

令和 6 年 4 月 25 日現在

機関番号：12702

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2018～2022

課題番号：18H05273

研究課題名（和文）視細胞間シナプスがつくる波長対比性の神経行動学的解析

研究課題名（英文）Spectral opponency in photoreceptors : neuroethological analysis

研究代表者

蟻川 謙太郎 (Arikawa, Kentaro)

総合研究大学院大学・統合進化科学研究センター・教授

研究者番号：20167232

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 167,780,000円

研究成果の概要（和文）：昆虫色覚の機構と進化を解明する目的で、アゲハの視細胞と二次ニューロンLMCの構造と機能を解明した。分光感度の異なる視細胞が互いに抑制し合うことで、多様な波長対比性を作ることが分かった。一方、LMCの分光感度は予想に反して一様に幅広く、視細胞の波長対比性は視葉板ではLMCに伝達されていないことが分かった。これが本研究最大の成果であり、LMCの色覚への関与が限定的であることを示唆する。視葉板構造を2種のスズメガとミツバチで調べたところ、視細胞間シナプスはいずれの種でも見つかった。視細胞間シナプスを持たないショウジョウバエとは、色覚系の構成が大きく異なる可能性がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

私たちは波長対比性反応を作り出す“ヒスタミン仮説”を2013年に提唱、以後その証明を目指して研究を進めてきた。私たちは本研究を通じて、アゲハの視葉板で生じる波長対比性が“ヒスタミン仮説”で明確に説明できることを突き止めた。さらに本研究を含む一連の成果は、昆虫視覚系の学術コミュニティの中で、視葉板での情報処理が光の波長よりもむしろ形や動きの情報に偏っているとの認識を定着させつつある。一方、研究期間中に国内外からチョウ類色覚について多くの講演依頼があった。「昆虫は世界をどう見るか？」という疑問は広く一般に共有されており、本研究にはそうした疑問に科学的根拠をもって答えるという社会的意義があった。

研究成果の概要（英文）：We investigated the structure and function of *Papilio xuthus*' photoreceptors and 2nd-order lamina monopolar cells (LMCs) to reveal the mechanism and evolution of insect color vision. We found that photoreceptors with distinct spectral sensitivities mutually inhibit, resulting in ten types of spectral opponency. Unexpectedly, we found that LMCs demonstrate broad-band sensitivity, challenging the long-lasting assumption that LMCs relay the spectral information to higher-order neurons. The result suggests that photoreceptor spectral opponency is not directly conveyed to LMCs, which represents a significant breakthrough of this project, implying a limited role of LMCs in color vision. Notably, the absence of *Papilio*-like interphotoreceptor synapses in *Drosophila* contrasts with our discovery of these synapses also in the honeybee *Apis mellifera* and two species of hawkmoth, underscoring the peculiarity of the *Drosophila* color vision system.

研究分野：神経行動学

キーワード：昆虫 色覚 視細胞 視葉板 波長対比性

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

昆虫の色覚機構と進化に関する研究の一環として、私たちは視覚第一次中枢(視葉板)における“視細胞のつながり”に着目した。視細胞が長い側枝を出して末端でつながるこの視細胞間シナプスは抑制性で、アゲハで私たちが初めて発見したものである。アゲハの複眼には分光感度の異なる6種の視細胞がある。分光感度の異なる視細胞が抑制し合うと何が起こり、二次ニューロンには何が伝達されるのか? ショウジョウバエの視葉板にはこの側枝とシナプスが無く、それは、ハエでは視葉板で終末する視細胞の分光感度がみな同じで、視葉板と色覚の関係が薄いためと考えられる。私たちは長い側枝と視細胞間シナプスが色覚神経機構の重要な要素であると考え、その役割をアゲハで詳しく調べた。

2. 研究の目的

複眼を構成する個眼は視野の画素に対応し、受光部である感桿が分光感度の異なる複数の視細胞の感桿分体から成るため、原理的には一画素の“色分解”ができる。実際、アゲハは一個眼で色を見分けられる。これは一視細胞が一画素に対応する脊椎動物にはない性質で、色覚の神経機構が両者で異なることを示す。

私たちは、色覚の進化過程の解明を目指して、対象を昆虫の視葉板(図1)に絞った。視葉板では一個眼由来の視細胞が数個の二次ニューロン LMC がカートリッジというモジュールを作る。視細胞の一部と LMC は視髄にまで軸索を伸ばす。私たちは視葉板カートリッジに色覚の素過程が揃っているとの仮説のもと、A) 視細胞間シナプスは波長対比性をつくるか、B) 波長対比性は LMC にどう伝達されるか、C) 視葉板カートリッジ構造はどれほど多様か、の3項目の解明をめざした。

