

ニワトリ眼の単色光 ERG・c 波の検討

— 杆体性 c 波と錐体性 c 波の分離について — (図 13)

福 田 敦 (岩手医科大学眼科学教室)

要 約

ニワトリ眼を用いて、460 から 620nm の間で 20nm 間隔の同一エネルギーの単色光刺激による、暗順応および明順応 c 波を記録し、relative amplitude と log relative sensitivity とから、そのスペクトル特性を調べ、また頂点潜時の変化も検討した。c 波のスペクトル特性は、暗順応下で、弱刺激と低基準電位では杆体ロドプシンの吸光度特性に、強刺激と高基準電位および明順応下では、錐体アイオドプシンの吸光度特性および明所視比視感度曲線に近似した。c 波の頂点潜時は、暗順応下において、c 波振幅の増大に伴い延長傾向を示した。また、長波長側の刺激光では短縮傾向を示した。さらに、明順応での頂点潜時は、暗順応の場合より明瞭に短縮しており、かつ、全波長にわたって一定であった。ニワトリ c 波について記録条件を変えることによりスペクトル特性上プルキニエ現象を認め、また、頂点潜時も変化したことから、杆体性および錐体性 c 波が分離できたものと思われた。(日眼会誌 93: 599—609, 1989)

キーワード：網膜電図、錐体性 c 波、杆体性 c 波、プルキニエ現象、ニワトリ

Isolation of Rod-and Cone-mediated C-Waves in the Chicken ERG Using Monochromatic Stimuli

Atsushi Fukuda

Dept. of Ophthalmol., School of Medicine, Iwate Medical University

Abstract

Cone-mediated c-wave has recently been recorded from the cone dominant retina, while ERG c-wave had been considered to be mainly a rod-mediated response. However, only a few experiments have been conducted to isolate both rod-and cone-mediated c-waves from same experimental materials. In the present experiment, chicken eyes were used as the cone-dominant retina to isolate rod-and cone-mediated c-waves using monochromatic stimuli. Of monochromatic light at 20nm intervals between 460 and 620nm was adjusted to yield equal energy. In order to obtain criterion voltages of 50 and 100 μ V of the c-wave amplitude in dark adaptation and 50 μ V in light adaptation, stimulus intensities of the monochromatic lights were attenuated by neutral density filters from a maximal intensity of 7.7 μ W/cm² at the corneal surface. The duration of the stimulus light was 0.15, 5 or 10 seconds, and the stimulus interval was 90 seconds. In dark adaptation, the spectral characteristic of the c-wave at 50 μ V criterion voltage was similar to the absorption curve of rhodopsin in rod cells and at 100 μ V criterion voltage to a photopic CIE curve. In light adaptation, the spectral characteristic of the c-wave at 50 μ V criterion voltage closely resemble that of the photopic CIE

別刷請求先：020 盛岡市内丸19-1 岩手医科大学眼科学教室 福田 敦
(平成元年 3 月 27 日受付, 平成元年 4 月 20 日改訂受理)

Reprint requests to: Atsushi Fukuda, M.D. Dept. of Ophthalmol., School of Med., Iwate Med. Univ.
19-1 Uchimaru, Morioka 020, Japan

(Received March 27, 1989 and accepted in revised form April 20, 1989)

curve; these findings indicated that a Purkinje shift was observed in the attitude of the c-wave in the light and dark adaptation. The peak latency of the c-wave in dark adaptation was prolonged together with an increase of the c-wave amplitude, but tended to become shorter by stimuli longer than 580nm. On the other hand, in the light adaptation, the peak latency of the c-wave was evidently shorter than that in the dark adaptation and was constant throughout all the monochromatic stimuli. Based upon the above results, it was concluded that both rod- and cone-mediated c-waves could be isolated from the chicken retina by using the monochromatic stimuli. (Acta Soc Ophthalmol Jpn 93: 599-609, 1989)

Key words: Electroretinogram (ERG), Cone-mediated c-wave, Rod-mediated c-wave, Purkinje phenomenon, Chicken

I 緒 言

ERG・c波は、明順応によって振幅が減弱すること、単色光刺激に対して桿体のスペクトル感度と近似した応答態度をとる¹⁾ことなどから、その発生には、視細胞のうち桿体の機能が主に関与する²⁾⁻⁴⁾とされてきた。しかし、近年になって、錐体優位であるカメの網膜から、頂点潜時と時間経過の短いc波が記録され¹⁰⁾、さらに、同じく錐体優位網膜であるニワトリから、明順応下で光刺激終了後は振幅がそれ以上増大しない、すなわちtime integrationを認めないc波が記録された¹¹⁾ことなどから、桿体優位網膜からは桿体性c波が、錐体優位網膜からは錐体の機能を反映したc波が、記録されることが明かになってきた。しかし、これまでの報告のなかで、同一種の動物の網膜から桿体性c波と錐体性c波のそれぞれの分離を試みた報告¹¹⁾⁻¹⁴⁾は少なく、それも家兎やカエルなど桿体優位網膜についてであり、また、それら桿体優位の動物から、単色光刺激によって錐体性c波のスペクトル特性を、明確に示したものはなかった。

そこで今回は、桿体性c波と錐体性c波を分離することを目的に、暗順応下あるいは明順応下で、ニワトリ眼に単色光刺激を行ない、c波のスペクトル特性および単色光刺激によるc波の頂点潜時の違いについて検討した。

II 実験方法

1. 実験動物

日齢140~180日で体重1.2~1.5kgの成熟ニワトリ28羽43眼を用いた。ニワトリをウレタン(1.5g/kg筋注)で全身麻酔して¹⁵⁾、シールドボックス内の固定器(押田式)に固定した。瞳孔は、非脱分極性筋弛緩剤である臭化バンクロニウム¹⁶⁾¹⁷⁾の点眼で両眼を散瞳させ

た。

2. 単色光刺激装置 (Fig. 1)

光源として、500Wのxenon arc lamp (UXL-500, 三双制作所)を安定化電源(XD-25, 三双制作所)で点灯し、光路を単色光刺激側と順応光側の2チャンネルに分けた。単色光を得るための光路に、中性フィルター(三双制作所)、オプティカルウェッジおよびその前方に干渉フィルターを置いた。干渉フィルター(三双制作所)は、460~620nmの間で20nm間隔の9色で、それらの透過率は26~39%、半値幅は8~12nmである。単色光は、電磁シャッターを経て、直径1.5cm、長さ50cmのファイバーオプティクスで角膜上に導いた。順応光側の光路は、光源の前方に中性フィルターおよびオプティカルウェッジを置いて、電磁シャッターを経て、同様のファイバーオプティクスで角膜上に導いた。

