

魚類の生息環境と色覚

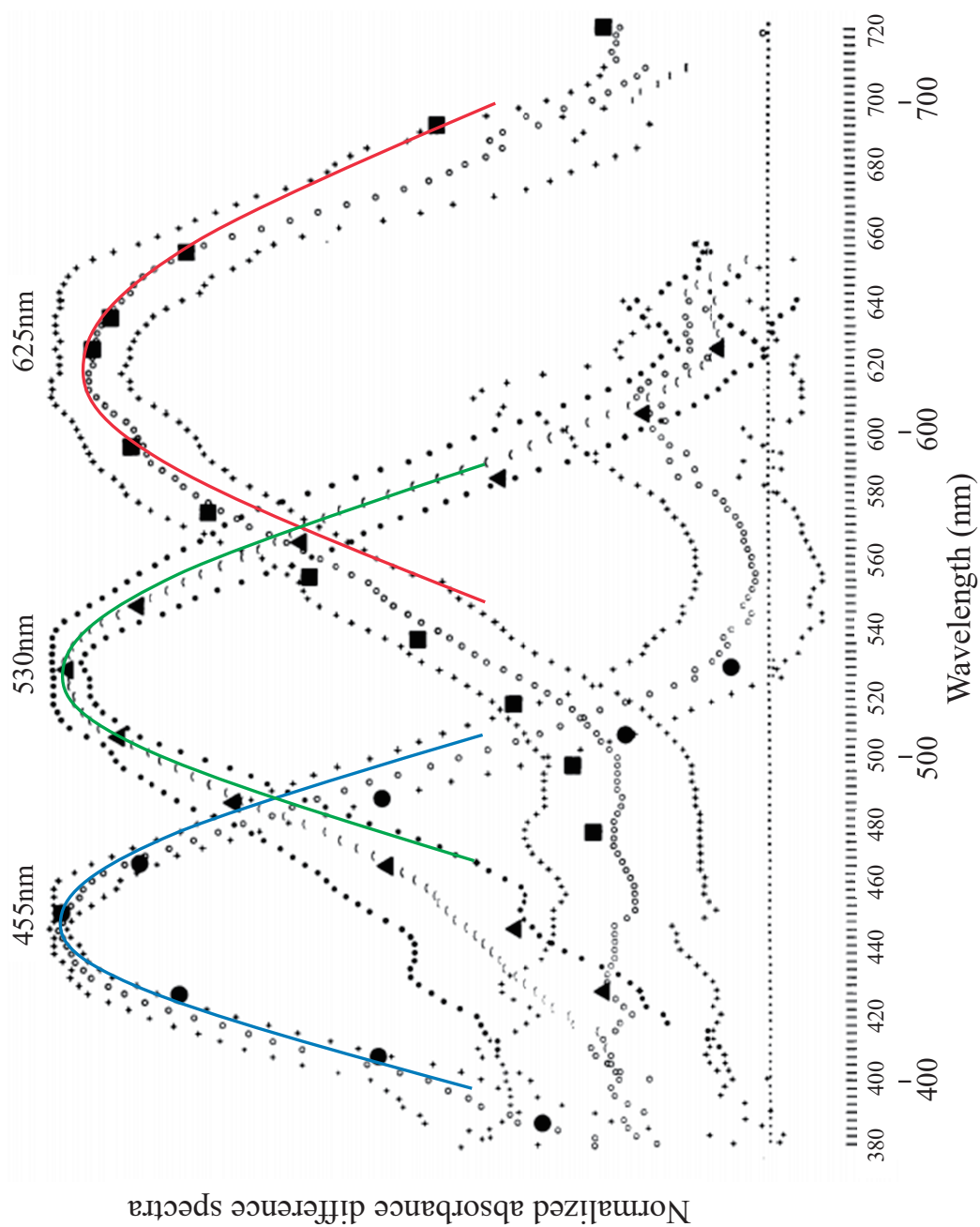
高 橋 恭 一

(受付 2021 年 6 月 10 日)

1. は じ め に

太陽は可視光線（電磁波の中で、ヒトが見ることができる波長域を指す。光ともいう。）、紫外線、赤外線、X 線や γ 線などの電磁波を放射し、これを太陽放射と呼ぶ。地上に降り注ぐ電磁波の到達量は日中の時間（太陽の傾き）、季節（太陽までの距離）や地球の緯度などにより変化する（例えば、Garratt, 1994; Cess *et al.*, 1995; Ramanathan *et al.*, 1995; Wild *et al.*, 1995）。地上まで届く電磁波の凡そ半分は赤外線、残り半分は可視光線と紫外線である。地球に届く赤外線は熱となり、地球の気候に影響する。また、可視光線は地球上の生物に恩恵をもたらす。具体的には、植物の光合成と動物の視覚である。可視光線を視覚のために利用するようになった動物は可視光線の波長の違いを識別する能力を獲得し、これを色として感じるようになった。これが色覚²⁾である。ヒトを含む霊長類の色覚は、波長弁別（色弁別）という客観的な側面と色の見え方という主観的な側面に分けることができる。色弁別には網膜錐体から神経節細胞を経て外側膝状体（大脳皮質間脳にある視床の一部である。）の経路、そして色の見え方には大脳皮質第 1 次視覚野から腹側視覚路を経て側頭葉の経路が関係していることが明らかになっている（例えば、Derrington *et al.*, 1984; Arend & Reeves, 1986; Chaparro *et al.*, 1993; Kuriki & Uchikawa, 1996; Foster, 2011）。

Newton (1704) は太陽光がガラス製プリズムによって分光し、スペクトル (Spectrum) を形成することを著書の中で報じた。この著書には「violet, indigo, blue, green, yellow, orange, red, fall successively on the paper from that prism」という文章があり、光が 7 色に分光し、これらが波長順に並んでスペクトルとなることを記述している。また、眼底にある網膜に外界の像が収束し、この結果視覚が得られると Newton は想像していた（おそらく、色の感覚は網膜で光のスペクトルを捉えることであると考えていた）。約 100 年後、Young (1802) は Newton (1704) の想像を発展させ、網膜で色を検出するしくみとして 3 原色に対応する細胞があるという説を提唱し、その後 Helmholtz (1852, 1860) が 3 原色説として体系化した。3 原色説では青色、緑色と赤色を用いれば殆ど総ての色を再現できるという観察から網膜に 3 原色に感受性を示す細胞（錐体）が存在すると考えた。一方、Hering (1878, 1880) は色の対比や残存など 3 原色説³⁾では説明できない現象を解明すべく、反対色説を提唱した。この



説では、赤色と緑色、青色と黄色そして白色と黒色の3つの反対色の対が基本となっている。3原色説は青色、緑色（Youngの論文には、緑色ではなく黄色と記載されている。）と赤色に感受性のある視物質を持つ錐体（視細胞）が存在し、総ての色の感覚がこの3つの視細胞の組み合わせで生じると考えたのに対し、反対色説は赤色－緑色、青色－黄色そして白色－黒色の視物質を持つ視細胞が存在すると考えた。この赤色－緑色、青色－黄色と白色－黒色の視物質が光の波長に依存して異化作用あるいは同化作用という反対の過程を生じ、3種類の視細胞で両過程が独立あるいは同時に進行することで、色の感覚が生じると説明した。

色受容に関する2つの学説の何れが真のしくみであるのかを明らかにするには、網膜にある光受容性細胞（視細胞）が3原色の応答を示すのか、あるいは反対色の応答を示すのかを調べる必要がある。これには視細胞に存在する視物質の波長感受性を測定するか、あるいは視細胞の波長感受性を調査することが求められる。Hanaoka & Fujimoto (1957) は顕微分光光度計を開発してカエル (*Rana nigromaculata*: カエル目アカガエル科) 網膜桿体およびコイ (*Cyprinus carpio*: コイ目コイ科) 網膜桿体と錐体の外節（視物質が存在する部位）に直径 $3\mu\text{m}$ の単色光（単一波長の光を指す。）を照射し、単色光照射に対する吸光度⁴⁾（あるいは単色光照射に対する透過率 [透過度ということもある。]）を測定した。この方法は顕微分光測光法と呼ばれる。Hanaoka & Fujimoto (1957) の測定により、コイ網膜錐体視物質が $490\sim 500$, $520\sim 540$, $560\sim 580$, $620\sim 640$ および $670\sim 680\text{ nm}$ の5種類に分けられることが明らかになった。その後、精巧な顕微分光光度計の作製に成功した Marks (1965) はキンギョ (*Carassius auratus*: コイ目コイ科) 網膜錐体の吸収スペクトル（可視光線を構成する総ての単色光照射に対する吸光度を表示したグラフを指す。）を作成し、 455 nm , 530 nm と 625 nm に吸収極大波長（吸光度が最大となる波長を吸収極大波長といい、 λ_{max} と表現する。）を持つことを示した（第1図参照）。さらに、Tomita *et al.* (1967) はガラス管微小電極法を用いてコイ網膜錐体から膜電位変化を細胞内誘導し、 402 , 529 と 611 nm に最大感度を持っていることを報告した。これら以外にも、視物質の波長吸収と視細胞の波長感受性に

第1図：顕微分光測光法によって測定されたキンギョ網膜錐体の吸収スペクトル

本図は、キンギョ網膜錐体に顕微分光測光法を適用して得られた28回の測定値の平均と標準偏差を示した吸収スペクトルである（縦軸：吸光度 [Normalized absorbance], 横軸：波長 [Wavelength]）。この結果から、キンギョ網膜には 455 nm , 530 nm と 625 nm の3つの吸収極大波長を持つ錐体が存在していることが示唆される（後年、これら3つ以外に 360 nm 付近の紫外線感受性錐体が加わっている [Bowmaker *et al.*, 1991]）。図中の大きな記号（丸印 [●], 三角印 [▲] と四角印 [■]）は 455 nm , 530 nm と 625 nm に吸収極大波長を持つ視物質の Dartnall (1953) ノモグラム（吸収波長標準曲線）であり、測定値はこのノモグラムと概ね一致している。それぞれの錐体の吸収波長曲線は釣鐘型であり、吸収極大波長を中心に両側に広がっている。例えば、青色錐体は 455 nm を中心にして 400 nm から 500 nm に波長感受性がある。各錐体の波長感受性（色感受性）の広がりを示す目的で、測定結果に青色、緑色と赤色の曲線を加えた。

本図は、Marks (1965) が発表した論文の第5図（文字を修正）を使用している。

関する数多の研究が行われ、Young-Helmholtz の 3 原色説が有力となった（例えば、Marks *et al.*, 1964; Riggs, 1967; Martin, 1998; Baden & Osorio, 2019）。

金属電極やガラス管微小電極を利用して網膜を構成する神経細胞の電気生理学的研究が 1950 年頃から盛んになり、1960 年を過ぎると網膜神経細胞の光感受性や受容野の調査が本格化した。光刺激装置の改良が行われ単色光照射が可能になると、視細胞を含む網膜細胞の波長感受性が調査されるようになった。その先駆けである Svaetichin (1953, 1956) は魚類網膜にガラス管微小電極を適用して水平細胞から膜電位変化を導出し、照射する単色光に依存して水平細胞には脱分極あるいは過分極が惹起されることを見出した。単色光照射に依存した水平細胞の脱分極・過分極を Hering の提唱する同化・異化と考えれば、水平細胞の膜電位変化は反対色説を支持していた。Wagner *et al.* (1960) はキンギョ網膜神経節細胞が発生する活動電位を細胞外誘導し、照射する単色光に依存して活動電位の発射数が増加あるいは減少することを見出した。単色光照射に依存した神経節細胞の活動電位発射数の増加・減少を Hering の同化・異化と考えれば、神経節細胞もまた反対色説を支持していた。1970 年代に入ると、脊椎動物網膜において視細胞（錐体）は 3 原色説、そして視細胞以外の網膜細胞は反対色説という考え方が次第に定着していった。これらを踏まえ、Vos & Walraven (1971) や Hurvich & Jameson (1974) は視細胞（錐体）の 3 原色説から視細胞以降の神経細胞では反対色説へと移行する段階説を提唱し、現在に至っている。

1970 年代後半になると、顕微分光測光法が確立し、視細胞の吸収極大波長を調査する研究が隆盛となった。可視光線による分析が中心であったが、Hárosi & Hashimoto (1983) はウグイ (*Tribolodon hakonensis*: コイ目コイ科) 網膜に紫外線感受性を示す錐体が存在することを明らかにした。以降、魚類のみならず両生類、爬虫類と鳥類網膜視細胞に紫外線感受性を有していることが次々と明らかになり、3 原色説から 4 原色説という考え方が普及し始めた（例えば、McFarland & Loew, 1994; Deutschlander & Phillips, 1995; Hunt *et al.*, 2001a; Carvalho *et al.*, 2007; Bowmaker, 2009; Pérez i de Lanuza & Font, 2014）。

脊椎動物網膜視細胞に含まれる視物質は、オプシンタンパク質と発色団レチナール（ビタミン A のアルデヒド型）の化合物である（発色団とは、可視光線の特定波長の吸収を担う分子を指す）。レチナールは光受容の主体であるが、視物質の吸収極大波長を決めるのはオプシンタンパク質である。オプシンタンパク質は約 350 種のアミノ酸がペプチド結合しているが、このアミノ酸配列の違いが視物質の波長感受性に差を生んでいる。近年、分子生物学的研究法が発展し、動物の遺伝子群からオプシンタンパク質遺伝子を探し出すことが可能となった（例えば、Nathans *et al.*, 1986; Okano *et al.*, 1992; Yokoyama & Zhang, 1997）。現在、脊椎動物視細胞のオプシンタンパク質遺伝子は 5 つのサブファミリーに分類されている。1 種類の桿体オプシンタンパク質遺伝子と 4 種類の錐体オプシンタンパク質遺伝子である。これ

第 1 表：オプシントタンパク質遺伝子の分類

オプシントタンパク質 が存在する視細胞	オプシントタンパク質 遺伝子の分類	オプシントタンパク質 遺伝子の略記	オプシントタンパク質 の色感受性	オプシントタンパク質 の呼称
桿体	Rhodopsin-like 1	Rh1	緑色	桿体タイプ
錐体	Middle to Long-wave length sensitive opsin	M/LWS	緑色, 黄色, 赤色	緑-赤タイプ
錐体	Short-wavelength sensitive opsin type 1	SWS1	紫外光, 紫色	紫外線タイプ
錐体	Short-wavelength sensitive opsine type 2	SWS2	紫色, 青色	青タイプ
錐体	Rhodopsin-like 2	Rh2	緑色	緑タイプ

らの遺伝子は Rh1, M/LSW, Rh2, SWS1 と SWS2 と略して呼ばれ, これらの遺伝子から作られるオプシントタンパク質も同様の名称で呼ばれている (両者を区別するとき, 例えば SWS1 遺伝子あるいは SWS1 オプシントタンパク質と呼ぶ)。これら 5 つは, ①桿体オプシンが Rh1 (Rhodopsin-like 1), ②中波長から長波長光感受性が M/LWS (Middle to Long-wavelength sensitive opsin), ③桿体同様の中波長光感受性が Rh2 (Rhodopsin-like 2), ④紫外線から短波長光感受性が SWS1 (Short-wavelength sensitive opsin type 1), そして⑤短波長光感受性が SWS2 (Short-wavelength sensitive opsin type 2) である (第 1 表参照) (例えば, Trezise & Collin, 2005; Hunt *et al.*, 2009; Shichida & Matsuyama, 2009)。

本論文では水中における可視光線の透過および魚類 (硬骨魚綱の魚種)⁵⁾ 網膜視細胞の波長感受性 (色感受性) に関する研究の現状を踏まえ, 魚類の生息環境と色覚の関係について調べた。

2. 魚類の網膜と色覚

脊椎動物網膜は, 魚類から哺乳類に至るまで細胞構成とその配置に共通性が認められる (例えば, Ramón y Cajal, 1893; Polyak, 1941; Rodieck, 1973; Dowling, 1987)。視細胞 (桿体と錐体) における膜電位変化は双極細胞 (第 2 次神経細胞) を経て, 神経節細胞 (第 3 次神経細胞; 網膜の出力細胞であり, 網膜で処理・抽出された視覚情報を脳へと送る。) にシナプス伝達される。視細胞と双極細胞のシナプス伝達を水平細胞 (第 2 次神経細胞), そして双極細胞と神経節細胞のシナプス伝達をアマクリン細胞 (第 3 次神経細胞) が修飾する。長年の研究にもかかわらず, 網膜の神経回路での視覚情報処理のしくみは未だ完全に解き明かされていない。しかし, 網膜の出力細胞である神経節細胞の応答性を知ることで, 網膜における

視覚情報処理のしくみを推測することができる。㊦ ON 経路と OFF 経路の形成, ㊧受容野の中心と周辺拮抗性の形成, ㊨3 原色説から反対色説への変換, そして㊩運動方向選択性の形成などが網膜の神経回路で行われていることが明らかとなっている (例えば, Wagner *et al.*, 1960; Witkovsky, 1965; Daw, 1968; Levine & Zimmerman, 1988; Damjanović, 2015)。

1973年, Nikolaas Tinbergen はイトヨ (*Gasterosteus aculeatus*: トゲウオ目トゲウオ科)⁶⁾の行動研究でノーベル医学・生理学賞受賞を受賞した (この年のノーベル賞受賞者は, Nikolaas Tinbergen, Konrad Lorenz と Karl von Frisch の3名の生物学者であった)。繁殖期雄イトヨの腹部に現れる婚姻色の赤色が別の雄の闘争行動を誘発する鍵刺激となることを明らかにした (Tinbergen, 1952)。この研究は魚類が色覚を利用していることを明確に示しており, 爾来魚類の色覚を扱う研究 (魚類の行動学的研究, 網膜視細胞の顕微分光測光法や電気生理学的手法を用いた研究など) が盛んとなった (例えば, Levine & MacNichol, 1982; Neumeyer, 1984, 1992; Gerl & Morris, 2008; Siebeck *et al.*, 2008; Sabbah *et al.*, 2010; Escobar-Camacho *et al.*, 2017; Mitchem *et al.*, 2019)。今では, 魚類が色覚を有していることを疑う研究者はいない。

3. 魚類の視細胞

網膜には桿体と錐体の2タイプの視細胞が存在し, 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。何れの視細胞も光をキャッチし, これを膜電位に変換している。

網膜内における桿体と錐体の割合は生息環境に依存し, 夜行性では桿体が多く, 一方昼行性では錐体が多い。網膜に桿体は1タイプしか存在しないと考えられてきたが, 夜行性のカエル (両生類) には緑色 (502 nm) に最大感度を持つ桿体 (赤色桿体と呼ばれ, Rh1 オプシンタンパク質が機能している。) 以外に, 青色 (432 nm) に最大感度を持つ桿体 (緑色桿体と呼ばれ, この桿体はアミノ酸が変異した SWS2 錐体オプシンタンパク質を含んでいることが明らかになっている [Kojima *et al.*, 2017]。) が存在し, 夜間においてさえ色覚を利用できる可能性を示している (例えば, Makino *et al.*, 1980; Govardovskii & Reuter, 2014; Donner & Yovanovich, 2020)。近年, 深海⁷⁾ 魚の中に複数の波長感受性を示す桿体を有する種が存在することが報じられ, カエル以外でも夜行性でありながら色覚を利用する可能性がでてきた (例えば, Partridge *et al.*, 1989; Hunt *et al.*, 2001b)。一方, 多くの脊椎動物の網膜には複数タイプの錐体が存在し, これらが昼光条件 (明条件) において色覚を形成している。色覚は光のスペクトル (可視光線を単色光成分に分け, 波長の順に連続的に並んでいる様子を指す。) によって生じる視覚の質的な差である。色覚を得るには単色光の違いを区別す

