

チャイニーズハムスター網膜における神経節細胞の形態学的分類

土井 素明

三重大学医学部眼科学教室, 同第二解剖学教室

要 約

チャイニーズハムスター (*Cricetulus griseus*) で, 細胞体が網膜の神経細胞層に存在する通常の神経節細胞を, 西洋ワサビペルオキシダーゼを用いて形態学的に α , β , γ 細胞に分類した. α 細胞は細胞体及び樹状突起の広がりかとも大きい細胞, β 細胞は細胞体が小さいし中等大で樹状突起の広がり小さい細胞, γ 細胞は細胞体が小さいし中等大で樹状突起の広がり大きい細胞である. それぞれの細胞には, 樹状突起が細胞体よりほぼ対称的に伸びているタイプと, 非対称的に伸びているタイプが存在した. さらに, α , β , γ 細胞のいずれにも, 樹状突起を内網状層の内層に伸ばしているものと外層に伸ばしているものが存在した. (日眼会誌 95: 959—966, 1991)

キーワード: 網膜の神経節細胞, 形態学的分類, チャイニーズハムスター, 西洋ワサビペルオキシダーゼ

A Morphological Classification of Retinal Ganglion Cells in Chinese Hamsters

Motoaki Doi

Department of Ophthalmology and Second Department of Anatomy, Mie University School of Medicine

Abstract

Retinal ganglion cells in Chinese hamsters were morphologically classified into α , β and γ cells by the horseradish peroxidase labeling method. The α cells had large somatic and dendritic fields. The β cells were small to medium in somatic size and had small dendritic field size. The γ cells had small to medium somatic and large dendritic fields. Each cell type had either symmetrical or asymmetrical dendrites arising from the soma. The dendrites of α , β and γ cells extended into either the internal or external stratum of the inner plexiform layer. (Acta Soc Ophthalmol Jpn 95: 959—966, 1991)

Key words: Retinal ganglion cells, Morphological classification, Chinese hamster, Horseradish peroxidase (HRP)

I 緒 言

1974年 Boycott¹⁾が, 猫の網膜で神経節細胞(視神経細胞, 網膜の多極神経細胞)を細胞体の大きさや, 樹状突起の形態及びその広がり大きさなどをもと

に, α , β , γ の3型に分類して以来, さまざまな動物でこの細胞の形態学的な分類が行われている. しかし, 齧歯類ではラット^{2)~7)}及びマウス⁸⁾⁹⁾での分類がほとんどで, 他の種での報告は少なく, チャイニーズハムスターでは分類が行われていない. 先に, 著者はチャイ

別刷請求先: 514 津市江戸橋2-174 三重大学医学部眼科学教室 土井 素明

(平成2年10月19日受付, 平成2年12月20日改訂受理)

Reprint requests to: Motoaki Doi, M.D. Department of Ophthalmology, Mie University School of Medicine. 2-174 Edobashi, Tsu 514, Japan

(Received October 19, 1990 and accepted in revised form December 20, 1990)

ニーズハムスター (*Cricetulus griseus*) の神経節細胞の数及び大きさに関する研究結果を報告した¹⁰⁾が、今回同じく、チャイニーズハムスターでこの細胞の形態学的分類を行い、他の動物と比較した。

II 実験方法

チャイニーズハムスターの神経節細胞を西洋ワサビペルオキシダーゼ (HRP) で選択的に標識し、網膜の伸展標本及び切片標本を作製して、この細胞の形態を観察した。HRPの視神経への注入、灌流固定、網膜伸展標本の作製などは、著者の先の論文¹⁰⁾に記述した同じ方法で行った。神経節細胞の分類には、たとえ染色されている (HRP 反応陽性) 細胞の数が少なくとも樹状突起がよく染まっている細胞の多い網膜10例を観察の対象とした。そのうち2眼は切片標本であり、その作製に際しては、灌流固定後、網膜をスライドガラスに張りつけず、直接 HRP-TMB 法¹¹⁾で染色し、アルコール、アセトン系列で脱水した後、エポキシ樹脂に包埋し、厚さ6 μ mの横断切片を作製した。その後、網膜の各層を区別するために、1%トルイジンブルーで軽度カウンターステイングを行った。伸展標本の観察に際して、通常の神経節細胞 (conventional, ordinary or normal ganglion cells) の細胞体は視神経細胞層に、displaced ganglion cells と称される神経節細胞の細胞体は内顆粒層の内層 (アマクリン細胞層) にそれぞれ存在し、その間が内網状層であることに留意して、通常の神経節細胞の樹状突起の内網状層における分布領域の深さを判断した。また、光学顕微鏡に描画装置を取りつけて伸展標本における通常の神経節細胞の細胞体及び樹状突起を描画するとともに、写真撮影を行った。神経節細胞の細胞体の大きさは、著者が先に行った方法¹⁰⁾で計測した。また、各神経節細胞において、すべての樹状突起の先端を結んで得られる多角形の最長径 (互いにもっとも離れている2つの樹状突起先端間の距離) をその細胞の“樹状突起の広がり域の最長径”とみなし、その値を樹状突起の広がり程度の指標とした。この最長径は顕微鏡下で直接測定した。

