

## 特集「動物の行動をみちびく多様な色覚」 Color vision diversity to guide various animals' behavior

## 魚類の色覚～水中の多彩な光環境への適応～

## Color perception in fish: adaptation to various underwater light conditions

深町 昌司 日本女子大学  
Shoji Fukamachi Japan Women's University

## 1. 魚類とは

ヒトは哺乳類に属する。2019年のRed Listによれば、地球上には5,792種の哺乳類がいて、これは全脊椎動物(69,903種)の約8%である。およそ半数(34,200種)は魚類(fishes)とされ、これらの数値が完璧には正確でないとしても、魚類が脊椎動物の中で群を抜いて巨大なグループであることは間違いない。地球史上一貫して最も繁栄している脊椎動物が魚類である。

しかし「魚類」という分類群は、学問的に適切ではない。サケ・マグロなどの食用魚、錦鯉・金魚などの観賞魚等、比較的我々に馴染み深い魚は条鰭類であり、これに、サメやエイなどの軟骨類、肺魚やシーラカンスなどの肉鰭類、ヤツメウナギやヌタウナギなどの円口類を加えたものを一般的には魚類と呼ぶが、これらの系統関係は図1の通りである。正しい分類群とは、共通祖先から派生したすべての子孫を含む単系統であるべきなのだが、「魚類」とまとめてしまうと、四足類だけが除け者となり特別扱われることになる。

本稿では条鰭類、主にメダカの色覚について述べるが、条鰭類だけでも四足類全体に匹敵するほど多様な種を含む。筆者の薄識では極めて限定的な話になってしまうが、どうかご容赦いただきたい。

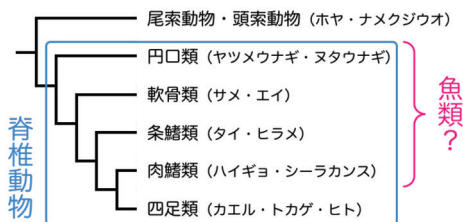


図1 脊椎動物門の系統樹

## 2. 錐体オプシンのレパートリー

ヒトの網膜には赤・緑・青3種の錐体オプシンがあり、光スペクトルを3チャンネルの電気信号に変換して脳へ伝える、と一般的には言われる(三色型色覚)。しかし正確には、ヒトは赤2種と紫1種の錐体オプシンを持つ。脊椎動物からは計4種類の錐体オプシン

が見つかっており、吸収極大波長( $\lambda_{max}$ )の長い方から、long wavelength sensitive (LWS), rhodopsin 2 (RH2), short wavelength sensitive 2 (SWS2), short wavelength sensitive 1 (SWS1)と呼ばれる。それぞれ赤、緑、青、紫(紫外)と略されることも多く、この意味で、2種のLWSと1種のSWS1から構成されるヒトの錐体オプシンを「赤・緑・青の3種」と表現するのは、誤解を招きかねない。2種のLWSを、LWSとmedium wavelength sensitive (MWS)として区別することもあるが、実質的にはどちらもLWSである。

ヒトを含む有胎盤類は、共通して赤と紫しか持っておらず、青と緑を進化途中で失っている(有袋類は紫と緑を失っている)。中生代、爬虫類(恐竜)によって長期間の夜行性生活を強いられた哺乳類が、色覚を退化させた名残である。恐竜の絶滅後、一部の猿(狭鼻猿類)でLWSの遺伝子重複と機能分化が起こり、色覚が二色型から三色型へ進化した。この結果、「森の中で熟した果実を見つける」ために緑と赤の光スペクトルを区別する能力が向上したが、他の哺乳類は現在も二色型色覚である。

