観察した。吻伸展が起こらない、もしくはスクリーンのみを刺激を選んだ場合、アゲハにとって刺激が見えなくなったと考えることができる。

360nmから680nmまで13種類の単色光で学習が成立した。この13波長は、訓練によってアゲハの吻伸展を引き起こし、また光強度がある程度変化しても吻伸展が起こるので、この広い波長域の光がすべてアゲハにとって色として見えている可能性が高い。図9Aはそれぞれ学習させたアゲハを用いて、吻伸展を指標に測定した光強度反応を示している。感度の高い波長域ほど、光強度が低くても行動が引き起こされることになる。50%の確率で吻伸展を引き起こした光強度を波長ごとにプロットしたところ、380, 500, 600nmの3つの波長域に感度の極大が見られた(図9B 矢印)。紫外と赤領域は、それぞれ紫外と赤受容細胞の感度極大と一致する。紫外への感度がもっとも高くなった。これは紫外線とそれ以外の波長によって作られる蜜標と関係あるのかもしれない。一方500nm領域に感度が高い理由は、あまりよくわからない。

求蜜行動の作用スペクトルを自由飛行させたアゲハでも測定すると、すべての波長域で吻伸展より感度が低くなる。その感度極大は400から450nmの一波長域のみである。これは、遠くから視覚刺激を見つけるには、より刺激の光量が多くないといけないことを示している。また、感度の極大が青の領域のみであるこのカーブは、網膜電図で測定した網膜全体の分光感度のグラフによく似ているので、網膜の感度をそのまま反映しているように見える。また、飛行中のアゲハと吻伸展での作用スペクトルの感度極大の結果に違いがあるのは、飛行中の蜜源探索と蜜源に近づいてからでは使う色覚機能が違うからかもしれない。

網膜にある6種類の色受容細胞すべてが色覚に関わるとすると、アゲハは6原色の色覚系を持つことになる。ある動物が何原色の色覚系を持つのかは、波長弁別能によってある程度わかる。波長弁別能とは、見分けることが可能なもっとも小さい波長差を波長ごとに調べたものである。アゲハで波長弁別能を調べたところ、3つの波長域で1nmの差を見分けることがわかった(未発表)。三原色の色覚系では2つの波長域で弁別能が高くなるので、アゲハの色覚は四原色なのかもしれない。これには、異なる2つの波長を混ぜたものと混同する波長を調べる、いわゆる混色実験でより詳細に明らかになるだろう。

