

動物の視覚コミュニケーションと構造色

針山 孝彦

「コミュニケーション」とは、一般に「言語を用いた意味の伝達のこと」として理解されているが、生物学では「ある動物個体から発せられる信号が、同種あるいは他種個体によって受容され、受容した個体の行動を変化させる一連の伝達様式のこと」とし、これを「動物のコミュニケーション」と呼ぶ。そのため、このコミュニケーションは種内および種間において、伝達する内容としての信号の発信と、その信号を受容し情報処理するための受け手側の手段が必要である。便宜上、信号を受容する感覚器の種類によって、聴覚コミュニケーションや機械コミュニケーションなどと分類する。本稿では、視覚コミュニケーションの仕組みを紹介すると同時に、これまで知ることができた構造色との関連についてヤマトタマムシを例として信号に基づく行動の変化にふれたい。

信号としての動物個体が反射する光の属性

色-色素色と構造色 動物の「体色」は、体の表面やその直下にある色素によるものと、表面の構造に起因するものがある。

色素による色を「色素色」と呼ぶ。動物は、そのまま植物由来の色素を利用したり、動物が植物の色素を改変して用いたりしている。たとえば、植物由来の β -カロチンはそのまま用いられるだけでなく、 β -カロチンを体内で酸化して動物特有のアスタキサンチン、ゼアキサンチン、クリプトキサンチンとして用いられている。植物は多様な色素をもつので、それを改変できる動物における色素の数は植物のものより多い。色素が吸収した残りのスペクトル光が反射したものが体色である。色素が化学物質であるため、動物が死ぬとほとんどの色素は変色あるいは退色する。一方、色素ではなく表面構造で生み出される色は、色素色に対して「構造色」と呼ばれる。構造色は、可視光域の波長以下の細かなナノ構造が色を作り出す現象によるもので、光の干渉や回折、散乱による。たとえば、石けん水には色はついていないのにシャボン玉は虹色に輝くのは、石けん水の薄い膜の表面と、膜の裏側で反射した光が干渉しあうことによって色が見える「薄膜干渉」と呼ばれるものである。また、CDに色がつくのは、円盤上に並んだ無数の突起列が回折格子として働いた結果であり、空が青く見えるのは大気中では波長

の短い光ほど散乱されやすい「レイリー散乱」の結果である。このように物理的な現象として説明されるものの中には、その構造が維持される限りいつまでも色を失わないものが多い。構造色は、色素色に比べて反射スペクトルの分布域が狭く、かつ反射光量の多いものが多い。

偏光-直線偏光と円偏光 自然光が動物の体表面で反射されると、偏光が生じることがある。偏光とは、電場および磁場が特定の方向にしか振動していない光のことで、電場および磁場の振動方向が一定である直線偏光や、電場および磁場の振動が伝播によって円を描く円偏光などがある。色素色を生み出す動物の表面でも偏光が生じることがあるが、構造色を生み出す表面構造では特に偏光が生じやすい。

視細胞が受容できる光の属性

視物質 動物の視細胞には、視物質が高密度に含まれている。その視物質は、発色団であるレチナールとアポタンパク質のオプシンが結合したものであり、ロドプシンとも呼ばれる。共有結合性のロドプシンアンタゴニストである11シスレチナールが光量子を吸収することにより、全トランスアゴニスト型へ異性化し、ロドプシンの立体構造の変化を引き起こす。この構造変化が、視細胞内の二次メッセンジャーであるGタンパク質を活性化し、続くカスケードによって最終的に視細胞は電位変化を示す。この電位変化が、次に続く神経細胞を興奮させ、これらの神経細胞の興奮が、脳で“光を感じる”という感覚につながる。

色弁別能 視物質は、300~700 nmの帯域の光を吸収する。それぞれの視物質のスペクトル受容帯域は、現在まで知られている4つの発色団の内のどの発色団が使われているか²⁾と、オプシンのアミノ酸配列の違いによって決まる³⁾。視物質のスペクトル曲線のピークがわかれば計算によってその曲線を導くことができる⁴⁾。図1Aを見てわかるように、視物質の吸収スペクトル曲線は一つの吸収極大(α バンド)をもち、極大から離れるに従って吸収率が下がる。また、短波長側に応答の小さいピークを示す(β バンド)。一般に、一つの視細胞には一種類の視物質が含まれており、一定の光量の範囲では視物質が光を吸収した量と視細胞が興奮した量が比例する