刺激光として用いた単色光のエネルギーは、ラジオメーター(47-OD, 三双制作所)を用いて測定した強度が、角膜面で $7.7\mu\text{W}/\text{cm}^2$ となるときを0.0 log unitとした。各単色光ごとにオプティカルウェッジを合わ

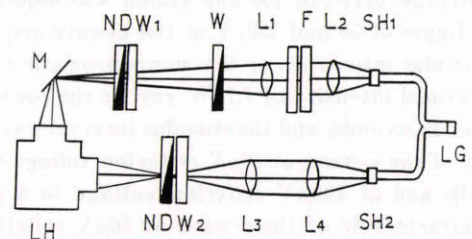


Fig. 1 単色光刺激装置の配置図。LH: 500W キセノン光源, M: 表面鏡, NDW_{1,2}: 中性フィルターとオプティカルウェッジの混合型フィルター, W: オプティカルウェッジ, F: ターレット型干渉フィルター, L₁~₄: レンズ, SH_{1,2}: 電磁式シャッター, LG: Y字型ファイバーオプティクス

せることによって、等エネルギーとした。

3. 刺激の強度、持続時間および間隔

刺激光の強度は、暗順応での記録の場合は -3.5 と -1.5 log unit を用いた。また、c波振幅が 50 あるいは 100 μV になるときの各単色光の強さから、c波のスペクトル感度 (log relative sensitivity) を求めた。なお、このときの 50 あるいは 100 μV の振幅を基準電位と呼称した。明順応下でのc波記録の刺激光は、 0.0 log unit の強さを用いた。また、暗順応の場合と同様に、基準電位が 50 μV となるときの刺激強度から、明順応でのc波スペクトル感度を求めた。なお、単色光刺激の強度を、暗順応で -1.5 log unit 以下に、また、明順応下で 0.0 log unit に規定するに際しては、 0.0 log unit の白色光刺激によるc波振幅が、暗順応下で -1.5 log unit、あるいは明順応下で 0.0 log unit の各単色光で得られる振幅より大きく、c波振幅が saturate されていないことを確認している。

刺激持続時間は、電磁シャッターによって下記に述べる記録条件で 5 秒または 10 秒とした。但し、暗順応下で刺激強度 -1.5 log unit のときは、刺激時間が 0.15 秒についても行なった。刺激間隔は 90 秒に設定したが、明順応の場合、他の単色光刺激に移るときは 10 分以上の間隔を置いた。

4. ERG・c波の記録の方法および条件

自作した亜鉛-硫酸亜鉛不分解電極¹⁸⁾¹⁹⁾を用い、閃電極を被検眼の角膜輪部上に、不閃電極を前頭部皮膚上に、接地電極を後頭部皮膚上に装着した。その際、刺激光が対側眼を照射しない位置に、ファイバーオプティクスの方向を定めた。光刺激によって得られた網膜電位は、直流増幅器 (AD-610 G, 日本光電) を介して、感度 100 $\mu\text{V}/\text{cm}$ 、紙送り速度 $5\text{mm}/\text{sec}$ のペンレコーダーで記録した¹³⁾。

5. 暗順応下、単色光刺激によるc波の記録

角膜面で 1000 lux の白色光で、 5 分間の前明順応後、 1 時間の前暗順応を行ない、引き続き暗順応下で、前述の 9 色の単色光刺激を at random の順番で与えて、 33 眼のc波を記録した。

6. 明順応下c波の記録

1 時間の前暗順応後、角膜面で 200 lux の白色光で、 1 時間の前明順応を行ない、そのまま 200 lux の白色光による明順応下で、前述の単色光刺激を at random の順番で与えて 13 眼のc波を記録した。前明順応条件の設定にあたっては、 200 lux の明順応下で 500 lux の白色光刺激によるc波振幅は、明順応開始後 1 分に一旦

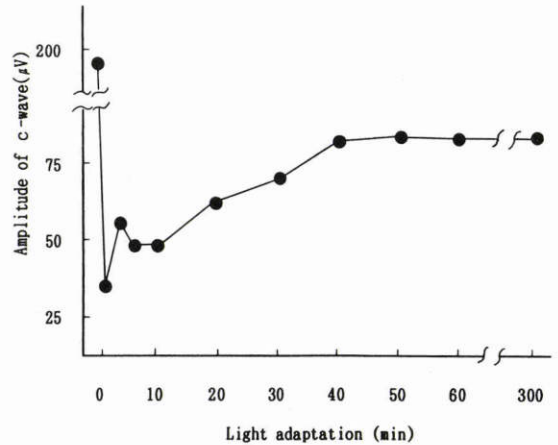


Fig. 2 明順応によるc波振幅の変化。刺激光 500 lux (白色光)、背景光 200 lux (白色光)。

減弱した後は増大するが、 1 時間以内に一定となった後は、少なくとも 5 時間まで安定した波形を維持することを、 5 眼について確認している (Fig. 2)。

7. c波振幅および頂点潜時の計測

c波振幅は基線からc波の頂点までの電位差¹³⁾とし、頂点潜時は、刺激開始からc波振幅が頂点に達するまでの時間¹³⁾とした。

III 結 果

1. c波のスペクトル特性

1) 暗順応下c波のスペクトル特性

a. 刺激強度 -3.5 log unit, 刺激持続時間 10 秒

暗順応下で刺激強度を -3.5 log unit, 刺激持続時間を 10 秒としたときの、各単色光刺激によって得られたc波波形の代表例を Fig. 3 に掲げた。記録した 6 例全例が同じ傾向を示し、 520nm の刺激によるc波振幅が最も大であった。そこで、 520nm の振幅 (μV) を 100 としたときの、各単色光刺激によるc波振幅を百分率で求め、この値 (relative c-wave amplitude とする) の 6 眼の平均値 ($\pm\text{SD}$) を Fig. 3 の中央の欄に示した。この値を、各波長ごとに図にプロットしてc波スペクトル反応曲線 (Fig. 4 の●印) を求めた。この記録条件でのc波振幅は、短波長刺激で小さく (460nm で $47.6 \pm 2.6\%$)、 520nm でピークを示し、これより長波長側で再び減少し、 620nm で最小 ($16.2 \pm 8.9\%$) であった。

