

## ニワトリ網膜視神経線維層の電子顕微鏡的研究

山田 修\*・上原正人\*・上嶋俊彦\*

昭和56年8月1日受付

### Electron Microscopic Studies on the Retinal Nerve Fiber Layer in the Fowl

Osamu YAMADA,\* Masato UEHARA\* and Toshihiko UESHIMA\*

The optic nerve fiber layer of the chick retina was studied by the electron microscope.

The thickest and the thinnest layers in depth were found in the portion nasally situated to the optic nerve disc and the dorsal portion of the retina respectively. The optic nerve fibers of this layer were greater in number in the dorsal portion and less in the ventral portion. Mean diameters of axons were large in the nasal and ventral portions of the retina where the thicker axons were greater in number, but not in the dorsal portion. The course of the comparatively fine fibers was principally along the vitreous side of the layer, while the course of thicker ones was along the scleral side. Conclusively, the layer formation might not be related to the position of the ganglion cells in the retina, but might be related to sequence of development of ganglion cells.

#### 結 言

ニワトリ網膜の最内層に位置する視神経線維層においては、サル<sup>9)</sup>と同様ミュラー細胞の突起が相互に連絡してその間にトンネルを形成し、視神経細胞層に由来する軸索が、このトンネル内を束をなして視神経円板に向け走行する。視神経の形態学的研究は各種動物について多くなされてお<sup>2,3,5,10)</sup>、更に視神経線維数及び線維径は視神経細胞層の細胞数及び核周囲部の直径との間に密な関係の存することが報告されている<sup>10,12)</sup>。しかし視神経線維層についての報告は比較的少ない<sup>4,6,7-9,11)</sup>。視神経線維層における線維の走行については、霊長目において Radius と Anderson<sup>7)</sup>は、視神経円板より近い部位に由来する線維は、より周辺部に由来する線維より硝子体側を走行するとし、Ogden<sup>9)</sup>は、これに対して線維の由来部位に関係なく走行するとしている。

本研究においては、網膜の各部位における視神経線維層の厚さ、線維数、線維径及び線維の走行について電子顕微鏡を用いて検索した。

#### 材 料 と 方 法

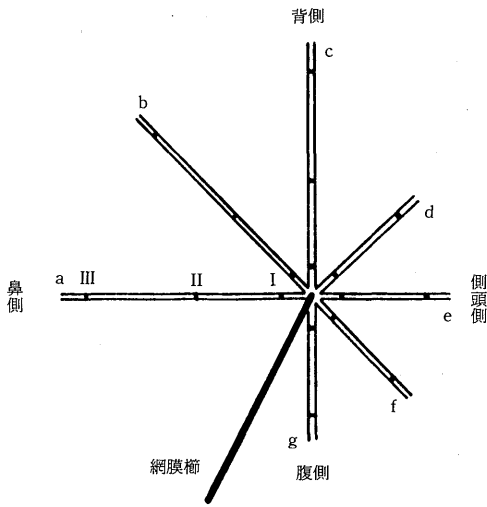
当研究室で継代繁殖した白色レグホン種ニワトリ5例を用いた。第1例と第2例はグルタル・アルデヒドで灌流固定した後眼球を摘出、オスミウム酸で後固定し、他の3例は放血殺後眼球を摘出、オスミウム酸のみで固定した。

全例エタノール系列で脱水後、同時二重染色法でウラン、鉛のブロック染色を施し、QY-1で置換後、エポキシ樹脂包埋をおこなった。超薄切片を作製し、日立H-500型電子顕微鏡で観察、5,000倍で連続撮影し、10,000倍になるように印画紙に焼付けた。これらの写真において、線維の斜断による影響を補正し、その数値を用いた。材

\* 鳥取大学農学部獣医学科家畜解剖学研究室

Department of Veterinary Science, Faculty of Agriculture, Tottori University

料採取部位は、視神経円板を中心に、鼻側(a)、鼻背側(b)、背側(c)、側頭背側(d)、側頭側(e)、側頭腹側(f)及び腹側(g)の7方向の各列について、視神経円板から1mmの部位(I)、4mmの部位(II)及びa, b, cの3列では8mmの部位(III)の計17か所である(第1図)。



