視運動性眼振と関連するネコ網膜神経節細胞の分布について

岡田 智幸・加藤 功・渡辺 昭司
佐藤 成樹・竹山 勇

Retinal Ganglion Cells Projecting to the Nucleus of the Optic Tract in the Cat

Tomoyuki Okada, Isao Kato, Shoji Watanabe
Shigeki Sato, Isamu Takeyama

Department of Otorhinolaryngology, St. Marianna University School of Medicine

The nucleus of the optic tract (NOT) in the pretectum in both afoveate and foveate mammals has been considered to be the interface between the retina and premotor nuclei in the pathway conveying signals responsible for horizontal optokinetic nystagmus (OKN). However, the parts of the retina and the kinds of retinal ganglion cells project which their fibers into the NOT are still not completely known.

To clarify this pathway, we injected horseradish peroxidase conjugated with wheatgerm agglutinin into the NOT of the cats. In both retinae, labeled retinal ganglion cells were observed only above the horizontal meridian through the optic disc, and they were situated mainly in the temporal retina lateral to a vertical line through the disc.

In both retinae, the highest concentration of labeled cells was the area centralis and the region adjacent to it. Most of the labeled cells were small cells, i.e., W cells.

However, X-like cells and Y-like cells were also definitely labeled, suggesting that these cells participate in OKN.

Key words: NOT, Retinal ganglion cells, OKN, HRP, Cat

緒 言

水平性視運動性眼振 (OKN) は、比較的原始的な視覚機能で、移動する対象物に対して生ずる眼位の移動の反復であり、中心窩の有無にかかわらず、動物にも観察される生理的眼振である¹⁾。しかし、視覚入力レベルすなわち網膜において、網

膜上のどのような部位の、どのような種類の網膜神経節細胞が OKN の役割を担っているのかは形態的に論議もみられ、未解明の点も多い。

地面を這う小動物の代表とされるラットでは、逆行性軸索移動物質である Horseradish peroxidase conjugated with wheatgerm agglutinin (WGA-HRP) を視索核 (NOT) に注入し、網膜神経節細胞を組織化学的に標識させる実験で^{1)~3)}、OKN の視覚情報は対側網膜並びに同側の腹側網

膜とが役割分担を行い、また、ラットの眼位からみて鼻前上部の視野の binocular overlap があり、ラットが自然界を生きていく上で、これら標識された網膜神経節細胞が合目的に機能している可能性が示唆された。一方、地面を這う小動物を獲物とするネコにおいては Ballas ら⁴⁾、Sawai ら⁵⁾の報告をみるが OKN に関する網膜神経節細胞の種類については一致をみていない。

したがって今回は実験上、高等動物とされるネコを用いて、OKN の視覚情報の入力レベルと OKN の第一中継核である視索核 (NOT)^{6)~10)} との結びつきを調べる目的で、WGA-HRP を NOT に注入し、網膜神経節細胞を組織化学的に標識させ、注入部位と同側並びに対側の網膜について検討し、若干の知見を得たので報告する。

実験方法

実験にはメスの成熟ネコ (1500-2000g) を用い、ペントバルビタール (20mg/kg) を腹腔内投与して麻酔を施した。

ネコにおいて形態学的に NOT の部位は確かめられているため、ear bar から左前方約 5mm、正中線から左方約 2mm の位置に歯科用バーで直径約 3mm の穴をあけ、顕微鏡下に大脳を吸引除去し、左 NOT 周囲を明視下においた。

WGA-HRP の注入には加圧法を用い、微量注入するため、1 μ l のマイクロシリンジの先に微少ガラス管を wax paraffin で固定した。10% WGA-HRP をマイクロシリンジにて 10-20 分で 0.02-0.04 μ l を全て左側に注入した。WGA-HRP 注入後、48 時間生存期間において、生理食塩水 300ml による灌流、次いで 0.1M リン酸緩衝液 (pH 7.4) で調整された 4% パラホルムアルデヒドと 1.25% グルタルアルデヒド水溶液 300ml により灌流、固定した。

灌流、固定後直ちに、脳と左右眼球を摘出し、0.1M リン酸緩衝液 (pH 7.4) で調整された 20% ショ糖に摘出した脳を入れ、冷蔵庫に保存し、組織が容器の底に沈んだのを確かめてから (一昼夜後)、脳を凍結させ 40-60 μ m の連続切片を作製した。

