

Title	視運動性眼振の性質とその神経機構に関する研究
Author(s)	浜田, 隆史
Citation	大阪大学, 1988, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://hdl.handle.net/11094/1437
rights	
Note	

Osaka University Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

Osaka University

視運動性眼振の性質とその神経機構に関する研究

PROPERTIES AND MECHANISM OF OPTOKINETIC NYSTAGMUS

浜田隆史

- 1 まえがき
- 2 バイオニクスとしての視覚研究
 - 2.1 視覚情報処理の神経生理学的研究
 - 2.2 視覚の多チャンネル論
 - 2.3 まとめ
- 3 視運動性眼振チャンネル
 - 3.1 視運動性眼振の概要
 - 3.2 視覚研究の中での視運動性眼振研究の位置付け
 - 3.3 視運動性眼振における急速相の優位性
- 4 視運動性眼振のテクスチャ選択性
 - 4.1 はじめに
 - 4.2 方法
 - 4.3 結果
 - 4.4 議論
 - 4.5 まとめ
- 5 ネコLateral suprasylvian領野ニューロンの、テクスチャの動きに対する応答
 - 5.1 はじめに
 - 5.2 方法
 - 5.3 結果
 - 5.4 議論
 - 5.5 まとめ
- 6 非共同 (non-conjugate) なネコの単眼性視運動性眼振
 - 6.1 はじめに
 - 6.2 方法
 - 6.3 結果
 - 6.4 議論
 - 6.5 まとめ

7 lateral suprasylvian領野の幼時切除による単眼性視運動性眼振の潜在的障害

7.1 はじめに

7.2 方法

7.3 結果

7.4 議論

7.5 まとめ

8 あとがき

Appendix

1 網膜電位図(Electro-oculogram, EOG)のゲインのキャリブレーション法

1.1 はじめに

1.2 眼の光学的性質を利用したEOGゲインのキャリブレーション法

1.3 舌つき出し運動を用いたネコの固視制御

2 金属微小電極の先端露出法

SYNOPSIS

PROPERTIES AND MECHANISM OF OPTOKINETIC NYSTAGMUS

About 20 years ago Hubel and Wiesel studied the visual cortex in the cat and found simple ,complex and hypercomplex cells. Since their studies the properties of these cells have been studied in detail. As D.Marr described in his book "Vision" ,however, none of the new studies succeeded in elucidating the functions of the cells(Chapter 2). We combined a behavioral approach with the neurophysiology and tried to understand the functions of some of the cells.

When a cat turns his head, the eyes move in the direction opposite to that of the head to stabilize the retinal image. This kind of eye movements is produced vestibulary as well as optokinetically. In a laboratory the optokinetic eye movement system is studied in the way that an animal whose head is spatially fixed sees a texture moved uniformly at a constant velocity. The eye movements which repeatedly follow the motion of texture are named optokinetic nystagmus or simply OKN(Chapter 3). We did two experiments ,one behavioral and the other neurophysiological, on the preference of stimulus texture in the OKN.

At first the behavioral experiment is described (Chapter 4). A texture was moved in the horizontal direction to produce OKN. Four textures were used: noise(N), checkerboard(C), stripes(S) and random stripes(RS, parallel bars with random spacings). N and RS are random textures, but C and S are regular; N and C are composed of short contours, but S and RS are of long contours. It was to be sought which texture is the best to produce strong OKN. Both in binocular OKN (OKN with both eyes open) and monocular OKN (OKN in which one eye was covered and the other eye seeing the stimulus),

there was a critical stimulus velocity. Below the velocity there were no differences according to the type of texture. Above it, however, N and C elicited stronger OKN than S or RS; in other words the textures composed of short contours elicited stronger OKN than those composed of long contours; randomness or regularity was not important.

It is known that the optokinetic stimulus is processed in two pathways, cortical and subcortical, and the ranges of stimulus velocity for the cortical pathway correspond to those over which the OKN showed the preference of texture. Then we could assume that the cortical pathway acts as a filter which passes textures composed of short contours, but blocks textures composed of long contours.

The lateral suprasylvian area in the cortex (LS) could be the most important part of the cortical pathway; one of the reasons is that the LS projects strongly to the subcortical centers of the OKN such as the nucleus of the optic tract in the pretectum. Then the neurons in LS may prefer N to RS. We tested this assumption by inserting a microelectrode in LS of anaesthetized and immobilized cats (Chapter 5). Among 152 neurons studied 73% responded to the motion of texture, and among these neurons 61% preferred N to RS. The preference for N to RS can be accounted for by their hypercomplex receptive fields. Traditionally stripes have been used as the optokinetic stimuli. However, the natural scene is presumably composed of short contours more frequently than long contours. The noise may be a good approximation of the natural scene. When a cat turns his head in such a natural scene, the image of the scene moves on the retina, may stimulate the hypercomplex cells in LS, and then produces strong OKN.

Incidentally, although some neurons preferred the horizontal direction, many neurons preferred the lateral-downward directions. Interestingly the neurons in LS have receptive fields in the lower visual field. Thus the neurons in LS

detect the motion of texture in the contralateral-lower visual field in the direction from the center to the periphery. These motions of texture are exactly the optical flow which an animal experiences during his forward locomotion. In summary, we assume that the neurons in LS process the motion of texture for at least two purposes: one for the production of the horizontal OKN, the other for the visual guidance of forward locomotion.

During monocular OKN, one eye is "seeing" the stimulus, but the other eye is "covered". It was found that in normal animals the gain(slow phase velocity/stimulus velocity) of the "covered eye" was significantly lower than the "seeing" eye when the stimulus was moved slowly, but the differences of the gain were decreased to the faster stimulation (Chapter 6).

Movements of both eyes during monocular OKN was studied in the 3 cats that have been underwent unilateral removal of the LS area at the age of 1 month and then reared normally for 2 years. The stimulus was moved at a velocity between 1 and 40 deg/sec. The results were compared with those of the normal animals. The gains of the "seeing" eye were almost normal. The gains of the "covered" eye were, however, significantly higher than the normal values when the stimulus was presented in TN direction at a velocity between 1 and 40 deg/sec to the eye ipsilateral to the lesion and at 40 deg/sec to the eye contralateral to the lesion; in the other conditions of stimulation, the gains were almost in the normal range (Chapter 7).

Methods for calibrating the gains of electro-oculogram(EOG) and a method for exposing the insulation at the tip of a "elgiloy" microelectrode were described in Appendix.

1 まえがき

コンピュータが出現するとまもなく、それは数値計算だけでなく知的作業も行える事が明らかとなった。ところでコンピュータの知能がいかに優れていても、外界からの情報の入力がスムーズに行えないならばその知能はあまり意味をなさない。そこで、コンピュータにヒトの様にスムーズにもものを見る機能をつけ加える必要がある。

このコンピュータの眼の研究は精力的に研究され続けているにもかかわらず、現在実用化されているものは一定の対象がstaticに現われ、明るさが黒か白の2値しかとらないといった簡単なものに限られる場合が多い。文字認識では、ワク内にきれいに文字を書くという厳しい条件を加える必要がある。またロボットに優れた眼をつけたいという要請は強いが、その実現はますます難しい。例えば、風で揺れる木からさくらんぼをつかみ取るマニピュレータのための眼を考えてみると、対象は3次元でdynamicであり、またそのグレイ・レベルは多値をとり、照明条件はたえず変化する。またマニピュレータをうまく動かすためには処理速度が十分速くなければならない。このようなコンピュータの眼をつくることはたやすくはない。

ところでヒトは優れた眼を持っている。そこでそのメカニズムを解明すれば、優れたコンピュータの眼がつくれるはずである。もっともヒトの脳にいろいろな実験的操作を加えることは道義的にできないから、サルやネコで実験をしてヒトの眼のメカニズムを類推することになる。生物のメカニズムを解明することにより工学的問題を解決しようというこのような方法は一般的に Bionics と呼ばれる。

Bionics はすでに1960年頃に現われ、大きな期待がもたれた⁽⁶⁵⁾。その理由として当時、工学的に興味深い生物学上の発見が多くなされたことがある。たとえば Lettvin et al.⁽⁶⁴⁾ は、カエルの網膜が単にレンズで結像したイメージをそのまま脳に伝えるのではなく、意味のある情報に圧縮する(たとえば、視野の中にハエが現われた事を検出する)らしいことを示した。また Hubel & Wiesel^(70, 71) はネコ大脳視覚領のニューロンが図形の特徴、たとえば線素や角を検出しているらしい事を知らせる発見をした。

しかし初期の大きな期待にもかかわらず、Bionics 的アプローチによってコンピュータの眼をつくろうという研究は衰退していった。その理由は2つあると考えられる。

第一に、Lettvin らや Hubelらの実験結果自体は正しいけれども、それらへの上述の機能的解釈が新たな生物学上の発見により疑問視されてきたことがある。第二に、工学的に重要なのは、機能 (function) とそのメカニズムとの関係である。しかし David Marr がその著 "Vision"⁽⁹³⁾ の中で述べているように、その後の生物の眼の研究はより解析的になるばかりであり、記録したニューロンがどのような機能を持つのかを明らかにしてこなかった。いいかえれば生物において機能とそれを実現するメカニズムの関係を解明できれば、Bionics 的アプローチが成功する可能性があることになろう。

当研究では、行動学と神経生理学を組み合わせることによって、あるニューロンの機能を明らかにしようと試みた。いきなり高次の機能に取り組むことは不可能と思われるので、比較的簡単な機能を対象とする。具体的には、実験動物としてネコを、行動としては視運動性眼振 (optokinetic nystagmus, OKN) という眼球運動をとりあげる。この OKN とは、視野全体を覆うような大きなテクスチャを一方向に一様に動かした時に反射的に生じるリズムカルな眼球運動のことである。第2章は、OKN とは直接に関係はないが第3章以降の本論を導くための章である。第2章・1では上に簡単に述べた Lettvin らや Hubelらの研究を Bionics 的立場から検討する。第2章・2では、視覚系とは別々の機能をもつ複数のチャンネルの組みあわせだと考えられることを述べる。第3章では、当研究の主題である OKN の概要を述べ、なぜ OKN をとりあげるのかを説明する。第4章では OKN の行動学的研究、つまり OKN がどのような刺激テクスチャに対して最もよく生じるかについて述べる。第5章では OKN の神経生理学的研究、つまり大脳 lateral suprasylvian 野ニューロンのテクスチャの動きに対する反応について述べる。第6章は OKN のある性質、つまり一方の眼を覆って刺激を単眼にだけ呈示した時に得られる OKN において両眼の動きが必ずしも平行ではないことを述べる。第7章では Lateral suprasylvian 野を幼時損傷した後で、この OKN の性質がどうなるかについて述べる。第8章では、第4, 5, 6, 7章で述べた事を簡単にまとめ若干の考察を加える。Appendix では著者が開発した実験手法につき述べる。

2 バイオニクスとしての視覚研究

2.1 視覚情報処理の神経生理学的研究

高等動物での視覚情報処理の主な経路は、網膜→外側膝状体→大脳皮質第17野というものである。D.Marr⁽⁹³⁾の理論によると、網膜上に結像したイメージにはまづ $\nabla^2 G$ というオペレータがほどこされる。ここにGはガウス関数で、高周波のノイズを落す。また ∇^2 は2階微分であり、コントラストを抽出する。ネコやサルにおいて、網膜の出力である神経節細胞や外側膝状体細胞の図形に対する反応特性を神経生理学的に調べると、ちょうど $\nabla^2 G$ オペレータの特性に良く似ていることから、Marrは網膜神経節細胞や外側膝状体細胞は $\nabla^2 G$ のオペレータではないかと推定した。

工学的にもっと興味のあるのは、大脳皮質での情報処理である。例として、1960年代に行われたネコの大脳視覚領に関する2つの研究を取りあげる。2つとも機能とそのメカニズムの関係を追及したものにとらえることができる。

(1) Jung & Baumgartner らの研究⁽⁷⁹⁾

ネコの大脳視覚領に微小電極を刺入してニューロンの視覚的性質を初めて研究したのは、Freiburgの Jung や Baumgartnerたちである。彼らは主にフラッシュ光の ON-OFF を刺激として用い、無反応のものをAニューロン、ON時に反応するものをBニューロン、OFF時に反応するものをDニューロンなどというふうにニューロンを分類した。興味深い点は、ネコ視覚領ニューロンの反応をヒトの心理現象と結び付けて解釈したことである。例えば、フラッシュの ON 刺激の後にヒトは種々の明暗知覚を継時的に生じるが、同様の刺激に対するBニューロンの発火の継時的变化中の色々な部分をそれぞれの知覚に対応させた。彼らはこの外にも10以上の項目について、ヒトの知覚とネコ視覚領ニューロンの発火との対応づけを試みている。

今日の知識からすると、彼らの用いたフラッシュやグリッド・パターンの ON-OFF 刺激は視覚領ニューロンにとって決して最適刺激ではない。この事はフラッシュの ON-OFF に無反応であるAニューロンが全体の半数以上を占めていた事からも裏付けられる。したがって、このような対応づけは今日ではほとんど魅力がない。しかし、動物実験で得られたニューロンの反応特性とヒトの心理現象とを対応させ、類似があ

る時そのニューロンがその心理現象の神経的基礎であろうと推論することは、今日でも多く行われている^(112, 139)。

しかし、だからといってこのような推論の仕方は短絡的である。確実に結論づけるためには、第一にネコやサルなどの動物がヒトと同じ心理現象を持つかどうかを動物心理実験で明らかにする必要がある⁽¹⁰²⁾。第二に、動物がヒトと同じその心理現象を持っているとすると、その心理現象が脳内のどの部位で担われているのかを破壊実験などにより明らかにする必要がある。ここで更に追加すべき事は、脳の情報処理において知覚だけが最終出力ではなく、運動出力（たとえば、手でものをつかむという運動やOKN）という明確に測定できる形での出力も存在しうること（第2章・2参照）である。

（2）Hubel & Wieselの研究

Hubel らの研究の特徴は、ネコ網膜神経節細胞が同心円形の受容野を持つことを発見した Kufflerの研究を受け継いで、スポットやスリットなどという小さな光刺激を用いたことである。実験は、始めは無麻酔で頭が自由に動く状態で⁽⁶⁹⁾、後には麻酔下で頭や眼が動かない状態で行われた^(70, 71)。彼らは刺激パターンの反応特性にもとづいて simple cell, complex cell, hypercomplex cell をみつけた。Bionics たちは、これらのニューロンが図形の特徴を抽出している—たとえば simple cell は線素を、hyper-complex cell は角を抽出する—と解釈した^(20, 32, 92)。また、これらのニューロンは刺激パターンを ON-OFF 呈示するよりも動かした方がよく反応するが、この動きは固視微動（fixation eye movement）に対応するものと解釈された⁽⁷¹⁾。

しかし、これらのニューロンが図形の特徴抽出をするというこの解釈はかならずしも確定したものではない。たとえば別の機能として空間周波数（spatial frequency）の分析を行っているとする説も有力である⁽²¹⁾。固視微動の生理学的意義も疑問である⁽¹¹⁷⁾。また Bionics の観点からいうと、線素や角の抽出は簡単な画像処理オペレーターのできるもので、より高次の機能のメカニズムを生体から知りたいのであるが、生物学は Hubel & Wiesel 以後ほとんど何も教えてくれなかった。そこで、それならば生物の知識に拘束される Bionics 的モデルよりも、初めから全く工学的着想に

もとづくモデルの方が実用的であるという考えも生れる。

Bionics の立場から生物を研究するためには、メカニズムと機能の関係を明らかにしなければならない。しかしこの点に関して上述のように Jung たちの研究も Hubel たちの研究も断片的なヒントを与えてくれるが、確実な証拠を示さなかった。そしてこの状況は、彼らの研究から 25 年近くたった今日の神経生理学においても変わらないと思われる。この問題点の解決への糸口を、次節のカエルの研究で探る。

(3) カエルの眼はカエルの脳に何を伝えるか？

カエルの網膜神経節細胞が視覚刺激に対してどういう反応を示すかという研究は、Hartline⁽⁵⁷⁾に始まる。彼はスポット光の ON-OFF をカエルの網膜に与え、神経節細胞軸索を ON-, ON-OFF-, OFF- 型に分類した。その後、Hubel たちが小さな光刺激をネコ視覚領の研究に用いたのと同様に、Barlow⁽⁴⁾ や Lettvin et al.⁽⁶⁴⁾ はいろいろな光刺激をカエルの眼に見せ、神経節細胞をいくつかの型に分類した。例えばあるニューロンは小さなものが動く時によく反応した。ネコ 17 野の "simple cell"、"hypercomplex cell" がそれぞれ線素 detector, "角 detector" というふうに解釈されたように、これらのニューロンは "fly detector" (Barlow), "bug perceiver" (Lettvin et al.) と解釈された。そして、これらの名前が含意する機能的解釈をもとに、bionicist たちによっていくつかのモデルがつけられた^(62, 126)。

しかしその後の神経生理学的研究によると、カエルの網膜には "fly detector" や "bug perceiver" は存在しない。その理由は第一に、カエル (frog)⁽⁴³⁾ とヒキガエル (toad)⁽²⁶⁾ の両方において、神経節細胞の受容野は全て、円形の興奮性領域とそれを取りかこむ抑制性領域からなるいわゆる同心円形のものに過ぎないことが明らかとなったからである (中心の領域の大きさや周辺の抑制の強さに応じて、カエルでは 5 種類に、ヒキガエルでは 4 種類に分類される)。したがって、たとえばこれらのニューロンは虫のような小さなものの動きだけでなく、興奮性領域と抑制性領域を同時に刺激しないだけ十分に距離を隔てたスポットの集りからなるテクスチャの動きにも応じるはずである。第二に、"fly detector" などといわれるニューロンの刺激-反応特性が、エサの動く方向に体を向ける orienting reflex という行動と一致しないということがある。ヒキガエルでの実験であるが^(27, 28)、たとえば $8^{\circ} \times 8^{\circ}$

の正方形が水平方向に動くときカエルは（エサと思って）これに向って orienting reflex を生じるが、 $8^{\circ} \times 2^{\circ}$ の縦長の長方形の水平方向の動きに対しては（敵と思って）avoidance reflex を生じる。一方、“fly detector”はこの両者の刺激に対して同程度の発火頻度を示し、区別できない。また $2^{\circ} \times 2^{\circ}$ の正方形よりも $2^{\circ} \times 16^{\circ}$ の横長の長方形の方が、水平に動かしたときにより強いorienting reflexを生じる。しかし“fly detector”はこの両者の刺激を区別できない。このようにカエルの眼がカエルの脳に伝えるのは、『虫』や『敵』の存在ではない。もっと一般的なシーンの記述、たとえば Marr のいう primary sketch のようなものであろう。

“fly detector”により近いニューロンは網膜ではなく、視蓋(tectum)にみつかり T(2)ニューロンと命名されている⁽²⁸⁾。T(2)が“fly detector”に近いという理由は、T(2)ニューロンの発火と orienting reflex とで刺激図形の選択特性がだいたい似ており、また視蓋を破壊するとエサへの orienting reflex が消失するからである。

(4) まとめと課題

“fly detector”に似たものとして、最近“face”ニューロンや“monkey paw”ニューロンなどがみつまっているが⁽⁴²⁾、カエルの場合と同じ理由によってこれらのニューロンの機能を定めることは慎重でなければならない。あるニューロンの機能を確実に結論づけるには、最適刺激が何かということだけではなく、破壊実験・解剖学的な結合関係・行動実験などを組み合わせた多角的なアプローチが必要であろう。

2.2 視覚の多チャンネル論

(1) デカルトの視覚系モデル

図1は、17世紀フランスの哲学者デカルトが考えた視覚神経系の動作原理図である⁽¹⁹⁾。外界の対象(A, B, C)は眼のレンズ系によって網膜上に逆転したイメージ(1, 3, 5)をつくり、それは視神経によってそっくりそのまま脳の方へ伝えられて脳室の内壁上に写しだされる(2, 4, 6)。この時、右眼でとらえた像は右脳室で、左眼でとらえた像は左脳室で表現されており、両者は混じりあってはいない。

しかし我々の経験するのは1つの像だから、脳内のどこかでこれら2つのイメージは収束しなければならない。デカルトは脳の中に存在する松果腺 (glande pineale, H) を『精神』の座であると考えていた。そして左右脳室壁上の2つの像 (2, 4, 6) は動物精気 (esprits des animaux) のなかだちによって松果腺上に収束して1つのイメージを形づくり (a, b, c)、これが『精神』に働きかける時、対象 (A, B, C) の知覚が生じると考えた。

このデカルトのモデルには、今日の知識からするともちろん誤りがある。例えば、網膜上のイメージはそのままの形で脳内で表現されているのではなく、何段階かで情報処理されシンボル化されてゆくことが分かっている。デカルトのモデルで特徴的なことは、外界のイメージが脳内で空間的位相関係を保ちながら、つまり網膜局在的 (retinotopic) に1つの表現 (いわば、内的スクリーン上に投影された一つの画像のようなもの) をつくり出しており、それが知覚の神経的基礎であろうとした点である。外界のイメージが脳内で網膜局在的な表現を1つ作るというこの考え方は、デカルトよりも更に数100年前に Ibn al-Haitham によって簡単な形で示されたが、はっきりと体系的に述べたのはデカルトが最初である⁽¹⁰⁷⁾。そして、デカルトから今日に至る300年以上の間ずっとこのようなイメージにおいて視覚系がとらえられることが多かった⁽³¹⁾。

(2) 2つの視覚系

しかし、視覚系は網膜局在的な1つの内的表現を作り出すような1つのチャンネルだけで構成されているのではない。それをはっきりと述べたのが、Schneider⁽¹¹³⁾による『2つの視覚系 (The two visual systems)』と題する論文である。つまり、網膜上のイメージは一方では外側膝状体から大脳視覚領へという、今までよく調べられてきた経路でも表現されるが、他方では上丘 (superior colliculus) においても表現される。そして、前者の経路は視覚対象の弁別 (discrimination: What is it?) を行うが、後者は対象の空間内での位置決め (localization: Where is it?) を行うとした。彼は、ハムスターの上丘または視覚領の破壊による視覚行動の障害を観察してこの結論を導いた。

視覚系が2つのチャンネルに分離できることは、大脳視覚領が破壊されたヒトでの実

験においても明らかにできる（図2）⁽¹⁰⁵⁾。てんかん治療の目的で一側の大脳半球を全て取り除いた患者では、大脳切除と反対側の視野が全て盲領域となる。つまり、この盲領域の中にターゲットを呈示しても患者はそれを知覚できない。しかし、盲領域の中にターゲットを呈示して、実験者が患者に対してこのターゲットの位置へ手をのぼすように指示すると、患者にはそのターゲットが知覚されないにもかかわらず、その位置へ手をのぼすことができる。あるいは手のかわりに視線をターゲットの位置へ向けることができる。このとき患者の主観的な体験は『見える(seeing)』ではなくて、『推定する(guessing)』であるらしい。ところが一方、盲領域の中では簡単な図形（たとえば円と三角）でも弁別ができない（6人の患者のうちで2人は図形弁別が出来たが、彼らの場合、大脳皮質切除の手術は一般に神経系を再構成して代償する能力が大きいとされる子供の時に行われたので、通常の状態での構造と機能との関係を的確には示していないと解釈できる）。結局、この患者では空間的な視覚行動はできるが、パターン弁別や見ると意識する能力が傷害されている。大脳皮質は全て切除されているので、残存するこの視覚機能は網膜から直接（大脳皮質の関与なしに）視覚入力を受ける皮質下の上丘などの構造によって生じると考えざるをえない。従って Perenin & Jeannerod⁽¹⁰⁵⁾は、大脳皮質切除後にも残るこの視覚機能を皮質下視(subcortical vision)と名付けている。

(3) 視覚の多チャンネル論

Jeannerod⁽⁷⁵⁾によると、ヒトの視覚系は複数のチャンネルから構成されていると考えることができる。それぞれのチャンネルは特有の入出力関係をもっている。例えば、上に述べた皮質下視のチャンネルの入力は外界における対象の位置であり、対象のもつ形・色などの情報はこのチャンネルには入らない。そして出力は手や視線を対象の空間的な位置へもっていくという行動である。またあるチャンネルは認知チャンネル(cognitive channel)⁽⁷⁴⁾と呼ぶべきものであり、認知反応、たとえば文字列を見てその意味を出力すること、顔を見てその個人を識別することなどを出力する。通常我々が『見ている』のは、この認知チャンネルの働きによっている。重要な点

は、視覚系が認知チャンネルだけで構成されているのではないということである。正常の状態では認知チャンネルと他のチャンネルとの間ではマッチングがとれているが、視覚系が部分的に障害を受けるとこれらの複数のチャンネルが解離する。

Goodale⁽³⁰⁾ はgerbile という野ネズミを用いて、エサを見つけそれに向かって歩いていく行動が、脳のいろんな部位の破壊によってどのような障害を受けるかを詳しく調べた。彼は『2つの視覚系』のほかに、網膜から視蓋前域(pretectum)へ向う経路も独自の重要な機能をもつことを示した。そして、gerbilの視覚系は少なくとも3つのチャンネルからなるとした。このように、視覚系は知覚のためのたった1つの内的表現を作り出すのではなく、機能的に異なった複数のチャンネルからなるとする考え方を、視覚の多チャンネル論と呼ぶことにする。

(4) 多チャンネル論のraison d'être

視覚経路の解剖学は、上に述べたような研究が現われるよりもかなり前から、網膜の出力が外側膝状体のほかのいくつかの脳内構造へ向うことを明らかにしてきた。しかし動物が高等になる程大脳が重要になるという『大脳化』の考えの影に隠れて、外側膝状体→大脳視覚領という経路以外の視覚経路についての詳しい研究はあまり行われなかった。例えば、網膜の出力が向う1つの目標である副視束系(accessory optic system: AOS)の解説論文の中でSimpson⁽¹¹⁶⁾は次のように述べている:『副視束系はその名前とは逆に、第一の視覚系である、、、(しかし)副視束系の生理学的研究はごく最近にいたるまでほとんどなされてこなかった』。とにかく、視覚の多チャンネル論を裏付けるべき解剖学的研究は着々と進んでいる。

伝統的に視覚の実験といえば、ヒトの心理実験においてもまた動物の生理実験においても、視覚入力はできるだけ単純なものが用いられた。つまり被験者の頭を空間的に固定して暗室の中で一様な背景上に単純な刺激図形を見せるというものであった。しかし実際にヒトや動物が生活している間、網膜上に与えられるイメージははるかに多彩である。我々は郵便文字読み取り機が見ているようなワク内にきれいに書かれた静止文字だけを見ているのではなく、3次元でdynamicなシーンを見ている。また、自ら動きまわることによってオプティカル・フローが網膜上に与えられる⁽³⁴⁾。

運動出力のほうを見てみると、伝統的な視覚の実験において運動出力はしばしば無視

されるか YES/NO またはキーを押すか押さないかといった単純で一定の運動が要求されるだけということが多かった⁽³⁹⁾。この背景には、脳内の1つの外界表現にもとづいて全ての行動が開始するという暗黙の仮定があるように思われる。しかし実際の生活場面において、我々は多様な視覚入力にもとづいて、いろんな行動を生じている。例えば、全体の明るさに応じて瞳孔径を変化させ、頭がドリフトすると逆方向に眼を動かして視野を固定させ、障害物を避けながら歩き、ある視覚対象を手でつかむなどをする。このように自然な生活の場面において、脳は多彩な視覚入力を受け入れ多彩な運動出力を作りだしている。

