

錐体オプシン遺伝子と色覚の進化多様性：魚類と霊長類に注目して

河村 正二*

近年様々な動物において色覚を担う光センサー（錐体オプシン）の解明が進み、動物によりその数や種類や発現パターンが異なることがわかってきた。明度が絶え間なく変動する浅瀬の水環境と森林環境は色覚進化の揺籃地であり、脊椎動物では特に魚類と霊長類が顕著な色覚多様性を示すことと符合する。例えば、魚類のゼブラフィッシュは8種類もの錐体視物質をもち、網膜の領域により発現する錐体オプシンの構成を違えることで、視線の方向によって色覚を違えていると考えられる。これを実現するためのオプシン遺伝子の制御メカニズムもわかってきた。また、中南米に生息する新世界ザルには1つの種内に6種類の異なる色覚型が存在するものが知られており、生息環境と色覚との密接な関連もわかってきている。本稿では魚類と霊長類の錐体オプシンの多様性とその生態学的意味についての最近の知見を紹介する。

1. はじめに

色覚とは、光の波長の違いを識別する感覚である。色覚が優れているとは、より多くの色を識別できるということである。感じる波長域の異なる光センサーを眼の中に何種類持っているか、そしてそれらの感受波長域の重なり程度のどれくらいかで色覚は大体決まる。色覚用の光センサー（錐体オプシン）はヒトの場合3種類で、それぞれいわゆる赤の領域、緑の領域、青の領域の波長を分担している。赤と緑のセンサーの感受波長域はかなりオーバーラップしているため、ヒトの見ることのできる色の数は実はかなりの制約を受けている。

鳥類には一般に錐体オプシンが4種類あってヒトよりも1種類多い。さらに、ヒトの場合と違い、これら4種類の光センサーの感受波長域はかなり均等に分かれていて、1つは紫外線の領域を含んでいる。光の混合は様々な色の感覚を生み出すが、感受波長域に偏りのある3種類の光センサーの出力の組合せに比べ、均等に分布した4種類の光センサーの出力の組合せの方が圧倒的に多いため、彼らはヒトよりもずっと多くの色を見ているはずである。テレビのモニターは3種類の発光体ですべての色を作り出しているが、それはヒトにとってのすべて（厳密にはヒトの色空間の全域ではない）であって、例えばスズメが自然の風景とそのテレビ映像を見比べたら、スズメには見える第4の要素の強弱が反映されていない物足りない映像に見えるだろう。残念ながら我々ヒトには鳥類がどんな豊かな色彩世界に住んでいるか想像すらできない。

意外に思われるかもしれないが、最も下等な脊椎動物とみなされている魚類に鳥類よりもさらに複雑で高度な色覚

がある。それは特に沿岸や河川沼沢などの浅いところに棲む仲間に特徴的である。彼らは、錐体オプシンの種類を豊富に持ち、中には8種類くらい持つ魚類もいる。これらの中に紫外線センサーもごく普通に含まれている。それらの光センサーを幼魚から成魚に成長していく過程で使い分ける魚類もいれば、眼の中で上を見る部分・下を見る部分・正面を見る部分といった領域によってセンサーの種類を使い分ける魚類もいる。

こうしてみると、ヒトを頂点とした一般的な進化のイメージと色覚の進化は相容れないことがわかる。そもそもヒトを進化の頂点と考えること自体が手前勝手な思い込みなのだが、この事実は色覚について重要なことに思い至らせてくれる。色覚は高度であればあるほどよいというものではない、ということである。夜間や洞窟や光のあまり届かない水中深部では、光センサーは種類が少ない方がむしろその中で波長識別に適していることがわかっているし、識別自体の重要性も低い²⁶⁾。また、明るい環境であっても、ある色は重要な意味をもつがある色はそうでもないなど、ある動物にとってすべての色が同様に大事ということもないのである。そう考えたとき、現在いろいろな動物たちに存在する色覚というものは、動物たちがそれぞれの環境と進化の歴史の中で、それぞれに守りぬいたり改変したりして生きてきた結果としてあるのだということに思い至るだろう。ヒトの色覚も例外ではない。我々の色覚は先述のように実はいびつである。なぜそうなのか？それを知るには、ヒトが哺乳類でありその中の霊長類（サル類）であることを改めて自覚する必要がある。

哺乳類は脊椎動物の中で色覚の劣等生といえるかもしれない。一般に色覚用の光センサーを2種類しか持たない。おそらく中生代の恐竜の時代の夜行性生活と関連して、他のセンサーをなくしたのである。ところが有胎盤哺乳類の中で霊長類だけは現在3種類の錐体オプシンを持っている。3種類の光センサーを持つのはヒトの特徴なのではなく、霊長類の一般的な特徴なのである。新生代、恐竜絶滅後の哺乳類の時代に、霊長類の祖先だけが、残った2種類の錐体オプシンの1つを元に新たな1種類を作り出したのである。なぜ霊長類だけが高い色覚次元を復活できたのか（それでも錐体オプシンは4種類でなく3種類であり、しかも新たな2種類の波長域は大きく重なっていて、完全とは程遠い復活であるが）？そこには、霊長類が広葉樹の森林で進化してきた樹上生活者であったこと、昼行性にシフトしたこと、果実や若葉や昆虫など様々な食性をもったこと、群れを形成する社会性に富んだ動物であったこと、など実に様々な背景が関係していると考えられる。

