

室温28℃に管理された部屋で研究用のメダカやゼブラフィッシュが飼育されていた。風呂のような高い湿度でカメラのレンズが一瞬で曇る

河村正二=解説

教授・理学博士
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・人類進化システム分野
1962年、長崎県生まれ。1986年、東京大学理学部卒業。1991年、東京大学大学院理学系研究科人類学専攻博士課程を修了。東京大学や米国シラキュース大学の研究員などを経て、2010年から現職。千葉県柏市、東大柏の葉キャンパスにある研究室で、魚類と霊長類といった脊椎動物の色覚を研究して、遺伝子レベルで進化的研究をしている。



魚の色覚はヒトよりカラフル!

魚類の色覚を研究する
東京大学の河村正二先生に
魚が色をどのように見ているか
教えてもらいました。

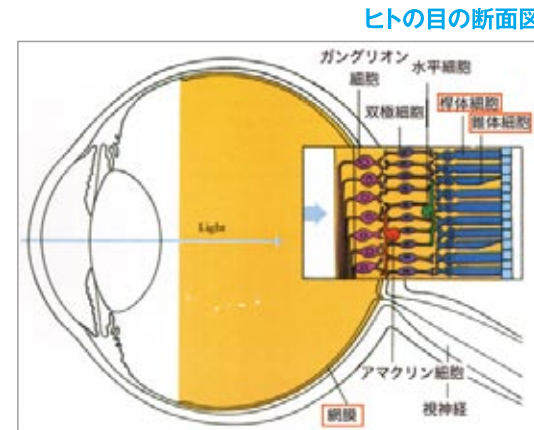
COLOR TIPS NO.01

金澤一嘉=文・写真
photographs & text by Kazuyoshi Kanazawa

目が見えるメカニズム

1 目の仕組み

魚が色をどのように見ているのか? それを理解するために、まずはヒトの目の断面図を使って、色が見える仕組みを見ていきましょう。図はヒトの目の断面のイラストです。まず光がレンズを通して眼球に入ってきて、眼球の奥にある網膜にくっつかの種類の細胞が層状に並んで



ヒトの目の断面図。右側の四角い図は網膜を拡大したもの。(画像提供: 河村正二) (Hubel, D.H., Eye, Brain, and Vision, Scientific American Library, New York (1988)の37ページの図を改変)

います。そのなかに、光を感じるセンサーの役割をする2種類の細胞があります。それが桿体(かんたい)細胞と、錐体(すいたい)細胞です。ここでは桿体、錐体と呼びます。桿体と錐体の中には、光に反応するオプシンという物質があります。光が桿体や錐体に当たると中のオプシンが反応して、その光の情報が電気信号になって視神経を通り脳に伝わります。そして、脳が再構成した映像を私たちは「見える」と感じているのです。

2 桿体と錐体の役割り分担

桿体と錐体はどちらも光を感じるセンサーで、それぞれ別な働きをします。桿体は究極の高感度センサーです。光は粒子でもあり波でもあり、光の粒子である光子1個でも桿体は

光を感じるほど高感度です。光量が少ない薄暗い状況で物が見えたり、夜空に星が見えるのは桿体のセンサーの働きです。色覚にはあまり関係がありません。錐体は色を感じるセンサーで、光量が多い明るい状況で機能します。光量が少なくなるにつれて、だんだん色を感じにくくなります。

3 「3色型」のオプシン

桿体と錐体の中にある、光に反応するオプシンという物質にはいくつもの種類があります。色を感じるセンサーとして、ヒトの網膜には、赤型、緑型、青型いずれかのオプシンをもつ3種類の錐体があります。色の感じ方は、たとえば、赤型と緑型が同じくらい強い強さで反応し、青型の反応が弱いような光を見ると、脳は黄色だと判断します。つまり、3種類のセンサーの反応の比率によってヒトの脳が色を判断しているわけです。

液晶テレビの画面で黄色に見える部分を拡大すると、赤、緑、青に発光する点の集合体です。黄色の点はありません。液晶モニターは3種類の光の強弱の比率によって、ヒト用の黄色を再現しているわけです。いろいろな波長の光を、ヒトの目は3種類の色覚センサーで受け、それを脳が一瞬で判断しています。赤型、緑型、青型のセンサーを使うことから、ヒトの色覚は「3色型」といいます。ヒトの網膜には、暗い状況を担当する高感度の桿体と、色を感じる錐体が、あわせて1平方mmあたり約40万個ほどあります。それらのセンサーの働きによって私たちは、明る

