魚類の運動性虹色素胞

大 島 範 子*

1. はじめに

変温脊椎動物における皮膚色の発現とその変化に関与するのは、真皮に存在する色素胞(chromatophore)である。細胞内に含有される色素の色によって、黒色素胞(melanophore)、黄色素胞(xanthophore)、赤色素胞(erythrophore)等と呼ばれている。本来色素でない透明な物質(固体)を含む白色色素胞(leucophore)や虹色素胞(iridophore)も色素胞として扱われる。両者の厳密な区別は難しく、まとめて虹色素胞と称する研究者もいる。これらの細胞内には高い屈折率を有する結晶が含まれており、細胞質との界面で効率よく光が反射されて、チンダル現象や構造色が生ずることになる。従って、光反射性色素胞(light-reflecting chromatophore)と称してもさしつかえないであろう。従来は小型の結晶(反射小板, reflecting platelet)を多数含んでいて、それらが凝集したり拡散したりする細胞を白色色素胞、比較的大型の結晶が成層していて、運動性のない細胞を虹色素胞と呼ぶのが一般的であった。さらに、白色色素胞はその名のとおり白色を呈するが、虹色素胞は金属光沢や虹色を生ずるという特徴を有し、形の上からも何本かの枝状突起をもつ白色色素胞に対して、虹色素胞はたとえば箱型や円筒形のような単純な形態をとることで区別された。このような従来の定義に従っての虹色素胞に関しては、現在まで多くの研究成果の集積がある。日本でも魚類や両生類の虹色素胞の微細構造はかなり調べられている¹⁾⁻³⁾。

外国に目を向ければ、グリーンアノール(*Anolis carolinensis*)の皮膚に存在する虹色素胞の微細構造についてはPorterのグループが詳細な報告をしている^{4), 5)}し、両生類の真皮色素胞単位(dermal chromatophore unit)の構成員としての役割に関してはBagnara and Hadleyの著書⁶⁾を参照してほしい。魚類のうろこや真皮の虹色素胞については、

Denton^{7), 8)}やLand⁹⁾の詳しい記載がある。たとえば銀色に輝くイワシ類腹部の虹色素胞内には、厚さ約100nmの大きな反射小板が一定間隔(約130nm)で成層していて、いわゆる干渉色(構造色、物理色)を発現している。一般に細胞内に屈折率の異なる層が交互に成層する場合、界面で反射する光は干渉し合う。特に、屈折率の高い層と低い層がともに入射光の1/4の光学的厚さで重なっている場合($n_b d_b = n_s d_s = \lambda / 4$; n , 屈折率; d , 各層の厚み)が“理想重層”であり、非常に高い反射率が得られることになる。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。

このような構造色の発現に関与する結晶(反射小板)の本体は主としてグアニンであり、1.83以上の高い屈折率を有している。しかしコイ科の魚類ではヒポキサンチン¹⁰⁾が、タチウオでは尿酸が微量に混入している¹¹⁾。

虹色素胞は長らく運動性を欠いた細胞として認識されてきたので、魚類等の体色の変化に直接的に関与するのは黒色素胞や赤色素胞といった運動性に富む細胞であり、虹色素胞の役割はむしろ補助的なものとみなされてきた。黒色素胞等が神経やホルモンの複雑な制御を受けて体全体の皮膚色を変化させるのは勿論、模様の微妙な変化にも係わっていることは周知の事実であり、それらの詳細は我々の総説¹²⁾に述べられているとおりである。

ところが1980年代になって、虹色素胞も運動性を有し、体色の発現や変化に積極的に関与することを裏付ける実験結果が相次いで報告された。

2. ルリスズメダイの運動性虹色素胞

サンゴ礁に生息するルリスズメダイ(*Chrysiptera cyanea*)の真皮には、長円体の小さな虹色素胞(直

*Noriko OSHIMA, 東邦大学理学部生物分子科学科(〒274 船橋市三山2-2-1)

図1 ルリスズメダイ虹色素胞内の小板配
列 RP: 反射小板

図2 ルリスズメダイ虹色素胞内での小板間隔の変化を示す模式図

径約 $11\mu\text{m}$ 、高さ約 $16\mu\text{m}$)が一層にびっしりと並んでいる。電子顕微鏡観察の結果、細胞上部に存在する核から、反射小板堆が放射状に配列することが明らかとなった^{13),14)}。最大の特徴の1つは、反射小板が非常に薄いことである。Land (1972)の記載したイワシ虹色素胞内の小板の厚さは約 100nm であることは先に述べたが、ルリスズメダイの場合は細胞膜より薄く、せいぜい 5nm であろうと推察される。それぞれの小板が限界膜(limiting membrane)に包まれ、それらが10ヶ以上等間隔で整然と配列して、1つの小板堆を形成している。小板間の細胞質はイワシの場合より厚くて、およそ 160nm である(図1)。