一方、左右眼球摘出時には、まず、外眼角と内眼角とを結ぶ直線に垂直な面で、メスにて眼球上部強膜に割面をいれ、それを目印として眼科用ハサミを用いて眼球を摘出した。摘出した眼球の球

結膜と強膜との移行部の強膜側をメスを入れ、眼科用ハサミにて球結膜側と強膜側とを円形に切離し、強膜側の半球部分に残った内側の網膜をシェー氏剥離子を用いて剥離して眼杯 (eye cup) とした。さらに一連の作業として、眼杯は Olucha らの TMB 法¹¹⁾に基づいて反応させた。また、網膜上部の目印を確かめながら必要に応じて眼杯にメスを入れ、眼杯伸展標本とし、エタノール系列で脱水後、標本封入剤で封入した。

網膜神経節細胞の分布及び細胞体の大きさについては typewriter により作製したアルファベット列並びに数列の表の写真を撮り、そのネガフィルムを眼杯伸展標本作製プレパラートに載せ、網膜神経節細胞の分布が最も均一している各部位 (腹側部、鼻側部、側頭部、中心部、背側部) の写真を撮った。プリントはアルファベットの文字が 250 倍になるように作製した。尚、眼杯伸展標本は -20°C で保存した。

プリントに写った網膜神経節細胞を牛方商会製 X-plan 360i を用いて、明確にプリントされている網膜神経節細胞の細胞体をトレースし、直ちにコンピュータ処理して面積を算定し、各々の細胞体の大きさ (soma area) とした。同時に各部位の単位面積 (1mm²) あたりの個数 (密度) を算定し、コンピュータ処理した。

WGA-HRP の注入部位の組織化学的検出については、凍結連続切片をスライドガラスに載せたまま、Mesulam の方法 (TMB 法: tetramethyl benzidine 法)^{12) 13)}を用いた。反応終了後、自然乾燥させ、1% neutral red 液にて対比染色を行い、エタノール系列で脱水後、標本封入剤で封入し、注入部位及び HRP 標準細胞の分布を調べた。

実験に供し、WGA-HRP を注入した成熟ネコは 8 匹で、全て左 NOT に注入した。なお、視蓋前域の核の名称は、Kanaseki & Sprague (1974)¹⁴⁾を参考にした。また実験方法の詳細等は岡田¹⁾の報告に基づいた。

結 果

NOT 注入例 8 匹中 2 匹は注入部位が NOT を中心に認められ、拡散が比較的小さく、残りの 6 匹については WGA-HRP の注入部位が NOT を中心に比較的大きく、周囲への拡散が大であった。TMB 法により標識された HRP の注入部位およびその拡散が最も限局していたネコ No.48 (C48)

図1 WGA-HRP の注入部位 (C48)
WGA-HRP は NOT に限局し、
拡散は僅かである。
右下のバーは 1 mm を示す。

の注入部位を図1に、脳組織標本のトレースを図2に示す。C48およびC53の注入部位は NOT に限局し、WGA-HRP の拡散は視蓋前域視下核 (NPSO)、後視蓋前域核 (NPP) に僅かながら及んでいた。

<WGA-HRP 標識細胞>

C48 および C53 とともに NOT 注入側と同側では optic disc を含んだ水平線より上方でかつ optic disc を含んだ垂線より側頭側の網膜上に WGA-HRP 標識細胞が認められ、特に中心野 (Ares centralis) とその周囲に標識細胞が高密度で存在した。一方、対側では同側と同様に、optic disc を含んだ水平線より上方でかつ optic disc を含んだ垂線より側頭側の網膜上にのみ認められ、特に中心野とその周囲に標識細胞が高密度で存在した。図3にC48の眼杯伸展標本を示す。

標識細胞は、Boycott & Wässle (1974)¹⁰⁾ の報告のような網膜神経節細胞で、概ね、樹状突起の発達している大細胞すなわち α 細胞 (直径約 30 μ m)、中細胞すなわち β 細胞 (直径約 20 μ m)、樹状突起はある程度発達しているが小型の細胞すなわち γ 細胞 (直径 5 μ m) の三型に分類された (図4)。

<標識された網膜神経節細胞の密度>

WGA-HRP の拡散が NOT に最も限局していた C48 の注入側と同側の眼杯伸展標本と細胞密度を図5に示し、各部位の細胞構成を細胞体の面

図2 左 NOT 注入例の脳組織標本のトレース (C48)

