随意運動における大脳基底核の役割**

Role of basal ganglia in voluntary movements

彦 坂 興 秀*

OKIHIDE HIKOSAKA, M. D.

大脳基底核はどのような神経回路から成り、どのような情報処理を行って、運動や行動の制御に関わっているのだろうか。われわれが対象としてきた行動は眼球運動、とくにサッケードである。視覚情報は網膜から中脳にある上丘に送られ、そこで運動情報に変換される。その上丘の出力層には大脳皮質や基底核など他の多くの入力収束する。サルを使った行動生理学的研究によって、我々はいくつかのことを明らかにした。(1) 上丘への入力は基底核のなかでも黒質網様部から送られる。(2) これはGABA作動性の抑制性結合であり、しかもふだんきわめて強く持続的に働いている(黒質網様部ニューロンの自発活動はきわめて高い)。(3) しかしその持続的抑制は適当な条件で解除され(黒質ニューロンの活動が停止することによって)、その結果、上丘ニューロンの脱抑制をもたらす。これによって多くの場合、上丘ニューロンはバースト活動をおこし、その結果サッケードがおこる。(4) さらに、このような黒質ニューロンの活動の停止は、尾状核からの抑制性入力(GABA作動性)によっておこる。

キーワード：眼球サッケード、脱抑制、黒質網様部、尾状核、記憶依存性サッケード

Key words: saccadic eye movement, disinhibition, substantia nigra pars reticulata, caudate nucleus, memory-guided saccade

随意運動とはなにか

わたしたちの行動は脳の活動にもとづいている。人類の創造的活動はすべて脳に由来している。脳のどこで、どのようなしくみで、行動の基礎となる神経の情報がかたちづくられ、出力されるのだろうか。目的をもった行動をおこなう場合、その目的にもとづいたプランが必要である。実際にこの行動プランを実行に移すときには、さらに個々の運動要素が時間的・空間的に配列されなければ

ならない。これらの運動は、脳が内的・自律的に構成したプランにもとづいたものであると同時に、実行の各ステップにおいて外界からの感覚情報によって修正され、ガイドされるものである。

大脳基底核が侵されると、さまざまな運動障害があらわれることはよく知られている。運動を開始することができなかったり、意のままにならない運動(不随意運動)がおこったりする(彦坂; 1985)。しかし、運動そのものができなくなることはあまりない。このような症状をあえてひとことでまとめると、「適切な状況で運動をおこし、あるいは抑制することができない」ということではないだろうか。これはよく考えると、運動の意志を決定するというきわめて重要な機能に関係することである。大脳基底核はどのような機構でこの運動開始の意志決定にかかわっているのだろうか。

* 順天堂大学医学部生理学第一講座
Department of Physiology, School of Medicine, Juntendo University, Tokyo, Japan

** 第272回順天堂医学学会学術集会 [Mar. 22, 1995 開催]
[May. 9, 1995 原稿受領]

大脳基底核の構造

大脳基底核は大脳の基底部にあるいくつかの神経核からなっている (Carpenter ; 1981). 線条体, すなわち尾状核と被殻は脳の中の最大の神経核であり, 大脳皮質から広く情報を受ける入力部である. 線条体からの線維は淡蒼球と黒質に投射し, ここから基底核の外へ情報が出力される. 出力を出す細胞は淡蒼球の内節と黒質の網様部にある. これら基底核の入力部と出力部のあいだに介在し, それらのほたらきを修飾するのが淡蒼球外節, 黒質緻密部, 視床下核である. 黒質緻密部はドーパミン性細胞の起始核として知られ, 基底核全体の活動をおおきく支配している. 視床下核は淡蒼球外節から入力を受け, 淡蒼球内節や黒質に線維を投射する.

基底核の出力部である淡蒼球内節と黒質網様部のおもなターゲットは視床の運動性の諸核である. これらの視床諸核は, 大脳皮質の前頭野にある運動前野や補足運動野を中心とする領域とのあいだに相互に密接に線維連絡がある (Schell and Strick ; 1984). 大脳基底核が随意的運動の発現に密接な関係があるという考えの解剖学的根拠のひとつがここにある.

