# c 波変動要因の研究 一細胞外 Ca, Mg および Na イオン濃度の カエル in vitro 網膜電図に及ぼす影響—

#### 高比良雅之, 白尾 裕

金沢大学医学部眼科学教室

#### 要 約

網膜電図 c 波に及ぼす細胞外 Ca, Mg および Na イオ ン濃度の影響を, カエル遊離神経網膜-網膜色素上皮 -脈絡膜標本の両側の灌流液で当該イオンの濃度を変え ることによって調べた. Caイオン濃度(検討範囲 0.5~ 5.0 mM)が 1.0~5.0 mM の範囲にあるとき, c 波振幅 は Ca イオン濃度に逆相関し, rise time (光刺激開始か ら最大振幅の 90%に至るまでの時間)は正相関した. Mg イオン濃度(検討範囲 0.5~5.0 mM)が 5.0 mM である ときのみ, c 波振幅は減弱傾向にあったが, rise time は 変化しなかった. Na イオン濃度(検討範囲 89.0~119.0 mM)は, c 波波形にはほとんど影響を与えなかった. 以 上の結果から, Ca イオン, Mg イオンおよび Na イオン のうち, Ca イオンのみが c 波波形に影響することが示さ れ, その機構として視細胞に対する Ca イオンの影響が 最も考えられた. (日眼会誌 98:942-947, 1994)

キーワード:カエル, 網膜電図, c 波, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup>

# Alteration of Frog *in vitro* Electroretinographic c-wave in Modified Extracellular Cation Concentration

#### Masayuki Takahira and Yutaka Shirao

Department of Ophthalmology, Kanazawa University School of Medicine

#### Abstract

Effects of extracellular cation ( $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Na^+$ ) concentrations on the electroretinographic c-wave were studied in the isolated neural retina-retinal pigment epithelium-choroid tissue of the bullfrog. Among the conditions studied ( $Ca^{2+}$ ,  $0.5 \sim 5.0$  mM :  $Mg^{2+}$ ,  $0.5 \sim 5.0$  mM :  $Na^{2+}$ ,  $89.0 \sim 109.0$  mM), only  $Ca^{2+}$  concentration significantly affected the cwave. Between 1.0 mM and 5.0 mM  $Ca^{2+}$ , the amplitude and the rise time (interval from the light onset to 90% amplitude) of the c-weve were positively and

# I 緒 言

網膜電図 (electroretinogram, ERG) c 波は哺乳類の 中では著しい種差を有する。例えばウサギ,ネコなどで は c 波は顕著に認められるが,ヒトでは前二者において よりも小さく<sup>11</sup>,イヌでは c 波はほとんど観察されない か,あるいは c 波に類似した時間経過を持つ陰性波が観 reversely correlated to  $Ca^{2+}$  concentration, respectively. The present results suggest that  $Ca^{2+}$  is one of the major determinants in the extracellular milieu on the c-weve, which is presumably due to its effects on the photoreceptoral activities. (J Jpn Ophthalmol Soc 98: 942-947, 1994)

Key words : Bullfrog, Electroretinogram, c-wave, Calcium, Magnesium, Sodium

察される<sup>2)</sup>. さらに、ヒトでは個体間変動および個体内変動も著しいことが知られている<sup>3)</sup>.

c 波は網膜下腔の K イオン濃度低下に起因し, 網膜色素上皮細胞 (retinal pigment epithelium, RPE) 由来で 角膜側陽性の RPE c 波と神経網膜 Müller 細胞由来で 角膜側陰性の slow P III との和であるから<sup>4)~6)</sup>, 筆者ら はヒトにおける c 波の個体内変動の要因の1つとして網

別刷請求先:920 石川県金沢市宝町13-1 金沢大学医学部眼科学教室 白尾 裕 (平成6年3月25日受付,平成6年6月14日改訂受理)

