

イヌ眼底で観察される  
細胞性輝板の形態学的研究

山口大学大学院連合獣医学研究科

山植 康弘

2015年3月

## 目次

総序	1
第1章 イヌ眼底の細胞性輝板に見られる肉眼的多様性およびその組織学的 観察	
序文	7
材料及び方法	11
結果	13
考察	17
小括	24
第2章 イヌ眼底における細胞性輝板、線状中心野および杆状体密度の空間的 位置関係	
序文	25
材料及び方法	29
結果	33
考察	36
小括	42
総括	43

謝辞・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 47

参考文献・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 48

付図および付図説明・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 56

## 総 序

輝板は、眼底の脈絡膜内に存在し、網膜色素上皮層直下の脈絡膜毛細血管層と脈絡膜固有層の間にある。輝板は網膜を通過した光を反射し、再び光受容器を刺激することにより、暗所視の感度を高める (Miller and Murphy, 1995)。

哺乳類の輝板（脈絡膜性輝板 *choroidal tapetum*）はすべて眼底の脈絡膜内に存在するが、組織構造によって線維性輝板 *Tapetum fibrosum* (Fibrous tapetum) と細胞性輝板 *Tapetum cellulosum* (Cellular tapetum) に分けられる。線維性輝板はウシ目反芻亜目（ラクダ類を除く）、ウマ目、クジラ目、海牛目およびゾウ目にある。一方、典型的な細胞性輝板はイヌ、ネコ、アザラシなどの海獣類を含むネコ目の動物にあり、また、サル目のキツネザル科とネズミ目のパカ科においては非典型的な形で見られる (Schwab et al., 2002; Ollivier et al., 2004)。

線維性輝板はそのほとんどがコラーゲン線維で占められており、これら線維は太さと線維間距離が均一な線維束の集合である (Bellairs et al., 1975; Bortolami et al., 1979; Braekevelt, 1986; Young et al., 1988; Shinozaki et al., 2013)。細胞性輝板は直方体の輝板細胞がレンガ状に積み上げられたもので、細胞内には規則的に配列する小杆状体を備える。これら小杆状体は、太さ、長さおよび間隔がほぼ等しく配列している (Bernstein and Pease, 1959; Büssow et al., 1980; Lesiuk and Braekvelt, 1983; Braekevelt, 1990)。輝板は、線維性および細胞性の双方において、屈折率の高い層と低い層とが何層にも重なることで、非理想型重層薄膜干渉により特定の波長域の光を反射すると考えられている (Land, 1972; Schwab et al., 2002)。

今回、研究の対象としたイヌの細胞性輝板は、丸みを帯びた三角形で、底辺はほぼ水平で、頂点は視神経円板の背側に位置する。輝板の底辺はほとんどの

個体では視神経円板に接し、輝板の厚さは中央部が最も厚い (Lesiuk and Braekvelt, 1983; Wen et al., 1985; Ollivier et al., 2004)。ただし、輝板の広がり  
りと厚さにおいて、大きな個体差があるとの報告がある (Janssens, 2002; Granar et al., 2011)。

イヌでは、「線状中心野」と呼ばれる視神経細胞の高密度部は、主に視神経円板から側頭方向に水平に伸び、輝板の範囲内に位置する。輝板は暗所視に優位に働くが、輝板を被う網膜の色素上皮層は色素を欠くために、日光下の視覚は、輝板から反射した散乱光により解像度が減少する可能性があると言及されてきた (Hebel, 1976; Miller and Murphy, 1995; Ollivier et al., 2004; Hall, 2007)。  
しかし、線状中心野が輝板の範囲内にあることは事実であるが、イヌで輝板の厚さの分布と線状中心野との関係について観察した報告は見られない。

暗所視および薄明視では杆状体が主に機能することから、杆状体は輝板と密

接な関係があると推察される。しかし、輝板と杆状体の関係を観察した報告はなく、さらには、視細胞の分布に関する報告は多数あるものの、そのほとんどは錐状体に関するもので、杆状体の分布に関する報告自体が少ない (Mowat et al., 2008)。

イヌの視覚は、ヒトと比較して視力が悪く、また、二色性色覚であるために色覚も劣る。しかし、動体視力、暗所視および視野の広がり、ヒトより優れているとされている (Miller and Murphy, 1995)。しかし、ヒトの視覚は高等霊長類にのみ共通する特徴で、ほとんどの哺乳類は二色性色覚動物であり、イヌの視力も他の多くの哺乳類と比較して劣るものではない。輝板を持つ動物間における暗所視の能力を測定した報告はないが、イヌの暗所視の能力はネコを上回るとされていることから、イヌにとって暗所視は特に重要であると考えられる (Miller and Murphy, 1995; Samuelson, 2007)。ただし、この能力(暗所視)

は、家畜化されたイヌにとって、と言うよりも、イヌの祖先型であるオオカミにとって重要な意味を持っていたのだろう。

著者は、イヌの眼球を観察する中で、輝板の個体差が大きいことに気付いた。

輝板の個体差に関して文献学的検索をしたところ、輝板の個体差に関する広範な調査報告は、スウェーデンの研究者によるもの (Janssens, 2002; Granar et al., 2011) のみである。また、従来の眼球の構造に関する形態学的研究のほとんどは、多くの構成要素、たとえば輝板、視細胞、視神経細胞をそれぞれ個別に観察したもので、それらの相互関係を論じた報告は少ない。

そこで、本論文の第 1 章では主に鳥取県で得られたイヌの輝板を肉眼的に観察し、その多様性を報告し、さらにその代表的な例を組織学的に解析した。第 2 章では、暗所視に働く輝板と杆状体の相互関係を、輝板の厚さの分布と杆状体の密度の分布とに着目して観察した。さらに、輝板が昼光視の能力を妨げる可



能性が指摘されてきたことから、輝板の厚さの分布と線状中心野の位置とを観

察し、輝板と昼光視の関係を考察した。

## 第1章

### イヌ眼底の細胞性輝板に見られる

### 肉眼的多様性およびその組織学的観察

#### 序 文

食肉目を含む多くの哺乳類は、夜間などの暗い環境で光を受けると眼が反射して輝く。これは眼底に存在する輝板 *Tapetum lucidum* が光を反射するためである。輝板は、網膜を通過した光を反射して網膜を再度通過させることにより暗所視の感度を高めると信じられている。輝板は、眼底の脈絡膜内にあって、網膜色素上皮層直下の脈絡膜毛細血管層と脈絡膜固有層の間に存在する。網膜色素上皮層は、その名のとおり細胞内に多量のメラニン色素を含有し、網膜を

通過した光を吸収するが、輝板を被う網膜色素上皮層は、例外的に色素を欠く。

そのために、眼底にある輝板を肉眼でも明瞭に観察することができる (Miller and Murphy, 1995)。

イヌの輝板は、レンガ状に積み重ねられた多層の輝板細胞層から構成される。

輝板の中央部が最も厚く 15 から 20 の輝板細胞層からなり、辺縁部に向かうに

したがって層は薄くなる。輝板細胞の細胞質のほとんどは規則的な配列をした

小杆状体で満たされ、その太さや長さ、細胞内での間隔はほぼ均等である

(Lesiuk and Braekvelt, 1983)。

肉眼的にイヌの輝板は、眼底のほぼ背側半分を占め、底辺が視神経円板に接

し頂点が丸みを帯びた三角形を呈する。輝板の色は、緑色、黄緑色、黄金色、

赤茶色、灰色や薄紫色などである。また、輝板以外の眼底は、赤茶色やこげ茶

色などである。被毛の色と輝板の色は関係があるとされるが、輝板の形状と色

彩はイヌによって様々である (Wyman and Donovan, 1965; Diesem, 1975; Janssens, 2002; Narfström and Petersen-Jones, 2007; Granar et al., 2011)。

一般的に、ヨークシャー・テリアやチワワを含む小型犬種の輝板は相対的に縮小している。また、ラブラドル・レトリバーやビーグルでは先天的輝板無形成が報告されている。さらに、薄青色や多色の虹彩を持つ灰色の被毛のイヌでは、輝板の領域が小さいか、または完全に欠損するなど毛色との関係も指摘されている (Heywood, 1972; Bellhorn et al., 1975; Burn et al., 1988; Janssens, 2002; Narfström and Petersen-Jones, 2007; Granar et al., 2011)。

Wyman and Donovan (1965) は、輝板周縁部の薄い輝板細胞層に緑、青、オレンジなどの多色の斑点が認められることを報告している。このようなモザイク模様は年齢とともに増加し、さらに小型犬種でより顕著に見られる。このように、肉眼レベルの観察で、輝板には毛色、年齢、家系などに起因して個体差が

見られるとの報告があるが、これら変化の組織学的な研究はあまりなされていない。

本章では、健康と思われるイヌの輝板で、肉眼レベルで観察できる多様性を報告し、ついで代表的な例を組織学的に検討する。また、輝板の形態の多様性に関連する因子として遺伝的要素すなわち、先天的、家系的および被毛色が指摘されてきたが、本章では年齢との関係について考察した。

## 材料及び方法

材料として、ビーグル 5 例 (2-3 歳)、チワワ 1 例 (10 歳)、雌雄からなる雑種 47 例 (1-13 歳) を含む計 53 例のイヌの眼球を用いた。なお、53 例中 32 例は 5 歳未満、21 例は 5 歳以上であった。雑種 47 例は二酸化炭素を用いて安楽死され、他の 6 例は眼と関係のない他の研究のために、ペントバルビタールを用いて安楽死された。

すべてのイヌの両眼は、死後 2 時間以内に採取された。肉眼的研究のために、すべての例において、片側の眼を赤道面に沿って切開し、眼底をデジタルカメラ (EX-Z400、カシオ、東京、日本) で撮影した。組織学的研究のために、ビーグル 5 例、チワワ 1 例、雑種 18 例を用い、硝子体眼房内に 3% グルタルアルデヒド・10% ホルムアルデヒドを注入した。固定後、眼球後部を脱水し、ニトロセルロース (Collodion、Wako、大阪、日本) に包埋した。30-40  $\mu\text{m}$  厚の切