魚類からは全4種の錐体オプシンが見つかるが、そのレパートリーは種によって様々である(図2)<sup>1)</sup>。興味深いことに、狭鼻猿類のLWS同様に錐体オプシンの遺伝子重複が盛んに起きており、5種以上の錐体オプシンを持つ魚も珍しくない。基本的には、保有する錐体オプシンの種類が減ると光スペクトルを区別する能力である色分解能は低下し、増えれば向上する。単純に考えれば、4種以上の錐体オプシンを持つ魚は、3種しか持たないヒトよりも高い色分解能を持つはずである。ヒトの色覚を三色型と称するならば、メダカやコイの色覚は八色型かもしれない。驚異的な分解能で光スペクトルを区別しており、驚異的な種類の色を脳で想起している可能性がある。

逆に錐体オプシンの種類を減らした魚もいる(図2)。この原因は、哺乳類の共通祖先同様、光への依存度が低い生活史と思われる。例えば、デンキウナギが1種類しか持たずに完全な色盲であるのは、電場を利用することで、視界の悪い水中でも周囲の状況を把握

する能力を手に入れたため、ウナギやタラ<sup>1)</sup>が緑と青しか持たないのは、深い水中では赤や紫の光がほとんど届かないため、などと推察することができよう。

魚(条鰭類)	LWS	RH2	SWS2	SWS1	計
ガー	1	1	1	1	4
ウナギ	0	3	1	0	4
アロワナ	3	0	1	1	5
コイ	2	3	2	1	8
デンキウナギ	1	0	0	0	1
ニジマス	2	4	1	2	9
メダカ	2	3	2	1	8
フグ	1	1	1	0	3
(ヒト)	2	0	0	1	3

図2 魚類が持つ錐体オプシンの種類と数

### 3. 錐体オプシンの発現

ヒトの網膜では、赤2種と紫1種の錐体がほぼランダムに分布する一方、魚類では、赤・緑・青・紫の錐体が規則正しく整列する(図3)。赤と緑の錐体は連結してdouble coneを形成しており、その向きにも規則性がある。隣接する4種の錐体が協調して機能することが容易に推察されるが、その証拠は示されておらず、神経回路における演算(例:ヒトの赤緑軸+黄青軸)も不明である。Double coneは偏光の感覚を可能にするとも言われる<sup>2)</sup>。

また、陸上の光環境は標高にほとんど影響されない一方で、水中の光環境は水深によって大きく変化する。透明度が高い場合は深くなるにつれて青色光の割合が増加するが、濁った水ではそうとも限らない。また、平面移動に終始する四足類(鳥類を除く)と異なり、魚類は三次元空間を立体的に遊泳する。この際、前後左右に加えて上下の視覚情報が重要だが、特に表層を泳ぐ魚にとって、上方と下方の光環境は大きく異なる。メダカのような小魚は、素早く捕食者に気づいて逃避行動を取る必要があるが、上からのサギなどの天敵と下からのヤゴなどの天敵を見つけるのに適した色覚はおそらく同一ではない。さらに、魚は孵化直後から独力で餌を取り、稚魚・幼魚・成魚と体長が大きく変化するにつれて捕食する対象も変わる。これらの餌を見つけるのに適した色覚も、おそらく成長段階ごとに異なる。

つまり、水深・濁度・視野角・体長などに応じて色覚を使い分けることは、魚類にとって極めて有効であると思われ、これが4種の錐体(図3)に5種以上の錐体オプシン(図2)が発現する理由かもしれない。つま

り、吸収極大波長( $\lambda_{max}$ )の組み合わせを時空間的に変化させ、目的に応じて色覚を使い分けることで、多様な光環境に対応している可能性がある。実際、メダカを含むいくつかの魚種で季節・照明・成長などに応じて錐体オプシンの発現が変化すること<sup>3)</sup>、ゼブラフィッシュではそれぞれ上方および下方からの光が投射される網膜の腹側と背側において発現する錐体オプシンの種類が異なること<sup>4)</sup>、などが報告されている。

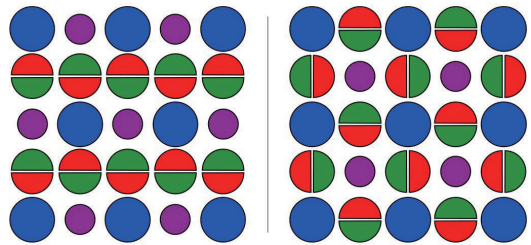


図3 魚類における網膜の構造(例)  
左: row mosaic, 右: square mosaic.

