

タマムシを用いた構造色の起源と、構造色弁別能の行動学的解析

針山孝彦¹・弘中満太郎^{1,2}・堀口弘子¹・高久康春³・Kurt Vanhoutte⁴・Doekele Stavenga⁴

1: 〒431-3192 浜松市半田山 1-20-1 . 浜松医科大学医学部生物学教室

2: 〒840-8502 佐賀市本庄町 1 番地 . 佐賀大学農学部応用生物科学科

3: 〒411-8540 三島市谷田 1111 . 国立遺伝学研究所 発生遺伝学教室

4: Department of Neurophysics, University of Groningen, NL-9747 AG Groningen, the Netherlands.

はじめに

私たちヒトは視覚環境世界の中に生き、その中でも色覚は特に外界情報の重要な地位を占めている。他の動物種でも色覚の存在は広く知られており、ニワトリやキンギョなどの脊椎動物はもちろんのこと、無脊椎動物のハエやザリガニにも色弁別能があることが行動学的・生理学的に知られている。光を受容するためには、オプシンと呼ばれるアポタンパク質とビタミン A のアルデヒド型である発色団からなる視物質が必要であり、色弁別には波長特異性のある別々の視物質が、少なくとも 2 種類の異なった光受容器の中に含まれている必要がある。そのため、単一の視物質のみをもつ夜行性の動物の方が進化的に先祖型であろうと考えられてきた。最近の遺伝子クローニングの結果から、脊椎動物の視物質を中心に、種々の視物質のアミノ酸配列が決定されてきている。現存する生物種の中で、色弁別能をもつ視物質として効果的に日中に機能する錐体細胞に含まれるものの方が、桿体細胞に含まれ夜間や薄明時に働くロドプシン・グループよりも進化的に先に誕生していたことが分かったことは、遺伝子クローニング技術を用いた研究によるトピックスの一つだろう。

カンブリア紀の大爆発といわれる、生物多

様性が始まったとされる時代の化石群を観察すると、すでに三葉虫に立派な複眼が存在していたことが分かる。また、カンブリア紀の生物の化石に構造色の起源が指摘されていることを考え合わせると、歴史的に古い色弁別能をもつ視物質をこれらの歴史的にも古い生物の立派な目が含んでいて、すでに色の世界を見ていたのではないかということが想像される。この生物が持つ構造色と色覚受容可能な視物質との相互関係の研究は、まさに機能タンパク質の進化的研究の始まりとなるのかもしれない。

最近の我々の研究から、現存する生物の中で構造色は、A. 同種・異種間における個体識別などのコミュニケーションとして、B. 生物が定位・移動する際の情報源として、また C. 隠蔽色などの対捕食者戦略として（擬態、威嚇や隠遁）用いられていることなどが分かりはじめた。例えば、本論文のテーマであるヤマトタマムシの雄は一定の距離から雌を判別して接近するという、同種の個体を識別してアプローチするためのシグナルとして構造色を用いており、また魚では背側と腹側の体表の構造色を変えることで、カウンター・シェーディングとして外敵の視覚から隠遁したり、同種個体を判別するために用いられたりしていることなどがあげられる。

これらの生物の構造色のほとんどは、細胞

が細胞内あるいは細胞外に物質を分泌し、その分泌された物質が自己組織化し周期構造を作り出した結果、光の干渉・回折・散乱などの物理学的に説明できる現象によって作り出されている。生物の構造色の発見と簡単な物理的解釈は 100 年前にさかのぼることができるが、その微細な構造と光の絶妙な相互作用による発色のしくみは、いくつかの生物でやっと研究の緒についたばかりである。発生や進化の過程で、細胞分泌物がどのように自己組織化され周期構造が生じたのか、またそれらの構造色が生物にとってどのような機能を持ち、どのような情報処理機構で認識されているかという問題は生物学的に興味深く重要な研究テーマであるが、まとまった研究は皆無に等しい。我々は以上のような背景をもとに、主に昆虫を研究材料に用いて、1.この生物の構造色を決定している形態学的特徴を明らかにし、光学的シミュレーションにより反射スペクトルと形態的特徴による構造色との関連を解析する。2.構造色を色の属性として考え、特に構造色に関連する生物の行動様式を明らかにする。その結果を踏まえて3.構造色を弁別する神経機構(情報処理機構)を解明することを最終目標としている。

我々ヒトの眼には、構造色はキラキラとした金属光沢のある特別な自然の色として映る。そのような構造色が、どのように生物にとって光としての属性が決まっているのかは現在でも不明のままである。なぜ人は宝石や昆虫の翅に特別な感情を持つのだろうか？構造色自身の中にその秘密が隠されているであろうことは間違いが無いが、我々の昆虫を用いた研究から、ヒトも含めた生物全般の理解に迫ることができればと考えてい

る。

概説

動物の体色は、色素による光の吸収に由来する物質化学的な側面によるものと、色素とは直接関係しないで個体の一部の形態に由来する物理光学的な側面によるものがある。動物の色素には、動物が体内で合成するものと、動物自身は合成しないが摂取した餌に由来するものがあり、また現在でもその由来が解明されていないものもある(梅鉢幸重, 2000)。色素に由来する色に対して、表面構造や細胞内の物質層などによる光の干渉・回折・散乱などによる物理光学的な要因による色を構造色と呼ぶ(Fox, 1953)。昆虫の美しい翅は、色素による化学的な要因によるものと、物理的な要因によるもの、また両者が混じっているものなどが報告されてきた。生物の死後に、色素は顕著な退色を示すが、構造色は半永久的に色を失わない。そのために昔から装飾品に用いられてきた。

