

日本産カブトガニの複眼の数量的研究

東京女子医科大学第2解剖学教室(主任 飯沼守夫教授)

保 倉 進
ホ クラ ススム

東京女子医科大学菊地生理学教室(主任 菊地鎌二教授)

植 木 キ ク 子
ウエ キ

(受付 昭和39年4月4日)

アメリカ産カブトガニ(*Limulus polyphemus*)の複眼中の個眼の構造については古くから報告されている(Watase, 1890¹³); Demoll, 1914¹⁴); Hartline, Wagner & MacNichol, 1952⁶); Waterman & Wiersma, 1954¹⁵). またその複眼の電気生理学的研究は, Hartline (1934)⁴)により始められ, 単一視神経から誘導されるインパルス頻度と光刺激との見事な関係が求められた. この関係は感覚器から出される情報の基本的パターンとして広く知られている. その後 Hartline⁶)らは複眼中の単一個眼の細胞内より光照射によつて得られる活動電位を初めて記録した. この活動電位は2種のものから成つており, 緩電位とそれに重畳するスパイク電位とである.

一方, わが国においても日本産カブトガニ(*Tachypleus tridentatus*)の複眼に微小電極法を適用し, 光照射により類似の活動電位の記録が行なわれ, 緩電位の種々の性質とスパイク電位との関係が明らかにされた⁸⁾¹²⁾. その後のアメリカにおける *Limulus* の複眼についての研究によつて, 両者の電気的活動は殆んど相違がないことがわかつた²⁾. しかし, 緩電位の発生部位などについては未解決な問題が残されている (Fuortes, 1958²); Tomita, Kikuchi & Tanaka, 1960¹²); Kikuchi & Tazawa, 1960⁸)).

本研究はこれらの点に関する研究を進めるため, *Tachypleus* の複眼の構造を明らかにし, *Limulus* の複眼との異同を検討する目的を以て企てられた形態学的研究の一環である. *Tachypleus*, *Limulus* の側眼に関する比較形態学的ならびに数量的研究は既に報告されている¹⁴⁾. 本報告では, 主として *Tachypleus* の複眼, および視神経に関する計測結果について述べる.

方 法

計測は体重 0.4~3.0kg (prosoma の横径16~30cm)の日本産カブトガニ (*Tachypleus tridentatus*) の側眼および視神経の別出標本について行なつた. まず, 体重および prosoma の横径を測定した後, 側眼を中心にして 2×4 cm位に甲殻を切開し, メスを使用し組織を剥離しつゝ側眼のついた甲殻片を上部から外方向に向つて離し, 側眼裏面より前中心部に向つて走る視神経を露出する. 視神経を側眼より約 2.0~3.5cm離れた部位で, 細い糸で結紮した後切断, 他方を側眼裏面で 5 mm位の部位で切断, 直ちに10%中性ホルマリンあるいは Bouin 氏液で固定した.

複眼中の個眼に関する計測は角膜を用いることにした. 標本別出後, 側眼裏面にキチン質の basket のない場合は裏面から網膜と上皮などを除去し, crystalline cone のついた角膜のみとする. キチン質の basket のある場合は角膜縁にカミソリの刃で切開を加え, 角膜のみを取りだした後, 同様に網膜と上皮を除去して角膜標本作つた.

Susumu HOKURA and Kikuko UEKI (Department of Anatomy and of Physiology, Tokyo Women's Medical College): A quantitative study on the lateral eye of Japanese horseshoe crab.

側眼の面積：側眼の面積の測定のために、まず角膜標本のレプリカを Sump 法によつて作製した。できたレプリカを透過光で撮影し、キヤビネサイズの角膜の陽面を作り、プラニメーターを用いて面積を測定した(第1図)、なお角膜の弯曲による誤差は無視した。

個眼の数：上記の角膜のレプリカの陽面に鉛筆で20mm×10mmの柵目を書き、血球算定の場合と同様の要領で各々の柵目中の個眼をマークしながら数えて合計し総数を得た。

