

山口獣医学雑誌

第 21 号

1 9 9 4 年 11 月

山口県獣医学会

THE YAMAGUCHI JOURNAL OF VETERINARY MEDICINE

No. 21

November 1994

THE
YAMAGUCHI PREFECTURAL ASSOCIATION
OF
VETERINARY MEDICINE

山 口 県 獣 医 学 会

編 集 委 員 会

阿部 敬一 鹿江 雅光 田形 弘
牧田 登之 山縣 宏*

(A B C 順 : *編集委員長)

寄 稿 者 へ

山口獣医学雑誌は、山口県獣医学会の機関誌として、毎年1回発刊される。雑誌は、獣医学、人医学、生物学、公衆衛生学およびこれらの関連領域のすべての問題について、原著、総説、短報、記録および資料、等々を登載する。

原稿は、正確に書かれた日本文、英文、独文のいずれでも受理するが、この場合、英文と独文の原稿は、簡潔に要約した日本文抄録を添付すること。

原稿は、郵便番号 754 山口県吉敷郡小郡町下郷東蔵敷3-1080-3, 山口県獣医師会館内, 山口県獣医学会事務局あてに送付すること。

THE YAMAGUCHI PREFECTURAL ASSOCIATION OF VETERINARY MEDICINE

EDITORIAL COMMITTEE

Keiichi ABE Masamitsu KANOE Hiroshi TAGATA
Takashi MAKITA Hiroshi YAMAGATA*

(in alphabetical order : *Editor in chief)

NOTICE TO AUTHORS

The Yamaguchi Journal of Veterinary Medicine is an official publication of the Yamaguchi Prefectural Association of Veterinary Medicine.

The Journal is published annually. The Journal publishes original articles, reviews, notes, reports and materials, dealing with all aspects of veterinary medicine, human medicine, biology, public health and related fields.

Manuscripts written in correct Japanese, English or German are accepted ; those in English or German should be accompanied by Japanese summaries.

Manuscripts should be sent to the Editorial Office, *The Yamaguchi Journal of Veterinary Medicine*, The Yamaguchi Prefectural Association of Veterinary Medicine, 3 - 1080 - 3, Higashikurashiki, Shimogo, Ogori Town, Yoshiki County, Yamaguchi Prefecture, 754 Japan.

山口獣医学雑誌 第21号 1994年

The Yamaguchi Journal of Veterinary Medicine No.21 November 1994

目 次

総 説

動物の視覚

鈴木 實..... 1～38

原 著

猫のクリプトコッカス症の1例

八村寿恵・宮本 忠・野口道修・網本昭輝..... 39～44

資 料

インドネシアの獣医学教育と家畜におけるバイオテクノロジーの活用 [英文]

プラボヲ プルオノ プトロ..... 45～50

附 録

投稿規定..... 51

山口県獣医師会学会規則..... 52

山口獣医学雑誌編集内規..... 52

会関係事業・刊行物..... (奥付掲載ページ)

English contents are available in a reverse cover in this issue.

総説

動物の視覚

鈴木 實*

[受付 : 1994年4月30日]

REVIEW

VISUAL SENSE IN ANIMALS

MINORU SUZUKI

*Department of Veterinary Physiology, Faculty of Agriculture, Tottori University, 4-101,
Koyamaminami, Tottori City, 680 Japan*

[Received for publication : April 30, 1994]

The visual system is an exemplary one for studies of sensory processes. Vertebrate vision has been studied most extensively and is in many respects the best-known sensory system. Therefore, we shall explore it in greater depth than the other systems. We also consider the distinctive features of a few examples of invertebrate visual systems.

Photoreceptive organs vary in different species. For instance, the eye-spot is a photoreceptive organelle of *Euglena*, camera eye is most familiar as the eye type of vertebrates, and the other major evolutionary trend is the compound eye. The mechanism in the first stage of light reception is common in each species.

In this review, I described visual sense mainly in the vertebrates and partly in the invertebrates. Contents of this review are comprised of (1) general structure of photoreceptor, (2) structure and function of retina, visual cell, iris and pupil, (3) visual field, (4) optic nerve tract, (5) color vision, and (6) visual pigment. No detailed discussion was attempted about the neural processing beyond the retina and visual evoked potential.

動物の感覚に関する研究は、ヒトの場合と異なり、刺激 (stimulus) に対する応答 (response) を被験者から聞き質すことができないから、実験者自身が動物の反応を客観的に判断しなければならない。

ヒトの感覚については、刺激すなわち身体の内環境の変化によって惹き起こされる感覚 (意識内容) を被験者自身の感覚として具体的に表わすことができる。例えば、テーブルがあったとすると、それが、大きい小さいか、材質は木かスチールか、色は黒か赤か、さらに色の濃淡その他極めて具体的に答えてくれる。しかし、動物の場合には、動物自身がテーブルを見て、その大小、材質、色等の区別がついていたとしても、どのような区別がついているのかは実験者には判断できない。

そこで、動物の感覚、例えば視覚について研究する場合には、刺激の種類や強さを変え、それらの刺

* 鳥取大学名誉教授

激に対する応答を種々の方法で取り出して解析する方法がとられている。応答を取り出すには、電気生理学的に電位変動（例えば視細胞受容器電位 visual cell receptor potential など）を追求する方法や生化学的に物質（例えば視物質 visual pigment など）を測定する方法などがある。

表題には“動物の視覚”と題してあるが、視覚全般に亘って述べることは量的に膨大なうえ、そのすべてを総説するためには、私の能力の能くするところではないので、比較生理学的にみた視覚器の構造と機能、視野、視覚経路、視物質と色覚などについての一般的知識のまとめを概説する。

特に、内容的には視覚生理学の専門研究者あるいは神経生理学、感覚生理学などの分野の研究者を対象としたものではなく、むしろ、感覚生理学が専門でない一般学会員を対象として比較生理学的な視点から、動物種による違いについて、できるだけ多く取り入れるようにして述べたいと思う。

動物が生活するための摂食行動 (feeding behavior) や生殖行動 (sexual behavior) を起こす場合には比較的小範囲の移動に過ぎないが、渡り (migration) や回遊 (recurrent migration) の場合には相当な遠距離あるいは広範囲にわたって移動するのが普通である。そのため、各種の動物は、視覚 (visual sense, vision)、聴覚 (audition)、嗅覚 (olfaction)、味覚 (gustation) などの感覚によってそれぞれの動物種の定位反応 (orienting response. 定位運動) を起こす感覚機構を備えている。しかし、動物種によっては、どの感覚によって定位するのかが、明らかにされていない動物種もある。

多くの動物は定位するのに最も適した感覚として視覚がその機能を果たしている例が多いが、自らが超音波を出して定位する動物 (コウモリなど)、聴覚を使って定位する動物 (アブラ夜鷹など) 種などもいる。

表題では“動物の視覚”としたが、あまりにも広汎に亘るこの解説では、主に視覚によって定位する動物のうち、ヒト・霊長類をはじめとする哺乳類を中心として述べ、ある部分 (特に色覚 color sense, 色感覚) では、鳥類、爬虫類、魚類など、さらに無脊椎動物にも言及したいと思う。

感覚 sensation, 知覚 perception, 認知 cognition

動物の“視覚” (visual sense, vision) について述べる前に、生理学における“感覚” (sensation)、“知覚” (perception)、“認知” (cognition) の概念について次のように整理する。

“感覚”というのは身体の内部または外部における最も単純な要素的刺激を主観的に認める働き、

すなわち、刺激によって生じた意識過程あるいは精神現象をいう。ここに生じた同じ種類の感覚 (modality) であってもその強さ (intensity) や性質 (quality) の区別や時間的経過などを把握する働きを“知覚”と呼んでいる。また、生じた知覚を総合して、刺激を具体的なもの、意味のあるものとして把握し、過去の体験、記憶などを加えて、知覚されたものが何であるかを認める働きが“認知”である。

このように、感覚、知覚、認知は厳密に言えば、それぞれ異なった概念ではあるが、これらを明確に区別するということは困難なことが多い。特に感覚と知覚という用語を正確に区別することは難しいので、この総説ではその中に“知覚”の概念も含めた意味で、主として“感覚”という用語を用いる。

しかし、感覚に関する他の総説や成書等で区別して用いている場合には、次の例を参考にして戴きたい。例えば、動物 (馬) に触れたとき、何かに触れたと感ずるのが“感覚”であり、そこに体毛があるとか毛の性質が柔らかいとか剛いとかを認めるのが“知覚”である。さらにその知覚から、自分の触れたものが、動物であり、その種類が馬であるというように認めることが“認知”である。

視覚 visual sense, vision

ヒトや脊椎動物が感覚器 (sensory organ) を通して脳に伝えられる情報のうちの90%以上は視覚に頼っているといわれている。

視覚 (広義には光感覚 photic sense と視覚は同義であるが光感覚は未分化の光受容様式も包含する) は外部からの情報入力として最も代表的なものであり、発生学的に光受容器 (photoreceptor, photoreceptive organ) は脳、脊髄と同様に外胚

葉から発生したものである。動物では原生動物のミドリムシ類 (euglemlida) から脊椎動物に至るまで、その構造は異なるが、すべての動物は光受容器をもっていて、光受容の初期段階では比較的共通する受容過程が多い。

視覚は明るさと色の感覚及びこれらの感覚に基づく空間感覚 (space sense) の機能であり、視覚機能は大別して三つに分けられる。第一に、物体の像を網膜上に結像させるための光屈折装置としてのレンズの機能である。第二に、光屈折装置を通じて入ってきた光の受容と複雑な情報処理を行う網膜の機能である。第三に、網膜の最内層にある神経節細胞 (ganglion cell) の軸索突起 (視神経線維) が視神経乳頭 (optic disc) のところで束となり、視神経を形成し、数個のニューロンを連結して、網膜からの情報を大脳の視覚中枢に送る機能である。

広く生物界において、広義の視覚あるいは光受容についてみると、好塩菌 (halophiles) のように1つの光受容タンパク質によって2色の色までも弁別する能力をもつものもある。また、4種類以上の視物質 (visual pigment) をもっていて、より多くの色を識別する動物やそのうえさらに油球をもっていて多くの色を弁別できる動物もいる。

光受容器の種類と構造

光受容器 (photoreceptor) は動物の種類によって極めて多様な構造のものが存在するが、光学的構造から大別すると、複眼 (componud eye) とカメラ眼 (camera eye) に大別される。

複眼 compound eye

複眼は節足動物門の甲殻類 (crustaceans), 昆虫類 (insects), 剣尾類 (xiphosura), 唇脚類 (chilopods), 多毛類 (polychaetes), 斧足類 (mussels) などの光受容器で、通常1対存在する。特殊なレンズ眼である多数の個眼 (ommatidium) がハチの巣状に集合したものである。複眼は光学的構造から、連立眼 (apposition eye) と重複眼 (superposition eye) の二つに大別される。視細胞膜の一部が変化 (形) した感桿分体 (rhabdomere) を形成し、その結合した複合体が感桿 (rhabdom) である。連立眼では感桿が

円錐晶体 (crystalline cone, 水晶錐体) まで延びているが、重複眼では感桿と円錐晶体とは離れている。

カメラ眼 camera eye

無脊椎動物の中で最も発達したカメラ眼をもつものはタコやイカなどの頭足類で、ほとんど脊椎動物の眼に類似した構造をもっている。しかし、網膜の神経細胞は、脊椎動物の杆体、錐体に相当する視細胞だけである。

哺乳動物をはじめ、脊椎動物の眼は一对の球状器官で左右の眼窩に収まっている。眼球 (eyeball) はカメラにたとえられる構造を備え、眼球壁は外膜、中膜、内膜の三層の膜によって構成され、カメラボデーに相当する。

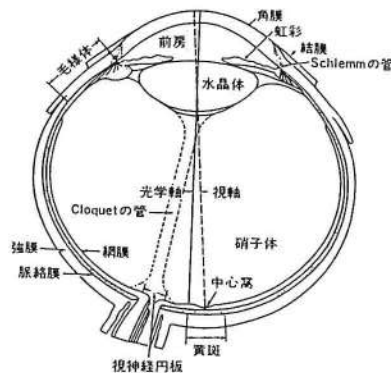


Fig. 1 眼の水平断面
(真島・生理学より改変)

外膜は強靱で眼球を保護し、かつ内圧を一定に保つ役割を果たしている。ヒトの外膜は前1/6は無色透明の角膜 (cornea) で、後5/6は白色不透明の強膜 (鞏膜, sclera) となっている。角膜は眼球線維膜のうち、眼球前面を占め、時計皿状の膜で、中央の隆起部を角膜頂、後方の強膜との境界部を角膜縁という。角膜はさらに角膜前上皮、前境界板 (Bowman膜), 角膜固有層, 後境界板 (Descemet膜), 角膜後上皮に分けられる。また、角膜には知覚神経 (sensory nerve, 感覚神経) が分布しており、角膜反射 (corneal reflex) の機能をもっている。

鳥類の眼球は一般の哺乳動物に比べて、体の大

きさの割には著しく大きく、前面は直径の違う大小2個の半球を重ね合わせたように見える。また、鳥類の角膜面の彎曲度は哺乳動物に比べて著しく大きいのが普通である。アヒル、ガチョウなどの水禽類ではむしろ扁平であるが、猛禽類では特に彎曲度が著しい。

強膜は眼球の形状を保つための白色強靱な膜様組織で、視神経の外鞘に続いている。強膜は部位によって厚さが異なっており、ヒトや一般哺乳動物では眼球の前部より後部が厚く、中間部が薄い。強膜前部は強膜溝を介して角膜に移行し、これに近い眼球前面の表面は眼球結膜 (eyeball conjunctiva) によって覆われる。組織学的には外側から強膜上皮、強膜固有層、強膜褐色板の3層が区別される。鳥類の強膜には毛様体付近で赤道と輪状に平行する強膜骨の小片群があり、また、しばしば軟骨板を含むことがある。

中膜はブドウ膜 (uvea) とも称される血管に富んだ膜で、脈絡膜 (chorioid)、毛様体 (ciliary body)、虹彩 (iris) の3部から成っている。

脈絡膜は暗褐色の膜で、血管と色素が豊富で血管膜の大部分を占め、強膜と網膜の間に認められ、前方で毛様体に続いている。外側の強膜とは強膜溝や視神経の侵入部では密に結合するが、そのほかは緩く結ばれている。内側では網膜色素上皮層に密に結合する。脈絡膜は暗褐色をしているのでカメラの暗箱の役割と、網膜に栄養を供給する役割の一部を担っている。また、視神経の侵入部位の上方に脈絡膜が虹色に輝く三角形の部分があり、これをタペータム (tapetum. 壁板または壁紙) と呼んでいる。

毛様体は脈絡膜の前方に続いた海綿様に肥厚した部分で、虹彩と脈絡膜の移行部において水晶体 (lens) を囲んでいる。内側は水晶体と硝子体 (vitreous body) に面し、外側は強膜に接する。前側約 2/5 には毛様体突起があって放射状に配列し、ここから水晶体に向かって無数の細い線維 (毛様体小帯, Zinn小帯) が出ていて、これと連絡する。鳥類では毛様体突起は直接水晶体に接する。毛様体突起の数は動物種によって異なり、ヒトでは70~80、ウマ、ウシでは約100、イヌで70~80個

ある。毛様体後側約 3/5 は扁平で毛様体輪 (olbicus ciliaris) または扁平部 (pars plana) と呼ばれ、後方ほど薄くなっている。

毛様体筋 (ciliary muscle) は毛様体上皮の外側において虹彩基部を底辺とする細長い三角形をした平滑筋で、強膜に近い部位では眼球の経線方向に走行し、水晶体に近い部位のものは輪状に走行する。毛様体筋は水晶体と毛様体を結びつけている毛様体小帯の張力を加減することによって水晶体の形を変え、その屈折力の加減によって高級なレンズとしての眼の遠近調節の役割を果たしている。また、毛様体筋は短毛様体神経と長毛様体神経の支配を受けている。

虹彩 (iris) は毛様体 (ciliary body) の前端から水晶体の前面にかけて存在し、中膜 (ブドウ膜) の最も前方を占める血管と色素に富んだ膜状組織である。虹彩は眼球血管膜の前端をなすもので、毛様体の前方に突き出て水晶体の前面を取り囲み、カメラの絞りに相当する役割をなして光を通さないが、その中央部のみが瞳孔 (pupil) となっていて光を通すことができる。虹彩が瞳孔を取り囲む縁が瞳孔縁 (pupillary margin) で、瞳孔が毛様体に付着する部位が虹彩根部 (iris root) である。虹彩の前面は前眼房に後面は後眼房に面している。虹彩を後面から見ると、瞳孔縁から少し隔たったところに輪状隆起があり、それより瞳孔側を小虹彩輪、毛様体側を大虹彩輪という。虹彩には、動眼神経中を走る副交感神経の支配を受ける瞳孔括約筋 (pupillary sphincter muscle) が瞳孔を輪状に取り囲み、頸部交感神経 (cervical sympathetic nerve) 支配の瞳孔散大筋 (pupillary dilator muscle) が瞳孔に対して放射状に走行し、この両者によって眼に入る光量の調節が行われている。また、虹彩は眼房水産生や眼房水流出にも関与するといわれる。

水晶体 lens

水晶体 (lens) は虹彩の後ろにある凸レンズで、毛様体小体によって毛様体筋に連絡する。水晶体は眼に入射した光を網膜上に結像させる役割を果たす。

眼に入射した光は角膜、水晶体の前後を満たす水様液 (眼房水, aqueous humor)、水晶体、硝

子体を通過して網膜に到達するが、この光線が通過するためには、媒質の屈折率、相互の屈折面の距離、屈折面の曲度、などの要因が関与する。

動物が遠近あらゆる距離にある物像を網膜上に鮮明に結像するためには、これらの要因を変化させることによって調節する必要がある。これらの要因のうち、媒質の屈折率を変えることは困難であるから、屈折面相互の距離を変えるかあるいは屈折面の曲度を変えることによって調節するが、動物の種類によって調節の方法が異なっている。例えば、魚類、両棲類、爬虫類などでは水晶体を前後に移動させて網膜上への結像を調節する。このうち、魚類は通常距離に焦点が合わせられている近視眼で、遠距離の物を見るためには腹側に発達している筋肉が収縮して、やや腹側寄りに水晶体が網膜に接近する。両棲類や爬虫類では通常遠距離に焦点が合わされている遠視眼であるため、近くの物を見るためには毛様体の筋を収縮させて水晶体を前方に移動させる。ヘビ類のある種のものには近くの物を見るために水晶体をやや変形させるものもある。哺乳類や鳥類では水晶体の曲度を大きくして近くへ調節するが、鳥類の場合には、さらに角膜の曲度も増して調節する。

角膜と水晶体の間の空隙は虹彩によって分けられ、前部を前眼房 (anterior chamber)、後部を後眼房 (posterior chamber) といい、それらの空隙は眼房水 (aqueous humor) という無色透明の液で満たされている。

硝子体 (vitreous body) は水晶体、毛様体、網膜に囲まれた内腔 (硝子体腔, vitreous cavity) にコラーゲン線維 (collagenous fiber, 膠原線維) とポール状になったヒアルロン酸との二重の網目状になった硝子体基質からなる硝子体 (vitreous body) が入っている。硝子体は眼の中間透光体であるとともに眼内圧 (intraocular pressure, IOP) の維持に関与する。

網膜の組織構造と機能

網膜 (retina) は眼球壁の最内層に位置し、光の受容と情報処理を行っている。網膜には光受容細胞 (photoreceptive cell) としての視細胞 (visual cell) をはじめ数種の細胞があり、いたるところ均

一ではなく、その最内層にある神経節細胞の軸索突起が視神経線維となり、視神経乳頭 (optic disc) で束となって視神経 (optic nerve) を形成する。

視神経線維が束となって出る視神経乳頭部は網膜が欠如していて感覚細胞がなく、ここでは光を受容しないので盲斑 (blind spot, 盲点) といわれる。これに対して視軸 (visual axis) が通過する部分には感覚細胞が密集していて最も敏感な部分で、やや窪んでいるので中心窩 (fovea centralis, 黄斑, yellow spot) と呼ばれる。中心窩は通常1個で、ヒト、ネコ、ヒツジ、カメ、トカゲなどは円形、ウマ、ブタ、ワニなどは細長い形をしている。カワセミは中心からやや外側にもう1個あり、ツバメ、アジサシなどは窩が3個もある。

脊椎動物の網膜は、発生学的には脳の一部が変化 (膨隆) してできたものであるから、多種類の細胞によって構成された複雑な層構造となっており、組織学的には中枢神経系の特徴をもっている。脊椎動物の網膜では、細胞の種類や基本構造において共通しているが、一般構造やその部位的差異は動物の種類によって異なっている。

網膜は通常次の10層によって構成されている。

- 1) 色素上皮層 (pigment epithelial layer, またはpigmented layer)
- 2) 杆体・錐体層 (rod and cone layer)
- 3) 外限界膜 (外境界層) (outer limiting membrane)
- 4) 外顆粒層 (outer granular layer, outer nuclear layer)
- 5) 外網状層 (outer reticular layer, outer plexiform layer)
- 6) 内顆粒層 (inner granular layer, inner nuclear layer)
- 7) 内網状層 (inner reticular layer, inner plexiform layer)
- 8) 神経節細胞層 (ganglionic cell layer)
- 9) 視神経線維層 (optic nerve fiber layer)
- 10) 内限界膜 (内境界層) (inner limiting membrane)

これらの10層の形態、機能の詳細については巻末の参考文献を参照されたい。ここでは、各層の概略説明と、動物種による網膜構造の差異について概説する。

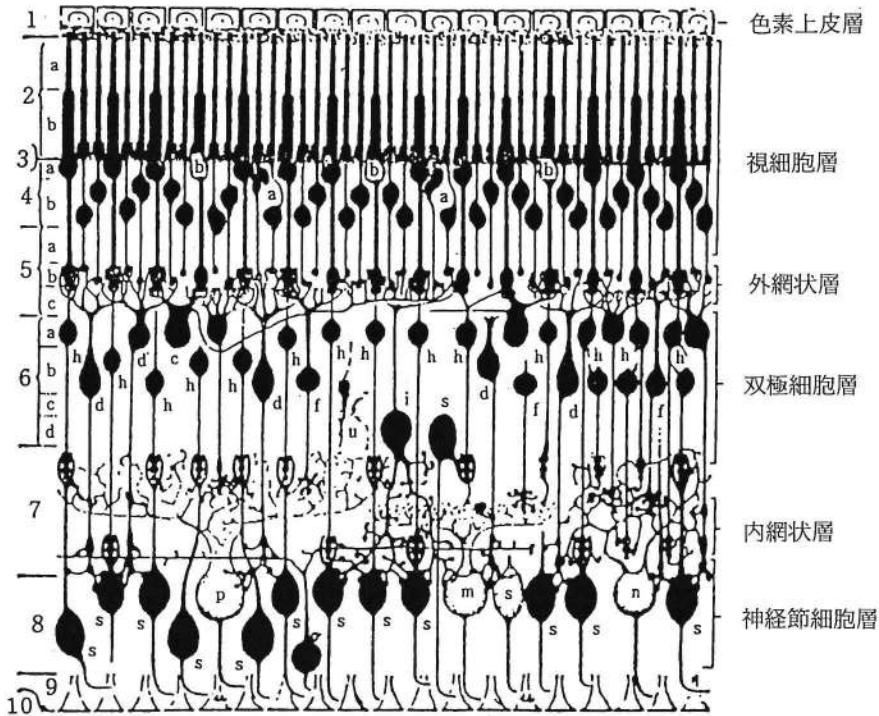


Fig. 2 網膜の組織構造模式図

1 : 色素上皮層, 2a, 2b : 視細胞の外節および内節 ; 外節の太いのが錐何 (cone), 細いのが杆体 (rod). 3 : 外限界膜, 4 a, 4 b : 外顆粒層の外層と内層, 5 : 外網状層, : 内網状層, 8 : 神経節細胞層, 9 : 視神経線維層, 10 : 内限界膜, 図中のc : 水平細胞, d, e, Z, h, : 双極細胞, i, l, : アマクリン細胞, m, n, o, p, s : 神経節細胞, u : Miiller細胞.