Reprint requests to: Yutaka Shirao, M.D. Department of Ophthalmology, Kanazawa University School of Medicine. 13-1 Takara-machi, Kanazawa-shi, Ishikawa-ken 920, Japan (Received March 25, 1994 and accepted in revised form June 14, 1994)

#### 平成6年10月10日

膜下腔の種々のイオン動態に着目した。上記のごとく, c 波が 綱膜下腔 K イオン 濃度 低下に起因 すること や $4^{-60}$ , RPE アピカル膜の相対 K 透過性が高いこと<sup>77</sup>な どから,まず,細胞外液 K イオン濃度の変化が c 波の波 形に大きく影響する可能性を考え,ウシガエル神経網膜 - RPE-脈絡膜 *in vitro* 標本で灌流液中 K イオン濃度 を 2.0 mM から 1.0~6.0 mM の範囲内で変化させる と,c 波振幅および時間経過が対照の 20%を超えて変化 することを報告した<sup>8</sup>.

本報では、網膜の電気的活動に大きく関与し得る体液 中のKイオン以外の陽イオンとしてCaイオン、Mgイ オンおよび Naイオンなどを想定し、これらイオンの濃 度変化のc波への影響を検討した。

### II 方 法

実験方法は、前報<sup>8)</sup>に準じた. ウシガエル (bullfrog, Rana catesbeiana) の遊離神経網膜—RPE—脈絡膜標本 (以下,標本)を灌流用チェンバー (図1,以下,チェン バー)に装塡し、まず、標準液(溶質,mM:NaCl,94.0: NaHCO<sub>3</sub>,15.0:glucose,10.0:KCl,2.0:CaCl<sub>2</sub>,1.8: MgCl<sub>2</sub>,1.0) あるいは標準液に10mM塩化コリンを添 加した液 (下記参照)を灌流して安定な ERG を得た後, Ca イオン,Mg イオンまたは Na イオン濃度を変化させ た灌流液に切り替えて安定な ERG が得られるまで



図1 標本保持板(上)および灌流用チェンバー(下) の模式図.

光刺激は上方から照射された(図では略).ナイロン 網に載せられた標本は2枚のアクリル樹脂板に挟ま れ、2枚のアクリル樹脂板はシリコン真空グリース を介して圧着された.次いで圧着された2枚のアク リル樹脂板は灌流用チェンバーを2つに仕切るよう に挿入され、アクリル樹脂板周囲にはアクリル樹脂 板前後の槽が交通し得ないようにシリコン真空グ リースが塗布された.2枚のアクリル樹脂板には直 径3mmの孔があけられ、その孔を通じて標本の神 経網膜側および脈絡膜側は灌流液に接した.灌流は 重力によった. ERG 記録を反復し、再度対照液を灌流して ERG 変化の 回復を確認した。目的とする Ca イオン濃度あるいは Mg イオン濃度を有する灌流液(試験液)は、標準液中の CaCl<sub>2</sub>あるいは MgCl<sub>2</sub>のみを増減させることによって得 られた.目的とする Na イオン濃度を有する試験液は,標 準液中の NaCl と塩化コリンとを等モル置換することに よって得られた。また、灌流液中の Na イオン濃度を 10 mM 増加させる実験では、あらかじめ対照液として標準 液に塩化コリンを10mM濃度で追加した液を用いた。 灌流液は18℃の恒温槽内の容器に蓄えられ,95% O₂-5% CO<sub>2</sub>の通気によりその pH は 7.40±0.05 に保た れ、標本の網膜側および脈絡膜側に同時に3.0 ml/min の流速をもって灌流された. チェンバーの網膜側および 脈絡膜側の各槽内に設置した銀一塩化銀電極を介して導 出した trans-tissue potential を直流増幅 (MEZ-8201, 日本光電,東京)し,FMデータレコーダー(A 45, SONY, 東京)に記録し, 信号加算平均装置(ATAC-350, 日本光電,東京)に記憶させ,X-Y プロッター(WX 4401, 渡辺測器,東京)で描出した.