WGA-HRP の拡散は NOT が中心で、僅かに NPSO, NPP に及んでいる。組織標本の間隔は 500 μ m で、右下のバーは 5 mm を示す。

NOT: 視索核
NPAC: 前視蓋前域核緻密部
NPAr: 前視蓋前域核網様部
NPSO: 視蓋前域視下核
PPN: 後視蓋前域核
SC: 上丘

積で検討したヒストグラムを図5に示す。細胞密度では中心野領域部 (C) が最大で、次いで背側部 (D)、側頭部 (T) の順に疎となるが、密度については、背側部 (D)、側頭部 (T) では差がなく、鼻側部の細胞密度は極めて低かった。次に細胞構成をみると、背側部 (D) を除いて各部位とも 100 μ m² 未満にピークを認め、大部分が 200 μ m² 未満の細胞であった。一方、対側も同様に図6のごと

図3 C48の眼杯伸展標本

A: 注入側と同側網膜 (左眼)

B: 対側網膜 (右眼)

図中の C は中心領域部, 矢印は optic disc から延びた fiber を示し, 右下のバーは 10mm を示す。

図4 標識された網膜神経節細胞

矢印1は α 細胞 (直径約 $30\mu\text{m}$), 矢印2は β 細胞 (直径約 $20\mu\text{m}$), 矢印3は γ 細胞 (直径約 $5\mu\text{m}$)。

右下のバーは $100\mu\text{m}$ を示す。

く細胞密度では中心野領域部 (C) が最大で、次いで背側部 (D1, D2), 側頭部 (T) の順に疎となり、背側部 (D1, D2), 側頭部 (T) は共に低密度で、鼻側部の細胞密度は極めて低かった。細胞構成も同様 (図6) で、背側部 (D1, D2) を除いて各部位とも $200\mu\text{m}^2$ 未満にピークを認め、大部分が $200\mu\text{m}^2$ 未満の細胞であった C53 の細胞密度および各部位の細胞構成も C48 の結果と同様であった。

また、中心野領域部 (C) 細胞密度の同側と対側との比は、C48 で $1:1.4$, 他の一匹の WGA-HRP が NOT にほぼ局限していた C53 では $1:1.7$ と対側の細胞密度が優位であった。その他の部位では細胞密度の同側と対側との比に一定傾向を見出せなかった。

考 察

OKN の解発には大脳皮質を経由するルートと皮質下のルートが関与している^{16) 17)}。ネコ、サルにおける NOT の破壊実験で、破壊側に向かう視運動刺激に対して OKN が全く解発されず、皮質経由の OKN に関する情報も脳幹に入る時は NOT を経由するであろうことがわかった^{9) 18)}。した

Left Retina
C48 Retinal Ganglion Cell Density per 1mm^2

図5 C48の同側網膜の眼杯伸展標本のシェーマおよび各部位の細胞構成
細胞密度では中心野領域部(C)が最も高く、背側部(D), 側頭部(T)の順で疎となるが、低密度でDとTでは差がなかった。
細胞構成では、Dを除いて $100\mu\text{m}^2$ 未満の細胞にピークを認め、大部分の細胞が $200\mu\text{m}^2$ 未満であった。
シェーマ内の数字は各部位の 1mm^2 あたりの細胞密度を示し、シェーマ右下のバーは 10mm を示す。

がって、逆行性軸索多動物質を NOT に注入し、逆行性に標識される網膜神経節細胞を検討すれば、OKN の視覚情報の入力レベルと OKN の第一中継核 NOT との結びつきが明確になるはずである。

1. WGA-HRP の拡散について

Mesulam¹²⁾によれば、濃染された領域が注入部位として限定され、淡染領域は拡散であるとされ、TMB 法で観察された順行性および逆行性標識の分布は注入部位の大きさの増大を反映しない可能性を示唆している。NPP は対光反射に関与している可能性が最近の実験で示唆されており^{19)~21)}、OKN との直接的な関係はないが、一部 HRP が拡散している可能性は否定できない。なお、NPS O の機能的背景は不明である。

2. WGA-HRP により標識された網膜神経節細胞について

Stone (1983)²²⁾によれば、ネコにおいて、受容野の性質および軸索のインパルス伝導速度の相違により網膜神経節細胞は機能的に Y 細胞, X 細胞, W 細胞の三型に分類されている。この三型分類