この魚種のコバルト色の体色は、ヒトがどのような角度から個体を眺めても変化することはない。このことは小板堆が放射状に配置していることと深く

関連していると思われ、光がどの方向から入射してもいずれかの小板堆が必ず関与して反射光の干渉を生ずるのであろう。

背びれの剥離標本を用いた生理学的実験から、交感神経伝達物質であるノルエピネフリン(NE)刺激によって、虹色素胞から反射される光の波長ピークは長波長側に移行することが示された^{13),15)}。まさしく運動性を有することが*in vitro*で実証されたわけである。この反応はアドレナリン受容体(α 型)を介するものであった。NEによる長波長側への移行は可逆的であり、生理的塩類溶液でNEを洗い流せば波長ピークは次第に短波長側にもどり、遂には近紫外域にまで達する。この過程は、交感神経末端からNEと共に放出される副伝達物質、ATP(またはアデノシン)によって加速され、この作用はアデノシン受容体を介することもわかっている¹⁵⁾。

表1 ルリスズメダイの体色と反射小板間の距離(理論値)の関係

	通常	興奮暗化	興奮明化
皮膚色	青色	暗紫色	淡緑色
波長(nm)	465	380	530
小枝間の距離(nm)	163	132	186

表2 運動性虹色素胞に存在する受容体の種類

魚種 \ 受容体の種類	アドレナリン		アデノシン	MCH	MSH	メラトニン
	α	β				
ルリスズメダイ	+	—	+	—	—	—
デバスズメダイ	+	+	+	+	+	+
ネオンテトラ	+	—	+	(+)	(+)	(+)

波長ピークの移動は、小板間の距離の変化に起因する(図2)。イワシの場合と違って、ルリスズメダイの反射小板の厚みと、それらに挟まれた細胞質の厚みは極端に異なり、こうしたタイプの重層による光の干渉現象は“非理想型”重層薄膜干渉現象と称され、反射光の平均波長(λ)は次式で与えられる⁹⁾。

$$\lambda = 2(n_a d_a + n_b d_b)$$

反射小板の厚みや屈折率は変化しないので、波長が大きくなることは、すなわち小板間の細胞質の厚みが増大することを意味する(勿論、細胞質の屈折率も変化しないと仮定して)。ルリスズメダイでは、実際の波長ピークは約380nmから530nmまで変化するが、その場合、細胞質の厚みは理論上132nmから186nmまで変化することになる(表1)。非理想型の薄膜干渉の特徴は、反射率は非常に低いけれども、ある限られた範囲の波長光のみが反射されることである。タチウオに代表される鏡のような輝きは発現せず、多少ほんのりと輝く程度であるが、しかしpureな色が生ずる結果となる。

この魚種の虹色素胞は交感神経支配を受けているが、ホルモン類はすべて無効であることも大きな特徴の1つである¹⁰⁾(表2)。反応の速度は非常に速く、

1—2分のうちに反応がほぼ完了する。特殊に進化した色素胞の一典型とも言えるだろう。

虹色素胞を裏打ちするように、大型の黒色素胞が存在し、その枝状突起は生け花の剣山の如く虹色素胞の間に入り込んでいる。1個の黒色素胞で十数個の虹色素胞を裏打ちし、あたかも両生類で見られる真皮色素胞単位の単純なタイプのようなのである。光吸収性の黒色素胞の層が存在するため、この小さな魚体の内部を通して虹色素胞に達する光の量はぐっと減少し、その結果、体表はより高彩度の干渉色を呈することになる。また虹色素胞と違い、黒色素胞は神経、ホルモン両方の支配を受けている¹⁰⁾。

以上のように、ルリスズメダイのコバルト色の体色は虹色素胞によって発現されていることは勿論であり、中枢からのインパルスによって交感神経のバリコースからNEが少量ずつ放出している状態とみなすことができるだろう。興奮するとす早く暗化するが、これはNEの放出が止まり、シナプス間隙に比較的長く残存するアデノシン(副伝達物質)の作用によってもたらされると予想できる。餌を食べる時や、より大きなストレス下では緑色から黄緑色に変化(興奮明化)することがあり、これは中枢の興奮に