第1図 網膜における材料採取部位

結 果

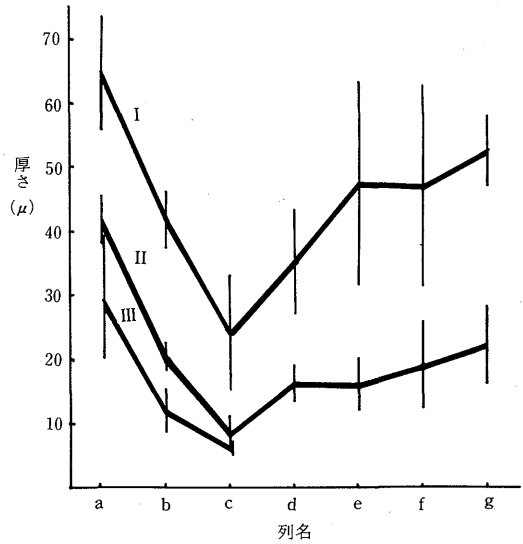
視神経線維層の厚さ、線維数及び軸索径は、部位によりかなり大きい差が見られた(第2図)。

視神経線維層の厚さの部位による差をみると(第3図)、各列とも視神経円板に近い部位程厚く、a列すなわち鼻側で最も厚く、c列すなわち背側で最も薄い傾向がみられた。

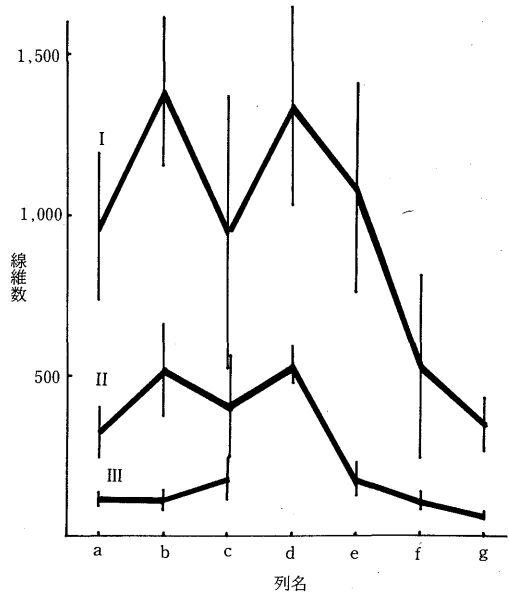
軸索数を各部位ごとにみると(第4図)、各列ともに視神経円板に近い部位程多くなり、b及びd列すなわち背鼻側と背側頭側で多く、f及びg列すなわち腹方で少なくなる傾向がみられた。

軸索径について部位における差をみると(第5図)、c列すなわち背側方向以外は、視神経円板に近づくにつれて径は小さくなる。b, c及びd列すなわち背方では、相対的に径は小さく、a, f及びg列すなわち鼻側と腹方では径が大きい傾向をしめした。

