

# 哺乳动物视锥蛋白基因进化研究进展

陈萌萌<sup>①</sup>, 于黎<sup>②\*</sup>, 靳伟<sup>②</sup>, 张鑫<sup>②</sup>, 张亚平<sup>②③\*</sup>

① 云南大学生命科学学院生物学基地班, 昆明 650200;

② 云南大学/云南省生物资源保护和利用重点实验室, 昆明 650091;

③ 中国科学院昆明动物研究所遗传资源和进化国家重点实验室, 昆明 650223

\* 联系人, E-mail: yuli1220@yahoo.com.cn; zhangyp1@263.net.cn

2009-07-25 收稿, 2009-11-09 接受

国家重点基础研究发展计划(编号: 2007CB411600)、国家自然科学基金(批准号: U0836603)、国家大学生创新实验项目、国家基础科学人才培养基金(编号: J0730652)、云南大学生命科学实验教学示范中心创新实验项目和教育部高等理工教育教学改革与实践项目(编号: 239)资助

**摘要** 视觉对于生物进化有重要意义, 生物可以调整它们的视觉系统以应付它们所处的特定的光环境. 认识和了解生物视觉系统感知的分子机制尤为重要, 视蛋白基因氨基酸序列(基因型)和色素吸收光谱值 $\lambda_{\max}$ (表型)之间的关联使视蛋白基因成为研究视觉进化的一个很好的模式系统. 研究表明, 视蛋白基因以及视锥色素在哺乳动物进化中表现出显著的多态性, 视觉感知的分子机制远比人们以前所认知的更为复杂和扑朔迷离. 本文将评述近年来哺乳动物重要类群中视觉系统视蛋白基因进化研究进展, 为进一步深入研究哺乳动物视觉感知的分子机制提供基础资料.

## 关键词

哺乳动物  
长/中波视蛋白基因  
(LWS/MWS)  
短波长视蛋白 1 基因  
(SWS1)  
视觉  
色觉  
进化

视觉是生物获得外界信息的一个重要来源, 是生物最重要的感觉器官. 视蛋白作为一类由视觉细胞产生的跨膜蛋白<sup>[1]</sup>, 是眼部感受光线的第一站, 它通过与其偶联的 G 蛋白及磷酸化级联反应将光信号放大并通过一系列信号传导途径将信息传递至大脑. 视觉系统中的视蛋白包括视杆细胞和视锥细胞中的视蛋白<sup>[2]</sup>. 视杆细胞主要感受弱光(暗视觉), 无色觉功能, 而视锥细胞则主要感受强光(明视觉)和色觉<sup>[2]</sup>. 自从人类视蛋白基因在 20 多年前首先被分离和测序以来<sup>[3]</sup>, 成百个视蛋白基因已经从许多不同物种中相继获得. 所有脊椎动物的视蛋白基因可分成 5 类: *Rh1* (rhodopsin)基因编码视杆细胞中所有感光色素; *LWS/MWS* (long/middle wavelength sensitive type, 长/中波长视蛋白基因), *Rh2* (*Rh1*-like), *SWS1* (short wavelength sensitive type 1, 短波长视蛋白 1 基因)和 *SWS2* (short wavelength sensitive type 2, 短波长视蛋白 2 基因)编码在视锥细胞中表达的各种类型的感光

色素<sup>[4,5]</sup>. 由于 *LWS* 和 *MWS* 序列同源性极高(>96%), 一般将二者统称为 *LWS* 基因家族. 每一种色素分别对某一段波长的光特别敏感. *Rh1*, *LWS/MWS*, *Rh2*, *SWS2* 和 *SWS1* 对应的感光色素最大吸收光谱值( $\lambda_{\max}$ )范围分别为 490~510, 495~570, 470~530, 415~480 和 355~450 nm<sup>[6~8]</sup>. L 型和 M 型视锥细胞对整个可见光波段(380~760 nm)敏感, 而 S 型视锥细胞的敏感区域在 380~550 nm 波长范围<sup>[2,9]</sup>. *Rh1*, *Rh2*, *SWS1* 和 *SWS2* 基因来自常染色体, 每个基因都由 5 个外显子和 4 个内含子组成, 只有鱼类的 *Rh1* 基因例外<sup>[10,11]</sup>, 其 4 个内含子都缺失; *LWS* 和 *MWS* 基因位于 X 染色体上, 呈头尾相连串联排列<sup>[2,6]</sup>, 每个基因都包括 6 个外显子和 5 个内含子<sup>[10]</sup>. 研究表明, 一个视蛋白基因的一个氨基酸变异就可以引起 $\lambda_{\max}$ 的改变, 这种基因型(氨基酸序列)和表型( $\lambda_{\max}$ )的对应使视蛋白基因成为分子进化研究中一个很好的模式系统<sup>[12,13]</sup>.

