- 1 シナヌマエビにおける環境色に対応した体色変化の検証
- 2 Examining the Adaptive significance of colour change in the freshwater shrimp *Neocaridina*
- 3 davidi
- 4 シナヌマエビの体色変化の環境要因

- 6 井芝悠貴 1· 武中綾之介 1· 佐藤伶於 1· 中山惺太 1· 福家悠介 2.3
- 7 Yuki Ishiba¹, Ayanosuke Takenaka¹, Reo Sato¹, Shohta Nakayama¹, Yusuke Fuke²

8

- 9 1 西大和学園高等学校 〒636-0082 奈良県北葛城郡河合町薬井 295
- 10 2 国立遺伝学研究所 生態遺伝学研究室〒411-8540 静岡県三島市谷田 1111
- 11 3 摂南大学農学部応用生物科学科 〒573-0101 大阪府枚方市長尾峠町 45-1
- 12 ¹ Nishiyamato Gakuen High School, 295 Kusuii, Kawai, Nara 636-0082, Japan
- ² Ecological Genetics Laboratory, National Institute of Genetics, 1111 Yata, Mishima, Shizuoka
- 14 411-8540, Japan
- ³ Division of Applied Biological Science, Faculty of Agriculture, Setsunan University, 45-1
- Nagaotoge, Hirakata, Osaka 573-0101, Japan

17

- 18 連絡著者:福家悠介
- 19 e-mail: yfa73986@gmail.com
- 20 Phone: 072-896-5495

22 要旨

- 23 背景同化は自身の体色を背景に合わせることで捕食者からの視覚的検出を避ける隠蔽
- 24 的擬態の一種であり、体色変化はこれを動的に実現するための主要な手段となってい
- 25 る。甲殻類では、様々な外的要因によって短期的および長期的に体色が変化すること
- 26 が知られており、特に周囲の環境の明暗や色相の影響が報告されている。しかしなが
- 27 ら、体色変化のパターンを調べた研究の多くは養殖や水産利用への応用を目的として
- 28 おり、その適応的意義については知見が不足している。本研究では、淡水性の甲殻類
- 29 であるカワリヌマエビ属の体色変化が隠蔽的擬態の機能を持つという仮説を立て、カ
- 30 ワリヌマエビ類の体色が周囲の環境色と同系色に変化するかを定量的に検討した。
- 31 DNA バーコーディングによって同定されたシナヌマエビを用いて、赤、緑、青、白の
- 32 4色環境で7日間飼育し、処理前後の体色の変化をRGB成分の輝度値を用いて評価し
- 33 た。その結果、赤、緑、青色環境では、飼育環境の色に対応する成分の輝度値の減少
- 34 率が最も小さくなる傾向が認められた。この結果は、シナヌマエビが環境色と同系色
- 35 に体色を変化させる能力を有することを示唆し、隠蔽的擬態としての機能を支持する
- 36 ものである。本研究は、カワリヌマエビ類における体色変化の適応的意義と生理的基
- 37 盤の解明に向けた基礎的知見を提供するものである。

38

39 キーワード:色環境、背景同化、DNA バーコーディング、RGB 輝度値

40 41

Abstract

- Background matching is a cryptic strategy where animal coloration matches the environment to
- evade, and body color change serves as the dynamic means to achieve this. While crustacean
- color change is known, its adaptive significance is understudied. This research tested if color
- change in the freshwater shrimp *Neocaridina davidi* has a function of matching the color of
- 46 their surrounding environment. *Neocaridina davidi* were held in red, green, blue, and white
- 47 environments for seven days. Evaluating body color changes via RGB luminance showed a
- 48 trend where the color component matching the environment had the smallest decrease in
- 49 luminance. This result suggests N. davidi can adjust its hue to match background colors,
- supporting the role of color change as cryptic camouflage. This study offers preliminary insights
- 51 into the adaptive basis of color change in *Neocaridina* species.

