

Kako i zašto kameleoni mijenjaju boju: morfološki, fiziološki i molekularni mehanizmi



How and why chameleons change color: morphological, physiological, and molecular mechanisms

Đuričić, D.

Sažetak

32

Kameleoni su među gmazovima, a i u cijelom životinjskom svijetu, jedinstveni po projekciji iznimno dugog i snažnog jezika kojim hvataju plijen, neovisnom pokretanju očiju te sposobnosti brze i reverzibilne promjene boje kože. Promjena boje složen je biološki proces koji nadilazi jednostavnu kamuflažu i ima važnu ulogu u termoregulaciji, socijalnoj komunikaciji, teritorijalnom ponašanju i reprodukciji. Taj je fenomen rezultat specifične morfološke organizacije kože, koja se sastoji od više slojeva specijaliziranih stanica s različitim tipovima kromatofora. U površinskim se slojevima nalaze melanofori, ksantofori i eritrofori, dok dublje slojeve čine iridofori s nanokristalima gvanina koji omogućuju strukturnu refleksiju svjetlosti. Promjena boje temelji se na dinamičkim promjenama rasporeda pigmentata unutar stanica te na promjeni prostornog rasporeda nanokristala, čime se mijenja reflektirani spektar svjetlosti. Proces je reguliran složenim neurohumoralnim mehanizmima koji uključuju djelovanje živčanog sustava i hormona. Suvremena istraživanja, uključujući mikroskopiju visoke rezolucije i molekularne analize, omogućila su bolje razumijevanje staničnih i molekularnih osnova ovog fenomena. Evolucijski gledano, sposobnost promjene boje jest adaptivna prednost koja povećava uspješnost preživljavanja i reprodukcije kameleona.

Ključne riječi: kameleoni, promjena boje, kromatofori, kamuflaža, termoregulacija

Abstract

Chameleons are unique among reptiles, and indeed in the entire animal kingdom, due to their ability to project an exceptionally long and powerful tongue to capture prey, move their eyes independently, and rapidly and reversibly change skin color. Color change is a complex biological process that extends beyond simple camouflage and plays a crucial role in thermoregulation, social communication, territorial behavior, and reproduction. This phenomenon results from the specific morphological organization of the skin, which consists of multiple layers of specialized cells containing different types of chromatophores. The superficial layers include melanophores, xanthophores, and erythrophores, while deeper layers contain iridophores with guanine nanocrystals responsible for structural light reflection. Color change is based on dynamic alterations in pigment distribution within cells as well as changes in the spatial arrangement of na-

dr. sc. Dražen ĐURIČIĆ, dr. med. vet., docent, Zavod za bolesti peradi s klinikom, Veterinarski fakultet, Sveučilište u Zagrebu;
Dopisni autor: drazen.djuricic@vef.unizg.hr

nocrystals, which modify the reflected light spectrum. The process is regulated by complex neurohumoral mechanisms involving both the nervous system and hormonal control. Modern research methods, including high-resolution microscopy and molecular analyses, have significantly advanced the understanding of the cellular and molecular mechanisms underlying this phenomenon. From an evolutionary perspective, the ability to change color represents an adaptive advantage that enhances survival and reproductive success in chameleons.

Key words: chameleons, color change, chromatophores, camouflage, thermoregulation

