

한국산 담수어류 버들붕어, *Macropodus ocellatus* (Pisces, Osphronemidae) 망막의 시각세포에 관한 연구

김재구 · 박종영*

전북대학교 자연과학대학 생물학과, 전북대학교 생물다양성연구소

Study on the Visual Cells in the Retina of *Macropodus ocellatus* (Pisces, Osphronemidae) Freshwater Fish from Korea by Jae Goo Kim and Jong Yong Park* (Faculty of Biological Science and Institute for Biodiversity Research, College of Natural Sciences, Chonbuk National University, Jeonju 54896, Republic of Korea)

ABSTRACT Using both light and scanning electron microscopies, it was investigated on the visual cells as well as the eyes of *Macropodus ocellatus* (Pisces, Osphronemidae). This species had a circular lens and yellowish cornea. The eyes had 3.5 ± 0.2 mm which is $31.1 \pm 3.0\%$ in a percentage of eye diameter relative to head length. The retina (158.2 ± 10.6 μ m) was built of several layers, including the visual cell layer which consists of three types of cells: single cones (27.8 ± 1.6 μ m) and equal double cone (33.9 ± 3.7 μ m), and large rods (57.3 ± 1.3 μ m). The visual cell layer then was classified into the correct pattern. All visual cells were clearly distinguished from two parts (inner and outer segments). The elongated rod cells were extend to the bottom of the retinal pigment epithelium. In scanning electron microscopy, the outer segment links to inner segment by so-called calyceal piles. The *M. ocellatus* single and double cones appearance form a flower-petal arrangement, which is a regular mosaic pattern that contains quadrilateral units by four double cones surrounding a single cone.

Key words: *Macropodus ocellatus*, visual cells, equal double cone, rod cell, quadrilateral mosaic model

서 론

농어목 버들붕어과에 속하는 버들붕어 *Macropodus ocellatus*는 연못, 농수로, 늪 등 물이 얇고 정수역의 수초가 많은 곳에서 수서 곤충을 주로 섭식하며 서식한다. 산란기는 6~7월로 알려져 있으며 수컷이 수표면에 거품집을 만들어 산란장으로 이용한다(Kim, 1997). 버들붕어과는 전 세계적으로 14종이 있으며 그중 버들붕어는 국내를 비롯하여 중국과 일본에 서식하는 것으로 알려져 있다(Kim and Park, 2002).

일반적으로 고등한 척추동물의 안구는 각막(cornea)과 공막(sclera)으로 구성되는 외막(outer coat)과 홍채(iris), 모양체(ciliary body), 맥락막(choroid)으로 구성된 중막(middle coat) 그리고 망막이 존재하는 내막(inner coat)으로 구분되며(George

and Robert, 2001; You and Park, 2008), 망막(retina)은 안구의 가장 안쪽 내벽에 위치하며 외부로부터 들어오는 빛을 감지하는 여러 신경조직의 연합층으로 구성된다(Polyak, 1957; Hagedorn *et al.*, 1998). 그중 시각정보를 인식하는 시각세포들은 원추세포(cone cell)와 간상세포(rod cell)가 존재한다. 원추세포는 그 모양과 종류에 따라 비교적 강한 파장대의 색을 구별하고, 간상세포는 약한 빛 환경에서 사물을 구분할 수 있는 명암을 감지한다(Peter and Joseph, 1996). 따라서 주행성과 야행성 어류에서 시각세포의 구성 밀도와 종류가 서로 상이하게 나타나고 있으며, 원추세포의 종류는 각각 동물의 서식방법에 따라 감지할 수 있는 빛의 파장, 즉 색을 구분하는 세포의 종류가 다양하게 나타난다(Polyak, 1957; Frank *et al.*, 2001; Kim and Park, 2016a). 일부 어류에서는 수심이 깊은 심해나 어두운 환경에 서식하는 종들은 시각세포층이 모두 간상세포로 구성되어 있거나 다층의 간상세포층 구조를 갖는 것으로 알려져 있다(Audesirk *et al.*, 2008). 또한 수심이 얇고 유속이 비교적

*Corresponding author: Jong Yong Park Tel: 82-63-270-3344,
Fax: 82-63-270-3362, E-mail: park7877@jbnu.ac.kr

빠른 곳에 서식하는 어류는 다양한 파장을 인식할 수 있는 다양한 형태의 원추세포들을 보유한다(Nag and Bhattacharjee, 2002; Kim and Park, 2017).