52 Keywords: color substrate, background matching, DNA barcoding, RGB luminance values

53

54

はじめに

- 55 動物の体色は、捕食者や餌生物からの隠蔽、婚姻色、警告、個体認識、紫外線防止
- 56 など様々な機能を有する(秋山 2005)。背景同化(background matching) は自身の体
- 57 色を背景に合わせることで捕食者からの視覚的検出を避ける隠蔽的擬態の一種であ
- 58 る。体色変化は、この背景同化を動的に実現するための主要な手段となっている
- 59 (Duarte et al. 2016).
- 60 一般に動物の体色変化は生理学的体色変化と形態学的体色変化に大別される(松
- 61 本・溝口 2001;藤井 1999)。前者は色素細胞内の色素顆粒の拡散、凝集による変化で
- 62 あり、秒、分単位の短期間で起こる一方、後者は色素細胞の増殖や、細胞中の色素量
- 63 の増加によるもので、日、週、年単位で起こる。これらの体色変化には相関があり、
- 64 前者の起こる環境に長期間さらされることで後者が起こると考えられている(大島・
- 65 杉本 2001)。また、甲殻類においても、これらの体色変化を起こすことが確認されて
- 66 いる(Fingerman 1969;Robison & Charlton 1973;Bauer 2004;Auerswald et al. 2008;
- 67 Detto et al. 2008;).
- 68 甲殻類は、外骨格やその内側にある色素細胞内に存在する色素によってその体色が
- 69 発現する (Bagnara & Hadley 1973)。変温脊椎動物や無脊椎動物では色素細胞は慣習的
- 70 に色素胞と呼ばれ (藤井 1999)、色素胞内の顆粒によって生ずる色で区別するのが通
- 71 例であり、褐色から黒色を示す黒色素胞、黄色の黄色素胞、赤色の赤色素胞、白色に
- 72 見える白色素胞、金属光沢や虹色を生ずる虹色素胞の5種に分類するのが合理的なよ
- 73 うだ。黄色素胞と赤色素胞の色の違いは連続的で、明確な区別はない。また、無脊椎
- 74 動物には、上記の分類に押し込めない色を呈する色素胞が存在し、同様の区別方法
- 75 で、緑色素胞、青色素胞、紫色素胞のように呼ばれている。虹色素胞は光反射性の色
- 76 素胞、その他の4種は運動性の色素胞であり(藤井 1977)、甲殻類においては、虹色
- 77 素胞を除く4種の運動性色素胞の存在が報告されている(松本・溝口 2001; Nery &
- 78 Castrucci 2002)。色素胞の運動機構については、無脊椎動物の色素胞については解明さ
- 79 れていない部分が多いものの、甲殻類の色素胞は、研究がなされている高等動物の色

- 80 素胞に近い構造をしていると考えられている(藤井 1977)。
- 81 甲殻類の体色変化は周囲の環境の色相、水質、日照時間、水温、餌に含まれるカロ
- 82 チノイドの種類や量、光度など様々な外部要因によって引き起こされる(Rao 1985)。
- 83 コエビ下目に属する幅広い分類群において、周囲の環境色によって体色が変化するこ
- 84 とが報告されている (Brown 1934; Chassard-Bouchaud et al. 1973; Tume et al. 2009;
- 85 Parisenti et al. 2011; Wade et al. 2012; Siegenthaler et al. 2018; Tomas et al. 2019)。これら
- 86 の先行研究は水産有用種や観賞用生物の養殖分野での応用に焦点を当てているものが
- 87 多く、体色変化がどのような適応的意義を持つのかについては知見が不足している。
- 88 カワリヌマエビ属エビ類は河川や湖沼に生息する体長 3 cm ほどの甲殻類であり
- 89 (豊田・関 2019)、肉食性の魚類の餌資源として利用されている(森本 2025)。著者
- 90 らは定性的な観察から、水温や水質など飼育条件が一様な飼育環境において、カワリ
- 91 ヌマエビ属エビ類が周囲の環境の色と同系色に体色が変化することを見出した。そこ
- 92 で、本研究は、カワリヌマエビ類の体色変化が隠蔽的擬態の機能を持つという仮説を
- 93 立て、カワリヌマエビ類の体色が周囲の環境色と同系色に変化するかを定量的に検討
- 94 した。体色の評価は、色素胞内における色素顆粒の凝集・拡散から体色変化を測定す
- 95 るミクロな視点からではなく、個体の体全体を測定するマクロな視点から行った。ま
- 96 た、十脚目の体色変化について、飼育環境の明暗による体色の差異については多くの
- 97 報告が存在するが、複数の有彩色の飼育環境下で個体を飼育し、飼育環境間における
- 98 体色変化の差異について調べた例はほとんどない。そこで本研究では、加法混色にお
- 99 ける原色である青、緑、赤を飼育環境色として用いて、RGB解析により体色の変化を
- 100 定量的に評価した。

材料と方法

- 103 実験飼育個体の DNA バーコーディング
- 104 本研究では、大和川水系竜田川で採集され西大和学園で累代飼育されているカワリ
- 105 ヌマエビ属のエビ類を試料として用いた。カワリヌマエビ属は形態形質に基づく正確
- 106 な同定が困難であるため (Onuki & Fuke 2022)、実験に用いた個体の同定は DNA バー
- 107 コーディングによって行った。DNA バーコーディングは、飼育集団からランダムに選