(視覚情報処理, 14, 朝倉書店, 東京, 1992. より)

色素上皮 pigment epithelium

色素上皮は網膜の最外側(層)で脈絡膜の内側にあり, 黒色の色素顆粒を含んでいる. 視細胞と脈絡膜との境界にはブルック膜 (Bruck's membrane) があり, 視細胞側には多数の突起が視細胞間に深く入り込んでいて, 視細胞 (visual cell), 特に杆体 (rod) に含まれているロドプシン (感光色素, rhodopsin) の再合成に関与する物質を含むといわれている. 魚類, 両棲類, 頭足類などの色素細胞にはフスシン (fucsin) という黒褐色の色素顆粒が含まれており, 光の照射によって色素顆粒が移動する. すなわち, 魚類ならびに両生類の暗順応網膜は, 杆体が外限界膜 (outer limiting membrane, 外境界層) に接して並び, 錐体は後方に位置していて, 色素顆粒が色素細胞

の基底部に集中して存在する. これに対して明順応網膜では, 錐体は外限界膜近傍にまで移動し, 黒褐色の色素顆粒も色素上皮細胞の突起内に前進して視細胞外節を取り囲むように分布する. このように, 明・暗順応状態に応じて網膜の視細胞 (特に錐体) 及び色素上皮細胞の色素 (フスシン) が移動する現象を網膜運動現象 (retinomotor phenomenon) または色素移動 (pigment migration) と呼んでいる.

網膜移動現象によって, 暗順応のときには杆体が像の結ばれる外限界膜面に, 明順応のときは錐体が外限膜面に並ぶことになる. 通常, 錐体における入射光は散乱し易く, 周囲の視細胞が刺激されて視力が低下することになるので, この散乱光を吸収することによって, これを補うために色素

が前へ移動すると考えられている。暗所視では視力よりも像の明るさのほうが重要であるから色素が後へ移動して、入射光を有効に利用できるようにするといわれている。

このような網膜運動現象によって個々の視細胞が独立した機能をもつことになって、視力増大に役立つと考えられている。網膜運動現象は両生類以下の下等動物の網膜で観察されるが、爬虫類、鳥類、哺乳類では明らかでない。また、魚類では視神経内の遠心性線維を切断すると、網膜運動現象が消失するといわれている。

また、軟骨魚類、夜行性動物および深海産の硬骨魚類などは色素上皮または脈絡膜にグアニン (guanine) を含んだ細胞層を有するものが多く、網膜を通過した光がこの細胞層によって反射されることにより、再び網膜の光受容細胞を刺激するのに役立つと考えられている。このような機構を有する動物は、軟骨魚類、深海産の硬骨魚類、夜行性の動物のほか、爬虫類のうちワニおよび多数のヘビ、トカゲ類、哺乳類のうちのある種の肉食類、有蹄類、鯨類などがあり、一般に暗闇の中で眼が光ることが特徴であるといわれる。

視細胞 visual cell

視細胞は動物の光受容細胞のうち、特に視覚機能のために分化した細胞で、散在光感覚器官 (diffuse photic sense organ) として皮膚に散在する場合と、多数個が集合して網膜を形成し、眼の構成要素としての機能を果たす場合とがある。

脊椎動物では、神経細胞から長く突き出した樹状突起に相当する部分が光受容のために特殊に分化した視細胞があり、形の違いから錐体 (cone) と杆体 (rod) とに区別されている。視細胞の核部は外顆粒層で、外顆粒層と錐体・杆体とは外限界膜で境界をつくっている。脊椎動物の網膜の杆体の外節には感光色素 (視物質、ロドプシン等) が含まれており、その光化学反応によって興奮が生じ、それが視神経に伝達され、さらに大脳皮質の視覚領 (visual area) に達する。

錐体と杆体は形態的に異なっていると同時に、機能的にも大きな違いがある。例えば、錐体は明所視 (photopic vision) または昼間視 (day-light vision) に関与し、杆体は暗所視 (scotopic vision) または薄明視 (twilight vision) に関わる

といわれている。このように、明所視 (または昼間視) には錐体が関与し、暗所視 (または薄明視) には杆体が関与するという考えを二元説 (duplicity theory) と呼んでいる。

双極細胞 bipolar cell と神経節細胞 ganglion cell)

双極細胞は視細胞と神経節細胞との間に介在する二次ニューロンで、1本の軸索と1本だけの樹状突起をもつ神経細胞である。双極細胞の樹状突起の広がり方は、視細胞との結合の仕方によって異なるので、2型に大別される。すなわち、第1型は多数の杆体及び錐体と結合するもので、第2型は錐体のみに結合するものである。

双極細胞は小さい光点の刺激を与えると、脱分極 (depolarization, on中心型) または過分極 (hyperpolarization, off中心型) する。周辺部を照射すると中心部と反対の応答 (中心-周辺型; center-surround-type) が生ずる。中心部の受容野の大きさは双極細胞の樹状突起の広がりとはほぼ一致することから、視細胞との直接結合によると考えられている。また、周辺受容野が形成されるのは水平細胞から視細胞へ負のフィードバック (negative feed-back) が生ずるためといわれる。

神経節細胞は三次ニューロンで、軸索は視神経線維となる。すなわち、網膜内に生じた情報をインパルス (impulse) として中枢に送る役割を果たすが、光刺激のない状態であっても、1秒間に20~50個のインパルスを発射している。また、光刺激中には、on型はインパルスを増し、off型では放電が抑制され、on-off型では光刺激の開始時と終了時の両方で一過性のインパルス増加がみられる。

水平細胞 horizontal cell, アマクリン細胞 amacrin cell, 及び叢間細胞 interplexiform cell

水平細胞 (horizontal cell) は内顆粒層 (inner granular layer) と外網状層 (outer reticular layer) にわたって存在し、網膜面に対して平行に長い突起が出ており、さらに枝分かれしていくつかの視細胞終末や双極細胞の樹状突起に結合する。水平細胞は網膜内の位置的關係や杆体・錐体の割合が動物種によって異なることから、その形態は多様である。光刺激に対して緩徐電位 (slow potential) が現れ、これを水平細胞電位または最

初に網膜内から記録したG. SvaetichinにちなんでS電位 (S-potential) と呼んでいる。水平細胞電位は、光刺激を受けると視細胞からの伝達物質が減少して過分極性の応答を示すが、色覚を持つ動物では、光の波長によって極性の異なる応答を示すものがある。水平細胞の伝達物質は γ -アミノ酪酸 (GABA) で、双極細胞や視細胞に対して過分極性電位による抑制をすると考えられる。また、水平細胞は周辺に突起を伸ばしているため、側方抑制によって中心一周辺型 (center-surround-type) 受容野 (receptive field) の形成に役立っていると思われ、視細胞と双極細胞に対して受容野周辺部の情報の形成に関与しており、色覚情報処理に重要な役割を果たすといわれる。

アマクリン細胞 (amacrin cell) は神経節細胞に近く内網状層にあって神経節細胞間の連絡をしている。また、アマクリン細胞には水平細胞と同様の役割があり、光刺激に対して開始時と終了時に一過性の脱分極を示す、いわゆる on-off 応答 (on-off response) がみられる。

叢間細胞 (interplexiform cell) は細胞体がアマクリン細胞の近くにあり、内網状層及び外網状層の両方に突起を出している。外網状層では水平細胞と双極細胞の両方とシナプスをつくり、内網状層ではアマクリン細胞と両方向性にシナプスをつくっている。

タペータム tapetum, lucidum

タペータム (tapetum, 壁板, 輝板) は“じゅうたん組織”ともいわれ、維管束植物 (tracheophyta) の若い孢子囊のもっとも内側にある細胞層をいうが、動物組織でのタペータム (tapetum, lucidum) というのは、多くの哺乳動物の眼球の脈絡膜 (choroidea) の中層を構成する膜をいう。ネコ、イヌ、ウマ、反芻動物など多くの哺乳動物では、眼球内に入った光が網膜を通して反射する膜がある。この膜は網膜の後部にあって光を反射する役割を果たす構造物で、これをタペータム (tapetum, lucidum) と呼んでいる。タペータムは、ヒトやブタでは発達が悪く、細い線維からなる網状層であるが、ほかの哺乳動物ではよく発達している。ウマや反芻動物では同心円状に配列したコラーゲン線維 (膠原線維) を主成分とする線維束からできており、線維性タペータム

(fibrous tapetum) といわれている。食肉類では10~15層の扁平な不正形の細胞から成り、細胞性タペータム (cellular tapetum) と呼ばれる。また、タペータムは動物種によって血管膜中にあるもの (choroidal tapetum) と色素上皮層中にあるもの (retinal tapetum) がある。

タペータムが血管膜中にあるchoroidal tapetumには二つの種類があって、有蹄類などにみられるような血管膜中に腱様組織の層をもつものとネコなどのように血管膜の細胞の中に光を反射する物質をもつものがある。

タペータムが色素上皮中にあるretinal tapetumは、板鰓類 (elasmobranchii) や硬骨魚類 (teleostei)、特に深海魚類でよく研究されている。この種のタペータムは色素上皮の細胞中に多数のグアニン (guanine) の結晶板が規則正しく層状に並んでいて、眼に入った光を有効に視物質に吸収させ、視感度を上昇させるのに役立つと考えられている。

タペータムは、眼内に強い光が入ったときのカラー眼底 (colored fundus) 映像のもととなるもので、眼底の映像が適切に結ばれるように光を当てると、タペータムの働きによって、瞳孔の色調が動物の種類によって異なって見える。例えば、イヌでは色調や明るさが様々で、緑、黄色、金色、ピンクなどがある。ネコではイヌよりも光沢や色彩が鮮やかである。また、タペータムの発達していないヒトやブタでは脈絡膜の血管の色によって赤色に見える。ニワトリにはタペータムが認められないといわれる。

虹彩と瞳孔の形態と機能

光を通過させるための虹彩の開孔部が瞳孔である。

虹彩の色は動物種、食餌あるいは幼若動物と成熟動物、などによって異なる。例えば、同種動物であっても幼若動物の虹彩の色と成熟動物の虹彩の色とは異なることが多い。鳥類では着色した結合組織細胞と脂質が含まれており、食餌の種類によって虹彩の色に影響がある。特に、ニワトリにトウモロコシ飼料を多く与えると黄色になるが、通常のニワトリの眼色でも黄色を呈して見えるのは、虹彩の色素細胞中に脂肪を含むためである。

また、一方が青色眼で他の一方が褐色眼となる虹彩異色症 (heterochromia iridum) は多くの動物で起こり、イヌ、ネコ、ミンク、ウサギ、マウスなどにみられる。青色虹彩の眼ではタペータムと脈絡膜色素の両方またはそのいずれか一方が欠如していることが多い。

瞳孔は普通の室内光で暗色またはピンク色である。暗色虹彩をもつ眼では、タペータムをもつものともたないものがあるが、ピンク色の眼では通常タペータムをもたないかまたは極めて発達が悪い。

瞳孔に光を入れるとタペータムをもつものでは青色、緑色、橙色、黄色などがあるが、タペータムが欠如したものでは、脈絡膜血管のヘモグロビンの色が反映してピンク色または赤色を呈する。

完全なアルビノの動物ではピンク色の虹彩であるが、不完全なアルビノ動物 (例えばシャムネコなど) では青色の虹彩をもつことがある。

瞳孔 (pupil) や水晶体 (レンズ, lense) の形は動物種によって差異があり、ヤモリやフクロウなど夜行性の動物の水晶体は球形 (sphere) で大きく、体の大きさが同じくらいの昼行性の動物に比べて5~6倍も大きく、瞳孔がスリット形をしている。瞳孔は虹彩の瞳孔括約筋及び瞳孔散大筋の収縮によって瞳孔縁 (pupillary margin) は縮小または拡張するが、その形状は動物種によって様々である。例えば、ヒト、サル、カエルなどのように円形 (round)、ヤギなどのように横型楕円形 (horizontal ellipse)、ネコなどのように縦型楕円形 (vertical ellipse)、ヤモリなどのように縦型スリット (vertical slit) のものなどがある。

瞳孔は対光反射 (light reflex) によって、光が強くなると縮小し、光が弱くなると拡大する。また、視覚対象物の遠近によって焦点調節を行うが、注視している物体が接近してくると反射的に焦点調節 (convergent accommodation)、縮瞳 (miosis)、輻輳運動 (accommodative vergence) が協調して近見反射 (near reflex、または近見反応 near response) が起こる。この近見反射による縮瞳によって焦点深度が深くなり、かつ水晶体の色収差 (chromatic aberration) や球面収差 (spherical aberration) が小さくなる。すなわち、近い所に焦点を合わせると水晶体が厚く

なり、焦点深度が浅くなるとともに、レンズとしての収差が大きくなる。

視野 visual field

生理学におけるヒトの視野は、眼前の一点を見つめて眼球を動かさない、いわゆる固視 (fixation) 状態で同時に見える範囲を視野 (visual field) と呼んでいる。すなわち、ある物体を注視すると、網膜の中心窩に鮮明な像が映る中心視 (central vision)、直接視 (direct vision) となる。この場合、同時にその周囲の像は視野の中心をはずれた部位では不鮮明な像が映る周辺視 (peripheral vision、間接視 indirect vision) となる。このような、中心視と周辺視の範囲が視野である。

ヒトの単眼視野 (monocular field) は上方約50°、下方約70°、内方約60°、外方約100°である。両眼視野 (binocular field) は主として左右の単眼視野の重複したいわゆる重複視野となり、単眼視野に比べて視野が広がる。

Table 1 動物の視野

家畜名	両眼視軸開度	全視野	両眼視の重複視野
猫	5° ~ 20°	250° ~ 280°	100° ~ 130°
犬	20° ~ 50°	250° ~ 290°	80° ~ 110°
家兎	150° ~ 170°	360°	10° ~ 35° (後方)
馬	130° まで	330° ~ 350°	30° ~ 70°
牛	90° ~ 115°	330° ~ 360°	25° ~ 50°
羊	90° ~ 100°	330° ~ 360°	25° ~ 50°
豚	70° ±	310° ?	30° ~ 50°
山羊	100° ~ 120°	320° ~ 340°	20° ~ 60°
モルモット	100° 以上		70° まで

(DUKES' *Physiology of Domestic Animals*, (8th Ed). 1143. Cornell Univ. Press, Ithaca & London. 1970. より)

一般に哺乳動物や鳥類では、肉食動物のような捕食性 (predatory) の動物は被食動物 (prey) よりも重複視野と盲帯 (blind area、盲視野) が広く、単眼視野が狭い。すなわち、頭部に対する眼の解剖学的位置によっても、また、頭を上げたときと下げたときとでも、その動物の視野の方向と広がりや違ってくる。文献によってはそれらの数値に違いがみられるが、1例をあげると、水平面での単眼視野は、ネコ約80°、ウサギ約170°、重複視野はネコ約120°、ウサギ前方約10°、後方約

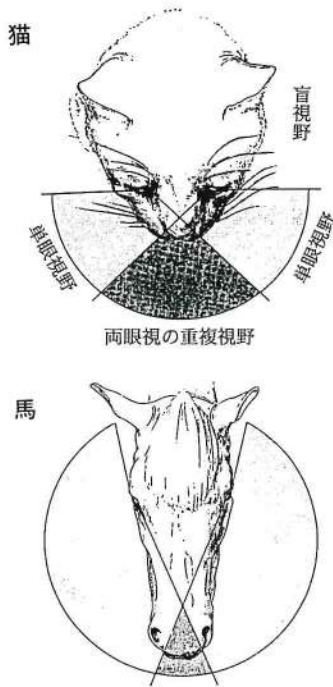


Fig. 3 動物の視野

(DUKES' *Physiology of Domestic Animals*. (10th Ed). 738 ~ 739, Cornell Univ. Press, Ithaca & London. 1984. より)

9°，盲帯はネコ約80°，ウサギなし，などの記載がみられる。

両眼視野は中央部で重複しているが，イヌとかウマの例では，同一種 (species) の中でも品種によって視野の顕著な違いがみられるものがある。また，一般に草食動物のように被食動物では眼が頭部の側面に付いていて，通常の水水平視のときには鼻の直前や体の後半部などの一部を除いて，比較的視野が広く，全景的な視野をもっているものが多い。特にウマでは，頭部を持ち上げたときには殆ど360°の視野を保つことができる。

視神経の経路

網膜の神経節細胞の軸索は，網膜の視神経乳頭で束となって視神経を形成する。視神経の大部分

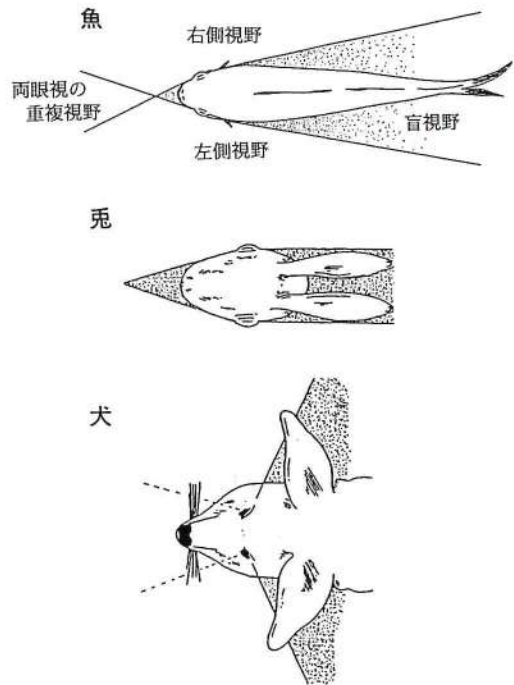


Fig. 4 動物の視野

(*Comparative Anatomy of the Eye*. 25 ~ 26, Thomas, C.C. Pub., Springfield. 1956. より)

は視床 (thalamus) の外側膝状体 (lateral geniculate body) でシナプスを形成し，外側膝状体の神経細胞は脳の視覚皮質 (visual cortex) である後頭葉の線状皮質 (striate of cortex the occipital lobe) に投射する。視神経細胞の軸索のもう一つの経路は，前丘 (anterior colliculus) または視蓋前域 (pretectal region) 経路を通っている。

脊椎動物の視神経は視神経交叉 (optic chiasm) で交叉して視索 (optic tract) となるが，動物種によって左右の神経線維が完全に交叉するもの，過半数が交叉するもの約半数が交叉するものなどがある。

哺乳類の視交叉では齧歯類のアルビノ (albino) やイルカについては完全交叉であるが，その他の哺乳類はすべて不完全交叉であると考えられてい

る。

Table 2 視神経交叉

動物種	非交叉率
ヒト	約50%
サル	約40～45%
ウマ	約17%
イヌ	約35～45%
ネコ	約35～45%
ウサギ	約15%
ネズミ	約10%
モルモット	約1%
鳥類	ほぼ完全交叉
両棲類	ほぼ完全交叉
魚類	ほぼ完全交叉

註；報告者によって若干の差異がある。

例えば、ヒト、サルでは約50%、ネコ、イヌなどでは約35～45%（または約30～40%）の線維が同側の視索（非交叉性）を経て外側膝状体に入る。これに対してウサギは約15%、ネズミは約10%、モルモットは約1%が非交叉性線維であるに過ぎず、大多数の視神経線維は反対側の視索を経て外側膝状体に入る。一般には鳥類、両生類、魚類ではすべての視神経線維が交叉する完全交叉性の動物とされてきた。しかし、カエル、ガマ、トカゲ、ヘビ、サンショウウオ、ワニ、魚類、ヤツメウナギ、などでも、非交叉性視神経線維が存在するともいわれる。

一般の脊椎動物において、非交叉性線維が多い動物ほど左右の眼のそれぞれの視野が重なるいわゆる重複視野が大きいのが普通であるが、これに当てはまらない動物種もある。

また、他の文献（Sir, Stewart Duke-Elder, "The Eye in Evolution" p. 487）によれば、非交叉性線維の割合は、ウマ約1/6、イヌ及びネコ約1/3～1/4、霊長類約1/3、ヒト約1/2と記載されている。

視神経線維の太さと機能

視神経に含まれる線維の数は極めて多く、ヒト約1,000,000本、カエル約440,000本、ウサギ約

265,000本、ネコ約86,000本といわれる。

また、動物の種類によって有髄線維と無髄線維の混合比率も異なっている。例えば、ヒト、ネコでは視神経のすべてが有髄線維、ウサギでは有髄線維は約50%以下、カエルでは約95%が無髄線維であるといわれる。

視神経の直径並びに伝導速度は、1955年ごろ、ネコについて最もよく検索されている。直径では約1 μ m以下のものから約9～12 μ mのものまで含まれている。伝導速度は直径約1 μ m以下のもので約3.5～6.0m/sec、約1～3 μ mのもので約12～25m/sec、約4～5 μ mのもの約30～40m/sec、約6～8 μ mのもので約40～60m/sec、約9～12 μ mのもので約70m/secである。

H. Changはネコの視神経線維の中で伝導速度の速いものから順に赤、緑、青の視覚情報を伝えるという説を出した。これに対してL. I. Malis and L. Krugerはこの説を否定したが、M. LennoxはH. Changの成績と一致する結果を報告した。

M. Lennoxはネコの視索の単一スパイクを指標としたスペクトル感度と伝導速度を対応させ、on-線維とon-off線維とについて調べた結果、伝導速度の遅い線維は青色に対して潜時が短く、かつスパイク数が多く頻度が高いのに対して、伝導速度の速い線維では反対の結果を得ている。また、網膜電位図（electroretinogram, ERG）の振幅が等しくなるように調節された赤と青の刺激に対して、外側膝状体（lateral geniculate body）と皮質で誘発電位（evoked potential）の潜時を比較したところ、赤に対するものが青に対するものよりも短いという結果を得ている。

杆体と錐体の構造と機能

網膜の構造は脊椎動物全般について大きな差異はないが、杆体や錐体の形状ならびに両者の網膜における分布は動物の種類によって異なっている。

ウサギ、ネズミ、モルモット、フクロウ、ヤモリ、夜行性サル、夜行性鳥類などの夜行性動物やコウモリ、深海魚などの網膜では、ほとんどまたは全く純粋に杆体から成っているの、これを杆体網膜（rod retina）と呼んでいる。これに対して、トカゲ、ヘビなどの昼行性動物はほとんどまたは全く純粋な錐体であり、これを錐体網膜（cone

retina)と呼んでいる。ヒトや哺乳動物をはじめ、多くの脊椎動物は桿体と錐体の両方が混合した網膜をもっている。

これらのことから、桿体が暗所視 (dim-light vision, 薄明視) に関与し、錐体は明所視 (day-light vision, 昼間視) に関与するという二元説のもととなっている。以下に桿体、錐体の機能と動物の色覚について述べる。

網膜の視細胞には感度の高い桿体と感度の低い錐体の2種類がある。形態的には、桿体の外節 (outer segment) 部分が棒状になっており、錐体の外節部分は円錐状になっている。

錐体細胞、桿体細胞ともにそれぞれ外節 (outer segment) と内節 (inner segment) および内節に続く脚部と終足とからになっている。桿体外節は桿状で、外節の基部から末端に至るまで、ほぼ一定の直径である。錐体外節は基部が大きく、末端が細くなってほぼ円錐状である。錐体の大きさは動物の種類によって異なるが、多くは直径約5 μm 、高さ約10 μm である。錐体には単錐体 (single cone) と複錐体 (double cone) の2種類があって、複錐体は単錐体と同様の構造をもつ主体 (chief cone) と、より簡単な構造の副体 (accessory cone) とからなる複合体を形成している。

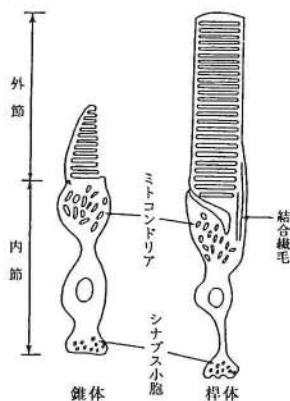


Fig. 5 錐体(左)と桿体(右)の構造
(行動生理学の基礎, 80, 朝倉書店, 東京, 1990. より)

複合体は硬骨魚の全骨類以上の脊椎動物 (ヘビ類を除く) にみられる。桿体にも単桿体 (single

rod) と複桿体 (double rod) があるが、複桿体が見られるのはヤモリと夜行性ヘビのみであるといわれる。

桿体の外節の中には円盤状の構造物 (disc membrane) が積み重なっている。これに対して錐体の外節では膜構造物が表面の形質膜と連なっている。

外節中には視物質 (蛋白質) が含まれていて、光吸収の役割を果たすが、その他に光情報を電気信号としての受容器電位 (receptor potential) に変換するための蛋白質も含まれている。

脊椎動物の大多数は、通常1種類の桿体を有し、500nm付近の光 (緑色光) に対して最も強い感受性を示す。ヒトの網膜においても、桿体は1種類であるが、錐体は赤錐体 (red cone, 赤色~黄色)、緑錐体 (green cone, 緑色)、青錐体 (blue cone, 青色~紫色) の3種があり、それぞれの色の光に最大の感度を示す。

