

猫 EER (Electrically Evoked Response) の 視路中枢での反応解析

—(2) 猫 EER における外側膝状体単一ニューロンの応答—

深津 康博*, 三宅 養三**, 杉田信太郎**, 渡辺 悟***

*トヨタ記念病院眼科, **名古屋大学医学部眼科学教室, ***名古屋大学環境医学研究所

要 約

猫 EER における外側膝状体単一ニューロンの応答特性を分析して以下の結果を得た。個々のニューロンの電気刺激に対する閾値には、少なくとも1 log 以上の固有差がある。その応答は、興奮性があがるにつれて EER 陰性棘波に密接に関連した一定の潜時を持つスパイクの発生頻度の上昇を示し、さらにバーストを起こすようになる。応答の潜時により2群に大別されるニューロンが、周期的にしかも交互に興奮して EER 陰性棘波に関与している。通電極性を変えると2群のニューロンの応答の順序は逆転する。刺激強度の上昇により、短潜時の成分が優位になり長潜時の成分は順次抑制される。以上の結果をもとに、外側膝状体ニューロンの周期的放電現象すなわち EER の起源が網膜内の循環回路によるものであり、さらにその回路はアマクリン細胞や神経節細胞の on 型と off 型細胞の間で交互に往復する興奮伝達によって形成されている可能性があることを指摘した。(日眼会誌 95: 973—985, 1991)

キーワード: EER, 猫, 外側膝状体ニューロン, 周期的放電現象

Analysis of Electrically Evoked Response (EER) in Relation to the Central Visual Pathway of the Cat

(2) Response Characteristics of the Lateral Geniculate Neurons

Yasuhiro Fukatsu*, Yoza Miyake**, Shintaro Sugita** and Satoru Watanabe***

*Eye Clinic, Toyota Memorial Hospital

**Department of Ophthalmology, Nagoya University School of Medicine

***The Research Institute of Environmental Medicine, Nagoya University

Abstract

To analyze the electrically evoked response (EER) in relation to the central visual pathway, the response characteristics of the lateral geniculate neurons (LGNs) of the EER in 35 anesthetized adult cats were studied. Responses of the LGNs showed interindividual variation of more than one log unit in terms of the stimulus threshold for electrical stimuli. As the stimulus intensity increased, the spikes with constant latencies were recorded, which showed bursts with much stronger stimuli. The latencies of the spikes were closely correlated with those of negative components of EER. The LGNs were divided into two major groups by the latency. The periodical and alternative excitation of these

別刷請求先: 444 岡崎市八帖町往還通49-1 深津 康博

(平成2年9月14日受付, 平成3年1月17日改訂受理)

Reprint requests to: Yasuhiro Fukatsu, M.D.

49-1 Ohkan-Dori, Hatchicho-Cho, Okazaki-City 444, Japan

(Received September 14, 1990 and accepted in revised form January 17, 1991)

neurons contributed to form the first negative wave of EER. The latency of these two major groups of LGNs was reversed when the electrode polarity was changed. At higher stimulus intensities, the components with short latency became dominant and those with longer latency were suppressed. The above results suggested that the periodical excitation of LGNs and the formation of the prominent EER components may result from the interaction between on- and off-type retinal ganglion cells and amacrine cells. It was also suggested that the origins of the wavelets in negative waves of EER at strong stimuli are the bursts of the spikes of the visual cortex neurons. (Acta Soc Ophthalmol Jpn 95: 973-985, 1991)

Key words: EER, Cat, Lateral geniculate neurons, Periodical excitation

I 緒 言

眼球を直流矩形波で刺激して得られる大脳誘発反応を後頭葉領域から記録する EER (Electrically Evoked Response) は、その起源が視細胞より上位の網膜内にあることや電気刺激であるため中間透光体の混濁に回答が影響を受けないことなどで VECP (Visual Evoked Cortical Potential) と異なる性格を有しており、網膜中層より中枢の他覚的視機能検査としてその臨床応用が期待されている¹⁾。猫の視覚伝導路は、人や猿と同じく視交叉がほぼ半交叉で、また上位ニューロンが優位で特徴抽出は主に後頭葉皮質で行なわれており²⁾、さらに入手の容易なことなどから視路中枢の解析が猫において最も進んでいることから、EER における視路中枢の反応解析には猫が最適の動物の 1 つと考えられる。前報³⁾では猫 EER の基本波形を分析し、刺激強度の変化に伴う早期棘波の各成分の振幅や潜時の変化等について詳述した。本報では猫 EER における外側膝状体単一ニューロンの応答を分析し、その発火が猫 EER の陰性棘波に相応した一定の潜時をもってみられることや、応答の潜時により 2 群に大別されるニューロンが約 30ms の周期で交互に発火していることなどを述べ、さらにその周期性の起源について考案する。

II 実験方法

実験は体重 2~4kg の成熟猫 35 匹を使用し、麻酔や固定化および電気刺激や後頭葉視覚領皮質 (以下 VC と略す) からの誘導と記録には前報³⁾と同じ方法を用いた。外側膝状体 (以下 LG と略す) からの記録は、4M クエン酸カリウム水溶液を充填したインピーダンス 10~20M Ω のガラス管微小電極を用い、脳定位的に基準点より 7mm 前方、9mm 左方を中心にしてマイクロ

マニピュレーターにより鉛直方向に刺入して行なった。不関電極は、銀板電極を側頭部皮下に置いた。記録は、特に断らないかぎり角膜面照度約 100lux の室内灯を点灯した状態で行なった。得られた電位は、微小電極用前置増幅器 (日本光電製 MEZ-8201) と生体用増幅器 (ソニーテクトロニクス製 5A22N) で時定数 0.1 秒、ハイカット 1KHz の条件下に直流増幅してデータレコーダーに記録し、オフライン処理にて外側膝状体単一ニューロン (以下 LGN と略す) のスパイクのヒストグラム (PSTH) を 1ms 単位で 50 回加算して作成した。両眼とも 1% 硫酸アトロピンにて散瞳し、5% 塩酸フェニレフリン (ネオシネジン[®]) にて瞬膜を後退させた。眼前 40cm に乳白色スクリーンを置き、倒像鏡にて両眼の視神経乳頭の位置を投影記録した。LGN の受容野の位置と大きさは、小さなスポット光の点滅に対する発火パターンを調べて Bishop らの方法⁴⁾を参考にして定めた。LGN の分類には Stone の分類⁵⁾を用い、受容野の大きさや位置、スポット光の点滅に対する応答、視交叉の電気刺激による神経伝導速度などを参考にした。

