SOME OBSERVATIONS ON THE NEURONAL MECHANISM OF
OPTOKINETIC NYSTAGMUSBy
A. WATANABE*From the Department of Oto-Rhino-Laryngology, Niigata University School of Medicine
(Chief: Prof. M. Morimoto, M.D.)**The Brain Research Institute, Niigata University School of Medicine
(Director: Assist. Prof. N. Maruyama, M.D.)*

Unitary activities were recorded from occulo-motor nucleus and optic nerve in rabbits by means of super-fine microelectrodes with the aim at clarification of neuronal mechanism concerning the reflex arc of optokinetic nystagmus.

1) The unitary activities of occulo-motor nucleus when optic nystagmus was produced were as follows:

The discharge rate increased or decreased with turning an optical cylinder till it reached to a certain rate, which continued to the beginning of nystagmus. This phenomenon made us consider that bulbs were kept in a deviated position.

The impulses to the ocular muscle which rested in quick phase decreased promptly to a minimum discharge rate just before the beginning of a quick phase and increased gradually with the beginning of slow phase. The change of discharge rate of the impulses to the ocular muscle which contracted in quick phase corresponded to the course of nystagmus.

2) The ocular movement recorded with electronystagmography was accelerated towards the foveo-petal direction of the image of a stripe when discharges of an optic nerve fiber which derived from the area close to the fovea were increased.

Discharges of an optic nerve fiber with derived from the area close to the fovea showed constantly marked increase when the image crossed over the receptive field by foveo-fugal shifting; on the contrary this marked increase was not shown by foveo-petal shifting of the image.

When the image left the fovea in slow phase, ocular movement was so accelerated that the image could be caught on the fovea by increase of discharge from the nerve fibers derived from the area close to the fovea. Even when the image drew nearer to the fovea in quick phase, ocular movement was not accelerated and it decelerated intensively after the image crossed over and left the fovea.

3) In order to clarify the cause that the discharges of the unit derived from the area surrounding the fovea reacted a different way by shifting direction of the image, the unitary responses of optic nerve to shifting of stripes were examined in immobilized animals. An analysis of unitary discharges derived from periphery of the optic field revealed the existence of suppressive field on the eccentric side of and close to the receptive field. This unit showed the marked response by foveo-petal shifting of the image on the contrary to the unit derived from the area close to the fovea. These fact were considered advantageous for the formation of quick phase.

In the area around the fovea, suppressive field was considered to be on the concentric side of the receptive field, which, however, was to be proved.

【鳥居恵二名誉教授古稀記念論文】

視性眼振反射路の神経機序に関する研究序説

新潟大学医学部耳鼻咽喉科教室（主任：森本正紀 教授）

新潟大学医学部脳研究所（指導：丸山直滋助教授）

渡 辺 昭 夫
ワタ ナベ アキ オ

緒 言

視性眼振 optokinetic nystagmus は Bárány (1907)³⁾ が Eisenbahn-nystagmus と記載したのが全くの最初であるといわれている。

視性眼振の意義について福田³⁶⁾は、"視性眼振の発生は、移動する事物を的確に個々の動きとして認識させ、移動する事物に対し適応させる反射である。" といひ、視性眼振が網膜に映じた像を fovea で捕捉せんとする反射運動である、との考え方は現在多くの人から支持されている。

迷路性眼振との関連について森本³⁷⁾は、"廻転による人の眼振所見を検討すると、視覚の有無によつて量的変化がおこる。従来これを、廻転中の眼振は視覚によつて助長され、後眼振は抑制されるといつておる。これでは主客が逆だ。目をあけて廻転し廻転された場合、主役を演ずるのは視性眼振であり、前庭眼振は視性眼振がおこり易いようにこれを支持し、両者協力して fovea で物をつかんで central vision を可能ならしめる可く働いておる。" と述べている。即ち眼振反射に対しては迷路刺激よりも視刺激が基本的のものであり迷路はこれに対し協同的に働くものと考えている如くである。福田等も同様の見解をとつている。

視性眼振は、視対象の移動方向へ向う緩徐相とその反対方向への急速相、この2相より構成されるが、Kestenbaum (1930)³⁸⁾によれば、緩徐相は対象物を固視するためのものであり、急速相は眼筋を弛緩せしめんとする傾向とある方向に視軸を転換せんとする自発的な意志によるものである。としている。

Bárány (1921)⁴⁾は視性眼振解明には、1) 対象物に眼球を固定凝視せんとする impulse, 2) 動く対象物を追跡する impulse, 3) 続いて視野内に新に登場する対象物を把握すべく眼位を引き戻す impulse, 以上3種の impulse を必要とすると述べた。

急速相の由来に関して、Brunner (1936)³⁹⁾は中心位に眼球を戻さんとの眼反射であると述べ、Bender

(1954)⁴⁰⁾も眼球が中心位から離れる機構（緩徐相を形成する機構）があると同様に、眼球を中心位に引き戻さんとする機構（急速相を形成する機構）があるとし、後者を eye-centering と呼称した。即ち急速相は眼球を中心位に戻す機構であつて、新に視野内に現われる対象物に視軸を向けることが急速相になるという見解を否定している。

しかし上記の視性眼振機序に関する諸説は、いずれも未だ実証的な直接の証明を欠き、憶測の域をでていない。

視性眼振の反射弓として、網膜→視神経→大脳皮質→皮質視覚中枢→皮質下伝導路→動眼神経→眼筋、この経路を想定するものもあるが、脳破壊実験の結果よりして、大脳は眼振反応に調節的規制を与えているが基本的反射路は大脳を経由しない、との考え方が有力となりつゝある。又視器系と迷路系との密接な関連を強調するものも多い。

眼振発生の機序とその反射路については、従来各種の実験と考察がなされてきたが、その多くは脳中枢の各領域、核、経路を破壊又は切断して、眼振に及ぼす影響を観察して解析を試みている。しかし脳の各部や経路を意のままに正確に破壊することは非常に困難であり、又破壊による脳の血行障害はもとより種々の副損傷を起し、更に切断に際しては損傷部と neuron 連鎖を有する部位に一過性の shock とも称すべき diaschisis 現象が起る事も明らかにされている。又たとえ破壊実験によつてある程度の反射伝導経路を知り得たとしても、作動機序は破壊実験では絶対に証明できない。従つて視性眼振発現時に反射路各部の動作を直接記録する事が必要となるが、この種の研究としては筋電図を利用した研究が散見されるのみで、視性眼振反射弓の神経機序の解明に直接メスを加えてこれを実証したものはないといつても過言ではあるまい。特に知覚路側の観察は全く貧困で、網膜上を移動する対象物が、いかなる情報によつて映像の移動が伝えられるかさえ、生理学上今迄明かにされていない。

い有様である。

網膜及び視神経生理に関しては Hartline, Kuffler, Lennox, 本川, 富田等の業績があるが、いずれも光又は色光に対する反応の研究であつて、動く目標に関して研究の手を染めたものはない。

私は網膜上を動く線条がどのような情報として中枢に伝えられ、それがいかにして neuron を介して終局の nystagmus なる motor pattern になるか、その間の機構を追求せんとし、近年発達してきた微小電極法を用いて解明を試みた。

実験方法

実験動物としては体重 2kg 前後の家兎を用いた。視性眼振を解発させるには動物が覚醒しておることを必要とするので、比較的単時間に覚醒するように手術時の麻酔はネンブマール 0.3～0.5cc/kg の静注を行った。

現象の記録時には無麻酔の状態を必要とするため、動物の動きを最少限に防止せねばならない。そのため前手術として、先ず両側上腕神経叢を切断し、脊髄を第3腰椎の高さで離断した。背筋の運動を共に制限するためにはできるだけ高い位で脊髄離断を行うことが望ましいが、この高さより上では血圧低下、ひいては全身状態の悪化をきたすことが多い。又脳実質の搏動性又は呼吸性の動揺を除くために、小脳延髄槽又は第1頸椎と第2頸椎の間を開放して髄液の流出を計り、液圧を介して起る動揺を排除するよう努めた。