- 108 出した 5 個体についてミトコンドリア DNA (mtDNA) の COI 領域に基づいて行っ
- 109 た。DNA 抽出は、片側の第 4 および第 5 腹肢から Monarch Genomic DNA Purification
- 110 Kit (New England Biolabs) を用いて行った。mtDNAの COIの部分配列を増幅させる
- 111 PCR プライマーには本属用に設計された LCO-nc (5'-TTG TCA ACA AAC CAC AAA
- 112 GAY ATT GG-3') & HCO-nc (5'-ATA CYT CAG GGT GYC CAA AGA ATC A-3') (Onuki
- 113 & Fuke 2022) を用いた。反応液には、Prime STAR GXL DNA Polymerase(Takara)を
- 114 0.25μL、5×Prime STAR GXL Buffer を 2.5 μL、dNTP Mixture を 1.0 μL、5 μM のプライ
- 115 マーをそれぞれ 0.75 μL、テンプレート DNA を 0.8 μL、PCR グレードの超純水を 6.45
- 116 µL を加え、計 12.5 µL とした。PCR の反応条件は 98℃ で 30 秒の予熱後に、増幅反応
- 117 を 98°C10 秒、55°C15 秒、68°C45 秒の 30 サイクル、最後に 68°C で 30 秒の最終伸長
- 118 とした。PCR 産物は ExoSAP-IT Express(Applied Biosystems)を用いて精製し、ユーロ
- 119 フィンジェノミクス株式会社にサンガーシーケンシングを委託した。
- 120 得られた配列は Unipro UGENE 49.0 (Okonechnikov et al. 2012) を用いてベースコー
- 121 ルの確認と編集を行った後、DDBJを通じて国際塩基配列データベース (INSD) に登
- 122 録した(Accession numbers: LC897113–LC897117)。同定のために、日本のカワリヌマ
- 123 エビ類について検討した Onuki & Fuke (2022)、福家ほか (2024) および Ishii & Fuke
- 124 (2025) で検出された COI ハプロタイプと相同性を比較した。本研究では、新規ハプ
- 125 ロタイプが検出されたため、そのハプロタイプの系統的位置を推定するために、IQ-
- 126 TREE 2.2.2.6 (Minh et al. 2020) による最尤法に基づく系統樹推定を行った。塩基置換
- 127 モデルには、ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al. 2017) によってベイズ情報量基準
- 128 (BIC) に基づいて選択された HKY+F+I モデルを適用した。各枝の信頼度は Ultrafast
- 129 ブートストラップ法(Hoang et al. 2018) によって評価し、得られた系統樹は Figtree
- 130 1.4.4 (https://github.com/rambaut/fig-tree)を用いて可視化した。

体色変化の定量

- 132 飼育集団はガラス製の大型水槽を用いて実験室で飼育した。以下の実験で用いた色
- 133 環境は、80 mm (幅) ×165 mm (奥行) ×55 mm (高さ) のポリスチレン製透明容器
- 134 に、塩素中和を行った水道水と上記の試料個体を飼育していた大型水槽内の水をそれ
- 135 ぞれ 200ml ずつ、底砂用のガラス砂、水草を模したポリエステル製の紐を用いて作成

- 136 した。赤、青、緑、白色環境とはそれぞれ、ガラス砂とポリエステル紐が赤、青、
- 137 緑、白色のものを用いた環境とした(図1A)。以下では、白、赤、緑、青色環境で飼
- 138 育した実験区をそれぞれ白、赤、緑、青色実験区とする。
- 139 試料個体の体色を一律にするために、飼育集団から無作為に抽出した雌雄各 32 個
- 140 体のカワリヌマエビを1個体ずつ区別して白色環境で7日間馴致した。7日目に各個
- 141 体について、背甲面の画像を撮影した(撮影1;撮影の条件は以下参照)。その後、試
- 142 料個体をランダムに赤、青、緑、白の4つの実験区に区別し、更に7日間、それぞれ
- 143 の色環境で飼育した。14日目に再度、撮影を行った(撮影2)。予備的な実験におい
- 144 て、特定の色環境での飼育によりエビの体色がヒトの目で認識できる程度変化するの
- 145 に要する期間を調べ、明らかな変化が観察された期間が7日間であったことから上記
- 146 の飼育期間を設定した。食道部の色調が RGB 解析の結果に影響を与えることを防ぐた
- 147 め、実験期間中(14日間)は給餌をしなかった。
- 148 撮影は、段ボールで作成した 700 mm (幅) ×500 mm (奥行) ×500 mm (高さ) の暗
- 149 室内で行った (図 1B)。暗室の中に暗黒シートを敷き、試料個体を入れたシャーレを
- 150 台を用いて背景のシートから 20 mm 程度上方に設置し、LED 照明で上方から白色光を
- 151 当てた状態で個体の背甲面を撮影した。シャーレには試料個体が完全に水に浸かる程
- 152 度に飼育水を加えた。カメラはデジタル一眼レフカメラ D5600 (Nikon)、レンズは
- 153 AF-S DX Micro NIKKOR 40 mm f/2.8G を用いた。撮影条件はシャッタースピード
- 154 1/100、IOS 感度 100、ホワイトバランスは、白色のポリ塩化ビニル製のシートで補正
- 155 した値に統一した。
- 156 撮影した画像について、imageJ (https://imagej.net/ij/) を用いて RGB の各成分ごと
- 157 に輝度値を測定した。体色変化をより詳細に検討するために、測定部位は全身、額
- 158 角、頭胸甲(眼柄を除く)、胸脚(両側の第3~5 胸脚)、腹節、尾部(尾節と尾扇の両
- 159 方を含む)の6つとした(図1C)。撮影1、2の画像について部位ごとに輝度値の平均
- 160 値を測定した。体色変化の指標として、撮影2における輝度値の平均値を撮影1の値
- 161 で割った変化率を算出した。変化率は少数第4位以下を四捨五入した値とした。変化
- 162 率が 1.000 のとき体色の変化がない、>1.000 のとき輝度値が増加し体色が明るくなっ
- 163 た、<1.000のとき輝度値が減少し体色が暗くなったと見なせる。また、RGB成分のう