更に各列のIの部位について線維を軸索径により分類すると(第6図)、最も細い0.2μ未満の線維はb, c及び

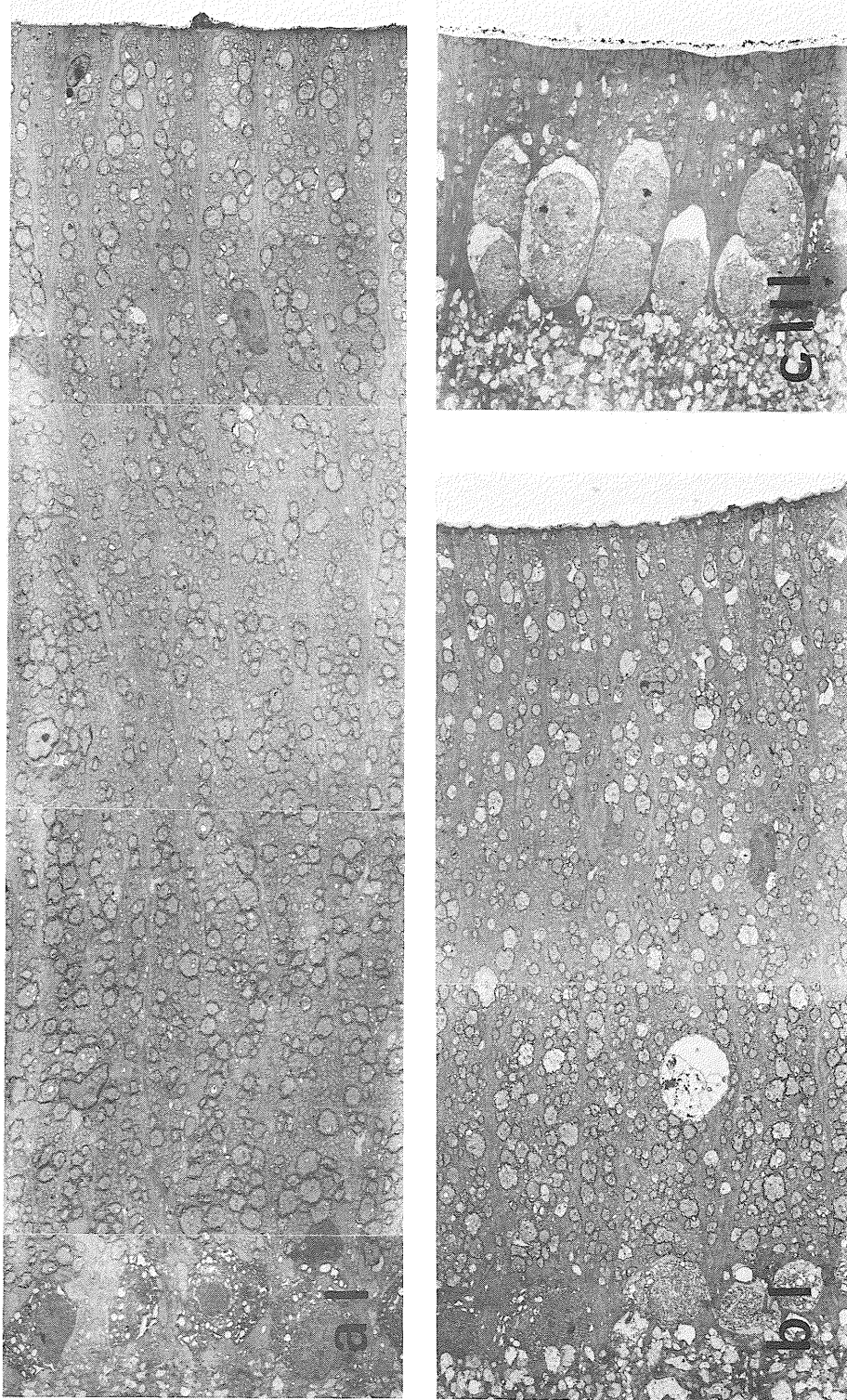


第3図 視神経線維層各部の厚さの平均及び標準偏差

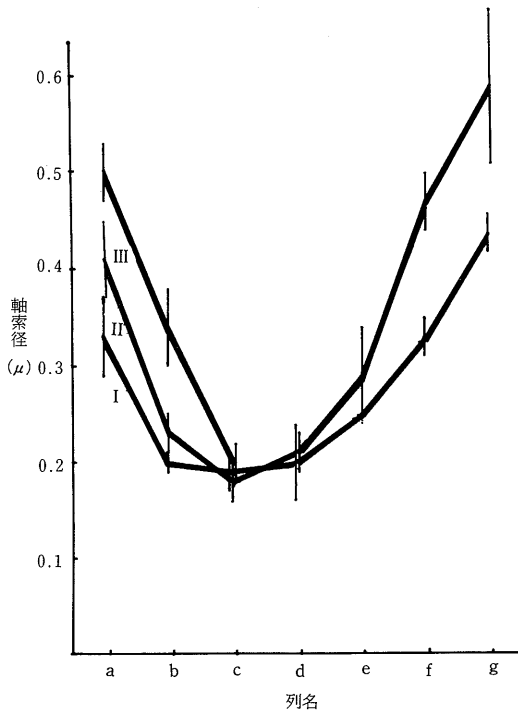


第4図 視神経線維層各部の線維数平均と標準偏差

d列すなわち背方に多く、a, f及びg列すなわち鼻側と腹方で少ないが、径のより大きいものはb, c及びd列の背方で少なくなり、逆にa, f及びg列の鼻側と腹方で多くなる。0.2μ未満の最も細い軸索を最も多く有するb, c及びd列以外の他の列においては、0.2μ以上0.4μ未満の線維がより多く存在するのがみられた。