視性眼振の発現を必要としない観察の場合は、上腕神経叢切断、脊髄離断等はこれを行わず、クワレー剤（アメジゾール）の筋注及び静注を行つて体動を止め、人工呼吸器により人工呼吸を行った。いずれの場合でも気管カニューレを挿入し、又随時静注ができるように腋窩静脈で静脈カテーテルを挿入しておいた。室内温度は 26℃ 前後に保つて動物の保温に留意し、それにもかゝらず体温の低下を見た時には湯当ボを使用した。

本実験に用いた電極は極めて繊細であり、又眼振解発には殆んど無麻酔の状態を必要とするので、動物の固定には非常に難渋した。家兎は骨質が弱く充分に強力な固定ができないため、勢い多点固定となるが、固定点が多くなると動物の視野を塞ぐ結果となり、ひいては視性眼振の解発を妨げる事となる。従つて本実験には種々の特殊固定バーを考案した。固定器の原型は Clarke-Horsley 型で、口蓋、左右眼窩下縁、頭蓋左右側頭骨及び左右後頭骨の計7点で固定したが、各バーは固定点より直ちに視野外方向に折れ曲り、動物の視野内に入らぬよう

に配置した。

視性眼振解発にはドラムが従来慣用されているが、本実験には種々の障害を生ずる。実験装置の微細な動きも電極には大きく作用し、又装置を操作する上にもドラムの廻転は妨げになる面が多い。そこで Jung²⁴⁾の方法に準じ、ドラムを廻転する代りに線条光を廻転し円筒状のスクリーン上に投射する方式をとつた（第1図）。円筒スクリーンの後方は動物の視野に入らぬ部分だけ切除し、操作の便を計つた。線条数は全周 360° に 16 本であり、線条廻転は数分ないしは十数分 1 廻転程度の速度から徐々に加速的に廻転度を上昇させた。

第1図 A) 項及び C) 項の実験に用いた実験装置

第2図 B) 項の実験に用いた実験装置

Tube type Bulb Variohm Preamp.

移動目標に対する情報型式を観察するためには、眼球を固定して只1本の線条を移動する方式を取り、光源として長管球電球を使用した（第2図）。管球を垂直に立て、その表面の眼球方向に向う面上を細く約 1mm の間

隙を残してこれを線条光とし、その他の管表面は光線の洩らぬようすべて完全被覆した。線条光が明る過ぎると、暗室内の周囲が照射されるので、この間隙は濾紙を8枚重ねて貼り、1本の線条以外他は全く見えないようにした。この管球は眼球を中心点とした同心円上を水平に廻転する如く考案し、廻転面上には眼球の前方を 0° とし尾方を 180° とした目盛を附した。線条光の各位置はバリオームを管球と同軸に廻転するようにし、1.5Vの乾電池を利用して、バリオームによる分割電位差をオツシロスコープの1軸に導き管面上の高さで判定できるようにした(第3図)。

第3図 B) 項の実験に用いた実験装置模式図

動眼神経核誘導には、先ず頭蓋頭頂部骨を広く除去し、次いで硬脳膜を切開して大腦を露呈、両側大腦半球を左右に排して、上丘を露出する。これを貫いて、予め脳標本により計測した方向と距離に従つて、動眼神経核

に電極を刺入した。

視神経の露出には、前頭骨から頭頂部骨を広く除去し、硬脳膜を開き大腦を露呈、嗅球をほぼ中央で切断し、大腦の前半部を上後方に排すると、視神経が明視下におかれるので、直視下で電極を刺入した。視神経よりの誘導は常に視神経交叉前の左側神経束より行つた。

誘導電極は 3mol KCl を満したガラス毛细管電極を使用した。細胞外誘導が目的であつたので、電極抵抗は $10 \sim 20 M\Omega$ 、尖端口径は $0.2 \sim 0.5 \mu$ 位のものを用いた。

電極操作装置として Peterfi 型マイクロ・マニプレーター(成茂製)を使用し、固定器と共に1枚の金属板に固定して、動物と電極間は常に相対的に不動とした。視神経刺入に際しては、刺入角度の関係から、ミニアチア・マイクロ・マニプレーター(成茂製)を用いた。

眼球運動の記録には同心型針電極により、E.N.G. を誘導した。電極は $1/2$ 針に純銀エナメル被覆線を封入したもので、電極自身の分極電圧は常に $1mV$ 以下になるよう留意し、使用状態での電極抵抗は各々 $10K\Omega$ 以下とした。

超微小電極よりの電位 (unitary spike) は、cathode follower 前置増幅器を通し、同心電極よりの電位 (E.N.G.) は眼球自身の分極を保償するために、直流保償回路を通して、それぞれ別の自動補償型直流増幅器で増幅し、3光軸オツシロスコープで観察記録した。1軸に E.N.G. を1軸に unitary spike を、残りの1軸には時間目盛を入れた。

実験結果

A) 動眼神経核の放電様式

第4図は線条廻転時同一 unit より誘導された spike である。(1)は線条を左眼向きに廻転させた場合であり、(2)は右眼向き廻転の場合である。上が E.N.G. であり両図において左右逆方向に眼振が発現している。spike discharge は廻転方向のいかんにより眼振発現前にすでに spike rate が異り、眼筋の tonus が異つている事を示す。この tonus の変化は線条の廻転と同時に始まり、図中に見られる眼振緩徐相の経過とは一致して変化する。肉眼観察でも同時に線条廻転方向に眼球偏倚が起り、眼振の起つていない相では、偏倚した位置で眼球が固定されているのが見られる。

第 4 図

- (1) 眼振発現時の眼筋運動核の unitary discharge
(左眼向き廻転)
- (2) 眼振発現時の眼筋運動核の unitary discharge
(右眼向き廻転)

眼筋運動神経の unitary discharge は眼振発現前に、(1) では spike の間隔はせばまって密に、(2) では spike 間は離開し、廻転方向によつて逆の態度を示し、各々眼球の偏倚が起つている事を示している。こゝで注目しなければならないのは、眼振時の spike rate である。左右廻転いずれの場合でも、眼振発現に一致して spike rate に著明な変化が現われるが、(1) では、眼振急速相が起ると同時か、むしろ僅かに先んじて急激に tonus の減弱が見られるに対し、反対方向廻転即ち右眼向きに線条を廻転した(2)の場合は、眼振各相の経過に全く一致して spike rate が変化している。しかも左右廻転と共に、眼球は緩徐相方向に偏倚しており、偏倚した位置から直ちに急速相が発現する事を思わせる。急速相発現前に偏倚が更に緩徐相方向に増加する所見は全く見られなかった。

Bárányi によれば視性眼振解発には、先ず第一に視野内の対象物を凝視する事が主要な要素をなすとし、Jung (1953)²⁴⁾、Fischer (1956)¹⁴⁾ 等はこの際動く対象物に向けられる注意力の集中が眼振解発に重要な役割を持つと述べている。しかし眼振数の非常に少い状態、所謂つきの悪い状態ではいかなる眼位をとるか、説明していない。本実験の結果から見ると、眼球は緩徐相に偏倚したまゝ次の対象物を待っているかの如くである。しかも急速相が現われる時にはそのまゝの眼位から直ちに急速相に入る。Bender 等によれば急速相は眼球を中心位に戻

そうとする eye-centering によるものとし、又次の対象物に眼を戻すことは、視性眼振の急速相の機構に対して殆んど大した役割を演じていないと考えているが、eye-centering の機序としては、当然眼筋の tension receptor からの情報が必要と考えられるので、この説も上記所見から見るといさゝか疑問となる。即ち眼筋の緊張のみが原因で急速相が発現するものとすれば、急速相発現の直前に必ず最高の眼球偏倚が見られる筈で、急速相発現に先んじて緩徐相方向に眼球が更に偏倚してから、急速相が発現しなければならぬわけであるが、本実験の条件では急速相は緩徐相側偏倚の位置から全く直ちに起つている。Bender のいう eye-centering が関係しているとしても、本実験条件では別の因子をも考える必要がある。