어류의 안구는 대부분 눈꺼풀이 없고 탄성이 없는 구형의 수정체를 보유하고 있다. 수정체는 고등한 포유동물과 다르게 후인근(retractor lentis muscle)을 통해 전후이동으로 초점을 맞추는 것으로 보고되어 있으며 수정체가 홍채를 벗어나 각막과 망막 사이를 자유롭게 이동할 수 있다(Nicol, 1989; Kim, 1997).

현재까지 경골어류 안구에 관한 연구는 시각세포의 형태학적 분석(Lyall, 1957; Collins and MacNichol, 1978; Monica, 2001; Thomas and Craig, 2010)과 시각세포층의 모자이크 패턴에 관한 연구(Lyall, 1956; Rossetto *et al.*, 1992; Yuko *et al.*, 1997), 배발생 단계의 안구형성과정(Fernald, 1985) 등에 대하여 비교적 활발한 연구가 진행되어 왔다. 하지만 시각세포의 정확한 형태와 미소서식환경에 대한 상관관계 연구는 전무한 실정이다.

따라서 본 연구는 농어목 버들붕어의 망막구조 및 시각세포들의 형태를 확인하여 농어목 어류 중 수표면 인근에 서식처를 갖는 종의 특이성과 미세서식처를 포함한 환경과 시각세포와의 상관관계를 규명하고자 하며 담수어류의 시각에 대한 연구의 기초자료를 제시하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 실험재료

버들붕어($n=10$, 49.8 ± 4.9 mm SL)는 2017년 5월에 전라북도 군산시 나운동($35^{\circ}57'01''$ N; $126^{\circ}41'30''$ E) 일대에서 족대(망목 4×4 mm)를 이용하여 채집하였다.

2. 실험방법

버들붕어의 안구 외부형태와 망막의 시각세포를 광학현미경과 주사전자현미경을 이용하여 확인하였다.

1) 광학현미경 관찰

족대를 이용하여 현장에서 채집한 개체는 실험실로 운반하여 안구를 적출하였다. 적출한 안구는 0.1M phosphate buffer (pH 7.4)로 조정된 4°C 2.5% glutaraldehyde에서 4시간 전고정하였으며 1% osmium tetroxide (OsO_4)로 90분간 후고정하였다. 이후 조직을 ethanol 농도 상승 순으로 탈수한 뒤 3:7 비율의 Epon 812로 포매하였으며 block으로 제작하였다. Block은 ultramicrotome (Leica, Reichert Ultracut S, Germany)으로 $0.5 \sim 0.8 \mu\text{m}$ 간격으로 semi-thin section 하였다. 절편은 1%

toluidine blue로 염색하였으며 일부 절편은 Aparicio and Marsden (1969)의 방법에 따라 H_2O_2 를 처리한 후 hematoxylin과 eosin으로 이중 염색하였다. 완성된 표본은 광학현미경(Carl Zeiss, AX10, Germany)과 Axio Vision (Carl Zeiss, Germany)을 이용하여 분석하였다.

2) 주사전자현미경 관찰

채집한 개체를 실험실 내에서 안구를 적출하였으며 적출한 안구는 0.1M phosphate buffer (pH 7.4)로 조정된 2.5% glutaraldehyde에 4°C 에서 4시간 전고정한 뒤 1% osmium tetroxide (OsO_4)로 90분간 후고정하였다. Ethanol 농도 상승 순으로 탈수하였으며 tert-butyl alcohol (TBA)을 이용하여 동결 건조하였다. 건조된 조직은 stub에 부착시켰으며 조직이 부착된 stub는 OsO_4 를 이용하여 코팅하였으며 완성된 조직은 주사전자현미경(Hitachi, SN-3000, Japan)으로 20 kV에서 관찰 및 촬영하였다.