进化分析表明, 所有视锥蛋白基因家族在寒武

纪早期就已出现(大约 54000 万年前)<sup>[15]</sup>. 虽然大部分脊椎动物, 包括鸟类、鱼类、爬行类和两栖类, 都含有上述 4 种视锥色素的编码基因, 然而多数哺乳动物, 除了少量有袋类和单孔类以外<sup>[16,17]</sup>, 却只有 *LWS* 基因家族和 *SWS1* 视蛋白基因<sup>[18]</sup>. *L* 型感光色素占的比例较大, 而 *S* 型感光色素只有 5%~15%<sup>[19]</sup>. 哺乳动物与其他脊椎动物在视蛋白基因类型数量上的差异, 在进化上一般认为是在哺乳动物早期进化历史中的某个时间丢失了另外两个视锥蛋白基因, *Rh2* 和 *SWS2*, 推测可能与哺乳动物适应夜行生活方式, 从而视觉与其他感觉器官相比重要性减弱有关<sup>[20]</sup>.

研究表明, 视锥色素类型数量与色觉维度呈正相关. 生物对于颜色的感觉来源于视网膜中不同视觉色素细胞的相对激活程度. 拥有 1, 2 和 3 个视锥色素的动物分别表现为单色、双色(没有红-绿视觉)和三色(可以区分红、绿和蓝色彩)色觉<sup>[20]</sup>. 这种相关性使我们可以通过对视蛋白基因的分析来推断动物的色觉能力, 反之亦然. 除了对短波敏感(蓝)的视觉色素(*SWS1*)以外, 一般的哺乳动物只拥有长/中波敏感(红/绿)视觉色素中的中波敏感(绿)色素(*MWS*)<sup>[21]</sup>. 因此, 多数哺乳动物表现为双色色觉<sup>[22]</sup>, 只能区分蓝色和绿色. 有趣的是, 大约 4000~3000 万年前, 灵长类祖先的视觉色素基因发生了一次基因复制, 衍生出了可以识别红色的色素基因(*LWS*), 发展出现在的三色视觉系统<sup>[2,21]</sup>, 比其他哺乳动物能够更好地区分五颜六色. 而最近的一项对夜行生活历史长达至少 5200 万年的蝙蝠的视蛋白基因研究, 意外地发现多数蝙蝠仍然与多数哺乳动物一样具有双色色觉, 而且是兽类中第 3 类能够看到紫外光的动物, 这个发现挑战了“弱光环境促使动物视觉退化”的传统经典理论, 而且提出了“感觉代偿”的感官进化新机制, 揭示了蝙蝠的视觉世界<sup>[23]</sup>. 因此, 动物视蛋白基因的进化以及视觉感知的分子机制远比人们以前所认知的更为复杂和扑朔迷离. 本文对近年来哺乳动物重要类群中视觉系统视蛋白基因进化研究进展做详尽综述, 为进一步深入开展哺乳动物视觉感知的分子机制奠定基础.

## 1 同灵长类视锥蛋白基因和色觉功能

灵长类之所以比其他哺乳动物能够更好地区分五颜六色是因为它们拥有 3 种感光色素蛋白, 而每种感光色素只对特定波长的光敏感<sup>[24]</sup>, 通常被称为短

(*S*)、中(*M*)和长(*L*)波长感光色素. *S* 波长感光色素由 *SWS1* 视蛋白基因家族编码, 而 *M* 和 *L* 波长感光色素由 *LWS* 基因家族成员编码. 其他大部分哺乳动物只有两种感光色素, 因此分辨色彩的能力受到了限制. 最初的研究表明, 灵长类的三色视觉源自双色视觉, 位于 X 染色体的 *M* 波长感光色素基因发生了基因重复, 得到 *L* 波长感光色素. 据推测这个事件发生在狭鼻猴(分布于旧大陆的高等灵长类, 包括人类、猿类和旧大陆猴)的共同祖先身上, 大约在 4000~3000 万年前<sup>[3]</sup>. 研究证明, 所有狭鼻猴物种都拥有这 3 种感光色素<sup>[25,26]</sup>, 并具有相似的三色视觉功能<sup>[20]</sup>.