III 結 果

1. 外側膝状体 (LG) の電場電位変化

図 1 の I は、単極誘導で記録した LG の電場電位と、双極誘導による VC からの EER を、角膜陽性の刺激強度 2ms \times 2mA にて同じ記録条件で同時に記録したものである。両者は非常に類似しており、EER の早期棘波は LG より下位で発生していることや、LG の電場電位変化が視路中枢を伝導して、頂点潜時の大きな変化を伴わず VC の電場電位変化を起こして EER の早期棘波を形成していることがわかる。

2. 外側膝状体ニューロン (LGN) の応答

96 個の LGN のスパイクが良好に記録でき、X-on 型

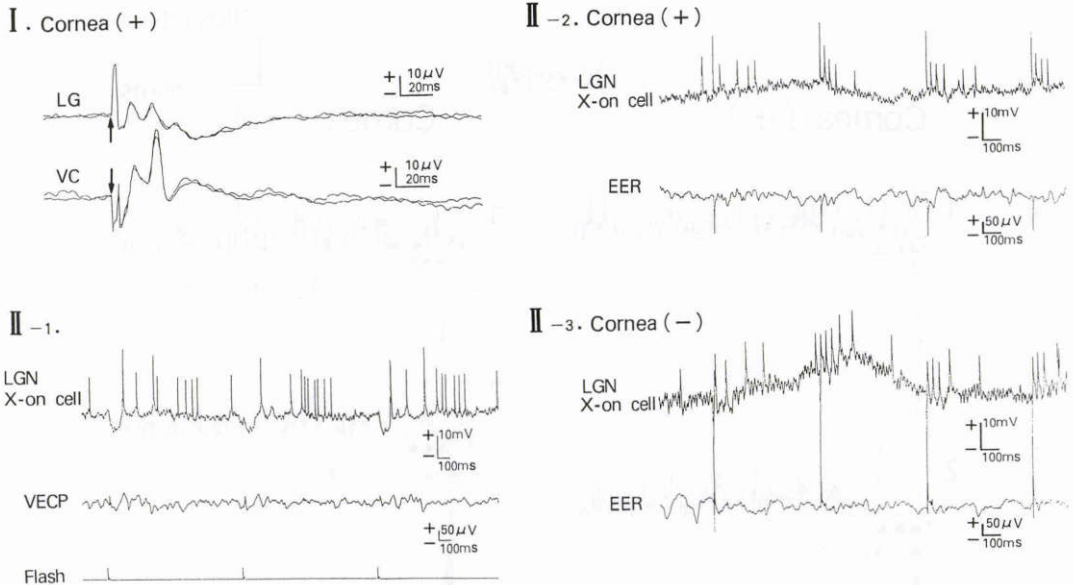


図1 I) 外側膝状体 (LG) と後頭葉視覚領 (VC) の電場電位を、角膜陽性刺激 (Cornea (+)) で同時に記録した波形。両者は非常に類似しているが、VCにおいて長潜時の棘波の振幅が相対的に大きく頂点潜時は2~4ms遅い。II) X-on型 LGN の電位と、VCの電場電位を同時に記録した波形。LGNは、白色フラッシュ光刺激 (II-1) に対しては非常に長い IPSP のあとと発火し、電気刺激 (II-2は角膜陽性刺激 (Cornea (+))・II-3は角膜陰性刺激 Cornea (-)) に対しては短潜時に安定した数個の発火を生じている。

16個、X-off型15個、Y-on型4個、Y-off型9個の計44個 (表1) の LGN で EER における応答を分析した。

図1の II-1, 2, 3は、X-on型 LGN の電位と VC の双極誘導による電場電位 (EER) を同時に記録したものである。この LGN は、白色フラッシュ光刺激 (II-1) では刺激後約100ms の非常に長い抑制性シナプス後電位 (IPSP) のあとと潜時の不安定な発火をおこしているが、電気刺激 (II-2および II-3, 刺激強度2ms×2mA) では通電極性にかかわらず50ms 以内に潜時の非常に安定した数個の発火を生じている。

図2~5は、電気刺激 (刺激強度2ms×2mA) に対する LGN のヒストグラムである。それらの応答にはかなり固有差があるが、すべての LGN は角膜陽性刺激における EER の潜時9ms の陰性波^{3)N₁}に相応して発火するニューロン (A型と仮称する)と、潜時20ms の陰性波^{3)N₂}に相応して発火するニューロン (B型と仮称する)に大別が可能で、さらにそれら2群の LGN が、周期的に (短潜時では約30ms, 基本周期と仮称する) しかも交互に興奮していた。以後、これらの周期的発火を基本スパイクと仮称し、潜時の順に、角膜陽性刺激では A型は A₁A₂..., B型は B₁B₂...と表

表1 記録分析した外側膝状体ニューロンの内訳

	A型		B型		計
	右眼	左眼	右眼	左眼	
X型 on型	4	3	6	3	16
X型 off型	4	3	3	5	15
Y型 on型	1	0	2	1	4
Y型 off型	1	2	4	2	9
計	10	8	15	11	44

現し、角膜陰性刺激では A型は A'₁A'₂..., B型は B'₁B'₂...と表現する。

図2は X-on型 LGN の応答で、1)~4)は A型、5)6)は B型である。1)は刺激閾値が高く応答が不明瞭な例、2)は A型の典型例、3)は閾値が低く強く興奮してバーストしている例である。1)~3)の LGN の受容野はいずれも中心野 (人の黄斑部に相当する) から10°以内にあり、閾値の高低と受容野の位置は無関係である。4)は周期性の強い例で、基本スパイクから10~15ms遅れてやや発生頻度の低い一連の発火がみられる。以