以上のような視床を介する経路の他に, 基底核から脳幹へ運動領域への直接投射の存在が注目されるようになった. とくに, 黒質網様部から上丘に線維投射があることが発見されたことは, 大脳基底核と眼球運動の関連を強く示唆した (Gyrybiel and Ragsdale ; 1979).

眼球運動の中枢機構

眼球運動に関係する脳の領域はたくさんある. 大脳皮質のさまざまな部位を電気刺激すると目が反対側に動く. 四肢の運動は中心前回にある運動野あるいはその周辺の限局した領域の刺激でのみおこるのは対照的である. 眼球運動が誘発される領域は, 大脳皮質では, 前頭眼野や頭頂連合野,

それに補足運動野の一部, 皮質下では, 視床の髄板内核, 大脳基底核の黒質網様部と尾状核, などである. これらの領域から発した神経情報は, おもに, 上丘に収束し, それから脳幹網様体の水平性と垂直性の眼球運動 generator に送られる. では, 上丘はどのような機能を担っているのだろうか.

上丘は, 系統発生のもとをたどると視蓋 optic tectum とよばれ, たとえばカエルでは中枢神経の最高位に位置している. サルや, おそらくヒトでも, 上丘はこのような意味で重要である. 上丘は層状の構造をしている. 浅層には網膜から直接の線維投射があり, 中間層からは脳幹網様体や脊髄に tectospinal tract という太い線維束が下りている. 視野のどこかにものが現れると, それとは反対側の上丘浅層のある一群のニューロンがそれに応答して発火する (彦坂 ; 1984). これにひきつづいて, 動物は, そして私たちも, その視野対象に目や頭を向けるだろう. このときおこる眼球運動はサッケードである. このような眼球や頭の運動がおこるのは, このとき, 視覚性に応答した浅層の細胞のすぐ下の中間層のニューロンが激しくバースト状に活動して, その情報が脳幹や脊髄に送られるためである.

この一連の定位反応において, 視野内での対象物の位置と上丘内での神経活動部位のあいだには一対一の関係がある (Sparks ; 1986). 視野の上方のものにたいしては上丘の内側の細胞が, 下方のものにたいしては外側の細胞が応答する. 中心から近いものには上丘の前方が, 視野の周囲部は後方が対応する. したがって, 一定のベクトルをもったサッケードのおこすためには, 上丘の二次元平面状のある点を興奮させるだけでいい. 実際, 上丘を微小電流刺激すると, その刺激部位に依存して一定のベクトルをもったサッケードが誘発される. 空間内の視覚対象の位置を計算し, その方向に正確に目や頭を向ける信号をつくりだすのが上丘の役目である. 上位の脳がサッケードを支配するためには, この上丘内の位置を選択して, そこにあるニューロンを興奮させてやればいい.

図-1 サッケード課題における黒質網様部ニューロンのスパイク活動

サルはスクリーン上の光点を固視し、その移動にともなってサッケードをおこして視線を移動する。左の課題 (fixation task) では、サルはスクリーン中央の光点 F を固視し、それが暗くなるのをまってレバーから手を離す。他の位置についた光点 T には視線を向けない。右の課題 (saccade task) では、F が消えると同時に T がつくために、サルはサッケードをおこして視線を移動する。左の黒質網様部で細胞外記録されたこのニューロンは右や上方の光点にたいして応答し、その自発活動をやや減少させた (左)。サルがその光点にたいしてサッケードをおこすときにその応答ははるかに強くなった (右)。それぞれの課題を連続して 10 試行おこない、その結果をドットラスタ (点がひとつの活動電位を表す) とそれを加算したヒストグラムで表してある。

ここでとくに重要なことは、この上丘中間層に黒質網様部からの強力な入力があるということである。その役割は何だろうか。それを調べるためには、黒質ニューロンの活動様式を眼球運動との関連で調べる必要がある。

黒質は随意的眼球運動に必要な

黒質は緻密部と網様部という性質の異なるふたつの部分に分けられる。緻密部はおもに線条体に投射するドーパミン作動性のニューロンからなり、網様部は視床や上丘に投射する非ドーパミン性のニューロンからなる。黒質は脳の基底部近くにあ