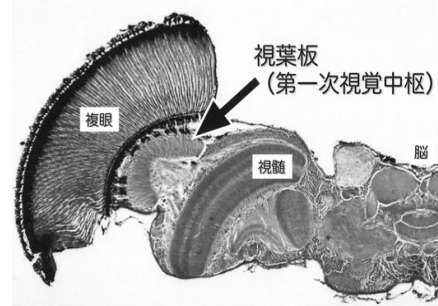


図1) アゲハ頭部神経系の水平断面。上が前方。複眼のすぐ内側にある視葉板が、本研究のメインターゲット。

3. 研究の方法

研究項目それぞれについて、実施した内容および実験方法は以下のとおり。

A) 視細胞間シナプスは波長対比性をつくるか?

- 視細胞末端における分光感度 (細胞内記録・染色)、
- アゲハ視葉板におけるコネクトーム (3D 電顕、シミュレーション)、
- シナプスに発現するチャンネルの反応と局在 (パッチクランプ、免疫組織化学)、
- チャンネルロックアウト個体の作成と解析 (CRISPR-Cas9)

B) 波長対比性は LMC にどう伝達されるか?

- LMC 分光感度と形態 (細胞内記録・染色)、
- LMC 反応の空間的特性 (高速光刺激、細胞内記録)

C) 視葉板カートリッジ構造はどれほど多様か?

- 視葉板構造の比較 (3D 電顕)

4. 研究成果 (引用論文は“5. 主な発表論文等”に記載されている)

A) 視細胞間シナプスは波長対比性をつくるか

- 視細胞末端における分光感度: 視細胞末端の分光感度は、視葉板に微小電極を刺入する細胞内記録法で調べた。最終的に10タイプの波長対比性を同定した(図2、Chen *et al*, 2019a)。
- アゲハ視葉板におけるコネクトーム: アゲハの個眼にはそれぞれ9個の視細胞が含まれ、9視細胞の分光感度の組合せには3通りがある。すなわちアゲハの複眼は分光感度特性の異なる3タイプの個眼でできている。9個の視細胞は視葉板で4ないし5個の LMC とともにカートリッジを形成する。SBF-SEM を用いて得た連続画像のトレースで、8つのカートリッジ(個眼タイプ I、II、III がそれぞれ 3、3、2 個)に含まれる計 71 個の視細胞、33 個の LMC、2 個

のアマクリン細胞、2個のグリア細胞について、シナプス結合パターンをマトリクスにまとめた。結果、異なる個眼タイプは視葉板における細胞形態で明確に区別でき、結合パターンも個眼タイプで異なることがわかった (図3)。

カートリッジ同士のシナプス結合パターンも解析した。その結果、隣接しかつ異なる個眼タイプに由来するカートリッジ間の結合が強いことが分った。波長情報のコントラストを上げる機能があると考えられる。さらに、ひとつのカートリッジに含まれる5個のLMCはすべて形態が異なることも分った (図6参照)。一連の結果は、後述の LMC に関する生理実験の結果と合わせて発表した (Matsushita *et al*, 2022)。

- **シナプスに発現するチャンネル分子の反応と局在**：申請時点で、アゲハ視葉板に発現するチャンネルとして2種の分子 (PxHCLA, PxHCLB) が候補となっていた。2つの候補分子をそれぞれ発現させた培養細胞でパッチクランプを行ない、両分子共にヒスタミン感受性 *Ct* チャンネルとして機能することを確かめた (Akashi *et al*, 2018)。

さらに、両分子に対する特異的抗体を作成して光学顕微鏡および電子顕微鏡レベルの免疫組織化学を行ない (図4)、PxHCLA は視細胞と LMC の間に、PxHCLB は視細胞間に局在することを明らかにした (Chen *et al*, 2019b)。

- **チャンネルノックアウト個体の作成**：本研究では、視細胞と LMC の抑制性シナプスに発現するヒスタミン感受性 *Ct* チャンネル (PxHCLA と PxHCLB) を CRISPR-Cas9 法でノックアウト (KO)、KO 個体を使った解剖、生理、行動実験でシナプスの機能を解析する計画を立てた。KO 個体の作製は、California 大学 San Diego 校 Michael Perry 教授と共同で行った。コンストラクトを受精卵に注入、羽化した成虫 (G0 世代) で視葉板におけるチャンネル分子の分布を蛍光抗体法で調べたところ、KO の効果は明瞭に見られた。SBF-SEM で KO 個体視葉板の連続電顕画像を得て解析した結果、シナプスの形態には野生型との違いは見られなかったが、シナプス数は減少している可能性が示唆された。