### 4. 色覚研究モデルとしてのメダカ

メダカは漢字で「目高」と書き、貝原益軒の大和本草(1709年)にもその記載がある(巻之十三)<sup>5)</sup>。目が高いと言われてもピンとこないが、メダカの顔の大部分は目である(図4)。この大きな目(目デカ?)から察するに、メダカにとって光は極めて重要な情報源である。この意味でメダカは、嗅覚優位かつ二色型色覚である哺乳類モデルよりも、視覚/色覚の研究に適している。

メダカは毎日産卵、3ヶ月で性成熟、体外で発生する透明な胚など、遺伝学・発生学における優れた実験動物である。魚類モデルとして先に台頭したゼブラフィッシュに比べると研究者人口は少ないが、実験動物としての資質に大差は無い。両者は進化的に遠縁であり、研究成果の共通点・相違点は条鰭類全体の俯瞰に役立つ。

ゲノム編集技術により、錐体オプシン遺伝子に突然変異を導入して、色盲メダカが作れるようになった<sup>6)</sup>。一方、メダカには500を超える様々な色違い品種が存在する<sup>7)</sup>。これらの「見る側」と「見せる側」の系統群は、



図4 メダカの横顔

色覚研究を展開する上で貴重なツールである。

## 5. メダカの色と配偶者選択

言葉を持たない魚類の視界をヒトが知る際、行動は最も重要な手がかりの一つになる。比較的ヒトが判別しやすい行動として、食餌・威嚇・闘争・逃避・求愛などが挙げられるが、特に色との関連が深いのは求愛であり、多くの魚は繁殖期に「婚姻色」を身にまとう。メダカにも婚姻色があるとされるが<sup>8)</sup>、少なくとも筆者が実験室でほんやりと眺める限りでは、体色で雌雄を見分けることは困難である。系統によっては、メスの尻ビレがオスよりも黄色いかもしれない。

色違い品種の中に、Actb-SLα:GFP（以下 soma と表記）と *color interfere* (*ci*) という、興味深い求愛行動を示す系統がいる（図5）。どちらも同系統との配偶に固執し、異系統にはほとんど関心を示さない<sup>9)</sup>。つまり soma と *ci* は、同種にも関わらず異性の好み異なる。この性的嗜好性の相違による生殖隔離は、すべての物体が同じ色相に見える単色光下（図5）では解消されるので、形や匂いなどではなく、確かに色がこの行動を規定している<sup>10)</sup>。

soma と *ci* の性的嗜好性は、周囲の魚の体色などの環境要因と自分の体色などの遺伝的要因の両方の影響を受けながら徐々に形成され、一度形成されると長期間強固に保持される<sup>11)</sup>。どのような仕組みで異性の好み形成・記憶されるのか、ヒトとの共通点はあるのか、個人的には大変興味深い。

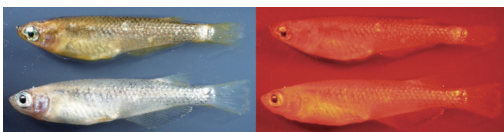


図5 白色光(左)と赤色光(右)における soma(上)と *ci*(下)の見え方

## 6. 色盲メダカの色覚感受性

メダカが持つ8種の錐体オプシン（図2）のうち6種は、ヒトのLWS同様、遺伝子重複後に機能分化が起きており、それぞれ $\lambda_{\max}$ が異なる（図6）。LWSの2種（LWSaとLWSb）は例外で、 $\lambda_{\max}$ がほぼ同一（561nmと562nm）である<sup>12)</sup>。LWSの遺伝子重複は数百万年以上昔に起きたのだが、不思議なことに、複数回の遺伝子変換（gene conversion）によって塩基配列の多様化による機能分化が抑制されている<sup>13)</sup>。また、LWSを1種に減らしたメダカでも赤色光感受性は低下しないため、ほぼ同一のLWSを2つ持ち続けることが、メダカ

