

原 著

## 明暗順応下におけるウグイ網膜視細胞の配列変動

東京女子医科大学 第一生理学教室 (主任：橋本葉子教授)

マエハラ ミチヨ カタギリ ヤスオ ハシモト ヨウコ  
前原 通代・片桐 康雄・橋本 葉子

(受付 平成9年1月21日)

**Changes in Cone Arrangements of the Dace Retina  
Under Light and Dark Adaptation****Michiyo MAEHARA, Yasuo KATAGIRI and Yoko HASHIMOTO**

Department of Physiology (Director: Prof. Yoko HASHIMOTO)

Tokyo Women's Medical College

In certain species of teleost fish, the retinal cone photoreceptors are tangentially positioned in mosaic patterns. It is possible that this mosaic arrangement is fixed. However, in recent years, it has been reported that these patterns may change in ways that depend on the light environment and on circadian rhythms. Given these notions, the degree of plasticity in the cone row arrangement has been an unresolved issue.

We investigated whether or not the pattern of cone distribution changes with the photic environment. For this purpose, we used the retina of dace (*Tribolodon hakonensis*), to take advantage of its the ventral retina, a regular radial row mosaic pattern centering around the optic papilla was observed. A change in this pattern due to the light environment was not observed. Different results were obtained in the central and dorsal areas of the retina: while a row mosaic pattern was not observed under dark adaptation, a short row mosaic arrangement formed in the dorsal retina under light adaptation. In area of the retina that lack regular mosaic pattern, triple cones and quadruple cones are abundant. Since a triple cone consists of 1 red-sensitive cone and 2 green-sensitive cones, and a quadruple cone consists of 1 red-sensitive cone and 3 green-sensitive cones, the distribution density of green-sensitive cones may be considered high in the central area of the retina. It is suggested that the transmission of color information differs in different regions across the retina.

## 緒 言

多くの脊椎動物網膜視細胞は、杆体と錐体の2種類からなり、杆体は薄明視に、錐体は明視および色覚に関与することが知られている。これらの異なる生理機能を持つ2種類の視細胞は、順応状態によってマイオイド(myoid)の長さを変えることがBurnside<sup>1)</sup>とLevinsonら<sup>2)</sup>により報告されている。明順応時では錐体のマイオイドが短縮し、暗順応時ではそれが、色素上皮細胞層に向かって伸長していく。杆体は錐体と反対の伸縮様式を示

す。このような錐体配列の伸縮性は明暗環境に応じて光の受容を視細胞レベルで形態学的に調節する優れた機構と考えられている。

一般に錐体は、Ali & Anctil<sup>3)</sup>やLyalla<sup>4)</sup>によって、単一錐体(single cone)と、同じ形態を示す2個の錐体で1組とする双錐体(twin cone)および、外節から終末部までの長さが長い長錐体と短い短錐体を1組とする複錐体(double cone)の3種類に分類されている。その他に硬骨魚類では種によって3個の錐体を1組とするtriple coneや

4個の錐体を1組とする quadruple cone を持つことが知られている<sup>4)</sup>。

一方、錐体が配列構造を示す場合は、列配列 (row mosaic pattern) と菱形配列 (square mosaic pattern) の2種類に大別され、列配列は双錐体または複錐体の列と単一錐体の列が交互に規則正しく配列し、ウグイなどに観察される。また、菱形配列は1個の単一錐体を中心に4個の双錐体または複錐体が囲む形態を示し、trout (*Salmo trutta*), yellowperch (*Percafluviatilis*), black bass (*Micropterus salmoides*)<sup>3)~5)</sup>などに見られる。これらの配列を持つ硬骨魚類の中で、trout や yellowperch などでは網膜の領域によって異なる配列を示すことが報告されている<sup>3)4)</sup>。このような配列は種によって固定されたものと考えられていたが、Kunz<sup>6)</sup>や Wahl<sup>7)</sup>は、同一の種においても光環境により、菱形配列から列配列に変化することを示した。例えば guppy (*Poecilia reticulata*) は、明順応条件下では菱形配列を示すが、暗順応条件下あるいは明順応条件下で  $Ca^{2+}$  除去リング液に浸した場合には列配列に変化すると報告している<sup>6)</sup>。また、Wahl<sup>7)</sup>は walleye (*Sitizostedion vitreum*) には、サーカディアンリズムが存在し、夜明けの時間帯に菱形配列から列配列に変化する領域があると報告している。しかし、Fernald<sup>8)</sup>は配列は光の条件により変化しないと報告しており、現在、錐体配列の可塑性に関しては一致した見解が得られていない。