결 과

1. 안구의 외부형태

버들붕어의 안구는 3.5 ± 0.2 mm의 크기였으며 두장대 안경 비율은 31.1 ± 3.0 이었다. 안구는 가로 세로 안경이 유사한 구형의 안구를 가지고 있었으며 안구를 감싸고 있는 외부조직인 각막은 노란색으로 확인되었다(Fig. 1a, b).

2. 망막의 구성과 시각세포

버들붕어는 여러 층의 신경연합층으로 구성된 기본적인 망막구조를 가지고 있었다(Fig. 1c). 색소상피층(retina pigment epithelium) 아래 시각세포층(visual cell layer)이 존재하였으며 시각세포층에는 단일원추세포와 동형 이중원추세포 그리고 간상세포를 확인할 수 있었다. 시각세포층 아래는 시각세포의 핵들이 존재하는 바깥핵층(outer nuclear layer)과 신경가지들로 구성된 바깥말기층(outer plexiform layer)을 시작으로 속핵층(inner nuclear layer), 속말기층(inner plexiform layer), 신경절 세포층 순으로 망막을 구성하고 있었다. 전체 망막의 두께는 $158.2 \pm 10.6 \mu\text{m}$ 였으며, 시각세포의 핵이 존재하는 바깥핵층의 두께는 $6.7 \pm 0.8 \mu\text{m}$ 였다(Fig. 1c). 단일원추세포는 $27.8 \pm 1.5 \mu\text{m}$ 의 길이였으며 직경은 $4.5 \pm 0.2 \mu\text{m}$ 로 확인되었다. 동형 이중원추세포는 $33.9 \pm 3.7 \mu\text{m}$ 의 길이였으며 직경은 두 개의 원추세포로 구성되기 때문에 $7.4 \pm 0.2 \mu\text{m}$ 로 단일원추세포보다 두꺼운 것으로 확인되었다. 간상세포는 길이 $57.3 \pm 1.3 \mu\text{m}$ 였으며 직경 $2.7 \pm 0.1 \mu\text{m}$ 로 확인되었다(Figs. 1d, 2).