前述したように、通常、錐体が明所視 (day-light vision, 昼間視) を、桿体が暗所視 (dim-light vision, 薄明視) を司るといわれている。夜行性動物 (例えば夜行性ヤモリ、夜行性鳥類のフクロウなど) の網膜は桿体だけかまたは桿体が多数であり、昼行性動物 (爬虫類の多く、鳥類、リスなど) では錐体の方が多い。

ヒトが色を識別できるのは赤錐体 (red cone)、緑錐体 (green cone)、青錐体 (blue cone) という3種類の錐体の光応答の組合せによるのである。一般に、動物が色を識別 (色彩弁別) できるためには2種以上の吸収極大 (λ_{max}) の異なる感光色素 (visual pigment) が動物の網膜に存在している必要がある。多くの脊椎動物の網膜には少なくとも3種類の吸収極大の異なる感光色素を有する錐体の存在が、単一受容器の微小分光測定法 (microspectrometry) によって明らかになった。受容器レベルでの色彩弁別は、このような3種の感光色素をもつ錐体の存在と、ほかの精神物理学的な古くからの研究データの結果とがよく一致している。それ故、微小分光測定法による脊椎動物の受容器レベルでの色彩弁別機構についてはほぼ解明されたといえるかも知れない。しかし、いわゆる“色覚, visual sense”として科学的に捉えるならば、色覚は視野の一部を対象とした、受容器による単なる光の波長の分析結果とは同一視する

ことはできない。

色覚 color sense

色覚 (color sense, color sensation) を網膜での色彩弁別というレベルで促えると、光の波長をどの程度弁別できるか、という問題に帰する。しかし、生理学的に動物の“色覚”として論ずる場合には、網膜で光の波長を弁別した視覚情報を大脳視覚領 (visual area, visual cortex) で“色の種類”として認識 (解説) されたものが対象となる。それ故、色覚すなわち、色の見え方は単に網膜における局所的な波長の弁別機能のみを意味しているものではないけれども、常に、網膜における“光の波長弁別機能”と視覚中枢 (visual center) における“色の認知”という二つの問題を関連づけて考えなければならない。それ故、動物が色の違いを識別するための第一段として、対象物からの光の波長成分が異なっていて、その波長成分を受容する器官が備わっていることが最低限必要な条件となる。

ヒトの色覚を研究する方法は古くから種々の方法で行われているが、最も一般的な方法は視覚についての心理物理学 (psychophysics) 的方法である。

心理物理学は、入力を物理量とし、出力を心理量として、入力と出力の関係から、生体内部の構造、機能を解明しようとする学問である。

視覚の心理物理学を例にとれば、入力は光であるから、実験的に光の強さ、波長、方向などの入力を決めることができる。出力は被験者が光 (入力) に対して、刺激光が見えるか否か (光覚)、光を認知するまでの時間 (反応時間)、二つの光刺激の空間的分離が認知できるか否か (視力)、色として見えるか否か (色覚)、二つの光の波長の差が認知できるか否か (色彩弁別)、などをはじめ種々の出力が考えられる。

このような心理物理学では被験者の答える内容から光刺激に対する反応 (出力) を詳細に知ることができる。そのため、どういう光を被験者に与えると明るい (あるいは暗い)、赤色 (あるいは緑色) に見えるかがわかるから、このような反応が引き起こされるための視覚系の機能を知る手がかりが得られる。

一方、動物の色覚では、主として電気生理学的方法が用いられ、入力はヒトと同じ方法でよいが、出力は電圧の違いあるいはインパルスの現れ方が、どのような感覚として動物に反映されているのかを知ることが難しい。また、ヒトの心理物理学的方法に類似の方法で動物の色覚を調べることも行われているが、色覚の神経機構を生理学的に研究する場合には、その動物が色の弁別機能をもっているか否かを知っておく必要がある。

脊椎動物 (vertebrates) の中でも、ヒトや霊長類 (primate) を除いては色覚のあまり発達していない哺乳類が大多数であるが、魚類、爬虫類、鳥類などに色覚の発達している動物が多い。そのため色覚の神経機構の研究には、魚類 (キンギョ)、鳥類 (ニワトリ)、霊長類 (アカゲザル) などでの研究が盛んである。

一方、色覚を分子レベルで研究するには、色覚に関する視物質の吸収曲線 (absorption curve) を測定することが基本となる。視物質の吸収曲線あるいは受容器電位 (receptor potential) などを測定するには種々の方法が用いられるが、一般的には次の方法がある。

- ① 視物質を抽出して分光光度計 (spectrophotometer) で測定する方法
- ② 顕微分光光度計 (microspectrophotometer) を用いて網膜の特定小部分または単一の視細胞について測定する方法
- ③ 網膜電位 (electroretinogram, ERG) や視細胞内電位の導出による受容器電位 (receptor potential) の測定などの電気生理学的な方法
- ④ 眼底反射分光光度計 (fundus reflection spectrophotometer) を用いる方法
- ⑤ 二色閾値法 (two colour threshold method)
- ⑥ 差順応法 (differential adaptation method) などがある。

色覚の情報処理

色覚の基礎過程となる網膜の波長弁別機能は、網膜にある視細胞 (visual cell, 桿体細胞と錐体細胞) 及び水平細胞 (horizontal cell) の分光感度の違いから始まるといえる。それぞれの細胞の受け入れた光は分光感度によって赤色と緑色、黄

色と青色の要素の差の信号として中枢へ送られる。

ヒトをはじめとする動物が色の違いを識別できるためには次の2つの条件が考えられる。即ち、第1は見る対象物からくる光の分光分布が異なっていること、第2は光の分光分布を受容する器官を備えていること、という2つの条件があげられる。

第1の条件は対象物の色によって決まることになるので、特に論議の必要はないが、第2の条件は、1種類の視細胞の応答の大きさのみからは波長を特定することはできない。例えば、桿体視細胞のように1種類の場合や錐体視細胞が1種類の動物の場合には色の識別機能はないと考えられている。

金子によれば、色を識別するためには、分光感度の異なる2種類以上の視細胞の存在が必要になる。視細胞の分光感度は極大波長 (λ_{max}) が異なっているだけでなく、分光感度曲線 (spectral sensitivity curve) が重なり合っていることが必要である。これらの条件が満たされると、2つの単色光では2つの視細胞の分光吸収効率の比が異なるため、どのような強度の単色光に対してもそれぞれの応答の大きさの比が違うから、神経系にとって波長弁別をする材料が得られることになる、と述べている。すなわち、分光感度の異なる視細胞が2種類しかない、2つの波長を混合した光と、ある特定の光とを区別することができないが、分光感度の異なる視細胞が3種類あると弁別可能となる。これらの異なる錐体が収斂する網膜第二次ニューロンで差の信号が取り出され、それが中枢へ送られることが色覚発生の基礎となると考えられている。

無脊椎動物の色覚

脊椎動物 (vertebrates) の色覚についてはごく一部ではあるがすでに概説した。無脊椎動物 (invertebrates) では、その色覚についての研究から、頭足類、昆虫類および甲殻類などにも色覚が認められている。

例えば、ミミズのような下等動物では感光物質 (visual pigment, visual substance) が1種類しかなく、光受容器 (photoreceptor) も未分化であることから色覚はないと考えられる。しかし、ミジンコ (甲殻類) は光源の光度を高めるとマイナ

スの走光性 (phototaxis) を示し、光度を低めるとプラスの走光性を示すことが以前より知られていた。光源としてスペクトルが青と黄の部分を取り出して、これらを適当に組み合わせて実験した報告によれば、ミジンコの走光性は光度の増減には関係なく、青に対しては常にマイナスに反応し、黄に対しては常にプラスに反応することが知られている。さらに中間色である青緑、すみれ色、紫外線については青に対する反応と同様にマイナスに反応し、赤、橙、緑は黄色に対する反応と同様にプラスに反応することも確かめられ、ミジンコは2色系の色覚をもつと考えられている。

ミツバチは動物の中では比較的古くから色覚の研究が行われ、K. von Frishによって発表された研究が有名である。(尚、K. von Frishは1973年、比較行動学 comparative ethology という学問の創設者で、動物行動 animal behaviour の基本源則はヒトを含めた哺乳類にも適用できることを証明した業績によってノーベル生理学医学賞を受賞した。)

彼はミツバチの行動から色覚について色紙を用いる訓練法によって実験し、ミツバチは青と赤との区別ができることを発見した。また、さらに青と白、灰、黒との区別ができないという知見も得ている。

その後、A. Kuhn & R. Pohlは色紙の代わりにプリズムによって分光したスペクトルを用いて取り出した種々の色光にミツバチを訓練し、約650~530nm (橙, 黄, 緑), 510~480nm (青緑), 470~400nm (青, すみれ) および、400~300nm (紫外) の4色が弁別可能であることを確かめた。また、その可視範囲はヒトとは違って、長波長側は狭く、ヒトが赤と感じる650nm以上の波長の光は、ミツバチには見ることができないことを明らかにした。そのため、赤と黒や灰色との区別はできないが、ヒトには見えない短波長側の300~400nmの紫外線は、ミツバチには色として感じると考えている。さらにW. Kuhnは頭足類のタコについても訓練法によって実験し、色覚のあることを証明した。

脊椎動物の色覚

K. von Frishは *Poxinus laevis* という淡水魚 (ウグイの近縁魚) に色覚のあることを初めて証

明した。その後多くの研究者らが、スペクトルの色光を用いて実験した結果、次のことが明らかになった。

- ① *Phoxinus laevis*には、少なくとも24の色調を区別することができる。
- ② 赤と緑、橙と青緑、黄と青などは互いに補色をなしている。
- ③ *Phoxinus laevis*も紫外線を受感する能力をもっているが、紫外線の色調は赤に似ていて、ヒトと同様の色相環 (hue circle) がある。
- ④ ヒトと同様にスペクトル中に識別の極大がある。

上記の研究成果は*Phoxinus laevis* (硬骨魚)の研究から得られたものであるが、この実験成績は、他の魚類だけでなく、多くの脊椎動物にも適用できるといわれている。

一般に、脊椎動物の色覚では、無脊椎動物に比べて、弁別できる色調の数も多く、補色、色相環 (hue circle) なども認められている。

両棲類の色覚についてサンショウウオの幼生が赤、黄、青などを識別できることが知られている。また、爬虫類および鳥類は錐体に富んだ網膜いわゆる錐体網膜であり、そのうえ錐体に油球 (oil droplet) を含んでいるので、多くの色調の識別が可能である。

ニワトリは4種類の錐体物質をもっているが、長い間ニワトリは、イオドプシン (iodopsin, ニワトリ赤) のみで色覚が成り立っていると考えられてきた。ヒトや哺乳類の錐体には油球は含まれていないが、ニワトリをはじめとする鳥類、カメをはじめとする一部の爬虫類の錐体の外節の基部に、カロテノイド (carotenoid, カロチノイド) を含んだ、種々の色をもった油球が存在する。これらの油球は顕微鏡下で網膜を観察すると、赤、黄、うす緑、透明に見える。

外節基底に含まれるこれらの油球は、視細胞内節側から入ってくる外界からの光を錐体外節に対して、レンズとフィルターの役割を果たすことになる。通常、ニワトリの錐体外節には5種類の油球が含まれているので、油球とニワトリ赤とを組み合わせると、5種類の波長感受性の異なる錐体が存在することとなり、多くの色調を識別できると考えられている。

最近になって、ニワトリ赤のほかにニワトリ緑、

ニワトリ青、ニワトリ紫と呼ばれる色感受性錐体物質が少量ではあるが、ニワトリ錐体に存在することが確認された。

ヒトの錐体はすべてが単一錐体 (single cone) であるが、ニワトリは単一錐体のほかに複合錐体 (compound cone) がある。複合錐体は二つ以上の錐体が複合した形のもので、この錐体にはニワトリ赤だけが含まれている。ニワトリの複合錐体は単一錐体よりも数が多く、複合錐体の主錐体には緑色の油球が存在するが、副錐体には油球がない。

また、ニワトリ紫を含む単一錐体は、赤錐体、緑錐体、青錐体よりも数が少なく、外節部分が小さい。赤錐体、緑錐体、青錐体に含まれている油球はすべて入射光の短波長側をカットするフィルターの役割をするので、油球の透過率も考慮すると、単一錐体の光感受性曲線の極大はそれぞれの錐体物質の吸収極大波長よりも長波長側に移動すると推測されている。そのため、ニワトリ赤とニワトリ青、ニワトリ緑とニワトリ紫の吸収の重なりが極めて小さくなり、400nmから600nmまでの波長の大部分では、2つの錐体物質の吸収の比の差によって弁別されることになる。

ヒトは3種の錐体物質をもっているから、ヒトが見る色はすべて赤、緑、青の3つの錐体物質を頂点とした正三角形の中に位置づけられる。

ニワトリは錐体物質を4つもっていてヒトに比べて1つ多いから、赤、緑、青、紫の4つの錐体物質を頂点とした正四面体の内部に位置づけられる。

吉澤らの研究で、ニワトリの視物質の吸収曲線 (absorption curve) と油球の透過率曲線 (transmittance curve) との関係を詳細に検討し、波長曲線は透過率曲線で補正しなかった場合と比較すると、補正した場合の方が著しく長くなっていることが確かめられている。

上述のことから、もしニワトリが赤、緑、青、紫の4種の錐体物質からの光信号を統合し、識別しているとすれば、ニワトリの波長弁別能 (wavelength discrimination ability) が、油球によってさらに高められているので、ヒトにとっては同色に見える光であっても、その光の中に違いのあることを識別できると推定されている。ま

た、ニワトリはヒトと異なって油球をもっているほかに、さらに複合錐体をもっていることを考慮すると、ヒトよりも優れた色彩弁別能をもっていると考えている。

動物の中には、赤外線を受感できる動物がいるということが、古くからいわれていた。とくにフクロウのように夜行性の鳥類が暗やみの中で遠くにいる餌となる動物にとびかかることができるのは、餌となる動物から出される赤外線を受感することができるからであろうと説明する研究者もいた。しかし、M. H. Pirenneはフクロウの瞳孔反射を種々研究し、赤外線でも照射しても反応が無いことを確かめた。また、本城は、Diceが4種のフクロウを暗やみの中に置き、餌に対してどのように反応するかについて、床の上に砂を置いてその足跡によって調べた結果を引用した。それによると、3種のフクロウでは床の照明が0.0000073フィート燭光までは6フィートのとまり木から餌にとびかかることができたが、1種のフクロウが0.000026フィート燭光以下では餌を発見できなかったことが確かめられた。このことから、Diceは、フクロウは低照度の光に対しては極めて敏感ではあるが、赤外線に対しては感受性を持たないだろうと推論している。

一方、R. J. Wojtusiakは3種のカメについての実験から、すべてのカメが赤外線によく感受性をもっていたと主張した。

本城は上述のフクロウ (Dice) やカメ (R. J. Wojtusiak) の実験から動物の赤外線感受性を確定することはできないから、訓練法などによっても詳細な検索が望ましいと述べている。

視物質 (visual pigment, visual substance)

視物質は視色素、視覚物質ともいわれ、網膜の視細胞外節に含まれる感光色素タンパク質で、視覚の初期過程において光を吸収する受容タンパク質 (receptor protein) として存在する。視物質は視細胞外節の層状構造の膜構造タンパク質 (membrane structural protein) として、さらに可視光を吸収するだけでなく、その情報を視細胞外節の生理化学的増幅系に伝えて視細胞興奮の引

き金としての視細胞電位 (visual cell potential) を発現させる役割を担っている。

視物質の種類

視物質は構造的にはタンパク質部分のオプシン (opsin) と、オプシンのリジン残基のε-アミノ基とシッフ結合している発色団のレチナール (retinal; 11-cis-レチナール) から成っている。

視物質は動物の光環境の違いによってその環境に適応した視物質をもっていて、通常、吸光特性によって分類されている。

例えば、陸性、浅海性の動物は一般に吸収極大約500nm付近の赤い視物質 (ロドプシン, rhodopsin) をもち、深海の動物では吸収極大約480nm付近の黄金色のクリプソシン (crypsosin) をもち、淡水魚類や両性類では吸収極大520nm以上のポルフィロプシン (porphyropsin, 視紫紅) をもっている。

動物の視物質は、杆体に含まれるか錐体に含まれるかによって杆体視物質 (rod visual pigment), 錐体視物質 (cone visual pigment) と呼ばれる。発色団にはレチナール1 (11-cis-レチナール) かレチナール2 (11-cis-デヒドロレチナール) の2種類があり、杆体オプシンおよび錐体オプシンの2種類との組み合わせによって分類されていた。

しかし、W. B. Marks (1976) は魚類の錐体から吸収極大の異なる3種の視物質を証明しており、また、ヒト、サルなどについても3種の錐体物質がすでに確認されている。そのうえ、種々の脊椎動物または無脊椎動物から吸収極大の異なる視物質が発見されている。

Table 3 脊椎動物の主な視物質の種類

動物	発色団	タンパク質部分	視物質	吸収極大 (nm)
ウシ	11-cis-レチナール	杆体オプシン	ロドプシン	498
フナ	11-cis-デヒドロレチナール	杆体オプシン	ポルフィロプシン	522
ニワトリ	11-cis-レチナール	錐体オプシン	イオドプシン	562
人工産物	11-cis-デヒドロレチナール	錐体オプシン	シアノプシン	620

上述のように、視物質の発色団は長い間レチナ

ール1 (11-*cis*-レチナール) とレチナール2 (11-*cis*-3, 4-デヒドロレチナール) の2種類であると考えられていたが, 近年になって新たに2種のレチナールが発見された。この新しいレチナールはレチナール3 (11-*cis*-3-ヒドロキシレチナール) とレチナール4 (11-*cis*-4-ヒドロキシレチナール) である。

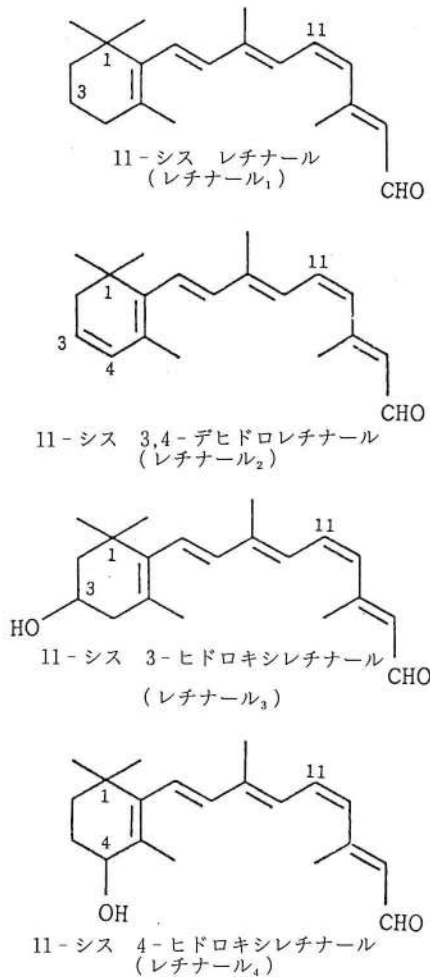


Fig. 6 視物質の発色団

通常, 杆体視物質の吸収極大は, 陸上動物では約500nm付近にあるものが多いが, 魚類では約480nm~520nmの範囲に, 無脊椎動物の頭足類で約470nm~500nmの範囲に吸収極大のあるロドプシンが知られている。また, ヒトやトリの色覚に関する錐体視物質は約420nm~570nmの範囲に吸収極大をもっている。

杆体視物質 rod visual pigment

杆体視物質は, ロドプシン (rhodopsin, 視紅) とポルフィロプシン (porphyropsin, 視紫紅) がある。

ロドプシン (rhodopsin, 視紅)

ロドプシンは網膜視細胞の杆体外節に含まれる視物質として最初に抽出されたもので, 最も詳しく研究されており, R. Hubbardによれば分子量約40,000とされている。その後多くの研究から, 純化した試料で測定されたものでは, 約27,000~30,000といわれている。

ロドプシンは半径約4~5nmの球状色素タンパク質で, 発色団として11-*cis*-レチナールをもっている。原と吉澤は, ロドプシンの分子量を約30,000と仮定すれば, ロドプシン分子は直径約40Å (4nm) のオプシンに長さ15Å (1.5nm), 幅5Å (0.5nm) のレチナール1が結合したのになると述べている。

ロドプシンは網膜を破碎して桿体のみを集め, これを海面活性剤で処理することによって抽出することができる。この抽出液の吸収曲線には可視部の約500nmに極大点をもつ α 吸収帯, 紫外部の約350nmに極大点をもつ β 吸収帯 (吸収帯は小さい), 紫外部の約280nmに極大点をもつ γ 吸収帯 (吸収帯の幅は狭い) がある。

伊藤寛志によれば, α 吸収帯は薄明時の視感度曲線 (scotopic luminosity curve) によく一致することを, Königが19世紀末にはすでに指摘し, ロドプシンが薄明視に重要な役割を演ずることを示唆していると述べている。

ロドプシンは, 光照射によって11-*cis*-レチナールが光量吸収によって光量子を吸収し, オール-*trans*-レチナールに異性化 (*iso*-merization) されて最終的にはオプシンからレチナールが遊離すると考えられている。例えば, ウシのロドプシンが光照射を受けると吸収極大約543nmのバゾロドプシン (vasorhodopsin, プレルミロドプシン prelumirhodopsin) となり, 次に極大約497nmのルミロドプシン (lumirhodopsin) となり, 順次極大約478nmのメタロドシン I (metarhodopsin I), 約380nmのメタロドプシン II, 約465nmのメタロドプシン III, となり, 最終的中间体として約387nmのオール-*trans*-レチナールとなった後, オプシンからレチナールが遊離する。

一方、生体の網膜視細胞内のロドプシンの濃度を測定するための装置として、極めて精巧な顕微反射分光光度計 (reflection microphotometer) を W. A. H. Rushton が考案した。この装置を用いることによって、ヒトをはじめ生体の暗順応眼についての光照射前後の差スペクトル (difference spectrum, 差スペクトルは不純物による吸収を見かけの吸収から差し引いたもの) は 500nm に極大点をもつロドプシンに相当する曲線を示すことが確かめられた。また白色光を眼に送ってロドプシンを完全に退色させると、再生には 30~40 分を要するが、その再生過程は暗順応曲線 (dark adaptation curve) によく一致する。

P. A. Liebman and G. Entine は透過式顕微分光装置によって測定されたカエルの単一桿体外節部の視物質のスペクトル吸収曲線と抽出液で求めた吸収曲線とが完全に一致することを確かめた。

ポルフィロプシン (porphyropsin, 視紫紅)

G. Wald は多くの淡水魚類から極大 522 ± 2 nm の視物質を見出し、これをポルフィロプシン (porphyropsin) と呼んだが、淡水産の魚類のほか両生類の桿体にも吸収極大点が約 520nm 以上の視物質があることが知られている。ポルフィロプシンは別名視紫紅 (visual violet, 視紫) ともいわれ、ロドプシンに比べて紫色調が強く、光感受性がやや低い。ロドプシンの補欠分子族は 11-*cis*-レチナール (レチナール 1, ビタミン A 誘導体) であるが、ポルフィロプシンの補欠分子族は 11-*cis*-デヒドロレチナール (レチナール 2) である。

また、魚類の網膜中にはポルフィロプシンとロドプシンの両方をもつものもある。G. Wald は淡水と海水の間を移動する魚類 (潮河性のある魚類) ではロドプシンとポルフィロプシンの両方をもっており、純海産魚類はロドプシンのみをもっていても考えた。しかし、L. E. Bayliss がタラその他で検討した結果、純海水産魚類でもロドプシンとポルフィロプシンを併有していることを示した。このように G. Wald の成績と L. E. Bayliss の成績が一致しないため、論争したが、結局、魚類の視物質は単純ではなく、淡水産、海水産のいずれにおいてもロドプシンとポルフィロプシンが混在しており、両者の比率も魚の種類によって異なると考えられている。しかし、一般に魚類の網膜抽出

液は不純物が多く混在し、スペクトル極大点も真の極大点より短波長側にずれる傾向がある。そのため、不純物による吸収を見かけの吸収から差し引いたもの、すなわち差スペクトル (difference spectrum) で視物質の極大点を論ずる必要がある。