しかし、CRISPR-Cas9 のコンストラクトを注入した受精卵から得られた G0 世代の個体のほとんどが正常組織と KO 組織のモザイクだったことから、生理実験と行動実験には適さなかった。完全な KO 個体と考えられる F1 は、その殆どが健全な羽化に至らなかった。ただし、中には不完全ながら羽化した個体もあったので、当該遺伝子の KO が必ずしも致死ではない可能性も残されている。

いずれにせよ、この事態を克服して KO 系統を確立し、生理学・行動学的解析を行うには、コンディショナル KO の手法が有効と考えられる。ただ、アゲハの世代時間が最短で約2ヶ月であることがネックとなって、未だ実現できていない。

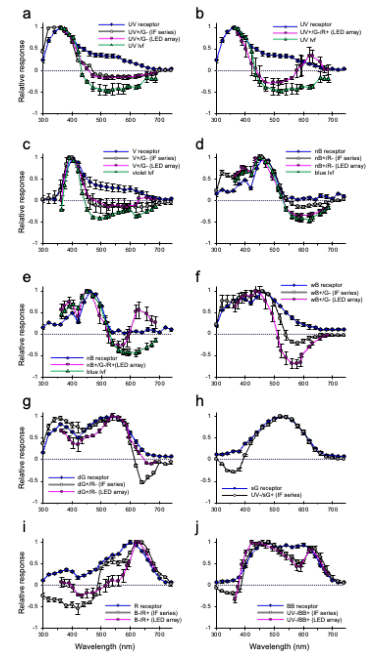


図2) アゲハ視細胞終末で同定された10種の波長対比性反応。(Chen *et al*, 2018a)

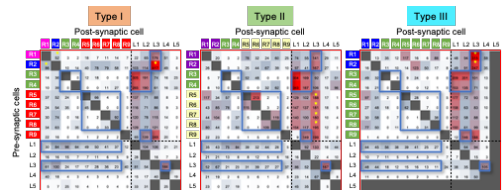


図3) アゲハ視葉板カートリッジ内のシナプス結合マトリクス。個眼タイプ特徴的なパターンを示す。(Matsushita *et al*, 2022)

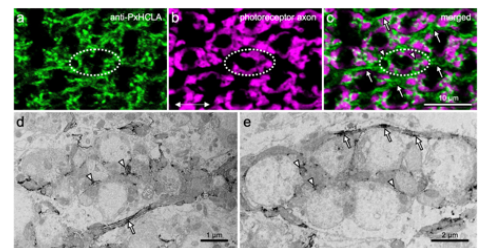


図4) 視葉板カートリッジでのPxHCLAの局在(緑)。抗体反応性は視細胞(マゼンタ)の周りで見られる。電子顕微鏡(下段)でも同様のパターンが確認できた。(Chen *et al*, 2018b)

B) 波長対比性は LMC にどう伝達されるか

- LMC の分光感度と形態：コネクトーム解析で得たシナプス結合マトリクスにもとづき、視葉板内で視細胞および LMC 軸索の分光感度を計算した。結果、波長対比性は長視細胞 (LVF=R1 と R2、図 5) で強く、短視細胞 (R5-9) では弱いと予測された。一方、LMC の分光感度は細胞の形態に関わらず、含まれる個眼タイプに依存することが示唆された。更に、細胞の分光感度と形態の関係を電気生理実験で調べ、視細胞間の抑制性シナプスは特に LVF で強い波長対比性を作り出すこと、LMC は原則として個眼内の全視細胞から入力を受ける結果、分光感度が一様に広がっていること、すなわち視細胞の波長対比性は LMC にはそのまま伝達されることはないことがわかった。この結果は学界でのこれまでの予想を覆すもので、本研究の成果としては最も重要と考えている。結論として、LMC の波長情報処理への寄与は限定的であり、むしろ LMC と LVF がともに終末する視髄遠位部 (図 1 参照) で波長対比性を生かした波長情報処理が起きている可能性が高いと考えられる。結果の重要性と独自性は十分に認識され、論文は *Current Biology* に掲載された (Matsushita *et al*, 2022)。

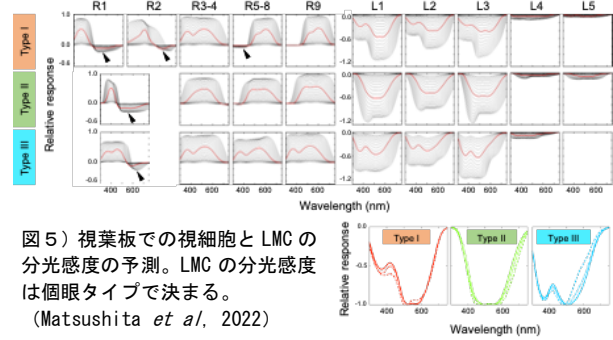


図 5) 視葉板での視細胞と LMC の分光感度の予測。LMC の分光感度は個眼タイプで決まる。(Matsushita *et al*, 2022)

