

家兎および猿眼網膜における血管運動神経の存在について

関根 美穂, 木村 聡, 吉本 弘志

弘前大学医学部眼科学教室

要 約

網膜血管の自律神経の存在の有無を確認する目的で以下の実験を行った。始めに白色家兎の網膜血管を電子顕微鏡にて観察し、網膜血管周囲および血管外膜内側に視神経とは明らかに異なる無髄神経線維が存在することを確認した。これが自律神経であるか否かを調べるため、白色家兎および猿の上頸神経節に wheat germ agglutinin conjugate-horseradish peroxidase (WGA-HRP) を注入した。その結果、網膜血管周囲、血管外膜内および平滑筋内に WGA-HRP 反応陽性物質を含む無髄神経軸索が確認された。このことから白色家兎および猿の網膜血管周囲に明らかに交感神経線維が存在することが証明された。(日眼会誌 96:1120—1131, 1992)

キーワード：血管運動神経, WGA-HRP, 家兎, 猿, 網膜

The Existence of Vasomotor Nerve in the Retina of the Rabbit and Monkey

Miho Sekine, Satoru Kimura and Hiroshi Yoshimoto

Department of Ophthalmology, Hirosaki University School of Medicine

Abstract

In the first stage of this study, peri- or intravascular unmyelinated nerve axon which was clearly different from that of the optic nerve was confirmed in the rabbit retina transmission electron microscopically. In the second stage, the correlation of these unmyelinated nerves and autonomic nerve was studied in rabbits and monkeys. For the purpose, wheat germ agglutinin horseradish peroxidase (WGA-HRP) was injected into the superior cervical ganglion. Electron microscopic observation of the retina 48 hrs after the injection of WGA-HRP showed deposit of its reaction product in the axon of the unmyelinated nerve located around the vascular wall and in the adventitia and smooth muscle cell in both rabbits and monkeys. This result clearly reveals the existence of an autonomic vasomotor in the retinal vessels at least in rabbits and monkeys. (*Acta Soc Ophthalmol Jpn* 96: 1120—1131, 1992)

Key words: Vasomotor nerve, WGA-HRP, Rabbit, Monkey, Retina

I 緒 言

眼生理学で有名な Adler の成書¹⁾には、血流調節機構に關与する自律神経系が網膜には存在しないと明記

されているが、しかし、様々な形態学的手法で具体的に血管近傍の神経線維が提示され^{2)~8)}、さらに、緑内障や高血圧症などへの治療として用いられた自律神経薬の血管反応などといった臨床的な証拠^{16)~18)}からも多

別刷請求先：036 弘前市在府町5 弘前大学医学部眼科学教室 関根 美穂

(平成3年12月27日受付, 平成4年4月1日改訂受理)

Reprint requests to: Miho Sekine, M.D. Department of Ophthalmology, Hirosaki University School of Medicine, 5 Zaifucho, Hirosaki 036, Japan

(Received December 27, 1991 and accepted in revised form April 1, 1992)

くの肯定的な見解が示されている。その一方で、組織化学的方法による網膜血管の自律神経の有無を主題にしたより詳細な報告では、鍍銀染色法、蛍光法の両者において、なお相反する報告^{9)~11)}がなされていることもまた事実である。そこで我々は、網膜血管の自律神経の存在の有無を確認する目的で、horseradish peroxidase を結合した麦芽凝集素 (wheat germ agglutinin conjugated-horseradish peroxidase: 以下 WGA-HRP と略す) をトレーサーとしての今回の実験を行った。この WGA-HRP は経シナプ斯的に上行性、下行性ともに感受性が高く、神経支配などに関する研究で最近注目を集めているトレーサーである。

II 実験方法

1. 予備実験

白色家兎3匹をベントバルビタールナトリウム (ネンプタル®) 麻酔後眼球摘出し、直ちに2%グルタルアルデヒド前固定を行い、オスミウム固定後、エポンで包埋し LKB Ultramicrotome で超薄切片を作成し、網膜血管の神経の存在を調べるため電子顕微鏡(以下電顕と略す)で観察した。

2. 本実験

同様に麻酔下で白色家兎2匹の上頸神経節を露出した後、WGA-HRP (Sigma 社) 2 mg を生理食塩水 0.2 cc に溶かした溶液 (1% WGA-HRP 溶液) のうち 15 μ l をマイクロシリンジ (25 G) で同部神経周囲膜下に注入し、創を閉じた。48 時間後眼球摘出し直ちに2%グルタルアルデヒドで固定後、網膜細動脈を含んだ網膜小片を切り出し、0.15 M 燐酸緩衝液 (pH 7.2) で洗滌した。その後 25°C の Karnovsky の溶媒中で 25 分間インキュベートした後、蒸留水で 15 分間洗滌を行った。後固定としては2%オスミウム酸固定を行い、引き続きエタノール系列脱水、酸化プロピレン浸漬を経てエポン包埋を行った。その後この切片を酢酸ウラニウムとクエン酸鉛の二重染色を行い電顕で観察し、一部の切片は確認作業の意味で無染色のまま観察した。

同様の方法でカニクイサル1匹の上頸神経節にも WGA-HRP を注入し、同じく 48 時間後に眼球摘出しを行い、電顕で観察した。

III 結果

1. 予備実験

白色家兎の視神経乳頭から2乳頭径 (以下 DD と略

す) 以内の後極側の細動脈には 1 μ 前後 (図 1), また 2 DD 以降の細動脈外膜内には 0.5~0.2 μ (図 2) の無髄神経軸索があり、その内部には明らかな神経細管 (neurotubules) が認められた。また一部には図 3 に示したとおり動脈壁に接している部分に神経細管と神経細線維 (neurofilaments) をもつ 5 本前後の束状をなす神経軸索がみられた。このような部位からの連続切片では次第に神経細管が減少しだし、かわりにミトコンドリアとシナプス小胞が見られるようになり、神経終末の所見を呈していた (図 4)。またこれらの神経軸索内には高電子密度の小構造を特徴とした有芯小胞 (dense core vesicle) が認められ、明らかな交感神経由来であることを示していた (図 4)。

同様の事は図 5 に示す如く家兎細静脈についても確認され、その外膜内に数本の神経軸索束 (約 1.6 μ) がみられた。同図の強拡大 (図 6) の如く、これらの軸索束では約 4 本以上の無髄神経軸索が認められ、その中には動脈の場合と同様に 0.2~0.1 μ 前後の神経細管と 6.3 nm 前後の神経細線維が見られた。また動静脈の交差部の外膜内にも軸索形質の少ない型の軸索 (1.2 μ) が認められた (図 7)。

一方、毛細血管周囲では中枢側にのみ図の様に神経軸索束が認められた。しかしこれらは、血管壁との位置関係は近接していたり離れていたりと (1.3~0.4 μ)、必ずしも血管の走行に一致した分布を示してはいなかった (図 8)。