然而, 对阔鼻猴(新大陆猴)的视蛋白进行研究却发现一个完全不同的进化历史, 大大促进了人们对灵长类视蛋白基因和色觉进化的认识. 与狭鼻猴不同, 多数阔鼻猴表现出 X 染色体视蛋白基因多态性<sup>[27]</sup>. 多态性主要由位于 X 染色体上的 *LWS* 基因家族等位基因变异引起. 这些灵长类的 *M/L* 感光色素有 3 个等位基因类型, 每个等位基因类型编码的感光色素都有一个特定的吸收光谱. 因此, 雄性和 X 染色体视蛋白基因座位为纯合子的雌性阔鼻猴表现为双色视觉, 而 X 染色体视蛋白基因座位为杂合子的雌性阔鼻猴则表现为三色视觉<sup>[28-30]</sup>. 研究认为, 这 3 个等位基因, 与主要组织相容性复合体基因座位的等位基因类似, 可能也是通过平衡选择作用来维持<sup>[31]</sup>. 有趣的是, 这种多态性色觉进化模式在阔鼻猴中的两个类群并不适用. 一个是夜猴属(*Aotus* genus), 也叫猫头鹰属, 是仅有适应于夜间活动的阔鼻猴物种. 在夜猴属中, *L/M* 视蛋白基因没有多态性<sup>[22]</sup>, 而且 *S* 视蛋白基因也出现了致死突变变异, 没有 *S* 感光色素表达<sup>[32,33]</sup>, 因此在夜猴属物种中的视网膜中, 只有一种感光色素, 据此推断夜猴属物种无色觉功能. 另一个类群是吼猴属(*Alouatta* sp). 它们则与狭鼻猴中的视蛋白基因进化模式相同, 在 X 染色体上有独立的 *M* 和 *L* 视蛋白基因, 有三色视觉功能<sup>[34]</sup>. 因此, 通过基因重复产生三色视觉的进化在灵长类中发生了 2 次, 一次发生在狭鼻猴的共同祖先身上, 大约是 4000~3000 万年前; 另一次发生在吼猴身上, 大约是 1600~700 万年前.

除了狭鼻猴和阔鼻猴, 灵长目的第三大类群是分布于非洲和东南亚的原猴类. 这些灵长类的 *M/L* 感光色素在物种之间有明显的差异. 一些日间活动的物种与多数阔鼻猴一样, 具有 *M/L* 色素多态性. 雄

性和 X 染色体视蛋白基因座位为纯合子的原猴为双色视觉, 而 X 染色体视蛋白基因座位为杂合子的原猴为三色视觉. 而另一些原猴物种与多数非灵长类哺乳动物类似, 只有 S 和 M 感光色素, 因此为双色视觉. 另外, 还有一些夜行的原猴类, 则与阔鼻猴中的夜猴属一样, 只有一种类型的 M/L 感光色素, 缺少色觉功能<sup>[20]</sup>.

综上所述, 在现代灵长类中, 视锥蛋白基因在不同类群中发生了多次不同的进化变异, 包括: (1) S 视锥蛋白基因在一些阔鼻猴和多数原猴类群中丧失功能; (2) 视锥蛋白基因多态性在几乎所有阔鼻猴和少数原猴中出现; (3) 由基因重复产生第 3 个视锥蛋白基因在狭鼻猴和少数阔鼻猴中发现<sup>[20]</sup>. 此外, 人类中的 X 染色体视锥蛋白基因还表现出大量在其他狭鼻猴中没有观察到的多态性<sup>[35-37]</sup>, 说明这些视锥蛋白基因多态性出现在过去 600~500 万年前<sup>[20]</sup>.

## 2 SWS1 视锥感光色素进化和 UV 视觉

由 SWS1 基因家族产生的视锥感光色素可根据在紫外线(UV)光谱峰值的不同分成两类, 这两类感光色素的最大吸收光谱值( $\lambda_{\max}$ )分别在 360~390 和 395~436 nm 之间, 前者一般被称为 UV 型感光色素, 后者为 S 感光色素<sup>[20]</sup>. UV 在物种配偶选择、觅食和交流方面都发挥着重要作用. 对视蛋白基因序列比较分析发现 UV 感光色素起源较早<sup>[38]</sup>, 在鱼类、爬行类、两栖类和哺乳动物的部分物种中都存在<sup>[39]</sup>. 通过推断脊椎动物祖先的 SWS1 视蛋白氨基酸序列, 采用重组 DNA 和定点突变技术构建祖先蛋白, 结果显示产生的视觉色素  $\lambda_{\max}$  为 361 nm, 表明脊椎动物祖先存在对 UV 敏感的视锥蛋白<sup>[40,41]</sup>. 而在一些类群的进化过程中, UV 感光色素可转变为 S 感光色素, 有时又可转变回 UV 色素, 因此 UV 和蓝色视觉之间的反复转变比较容易. 例如在鸟类中就发现了至少 4 次 UV 视觉的重新获得, 6 个氨基酸替换与鸟类中 UV 和 S 感光色素的转变相关<sup>[42]</sup>. Shi 和 Yokoyama<sup>[40]</sup>对脊椎动物的 SWS1 视蛋白基因进行分析认为, UV 视觉是否存在与生物周围环境是否存在 UV 光线和生物是否有依赖于 UV 的行为有关, 如脊椎动物中有“活化石”之称的腔棘鱼, 因其生活在海洋 200 m 深处, 短波长光线如紫外光无法到达, 所以它的 SWS1 基因呈现假基因化. 研究发现, 多数哺乳动物的 S 型感光色素已经从对 UV 敏感转移到对蓝(紫)色(S)敏感, 有趣