標準液灌流の下で 60 分間の暗順応後, 網膜面照度 0.4 lux, 持続時間 60 秒の白色刺激光を5分ごとに与え, 安 定した ERG(前対照 ERG)が得られるまで反復記録し た.次いで,標本の両側の灌流液を試験灌流液に換えて 30 分間暗順応した後,同様の刺激条件において安定した ERG(試験 ERG)が得られるまで反復記録した.さらに, 再び両側を標準液で灌流し 30 分間暗順応した後,同様に ERG を反復記録(後対照 ERG)し,その可逆性を確認し た.

ERG の描画に際しては, 網膜側が陽性の電位を上向き の振れとして示した.c波の振幅は, 基線からその頂点ま たは平坦部までの電位差とした.ウシガエルではc波頂 点付近はしばしば平坦であるため,頂点潜時の測定は困 難である.そこで,光刺激時からc波振幅の90%に至る までの時間(以下,c波rise time)をc波の時間経過の 指標とした.

対照 ERG の波形は標本ごとに異なるので、それぞれ の前対照 ERG の c 波振幅および rise time に対する試 験 ERG のそれらの比を検討の対象とした。

# III 結 果

#### 1. 灌流液中 Ca イオン濃度の c 波に及ぼす影響

図2に灌流液中のCaイオン濃度を標準の1.8 mMから(図2,対照)0.4,1.0,2.4 および4.0 mMに変化させたとき(図2,試験)のERG変化の例を示す.標準液および試験液灌流時のいずれにおいてもb波(刺激開始直後の陽性棘波),c波(b波に続く緩徐な陽性波)およびd波(刺激終了直後の陽性棘激)が認められた.図3に試験灌流液中Caイオン濃度と試験ERGc波振幅対前対照ERGc波振幅比(以下,c波振幅比)(図3上)お





4 組の応答はそれぞれ異なる標本から得られた.対 照は標準液灌流時の,試験は試験液(Ca イオン濃度 を波形の右側に示す)の灌流時の応答をそれぞれ示 す.最下段は刺激光の点滅を示す(図4および6で も同様).白色刺激光強度網膜面0.4 lux,持続時間 60 秒,直流増幅(図4および6でも同様).

よび試験 ERG c波 rise time 対前対照 ERG c波 rise time 比 (以下, c波 rise time 比) (図 3 下) との関係を 示す (n=16). 試験灌流液中 Ca イオン濃度が 0.4~6.0 mM の範囲で, c波振幅比はその濃度の増加とともに低 下した.c波振幅比と試験灌流液中 Ca イオン濃度の対数 との一次相関係数は-0.835 であったが, Ca イオン濃度 が 3.0~6.0 mM の範囲では c波振幅比低下の程度は 0.4~3.0 mM の範囲のそれ比べて著しいように見受け られた.c波 rise time は灌流液中 Ca イオン濃度が 2.4 mM の 2 例および 4.0 mM の 1 例では前対照の 120% を超えて増加したが, c波 rise time 比と灌流液中 Ca イ オン濃度の対数との相関は少なかった (相関係数:+ 0.529). なお, 図 2 に示す 4 例を含めて, すべての灌流 液中 Ca イオン濃度を変化させる実験(n=16)で ERG の 変化は可逆的であった.