4 ヒトに桿体が多い理由

進化の過程のなごり
ヒトの目には色を感じる錐体よりも、桿体のほうが多いです。光量が少ない暗い状況で働く桿体が多いことは哺乳類の特徴です。恐竜が天下をとっていた時代に、ヒトの祖先の哺乳類はネズミのような夜行性の小動物だったと考えられています。光量が多い昼は恐竜に見つかって食われる危険が高いため、夜行性になっ

5 錐体オプシン

多くの哺乳類は2色型
多くの哺乳類、イヌ、ネコ、シカ、カバなど(ヒトを含むサル仲間以外)は、恐竜時代に夜行性だったことなごりで、色覚センサーが赤型と青型の2種類で「2色型色覚」です。イヌやネコは色かわらないと言われますが、赤型と青型のオプシンの反応で色を見ています。しかし、3色型のヒトに比べると見える色の種類は少ないです。

6 錐体オプシン

多くの鳥類は4色型
多くの鳥類は、もともと昼間に活動していたので、桿体よりも錐体(色覚センサー)のほうが多いです。多くの鳥類は明るい状況ではよく目が見え、桿体が少ないので鳥目と言われるように暗い状況が苦手です。フクロウのように進化の過程で夜行性に移行した種もいます。多くの鳥類は、赤型、緑型、青型に紫外線型をプラスした4種類の色覚センサーによって脳が色を作り出します。これを4色型と言います。3色型のヒトよりも、はるかにカラフルな世界に見えるはずですが、ヒトにとっては虹が7色だとすると、鳥

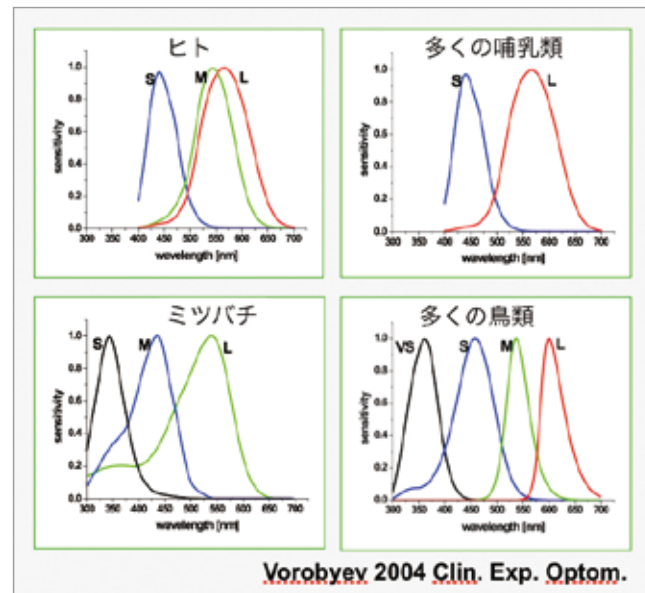
7 恐竜時代に

哺乳類は2色型へ
脊椎動物(魚類、両生類、爬虫類、鳥類、哺乳類)の共通の祖先(魚)は、今から5億年くらい前のカンブリア紀には、すでに4色型の色覚センサーをもっていました。そして、薄暗い状況で働く桿体細胞を含めて5種類のセンサーで見えていました。その後、恐竜時代になると、哺乳類の祖先は夜行性になりました。夜は高度な色覚センサーが不要で、脳の容量が限られているので、緑型と青型のセンサーをなくして2色型になりました。そのかわりに光量が少ない状況(夜間)でも高感度で役立つ桿体細胞を増やしたり、夜の活動に役立つように嗅覚や聴覚を発達させることに脳の容量を割り当てたのです。

8 なぜ霊長類は3色型になったのか?

哺乳類は恐竜時代に色覚センサーを減らして2色型にしたのに、現在のヒトは赤型、緑型、青型の3色型なのはどうか? 5000万年くらい前に、ヒトを含めた猿の仲間(霊長類)の共通祖先が、昼間に活動するようになり、残された赤型センサーをふたつに分けて、緑型センサーを作ったのです。恐竜時代に失った青型センサーは、

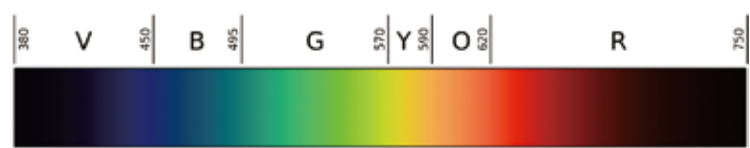
錐体オプシンレパートリーの多様性



Vorobyev 2004 Clin. Exp. Optom.