列配列の変化は色受容機構や薄明視機構に重要な生理的役割を果たしている可能性がある。そこで、我々は、錐体が規則正しい列配列を形成している領域が存在するウグイを材料に、明暗順応条件下において、列配列が変化するか否かを検討した。

## 材料および方法

### 1. 材料

自然条件下で飼育した体長6~9cmのウグイ (*Tribolodon hakonensis*) を用いた。明暗順応条件下はいずれも9:00 a.m.~1:00 p.m. の時間帯に行った。明順応条件は快晴の太陽光下に水槽を4時間放置し、暗順応条件は暗室中で水槽を暗幕

で覆い4時間放置した。今回の実験では明順応条件下5尾、暗順応条件下4尾を用いた。

### 2. 方法

順応後、Tricai (3-aminobenzoic acid esthyl ester methane sulfonate, MS-222) 2,000倍溶液中でウグイを麻酔し、眼球を摘出した。摘出した眼球は2.5% glutaraldehyde と2% paraformaldehyde (0.1M リン酸緩衝液, pH 7.4) の固定液中で1晩固定した。暗順応条件下の実験はすべての作業を光を遮断した状態で行った。固定した試料は0.1M リン酸緩衝液にて洗浄、アルコール脱水後、エポキシ樹脂に包埋した。錐体外節から錐体終末間を厚さ2.5 $\mu$ mの水平断連続切片を作製し、1%トルイジン青染色(Nissl modified stain)を行った後、光学顕微鏡で観察した。

### 3. 網膜全体像

各順応条件下におけるウグイ網膜の切片を、光学顕微鏡で対物レンズ4倍率を用いて撮影した後、モニタージュ写真を合成した。詳細部は対物レンズ60倍率で確認し、それをトレースして網膜全体図を作製した。

### 4. 錐体の配列観察

網膜の視神経乳頭部を中心として45度間隔に分け、その線と中心より周辺に向かって半径0.7, 1.3, 2.0, 2.6mmの円との交点を32選び、各々視細胞の配列形成を観察した。隣り合った錐体の境界膜線の傾きが、お互いに $\pm 15$ 度の範囲内にあるものを配列形成と判定し<sup>9)10)</sup>、矢印で示した。

## 結 果

### 1. 網膜全体像 (図1)

ウグイ網膜全体像を作製し、各32の領域で錐体の配列を詳細に観察した。順応条件下に関係なく、背側部領域の area 9, 17, 25を除いた網膜周辺部領域が、視神経乳頭部中心から約2.0mm離れた領域から、単一錐体列と複錐体列が交互に放射状に規則正しい配列を形成しているのが観察された。