よって大量のNEが放出された結果と考えられる。このように天然には青い色素が存在しないにもかかわらず、コバルト色の体色を発現し、しかも紫や緑色にす早く変化できるのは、すべて虹色素胞のおかげと言わざるを得ない。我々はこのタイプの細胞を“運動性虹色素胞”(motile iridophore)と呼んで、非運動性の細胞と区別している。

次に問題とするのは反射小板間の距離が変化する機構についてである。種々の阻害剤を用いた実験により、ダイニン-チューブリン系の関与が指摘されている¹⁷⁾。すなわちコルヒチン、ビンブラスチン、ポドフィロトキシンといった薬物処理によってNEに対する虹色素胞の反応は低下し、さらにダイニン阻害剤であるEHNAによっても可逆的に抑制される。チューブリンとダイニン(またはダイニン様ATPase)の相互作用により、すべての小板堆で各小板間の距離が同時に変化する仕組みの実体はまだ具体的には理解されていない。顕写真でも微小管は見出されるものの、その数は黒色素胞に比べてはるかに少ない。アクチンフィラメントらしきものも細胞膜直下に存在するが、サイトカラシンBは反応を抑制しない。Lohrlich and Porter⁵⁾はAnolisの虹色素胞において、グアニン結晶間の距離を一定に保つスペーサーの存在を指摘しているが、ルリスズメダイではそうした繊維の存在を明確には認めていない。しかし、小板に挟まれた細胞質の電子密度が高いことは注目される。

最後に、ルリスズメダイの反射小板もグアニンの結晶であることを付記しておく¹⁸⁾。

3. デバスズメダイの運動性虹色素胞

スズメダイ科の海産熱帯魚デバスズメダイ(*Chromis viridis*)はサンゴ礁で群れを成す魚種として知られている。一般名(blue-green damselfish)が示すとおり、青緑色の体色を呈している。真皮にはルリスズメダイと類似の形や大きさを有する虹色素胞がびっしりと並び、下方に黒色素胞が存在する。虹色素胞の上部ところどころに黄色色素胞が存在する。観察の結果、約50個もの虹色素胞が1個の黒色素胞(直径100–150 μm)に裏打ちされ、どうやらこれが1つの単位として機能しているらしいことがわかった¹⁹⁾。興味あることにそれらの虹色素胞集団のうち約60%に相当する30個程度の内側の細胞には運動性を有し、周辺の細胞群は運動性を欠いていて、常時黄色を呈している。中央部の運動性虹色素胞群は生

理的塩類溶液中では青色、NE刺激では黄緑色にまで変化する。従ってデバスズメダイの皮膚では、通常、黄色の区域と青色の区域が混在することになり、ほぼ円形の青色域(直径約70 μm)どうしはおおよそ150 μm 距離を隔てて存在する。デバスズメダイ同志はこのような状態を実際どのように認識しているのだろうか。組織学的な観察の結果、網膜における錐体間の距離は10 μm 以下であり、最小視角は約0.4°であることがわかった¹⁹⁾。従って150 μm 離れた2つの青い点を別々のものとして認識できるのは理論上、個体どうしが20 mm 近くまで接近した時ということになる。勿論、この近距離で焦点が合わせられると仮定してのことである。これ以上の距離では、青色と黄色がミックスした緑色の体色として仲間を認識していることになる。

デバスズメダイのすべての虹色素胞の微細構造はルリスズメダイのそれと類似している。にもかかわらず、運動性の有無がなぜ生ずるのかは今の時点では明確でないが、細胞膜の受容体の有無、あるいは細胞内における情報伝達やメカノケミカル系の問題であろうと推察される。この種における運動性虹色素胞は、交感神経とホルモンによって支配されている²⁰⁾。すなわち、NE、メラトニン、メラニン凝集ホルモン(MCH)は波長ピークを長波長側へ移動させ、アデノシン、黒色素胞刺激ホルモン(α -MSH)は短波長側への変化を誘起する。

