

魚類の体色変化と個体間のコミュニケーション

大島 範子

魚の色や模様は多様で、しかも、それらは変化することが多い。ヒラメやカレイの保護色のように、まわりの色に合わせて変えた体色は、他の個体に自分の存在を知られないためのカムフラージュ効果があり、被食者にとっても捕食者にとっても有効な戦略である。一方、魚は音声を発することができないため、色や模様の変化で、同種の個体間のコミュニケーションをはかっていると思われる。ここでは、魚の皮膚色の発現とその変化の仕組みを概説し、それらが個体のコミュニケーションに利用されていると考えられる例をいくつか紹介する。

色素色と構造色

魚類の皮膚には体色を発現するための特別の細胞、色素細胞が存在する。変温脊椎動物の色素細胞は特別に「色素胞」と呼ばれることが多いので、以下、色素胞と記載する。

色素胞は発生学的には神経冠に由来しており、神経細胞体のように枝状の突起を持つものが多い。メラニンを合成して保有する「黒色素胞」が、魚類に最も一般的に見られる色素胞で、主に真皮に存在する。メラニンは脊椎動物の色素細胞で広く合成されている色素で、アミノ酸のチロシンから作られ、紫外線や過剰の光を吸収する機能をもつ。魚の黒色素胞で合成されたメラニンは黒色素顆粒という小胞の中に詰まっており、この黒い顆粒が黒色素胞内に多数存在するので細胞も黒く見える。

メダカなどの褐色の魚の皮膚には黒色素胞以外に、少し小さい黄色の細胞、「黄色素胞」が分布し、細胞内にはカロテノイドやプテリジンといった色素を含む黄色素顆粒がある。魚はプテリジンを合成できるが、カロテノイドは植物由来の色素であり、直接、間接に餌を介して体内に入ってくるのを加工して利用する。カロテノイドやプテリジンの色が黄色ではなく赤く発色している場合、その色素を含む細胞を「赤色素胞」と呼ぶ。しかし、黄色素胞と赤色素胞の区別が困難な中間的な色合いの細胞もあり、一口にカロテノイド、プテリジンといっても、黄から赤までの幅広い色調を生み出している。

サイケデリックフィッシュなどの一部の熱帯魚の青色部には、青い色素を含む「青色素胞」があるが、この青色素胞によって青く見える魚種はむしろ少ない。多くの

熱帯魚の青い色は、別の仕組み（後述）で生じている。

以上のように、色素物質を含む色素胞が存在することで皮膚色が発現している場合を“色素色”と呼んでいる。

一方、メダカや、海産のメバルなどの皮膚には、一般の光学顕微鏡の透過照明下で観察すると褐色に見えるが、暗視野落射照明下では白く見える「白色素胞」がある。白色素胞には数は少ないものの、枝状の突起がある。細胞内には直径が500 nm程度の顆粒状のオーガネル、白色素顆粒が多数分布しており、白色はこれら白色素顆粒からのミー散乱によって生じるので、色素色と区別して“構造色”と呼ばれる。

タチウオ、カツオ、サンマ、イワシなどの銀色の魚や、サンゴ礁のルリスズメダイやナンヨウハギなどの青い熱帯魚の真皮には、枝状突起のない楕円体の色素胞がびっしりと並んでおり、これらは「虹色素胞」とよばれる（図1A）。細胞質には、グアニンの結晶（光反射小板）が等間隔で規則正しく並んだ重層薄膜構造が観察できる。グアニンの結晶（屈折率1.83）と細胞質（屈折率