本稿では筆者自身の研究成果も織り交ぜ、魚類と霊長類

*Shoji Kawamura, 東京大学・大学院新領域創成科学研究科・先端生命科学専攻 (〒277-8562 千葉県柏市柏の葉5-1-5)

を中心に脊椎動物の色覚の進化と多様性についての最新の知見を紹介したい。

2. 脊椎動物の視物質オプシン

脊椎動物の網膜には視覚用の光センサー細胞である視細胞があり、視細胞には桿体細胞と錐体細胞の2種類がある。桿体細胞は感度が高く薄明視を担うが基本的には色覚には関係しない。錐体細胞は昼間視と色覚を担う。視細胞の外節と呼ばれる複雑な膜構造部分に光センサー分子である視物質がぎっしりと埋め込まれている。横軸に波長、縦軸に吸光度をとったとき、視物質の吸収スペクトル曲線は山形を示し、その極大吸収波長を λ_{max} とってその視物質の吸収スペクトルの代表値とする。視物質はGPCR系タンパク質であるオプシンと発色団(吸光物質)であるビタミンAアルデヒド類との複合タンパク質である。脊椎動物ではこの視物質発色団はビタミンA1アルデヒドの11-シスレチナル(以下A1レチナル)か同A2の11-シス3,4デヒドロレチナル(以下A2レチナル)の2種類であるが、鳥類と哺乳類ではそのうちA1レチナルしか使っていない。同一のオプシンと視物質を構成したとき、A2レチナルはA1レチナルより長波長の吸収スペクトルを与える。しかし、視物質の吸収波長のバリエーションの大部分はオプシンの多様性によるものであり、色覚は錐体オプシンの種類数に大きく依存するといえる。

オプシンは7つの膜貫通領域でレチナルを取り囲み、その電子状態に直接作用する。そのためレチナルは自分を取り囲むオプシンによって吸収する波長域が異なってくる。色覚は種類の異なる錐体細胞からの出力の違いを脳が計算することによって生じるため、1つの視細胞が1種類の視物質を産生することは色覚の成立に極めて重要である。錐体視物質が1種類しかないとき波長識別が不可能となり完全色盲となる。原則的には錐体視物質が2種類なら2色型色覚、3種類なら3色型色覚、4種類なら4色型色覚となる。

脊椎動物の視物質オプシンには大きく分けて5タイプがある。5タイプのオプシンは無顎類も含めた脊椎動物の共通祖先ですでに存在していたことが、分子系統学的解析から明らかにされている⁵⁾。5タイプのオプシンとは桿体タイプ(RH1:一般にロドプシンとも呼ばれる)と4種類の錐体タイプ、すなわち赤-緑タイプ(M/LWS)、緑タイプ(RH2)、青タイプ(SWS2)、青-紫外線タイプ(SWS1)である³⁰⁾。現在の脊椎動物の視物質オプシンレパートリーは、これらの5タイプを基本として、それらのどれかを失うか、あるいはそれらのどれかをさらに増やすかによって形成されている(図1)。増やすケースでは、あるタイプにさらに何種類かできるわけなので、それらをサブタイプと表現する。

色覚によって動物たちは、明るさがちらちらと変動し明度分布がまだらな環境中でも色の違いによって対象を検出することができ、環境光の波長がある色に偏っているような環境中でも色恒常性によって色のカテゴリーを誤ることなく対象を同定することができる。したがって色覚は明度分布や波長分布が常に変動しているような環境で特に威力を発揮する。水の浅瀬と森林がまさにそのような環境であり、そのような環境で色覚は大きく進化し多様化すると考

えられる。魚類と霊長類が顕著な色覚多様性を示すのにはそういう背景がある。また、脊椎動物色覚の基本型である4色型色覚がカンブリア紀初期の、まだ脊椎動物がみな魚だったころにすでに出現したと考えられることも、彼らが浅瀬で進化してきたことと符合する。