LMC の視葉板および視髄での形態を、細胞内記録・染色法で明らかにした。1つのカートリッジに含まれる5個の LMC がそれぞれ形態の異なるものであることは視葉板におけるコネクトーム解析で明らかだったが (Matsushita *et al*, 2022)、5個の LMC の他種昆虫の LMC との機能的・発生学的相同性は未だ不明である。本研究では将来に行うべき細胞系譜解析に備え、形態学的に盤石な知見を得ることを目指した。

アゲハの視葉板から第一視交叉をへて視髄に至るまでの連続電顕像を SBF-SEM を用いて得た。連続電顕像の解析から、5個の LMC は視髄終末の形態でも明瞭に識別することができ、他種との形態学的比較にもとづいてそれぞれを L1~L5 と命名した (図 6)。LMC の分光感度に細胞形態との相関は無く、LMC が属する3つの個眼タイプと強く相関することがわかった (Wakita *et al*, 2023)。

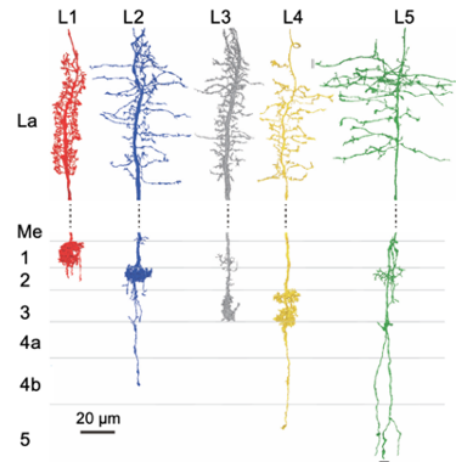


図 6) アゲハタイプ1個眼由来の LMC。視葉板 La と視髄 Me での形態。SBF-SEM 画像に基づく。(Wakita *et al*, 2023)

- LMC 反応の空間的特性：21個の単色 LED と1枚の回折格子を使って、任意のスペクトル光をマイクロ秒オーダーで提示できる装置を自作、LMC の分光感度への周辺個眼からの入力の影響を調べた。図 7 は、0.5°きざみで光軸を動かしつつ約 50カ所から得た視細胞 (左) と LMC (右) の分光感度である。このような記録を使って周辺個眼の影響を解析した結果、隣接する個眼の活動が大きく影響している視細胞および LMC が数例確認できた。しかし未だ周辺個眼の影響は包括的かつ定量的評価に十分なデータは得られておらず、引き続きの実験的研究が必要である。

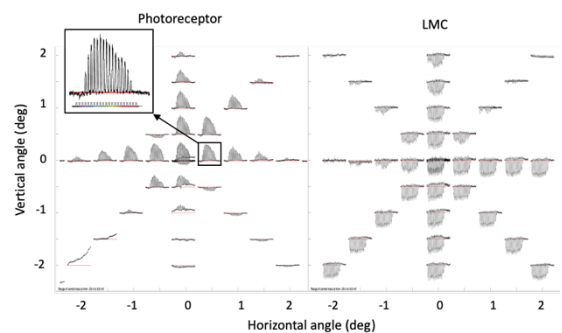


図 7) 高速刺激装置を用いて得られた視細胞 (左) と LMC (右) 分光感度の空間マップ。空間感度とともに、刺激位置による分光感度の変化もとらえられている。(Unpublished)

C) 視葉板カートリッジ構造はどれほど多様か

- **視葉板構造の比較**：本研究はそもそも、視葉板構造がアゲハとショウジョウバエで大きく異なることに着想を得ている。進化学的な視点から、さまざまな昆虫で視葉板の細胞構成を比較する解析を進めた。2種のスズメガ（夜行性のベニスズメと昼行性のハウジャク、Konstanz 大学 Stoeckl 教授との共同研究）とセイヨウミツバチをを詳細に解析した。いずれも、アゲハと同様に視細胞間シナプスが多く存在し、これはシナプスを持たないハエ類の色覚系が他と一線を画すものであることを示唆する（論文準備中）。視細胞も LMC も末端の分枝パターンの種による差は著しく（図 8）、それぞれの生態と深い関係にあることが推測された。