2. 本実験

家兎細動脈外膜内にみられた WGA-HRP 反応陽性の無髄神経軸索の大きさは図 9 のようにすべて 0.2~0.09 μ であった (図 9)。細動脈外膜以外の部位では、平滑筋細胞に接したところに HRP 反応産物のため濃染した神経軸索 (0.1 μ) がみられた (図 10)。また中には図 11 のように HRP の反応が全く見られない神経軸索 (1.3 μ) も認められた (図 11)。

一方、カニクイサルでは動脈壁最外層の外膜に陥入したグリア内に、HRP 反応産物により染まる軸索束が見られた (図 12)。その各々の大きさは 0.3~0.2 μ で、細胞質内には密接した神経細管があり、HRP 反応産物は主に神経細管内に分布していた (図 13)。

また平滑筋細胞内にも明らかな二重膜を有する無髄神経軸索 (0.1 μ) と思われる部位があり、内部に HRP 反応陽性物質を含む神経細管が認められた (図 14)。

なお今回の検索では家兎および猿ともに静脈、毛細血管周囲には WGA-HRP 反応陽性の神経軸索は確認

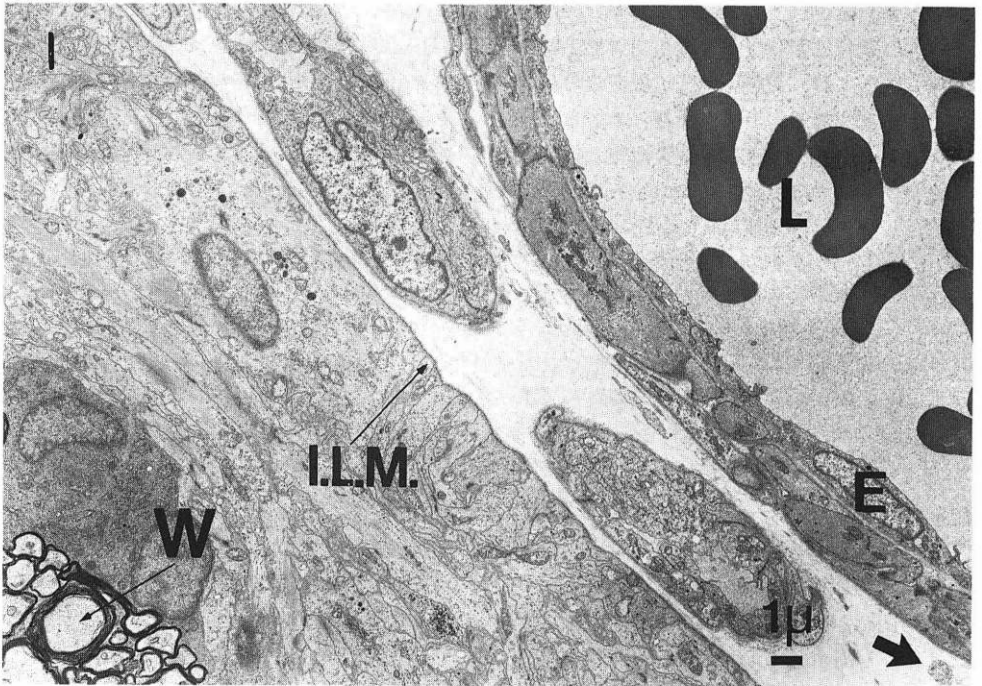


図1 白色家兎の網膜細動脈の外膜(Ad)内にある無髄神経軸索(矢印)。
L: 管腔, 左下に家兎網膜髄翼(W)がある, ILM: 内境界膜, Sm: 平滑筋細胞,
E: 内皮細胞(×4,300).

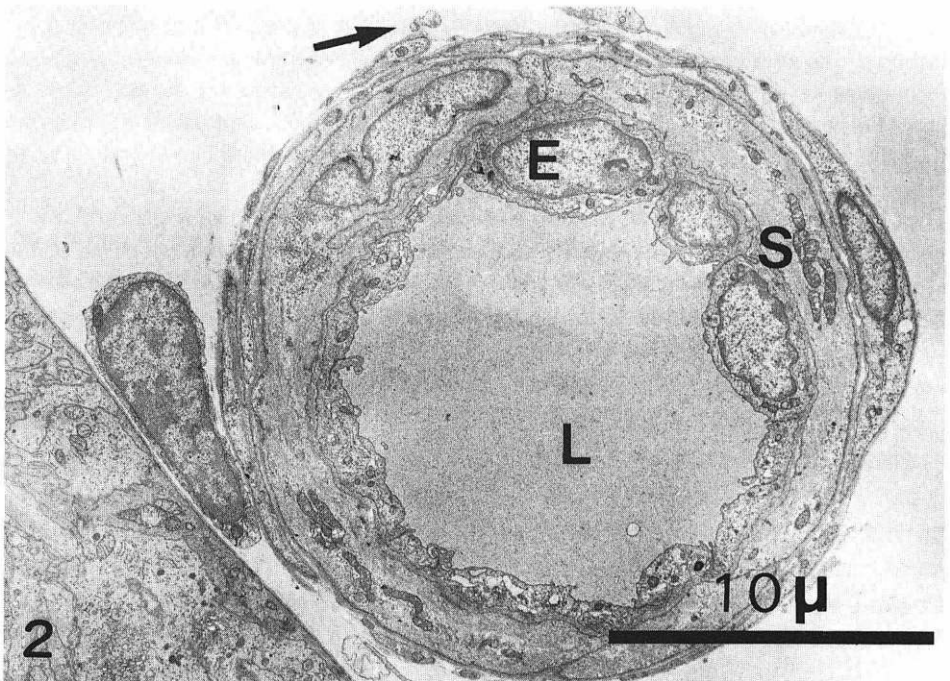


図2 家兎の網膜細動脈(視神経乳頭から2PD以降)外膜(Ad)にある無髄神経軸索(矢印)(×5,200).

