

異なる背景色におけるタコの隠れ場の色選択

岡本 一,* 安楽和彦, 川村軍蔵, 田中淑人

(2000年7月13日受付, 2001年2月13日受理)

鹿児島大学水産学部

Selectivity of Color of Shelter by *Octopus vulgaris* and
O. aegina under Different Background Colors

Masaru Okamoto,* Kazuhiko Anraku, Gunzo Kawamura, Yoshito Tanaka

Faculty of Fisheries, Kagoshima University, Kagoshima 890-0056, Japan

Influence of background color in color selectivity of two octopuses *Octopus vulgaris* and *O. aegina* was studied in an experimental tank. Black, red, orange, yellow, green, blue, and white were used in a bright environment, and black, yellow and blue were used in a dark environment for the background color of the tank. Shelters of eight different colors (black, red, orange, yellow, green, blue, white, and transparent) were put in the tank and the location of the octopus relative to the shelter was observed and recorded every 30 minutes. It was found that both species chose the black, red and orange shelter more frequently regardless of background color, though there were some differences in the results of the two species. This difference was probably caused by the spectral sensitivity of the species and it was concluded that both octopuses prefer the dark color.

キーワード：頭足類，マダコ，スナダコ，色，行動実験

水産動物には、より視覚に依存した行動を示す視覚的動物が多く、捕食や防御などの社会行動を理解するためには、視覚情報と解発行動の関連性について知る必要がある。行動を解発する視覚刺激として色に着目した研究は、水産動物に限らず、鳥類、爬虫類、両生類、昆虫などあらゆる動物で行われている。¹⁻¹⁰⁾ これらはいずれも行動実験によって色の選択性を調べている点で共通しているが、実験時に検討された解発行動の種類は多様であり、選択された色の結果も多様である。

前報により著者らは色覚を持つスズキ *Lateolabrax japonicus* を用いて捕食行動における色選択について調べたところ、選択される捕食対象の色は背景色により変化し、各背景色下でより視認しやすい色の捕食対象が選択的に捕食され、視覚情報としてコントラストの重要性が示された。¹¹⁾ 色覚を持つニジマス *Oncorhynchus mykiss* を使った摂餌実験でも、同様な結果が報告されている。¹²⁾

本研究では、マダコ *Octopus vulgaris* およびその近縁種であるスナダコ *O. aegina* を供試個体に用い、タコが隠れ場として特定の色を選択するのか、選択する隠れ場

の色は背景色の違いによって変化するかを調べた。水産動物の色選択行動についての基礎的知見を得るためには、前報で報告した、捕食者の立場での色選択とは異なった立場からの色選択についても調べる必要があると考えられる。これまでにタコ類の視覚については、網膜中の視細胞が非常に高密度であること、¹³⁾ これまでの研究から明度の差を認識できることがわかっている。¹⁴⁻¹⁶⁾ タコは水産動物の中でも一般になじみが深く、一年を通して入手が比較的容易であること、隠れ場の選択行動を顕著に発現する動物であることから、水産動物で身を隠す際の色選択について検討するためには良い素材であると思われる、本研究での供試個体として使用した。

材料および方法

供試個体には、鹿児島県出水郡東町の沿岸で簗漁具および潜水によって捕獲したマダコ 10 個体 (230~785 g) およびスナダコ 14 個体 (70~160 g) を用いた。実験は同町の鹿児島大学水産学部附属水産実験所で、異なる色の実験水槽に、異なる色の隠れ場 8 個を配置して、その色選択性を調べる水槽行動実験を行った。感桿型の

* Tel : +81-99-286-4242, Fax : +81-99-286-4242, E-mail : okamoto@fish.kagoshima-u.ac.jp

視細胞を有する昆虫では脊椎動物に見られる Purkinje shift と同様の現象が認められ,^{17,18)} 同じ感桿型の視細胞を有する頭足類¹⁹⁾ にも見られる可能性がある。つまり環境の明るさの違いで、波長の認識に差を生じる可能性が考えられるため、両種のタコとも、高照度と低照度の2通りの環境下で実験を行った。