る必要があり、このため錐体には異なる波長光（単色光）に最大感度を持つ複数タイプが必要となる。動物が持つ波長感受性の異なる錐体の数により、2色型色覚、3色型色覚あるいは4色型色覚と呼ばれている。一般的に、4色型色覚を持つとは短波長（青色あるいは紫色）、中波長（緑色）と長波長（赤色）の単色光感受性錐体に加え、紫外線感受性錐体が存在することを意味する。

魚類網膜視細胞は形態学的特徴により、桿体には1種類そして錐体に複数種類が存在する（例えば、Engström, 1960）。網膜内での錐体の存在様式の違いから、㊦錐体が単独で存在する単錐体、㊧形態学的に異型の錐体が近接した複錐体、そして㊨形態学的に同型の錐体が近接した双錐体と呼ばれる（例えば、Lyall, 1957; Engström, 1960; Marc & Sperling, 1976; Marc, 1998）。桿体・錐体共にその形態は細長く、光受容部である外節（Outer segment）、ミトコンドリアが密集するエリプソイド（Ellipsoid）、網膜運動に重要や役割を演ずるミオイド（Myoid）、核がある細胞体（Cell body）そしてシナプス終末に分かれる。キンギョ、メダカ（*Oryzias latipes*: ダツ目メダカ科）やゼブラフィッシュ（*Danio rerio*: コイ目コイ科）など多くの魚種において、錐体が規則的に配列するモザイク構造（錐体モザイクと呼ばれる。）を示すことが知られている（例えば、Lyall, 1957; Marc & Sperling, 1976; Fernald, 1982; Nishikawa *et al.*, 1997; Raymond *et al.*, 2014）。また、魚類網膜では錐体や桿体の極端な偏在はないが、網膜の特定部位に錐体密度が高い部分が1カ所から複数個所存在する魚種がいることが報告されている（Tamura, 1957）。

魚類網膜では明暗順応⁸⁾に応じて、視細胞のミオイド部分の伸展と色素上皮細胞内にあるメラニン色素顆粒の凝集・拡散を伴う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。さらに、色素上皮細胞内にある色素顆粒は移動して桿体外節を覆い、光の進入を妨げる。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凝集して強膜側に移動する。このような網膜運動反応は、魚類や両生類などの下等脊椎動物にのみ認められる。おそらく、光感受性の全く異なる錐体と桿体を外界の明暗環境に合わせて効率よく動作させるためであろうと考えられている（例えば、Ali & Wagner, 1975; Blaxter, 1975; Burnside & Nagle, 1983; Troutt & Burnside, 1989）。

3-1 魚類の生息環境と錐体の波長特異性

太陽放射によって地球に到達する電磁波（ γ 線、X線、紫外線、可視光線、赤外線と電波などを指す。）の中で、約半分が紫外光と可視光線（波長が400～740 nmの電磁波を指す。）

であり、残り半分が赤外線である。太陽放射の放射照度（単位時間当たり、単位面積に照射される放射エネルギーを指し、 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ で表す。）は均一ではなく、波長 460 nm 付近が最大である（例えば、Behar-Cohen *et al.*, 2014）。

太陽から放射される可視光線は、大気中で空気分子、水蒸気やエアロゾルに吸収・散乱され、地上、河川、湖沼や海などに到達する。河川、湖沼や海の水面に到達した可視光線の一部は反射するが、大部分は大気よりも密度の高い水に入り、水中にある様々な浮遊物（例えば、粘土鉱物に由来する微粒子、動植物プランクトンとその死骸、下水、工場排水等）に由来する有機物や金属の沈殿物等がある。）に散乱・吸収される。このように、光の強さは大気中であればエアロゾルや空気分子など、また水中であれば粘土鉱物由来の微粒子やプランクトンなどによって散乱・吸収されて、距離と共に減衰（消散）する。この減衰の割合を消散係数と呼ぶ。散乱・吸収に伴う光の消散は Lambert-Beer の法則を適用し、 $I_0 = I \times e^{-ab}$ と表現することができる。

I ：入射光強度

I_0 ：透過光強度

a ：水中での距離

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。単位体積当たりの消散係数は m^{-1} あるいは km^{-1} と表現される。）

e ：ネイピア数（あるいは自然対数の底）

この式を利用すると、光の透過率 t (%) は、

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

となる。つまり、水中での光の透過率には、水中での距離（例えば、水深 [水面から鉛直下向きの距離]）と消散係数が大きく影響する。

魚類にはよく発達した眼が存在し、視覚が摂餌行動、なわばり行動や繁殖行動などに重要な役割を演じていることが報じられている（例えば、Tinbergen, 1952; Guthrie, 1986; Rowland, 1999; Chen & Fernald, 2011; Pita *et al.*, 2015; Escobar-Camacho *et al.*, 2017）。しかし、大気中に比べて水中での光の消散は大気中に比べて激しく、水棲動物は陸棲動物のように遠距離を見通すことはできない。つまり、水棲動物の視覚は、水中で光がどれくらい透過するのか依存している。古くから、水中での光の透過を調べるため、消散係数を測定する研究が行われてきた。これまでに、大気から水中に入った光が水中でどれくらい減衰（消散）するのかについて、波長毎に消散係数が測定されている（例えば、Tyler & Smith, 1970; Morel & Prieur, 1977; Smith & Baker, 1981）。純水、澄んだ湖水（米国クレーター湖）⁹⁾そして澄んだ海水（サルガッソ海と呼ばれる北大西洋の一部）で測定された消散係数には顕著な差

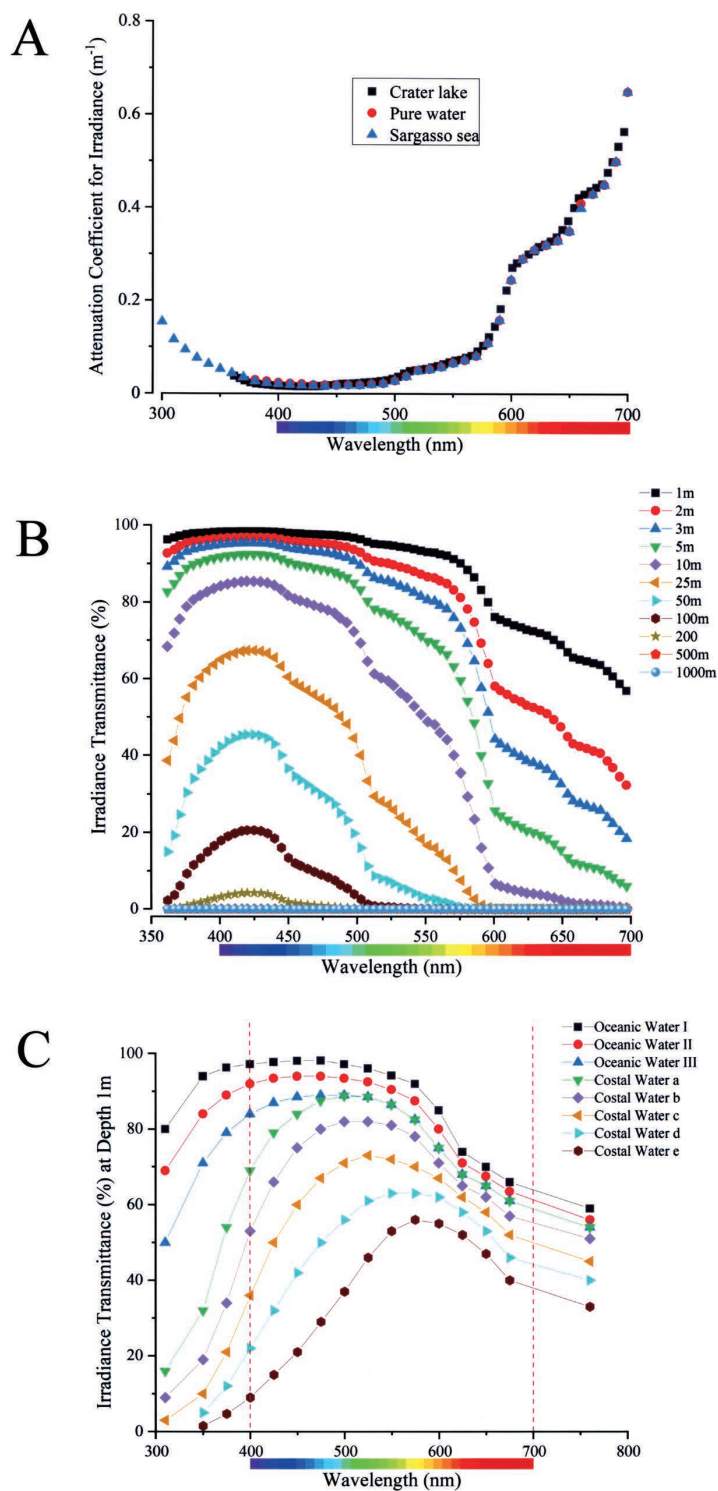
が認められなかった（第2図A参照）（補足第1表）。各種の水中で測定された消散係数は400～500 nmまでは小さいものの、500 nmを超えると顕著に増大した（第2図A参照）。

$t = \frac{I_0}{I} \times 100 = e^{-ab} \times 100$ 用いれば、水面から鉛直下方向に光がどれくらい到達するのか、す

なわち透過率を計算によって求めることができる（第2図B参照）。波長600 nm以上のオレンジ色から赤色は水深10 mになると、極端に減衰して殆ど透過しない。また、波長500～600 nmの光（緑色から黄色の光）は水深50 mでかなり減弱し、水深50 mより深くなると430 nm付近の青色光のみの透過に留まる。第2図Bは単純な計算のグラフ化であるが、澄んだ水であっても水深200 mより深くなると総ての可視光線が届かなくなる（単色光の透過率は、澄んだ湖水で得られた消散係数を用いて計算した[Tyler & Smith, 1970]）。

Jerlev (1976)によると、水面の光強度の1%になる水深は透明度（【注】(9)にあるように、セッキーマ盤を用いて測定することができる値を指す。一般的に、光の透過率が高くなれば、透明度も高くなる。）の3倍弱であることが報じられている。浮遊物がない比較的澄んだ海水の透明度はせいぜい20～30 mであるが、水深60～80 mになると入射光の1%程度しか届かないことになる。陸地に近い海では多くの浮遊物（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、季節にも依存するが、これらによる水の濁りにより光の透過度は低くなる。日本沿岸では5～20 m、日本周辺海域では10～25 mの透明度であることが報じられている（例えば、長田 *et al.*, 1996; 佐藤, 2007; 萩原, 2009）。また、河川や湖沼では透明度が海よりも低く、2～10 mであることが報じられている（例えば、Kurashige & Takenaka, 1995; 奥村 *et al.*, 2013）。これは水中浮遊物の量に依存して消散係数が増大することが原因である。Jerlov (1951)は外洋と沿岸の複数場所での光の透過率を1 mの深度で測定して報告しているので、これをグラフ化した（第2図C参照）。外洋では水深1 mにおいて波長600 nm以上で減衰（消散）が見られるが、沿岸では場所により400～600 nmにも大きな消散が認められた。沿岸海水6（Costal water 6）では、光の透過率が560 nm付近にピークを持つ透過率を示した。沿岸では河川からの流れ込みや風に伴う沿岸の海水の移動により、泥や砂が海水の透明度を極端に下げることがある。河川でも流れが激しければ、消散も大きく、沿岸部と同様な透過率を示すに違いない。

以上を踏まえると、水中では可視光線を構成する総ての波長の光が到達する生息域は限られており、多くの魚類は長波長域の可視光線が減弱した環境で生息している。また、風や雨など気候の変動は水中での光の透過に大きく影響し、長波長域のみならず短・中波長域にまで及ぶ。この環境下では、色覚を含む視覚そのものが利用しにくいことが推測される。



3-2 魚類網膜錐体の波長感受性

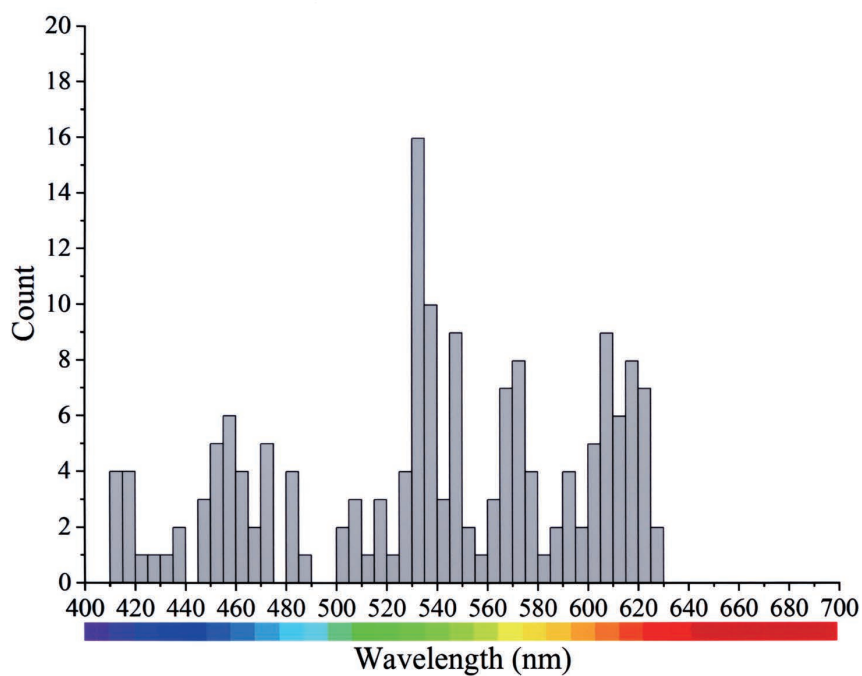
Hanaoka & Fujimoto (1957) はカエル網膜桿体やコイ網膜視細胞を単離し、その外節に直径 $3\mu\text{m}$ の単色光を照射して吸収スペクトルを測定する方法を考案した。その結果、コイ網膜錐体視物質の吸収極大波長 (λ_{max}) は $490\sim 500\text{ nm}$, $520\sim 540\text{ nm}$, $560\sim 580\text{ nm}$, $620\sim 640\text{ nm}$ そして $670\sim 680\text{ nm}$ の 5 種類に分けられることを明らかにした。この方法は顕微分光測光法と呼ばれ、その後技術的改良が加えられ測定精度が向上するとともに、視細胞の波長感受性を調査するために最適の方法となった。第 1 図は Marks (1965) にキンギョ網膜錐体に顕微分光測光法を適用して得られた各波長に対する吸光度曲線（実際には、暗黒で各波長に対して測定された吸光度から退色後の各波長に対する吸光度を差し引き、ノイズを減少させた吸光度差スペクトル曲線である。）で 3 タイプの錐体はそれぞれ、 455 nm , 530 nm と 625 nm に吸収極大波長があった。この研究結果は、Young-Holmhelz の 3 原色説を支持する有力な証拠となった。

第 2 図：水の光学特性（澄んだ水の単色光毎の消散係数、単色光透過率の水深依存性、および水質の違いに基づく単色光透過率の変化）

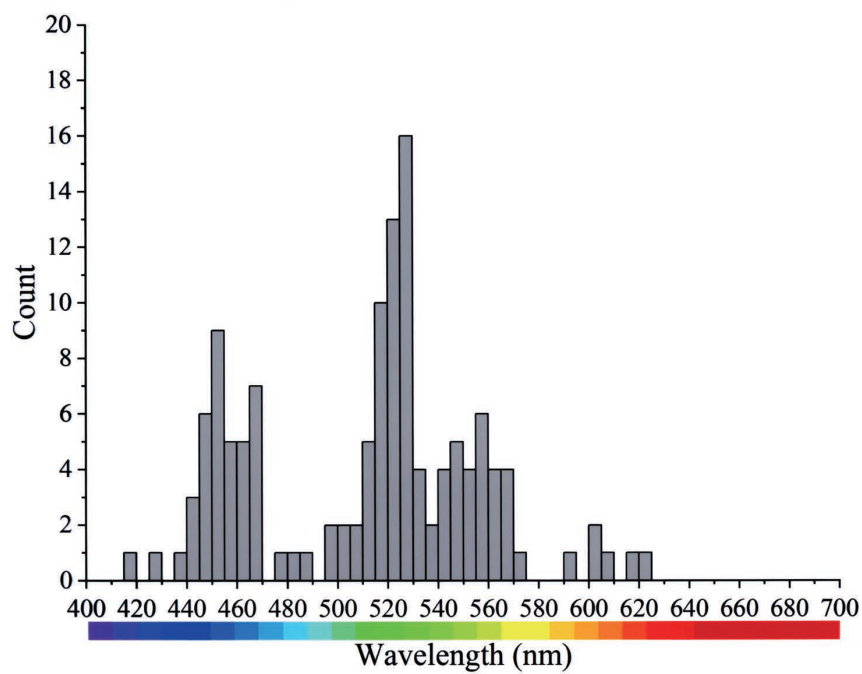
横軸には波長 (Wavelength [nm])、そして縦軸には光の消散係数 (A) と光の透過率 (B と C) を表した。A: 純水、澄んだ海水（サルガッソ海と呼ばれる北大西洋の一部）と澄んだ湖水（米国クレーター湖）の単色光毎の消散係数 (Attenuation coefficient for irradiance [m^{-1}]) が報告されている。3 つの異なる水において測定された波長毎の消散係数をグラフ化した。実際の測定値は、補足第 1 表に示した。300~370 nm と 520 nm 以上で、消散係数が大きく、光の減衰が顕著であることが窺える。390~500 nm の消散係数は、純水、海水と淡水の何れでも極めて小さく、この波長帯の単色光は水中で消散（減衰）し難い。B: 水深によって単色光の透過率 (Irradiance transmittance [%]) が変化する様子を調べるため、澄んだ淡水での単色光毎の消散係数 (m^{-1}) と水深 (m) を $t = e^{-ab} \times 100$ (t : 透過率, a : 水面から鉛直方向の距離, b : 消散係数) に代入・計算しグラフ化した。600 nm 以上の長波長の単色光は水深数 m を超えると顕著に減衰した。500~600 nm の中波長帯も水深が増すにつれて減少し、概ね 50 m が限界であった。430~450 nm の単色光は水深が増すにつれて減少するが、200 m の水深でも若干透過が認められた。あくまで計算であるが、澄んだ海水でも 200 m が光到達の限界のようである。C: 海の外洋 (Oceanic water) I, II と III そして沿岸 (Costal water) a, b, c, d と e といった異なる場所（水の状態が異なる地点）の水深 1 m での光の透過率が報告されている。この結果をグラフ化した。外洋の 3 ヲ所では、可視光線の透過率が程度に差があるものの、600 nm 以上で大きく減衰した。沿岸の 6 ヲ所では 600 nm 以上での減衰に加え、400~600 nm の範囲でも透過率に大きな差異が認められた。海水にある砂泥や動植物プランクトンなどが短波長の単色光に対する透過性に大きく影響することを示唆している。本図 C の外洋と沿岸での測定結果は、世界各地の光の透過率を調査する際の参考基準となることが多い。