片を作成し、ヘマトキシリン・エオジン (HE) またはチオニン染色をした。ビーグル 5 例において、網膜と脈絡膜を含めた輝板領域の 40  $\mu\text{m}$  厚切片を 0.5-2 mm 間隔で作成し、輝板の厚さの測定と色素上皮層の観察をした後、三次元構築した。

なお、本研究における動物実験は鳥取大学動物実験委員会のガイドラインに従って行われた。

## 結 果

### 肉眼的観察

観察した 53 例の輝板のうち、以下の特徴を有する 29 例の輝板を正常とした。

正常な輝板とは、すなわち、1) 輝板の角は丸みを帯び、かつ滑らかな輪郭を持つ三角形であり 2) 輝板の底辺はほぼ水平で、かつ、視神経乳頭に接するものである。これらの底辺と視神経円板の位置的關係は、輝板底辺が視神経円板背側に接するものが 7 例、輝板底辺が視神経円板の高さにあるものが 16 例、輝板が視神経円板を取り囲むものが 5 例であった (図 1)。輝板の底辺が視神経円板の背方にありながら、形状および色彩から見て正常例と判定したものは、ビーグルの 1 例のみであった (図 2)。輝板の頂点は、視神経円板の垂直線よりやや側頭側に位置し、鼻側は側頭側よりも幅が長かった。また、鼻側の角は、側頭側のそれよりも鋭角であった。色調は一様ではなく、黄色や黄緑、やや銀白色か



ら青緑がかった色調をしていたが、いずれも中央部が最も明るかった（図 3）。

組織学的観察をもとにすると、輝板の色調は輝板の厚さを反映するので、中央部が最も厚いと言える。

異常な輝板は、正常な輝板よりも小さく、形、輪郭、色調も様々であった（図 4）。この場合、輝板は周囲から消失して縮小していたので、輝板底辺は視神経円板から離れ、特に鼻側端が消失しているもの、不規則な底辺を持ち縮小したもの、輝板の反射が弱く縮小したものなどが見られた。軽度な場合は、輪郭が不規則で鼻側が薄くなっていた（図 4A）。最も重度なチワワの例では、輝板はまったく認められず、通常、輝板が存在すると思われる範囲は、周囲より明るく赤褐色を呈していた（図 4D）。なお、輝板の外観は正常、異常な型をとおして左右差はほとんどなかった。

異常な輝板と年齢の関係については、5歳未満の35例では、異常な輝板の割

合が 31%であったが、5 歳以上の 18 例では、異常な輝板の割合が 72%あった。

すなわち、年齢の上昇にともなって異常な輝板が増加する傾向を示した。さら

に、異常な輝板は加齢に伴って重症化する傾向を示した。

### 組織学的観察

正常な輝板では、輝板を被う色素上皮層は色素を消失していたが（図 5）が、

輝板辺縁部の狭い領域の色素上皮層には少量の色素を含んでいた。輝板組織の

分布は肉眼的輝板の範囲とかなり一致した。輝板は中央部分で厚く、最も厚い

部位は視神経円板の背側の側頭側であった(図 6)。正常な輝板の最厚部は 26-70

μm と多様で、平均は  $53 \pm 17 \mu\text{m}$  であり、最小 9 層、最大 20 層の輝板細胞層か

ら構成されていた。

異常例の輝板は例外なく薄かった。異常な輝板の形状にかかわらず、色素を

持たない色素上皮層は、正常な輝板のそれと同様な広がりを示した。脈絡膜と色素を持つ色素上皮層の色調と量は、すべての例で正常例と同じであった(図7)。

すなわち、今回の観察例に色素形成異常の個体はなかった。肉眼的に輝板が欠損したチワワでは、断片的な輝板組織が見られ、また色素を持たない色素上皮層の広がり、他の異常例と同様に正常な輝板を持つものと同様であった(図8A)。チワワで、肉眼的に眼底が赤褐色に見えた領域は、脈絡膜の色素に異常は認められないものの、色素上皮層の色素を欠いていた(図8B)。

## 考 察

正常なイヌの輝板の範囲や色調の多様性に関する報告がある (Janssens, 2002; Narfström and Petersen-Jones, 2007; Granar et al., 2011)。その中で、輝板はチワワを含む小型種や青灰色の毛色の犬種では、ほとんど発達しない (Janssens, 2002; Narfström and Petersen-Jones, 2007)。また、脈絡膜の色素沈着の程度は、輝板の発達にかなり関連している (Heywood, 1972; Janssens, 2002)。興味深いことに、アルビノ種のフェレットやシャムネコは、脈絡膜の色素沈着が欠落しているのに、輝板は存在している (Thibos et al., 1980; Tjälve and Frank, 1984)。Thibos et al. (1980) によると、シャムネコの脈絡膜には色素細胞は含まれているが、色素産生能に欠けている。シャムネコの脈絡膜には色素は全くないが、輝板は存在する。これは、輝板細胞が脈絡膜の色素細胞と同様に神経堤細胞に由来しているためである。青眼で白い被毛を持つネコは、

輝板を欠き、脈絡膜の色素沈着もない。この例では、神経堤細胞が眼球に移動しないため色素細胞も輝板細胞もできないためと考えられる。本研究で観察された全ての場合において脈絡膜の色素沈着は正常であったことから、色素細胞と輝板細胞の共通前駆細胞である神経堤細胞の眼球への移動は正常であった、すなわち、発生学的に輝板細胞の前駆細胞の脈絡膜内への分布に異常はなかったと推測される。

色素を持たない色素上皮層は、輝板の範囲や形状にかかわらず、正常な輝板を有する網膜における分布とほぼ等しく分布していた。チワワに輝板は見られなかったが、色素を持たない色素上皮層は正常な輝板における分布と同様な分布をしていた。犬の輝板は生後に発生し、生後約6ヵ月でほぼ完成する (Parry, 1953; Janssens, 2002)。細胞性輝板と色素を持たない色素上皮層との発生学的関係に関する研究は見られない。しかし、ウシの眼の発生学的研究によると、

輝板部位以外の色素を持つ色素上皮層と将来輝板になる予定の部位の色素を持たない色素上皮層のパターンは、妊娠初期に確立される (Feeney-Burns and Mixon, 1979)。すなわち、色素を持たない色素上皮層の範囲は、輝板の発生前に決定されている。したがって、色素を持たない色素上皮層は輝板の発生と直接関係がないため、輝板の退行とも直接関係していないと推測され、輝板が退行しても色素上皮層の色素量に変化が及ばないのだろう。なお、輝板の正常、異常にかかわらず、色素を持たない色素上皮層の範囲は、常にほぼ一定であるとの報告は他に見られない。

本研究において、異常な輝板の割合は加齢とともに増加傾向を示し、異常な輝板は全てで縮小していた。また、組織学的に、異常な輝板の最も厚い部位の細胞層数は減少していた。そのため、輝板細胞の消失が輝板全体に一様に起こるならば、輝板の薄い部位、すなわち輝板の辺縁部が最初に消失することにな

る。したがって、輝板の形態学的な異常は、輝板細胞数の減少に基づいていると考えられる。

正常なイヌの輝板に見られる多様性に関する研究では (Janssens, 2002; Granar et al., 2011)、輝板の多様性と品種、毛色、輝板に影響を及ぼす血統の関係を主に論じ、加齢との関係に言及するものは少ない。唯一、Wyman and Donovan (1965) は、”Beadiness refers to the mosaic pattern observed at the periphery of the tapetum. The degree of beadiness increased with the age of the dog, a phenomenon which was more apparent in small breeds of dogs” と記載している。彼らの言う”Beadiness”の本態は分かりにくいだが、本研究での異常な輝板の不規則な輪郭に対応すると思われる。彼らは、異常な輝板は加齢と関係があると指摘している。本研究では、イヌの輝板は今回のチワワの例に見られたように、品種、毛色および血統によって輝板の無形成や低形成が惹起さ

れることに加えて、加齢とともに縮小する傾向があることを再確認したと言える。

加齢に伴い異常な輝板の出現率が増加する傾向があるが、これは輝板細胞が細胞死を起こし、再生しないことを示唆している。ある種の薬物、例えばβアドレナリン阻害因子 (SCH19927) (Schiavo et al., 1984)、マクロライド系抗生物質 (ロザラミシン) (Massa et al., 1984)、aromatase inhibitor (CGS 14796C) (Schiavo et al., 1988)、azaride antibiotics (CP62,993) (Fortner et al., 1993)、antipsychotic agent (1192U90) (Dillberger et al., 1996) により、他に目立った障害を伴うことなく選択的に、輝板からの反射の消失あるいは輝板細胞の変性が起こると報告されている。このことから、輝板細胞はある種の薬物に耐性が低いことがうかがえる。さらに、輝板細胞の退化は、栄養不良によっても起こり得る可能性も報告されている。イヌの輝板細胞のほとんどは長細い小杆状体



で満たされている (Wen et al., 1982; Lesiuk and Braekvelt, 1983)が、小杆状体は亜鉛を豊富に含み (Karcioglu, 1982; Wen et al., 1982; Wen et al., 1985)、小杆状体の構造の維持に寄与している。輝板細胞の小杆状体で亜鉛が欠乏する先天的な異常例では、眼底検査で輝板の反射が消失し、輝板を観察することができない。しかも、電子顕微鏡的観察によると、小杆状体の規則正しい配列が失われている (Wen et al., 1982; Wen et al., 1985)。加えて、亜鉛をキレート化する薬物をイヌに投与すると非可逆的な輝板の脱色を引き起こす (Sato, 1985; Fortner et al., 1993)。ヒトでは、亜鉛を投与することで、加齢性黄斑変性の進行を遅らせ、視力喪失の危険性を減少させることが知られている (Prasad, 2003)。イヌの亜鉛不足はヒトと同様の器官に作用する (Cumming and Kovacic, 2009)。もし亜鉛不足が、ヒトと同様に高齢犬においてもまれな事例ではないなら、加齢による亜鉛不足のために、輝板細胞は徐々に減少しているのかもしれない

ない。加えて、輝板は大量のシステインを含んでいる(Wen et al., 1982)。亜鉛と容易に結合するシステインは、量的に最も重要な抗酸化剤であるグルタチオンの生合成に必須である。加齢による体内のシステインやグルタチオン量の低下は、様々な加齢性退行変性の原因、あるいは助長因子となる (Dröge, 2005)。加齢により亜鉛やシステインが減少すると、相互依存的に輝板細胞の変性を惹き起す可能性があると考えられる。