我々は、これまで同種内に種々の色の鞘翅をもつハムシ(昆虫・甲虫目)を用いて、その構造色の形態学的起源について研究を進めてきた。日本から樺太・シベリア・欧州と広い生息域をもつスゲハムシ、*Plateumaris sericea* Linne は、本州では高層湿原に棲み、湿原内の同一の食草に集まる個体同士で紫・青・銅緑・赤などそれぞれ体色が異なる。鞘翅のクチクラ層は、外側のクチクラ層(epicuticle)と内側のクチクラ層(exocuticle)から形成されており、これまでの英国を中心とした研究では exocuticle の薄層構造が構造色の起源であると報告されていた(Parker et al., 1998)。我々は透過型

電子顕微鏡を用いて、同種内の鞘翅の構造を調べた。すると exocuticle の層の厚みには翅の色による違いは観察されなかったが、epicuticle の層の厚みは翅の色によって異なることが分かった。そこで翅の反射スペクトルを測定した後に epicuticle を電子顕微鏡で観察し、層の厚みを測定した結果から薄層構造を作る反射スペクトルをシミュレーションしてみると、epicuticle の層の厚みだけを計算したのでは実際の反射スペクトルと良く一致していたが、exocuticle の薄層構造から計算したのでは紫外部に反射の極大があり全く異なったものとなった。確認のために、epicuticle を光の入射側から外科的に剥離していくと色が消失し、epicuticle が色を決定していることが明らかになった (Kurachi et al., 2002)。つまり、スゲハムシでは epicuticle にある 5 層の繰り返し構造が、体色を決定しており他の色素などはまったく関与していないことが分かったのである。

果たして、これらの翅の色は生物の生存に対してどのような役割をしているのであろうか。我々ヒトの視覚情報処理系でも、化学的な色と物理的な色を区別しているようであることは内観できる。キラキラする金属光沢の感じは、特にこの物理的な色である構造色に対して知覚することができ、スゲハムシの翅に見られる光沢は、色の特別な属性であるかのようなのである。スゲハムシ同士は、このキラキラする色を特別な色の属性としてとらえているのであろうか。その解析には、昆虫の色弁別能を行動学的に解析することから始めるのが最も手っ取り早く、行動学的解析に基づいて神経生理学的研究を行うことにより、生物全般の構造色を含めた情報処理系を理解することが可能となる。

残念ながら、スゲハムシの体長はおよそ 1cm で、行動学的に研究する材料としては不適であり、加えて今後の神経情報処理系の研究材料としては難しいものと言わざるを得ない。そのために、あの「玉虫の厨子」で有名な、体長がおよそ 4cm あるヤマトタマムシを材料とすることにした。第一段階としてスゲハムシで行ったものと同様に構造色の形態学的起源について解析した。また、その結果を踏まえて行動実験をすることによりヤマトタマムシの色弁別能を考察した結果を報告する。

材料と方法

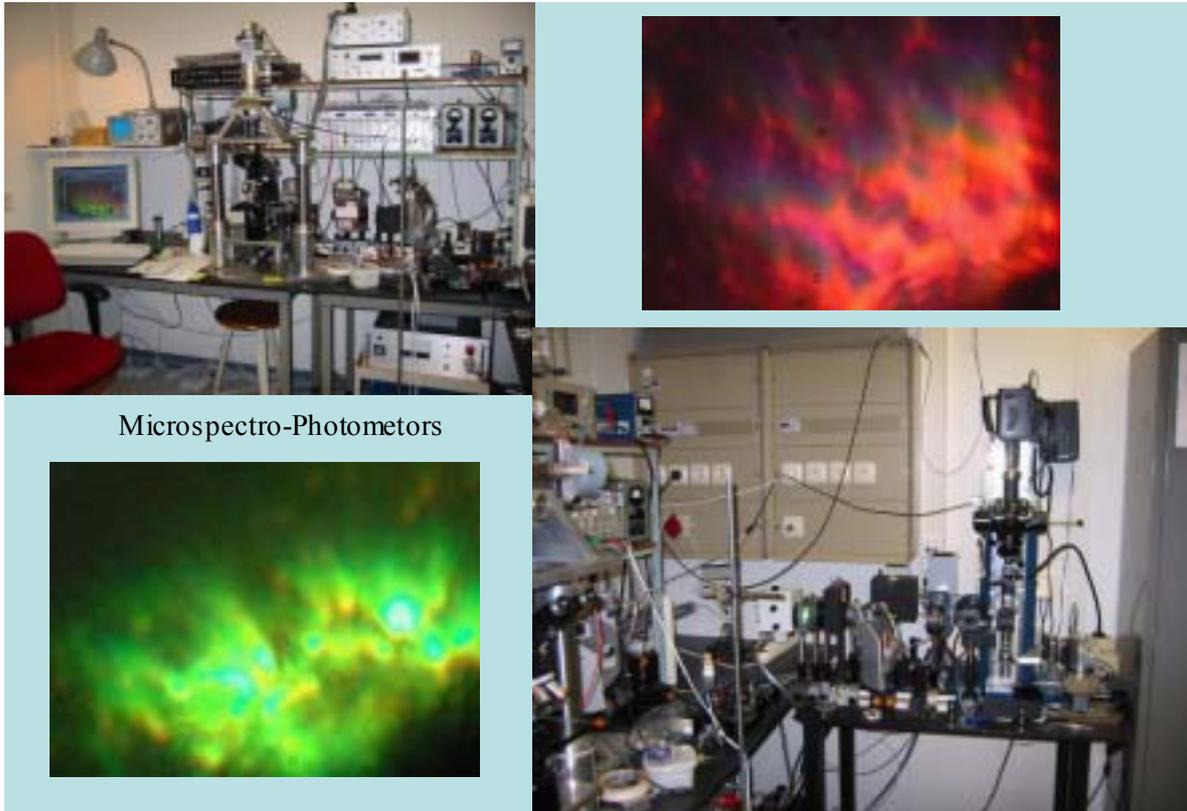
材料

浜松医科大学周辺 (北緯 34°45', 東経 137°40', 静岡県西部) に生息するヤマトタマムシ *Chrysochroa fulguidissima* Sch. nherr を 2002 年の 7 月から 8 月にかけて捕虫網で集めた。