b. 刺激強度 -1.5 log unit, 刺激持続時間 10 秒

暗順応下で刺激強度を -1.5 log unit, 刺激持続時間

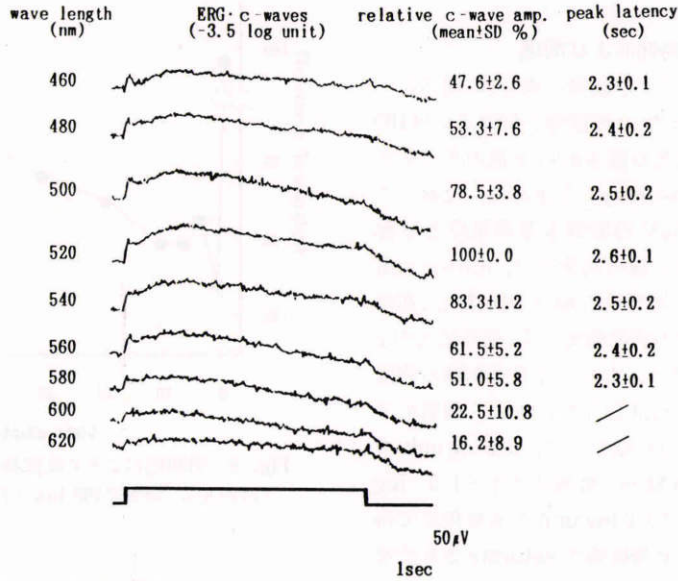


Fig. 3 暗順応下、刺激強度-3.5 log unit (刺激時間10秒)の各単色光刺激による ERG 波形, relative c-wave amplitude および c 波頂点潜時の変化.

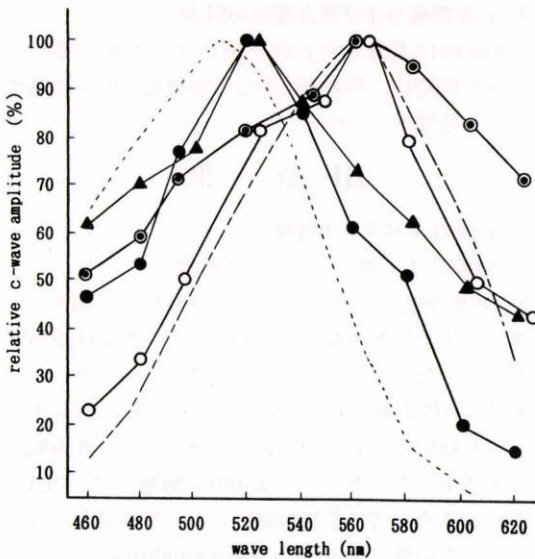


Fig. 4 relative c-wave amplitudeからみたc波スペクトル反応曲線。●—●：暗順応, 刺激強度-3.5 log unit, 刺激時間10秒。●—●：暗順応, 刺激強度-1.5 log unit, 刺激時間10秒。▲—▲：暗順応, 刺激強度-1.5 log unit, 刺激時間0.15秒。○—○：暗順応, 刺激強度0.0 log unit, 刺激時間5秒。-----：ロドプシン吸光度曲線²³⁾。-----：明所視比視感度曲線²⁴⁾。

10秒での、各単色光刺激によるc波波形の代表例を Fig. 5に掲げた。この場合には、6眼全例で560nmで最大のc波振幅が得られた。560nmによる振幅を100としたときの、各単色光による振幅を百分率で求め、この値 (relative c-wave amplitude) の6眼の平均値 (Fig. 5の中央)を、各波長ごとに Fig. 4 (●印)にプロットした。c波振幅のピークは、-3.5 log unitの強さの場合よりも長波長側の560nmに移行し、これより長波長側の振幅も500nm以下の短波長側の振幅と比較して、大きい値 (620nmで72.6±7.1%)を保った。

c. 刺激強度-1.5 log unit, 刺激持続時間0.15秒

刺激強度-1.5 log unit, 刺激持続時間0.15秒での、各単色光刺激によって得られたc波波形の代表例を Fig. 6に掲げた。この場合の最大振幅である520nmによるc波の振幅に対する relative amplitudeの5眼の平均値を Fig. 6の中央に、またその値のグラフを Fig. 4 (▲印)に示した。この記録条件でのスペクトル反応曲線は、520nmにピークを示し、刺激強度-3.5 log unit, 刺激持続時間10秒の場合 (Fig. 4の●印)と類似していた。

2) 明順応下c波のスペクトル特性

200 luxの白色光による明順応下で、刺激強度0.0 log unit, 刺激持続時間5秒の、各単色刺激によって得られたc波波形の代表例を Fig. 7に示した。最大振幅の560nmの波形に対する各単色光c波の6眼の rela-

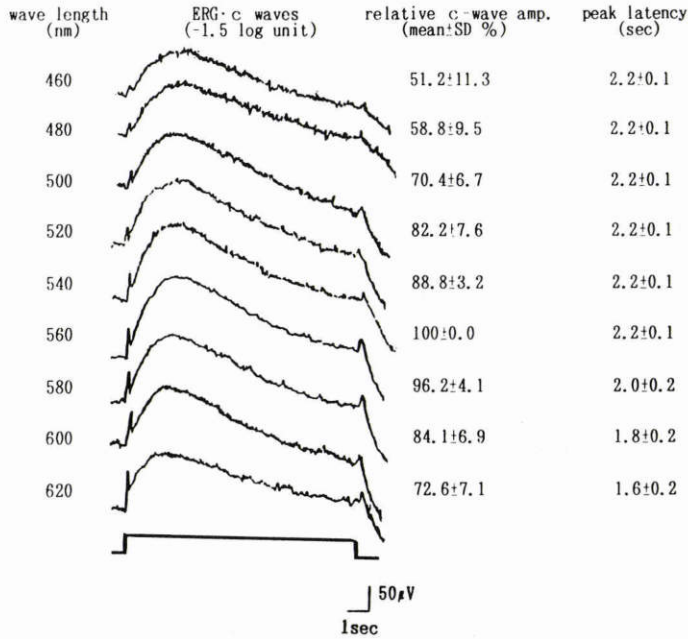


Fig. 5 暗順応下, 刺激強度-1.5 log unit, 刺激時間10秒の各単色刺激による ERG 波形, relative c-wave amplitude および c 波頂点潜時の変化.