図の横軸は光の波長(左が短波長:紫、右が長波長:赤)。縦軸は光への反応性(感度)。(画像提供: 河村正二) (Vorobyev, M. (2004), Ecology and evolution of primate colour vision. Clinical and Experimental Optometry, 87, 230-238のFigure 1を改変)

可視光線



ヒトが見ることができる光。波長は約400nm~約750nmで、単位はnm=ナノメートル。実感できる色は、紫~青~青緑~緑~黄緑~黄~オレンジ~赤。紫より波長が短い光を紫外線、赤より波長が長い光を赤外線といい、どちらもヒトには見えない

残された紫外線センサーをシフトして青型にしました。こうしてヒトを含む霊長類は、色覚をモデルチエンジして、赤型、緑型、青型の3色型を作り出しました。

現在も多くの哺乳類は青型、赤型の2色型ですが、夜行性の哺乳類には紫外線型と赤型をもつものもいます。

光の変化に対応した魚の色覚

9 なぜ魚が4色型になったか

脊椎動物の共通の祖先(魚が、5億年くらい前のカンブリア紀に、すでに4色型の色覚センサーをもっていたことは先ほど説明しましたが、なぜ優れた色覚が必要だったのでしょうか？

どのような環境で色覚がもっとも役に立つのかというと、明るさ(光量)がコロコロと不規則に変化する環境です。色がない白黒の明暗だけがある世界をイメージしてください。明るさ(光量)が不規則にコロコロ変わってしまうと、見相手の輪郭が明るくなったり暗くなったりして、特定のモノを見つけないままでも発見しにくいのです。もし色覚があれば、光量が多くても少なくても、黄色は黄色、赤は赤に見えます。

明るさがコロコロ変わる典型的な環境が「水中の浅場」です。場所や時間や天候によって光量がコロコロと変化します。そうした場所で色覚が使えると視認性が高まります。

海の浅場、大陸棚で動物は進化してきたと考えられるので、そうした環境で脊椎動物が4色型の色覚セン

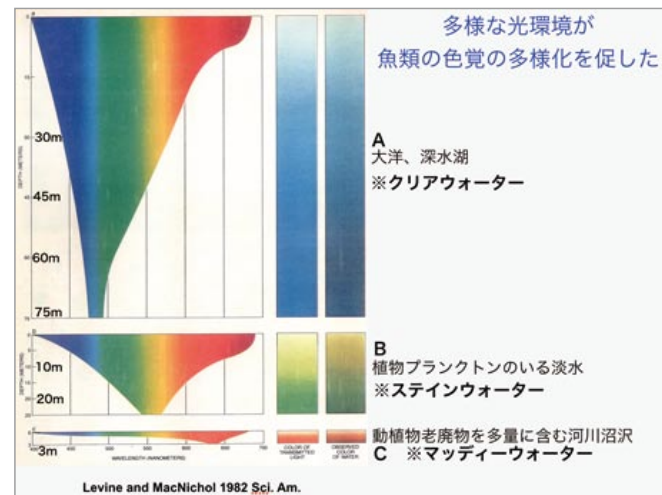
	赤型 (MLWS)	緑型 (RH2)	青型 (SWS2)	紫外線型 (SWS1)	桿体型 (RH1)
魚類	○	○	○	○	○
両生類	○	?	○	○	○
爬虫類	○	○	○	○	○
鳥類	○	○	○	○	○
哺乳類	○	×	×	○	○
霊長類	○ (赤)	○ (緑)	×	○ (青)	○

○：サブタイプ有り (通信子数対立遺伝子多型)

(画像提供：河村正二)

魚の色覚はヒトよりカラフル!