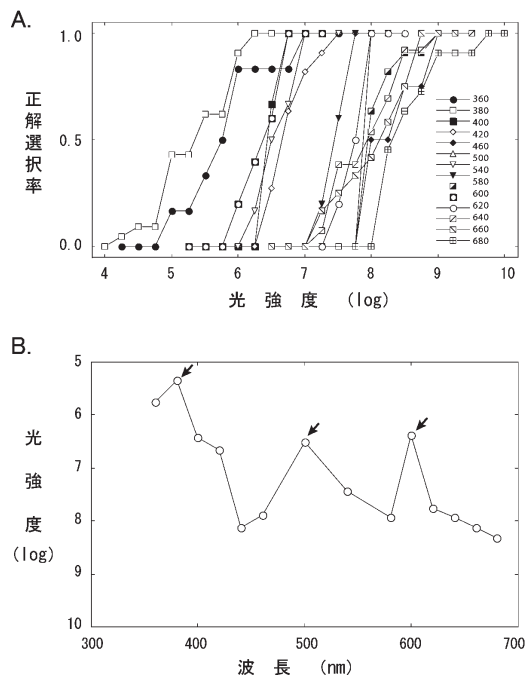


図9 求蜜行動の作用スペクトル A. 光強度反応。 B. 作用スペクトル。3つの波長(矢印)で求蜜行動の感度は高い。

3 - 3. 色知覚の空間分解能

空間分解能とは、いわゆる視力のことである。空間分解能は、網膜の構造によって決まる。ヒトの網膜には、視細胞が一層に並んでおり、ここに角膜、レンズ、水晶体などのレンズ系を通った画像が投影される。このような目では、視細胞ひとつ分が受容する受容角がもっとも小さな単位になる。具体的には、視細胞ひとつの直径および、隣り合う視細胞間のなす角度が空間分解能を決めている。ヒトの空間分解能の限界は、視角度にして約0.01度である。一方、昆虫複眼では、放射状に配列する個眼が最も小さな単位としてはたらく。空間分解能は、視細胞の受容角と個眼間角度によって決まる(図10)⁴⁵⁾。アゲハの場合、個眼間角度、受容角ともに約1度である。この数字はヒトのおよそ100倍で、昆虫間であまり差がないといわれている⁴⁶⁾。本当に昆虫の視力は、我々ヒトより100倍も悪いということであるのだろうか？昆虫の行動を観察するとそれほど目が悪いようには見えない。複眼の空間分解能の低さは、時間分解能を上げる機構、色覚、偏光視など他の視覚機能によって補償されているかもしれない。

ヒトが色を知覚するのに必要な最小の大きさは、空間分解能の限界である視細胞ひとつ分より大きくなる。これは、ヒトの目では、色を識別するために複数の色受容細胞が同時に刺激される必要があるからだ⁴⁷⁾。一方、昆虫の個眼はどうだろうか。空間分解能は個眼ひとつで決まるが、そこには2種類以上の色受容細胞が含まれているため、個眼ごとに取り込まれた光の波長分解が可能である。このことを考えると、昆虫の個眼は、空間分解能を決める最小単位でありながら、同時に色を識別するための最小ユニットである可能性がある。しかし、色覚と関連づけた研究では実例がなかった。アゲハの色覚と空間分解能の関係はどのようになっているだろうか？

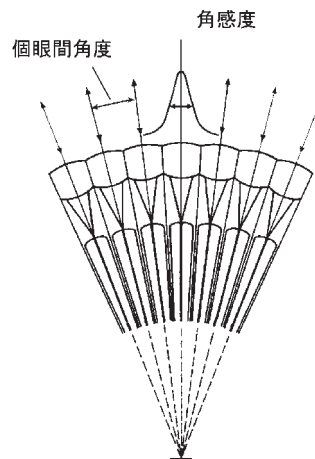


図10 個眼間角度と角感度の関係 個眼間角度と角感度(受容角)が複眼の空間分解能を決める。

空間分解能は、一定の距離からある大きさを弁別できるかどうかをテストすることで明らかにできる。アゲハの空間分解能を調べるためには、Y字型のかごを用いる(図11A)。Y迷路は、トレーニングと弁別領域から、Y字の左右に伸びた2本の腕に相当する通路奥の壁に示された両方の視覚刺激が見える。ところが、弁別領域と通路の境界を越えて右の通路に入ると左の通路奥に提示されている刺激が見えなくなる。そのため、Y迷路内では、アゲハは境界を越える前に左右に提示された刺激の弁別を行う。よって、アゲハが弁別できるぎりぎりの大きさの刺激の大きさを境界線から測定したものが、空間分解能の限界に相当する。

求蜜未経験のアゲハに、トレーニング領域の床面と壁に提示した色円板上で砂糖水を与えて色を学習させる。このアゲハに、学習色と学習色と同じ明るさの灰色とをY迷路の通路に同時に提示して弁別実験を行う。色円板の大きさを変化させて、灰色と学習色を混同する、もしくはどちらの通路にも入らない刺激の大きさを記録した。正しい色紙の選択率が60%以上のときアゲハの弁別が成立したとすると、学習した色によらず視角度にして1度あればアゲハは色を弁別できることがわかる(図11B)²⁴⁾。アゲハの個眼間角度が1度であることと比較すると、アゲハの視覚では、空間分解能の限界まで色が見えているといえる。個眼タイプごとに含まれる色受容細胞の組み合わせが違うため、その波長分解能力は個眼間で異なる。いまのところこの個眼間で波長分解能が異なることが、どのように色の弁別に関わっているのかはわかっていない。

