

魚の体色発現と変化の仕組み

大島 範子 (東邦大学 理学部)

1. はじめに

我々ヒトを含む定温脊椎動物(哺乳類、鳥類)ではメラノサイト(メラニン産生細胞)がほとんど唯一の色素細胞である。メラノサイトは一般的には皮膚の表皮組織に存在し、細胞が産生したメラノソーム(メラニンを含む顆粒状の細胞小器官)はケラチノサイト(角化細胞)に移行するので、皮膚や毛の色はケラチノサイトに含まれるメラニン量に依存している。

爬虫類以下の変温脊椎動物では、メラニンを産生する色素細胞は黒色素胞と呼ばれ、メラニン色素は細胞内にそのまま保持される。変温脊椎動物の体色や紋様は実に多彩であり、皮膚に存在するのは黒色素胞だけではない。赤色素胞、黄色素胞、青色素胞、白色素胞、虹色素胞などの種類が知られており、この内、何種類の色素胞が同じ皮膚組織(真皮)に混在するのが一般的である。

変温脊椎動物のなかでも硬骨魚類はもっとも綺麗に着飾ったものが多いグループである。水中に生息し、音声というコミュニケーションの手段をもたない彼らは、同種間の情報交換に皮膚の色彩や模様の変化を利用している。繁殖期のオスにだけ現れる婚姻色はメスの注意を自分に引き付けるために有効だし、また、小型の魚は背景の色に同化することによって自分の存在をカムフラージュして生き残る。どぎつい色合いや特別な紋様で相手を威嚇し、自分は恐ろしい存在だから近づくなと警告する魚もある。すなわち体色や紋様とそれらの変化は、彼らにとって重要な生き残り戦略なのである。

2. 色素物質による体色発現とその変化

メラニンが主要な呈色色素である定温脊椎動物に比べて、変温脊椎動物では多様な物質が皮膚色発現に関わっている。黒色素胞に含まれる色素物質はメラニンであるが、赤色素胞、黄色素胞にはカロテノイド(植物性色素で餌から摂取)やプテリジンが含有される。最近ネズボ科の海産魚で発見された青色素胞の呈色色素は未同定である。いずれの細胞でも色素物質は小胞膜に包まれ、細胞小器官(色素顆粒)として存在する。これらの色素胞は光吸収性であり、動物にとって有害な紫外線の吸収にも役立っている。

光吸収性色素胞は枝状突起をもった星型の細胞である。細胞のほぼ中心部分にある核から枝状部末端に向けて、チューブリンというタンパク質から成る微小管が放射状に配列している。色素顆粒はこの微小管上を滑ることにより、細胞内での分布状態を変化させる。細胞中心部への移動(凝集)にはダイニンというモータータンパク質が、枝状部末端方向への拡散にはキネシンというモータータンパク質が関与し、これらのタンパク質のATPase活性を介して移動のためのエネルギーが色素顆粒の運動方向は細胞内のcAMP濃度によって切り替わる。cAMP濃度の変化をもたらす要因は様々あり、ノルエピネフリン(交感神経伝達物質)、黒色素胞刺激ホルモン、メラニン凝集ホルモン、メラトニンなどが代表的なものである。色素顆粒が凝集すると体色は薄くなり、拡散すると濃い色調になる。

3. 光の反射や干渉による体色発現とその変化

暗視野落射照明顕微鏡で観察すると白く見える、枝状突起をもった色素胞は白色素胞と呼

ばれる。メダカの鱗に多く存在する。白く見えるのは入射した光が散乱されることによる。この白色は従来レイリー散乱によるティンダル現象であると言われてきたが、レイリー散乱は粒子の直径が光の波長の 1/10 以下の場合であり、白色素胞の光反射性細胞小器官のサイズ（約 500nm）を考慮すれば、ティンダル散乱より、より複雑なミー散乱によるものと考えるのが妥当であろう。