버들붕어의 시각세포를 주사전자현미경을 이용하여 관찰

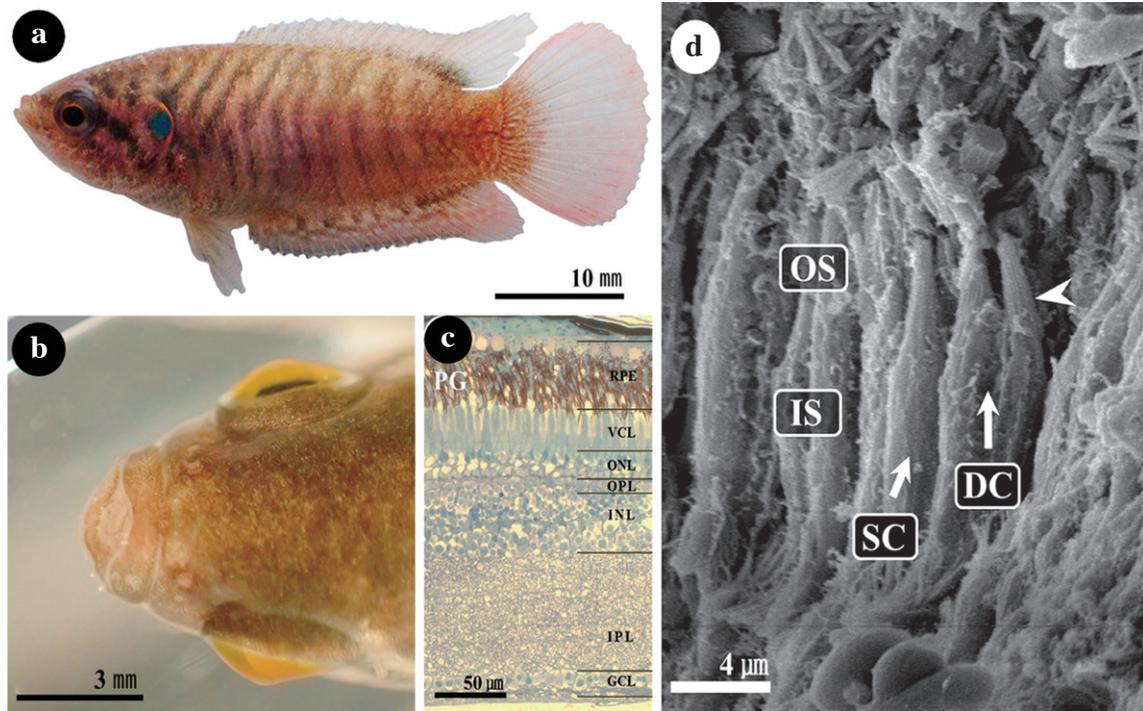


Fig. 1. External morphology and gross sections of the retina used by light microscope and scanning electron microscope of *Macropodus ocellatus*. (a) *M. ocellatus* (49.8 ± 4.9 mm), (b) Upper view of eyes, (c) Longitudinal sections of the retina, (d) Scanning electron micrograph of visual cells. DC; double cone, GCL; ganglion cell layer, INL; inner nuclear layer, IS; inner segment, IPL; inner plexiform layer, ONL; outer nuclear, OPL; outer plexiform layer, OS; outer segment, RPE; retina pigment epithelium, SC; single cone, VCL; visual cell layer. arrowheads; calyceal processes.

한 결과, 단일원추세포와 동형 이중원추세포와 간상세포를 확인할 수 있었다. 광학현미경으로 관찰한 결과와 같이 시각세포들은 내절과 외절로 구분되고 내절은 장타원형, 외절은 원추세포가 원뿔형, 간상세포는 막대형으로 구분되었다. 시각세포의 내절과 외절에는 극상의 형태로 주변을 둘러싼 배상극(calyceal process)들이 분포하고 있었다(Fig. 1d; arrowhead).

버들붕어의 시각세포층을 수평 절단하여 관찰하였다. 단일원추세포를 중심으로 동형 이중원추세포가 사각의 배열로 네변을 감싸는 정방형 모자이크 형태(quadrilateral mosaic model)로 나타났다(Fig. 2).

고 찰

버들붕어의 망막과 시각세포를 조사한 결과, 안구의 크기는 3.5 ± 0.2 mm로 확인되었다. 두장대 안경비율은 31.1 ± 3.0 로 비교적 컸으며 각막은 노란색이었다. 다른 농어목 어류와 같이 비교적 큰 안구를 보유하고 있었지만(Kim *et al.*, 2014; Kim and Park, 2016b) 노란색의 각막을 보유한 것은 버들붕어의 서식환경에 대한 적응의 결과로 사료된다.

버들붕어의 망막은 기존 연구의 어류들과 같이 기본적인 신경연합층의 망막구조를 가지고 있었으며 158.2 ± 10.6 μm의 두께를 확인할 수 있었다. 국내에 보고된 담수어류의 망막과 비교한 결과 꺾지 *Coreoperca herzi*가 약 277.8 μm, 왕종개 *Iksookimia longicoprus*는 216.4 μm로 버들붕어보다는 두꺼웠다(Kim *et al.*, 2014; Kim and Park, 2015). 꺾지와 왕종개는 시각세포층을 구성하는 시각세포의 길이에 따라 다르게 나타나는 것으로 사료된다. 버들붕어의 시각세포는 단일원추세포와 동형 이중원추세포, 간상세포로 구성되어 있었다. 또한 원추세포들이 정방형 배열을 나타내고 있었다. 이는 기존의 연구들과 같이 농어목 어류의 시각세포들과 같은 것으로 확인되었다(Kim *et al.*, 2014; Kim and Park, 2016b). Lyall (1957)과 Collins and MacNichol (1978)는 각각 경골어류 시각세포층에서 단일원추세포, 이중원추세포, 삼중원추세포(triple cone cell), 사중원추세포(quadruple cone cell) 등 4가지 형태의 원추세포를 확인하였다. 이러한 결과는 물속에 서식하는 어류의 색 구별 능력과 연관성이 있으며 시각세포의 종류에 따라 각각의 인식 파장이 구분된다(Fernald, 1988; Meer van der, 1992). 따라서 색을 구분할 수 있는 능력은 어류의 망막을 구성하는 시각세포의 종류들에 다양성과 연관성이 있다(Marc and Sperling,