## 小 括

イヌの輝板に見られる形態的な多様性について検索した。正常な輝板は、視神経円板の背側に位置していた。網膜上での形態は、丸みを帯びた頂点となめらかな輪郭を持った三角形であった。一方、異常な輝板は、正常なものと比較して分布域が狭く、形、辺縁および色調がより不定であり、輝板自体が完全に消失するものもあった。また、正常な輝板は輝板の中央部が厚く、辺縁が薄くなっていたが、異常な輝板は、中央、辺縁ともに薄かった。しかし、色素を持たない網膜色素上皮層の分布は、輝板の範囲や形状にかかわらず一定であった。異常な輝板の出現率が加齢に伴って増加する傾向を示したが、これは輝板細胞数の減少によるためと考えられ、輝板細胞が細胞死を起こすと同時に、再生しないことが示唆された。

## 第 2 章

### イヌ眼底における

### 細胞性輝板、線状中心野および杆状体密度の

### 空間的位置関係

#### 序 文

イヌ科動物は昼夜を問わず活発に活動する。イヌ科動物の視覚系はこのことに対応して広範な光条件下で機能を発揮し、とりわけ弱い光を感知する能力を向上させることで、イヌ科動物特有の生態学的地位を獲得してきた。イヌは、いくつかの方法で弱い光での視力を向上させている。一般に、哺乳類の網膜全体は暗所視に働く杆状体が優位を占めるが、たとえば昼行性のヒトでは視野の

中央部は錐状体が優勢である。しかし、イヌでは同部位においても杆状体が優勢である。さらに、イヌの眼底のほぼ背側半分には輝板があり、暗所視の向上に大きな役割を果たしている (Jacobs et al., 1993; Miller and Murphy, 1995; Ahnelt and Kolb, 2000; Mowat et al., 2008)。

視細胞の分布に関する研究は多くの動物を通じて見られるが、多くは錐状体の分布に関するもので、杆状体に関する研究は少なく、イヌに関する報告も少ない (Mowat et al., 2008)。錐状体は細胞密度が低いことと各錐状体色素に対する抗体が市販されていることにより密度分布を容易に研究できる上に、錐状体は明所での形状視と色覚に関与することから、昼光性動物である人との関連が高いことに起因すると思われる。杆状体は、前述のようにヒトとの関連で関心が低いことに加えて、小型で高密度の杆状体を観察する簡便な方法がないことに起因すると思われる。

視神経細胞の分布は、大きく分けて線状中心野と正円中心野の 2 型がある。

線状中心野は地上性動物一般に見られる。線状中心野は、視神経細胞の等密度線の分布が水平線を軸とした長楕円形を描き、眼が側面にあつて、捕食獣を常に警戒する動物でとりわけ顕著である。一方、正円中心野は、視神経細胞の等密度線が同心円状になるもので、樹上生活をするものや水棲動物のように水平方向と同様に垂直方向の視野も重要な種に見られる。この他に、夜行性小動物や巧みな動きをする鼻を持つゾウなど、視神経細胞の分布において異なった型もある (Hughes, 1977)。イヌの視神経細胞の分布は線状中心野型であり、最高密度部は側頭側に位置し、ここから鼻側方向に広がりを持つ (Krinke et al., 1981; Peichl, 1992; Gonzalez-Soriano et al., 1995)。線状中心野は輝板内に位置していることから、輝板は暗所視の感度を高めるが、昼光下において輝板から反射した散乱光により解像度を減少させる可能性が指摘されてきた (Hebel,

1976; Miller and Murphy, 1995; Ollivier et.al., 2004; Hall, 2007)。しかし、輝板の厚さの分布と線状中心野の関係について論じた報告はない。

視覚に関する形態学的研究では、輝板、視細胞および視神経細胞が別々に研究されてきたため、輝板と視細胞、あるいは、視神経細胞との相互の関係が論じられてこなかった。本章では、輝板の厚さの分布、杆状体密度および線状中心野の空間的关系について検索し、それらの相互関係と昼光下でのイヌの視覚について検討する。

## 材料及び方法

雑種成犬の正常な眼球を材料に用いた。「正常」とは、第 1 章で正常と判定した輝板、すなわち、頂点が丸みを帯び、なめらかな輪郭を持つ三角形で、その底辺が視神経円板に接しているものである。眼球は死後 1 時間以内に摘出し、固定した。

なお、本研究における動物実験は鳥取大学動物実験委員会のガイドラインに従って行われた。

### ホールマウント標本

杆状体密度と視神経細胞密度の関係を決定するために、3 頭のイヌから摘出した眼球 3 個（標本記番号を DR11, 12 および 13 とする）をホールマウントのために使用した。摘出した眼球は、鋸状縁付近で切断し、眼球後半部を 10%ホル



マリンに浸漬固定した。固定開始から 2 時間以内に眼球から網膜を切り離し、ゼラチンを塗布したカバーガラスにおき、網膜を展開するために、網膜の水平および垂直方向で切り込みを入れた。さらに、ホルマリン蒸気に数時間暴露することでカバーガラスに網膜を固着した。ニッスル染色のためにチオニンで染色後、上昇アルコール系列で脱水し、キシレンで透徹を行い、カナダバルサムで封入した。作成したホールマウント標本には、網膜視神経細胞と杆状体の撮影点を決定するために 1mm 方眼を画線した透明なフィルムを貼付した。視神経細胞は 10 倍または 20 倍、杆状体は 40 倍または 100 倍の対物レンズで顕微鏡写真を撮影した。すべての写真は、線状中心野と視神経円板を通る子午線に沿って 1mm 方眼の中央部で撮影した。ホールマウントした網膜から選択した部位における杆状体と視神経細胞の像は、40 倍または 100 倍の対物レンズを使用した Olympus DXC-5500/OL カメラと DP コントローラーソフトウェア

(Olympus, 東京, 日本) を装備した Olympus 社の顕微鏡 BH-2 により撮影した。

### 組織学的観察

視神経細胞密度と輝板の厚さとの関係を決定するために 5 頭のイヌの両眼を用いた。肉眼的観察で正常な輝板を持つことが確認できた新鮮な眼球中に、3% グルタルアルデヒド-10%ホルマリンを硝子体眼房内に注入し固定した。固定後、眼球後半部を脱水し、ニトロセルロース (Colloidin, WAKO, 大阪, 日本) に包埋後、矢状方向に 30-40 $\mu\text{m}$  の厚さの切片を作成し、HE またはチオニンで染色した。

輝板の厚さの分布地図を作成するために、さらに 3 頭のイヌから摘出した 3 個の眼球を用いた。上記の方法によって固定後、眼球後半部をパラフィンに包

埋後、500 $\mu\text{m}$  間隔で矢状方向に 5 $\mu\text{m}$  の厚さの切片を作成し、HE 染色し、上述した顕微鏡およびカメラで撮影した。輝板の厚さの分布地図は、この切片より再構成した。

#### 統計学的分析

杆状体密度の統計学的解析は、一元配置分散分析法(ANOVA)を用い、事後多重比較検定として Tukey-Kramer 比較検定法を行った。P 値 $<0.05$  を有意差とした。

## 結 果

### 輝板の厚さの分布

本研究において、固定や脱水に伴う不定な収縮を考慮して、輝板の厚さを細胞層数で表した。輝板は中央部分で厚く、最も厚い部分は、中央より側頭側にそれた部分で、9 から 12 層の輝板細胞層から構成されていた（図 9、10）。

### 杆状体密度

ホルマウント標本の観察により、統計的な解析をするまでもなく杆状体の密度および個々の大きさには明らかな違いが認められた（図 11）。輝板が最も厚い部位では、杆状体の直径は小さく、視神経細胞の密度は中程度であった。輝板の背側の薄い部位では、杆状体の直径は大きく、視神経細胞密度は低かった。線状中心野においては、杆状体の直径は上記の中間で、視神経細胞は小型細胞

のみが高密度で分布していた（図 11）。

正常な輝板を有する網膜において、図 12A および 13A に示した部位で杆状体の密度を測定した。

各個体の選択した部位間の杆状体密度は、one-way ANOVA の解析により有意差があった。DR11（図 12B）の杆状体密度は  $215,000 \pm 19,000/\text{mm}^2$  から  $532,000 \pm 68,000/\text{mm}^2$  の範囲であり、平均は  $365,000/\text{mm}^2$  であった。また、DR12（図 13B）では、杆状体密度は  $199,000 \pm 16,000/\text{mm}^2$  から  $538,000 \pm 25,000/\text{mm}^2$  の範囲で、平均は  $384,000/\text{mm}^2$  であった。密度が最高および最低を示す部位での比率は、2.5 倍（DR11 の部位 3 と 11）および 2.7 倍（DR12 の部位 4 と 14）であった。従って、杆状体密度は選択した部位間で大きな違いはなかった。線状中心野を通り子午線に沿うと、杆状体密度が最も高い部位は線状中心野の背側部であり、線状中心野における杆状体密度よりも有

意に高かった (図 12B、13B)。視神経円板を通り子午線に沿うと、杆状体密度は  $199,000 \pm 16,000/\text{mm}^2$  から  $416,000 \pm 25,000/\text{mm}^2$  の範囲で、平均は  $318,000/\text{mm}^2$  であった。杆状体密度が最も高い部位 18 は、輝板の厚い部分とほぼ一致し、その場所は視神経円板の背側であったが (図 13C)、部位 4 および 5 よりも杆状体密度は明らかに低かった。

#### 線状中心野と輝板

線状中心野は、眼球側頭側の視神経円板を通る水平線上にあり、鼻側にわずかに広がっていた (図 12A、13A、14)。視神経細胞の密度が最も高い部位は、線状中心野の鼻側端と側頭端のほぼ中間であった。網膜と脈絡膜の組織切片において、線状中心野は輝板内に位置していたが、輝板の最も厚い部分より腹側、すなわち輝板の比較的薄い部位にあった (図 10B、C)。