164 ち、変化率がより高い成分に体色が近づいたと見なせる。

165 RGB の 3 成分それぞれの変化率の値が、1.000(撮影 1、2 の輝度値が等しい場合) 166 と比べて有意に異なるかを評価するため、対応のある t 検定を実施した。また、体色 167 変化が認められた実験区に関しては、RGB の各成分の変化率に有意な差があるか、ま 168 た、その差がどの成分間のものであるかを調べるため、一元配置分散分析および多重 169 比較検定を実施した。また、実験区ごとに飼育期間における死亡率を算出し、実験区

ごとの比較を行うために χ 二乗検定を実施した。統計解析はExcel およびR上で行

171 い、すべての統計分析の有意水準は5%とした。

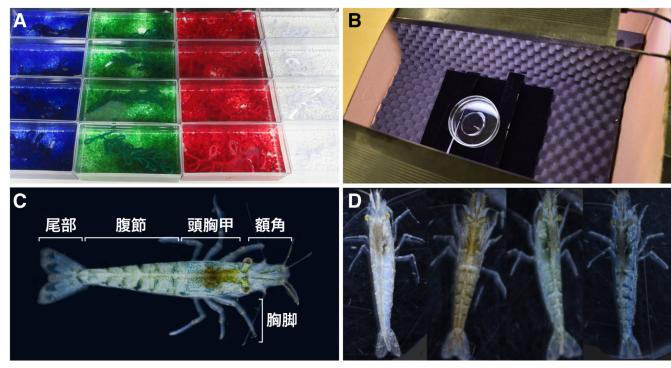


図1. 本研究で用いた実験システムとシナヌマエビ。A:4色の実験区;B:画像撮影

175 用の暗室とシャーレ; C:シナヌマエビの測定部位; D:実験処理後のシナヌマエビの

176 体色の一例。左から白色、赤色、緑色、青色実験区での処理個体。

178 結果

173

174

177

170

172

179 実験飼育集団の同定

180 飼育集団からランダムに選出したカワリヌマエビ属 5 個体について、mtDNA の

181 COI 領域を用いた DNA バーコーディングを行ったところ、すべての個体がシナヌマエ 182 ビ N. davidi と同定された(図 2)。国外外来種であるシナヌマエビは遺伝的に分化した 183 複数の系統が日本に侵入しており(Onuki & Fuke 2022)、本研究の 5 個体はすべて 184 Clade B に含まれた。これらの結果を踏まえ、以下の実験で用いる個体はすべてシナヌ マエビとして扱った。

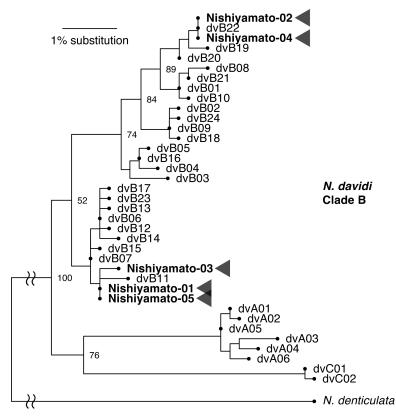


図2. 本研究で用いたカワリヌマエビ類の系統的位置。三角で示されたサンプルが飼育集団由来の個体を表す。節点の数字は Ultrafast ブートストラップ法に基づく信頼度を表す。

体色変化

186

187

188

189

190

191

192

193

194

195

196

試料個体全体の生存率は約80%であった。白色環境で飼育した実験区は生存率が約56%、赤、緑、青色実験区はそれぞれ生存率が約93%、約93%、約87%であった。実験区ごとの生存率には有意な差が認められ(χ 二乗検定:p=0.045)、白色実験区の生存率は、他の実験区と比べて有意に低かった(χ 二乗検定:p=0.050)。