る、比較的小さな構造であって、微小電極で正確に到達することが非常にむずかしい。

私たちは、眼球運動の課題をおこなっているサルの黒質に微小電極を刺入して、そのひとつのニューロンの細胞外スパイク活動を調べた (Hikosaka and Wurtz, 1983a~d)。その結果、眼球運動 (サッケード) に先だって活動を変化するニューロンがたくさんみつかった。それらはすべて、非ドーパミン性である網様部 pars reticulata にあった。緻密部には眼球運動に関係するニューロンはみられなかった。

黒質網様部のニューロンに特徴的なことは、ふだんきわめて高い頻度でスパイク発射をしているということであった (Hikosaka and Wurtz; 1983a)。1 秒間に 70 から 120 回くらいの非常に速い頻度でスパイクを発射し続けている。大脳基底核のもうひとつの出力部である淡蒼球内節もよく似ている。脳のなかでおそらくもっとも自発活動の高い領域がともに大脳基底核の出力部であるということは、その機能を考えるうえで非常に重要である。

私たちはつぎのような方法を使って動物 (サル) の眼球運動を行動的にコントロールした。サルはつぎのような課題をおこなう。レバーを押して待っていると、スクリーンの中央に小さな光の点が見える。サルはこれを見つめていなければならない。しばらくするとこの光の点がわずかに暗くなる。このときすぐレバーから手を離すと報酬がもらえる。光点を見つめつづけていないとこれはできない (fixation task; 図-1 上左)。saccade task (図-1 上右) では、中央の注視点が消えると同時にスクリーンの他の位置に同様の光点がつく。サルは当然それをおってサッケードをおこす。このようにして、任意の方向と大きさをもった眼球運動をおこさせることができる。

黒質網様部の一群のニューロンは、随意的な眼球サッケードにともなってその高い自発活動を減少した (Hikosaka and Wurtz; 1983a)。図-1 下は、これを何回か反復しておこない、そのあいだにひとつの黒質ニューロンのスパイク活動を細胞

図-2 眼球運動にともなう黒質(上)と上丘(下)のニューロン活動

反対側のターゲットに向かうサッケードにあわせてスパイク活動を並べてある。逆行性刺激実験によって、この黒質ニューロンはその軸索を上丘ニューロンの近くに投射していることがわかった。H, V は、眼球位置の水平、垂直成分を表す。

外で記録し、ドット表示とヒストグラムにしたものである。この黒質ニューロンは、反対側視野の一定の領域に光刺激が現れるとその活動を減少した(図-1左)。この課題ではサルはその光刺激を無視して中央の注視点が暗くなるのを待っている。図-1右の課題では注視点が消えると同時に光刺激がつき、サルはその刺激にむかってサッケードをおこす。それに先行して黒質ニューロンの活動は完全に停止した。

このように視野の特定の方向に眼球運動をおこすときにそれに先行して黒質のニューロンが活動を減少するということから、その情報がなんらかのかたちでその眼球運動をひきおこすための信号

として働いていることが考えられる。

ところが、課題を遂行するという目的なしにただ何となく目を動かしているときには、黒質ニューロンの活動は変化しなかった。そのような眼球運動は随意性が低い。目的を意識してサッケードをおこすときにだけ、黒質のニューロンはその活動を減少した(Hikosaka and Wurtz; 1983c)。このような性質は、実は、大脳基底核に特有のものではない。大脳皮質でも同じである。これは逆にいうと、随意的運動にとって重要な脳の領域は、より随意性の低い自動的・反射的な運動には関係しないということでもある。

では、サッケードに関係するこれらの黒質ニューロンは上丘に情報を送っているのだろうか。もしそうだとしたら、その機能は何だろうか。これを調べるために、黒質と上丘に同時に微小電極を刺入して、逆行性刺激の実験をおこなった(Hikosaka and Wurtz; 1983d)。黒質ニューロンの性質を行動課題をもちいて同定し、つぎに、上丘の電極を上下しながら電流パルスを与え、この黒質ニューロンに逆行性スパイクが誘発されるかどうかを調べた。