## 考 察

### 輝板と線状中心野の関係

輝板は夜間視によく適応しているが、散乱光により昼間視における解像度を減じているかもしれないと指摘されてきた (Hebel, 1976; Miller and Murphy, 1995; Ollivier et al., 2004; Hall, 2007)。本研究において、線状中心野は輝板内に位置していることが確認できたが、その位置は、輝板の最も厚い部位ではなく、それよりも腹側の比較的薄い部位にあった。輝板の厚さと線状中心野の位置的関係は、昼間視における輝板の負の効果をいくらか減ずるかもしれないが、昼光下において輝板から反射した散乱光が解像度を減少させることを否定する理由とはならないだろう。

輝板の厚さと線状中心野の関係は、ウマの眼球について報告がある (Shinozaki et al., 2013)。彼女らは、輝板が昼間視での視力に重大な影響を与え

ないだろうと考えている。その理由として次の3点を挙げている。第1に、輝板は青味を帯びた色調であることから、輝板から反射した光の波長が昼間視での形状視で機能する、長波長および中間波長に対応した錐状体（M/L 錐状体）の視物質のスペクトルピークとかけ離れている、すなわち、M/L 錐状体に強い影響を与える波長の光を反射していない。第2に、眼球の大きさと視神経細胞密度から解剖学的に推測される視力は、視力に依存する行動の観察から推測される行動学的視力とよく一致する。そして第3として、線状中心野は輝板の薄い部位に位置している。また、第2番目の理由を支持するものとして、イヌやウマを含む多くの動物種で、行動学的視力は解剖学的に推測される視力と非常に似ているとの報告がある（Timny and Keil, 1992; Gianfranceschi et al., 1999）。解剖学的視力の推定方法は、視神経細胞の最高密度と眼球のサイズに基づいて算定されるため、輝板の有無は関係がない。輝板が昼間視の視力を減ずるのな



らば、同じような眼球サイズと視神経細胞密度を有する動物間では、視力は輝板を持たない動物の方が輝板を持つ動物よりも優れた結果になるはずであるが、行動学的視力検査でそのような傾向が見られないのである。したがって、イヌでも輝板は昼間視における視力を有意に減じないと推測される。

#### *輝板と杆状体密度の関係*

イヌの杆状体密度の研究は少ない。Mowat et al. (2008) によると、杆状体密度は線状中心野の中心部で  $501,000/\text{mm}^2$ 、腹側周縁部で  $304,800/\text{mm}^2$  であった。また、中心部には杆状体と錐状体両方の最も密度の高い部位を含んでいた。今研究において、杆状体密度は線状中心野の最高密度部ではなくて、その背側部で最も高かった。しかしながら Mowat et al. (2008) が計測したのは、線状中心野の中心部と腹側周縁部の 2 カ所のみである。イヌ科動物であるブチハイエナ

は細胞性輝板を有しており、ブチハイエナの網膜の杆状体密度は、 $566,300/\text{mm}^2$  から  $289,400/\text{mm}^2$  の範囲で、中心部から辺縁部に向かって直線的に減少する (Calderone et al., 2003)。ネコの眼球において、杆状体密度は中央部位が最も低く ( $300,000$  から  $350,000/\text{mm}^2$ ) 辺縁に向かって増加し、最大  $550,000/\text{mm}^2$  になった後に減少し、鋸状縁に近づくと  $300,000/\text{mm}^2$  になる。杆状体密度は、腹-背軸および鼻-側頭軸両方で同様な傾向が見られる (Steinberg et al., 1973)。

それゆえ、ネコとハイエナにおいて杆状体密度と輝板の厚さに関する関係は見られない。本研究において、杆状体密度は  $199,000/\text{mm}^2$  から  $538,000/\text{mm}^2$  の範囲であり、イヌ (Mowat et al., 2008)、ネコ (Steinberg et al., 1973) およびハイエナ (Calderone et al., 2003) のものと同様であった。また、本研究では、杆状体密度が最も高い部位は、輝板の厚さが最も厚い部位とほぼ一致していた。では、なぜネコとハイエナでは、最も杆状体密度の高い部位と、輝板の最も厚い部位

が直接関連していないのだろうか。その理由の 1 つとして、杆状体密度は網膜を通じてあまり違いがないために、部位差を明瞭にあらわしにくいことがある。

ネコ (Steinberg et al., 1973) およびハイエナ (Calderone et al., 2003) では、最も高い杆状体密度は、最も低いその 2 倍以内である。さらに、これらの研究では、杆状体密度と輝板の厚さの関係を考慮していないので、彼らの結果のみではネコやハイエナにおいて、輝板の厚さと杆状体密度の関係を断定できない。

有蹄類における杆状体密度の報告もある (Chandler et al., 1999; Shinozaki et al., 2010a)。ヒツジでは、杆状体密度が高い部位は、視神経円板の背側に位置する幅の広い水平な帯状領域である。水平方向の線状中心野は、この高い杆状体密度の幅の広い帯状領域の中に位置している。最も高い杆状体密度の部位は、本研究と同様に水平線状中心野の背側に位置している。ヒツジの線維性輝

板は視神経円板の背側に位置する水平な帯状部分と側頭側端でこれから背側に伸び出す部位からなる。線状中心野はこの輝板の中にあり、したがって、線状中心野も側頭側端でこれから背側に伸び出す部位を持つ。輝板の最も厚い部位は線状中心野の水平部位の背側に位置している (Shinozaki et al., 2010a; Shinozaki et al., 2010b)。このように、ヒツジにおける輝板、線状中心野および杆状体密度の空間的關係は本研究の結果とよく類似している。輝板を持たないブタの眼球では、水平線状中心野は視神経円板の背側に位置するが (Hebel, 1976)、杆状体密度は視神経円板よりも腹側で最も高い (Chandler et al., 1999)。これら、ブタとヒツジの結果を比較すると、杆状体密度は線状中心野と関係しないことが示唆される。線状中心野は錐状体密度が高く、昼間視に有用であり視力の高さのもととなる。このことは、杆状体密度が高い部位と線状中心野が一致しない理由かもしれない。

## 小 括

イヌの正常な輝板を用いて、輝板の厚さの分布、線状中心野および杆状体密度の空間的位置関係を詳細に検索した。輝板は中央部が厚く、最厚部は中央より側頭側寄りであった。線状中心野は、側頭半球の視神経円板を通る水平線上看られ、鼻側半球にわずかに広がっていた。杆状体の密度が最も高い部位は線状中心野の背側部であり、その部位は線状中心野の杆状体密度よりも高く、輝板の最厚部とほぼ一致した。また、視神経細胞の密度が最も高い中央部位は、線状中心野の鼻側端と側頭端のほぼ中間にあった。線状中心野は輝板の範囲内に位置していたが、輝板の比較的薄い部位にあったことなどから、輝板は昼間視におけるイヌの視力を有意に減じないと推測される。

## 総括

イヌの視覚系は、杆状体が優位を占める網膜と網膜を通過した光を反射して再度網膜を通過させる輝板を利用することで、暗所での視覚（暗所視）の感度を高めると考えられている。しかし、視神経細胞が高密度に分布する線状中心野が、輝板内部に位置していることから、輝板は暗所視の感度を高めるが、昼光下で輝板から反射した散乱光により解像度を減少させる可能性が指摘されている。本研究では、イヌの輝板で見られる形態的な多様性について肉眼的、顕微鏡的に検索したのち、暗所視で機能する輝板の厚さの空間的分布と杆状体の密度の分布との関係、および、輝板の厚さの分布と線状中心野の分布域を詳細に観察し、以下の知見を得た。

- 1) 正常な輝板は、視神経円板の背側に位置し、丸みを帯びた頂点となめら

かな輪郭を持った三角形であった。一方、異常な輝板は、正常なものと比較して分布域が狭く、形、辺縁および色調がより不定であり、輝板が完全に消失するものも見られた。

- 2) 正常な輝板は、輝板の中央部が厚く、辺縁が薄くなっていたが、異常な輝板は、中央、辺縁ともに薄かった。しかし、色素を持たない網膜色素上皮層は、輝板の範囲や形状にかかわらず、正常な輝板に対応した分布範囲を有していた。
- 3) 異常な輝板の出現率が加齢に伴って増加する傾向を示した。これは輝板細胞数の減少によるためと考えられ、輝板細胞が細胞死を起こすとともに、再生しないことを示唆した。
- 4) 輝板の厚さの分布、線状中心野および杆状体細胞密度の位相的關係を詳細に検索した。輝板は中央部が概して厚かったが、最も厚い部位は中央

より側頭側寄りであった。線状中心野は、側頭半球の視神経円板を通る水平線上に見られ、鼻側半球にわずかに広がっていた。杆状体の密度が最も高い部位は線状中心野の背側部であり、輝板の最も厚い部位とほぼ一致した。

- 5) 視神経細胞の密度が最も密度の高い部位は、線状中心野の鼻側端と側頭端のほぼ中間であった。線状中心野は輝板の範囲内に位置していたが、輝板の比較的薄い部位に対応していたことなどから、輝板が昼間視におけるイヌの視力を有意に減じるものではないと推測された。

本研究により、輝板の個体差及び加齢との関係、ならびに輝板の厚さの分布、線状中心野および杆状体密度間の空間的位置関係の詳細を明らかにすることができた。これまでのイヌの網膜を含む眼球の構造に関する知見に加え、本研究



によって明らかになった細胞性輝板およびそれに関連する構造の形態学的な知見

は、イヌの視覚機構の解明に大いに寄与するものと考ええる。

## 謝 辞

博士論文の作成にあたり、終始御懇厚なご指導、ご助言を賜りました鳥取大学 上原 正人 名誉教授ならびに、鳥取大学農学部 共同獣医学科 獣医解剖学教室 保坂 善真 教授に深謝致します。

また、終始ご協力下さいました教室員各位に感謝します。

## 参考文献

Ahnelt, P. K., Kolb, H. 2000. The mammalian photoreceptor mosaic-adaptive design. *Prog. Retin. Eye Res.* **19**:711-777.

Bellairs, R., Harkness, M. L.R., Harkness, R. D. 1975. The structure of the tapetum of the eye of the sheep. *Cell Tissue Res.* **157**:73-91.

Bellhorn, R. W., Bellhorn, M. B., Swarm, R. L., Impellizzeri, C. W. 1975. Hereditary tapetal abnormality in the beagle. *Ophthalmic. Res.* **7**: 250-260.