第2図 第1例各部視神経線維層の電子顕微鏡像 ×1,700  
右側硝子体側

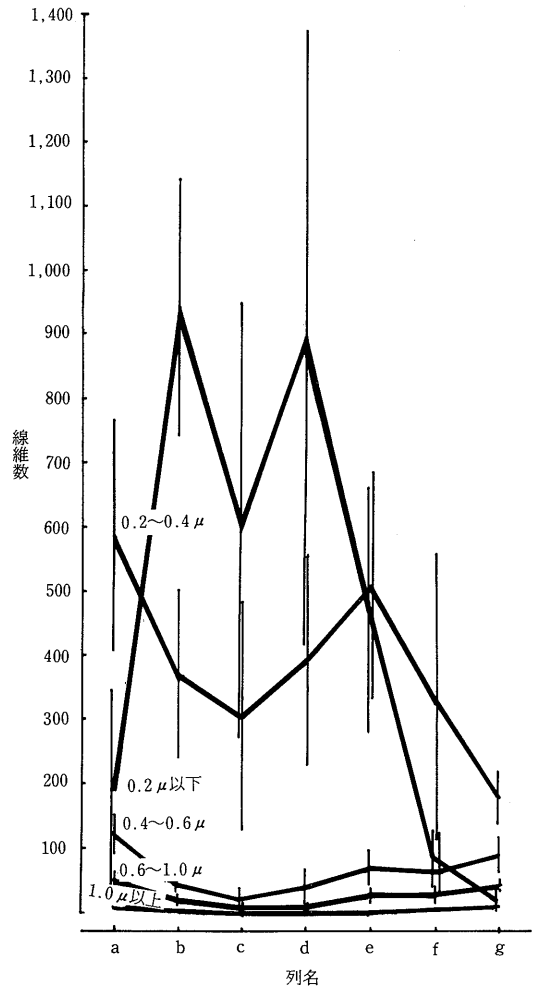


第5図 視神経線維層各部の軸索径平均と標準偏差

第1表 第1例における無髄線維と有髄線維の有髄線維の径による分布

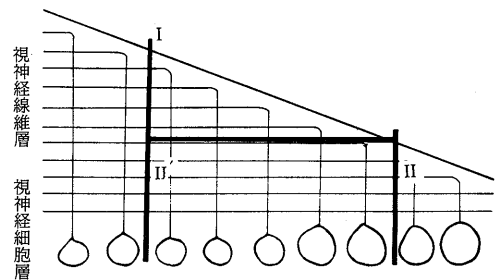
軸 索 径 (μ)	無髄線維数	有髄線維数
- 0.2	5282	1
0.2 - 0.4	2986	141
0.4 - 0.6	400	314
0.6 - 0.8	47	172
0.8 - 1.0	10	102
1.0 - 1.2	0	60
1.2 - 1.4	1	32
1.4 - 1.6	0	19
1.6 - 1.8	0	9
1.8 - 2.0	0	8
2.0 - 2.2	0	3
2.2 - 2.4	0	2
2.4 - 2.6	0	2
2.6 - 2.8	0	1

ニワトリ網膜においては有髄の神経線維が存在する。第1表は第1例について計測した線維を無髄線維と有髄線維にわけて径による分布をしめたものであるが、無



第6図 軸索径の大きさによる各列Iの部位における線維数平均と標準偏差

← 視神経円板



第7図 RadiusとAndersonに従って画いた線維走行および計測に用いた方法の模式図

第2表 線維の走行に関する比較

	線	線 維 数			平 均 軸 索 径 (μ)			有髓線維の%
		無髓線維	有髓線維	全 線 維	無髓線維	有髓線維	全 線 維	
b	II	384	60	444	0.21	0.61	0.24	7.2
	II'	393	88	481	0.20	0.70	0.25	10.1
	III	56	30	86	0.25	0.64	0.33	21.1
	III'	105	35	140	0.22	0.66	0.28	14.3
	III''	108	32	140	0.20	0.86	0.28	12.9
c	II	677	11	688	0.17	0.61	0.18	0.8
	II'	489	46	535	0.24	0.63	0.26	4.5
	III	199	4	203	0.16	0.70	0.17	1.0
	III'	365	11	376	0.18	0.61	0.18	1.5
	III''	116	20	136	0.27	0.73	0.30	7.9
d	II	608	22	630	0.17	0.51	0.17	1.8
	II'	733	50	783	0.17	0.48	0.18	3.3
e	II	197	80	277	0.21	0.54	0.27	7.1
	II'	170	53	223	0.25	0.66	0.30	13.5

髓線維はほとんど $0.6\mu$ 未満で、 $0.2\mu$ 未満のものが最も多いのに対し、有髓線維は $0.4\sim 0.6\mu$ 径のものが最も多く、一般に有髓線維の方が無髓線維より太い傾向をしめした。しかし両者の分布は重なり、すなわち無髓線維より細い有髓線維も多く見られ、Vaney<sup>12)</sup>のウサギの所見と一致した。