にとってどのような利点があるのか、今のところ説明がついていない<sup>13)</sup>。

小型魚類の波長感受性は、視運動反応（optomotor response; OMR）で調べることができる。魚を入れた円筒型の透明な水槽に単色光を照射し、周囲で白黒の縦縞模様を回転させると、照射光が可視であれば縦縞に追従して泳ぐ様子（OMR）が観察され、不可視であれば観察されない。野生型メダカ（およびLWSを1つ失ったメダカ）の場合、 $\lambda \geq 830\sim 840$  nmで有意にOMRが低下するが、LWSを2つとも失った「赤色盲メダカ」の場合は、 $\lambda \geq 740\sim 750$  nmで低下する<sup>6,14)</sup>。また、赤色盲であっても一晩暗順応させると、野生型同様に840nm程度まで感覚できる<sup>6)</sup>。したがって、メダカにも錐体視と桿体視の別があり、LWSによる錐体視と rhodopsin 1 (RH1) による桿体視は $\lambda \leq 840$  nm、RH2による錐体視は $\lambda \leq 750$  nmに感度があることがわかる。ヒトの可視光は $\lambda = 360\sim 830$  nmなので、長波長側に関しては、ヒトもメダカも同様の感度らしい。

短波長側に関しては、SWS1の $\lambda_{\max}$ を比較する限り（図6）、ヒトよりもメダカの方が紫色光に対する感度が高いと予測されるが、OMR試験装置の内装に使用されているアクリル、インク、紙などからの蛍光が無視できず、今後の課題である。



図6 錐体オプシンの吸収極大波長 ( $\lambda_{\max}$ )  
赤:LWS, 緑:RH2, 青:SWS2, 紫:SWS1.

## 7. 色盲メダカの色覚

赤色盲メダカが感覚できる光スペクトルの範囲は、野生型に比べて約100nmも狭いため、色覚にも影響があると予測される。実際、赤色盲の soma と *ci* は正常色覚の soma と *ci* に比べて、異系統への求愛が有意に増加するので（図7）、LWSを2つとも失った結果、色識別能が低下し、配偶相手の体色に対するこだわりが低下した、と解釈できる<sup>15)</sup>。

魚類の色分解能をさらに詳しく調べるには、新たな実験系が必要である。ゼブラフィッシュでは、光点灯後に電流刺激を与えることを繰り返すと、光だけで忌避行動が誘発されるようになる。訓練次第では、「赤色光+電流刺激」と「青色光+電流刺激無し」を区別することもできるらしい<sup>16)</sup>。

この系を野生型と種々の色盲メダカに適用し、区別できる／できない光を、波長可変光源を用いて網羅的に調べることで、魚類の色覚とその仕組みについて新

たな知見が得られると期待される。また、ヒトが区別できない光(例えば、「黄色光」と「赤色光+緑色光」)を用いた実験も興味深い。もしメダカが区別できるのであれば、市販のRGBディスプレイに映る像は、ヒトには実物の色が再現されていても、メダカにはまったく異なる色に見える可能性がある。行動実験において刺激提示用としてRGBディスプレイを用いることもあるため、このような検証は喫緊の課題である。

二色型のヒトが三色型で見る世界を想像するのが困難のように、三色型のヒトが四色型で見る世界を想像するのは難しい。あるいは不可能かもしれない。しかしこのような実験を通じて、我々哺乳類が色覚を退化させる前に見ていたはずの、色に溢れた世界の一端を垣間見られることを期待する。

