

# 魚眼の構造と機能

——水晶体の役割を中心にして——

高橋 恭一

(受付 2020年8月4日)

## 1. はじめに

Darwin (1859) は著書『種の起源』の中に、「生物の種を構成する個体には違い（個性）があり、環境に適応した変異を持つ個体が生存して子孫を残し、その変異を伝える確率が高くなる。このように、それぞれの種は環境に適応した方向に変化してきた。」と唱え、この過程を自然選択と呼んだ。現在、この自然選択説は進化<sup>1)</sup>を説明するための最も重要な理論となっている。

『種の起源』には、眼に関する記述<sup>2)</sup>がある。その内容は、『さまざまな距離の対象物に焦点を合わせ、光強度の異なる光を眼に入射させ、球面収差や色収差<sup>3)</sup>を補正するために眼にある独特な工夫の総てが、自然選択によって形成されたと考えることは全く理にかなっていないことを私は率直に告げる。完璧で複雑な眼から非常に不完全で単純な眼までの多くの段階が存在し、各段階の眼がその所有者にとって有用であることを示すことができるならば、さらに眼が微細に変化し、その変化が受け継がれるのであれば、そして、生活状況が変化する中で器官の変異や変化が動物に役立つことを示すことができるのであれば、私たちの想像力ではにわかに信じがたいことであっても、完璧で複雑な眼が自然選択によって形成されたと信じることに無理はない。』である。実際、多くの動物種での眼の研究が進むにつれて、Darwin が想像したような多くの段階の眼が存在することが明らかになってきた。

動物は太陽光を感じるセンサーを獲得し、このセンサーが積極的に動物の行動に利用され、時間をかけて視覚器へと変化（進化）してきたと考えられている（例えば、Nilsson, 2009, 2013; Land & Nilsson, 2012）。Nilsson (2013) は眼の進化をその道筋と対応付け、⑦方向性のない光受容（周囲の光の明るさを感じますが、光の進行方向はわからない。動物の移動に利用する [例えば、有櫛動物]。）、①方向性のある光受容（光や影の方向を感じし、自分の姿勢や動く方向を知るために利用する [例えば、腕足動物や外肛動物など]。）、⑤低解像度の視覚（対象の形を大まかに認識することができる。光の位置を知り、視野内で明暗の動きを感じし、自分を周囲との関係を知るために利用する [例えば、刺胞動物や扁形動物など]。）、そして⑥高解像度視覚（視野内を見ることができ、獲物の検出・追跡、捕食者からの逃避や繁

殖対象の検出・追跡などに利用できる。[例えば、節足動物や脊椎動物など]の4つに分類する仮説を提起している。上記㊸の例として、扁形動物の一種プラナリア (*Dugesia japonica*) にはカップ状に窪んだ構造の中に光受容細胞を持つ眼(眼杯と呼ばれている。)があり、光の強弱を区別し光の方向を認識することが可能である (Parker & Burnett, 1900; Walter, 1907; Taliaferro, 1920; Mineta *et al.*, 2003; Gehring, 2004)。最近、このプラナリアの行動に光波長依存性があること、および両眼に入る光量が等しくよう行動することなどが明らかになった。(Paskin *et al.*, 2014; Akiyama *et al.*, 2018)。さらに㊸の例として、軟体動物の一種であるオウムガイ (*Nautilus pompilius*) の眼にはカップ状の大きな窪みがあり、光が窪みに入る開口部(穴)が小さくなっているピンホール眼が備わっている(例えば、Griffin, 1900; Young, 1965; Barber & Wright, 1969; Muntz & Rai, 1984)。このピンホール眼は眼杯よりも、物体の形や光の方向(動く物体の方向)をより正確に知ることができると考えられている(Nilsson, 2013)。上記㊹には脊椎動物だけでなく節足動物や一部の軟体動物も含まれ、よく発達した眼を持ち、光を受容し外界を正確に捉えることができる(Land & Nilsson, 2012)。ハチ、ゴキブリ、カニやエビなどの節足動物はレンズ系として角膜と円錐晶体、そして視細胞と色素細胞から構成される個眼が多数集まった複眼を持ち、広い範囲の視覚を得ている(例えば、Land, 1981; Laughlin, 1987; Stavenga, 2006)。昆虫類には複眼以外に単眼が存在し、角膜を備え、その下方に多数の光受容細胞が配置されて複眼に匹敵する能力を備えている(クモ類は複眼を持たず、複数の単眼を有している。)(例えば、Blest & Land, 1977; Bitsch & Bitsch, 2005)。タコやイカのような軟体動物の眼は脊椎動物の眼と酷似し、角膜、虹彩、水晶体、硝子体や網膜などの構造を持ち、脊椎動物と同じような視覚を有していると考えられている(例えば、Land & Fernald, 1992; Fernald, 2006; Serb, 2008; Serb & Eerniss, 2008)。しかし、タコやイカの網膜構造は脊椎動物よりも昆虫類などに近く、一層の視細胞が並ぶのみであり、脊椎動物のように視覚情報処理を網膜内で行うことはない。さらに、タコやイカのような軟体動物の眼は表皮から発生するのに対し、魚類から哺乳類に至る脊椎動物の眼は脳から発生するという大きな違いがある。このように、眼は動物の生息環境とそこでの生活に適応するよう、光の強さの検出(明暗の感受性)に加え、視覚の解像度(光の波長の違いの検出、動き検出や物体が動く方向の検出)を変化(進化)させてきたと推測される。

魚類から哺乳類に至る脊椎動物の視覚器の形は概ね球体(眼球と呼ぶ。)であり、角膜と強膜で覆われ、内部には虹彩、水晶体、硝子体、網膜(神経網膜)と色素上皮細胞層などが備わっている(魚類および鳥類には、眼球が球体ではない種がいる[例えば、Walls, 1942; Warrant *et al.*, 2003; Lisney *et al.*, 2012])。眼球の大きさと虹彩の形状に違いが認められるが、これ以外の構造は酷似している。特に、網膜は光受容ならびに色、形や動きなどの視覚

の特徴抽出に関わるが、この網膜を構成する神経細胞のタイプやその配列には類似性があり、ヒトを含む脊椎動物の視覚を理解するため多くの脊椎動物種が研究対象として利用されてきた。脊椎動物網膜における視覚情報処理（特に、明暗、色受容、形を受容形態視、動き・方向感受性のしくみ）の生理学的解析では、魚類の網膜研究がその先駆けとなった。近年、形態学的・生理学的・生化学的研究方法に免疫組織化学的・分子生物学的研究手法が加わり、さらに生きた標本をそのまま利用するイメージング技法が開発され、網膜研究は急速に進んだ。結果として、脊椎動物網膜を構成する神経細胞のタイプとその数、およびこれらの神経細胞が形成するシナプス連絡に顕著な動物種差が存在することが明らかとなってきた（例えば、Gollisch & Meister, 2010; Masland, 2012; Baden *et al.*, 2020）。さらに、脊椎動物網膜の構造や機能の動物種差以外に、水棲の魚類と陸棲の哺乳類では眼球レンズ系、特に水晶体の形状と機能に大きな違いがあることも知られている（例えば、Walls, 1942; Sivak *et al.*, 1999; Gustafsson *et al.*, 2008; Winkler *et al.*, 2015）。

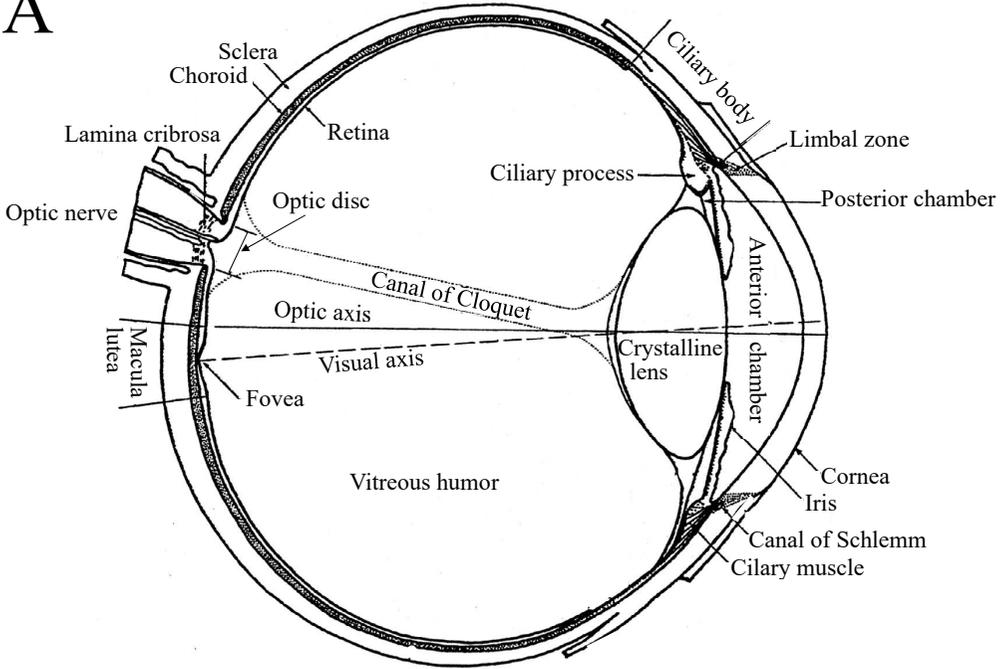
本論文ではコイなどの魚類（太陽光が到達しない深海の魚類とサメやエイなどの軟骨魚類は含まない。）の視覚、特に眼球に備わった光路（眼球レンズ系）に着目して調査を行った。

## 2. 陸棲と水棲動物の視覚器

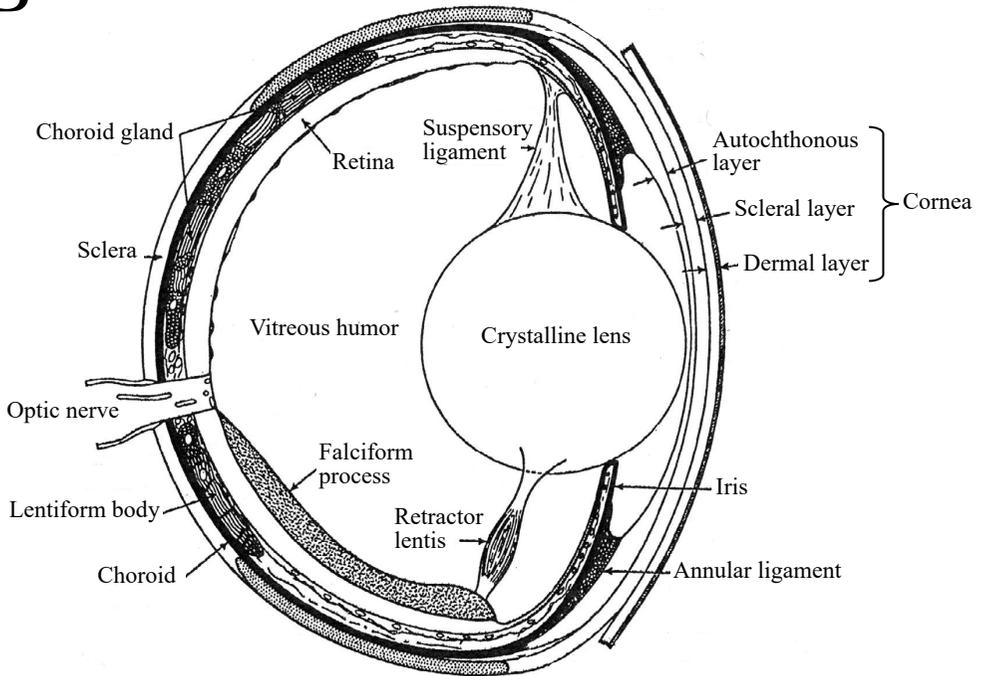
太陽で発生した光は地球の周りを覆う大気<sup>4)</sup>の中を概ね直進し、河川、湖沼や海に入ると光速を大幅に減ずる（これが光の屈折である）。ヒトを含む陸棲動物では、大気を通過した光が角膜で大きく屈折し、さらに角膜より後部にある水晶体が厚みを変化させて微調節が行われる、この結果、網膜上にピントの合った像が結ばれる（第1図A参照）。一方、水棲の魚類では水と角膜の屈折率が殆ど同じであるため、光が角膜で屈折しない。魚類網膜にピントの合った像を映すには、水晶体で光を大きく屈折させる必要がある。ヒト水晶体のように厚みを変化させるのではなく、魚類眼球では水晶体を移動させてピントの合った像を網膜に映すと考えられている（第2図C参照）。つまり、陸棲動物と水棲動物では眼球の大きさの違いのみならず、角膜、房水、水晶体と硝子体からなる光学系（眼球レンズ系）の働きそのものに違いがある。

魚類眼球にある水晶体は厚く、概ね球体である（第1図B参照）。水晶体は虹彩から角膜側に大きく張り出し、虹彩が視野を狭めることはない（例えば、Walls, 1942; Sivak, 1990a, b, 2004）。従って、魚類には虹彩による光量調節は存在しないが、光の眼球内入射角は大きく、大きな視野を形成することができる。さらに、行動学的研究から、魚類は単眼視の割合が多いものの、両眼視を行っていることも明らかになっている（例えば、Tamura, 1957; Fernald, 1982b, 1988）。多くの魚類では頭部横側に眼球があるため、両眼視を行うには水晶

A



B



体の前方（口側）を用い、網膜は中心領域ではなく、後方（尾側）を利用している。このため、視軸は眼球レンズ系の光軸とは大きくずれている（第2図 Ab<sub>1</sub>と<sub>2</sub>参照）。

太陽から地球に届く可視光線は大気中存在する空気や水蒸気によって吸収・散乱するが、晴れた日には遠くまで見渡せる。従って、陸棲動物で、動物が持つ眼の性能にもよるが、数 km 先を見ることが可能である。一方、水中では水による可視光の吸収・散乱が大きく、晴れの条件下で澄んだ水であっても水平・垂直方向にせいぜい 40 m である。このように、陸棲動物に比べて水棲動物は見える距離が著しく短い。

#### 第1図：ヒトとサカナの眼球比較（断面図）

魚類から哺乳類までの脊椎動物の眼球は概ね球体であり、内部構造は酷似していることが知られている。A: ヒト眼球は角膜部が若干膨らみ、眼球の他の部分と曲率が異なっているが、全体的に球体に近い。眼房内にシュレム管（Canal of Schlemm）より房水が流れ込み、角膜（Cornea）や水晶体（Crystalline lens）に酸素と栄養を供給している。水晶体はチン小帯を介して毛様体（Ciliary body）に付着し、毛様体筋（Ciliary muscle）（輪状筋）が水晶体の厚みを変え遠近調節をしている。虹彩（Iris）には瞳孔括約筋と瞳孔散大筋の2タイプが存在し、光量に応じてそのサイズを変えるために機能している。水晶体の反対側の網膜には中心窩（Fovea）（その周辺を黄斑と呼ぶ。）があり、視軸（Visual axis）の延長にある。網膜（Retina）で得られた視覚情報は視神経を介して外側膝状体（脳）に送られる。ヒトの眼の各部の名称などをアルファベット順に記述すると、Anterior chamber（前眼房あるいは前房）、Canal of Cloquet（クロケー管 [クロケー管は硝子体管とも呼ばれ、硝子体を視神経乳頭から水晶体までを貫く細い透明な管である。胎児ではクロケー管は網膜中心動脈から伸びる硝子体動脈が水晶体に血液供給を供給する経路となる。水晶体形成が完了すると、硝子体動脈は退化・消失し、クロケー管にはリンパ液が満たされる。すなわち、成人ではクロケー管は痕跡として残っているが機能していない可能性がある [Apple & Rabb, 1985; Kegemann *et al.*, 2006].)、Canal of Schlemm（シュレム管）、Ciliary body（毛様体）、Ciliary muscle（毛様体筋）、Ciliary process（毛様体突起）、Choroid（脈絡膜）、Cornea（角膜）、Crystalline lens（水晶体）、Fovea（中心窩）、Iris（虹彩）、Lamina Cribrosa（強膜篩板）、Limbic zone（角膜縁）、Macula lutea（黄斑）、Optic axis（光軸）、Optic disc（視神経乳頭あるいは視神経円板）、Optic nerve（視神経）、Posterior chamber（後眼房あるいは後房）、Retina（網膜）、Sclera（強膜）、Visual axis（視軸）、Vitreous humor（硝子体）となる。B: サカナ眼球は概ね球体であるが、角膜部（前眼部）の曲率が後眼部とは大きく異なっている。水晶体（Crystalline lens）が虹彩よりも角膜側（前眼房）に大きく張り出し、眼球内への光の入射を容易にしている。虹彩（Iris）の大きさは変化せず、固定である。水晶体は懸垂韧带（Suspensory ligament）によって網膜（Retina）の端に固定され、反対側には水晶体筋（Retractor lentis）が韧带を介して網膜の端に固定されている。水晶体の厚みは変化せず、眼球内を移動することで遠近調節をしている。水晶体が眼球内を移動するため、虹彩と水晶体の間には隙間がある。多くの魚類では網膜上に錐体密度の高い部位が認められ、また一部の魚類は中心窩のように窪んだ構造を有する。鎌状突起（Falciform process）は眼球内に栄養を運ぶ硝子体動脈が帯状に作る構造であり、一部の魚種に認められる。魚類の眼の各部の名称などをアルファベット順に記述すると、Annular ligament（環状韧带）、Choroid（脈絡膜）、Choroid gland（脈絡膜に存在する血管 [Allen, 1949; Barnett, 1951]）、Cornea（角膜 [角膜は表皮層 [Dermal layer] と強膜と繋がる層 [Scleral layer] に加え、魚種によってはさらに Autochthonous layer が加わり構成される [Kapoor & Hara, 2001].)、Crystalline lens（水晶体）、Falciform process（鎌状突起 [水晶体筋に栄養供給する血管の塊 [Schwab & Maggs, 2007]]）、Iris（虹彩）、Lentiform body（脈絡膜に存在する血管 [Copeland, 1974]）、Optic nerve（視神経）、Retina（網膜）、Retractor lentis（水晶体筋）、Sclera（強膜）、Suspensory ligament（懸垂韧带）、Vitreous humor（硝子体）となる。

本図は Walls (1942) の Fig. 7 (7ページ) と Fig. 169 (577ページ) を引用した。Fig.7は眼の方向を変更し、そして何れの図も記載されている各部の名称の一部を省略した。また、名称の一部は、最近用いられている表記に変更した。

### 3. 魚類眼球の形状

脊椎動物の視覚器である眼球は、動物種に関わらず基本的に球形をしている（魚類と鳥類には、眼球の形状が球体ではない種がいる。）（第1図参照）。そして、眼球を構成する角膜、房水、水晶体や硝子体、そして光感受性組織である網膜などは共通して存在する

#### 3-1 魚類眼球の瞼 —脂瞼—

眼の表面に脂瞼と呼ばれる半透明の膜があり、瞼のように眼の一部、あるいは大部分を覆っている魚種が見つかった（例えば、Walls, 1942; Stewart, 1962; Chang *et al.*, 2009）。この脂瞼は外洋を回遊する魚種が多い（例えば、Blaxter & Jones, 1967; Rangaswamy, 1987; Nicols, 1989; Chang *et al.*, 2009）。その構造は3層であり、上層と下層の上皮組織の間にコラーゲンと結合組織が挟まっていることが報じられている（Chang *et al.*, 2009）。脂瞼の機能については未だ結論を見ていないが、これまでに4つの仮説が提唱されている。第1は脂瞼がレンズのような働きをし、魚は特定の物体に焦点を合わせる能力が向上するため、周囲の環境をより正確に認識できるという仮説、第2は脂瞼が偏光の感知に役立っているという仮説、第3は紫外線の透過を防ぎ、眼を守る役割を果たしているという仮説、そして第4は水中を漂う異物から眼を守る役割を担っているという仮説である（例えば、Stewart, 1962; Blaxter & Jones, 1967; Chang *et al.*, 2009）。何れの仮説が正しいのかは今後の研究に頼らざるを得ないが、外洋の回遊魚に脂瞼があることを考慮すると、海水中の浮遊物から角膜を保護するという説が有力である。