本図 A は Morel & Prieur (1977) が純水、Tyler & Smith (1970) が米国クレーター湖で得た澄んだ淡水、そして Smith & Baker (1981) のサルガッソ海から得た澄んだ海水で測定した各波長の単色光に対する消散係数を利用した（補足第 1 表）。本図 B は Tyler & Smith (1970) が米国クレーター湖で得た澄んだ淡水で測定した消散係数を利用し、水の透過率を計算した。本図 C は Jerlov (1951) に得られた水深 1 m における各波長の単色光の透過率を利用した。グラフ A は補足第 1 図の数値、グラフ B は計算で求めた水の透過率、そしてグラフ C は Jerlov (1951) の数値を用い、データ解析ソフト Origin (OriginLab Corporation 社) によりグラフを作成した。Web サイト academo (<https://academo.org/demos/wavelength-to-colour-relationship/>) は、波長と色の関係を紹介している。このサイトを利用して 400 nm から 10 nm 刻みで 700 nm まで色見本を取得し、これらをつなぎ合わせて可視光スペクトルを作製し本図に利用した。

A (Freshwater fish)



B (Saltwater fish)



1970年代に入ると、顕微分光測光法による各種動物（脊椎動物のみならず無脊椎動物にも利用された。）の視細胞の吸収極大波長の調査が盛んとなった。とりわけ、魚類網膜を利用した測定が盛んとなり、多種の淡水魚や海水魚で分析が行われ、多くの成果を挙げた。淡水魚では調査された66種の魚種のうち、41種で青色と緑色のみならず赤色（600 nm 以上の単色光）に感受性のある錐体を有していた（第3図A参照）（補足第2表参照）（Loew & Lythgoe, 1978; Levine & MacNichol, 1979; Avery *et al.*, 1983, Hárosi & Hashimoto, 1983; Bowmaker, 1984; Bowmaker *et al.*, 1991; Hawryshyn & Hárosi, 1991, 1994）。一方、海水魚では調査された54種類のうち、赤色に感受性を持っていたのは僅か5種であり、殆どの魚種は青色と緑色の感受性しか持っていなかった（第3図B参照）（補足第3表参照）（Loew & Lythgoe, 1978; Levine & MacNichol, 1979; Kondrashev, 2010）。海水魚に比べて淡水魚に赤色感受性錐体が多いことは、第3図AとBのヒストグラムを見れば明らかである。

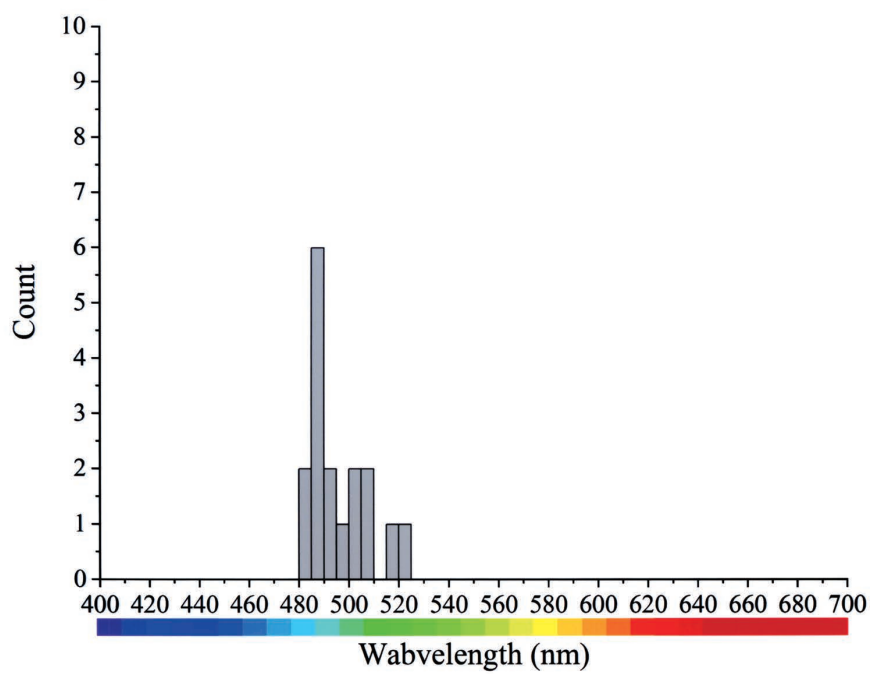
淡水魚網膜に赤色感受性錐体が多いのは、海ほど水深に大きな差がなく、長波長の単色光が届きやすい環境に生息していることに基因するのかもしれない。水深が深い場所では500 nm より長波長側の光が到達し難く、浅い海と深い海を行き来する海水魚では進化の過程で赤色感受性がなくなった可能性がある。興味あることに、Bowmaker *et al.* (1994) は、ロシアバイカル湖（淡水湖）の数 m から 1000 m を超える水深に生息するカジカ類網膜視細胞の波長感受性を顕微分光測光法によって調査した（補足第4表参照）。この結果、何れの深度に生息するカジカ類網膜にも600 m を超える長波長の単色光に吸収極大波長をもつ錐体は見つからなかった（第4図AとB参照）（補足第4表参照）。バイカル湖に生息するカジカ類以外の魚種の視細胞についても、波長感受性を調査する必要があるであろう。30,000種以上も存在する硬骨魚類の中で本論文では僅か110種ほどの測定結果を紹介したに過ぎず、淡

第3図：淡水魚網膜錐体と海水魚網膜錐体の吸収極大波長のヒストグラム

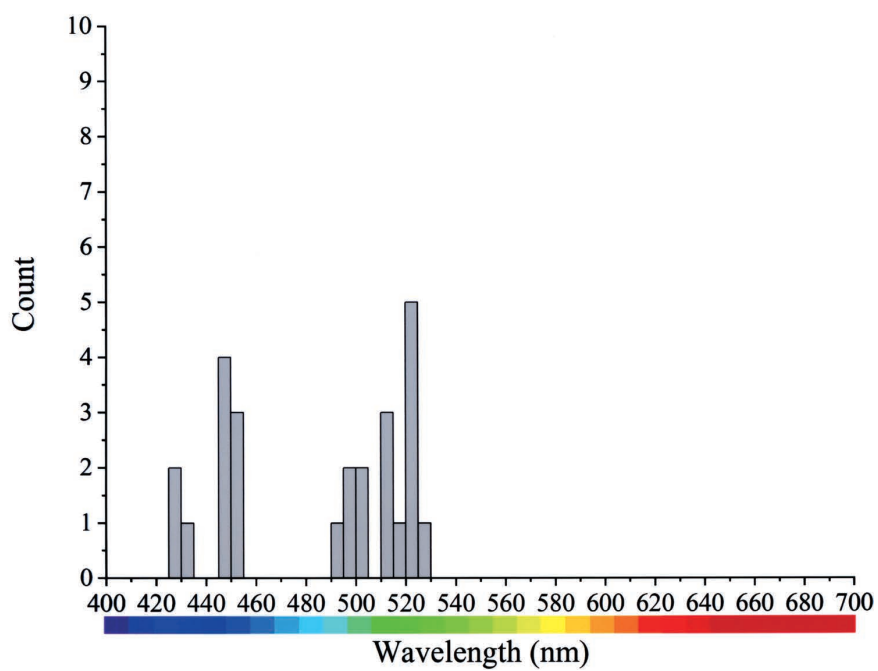
66種類の淡水魚（Freshwater fish）と54種類の海水魚（Saltwater fish）網膜視細胞に顕微分光測光法を適用して測定された吸収極大波長を利用し、ヒストグラムを作成した（補足第2表と補足第3表）。本図のヒストグラムは、横軸には可視光波長（Wavelength [nm]）400～700 nm の間を5 nm 毎に区切り、縦軸には各5 nm に属する吸収極大波長が出現する度数（Count）を表している。A：淡水魚網膜では410～480 nm の紫色・青色領域、500～590 nm の緑色・黄色領域と600 nm 以上の赤色領域にも感受性のある錐体が存在した。B：海水魚網膜では440～470 nm の青色領域と510～570 nm の緑色領域に吸収極大波長を持つ錐体が多く存在した。600 nm 以上の赤色領域に感受性のある錐体は、淡水魚網膜に比べて少なかった。

本図AはLoew & Lythgoe (1978), Levin & MacNichol (1979), Avery *et al.* (1983), Hárosi & Hashimoto (1983), Bowmaker (1984), Bowmaker *et al.* (1991) と Hawryshyn & Hárosi (1991) によって測定された吸収極大波長（補足第2表）、そして本図BはLoew & Lythgoe (1978), Levin & MacNichol (1979) と Kondrashev (2010) によって測定された吸収極大波長（補足第3表）を利用し、データ解析ソフト Origin (OriginLab Corporation 社) によりグラフを作成した。Web サイト academo (<https://academo.org/demos/wavelength-to-colour-relationship/>) は、波長と色の関係を紹介している。このサイトを利用して400 nm から10 nm 刻みで700 nm まで色見本を取得し、これらをつなぎ合わせて可視光スペクトルを作製し本図に利用した。

A (Rod)



B (Cone)



水魚に赤色感受性錐体が多いという結論を出すのは早計かもしれない。

Hárosi & Hashimoto (1983) によってウグイ網膜に紫外線感受性錐体が存在することが報じられ、その後淡水魚のみならず海水魚でも紫外線感受性の報告が相次いだ（例えば、McFarland & Loew, 1994; Palacios *et al.*, 1996; Losey *et al.*, 1999; Zamzow & Losey, 2002）。淡水魚のみならず海水魚は生息環境にある光を活用し、2色型から4色型色覚を得ていると考えられる（例えば、Siebeck *et al.*, 2008）。さらに、魚類のみならず両生類、爬虫類や鳥類にも紫外感受性錐体の存在が近年報告されているが、その機能については充分には解明されていない（例えば、Deutschlander & Phillips, 1995; Hunt *et al.*, 2001a; Carvalho *et al.*, 2007; Bowmaker, 2009; Pérez i de Lanuza & Font, 2014）。

3-3 遺伝子解析を利用した魚類視物質の波長感受性の探求

錐体や桿体の光感受性は、錐体視物質や桿体視物質による光の吸収から始まる。両視物質共に、発色団のレチナール（ビタミンAのアルデヒド型）とオプシントタンパク質からなり、視物質の波長特異性は主にオプシントタンパク質のアミノ酸配列に依存している。近年、分子生物学的研究法の発展により、動物の遺伝子群からオプシントタンパク質遺伝子を探し出すことが可能となった（例えば、Nathans *et al.*, 1986; Okano *et al.*, 1992; Yokoyama & Zhang, 1997）。詳細な解析の結果、脊椎動物網膜視細胞にあるオプシントタンパク質遺伝子は5つのタイプに分類されている。これらは、桿体オプシントタンパク質遺伝子であるRh1、そして4タイプの錐体オプシントタンパク質遺伝子はRh2 (λ_{\max} は緑色付近)、SWS1 (λ_{\max} は紫外線～紫色)、SWS2 (λ_{\max} は紫色～青色)そしてM/LWS (λ_{\max} は緑色～赤色)と表記される（第1表参照）。さらに、目的とするオプシントタンパク質遺伝子を培養細胞に発現させ、この発現細胞に顕微分光測光法を適用して吸収極大波長を測定することも可能になった。この方法を利用し、メダカ (*Oryzias latipes*: ダツ目メダカ科)、グッピー¹⁰⁾ (*Poecilia reticulata*: カダ

第4図：バイカル湖に生息するカジカ類網膜錐体と桿体の吸収極大波長のヒストグラム

バイカル湖は淡水湖でありながら、水深が1000 mを超える深い領域があることが知られており、また多くの固有種が生息することでも有名である。数mの浅瀬から1000 mを超える深い水域に生息するカジカ類網膜視細胞に顕微分光測光法を適用して測定された吸収極大波長を利用しヒストグラムを作成した（補足第5表）。本図のヒストグラムは、横軸には可視光波長（Wavelength [nm]）400～700 nmの間を5 nm毎に区切り、縦軸には各5 nmに属する吸収極大波長が出現する度数（Count）を表している。A: 桿体（Rod）の吸収極大波長は480から510 mの淡い青色から緑色領域にあった。B: 錐体（Cone）の吸収極大波長は420～450 nmの紫色・青色領域と490～530 mの淡い青色・緑色領域にあった。

本図AとBはBowmaker *et al.* (1994) によって測定された吸収波長極大（補助第4表）を利用し、データ解析ソフトOrigin (OriginLab Corporation 社) によりグラフを作成した。Webサイト [academo \(https://academo.org/demos/wavelength-to-colour-relationship/\)](https://academo.org/demos/wavelength-to-colour-relationship/) は、波長と色の関係を紹介している。このサイトを利用して400 nmから10 nm刻みで700 nmまで色見本を取得し、これらをつなぎ合わせて可視光スペクトルを作製し本図に利用した。

第2表：淡水魚3種のオプシントタンパク質遺伝子の種類

学 名	和 名	分 類	桿体 (nm)	錐体 (nm)			
		目・科		Rh1	SWS1	SWS2	Rh2
<i>Oryzias latipes</i>	メダカ	ダツ目メダカ科	502	356	405, 439	452, 492, 516	561, 562
<i>Poecilia reticulata</i>	グッピー	カダヤシ目 カダヤシ科	503	353	408, 476	476, 516	516, 519, 562, 571
<i>Danio rerio</i>	ゼブラ フィッシュ	コイ目コイ科	500	354	416	466, 475, 488, 504	557, 548

ヤシ目カダヤシ科) とゼブラフィッシュ (*Danio rerio*: コイ目コイ科) のオプシントタンパク質遺伝子の λ_{\max} が調査された (Chinen *et al.*, 2003; Matsumoto *et al.*, 2006; Kawamura *et al.*, 2016)。この結果, これら3魚種では5つのオプシントタンパク質遺伝子がさらに複数のサブタイプに分かれ, 9~10種類存在することを見出した。その後の研究により, 網膜に同時期に発現している錐体オプシントタンパク質は主に2~4種類であり, 生息環境に依存して異なる組み合わせのオプシントタンパク質遺伝子が発現していると推測されている (Parry *et al.*, 2005)。最近, Linn *et al.* (2016) は59種類の条鰭類 (硬骨魚類の中で, シーラカンスやハイギョなど肉鰭類を除く魚類を指す。) のオプシントタンパク質遺伝子を調査した。補足第2表と補足第3表に記載した魚種のうち, コイ (SWS1, 1種類; SWS2, 2種類; Rh2, 3種類; M/LMS, 2種類), ニジマス (*Oncorhynchus mykiss*: サケ目サケ科) (SWS1, 2種類; SWS2, 1種類; Rh2, 4種類; M/LMS, 2種類) とマミチヨグ (*Fundulus heteroclitus*: カダヤシ目フンドゥルス科) (SWS2, 2種類; Rh2, 2種類; M/LMS, 3種類) のオプシントタンパク質遺伝子の存在が明らかになっている。この研究では多くの硬骨魚類網膜に多種のオプシントタンパク質遺伝子が認められる一方で, ナマズ (*Ictalurus punctatus*: ナマズ目アメリカナマズ科) には M/LWS と Rh2, またデンキウナギ (*Electrophorus electricus*: デンキウナギ目デンキウナギ科) には M/LWS といった少数の遺伝子しな持たない魚種も明らかになった。

培養細胞を用いたオプシントタンパク質遺伝子の発現では, 魚種網膜錐体が有する視物質の波長感受性を明らかにすることができるが, この視物質が実際に機能しているのか否かは不明であり, さらなる研究が必要である。

3-4 深海魚の眼

深海には眼球を大きく発達させた魚種もいる一方で, 眼球がなく網膜のみが表皮下に板状に存在するチョウチンハダカ (*Ipnotops murrayi*: エソ目チョウチンハダカ科), 眼球が皮下に埋

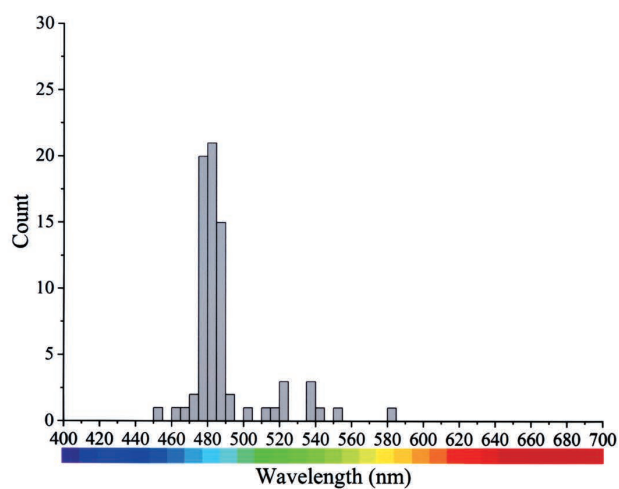
もれているオクメウオの仲間 (*Barathronus bicolor*: アシロ目ソコオクメウオ科)、あるいは非常に小さな眼球しか持たないフクロウナギ (*Eurypharynx pelecanoides*: フウセンウナギ目フクロウナギ科)などの魚種もいることが知られている (Munk, 1959; Campbell & Gartner, 1982; Nielsen *et al.*, 2015)。

水深が 100~300 m という表層下部から中深層上部で活動するキンメダイ (*Beryx splendens*: キンメダイ目キンメダイ科)、アオメエソ (*Chlorophthalmus albatrossis*: ヒメ目アオメエソ科)、ユメカサゴ (*Helicolenus hilgendorfi*: カサゴ目メバル科)などは、大きな眼を持っている (Somiya, 1980)。光が届き難い環境に適応したせいでレンズと瞳孔が大きく発達した眼になったと推測されている。当然、眼に入る光量は多くなる。また、網膜上に大きな像を作ることができ、多くの視細胞が光刺激されるため空間解像度が向上 (視力が良くなること)する可能性もある。これら 3 魚種は桿体のみならず錐体も備えており、錐体は光が到達する表層域で使用されると想像される (Somiya, 1980)。