反射スペクトル

ヤマトタマムシの鞘翅を基部から剥離し、自作の顕微分光反射光度計 (図 1) により、翅のそれぞれの場所の反射スペクトルを測定した。顕微分光反射光度計は、ダイクロイック・ミラーを用いて翅に入射する光は落射 (epi-illumination) にして、翅から真直ぐに反射される光を測定した。酸化マグネシウムを標準試料として、それぞれの波長の反射光量を標準化した。その際の測定口径は結果の図に示したものをを用いた。

カラービデオ・モニターを顕微鏡に設置し、反射スペクトルを Photo multiplier で測定すると同時に、測定している鞘翅の部位を記



Microspectro-Photometers

図 1. 反射スペクトル測定のための、光学顕微鏡と分光器を組み合わせた顕微分光装置(A,D)。試料(ヤマトタマムシの鞘翅)には対物レンズ側から測定光を入れ、その反射光を、ダイクロイック・ミラーを通してフォトマルチプライヤに集光する。また、測定している場所を確認するためにビデオモニターに切り替える装置をつけ、それぞれのデータをコンピュータに取り込ませるようにした。図 A にはヤマトタマムシの鞘翅がモニター上に写っている。図 B,C はそれぞれ鞘翅の赤のストライプの部分と緑の部分の拡大図である。

録した。

形態学的観察

剥離した鞘翅を、一次固定液(0.1M のカコジル酸緩衝液 [pH7.2] に 2%パラフォルムアルデヒド・2%グルタルアルデヒドを溶解したもの)に浸けて、カミソリ刃で細かく切ったのち約 2 時間 4 で保存した。その後、0.1M カコジル酸緩衝液で一次固定液を洗い流したのち 1%オスミウム酸溶液中に入れ常温で 2 時間放置し、二次固定を行った。

続いて、アルコール濃度を 60%から 100%まで徐々に上昇させて脱水処理し、プロピレンオキシドに置換した。アララダイト・レジジン溶液を作成し、この溶液の浸透を良くするためにプロピレンオキシドで薄めた低濃度の溶液から徐々に濃度を上昇させて、最終的に 100%アララダイト・レジジン溶液に置換し 60 で 2 日間重合処理させ包埋した。ガラスナイフあるいはダイヤモンドナイフで超薄切片を作成し、透過型電子顕微鏡で観

察した。

行動学的観察

ヤマトタマムシの鞘翅の構造色が同種の認知,特に交尾時期における交尾相手の探索に利用されているという作業仮説を立てて検証する実験を行った。ヤマトタマムシ雌個体とほぼ同じサイズのモデルを作成し,モデルに対する雄個体の反応を観察した。モデルは,ヤマトタマムシの鞘翅を基部から剥離したものを,寄主木の葉およびラッピング・ペーパー(光沢紙)を用いて作成した。それらのモデルを3mの竿の先に付け,寄主木の葉の上に提示した。モデルを中心におよそ半径50cmの範囲を決め,その空間を通過したヤマトタマムシがそれぞれのモデルに対してどのように反応するかを観察した。

結果

反射スペクトル

ヤマトタマムシの鞘翅は,大きく分けて緑の部分と赤のストライプ部分からなる。顕微分光反射光度計で測定した結果を図2に示す。肉眼で観察するのと同じように,顕微分光反射光度計で測定したものでも緑と赤に反射域を持ち,そのピークは562nmと615nmであった。緑の部分の反射は,緑のストライプのどこを測定してもほぼ560nm付近に集中したが,赤のストライプに関してはヒトの可視域の615nmのほかに,より長

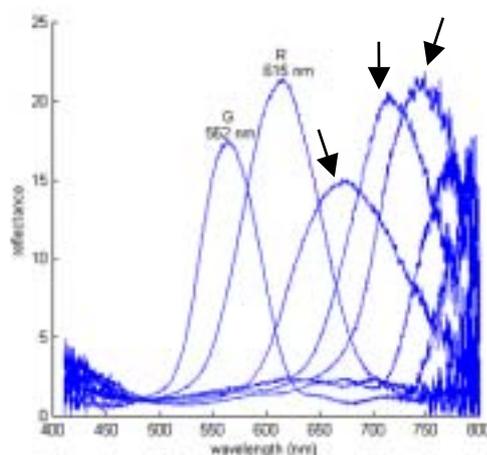


図2. ヤマトタマムシの鞘翅の反射スペクトル。ヒトの視感度とほぼ一致して緑と赤の部位にピークをもつ二つのスペクトル反射曲線が得られた。矢印は,赤のストライプから得られた,より長波長側のスペクトル反射である。