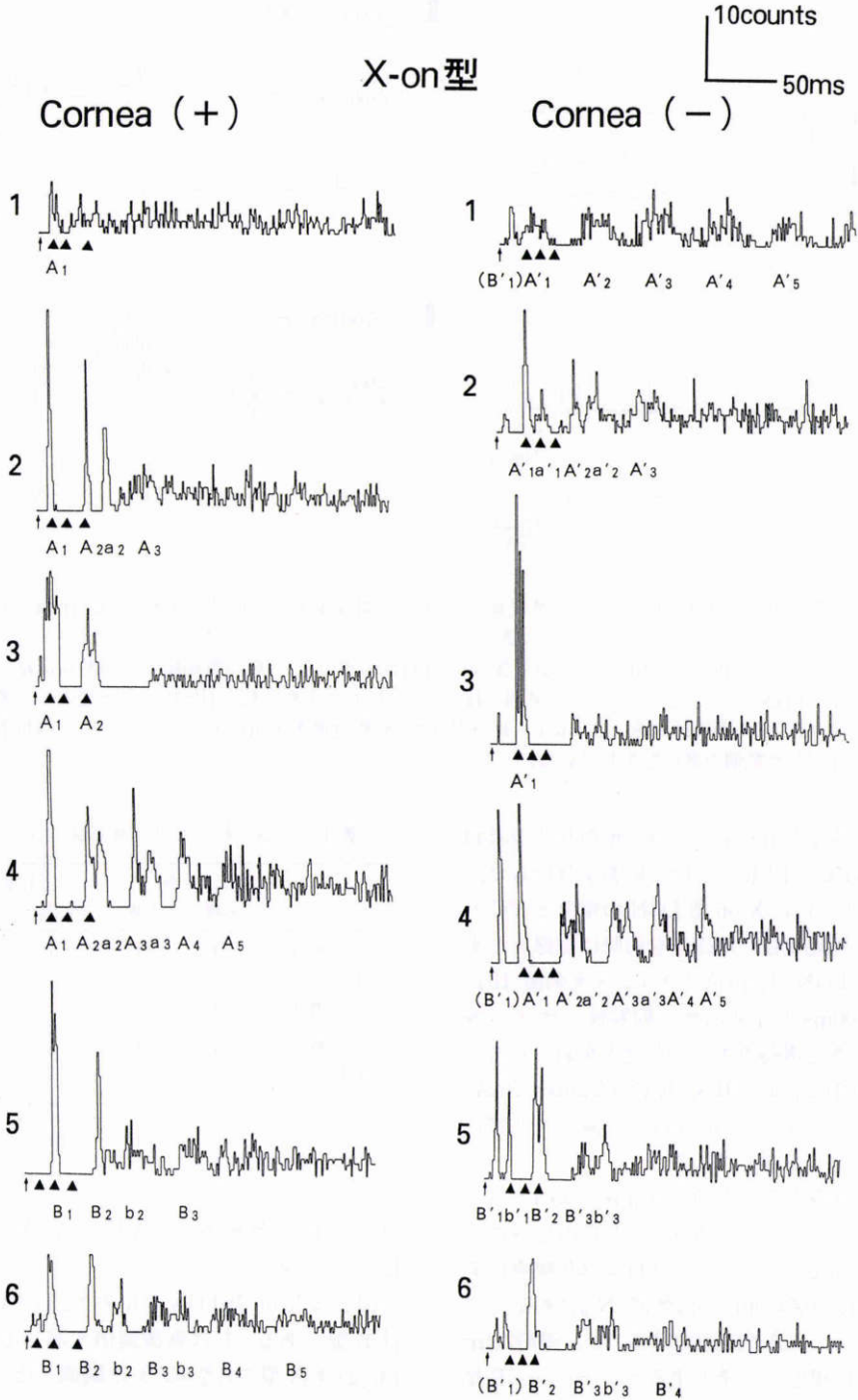


図2 X-on型 LGN 6個の応答。“▲”は記録された猫のEER陰性棘波の潜時を示し、角膜陽性刺激では N_{15} , N_{20} , N_{34} , 角膜陰性刺激では N_{15} , N_{25} , N_{36} である(図3~5も同様)。ほとんどのLGNがEER陰性棘波によく相応した潜時で発火している。1)~4)は N_{15} に相応して発火するA型, 5)~6)は N_{20} に相応して発火するB型である。角膜陽性刺激では、A型とB型が周期的にしかも交互に応答していることが明瞭であるが、角膜陰性刺激ではその周期的応答は不明瞭である。