各環境における体色変化の評価では、RGBの3成分の変化率が変化しなかった場合

- 197 (1.000) と比較して、白色実験区では有意に大きく(対応のある t 検定:いずれも p <
- 198 0.012)、赤色実験区では有意に小さく(いずれも p < 0.001、青色実験区では R と G 成分
- 199 のみ有意に小さくなっていた(p < 0.015)。緑色実験区では、平均値は RGB すべてで 1
- 200 より小さかったが有意な差は認められなかった。また、青色実験区のみにおいて、3
- 201 成分の変化率に有意な差が認められた (一元配置分散分析:p<0.05)。事後検定を行っ
- 202 たところ、R、B成分の変化率の間に有意な差が認められた (Tukey の HSD 法による
- 203 多重比較検定: p < 0.05)。一方、白、赤色実験区では、RGB の各成分間に有意な差が
- 204 認められなかった(一元配置分散分析:白:p=0.6293、赤:p=0.1200)。また、各実験
- 205 区の変化率を比較したところ、白色実験区の変化率は R=G<B、同様にして赤色実験
- 206 区はB<G<R、緑色実験区はR<B<G、青色実験区はR<G<Bとなった。いずれの
- 207 実験区においても、飼育環境の色と対応した色の成分の変化率が最も大きくなるとい
- 208 う傾向が認められた。(図3)
- 209 RGB の 3 成分の変化率に有意な差が認められた青色実験区において、変化率を部位
- 210 ごとに比較したところ、全ての部位に共通して、B成分の変化率が3成分のうち最も
- 211 大きかった。これより、全ての部位において青色に近づく傾向が示唆された。一方、
- 212 他の色環境では、部位ごとに RGB の 3 成分の大小関係が異なった。しかし、腹節では
- 213 共通して飼育環境の色と対応した体色の変化が起こった。
- 214 雌雄別で体色の変化率を検討したところ、いずれの実験区においても、飼育環境の
- 215 色に対応した体色変化は雌雄で共通していた (図4)。白色実験区においては、変化率
- 216 が雄の方が大きかった一方、赤色、緑色、青色実験区においては、雌の方が大きい変
- 217 化率を示した。

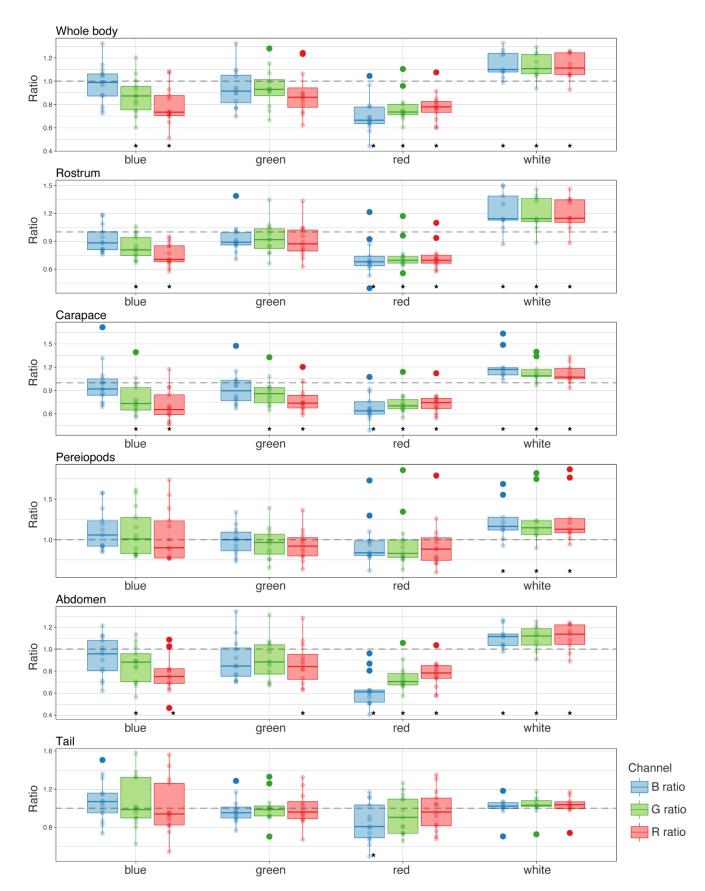


図3. シナヌマエビの全身および部位ごとの体色の変化率。体色の変化率は処理前(7 221 日目)と処理後(14 日目)の平均輝度値の比率とした。X 軸は実験区、ボックスとプ 222 ロットの色は RGB の各成分を表す。ボックスの下部のアスタリスクは対応のある t 検 223 定に基づいて変化率が有意に 1.000 と異なることが認められたことを表す。点線は変 224 化率 1.000(実験処理前後で変化なし)を表す。

