

昆虫の行動と色覚反応

横浜市立大学理学部 江口 英輔・木下 充代

I 色 覚 と は

光は横波であり、進行方向に対して横（垂直）方向に振動しながら波状に進む。波の一回の周期（振動）の長さを波長という。人の可視波長の範囲は明るさにもよるがおおむね 400～700 nm（ナノメートル、1 ナノメートルは 10^{-9} メートル）である。不思議なことに、波長の長さを変えると人の眼には色が違って見える（図-1）。ニュートンが言っているように、「光にはもともと色はついていない」のであり、人が波長の違いに応じて勝手に色をつけて見ているのである。したがって色覚とは元来、主観的な現象である。人は往々にして、他の動物も人と同じように色を感じていると思っているが、その科学的根拠はなにもない。動物の場合は色識別能力を学習法といわれる古典的な行動学的方法で、その動物に色覚があるかどうかを調べることができる（江口, 1997）。色盲の人でも交通信号などを区別できる場合がある。これは色の違いで識別しなくても、明るさの違いで識別できるからである。したがって、厳密に色覚を定義すれば、「色の違いを明るさではなく、波長の違いとして識別できる能力」といえる。その波長をどのような色と認識するかは問題ではない。

人の眼では約 1,000 種類近くの色を識別できるとされているが、色覚に関して網膜の光受容細胞（視細胞）レベルでは、青（約 460 nm）、緑（500 nm）、赤（620 nm）にそれぞれ感度のピークを持つ、わずかに 3 種類の視細胞があるだけである（3 原色説）。視細胞に続く網

膜や脳の視覚中枢の神経細胞が、これら 3 要素の情報処理により、どの色かを決めているのである。

動物は種類によって可視波長の範囲は異なり、また色受容細胞の種類の数も違う。昆虫の可視波長の範囲はおおむね 300～600 nm であり、上で述べた人と比べると約 100 nm ほど短波長側に移動している。すなわち、人には見えない紫外線（400 nm より波長が短い光）が見える代わりに赤が見えない。昆虫の複眼の色受容細胞の種類は一般に 3 種類であり（3 原色）、それらは紫外線（約 360 nm）、青（約 460 nm）、緑から黄色（500～560 nm）にそれぞれ感度のピークを持つ。後で詳しく述べるが、例外としてナミアゲハ（*Papilio xuthus*）では可視波長の範囲は紫外線（300 nm）から赤（700 nm）に及び、色受容細胞の種類は 5 種類ある（5 原色）。