#### 3-2 魚類眼球の角膜

魚類から哺乳類に至るまで角膜はよく保存されており、基本的に最外側は上皮細胞そして最内側は内皮細胞で中間部にはコラーゲン層を有する（ただし、タラ目ソコダラ科ヨロイダラ [*Coryphaenoides armatus*] には内皮細胞はないことが報じられている。）（Collin & Collin, 2001）。角膜の層構造には魚種による違いがある（Collin & Collin, 2001）。

Douglas & McGuigan (1989) は、50種に及ぶ淡水魚の角膜と水晶体の波長特性を調査した。角膜の中央部が透明の角膜の魚種は紫外光の透過に減弱が見られるが、可視光はよく透過した。角膜の中央部が黄色の角膜を持つ魚種は紫外光透過の減弱の程度は透明の角膜を持つ魚種と概ね同じであるが、可視光の中の青色付近の光の透過が悪いことを見つけた。さらに、水晶体の波長特性については、紫外光の透過性を基準に大きく3つのグループに分けられた。タイプIは水晶体に色がなく、300 nm以上の紫外光を透過させる。タイプIIは水晶

体が透明であり、350 nm 以上の紫外光を透過させる。タイプⅢは水晶体が黄色であり、紫外光を殆ど透過させず、400 nm 以上の可視光を透過させる（ただし、315~330 nm に若干の透過があり、400~450 nm の透過性も悪い）。つまり、角膜も水晶体もそれぞれの波長特性を有しており、紫外光から赤色までの総ての波長の光を単純に透過させるわけではなく、生息環境に応じた光フィルターの役割を演じている可能性が窺える。黄色い角膜を持つ海水魚も存在し、淡水魚と同様の波長特性を有すると考えられている（Collin & Collin, 2001）。さらに、浅瀬の底生海水魚の中に角膜に上方から光が当たると、虹色に見えることが知られており、角膜を構成する各要素の反射が原因であると推測されているが、その機能は未だ不明である（例えば、Land, 1972; Lythgoe, 1975; Collin & Collin, 2001）。

多くの脊椎動物角膜で屈折率が測定され、例えばサカナでは1.365、イルカでは1.37（角膜周辺の厚い部分は1.53そして中央の薄い部分では1.37であった。）そしてヒトでは1.376（古くからの測定結果が報じられ、1.335から1.4391である。）であることが報じられている（例えば、Sivak, 1982; Kröger & Kirschfeld, 1994; Patel & Tutchenko, 2019）。生息環境は大きく異なるものの、角膜の屈折率には大きな差異はなく、水の屈折率1.33に近い（例えば、Jerlov, 1976; Serway & Faughn, 2003）。これを踏まえると、陸棲動物と異なり、水棲動物である魚類が角膜で光を屈折させることは難しい。

### 3-3 魚類眼球内の液状成分 一眼房水と硝子体

眼球内の液状成分として前眼部（角膜と虹彩・水晶体の間に挟まれた部分）に眼房水がそして後眼部（虹彩・水晶体と強膜・網膜に挟まれた部分）に硝子体が存在する。ヒトではシュレム管を通じて眼房水が供給されるが、魚類ではこの経路は存在しない（第1図参照）。詳細は依然不明であるが、虹彩から分泌される可能性が報じられている（Zadunaisky, 1973）。魚類の眼房水は $\text{Na}^+$ と $\text{Cl}^-$ 濃度が低く、このため血漿よりも浸透圧が若干低い。屈折率は1.335であり、水と殆ど同じである（例えば、Sivak, 1982; Nicol, 1989）。硝子体はゼラチン様を呈するが、その原因としてグルクロン酸やアセチルグルコサミンに加えコラーゲンが存在することが考えられる（Pirie, 1969）。硝子体の屈折率は1.337であり、水と大差がない（Charman & Tucker, 1973; Sivak, 1982）。

このように、眼房水と硝子体の屈折率は概ね水を同じであり、角膜と眼房水は眼球に入射する光線を大きく屈折させることに貢献しない。

### 3-4 魚類眼球の虹彩

魚類眼球では球形の水晶体が虹彩から角膜側に大きく飛び出している（例えば、Walls, 1942; Nicol, 1989）。このため、陸棲動物は縮瞳と散瞳を虹彩が行い、眼球内に入る光量を

調節するが、魚類では虹彩の大きさ（直径）は変化せず、光量調節に寄与しない。ウナギやヒラメの仲間などの一部の魚類は、虹彩サイズを変えることができる [Nicol, 1989]。つまり、殆どの硬骨魚類において、瞳孔は円形で開いたままである。虹彩にはグアニンが存在するため、銀色を呈する。遠近調節のため、虹彩から飛び出た水晶体が水晶体筋によって水平あるいは水平下方へと移動するため、水晶体と虹彩の間に若干の隙間がある (Sivak, 1978)。

### 3-5 魚類網膜水晶体の構造と屈折率

脊椎動物眼球にある水晶体は、水晶体上皮細胞と水晶体線維細胞で構成されている。水晶体線維細胞には細胞小器官がなく、細胞内にはクリスタリントンパク質（構造タンパク質の一種である。）が規則正しく配置され、水晶体の透明性を確保している。クリスタリントンパク質には複数のサブユニットが知られており、脊椎動物水晶体は基本的に  $\alpha$ -、 $\beta$ -あるいは  $\gamma$ -クリスタリントンパク質で構成されている（例えば、Basaglia & Di Luca, 1993; Slingsby *et al.*, 2013）。これら3タイプのクリスタリントンパク質に加え、 $\delta$ -、 $\epsilon$ -や $\tau$ -クリスタリントンパク質が報じられ、水晶体を構成するクリスタリントンパク質に動物種による違いが明らかになってきた（例えば、Wistow & Piatigorsky, 1988; Bloemendal & de Jong, 1991; Simpsont *et al.*, 1995; Mahler *et al.*, 2013）。

魚類角膜の屈折率は水と殆ど同じであり、陸棲動物のように空気から角膜に入るときに光を屈折させることはない。房水や硝子体の屈折率も概ね水と同じである。外界の対象物をピントが合った状態で網膜に映すには、眼球内で光を大きく屈折させる必要があり、水晶体がこの役割を担っている。硬骨魚類眼球内の水晶体では光軸の直径と赤道の直径の比がキンギョ (*Carassius auratus*) で0.82、淡水ボラ (*Rhinomugil corsula*) で0.86そしてトビハゼ (*Periophthalmus koelreuteri*) の一種で0.84であり、概ね球体である (Nicol, 1989)。魚類の水晶体が概ね球形であるということは、焦点距離が短く、ピントの合った像を網膜に結像させるには相当都合が良い。

Matthiessen (1882, 1886) は魚類（海水魚としてタラ、ボラとカマス、そして淡水魚としてコイとブリーム [コイ科]）の眼から摘出した水晶体の屈折率を空气中で測定し、1.63～1.69であることを明らかにした。その後、Yamamoto (1931) も同様の測定を複数の淡水魚と海水魚で実施し、1.65であることを報じている。さらに、Matthiessen (1882, 1886) は水晶体の半径 ( $R$ ) と焦点距離 ( $f$ ) の関係を調査し、 $\frac{f}{R}$  が2.40～2.82にあり、平均して2.55であることを示した。爾来、この  $\frac{f}{R}$  は Matthiessen's ratio と呼ばれている。近年、Sroczyński (1975, 1976, 1977, 1978, 1979) は  $\frac{f}{R}$  が2.19から2.82と Matthiessen (1898) よりも若干低

めにあることを報じた。さらに、魚類は孵化直後の Matthiessen's ratio は高く、成長に伴いこの値が減少することも明らかとなっている（例えば、Pankhurst *et al.*, 1993; Pankhurst, 1994; Shand *et al.*, 1999）。このような Matthiessen's ratio の変化はこの魚類の成長に伴う水晶体の直径の変化に加え、捕獲する食餌の大きさの変化も影響していると推測されている。

概ね球体である水晶体の光学的性質を理解するため、レンズ作りの式が有用である。レンズ作りの式は、

$$\frac{1}{f} = \left( \frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1 \right) \left( \frac{1}{R_1} - \frac{1}{R_2} \right) + \frac{\left( \frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1 \right)^2}{n_{\text{lens}} \times R_1 \times R_2} \times d$$

f: レンズの焦点距離

$R_1, R_2$ : レンズの曲率半径（外界の物体や景色に凸面を向けるときは正の値、一方物体や景色に凹面を向けるときは負の値となる。）

$n_{\text{lens}}$ : レンズの屈折率

$n_{\text{medium}}$ : レンズ周辺の屈折率

d: レンズの厚み

である。レンズが球体の場合、レンズは一定の曲率半径を有するため、 $R_1 = R$ ,  $R_2 = -R$  および  $d = 2R$  となり、レンズ作りの式は

$$\begin{aligned} \frac{1}{f} &= \left( \frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1 \right) \left( \frac{1}{R} + \frac{1}{R} \right) - \frac{\left( \frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1 \right)^2}{n_{\text{lens}} \times R^2} \times 2R \\ &= \left( \frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1 \right) \left( \frac{2}{R} - \frac{\left( \frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1 \right) \times 2}{n_{\text{lens}} \times R} \right) \end{aligned}$$

となる。Shand *et al.* (1999) は生後100日前後のクロダイ (*Acanthopagrus butcheri*) 稚魚眼球の水晶体直径 ( $2R$ ) が 1 mm であることを報じているが、この水晶体の屈折率を Matthiessen (1882, 1886) や Yamamoto (1931) が報じたように 1.65 と仮定すれば、

$$\frac{1}{f} = \left( \frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1 \right) \left( \frac{2}{R} - \frac{\left( \frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1 \right) \times 2}{n_{\text{lens}} \times R} \right)$$

から水晶体の焦点距離を求めることができる。眼

球内の水晶体周辺（房水）の屈折率 ( $n_{\text{medium}}$ ) は水と同じ 1.33（例えば、Sivak, 1982）であ

るので、この値を上式に代入すれば、 $\frac{1}{f} = \left( \frac{1.65}{1.33} - 1 \right) \left( 4 - \frac{\left( \frac{1.65}{1.33} - 1 \right) \times 2}{1.65 \times 0.5} \right)$  となる。この式を

解き、 $f$  (焦点距離) を求めると  $1.22 \text{ mm}$  であった。ここで求めた水晶体の焦点距離 ( $f$ ) と半径 ( $R$ ) から Matthiessen's ratio  $\left(\frac{f}{R}\right)$  を計算すると  $\frac{1.22 \text{ mm}}{0.5 \text{ mm}} = 2.44$  となり、一般的に用いられる2.55よりも若干低い値となった (この Matthiessen's ratio は水晶体を球体と仮定し、さらにこの屈折率を1.65として計算で求めた値である。とはいえ、Shand *et al.* [1999] が実測した Matthiessen's ratio と大きな違いはない。)。また、この水晶体が空気中に存在すると

きの焦点距離も、 $\frac{1}{f} = \left(\frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1\right) \left(\frac{2}{R} - \frac{\left(\frac{n_{\text{lens}}}{n_{\text{medium}}} - 1\right) \times 2}{n_{\text{lens}} \times R}\right)$  を利用して求めることができる。

空気の屈折率 ( $n_{\text{medium}}$ ) は1.00であるので、これを  $\frac{1}{f} = \left(\frac{1.65}{1} - 1\right) \left(4 - \frac{\left(\frac{1.65}{1} - 1\right) \times 2}{1.65 \times 0.5}\right)$  に代

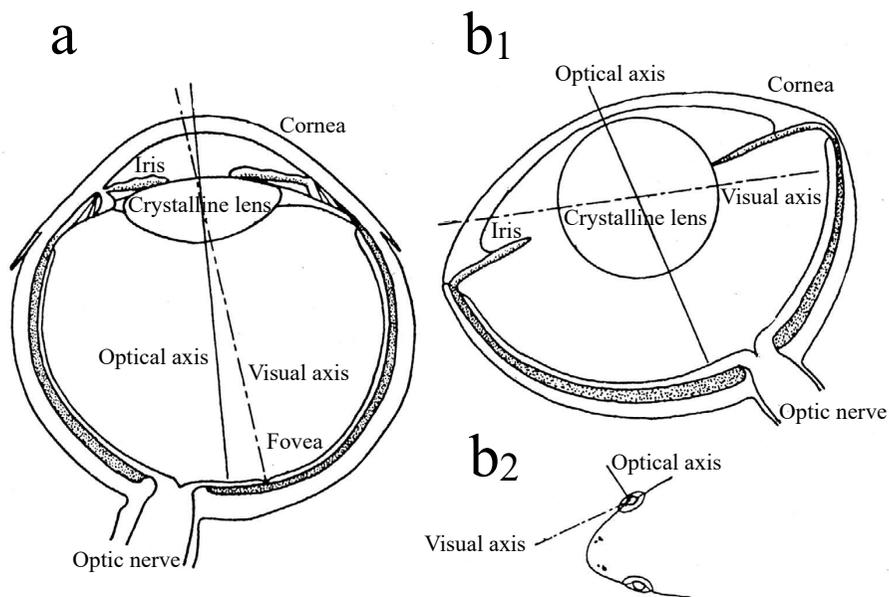
入し計算すると、 $f$  (焦点距離) は  $0.63 \text{ mm}$  となった。水中と異なり、空気中での水晶体の焦点距離は非常に短い (焦点がレンズ近くにあるのは、球体レンズの特徴である。)。魚類眼球内にある水晶体の屈折率が周辺 (角膜や房水など) よりも高く、さらに水晶体が均質な素材で作られた球体であれば、眼球内 (水中) にある水晶体の焦点距離は水晶体半径 ( $R$ ) の2倍強であり、この焦点は眼球奥に張り付いた網膜付近であることがわかる。これらの計算結果を踏まえると、魚類眼球では水晶体を球形にし、屈折率を周辺 (角膜や房水など) よりも高くすることによって、網膜にピントが合った像を写していることが窺える。

コイなどの硬骨魚類の水晶体を眼球から取り出し、リンガー液中で観察すると中心部と周辺部の間に境界が認められる。これは水晶体の中心部と周辺部で屈折率が異なる可能性を示している。実際、Fernald & Wright (1983) は均質なガラスでできた球体レンズと、魚類 (*Haplochromis burtoni*: アフリカタンガニイカ湖に棲むカワスズメ科の淡水魚) 水晶体の解像度を調査した。均質なガラスからなる球体の場合、光軸から外れて入射した光線は光軸に沿って入射した光線と異なる焦点で結ばれた。一方、魚類水晶体は中心部65%の屈折率は1.56、そして周辺部の屈折率は1.38であり、あらゆる方向から入射する光線は概ね同じ焦点に収束することを明らかにした。ガラス球体と水晶体の比較から、魚類の水晶体の中心部ではなく、周辺部に屈折率の傾斜があり、この傾斜が魚類の優れた視覚を生むために重要であると結論付けた。しかし、Cambell and Sands (1984) は水晶体内の屈折率の傾斜は周辺部だけでなく、中心部を含めた全体に存在することを報じた。さらに、Axelrod *et al.* (1988) は水晶体内の屈折率の傾斜は極めて滑らかであり、Matthiessen (1893) の提唱したようにパラボラアンテナのように光を正確に一点に集めるために有用であることを示した (Karpestam *et al.*, 2007)。水晶体内の屈折率傾斜の利点は、球体レンズが持つ球面収差や色収差が補正されることにある。

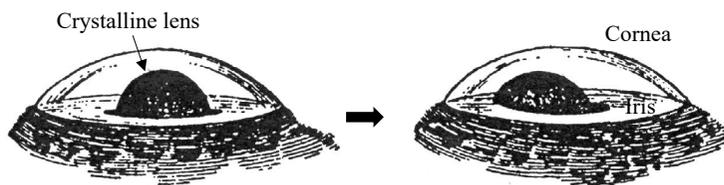
### 3-5-1 水晶体の動き調節

魚類眼球の水晶体は虹彩から突き出た状態で存在し、哺乳動物の水晶体のように遠近調節（外界のいろんな距離にある対象物を見るにはピントの合った像を網膜に映す必要があり、このために水晶体は厚みを変え焦点距離を変化させる。このしくみを遠近調節という。）に際して厚みを変化させることはない。古くから、魚類では水晶体が眼球内を移動して遠近調節<sup>5)</sup>がなされていると考えられてきた（例えば、Beer, 1892）（第2図C参照）。Somiya & Tamura (1973) は39種の海水および淡水に生息する魚類を用いて、水晶体筋による水晶体の眼球内移動<sup>6)</sup>について調査し、㊶水晶体筋がよく発達し水晶体が移動するグループ（0.2~0.8 mm）（39種の中の30種；例えば、スズキ [*Lateolabrax japonicus*]、ブルーギル [*Lepomis macrochirus*]、オオクチバス [*Micropterus salmoides*] やマダイ [*Pargus major*] など）、㊷水晶体の発達が充分でなく水晶体の移動が小さなグループ（0.1 mm 前後）（39種の中の4種；例えば、コイ [*Cyprinus carpio*]、キンギョ [*Caracius auratus*] やアユ [*Plecoglossus alrivelis*] など）、そして㊸水晶体筋の発達が悪く水晶体が移動しないグループ（39種の中の5種；例えば、ナマズ [*Parasilurus asolus*]、ギギ [*Pelieobagrus nudiceps*] やウナギ [*Anguilla japonica*] など）に分類した（第1表参照）。よく発達した水晶体筋を持つ魚種は水晶体の移動が大きく、遠近調節能（外界の像を網膜に正確に映す能力）に優れていると推察された。例えば、マダイはよく発達した水晶体筋を持つが、これによって錐体密度が最も高い網膜後方（尾側）上部に外界の像のピントを合わせるよう水晶体を移動させていると報じられている（マダイの視軸は前下方にある。）（Somiya & Tamura, 1973）（第2図B参照）。勿論、水晶体が移動する方向は魚種に依存し、水平方向や斜め下方などが報告されている（Tamura & Wisby, 1968）。Somiya (1987) は海水魚のサバ (*Scomber scombrus*) とバス (*Dicentrarchus labrax*) の眼球を用いて水晶体筋（平滑筋）を調査し、(1) 水晶体の一端に懸垂靭帯が付着し、この靭帯は網膜（光感受性のない網膜周辺部）とつながり、水晶体を眼球内に固定していること（毛様体がないので、網膜の周辺部に接着している。）、(2) 水晶体の他端には水晶体筋が靭帯を介して付着し、この筋は虹彩に接続して固定されていること、そして(3) 水晶体筋にはメラニン色素を含む層構造が付着し、虹彩とつながっていることを明らかにした。水晶体筋がメラニン色素を含む層構造に付着しているため、水晶体は眼球内を前後軸方向に移動（光軸方向の移動 [第2図Abとc参照]）することが難しくし、体軸に沿った移動が主であると考えられた（例えば、Somiya, 1987）。つまり、魚類眼球の遠近調節とは、網膜上の錐体密度が最も高い位置へ水晶体を移動させることである（第2図Ab参照）（例えば、Tamura, 1957; Tamura & Wisby, 1963; Schwassmann, 1968）。例外的に、フナやコイの水晶体は眼球内部に向かって0.1 mm ほど移動する [Tamura, 1957]。 (Somiya, 1987)。水晶体には懸垂靭帯以外にも複数の靭帯が付着し、水晶体筋の収縮により水晶体の