特集

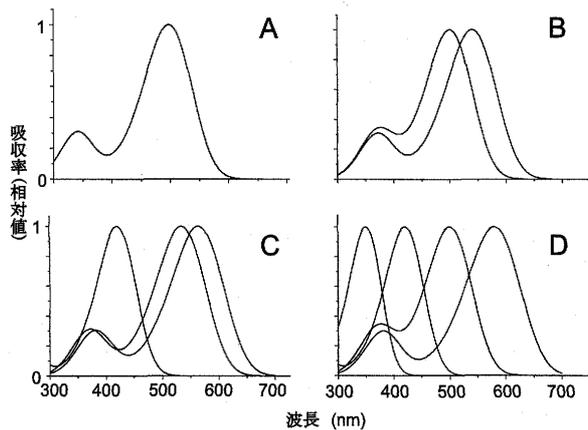


図1. 視細胞の組み合わせの4つのタイプ。(A) 単一視物質のみを含む視細胞。最大のピークが α バンド、短波長側の小さなピークが β バンド。(B) 灰色リスの2種の視細胞。(C) ヒトの錐体細胞の3タイプ。(D) 鳥の紫外域に反応する視細胞を含む4タイプ。それぞれの視細胞が別々に反応することで、光強度と色を区別できる。

が、吸収する量は光量とスペクトル曲線に相関をもつ。そのため、単一の視細胞だけでは、光量の差なのかスペクトルの違いによる吸収率の差なのかを区別をつけることは不可能となる。この特性をもつ視物質を使って光の量と色を弁別するためには、別々の視物質が少なくとも二つの異なる視細胞に含まれていなければならない(図1B)。ヒトの眼では一般に別々の視物質をもつ3種類の錐体細胞があり(図1C)、ほぼ1 nmごとの色弁別が可能である。しかし、鳥や爬虫類などでは紫外域に反応する錐体細胞もあり、それらの4種類のピークが適度に離れているため(図1D)、ヒトよりもより正確な色弁別が可能なのではないかと考えられる。また、昆虫などでも紫外域に反応する視細胞の存在が報告されていて、動物が利用している波長帯域は種によってまちまちである。

偏光弁別能 発色団であるレチナールは、光の振動面に対して吸収の偏りがある。そのため視物質が視細胞膜上で配列していれば、直線偏光の方向によって電位応答が変化する。ヒトの眼では、網膜の中心部にある視細胞配列の構造特性によってハイディングのブラシと呼ばれる偏光特性を示すことがあるが、偏光方向を弁別する機能はもたない。一方、昆虫やイカやタコなどでは直線偏光を弁別できる。これらの動物の視細胞は、円筒状のマイクロピライと呼ばれる細胞膜上に視物質が存在していることで偏光素子として機能し、特定の偏光方向に敏感な視細胞となる。この特性をもつ視細胞がいろいろな方向に規則正しく配列していれば、直線偏光弁別が可能になるのである。また、サンゴ礁に棲息するシャコでは、直線偏光に反応する視細胞の上に1/4波長板として

機能する素子を配置することで、円偏光の回転方向を弁別できる⁵⁾。

このように色弁別能と偏光弁別能は、一つの視物質がもつ特性によるものであるため、色と偏光は互いにノイズとなる可能性が常に高い。そのため、昆虫の複眼などでは、それぞれの弁別能に特化した視細胞を作り、それらの個眼を複眼内の特定の場所に配置することで機能を維持している⁶⁾。

動物の視覚と構造色

視覚の属性 前述のように視細胞は、視物質の光強度および波長依存的に光を吸収する特性と、光の振動面に依存して光吸収の偏りが生じる特性に従って電位の大きさを変える。動物個体内の神経系で行われる情報処理の結果としての視覚では、光強度弁別、明暗弁別、色弁別、直線偏光弁別、円偏光弁別、形の弁別などが行われ、それらを視覚の属性という。視覚の属性は、光強度弁別を除いてすべて周辺から対象物を浮き出させるという、コントラストの増強につながっている。カブトガニの複眼を用いた研究で、ハートラインが側抑制によるエッジの強調の仕組みを見事に示した⁷⁾が、動物は自身が必要とする外界の風景に対してコントラストによる重みづけをした世界の中で生きている。