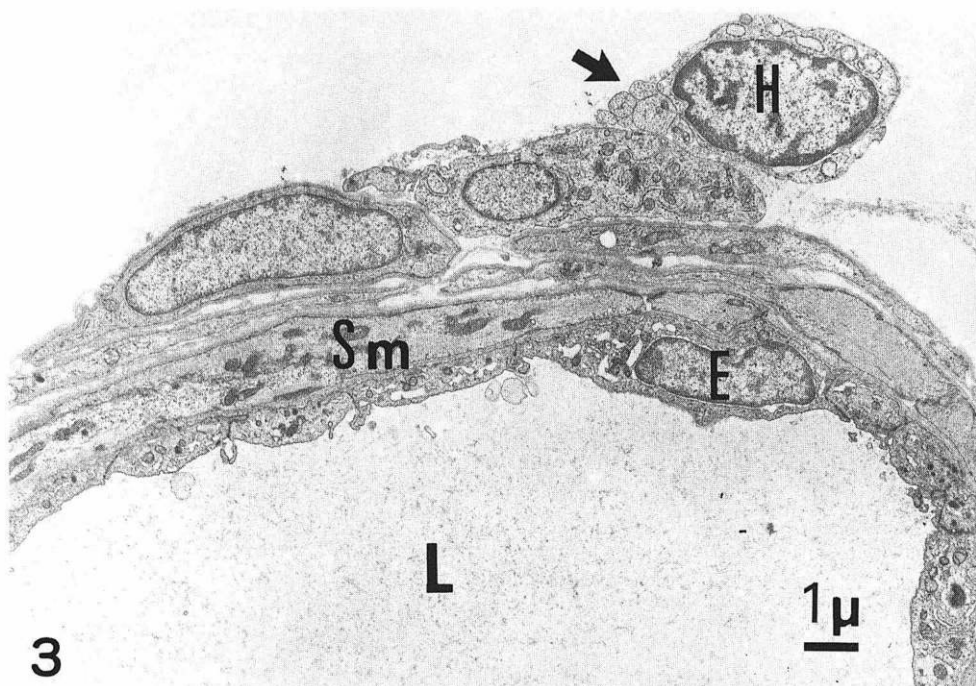


図3 家兎の細動脈壁外側にみられた無髄神経軸索 (矢印).
H: 硝子体細胞 (×9,000)

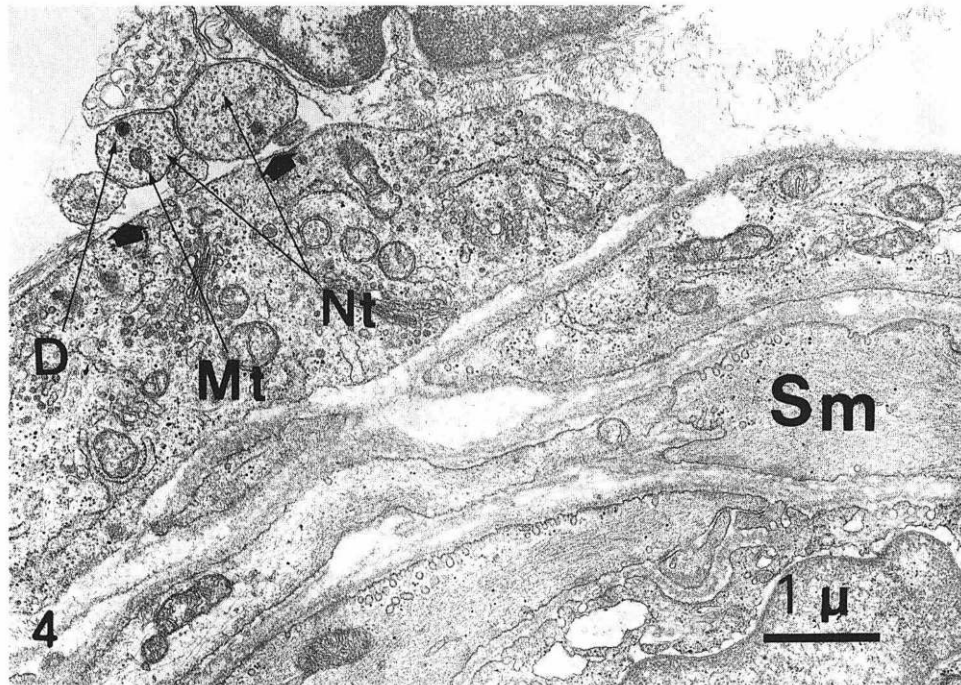


図4 図3の末梢側での神経軸索が約6本ある (矢印).
D: 有芯小胞を持つことから交感神経由来であることがわかる. M: ミトコンドリア,
S: シナプス小胞 (×12,500)