III 結果

網膜の横断切片の観察により、チャイニーズハムスターにもラット⁴⁾⁻⁶⁾、マウス⁹⁾などと同じように、通常の神経節細胞と displaced ganglion cells が存在する (図1) ことがわかった。さらに通常の神経節細胞には、

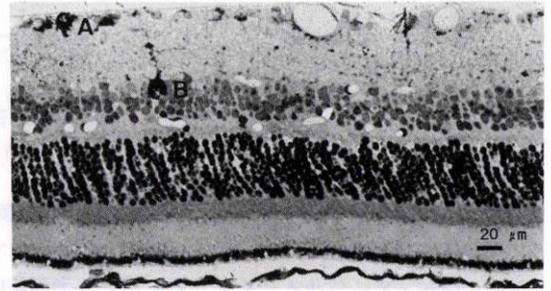


図1 チャイニーズハムスターの網膜の横断切片の写真。チャイニーズハムスター網膜の神経節細胞には、conventional ganglion cell (A) と displaced ganglion cell (B) が存在する (HRP-TMB 染色, 1% トルイジンブルーによる対比染色, $\times 150$)。

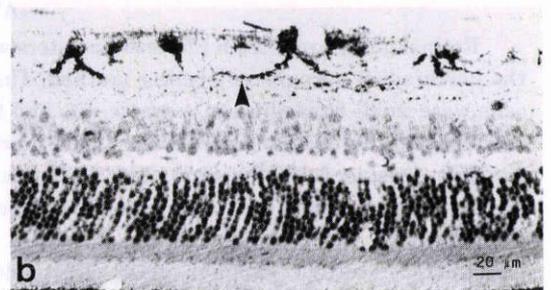
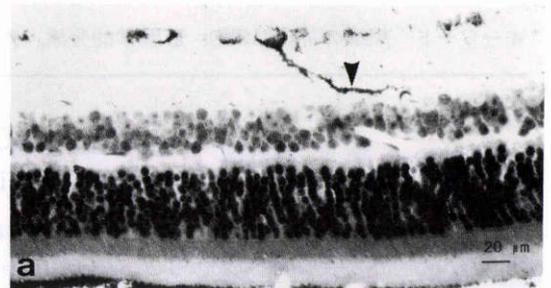


図2 チャイニーズハムスターにおける網膜の横断切片の写真。チャイニーズハムスターのconventional ganglion cell には樹状突起が内網状層の外側1/3 (sublamina a, 図2a)にまで伸びて分枝するものと、内側2/3 (sublamina b, 図2b) 内で分枝するものが存在する (HRP-TMB 染色, 1%トルイジンブルーによる対比染色, $\times 180$)。

図2に示されているように、樹状突起が内網状層の内側2/3の範囲内に分布している細胞と同層の外側1/3にまで達している細胞があることがわかった。猫¹²⁾⁻¹⁴⁾などに準じて内網状層の内側2/3を sublamina b, 外側1/3を sublamina a とした。伸展標本で樹状突起を観察