同実験所の屋内コンクリート水槽 (440×740 cm, 水深 25 cm) 内に、厚さ 0.5 mm のカラーポリプロピレン板で作製した上部解放の箱型の実験水槽 (縦 98 cm, 横 56 cm, 高さ 62 cm) を設置し、実験水槽の色 (黒, 赤, 橙, 黄, 緑, 青, 白) を本実験における背景色とした。実験水槽内には、同じポリプロピレン素材で直径 10 cm, 長さ 15 cm の 8 色 (黒, 赤, 橙, 黄, 緑, 青, 白 および透明) の円筒を隠れ場として長壁際に各色 1 個ずつ、片面 4 個ずつ、向かい合わせに並べて配置した (Fig. 1)。なお透明色の隠れ場のみ、厚さ 0.3 mm の透明硬質塩化ビニール板製とした。これらの材料の光反射スペクトルを分光光度計 (島津製作所, UV-200S) で測定した結果を ERG (網膜電図) により得られたマダコの光受容度特性²⁰⁾ とともに Fig. 2 に示した。測定は白素材を基準 (100%) とした。透明素材は光を透過してしまい、光反射スペクトルは測定できなかった。

実験開始の前日中に、あらかじめ屋内水槽内の籠で蓄養したタコを 1 個体ずつ各実験水槽に収容し、供試個体がどの隠れ場に入っているかを午前 9 時より午後 6 時まで 30 分おきに 1 日 19 回、水面上から目視観察、記録した。上記の観察記録方法により、1 個体が一つの隠れ場に居続けた場合は、その隠れ場の 1 日の選択頻度が 19 となる。これを各背景色とも 7 個体で繰り返し行った。午前 9 時から午後 6 時までの実験中は、実験水槽への注水とエアレーションを止めた。

この記録において、供試個体の胴部の半分以上が隠れ場の中にある場合を隠れ場内とし、腕部の大半が隠れ場内にあっても、胴部の半分以上が外にあれば隠れ場外にいるものとした。午後 6 時の実験終了後には供試個体の入れ替えを行い、その後、生きたカニを給餌し、翌日の実験開始時まで実験水槽に馴致させた。供試個体の入れ替えに際しては、実験後、一部の個体は他の色の実験水槽に入れ、他は、屋内水槽内の籠に蓄養していた実験予備個体と入れ替えた。各色の隠れ場の配置も実験ごとにランダムに置き換えた。

実験期間は、マダコが 8~9 月、スナダコが 5~6 月であった。実験期間中の実験水槽水温はそれぞれ、マダコで 25.7~27.6°C, スナダコで 17.9~23.3°C であった。

両種のタコによる隠れ場の選択頻度について、隠れ場の色の違いによって選択頻度に有意な差が見られるか背景色毎に分散分析法を用いて検定し、有意差が認められたものについてはさらに Tukey-test による多重比較を

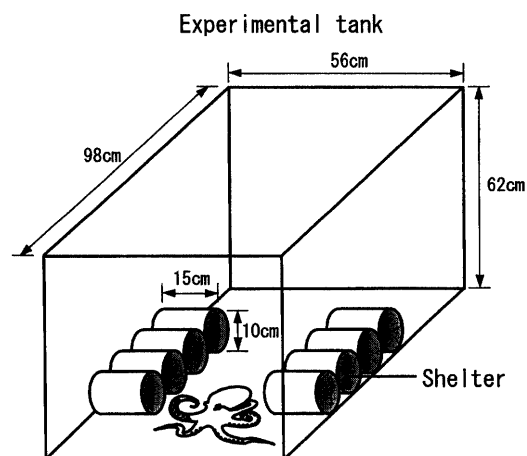


Fig. 1. Illustration of experimental setup.