錐体視物質 cone pigment

錐体は明所視 (day-light vision) に作用する受容器で、錐体視物質は色覚に関与すると考えられている。錐体視物質に関しては、錐体を比較的多量に含む網膜あるいは錐体だけしか含まれていない網膜から、桿体視物質の抽出と同じ方法を用いて錐体物質の抽出が試みられている。しかし、錐体視物質は微量で抽出が難しいため、ごく限られた錐体視物質が確認されているに過ぎない。

最近、顕微分光光度計の精度が高まり種々の動物の錐体視物質についての報告がある。すでに説明したように、視物質に含まれる発色団にはレチナール 1 (11-*cis*-レチナール) とレチナール 2 (11-*cis*-デヒドロレチナール) との 2 種類あることが知られている。それ故、錐体オプシンと桿体オプシンの 2 種類とレチナール 1 とレチナール 2 の 2 種類あるので、これらを組み合わせると、脊椎動物の視物質は 4 種類あることになる。

これら 4 種類の視物質は、Table 3 に示したように、桿体視物質としてロドプシン (rhodopsin, ヒト, ウシ, カエル) およびポルフィロプシン (porphyropsin, フナ, コイ)、錐体視物質としてイオドプシン (iodopsin, ニワトリ) およびシアノプシン (cyanopsin, 合成) がある。

イオドプシン (iodopsin, アイオドプシン)

G. Wald は純錐体網膜から、収量の少ない錐体物質を抽出することは不可能であると考え、多数の錐体と少数の桿体をもつニワトリ暗網膜を用いてジギトニン抽出を行い、ロドプシンには作用しない 650nm 以上の波長光の照射を行って、560~575 nm に差スペクトル極大を示す感光物質を証明し、この物質をイオドプシン (またはアイオドプシン) (iodopsin [*iodes* Gr. coloured]) と名付けた。

イオドプシンはニワトリ網膜から初めて抽出された錐体視物質であるが、この視物質は光によって分解されてレチナール 1 とオプシンになる。ま

た、暗中で再合成される点はロドプシンと同様である。イオドプシンが光分解によって分解されて生ずるオプシンは錐体オプシン (cone-opsin) と呼ばれ、昼間視 (photopic vision, 明所視) に関係する視物質であるから、photopsinともいわれる。これに対してロドプシンが分解されて生ずるオプシンは桿体オプシン (rodopsin) またはscotopsinと呼んで錐体オプシンと区別する。

イオドプシンの分光吸収曲線は、ロドプシンと類似しているが、吸収極大点が約60nm長波長側に変位している。G. Waldらはイオドプシンを赤色光で照射し、レチナール1と錐体オプシンに分解することを証明した。また、吸収極大点と視感度曲線との関連について検討したところ、無水晶体のヒトの視感度曲線とロドプシンの吸収極大とはよく一致するが、錐体視感度曲線とイオドプシンの吸収極大とは一致せず、約20nm長波長側に変位すると報告した。細谷と木村はこのようにイオドプシンの吸収極大と錐体視感度曲線が一致しないのは、ヒトの明所視にはイオドプシン以外の視物質も関与することを示唆するものであろうと述べている。

一方、顕微分光光度法の精度が増し、ヒトをはじめ、多くの動物について視物質の研究が行われている。

W. A. H. Rushtonは顕微反射分光光度計を改良し、ヒト網膜からの反射光を測定した結果、差スペクトル極大点が540nm (緑) と590nm (赤) との2種類の錐体視物質を確認した。

W. B. Marks and E. F. MacNichol Jrは金魚の単一錐体視物質の吸収スペクトルを透過式顕微分光光度法を用いて測定し、吸収極大点が455±15nm (青), 530±5nm (緑), 625±5nm (赤) の3種の錐体視物質を報告した。

W. B. Markeらはサル、およびヒトの摘出網膜の中心窩錐体外節で同様の実験を行い、吸収極大点445nm (青), 535nm (緑), 570nm (赤) の3種の錐体視物質を証明した。また、P. K. Brown and G. WaldもW. B. Marksらと同様の実験を行い、ほぼ類似の3種の錐体視物質を認めている。

一方、R. Granitはカエルおよびネコの網膜について電気生理学的に調べたスペクトル感度曲線とイオドプシンの分光吸収曲線とはだいたい一致するので、イオドプシンは多くの動物に共通の錐体

視物質であろうと考えている。

シアノプシン cyanopsin

シアノプシンはサイアノプシンともいわれ、G. Waldらが発色団として11-*cis*-デヒドロレチナール (レチナール2) とニワトリの錐体オプシンとを結合させる実験を行って人工的に合成されたものである。

したがって、現在のところ生体から天然に抽出された錐体視物質としてはニワトリ網膜から抽出されたイオドプシンのみである。

シアノプシンは吸収極大約620nmで青色を呈することからG. Waldらがシアノプシンと名づけ、錐体視物質の一つであるとしているが、いずれの動物からも純粋に抽出されていないので、錐体視物質として確認されていない。

しかし、R. Granitの電気生理学的測定によるコイ (tench) または錐体網膜をもったカメのスペクトル感度曲線とシアノプシンの分光吸収曲線とは一致している。また、西川はコイ (*cyprinus carpio*) の暗網膜から分離した錐体外節浮遊液の差スペクトルの吸収極大もほぼ一致したことから、シアノプシンかあるいはそれに類似した錐体視物質が存在すると考えている。

一方、顕微分光光度法による単一錐体の研究が盛んになり、また顕微分光装置の改良が進み、その精度が増したので、種々の動物の単一錐体視物質の吸収スペクトルの測定が行われた。

W. B. Marks and E. F. MacNichol Jrはキンギョの単一錐体視物質の吸収スペクトルを透過式顕微分光装置で測定し、吸収極大が455±15nm (青), 530±5nm (緑), 625±5nm (赤) の3種の錐体視物質を証明し、シアノプシンの吸収極大約620nmと一致する物質の存在を確認した。

その他の視物質

種々の単色光照射前後の差スペクトルを測定する方法、すなわちH. J. A. Dartnallの“partial bleaching法”で測定した報告では、カエルのgreen rodには430~440nmの吸収極大をもつ視物質が存在し、ツメガエル (*Xenopus laevis*) では519nmおよび570nmに吸収極大をもつ視物質が存在するといわれる。

一方、無脊椎動物において、A. F. Blissはヤリ

イカの網膜から吸収極大490nmのセファロプシン (cephalopsin) を、また、R. Hubbardは492nmの吸収極大をもつ視物質をイカ類で、E. M. Kampaはエビの網膜から吸収極大462nm、R. Hubbardらはカブトガニから520nmの視物質をそれぞれ見出した。

さらに、T. H. Goldsmithは暗順応を行ったミツバチの頭部から差スペクトル450nmの視物質を証明し、ジギトニンなどの表面活性剤を用いなくても、水で抽出できると報告している。

このように、イカをはじめエビ、カブトガニ、ミツバチなどから見出された視物質の発色団はレチナール1であると考えられた。

しかし、最近の無脊椎動物の視物質に関する研究では、視物質の発色団が、レチナール1、およびレチナール2のほか、レチナール3およびレチナール4も見出された。

レチナール3

動物界の視物質については長い間ロドプシンとポルフィロプシンの2種類のみと考えられていた。しかし、K. Vogtが、ハエの視物質の発色団はレチナール1と同じ吸収スペクトルを示すが、高性能薄層クロマトグラフィー (HPTLC) で分析すると、その極性はレチナール1よりもはるかに高いことを見出した。K. Vogtはさらに実験を重ね、ビタミンAをほとんど含まない餌で飼育したハエの光感受性について調べ、ハエはレチナール3を発色団として利用していることを示した。この視物質がキサントフィル (xanthophyl) に由来する発色団をもつことから、キサントプシン (xanthopsin) と呼ぶことを提唱した。その後ハエの視物質発色団の化学反応性やハエの頭部からオキシム法で抽出したレチノイド (retinoid) のHPTLC溶出パターンが合成レチナール3のオキシム法による溶出パターンに一致することが証明された。

レチナール3はトンボの目にもレチナール1と

ともに含まれていて、すべてのトンボの亜目でも利用されている。また、トンボの種類によって、2種のレチナールの複眼内での含有比として、11-cis-レチナール3の11-cis-レチナール1に対する比を求めてみると、その含有比がトンボの亜目によって異なることが示された。

レチナール3はハエやトンボをはじめ、カミキリ、(コマダラカミキリ、シロスジカミキリなど)、セミなどに見出されているが、多新翅群に属するゴキブリ目、カマキリ目、ナナフシ目、直翅目などではレチナール1しか見つかっていない。

レチナール4

ホタルイカではレチナール1とレチナール2が発色団として用いられることは以前より知られていた。Y. Kitoらはレチナール2を含んでいるホタルイカの網膜腹側を切り出し、視物質を抽出して吸収スペクトルを測定したところ、470nm付近に吸収極大がみられた。さらにその物質の発色団を抽出してHPTLCで分析したところ、レチナール2のほか極性は高いが、レチナール3とは異なったレチナールのあることを確かめた。新しくホタルイカの網膜から発見されたこの新しいレチナールのNMR (核磁気共鳴, nuclear magnetic resonance) 測定によって11-cis-4-ヒドロキシレチナール (レチナール4) であることが推定された。そこで、有機合成されたレチナール4と比較測定した結果、すべての点で一致したことから、この新しい発色団がレチナール4であることが確認された。

レチナール4を発色団とする視物質はホタルイカの全視物質の約25%を占め、ポルフィロプシンとともに網膜腹側に局在している。また、同一の網膜で3種類の発色団レチナール (レチナール1, レチナール2, レチナール4) が確認されたのはホタルイカが初めてであり、また、レチナール4はホタルイカ以外の動物では確認されていない。

あ と が き

動物の視覚についての一般的知識のまとめとして、比較生理学的な視点から、できるだけ動物種による違いを述べるように努めた。しかし、多くの点で不確定な部分が多く、そのうえ研究者によって見解の違いや数値の差異もみられる。また、この総説の中で述べた事柄は、動物の視覚についてのごく一部分に過ぎず、各種動物の視覚誘発電位 (visual evoked potential VEP)、網膜電図 (electroretinogram, ERG)、視細胞電位 (visual cell potential) などの視覚に関する電気生理学的な研究分野には触れて

いない。そのため、動物の視覚並びに脳機能に関する領域について、より詳しい知識を得たい方は、巻末の参考図書並びに参考文献で補って戴きたい。

稿を終えるに当たり、掲載の機会を与えて下さった本誌編集委員長山縣 宏先生に御礼申し上げます。また、ご協力戴いた七條喜一郎助教授、竹内 崇助手に感謝いたします。

参考文献

- 1) Aho, A., Donner, K. and Reuter, T. : Retinal Origins of the Temperature Effect on Absolute Visual Sensitivity in Frogs. *J. Physiol.*, 463 : 501 ~ 521. 1993.
- 2) 合原一幸 : 脳とカオス. 科学, 61 : 287 ~ 288. 1991.
- 3) 甘利俊一 : ニューラルネットワークの理論. 科学, 61 : 205 ~ 213. 1991.
- 4) Baker, H. D. and Rushton, W. A. H. : The Red-sensitive Pigment in Normal Cones. *J. Physiol.*, 176 : 56 ~ 72. 1965.
- 5) Ballard, D. H. : Animate Vision : An Evolutionary Step in Computational Vision. 電子情報通信学会誌, 74 : 343 ~ 348. 1991.
- 6) Bayliss, L. E., Lythgoe, R. J. and Tansley, K. : Some new forms of visual purple found in sea fishes with a note on the visual cells of origin. *Proc. Roy. Soc. B.*, 120 : 95 ~ 113. 1936.
- 7) Benevento, L. A., Rezak, M. and Santos-Anderson, R. : An Autoradiographic Study of the Projections of the Pretectum in the Rhesus Monkey (*Macaca Mulatta*) : Evidence for Sensorimotor Links to the Thalamus and Oculomotor Nuclei. *Brain Res.*, 127 : 197 ~ 218. 1977.
- 8) Bergsma, D. R. and Brown, K. S. : White Fur, Blue Eyes. and Deafness in the Domestic Cat. *J. Hered.*, 62 : 171 ~ 185. 1971.
- 9) Berman, N. and Cynader, M. : Comparison of Receptive-Field Organization of the Superior Colliculus in Siamese and Normal Cats. *J. Physiol.*, 224 : 363 ~ 389. 1972.
- 10) Blakemore, C. and Van Sluysters, R. C. : Reversal of the Physiological Effects of Monocular Deprivation in Kittens : Further Evidence for a Sensitive Period. *J. Physiol.*, 237 : 195 ~ 216. 1974.
- 11) Bliss, A. F. : The Chemistry of Daylight Vision. *J. Gen. Physiol.*, 29 : 277 ~ 297. 1946.
- 12) Bliss, A. F. : The Absorption Spectra of Visual Purple of the Squid and its Bleaching Products. *J. Biol. Chem.*, 176 : 563 ~ 569. 1948.
- 13) Bliss, A. F. : The Equilibrium between Vitamin A Alcohol and Aldehyde in the Presence of Alcohol Dehydrogenase. *Arch. Biochem. Biophys.*, 31 : 197 ~ 204. 1951.
- 14) Boll, F. : On the Anatomy and Physiology of the Retina. *Vision Res.*, 17 : 1249 ~ 1269. 1977.
- 15) Bowmaker, J. K. and Knowles, A. : The Visual Pigments and Oil Droplets of the Chicken Retina. *Vision Res.*, 17 : 755 ~ 764. 1977.
- 16) Boycott, B. B. and Wässle, H. : The Morphological Types of Ganglion Cells of the Domestic Cat's Retina. *J. Physiol.*, 240 : 397 ~ 419. 1974.
- 17) Brown, K. T. and Watanabe, K. : Isolation and Identification of Receptor Potential from the Pure Cone Fovea of Monkey Retina. *Nature*, 193 : 958 ~ 960. 1962.
- 18) Brown, P. K., Gibbons, I. R. and Wald, G. : The Visual Cells and Visual Pigment of the mudpuppy, *Necturus*. *J. Cell Biol.*, 19 : 79 ~ 106. 1963.
- 19) Brown, P. K. and Wald, G. : Visual Pigments in Human and Monkey Retinas. *Nature*, 200 : 37 ~ 43. 1963.
- 20) Brown, K. T. and Murakami, M. : Biphasic Form of the Early Receptor Potential of the Monkey Retina. *Nature*, 204 : 739 ~ 740. 1964.

- 21) Brown, P. K. and Wald, G. : Visual Pigments in Single Rods and Cones of the Human Retina. *Science*, 144 : 45 ~ 52. 1964.
- 22) Bruesch, S. R. and Arey, L. B. : The Number of Myelinated and Unmyelinated Fibers in the Optic Nerve of Vertebrates. *J. Comp. Neurol.*, 77 : 631 ~ 665. 1942.
- 23) Burke, W. and Sefton, A. J. : Discharge Patterns of Principal Cells and Interneurons in Lateral Geniculate Nucleus of Rat. *J. Physiol.*, 187 : 201 ~ 212. 1966.
- 24) Carmignoto, G., Canella, R., Candeo, P., Comelli, M. C. and Maffei, L. : Effects of Nerve Growth Factor on Neuronal Plasticity of the Kitten Visual Cortex. *J. Physiol.*, 464 : 343 ~ 360. 1993.
- 25) Chang, H. : Functional Organization of Central Visual Pathways. *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment.*, 30 : 430 ~ 453. 1951.
- 26) Cleland, B. G. and Levick, W. R. : The Nature of the 'Induced' Discharge of Cat Retinal Ganglion Cells. *Proc. Physiol. Soc.*, 60p ~ 61p. 1974.
- 27) Crescitelli, F. and Dartnall, H. J. A. : Human Visual Purple. *Nature*, 4370 : 195 ~ 197. 1953.
- 28) Cunningham, T. J. and Freeman, J. A. : Bilateral Ganglion Cell Branches in the Norml Rat : A Demonstration with Electrophysiological Collision and Cobalt Tracing Methods. *J. Comp. Neurol.*, 172 : 165 ~ 176. 1977.
- 29) Dartnall, H. J. A., Bowmaker, J. K. and Mollon, J. D. : Human Visual Pigments : Microspectrophotometric Results from the Eyes of Seven Persons. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 220 : 115 ~ 130. 1983.
- 30) Daw, N. W. and Wyatt, H. J. : Kittens Reared in a Unidirectional Environment : Evidence for a Critical Period. *J. Physiol.*, 257 : 155 ~ 170. 1976.
- 31) Denton, E. J. and Wyllie, J. H. : Study of the Photosensitive Pigments in the Pink and Green Rods of the Frog. *J. Physiol.*, 127 : 81 ~ 89. 1955.
- 32) Dews, P. B. and Wiesel, T. N. : Consequences of Monocular Deprivation on Visual Behaviour in Kittens. *J. Physiol.*, 206 : 437 ~ 455. 1970.
- 33) Dowling, J. E. : Chemistry of Visual Adaptation in the Rat. *Nature*, 188 : 114 ~ 118. 1960.
- 34) Dowling, J. E. : Synaptic Organization of the Frog Retina : An Electron Microscopic Analysis Comparing the Retinas of Frogs and Primates. *Proc. Roy. Soc. B.*, 170 : 205 ~ 228. 1968.
- 35) Dowling, J. E. and Ripps, H. : S-Potentials in the Skate Retina. Intracellular Recordings during Light and Dark Adaptation. *J. Gen. Physiol.*, 58 : 163 ~ 189. 1971.
- 36) Dowling, J. E. and Ehinger, B. : The Interplexiform Cell System. I. synapses of the Dopaminergic Neurons of the Goldfish Retizna. *Proc. R. Soc. Lond B*, 201 : 7 ~ 26. 1978.
- 37) 江部 充, 伊藤弘多加 : 明順応状態の視覚誘発電位. 日本生理誌, 26 : 84 ~ 85. 1964.
- 38) 江島義道 : 三色過程から反対色過程への変換機序. 心理学評論, 28 : 87 ~ 110. 1985.
- 39) 藤沢 肇 : 網膜の再構築. 生体の科学, 35 : 356 ~ 364. 1984.
- 40) 深田吉孝, 吉澤 透 : 錐体における視覚初期過程の研究. 動物生理, 6 : 5 ~ 14. 1989.
- 41) 深田吉孝, 小亀浩市 : 光受容におけるリン酸化, 生体の科学, 43 : 305 ~ 311. 1992.
- 42) 深田吉孝 : 視細胞における光受容体とGタンパク質の構造と機能. 生化学, 65 : 513 ~ 536. 1993.
- 43) 深見嘉一郎 : 色覚検査の現状と問題点. 医学のあゆみ, 166 : 571. 1993.
- 44) 福田 淳 : 網膜三次ニューロンの多様性と情報処理. 蛋白質核酸酵素, 34 : 663 ~ 673. 1989.
- 45) 福西宏有 : 光学的多点計測による脳神経活動の観測. 計測と制御, 31 : 306 ~ 311. 1992.
- 46) Von Frisch, K. : Beitrage zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. *Pflüger Arch. Ges. Physiol.*, 138 : 319 ~ 387. 1911.
- 47) Von Frisch, K. : Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache. *Naturwissenschaften*, 35 :

- 38 ~ 43. 1948.
- 48) Von Frisch, K. : Die Polarisation der Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. *Experientia*, 5 : 142 ~ 148. 1949.
- 49) Von Frisch, K. : Die Sonne als Kompaß im Leben Bienen. *Experientia*, 6 : 210 ~ 221. 1950.
- 50) Von Frisch, K. und München, M. L. : Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen. *Naturwissenschaften*, 41 : 245 ~ 253. 1954.
- 51) Von Frisch, K., Lindauer, M. und Daumer, K. : Über die Wahrnehmung Polarisierten Lichtes durch das Bieneauge. *Experientia*, 16 : 289 ~ 336. 1960.
- 52) Von Frisch, K. : Decoding the Language of the Bee. *Science*. 185 : 663 ~ 668. 1974.
- 53) Funke, K., Pape, H. and Eysel, U. : Noradrenergic Modulation of Retinogeniculate Transmission in the Cat. *J. Physiol.*, 463 : 169 ~ 191. 1993.
- 54) Fuster, J. M. and Docter, R. F. : Variation of Optic Evoked Potentials as a Function of Reticular Activity in Rabbits with Chronically Implanted Electrodes. *J. Neurophysiol.*, 25 : 324 ~ 336. 1962.
- 55) Garraghty, P. E. and Sur, M. : Competitive Interactions Influencing the Development of Retinal Axonal Arbors in Cat Lateral Geniculate Nucleus. *Physiol. Rev.*, 73 : 529 ~ 545. 1993.
- 56) Goldsmith, T. H., Marks, B. C. and Bernard, G. D. : Separation and Identification of Geometric Isomers of 3-Hydroxyretinoids and Occurrence in the Eyes of Insects. *Vision Res.*, 26 : 1763 ~ 1769. 1986.
- 57) Granit, R., Munsterhjelm, A. and Zewi, M. : The Relation between Concentration of Visual Purple and Retinal Sensitivity to Light during Dark Adaptation. *J. Physiol.*, 96 : 31 ~ 44. 1939.
- 58) Granit, R. : Isolation of Colour-Sensitive Elements in a Mammalian Retina. *Acta Phys. Scandinav.*, 2 : 93 ~ 107. 1941.
- 59) Granit, R. : A Relation between Red and Cone Substances. *Acta Phys. Scandinav.*, 2 : 334 ~ 346. 1941.
- 60) Granit, R. : Colour Receptors of the Frog's Retina. *Acta Phys. Scandinav.*, 3 : 137 ~ 151. 1942.
- 61) Granit, R. : "Red" and "Green" Receptors in the Retina of *Tropidonotus*. *Acta Phys. Scandinav.*, 5 : 108 ~ 113. 1943.
- 62) Granit, R. : The Spectral Properties of the Visual Receptors of the Cat. *Acta Phys. Scandinav.*, 5 : 219 ~ 229. 1943.
- 63) Grinvald, A., Frostig, R. D., Lieke, E. and Hildesheim, R. : Optical Imaging of Neuronal Activity. *Physiol. Rev.*, 68 : 1285 ~ 1366. 1988.
- 64) 行場次朗 : 視覚と画像工学 —— 見る・見せる —— 図と地の知覚 : 電子情報通信学会誌, 74 : 315 ~ 320. 1991.
- 65) Hanaoka, T. and Fujimoto, K. : Absorption Spectrum of a Single Cone in Carp Retina. *Jpn. J. Physiol.*, 7 : 276 ~ 285. 1957.
- 66) 埜 功 : 光覚 (視覚) . 生物物理, 11 : 99 ~ 100. 1971.
- 67) 林 文夫 : 視細胞の光依存性cGMP代謝変動とその調節機構. 生物物理, 33 : 164 ~ 170. 1993.
- 68) Herr, L. : Recent trends in visualization. 電子情報通信学会誌, 74 : 366 ~ 370. 1991.
- 69) Heynen, H., Wachtmeister, L. and van Norren, D. : Origin of the Oscillatory Potentials in the Primate Retina. *Vision Res.*, 25 : 1365 ~ 1373. 1985.
- 70) 平井有三 : 認識・記憶のニューラルネットワーク. 電子情報通信学会誌, 73 : 124 ~ 130. 1990.
- 71) Holländer, H. and Vanegas, H. : The Projection from the Lateral Geniculate Nucleus onto

- the Visual Cortex in the Cat. A Quantitative Study With Horseradish-Peroxidase. *J. Comp. Neurol.*, 173 : 519 ~ 536, 1977.
- 72) 本田 茂 : 眼軸長制御機構に関する研究の現状. 医学のあゆみ, 164 : 594 ~ 596, 1993.
- 73) Hopson, J. A. : Relative Brain Size and Behavior in Archosaurian Reptiles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8 : 429 ~ 448, 1977.
- 74) Hosoba, M., Bando, T. and Tsukahara, N. : The Cerebellar Control of Accommodation of the Eye in the Cat. *Brain Res.*, 153 : 495 ~ 505, 1978.
- 75) Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. : Receptive Fields, Binocular Interaction and Functional Architecture in the Cat's Visual Cortex. *J. Physiol.*, 160 : 106 ~ 153, 1962.
- 76) Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. : Receptive Fields and Functional Architecture in Two Nonstriate Visual Areas (18 and 19) of the Cat. *J. Neurophysiol.*, 28 : 229 ~ 289, 1965.
- 77) Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. : Binocular Interaction in Striate Cortex of Kittens Reared with Artificial. Squint. *J. Neurophysiol.*, 28 : 1041 ~ 1059, 1965.
- 78) Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. : Receptive Fields and Functional Architecture of Monkey Striate Cortex. *J. Physiol.*, 195 : 215 ~ 243, 1968.
- 79) Hubel, D. H. : Physiology of the Visual Cortex. 生体の科学, 21 : 33 ~ 36, 1970.
- 80) Hubel, D. H. and Wiesel, T. N. : The Period of Susceptibility to the Physiological Effects of Unilateral Eye Closure in Kittens. *J. Physiol.*, 206 : 419 ~ 436, 1970.
- 81) Hubbard, R. : The Molecular Weight of Rhodopsin and the Nature of the Rhodopsin-Digitonin. *J. Gen. Physiol.*, 37 : 381 ~ 399, 1954.
- 82) Hughes, A. : A Schematic Eye for the Rabbit. *Vision Res.*, 12 : 123 ~ 138, 1972.
- 83) Hughes, A. : Vergence in the Cat. *Vision Res.*, 12 : 1961 ~ 1994, 1972.
- 84) Hughes, A. : Observing Accommodation in the Cat. *Vision Res.*, 13 : 481 ~ 482, 1973.
- 85) Hughes, A. : Comparison of Retinal-Gaglion Cell Topography in the Plains and Tree Kangaroo. *Proc. Physiol. Soc.*, 61P ~ 63P, 1974.
- 86) Hughes, A. : A Supplement to the Cat Schematic Eye. *Vision Res.*, 16 : 149 ~ 154, 1976.
- 87) Hughes, A. : The Refractive State of the Rat Eye. *Vision Res.*, 17 : 927 ~ 939, 1977.
- 88) Hughes, H. C. : Efferent Organization of the Cat Pulvinar Complex, With a Note on Bilateral Claustrocortical and Reticulocortical Connections. *J. Comp. Neurol.*, 193 : 937 ~ 963, 1980.
- 89) Hultborn, H., Mori, K. and Tsukahara, N. : The Neuronal Pathway Subserving the Pupillary Light Reflex. *Brain Res.*, 159 : 255 ~ 267, 1978.
- 90) Hultborn, H., Mori, K. and Tsukahara, N. : Cerebellar Influence on Parasympathetic Neurons Innervating Intra-Ocular Muscles. *Brain Res.*, 159 : 269 ~ 278, 1978.
- 91) 市川一寿 : 桿体外節における光情報伝達機構の理論モデル. 生体の科学, 38 : 276 ~ 283, 1987.
- 92) 池田光男 : 色覚メカニズム研究の近況. 心理学評論, 28 : 75 ~ 86, 1985.
- 93) 池内克史 : タスクオリエンティドビジョン. 電子情報通信学会誌, 74 : 360 ~ 365, 1991.
- 94) 井上宏子, 吉岡 亨 : 視細胞興奮発生の分子機構. 生体の科学, 38 : 291 ~ 298, 1987.
- 95) 乾 敏郎 : 視覚の計算理論. 電子情報通信学会誌, 74 : 321 ~ 325, 1991.
- 96) 石塚洋子, 富 英明, 春原経彦 : パーキンソン病患者における視覚刺激による事象関連電位の検討. 臨床脳波, 35 : 477 ~ 481, 1993.
- 97) Ito, M., Matsuoka, N., Tsukida, K. and Seki, T. : Retinoids and Related Compounds. X. Synthesis of Gemotrical Isomers of (±)-2- and (±)-3-Hydroxyretinals and Identification of the Chromophore of the Fly Visual Pigment. *Chem. Pharm. Bull.*, 36 : 78 ~ 86, 1988.
- 98) 伊藤寛志 : 脊椎動物網膜の視覚情報処理. 医用電子と生体工学, 9 : 39 ~ 47, 1971.