波長側の700nmを越える赤外の反射も観察された(図2矢印)。

そこで鞘翅の構造を,光学顕微鏡および透過型電子顕微鏡で観察した(図3)。以前の我々のスゲハムシを用いた研究(Kurachi et.al.,2002)では,電子密度の低いものと高いものの5層の繰り返し構造が多様な色を決定していたが,ヤマトタマムシでは同様に電子密度の異なる繰り返し構造が存在しており,しかもそれは18層にもおよぶことが分かった。図3から分かるように,この薄層の繰り返し構造は理想的な平面鏡が重なっているものと考えることができる。構造の

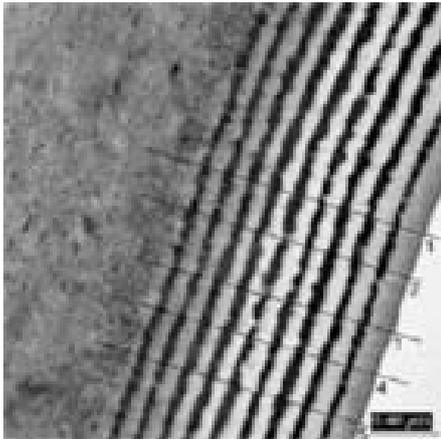
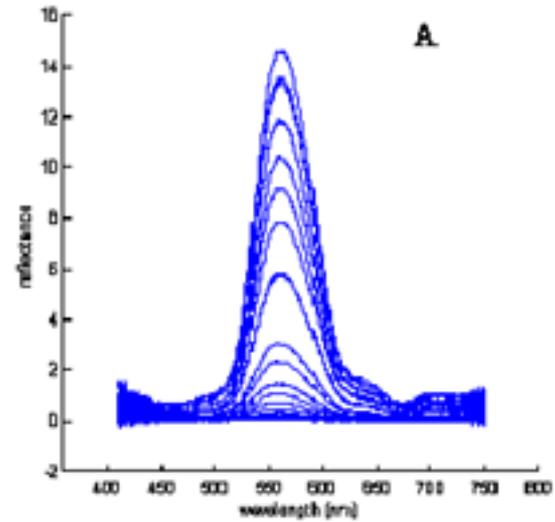
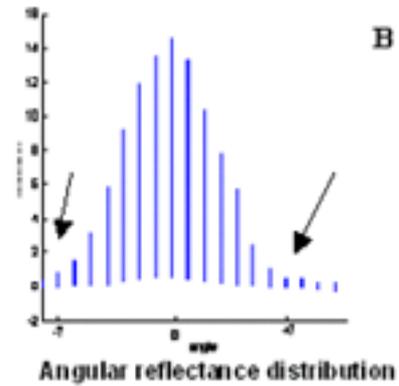


図 3 ヤマトタマムシ鞘翅の緑部分の縦切りの透過型電子顕微鏡写真。黒と灰色に見える電子密度の異なる層の繰り返し構造は、鞘翅の epicuticle の部分であり、全体で 18 層あることが分かった。続く exocuticle にも比較的距離の短い層状構造が観察される。



Green region 1st reflectances series with aperture $\lambda=6.8^\circ$ from -7° to $+7^\circ$



Angular reflectance distribution

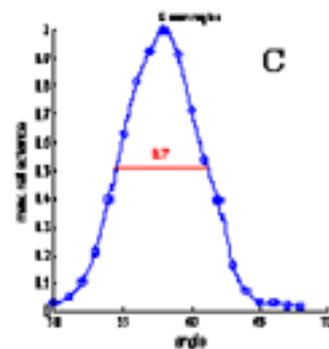


図 4 翅の傾きと反射率の関係。口径 6.8° を用いて 2° ずつ傾きを変えた。A: 緑部分の傾きに伴うスペクトル変化。B: 傾きと反射率の関係、 $\pm 7^\circ$ 度傾けると反射光は観察されなくなる(矢印)。C: 半値巾 6.7°

基本単位が平面鏡であるならば、鞘翅を入射光に対して傾ければ反射率が顕著に減少するはずである。そこで、鞘翅を顕微分光反射光度計のステージ上でゴニオメータを用いることにより、反射率と翅の傾きの関係を調

べた(図 4)。すると、角度を傾けることによってスペクトル反射のピークがずれることは無く(図 4A)、およそ 7° 傾けることによりほとんど反射しないことが分かった(図 4B)。

鞘翅切片の透過型電子顕微鏡による観察により、epicuticle に層状の繰り返し構造があること、また翅の表面部分に色素物質の構造が見られないこと、そして翅を傾けることにより反射率が激減することから、ヤマトタムシの鞘翅に見られる発色は、繰り返し構造による構造色であるという作業仮説を立てた。スゲハムシに対して研究を行った時と同様に、電子顕微鏡写真(図3)からそれぞれの層測定し、薄層層状構造に対するマトリックス法(Macleod, 1969)を用いてシミュレーションを行った。屈折率を、電子密度の低いところの厚さを1.5として高いところは1.7として計算した結果を図5に示す。電子顕微鏡による観察では、切片の薄切の方向により厚みが変化する恐れがある。そのため包埋した鞘翅の方向を少しずつ傾けることにより薄切方向を少しずつずらし各層の厚

さが最も薄くなったものを、翅に対して正正面で切ったものとした。その結果、それぞれの層の測定では各層がほぼ同じような厚みの繰り返し構造を示していた(図3および図5A)。図5Bに示すように、仮想的な屈折率は低い方から高い方へと交互に18層の分だけ繰り返しており、この各層の厚みと屈折率を掛け合わせたものが光学的厚み(optical thickness)となる。この屈折率はBernardとMiller(1968)がハエ目昆虫の複眼角膜の屈折率で考えたものとほぼ同じ値である。薄層の繰り返し構造による発色をコンピュータ・シミュレーションしたものが図5Cである。およそ520nmにピークを持ち、半値幅がおよそ100nmという結果が得られた。これは、図4Aで示した緑の部分の発色の特性と良く一致した結果となった。比較的薄い層状構造を測定した値からシミュレーションし