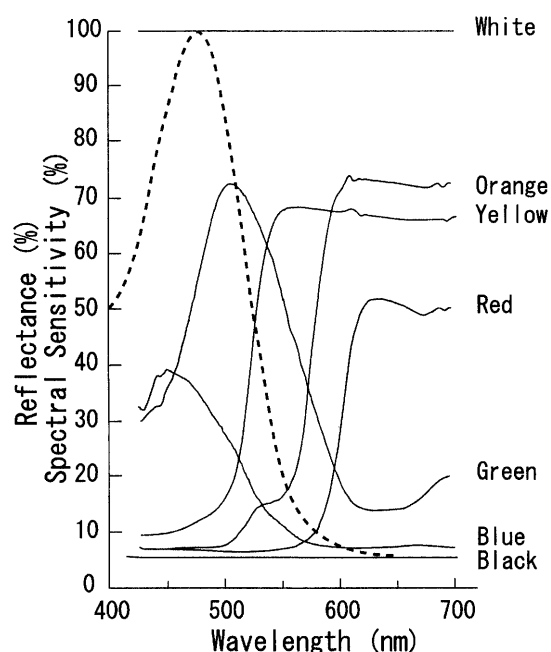


Fig. 2. Spectral reflectance of the material of the color shelters and the background media. Values are expressed as percentages to that of white. The dotted line shows the spectral sensitivity of *O. vulgaris* redrawn to the same scale from data in Kropf, Brown and Hubbard.²⁰⁾

行い、その背景色下で、どの色の隠れ場間で有意差が生じているのかを調べた。

高照度下での実験 実験水槽の素材には 7 色のポリプロピレン板 (黒, 赤, 橙, 黄, 緑, 青, 白) を用いた。マダコの実験時には自然光と室内灯 (蛍光灯 36 W×8 本, 点灯時間: 午前 8 時 30 分~午後 6 時) を併用し、実験水槽中心部の、水面上の照度 (Minolta, T-1M で測定) は、背景色が黒で 273 lx, 赤で 282 lx, 橙で 285

lx, 黄で 297 lx, 緑で 288 lx, 青で 279 lx 白で, 329 lx であった。

スナダコ実験時には, 実験室の窓と入り口を全開にし, 自然光下で行った。実験期間中の正午における各実験水槽の照度は, 照明が自然光のみであったため日々のばらつきがあり, 黒で 70.6~78.0 lx, 赤で 20.3~96.5 lx, 橙で 45.1~112 lx, 黄で 178~185 lx, 緑で 137~145 lx, 青で 84.1~90.7 lx, 白で 92.8~313 lx であった。

低照度下での実験 実験室の窓と入り口を暗幕で覆って自然光を遮断し, 暗幕で部分的に覆った蛍光灯 (36 W×4 本) の光が壁で反射して, 間接的に実験水槽を照射するようにした。照射時間は午前 8 時 30 分~午後 6 時とした。実験に用いた背景色は, 黒, 黄, 青の 3 色とした。実験水槽内中央水面の照度は, 背景色が黒で 2.4 lx, 黄で 2.9 lx, 青で 2.5 lx であった。

結 果

マダコ, スナダコとも, 隠れ場の外にいる個体は高照度下では動き回っているか, 腕を反らせて自分の胴部を覆い隠すようにして実験水槽の隅で静止していた。低照度下での隠れ場の外の個体はほとんどの場合, 腕を広げた状態で静止していた。隠れ場の中にいる個体はいずれのタコも, 高照度下では腕で胴部を隠すようにして動かず, 低照度下ではこれと同様な状態であるか, 眼球部のみ隠れ場から突き出した状態でじっとしている場合があった。

マダコとスナダコの各背景色における異なる色の隠れ場の選択頻度を Table 1 に示した。隠れ場の色毎の選択頻度合計に着目した場合, マダコでは高照度下で最も高頻度で選択された隠れ場の色は黒で, 赤, 橙がそれに次いで高かった。低照度下では黒が最も高く, 次いで橙,

Table 1. Frequency of choice of shelters by two species of octopus, *O. vulgaris* and *O. aegina*, under different colored backgrounds in bright and dark environments