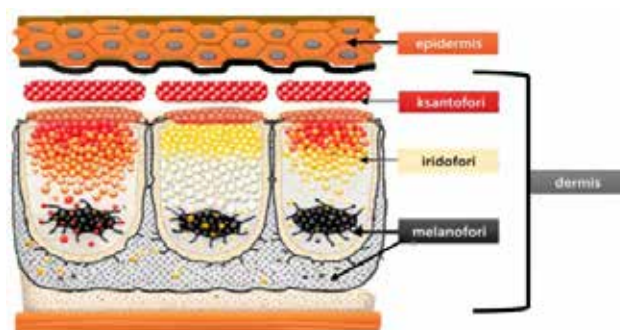
Uvod

Neke vrste glavonožaca, riba, gmazova i vodozemaca prolaze kroz ograničenu fiziološku promjenu boje kao odgovor na promjene u okolišu (Kelsh, 2004.; Stuart-Fox i Moussalli, 2008.; Laan i sur., 2014.; Williams i sur., 2019.). Ta se prilagodba, poznata kao prilagodba pozadini (engl. *background adaptation*), najčešće očituje kao blago potamnjenje ili posvjetljivanje tonusa kože radi usklađivanja s neposrednim okolišem. Proces je ovisan o vidnoj percepciji. Kameleoni i anoli razvili su iznimno sofisticiran sustav promjene boje koji nadilazi jednostavnu kamuflažu riba i vodozemaca. U kameleona promjene boje mogu biti potaknute temperaturom okoliša, fiziološkim statusom (sezona parenja, polijeganje jaja i sl.), zdravstvenim statusom, razinom stresa i socijalnim interakcijama (Ball, 2024.). Kod mnogih vrsta kameleona promjena obuhvaća cijeli spektar boja, uz stvaranje kontrastnih uzoraka svijetlih i tamnih područja.

Anatomija i organizacija kromatofora

Kromatofori su specijalizirane stanice (ili nakupine stanica) odgovorne za generiranje boje kože i očiju u ektotermnih životinja, a nastaju u neuralnom grebenu tijekom embrionalnog razvoja (Kelsh, 2004.). Te su specijalizirane pigmentne stanice prisutne kod brojnih skupina životinja, uključujući vodozemce, ribe, gmazove, rakove i glavonošce. Sisavci i ptice, za razliku od njih, imaju stanice nazvane melanociti.

Zreli kromatofori grupiraju se prema boji pod bijelim svjetlom u podvrste: ksantofori (žuta), eritrofori (crvena), iridofori (reflektirajuća/iridiscencijska), leukofori (bijela), melanofori (crna/smeđa) i cijanofori (plava). Dok većina kromatofora (ksantofori, eritrofori i melanofori) sadržava pigmente koji apsorbiraju specifične valne duljine svjetlosti, iridofori i leukofori stvaraju boju raspršivanjem i interferencijom svjetlosti. Neke vrste mogu brzo mijenjati boju mehanizmima koji translociraju pigment i preusmjeravaju reflektirajuće pločice unutar kromatofora. Taj proces, često upotrebljavan kao vrsta kamuflaže, naziva se fiziološka promjena boje ili **metakroza**. Glavonošci, poput hobotnica, imaju složene



Slika 1. Shematski prikaz slojeva kromatofora.



Slika 2. Raznolikost boja i nijansi kože kameleona.

organe kromatofora kontrolirane mišićima, dok kralježnjaci, poput kameleona, ostvaruju sličan učinak putem staničnog signaliziranja (Laan i sur., 2014.). Takvi signali mogu biti hormoni ili neurotransmiteri, a mogu biti potaknuti već navedenim promjenama (promjenama ponašanja, temperaturom i drugo).

Koža kameleona kompleksne je građe i sadržava tri glavna sloja kromatofora (slika 1):

- površinski sloj (ksantofori i eritrofori) – sadržava karotenoide i pteridine odgovorne za žute i crvene nijanse (Weiss i sur., 2012.).
- srednji sloj (iridofori) – sadržava nanoskalne kristale gvanina koji stvaraju strukturne boje putem interferencije svjetlosti (Bagnara i sur., 2007.; Teyssier i sur., 2015.).



Slika 3. Lijevo opušteni i desno uzbuđeni kameleon (autor fotografija J. Miljković).

- duboki sloj (melanofori) – sadržava melanin; raspodjela melanosoma određuje intenzitet zatamnjenja kože (Frost-Mason i sur., 1994.).

Kombinacijom ovih slojeva kameleoni proizvode širok spektar boja i nijansi (slika 2) (Frost-Mason i sur., 1994.). Strukturne boje nastaju bez pigmentata, kao rezultat optičke interferencije svjetlosti na periodičnim nanoskalnim strukturama (Morrison, 1995.).

Povijest istraživanja

Sustavna istraživanja promjene boje kože u kameleona započela su sredinom 20. stoljeća vizualnim opažanjima, fotografiranjem i eksperimentalnim radovima u laboratorijskim uvjetima (Clarke, 1970.). Tijekom 1980-ih godina svjetlosna mikroskopija omogućila je detaljan uvid u slojevit organizaciju kromatofora, dok je primjena elektronske mikroskopije (početkom 2000-ih) omogućila detaljno proučavanje kristalnih struktura u iridoforima (Morrison, 1995.; Bagnara i sur., 2007.). Ključan se pomak dogodio 2015. godine, kada je pokazano da brza promjena boje kod panter-kameleona (*Furcifer pardalis*), podrijetlom iz Madagaskara, nije isključivo posljedica redistribucije pigmenta nego i dinamičke reorganizacije fotoničkih kristala u iridoforima. U tim je istraživanjima primijenjena optička koherentna tomografija i transkriptomika, u svrhu saznanja o molekularnoj regulaciji promjene boje, uključujući neuropeptide i signalne puteve (Teyssier i sur., 2015.).