Bender は又視性眼振は持続した刺激の最中にあつても時に短時間の自発的中断がある事があるが、これは恰も失神又は仮睡状態の如くであり、注意力の欠除によるのであらうといつている。本実験では眼振が発現しない状態でも、線条廻転中は眼球は緩徐相の方向に偏倚したまゝの形で待機しており、無反応とは言い難い。即ち急速相準備状態にあるものと思われる。眼球の待機位置については実験条件、実験動物のいかんによつて、当然異なる場合もあると思われるが、このような状態が認められる以上、眼振が発現しない事をもつて直ちに無反応と断ずるのは早計であらう。

本実験の所見からすると、視性眼振急速相の発現は、eye-centering の作用が関係するとしても、別箇の直接的因子により、眼球偏倚位において収縮していた筋が先ず弛緩し、しかるのちに拮抗筋が収縮して、急速相が形成されるものと解される。eye-centering は筋の tension receptor からの情報によるものであると思われるが、急速相発現の直接因子は、恐らく新に視野内に登場する対象物によつてもたらされる impulse であらう。続く緩徐相は、対象物の移動につれて眼球がこれを追跡するために起る眼球偏倚であり、この繰り返しが視性眼振を構成するのであらう。急速相緩徐相発現の原因は、前者は新な対象物に対する注視把握が主因であり、後者は移動する対象物の追跡と想像されるが、移動する線条が視神経にどのような興奮を惹き起し、視器から送られた情報がどのような機序によつて、上記の如き合目的運動を起すに必要な impulse に迄変形されるか、この問題を検討するには、視神経における反応様式の観察が必要

となる。次項にその所見を記そう。

B) 移動目標に対する視神経の放電様式

Hartline (1938)¹⁰⁾ は蛙の網膜に光を照射し、単一神経線維よりこれに反応する spike discharge を誘導し、discharge pattern を3つの type に分類した。即ち第5図に示す如く、光の照射時のみ response を示す on type, 光を遮断して初めて response を示す off type, 両者のいずれにも反応する on-off type の3型である。

視性眼振は、黒地に白い線条を引いたドラムでも、白地に黒い線条を引いたドラムでも発現されるのであるが、いずれのドラムでも on-off type の unit に対しては殆んど同じ response pattern を与える筈である。これに反し on type 又は off type の unit はドラムの線条の白黒いかによつて異つた response を示す事になる。従つて眼振反射には主として on-off type の unit が関係するものではなからうか。on-off type の unit は数も非常に多く、網膜上に万遍なく分布している事がわかつていたので、このような可能性は十分に考えられる。以下の実験では白線条を用いたが、黒線条を用いても on-off type については全く同様の結果を得られるものと思われる。

第5図 光刺激に対する視神経の unitary response (discharge rate diagram 模式図)

第6図(I)は、動物の眼球をクラーレにより不動化して、1本の線条を廻転した場合の視神経より誘導された unitary response である。実験には常に左眼を用い、視神経交叉前の左側神経束より誘導した。なおこの実験では同一 unit から非常に沢山の記録を必要とするために長時間を要するので、記録中 spike amplitude

第6図 (I) 移動線条に対する視神経の unitary response (type I)

(II) 散光の点滅に対する反応

(III) 線条光の点滅に対する反応

の変動を免れず、不本意ながらかゝるデータも採用せざるを得なかつた。但し spike amplitude の変化が gra-

dual で同一 unit からの誘導である事を確信できるものゝみ採用し、多少でも unit を乗換えた危険性のあるデータは破棄した。細胞外誘導のみを目標としているので、電極はやゝ太いが、それでも先端口径 0.5μ 以下のものゝみを用いているので、偶発的に unit の乗換えが起る事は比較的稀であつた。例えば第6図はすべて同一 unit からの記録であるが、(I)の(1)及び(II)に見られる如く amplitude の変動は gradual で unit の乗換えがなく、同一 unit からの記録であることは確信できる。

(I)は線条を移動した場合の記録で、(1)は線条を前方 0° 方向より尾方 180° 方向へ移動した場合である。線条の位置は光軸(第1軸)の高さで表わされており、この記録では左方より右方へ上昇している線がこれに相当し、線条が前方より後方へ移動する事を示している。この時網膜上の線条映像は逆に耳側より鼻側へと移動するわけである(第17図参照)。眼球は線条が 73° の位置にある時 papilla が照射される位置に固定されていた。(I)の(1)の discharge pattern を見ると、 $30^\circ\sim 33^\circ$ で明瞭な inhibition 次いで $33^\circ\sim 37^\circ$ で強い response を示している。(2)は線条を眼球の後方より前方へ廻転した場合で、第1軸は時間と共に下降している。網膜の線条映像は鼻側より耳側へ移動することになる。最初 $37^\circ\sim 32^\circ$ で強い response 次いで $32^\circ\sim 20^\circ$ で inhibition の起っているのが認められる。この unit では線条の移動方向により response と inhibition の配列が逆になつていたので、この unit は対象の移動を情報として伝える能力を有すると言う事ができよう。

(II)は室内灯の点滅効果を観察したもので、adaptation のおそい on effect response を示している。off の後にも spontaneous discharge より遙かに多い discharge rate を示している。しかし on response の adaptation がおそく、点灯中の最後でも spike rate が高いためかも知れないが、off によつて特に spike が増加しているとも言ひ難いので、on-off type とはいふ切れない。光の点滅はランプへの電源 switch の点滅で行つたため、立ち上りが鈍く、又 on, off の signal は switch on, switch off と一致させて入れてあるので、off の位置は光そのものゝ off と一致しない筈である。この point-off response の解釈には特に注意を要する。on, off いずれの response も立ち上りが悪いので on 又は off の直後の response pattern は定型的な型をとつていない。

(III)は第1軸の示す位置に線条を固定して、その位

置で管球の点滅を行つたものである。即ち網膜に対してはある程度の限局照射になつている。この場合も室内灯の場合と同様 on, off 効果の判定には注意を要する。response は 36° で最も強く現れ、明かに on type response である。inhibition は 20° と 26° の off の位置に最も明瞭に現われている。 13° では反応も抑制も殆んど見られない。

Hartline & Wagner (1952)²¹⁾は、カニの眼について1つの個眼に微小光照射を与え、神経線維より定常的な spike discharge が記録されている時に、隣接の他の個眼を照射すると、先の個眼の discharge が著明に減少する事を認め、これを lateral inhibition と名付けた。

Kuffler (1952)²⁰⁾は、猫の瞳孔から刺激光を送り、単一神経細胞の活動を記録し、その receptive field を測定した。同一 unit の同じ receptive field 内でも、中心部に光を当てた時 on response、周辺部に光を当てた時 off response、その中間帯の照射で on-off response を示す on-center unit と、周辺部照射で on response、中心部照射で off response の見られる off-center unit とがある事を知つた。そしてこの on field と off field は互に拮抗的に作用し合い、2個の微小光刺激を両 field に同時に与えると、弱刺激に対する response が抑制されることを見出した。このように on field と off field は互に拮抗的な抑制作用を有する事が確認されているが、この現象がカニの個眼における lateral inhibition と同じであるかどうかは疑問である。

沢・丸山⁴¹⁾等は、猫の眼球を破壊することなく視神経交叉前より誘導し、散光刺激に対する response を調べ、やはり on, off, on-off type を分類しているが、各 type の反応 pattern は蛙を用いた Hartline 等の報告と多少異つている。沢・丸山等はこの差を微小光刺激と散光刺激との差であるとし、動物の差や眼球の状態及び誘導部位の差に基因するのではないと考えている。即ち散光刺激では誘導 unit の反応野にも抑制野にも同時に刺激が加わるので、抑制野の影響は latency が長いために、第7図(2)の如き response 型を示したものとしている。抑制野の影響は latency が長いので、隣接 unit から網膜内で transe-synaptic に抑制を受けるものと推定し、やはり lateral inhibition と考え、Hartline の蛙の実験のデータにもこの傾向が現われている事を指摘している。