動物がもつ信号としての構造色の特徴 一般に構造色は色素色に比べて半値巾が狭く単色光に近く、多層膜が重なったものなどでは、反射光量も多く、背景とのコントラストが付きやすい(図2)。

また、発色の起源がタマムシのように多層膜干渉である場合(図3)は、クチクラ層の中の光路長の違いによって反射スペクトルが異なる⁸⁾。

昆虫のクチクラは、生きている細胞ではなく真皮細胞から分泌された物質が規則性をもって自己集合したものである。このクチクラは外側の表角皮と外角皮と内角皮の3層に分けられる。図3の明暗の層が交互に重なって見える部分がタマムシの表角皮であり、クチクラの最外層にあり直接外界に面している所である。

表角皮を形成する層の濃度が屈折率に相関すると仮定して、それぞれの層(図4Cの1~4)の濃度を測定し、多層膜による反射スペクトルをシミュレーションすると図4Bの4種の破線になる。実線で示した実際の反射スペクトルとよく一致することがわかる。しかし、このシミュレーションでは、屈折率およそ1.8という値(図4A)を用いることで実測値に一致させている。この屈折率は、生物個体がもつ物質では非常に高く、今後どのような仕組みでこのような高い値にできるのかなどの解明を進め

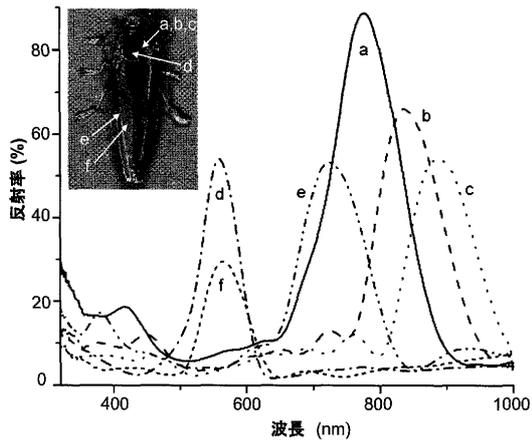


図2. ヤマトタマムシの鞘翅の反射スペクトル。多層膜によって反値巾が狭く反射率が高い。曲線a～fは、写真中の各点を測定したもの。

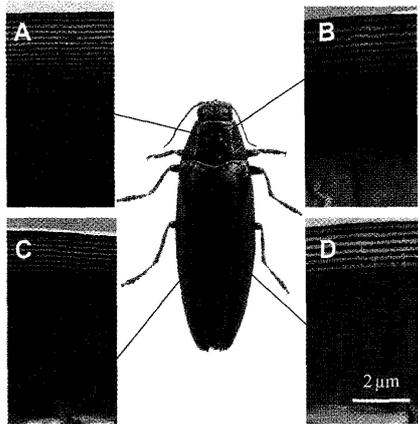


図3. ヤマトタマムシのタマムシの体色を決定している表皮周辺の透過型電子顕微鏡像。体の各所によって層の厚みと数が異なる。

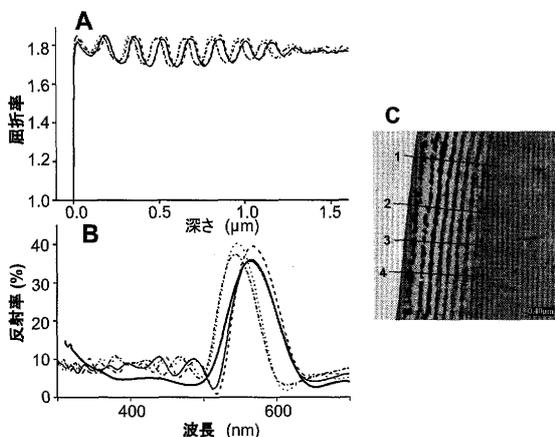


図4. ヤマトタマムシの表角の透過型電子顕微鏡像 (C) の濃度を、屈折率と仮定 (A) し、多層膜干渉としてシミュレーションした結果と実測値 (B)。

なくてはならない。

ヤマトタマムシの交尾行動 他種が行う「信号に基づく行動の変化」を観察する場合、交尾行動は比較的理理解しやすい指標となる。成虫脱皮したヤマトタマムシは、7月中旬から8月中旬にかけて繁殖シーズンを迎え、およそ1ヶ月の間、エノキやケヤキなどの寄主木の葉を食べ、寄主木の樹上を飛翔する。葉上で異性を見つけて交尾し産卵する。午後1時ごろから午後5時ごろにかけて飛翔個体が多く観察され、午後3時ごろにピークがある。飛翔個体のほとんどが雄で、雌は木の葉の表側に鞘翅を閉じた形で静止している。探索飛翔していた雄が雌を発見すると、周辺に降り立って(ランディング)樹上を歩いて雌に接近するか、雌個体に直接ランディングし交尾行動をする。雄は何らかの手がかり(キュー)によって樹上にいる雌を弁別し、飛翔接近しなければならない。