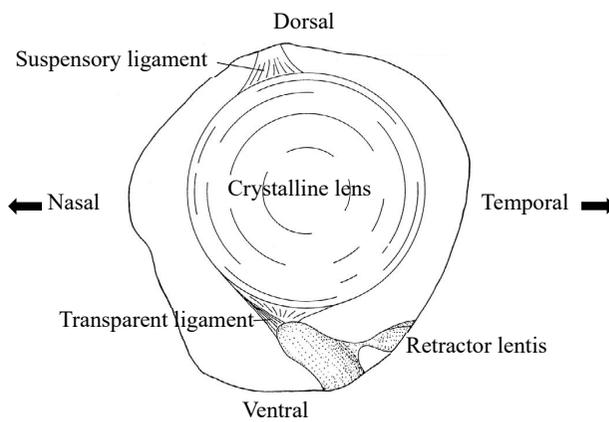
A



B



C



前方への移動のみならず微小な回転も生じ最適な位置を保っていることも明らかになってきた (Khorramshahi *et al.*, 2008)。

### 3-6 魚類の視力<sup>7)</sup>

視力とは、眼と識別可能な2点あるいは2線がなす角度（最小視角といい、単位は分 ['] である。）の逆数である（注11参照）。ヒトでは、網膜中心窩上で錐体を一つ挟んで両側の錐体が刺激される状態であると考えられている（第3図参照）。中心窩では一つの錐体によって受容された光がそのまま双極細胞から神経節細胞を経て脳<sup>8)</sup>に伝播される（つまり、網膜中心窩にある一つの錐体の情報は、他の錐体からの情報と混線することなく脳に伝播される。）。

魚類網膜での錐体密度を調査すると、魚種により差があるものの、その密度は網膜部位によって異なることが明らかになっている（例えば、Zaunreiter *et al.*, 1991）。ヒトの中心窩のように窪んだ部位を有する魚種も、若干ではあるが報じられている（例えば、Tamura, 1957）。錐体密度の高い部分は眼球の後方部（両眼視の前方）、後方下部（両眼視の前上方）や後方上部（両眼視の前下方）などに分かれ、これは魚種の生息環境に依存していると考えられている。そして、密度が高い部位では錐体の直径が小さい傾向にある。

#### 第2図：ヒトとサカナの視軸

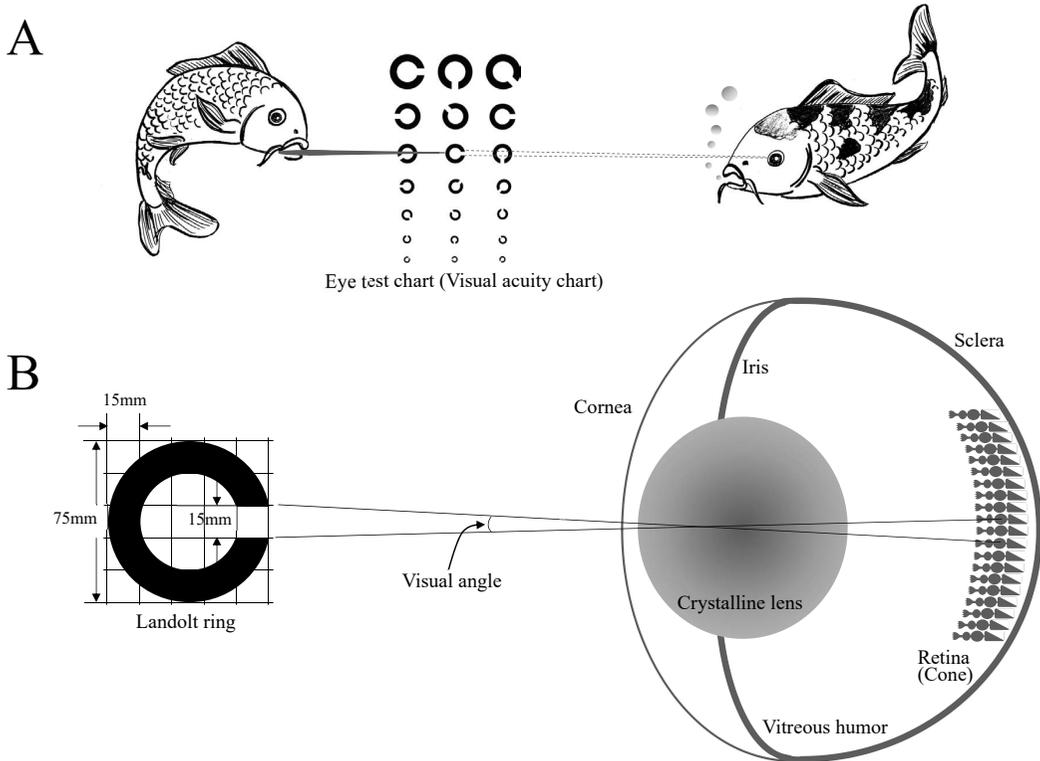
A：ヒトの眼において、視軸 (Visual axis) とは網膜上にある中心窩 (Fovea) と固視点を結び、眼の複合凸レンズ系の節点を通る線を指す (Aa)。しかし、眼を構成する複合凸レンズ系の曲率中心を通る線である光軸 (Optic axis) とは一致しない (Aa)。魚類の眼において、視軸は網膜上の中心窩に相当する錐体密度の高い水晶体 (Crystalline lens) の中心を結ぶ線と考えられている (Ab<sub>1</sub>)。このため、錐体と神経節細胞の密度が最も高い部位を調査し、この部位と水晶体の中心を結ぶ線を視軸と見なしている。Ab<sub>2</sub>にあるように、タイ (*Pagrus major*) の視軸は光軸と大きく異なり、両眼視できる尾側網膜上方に向かっていることが明らかになっている。Acにあるように、魚類では水晶体が虹彩よりも角膜側にせり出しているため、視野は極めて大きい。しかし、両眼視野はせいぜい30°ほどしかなく、この狭い部分に視軸があるため、網膜の端の方を使用せざるを得ない。他の魚種の視軸については、今後調査する必要がある。B：虹彩から角膜側にせり出した水晶体が体軸方向に移動する様子を示している。C：ヨーロッパアンパーチ (*Perca fluviatilis*) の左眼球にある水晶体を支える懸垂靭帯 (Suspensory ligament) と水晶体筋 (Retractor lentis) の配置を示す。この図は角膜 (Cornea) と虹彩 (Iris) を除去し、水晶体付近の構造を正面からスケッチしている。ヒトでは水晶体の全周にチン小帯があり、これを介して毛様体筋とつながっている。しかし、魚類の水晶体は上部が懸垂靭帯そして下部には靭帯 (Transparent ligament) によって水晶体筋がつながっているだけである。この水晶大筋が水晶体の位置を移動させ、遠近調節に与る。本図にある魚類眼球の各部の名称をアルファベット順に記述すると、Cornea (角膜), Crystalline lens (水晶体), Dorsal (背側), Fovea (中心窩), Iris (虹彩), Nasal (鼻側), Optic axis (光軸), Optic nerve (視神経), Retractor lentis (水晶体筋), Suspensory ligament (懸垂靭帯), Temporal (尾側), Transparent ligament (水晶体と水晶体筋をつなぐ靭帯), Ventra (腹側), と Visual axis (視軸) となる。

本図AはTamura (1963) の第7図 (85ページ)、BはWalls (1942) の Fig. 105 (261ページ) そしてCはPenzlin & Röncke (1976) の Abb. 4 (420ページ) を引用した。AとCは眼の各部の名称のラベルを付け替え、Bは眼球各部の名称と矢印を加えた。

第1表：淡水・海水に生息する魚類の水晶体筋の分類

水晶体の働き	動物和名	動物学名	成魚の生息水域	成魚の食性
水晶体筋がよく発達し水晶体が移動するグループ	カムルチー	<i>Channa augua</i>	淡水	動物食性
	オオクチバス	<i>Micropterus salmoides</i>	淡水	動物食性
	ブルーギル	<i>Lepomis macrochirus</i>	淡水	雑食性
	テラピア	<i>Oreochromis mossambicus</i>	淡水, 汽水	雑食性
	スズキ	<i>Lateolabrax japonicus</i>	汽水, 海水	動物食性
	メジナ	<i>Girella punctata</i>	汽水, 海水	雑食性
	キジハタ	<i>Epinephelus akaara</i>	海水	動物食性
	マハタ	<i>Epinephelus septemfasciatus</i>	海水	動物食性
	アカハタ	<i>Epinephelus fasciatus</i>	海水	動物食性
	クロダイ	<i>Acanthopagrus schlegelii</i>	海水	雑食性
	マダイ	<i>Pargus major</i>	海水	動物食性
	イサキ	<i>Parapristipoma trilineatum</i>	海水	動物食性
	タカノハダイ	<i>Goniistius zonatus</i>	海水	動物食性
	ミギマキ	<i>Goniistius zebra</i>	海水	動物食性
	シイラ	<i>Coryphaena hippurus</i>	海水	動物食性
	オキトラギス	<i>Neopercis multifasciatus</i>	海水	動物食性
	イシダイ	<i>Oplegnathus fasciatus</i>	海水	動物食性
	ササノハベラ	<i>Pseudolabrus japonicus</i>	海水	動物食性
	キュウセン	<i>Halichoeres porcilapterus</i>	海水	動物食性
	カゴカキダイ	<i>Microcanthus strigatus</i>	海水	雑食性
	ニザダイ	<i>Prionurus microlepidotus</i>	海水	雑食性
	カワハギ	<i>Stephanolepis cirrhifer</i>	海水	動物食性
	ウマズラハギ	<i>Navodon modestus</i>	海水	雑食性
	カラスフグ	<i>Takifugu rubripes chinensis</i>	海水	動物食性
	ナシフグ	<i>Takifugu vermicularis vermicularis</i>	海水	動物食性
	ヒガンフグ	<i>Takifugu pardalis</i>	海水	動物食性
	メバル	<i>Sebastes inermis</i>	海水	動物食性
	カサゴ	<i>Sebastes marmoratus</i>	海水	動物食性
オニオコゼ	<i>Inimicus japonicus</i>	海水	動物食性	
クジメ	<i>Hexagrammus agrammus</i>	海水	動物食性	
マコガレイ	<i>Limanda yokohamae</i>	海水	動物食性	
水晶体筋の発達が充分でなく水晶体の移動が小さなグループ	ニジマス	<i>Salmo gairdneri</i>	海水, 淡水	動物食性
	アユ	<i>Plecoglossus alrivelis</i>	淡水	藻類食性
	キンギョ	<i>Carassius auratus</i>	淡水	雑食性 (フナの食性)
水晶体筋の発達が悪く水晶体が移動しないグループ	コイ	<i>Cyprinus carpio</i>	淡水	雑食性
	ナマズ	<i>Parasilurus asolus</i>	淡水	動物食性
	ギギ	<i>Pelteobagrus nudiceps</i>	淡水	雑食性
	ウナギ	<i>Anguilla japonica</i>	淡水, 汽水	動物食性
	ボラ	<i>Mugil cephalus</i>	汽水, 海水	雑食性

Somiya & Tamura (1973) によって淡水および海水魚の水晶体筋の働きが調査され、水晶体の移動距離に基づき3つのグループに分類された。3つのグループの魚種を表にまとめ、原色日本淡水魚類図鑑、原色日本海水魚類図鑑ⅠとⅡ、Web魚図鑑 (<https://zukan.com/fish/>)と海水魚図鑑 ([https://www.kagiken.co.jp/new/db\\_fish.shtml](https://www.kagiken.co.jp/new/db_fish.shtml))とを参考にして生息水域と食性を加えた。



第 3 図：視力の生理学的根拠

A：ヒト成人では、視力測定（視力検査）にランドルト環（Landolt ring）による視力表（Eye test chart）を使用することが多い。ランドルト環は直径、線の太さそして切れ目の長さが 5 : 1 : 1 であることが決まっており、5 m 先のどの大きさのランドルト環の切れ目を識別できるかを確認することで視力測定が行われる（本図 B 左参照）。ランドルト環による視力表を利用した視力測定の様子を示すため、ヒトではなく、実際にはあり得ないコイを被験者として描いた。一般的に、魚類の視力測定ではランドルト環による視力表の使用はせず、動物行動実験や錐体密度などから推測する方法がとられる。B：コイ眼球とランドルト環の関係を模式的に示した。左には 5 m 視力表の 1.0 用ランドルト環の形と各サイズを示した。右の魚類眼球模式図には角膜（Cornea）、強膜（Sclera）、虹彩（Iris）、水晶体（Crystalline lens）と硝子体（Vitreous humor）を示した。ランドルト環の切れ目の両端から水晶体の節点を経て網膜までの光路を直線で示した（網膜 [Retina] は錐体 [Cone] のみを示した。）。このランドルト環の切れ目を見込む角度（視角 [Visual angle]）が、3 錐体の端 2 錐体を刺激するとき最も解像度が高くなると考えられている。実際、ヒトの錐体間隔から計算される視力と実測視力には大きな違いが見られない。この結果を踏まえれば、ヒト以外の動物でも錐体間距離が明らかになれば、視力の推測は可能である。魚類では錐体密度を測定し、この値から視力を計算で求めることが多い。

錐体密度の高い部位と水晶体の中心を結ぶ線が、魚類では視軸と考えられている（第 2 図参照）。錐体密度の高い部位にピントの合った像が写れば、高い解像度（視力）が得られる。これは、魚類眼球でも視軸上にある網膜の錐体間の距離を測定することで視力を推定することが可能であることを示している。錐体密度の高い部分を用いて網膜の分解能を計算すると、

4～15分 (′) であった (Tamura, 1957)。つまり、魚類の視力は0.06～0.5となる。水晶体の分解能が約1分 (′) であることが測定されており、この値は魚類網膜の解像度に比べて充分高く。網膜の解像度の障壁にはならないことを示している (Tamura, 1957)。ヒトの網膜で明らかのように、高い視力を得るには錐体密度が高いことに加え、神経節細胞の密度が高いことも重要である。

### 3-6-1 魚類の視力測定

魚類の視力 (ヒト以外では視力よりも視精度という表現がよく用いられる。) は、主に条件付けを利用する行動学的方法ならびに上述した網膜上の錐体密度を調査する組織学的方法によって求められる (例えば, Bunner, 1934; Tamura, 1957; Hester, 1968; Nakamura, 1968; Schwassmann, 1977; Kawamura & Shimowada, 1983)。これら両方法で求められた視力は、0.1～0.6の範囲であった。

条件付けを利用する方法は使用する物標 (ターゲット) によって、測定された視力に差異が認められた。Nakamura & Matsuike (1989) はイシダイ (*Oplegnathus fasciatus*) を実験材料とし、物標として円形の餌を用い、その大きさを変えて測定したところ、視力は0.09であった。また、Kawamura & Shimowada (1983) は同じイシダイを実験材料とし、複数の線を描いた帯模様を物標として提示し、その線の太さを変化させて視力を測定したところ、0.14となった。ところが、同じイシダイを用いているにもかかわらず、Miyazaki & Nakamura (1990) は太さの異なる単一線を提示し、その太さを変えて視力を測定すると0.63であることが明らかとなった (単線により測定された視力を、特に単線視力と呼んでいる)。このように、同じ魚類であっても、測定に使用する物標によって得られる視力に大きな違いが現れた。単線視力が高くなる原因については、今後調査が必要である。

餌のサイズや色を目印に摂食行動をする魚種にとって、視力が高いことは極めて有用である。この摂食行動を利用し、視力を推測することが可能である。例えば、Hunter (1972) は北アメリカ近海のカタクチイワシ (*Engraulis mordax*) の体長が4～24.2 mmの仔魚 (仔魚とはひれの鱗条 [ひれを支える線状の組織] が完成する前の時期の魚を指す。) は約100 μmの餌に対し摂食行動をする際、体長の0.74倍の距離から速く泳ぎ始めることを報じている。この距離を踏まえると、イワシの体長にも依存するが、眼は約19～116′の餌を識別していることになり、この角度から視力を推測することが可能である。また、レークトラウト (*Salvelinus namaycush*) などの仔魚は体色が異なるプランクトンを食べるが、体色の濃いプランクトンの方が摂食行動を引き起こすために必要な距離が長いことを見出した (Kettle & O'Brien, 1978; Kettle *et al.*, 1979)。体色が濃いプランクトンは背景とのコントラストの差がなく、明るい色のプランクトンに比べ反応距離が長くなった。勿論、反応距離とプランク

トンの大きさから認識可能な角度そして視力を推定できる。さらに、この研究は周りの明るさ、水中の濁り、および物体とのコントラストが視力に大きく影響することへの注意を喚起している。近年の調査においても、摂食行動を利用する視力測定に各種の要因が影響することが明らかになってきた（例えば、Matsuike *et al.*, 1981; Nakamura & Matsuike, 1985, 1989; Miyazaki & Nakamura, 1990）。

魚類は成長に伴い生息環境も異なることが多く、さらに食性も変化する。このため、魚類では成長に伴い視力が変化することが報告されている（例えば、Guma'a, 1982; Hairston *et al.*, 1982; Miyazaki, 1993; Miyagi *et al.*, 2001）。

### 3-7 網膜の視細胞と神経節細胞

ヒト眼の網膜には、中心窩が存在する。中心窩は網膜の視軸上にある凹みで、錐体が高密度に分布する。哺乳類で中心窩をもつのは霊長類のみで、他の哺乳類にはない（ただし、中心窩のような窪みではなく、視力が高い部分が円形あるいは線形である動物種が知られている。）。中心窩は霊長類以外でも鳥類の多く、爬虫類や魚類の一部に認められる。ただし、両生類に中心窩はない。魚類は明確な中心窩は持たっていないが、網膜上の錐体密度に変化があり、錐体密度の高い部分にピントが合うよう水晶体を移動させていると考えられている（例えば、Tamura, 1957）。

ヒト網膜中心窩では錐体：双極細胞：神経節細胞が1：1：1の関係にあり、このため一つの錐体で受容された点情報は神経節細胞を介してそのまま脳へと伝播される。中心窩では錐体が小さいことに加え、一つの錐体の情報がそのまま脳に運ばれるため、高い視力が得られる。Collin & Pettigrew (1989) および Litherland & Collin (2008) は錐体のみならず神経節細胞の密度を調査し、錐体と神経節細胞の両方の密度が高い部分が存在することを明らかにした。さらに、両密度の調査から視軸を推測している。

#### 3-7-1 魚類の視細胞

脊椎動物網膜には光を受容し、これを膜電位変化に変換するために視細胞（光受容細胞）が備わっている。視細胞には桿体と錐体の2タイプが存在し、桿体は夜間条件（光量の少ない状態を指す。）そして錐体は昼光条件で機能している。網膜内での桿体と錐体の比率は生息環境と生活環境に依存し、夜行性動物には桿体が多く、一方昼行性動物には錐体が多い。両生類を除いて桿体は1タイプのみである。一方、錐体には複数のタイプがあり、色覚を有する動物には2～4タイプ存在する。両視細胞の網膜内分布に差異があり、ヒトでは中心窩に錐体のみが存在し、中心窩から離れるにつれて、錐体が減少して桿体が増加する。中心窩が視野の中心であり、視力も顕著に高い。

魚類はその生息環境に適応し、眼の構造を変化させるだけではなく、視細胞に含まれる視物質の吸収波長を変化させてきた。視物質のスペクトル吸収曲線が環境光スペクトル分布に近似する傾向があることも知られている（例えば、McFarland and Munz, 1975; Lythgoe, 1979; Crescitelli *et al.*, 1985）。最近、青色、緑色と赤色の3原色に加え、紫外光に感受性を持つ錐体を備えた魚種がいることが明らかになっている（例えば、Bowmaker & Hunt, 1996; Losey *et al.*, 1999; Sabbah *et al.*, 2010）。例えば、コイ網膜には、600 nm（赤色）、532 nm（緑色）、458 nm（青色）と377 nm（紫外線感受性錐体）に最大感度を持つ錐体、そして525 nm（緑色）付近に最大感度を示す桿体が存在することが報じられている（Hanaoka & Fujimoto, 1957; Hawryshyn & Hárosi, 1991）。紫外光感受性を持つ魚類が、これを生活あるいは行動にどのように利用しているのかについては現在調査中である。