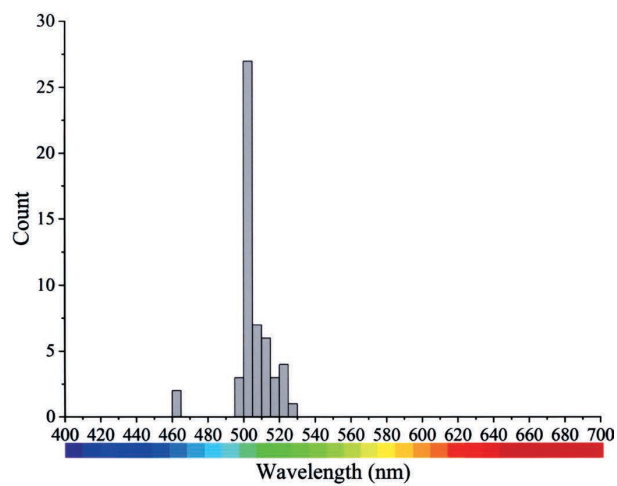
水深 1000 m よりも深い漸深層や深海層には球体ではなく、筒状眼 (あるいは管状眼とも呼ばれる。)を備えた魚種がいる (例えば, Locket, 1971; Collin *et al.*, 1998; Warrant *et al.*, 2003)。この筒状眼は、視軸方向のみを見るために特化した構造となっている。眼の底には発達した主網膜があり、レンズ (球形) との距離はレンズ半径の約 2.55 倍になっている (例えば, Matthiessen, 1882, 1886)。これはレンズの焦点距離近くに網膜を置き、ピントの合った像を網膜に結ぶためである。不思議なことに、筒状眼の網膜には主網膜以外に補助網膜が存在する。補助網膜とレンズとの距離は焦点距離よりも短いため、形態視には役立ちそうにない。おそらく、明るさを感じるための補助であると考えられる。補助網膜は運動視覚に関与しているという報告もある (Warrant *et al.*, 2003)。網膜には錐体はなく、桿体のみ存在する。一般的に、桿体の外節が長く、光を逃さない構造となっている。また、桿体を多層 (2~6 層) に積み重ねている魚種もいる (例えば, Locket, 1977; Collin & Partridge, 1996; Warrant *et al.*, 2003)。さらに、色素上皮細胞層や脈絡膜層にグアニン (核酸塩基の一種で水に難溶である。)などの金属光沢のある結晶を持つ魚種もいる (Somiya, 1980)。このグアニンなどの層はタペタムを形成し、桿体を通り抜けた光を反射させ、再度桿体に返すしくみを形成している (眼が光るのは、このタペタムによる。ネコの眼が光るのもタペタムがあるからである)。タペタムは暗所に対する適応であろうが、視力が低下するに違いない。

深海魚の中には黄色いレンズを持つ魚種がいる (例えば, Somiya, 1982; Thorpe *et al.*, 1992; Douglas *et al.*, 1998)。オオクチホシエソ (*Malacosteus niger*: ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科)などの深海魚眼球にあるレンズは波長の短い (約 460 nm 以下) 光を吸収する。これらの深海魚の棲む環境で僅かに残る太陽光の影響をなくすためと考えられている。しかし、詳細は不明である。深海には発光生物が多く生息し、これらが深海魚の餌となって

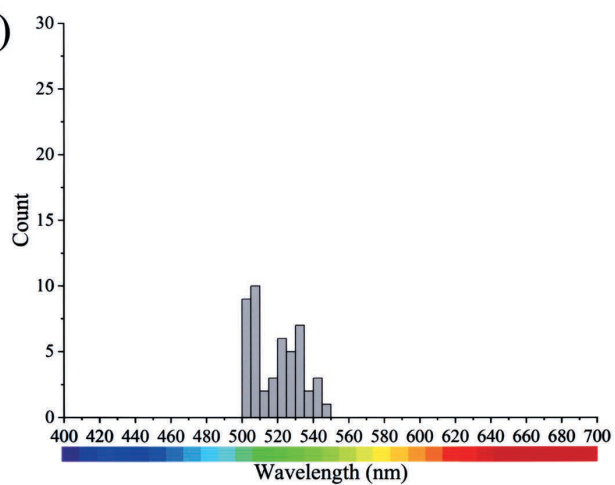
A (Deep sea fish)



B (Saltwater fish)



C (Freshwater fish)



いる可能性がある。この発光生物を見つけ出して捉えるため、残存する太陽光が邪魔になっているのかもしれない。

3-4-1 深海魚網膜桿体の波長吸収極大

桿体外節に存在する視物質（ロドプシン）を構成する発色団であるレチナールが光を吸収することによって、光受容が始まる。陸棲動物と海水魚の発色団レチナールはビタミン A_1 に由来するロドプシンであるが、淡水魚にはビタミン A_2 に由来する発色団 3,4-デヒドロレチナールからなるボルフィロプシン¹¹⁾ が含まれる。ボルフィロプシンは、ロドプシンよりも吸収極大波長が長波長側にあることが古くから知られている（Wald, 1937, 1939, 1958）。海面に到達した太陽光は水中に入り、澄んだ水の中では長波長の光から消散し、水深が増すと短波長と中波長の光になり、最終的には短波長の光が残る。水深 200 m を超えると、光は殆ど届かない（第 2 図参照）。勿論、ロドプシンよりも長波長側に吸収極大波長があるボルフィロプシンが深海魚の視物質として使われることはない。

これまで多くの深海魚網膜桿体に顕微分光測光法が適用され、波長感受性が調査されてきた（Partridge *et al.*, 1989; Hunt *et al.*, 2001b）（補足第 5 表参照）。この測定結果からヒストグラムを作成し、海水魚と淡水魚の桿体の吸収極大波長と比較した（第 5 図参照）。深海魚では 480~490 nm (480.1 ± 21.4 nm [$n=75$]; 平均 \pm 標準偏差 [サンプル数])、海水魚では 500~510 nm (504.5 ± 11.0 nm [$n=53$]) そして淡水魚では 500~530 nm (518.8 ± 13.5 nm [$n=49$]) に吸収極大波長があった。深海魚の吸収極大波長は海水魚と淡水魚に比べて短波長側にあることが明らかである（淡水魚桿体の吸収極大が長波長側に移動しているのは、

第 5 図：深海魚、海水魚と淡水魚の網膜桿体の吸収極大波長のヒストグラム

海水魚（Saltwater fish）と淡水魚（Freshwater fish）網膜の桿体に加え、深海魚（Deep sea fish）網膜桿体に顕微分光測光法を適用して測定された吸収極大波長を利用しヒストグラムを作成した（補足第 2 表、補足第 3 表と補足第 4 表）。本図のヒストグラムは、横軸に可視光波長（Wavelength [nm]）400~700 nm の間を 5 nm 毎に区切り、縦軸に各 5 nm に属する吸収極大波長が出現する度数（Count）を表している。A：深海魚網膜桿体の吸収極大波長は 451 nm から 581 nm と比較的広範囲に分散しているが、多くは 460~490 nm の青色領域にあった。B：海水魚網膜の桿体では 500~520 nm の緑色領域に吸収極大波長があった。C：淡水魚網膜の桿体では 500~540 nm の緑色領域に吸収極大波長があった。

本図 A は Partridge *et al.* (1989) と Hunt *et al.* (2001b) によって測定された吸収波長極大（補足第 5 表）、本図 B は Loew & Lythgoe (1978), Levin & MacNichol (1979) と Kondrashev (2010) によって測定された吸収波長極大（補足第 3 表）、そして本図 C は Loew & Lythgoe (1978), Levin & MacNichol (1979), Avery *et al.* (1983), Hárosi & Hashimoto (1983), Bowmaker (1984), Bowmaker *et al.* (1991) と Hawryshyn & Hárosi (1991) によって測定された吸収極大波長（補足第 2 表）を利用し、データ解析ソフト Origin (OriginLab Corporation 社) によりグラフを作成した。Web サイト academo (<https://academo.org/demos/wavelength-to-colour-relationship/>) は、波長と色の関係を紹介している。このサイトを利用して 400 nm から 10 nm 刻みで 700 nm まで色見本を取得し、これらをつなぎ合わせて可視光スペクトルを作製し本図に利用した。

ポルフィロブシンが機能しているためであると考えられる。)。深海には多種の発光生物（クラゲ、イカやタコなど）が生息し、また深海魚の多くも発光する。海での発光は青色が主であることが報じられている（Widder & Falls, 2014; Martini *et al.*, 2019）。光のない深海において、深海魚は他の生物や同種の発光を検出し、捕食行動や逃避行動あるいはコミュニケーションに役立てている可能性がある。

深海魚の中に、吸収極大波長が異なる複数の桿体を持つ魚種が知られている（補足第5表参照）（Partridge *et al.*, 1989; Hunt *et al.*, 2001b）。これは桿体しか持たない深海魚においても、波長を識別することが可能であることを示唆している。最近、101種にも及ぶ深海魚のオプシントロポドミン遺伝子が調査・解析され、多くの魚種がRh1 遺伝子のサブタイプを複数有していることが明らかになった（Musilova *et al.*, 2019）。中でも、フチマルギンメ（*Dierymna argenteus*; キンメダイ目 ナカムラギンメ科）はオプシントロポドミン遺伝子数が多く、2つの錐体オプシントロポドミン遺伝子と38の桿体オプシントロポドミン遺伝子を有していた。今後、さらに研究が進めば、桿体しか持たない深海魚にも色覚があることが明らかになるかもしれない。

4. 終 わ り に

太陽によって放射される可視光線が地上の物体に当たり、吸収される波長と反射される波長に分かれる。例えば、植物の葉が緑色なのは、緑色を反射し、それ以外の波長を吸収しているからである。視覚は可視光線が様々な物体で反射した光が眼で受容し、脳で再構成されることによって生じる。視覚には、色・形・動き・奥行きなどの複数の要素が含まれる。色覚は、眼球内網膜にある異なる波長帯に感受性を持つ視細胞（錐体）によって検出され、膜電位変化（電気信号）に変換されることから始まる。

脊椎動物網膜には視細胞を含めて5つの異なるタイプの神経細胞が存在し、これらの神経細胞が規則的に配列し層状構造を形成している。基本的に、網膜には視細胞（光受容性細胞）として1種類の桿体と3種類の錐体が存在する。桿体は光に対する感度が高く、暗所で機能する。一方、複数存在する錐体は明るい環境で機能するため光に対する感度は低いものの、各錐体は異なる波長の単色光に対する感受性を有している。ヒト網膜にある錐体は、420 nm（短波長域）、534 nm（中波長域）と564 nm（長波長域）に最大感度を示す。ヒトのオプシントロポドミン遺伝子の研究では、桿体オプシントロポドミンとしてRh1 が1種類、錐体オプシントロポドミンとしてSWS1 が1種類、そしてM/LWS が2種類存在することが明らかとなっている（例えば、Tarakita, 2005）。それぞれの錐体は、吸収極大波長を中心に釣鐘型に広がっている（第1図参照）。このため、これら3種の錐体が機能することにより、可視光線の全波長域に亘り感受性が得られる。3種類の錐体で形成される3原色過程は網膜神経回路を経

て反対色過程に変換され、最終的に脳に送られ処理されて色覚を生む。ヒト以外の脊椎動物の多くも網膜には異なる波長感受性の錐体が存在し、2色型から4色型色覚を利用して生命活動を営んでいる（例えば、Vorobyev, 2004; Osorio & Vorobyev, 2008; Kelber & Osorio, 2010; Jacobs, 2018; Schwab, 2018）。

普段（繁殖期ではない時期）、イトヨは群を作り泳いでいる。繁殖期を迎えると、雄イトヨの腹部が赤色の婚姻色に変化し、群を離れて自分のなわばりを形成し、川底に巣を作る。他の雄イトヨがなわばりに侵入すると、追い払うための威嚇を行う（Tinbergen, 1952）。この威嚇は、侵入した雄イトヨの腹の赤色が刺激となって生じる。この実験結果は、イトヨが色覚を有していることを見事に証明している。実際、イトヨ網膜には 452 nm, 529 nm と 604 nm の錐体視物質の存在が報告され、三原色を検出するしくみが備わっていることが明らかになっている（Lythgoe, 1979）。イトヨ以外にも多くの魚種において、色覚が存在することが行動学的手法を用いて明らかにされている（例えば、von Frisch, 1912, 1913a, b; Schiemenz, 1924; Neumeier, 1984, 1992; Kelber *et al.*, 2003; Sieback *et al.*, 2008; Escobar-Camacho *et al.*, 2017; Mitchem *et al.*, 2019）。淡水魚と海水魚の何れにも青色、緑色と赤色に感受性のある錐体があることに加え、紫外線にも感受性を示す錐体が存在することが報告されている（奇妙なことに、600 nm 以上に最大感度を示す錐体は海水魚には少ない。）（例えば、McFarland & Loew, 1994; Deutschlander & Phillips, 1995; Hunt *et al.*, 2001a; Rowe *et al.*, 2004; Carvalho *et al.*, 2007; Bowmaker, 2009; Pérez i de Lanuza & Font, 2014）。紫外線がどのような感覚を生むのかは不明であり、脊椎動物の紫外線感覚についてはさらに研究を進める必要がある。水中での単色光の透過率は深さに依存するが浅い領域では紫外線そして可視光線の透過も多く、魚類はこれらを色覚に利用することができる（第2図BとC参照）。しかし、水中に浮遊物が多くなると、単色光の透過率は変動し、浅瀬であっても十分な色覚を得るのは難しくなる。

可視光線や紫外線が殆ど届かない、あるいは全く届かない深海に生息する魚種には圧倒的に桿体が多い。深海に生息する魚種桿体ロドプシンの吸収極大波長は、淡水や海の浅い領域に生息する魚種の網膜桿体ロドプシンの吸収極大波長に比べて短波長側にある。光の届かない深海には発光する生物が多く生息し、この発光が青色付近であることを踏まえると、深海魚桿体ロドプシンの吸収極大波長が短波長側にあることも頷ける。深海には異なる吸収極大波長を持つ桿体を持つ魚種が生息するが、これらが色覚を有するのか否かは不明であり、今後の研究課題である。

大気中に棲むヒトを含む多くの陸棲動物は、全波長域の可視光線を色覚に活用することができる。本調査では、魚類が利用できる可視光線の波長帯は生息環境によって大きな偏りがある可能性があるものの、硬骨魚綱の魚類の多くに2色型から4色型色覚が存在し、色（波

長)を活用して生命活動を営んでいることを物語っている。

動物名の表記

多くの生物は類縁関係が近い種ごとにグループ分けされる。【注】(5)に記述したように、類縁関係が近い生物群を「科」、これをまとめ「目(もく)」というふうに階層に分けている。類縁関係の分類は外見(形態学的特徴)や生態が中心であるが、近年、遺伝子の違いが利用されるようになってきている。【注】(5)に記述したように、硬骨魚の分類体系は複雑で流動的ではあるが、本論文では魚の学名を二名法のみならず、科と目を加えて表示した。

【文 献】

- Ali, M. A. and Wagner, H. H. (1975), Distribution and development of retinomotor responses, In *Vision in fishes* (ed. Ali, M. A.), pp369–396, Plenum Publishing Co., New York.
- Arend, L. and Reeves, A. (1986), Simultaneous color constancy, *J. Opt. Soc. Am.* **3**: 1743–1751.
- Avery, J. A., Bowmaker, J. K., Djamgoz, M. B. A. and Downing, J. E. G. (1983), Ultra-violet sensitive receptors in a freshwater fish, *J. Physiol.*, **334**: 23P–24P.
- Baden, T. and Osorio, D. (2019), The retinal basis of vertebrate color vision, *Annu. Rev. Vis. Sci.*, **5**: 1–24 (<https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-vision-091718-014926>).
- Behar-Cohen, R., Baillet, G., de Ayguavives, T., Garcia, P. O., Krutmann, J., Peña-García, P., Reme, C. and Wolffsohn, J. S. (2014), Ultraviolet damage to the eye revisited: Eye-sun protection factor (E-SPF®), a new ultraviolet protection label for eyewear, *Clin. Ophthalmol.*, **8**: 87–104.
- 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.
- Bowmaker, J. K. (1984), Microspectrophotometry of vertebrate photoreceptors, *Vision Res.*, **24**: 1641–1650.
- Bowmaker, J. K. (2009), Evolution of vertebrate visual pigments, *Vision Res.*, **48**: 2022–2041.
- Bowmaker, J. K., Thorpe, A. and Douglas, R. H. (1991), Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish, *Vision Res.*, **31**: 349–352.
- Bowmaker, J. K., Govardovskii, V. I., Shukolyukov, S. A., Zueva, L. V., Hunt, D. M., Sideleva, V. G. and Smirnova, O. G. (1994), Visual pigments and the photic environment: The cottoid fish of Lake Baikal, *Vision Res.*, **34**: 591–605.
- Bridges, C. D. B. (1965), Effect of season and environment on the retinal pigments of the two fishes, *Nature*, **203**: 191–192.
- 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.
- Campbell, R. A. and Gartner, Jr., J. V. (1982), *Pistana eurypharyngis* gen. et sp. n. (Cestoda: Pseudophyllidea) from the bathypelagic gulper eel, *Eurypharynx pelecانoides* Vaillant, 1882, with comments on host and parasite ecology, *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, **49**: 218–225.
- Carvalho, L. S., Cowing, J. A., Wilkie, S. E., Bowmaker, J. K. and Hunt, D. M. (2007), The molecular evolution of avian ultraviolet- and violet-sensitive visual pigments, *Mol. Biol. Evol.*, **24**: 1843–1852.
- Cess, R. D., Zhang, M. H., Mimis, P., Corsett, L., Dutton, E. G., Forgan, B. W., Garber, D. P., Gates, W. L., J. HackJ. J. J., Harrison, E. F., Jing, X., Kiehl, J. T., Long, C. N., Morcrette, J.-J., Potter, G. L., Ramanathan, V., Subasilar, B., Whitlock, C. H., Young, D. F. and Zhou, Y. (1995), Absorption of solar radiation by clouds: Observations versus models, *Science*, **267**: 496–499.