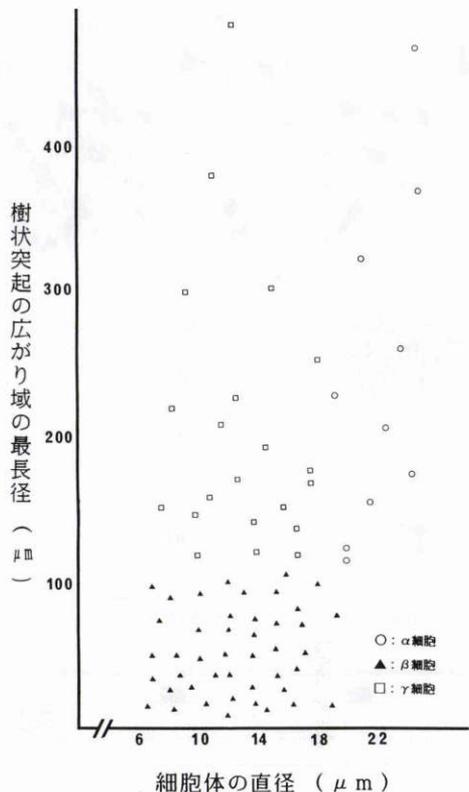
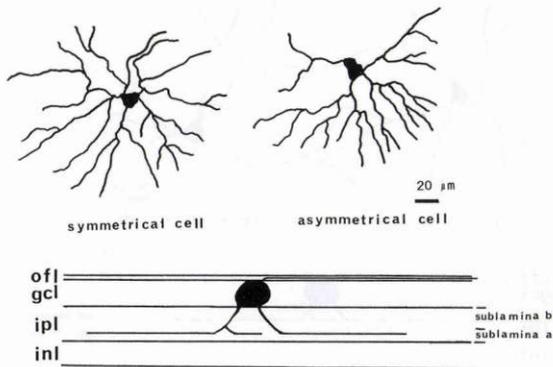
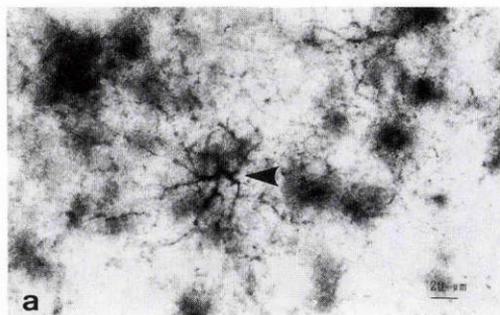


図3 Conventional ganglion cellsにおける細胞体の大きさと樹状突起の広がりとの関係。

すると、それが細胞体から対称的に出ている細胞と非対称的に出ている細胞とがあることもわかった。細胞体から対称的に樹状突起を伸ばしている通常の神経節細胞187個について、細胞体の大きさと樹状突起の広がりとの関係を見るために、細胞体の大きさを横軸に樹状突起の広がり域の最長径を縦軸にとり、各細胞での計測値をそこにプロットした(図3)。そしてこの図と樹状突起の形態をもとに、チャイニーズハムスターの通常の神経節細胞を α , β , γ 細胞の3種類に大きく分類した。樹状突起が非対称的に細胞体から伸びている細胞については、樹状突起の形態はそれが非対称的に細胞体から伸びているという点を除き対称的に伸びている細胞のそれと類似していたので、細胞体の中心より樹状突起の先端までの距離の2倍を樹状突起の広がり域の最長径とみなし、対称性の細胞と併せて分類した。それぞれの細胞について、以下にその特徴を述べる。

α 細胞：細胞体が大きく(直径約18 μm 以上)、樹状突起の広がりも大きい(最長径約100 μm 以上)細胞で



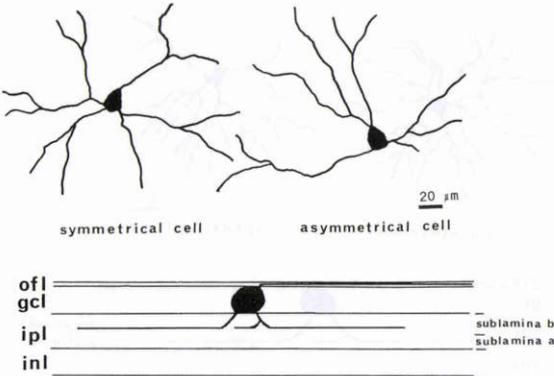
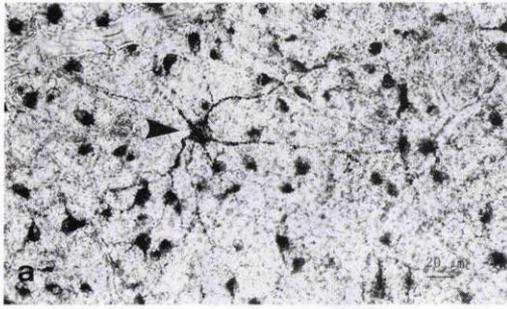
b α -a細胞