3. 魚類のオプシンレパートリー

これまでの知見では、両生類、爬虫類、鳥類、哺乳類は、霊長類のM/LWSタイプオプシンを例外として、5タイプの視物質オプシンを1つずつ持つか、あるいはそれらのどれかを失っているかのいずれかである。それに対して魚類では5タイプのどれかを複数種類持つものが多く知られており、前4者と大きく異なる(図1)。中でも発生遺伝学のモデル生物でゲノムプロジェクトが進行中のゼブラフィッシュ⁴⁾とメダカ¹³⁾そして種分化のモデル生物のシクリッド¹⁷⁾は、全視物質オプシンレパートリーが明らかにされている。視物質は培養細胞を用いて再構成させ吸収スペクトルを直接測定することができる。これら3種は全視物質が再構成され吸収スペクトルが測定されている。その結果、ゼブラフィッシュはM/LWSタイプに2つとRH2タイプに4つ、メダカとシクリッドはRH2タイプに3つとSWS2タイプに2つ、吸収スペクトルの分化したサブタイプをもつことがわかった。さらにメダカはM/LWSタイプに吸収スペクトルの分化していない2つのサブタイプを持っている。オプシンの塩基あるいはアミノ酸配列を用いた分子系統解析から、これらのサブタイプを生じた遺伝子重複は魚類の様々な系統で様々な時期に独立に生じてきたことがわかっている¹³⁾。

単一コピーのオプシンタイプを合わせると、ゼブラフィッシュとメダカは1種類の桿体オプシンと8種類の錐体オプシン、シクリッドは1種類の桿体オプシンと7種類の錐体オプシンを持つ。それでは彼らは8色型や7色型色

	赤-緑タイプ (M/LWS)	緑タイプ (RH2)	青タイプ (SWS2)	青-紫外線 タイプ (SWS1)	桿体タイプ (RH1)
魚類	◎	◎	◎	◎	◎
両生類	○	?	○	○	○
爬虫類	○	○	○	○	○
鳥類	○	○	○	○	○
哺乳類	○	×	×	○	○
霊長類	◎ (L-M)	×	×	○ (S)	○

図1 脊椎動物視物質オプシンタイプの系統分布

○はそのオプシンタイプを1種類、◎は2種類以上持っていることを表し、×は持っていないことを表す。魚類には5タイプすべてについて遺伝子重複によるサブタイプが報告されている。両生類のRH2タイプはまだ報告がない。(有胎盤)哺乳類はSWS2タイプとRH2タイプを失っている。哺乳類中霊長類だけは対立遺伝子分化あるいは遺伝子重複によってオプシンのサブタイプを持っている(M/LWSタイプ)。

覚なのだろうか。答えはおそらくノーである。シクリッドの場合、同時期に発現する錐体オプシンはこれらのうち主に3つであり、生息環境の異なるシクリッド種間で発現レパートリーが異なっている¹⁷⁾。また、発生段階でも主要な発現レパートリーを変化させている²¹⁾。しかし、網膜全体で発現量の少ないオプシンでも、例えばヒトのSWS1タイプオプシンのように、視覚に重要な貢献を成しうることがわかっている。シクリッドにおいて発現量の少ないオプシンの視覚への貢献は未知数であり、今後のさらなる研究が待たれる。

発生段階でオプシンの発現レパートリーを変える例は、これ以外にも多くの報告がある。特に河川と海洋を発生段階で棲み分ける回遊魚で顕著である。海洋は透過スペクトルが短波長に偏るため青く見え、河川沼沢は中～長波長が主な透過スペクトルのため緑色を帯びる。一般に、海の魚は視物質の発色団としてより短波長を吸収するA1レチナールのみを使い、河川沼沢の魚はA2とA1の両方を使う。回遊魚では海でA1、川でA2と発色団の切り替えを行う例が多く報告されている。これは環境スペクトルへの適応と考えられる。ウナギでは発色団の切り替えに加え、桿体視物質において、海でより短波長吸収型、川でより長波長吸収型のオプシンサブタイプに切り替えが行われる³¹⁾。サケ類でも同様な発色団の切り替えの他、遡上をする成魚において青-紫外線タイプオプシンSWS1を発現する視細胞が青タイプオプシンSWS2に発現を切り替えることが報告されている³⁾。

我々はゼブラフィッシュの9つ全ての視物質オプシンについて、網膜での発現パターンをin situ hybridizationで調べ、4つのサブタイプがある緑タイプオプシンRH2と2つのサブタイプのある赤-緑タイプオプシンM/LWSはサブタイプにより網膜中の発現領域を異にしていることを明らかにした²⁴⁾(図2)。ゼブラフィッシュの網膜では、より短波長感受性のサブタイプが網膜の中央から背側領域で発現しており、より長波長感受性のサブタイプはそれと相補的に網膜の腹側及び周縁部で発現していた。このようなサブタイプ間の同心円的リング状発現分化は、ゼブラフィッシュの波長感受性が(そして可能性としては色覚も)視角により異なることを示している。水中の光環境は方向によって大きく異なる。浅い水であれば上から来る光は太陽光のスペクトルに近いが下や横から来る光は水による散乱や吸

収の効果で偏ったスペクトル分布をしている。また、交配時のディスプレイも見る角度と関係する。ゼブラフィッシュで初めて見出されたオプシンサブタイプのリング状発現分化がどのような生態学的・行動学的意味を持つのか、あるいは発生上のいわば副産物に過ぎないのか、行動実験も含めた今後の研究課題である。このゼブラフィッシュの例はまた、網膜全体に対する定量PCRで発現量が少ない場合でも、網膜中で領域を限定して発現していることがあることを示す好例でもある。