一般に lateral inhibition は全周囲から受けるものと見なされ、事実線条を固定して点滅した実験を仔細に点

第 7 図

- (1) Hartline: on type
 (2) Sawa & Maruyama: on type response
 on-off type inhibition
 (discharge rate diagram)
 (1)

検すると、多少とも抑制を与えている傾野は、反応野の両側にまたがっている場合が多い。しかし非常に強力な抑制野が特に1側のみ存在しているような unit では、対象の移動を情報化する事が可能であり、第6図の response pattern は正にこれに相当する。

第8図 移動線条に対する視神経の unitary response (type II)

これに反し第8図に示した unit では、抑制と反応が線条の移動方向とは無関係におこり、先ず抑制次いで反応という風に時間的前後で配列している。このような unit では対象の移動を情報化する事ができない。しかしこのような unit が全周からほぼ平等に抑制を受けているとは断言できない。何故ならば、本実験では限局照射といつても線条光を用いているので、抑制野と反応野が上下に配列していれば、全く同じ位置で抑制と反応が

起り、どちらへの移動でも、散光を単に点滅しただけの場合と同じ反応が起る事になる。全周から平等に抑制を受けるものか、あるいは上下配列であるかについては線条を横にして上下方向に移動すれば判明する筈であるが、残念ながらこの実験は行っていないので、一応両方の可能性を保留する事に止める。

第 9 図

- (I) 移動線条に対する視神経の unitary response (type II)

- (II) 移動線条に対する視神経の unitary response

- (III) 移動線条に対する視神経の unitary response

(Ⅳ) 線条光の点滅に対する反応

第8図の unit では、線条の移動方向に無関係に、先ず抑制次いで反応という配列をしているのに反し、第9図に示した unit では逆に先ず反応 次いで抑制という配列になっている。即ち第8図に示した例は、反応 unit が主として off effect response, 抑制 unit が主として on effect response であったのに反し、第9図の例では反応 unit が主として on effect response, 抑制 unit が主として off effect response を示したものであろう。第9図(Ⅲ)の線条の移動速度がおそい場合でみると、沢・丸山等の報告している on type response に on-off inhibition の加わった型の response を示している。(Ⅱ)の速い移動速度では、response が1箇所しか現われていないが、これは移動速度が速いために、点滅を急速に行つた場合と同様に on, off の inhibition が共に on response の終つた部分にでてきた ためと思われる。移動速度の速い場合でもおそい場合でも、線条が前方より後方へ移動した場合(第1軸が上昇する場合)の方が抑制が早く現われている。(Ⅰ)の中等度の移動速度で、線条の後方向き移動では spike 群が2群に分れて、おそい移動の場合と同じ型式の response を示し、線条の

前方向き移動では速い移動の場合と同じ pattern になっている。そのため一見後者の方が早期に抑制が現われるように見えるがこの場合も実は前者の方がより早く抑制がかゝると考えるべきである。従つてこの unit では抑制は全周から平等に受けているのではなく、網膜上では耳側寄りに dominant の抑制野が存在していることがわかる。

(Ⅳ)では124°で on-off response と off の inhibition が同時に現われており、off response では spike 群が2群に分れて、off の inhibition がある事を示している。122°では on の response を示し、119°で on の inhibition, 117°では on の inhibition と off response が現われている。response type が位置によつて異なり非常に複雑であるが、最も強い response は122°で、最も強い inhibition は119°に現われており、線条を廻転した場合と同様に抑制野が網膜上や耳側に寄つている事を示している。線条を固定して点滅した実験で、response pattern が非常に複雑であつた事については、Kuffler の実験で on, off, on-off 等の response type は unit 独特のものではなく、照射部位により反応 pattern が変わる事が明らかにされているので、あえて異とするに足らぬであらう。

第6図の unit の如く対象の移動を情報化し得るものを type I, 第8図の如く対象の移動を情報化し得ないものを type II と名付ける事とする。

さて、第9図の unit は強力な抑制を特定の側から受けていると考えねばならぬが、線条移動の場合は、response と inhibition が主として時間的前後に配列し、部位的な差は僅かしか現われない。従つて線条の移動を情報化する事ができず、type II に属すると思われる。しかし第9図の例は抑制野が片寄つているので、抑制野と反応野の配列は上下に重りの多い斜めの配列と考えられ、網膜上の位置と配列は第10図の如くであらう。抑制野と反応野が上下配列をしている unit では、上下に線条を移動した場合は type I として反応する筈で、本質的には type I であり、本実験条件下における見掛上の type II であるに過ぎない。眼はあらゆる方向に移動を感知しなければならないので、上下配列も斜配列も共に存在するのであろう。しかし、本質的な type II 即ち全周から全く平等に抑制を受ける unit もないとは断言できない。

抑制野と反応野の配列は、unit によつて種々である事はほぼ間違いないと思われるが、種々の方向性をもつ

第10図 網膜の模式図

第9図の unit の網膜上の位置及び反応野、抑制野の配列を示す

た unit がでたらめに網膜上に配置されているとすると、個々の unit としては対象の移動を伝え得ても、網膜全体の情報は統一を欠き、対象物の移動を伝えるに非常に不利となる。少くとも fovea 附近に関しては、fovea に近づくに従って感度のよい receptor が配列していると考えられるので、優位の inhibition はより感度のよい fovea 側の unit から受けるとすると、最も無理がない。即ち第11図に示した如く、fovea に抑制野が向いている放射状の配列をしているものと想像される。従つて配列の方向によつて決まる見掛上の type I と type II は、第12図の如き位置と配列になり、第10図の如き斜配列のものも type II に属する反応形を示すと思われる。

第11図 網膜の模式図

反応野と抑制野の配列方向（放射状配列）を示す

第12図 網膜の模式図

見掛上の type I, type II の位置及び反応野、抑制野の配列を示す

兎の網膜の神経線維は、模式図の如く前後に長い楕円形に分布しており（実際には図に示した以上に長軸が長い）、感受領もこれとほぼ一致するものと思われる。papilla はほぼこの中心に在つて、眼中央位では65°～85°の方向を向き、又10°～15°位下方を向いている。

fovea の位置は人により記載が異り、形態学的にはその存在を明かにできないとする説が有力である。従つて fovea の位置は生理学的に研究しなければならない。本実験だけのデータではこれを決定する事はできないが、前記の fovea を中心にして放射状に配列しているという予想が正しければ、恐らく30°附近に fovea が存在するものと想像される。従つて第6図の unit で抑制を示した領野は fovea そのものであろう。

第6図の unit は定型的な type I の反応を示しているが、on type の response のみを示す unit である。本項の冒頭に述べた如く、視性眼振に関係する unit が on-off type を示す unit であるという想定からすれば、この unit は視性眼振と無関係の unit であるかも知れない。又 on type unit では線条移動方向によつて、反応 pattern は異つても、discharge 量は同じ管である。しかるに on-off type の unit であれば反応野を過ぎてからも off response が残るので、inhibition がおくれれば、この off response が抑制されて discharge 量に差がでる筈である。即ち fovea 附近の unit でいえば、foveo-petal より foveo-fugal の方がより多くの discharge を出す事になり、このような機構があれば、fovea から対象が外れた時、対象物を再び fovea に戻す働きをするのに非常に好都合となる。これに反し、discharge 量には変りなく、pattern のみ異なる第6図の如き unit ではかなり複雑な中枢過程を経てからでなければ筋の tonus を支配できないであろう。

fovea 近傍の unit が抑制野を fovea に向けた放射状配列をなしているとの想定は、一度 fovea に捕えた対象を fovea で追跡するに好都合であるが、視野の周辺部迄もこのような配列であるとする、新たな対象物が視野の周辺部に登場した場合、これに反応して視軸をその方に向ける眼球運動即ち急速相を作るには不都合である。何故ならば、新たな対象は常に foveo-petal に入つて来るために、foveo-petal の反応が非常に弱く筋の tonus を変えないとすれば、急速相は構成されぬことになる。