- Chaparro, A., Stromeier, C. F., Huang, E. P., Kronauer, R. E. and Eskew, R. T. (1993), Colour is what the eye sees best, *Nature*, **361**: 348–350.
- Chen, C.-C. and Fernald, R. D. (2011), Visual information alone changes behavior and physiology during social interactions in a cichlid fish (*Astatotilapia burtoni*), *PLoS ONE*, **6**: 1–12 (<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0020313>).
- Chinen, A., Hamaoka, T., Yamada, Y. and Kawamura, S. (2003), Gene duplication and spectral diversification of cone visual pigments of zebrafish, *Genetics*, **163**: 663–675.
- Collin, S. P. and Partridge, J. C. (1996), Fish vision: Retinal specializations in the eyes of deep-sea teleosts, *J. Fish Biol.*, **49** (Suppl. A): 157–174.
- Collin, S. P., Hoskins, R. V. and Partridge, J. C. (1998), Seven retinal specializations in the tubular eye of the deep-sea pearleye, *Scopelarchus michaelisarsii*: A case study in visual optimization, *Brain Behav. Evol.*, **51**: 291–314.
- Damjanović, I. (2015), Direction-selective units in goldfish retina and tectum opticum: Review and new aspects, *J. Integr. Neurosci.*, **14**: 535–555.
- Dartnall, H. J. A. (1953), The interpretation of spectral sensitivity curves, *Brit. Med. Bull.*, **9**: 24–30.
- Dartnall, H. J. A., Lander, M. R. and Munz, F. W. (1961), Periodic changes in the visual pigment of a fish, In *Progress in Photobiology* (eds. Christensen, B. C. and Buchmann, B.), pp203–213, Elsevier, Amsterdam.
- Daw, N. W. (1968), Colour-coded ganglion cells in the goldfish retina: Extension of their receptive fields by means of new stimuli, *J. Physiol.*, **197**: 567–592.
- Derrington, A. M., Krauskopf, J. and Lennie, P. (1984), Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque, *J. Physiol.*, **357**: 241–265.
- Deutschlander, M. E. and Phillips, J. B. (1995), Characterization of an ultraviolet photoreception mechanism in the retina of an amphibian, the axolotl (*Ambystoma mexicanum*), *Neurosci. Lett.*, **197**: 93–96.
- Donner, K. and Yovanovich, C. A. M. (2020), A frog’s eye view: Foundational revelations and future promises, *Semin. Cell Dev. Biol.*, **106**: 72–85.
- Douglas, R. H., Partridge, J. C. and Marshall, N. J. (1998), The eyes of deep-sea fish I: Lens pigmentation, tapeta and visual pigments, *Prog. Retin. Eye Res.*, **17**: 597–636.
- Dowling, J. E. (1987), *The retina: An approachable part of the brain*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Engström, K. (1960), Cone type and cone arrangement in the retina of some cyprinids, *Acta Zool.*, **41**: 277–295.
- Escobar-Camacho, D., Marshall, J. and Carleton, K. L. (2017), Behavioral color vision in a cichlid fish: *Metriacilia benetos*, *J. Exp. Biol.*, **220**: 2887–2899.
- Fernald, R. D. (1982), Cone mosaic in a teleost retina: No difference between light and dark adapted states, *Experientia*, **38**: 1337–1339.
- Foster, D. H. (2011), Color constancy, *Vision Res.*, **51**: 674–700.
- Garratt, J. R. (1994), Incoming shortwave fluxes at the surface: A comparison of GCM results with Observations, *J. Climate*, **7**: 72–80.
- Gerl, E. J. and Morris, M. R. (2008), The causes and consequences of color vision, *Evo. Edu. Outreach.*, **1**: 476–486.
- Govardovskii, V. I. and Reuter, T. (2014), Why do green rods of frog and toad retinas look green?, *J. Comp. Physiol.*, **200**: 823–835.
- Gurkov, A., Rivarola-Duart, L., Bedulina, D., Casas, I. F., Michael, H., Drozdova, P., Nazarova, A., Govorukhina, E., Timofeyev, M., Stadler, P. F. and Luckenbach, T. (2019), Indication of ongoing amphipod speciation in Lake Baikal by genetic structures within endemic species, *BMC Evol. Biol.*, **19**: 1–16 (<https://doi.org/10.1186/s12862-019-1470-8>).
- Guthrie, D. M. (1986), Role of vision in fish behavior, In *The behaviour of teleost fishes*, Springer Verlag (ed. Pitcher, T. J.), pp75–113, Springer, Berlin.
- Haddock, S. H., Dunn, C. W., Pugh, P. R. and Schnitzler, C. E. (2005), Bioluminescent and red-fluorescent lures in a deep-sea siphonophore, *Science*, **309**: 263–263.

- 萩原快次 (2009), 遠州灘および駿河湾における透明度の長期変動, 黒潮の資源海洋研究 第10号, 31–36.
- Hanaoka, T. and Fujimoto, K. (1957), Absorption spectrum of a single cone in carp retina, *Jpn. J. Physiol.*, **7**: 276–285.
- Hárosi, F. I. and Hashimoto, Y. (1983), Ultraviolet visual pigment in a vertebrate: A tetrachromatic cone system in the dace, *Science*, **222**: 1021–1023.
- Hawryshyn, C. W. and Hárosi, F. I. (1991), Ultraviolet photoreception in carp: Microspectrophotometry and behaviorally determined action spectra, *Vision Res.*, **31**: 567–576.
- Hawryshyn, C. W. and Hárosi, F. I. (1994), Spectral characteristics of visual pigments in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), *Vision Res.*, **34**(11): 1385–1392.
- Helmholtz, H. (1852), On the theory of compound colours, *Lond. Edinb. Dubl. Phil. Mag.*, **4**: 519–534.
- Helmholtz, H. (1860), *Handbuch der physiologischen Optik*, Leopold Voss, Leipzig.
- Hering E. (1878), *Zur Lehre vom Lichtsinne*, Druck und Verlag von Carl Gerold's Sohn, Wien.
- Hering, E. (1880), *Zur Erklärung der Farbenblindheit aus der Theorie der Gegenfarben*, Verlag von F. Tempsky, Prag.
- Hunt, D. M., Wilkie, S. E., Bowmaker, J. K. and Poopalasundaram, S. (2001a), Vision in the ultraviolet, *Cell. Mol. Life Sci.*, **58**: 1583–1598.
- Hunt, D. M., Dulai, K. S., Partridge, J. C., Cottrill, P. and Bowmaker, J. K. (2001b), The molecular basis for spectral tuning of rod visual pigments in deep-sea fish, *J. Exp. Biol.*, **204**: 3333–3344.
- Hunt, D. M., Carvalho, L. S., Cowing, J. A. and Davies, W. L. (2009), Evolution and spectral tuning of visual pigments in birds and mammals, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **364**: 2941–2955.
- Hurvich, L. M. and Jameson, D. (1974), Opponent processes as a model of neural organization, *Am. Psychol.*, **29**: 88–102.
- 飯作 梵 (1987), 深い湖の透明度の季節変動—摩周湖と支笏湖—, 北海道大学地球物理学研究報告, **49**: 281–289.
- Jacobs, G. H. (2018), Photopigments and the dimensionality of animal color vision, *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **86**: 108–130.
- Jerlov, N. G. (1951), Optical studies of ocean water, *Rep. Swed. Deep-Sea. Exped.*, **3**: 1–59.
- Jerlev, N. G. (1976), *Marine optics*, Elsevier, Amsterdam.
- Kawamura, S., Kasagi, S., Kasai, D., Tezuka, A., Shoji, A., Takahashi, A., Imai, H. and Kawata, M. (2016), Spectral sensitivity of guppy visual pigments reconstituted *in vitro* to resolve association of opsins with cone cell types, *Vision Res.*, **127**: 67–73.
- Kelber, A. and Osorio, D. (2010), From spectral information to animal colour vision: Experiments and concepts, *Proc. R. Soc. B*, **277**: 1617–1625.
- Kelber, A., Vorobyev, M. and Osorio, D. (2003), Animal colour vision: Behavioural tests and physiological concepts, *Biol. Rev.*, **78**: 81–118.
- Kojima, K., Matsutani, Y., Yamashita, T., Yanagawa, M., Imamoto, Y., Yamano, Y., Wada, A., Hisatomi, O., Nishikawa, K., Sakurai, K. and Shichida, Y. (2017), Adaptation of cone pigments found in green rods for scotopic vision through a single amino acid mutation, *Proc Natl. Acad. Sci.*, **114**: 5437–5442.
- Kondrashev, S. L. (2010), Spectral sensitivity and visual pigments of retinal photoreceptors in nearshore fishes of the Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, **36**: 443–451.
- Kullenberg, G. (1968), Scattering of light by Sargasso Sea water, *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, **15**: 423–424.
- Kurashige, Y. and Takenaka, T. (1995), Visual water clarity and suspended substance under baseflow conditions in the Nishibetsu river, Japan, *Jpn. J. Limnol.*, **56**: 195–203.
- Kuriki, I. and Uchikawa, K. (1996), Limitations of surface-color and apparent-color constancy, *J. Opt. Soc. Am. A*, **13**: 1622–1636.
- Larson, G. L., Hoffman, R. L., McIntire, D. C., Buktenica, M. W. and Girdner, S. F. (2007), Thermal, chemical, and optical properties of Crater Lake, Oregon, *Hydrobiologia*, **574**: 69–84.
- Levine, J. S. and MacNichol Jr., E. F. (1979), Visual pigments in teleost fishes: Effects of habitat, microhabitat, and behavior on visual system evolution, *Sens. Processes*, **3**: 95–131.

- Levine, J. S. and MacNichol Jr., E. F. (1982), Color Vision in Fishes, *Sci. Am.*, **246**: 140–149.
- Levine, J. S., MacNichol Jr., E. F., Kraft, T. and Collins, B. A. (1979), Intraretinal distribution of cone pigments in certain teleosts fishes, *Science*, **204**: 523–526.
- Levine, M. W. and Zimmerman, R. P. (1988), Evidence for local circuits within the receptive fields of retinal ganglion cells in goldfish, *Vis. Neurosci.*, **1**: 377–385.
- Locket, N. A. (1971), Retinal anatomy in some scopolarchid deep-sea fishes, *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, **178**: 161–184.
- Locket, N. A. (1977), Adaptations to the deep-sea environment, In *Handbook of sensory physiology*, Vol. VII/5 (ed. Crescitelli, F.), pp 67–192, Springer Verlag, Berlin.
- Loew, E. R. and Lythgoe, J. N. (1978), The ecology of cone pigments in teleost fishes, *Vision Res.*, **18**(6): 715–722.
- 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, *Q. J. Microsc. Sci.*, **98**: 189–201.
- Lythgoe, J. N. (1979), *The ecology of vision*, Clarendon Press, Oxford.
- Makino, M., Nagai, K. and Suzuki, T. (1980), The isolation of the green rod pigment of the frog, *Rana Catesbeiana*, *FEBS Lett.*, **119**: 235–237.
- Mankovskii, V. I. and Sherstyankin, P. P. (2012), Optical characteristics of Lake Baikal waters and their cross-correlations, *Izv. Atmos. Ocean Phy.*, **48**: 454–462.
- Marc, R. E. (1998), The structure of vertebrate retinas, In *The retinal basis of vision* (eds. Toyoda, J.-I., Murakami, M. and Saito, T.), pp3–19, Elsevier, Amsterdam.
- Marc, R. E. and Sperling, H. G. (1976), The chromatic organization of the goldfish cone mosaic, *Vision Res.*, **16**: 1211–1224.
- Marks, W. B. (1965), Visual pigments of single goldfish cones, *J. Physiol.*, **178**: 14–32.
- Marks, W. B., Dobbie, W. H. and MacNichol, Jr., E. F. (1964), Visual pigments of single primate cones, *Science*, **143**: 1181–1183.
- Martini, S., Kuhn, L., Mallefet, J. and Haddock, S. H. D. (2019), Distribution and quantification of bioluminescence as an ecological trait in the deep sea benthos, *Sci. Rep.*, **9**: 1–11 (<https://doi.org/10.1038/s41598-019-50961-z>).
- Martin, P. R. (1998), Colour processing in the primate retina: Recent progress, *J. Physiol.*, **513**: 631–638.
- Matthiessen, L. (1882), Über die Beziehungen, welche zwischen dem Brechungsindex des Kerncentrums der Krystalllinse und den Dimensionen des Auges bestehen, *Pflügers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere*, **27**: 510–523.
- Matthiessen, L. (1886), Über den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und der Fische, *Pflügers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere*, **38**: 521–528.
- Matsumoto, Y., Fukamachi, S., Mitani, H. and Kawamura, S. (2006), Functional characterization of visual opsin repertoire in Medaka (*Oryzias latipes*), *Gene*, **371**: 268–278.
- McFarland, W. N. and Loew, E. R. (1994), Ultraviolet visual pigments in marine fishes of the family pomacentridae, *Vision Res.*, **34**: 1393–1396.
- Mitchem, L. D., Stanis, S., Zhou, M., Loew, E., Epifanio, J. M. and Fuller, R. C. (2019), Seeing red: Color vision in the largemouth bass, *Curr. Biol.*, **65**: 43–52.
- Miya, M. and Nishida, M. (2015), The mitogenomic contributions to molecular phylogenetics and evolution of fishes: A 15-year retrospect, *Ichthyol. Res.*, **62**: 29–71.
- Morel, A. and Prieur, L. (1977), Analysis of variations in ocean color, *Limnol. Oceanogr.*, **22**: 709–722.
- Munk, O. (1959) The eyes of *Ipnotis murrayi* Gunther 1887, *Galathea Rep.*, **3**: 79–87.
- Musilova, Z., Cortesi, F., Matschiner, M., Davies, W. I. L., Patel, J. S., Stieb, S. M., de Busserolles, F., Malmstrøm, M., Tørrsen, O. K., Brown, C. J., Mountford, J. K., Hanel, R., Stenkamp, D. L., Jakobsen, K. S., Carleton, K. L., Jentoft, S., Marshall, M. and Salzburger, W. (2019), Vision using multiple distinct rod opsins in deep-sea fishes, *Science*, **364**: 588–592.
- Nathans, J., Thomas, D. and Hogness, D. S. (1986), Molecular genetics of human color vision: The genes

- encoding blue, green, and red pigments, *Science*, **232**: 193–202.
- Neumeyer, C. (1984), On spectral sensitivity in the goldfish: Evidence for neural interactions between different “cone mechanisms”, *Vision Res.* **24**: 1231–1231.
- Neumeyer, C. (1992), Tetrachromatic colour vision in goldfish: Evidence from colour mixture experiments, *J. Comp. Physiol.*, **171**: 639–649.
- Newton, I. (1704), *Opticks: or, a treatise of the reflexions, refractions, inflexions and colours of light*, Sam. Smith and Ben. Walford, London.
- Nielsen, J. G., Mincarone, M. M. and Di Dario, F. (2015), A new deep-sea species of *Barathronus* Goode & Bean from Brazil, with notes on *Barathronus bicolor* Goode & Bean (Ophidiiformes: Aphyonidae), *Neotrop. Ichthyol.*, **13**: 53–60.
- 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.
- Okano, T., Kojima, D., Fukada, Y., Shichida, Y. and Yoshizawa, T. (1992), Primary structures of chicken cone visual pigments: vertebrate rhodopsins have evolved out of cone visual pigments, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **89**: 5932–5936.
- 奥村康昭, 遠藤修一 and 石川俊之 (2013), びわ湖の水温・濁度・クロロフィル・透明度の最近の変化傾向について, *陸水学雑誌*, **74**: 21–27.
- 長田 宏, 小川嘉彦, 平井光行 and 平川和正 (1996), 日本周辺海域における透明度の地理的分布と季節変動, *日本海区水産研究所研究報告第46号*, 1–24.
- Osorio, D. and Vorobyev, M. (2008), A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals, *Vision Res.*, **48**: 2042–2051.
- Palacios, A. G., Goldsmith, T. H. and Bernard, G. D. (1996), Sensitivity of cones from a cyprinid fish (*Danio aequipinnatus*) to ultraviolet and visible light, *Vis. Neurosci.*, **13**: 411–421.
- Parry, J. W., Carleton, K. L., Spady, T., Carboo, A., Hunt, D. M. and Bowmaker, J. K. (2005), Mix and match color vision: Tuning spectral sensitivity by differential opsin gene expression in Lake Malawi cichlids, *Curr. Biol.*, **15**: 1734–1739.
- Partridge, J. C., Shand, J., Archer, S. N., Lythgoe, J. N. and van Groningen-Luyben, W. A. H. M. (1989), Interspecific variation in the visual pigments of deep-sea fishes, *J. Comp. Physiol.*, **164**: 513–529.
- Pérez i de Lanuza, G. and Font, E. (2014), Ultraviolet vision in lacertid lizards: evidence from retinal structure, eye transmittance, SWS1 visual pigment genes and behavior, *J. Exp. Biol.*, **217**: 2899–2909.
- Pita, D., Moore, B. A., Tyrrell, L. P. and Fernández-Juricic, E. (2015), Vision in two cyprinid fish: Implications for collective behavior, *PeerJ*, **3**: 1–23 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4540049/>).
- Polyak, S. L. (1941), *The retina*, University of Chicago Press, Chicago.
- Ramanathan, V., Subasilar, B., Zhang, G. J., Conat, W., Cess, R. D., Kiehl, J. T., Grassl, H. and Shi, L. (1995), Wam pool heat budget and shortwave cloud forcing: A missing physics?, *Science*, **267**: 499–503.
- Ramón y Cajal, S. (1893), La rétine des Vertébrés, *La Cellule*, **9**: 119–257.
- 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>).
- Riggs, L. A. (1967), The “looks” of Helmholtz, *Percept. Psychophys.*, **2**: 1–13.
- Riley, G. A. (1957), Phytoplankton of the North Central Sargasso Sea, 1950–52, *Limnol. Oceanogr.*, **2**: 252–270.
- Rodieck, R. W. (1973), *The vertebrate retina: Principles of structure and function*, W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Rowe, M. P., Baube, C. L., Loew, E. R. and Phillips, J. B. (2004), Optimal mechanisms for finding and selecting mates: How threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) should encode male throat colors, *J. Comp Physiol.*, **190**: 241–256.
- Rowland, W. J. (1999), Studying visual cues in fish behavior: A review of ethological techniques, *Environ. Biol. Fishes*, **56**: 285–305.
- 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 (<http://www.biomedcentral.com/1741-7007/8/133>).
- Sakai, Y., Kawamura, S. and Kawata, M. (2018), Genetic and plastic variation in opsin gene expression, light sensitivity, and female response to visual signals in the guppy, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **115**: 12247–12252.
- 佐藤晋一 (2007), 青森県周辺海域の透明度, 青森県水産総合研究センター研究報告第5号: 1–10.
- Sato, A. and Kawata, M. (2020), Genetic segregation for male body coloration and female mate preference in the guppy. *BMC Res. Notes*, **13**: 1–5 (<https://doi.org/10.1186/s13104-020-4909-5>).
- Sawai, E., Yamanoue, Y., Nyegaard, M. and Sakai, Y. (2018), Redescription of the bump-head sunfish *Mola alexandrine* (Ranzani 1839), senior synonym of *Mola ramsayi* (Giglioli 1883), with designation of a neotype for *Mola mola* (Linnaeus 1758) (Tetraodontiformes: Molidae), *Ichthyol. Res.*, **65**: 142–160.
- Schiemenz, F. (1924), Über den Farbensinn der Fische, *Z. Vergl. Physiol.*, **1**: 175–220.
- Schwab, I. R. (2018), The evolution of eyes: Major steps. The Keeler lecture 2017: Centenary of Keeler Ltd, *Eye*, **32**: 302–313.
- Shichida, Y. and Matsuyama, T. (2009), Evolution of opsins and phototransduction, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **364**: 2881–2895.
- Siebeck, U. E., Wallis, G. M. and Litherland, L. (2008), Colour vision in coral reef fish, *J. Exp. Biol.*, **211**: 354–360.
- Smith, R. C. and Baker, K. S. (1981), Optical properties of the clearest natural waters (200–800 nm), *Appl. Opt.*, **20**: 177–184.
- Somiya, H. (1980), Fishes with eye shine: Functional morphology of guanine type tapetum lucidum, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **2**: 9–26.
- Somiya, H. (1982), ‘Yellow Lens’ eyes of a stomiatoid deep-sea fish, *Malacosteus niger*, *Proc. R. Soc. Lond. B*, **215**: 481–489.
- Svaetichin, G. (1953), The cone action potential, *Acta Physiol. Scand.*, **29** (Suppl. 106): 565–600.
- Svaetichin, G. (1956), Spectral response curves from single cones, *Acta Physiol. Scand.*, **39** (Suppl. 134): 17–46.
- Tamura, T. (1957), A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accommodation, *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **22**: 536–557.
- Terakita, A. (2005), Protein family review: The opsins, *Genome Biol.*, **6**: 1–9 (<http://genomebiology.com/2005/6/3/213>).
- Thorpe, A., Truscott, R. J. W. and Douglas, R. H. (1992), Kynurenine identified as the short-wave absorbing lens pigment in the deep-sea fish *Stylephorus chordates*, *Exp Eye Res.*, **55**: 53–57.
- Timoshkin, O. A. (2011), Main tendencies in research of ancient Lake biodiversity; Most interesting recent discoveries in biodiversity of Lake Baikal. In *Index of animal species inhabiting Lake Baikal and its catchment area* (ed. Timoshkin, O. A.), pp1423–1428, Nauka, Novosibirsk.
- Tinbergen, N. (1952), The curious behavior of the stickleback, *Sci. Am.*, **187**: 22–27.
- 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.
- Trezise, A. E. and Collin, S. P. (2005), Opsins: evolution in waiting, *Curr. Biol.*, **15**: R794–R796.
- Tyler, J. E. and Smith, R. C. (1970), *Measurement of spectral irradiance underwater*, Gordon and Breach, New York.
- von Frisch, K. (1912), Über farbige Anpassung bei Fischen, *Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, **32**: 209–214.
- von Frisch, K. (1913a). Über die Farbanpassung des Crenilabrus, *Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, **33**: 151–164.
- von Frisch, K. (1913b). Weitere Untersuchungen u\$ber den Farbensinn der Fische, *Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, **34**: 43–68.
- Vorobyev, M. (2004), Ecology and evolution of primate colour vision, *Clin. Exp. Optom.*, **87**: 230–238.
- Vos, J. J. and Walraven, P. L. (1971), On the derivation of the foveal receptor primaries, *Vision Res.*, **11**:

799–818.