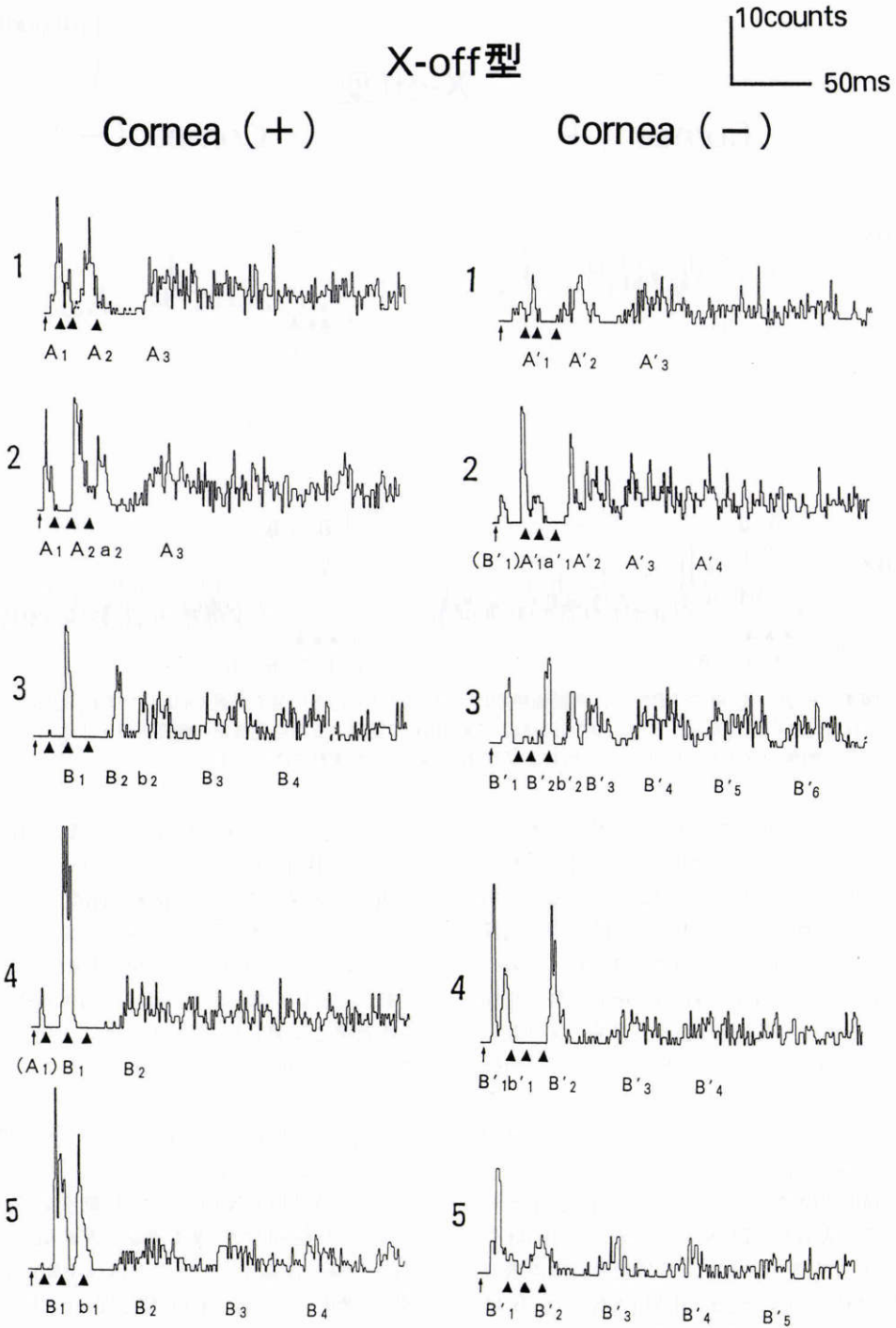


図3 X-off型 LGN 5個の応答. 1)~2)はA型で, 3)~5)はB型である. X-on型に比べて, B_2 が不明瞭で逆に B'_1 は明瞭な例が多い. 角膜陰性刺激においてもA型とB型が周期的にしかも交互に発火することが明瞭であるが, 角膜陽性刺激と異なりB型が先に応答している.

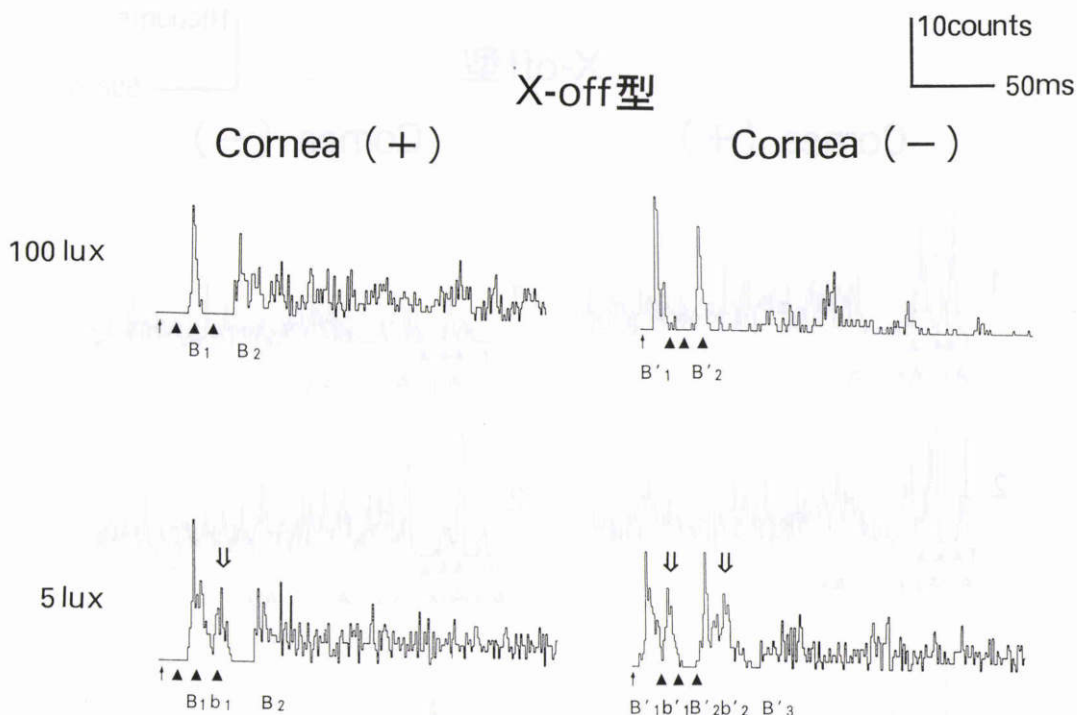


図4 B型のX-off型LBNの、角膜面照度の変化に対する応答の変化。約100luxでは B_1B_2 及び $B'_1B'_2$ に反応がみられるが、室内灯を消して約5luxで記録すると自発放電の頻度上昇とともに反応も明瞭に変化し、副スパイク b_1 および $b'_1b'_2$ (↓)が可逆的に発生する。

後、これらのスパイクを副スパイクと仮称し、基本スパイクから副スパイクまでの潜時を副周期と仮称する。そしてそれぞれを基本スパイクに対応させて、角膜陽性刺激ではA型は $a_1a_2\cdots$ 、B型は $b_1b_2\cdots$ と、角膜陰性刺激ではA型は $a'_1a'_2\cdots$ 、B型は $b'_1b'_2\cdots$ と表現する。5)はB型の典型例、6)は刺激後50ms以降も周期性が認められる例で、周期性は徐々に減衰した基本周期の間隔も約50msまで徐々に遅延している。角膜陽性刺激ではA型とB型が周期的にしかも交互に発火していることが明瞭であるが、角膜陰性刺激では周期性応答は不明瞭である。

図3はX-off型LGNの応答で、1)2)はA型、3)~5)はB型である。X-off型LGNは光刺激ではX-on型LGNと対照的な応答をするが、電気刺激では両者の応答はかなり類似している。X-off型LGNでは、 B_2 は不明瞭であるが、いっぽう B'_1 は明瞭であり、角膜陰性刺激においてもA型とB型が周期的に交互に発火していることがわかる。しかし、角膜陽性刺激と異なりB型が先に興奮している。

図4はB型のX-off型LGNにおいて角膜面照度を

変えて応答の変化をみたものである。約100luxでは B_1B_2 及び $B'_1B'_2$ に反応がみられるが、室内灯を消して約5luxで記録すると自発放電の頻度が上昇するだけでなく反応も明瞭に変化し、副スパイクが可逆的に発生している。すなわち、角膜陽性刺激では B_1 はバーストをおこし b_1 があらわれて B_2 は約10ms遅延し、角膜陰性刺激では B'_1 はバーストをおこし b'_1 があらわれて B'_2 は約10ms遅延し b'_2 があらわれる。副スパイクが照度の変化に対応して可逆的に発生消失することや、副スパイクがその次の基本スパイクの潜時に影響を与えていることがわかる。

図5は、Y型LGNの応答で、周期性が目立つ傾向があり、また長潜時でも基本周期の遅延傾向は少ない。50ms以降では基本スパイクのほぼ中間の潜時でも周期的に発火している。Y-on型とY-off型の応答に、明らかな差は認めなかった。Y型伝導路は伝導速度が大きいため非常に早期の応答に興味もたれるが、図2~図5の記録では通電時間を2msとしており、刺激時の電流アーチファクトのため5ms以内の発火は削除されている可能性がある。