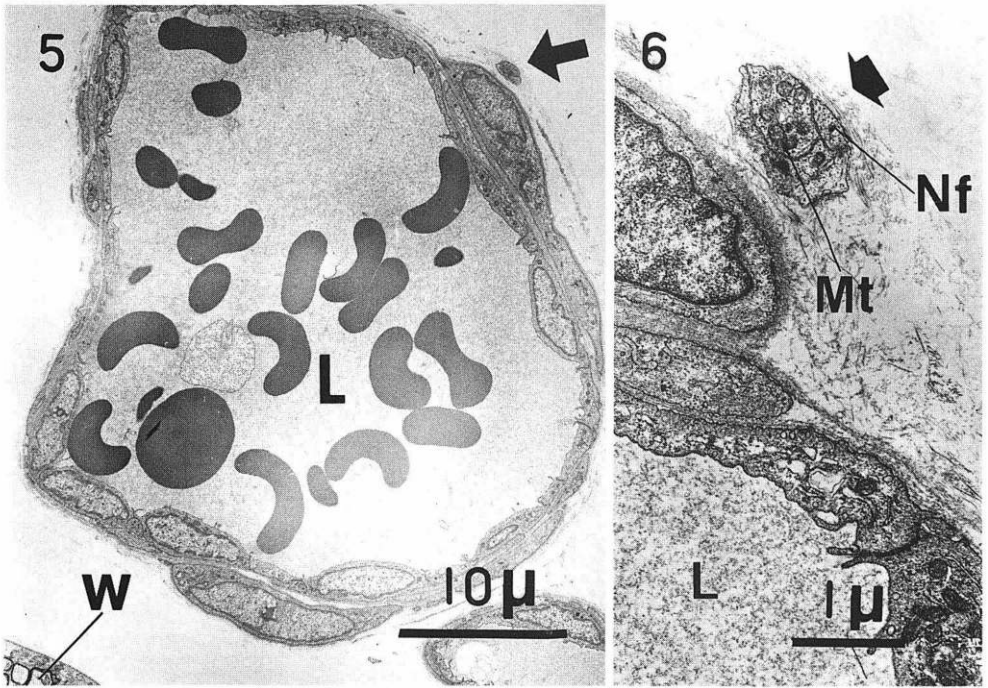


図5 中枢側の家兎網膜細静脈の外膜内にある無髄神経軸索(矢印)($\times 2,300$).
左下に髄翼の骨髄神経(W)がみられる。

図6 連続切片の強拡大。
約4本以上の無髄神経軸索(矢印)がみられる。($\times 18,200$) M; ミトコンドリア,
Nf; 神経細線維

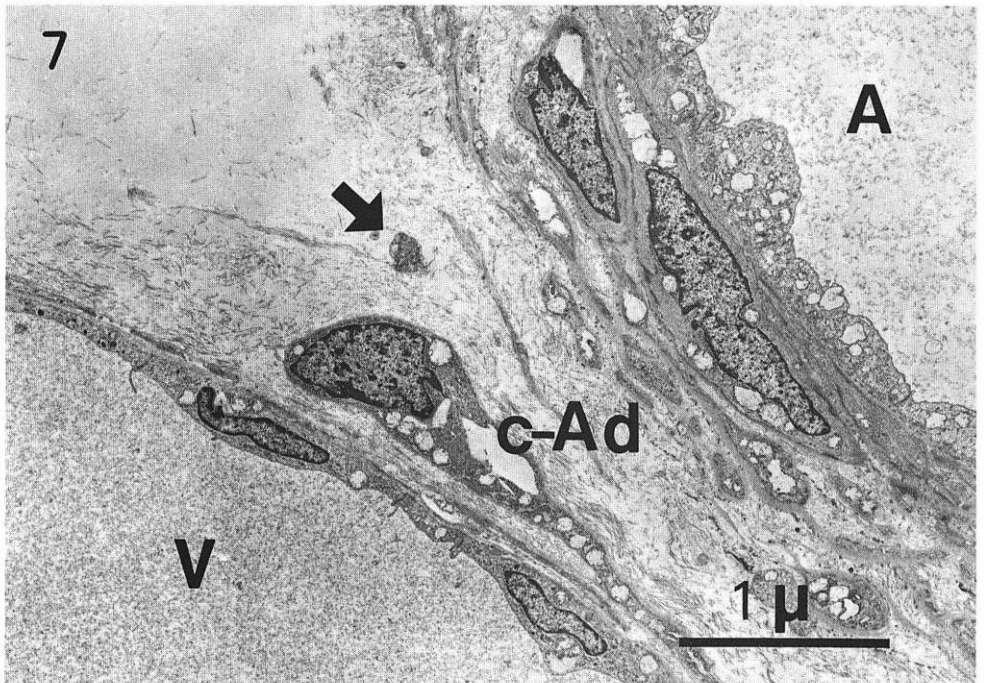


図7 動静脈交差部の共有外膜(C-Ad)内にある無髄神経軸索(矢印)($\times 33,300$).
A; 動脈, V; 静脈

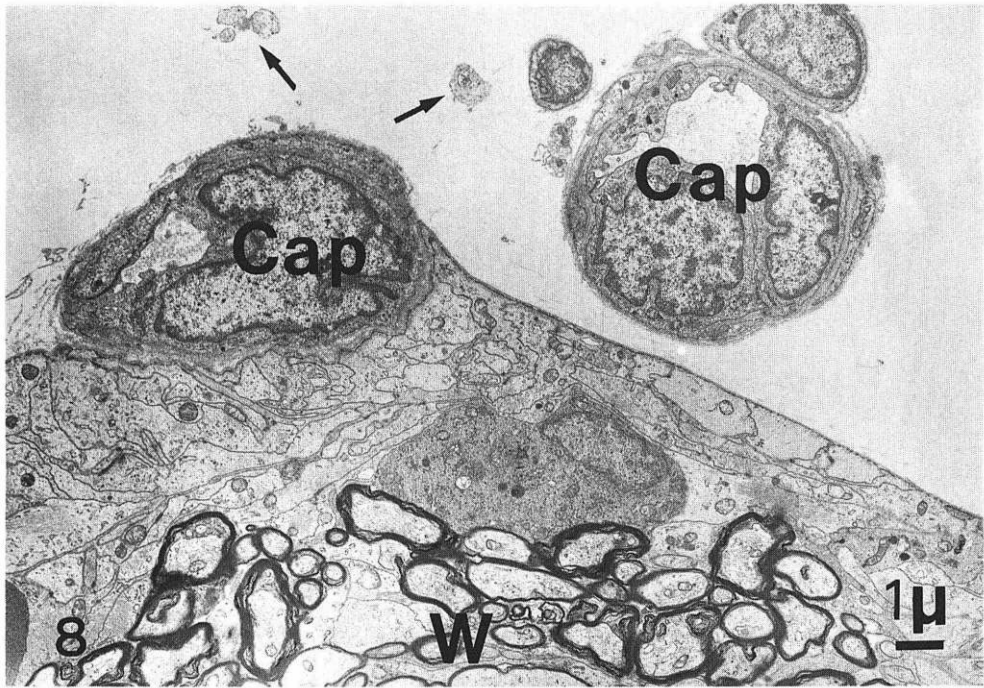


図8 中枢側の毛細血管 (Cap) 周囲の神経軸索 (矢印) (×7,000).

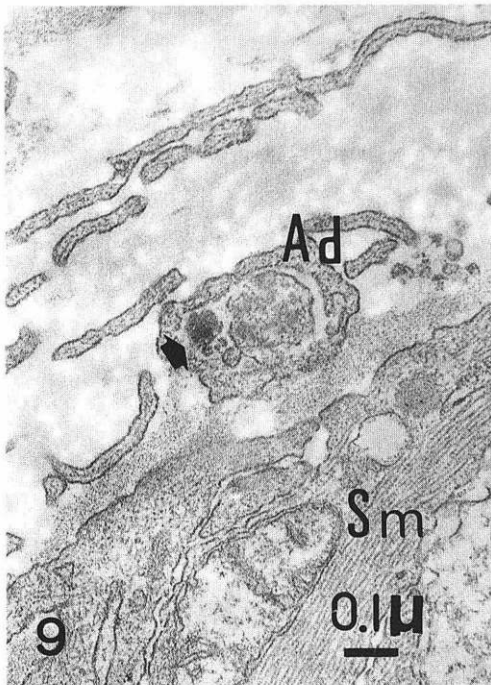


図9 WGA-HRP 注入後の家兎網膜細動脈外膜内 (Ad) の HRP 反応陽性の神経軸索 (矢印) (×7,000).

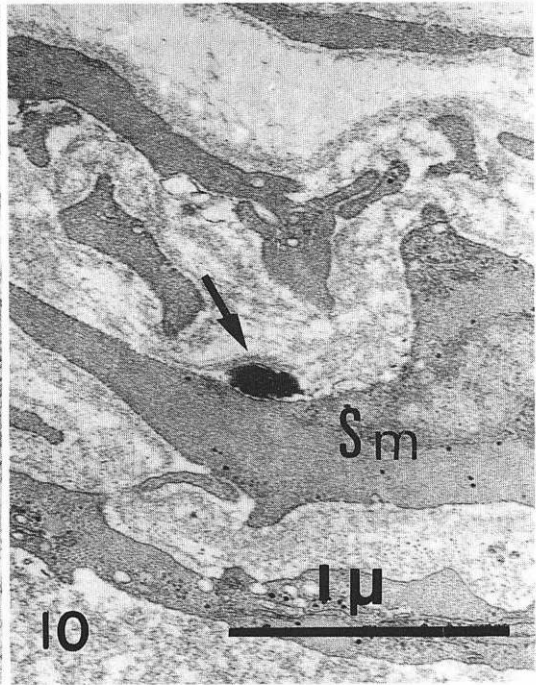


図10 家兎細動脈の平滑筋細胞 (Sm) に接する HRP 陽性の神経軸索 (矢印) (×46,000).