#### 2. 灌流液中 Mg イオン濃度の c 波への影響

図4に、灌流液中 Mg イオン濃度を標準の1.0 mM か ら、0.5、2.0、3.0、4.0 および5.0 mM に換えたときの ERG 変化の例を示す.図5に、灌流液中 Mg イオン濃度 と c 波振幅比(図5上)および c 波 rise time 比(図5下) との関係を示す(n=15).c 波振幅比は灌流液中 Mg イオ ン濃度が0.5~5.0 mM の範囲で灌流液中 Mg イオン濃 度の増加とともに減少する傾向があり、c 波振幅比と灌 流液中 Mg イオン濃度との対数との相関係数は-0.896 であった.灌流液中 Mg イオン濃度が4.0 mM および 5.0 mM の各 1 例では、c 波振幅は前対照 ERG の 80% 未満に減少した.c 波 rise time 比と灌流液中 Mg イオン





横軸に対数目盛で灌流液 Ca イオン濃度を,縦軸に 直線目盛で標準液 (Ca イオン濃度 1.8 mM) 灌流時 の c 波振幅または c 波 rise time に対する試験液灌 流時の c 波振幅比(上段)または c 波 rise time 比(下 段)を示す.縦軸および横軸の設定は図5および7 でも同様.黒丸は試験液灌流時の振幅比または rise time 比を示し,白丸はすべての標本における標準液 灌流時の比すなわち 100%を表す (図5 および7 で も同様).

濃度の対数との相関は少なく(相関係数:+0.520),灌
 流液中 Mg イオン濃度が上記の範囲内でc波 rise time
 は対照の 20% 以内の変化にとどまった.なお、すべての
 灌流液中 Mg イオン濃度を変化させる実験(n=15)で、
 ERG の変化は可逆的であった。

#### 3. 灌流液中 Na イオン濃度の c 波への影響

図6に、灌流液中 Na イオン濃度を標準の 109.0 mM から、119.0、104.0、99.0 および 89.0 mM に換えたとき のERG 変化の例を示す.図7に、灌流液中 Na イオン濃 度と c 波振幅比 (図7上) および c 波 rise time 比 (図7 下)との関係を示す (n=12).灌流液中 Na イオン濃度 が 89.0~119.0 mM の範囲で、c 波振幅の変化は 89.0 mM に変化させた 1 例を除いて前対照 ERG の 20% 以 内にとどまった.c 波振幅比と灌流液中 Na イオン濃度 の対数との相関は低かった (相関係数: -0.542).c 波 rise time 比は灌流液中 Na イオン濃度が 99.0 mM の 4



図 4 灌流液 Mg イオン濃度の変化による c 波波形 の変化の例.

4 組の応答はそれぞれ異なる標本から得られた。対 照は標準液灌流時の,試験は試験液(Mg イオン濃度 を波形の右側に示す)灌流時の応答をそれぞれ示す。



**波 rise time 比との関係.** 横軸に灌流液 Mg イオン濃度を,縦軸に標準液(Mg イオン濃度 1.0 mM) 灌流時の c 波振幅または c 波

rise time に対する試験液灌流時のc波振幅比(上 段)またはc波rise time比(下段)を示す.

例で平均 64.4%,標準偏差 8.56%と短縮した.c波 rise time 比と灌流液中 Na イオン濃度との対数の相関も低 かった(相関係数;+0.583),なお,灌流液中 Na イオン



図6 灌流液 Na イオン濃度の変化による c 波波形の 変化の例。

4 組の応答はそれぞれ異なる標本から得られた.対 照は標準液(Naイオン濃度:109.0 mM)灌流時の, 試験は試験液(Naイオン濃度を波形の内側に示す) 灌流時の,後対照は試験液灌流後に再び標準液を灌 流した時の応答をそれぞれ示す.



図 7 灌流液 Na イオン濃度と c 波振幅比および c 波 rise time 比との関係.

横軸に対数目盛で灌流液 Na イオン濃度を,縦軸に 直線目盛で標準液 (Na イオン濃度 109.0 mM) 灌流 時の c 波振幅または c 波 rise time に対する試験液 灌流時の c 波振幅比(上段)または c 波 rise time 比 (下段)を示す.

濃度を 89.0 mM および 99.0 mM に換えた実験の一部 では、後対照で ERG の可逆性がみられなかった(図 6).