- 99) 伊藤 南, 田中啓治: 物体の視覚像の脳内表現. 医学のあゆみ, 161: 851 ~ 854. 1992.
- 100) Iversen, L. L., Mitchell, J. F. and Srinivasan, V.: The Release of γ -aminobutyric Acid during Inhibition in the Cat Visual Cortex. *J. Physiol.*, 212: 519 ~ 534. 1971.
- 101) 垣谷俊昭: 視覚情報受容の理論的考察. 蛋白質核酸酵素別冊No. 28: 46 ~ 55. 1985.
- 102) 垣谷俊昭: ロドプシンの構造と波長識別能との関連. 蛋白質核酸酵素, 34: 528 ~ 536. 1989.
- 103) Kampa, E. M.: Euphausiopsin, A New Photosensitive Pigment from the Eyes of Euphausiid Crustaceans. *Nature*, 175: 996 ~ 998. 1955.
- 104) 金井 淳: 近視矯正手術. 医学のあゆみ, 164: 597 ~ 599. 1993.
- 105) Kaneko, A. and Yamada, M.: S-Potentials in the Dark-Adapted Retina of the Carp. *J. Physiol.*, 227: 261 ~ 273. 1972.
- 106) Kaneko, A. and Shimazaki, H.: Effects of External Ions on the Synaptic Transmission from Photoreceptors to Horizontal Cells in the Carp Retina. *J. Physiol.*, 252: 509 ~ 522. 1975.
- 107) 金子章道: 網膜における色信号変換機構. 心理学評論, 28: 54 ~ 74. 1985.
- 108) 金子章道: 網膜における情報処理. 生体の科学, 38: 299 ~ 304. 1987.
- 109) 金子章道: 色覚に関する情報処理. 蛋白質核酸酵素, 34: 652 ~ 662. 1989.
- 110) 金子 博: 画像のモデル化とマルコフ場. 電子情報通信学会誌, 74: 335 ~ 342. 1991.
- 111) Karwoski, C. J. and Proenza, L. M.: Relationship between Müller Cell Responses, a Local Transretinal Potential, and Potassium Flux. *J. Neurophysiol.*, 40: 244 ~ 259. 1977.
- 112) 笠松卓爾: 大脳皮質視覚領におけるシナプス可塑性——その出発と最近の話題—— 生体の科学, 30: 102 ~ 110. 1979.
- 113) 笠松卓爾: 大脳皮質視覚領におけるシナプス可塑性——脳内カテコールアミン系の果たす役割——. 生体の科学, 30: 111 ~ 131. 1979.
- 114) 河村 悟: 視細胞内の情報伝播——トランスデュースンからcGMPまで——. 生体の科学, 38: 269 ~ 275. 1987.
- 115) 河村 悟: 視細胞における順応調節蛋白質. 生物物理, 32: 180 ~ 185. 1992.
- 116) 川人光男, 乾 敏郎: 視覚皮質の計算理論. 科学, 61: 214 ~ 222. 1991.
- 117) Kito, Y., Seki, T., Suzuki, T. and Uchiyama, I.: 3-Dehydroretinal in the Eye of a Bioluminescent Squid, *Watasenia Scintillans*. *Vision Res.*, 26: 275 ~ 279. 1986.
- 118) 幸原伸夫, 木村 淳: Blink reflexについて (I). 臨床脳波, 35: 413 ~ 417. 1993.
- 119) Kojima, D., Okano, T., Fukuda, Y., Shichida, Y., Yoshizawa, T. and Ebrey, T. G.: Cone Visual Pigments are Present in Gecko Rod Cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 89: 6841 ~ 6845. 1992.
- 120) 小松英彦: 空間と運動の脳内表現. 科学, 61: 239 ~ 248. 1991.
- 121) 久保田競: 認知行動と前頭葉. 科学, 61: 279 ~ 286. 1991.
- 122) Kühn, A. and Pohl, R.: Dressurfähigkeit der Bienen auf Spektrallinien. *Naturwissenschaften*, 9: 738 ~ 740. 1921.
- 123) Kühn, A.: Über den Farbensinn der Bienen. *Z. Vergl. Physiol.*, 5: 762 ~ 800. 1927.
- 124) Kühne, W.: Chemical Processes in the Retina. *Vision Res.*, 17: 1269 ~ 1316. 1977.
- 125) 國井利泰: CGの最新動向. 電子情報通信学会誌, 74: 381 ~ 385. 1991.
- 126) Lee, J. Y., Djamgoz, M. B. A., Hodos, W., Holden, A. L. and Porciatti, V.: Life Span Changes in the Visual Acuity of Japanese Quail. *J. Physiol.*, 452: 42P. 1992.
- 127) Lennox, M.: The On Responses to Colored Flash in Single Optic Tract Fibers of Cat: Correlation with Conduction Velocity. *J. Neurophysiol.*, 21: 70 ~ 84. 1958.
- 128) Leonard, C. S., Simpson, J. I. and Graf, W.: Spatial Organization of Visual Messages of the Rabbit's Cerebellar Flocculus. I. Typology of Inferior Olive Neurons of the Dorsal Cap of

- Kooy. *J. Neurophysiol.*, 60 : 2073 ~ 2090. 1988.
- 129) Liebman, P. A. and Entine, G. : Visual Pigments of Frog and Tadpole. *Vision Res.*, 8 : 761 ~ 775. 1968.
- 130) Lindblom, B. and Westheimer, G. : Uncertainty Effects in Orientation Discrimination of Foveally Seen Lines in Human Observers. *J. Physiol.*, 454 : 1 ~ 8. 1992.
- 131) Loop, M. S., Bruce, L.L. and Petuchowski, S. : Cat Color Vision : The Effect of Stimulus Size, Shape and Viewing Distance. *Vision Res.*, 19 : 507 ~ 513. 1979.
- 132) Malis, L. I. and Kruger, L. : Multiple Response and Excitability of Cat's Visual Cortex. *J. Neurophysiol.*, 19 : 172 ~ 186. 1956.
- 133) Marks, W. B. and MacNichol, Jr., E. F. : Difference Spectra of Single Goldfish Cones. *Federation Proc.*, 22 : 519. 1963.
- 134) Marks, W. B., Dobelle, W. H. and MacNichol, Jr. E. F. : Visual Pigments of Single Primate Cones. *Science*, 143 : 1181 ~ 1183. 1964.
- 135) Marks, W. B. : Visual Pigments of Single Goldfish Cones. *J. Physiol.*, 178 : 14 ~ 32. 1965.
- 136) 松本修文 : 神経活動の同期的振動現象. 科学, 61 : 74 ~ 78. 1991.
- 137) 松田圭司, 山根 茂 : 霊長類視覚中枢の計算機能. 電気学会誌, 112 : 395 ~ 398. 1992.
- 138) Matsui, S., Seidou, M., Uchiyama, I., Sekiya, N., Hiraki, K., Yoshihara, K. and Kito, Y. : 4-Hydroxyretinal, a New Visual Pigment Chromophore Found in the Bioluminescent Squid. *Watasenia scintillans*. *Biochim. Biophys. Acta*, 966 : 370 ~ 374. 1988.
- 139) 松山隆司 : 多角的視覚情報の統合. 電子情報通信学会誌, 74 : 349 ~ 359. 1991.
- 140) McNaughton, P. A. : Light Response of Vertebrate Photoreceptors. *Physiol. Rev.*, 70 : 847 ~ 883. 1990.
- 141) Merbs, S. L. and Nathans, J. : Absorption Spectra of Human Cone Pigments. *Nature*, 356 : 433 ~ 435. 1992.
- 142) 三上章允 : 視覚的形態認知ニューロン——「認識ニューロン」は存在するか——. 電子情報通信学会誌, 73 : 118 ~ 123. 1990.
- 143) 御手洗玄洋 : 網膜の色覚生理——その神経機構——. 眼科Mook, 16 : 37 ~ 50. 1982.
- 144) 宮地栄一 : 網膜情報伝達におけるギャップ結合の働きとその開閉制御機構. 医学のあゆみ, 163 : 890. 1992.
- 145) 本川弘一 : 感覚の生理学的基礎. 科学, 18 : 526 ~ 537. 1948.
- 146) 本川弘一 : 色覚の生理. 科学, 22 : 634 ~ 639. 1952.
- 147) 森田之大, 内田勝久 : 松果体の光受容機構. 生体の科学, 38 : 316 ~ 321. 1987.
- 148) 森田昌彦 : 連想記憶の神経回路モデル. 科学, 61 : 223 ~ 230. 1991.
- 149) 森田雄介 : 夢見時の眼球運動は視覚像に追従するか? 生体の科学, 44 : 275 ~ 277. 1993.
- 150) 村上元彦 : 光受容の生理学——とくに視細胞電位について——. 生体の科学, 27 : 41 ~ 51. 1976.
- 151) 村田計一 : 視覚領ニューロンへの皮膚, 聴及び視覚刺激応答の収斂. 日本生理誌, 26 : 85. 1964.
- 152) 永野 俊 : 脳の高次機能とその仕組. 電子情報通信学会誌, 73 : 69 ~ 99. 1990.
- 153) 中前榮八郎, 山下英生 : インタラクティブビジュアルライゼーション——電磁界の世界を覗く——. 電子情報通信学会誌, 74 : 375 ~ 380. 1991.
- 154) 中村 整 : 視細胞のイオンチャンネル. 生体の科学, 38 : 284 ~ 290. 1987.
- 155) Nicholls, T. J., Goldsmith, A. R. and Dawson, A. : Photorefractoriness in Birds and Comparison with mammals. *Physiol. Rev.*, 68 : 133 ~ 176. 1988.
- 156) 西川喜方 : 視細胞浮遊液による淡水魚の視物質に関する研究. 大阪市大医誌, 8 : 366 ~ 371.

- 1959.
- 157) 西川喜方, 月森国平, 黒坂 正: 輸胆管切除白鼠の視紅再生について. 大阪市大医誌. 8 : 1231 ~ 1235. 1959.
- 158) 野崎重威: 視紅の特殊効果の研究. 北海道医誌. 15 : 350 ~ 401. 1936.
- 159) Oishi, T., Kawata, A., Hayashi, T., Fukada, Y., Shichida, Y., and Yoshizawa, T. : Immunohistochemical Localization of Iodopsin in the Retina of the Chicken and Japanese Quail. *Cell Tissue Res.*, 261 : 397 ~ 401. 1990.
- 160) 大石 正: 近視の動物モデル. 医学のあゆみ, 164 : 591 ~ 593. 1993.
- 161) Okano, T., Fukada, Y., Artamonov, I. D. and Yoshizawa, T. : Purification of Cone Visual Pigments from Chicken Retina. *Biochem.*, 28 : 8848 ~ 8856. 1989.
- 162) Okano, T., Kojima, D., Fukada, Y., Shichida, Y., and Yoshizawa, T. : Primary Structures of Chicken Cone Visual Pigments : Vertebrate Rhodopsins Have Evolved Out of Cone Visual Pigments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 89 : 5932 ~ 5936. 1992.
- 163) 大久保正義: 網膜及び杆体外節浮遊液と視紅溶液の照射によるpH変動について. 大阪市大医誌, 8 : 2041 ~ 2047. 1959.
- 164) Olson, C. R. and Freeman, R. D. : Progressive Changes in Kitten Striate Cortex during Monocular Vision. *J. Neurophysiol.*, 38 : 26 ~ 33. 1975.
- 165) 小野武年, 中村清実: 扁桃体・海馬の物体および空間認知ニューロン. 電子情報通信学会誌, 73 : 109 ~ 117. 1990.
- 166) Oprian, D. D., Asenjo, A. B., Lee, N. and Pelletier, S. L. : Design, Chemical Synthesis, and Expression of Genes for the Three Human Color Vision Pigments. *Biochem.* 30 : 11367 ~ 11372. 1991.
- 167) 大谷弘之, 小林孝嘉: ロドプシンの光反応中間体. A. ピコ秒からマイクロ秒までの時間分解分光. 蛋白質核酸酵素別冊No. 28 : 56 ~ 63. 1985.
- 168) 小澤政広, 吉澤 誠, 竹田 宏: 視覚情報と前庭感覚情報の矛盾が人間の姿勢制御特性に及ぼす影響. 医用電子と生体工学, 30 : 173 ~ 182. 1992.
- 169) Rakic, P. : Neurons in Rhesus Monkey Visual Cortex : Systematic Relation between Time of Origin and Eventual Disposition. *Science*, 183 : 425 ~ 427. 1974.
- 170) Rauschecker, J. P. : Mechanisms of Visual Plasticity : Hebb Synapses, NMDA Receptors, and Beyond. *Physiol. Rev.*, 71 : 587 ~ 615. 1991.
- 171) Ringo, J., Wolbarsht, M. L., Wagner, H. G., Crocker, R. and Amthor, F. : Trichromatic Vision in the Cat. *Science*, 198 : 753 ~ 755. 1977.
- 172) Rushton, W. A. H. : A Foveal Pigment in the Deuteranope. *J. Physiol.*, 176 : 24 ~ 37. 1965.
- 173) Rushton, W. A. H. : Cone Pigment Kinetics in the Deuteranope. *J. Physiol.*, 176 : 38 ~ 45. 1965.
- 174) Rushton, W. A. H. : Stray Light and the Measurement of Mixed Pigments in the Retina. *J. Physiol.*, 176 : 46 ~ 55. 1965.
- 175) 斎藤秀昭: 脳における視覚的運動の階層処理. 医学のあゆみ, 161 : 847 ~ 850. 1992.
- 176) 斎藤建彦: 脊椎動物網膜のON型とOFF型双極細胞の形態と機能の相違. 医学のあゆみ, 142 : 157. 1987.
- 177) 斎藤建彦: 脊椎動物視細胞の興奮と順応機構. 蛋白質核酸酵素別冊No. 28 : 73 ~ 82. 1985.
- 178) 斎藤建彦: 網膜における二次ニューロンの情報処理の概説. 蛋白質核酸酵素, 34 : 631 ~ 641. 1989.
- 179) 佐々木清棲: 視紅溶液ニ於ケル光電氣的現象ニ就イテ. 北海道医誌, 18 : 2476 ~ 2513. 1938.

- 180) Seki, T., Fujishita, S., Ito, M., Matsuoka, N., Kobayashi, C. and Tsukida, K. : A Fly, *Drosophila Melanogaster*, Forms 11 - cis 3 - Hydroxyretinal in the Dark. *Vision Res.*, 26 : 255 ~ 258. 1986.
- 181) Seki, T., Fujishita, S., Ito, M., Matsuoka, N. and Tsukida, K. : Retinoid Composition in the Compound Eyes of Insects. *Exp. Biol.*, 47 : 95 ~ 103. 1987.
- 182) 関 隆晴, 鈴木龍夫 : 無脊椎動物の視物質。—— 発色団の多様性とその生物学的意義 ——。蛋白質核酸酵素, 34 : 484 ~ 493. 1989.
- 183) 七田芳則 : ロドプシンの光反応中間体。B. 低温スペクトルおよびスペクトル分光。蛋白質核酸酵素別冊No. 28 : 64 ~ 72. 1985.
- 184) Sillito, A. M. : The Contribution of Inhibitory Mechanisms to the Receptive Field Properties of Neurones in the Striate Cortex of the Cat. *J. Physiol.*, 250 : 305 ~ 329. 1975.
- 185) 篠本 滋 : 物理の“複雑なシステム”と脳。科学, 61 : 261 ~ 262. 1991.
- 186) Stein, J. F. and Glickstein, M. : Role of the Cerebellum in Visual Guidance of Movement. *Physiol. Rev.*, 72 : 967 ~ 1017. 1992.
- 187) 杉江 昇 : 視覚と画像工学 —— 見る・見せる —— 総論。電子情報通信学会誌, 74 : 310 ~ 314. 1991.
- 188) Sugimoto, T., Mizuno, N. and Uchida, K. : Distribution of Cerebellar Fiber Terminals in the Midbrain Visuomotor Areas : An Autoradiographic Study in the Cat. *Brain Res.*, 238 : 353 ~ 370. 1982.
- 189) 鈴木 隆, 木川田典弥, 三田俊定 : 外側膝状体活動電流の諸性幌。日本生理誌, 26 : 84. 1964.
- 190) 鈴木龍夫, 東 真美, 鬼頭勇次 : 視物質におけるレチナルと蛋白の相互作用。蛋白質核酸酵素, 16 : 613 ~ 621. 1971.
- 191) 立花政夫 : 視細胞から水平細胞・双極細胞へのシナプス伝達。蛋白質核酸酵素, 34 : 642 ~ 651. 1989.
- 192) 高木 喬, 中野兵太郎, 浦田正行 : 暗及び明網膜から遊離するアセチルコリン様物質について。大阪市大医誌, 9 : 1 ~ 5. 1959.
- 193) 高橋弘太, 山崎弘郎 : 聴覚と視覚のセンサフュージョンシステム。計測と制御, 31 : 975 ~ 979. 1992.
- 194) 武田常広 : 視覚の他覚計測 : 感覚を定量化する技術。計測と制御, 31 : 980 ~ 985. 1992.
- 195) 田村 守 : 光で脳機能を探る。計測と制御, 31 : 328 ~ 329. 1992.
- 196) 田中啓治 : 大脳ニューロンによる視覚情報の統合機能。生体の科学, 40 : 115 ~ 120. 1989.
- 197) 田中啓治 : 物体像の脳内表現。科学, 61 : 231 ~ 238. 1991.
- 198) 田中啓治 : 側頭葉での物体像の表出。医学のあゆみ, 163 : 679. 1992.
- 199) 谷藤 学 : 電位感受性色素による神経活動の可視化。医学のあゆみ, 155 : 173. 1990.
- 200) 丹治 順 : 運動の認知的制御。科学, 61 : 271 ~ 278. 1991.
- 201) Thibos, L. N., Levick, W. R. and Morstyn, R. : Ocular Pigmentation in White and Siamese Cats. *Invest. Ophthalm. Vis. Sci.*, 19 : 475 ~ 486. 1980.
- 202) Tigges, J., Bos, J. and Tigges, M. : An Autoradiographic Investigation of the Subcortical Visual System in Chimpanzee. *J. Comp. Neurol.*, 172 : 367 ~ 380. 1977.
- 203) Tiles, W. S. : Color vision : The approach through increment-threshold sensitivity. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 45 : 100 ~ 114. 1959.
- 204) 所 敬 : 強度近視の合併症。医学のあゆみ, 164 : 600 ~ 602. 1993.
- 205) 徳永史生, 岩佐達郎 : 視物質の分子生物学。生体の科学, 38 : 252 ~ 260. 1987.
- 206) 富田恒男, 豊田順一, 伊藤寛志, 金子章道 : 鯉網膜の視細胞層より得られる緩電位について。日本生理誌, 26 : 84. 1964.