視覚系の働きが、『外界のイメージを脳の中に1つだけ表現することであり、全ての行動・認知能力はこの1つの表現をもとにして作りだされる』とする考えは、デカルト以来の長い間のドグマである。しかし、視覚系はその多彩な入出力関係に対応して、複数のチャンネルからなる系としてとらえることができる。それぞれのチャンネルは多彩な入力のなかから特定の情報を抽出し、特定の運動を出力する。なお、それぞれのチャンネルは外界を表現するが、どのチャンネルも視野全体を網膜局在的に表現しているとは限らないであろう。あるチャンネルは視野の下半分しか表現していないかも知れないし、あるチャンネルには網膜局在がないかもしれない。ロボットの眼の研究において、多量の情報を迅速に処理するために複数の画像処理プロセッサを並列に配置して別々の機能を持たせるという『マルチ・ウィンドウ』システムが考えられている⁽⁷³⁾が、上述の視覚の多チャンネル論と似ていて興味深い。

2.3 まとめ

バイオニクスとして視覚系を研究するとき、機能とそのメカニズムの関係をさぐる必要がある。そのためには、たとえばあるニューロンにおいて最適な視覚刺激が何かということを調べるだけでは不十分であり、行動学や解剖学などを含めた多角的アプローチが必要である。高等動物の視覚系は非常に複雑であるが、機能的に別々の複数のチャンネルに分けて考えることができる。次章以降では、OKNチャンネルに焦点を合わせて研究する。

3 視運動性眼振チャンネル

3.1 視運動性眼振の概要

(1) 補償眼球運動

動物は文字どおり動きまわるものである。頭の動きに限ると、それは絶えず左右・上下などいろいろな方向に動く。例えば、眼を動かしただけでは見えない後や横などを見るために頭を回転させる。また、食べたり匂をかぐために口や鼻を動かすという行動によっても頭が動く。歩行中にも頭はゆれ動く。これらの時にもし適当な眼球運動が無かったならば、頭が動くたびに全視野がゆれ動くということになる。これはTVカメラを肩に載せて歩きながら撮影した画像を見ているようなもので、外界の像が大地震のように動くので非常に煩わしい。また、我々の視覚系は動くものに対しては視力が落ちるから、動きが速い場合には像がブレて何も見えないという事になってしまう。この無駄でやっかいな全視野の動きを減らすために動物は補償眼球運動 (compensatory eye movement) という仕組みを持っている⁽¹⁶⁾。

図3は、ネコの補償眼球運動の様子を示している⁽¹⁵⁾。ネコの体をゆるやかに固定し、頭は自由に動く状態にして、交流磁場の中に置く。頭と眼にサーチ・コイルを付けて、コイルが磁場となす角度にほぼ比例して発生する起電力を計測する。図でHとGはそれぞれ頭と眼の磁場に対する、つまり大地に対する方向を示している。EはGからHを引いた信号で、頭の中での眼の回転角を示している。頭は絶えず動いているが、巧みな補償眼球運動が生じるために大地に対する眼の方向(G)は、安定した状態がしばらく続きやがて急速に方向をシフトするが再び安定するというくり返しになる。図4はこの補償眼球運動の基本的な動作原理を模式的に示したものである。頭(H)が回転すると、眼(E)はそれとは逆方向にほぼ同速度で回転し、その結果、大地に対する眼の方向(G)は安定する。ただし、頭の回転運動の動作範囲に比べて眼の動作範囲は狭いから、眼は頭と逆方向にある回転角だけ動く急速に元の方向に戻り再び頭と逆方向に動くという繰り返しとなる。

さて、この補償眼球運動は2つの神経機構によって生じる。第一は、内耳にある前庭器官が頭の動きを検出して、頭と逆方向に眼を動かすというものである。これを前庭

性(vestibular)眼反射という。第二に、頭が動くと、視野全体が一方向に一様に動くが、この視覚信号を網膜がとらえて視野の動きをなくす方向に眼が動く。これを視運動性(optokinetic)眼反射という。図4のように、補償眼球運動が急速相をはさんで何度も繰り返されると、後者の眼反射はとくに視運動性眼振(optokinetic nystagmus, OKN)と名付けられる。自然の状態ではこれら二つの神経系は同時に作用して、補償眼球運動を作りだしている。

(2) 視運動性眼振

実験室的には、上述の2つの神経系を独立に調べることができる。たとえば前庭性眼反射を調べるには、動物を暗黒中に置くことによって視覚入力をなくした上で頭を回転させる。視運動性眼振の神経系を調べるためには、頭を空間的に固定することによって前庭性の入力をなくした上で眼前で大きなパターンを一様に動かす(図5)。図6はOKNの眼の動きを模式的に示している。パターンを一定速度で動かすと、眼は緩徐相(slow phase)によってパターンよりもわずかに遅い速度でパターンを追い、その後急速相(quick phase)ですみやかに逆方向に戻るというリズムカルなサイクルを繰り返す。

このようにOKNは補償眼球運動の一部であって、大きなテクスチャを動かしたときに得られる。しかし、"OKN"という言葉はしばしば動く視対象を追う時に生じるリズムカルな眼球運動すべてに対して用いられ、混乱を生じている⁽¹⁶⁾。たとえば、19c末から20c初めにかけて Purkinje, Helmholtz, Bárány などが"OKN"を研究した。しかしそこで彼らが観察したのは、ヒトがパレードを見るとき、あるいはストライプを描いた小さな回転ドラム(いわゆる Bárány 型の視運動性視覚刺激装置)を見るときに生じる眼球運動であった。たしかに、このように静止した背景の上を小さなものが繰り返し動くとき、これを追う眼球運動は図6のような波形となるので、これも"OKN"と呼ぶことがある。

しかし、これはOKNではなく smooth pursuit と呼ばれるべきものである。両者を区別しなければならない理由は、観察される運動としては似ていてもその神経機構は異なると考えられるからである。smooth pursuit は fovea を必要とするから、たとえばヒトでは存在するがウサギやネコでは存在しない。一方OKNは発生的に古い

眼球運動だから、ウサギやネコでも存在するし、また眼球運動のない動物では頭または体全体の optomotor response という形で存在する。なお ter Braak(1936)⁽¹²⁹⁾ は動くものを追う眼球運動を初めて正しく2つに分けた。彼のいう Schau Nystagmus は smooth pursuit に対応し Stier Nystagmus は OKN に対応する。

ヒトの OKN 検査では、しばしばストライプを描いた大きな回転ドラム（いわゆる Jung 型の視運動性視覚刺激装置）の中にヒトを座らせ、そのヒトは眼前を通り過ぎるストライプを1本1本眼で追うように指示される。このとき生じる眼球運動は純粋な OKN ではなく、明らかに smooth pursuit が混じっているはずである。またヒトにおいては、特にこのような指示を受けなくても知らず知らずの内に刺激図形の構成要素を smooth pursuit してしまうので、純粋な OKN を得ることは難しい。一方ネコでは smooth pursuit がないので、OKN だけを純粋に研究できるという利点がある。

3. 2 視覚研究の中での視運動性眼振研究の位置付け

生体の視覚系は機能的に別々の複数のチャンネルから構成されていると考えることができる（2. 2 参照）。これらのチャンネルのうち取り組みやすいのは、明確な運動出力をもつチャンネルである。運動出力はそのチャンネルの機能である。同時に運動出力は、解剖学や神経生理学と協力してそのチャンネルのメカニズムを解明するための有力な手掛かりとなる。

当研究では OKN チャンネルをとりあげる。その入力はテクスチャの動きである。そのパラメータ、たとえば運動速度・運動方向・テクスチャの性質などは容易にコントロールできるという利点がある。出力は OKN という眼球運動である。OKN 出力は反射的に再現性よく得ることができるし、他の運動に比べて簡単に計測できるという利点がある。ネコの OKN を生じさせる神経メカニズムには脳幹の回路だけではなく大脳皮質も関与している（第5章参照）。したがって、主に大脳皮質だけで行われているようなより複雑なチャンネルを研究するための手掛かりが、この OKN 研究から得られるかもしれない。

3. 3 運動性眼振における急速相の優位性

図6は視運動性眼振の波形の概略に過ぎない。現実には、急速相による眼の回転角は

緩徐相による眼の回転角よりも僅かに大きい⁽⁴⁶⁾。したがって、急速相と緩徐相のサイクルを続けていくと、平均的視線方向は徐々に急速相の動きの方向つまり刺激の動きとは逆の方向にずれていって（第4章の図10, 12, 14を参照）、やがて急速相方向の半視野内で眼振を繰り返す（図7）。同様の性質がヒトの視運動性眼振でもみられる。但しHoodら⁽⁶⁸⁾によると、この性質は passive に刺激図形を見ている時にのみ現われ、active に図形の動きを追う（smooth pursuit?）ときには逆に緩徐相方向の半視野中で眼振が生じる。

急速相が優位であるという性質はネコの前庭性眼振においても見られる。つまり、暗黒中で頭を回転させると、平均的視線方向は急速相、つまり頭の回転方向に向ってズレていく（図8A）。また明部屋中で頭を回転させた時、つまり視運動性刺激と前庭性刺激が重なる時においても同様の性質がある（図8B）。ヒトの前庭性眼振においても、急速相の優位性がある⁽⁷⁷⁾。

急速相の優位性の役割については、頭の動く方向つまり見ようとする方向に徐々に視線をシフトさせていくという解釈が可能である。しかし、急速相の研究はあまり行われていないので、確かなことは分からない。

4 視運動性眼振のテクスチャ選択性⁽¹⁷⁾

4.1 はじめに

ネコの視運動性眼振 (OKN) にかんする我々の知識のほとんどは、ストライプ図形を刺激として用いる事によりえられてきた^(17, 22, 25, 67)。しかし眼球運動を非動化したネコでの神経生理学実験によると、OKNに関係している脳の領域つまり視束核 (Nucleus of the optic tract)⁽⁶⁴⁾や副視束系 (accessory optic system) の諸核 (dorsal terminal nucleus, lateral terminal nucleus)⁽⁴¹⁾のニューロンはランダムノイズ図形に対して選択的によく反応する事が知られている。したがって行動のレベルにおいても、ストライプよりもランダムノイズのほうがより強力なOKNを解発する事が期待される。そこで、ストライプやランダムノイズなどのテクスチャに対するOKNの選択性を刺激速度を変えながら調べた。

さて一眼を覆いもう一方の眼だけに刺激を見せた時のOKNすなわち単眼性OKNに関係する視覚経路は、刺激が側頭から鼻の方向 (Temporonasal direction, TN) に動くか逆に鼻から側頭の方向 (Nasotemporal direction, NT) に動くかによって異なる事が知られている^(63, 109)。一方、両眼を開けた状態のOKNすなわち両眼性OKNは一方の眼のTN刺激と他方の眼のNT刺激の組み合わせによって生じる。したがってOKNに関係した視覚経路にテクスチャ選択性があるならば、テクスチャの差による効果は両眼性よりも単眼性OKNにおいてより直接的に表れると期待できる。このため当研究では両眼性のほかに単眼性の刺激も用いた。

4.2 方法

(1) 手術

実験には二匹のネコ (HとCA) を用いた。手術はハローセン麻酔下で無菌的に行なった。前頭洞 (Frontal sinus) の上の頭蓋骨を露出し、直径5mmの二つの穴を30mm間隔で前額面に並行な位置にあけた。この穴の中に直径5mm、長さ20mmの二本のステンレス製のボルトの下半分を挿入し歯科用セメントによってこれらのボルトが平行になるように固定した⁽⁴⁵⁾。さらに何本かの木ネジをボルトのまわりの頭蓋骨にねじこみセメントをこの上に流してボルトと頭蓋骨との結合を確実に

した。また、Electro-oculography (EOG) によって眼球運動を計測するために二つの Ag-AgCl 電極^(10, 11)を外眼か骨の中に埋めリード線は皮下を通して頭の上に付たコネクタに接続した。手術後一週間以上おいて動物が麻酔から完全に回復した後、体を袋の中に入れて小さな箱の中に置いた。ボルトの先をフレームに対して固定してあるアクリル板の穴に挿入しナットで止める事によって頭部の固定を行なった。ボルトは平行になっているので、この操作は簡単に行なう事ができる。また、もし頭固定中に動物がはげしく頭を動かしてもアクリル板が壊れる事によって頭蓋骨の破壊を防ぐ事ができる。なお、Electro-oculogram のゲイン(眼球の1度回転当たりのEOG電圧値)のキャリブレーションは動物の頭を明るい部屋の中で回転させた時に生ずる補償眼球運動の緩徐相速度(slow phase eye velocity)が頭の回転速度に等しいとの仮定をもとに行なった⁽⁸¹⁾(第9章 Appendix参照)。

(2) 視覚刺激

実験に用いたテクスチャはストライプ (Stripes, S), ランダムノイズ (Random noise, N), チェッカーボード (Checkerboard, C), ランダムストライプ (Random stripes, RS) の4種類である(図9)。これらのテクスチャはたがい二つの点で異なる。第一はテクスチャが規則的(SとC)かランダム(NとRS)かという点であり、第二はテクスチャが長い contourによって構成される(SとRS)か短い contourによって構成される(NとC)かという点である。それぞれのテクスチャにおいて黒白の割合は1:1であり、テクスチャの要素(pixel)の幅は視角で7 deg.である。テクスチャは写真フィルムの上にプリントされ、プロジェクターによってネコの目の前57 cmのところに置かれた2 m x 2 mの透過型スクリーン上に投影した(図5参照)。フィルムをモーターで動かすことによって、テクスチャを水平方向に一定速度で動かした。速度は4.1 deg/sec から43.2 deg/sec の間であらかじめ定めた4~6個の速度の中からランダムに選んだ。

(3) データ収集とデータ処理

ある刺激条件でのデータを収集すると次のデータ収集を始める前に30 sec ~ 1 min の休止期間をはさんだ。緩徐相速度は刺激が動き始めると徐々に速まり、10~20 sec 後に最大のレベルに達する。同じ刺激条件の4~6試行で得られた最大眼速

度の値の組からその条件での緩徐相速度の平均値と標準偏差を計算した。

4. 3 結果

図10は2つの刺激速度における、N、C、RS、Sに対する両眼性のOKNを示している。12.4 deg/secの刺激速度において(図の左部分)、最大緩徐相速度のテクスチャによる違いはほとんどない。しかし、43.2 deg/secというより速い刺激速度においては(図の右部分)NとCは、SやRSよりもより速い緩徐相速度をもたらしている。図11は二匹のネコにおける、各テクスチャに対する両眼性OKNの緩徐相速度をまとめたものである。約10 deg/secの特異的刺激速度(正確には、ネコ-Hでは12.4 deg/sec, ネコ-CAでは6.2 deg/sec)以下の速度に対してはテクスチャによる差はほとんどない。しかし、これよりも速い刺激速度に対してはNとCは、SやRSよりも速い緩徐相速度をもたらしている。そしてNとCの間や、SとRSの間にはほとんど緩徐相速度に差はない。つまり、テクスチャが規則的かランダムかは問題でない。緩徐相速度の差はテクスチャが小さなcontourで構成されている(NとC)か、それとも長いcontourで構成されている(SとRS)かという点に依存している。

図12は2つの刺激速度において各テクスチャがTN方向に動いた時の単眼性のOKNを示している。12.4 deg/secの刺激速度において(図の左部分)、最大緩徐相速度のテクスチャによる差はほとんどない。しかし、43.2 deg/secの刺激に対してNとCは、SやRSよりもより速い緩徐相速度をもたらしている。二匹のネコにおけるTN方向の単眼性OKNを図13-A、Cにまとめた。TN OKNは両眼性OKNと非常によく似ている。すなわち約10 deg/secの特異的速度以下の遅い刺激の動きに対して、テクスチャによる差はほとんどないが、より速い刺激速度に対してNとCはSやRSよりも速い緩徐相速度をもたらしている。

図14は2つの刺激速度において各テクスチャがNT方向に動いた時の単眼性OKNを示している。図13-B、DはNT OKNをまとめたものである。TN OKNにおける特異的速度よりも遅い刺激速度において、緩徐相速度のテクスチャによる差はほとんどないが、それよりも速い速度に対してはNとCはSやRSよりも速い緩徐相速度をもたらしている。

4. 4 議論

ネコ OKN のテクスチャ選択性に関して最近 2 つの発表が現われた。Maioliら (1984)⁽⁸⁸⁾ はランダムノイズを用い、Strongら (1984)⁽¹²⁵⁾ は大小のスポットがランダムに散らばったテクスチャ (マルチスポット) を用いているが、両者ともこれらのテクスチャがストライプよりも強力な OKN を解発しうると述べている。当研究の結果と考えあわせると、テクスチャが短い contour で構成されている事が強力な OKN を生じさせるための条件だと考えられる。ウサギの OKN でも同様のテクスチャ選択性がある⁽²³⁾。ヒトにおいては、ランダムノイズとストライプという 2 種類のテクスチャを正常人と大脳皮質や脳幹などの障害例に適用して診断への利用が試みられている⁽¹⁰¹⁾。

OKN のテクスチャ選択性は刺激速度に依存していた。TN 方向および NT 方向にそれぞれ特異的の刺激速度があり、それよりも遅い速度の刺激に対して OKN はテクスチャ選択性を示さなかったが、それよりも速い速度の刺激に対しては N や C は S や RS よりもより強力な OKN を生じさせた。この特異的の刺激速度は 2 匹のネコにより異なっていたが、大体の推定値として TN 方向では約 15 deg/sec, NT 方向ではより遅い速度で約 9 deg/sec である。ところで水平方向 OKN の視覚経路は、網膜から直接に脳幹の諸核 (たとえば、Nucleus of the optic tract や、Accessory optic system の lateral terminal nucleus) に向う皮質下経路 (subcortical pathway) と、網膜からいったん大脳皮質を経由した後に上述の核に合流する皮質経路 (cortical pathway) によって構成されている^(63, 109) (図 15)。そして Strongら (1984)⁽¹²⁵⁾ によると、両側大脳視覚皮質を切除してこの皮質経路を破壊し皮質下経路だけが働くようにした時、TN と NT の両方向においてちょうど上述の特異的の速度よりも速い刺激においてマルチスポットに対する OKN の解発がほとんど消失する。いかえれば、テクスチャ選択性を示した刺激速度の範囲は皮質経路のための刺激速度の範囲にちょうど一致している。このことから、OKN の皮質下経路は全てのテクスチャを通過させるが、OKN の皮質経路は N や C のような短い contour で構成されたテクスチャを通すが RS や S のような長い contour で構成されたテクスチャをブロックするフィルターとして働くと考えることができる。

4.5

まとめ

無麻酔のネコにおいて、4種類のテクスチャ図形の動きに対する両眼性と単眼性の視運動性眼振（OKN）を調べた。刺激の動きが速い時、すなわち単眼性OKNでは Temporonasal 方向に約 15 deg/sec 以上、Nasotemporal 方向に約 9 deg/sec 以上、両眼性OKNでは Temporonasal 刺激と同様の速度範囲において、短い contour で構成されたテクスチャすなわちランダムノイズとチェッカーボードは、長い contour で構成されたテクスチャすなわち縦棒が規則的あるいはランダムな間隔で平行に並べられたストライプよりも、より速い緩徐相の眼の動きを生じさせた。刺激の動きが遅い時（上述の速度以下の範囲）には、テクスチャによる緩徐相速度の差は無かった。

5.1 はじめに

ネコのLateral Suprasylvian領野(LS野)⁽⁵⁹⁾(図16)は、17・18・19野よりも更に前方で、Suprasylvian Sulcus 内側壁にある視覚性の領野である。1954年にClareとBishopが視覚性の誘発電位を記録した事から、Clare-Bishop野とも呼ばれる。LS野は視床(thalamus)の視覚性諸核と17・18・19野の両方から入力を受ける⁽¹²³⁾(図17)。Hubel & Wieselは1969年にこのLS野ニューロンの視覚的性質を調べた⁽⁷²⁾。さて17野で彼らが見つけたニューロンのほとんどはsimple cell, complex cellであった⁽⁷⁰⁾が、17野よりも前に位置する18・19野ではより『複雑な』hypercomplex cellが多く見出された⁽⁷¹⁾。この事を単純に延長すると、18・19野よりも更に前に位置するLS野ではhypercomplex cellよりもさらに『複雑な』受容野のニューロンが見つかるはずである。しかしそこで実際に見出されたニューロンは、complex cellとhypercomplex cellだけだった。そこでLS野は、17・18・19野に続くような形態視の中樞ではないだろうと考えられた。

その後LS野ニューロンの視覚的性質についての研究が多く現れた。二つの研究においてはgratingが視覚刺激として用いられた^(8, 99)。しかしその他の研究の殆どにおいては、刺激としてスリットやスポットという空間的に局限された刺激が用いられ^(12, 58, 104, 121, 132, 133, 141, 145)、そして得られた結論はほぼ共通している。つまりLS野ニューロンのほとんどは、静止のon-off刺激よりも、小さな刺激がある方向に動いた時によく応じる。この詳しい性質を図18で説明する。

一般に大脳皮質の視覚性ニューロンにとって適刺激である動くスリット光は、方位(orientation)と方向(direction)という二つのパラメータを持つ⁽⁶⁰⁾。方位とはスリットの長軸の向き(図中の破線で示す)のことであり、したがって本来動きとは無関係である。方向とはスリットのある部位(例えば重心)の動く向き(図中の矢印で示す)のことである。これらのパラメータは互いに独立である。例えば図18aを基準に考えると、bでは方向は同じだが方位が変化しており、fでは方位は同じだが方向が変化しており、gでは方位・方向ともに変化している。さてLS野ニューロンに

とって方向は重要で、それがあある角度の範囲になければ反応は得られない。例えば、左下向きの方向には反応しても (a, b, c, d) 下向きの方向には反応しない (f, g)。一方 Spear と Baumann (1975)⁽¹²¹⁾ によると方位は重要なパラメータではない。例えば、a と b とで反応はほとんど変わらず、また方位を持たないスポット (c) にも同様に反応する。さらに刺激のコントラストも重要ではなく、例えば a と d は同様の反応を生ずる。多くの L S 野ニューロンにおいて方向のほかにも重要なパラメータは、その方向と直交する向きでの刺激の大きさである。例えば、a の短いスリットには反応しても e の長いスリットには反応しない。つまりこれらのニューロンは Hubel らの言う hypercomplex 型の受容野⁽⁷¹⁾を持っている。

L S 野ニューロンのほとんどがこのような性質を持つことから L S 野は、静止状態にあるネコが外界中を動く小さな物体を検出するのに役立つのだろうと考えられるかも知れない。しかし (1) 受容野は大きく、刺激が最適の大きさである限りこの受容野内のどの場所を動いてもほぼ同じ強さの反応が得られることが多い。また (2) L S 野内で隣り合ったニューロンの受容野の位置は、17野に比べて大きくバラつく。つまり、L S 野への網膜投射 (retinotopic representation) は粗い。以上の2点から、L S 野が小物体の動き検出に役立っているとしても、その精度は高くないであろうと考えられた^(12, 133)。

ところで生物が自然な状態で経験する運動イメージには基本的に二種類あると考えられる。一つは先程述べたように、静止した背景上を比較的小さな物体が動きそれを静止した観察者が見る場合である (図 19 a)。もう一つは観察者自らが動く場合で、静止シーン全体のイメージがオプティカル・フローとして網膜上に与えられる⁽³⁴⁾ (図 19 b)。von Holst は前者を外からの求心入力 (afference) という意味で "ex-afference" と名付け、後者は自らの行動がいわば環境にぶつかって跳ね返った結果得られる求心入力という意味で "re-afference" と名付けた⁽¹⁴²⁾。さて、オプティカル・フローには色々な種類があるが、その内の一つは頭を回転運動させた時に得られるもので視野全体が一方向に一様に動く。そしてこのようなオプティカル・フローに対して生体は必ず OKN という眼球運動を反射的に生じる。

さてLS野は以下に述べる理由から、OKNの生成に関与すると考えられる。①. 一侧のLS野切除により、OKNが変化する^(134, 138)。②. 17+18+19+LS野の両側切除によるOKNの障害は、LSを含まない17+18+19だけの両側切除によるOKNの障害よりも大きい⁽¹⁴⁴⁾。③. OKN中に、LS野ニューロンは放射物質でラベルしたグルコースを多く取りこむ、つまり高い活動性を示す⁽⁶¹⁾。④. OKNの皮質下における中枢と考えられている視蓋前域(pretectum)の視束核(nucleus of the optic tract, NOT)^(63, 64, 108)や副視覚系(accessory optic system, AOS)の諸核(lateral terminal nucleus, dorsal terminal nucleus, medial terminal nucleus)^(13, 40, 41)にLS野は強力に投射する(NOTへ⁽⁸⁰⁾、AOSへ^(6, 91))。これらの事実からLS野のニューロンは、今迄の研究で用いられてきたスリットやスポットという小さな刺激に反応するだけでなく、OKN刺激として使われているようなオプティカルフロー、つまりテクスチャの一方向への一様な動きにもよく反応するのではないかと予想できる。

そこで我々は麻酔非動化したネコのLS野ニューロンが、テクスチャの一方向への一様な動きに対してどのように反応するかを調べた。ところで第4章の結果によるとOKNは、刺激速度が速い時、ストライプのような長いcontourで構成されたテクスチャに対してよりもランダムノイズやマルチスポットといった小さなcontourで構成されたテクスチャに対してより強く現われる。そしてこのような速い速度の刺激は大脳皮質によって処理されると考えられる。したがってLS野のニューロンがテクスチャの動きに反応するとすれば、ストライプよりもランダムノイズというテクスチャをより好むと予想できる。

5. 2 方法

(1) 動物の準備

成熟ネコを、初期手術のためにN₂O/O₂混合ガス(70:30)およびhalothane(2~3%)で麻酔した。切開された組織の部分には局所麻酔(Xylocaine 0.8%)をほどこした。この手術に続くニューロン活動記録セッション中の麻酔は、N₂O/O₂混合ガスとpentobarbital sodium(0.5mg/kg/h i.v.)により行った。gallamine triethiodide(6mg/kg/h i.v.)とD-tubocurarine

(1mg/kg/h i.v.)で全身を筋弛緩することにより、眼球を非動化した。呼吸は人工呼吸器により保った。呼吸の速度は毎分25回で、一回の送風量を30~40mlの間で調節することにより気管出口(end-tidal)でのCO₂濃度を3.5~4.0%の間に保った。ヒータによって体温を38℃に保ち心電図を常にモニターした。atropineとneosynephrineの点眼により、瞳孔を開き瞬膜を後退させた。コンタクトレンズにより、ネコの前に置いたスクリーン上に眼の焦点を合せた。なおレンズの最適ディオプタは、スクリーン状に網膜像を投影することにより決めた⁽²⁹⁾。いくつかの実験では、optic diskが投影された位置からarea centralisの位置を決めた⁽⁷⁾。

(2) 視覚刺激

用いたテクスチャはランダムノイズ(N)とランダムストライプ(RS)の2種類である(図9参照)。それぞれのテクスチャにおいて、明るい部分の照度は9 cd/m²、暗い部分の照度は0.5 cd/m²である。また、明るい部分と暗い部分の総面積は等しい。Nを構成する基本的な正方形の一辺の長さと同様にRSを構成する基本的な棒の幅(以後ピクセルの大きさ、pixel sizeと呼ぶ)は、あるテクスチャにおいて決っている。我々は色々なピクセルの大きさを持つテクスチャを用意した。最も細かいテクスチャのピクセルの大きさは視角にして0.4 degで、最も粗いものは13.8 degであった(この実験で用いたノイズは、von GrünauとFrost⁽¹⁴⁰⁾がLS野ニューロンに用いた、ピクセルの大きさが0.2-0.4 degというノイズよりも粗い)。実験では、同じピクセルの大きさをもつNとRSを常にペアとして用いた。これらペアをなすテクスチャは次の1点において互いに異なる。つまりRSは長いcontourから構成されるが、Nは短いcontourから構成される。テクスチャは視角にして縦105 deg、横126 degの大きさを持つ。テクスチャはガルバノメータにつけた鏡の回転により、55~76 degの範囲を1~1000 deg/secの速度で往復運動させた。往・復の間には1~2 secの休止期間を置いた。動きの方向(θ)を定める角度は、視野の中で水平内側方向を基準にして反時計方向に計った。色々な長さ・幅の明あるいは暗のスリット光も用いた。なお刺激図形を構成する線要素(NやRSのcontourや、スリットの長軸方向のエッジ)のなす方位が、常に運動方向に直交するようにして(例:図18のa、g)図形を動かした。ニューロンの受容野を詳しく調べる時には、一方の眼をカバーすることにより、視覚刺激をより強い反応を生じさせる方の眼だけに与えた。