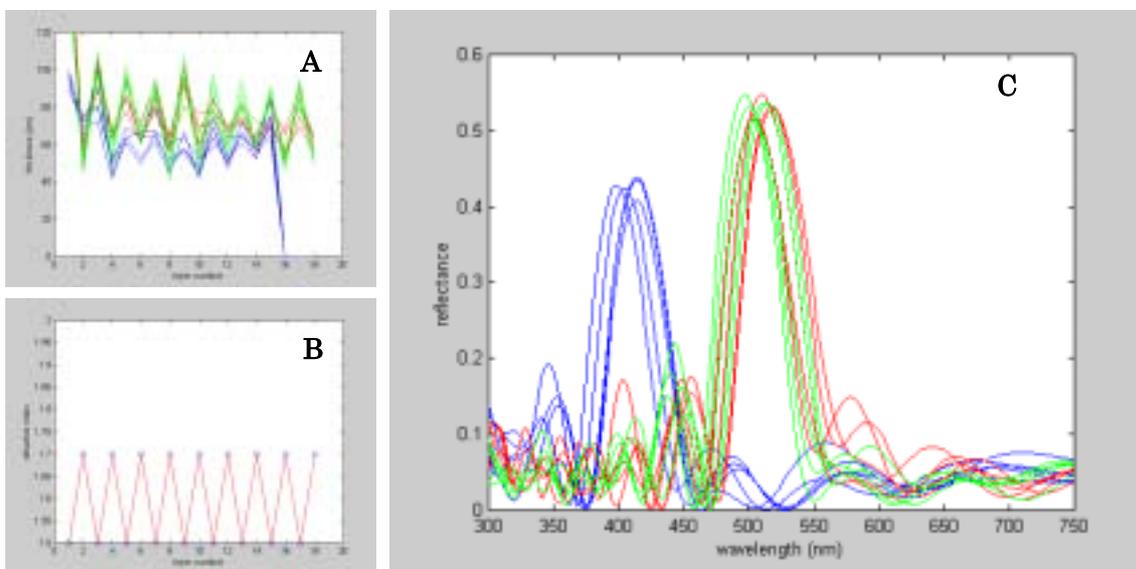


図5 電子顕微鏡で観察された18層の層状構造(A)を、屈折率1.7と1.5の層と仮定して(B)、シミュレーションしたものがCである。電子顕微鏡像の測定点により層の厚みにバラツキがでたので、それぞれの測定した値を別々の色の線で示した。Aの測定した結果とCのシミュレーションの色とが対応している。青で表した層の厚みでは(A)青にそのピークが出るが(C)、顕微分光反射光度計を用いて実際に緑の部分測定したときには同様のピークは観察されなかった。シミュレーション結果のピークはおよそ520nm付近になった。

たものでは、およそ 400nm の紫青の結果を得ることができたが、実際に顕微分光反射光度計による測定ではこの帯域の反射は観察されなかった。恐らく、この層の厚さの部分は限られていて顕微鏡を用いて測定する際の口径のサイズでは計測にかかってこないものと考えられる。

行動学的観察

ヤマトタマムシは、静岡県西部地方では一般に7月中旬から8月中旬にかけて繁殖シーズンを迎える。2002年のこの時期、成虫がエノキやケヤキなどの寄主木の樹上を飛んでいることを見ることができた。一日を通して飛翔個体数の増減を観察してみると、午後1時ごろから午後5時ごろにかけて飛翔する個体数が多く、特に午後3時ごろに飛翔のピークを迎えていた。飛んでいる個体を捕虫網などで採集すると、ほとんどが雄であることが分かった。雌は寄主木樹上の葉の表側に鞘翅を閉じた形で静止しており、雄が探索飛行しその雌を発見するという様式の交尾行動であることが明らかになった。雄は制止している雌を何らかの手がかり(cue)によって同じ緑色をした寄主木の葉から弁別してアプローチする必要がある。果たして、雄は雌の何を手がかりとしているのだろうか？遠くからアプローチできるということは、視覚情報を用いているのだろうか？あるいはフェロモンのような化学情報を用いているのだろうか？

そこで、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行動学的に解析するために、雌の鞘翅を真似たモデルを作成し、雄が多く飛来する寄主木の葉の表面