4. ネオンテトラの運動性虹色素胞

アマゾン川で群泳するネオンテトラ(*Paracheirodon innesi*)の体側の縦縞は、昼間は青緑色、夜間は紫色を呈する。この現象を反射光のスペクトル変化として捉え、虹色素胞の関与を明確に示したのはLythgoeらである^{21), 22)}。しかし、近縁のカージナルテトラにおける“Physiologically active iridophore”の存在はLohrlich⁴⁾によってすでに記載されている。Lythgoeらは虹色素胞の光感受性は眼の網膜と同様、ロドプシン様視物質の存在によるものと考え、間接蛍光抗体法でその可能性を示唆した²³⁾。しかし局在部位等は未だ明らかでない。光に対する虹色素胞の反応も意外に早く、数分のオーダーである。

電子顕微鏡観察によれば、表皮下のコラーゲン層の下方に、直方体に近い形(長さ60–70 μm 、幅約15 μm 、厚さ数 μm)をした虹色素胞が一層、あるいは二層にびっしりと並び、それらを黒色素胞が裏

図3 ネオンテトラ虹色素胞模式図 D, Vはそれぞれ、魚体の背側、腹側を示す。E:表皮, I:虹色素胞, RP:反射小板。

打ちしている²⁴⁾。虹色素胞の核の横断面は頂角がかなり鈍角な二等辺三角形をしており、細胞の下部(表皮方向と反対側)に長軸に沿って存在している。あたかも傾斜のゆるやかな日本住宅の屋根のようである。その核の上部に左右1対の反射小板堆が位置している。核の屋根にのっかるように配置しているので、左右の小板堆は一定の角度(鈍角)を成すことになる。各小板堆は100枚から150枚の比較的大きなグアニンの結晶で構成され、グアニン小板の厚みはルリスズメダイ同様5 nm程度である。それぞれの小板が限界膜に包まれていることも同様である。

ネオンテトラの縦縞は、ルリスズメダイの場合と違って、入射する方向によって輝き方が異なって見える。個体の背側から光が入射した場合に最も効果的な反射がみられ、頭部、尾部側からの光照射では多少光る程度、腹側からの照射はほとんど無効である²⁵⁾。従って、小板は、図3に示すように魚体の正中面と鋭角を成して傾斜しているものと推察され、実際電顕レベルでも確認された。ごく薄い反射小板が一定の傾斜で整然と並び、小板間の距離がこれまた一定なものルリスズメダイと同様である。

光感受性を有する縦縞部の虹色素胞は、NEに対しても反応することが示された²⁶⁾。このような薬理学的実験においては体側部の皮膚標本を用いるのがベストであるが、ネオンテトラの場合、標本作成はなかなか熟練を要する仕事であり、いささか手前味

増になるが、今のところ我々のグループの報告しかないのが実情である。こんな細かい仕事は日本人にしか向いていないのであろう。作成方法の詳細は原著論文²⁶⁾に譲るとして、定量的な実験に好都合な皮膚標本での実験結果は以下のものであった。MCHとメラトニンはピーク波長の長波長側への移動を、 α -MSHは短波長側への移動を誘起はするものの、それらの閾値は生理学的なレベルをはるかに越えていた(表2)。おそらく生体では、ホルモンによる運動の制御は機能していないと予想される。ところが前述したように、NEでは勿論、 K^+ を作用させても1分以内に波長ピークが長波長側へ移動する。たとえば暗所で生理的塩類溶液中に30分放置された皮膚標本中の虹色素胞からの反射光は約380 nmの波長ピークをもつが、 K^+ (50 mM)刺激によって1分以内に620 nmまで変化する。NE投与では最大650 nmまで移動した。また副遺伝物質であるアデノシンは、NEの効果より速く回復させるのに有効であった²⁶⁾。

こうした交感神経支配は、実際には個体がストレス下におかれた場合や、餌を食べる時に観察され、縦縞は黄色やオレンジ色にと変化する。光による“circadian color change”はせいぜい緑色までの変化であるが、緊急時や興奮時の交感神経支配によるcolor changeは急激に赤色にまで変わり得る。群れの中で、縦縞の色のす早い変化が何か特別な意

味をもつかどうかは今のところ未確認である。

Lythgoeらは、光照射によって反射光の波長のピークが長波長側に移行するのは小板間の距離が増大するためであると考えており^{21), 22)}、我々の考えと一致する。しかし、いかなる機構で増大するのかという点については異なる見解を示している。Lythgoeらは、光照射によってナトリウムチャンネルを介する細胞内への水の流入が起こり、小板間の距離が増大すると考える。一方、我々は以下のような実験によって別の考えを提唱している²⁵⁾。