## IV 考 按

光刺激による c 波発生の機構は,現在のところ以下の ように考えられている<sup>9)</sup>. 暗状態では視細胞外節(以下, 外節)に存在する c-GMP で開く光感受性陽イオンチャ ンネル(以下,光感受性チャンネル)から Na イオン, Ca イオン, Mg イオンなどの陽イオンが細胞内に流入し,内 節に存在する K チャンネルからは K イオンが流出して いる.暗黒時における外節の光感受性チャンネル開存は, 視細胞膜電位を K 平衡電位よりも脱分極側に保ってい る.これらの K イオン流入,K イオン流出および Ca イ オン流入はそれぞれ内節にある Na-K ポンプによる Na イオンの能動的排出,同じ Na-K ポンプによる K イオン の取り込み,および外節細胞膜に存在する Na-Ca,H 交 換器による Ca イオンの排出と平衡している.光刺激に より c-GMP ホスホジェステラーゼ (c-GMP 分解酵素)

が活性化され c-GMP が分解されると光感受性チャンネ ルが閉じ, 視細胞膜電位は過分極する. この過分極によ り K チャンネルからの K 流出は減少するが, Na-K ポン プはそのまま K イオンを取り込み続けるので, 視細胞内 節周囲, すなわち網膜下腔の K イオン濃度は低下す る<sup>100</sup>. c 波は網膜下腔の K イオン濃度低下による RPE アピカル膜および Müller 細胞の 過分極に由来す る<sup>4)~6)</sup>. 以下では, これらの説に基づき本報結果の解釈を 試みる.

c 波振幅は、本報で調べた範囲で灌流液中 Ca イオン濃 度の増加に伴って減少した(図3). それに対して、以下 のごとき解釈が考えられる.外節内では、Caイオンはグ アニル酸シクラーゼ (c-GMP 合成酵素) 抑制作用および ホスホジエステラーゼ活性促進作用を有し, c-GMP 濃度 を減少させる<sup>9</sup>. 細胞外高 Ca イオン濃度状態では, 光感 受性チャンネルから Ca イオンが外節内に流入し、細胞 内 Ca イオン濃度が増大すると考えられるから, c-GMP 濃度が低下する. それに伴い光感受性チャンネルは閉じ 細胞内への Na 流入が減少するため、細胞内 Na イオン 濃度が低下し、内節の Na-K ポンプ活性は低下する。し たがって、網膜下腔からの K 取り込み速度も減少し、光 刺激による網膜下腔のKイオン濃度低下の程度が減少 して c 波振幅が減少すると考えられる。細胞外高 Ca イ オン濃度状態では、上記の機序によって暗所での細胞外 Kイオン濃度の増大も同時に生じている可能性もあり, 細胞外高Caイオン濃度状態におけるb波の減弱(図2 最下段)は同一の実験系における細胞外高Kイオン濃度 によるb波の減弱®に矛盾しない. さらに, Gallemore ら<sup>10)</sup>によれば、Ca チャンネルの阻害剤である Co イオン は光による網膜下腔のKイオン濃度低下の振幅を増大 させ,かつ c 波振幅も増大させ,これらの変化には内節 の Ca チャンネルに対する Co イオンの作用が示唆され るというから、細胞外高 Ca イオン濃度が内節の Ca チャ

ンネルに及ぼす影響も可能性の1つとして挙げ得る.ま た, Caイオンや Mgイオンなどの2価陽イオンが光感 受性チャンネルを阻害する"可能性も考えられるが、こ の阻害作用が視細胞膜電位を脱分極側に固定した場合に のみ観察されること<sup>9)</sup>、および光感受性チャンネルが2 価陽イオンによる阻害作用から免れるのは細胞外2価陽 イオン濃度を極端に低濃度にした場合に限られる(すな わち,本報の実験条件では常に光感受性チャンネルは阻 害され得る限度まで阻害されている)こと<sup>9)</sup>などから、本 報で調べた Ca イオン濃度範囲では、光感受性チャンネ ル透過性は Ca イオン濃度変化によって変化しないと考 えられる.c波rise time と灌流液中 Caイオン濃度との 相関は少なかったが(図3下),対照液よりも高い灌流液 中 Ca イオン濃度においては c 波 rise time 比は 100% 以上であったから、細胞外高Caイオン濃度ではNa-K ポンプ活性が低下するのかも知れない.