- 207) 外山敬介：大脳の視覚情報処理：視覚野と視覚前野の働き。医用電子と生体工学，22：157～166，1984。
- 208) 外山敬介：大脳視覚野神経回路の自己組織化。医学のあゆみ，147：235～236，1988。
- 209) 外山敬介：大脳皮質視覚中枢の情報処理。蛋白質核酸酵素，34：674～682，1989。
- 210) 外山敬介：視覚中枢の情報処理。蛋白質核酸酵素，35：1170～1181，1990。
- 211) 外山敬介：視覚野神経回路の形成機構。科学，61：831～837，1991。
- 212) 豊田順一，富田恒男：感覚器の電気現象。電子医学，3：53～61，1968。
- 213) Trejo, L. J. and Cicerone, C. M. : Cells the Pretectal Olivary Nucleus are in the Pathway for the Direct Light Reflex of the Pupil in the Rat. *Brain Res.*, 300 : 49～62. 1984.
- 214) 津田基之，前田章夫：視覚の分子メカニズム。蛋白質核酸酵素，34：398～404，1989。
- 215) 津田良一，上野照剛：視覚の仮現運動特性と関連誘発脳波解析。医用電子と生体工学，31：191～196，1993。
- 216) 辻 三郎：環境のパノラマ表現。電子情報通信学会誌，74：354～359，1991。
- 217) 塚田 稔，加藤宏司：パターン刺激と海馬ニューロンの可塑性。電子情報通信学会誌，73：100～108，1990。
- 218) Tulving, E. : 人間の複数記憶システム。科学，61：263～270，1991。
- 219) 津本忠治：大脳皮質視覚領における特徴抽出機能の形成機序。医学のあゆみ，121：20～25，1982。
- 220) 上村和夫：ポジトロンCTによる脳活動の画像化。科学，61：249～260，1991。
- 221) 上坂吉則：ニューロダイナミックスの数理。電子情報通信学会誌，73：131～136，1990。
- 222) 宇敷重広：方程式の3次元表示。電子情報通信学会誌，74：371～374，1991。
- 223) 白倉治郎：網膜変性症マウス (rds) の発育過程における視物質の生合成変化とその分布。生体の科学，38：322～331，1987。
- 224) De Valois, R. L., Morgan, H. C., Polson, M. C., Mead, W. R. and Hull, E. M. : Psychophysical Studies of Monkey Vision—I. Macaque Luminosity and Color Vision Tests. *Vision. Res.*, 14 : 53～67. 1974.
- 225) LeVey, S. and Ferster, D. : Relay Cell Classes in the Lateral Geniculate Nucleus of the Cat and the Effects of Visual Deprivation. *J. Comp. Neurol.*, 172 : 563～584. 1977.
- 226) Vogt, K. : Is the Fly Visual Pigment a Rhodopsin? *Z. Naturforsch.*, 38c : 329～333. 1983.
- 227) Vogt, K. : The Chromophore of the Visual Pigment in Some Insect Orders. *Z. Naturforsch.*, 39c : 196～197. 1984.
- 228) Vogt, K. and Kirschfeld, K. : Chemical Identity of the Chromophores of Fly Visual Pigment. *Naturwissenschaften.* 71 : 211～213. 1984.
- 229) Wald, G. : Visual Purple System in Fresh-Water Fishes. *Nature*, 139 : 1017～1018. 1937.
- 230) Wald, G. : Photo-labile Pigments of the Chicken Retina. *Nature*, 140 : 545～546. 1937.
- 231) Wald, G. : The Porphyropsin Visual System. *J. Gen. Physiol.*, 22 : 775～794. 1939.
- 232) Wald, G. and Hubbard, R. : The Reduction of Retinene₁ to Vitamin A₁ in Vitro. *J. Gen. Physiol.*, 32 : 367～389. 1948.
- 233) Wald, G., Durell, J. and St. George, R. C. C. : The Light Reaction in the Bleaching of Rhodopsin. *Science*, 111 : 179～181. 1950.
- 234) Wald, G. and Brown, P. K. : The Role of Sulfhydryl Groups in the Bleaching and Synthesis of Rhodopsin. *J. Gen. Physiol.*, 35 : 797～821. 1952.
- 235) Wald, G., Brown, P. K. and Smith, P. H. : Cyanopsin, a New Pigment of Cone Vision. *Science*, 118 : 505～508. 1953.
- 236) Wald, G. : On the Mechanism of the Visual Threshold and Visual Adaptation. *Science*, 119 :

- 887 ~ 892, 1954.
- 237) Wald, G., Brown, P. K. and Smith, P. H. : Iodopsin. *J. Gen. Physiol.*, 38 : 623 ~ 681, 1955.
- 238) Wald, G. : The Receptors of Human Color Vision. *Science*, 145 : 1007 ~ 1016, 1964.
- 239) Wässle, H. and Boycott, B. B. : Functional Architecture of the Mammalian Retina. *Physiol. Rev.*, 71 : 447 ~ 480, 1991.
- 240) Wenner, A. M. and Johnson D. L. : Honeybees : Do They Use Direction and Distance Information Provided by Their Dancers? *Science*, 158 : 1072 ~ 1077, 1967.
- 241) Wiesel, T. N. and Hubel, D. H. : Ordered Arrangement of Orientation Columns in Monkeys Lacking Visual Experience. *J. Comp. Neurol.*, 158 : 307 ~ 318, 1974.
- 242) Wojtusiak, R. J. : Über den Farbensinn der Schildkröten. *Z. f. vergl. Physiol.*, 18 : 393 ~ 436, 1933.
- 243) Wortel, J. F., Rugenbrink, H. and Nuboer, J. F. W. : The Photopic Spectral Sensitivity of the Dorsal and Ventral Retinae of the Chicken. *J. Comp. Physiol. A*, 160 : 151 ~ 154, 1987.
- 244) 八木哲也, 安井湘三, 船橋康行 : 網膜 : 新しいイメージセンサのモデル. 電気学会誌, 112 : 386 ~ 390, 1992.
- 245) 山田英智 : 脊椎動物の光受容細胞. 生体の科学, 27 : 24 ~ 40, 1976.
- 246) 山田光穂 : 眼球運動による視覚情報処理機構の分析. 計測と制御, 31 : 326 ~ 327, 1992.
- 247) Yamashita, S. : Effect of Monochromatic Illumination of the Brain on the Phototactic Behavior of Orb Weaving Spiders, *Argiope amoena* and *Nephila clavata*. *Zool. Sci.*, 9 : 887 ~ 889, 1992.
- 248) 横矢直和, 坂上勝彦 : 画像理解と最適化原理. 電子情報通信学会誌, 74 : 326 ~ 334, 1991.
- 249) 吉田正夫 : 進化からみた光受容. 生体の科学, 27 : 1 ~ 10, 1976.
- 250) 吉澤 透, 堀内真理 : 生物試料可視紫外低温吸収スペクトル. 分光研究, 20 : 206 ~ 219, 1971.
- 251) 吉澤 透, 徳永史生 : 光感覚の分子的基础. 科学, 43 : 610 ~ 620, 1973.
- 252) 吉澤 透, 徳永史生 : 視興奮発生の機構. 医学のあゆみ, 90 : 197 ~ 205, 1974.
- 253) 吉澤 透, 河村 悟 : 光受容膜における視物質. 生体の科学, 27 : 11 ~ 23, 1976.
- 254) 吉澤 透, 中村 整 : 視物質と色覚. 眼科Mook, 16 : 28 ~ 36, 1982.
- 255) 吉澤 透, 篠沢隆雄 : 視細胞における光情報変換の分子機構. 蛋白質核酸酵素, 29 : 1161 ~ 1174, 1984.
- 256) 吉澤 透, 加藤哲雄 : 色覚の分子的基础. 心理学評論, 28 : 34 ~ 53, 1985.
- 257) 吉澤 透, 吉田真平 : 視物質の褪色過程. 生体の科学, 38 : 261 ~ 268, 1987.
- 258) 吉澤 透, 神取秀樹 : 光励起ロドプシンに誘起される初期反応. 蛋白質核酸酵素, 34 : 405 ~ 417, 1989.
- 259) 吉澤 透, 桑田 治 : 視覚受容の分子機構. 蛋白質核酸酵素, 35 : 1064 ~ 1074, 1990.
- 260) 吉澤 透, 今元 泰 : 視覚レセプター・ロドプシン. 実験医学, 10 : 787 ~ 794, 1992.

参考図書

- 1) Autrum, H. ed : *Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/6A. Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates*. Springer - Verlag, New York. U. S. A. 1979.
- 2) Autrum, H. ed : *Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/6 B. Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates*. Springer - Verlag, New York. U. S. A. 1981.
- 3) Bartley, S. R. : Central Mechanisms of Vision. *Handbook of Physiology (Neurophysiology I)*. Field, J. ed. : 713 ~ 740. Waverly Press, Inc., Baltimore. U. S. A. 1963.
- 4) Brazier. M. A. B. : 神経系の電気生理学. 東京大学医学部精神医学教室訳 : 150 ~ 165. 医学書院, 東京. 1959.

- 5) Coulter, D. B. and Schmidt, G. M. : *Dukes' Physiology of Domestic Animals*. Swenson, M. J. ed. 10th ed. 728 ~ 741. Cornell Univ. Press, Ithaca, London. 1984.
- 6) Cresscitelli, F. ed. : *Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/5. The Visual System in Vertebrates*. Springer - Verlag, New York. U. S. A. 1977.
- 7) Dartnall, H. J. A. : The method of partial bleaching. *The Visual Pigments*. : 162 ~ 169. Methuen, London. Great Britain. 1957.
- 8) Dartnall, H. J. A. ed. : *Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/1. Photochemistry of Vision*. Springer - Verlag, New York. U. S. A. 1972.
- 9) Duke - Elder, S. S. : The Eye in Evolution. *System of Ophthalmology. Vol. 1*. Duke - Elder, S. S. ed. The C. V. Mosby, Co., St. Louis. Great Britain. 1958.
- 10) 江森康文, 大山 正, 深尾謹之介編 : 色その科学と文化 : 1 ~ 51. 朝倉書店, 東京. 1991.
- 11) Fry, G. A. : The Image - Forming Mechanism of the Eye. *Handbook of Physiology (Neurophysiology I)*. Field, J. ed. : 647 ~ 670. Waverly Press, Inc., Baltimore. U. S. A. 1963.
- 12) 深田吉孝, 吉澤 透 : 視細胞における情報変換, シリーズ分子生物学の進歩11, 分子神経生物学. 分子生物学会編 : 317 ~ 333. 1989.
- 13) Fuortes, M. G. F. ed. : *Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/2. Physiology of Photoreceptor Organs*. Springer - Verlag, New York. U. S. A. 1972.
- 14) 古谷雅樹編 : 光運動反応 : 58 ~ 110. 共立出版, 東京. 1981.
- 15) Granit, R. : Neural Activity in the Retina. *Handbook of Physiology (Neurophysiology I)*. Field, J. ed. : 693 ~ 712. Waverly Press, Inc., Baltimore. U. S. A. 1963.
- 16) Granit, R. : Sensory Mechanisms of the Retina. Hafner Publishing co. New York. U. S. A. 1963
- 17) 原 富之, 吉澤 透 : 光感覚の分子生理 : 1 ~ 127. 共立出版, 東京. 1973.
- 18) 日高敏隆, 山下恵子, 新妻昭夫 : 動物の行動. 生物学教育講座5 : 183 ~ 187. 東海大学出版会, 東京. 1982.
- 19) 本城市次郎 : 動物の感覚 : 1 ~ 89. 岩波全書, 東京. 1956.
- 20) 伊藤寛志 : 網膜における情報処理. 視覚情報処理. 田崎京二, 大山正, 樋渡涓二編, 13 ~ 68. 朝倉書店, 東京. 1992.
- 21) 伊藤正男編 : 感覚と神経系. 現代生物科学 8 : 35 ~ 57. 岩波書店, 東京. 1974.
- 22) 伊藤正男, 小幡邦彦, 田崎京二, 塚原仲晃, 松尾 裕編 : 感覚と知覚. 脳の統御機能3 : 25 ~ 46. 65 ~ 82. 医歯薬出版, 東京. 1978.
- 23) Jameson, D. and Hurvich, L. M. ed. : *Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/4. Visual Psychophysics*. Springer - Verlag. New York. U. S. A. 1972.
- 24) J. P. エヴァート : 神経行動学. 小原嘉明, 山元大輔訳 : 70 ~ 148. 培風館, 東京. 1982.
- 25) Jung, R. ed. : *Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/3 A. Central Processing of Visual Information A : Integrative Functions and Comparative Data*. Springer - Verlag, New York. U. S. A. 1973.
- 26) Jung, R. ed. : *Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/3 B. Visual Centers in the Brain*. Springer - Verlag. New York. U. S. A. 1973.
- 27) 勝木保次編 : 感覚の生理学. 生理学大系VI : 1 ~ 531. 医学書院. 東京. 1967.
- 28) 勝木保次, 内菌耕二監修 : 感覚の生理学. 新生理科学大系 9 : 1 ~ 289. 医学書院, 東京. 1989.
- 29) 川上元郎, 児玉 晃, 富家 直, 大田 登編 : 色彩の事典 : 156 ~ 300. 朝倉書店, 東京. 1992.
- 30) 小林 惇, 宗岡洋二郎 : 行動生理学の基礎 : 76 ~ 82. 朝倉書店, 東京. 1990.
- 31) 久保田競, 小野武年編 : 行動の生理学. 新生理科学大系11 : 32 ~ 42, 347 ~ 419. 医学書院, 東京. 1989.

- 32) 黒川正則, 塚田裕三, 萬年 甫編: 神経生物学. 生物科学シリーズ2: 1 ~ 20, 262 ~ 268. 共立出版, 東京. 1967.
- 33) 桑原万寿太郎編: 感覚情報 I. 情報科学講座B-6-1: 1 ~ 201. 共立出版, 東京. 1967.
- 34) 前田章夫: 視覚: 1 ~ 170. 化学同人, 京都. 1986.
- 35) 三上章允編: 視覚の進化と脳: 1 ~ 73. 朝倉書店, 東京. 1993.
- 36) 三村 耕編: 家畜行動学: 126 ~ 165. 養賢堂, 東京. 1988.
- 37) 沼野井春雄監修: 現代生物学大系 9. 動物の生理・生化学: 190 ~ 227. 中山書店, 東京. 1967.
- 38) 沼野井春雄, 森脇大五郎, 八杉龍一監修: 現代生物学大系. 別巻補遺: 25 ~ 39. 中山書店, 東京. 1986.
- 39) 小田幸康, 西田 孝編: 光の科学: 33 ~ 60. 朝倉書店, 東京. 1992.
- 40) Pirenne, M. H. : *The Eye*. Vol. 2. Dauson, H. ed. 65 ~ 91. Academic Press, New York. U. S. A. 1962.
- 41) Prince, J. H. : *Comparative Anatomy of the Eye*. Thomas, C. C. Pub., Springfield. U. S. A. 1956.
- 42) Prince, J. H. : *Dukes' Physiology of Domestic Animals*. Swenson, M. J. ed. 8th ed. 1135 ~ 1159. Cornell Univ. Press, Ithaca, London. 1970.
- 43) 田崎京二, 大山 正, 樋渡涓二編: 視覚情報処理: 1 ~ 295. 朝倉書店, 東京. 1992.
- 44) 問田直幹, 内藪耕二, 伊藤正男, 富田忠雄編: 新生理学. 上巻: 906 ~ 972. 医学書院, 東京. 1982.
- 45) 塚原仲晃編: 脳の情報処理: 36 ~ 151. 朝倉書店, 東京. 1992.
- 46) Wald, G. : The Photoreceptor Process in Vision. *Handbook of Physiology (Neurophysiology I)*. Field, J. ed. : 671 ~ 692. Waverly Press, Inc., Baltimore. U. S. A. 1963.
- 47) Walls, G. L. : *The Vertebrate Eye and Its Adaptive Radiation*. Cranbrook Institute of Science. Bloomfield Hills. U. S. A. 1942.

文 献 (脳・VEP関連)

- 1) Aguirre, G. D. and Rubin, L. F. : Progressive retinal atrophy in the miniature poodle : an electrophysiologic study. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 160 : 191 ~ 201. 1972.
- 2) 青野哲彦, 熊代永, 渡辺吉彦, 金子義宏: 視覚誘発電位とV-potential. *臨床脳波*, 15 : 356 ~ 362. 1973.
- 3) Bichsel, P., Oliver, J. E. Jr., Coulter, D. B. and Brown, J., : Recording of visualevoked potentials in dogs with scalp electrodes. *J. Vet. Inter. Med.*, 2, 145 ~ 149. 1988.
- 4) Bistner, S. I., Rusin, L. and Aguirre, G. : Development of the bovine eye. *Am. J. Vet. Res.*, 34 : 7 ~ 12. 1973.
- 5) Booth, N. H. : Drug and chemical residues in the edible tissues of animals. *In : Veterinary Pharmacology and Therapeutics*. Booth, N. H. and McDonald, L. E. eds., pp. 1149 ~ 1205. Iowa State University Press, Ames. U. S. A. 1977.
- 6) Brankatschk, J. and Klingberg, F. : Acoustically evoked potentials in the visual cortex and superior colliculus of the freely moving rat and their variability. *Acta. Biol. Med. Germ.*, 40 : 1153 ~ 1159. 1981.
- 7) Campos, G. B. and Welker, W. I. : Comparisons between brains of a large and a small hystricomorph rodent : capybara, *hydrochoerus* and guinea pig, *cavia* ; Neocortical projection regions and measurements of brain subdivisions. *Brain Behav. Evol.*, 13 : 243 ~ 266. 1976.
- 8) Chang, H. T. : The evoked potentials. *In : Handbook of Physiology, Section 1 : Neurophysiology*,

- Field, J., Magoun, H. W. and Hall, V. E. eds., pp. 299 ~ 313. Am. Physiol Soc., Washington, D. C., U. S. A. 1963.
- 9) Cobb, W. A. and Morton, H. B. : Cerebral potentials evoked by pattern reversal and their suppression in visual rivalry. *Nature*, 216 : 1123 ~ 1125. 1967.
 - 10) Cohn, R. : Visual evoked responses in the brain injured monkey. *Arch. Neurol.*, 21 : 321 ~ 329. 1969.
 - 11) Cooper, R., Winter, A. L., Crow, H. J. and Walter, W. G. : Comparison of subcortical, cortical and scalp activity using chronically implanted electrodes in man. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 18 : 217 ~ 228. 1965.
 - 12) Creel, D. J. and Giolli, R. A. : Retinogeniculostriate projections in guinea pigs ; albino and pigmented strains compared. *Exp. Neurol.*, 36 : 411 ~ 425. 1972.
 - 13) Creel, D. J., Dustman, R. E. and Beck, E. C. : Visually evoked responses in the rat, guinea pig, cat, monkey and man. *Exp. Neurol.*, 40 : 351 ~ 366. 1973.
 - 14) Dustman, R. E. and Beck, E. C. : Visually evoked potentials : amplitude changes with age. *Science*, 151 : 1013 ~ 1015. 1966.
 - 15) Dyer, R. S., Jensen, K. F. and Boyes, W. K. : Focal lesions of visual cortex—Effects on visual evoked potentials in rats. *Exp. Neurol.*, 95 : 100 ~ 115. 1987.
 - 16) 江部 充, 遠藤和彦, 石山陽事, 本間伊佐子 : 視覚誘発電位 (VEP) 記録の検訂. 臨床検査, 17 : 422 ~ 423. 1973.
 - 17) Ellingson, R. J. : Electroencephalograms of normal, full - term newborns immediately after birth with observations on arousal and visual evoked responses. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 10 : 31 ~ 50. 1958.
 - 18) Fuchs, A. F. : The visual system : Neural processing beyond the retina. In : *Textbook of Physiology*, 21st ed., Patton, H. D., Fuchs, A. F., Hille, B., Scher, A. M., and Steiner, R. eds., pp. 442 ~ 474. W. B. Saunders, Philadelphia. U. S. A. 1989.
 - 19) 福田淳 : 伝導系. 生理学 1, 入来正躬, 外山敬介編, pp. 213 ~ 228, 文光堂, 東京. 1986.
 - 20) Fuster, J. M. and Docter, R. F. : Variations of optic evoked potentials as a function of reticular activity in rabbits with chronically implanted electrodes. *J. Neurophysiol.*, 25 : 324 ~ 336. 1962.
 - 21) Gerritsen, B. G. : The effect of anaesthetics on the electroretinogram and the visually evoked response in the rabbit. *Documenta. Opth.*, 29 : 289 ~ 330. 1971.
 - 22) Globus, A. and Scheibel, A. B. : Synaptic loci on visual cortical neurons of the rabbit : The specific afferent radiation. *Exp. Neurol.*, 18 : 116 ~ 131. 1967.
 - 23) Gregory, N. G. and Wotton, S. B. : Studies on the central nervous system : visually evoked cortical responses in sheep. *Res. Vet. Sci.*, 34 : 315 ~ 319. 1983.
 - 24) Gum, G. G., Gelatt, K. N. and Samuelson, D. A. : Maturation of the retina of the canine neonate as determined by electroretinography and histology. *Am. J. Vet. Res.*, 45 : 1166 ~ 1171. 1984.
 - 25) Haider, M., Spong, P., Lindsley, D. B. : Attention, vigilance and cortical evoked potentials in humans. *Science*, 145 : 180 ~ 182. 1964.
 - 26) Halliday, A. M. and Michael, W. F. : Changes in pattern - evoked responses in man associated with the vertical and horizontal meridians of the visual field. *J. Physiol.*, 208 : 499 ~ 513. 1970.
 - 27) 廣瀬憲文, 杉田隆博, 津本忠治 : 視覚系神経障害患者における視覚大脳誘発電位. 臨床脳波, 16 : 79 ~ 89. 1974.
 - 28) 本間伊佐子, 石山陽事, 江部 充 : 視覚系障害のERGとVEP. 臨床脳波, 14 : 30 ~ 38. 1972.

- 29) Howard, D. R. and Breazile, J. E. : Normal visual cortical - evoked response in the dog. *Am. J. Vet. Res.*, 33 : 2155 ~ 2157, 1972.
- 30) Hunt, W. E. and Goldring, S. : Maturation of evoked response of the visual cortex in the postnatal rabbit. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 3 : 465 ~ 471. 1951.
- 31) 一條貞雄, 矢野博明, 円谷建治 : 体性感覚誘発電位の部位的位相差. 臨床脳波, 20 : 752 ~ 756. 1978.
- 32) 一条貞雄, 円谷建治, 矢野博明 : 体性感覚誘発電位の頭皮上部位や導出法による違い. 臨床脳波, 21 : 553 ~ 558. 1979.
- 33) 岩瀬善彦 : 脳波の発生機構 (III) —— 誘発電位とそのニューロン機構 —— . 臨床脳波, 16 : 376 ~ 386. 1974.
- 34) 岩瀬善彦 : 生理学大系 V. 脳の生理学, 時実利彦編, pp. 25 ~ 54, 医学書院, 東京. 1967.
- 35) Jacobson, J. H. and Gestring, G. F. : Centrifugal influence upon the electroretinogram. *A. M. A. Archives Ophthal.* 60 : 295 ~ 302. 1958.
- 36) Jasper, H. H., Bridgmen, C. S. and Carmichael, L. : An ontogenetic study of cerebral electrical potentials in the guinea pig. *J. Exper. Psychol.*, 21 : 63 ~ 71. 1937.
- 37) 加藤元博 : 臨床神経学と大脳誘発電位 (I). 臨床脳波, 16 : 442 ~ 448. 1974.
- 38) 加藤元博 : 臨床神経学と大脳誘発電位 (II). 臨床脳波, 16 : 503 ~ 512. 1974.
- 39) 川島幸夫, 田淵昭雄 : パターン反転刺激による短潜時視覚誘発反応. 臨床脳波, 35 : 310 ~ 318. 1993.
- 40) 川澄正史 : 視覚系電流刺激に対する誘発電位の特徴. *BME*, 1 : 897 ~ 898. 1987.
- 41) 黒岩義五郎, 梅崎博敏 : 誘発電位加算法の神経科領域への応用. 脳の電気現象の分析法とその応用. 初版, 藤森聞一, 佐藤時治郎, 寿原健吉, 斉藤正男, 大熊輝雄, 佐藤謙助編, pp. 290 ~ 302, 医学書院, 東京. 1966.
- 42) 黒岩義之 : 視覚誘発電位. 脳脊髄誘発電位. 初版, 中西孝雄編, pp. 130 ~ 161, 朝倉書店, 東京. 1987.
- 43) 黒岩義之, Celesia, G. G. : 視覚誘発電位. 西村書店, 新潟. 1989.
- 44) 黒岩義之, 川名ふさ江, 白井康之, 三浦純子, 石山陽事, 高木昭夫, 塩澤瞭一, 渡辺知司, 井田雅祥, 小島 進 : 網膜電図とVEP. 臨床脳波, 33 : 734 ~ 742. 1991.
- 45) Latshaw, W. K. : Nervous system. In : *Veterinary Developmental Anatomy*. pp. 249 ~ 264, B. C. Decker Inc, Philadelphia. U. S. A. 1987.
- 46) Lott, I. T., Mcpherson, D. L. and Starr, A. : Cerebral cortical contributions to sensory evoked potentials : hydranencephaly. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 64 : 218 ~ 223. 1986.
- 47) Malnati, G. A., Marshall, A. E. and Coulter, D. B. : Electroretinographic components of the canine visual evoked response. *Am. J. Vet. Res.*, 42 : 159 ~ 163. 1981.
- 48) 升田義次 : 家兎ERGの律動様小波について. 日眼会誌, 65 : 1481 ~ 1493. 1961.
- 49) Mattsson, J. L., Fry, W. N., Boward, C. A. and Miller, E. : Maturation of the visual evoked response in newborn miniature pigs. *Am. J. Vet. Res.*, 39 : 1279 ~ 1281. 1978.
- 50) 松本祐蔵, 中村成夫, 大本堯史, 松本圭蔵 : ヒトの視床と皮質における光誘発電位. 臨床脳波, 18 : 235 ~ 242. 1976.
- 51) Millichamp, N. J., Curtis, R. and Barnett, K. C. : Progressive retinal atrophy in tibetan terriers. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 192 : 769 ~ 776. 1988.
- 52) Mimura, K. and Sato, K. : On the frequency responses of retina and cortex in the rabbit. *Jpn. J. Physiol.*, 15 : 478 ~ 491. 1965.
- 53) Mimura, K., Sato, K., Kitajima, H., Ochi, N. and Ishino, T., : Photically evoked potentials