- Wagner, H. G., MacNichol Jr., E. F. and Wolbarsht, M. L. (1960), The response properties of single ganglion cells in the goldfish retina, *J. Gen. Physiol.*, **43**: 45–62.
- Wald, G. (1937), Visual purple system in fresh-water fishes. *Nature*, **139**: 1017–1018.
- Wald, G. (1939), The porphyropsin visual system, *J. Gen. Physiol.*, **22**: 775–794.
- Wald, G. (1958), The significance of vertebrate metamorphosis, *Science*, **128**: 1481–1490.
- Warrant, E. J., Collin, S. P. and Locket, N. A. (2003), Eye design and vision in deep-sea fishes, In *Sensory processing in aquatic environments* (eds. Collin, S. P. & Marshall, N. J.), pp303–322, Springer Verlag, New York.
- Widder, E. A. and Falls, B. (2014), Review of bioluminescence for engineers and scientists in biophotonics, *IEEE Journal of selected topics in quantum electronics*, **20**: 1–10 (<https://www.researchgate.net/publication/260636182>).
- Wild, M., Ohmura, A., Gilgen, H. and Roeckner, E. (1995), Validation of general circulation model radiative Huxes using surface observations, *J. Climate*, **8**: 1309–1324.
- Witkovsky, P. (1965), The spectral sensitivity of retinal ganglion cells in the carp, *Vision Res.*, **5**: 603–614.
- 山口和晃 and 工樂樹洋 (2020), ゲノム情報に支えられたより堅固な生命科学へ：軟骨魚のオプシンを題材として, *比較生理生化学*, **37**: 170–179.
- Yokoyama, S. and Zhang, H. (1997), Cloning and characterization of the pineal gland-specific opsin gene of marine lamprey (*Petromyzon marinus*), *Gene*, **202**: 89–93.
- Young, T. (1802), The Bakerian lecture. On the theory of light and colours. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **92**: 12–48.
- Zamzow, J. P. and Losey, G. S. (2002), Ultraviolet radiation absorbance by coral reef fish mucus: Photo-protection and visual communication, *Environ. Biol. Fishes*, **63**: 41–47.

【注】

- 1) 太陽放射により地上に達する電磁波の中で、ヒトの眼で見ることができる波長（380 nm～750 nm）を可視光線という。太陽から降注ぐ可視光線は様々な波長が混ざった状態で白に近い色であるが、プリズムを経由すると各波長に分離される。Newton (1704) はプリズムにより光は、7色に分光すると報じている。この7色とは、短い波長から紫色（380～420 nm）、藍色（430～450 nm）青色（460～490 nm）、緑色（500～570 nm）、黄色（580～590 nm）、オレンジ色（600～620 nm）と赤色（630～750 nm）である。
- 2) 色覚とは色を識別する能力を指す。正確には、可視光線の波長の違いを区別することである。つまり、動物の視覚器には可視光線の波長の違いを感知する機能が備わっており、これを中心神経系へと伝播することで色覚が生じる。脊椎動物網膜には、暗所（夜間）で機能する桿体と、明所（昼間）で機能する錐体の2種類の光感受性細胞（視細胞）が存在する。つまり、桿体は主に明暗、そして錐体は明暗に加え波長（色）の違いを感知する。基本的に、桿体は1種類であるのに対し、錐体には2～4種類存在する。ヒト網膜にはS錐体、M錐体とL錐体がある。S錐体は短波長（Short wavelength; 420 nm）付近の光（青色）、M錐体は中波長（Middle wavelength; 534 nm）付近の光（緑色）そしてL錐体は長波長（Long wavelength; 564 nm）付近の光（赤色）に最も敏感に反応する視物質を持っている。これらが光を吸収して電気信号に変換し、これが視神経を経て脳に伝播され、色として認識される。ヒト以外の動物でも、同様のしくみで色覚が得られると考えられている。
- 3) 19世紀末～20世紀初頭にかけ、色覚のメカニズムに関して対立する2つの学説が存在した。Young と Helmholtz は3原色（青色、緑色と赤色）の混合により任意の色を作ることができるという観察に基づいて3色説を提案し、ヒトを含む動物には異なる波長の可視光線に感受性を持つ光感受性細胞が3種類存在すると考えた。一方、Hering は赤色と緑色、青色と黄色そして白と黒は補色の関係にあり、この関係で色を感知するという反対色説を提唱した。両説は長年論争を続けた。しかし、生理学的研究により、色覚に関連する光受容性細胞である錐体が3種類存在することが明らかとなり、3色説が支持されるようになった。ところが、網膜を構成する神経細胞や外側膝状体の神経細胞で反対色過程を示すことが明

- らかとなった。この結果、網膜では3色説から反対色説へ移行する段階説という考え方が提唱された。
- 4) 吸光度とは、物体を光が通過したときに強度がどの程度弱まるかを表す無次元量である（単位がない。）。

物体に波長 λ の単色光を照射した際の吸光度 A_λ は $A_\lambda = -\log_{10} \frac{I_0}{I}$ （ I ：入射光強度； I_0 ：透過光強度）と定義される。これは、入射光強度 I と透過光強度 I_0 の比（透過率）の常用対数を取り、負号を付けた値である。

透過率とは、物質を光が透過する前の強度と透過したあとの強度との比を表す数値であり、％で表示する。物体に波長 λ の単色光を照射・通過する際の透過率 t_λ は、

$$t_\lambda = \frac{I_0}{I}$$

と定義される（百分率で表現する場合は、上式に $\times 100$ となる。）。つまり、入射光強度 I_0 と透過光強度 I の比である。

吸光度と透過率の式を比較すれば、 $A_\lambda = -\log_{10} \frac{I_0}{I} = -\log_{10} t_\lambda$ のように、両者が変換可能であることが明らかである。例えば、ある単色光で測定した溶液の吸光度が0.2であった場合、 $A_\lambda = -\log_{10} \frac{I_0}{I}$ に吸光度を代入すると $0.2 = -\log_{10} \frac{I_0}{I} = -\log_{10} t_\lambda$ となる。これを解くと、 $t_\lambda = 10^{-0.2}$ となり、透過率は0.630（あるいは63％）となる。

- 5) 高知大学バーチャル自然史博物館（<http://www.kochi-u.ac.jp/w3museum/Labo.html>）には、現在、学名の付けられている動物界の有効種数は約154万種と記載されている。魚類の種数は35,000種ほどであり、脊椎動物の半部を占めている。魚類では、毎年400前後の新種が加わっている。硬骨魚綱は身体を支持する骨格系が骨化して硬骨からなる魚類で、軟骨がよく発達したサメ・エイ類などは軟骨魚綱に属する。軟骨魚綱は板鰓亜綱と全頭亜綱に分けられ、その殆どが板鰓亜綱に含まれる（必要な場合、綱と目との間に設けられる生物分類学における分類階級の一つを指す。）。現在、板鰓亜綱には約1,200種が知られている（山口&工楽, 2020）。硬骨魚綱は条鰭亜綱と肉鰭亜綱（シーラカンサやハイギョなど）に分けられている。魚類の分類には未だ曖昧（不確実）が残されている（例えば、Miya & Nishida, 2015; Sawai *et al.*, 2018）。

生物の学名は二名法で表現され、これはカール・フォン・リンネによって体系化された。つまり、学名（すなわち種名）は属名＋種小名で構成される。例えば、メダカ（*Oryzias latipes*）は属名が*Oryzias*そして種小名が*latipes*ということである。二名法にある属名とは、分類上の近縁である種をまとめた単位である。さらに、属同士で共通性があれば科、科同士で共通性があれば目というように共通性のあるものをまとめ、綱、門そして界は上位となる。従って、メダカの分類を正確に表現すると、動物界→脊椎動物門→硬骨魚綱→ダツ目→メダカ科→メダカ属→メダカとなる。コイ（*Cyprinus carpio*）の分類は、動物界→脊椎動物門→硬骨魚綱→コイ目→コイ科→コイ属→コイとなる、これでは長いのでリンネの二名法が一般的になった。サメやエイなども海水に生息し、魚類の仲間ある。例えば、イタチザメ（*Galeocerdo cuvier*）は、動物界→脊椎動物門→軟骨魚綱→メジロザメ目→メジロザメ科→イタチザメ属→イタチザメとなる。オニイトマキエイ（*Mobula birostris*）は、動物界→脊椎動物門→軟骨魚綱→トビエイ目→イトマキエイ科→イトマキエイ属→オニイトマキエイ（マンタとも呼ぶ。）となる。サメやエイの仲間は軟骨魚綱の魚種で硬骨魚綱の魚種とは明確に区別される。因みに、ヒト（*Homo sapiens*）は、動物界→脊椎動物門→哺乳綱→霊長目→ヒト科→ヒト属→ヒトとなる。チンパンジー（*Pan troglodytes*）は、動物界→脊椎動物門→哺乳綱→霊長目→ヒト科→チンパンジー属→チンパンジーとなる。

魚類、両生類、爬虫類、鳥類あるいは哺乳類という表現をするが、生物の分類の中に類はない。分類学でいう「綱」を類と呼んでいるためである。

- 6) Tinbergen (1952) によって明らかにされたイトヨ（*Gasterosteus aculeatus*）の生殖に関連する行動は、高等学校の教科書などにも記載されるほど有名である。イトヨの雄は繁殖期になると腹部が赤くなり、なわばりを持つようになる。卵を抱え腹部が膨れた雌（ただし、雌の腹部は赤くはならない。）を見ると、雄はジグザグダンスを含む求愛行動を雌に示し、雌の了解が得られれば、予め作製した水底の巣に誘い込み産卵を促す。雌が産卵すると、雄は放精して受精を終える。この求愛行動を示す時期、なわばりに赤い腹部の同種の雄が侵入すると、追い出すための威嚇を開始する。この威嚇は腹部の赤いことに

対して誘発され、鍵刺激と呼ばれる。このように、繁殖期のイトヨの雄は膨れた腹部を好み、そして赤い腹部を嫌う。イトヨは腹部の膨れていることそして腹部の赤いことを区別することから、イトヨの視覚は少なくとも形と色を認識している。

Lythgoe (1979) はイトヨ網膜を顕微鏡観察し、視細胞がモザイク構造を呈することを明らかにした、さらに、顕微分光測光法を用いた解析により、錐体には 452 nm, 529 nm と 604 nm の 3 種類の吸収極大波長を示す錐体が存在することを示した。また、桿体はロドプシンとボルフィロプシンの混合であることも明らかになっている。後年、Rowe *et al.* (2004) はイトヨ錐体には 445 nm, 530 nm と 605 nm に加え、360 nm の紫外線域に吸収極大波長を持つ錐体が存在することを報じた。これらの研究は、イトヨが色覚を有していることの裏付けである。

- 7) 一般的に、深海とは水深が 200 m 以上の海域を指す。深海は深度によって、中深層 (200~1,000 m)、漸深層 (1,000~3,000 m)、深海層 (3,000~6,000 m) そして超深海層 (6,000 m より深層) に分類される。200 m 以下では太陽光が殆ど届かないため、海藻や植物プランクトンは光合成を行うことが難しく、太陽光が到達する海域とは生態系が異なる。深海は⑦水圧が高い、④水温が低い、②酸素濃度が低い、そして④光がないなどの特徴ある環境である。このため深海に生息する生物は、独自の進化を遂げてきたと考えられている。深海魚は海底から離れた中層を主な生息域とするものを深海漂流魚、そして海底付近で生活するものが深海底生魚と区別される。
- 8) 夜間、照明を消灯すると、消灯直後には殆ど何も見るができなくなる。しかし、数分経過すると、消灯下であっても徐々に周囲の様子を見ることができるようになる。これは、屋外であれば月の明かりや市街地の街灯、あるいは屋内であれば各種電気機器類のパイロットランプやカーテンのすき間から入る街灯の明るさに慣れてきたためである。これを暗順応という。明るいとき、網膜にある桿体内のロドプシンが退色しており、暗くなるとロドプシン合成が始まる。ロドプシン合成は暗くなって数分で始まり、約30分で完了する。このように、暗い条件下で桿体が機能するまでが暗順応ということになる。一方、夜間、照明を点灯すると、点灯直後には眩しいが、数分後には平気になる。これは強い照明に慣れるせいで、明順応と呼ぶ。点灯するとロドプシンは直ちに退色し、錐体が働き始める過程が明順応である。研究室では実験動物を30分から1時間程度暗黒状態で飼育し、人工的に網膜を暗順応し桿体が機能する状態を作ることがある。一方、適当な強度の光環境下で実験動物を飼育し、人工的に網膜を明順応して桿体を機能しないようにすることもある。
- 9) セッキー円盤は直径 30 cm の白色円板であり、後年直径 20 cm で白黒パターンのあるデザインが考案され、現在両方が利用されている。セッキー円盤は透明度板とも呼ばれ、水の透明度や濁度を調べるために使われる。肉眼で測定されるため、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。基本的に、糸を付けたセッキー円盤を鉛直方向に沈め、見ることが可能な深さを肉眼で確認する。この方法で測定された透明度は1931年摩周湖が 41.6 m で世界一となったが、現在の透明度は 20 m 程である (飯作, 1987)。摩周湖に続いてバイカル湖も約 40 m となり世界一に輝いた。近年、水質の悪化のためか、透明度は減少している。

米国オレゴン州にあるクレーター湖は7700年前に形成されたマザマ山のカルデラ湖であり、湖の表面積は 53 km² で、最大水深は 594 m である。20 cm のセッキー円盤を利用した透明度測定は季節や年によって異なるが、通常は 6 月に最も高く、8 月に最も低くなる。1896年から2003年まで 8 月の透明度調査の平均値は約 30 m であった。これはクレーター湖が並外れの透明度を有していることを示している (Larson *et al.*, 2007)。

メキシコ湾流、北大西洋海流、カナリア海流と大西洋赤道海流に囲まれた海域であるサルガッソ海は、海水中の栄養分が少なく、プランクトンが非常に少ないため海水の透明度は非常に高い (Kullenberg, 1968)。セッキー円盤による測定では、1950年の 5 月と 7 月に 40 m を超えていることを報じている (Riley, 1957)。

バイカル湖はロシア南東部にある三日月型の湖である。湖の表面積は 31,494 km² であり、水深は 1,600 m を超える。1979年に行ったバイカル湖の様々な場所でセッキー円盤 (30 cm) によって透明度が測定された結果、4~19 m であった (Mankovskii & Sherstyankin, 2012)。バイカル湖は固有種が多いことでも有名である (Timoshkin, 2011; Gurkov *et al.*, 2019)。

- 10) 顕微分光測光法 (MSP) を用いて、グッピー (*Poecilia reticulata*: カダヤシ目カダヤシ科) 網膜の桿体および錐体の吸収極大波長が明らかになっている (補足第 2 表) (Levine & MacNichol, 1979)。また、特定の視物質を発現する視細胞の分布が、空間的に異なることも報じられた (Levine *et al.*, 1979)。最

近, グッピーの遺伝子研究により, 10種類のオプシントリプシン遺伝子が発見された。これらの遺伝子を培養細胞に発現させ, 顕微分光測光法によって吸収極大波長を測定した結果, 錐体視物質として短波長感受性の SWS (SWS1 [紫外線感受性] [353 nm], SWS2-A [408 nm] と SWS2-B [438 nm]), 中波長感受性の (RH2-1 [516 nm] と RH2-2 [478 nm])。長波長感受性の LWS (LWS-1, LWS-2 [516 nm], LWS-3 [519 nm] と LWS-4 [不明]), および桿体視物質として中波長感受性の桿体 (RH1 [503 nm]) である。この中で, LWS-1には LWS-1 (Ala) [562 nm] と LWS-1 (Ser) [571 nm] (LWS-1の180番目のアミノ酸が Ala か Ser かによる違いを指す。) という2つの対立遺伝子が見つかり, それぞれ吸収波長が9 nm ほど異なっていることも明らかになった。現在, 視細胞でのオプシントリプシンの発現時期や発現量の変化, またオプシントリプシン発現と行動との関係を解明するための研究が進んでいる (例えば, Sakai *et al.*, 2018; Sato & Kawata, 2020)。

- 11) ロドプシンは, オプシントリプシンと発色団レチナール (ビタミン A₁ のアルデヒド型) による構成される。オプシントリプシンのアミノ酸配列の違いは吸収波長に違いを生むが, これ以外にもロドプシンはレチナールの種類を変えて吸収波長を移動させることができる。脊椎動物の多くはレチナールとしてビタミン A₁ のアルデヒド型を用いているが, 魚類, 両生類や爬虫類のなかに 3,4-デヒドロレチナール (ビタミン A₂ のアルデヒド型) を用いる種がある (Wald, 1937, 1939)。3,4-デヒドロレチナールはレチナールに比べてより長波長に吸収を持つことが知られている。たとえば, オタマジャクシのロドプシンは 3,4-デヒドロレチナールを発色団とし, カエルになるとレチナールを発色団とすることが報告されている (Wald, 1958)。また, 魚類, 淡水魚ラッド (コイの仲間) は2種類のレチナールを持ち, 季節変動などの環境要因によって 3,4-デヒドロレチナールとレチナールを使い分けられていると考えられている (Dartnall *et al.*, 1961)。Bridges (1965) は生息する環境の波長透過性 (淡水か海水か, 濁り具合や水深など) が異なれば, 同一魚種でも 3,4-デヒドロレチナールとレチナールが変化することを明らかにしている。