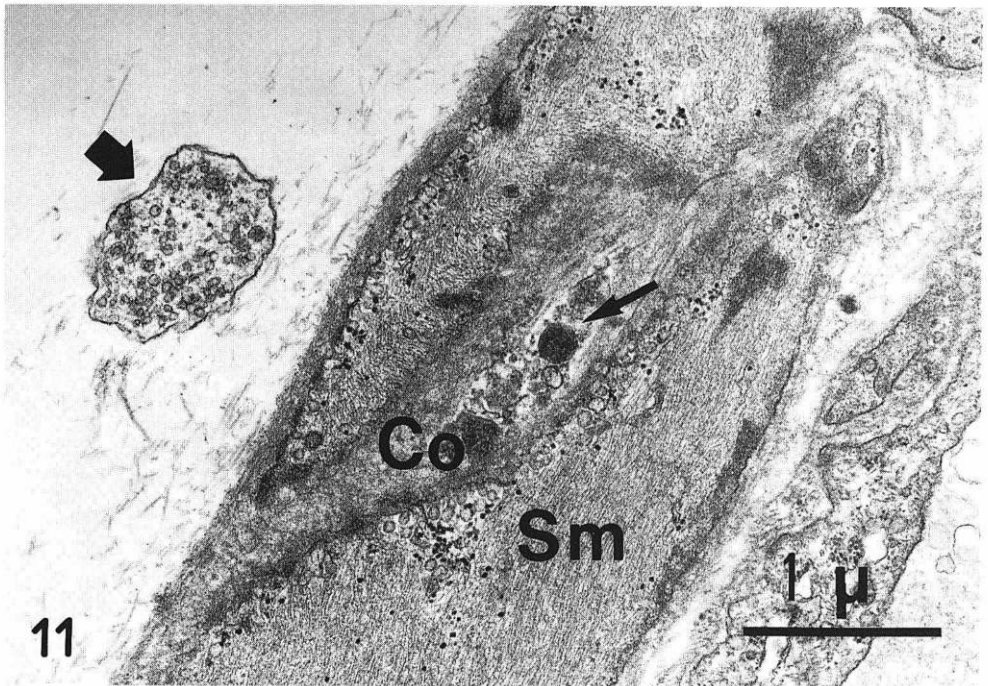


図 11 家兎細動脈の外膜内に 1.3μ の神経軸索 (HRP 反応なし) (矢印大) と中膜膠原線維 (Co) 内に HRP 反応陽性の軸索 (0.2μ , 矢印小) ($\times 34,500$).

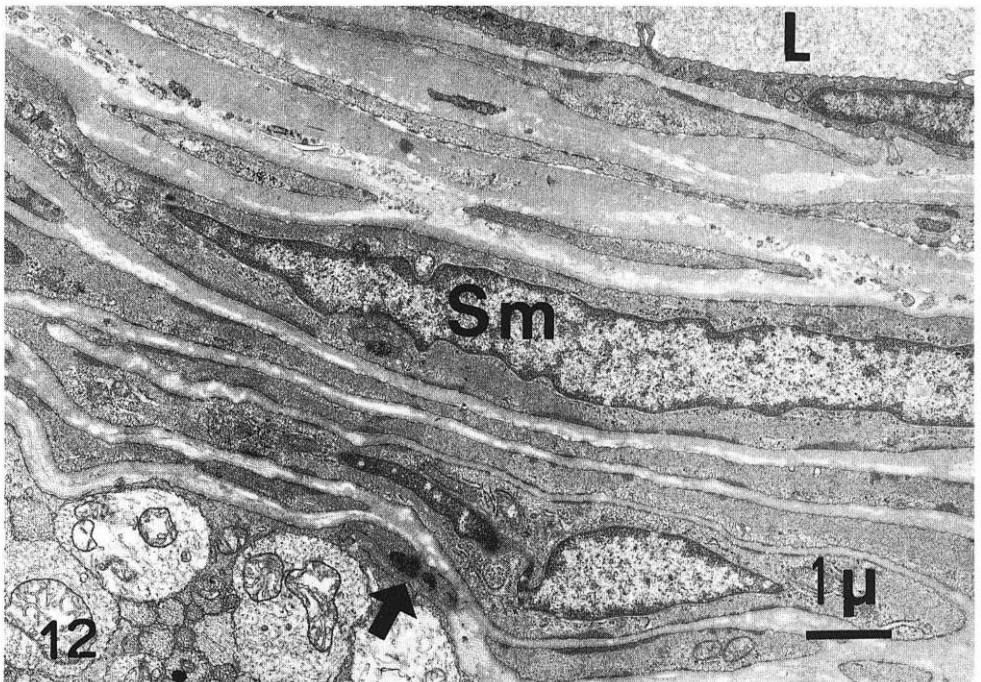


図 12 カニクイサル網膜細動脈外膜にみられた, HRP 反応陽性の神経軸索 (矢印) ($\times 14,700$).

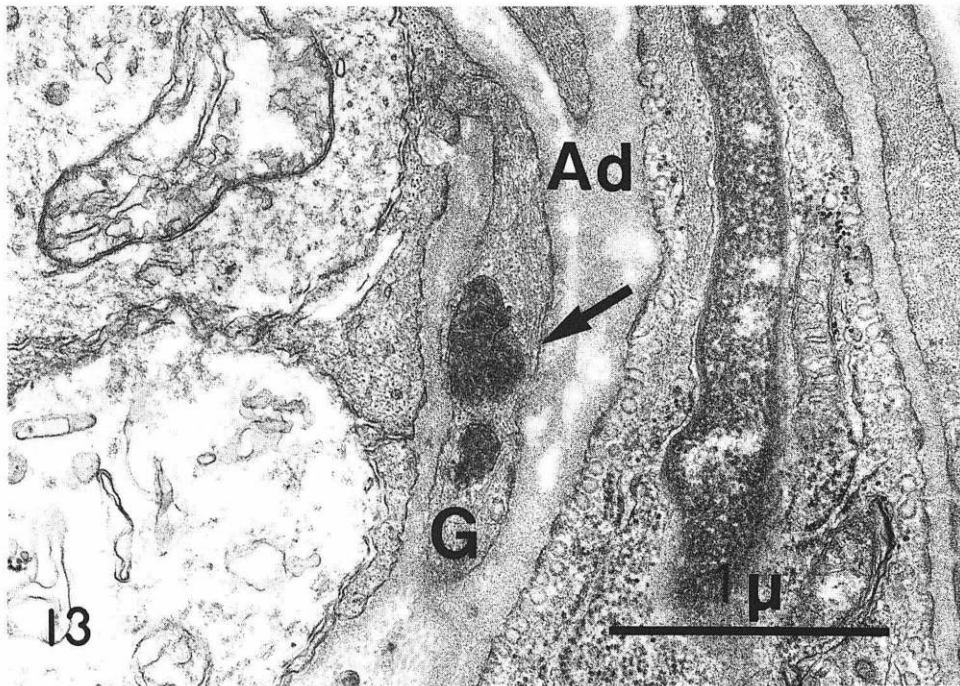


図13 図12の強拡大.