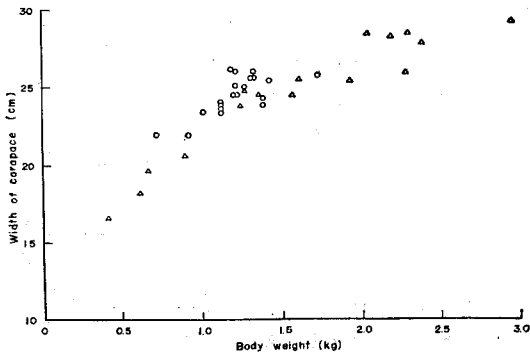
神経線維の計数：視神経を10%中性ホルマリン液中で固定後付着物を除去し、約3mmに順次に切り、型のごとく脱水、パラフィン中に(あるものはセロイジン中に)包埋し、9 μ の連続切片を作り、ヘマトキシリン・エオジン染色をした。斜断される場合が多く、これらは計数に不相当であるので、鏡検により横断されたものを選びだし、顕微鏡写真を撮影した。このネガをキヤビネサイズに引伸し、視神経横断像を得た。これに鉛筆で10mm×10mmの柵目を書き、上記個眼数の場合と同様に計数した。

結 果

I 側眼の面積と個眼数について

第1表に、計測した動物の体重および prosoma の横径を掲げた。注に示してある chitin basket の有無および carapace の硬軟は、種々の計測にはあまり関係がないことがわかった。体重と prosoma の横径との関係を第2図に示した。当然のことながら、性別に関係なく体重が増加するにつれて prosoma の横径は増大し、これらの相関係数は0.88であつた。

側眼面積：第3図は側眼の面積と prosoma の横径との関係を示したものである。横径が増加するにつれて側眼の面積は増大する。

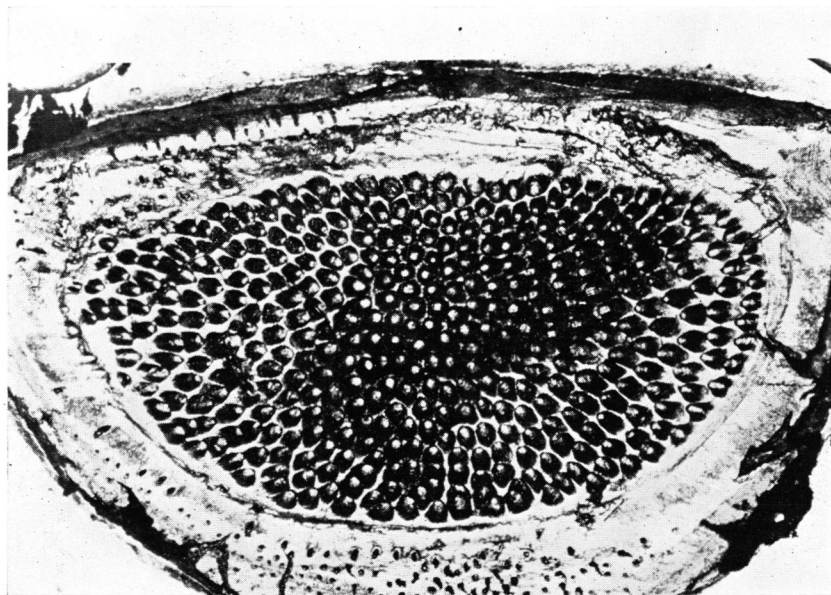


第2図 体重と prosoma (carapace) 横径との関係：○は雄，△は雌を示す。

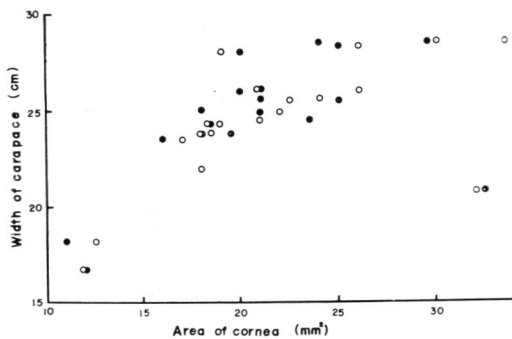
第1表 Description on the animals used for preparations Horseshoe crab

No.	Body weight	Size	Sex	Remarks
1	2.35kg	28.0cm	F	
2	2.25	26.0	F	
3	2.25	28.5	F	
4	1.10	23.7	M	
5	1.97	20.8	F	
6	2.00	28.5	F	soft carapace
7	2.15	28.3	F	
8	1.70	25.8	M	chitin basket (—)
9	0.90	22.0	M	
10	1.25	25.0	M	
11	1.00	23.5	M	
12	1.19	26.0	M	soft carapace
13	1.30	25.5	M	
14	1.31	25.6	M	
15	1.18	24.5	M	
16	0.60	18.2	F	chitin basket (—)
17	1.25	24.9	F	
18	1.35	24.3	F	chitin basket (—)
19	1.10	23.8	M	
20	0.40	16.6	F	chitin basket (—)
21	1.40	25.4	M	
22	1.10	23.3	M	
23	0.70	21.9	M	
24	0.88	20.6	F	
25	1.19	24.5	M	
26	1.90	25.5	F	
27	2.26	28.6	F	
28	1.22	23.8	F	
29	1.16	26.1	M	
30	1.36	23.8	F	
31	1.20	25.1	M	
32	1.30	26.0	M	