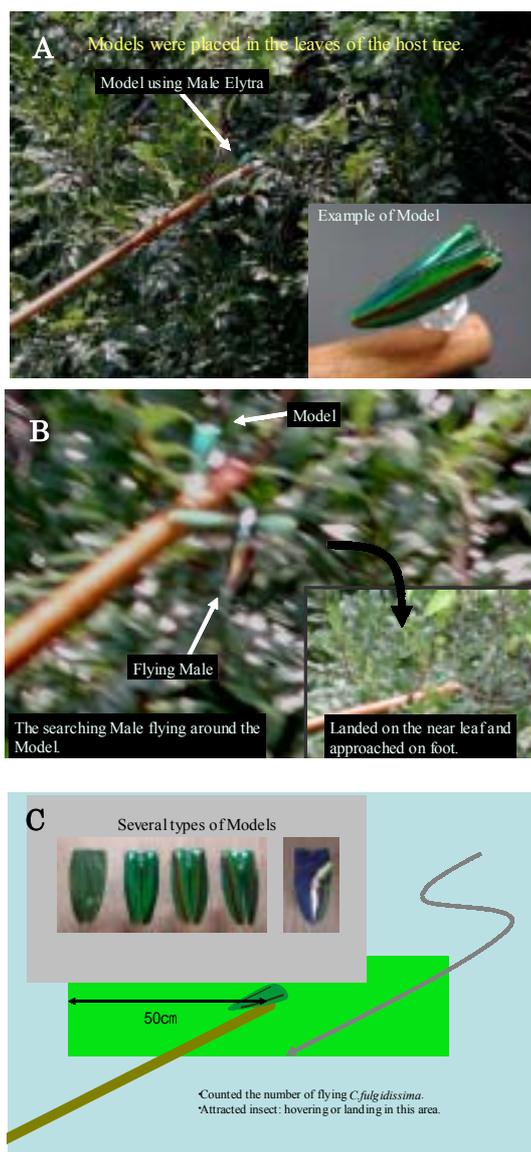


図 6 雌の鞘翅で作ったモデルを3mの竿の先にピンでとめ、寄主木の葉の上に静置する(A)。するとしばらくした後に雄が飛来、モデルの周囲をホバリングした後モデルに着地した(B)。雄がどのような手がかりで雌を探索するかを明らかにするために、雌雄の鞘翅によって作ったモデル、翅に別の個体の翅の緑の部分で赤のストライプを覆ったもの、寄主木の葉で作ったモデル、および緑を基調としたキラキラ感のあるラッピング・ペーパーで作ったモデルを用意する。モデルを中心とした半径50cmの空間を決め、その空間内に飛翔により進入したヤマトタマムシがさまざまなモデルに対してアプローチするかどうかを調査した(C)。

に提示し、飛翔している雄がどのような行動をとるかについて観察した(図6)。飛翔している雄は、雌の翅で作ったモデルを認知すると、その周囲で数秒間回り込むようにホバリングし、その後モデルあるいはその近傍に着地しモデルに乗る行動を示した(図6B)。また雄の翅で作ったモデルに対しても高頻度にアプローチを行いモデルに乗る行動を示し、モデルの翅の雌雄差による違いは観察されなかった。生体の翅の赤のストライプの部分に他の個体の鞘翅の緑の部分で覆った

モデルでは、雌雄それぞれの鞘翅によって作られたモデルとアプローチする頻度はほぼ同じであったが、モデルに着地せずそのまま別の場所へ飛翔することが多く観察され、最終的にモデルの上に着地する為には翅のストライプが必要である可能性が示唆された。

それらの鞘翅で作られたモデルに対して寄主木の葉および金属光沢のあるラッピング・ペーパーで作られたモデルには、探索飛翔中の雄は全くアプローチしなかった(図7)。

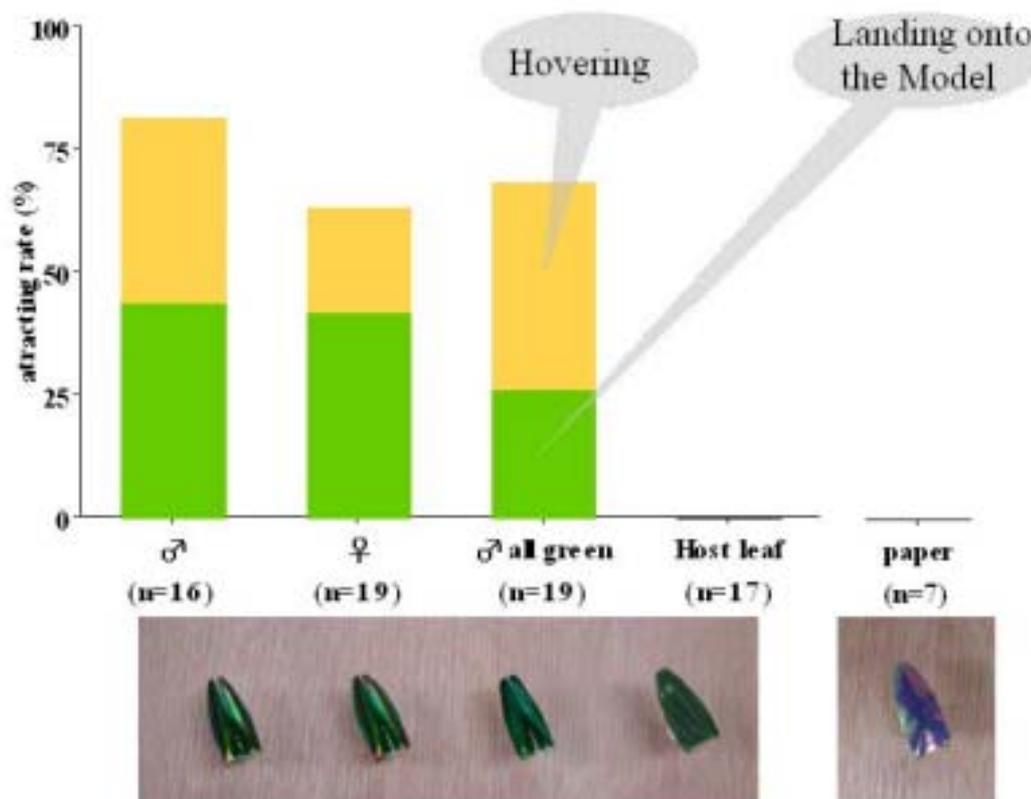


図7 モデルに対する飛翔している雄のアプローチ頻度。ヤマトタマムシの鞘翅で作られた3つのモデル(雄, 雌, 雌のストライプ無し)、寄主木の葉のモデルおよび金属光沢のある紙のモデルに雄が誘引されるかどうかを野外で調査した。モデルの周囲50cmの空間を通過した探索飛翔中の雄個体のうち、モデルの周囲でホバリングして飛来した個体の割合を「Hovering」としてオレンジ色の棒で、ホバリングの後にモデルあるいはその近傍に着地した個体の割合を「Landing onto the Model」(モデル着地)として緑の棒で示した。