最外層の外膜に陥入したグリア内(G)に、約5本の軸索(0.3~0.2 μ)と細胞質内に密接した神経細管があり、その中にHRP反応が見られる。(×7,000)

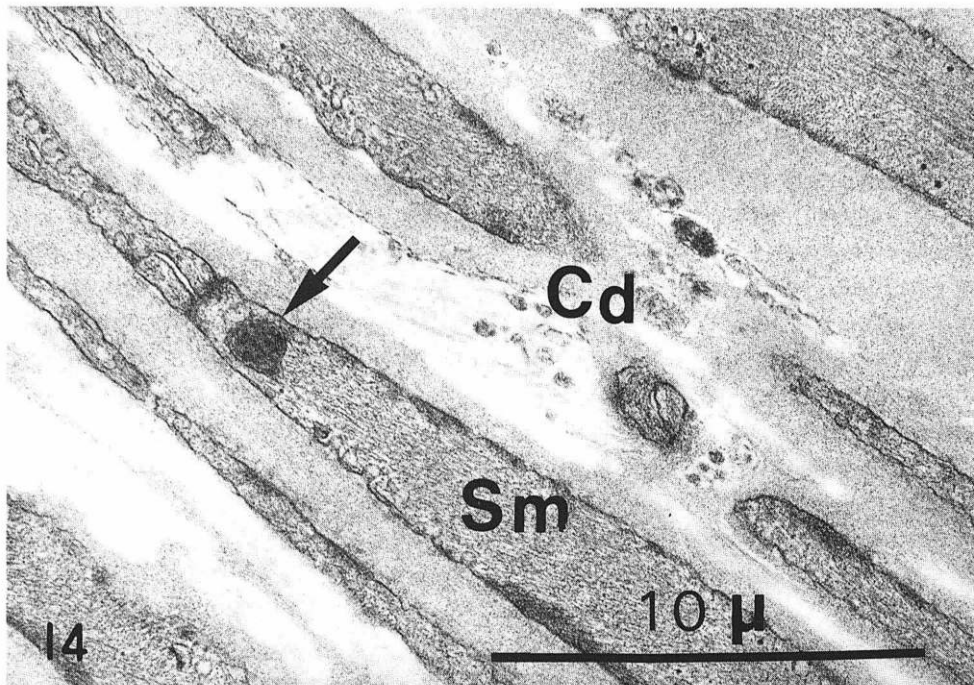


図14 カニクイサルの細動脈平滑筋細胞内にみられたHRP反応陽性軸索。
Cd: 細胞崩壊産物(×7,000)

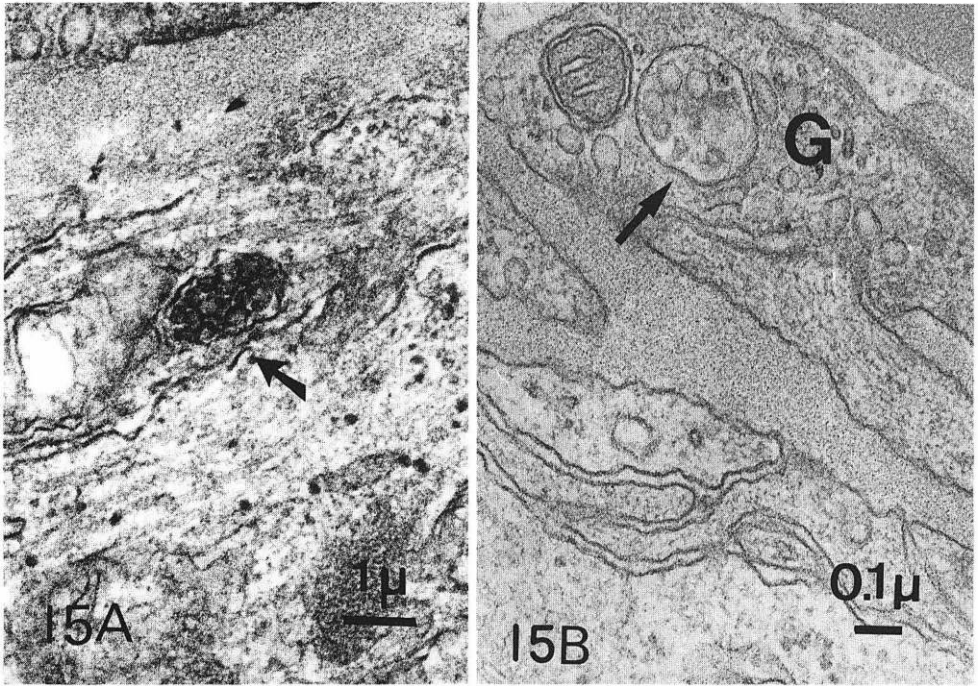


図 15 A カニクイサルの細動脈内にみられた multivesicular body (MV, 矢印).
単一膜構造を有する. (×12,000)

図 15 B 人の網膜細動脈内皮細胞内の典型的な MB (矢印).
同様に単一膜がみられる. (×72,000)

できなかった。

IV 考 按

臨床的に網膜血管の自律神経を示唆する過去の研究については、1967年高橋ら¹⁶⁾は高血圧疾患による機能的動脈狭細に関する報告を、1981年蒲山ら¹⁷⁾の原発性開放隅角緑内障患者へ β -blocker点眼後の網膜血管(動脈)径拡張を確認したとする報告、1991年には石橋ら¹⁸⁾の糖尿病患者においても α -blocker内服による網膜循環改善効果がみられたという報告等、近年の薬物の発達に伴い数多くの知見が報告されている。一方、組織化学的検索における網膜血管運動神経の存在については、1957年Wolter¹²⁾らが数多くの鍍銀染色法的検索により網膜血管周囲に神経線維様の存在を報告したが、1965年生井ら⁹⁾はこれらの所見を血管外膜の細網線維であると否定している。蛍光法では1963、1967年Latiesら¹⁰⁾がサル、家兎、ラットにおいてその存在を否定しているが、1969年福田ら³⁾は人眼、犬で逆に存在を肯定する報告を行っている。同じFalck & Hillarp法でありながら、この両者が所見の一致をみなかっ

