

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 6月 8日現在

機関番号：12702

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21770078

研究課題名（和文） 物体認知における偏光視の役割とその神経機構 -アゲハを例に -

研究課題名（英文） Neuroethological study of polarization vision in *Papilio* butterflies

研究代表者

木下 充代 (KINOSHITA MICHIO)

総合研究大学院大学・先導科学研究科・助教

研究者番号：80381664

研究成果の概要（和文）：求蜜行動中のアゲハの偏光視と明度視について、行動実験により3つの特性を明らかにした。1）アゲハは、相対的な明度の違いを学習・弁別し、その感覚には明度対比が含まれる。2）縦偏光は横偏光より明るく見え、偏光弁別に背景の明るさが影響する。3）着地行動には、明度コントラストが重要である。以上の結果は、色覚に関わる4種類の受容細胞で説明できる。色・明度・偏光視が、同じ神経基盤を持つという結果は大変興味深い。

研究成果の概要（英文）：I observed abilities of polarization vision and brightness vision in foraging Japanese yellow swallowtail butterflies by behavioral experiments. I revealed following three features. 1) Butterfly could discriminate relative intensity of visual stimuli and see so-called brightness contrast. 2) Vertical polarization was detected brighter than horizontal polarization for butterflies. Polarization discrimination was effected by intensity of background. 3) Intensity contrast between a target and a background is crucial cue for landing. As I predicted which set of receptors could explain my behavioral data, four different class of receptor could contribute not only color vision but also polarization and brightness vision in butterflies.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
21年度	800,000	240,000	1,040,000
22年度	1,800,000	540,000	2,340,000
23年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物・動物生理行動

キーワード：神経行動

1. 研究開始当初の背景

偏光とは振動面の電場ベクトルがそろっている光をいい、偏光視とはその電場ベクトルの方向を見分ける能力をさす。偏光は自然界にごく普通に存在し、物体を見分けるとき

有効な光情報の一つになり得る。また、青空には、太陽を中心とした特有の偏光のパターンが存在する。ハチやミツバチなどはこの天空の偏光パターンを使って、巣と餌場を正しく行き来し、その帰巢方向の決定は複眼背側にある偏光感度の高い視細胞からの情報に

よることが知られている。一方、物体認知における偏光視の役割については先行研究がほとんど存在しない。

昆虫に偏光が見えるのは、視細胞の光受容部位を構成する微絨毛が直線的かつ平行に配列することによる。チョウやトンボでは、複眼のほとんどの視細胞が一定の偏光感度を持つ。しかし、この偏光感度の役割についてはほとんどわかっていない。アゲハの場合、その視細胞では、個眼の位置によって偏光感度とその色受容型も決まっていることから、偏光の情報と波長（色）の情報が混乱する可能性が指摘されていた。

Kelber (1999)らは、産卵中のメスアカモンキアゲハが緑を黄緑より好む一方、垂直に振動する偏光（縦偏光）より水平に振動する偏光（横偏光）を産卵場所として選ぶことを示した。さらに、横偏光の黄緑と縦偏光の緑では、前者をより好むという結果から、“アゲハには横偏光の黄緑が縦偏光の緑に比べ‘より緑’に見えた、つまり振動面の違いが色の違いとして見えている”と解釈した。

アゲハチョウは、非常に高い色の学習弁別能をもつ。このことは、ケルバーらが示した求蜜行動中のアゲハが偏光の振動面を学習できないらしいという結果と大きく矛盾していた。一方、私は、予備的に行った実験からアゲハの偏光に対する学習・および弁別能において、明るさの知覚を調べていたときと同じような傾向が見られた。そこで、私は、偏光の振動面の違いが色ではなく、明るさとして見えるという仮説を立て、求蜜行動中のアゲハの偏光と明度に対する感覚とその関係を明らかにする研究を進めることとした。

2. 研究の目的

「光感覚とその情報処理機構を明らかにする研究」の一環として、アゲハチョウを取り上げた。特に、物体認知における偏光視と偏光視に関わる明度感覚の役割を神経行動学的に解明することを目標とする。

具体的には、「求蜜行動中のアゲハには偏光の振動面の違いが明るさの違いとして識別される」という仮説の検証を行い、その行動実権の結果から偏光視と明度視に関わる受容細胞を推定することを目的とした。

3. 研究の方法

予備実験の結果から、求蜜行動中のアゲハには、偏光の振動面は明るさの違いとして見えているという仮説を立てた。そこで、求蜜行動中のアゲハの偏光視と明度視の関係を明らかにするため、求蜜行動中のアゲハを対象1) 明度対比の有無、2) 偏光視と明度視の関係を調べた上で、3) 着地行動に関わる