Kako kameleoni mijenjaju boju?

Moderna saznanja potvrđuju da promjenu boje kod kameleona kontrolira nekoliko faktora, uključujući hormone, temperaturu i autonomni živčani sustav. Suprotno uvriježenom mišljenju, kameleoni ne mijenjaju boju kako bi se uklopili u pozadinu. Umjesto toga, promjene boje rezultat su drugih čimbenika, poput svjetla, temperature, pa čak i promjene ponaša-

nja gmazova. Takvi promjenjivi uzorci svrstavaju kameleone među vizualno najizraženije gmazove, a ovu prilagodbu jednu od najstroženijih svojstava gmazova.

Kombinacija različitih kromatofora i kontroliranih optičkih efekata omogućuje spektar boja koji nadmašuje jednostavnu pigmentaciju (Teyssier i sur., 2015.). Ova je sposobnost iznimno brza, često u nekoliko sekundi, što je ključno za preživljavanje i komunikaciju.

Slično drugim vrstama koje mijenjaju boju (npr. rakovima, ribama, vodozemcima), kameleoni mogu mijenjati nijansu svoje kože koncentriranjem ili raspršivanjem pigmentata unutar stanica kože. Dugi niz godina smatralo se da je to jedini mehanizam odgovoran za promjenu boje kod kameleona. No 2015. godine istraživači su otkrili da i drugi procesi omogućuju ovim gušterima brze promjene boje. Znanstvenici su otkrili da koža kameleona sadržava dva preklapljena debela sloja stanica iridofora (iridiscirajućih stanica koje sadržavaju pigment i reflektiraju svjetlost). S-iridofori (engl. *Superficial* – površinski) odgovorni su za promjenu boje u vidljivom spektru, dok D-iridofori (engl. *Deep* – duboki) reflektiraju blisku infracrvenu radijaciju (700 – 2500 nm), čime pridonose termoregulaciji. Ove specijalizirane stanice sadržavaju rešetku nanokristala (različitih veličina, oblika i organizacije) koji reflektiraju različite valne duljine svjetlosti, ovisno o svom razmaku. Kameleoni mogu mijenjati strukturni raspored gornjeg sloja stanica opuštanjem ili uzbuđivanjem kože, što dovodi do promjene boje. Kada je kameleon u opuštenom stanju, nanokristali su blizu jedan drugome i reflektiraju kratke valne duljine svjetlosti, što može učiniti kožu zelenom i plavom. Ali, kada se kameleon uzbuđi, udaljenost među susjednim nanokristalima povećava se pa svaka iridofora (koja sadržava te nanokristale) selektivno reflektira dužu valnu duljinu (poput žute, narančaste ili crvene). Naprimjer, mužjak kameleona može biti u opuštenom stanju dok se

odmara na grani, a u uzbuđenom stanju kada vidi rivala mužjaka (Teyssier i sur., 2015.) (slika 3.).

Iako iridofori imaju ključnu ulogu u stvaranju strukturne boje, ipak kameleoni nisu uvijek plavi. Naprotiv, kameleoni zapravo ne posjeduju plavi pigment; plava boja rezultat je strukturne refleksije kratkih valnih duljina u iridoforima (slika 4). Koža im također sadržava žute pigmente, a miješanje plave i žute daje zelenu boju, tzv. kriptičku boju koja ih kamuflira među drvećem i biljkama. Crvena nijansa kože ne mijenja se dramatično tijekom uzbuđenja, ali se njezina svjetlina povećava. Nadalje, istraživači su otkrili dublji i deblji sloj stanica kože koje reflektiraju veliku količinu bliske infracrvene svjetlosti. Iako se čini da ove stanice ne mijenjaju boju, moguće je da pomažu kameleonima u odbijanju topline i održavanju niže temperature (Teyssier i sur., 2015.).