た点について、福田ら³⁾は、1) 網膜組織の特殊性により反応産物が容易に拡散し、存在が不明になりやすいこと、2) 血管周囲の結合組織ならびに血管壁自体の自発蛍光との鑑別が比較的困難であり、その分布密度が脈絡膜その他の組織に対して低く反応(蛍光)自体も弱いものである点、3) 対象動物による差があること(例えば犬と人では後者で分布密度が高く、周囲の粉らわしい自発蛍光もはるかに少ない等)、4) 血管壁に直接附着している軸索は少なく、その多くはグリアが介在しているため見つけにくい等の根拠を挙げている。また走査型電子顕微鏡的観察では、1984年、古川ら⁴⁾が家兎、人、ラット網膜血管での存在を報告している。さらに透過型電子顕微鏡による観察でも、1963年Hoganら¹¹⁾、1966年生井ら⁹⁾は猿、家兎、ラットで存在を否定し、1968、1969年、涌井ら^{5)~7)}、1972年Nomura⁸⁾、1976年吉本¹³⁾は人で、1984年、古川ら⁴⁾は家兎、人、ラットで存在を確認している。我々は透過型電子顕微鏡で見つけにくい原因は、確かに神経軸索の集団である網膜の特性の他に、切片の作成方向にも問題があると考えている。つまり縦断切片と横断切片

の違いにより、前者は血管走行と一致しているため血管周囲のグリア細胞との鑑別が難しいのに対し、後者はその管状構造が最も明確に観察でき、容易に鑑別が可能なためと思われる。

今回我々はまず予備実験として、白色家兎網膜血管を通常の方法で電顕にて観察した。血管周囲に見られた数多くの神経線維は径 $1.6\sim 0.3\mu$ で、 6.3 nm の神経細線維と $120\sim 266\text{ nm}$ の神経細管を有し、さらに山田ら¹⁹⁾が定義した特徴を持つことから無髄神経軸索であると判断した。一方、予備実験の家兎の毛細血管周囲にみられた神経軸索に関し、この軸索が血管運動神経であるか否かについて、文献的に以下の報告がある。福田ら²⁰⁾は人の細小血管から毛細血管の周囲に多数の細い好銀性線状物が走り、一部は毛細血管に神経終末状の構造物を作り接着すると報告しているが、形態学的に血管壁に筋細胞を有するものだけが、直接血管運動神経の支配を受けており、真性毛細血管には運動性の神経支配はないと主張し、前毛細血管の一部や後動脈の遠位側の如く、血管周囲の筋細胞が不定形にまばらになるところも直接の神経支配はなく、液性物質に応ずるのみという、高木(1966年)²¹⁾の紹介した通説をあげている。さらに毛細血管周囲を取り囲む無髄の細い神経線維の網目(Boeke's terminal reticulum)も知覚神経とみなす報告もあるが、本来神経線維は毛細血管を足場にして組織に入り込むものであるから、両者の関係は機能的なものではなく状況的なものであろうとしている。以上から福田ら²⁰⁾は毛細血管周囲にみられる神経線維が vasomotor としての機能をもつものではなく、血管周囲のグリア要素、特に神経節細胞層から内網状層付近のアストロサイトの突起の一部と推論した。我々の今回の実験では、毛細血管周囲に明らかな WGA-HRP 陽性の軸索を検出することは出来ず、この線維の性質についての同定はしかねるが、しかし少なくとも無髄神経軸索であることは先に引用した山田ら¹⁹⁾の定義により明らかであると考えている。

次に今回の予備実験で見られた網膜血管周囲の無髄神経軸索が自律神経であることを調べるため、本実験として白色家兎およびカニクイサルの交感神経節の1つである上頸神経節にトレーサーを注入した。家兎の上頸神経節は総頸動脈の分岐部で動脈の背側に位置する約 9 mm の紡錘形の神経節であり、ここでニューロンを代えて内外頸動脈の枝に沿って上行し、毛様体神経節を経て眼組織に分布している²²⁾。このことは猿に

ついても同様の走行を示していることが確認されている。また Furukawa¹⁴⁾は家兎の上頸神経節を切除した後、走査型電顕、透過型電顕、Falck-Hillarp法のいずれの方法でも網膜血管に分布する神経線維は消失したことから、網膜血管に分布する神経線維は上頸神経節由来であることを示した。我々が今回用いたトレーサーの WGA-HRP は、1976年 Gonatas ら²³⁾によって発表されたもので、西洋ワサビから精製した糖タンパク(HRP、分子量 $40,000$)に麦芽凝集素(WGA、分子量 $35,000$)を結合させたものである。本トレーサーは通過した神経線維からの取り込みがなく、注入した軸索を特異的に同定できるため、HRPの40倍の感受性があり、同位元素を用いたトレーサーと同様に微量で十分であるという特性を持っている。このうち我々は Sigma 社の製品を用いたが、これには free HRP が含まれておりロット毎のばらつきが多いとされている²⁴⁾。しかし全体の投与量がごく少量で($0.15\sim 0.20\mu\text{l}$)、その中の free HRP はさらに微量であることから、その拡散による有意な変化は来さないとと思われる。今回の実験で網膜血管周囲に見られた WGA-HRP 反応産物を内含する無髄神経軸索は、上頸神経節に注入した WGA-HRP が軸索流によって下行性にトレースされたものであり、対照として対側の上頸神経節に WGA-HRP の代わりに生食を注入し、DBA 反応をさせた切片では HRP 反応陽性所見は認められなかった点から、同部の内因性の HRP の存在は否定的することが出来よう。以上のことから網膜血管周囲に見られる無髄神経軸索には上頸神経節由来の神経線維の存在が証明されたと言い得る。

また従来一般の動脈平滑筋の自律神経支配様式に関しては、Bell²⁵⁾の総説がある。軸索終末部は一般に中膜と外膜の間に分布しており、さらに深く筋細胞間にまで入り込んでいず、最外層以外の平滑筋細胞が神経終末からの伝達物質により、直接作用をうけているかどうかは疑わしい。また動脈では神経-筋の間隙(neuromuscular gap)が内臓平滑筋のそれ(0.02μ)より非常に大きい($0.08\sim 0.15\mu$ 、最大 0.4μ)ことをあげている。これに対して、伊予田¹⁵⁾は猿の乳頭縁 1 mm 以内の細動脈壁平滑筋層にシナプス小胞を持つ神経終末を報告している。本実験においても平滑筋細胞層内に WGA-HRP 陽性の無髄神経軸索が見られたことから、血管運動神経の最終効果器である平滑筋細胞内での存在を確認しえた。