この実験の結果、眼球運動に関係する黒質ニューロンの約半分は、上丘刺激に応答して逆行性スパイクを示すことがわかった。この実験の結果、眼球運動の情報をもつ黒質ニューロンが上丘に投射していることがわかった。では、その結合様式はどのようなものだろうか。それは、黒質と上丘のニューロンの活動を比較することによって推測することができる。

図-2は、逆行性刺激実験でその軸索投射様式を示した黒質ニューロンの活動を、軸索が投射しているであろうと思われる位置で記録された上丘ニューロンの活動を比較したものである。いいかえると、この黒質ニューロンからこの上丘ニューロンへシナプス結合が存在する可能性が高い。ともに反対側にむかう同様のサッケードに一致させてスパイク活動を並べてある。

黒質ニューロンはサッケードに先行して活動を減少した。上丘ニューロンはサッケードに先行し

てバースト状の発火をした。この鏡像的な関係は、黒質から上丘への抑制結合を強く示唆している。ふだんは、黒質からの tonic な抑制によって上丘の活動が抑えられている。なんらかの原因でこの抑制がとりのぞかれると、上丘ニューロンが活動準備状態になり、おそらく他からの興奮性入力によって急激な発射活動を示す。これが、電気生理学的な実験で得られた仮説であった。

ところで、黒質による上丘の抑制は、正常が眼球運動をおこなうために本当に必要不可欠なのだろうか。これを調べるもっとも基本的な方法は、黒質を破壊して眼球運動にどのような効果があるかを調べることである。しかし、脳の基底部にある黒質を選択的に破壊することはむずかしい。緻密部を傷つけずに網膜部だけを破壊することは不可能に近い。長いあいだ訓練したサルを一回の破壊実験によって失うのはあまりにも非効率的である。

そこで、薬物を局所的に注入することによって黒質の活動を可逆的に抑える方法を考えた (Hikosaka and Wurtz ; 1985 a ~ b)。抑制性伝達物質である GABA の agonist や antagonist が有効であった。GABA (ガンマアミノ酪酸) は中枢神経系の抑制性伝達物質としてはもっとも一般的なものであって、ほとんどのニューロンはこれに感受性をもっているといわれる。

まず、上丘に GABA agonist である muscimol を注入して眼球運動の変化を調べた (Hikosaka and Wurtz ; 1985a)。その効果は劇的だった。反対側下向きのサッケードを支配する中間層の領域に注入すると、数分後にその方向へのサッケードの潜時がのび、速度が減少し、振幅が減少した。30 分ほどたつと反対側下向きのサッケードがまったくできなくなった。このときでも、反対側上向きのサッケードは正常に近く、同側向きのサッケードはまったく正常だった。

この実験結果からいくつかのことが結論される。第一に、上丘はサッケードをおこなうために必要であって、上位の脳からの眼球運動に関係する司令はすべて上丘を介して脳幹に送られる。第二に、

上丘のニューロンは GABA にたいしてきわめて感受性がつよく、正常の状態でも GABA 作動性の神経支配による制御を受けているらしい。

第二の結論は、上丘に GABA antagonist である bicuculline を注入する実験によっても確かめられた (Hikosaka and Wurtz ; 1985a)。この場合には、その上丘の支配領域にむかうベクトルをもつサッケードが反復しておこり、サルはそれを抑えることができなかった。この薬物によって GABA 作動性の抑制がブロックされるはずである。これによって不随意的な眼球運動が誘発されたということは、いつもかなりのレベルの GABA 作動性の抑制が働いているということを示している。それは黒質網様部に由来するものなのだろうか。

これを調べるために、黒質網様部に GABA agonist の muscimol を注入した (Hikosaka and Wurtz ; 1985b)。黒質網様部ニューロンは GABA の receptor を多量にもっていることが知られている (Okada, *et al.* ; 1971)。muscimol を注入するとそれは黒質ニューロンの GABA receptor に結合し、その高い自発活動が抑制されるだろう。その結果、上丘にたいする抑制が消失するはずである。図-3 はその結果である。サルはスクリーン中央の光点を見つめ続けることができず、注入とは反対側にむかってひんばんにサッケードをくりかえした。これは上丘に bicuculline を注入した場合とよく似ている。上丘への GABA 作動性の抑制はやはり黒質ニューロンによるものであることが示唆された。