的是, 有研究表明, 一个氨基酸的替换就可以完成从 UV 敏感性向蓝(紫)色敏感性的转变<sup>[43,44]</sup>. 目前只有少数哺乳动物仍然保留了祖先 UV 敏感性<sup>[45-47]</sup>, 如啮齿类中的家鼠(*Mus musculus*)、大鼠(*Rattus norvegicus*)、沙鼠(*Meriones unguiculatus*)、八齿鼠(*Octodon degus*)等, 有袋类中的短尾矮袋鼠(*Setonix brachyurus*)等以及大部分蝙蝠<sup>[23]</sup>. 相比之下, 啮齿类中的松鼠科和豚鼠科等大多数物种则具有对蓝(紫)色敏感的 S 感光色素. 由于多数拥有 UV 敏感性 S 感光色素的物种为夜行性动物, 因此有学者提出从 UV 向 S 感光色素的转变可能与从夜行适应到日行性生活方式有关. 但也有研究发现, 有许多具有 S 感光色素的哺乳动物也是夜行性的, 而有些日行性的啮齿类, 如八齿鼠和沙鼠等, 也有 UV 感光色素, 所以 SWS1 色素类型和生活方式之间可能并没有必然的联系. 那么到底是什么样的选择压力使 UV 敏感性比蓝(紫)色敏感性在一些物种中更有利? 有学者提出, 啮齿类一般使用尿液标记自己的领域和路线, 而尿液能够强烈反射 UV, 因此啮齿类可能不仅要闻这些标记, 而且也要看这些标记<sup>[48]</sup>. 这个假说还需要进一步的验证. 虽然 UV 视觉对于许多生物来说仍然很重要, 但也有研究发现 UV 光线能够损坏视网膜组织, 也许这也可以部分解释为什么在人类、牛、鸡和许多陆地脊椎动物中都不具有 UV 视觉功能<sup>[14]</sup>.

除了能够感受紫外光以外, 哺乳动物 SWS1 感光色素进化的另一个显著特征还表现在 S 视蛋白基因在某些类群中的功能丧失. 除了上述提到的阔鼻猴中夜猴属中的 S 视蛋白基因发生致死突变变异, 从而 S 感光色素不表达以外, 类似的情形在一些其他灵长类, 啮齿类和少量食肉类中也发现<sup>[20,49,50]</sup>. 有趣的是, S 感光色素的功能丧失在海洋哺乳动物中, 如鲸类和鳍脚类(海狮, 海豹和海象)<sup>[51,52]</sup>等, 非常普遍. 到目前为止, 对于引起 S 视锥色素功能丧失的机制以及是否有其他代替 S 感光色素而对短波长辐射敏感的视觉机制还不清楚, 仍然需要深入研究.

## 3 海洋哺乳动物视蛋白基因和色觉功能

海洋哺乳动物要适应一种和陆生哺乳动物截然不同的视觉环境, 因此对海洋哺乳动物, 包括鲸目中的海豚和鲸, 食肉目中的鳍脚类, 即海狮、海豹和海象以及海牛目中的海牛和儒艮的视觉系统的研究将有助于我们进一步认识和理解视觉系统在不同生境



下生物中的适应性进化遗传机制。研究发现,鲸和鳍脚类拥有有功能的M/L感光色素,但是缺少S感光色素,是典型的单色视觉系统<sup>[51,53-55]</sup>,而与鲸关系最近的陆地偶蹄类和与鳍脚类关系最近的陆地食肉类都拥有有功能的M/L和S感光色素,因而推测S感光色素的缺失与鲸和鳍脚类在海洋环境中的视觉适应有关。有学者认为,在海洋环境中,短波长高度发散,不利于产生很好的立体视觉功能,因此对其敏感性下降,S视蛋白基因(*SWS1*)假基因化,无法产生有功能的S感光色素<sup>[56,57]</sup>。

此外,研究发现鳍脚类M/L感光色素的 $\lambda_{\max}$ 为550~560 nm,更接近其陆地食肉目祖先的 $\lambda_{\max}$ ,而不是鲸目类群的 $\lambda_{\max}$ <sup>[52]</sup>。这表明鳍脚类仍然需要适应陆地视觉功能,这与鳍脚类的“两栖性”海洋生活方式相对应,因为与完全适应海洋生活的鲸目不同,鳍脚类有相对固定的时间在浅海滩休息、生殖、交配与脱毛,因此视觉对于它们的陆地生存也同样重要<sup>[52]</sup>。对鳍脚类的视杆色素(*Rh1*)研究也发现其 $\lambda_{\max}$ (约为500 nm)与陆生哺乳动物更为相似<sup>[52]</sup>。