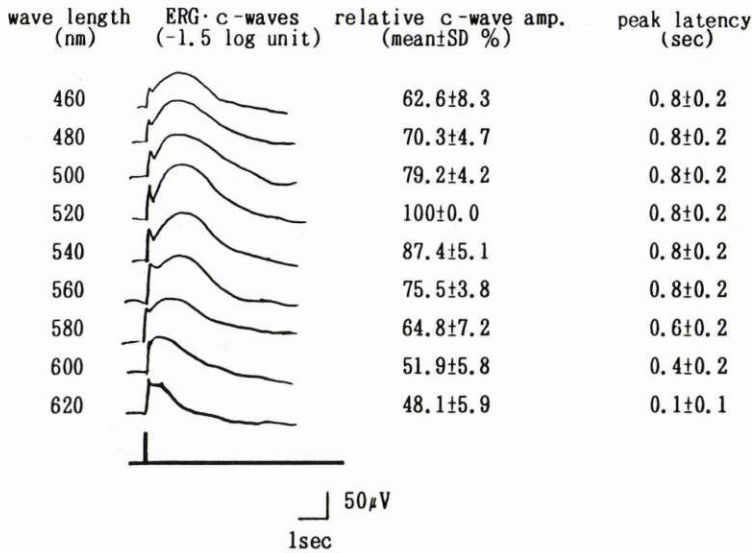


Fig. 6 暗順応下, 刺激強度-1.5 log unit, 刺激時間0.15秒の各単色光 ERG 波形, relative c-wave amplitude および c 波頂点潜時の変化.

tive amplitude の平均値を Fig. 7 の中央に示した.

この値をプロットした c 波スペクトル反応曲線 (Fig. 4 の○印) のピークが 560nm で, 暗順応下の刺激強度-1.5 log unit, 刺激持続時間10秒の場合 (Fig. 4 の●印) と一致していた. しかし, その反応曲線は暗

順応の場合より長・短波長ともにより急峻 (460nm で 22.5 ± 4.1 , 620nm で 43.8 ± 4.7) であった.

3) 暗順応下 c 波の log relative sensitivity からみたスペクトル特性

a. 基準電位が $50 \mu V$ の場合

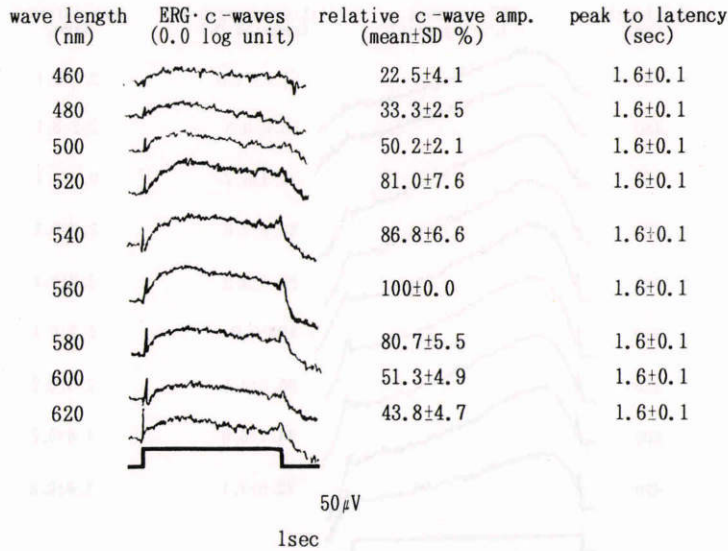


Fig. 7 暗順応下, 刺激強度0.0 log unit, 刺激時間5秒の各単色光 ERG 波形, relative c-wave amplitude による c 波振幅と c 波頂点潜時の変化.

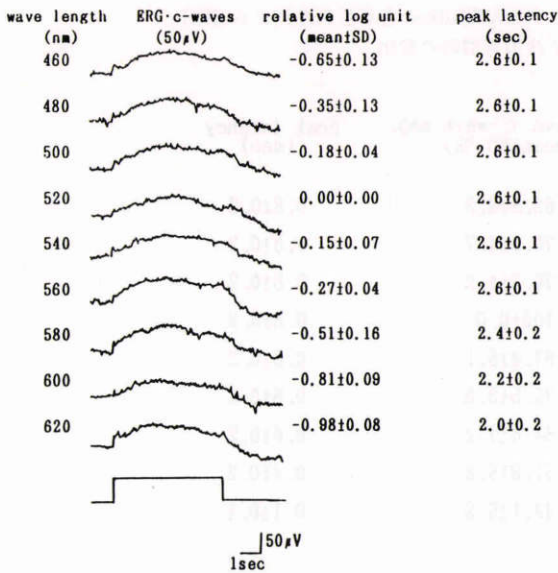


Fig. 8 暗順応下, 各単色光のよる c 波基準電位を50 μV に規定したときの c 波の log relative sensitivity および頂点潜時の変化.

暗順応下で, 50μV の基準電位の振幅を得るに要する単色光刺激の強さ (log unit) を求めた. このときの c 波波形の代表例を Fig. 8 に, また, このときの520nm の刺激光の強さを0.0 log unit とし, この値から, それぞれの単色光刺激の刺激強度を, 差し引いた値の8眼の平均値 (±SD) を Fig. 8 の中央の欄に示した. こ

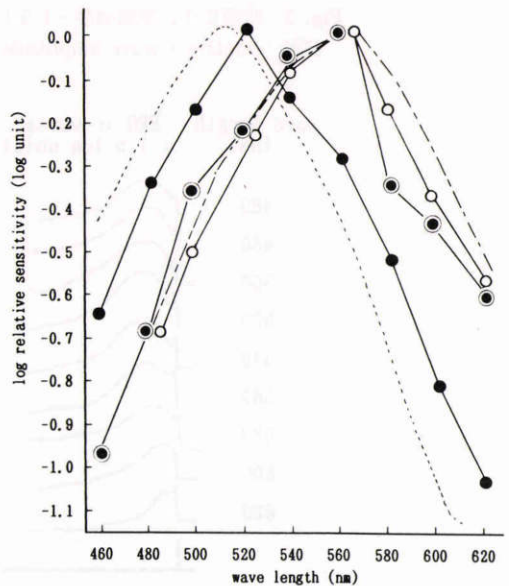


Fig. 9 log relative sensitivity からみた c 波スペクトル反応曲線. ●—●: 暗順応, c 波基準電位を50 μV に規定, 刺激時間5秒. ○—○: 暗順応, c 波基準電位を100μV に規定, 刺激時間5秒. ○—○: 明順応, c 波基準電位を50μV に規定, 刺激時間5秒. - - - -: ロドプシン吸光度曲線²³⁾. ·····: 明所視比視感度曲線 (CIE)¹⁷⁾.