雄の雌探索行動がどのような手がかりによって行われているかを調べるため、鞘翅のみあるいは他の材料を用いて鞘翅に似せたモデルを作製し、雄が多く飛来する寄主木の樹上に提示し、飛翔している雄がどのような行動をとるかを観察した。竿の先に、タマムシの鞘翅で作ったモデルあるいはそれに似せた素材のモデルを取り付け、エノキの樹冠の横から飛翔してくるヤマトタマムシの行動を観察すると、竿の先に飛翔接近した多くは鞘翅で作ったモデルに気づくとその周囲で数秒間回り込むようにホバリングし、その後ランディングした。モデルを発見することで、飛翔行動そのものが改変したのである。鞘翅で作ったモデルには、雄雌の区別なく高い頻度でモデルに飛翔接近する行動を示し、ほとんどの個体がランディングした後、モデルに近づく行動を開始した。寄主木の葉で作ったモデル、ラッピングペーパーのモデル、および反射スペクトル帯域を発光するLED(発光ダイオード)で作ったモデルなどでは、誘引される個体がまったく観察されなかった⁹⁾。飛翔接近する個体は、十分に遠くからモデルを認識した行動を示していること、また風の向きなどに影響を受けないことなどから、接近にはフェロモンなどの匂いではなく、視覚に基づく手がかりが使われていることは確かである。「探索飛翔」していたタマムシが、視覚の手がかりによって「接近飛翔」に変化することから、タマムシの鞘翅は同種間のコミュニケーションに用いられているといえる。

ヤマトタマムシのスペクトル感度曲線 選択光順応実験法¹⁰⁾を用いてタマムシのスペクトル応答曲線を網膜電図(ERG)法によって測定すると、図5の曲線が得られた。ここでは、選択光順応として、360 nmと650 nmの2種の照射光を用いて明順応させて、350 nm～650 nm

特集

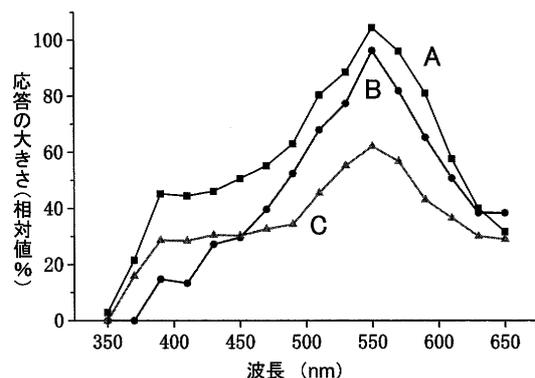


図5. ヤマトタマムシのERGスペクトル感度曲線。暗順応スペクトル応答(A)の内、最も高い応答を示した波長(570 nm)を100%とし、紫外部光(360 nm)で順応させたもの(B)と、長波長光(620 nm)で順応させたもの(C)を示した。