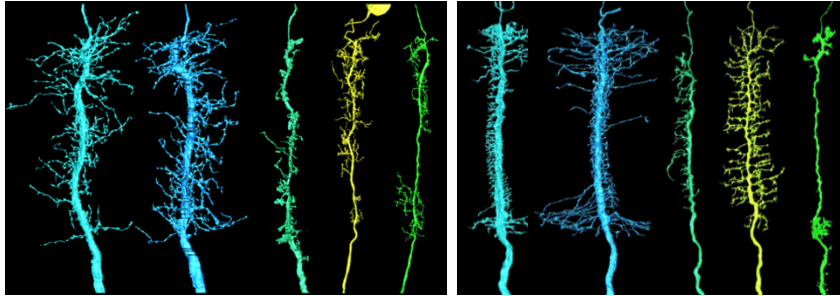


図 8) ベニスズメ (左) とハウジャク (右) の LMC。夜行性のベニスズメの方が分枝の広がり大きい傾向にある。Konstanz 大 Stoeckl 教授との共同研究。(In Prep)

- **LMC と長視細胞の視髄での形態**：ひとつの個眼には 2 つの短波長（紫外、紫、青）受容細胞が含まれる。短波長受容細胞は、視葉板で他の視細胞や LMC とシナプス結合を作った（図 3）上で、視髄（図 1）にまで長く軸索を伸ばす、長視細胞 (LVF) である。LVF は LMC とともに視髄の浅いところで終末するので、この領域に処理済の波長情報がすべて集まっていることになる。

電気生理実験で分光感度を決めた LVF の形態を色素注入法で調べた結果、紫外受容細胞と紫受容細胞は青受容細胞に比べて視髄終末部の突起が多いという、当初は予見していなかった結果が得られた。詳細な解剖学的知見を得るため、SBF-SEM で連続電顕像を得て解析した結果、約半数の LVF がこの傾向に合致した（図 9）。この事実は正確に記録すべきと考え、Wakita *et al* (2023)の中で詳細に解説した。

- **視髄ニューロンの色応答特性**：アゲハ視髄からは動き知覚ニューロンの反応が頻繁に記録される。ハエでは動き知覚に色は不要とされているが、我々はアゲハで色と偏光が動き知覚に必須であることを発見していた。この知見を受けて私たちは、視髄の動き知覚ニューロンの色に対する反応を調べ、結果、動き知覚ニューロンの中に色コントラストを含む動きに反応するものを発見した (Cechetto *et al*, 2022)。さらに、同種のニューロンの動き反応性に明瞭な左右性も見つかった（図 10、論文準備中）。これも、当初は予見していなかった結果だった。現在、動き感受性ニューロンの多くが突起を伸ばす視髄遠位層で、LVF や LMC との関係を経路レベルで解析中である。色覚神経機構の解明がさらに一歩進む、大きな可能性がある。

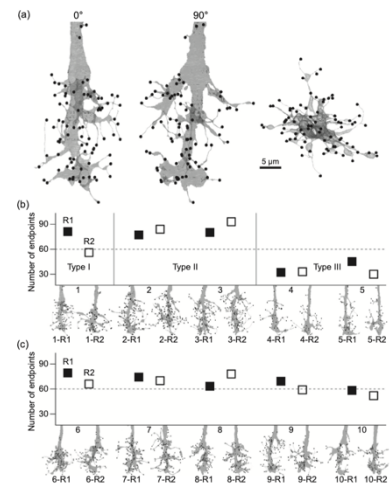


図 9) 視髄カラムに 2 個ずつ含まれる LVF の突起数比較。黒点が突起を示す。10 カラム中、5 個は突起数で識別できた (b) が他は曖昧だった (c)。(Wakita *et al*, 2023)

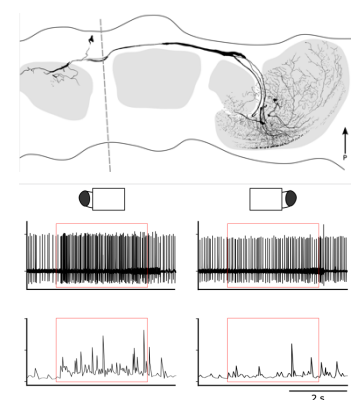


図 10) 視髄動き知覚ニューロンの左右性。左目入力には反応するが、右目入力には反応しない。(In prep)

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計22件（うち査読付論文 20件 / うち国際共著 10件 / うちオープンアクセス 16件）