の log relative sensitivity の値の平均値を図にプロットし, 520nm にピークを示す c 波スペクトル反応曲線

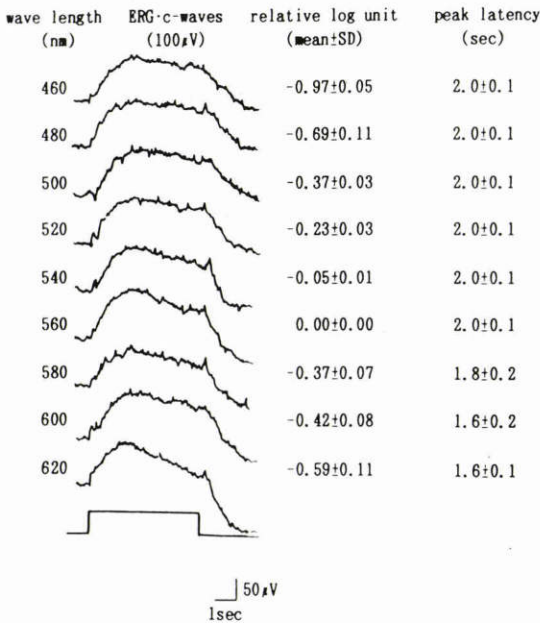


Fig. 10 暗順応下, 各単色光によるc波基準電位を100µVに規定したc波のlog relative sensitivityおよび頂点潜時の変化.

(Fig. 9の●印)を得た.

b. 基準電位が100µVの場合

c波の基準電位を100µVにした場合の, 各単色光によるc波波形の代表例を Fig. 10に示した. また, 560nmの刺激強度を基準としたときの, 各単色光刺激に対するc波のlog relative sensitivityの8眼の平均(±SD)を Fig. 8の中央に示した. この場合のlog relative sensitivityの平均値を, 各波長ごとに図にプロットして560nmにピークを示すc波スペクトル反応曲線 (Fig. 9の●印)を得た.

4) 明順応下c波のlog relative sensitivityからみたスペクトル特性

200 luxの明順応で, 50µVのc波振幅を得るに要する各単色光刺激の強さを求めた. この時の, 各単色光によるc波波形の代表例を Fig. 11に示した. 560nmの刺激光に感度が最も高かったので, 560nmを基準としたときの各単色光刺激に対する感度(log relative sensitivity)の7眼の平均値を Fig. 11の中央に示した. log relative sensitivityの7眼の平均値を各波長ごとに図にプロットして, 560nmにピークを示すc波スペクトル反応曲線 (Fig. 9の○印)を得た. この場合のc波スペクトル反応曲線は, 暗順応での基準電位100µVの場合のスペクトル反応曲線とほぼ同一で

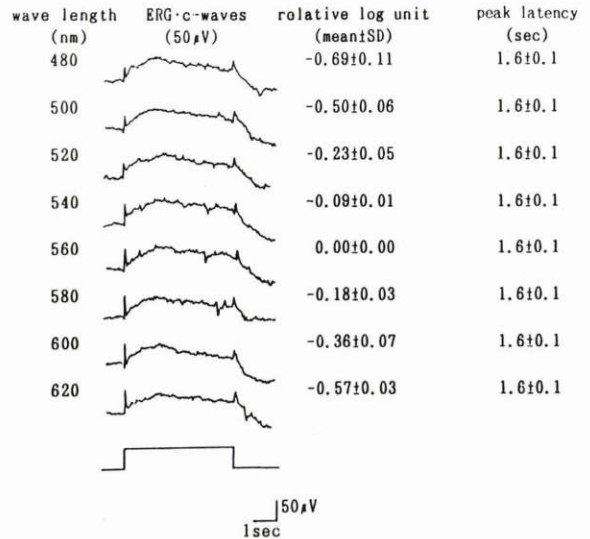


Fig. 11 明順応下, 各単色光によるc波基準電位を50µVに規定したc波のlog relative sensitivityおよび頂点潜時の変化.

あった.

2. c波頂点潜時の変化

1) 暗順応下c波の頂点潜時

a. 刺激強度-3.5 log unit, 刺激持続時間10秒

暗順応下で, 刺激強度-3.5 log unit, 刺激持続時間10秒のときの, c波の頂点潜時の6眼の平均値を Fig. 3の右欄および Fig. 12の■印で示した. この場合の頂点潜時は, 560nm以下の短波長側ではいずれも2.2秒以上を示したが, 振幅の大きさによって変化し, 最大振幅が得られる520nmでは, 最長の2.6±0.1秒であった. また, 600nm以上の長波長側ではb波のc波への重畳効果のため, 頂点潜時の計測は困難であった.

b. 刺激強度-1.5 log unit, 刺激持続時間10秒

暗順応下で刺激強度-1.5 log unit, 刺激持続時間が10秒のときの, c波の頂点潜時の6眼の平均値を Fig. 5の右欄および Fig. 12の■印で示した. この場合の頂点潜時は, 560nmより短波長側ではc波振幅の大きさに関わりなく, 各単色光ともに2.2±0.1秒であったが, 580nm以上の長波長側では短縮傾向を示し, 620nmでは1.6±0.1秒であった.

c. 刺激強度-1.5 log unit, 刺激持続時間0.15秒

暗順応下で刺激強度-1.5 log unit, 刺激持続時間0.15秒での, 各単色光刺激によるc波頂点潜時の6眼の平均値を Fig. 6の右欄および Fig. 12の▲印で示した. この場合の頂点潜時は, 560nmより短波長側では

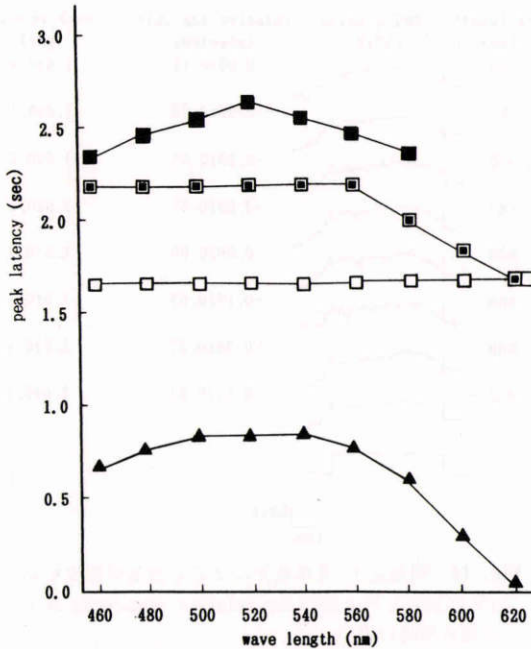


Fig. 12 relative c-wave amplitude からみた c 波頂点潜時. ■—■: 暗順応, 刺激強度 $-3.5 \log \text{ unit}$, 刺激時間 10 秒. □—□: 暗順応, 刺激強度 $-1.5 \log \text{ unit}$, 刺激時間 5 秒. ▲—▲: 暗順応, 刺激強度 $-1.5 \log \text{ unit}$, 刺激時間 0.15 秒. □—□: 明順応, 刺激強度 $0.0 \log \text{ unit}$, 刺激時間 5 秒.