魚類網膜の錐体は、長軸方向の長さ、細胞体の大きさ、そしてエリプソイド（内節外端を指す。）の長さなどの形態的特徴から複数のタイプに分類されている。（例えば、Engström, 1960; Marc & Sterling, 1976）。さらに、2つの錐体が近接して存在する双錐体（同型の錐体が近接している。）あるいは複錐体（異型の錐体が近接している）、あるいは3つが近接して存在する例も報告されている（Engström, 1960）。キンギョ、メダカやゼブラフィッシュなど多くの魚種において、錐体が規則正しく配列（これを錐体モザイクと呼ぶ。）していることも明らかになっている（例えば、Lyall, 1957; Marc & Sperling, 1976; Fernald, 1982a; Nishikawa *et al.*, 1997; Raymond *et al.*, 2014）。ヒト網膜と異なり、魚類網膜では錐体や桿体の極端な偏在は認められない。しかし、網膜の特定部位の錐体密度が高い部分が一ヶ所以上存在する魚種が知られている（Tamura, 1957）。

魚類網膜では明暗順応に応じて、視細胞のミオイド（内節のエリプソイド部分と細胞核の間の部分を指す。）と色素上皮細胞ないにあるメラニン色素顆粒が移動する網膜運動反応が認められる（例えば、Ali & Wagner, 1975; Blaxter, 1975; Burnside & Nagle, 1983; Troutt & Burnside, 1989）。ミオイドには微小管や筋原線維があり、伸縮可能である（Burnside, 1978）。明順応時には、錐体はミオイドを短縮、一方桿体はミオイドを伸長させて、色素上皮細胞の突起の中に外節を入り込ませる。そして色素上皮細胞内の色素顆粒は桿体外節を覆い、光の刺入を妨げる。暗順応時には、錐体はミオイドを伸長、そして桿体はミオイドを短縮させる。このとき、色素上皮細胞内の色素顆粒は強膜側に移動している。このような網膜運動反応は、光感受性の全く異なる錐体と桿体を外界の明暗環境にうまく適応するためであろうと考えられる。

### 3-8 魚類の視軸

ヒトの眼において、視軸とは網膜上にある中心窩と固視点を結び、眼の複合凸レンズ系（角

膜, 房水, 水晶体と硝子体の形成するレンズ系を指す。)の節点を通る線を指す(第2図 Aa 参照)。つまり, 視軸はヒト眼の注視方向に一致している。眼を構成する複合凸レンズ系の曲率中心を通る線である光軸と視軸は一致しない(魚里, 1990)。

魚類の眼において, 視軸は網膜上の中心窩に相当する錐体密度(と神経節細胞密度)の高い部分と水晶体の中心を結ぶ線(あるいは延長線)と考えられている(Tamura, 1957)(第2図 Ab 参照)。このため, 錐体と神経節細胞の密度が高い部位が調査され, 多くの魚種で視軸が推測されている(Yamauchi, 1956; Kimura & Tamura, 1966; Hester, 1968; Kawamura & Tamura, 1973; Somiya & Tamura, 1973; Kawamura, 1979; Kawamura *et al.*, 1981; Kawamura & Ohashi, 1988; Momose *et al.*, 2003)。また, 視軸は水晶体の遠近調節のための移動する方向とも一致している(Tamura, 1957, 1963)。例えば, マダイ(*Pagrus major*)の視軸は網膜上の錐体密度から推測され, 網膜後上部(尾側上方)にあることが報告されている(Tamura, 1957; Kawamura *et al.*, 1984; Shiobara *et al.*, 1998)。つまり, マダイの視軸は両眼視野方向にある。実際, Tamura (1957)はマダイの摂餌行動を観察し, 前下方への摂餌行動が盛んであることを見出し, 摂餌のために動く方向が視軸と一致していることを示した。近年, マダイの摂餌行動が再調査され, ㊦22.5°同心円上の正面付近に高頻度の摂餌があること, そして㊧視野の左右前下方45°付近でも正面の摂餌の80%が認められることから, マダイが両眼視できる正面付近で摂餌行動が最も盛んであるが, 視野の左右前下方での摂餌は単眼視によることも明らかにした(Shiobara & Arimoto, 1999)。動物の行動, 水晶体の移動方向のみならず錐体密度の総てを考慮して視軸を決定する研究はタイ以外にない。ただし, Tamura (1963)は, カサゴ, ハタ, シマイサギやメジナなどの視軸は体軸に平行な前方, タイやなどは前下方, そしてマアジやカツオなどは前下方にあると報じている。魚類の生息環境には大きな違いがあり, 総ての魚種で狭い両眼視野に視軸があるのか否かについて今度詳細に検討する必要がある。

### 3-9 魚類の視野 一両眼視と単眼視一

ヒトでは対象物を見ようとするとき, 両眼視をする。両眼視野も広く約100°に達する。視神経線維は眼球から同側の外側膝状体へ約半分, そして対側の外側膝状体に残り約半分が入る, いわゆる半交叉である。視覚情報は外側膝状体から大脳第一次視覚野, そして頭頂葉や側頭葉の高次視覚野へと送られる(眼が両側にある哺乳動物では, 視神経線維は全交叉に近い)。一方, 鳥類以下の動物では視神経は基本的に全交叉であり, その情報は視蓋へと送られる。全交叉のため, 右眼球(右網膜)からの像は左視蓋へ, 左眼鏡(左網膜)からの像は右視蓋に投射される(例えば, Schwassmann, 1968; Norhmore, 2011)。

前述のように, 魚類の水晶体は半分ほどが前眼房に突き出ているため, 単眼視野は極めて

広く水平方向で 160~180°そして垂直方向で150°に達する。単眼視野は口側で重なり、両眼視野となる。重なりは小さく 4~40°である (Nicol, 1989)。マダイ (*Pagrus major*) のように、摂餌行動と水晶体の移動が両眼視の示す例も知られている (Tamura, 1957)。また、ウグイ (*Tribolodon hakonensis*) では両眼に等しく投射される刺激によって視覚運動反応 (動物の視野内で目標が動くとき、これを網膜の一点に留めようとする移動反応を指す。) が誘発されることが報じられ、両眼視が重要である可能性を示している (Inoue & Kuroiwa, 1975)。さらに、アフリカ産カワスズメ科の魚 (*Neolamprologus brichardi*) は仲間を顔で認識することが明らかになったが、その際両眼視が重要であることが示されている (Hotta *et al.*, 2019)。

魚類では単眼視野が極めて大きいことそして視神経が全交叉していることを踏まえれば、多くの魚類では単眼視を優先していることは間違いない。しかし、上記の例を踏まえれば、両眼視の重要性を否定することは難しい。

### 3-10 魚類の眼球運動 —外眼筋の働き—

魚類の水晶体は虹彩から大きく飛び出ており、その集光能力は優れ、視野は広い。外界の像を正しく把握するには、視軸に視線を向ける必要があり、このため眼球運動が欠かせない。魚類には、6種類の外眼筋 (上直筋、下直筋、内側直筋、外側直筋、上斜筋と下斜筋) が備わっている (Duke-Elder, 1958; Kilarski & Bigaj, 1969; Kabayama *et al.*, 1979)。キンギョなどの魚類は頭部を左右に振って泳ぐが、このとき頭部と逆方向に眼球を水平に動かし視線を一定に保ち、網膜に映る像を固定していることが知られている (例えば、Herman & Constantine, 1971; Easter, 1971, 1972; Easter *et al.*, 1974; Kawamura *et al.*, 1978; Kabayama *et al.*, 1979; Kawamura & Kabayama, 1979)。実際、水平方向の眼球移動はキンギョで  $41.5 \pm 2.5^\circ$  (移動の最大速度は  $0.77^\circ/\text{ms}$ )、フナで  $34^\circ$  (移動の最大速度は  $1.16^\circ/\text{ms}$ ) であることが報じられている (Easter & Johns, 1974; Easter *et al.*, 1974; Kawamura *et al.*, 1978)。Kawamura & Kitamura (1981) は鉛直方向の眼球運動についても調査したが、十分な成果は得られていない。

## 4. コイ<sup>9)</sup>の視覚

Svaetichin (1953) が始めた魚類網膜にガラス管微小電極法を適用する生理学的研究法は瞬く間に全世界に拡がり、多くの研究者が魚類網膜を使って光受容や視覚情報処理のしくみを精力的に解析するようになった。Svaetichin とその一派は海産魚類を好んで使用したが、日米欧の多くの研究者は世界各地に生息するコイが用いられ、多くの成果を上げてきた (例え

ば, Witkovsky, 1965; Tomita *et al.*, 1967; Weiler, 1978)。やがて, 研究目的に応じてキンギョやナマズが加わり, 後年多種の淡水魚が網膜研究に利用されるようになった(例えば, Stell, 1967; Naka, 1977; Lasater, 1986)。網膜研究が進むにつれ, 脊椎動物の網膜機能に動物種差があることが判明し, ヒト網膜の機能解明に魚類を利用するということは少なくなった。ここでは網膜研究の先鞭を切った魚種の代表であるコイの視力を調査した。

#### 4-1 コイの生息環境

コイは河川の中流・下流域から汽水域, 湖沼・池などに生息する。餌を与えて飼育しているコイ(イロゴイを含む)と違い, 自然に生息するコイは流れの緩やかな瀬や深み(低層部)に生息する。コイは雑食性で, 河川あるいは湖沼の底部に棲むイトミミズ, ユスリカの幼虫, 貝類(タニシ, シジミ, モノアラガイやカワニナなど), 昆虫の幼虫類, 石・岩などに付着する藻類や水草などを吸引摂餌する。コイは口を開けると, 吻が下方に長く伸びるため, 河川や湖沼の底部の餌を食べ易い(口ひげが上顎後方と口角に一對ずつ存在し, これらは味覚に關与している可能性がある [Hirata, 1966; Marui & Funakoshi, 1978]。また, 口唇部分にも味蕾が存在し, 味覚受容に關わっている [Kawakita *et al.*, 1978]。吸引摂餌では吻を泥や砂の中に突出させ, 餌を砂泥ごと吸い込み, 口腔内で砂泥と餌を分け, 餌のみが咽頭に送られる(コイには口腔に歯がなく, 咽頭には咽頭歯がある [例えば, Nakajima, 2016]。)。水温が18~22°になる頃(日本本州では4~6月), コイは水の流れの停滞する岸近くあるいは湖沼であれば沿岸近くに移動し, 産卵が始まる。ヨシ, マコモやキンギョモなどの水面に近い部分に着卵させる。卵は数日で孵化し, 1年後には10~15 cm, 2年後には18~25 cm, 3年後には25~35 cmに成長する。その後, 20年以上生存すると考えられている。稚魚の間は比較浅い水域で浮遊動物も食べるが, 成長につれて深い水域に移動し, 底生動物などを食べるようになる。水温が下がる冬季, コイは深い水域に集まり, 7°C以下では活動を停止する。

コイは河川・湖沼の比較的深い水域に生息し, 太陽光が届き難い環境であり, 吸引摂餌や移動に伴い底の砂泥が舞い上がると, 水の透明度<sup>10)</sup>も低下することが予想される。コイは広範な視界が得られる眼を持っているが, その生息環境のため視程は相当に短いと推測される。

#### 4-2 コイの視力

眼は角膜や水晶体などが組み合わさり複合凸レンズ系を形成し, 外界の物体や景色は網膜の上に左右上下が逆転した状態で映される。魚類も含めて視力(3-6魚類の視力参照)とは, 眼と識別可能な2点あるいは2線がなす角度(最小視角)の逆数であるが, これは2つの点あるいは線が網膜上で隣り合わない2つの錐体が同時に刺激されている状態を意味している

(隣り合う2つの錐体が同時に刺激された場合、脳では2点ではなく、線分もしくは大きな点として認識されると考えられている)。眼に入った光は水晶体を通り抜け網膜に達するが、ヒトでは水晶体の厚さが自動調節され、遠近の何れにある対象物も網膜上にピントが合った状態で写る。水晶体の厚み調節が適切に行われないと、近視あるいは遠視となり、視力の低下につながる。ヒトでは網膜中心窩の錐体密度が最も高いのに加え、一つの錐体でキャッチした情報はそのまま双極細胞そして神経節細胞を經由して、脳にまで伝播されることが明らかとなっている。

魚類で視力測定には錐体密度を測定し、この値から視力を推定する方法が Tamura (1957) により提案され、現在でもこの方法が用いられている。Tamura (1957) の方法では、先ず魚類網膜を固定・染色後、視細胞に垂直に薄くスライスし、この断面を観察することによって、0.1 mm 四方 (面積にすると  $0.01 \text{ mm}^2$  となる) に含まれる錐体数 (錐体密度) を測定する。この値を以下の Tamura の式に代入することによって、錐体密度の最も高い部分の視力を求める。Tamura の式とは、

$$\alpha = \frac{1}{f} \left( \frac{0.1 \times (1 + 0.25)}{\sqrt{n}} \times 2 \right)$$

$\alpha$  : 最小分解角 (単位は radian<sup>11)</sup>)

f : 水晶体の焦点距離 (単位は mm)

n :  $0.01 \text{ mm}^2$  の錐体数 (0.1 mm 四方の錐体の数を指す。)

である。網膜を固定し標本作製しているため、固定に伴う収縮を考慮し上記の式には0.25が加えられ、補正されている (Patten & Philpott [1921] によるブタ胚の収縮率を参考にしている)。

1 rad を度 (°) に換算すると  $\frac{180}{\pi}$ , また分 (′) に換算すると  $\frac{180 \times 60}{\pi}$  となる。

最小分解角を radian ではなく分 (′) で表示には、 $\frac{\alpha \times 180 \times 60}{\pi}$  を計算すればよい。さらに、

最小分解角の逆数である  $\frac{\pi}{\alpha \times 180 \times 60}$  を求めれば、視力となる。

Zaunreiter *et al.* (1991) は複数のコイ科の魚種網膜を材料として、桿体と錐体の数そして錐体の網膜内密度分布に加え、体長と水晶体の直径の関係についても調査した。体長が約 35.5 cm, 眼球直径が 18.8 mm のコイ (*Cyprinus carpio*) で得られた水晶体の直径ならびに網膜内の錐体密度が分かれば、視力を推測することが可能である。Zaunreiter *et al.* (1991) の第2図と第6図から、水晶体の直径は約 4.7 mm (半径は2.35である。) そして最も錐体密度が高い部位では  $1 \text{ mm}^2$  あたり8800個であった (コイ網膜には錐体密度の高い部分が前方 (口側) 中央と中心より少し後方 (尾側) 中央の2ヶ所あり、後方部の密度が最も高い。0.01

mm<sup>2</sup>では88個となる。)。水晶体の焦点距離が不明であるため、Matthiesen's ratio の2.55を用いた（つまり、 $f = 2.55R$ ）。これらの値を Tamura (1957) の式に代入し、最小分解角を求めると、

$$\begin{aligned}\alpha &= \frac{1}{2.55 \times 2.35} \left( \frac{0.1 \times (1 + 0.25)}{\sqrt{88}} \times 2 \right) \\ &= \frac{1}{5.9925} \left( \frac{0.125}{9.38} \times 2 \right) \\ &= \frac{0.25}{56.20965} \text{ rad となった。}\end{aligned}$$

この $\alpha$ （最小分解角）を rad から分（'）に換算すると、15.30' となる、この値の逆数が視力であり、0.07となる。残念ながら、コイ網膜の神経節細胞密度は未測定であり、神経節細胞を指標に視力を推測することはできなかった。

Tamura (1957) は網膜から取り外した水晶体を利用し、水晶体の分解能を計算している。コイ網膜から摘出した水晶体を生理食塩水中に静置し、水晶体の一方に幅 1 mm の線で描いた縦横の縞を置き、他方で縦横の幅 1 mm の線が確認できる最長距離を顕微鏡で測定した。直径が 5.4 mm のコイ眼球水晶体（コイの体長は記載されていない。）を用いたとき、縦縞がはっきりと見える距離が 2400 mm であった。この測定値を  $\frac{\text{線の太さ}}{\text{水晶体から線までの距離}}$  に代

入すると、水晶体の分解能を求めることができる。実際にコイ眼球水晶体の分解能は  $\frac{1}{2400}$  rad となり、これを分（'）に変換すると約1.43' であった。この測定結果から、水晶体の分解能は網膜の最小分解能に比べて充分高いことが確認された。

コイの視力は条件付けによる方法でも調査されている（Matsuike *et al.*, 1981; Nakamura, 1989）。使用されたコイは 8, 11, 12 cm の大きさの 3 匹であった。これらのコイは 5 mm の黒色の物標を選べば、餌がもらえるよう、1日に5回、約300回訓練した。この訓練で正解率が80%以上となった後、黒色四角の大きさ（1辺の長さ）サイズを徐々に 4, 3, 2 そして 1 mm と小さくし、正解率を調査した（各訓練は約450回ずつ実施した。）。4 と 5 mm の四角で正答率は90%以上、2 と 3 mm で80%以上であった。しかし、四角を 1 mm にすると正答率は50%以下にまで減少した。従って、3匹のコイが識別できるサイズは、1 と 2 mm の間であることが判明した。統計処理を行い正解率が63%になる値を推測すると、1辺が 1.1 mm となった。つまり、コイは 400 mm の距離から 1.1 mm を識別できることになり、コイの眼と物標が作る角度（視角）は  $\frac{\text{物標のサイズ}}{\text{円周}} \times 360^\circ$  で求められ、 $\frac{1.1 \times 360^\circ}{2512}$  となる。これを

分 (') に換算すると、 $9.46'$  となり、視力は0.11となる (Matsuike *et al.*, 1981; Nakamura, 1989)。

コイの眼において、錐体密度から組織学的に求めた視力は0.07、そして条件付けにより求めた視力は0.11であった。ヒトの視覚と比較すると、コイは近眼のようである。つまり、遠くは見難く、近くにある物体や形式は十分に確認できる視覚をコイは有している。コイには網膜の前方 (口側) 中央と網膜中心よりも少し後方 (尾側) 中央に錐体密度の高い部位があるが、何れも両眼視には貢献し難い部分である。コイの水晶体は眼球内部に向かって 0.1 mm しか移動しないことを考慮すると、この移動によって生息環境に依存した遠近調節が行われているようである。近縁種のウグイ (コイ目コイ科) では両眼視の重要性を示す報告があり、コイでも両眼視する可能性は否定できない (Inoue & Kuroiwa, 1975)。

## 5. 魚類の不思議な視覚

魚類は種数が多く、脊椎動物の約半数を占める。生息環境は水域であるが、陸上 (泥地) でも活動できる種もいる。棲息環境に適した眼を持ち、摂食活動や求愛活動などに重要な役割果たしている。以下に、良く知られた魚の視覚研究の現状を紹介する。

### 5-1 テッポウウオの視覚

テッポウウオ (テッポウウオ科 [Toxotidae] に属する魚で、現在7種が知られている。一般的には *Toxotes jaculatrix* を指す。東南アジアの汽水域に多く生息している。) の口蓋 (口腔の上側部) には、前方が細くなる溝が存在する。この溝に下から舌を押し当てることで、喉から口先に向けて水路が形成される。鰓蓋を強く閉じることにより、強い勢い水を発射でき、水上 1 m 以上の距離にまで到達する (Milius, 2014)。テッポウウオの視力が高いことに加え、水上の獲物を狙うには光の屈折を補正する能力を備えていることが報じられている (Schuster *et al.*, 2006)。通常、水平から約 $74^\circ$  の平均角度で獲物に向かって水を射出するが、 $45^\circ$  から $110^\circ$  の角度に亘って正確に狙いを定められる (Temple, 2007; Temple *et al.*, 2010)。テッポウウオが水を射出して獲物を得るまでには訓練が必要である (Schuster *et al.*, 2006)。