明度情報の関与を明らかにした。得られた結果から、網膜に含まれるどの受容細胞が明度視に関わるのかを推測し、その受容細胞の組み合わせによって、偏光視も説明できるのかを考察した。

1) 明度対比の有無 ヒトの視覚には、物体の明るさが背景の明るさに依存して変化する「明度対比」がある。この現象では、暗い背景は物体をより明るく見せる。アゲハ視覚にもこの現象が含まれるのだろうか？灰色の背景上に明るい赤と暗い赤を同時に提示して、どちらか一方でアゲハに蜜を与えた。続いて、学習色とは異なる色、例えば明るいオレンジと暗いオレンジを提示して、アゲハの選択を観察する。さらに、明度対比の有無を調べるため、同じ明るさのオレンジを明るい灰色と暗い灰色の上置いて、アゲハの選択を観察した。

2) 明度視と偏光視の関係 アゲハは、生得的に明るい刺激を好む。明るい赤を選ぶよう訓練したアゲハは、物理的に同じ明るさの縦偏光と横偏光では前者を選ぶ。もし、偏光の振動面が明るさとして見えているならば、偏光弁別においても明度対比現象が観察できるはずである。そこで、非偏光の赤を学習させたアゲハに、明るい背景上の縦偏光と暗い背景上の横偏光を提示して、アゲハの弁別を観察した。

3) 着地行動に関わる明度情報 明るさ知覚は、形・奥行き、動きなどありとあらゆる視覚の要素において重要な感覚である。これまで行ってきたアゲハの求蜜行動の観察から、ターゲットの明るさを減少させていくと、いくつかの色の中から正しい色に近づけるが、着地ができなくなることに気がついていた。そこで、物体認知における明るさ知覚について詳細に調べるため、ターゲットと背景間の明るさのコントラストをふたつの方法で変化させたとき、アゲハの行動がどのような影響を受けるのかを観察した。

4. 研究成果

1) 明度対比の有無 明るい赤を学習したアゲハは、提示される色がオレンジや赤紫であっても、明るい刺激を選んだ。一方、暗い赤を学習させた場合、その学習効果は、明るい刺激を学習させたときよりも小さかったが、同じ色であれば、明るい刺激よりも暗い刺激を選べるようになった。明るい赤を学習したアゲハは、提示されたふたつのオレンジが物理的に同じ光強度を持っていても、暗い灰色上にあるオレンジを明るい灰色上にあるオレンジより好んだ。この結果は、赤紫で行っても同じになった。以上の結果は、アゲハに暗い背景上にある物体は、より明るく見えること、つまりアゲハの視覚に明度対比が含ま

れていることを示している。

2) 偏光視と明度視の関係 非偏光の赤を学習したアゲハは、物理的に同じ光強度の縦偏光を非偏光より好む。ところが、縦偏光の赤を明るい背景上に、非偏光の赤を暗い背景上の置くと、アゲハは非偏光を好むようになった。また、非偏光は横偏光より好まれるが、横偏光を暗い背景上にあると横偏光が選ばれるようになる。一方、アゲハは背景が同じであればより明るい赤を選び、暗い背景上にある赤を、明るい背景上にある赤よりもよく選ぶ(明度対比)。以上の偏光弁別と明度弁別を考え合わせると、縦偏光は横偏光よりも明るく見えている。また、偏光の振動面が明るさの違いとしてえるため、偏光弁別が背景の明るさによって影響を受けたと結論した。

3) 着地行動に関わる明度情報 ターゲットと背景の間にある物理的明るさのコントラストが小さくなると、アゲハのターゲットへの着地が阻害された。学習した色によらず、ターゲットが背景よりも明るくても暗くても、ターゲットと背景の間に一定の明るさコントラストがあればアゲハはターゲットに着地できた。

この行動結果は、網膜にある6種類の受容細胞のうち紫外・青・緑・赤受容細胞を組み合わせたときと、最もよく説明できた。色覚および明度視に関わる受容細胞は、縦の偏光により高い感度を示し、「縦偏光が横偏光よりも明るく見えている」という偏光弁別の結果ともよく一致した。一方、この4種類の受容細胞は、アゲハの4原色の色覚系に関わることが先行研究で示唆されている。以上のことを全て考えあわせると、アゲハの視覚系では、物体認知において“色”“明るさ”“偏光”の感覚は、同じ4種類の受容細胞を基盤としていることを示している。言い換えると、物体認知に関わる情報は、同じ受容細胞由来であると言える。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計6件)

- ① Nagata T, Koyanagi M, Tsukamoto H, Saeki S, Isono K, Shichida Y, Tokunaga F, Kinoshita M, Arikawa K, Terakita A, Depth perception from image defocus in a jumping spider., *Science*, 査読有, 335, 2012, 469-471
- ② Kinoshita M, Takahashi Y, Arikawa K, Simultaneous brightness contrast of foraging *Papilio* butterflies., *Proceeding of Royal Society of London*