0.8 ± 0.2 秒であったが, 580nm より長波長側では短縮傾向を示し 600nm では 0.4 ± 0.2 秒であり, 620nm では 0.2 秒以下あるいは光刺激終了直後に振幅のピークがみられた.

2) 暗順応下 c 波の log relative sensitivity からみた頂点潜時

a. 基準電位が $50 \mu\text{V}$ の場合

暗順応下で各単色光による c 波振幅が, $50 \mu\text{V}$ になるようにして得られた波形の頂点潜時の 8 眼の平均値を Fig. 8 の右欄および Fig. 13 の ■印で示した. 刺激光が 560nm 以下の短波長側では, 頂点潜時は 2.6 ± 0.1 秒ではほぼ一定であったが, 600nm より長波長側で短縮する傾向を示し, 620nm では 2.0 ± 0.1 秒であった.

b. 基準電位が $100 \mu\text{V}$ の場合

c 波振幅が, $100 \mu\text{V}$ になるようにしたときの頂点潜時の 8 眼の平均値を, Fig. 10 の右欄および Fig. 13 の □印で示した. この場合は, 基準電位が $50 \mu\text{V}$ のときよりも頂点潜時は短く, 刺激光が 560nm 以下の短波長側では, c 波頂点潜時は 2.0 ± 0.1 秒ではほぼ一定であった

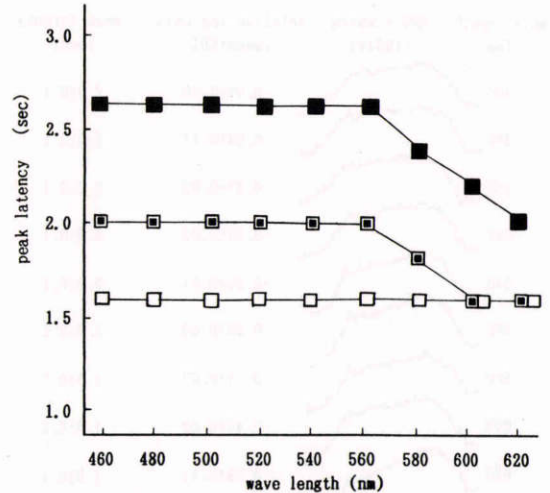


Fig. 13 log relative sensitivity からみた c 波頂点潜時. ■—■: 暗順応, c 波基準電位を $50 \mu\text{V}$ に規定, 刺激時間 5 秒. □—□: 暗順応, c 波基準電位を $100 \mu\text{V}$ に規定, 刺激時間 5 秒. □—□: 明順応, c 波基準電位を $50 \mu\text{V}$ に規定, 刺激時間 5 秒.

が, 580nm 以上の長波長側で明らかに短縮傾向を示し, 620nm では 1.6 ± 0.1 秒まで短縮した.

3) 明順応下 c 波の頂点潜時

角膜上 200 lux の明順応では, 各単色光刺激の強度が $0.0 \log \text{ unit}$ の場合 (Fig. 7 の右欄および 12 の □印), および c 波振幅の基準電位を $50 \mu\text{V}$ にしたとき (Fig. 11 の右欄および 13 の □印) の両者とも, いずれの単色光でも頂点潜時は 1.6 ± 0.1 秒ではほぼ一定であった.

3. 暗順応下 c 波と明順応下 c 波との閾値の差

暗所視と明所視の比視感度の閾値の差を, 両者のそれぞれ最高感度の波長での相対感度²⁰⁾²¹⁾で表した. すなわち, 暗順応下で $50 \mu\text{V}$ の c 波振幅を得るためには, 520nm の刺激光に対する感度が最も高く, その光の強さは平均 $-3.11 \pm 0.26 \log \text{ unit}$ であった. 他方, 明順応下では 560nm の刺激光に対する感度が最も高く, その強さの平均は $-0.60 \pm 0.08 \log \text{ unit}$ であった. 暗所視と明所視の比視感度の, 閾値は明所視の方が高く, 閾値の差は $2.51 \log \text{ unit}$ であった.

IV 考 按

同一種の動物の ERG・c 波を杆体性 c 波と錐体性 c 波に分離する試みとして, Dodt¹²⁾ (1957年) が, 家兎眼に単色光刺激を行ない, c 波のスペクトル感度曲線を求めた報告がある. その結果では, c 波は暗順応では, 杆体のスペクトル感度に近似しており, 白色光に

よる明順応では感度曲線が、長波長側に移動するプルキニエ現象を僅かに認めた。しかし錐体のスペクトル感度を明確に示してはいない。近年では、Wiolandら¹¹⁾(1984年)がカエル眼を用いて、Dodt¹²⁾と同様に暗順応と明順応との間で、僅なプルキニエ現象を認めたと報告している。また、当教室のYoneyamaら²²⁾(1986年)は、スペクトル特性をみたものではないが、ニワトリ摘出灌流網膜を用いて、c波頂点潜時は明順応で短縮し、暗順応でそれより長い頂点潜時を示したと述べている。さらに、やはり当教室の吉村¹³⁾(1987年)も、家兎に300 luxの明順応で刺激時間が0.25秒の強い白色光刺激を行い、錐体由来と思われるc波波形を分離した。

しかし、これまでの報告は、杆体優位網膜を用いて、杆体性あるいは錐体性のc波の分離を試みたもので、スペクトル特性からも両者は明確に分離されてはいなかった。そこで、今回、錐体優位網膜であるニワトリ眼にc波発生 of 二元性^{11)~14)22)}(c波の発生が杆体および錐体の両者に由来すること)を明らかにする目的で、明順応あるいは暗順応下で単色光刺激を行ない、relative c-wave amplitude と log relative sensitivity, および頂点潜時の変化からc波スペクトル特性について検討した。