第13図では反応は約110°附近で現われているが、抑制は網膜上でより鼻側に存在し逆配置となつている。しかもこの unit では on-off unit の type I の反応型として考えてよい。この反応型は第14図に示す如く、反応野の response と抑制野の response の差として考えれば、容易に反応 pattern を作図する事ができる。

周辺部が逆配置である事を示すデータは他にも2～3

第 13 図

移動線条に対する視神経の unitary response
反応野、抑制野が逆配置を示す

(1)

(2)

第 14 図 第 13 図の反応 pattern の説明図
(discharge rate diagram)

(1) 抑制があとからかゝった場合

(2) 抑制が先にかゝった場合

(1)

(2)

あるが、残念なことには fovea 近傍の配置を立証するデータは第 6 図の unit のみで、しかもこの unit は視性眼振発現に関係がない可能性がある。従つて fovea 近傍の unit については更にデータが必要で、今後の実験を企図している。fovea 近傍で type I を示す unit は fovea を通る水平線上の unit と考えられるので、

非常に捕えられる可能性が少ない。しかも on-off response を示すものに限られるわけである。現在迄本項の実験だけで 600 宛に及ぶ記録があるが、on response を示した第 6 図の unit 以外には、fovea 近傍の unit は 1 個も捕えられていない。しかし次項の実験では、この条件を具備確実と思われる unit が捕えられており、且つ重要な働きをしていると考えられたので、本項では仮説に仮説を重ねる事になったが、fovea 近傍の配置を力説したわけである。

c) 視性眼振発現時の視神経放電様式

最後に 視性眼振発現時に 視神経は 実際にどのような discharge pattern を示すものであろうか。かゝる観点から実験を進めた。眼振発現中も、誘導 unit の receptive field に光が照射されれば discharge が起り、抑制野に照射されると discharge の抑制が起り、光がこれ等の反応野より遠ざかれば spontaneous rate に戻るという原則は、全く同様に適用できる筈である。従つて E.N.G. で記録された眼球運動と、線条の移動、discharge pattern 等から誘導 unit の網膜上の位置をある程度推定する事ができるであろう。

視野の周辺に新たな対象物が登場する事によつて、急速相が起るものとすれば、恰度周辺部の unit から誘導している場合は、先ず光の照射による強い discharge が起り、その後に急速相の発現する所見が見られる筈である。又緩徐相が fovea で対象を追跡しているために起るものとすれば、fovea 近くの unit より誘導した場合は、光が照射されて discharge が増加した後では対象が再び fovea で捕えられる方向に、眼球が加速する所見が見られるであろう。即ちいずれの場合でも、optic nerve の discharge が眼球運動の次の相を規制している所見が見られると予想される。

第 15 図は線条の右眼向き回転によつて相前後して起つた視性眼振で、(2) は (1) の僅か数秒後に起つたものである。従つて線条速度はどちらも殆んど変りないものと考えられる。spike discharge は勿論同一 unit から誘導されたものである。第 15 図 (2) の眼振の緩徐相では、初め急速に後半から緩徐になつている。これに反し (1) では緩徐相が非常にスムーズで、眼球と線条が殆んど一致して動いた場合と考えられる。両者の間で線条移動の速度は余り変りがないと思われるので、(2) の場合も視軸が忠実に線条を追跡すれば、(1) の緩徐相と類似の経過をとる筈である。(2) の場合、実際には眼球運動と線条の移動が完全に一致しなかつたものと見なさ

第 15 図

視性眼振発現時の視神経の unitary response
(右眼向き廻転)

第 16 図 第 15 図の模式図

第 17 図 第 15 図の場合の眼球と線条の関係模式図 (左眼)

れるが、誘導 unit が照射を受ける位置で眼球が忠実に線条を追跡したものと仮定して、その時の E.N.G. 曲線を仮想して点線で書き入れたものが、第 16 図である。

第 1 の discharge も第 2 の discharge も、ほぼ点線が実際の E.N.G. 曲線をよぎる点で discharge が始まり、この仮想線が概ね妥当である事を思わせる。点線が僅かながら彎曲しているのは、E.N.G. 増幅器の time constant が 0.5sec であるためであろう。E.N.G. 曲線が点線の下にでている部分では光線が誘導 unit の耳側を照射している事を示し、耳側照射中は強い抑制を受けている事から、誘導 unit の抑制野はこの unit の耳側にあり、前項で述べた抑制野が fovea 側にあるという原則によれば、網膜上 fovea 鼻側の unit と推定される。従つて (2) の眼振の経過中 A, B, C, D で示した時の状態を図で示せば第 17 図の如くであろう。(2) の C の時点で誘導 unit が照射され discharge を起すと、その後は眼球の前方偏倚速度が著しく弱められている事が示されている。

fovea 鼻側の照射時には眼球の前方偏倚が弱められ、即ち後方に加速される事がわかり、これは fovea を対象に向ける方向の運動である事が第 17 図 C より容易に理解される。第 17 図 B に示した如く B 時点では fovea 耳側が照射されている筈である。若しこの部の unit r から誘導したとすれば、B 時点で discharge が起っている筈である。この unit の discharge が fovea 鼻側の誘導 unit とは逆に前方偏倚を強めれば、即ち前方に加速すれば、合目的な運動を起す事になり、恐らくそのような作用があつたために (2) の緩徐相の前半が急速化されたものであろう。fovea の耳側の unit からの実際の記録については後述する。D 時点では誘導 unit の discharge はやゝ減少しているが、spontaneous discharge より discharge の interval は短くあまり強い抑制は受けていない。しかもこの時点ではやはり fovea 鼻側の β unit が照射を受け、強い discharge を出している筈であるから、fovea 鼻側の unit 全体としてはより一層強い discharge を出している筈であり、より強い後方加速が加えられる事になる。E.N.G. 上では前方偏倚が弱められたのみならず、僅かながら後方偏倚が起つた事がわかる。(1) では眼振の経過もスムーズで discharge も特に増加した時点は見当らず、対象は fovea 又は極くその近傍で捕えられたまゝで推移し、誘導 unit が照射される事もなかつたであろう。このようにスムーズな緩徐相が形成されるためには、fovea に極く近いやゝ耳側の部分が照射され、適当な前方加速を保つたまゝ緩徐相が経過したと考えるべきであろう。fovea の耳側寄りが照射されておれば、fovea 鼻側の unit に

抑制が起らなくとも不思議はない。しかし誘導 unit が fovea 鼻側にある以上、第 17 図 A, B よりわかるように急速相の一時期には必ず照射を受けている筈であり、(1) でこれに相当する discharge の見られない事は不可解である。しかし急速相で誘導 unit が照射を受けるのは、網膜上 fovea に向つて像が急速に移動している場合であるから、照射の直後に抑制がかゝり、時間的に spike 群として discharge するいとまがないという可能性が考えられる。これに反し (2) の C 点から D 点にかけては、やはり対象がよぎっているけれども、抑制が僅かである。foveo-fugal のためであろう。前項で foveo-petal と foveo-fugal で discharge 総数が異なる事を予想したが、正にその現象が現われたものと思われる。(2) の急速相では明瞭に discharge (第 1 の discharge) がでている。これは上記の理論に矛盾しているけれども、何等かの原因で抑制がうまく働かなかつたも

第 18 図 視性眼振発現時の視神経の ununitary response (右眼向き廻転)

ので、そのために B 時点の遅度の後方偏倚がもたらされたものであろう。生体の神経機構を部分的に見ると、このような誤動作、特に抑制回路の block はかなり起りやすいものである。しかし生体は非常に多重的に支配されているために、全体としてはあまり大きな誤動作は起らないものである。(2) の場合は B 時点で fovea 耳側の unit が照射されて前方偏倚を著しく加速していると想像されたのであるが、この現象は正に 1 つの目的に多くの回路が動員されて 1 つの誤動作をよく保償している例であろう。