	Background color	Shelter color								Outside of shelter	Row totals
		Black	Red	Orange	Yellow	Green	Blue	White	Transp	Total	
<i>Octopus vulgaris</i>	(Bright)										
	Black	53	9	10	0	0	6	0	0	78	133
	Red	4	3	16	0	2	8	0	0	33	133
	Orange	33	20	19	9	0	0	1	0	82	133
	Yellow	62	14	3	0	5	4	0	2	90	133
	Green	9	18	10	0	9	7	0	0	53	133
	Blue	30	45	17	0	1	0	0	0	93	133
	White	18	23	2	0	13	0	0	0	56	133
	Total	209	132	77	9	30	25	1	2	485	931
	(Dark)										
<i>O. aegina</i>	Black	11	6	22	9	0	0	0	0	48	133
	Yellow	25	15	9	0	0	0	0	0	49	133
	Blue	3	0	0	0	3	6	0	0	12	133
	Total	39	21	31	9	3	6	0	0	109	399
	(Bright)										
	Black	7	33	0	22	0	3	19	0	84	133
	Red	42	9	0	2	1	0	2	5	61	133
	Orange	15	33	40	7	1	3	0	0	99	133
	Yellow	55	4	3	18	1	0	0	0	81	133
	Green	3	19	27	2	1	0	4	1	57	133
	Blue	10	3	6	5	9	5	12	0	50	133
	White	3	5	20	0	12	15	1	0	56	133
	Total	135	106	96	56	25	26	38	6	488	931
	(Dark)										
	Black	12	3	19	0	0	0	0	0	34	133
	Yellow	1	22	30	0	0	0	0	0	53	133
	Blue	14	0	16	0	0	1	0	0	31	133
	Total	27	25	65	0	0	1	0	0	118	399

Table 2. Summary of one-way ANOVA showing the choice of color of shelter by two species of octopus, *O. vulgaris* and *O. aegina*, under different colored backgrounds

	Background color	Source	Degree of Freedom	Sum of Squares	Mean Squares	F Ratio	F Prob
<i>Octopus vulgaris</i>	Black	Between samples	7	323.6429	46.2347	4.8913	0.0003*
		Within samples	48	453.7143	9.4524		
		Total	55	777.3571			
	Yellow	Between samples	7	430.1250	61.4464	8.0210	0.0000*
		Within samples	48	367.7143	7.6607		
		Total	55	797.8393			
<i>O. aegina</i>	Red	Between samples	7	201.9824	28.8546	3.2167	0.0071*
		Within samples	48	430.5714	8.9702		
		Total	55	632.5536			
	Yellow	Between samples	7	364.9821	52.1403	3.7307	0.0027*
		Within samples	48	670.8571	13.9762		
		Total	55	1035.8393			

Samples: correspond to the data from the eight colored shelters tested.

* Significant at 0.05.

赤の隠れ場が高頻度で選択された。スナダコの場合、高照度下においてはマダコの結果と同じく黒に対する選択頻度が最も高く、赤、橙がそれに続いた。低照度下では、橙が最も高頻度で選択され、次いで黒、赤が高かった。隠れ場の内と外にいた頻度を比較すると、それらの総数は、マダコの高照度下では 485 : 446 であり、低照度下では 109 : 290 であった。また、スナダコでは高照度下で 488 : 443、低照度下では 118 : 281 であった。両種とも高照度下に比べ、低照度下における隠れ場要求は低かった。高照度下において、隠れ場色を無視して背景色のみに着目した場合、タコが隠れ場内にいた頻度の合計は、マダコで 33~93、スナダコで 50~99 であったが、いずれも近い波長の背景色同士で隠れ場選択頻度の傾向が似通っているとは言えず、結果は背景色毎にランダムであり、背景の色と隠れ場要求の間に関連性は見られなかった。