### 2. 明暗順応条件下における各領域での錐体配列の比較 (図2)

明暗順応条件により錐体配列が変化するか否かを検討するために、規則正しい列配列が形成され

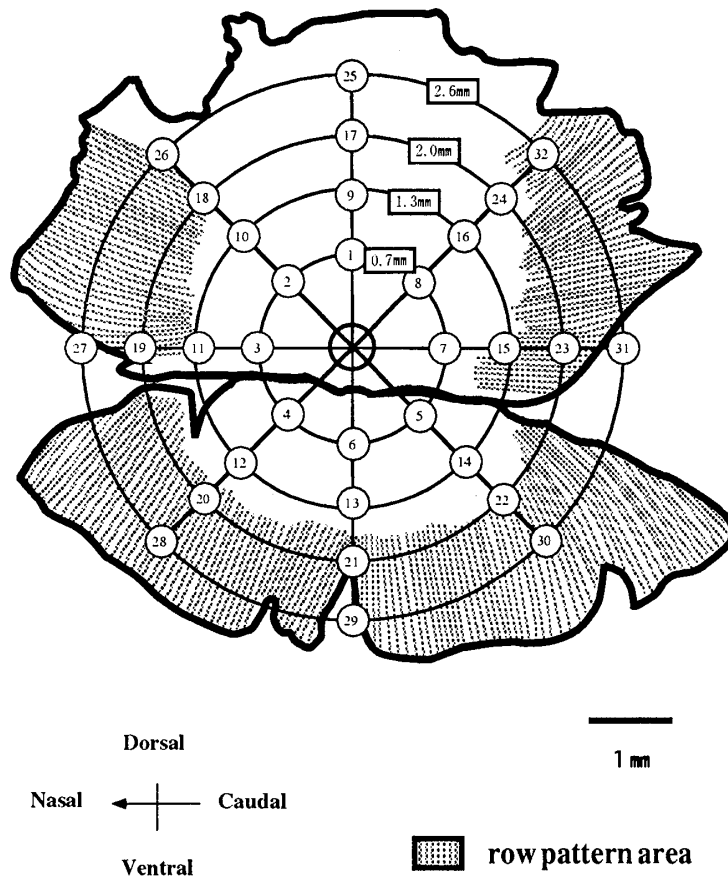


図1 ウグイ網膜の全体像（左眼）

網膜全体を視神経乳頭部を中心に45度間隔に分け、その線上を中心から0.7、1.3、2.0、2.6mmの位置を選び、その交点に番号を付し、それぞれの位置での錐体配列を明暗順応条件下で比較観察した。斜線部は列配列の形成領域を示す。周辺部では視神経乳頭部を中心に放射状に配列を形成し、背側部の周辺部は列配列が形成されていない。

ている周辺部領域や列配列が形成されていない中心部および背側部領域を選び、明暗順応条件下で比較検討した。

切片の染色に用いたトルイジン青は、塩基性色素であり、酸性多糖類に結合しメタクロマジーを起こし赤紫色に染まる。我々が用いたウグイ網膜視細胞は、ミトコンドリアが密集しているエリプソイド部分が淡く染色される特徴を示した。