1. 著者名 Wakita D, Shibasaki H, Kinoshita M, Arikawa K	4. 巻 -
2. 論文標題 Morphology and spectral sensitivity of long visual fibers and lamina monopolar cells in the butterfly <i>Papilio xuthus</i> ., 1-15, doi.org/10.1002/cne.25579	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology	6. 最初と最後の頁 1-15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.25579	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Kinoshita M, Arikawa K	4. 巻 46
2. 論文標題 "Color" processing in the butterfly visual system	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Trends in Neuroscience	6. 最初と最後の頁 338-340
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.tins.2023.02.006	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Matsushita A, Stewart FJ, Ilic M, Chen P.-J, Wakita D, Miyazaki N, Murata K, Michiyo K, Belusic G, Arikawa K	4. 巻 32
2. 論文標題 Connectome of the lamina reveals the circuit for early color processing in the visual pathway of a butterfly	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Current Biology	6. 最初と最後の頁 1-9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cub.2022.03.066	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Cechetto C, Arikawa K, Kinoshita M	4. 巻 -
2. 論文標題 Motion-sensitive neurons activated by chromatic contrast in a butterfly visual system	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2021.0277	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ilic M, Chen P-J, Pirih P, Meglic A, Prevc J, Yago M, Belusic G, Arikawa K	4. 巻 -
2. 論文標題 Simple and complex, sexually dimorphic retinal mosaic of fritillary butterflies	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Philosophical Transactions of the Royal Society B	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rstb.2021.0276	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Arikawa K, Nakatani Y, Koshitaka Hi, Kinoshita M	4. 巻 9
2. 論文標題 Foraging Small White Butterflies, Pieris rapae, Search Flowers Using Color Vision	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2021.650069	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 van der Kooij Casper J., Stavenga Doekele G., Arikawa Kentaro, Belusic Gregor, Kelber Almut	4. 巻 66
2. 論文標題 Evolution of Insect Color Vision: From Spectral Sensitivity to Visual Ecology	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Annual Review of Entomology	6. 最初と最後の頁 435-461
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1146/annurev-ento-061720-071644	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Meglic A, Ilic M, Quero C, Arikawa K, Belusic G	4. 巻 223
2. 論文標題 Two chiral types of randomly rotated ommatidia are distributed across the retina of the flathead oak borer <i>Coraebus undatus</i> (Coleoptera: Buprestidae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 1-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.225920	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Stavenga DG, Leertouwer HL, Arikawa K	4. 巻 6
2. 論文標題 Coloration principles of the Great purple emperor butterfly (Sasakia charonda)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Zoological Letters	6. 最初と最後の頁 13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40851-020-00164-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Pirih P, Meglic A, Stavenga DG, Arikawa K, Belusic G	4. 巻 223
2. 論文標題 The red admiral butterfly's living light sensors and signals	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Faraday Discussions	6. 最初と最後の頁 81-97
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1039/D0FD00075B	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Nagloo N, Kinoshita M, Arikawa K	4. 巻 223
2. 論文標題 Spectral organization of the compound eye of a migrating nymphalid, the chestnut tiger butterfly <i>Parantica sita</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 1-9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.217703	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Nagata T, Arikawa K, Kinoshita M	4. 巻 527
2. 論文標題 Photoreceptor projection from a four tiered retina to four distinct regions of the first optic ganglion in a jumping spider	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology	6. 最初と最後の頁 1348 ~ 1361
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.24584	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Blake AJ, Pirih P, Qiu X, Arikawa K, Gries G	4. 巻 205
2. 論文標題 Compound eyes of the small white butterfly <i>Pieris rapae</i> have three distinct classes of red photoreceptors	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Physiology A	6. 最初と最後の頁 553-565
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00359-019-01330-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Saito T, Koyanagi M, Sugihara T, Nagata T, Arikawa K, Terakita A	4. 巻 5
2. 論文標題 Spectral tuning mediated by helix III in butterfly long wavelength-sensitive visual opsins revealed by heterologous action spectroscopy	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Zoological Letters	6. 最初と最後の頁 1-11
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40851-019-0150-2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Chen P-J, Belusic G, Arikawa K (2019a)	4. 巻 206
2. 論文標題 Chromatic information processing in the first optic ganglion of the butterfly <i>Papilio xuthus</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Physiology A	6. 最初と最後の頁 199-216
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00359-019-01390-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Stewart F, Kinoshita M, Arikawa K	4. 巻 222
2. 論文標題 Monopolar motion vision in the butterfly <i>Papilio xuthus</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 jeb191957,1-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.191957	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Chen P-J, Matsushita A, Wakakuwa M, Arikawa K (2019b)	4. 巻 527
2. 論文標題 Immunolocalization suggests a role of the histamine gated chloride channel PxHCLB in spectral opponent processing in butterfly photoreceptors	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Neurology	6. 最初と最後の頁 753 ~ 766
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/cne.24558	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 蟻川謙太郎	4. 巻 43
2. 論文標題 昆虫色覚研究の歴史とこれから	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本色彩学会誌	6. 最初と最後の頁 215-218
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Rusanen J, Frolov R, Weckstroem M, Kinoshita M, Arikawa K	4. 巻 221
2. 論文標題 Non-linear amplification of graded voltage signals in the first-order visual interneurons of the butterfly <i>Papilio xuthus</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 jeb179085,1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.179085	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Chen P-J, Stewart FJ, Arikawa K	4. 巻 5
2. 論文標題 The More, the Better? A Butterfly with 15 Kinds of Light Sensors in Its Eye	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Frontiers for Young Minds	6. 最初と最後の頁 Article70,1-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/frym.2017.00070	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Pirih P, Ilic M, Rudolf J, Arikawa K, Stavenga DG, Belusic G	4. 巻 204
2. 論文標題 The giant butterfly-moth <i>Paysandisia archon</i> has spectrally rich apposition eyes with unique light-dependent photoreceptor dynamics	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Comparative Physiology A	6. 最初と最後の頁 639 ~ 651
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00359-018-1267-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Akashi HD, Chen P-J, Akiyama T, Terai Y, Wakakuwa M, Takayama Y, Tominaga M, Arikawa K	4. 巻 221
2. 論文標題 Physiological responses of ionotropic histamine receptors, PxHCLA and PxHCLB, to neurotransmitter candidates in a butterfly, <i>Papilio xuthus</i>	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 The Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 jeb183129,1-9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.183129	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