個眼数：第4図には prosoma の横径と個眼数との関係を示してある。性別に関係なく350~400の個眼をもつものが70%余を占めている。横径と個眼数との相関係数は0.05で、これら間には有意な相関関係はみられなかつた。左右側眼中の個眼数については、第5図に示した通り45°の線上近くに配列するので、殆んど差がないといえる。第6図は側眼の面積と個眼数との関係であるが、これらの相関係数は0.4ではつきりとした相関関係は得られなかつた。換言すれば、各個眼に対応する角膜の面積は個体によりまちまちで、2倍以上に変動することがわかつた。



第1図 角膜のレプリカ像：動物番号 No. 2
右側眼，個眼数 371個。

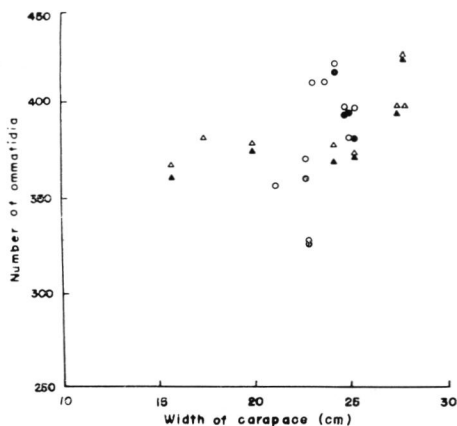


第3図 角膜の面積と prosoma (carapace) 横径との関係：○は左側眼，●は右側眼を示す。

II 視神経線維の数について

視神経線維を6例において観察した。第2表はその神経線維数を示したものである。この表によりわかるごとく、前著者¹⁵⁾の報告する数より一般に少なかった。本例においては、神経線維数が3,080から929であった。同一標本の近接する切片から得られた線維数の変動はおおよそ30%以内であった。

第7図Aは神経線維数の多いもので、神経上膜と神経周膜が存在する、これは個眼に近い部位のものである。第7図Bは神経線維数の少ないもの

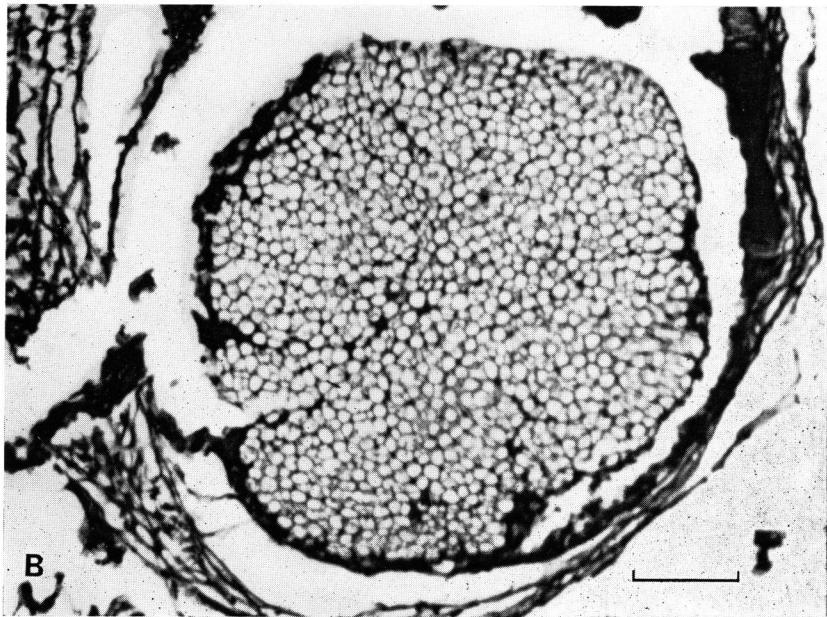
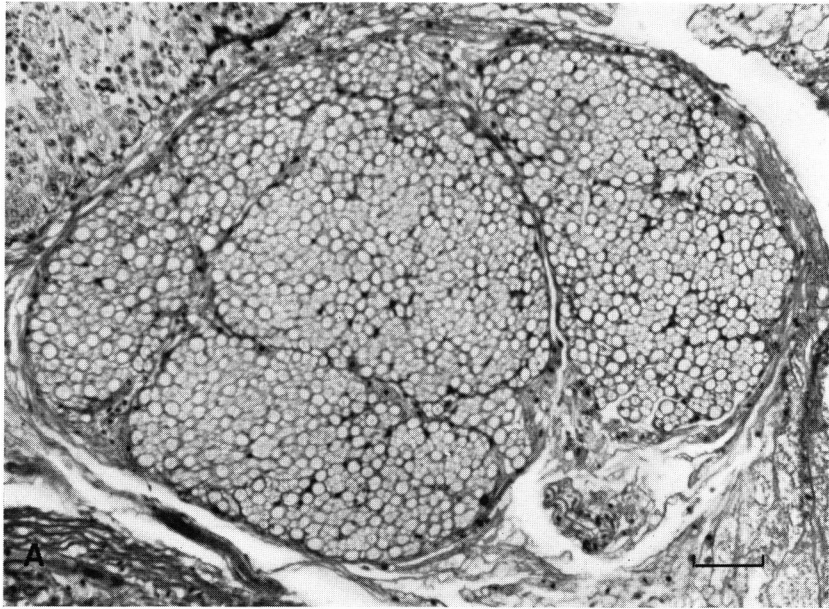