考察

ヤマトタマムシは甲虫目 Coleoptera のタマムシ科 Buprestidae に属する。甲虫目は、全動物中でも最も多くの種を含み、世界で 30 万に近い種が記録されている。一般に前翅が多少とも厚く皮質となって鞘翅（上翅）と呼ばれ、静止している場合は左右の鞘翅が正中線で相合して後部背面を覆い膜質の後翅を保護している。ヤマトタマムシの鞘翅の背側表面は輝く緑色をしており、左右のそれぞれの翅の中心付近では頭部から尾部にかけて赤いストライプ（縦条）が走っている。他の鞘翅類と同じように飛翔時以外は鞘翅が閉じられているので、雌雄ともに緑色を基調とした体色が目立つことになる。

この鞘翅の反射スペクトルを測定すると、緑色の部分はおよそ 560nm にピークを持ち半値幅およそ 100nm のスペクトル分布を示した。また赤のストライプ部分では 620nm 付近にピークを持ち半値幅およそ 100nm のスペクトル分布を持つものが記録され、それに加えてより長波長側の反射スペクトルを示す部位も見出された（図 2）。ヒトが見分ける翅の赤と緑色とこれらのスペクトル分布は良く一致している。

これらの半値幅の比較的狭いスペクトル分布の発色の起源を調べるために透過型電子顕微鏡で切片を作成してみる（図 3）と、およそ 50nm から 100nm 付近の厚みの層の繰り返し構造が観察された（図 5A）。顕微分光反射光度計の測定光の入射方向を対物レンズ側からの落射（epi-illumination）によって測定しているので、光の入射する方向と鞘翅が作る角度を直角からずらすためにゴニオメータを用いて角度に変化をつけてみた。少しずつ

傾斜を持たせてみると入射光を鞘翅に直角に当てた状態から $\pm 7^\circ$ 傾けた所でまったく反射光が測定できなくなった（図 4B）。これは鞘翅の層状構造が理想的な鏡の構造をしていることを示している。この層状の薄層の繰り返し構造がヤマトタマムシの色を決定していると仮定し、シミュレーションすると（図 5C）、実際の測定結果（図 2）とそのスペクトル分布は良く一致し、ヤマトタマムシの体色は薄層の繰り返し構造による発色であると結論づけることができた。

ヤマトタマムシの交尾行動が雄による雌へのアプローチから始まることから、モデルを作成（図 6C）しモデルへ飛来する個体の行動を観察した。そのモデルへ飛来する個体はすべて雄であり、雄は雌雄どちらの翅で作ったモデルに対しても区別することなくアプローチするという結果が得られた。ところが、寄主木の葉や、同色の輝くラッピング・ペーパーなどで作ったモデルに対してはまったくアプローチする個体は観察されず、タマムシは鞘翅の構造色による特徴的なスペクトル分布を弁別しているであろうことが強く示された。一方、赤のストライプを緑の翅の部分で隠したモデルに対しては、無処理のモデルに対しての行動と同様に多くの雄が飛翔しアプローチするが、最終的に着地してモデルに乗るといった行動が減少するという結果が得られた（図 7）。このことから赤のストライプは個体に接近するという次の行動を制御する手がかりとして働いている可能性が示された。

寄主木の葉を用いて作成したヤマトタマムシと同程度のサイズの同じ形状のモデルは、木でできた竿の上に固定しているために、竿

と葉のモデルの間によって生じる形状についてのコントラストが生じる (図 6A, B)。それにも関わらず、まったくアプローチする行動は観察されなかった。また、金属光沢を持つ紙で作成したモデルに対しても全くアプローチする行動は観察されなかった (図 7)。これは、寄主木の樹上で交尾行動を行うヤマトタマムシが、葉またはラッピング・ペーパーと鞘翅といった発色スペクトル帯としては共通の緑色の中において、はっきりと鞘翅とそれ以外の発色を弁別していることを示している。この実験からタマムシは単にピカピカしている金属光沢に対してアプローチしているのではなく、翅そのものの構造色を弁別していることが強く示唆されたことになる。この生物が弁別に用いている構造色の反射光の属性とはいかなるものだろうか？一つのピークをもち半値幅の狭いスペクトル分布で示される色の純粋性 (図 2) なのか、見る角度で反射率が変化する特性 (図 4B) なのか、それとも別の属性があるのか興味深いところである。

ヤマトタマムシは図 3 と図 4 で示されたように、薄層構造の繰り返しを伴う理想的な鏡のような構造をしている。この構造が作り出す色は、光が薄層の厚みの中を移動する距離によって決定される。これは、シャボン玉を見る角度によって色が変わることを連想すれば分かりやすい。つまりシャボン玉の色は膜の厚みと、入射・反射角度で色が変わる。しかし、ヤマトタマムシは観察する角度を変えても大きく色が変わることはない。前述のように構造色は物理的な現象であるために、層に入射する光の角度によって反射スペクトルは変化するはずである。どのようにしてヤマトタマムシは見る角度による色の変化を防いでいるのだろうか？同じように構造色によっ