多様な光環境が魚類の色覚の多様化を促した



大洋(クリアウォーター)、淡水(ステインウォーター)、沼(マッディーウォーター)を比較したイメージ図。どの波長の光がどの深さまで達するのかが、水の透明度、濁り具合、プランクトンの量や種類など水質による。それぞれの水質によって、目立つ色、発見しやすい色、目立たない色、発見されにくい色はある。バスがルアーを発見したとして、それを捕食するのかが、無視するのは別問題。いずれにせよ多様な水環境のなかで魚は色覚を発達させた。(画像提供：河村正二) (Levine, J.S., & MacNichol, E.F., Jr. (1982). Color vision in fishes. Scientific American, 246, 140-149より改変)

サーを獲得したことは、軟体動物と違ったライバルに対して生存競争をするうえで有利になったはず。イカやタコなどの軟体動物には、目の網膜に色覚センサーがありません。明暗や動く物体が鮮明な白黒映像で見えているはず。

いずれにせよ、脊椎動物の共通祖先(魚がカンブリア紀に4色型の色覚を獲得していたことが、今の脊椎動物の色覚の基盤になっています。こうしたなかで、魚類が面白いことになっています。

10 魚類だけすべて

図はどの生き物が何型の色覚センサーをもっているかを示しています。○

は1つのセンサー、○は同型の2タイプ以上のセンサーをもっている。鳥類のすべてに○がついているのは、4色型の色覚センサーと桿体(薄視)をもっているということ。

哺乳類は恐竜時代に夜行性になり、緑型と青型をなくしました。今は赤型と紫外線型の2色型で、イヌやネコはここに含まれます。

ヒトを含む霊長類は哺乳類なので緑型と青型がなく、赤型のサブタイプとして線型を増やし、紫外線型を長波長方向(青方向)にシフトして青型を作り、3色型になっています。

注目すべきは魚類で、すべての型が○になっています。これは優れた色覚をもっていることを意味します。短波長(紫)と長波長(赤く黄)が水

11 なぜ魚類だけの型もなのか?

魚が生きている水中の浅場は、時間や天候によって光の状況が目まぐるしく変化するので、色覚が優れていることが生存競争に有利に働くことは先に述べました。また、海や河川、湖沼などの環境の違い、水深や水質(濁り具合)などによって水中に届く光の波長が変わります。水中の光環境は非常に多様であり、それが魚類の色覚を発達させたと考えられます。

Aは太平洋や大西洋のような大洋、またはバイカル湖のようなクリアな深湖。水深が深くなるほど、短波長(紫)と長波長(赤く黄)が水

に吸収されるので、海は青く見える。青い光がもっとも深くまで届く。たとえば、水深100mより深い場所にいるキンメダイの身体は赤い。その水深では青い光がほとんど届かない。深海には青い光が少し届くけれど、赤い身体は青を反射しないのでキンメダイは真っ暗な存在で目立たない。

自分(ルアー)を目立たせたくなくければ、その環境に届く光とは違う波長の色にして発色させないようにする。色を発色させなければ、その環境に届く光と同じ色にする。また、グレイ系(つや消しの銀なども含む)は太陽光に含まれるどの光に対しても色彩を発色しないので目立ちません。

魚の眼球の仕組み

それぞれの色覚センサーが網膜のどこにあるか

ゼブラフィッシュが持つ緑型センサーの4タイプが、網膜のどの部分にあるのかを調べると、緑型1が網膜の真ん中部分、緑型2は1と重なりつつ網膜の上部もカバー、緑型3は1と2と重ならない2か所に配置され、緑型4が網膜の下部カバーしつつ上端にも配置されています。

赤型センサーの2タイプも、成魚では赤型1が網膜の上部と下部に配置され、赤型2は中間部分をカバーしていました。やはりふたつのタイプが網膜の違う場所に使われています。

ゼブラフィッシュが持つ緑型センサーの4タイプが、網膜のどの部分にあるのかを調べると、緑型1が網膜の真ん中部分、緑型2は1と重なりつつ網膜の上部もカバー、緑型3は1と2と重ならない2か所に配置され、緑型4が網膜の下部カバーしつつ上端にも配置されています。

ゼブラフィッシュ成魚における緑オプシンの発現パターン



ゼブラフィッシュの眼球を薄く切ったもの。網膜のそれぞれの場所に緑型センサーの1~4が配置されている。(画像提供：河村正二)

Bは植物プランクトンがいる水。紫く青、オレンジく赤が水に吸収されるので、水が緑っぽく見える。深くなるほど屈折率が少なくなる。

Cは沼。濁度が高いので水深2~3mで光はほとんど届かなくなり暗くなる。水は暗い色に見える。

このように多様な水環境の光に合わせて魚は生きています。たとえば深海魚などは、青以外の光が届かない場所のできる4色型の色覚センサーは不要です。それぞれ違う環境で生きる魚の色覚システムが多様であることは予測できます。