ゼブラフィッシュに限らず、これまで発見されたオプシンのサブタイプ遺伝子群は、ゲノム中で縦列に並んで見つかるため、特に魚類に特徴的なゲノム重複によるものではないことがわかる。逆に言えばゲノム重複によるオプシン遺伝子のサブタイプはこれまで見つかっていない。その理由として、サブタイプ間での遺伝子発現の分化のコントロールがローカルな遺伝子重複の方がより容易である可能性が考えられる。我々はゼブラフィッシュの4つのRH2タイプ遺伝子の発現が、その遺伝子列の上流約15 kbに存在する約500 bpの領域に支配されていることを明らかにし、その単一の領域をRH2-LCR (Locus Control Region) と命名した²⁵⁾。RH2-LCRは遺伝子を特定の視細胞(緑型錐体視細胞)に発現させるのに必要十分であり、各遺伝子までの相対的物理距離がそれぞれの網膜中での発現領域の決定に貢献していた。興味深いことに後述の霊長類のM/LWSタイプオプシンのサブタイプであるLオプシンとMオプシン遺伝子も単一の制御領域LCRで発現がコントロールされている。しかし、ゼブラフィッシュではそれが網膜の領域で異なるサブタイプの発現を導き視角により異なる色覚を実現しているのに対し、霊長類では網膜中でのLとM視細胞のほぼランダムな分布を導いており、それが3色型色覚を実現させている。類似のメカニズムが異なる結果を導いていて、それがそれぞれにとって適応的になっている点是非常に興味深い。

今後シクリッドを含め、多くの系統群の魚種でサブタイプオプシンの発現分化の様相を明らかにし、リング状発現パターンや今後見出されるであろう未知のパターンが、どのように系統分布しているか、それを制御するメカニズムの多様性・共通性はどうなっているのか、そして生態との相互関係があるのかを明らかにしていきたい。

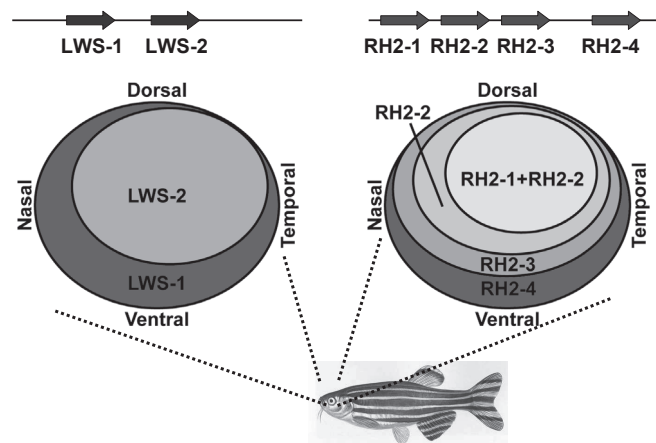


図2 ゼブラフィッシュ成魚網膜におけるサブタイプオプシンのリング状発現 ゼブラフィッシュは2つのM/LWSサブタイプ遺伝子LWS-1(λ max 558nm)とLWS-2(λ max 548nm)と4つのRH2サブタイプ遺伝子RH2-1(λ max 467nm), RH2-2(λ max 476nm), RH2-3(λ max 488nm), RH2-4(λ max 505nm)をそれぞれゲノム中に縦列重複の形で持っている⁴⁾。M/LWS, RH2タイプとも、より短波長感受性のサブタイプが網膜の中央から背側領域で発現しており、より長波長感受性のサブタイプはその領域を囲むように、腹側により広く、リング状に発現している²⁴⁾。

4. 霊長類3色型色覚の意味

脊椎動物の祖先で4タイプの錐体オプシンが出来上がり、鳥類や爬虫類が基本的に現在もそれらを保持した高度な4色型色覚であるのに対し、現在の哺乳類の祖先は、おそらく夜行性であった恐竜の時代に、2タイプを失ってM/LWSタイプとSWS1タイプのオプシンによる2色型色覚になった(単孔類の場合はM/LWSタイプとSWS2タイプを残し、その2種類のオプシンによる2色型色覚²⁷⁾)。そんな哺乳類の中であって我々霊長類だけが、残された2タイプの1つであるM/LWSタイプをLオプシンとMオプシンの2種類に増やし、SWS1タイプのいわゆるSオプシンと合わせて3色型色覚を生み出した。そこには霊長類の昼行性化、樹上生活性、新生代初期における広葉樹大森林の発達、木漏れ日瞬く樹冠という変幻する光環境の出現、といった事柄が大きく関わっていると考えられる。しかし、リスなどのように昼行性で樹上性である哺乳類は霊長類以外にもいる。なぜ霊長類だけに高次色覚の「再生」が起こりえたのだろうか。このような問いには2種類の回答が必要である。1つはハードウェアのメカニズムの観点から、もう1つはソフトウェアとしての必要性(適応的意義)の観点からである。