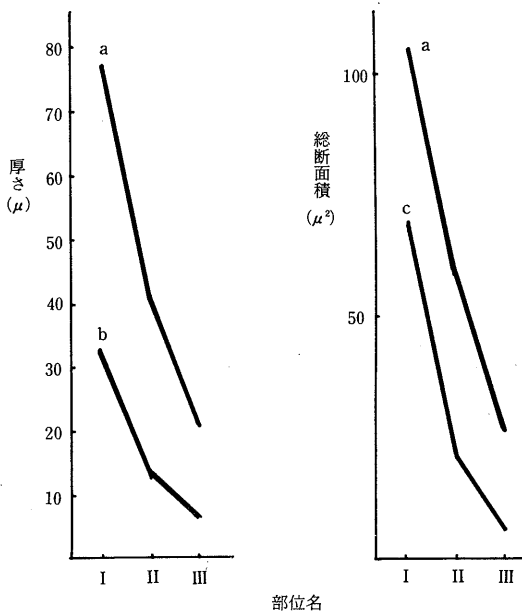
網膜のより中心位置にある視神経細胞層細胞の軸索は、視神経線維層内層にひきつづいて付加して層を形成するという Radius と Anderson<sup>7)</sup>の所言に従って画いた第7図にしめすように、IIの部と同一の厚さをIの部の強膜側にとりII'とすれば、IIとII'はほぼ同一となる筈である。今回第1例のb、c、d及びe列においてIIとII'を、b及びc列にては更にIIにIII'を、IにIII''をとり比較したが(III''はIの強膜側にとったIIIの厚さと同一の厚さ)、第2表にしめすように、b列のIII'とIII''がよく似る以外は、どの組も類似する数値は得られなかった。しかしIの部においてII及びII'と、その硝子体側I-II'とを比較し、b及びc列にてはIIの部においてIII'とII-III''とを比較すると、視神経線維層の断面 $10\mu^2$ 中の線維数中、無髓線維は硝子体側に多く、有髓線維は逆に強膜側にて密度の高

いことをしめした。平均軸索径はいずれも強膜側が大きく、有髓線維数の割合は強膜側にて高い傾向をしめした。

#### 考 察

視神経線維層の厚さは、視神経円板に近い部位程厚く、鼻側で最も厚く背側で最も薄い傾向がしめされた。この厚さの差は視神経線維と密接に関係していると考え、第1例にてa及びc列について計測した線維の断面積を各部位ごとに総和し、層の厚さと比較した。その結果第8図に示したようにc列I部以外は断面積と層の厚さは類似した傾向を示し、両者の間に密接な関係のあることが認められた。

視神経の線維の本数及び軸索径は、視神経細胞層細胞の個数及び核周囲部の大きさと大きい相関をしめした<sup>10)</sup>。今回得られた視神経線維層の線維数の部位差より、視神経細胞層細胞は視神経円板の背方で多く腹方で少ないことがしめされた。平均軸索径及び径による線維の分布より、視神経円板に近い部位程、視神経細胞層細胞の小さい細胞の割合が高くなり、更に小さい細胞は背方に、大きい細胞は鼻側と腹方にそれぞれ多く存するのが認めら



第8図 第1例各部位視神経線維層の厚さと軸索総断面積

れた。ニワトリ網膜における視神経細胞層細胞の高密度部は視神経円板の背方に偏在し、細胞は大きさより大型のL-細胞、中型のM-細胞及び小型のS-細胞に分類され、いずれも高密度部程小さくなり、またL-細胞の高密度部は腹方に偏在し、視神経細胞層細胞の大きさと、その線維の太さとは密な関係を有していた。

有髄線維は無髄線維より一般に太いことから、大きい視神経細胞層細胞に由来すると考えられる。しかし両種線維の分布が重なること、及び視神経細胞層全細胞数に対するL-細胞数の割合は約5%以下であるのに、有髄線維数の割合はそれ以上となる部位も多く、L-細胞の軸索は有髄となるが、S-細胞及びM-細胞の軸索で有髄となるものも多いと思われる。ニワトリ視神経の髄鞘形成の過程で、無髄線維よりもより細い線維がより早く髄鞘を形成することがあると記載せられており<sup>1)</sup>、視神経のこの記載と本所見の線維層線維分布を対比して興味あるところである。