[学会発表] 計49件 (うち招待講演 23件 / うち国際学会 22件)

1. 発表者名 Arikawa K
2. 発表標題 Neuroethology of butterfly color vision
3. 学会等名 Mini symposium in the Korean Brain Research Institute, Nov 2023, Daegu Korea. (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Arikawa K:
2. 発表標題 Inset color vision - what and how do butterflies see?
3. 学会等名 Special Seminar at the University of Salzburg, Oct 2023, Salzburg Austria. (招待講演)
4. 発表年 2023年

1 . 発表者名 Arikawa K
2 . 発表標題 Colors in the environment, the eyes, and the brain of butterflies
3 . 学会等名 Kerner von Marilaun Symposium 2023, Alien Sensory Worlds, Austrian Academy of Sciences, University of Vienna, Oct, 2023, Vienna Austria. (招待講演) (国際学会)
4 . 発表年 2023年

1 . 発表者名 Arikawa K
2 . 発表標題 Sexually dimorphic pierid eyes
3 . 学会等名 Symposium: Vision and signaling in butterflies. Biology of Butterflies 2023, July 2023, Prague Czech Republic. (招待講演) (国際学会)
4 . 発表年 2023年

1 . 発表者名 Bigge R, Arikawa K, Stoeckl, A
2 . 発表標題 Dynamic Contrast Processing in the Hawkmoth Visual System
3 . 学会等名 DZG 2023 - 115th Meeting of the German Zoological Society, Germany (国際学会)
4 . 発表年 2023年

1 . 発表者名 Wakita D, Kinoshita M, Arikawa K:
2 . 発表標題 Morphology and spectral sensitivity of lamina monopolar cells of a butterfly, Papilio xuthus.
3 . 学会等名 The 43rd Annual Meeting of the Japanese Society for Comparative Physiology and Biochemistry, Dec 2021, Sapporo (Online)
4 . 発表年 2021年