メカニズムの観点からいえば、遺伝子重複と吸収波長分化だけでは3色型色覚は実現しない。LオプシンとMオプシンを排他的に発現させ、さらにL視細胞とM視細胞の出力を高分解能で比較する仕組みも必要である。霊長類の場合、これらは本来色覚と関係のないところで用意されていた。それらは次の3つである。

(1) X染色体性: 哺乳類では赤-緑タイプオプシンM/LWSはX染色体に乗っている。オスには1本しかX染色体はなくメスではどちらか1本が無作為に不活化される。これにより1つの視細胞で1つの対立遺伝子だけを発現させるallelic exclusionが特別な仕組みを進化させることなく達成される。実際、中南米の霊長類である新世界ザルや最も原始的な霊長類である原猿類の一部はX染色体の対立遺伝子としてM/LWSタイプオプシンにバリエーションをもつことで、メスの一部において3色型色覚を達成している(図3)。

(2) LCR: 狭鼻猿類(ニホンザルやヒヒなどの旧世界ザル、チンパンジーやゴリラなどの類人猿、そしてヒトから

なる)のLオプシンとMオプシン遺伝子は1つのX染色体に並んでいる。ここでは、もともと単コピー遺伝子であったときのエンハンサー領域が重複領域から外れたため、単一のエンハンサーが重複コピーの全ての発現をコントロールし、その領域はLCRと呼ばれている²⁸⁾。霊長類M/LWSタイプオプシンのLCRは1つのX染色体上で一度に1つの遺伝子のプロモーター領域としか相互作用せず、Lを発現させるかMを発現させるかの選択はほぼランダムであり、一旦相互作用が始まると別の遺伝子に相互作用が切り替わることはない。このランダムさと相互作用の安定性がコントロールされたものなのか、どのようにコントロールされているかは不明である。しかし、LCRを外して遺伝子重複したときLとMが半ば自動的に排他的安定的に発現することはトランスジェニックマウスを使った実験で確認されている²⁰⁾。したがって、LCRを外して遺伝子重複した狭鼻猿類のLオプシン遺伝子とMオプシン遺伝子は、1本のX染色体につき自動的にどちらか一方のみが発現することになった。

(3) 高解像度視覚: 霊長類の視覚の特徴の1つは立体視と網膜中央部の解像度の高さにある。立体視は霊長類全体の特徴であり、高解像度視覚の仕組みの1つであるmidget ganglion pathwayは3色型色覚の見られない夜行性の原猿種にすらその萌芽が見られるため、これらはすばやく正確な枝渡りを必要とする霊長類の樹上性への適応と考えられる²⁹⁾。midget ganglion pathwayとは1つのganglion細胞(視神経)の受容野当り1つのM/L錐体視細胞が中心入力をする網膜神経回路である。さらに、新世界ザルと狭鼻猿類といった高等霊長類では咀嚼筋の運動からくる揺れから眼球を守る眼窩後壁が形成され、網膜中央部分には錐体細胞密度の急激な高まりと視細胞層の露出を特徴とする中心窩(fovea)が発達し、高い空間解像度を実現している。midget ganglion pathwayでは1つのM/L錐体視細胞の中心入力と複数のM/L錐体視細胞の周辺入力を比較するため、吸収波長の異なるM/L錐体視細胞が存在すると、同時に比色のためのcolor-opponent装置としても機能する。霊長類以外の哺乳類では一般にmidget ganglion pathwayがなく、1つの視神経に多数の錐体視細胞が受容野中心入力をする。この神経回路は解像度が悪くても高い光感度を与えるため、夜行性への適応と考えられる。中心窩がなくmidget ganglion pathwayもないマウスでも、上記(1)の

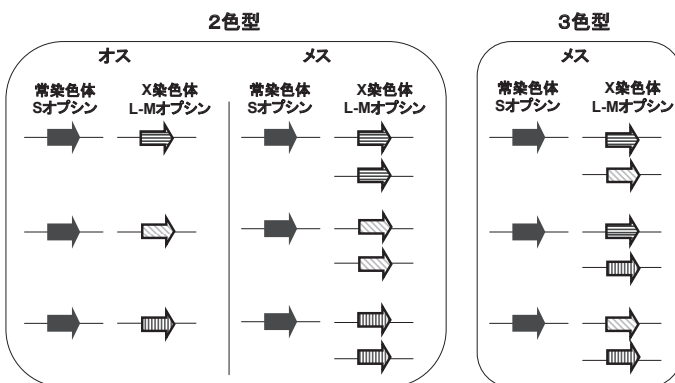


図3 新世界ザルの色覚多様性の仕組み 縦縞, 斜め縞, 横縞はX染色体にあるM/LWSタイプオプシンの対立遺伝子(L-Mオプシン), 塗つぶしは常染色体性のSWS1タイプのSオプシン遺伝子を示す。オスはX染色体の半数性のために常染色体のSオプシンと1種類のL-Mオプシンによる2色型色覚となる。一方メスはL-Mオプシンが2つのX染色体でホモ接合であればオス同様の2色型, ヘテロ接合であればSオプシンと合わせて3色型となる。X染色体上の対立遺伝子の種類は多くの新世界ザルで3種類であることが報告されており, その場合3色型, 2色型ともにそれぞれ3種類ずつ, 合計で6種類の異なる色覚型が1種類のサルの中に共存することになる。