は, Boycott & Wässle (1974)¹⁵⁾が網膜神経節細胞を形態学的に α 細胞, β 細胞, γ 細胞の三型に分類したものとそれぞれ合致をみている²³⁾。今回の実験で大細胞と中細胞, 中細胞と小細胞との境を明確にすることは、一次元的な直径では困難であったので、より一層立体に近い二次元である面積を用いて、標識された網膜神経節細胞の検討を行ったが、図 5, 6 にみる如く、細胞構成のピークは $100\mu\text{m}^2$ 未満のもの、 $100\text{--}200\mu\text{m}^2$ の群、さらに $200\mu\text{m}^2$ 以上の群と大別すれば、網膜神経節細胞の直径および形態を観察した Stone (1983)²²⁾と Boycott & Wässle (1974)¹⁵⁾ら報告を総合すると、樹状突起は発達しているが小型の W 細胞 (直径約 $5\mu\text{m}$)、中型の X 細胞 (直径約 $15\mu\text{m}$ 前後)、非常に樹状突起が発達しており大型の Y 細胞 (直径約 $30\mu\text{m}$) の三グループと見做すこともできよう。

細胞密度に関して、Stone (1965)²³⁾は density map を作成し、中心野の中心部では $6000\text{個}/\text{mm}^2$ 、中心野の周辺部では $1000\text{--}2000\text{個}/\text{mm}^2$ で背側部

図6 C48の対側網膜の眼杯伸展標本のシェーマおよび各部位の細胞構成細胞密度では中心野領域部(C)が最も高く、背側部(D1, D2), 側頭部(T)の順で疎となるが, D1, D2とTは共に低密度であった。細胞構成では, D1, D2を除いて200 μm^2 未満の細胞にピークを認め, 大部分が200 μm^2 未満であった。シェーマ内の数字は各部位の1 mm^2 あたりの細胞密度を示し, シェーマ右下のバーは10mmを示す。nは単位面積あたりの全網膜神経節細胞数を示す。

表1 C48, C53の同側・対側網膜の各部位のX細胞様細胞, Y細胞様細胞およびW細胞様細胞の割合

同側・対側網膜共に中心野領域部でW細胞様細胞, X細胞様細胞およびY細胞様細胞の3種が分布し, 中でもW細胞様細胞の比率が高かった。その他の部位については一定傾向は認められなかったが, 対側の背側部については, Y細胞様細胞の比率が高い傾向にあった。Ips: 同側網膜, Ctr: 対側網膜, Central: 中心野領域部, Temporal: 側頭部, Dorsal, Dorsal 1, Dorsal 2: 背側部
表中の数字は各部位の単位面積あたりの全網膜神経節細胞数に対する百分率を示す。

	Cell class	W-like cell		X-like cell		Y-like cell	
		Soma area		< 100		100-200	
		< 100		100-200		200 < (μm^2)	
		C48	C53	C48	C53	C48	C53
Ips	Central	50.8	63.0	38.7	25.5	10.5	10.5
	Temporal	45.5	57.6	31.8	30.3	22.7	12.1
	Dorsal	25.0	32.8	62.5	14.8	12.5	52.4
Ctr	Central	46.0	34.8	38.3	36.0	15.7	29.2
	Temporal	19.0	35.0	33.3	52.5	47.7	12.5
	Dorsal 1	17.8	33.9	44.4	21.0	37.8	45.1
	Dorsal 2	50.9	19.1	34.5	15.7	14.6	65.2

では125個/ mm^2 以下であったと述べている。今回の実験結果からは各部位の数値は共に上記以下であり, これら標識された網膜神経節細胞の機能関連が示唆された。

3. OKNと網膜神経節細胞について

標識された網膜神経節細胞の大きさが100 μm^2 未満のものをW細胞様細胞, 100-200 μm^2 の群をX細胞様細胞, さらに200 μm^2 以上の群をY細胞様細胞と仮定すると, 本実験結果では同側および対側ともに中心野領域部(C)でW細胞様細胞, X細胞様細胞およびY細胞様細胞の3種が分布し, 中でもW細胞様細胞の比率が高かった。その他の部位については一定傾向は認められなかったが, 対側の背側部(D)についてはY細胞様細胞の比率が高かった(図5, 6, 7, 表1)。