本実験でみられた WGA-HRP 反応陽性の無髄神経

線維の大きさは $0.32\sim 0.09\mu$ ($324.8\sim 90.4\text{ nm}$)であり、基礎実験でみられた家兎の無髄神経軸索の大きさは $1.6\sim 0.33\mu$ で約10分の1と明らかにその大きさを異にしていた。この傾向はカニクイサルの図10におけるWGA-HRP反応陽性、陰性のそれぞれの軸索についても同様に認められた。今回のみの実験から直ちに結論は出来ないが、これは同じ上頸神経節後線維でありながら、神経線維が太いものは軸索流が速くトレーサーが流れ去ってしまったことによるものか、HRP反応陽性の細い神経線維は上頸神経節由来で、HRP反応陰性のものは例えば求心性神経線維のようにそれ以外に由来するものである可能性などが考えられる。なお人の交感神経節後線維のS線維は $0.3\sim 1.3\mu\text{m}$ といわれている²⁴⁾。また上頸神経節後線維のトレーサー通過速度に関しては、本来このWGA-HRPの軸索流の速相は $100\sim 500\text{ mm/日}$ と言われているが²⁴⁾、トレーサー注入後から眼球摘出までの時間や、注入する器具としてマイクロシリンジではなく、ガラス電極による電気泳動的注入を用いて、神経線維の損傷、通過経路外へのHRP漏出を避けるなどの条件を変えて、さらに検討していく必要があると思われる。

さて今回の実験で無髄神経軸索と鑑別を要するものに、形態的特徴の類似性から multi vesicular body (MB)があげられる。これは Kilarski ら²⁶⁾によって報告された核膜由来の細胞小器官で、1976年吉本²⁷⁾がラット、およびヒトの網膜血管壁内の存在について、電顕的考察を行っている。そこでこのMBは物質の細胞内への取り込み機能を持つ細胞小器官で、3層構造の単一膜内に300Åの小包を有しており、内皮細胞、平滑筋細胞、周辺細胞と殆どすべての種類の血管壁細胞の細胞質の中に観察されると述べている。形態的にもっとも明らかな相違点は、MVBが単一膜を持ち、無髄神経軸索は二重膜構造を有する点である。図15Aは本実験で見られた猿のMVBで図15Bは人の典型的なMBである。以上の点から本実験で平滑筋細胞層内にみられた管状構造は明らかに無髄神経軸索であると判断した。

なお、本論文の要旨は第95回日本眼科学会にて発表した。

文 献

- 1) Alm A, Bill A: Ocular circulation, in Moses RA, Heart WM Jr (eds): Adler's Physiology of the Eye (8th ed), St. Louis, The C.V. Mosby Co., 195—196, 1987.
- 2) Laties AM: Central retinal artery innervation. Arch Ophthalmol 77: 405—409, 1967.
- 3) 福田雅俊, 伊予田忠, 工村裕子: 網膜血管とその神経調整機構に関する形態学的研究. 日眼会誌 73: 1389—1403, 1969.
- 4) 古川 博, 野村恒民, 栗本晋二: 網膜血管に分布する神経の形態学的研究: 家兎, ヒト, ラット網膜血管の走査型および透過型電子顕微鏡による観察. 日眼会誌 88: 668—675, 1984.
- 5) 涌井嘉一, 福田雅俊: 人眼網膜細動脈外膜内にみられた終末様神経軸索ならびに遊走小胞体. 日眼会誌 74: 567—581, 1968.
- 6) 涌井嘉一, 福田雅俊: 人眼網膜細動脈外膜および動脈交差部共有外膜内にみられた血管神経. 日眼会誌 74: 16—24, 1968.
- 7) 涌井嘉一, 福田雅俊: 人眼網膜細動脈外膜内にみられた血管神経. 日眼会誌 75: 496—505, 1969.
- 8) Nomura T: Fine structure of the human retina arteriole, unmyelinated nerve fibers in the adventitia. Jpn J Ophthalmol 16: 158—166, 1972.
- 9) 生井 浩, 富永佳也, 猪俣 孟: 網膜血管の微細構造. 眼科 8: 77—91, 1965.
- 10) Laties AM, Jachowity D: A comparative study of the autonomic innervation of the eye in monkey, cat and rabbit. Anat Rec 156: 383—396, 1966.
- 11) Hogan MJ, Feeney L: The ultrastructure of the retinal vessels II. The small vessels. J Ultrastr Res 9: 29—46, 1963.
- 12) Wolter JR: Über Endigungen zentrifugaler Nervenfasern an den Blutgefäßen der menschlichen Netzhaut. Albrecht von Graefes Arch Klin Exp Ophthalmol 158: 524—531, 1957.
- 13) 吉本弘志: 若年者網膜血管の微細構造. 眼紀 27: 1054—1068, 1976.
- 14) Furukawa H: Autonomic innervation of pre-retinal blood vessels of the rabbit. Invest Ophthalmol Vis Sci 28: 1752—1760, 1987.
- 15) 伊予田忠: 猿眼視神経乳頭上の細動脈壁内にみられた血管神経並びに網膜細動脈壁にみられた神経終末について. 日眼会誌 75: 485—495, 1971.
- 16) 高橋茂樹, 松山秀一: 高血圧疾患における網膜細動脈狭細に関する考察. 日眼会誌 71: 1615—1637, 1967.
- 17) 蒲山俊夫, 鈴木 仁, 小林直樹, 他: 開放隅角緑内障の網膜血管径の変化に関する研究. 眼臨 75: 93—100, 1981.
- 18) 石橋 健, 杉原いつ子, 栗本晋二, 他: 糖尿病患者での α_1 -blockerの網膜循環に対する効果について. 日眼会誌 95(抄録): 55, 1991.
- 19) 山田英智, 浜 清: 電子顕微鏡による細胞組織

図譜IV, 東京, 医学書院, 136, 1968.

- 20) 福田雅俊, 伊予田忠, 谷合方子: 網膜血管と周囲神経組織との関連性に関する形態学的研究. 日眼会誌 71: 1681—1699, 1967.
 - 21) 高木健太郎: 微小循環の問題点. 生体科学 17: 106—111, 1966.
 - 22) 津崎孝道: 実験動物解剖学. 兎編. 東京, 金原出版, 261—273, 1954.
 - 23) Gonatas NK, Harper C, et al: Superior sensitivity of conjugates of horeseradish peroxidase with wheat germ agglutinin for studies of retrograde axonal transport. J Histochem Cytochem 27: 728—734, 1979.
 - 24) 伊藤和夫: HRPの順行性, 逆行性標識. 生体の科学 36: 360—362, 1985.
 - 25) Bell C: Fine structural localization of acetylcholinesterase at a cholinergic vasodilator nerve arterial smooth muscle synapse. Circulat Res 24: 61—70, 1969.
 - 26) Kilarski W, Japiski A: The formation of multivesicular bodies from the nuclear envelope. J Cell Biol 45: 205—211, 1970.
 - 27) 吉本弘志: 網膜血管における管壁細胞にみられる Multivesicular bodyの形態と機能. 日眼会誌 80: 251—259, 1976.
-