ミツバチで行われた同様の実験では、視覚刺激の識別に必要な最小サイズは視角度にして約4度である。ミツバチ複眼の個眼間角度はアゲハとほぼ同じ1度であるため、視角度3度は個眼7個分に相当する。しかし、視角度4度の視覚刺激は、ミツバチにその色は見えていないといわれている。さらに、ミツバチが3種類の色受容細胞を使わなければ見分けられない色の弁別限界では、視角度15度の刺激である必要がある⁴⁸⁾。なぜ、ミツバチとアゲハはこれほどの差があるのだろうか？これは、遠くから単独で蜜源を探索するアゲハにくらべ、ミツバチは仲間から蜜源の位置情報を受けていること、さらに蜜源の探索に色覚以外に嗅覚にも大きく依存していることなどの訪花行動における戦略

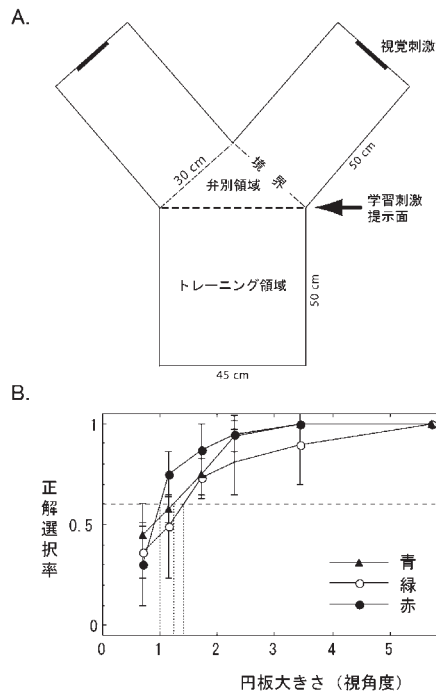


図11 色を弁別できる最小サイズの測定 A. Y迷路上面, B. 学習色の選択と色円板サイズ 視角度にして約1度のサイズがあればアゲハは学習色を弁別できる。

の違いが関係するのかもしれない。色覚と空間分解能の関係はさらに中枢にある神経の性質も大きく関わるが色覚に関わる中枢神経の知見はまだないに等しい。

4. おわりに

「色」は脳において作られたものである。アゲハの色覚現象は、我々ヒトの持つ色覚現象と共通することがわかった。この結果を見ると、脳が行っている波長情報処理には動物間であたかも共通原理があるように感じる。脳の形態的な構成は、ヒトと昆虫のアゲハでは大きく違っている。脳における情報処理は、異なる種間で共通原理があるのだろうか？これを知るには、より多くの動物で中枢における波長情報処理に関する知見が必要であろう。現在、脊椎動物とミツバチの両方で色覚に関わる反対色性神経が発見されているのが唯一の報告になっている。残念ながら、まだアゲハの中枢神経系における波長情報処理についてはほとんど何も明らかになっておらず、残された興味深い問題である。

一方、アゲハとヒトの色覚では、違いもあった。現在見つかっている違いは、目の構造の違いに依存しているように見える。アゲハの可視波長域は紫外から赤までとヒトの可視光域よりも広い。これは、網膜にある色受容細胞の種類と関係する。アゲハの目の構造から推定した空間分解能、色を弁別できる最小サイズはヒトのそれよりも随分と悪い。これは、複眼という構造と深く関わっている。しかし、空間分解能の限界まで色が見えること、広い可視波長を持つという点を考えると、アゲハはヒトより色覚に依存した視覚を持つともいえるだろう。

謝 辞

本稿で述べた一連の研究は、主に横浜市立大学大学院・総合理学研究科において行った。本研究を進めるにあたり、蟻川謙太郎教授には多くの有益な指導・支援を頂いた。また、本研究には横浜市立大学の学部学生、大学院生諸君も関わっている。彼らにも、心から感謝している。これらの研究には、科学技術振興機構、日本学術振興会、横浜学術教育振興財団、木原記念横浜生命科学振興財団から多くの助成を受けた。