第 19 図 視性眼振発現時の視神経の unitary response (右眼向き廻転)

第 18 図は全体を通じて眼球が後方に (E.N.G. 上では下方に) 過度に偏倚した部分で discharge が見られるので、fovea 耳側の unit からの誘導と考えられるのである。強い discharge が起ると、前方即ち E.N.G. で上方に偏倚が加速されている。(1) の A, B, (2) の A, (3) の A 点で discharge の減少と共に眼球の前方偏倚の加速が終つている。(1) の C, (2) の B, (3) の B, C 点では抑制中に加速が見られているが、これは誘導 unit が fovea からやや離れており、誘導 unit に対しては抑制野をなしている部分が未だ fovea 耳側の部分で、この部分照射により誘導 unit は抑制を受けているけ

れども fovea 耳側の unit 全体としてはすでに discharge の増加が始り、前方への加速が行われたものであろう。

(2)のC点では再度 discharge が増加して前方への再度の加速が見られている。(2)のA点の後では加速が終つてからもなおやゝ高頻度の discharge が3発出ているが、この unit に対する抑制が一時的に不完全になつたか又はおくれたかのいずれかであろう。(4)では眼振も discharge も比較的スムーズな経過をとつており、fovea 耳側の unit が照射されたまゝ順調に加速された場合のように見えるが、仔細に見ると上記同様の経過が非常に頻回にこまかく繰り返された場合のようである。この unit が fovea 耳側のものとする、(4)、(2)に見られる急速相の discharge が一見不可解に思われる。又(1)、(3)にも不明瞭であるが同様の discharge が無いとは断言できない風にも見える。これは本実験条件では殆どの場合急速相で1本目の線条を跳び越して、緩徐相は2本目の線条に追隨して行く事がわかつて漸く説明できたのである。動物の E.N.G. では振幅を眼球運動角で calibration できないために記録上では上記の説明の証拠を示すことが、肉眼観察では恐らく 40° を超すと思われる振幅の眼振が起つている事がわかつた。線条数は全周16本で 22.5° に1本宛であり、廻転中は急速相に必要な時間中に廻転する分だけ見掛け上更に角度が少くなる筈であるから、明らかに跳び越しが起つていたものと考えて間違いない。この事は第19図に示す如く、1本目に追隨した場合と、2本目に追隨した場合を記録できたので、一層確かとなつた。第19図の3つの記録は、互に数秒間隔で連続して起つた眼振の記録であり、しかも跳び越しのあつたと思われる大振幅の眼振が小振幅のものにはさまれて記録されているので、大振幅のものだけ特に廻転速度が変わつたと考える事は非常に無理である。他の記録では殆どこの大振幅のものと同程度の振幅で、小振幅のものは他に1回見られたのみである。従つて殆ど跳び越しが起つていたと見るべきであらう。

しからば何故1本目に追隨しないで2本目に追隨するか、言い換えれば1本目の線条によつても立派に fovea 耳側の discharge が誘発されているのに、それが何故眼振の前方偏倚を開始せしめ得ないのか、しかも2本目も同程度の discharge であるのにこれは前方偏倚を起しているのである。この説明としては impulse の summation でもある程度説明可能であるけれども、やはり眼筋の緊張によつて eye-centering 的な影響があるものと考えた方が無理がない。第19図は矢印の点で dis-

chargeの減少により前方偏倚が弱まっているので、やはり fovea 耳側の unit と思われるが、(2)の跳び越しが起つた大振幅のものでは、スムーズな緩徐相を示し、discharge はやゝ抑制されている。従つて fovea からやゝ離れた unit であらう。ところが小振幅眼振の場合は誘導 unit が明らかに照射されている状態である。従つて大振幅の場合よりも網膜上ではより耳側寄りが照射された状態のまま経過している事になり、小振幅眼振では第17図Bの如く眼が線条のやゝ後方を向いている事になる。第19図(1)と(3)が全く同じ pattern である事から偶々起つた事でなく、やはり眼筋の tension receptor からの impulse が eye-centering 的影響を与えているためと考えるべきである。総ての記録で緩徐相の終り近くのかかなり眼が前方偏倚してしまつた部分では、眼球が追隨し切れなくなつて、線条の後方に視軸が移りつゝあると考えないと解釈できない pattern が必ず見られる。これも tension receptor からの impulse によるものであらう。

第20図 視性眼振発現時の視神経の unitary response (第18図と同じ unit, 左眼向き廻転)

第20図は第18図と同じ unit で線条を左眼向きに廻転した場合で、E.N.G. と spike discharge pattern に

第21図 視性眼振発現時の視神経の unitary response (左眼向き廻転)

ある関係が存在する如く見え、右眼向き廻転と同様の説明が可能のように見える。しかしこまかい点ではどのようにも解釈のつかない矛盾を示している。第21図ではこれが一層明らかとなり、(1)と(3)はやゝ似たような pattern の如く見えるが、(2)では全く説明がつかない。これは1例に過ぎず、総ての左眼向き廻転に通じて言えることである。恐らく左眼向き廻転時の眼振解発は右眼が主役をなしており、左眼の反応は対側にも線条があつて大体に線条が等間隔のために、ほぼ同じ条件で線条が網膜に映し出される場合が多く、そのような時に特定の pattern が見られるというだけの事であろう。

これに反し右眼向き廻転時の眼振で右眼が眼振解発に関係したと解釈しなければ説明できないような場合、即ち前記一連の解釈と全く矛盾したものは全記録60余りの眼振中僅か1つだけであつた。

考 按

以上の観察で緩徐相の成立には、fovea 近傍の unit が重要な役割を演じており、対象が fovea から外れると、外れたことによつて照射を受けた側の unit が discharge を起し、それに伴つて対象を再び fovea で捕捉できる方向に眼球運動が加速される所見が見られた。上記のような眼球運動の調整には、1側の眼球だけについ

て述べれば、fovea 鼻側の unit の discharge は外側筋の収縮を；fovea 耳側の unit の discharge は内側筋の収縮を促進するような反射回路が必要であらう。

又 fovea 近傍の unit は対象が fovea から外れてきた場合、即ち foveo-fugal の刺激では強い discharge を起している。しかるに fovea 鼻側の unit は急速相で必ず照射を受けている筈であるのに、著明な discharge を起さぬのが通例であつた。即ち foveo-petal の照射ではあまり強い discharge を起さぬらしい。この事は緩徐相の形成に一層好都合である。若し foveo-petal でも同じように強い discharge を起すとすれば、急速相では対象が fovea に近づく程、急速相方向の眼球速度が益々高まる事になり、対象が fovea を不必要に行き過ぎる事になるであらう。事実 fovea 鼻側の unit が急速相で反応している所見が稀に見られるが、この場合眼球の行き過ぎが起つている場合があり、恐らく抑制 impulse がおくれたために起つた一種の誤動作と考えられる。勿論同時に観察しているのは、1つの unit に過ぎないから、観察中の unit にこのような誤動作が起つても fovea 鼻側の unit 全体に起つているとは限らぬので、眼球の行き過ぎが必ず見られるというわけではなからう。

急速相で fovea 鼻側の unit が著明な discharge を示さない理由として、対象が非常に速く過ぎるという事も考えられる。しかし上記の実験条件下では多くの場合、急速相で線条の跳び越しが起つているので、fovea 耳側の unit も急速相で一度は照射を受けるが、この時の照射は foveo-fugal になるので殆んど必ず強い discharge を出している。従つて対象のよぎる速度だけでは説明できない。fovea に近い unit では緩徐相に移る直前に2本目の線条による discharge を今一度出している。これが急速相から緩徐相へ移行する直接の原因となるものであらう。

このように foveo-petal と foveo-fugal で反応が異なる理由として、fovea 近傍の unit では fovea 側に抑制野を有し、on-off type response を示す事が必要であると予想し、上記 B) 項の実験では眼球を固定して線条を動かし、誘導 unit の網膜上の位置を決定した上で、fovea 側に抑制野を有し映像の移動が foveo-petal か foveo-fugal かによつて discharge 量の異なる unit が存在する事を証明しようとしたのであるが、fovea 近傍の unit は on type response を示す unit 1つだけしか記録できず、その証明には失敗した。抑制野が fovea 側