4a Sublamina a に樹状突起のフォーカスを合わせた時の α -a細胞(矢尻)の写真。細胞体には、フォーカスが合っていないためぼやけている(HRP-TMB染色, $\times 185$)。

4b α -a細胞のシェーマ(ofl:神経線維層, gcl:神経細胞層, ipl:内網状層, inl:内顆粒層)。

図4 α -a型の神経節細胞

ある。この型の神経節細胞には、sublamina a に樹状突起が達してそこに分布する細胞と、sublamina b 内に分布する細胞があり、それぞれ α -a及び α -b細胞とした。 α -a細胞と α -b細胞では樹状突起の形態に違いがみられた。 α -a細胞(図4)は細胞体からの樹状突起が4~7本で、各樹状突起から出る2分枝以下の突起の数も多く、樹状突起の広がり域の最長径は最高400 μm であった。 α -b細胞(図5)の樹状突起は3~6本で、各樹状突起から出る第2分枝以下の突起の数は α -a細胞より少なく、樹状突起の広がり域の最長径は最高450 μm であった。また α -b細胞では α -a細胞のそれに比べて、樹状突起が直線状に伸びている傾向があった。 α 細胞には、樹状突起が細胞体より対称的に伸びているものと非対称的に伸びているものとがあった。



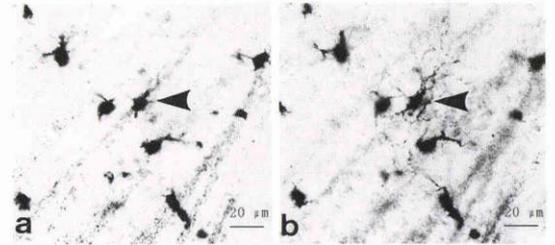
b α - b 細胞

5a Sublamina b に樹状突起のフォーカスを合わせた時の α -b 細胞 (矢尻) の写真 (HRP-TMB 染色, $\times 185$).

5b α -b 細胞のシェーマ.

図5 α -b 型の神経節細胞.

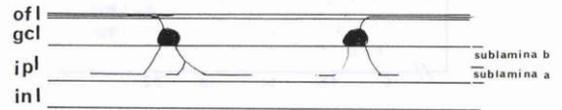
β 細胞 : 細胞体は小さいし中等大(直径約6~18 μ m)で, 樹状突起の広がり域の最長径が100 μ m 以下の細胞である. この型の神経節細胞には, 樹状突起が比較的長い細胞(広がり域の最長径約30 μ m~100 μ m)と, 樹状突起がごく短い細胞(同約30 μ m 以下)とが存在する. それぞれを β A 細胞, β B 細胞とした. β A 細胞では胞体から出る樹状突起の数は3~6本である. 樹状突起の広がり域の最長径は α 細胞に比べて短いものの, 第2分枝以下の突起の数は比較的多い. β B 細胞では, 細胞体から出る樹状突起の枝数は2~5本であるが, 第2分枝以下の突起の数は少ない. β A 細胞にも β B 細胞にも樹状突起が sublamina a にまで伸びてそこで分布しているものと sublamina b 内に分布しているものが存在し, それぞれ β A-a, β B-a(図6), β A-b 及び β B-b(図7)細胞とした. β A 細胞に関しては, α 細胞と同様に, β A-a と β A-b との間に突起の分枝の数に違いがみられ, 前者のほうが後者よりも樹状



β A - a 細胞



β B - a 細胞



c β A - a 細胞 β B - a 細胞

6a Sublamina b にフォーカスを合わせた時の β A-a 細胞 (矢尻) の写真. (HRP-TMB 染色, $\times 225$).