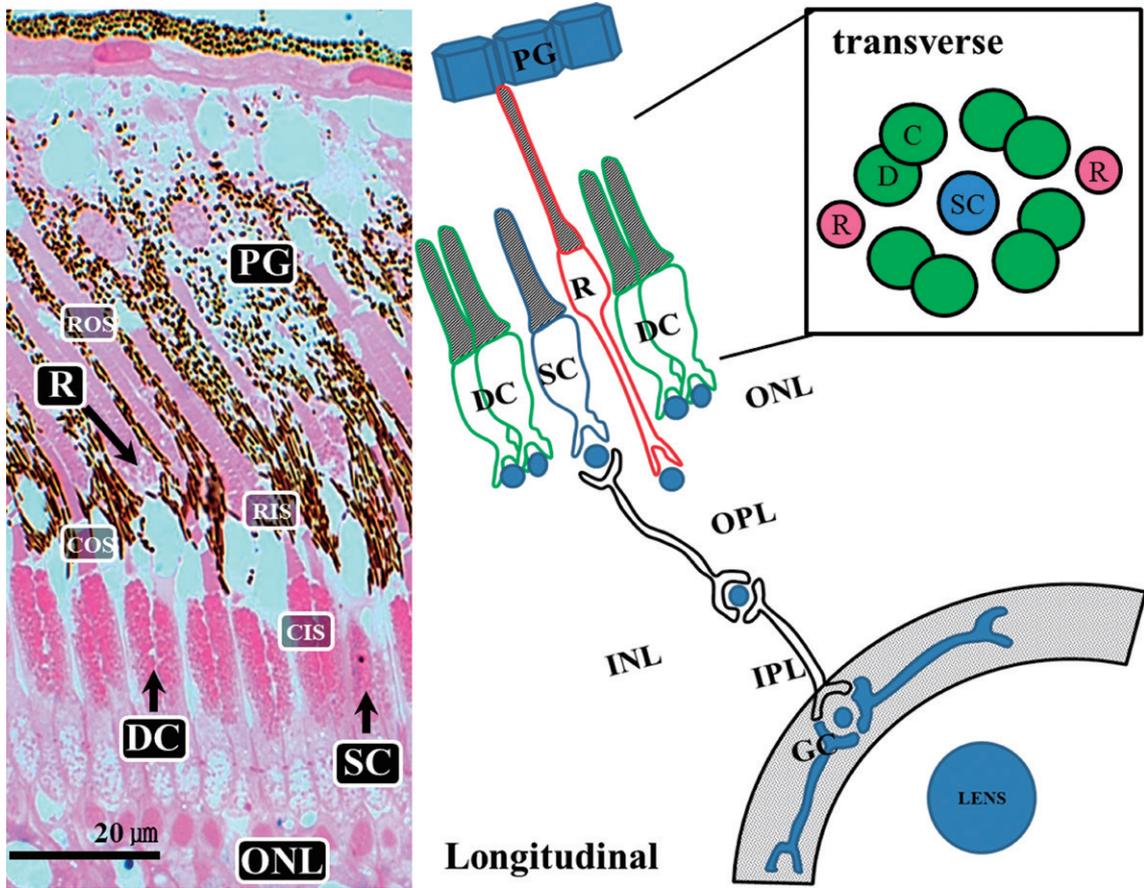


Fig. 2. The Visual cell layer by semi-thin sections stained with H&E and diagram in the *Macropodus ocellatus* retina. Transverse and longitudinal sections showing a mosaic model and visual cells. Diagram based on the left micrograph. CIS; cone cell inner segment, COS; cone cell outer segment, DC; double cone, GC; ganglion cell, INL; inner nuclear layer, IPL; inner plexiform layer, ONL; outer nuclear, OPL; outer plexiform layer, PG; pigment granules, R; rod cell, RIS; rod cell inner segment, ROS; rod cell outer segment, SC; single cone.