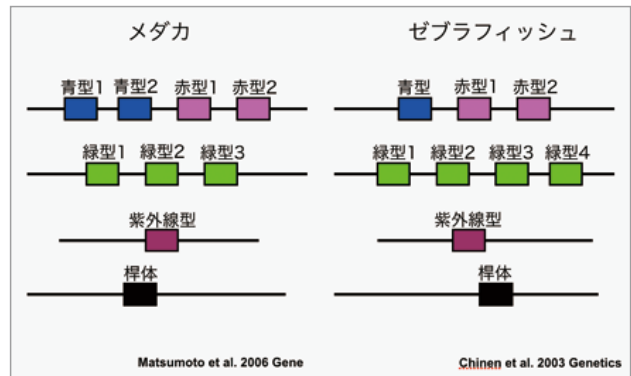
12 メダカとゼブラフィッシュ

研究室で目を調べたのは、淡水魚で浅い場所に住んでいるメダカとゼ



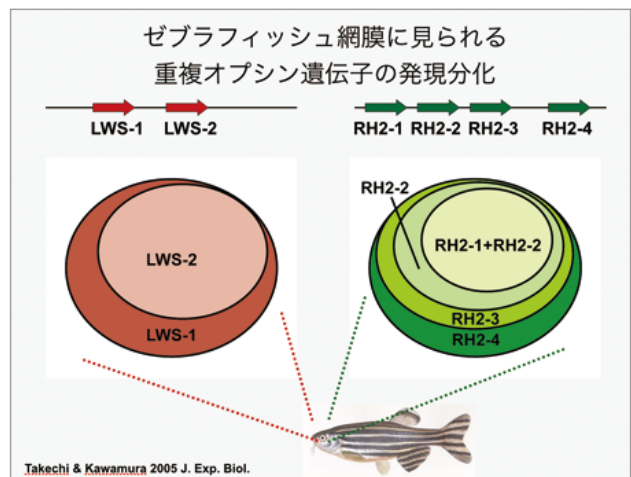
河村先生の研究室がある東京大学・柏の葉キャンパス。夕日はオレンジだけど、日没後から真っ暗になるまでの間は、太陽光のうち紫外線や紫(短波長)が相対的に多く地上に届く時間帯だ。魚類は紫外線センサーを活用しているはず

メダカとゼブラフィッシュの色覚センサーの比較



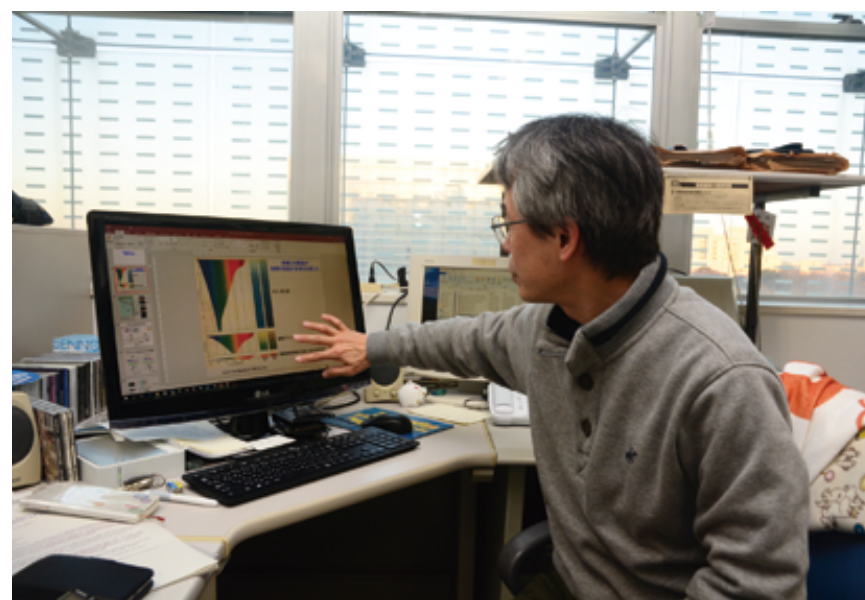
メダカもゼブラフィッシュも4色型で計8タイプの色覚センサーをもっている。ヒトは3色型で計3タイプ(画像提供：河村正二)

ゼブラフィッシュ網膜に見られる重複オプシン遺伝子の発現分化



赤型オプシン2タイプと、緑型オプシン4タイプそれぞれの錐体が網膜のどこにあるのかを魚の側面方向から見た図。赤型2が網膜の中央から上側を占めていて、赤型1は主に下側(腹側)を占めています。緑型4タイプの配置は図のとおり(画像提供：河村正二) (Takechi, M., & Kawamura, S. (2005). Temporal and spatial changes in the expression pattern of multiple red and green subtype opsin genes during zebrafish development. The Journal of Experimental Biology, 208 (Pt 7), 1337-1345のFig. 6, Fig. 7から改変)

魚の色覚は ヒトよりカラフル!