にある事だけでも証明したかったのであるが、fovea の網膜上の位置が不明であるためにすべて推論のみに終始してしまった。唯抑制野が1側に片寄っているものが存在する事だけは、確実に証明できたと信ずる。

急速相が視野の周辺に新たな対象物が登場する事によつて起るものとする視野の周辺の unit についても fovea 鼻側の discharge は外側筋を、fovea 耳側のそれは内側筋を収縮せしめればよいのであるが、有効刺激は fovea 近傍とは逆に foveo-petal でなければならない。従つて抑制野と反応野の配列は fovea 近傍とは逆でなければならない。B) 項の実験でこのような条件を完全に具備している unit を証明できた。fovea を通る水平線上にない unit は、この実験のやり方では抑制野と反応野の配置を知る事ができない筈で、事実そのような上下配置と思われる unit が多く認められたので、B) 項の実験は更に実験条件を変えて検討する必要がある。

眼振を発現せしめて観察した C) 項の実験では、急速相を作つていると思われる unit は遂に証明できなかった。しかし A) 項の実験でどうしても眼筋の緊張のみでは急速相を作る原因たり得ない事を推定できたし、C) 項で新たな対象を捕えるに好都合な抑制野の配列を認め得たので、急速相は視野の周辺に新たな対象を捕えた事が直接の原因と考えてよからう。しかし C) 項の実験で眼筋の緊張が大いに影響しており、眼振は常に eye-centering の基調に立つている事は間違いないと思われる。

C) 項の実験でわかる通り、視神経の unitary discharge は概ね眼運動の加速度を指令している事になる。しかし視性眼振に関与する unit は on-off type と考えられ、しかも fovea 近傍では fovea 側に抑制野を有すると考えられるので、foveo-fugal では照射がそれた後も discharge が続く筈である。従つて対象が fovea から遠ざかるにつれて網膜全体では discharge が累加され、丁度積分の条件が成立する。視野の周辺では逆配置であるから、急速相を作る unit の discharge は急速相が始まつてこの unit を外れても discharge が続く筈であり、事実 B) 項でそのような unit が見られている。しかしどちらの場合も網膜全体では加速度を1回積分した状態即ち速度を指令する放電量を出すだけで、未だ A) 項に見られたような motor pattern を合成する事はできない。即ち急速相に例をとれば、急速相の発現中急速相の発現を指令した discharge が少しも減少せずに続いたとしても、収縮すべき筋に行く運動神経の

discharge は累加的に増加しなければならぬので、今一度どこかで積分されねばならぬ。又緩徐相に例をとれば、非常にスムーズな緩徐相で fovea に極く近い fovea の耳側の unit のみが一樣な discharge を続けていた場合を考えると、fovea 耳側の unit 全体としても discharge の総量は緩徐相中一樣である筈である。しかるに運動神経の discharge は逐次変らねばならぬ。fovea 耳側全体の discharge がより増加する条件は、対象がより fovea から離れた場合で、この discharge の増加分が眼球の加速度として指令されねばならぬわけで、unitary discharge ではこれが観察されるわけである。従つて緩徐相についても、網膜全体で眼球の速度を指令しているに過ぎない。

さて視神経からの discharge をどこで積分するかの問題である。積分を可能にする条件は視神経からの影響がかなり長く（少くも1〜2秒）残つて次々に到達する impulse の影響が summate される事即ち temporal summation が起る事が必要であらう。これを若し神経機構で行うとすれば、このような性質を持った synapsis が必要であらう。しかし抑制 synapsis では数百 msec にわたつて影響を残すようなものが見出されているが、これとても時間的に未だ短か過ぎる。又興奮 synapsis ではすべて 100msec 以下である。しかも興奮 synapsis でこれが行われる事が絶対に必要である。従つて複雑な循環回路が介在する事が想定しなければならなくなる。

しかし眼筋運動神経核が脊髓前角細胞と相同である事を考えれば、所謂 r-system が存在するかも知れない。現在眼筋には r-system が存在しないという説が有力であるが、たとえ所謂 r-system は存在しなくとも機能的にこれと相同の系が存在していないとは断言できない。若しこのような系が存在しておれば、それによつて積分作用が行われている可能性は充分考えられる。

最近脊髓前角の α 細胞の活動は、中枢からの impulse が r 線維→筋紡錘→求心性線維の回路、即ち r-loop を介して起される方がむしろ原則のようにさえ考えられている。しかも皮膚反射、屈曲反射及び交叉性伸展反射等で、収縮すべき筋に行く r 線維の発射は α 細胞の活動に先行して起る事が明らかにされている (Hagbarth (1952)¹⁰⁾, Eldred & Hagbarth (1954))¹³⁾。即ち α 細胞に直接 impulse を与える分があるとしても、r-loop を介する分のある事は先ず間違いないらしい。従つて視性眼振の反射回路においても同様な機序が存在するとすれば、

A) 項で示した如き motor pattern は α 線維に相当する motor pattern の活動様式と思われるので、眼筋運動核に入つて来る pre-synaptic の impulse の pattern は異つているかも知れない。

γ 線維の支配している錐内線維（筋紡錘内の筋線維）は粘性と弾性を持つており、刺激を続けると収縮が次第に強まる所謂 corded contraction を行う事が知られている。即ち積分型の反応を示していると言えるであろう。しかも γ 線維に単発刺激を与えても普通は無効であるが、 γ 線維に頻数刺激を与えて、錐内線維を収縮させた後には、同じ単発刺激（ γ 線維に対する）によつても紡錘発射（紡錘にある感覚器からの impulse）が著明に増強し、その促通効果は 7 分にも及ぶ場合があるという（Hunt & Kuffler (1951)）⁴⁰。従つて γ 系又は相同の系が眼筋にも存在するとすれば、この部位で積分が行われる可能性は充分に考えられる。

上記の推論が正しければ、視性眼振反射の中核機序は非常に簡単でよい事になり、中核核における synapsis では上位中枢及び迷路からの影響を統合するのが主な役目となり、視性 impulse そのものの γ modulate は殆ど行われない事になる。

しかし γ 系又はこれと相同の系がないとすれば、視性眼振の中核機序は非常に複雑でなければならず、恐らく循環回路を必要とするであろう。この問題に対する決め手は眼筋運動核への pre-synaptic impulse を観察する事であろう。eye-centering に必要な筋肉からの感覚性 impulse は収縮の絶対値を伝える必要があるので、当然腱紡錘又はそれと相同機能を有する筋覚受容器から送られるものと思われる。迷路性の眼振では急速相を作るための特別の impulse を迷路から送る可能性は殆ど考えられないので、eye-centering の作用が非常に重要となるであろう。従つて眼筋に全く tension receptor がいないとは到底考えられない。

総 括

視性眼振反射路の神経機序を究明するために、超微小電極法により、眼筋運動核及び視神経の unitary response を記録検討した。

1) 視性眼振発現時の眼振運動核の放電様式は、ドラム廻転と同時に一定限度まで、discharge rate の増減が起り、眼振が発現する迄は増加又は減少したまま、discharge rate が維持されており、眼球が偏倚した位置で待機している事を思わせる。

2) 眼振急速相発現と同時に、先ず弛緩側眼筋への

discharge rate は一頃に最小頻度に迄低下し、緩徐相発現と共に徐々に増加する。急速相発現時に収縮する側の discharge rate は眼振各相の経過と一致して変化する。

3) 眼振発現時、fovea 近傍に receptive field を有する視神経 unit の spike discharge は、対象が fovea をそれて照射を受けた時に discharge が増加し、眼振電図上ではその直後から対象が再び fovea で捕えられる方向に眼振運動が加速される所見が常に認められた。fovea 近傍の unit では網膜上 foveo-fugal に対象が移動した場合に特に強い response を示し、foveo-petal の移動では著明な response を示さない場合が多く、緩徐相形成に好都合な性質を有する。