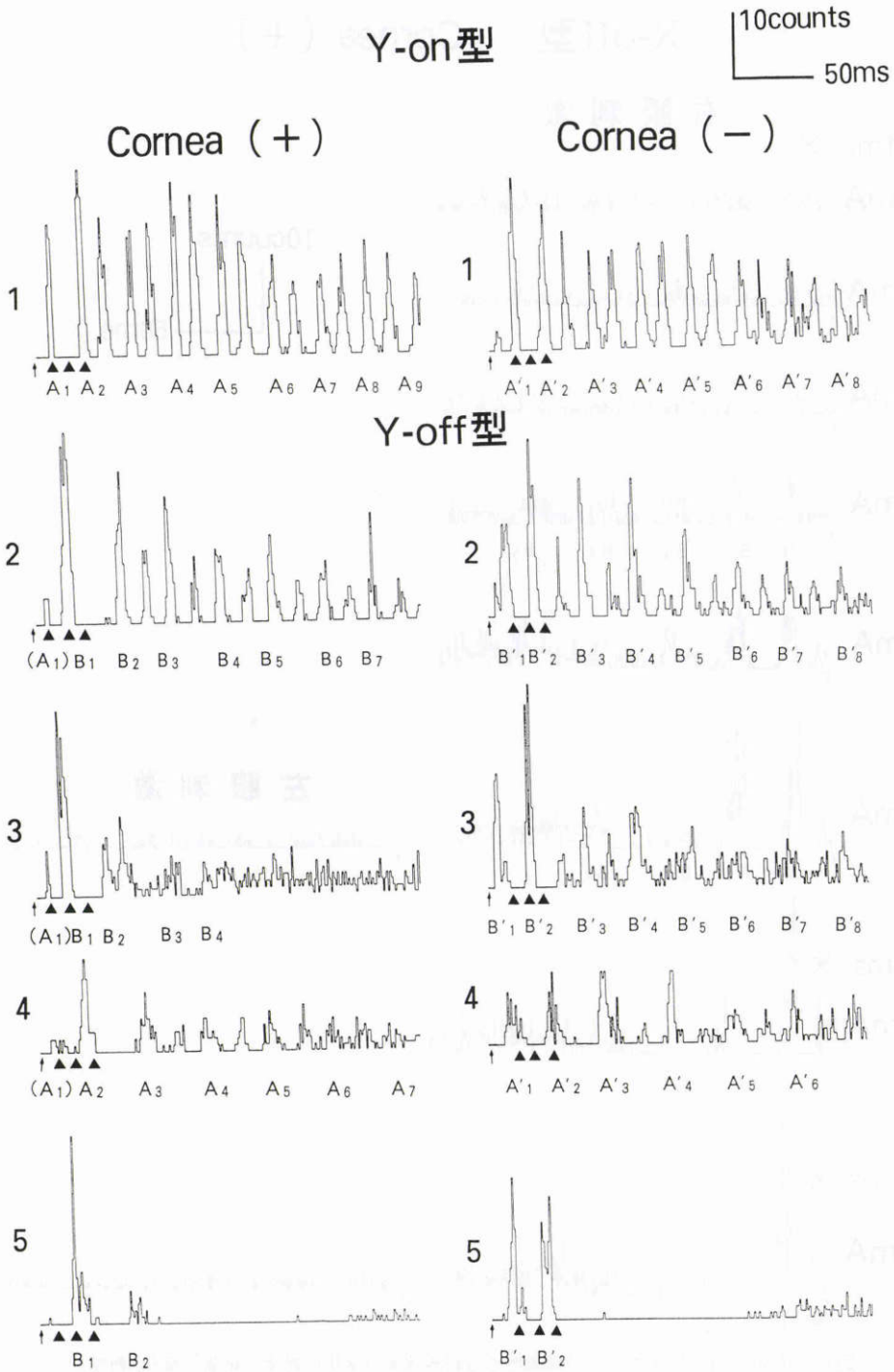
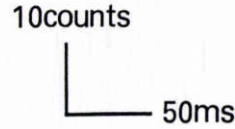
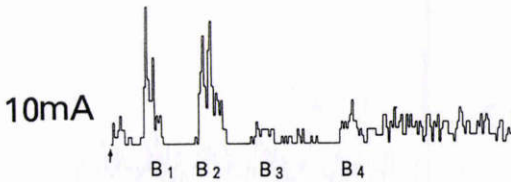
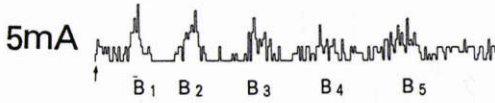
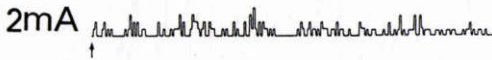
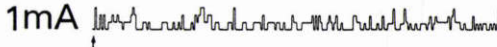


図5 Y型 LGN 5個の応答。1)は Y-on型, 2)~5)は Y-off型で, 1)3)4)は A型, 2)5)は B型である。X型 LGN に比べて周期性が目立つ傾向があり, 1)と2)は刺激後 300ms 以上も周期的放電が続いている。1)から5)の順で周期性の減衰が強い。50ms 以降では基本スパイクのほぼ中間の潜時で周期的な発火がみられる。

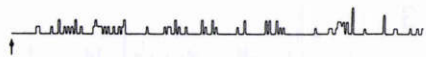
X-off型 Cornea (+)

右眼刺激

0.1ms ×



左眼刺激



0.3ms ×

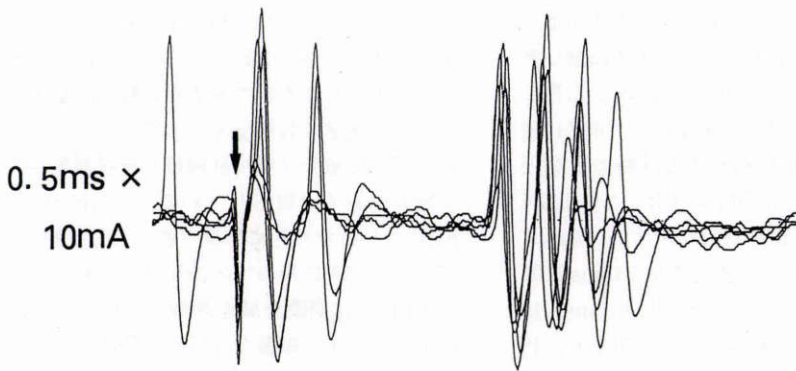
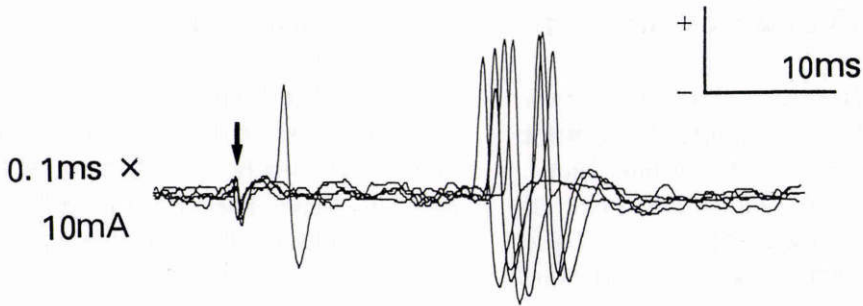