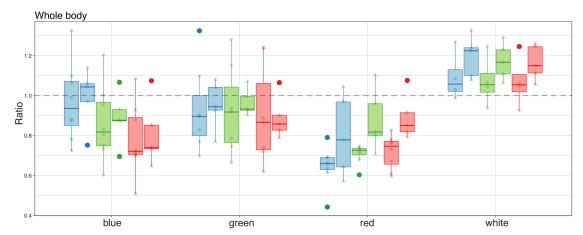


図 4. シナヌマエビの雌雄ごとの全身における体色の変化率。体色の変化率は処理前
228 (7日目)と処理後(14日目)の平均輝度値の比率とした。X軸は実験区、ボックス

とプロットの色は RGB の各成分を表す。丸のプロットは雌、三角のプロットは雄を表

す。点線は変化率 1.000(実験処理前後で変化なし)を表す。

考察

シナヌマエビにおける体色変化

シナヌマエビの体色が周囲の環境色に対応して変化するという本研究の結果は、本種の体色変化が隠蔽的擬態の機能を持つという仮説を支持した。青色環境と赤色環境ではそれぞれBとR成分の変化率の減少が最も少なく、これは本種の体色がそれぞれの色に近づいたことを示唆する。緑色環境では、RGB全ての成分に輝度値の有意な差は認められなかったものの、変化率の平均値はG成分の減少が最も少なく、他の色環境と同様の傾向が示唆された。甲殻類は、有する色素細胞内に存在するカロテノイド色素によってその体色が発現するが(Bagnara & Hadley 1973;Carla & Maria 2017)、カロテノイドは体内で新規合成できず、餌を通じて取り込む必要があるとされる

- 242 (Galasso et al. 2017; Wang et al. 2024)。そのため、本研究の試料個体は緑色を実現す
- 243 る色素を十分に保持していなかった可能性がある。こうした環境色に合わせた体色変
- 244 化は、野外において捕食者からの視覚的検出の低減に寄与する可能性がある。今後、
- 245 より自然環境に近い条件下、すなわち混色や模様を含む複雑な色環境下において、体
- 246 色変化のパターンや効果を検証することが必要である。

247 部位ごとの色彩変化パターンの比較

- 248 シナヌマエビの色彩変化を5つ部位に分けて解析した結果、色環境ごとに各部位の
- 249 変色パターンが異なることが示唆された。青色環境で飼育した個体は全ての部位で体
- 250 色が青色に近づくことが示された一方、他の実験区では、部位ごとに RGB 各成分の変
- 251 化率の大小関係が異なっていた。胸脚と尾扇における変化率は、他の部位と異なり有
- 252 意な変化が認められなかった。この結果は、当該部位における色素細胞の密度および
- 253 その増加率が低いことを示唆している。しかし腹節では、4実験区に共通して、飼育
- 254 環境の色に対応した成分の変化率が最も高く、腹節における体色変化が全身の変化と
- 255 類似した傾向を示すことが示唆された。これにより、腹節の色の評価が全身の体色の
- 256 評価における指標となりうることが示された。

257 体色変化パターンの雌雄差

- 258 シナヌマエビにおける体色変化率の雌雄間における比較は、飼育環境と同系色に体
- 259 色が変化する反応は雌雄に共通して見られるものであることを示した。一方、白色環
- 260 境での飼育では雄の方が、赤、緑、青色環境での飼育では雌の方が、より顕著な体色
- 261 変化を示したことから、反応性には雌雄差があることが示唆された。甲殻類の体色変
- 262 化は色素胞によるものであるため、体全体の色相に着目した本研究では検討できなか
- 263 ったが、雄と比べて雌の方が有彩色を表現する色素胞の拡散反応や増加が強く見られ
- 264 る可能性が考えられる。色素胞の数や動態の雌雄差については、今後さらなる検討が
- 265 必要である。

266 **実験デザインの課題**

- 267 本研究では、対照群として設定した馴致環境と同様の条件の白色実験区においても
- 268 輝度値の有意な変化が認められた。この結果は、少なくとも白色環境において体色の
- 269 変化が7日間を越えて継続していたことを示唆する。そのため、本研究では体色変化

- 270 の途上をサンプリングしており、本種の体色変化の程度が過小評価された可能性があ
- 271 る。長期的な反応である形態学的体色変化は他のコエビ下目においても報告されてい
- 272 る(Robison & Charlton 1973; Bauer 2004; Auerswald et al. 2008; Detto et al. 2008)。こ
- 273 うした実験デザイン上に不備はあったものの、体色の輝度値が白色実験区では増加
- 274 し、赤、青色実験区では減少する傾向を示した本結果は、他のコエビ下目で行われた
- 275 先行研究と整合的であった(Chassard-Bouchaud et al. 1973; Bauer 2004)。すなわち、本
- 276 研究の実験系の精度は適切に維持されており、結論に与える影響は少ないと考えられ
- 277 る。白色実験区で認められた結果は、今後実験期間や対照群を設定する際に考慮すべ
- 278 き教訓を提供した。
- 279 白色実験区の個体の生存率が 56%と他の実験区の生存率と比べて有意に低下した要
- 280 因は本研究で特定することはできなかった。本研究では、照度は実験区間で統一され
- 281 ていたものの、反射光は白色実験区で大きくなっていたことが予想される。淡水エビ
- 282 類では、光は行動や繁殖を制御する重要な要因であり(岩本ほか 1978)、反射光によ
- 283 るストレスや行動の変異が高い死亡率に繋がった可能性がある。今後、シナヌマエビ
- 284 における光ストレスの影響を評価するために、照度や反射光の条件を変えた飼育実験
- 285 による生存率や行動の比較が必要である。