1. relative amplitude と log relative sensitivity

スペクトル特性を調べる手段として、一般に、relative amplitude による方法と log relative sensitivity によって求める方法とがある。後者の方が正確であるが、本研究では、両者の方法を施行した。その結果、前者によっても、後者に近似的確さであらわすことが可能であった。記録に長い時間を要するc波の、特に複数の単色光刺激による観察を行なう場合には、relative amplitude もその簡便さから、有用であると考えられた。

2. c波のスペクトル特性

暗順応で刺激強度を $-3.5 \log \text{ unit}$ にしたときのc波スペクトル反応曲線のピークは520nmにあり、この曲線はロドプシン吸光度曲線²³⁾²⁴⁾に近似していた。この現象は、暗順応でc波の基準電位を $50 \mu\text{V}$ にした場合でも同様であった。他方、明順応でのスペクトル反応曲線は560nmにピークを示し、明所視視感度曲線¹⁷⁾²⁴⁾にほぼ一致する結果を得た。これらのことは、暗順応と明順応との間で、c波にもプルキニエ現象が存在することを明確にあらわすものであり、c波は杆体性および錐体性の両者によって構成されるとする、い

わゆる、c波発生 of 二元的機構の存在を支持する結果である。

c波以外でのERGによるプルキニエ現象^{24)~28)}として、ニワトリのb波振幅が暗順応では510nmに、明順応下では560nmにピークがあることで、その存在がすでに記載²⁴⁾²⁵⁾されており、その本態は、光刺激によって暗所では杆体の、明所では錐体の視物質のスペクトル特性を反映したものの²⁴⁾²⁵⁾であるといわれている。

さて、c波の発生は、視細胞外液中の K^+ イオンの減少に伴うapical membraneの過分極に基づく^{2)~5)}ものであるが、錐体ではその反応が杆体のそれよりもきわめて敏速である¹⁰⁾といわれている。apical membraneは視細胞と近接していることなどの形態学的特長から、視細胞の影響を受けやすい¹³⁾ことが推察できる。c波におけるプルキニエ現象は、暗順応では杆体ロドプシンの吸光度特性を表わし、また、明順応では背景光により杆体色素はbleachされ、錐体とapical membraneとの間で錐体の視物質の吸光度特性を反映したc波が発生するものと考えられる。そのニワトリ眼の錐体の視物質としては、562nmに最大の吸光度特性を有するアイオドプシン²⁴⁾²⁵⁾の存在が知られているが、明・暗順応下で単色光刺激を行なうことにより、杆体と錐体の機能がそれぞれ反映され、結果として、c波のプルキニエ現象が出現したものと考えられる。

また、暗順応で、 $-1.5 \log \text{ unit}$ の強刺激あるいは $100 \mu\text{V}$ の高い基準電位では、そのスペクトル特性のピークは、弱刺激あるいは低い基準電位の場合の520nmから560nmに移動した。これは、スペクトル特性からすれば錐体性c波を記録した可能性がある。光刺激が強くなるに伴ないスペクトル特性上、明所視機構を反映しうことは、田辺²⁹⁾³⁰⁾が、人眼杯のfast PIII 応答のスペクトル曲線のピークが、暗順応でも刺激光が強い場合には杆体機能を反映する500nmから、錐体機能に近似する540nm付近へ移動したと報告しており、この現象は、杆体のみならず、錐体の活動をも反映したものであると述べている。また、Armingtonら²⁴⁾²⁴⁾も暗順応下のニワトリb波のスペクトル特性は、光刺激が強くなるに伴って、そのピークが510nmから560nm付近に移動したと報告していることなどから、c波においても、暗順応下であっても光刺激が強いときは明所視機構が誘起され、錐体関与のc波が記録される可能性は否定できないと思われる。

しかしながら、 $-1.5 \log \text{ unit}$ の強刺激であっても0.15秒の短い刺激持続時間では、そのスペクトル反応

曲線は、そのピークが520nmにあり、10秒刺激の場合と異なり、ロドプシン吸光度曲線に近い反応であった。Wiolandら¹¹⁾も、スペクトル特性をみたものではないが、ニワトリ眼で刺激持続時間0.03秒で得られたc波は、光刺激終了後も振幅のピークを形成する、いわゆるtime integration¹¹⁾を認めた(錐体性c波では、time integrationを認めない¹¹⁾)ことから、杆体性c波の可能性があると報告している。このことから、スペクトル特性は同じ刺激強度であっても、刺激持続時間にも影響され、刺激持続時間が頂点潜時より短い場合は、閾値の低い杆体性c波が記録され、長時間刺激によって閾値の高い錐体性のc波が誘起されることが推察された。

なお、c波の基準電位を50 μ Vとしたとき、暗順応と明順応での刺激強度の閾値差は2.51 log unitであった。ヒトでは明所視を得るとき、暗所視との心理物理学的な閾値の差は、2.5 log unit以上である²⁰⁾といわれているが、本研究のc波からみた明・暗所視の閾値の差は、この値とほぼ一致した。また、この閾値の差からみて、今回の実験での明順応の条件は、錐体性c波を得るためには、妥当なものと思われた。

3. c波の頂点潜時

c波の振幅増大に伴う頂点潜時の延長は、c波の杆体機能を反映する特長のひとつであり¹⁰⁾¹¹⁾、また、錐体性c波は杆体性c波と比べて、頂点潜時が短い¹⁰⁾²²⁾とされている。ニワトリ眼の暗順応で刺激強度-3.5 log unitのときのc波は、c波振幅が大きくなるにつれて頂点潜時が延長していることから、頂点潜時の面からみても、杆体性の反応を表したものと考えられた。また、基準電位を50 μ Vとしたときの頂点潜時は、560nm以下の短波長側では一定であったが、それより長波長側で短縮傾向を示した。さらに、560nm以下の短波長側では、そのスペクトル特性から杆体由来のc波であると思われるが、長波長側で頂点潜時が短縮したことから、長波長側でのc波発生では、錐体も関与していたものと思われた。

刺激強度-1.5 log unit、刺激持続時間0.15秒の短い刺激持続時間の場合、Fig. 6に示したようにtime integration¹¹⁾を表わし、さらに、刺激強度-3.5 log unitの場合と同様に、c波振幅が大きくなるにつれて頂点潜時が延長したことから、得られたc波は、杆体性c波であると思われた。