これまでに述べた枝状突起をもつ色素胞と違い、突起がなく、楕円体形や多角体状の細胞として見え、細胞内にプリンの平板状結晶を多数含んでいる虹色素胞が、魚類の真皮にはかなり一般的に存在している。プリンは多くの場合グアニンを主体とする。虹色素胞内に、こうした結晶板（光反射小板と呼ぶ）が多数、平行に重なった小板堆が存在することは電子顕微鏡によっても明瞭に観察されている。虹色素胞の場合も反射小板の大きさや形状から考えて、小板のエッジなどで生じるレイリー散乱の寄与はわずかで、大部分は幾何光学と重層薄膜干渉現象の組み合わせで説明できるものであろう。薄い結晶板の平行な 2 表面では光は正反射され、さらに多数の小板が平行に重なることによる光の干渉現象により体色が発現している。重層薄膜とは屈折率の異なる層が交互に重なった構造である。生物ではこのような構造が意外に多く見られ、解析も進んでいる。虹色素胞の場合は、屈折率の高いプリン結晶が細胞質中でほぼ等しい間隔で重なっている構成が一般的である。屈折率の異なる物質の 1 境界面で生じる光反射率は以下のフレネルの式で与えられる。

$$r^2 = (NB - NA)^2 / (NB + NA)^2$$

ここで r^2 は反射率、すなわち反射する波の強度と入射する波の強度の比である。NA、NB は両物質の屈折率で、便宜上、NB に高いほうの数値を当てはめる。屈折率の差の大きいことが高い反射率を保障することになるが、脊椎動物の虹色素胞では屈折率の極めて高いグアニン結晶小板（NB=1.83）を細胞質（NA=1.37）中に置くことでこれを実現している。

重層薄膜では低屈折率層（細胞質）と高屈折率層（反射小板）の光学的厚さ（屈折率 × 実際の厚み）が等しいとき高い屈折率が達成でき、理想型干渉を示す。反射光スペクトルのピーク波長は $(4 \cdot NA \cdot DA)$ あるいは $(4 \cdot NB \cdot DB)$ で与えられる。ここで DA、DB はそれぞれ低屈折率層、高屈折率層の厚さである。こうした理想型干渉現象は魚の銀白色部でも見られ、たとえばイワシの腹部の虹色素胞内には、厚さ約 100nm の大きな反射小板が約 130nm の一定間隔で成層している。しかも小板の数が 10 枚もあれば一定波長域（約 500~630nm）の光がほぼ完全に反射されることになり、いわゆる“金属光沢”が実現される。

重層の条件がこれから外れると干渉は非理想型となり、反射スペクトルのピークは「 $2 \cdot (NA \cdot DA + NB \cdot DB)$ 」で定まる。非理想型では主ピークの低下とともにピーク幅が狭くなるので、有色の物質がないのに非常に鮮やかな色彩が現れ、いわゆる“構造色”とか“物理色”とか言われる蛍光色の純度の高い皮膚色が発現する。熱帯の魚類を中心に、鮮やかな青や緑の体色がこうした物理色に起因することは珍しくない。非理想型タイプの虹色素胞を電子顕微鏡で観察すると、理想型に比べて小板の厚みが極端に薄く、5nm 程度であることがわかる。これが非理想型干渉現象を生ずる所以である。反射スペクトルのピーク幅が狭いので“彩度”の高い色彩が発現するが、反射率も低い。それを上昇させるために反射小板の数を増加させている。ネオンテトラ体側縦縞部に存在する虹色素胞内には 100 枚以上の小板が成層した 2 列の小板堆があり、鮮やかに輝く青色のストライプとなっている。

理想型虹色素胞は運動性を欠くが、非理想型タイプの小板堆から反射される波長ピークは変化する場合が多く、したがって体色変化を可能にする。波長ピークの移動は、小板間の距離が同時に変化することに起因しており、そのメカニズムもある程度研究された。交感神経の作用で変化が誘起されることが多い。