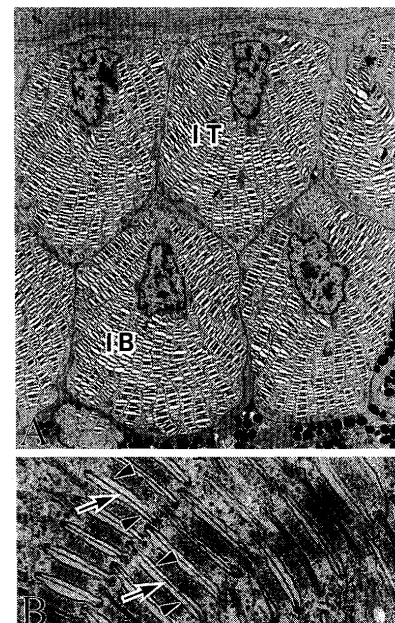


図1. ナンヨウハギ皮膚（真皮）虹色素胞（iridophore）の電子顕微鏡写真。（A）表皮側に虹色素胞が2層、下方に黒色素顆粒をもつ黒色素胞が分布。虹色素胞内の反射小板の多くは抜け落ちている。IT、上層の虹色素胞；IB、下層の虹色素胞。×3700。（B）虹色素胞内の光反射小板堆の一部。反射小板（矢印）はそれぞれ膜（矢頭）で包まれている。×43,000。なお、ルリスズメダイの虹色素胞は一層である。

特 集

1.37) の境界面では光が反射し、これらの反射光は干渉し合って重層薄膜干渉が起きる。その結果、魚は銀色に輝いたり青く見えたりする。すなわち、銀色や青色は重層薄膜構造に基づく構造色と言える。

タチウオなどの銀色の魚の虹色素胞では、グアニン結晶が比較的厚く(60~70 nm程度)、しかもグアニン結晶と、それらに挟まれた細胞質との光学的厚さ(屈折率×実際の厚さ)がほぼ等しくなっている。このようなケースでは、高い反射率が得られる理想的な干渉現象が起こり、広い波長域の光がほぼ完全に反射されて銀色になる(理想型重層薄膜干渉現象)。

ルリスズメダイなどの青い魚の虹色素胞内には、5 nm程度の非常に薄いグアニン結晶が160 nm前後の等間隔で並んでおり、しかもグアニン結晶の数は、銀色の魚に比べて非常に多い(図1)。淡水の熱帯魚、ネオンテトラにも青く輝くストライプがあるが、その部分の皮膚に並ぶ虹色素胞内には、やはり5~6 nm程度のごく薄いグアニン結晶が150 nmほどの間隔で、何と100-150枚も成層した光反射小板堆が2列存在する²⁾(図2)。すなわち、青い魚のグアニン結晶の厚みは非常に薄いため、重層を構成する2層の光学的厚さが大きく異なっている(非理想型重層薄膜干渉現象)。この場合には光の反射率は低下するが、反射スペクトルのピーク幅が狭くなり、非常に鮮やかな青色の色彩が現われる。また、これらの魚は、虹色素胞内の重層薄膜の枚数、すなわちグアニン結晶の枚数を増加させることにより反射率の低下を防いでおり、遠方からもきらきらと輝いて見える、美しい体色発現を可能にしている。

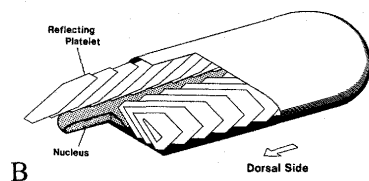
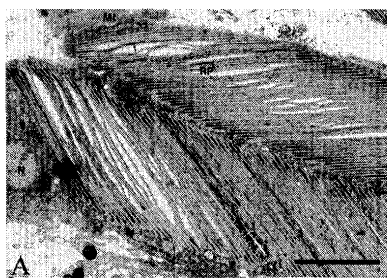


図2. ネオンテトラ虹色素胞内の光反射小板堆(2列存在)の一部を示す電子顕微鏡写真(A)ならびに虹色素胞の模式図(B)。虹色素胞内のグアニン結晶は六角形。Mt, ミトコンドリア; N, 核; RP, 反射小板。スケール, 2 μ m。

なお、非理想型の場合の反射スペクトルのピーク波長は次式で示される。

$$\lambda_{\max} = 2(NaDa + NbDb)$$

ここでNa, Nbはそれぞれ細胞質, グアニンの屈折率で, Da, Dbは各層の実際の厚さである。

さまざまな色や模様の観賞用のグッピーの皮膚を観察すると、黒色素胞, 赤色素胞, 黄色素胞はもちろん存在しているが、彩度の低い青色を生じる虹色素胞もかなり多く、皮膚に多少の光沢があるのはそのせいであろう。ゼブラフィッシュの黒い縞の部分もよく見ると青っぽく、ここにも虹色素胞がある³⁾。傾斜した光反射小板が重層している配列はネオンテトラの虹色素胞に似ているが、各小板堆を構成する反射小板の枚数はネオンテトラに比べてはるかに少なく、反射率はさほど高くはないと思われる。また、これらの魚種の白色部には、虹色素胞が何層か重なって存在しており、その上には黄色素胞が観察される。その他にも青い闘魚など、虹色素胞をもつ魚種は数多く存在しており、色素色と共に構造色も、体色発現の重要な担い手であると言える。