Stanični i molekularni mehanizmi

Promjena boje kod kameleona obuhvaća pigmentaciju, optičke efekte i neurohumoralnu kontrolu, a uključuje:

Translokaciju melanosoma unutar melanofora

Melanosomi unutar melanofora migriraju kroz citoplazmu stanice. Kada su raspoređeni po cijeloj stanici, koža postaje tamna, a kada se agregiraju u središtu, koža posvijetli (Frost-Mason i sur., 1994.). Hormoni i neurotransmiteri poput α -MSH (alfa-melanocit-stimulirajući hormon) i MCH (melanin-koncentrirajući hormon), neuropeptid koji djeluje suprotno od α -MSH te melatonin i katekolamin reguliraju translokaciju melanosoma putem receptora koji djeluju na enzim adenilat-ciklazu i mijenjaju unutarstaničnu koncentraciju cikličkog adenozin-monofosfata (cAMP-a). Prisutnost više tipova receptora na istim stanicama upućuje na složenu regulaciju, koja još nije u potpunosti razjašnjena, osobito u pogledu uloge Ca^{2+} u pokretljivosti melanofora. Pretpostavlja se da promjene u koncentraciji Ca^{2+} utječu na citoskeletne elemente (mikrotubule i aktinske filamente) koji omogućuju kretanje melanosoma. Disperzija melanosoma uzrokuje tamnjenje, dok njihova agregacija dovodi do posvjetljivanja kože (Ligon i McCartney, 2016.):

α -MSH \rightarrow \uparrow cAMP \rightarrow disperzija melanosoma \rightarrow tamnjenje
MCH \rightarrow \downarrow cAMP \rightarrow agregacija melanosoma \rightarrow posvjetljivanje.

Reorganizaciju fotoničke rešetke u iridoforima

Mehaničko istezanje dermisa mijenja razmak kristala i time reflektiranu valnu duljinu (Teyssier i sur., 2015.). Na taj način iridofori stvaraju interferenciju svjetlosti, što omogućuje plave i zelene nijanse. Kombinacijom ksantofora i iridofora nastaju žutozeleni i crvenonarančaste boje (Teyssier i sur., 2015.).



Slika 4. Opušteni kameleon prilikom pregleda u ambulanti.

Interakciju pigmentnih i strukturnih slojeva.

Regulacija uključuje autonomni živčani sustav i hormonske signale. Noradrenalin i adrenalin utječu na redistribuciju pigmenta, dok melanokortini reguliraju aktivnost melanofora. Kortikosteroidi povezani sa stresom mogu inducirati tamnjenje kože (Stuart-Fox i Moussalli, 2008.). Suvremena molekularna istraživanja upućuju i na promjene u ekspresiji gena uključenih u signalne puteve kromatofora (Ball, 2024.).

Fiziološke funkcije promjene boje

Kamuflaža kameleonima omogućuje prilagodbu okolišu u nekoliko sekundi što znatno smanjuje rizik od predacije (Stuart-Fox i Moussalli, 2008.; Stevens i Merilaita, 2009.). Termoregulacija je uvjetovana promjenom boja, pa svijetle boje reflektiraju Sunčevu svjetlost i smanjuju zagrijavanje, dok tamne boje apsorbiraju toplinu i povećavaju tjelesnu temperaturu (Walton i Bennett, 1993.; Bagnara i sur., 2007.). Uz pomoć promjene boje kože kameleoni međusobno komuniciraju te mogu signalizirati agresivnost, dominaciju ili podložnost unutar vrste te spolnu spremnost (Stuart-Fox i Moussalli, 2008.). Kod mužjaka su kontrastne i intenzivne promjene posebno izražene tijekom teritorijalnih sukoba (Teyssier i sur., 2015.).

Evolucijska važnost

Promjena boje jest adaptivna strategija koja povećava preživljavanje i reproduktivni uspjeh. Razlike među vrstama u spektru i brzini promjene boje odražavaju ekološke uvjete i društvene strukture (Stuart-Fox i Moussalli, 2008.; Teyssier i sur., 2015.). Evolucija fotoničkih kristala u iridoforima primjer je sofisticirane morfološke prilagodbe s višestrukim funkcionalnim implikacijama. Ova je sposobnost primjer kako morfološke i fiziološke prilagodbe mogu biti ujedno vizualno impresivne i funkcionalno ključne. Različite vrste



Slika 5. Mužjak jemenskog kameleona (*Chameleo calyptranus*) (autorica fotografije izv. prof. dr. sc. A. Shek Vugrovečki)

kameleona (slika 5) pokazuju različite spektre boja i brzinu promjene boje (Teyssier i sur., 2015.).