(3) 単一ニューロン記録

実験には9匹のネコを用いた。記録は全て右半球から行った。ガラスで絶縁したエルジロイ微小電極^(49, 127) (Appendix-2参照)を、垂直から30 deg 内側に先端を傾けて、suprasylvian sulcus 内側壁に刺入した(図16、右図)。刺入部位の前後の範囲はHorsley-Clarkの座標で ant 5 ± 3 mm であり、恐らくPalmer et al(1978)⁽¹⁰⁴⁾のいうPMLS (posteromedial lateral suprasylvian area)の中にある。いくつかの実験では電極先端位置をマーキングして実験後に組織学的検索を行い、電極が確かにsuprasylvian sulcus 内側壁に入っていたことを確認した。

5.3 結果

既に報告されているように^(72, 132)、suprasylvian sulcus 内側壁の上部からは視覚性ニューロンを記録できなかった。したがって以下では、電極を上から刺入したとき、初めて視覚性ニューロンが見付かった場所から sulcus の底部までの間で記録されたニューロンについてだけ述べる。

合計152個のニューロンのうち、111個(73%)がテクスチャの動きに反応した。用意したテクスチャの内、ピクセルの大きさが1.6 deg, 3.5 deg, 4.8 deg のものが最も有効であった。33個(22%)のニューロンはどのような視覚刺激に対しても弱く不確実な反応しか生じなかった。残りの8個(5%)は全く視覚刺激に反応しなかった。スリットには反応するがテクスチャには反応しないというニューロンはなかった。

テクスチャに反応したニューロンを、次に述べるテクスチャ選択性の基準に従って3つのタイプに分類した。まず、そのニューロンにとって最適な刺激の種別(NかRSか)と、そのパラメータつまり最適なピクセルの大きさ・最適速度・最適方向を決める。つぎにこの最適速度において、最適テクスチャに対する反応と、これとペアをなす他種のテクスチャに対する反応を次のように定量的に比較する。一般に最適方向はNとRSとで異なる。Nにとっての最適方向におけるNへの反応の大きさ(spikes/sec)を $resp(N)$ 、RSにとっての最適方向におけるRSへの反応の大きさを $resp(RS)$ 、両者の内で大きい方を $L[resp(N), resp(RS)]$ とするとき、テクスチャ選択インデックス(ITP)を

$$I T P = \frac{resp(N) - resp(RS)}{L [resp(N), resp(RS)]} \times 100\%$$

と定義する。ITPが+15%以上のニューロン(Nに選択性を持つ)をtype-I、ITPが-15%以下のニューロン(RSに選択性を持つ)をtype-III、ITPが±15%の間のニューロンをtype-IIと分類した。

(1) Type-I

これは最も数の多いタイプで(n=79, 71.2%)、これらのニューロンはRSよりもNを好む。図20はtype-Iニューロンの一例である。このニューロンはNの動きによく応じる(図20aの上半分)。しかし一方、同方向・同速度で動く同じピクセルの大きさのRSの動きに対しては、ほとんど反応しない(図20aの下半分)。テクスチャが静止している時スパイクはほとんど生じていない(図下部の点線を施した部分)。図20bは、刺激の動き方向を変化させた時の、これらのNとRSに対する平均発火頻度を極座標表示したものである。ここに平均発火頻度とは、テクスチャが動いている全期間でスパイク数を平均したものである。最適方向はNに対しては $\theta = 210 \text{ deg}$, RSに対しては $\theta = 270 \text{ deg}$ であり、一致していない。しかしそれぞれの最適方向での反応の大きさは、RSに対するものよりもNに対するものの方が大きい。図20cでは、方向と速度はNにとっての最適値にたもちながら、ピクセルの大きさを0.8 deg から4.8 deg の間で変えた時の反応の大きさを示している。このニューロンのRSよりもNを好むという性質が、ピクセルの大きさが変化した時でも保たれる事が分かる。同様に、方向とピクセルの大きさを一定に保ちながら、速度を20 deg/sec から80 deg/secの間で変化させた時、このニューロンのNへの好みはやはり保たれた(図20d)。以上をまとめると、このニューロンがRSよりもNを好むという性質は、刺激の方向・ピクセルの大きさ・速度が変化しても保たれた。

図21に示したニューロンでは、Nに対する最適方向はRSに対するものとほぼ同じである。他方、反応を与える方向の範囲はRSに対してよりもNに対して明らかに広い。

図 2 2 に示したニューロンはピクセルの大きさが 4.8 deg の N の動きに反応するが (a)、同じピクセルの大きさを持つ R S にはほとんど反応しない (図 2 2 b)。このニューロンは N のピクセルとほぼ同じ大きさの黒い正方形 ($5 \times 5 \text{ deg}$) の動きにも反応するが (c)、動きと直角方向にこの正方形を延長してスリット状にすると反応は減少した (d)。つまりこのニューロンは " hypercomplex cell " の性質を持っていた。上述の正方形を使って受容野の位置と範囲を定めてみると、図 2 2 a に示した N の動きに対する変調された (一様でない) 反応は、N を構成する contour がこの受容野の上を通った時に同期して生じたものであることが分かった。任意に選んだ 1 8 個の type- I ニューロンにおいて同様なテストをしたところ、全て " hypercomplex " 型の受容野を持っていた。

図 2 3 に示したニューロンは、N にだけ反応する。この N に対する強い好みは、方向 (a) ・ピクセルの大きさ (b) ・速度 (c) が変化しても保たれた。このニューロンでは $\text{resp}(RS) = 0$ なので、 $\text{ITP} = 100\%$ である。type- I のニューロンの内、3 9 個 (4 9 %) で $\text{ITP} > 80\%$ という N に対する強い好みを示した。

(2) Type- II

type- II ニューロンは、ある狭い方向の範囲で ITP が $+15\%$ と -15% の間にある、つまり N と R S にほぼ同程度に反応するが、この範囲外では R S よりも N に対してより大きな反応をする。図 2 4 a は、ある type- II ニューロンで方向を変えた時の反応の様子を示す。N と R S は同じピクセルの大きさを持ち、動く速度は 40 deg/sec である。左上向きの方角 ($\theta = 150 \text{ deg}$) において、N と R S はほぼ同じ大きさの反応を生じているが、他方向では R S よりも N の方がより大きな反応を生じている。このように反応を与える方向の範囲は、R S に対してよりも N に対してより広い。図 2 4 b は、 $\theta = 150 \text{ deg}$ と $\theta = 180 \text{ deg}$ の 2 方向での 2 つのテクスチャに対する反応を、刺激速度に対してプロットしたものである。ニューロン固有の方角 ($\theta = 150 \text{ deg}$) で N と R S に対してほぼ等しい反応を生じ、また他方向で R S よりも N を好むという性質は、刺激速度を変えても保たれている。type- II は 1 4 . 4 % ($n = 16$) を占めていた。

(3) Type- III

Type- I とは逆に、type- IIIニューロンはNよりもRSを好む。図25に示したニューロンにおいて、RSに対する最適方向 ($\theta = 180 \text{ deg}$) はNに対する最適方向 ($\theta = 150 \text{ deg}$) と異なるが、それぞれの最適方向での反応はNよりもRSに対するものの方がより強い (図24a)。左方向 ($\theta = 180 \text{ deg}$) の刺激においてNよりもRSを好むという性質は、ピクセルの大きさ (図24b) や速度 (図24c) の変化に対して保たれている。

Type- IIIの割合は14.4% ($n = 16$) であった。その内の31% ($n = 5$) ではITPが-80%以下、つまりRSに対する強い好みを持っていた。

type- IIIニューロンはtype- Iニューロンと共通の性質を持つ。まづいくつかのtype- IIIニューロンでは、Nに対する最適方向とRSに対する最適方向とが異っていた。次に反応を与える方向の範囲は、RSに対するよりもNに対してより広いことが多かった。

(4) 最適方向の分布

テクスチャの動きに反応した111個のニューロンの内、107個 (96%) がuni-directional つまり最適方向と反対の方向の刺激の動きに対してほとんどあるいは全く反応を生じなかった。他の4個はbi-directional で、type- I、type- IIIにそれぞれ2個ずつ分布していた。

uni-directional なニューロン群において、最適テクスチャに対する最適方向は図26aのように分布した。最適方向として全ての方向が存在するが、この分布は一様な分布とは有意に異なり ($\chi^2 = 50.4, 11 \text{ d f}, P < 0.001$)、ななめ下への方向 ($195 \text{ deg} < \theta < 225 \text{ deg}$) を最適方向として持つニューロンが有意に多い ($\chi^2 = 39, 1 \text{ d f}, P < 0.001$)。この分布をニューロンのtype別に分類したのが図26bである。type Iの分布は一様分布と有意に異なり ($\chi^2 = 39.4, 11 \text{ d f}, P < 0.001$)、ななめ下への方向を最適方向として持つニューロンがやはり有意に多い ($\chi^2 = 28.8, 1 \text{ d f}, P < 0.001$)。

図の中で、水平方向を好むニューロンには点々を施してある。type- Iのニューロンの内、10% ($n = 8$) は右方向を、9% ($n = 7$) は左方向を好んだ。水平方向

OKNのテクスチャ選択性との関係は後で述べる。

(5) テクスチャ刺激に対する速度選択性

そのニューロンにとって最適のテクスチャを最適方向で動かした時に、明らかに反応の生じる刺激速度の範囲をスピーカーでスパイクの発火を聞いて定性的に定めた(図27)。スリットやスポットを刺激として用いた以前の実験結果と一致して、ニューロンは速い速度を好んだ。つまり、4 deg/sec以下では反応せず、いくつかのニューロンでは1000 deg/sec以上でも反応した。

(6) テクスチャ刺激に対する眼優位性 (ocular dominance)

テクスチャ刺激が右眼に与えられた時の反応の強さと左眼に与えられた時の反応の強さを各ニューロンごとに比較した。対側眼のみによって発火が生じるニューロンをgroup-1に分類し、どちらの眼によっても反応が生じるが対側眼が優位なものをgroup-2に、どちらの眼からも同程度の反応が生じるものをgroup-3に、どちらの眼によっても反応が生じるが同側眼が優位なものをgroup-4に、そして同側眼のみによって反応が生じるものをgroup-5に分類した(図28)。まず、記録した全てのニューロンの61%はどちらの眼によっても反応した(group-2,3,4)。また対側眼が優位であり、全てのニューロンの30%がgroup-1に、43%がgroup-2に属していた。ほとんどのニューロンがどちらの眼の刺激にも反応した対側眼が優位であるというこの分布は、以前の研究でスリットを用いて調べられた分布と定性的に同じである。

Type Iだけをとりだしてみると、65%がどちらの眼への刺激にも反応する(group 2,3,4)。また対側眼が優位であり、26%がgroup-1に、51%がgroup-2に属していた。Type IIIではやはり対側眼が優位で、64%がgroup 1に属していた。

5.4 議論

(1) スリットを刺激として用いた以前の実験結果との関係

LS野ニューロンのテクスチャに対する反応を調べた。ピクセルの大きさが1.6から4.8 degの間のテクスチャが最も有効であった。しかし、ピクセルの大きさがさらに小さなテクスチャに対しては、全くあるいはほとんど反応しなかった。これは、ピクセルの大きさが0.2から0.4 degのノイズによっては反応が得られなかったという

von Grünauと Frostによる結果⁽¹⁴⁰⁾と一致する。

テクスチャに反応したニューロンの内からランダムに選んだニューロンは、いつもスリットの動きにも反応した。さらにテクスチャに対する反応はしばしば、そのテクスチャを構成する contour が空間的に局限された受容野の上を通る時に同期して生じた (図 2 2 a 参照)。これらの事からテクスチャに対する反応は、テクスチャを構成する contour が受容野を順々に刺激することを主な原因として生じるのではないかと考えられる (しかし下に述べる、方位選択性と最適方向についての議論を参照)。

スリットを刺激に用いた以前の研究においては、スリットの長さを変えた時の反応の変化つまりスリットの長軸方向での空間的加重 (spatial summation) や抑制 (end-inhibition) が有るか無いかに基づいて、ニューロンがいくつかの type に分類された^(12, 72, 121, 145)。もし当研究で調べられたニューロンがテクスチャを構成する contour に反応しているがテクスチャそのものには反応していないとすると、テクスチャ選択性に基く今回のニューロンの分類とスリットの長さの選択性に基く以前の研究における分類は、互いに関係するはずである。

Type I

スリットを用いた LS 野の研究において、長いスリットよりも短いスリットを好むいわゆる hypercomplex 型のニューロンが記述されており、hypercomplex cell⁽⁷²⁾、internal または external の抑制を持つニューロン⁽¹²¹⁾、category 2・3・4 のニューロン⁽¹²⁾ という名前が付けられている。Type- I ニューロンは以下に述べる理由により、これらのニューロンに対応すると考えられる。まず、type- I ニューロンの RS よりも N を好むという性質は、hypercomplex 型の受容野によって説明できる (図 2 9)。つまり、N を構成する要素的正方形は受容野の中の興奮性の部分領域だけを繰り返し刺激しうるが、一方 RS は常に受容野の興奮性部分領域と抑制性部分領域を同時に刺激する為に、反応は弱かったり全く出なかったりするであろう。第二に、type- I ニューロンの LS 野で占める割合 (71.2%) は、hypercomplex 型のニューロンの割合 (Smith と Spear⁽¹¹⁹⁾ によれば 66% ; Camarada と Rizzolati⁽¹²⁾ によれば 69%) と良く一致する。第三に、type- I ニューロンにおける最適な N のピクセルの大きさ (1.6 ~ 4.8 deg) は、この型のニューロンにおける最適なスリット

の長さにほぼ等しい。最後に、ランダムに選んだ18個のtype- Iニューロンは全て長いスリットよりも短いスリットを好んだ。このようにtype- Iニューロンはおそらくhypercomplex型ニューロンであろう。

Type- III

Type- IIの前にtype- IIIをここで考える。スリットを用いた研究においてcomplex型のニューロンが記述されており、それぞれの著者によってcomplex cell⁽⁷²⁾、抑制性機構を持たないニューロン⁽¹²¹⁾、category 1のニューロン⁽¹²⁾という名前が付けられている。type- IIIのニューロンは以下に述べる理由から、このcomplex型のニューロンに対応すると考えられる。第1に、type- IIIニューロンのNよりもRSを好むという性質は、complex型の受容野によって説明できる。つまり、受容野は抑制性の部分領域を持たないから、RSは反応を生じさせる事ができる。またスリットの長さ方向で空間的加重があるから、NよりもRSのほうが大きな反応を生じさせうる。第2に、type- IIIの出現頻度(14.4%)はこのcomplex型のニューロンの出現頻度(category 1⁽¹²⁾では23.7%)と同様に低い。

方位 (orientation)に対する選択性

Aderson と Movshon⁽¹⁾は心理実験の結果に基づいて、ヒトでパターン運動方向の知覚を成立させるメカニズムを考察した。それは2段階から成り、その第1段階はパターンを構成するいくつかの線分の方位を抽出する。ヒトの運動知覚の神経的基礎がネコのLS野に見出せると考えるべき必然性はないが、LS野ニューロンが方位選択性を持つかどうかは興味のある問題である。

さて上述のようにLS野ニューロンは空間的に局限された受容野を持つ。これはある範囲の運動方向にだけ反応を生じるという性質を持っているが、方位への選択性は持っていない⁽¹²¹⁾ (5.1参照)。しかしGizziら⁽³⁷⁾は、この受容野の周辺をも覆うような大きなある図形(方位が互いに異なる二つのgratingを重ね合せたもの)を用いた巧みな実験から、LS野ニューロンは方位選択性を持つと結論した。これら二つの実験から考えられるモデルは、方位選択性はないが方向選択性を持つ中心の受容野の外側に、長いcontourに対して方位選択性を示す周辺領域が存在するというものである。長いcontourが色々な運動方向で呈示された時、中心受容野は方向に選択

的な反応を生じるが、いっぽう周辺領域は方位選択性を持つ興奮性または抑制性の作用を生じて、前者の反応を変調する。

今回の実験では全てのtype- IIニューロンにおいて、そして全てではないかも知れないがほとんどのtype- Iとtype-IIIニューロンにおいて、反応を生じさせる方向の範囲はRSに対するよりもNに対してより広がった。この事実は上のモデルにおいて周辺領域の方位選択性が鋭いと仮定すればうまく説明できる。つまりNもRSも中心の小さな受容野を同様に刺激して、広い範囲の方向に対してある反応を生じさせる。いっぽう周辺領域は方位選択性を持つが、一般に方位選択性は、短いcontourよりも長いcontourに対して明確に現れるという性質がある⁽⁶⁰⁾。そこで、短いcontourで構成されるNよりも長いcontourによって構成されるRSに対して周辺領域の方位選択性は強く現れるであろう現れるであろう。もし方位選択性の範囲が非常に狭いならば、RSが反応を生じさせる運動方向はこの狭い方位選択性に規定されて、やはり狭い範囲に限られることとなる。

Type- II

上述の議論から、type- IIニューロンは方位選択性を持つはずである。更に、ニューロン固有の方向でNとRSはほぼ同じ大きさの反応を生じるから、この方向と直交するスリットの長さ方向で空間的加重や抑制は無いはずである。上丘に投射する17野のニューロン(corticotectal cell)⁽¹⁰³⁾はtype- IIと同じ性質を持つ、つまり方位選択性はあるが、スリットの長さに関して空間的加重や抑制が無い。しかしLS野ではこのようなニューロンは見付かっていない。

(2) 水平方向の視運動性眼振の皮質経路としてのLS野

大きな視覚刺激の水平方向での一様な動きは、皮質経路 (cortical pathway) と皮質下経路 (subcortical pathway) という2つの視覚性神経経路によって情報処理されその後、眼球運動制御系を経て視運動性眼振 (OKN) が生じる^(63, 109) (図15)。皮質経路の性質は、皮質に次に述べる色々な操作を施した時にOKNにどのような変化が生じるかと言う事から調べられている。たとえば、皮質の両側性切除^(98, 109, 125, 144); 皮質の一側性切除^(63, 125, 134); 幼時から暗黒中で飼育 (dark rearing) したり^(55, 56) 片目を閉じる (monocular deprivation)^(63, 90) などして皮質を機能的に破壊する; 視交差 (optic chiasm)^(55, 98)、一側の視索 (optic tract)^(98, 109)、または脳梁 (corpus callosum)⁽¹³⁴⁾ の外科的切断などの操作である。これらの研究から得られる結論をまとめると、左右それぞれの皮質経路は同側眼の単眼性OKNおよび対側眼の単眼性OKNの両方に関係し、また刺激の運動方向についてもtemporonasal (TN) と nasotemporal (NT) の両方向に関係している。また最近のOKNの行動学的研究によると、長いcontourから構成されるストライプ図形よりも、ランダムノイズ^(47, 88) や大小のスポットをランダムに配置した図形⁽⁹⁰⁾ のような小さなcontourで構成されたテクスチャの方がより強力なOKNを生じさせる。このOKNのテクスチャ選択性は、皮質経路で処理されていると考えられる速い刺激の動きに対してだけ明らかに現われた (第4章を参照)。

当実験の結果は、このような皮質経路の性質を説明できる。つまり、ほとんどのニューロンはテクスチャの動きに連続的に反応し、どちらの眼に刺激を与えても反応が得られた。いくつかのニューロンは左右水平方向の動きを好み、それらのニューロンのtypeはtype-IIIよりもtype-Iの方が多かった (図26b)。また、type-Iの最適なピクセルの大きさは、強いOKNを生じさせることのできたランダムノイズやマルチスポットパターンのピクセルの大きさ (Hamada⁽⁴⁷⁾ によれば7 deg; MaioliとPrecht⁽⁸⁸⁾ によれば5 deg; Malach et al.⁽⁹⁰⁾ によれば0.6~10 deg) にほぼ等しい。さらに、最適方向が水平であるようなニューロンの数はあまり多くはなかったが、反応を生じる方向の範囲に水平方向が含まれるような他のニューロンも水平方向OKNの生成に役立つはずである。

次に刺激速度の選択性に関して検討する。第4章で述べたような行動実験において、眼は図30に示したブロック図にしたがって動く。刺激テクスチャが速度 V_s で動いたとき、眼はこれよりも遅い速度 V_e で動く。このとき網膜上でテクスチャはこれらの間の差 $V_r = V_s - V_e$ の速度でスリップし、これが神経系への入力速度になる。図31は単眼性OKNのTN方向(図の左)およびNT方向(図の右)における V_s と V_e 、 V_r の関係を示している。なお刺激テクスチャはノイズで、データは4匹の正常ネコの平均である。 V_r は刺激速度が速くなるとともに上昇する。一方この章で述べた神経生理学的実験において、すべてのニューロンは $V_s > 4$ deg/secでないと反応しなかった。ところで、この実験で眼球運動は非動化されているから、 $V_s = V_r$ である。図の点線が示すように、 $V_r > 4$ deg/secという速度範囲は、行動実験においてはTN方向で $V_s > 15$ deg/sec, NT方向で $V_s > 9$ deg/secという刺激速度範囲に相当する。この刺激速度範囲は、両側視覚領を切除したときOKNがほとんど消失する刺激速度範囲⁽¹²⁵⁾にちょうど対応する。また第4章で述べたように、この刺激速度範囲は、OKNがテクスチャ選択性を示す速度範囲でもある。

このように、水平方向のテクスチャの動きに対する連続的反応、テクスチャ・速度への好み・眼優位性といったLS野のニューロンの性質は、水平方向OKNの皮質経路の性質を説明することができる。なお、皮質経路と皮質下経路のいろいろな性質について、表1にまとめた(第6項目については第6章を、皮質下経路については、ref. 51を参照のこと)。

OKNの視覚刺激として伝統的にストライプが用いられてきた。しかし自然界のシーンはおそらく長い contourよりも短い contourによって構成されていることが多いと思われる(図32)。その意味で、『ノイズ』は自然のシーンとよく似ているのではないであろうか?ネコがそのようなシーンの中で頭を動かすと、そのシーンのイメージが網膜上で動き、ついでLS野の"hypercomplex cell"を刺激し、その結果強いOKNが生じると考えられる。

しかしこの議論は、かならずしもLS野だけがOKNに関係していると言う事を意味しない。17野のあるニューロン、たとえば第5層の special complex cell と呼

ばれるニューロンはノイズに反応することが知られており^(36, 143)、また17野から視束核(NOT)への投射がある⁽¹¹⁵⁾。17野や18野を両側性に破壊するとLS野で方向選択性を持つニューロンの割合が減る⁽¹²²⁾ことから、17・18野は間接的にOKNの生成に関係しているとも考えられる。OKNの間に21野⁽¹³⁵⁾ではLS野と同様にグルコース消費が増加する⁽⁶¹⁾から、21野もOKNの生成に関係している可能性がある。

(3) 最適方向の分布

当研究では、ニューロンはLS野のant 2~8 mmの範囲からサンプルされた。これら全てのニューロンの集合(図26a)とtype-Iニューロンの集合(図26b、最も上の図)において、最適方向の出現頻度分布はななめ下向きで有意に高かった。対照的に以前の実験によると、ant 2.0~6.2 mmの範囲のLS野からサンプルされたニューロンのほとんどはスポットの動きに対してななめ上向きの方向を好み⁽¹⁴¹⁾(図33a)、またより広い範囲(suprasylvian sulcus 内側壁の全範囲)からサンプルされたニューロンの集合が空間的に小さな刺激(スポットや短いスリット)の動きに対して示した最適方向の分布は一様分布と有意差を持たなかった⁽¹²¹⁾(図33b)。これら三つの研究における結果の違いの原因は、ニューロンをサンプルした範囲および刺激図形の違い(以前の二つの研究では空間的に小さな図形、当研究ではテクスチャ)によるのであろう。

ところで、ほとんどのLS野のニューロンの受容野の位置は対側視野の下半分である事が知られている^(72, 104, 121, 132, 146)。特に最近のZumbroichら⁽¹⁴⁶⁾は、当研究で調べた範囲とほとんど同じLS野の領域(ant 1.4~7.5 mm)のニューロンが下視野に受容野を持つことを系統的に明らかにした。この事実と、上述の最適方向分布の偏りを考え合わせると、左右のLS野のニューロンは対側下半視野の中で、視野の中心から周辺に向うテクスチャの動きを検出している事になる。興味深い事に、このようなテクスチャの動きはちょうど動物が地面の上を前進する時に経験するオプティカル・フローである⁽³⁴⁾(図34)。

正確に言うと、前進により生じるオプティカル・フローの中で、下半視野を下向きに動くテクスチャの動きを検出するニューロンはLS野にほとんど無い。ところが、橋

核 (pontine nuclei) に axon を送る 18 野のニューロンがちょうど下視野に受容野を持ち下向きのテクスチャの動きに反応する事が知られている⁽³⁵⁾ (図 33c)。更に、橋核は 18 野だけでなく LS 野からも投射を受ける。そして、橋核のニューロンは下向きまたはななめ下向きのテクスチャの動きに良く反応する⁽²⁾ (図 33d)。これらの事から橋核のニューロンは、18 野と LS 野の両方から信号を受け取って前進運動によるオプティカル・フローを処理していると考えられる。

サルの MT 野 (the middle temporal area) のニューロンは、LS 野のニューロンとよく似た性質を持っている⁽⁹⁴⁾。つまり、方向選択性を持ち、対側下半視野に受容野があり、最適方向の分布はやはり偏っている。MT 野での最適方向の偏りは LS 野におけるものほど強くなく、上向きベクトル成分を持つ方向もななめ下向きとほぼ同じ頻度で出現する。この差は、MT 野の研究でスリットが使われた為か、あるいはネコは地上生活者 (terrestrial) であるがサルは樹上生活者 (arboreal) であると言う差の為であろう。

この実験は LS 野が 2 つの目的のためにオプティカル・フローを処理していることを示唆した。第 1 は水平方向の OKN を生じさせるためであり、第 2 は前方への歩行運動を視覚的にコントロールするためである。前の研究によると、いくつかの LS 野のニューロンは小さな物体の奥行方向での動きに反応⁽¹³⁰⁾ したり、眼球運動^(82, 83) やレンズ調節⁽³⁾ に伴って反応する。自然の状況では LS 野はこれらの機能と、ここに述べたオプティカル・フローの処理を統合して、複雑な感覚・運動行動 (sensori-motor behaviour) を作りだしているのであろう。

5.5 まとめ

麻酔非動化ネコの lateral suprasylvian 領野のニューロンがランダムノイズとランダムストライプというテクスチャの動きにどのように反応するかを調べた。152 個のニューロンの 73% がテクスチャの動きに反応し、さらにその内の 61% がストライプよりもノイズによりよく反応した。反応を生じさせる運動方向の範囲は一般に、ストライプよりもノイズに対してより広がった。また最適運動方向としてななめ下の方向を好むニューロンが多かった。

6 非共同 (non-conjugate) なネコの単眼性視運動性眼振 (50, 53)

