

氏 名 (本籍)	なか 中	え 江	とし 俊	お 夫
学位の種類	医	学	博	士
学位記番号	医	博	第 864	号
学位授与年月日	昭和 57 年 3 月 25 日			
学位授与の要件	学位規則第 5 条第 1 項該当			
研究科専攻	東北大学大学院医学研究科 (博士課程) 生理学系専攻			
学位論文題目	腹足類網膜における二元説の起源			

(主 査)

論文審査委員 教授 田 崎 京 二 教授 中 浜 博

教授 水 野 勝 義

## 論文内容要旨

脊椎動物の網膜では、桿状体細胞と錐状体細胞によって視覚機能が二元的に営まれている（二元説）。一方、無脊椎動物の網膜では、桿状体細胞に相当する受容細胞が1種あるだけで、網膜機能は一元的であると考えられてきた。Kataoka（1975）とBrandenburger（1975）は、陸棲腹足類の網膜に2種の受容細胞を区別した。第1は従来から知られているもので、頂上突起から細くて長い多数の微絨毛を出しており（I型）、第2は平な末梢端から太くて短い微絨毛を少数出しているものである（II型）。これら2種の細胞の機能的役割を1979年 Suzuki らが明らかにした。その結果、ERGの振幅を光刺激の対数に対してプロットすると、動作範囲は広い光強度にわたり、S字状曲線を2つ繋いだような形になっている。暗順応曲線を描くと、脊椎動物の“Kohlrauschの折れ曲がり”に相当するものが見られる。波長感度曲線では、明順応時と暗順応時で20nmのずれがあり“Purkinjeの移動”を思わせる。また、細胞内電極法を適用した結果、持続的な放電を示す細胞と一過性に放電する細胞とが確かめられ動作範囲が約3 log単位異なっている。この結果、光強度—ERGの振幅曲線の複雑な形や動作範囲の広さ、および暗順応曲線の“折れ曲がり”は、2種の光受容細胞の機能を反映していることが明らかである。したがって、脊椎動物の網膜だけでなく、一部の陸棲腹足類の網膜においても二元説が成立する。本研究の目的は、この陸棲腹足類の網膜で証明された形態的・機能的二重性の腹足類全体における一般化を検討することである。そのため入手できる限りの種について、電子顕微鏡と電気生理学的方法を用いて研究した。

陸棲のものは、内地産7種・沖縄産1種・南米産1種の計9種を用い、水棲のものは、淡水産1種、海産のもの内地産7種・沖縄産6種の計14種を用いた。電子顕微鏡の試料作成は、一般的な方法で行った。電気生理学的研究には、眼球の固定と光応答の導出を吸引電極によって同時に行った。本研究では特に光刺激による網膜の応答性の変化を微弱光に対する光応答で調べ、常に一定の応答性を持った網膜に刺激光を与えるようにした。また、ERGを指標にして、暗順応曲線を描く方法も考案・導入した。

陸棲腹足類の網膜は、2種の受容細胞と1種の支持細胞で構成されている。2種の受容細胞はI型とII型であり、頂上突起の有無や微絨毛の数・太さ・長さから明瞭に区別できる。また、光強度—ERGの振幅曲線は、6～8 log単位の広い動作範囲にわたっており、単一の系だけでは考えにくい複雑な形をしている。暗順応曲線を調べると、“Kohlrauschの折れ曲がり”に似た折れ曲がりによって分けられる2つの部分からなる暗順応過程が得られる。水棲腹足類の網膜は、受容細胞の末梢端から多数の微絨毛を出しており、一部のものは複数の微絨毛を合わせ持っている。

核周部においては、光小胞の密度の差から電子密度の異なる2種の受容細胞が見られる。これは、陸棲腹足類の網膜のI型とII型の細胞でも観察されることで、水棲腹足類の網膜にもI型とII型に相当する受容細胞が存在していることが示唆される。ただし、アワビ・サザエの網膜では、この電子密度の差による2種の受容細胞は区別されない。光強度-ERGの振幅曲線では、広い動作範囲をもつ複雑な形をした曲線が得られる。これは、陸棲腹足類網膜と同じように感度の異なる2つの系によるものであると考えられる。しかし、アワビ・サザエでは、単純なS字状曲線しか得られない。これは、光受容機能が単一の系で営まれていることを示唆しており、形態的特徴と一致している。これらの結果は、暗順応曲線でさらに確かめられる。アワビ・サザエでは単純な暗順応曲線が得られ、他のものでは、“折れ曲がり”で分けられる2つの過程で構成される暗順応曲線が得られる。

陸棲腹足類の網膜においては、例外なくI型とII型の光受容細胞が形態的・機能的に確かめられているので、視覚機能が二元的に営まれ、二元説が成立していると結論することができる。水棲腹足類の網膜においても、アワビ・サザエを除いて機能的二重性が見られ、また核周部においては光小胞の密度によって形態的二重性も区別されているから、アワビ・サザエを除いては、二元説は成立していると考えられる。本研究で用いた腹足類を分類学上の位置づけから考えると、腹足類の中でもっとも進化が低いと考えられる原始腹足目にアワビ・サザエに見られる二元化されていない網膜を持つものと、二元化された網膜を持つものが混在しているのが明らかとなった。これは、視覚機能の二元化の起源が、原始腹足目のあたりに存在していることを示している。

## 審査結果の要旨

視覚における二元説というのは、解剖学、病理学、生理学、心理学などによって広く支持されている一大法則で、視覚機能は桿状体系と錐状体系とによって二元的に営まれていることを教えている。しかし、この原則は網膜視細胞に桿状体細胞と錐状体細胞の二種が明かに存在している脊椎動物にだけ適用されるものと一般には考えられてきた。したがって、無脊椎動物については系統的な研究もなく、確証があるわけでもないのに、視覚機能は一元的に行われるものと信じられてきた。

ところが、1955年に二種の陸棲腹足類の網膜に、形態的には従来まで知られているものとは違った新しい型の受容細胞が発見された。本研究室では、新しく発見された細胞の機能的役割を知る目的で、上記の電顕に用いられたコウラナメクジの網膜について、電気生理学的に視覚の二元化を証明した。本提出論文は、この研究に引続いて行なわれた広範囲に亘る腹足類網膜に関する研究をまとめたものである。仙台周辺を始め、沖縄から南米ブラジル産のものまで、9種に及ぶ陸棲腹足類と14種の水棲腹足類が用いられている。

陸棲腹足類網膜は例外なく二種の光受容細胞の存在が電顕によって確められ、また網膜電図(ERG)の振巾を光強度に対して描いた曲線および暗順応曲線には必ず“折れ曲がり”が認められ、二つの網膜過程があることを示唆している。これら曲線の“折れ曲がり”は視覚の二元説の成立する脊椎動物で見られるものに一致するのである。したがって、本論文では陸棲腹足類でも二元説が成立すると結論している。

一方、14種の水棲腹足類では、形態的にも機能的にも視覚の二元化が見られるものと見られないものに分けられることが判明した。もっとも進化の程度の低い前鰓類に属するアワビとサザエの網膜では一種類の細胞しか見ることができないばかりか、光強度に対するERGの振巾曲線、暗順応曲線もS字状の単一のものである。以上のことから、本論文提出者は、視覚機能の二元化は腹足類の中ではもっとも進化の遅い前鰓類から現われた、と結論している。

本論文は、視覚における大原則である二元説が、脊椎動物だけでなく、陸棲腹足類にまで拡大適用されること、さらにこの二元化は海産腹足類の前鰓類から出現したことを明かにしたもので、学位授与に値するものである。