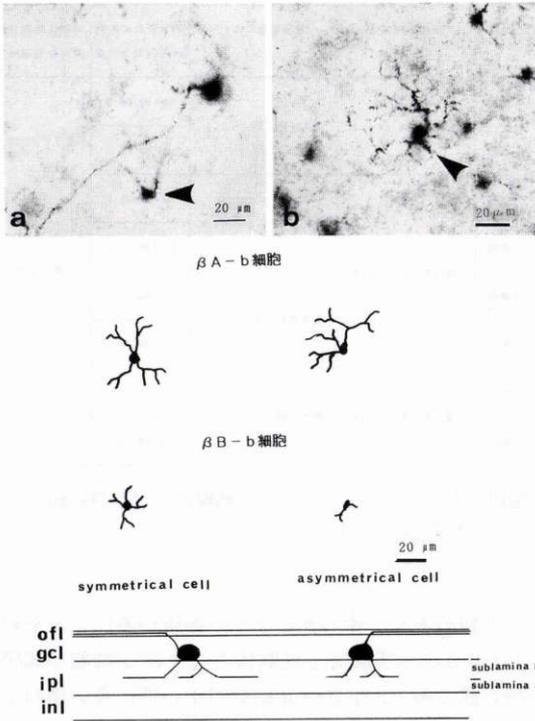
6b 同一細胞 (矢尻) において sublamina a にフォーカスを合わせた時の写真 (HRP-TMB 染色, $\times 225$).

6c β A-a 細胞, β B-a 細胞のシェーマ.

図6 β -a 型の神経節細胞.

突起の分枝が若干多い傾向にあった. β B 細胞に関しては, β B-a と β B-b との間で樹状突起の形態に明らかな違いはみられなかった. β 細胞にも, 樹状突起を細胞体より対称的に伸ばしているものと, 非対称的に伸ばしているものが存在した.

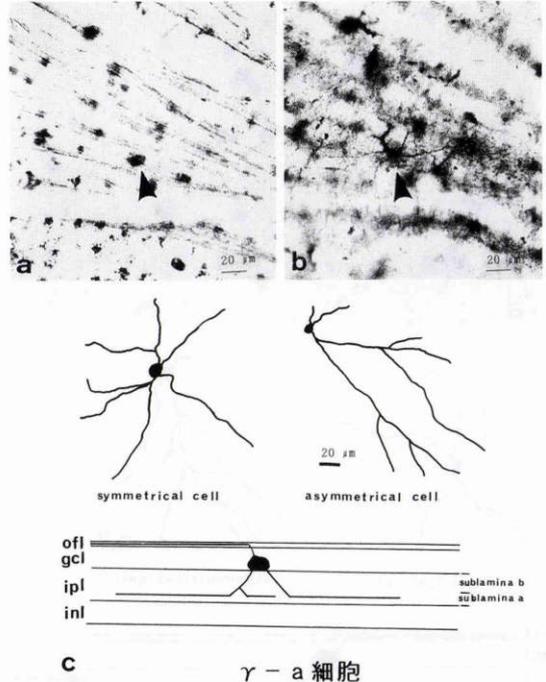
γ 細胞 : 細胞体が小さいし中等大(直径約6~18 μ m)で, 樹状突起の広がり域が大きい(最長約100 μ m 以上)細胞である. この型の神経節細胞では, 細胞体から出る樹状突起の数が2~5本であり, 第2分枝以下の突起の数が α 細胞や β A 細胞に比べて少ないことが特徴的である. この型の細胞にも樹状突起が sublamina a まで伸びているものと sublamina b 内に分布している細胞が存在したので, それぞれ γ -a 細胞(図8), γ -b 細胞(図9)としたが, α 細胞や β A 細胞とは異なり,



c β A - b 細胞 β B - b 細胞

- 7a Sublamina b にフォーカスを合わせた時の βA-b 細胞 (矢尻) の写真 (HRP-TMB 染色, ×225).
- 7b Sublamina b にフォーカスを合わせた時の βB-b 細胞 (矢尻) の写真 (HRP-TMB 染色, ×225).
- 7c βA-b 細胞, βB-b 細胞のシェーマ.

図 7 β-b 型の神経節細胞.



c γ - a 細胞

- 8a Sublamina b にフォーカスを合わせた時の γ-a 細胞 (矢尻) の写真 (HRP-TMB 染色, ×185).
- 8b 同一細胞 (矢尻) において sublamina a にフォーカスを合わせた時の写真 (HRP-TMB 染色, ×185).
- 8c γ-a 細胞のシェーマ.

図 8 γ-a 型の神経節細胞.