第4図 prosoma (carapace) 横径と個眼数との関係：○は雄の左側眼，●は雄の右側眼，△は雌の左側眼，▲は雌の右側眼を示す。

で、第7図Aと較べると神経上膜は認められず、神経周膜のみが存在する。これは個眼より離れた中枢側のものである。このように神経線維を計数した標本が切りだした部位により異なるものと考えられる(要考察参照)。

考 察

先に述べたように Waterman (1954)¹⁴⁾は、

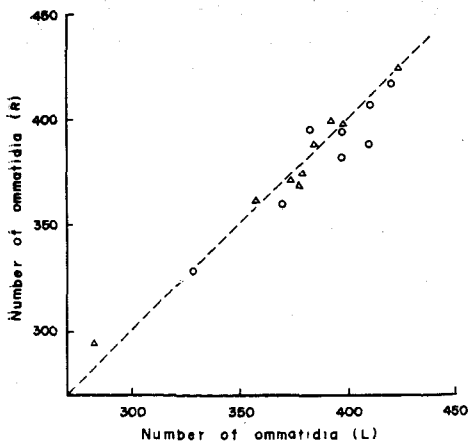


第7図 *Tachyleps tridentatus* の視神経：標本は10%ホルマリン固定，ヘマトキシリン・エオジン染色を行なった。A, Bは各々異つた標本から得たもので，スケールは各々50 μ である。

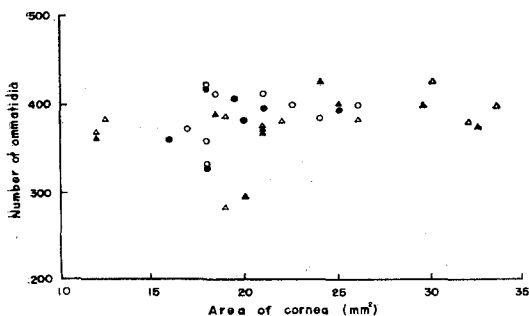
- A. 側眼近傍と思われる横断面で，神経線維数が3,080本であり，これは神経線維数が多いものである。視神経は血管に接している。
- B. 側眼より約2.5cm離れた部分の横断面で，神経線維数が929本と少ないものであり，視神経は血管内に入っている。

第2表 視神経線維数

Mark	No. of nerve fiber
a	2,742
a	2,860
a	3,049
b	3,080
c	2,104
c	2,350
c	2,403
d	1,346
d	1,337
e	1,436
e	1,746
e	1,737
f	937
f	950
f	929