6.1 はじめに

ネコの単眼性視運動性眼振 (OKN) の研究 (55, 63, 90, 98, 125) において、両眼の動きは平行つまり共同 (conjugate) であると仮定されてきた。そしてこの仮定の下に単眼性 OKN は、一方の眼に埋めたコイルにより、あるいは網膜電位図 (electro-oculogram, EOG) の両側誘導 (bitemporal leading、左右のこめかみ部に1つずつの電極を付けて両眼の動きを同時に測る方法) により測られてきた。明らかにもし共同であるというこの仮定が成り立たないならば、コイル法においてコイルをつけていない眼の動きを、EOG法においてはそれぞれの眼の動きを正確には測れないはずである。

事実, Collewijn と Noordwin (1972) (14) は両眼にコイルを埋める事によってウサギの単眼性 OKN が非共同である事を示した。つまり刺激の動く方向が temporonasal (TN) の時でも nasotemporal (NT) の時でも、見ている眼 (seeing eye) の緩徐相眼速度は覆われた眼 (covered eye) の緩徐相速度よりも速かった。したがってネコにおいて、単眼性 OKN 中の両眼の動きがどの程度共同かを調べる必要がある。我々は1匹のネコで両眼にコイルを埋めて、単眼性 OKN 中の両眼の動きを同時に測定した。また4匹のネコでは、片方の眼だけにしかコイルを埋めなかったが (これらの動物はもともと一方の眼の計測だけで十分であるような実験の為に準備したものである)、単眼性 OKN 中に両眼がどのように動くかについて同様の結論を得ることができた。

6.2 方法

まず片眼にだけコイルを埋めた4匹のネコのための手法を述べる。動物をはじめ Ketamine (Imalgène, i.m., IFFA MERIEUX, Lyon) により、その後は Alphaxolone-alphadolone (Alfatésine, i.v., Laboratoires GLAXO, Paris) と atropine (i.v.) で麻酔し、1つのコイル (78) (図35上) と頭を固定する為のデバイスを埋めた。この時に眼に眼科用の局所麻酔剤 Oxybuprocaine (Cébésine, Laboratoires Chauvin-Blanche, Montpellier), 角膜乾燥防止用の Methylcellulose 2% 液、瞬膜を弛緩させる為の点眼液 Phényléphrine (Néosynéphrine, Laboratoires Merck Sharp et Dohme-Chibret, Paris) を与えた。手術直後には眼に眼科用の Terramycine ポマー

(Laboratoires Pfizer, Orsay) を塗り、手術後の1週間には抗生物質(Polydexa, Laboratoires du Docteur E. Bouchara, Paris) を点眼し続けた。コイルのゲイン(回転1度当りの電位)のキャリブレーションは、手術前に磁場の中でコイルを $\pm 10 \text{ deg}$ と $\pm 20 \text{ deg}$ 回転する事により行った⁽⁶⁷⁾。手術後動物を完全に回復させる為に1週間以上の期間を置いてから実験を行った。

眼球運動を記録するためネコをハンモックの中に置き、動物の上下左右に置かれた2組の誘導コイル(直径110 cm、図35下)により作り出された磁場の中心に頭部固定デバイスを介して頭を無痛的に固定した。水平・垂直の眼の位置と速度をポリグラフに記録した。

OKNの視覚刺激を呈示するため、直径110 cmの半球スクリーンを、その中心にちょうどネコの頭がくる様にしてネコの眼前に置いた(図35下)。スクリーン上に、視角で1~4 deg の色々な大きさのスポットがランダムに配置されたマルチスポットパターンをプロジェクターで投影し、1~120 deg/sec の間のある一定速度で水平方向に動かした。Amphetamine (1mg/kg, i.m.) によってネコの覚醒を保った。単眼刺激をするために片方の眼を黒いキャップで覆った。ある刺激条件でのOKNのテストが終了と、視運動性後眼振(optokinetic-after-nystagmus) が消え去るまで刺激をOFFにし、そののちに新たな刺激条件でのテストを行った。

1匹のネコでは左右の眼にコイルを埋めた。手法は上述のものとはほぼ同じである。ただし視覚刺激の方法は異なる。すなわちネコの眼前50 cmに置いた平面透過スクリーン(水平方向 68 deg, 垂直方向 57 deg)の全面に、ピクセルの大きさが0.9 deg のランダムノイズを投影し、0.9 ~ 26.9 deg/sec の間の一定速度で動かした。このネコでは単眼性OKNの外に両眼性OKNも調べた。

刺激が動き始めると緩徐相速度は徐々に速くなる。速度が最大で一定のレベルに達し後の10 sec 間で、ニスタグムスの波形の中から急速相を取り除いて緩徐相を順々につないだトレース(cumulative eye position curve、図6のCEP)を作図してこの間の眼の位置の移動量を求め、この移動量を10 sec で割って緩徐相速度を計算した。緩徐相速度が遅い時(たとえば1 deg/sec の刺激に対するOKN)、眼の位置信号を直接微分した信号は十分なS/N比を持たないので、微分に依らないで上述の方

法で緩徐相速度を求めた。同じ刺激条件で2～4回のテストを行い緩徐相速度の平均と標準偏差を求めた。この緩徐相速度を刺激速度で割ってOKNのゲインを算出した。

6.3 結果

図36は両眼にコイルを埋めたネコでの、単眼性OKN中の両眼の動きを示している。図の左部分では、右眼は覆われ、左眼がTNあるいはNT方向に動く刺激を見ている。左眼 (seeing eye) は刺激の動きを緩徐相でスムーズに追っている。刺激がどちらの方向に動いた場合においても右眼 (covered eye)の動きは、左眼の動きよりも遅い傾向がある。図の右部分では、左眼は覆われ右眼が刺激を見ている。左眼 (covered eye)は右眼 (seeing eye)よりも遅く動く傾向が見られる。

図37 a、bは刺激速度に対する単眼性OKN中の両眼のゲインである。covered eyeが右眼であるか (a) 左眼であるか (b) にはかかわらずどちらの場合でも、遅い刺激速度 (この実験の場合には、刺激速度が0.9 deg/sec から約5.6 deg/sec の範囲) に対して、covered eye のゲインはいつもseeing eyeのゲインよりも低い。より速い刺激速度に対しては、両眼の間でのゲインの差は減少する。

ところで両眼が刺激される時 (両眼性OKN) には、両眼でのゲインの差は明らかではなかった (図37 c)。この事実は、単眼性OKN中の両眼のゲイン差の原因が "covered eye" を視覚的に覆ったという事であり、例えばコイルから出て皮下を走るリード線が機械的に眼の動きを乱した等の他の原因の為ではないことを示している。

さて4匹のネコでは片眼にのみコイルを埋めた。2匹ではコイルは右眼に埋められ (図38, e～h) 他の2匹では左眼に埋めた (同図、a～d)。それぞれにおいてコイルの無い眼を覆うとseeing eyeの動きを記録する事ができ (a, c, e, g)、一方コイルを埋めた眼を覆うとcovered eyeの動きを記録する事ができる (b, d, f, h)。刺激の動く方向には、TNの場合 (c, d, g, h) とNTの場合 (a, b, e, f) とがある。

図38下部のおおのこの図は各ネコごとの、TN方向 (各図の右半分) とNT方向 (各図の左半分) の1から120 deg/sec の刺激速度に対するOKNのゲインを示し

ている。白丸はseeing eye の、黒丸はcovered eye のゲインである（各図の上の挿絵がこれらのシンボルの意味を示す）。ネコの個体差にもかかわらず共通の傾向が見られる。つまり、遅い速度のTNとNT刺激に対してseeing eyeのゲインはcovered eye のゲインよりも高いが、より速い刺激速度においてはこの差は減少している。例外として、ネコ（j）の低刺激速度でのNT OKNにおいてゲインの差が明らかではなく、またネコ（i）ではテストしたすべての刺激速度において差が明らかである。

図39は4匹のネコでのゲインの平均を示す。TN方向の1～10 deg/sec とNT方向の1 deg/sec の刺激速度において、covered eyeのゲインはseeing eyeのゲインよりも有意に低かった（ $P < 0.05$ ）。他の刺激条件ではseeing eyeとcovered eyeの間でゲインに有意差は無かった。

6.4 議論

1匹のネコにおいて単眼性OKN中の両眼の動きを同時に測定した。遅い刺激速度に対してcovered eyeのゲインはseeing eyeのゲインよりも低かった。1つのコイルしか埋めていない4匹のネコの結果からも同様の結論が得られた。

4匹のネコでの平均によると、非共同のOKNを生じさせる刺激速度の範囲はTN方向で1～10 deg/sec, NT方向で1 deg/secであった（コイルを両眼に埋めた1匹のネコの実験結果は、視覚刺激装置が異なるため4匹の結果とそのまま比較出来ない）。ところでOKNの視覚経路は皮質(cortical)経路と皮質下(subcortical)経路に分ける事ができる（第5章参照）。視覚系皮質の両側損傷の実験⁽¹²⁵⁾から、皮質下経路の担当する刺激速度の範囲がTN方向においては約14 deg/sec以下でありNT方向では約4 deg/sec以下である事が分かる。つまりTNとNTの両方向において、非共同のOKNを生じさせるための刺激速度の範囲は、皮質下経路のOKNを生じさせるための刺激速度の範囲にほぼ等しい。それならば共同の性質は皮質経路に、非共同の性質は皮質下経路に関係付けられるかもしれない（表1、第6項）。この推量は、ほとんど皮質下経路だけによって生じると考えられるウサギの単眼性OKN⁽¹⁶⁾がテストしたすべての刺激速度において非共同であった⁽¹⁴⁾という事実によりさらに支持される。

単眼性OKNが非共同であるという性質の機能的意義は、当実験だけからは明らかとはならない。しかしヒントになる事実はある。第一に、ネコの自然な頭の動きの最も遅い成分は調べられていないが、ヒトの頭はバイトバーなどで人工的に固定されないならば1 deg/sec以下のゆっくりした速度で動く事が知られている⁽¹¹⁷⁾。したがって当実験においてゲインの差を生じさせた全視野のゆっくりした動きは、ネコが静かに座っている時のような自然な状況でも生じるであろう。また第二に、ヒトにおいて上のような速度で自然に頭が動く状況で両眼視する時、生じる補償眼球運動は非共同であるが、知覚される像は両眼で融合し鮮明で安定したランダムドットステレオグラムが立体的に見える事が知られている⁽¹²⁴⁾。もし同様の状況でネコの補償眼球運動も非共同であるならば、ネコの視覚領で見出されてきた両眼視差検出ニューロンにもとづいて両眼立体視を説明する従来の考えは不十分ということになる。

6.5 まとめ

ネコにおいて、水平方向の単眼性視運動性眼振の間の両眼の動きを調べた。半球スクリーン上にマルチスポットパターンを投影するという刺激を用いて得られた4匹のネコのデータの平均では、temporonasal方向に1-10 deg/secで、またnasotemporal方向に1 deg/secで刺激が動いた時、覆った眼(covers eye)のゲイン(緩徐相速度/刺激速度)は見ている眼(seeing eye)のゲインよりも有意に低かった。より速い刺激速度においては、このゲインの差は減少した。

7. 1 はじめに

カハール(R.C.y Cajal)以来、神経系は一度出来上がるともはや変化しないと考えられてきた。しかし最近の研究によると神経系が損傷(lesion)をうけた場合、残った部分の神経系は、解剖学あるいは神経生理学のレベルで観察する限り可塑的变化(neural plasticity)を生じうる。そしてこの可塑的变化は、成熟時(adult)の損傷よりも幼時(neonatal)の損傷の後でより顕著に現われる(可塑的变化が大きい)と一般に認められている^(16, 30, 86, 131)。しかしこの大きな可塑的变化が行動のレベルにおいてどのように反映されるかについては意見が分かれている^(11, 30, 114, 120, 123)。いくつかの研究によると、幼時損傷後は成熟時損傷後に比べて行動がより大きく回復したりまったく障害が出なかったり(sparing)する。これをKennard's PrincipleとかInfant lesion effectとか呼ぶ。しかし他の研究によると、このような差はなかったりあるいは幼時損傷後には独特の行動障害が現われたりする。

視運動性眼振(OKN)は感覚刺激にもとづいて生じる行動(sensorimotor behaviour)の一種であり、最近数年の間にその神経経路はかなりよく分かってきた⁽⁵¹⁾。そして、Lateral suprasylvian領野(LS)は第5章に述べた事からOKNの感覚-運動ループの中にあると考えられる。この研究ではネコの一側のLSを幼時損傷し、動物が成熟した時に単眼性OKNでどのような変化が現われるかを調べた。両眼にコイルを1つずつ埋める事によって、単眼性OKN中の見ている眼(seeing eye)と覆われた眼(covered eye)の動きを計測した。seeing eyeと異って、covered eyeは閉ループによって動かない、つまり眼の速度は網膜上にフィードバックされないで、刺激と眼の間の速度差を減らすことはむづかしいであろう。したがってseeing eyeよりもcovered eyeにおいて、より大きな損傷の効果が期待される。

7.2 方法

1ヶ月齢の子ネコをKetamine(15 mg/kg, i.m.)で麻酔し右半球のLS野を吸引によって切除した。この齢ではOKNという行動も^(89, 137)また神経生理学的に調べたLS野ニューロンの受容野⁽⁹⁵⁾もまだ完成しない事が知られている。手術後2才になるまで動物は研究所の飼育室(3m×3m×3m程度)で普通に育てられた。その後、頭固定デバイスと2つのコイルを手術によって埋めた。コイルのキャリブレーション法、緩徐相速度の計算法は第6章に述べたものと同じである。同じ刺激条件で2~4回テストを繰り返し、得られたゲイン(緩徐相速度/刺激速度)の値を平均したものを、その動物のその刺激条件でのデータ点とした。OKN視覚刺激の方法は第6章で述べた4匹の正常ネコに用いたものと同じである。そこでこれら正常ネコのデータをコントロールとして用いた。ただし測定時間の制約から、当実験の刺激速度の範囲は1~40 deg/secに限った。ゲインの差はBehrensの方法で検定⁽⁹⁾した。

記録セッションが終了と、動物をNembutalの多量投与によってsacrifyし生理的食塩水、ついで10%の緩衝ホルマリンで還流した。固定された脳を前額面で100 μ mの厚さに切片を作りneutral redで染色した。切片を500 μ mごとに調べて損傷の範囲を再構成した。

7.3 結果

損傷はlateral suprasylvian sulcusの内側壁にあり、外側壁とsulcus下の白質を少し含んでいた(図40)。

(1) seeing eye の動き

図41aはseeing eyeの動きを示している。白丸は右眼の刺激に対する右眼のゲインであり、黒丸は左眼の刺激に対する左眼のゲインである。点々の領域は正常ネコのゲインの平均 \pm S.D.の範囲を示している。第一に、TNとNTの両刺激方向ですべての速度において、右眼と左眼のゲインに有意な差はなかった($P>0.05$)。第二に、それぞれの眼のゲインは正常ネコのものと有意な差はなかった($P>0.05$)。まとめると、seeing eyeのゲインは両眼の間でほぼバランスしており、またほぼ正常範囲にあった。

(2) covered eye の動き

図41bはcovered eyeの動きを示している。点々の範囲は正常ネコでのcovered eyeのゲインの平均±S.D.を示している。第6章で述べたように、これは遅い刺激速度においてseeing eyeのもの(図41aの点々の領域)よりも低い。

図の中で黒丸は、左眼を覆い右眼に刺激を呈示した時の左眼のゲインである。刺激が右眼にとってTN方向に1~40 deg/secで動いた時(図の左半分)、covered eye(左眼)のゲインは正常値に比べて有意に高かった($P < 0.05$)。NT方向の刺激に対しては(図の右半分)、ゲインは正常値と有意な差は無かった($P > 0.05$)。

白丸は右眼を覆い左眼に刺激が呈示された時の右眼のゲインである。TN方向の刺激に対し、速度が40deg/secの時にはゲインは正常値よりも有意に高かった($P < 0.05$)。が、それ以下の速度においては両者の間の差は有意では無かった。

まとめると、刺激が損傷と同側の眼(右眼)に1~40 deg/secの速度でTN方向に呈示された時と、損傷と反対側の眼(左眼)に40 deg/secでTN方向に呈示された時、covered eyeのゲインは正常ネコのものよりも有意に高かった。しかし、他の刺激条件ではゲインはほぼ正常値の範囲にあった。

7.4 議論

行動が感覚器官によってフィードバックされる感覚-運動行動の場合、フィードバックループを閉じて行う行動のテスト法と開いて行うテスト法は、損傷の行動レベルでの効果を異ったふうに明かにする場合がある。たとえば、頭頂皮質に損傷を持つ患者(Optic ataxia)は、自分の手を見ることが出来る時は手を正常者と同じように正確にある対象に伸ばす事ができるが、視覚フィードバックを切断されると手の位置にエラーがあらわれ障害が明らかとなる⁽¹⁰⁶⁾。seeing eyeのゲインは正常だったがcovered eyeには異常が見られたという今回の結果は上述の現象と似かよった考えで説明することができる(図42)。第一に、seeing eyeは閉ループによってコントロールされている、つまり眼速度はフィードバックされて網膜上で刺激速度と比較されるので、OKNシステムのフィードフォワード経路の損傷はseeing eyeの行動を明らかに変化させないと考えられる。一方covered eyeは、閉ループでコントロールされるseeing eyeに従って動いているという意味で完全な開ループによっているとはいえ

ないが、眼速度がフィードバックされないという意味で閉ループでもない。この理由から、seeing eye よりも covered eye において、より大きな変化が現れたのだと考える事ができる。

T N 方向で 1 ~ 5 deg/sec のような遅い刺激速度に対して損傷の効果が見られた事は、驚くべき事のように思われる。なぜならば、このような刺激は網膜から NOT や AOS の諸核に直接に至る皮質下経路によって情報処理されている^(41, 63, 65)はずだからである。もし、成熟時損傷の後で同様の障害が見つからないならば、これら障害は幼時損傷後に解剖学や神経生理学によってよく観察される神経系の再構成の結果であると考えられる。

7. 5 まとめ

3匹のネコにおいて、1カ月齢時に一側大脳半球の Lateral suprasylvian 野の切除を行った。これらの動物が2才になった時、両眼に埋めたコイルによって、単眼性視運動性眼振中の両眼の動きを計測した。なお刺激速度の範囲は 1 ~ 40 deg/sec である。結果を正常ネコのものと比較した。

”見ている眼”のゲイン（緩徐相速度 / 刺激速度）は両眼でほぼ同じで正常の値であった。しかし、”覆われた眼”のゲインは、損傷と同側の眼に 1 ~ 40 deg/sec の速度で、あるいは損傷と反対側の眼に 40 deg/sec の速度で、Temporonasal 方向の刺激が呈示された時、正常値よりも有意に高かった。他の刺激条件では、ゲインはほぼ正常範囲にあった。

ネコの視運動性眼振に関して、行動実験（第4章）と神経生理実験（第5章）を行った。まず行動実験では、刺激テクスチャの動きが速いとき、ランダムストライプのような長い contour で構成されたテクスチャよりもノイズのような短い contour で構成されたテクスチャの方が、より強力な視運動性眼振を解発しうることを明らかにした。次に、麻酔・非動化ネコの大脳 lateral suprasylvian 領において神経生理実験を行った。記録したニューロン152個のうち、73%がテクスチャの動きに反応し、このうちの61%がランダムストライプよりもノイズによく反応した。この結果を、破壊実験・解剖学・他の神経生理実験の結果とむすびつけると、上の行動実験の結果をうまく説明できた。また、別の機能としてこの領野のニューロンが、前方歩行の視覚的コントロールに役立っているかもしれないことを示唆した。

Lettvin らや Hubel らの研究以来、感覚系の神経生理学においては最適刺激からそのニューロンの機能を推定するという方法がとられてきたが、機能とそのメカニズムを追及すべきバイオニクスにとってこの方法論は不十分である（第2章）。当研究の特徴は、行動学を神経生理学にむすびつけたことである。その結果、ニューロンの機能をかなり確実に決定できた。微小電極が20。初めに出現する前において、行動は脳のメカニズムをさぐるための唯一の、しかも有力な手段であった。そして今日においても、行動のこの有用性は変わらない⁽⁷⁶⁾。第2の微小電極として行動は重要である。

第7章では一側 lateral suprasylvian 領野を幼時切除しその視運動性眼振を、第6章で調べた正常ネコのものと比較・検討した。その結果、部分的な障害しかないことが明らかとなったが、そのメカニズムを結論づけるには更に研究が必要である。ネコの視運動性眼振は、脳幹だけでなく大脳皮質も関与しているという意味で適度に複雑であり、一方入出力関係は単純で再現性があるという長所がある（第3章）。第7章で述べたような脳損傷からの自己修復作用を含む、一般に神経系の可塑性と呼ばれる現象の仕組みを、行動学的・神経生理学的・解剖学的に多角的にさぐるために、ネコの視運動性眼振は良いモデルとなりうるであろう。

謝辞

もともと著者は、空間知覚のなかの空間的恒常性という心理現象を神経生理学的に調べるつもりであった。しかしネコの眼球運動を示すE O G電位の良いキャリブレーション法がなく、いろいろ試みるうちに視運動性眼振でキャリブレーションすることを思い付いたのが視運動性眼振の研究を始めたきっかけである。第6章の一部は、帝京大学医学部耳鼻咽喉科学教室の古屋信彦先生と共同で行なった。第6章の他の部分と第7章の研究は、フランス・リヨンのINSERM Unité 94で行った。Prof.M.Jeannerod とDr.M.Magnin にはこの留学の機会を与えていただき、また御指導いただいた。第7章の実験でL S野の幼時切除は、Dr.J.M.Flandrin によるものである。第2-2章に関しては、Unité 94 に滞在していた Western Ontario 大学の Dr.M.A.Goodale の影響が大きい。その他の研究は全て電子技術総合研究所・パターン情報部・バイオニクス研究室で行ったものである。第5章の研究は、筑波万博フランス館の M.Bonnamy 氏に手伝っていただいた。中島隆之部長には当研究の機会を与えていただき、バイオニクス研究室の川端信夫室長はじめ研究室の諸氏には御援助・御討論いただいた。大阪大学健康体育部の有働正夫教授と笠井健教授には本論文を御査読いただいた。さらに、大阪大学基礎工学部生物工学科の鈴木良次教授には、当研究をまとめるに際して御指導・御検討をいただいた。これらの諸先生・諸氏に深く感謝いたします。

1 網膜電位図 (Electro-oculogram, EOG) のゲインのキャリブレーション法

1.1 はじめに

眼の位置を計測するための方法⁽¹⁴⁷⁾のうちで網膜電位図法 (EOG) はいくつかの長所を持っている。多少のドリフトやノイズ⁽¹¹¹⁾にもかかわらず、EOGは視野を妨げる事なく、眼自体にコンタクトレンズやコイルなどを付ける必要もなく、また大きく頭が動く時でも眼の位置を計測する事ができる。しかし動物や乳幼児やある種の患者にEOGを適用した場合には、ある特定の目標に視線を向けるように実験者が指示できないためにEOGのゲインつまり眼球回転1度当りのEOG電位差の値をキャリブレーションする事は非常に難しい。また第4章で用いたキャリブレーション法は明室内でネコを回転させた時の補償眼球運動の緩徐相眼速度が頭の回転速度に等しいという仮定に基いており、この仮定が成り立たないと疑われる時、例えば脳の前庭系に損傷を与えた動物でEOGをキャリブレーションしようとする時などには適用できない。明らかにこのようなキャリブレーションができないと、眼球運動を定量的にあつかえない。1.2では、視線のコントロールを必要とせず、幾つかの方向へ視線が自発的に向く事だけを用いてEOGのゲインをキャリブレーションする方法について述べる。また1.3ではネコにおいて舌つき出し運動を用いたオペラント条件づけによって視線方向を制御する方法について述べる。

1.2 眼の光学的性質を利用したEOGのゲインのキャリブレーション法⁽⁴⁸⁾

(1) 基本原理

図43では模式的に表わした眼が3方向を向いている。Oは回転中心でありCは角膜の曲率中心である。Pは入射瞳孔(entrance pupil)の中心である。ここで、入射瞳孔とは角膜を通して見た実際の瞳孔(real pupil)の像である(ヒトの眼に関してはref.5、猫の眼に関してはref.136を参照)。瞳孔中心線(pupillary axis, PA or central pupillary line)は、入射瞳孔の中心Pを通り角膜に垂直な線として定義される⁽²⁴⁾。したがって、PとCという2つの点は常にPAの上にある。1つの光源(L)が眼から無限遠に置かれたときLは、LとCを結ぶ線上に角膜反射像Rをつく

る。そこで、PAがLの右か左を向いた時にはRはPAの上にはない(図43-A, C)。しかしPAがLの方向を向いた時(図43-B)、RはPA上に来る。この時、ヒトにおいて⁽¹¹⁶⁾もネコにおいても眼球の光学的性質のためにPとRはPAの上で決して重ならない。しかし、Lの方向から観察すると(そしてこの時だけ)これらの2点は空間的に一致して見える。いかえれば、PAがLの方向を向いているような眼の位置の瞬間は、Lの方向から見てPとRが空間的に一致した時としてユニークに決められる。

キャリブレーションを行うために、眼に関して θ_{CAL} の角度をなすような位置に2つの光源 L_1 と L_r をおく。PAが L_1 または L_r を向いた瞬間は上述のように決める(詳しくは次項(2)を参照)。これらの瞬間のEOG電位を V_1 、 V_r とするとEOGのゲインは次の様になる。

$$G = \frac{|V_1 - V_r|}{\theta_{CAL}} \quad (\text{volt/deg})$$

(2) V_1 、 V_r の値を得るための手法

幼児や動物のように視線方向をコントロールできない時には図42BのようにPAがちょうど光源の方向を向く事はめったにないので正確なキャリブレーションはできないと考えられるかもしれない。しかし次の手法を使うとこれらの瞬間のEOG値をあるていどの正確さで推定することができる。

眼が回転するとPとRは眼の動きと同じ方向に、しかし異った距離だけ移動する。たとえばもし眼が図43Bから図43Cの位置まで右に回転したとするとPとRはともに右に移動するが、Pのほうがより大きく動く。このPとRの位置の差(D)は眼の回転角に比例しており[これは眼球運動計測法の1つであるoculometerの基本原理である^(33, 96)。この文献において光軸(optical axis)という言葉が使われているが、光軸⁽²⁴⁾は入射瞳孔の中心を必ずしも通らない]、PAがLの方向を向いた時にはちょうど0になる。つまり、

$$D = \text{const.} \times \theta \quad (\text{詳しくは図44を参照})$$

したがって、 $D = 0$ の時のEOGの値はEOG電位とDとを関係づける回帰直線を外挿する事によって求められる。

(3) 実験による証明

方法

ヒトの水平方向のEOGを記録するために、2つのAg-AgCl皮膚電極(直径16mm、Beckman Inst., Inc.)を眼の両側に貼りつけた。頭の動きは顔面固定器によって防いだ。ネコの場合は2つのミニチュアAg-AgCl電極^(10, 11)(図45)を外眼カ骨中に埋めた。頭部は頭蓋骨に取り付けたヘッドホルダにより固定した。眼から4mのところを2つの光源 L_1 と L_r を置いた。これらは眼に関して θ_{CAL} deg(ヒトの実験では20 deg, ネコの実験では15 deg)の角度をなすようにした。片方の眼と光源(L_1 , L_r)を結ぶ線上に2つのカメラを置き、いくつかの方向を向いた眼の写真を撮影した(図46)。ヒトの場合は眼を水平方向に動かすように指示をした。ネコの場合には音などを用いてできるだけ左右に眼を動かすようにさせた。カメラのシャッターが開く時の信号とEOGとをペンレコーダーに記録した。記録の後で写真をプロジェクターによって拡大してPとRの間の水平方向の位置の差(D)を計測し、対応するEOGの値に対してプロットした。