Suvremene metode istraživanja

Današnja istraživanja kombiniraju tradicionalne i moderne metode: optičku i konfokalnu mikroskopiju za analizu slojeva kromatofora, transmisijsku elektronsku mikroskopiju (za nanoskalne kristale guanina), spektroskopiju i fotometriju za mjerenje reflektirane svjetlosti te transkriptomiku i imunohistokemiju za identifikaciju signalnih puteva i neurohormonskih regulatora (Morrison, 1995.; Stuart-Fox i Moussalli, 2008.; Teyssier i sur., 2015.). Ove metode omogućuju integrirano razumijevanje morfoloških, fizioloških i molekularnih aspekata promjene boje.

Zaključak

Promjena boje kod kameleona rezultat je složene interakcije pigmentnih stanica, strukturnih optičkih mehanizama i neurohumoralne kontrole. Ova sposobnost ima višestruke funkcije od kamuflaže i termoregulacije do socijalne komunikacije. Suvremena istraživanja otkrivaju molekularne osnove fenomena i pružaju temelj za potencijalne biomimetičke primjene u razvoju adaptivnih materijala i optičkih sustava.

Literatura

- BAGNARA, J. T., J. D. TAYLOR, M. E. HADLEY (2007): The dermal chromatophore unit. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 308A, 517–529. <https://doi.org/10.1002/jez.366>
- BALL, P. (2024): A new slant on colour changes. *Nat. Mater.* 23, 869. <https://doi.org/10.1038/s41563-024-01944-7>
- CLARKE, J. A. (1970): The lizard's color change: Its physiological basis and ecological signifi-

cance. *Anim. Behav.* 18, 25–33. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(70\)90004-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(70)90004-6)

- FROST-MASON, S., J. MASON, D. COOMBS (1994): Melanosome movement in chameleon chromatophores. *J. Morphol.* 220, 101–113. <https://doi.org/10.1002/jmor.1052200202>
- KELSH, R. N. (2004): Genetics and evolution of pigment patterns in fish. *Pigment Cell Research*. 17, 326–36. doi:10.1111/j.1600-0749.2004.00174.x
- LAAN, A., T. GUTHNICK, M. J. KUBA, G. LAURENT (2014): Behavioral analysis of cuttlefish traveling waves and its implications for neural control. *Curr. Biol.* 24, 1737–1742. doi:10.1016/j.cub.2014.06.027
- LIGON, R. A., K. L. MCCARTNEY (2016): Biochemical regulation of pigment motility in vertebrate chromatophores: a review of physiological color change mechanisms. *Curr. Zool.* 62, 237–252. doi:10.1093/cz/zow051
- MORRISON, R. L. (1995): A transmission electron microscopic (TEM) method for determining structural colors reflected by lizard iridophores. *Pigment Cell Res.* 8 (1): 28–36. doi:10.1111/j.1600-0749.1995.tb00771.x
- STEVENS, M., S. MERILAITA (2009): Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364, 423–427.
- STUART-FOX, D., A. MOUSSALLI (2008): Camouflage, communication and thermoregulation: The functional significance of color change in lizards. *Biol. Rev.* 83, 73–93. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00033.x>
- TEYSSIER, J., S. V. SAENKO, D. VAN DER MAREL, M. C. MILINKOVITCH (2015): Photonic crystals cause active color change in chameleons. *Nat. Commun.* 6, 6368. <https://doi.org/10.1038/ncomms7368>
- WALTON, B. M., A. F. BENNETT (1993): Temperature-dependent color change in Kenyan chameleons. *Physiol. Zool.* 66, 270–287.
- WEISS, S. L., K. FOERSTER, J. HUDON (2012): Pteridine, not carotenoid, pigments underlie the female-specific orange ornament of striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. *Comp. Biochem. Physiol. B* 161, 117–123.
- WILLIAMS, T. L., S. L. SENFT, J. YEO, F. J. MARTÍN-MARTÍNEZ, A. M. KUZIRIAN, C. A. MARTIN, C. W. DIBONA, C.-T. CHEN, S. R. DINNEEN, H. T. NGUYEN, C. M. GOMES, J. J. C. ROSENTHAL, M. D. MACMANES, F. CHU, M. J. BUEHLER, R. T. HANLON, L. F. DERAVID (2019): Dynamic pigmentary and structural coloration within cephalopod chromatophore organs. *Nat. Commun.* 10, 1004. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08891-x>