ネコにおいて, 福田(1975)²⁰⁾はX細胞とW細胞はともに, 中心野集中型の分布を示すのに対し, Y細胞は比較的平坦な分布をなしていると述べ, したがって, 本実験結果も福田(1975)²⁰⁾の報告を支持するものと考えられた。一方, かつてHR

P を NOT に注入している Ballas (1981) ら⁴⁾ は逆行性に標識される網膜神経節細胞を数が少ないながらも検討し、 α 、 γ 細胞を見出しているが、両側眼共に optic disc を含んだ水平線上部に、これらの網膜神経節細胞は存在し、同側では中心野付近の側頭側に13個の細胞のみで結果の考察を避け、対側の標識細胞119個について論じている。中心野はほとんどが $100 \mu\text{m}^2$ 未満の γ 細胞で構成され、 α 、 β 細胞はまったく存在せず、周辺部でも $100 \mu\text{m}^2$ 未満の γ 細胞がほとんどで、 $200 \mu\text{m}^2$ 以上の α 細胞は6個存在し、 β 細胞はまったく存在しなかったとしている。本実験結果は $100\text{-}200 \mu\text{m}^2$ の X細胞様細胞も少なからず存在し、Ballas (1981) ら⁴⁾ の結論と異にするものであるが、標識された網膜神経節細胞の部位などはほぼ一致をみている。Hoffmann (1986)²⁰⁾ は視蓋前域の 75% の細胞が W細胞の発火に応じ、そのほとんどが NOT に入力しているといい、W細胞が OKN に関係があるにせよ W細胞以外の細胞の関与も容易に想定され¹⁾⁻³⁾、本実験結果からも X細胞、Y細胞のある程度の関与が考えられた。また、本実験結果から同側と対側ともに中心野領域 (C) に最も細胞密度が高かったことを考え合わせると中心野領域部 (C) が OKN の視覚情報の入力レベルでの果たす役割の重要性が示唆された。

4. binocular overlap の役割について

中心野領域部 (C) 細胞密度は同側と対側共に最も高く、同側と対側との細胞密度の比は、C48 で $1:1.4$ 、C53 では $1:1.7$ と対側の細胞密度が優位であった。したがって、中心野の存在する部位および OKN に応ずる網膜神経節細胞の存在する部位が OKN の方向性を支配する可能性が考えられる。事実、Montarolo ら (1981)¹⁰⁾ はネコの交叉性線維は視運動性刺激が側頭-鼻方向の時に、非交叉性線維は視運動性刺激が鼻-側頭方向の時、解発されやすいと述べている。本実験結果から同側、対側共に optic disc を含んだ水平線より上方で、しかも中心野を含んだ側頭側の網膜上のみ、WGA-HRP 標識細胞が認められ、特に中心野とその周囲に標識細胞が高密度で存在することが判明した。ネコの中心野の位置、本実験において標識された網膜神経節細胞の分布から、その視野は鼻前下部の binocular overlap があり、Montarolo ら (1981)¹⁰⁾ の生理実験結果を支持するもので

ある。

まとめ

視蓋前域にある NOT は哺乳類において、中心窩の有無にかかわらず、網膜より入る OKN の視覚情報の第一中継核とみなされている。しかしながら、網膜のどの部位の、どのような網膜神経節細胞が NOT に線維連絡を行っているかは論議もみられ、未解明の点も多い。

今回私共は、逆行性軸索移動物質である WGA-HRP をネコ NOT に注入し、逆行性に標識される網膜神経節細胞を検討したところ、注入部位と同側、対側共に optic disc を含んだ水平線より上部でかつ optic disc を含んだ垂線より側頭側の網膜上に分布していた。最も細胞密度の高い部位は中心野とその周囲であった。大多数の標識された網膜神経節細胞は、小細胞の範疇で、いわゆる W細胞で占められていたが、X細胞様細胞、Y細胞様細胞も明らかに標識されており、これらの細胞も視覚情報の入力レベルで OKN の解発に加わっている可能性が示唆された。