結果

図47にヒトの結果を示した。上の直線上の点は L_1 に対するDを示し、下の点は L_r に対するDを示している。2本の回帰直線はそれぞれ横軸と V_r , V_1 のEOG値のところで交差している。そこで、EOGゲインは次のようになる。

$$G = \frac{|V_1 - V_r|}{20 \text{ deg}} = 27.1 \text{ microvolt/deg}$$

EOGのゲインは被験者に L_1 と L_r を交互に見るように指示することによって独立にキャリブレーションされ、27.5 microvolt/deg.であることが分かった。2つの値はほぼ一致している。

ネコの結果を図48に示した。EOGのゲインはヒトの場合と同様にして次の様になる。

$$G = \frac{|V_i - V_r|}{15 \text{ deg}} = 124.6 \text{ microvolt/deg}$$

この値が正しいかを確認するために明るい部屋の中でネコを回転台の上で 2.2 deg/sec の速度で回転した。このようにして生じた補償性眼球運動の緩徐相速度は頭の回転速度に等しいと考えられる事を利用して EOG ゲインを計算すると 122 microvolt/deg. となり、この値は前のものと良く一致している。

(4) 議論

EOG のゲインをキャリブレーションするための新しい方法を述べた。ヒトの実験では被験者は眼を水平方向だけに動かすように指示された。しかし入射瞳孔の中心と角膜の曲率中心の純粋に垂直方向の動きは前者と角膜反射像の間の水平距離を変えないから、垂直眼球運動は新たな誤差を生じないと考えられる。この議論は入射瞳孔の中心と角膜反射像の間の水平方向の距離が垂直水平の両方向成分を含んだ眼球運動の間でも正確に水平方向の眼の位置を計測できる事を示した Merchant ら⁽⁹⁶⁾の実験によっても支持される。

この方法は眼のランダムな動きを利用しているので、実験者が視線方向を指示できない幼児や動物に、また眼の方向を随意にコントロールできない患者に用いることができる。なお、瞳孔が大きく開いている時や記録中に瞳孔の直径が変動しその変化の仕方が非対称な場合には入射瞳孔の中心を正確に求める事ができないので、キャリブレーションの精度は悪くなる。

1.3 舌つき出し運動を用いたネコの固視制御⁽⁴⁴⁾

(1) はじめに

動物の視線方向を実験者が何らかの方法でコントロールできれば EOG をキャリブレーションできる。また視線を 1 方向に留める事によって、無麻酔の自然な条件下で視覚ニューロンがどのようなパターンによく反応するかを調べる事ができる。

サルでは Wurtz の考案したタスク⁽¹⁴⁶⁾を学習させる事により視線のコントロールが

行われている。そのタスクとは、眼前の小さな指標にわずかな変化が生じた時に上肢でレバーを押す事であり、この時に限り報酬としてジュースが与えられる。我々はネコにおいて、サルにおける上肢のかわりに舌つき出し運動を用いて固視を生じさせるためのタスクを学習させた。

(2) 方法

ネコの口の前約5 mmのところにアクリル製のレバーを置いた(図49)。レバー先端には小孔がもうけられ、シリコンチューブによってソレノイドバルブにつながれている。ソレノイドバルブが開くとタンクの水がレバーの小孔から出る。固視点として眼前50 cmに直径3 mmの赤色発光ダイオード(LED)を置いた。LEDはプログラムされたタイミングに従ってonとなり T_1 秒間on状態を保ち、そののち T_2 秒間フリッカー状態となる(図50)。この間に舌でレバーが押されるとその時点から T_3 秒間ソレノイドバルブが開いて水が与えられる(成功反応)。なおこの T_3 秒間にLEDはフリッカしつづけ、同時にブザーが鳴る。ブザーは水が出ている事をネコにはっきりと知らせる事によって強化子としての水の効力を強めるため、つまり条件性強化子(conditioned reinforcer)⁽⁶⁶⁾として用いた。強化期間が終ると T_4 秒間LEDはoffとなる。この間いくらレバーが押されてもプログラムの進行は影響されない。 T_4 秒の後再びLEDがonとなり次の試行が始まる。もしLEDがon状態の時にレバーが押されると(失敗反応)LEDは直ちにoffとなり、同時に前述のブザー音とは明らかに区別できる音が0.2秒間鳴る。LEDは T_5 秒間off状態をつづける。LEDがonあるいはフリッカーのいずれの時においてもレバーが押されなかった場合(無反応)には、フリッカーの終わった時から T_5 秒間LEDはoffとなる。成功反応後のoff状態の長さ T_4 秒は失敗あるいは無反応後のoff状態の長さ T_5 秒より長くした。それは成功反応後にはソレノイドバルブが閉じられた後でもネコはレバー表面にわずかに残った水を数秒間にわたって舌でなめつづけるために次の試行の開始を若干遅らせる必要があるからである。

訓練は課題をやさしいものから始めその後徐々に目標のものに近づけてゆくという、いわゆるオートシェイピング(shaping)の手法で行った。なお、飢水動因を強めるために訓練の2時間前に1%の食塩を混ぜたかんづめ飼料を与えた。

(3) 結果と議論

学習が完成した段階でのタスクの遂行状況を第 51 図に示した。LED が on になると眼は LED の方向へサッケードし固視状態となる。フリッカーを検出すると舌でレバーを押す。その結果ソレノイドバルブが開いて水を得ている。レバー押し後の EOG トレース上のノイズは水を飲むための舌の運動によるものである。訓練が進んだ段階において舌を口から出すという行動は 2 種類のものに分かれるようになった。つまり LED が on からフリッカーに変化した時、はじめに生じる舌運動はレバーのスイッチを on にするだけの強さを持ち、舌はまっすぐ前につき出すように押しだされた。一方、これに引き続いて生じる舌運動はレバーのスイッチで検出されるだけの強さを持たず EOG にノイズとして現われるだけである。また舌は下から上へレバーをなめるような形で動く。前者は報酬を得るための道具的 (instrumental) な舌運動であり、後者は単に水を飲むための自動的な舌運動と考えられる。

(4) まとめ

網膜電位図 (EOG) のゲインをキャリブレーションするための 2 つの方法を述べた。第 1 の方法は眼球の光学的性質をもちいたもので、被験者が特定の指標を固視する必要がない。入射瞳孔 (entrance pupil) の中心と眼から遠くに置いた光源の角膜反射像 (corneal reflection) との間の距離が、眼の回転角に比例し瞳孔中心線 (pupillary axis) が光源の方向を向いた時に零になるという事を基本原理としている。ネコとヒトでこの方法を確かめた。第 2 の方法はネコの視線方向をオペラント条件付けによってコントロールするというものである。視標がフリッカーしているときにだけ、舌によるレバー押し行動を強化する。視標の状態は off, on, さらにフリッカーへと順々に変わり、しかもフリッカーの持続時間は短いのでネコはフリッカーを検出するために on 期間中ずっと視標を見つづけるようになる。

2 金属微小電極の先端露出法⁽¹²⁷⁾

単一ニューロン活動を細胞外で記録するという神経生理学実験において、よい微小電極が得られるかどうかという点は基本的に重要である。いろいろな微小電極が開発されているが、我々はガラス被覆のエルジロイ (elgiloy) 電極⁽¹²⁷⁾を選んだ。その理由として第一に、長時間安定にニューロン活動を記録した脳への損傷を少なくするために、脳表を覆う脳硬膜 (dura) を切開しないことが望ましいが、この電極は脳硬膜を貫ける強さを持っている。第二の理由として、神経生理学で分かった神経の働きは解剖学によって構造的裏づけを得ることが必要であるが、エルジロイは鉄を含んでいるのでプロシアン青反応によって先端部位を組織学的是はっきりと確認できるという長所がある⁽¹²⁸⁾。

電気研磨したエルジロイ線はいったんガラス (Toshiba GS45N510) で完全に絶縁される。なお、このガラスの線膨張係数は $114 \times 10^{-7}/^{\circ}\text{C}$ である。Suzuki and Azuma⁽¹²⁷⁾ は、生理的食塩水の中で電圧をかけて気泡を出させることによって先端部のガラスをはがした。しかし著者の経験ではこの方法は難しい。そこで、Merrill and Ainsworth⁽⁹⁷⁾ がガラス被覆タングステン電極に用いた先端露出法をエルジロイ電極に適用してみた。

完全に絶縁したエルジロイ線を、ニューロン活動計測用のマニプレータにとりつけ、かろうじてやわらかい程度に熱したガラス (Toshiba GS45M503) に向けて下げていく (図 52 a、53 a)。このガラスの線膨張係数は $87 \times 10^{-7}/^{\circ}\text{C}$ である。先端がガラスの表面に接触する瞬間を実体顕微鏡で確認する (図 52 b)。その後マニプレータによって適当な距離だけ更に先端を下に押し進める (通常は $20 \sim 30 \mu\text{m}$ 、図 53 b)。ついで、ガラスを溶かしていたヒータを OFF にする。エルジロイの膨張係数 (これは絶縁に用いた第 1 のガラスの係数にほぼ等しい) が、先端露出に用いた第 2 のガラスの膨張係数よりも大きいために、この時おそらく先端のエルジロイとまわりの第 2 のガラスの間に空隙が出来ている (図 53 c)。数秒後に電極をゆっくり引き上げる (図 53 d)。顕微鏡で観察すると、先端部のガラスがくっきりとはがさ

れているのが分かる。なお、先端露出用にも絶縁に用いたガラスを使うと、冷却ののち引き上げる際に先端が切れてしまう。先端をガラスに押しつける距離を調節すれば、先端の露出面積を調節できる。

この方法で作った電極をネコLS野の実験（第5章）に用いた。単一ニューロン活動を100～200 μ mごとに長時間安定して記録することができた。また、脳硬膜を少なくとも2～3回貫通した後でも、この性能は変らなかった。

図の説明

図 1。デカルトの視覚系モデル⁽¹⁹⁾

図 2。左大脳視覚領が欠如したヒトの『皮質下視』⁽¹⁰⁵⁾

上半分の図：視野。斜線をほどこした部分ではターゲットを呈示しても、主観的には『見え』ない。下半分の図：ターゲットに向けてのばした手の位置。ターゲットが『見え』ない場合でも、その位置にかなり正確に手をさし示すことができる。ターゲットは500msec 間呈示された 8deg のグレーティング。

●印は静止呈示。×印は4 deg/sec で動かす。左手を使用。

図 3。ネコの補償眼球運動⁽¹⁵⁾。

HとGはそれぞれ水平平面内での、大地に対する頭および眼の方向。

$$E = G - H。$$

図 4。補償眼球運動の模式図。

他は図 3 に同じ。

図 5。OKNの実験方法。

図 6。OKNの波形。SP、緩徐相。QP、急速相。CEP、cumulative eye position (第6章参照)。

図 7。A：ノイズ刺激を右または左に動かし続けたときのOKN。トレースの上向きの偏位は、右向きの眼の位置を示す。刺激の動く方向とは反対方向に、平均的視線方向がずれていく。

B：水平方向眼球運動の動作範囲。眼の動きはEOGで計測した。

図 8。頭部回転時の眼振。頭が右(左)へ回転した時、平均的視線方向は右(左)方向にずれていく。

A：前庭性眼振。B：明るい室内で随意的に頭を回転させたときの眼の動き。

図 9。テクスチャ。

N、ノイズ；C、チェッカーボード；RS、ランダム・ストライプ；S、ストライプ。D (density)、黒い部分の面積の、全体の面積に対する比率。

P (pixel size)、NとCを構成する要素的正方形の一辺の長さ、あるいはRSとSを構成する要素的縦棒の幅。

図 10。両眼性 (binocular) OKN。

上のトレース、OKNの原波形。下のトレース、原波形の微分で緩徐相速度を示す。一番下のトレース、スクリーン下端中央につけたフォト・ダイオードの出力。

図 11。4つのテクスチャに対する両眼性OKN。

縦軸、緩徐相速度。横軸、刺激速度。(A-ネコH、B-ネコCA)

図 12。TN方向の単眼性(monocular) OKN。

表示は図 10に同じ。

図 13。AとC、TN方向の単眼性OKN。BとD、NT方向の単眼性OKN。

AとBはネコHのデータ。CとDはネコCAのデータ。他は図 11に同じ。

図 14。NT方向の単眼性OKN

表示は図 10に同じ。

図 15。水平方向OKNの視覚経路。

破線、皮質下経路。実線、皮質経路。両経路は皮質下核(subcortical N.)で合流したのち、眼球運動制御系へと向う。

図 16。左図、ネコの脳を上からみた様子。図の点々をほどこした部分の下にLS野

がある。右図、右半球LS野をよぎる前額断面(coronal section)。矢印のところから電極を刺入。

図 17。LS野への視覚入力。

4種類に分けることができる。第一は、網膜から外側膝状体(lateral geniculate body, LGB)の geniculate wing(GW), medial interlaminar nucleus(MIN), C層、C1-3層を経由してLS野に至る経路である。なお、17野・18野に投射するA層・A1層はLS野には投射しない。第二は、網膜からまず中脳(mid-brain)の上丘(SC)に入り、さらに視床(thalamus)の lateral posterior nucleus(LP), posterior nuclei(PN), LGB C1-3層を経由してLS野に至る経路である。第3は、網膜からまずnucleus of the optic tract(NOT)に入り、ついで pulvinar(Pul), MIN, C層を経由してLS野に至る経路である。第4は、同側の大腦皮質17・18・19野、対側の17・

18・19・LS野からの視覚入力である。

図18。LS野ニューロンの視覚的性質を示す模式図。矢印、動きの方向(direction)。破線、方位(orientation)。ニューロン固有のある方向(この図の例では左下向き)に刺激が動いた時にLSニューロンは反応し(a)、刺激の方位(b)やコントラスト(d)が変わってもまた方位を持たない刺激(スポット、c)に対しても反応は変わらない。方向と直交する向きで刺激が大きくなると反応しない(e)。また方向が変わると、方位にかかわらず反応しない(f, g)。

図19。自然な状態で動物が経験する二種類の運動イメージ。

図20。Type-IニューロンのNとRSに対する反応。

(a) NとRSに対する反応のドット・ディスプレイ。pixel size, 3.5deg。Nにとっての最適方向($\theta = 240$ deg)に 20 deg/sec でテクスチャを動かす。下の実線と点線はそれぞれ刺激が動いている期間と静止している期間を示す。

(b) NとRSに対する反応の極座標表示。刺激方向を 30deg づつ変化させた。他の刺激パラメータは(a)に同じ。それぞれの点は5回以上の刺激の動きの全期間にわたって平均した発火頻度(spikes/sec)。座標の中心に描かれた円は、自発放電頻度を示す。(c) いろいろな pixel size のNとRSに対する反応。速度は40 deg/sec。方向は240 deg。(d) いろいろな刺激速度におけるNとRSに対する反応。pixel sizeは3.5 deg。方向は240 deg。

図21。type-Iニューロンの反応。

速度は46 deg/sec。pixel sizeは 3.5 deg。

図22。type-Iニューロンのテクスチャと小さな図形に対する反応。刺激はNにとって最適な方向($\theta = 220$ deg)に40 deg/sec で動く。図下部の実線は刺激が動いている期間を、破線は止っている期間を示す。NおよびRSのpixel sizeは4.8 deg。ニューロンは一辺5 degの正方形に反応するが(c)、動き方向と直角の向きに長いスリット(5 x 40 deg)には少ししか反応しない(d)。

図 2 3。RS には全く反応しない type-I ニューロン。

(a) 反応の極座標表示。速度は 20 deg/sec。pixel size は 1.6 deg。

(b) pixel size を変えたときの反応。速度は 20 deg/sec。方向は 180 deg。

(c) 速度を変えたときの反応。pixel size は 1.6 deg。方向は 180 deg。

図 2 4。type-II ニューロンの N と RS に対する反応。

(a) 反応の極座標表示。速度は 40 deg/sec。pixel size は 4.8 deg。

(b) 速度を変えたときの N と RS に対する反応。運動方向が 150 deg のときの N (●) と RS (○) に対する反応と、運動方向が 180 deg のときの N (▲) と RS (△) に対する反応を示す。pixel size は 4.8 deg。

図 2 5。type-III ニューロンの反応。

(a) 極座標表示。速度は 120 deg/sec。pixel size は 1.2 deg。

(b) pixel size を変えたときの反応。速度は 120 deg/sec。方向は 180 deg。(c) 速度を変えたときの反応。pixel size は 3.5 deg。方向は 163 deg。

図 2 6。テクスチャに対する最適方向の分布。

(a) 117 個の unidirectional ニューロンの分布。それぞれのセクターの半径は、そのセクター内の方向を好むニューロンの数に比例して描かれている。全てのニューロンは右半球から記録されたので、'medial', 'lateral' はそれぞれ右向き、左向きを意味する。(b) type 別の最適方向の分布。点々をほどこした部分は、水平方向を好むニューロンを示す。

図 2 7。テクスチャの動きに対する速度選択性。

45 個のニューロンで、定性的に反応があると判断された刺激速度範囲。

図 2 8。Ocular dominance の分布。

(a) 全部のニューロンの分布。(b) 各 type 別の分布。グループ 1 は対側眼だけに反応したニューロン、グループ 2 は対側眼優位、グループ 3 はそれぞれの眼から同程度に支配される、グループ 4 は同側眼優位、グループ 5 は同側眼だけに反応する。

図 29。Type- I ニューロンの受容野とテクスチャに対する反応（模式図）。

hypercomplex型の受容野を持つので短いスリット（a）やノイズ（c）に反応するが長いスリット（b）やランダムストライプ（d）には反応しない。

図 30。OKN神経系のブロック図。

V_s 、刺激テクスチャの運動速度； V_E 、OKN緩徐相速度；

V_R 、retinal slip velocity

図 31。単眼性OKNの性能。

左図、TN方向；右図、NT方向。横軸、 V_s 。縦軸（実線）、 V_E 。

縦軸（点線）、 V_R 。縦軸・横軸とも log scale で目盛ってある。

表 1。水平方向OKNの皮質下経路と皮質経路の性質。

図 32。自然界のシーンの1例：小石の散らばった地面。

図 33。ニューロンの最適運動方向の分布。

おのこの棒の長さは、その方向を好むニューロンの個数（a）または%（b, c, d）を示す。（a）LS野（ant 2.0-6.2 mm）ニューロン。刺激はスポット。ref. 141より改図。（b）LS野（lateral suprasylvian sulcus 内側壁の全域）のニューロン。刺激はスリットまたはスポット。ref. 121より改図。（c）橋核に投射する18野ニューロン。刺激はテクスチャ。ref. 35より改図。（d）橋核ニューロン。刺激はテクスチャ。ref. 2より改図。

図 34。LS野ニューロンの受容野の位置と、最適なテクスチャ運動方向。右半球

LS野のニューロンは左視野内で左下方向のテクスチャの動きを、左LS野のニューロンは右下視野内で右下方向のテクスチャの動きを検出する。実線で描かれた矢印は、ネコが地面の上を前進した時に眼に与えられるオブティカル・フロー。foe, focus of expansion。

図 35。上図、眼球運動計測用サーチ・コイル。テフロン被覆のステンレス線

AS632, Cooner Wire Company, Chatsworth, California)を直径17~19mmの円状に3ターンさせたものに、糸(Polydex, Es70, Société Steril Catgut, Neuhausen/Switzerland)を巻き付けてほどけないようにする。下図、実験装

置。上下・左右のコイルが発生した磁場の中心に、サーチ・コイルを埋めた眼が位置するようにネコを置く。ネコの頭上で、大小の穴のあいたボールが回転する。ボール内の小さなランプを点灯すると、視運動性視覚刺激が半球スクリーン上に投影される。磁場発生コイル・ネコのせ台・スクリーンは互いに固定されてテーブルの上に置かれている。テーブルをモータで回転させると、前庭性刺激を与えることができる。

図36。両眼にコイルを埋めたネコでの、単眼性OKN中の両眼の動き。図の左半分では、左眼(LE)は刺激を見ている(seeing)が右眼(RE)は覆われている(covered)。図の右半分では、右眼は見ているが左眼は覆われている。RE_vとLE_h、REの垂直および水平位置。LE_vとLE_h、LEの垂直および水平位置。トレースの上向きの動きは、眼の右または上への回転を示す。キャリブレーション・バーは10 deg、時間軸のマークは1秒間を示す。刺激は見ている眼(seeing eye)に対しTNあるいはNT方向に0.9 deg/secで動く。平行に描かれた破線はseeing eyeの速度であり、それが同一刺激条件におけるcovered eye速度より速いことを示す。

図37。OKN刺激が、左眼(LE)だけ(a)、右眼(RE)だけ(b)、あるいは両眼に(c)呈示された時の、右眼(○)および左眼(●)のゲイン(緩徐相速度/刺激速度)。同一刺激条件下で得られたいくつかのデータの平均値が示されている。刺激は0.9 ~ 26.9 deg/secの間の速度で右向き(図の右半分)あるいは左向き(図の左半分)に動く。

図38。視覚刺激と記録眼の関係(a~h)、および4匹のネコにおける単眼性OKNのゲイン(平均±SD)と刺激速度の関係(i~l)。右側の2匹のネコ(kとl)には右眼に、左側の2匹のネコ(iとj)には左眼にサーチ・コイルが埋められている。TN、temporonasal direction; NT、nasotemporal direction。○印、seeing eyeのゲイン(平均±SD)、●印、covered eyeのゲイン(平均±SD)。

図 39。4匹のネコで平均した、seeing eyeと covered eyeのOKNゲイン。

他は図 38 下半図に同じ。

図 40。LS野幼時損傷の再構成。

3匹のネコ。左図、上から見た様子。点々をほどこした領域の下の皮質が切除されている。右図、損傷部位を通る前額断面図。

図 41。単眼性OKNゲインの刺激速度に対する関係。

おのおのの点は、3匹の損傷ネコの平均値(±SD)。点々の部分は、4匹の正常ネコのゲインの平均値±SDの範囲を示す。(a) "seeing eye"のゲイン。○印、左眼が覆われ右眼が見ているときの右眼のゲイン。●印、右眼が覆われ左眼が見ているときの左眼のゲイン。(b) "covered eye"のゲイン。○印、右眼が覆われ左眼が見ているときの右眼のゲイン。●印、左眼が覆われ右眼が見ているときの左眼のゲイン。横軸の 'TN', 'NT' は "seeing eye" にとっての刺激運動方向を示す。*印を付けたデータは、正常ネコのもとの有意に異なる($P < 0.05$)。

図 42。seeing eyeと covered eye の動きを説明するブロック図。

図 43。眼球の中心を通る水平断面の模式図(ネコ)。

C、角膜の曲率中心。P、入射瞳孔の中心。L、眼から光学的に無限遠に置かれた光源。R、Lの角膜反射像。O、眼の回転中心。PA、瞳孔中心線。

図 44。眼の回転中心(O)と2つの時刻における瞳孔中心線(PA° , PA)、入射瞳孔中心(P° , P)、角膜曲率中心(C° , C)、光源の角膜反射像(R° , R)の位置関係。光源と観察位置は下無限遠にある。眼が θ だけ回転すると、Lの方向を向いた PA° 上の C° と P° は、PA上のCとPに移動する。同時に、 R° はRに移動する。角膜反射像と入射瞳孔中心の観察される移動距離 X_c 、 X_p は、CとPのOのまわりの回転半径をそれぞれ r_c 、 r_p とすると、 $X_c = r_c \times \theta$ 、 $X_p = r_p \times \theta$ となる。したがって、眼の回転 θ によって生じたRとPの間の位置の差Dは、

$$D = X_p - X_c = (r_p - r_c) \times \theta = \text{const.} \times \theta \text{ となる。}$$

図 45。EOG計測用Ag-AgCl電極。

図 46。瞳孔と、2つの光源の角膜反射像(矢印)。A、ヒト；B、ネコ。

図 47 。ヒトにおける、D と E O G 電位の関係。

回帰直線（ともに $r = 0.999$ ）は V_1 と V_r で横軸と交差する。入射瞳孔の直径は $3.9 \text{ mm} \pm 0.2$ の範囲で変動した。

図 48 。ネコにおける D と E O G 電位の関係（上、 $r = 0.998$ 。下、 $r = 0.999$ ）

入射瞳孔の幅は $1.8 \text{ mm} \pm 0.5$ の範囲で変動した。他は図 46 に同じ。

図 49 。舌突き出し運動を用いた固視タスク。

図 50 。固視タスクのスケジュール。

図 51 。固視タスク実行中の E O G 記録。

図 52 。微小電極の先端露出法。

(a) マニプレータにとりつけたパイプの中に、先端とは逆の端をわずかに曲げた電極を差し込み、先端数 mm だけがパイプの下に出るようにする。折曲げの弾性のため、電極はパイプの内壁に押しつけられるので、先端のブレがなくなる。(b) 電極先端と、それがガラス表面で反射した像。

図 53 。先端露出の手順。

REFERENCES

- 1 Adelson, E. and Movshon, J.A. (1982)
Phenomenal coherence of moving visual patterns.
Nature. 300, 523-525.
- 2 Baker, J., Gibson, A., Glickstein, M. and Stein, J. (1976)
Visual cells in the pontine nuclei of the cat.
J. Physiol. 255, 415-433.
- 3 Bando, T., Yamamoto, N. and Tsukahara, N. (1984)
Cortical neurons related to lens accommodation in
posterior lateral suprasylvian area in cats.
J. Neurophysiol. 52, 879-891.
- 4 Barlow, H.B. (1953)
Summation and inhibition in the frog's retina. J.
Physiol. 119, 69-88.
- 5 Bennett, A.G. and Francis, J.L. (1972)
The eye as an optical system. in H. Davson (ed.), The
eye, vol. 4, Academic press, New York. p.101-132.
- 6 Berson, D.M. and Graybiel, A.M. (1980)
Some cortical and subcortical fiber projections to the
accessory optic nuclei in the cat. Neurosci., 5,
2203-2217.
- 7 Bishop, P.O., Kozak, W. and Vakkur, G. (1962)
Some quantitative aspects of the cat's eye : axis and
plane of reference, visual field co-ordinates and
optics. J. Physiol. 163, 466-502.

- 8 Blakemore, C. and Zumbroich, T.J. (1985)
Spatial frequency selectivity in the lateral
suprasylvian areas (PMLS/PLLS) of the cat visual
cortex. *J. Physiol.* 369, 40P.
- 9 Bliss, C.I. (1967)
Statistics in Biology, vol.1, McGraw-Hill, New York.
p.215-218.
- 10 Bond, W.H. and Ho, P. (1970)
Solid miniature silver-silver chloride electrodes for
chronic implantation. *Electroenceph., clin.*
Neurophysiol. 28, 206-208.
- 11 Bregman, B.S. and Goldberger, M.E. (1983)
Infant lesion effect II: sparing and recovery of
function after spinal cord damage in newborn and adult
cats. *Dev. Brain Res.*, 9, 119-135.
- 12 Camarada, R. and Rizzolatti, G. (1976)
Visual receptive fields in the lateral suprasylvian
area (Clare-Bishop Area) of the cat. *Brain Res.* 101,
427-443.
- 13 Clément, G. and Magnin, M. (1984)
Effects of accessory optic system lesions on
vestibulo-ocular and optokinetic reflexes in the cat.
Exp. Brain Res. 55, 49-59.
- 14 Collewijn, H. and Noordin, H. (1972)
Conjugate and disjunctive eye movements in the rabbit
evoked by rotatory and translatory movements. *Pflügers*
Arch. ges. Physiol. 335, 173-185.