第5図 左右の個眼数の比較：○は左側眼，△は右側眼を示す。



第6図 角膜の面積と個眼数との関係：○は雄の左側眼，●は雄の右側眼，△は雌の左側眼，▲は雌の右側眼を示す。

既に *Limulus* と *Tachypleus* の発育と側眼とに
 関して詳細な比較的研究を發表している。すなわ
 ち、両者の

- 1) Prosoma の横径—側眼のついている部位
 での prosoma の腹部の外徑。
- 2) Opisthosoma と結合する prosoma の中央
 における prosoma の縦徑。
- 3) Opisthosoma の中央部における前後徑。
- 4) Telson の長さ。
- 5) 側眼の縦徑。
- 6) 側眼の横徑。
- 7) 個眼数。

を測定して相互の関係を求めている。その結果に
 よれば、*Tachypleus* の場合 prosoma の横徑が

大きければ大きい程 telson は長く、opistho-
 soma は *Limulus* より長くなる(Fig. 3, Wate-
 rman¹³⁾)。また、側眼の長さも横徑の大きさに
 比例して長くなるが、常に同一横徑の *Limulus*
 の側眼の長さより短かい。*Tachypleus* の側眼は
 孵化(hatching)の時 *Limulus* のものより約60%
 大きいが、充分成熟したと思われる同長の pro-
 soma をもつた両者を比較すると、*Tachypleus* の
 側眼は *Limulus* の約 $\frac{1}{2}$ となるという。また、個
 眼数は孵化時の *Limulus* では6個で、第2回の脱
 皮(mold)の時27個で最終的には700~800個に
 なり1例では1611個であつたという。これから
 すると成長過程における *Limulus* の個眼の増加
 率は200ということになる。一方、*Tachypleus*
 では孵化の時は24個、成熟したものの最大のは
 466個であり、prosoma の長さ(縦徑—したが
 つて横徑も)と個眼数の対数はほぼ比例するとい
 う(Fig. 7, Waterman¹⁴⁾)。

著者らの結果では個眼の最大値は424個であ
 り、ほぼ Waterman の測定結果に近い。平均値は
 380で prosoma の横徑との間に必ずしも明確な
 関係が得られなかつた。このことは、個眼の面積
 と prosoma の大きさとの関係(Fig. 3)によつ
 て示されており、さらに個眼数は側眼の面積に関
 係なくほぼ一定(Fig. 6)であるという結果を

得ている。この事実は大きな *Tachypleus* では個眼の占める角膜の面積が広いこと (crystalline cone も大きい) を示すわけであるが (Fig. 5), このことが個眼の大きさ, 個眼中の retinula cell や eccentric cell の数にさらに光受容器の機能に対してどのように影響するか不明である。

Tachypleus と *Limulus* の retinula cell と eccentric cell の大きさについては固定条件その他で正確な比較はできないが, 個眼の数, 側眼の面積, retinula cell の数 (未発表) から推定すると大差ないことが予想される。

Limulus の視神経については Waterman と Wiersma (1954)¹⁵⁾ が記載しているに過ぎない。*Limulus* において軸索の数が 1 例では 4,500 であつたという。しかも約 2.5 μ のものが大部分を占め, 6 μ 付近のものが 790 本, 7.5 μ 以上のものが 32 本であつたという。この中最も太いものは rudimentary eye からのものだろうという。約 6 μ のものが 790 本という数は個眼数に近く, おそらく eccentric cell からのものであり, インパルスを伝えるのであろうという。約 2.5 μ のものは retinula cell のものであろうという。計算してみるとこの数は 3,678 本ということになる。

Demoll¹⁾ は retinula cell の数を 10~15 というが, 著者によつては 10, 14~16, 10~20 という数をあげている (Demoll¹⁾, Hartline et al., 1951⁶⁾; Miller, 1957¹⁰⁾)。今仮りに 10 個としても retinula cell が 1 本宛線維を出すことが知られているので (Watase, 1890¹³⁾; Demoll, 1814¹⁾; Hartline et al, 1952⁶⁾; Miller, 1957¹⁰⁾), retinula cell からの線維総数は 7,900 本となるから実測値はその半分となり, 大きな相違を生ずる。

Tachypleus の視神経についてはまだ報告をみないが, その横断像は *Limulus* のもの (Fig. 4, Waterman & Wiersma, 1954)¹⁵⁾ と異り, 同じ太さの線維が群をつくらないで線維の太さが異つたものがほぼ一様に分布している。

著者らの測定結果は, 側眼近傍のものから得られたと思われる標本では 3,080 本で, retinula cell からの線維を含めて $9 \times 380 = 3,420$ 本となり, 実測値と約 10% の差があるに過ぎないが, 側眼か