灌流液中 Mg イオン濃度が 0.5~5.0 mM の範囲で, c 波振幅は灌流液中 Mg イオン濃度の増加とともに減少 した(相関係数:-0.896).細胞外高 Mg イオン濃度で は, 視細胞から二次ニューロンへのシナプス伝達が抑制 されることが知られており<sup>11)</sup>,それがc波振幅に影響す る可能性がある、ヒヨコ網膜において、細胞外高 Mg イ オン濃度では二次ニューロンから視細胞への負帰還が抑 制されるため、視細胞の光応答を反映する a 波は増大す るという10). 光による視細胞過分極が増大すれば網胞下 腔 K イオン濃度低下の程度も増大すると考えられ, すな わち,c波振幅も増大するはずである.しかしながら,本 報の結果は逆であるから、高 Mg イオン濃度による二次 ニューロン抑制が c 波に影響を与えたとは考えにくい. また、Caイオンと同様に Mgイオンが光感受性チャン ネルを阻害する可能性もあるが, 前述のごとく今回の Mg イオン濃度範囲では、光感受性チャンネルのコンダ クタンスは細胞外 Mg イオン濃度によっては変化しな い可能性の方が高い.本報結果を説明し得る仮説の一つ としては以下が考えられる. 生理的条件下では, 光感受 性チャンネルを介する暗電流のうち, Na 電流が 70%, Ca 電流が 15%, Mg 電流が 5% を占めると算出されて いる12). 仮に、細胞外高 Mg イオン濃度条件下で Na 電流 の割合が低下したとすると、視細胞内 Na イオン濃度が 低下し,その結果,内節における Na-K ポンプ活性も低 下し,光による網膜下腔Kイオン濃度減少の振幅も低下 し, c 波振幅も低下することを説明し得る.

細胞外 Na イオン濃度の変化は、視細胞内節の Na-K ポンプや RPE アピカル膜の Na-K ポンプ<sup>13</sup>, Na-K-Cl 共輸送体<sup>14)</sup>および Na-HCO<sub>3</sub>共輸送体<sup>15)</sup>など機構を介し て,c 波に関与し得ると考えられる.しかし,灌流液中 Na イオン濃度が 89.0~119.0 mM の範囲では,c 波振幅の 変化は1 例を除いて対照の 20% にとどまり,灌流液中 Na イオン濃度とc 波振幅との相関は少なかった.した がって、上記範囲内での灌流液中 Na イオン濃度変化は、 c 波発生機構を大きく変化させなかったと推察される. 灌流液中 Na イオン濃度の減少により、11 標本中 8 標本 で c 波 rise time 比が対照の 80% 以下に短縮した(図 7 下). この現象に対する説明は今のところ不明であるが、 灌流液中 Na イオン濃度を 89.0 mM および 99.0 mM に変化させる実験では、後対照で ERG の可逆性がみら れない例があった(図 6、後対照、上から1、3 番目の 波形)ことなどを勘案すれば、Na イオンの置換物質であ るコリンが今回の実験のように 60 分間に及ぶ灌流では 網膜に何らかの影響を与えるのかも知れない.