色の変化

次に、魚の色が変わる仕組みを考えてみよう。黒色素胞, 赤色素胞, 黄色素胞, 青色素胞では、それぞれの色素が色素顆粒という袋の中に詰まっている。さらに、微小管が、色素胞の中心部から枝状突起の先端に向けて放射状に配列しており、この管をレールとして、色素顆粒は色素胞内を動くことができる。色素顆粒が枝状突起先端にまで達して細胞全体に拡散すると、含まれる色素の色が強く出た皮膚色となる。逆に、色素顆粒が色素胞の中央部に凝集すると、細胞内で色素顆粒の占める面積が減少して皮膚色は白っぽくなる(図3A)。すなわち、色素顆粒の分布状態の変化が体色変化となって現れるのである。凝集にはチューブリン-ダイニン系が、拡散にはチューブリン-キネシン系が関わっている⁴⁾。

一方、構造色にも色が変わる場合がある。たとえばルリスズメダイ虹色素胞では、グアニン結晶どうしの間隔がいつせいに变化し、瞬時に色が変わる⁵⁾(図3B)。この魚種の皮膚標本は生理的塩類溶液中では紫色を呈しているが、交感神経伝達物質であるノルエピネフリン(ノルアドレナリン)処理、あるいは神経の電気刺激で緑色まで変化する(図4)。試しに皮膚標本を蒸留水に浸してみたところ、皮膚は可逆的に赤く変化した。色素胞内に水が入ってグアニン結晶の間隔が広がったためであろう。しかし実際には、ルリスズメダイそのものが赤くな

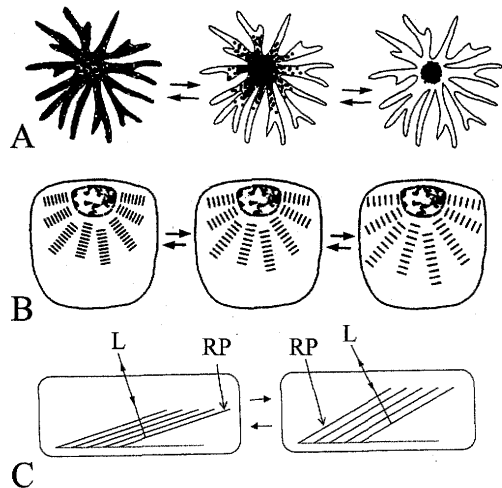


図3. 色素胞の運動性反応を示す模式図。(A) 黒・赤・黄色素胞および白色素胞では、細胞内で色素顆粒が凝集や拡散をする。(B) ルリズメダイ型虹色素胞での反射小板の動き。(C) ネオンテトラ型虹色素胞での反射小板の運動(傾きの変化)。L, 光; RP, 反射小板。

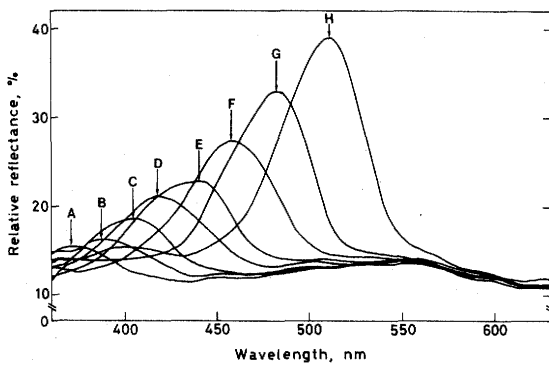


図4. 神経の電気刺激(交流, 10V, 1 msec, 1 Hz)によるルリズメダイ虹色素胞からの反射スペクトルの変化⁵⁾。A, 生理的塩類溶液中; B~H, それぞれ電気刺激後, 12, 29, 35, 41, 46, 50, 60秒で得られた反射スペクトル。