【補 足 資 料】

第2図～第5図のグラフ作成に使用した消散係数や視細胞の吸収極大波長などの測定値を, 補足資料 (補足第1表から補足第5表) として示す。

補足第 1 表：純水、湖水と海水の単色光毎の消散係数

	クレーター 湖から得た 澄んだ水	純 水	サルガッソ 海から得た 澄んだ海水		クレーター 湖から得た 澄んだ水	純 水	サルガッソ 海から得た 澄んだ海水
波長	消散係数 (m^{-1})	消散係数 (m^{-1})	消散係数 (m^{-1})	波長	消散係数 (m^{-1})	消散係数 (m^{-1})	消散係数 (m^{-1})
300			0.1540	445	0.0183		
310			0.1160	450	0.0201	0.0180	0.0168
320			0.0944	455	0.0212		
330			0.0765	459	0.0218		
340			0.0637	460		0.0190	0.0176
350			0.0530	464	0.0225		
360			0.0439	469	0.0233		
362	0.0380			470		0.0190	0.0175
367	0.0330			474	0.0241		
370			0.0353	479	0.0249		
371	0.0280			480		0.0210	0.0194
376	0.0238			484	0.0259		
380		0.0300	0.0267	488	0.0276		
381	0.0216			490		0.0220	0.0212
386	0.0202			493	0.0292		
390		0.0270	0.0233	498	0.0324		
391	0.0190			500		0.0280	0.0271
396	0.0180			503	0.0366		
400		0.0240	0.0209	508	0.0438		
401	0.0172			510		0.0380	0.0370
406	0.0166			513	0.0489		
410		0.0220	0.0196	518	0.0507		
411	0.0162			520		0.0500	0.0489
416	0.0159			523	0.0520		
420	0.0158	0.0210	0.0184	527	0.0541		
425	0.0158			530		0.0530	0.0519
430	0.0159	0.0190	0.0172	532	0.0573		
435	0.0162			537	0.0597		
440	0.0169	0.0190	0.0170	540		0.0580	0.0568

魚類の生息環境と色覚

	クレーター 湖から得た 澄んだ水	純 水	サルガッソ 海から得た 澄んだ海水
波長	消散係数 (m^{-1})	消散係数 (m^{-1})	消散係数 (m^{-1})
542	0.0638		
547	0.0679		
550		0.0660	0.0648
552	0.0717		
557	0.0733		
560		0.0720	0.0717
561	0.0778		
566	0.0819		
570		0.0810	0.0807
571	0.0916		
576	0.1037		
580		0.1090	0.1090
581	0.1226		
586	0.1450		
590		0.1580	0.1580
591	0.1833		
596	0.2230		
600		0.2450	0.2450
601	0.2720		
605	0.2820		
610	0.2910	0.2900	0.2900
615	0.3010		
620	0.3080	0.3100	0.3100
624	0.3170		

	クレーター 湖から得た 澄んだ水	純 水	サルガッソ 海から得た 澄んだ海水
波長	消散係数 (m^{-1})	消散係数 (m^{-1})	消散係数 (m^{-1})
629	0.3220		
630		0.3200	0.3200
634	0.3290		
639	0.3380		
640		0.3300	0.3300
644	0.3540		
649	0.3730		
650		0.3500	0.3500
654	0.4010		
658	0.4220		
660		0.4100	0.4000
663	0.4300		
668	0.4370		
670		0.4300	0.4300
673	0.4450		
678	0.4520		
680		0.4500	0.4500
683	0.4770		
687	0.5000		
690		0.5000	0.5000
692	0.5330		
697	0.5650		
700		0.6500	0.6500

Tyler & Smith (1970) が米国クレーター湖で得た澄んだ淡水、Morel & Prieur (1977) の純水、そして Smith & Baker (1981) のサルガッソ海から得た澄んだ海水で測定した各波長光に対する消散係数である。

補足第2表：顕微分光測光法により測定された表層海水魚網膜視細胞の吸収極大波長

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})	錐体 (λ_{\max})			
		目・科			紫外 <380 nm	紫青400～ 490 nm	緑黄490～ 590 nm	橙赤590～ 740 nm
<i>Perca fluviatilis</i>	ヨーロッパア ンパーチ	スズキ目ベル カ科	温帯域	540			535	615
<i>Aequidens pulcher</i>	ブルーアカラ	スズキ目カワ スズメ科	熱帯域	507			565	605
<i>Enneacanthus obesus</i>	サンフィッ シュの仲間	スズキ目サン フィッシュ科	温帯域	531			531	610
<i>Lepomis gibbosus</i>	サンフィッ シュの仲間	スズキ目サン フィッシュ科	温帯域	537			537	618
<i>Stizostedion vitreum</i>	スズキの仲間	スズキ目ベル カ科	温帯域	*			533	604
<i>Toxotes sp.</i>	テッポウオの 仲間	スズキ目テッ ポウオ科	熱帯域, 水面付近	508		451	519, 576	
<i>Macropodus opercularis</i>	タイワンキン ギョ	スズキ目オス フロネムス科	熱帯域	502			506	609
<i>Ophiocephalus sp.</i>	ライギョの仲 間	スズキ目タイ ワンドジョウ 科	熱帯域	528			549	605
<i>Sarotherodon aurea</i>	ティラピアの 仲間	スズキ目オス フロネムス科	熱帯域	*		455	555	600
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	ティラピアの 仲間	スズキ目オス フロネムス科	熱帯域	*		450	546	626
<i>Tinca tinca</i>	テンチ	コイ目コイ科	温帯域	533		454	533	615
<i>Carassius auratus</i>	キンギョ	コイ目コイ科	温帯域	522	356	455	530	625
<i>Scadinus erythrophthalmus</i>	ラッド	コイ目コイ科	温帯域	510		460	523	620
<i>Rutilus rutilus</i>	ローチ	コイ目コイ科	温帯域	538	360	447	526	619
<i>Tribolodon hakonensis</i>	ウグイ	コイ目コイ科	温帯域	*	360	415	530	620
<i>Cyprinus carpio</i>	コイ	コイ目コイ科	温帯域	*	378	458	532	600
<i>Barbus tetrazona</i>	スマトラパー プ	コイ目コイ科	熱帯域	*		448	531, 590	
<i>Barbus schwanefeldi</i>	パープの仲間	コイ目コイ科	熱帯域	*		454	536	605
<i>Danio malabaricus</i>	ジャイアント ダニオ	コイ目コイ科	熱帯域, 水面付近	502		414, 484	564	
<i>Labeo sp.</i>	ラバオ	コイ目コイ科	熱帯域, 水面付近	528			537	608
<i>Notemigonus crysoleucas</i>	ゴールドデン シャイナー	コイ目コイ科	温帯域	534			534	615
<i>Rasbora kalochroma</i>	ラスボラ	コイ目コイ科	熱帯域, 水面付近	508		435	508, 586	

魚類の生息環境と色覚

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})	錐体 (λ_{\max})			
		目・科			紫外 <380 nm	紫青400～ 490 nm	緑黄490～ 590 nm	橙赤590～ 740 nm
<i>Cynolebias sp.</i>	メダカの仲間	カダヤシ目リ ウルス科	熱帯域	506		410	511, 566	
<i>Cyprinodon macularius</i>	デザート・バ プフィッシュ	カダヤシ目キ ブリノドン科	温帯域	508		415, 473	570	
<i>Fundulus heteroclitus</i>	マミチヨグ	カダヤシ目フ ンドウルス科	温帯域	*		415, 468	570	
<i>Jordanella floridae</i>	アメリカンフ ラッグフィッ シュ	カダヤシ目キ ブリノドン科	温帯域	526			526, 546	619
<i>Belonesox sp.</i>	ミノーの仲間	カダヤシ目カ ダヤシ科	熱帯域, 水面付近	500		418, 481	570	
<i>Gumbusia sp.</i>	カダヤシの仲 間	カダヤシ目カ ダヤシ科	熱帯域, 水面付近	505		420, 472	570	
<i>Poecilia latipinna</i>	ブラックモリ ー	カダヤシ目カ ダヤシ科	熱帯域	*		412, 480	565	
<i>Poecilia reticulata</i>	グッピー	カダヤシ目カ ダヤシ科	熱帯域, 水面付近	505		411, 472	551	
<i>Serrasalmus sp.</i>	ピラニアの仲 間	カラシン目セ ルサルムス 科	熱帯域	500			500, 507	623
<i>Paracheiroidon innesi</i>	ネオンテトラ	カラシン目カ ラシン科	熱帯域	508		461	560	607
<i>Gymnocorymbus sp.</i>	カラシンの仲 間	カラシン目カ ラシン科	熱帯域	516		453	545, 583	
<i>Metynnis sp.</i>	メチニスの仲 間	カラシン目カ ラシン科	熱帯域	532			530	599
<i>Hoplias malabaricus</i>	タイガーホー リー	カラシン目エ リュトリヌス 科	熱帯域	*			571	625
<i>Ctenolucius sp.</i>	ガーの仲間	カラシン目ク テノルキウス 科	熱帯域, 水面付近	523		459	590	623
<i>Gasteropelecus laevis</i>	シルバーハ チェットの仲 間	カラシン目ガ ステロペレク ス科	熱帯域, 水面付近	*		435	525, 563	
<i>Leporinus fasciatus</i>	レボリヌスの 仲間	カラシン目ア ノストムス科	熱帯域	533		470	567	612
<i>Hemiodus sp.</i>	ヘミオドゥス の仲間	カラシン目ヘ ミオドゥス科	熱帯域	*		460	547	591
<i>Cichlasoma citrinellum</i>	サラサパロッ トファイヤー	カワスズメ目 カワスズメ科	熱帯域	*		463	543	607
<i>Cichlasoma longimanus</i>	カワスズメの 仲間	カワスズメ目 カワスズメ科	熱帯域	*		455	531, 579	

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})	錐体 (λ_{\max})			
		目・科			紫外 <380 nm	紫青400~ 490 nm	緑黄490~ 590 nm	橙赤590~ 740 nm
<i>Crenicichla sp.</i>	カワスズメの仲間	カワスズメ目 カワスズメ科	熱帯域	519			545	606
<i>Haplochromis compressiceps</i>	カワスズメの仲間	カワスズメ目 カワスズメ科	熱帯域	505			536, 569	
<i>Herotilapia multispinosa</i>	カワスズメの仲間	カワスズメ目 カワスズメ科	熱帯域	*		466	545, 588	
<i>Neetroplus nematopus</i>	カワスズメの仲間	カワスズメ目 カワスズメ科	熱帯域	*		481	535, 568	
<i>Pseudotropheus zebra</i>	カワスズメの仲間	カワスズメ目 カワスズメ科	熱帯域	*		488	533	
<i>Pterophyllum sp.</i>	エンゼル フィッシュの仲間	カワスズメ目 カワスズメ科	熱帯域	523		472	543	615
<i>Notopterus sp.</i>	ナイフフィッシュの仲間	アロワナ目ナ ギナタナマズ科	熱帯域	548			548	613
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	シルバーアロワナ	アロワナ目ア ロワナ科	熱帯域, 水面付近	515			538, 574	
<i>Pantodon buchholzi</i>	バタフライ フィッシュ	アロワナ目バ ントドン科	熱帯域, 水面付近	503			503, 565	
<i>Kryptopterus sp.</i>	ナマズの仲間	ナマズ目ナマ ズ科	熱帯域, 水面付近	540				606
<i>Corydoras aneus</i>	コリドラス・ アエネウス	ナマズ目カリ クティス科	熱帯域, 底生	523			542	620
<i>Ancistrus sp.</i>	ブレコ	ナマズ目ロリ カリア科	熱帯域, 底生	533				603
<i>Ictalurus nebulosus</i>	ブラウンブル ヘッド	ナマズ目イク タルルス科	熱帯域, 底生	540			530	610
<i>Orizias sp.</i>	メダカの仲間	ダツ目メダカ 科	熱帯域, 水面付近	504		456	576	
<i>Xenotodon cancila</i>	ニードルガー	ダツ目ダツ科	熱帯域, 水面付近	503			533, 571	
<i>Melanotaenia macullochi</i>	クイーンズラ ンド・レイ ンボウ	トウゴロウイ ワシ目メラノ タエニア科	熱帯域	*			517, 573	
<i>Telmatherina sp.</i>	テルマセリナ の仲間	トウゴロウイ ワシ目メラノ タエニア科	熱帯域	507		426	535	
<i>Colisa lalia</i>	ドワーフグラ ミー	アナバス目オ スプロネムス 科	熱帯域	514			519	603
<i>Luciocephalus pulchur</i>	クロコダイ ル・フィッ シュ	アナバス目オ スプロネムス 科	熱帯域	500				610

魚類の生息環境と色覚

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})	錐体 (λ_{\max})			
		目・科			紫外 <380 nm	紫青400~ 490 nm	緑黄490~ 590 nm	橙赤590~ 740 nm
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	ニジマス	サケ目サケ科	温帯域	521	365	434	531, 576	
<i>Calamoichthys calabaricus</i>	アミメウナギ	ポリプテルス 目ポリプテル ス科	熱帯域	524			538	599
<i>Lepisosteus sp.</i>	ガーの仲間	ガー目ガー科	温帯域	529			535	623
<i>Amia calva</i>	アミア・カル ヴァ	アミア目アミ ア科	温帯域	529			554	613
<i>Esox americanus</i>	カワカマスの 仲間	カワカマス目 カワカマス科	温帯域	531			531	620

Loew & Lythgoe (1978), Levin & MacNichol (1979), Avery *et al.* (1983), Hárosi & Hashiomto (1983), Bowmaker (1984), Bowmaker *et al.* (1991) と Hawryshyn & Hárosi (1991) は、淡水魚網膜視細胞に顕微分光測光法を適用し、吸収波長極大を測定した。* は測定結果が示されていなかった。

和名、分類の目と科そして生息環境は、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/>)、海水魚図鑑 (https://www.kagiken.co.jp/new/db_fish.shtml)、BISMaL (<https://www.godac.jamstec.go.jp/bismal/j/>)、広島大学デジタル自然史博物館魚類図鑑 (<https://www.digital-museum.hiroshima-u.ac.jp/~main/index.php/魚類図鑑/分類>)、鹿児島大学総合研究博物館日本産魚類全種目録 (https://www.museum.kagoshima-u.ac.jp/staff/motomura/2020_05_JAFList.pdf)、The SPECIES Table (https://www.fishbase.se/manual/English/FishBaseThe_Species_Table.htm) および GBIF (<https://www.gbif.org/species/search>) を参考にした。

補足第3表：顕微分光測光法により測定された淡水魚網膜視細胞の吸収極大波長

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})	錐体 (λ_{\max})			
		目・科			紫外 <380 nm	紫青400～ 490 nm	緑黄490～ 590 nm	橙赤590～ 740 nm
<i>Pomacentrus melanochir</i>	スズメダイ の仲間	スズキ目ス ズメダイ科	沿岸性, サンゴ礁域	501			502, 560	
<i>Pholidapus dybowskii</i>	ムロランギ ンボ	スズキ目タ ウエガジ科	沿岸性, 藻場	522		465	555	605
<i>Stichaeopsis nana</i>	ゴマギンボ	スズキ目タ ウエガジ科	沿岸性, 岩礁域	522			525, 540	600
<i>Ernogrammus hexagrammus</i>	ムスジガジ	スズキ目タ ウエガジ科	沿岸性, 岩礁域	506		445	515, 548	
<i>Chirolophis japonicus</i>	フサギンボ	スズキ目タ ウエガジ科	沿岸性, 岩礁域	502		455	520, 550	
<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	ガジ	スズキ目タ ウエガジ科	沿岸性, 藻 場, 砂泥域	504		442	521, 557	
<i>Stichaeus grigorjewi</i>	ナガヅカ	スズキ目タ ウエガジ科	沿岸性	502		450	517	
<i>Stichaeus nozawae</i>	タウエガジ	スズキ目タ ウエガジ科	沿岸性	502		450	518	
<i>Acantholumpenus mackayi</i>	ヌイメガジ	スズキ目タ ウエガジ科	沿岸性, 底生	502		456	519	
<i>Gramma loreto</i>	ロイヤルグ ラマ	スズキ目グ ランマ科	沿岸性, サンゴ礁域	495		489	521	
<i>Stenotomus versicolor</i>	タイの仲間	スズキ目タ イ科	沿岸性	*		462	528	
<i>Trachinus vipera</i>	ウィーバー フィッシュ	スズキ目ト ラキヌス科	沿岸性, 底生	502		440	528	
<i>Callinoymus lyra</i>	ネズッポの 仲間	スズキ目ネ ズッポ科	沿岸性, 底生	495		417	495, 529	
<i>Chaetodon sp.</i>	チョウチョ ウウオの仲 間	スズキ目 チョウチョ ウウオ科	沿岸性	498		495	522	
<i>Gobius paganellus</i>	ハゼの仲間	スズキ目ハ ゼ科	沿岸性, 岩礁域	512		465	565	
<i>Blennius pholis</i>	ギンボの仲 間	スズキ目イ ソギンボ科	沿岸性	515			500, 535, 570	
<i>Dendrochirus zebra</i>	キリンミノ	カサゴ目フ サカサゴ科	沿岸性, 底生	501		440	513	
<i>Trigla lucerna</i>	ホウボウの 仲間	カサゴ目ホ ウボウ科	沿岸性	502		460	530	
<i>Eutrigla gurnardus</i>	ホウボウの 仲間	カサゴ目ホ ウボウ科	沿岸性, 底生	502		460	520	
<i>Prionotus carolinus</i>	ホウボウの 仲間	カサゴ目ホ ウボウ科	沿岸性, 底生	502		464	532	