令人惊奇的是,同属海洋哺乳动物的海牛却是典型的双色视觉系统<sup>[58,59]</sup>,具有有功能的S和M/L感光色素。序列分析表明,海牛*SWS1*基因与非洲象有89%的序列相似度,与偶蹄类的牛有88%的序列相似度<sup>[60]</sup>。为什么同属海洋哺乳动物,该物种却存在有完整可读框(ORF)且能编码出有功能的S感光色素的*SWS1*基因?研究表明,这可能与海牛主要生存于浅水滩且适应素食的食性有关。海牛是海洋哺乳动物中唯一以海草为食的类群。浅水滩的光环境与在陆地上的光环境相同,吸收光谱范围都很广<sup>[60]</sup>。生境与食性的不同使海牛与鲸和鳍脚类可能经历了不同的选择压力,长期的自然选择过程导致了它们彼此间视觉系统的差异。

对其他一些半水生的哺乳动物,包括北极熊、海獭、水獭和河马的研究表明,它们与其他多数陆地哺乳动物一样,具有双色视觉功能,M/L和S感光色素都有功能<sup>[52,61]</sup>。这些物种中双色色觉功能的保留可能与它们的陆地活动有关<sup>[19,61]</sup>。

目前的研究支持S感光色素在不同海洋哺乳动物进化支上的独立缺失是一种趋同进化,经受相同的选择压力,但这个选择压力具体是什么仍然还不清楚。一种较为认同的假说认为是由于水中的光环境亮度较低,且波长单一而引起视觉系统功能下降。

此外,研究发现海洋哺乳动物中普遍存在的M/L感光色素的 $\lambda_{\max}$ 都不同,在波长敏感程度上发生了改变,都表现为向S感光色素进化的趋势,但是为什么在这些物种中不选择本身就对短波敏感的S感光色素而选择了对长波敏感的M/L感光色素呢?总之,视蛋白基因在海洋哺乳动物中的适应性进化还有待于进一步的研究。

#### 4 夜行性/日行性哺乳动物视锥蛋白基因进化

所有哺乳动物中都有视杆细胞和视锥细胞,视杆/视锥细胞的比率与物种活动模式具有一定的相关性。一般来说,日行性哺乳动物比夜行性哺乳动物有更多的视锥细胞(夜行性动物为200:1,日行性动物为1:20)<sup>[19]</sup>。对它们的视锥蛋白进行研究发现,多数夜行性动物缺少S感光色素,只有L/W感光色素,因此没有色觉功能,而它们最近的姐妹群类群则多数表现为双色视觉。例如,在食肉目浣熊科中,夜行性的普通浣熊(*Procyon lotor*)、食蟹浣熊(*Procyon cancrivorus*)和蜜熊(*Potos flavus*)缺少S感光色素,而日行性的长鼻浣熊(*Nasua olivacea*)则同时拥有L/W和S感光色素<sup>[49,50]</sup>;在啮齿类小鼠属中,锡金小鼠(*Mus pahari*)缺少S感光色素,而其他小鼠物种中则有有功能的S感光色素;在新大陆猴中,猫头鹰猴属是唯一一个夜行性类群,也只有它们表现为S感光色素的缺失<sup>[33]</sup>。因此,S感光色素在哺乳动物进化中发生了多次独立缺失。这种缺失并不会严重影响这些动物的生存,因为夜行性动物主要使用视杆视觉,色盲对于它们来说并不构成生存障碍<sup>[19]</sup>。有趣的是,到目前为止,还没有在任何哺乳动物中发现L/W感光色素的缺失。L/W感光色素在视锥色素中数量较多,除了色觉感知以外,它们在视觉亮度和灵敏度方面也发挥着重要作用,因此缺失L/W感光色素将会严重妨碍生物的视觉能力,而S感光色素仅仅用于色觉功能,相比起来更容易发生变异<sup>[19]</sup>。

近年来的一些研究表明,在一些夜行性哺乳动物中也存在两种感光色素,具有色觉功能<sup>[23,62]</sup>。例如,习惯于夜行生活的蝙蝠,其敏锐的听觉和准确的回声定位能力令人惊讶,加上蝙蝠的眼睛很小,所以很多人认为蝙蝠的视觉能力已经退化,也有人认为蝙蝠是“色盲”,不能分辨颜色,然而Zhao等人<sup>[23]</sup>最近对夜行生活历史长达至少5200万年的蝙蝠视锥细胞中的视蛋白基因进行研究发现多数蝙蝠仍然与其他