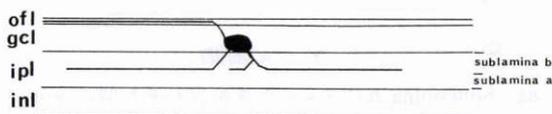
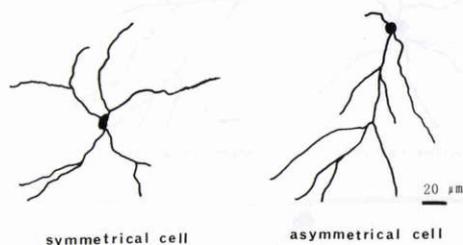
両者の間で樹状突起の形態に明らかな違いは認められなかった。この型の細胞にも、樹状突起が細胞体から対称的に伸びているものと、非対称的に伸びているものが存在した。γ細胞の樹状突起の広がり域の最長径の最大値は約500μmであり、α細胞の最大値より大きかった。

チャイニーズハムスターにおける神経節細胞の形態学的分類を図10にまとめた。α細胞、β細胞及びγ細胞はそれぞれ約1%、約90%及び約10%を占めていた。また、α細胞は網膜の周辺部に多く、β細胞は中心部に多く、γ細胞は全域に存在するという印象を得た。

IV 考 按

神経節細胞は通常、網膜の神経細胞層に細胞体が存在し、その軸索が視神経を形成し、網膜での光刺激を

上丘や外側膝状体などの神経核に伝達している。一方、その樹状突起は内網状層に伸び、双極細胞やアマクリン細胞などシナプス結合をしている。30年ほど前より、神経節細胞群の中に電気生理学的に猫で X, Y, W 細胞や ON 細胞, OFF 細胞の存在が明らかにされ¹²⁾、形態学的には α, β, γ 細胞などの存在が明らかになった¹⁾。α, β, γ 細胞はそれぞれ Y, X, W 細胞¹³⁾¹⁴⁾に対応することがわかっている。しかし、他の動物において形態学的分類が行われたのは比較的最近のことで、齧歯類ではほとんどラット²⁾⁻⁷⁾で行われており、マウスでは著者⁸⁾⁹⁾によるもののみであり、チャイニーズハムスターでは神経節細胞の形態学的分類は行われていない。神経節細胞の形態を調べるためには、従来 Golgi 法などの鍍銀法が用いられてきたが、染色が容易でなく、最近では HRP による標識法が用いられることが多くなってきた⁴⁾⁸⁾⁹⁾¹⁵⁾²⁰⁾。著者は、Golgi 法及び鍍銀法の一つである reduced silver method¹⁷⁾をチャイニーズハムスターの網膜に用いたが、うまくいかな



b γ -b 細胞

9a Sublamina b に樹状突起のフォーカスを合わせた時の γ -b 細胞 (矢尻) の写真 (HRP-TMB 染色, $\times 185$).

9b γ -b 細胞のシェーマ.

図9 γ -b 型の神経節細胞.

かったこともあり、本実験では、HRP法を用いた。この方法では鍍銀法に比べて樹状突起が染まりにくいという指摘もある¹⁸⁾が、リソレシチンなどを用いることにより HRP の取り込みを増加させれば¹⁰⁾¹⁵⁾、比較的満足できる結果が得られる。最近、蛍光色素を直接神経節細胞に注入し樹状突起の形態を観察することが行われている⁵⁾⁶⁾。この方法は、多くの細胞を一度に染めることができないこと、保存がききにくいこと、注入操作が難しいことなどの欠点があるため、今回は用いなかったが、樹状突起の形態を調べるには優れた方法であり今後この方法による観察も行い、今回の結果と比べてみる予定である。

著者は、細胞体の大きさと樹状突起の形態及び広がり大きさをもとに、チャイニーズハムスターの神経節細胞を大きく3型、すなわち α , β , γ 細胞に分けた。先に著者はチャイニーズハムスター網膜の周辺部に大

細胞	細胞体の大きさ	樹状突起の広がり	樹状突起の内網状層内の分布域	対称性細胞及び非対称性細胞	
α -a 細胞	直径約 18 μ m 以上	最長径約 100 μ m 以上	sublamina a	存在する	
α -b 細胞			sublamina b		
β A-a 細胞	直径約 6 - 18 μ m	最長径約 30 - 100 μ m	sublamina a		
β A-b 細胞			sublamina b		
β B-a 細胞			最長径約 30 μ m 以下		sublamina a
β B-b 細胞					sublamina b
γ -a 細胞	直径約 6 - 18 μ m	最長径約 100 μ m 以上	sublamina a		
γ -b 細胞			sublamina b		

図10 チャイニーズハムスター網膜における神経節細胞の形態学的分類.