人もそうだが、虫も好きな色がある。図-2 は自然観

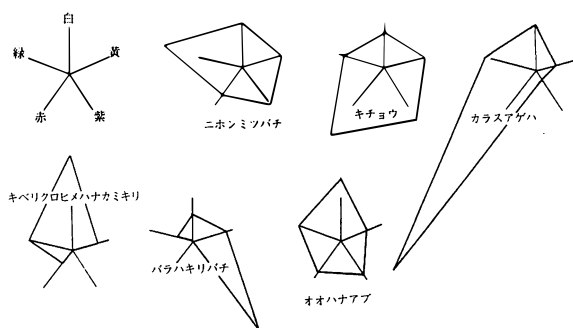


図-2 自然観察による昆虫の訪花数を花の色別に分類したもの（田中, 1991）

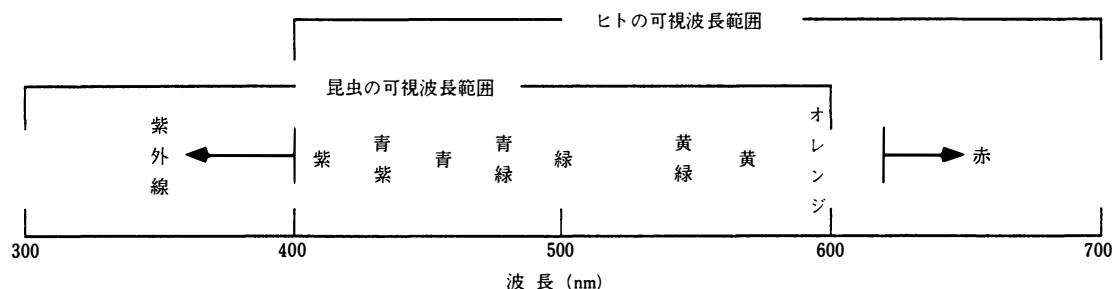


図-1 光の波長と人と昆虫の可視範囲、および人が見たときの色の関係

察により昆虫がどの色の花を訪れたかを調べた結果の数例である(田中, 1991)。種類により訪れる花の色は大きく違っているのがわかる。特徴的なことは、カラスアゲハが圧倒的に赤に、バラハキリバチは紫に行っていることである。この観察ではこれらの花が紫外線を反射しているのかどうかは不明である。

II 色としての紫外線

昆虫の色覚の最大の特徴は、紫外線が見えることと、それを一つの原色として見ているということである。別の言い方をすれば、視細胞のなかに紫外線受容細胞を持っていることである。紫外線が虫の眼から見てどのような色に見えるのか我々人には想像もつかないが、昆虫の色覚において重要な色であることは間違いない。例えば口絵の①Aはオオハングソウの花で、普通のカラー写真(人の色覚)であるが、オレンジ色に近い黄色の一色の色にしか見えない。しかし、この花を紫外線だけを通す特殊なフィルターをつけたカメラで撮影すると、口絵の①Bに示すように花の外側は強く紫外線を反射しているが、内側は全く反射していない。人の眼で見れば一色にしか見えない花も、虫の眼から見れば2色(紫外線を反射している色と反射していない色)に見えるということである。

昆虫の色覚について最も研究されているのはミツバチ(働きバチ)である(蟻川, 1997)。ミツバチに色覚が存在することはミュンヘン大学のKarl von FRISCH教授らにより、学習法による色弁別実験で証明されている。図-3はミツバチがどの程度、波長が異なれば別の色として弁別できるのかを示している(von HELVERSEN, 1972)。青から緑の範囲の色を特によく区別していることがわかる。

このような色覚の基礎になっている複眼の単一視細胞の分光感度曲線は、細胞内記録法による電気生理学的方法で調べることができる。その結果、ミツバチの視細胞は色受容に関して3種類、すなわち紫外線、青、黄緑にそれぞれピークをもつ3種類の色受容細胞があることが確かめられた(図-4)。

III ナミアゲハの色覚反応

チョウ類は、様々な色の花を訪れること、チョウの羽が美しい色を持つことから、色覚があると考えられてきた。昆虫の色覚の有無は、行動実験によってのみ証明することができる。チョウ類の色覚行動は、行動生態学的な目的で行われてきた。そのため、厳密な意味でチョウ類の色覚の有無は明らかにされていなかった。今年、ナ

ミアゲハ(KINOSHITA et al., 1999)とメスアカモンキアゲハ(Kelber, 1999)において、前者では色紙、後者では発光ダイオードを用いた色の弁別に関する学習実験によって色覚があることが初めて報告された。ここでは、ナミアゲハ(以後アゲハ)の行動実験の結果について述べる。

1 アゲハの網膜

アゲハの複眼には、紫外、紫、青、緑、赤の波長領域に最大感度を持つ色受容細胞が含まれている(図-5)(ARIKAWA et al., 1987; BANDAI et al., 1992; ARIKAWA and UCHIYAMA, 1996)。複眼には、片目で約12,000個の個眼が含まれている。一つの個眼には、九つの視細胞がある。各視細胞には、1から9まで番号がつけられている(図-6)。個眼内の色受容細胞の分布は図-6に示したようになっている。1個眼には、少なくとも2種類、最高で4種類の異なる色受容細胞が含まれる。個眼は、複数