B, 査読有, 279, 2012, 19911-19918

- ③ Pfeiffer K, Kinoshita M, Segregation of visual inputs from different regions of the compound eye in two parallel pathways through the anterior optic tubercle on the bumblebee (*Bombus ignites*), *Journal of Comparative Neurology*, 査読有, 520, 2012, 212-229
- ④ Koshitaka H, Arikawa K, Kinoshita M, Intensity contrast as a crucial cue for butterfly landing., *Journal of Comparative Physiology A*, 査読有, 197, 2011, 1105-1112
- ⑤ Kinoshita M, Yamazato K, Arikawa K, Polarization-based discrimination in the foraging butterfly, *Papilio xuthus*, *Philosophical Transactions B*, 査読有, 366, 2011, 688 - 696
- ⑥ Homberg, U, Heinze S, Pfeiffer K, Kinoshita M, di Jundi B, Central neural coding of sky polarization in insects., *Philosophical Transactions B*, 査読有, 366, 2011, 680 - 687

[学会発表] (計15件)

- ① 内山博允、雄ヒメシロチョウの凸凹複眼における個眼多様性. 日本動物学会第82回大会 2011年9月21-23日、旭川市大雪クリスタルホール、旭川
- ② 小川裕理、モンキチョウ複眼におけるフィルター色素の性的多型. 日本動物学会第82回大会 2011年9月21-23日、旭川市大雪クリスタルホール、旭川
- ③ 浜中良隆、ナミアゲハ視葉の免疫組織学. 日本動物学会第82回大会 2011年9月21-23日、旭川市大雪クリスタルホール、旭川
- ④ Hamanaka Y, Neural components contributing to the lamina cartridge in the butterfly, *Papilio xuthus*., 8th International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry, 2011年5月31-6月5日, Nagoya Congress Center, Nagoya
- ⑤ Michiyo Kinoshita, Relationship between the retinal organization and visual functions in *Papilio* butterflies, 8th International congress of comparative physiology and biochemistry, 2011年6月4日、Nagoya Congress Center, Nagoya
- ⑥ 小川裕理、モンキチョウ網膜を構成する視細胞分光感度の同定. 日本動物学会第81回大会 2010年9月23-25日、東京大

学、東京

- ⑦ 浜中良隆、ナミアゲハにおける視葉板局所回路の免疫組織学. 日本動物学会第81回大会 2010年9月23-25日、東京大学、東京
- ⑧ Michiyo Kinoshita, Color and lightness perception in foraging *Papilio* butterflies, 6th International conference on the Biology of Butterflies, 2010年6月30日, University of Alberta, Edmonton Canada
- ⑨ Michiyo Kinoshita, Perception of color, lightness and polarization in foraging *Papilio* butterflies, 9th international Neuroethology Congress, 2010年8月7日, Salamanca Spain
- ⑩ Masahi Kawasaki, Temporal characteristics of photoreceptor cells of the Japanese Yellow Swallowtail butterfly, *Papilio xuthus.*, 9th international Neuroethology Congress 2010年8月2-7日 Salamanca Spain
- ⑪ Yuri Ogawa, Spectral organization of the retina of Eastern Clouded Yellow butterfly, *Colias erate* 9th international Neuroethology Congress 2010年8月2-7日 Salamanca Spain
- ⑫ Keram Pfeiffer, Morphology of two parallel visual pathways through the anterior optic tubercle of the bumblebee 9th international Neuroethology Congress, 2010年8月2-7日, Salamanca Spain
- ⑬ Michiyo Kinoshita, Visual input to the mushroom bodies in the swallowtail butterfly, Society for Neuroscience, 2009年10月17-21日, Chicago
- ⑭ 木下 充代、アゲハにおける視葉からキノコ体への神経経路、日本動物学会、2009年9月17-20日、静岡コンベンションアーツセンター
- ⑮ 超高久晴、求蜜行動中のアゲハにおける着地に関わる色受容細胞、日本動物学会、2009年9月17-20日、静岡コンベンションアーツセンター

〔図書〕(計2件)

- ① 木下充代、共立出版、見える光、見えない光 -動物と光のかかわり-, 2009、78-97
- ② 木下充代、学会出版センター、いろいろな感覚の世界、2009、121-137

〔産業財産権〕

○出願状況 (計0件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

○取得状況 (計0件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

アウトリーチ活動
第14回先導科学研究科 学術講演会
2011年11月3日、講師
「“見える”ということ ～人間と昆虫の視覚を比べる～」

6. 研究組織
(1)研究代表者

木下 充代 (総合研究大学院大学・先導科学研究科・助教)

研究者番号：80381664

(2)研究分担者

該当なし

(3)連携研究者

該当なし