きい細胞が多く、中心部に小さい細胞が多いことを報告した¹⁰⁾が、本実験でも細胞体の大きい α 細胞が網膜の周辺部に多く、小さい β 細胞が中心部に多い傾向が認められた。チャイニーズハムスターの α 細胞は、ラットの神経節細胞の分類における α 細胞⁶⁾⁷⁾、type 1 細胞³⁾及び class I 細胞⁴⁾に相当すると考えられ、マウスの神経節細胞群の中の α 細胞⁸⁾に相当すると考えられる。さらに、チャイニーズハムスターでこの型の細胞を、樹状突起が分枝している内網状層の深さによって、 α -a 細胞と α -b 細胞とに細分類したが、両者で樹状突起の形態が異なっていた。猫¹³⁾¹⁴⁾の場合は樹状突起の内網状層での分布域による形態の違いは認められていないが、ラット⁶⁾、マウス⁸⁾では違いが認められる。この点が齧歯類における特徴のひとつと思われる。 β 細胞はラットの type 2細胞³⁾及び class II 細胞⁴⁾並びにマウスの β 細胞⁸⁾に相当すると考えられる。特に β A 細胞は class IIa 細胞⁴⁾に、 β B 細胞は class IIb 細胞⁴⁾にそれぞれ相当すると考えられる。 γ 細胞はラットの type 3細胞³⁾及び class III 細胞⁴⁾並びにマウスの γ 細胞⁸⁾に相当すると考えられる。また、猫、猿及びヒトと比較すると、チャイニーズハムスターの α 細胞、 β 細胞及び γ 細胞はそれぞれ、猫¹⁾の α 細胞、 β 細胞及び γ 細胞に、猿¹⁸⁾²⁰⁾の $P\alpha \cdot M\alpha$ 細胞、 $P\beta \cdot M\beta$ 細胞及び $P\gamma \cdot M\gamma$ 細胞に、ヒト¹⁷⁾の parasol 型細胞、midget 型細胞及び γ 型相当細胞に近いのではないかと推測される。猫¹³⁾¹⁴⁾と異なり、チャイニーズハムスターの神経節細胞はまだ生理学的に分類されていないので、形

態と機能の関係を調べる必要がある。また、今回は HRP を視神経に注入したため各細胞が脳のどの部位に投射しているかを調べられなかったが、今後調べていきたいと考えている。

今回の観察で、チャイニーズハムスターの α 細胞では樹状突起の広がり域の最長径の最高値は $450\mu\text{m}$ であったが、同じ HRP 法においてラット⁴⁾では $480\mu\text{m}$ 、マウスで⁸⁾は $300\mu\text{m}$ であり、網膜の広さの大きい動物ほど樹状突起の広がり域の大きいと言える。 γ 細胞の樹状突起の広がり域の最長径の最大値は α 細胞のそれより大きかったが、ラット⁴⁾でも同様である。また、これからみても、今回の実験における樹状突起の染まりぐあいは、これまでに他の哺乳類で行われた研究のそれと比べても遜色はない。

チャイニーズハムスターの通常の神経節細胞の樹状突起の内網状層での分布に関して、猫^{12)~14)}及びラット⁶⁾でも報告されているように、樹状突起を内網状層の内側2/3以内の域に分布させている細胞と、外側1/3の域にまで伸ばしている細胞とが存在した。著者は、猫などでの報告¹³⁾¹⁴⁾にならない内網状層の内層2/3を sublamina b, 外層1/3を sublamina a として、樹状突起の枝がこれらの細胞のどちらに分布しているかによっても細胞を区別した。すなわち、 α , β 及び γ 細胞のおのおのを a 及び b に細分類した。電気生理学的な研究はチャイニーズハムスターでは行われていないが、猫の研究から類推する¹³⁾¹⁴⁾と、sublamina a に樹状突起を伸ばす細胞は ON 細胞, sublamina b に樹状突起を伸ばす細胞は OFF 細胞と考えられる。今回のチャイニーズハムスターでの観察では、樹状突起を内網状層の全層に分布させている細胞とか内網状層と外網状層の両層に分布させている細胞などは確認できなかったが、ラット¹⁹⁾やマウス⁸⁾では認められているので、チャイニーズハムスターでも存在する可能性はあると考えられる。