287

- 謝辞
- 288 研究を進めるにあたり、公益財団法人日本財団、一般社団法人日本先端科学技術教育
- 289 人材研究開発機構、株式会社リバネスの皆様、西大和学園の教員及び TA の方々から
- 290 多くのご助言を賜りました。国立遺伝子研究所の北野潤博士には分子実験の実施にご
- 291 協力いただきました。以上の方々に厚く御礼申し上げます。本研究は 2024 年度マリン
- 292 チャレンジプログラムの助成を受けました。

293

- 引用文献
- 295 秋山 豊子, 佐々木 誠, 竹中 淑子 (2005) 動物の体色発現と紋様形成の仕組みI色素細
- 296 胞の発生における遺伝子制御と数学モデル「色と紋様の総合科学」共同研究報
- 297 告. 慶應義塾大学日吉紀要. 自然科学, 37:73-94

298	Auerswald L, Freier U, Lopata A, Meyer B (2008) Physiological and morphological color
299	change in Antarctic krill, Euphausia superba: A field study in the Lazarev Sea. Journal of
300	Experimental Biology, 211:3850–3858. https://doi.org/10.1242/jeb.024232
301	Bagnara JT, HadleyME (1973) Chromatophores and color change: The comparative physiology
302	of animal pigmentation. Prentice-Hall, Englewood Cliffs
303	Bauer RT (2004) Remarkable Shrimps – Adaptations and Natural History of the Carideans.
304	University of Oklahoma Press, Norman, USA
305	Chassard-Bouchaud C, Genofre GC, Noel P (1973) Sur le métabolisme des pigments
306	carotenoides de Palaemon serratus (Pennant) (Crustacé, Décapode). Effet de l'ablation
307	elective de la glande du sinus sur les pigment tegumentaire. Comptes Rendus de
308	l'Académie Des Sciences, 276:3155–3158
309	Detto T, Hemmi JM, Backwell PR (2008) Coloration and color changes of the fiddler crab, Uca
310	capricornis: A descriptive study. PLoS One, 3:e1629.
311	https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001629
312	Duarte RC, Flores AAV, Stevens M (2016) Camouflage through colour change: mechanisms,
313	adaptive value and ecological significance. Philosophical Transactions of the Royal
314	Society B: Biological Sciences, 372:20160342. <u>https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0342</u>
315	Brown FA Jr (1934) The Chemical Nature of the Pigments and the Transformations Responsible
316	for Color Changes in <i>Palaemonetes</i> . Biological Bulletin, 67:365–380
317	Fingerman M (1969) Cellular aspects of the control of physiological color changes in
318	crustaceans. American Zoologist, 9:443–452
319	藤井 良三 (1977) 色素細胞. 東京大学出版会, 東京
320	藤井 良三 (1999) 色素胞の反応の定量的記録法. 比較生理生化学, 16:108-118
321	福家 悠介, 国松 翔太, 中島 淳 (2024) 五島列島宇久島におけるミナミヌマエビ, 福江
322	島におけるシナヌマエビ、および九州北部におけるイキシマカワリヌマエビの初
323	記録, Cancer, 33:47-55, https://doi.org/10.18988/cancer.33.0 47