て構成されるモルフォ蝶でも観察する角度によって色が変化するはずであるが、実際には反射スペクトルが変化することはほとんど無い。これらはモルフォ蝶においては、翅がもつ微細構造により補われているという興味深い研究により、近年その謎が解き明かされた (Kinoshita et al., 2002)。タイ国などに生息するミドリフトタマムシ, *Sternocera aequisignata* ssp., をはじめ他のタマムシの一種の *Chrysochroa edwardsi* などでは、見る角度によって顕著にその色彩を変化させる。現在、ヤマトタマムシの表面構造が入射・反射角度で色が変わる特性を抑えているのではないかという作業仮説のもと、ミドリフトタマムシなどと比較しながら研究を進めている。

一般に生物は色や形などの視覚情報やフェロモンなどの化学情報などの種々の情報を必要な行動を発現させるための手がかりとして用いている。それぞれの行動ごとにそれぞれの手がかりが存在し、全体として一つの行動が達成される。樹上におけるヤマトタマムシの同種個体の探索行動における初期段階では、視覚情報が最適な遠隔情報として用いられており、その結果としてアプローチして着地するまでの間、雌雄の弁別はできないのであろう。着地してから交尾にいたるまでの間に接触刺激などを含むフェロモンが手がかりとして用いられて最終的に雌雄弁別に成功するのかもしれない。

スゲハムシからヤマトタマムシに実験材料を変えたことにより、構造色を情報として行動の制御に用いている可能性を示すことができた。特に、ヤマトタマムシが同種の翅の発色自身を弁別しており同様の緑のシグナルに対しては応答性をもたない結果 (図 7) を得られたことは、この昆虫が特異的な構造色を

弁別していることを表している。どのようなメカニズムで何のために構造色を光の一つの属性として弁別しているのかという問題に、ヤマトタマムシをモデル生物ととらえて神経生理学的にアプローチすることが可能となるだろう。

ヒトは構造色を金属光沢などとして意識することはできる。しかし、では単なる色特性から何をどのようにして分離抽出して構造色を識別しているかという問題については全く不明の状態である。今後、我々の研究を進めることにより、その問題に迫りたい。

おわりに

これまでの生物の構造色の研究から、甲虫類ではヤマトタマムシを代表とする薄層構造、カナブンを代表とする液晶構造が翅の色を構造的に決定し、魚類のそれではグアニンの結晶構造が決定していることが分かってきた。しかし、それらの屈折率・光透過性・反射率などの物理的性質、そして材質は何でありどの程度の濃度で形成されているかなどについて、構造色を形成している材質それぞれの単位が光の波長より短いという理由もあり現在のところ詳細なデータは無い。今後の研究の第一段階として、一般的に用いられている透過型電子顕微鏡を用いて、薄層・液晶・結晶構造のそれぞれの詳細な形態・層の距離・コレステリック液晶の基本単位の距離、結晶の厚さなどを観察する必要がある。同時に、分析型走査電子顕微鏡、分析型(X-ray式)透過型電子顕微鏡、フィルター式分析電子顕微

鏡などを用いてそれぞれの層を形成している素材を明らかにできるだろう。これらの分析型顕微鏡の結果を踏まえて、生化学的に物質の同定を行うことにより、物質の自己形成のメカニズムに迫ることができる。この研究を通していままでも研究の手をつけなかった「生物自身が分泌する素材が自己組織化し外骨格などを形成する研究」を開始することができるだろう。

甲虫類は基本構造として同一の鞘翅に薄層構造と液晶構造を備えている。恐らく構造的に共通に存在しているepicuticleとexocuticleの基本構造がそれぞれに対応しているのだろう。発色に薄層構造を使うもの液晶構造を使うものとは何故分かれたのか、また薄層や液晶を甲虫類は弁別して世界を認識しているのかどうかという視点は生物学的に興味深い。視覚情報処理研究の始まりとして甲虫類の視細胞および高次神経系の形態学的解析を行い、視細胞および二次視覚神経以降の脳を含む情報処理系が色の属性として構造色をどのように抽出しているか電気生理学を基礎とした神経生理学的に解析していきたいと願っている。

本研究を遂行することにより、工学・医学的な応用科学分野に対しての貢献は勿論のこと、構造色という光の属性をどのように生物がとらえる事ができ、なぜそのような情報を用いることが進化学上必要であったのかという新しい科学の分野が築けるのではないかと期待している。

関連文献

1. Bernard G.D., Miller W.H. (1968) Interference filters in the corneas of Diptera. Invest Ophthalmol **7**: 416-434
2. Fox, D.L. (1953) Animal Biochromes and Structural Colours. Cambridge at the University Press.
3. Kinoshita S., Yoshioka S., Kawagoe K (2002) Mechanisms of structural color in the *Morpho* butterfly: cooperation of regularity and irregularity in an iridescent scale. Proc.R.Soc.Lond. B269, 1417-1422
4. Kuracih M., Takaku Y., Komiya Y., Hariyama T. (2002) The origin of extensive colour polymorphism in *Plateumaris sericea* (Chrysomelidae, Coleoptera). : Naturwissenschaften **89**: 295-298
5. Macleod H.A. (1969) Thin film optical filters. Adam Hilger, London
6. Parker A.R., McKenzie D.R., Large M.C. (1998) Multilayer reflectors in animals using green and gold beetle as contrasting examples. : J.Exp.Biol. 201, 1307-1313.
7. 梅鉢幸重 (2000) 動物の色素 - 多様な色彩の世界