文 献

- 1) 岡田智幸：視索核に投射する網膜神経節細胞の分布について — 視運動性眼振と関連して —。日耳鼻 92：1947-1957, 1989
- 2) Okada T, Kato I, Sato S, et al : Retinal ganglion cells projecting into the nucleus of the optic tract in the rat. Acta Otolaryngol Suppl (Stockh) 481 : 227-229, 1991
- 3) Kato I, Okada T, Watanabe S, et al : Retinal ganglion cells related to optokinetic nystagnus in the rat. Acta Otolaryngol (Stockh) 112 : 421-428, 1992
- 4) Ballas I, Hoffmann K-P, Wagner H-J : Retinal projection to the nucleus of the optic tract in the cat as revealed retrograde transport of horseradish peroxidase. Neurosci Lett 26 : 197-202, 1981
- 5) Sawai H, Fukuda Y, Wakakuwa K : Axonal projections X-cells to the superior colliculus and to the nucleus of the optic tract in cats. Brain Res 341 : 1-6, 1985
- 6) Cazin L, Precht W, Lannou J : Pathways mediating optokinetic responses of vestibular nucleus neurons in the rat. Pflugers

- Arch 384 : 19-29, 1980
- 7) Collewijn H : Oculomotor areas in the rabbits midbrain and pretectum. *J Neurobiol* 6 : 3-22, 1975
 - 8) Precht W, Strata P : On the pathway mediating optokinetic responses in vestibular nuclear neurons. *Neurosci* 5 : 777-787, 1980
 - 9) Kato I, Harada K, Hasegawa T, et al : Role of the nucleus of the optic tract of monkeys in optokinetic nystagmus and optokinetic after-nystagmus. *Brain Res* 474 : 16-26, 1988
 - 10) Mustari MJ, Fuchs AF : Discharge patterns of neurons in the pretectal nucleus of the optic tract (NOT) in the behaving primate. *J Neurophysiol* 64 : 77-90, 1990
 - 11) Olucha F, Marrtinez-Garcia, Lopez-Garcia : A new stabilizing agent for tetramethyl benzidine (TMB) reaction reaction product in the histochemical detection of horseradish peroxidase (HRP). *J Neurosci Meth* 13 : 131-138, 1985
 - 12) Mesulam MM : Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry : A non-carcinogenic blue reactionproduct with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J Histochem Cytochem* 26 : 106-117, 1978
 - 13) Mesulam MM, Hegaty E, Barbas H, et al : Additional factors influencing sensitivity tetramethyl benzidine method for horseradish peroxidase neurohistochemistry. *J Histochem Cytochem* 28 : 1255-1259, 1980
 - 14) Kanaseki T, Sprague JM : Anatomical organization of pretectal nuclei and tectal laminae in the cat. *J Comp neurol* 158 : 319-338, 1974
 - 15) Boycott BB, Wässle H : The morphological types of ganglion cells of the domestic cats retina. *J Physiol* 240 : 397-419, 1974
 - 16) Precht W : Visual —vestibular interaction in vestibular neurons : Functional pathway organization. *Ann NY Acad Sci* 374 : 230-248, 1981
 - 17) Ter Braak JWG : Untersuchungen ueber optokinetischen nystagmus. *Arch Neerl Physiol* 21 : 309-376, 1936
 - 18) Montarolo PW, Precht W, Strata P : Functional organization of the mechanisms subserving the optokinetic nystagmus in the cat. *Neuroscience* 6 : 231-246, 1981
 - 19) Clarke RJ, Ikeda H : Luminance and darkness in the olivary and posterior nuclei and their relationship to the pupillary light reflex in the rat. I. Studies steady luminance levels. *Exp Brain Res* 57 : 224-232, 1985
 - 20) Clarke RJ, Ikeda H : Luminance datectors in the olivary pretectal nucleus and their relationship to the puillary light reflex in the rat. II. Studies using sinusoidal light. *Exp Brain Res* 59 : 83-90, 1985
 - 21) 関谷治久 : 対光反応の中樞機構. *神経進歩* 29 : 744-751, 1985
 - 22) Stone J : Parallel processing in the visual system. Plenum Press, New York and London, 1983
 - 23) Stone J : A quantitative analysis of the distribution of ganglion cells in the cats retina. *J comp neurol* 124 : 337-352, 1965
 - 24) 福田 淳 : 視覚中枢入力の多元性 — ネコ網膜神経節細胞の三型分類 —. *生体の科学* 26 : 442-452, 1975
 - 25) Hoffmann KP : Visual inputs relevant for the optokinetic nystagmus in mammals. *Prog Brain Res* 64 : 75-84, 1986

（原稿到着：平成5年3月26日
別刷請求先：岡田智幸
〒216 川崎市宮前区菅生2丁目16-1
聖マリアンナ医科大学耳鼻咽喉科学教室）