背景色別に、各色の隠れ場の選択頻度を分散分析法（有意水準 $p=0.05$ ）で比較したところ、マダコでは、高照度下における背景色が黒（ $F=4.89 > F_{0.05}=2.21$ ）と黄（ $F=8.02 > F_{0.05}=2.21$ ）で有意差があり、スナダコでは、背景色が赤（ $F=3.22 > F_{0.05}=2.21$ ）と黄（ $F=3.73 > F_{0.05}=2.21$ ）の場合に有意差があった（Table 2）。有意差が認められたものについては、Tukey-test（有意水準 $p=0.05$ ）による多重比較を行った（Table 3）。マダコでは黒の背景色下で隠れ場黒に対する選択頻度が最も高く、赤、橙、黄、緑、青、白、透明との間の q 値はそれぞれ、7.52, 7.35, 9.06, 9.06, 8.03, 9.06, 9.06 で $q_{0.05}$ 境界値 4.48 を上回り、有意差があった。また、黄の背景色下でも隠れ場黒に対する選択頻度は最も高く、赤、橙、黄、緑、青、白、透明との間の q 値はそ

れぞれ 6.55, 8.06, 8.47, 7.78, 7.92, 8.47, 7.51 で $q_{0.05}$ 境界値を上回り、黒と黄いずれの背景色下でも、黒に対する選択頻度が他のすべての色に対して有意に高かった。スナダコでは、赤の背景色下で隠れ場黒が橙、黄、緑、白、透明との間で q 値がそれぞれ 5.30, 5.05, 5.17, 5.30, 5.05, 4.67 で、黒に対する選択頻度が有意に高く、背景が黄では、黒が、赤、橙、緑、白、透明との間で q 値がそれぞれ 5.16, 5.26, 5.46, 5.56, 5.56, 4.56 で $q_{0.05}$ 境界値を上回り、有意差が認められた。

考 察

本実験ではマダコ、スナダコのいずれも、背景色にかかわらず、隠れ場の色として黒、赤、橙を求める傾向が示された。色覚がないとされ¹⁴⁻¹⁶⁾ かつ網膜感度のピーク波長が 475 nm 付近にある²¹⁾ マダコの眼には、赤と橙は濃い灰色に見えるはずである。スナダコは色覚を持つ可能性が指摘されているが、²²⁾ 一般にタコ類は長波長の光に対して感度が低い^{21,23,24)} ことから、スナダコが仮に色覚を持っていたとしても、赤と橙はそれぞれ暗い褐色および褐色に見えろと考えられる。すなわち、両種のタコはいずれの背景色においても、黒あるいは黒っぽく見える隠れ場を高頻度で選択したもので、隠れ場と背景とのコントラストよりも隠れ場そのものの暗さを重要な視覚情報として選択していると考えられる。

隠れ場選択行動においてマダコとスナダコで明らかに異なる実験結果も得られた。スナダコにおいて、高照度下の赤および黄の背景色下で、黒い隠れ場に対する選択頻度が有意に高かった。その中で黒の隠れ場との間に唯一有意差が見られなかったのが、それぞれ背景と同色である赤と黄の隠れ場であった。また、橙の背景色下でも

Table 3. Summary of the Tukey-test analysis showing the choice of color of shelter by two species of octopus, *O. vulgaris* and *O. aegina*, under different colored backgrounds

Species	Background color	Mean freq.	Shelter color	Shelter color							
				Black	Red	Orange	Yellow	Green	Blue	White	Transp
<i>Octopus vulgaris</i>	Black	7.6	Black								
		1.3	Red								
		1.4	Orange								
		0.0	Yellow		7.52*	7.35*	9.06*	9.06*	8.03*	9.06*	7.51*
		0.0	Green								
		0.9	Blue								
		0.0	White								
		0.0	Transp.								
	Yellow	8.9	Black								
		2.0	Red								
		0.4	Orange								
		0.0	Yellow		6.55*	8.06*	8.47*	7.78*	7.92*	8.47*	7.51*
		0.7	Green								
		0.6	Blue								
		0.0	White								
		1.0	Transp								
<i>O. aegina</i>	Red	6.0	Black								
		1.3	Red								
		0.0	Orange								
		0.3	Yellow			5.30*	5.05*	5.17*	5.30*	5.05*	4.67*
		0.1	Green								
		0.0	Blue								
		0.3	White								
		0.7	Transp								
	Yellow	7.9	Black								
		0.6	Red								
		0.4	Orange								
		2.6	Yellow		5.16*	5.26*		5.46*	5.56*	5.56*	4.56*
		0.1	Green								
		0.0	Blue								
		0.0	White								
		0.0	Transp								

* Significant q values at 0.05, where $q_{0.05}=4.48$.