1. 発表者名 Arikawa K
2. 発表標題 A colorful story on butterfly vision
3. 学会等名 Conference on the Series Neuroscience & Behavior in Quarantine Times (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Arikawa K
2. 発表標題 Butterfly color vision; another view of our world
3. 学会等名 2nd International Symposium for Color Science and Art 2020-2021 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Arikawa K, Wakita D, Ilic M, Shibasaki H, Kinoshita M
2. 発表標題 Sequential wavelength information processing in the optic lobe of a butterfly, <i>Papilio xuthus</i>
3. 学会等名 The 42nd Annual Meeting of the Japanese Society for Comparative Physiology and Biochemistry
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Cechetto C, Kinoshita M, Stewart F, Arikawa K
2. 発表標題 Chromatic contrast-sensitive medulla motion sensitive neurons in a butterfly, <i>Papilio xuthus</i>
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ilic M, Belusic G, Arikawa K
2. 発表標題 Spectral and spatial opponency in the lamina of a butterfly <i>Papilio xuthus</i>
3. 学会等名 日本動物学会第91回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Arikawa K
2. 発表標題 Physiology of butterfly color vision
3. 学会等名 Special seminar at the Department of Biology at the Indian Institute of Science Education and Research Trivandrum (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Arikawa K
2. 発表標題 Butterfly vision - another view of our world
3. 学会等名 International Conference on Biodiversity 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Arikawa K
2. 発表標題 Another view of our world - Neuroethology of butterfly color vision
3. 学会等名 Special seminar at the Biological Sciences Department at the University of Cincinnati (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Arikawa K
2. 発表標題 Exploring the butterfly lamina
3. 学会等名 Special seminar at the Department of Biology at the University of New York (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Arikawa K
2. 発表標題 "Colorful" lamina of Papilio
3. 学会等名 Special seminar at the Biological Sciences Department at the University of Maryland Baltimore County (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Arikawa K, Chen P-J, Belusic G, Kinoshita M, Matsushita A, Stewart FJ
2. 発表標題 Spectral information processing in the lamina of a butterfly, Papilio xuthus
3. 学会等名 Janelia Conference "Color vision: Circuits and Behavior" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Stewart F, Kinoshita M, Arikawa K
2. 発表標題 The roles of colour and polarization contrast for motion detection in Papilio butterflies
3. 学会等名 4th International Conference on Invertebrate Vision (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nagloo N, Arikawa K, Kinoshita M
2. 発表標題 The compound eye of a nymphalid migrator the Chestnut Tiger butterfly, <i>Parantica sita</i>
3. 学会等名 4th International Conference on Invertebrate Vision (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Arikawa K, Matsushita A, Stewart F, Chen P-J, Ilic; M, Kinoshita M, Belusic; G
2. 発表標題 Color vision see at the lamina of a butterfly, <i>Papilio xuthus</i>
3. 学会等名 4th International Conference on Invertebrate Vision (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ilic M, Arikawa K
2. 発表標題 Modeling of lateral inhibition in the lamina as the basis of acute color vision in a butterfly, <i>Papilio xuthus</i> .
3. 学会等名 The 41st Annual Meeting of the Japanese Society for Comparative Physiology and Biochemistry
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松下敦子、Finlay Stewart、宮崎直幸、村田和義、蟻川謙太郎
2. 発表標題 アゲハ視葉板カートリッジ間の個眼タイプ特異的接続：連続ブロックフェイス走査電顕(SBF-SEM)による解析
3. 学会等名 日本動物学会第89回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Chen P-J, Belusic G, Matsushita A, Arikawa K
2. 発表標題 Neuronal circuitry for achromatic and chromatic vision in the Papilio lamina
3. 学会等名 The 40th Annual Meeting of the Japanese Society for Comparative Physiology and Biochemistry
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Arikawa K, Stewart F, Miyazaki N, Murata K, Matsushita A: Ommatidial type-specific intra- and inter-cartridge connections in the Papilio lamina revealed by serial block face-scanning electron microscopy (SBF-SEM).
2. 発表標題 Ommatidial type-specific intra- and inter-cartridge connections in the Papilio lamina revealed by serial block face-scanning electron microscopy (SBF-SEM)
3. 学会等名 The 13th International Congress of Neuroethology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Chen P-J, Belusic G, Matsushita A, Arikawa K
2. 発表標題 Examination of the histamine hypothesis for a mechanism underlying photoreceptor spectral opponency in the Papilio butterfly
3. 学会等名 The 13th International Congress of Neuroethology (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 蟻川謙太郎 (分担執筆)	4. 発行年 2018年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 368
3. 書名 図説視覚の事典 (「昆虫の視覚」執筆)	

1. 著者名 蟻川謙太郎 (公益社団法人日本動物学会、分担執筆)	4. 発行年 2018年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 800
3. 書名 動物学の百科事典 (「感覚系の構造と機能」執筆)	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	木下 充代 (Kinoshita Michiyo) (80381664)	総合研究大学院大学・先導科学研究科・准教授 (12702)	
研究 分担者	松下 敦子 (Matsushita Atsuko) (50450416)	総合研究大学院大学・先導科学研究科・講師 (12702)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 協力者	スチュアート フィンレイ (Stewart Finlay)		
研究 協力者	ペリー マイケル (Perry Michael)		
研究 協力者	ペルーシッチ グレゴール (Belusic Gregor)		

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	ストックел アナ (Stoeckl Anna)		
研究協力者	ハイツ スタンレイ (Heinz Stanley)		
研究協力者	ヴァーネット マティアス (Wernet Mathias)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
オーストラリア	University of Queensland			
オランダ	University of Groningen			
スウェーデン	University of Lund			
スロベニア	University of Ljubljana			
インド	IISER Trivandram			
米国	New York University	University of Maryland Baltimore County	University of California San Diego	他1機関
ドイツ	University of Wuerzburg	University of Konstanz		
フィンランド	University of Oulu			