チャイニーズハムスターの網膜の神経節細胞には、細胞体が神経細胞層に存在する通常の神経節細胞と細胞体が内顆粒層の内層に存在する displaced ganglion cells とが存在することが明らかになったが、今回の実験では displaced ganglion cells の樹状突起が十分に染まらなかったため、この細胞については調べることができなかった。Displaced ganglion cells の形態を HRP を用いて調べた研究は変温動物ではおこなわれているが、哺乳類においては、著者が調べたかぎりではマウスでしかなされていない⁹⁾。マウスでは、通常の

神経節細胞と displaced ganglion cells で同じような結果が得られている⁸⁾⁹⁾ため、チャイニーズハムスターにおいても通常の神経節細胞と displaced ganglion cells は形態が類似しているのではないかと考えられる。今後 displaced ganglion cells の樹状突起の形態の観察も行ってみたいと考えている。

稿を終えるにあたり、宇治幸隆三重大学眼科学教授及び山村英樹三重大学第二解剖学教授（現名古屋大学環境医学研究所教授）に深謝いたします。なお、本論文は三重大学審査学位論文である。

文 献

- 1) **Boycott BB, Wässle H**: The morphological types of ganglion cells of the domestic cat's retina. *J Physiol* 240: 397-419, 1974.
- 2) **Fukuda Y**: A three-group classification of rat retinal ganglion cells: Histological and physiological studies. *Brain Res* 119: 327-344, 1977.
- 3) **Perry VH**: The ganglion cell layer of the retina of the rat: A Golgi study. *Proc R Soc Lond [Biol]* 204: 363-375, 1979.
- 4) **Dreher B, Sefton AJ, Ni SYK, et al**: The morphology, number, distribution and central projection of class I retinal ganglion cells in albino and hooded rats. *Brain Behav Evol* 26: 10-48, 1985.
- 5) **Thanos S**: Morphology of ganglion cell dendrites in the albino rat retina: An analysis with fluorescent carbocyanine dyes. *J Hirnforsch* 6: 617-631, 1988.
- 6) **Peichl L**: Alpha and delta ganglion cells in the rat retina. *J Comp Neurol* 286: 120-139, 1989.
- 7) **Peichl L, Ott H, Boycott BB**: Alpha ganglion cells in mammalian retinae. *Proc R Soc Lond [Biol]* 231: 169-197, 1987.
- 8) **Doi M, Yamamura H, Uji Y**: Morphological classification of retinal ganglion cells in adult mice. *解剖誌* 65: 310, 1990.
- 9) **土井素明, 宇治幸隆, 山村英樹**: マウス網膜における displaced ganglion cells の形態学的分類. *日眼会誌* 94(抄録): 289, 1990.
- 10) **土井素明**: チャイニーズハムスター網膜における神経節細胞の大きさ及び数に関する研究. *日眼会誌* 95: 738-745, 1991.
- 11) **Mesulam MM**: Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: A non-carcinogenic blue reaction-product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J Histochem Cytochem* 26: 106-117, 1978.

- 12) 斎藤秀昭：網膜における情報処理. 神経進歩 30: 184—197, 1986.
 - 13) Saito H: Morphology of physiologically identified X-, Y-, and W-type retinal ganglion cells of the cat. J Comp Neurol 221: 279—288, 1983.
 - 14) Nelson R, Famiglietti EV, Kolb H: Intracellular staining reveals different levels of stratification for on- and off-center ganglion cells in cat retina. J Neurophysiol 41: 472—483, 1978.
 - 15) Arkin MS, Miller RF: Mudpuppy retinal ganglion cell morphology revealed by an HRP impregnation technique which provides Golgi-like staining. J Comp Neurol 270: 185—208, 1988.
 - 16) Rodieck RW, Binmoeller KF, Dineen J: Parasol and midget ganglion cells of the human retina. J Comp Neurol 233: 115—132, 1985.
 - 17) Peichl L, Wässle H: Morphological identification of on- and off- centre brisk transient (Y) cells in the cat retina. Proc R Soc Lond [Biol] 212: 139—156, 1981.
 - 18) 陶山秀夫：猿網膜神経節細胞の形態学的分類. 日眼会誌 90: 373—379, 1986.
 - 19) Bunt AN: Ramification patterns of ganglion cell dendrites in the retina of the albino rat. Brain Res 103: 1—8, 1976.
 - 20) Perry VH, Cowey A: Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. Neuroscience 12: 1125—1137, 1984.
-