以上をまとめるとつぎのようになる。黒質網様部は、その高い自発発射活動によって、上丘の眼球運動性ニューロンを持続的に抑制している。上丘に bicuculline を注入した場合も、黒質に muscimol を注入した場合も、この抑制がブロックされ、上丘は脱抑制の状態になる。この結果、眼球運動のコマンドが持続的に出力され、反対側に向かうサッケードが不随意的におこる、と考えられる。

大脳基底核の機能に関する重要な結論がこれまでの実験から導かれる。大脳基底核のふたつの出力部である淡蒼球内節と黒質網様部は、いずれも

図-3 黒質への GABA agonist 注入による不随意的眼球運動

右の黒質網様部に muscimol ($1\mu\text{g}$) を注入した。左に向かうサッケードがおこり、サルはそれを抑えることができなかった。眼球運動を水平(上)・垂直(下)成分に分けて(A), また、二次元的に(B)表してある。

きわめて高い自発発射活動を持ち、GABA を伝達物質とする抑制性の細胞である。しかも、muscimol の注入実験であきらかなように、この持続的抑制がないと、必要のない運動がおこってしまう。大脳基底核の運動症状のひとつである不随意運動は、このようなメカニズムでおこっているのではないだろうか。

尾状核は黒質に眼球運動の信号を与える

しかし、この持続的抑制の機構は不随意運動を抑えるためにあるわけではないだろう。黒質自身が他からの抑制信号を受けてその自発発火を止める、そしてそれが上丘に phasic な脱抑制としてあらわれる、ということが重要なのである。では、その抑制性信号はどこからくるのだろうか。

黒質には線条体、とくに尾状核からおもに

GABA 作動性と考えられる強い入力があることが知られている (Yoshida and Precht ; 1971)。そこで私たちは、同じような方法をもちいてサルの尾状核のニューロン活動を調べた (Hikosaka, *et al.* ; 1989a~c)。

尾状核に電極を刺入してまずわかることは、自発発射活動が非常に低いということである (Hikosaka, *et al.* ; 1989a)。黒質が脳のなかでもっとも活動の激しい領域だとすると、尾状核は脳のなかでもっとも静かな領域といえるかもしれない。大多数のニューロンは活動電位(スパイク)を一秒間に1回以下しか発生しない。

しかしその多くは、随意的な、目的をもった眼球サッケードに先行して鋭くスパイク活動を示した。それらの眼球運動に関係するニューロンは、尾状核の頭部から体部にかけて、中央部に細長くかたまっていることがわかった。しかしそのようなニューロンが活動するためには、ある特定な状況で眼球運動がおこることが必要である。

まえに述べた Saccade task では、スクリーンの中央の光の点が消えると同時に他の点がつき、サルはそれを追ってサッケードをおこす(図-4上)。この眼球運動は、今あたえられた視覚情報にもとづいておこる Visually guided saccade とよぶことができる。

しかし、このような行動はいぜんとして受動的である。プランやプログラムにもとづく自律的行動が明確なたちであらわれたものではない。私たちは、外的な環境の変化にただ passive に反応してばかりいるわけではない。経験や記憶にもとづいて環境の変化を予測し、それを先取りした行動をおこなっている。これは、高等な動物一般にみられる行動である。このような行動を実験的に実現するために、私たちは記憶依存性の眼球運動 Memory-guided saccade を反復してサルにおこなわせる課題 Delayed saccade task を考案した(図-4下)。

Saccade task とは異なり、光のターゲットはスクリーン中央からいったん消え、時間的なギャップの後に他の位置につく。サルが中央の注視点を

図-4 2種類の眼球運動課題：視覚性サッケード（上）と記憶性サッケード（下）

delayed saccade task では、注視期間中にターゲットが短時間つき、サルはこれを覚えていて数秒後にそこにむかってサッケードをおこす。

みつめているときに、将来つくべきターゲットの位置が0.1秒間だけ光る。この予告信号にたいして目を動かして反応してはいけない。サルはただその位置を覚えていて、3～4秒後に注視点が消えたら、その記憶にもとづいてサッケードをおこす。