硬骨魚類網膜の中で、特に我々が用いたウグイは、単一錐体と複錐体では外節から終末部までの長さが異なる。また明暗順応条件によっても錐体のマイオイドの伸長が変化する。

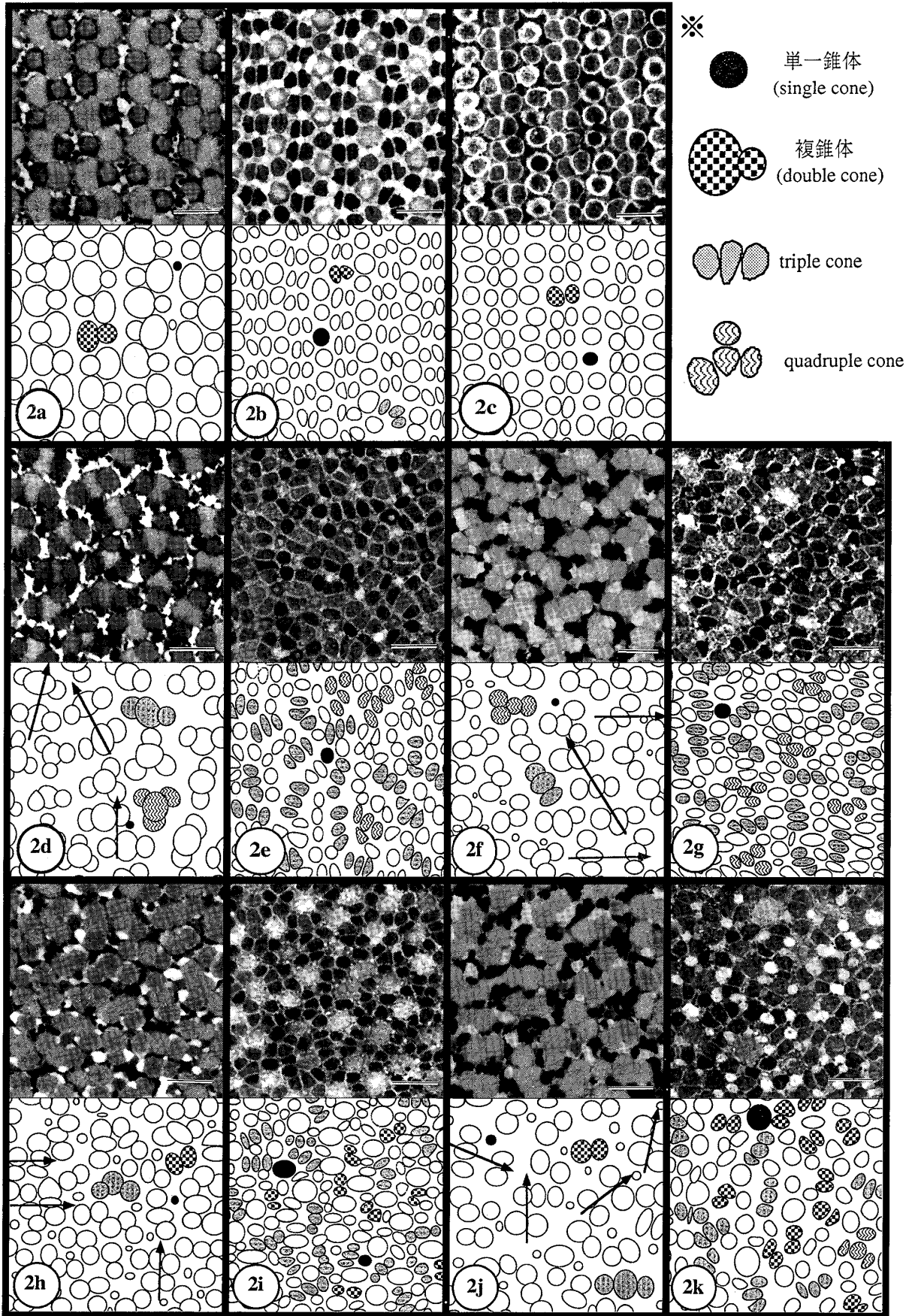
今回観察に適している水平断像で、錐体の配列

形成の変動を解析するため、明順応条件下は錐体終末部から色素上皮側に向かって $27\sim 32\mu\text{m}$ の位置にあるエリプソイドのレベルで、暗順応条件下は $15\sim 20\mu\text{m}$ の核のレベルで観察した。

暗順応条件下では錐体が伸長しエリプソイド部分も明順応条件下に比べ細くなり、錐体間に杆体も割り込むため、エリプソイドのレベルでの配列を観察することは困難である。しかし、錐体配列の規則性は核および終末部まで保たれているので、暗順応条件下は核のレベルにて観察した。

#### 1) 列配列形成領域

観察領域は(図1: area 32; 図2a~c)である。図2aは明順応条件下の錐体エリプソイドレベ



ルで観察した。複錐体列と単一錐体の外節が一部観察されている。単一錐体と複錐体では、長さや順応条件下によりマイオイドの伸長度も異なるため、単一錐体はエリプソイドレベルではない。

図 2b は暗順応条件下の核のレベルで観察した。単一錐体と複錐体の両錐体が、規則性を保ちながら交互に列配列をなしているのが観察された。単一錐体列では、一つ置きにエリプソイドレベルと核のレベルが観察される。この結果より、単一錐体の中には外節から終末部までの長さが異なる錐体が存在することが解かった。

図 2c は明順応条件下を核のレベルで観察した。核のレベルでは単一錐体列も観察され、複錐体列と交互に規則性を持つ列配列を形成している。エリプソイドから核のレベルまで規則的列配列が保たれている。

## 2) 列配列を持たない領域

観察領域は(図 1 : area 2 ; 図 2d, e ; area 9 ; 図 2f, g ; area 17 ; 図 2h, i ; area 25 ; 図 2j, k) である。