1976; Meer van der, 1992; Audesirk *et al.*, 2008). 기존의 연구에서 잉어목의 어류들은 비교적 낮은 수심에 서식하여 단파장에서부터 장파장까지 다양한 파장을 흡수할 수 있는 이형 이중원추세포, 짧은 단일원추세포 등이 알려져 있다 (Kim and Park, 2015; Kim and Park, 2016a). 이에 반해 깊은 수심을 선호하는 농어목 어류는 장파장의 빛이 투과하지 못하기 때문에 주로 중파장과 단파장을 흡수하는 단일원추세포와 동형 이중원추세포를 보유하는 것으로 알려져 있다 (Kim *et al.*, 2014; Kim and Park, 2015). 본 연구의 버들붕어 역시 기존의 농어목 어류의 시각세포 구성과 일치하였지만 다른 농어목 어류에 비해 낮은 수심의 수표면을 선호한다는 생태적 특징이 다른 것으로 확인되었다. 따라서 버들붕어는 낮은 수심에서도 빛을 효과적으로 인식할 수 있는 특수한 환경적응에 의해 각막의 색을 변화시킨 것으로 판단된다. 시각세포층을 수평 절단하여 관찰한 결과, 왕종개는 이형 이중원추세포가 규칙적인 배열로 인해 열 배열 (row-type)의 모자이크 형태, 꺾지와 구피 *Poecilia reticulata*의 패턴은 동형 이중원추세포와 짧은

단일원추세포를 보유하기 때문에 정방형 패턴으로 구성된다 (Yvette, 1980; Kim *et al.*, 2014; Kim and Park, 2015). Nag and Bhattacharjee (2002)는 같은 과 (Family) 내에서의 시각세포 배열 차이는 그들의 서식환경 및 먹이를 먹는 습성에 따라 다르게 나타난다고 하였다. 따라서 버들붕어는 동체시력이 발달한 농어목에 속하는 어류의 특징을 가지고 수표면에서 서식하기 위해서 각막을 변형한 광필터로 이용하는 것으로 사료된다.

간상세포는 낮은 광량에서 명암을 구별하게 하며 이를 통해 사물을 감지할 수 있다. 심해어류에서 다층의 간상세포로만 구성된 망막을 보유하는 종과 간상세포가 원추세포보다 크게 발달한 야행성어류에 관한 연구가 있다 (George and Robert, 2001; Hirt and wagner, 2005). 버들붕어의 간상세포를 광학현미경과 전자현미경으로 확인한 결과, 원추세포들 사이에 간상세포가 고르게 분포한 점으로 볼 때 색을 구별함과 동시에 어두운 환경에서 빛을 감지할 수 있는 것으로 사료된다.

주사전자현미경적 관찰에서 나타난 버들붕어의 시각세포는 동형 이중원추세포와 간상세포로 구분되었으며 내절과 외

절을 연결해주는 배상극을 원추세포와 간상세포에서 확인하였다. 대부분의 어류에서 내절에는 많은 수의 미토콘드리아를 가지고 있다고 알려져 있으며 시각세포의 형태에 따라 미토콘드리아의 밀도는 달라진다고 보고되었다 (Donatti and Fanta, 2007). 본 연구에서 확인된 배상극은 내절과 외절의 신호를 빠르게 전달하는 구조로 알려져 있으며 배상극의 수는 시각세포의 종류에 따라 다양한 것으로 보고된 바 있다 (Frank *et al.*, 2001; Sahly *et al.*, 2012).

버들붕어는 두장대 안경비가 비교적 크고 노란색의 각막을 갖는다. 시각세포층에는 동형 이중원추세포와 단일원추세포 및 간상세포가 정방형 배열로 나타났으며 시각세포의 내절과 외절에는 배상극이 존재하였다. 이러한 특징은 버들붕어의 서식환경 및 생태적인 특징 즉 낮은 수심의 수표면, 수초에 산란 거품집을 만들고 먹이활동을 하는 등의 생태적 특징과 잘 일치하는 것으로 판단되며 노란 각막의 역할과 시각세포의 미세구조는 추후 연구가 필요하며 시각세포의 종류와 구조에 따른 서식환경과의 상호관계에 관한 지속적인 연구가 필요하다.