哺乳动物一样,具有双色觉,S和M/L视蛋白基因都是有功能的,而且可以看到紫外光。蝙蝠是整个兽类中除了啮齿类和有袋类以外第3类能看到紫外光的动物。既然大部分蝙蝠都具有双色觉,那么为什么恒频蝙蝠和栖息于洞穴内的旧大陆果蝠的明视觉会有所退化呢?传统观点认为长期的夜行生活以及弱光环境是造成蝙蝠视觉退化的主要原因,但是该项研究发现:旧大陆果蝠原本生活在树上,进化过程中有小部分栖息地变为基本无光的洞穴,长此以往导致这部分旧大陆果蝠视觉发生退化。但对恒频蝙蝠而言,视觉退化的根本原因在于它具有一种更发达的回声定位能力。发达的听觉使恒频蝙蝠不再需要发达的视觉,进而引起视觉退化。为适应生存环境,一种感觉形式的退化也会引起其他感觉形式的代偿性增强。这就如同盲人在丧失了视觉能力之后,触觉、听觉等其他感觉能力会有所增强。感觉代偿进化机制的提出,对于动物感觉系统的进化和夜行生活的研究具有重要的指导意义<sup>[23]</sup>。

此外,对一些适应于地穴生活方式的哺乳动物进行研究发现,多数地穴物种的视锥细胞比例(10%~15%)更接近于陆地上日行性动物,而不是夜行性动物,而且这些物种中的视杆细胞密度比陆地夜行性动物的密度低很多,因此地穴哺乳动物中视杆细胞数量减少,而视锥细胞数量保留或增加,这看起来并不是一种对无光环境的适应表现<sup>[19,63-65]</sup>。而且视锥蛋白在这些物种中也表现出明显的多样性,

从L/W和S感光色素的混合存在,到S感光色素为主要形式,再到视蛋白的共表达,都支持物种特异性适应<sup>[19]</sup>,并不支持传统观点认为地穴哺乳动物为了适应无光的地下环境,其视觉系统经历了趋同退化<sup>[66,67]</sup>。

## 5 结语与展望

视觉对于生物进化有重要意义,生物可以调整它们的视觉系统以应付它们所处的特定的光环境。认识和了解生物视觉系统感知的分子机制显得尤为重要,视蛋白基因氨基酸序列和色素吸收光谱值( $\lambda_{\max}$ )之间的关联使视蛋白基因成为视觉进化研究一个很好的模式系统。本文揭示了视蛋白基因以及视锥色素在哺乳动物进化中的多样性,尤其在啮齿类中。这并不在意料之外,因为它们是哺乳动物中包含物种最丰富的一个类群,占据各种类型的栖息地,而偶蹄类看似是多样性最少的一个类群,几乎所有物种都有典型的视杆细胞,L/W和S感光色素<sup>[35]</sup>。近年来,随着分子生物学的发展,我们对于哺乳动物视觉系统感知及其分子机制的认识有了长足进步,但是,还有很多问题尚待解决。本文也对目前无法解释的现象做了阐述。虽然其中一些可以用选择压力来解释,但是却缺乏行为和生理学方面的证据<sup>[35]</sup>。在今后的研究中,随着对更多类群的视蛋白基因进行深入研究,必将使我们能够对动物视觉系统适应性进化分子机制方面有进一步的认识和了解。

## 参考文献

- 1 Shichida Y, Imai H. Visual pigment: G-protein-coupled receptor for light signals. *Cell Mol Life Sci*, 1998, 54: 1299—1315
- 2 冯琛莉,戴锦晖,褚仁远. 视蛋白的研究进展. *国际眼科纵览*, 2006, 30: 217—220
- 3 Nathans J, Thomas D, Hogness D S. Molecular genetics of human color vision: The genes encoding blue, green and red pigments. *Science*, 1986, 232: 193—202
- 4 Hisatomi O, Tokunaga F. Molecular evolution of proteins involved in vertebrate phototransduction. *Comp Biochem Physiol B*, 2002, 133: 509—522
- 5 Jacobs G H, Rowe M P. Evolution of vertebrate colour vision. *Clin Exp Optom*, 2004, 87: 206—216
- 6 Bowmaker J K. Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision Res*, 2008, 48: 2022—2041
- 7 Yokoyama S. Molecular evolution of color vision in vertebrates. *Gene*, 2002, 300: 68—79
- 8 Wang F Y, Yang H Y, Chen J S C, et al. Adaptation of visual spectra and opsin genes in seabreams. *Vision Res*, 2009, 49: 1860—1868
- 9 Stockman A, Sharpe L T. The spectral sensitivities of the middle- and long-wavelength-sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype. *Vision Res*, 2000, 40: 1711—1737
- 10 Yokoyama S. Molecular genetic basis of adaptive selection: Examples from color vision in vertebrates. *Annu Rev Genet*, 1997, 31: 315—336
- 11 Fitzgibbon J, Hope A, Slobodyanyuk S J, et al. The rhodopsin-encoding gene of bony fish lacks introns. *Gene*, 1995, 164: 273—277
- 12 Yokoyama S. Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Prog Retin Eye Res*, 2000, 19: 385—419