- 15 Collewijn, H. (1977)
Gaze in freely moving subjects. in Control of gaze by
brain stem neurons. Baker, R. and Berthoz, A. (eds.),
Elsevier, Amsterdam. p.13-22.
- 16 Collewijn, H. (1981)
The oculomotor system of the rabbit and its plasticity.
Springer, Berlin.
- 17 Collins, W.E., Schroeder, D.J., Rice, N., Mertens, R.A. and
Kranz, G. (1970)
Some characteristics of optokinetic eye-movement
pattern: a comparative study. Aerospace Med. 41,
1251-1262.
- 18 Cotman, C.W. ed. (1985)
Synaptic plasticity. The Guilford Press.
- 19 Des Cartes (1686)
Traité de l'homme. in OEuvres et lettres,
Bibliothèque de la Pleiade, Gallimard. p.850-857.
- 20 Deutsch, S. (1966)
Conjectures on mammalian neuron networks for visual
pattern recognition. IEEE SSC-2, 81-85.
- 21 De Valois, R.L. and De Valois, K.K. (1980)
Spatial vision. Ann. Rev. Psychol. 31, 309-341.
- 22 Donaghy, M. (1980)
The contrast sensitivity, spatial resolution and
velocity tuning of the cat's optokinetic reflex. J.
Physiol. 300, 353-365.
- 23 Dubois, M.F. and Collewijn, H. (1979)
The optokinetic reactions of the rabbit: relation to
the visual streak. Vision Res. 19, 9-17.

- 24 Duke-Elder, S. and Abrams, D. (1968)
The dioptric imagery of the eye. in S. Duke-Elder (ed.),
System of ophthalmology, vol. 5, Ophthalmic optics and
refraction, Henry Kimpton, London. p. 93-152.
- 25 Evinger, C. and Fuchs, A. F. (1978)
Saccadic, smooth pursuit, and optokinetic eye movements
of the trained cat. J. Physiol. 285, 209-229.
- 26 Ewert, J.-P. (1972)
Movement-sensitive neurons in the toad's retina. Exp.
Brain Res. 16, 41-59.
- 27 Ewert, J.-P. (1974)
The neural basis of visually guided behavior.
Scientific Am. mar. 34-42.
- 28 Ewert, J.-P. (1982)
Neuronal basis of configurational prey selection in the
common toad. in Analysis of visual behavior.
Ingle, D. J., Goodale, M. A. and Mansfield, R. J. W. (eds.),
MIT Press, Cambridge.
- 29 Fernald, R. and Chase, R. (1971)
An improved method for plotting retinal landmarks and
focusing the eyes. Vision Re. 11, 95-96.
- 30 Finger, S. and Stein, D. G. ed. (1982)
Brain damage and recovery, Academic Press.
- 31 Frisby, J. P. (1979)
村山訳、シーイング。
1・頭の中の画像、誠心書房、p. 3-23
- 32 Fukushima, K. (1969)
Visual feature extraction by a multilayered network of
analog threshold elements. IEEE, SSC-5, no. 4, 322-333.

- 33 Gale,A.G. (1982)
A note on the remote oculometer technique for recording eye movements, *Vision Res.* 22, 201-202.
- 34 Gibson,J.J. (1977)
Perception of the visual world. Greenwood Press, Westport.
- 35 Gibson,A., Baker,J., Mower,G. and Glickstein,M. (1978)
Corticopontine cells in area 18 of the cat. *J.Neurophysiol.* 41, 484-495.
- 36 Gilbert,C.C. (1977)
Laminar differences in receptive field properties of cells in cat visual cortex. *J.Physiol.* 268, 391-421.
- 37 Gizzi,M.S., Katz,E. and Movshon,J.A. (1981)
Orientation selectivity in the cat's lateral suprasylvian visual cortex. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci. (Suppl)* 20, 149.
- 38 Goodale,M.A. (1983)
Neural mechanisms of visual orientation in rodents: targets versus places. in Hein,A. and Jeannerod,M. (eds.), *Spatially oriented behavior*, Springer, Berlin. p.35-61.
- 39 Goodale,M.A. (1983)
Vision as a sensorimotor system. in T.E.Robinson (ed.), *Behavioral approaches to brain research*. Oxford Univ. Press. p.41-61.
- 40 Grasse,K.L. and Cynader,M.S. (1982)
Electrophysiology of medial terminal nucleus of accessory optic system in the cat. *J.Neurophysiol.* 48, 490-504.

- 41 Grasse, K.L. and Cynader, M.S. (1984)
Electrophysiology of lateral and dorsal terminal nuclei
of the cat accessory optic system. *J. Neurophysiol.*
51, 276-293.
- 42 Gross, C.G., Desimone, R., Albright, T.D. and Schwartz, E.L.
(1985)
Inferior temporal cortex and pattern recognition. in
Pattern recognition mechanism, Chagas, C., Gattass, R.
and Gross, C. (eds.), Springer. p.179-201.
- 43 Grüsser, O.-J. (1967)
Ges. Physiol. Menschen, Tiere. 293, 100-106.
- 44 Hamada, T. (1980)
Gaze control in cats achieved by rewarding tongue push
movements during the flickering of a light-emitting
diode. *J. Neuroscince methods.* 3, 77-82.
- 45 Hamada, T. (1981)
A method of head restraint in unanesthetized cats by
using frontal sinus. *Behav. Brain Res.* 2, 229-230.
- 46 浜田隆史 (1980)
視運動性眼振における急速相の優位性
Equilibrium Res. 39 (2): 218-223.
- 47 Hamada, T. (1983)
Binocular and monocular optokinetic nystagmus in cats
to textured visual patterns. *Neuroscience Letters.*
40, 127-131.
- 48 Hamada, T. (1984)
A method for calibrating the gain of the
electro-oculogram (EOG) using the optical properties of
the eye. *J. Neurosci. Meth.* 10, 259-265.

- 49 Hamada, T. (1985)
Further improvement of the elgiloy microelectrode.
J. Neurosci. Meth. 14, 253-254.
- 50 Hamada, T. (1986)
Non-conjugate monocular optokinetic nystagmus in cats.
Vision Res. 26, 1311-1314.
- 51 浜田隆史 (1986)
視運動性眼振における、視覚情報の並列的多重表現、
in 電総研調査報告第215号、
感覚・知覚系の脳内表現に関する調査研究
- 52 Hamada, T. (1987)
Neural response to the motion of textures in lateral
suprasylvian area of the cat. (in press)
- 53 Hamada, T., Flandrin, J.M. and Furuya, N. (1988)
Latent defect in monocular optokinetic nystagmus after
neonatal removal of the lateral suprasylvian area in
the cat. (in press)
- 54 Hammond, P. and MacKay, D.M. (1977)
Differential responsiveness of simple and complex cells
in cat striate cortex to visual texture. Exp. Brain
Res. 30, 275-296.
- 55 Harris, L.R., Leporé, F., Guillemot, J.-P. and Cynader, M.
(1980)
Abolition of optokinetic nystagmus in the cat.
Science. 210, 91-92.
- 56 Harris, L.R. and Cynader, M. (1981)
The eye movements of the dark-reared cat. Exp. Brain
Res. 44, 41-56.

- 57 Hartline, H.K. (1940)
The nerve messages in the fibers of the visual pathway.
J. Opt. Soc. Am. 30, 239-247.
- 58 Harutinunian-Kozak, B.A., Djavadian, R.L. and Melkumian, A.V.
(1984)
Responses of neurons in cat's lateral suprasylvian area
to moving light and dark stimuli. Vision Res. 24,
189-195.
- 59 Heath, C.J. and Jones, E.G. (1971)
The anatomical organization of the suprasylvian gyrus
of the cat. Ergeb. Anat. 45, 1-64.
- 60 Henry, G.H., Bishop, P.O. and Dreher, B. (1974)
Orientation, axis and direction as stimulus parameters
for striate cortex. Vision Res. 14, 767-777.
- 61 Herdman, S.J. and Tusa, R.J. (1984)
Local cerebral glucose utilization in cortex of awake,
behaving cat in response to an optokinetic stimulus.
Neuroscience Abst. 10, 933.
- 62 Herscher, M.B. and Kelly, T.P. (1963)
Functional electronic model of the frog retina. IEEE
MIL-7 98-103.
- 63 Hoffmann, K.-P. (1981)
Neuronal responses related to optokinetic nystagmus in
the cat's nucleus of the optic tract. in Progress in
oculomotor research, (ed.) Fuchs, A.F. and Becker, W.,
Elsevier North Holland, New York. p.443-454.

- 64 Hoffmann,K.-P. and Schoppmann,A. (1981)
A Quantitative analysis of the direction-specific response of neurons in the cat's nucleus of the optic tract. *Exp. Brain Res.* 42, 146-157.
- 65 Hoffmann,K.-P. (1983)
Control of the optokinetic reflex by the nucleus of the optic tract in the cat. in *Spatially oriented behavior*, Hein,A. and Jeannerod,M. (eds.), Springer-Verlag, New York. p.135-153.
- 66 Holland,J.G. and Skinner,B.F. (1961)
The analysis of behaviour, McGraw-Hill, New York. p.97-105.
- 67 Honrubia,V., Scott,B.J. and Ward,P.H. (1967)
Experimental studies on optokinetic nystagmus: I normal cats. *Acta Otolaryn.* 64, 388-402.
- 68 Hood,J.D. and Leech,J. (1974)
The significance of peripheral vision in the perception of movement. *Acta Otolaryng.* 77, 72-79.
- 69 Hubel,D.H. (1959)
Single unit activity in striate cortex of unrestrained cats. *J.Physiol.* 147, 226-238.
- 70 Hubel,D.H. and Wiesel,T.N. (1962)
Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J.Physiol.* 160, 106-154.
- 71 Hubel,D.H. and Wiesel,T.N. (1965)
Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. *J.Neurophysiol.* 28, 229-289.

- 72 Hubel,D.H. and Wiesel,T.N. (1969)
Visual area of the lateral suprasylvian gyrus
(Clare-Bishop Area) of the cat. J.Physiol. 202,
251-260.
- 73 Inoue,H. and Mizoguchi,H. (1985)
A flexible multi window vision system for robots. in
Hanafusa,H. and Inoue,H.(eds.), Robotics research, MIT
Press. p.95-102.
- 74 Jeannerod,M. (1981)
Specialized channels for cognitive responses.
Cognition. 10, 135-137.
- 75 Jeannerod,M. and Biguer,B. (1982)
Visuomotor mechanisms in reaching within extrapersonal
space. in Ingle,D.J., Goodale,M.A. and Mansfield,R.J.W.
(eds.), Analysis of visual behaviour, MIT Press,
Cambridge. p.387-409.
- 76 Jeannerod,M. (1983)
Le Cerebeau Machine - physiologie de la volonté.
Fayard, Paris.
- 77 Jones,M. (1964)
Predominance of anti-compensatory oculomotor response
during rapid head rotation. Aerospace Medicine, Oct.
965-968.
- 78 Judge,S.J., Richmond,B.J. and Chu,F.C. (1980)
Implantation of magnetic search coils for measurement
of eye position: an improved method. Vision Res.
20, 535-538.

- 79 Jung, R. (1961)
Neural integration in the visual cortex and its significance for visual information. in Rosenblith, W.A. (ed.) Sensory Communication. MIT Press. p.627-674.
- 80 Kawamura, S., Sprague, J.M. and Niimi, K. (1974)
Corticofugal projections from the visual cortices to the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. J.Comp.Neurol., 158, 339-362.
- 81 Keller, E.L. and Precht, W. (1979)
Adaptive modification of central vestibular neurons in response to visual stimulation through reversing prisms, J.Neurophysiol. 42, 896-911.
- 82 Kennedy, H. and Magnin, M. (1977)
Saccadic influences on single neuron activity in the medial bank of the cat's suprasylvian sulcus (Clare-Bishop Area). Exp. Brain Res. 27, 315-317.
- 83 Komatsu, Y., Shibuki, K. and Toyama, K. (1983)
Eye movement-related activities in cells of the lateral suprasylvian cortex of the cat. Neuroscience Letters. 41, 271-276.
- 84 Lettvin, J.Y., Maturana, H.R., McCulloch, W.S. and Pitts, W.H. (1959).
What the frog's eye tells the frog's brain.
Proceedings of the IRE. 1940-1959.
- 85 Lindgren, N. (1962)
Bionics: part 1-4. Electronics; feb.9, 37-42/ feb.16, 40-43/ mar.2, 41-45/mar.16, 60-63.

- 86 Lund, R.D. (1978)
Development and plasticity of the brain. An
introduction. Oxford University Press.
- 87 Magnin, M., Salinger, W. and Kennedy, H. (1986)
Optokinetic response and visual suppression of the
vestibulo-ocular reflex in the open loop condition in
the cat. Vision Res. 26, 653-660.
- 88 Maioli, C. and Precht, W. (1984)
The horizontal optokinetic nystagmus in the cat. Exp.
Brain Res. 55, 494-506.
- 89 Malach, R., Strong, N. and Van Sluyters, R.C. (1981)
Analysis of monocular optokinetic nystagmus in normal
and visually deprived kittens. Brain Res. 210,
367-372.
- 90 Malach, R., Strong, N.P. and Van Sluyters, R.C. (1984)
Horizontal optokinetic nystagmus in the cat: Effects
of long-term monocular deprivation. Devel. Brain Res.
13, 193-205.
- 91 Marcotte, B.R. and Updyke, B.V. (1982)
Cortical visual areas of the cat project differentially
onto the nuclei of the accessory optic system. Brain
Res. 242, 205-217.
- 92 Marko, H. (1974)
A biological approach to pattern recognition. IEEE
SMC-4, no.1, 34-39.
- 93 Marr, D. (1982)
Vision, Freeman. p.11-15.

- 94 Maunsell, J.H.R. and Van Essen, D.C. (1983)
Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *J. Neurophysiol.* 49, 1127-1147.
- 95 MaCall, M., Tong, L. and Spear, P.D. (1985)
Development of response properties of posteromedial lateral suprasylvian visual cortex neurons in the cat: implications for functional compensation. *Neuroscience Abst.* 11 (2), 807.
- 96 Merchant, J., Morrissette, R. and Porterfield, J.L. (1974)
Remote measurement of eye direction allowing subject motion over one cubic foot of space, *IEEE Trans. Biomed. Eng.*, BME-21: 309-317.
- 97 Merrill, E.G. and Ainsworth, A. (1972)
Glass-coated platinum-plated tungsten microelectrodes, *Med. Biol. Eng.* 10, 662-672.
- 98 Montarolo, P.G., Precht, W. and Strata, P. (1981)
Functional organization of the mechanism subserving the optokinetic nystagmus in the cat. *Neuroscience.* 6, 231-246.
- 99 Morrone, M.C., Di Stefano, M. and Burr, D.C. (1986)
Spatial and temporal properties of neurons of the lateral suprasylvian cortex of the cat. *J. Neurophysiol.* 56, 969-986.
- 100 Nakayama, K. (1985)
Biological image processing: A review. *Vision Res.* 25, 625-660.

- 101 大村、渡辺、大橋、小林、将積、水越 (1984)
ランダム視刺激による視運動性眼振 (病的症例の検討)
第43回日本平衡神経科学会学術講演会
- 102 Orban,G. (1986)
From single cells to perception: area 17 S-cells and
orientation discrimination. Proc. Int. Conf. Physiol.
S561.02.
- 103 Palmer,L.A. and Rosenquist,A.C. (1974)
Visual receptive fields of single striate cortical
units projecting to the superior colliculus in the cat.
Brain Res. 67, 27-42.
- 104 Palmer,L.A., Resenquist,A.C. and Tusa,R.J. (1978)
The retinotopic organization of lateral suprasylvian
visual areas in the cat. J. Compl Neurol. 177,
237-256.
- 105 Perenin,M.T. and Jeannerod,M. (1979)
Subcortical vision in man. Trends in neurosciences,
aug. 204-207.
- 106 Perenin,M.T. and Vighetto,A. (1983)
Optic ataxia: A specific disorders in visuomotor
coordination. in Spatially Oriented Behavior. (ed.)
Hein,A. and Jeannerod,M. Springer, Berlin.
p.305-326.
- 107 Polyak,S. (1957)
The vertebrate visual system. The University of
Chicago Press.

- 108 Precht,W. and Strata,P. (1980)
On the pathway mediating optokinetic responses in vestibular nuclear neurons. *Neuroscience*. 5, 777-787.
- 109 Precht,W. (1981)
Functional organization of optokinetic pathways in mammals. in *Progress in Oculomotor Research*, (ed.) Fuchs,A.F. and Becker,W., Elsevier North Holland, New York. p.425-442.
- 110 Schiller,P.H. and Koerner,F. (1971)
Discharge characteristics of single units in superior colliculus of alert rhesus monkey, *J.Neurophysiol.* 34, 920-936.
- 111 Schlag,J., Merker,B. and Schlag-Rey,M. (1983)
Comparison of EOG and search coil techniques in long-term measurements of eye position in alert monkey and cat, *Vision Res.* 23, 1025-1030.
- 112 Schmidt,R.F.(ed.) (1978)
岩村外訳、感觉生理学。
第1章、一般感觉生理学・精神物理学、p. 1 - 31.
- 113 Schneider,G.E. (1969)
Two visual system. *Science*. 163, 895-902.
- 114 Schneider,G.E. (1979)
Is it really better to have your brain lesion early?
A revision of "Kennard principle". *Neuropsychologia*. 17, 557-583.
- 115 Schoppmann,A. (1981)
Projections from areas 17 and 18 of the visual cortex to the nucleus of the optic tract. *Brain Res.* 223, 1-17.

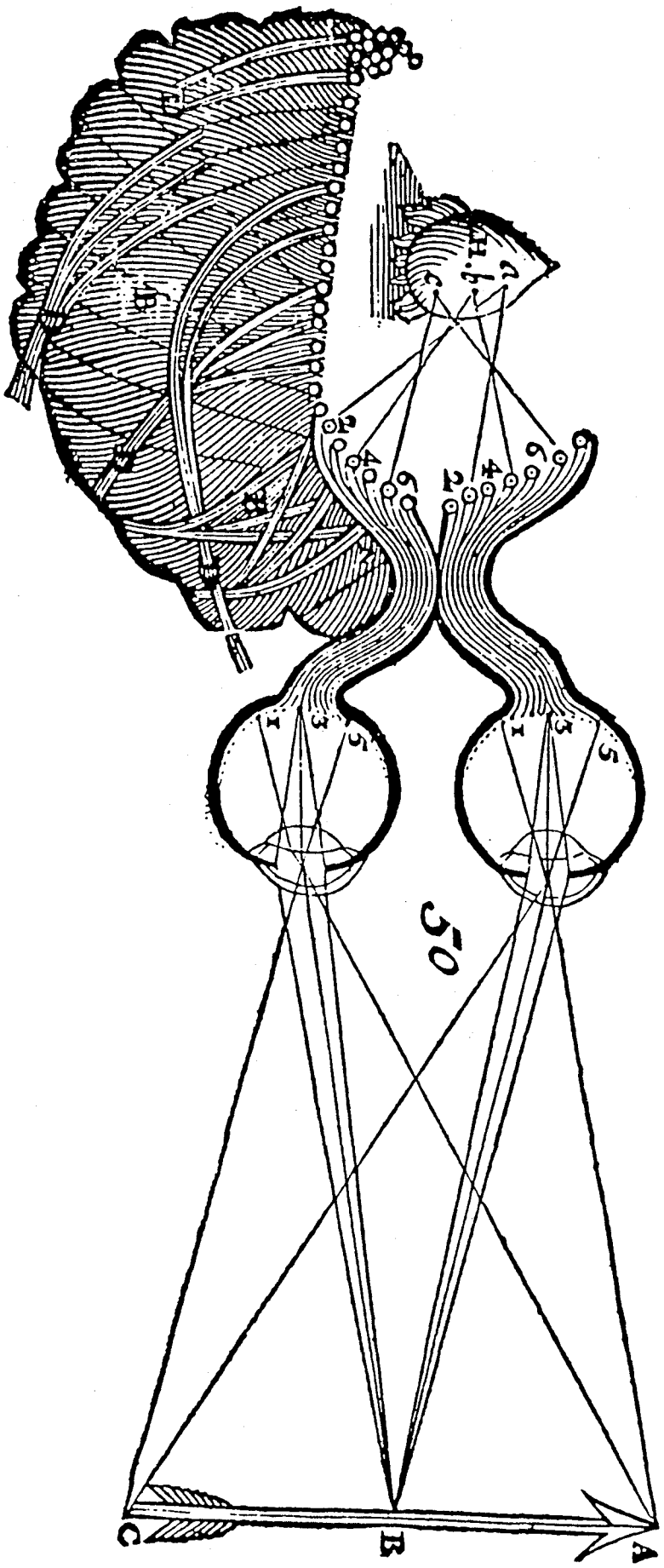
- 116 Simpson, J.I. (1984)
The accessory optic system. *Ann. Rev. Neurosci.*
7, 13-41.
- 117 Skavenski, A.A., Hansen, R.M., Steinman, R.M. and
Winterson, B.J. (1979)
Quality of retinal image stabilization during small
natural and artificial body rotation in man. *Vision*
Res. 19, 675-683.
- 118 Slater, A.M. and Findlay, J.M. (1975)
The corneal reflection technique and the visual
preference method : sources of error, *J. Exp. Child*
Psychol. 20, 240-247.
- 119 Smith, D.C. and Spear, P.D. (1979)
Effects of superior colliculus removal on receptive-
field properties of neurons in lateral suprasylvian
visual area of cat. *J. Neurophysiol.* 42, 57-75.
- 120 So, K.-F., Schneider, G.E. and Ayres, S. (1981)
Lesions of the branchium of the superior colliculus in
neonate hamsters: correlation of anatomy with
behaviour. *Exp. Neurol.* 72, 379-400.
- 121 Spear, P.D. and Baumann, T.P. (1975)
Receptive-field characteristics of single neurons in
lateral suprasylvian visual area of the cat.
J. Neurophysiol. 38, 1403-1420.
- 122 Spear, P.D. and Baumann, T.P. (1979)
Effects of visual cortex removal on receptive-field
properties of neurons in lateral suprasylvian visual
area of the cat. *J. Neurophysiol.* 42, 31-56.

- 123 Spear, P.D. (1985)
Neural mechanisms of compensation following neonatal visual cortex damage. in Synaptic plasticity Cotman, C.W. (ed.), p.111-167.
- 124 Steinman, R.M. and Collewijn, H. (1980)
Binocular retinal image motion during active head rotation. Vision Res. 20, 415-429.
- 125 Strong, N.P., Malach, R., Lee, P. and Van Sluyters, R.C. (1984)
Horizontal optokinetic nystagmus in the cat: Recovery from cortical lesions. Dev. Brain Res. 13, 179-192.
- 126 Sutro, L.L. (1968)
Proposed electronics to represent the properties of a frog's eye. in Cybernetic problems in Bionics. Bionics Symposium 1966. Oestreicher, H.L. and Moore, D.R. (eds.), Gordon and Breach Science Publishers Inc. New York. p.811-819..
- 127 Suzuki, H. and Azuma, M. (1976)
A glass-insulated 'elgiloy' microelectrode for recording unit activity in chronic monkey experiments. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 41, 93-95.
- 128 Suzuki, H. and Azuma, M. (1979)
A method for the accurate localization of recording sites in chronic monkey experiments. in M.Ito et al. (eds.), Integrative Control Functions of the Brain, Vol.2, Kodansha. Tokyo. p.405-407.

- 129 ter Braak, J.W.G. (1936)
 Untersuchungen über optokinetischen Nystagmus.
 (translated by H. Collewijn) in Collewijn, H., The
 Oculomotor System of the Rabbit and its Plasticity.
 Springer, Berlin, 1981, p.179-237.
- 130 Toyama, K. and Kozasa, T. (1982)
 Responses of Clare-Bishop neurons to three dimensional
 movement of a light stimulus. *Vision Res.* 22, 571-574.
- 131 Tsukahara, N. (1981)
 Synaptic plasticity in the mammalian central nervous
 system. *Ann. Rev. Neurosci.* 4, 351-379.
- 132 Turlejski, K. and Michalski, A. (1975)
 Clare-Bishop area in the cat: Location and
 retinotopical projection. *Acta Neurobiol. Exp.*
35, 179-188.
- 133 Turlejski, K. (1975)
 Visual responses of neurons in the Clare-Bishop area of
 the cat. *Acta Neurobiol. Exp.* 35, 189-208.
- 134 Tusa, R.J., Demer, J.L. and Herdman, S.J. (1983)
 Effects of visual cortical lesions on visual tracking
 in cats. *Neuroscience Abst.* 9, 154.
- 135 Tusa, R.J. and Palmer, L.A. (1980)
 Retinotopic organization of areas 20 and 21 in the cat.
J.Comp.Neurol. 193, 147-164.
- 136 Vakkur, G.J. and Bishop, P.O. (1963)
 The schematic eye in the cat, *Vision Res.* 3, 357-381.
- 137 Van Hof-van Duin, J.
 Development of visuomotor behavior in normal and
 dark-reared cats. *Brain Res.* 104 (1976) 233-241.