Bernstein, M. H., Pease, D. C. 1959. Electron microscopy of the tapetum lucidum of the cat. *J. Biophysic. Biochem. Cytol.* **5**:35-40.

Bortolami, R., Callegari, E., Lucchi, M. L. 1979. Ultrastructural observations on the tapetum lucidum fibrosum. *Anat. Histol. Embryol.* **8**:72-78.

Braekevelt, C. R. 1986. Fine structure of the bovine tapetum fibrosum. *Anat. Histol. Embryol.* **15**:215-222.

Braekevelt, C. R. 1990. Fine structure of the feline tapetum lucidum. *Anat. Histol. Embryol.* **19**:97-105.

Burns, M. S., Bellhorn, R. W., Impellizzeri, C. W., Aguirre, G. D., Laties, A. M. 1988. Development of hereditary tapetal degeneration in the beagle dog. *Curr. Eye Res.* **7**:

103-114.

Büssow, H., Baumgarten, H. G., Hansson, C., 1980. The tapetal cell: A unique melanocyte in the tapetum lucidum cellulosum of the cat (*Felis domestica* L.). *Anat. Embryol. (Berl)* **158**:289-302.

Calderone, J. B., Reese, B. E., Jacobs, G. H. 2003. Topography of photoreceptors and retinal ganglion cells in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Brain Behav. Evol.* **62**:182-192.

Chandler, M. J., Smith, P. J., Samuelson, D. A., Mackay, E. O. 1999. Photoreceptor density of the domestic pig retina. *Vet. Ophthalmol.* **2**:179-184.

Cummings, J. E., Kovacic, J. P. 2009. The ubiquitous role of zinc in health and disease. *J. Vet. Emerg. Crit. Care* **19**:215-240.

Diesem, C. 1975. Carnivore sense organs and common integument. pp. 1741-1768. *In*: Sisson and Grossman's The Anatomy of the Domestic Animals, 5th ed. (Getty, R. ed.), WB Saunders, Philadelphia.

Dillberger, J. E., Peiffer, R. L., Dykstra, M. J., O'Mara, M., Patel, D. K. 1996. The experimental antipsychotic agent 1192U90 targets tapetum lucidum in canine eyes. *Toxicol. Pathol.* **24**: 595-601.

Dröge, W. 2005. Oxidative stress and ageing: is ageing a cysteine deficiency syndrome? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* **360**:2355-2372.

Feeney-Burns, L., Mixon, R. N. 1979. Development of amelanotic retinal pigment epithelium in eyes with a tapetum lucidum: Melanosome autophagy and termination of melanogenesis. *Dev. Biol.* **72**: 73-88.

Fortner, J. H., Milisen, W. B., Lundeen, G. R., Jakowski, A. B., Marsh, P. M. 1993. Tapetal effect of an azalide antibiotic following oral administration in beagle dogs. *Fundam. Appl. Toxicol.* **21**: 164-173.

Gianfranceschi, L., Fiorentini, A., Maffei, L. 1999. Behavioural visual acuity of wild type and *bcl2* transgenic mouse. *Vis. Res.* **39**:569-574.

Gonzalez-Soriano, J., Rodriguez-Veiga, E., Martinez-Sainz, P., Mayayo-Vicente, S., Marin-Garcia, P. 1995. A quantitative study of ganglion cells in the German shepherd dog retina. *Anat. Histol. Embryol.* **24**:61-65.

Granar, M. I. K. S., Nilsson, B. R., Hamberg-Nyström, H. L. 2011. Normal color variations of the canine ocular fundus, a retrospective study in Swedish dogs. *Acta Vet. Scand.* **53**:13.

Hall, C. 2007. The impact of visual perception on equine learning. *Behav. Processes* **76**:29-33.

Hebel, R. 1976. Distribution of retinal ganglion cells in five mammalian species (pig, sheep, ox, horse, dog). *Anat. Embryol. (Berl)* **150**:45-51.

Heywood, R. 1972. An anomaly of the ocular fundus of the beagle dog. *J. Small Anim. Pract.* **13**: 213-215.

Hughes, A. 1977. The topography of vision in mammals of contrasting life style: Comparative optics and retinal organization. *In*: Crescetti F, editor. *The Visual System in Vertebrates*. Berlin: Springer. p613-756.

Jacobs, G. H., Deegan, J. F., 2nd., Crognale, M. A., Fenwick, J. A. 1993. Photopigments of dogs and foxes and their implications for canid vision. *Vis. Neurosci.* **10**:173-180.

Janssens, G. H. R. R. 2002. Normal variation of the ocular fundus in dogs. *EJCAP* **12**: 193-198.

Karcioglu, Z. A. 1982. Zinc in the eye. *Surv. Ophthalmol.* **27**:114-122.

Krinke, A., Schnider, K., Lundbeck, E., Krinke, G. 1981. Ganglionic cell distribution in the central area of the beagle dog retina. *Zbl. Vet. Med. C. Anat. Histol. Embryol.* **10**:26-35.

Land, M. F. 1972. The physics and biology of animal reflectors. *Prog. Biophys. Mol. Biol.* **24**:75–106.

Lesiuk, T. P., Braekevelt, C. R. 1983. Fine structure of the canine tapetum lucidum. *J. Anat.* **136**:157-164.

Massa, T., Davis, G. J., Schiavo, D., Sinha, D. P., Szot, R. J., Black, H. E., Schwartz, E. 1984. Tapetal changes in beagle dogs. II. Ocular changes after intravenous administration of a macrolide antibiotic-Rosaramicin. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* **72**: 195-200.

Miller, P. E., Murphy, C. J. 1995. Vision in dogs. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* **207**:1623-1634.

Mowat, F. M., Petersen-Jones, S. M., Williamson, H., Williams, D. L., Luthert, P. J., Ali, R. R., Bainbridge, J. W. 2008. Topographical characterization of cone photoreceptors and the area centralis of the canine retina. *Mol. Vis.* **14**:2518-2527.

Narfström, K., Petersen-Jones, S. 2007. Diseases of the canine ocular fundus. pp. 944-1025. *In: Veterinary Ophthalmology*, 4th ed. (Gelatt, K. N. ed.), Blackwell Publishing, Oxford.

Ollivier, F. J., Samuelson, D. A., Brooks, D. E., Lewis, P. A., Kallberg, M. E., Komáromy, A. M. 2004. Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). *Vet. Ophthalmol.* **7**:11–22.

Parry, H. B. 1953. Degenerations of the dog retina. I. Structure and development of the retina of the normal dog. *Br. J. Ophthalmol.* **37**: 385-404.

Peichl, L. 1992. Topography of ganglion cells in the dog and wolf retina. *J. Comp. Neurol.* **324**:603-620.

Prasad, A. S. 2003. Zinc deficiency. *BMJ* **326**:409-410.

Samuelson, D. A., 2007. Ophthalmic anatomy. pp. 37-148. *In: Veterinary Ophthalmology*, 4th ed. (Gelatt, K. N. ed.), Blackwell Publishing, Oxford.

Sato, S. 1985. Toxic effects on the visual system of diaminodiphenoxybutane, quinine, and ethambutol in conscious dogs. *Fundam. Appl. Toxicol.* **5**:777-784.

Schiavo, D. M., Sinha, D. P., Black, H. E., Arthaud, L., Massa, T., Murphy, B. F., Szot, R. J., Schwartz, E. 1984. Tapetal changes in beagle dogs. I. Ocular changes after oral administration of a beta-adrenergic blocking agent-SCH 19927. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* **72**: 187-194.

Schiavo, D. M., Green, J. D., Traina, V. M., Spaet, R., Zaidi, I. 1988. Tapetal changes in beagle dogs following oral administration of CGS 14796C, a potential aromatase inhibitor. *Fundam. Appl. Toxicol.* **10**: 329-334.

Schwab, I. R., Yuen, C. K., Buyukmihci, N. C., Blankenship, T. N., Fitzgerald, P. G. 2002. Evolution of the tapetum. *Trans. Am. Ophthalmol. Soc.* **100**:187-200.

Shinozaki, A., Hosaka, Y., Imagawa, T., Uehara, M. 2010a. Topography of ganglion cells and photoreceptors in the sheep retina. *J. Comp. Neurol.* **518**:2305-2315.



Shinozaki, A., Hosaka, Y., Imagawa, T., Uehara, M. 2010b. Relationship between distribution of tapetum fibrosum and retinal pigment epithelium in the sheep eye. *J. Vet. Med. Sci.* **72**:211-215.

Shinozaki, A., Takagi, S., Hosaka, Y. Z., Uehara, M. 2013. The fibrous tapetum of the horse eye. *J. Anat.* **223**:509-518.

Steinberg, R. H., Reid, M., Lacy, P. L. 1973. The distribution of rods and cones in the retina of the cat (*Felis domesticus*). *J. Comp. Neurol.* **148**:229-248.

Thibos, L. N., Levick, W. R., Morstyn, R. 1980. Ocular pigmentation in white and Siamese cats. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* **19**:475-486.

Timney, B., Keil, K. 1992. Visual acuity in the horse. *Vis. Res.* **32**:2289-2293.

Tjälve, H., Frank, A. 1984. Tapetum lucidum in the pigmented and albino ferret. *Exp. Eye Res.* **38**: 341-351.

Wen, G. Y., Sturman, J. A., Wisniewski, H. M., MacDonald, A., Niemann, W. H. 1982. Chemical and ultrastructural changes in tapetum of beagles with a hereditary abnormality. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* **23**: 733-742.

Wen, G. Y., Sturman, J. A., Shek, J. W. 1985. A comparative study of the tapetum, retina and skull of the ferret, dog and cat. *Lab. Anim. Sci.* **35**: 200-210.

Wyman, M., Donovan, E. F. 1965. The ocular fundus of the normal dog. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* **147**: 17-26.

Young, N. M., Hope, G. M., Dawson, W. W., Jenkins, R. L. 1988. The tapetum fibrosum in the eyes of two small whales. *Mar. Mamm. Sci.* **4**:281 - 290.