テッポウウオの眼の腹部尾側に錐体密度が高い部分があり、概ね水平遊泳中に水上の獲物を見ることができる。この部分の錐体と神経節細胞の密度が概ね一致して高く、ヒト網膜中心窩のように高い視力が得られると推測されている。実際、解剖学的 (錐体間距離や神経節細胞間距離の測定によって求める方法) および学習行動を利用して測定された視力はよく一致し、0.1~0.2であった (Ben-Simon *et al.*, 2012)。最近、ヒトの顔写真 (コンピュータで合成した正面顔の映像) に向け水を射出するよう訓練されたテッポウウオは、ヒトの顔の違

いを認識して水を射出することが明らかになった (Newport *et al.*, 2016)。

## 5-2 ヨツメウオの視覚

ヨツメウオ (ヨツメウオ科 [Anablepia] に属する魚で、現在3種が知られている。中米から南米北東部の汽水域に生息している。) は常に水面を泳ぎ、眼は頭部の上方につき、半分は空气中 (水上) と半分は水中にある。別の言い方をすれば、瞳孔開口部が2つに分かれ、2つの光学系が同居している状態である。眼球の空气中と水中は虹彩によって区切られているため、眼が4つあるように見える。実際には頭部に1つの球体の眼球がある (Sivak, 1976)。陸棲動物と異なり、魚類では角膜は光の屈折の大きな役割を持たない。ところが、ヨツメウオでは背側の角膜が空气中にあるため、陸棲生物同様の屈折機能を果たす (Swamynathan *et al.*, 2003)。このため、一つしかない水晶体は円形というよりも歪んだ長円形 (卵形) に近い形状であり、水晶体の短軸側を空气中視覚、そして長軸側を水中視覚に利用している (Sivak, 1976)。視覚調節のため、水晶体の長軸側は極めて厚く、焦点距離は短い (一方、短軸側は薄くなっており、焦点距離は長軸側に比べて長くなっている)。水中視覚に使われる網膜は眼球の背側、空气中視覚に使われる網膜は腹側にあり、水晶体から両部分の網膜への距離も大きく異なる。そして、背側と腹側網膜の層密度に大きな差異がある (Schwab *et al.*, 2001; Perez *et al.*, 2017)。背側と腹側には水晶体筋の働きが充分ではない (Sivak, 1976)。一般的な魚類の水中での視力は0.1~0.3であるが、残念ながら、ヨツメウオの空气中および水中での視力測定に関する研究は未だない。

## 5-3 トビハゼの視覚

トビハゼ (ハゼ科 [Gobiidae] に属する魚で、多種が知られている。世界各地の汽水域の干潟に生息している。) は、2~3 m<sup>2</sup> の範囲内の複数の巣穴システムを居住範囲として占有する。トビハゼは胸鰭の筋肉は発達し、これを使って甲殻類や多毛類などを追うために歩行し、捕食する。居住空間 (2~3 m<sup>2</sup>) の範囲に複数の穴掘り、その深さは最大 60 cm に達する。トビハゼは、満潮時に水中そして干潮時に泥上に生息するため、鰓呼吸に加え、皮膚呼吸も行う。トビハゼの眼はタイヤコイなどと異なり、比較的平坦な頭頂部にある。よく発達した動眼筋の働きで、干潮時 (泥上) には頭頂部から突出し、一方満潮時には頭部に引き寄せられている。眼球の方向を自由に変えることが可能であり、180°見渡すことが可能である (両眼視野は10~15°である。) (Schwab, 2003)。残念ながら、トビハゼ眼球および網膜に関する研究の多くは古く、充分ではない (Clayton, 1971)。

## 6. 終わりに

魚類の眼は、㉞ Du-Bois Reymond (1849) による自作検流計による網膜電図測定に始まり、㉟ Cajal (1892) によるゴルジ法を利用した網膜神経細胞の形態観察、㊱ Svaetichin (1953) による細胞内誘導法（ガラス管微小電極法）を利用した網膜神経細胞の膜電位測定、そして㊲ Hanaoka & Fujimoto (1957) による顕微分光光度計による視物質の分光感度測定といった視覚研究の初期に大いに利用された。研究の最終目標はヒト視覚の解明に置かれ、魚類を含む多くの動物種で網膜視細胞の分光感度と膜電位発生機序や網膜神経細胞の膜電位測定とシナプス機序の解明が行われた（例えば、Dowling, 2012; Baden & Osorio, 2019; Baden *et al.*, 2020）。魚類以外にも多くの脊椎動物の研究が行われ、脊椎動物間に網膜構造の類似性があるものの、その働きには動物種差があり、ヒトの視覚を理解するにはヒトあるいは近縁動物種を解析に用いる必要性があることが明らかとなった。ヒト視覚の理解のみを目標とせず、様々な動物種の視覚が動物行動に果たす役割について調査する研究も長年行われてきた。例えば、鳥類（猛禽類）が高視力の視覚を有し、効率よく摂餌に役立っていること、またミツバチ（*Apis mellifera*）は偏光や紫外光を識別でき、両方が摂餌に役立っていることなどなどが明らかになり、結果としてヒトと異なる視覚が存在することも明らかとなった（例えば、von Frisch, 1967; Snyder & Miller, 1978; Gaffney & Hodos, 2003; Kraft *et al.*, 2011; Avarguès-Weber *et al.*, 2012; Birkhead, 2012）。

魚類の網膜には3原色に加え紫外光を受容することができることが明らかとなり、特に浅瀬に生息する魚類には紫外光のどのように利用されているのかに関する研究が始まっている（例えば、Bowmaker & Hunt, 1996; Losey *et al.*, 1999; Sabbah *et al.*, 2010）。一方で、魚類が生息する水中は大気と異なり、光の透過度が低いいため、陸棲動物ほど視覚に頼らない可能性も考えられる。魚類には光感覚のための視覚以外に、化学感覚のために味覚と嗅覚、物理感覚として聴覚と側線感覚そして温度感覚、また種によっては電気感覚が備わっている。何れの場合においても、体表に感覚器あるいは感覚細胞が存在し、全身で外界の変化を感知していることは間違いない。

太陽からの光が届く河川、湖沼あるいは海洋などの比較的浅い部分では、魚類は視覚を摂餌、捕食者からの逃避、配偶者の選択などに利用することができる。しかし、水による光の吸収に加え、浮遊物やプランクトンなどによる光の散乱で可視光が減弱するような水域（浅瀬ではなく、少し深い水域）では、視覚に加え化学感覚や物理感覚が優先されるに違いない。魚類は生息環境に巧みに適応して生存している。ヒトと違い、魚類は必要な情報の多くを視覚から得るといような生き方をしていない。

### 動物の学名

本論文の動物は、出来る限り和名と学名を記載した。ただし、種を特定しないで動物名を使用する場合（例えば、バッタやカニなど）、和名記載のみにした。また、引用論文の中に学名記載の無い魚類が登場する場合も、和名記載のみに留めた。

### 魚種の制限

本論文の『1. はじめに』の最後部分に記述したように、ヌタウナギやヤツメウナギのような円口類そしてサメやエイのような軟骨魚類は対象とせず、硬骨魚類を対象とした。また、深海魚も対象から外した。

## 謝 辞

第3図Aでは、ランドルト環による視力表を利用して視力測定する様子を示すため、ヒトではなくコイを被験者に選んだ。実際にはあり得ない想定に、イメージを膨らまして2匹のコイの絵を描いてくださった高橋 洋子氏に感謝の意を表する。

## 引 用 文 献

- Adolfson, J. and Berghage, T. (1974), Perception and performance under water, John Wiley & Sons, New York.
- Akiyama, Y., Agata, K. and Inoue, T. (2018), Coordination between binocular field and spontaneous self-motion specifies the efficiency of planarians' photo-response orientation behavior, *Commun. Biol.*, **1**: 1–13 (<https://www.nature.com/articles/s42003-018-0151-2>).
- Allen, W. F. (1949), Blood-vascular system of the eye of a deep water fish (*Ophiodon elongatus*) considered as a pressure mechanism, *Anat. Rec.*, **103**: 205–211.
- Ali, M. A. and Wagner, H. H. (1975), Distribution and development of retinomoter responses, In *Vision in fishes* (ed. Ali, M. A.), pp369–396, Plenum Publishing Co., New York.
- 安藤幸司 (2013), 光と光の記録 (レンズ編), 産業開発機構株式会社, 東京.
- Arendt, D., Tessmar, K., de Campos-Baptista, M.-I. M., Dorresteijn, A. and Wittbrodt, D. (2002), Development of pigment-cup eyes in the polychaeta *Plathneris dumerlii* and evolutionary conservation of larval eyes in Bilateria, *Development*, **129**: 1143–1154.
- Arendt, D., Tessmar-Raible, K., Snyman, H., Dorresteijn, A. W. and Wittbrodt, J. (2004), Ciliary photoreceptors with a vertebrate-type opsin in an invertebrate brain, *Science*, **306**: 869–871.
- Apple, D. J. and Rabb, M. F. (1985), Developmental anomalies, In *Ocular pathology: Clinical applications and self-assessment 3rd Edition* (eds. Apple, D. J. and Rabb, M. F.), pp14–60, The C. V. Mosby Company, St Louis.
- Atsumi, K., Song, H.-Y., Senou, H., Inoue, K. and Mabuchi, K. (2016), Morphological features of an endangered Japanese strain of *Cyprinus carpio*: Reconstruction based on seven SNP markers, *J. Fish Biol.*, **90**: 936–953.
- Avarguès-Weber, A., Mota, T. and Giurfa, M. (2012), New vistas on honey bee vision, *Apidologie*, **43**: 244–268.

- Axelrod, D., Lerner, D. and Sands, P. J. (1988), Refractive index within the lens of a goldfish eye determined from the paths of thin laser beams, *Vision Res.*, **28**: 57–65.
- Baden, T. and Osorio, D. (2019), The retinal basis of vertebrate color vision, *Annu. Rev. Vis. Sci.*, **5**: 177–200.
- Baden, T., Euler, T. and Berens, P. (2020), Understanding the retinal basis of vision across species, *Nat. Rev. Neurosci.*, **21**: 5–20.
- Barber, V. C. and Wright, D. E. (1969), The fine structure of the sense organs of the cephalopod mollusc *Nautilus*, *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **102**: 293–312.
- Barnett, C. H. (1951), The structure and function of the choroidal gland of teleostean fish, *J. Anat.*, **85**: 113–119.
- Basaglia, F. and Di Luca, D. (1993), A comparative study of vertebrate eye lens crystallins using isoelectric focusing and densitometry, *Comp. Biochem. Physiol. B*, **106**: 575–586.
- Beer, T. (1894), Die Accommodation des Fisches, *Pflügers Arch. Ges. Physiol.*, **58**: 523–650.
- Ben-Simon, A., Ben-Shahar, O., Vasserman, G., Ben-Tov, M. and Segev, R. (2012), Visual acuity in the archerfish: Behavior, anatomy, and neurophysiology, *J. Vis.*, **12**: 1–19 (<http://jov.arvojournals.org/article.aspx?articleid=2192046>).
- Birkhead, T. (2012), Seeing, In *Bird sense: What it's like to be a bird*, pp1–32, Bloomsbury Publishing Plc, London.
- Bitsch, C. and Bitsch, J. (2005), Evolution of eye structure and arthropod phylogeny, In *Crustacea and arthropod relationships* (eds. Koenemann, S. and Jenner, R. A.), pp185–214, Taylor & Francis, Boca Raton.
- Blaxter, J. H. S. (1975), The eyes of larval fish, In *Vision in fishes* (ed. Ali, M. A.), pp427–443, Plenum Publishing Co., New York.
- Blaxter, J. H. S. and Jones, M. O. (1967), The development of the retina and retinomoter responses in the hering, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **47**: 677–697.
- Blest, A. D. and Land, M. F. (1977), The physiological optics of *Dinopis Subrufus* L..Koch: A fisheye lens in a spider, *Proc. R. Soc. Lond. B*, **196**: 197–222.
- Bloemendal, H. and de Jong, W. W. (1991), Lens proteins and their genes, *Prog. Nucleic Acid Res. Mol. Biol.*, **41**: 259–281.
- Bowmaker, J. K. and Hunt, D. M. (1996), Evolution of vertebrate visual pigments, *Curr. Biol.*, **16**: R484–R489.
- Bourguignon, G. and Verrier, M. L. (1930), Le mécanisme de l'accommodation chez les téléostéens, *Comptes Rendus Acad. Sci.*, **191**: 73–75.
- Brunner, G. (1934), Über die Sehschärfe der Elritze bei verschiedenen Helligkeiten, *Z. vergl. Physiol.*, **21**: 296–316.
- Burnside, B. (1978), Thin (actin) and thick (myosin-like) filaments in cone contraction in the teleost retina, *J. Cell Biol.*, **78**: 227–246.
- Burnside, B. and Nagle, B. (1983), Retinomotor movements of photoreceptors and retinal pigment epithelium: Mechanisms and regulation, *Prog. Retin. Res.*, **2**: 67–109.
- Cajal, S. R. (1892), La rétine des vertébrés, *La Cellule*, **9**: 119–257. (Thorpe, S. A. and Glickstein, M. (1973), trans., “The structure of the retina”, Charles C. Thomas publisher, Springfield)
- Campbell, M. C. W. and Sands, P. J. (1984), Optical quality during crystalline lens growth, *Nature*, **312**: 291–292.
- Campbell, L., Nolla, H. A. and Vault, D. (1994), The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central north pacific ocean, *Limnol. Oceanogr.*, **39**: 954–961.
- Chang, C.-H., Chiao, C.-C. and Yan, H. Y. (2009), The structure and possible functions of the milkfish *Chanos chanos* adipose eyelid, *J. Fish Biol.*, **75**: 87–99.
- Charman, W. N. and Tucker, J. (1973), The optical system of the goldfish eye, *Vision Res.*, **13**: 1–8.
- Clayton, D. A. (1993), Mudskippers, *Oceanogr. Mar. Bull. Annu. Rev.*, **31**: 507–577.
- Collin, S. P. and Collin, H. B. (2001), The fish cornea: Adaptations for different aquatic environments, In *Sensory biology of jawed fishes: New insights* (eds. Kapoor, B. G. and Hara, T. J.), pp57–96, Science

- Publishers, Inc., New Hampshire.
- Collin, S. P. and Pettigrew, J. D. (1989), Quantitative comparison of the limits on visual spatial resolution set by the ganglion cell layer in twelve species of reef teleosts, *Brain Behav. Evol.*, **34**: 184–192.
- Copeland, D. E. (1974), The anatomy and fine structure of the eye in teleost. II. The vascular connections of the lentiform body in *Fundulus grandis*, *Exp. Eye Res.*, **19**: 583–589.
- Crescitelli, F. M., McFall-Ngai, M. and Horowitz, J. (1985), The visual pigment sensitivity hypothesis: Further evidence from fishes of varying habitats, *J. Comp. Physiol. A*, **157**: 323–333.
- Darwin, C. (1859), *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, W. Clowes and sons, London. (チャールズ・ダーウィン著, 八杉龍一訳 (1990), 「種の起源 (上)・(下)」, 岩波文庫).
- Donders, F. C. (1864), *On the anomalies of refraction and accommodation of the eye* (translated by Moore, W. D.), The New Sydenham Society, London.
- Douglas, R. H. and McGuigan, C. M. (1989), The spectral transmission of freshwater teleost ocular media: An interspecific comparison and a guide to potential ultraviolet sensitivity, *Vision Res.*, **29**: 871–879.
- Dowling, J. E. (2012), *The retina: An approachable part of the brain*, Belknap Press, Cambridge.
- Duke-Elder, S. (1958), *System of ophthalmology*, Vol. 1 *The Eye in evolution*, Henry Kimpton Publishers, London.
- Du Bois-Reymond, E. (1849), *Untersuchungen über Thierische Elektrizität*, Zweiter Band, Erste Abtheilung, Georg Reimer, Berlin.
- Easter, S. S. (1971), Spontaneous eye movements in restrained goldfish, *Vision Res.*, **11**: 333–342.
- Easter, S. S. (1972), Pursuit eye movements in goldfish (*Carassius auratus*), *Vision Res.*, **12**: 673–688.
- Easter, S. S. and Johns, P. R. (1974), Horizontal compensatory eye movements in goldfish (*Carassius auratus*): II A comparison of normal and deafferented animals, *J. Comp. Physiol.*, **92**: 37–57.
- Easter, S. S., Johns, P. R. and Heckenlively, D. (1974), Horizontal compensatory eye movements in goldfish (*Carassius auratus*): I The normal animal, *J. Comp. Physiol.*, **92**: 23–35.
- Ebbesson, S. O. E. (1972), A proposal for a common nomenclature for some optic nuclei in vertebrates and the evidence for a common origin of two such cell groups, *Brain Behav. Evol.*, **6**: 75–91.
- Engström, K. (1969), Cone type and cone arrangement in the retina of some cyprinids, *Acta Zool.*, **41**: 277–295.
- Fernald, R. D. (1982a), Cone mosaic in a teleost retina: No difference between light and dark adapted states, *Experientia*, **38**: 1337–1339.
- Fernald, R. D. (1982b), Retinal projections in the African cichlid fish, *Haplochromis burtoni*, *J. Comp. Neurol.*, **206**: 379–389.
- Fernald, R. D. (1988), Aquatic adaptations in fish eyes, In *Sensory Biology of Aquatic Animals* (eds. Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N. and Tavolga, W. N.), pp435–466, Springer Verlag, New York.
- Fernald, R. D. (2006), Casting a genetic light on the evolution of eyes, *Science*, **313**: 1914–1918.
- Fernald, R. D. and Wright, S. E. (1983), Maintenance of optical quality during crystalline lens growth, *Nature*, **301**: 618–620.
- Fischer, A. H., Henrich, T. and Arendt, D. (2010), The normal development of *Platynereis dumerilii* (Nereididae, Annelida), *Front. Zool.*, **7**: 1–39 (<http://www.frontiersinzoology.com/content/7/1/31>).
- Gaffney, M. F. and Hodos, W. (2003), The visual acuity and refractive state of the American kestrel (*Falco sparverius*), *Vision Res.*, **43**: 2053–2059.
- Gehring, W. J. (2004), Historical perspective on the development and evolution of eyes and photoreceptors, *Int. J. Dev. Biol.*, **48**: 707–717.
- Gollisch, T. and Meister, M. (2010), Eye smarter than scientists believed: Neural computations in circuits of the retina, *Neuron*, **65**: 150–164.
- Graham, J. J. (1966), Secchi disc observations and extinction coefficients in the central and eastern north pacific ocean, *Limnol. Oceanogr.*, **11**: 184–190.
- Griffen, L. E. (1900), The anatomy of *Nautilus pompilius*, *Mem. Acad. Set. Wash.*, **8**: 103–230.
- Guma'a, S. A. (1982), Retinal development and retinomotor responses in perch, *J. Fish Biol.*, **20**: 611–618.