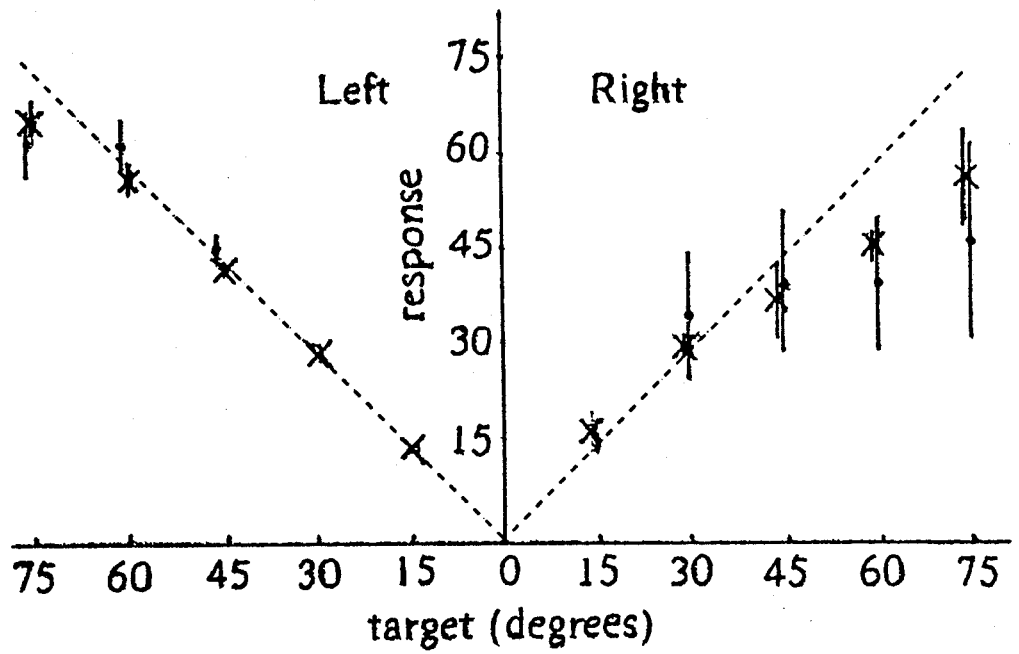
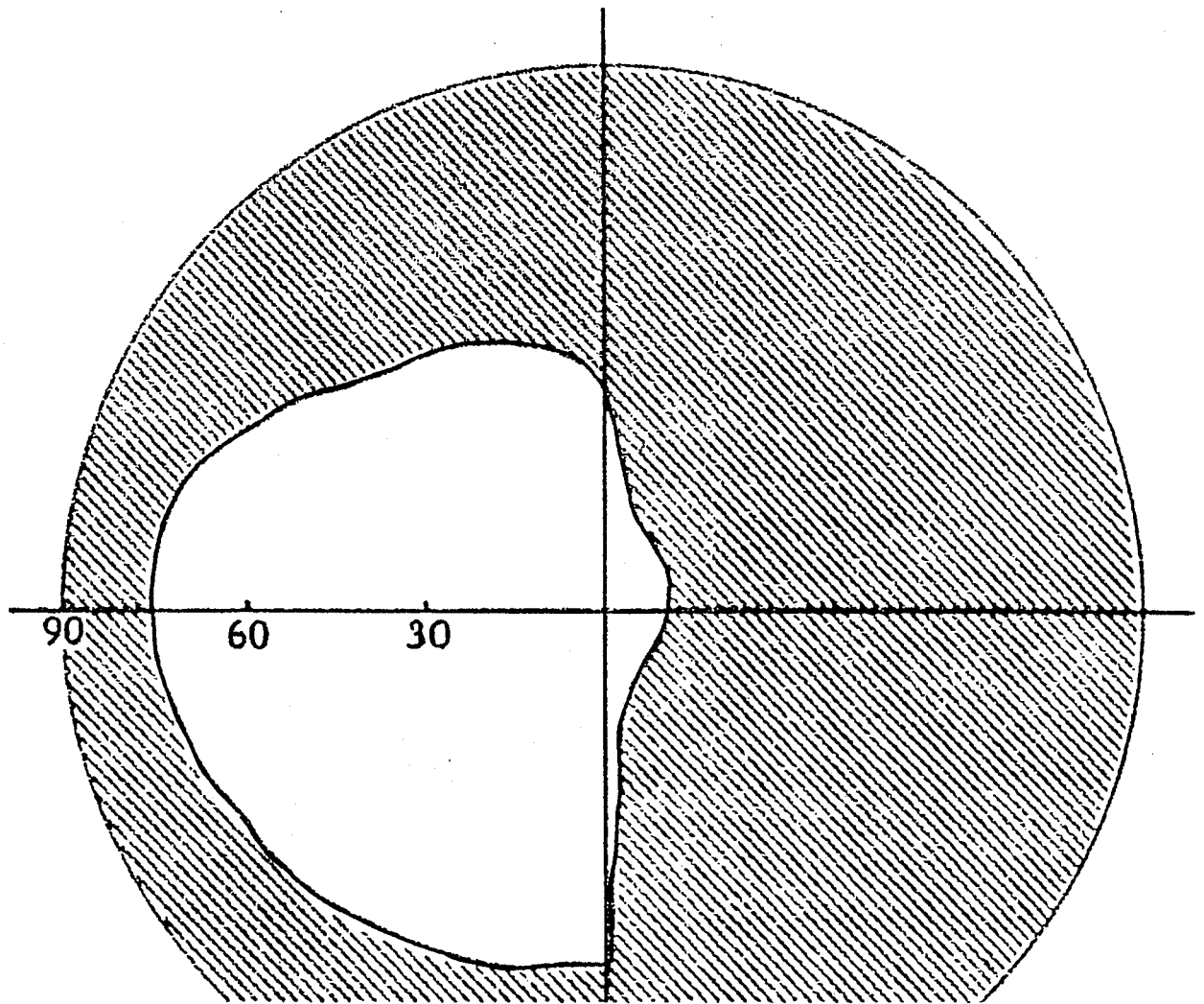
- 138 Ventre, J. (1985)
 Cortical control of oculomotor functions.
 I. Optokinetic nystagmus Behavioral Brain Res. 15,
 211-226.
- 139 von der Heydt, R., Peterhans, E. and Baumgartner, G. (1984)
 Illusory contours and cortical neuron responses.
 Science. 224, 1260-1262.
- 140 von Grünau, M. and Frost, B.J. (1983)
 Double-opponent-process mechanism underlying
 RF-structure of directionally specific cells of cat
 lateral suprasylvian visual area. Exp. Brain Res. 49,
 84-92.
- 141 von Grünau, M.W., Zumbroich, T.J. and Pulin, C. (1987)
 Visual receptive field properties in the posterior
 suprasylvian cortex of the cat : a comparison between
 the areas PMLS and PLLS. Vision Res. 27, 343-356.
- 142 von Holst, E. and Mittelstaedt, H. (1950)
 The reafference principle (interaction between the
 central nervous system and the periphery). in The
 behavioral physiology of animals and man : selected
 papers of E. von Holst, Methuen, London, 1973,
 p.139-173.
- 143 Wagner, H.-J., Hoffmann, K.-P. and Zwerger, H. (1981)
 Layer-specific labelling of cat visual cortex after
 stimulation with visual noise: a [³H] 2-deoxy-D-glucose
 study. Brain Res. 224, 31-43.

- 144 Wood, C.C., Spear, P.D. and Braun, J.J. (1973)
Direction-specific deficits in horizontal optokinetic nystagmus following removal of visual cortex in the cat. *Brain Res.* 60, 231-237.
- 145 Wright, M.J. (1969)
Visual receptive fields of cells in a cortical area remote from the striate cortex in the cat. *Nature.* 223, 973-975.
- 146 Wurtz, R.H. (1969)
Visual receptive fields of striate cortex neurons in awake monkey. *J. Neurophysiol.* 32, 727-742.
- 147 Young, L. and Sheena, D. (1975)
Survey of eye movement recording methods, *Behav. Res. Meth. Instrum.* 7, 397-429.
- 148 Zumbroich, T.J., von Grünau, M., Poulin, C. and Blakemore, C. (1986)
Differences of visual field representation in the medial and lateral banks of the suprasylvian cortex (PMLS/PLLS) of the cat. *Exp. Brain Res.* 64, 77-93.



René Des Cartes, Traité de l'homme (1686)

Fig. 1



M.T.Perenin and M.Jeannerod, 1979

Fig.2

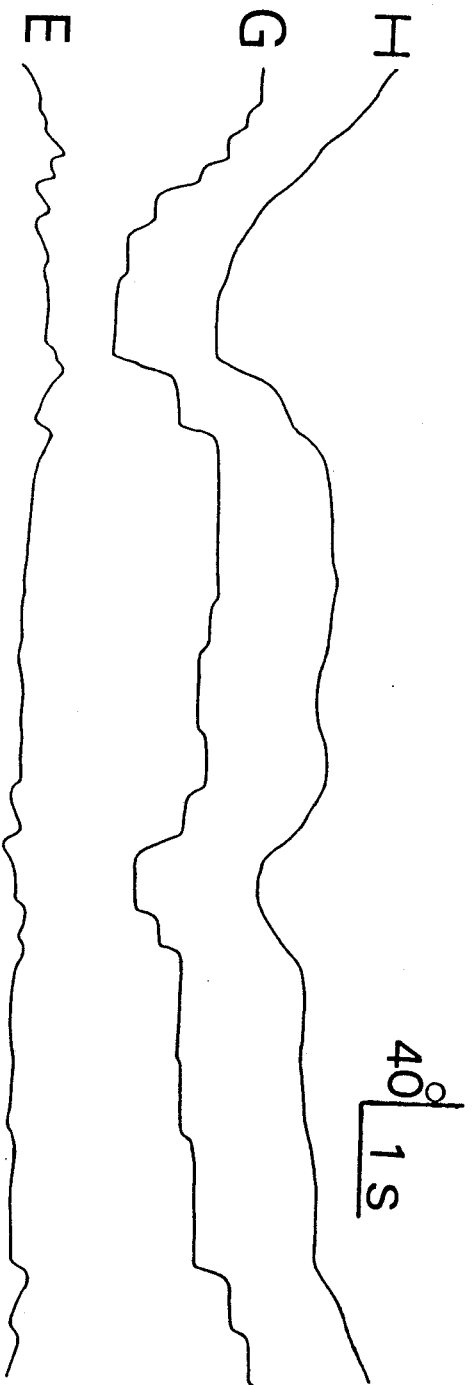


Fig. 3

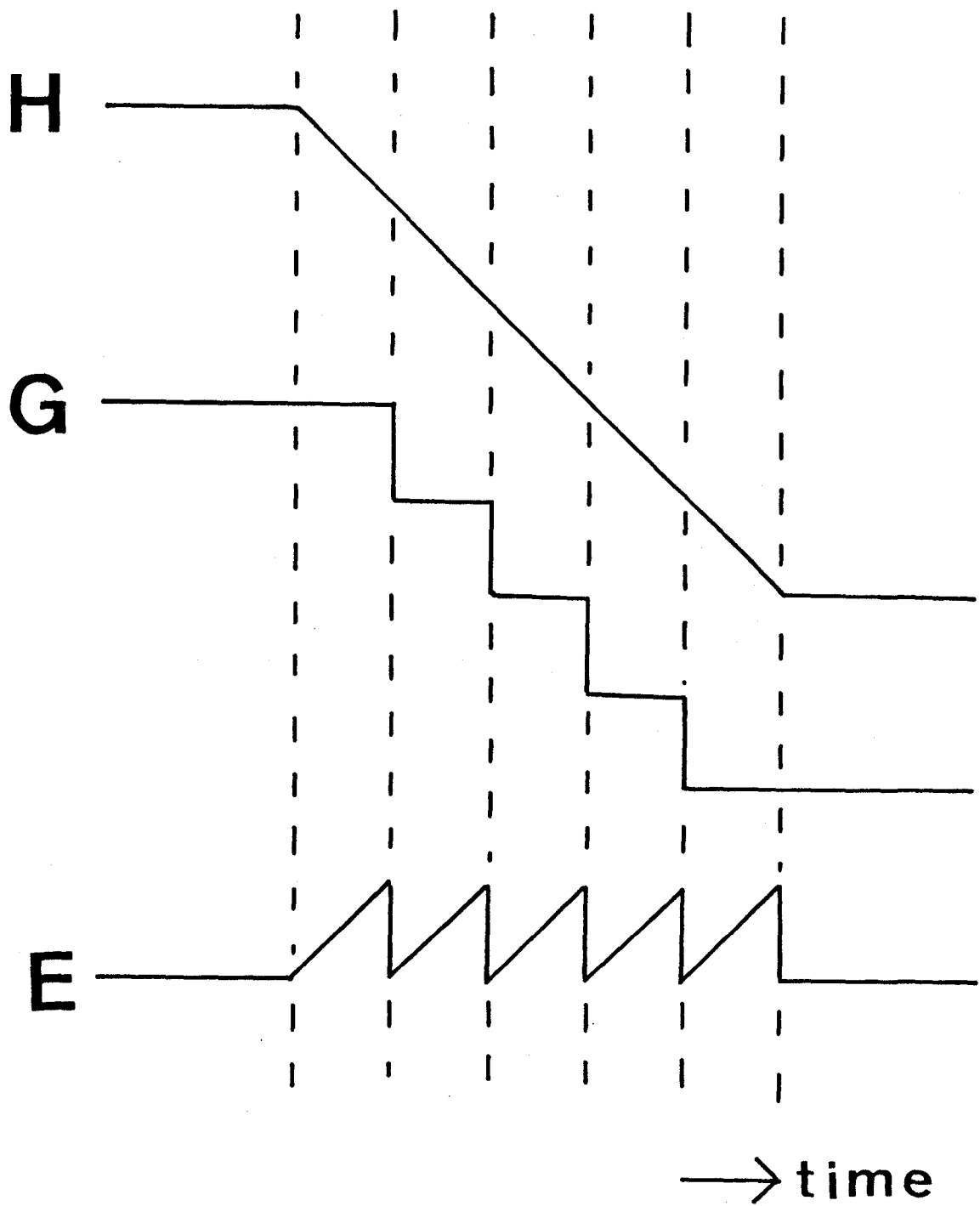


Fig.4

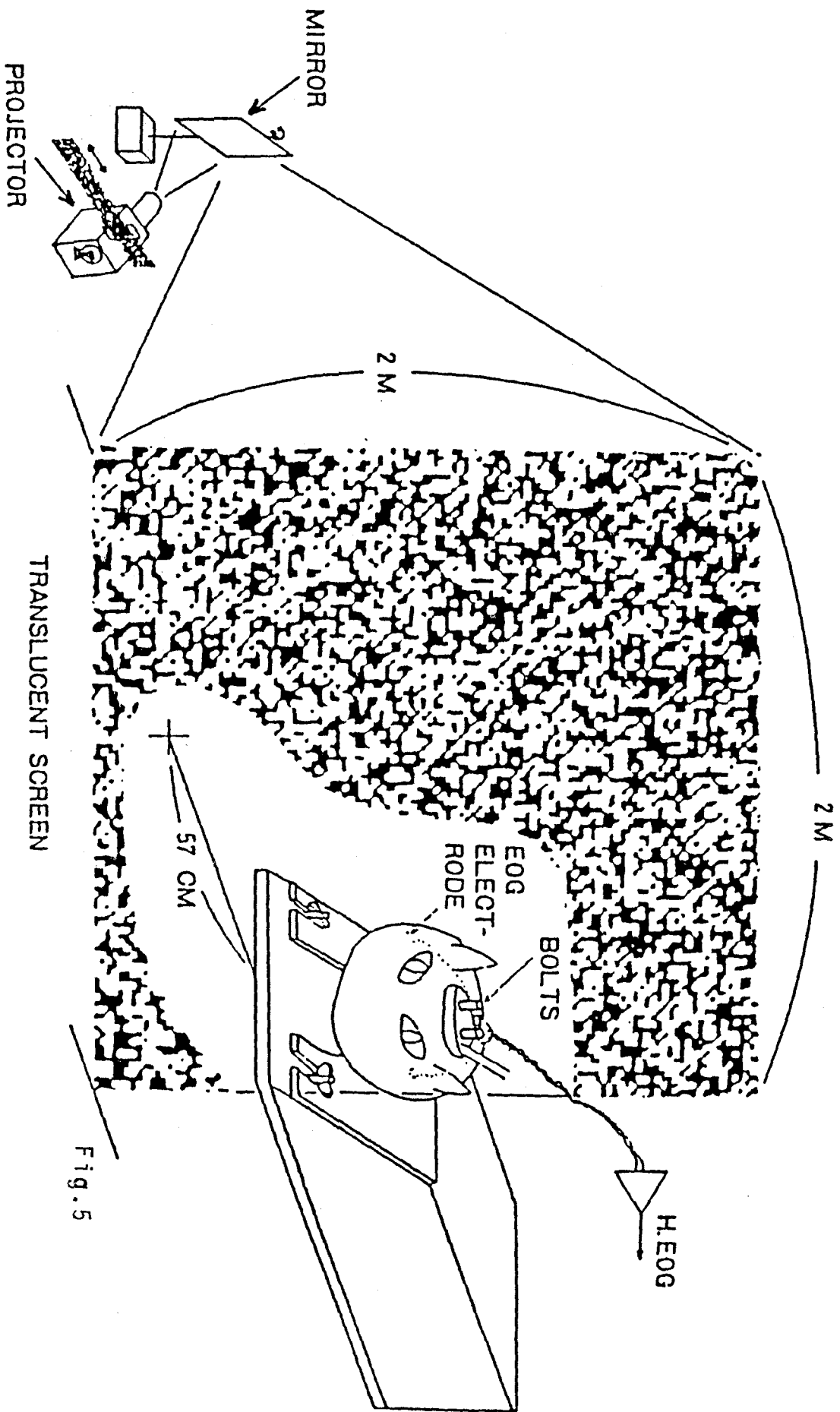


Fig. 5

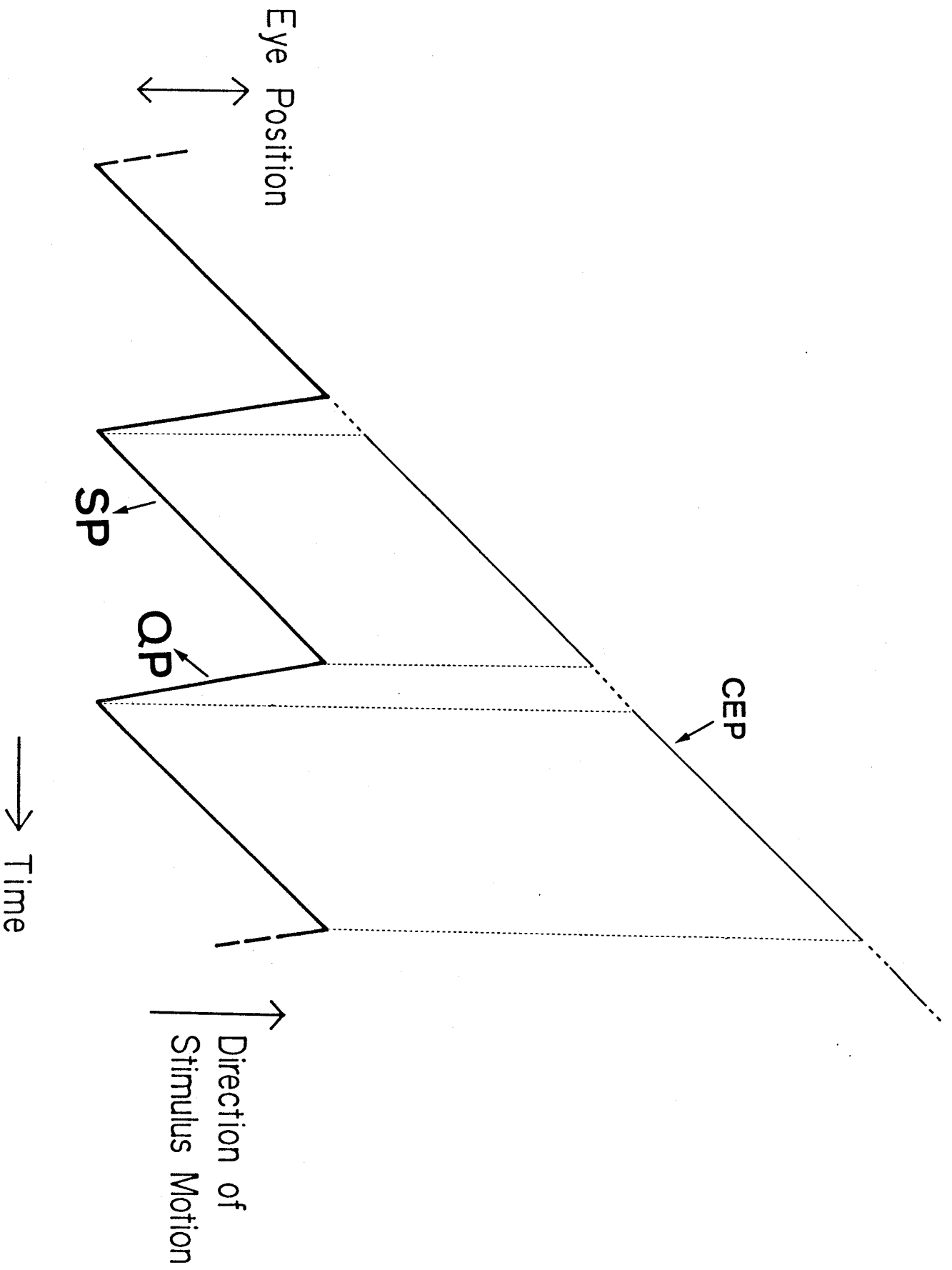


Fig. 6

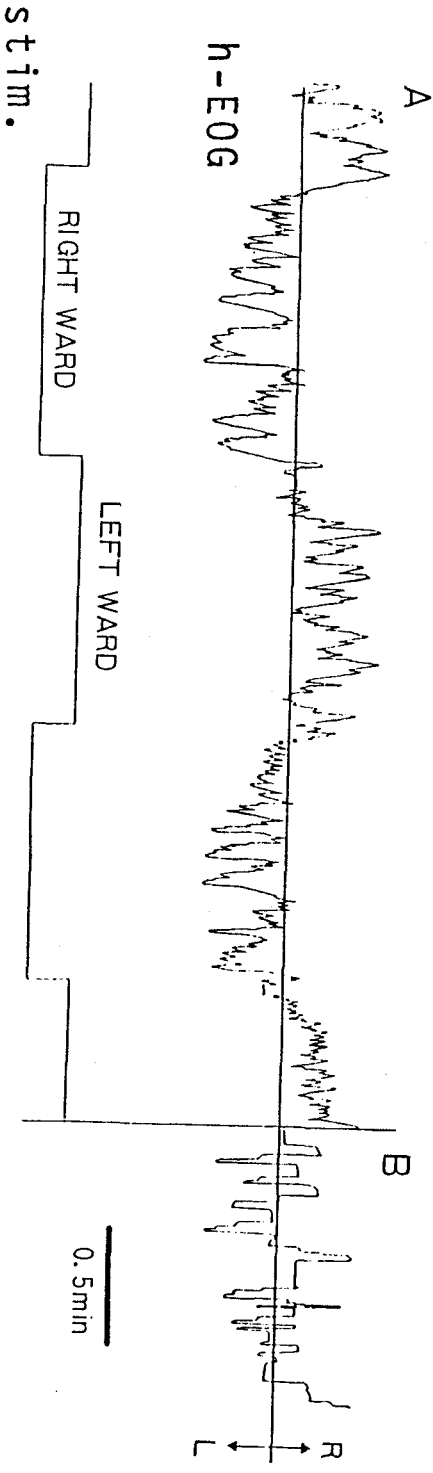


Fig. 7

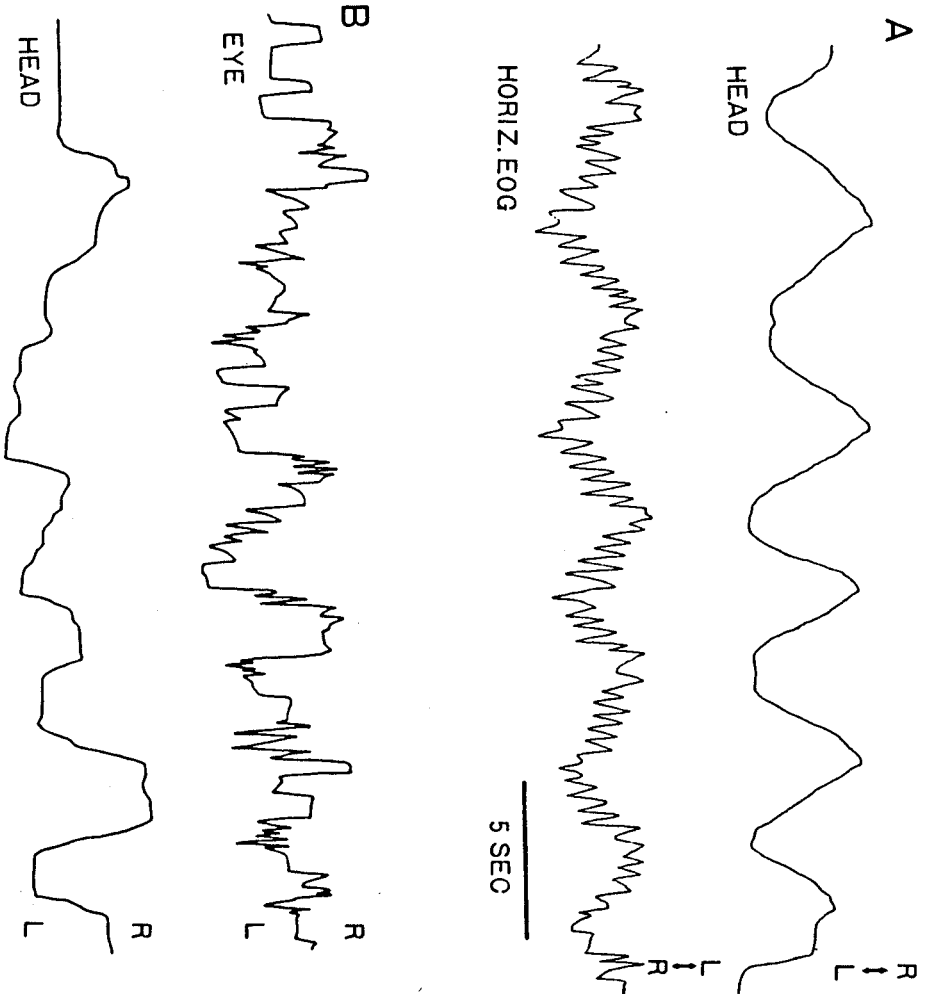
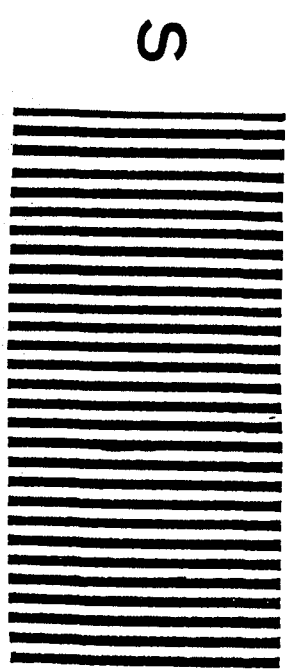
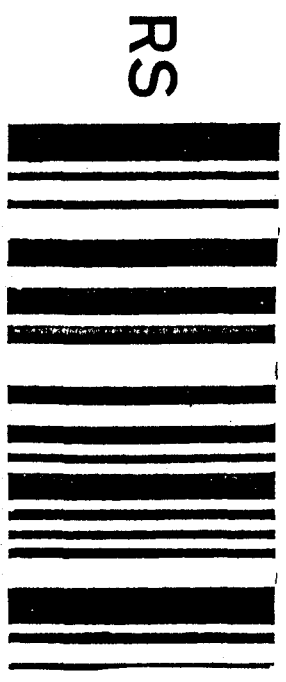
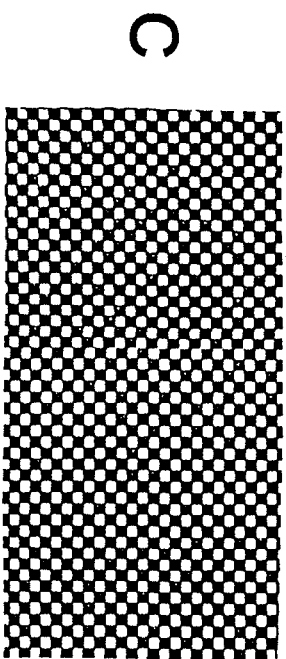
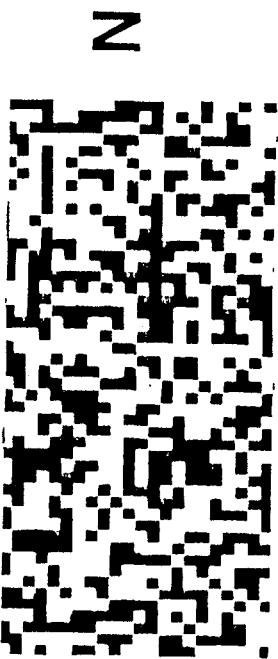


Fig. 8



$D = 0.5$

$P = 7 \text{ deg}$

60°

Fig. 9

cat-H

BINOCULAR

(D=0.5 G=20)