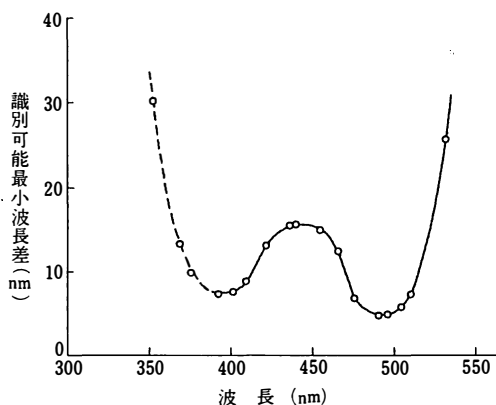


図-3 ミツバチの波長弁別能を示している (von HELVERSEN, 1972)

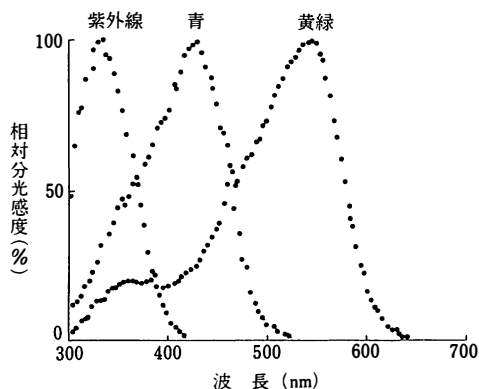


図-4 電気生理学的方法(細胞内記録法)で記録したミツバチの3種類の視細胞の分光感度曲線(MENZEL and BACKHAUS, 1989より改変)

の色受容細胞を持つことで、一つの視野内の光情報を波長分解する能力を持つ。この能力が、色覚の基礎になっている。最近、個眼の色受容細胞の組み合わせには、少なくとも3種類あることがわかってきた (KITAMOTO et al., 1998; ARIKAWA et al., 1999; ARIKAWA et al., 1999)。この3種類の個眼は、複眼にランダムに分布している。色覚系と色受容細胞のランダムな分布との関係も、色覚を生み出す神経機構を明らかにする上で重要な問題の一つである。

2 色覚行動

アゲハの色紙の学習弁別能力は、求蜜行動を指標にして調べることができる (KINOSHITA, et al., 1999)。まず、室内 (室温 27°C) にかご (80×60×45 cm) を設置して、その床面が 6,000 ルクス以上なるようにハロゲンランプで照明する。このようにしたかごの中をアゲハは自由に飛び回り、かご床面に置いた色紙のディスク (直径 5 cm) に降りて、吻を伸ばして餌を探すという一連の

求蜜行動を示す (以後、訪問)。

これまでの研究では、求蜜行動は、特定の波長領域の刺激に引き起こされる波長特異的行動であるとされてきた。そこでまず、アゲハにも生得的に求蜜行動を引き起こす色があるかどうかを調べた。求蜜未経験のアゲハをかごに放ち、黒を背景にして青、緑、黄、赤の色紙のディスク (以後、4色パターン) を見せた。アゲハが最初に訪問した色紙を、生得的に好む色として記録した。すると、夏型雌のナミアゲハは、黄色もしくは赤の色紙を選択した (図-6)。これは、黄、赤の色紙が生得的に求蜜行動を引き起こしやすいことを示している。

次に、色紙の学習弁別を行った。羽化後2日目から特定の色紙のディスク上で餌の砂糖水 (5%) を十分に与える。羽化後3日目から4色パターンを提示して、最初の5回の訪問中に、各色紙にそれぞれ何回訪問したかを、8日間にわたって記録した。この学習とテストを、一日一回、一個体ごとに行った。口絵②Aと図-7は、青学習個体の例である。テスト4日目より、他の3種類の色紙から優位に青を訪問するようになった。同様に、黄または赤学習個体では1日目、緑学習個体では3日目に学習が成立した。学習速度は、生得的に好む色紙ほど早い。また各学習個体は、白と灰色を含む13色の中からも学習した色紙を選択した (口絵③)。この13色弁別では、黄色学習個体は黄とオレンジを、青学習個体は青と水色を混同した。それぞれ混同された色は、求蜜行動中のアゲハには同じ色のグループとして認識されるらしい。生得的な色の好みも、学習によって書き換えられたということは、求蜜行動が波長特異的行動ではないことを示している。ところが、灰色学習個体は、13色の中から灰色を弁別することができなかった (口絵③)。灰色の学習が困難なのは、この色紙が特定の色としての特徴を持っていないためだと考えられる。