요 약

한국산 담수어류 버들붕어의 눈을 관찰하고 시각을 담당하는 망막의 시각세포 구조를 광학현미경과 주사전자현미경을 이용하여 조사하였다. 버들붕어는 구형의 수정체를 보유하고 있었으며, 각막은 노란색으로 확인하였다. 눈은 3.5 ± 0.2 mm의 크기였으며 두장/안경비는 31.1 ± 5.0 으로 비교적 큰 눈을 가지고 있었다. 버들붕어의 망막은 158.2 ± 10.6 μ m의 두께였으며 시각세포층에는 간상세포 (57.3 ± 1.3), 동형 이중원추세포 (33.9 ± 3.7) 및 단일원추세포 (27.8 ± 1.6)로 구성되어 있었으며 횡단면을 확인한 결과 정방형의 모자이크 모델을 보유하고 있었다. 모든 시각세포는 내절과 외절의 구분이 뚜렷하였으며 간상세포가 원추세포보다 더 길어 원추세포들의 외절과 외절 사이에 간상세포의 내절이 존재하였다. 간상세포의 외절은 망막 색소상피층 아래까지 신장되어 있었다. 전자현미경을 통해 미세구조를 확인한 결과 원추세포와 간상세포 모두 내절과 외절을 연결하는 배상극이 관찰되었으며 간상세포 및 동형 이중원추세포의 형태가 뚜렷하게 구분되었다. 시각세포의 횡단면을 관찰한 결과 짧은 단일원추세포를 기준으로 상하좌우에 동형 이중원추세포가 정방형 배열을 하고 있었다.

사 사

이 논문은 2016년 정부재원(국립대학 혁신지원사업비) 지원을 받아 연구함.

REFERENCES

- Aparicio, S.R. and P. Marsden. 1969. Application of standard micro-anatomical staining methods to epoxy resin-embedded sections. *J. Clin. Path.*, 22: 589-592.
- Audesirk, G., T. Audesirk and B.E. Byers. 2008. *Biology: Life on earth* 8th edition. Prentice Hall, New Jersey, pp. 817-831.
- Collins, B.A. and E.F. MacNichol. 1978. Triple cones found in retinas of 3 fish species. *Cell. Mol. Life Sci.*, 35: 106-108.
- Donatti, L. and E. Fanta. 2007. Fine structure of the retinal pigment epithelium and cone of Antarctic fish *Notothenia coriiceps* Richardson in light and dark-conditions. *Rev. Bras. Zool.*, 24: 33-40.
- Fernald, R.D. 1985. Growth of the teleost eye: novel solutions to complex constraints. *Environ. Biol. Fish.*, 13: 113-123.
- Fernald, R.D. 1988. Aquatic adaptations in fish eyes. In: Atema, J., R.R. Fay, A.N. Popper and W.N. Tavolga (eds.), *Sensory Biology of Aquatic Animals*. Springer Verlag, New York, pp. 435-466.
- Frank, R., R.M. Roland and S. Ulrich. 2001. Outer retinal fine structure of the garfish *Belone belone* (L.) (Belontiidae, Teleostei) during light and dark adaptation-photoreceptors, cone patterns and densities. *Acta Zool.*, 82: 89-105.
- George, C.K. and K.C. Robert. 2001. *Comparative anatomy of vertebrates*. McGraw Hill, New York, pp. 387-454.
- Hagedorn, M., A.F. Mack, B. Evans and R.D. Fernald. 1998. The embryogenesis of rod photoreceptors in the teleost fish retina, *Haplochromis burtoni*. *Dev. Brain Res.*, 108: 217-227.
- Hirt, B. and H.J. Wagner. 2005. The organization of the inner retina in a pure-rod deep-sea fish. *Brain Behav. Evolut.*, 65: 157-167.
- Kim, I.S. 1997. *Illustrated Encyclopedia of Fauna & Flora of Korea*, Vol. 37, Freshwater Fishes. Ministry of Education, 629pp. (in Korean)
- Kim, I.S. and J.Y. Park. 2002. *Freshwater fishes of Korea*. Kyohak Publishing, Seoul, 467pp. (in Korean)
- Kim, J.G., J.Y. Park and C.H. Kim. 2014. Visual cells in the retina of the aucha perch *Coreoperca herzi* Herzenstein, 1896 (Pisces; Centropomidae) of Korea. *J. Appl. Ichthyol.*, 30: 172-174.
- Kim, J.G. and J.Y. Park. 2015. Visual cells in the retina of *Iksookimia longicarpa* (Pisces; Cobitidae) of Korea. *Korean J. Ichthyol.*, 27: 257-262. (in Korean)
- Kim, J.G. and J.Y. Park. 2016a. A comparative study on the visual cells in two Korean bittering fishes. *Korean J. Ichthyol.*, 28: 67-71. (in Korean)
- Kim, J.G. and J.Y. Park. 2016b. Visual cells of the introduced bluegill *Lepomis macrochirus* (Pisces; Centropomidae) of Korea. *Applied Microscopy*, 46: 89-92.
- Kim, J.G. and J.Y. Park. 2017. Morphological characteristics of visual cells in the endemic Korean loach *Kichulchoia multifasciata* (Pisces; Cobitidae) by microscopy. *Folia Morphol.*, 76: 186-190.