最も高頻度で選択されたのは同じ橙の隠れ場であった。背景と同色であるということは即ちその色環境下で最も目立たない色ということである。しかし、すべての背景色下で同様な傾向が見られたとは言えず、隠れ場選択に、背景とのコントラストの影響は否定される。赤、黄、橙のうち、赤と橙については最初に述べたように、単に暗い色を選択したということでは説明が可能である。黄色の隠れ場に対するマダコの合計選択頻度は9と低く、同じ黄色の背景色下では0であり、それぞれ56と18というスナダコでの結果とは大きく異なった。

上の結果の解釈として、網膜の光受容感度の違いの可能性が考えられる。そこで、素材が反射する光のうちタコの眼が実際に受容した光エネルギー量 (Table 4) か

ら説明を試みた。実験時の照明には自然光および白色蛍光灯を使用したので、実験環境光の分光特性はフラットであったとみなした。各素材からの光受容エネルギー量は、430~650 nmの帯域における光反射スペクトル曲線 (Table 2) を5 nm毎に数値化し、同様に数値化したマダコの網膜感度曲線 (Table 2) の値との積の積分値を求め、白からの受容量を1とした相対値で表した。この結果、マダコ網膜は黒および赤素材からはほとんど光を受容していないことが分かる (Table 4)。その後、受容量が低い順に橙、黄と続くが、黄は青と比較しても決して低いとはいえない。このことは、黒、赤、橙を高頻度で選択し、黄に対する選択頻度が低かったマダコの結果と一致する。黄色素材の光反射スペクトル曲線

Table 4. Relative (to white) values of total energy perceived by *O. vulgaris* from colored materials

Shelter color	Black	Red	Orange	Yellow	Green	Blue	White
	0.05	0.08	0.12	0.23	0.52	0.29	1.00

Digitized values of spectral sensitivity of octopus and reflectance of each material was integrated for every 5 nm from 430 nm and 650 nm. Integral values were treated as the total perceived energy from each material and expressed relative to white.

を見ると、550 nm から 500 nm にかけて光の反射率は急激に低くなる (Fig. 2)。スナダコ網膜の光受容感度の帯域がマダコより狭いか短波長寄りにあると仮定すれば、黄色素材から受容される光エネルギーはごく僅かなものになるため、黄色の隠れ場はかなり暗く見えたはずである。

特異的に背景と同色の色を隠れ場として選択したスナダコの隠れ場選択行動は、あたかも光の波長を弁別した上で色選択行動のように見えるものの、たとえスナダコが光の波長を弁別できなくても、上述したように、網膜の光受容感度の帯域の違いで説明が可能である。つまり、スナダコはマダコと同様、スナダコにとっての暗い色を選択していた可能性があると考えられる。

前報で報告した捕食行動による擬餌選択では背景とのコントラストの大きさが最も重要な選択要因であり、背景色が異なると選択される捕食対象の色も異なったが、今回の隠れ場の選択行動を検討した結果では、背景とのコントラストは関係なく、常に動物の眼にとってほとんど受容されない色の隠れ場が選択された。視覚情報として常に受容されにくい色の場所に身を隠し、摂餌の際にその色環境下で最も視認しやすい餌に高い反応を示すことは至極自然なことといえよう。

謝 辞

本論文の取りまとめにおいて御指導を賜りました鹿児島大学水産学部松岡達郎教授、ならびに英文校閲をしていただいた同学部講師 Miguel Vazquez 氏に深謝申し上げます。また、実験施設を使用するにあたり便宜を図ってくださった鹿児島大学水産学部附属水産実験所職員の方々、および供試個体の捕獲を手伝ってくれた同学部の学兄諸氏に心から感謝の意を表する。

文 献

- 1) Bubier NE, Lambert MS, Deeming DC, Ayres LL, Sibly RM. Time budget and colour preference (with specific reference to feeding) of ostrich (*Struthio camelus*) chicks in captivity. *British Poultry Science* 1996; **37**: 547–551.
- 2) Mastrota FN, Mench JA. Color avoidance in northern