ら離れたところのものは最も少ない数としても 929 あり, 個眼数の 2 倍となる。とにかくこのことは何れかの線維がこの間で消失することを示している。eccentric cell の線維のみがインパルスを伝えるとすれば, 消失するのは retinula cell からの線維ということになる。この点は個眼数の測定方法, 線維数の測定方法 (光学顕微鏡で認め得ない細かい線維となつていることも考えられる) のいずれかにより大きな誤差を招く危険があるが, 後者による危険の方がずっと大きいと考えられる。この点の解決は今後の測定方法の改良に待つほかない。

目下同一視神経について側眼の近傍と 1.5~2.0cm 離れた部位の線維数の比較を行なつていたので, 将来幾分信頼すべき報告が得られると思われる。

要 約

日本産カブトガニ (*Tachypleus tridentatus*) の prosoma の横径 16~30cm のもの 21 匹について側眼および視神経の数量的観察を行ない, 次の結果を得た。

1) 側眼の面積と prosoma の横径との間に相関関係が認められ ($r=0.6$), prosoma の横径は体重に対応することがわかつた。

2) 単一側眼中の個眼数と prosoma との間には有意な相関関係はみられず ($r=0.05$), 個眼数は最大 424, 最小 283, 平均 380 個であつた。

3) 左右の側眼中の個眼数の間には密接な相関関係 ($r=0.96$) が認められた。

4) 側眼裏面に chitin basket が見られたものは, 32 例中 4 例で, prosoma の大きさ, 性, carapace の硬さの間には特別な関係はみられなかつた。

5) 視神経中の線維の計数を行なつたところ, 部位により線維数が異なることが推定された。

稿を終るにあたり, 御援助, 御校閲をいただいた飯沼守夫教授, 菊地録二教授に感謝致します。

参考文献

- 1) Demoll, R.: Die Augen von *Limulus*. Zool Jhrbch Anat Abt 38 443 (1914)
- 2) Fuortes, M.F.G.: Electrical activity of

- cells in the eye of *Limulus*. Amer J Ophthal 46 (5, Pt. 2) 210 (1958)
- 3) **Fuortes, M.F.G.:** Initiation of impulses in visual cells of *Limulus*. J Physiol 148 14 (1959)
 - 4) **Hartline, H.K.:** Intensity and duration in the excitation of single photoreceptor units. J cell comp Physiol 5 229 (1934)
 - 5) **Hartline, H.K. and C.H. Graham:** Nerve impulses from single receptors in the eye. J cell comp Physiol 1 227 (1932)
 - 6) **Hartline, H.K., H.G. Wagner, and E.F.Jr. MacNichol:** The peripheral mechanism origin of nervous activity in the visual system. Cold Spr Harb Symp quant Biol 17 125 (1952)
 - 7) 飯沼守夫・保倉 進・館 澄江・菊地鏢二：
カプトガニ (*Tachypleus tridentatus* Leach)
の構造について。東女医大誌 33 429 (1963)
 - 8) **Kikuchi, R. and M. Tazawa:** Effect of intensity, duration and interval of stimulus on retinal slow potential. In Electrical Activities of Single Cells. 25. Tokyo: Igakushoin (1960)
 - 9) **Lipetz, L.E.:** Response pathways to electric stimulation in the *Limulus* eye. Amer J Ophthalmol 46 (3 Pt. II) 5 (1958)
 - 10) **Miller, W.H.:** Morphology of the ommatidia of the compound eye of *Limulus*. J Biochem Cytol 3 421 (1957)
 - 11) **Ratliff, F., H.K. Hartline, and W.H. Miller:** Spatial and temporal aspects of retinal inhibitory interaction. J Optical Soc Amer 33 110 (1963)
 - 12) **Tomita, T., R. Kikuchi, and I. Tanaka:** Excitation and inhibition in lateral eye of horseshoe crab. In Electrical Activities of Single Cells. 11. Tokyo: Igakushoin (1960)
 - 13) **Watase, S.:** On the morphology of the compound eye of arthropods. Studies Biol Lab Johns Hopkins Univ 4 287 (1890)
 - 14) **Waterman, Talbot H.:** Relative growth and the compound eye in Xiphosura. J Morph 95 125 (1954)
 - 15) **Waterman, Talbot H. and C.A.G. Wiersma:** The functional relation between retinal cells and optic nerve in *Limulus*. J Exp Zool 126 59 (1954)