隣り合った錐体の境界膜線の傾きが、お互いに±15度範囲以内にあるものを、列配列の形成がなされているとした。明暗両順応条件下では、周辺部領域において明らかな列配列の形成が認められ、中心から周辺部に向かって放射状に配列形成がなされている。暗順応条件下での中心部および背側部は配列形成が認められなかった。しかし、明順応条件下では配列の一定した方向性は認められなかったが、列配列の形成がなされているのが観察された(図 2d, f, h, j : 矢印)。これに対し暗順応条件下では、列配列の形成が観察されない(図 2e, g, i, k)。

列配列の規則性を持つ周辺部領域と、列配列を持たない中心部領域の錐体密度を比較してみた。

図 2 網膜周辺部および背側部領域での錐体配列

各領域写真の下には、写真をもとに作製した模式図を示した。図 2a~k の模式図には各種錐体を※のように示した。スケールは10μm。

網膜周辺部領域 (図 1 : area 32 ; a~c)

a : 明順応条件下 (エリプソイドレベルでの水平断像)。単一錐体と複錐体では長さが異なるため、このレベルでは複錐体のみが列配列を形成しているのが観察される。トルイジン青が淡く染色されているのがエリプソイドで、濃く染色されているのが外節である。

b : 暗順応条件下 (核のレベルでの水平断像)。単一錐体と複錐体が交互に規則的列配列を形成しているのが観察される。

c : 明順応条件下 (核のレベルでの水平断像)。単一錐体と複錐体が交互に列配列を形成している。核のレベルにおいても規則的配列が維持されている。

網膜中心部領域 (図 1 : area 2 ; d, e)

図 1 の視神経乳頭部領域から0.7mm離れた area 1~8は同様な形態を示し、その中の area 2を比較観察した。周辺部領域 (a~c) で観察された複錐体に比べ、triple cone や quadruple cone の分布率が高い。

d : 明順応条件下。隣り合った錐体の境界膜線がお互いに±15度範囲内にある配列が形成されている triple cone が観察される (矢印)。triple cone や quadruple cone の淡い染色性を示している中心の錐体はエリプソイドレベルであり、両側および周辺を取り囲む錐体は外節部のレベルである。

e : 暗順応条件下。錐体配列の形成は観察されない。

背側部中間領域 (図 1 : area 9, 17, 25 ; f~k)

視神経乳頭部から1.3mm (図 1 : area 9 ; f, g) , 2.0mm (図 1 : area 17 ; h, i) , 2.6mm (図 1 : area 25 ; j, k) 離れた背側部領域を比較した。

f, h, j : 明順応条件下。複錐体や triple cone の配列が形成されるのが観察される (矢印)。しかし、それぞれの配列に一定した方向性はない。

g, i, k : 暗順応条件下。錐体配列の形成は観察されない。

f, g : 中心部領域 (d, e) 同様に triple cone や quadruple cone の分布率が高い。

h~k : d~g で観察された quadruple cone の分布率が低下し、複錐体や triple cone の密度が高くなっている。

核レベルにおける100 $\mu$ m面積あたりの単一錐体、複錐体, triple cone, quadruple cone を構成する錐体総数は, 中心部領域では平均641個あった。その内, 単一錐体が平均244個 (38%), triple cone が平均83組 (249個: 39%), quadruple cone が平均37組 (148個: 23%) であった。周辺部領域での錐体総数は平均509個であり, 単一錐体が平均159個 (31%), 複錐体が平均166組 (332個: 65%), triple cone が平均6組 (18個: 4%) であった。

複錐体は顕微分光側光計 (dichroic microspectrophotometer: DMSP) を用いて測定した結果, 長錐体が長波長側 (570nm 以上) に感度の極大を持つ赤感受性錐体, 短錐体が中間波長側 (530nm 付近) に感度の極大を持つ緑感受性錐体である<sup>11)</sup>。Triple cone は, 中心が赤感受性長錐体, 両側が緑感受性短錐体であることを観察している (Hárosi & Hashimoto: personal communication)。また規則性を持つ周辺部の列配列形成領域を, 特異的に緑感受性短錐体の外節部を標識する抗体 PAb Rh188, または NBT (nitoroblu tetrazolium) で染色した結果, 複錐体の短錐体は緑感受性短錐体であると報告されている<sup>12)13)</sup>。