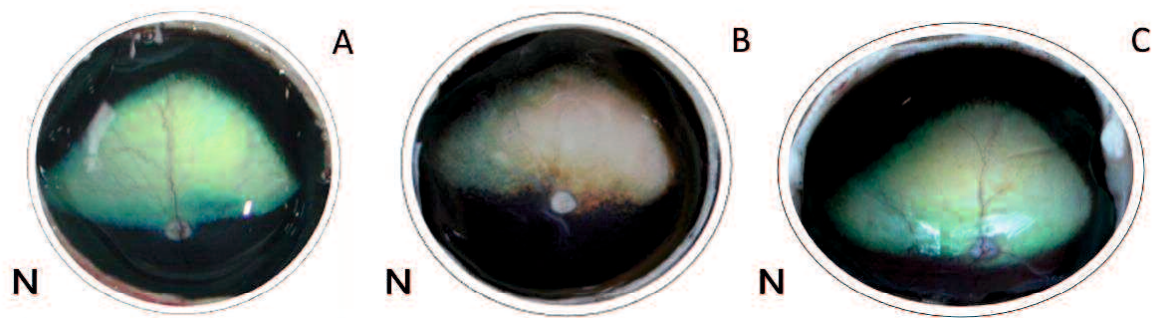


図 1

A、輝板底辺が視神経円板背側に接する。B、輝板底辺が視神経円板の高さにある。C、輝板底辺が視神経円板を取り込む。N、鼻側。

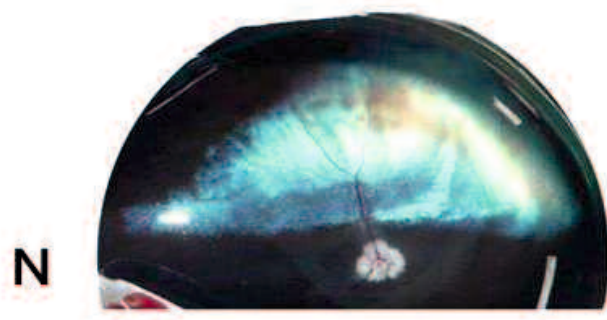


図 2

ビーグル、輝板底辺が視神経円板の背方にありながら、形状および色彩から見て正常例と判定したもの。N、鼻側。



図 3

正常な輝板は、角が丸みを帯び、かつなめらかな輪郭を持つ三角形をしている。底辺は視神経円板(矢印)に接している。輝板の色調は輝板組織の厚みを反映している。N、鼻側。T、側頭側。Bar=5mm

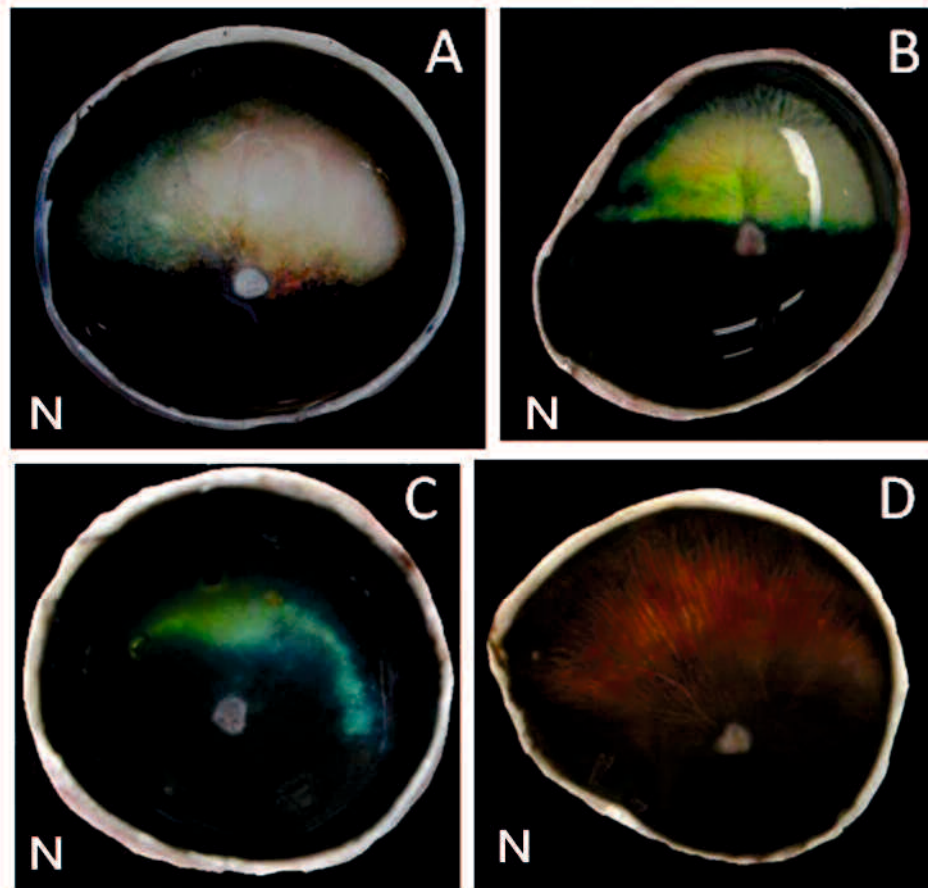


図 4

異常な輝板は様々な形と不規則な輪郭をしている。A、軽度の異常例。輝板の鼻側端が消失し、鼻側部は薄くなっている。輝板の底辺は不規則な輪郭をしている。B、輝板は全体に薄い印象をあたえ、鼻側端の消失および輪郭の不規則化が見られる。輝板の底辺は視神経円板から離れる。C、輝板は著しく狭く、薄い。D、チワワの例。輝板はまったく認められず、一般に輝板があると思われる眼底背側部は周囲より明るく、赤褐色に見える。N、鼻側。

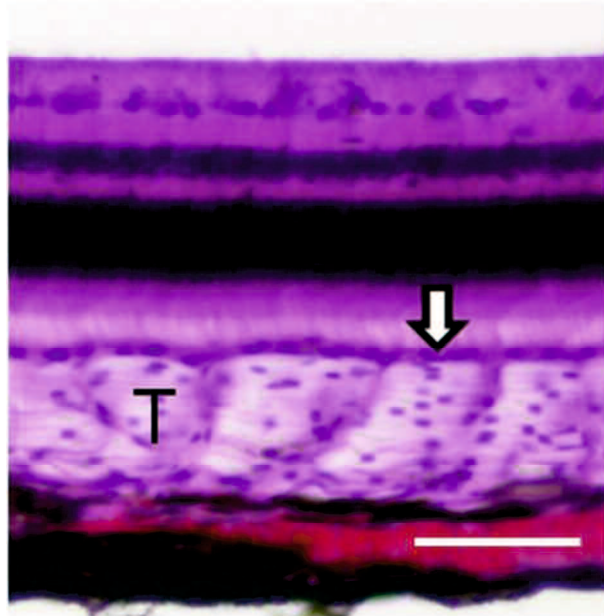


図 5  
正常な輝板(T)の最も厚い部位。輝板を被う網膜色素上皮層(矢印)は色素を欠く。  
Bar=100 $\mu$ m

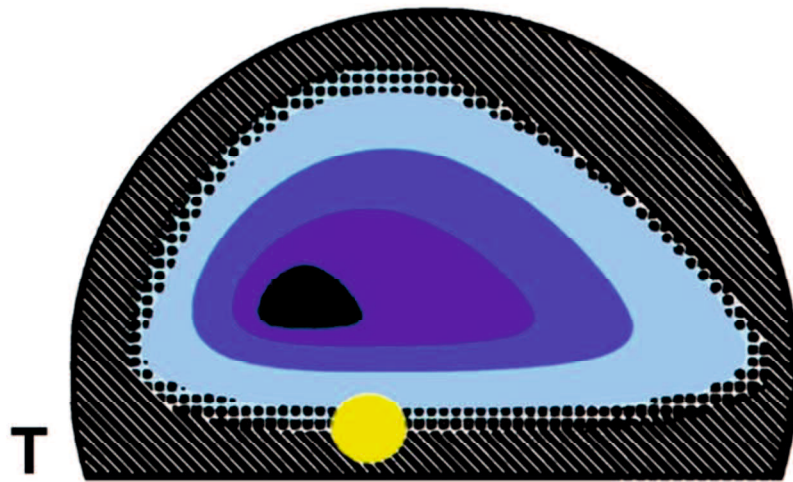


図 6

輝板の厚みの分布の再構築図。輝板の最も厚い部位(中央黒色部)は視神経円板(黄円)の背側側頭側。黒点はわずかな色素を持つ網膜色素上皮層で被われる輝板の辺縁を示す。斜線は輝板以外の多くの色素を持つ網膜色素上皮層を示す。T、側頭側。