4) fovea 近傍の unit が foveo-fugal と foveo-petal で別の反応態度を示す原因を究明するために、眼球を不動化して線条を移動し、視神経の unitary response を記録検討した。fovea 近傍の unit が 1 個しか記録できなかったために、上記の原因を明らかにする事はできなかったが 1 側のみに特に dominant な抑制野を有する例が数例認められ、移動目標に対する視神経の情報型式を推定する事ができた。

5) 視野周辺部の unit では抑制野を外側に持つ unit が認められ fovea 近傍とは逆に foveo-petal の移動がより有効な刺激となつている事がわかつた。急速相形成に好都合な性質を有しているものと思われる。

6) 眼振発現時の視神経の discharge pattern の分析から、線条の右眼向き廻転では主として左眼が眼振解発に関与している事が明らかとなつた。

7) 上記実験の結果から、視性眼振緩徐相は fovea で対象を追求せんとする反応であり、急速相は視野にはいつてきた新な対象に対する視軸の転換である。という考え方が概ね正しいものと思われる。しかし眼振各相を通じて eye-centering の基調が働いている事は事実であり、眼筋の tension receptor からの影響も否めない。

文 献

- 1) Adrian, E.D.: Afferent discharge of the cerebral cortex from peripheral sense organs. J. Physiol., 100: 159, 1941.
- 2) Anderson, S. and B.E. Gernandt: Cortical projection of vestibular nerve in cat, Acta Oto-laryng., 116: 10, 1954.
- 3) Bárány, R.: Weitere Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorischen ausgelösten rythmischen Nystagmus und seine Begleiterscheinungen.

- ngen. Mschr. Ohrenh., 41: 477, 1907. 4) *Bárány, R.*: Zur Klinik und Theorie des Eisenbahner Nystagmus. Acta Oto-laryng., 3: 260, 1921. 5) *Bartels, M.*: Ophthalmostatik und Ophthalmokinetik. Arch. Ohrenh., 118: 270, 1927. 6) *Bender, M.B.*: Centering of eyes. Arch. Neurol. Psychiat., 72: 282, 1954. 7) *Bender, M.B.*: The eye-centering system. Arch. Neurol. Psychiat., 73: 685, 1955. 8) *Bleeker, J.D.J. and Hl. de Vries*: The microphonic activity of the labyrinth of the pigeon. Acta Oto-laryng., 37: 289, 1949. 9) *Brunner, H.*: Über labyrinthäre und optokinetische Übererregbarkeit. Neurenarzt., 9: 244, 1936. 10) *Cohen, M.J.*: The function of receptors in the statocyst of the Lobster humerus americans. J. Physiol., 130: 9, 1955. 11) *Crammer, K.*: Nystagmus related to lesion of the cerebellum., Ann. Oto-laryng., 60: 186, 1951. 12) *Eckel, E.*: Electrophysiologische und histologische Untersuchungen im Vestibulariskerngebiet bei Drehreizen. Arch. Ohrenh., 164: 487, 1954. 13) *Eldred, E. and K.E. Hagbarth*: Facilitation and inhibition of gamma efferents by stimulation of certain skin areas. J. Neurophysiol., 17: 59, 1954. 14) *Fischer, J.J.*: The labyrinth. New York, Grune and Stratton, 1956. 15) *Gernandt, B.E. and C.A. Thulin*: Vestibular connection of the brain stem. Amer. J. Physiol., 171: 121, 1952. 16) *Gernandt, B.E. and C.A. Thulin*: Vestibular mechanism of facilitation and inhibition of cord reflexes. Amer. J. Physiol., 171: 653, 1953. 17) *Gernandt, B.E., Y. Katsuki and R.B. Livingston*: Functional organization of descending vestibular influences. J. Neurophysiol., 20: 453, 1957. 18) *Hagbarth, K.E.*: Excitatory and inhibitory skin areas for flexor and extensor motoneurons. Acta Physiol. Scand., 26: Suppl. 94, 1952. 19) *Hartline, H.K.*: The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina. Amer. J. Physiol., 121: 400, 1938. 20) *Hartline, H.K.*: Receptive field of the optic nerve fibers. Amer. J. Physiol., 130: 690, 1940. 21) *Hartline, H.K., H.G. Wagner and F. Ratliff*: Inhibition in the eye of Limulus. J. Gen. Physiol., 39: 651, 1956. 22) *Huizinga, E.*: Über die Funktion des Bogengangapparates bei der Taube. Arch. Ges. Physiol., 231: 525, 1933. 23) *Hunt, C.C. and S.W. Kuffler*: Further study of efferent small-nerve fibers to mammalian muscle spindles. Multiple spindle innervation and activity during contraction. J. Physiol., 113: 283, 1951. 24) *Jung, R.*: Handbuch der inneren Medizin: Neurologie. Berlin, Springer, 1953. 25) *Kestenbaum, A.*: Zur Klinik des optokinetischen Nystagmus. Arch. Ophth., 124: 339, 1930. 26) *Kuffler, S.W.*: Discharge pattern and functional organization of mammalian retina. J. Neurophysiol., 16: 37, 1953. 27) *Lennox, M.A. and A. Madsen*: Cortical and retinal response to colored light flash in anesthetized cat. J. Neurophysiol., 18: 412, 1955. 28) *Lowenstein, O. and A. Sand*: The individual and integrated activity of the semicircular canal of the Elasmobranch labyrinth. J. Physiol., 99: 89, 1941. 29) *Meessen, H. and J. Olszewsky*: Cytoarchitektonischer Atlas des Rautenhirns des Kaninchens, Basal, S. Karger, 1949. 30) *Monakow, C.*: Die Lokalisation im Grosshirn. Wiesbaden, J.F. Bergmann. 1914. 31) *Mygind, H.*: Mechanism of vestibular manifestation in intracranial lesions. Acta Oto-laryng., 43: 291, 1953. 32) *Spiegel, E.A. and N.P. Scarpa*: Positional nystagmus in cerebellar lesion. J. Neurophysiol., 5: 247, 1942. 33) *Spiegel, E.A. and N.P. Scarpa*: Response of labyrinthine apparatuses to electrical stimulation. Arch. Oto-laryng., 37: 745, 1943. 34) *Wilmer, W.H.*: Atlas fundus oculi, New York, Macmillan Comp., 1934. 35) 福田精他: 視刺激による迷路反射の喚起, 耳鼻咽喉科, 28: 699, 1956. 36) 福田精他: 視性眼振より見た迴転性眼振の生理, 日本耳鼻咽喉科学会会報, 60臨時号: 234, 1957. 37) 森本正紀: 脳腫瘍と視性眼振, 耳鼻咽喉科臨床, 47: 929, 1954. 38) 森本正紀: 脳腫瘍の耳科学的研究, 日本耳鼻咽喉科学会会報, 58: 1374, 1955. 39) 本川弘一: 視覚の生理学, 脳と神経, 7: 247, 1955. 40) 小川鼎三: 脳の解剖学, 昭26. 41) 沢政一, 丸山直滋, 花井諦二, 梶鐵夫: 光刺激による視神経の unitary activity について, 第7回日本脳波学会(演), 昭33. 42) 島津浩: r 系の生理, 神経研究の進歩, 3: 781, 1959. 43) 富田恒夫, 村上元彦: 網膜の神経生理, 神経研究の進歩, 2: 792, 1958. 44) 島津孝道: 実験動物解剖学, 金原出版株式会社, 昭29. 45) 微小電極法研究班編: 微小電極法の手引, 金芳堂, 昭32.

稿を終るに当り、御指導、御校閲を賜りし恩師森本正紀教授、丸山直滋助教授に深甚なる謝意を表すると共に、実験に御援助戴いた菅野義信、川崎匡阿先生の御厚情に感謝致します

(原稿到着＝昭和34.12.14日)