水平断連続切片にトルイジン青染色を用いて錐体の形態を観察した結果, エリプソイドが他と比較して淡く染まる特徴を示したので, あるレベルでは triple cone や quadruple cone を構成する長, 短錐体を分類することができた。triple cone は中心が赤感受性長錐体, 両側が緑感受性短錐体であり, quadruple cone は, 中心が赤感受性長錐体, 周辺は3個の緑感受性短錐体であった。

これに基づき, 今回検討対象から単一錐体を除いた複錐体, triple cone, quadruple cone の赤, 緑感受性錐体の錐体密度を中心部, および周辺部領域で比較した。中心部領域では, 赤感受性錐体が約30%, 緑感受性錐体が約70%であった。周辺部領域では, 赤感受性錐体が約49%, 緑感受性錐体が約51%であった。

### 考 察

硬骨魚類網膜の視細胞は, 杆体と錐体の2種類が存在し, 錐体は, 単一錐体, 双錐体, 複錐体, triple cone, quadruple cone に大別される<sup>3)4)</sup>。杆

体を含めこれらの視細胞が光の条件によって長さを変えることは, 既に1907年に報告されている<sup>14)</sup>。暗順応条件下では, 色素上皮細胞と杆体は短縮し, 錐体は伸長する。また明順応条件下では逆に色素上皮細胞と杆体は伸長し, 錐体は短縮する。この錐体の伸長は, マイオイドの変化によることが明らかにされた<sup>13)</sup>。我々が実験に用いたウグイにおいても, 光環境により視細胞の長さが同様に変化することが観察された。

ウグイの単一錐体は赤, 緑, 青および紫外感受性錐体からなり, 複錐体は赤および緑感受性錐体から, triple cone は中心が赤, 両側が緑感受性錐体から構成されていることは, 既に Hárosi & Hashimoto<sup>11)</sup>によって報告されている。今回我々は, ウグイ網膜視細胞の triple cone と quadruple cone のトルイジン青染色の結果からも, 中心が赤感受性錐体, 両側および周辺を緑感受性錐体を取り囲んでいるものと考えた。視神経乳頭部付近の中心部領域では複錐体に比べ triple cone および quadruple cone が多く分布し, 周辺部領域は複錐体が規則的に列配列しているのを観察した。中心部領域は赤感受性錐体と比較して, 緑感受性錐体が多く, 周辺部領域は赤および緑感受性錐体がほぼ拮抗していると考えられた。

硬骨魚類網膜の triple cone は, Collins & MacNichol<sup>15)</sup>により woods hole に生息する yellowtail (*Liimanda ferruginae*), white hake (*Urophycis tenuis*), American pollock (*Pollachius virens*) の3尾の網膜中に発見された。彼らは triple cone の出現を環境や餌の獲得などの行動と結び付けることができなかった。

Ali & Anctil<sup>3)</sup>は yellowperch (*Perca fluviatilis*) を用いて視細胞配列の分布を調べ, 網膜の背側部および腹側部領域は菱形配列を示し, その他の領域では列配列を示すことを観察した。

Lyall<sup>4)</sup>は trout (*Salmo trutta*) 網膜の周辺部末端領域では, 単一錐体が存在せず, 複錐体が列配列を形成しているが, 中心部領域では単一錐体が出現し, 複錐体と菱形配列をなしていると報告している。ウグイ網膜視細胞の列配列分布は, 視神経乳頭部付近の中心部から背側周辺部領域にかけ

ては配列が観察されないが、それ以外の周辺部領域では規則的な列配列が放射状に形成されている。

Cameron & Pugh Jr<sup>16)</sup>は、green sunfish (*Lepomis cyanellus*) の鼻側の複錐体の列配列領域が他の菱形配列より偏光感度を増大させていると報告し、複錐体の列配列が偏光の検出を有利にしていることを示唆している。ウグイ網膜周辺部の列配列領域は、偏光受容に関与しているとも考えられる。ウグイ網膜の単位面積あたりの錐体総数は中心部が、周辺部領域より多い。周辺部領域は列配列を形成することによって錐体数を補っているのかも知れない。