- in the visual cortex of rabbits in relation to various electroencephalographic stages. *Brain Res.*, 5 : 306 ~ 318. 1967.
- 54) Mimura, K., Sato, K., Tagawa, Y. and Ochi, N. : On the evoked mass - potential in relation to electrical background activity in the rabbit. *Jpn. J. Physiol.*, 18 : 125 ~ 143. 1968.
- 55) 諸富 隆 : 輪郭の知覚と視覚誘発電位. 臨床脳波, 30 : 487 ~ 495. 1988.
- 56) 本川弘一 : 生理学大系VI. 感覚の生理学. 勝木保次編, pp. 275 ~ 345, 医学書院, 東京. 1967.
- 57) 本川弘一 : 生理学大系VI. 感覚の生理学. 勝木保次編, pp. 370 ~ 432, 医学書院, 東京. 1967.
- 58) Myslivecek J : The development of the response to light flash in the visual cortex of the dog. *Brain Res.*, 10 : 418 ~ 430. 1968.
- 59) 内藤博江, 上ノ山利雄, 川口藝洋, 清水千賀子, 吉良敏彦, 安原基弘 : コンタクトレンズ装着による末梢刺激の脳波トポグラフィに及ぼす影響. 医学と生物学, 123 : 7 ~ 10. 1991
- 60) Noell, W. K. : Differentiation, metabolic organization, and viability of the visual cell. *A. M. A. Archives Ophthalm.*, 60 : 702 ~ 733. 1958.
- 61) 大久保修, 淵上達夫, 江尻和夫, 宮坂 周, 野口幸男 : 視性誘発電位. 臨床脳波, 36 : 139 ~ 144. 1994.
- 62) 大熊輝雄 : 臨床脳波学, 第3版, pp. 353-386, 医学書院, 東京. 1986.
- 63) Pampiglione, G. : Differences between the alpha rhythm and the responses evoked photic stimuli, with particular reference to patients with visual field defects. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 4 : 228. 1952.
- 64) Peachey, N. S., Alexander, K. R. and Fishman, G. A. : Rod and system contributions to oscillatory potentials : an explanation for the conditioning flash effect. *Vision Res.*, 27 : 859 ~ 866. 1987.
- 65) Rose, G. H. and Lindsley, D. B. : Visually evoked electrocortical responses in kittens : development of specific systems. *Science*, 148 : 1244 ~ 1246. 1965.
- 66) Rose, G. H. and Lindsley, D. B. : Development of visually evoked potentials in kittens : specific and nonspecific responses. *J. Neurophysiol.*, 31 : 607 ~ 623. 1968.
- 67) Rose, G. H. : The development of visually evoked electrocortical responses in the rat. *Develop. Psychobiol.*, 1 : 35 ~ 40. 1968.
- 68) Rosen, A. D. and Remmes, A. H. : The visual evoked potential during development of focal epilepsy. *J. Neurol. Sci.*, 53 : 217 ~ 224. 1982.
- 69) 斎藤和雄 : 注意集中と脳波および光・音誘発反応との関連. 臨床脳波, 19 : 167 ~ 176. 1977.
- 70) 真田 敏, 伊予田邦昭, 寺崎智行, 三宅 進, 御牧信義, 河野親彦, 大田原俊輔 : 各種誘発電位による発達の評価とその臨床応用. 臨床脳波, 32 : 705 ~ 710. 1990.
- 71) Santolucito, J. A. : The Electroencephalogram and visual evoked potential of the squirrel monkey for hexachlorophene. *Toxicol. Appl. Pharmacol.*, 22 : 276. 1972.
- 72) Sato, S., Sugimoto, S. and Chiba, S. : A procedure for recording Electroretinogram and visual evoked potential in conscious dogs. *J. Pharmacol. Meth.*, 8 : 173 ~ 181. 1982.
- 73) 佐藤隆夫 : 視覚誘発電位をもちいた両眼立体視の解析. 計測と制御, 31 : 312 ~ 315. 1992.
- 74) Saxton, P. M. and Siegel, J. : Visual evoked potentials to light flash in cats : Is a frontal sinus reference electrode truly indifferent ? *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 55 : 350 ~ 354. 1983.
- 75) Sedlacek, E. : Cortical responses to visual stimulation in the developing guinea pig during the prenatal period. *Physiol. Bohemoslov.*, 20 : 213 ~ 220. 1971.
- 76) 柴崎 浩, 中村政俊, 西田茂人 : 誘発電位回復機能の実時間検査処理法. 臨床脳波, 32 : 425 ~

429. 1990.
- 77) 島菌安雄, 山口成良 : 生理学大系 V. 脳の生理学, 時実利彦編, pp. 555—606, 医学書院, 東京, 1967.
- 78) 下河内稔 : 誘発電位の臨床検査指針 [3] (米国脳波学会, 1984). 臨床脳波, 30 : 627 ~ 633. 1988.
- 79) 下河内稔 : 誘発電位の臨床検査指針 [4] (米国脳波学会, 1984). 臨床脚波, 30 : 703 ~ 707. 1988.
- 80) Sims, M. H., Laratta, L. J., Bubb, W. J. and Morgan, R. V. : Waveform analysis and reproducibility of visual - evoked potentials in dogs. *Am. J. Vet. Res.*, 50 : 1823 ~ 1828. 1989.
- 81) Sims, M. H. : Partial masking of the canine Electroretinogram oscillatory potentials. *J. Vet. Intern. Med.*, 4 : 40 ~ 42. 1990.
- 82) Sims, M. H. and Brooks, D. E. : Changes in oscillatory potentials in the canine Electroretinogram during dark adaptation. *Am. J. Vet. Res.*, 51 : 1580 ~ 1586. 1990.
- 83) 七條喜一郎, 鈴木 實, 竹内 崇, 斎藤俊之 : 頭皮上並びに脳硬膜上からの導出によるウサギの VEP. 日本生理誌, 55 : 456 ~ 463. 1993.
- 84) 七條喜一郎, 竹内 崇, 鈴木 實, 吉田 勝, 田中成彦, 斎藤俊之 : 規則的及び不規則的刺激によるウサギの VEP. 鳥大農研報, 46 : 157 ~ 161. 1993.
- 85) Sokol, S. : Visually evoked potentials : theory, techniques and clinical applications. *Surv. Ophthalmol.*, 21 : 18 ~ 44. 1976.
- 86) Strain, G. M., Olcott, B. M. and Braun, W. F. : Electroencephalogram and evoked potentials in naturally occurring scrapie in sheep. *Am. J. Vet. Res.*, 47 : 828 ~ 836. 1986.
- 87) Strain, G. M., Olcott, B. M. and Hokett, L. D. : Electroencephalogram and visual - evoked potential measurements in holstein cows. *Am. J. Vet. Res.*, 47 : 1079 ~ 1081. 1986.
- 88) Strain, G. M., Graham, M. C., Claxton, M. S. and Olcott, B. M. : Postnatal development of brainstem auditory - evoked potentials, Electroretinograms, and visual - evoked potentials in the calf. *J. Vet. Intern. Med.*, 3 : 231 ~ 237. 1989.
- 89) Strain, G. M., Jackson, R. M. and Tedford, B. L. : Visual evoked potentials in the clinically normal dog. *J. Vet. Intern. Med.*, 4 : 222 ~ 225. 1990.
- 90) Strain, G. M., Claxton, M. S., Olcott, B. M. and Turnquist, S. J. : Visual - evoked potentials and Electroretinograms in ruminants with thiamine - responsive polioencephalomalacia or suspected listeriosis. *Am. J. Vet. Res.*, 51 : 1513 ~ 1517. 1990.
- 91) Strain, G. M., Claxton, M. S., Prescott - Mathews, J. S. and LaPhand, D. J. : Electroretinogram and visual - evoked potential measurements in sheep. *Can. J. Vet. Res.*, 55 : 1 ~ 4. 1991.
- 92) Strain, G. M., Jackson, R. M. and Tedford, B. L. : Postnatal development of the visual evoked potential in dogs. *Am. J. Vet. Res.*, 52 : 231 ~ 235. 1991.
- 93) 鈴木 實, 七條喜一郎, 竹内 崇 : モルモットにおける視覚誘発電位の研究. 日本生理誌, 52 : 47 ~ 53. 1990.
- 94) 鈴木 實, 七條喜一郎, 竹内 崇, 斎藤俊之 : モルモットの成長に伴う視覚誘発電位の変化. 日本生理誌, 52 : 202 ~ 207. 1990.
- 95) 鈴木 實, 七條喜一郎, 竹内 崇, 端村 崇, 槌田 卓, 光山智行, 中尾建子, 斎藤俊之 : モルモットの閃光刺激による視覚誘発電位に関する基礎的研究. 鳥大農研報, 43 : 209 ~ 215. 1990.
- 96) Suzuki, M., Sitizyo, K., Takeuchi, T. and Saito, T. : Visual evoked potential from scalp in guinea pigs. *J. Vet. Med. Sci.*, 53 : 301 ~ 305. 1991.
- 97) Suzuki, M., Sitizyo, K., Takeuchi, T. and Saito, T. : Changes in the visual evoked potentials

- with different photic conditions in guinea pigs. *J. Vet. Med. Sci.* 53 : 911 ~ 915, 1991.
- 98) 鈴木 實, 七條喜一郎, 竹内 崇, 福西克弘, 吉川克郎, 吉田 勝, 斎藤俊之: イヌのERG測定に関する基礎的研究. 鳥大農研報, 46 : 151 ~ 155, 1993.
- 99) Suzuki, T. A., Nunokawa, S. and Jacobson, J. H. : Visually evoked cortical response in light - adapted cat and liminal brightness discrimination. *Japn. J. Physiol.*, 22 : 157 ~ 175, 1972.
- 100) Swadlow, H. A. : Properties of antidromically activated callosal neurons and neurons responsive to callosal input in rabbit binocular cortex. *Exp. Neurol.*, 43 : 424 ~ 444, 1974.
- 101) 正田孝明, 戒能幸一, 向田隆通, 村瀬光春, 武内 望, 松田 博: Holoprosencephaly (全前脳胞症) の脳波, 誘発電位 (VEP, ABR) および頭部超音波検査について. 臨床脳波, 32 : 320 ~ 324, 1990.
- 102) 高橋守正, 岡島康友, 木村彰男, 千野直一: LEDフラッシュによる左右眼視覚誘発電位の干渉性. 臨床脳波, 33 : 743 ~ 746, 1991.
- 103) 高橋剛夫, 小沼武英, 永渕正昭, 厨川和哉, 片岡寛子: 視野別視覚刺激で誘発される光駆動反応. 3. 半視野刺激. 臨床脳波, 31 : 809 ~ 815, 1989.
- 104) Takeuchi, T., Suzuki, M., Sitizyo, K., Isobe, R., Saito, T., Umemura, T. and Shimada, A. : Visual evoked potentials in guinea pigs with brain lesion. *J. Vet. Med. Sci.*, 54 : 813 ~ 820, 1992.
- 105) 竹内 崇, 七條喜一郎, 鈴木 實, 吉田 勝, 藤岡美智, 土田拓史, 斎藤俊之: ウサギのERG測定における基準電極部位及びtropicamideの影響. 鳥大農研報, 46 : 163 ~ 168, 1993.
- 106) Takeuchi, T., Suzuki, M., Sitizyo, K. and Saito, T. : Postnatal development of visual evoked potentials in Japanese Black calves. *Jpn. J. Physiol.*, 43 : 809 ~ 815, 1993.
- 107) 田中啓治: 視覚系の情報処理. 脳の情報処理, 塚原伸晃編, pp. 81 ~ 104, 朝倉書店, 東京, 1984.
- 108) 田崎京二: 視覚. 新生理学 (上巻), 問田直幹, 内蘭耕二, 伊藤正男, 富田忠雄編, pp. 906 ~ 974, 医学書院, 東京, 1982.
- 109) Thompson, J. M., Woolsey, C. N. and Talbot, S. A. : Visual areas I and II of cerebral cortex of rabbit. *J. Neurophysiol.*, 13 : 277 ~ 288, 1950.
- 110) 徳力幹彦: 脳誘発電位. 獣畜新報, 46 : 210 ~ 215, 1993.
- 111) 富田恒男, 渡辺宏助: 生理学大系VI. 感覚の生理学. 勝木保次編, pp. 275-354, 医学書院, 東京, 1967.
- 112) 筒井 純: 視覚誘発電位の起源推定について. 臨床脳波, 33 : 6 ~ 10, 1991.
- 113) Udall, V. : Drug - induced blindness in some experimental animals and its relevance to toxicology. *Proc. R. Soc. Med.*, 65 : 197 ~ 200, 1972.
- 114) Usami, E. and Van Hof, M. W. : Oscillatory potentials in the ERG of the guinea pig. 日眼会誌, 72 : 200 ~ 204, 1968.
- 115) Uzuka, Y., Doi, S., Tokuriki, M. and Matsumoto, H. : The establishment of a clinical diagnostic method of the visual evoked potentials (VEPs) in the cat : The effects of recording electrode positions, stimulus intensity and the level of anesthesia. *Jpn. J. Vet. Sci.*, 51 : 547 ~ 553, 1989.
- 116) Vaegan : Electroretinograms and pattern electroretinograms of pigmented and albino rabbits. *Clin. Vision Sci.*, 7 : 305 ~ 311, 1992.
- 117) 渡辺郁緒, 三宅養三: ERG・EOGの臨床. pp. 2-28, 医学書院, 東京, 1984.
- 118) Weil, A. A. and Nosik, W. A. : Photic stimulation in hemianopsia. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 4 : 219 ~ 222, 1952.
- 119) Witzel, D. A., Johnson, J. H., Pitts, D. G. and Smith, E. L. : Scleral contact lens electrodes for electroretinography in domesticated animals. *Am. J. Vet. Res.*, 37 : 983 ~ 985, 1976.

- 120) 山田 徹, 栢森良二 : 体性感覚誘発電位. 西村書店, 新潟. 1989.
- 121) 米村大蔵 : 生理学大系VI. 感覚の生理学. 勝木保次編, pp. 334—354, 医学書院, 東京. 1967.
- 122) Yonemura, D. and Tsuchida, Y. : The short latency discharge of high light - threshold in the rabbit optic nerve. *Jpn. J. Physiol.*, 18 : 703 ~ 722. 1968.
- 123) 吉井直三郎 : 脳の生理学, 時実利彦編, pp. 394—439, 朝倉書店, 東京. 1966.
- 124) 吉井直三郎 : 生理学大系V. 脳の生理学, 時実利彦編, pp. 682—734, 医学書院, 東京. 1967.
- 125) Yoshikawa, H., Yoshida, M. and Hara, I. : Electroretinographic changes induced by organophosphorus pesticides in rats. *J. Toxicol. Sci.*, 15 : 87 ~ 95. 1990.
- 126) Zeigler, H. P. : Cortical sensory and motor areas of the guinea pig "Cavia Porcellus". *Arch. Ital. Biol.*, 102 : 587 ~ 598. 1964.

猫のクリプトコッカス症の1例

八村寿恵*・宮本 忠*・野口道修*・網本昭輝*

〔受付：1994年4月30日〕

A CASE OF FELINE CRYPTOCOCCOSIS

Hisae HACHIMURA, Tadashi MIYAMOTO, Michinobu NOGUCHI,
and Akiteru AMIMOTO

Amika Pet Clinic, Ube City, Yamaguchi Prefecture, 755 Japan.

〔Received for publication : April 30, 1994〕

A twelve - year - old male cat weighing 3.8kg was presented with fever, nasal discharge and loss of appetite.

The fever continued, and the general condition was aggravated gradually.

Cryptococcus was detected in biopsy material from the granuloma of his neck. Serum agglutination titer for cryptococcal antigen was 65,636. The cat had also been infected with FeLV and FIV. He died on the 25th day from the first presentation.

クリプトコッカス症は、*Cryptococcus neoformans*を原因とする全身性真菌症であり、人畜共通感染症として知られている^{6,9,11,12,14,15,19,20,21}。その原因菌である*Cryptococcus neoformans*は直径3.5～7μmの円形の酵母様真菌であり、直径1～30μmのカプセルを有している^{9,11,12}。クリプトコッカス症の発生はオーストラリア、カナダ、オーストリア、ニュージーランド、アメリカ、イギリスなど世界各地におよび⁶、本真菌は鳩の糞中の堆積した汚物および鳩のとまり木くずから分離されている^{2,3,6,9,11,12,15,19}。

*Cryptococcus neoformans*は経気道感染^{9,11}、経口感染⁶、経皮感染¹¹により感染し、鼻腔・肺・皮膚・視神経・脊髄・リンパ節・内臓などへ伝播し^{3,6,9,14,20}、鼻汁の排泄、くしゃみ、頭部及び鼻部の変形、ブドウ膜炎、網膜炎、中枢神経系症状、皮膚の小結節、潰瘍など様々な症状を発現するとされている^{4,6,7,9,14,15,20}。

本症は1951年にCurtis⁶により最初に報告されているが、近年日本の猫や犬でもその発生が報告されている^{1,5,10,16,17,18}。このたび、当院に発熱、鼻づまり、食欲不振を主訴に来院した猫において、頸部腹側に皮下結節を認め、この部位を生検し、クリプトコッカス症と診断された症例に遭遇した。

症 例

患畜：雑種猫，雄，12歳，体重3.8kg.

既往歴：喧嘩による咬傷・裂傷が多数回，角膜潰瘍，猫疥癬虫症，交通事故による橈骨および尺骨の骨折などがあり，これらはいずれも完治しているが，鼻汁の排泄，くしゃみ等の軽度の慢性鼻炎症状は3年前から間欠的に続いている。

飼育環境：屋内外飼育で，ワクチンは未接種。

主訴：鼻づまりがひどく，熱っぽく食欲も少なく，呼吸もいつもより早いとのことと来院した。

初診時身体一般検査：軽度の体重減少と漿液性の鼻汁排泄，発熱（40.1℃）が認められた。また，頸部の腹側皮下に，可動性のない境界不明瞭な硬い結節が触知された。この皮下結節（直径3.4×2.4 cm）は頸部気管両側に対称性に二つ存在し，厚み

*アミカペットクリニック・山口県宇部市

の薄い楕円形で、皮膚には発赤等の肉眼的な異常はなく、痒みや触診による圧痛も認められなかった。

経 過

この症例は当初各種検査の実施について飼主の同意を得ることができなかつたため、第1病日から第23病日までは、対症療法のみでの経過観察となった。最終的に検査は第24病日に行うことができたが、症例はこの翌日の第25病日に死亡した。

第1病日より第23病日まで、39.3～41.2°Cの発熱が続き、抗生物質療法を試みたが、これには反応しなかつた。第1病日から第23病日まで、発熱の程度により呼吸や食欲などの状態の悪化・緩和が繰り返された。

症例は食欲不振と、高熱の継続による体力の消耗とから次第に消瘦していき、当初3.8kgあった体重が、死亡時には2.7kgにまで減少した。また、経過観察中には一度鼻汁に鮮血を混じたこともあり、可視粘膜が次第に退色していくことから、貧血の進行もうかがえた。第24病日になって検査を行う了承が得られ、各種検査を行った。しかし、症例は第25病日に死亡した。飼主の意向により剖検はされなかつた。

血液一般検査所見：赤血球数174万/mm³、ヘマトクリット値9%、ヘモグロビン3.2g/dlで、重度の再生不良性貧血が認められた。(Table. 1)。

Table. 1 血液一般検査所見

RBC	174×10 ⁴ /μ
WBC	9,400/μ
Ht	9%
Hb	3.2g/dl
MCV	51fl
MCHC	34%

血液生化学検査所見：BUN 126.3mg/dl、クレアチニン4.5mg/dlで、腎機能の低下がみられた。また、AST 512IU/L、ALT 173IU/L、CPK 1368IU/Lなどの異常値も認められた (Table. 2)。

Table. 2 血液生化学検査所見

TP	7.8	g/dl	BUN	126.3	mg/dl
Ald	2.8	g/dl	Cre	4.5	mg/dl
AST	512	U/L	Na	146	mEq/l
ALT	173	U/L	K	3.8	mEq/l
ALP	30	U/L	Cl	113	mEq/l
GGT	12	U/L	Ca	10.1	mg/dl
CPK	1,368	U/L			

X線検査所見：頸部の皮下結節はX線写真上で甲状腺または内側咽頭後リンパ節の近くに位置しているものと推察された (Fig. 1)。副鼻腔および前頭洞でX線透過性の減弱が認められ、鼻腔内および鼻腔周囲に滲出物の蓄積や炎症が起こっているものと考えられた (Fig. 2)。胸部には老齢性変化に伴う骨の脱灰像や肺野の陰影増加が認められた (Fig. 3)。

皮下結節の生検所見：頸部皮下結節についてニードルバイオプシーを行い、これよりヘマカラーによるスタンプ標本を作製したところ、標本中に薄く抜けたハローを有する酵母様物が多数認められた (Fig. 4)。この所見からクリプトコッカス症が疑われたので、病変部より組織切片を採取した。

皮下結節の組織学的所見：この組織標本中に真皮および筋組織へのリンパ球、マクロファージを主体とする細胞浸潤を認め、PAS染色陽性のクリプトコッカス菌体も多数確認されたことから、頸部の病変はクリプトコッカス感染による肉芽組織病変であることが確認された。(Fig. 5)。

クリプトコッカス抗原価：患猫の血清を用い、ラテックス凝集反応にてクリプトコッカスの莖膜抗原価を測定したところ、65,636倍と著しく高値を示していた。

血液ウイルス検査所見：猫白血病ウイルス (以下FeLV)、および猫免疫不全ウイルス (以下FIV) が陽性で、猫伝染性腹膜炎ウイルスの抗体価は100未満であった。

考 察

人医領域においては、クリプトコッカス症の発症については、後天性免疫不全症候群^{9,14)}、腫瘍疾患^{6,9,14)}、免疫抑制剤の使用などの免疫抑制状態^{6,9,14,15)}や、糖尿病などの易感染性疾患¹⁴⁾、消耗

性疾患¹⁵⁾との関連性が指摘されている。獣医領域でもヒトと同様に、犬や猫においてもグルココルチコイドの使用、腫瘍性疾患の存在によってクリプトコッカス症の発症が見られるとされている¹¹⁾。また、*C. neoformans*は、自然界のどこにでも見られるのに発病例が少ないことから、日和見病原体であり⁹⁾、*C. neoformans*に対する宿主の感染防御は細胞性免疫応答によると考えられている^{6,9)}。クリプトコッカス症の発症については、細胞性免疫が抑制されているFeLVやFIVとの関連も報告されており^{14,16)}、本症例でもFeLV、FIVの混合感染がみられており、これらのウイルスとの関連が疑われた。

クリプトコッカスの抗原価については、人医領域ではラテックス凝集法にてクリプトコッカス抗原価4倍以上が陽性、8倍以上は活動性の病変の存在を示唆すると考えられている¹³⁾。猫については病変が局所性の場合には一般に非常に低いかあるいは陰性を示すとされており⁶⁾、また、播種性疾患を有するものでは16倍から1024倍以上の力価をもつとされている¹⁴⁾。実際、アメリカで調べられた6頭のクリプトコッカス症の例では抗原価の範囲は1:2から1:8,292であったとの報告がある⁶⁾。このことから今回の症例で得られた抗原価が

65,536倍であったことは、著しく高い数値であると判断され、また、クリプトコッカス症の皮膚病巣は播種によるものと推定されている⁸⁾ことからしても、この症例で確認された皮下の結節性病変以外に活動性病変が存在したであろうと推察された。また、極めて高い葉膜抗原の力価は液性免疫を低下させると推察されており¹⁴⁾、クリプトコッカス症は治療しなければ致死的であるといわれている⁶⁾。本症例においてはFeLV、FIVの発症で状態の悪化があったことに加え、クリプトコッカス感染も全身状態をさらに悪化させる要因や致死原因となった可能性が推察された。

クリプトコッカス症の罹患猫の50%に鼻腔病変が存在し、くしゃみ・鼻汁などがみられ^{4,14)}、70%が時間の経過とともに鼻腔病変の周囲の骨組織への浸潤を起し外観の異常を伴ってくるといわれている⁸⁾。この症例では鼻梁の変形はなかったが、猫鼻気管炎ウイルス感染の後から慢性的な(約3年にわたり間欠的に継続していた)鼻炎症状があったため、患猫がいつクリプトコッカス症に罹患したのかははっきりしないが、鼻汁の塗末検査を行っていれば参考にできる情報が得られたかもしれない。