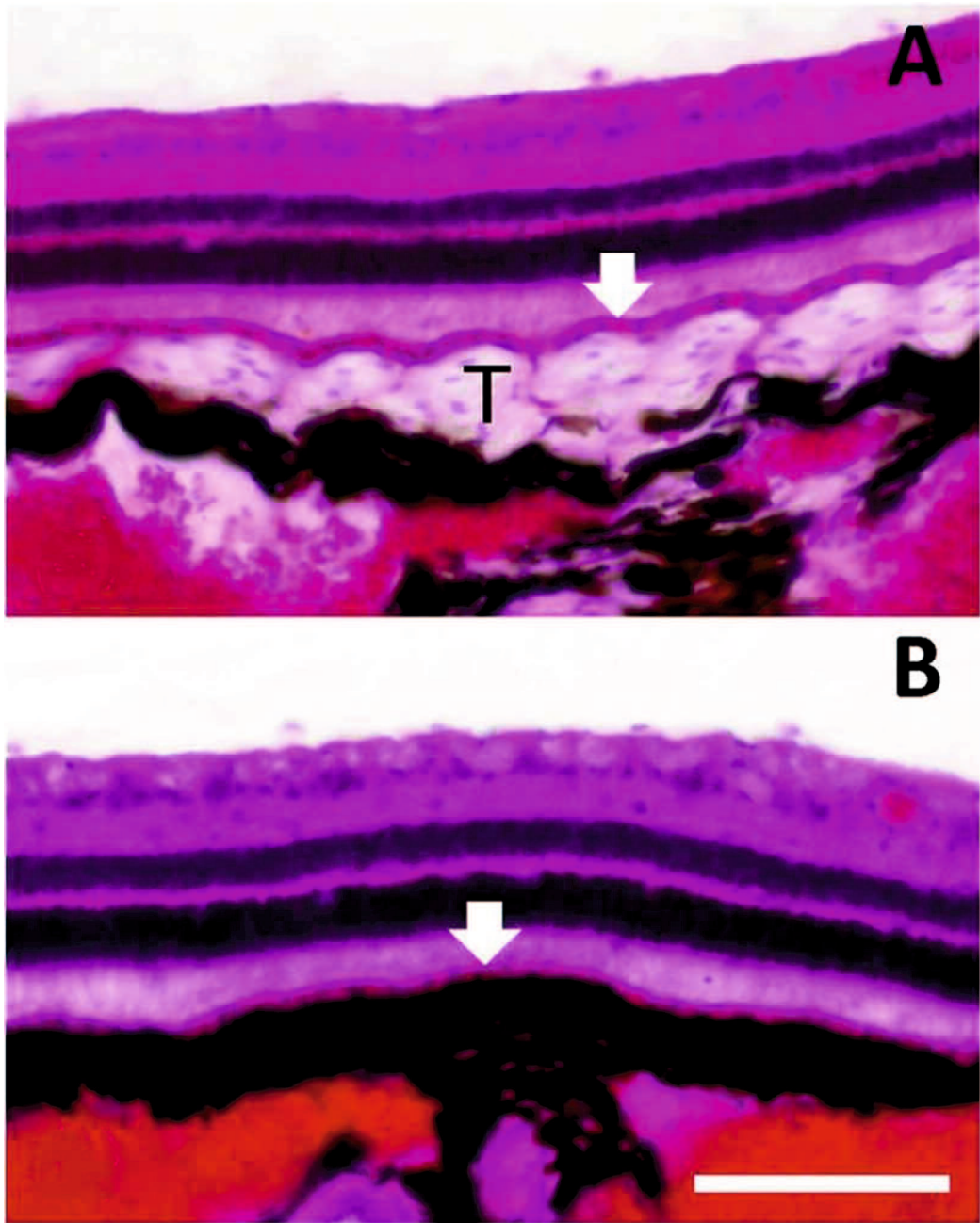


図 7

図 4C の組織学的写真。A、輝板(T)の最も厚い部位の範囲は狭く、正常より薄い。輝板は色素を持たない網膜色素上皮層(矢印)に被われている。B、正常では輝板に該当する領域。輝板組織は全く見られないが、色素を持たない網膜色素上皮層(矢印)が正常では輝板が存在したであろう広い領域で見られる。Bar=100 $\mu$ m

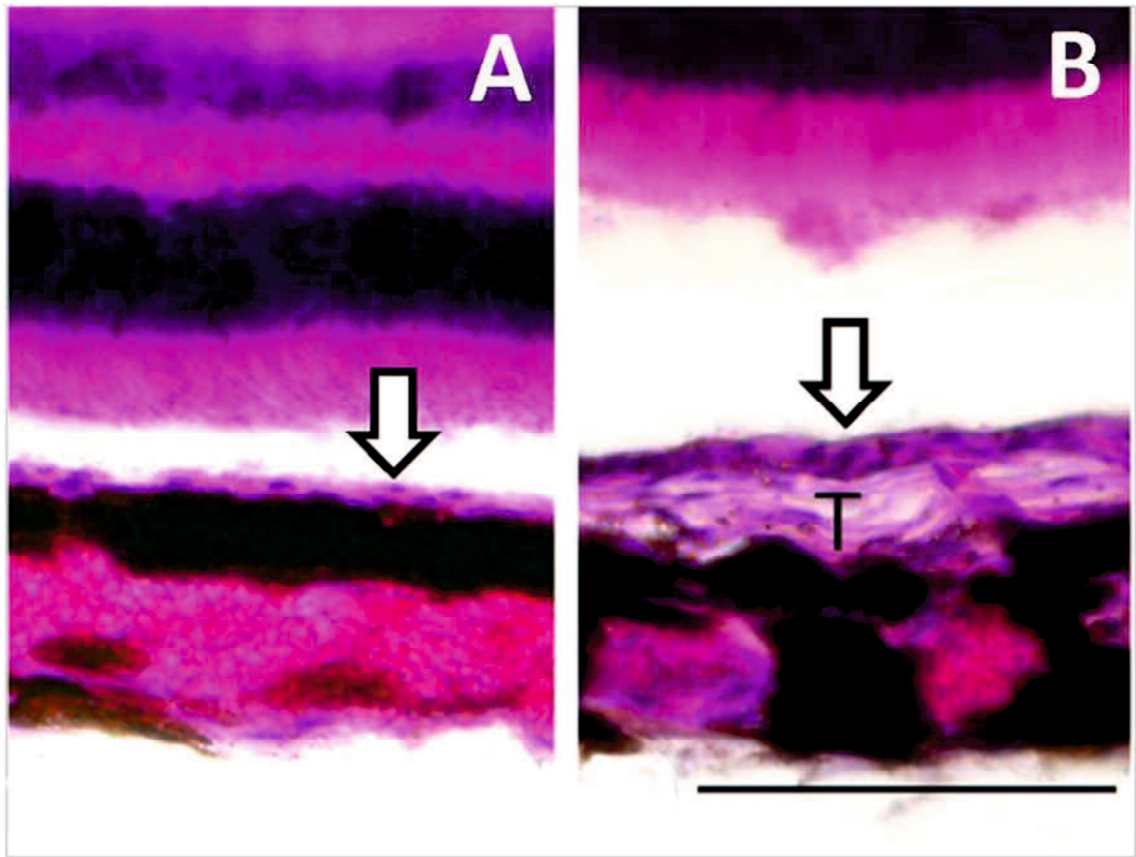


図 8

図 4D の組織学的写真。A、色素を持たない網膜色素上皮層(矢印)は輝板のない赤褐色の部位で見られる。B、肉眼的観察で輝板は見られないが、断片的な輝板組織(T)が眼底の肉眼的に赤褐色に見える部位に散在している。Bar=100 $\mu$ m

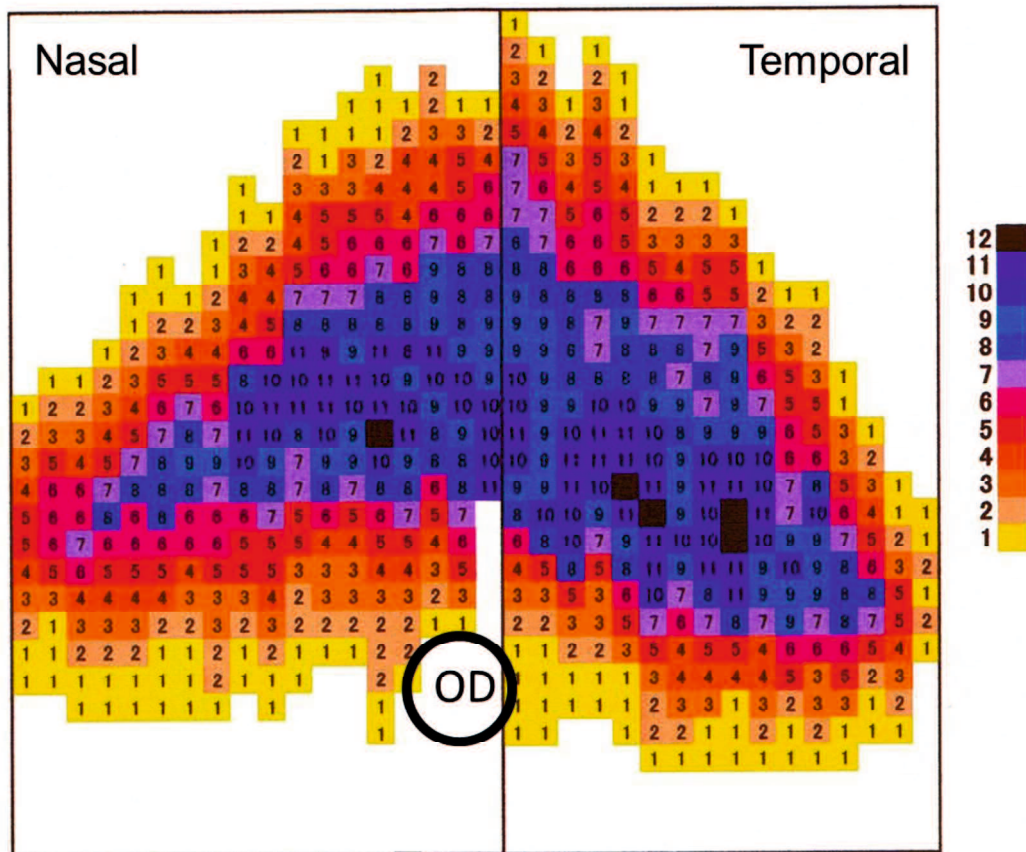


図 9  
 輝板の厚さの分布図。輝板は中央部分が厚い。数字は輝板細胞の層の数を示す。  
 OD、視神経円板。

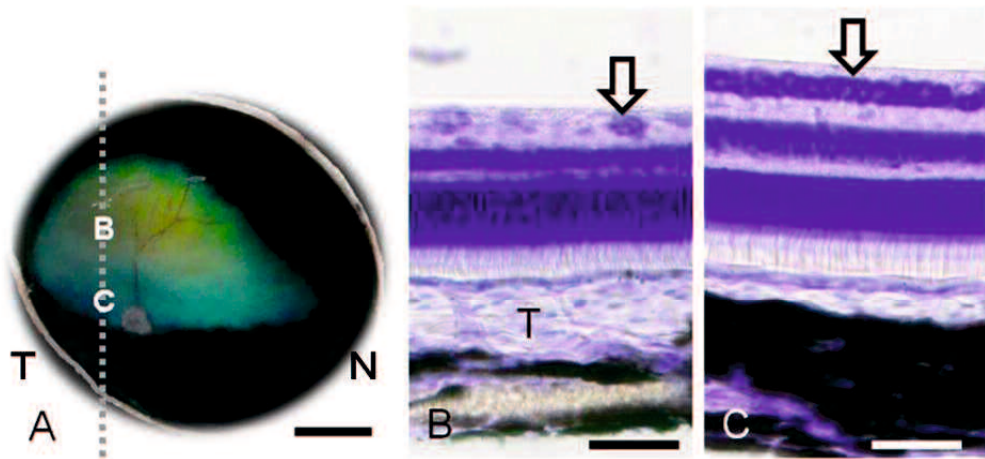


図 10

A、正常な輝板を持つ右眼底の肉眼的観察写真。N、鼻側。T、側頭側。  
 B・C、点線に沿って切断した切片のBおよびC部位の顕微鏡写真。B、輝板の最も厚い部位。視神経細胞密度は低い。C、線状中心野の中央部位。輝板は比較的薄い、視神経細胞密度が高い。チオニン染色。T、輝板。矢印、視神経細胞。  
 Bar=5mm(A)、50 $\mu$ m(B、C)