- Gustaffon, O. S. E., Collin, S. P. and Kröger, R. H. H. (2008), Early evolution of multifocal optics for well-focused colour vision in vertebrates, *J. Exp. Biol.*, **211**: 1559–1564.
- Hairston, N. G., Li, K. T., and Easter, S. S. (1982), Fish vision and the detection of planktonic prey, *Science*, **218**: 1240–1242.
- Hall, W. C. and Ebner, F. F. (1970), Thalamotelencephalic projections in the turtle (*Pseudemys scripta*), *J. Comp. Neurol.*, **140**: 101–122.
- Hanaoka, T. and Fujimoto, K. (1957), Absorption spectrum of a single cone in the carp retina, *Jpn. J. Physiol.*, **7**: 276–285.
- Hawryshyn, C. W. and Hárosi, F. I. (1991), Ultraviolet photoreception on carp: Microspectrophotometry and behaviorally determined action spectra, *Vision Res.*, **31**: 567–576.
- Heilman, K. M., Watson, R. T. and Valenstein, E. (1993), Neglect and related disorders, In *Clinical neuropsychology* 3rd edition (eds. Heilman, K. M. and Valenstein, E.), pp279–336, Oxford University Press, New York.
- Herman, H. T. and Constantine, M. (1971), Eye movements in the goldfish, *Vision Res.*, **11**: 313–333.
- Herrick, C. J. (1924), *Neurological foundations of animal behavior*, Henry Holt and Company, New York.
- Hester, F. J. (1968), Visual contrast thresholds of the goldfish (*Carassius auratus*), *Vision Res.*, **8**: 1315–1335.
- Hirata, Y. (1966), Fine structure of the terminal buds on the barbels of some fishes, *Arch. Histol. Jap.*, **26**: 507–523 (in Japanese).
- Hotta, T., Kawasaka, K., Satoh, S. and Kohda, M. (2019), Fish focus primarily on the faces of other fish, *Scientific Reports*, **9**: 1–8 (<https://doi.org/10.1038/s41598-019-44715-0>).
- Hunter, J. H. (1972), Swimming and feeding behaviour of larval anchovy, *Fish. Bull.*, **70**: 821–838.
- Iisaku, K. (1987), Seasonal variations in transparency of deep lakes: Lake Mashu and Lake Shikotsu, *Geophys. Bull. Hokkaido Univ.*, **49**: 281–289 (in Japanese).
- Inoue, M. and Kuroiwa, H. (1975), The effect of symmetrical stimuli on the optomotor reaction of fish, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **41**: 1219–1227.
- Ito, H. and Yoshimoto, M. (1991), Nervous system, In *Fish physiology* (eds. Itazawa, Y. and Hanyu, I.), pp363–402 (in Japanese), Koseisha Koseikaku Co., Ltd., Tokyo.
- Ito, H., Morita, Y., Sakamoto, N. and Ueda, S. (1980), Possibility of telencephalic visual projection in teleosts, *Holocentridae*, *Brain Res.*, **197**: 219–222.
- Jékely, G., Colombelli, J., Hausen, H., Guy, K., Stelzer, E., Nédélec, F. and Arendt, D. (2008), Mechanism of phototaxis in marine zooplankton, *Nature*, **456**: 395–399.
- Jerlov, N. G. (1976), *Marine optics* (Elsevier oceanography series No. 14), Elsevier, Amsterdam.
- Jordan, D. S. and Fowler, H. W. (1903), A review of the cyprinoid fishes of Japan, *Proceedings of the United States National Museum*, **26**: 811–862.
- Kabayama, A., Kawamura, G. and Yonemori, T. (1979), The axis of horizontal eye rotation of fish, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **45**: 1481–1483.
- Kagemann, L., Wollstein, G., Ishikawa, H., Gabriele, M. L., Srinivasan, V. J., Wojtkowski, M., Duker, J. S., Fujimoto, J. G. and Schuman, J. S. (2006), Persistence of Cloquet’s canal in normal healthy eyes, *Am. J. Ophthalmol.*, **142**: 862–864.
- Kapoor, B. G. and Hara, T. J. (2001), *Sensory biology of jawed fishes: New insights*, Science Publishers, Cincinnati.
- Karpestam, B., Gustafsson, J., Shashar, N., Katzir, G. and Kröger, R. H. H. (2007), Multifocal lenses in coral reef fishes, *J. Exp. Biol.*, **210**: 2923–2931.
- Karten, H. J. (1969), The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon, In *Comparative and evolutionary aspects of the vertebrate central nervous system* (eds. Peters, J. N. and Noback, C.), pp164–179, New York Academy of Sciences, New York.
- Kawakita, K., Marui, T. and Funakoshi, M. (1978), Scanning electron microscopic observations on the taste buds of the carp (*Cyprinus carpio* L.), *Jap. J. Oral Biol.*, **20**: 103–113 (in Japanese).
- Kawamura, G. (1979), Fundamental study on application of the vision of spotted mackerel, *Pneumatopho-*

- rutus peinocephalus* (Bleeker), to angling techniques: I Importance of vision estimated from brain pattern, visual acuity of retina, and accommodation, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **45**: 281–286 (in Japanese).
- Kawamura, G. and Kabayama, A. (1979), Horizontal compensatory eye movements in swimming fishes, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **45**: 1359–1364.
- Kawamura, G. and Kitamura, Y. (1981), Vertical eye movements in fish, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **47**: 161–164 (in Japanese).
- Kawamura, G. and Ohashi, S. (1988), The habit of cutlassfish as inferred from the retina, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **54**: 889.
- Kawamura, G. and Shimowada, T. (1983), Discrimination of striped shape by Japanese parrotfish, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **49**: 55–60 (in Japanese).
- Kawamura, G. and Tamura, T. (1973), Morphological studies on the retina of two teleosts *Scomber tapeinocephalus* and *Halichoeres poecilopterus*, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **39**: 715–726.
- Kawamura, G., Kabayama, A. and Yonemori, T. (1978), Horizontal compensatory eye movements in crucian carp *Carassius auratus langsdorfi* swimming at relatively high speed, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **44**: 567–570.
- Kawamura, G., Nishimura, W., Ueda, S. and Nishi, T. (1981), Vision in Tunas and Marlins, *Mem. Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac.*, **1**: 3–47.
- Kawamura, G., Tsuda, R., Kumai, H. and Ohashi, S. (1984), The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitats, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **50**: 1975–1980.
- Kettle, D. and O'Brien, W. J. (1978), Vulnerability of arctic zooplankton species to predation by small lake trout, *J. Fish. Res. Board Can.*, **35**: 1495–1500.
- Kettle, D., O'Brien, W. J. and Riessen, J. (1979), Helmets and invisible armor: structures reducing predation from tactile and visual planktivores, *Ecology*, **60**: 287–294.
- Khorramshahi, O., Schartau, J. M. and Kröger, R. H. H. (2008), A complex system of ligaments and a muscle keep the crystalline lens in place in the eyes of bony fishes (teleosts), *Vision Res.*, **48**: 1503–1508.
- Kilariski, W. and Bigaj, J. (1969), Organization and fine structure of extraocular muscles in *Carassius* and *Rana*, *Z. Zellforsch.*, **94**: 194–204.
- Kimura, K. and Tamura, T. (1966), On the direction of the lens movement in the visual accommodation of teleostean eyes, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **32**: 112–116.
- Kraft, P., Evangelista, C., Dacke, M., Labhart, T. and Srinivasan, M. V. (2011), Honeybee navigation: following routes using polarized-light cues, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **366**: 703–708.
- Kröger, R. H. H. (2013), Optical plasticity in fish lenses, *Retin. Eye Res.*, **34**: 78–88.
- Kröger, R. H. H. and Kirschfeld, K. (1994), Refractive index in the cornea of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) measured by two-wavelengths laser-interferometry, *Aquatic Mammals*, **20**: 99–107.
- Land, M. F. (1972), The physics and biology of animal reflectors, *Prog. Biophys. Mol. Biol.*, **24**: 75–106.
- Land, M. F. (1981), Optics and vision in invertebrates, In *Handbook of sensory physiology*, Vol. VII/6B (ed. Autrum, H.), pp472–592, Springer Verlag, Berlin.
- Land, M. F. and Fernald, R. D. (1992), The evolution of eyes, *Ann. Rev. Neurosci.*, **15**: 1–29.
- Land, M. F. and Nilsson, D.-E. (2012), *Animal Eyes*, Oxford University Press, Oxford.
- Lasater, E. M. (1986), Ionic currents of cultured horizontal cells isolated from white perch retina, *J. Neurophysiol.*, **55**: 499–513.
- Laughlin, S. B. (1987), Form and function in retinal processing, *Trends Neurosci.*, **10**: 478–483.
- Lisney, T. J., Iwaniuk, A. N., Bandet, M. V. and Wylie, D. R. (2012), Eye shape and retinal topography in owls (Aves: Strigiformes), *Brain Behav. Evol.*, **79**: 218–236.
- Litherland, L. and Collin, S. P. (2008), Comparative visual function in elasmobranchs: Spatial arrangement and ecological correlates of photoreceptor and ganglion cell distributions, *Vis. Neurosci.*, **25**: 549–561.
- Losey, G. S., Cronin, T. W., Goldsmith, T. H., Hyde, D., Marshall, N. J. and McFarland, W. N. (1999), The UV visual world of fishes: A review, *J. Fish Biol.*, **54**: 921–943.
- Lyall, A. H. (1957), Cone arrangements in teleost retinæ, *J. Cell Sci.*, **98**: 189–201.

- Lythgoe, J. N. (1975), The structure and function of iridescent corneas in teleost fishes, *Proc. R. Soc. Lond. B*, **188**: 437–457.
- Lythgoe, J. N. (1979), *The ecology of vision*, Clarendon Press, Oxford.
- Mabuchi, K., Senou, H., Suzuki, T. and Nishida, M. (2005), Discovery of an ancient lineage of *Cyprinus carpio* from Lake Biwa, central Japan, based on mtDNA sequence data, with reference to possible multiple origins of koi, *J. Fish Biol.*, **66**: 1516–1528.
- Mabuchi, K., Miya, M., Senou, H., Suzuki, T. and Nishida, M. (2006), Complete mitochondrial DNA sequence of the Lake Biwa wild strain of common carp (*Cyprinus carpio* L.): Further evidence for an ancient origin, *Aquaculture*, **257**: 68–77.
- Mabuchi, K., Senou, H. and Nishida, M. (2008), Mitochondrial DNA analysis reveals cryptic large-scale invasion of non-native genotypes of common carp (*Cyprinus carpio*) in Japan, *Mol. Ecol.*, **17**: 796–809.
- Mabuchi, K., Senou, H., Takeshima, H., Nakai, K. and Nishida, M. (2010), Distribution of native Japanese mtDNA haplotypes of the common carp (*Cyprinus carpio*) in Lake Biwa, *Jpn. J. Ichthyol.*, **57**: 1–12 (in Japanese).
- Mabuchi, K., Song, H. Y., Takeshima, H. and Nishida, M. (2012), A set of SNPs near or within STR regions useful for discriminating native Lake Biwa and introduced “Eurasian” strains of common carp, *Conserv. Genet. Resour.*, **4**: 649–652.
- Mahler, B., Chen, Y., Ford, J., Thiel, C., Wistow, G. and Wu, Z. (2013), Structure and Dynamics of the Fish Eye Lens Protein,  $\gamma$ M7-Crystallin, *Biochemistry*, **52**: 1–12 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3855534/>).
- Marc, R. E. and Sperling, H. G. (1976), The chromatic organization of the goldfish cone mosaic, *Vision Res.*, **16**: 1211–1224.
- Marui, T. and Funakoshi, M. (1978), Scanning electron microscopic observations on the taste buds of the carp (*Cyprinus carpio* L.), *Jap. J. oral Biol.*, **20**: 103–113 (in Japanese).
- Mascarenhas, V. and Kec, T. (2017), Marine optics and ocean color remote sensing, In *Oceans across boundaries: Learning from each other* (Proceedings of the 2017 conference for YOUng MARine REsearchers in Kiel, Germany) (eds. Jungblut, S., Liebich, V. and Bode, M.), Springer Verlag, Cham.
- Masland, R. H. (2012), The neuronal organization of the retina, *Neuron*, **76**: 266–280.
- Matsuike, K., Shimizu, Y. and Nakamura, Y. (1981), Relationship between turbidity of water and visual acuity of fish (1), *La mer*, **19**: 159–164.
- Matthiessen, L. (1882), Über die Beziehungen, welche zwischen dem Brechungsindex des Kerncentrums der Krystalllinse und den Dimensionen des Auges bestehen, *Pflugers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere*, **27**: 510–523.
- Matthiessen, L. (1886), Über den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetacean und der Fische, *Pflugers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere*, **38**: 521–528.
- Mattheissen, L. (1893), X. Beiträge zur Dioptrik der Krystall-Linse, *Zeitschrift für vergleichende Augenheilkunde*, **7**: 102–146.
- McFarland, W. N. and Munz, F. W. (1975), The evolution of photopic visual pigments in fishes, *Vision Res.*, **15**: 1071–1080.
- Mesulam, M.-M. (1985), Attention, confusional states, and neglect, In *Principles of behavioral neurology* (ed. Mesulam, M.-M.), pp125–168, Oxford University Press, Philadelphia.
- Meyer, R. L. and Sperry, R. W. (1974), Explanatory models for neuroplasticity in retinotectal connections, In *Plasticity and recovery of function in the central nervous system* (eds. Stein, D. G., Rosen, J. J. and Butters, N.), pp45–63, Academic Press, New York.
- Milius, S. (2014), Archerfish mouth reveals spit secret: Shooting gobs of water at prey requires rapid oral acrobatics, *Science News.*, **186**: 8–9.
- Mineta, K., Nakazawa, M., Cebrià, F., Ikeo, K., Agata, K. and Gojobori, T. (2003), Origin and evolutionary process of the CNS elucidated by comparative genomics analysis of planarian ESTs. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **100**: 7666–7671.
- Miyagi, M., Akiyama, S. and Arimoto, T. (2001), The development of visual acuity in yellowtail *seriola quin*

- queradiata*, Bull. Japan. Soc. Fish. Sci., **67**: 455–459 (in Japanese).
- Miyazaki, T. (1993), The change of visual acuity of larvae and juveniles of striped beakperch in accordance with their growth, Bull. Japan. Soc. Fish. Sci., **59**: 437–440 (in Japanese).
- Miyazaki, T. and Nakamura, Y. (1990), Single line acuity of 0-year-old Japanese parrotfish determined by the conditioned reflex method, Bull. Japan. Soc. Fish. Sci., **56**: 887–892 (in Japanese).
- Momose, O., Takei, S., Maekawa, Y., Uchida, and Somiya, H. (2003), Visual accommodation system and retinal ganglion cell distribution in the retina of a dolphin fish, *Coryphaena hippurus*, Bull. Japan. Soc. Fish. Sci., **69**: 933–939.
- Muntz, W. R. A. and Rai, U. (1984), On the visual system of *Nautilus pompilius*, J Exp. Biol., **109**: 253–263.
- Nagata, H., Ogawa, Y., Hirai, M. and Hirakawa, K. (1996), Geographical and seasonal changes of water transparency in the seas adjacent to Japan, Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst., **46**: 1–24 (in Japanese).
- Naka, K.-I. (1977), Functional organization of catfish retina, J. Neurophysiol., **40**: 26–43.
- Nakajima, J. (2016), External morphology of pharyngeal bones and teeth in cyprinids, and their terminology, Naturalistae, **20**: 29–40 (in Japanese).
- Nakamura, E. L. (1968), Visual acuity of two tunas, *Katsuwonus pelamis* and *Euthynnus affinis*, Copeia, **1**: 41–49.
- Nakamura, Y. (1989), Fundamental study on relationship between turbidity of water and visual acuity of fish, J. Tokyo Univ. Fish., **76**: 83–122.
- Nakamura, Y. and Matsuike, K. (1985), Relationship between turbidity of water and visual acuity of fish (2) Turbidity level, target size and distance at visual limits in case of small target, La mer, **23**: 123–129 (in Japanese).
- Nakamura, Y. and Matsuike, K. (1989), Relationship between turbidity of water and visual acuity of fish (3) Fish reaction to small bait target in turbid water, La mer, **27**: 19–24 (in Japanese).
- Nelson, J. S. (2006), Fishes of the world (4th edition), John Wiley & Sons, Inc., Hoboken.
- Newport, C., Wallis, G., Reshitnyk, Y. and Siebeck, U. E. (2016), Discrimination of human faces by archerfish (*Toxotes chatareus*), Sci. Rep., **6**: 1–7 (<https://www.nature.com/articles/srep27523>).
- Nicol, J. A. C. (1989), The eyes of fishes, Clarendon Press, Oxford.
- Nilsson, D.-E. (2009), The evolution of eyes and visually guided behaviour, Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, **364**: 2833–2847.
- Nilsson, D.-E. (2013), Eye evolution and its functional basis, Vis. Neurosci., **30**: 5–20.
- Nilsson, D.-E. and Pelger, S. (1994), Evolve a pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve, Proc. R. Soc. Lond. B, **256**: 53–58.
- Nishiwaki, Y., Oishi, T., Tokunaga, F. and Morita, T. (1997), Three-dimensional reconstitution of cone arrangement on the spherical surface of the retina in the Medaka eyes, Zool. Sci., **14**: 795–801.
- Northcutt, R. G. and Kicliter, E. (1980), Organization of the amphibian telencephalon, In Comparative neurology of the telencephalon (ed. Ebesson, S. O. E.), pp203–256, Plenum, New York.
- Norhmore, D. P. M. (2011), The optic tectum, In Encyclopedia of fish physiology: From genome to environment (ed. Farrel, A. P.), pp131–142, Academic press, Cambridge.
- Pankhurst, P. M. (1994), Age-related changes in the visual acuity of larvae of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*), J. Mar. Biol. Assoc. U. K., **74**: 337–349.
- Pankhurst, P. M., Pankhurst, N. W. & Montgomery, J. C. (1993), Comparison of behavioural and morphological measures of visual acuity during ontogeny in the teleost fish *Forsterygion varium* Tripterygiidae (Forster, 1801), Brain Behav. Evol., **42**: 178–188.
- Parker, G. H. and Burnett, F. L. (1900), The reactions of planarians with and without eyes to light, Am. J. Physiol., **4**: 373–385.
- Partensky, F., Hess, W. R. and Vaultot, D. (1999), *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance, Microbiol. Mol. Biol. Rev., **63**: 106–127.
- Paskin, T. R., Jellies, J., Bacher, J. and Beane, W. S. (2014), Planarian phototactic assay reveals differential behavioral responses based on wavelength, Plos One, **9**: 1–20 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4262426/>).