おもしろいことに、大脳基底核にはこのような記憶依存性の眼球運動にのみ選択的に関係するニューロンがたくさんあった。尾状核の多くのニューロンは、実際にあらわれた光ターゲットにたいしてサッケードがおこる場合（saccade task）には、ターゲットがどこにあらわれてもほとんど活動しなかった。課題をおこなっていない状態でおこる自発性サッケードにも関係していなかった。しかし、同じサッケードでもそれが記憶に依存する場合（delayed saccade task）には、先行して強いスパイク活動を示したのである。

すべての尾状核ニューロンがこのような選択性をもっているわけではない。視覚誘導性のサッケードに選択的なニューロンから記憶依存性のサッケードに選択的なニューロンまでさまざまなタイプが存在した。いずれにしても特徴的なことは、どのような原因でサッケードがおこったかという行動の文脈に依存して、選択的に一群のニューロンが活動するということである。

では、尾状核のこのような複雑な情報は、本当

図-5 眼球運動の発現における大脳基底核の役割

に黒質に送られて出力されるのだろうか。

これを調べるために微小電極を2本、尾状核と黒質網様部に同時に刺入した。まず、黒質の単一ニューロンのスパイク活動を記録し、それが眼球運動課題に関係しているかどうかを調べる。つぎに、尾状核の電極を上下させながら電気刺激パルスを加え、黒質ニューロンの活動が変化するかどうかを調べた。

実験の結果、弱い尾状核刺激で多くの黒質ニューロンの活動が停止した。この抑制は尾状核の中央部の刺激でもっとも強くなった。こは眼球運動に関係するニューロンがかたまって存在する領域である。この実験から、眼球運動に関係する情報が尾状核から黒質に抑制性信号のかたちで伝えられていることが示唆された。

これらの結果は、尾状核の細胞が黒質にたいして強い線維結合をもち、その主要な伝達物質はGABAであるという最近の研究結果に一致している（彦坂；1987）。黒質ニューロンのなかには、視覚性サッケードに特異的に関係するものから記憶性サッケードに特異的に関係するものまであることはまえに述べた。尾状核からの入力を受けやすいものは、そのなかでも記憶性サッケードに関係する細胞であった。とくに、抑制性入力が優勢だった。

随意運動のシェーマ

これまでの結果から大脳基底核における眼球運動の発現と調節のメカニズムをまとめるとつぎのようになる(図-5)。眼球運動(サッケード)に関係する大脳基底核のニューロン機構は、直列的な2つの抑制性結合からなっている。黒質から上丘への抑制は持続的にはたらいでいて、サッケードの発現をひとまず抑えておく。尾状核から黒質への抑制はふだんははたらかない。しかし、尾状核が大脳皮質からの記憶や予測に関係する信号を受けて活動すると、それによって黒質が抑制されて、上丘のサッケード機構を準備OKの状態にする。

上丘は、眼球運動とくにサッケードにおける要の役目を果たしている。網膜や大脳皮質のたくさんの領域から信号が収束する。それらのなかで大脳基底核の特異性は何だろうか。おそらく重要なことは、これらはすべて興奮性であり、大脳基底核からのものだけが抑制性だということだろう。

これらの領域は、上丘にたいして、それぞれ固有の情報を提供することによって眼球運動の発現を促進しようとするだろう。網膜は定位反射をひきおこすような反射性入力をあたえ、頭頂連合野は空間的注意の情報をあたえ、前頭眼野は視覚的に誘導された運動情報をあたえようと考えられる。

ところで、興奮性入力は基本的に加算的である。協力関係はつくことはできるが、お互いを修飾することは原理的にできない。わたしたちの眼前の世界は、光や音やその他もろもろの刺激に満ち満ちている。その情報はこれらの経路を通して上丘に収束し、上丘はその結果、興奮性入力でオーバーフローの状態になるだろう。実際、これは大脳基底核からの入力を薬理的にブロックする実験ですでに示したことである。

これとは対照的に、抑制性である大脳基底核からの入力は、基本的に他の入力を修飾する役割をもっている。しかも、その定常状態は持続的抑制であるから、すべての興奮性入力をスイッチオフしておくことができる。そして、その抑制を適当に開放してやるだけで眼球運動を発現させること