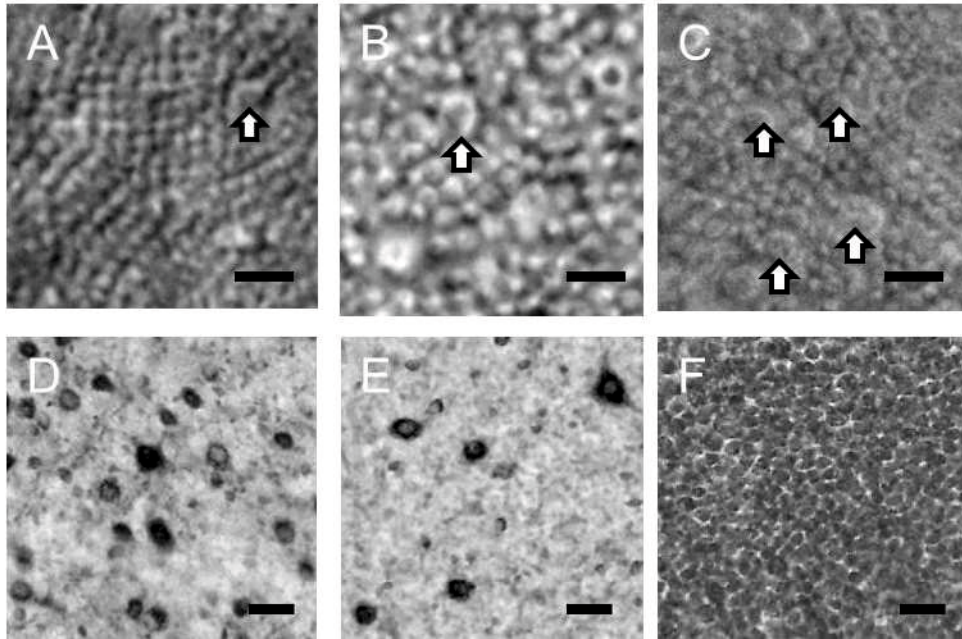


図 11

DR12(図 13)の部位 4(A、D)、2(B、E)および 9(C、F)の網膜における杆状体(A-C)と視神経細胞(D-F)。D-F はそれぞれ A-C と同じ部位の顕微鏡写真。輝板が最も厚い部位である部位 4 では、杆状体の直径は小さく、視神経細胞の密度は中程度である。輝板背側の薄い部位 2 では、杆状体の直径は大きく、視神経細胞の密度は低い。線状中心野である部位 9 では、杆状体の直径は部位 2 と 4 の中間で、視神経細胞は小型の細胞のみ高密度に分布している。矢印、錘状体。  
 Bar=10 $\mu$ m(A-C)、100 $\mu$ m(D-F)

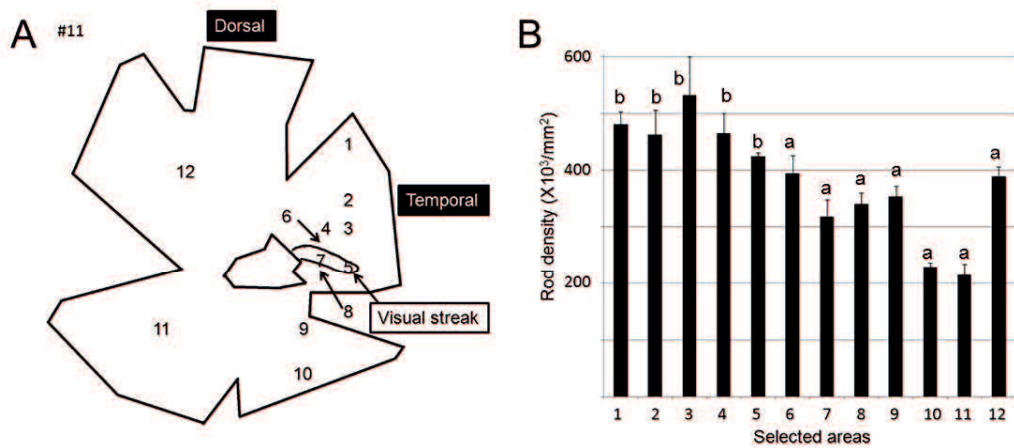


図 12

A、DR11 における、線状中心野と杆状体密度計測部位を示す網膜のホールマウント標本模式図。B、線状中心野を通過する子午線上および部位 1、11、12 の杆状体密度。杆状体密度が最も高い部位 3 は、部位 6~12 における杆状体密度より有意に高い。線状中心野の中心である部位 7 は部位 1~5 における杆状体密度よりも有意に低い。異なる記号は有意差  $P < 0.05$ 。

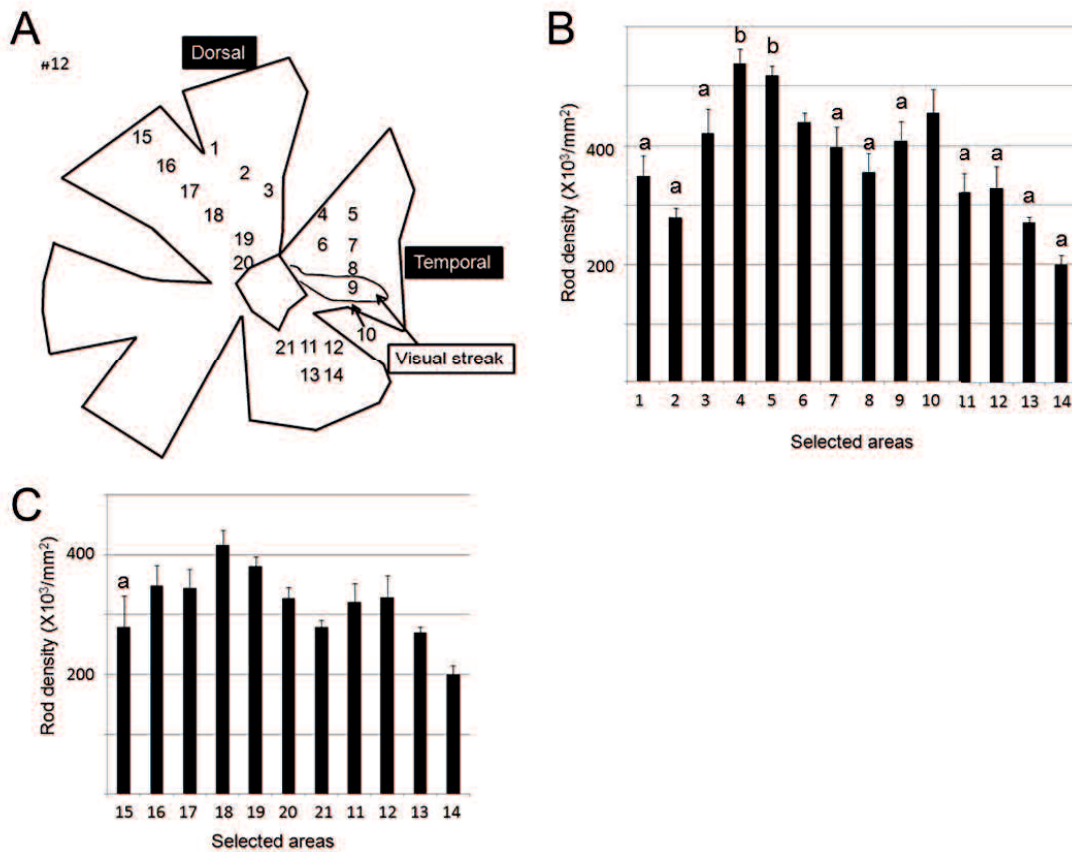


図 13

A、DR12 における、線状中心野と杆状体密度計測部位を示す網膜のホールマウセント標本模式図。B、線状中心野を通過する子午線上の杆状体密度。杆状体密度が最も高い部位 4 は、部位 1~14 中で部位 5、6、10 を除く他の部位における杆状体密度より有意に高い。視神経細胞の最も高い密度の中央部である部位 9 の杆状体密度は、部位 1~14 中で部位 4 および 5 より有意に低い。異なる記号は有意差  $P < 0.05$ 。C、視神経円板を通過する子午線上の杆状体密度。これらの部位で、最も高い密度である部位 18 の密度は部位 15 より有意に高い ( $P < 0.05$ ) が、他の部位とは有意差がない。

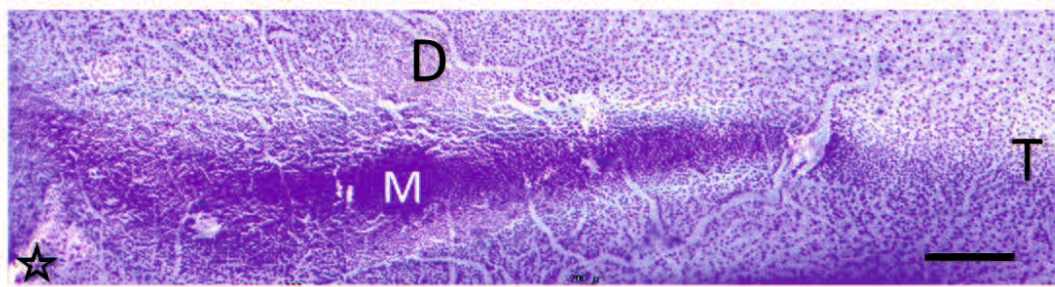


図 14

ホルマウント標本における線状中心野の顕微鏡写真。M、視神経細胞密度が最も高い中央部位。D、背側。T、側頭側。星印、視神経円板。Bar=500 $\mu$ m