石英のファイバーを多数束ねた光学的ファイバーアセンブリーで光照射と反射光受容を同時に行い、反射光スペクトルを解析する装置が用いられた。ファイバーアセンブリーを標本に対していろいろな角度に変化させて照射し、最大の反射光量を得られる入射角を求める。図3に示すとおり、この時の入射光は反射小板に対して垂直になっているはずである。また入射角は小板の傾斜角に等しいことも図3に示されている。皮膚標本にK⁺やNEを投与すると最大反射光量の得られる入射角は次第に大きくなる。つまり図3における θ が増加することになる。もし小板の一端が固定されていれば、 θ の増加は小板間の間隔の増大をもたらすことになり、その結果、波長ピークは長波長方向へずれることになる。我々はこの考えを、日よけのベネチアンブラインドの羽に小板をたとえて、“ベネチアンブラインド説”と呼んでいる。

小板の傾斜を変えるメカニズムは明らかでないが、予備の実験で微小管の関与が示唆されている。コルヒチンやビンブラスチン処理で反応が抑制されるからである。目下、電顕レベルでの観察を行なっているところである。勿論、我々はLythgoeらが指摘するような水の出入りを否定する直接的証拠をもっているわけではなく、より多くの側面からこの問題を検討していく必要がある。しかし、水の流入により小板間の厚みが増すとなると、ピーク波長が400nmから600nmに変化する時、小板堆の長さ(20°傾斜した小板が100枚あると仮定)は約40 μ mから60 μ mまで変化することになる。細胞内にはそれだけの余裕はないし、細胞どうしもほとんど隙間なく隣接していることを付記しておく。表3には、ネオンテトラ縦縞の色と、反射波長、小板の傾斜角との関係がまとめてある。

その他、実際には何枚の小板が反射に関与しているか等、多くの解決すべき問題が残されており、今

表3 ネオンテトラ縦縞の色、小板の傾斜度(理論値)、小板間の距離(理論値)の関係

縦縞の色	濃紫色	コバルト青	青	赤
波長(nm)	380	446	476	633
小板間の距離(nm)	132	156	167	224
小板の傾斜度(度)	9.90	13.6	15.3	24.0

後の研究の進展が期待される。

5. 凝集・拡散タイプの運動性虹色素胞

最近、島根大学の伊賀哲郎らは、ハゼ科淡水魚 *Odontobutis obscura* の虹色素胞内では反射小板の凝集と拡散が起こることを報告した²⁷⁾。この反射性色素胞は枝状突起を有するが、内部には厚さが約60nmの反射小板が見出され、明らかに白色素胞とは区別されるという。黒色素胞や黄色素胞と重なって真皮に存在するものの、真皮色素胞単位と言えるような規則的配置は認められない。暗所に放置された標本では、細胞の中心部分に10–20枚ずつの小板より成る小板堆がランダムに配列している。こうした状態の虹色素胞は、暗視野落射照明下ではあたかも球形のように見える。交感神経繊維の末端を刺激してNEを放出させるK⁺の作用で、小板は枝状部にまで拡散していき、中心部分での小枝の分布は疎になる。小板堆構築は明らかに崩れてしまう。落射照明下では枝状突起をもった形態として認識される。NEの他、エピネフリンやドーパミンも有効であり、さらにメラトニンも小板を拡散させるという。 α -MSHは逆に凝集に効果があった。これらのカテコールアミンやホルモンは除神経標本でも効果があり、このタイプの運動は、神経ならびにホルモンによって制御されていることが明らかとなった。しかし、ルリスズメダイやネオンテトラの運動性虹色素胞の場合と異なり、反応に要する時間が非常に長いのが特徴で、1時間あるいはそれ以上の時間がかかることが報告されている²⁷⁾。また、上記作働薬に対する反応が黒色素胞の顆粒運動方向と全く逆であることは注目に値する。

一方、ウロハゼ(*Glossogobius olivaceus*)の運

動性虹色素胞では、交感神経刺激は α 受容体を介して反射小板の拡散を誘起し、メラトニンは凝集を引き起こすとの報告もある²⁸⁾。

以上、まだ始まったばかりと言っても過言ではない運動性虹色素胞の研究の現況について述べてみたが、形態はもとより、生理学的特質や微細構造に至るまで実に多様であることに気づく。より多くの種において虹色素胞の役割をもう一度見直していけば、さらに異なるタイプの運動性虹色素胞が見つかる可能性がある。アマガエル的一种 *Hyla arborea* でも、虹色素胞が生理学的体色変化に係わっているとの報告がある²⁹⁾。細胞の形や小板の配列の変化が認められるとのことであるが、active な運動性の有無が確認される必要があろう。