- Patel, S. and Tutchenko, L. (2019), The refractive index of the human cornea: A review, *Cont. Lens Anterior Eye*, **42**: 575–580.
- Paterson, J. R., García-Bellido, D. C., Lee, M. S. Y., Brock, G. A., Jago, J. B. and Edgecombe, G. D. (2011), Acutevision in the giant Cambrian predator *Anomalocaris* and the origin of compound eyes, *Nature*, **480**: 237–240.
- Patten, B. M. and Philpott, R. (1921), The shrinkage of embryos in the processes preparatory to sectioning, *Anat. Rec.*, **20**: 393–413.
- Penzlin, H. and Rönicke, H. (1976), Zur Dioptrik des Teleosterauges: Untersuchungen am Flußbarsch (*Perca fluviatilis* Linnaeus 1758), an der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri* Richardson 1836) und am Goldfisch (*Carassius auratus auratus* Linnaeus 1758), *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Physiol. Tiere*, **80**: 413–431.
- Perez, L. N., Lorena, J., Costa, C. M., Araujo, M. S., Frota-Lima, G. N., Matos-Rodrigues, G. E., Martins, R. A., Mattox, G. M. and Schneider, P. N. (2017), *Proc R. Soc Lond. B*, **284**: 1–8 (<https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2017.0157>).
- Pirie, A. (1969), The vireous body, In *The eye* Vol. 1 (ed. Davson, H.), pp273–297, Academic Press, New York.
- Rangaswamy, C. P. (1987), On the development of adipose eyelids in the fry of *Liza microlepis* and *L. parsia*, *Indian J. Fish.*, **34**: 223–226.
- Raymond, P. A., Colvin, S. M., Jabeen, Z., Nagashima, M., Barthel, L. K., Hadidjojo, J., Popova, L., Pejaver, V. R. and Lubensky, D. K. (2014), Patterning the cone mosaic array in zebrafish retina requires specification of ultraviolet-sensitive cones, *Plos One*, **9**: 1–17 (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085325>).
- Riss, W. and Jakway, J. S. (1970), A perspective on the fundamental retinal projections of vertebrates, *Brain Behav. Evol.*, **3**: 30–35.
- Sabbah, S., Laria, R. L., Gray, S. M. and Hawryshyn, C. W. (2010), Functional diversity in the color vision of cichlid fishes, *BMC Biology*, **8**: 1–16 (<https://bmcbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1741-7007-8-133>).
- Sabetghadam, S. and Ahmadi-Givi, F. (2014), Relationship of extinction coefficient, air pollution, and meteorological parameters in an urban area during 2007 to 2009, *Environ. Sci. Pollut. Res.*, **21**: 538–547.
- Sarnat, H. B. and Netsky, M. G. (1974), *Evolution of the Nervous System*, Oxford University Press, New York.
- Sasaki, H., Nishimura, O. and Sudo, R. (1999), Evaluation of water pureness by horizontal transparency, *J. Jpn. Soc. Water. Environ.*, **22**: 581–586 (in Japanese).
- Schneider, G. E. (1969), Two visual systems, *Science*, **163**: 895–902.
- Schuster, S., Wöhl, S., Griebisch, M. and Klostermeier, I. (2006), Animal cognition: How archer fish learn to down rapidly moving targets, *Curr. Biol.*, **16**: 378–383.
- Schwab, I. R. (2003), Janus on the mudflats, *Br. J. Ophthalmol.*, **87**: 13.
- Schwab, I. R. and Maggs, D. J. (2007), An eye for the land, *Br. J. Ophthalmol.*, **91**: 855.
- Schwab, I. R., Ho, V., Roth, A., Blankenship, T. N. and Fitzgerald, P. G. (2001), Evolutionary attempts at 4 eyes in vertebrates, *Trans. Am. Ophthalmol. Soc.*, **99**: 145–157.
- Schwanzara S. A. (1967), The visual pigments of freshwater fishes, *Vision Res.*, **7**: 121–148.
- Schwassmann, H. O. (1968), Visual projection upon the optic tectum in foveate marine teleosts, *Vision Res.*, **8**: 1337–1348.
- Schwassmann, H. O. (1977), Refractive state, accommodation, and resolving power of the fish eye, In *Vision in fishes* (ed. Ali, M. A.), pp279–288, Plenum Press, New York.
- Schwassmann, H. O. and Kruger, I. (1965), Organization of the visual projection upon the optic tectum of some freshwater fish, *J. Comp. Neural.*, **124**: 113–126.
- Serb, J. M. (2008), Toward developing models to study the disease, ecology, and evolution of the eye in Mollusca, *Amer. Malac. Bull.*, **26**: 3–18.
- Serb, J. M. and Eerniss, D. J. (2008), Charting evolution’s trajectory: Using molluscan eye diversity to understand parallel and convergent evolution, *Evo. Edu. Outreach.*, **1**: 439–447.

- Serway, R. A. and Faughn, J. S. (2003), College physics, Thomson Brooks Cole, Belmont.
- Shand, J., Døving, K. B. and Collin, S. P. (1999), Optics of the developing fish eye: Comparisons of Matthiessen's ratio and the focal length of the lens in black bream *Acanthopagrus butcheri* (Sparidae, Teleostei), *Vision Res.*, **39**: 1071–1078.
- Shiobara, Y. and Arimoto, T. (1999), Behavioral analysis of feeding experiment on visual axis of red sea bream *Pagrus major*, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **65**: 728–731 (in Japanese).
- Shiobara, Y., Akiyama, S. and Arimoto, T. (1998), Developmental changes in the visual acuity of red sea bream *Pagrus major*, *Fish. Sci.*, **64**: 944–947.
- Simpson, A., Moss, D. and Slingsby, C. (1995), The avian eye lens protein  $\delta$ -crystallin shows a novel packing arrangement of tetramers in a supramolecular helix, *Structure*, **3**: 403–412.
- Sivak, J. G. (1978), The functional significance of the aphakic space of the fish eye, *Can. J. Zool.*, **56**: 513–516.
- Sivak, J. G. (1982), Optical characteristics of the eye of the flounder, *J. Comp. Physiol.*, **146**: 345–349.
- Sivak, J. G. (1990a), Accommodation in vertebrates: A contemporary survey, In *Current topics in eye research* (eds. Zadunaisky, J. A. and Davson, H.), pp281–330, Academic Press, New York.
- Sivak, J. G. (1990b), Optical variability of the fish lens, In *The Visual System of Fish* (eds. Douglas, R. H. and Djamgoz, M. B. A.), pp63–80, Chapman & Hall, London.
- Sivak, J. G. (2004), Through the lens clearly: Phylogeny and development, *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, **45**: 740–747.
- Sivak, J. G., Anderson, M. E. and Pardue, M. T. (1999), Vertebrate optical structure, In *Adaptive mechanisms in the ecology of vision* (eds. Archer, S. N., Djamgoz, M. B. A., Loew, E. R., Partridge, J. C. and Vellera, S.), pp73–94, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Slingsby, C., Wistow, G. J. and Clark, A. R. (2013), Evolution of crystallins for a role in the vertebrate eye lens, *Protein Sci.*, **22**: 367–380.
- Snyder, A. W. and Miller, W. H. (1978), Telephoto lens system of falconiform eyes, *Nature*, **275**: 127–129.
- Somiya, H. (1987), Dynamic mechanism of visual accommodation in teleost: Structure of the lens muscle and its nerve control, *Proc. R. Soc. Lond. B*, **230**: 77–81.
- Somiya, H. and Tamura, T. (1973), Studies on the visual accommodation in fishes, *Jpn. J. Ichthyol.*, **20**: 193–206.
- Sroczyński, S. (1975), Die sphärische Aberration der Augenlinse des Hechts (*Esox lucius* L.), *Zool. Jb. Physiol.*, **79**: 204–212.
- Sroczyński, S. (1976), Die chromatische Aberration der Augenlinse der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri* Rich.), *Zool. Jb. Physiol.*, **80**: 432–450.
- Sroczyński, S. (1977), Spherical aberration of crystalline lens in the roach, *Rutilus rutilus* L., *J. Comp. Physiol. A*, **121**: 135–144.
- Sroczyński, S. (1978), Die chromatische Aberration der Augenlinse der Bachforelle (*Salmo trutta furio* L.), *Zool. Jb. Physiol.*, **82**: 113–133.
- Sroczyński, S. (1979), Das optische System des Auges des Flussbarsches (*Percu fluviatilis* L.), *Zool. Jb. Physiol.*, **83**: 224–252.
- Stavenga, D. G. (2006), Invertebrate photoreceptor optics, In *Invertebrate vision* (eds. Warrant, E. and Nilsson, D.-E.), pp1–42, Cambridge University Press, Cambridge.
- Stell, W. K. (1967), The structure and relationships of horizontal cells and photoreceptor-bipolar synaptic complexes in goldfish retina, *Am. J. Anat.*, **121**: 401–423.
- Stewart, K. W. (1962), Observations on the morphology and optical properties of the adipose eyelid of fishes, *J. Fish. Res. Board Can.*, **19**: 1161–1162.
- Svaetichin, G. (1953), The cone action potential, *Acta Physiol. Scand.*, **29** (Suppl. 106): 565–600.
- Swamynathan, S. K., Crawford, M. A., Robison, W. G. Jr, Kanungo, J. and Piatigorsky, J. (2003), Adaptive differences in the structure and macromolecular compositions of the air and water corneas of the “four-eyed” fish (*Anableps anableps*), *FASEB J.*, **17**: 1996–2005.
- Taliaferro, W. H. (1920), Reactions to light in *planaria maculata*, with special reference to the function and

- structure of the eyes, *J. Exp. Zool.*, **31**: 58–116.
- Tamura, T. (1957), A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accommodation, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **22**: 536–557.
- Tamura, T. (1963), Methods to investigate the function of fish eyes, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **29**: 75–88 (in Japanese).
- Tamura, T. and Wisby, W. J. (1963), The visual sense of pelagic fishes, especially the visual axis and accommodation, *Bull. Mar. Sci.*, **13**: 433–448.
- Tanaka, G., Parker, A. R., Hasegawa, Y., Siveter, D. J., Yamamoto, R., Miyashita, K., Takahashi, Y., Ito, S., Wakamatsu, K., Mukuda, T., Matsuura, M., Tomikawa, K., Furutani, M., Suzuki, K. and Maeda, M. (2014), Mineralized rods and cones suggest colour vision in a 300Myr-old fossil fish, *Nat. Commun.*, **5**: 1–5 (<https://www.nature.com/articles/ncomms6920>)
- Temple, S. E. (2007), Effect of salinity on the refractive index of water: Considerations for archer fish aerial vision, *J. Fish Biol.*, **70**: 1626–1629.
- Temple, S. E., Hart, N. S., and Colin, S. P. (2010), A spitting image: Visual specializations of the archerfish (*Toxotes chatareus*), *Proc. R. Soc. Lond. B*, **277**: 2607–2615.
- Tomita, T., Kaneko, A., Murakami, M. and Pautler, E. L. (1967), Spectral response curves of single cones in the carp, *Vision Res.*, **7**: 519–531.
- Troutt, L. L. and Burnside, B. (1989), Role of microtubules in pigment granule migration in teleost retinal pigment epithelial cells, *Exp. Eye Res.*, **48**: 433–443.
- 魚里 博 (1990), 眼球光学, In *眼光学の基礎* (西信元嗣 編), pp119–144, 金原出版株式会社, Tokyo.
- von Frisch, K. (1967), *The Dance Language and Orientation of Bees*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Walls, G. L. (1942), *The vertebrate eye and its adaptive radiation*, The Cranbrook Press, Bloomfield Hills.
- Walter, H. E. (1907), The reactions of planarians to light, *J. Exp. Zool.*, **5**: 35–116.
- Warrant, E. J., Collin, S. P. and Lockett, N. A. (2003), Eye design and vision in deep-sea fishes, In *Sensory processing in aquatic environments* (eds. Collin, S. P. and Marshall, N. J.), pp303–322, Springer Verlag, New York.
- Weiler, R. (1978), Horizontal cells of the carp retina: Golgi impregnation and procion-yellow injection, *Cell Tiss. Res.*, **195**: 515–526.
- Wells-Gray, E. M., Choi, S. S., Bries, A. and Doble, N. (2016), Variation in rod and cone density from the fovea to the mid-periphery in healthy human retinas using adaptive optics scanning laser ophthalmoscopy, *Eye*, **30**: 1135–1143.
- Winkler, M., Shoa, G., Tran, S. T., Xie, Y., Thomasy, S., Raghunathan, V. K., Murphy, C., Brown, D. J. and Jester, J. V. (2015), A Comparative study of vertebrate corneal structure: The evolution of a refractive lens, *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, **56**: 2764–2772.
- Wistow, G. J. and Piatigorsky, J. (1988), Lens crystallins: The evolution and expression of proteins for a highly specialized tissue, *Annu. Rev. Biochem.*, **57**: 479–504.
- Witkovsky, P. (1965), The spectral sensitivity of retinal ganglion cells in the carp, *Vision Res.*, **5**: 603–614.
- Yamamoto, S. (1931), Die statische Refraktion des Auges verschiedener Tiere, *J. Okayama Med. Assoc.*, **43**: 1407–1425 (in Japanese).
- Yamamoto, N. and Ito, H. (2002), Visual system of actinopterygian fishes, In *Neuroscience of fishes* (eds. Uematsu, K., Oka, Y. and Ito, H.), pp122–136 (in Japanese), Koseisha Koseikaku Co., Ltd., Tokyo.
- Yamamoto, N. and Ito, H. (2005), Fiber connections of the anterior preglomerular nucleus in cyprinids with notes on telencephalic connections of the preglomerular complex, *J. Comp. Neurol.*, **491**: 212–233.
- Yamamoto, N. and Ito, H. (2008), Visual, lateral line, and auditory ascending pathways to the dorsal telencephalic area through the rostralateral region of the lateral pre glomerular nucleus in cyprinids, *J. Comp. Neurol.*, **508**: 615–647.
- Yamauchi, Y. (1956), The visual acuity of the coral fish *Microcanthus sturigatus*, *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **5**: 133–156.
- Young, J. Z. (1965), The central nervous system of *Nautilus*, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **249**: 1–25.

- Zadunaisky, J. A. (1973), The hypotonic aqueous humor of teleost fishes, *Exp. Eye Res.*, **16**: 397–401.  
 Zaunreiter, M., Junger, H. and Kotrschal, K. (1991), Retinal morphology of cyprinid fishes: A quantitative histological study of ontogenetic changes and interspecific variation, *Vision Res.*, **31**: 383–394.

参考図書（コイの生活史などについて）

- 蒲原稔治 and 岡村 収 (1985), 原色日本海水魚図鑑 I と II, 保育社, Tokyo.  
 斎藤裕也 (写真 知来 要) (2018), 埼玉の淡水魚図鑑, pp88–89, さわらび舎, Saitama.  
 佐川志朗, 萱場祐一, 荒井浩昭 and 天野邦彦 (2005), コイ科稚仔魚の生息場所選択—人工増水と生息場所との関係—, *応用生態学*, **7**: 129–138.  
 中島健次 (1976), 魚病学基礎講座 (錦鯉篇) (I) 錦鯉概論 (分類学, その他), *日本獣医師会雑誌*, **29**: 20–24.  
 細谷和海 (撮影 田口 哲) (2001), 山溪カラー名鑑 日本の淡水魚 (編監修 川那部浩哉 and 水野信彦), pp335–338, 山と溪谷社, Tokyo.  
 松崎慎一郎 (2013), 湖沼におけるコイの水質や生物群集に与える生態的影響, In 見えない脅威 “国内外来種” どう守る地域の生物多様性 (編集 日本魚類学会自然保護委員会), pp39–50, 東海大学出版会, Kanagawa.  
 松沢陽士 (2011), ポケット図鑑 日本の淡水魚258 (監修 松沢啓一), pp28–29, 文一総合出版, Tokyo.  
 松沢陽士 and 瀬能 宏 (2008), 日本の外来魚ガイド, pp114–115, 文一総合出版, 東京.  
 馬淵浩司 and 松崎慎一郎 (2017), 日本の自然水域のコイ：在来コイの現状と導入コイの脅威, *魚類学雑誌*, **64**: 213–218.  
 宮地傳三郎, 川那部浩哉 and 水野信彦 (1976), 原色日本淡水魚類図鑑, 保育社, Tokyo.

【注】

- 1) 動物の進化を探るために、過去に生きた動物を調査することは非常に重要である。このため化石は有用である。動物の化石の多くは骨、歯や殻などの固い組織が鉱物に置換され残る。まれに、恐竜・動物の皮膚や羽毛の形が残ることもある。何れにせよ、柔らかい部分は残りにくく、脊椎動物の眼・網膜のような組織が化石として残らないと考えられている。ところが、Tanaka *et al.* (2014) はアメリカカンザス州にある約3億年前（古生代石炭紀後期）の地層から *Acanthodes bridgei* (棘魚類 [きょくぎょるい]) に分類され、古生代 [およそ5億5千万年前～3億年前] に栄えた絶滅魚類で硬骨魚の祖先と考えられている。の化石を発見し、眼を電子顕微鏡観察した結果、桿体と錐体が存在することを発見した。また、地層から *Acanthodes bridgei* は極めて浅い水域に生息していたことも明らかになっている。一方、Paterson *et al.* (2011) はオーストラリアカンガルー島の地層で *Anomalocaris* (約5億万年前の海に棲息していた捕食性動物であり、環形動物や節足動物の起源と考えられているが未だ明らかではない。) の化石を発見し、少なくとも1万6千個の六角形の個眼からある複眼を備えていることを報じた。これらの発見は、約5億年前の *Anomalocaris* が節足動物のような複眼、そして3億年前の *Acanthodes bridgei* が脊椎動物の眼を持ち、視覚を生活に利用していた可能性を示している。しかし、地球に誕生した総ての生物の化石が見つかるわけではなく、眼の進化を化石から辿るのは極めて難しい。

近年、現存する生物を詳細に調査することによって、眼の進化の糸口が見つかり始めている。イソツルヒゲゴカイ (*Platynereis dumerilii*: 環形動物門多毛綱サシバゴカイ目ゴカイ科) の胚発生では、原腸胚に続いて Trochophore 幼生となり海中を泳ぎ始め、その後新たに体節が付け加わり Nectochaete 幼生となる (Fisher *et al.*, 2010)。これらの発生の初期において、イソツルヒゲゴカイは海中をプランクトンのように浮遊する。受精後24時間以降、Trochophore 幼生は頭部に色素細胞に接するように光受容細胞が生まれ、この光受容細胞を利用し、体表にある剛毛を動かして光走性を実現する (Jékely *et al.*, 2008)。受精後60時間を経過すると、この幼生期の光受容細胞の近くに、2つの色素細胞に囲まれた光受容細胞が新たに現れ、その数を増やしてゆく。増加した光受容細胞、色素細胞と支持細胞からなる集合体はレンズこそないが節足動物の複眼の原型のようである (Arendt *et al.*, 2002)。不思議なことに、イソツルヒゲゴカイには節足動物型の視覚器に加え、脊椎動物型の視覚器が存在することも明らかとなっ

た (Arendt *et al.*, 2004)。Darwin (1859) は視覚器に関し、『眼が自然択によって形成されたと考えることの難しさを強調し、とはいえ、単純で不完全な眼から複雑で完全な眼が存在し、各段階の眼がその動物に有用であることが示せれば、複雑で完璧な眼が自然選択によってできたと考えることに無理はない。』と述べている。Darwin の著書発表から約160年の間に、多くの科学者が現存する動物の眼 (視覚器) を様々な手法で調査し、単純から複雑までの各段階の眼 (視覚器) とその働きが徐々に明らかになっている。

地球上に生物が誕生して38億年が経つと考えられているが、悠久ともいえる時間の中で進化がどのように進んできたかを理解するまでには至っていない。従って、節足動物や脊椎動物のような高度の眼に進化するまで、地球の環境やこの中で生きる動物にどのような変化が生じたのかが不明であり、この謎がいつ解き明かされるのかも定かでない。とはいえ、Nilsson & Pelger (1994) は単純な光受容器から複雑な眼に進化するために、僅か40万年という短い時間しか必要ないという推定を報告した。

- 2) Charles Darwin は『On the origin of species. Or the preservation of favoured races in the struggle life. (種の起源)』の中で、自然選択によって眼が進化したと考えることは「全く理にかなっていない。」と記述している。しかし、証拠さえ見つければ、「完全に複雑な眼が自然選択によって形成されたと考えることに無理はない。」と告げている。これを記した Darwin の原文と格調高い邦訳 (岩波文庫、八杉 龍一訳) を以下に示す。

### Organs of extreme perfection and complication

To suppose that the eye, with all its inimitable contrivances for adjusting the focus to different distances, for admitting different amounts of light, and for the correction of spherical and chromatic aberration, could have been formed by natural selection, seems, I freely confess, absurd in the highest possible degree. Yet reason tells me, that if numerous gradations from a perfect and complex eye to one very imperfect and simple, each grade being useful to its possessor, can be shown to exist; if further, the eye does vary ever so slightly, and the variations be inherited, which is certainly the case; and if any variation or modification in the organ be ever useful to an animal under changing conditions of life, then the difficulty of believing that a perfect and complex eye could be formed by natural selection, though insuperable by our imagination, can hardly be considered real.