0.5ms ×



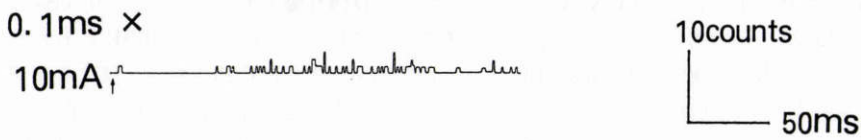
図6 B型 X-off型 LGN の、角膜陽性での刺激強度の変化に対する応答の変化。刺激強度を上げるにつれて、短潜時の応答が優位となり長潜時の成分は順次抑制される傾向がみられる。僚眼の刺激では応答しない。

I. X-off型 Cornea (+)



II. X-off型 Cornea (+)

左眼刺激



右眼刺激

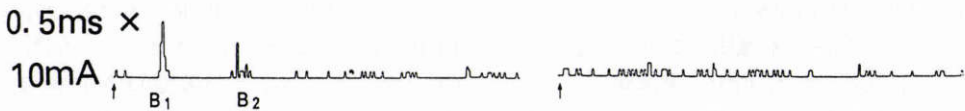


図7 I) 図6と同じLGNの応答波形を5回分重ねた図. II) 図6と別のB型X-off型LGNの応答. 光刺激に対する応答は図6のLGNと何ら差はないが, 電気刺激に対してはきわめて反応が鈍い. 傍眼の刺激では応答しない.

A型およびB型LGNの受容野は、左右眼のいずれにも有意差なくみられた(表1)。

3. 刺激強度を変化させた時のX型LGNの応答の変化

図6は右眼の耳側4°下側2°に直径1.5°の受容野をもつB型X-off型LGNについて、角膜陽性で刺激強度を変えて応答を記録したものである。0.1ms×3mAより応答がみられるが、これはEERの閾値⁹⁾とほぼ一致する。0.1ms×5mAでは基本周期が長く認められるが、時間経過とともに周期性は減衰しその周期も50ms程度まで徐々に遅延している。刺激強度を上げると、短潜時の応答が優位となり、長潜時の応答が順次抑制される傾向がみられるが、これは前報⁹⁾のEER波形の特性とよく一致した結果である。また、非常に強い刺激では2~3ms及び7~8msのより短い潜時に応答しているが、後者はA₁に相当する。すなわち、非常に強い刺激ではB型LGNもA₁に相当する潜時でも発火するようになることがわかる。図7のIに、このLGNの実際の応答波形を5回分重ねた図を示す。0.1ms×10mAでは、10ms以内に発火の誘発はなく18ms以降に1ないし2、時に3連のバーストを生じ、0.5ms×10mAでは、2~3msおよび7~8msに反応がみられ、18ms以後の応答も3ないし4連へとバースト回数が増えてその潜時も変動がより小さくなっていることがわかる。

図7のIIは、左眼の鼻側7°下側3°に直径1.5°の受容野をもつB型X-off型LGNの応答で、図7と同じ猫から麻酔薬の追加なく続いて得られた。このLGNは、光刺激に対しては図6のLGNと何ら差はなかったが、電気刺激に対してはきわめて反応が鈍く、0.1ms×10mAでは50msまで発火の抑制はみられるものの応答はなく、0.5ms×10mAの非常に強い刺激では低い頻度でB₁とB₂に反応している。すなわち、その電気刺激に対する応答はきわめて鈍い。

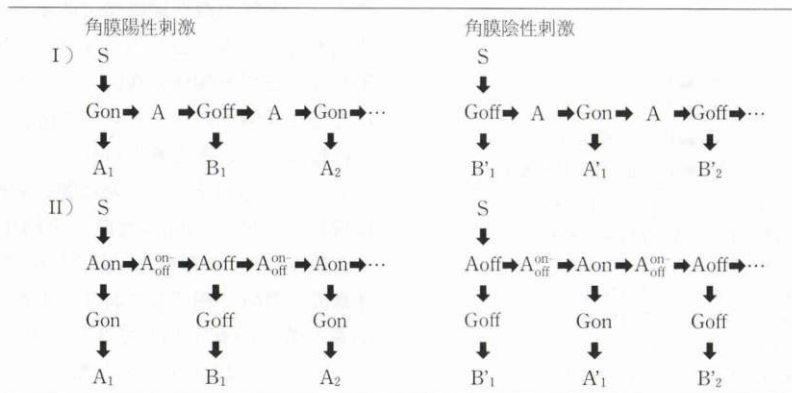
図6と図7のIIの2つのLGNの受容野はともに後極部であり、角膜上の刺激電極からはほぼ同じ強さの刺激を受けているから、その刺激閾値は真に1log以上の差があることになる。また、EERは刺激閾値に近い弱い刺激でも眼球後極部の多くの網膜細胞がよく刺激を受けていることがわかる。