ることはなく、緑色までの変化がせいぜいである。

ネオンテトラの青い縞は、魚が興奮したときに黄色やオレンジ色に瞬時に変わる。ノルエピネフリンでも同様の反応が起こる。解析の結果、反射小板堆を構成するグアニン結晶の傾斜角度がいっせいに大きくなり、その結果、結晶どうしの間隔も増大して、反射光波長が長波長側にシフトすることがわかった(図3C)。この反応は可逆的である。筆者らはこの仕組みを“ベネチアン-ブラインド説”として報告した⁶⁾。反射小板の傾斜角度の増大には微小管やダイニンが関与しているが、アクチン繊維の阻害剤も、多少この反応を阻害する⁷⁾。

このように、非理想型重層薄膜干渉現象で色づいている熱帯魚の虹色素胞は、すべてではないが、運動性を有するものが結構多い。筆者らは、これらを“運動性虹色素胞”と呼んでいる。黒色素胞や赤色素胞などによる体

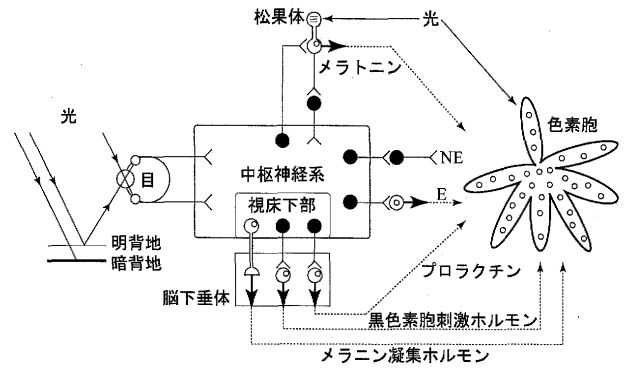


図5. 色素胞制御系の模式図。エピネフリン(E)、副腎髄質のクロム親和性細胞から分泌されるホルモン; ノルエピネフリン(NE)、交感神経から放出される伝達物質。

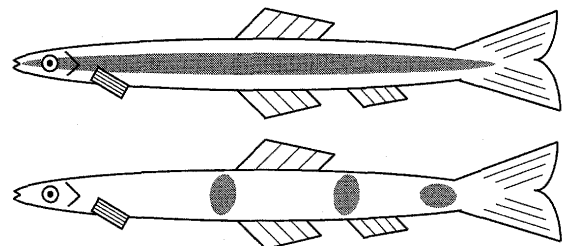


図6. メラトニンによるペンシルフィッシュの昼夜の模様の変化。上は昼間、下は夜間の模様。

色変化は、黒や赤い色が濃くなったり薄くなったりするだけだが、運動性虹色素胞は色彩そのものが連続的に変化するので、最近では産業界でも注目されている⁸⁾。

体色変化の制御機構

それでは色素胞の運動制御機構はどのようになっているのだろうか? 昼間は、水面を通過して目の網膜に直接入射してくる光の量と、背地から反射して目に入る反射光量の情報がそれぞれ脳に伝えられる。白っぽい背景で泳ぐ場合は反射光量が非常に多く、黒っぽい背景からの反射光量は少ないことから、魚は自分のいる環境の色を知ることができる(図5)。白っぽい環境にいるとわかると、脳から指令が出て、自律神経系の交感神経が興奮する。皮膚の色素胞の近くには交感神経繊維が密に分布しており、そこから神経伝達物質ノルエピネフリンが放出され、黒色素胞などでは色素顆粒の凝集が、運動性虹色素胞ではグアニン結晶どうしの間隔の増大が起こる。

一方、脳は内分泌系にも指令を出す。白い環境では、色素顆粒を凝集させて体色を薄くするメラニン凝集ホルモンが分泌され、逆に黒い環境では、拡散させて体色を濃くする黒色素胞刺激ホルモンが出される。夜には目からの光情報はあまり役立たないが、松果体からのホルモン、メラトニンの分泌が盛んになり、色素顆粒が凝集し

特 集

て体の色が失せたり、模様に変化してしまうことがある(図6)。さらに筆者らは、ティラピア赤色素胞⁹⁾やネオンテトラ虹色素胞¹⁰⁾に視物質が存在し、光に直接反応することを報告した。このように色素胞は交感神経ならびに複数のホルモン、そして環境要因によって複雑に制御されている。