前報<sup>8)</sup>および本報で調べた各イオン濃度の範囲は,カ エルの血漿中イオン濃度の正常値(K,2.50~5.00 mEq/ *l*: Ca, 8.00~10.0 mg/dl: Mg, 1.92~9.12 mg/dl: Na, 88.0~113.0 mEq/*l*)<sup>16)</sup>にほぼ合致する.調べた各イオン 濃度範囲内でそれぞれを比較すると,細胞外のKイオン 濃度およびCa イオン濃度の変化はMgイオン濃度およ びNa イオン濃度の変化に比べてより大きくc 波振幅に 影響すると考えられた.本報結果は,c 波変動要因として 前報で述べた細胞外Kイオン濃度変化以外にも,細胞外 Ca イオン濃度に変化があり得ることを示唆する.

細胞外液電解質における c 波変動要因としては,本報 および前報<sup>®</sup>で調べた陽イオン以外にも Cl イオンや重 炭酸イオンなどの陰イオンが考えられるが,これらにつ いては続報で述べる.

稿を終えるにあたり、ご校閲いただきました河崎一夫教授 に深甚の謝意を表します.

#### 文 献

- Marmor MF, Lurie M: Light-induced electrical responses of the retinal pigment epithelium. In: KM Zinn, et al (Eds): The Retinal Pigment Epithelium. Harbvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 226-244, 1979.
- 輪島良平:硝子体手術の網膜への影響に関する研究
  I.イヌ網膜電図 (electroretinogram)の基礎的研究-網膜機能評価のための新しい実験モデルー。金沢十全医会誌 100:373-392,1991.
- 3) 田澤 豊: ERG c 波の臨床. 田澤 豊 (編). 眼科 Mook 14, 眼と電気生理, 金原出版, 東京, 151-161, 1980.

- Steinberg RH, Linsenmeier RA, Griff ER: Three light-evoked potentials of the retinal pigment epithelium. Vision Res 23: 1315–1323, 1983.
- Faber DS: Analysis of slow transretinal potentials in response to light. Ph D Thesis, State University of New York, Buffalo, 1969.
- Karwoski CJ, Proenza LM: Relationship between Müller cell responses, a local transretinal potential and potassium flux. J Neurophysiol 40: 244-259, 1977.
- Miller SS, Steinberg RH: Passive ionic properties of frog retinal pigment epithelium. J Membr Biol 36: 337-372, 1977.
- 8) 高比良雅之,藤井 茂,上田満之,白尾 裕:ERG c 波変動要因の研究一細胞外 K+濃度一.日眼会誌 95:556-561,1991.
- 中谷 敬:光受容細胞における c-GMP で開くカチ オンチャンネル.蛋白質 核酸 酸素 430:182-194, 1989.
- 10) Gallemore RP, Steinberg RH: Cobalt increases photoreceptor-dependent responses of the chick retinal pigment epithelium. Invest Ophthalmol Vis Sci 32: 3041-3052, 1991.
- Gallemore RP, Griff ER, Steinberg RH: Evidence in support of a photoreceptoral origin for the light peak substance. Invest Ophthalmol Vis Sci 29: 566-571, 1988.
- 12) Nakatani K, Yau K-W: Calcium and magnesium fluxes across the plasma membrane of the toad rod outer segment. J Physiol 395: 695-729, 1988.
- 13) Hughes BA, Miller SS, Joseph DP, Edelman JL: c-AMP stimulates the Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> pump in frog retinal pigment epithelium. Am J Physiol 254 : C84 --C98, 1988.
- 14) Adorante JS, Miller SS: Potassium-dependent volume regulation in retinal pigment epithlium is mediated by Na,K, Cl cotransport. J Gen Physiol 96: 1153—1176, 1990.
- 15) Hughes BA, Adorante JS, Miller SS, Lin H: Apical electrogenic Na-HCO<sub>3</sub> cotransport. A mechanism for HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> absorption across the retinal pigment epithelium. J Gen Physiol 94: 125 -150, 1989.
- 16) La Cour M: Rheologic sodium-bicarbonate cotransport across the retinal membrane of the frog retinal pigment epithelium. J Physiol 419: 539 -553, 1989.