色覚の有無を証明するには、色紙の明るさが色紙の弁別に使われていないことを示す必要がある。そこで、明るさの異なる6種類の灰色と学習させた色紙を一枚だけ混ぜて提示した。アゲハは、例外なく色紙を訪問した (口絵②B)。さらに、4色パターン中学習した色紙だけに、中性フィルターを重ねて提示した。中性フィルターを重ねると、色紙の色の特性を変化させずに、明るさのみを変えることができる。アゲハは、明るさや鮮やかさが変化しても学習した色紙を他の色紙から見分けた。

各色紙は、それぞれ明るさが異なっている。そこで、提示した色紙がアゲハにとってどのくらいの明るさに見えるかを、網膜の感度と色紙の明るさから予想した。すると、4種類の色紙は明るいものから黄、青、緑、赤の

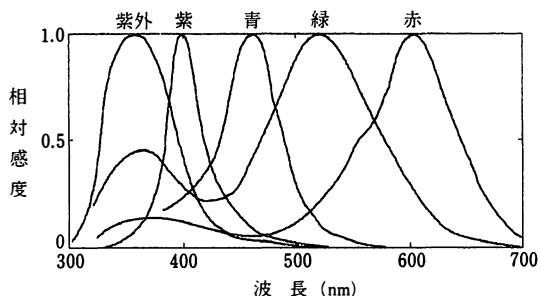


図-5 色受容細胞の分光感度曲線

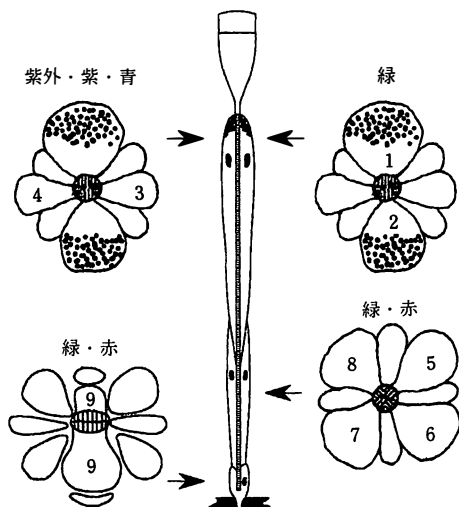


図-6 個眼構造と色受容細胞の分布

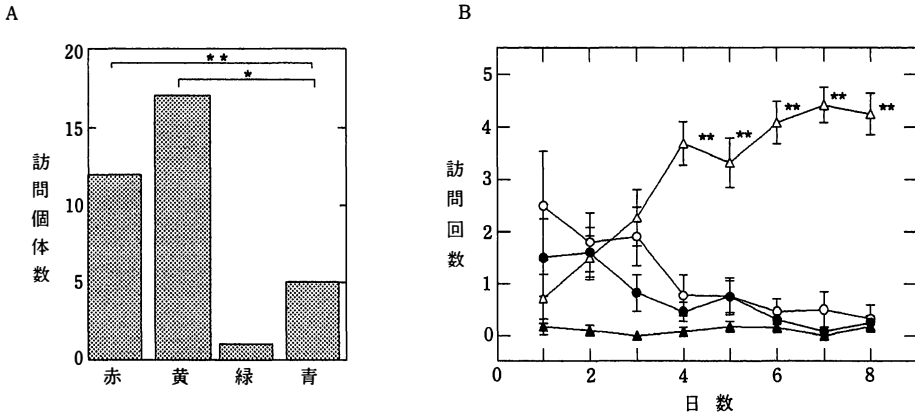


図-7 A: アゲハの好む色 B: 学習曲線 (青学習) (△: 青, ▲: 緑, ○: 黄, ●: 赤) (*: $P < 0.05$, **: $P < 0.001$, MANN - WHITNEY' U-test).