#### 極度に完成化し複雑化した器官

さまざまな距離に焦点を合わせ、種々の量の光をはいるようにさせ、球面収差や色収差を補正する、あらゆる種類の無類の仕かけをもつ目が自然選択によって作られたであろうと想像するのは、このうえなく不条理のことに思われる、ということをお前は率直に告白する。だが、理性が私に告げるところによれば、もしも完全に複雑な目から極めて不完全で単純な目にいたる数多い漸次的な段階が存在し、しかも各段階はその所有者にとって有用であることが示されるなら、たまたもしも目がつねに軽微な変異をし、たしかに実際にそうであるようにその変異が遺伝するものであれば、そしてさらに、変化する生活条件のもとである動物に有用であるなんらかの変異あるいは変化が器官に生ずるものであるなら、完全に複雑な目が自然選択によって形成されたと信ずることの困難は、たとえわれわれの想像ではうちかちがたいものであっても、現実的なものとは考えられないのである。

- 3) レンズの収差とは外界の像が凸レンズを介してスクリーンにピントの合った状態で結像する過程において、色が滲む、像が歪む、あるいはピントが部分的に合っていないなどを指す。収差は光の波長の違いに基づく色収差と、波長に依存しない単色収差に分類される。色収差には縦色収差と横色収差、単色収差には球面収差、コマ収差、非点収差、像面湾曲と歪曲収差がある (安藤, 2013)。眼の光学系に重要な収差として、球面収差と縦色収差がある (非点収差も周辺視力と関連するが、ヒトの視覚では中心窩付近に関係する中心視力が高いものの周辺視力は低いため、球面収差や縦色収差ほど重要視されない。) 縦色収差: 凸レンズを通過する光の屈折は波長に依存し、長波長光 (例えば、赤い色) は短波長光 (例えば、青い光) に比べて焦点距離が長い。このため、結像面の画像にピントが合わない状態が生じ、この収差を縦色収差と呼ぶ (幾何光学では光軸に沿った方向を縦、また光軸と直交する方向を横と呼ぶ慣習があるため、色収差を縦色収差と横色収差に分類している。)
- 横色収差: 凸レンズを通過する光は波長毎に屈折率が違うため、特に光軸に対して斜めに入射した光は結像面で異なる位置に像を結ぶ。像の周辺ほど色ずれが大きくなり、この収差を横色収差と呼ぶ。横色収差は光軸に対して傾いた入射光に対し、光軸からの高さが波長に依存して変わる。
- 球面収差: 凸レンズを通過した単一波長光は焦点に集まるが、レンズの端の方を通過した光がレンズ寄

## 魚眼の構造と機能

りに焦点を結ぶことがある。これはレンズが球面であることに起因し、球面収差と呼ぶ。

**コマ収差：**光軸に対して平行でない光線が凸レンズに入ったとき、光が焦点に収束せず、結像面にできた像にピントが合っていないことがある。この減少はレンズの中央から離れるにつれてピントの合わない状態が大きくなる。この収差をコマ収差と呼ぶ（コマは、彗星のラテン語である。）。

**非点収差：**凸レンズの結像面に作る像の端部分において、縦線と横線でピントが異なっていることがある。この収差を非点収差と呼ぶ。

**像面湾曲：**凸レンズから一定距離にある物体が平面に結像せず、湾曲して結像することがある。この現象を像面歪曲と呼ぶ。

**歪曲収差：**ピントが合い、また色のにじみもないにもかかわらず、物体に比べて像が歪んで見えてしまうことがある。この収差を歪曲収差と呼ぶ。

- 4) 多くの波長成分を含む太陽光は大気中で空気、水蒸気やエアロゾルに吸収・散乱され、地上、河川、湖沼や海に到達する。例えば、海面に達した太陽光は多くが海面で反射するが、一部は大気よりもさらに密度の大きい水という媒体に入り、水に加え浮遊物に吸収・散乱される。大気のみならず水中において、光が吸収・散乱によって変化する様子は Lambert-Beer の法則を適用して、

$$I = I_0 \times e^{-ab} \text{ と表現することができる。}$$

I：入射する光束

$I_0$ ：透過した光束

a：媒体中の距離

b：消散係数（消散係数は光が散乱・吸収されて距離と共に減衰する割合を指す。）

この式を利用すると、透過率 T (%) は、

$$T = \frac{I}{I_0} \times 100 = e^{-ab} \times 100$$

となる。つまり、光の透過率は消散係数が小さいほど高いことになる。例えば、アメリカ合衆国西海岸の外洋（海水）で求められた消散係数は  $0.04 \sim 0.2 \text{ m}^{-1}$  であり、またイランの首都テヘラン近郊（空気）で測定された消散係数は  $0.0004 \sim 0.0009 \text{ m}^{-1}$  であった（消散係数は測定する光の波長にも依存するため、これらの値は各波長での測定の平均と考えられる。）（Graham, 1966; Sabatghadam & Ahmadi, 2014）。このように、消散係数が明らかになれば、透過率を推測することができる。水中の透明度が空气中に比べて低い理由は、消散係数が大きいからである。

- 5) 魚類の視覚研究の黎明期に、遠近調節が水晶体の眼球内の前後移動によるという説（Beer, 1894）と眼球の形の変化（眼球の前後径の変化）によるという説（Bourguignon & Verrier, 1930）の論争があった。この違いは両研究で使用した動物種の違いを反映していると考えられたが、Tamura (1957) や Somiya & Tamura (1973) などの研究を踏まえると、Beer (1894) の仮説の方が優勢である。今では、水晶体の移動は眼球内の前後軸に沿った移動は少なく、体軸に沿った移動であることが明らかになっている（例えば、Somiya & Tamura, 1973）。Somiya & Tamura (1973) は多くの魚類の水晶体筋を調査し3つのグループに分類している（第1表）。
- 6) ヒトの眼の遠近調節は水晶体の厚みを変化させて屈折率を変え、焦点距離を変化させることで達成される。遠くを見るとき、輪状筋である水晶体筋を弛緩させて水晶体を薄く、また、近くを見るとき、水晶体筋を収縮させて水晶体を厚くする。ところが、魚類の水晶体は球形であり、焦点距離が短いという利点はあるが、ヒト水晶体のように弾力性がなく、厚みの変化はない。このため、外界の物体や景色をピントの合った状態で網膜に映すには、水晶体を視軸に沿って移動させる必要がある。

これまでの研究により、魚類眼球の水晶体は均一な屈折率ではなく、中心から周辺に向かって徐々に屈折率が減少する多焦点型球体レンズであることが判明している（例えば、Karpestam *et al.*, 2007; Gustaffon *et al.*, 2008; Kröger, 2013）。焦点の短い球体レンズが、眼から様々な距離にある外界の対象物を網膜上にピントの合った状態で映すには水晶体と網膜の間の距離を変化させる必要がある。水晶体の移動距離を推測するため、魚類の水晶体が均一の屈折率を持つ理想的な球体レンズと仮定する。理想的な凸レンズの中心から外界の像までの距離 (a)、凸レンズの中心からピントが合った像が映るスクリーンまでの距離 (b) および凸レンズの焦点距離 (f) の間には、

$$\frac{1}{f} = \frac{1}{a} + \frac{1}{b}$$

の関係がある。魚類眼球において、ある距離にある外界の像が網膜に正確に映っている状態では、水晶

体の中心から網膜までの距離は、水晶体の中心から焦点までの距離（焦点距離）に焦点から網膜までの距離（ $k$ ）である。つまり、上式の  $b$  は  $f + k$  となり、 $\frac{1}{f} = \frac{1}{a} + \frac{1}{f+k}$  となる。この式を変形して  $k$  を求めると、 $k = \frac{f^2}{a-f}$  となる。魚類水晶体の焦点距離は代表的な Mattheiessen's ratio である 2.55 を採用すると、 $f = 2.55R$ （水晶体半径  $[R]$  の 2.55 倍である。）となる。例えば、水晶体の直径が 5 mm であれば、焦点距離は 6,375 mm となる。魚類眼球前方 20 cm（上式の  $a$  が 200 mm である。）にある像は、 $\frac{f^2}{a-f}$  に数値を代入すると、 $\frac{(6.375)^2}{200-6.375} \approx 0.21$  mm となる。つまり、水晶体の焦点距離の 0.21 mm 後方に像が結ばれる。眼球の 10 m（ $a$  が 10,000 mm である。）前方に像があるときは、0.004 mm となる。このように、水晶体の僅かな距離の移動で 20 cm から 10 m までの距離にある像をピントの合った状態で網膜に映すことができる。

魚類眼球の水晶体は球体のため焦点距離が非常に短く、眼球前の近くから遠方まで僅かな水晶体の移動で網膜上にピントの合った像を映すことができると推測される。澄んだ水の領域に生息する魚でさえ、視程せいぜい 20 m ほどであり、このため水晶体の移動は体軸に沿って 0.5~0.8 mm 移動（口側から尾側に向かって移動する。）すれば遠近調節が可能である。

- 7) 近年、私たちの周りには接頭語がついた視力を見ることができる。例えば、静止視力と動体視力、両眼視力と片眼視力、中心視力と中心外視力、遠方視力と近方視力や裸眼視力や矯正視力などである。一般的に、視力とは眼で対象物をどれくらい正確に判別できるのかという能力を指し、5 m 前方にある視標を識別できるのか否かで測定している。視標にはアルファベットやカタカナも用いられるが、ランドルト環が標準である。ランドルト環とは、アルファベットの C のような記号である（実際には C でなく、ランドルト環の直径、線の太さと切れ目の大きさの比率が 5 : 1 : 1 と決められている。）（第 3 図 A と B 参照）。眼とランドルト環の切れ目を結ぶ 2 本の線がなす角を視角といい、視力は  $\frac{1}{\text{視角}}$ （視角は度

[°] ではなく、分 ['] で表示する。）で求められる。5 m 前方にある直径 7.5 mm のランドルト環の 1.5 mm の切れ目が識別できれば、視角が  $1' \left( \frac{1}{60}^\circ \right)$  となり、視力 1.0 である。直径 7.5 mm のランドルト環の

切れ目の識別はできないが、直径 75 mm の 15 mm の切れ目が識別できれば、視角が  $10'$  となり、視力 0.1 となる。視力測定では、ランドルト環のどの部分に切れ目があるのかが検査される。つまり、切れ目の両端が 2 点として識別できるか否かを確認し、これに基づき視力が決定される。古くから、生理学では視力を、ヒト網膜中心窩において光刺激を受けない一つの錐体が光刺激を受ける錐体に挟まれた状態であると説明してきた（第 3 図 B 参照）。最近、ヒト網膜において錐体が細く高密度で存在する中心窩において、錐体の中心間距離が測定され、 $2.7 \pm 0.2 \mu\text{m}$  と報じられた (Wells-Gray *et al.*, 2016)。この研究報告は、光刺激されない錐体を挟んで両袖にある錐体の距離が凡そ  $3 \mu\text{m}$  であることを示している。Donders の省略眼を利用し、網膜上の  $3 \mu\text{m}$  が節点となす角度を計算すると、約  $0.69'$  となる (Donders, 1864)。この角度（視角）から視力を求めると約 1.45 となり、生理学的根拠の正当性を物語っている。中心窩から離れると、錐体のサイズが増し、錐体間距離も増加するので、視力は大きく低下する。

ヒトでは会話が可能であり、視力検査も容易であるが、ヒト以外の動物の視力を求めるのは難しい。魚類の視力測定法として学習実験法や錐体密度測定法などの工夫がなされている。

- 8) ヒト網膜で処理された情報は視神経線維に電気信号として符号化され、視神経交叉と視索を経て、⑦外側膝状体（間脳）→視覚野（大脳皮質後頭葉）と④上丘（中脳）→視床枕→扁桃体（あるいは大脳皮質連合野など）の 2 経路に分かれる。⑦の膝状体系は視覚の対象を見ること、そして④の膝状体外系（あるいは非膝状体系）は視覚対象に眼を向けること（眼球運動、対光反射 [瞳孔反射] や注視など）に関与していると考えられている（例えば、Schneider, 1969）。爬虫類以下の脊椎動物では膝状体系に相当する中枢がないため、上丘に相当する視蓋（中脳側面の膨らんだ部分を指す）が発達し、視覚系の子な中枢となっている（例えば、Karten, 1969; Hall & Ebner, 1970; Riss & Jakway, 1970; Ebbesson, 1972; Northcutt & Kicliter, 1980）。脊椎動物の視覚系の比較から、進化の過程で先ず膝状体外系が生じ、その後膝状体系が加わったと推測されている（例えば、Sarnat & Netsky, 1974）。

ヒト脳上丘の機能は外界の注意すべきものに眼を向け、網膜の中心窩にその像をもって来ることである。それは上丘とつながっている前頭眼野（大脳皮質に存在する眼球運動野を指す。）に障害が生じる

と、半側空間無視（半視野に現われた刺激を無視する症状を指す。）や眼球運動失行（水平性の眼球運動ができない状態を指す。）が一時的に生じ、さらに上丘および前頭眼野の両方が機能を消失すると上記症状が永続する（例えば、Mesulam, 1985; Heilman *et al.*, 1993）。このように外界を見るしくみには、対象物に注意を向け、その後見るという2つの過程が含まれる。

魚類の脳には、前方から終脳（大脳）、間脳、中脳そして菱脳といった脊椎動物に共通する構造がある（例えば、Herrick, 1924; Ito & Yoshimoto, 1991; Yamamoto & Ito, 2005）。しかし、終脳は哺乳類のように発達しておらず、層構造も見られない（例えば、Yamamoto & Ito, 2002）。魚類では視神経が全交叉し、視蓋に到達する膝状体外系が一般的である（例えば、Schwassmann & Kruger, 1965; Meyer & Sperry, 1974; Ito *et al.*, 1980）。最近、コイにおいて網膜から終脳への膝状体系に対応する経路が存在すること、また膝状体外系の中に神経線維が終脳に到達していることなどが明らかになった（Yamamoto & Ito, 2008）。魚類から哺乳類まで脊椎動物の脳構成には類似性が認められるが、各部位やその構造に差があり、このような差が視覚にどのように影響するのかわからない。

- 9) コイ科の硬骨魚類はコイ目に属する淡水魚で、ユーラシア大陸、アフリカ大陸、北アメリカ大陸とその周辺の島々に生息し、約200属2500種からなる（Nelson, 2006）。日本の河川や湖沼に棲むコイは、中国から導入されたと伝えられてきた（Jordan & Fowler, 1903）。しかし、ミトコンドリアDNAを利用した研究から、日本在来のコイが存在することが明らかとなり、海外から移入された飼育型コイとは区別されるようになった（Mabuchi *et al.*, 2005, 2006, 2012）。さらに、野生型コイと飼育型コイでは形態に差異があることも明らかになった（Atsumi *et al.*, 2016）。日本国内の11の水域から採取されたコイのうち、約半数は飼育型であった（Mabuchi *et al.*, 2008）。しかし、琵琶湖の20 mよりも深い水域では採取されたコイは、約80%が野生型であった（Mabuchi *et al.*, 2010）。飼育型コイ（海外から移入されたコイ）が多く、河川・湖沼に放流され交雑が生じた結果、野生型コイ（日本に在来したコイ）が減少してきたと推察される。環境省レッドデータリスト2017【汽水・淡水魚類】に、琵琶湖のコイが絶滅のおそれのある地域個体群（地域的に孤立している個体群で、絶滅のおそれが高いもの）として記載されている（<https://www.env.go.jp/press/103881.html>）。
- 10) 太陽光の殆どは海表面で反射するが、一部海に入り、水分子に吸収される。可視光の65%は海水面から1 m以内で吸収され、吸収されたエネルギーは熱へと変換され、表面近くの海水温を上昇させる。澄んだ水での光の吸収は、紫外光（300 nmの光）は25 m、紫色（400 nm）は100 m、青色（475 nm）は275 m、緑色（525 nm）は110 m、黄色（575 nm）は50 m、橙色（600 nm）は20 m、赤色（685 nm）は5 m、そして赤外光（800 nm）は3 mのようである（例えば、Luria & Kinney, 1970; Adolphson & Berghage, 1974; Mascarenhas & Kec, 2017）。赤色や黄色など長波長光は緑色や青色のような中・短波長光よりも吸収され易い（450~500 nmの光が最も吸収され難く、この波長域より短波長側も長波長側も吸収され易い）。これが、海が青く見える原因の一つと考えられている。透明度の高い海でさえ、水深100 mでは入射光の1%も到達しない。陸地に近い海では多くの浮遊物質（河川から流れ込む泥や金属に加え、海岸浅瀬のプランクトンを含む。）が存在し、これらによる水の濁りにより光の透過は概ね20 mが限界である。勿論、浮遊物質が少なければ、光の透過は上昇するし、浮遊物質が増えれば20 mに達しない。この浮遊物質の光吸収と反射によって、光量のみならず水の色も左右される。比較的浅い海において、緑色や黄色の光が浮遊物質に反射すると、水の色が緑色や赤茶色のように見える（例えば、Luria & Kinney, 1974）。また、海の深い領域には青色しか達しないため、この光が浮遊物に反射すると、水の色は青色に見える。後者も、海が青い原因の一つと考えられている。このような光の性質に基づき、有光層と呼ばれる植物プランクトン（ピコ植物プランクトン [シアノバクテリア] を含む。）による光合成が可能な海の深さ（領域）と、これより深い光の届かない深海（領域）に分けられる（Campbell *et al.*, 1994; Partensky *et al.*, 1999）。湖沼・河川の色も海同様に、浮遊物質によってその色が決まる。河川の浅瀬では底部の色も水の色に影響する。

水の透明度を測るため、湖沼・海洋では水中に白色円板（セッキ板 [Secchi disc]）を沈め、水面から肉眼で確認できる深さを指定する。測定日の日照や測定者の視力が反映されるという欠点がある。近年、透明度の高い摩周湖や日本近海（海では季節変動がある。）では透明度が20~30 mとなっている（例えば、Iisaku, 1987; Nagata *et al.*, 1996）。河川の場合、水の透明度を測る指標として透視度測定が一般的である。透視度は、0.5 mmの太さの黒線を1 mm間隔で二重線にし、これで十文字を描いた標識板を作製し使用する。この標識板を透視度計（底部に水抜きコックのあるメスシリンダーのような構造の測定器である。）の下に置き、十文字を見ることができると水深を測定してcmで表す。この透視計は垂

直のみならず水平方向の水の透明度を表現するために使われている。透視計もセッキー板での測定同様に、測定者の視力が影響するという欠点がある。また、透視度計はメスシリンダー様のガラス管であるため、100 cm が限界である。このため、近年、透視度計を用いない測定法の開発が行われ、100 cm 以上の測定が可能となっている（例えば、Sasaki *et al.*, 1999）。

- 11) 角度の単位は、度数法 (°), 弧度法 (radian [ラジアン]; rad) と勾配に大別される。度数法では、円周を360等分した弧の中心に対する角度が 1° (度) である。一般的に、度数法では60進法を使い、1° = 60' (分), 1' = 60" (秒) となる。弧度法では、角度は弧の長さに比例するという考えに基づき、 $\frac{\text{弧の長さ}}{\text{半径}}$  と表現し、単位は rad であるがこの単位を書かないこともある。勾配は面の傾きを指し、建築において屋根やスロープ、地盤などの傾きのことである。勾配の単位は、主にパーセント (%) などで表す。度 (°) とラジアン (rad) の換算は  $1^\circ = \frac{\pi}{180} \text{ rad}$ , またラジアンから度の換算は  $1 \text{ rad} = \frac{180^\circ}{\pi}$  となる。勾配

から度に換算するには、 $\frac{\arctan \frac{\text{垂直距離}}{\text{水平距離}} \times 180^\circ}{\pi}$  となる。