仕組みを利用した対立遺伝子導入により人工的に吸収波長の異なる M/L 錐体視細胞を与えると、色覚の向上が観察される¹¹⁾。しかし、空間解像度の低い視覚像への色の付加にどのような有用性があるかは不明である。霊長類の中でも眼窩後壁と中心窩を持たず midget ganglion pathway も不完全な原猿類では、対立遺伝子による 3 色型色覚がわずかな種にしか見られないことは、高い空間解像度が霊長類の 3 色型色覚の維持に重要であることを示唆している。霊長類の 3 色型色覚はいくつもの偶然の上にもたらされた幸運の産物なのである。

ハードウェアが幸運によりもたらされても、それを使う必要がなければ 3 色型色覚が進化することはない。3 色型色覚が森林適応に関係するであろうことは色覚の一般的特性から推測できる。では具体的に何を見るのに必要なのだろうか？ある動物が見ることのできる色を座標空間上に現したものを色空間と呼ぶが、霊長類の場合色空間は横軸に赤-緑値、縦軸に青-黄値を用いて表すことが多い。赤-緑値は赤視細胞の出力の赤視細胞と緑視細胞の出力の和に対する比の値を表し、青-黄値は青視細胞の出力の赤視細胞と緑視細胞の出力の和に対する比の値を表す。前者は 3 色型霊長類に特徴的な比色神経回路の働きを反映し、後者は哺乳類全体が持つ原始的な比色神経回路の働きを反映する。

そこで森林で実際に様々な果実、若葉、成熟葉、サルの毛皮の反射スペクトルを測定してみる。そしてその環境のスペクトル分布と研究対象の 3 色型霊長類の 3 つの視物質吸収スペクトルを基に、視覚対象物の赤-緑値と青-黄値を算出し、全反射白板と比した相対輝度も算出してみる。その際、各視細胞の出力比はその捕捉する光子量比とみなす。すると面白いことがわかる。横軸を赤-緑値、縦軸を青-黄値とした色空間に、森林で最も多い成熟葉の色度値をプロットすると、青-黄値は植物の種によって多様な値をとるが、赤-緑値は狭い範囲に集中する。つまりこの色空間座標において成熟葉は縦に細く分布する。それに対して赤みを帯びた果実や若葉（赤みを帯びている若葉とない若葉の両方）や毛皮は青-黄値においては成熟葉と分布が大きく重なるが、赤-緑値においては成熟葉が限定された分布をしているため、多くが成熟葉と異なる値を示すのである^{18, 22, 23)}。また、これらは相対輝度においても大きく成熟葉とオーバーラップする。このことから英国の John Mollon の研究グループは、霊長類の 3 色型色覚は森林において、背景となる成熟葉から、赤-緑値において成熟葉と異なるものを検出するために進化したという仮説を発表した²²⁾。

霊長類 3 色型色覚の進化を促した適応的要因として、19 世紀に提唱され一般には半ば定説となっているのは、濃緑の葉の背景からオレンジや赤色に熟した果実を検出することであった（「果実説」^{1, 16)}。しかし、霊長類は熟しても赤くならない果実や熟していない果実もかなりの割合で摂取する点や、赤みが栄養価の指標として一定性に欠ける点、そして、特にアフリカで乾季に果実が欠乏する点が、果実説の問題点である⁶⁾。近年、柔らかくタンパク質と遊離アミノ酸に富み、乾季の果実欠乏期の非常食として機能する若葉こそが 3 色型進化の駆動力であるとする「若葉説」が提起されている^{6, 12)}。2 色型には若葉と濃緑の成熟葉との色味の区別がつきにくいからである。しかしマーモセットなどの新世界ザルは若葉にあまり依存しておらず、また中南米はアフリカに比べて乾季の果実欠乏はそれほど深刻では

なく、イチジクやヤシなどの隠蔽色系で季節性の低い果実も豊富であるため⁷⁾、若葉説は霊長類全体での説明としては普遍性に欠ける点が問題である。これら採食面に注目した仮説の他に社会行動上のシグナルとしての皮膚色の微妙な変化の検知のためという「皮膚色説」も提起されている^{1, 2, 26)}。しかし、赤みがかった性皮などの皮膚色は 3 色型色覚が登場した後にいくつかの系統で独立に進化したのであり、色覚進化の結果であって原因ではないという主張がある⁸⁾。これら 3 つの説にはこのようにそれぞれに問題点があるが、Mollon の仮説は特に視覚対象を限定せず、森林環境への適応という普遍性をもつ点で優れている。