なお、図6と図7では電気刺激の通電時間を非常に短くして記録しており、刺激時の電流アーチファクトは1ms以内で、非常に短潜時の発火も記録されている。

IV 考 按

猫の視覚伝導路に刺激電極を刺入して直流矩形波通電に対するVCの応答を記録分析した報告は多く、視神経、視索、外側膝状体のいずれの刺激でも、4msまでにみられる3相の陰性波(リップル)と4~6msにみられるやや大きい陰性波がみられる⁹⁾が、猫EERに特徴的な10~50msの潜時の応答は全く報告されていない。これはEERが網膜を刺激したときにのみ生じること、すなわちその起源が網膜内にありその波形は網膜細胞間の情報処理により生じていることを意味している。またOgawa⁷⁾は、猫の眼球を角膜電極および視神経乳頭に刺入した電極で電気刺激した時の、視神経単一線維の応答を記録してそれぞれに対する刺激強度-時間曲線を作成して両者を比較し、基電流が前者で約5μA、後者で数百μAで大差があるため、眼球の通常の電気刺激では視神経線維が直接刺激される可能性は除外されると報告している。いっぽう、前報⁹⁾の猫EERの分析で非常に早期の波形を記録報告したが、上述のリップルに相当する波形はみられなかった。これはEERでは網膜全域を刺激しているため、網膜内の伝導時間の差の影響を受けて時間精度がより低くなるためと考えられる。すなわち、眼球内の神経節細胞(以後GCと略す)の軸索は無髄で伝導速度が遅く、Stone⁸⁾によればY細胞で4.9m/s、X細胞で2.9m/sであり、EERに関与の大きいと考えられる中心野より10°以内に限ってもそれぞれの視神経乳頭までの伝導時間は、鼻側耳側ともに中心野とは0.5ms以上の時間差を生じている。したがって、EERにおいてもリップルに相当する成分は視路中枢を伝導する過程で生じていると考えられるが、網膜内の伝導時間の差のためにVCの電場電位では互いに相殺されてEER波形上にはあらわれないものと思われる。猫の視覚伝導路では、GCからLGNまでおよびLGNからVCまでの伝導時間が、X型Y型それぞれについて実測されている⁹⁾。それらの伝導時間を、EERにおけるLGNの発火やEER陰性波の潜時と対応させると、角膜陽性刺激でGCで生じたスパイクがX型LGNに伝導してA₁を生じ、さらにA₁がVCに伝導してN₁を形成している可能性が指摘できる。同様に、角膜陰性刺激でGCで生じたスパイクがX型LGNに伝導してB₁を生じている可能性が指摘できるが、VCでは対応する潜時には陽性波P₁を形成している。いっぽう、本報ではY型LGNの5ms以内の応答分析は行なっていないが、

表 2 外側膝状体ニューロンの周期的放電の起源の推定 2 案



S : 電気刺激
 Gon Goff : 網膜神経節細胞
 A Aon Aoff A_{off}^{on} : アマクリン細胞
 A₁B₁A₂B₁A₁B₂ : 外側膝状体ニューロンの応答

EER では通電極性にかかわらず 4~7ms に振幅の小さい波形がみられ³⁾, これが伝導速度の大きい Y 型伝導路による応答を相対的に表現している可能性がある。

Crapper ら¹⁰⁾は, 家兎眼球の直流矩形波による電気刺激で, GC が約 30ms の周期でバーストすることを報告している。本報では示さなかったが, 猫 EER でも視交叉に微小電極を刺入して GC の応答の記録分析を行うと, やはりほぼ同じ周期での発火がみられる。すなわち, 本報で基本周期と仮称した LGN の周期的放電現象は, GC でもみられるものと思われる。いっぽう Imazawa¹¹⁾は, 猫の眼球の電気刺激における GC の最初の応答が短潜時と長潜時の 2 型に分かれ, そして角膜陽性刺激では on 型 GC が短潜時で off 型 GC が長潜時であり, 角膜陰性刺激ではその逆であることを報告している。すなわち, GC では on 型 = A 型, off 型 = B 型という関係が成立している可能性がある。猫の GC は数百以上ものシナプスを LGN と形成しており¹²⁾, LG における情報処理のため GC における上述の関係が LGN で成立しなくなるものと考えられる。基本周期は長潜時になるほど減衰しており, また刺激強度を上げると短潜時の成分が優位となり長潜時の成分が順次抑制されることから, その周期性の起源は循環回路であることがわかる。さらにその循環回路は, EER の起源が網膜内であることより, 網膜内で形成されていることは明らかである。表 2 は, その循環回路を推定したものである。A₁ および N₊成分の潜時分析で上述したように, EER の起源を GC とする I) に示

した回路が考えられるが, Cajal 以来¹³⁾GC は網膜内への副軸索を持たないとされているため, この回路は容認されない。アマクリン細胞の相互反応¹⁴⁾からは, より妥当な循環回路として II) に示した回路が考えられるが, 逆に A₁ や B₁ 等の早い応答の潜時の検討が必要となる。

本報で副スパイクとした応答は過去の報告にはみられない。本報での照度変化と LGN の応答の分析は充分ではなく, 副スパイクがすべて同一の発生機序によっているか否かは不明である。副スパイクの発生頻度は基本スパイクよりはるかに小さく, EER 波形への関与も小さいと思われるが, 明暗順応における EER の対応からは興味深い現象である。副スパイクもその特性より起源は網膜内であると考えられ, さらにその発生が網膜照度に強い影響を受けることより, 回路の構成には双極細胞が関与している可能性がある。

Y 型 LGN では周期性が明瞭な例が多い, また基本周期の中間の潜時にスパイクが多発しているが, 基本周期の遅延がないことやその発生頻度から, それらは副スパイクの多発と考えるより, A と B の両基本周期が 2 重に発生していると考えの方が妥当と思われる。これは, Y 型 LGN が応答の変化を情報として伝達するため, on 型 GC と off 型 GC からの情報をもとに EPSP による興奮として伝達されている結果と考えることで説明可能である。

猫 EER の波形と LGN の電場電位は非常に類似しており, 後者の陰性棘波と LGN の応答の潜時はよく

表3 EER 陰性棘波と外側膝状体単一ニューロンの
応答との対応

角膜陽性刺激	角膜陰性刺激
$N_{9}^{+} \leftarrow A_1$? $\leftarrow B'_1$
$N_{20}^{+} \leftarrow B_1 + a_1?$	$N_{15}^{-} \leftarrow A'_1 + b'_1?$
$N_{34}^{+} \leftarrow A_2 + b_1?$	$N_{25}^{-} \leftarrow B'_2 (Y系) + a'_1?$
	$N_{36}^{-} \leftarrow A'_2 (Y系) + B'_2 (X系)$