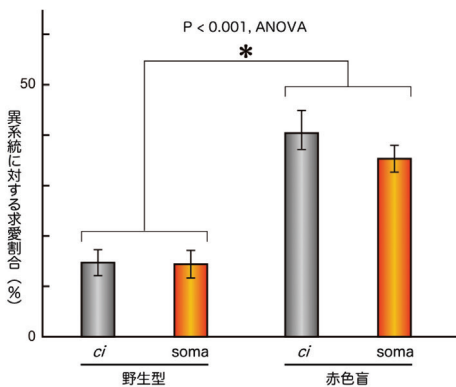


図7 *soma*と*ci*の配偶者選択

\* 本稿ではあえて色盲、赤色盲という用語を用いたが、ヒトに対しては差別的な意味合いを含むとして1色覚、1型2色覚という言葉に置き換えられる事が多いことを申し添える。

#### 参考文献

- Lin, J. J., Wang, F. Y., Li, W. H. & Wang, T. Y. The rises and falls of opsin genes in 59 ray-finned fish genomes and their implications for environmental adaptation. *Sci. Rep.* 7, 15568, 2017.
- Kamermans, M. & Hawryshyn, C. Teleost polarization vision: how it might work and what it might be good for. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366, pp.742-756, 2011.
- Shimmura, T. et al. Dynamic plasticity in phototransduction regulates seasonal changes in color perception. *Nat. Commun.* 8, 412, 2017.
- Tsujimura, T., Masuda, R., Ashino, R. & Kawamura, S. Spatially differentiated expression of quadruplicated green-sensitive RH2 opsin genes in zebrafish is determined by proximal regulatory regions and gene order to the locus control region. *BMC Genet.* 16, 130, 2015.
- 貝原益軒. 大和本草, 卷之十三「魚」, 1709.
- Homma, N., Harada, Y., Uchikawa, T., Kamei, Y. & Fukamachi, S. Protanopia (red color-blindness) in medaka: A simple system for producing color-blind fish and testing their spectral sensitivity. *BMC Genet.* 18, 10, 2017.
- 生物の科学 遺伝, 巻頭グラビア I, II, 72. pp.534-550, 2018.
- 岩松鷹司. 全訂増補版 メダカ学全書. 大学教育出版, 2018.
- Fukamachi, S. et al. Dual control by a single gene of secondary sexual characters and mating preferences in medaka. *BMC Biol.* 7, 64, 2009.
- Utagawa, U., Higashi, S., Kamei, Y. & Fukamachi, S. Characterization of assortative mating in medaka: Mate discrimination cues and factors that bias sexual preference. *Horm. Behav.* 84, pp.9-17, 2016.
- Ikawa, M., Ohya, E., Shimada, H., Kamijo, M. & Fukamachi, S. Establishment and maintenance of sexual preferences that cause a reproductive isolation between medaka strains in close association. *Biol. Open* 6, pp.244-251, 2017.
- Matsumoto, Y., Fukamachi, S., Mitani, H. & Kawamura, S. Functional characterization of visual opsin repertoire in Medaka (*Oryzias latipes*). 371, pp.268-278, 2006.
- Harada, Y., Matsuo, M., Kamei, Y., Goto, M. & Fukamachi, S. Evolutionary history of the medaka *long-wavelength sensitive* genes and effects of artificial regression by gene loss on behavioural photosensitivity. *Sci. Rep.* 9, 2726, 2019.
- Matsuo, M., Ando, Y., Kamei, Y. & Fukamachi, S. A semi-automatic and quantitative method to evaluate behavioral photosensitivity in animals based on the optomotor response (OMR). *Biol. Open* 7, bio033175, 2018.
- Kamijo, M., Kawamura, M. & Fukamachi, S. Loss of *red opsin* genes relaxes sexual isolation between skin-colour variants of medaka. *Behav. Processes* 150, pp.25-28, 2018.
- Aoki, T. et al. Imaging of neural ensemble for the retrieval of a learned behavioral program. *Neuron* 78, pp.881-894, 2013.