しかしこのような 3 色型色覚の予測される有利性が実際の野生での行動に本当に反映されているのかは別問題である。霊長類色覚の適応的意義を明らかにするには、自然状態の動物に対して行動観察を行い、色覚、視覚対象物の視認性、対象に対する行動の効率の関係を評価する必要がある。新世界ザルは色覚に高度な多型性を示す点で絶好の研究対象である（図 3）。種内、それも同一交配集団中に色覚の違う個体がいれば、色覚の違いと採食や警戒などの行動の違いをより直接的に関連付けることが可能である。また、新世界ザルは種によって食性をはじめ社会構造なども多様である。よって 3 色型色覚が 2 色型色覚に対しどのような点で有利なのか、また、2 色型色覚の方が有利な点があるのかを、生態の異なる種間で比較検証することができ、3 色型色覚の進化する生態学的条件を具体的に検討することが可能である。

我々はコスタリカのサンタロサ国立公園で 6 年前からカナダと英国の研究グループと国際共同研究プロジェクトを立ち上げ、野生のオマキザルとクモザルの群れを対象にこの問題に取り組んでいる。これまで得られた結果は意外なもので、果実採食という 3 色型色覚の有利性が予測できる行動において、果実と葉の赤-緑値のコントラストよりも相対輝度のコントラストの方がより有効なシグナルとして働き、3 色型色覚と 2 色型色覚の間に採食効率の違いはみられなかった¹⁰⁾。さらに、3 色型個体も 2 色型個体も葉に対する視覚コントラスト（赤-緑値、青-黄値及び相対輝度）の低い果実に対してより頻繁に臭いを嗅ぎ、それによって食べられる果実を選択していることがわかった⁹⁾。さらに一方、色カモフラージュに惑わされにくい点では 2 色型色覚の方が有利であることがヒトに対する心理物理実験により示されていたが¹⁵⁾、我々はチンパンジーとオマキザルでも同様であることを心理物理実験により示し¹⁹⁾、さらに野生のオマキザルでも色カモフラージュした昆虫の採食において 2 色型個体の方が 3 色型個体より時間当たりの採食数有意に高いことを示した¹⁴⁾。このように霊長類の 3 色型色覚の適応的意義については結論が出ていないのが現状なのである。これらの結果は 3 色型色覚が必ずしも有利とは限らないという、一般の通念を覆す興味深い成果ではあるが、なぜ 3 色型色覚が存在するのか、なぜ色覚多型が存続しているのかには答えていない。さらなる野生新世界ザルの野外観察と遺伝子の多様性の研究を通して我々霊長類に特有な 3 色型色覚進化の適応的意義を解明していきたい。

5. おわりに

狭鼻猿類との中で、ヒトに唯一色盲や色弱と呼ばれるいわゆる色覚異常が男性の約5%という比較的高い頻度で存在している。なぜだろう？人類の誇る文化・文明によって色覚異常が不利にならないように保護されているからだろうか？ヒトは色覚が重要な意味を持つと考えられる森林を離れ、石器を作り、狩猟採集生活を始めて、肉食に大きく依存するようになった特殊な霊長類である。狩猟においては獲物もヒトを襲う捕食者もカモフラージュされている場合が多いと予測でき、2色型色覚の有利性が発揮できるかもしれない。この状態は農耕が始まる約1万年前まで約200万年も続いた。これらのこととヒトの色覚多様性の間に何の関係もないのだろうか？霊長類の3色型色覚の意味を知ることがヒトの色覚の意味を知ることでもあり、ヒト色覚多型の意味もそこから明らかにされていくかもしれない。魚類は色覚進化一般の研究の絶好のモデルであり、ヒト色覚の進化を考える上でも重要な比較対照となる。色覚進化の研究は80年代にその光センサーである錐体オプシンの遺伝子が単離されて以来大きく発展した。分子レベルから生態レベルまで通して研究できるのが色覚研究のひとつの醍醐味でもある。今後もさらなる学融合により意外な真実が発見され続けるであろう。