ができるわけである。おもに外的・感覚的な情報をつたえるこれらの経路とは異なり、大脳基底核がはこぶ情報は記憶や予測などの内的な情報が主である。したがって、大脳基底核は、内的な情報にもとづいて外的な情報を抑制的に修飾し、随意的運動を発現させるゲート機構であるということもできるだろう。

文 献

- 1) Carpenter MB: Anatomy of the corpus striatum and brain stem intergration systems. In: The Nervous System (Brooks VB, eds), pp.947~995. Bethesda, MD: American Physiological Society, 1981
- 2) Graybiel AM, Ragsdale CW Jr.: Fiber connections of the basal ganglia. In: Development of Chemical Specificity of Neurous (Cuenod M, Kreutzberg GW, Bloom FE, eds) pp.239~283. Amsterdam: Elsevier, 1979
- 3) Hikosaka O, Sakamoto M, Usui S; Functional properties of monkey caudate neurons. I. activities related to saccadic eye movements. J. Neurophysiol, **61** : 780~798, 1989a
- 4) Hikosaka O, Sakamoto M, Usui S; Functional properties of monkey caudate neurons. II. Visual and auditory responses. J. Neurophysiol, **61** : 799~813, 1989b
- 5) Hikosaka O, Sakamoto M, Usui S; Functional properties of monkey caudate neurons. III. Activities related to expectation of target and reward. J Neurophysiol, **61** : 814~832, 1989c
- 6) Hikosaka O, Wurtz RH: Visual and oculomotor functions of monkey substantia nigra pars reticulata. I. Relation of visual and auditory responses to saccades. J. Neurophysiol, **49** : 1230~1253, 1983a
- 7) Hikosaka O, Wurtz RH: Visual and oculomotor functions of monkey substantia nigra pars reticulata. II. Visual responses to fixation of gaze. J. Neurophysiol, **49** : 1254~1267, 1983b
- 8) Hikosaka O, Wurtz RH: Visual and oculo-

- motor functions of monkey substantia nigra pars reticulata. III. Memory-contingent visual and saccade responses. *J. Neurophysiol*, **49** : 1268~1284, 1983c
- 9) Hikosaka O, Wurtz RH: Visual and oculomotor functions of monkey substantia nigra pars reticulata. IV. Relation of substantia nigra to superior colliculus. *J. Neurophysiol*, **49** : 1285~1301, 1983d
- 10) Hikosaka O, Wurtz RH: Modification of saccadic eye movements by GABA-related substances. I. Effect of muscimol and bicuculline in the monkey superior colliculus. *J. Neurophysiol*, **53** : 266~291, 1985a
- 11) Hikosaka O, Wurtz RH: Modification of saccadic eye movements by GABA-related substances. II. Effect of muscimol in the monkey substantia nigra pars reticulata. *J. Neurophysiol*, **53** : 292~308, 1985b
- 12) 彦坂興秀：随意性の眼球運動. *神経研究の進歩*, **28** : 138~152, 1984
- 13) 彦坂興秀：大脳基底核の機能 I. *科学*, **11** : 680~689, 1985
- 14) 彦坂興秀：大脳基底核. *神経科学レビュー*, **1** : 36~85, 1987
- 15) Okada Y, Nitsch-Hassler C, Kim JS, Bak IJ, Hassler R: Role of γ -aminobutyric acid (GABA) in the extrapyramidal motor system. I. Regional distribution of GABA in rabbit, guinea pig and baboon CNS. *Exp. Brain Res*, **13** : 514~518, 1971
- 16) Schell GR, Strick PL: The origin of thalamic inputs to the arcuate premotor and supplementary motor areas. *J. Neurosci*, **4** : 539~560, 1984
- 17) Sparks DL: Translation of sensory signal into commands for control of saccadic eye movements: role of primate superior colliculus. *Physiol. Rev*, **66** : 118~171, 1986
- 18) Yoshida M, Precht W: Monosynaptic inhibition of neurons in the substantia nigra by caudate-nigral fibers. *Brain Res*, **32** : 225~228, 1971