色による個体間のコミュニケーション

魚は獲物を捕食するために、あるいは捕食されずに生き残るために、環境の色に合わせて自分の体色や模様を変えるだけではない。音声をもたない魚では、さまざまな行動学的側面で色や模様が変わることも、よく知られた現象である。ティラピアの仲間では、雄が同種の雄に対して自分の縄張りを主張して相手を威嚇する時、縄張り争いにおいて降参の意思表示をする時など、いずれも模様に変化する。

ペットショップから持ち帰ったルリスズメダイが、ビニール袋の中で黒くなっているのに驚いた方もいることと思うが、ルリスズメダイは恐れや興奮で体色が黒化する(興奮暗化)。また、数匹を同じ水槽で飼育していると、必ず1匹がいじめられて体色が暗化する。虹色素胞からの反射光波長が近紫外域に移動し、黒色素胞のメラニン顆粒が拡散した結果である。闘魚のオスも体色を暗化させて、闘った相手(同種のオス)に、自分が負けたことを表示する。

ネオンテトラのような小さな魚は群れをつくることが多いが、色の変化で「ここは危険だよ!」とか、「ここに餌があるよ!」というシグナルを仲間を送っている。たとえば、ネオンテトラの青い縞の構造色が黄色やオレンジ色に変わるのは、恐怖を感じたときや餌を見つけて興奮したときである。ピーカーの水にネオンテトラを入れて、水を勢いよくかき混ぜると、縞の色が変化するのを確認できる。

レインボーフィッシュという熱帯魚のオスは、頭頂部の色を褐色から黄色に変え、この黄色がよく見えるよう

に頭部を下げてメスにアピールする。この色の変化は一瞬に起こり、元に戻るのもまた素早いので、まるで点滅するネオンサインのようである。頭頂部の真皮には、単独で分布する黒色素胞や黄色素胞・赤色素胞以外に、表皮側から黄色素胞、虹色素胞(白か青色を発現)、黒色素胞の順に並ぶユニット(両生類や爬虫類に見られる真皮色素胞単位に類似)があり、電子顕微鏡観察の結果、この部位は特に神経支配が密であることが分かった¹¹⁾。普段は黒っぽい皮膚であるが、神経の興奮にともなって放出されたノルエピネフリンの作用で黒色素胞は速やかに凝集し、ほとんどの虹色素胞は白色になる。一方、黄色素胞はほとんど運動性を示さず、結果として黄色が勝った皮膚色となる。瞬時に変化するのは神経線維が密に分布していることと関係しているであろう。ちなみに虹色素胞内の反射小板の配列はルリスズメダイ型であるが、核から放射状に分布する小板堆の数、重なる枚数ともにスズメダイに比べてずっと少ない。

以上の例のように、同種の個体間のコミュニケーションに、脳細胞の活動をベースとした色彩の変化が果たす役割は非常に大きいと思われるが、行動学的側面からのアプローチはまだ十分とはいえない。

文 献

- 1) Fujii, R. *et al.*: *Zool. Sci.*, **6**, 477 (1989).
- 2) Nagaishi, H. and Oshima, N.: *Zool. Sci.*, **9**, 65 (1992).
- 3) Miyaji, K. *et al.*: *J. SJWS*, **6**, 22 (2006).
- 4) 大島範子: 動物の動きの秘密にせまる, p. 18, 共立出版(2009).
- 5) Kasukawa, H. *et al.*: *Zool. Sci.*, **4**, 243 (1987).
- 6) Nagaishi, H. *et al.*: *Comp. Biochem. Physiol.*, **95A**, 337 (1990).
- 7) Oshima, N. and Nagaishi, H.: *Comp. Biochem. Physiol.*, **102A**, 273 (1992).
- 8) 不動寺浩: コロイド科学と新素材, **41**, 193 (2004).
- 9) Ban, A. *et al.*: *Pigment Cell Res.*, **18**, 360 (2005).
- 10) Kasai, A. and Oshima, N.: *Zool. Sci.*, **23**, 815 (2006).
- 11) 鹿木宜宏ら: 日本動物学会大会講演要旨集, p.140 (2009).