文献

- 1) Allen, G.: *The Color Sense: Its Origin and Development* (Trubner & Co, London) (1879)
- 2) Changizi, M.A., Zhang, Q., & Shimojo, S.: *Biol. Lett.*, 2, 217-221 (2006)
- 3) Cheng, C.L., & Novalés Flamarique, I.: *Nature*, 428, 279 (2004)
- 4) Chinen, A., Hamaoka, T., Yamada, Y., & Kawamura, S.: *Genetics*, 163, 663-675 (2003)
- 5) Collin, S.P., Knight, M.A., Davies, W.L., Potter, I.C., Hunt, D.M., & Trezise, A.E.: *Curr. Biol.*, 13, R864-865 (2003)
- 6) Dominy, N.J., & Lucas, P.W.: *Nature*, 410, 363-366 (2001)
- 7) Dominy, N.J., Svenning, J.C., & Li, W.H.: *J. Hum. Evol.*, 44, 25-45 (2003)
- 8) Fernandez, A.A., & Morris, M.R.: *Am. Nat.*, 170, 10-20 (2007)
- 9) Hiramatsu, C., Melin, A.D., Aureli, F., Schaffner, C.M., Vorobyev, M., & Kawamura, S.: *Anim. Behav.*, 77, 1421-1426 (2009)
- 10) Hiramatsu, C., Melin, A.D., Aureli, F., Schaffner, C.M., Vorobyev, M., Matsumoto, Y., & Kawamura, S.: *PLoS ONE*, 3, e3356 (2008)
- 11) Jacobs, G.H., Williams, G.A., Cahill, H., & Nathans, J.: *Science*, 315, 1723-1725 (2007)
- 12) Lucas, P.W., Darvell, B.W., Lee, P.K.D., Yuen, T.D.B., & Choong, M.F.: *Folia Primatol.*, 69, 139-154 (1998)
- 13) Matsumoto, Y., Fukamachi, S., Mitani, H., & Kawamura, S.: *Gene*, 371, 268-278 (2006)
- 14) Melin, A.D., Fedigan, L.M., Hiramatsu, C., Sendall, C., & Kawamura, S.: *Anim. Behav.*, 73, 205-214 (2007)
- 15) Morgan, M.J., Adam, A., & Mollon, J.D.: *Proc. R. Soc. Lond. B*, 248, 291-295 (1992)
- 16) Osorio, D., & Vorobyev, M.: *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263, 593-599 (1996)
- 17) Parry, J.W., Carleton, K.L., Spady, T., Carboo, A., Hunt, D.M., & Bowmaker, J.K.: *Curr. Biol.*, 15, 1734-1739 (2005)
- 18) Regan, B.C., Julliot, C., Simmen, B., Vienot, F., Charles-Dominique, P., & Mollon, J.D.: *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 356, 229-283 (2001)
- 19) Saito, A., Mikami, A., Kawamura, S., Ueno, Y., Hiramatsu, C., Widayati, K.A., Suryobroto, B., Teramoto, M., Mori, Y., Nagano, K., Fujita, K., Kuroshima, H., & Hasegawa, T.: *Am. J. Primatol.*, 67, 425-436 (2005)
- 20) Smallwood, P.M., Wang, Y., & Nathans, J.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99, 1008-1011 (2002)
- 21) Spady, T.C., Parry, J.W., Robinson, P.R., Hunt, D.M., Bowmaker, J.K., & Carleton, K.L.: *Mol. Biol. Evol.*, 23, 1538-1547 (2006)
- 22) Sumner, P., & Mollon, J.D.: *J. Exp. Biol.*, 203, 1963-1986 (2000)
- 23) Sumner, P., & Mollon, J.D.: *Am. J. Primatol.*, 59, 67-91 (2003)
- 24) Takechi, M., & Kawamura, S.: *J. Exp. Biol.*, 208, 1337-1345 (2005)
- 25) Tsujimura, T., Chinen, A., & Kawamura, S.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 12813-12818 (2007)
- 26) Vorobyev, M.: *Clin. Exp. Optom.*, 87, 230-238 (2004)
- 27) Wakefield, M.J., Anderson, M., Chang, E., Wei, K.J., Kaul, R., Graves, J.A., Grutzner, F., & Deeb, S.S.: *Vis. Neurosci.*, 25, 257-264 (2008)
- 28) Wang, Y., Macke, J.P., Merbs, S.L., Zack, D.J., Klaunberg, B., Bennett, J., Gearhart, J., & Nathans, J.: *Neuron*, 9, 429-440 (1992)
- 29) Yamada, E.S., Marshak, D.W., Silveira, L.C., & Casagrande, V.A.: *Vision Res.*, 38, 3345-3352 (1998)
- 30) Yokoyama, S.: *Prog. Retin. Eye Res.*, 19, 385-419 (2000)
- 31) Zhang, H., Futami, K., Horie, N., Okamura, A., Utoh, T., Mikawa, N., Yamada, Y., Tanaka, S., & Okamoto, N.: *FEBS Lett.*, 469, 39-43 (2000)

Abstract

Evolutionary diversity of cone opsin genes and color vision in fish and primates

Shoji KAWAMURA

Department of Integrated Biosciences, Graduate School of Frontier Sciences, The University of Tokyo, Japan

Fish and primates are highly polymorphic in color vision among vertebrates, possibly reflecting their remarkably variable light environment. To study the evolution of color vision in fish and primates, we have focused on gene duplication and allelic differentiation of their opsin

genes.

By using zebrafish and medaka as model fish, we have shown that gene duplications of opsins have occurred repeatedly during fish evolution, often accompanied by differentiation of their spectral sensitivity and spatiotemporal expression patterns in the retina. We have also shown that a similar regulatory mechanism has evolved independently in fish and primates in which a single regulatory region controls the array of duplicated opsin genes.

Our behavioral observation for wild populations of New World monkeys has shown that dichromatic monkeys are more excellent in catching camouflaged insects and can be as good as trichromats in foraging fruits, implying that niche divergence or mutual benefits among different vision types may be the nature of the natural selection supporting the vision variation.

Keywords: visual pigment, polymorphism, functional differentiation