- 13 Gojobori J, Innan H. Potential of fish opsin gene duplications to evolve new adaptive functions. *Trends Genet*, 2009, 25: 198—202
- 14 Zhang J J. Paleomolecular biology unravels the evolutionary mystery of vertebrate UV vision. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 8045—8047
- 15 Collin S P, Trezise A E O. The origins of colour vision in vertebrates. *Clin Exp Optom*, 2004, 87: 217—233
- 16 Arrese C A, Hart N S, Thomas N, et al. Trichromacy in Australian marsupials. *Neuron*, 1994, 12: 1131—1138
- 17 Davies W L, Carvalho L S, Cowing J A, et al. Visual pigments of the platypus: A novel route to mammalian colour vision. *Curr Biol*, 2007, 17: R161—R163
- 18 Yokoyama S, Radlwimmer F B. The “five-sites” rule and the evolution of red and green color vision in mammals. *Mol Biol Evol*, 1998, 15: 560—567
- 19 Peichl L. Diversity of mammalian photoreceptor properties: Adaptations to habitat and lifestyle? *The Anatomical Record Part A*, 2005, 287A: 1001—1012
- 20 Jacobs G H. The biology of variations in mammalian color vision. In: Berthoz A, Christen Y, eds. *Neurobiology of “Umwelt”: How Living Beings Perceive The World, Research and Perspectives in Neuroscience*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2009
- 21 李文琪, 王韵. 三色视觉进化探秘. *生理科学进展*, 2008, 39: 60
- 22 Jacobs G H. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biol Rev*, 1993, 68: 413—471
- 23 Zhao H, Rossiter S J, Teeling E C, et al. The evolution of color vision in nocturnal mammals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 8980—8985
- 24 Brown P K, Wald G. Visual pigments in human and monkey retinas. *Nature*, 1963, 200: 37—43
- 25 Bowmaker J K, Astell S, Hurst D M, et al. Photosensitive and photostable pigments in the retinae of Old World monkeys. *J Exp Biol*, 1991, 156: 1—19
- 26 Jacobs G H, Deegan II J F. Uniformity of colour vision in Old World monkeys. *Proc Royal Soc London B*, 1999, 266: 2023—2028
- 27 Jacobs G H. New World monkeys and color. *Int J Primatol*, 2007, 28: 729—759
- 28 Jacobs G H. Within-species variations in visual capacity among squirrel mokeys (*Saimiri sciureus*): Color vision. *Vision Res*, 1984, 24: 1267—1277
- 29 Jacobs G H, Neitz J, Crognale M. Color vision polymorphism and its photopigment basis in a callitrichid monkey (*Saguinus fuscicollis*). *Vision Res*, 1987, 27: 2089—2100
- 30 Tovee M J, Bowmaker J K, Mollon J D. The relationship between cone pigments and behavioural sensitivity in a New World monkey (*Callithrix jacchus jacchus*). *Vision Res*, 1992, 32: 867—878
- 31 Shyue S K, Hewitt-Emmert D, Sperling H G, et al. Adaptive evolution of color vision genes in higher primates. *Science*, 1995, 269: 1265—1267
- 32 Jacobs G H, Neitz M, Neitz J. Mutations in S-cone pigment genes and the absence of colour vision in two species of nocturnal primates. *Proc Royal Soc London B*, 1996, 263: 705—710
- 33 Martin P R, Grunert U, Chan T L, et al. Spatial order in short-wavelength-sensitive cone photoreceptors: A comparative study of the primate retina. *J Opt Soc Am A*, 2000, 17: 557—567
- 34 Jacobs G H, Neitz M, Deegan J F, et al. Trichromatic colour vision in New World monkeys. *Nature*, 1996, 383: 156—158
- 35 Neitz M, Neitz J. Molecular genetics of human color vision and color vision defects. In: Chalupa LM, Werner J S, eds. *The visual neurosciences*. Cambridge: MIT Press. 2003
- 36 Jacobs G H, Williams G A. The prevalence of defective color vision in Old World monkeys and apes. *Color Res Appl*, 2001, 26: S123—S127
- 37 Onishi A, Koike S, Ida M, et al. Dichromatism in macaque monkeys. *Nature*, 1999, 402: 139—140
- 38 Hunt D M, Cowing J A, Wilkie S E, et al. Divergent mechanisms for the tuning of shortwave sensitive visual pigments in vertebrates. *Photochem Photobiol Sci*, 2004, 3: 713—720
- 39 Jacobs G H. Ultraviolet vision in vertebrates. *Am Zool*, 1992, 32: 544—554
- 40 Shi Y, Yokoyama S. Molecular analysis of the evolutionary significance of ultraviolet vision in vertebrates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 8308—8313
- 41 Hunt D M, Wilkie S E, Bowmaker J K, et al. Vision in the ultraviolet. *Cell Mol Life Sci*, 2001, 58: 1583—1598
- 42 Odeen A, Hastad O. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Mol Biol Evol*, 2003, 20: 855—861
- 43 Cowing J A, Poopalasundaram S, Wilkie S E, et al. The molecular mechanism for the spectral shifts between vertebrate ultraviolet- and violet-sensitive cone visual pigments. *Biochem J*, 2002, 367: 129—135
- 44 Parry J W L, Poopalasundaram S, Bowmaker J K, et al. A novel amino acid substitution is responsible for spectral tuning in a rodent vio-