さらに、同じく暗順応であっても、刺激強度-1.5 log unit、刺激持続時間10秒のとき、あるいは、基準電

位を100 μ Vとしたときの頂点潜時は、560nm以下の短波長側で一定であって、杆体系を反映する基準電位50 μ Vのときより短かく、また刺激強度-3.5 log unitの場合のように振幅に伴って頂点潜時が変化することもなく、したがって、得られたc波は主に錐体由来と思われる。しかし、560nm以下の短波長側の頂点潜時は、長波長側よりも長いことから、この記録条件での短波長側のc波の発生には、錐体のみならず、杆体も関与しているものと思われた。

明順応の場合のc波の頂点潜時は、振幅の大きさや単色光刺激の波長に影響されず一定であった。これは、暗順応でのいずれの場合のc波とも異なり、特に、スペクトル特性上錐体が関与すると思われる記録条件でのc波の頂点潜時とも異なっていた。また、杆体の吸光度特性を反映したc波の頂点潜時に比べて、明らかに短縮していた。これらのことから、明順応下のc波は、その発生起源としての視細胞は一種類であり、錐体の吸光度特性を示したことから杆体の関与は除外され、錐体のみが関与した錐体性c波であると考えられた。このように、杆体性c波と錐体性c波を分離するには、スペクトル特性のみならず、頂点潜時の変化についても検索することが重要と思われた。

稿を終えるにあたり、御指導、御校閲をいただきました田澤 豊教授に深謝致します。

尚、本論文の要旨は第92回日本眼科学会総会(昭和63年3月25日、京都市)にて報告した。

文 献

- 1) Granit R: The components of retinal action potential in mammals and their relation to the discharge in the optic nerve. J Physiol 77: 207-239, 1933.
- 2) Granit R, Munsterhjelm A: The electrical responses of dark-adapted frogs eyes to monochromatic stimuli. J Physiol Lond 88: 436-458, 1937.
- 3) Noell WK: Experimentally induced toxic effects on structure and function of visual cells and pigment epithelium. Am J Ophthalmol 36: 103-116, 1953.
- 4) Brown KT, Wiesel TN: Localizatin of origins of electroretinogram components by intraretinal recording in the cat eye. J Physiol 158: 257-280, 1961.
- 5) Steinberg RH, Schmidt R, Brown KT: Intracellular responses to light from cat pigment epithelium: Origin of the electroretinogram c-wave. Nature 227: 728-730, 1970.

- 6) 米村大蔵, 河崎一夫, 芳野佳克他: 生体眼 ERG における受容器電位の分離. 日眼 78: 858—866, 1974.
- 7) **Oakely B, Green DG**: Correlatin of light-induced changes in retinal extracellulr potacium concentration with c-wave of the electroretinogram. J Nuerophysiol 39: 1117—1133, 1976.
- 8) **Weindner C**; The c-wave in the ERG of albino rat. Vision Res 16: 753—763, 1976.
- 9) 田沢 豊: 人眼 ERG・c の特性と臨床応用. 眼紀 31: 1223—1248, 1980.
- 10) **Matuura T, Miller WH, Tomita T**: Cone specific c-wave in the turtle retina. Vision Res 18: 767—778, 1977.
- 11) **Wioland N, Bonaventure N**: Evidence for both photopic and scotopic characteristic in the c-wave of chicken and frog ERG. Visin Res 34: 91—98, 1984.
- 12) **Dotd E**: Das spektrale Verhalten der sekundaren Erhebung (c-Welle) im ERG des Kanichens. Bibl Ophthal 48: 36—37, 1957.
- 13) 菅原洋子, 猪股孝四郎, 佐藤 匡他: 家兎眼 c 波の暗順応について. 岩手医誌 21: 146—151, 1969.
- 14) 吉村 弦: 家兎 in vivo ERG の c 波と slow PIII. 3. 明・暗順応における波形変動. 日眼 91: 1214—1221, 1987.
- 15) **Wioland N, Bonaventure N**; Photopic c-wave in the chicken ERG: Sensitivity to sodium azide, epinephrine, sodium iodate, barbiturates, and other general anesthetics. Doc Ophthalmol 60: 407—412, 1985.
- 16) 福田 敦, 高橋久仁子, 田澤 豊他: 家兎眼およびニワトリ眼の単色光 ERG-c 波の検討. 眼紀 39: 1071—1077, 1988.
- 17) 米村大蔵, 河崎一夫: 臨床網膜電図学. 東京, 医学書院, 78—88, 1985.
- 18) 吉村 弦, 尾上正軒, 森 敏郎他: 家兎 in vivo ERG の c 波と slow PIII. 2. slow PIII 分離のための Na-iodate と Na-aspartate の至適濃度. あたらしい眼科 3: 715—719, 1986.
- 19) 尾上正軒: β -blocker の硝子体注入による家兎 ERG・c 波の変化. 日眼 90: 703—709, 1986.
- 20) **Wald G**: Human vision and the spectrum. Science 101: 653, 1945.
- 21) **Van Loo JA, Enoch JM**: The scotopic Stiles-Craford effect. Vision Res 15: 1005—1009, 1975.
- 22) **Yoneyama T, Sato T, Suzuki AT, et al**: ERG c-wave and pigment granule distribution in isolated chick retina: Effects of osmotic pressure variation in vitreal perfusing solution. Jpn J Ophthalmol 30: 306—317, 1986.
- 23) **Hecht S, Williams RE**: The visivity of monochromatic spectrum of visual perple. J Gen Physiol 5: 1—23, 1922.
- 24) **Armington JC, Thiede FC**: Electrorretinal demonstration of a Purkinje shift in the chicken eye. Am J Physiol 186(2): 258—262, 1956.
- 25) **Armington JC**: The Electroretinogram. New York, San Francisco, London, Academic Press, 225—229, 1974.
- 26) **Dotd E, Echte K**: Dark and light adaptation in pigmented and white rat as maesured by electroretinogram threshold. J Neurophysiol 24: 427—445, 1961.
- 27) 宇井健二: 明順応状態における単色光 ERG. 日眼 77: 637—643, 1973.
- 28) 宇治幸隆, 小林雄二: 白子眼における単色光 ERG. 眼紀 28: 802—806, 1977.
- 29) 田辺譲二: 人眼および家兎眼の in vitro ERG スペクトル感度. 日眼 80: 1033—1048, 1976.
- 30) 田辺譲二: 人摘出眼杯 ERG スペクトル感度, 明所視 ERG の研究. 日眼 83: 279—291, 1979.