324	Galasso C, Corinaldesi C, Sansone C (2017) Carotenoids from marine organisms: biological
325	functions and industrial applications. Antioxidants, 6:96.
326	https://doi.org/10.3390/antiox6040096
327	Hoang DT, Chernomor O, von Haeseler A, Minh BQ, Vinh LS (2018) UFBoot2: Improving the
328	ultrafast bootstrap approximation. Molecular Biology and Evolution, 35:518-522.
329	https://doi.org/10.1093/molbev/msx281
330	Ishii R, Fuke Y (2025) River dam prevents the invasion of non-native species of <i>Neocaridina</i>
331	Kubo, 1938 (Decapoda: Caridea: Atyidae) into native habitats: A case study in the
332	Yumesaki River system, Japan. Journal of Crustacean Biology, 45:ruaf009.
333	https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruaf009
334	岩本 泰雄, 肥喜里 秀明, 末永 安博 (1978) 淡水エビ類について I 長崎県に生息する
335	淡水エビ類の分布と生態に関する研究. 長崎県高等学校教育研究会水産部会研究
336	報告, 15:1-14
337	Kalyaanamoorthy S, Minh BQ, Wong TKF, von Haeseler A, Jermiin LS (2017) ModelFinder:
338	fast model selection for accurate phylogenetic estimates. Nature Methods, 14:587-589.
339	https://doi.org/10.1038/nmeth.4285
340	松本 淳, 溝口 昌子 (2001) 色素細胞—機能と発生分化の分子機構から色素性疾患への
341	対応を探る. 慶応義塾大学出版会, 東京
342	Minh BQ, Schmidt HA, Chernomor O, Schrempf D, Woodhams MD, von Haeseler A, Lanfear
343	R (2020) IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in
344	the genomic era. Molecular Biology and Evolution, 37:1530-1534.
345	https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015
346	森本 悠乃, 岩倉 基, 栗原 巧, 村瀬 敦宣 (2025) 宮崎県五ヶ瀬川水系における国内外
347	来魚オヤニラミの食性:通し回遊性エビ類に対する捕食の実態. Ichthy, 55:9-14.
348	https://doi.org/10.34583/ichthy.55.0_9
349	Nery LEM, Castrucci AML (2002) Crustacean chromatophore: endocrine regulation and
350	intracellular signalling systems. In: Wiese K (eds) The Crustacean Nervous System, 98-
351	112. Springer, Berlin, Heidelberg

352	Okonechnikov K, Golosova O, Fursov M, the UGENE team (2012) Unipro UGENE: a unified
353	bioinformatics toolkit. Bioinformatics, 28:1166-1167.
354	https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091
355	Onuki K, Fuke Y (2022) Rediscovery of a native freshwater shrimp, Neocaridina denticulata,
356	and expansion of an invasive species in and around Lake Biwa, Japan: genetic and
357	morphological approach. Conservation Genetics, 23:967-980.
358	https://doi.org/10.1007/s10592-022-01467-1
359	大島 範子, 杉本 雅純 (2001) 魚類における色素細胞反応と体色変化. (松本二郎, 溝
360	口昌子 編)色素細胞 機能と発生分化の分子機構から色素性疾患への対応を探
361	る, 161–176. 慶應義大学塾出版会, 東京
362	太田 吉彦 (1969) 体色変化の調節機構. 横浜市立大学理科紀要, 1:1-32
363	Parisenti J, Beirao LH, Mourino JL, Vieira F, Buglione CC, Maraschim M (2011) Effect of
364	background color on shrimp pigmentation. Boletim do Instituto de Pesca, 37: 177–182
365	Rao KR (1985) Pigmentary Effectors. Integuments, Pigments and Hormonal Processes, 9: 395-
366	462
367	Robison WG, Charlton JS (1973) Microtubules, microfilaments, and pigment movement in the
368	chromatophores of Palaemonetes vulgaris (Crustacea). Journal of Experimental Zoology
369	186:279–304. https://doi.org/10.1002/jez.1401860307
370	Siegenthaler A, Mastin A, Dufaut C, Mondal D, Benvenuto C (2018) Background matching in
371	the brown shrimp Crangon crangon: Adaptive camouflage and behavioural-plasticity.
372	Scientific Reports, 8:3292. https://doi.org/10.1038/s41598-018-21412-y
373	Tomas AL, Sganga DE, López Greco LS (2019) Effect of background color and shelters on
374	female pigmentation in the ornamental red cherry shrimp Neocaridina davidi (Caridea,
375	Atyidae). Journal of the World Aquaculture Society, 51:775–787.
376	https://doi.org/10.1111/jwas.12660
377	豊田 幸詞, 関 慎太郎, (写真), 駒井 智幸(監修)(2019)日本産淡水性・汽水性エ
378	ビ・カニ図鑑. 緑書房, 東京

379	Tume RK, Sikes, AL Tabrett S, Smith DM (2009) Effect of background color on the distribution
380	of astaxanthin in black tiger prawn (Penaeus monodon): Effective method for
381	improvement of cooked color. Aquaculture, 296:129-135.
382	https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.08.006
383	Wade NM, Anderson M, Sellars MJ, Tume RK, Preston N, Glencross BD (2012) Mechanisms
384	of color adaptation in the prawn <i>Penaeus monodon</i> . Journal of Experimental Biology,
385	215:343–350. https://doi.org/10.1242/jeb.064592
386	Wang W, Ma Z, Li W, Xue Y, Moss AS, Wu M (2024) Impact of β-Carotene Enrichment on
387	Carotenoid Composition and Gene Expression in Artemia Metanauplii. Metabolites,,
388	14:676 https://doi.org/10.3390/metabo14120676
389	