ウグイは網膜上では赤および緑感受性視細胞の分布が領域により異なるので、二次ニューロンである水平細胞や双極細胞も領域により異なった情報伝達が考えられる。

今後、単一錐体の色感受性錐体の同定も含め、光情報の空間分析や色変換に関し、視細胞と水平細胞や双極細胞の網膜上の部位的相互関係についても検討しなければならない。

Kunz<sup>6)</sup>が guppy を用いて調べたところ、錐体が明暗順応条件下において伸長するものと短縮するものが存在した。また、単一錐体は長単一錐体と短単一錐体に分けられ、暗順応条件下では長単一錐体と複錐体が伸長し、短単一錐体が短縮する。その際に伸長した長単一錐体と複錐体が色素上皮細胞や杆体間に割り込むため、複錐体が外節部で“ねじれ”を生じ菱形配列から列配列に変化することを観察した。その変化は、網膜周辺部領域のみで起きている。逆に明順応条件下ではそのような変化は見られず、複錐体と単一錐体で菱形配列をなしていると報告した。

一方、Fernald<sup>8)</sup>は、複錐体が菱形配列を持つ wild-caught fish (*Haplochromis burtoni*) 網膜においては、明暗順応条件下で共に配列の変化は認められないと報告している。

我々がウグイを用いて観察したところ、規則的列配列が形成されている周辺部領域は順応条件下においては変化が見られない。しかし、暗順応条件下で配列を示さない領域が、明順応により配列

が形成される現象を認められた。だが、周辺部領域で観察されるような放射状の列配列は形成されていない。Kunz<sup>6)</sup>が示唆するような、明瞭な列配列の変化はウグイでは認められない。ウグイは規則的列配列を持つ周辺部領域が光受容に適しているため、順応条件下に左右されず固定されているが、規則性を持たない領域では、光の感受性を高めるため、錐体が配列の変動を起こし、配列を形成するものと考えられる。

今後、明順応条件下の光の強度を増大した時に、配列の変化が明瞭に起きるか否かを観察しなければならない。また、単一錐体も含め、明順応条件下で配列変動が起きた領域において、この配列形成が錐体の“ねじれ”によるものであるかを観察していかなければならない。

Wahl<sup>8)</sup>は、walleye と sauger (*Stizostedion canadense*) を用いて、24時間錐体の配列を観察したところ、錐体の菱形配列が完成している孵化後21週目の walleye では、2:00~6:00 a.m. に網膜周辺部領域で列配列の形成がピークに達し、中間部領域では変化している過程で、中心部領域においては変化が見られず菱形配列だったと報告している。

Ryder<sup>17)</sup>は walleye が薄明の曇り日や夜明けに活動的であると報告していることから、配列変化と活動性の間には何らかの関係があるものと推測される。錐体が夜に伸長し昼間に短縮することから、Levinson & Burnside<sup>2)</sup>は、同じスズキ目である red devil (*Cichlasoma citrinellum*) を用いて錐体の伸長と短縮の日周期運動を観察した。彼らは2:00 a.m. に錐体の伸長が最大ピークを示し、色素上皮細胞に近づくと報告した。これらの結果は、硬骨魚類の活動は時間帯や天候に依存し、それらの環境条件の変化に伴い錐体の伸長が生じ、色素上皮細胞と接触して配列の変化が特定領域に起きることを示唆している。

今後、ウグイの錐体配列の変化が光環境条件に加え、サーカディアンリズムによる可能性があるか否か、発生段階も含め更に詳細に検討し、その機能的意義を明らかにする。

## 結 論

明順応条件下5尾, 暗順応条件下4尾のウグイを用い, すべての標本で錐体の配列形成は同様であることを観察した。

明暗順応条件下いずれの場合においても, 網膜周辺部領域では, 背側部を除く領域に視神経乳頭部を中心に放射状に広がる規則正しい列配列が観察された。

暗順応条件下で列配列を形成していない視神経乳頭部の中心部および背側部の領域においては, 明順応条件下で配列が形成される現象を認めた。しかし, 周辺部領域で見られるような放射状の規則的配列の形成は観察されなかった。