- Lyall, A.H. 1956. Occurrence of triple and quadruple cones in the retina of the minnow (*Phoxinus laevis*). *Nature*, 177: 1086-1087.
- Lyall, A.H. 1957. Cone arrangements in teleost retinæ. *Quart. J. Micr. Sci.*, 98: 189-201.
- Marc, R.E. and H.G. Sperling. 1976. The chromatic organization of the goldfish cone mosaic. *Vision Res.*, 16: 1211-1224.
- Meer, H.J. van der. 1992. Constructional morphology of photoreceptor patterns in percomorph fish. *Acta Biotheor.*, 40: 51-85.
- Monica, R.L. 2001. Morphology of the eye and visual acuities in the settlement-intervals of some coral reef fishes (Labridae, Scaridae). *Environ. Biol. Fish.*, 62: 365-378.
- Nag, T.C. and J. Bhattacharjee. 2002. Retinal cytoarchitecture in some mountain-stream teleosts of India. *Environ. Biol. Fish.*, 63: 435-449.
- Nicol, J.A.C. 1989. The eyes of fishes. Clarendon Press, Oxford, pp. 82-142.
- Peter, B.M. and J.C.J. Joseph. 1996. Fishes: an introduction to ichthyology. Prentice Hall, New Jersey, pp. 152-156.
- Polyak, S. 1957. The vertebrate visual system. University of Chicago Press, Chicago, pp. 1-178.
- Rossetto, E.S., H. Dolder and I. Sazima. 1992. Doble cone mosaic pattern in the retina of larval and adult piranha, *Serrasalmus spilopleura*. *Experientia*, 48: 597-599.
- Sahly, I., E. Dufour, S. Cataldo, M. Vincent, B. Amel, P. Isabelle, P. Elise, E. Amrit, C. Diane, A. Asadollah, E. Inga, L. Andrea, I. Maria, H. Jean-Pierre, W. Dominique, S. José-Alain, E.A. Aziz and P. Christine. 2012. Localization of Usher 1 proteins to the photoreceptor calyceal processes, which are absent from mice. *J. Cell. Biol.*, 199: 381-399.
- Thomas, J.L. and W.H. Craig. 2010. Ocular dimensions and cone photoreceptor topography in adult Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Environ. Biol. Fish.*, 88: 369-376.
- You, M.J. and J.Y. Park. 2008. Comparative study of the retinal structure in two Korean endemic freshwater fishes, *Zacco koreanus* (Cyprinidae) and *Pseudobagrus koreanus* (Bagridae) based on their habitats. *Korean J. Ichthyol.*, 20: 97-104. (in Korean)
- Yuko, N., O. Tadashi, T. Fumio and M. Toshiteru. 1997. Three-dimensional reconstitution of cone arrangement on the spherical surface of the retina in the medaka eyes. *Zool. Sci.*, 14: 795-801.
- Yvette, W.K. 1980. Cone mosaics in a teleost retina: Changes during light and dark adaptation. *Experientia*, 36: 1371-1374.