- let-sensitive visual pigments. *Biochemistry*, 2004, 43: 8014—8020
- 45 Jacobs G H, Neitz J, Deegan II J F. Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light. *Nature*, 1991, 353: 655—656
- 46 Jacobs G H, Calderone J B, Fenwick J A, et al. Visual adaptations in a diurnal rodent, *Octodon degus*. *J Comp Physiol A*, 2003, 189: 347—361
- 47 Govardovskii V I, Rohlich P, Szel A, et al. Cones in the retina of the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*: An immunocytochemical and electrophysiological study. *Vis Res*, 1992, 32: 19—27
- 48 Chavez A E, Bozinovic F, Peichl L, et al. Retinal spectral sensitivity, fur coloration and urine reflectance in the genus *Octodon* (Rodentia): Implications for visual ecology. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, 2003, 44: 2290—2296
- 49 Jacobs G H, Deegan J F. Cone photopigments in nocturnal and diurnal procyonids. *J Comp Physiol A*, 1992, 171: 351—358
- 50 Peichl L, Pohl B. Cone types and cone/rod ratios in the crab-eating raccoon and coati (*Procyonidae*). *Invest Ophthalmol Vis Sci*, 2000, 41: S494
- 51 Levenson D H, Dizon A. Genetic evidence for the ancestral loss of SWS cone pigments in mysticete and odontocete cetaceans. *Proc Royal Soc London B*, 2003, 270: 673—679
- 52 Levenson D H, Ponganis P J, Crognale M A, et al. Visual pigments of marine carnivores: Pinnipeds, polar bear, and sea otter. *J Comp Physiol A*, 2006, 192: 833—843
- 53 Fasick J I, Cronin T W, Hunt D M, et al. The visual pigments of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Visual Neurosci*, 1998, 15: 643—651
- 54 Newman L A, Robinson P R. Cone visual pigments of aquatic mammals. *Vis Neurosci*, 2005, 22: 873—879
- 55 Robinson P R, Newman L A. An investigation of the color vision of marine mammals. Abstract from 2002 Annual Meeting Of The Association For Research in Vision and Ophthalmology (ARVO). Fort Lauderdale, Florida, USA, May 5—10, 2002. Abstract, 4544
- 56 Peichl L, Behrmann G, Kroger R H H. For whales and seals the ocean is not blue: A visual pigment loss in marine mammals. *Eur J Neurosci*, 2001, 13: 1520—1528
- 57 Cowing J A, Poopalasundaram S, Wilkie S E, et al. Spectral tuning and evolution of short wave-sensitive cone pigments in cottoid fish from Lake Baikal. *Biochemistry*, 2002, 41: 6019—6025
- 58 Griebel U, Schmid A. Color vision in the manatee (*Trichechus manatus*). *Vision Res*, 1996, 36: 2747—2757
- 59 Cohen J L, Tucker G S, Odell D K. The photoreceptors of the West Indian manatee. *J Morphol*, 1982, 173: 197—202
- 60 Newman L A, Robinson P R. The visual pigments of the West Indian manatee (*Trichechus manatus*). *Vision Res*, 2006, 46: 3326—3330
- 61 Peichl L, Dubielzig R R, Kubber-Heiss A, et al. Retinal cone types in brown bears and the polar bear indicate dichromatic color vision. Abstract from 2005 Annual Meeting of the Association for Research in Vision and Ophthalmology (ARVO), Fort Lauderdale, Florida, USA, May 1—5, 2005. 4539
- 62 Wang D, Oakley T, Mower J, et al. Molecular evolution of bat color vision genes. *Mol Biol Evol*, 2004, 295—302
- 63 Peichl L, Nemeč P, Burda H. Unusual cone and rod properties in subterranean African mole-rats (Rodentia, Bathyergidae). *Eur J Neurosci*, 2004, 19: 1545—1558
- 64 Mills S L, Catania K C. Identification of retinal neurons in a regressive rodent eye (the naked mole rat). *Vis Neurosci*, 2004, 21: 107—117
- 65 Peichl L, Chavez A E, Ocampo A, et al. The eye and vision in the subterranean rodent cururo (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae). *J Comp Neurol*, 2005, 486: 197—208
- 66 Burda H, Bruns V, Muller M. Sensory adaptations in subterranean mammals. In: Nevo E, Reig O, eds. *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels*. New York: Alan R Liss, 1990. 269—293
- 67 Nevo E. *Mosaic Evolution of Subterranean Mammals: Regression, Progression, and Global Convergence*. Oxford: Oxford University Press, 1999