また, 中心部領域では triple cone と quadruple cone の分布密度が高く, 周辺部の列配列形成領域に比べ, 緑感受性錐体が多く分布しているものと考えられる。領域により配列や色感受性錐体の分布密度が異なることは, 二次ニューロンである水平細胞, 双極細胞にも, 空間情報や色覚情報の伝達機構が領域により異なって存在する可能性がある。

今後, 網膜領域による錐体配列と水平細胞あるいは双極細胞の応答特性の関係について詳細に検討する予定である。

稿を終えるに際し, データの統計処理などに有益な御助言を頂いた麻酔科丸 栄一先生に深く感謝致します。また, データ整理などに御協力頂いた情報科学室の早川真由美さん, 写真現像に御協力頂いた藤本明典さん, 飯塚桂一さんに感謝致します。

本論文の要旨は, 第73回日本生理学会大会 (1996, 福井), および The Association for Research in Vision and Ophthalmology Annual Meeting (1996, Florida) において発表した。

## 文 献

- 1) **Burnside B**: Thin and thin filament in teleost cones. *J Cell Biol* 78 : 227-245, 1978
- 2) **Levinson G, Burnside B**: Circadian rhythms in teleost retinomotor movements. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 20 : 294-303, 1981
- 3) **Ali MH, Anctil M**: *Retinas of Fishes*. Springer Verlag, Berlin (1976)
- 4) **Lyalla H**: Cone arrangements in Teleost Retinae. *QJ Microsc Sci* 98 : 189-201, 1957
- 5) **Umino O, Maehara M, Hidaka S et al**: The network properties of bipolar-bipolar cell coupling in the retina of teleost fishes. *Vis Neurosci* 11 : 533-548, 1994
- 6) **Knuz YW**: Cone mosaics in a teleost retina: Changes during light and dark adaptation. *Experientia* 36 : 1371-1374, 1980
- 7) **Wahl CM**: Periodic cone cell twists in the walleye, *Stizostedion vitreum*; a new type of retinomotor activity. *Vis Res* 34(1) : 11-18, 1994
- 8) **Fernald RD**: Cone mosaic in a teleost retina: No difference between light and dark adapted states. *Experientia* 38 : 1337-1339, 1982
- 9) 前原通代, 橋本葉子: 明暗順応下におけるウグイ網膜視細胞配列の変動. 第73回日本生理学会大会予稿集 : 187, 1996
- 10) **Maehara M, Hashimoto Y**: Changes of cone mosaic under light and dark adaptation in the dace (*Tribolodon hakonensis*) retina. *ARVO* 37(3) : s625, 1996
- 11) **Hárosi FI, Hashimoto Y**: Ultraviolet visual pigment in a vertebrate: A tetrachromatic cone system in the dace. *Science* 222 : 1021-1023, 1983
- 12) **Hidaka S, Hashimoto Y, Suzuki T, et al**: Functional arrangement of chromatic subtypes of cone photoreceptors. *Jpn J Physiol* 42(Suppl) : 184, 1992
- 13) 霜田幸雄, 橋本葉子: ニトロブルーテトラゾリウムによるウグイ網膜視細胞ラベリング法. 比較生理生 7 : 20-24, 1990
- 14) **Garten S**: Die veraenderungen der netzhaut durch licht. *In Hadbuch der gesmaten Augenheilkunde* 2nd ed, (Saemisch G ed), pp1-250, Wilhelm Englemann vol 3, Leipzig. (1907)
- 15) **Collins BA, MacNichol EF Jr**: Triple cones found in retinas of 3 fish species. *Experientia* 35 : 106-108, 1978
- 16) **Cameron DA, Pugh EN Jr**: Double cone as a basis for a new type of polarization vision in vertebrates. *Nature* 353 : 161-164, 1991
- 17) **Ryder RA**: Effects of ambient light variations on behavior yearling, sub adult, and adult walleyes (*Stizostedion vitreum*). *J Fisheries Res Board Can* 34 : 1481, 1977