河村先生は約3時間をかけて魚の色覚について懇切丁寧に解説してくれた

14 センサーがある場所の意味

ゼブラフィッシュで反応する光の波長が違う赤型2タイプ、緑型4タイプのセンサーが、網膜のどこに配置されているのかを見てきました。センサーの配置には、どのような意味があるのでしょうか。

ゼブラフィッシュの眼球を縦に切った断面図を見てみましょう。網膜の中央と上側には短波長に反応するセンサー、下側には長波長に反応するセンサーが配置されています。つまり、水面や空を見るときに長波長のセンサーを使い、底を見るときに短波長のセンサーを使っているということです。

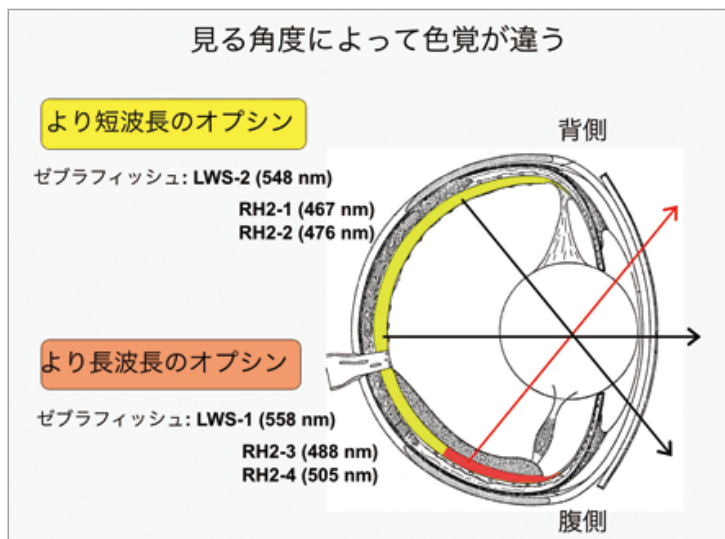
上から来る光は、太陽光の全スペクトルに近い、短波長から長波長までそろった光です。下から来る光は、水というフィルターを通過して、いくつかの色が水に吸収されたあとの光で、光量も上から来る光より少ない。魚にとっては、光を見る角度が大事で、角度によって色覚センサーを使い分けているのです。

15 バスはどのようなのか?

図はゼブラフィッシュのもので、色覚センサーの種類や配置は、魚種や水の環境の違いによって多様なパターンがあると考えられます。そのほかの魚種やバスについては、眼球の網膜をきっちり調べていないので答えられません。

一般論として、魚類はヒトよりも高度な色覚センサーをもっていて、ヒトには見えない紫外線も含めて、ヒトよりも多くの色を見分けていると言えます。

見る角度によって色覚が違う



ゼブラフィッシュの眼球を縦に切った断面図。網膜の中央から上側にはより短波長のセンサー、下側にはより長波長のセンサーがある。上、中、下と見る方向によって違うタイプのセンサーが反応している(画像提供: 河村正二)

たとえばヒトは3色型のセンサー(赤、緑、青)が同じくらいの割合で反応して、光量が多ければ脳が白だと判断します。光量が少なければグレー、さらに光量が少なくて暗ければ黒と判断します。ヒトにとっては白に見える物でも、紫外線を含む4色型色覚の鳥や魚にとっては白が見えている白とは違うかもしれない。それがどう見えているかヒトが実感することはできないのです。

ゼブラフィッシュ以外の魚も自分より上にある水面と、下にある底をきっちり見るために網膜の上下で違う色覚センサーを使っているとか、薄暗い状況でも桿体細胞の超高度センサーを使って鮮明な白黒映像を見ているとか、いろいろなことができていく可能性があります。

バスは桿体による鮮明な白黒映像と、錐体による色覚情報で、ルアーの形や色をヒト以上にきっちり見ていると考えていいと思います。きっちり見えていることで「これは偽物、食えない」と魚が判断することは考えられます。