- 3) bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Anim. Behav.* 1995; **50**: 519–526.
- 4) Tershy BR, Breese D. Color preference of the island endemic lizard *Uta palmeri* in relation to rat eradication campaigns. *Southwestern-Naturalist* 1994; **39**: 295–297.
- 5) Jonnalagadda DP, Johnson MC, Daniel III HJ, Singhas CA. Color preference in the red-spotted newt. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1993; **109**: 45–50.
- 6) Hernandez M, Torres R, Carnero A, Socorro AR, Mansito P. Atraccion al color de *Frankliniella occidentalis* (Perg., 1895) (*Thys.*, *Thripidae*) sobre crisantemo. *Boln. Asoc. Esp. Ent.* 1991; **15**: 145–151.
- 7) Monfitt HR. A color preference of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *J. Econ. Entomol.* 1964; **57**: 604–605.
- 8) Yudin LS, Mitchell WC, Cho JJ. Color preference of thrips (*Thys.*, *Thripidae*) with reference to aphids (*Hom.*, *Aphididae*) and leafminers in Hawaiian lettuce farms. *J. Econ. Entomol.* 1987; **80**: 51–55.
- 9) Brodsgaard HF. Coloured sticky traps for *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (*Thysanoptera.*, *Thripidae*) in glass-houses. *J. Appl. Ent.* 1989; **107**: 136–140.
- 10) Vernon RS, Gillespie DR. Spectral responsiveness of *Frankliniella occidentalis* (*Thysanoptera.*, *Thripidae*) determined by trap catches in greenhouses. *Environ. Entomol.* 1990; **19**: 1229–1241.
- 11) Matteson NA, Terry LI. Response to color by male and female *Frankliniella occidentalis* during swarming and non-swarming behavior. *Entomol. Exp. Appl.* 1992; **63**: 187–201.
- 12) 岡本 一, 川村軍蔵, 田中淑人. 異なる背景色におけるスズキのルーア一色の選択. 日水誌 2001; **67**: 449–454.
- 13) Ginetz RM, Larkin PA. Choice of colors of food items by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board. Can.* 1973; **30**: 229–234.
- 14) 原 富之. 頭足類網膜の感光色素. 「光感覚」(日本動物学会編) 学会出版センター, 東京, 1975; 53–88.
- 15) Messenger JB, Wilson AP, Hedge A. Some evidence for color-blindness in octopus. *J. Exp. Biol.* 1973; **59**: 77–94.
- 16) Roffe T. Spectral perception in *Octopus*: A behavioral study. *Vision Res.* 1975; **15**: 353–356.
- 17) Messenger JB. Evidence that octopus is color blind. *J. Exp. Biol.* 1977; **70**: 49–55.
- 18) Fingerman M, Brown FA Jr. A “purking shift” in insect vision. *Science* 1952; **116**: 171–172.
- 19) Snyder AW, Miller WH. Fly colour vision. *Vision Res.* 1972; **12**: 1389–1396.
- 20) Hanlon RT, Messenger JB. *Cephalopod Behaviour*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1996.
- 21) Kropf A, Brown PK, Hubbard R. Lumi- and meta-rhodopsins of squid and octopus. *Nature* 1959; **183**: 446–450.
- 22) Messenger JB. Comparative physiology of vision in molluscus. In: Autrum H. (eds) *Handbook of Sensory Physiology*, vol. VII/6C, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1981; 93–200.
- 23) 川村軍蔵, 信時一夫, 安樂和彦, 田中淑人, 岡本 一. 色弁別学習を用いたスナダコとマダコの色覚比較. 日水誌 2001; **67**: 35–39.
- 24) Hamasaki DI. The electroretinogram of the intact anesthetized octopus. *Vision Res.* 1968; **8**: 247–258.
- 25) Hamasaki DI. The ERG-determined spectral sensitivity of the octopus. *Vision Res.* 1968; **8**: 1013–1021.