より中心に位置する視神経細胞層細胞の軸索は、周辺からの軸索と交叉してより内層に付加されるとした、視神経線維の走行についてのRadiusとAnderson<sup>2)</sup>の説には否定的な結果が得られた。より細い線維は硝子体側を、より太い線維は強膜側を走行する傾向が見られたことより、周辺におこる軸索は、視神経円板の近くにおこるも

のと広く混合するというOgdenの説<sup>3)</sup>が肯定せられる。ニワトリ網膜の発生に関する研究より、視神経線維はまず視神経線維層を硝子体側表面までのび、それから硝子体側表面を視神経円板に向け走行すると報告されている<sup>4,9,11)</sup>。以上より、視神経線維の内、おそらく形成せられた線維程、視神経線維層の硝子体側に位置する結果となる。中枢神経系におけると同様、大型の視神経細胞層細胞はより早く線維を形成し、小型の細胞はおくれて形成せられ、大型の細胞由来の太い線維は強膜側に、より小型の細胞に由来する細い線維はより硝子体側に位置するにいたると考えられる。したがって、線維はその由来部位により走行位置が規制されるのではなく、その形成時期により規制されると考えられる。

## 結 論

ニワトリ網膜の視神経線維層について電子顕微鏡を用いて検索した。

視神経線維層の厚さは、視神経円板の鼻側で最も厚く背側で最も薄かった。視神経線維数は、背方で多く腹方で少なかった。平均軸索径は背方で小さく鼻側及び腹方で大きかった。細い線維は背方に多く鼻側と腹方で少なかった。太い線維は鼻側と腹方に多く背方で少なかった。以上の結果は、線維の太さと視神経細胞層細胞の大きさとの間に密接な関係が存在し、ニワトリ網膜における視神経細胞層細胞の分布とほぼ一致することを示した。

視神経線維層を硝子体側と強膜側とで比較した結果、主として細い線維は硝子体側を、太い線維は強膜側を走行する傾向が見られた。これは大きい視神経細胞層細胞の太い線維がより早期に形成せられ、より小さい視神経細胞層細胞の細い線維が、既に形成せられている線維と交叉して硝子体側表面に出て新しい層を付加し、視神経線維層を形成していくものと考えられる。

## 文 献

- 1) Arees, W. A. : Growth patterns of axons in the optic nerve of chick during myelinogenesis. *J. Comp. Neurol.*, **180** 73-84 (1978)
- 2) Freeman, B. : The retinal origins of the optic nerve conduction latency groups in the brush-tailed possum, *trichosurus vulpecula*. *J. Comp. Neurol.*, **179** 753-760 (1978)
- 3) Freeman, B. and Watson, C. R. R. : The optic nerve of brush-tailed possum, *trichosurus vulpecula*. Fibre diameter spectrum and conduction latency

- groups. *J. Comp. Neurol.*, **179** 739-752 (1978)
- 4) Goldberg, S. and Coulombre, A. J. : Topographical development of the ganglion cell fiber layer in the chick retina. A whole mount study. *J. Comp. Neurol.*, **146** 507-518 (1972)
  - 5) Hoyt, W. F. : Anatomic consideration of arcuate scotoms associated with lesions of the optic nerve and chiasm. A Nauta axon degeneration study in the monkey. *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, **111** 57-71 (1962)
  - 6) Ogden, T. E. : The nerve fiber layer of the primate retina. An autoradiographic study. *Invest. Ophthalmol.*, **13** 95-100 (1974)
  - 7) Radius, R. L. and Anderson, D. R. : The course of axon through the retina and optic nerve head, *Arch. Ophthalmol.*, **97** 1154-1158 (1979)
  - 8) Radius, R. L. and Anderson, D. R. : Histology of retinal nerve fiber layer bundles and bundle defects. *Arch. Ophthalmol.*, **97** 948-950 (1979)
  - 9) Rogers, K. T. : Early development of the optic nerve in the chick. *Anat. Rec.*, **127** 97-107 (1957)
  - 10) Stone, J. and Holländer, H. : Optic nerve axon diameters measured in the cat retina. Some functional considerations. *Exp. Brain Res.*, **13** 498-503 (1971)
  - 11) Suburo, A., Carri, N. and Adler, R. : The environment of axonal migration in the developing chick retina. A scanning electron microscopic (SEM) study. *J. Comp. Neurol.*, **184** 519-536 (1979)
  - 12) Vaney, D. I. : A quantitative comparison between the ganglion cell populations and axonal outflows of the visual streak and periphery of the rabbit retina. *J. Comp. Neurol.*, **189** 215-234 (1980)