魚類の生息環境と色覚

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})	錐体 (λ_{\max})			
		目・科			紫外 <380 nm	紫青400～ 490 nm	緑黄490～ 590 nm	橙赤590～ 740 nm
<i>Hexagrammos octogrammus</i>	スジアイナメ	カサゴ目ア イナメ科	沿岸性, 岩礁域	523			552	615
<i>Hexagrammos stelleri</i>	エゾアイナメ	カサゴ目ア イナメ科	沿岸性, 岩 礁域, 砂地	502		480	525, 554	
<i>Pleurogrammus azonus</i>	ホッケ	カサゴ目ア イナメ科	沿岸性	504		467	513	
<i>Bero elegans</i>	ベロ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性, 岩礁域	507		452	527, 562	
<i>Alcichthys alcicornis</i>	ニジカジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性, 岩礁域	504			516, 548	
<i>Myoxocephalus stelleri</i>	ギスカジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性, 岩 礁域, 藻場	506		448	525, 565	
<i>Myoxocephalus brandti</i>	シモフリカ ジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性, 岩 礁域, 藻場	506		453	523, 546, 565	
<i>Myoxocephalus jaok</i>	オクカジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性, 岩 礁域, 藻場	507		455	520, 526	
<i>Enophrys diceraus</i>	オニカジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性, 岩礁域	500		428	513, 555	
<i>Gymnocanthus intermedius</i>	アイカジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性, 砂礫域	504		448	516, 530	
<i>Gymnocanthus pistilliger</i>	ハゲカジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性	501		448	516, 522	
<i>Megalocottus platycephalus</i>	ヒロオジギ カジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性	514		446	523, 549	
<i>Microcottus sellaris</i>	オホーツク ツノカジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性	505		435	510, 520, 542	
<i>Porocottus allisi</i>	フサカジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性, 藻場	516			543	622
<i>Radulinopsis derjavini</i>	ヤセカジカ	カサゴ目カ ジカ科	沿岸性, 底生	502			508, 560	
<i>Blepsias cirrhosus</i>	イソバテン ゲ	カサゴ目ケ ムシカジカ 科	沿岸性, 藻場	500		457	540	600
<i>Hemitripterus villosus</i>	ケムシカ ジカ	カサゴ目ケ ムシカジカ 科	沿岸性, 岩礁域, 砂泥域	503		454	518, 560	
<i>Pleuronectes platessa</i>	ブレイス (カレイの 仲間)	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	515		450	529	
<i>Microstomus kitt</i>	カレイの仲 間	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	502		465	525	
<i>Limonda limonda</i>	ニシマガレ イ	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	502		475	527	

学名	和名	分類	生息環境	桿体 (λ_{\max})	錐体 (λ_{\max})			
		目・科			紫外 <380 nm	紫青400~ 490 nm	緑黄490~ 590 nm	橙赤590~ 740 nm
<i>Platichthys flesus</i>	ヨーロッパ ヌマガレイ	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	512		465	545	
<i>Platichthys stellatus</i>	ヌマガレイ	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	509		453	527	
<i>Hippoglossoides herzensteini</i>	ソウハチ	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	500		457	521	
<i>Pleuronectes herzensteini</i>	マガレイ	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	500		450	523	
<i>Pleuronectes obscurus</i>	クロガレイ	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	525		465	528	
<i>Pleuronectes asper</i>	コガネガレ イ	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	503		454	523	
<i>Pseudopleuronectes americanus</i>	ヒラメの仲間	カレイ目カ レイ科	沿岸性, 底生	500		464	528	
<i>Paralichthys dentatus</i>	タマガンゾ ウビラメ	カレイ目ヒ ラメ科	沿岸性, 底生	510		468	527	
<i>Brevoortia tyrannus</i>	ニシンの仲間	ニシン目ニ シン科	沿岸性	462			517, 566	
<i>Pomolobus pseudoharengus</i>	ニシンダマ シ	ニシン目ニ シン科	沿岸性	460			513, 550	
<i>Crenilabrus melops</i>	ベラの仲間	ベラ目ベラ 科	沿岸性	520			505, 525, 555	
<i>Spinachia spinachia</i>	トゲウオの 仲間	トゲウオ目 トゲウオ科	沿岸性, 藻場	510		445	532, 555, 590	
<i>Gaidropsarus miditerraneus</i>	タラの仲間	タラ目タラ 科	沿岸性, 岩礁域	512			535	
<i>Opsanus tau</i>	アンコウの 仲間	ガマアンコ ウ目ガマア ンコウ科	沿岸性	504			518, 557	

Loew & Lythgoe (1978), Levin & MacNichol (1979) と Kondrashev (2010) は海水魚網膜視細胞に顕微分光測光法を適用し、吸収波長極大を測定した。* は測定結果が示されていないかった。

和名、分類の目と科そして生息環境は、原色日本淡水魚類図鑑、原色日本海水魚図鑑ⅠとⅡ、Web 魚図鑑 (<https://zukan.com/fish/>)、海水魚図鑑 (https://www.kagiken.co.jp/new/db_fish.shtml)、BISMaL (<https://www.godac.jamstec.go.jp/bismal/j/>)、広島大学デジタル自然史博物館魚類図鑑 (<https://www.digital-museum.hiroshima-u.ac.jp/~main/index.php/魚類図鑑/分類>)、鹿児島大学総合研究博物館日本産魚類全種目録 (https://www.museum.kagoshima-u.ac.jp/staff/motomura/2020_05_JAFList.pdf)、The SPECIES Table (https://www.fishbase.se/manual/English/FishBaseThe_Species_Table.htm) および GBIF (<https://www.gbif.org/species/search>) を参考にした。

補足第4表：顕微分光測光法により測定された深海魚網膜桿体の吸収極大波長

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})	錐体 (λ_{\max})			
		目・科			紫外 <380 nm	紫青400～ 490 nm	緑黄490～ 590 nm	橙赤590～ 740 nm
<i>Cottus kessleri</i>	カジカの仲間	カサゴ目カジカ科	水深 2～5 m	516		449	525	
<i>Paracottus kneri</i>	カジカの仲間	カサゴ目カジカ科	水深 2～5 m	520		450	522	
<i>Batrachocottus baicalensis</i>	カジカの仲間	カサゴ目カジカ科	水深 1～120 m	509		450	521	
<i>Batrachocottus multiradiatus</i>	カジカの仲間	カサゴ目カジカ科	水深 100～500 m	489		447	517	
<i>Batrachocottus nicolskii</i>	カジカの仲間	カサゴ目カジカ科	水深 300～1000 m	488		428	511	
<i>Cottomephorus grewingki</i>	カジカの仲間	カサゴ目カジカ科	水深 1～300 m	503		449	523	
<i>Cottomephorus inermis</i>	カジカの仲間	カサゴ目カジカ科	水深 50～450 m	494		450	520	
<i>Procottus jettelesi</i>	カジカの仲間	カサゴ目アビュソコトウス科	水深 1～120 m	505		448	521	
<i>Asprocottus intermedius</i>	カジカの仲間	カサゴ目アビュソコトウス科	水深 100～500 m	488			512	
<i>Limnocottus eurytomus</i>	カジカの仲間	カサゴ目アビュソコトウス科	水深 100～500 m	489		427	512	
<i>Limnocottus pallidus</i>	カジカの仲間	カサゴ目アビュソコトウス科	水深 100～1000 m	488			500	
<i>Limnocottus griseus</i>	カジカの仲間	カサゴ目アビュソコトウス科	水深 300～1000 m	485		431	499	
<i>Limnocottus bergianus</i>	カジカの仲間	カサゴ目アビュソコトウス科	水深 100～1000 m	490			502	
<i>Cottinella boulengeri</i>	カジカの仲間	カサゴ目アビュソコトウス科	水深 400～1500 m	481			495	
<i>Abyssocottus korontneffi</i>	カジカの仲間	カサゴ目アビュソコトウス科	水深 400～1500 m	481			494	
<i>Comephorus dybowskii</i>	カジカの仲間	カサゴ目コメフォルス科	水深 200～1500 m	498				

学名	和名	分類	生息環境	桿体 (λ_{\max})	錐体 (λ_{\max})			
		目・科			紫外 <380 nm	紫青400～ 490 nm	緑黄490～ 590 nm	橙赤590～ 740 nm
<i>Comephorus baicalensis</i>	カジカの仲間	カサゴ目 コメフォルス 科	水深 400～1500 m	501				

Bowmaker *et al.* (1994) はバイカル湖棲息のカジカ類魚類網膜視細胞に顕微分光測光法を適用し、吸収波長極大を測定した。

和名、分類の目と科そして生息環境は、原色日本淡水魚類図鑑、原色日本海水魚図鑑 I と II、Web 魚図鑑 (<https://zukan.com/fish/>)、海水魚図鑑 (https://www.kagiken.co.jp/new/db_fish.shtml)、BISMaL (<https://www.godac.jamstec.go.jp/bismal/j/>)、広島大学デジタル自然史博物館魚類図鑑 (<https://www.digital-museum.hiroshima-u.ac.jp/~main/index.php/魚類図鑑/分類>)、鹿児島大学総合研究博物館日本産魚類全種目録 (https://www.museum.kagoshima-u.ac.jp/staff/motomura/2020_05_JAFList.pdf)、The SPECIES Table (https://www.fishbase.se/manual/English/FishBaseThe_Species_Table.htm) および GBIF (<https://www.gbif.org/species/search>) を参考にした。

補足第5表：顕微分光測光法により測定されたバイカル湖カジカ類網膜視細胞の吸収極大波長

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})
		目・科		
<i>Melamphaes suborbitalis</i>	トゲカブトウオ	クジラウオ目カブトウオ科	中深層から漸深層遊泳性	482
<i>Scopelogadus beanii</i>	ヨロイギンメの仲間	クジラウオ目カブトウオ科	中深層から漸深層遊泳性	482
<i>Poromitra capito</i>	カブトウオの仲間	クジラウオ目カブトウオ科	漸深層遊泳性	481
<i>Poromitra megalops</i>	オオメカブトウオ	クジラウオ目カブトウオ科	漸深層遊泳性	487
<i>Valenciennellus tripunctulatus</i>	ホシエソ	ワニトカゲギス目ムネエソ科	中深層遊泳性	480
<i>Sternoptyx diaphana</i>	ムネエソ	ワニトカゲギス目ムネエソ科	中深層遊泳性	478
<i>Sternoptyx pseudobscura</i>	ムネエソモドキ	ワニトカゲギス目ムネエソ科	中深層から漸深層遊泳性	479
<i>Argyropelecus gigas</i>	ハチエットフィッシュ	ワニトカゲギス目ムネエソ科	中深層遊泳性	477
<i>Argyropelecus aculeatus</i>	トガリムネエソ	ワニトカゲギス目ムネエソ科	表層から漸深層遊泳性	477
<i>Argyropelecus gigas</i>	ハチエットフィッシュ	ワニトカゲギス目ムネエソ科	中深層遊泳性	477
<i>Malacosteus niger</i>	オオクチホシエソ	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層から漸深層漂泳性	521, 538
<i>Neonesthes capensis</i>	ナミダトカゲギス	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層遊泳性	483
<i>Rhadinesthes decimus</i>	ヤセトカゲギス	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層遊泳性	480
<i>Chauliodus danae</i>	バイパーフィッシュの仲間	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層遊泳性	484
<i>Melanostomias niger</i>	ホシエソの仲間	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層遊泳性	483
<i>Echistoma barbatum</i>	ムラサキホシエソ	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層遊泳性	483
<i>Eustomias obscurus</i>	ホシエソの仲間	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層遊泳性	485
<i>Photonectes braueri</i>	タイセイヨウホテイエソ	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層遊泳性	483
<i>Pachystomias microdon</i>	クレナイホシエソ	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層から漸深層遊泳性	513, 539

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})
		目・科		
<i>Malacosteus niger</i>	オオクチホシエソ	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	漸深層遊泳性	521, 538
<i>Idiacanthus fasciola</i>	ナンヨウミツマタヤリウオ	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層から漸深層遊泳性	483
<i>Aristostomias tittmani</i>	ワニトカゲギスの仲間	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	表層から漸深層遊泳性	523, 551, 581
<i>Malacosteus niger</i>	オオクチホシエソ	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	漸深層遊泳性	517, 542
<i>Photostomias guernei</i>	ホウキボシエソの仲間	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	漸深層から深海層遊泳性	483
<i>Chauliodus danae</i>	バイパーフィッシュの仲間	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層遊泳性	484
<i>Idiacanthus fasciola</i>	ナンヨウミツマタヤリウオ	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層から漸深層遊泳性	485
<i>Stomias boa</i>	ヘビトカゲギス	ワニトカゲギス目ワニトカゲギス科	中深層遊泳性	489
<i>Ichthyocossus ovatus</i>	シンジュエソの仲間	ワニトカゲギス目ギンハダカ科	表層から漸深層遊泳性	489
<i>Vinciguerria nimbaria</i>	ヤベウキエソ	ワニトカゲギス目ギンハダカ科	表層から漸深層遊泳性	477
<i>Gonostoma elongatum</i>	オオヨコエソ	ワニトカゲギス目ヨコエソ科	表層から漸深層遊泳性	483
<i>Gonostoma bathyphilum</i>	ヨコエソの仲間	ワニトカゲギス目ヨコエソ科	漸深層遊泳性	481
<i>Chauliodus sloani</i>	ホウライエソ	ワニトカゲギス目ホウライエソ科	漸深層遊泳性	485
<i>Melamphaes suborbitalis</i>	トゲカプトウオ	クジラウオ目 カプトウオ科	漸深層漂泳性	482
<i>Conocara macroptera</i>	セキトリイワシの仲間	キュウリウオ目セキトリイワシ科	深海層底生性	476
<i>Rouleina maderensis</i>	セキトリイワシの仲間	キュウリウオ目セキトリイワシ科	深海層底生性	477
<i>Talismania antillarum</i>	ノコバイワシ	キュウリウオ目セキトリイワシ科	漸深層漂泳性	476
<i>Conocara salmonea</i>	ヤジリイワシの仲間	キュウリウオ目 セキトリイワシ科	深海層遊泳性	480
<i>Alepocephalus bairdii</i>	ハゲイワシの仲間	キュウリウオ目 セキトリイワシ科	深海層遊泳性	476

魚類の生息環境と色覚

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})
		目・科		
<i>Searsia Koefoedi</i>	ハナメイワシの仲間	キュウリウオ目ハナメイワシ科	中深層遊泳性	476
<i>Barbantus curvifrons</i>	ハナメイワシの仲間	キュウリウオ目ハナメイワシ科	中深層遊泳性	478
<i>Platytroctes apus</i>	コノハイワシ	キュウリウオ目ハナメイワシ科	中深層遊泳性	475
<i>Bathylagus greyae</i>	ソコイワシの仲間	キュウリウオ目 Bathylaconidae 科	中深層遊泳性	488
<i>Bathylagus longirostris</i>	ギンソコイワシ	キュウリウオ目 Bathylaconidae 科	中深層遊泳性	474, 504
<i>Lampanyctus ater</i>	トミハダカの仲間	ハダカイワシ目ハダカイワシ科	中深層遊泳性	483
<i>Taaningichthys bathyphilus</i>	ハゲクロハダカ	ハダカイワシ目ハダカイワシ科	漸深層遊泳性	487
<i>Diaphus rafinesquei</i>	ハダカイワシの仲間	ハダカイワシ目ハダカイワシ科	表層から漸深層遊泳性	489
<i>Bolinichthys indicus</i>	ハダカイワシの仲間	ハダカイワシ目ハダカイワシ科	中深層遊泳性	489
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	ゴコウハダカ	ハダカイワシ目ハダカイワシ科	表層から中深層遊泳性	488
<i>Lampanyctus alatus</i>	トミハダカ	ハダカイワシ目ハダカイワシ科	中深層から漸深層遊泳性	485
<i>Benthoosema suborbitale</i>	ソコハダカ	ハダカイワシ目ハダカイワシ科	表層から深海層遊泳性	487
<i>Derichthys serpentinus</i>	クビナガアナゴ	ウナギ目ヘラアナゴ科	中深層から深海層底生性	489
<i>Synaphobranchus kaupi</i>	イラコアナゴ	ウナギ目ホラアナゴ科	中深層から深海層底生性	478
<i>Lampanyctus alatus</i>	トミハダカ	ハダカイワシ目ハダカイワシ科	中深層から漸深層遊泳性	485
<i>Benthoosema suborbitale</i>	ソコハダカ	ハダカイワシ目ハダカイワシ科	表層から深海層遊泳性	487
<i>Derichthys serpentinus</i>	クビナガアナゴ	ウナギ目ヘラアナゴ科	中深層から深海層底生性	489
<i>Synaphobranchus kaupi</i>	イラコアナゴ	ウナギ目ホラアナゴ科	中深層から深海層底生性	478
<i>Histiobranchus bathybius</i>	ソコアナゴ	ウナギ目ホラアナゴ科	深海層底生性	476

学 名	和 名	分 類	生息環境	桿体 (λ_{\max})
		目・科		
<i>Phycis blennoides</i>	タラの仲間	タラ目ピュキス科	表層から漸深層遊泳性	494
<i>Coryphaenoides guntheri</i>	ソコダラの仲間	タラ目ソコダラ科	中深層から漸深層遊泳性	479
<i>Bassozetus compresis</i>	オオリンフクメンイタチウオ	アシロ目アシロ科	漸深層遊泳性	476
<i>Cataetx laticeps</i>	フサイタチウオの仲間	アシロ目フサイタチウオ科	中深層から漸深層遊泳性	468
<i>Anoplogaster cornuta</i>	オニキンメ	キンメダイ目オニキンメ科	漸深層遊泳性	485
<i>Hoplostethus mediteranus</i>	ヒウチダイの仲間	キンメダイ目ヒウチダイ科	表層から中深層遊泳性	479
<i>Bathysaurus ferox</i>	シンカイエソの仲間	ヒメ目エソ科	漸深層遊泳性	481
<i>Bathysaurus mollis</i>	シンカイエソ	ヒメ目エソ科	漸深層から超深海層遊泳性	479
<i>Bathysaurus ferox</i>	シンカイエソの仲間	ヒメ目エソ科	漸深層遊泳性	481
<i>Benthalbella infans</i>	ヒカリデメエソ	ヒメ目デメエソ科	中深層から漸深層遊泳性	451
<i>Eurypharynx pelecanaoides</i>	フクロウナギ	フウセンウナギ目フクロウナギ	漸深層遊泳性	474
<i>Notacanthus bonapartei</i>	ソコギスの仲間	ソコギス目ソコギス科	中深層から漸深層底生性	481
<i>Dicrolene intronigra</i>	クチグロモモイタチウオ	アシロ目アシロ科	漸深層底生性	479
<i>Howella sherborni</i>	ナミトゲスミクイウオ	スズキ目クシスミクイウオ科	漸深層遊泳性	463, 492

Partridge *et al.* (1989) と Hunt *et al.* (2001b) は海水魚網膜視細胞に顕微分光測光法を適用し、吸収波長極大を測定した。

和名、分類の目と科そして生息環境は、原色日本淡水魚類図鑑、原色日本海水魚図鑑 I と II、Web 魚図鑑 (<https://zukan.com/fish/>)、海水魚図鑑 (https://www.kagiken.co.jp/new/db_fish.shtml)、BISMaL (<https://www.godac.jamstec.go.jp/bismal/j/>)、広島大学デジタル自然史博物館魚類図鑑 (<https://www.digital-museum.hiroshima-u.ac.jp/~main/index.php/魚類図鑑/分類>)、鹿児島大学総合研究博物館日本産魚類全種目録 (https://www.museum.kagoshima-u.ac.jp/staff/motomura/2020_05_JAFList.pdf)、The SPECIES Table (https://www.fishbase.se/manual/English/FishBaseThe_Species_Table.htm) および GBIF (<https://www.gbif.org/species/search>) を参考にした。