今までの研究をとおして我々は、青や緑といった、動物が本来色素としてもたない色を発現し、しかも紫から赤まで一瞬にして連続的に呈色を変化させることのできるスズメダイ科やネオンテトラの虹色素胞には感心するばかりである。人間はこうした自然界の現象にこそ学ぶべきであるのかもしれない。我々の研究室の藤井良三教授は“壁かけテレビ”への応用の可能性を指摘しているが、実現の日はそう遠くないかもしれない。

文 献

- 1) Kawaguti, S.: Proc. Japan Acad., 41, 610-613 (1965)
- 2) 川口四郎: 動物学雑誌, 76, 281-287 (1967)
- 3) Kawaguti, S. & Kamishima, Y.: Biol. J. Okayama Univ., 12, 57-60 (1966)
- 4) Rohrich, S.T.: J. Cell Biol., 62, 295-304 (1974)
- 5) Rohrich, S.T. & Porter, K.R.: J. Cell Biol., 53, 38-52 (1972)
- 6) Bagnara, J. T. & Hadley, M. E.: Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey (1973)
- 7) Denton, E. J. & Nicol, J. A. C.: J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 45, 711-738 (1965)
- 8) Denton, E. J. & Land, M. F.: Proc. R. Soc. London, Ser. B, 178, 43-61 (1971)
- 9) Land, M. F.: Progr. Biophys. Molec. Biol., 24, 75-106 (1972)
- 10) Ziegler-Günder, I.: Z. Vergl. Physiol., 39, 163-189 (1956)
- 11) Ota, F.: Bull. Japan Soc. Sci. Fisheries, 19, 1065-1069 (1954)
- 12) Fujii, R. & Oshima, N.: Zool. Sci., 3, 12-47 (1986)
- 13) Oshima, N., Sato, M., Kumazawa, T., Okeda, N., Kasukawa, H. & Fujii, R.: Pigment Cell 1985: Biological, Molecular and Clinical Aspects of Pigmentation, pp. 241-246, Univ. Tokyo Press (1985)
- 14) Kasukawa, H., Oshima, N. & Fujii, R.: Zool. Sci., 4, 243-257 (1987)
- 15) Kasukawa, H., Oshima, N. & Fujii, R.: Comp. Biochem. Physiol., 83C, 1-7 (1986)
- 16) Kasukawa, H., Sugimoto, M., Oshima, N. & Fujii, R.: Comp. Biochem. Physiol., 81C, 253-257 (1985)
- 17) Oshima, N. & Fujii, R.: Cell Motil. Cytoskel., 8, 85-90 (1987)
- 18) Aihara, M., Kasukawa, H., Fujii, R. & Oshima, N.: Comp. Biochem. Physiol., 92B, 533-536 (1989)
- 19) Fujii, R., Kasukawa, H., Miyaji, K. & Oshima, N.: Zool. Sci., 6, 477-486 (1989)
- 20) Oshima, N., Kasukawa, H. & Fujii, R.: Comp. Biochem. Physiol., 93C, 239-245 (1989)
- 21) Lythgoe, J. N. & Shand, J.: J. Physiol. (London), 325, 23-34 (1982)
- 22) Clothier, J. & Lythgoe, J. N.: J. Cell Sci., 88, 663-668 (1987)
- 23) Lythgoe, J. N., Shand, J. & Foster, R. G.: Nature, 308, 83-84 (1984)
- 24) Nagaishi, H., Miyaji, K. & Oshima, N.: Zool. Sci., 6, 1101 (1989)
- 25) Nagaishi, H., Oshima, N. & Fujii, R.: Comp. Biochem. Physiol., 95A, 337-341 (1990)
- 26) Nagaishi, H. & Oshima, N.: Pigment Cell Res., 2, 485-492 (1989)
- 27) Iga, T. & Matsuno, A.: Cell Tissue Res., 244, 165-171 (1986)
- 28) Honma, M. & Iga, T.: Zool. Sci., 6, 1101 (1989)
- 29) Nielsen, H. I.: Cell Tissue Res., 19, 405-418 (1978)