まで20 nmごとの各波長の光を等光量子数にして刺激光とし、その応答の大きさを記載している。順応光と刺激光の2つの光路は、ビームスプリッタによって一つの光路とし、最終的にライトガイドによって実験台の中に持ち込み、タマムシの複眼に照射する。この実験により、異なるスペクトル応答曲線が示されれば、異なる視物質をもつ視細胞が存在することが強く示唆される。つまり、最大応答に近い視物質に対して順応光が照射された場合は、その視細胞が順応する結果として応答のレベルが下がり、他の視細胞のスペクトル応答が強調されるのである。短波長(360 nm)の光によって順応させると、紫外部域の応答が消えた曲線(図5B)、長波長(620 nm)の光によって順応させると短波長側の応答が570 nmのピークに比較して高い曲線(図5C)が得られ、少なくとも2種類のスペクトル吸収をもつ視細胞が存在することが示された。暗順応した曲線(図5A)をみると、510 nm付近に曲線の肩があり、他のスペクトル応答を示す視細胞の存在も示唆している。この結果から、タマムシは色弁別能と鞘翅をもつ構造色によって種内コミュニケーションを達成しているものと考えられる。鞘翅の構造色の、高い反射光量、角度によって色が変わる性質、直線偏光成分の偏りのうち、どの光の属性が重要なのか、今後、研究を展開したい。

視覚コミュニケーションの解析

構造色と動物の関連 昆虫は偏光をうまく利用している。天空の構造色である青空に広がる偏光のパターンの利用は有名で¹¹⁾、ミツバチやアリは方向を間違えずに出巢と帰巢を繰り返すことができる¹²⁾。また、あるカゲロウの種では水溜まりの反射光の偏光を頼りに産卵して

いる¹³⁾。先に述べたようにタマムシの鞘翅にある多層膜干渉による構造色は、動物間で行動を変化させる信号として機能している。鳥類でも構造色が性選択に関わる雄間闘争に関連をもつことが報告されていて¹⁴⁾、構造色が動物間の信号として用いられていることがわかる。サンゴ礁域に棲息するシャコの尾扇(telson)の構造体の一部が円偏光を反射し、シャコの円偏光受容能によって同種間のコミュニケーションに役立っていることがわかっている⁵⁾が、なぜこのようなコミュニケーションが進化上発達したのか興味深い。

構造色と動物の視覚コミュニケーション パーカーによれば¹⁵⁾、色弁別能という視覚情報の発達、構造色による体色が偶然の産物として生じ、その体色を動物が視覚を用いて弁別しコミュニケーションに利用した結果、カンブリア紀の大爆発といわれる生物の多様化を生じたとされる。この仮説は大胆すぎるともいえるが、生物の多様化は、動物の同種間異種間の相互関係が顕著になったことが重要な原因だったのだろう。同種間の「性選択」が生じ、異種間の「食う食われる関係」が常に行われ、他個体とのコミュニケーションが進化に重要な役割を果たしたことは否定することができない。コミュニケーションの研究は、その視点からも生物学的に重要な位置を占める。

今後、構造色と動物のコミュニケーションの関連をより詳細に調べていくことで、多くのことが解明されていくことであろう。

文 献

- 1) Fox, D. L.: *Animal Biochromes and Structural Colours*, p. 433, Univ. of California Press (1976).
- 2) Matsui, S. et al.: *Biochim. Biophys. Acta*, **966**, 370 (1988).
- 3) Terakita, A. et al.: *Nature Str. and Mol. Biol.*, **11**, 284 (2004).
- 4) Stavenga, D. G. et al.: *Vision Res.*, **33**, 1011 (1993).
- 5) Chiou, T.-H. et al.: *Current Biol.*, **18**, 429 (2008).
- 6) Herzman, D. and Labhart, T.: *J. Comp. Physiol.*, **165**, 315 (2004).
- 7) Hartline, H. K. et al.: *J. Gen. Physiol.*, **39**, 651 (1956).
- 8) <http://mph.fbs.osaka-u.ac.jp/~ssc/>
- 9) 針山孝彦: 昆虫ミメティックス, p. 30, NTS社 (2008).
- 10) 針山孝彦, 弘中満太郎: 人工光源の農林水産分野への応用, p. 19, 農業電化協会 (2010).
- 11) Wehner, R. et al.: *J. Exp. Biol.*, **199**, 129 (1996).
- 12) Wehner, R. et al.: *Current Biol.*, **16**, 75 (2006).
- 13) Kriska, G. et al.: *J. Exp. Biol.*, **201**, 2773 (1998).
- 14) Morimoto, G. et al.: *J. Ethology*, **24**, 201 (2005).
- 15) Parker, A.: *In the Blink of an Eye*, p. 316, Perseus Publishing (2003).