$N_{9}^{+}N_{20}^{+}N_{34}^{+}$: 角膜陽性 EER の陰性波。数字は頂点潜時。

A_1A_2 : 角膜陽性刺激における A 型 LGN の基本スパイク。

a_1 : 角膜陽性刺激における A 型 LGN の副スパイク。

B_1 : 角膜陽性刺激における B 型 LGN の基本スパイク。

b_1 : 角膜陽性刺激における B 型 LGN の副スパイク。

$N_{15}^{-}N_{25}^{-}N_{36}^{-}$: 角膜陰性 EER の陰性波。数字は頂点潜時。

$A'_1A'_2$: 角膜陰性刺激における A 型 LGN の基本スパイク。

a'_1 : 角膜陰性刺激における A 型 LGN の副スパイク。

$B'_1B'_2$: 角膜陰性刺激における B 型 LGN の基本スパイク。

b'_1 : 角膜陰性刺激における B 型 LGN の副スパイク。

相応している。角膜陽性刺激では両者の対応は明瞭であり、 A_1 は N_{9}^{+} 、 B_1 は N_{20}^{+} 、 A_2 は N_{34}^{+} に対応し、さらに a_1 と b_1 も後 2 者におおむね対応している。いっぽう、角膜陰性刺激では対応は複雑で、 B'_1 は対応する陰性波がなく、 A'_1 は N_{15}^{-} に対応しているが、 B'_2 以後の成分は X 型と Y 型で対応が分離している。また X-on 型の角膜陰性刺激では、短潜時の基本スパイク (B'_1) が不明瞭で短潜時の副スパイクの発生が比較的多く、周期性自体が不明瞭である。これらが、角膜陰性刺激 EER の波形成分が複雑である³⁾ことの原因と考えられる。以上の結果から得られた、EER 陰性棘波と LGN の応答の対応を表 3 にまとめて示す。

猫 EER では、LGN の刺激閾値に 1 log 以上の固有差があることや、後極部に受容野をもつ刺激閾値の低い LGN の閾値と EER の刺激閾値とがほぼ一致することが判明した。また、同一強度の電気刺激でも後極部網膜の刺激は弱く、刺激電極に近い周辺部網膜の受ける刺激はその数十倍強い¹⁵⁾が、LGN の閾値と受容野の位置とは無関係であるから、閾値の高低は実際の通電強度の強弱によるものではなく、各々の LGN に固有であることが指摘できる。さらに、EER の刺激閾値より弱い刺激でも周辺部網膜に受容野をもつ LGN の多くはよく興奮しているから、後極部網膜の情報が VC のより広い面積に投射されるという解剖学的特徴¹⁶⁾からも類推されるように、EER は後極部網膜の機能を強く反映しており周辺部網膜の応答は無視し得るほど小さいことが指摘できる。また、GC の刺激閾値に LGN と同様の固有差があるか否かは不明であるが、

LGN の結果より、刺激強度の増加による EER の振幅増大は、電気刺激が網膜周辺部より後極部へとその刺激面積を増加させるためではなく、後極部網膜に受容野を有する刺激閾値の高いニューロンが応答するようになったり個々のニューロンの応答がより強くなることに起因していると考えられる。

前報³⁾で、猫 EER は非常に強い刺激では、陰性棘波に続いて数個の約 2ms 周期の律動様の小波が発生すると報告した。本報の LGN の分析では、その応答は陰性棘波の潜時に相応しており、また非常に強い刺激で応答の潜時が安定化して 3 ないし 4 連の約 2ms 周期のバーストを起こすことを報告した。後頭葉視覚領ニューロンにおいても非常に強い刺激に対する応答は、LGN と同様に潜時が安定化してバーストするものと予想される。いっぽう 10ms 以内の成分分析において上述したように、網膜内の伝導時間の差を考慮すると非常に短周期の成分は網膜由来とは考えにくい。したがって、非常に強い刺激で生じる律動様の小波は、後頭葉視覚領ニューロンのバーストによるものと思われる。

稿を終えるにあたり、御校閲賜りました名古屋大学医学部眼科学教室の栗屋 忍教授に深謝いたします。また、実験に有力な助言や協力を惜しまれなかった名古屋大学環境医学研究所 5 部の職員の方々に深く御礼申し上げます。本論文の一部は、第 94 回日本眼科学会総会 (平成 2 年 5 月 24 日、於岡山) で発表した。

文 献

- 1) 三宅養三, 柳田和夫, 矢ヶ崎克哉: EER (Electrically Evoked Response) の臨床応用。(I) 正常者の EER 分析。日眼会誌 84: 354-360, 1980.
- 2) 門田直幹: 第 22 編。視覚, IV. 視覚伝導路と視覚中枢の生理学, 新生理学 (上巻), 東京, 医学書院, 954-972, 1982.
- 3) 深津康博, 三宅養三, 渡辺 悟, 他: 猫 EER の視路中枢での反応解析 (1) 猫 EER の基本波形。日眼会誌 94: 993-1000, 1990.
- 4) Bishop PO, Kozak W, Vakkur GW: Some quantitative aspects of the cat's eye, axis and plane of reference, visual field co-ordinates and optics. J Physiol 163: 466-502, 1962.
- 5) Stone J, Dreher B, Leventhal A: Hierarchical and parallel mechanisms in the organization of visual cortex. Brain Res Review 1: 345-394, 1979.
- 6) Mails LI, Kruger L: Multiple response and excitability of cat's visual cortex. J Neurophysiol 19: 172-186, 1956.

- 7) **Motokawa K**: Electrical Excitability of the Eye as an Indicator of Vision, Physiology of Color and Pattern Vision. Tokyo, Igaku-shoin, 87—89, 1970.
- 8) **Stone J, Fukada Y**: Properties of cat retinal ganglion cells: A comparison of W-cell with X- and Y-cells. *J Neurophysiol* 37: 722—747, 1974.
- 9) **Cleland BG, Levick WR, Morstyn R, et al**: Lateral geniculate relay of slowly conducting retinal afferents to cat visual cortex. *J Physiol* 255: 299—320, 1976.
- 10) **Crapper DR, Noell WK**: Retinal excitation and inhibition from direct electrical stimulation. *J Neurophysiol* 6: 924—947, 1963.
- 11) **Imazawa Y**: Facilitatory effects of spectral light upon unit discharge caused by electrical stimulation of cat's retina. *Tohoku J Exp Med* 90: 175—187, 1966.
- 12) **Sur M, Sherman SM**: Retinogeniculate terminations in cats, morphological differences between X and Y cell axons. *Science* 218: 389—391, 1982.
- 13) **Cajal SR**: Consejo superior de investigaciones científicas, *Histologie du système nerveux*. Vol II. (French ed). Madrid, Instituto Ramon y Cajal, 320—355, 1955.
- 14) **Dowling JE**: *Neuronal Response, The Retina*. Massachusetts, the Belknap Press, 81—124, 1987.
- 15) **川澄正史**: 電流刺激時の眼球近傍電流強度分布. *日眼会誌* 89: 766—772, 1985.
- 16) **Creutzfeldt OD**: *Visueller Cortex, Topographie und Retinotopie, Cortex Cerebri*. Berlin, Springer-Verlag, 172—173, 1983.