参考文献

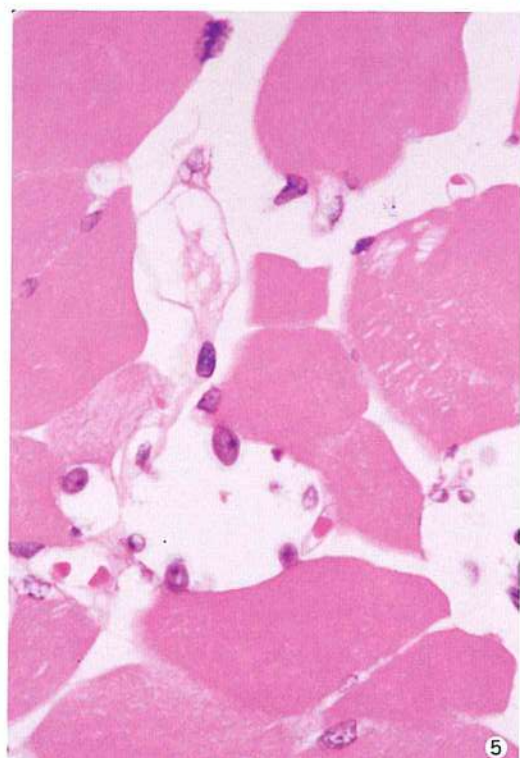
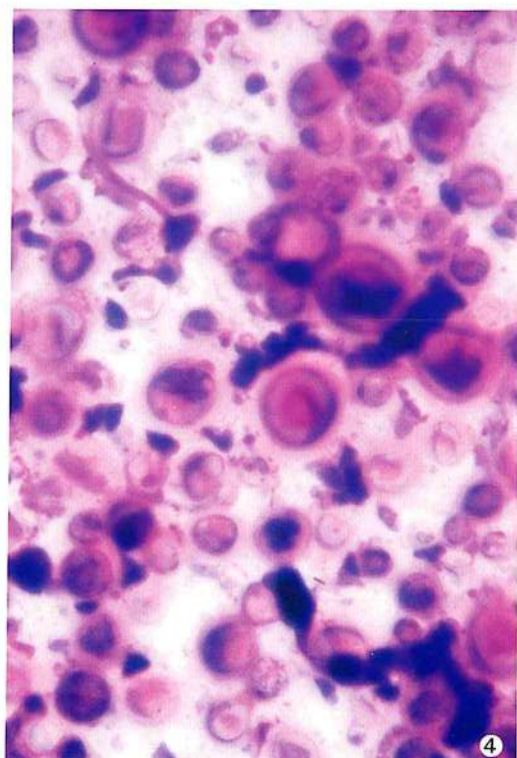
- 1) 青山 隆, 松野浩子: 猫のクリプトコッカス感染症の1例. 獣医畜産新報, 45(11): 873~875. 1992.
- 2) Bennett, D.: 猫の内科臨床の実際(小林好作, 大島慧訳), 1版: 74. 興仁舎, 東京, 1988.
- 3) 後藤直彰: 細胞診の実際, 1版: 48. 学窓社, 東京, 1990.
- 4) Gruffydd - Jones, T. J.: 猫の内科臨床の実際(小林好作, 大島慧訳), 1版: 324~325. 興仁舎, 東京, 1988.
- 5) 林三重子: 猫の皮膚に見られたクリプトコッカス症の1例. 日本獣医師会雑誌, 45(10): 783. 1992.
- 6) Holzworth, J.: 猫の疾病全科(松原哲舟監), 1版: 449~463. LLLセミナー, 鹿児島, 1992.
- 7) Kummel, B. A.: カラーアトラス 新小動物の皮膚病(松原哲舟監), 1版: 134. LLLセミナー, 鹿児島, 1991.
- 8) Macy, D. W.: モーガン小動物臨床ハンドブック. Morgan, R. V. eds, (大島慧訳), 1版: 933~935. 文永堂出版株式会社, 東京, 1992.
- 9) Medleau, L.: 小動物臨床の実際X(加藤 元監訳), 1版: 1214~1216. 医歯薬出版株式会社, 東京, 1993.
- 10) 森島隆司: 犬に見られたクリプトコッカス症の1例. 獣医畜産新報, 46(5): 375~378. 1993.
- 11) Nesbitt, G. H.: 小動物の皮膚疾患(長谷川篤彦監訳), 1版: 134~136. 文永堂出版株式会社,

- 東京, 1990.
- 12) 小方宗次, 南毅生: 犬猫の皮膚科臨床 クリプトコッカス症. 小動物臨床, 12(4): 32~35, 1993.
 - 13) 大塚盛男, 吉澤靖之, 関根球一郎ら: 経気管支生検にて診断しえた原発性肺クリプトコッカス症とその血清学的診断の意義. 日胸疾会誌, 21(1): 63~68, 1983.
 - 14) Pedersen, N. C.: 猫の感染症(石田卓夫監訳), 1版: 226~233. 畜産出版社, 東京, 1993.
 - 15) Pratt, P. W.: 猫の内科学(加藤元監訳), 1版: 129~132. 文永堂出版株式会社, 東京, 1988.
 - 16) 田口淳子, 石山典枝, 春名章宏: クリプトコッカス症の猫の1例. 動物臨床医学, 1(1): 33~37, 1992.
 - 17) 高橋輝宏, 唐仁親, 福原うみ: 猫のクリプトコッカス感染症の1例. 第11回小動物臨床研究会年次大会プロシーディング: 66~67, 1990.
 - 18) 宇野雄博: ネコのクリプトコッカス感染症の1例. 第8回小動物臨床研究会年次大会プロシーディング: 300~301, 1987.
 - 19) Willemse, T.: 犬猫の皮膚病カラーアトラス(小方宗次監訳), 1版: 25. チクサン出版社, 東京, 1993.
 - 20) Wolf, A. M.: 猫に最もよく認められる四つの肺真菌症の診断と治療. コンパニオン・アニマル・プラクティス, 44: 34~40, 1993.
 - 21) 米倉督雄・橋口 衛: 猫の皮膚病カラーアトラス, 1版: 180. 学窓社, 東京, 1983.

附 図 説 明

- Fig. 1 X線検査所見(頸部ラテラル像)
- Fig. 2 X線検査所見(頭部V-D像)
- Fig. 3 X線検査所見(胸部ラテラル像)
- Fig. 4 ヘマカラー染色によるスタンプ標本
- Fig. 5 PAS染色による頸部皮下結節の組織標本





VETERINARY EDUCATION AND APPLICATION OF BIOTECHNOLOGY IN FARM ANIMALS IN INDONESIA

PRABOWO PURWONO PUTRO

*School of Veterinary Medicine, Gadjah Mada University,
Yogyakarta, INDONESIA*

[Received for publication : August 20, 1994]

VETERINARY EDUCATION IN INDONESIA

Veterinary education in Indonesia was commenced in the Dutch colonization time. The first veterinary school was set up in Bogor (West Java, 60 kms southward of Jakarta) by the end of the nineteenth century. It became the embryo of the existing veterinary schools of Indonesia today. After the Second World War, the school joined with Bogor University of Agriculture. In 1946 a veterinary school was founded, and later it joined with Gadjah Mada University. Currently, there are 4 veterinary schools in Indonesia :

1. School of Veterinary Medicine, Syah Kuala University, Banda Aceh, Aceh Province (founded in 1960).
2. School of Veterinary Medicine, Bogor Agriculture University, Bogor, West Java Province.
3. School of Veterinary Medicine, Gadjah Mada University, Yogyakarta, Yogyakarta Special Province (founded in 1946).
4. School of Veterinary Medicine, Airlangga University, Surabaya, East Java Province (founded in 1969).

The veterinary education program in Indonesia is made up of parts, which make a continuing series and follow the regulations of the National Veterinary Education Board. The Board is directly under Directorate General of Higher Education-Ministry of Education and Culture. The Board has the main tasks to decide subjects studied, number of hours per subject studied, and other related matters. Accordingly, the four veterinary schools more or less have the same educational system, as well as the same educational organizations.

The National Veterinary Education Board had released the following regulations concerning the Indonesia veterinary education program. The average duration of the veterinary education program is 5 years, and consists of two educational levels :

1. Theoretical diploma, 4 years study, after accomplishing 140 semester credit units and doing thesis writing.
[Semester credit unit = 1 hour lecture or 2 hours practical class / week for 1 semester (6 months)] .
2. Doctor of Veterinary Medicine (DVM) education, 1 year study, in special topics (internship) of animal reproduction, clinics, public health, and laboratory diagnostics, with total 40 semester credit units.

The National Curriculum of Veterinary Schools in Indonesia that is defined by The National Board is outlined as follows :

1. Compulsory lectures :
 - a. Indonesian language.
 - b. Indonesian basic principles (Civics).
 - c. Others.
2. General basic lectures :
 - a. Chemistry.
 - b. Physics.
 - c. Statistics.
 - d. Biology.
3. Veterinary science lectures :
 - a. Preclinical sciences :
 - 1) Anatomy and embryology (18 semester credit units).
 - 2) Physiology and biochemistry (14 units).
 - 3) Genetic, animal science, and animal nutrition (11 units).
 - b. Clinical supporting sciences :
 - 1) Bacteriology, mycology, virology and immunology (8 units).
 - 2) Parasitology (Entomology, protozoology, and helminthology) (5 units).
 - 3) Pathology (General, systematic and clinical) (11 units).
 - 4) Pharmacology (Therapy, pharmacodynamics, pharmacy, chemotherapy, and toxicology) (11 units).
 - 5) Public health (Zoonosis, epidemiology, and food hygiene) (9 units).
 - 6) Reproductive physiology and artificial insemination (6 units).
 - c. Clinical sciences :
 - 1) Clinical diagnosis (4 units).
 - 2) Bacterial, mycal and viral diseases (8 units).
 - 3) Parasitic diseases.
 - 4) Obstetrics and sterility (5 units).
 - 5) Internal medicine (10 units).
 - 6) Surgery (9 units).
 - d. Other supporting sciences :
 - 1) Veterinary jurisprudence (2 units).
 - 2) Extension (2 units).
 - e. Thesis writing (4 units).
 - f. Community service (4 units = 3 months).
4. Special topics in veterinary medicine, internships in :
 - a. Internal medicine and surgery (12 units).
 - b. Animal reproduction (4 units).
 - c. Laboratory diagnostics (4 units).
 - d. Public health (4 units).

Each Indonesian veterinary school as mentioned above accepts 90 new students on the average from nearly 1,000 applicants, and produces 75 veterinarians every year. Today there are approximately 2,100 active veterinarians in Indonesia, and most of them are working in government sectors. Many more veterinarians are needed by the Indonesian

Government, especially to cope with the increasing demand of animal protein products.

APPLICATION OF BIOTECHNOLOGY TO FARM ANIMALS

The development of reproductive biotechnology in farm animals has been emerging tremendously in the past two decades. In Indonesia, the application of reproductive technology in large ruminants, mainly cattle and on a smaller scale swamp buffaloes, has been done in the form of artificial insemination (AI, while embryo transfer (ET) will be utilized in selected cattle very soon.)

The Indonesian population of dairy cattle is approximately 423,000 head, beef/draught cattle 8,290,000 head, and swamp buffalo 1,200,000 head. Their productivity need to be improved. The main aims of the application of reproductive biotechnologies are to improve the genetic merits of the local cattle and buffaloes, and to increase their meat or milk productivity.

1. Artificial Insemination

The application of artificial insemination (AI) in cattle and buffalo has become a Government's National Program. The program has been started in 1974, with the establishment of an artificial insemination (AI) center in Lembang (West Java) with the assistance of the New Zealand Government. The Lembang artificial insemination center produces frozen semen of Friesian as well as indigenous beef or draught bulls. In 1984, another AI center was constructed in Singosari (East Java) with assistance of the Japanese Government (JICA), because the demands for frozen semen increased considerably with the extensive service of AI. Formerly, the main task of Singosari AI Center was to produce frozen semen from indigenous beef cattle (Madura and Bali cattle), but recently the center began to produce frozen semen from Friesian bulls, as well. The first time progeny testing program for Indonesia is now going on, conducted by JICK and led by Dr. Matsuda and Dr. Tominaga. Several Japanese Friesian bulls were introduced from Fukushima to Singosari AI Center in order to conduct a progeny testing program of the AI bull candidates.

Currently, the two AI centers produce 2,000,000 doses of frozen bull semen annually. Approximately 75% of the dairy cattle population have utilized artificial insemination, while in the case of beef cattle only about 20%, and swamp buffalo around 4%.

Although the AI technology has been widely utilized, the results are still unsatisfactory, as indicated by the low reproductive parameters. The average reproductive parameters of the artificially inseminated cows can be summarized as follow : conception rate (CR) is about 35%, number of service per conception (S/C) is 3.6 times, and calving interval is 20.8 months (dairy) and 18.0 months (beef).

2. Embryo Transfer

Embryo transfer (ET) is a rather new technology for Indonesia. It has not been officially utilized as a national program yet. The technology is still in the stage of transfer

of technology and preliminary research purposes. Although it is limited to selected cattle, the Indonesia Government recently decided to apply the ET technology, especially to speed up the improvement of productivity in the dairy industry. A small frozen embryo processing plant is now being constructed in Cipelang (Bogor, West Java) to support the ET application program. The embryo processing plant is aided by JICA, and it is expected to operate in 1994 with minimum production of 1,000 frozen embryos from excellent donor cows for the first year.

The first embryo transfer in cattle was introduced into Indonesia in 1984, when an American commercial embryo transfer company (Granada Livestock Transplant Co., Texas, USA) performed several transfers using imported frozen embryos with surgical approach. The result of the transfer was very poor, with less than 20% conception rate. A national team of embryo transfer application was then set up in 1985, not long after the first introduction, with the main task to gain transfer of this new technique. The team mainly consisted of teaching staff of veterinary schools (Bogor Agriculture University, Gadjah Mada University, and Airlangga University). The team performed several ET trials using either fresh or frozen imported embryos in cattle in 1985 ~ 1987, but the results were still very low and inconsistent. After that, there was no program of the team until the beginning of 1990.

Although the application of embryo transfer technology has not become a national program yet, research activities of this field have been carried out by several veterinary schools and institutions. Bogor Agriculture University has been conducting plenty of work in vitro fertilization (IVF) techniques of sheep and mice, as well as micromanipulative work and production of mouse chimera. Japan Society for Promotion of Science (JSPS) in cooperation with Directorate General of Higher Education (DGHE) has been doing joint research in embryo transfer technology with Bogor Agriculture University and Gadjah Mada University since 1990. Expertise assistance from JSPS scientists and intensive training for Indonesian researchers have promoted vast development in the application of embryo transfer technology.

Bogor Agriculture University has been carrying out IVF in sheep and mice, production of anti - PMSG, and other related work with improved methodologies yielded from the JSPS co - operative program. Gadjah Mada University conducted national courses for ET operators two times, which resulted from the cooperative program between January and September 1993. Several trials of ET application were also performed, using imported frozen and fresh embryos in Baturraden Breeding Center (Central Java). This breeding center is being proposed for ET sub - center, to back up Cipelang ET center. Recently, some calves from ET application, in which fresh embryos from superovulated donor cows were used, were born in the Baturraden Breeding Center. They consist of 14 head of single, 4 pairs of twins, and one of triplet calves.

In conclusion, the application of reproductive biotechnology to farm animals in Indonesia, mainly in the form of artificial insemination, still seems rather poor results. While, embryo transfer technology is still in the stage of transfer of technology and research purposes, it will be utilized in limited cattle in the near future.

インドネシアの獣医学教育と家畜におけるバイオテクノロジーの活用

ブラボラ プルオノ プトロ*

〔受付：1994年8月20日〕

インドネシアの獣医学教育は、オランダの植民地時代に始まった。第2次世界大戦後の現在、インドネシアの獣医学教育は4つの大学に於いて、国民獣医学教育委員会の制定した教育プログラムに拠って実施されている。毎年、志望受験者1,000人から合格者90人を選抜する。卒業者は毎年75人程度である。

1993年現在、インドネシア全国の獣医師数は約2,100人であるが、その殆んどが公務員である。インドネシア政府は、動物蛋白食品の増産のために、獣医師の増員が不可欠としている。

家畜のバイオテクノロジーの応用は、乳肉食品の増産を目的として、ここ約20年来、人工授精および胚移植の領域で、日本の専門家の援助、協力によって急速に進展しつつある。現時点、人工授精は国家プログラムに成っているが、胚移植は未だ成っていない。

* ガジャマダ大学獣医学部（インドネシア）・助教授

山口獣医学雑誌 投稿規定

1. 山口獣医学雑誌（以下、雑誌という）に関する原稿の取り扱いは、この規定に拠る。
2. 原稿は2部〔正本1部、コピー1部（ゼロックス、リコピー等々）〕を学会事務局あて送付する。
3. 原稿は、編集委員において審査し、原則として、受付順に登載する。
4. 審査の結果、採用と認められた原稿は、雑誌の印刷発刊後においても、原則として著者へ返却しない。
5. 審査の結果、不採用と認められた原稿は、原則として、受付3か月以内に返却する。但しこの場合、不採用の理由を明らかにする義務を負わない。
6. 原稿は、原則として、刷り上がり6ページ（1ページ約2,000字）以内とし、当学会所定の原稿用紙（22字×44行）に記述する。原稿用紙は、申し出があれば、無償で分与する。
なお、制限紙数には、論文表題、著者名、所属機関名、図表、文献、写真など一切を含む。抄録は和文・欧文のいずれにおいても、制限紙数に含まれる。制限紙数を超過した分およびカラー写真については、原則として、著者実費負担とする。
7. 和文原稿は、現代かなづかい、平仮名、横書き、楷書で記述し、欧文抄録は刷り上がり1ページ以内とする。欧文（英文または独文）原稿は、厚手のタイプライター用紙にダブルスペースでタイプライティングするとともに、別に簡潔に要約した日本文抄録（刷り上がり1ページ以内）を添付する。
8. 図表並びに写真は、まとめて原稿の最後につけ、論文中に、それらを置く位置を明確に指定する。写真は原則として「手札判」以上の大きさとし、番号をつける場合は直接写真に記入せず台紙に位置と番号を記入する。必要に応じて、天地左右を指定する。
9. カラー写真をトリミングする場合はコピー（ゼロックス等々、白黒で可）について記入指定する。
10. 凸版の原図（図版、体温表など）は、必ず、墨汁、黒インキなどで青色方眼紙または白紙に明記する。凸版原図および写真の送付にあたっては、折・汚損に留意し、台紙に仮付し、その表面を硫酸紙、セロファン紙などで覆う。
11. 引用文献は、直接、本文に引用したものに限り、著者名、論文表題、登載誌、巻（号）、始頁～終頁、西暦年を明記し、原則としてアルファベット順に配列し、番号をつけ、下記の様式で記載する。特に句読点に注意し、イタリック字体は赤線のアンダーラインで指定する。

例 雑誌

和文： 5) 松本正弘・中村一夫：人および動物血液中の日本脳炎ウイルス中和抗体の分布と推移について。熱帯医学, 15(6): 272～285, 1975.

英文： 18) Lawrence J. E. and Clark, D. H.: The Lysis of Leptospire by Antiserum. Amer. J. of Trop. Med. Hyg., 24(2): 250～260, 1975.

単行本

和文： 7) 山村雄一・石坂公成：免疫化学概論，2版：15～18。朝倉書店，東京，1973.

英文： 15) Smith, H. A., Jones, T. C. and Hunt, R. D.: Veterinary Pathology. 4th ed. Lea & Febiger Pub., Philadelphia. U.S.A. 1972.

12. 外国人名、地名などは、原語のまま記述し、数字は算用数字、度量衡はメートル法に拠る。
13. 印刷の校正は編集委員が行う。但し、初校は著者が行うものとし、この場合、原則として、内容の訂正は認めない。
14. 別刷は、100部まで無償で贈呈する。それ以上の部数については、著者実費負担とする。必要部数については、初校（著者校正）のとき、原稿の右上端に朱書すること。

山口県獣医師会学会規則

- 第1条 学会は、山口県獣医師会定款第2条及び第3条の目的を達するため、学術研究業績発表事業を行い、山口県獣医学会と称する。
- 第2条 学会長は山口県獣医師会会長とする。
- 第3条 会の公正円滑な運営を図るために学会運営委員会を設置する。
- 第4条 運営委員は16名以内とし、理事会に諮り会長これを委嘱し、任期は2か年とする。
- 第5条 学会は年1回以上開催する。
- 第6条 学会は機関誌「山口獣医学雑誌」を年1回以上発刊し、会員及び関係機関に配布、寄贈及び交換を行うものとする。
- 第7条 機関誌の編集は、別に定める「山口獣医学雑誌編集内規」による。
- 第8条 規則に定めない事項は運営委員会においてこれを決定する。
- 第9条 規則の改廃については理事会の議決を要する。

付 則

この規則は昭和54年（1979年）10月13日から実施する。

山口獣医学雑誌編集内規

- 第1条 雑誌は、原則として毎年8月に定期刊行する。
- 第2条 編集は獣医学、医学、生物学、公衆衛生学及び関連領域の総説、原著、短報、資料等で、会員の寄稿原稿及び学会の依頼原稿について行う。
- 第3条 学会長は、編集委員若干名を委嘱し、委員会を設置する。
- 第4条 学会長は、学会事務局に、発刊、配布、寄贈、交換、広告取得等の事務を担当させる。
- 第5条 委員の任期は2年とする。ただし再任を妨げない。
- 第6条 編集委員会
- (1) 委員会は、会長が必要に応じて招集する。
 - (2) 委員長は、委員の互選による。
 - (3) 委員会は、寄稿原稿の採否について審査する。
 - (4) 委員会は、発行部数を決定する。
- 第7条 内規に定めない事項は、編集委員会において決定する。
- 第8条 内規の改廃については、編集委員会及び学会運営委員会において決定する。

付 則

この内規は、昭和54年（1979年）10月13日から実施する。

山口県獣医師会関係事業および刊行物

事業概要

獣医学術の発達普及と獣医業務の公正円滑な発展を図り、地域社会の畜産と公衆衛生の発達に寄与するとともに、獣医業技術倫理に基づく獣医師の学識、技術、教養、品性、等々の向上を図るための諸種の事業を行う。

学会・講習会・研修会

山口県獣医学会

1962年第1回開催、毎年1回開催、1994年現在第33回学会を終了。

榎村 浩博士記念賞

1967年、榎村博士から寄贈された芳志を基金として設定された。この記念賞は、山口県獣医学会における優秀研究発表者へ授与される。

講習会・研修会

臨床（大動物、小動物、鶏病）、公衆衛生等々の講習、研修会を県獣医師会、中国地区連合獣医師会、日本獣医師会、山口県、農林水産省、厚生省、等々の単独開催、共催、後援によって年5～6回実施。

刊行物

山口県獣医師会会報

1961年6月創刊、毎月1回発行、現在（1994年11月）第402号を発刊。会報、公文、広報、雑報、随筆、消息等々を登載、県内会員および全国都道府県獣医師会へ配布。

山口獣医学雑誌 The Yamaguchi Journal of Veterinary Medicine

1974年1月創刊、毎年1回発行、現在（1994年11月）第21号を発刊。邦文、英文、独文の総説、原著、等々、論文を登載。山口県獣医学会の機関誌として内外の学術誌と交換。

ACKNOWLEDGEMENT

The Yamaguchi Prefectural Association of Veterinary Medicine appreciates the services of Mr. & Mrs. Masaharu Ano for proofreading the manuscripts in English.

謝 辞

山口獣医学雑誌に登載される英文論文は、阿野政晴並びに阿野メリアン両先生御夫妻の御校閲を賜りました。山口県獣医学会として深甚な謝意を呈上申し上げます。

山口獣医学雑誌	第21号	1994年
The Yamaguchi Journal of Veterinary Medicine	No. 21	1994
1994年11月25日印刷	1994年11月30日発行	

山口県獣医学会

学会事務局 山口県獣医師会館内
山口県吉敷郡小郡町下郷東蔵敷3-1080-3
郵便番号 754 電話 小郡 (08397) 2-1174番

印刷所 コロニー印刷 山口県防府市台道長沢 522番地
電話 防府 (0835) 32-0069番

(毎年1回発行)

THE YAMAGUCHI JOURNAL OF VETERINARY MEDICINE

No. 21 NOVEMBER 1994

REVIEW

Visual Sense in Animals.

Minoru SUZUKI 1 ~ 38

ORIGINAL ARTICLE

A Case of Feline *Cryptococcosis*.

Hisae HACHIMURA, Tadashi MIYAMOTO, Michinobu NOGUCHI and

Akiteru AMIMOTO39 ~ 44

MATERIALS

Veterinary Education and Application of Biotechnology in Farm Animals in Indonesia.

PRABOWO PURWONO PUTRO45 ~ 50

ADDENDA

Rules of Contribution to the Official Journal.51

Rule of the Association.52

Bylaw for the Arrangement of the Official Journal.52

Outline of the Enterprises and the Publications (*colophon page*)