文 献

- 1) Neumeier, C.: Color Vision: Perspectives from different disciplines, pp149-162, Walter de Gruyter (1998)
- 2) Horridge, G. A., Marcelja, L., Jahnke, R., and Matic, T.: J. Comp. Physiol. A, 150. 271-294 (1983)
- 3) Cronin, T. W., Marshall, N., J, and Land, M. F.: American Scientist, 82. 356-365 (1994)
- 4) Frisch, K. v.: Zool. J. Physiol., 37. 1-238 (1914)
- 5) Menzel, R. and Backhaus, W.: Facets of vision, pp281-297, Springer-Verlag (1989)
- 6) Hardie, R. C.: J. Comp. Physiol. A, 129. 19-33 (1979)
- 7) Kelber, A. and Henique, U.: J. Comp. Physiol. A, 184. 535-541 (1999)
- 8) Arikawa, K., Inokuma, K., and Eguchi, E.: Naturwissenschaften, 74. 297-298 (1987)
- 9) Shimohigashi, M. and Tominaga, Y.: Cell Tissue Res., 263. 49-59 (1991)
- 10) Bernard, G. D.: Science, 203. 1125-1127 (1979)
- 11) Weiss, M. R.: Anim. Behav., 53. 1043-1052 (1997)
- 12) Scherer, C. and Kolb, G.: J. Comp. Physiol. A, 161. 891-898 (1987)
- 13) Scherer, C. and Kolb, G.: J. Comp. Physiol. A, 160. 645-656 (1987)
- 14) Ilse, D. and Vaidya, V. G.: Proc. Ind. Acad. Sci., 43. 23-31 (1955)
- 15) Swihart, C. A. and Swihart, S. L.: Anim. Behav., 18. 60-64 (1970)
- 16) Kandori, I. and Ohsaki, N.: Res. Popul. Ecol., 38. 111-117 (1996)
- 17) Kandori, I. and Ohsaki, N.: Appl. Entomol. Zool., 33. 35-42 (1998)
- 18) 本田計一: チョウの生物学, pp227-254, 東京大学出版会 (2005)
- 19) 田中肇: インセクトリウム, 28. 356-360 (1991)
- 20) Weiss, M. R.: Ecol. Entomol., 20. 298-301 (1995)
- 21) Kinoshita, M. and Arikawa, K.: Goettingen Neurobiology Report 1999, pp422, Georg Thieme Verlag (1999)
- 22) Kinoshita, M. and Arikawa, K.: J. Exp. Biol., 203. 3521-3530 (2000)
- 23) Koshitaka, H., Kinoshita, M., and Arikawa, K.: Acta Biol. Hung., 55. 71-79 (2004)
- 24) Takeuchi, Y., Arikawa, K., and Kinoshita, M.:

- J. Exp. Biol., 209. 2873-2879 (2006)
- 25) Goldsmith, T. H.: Q. Rev. Biol., 65. 281-322 (1990)
 - 26) Kinoshita, M., Shimada, N., and Arikawa, K.: J. Exp. Biol., 202. 95-102 (1999)
 - 27) Kelber, A.: J. Exp. Biol., 202. 2619-2630 (1999)
 - 28) Kelber, A. and Pfaff, M.: Naturwissenschaften, 86. 221-224 (1999)
 - 29) Zaccardi, G., Kelber, A., Sison-Mangus, M. P., and Briscoe, A. D.: J. Exp. Biol., 209. 1944-1955 (2006)
 - 30) Kelber, A., Balkenius, A., and Warrant, E. J.: Nature, 419. 922-925 (2002)
 - 31) Land, E. H.: Sci. Am., 237. 108-128 (1977)
 - 32) Land, E. H.: Am. Scientist., 52. 247 (1964)
 - 33) Werner, A., Menzel, R., and Wehrhahn, C.: J. Neurosci., 8. 156-159 (1988)
 - 34) Neumeyer, C.: J. Comp. Physiol. A, 139. 165-176 (1980)
 - 35) Neumeyer, C.: J. Comp. Physiol. A, 144. 543-553 (1981)
 - 36) Balkenius, A. and Kelber, A.: J Exp Biol, 207. 3307-16 (2004)
 - 37) Troje, N.: Z Naturforsch C, 48. 96-104 (1993)
 - 38) Fukushi, T.: J. Comp. Physiol. A, 166. 57-64 (1989)
 - 39) Fukushi, T.: J Comp Physiol A, 175. 15-22 (1994)
 - 40) Arikawa, K.: J. Comp. Physiol. A, 189. 791-800 (2003)
 - 41) Wakakuwa, M., Kurasawa, M., Giurfa, M., and Arikawa, K.: Naturwissenschaften, 92. 464-467 (2005)
 - 42) Wakakuwa, M., Stavenga, D. G., Kurasawa, M., and Arikawa, K.: J. Exp. Biol., 207. 2803-2810 (2004)
 - 43) Briscoe, A. D., Bernard, G. D., Szeto, A. S., Nagy, L. M., and White, R. H.: J Comp Neurol, 458. 334-349 (2003)
 - 44) Mollon, J. D. and Bowmaker, J. K.: Nature, 360. 677-679 (1992)
 - 45) Land, M. F. and Nilsson, D.-E.: Animal eyes, pp221, Oxford University Press (2002).
 - 46) Land, M. F.: Israel J. Plant Sci., 45. 79-91 (1997)
 - 47) Wandell, B. A.: Foundations of Vision, Sinauer (1995).
 - 48) Giurfa, M. and Vorobyev, M.: J. Comp. Physiol. A, 183. 101-110 (1998)

Abstract

Color vision of the Japanese yellow swallowtail butterfly, *Papilio xuthus*

Michiyo Kinoshita, School of Advanced Sciences, The Graduate University for Advanced Studies, Shonan Village, Hayama, Kanagawa 240-1930, Japan

Foraging butterflies have been believed to have color vision. But there have been no convincing proof of their color vision, until we demonstrated it in the Japanese yellow swallowtail butterflies, *Papilio xuthus*, in 1999. Naive *Papilio* butterflies can be trained to take sucrose solution on a paper disk of certain color or on a monochromatic light projected on a screen. By using this behavioral response, we first tested two points; color vision and color constancy. The *Papilio* butterflies that learned a certain color easily discriminated the training color not only from other colors, but also from different shades of grays. Color constancy was tested by changing the color of illumination: *Papilio* butterflies could discriminate the correct color in color Mondrian pattern under illuminations of various colors, because of their color constancy.

Next we tried to correlate the color vision performance with the structure of the compound eye. Here we tested two more points; the action spectrum of foraging behavior and the size limit for color detection. The action spectrum of foraging behavior exhibits high sensitivity at wavelength regions around 380, 500, and 600 nm. As indicated by the variety of spectral receptors contained in the *Papilio* retina, which are UV, violet, blue, green, red and broad-band receptors, it was first convincingly demonstrated that their visible wavelength range covered at least from 360 to 680 nm: this is much wider than that of humans. The size limit of color detection was measured by using a Y-maze apparatus. We trained *Papilio* to visit a disk of certain color, and then subjected them to the tests where they have to choose one of the two targets, colored or gray, each presented in one of the arms of the Y-maze. It turned out that *Papilio* could discriminate the color of the target until the size was decreased down to about 1 degree. One degree of the visual angle corresponds to the interommatidial angle that determines spatial resolution of the compound eye. This means that *Papilio* butterflies can detect colors of the targets whose size is close to their spatial resolution, which is not the case in humans. This is probably due to the fact that one ommatidium contains at least two classes of spectral receptors.

Keywords: color vision, color constancy, *Papilio*, butterfly, foraging behavior, spectral receptor, compound eye, ommatidium