順になった。アゲハが生得的に好む色は、黄と赤である。また、求蜜経験によって青や緑を好むようになる。中性フィルターを色紙に重ねることによって各色紙の明るさの順位が変化しても、アゲハは学習した色紙を訪問した。以上の結果は、アゲハの色紙の弁別が、色紙の明るさによってではなく、色によって行われていることを直接示している。

3 色覚の現象

人の色覚系では、赤いりんごを蛍光灯の下で見ても、太陽光の下で見ても赤く見える。照明光の波長分布特性の変化は、対象物から反射される光の波長分布を変化させる。それにもかかわらず、色の見え方は、ある程度一定に保たれる。この現象を、色覚の恒常性という。

アゲハの色覚にも、色覚の恒常性があるらしい。白色光下で特定の色を学習したアゲハは、様々な色の照明光下でも学習した色紙を他の色紙から弁別した (データ未発表)。これは、色紙から反射される光の波長分布が照明光の変化によって変化しても、アゲハには色紙の色がある程度一定に見えたことを示している。

4 アゲハの色覚系

ミツバチの色覚系は、網膜にある3種類の色受容細胞を基盤とした3原色である (MENZEL and BACKHAUS, 1989)。このことを考えると、網膜に5種類の色受容細胞を持つアゲハは、5原色の色覚系であることが予想される。ここに紹介したアゲハの実験は、紫外・紫を除く

青、緑、赤の3種類の色受容細胞が機能する条件下で行ったものである。色紙で行った行動実験の結果は、少なくとも青・緑・赤の3種類の色受容細胞がアゲハの色覚に用いられていることを示している。アゲハの色覚系に、紫外と紫外受容細胞が関与しているかどうかを調べるには、さらに紫外と紫外受容細胞を刺激できる条件下で厳密な行動実験を行う必要がある。もし、アゲハで、5原色の色覚系が証明されれば、3原色、4原色の色覚系に続き、新しい色覚系が証明されることになる。

引用文献

- 1) 蟻川謙太郎 (1997) 図解行動生理学, 朝倉書店, 東京, pp. 24~25.
- 2) ARIKAWA, K. et al. (1987): *Naturwissenschaft*, 74: 297~298.
- 3) ——— and UCHIYAMA, H. (1996): *J. Comp. Physiol. A* 178: 55~61.
- 4) ——— et al. (1999 a): *Vision Res.* 39: 1~8.
- 5) ——— et al. (1999 b): *Zool. Sci.* (in press).
- 6) BANDAI, K. et al. (1992) *J. Comp. Physiol., A*. 171: 289~297.
- 7) 江口英輔 (富永編) (1995) 昆虫の脳をさぐる, 共立出版, 東京, pp. 48~80.
- 8) ——— (1994) 生体の科学 45: 572~573.
- 9) von HELVELSEN, O. (1972): *J Comp Physiol. A*. 80: 439~472.
- 10) KELBER, A. (1999): *Naturwissenschaften* (in press).
- 11) KINOSHITA, M. et al. (1999): *J. Exp. Biol.* 202: 95~102.
- 12) KITAMOTO, J. et al. (1998): *ibid.* 201: 1255~1261.
- 13) MENZEL, R. and W. BACKHAUS (1989): *Facets of vision* (ed. D.G. STAVENGA and R.C. HARDIE): 281~297.
- 14) 田中 肇 (1991): *インセクトリウム* 28: 356~360.