V = 12.4 deg/s

V = 43.2 deg/s

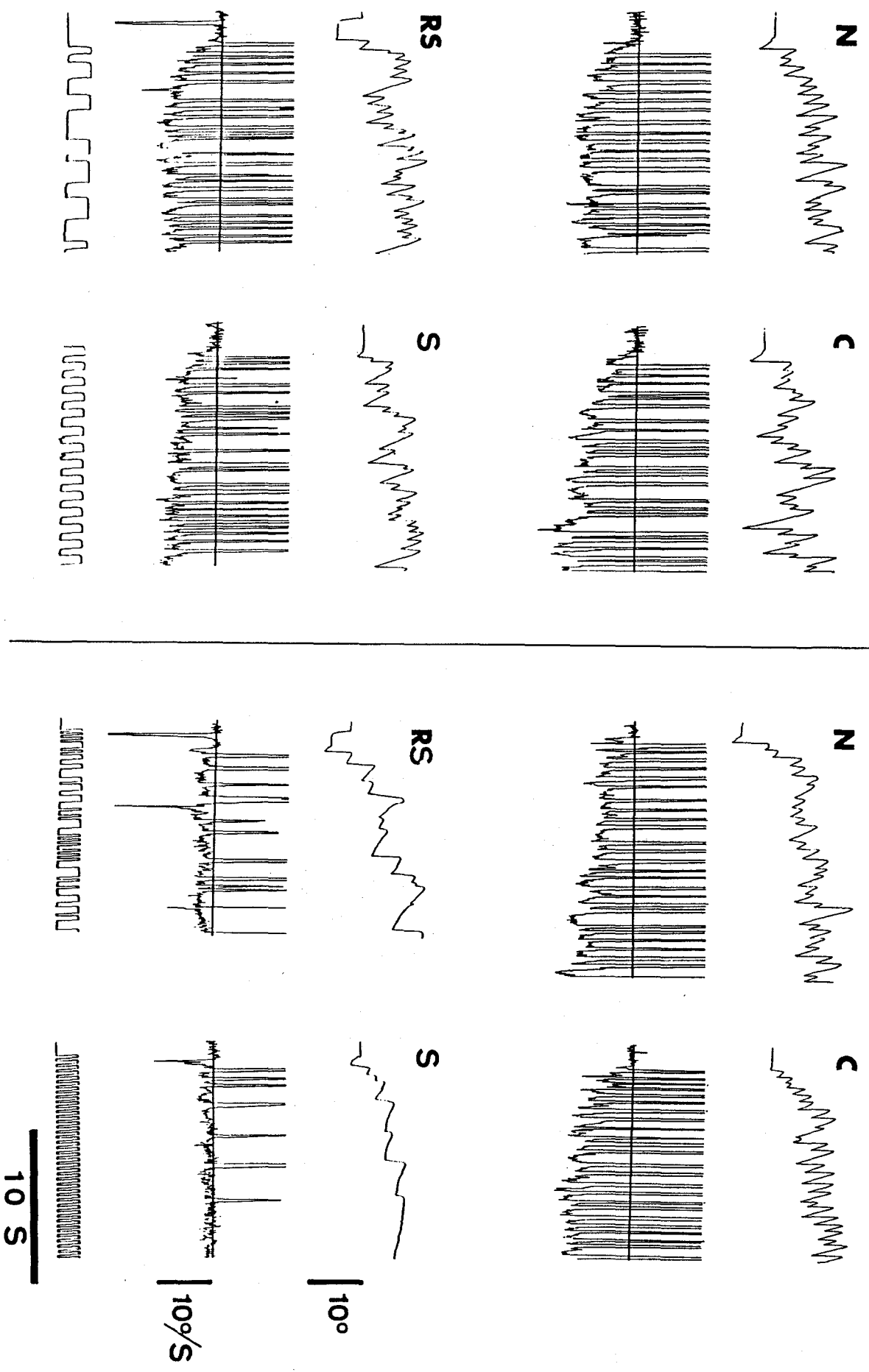


Fig. 10

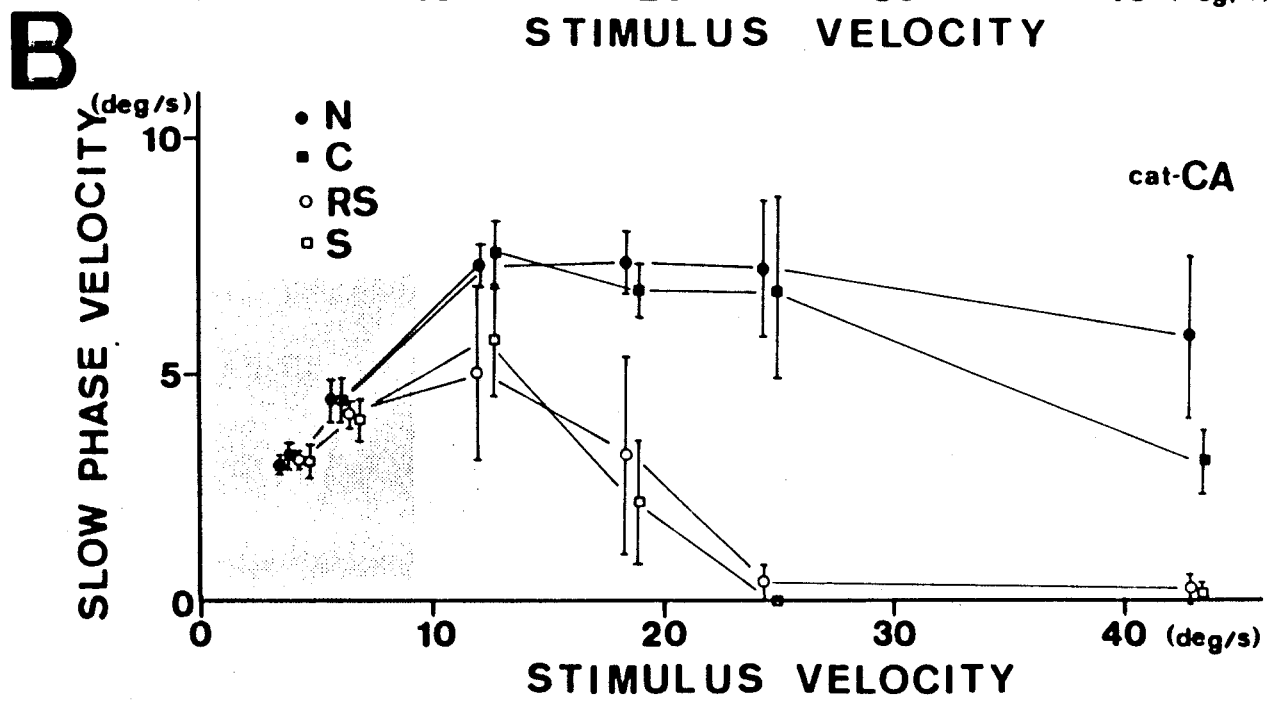
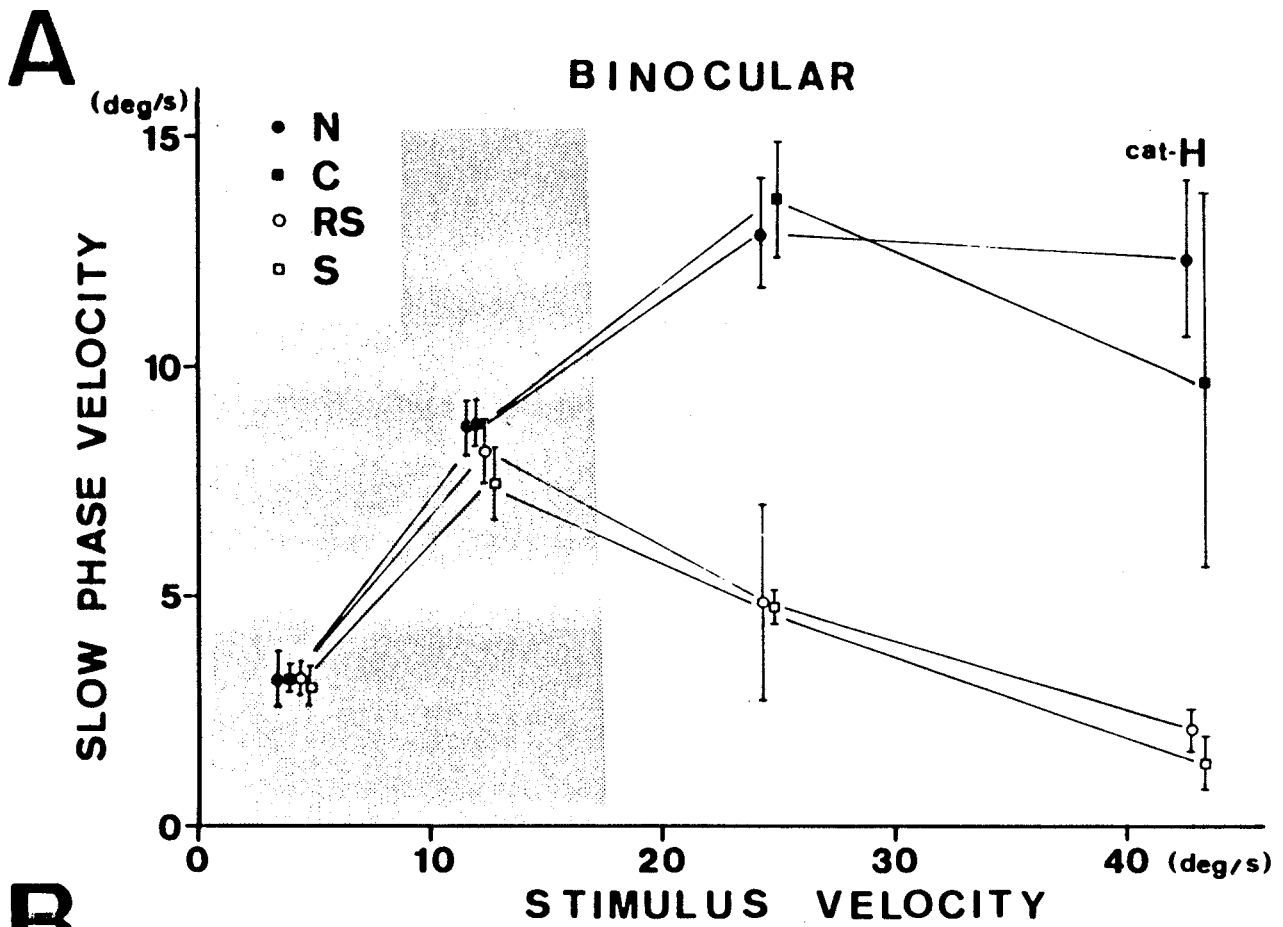


Fig.11

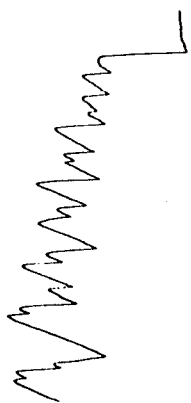
cat-H

TEMPORONASSAL

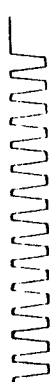
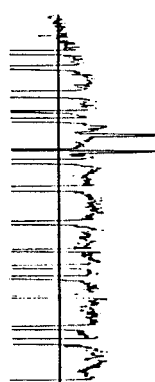
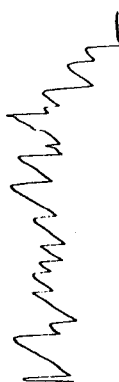
(D=0.5 G=20)

V = 12.4 deg/s

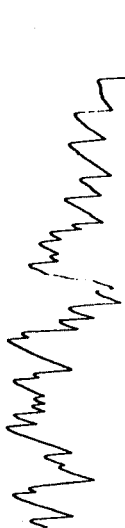
N



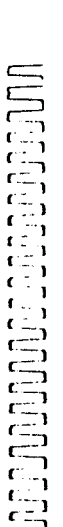
C



RS



S

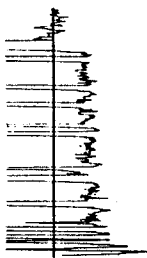
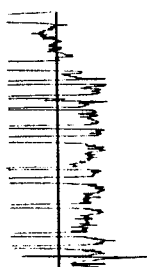


V = 43.2 deg/s

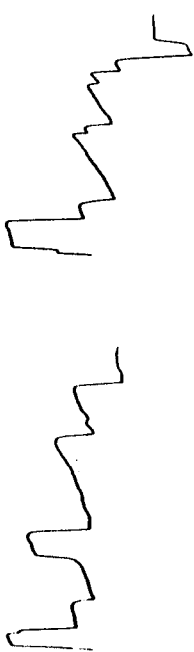
N



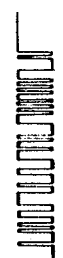
C



RS



S



10% S

10°

10 S

Fig. 12

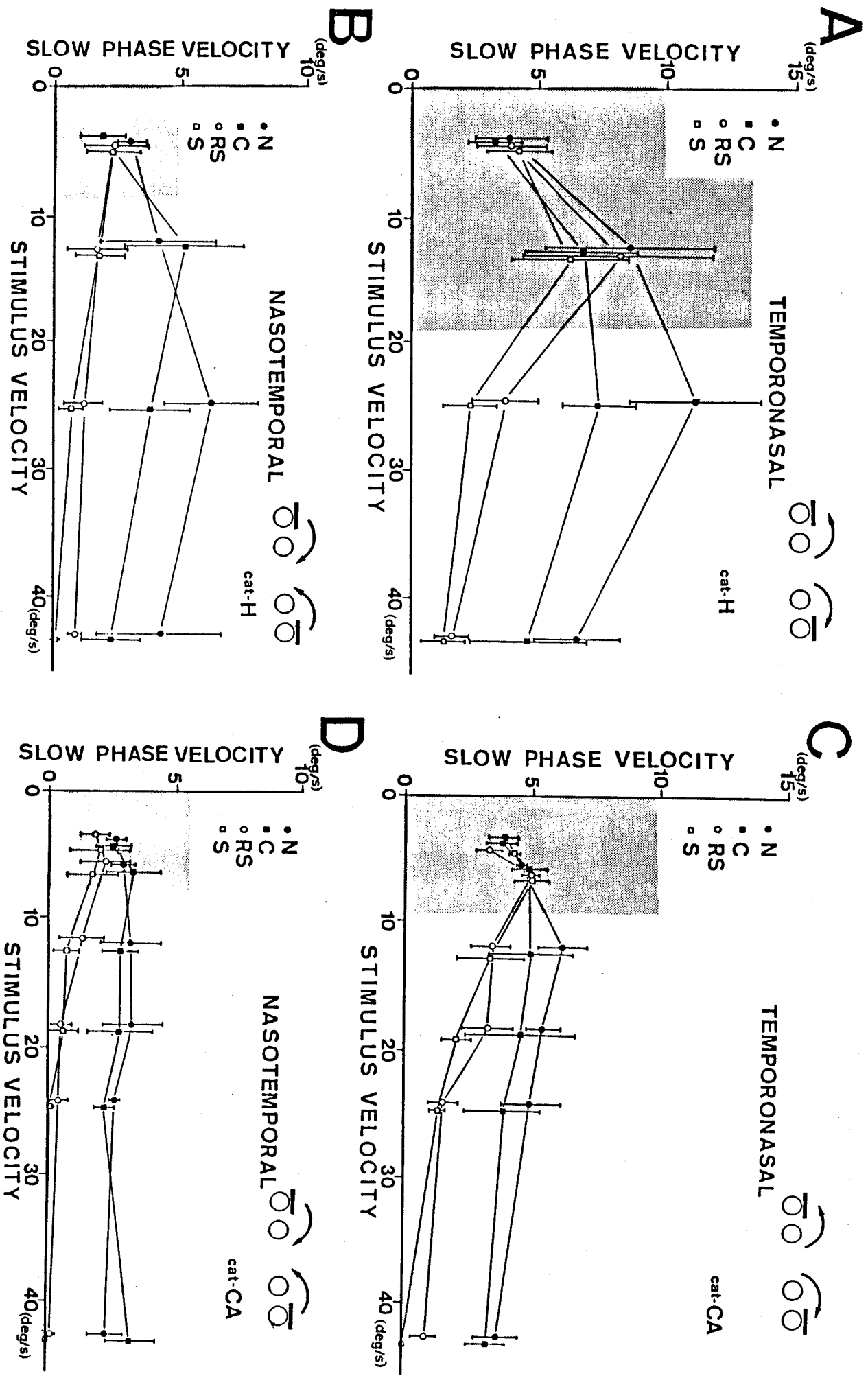


Fig. 13

cat-H

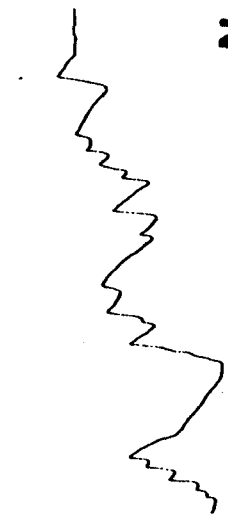
N A S O - T E M P O R A L

(D=0.5 G=20)

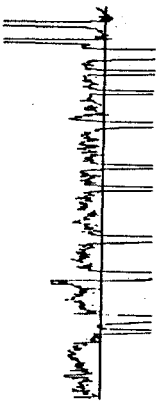
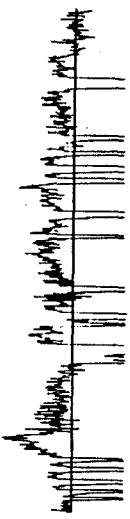
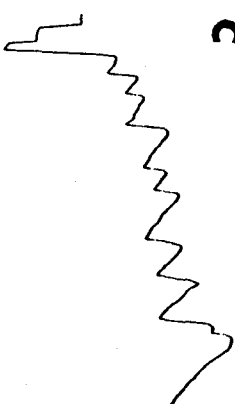
V = 12.4 deg/s

V = 43.2 deg/s

N



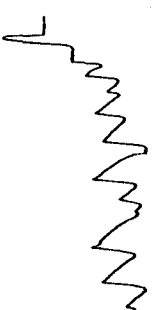
C



N



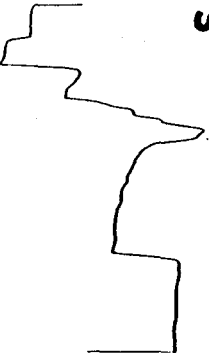
C



RS



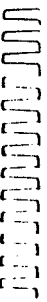
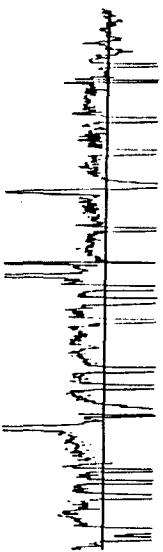
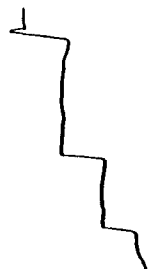
S



RS



S



10°

10% S

10 S

Fig. 14

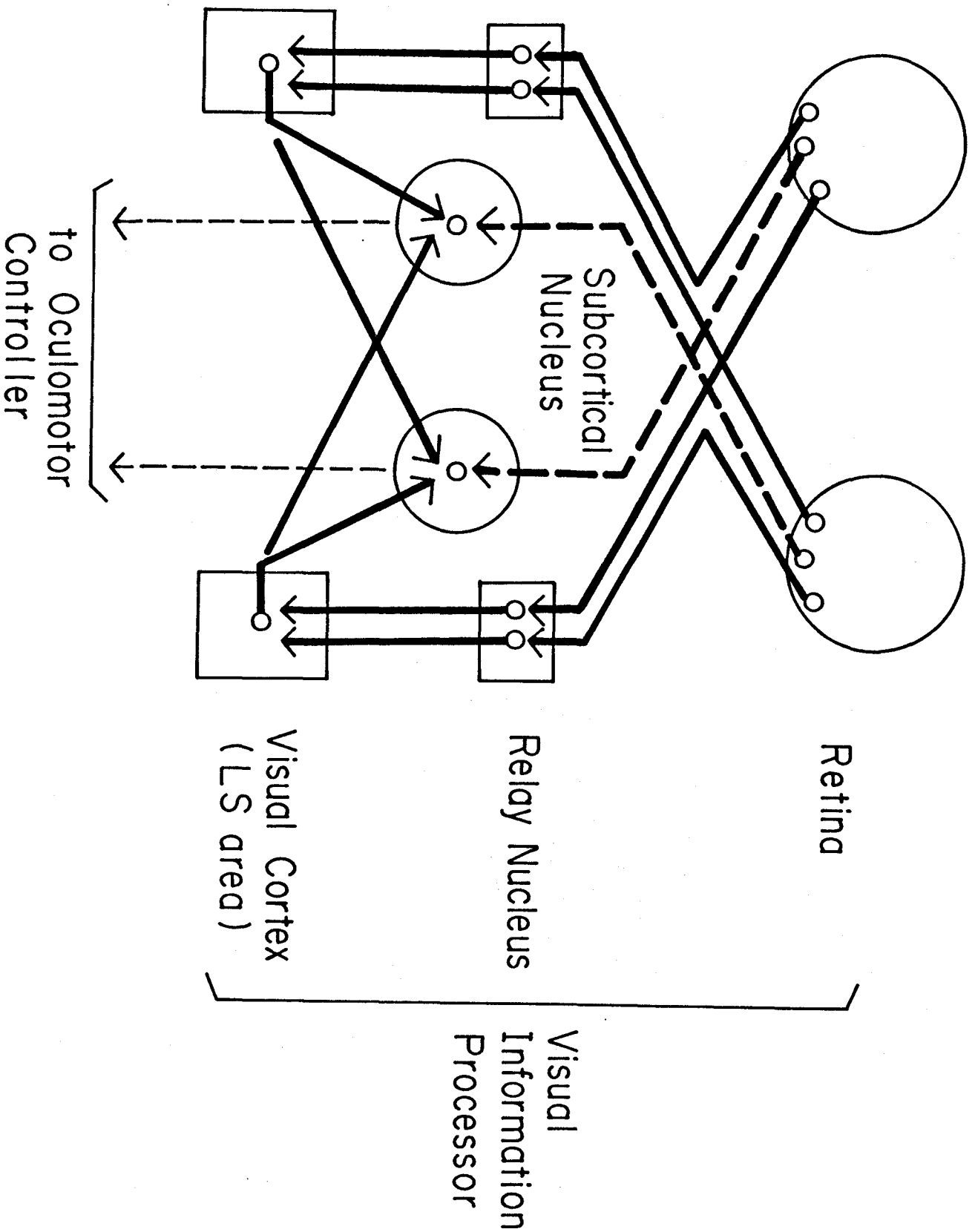
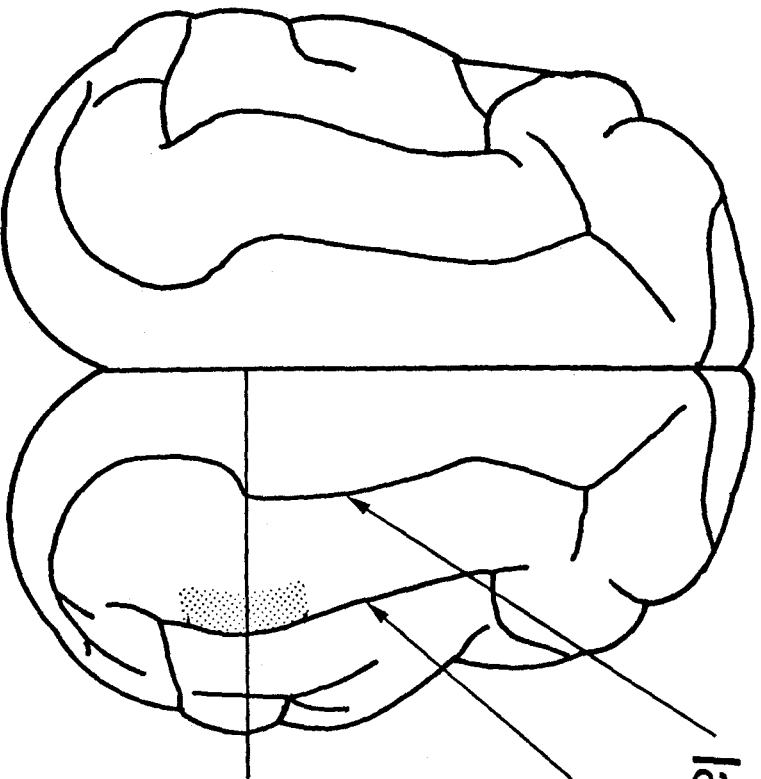


Fig. 15



lateral sulcus

suprasylvian
sulcus



LATERAL SUPRASYLVIAN (LS) AREA

Fig. 16

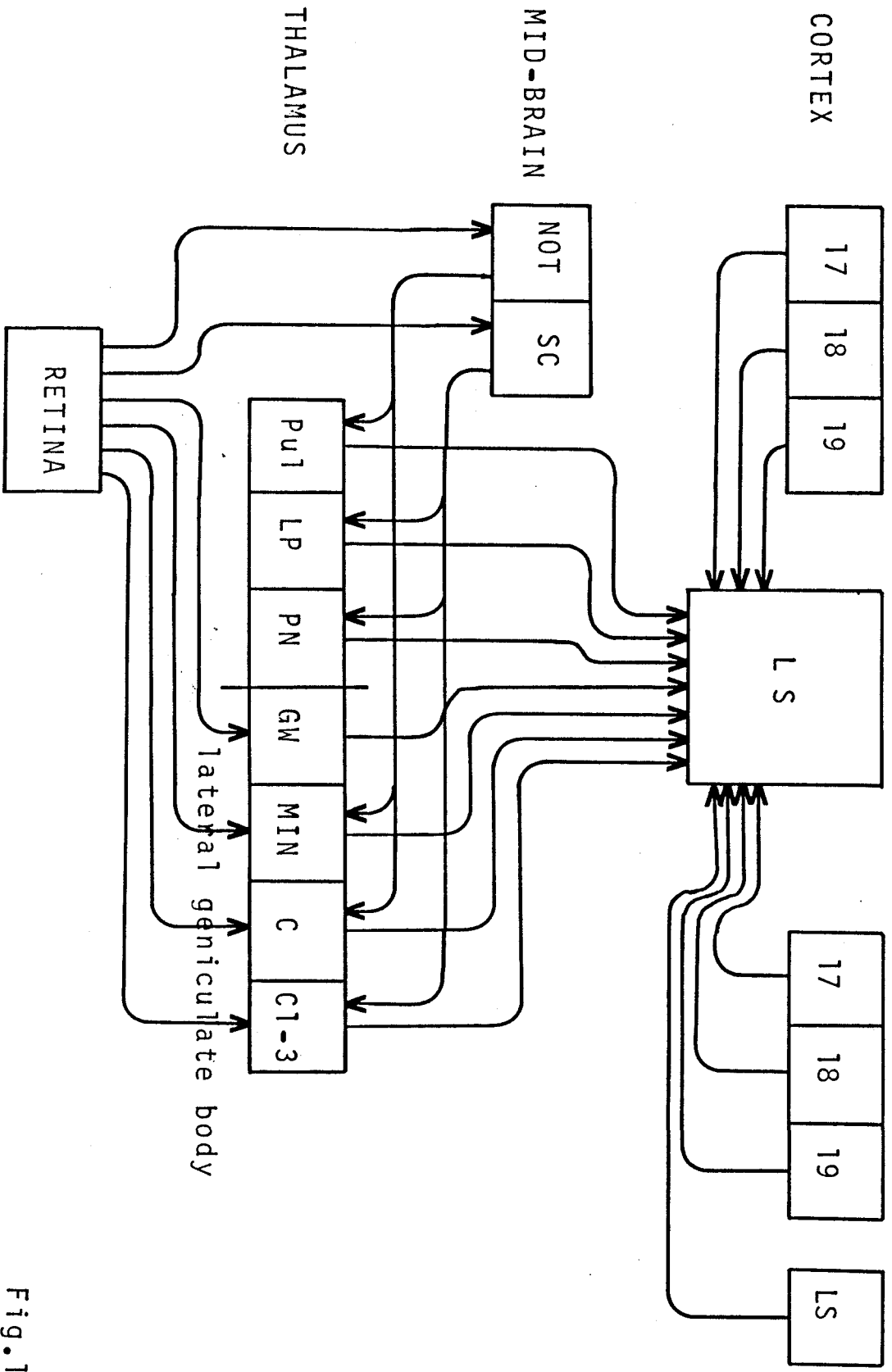
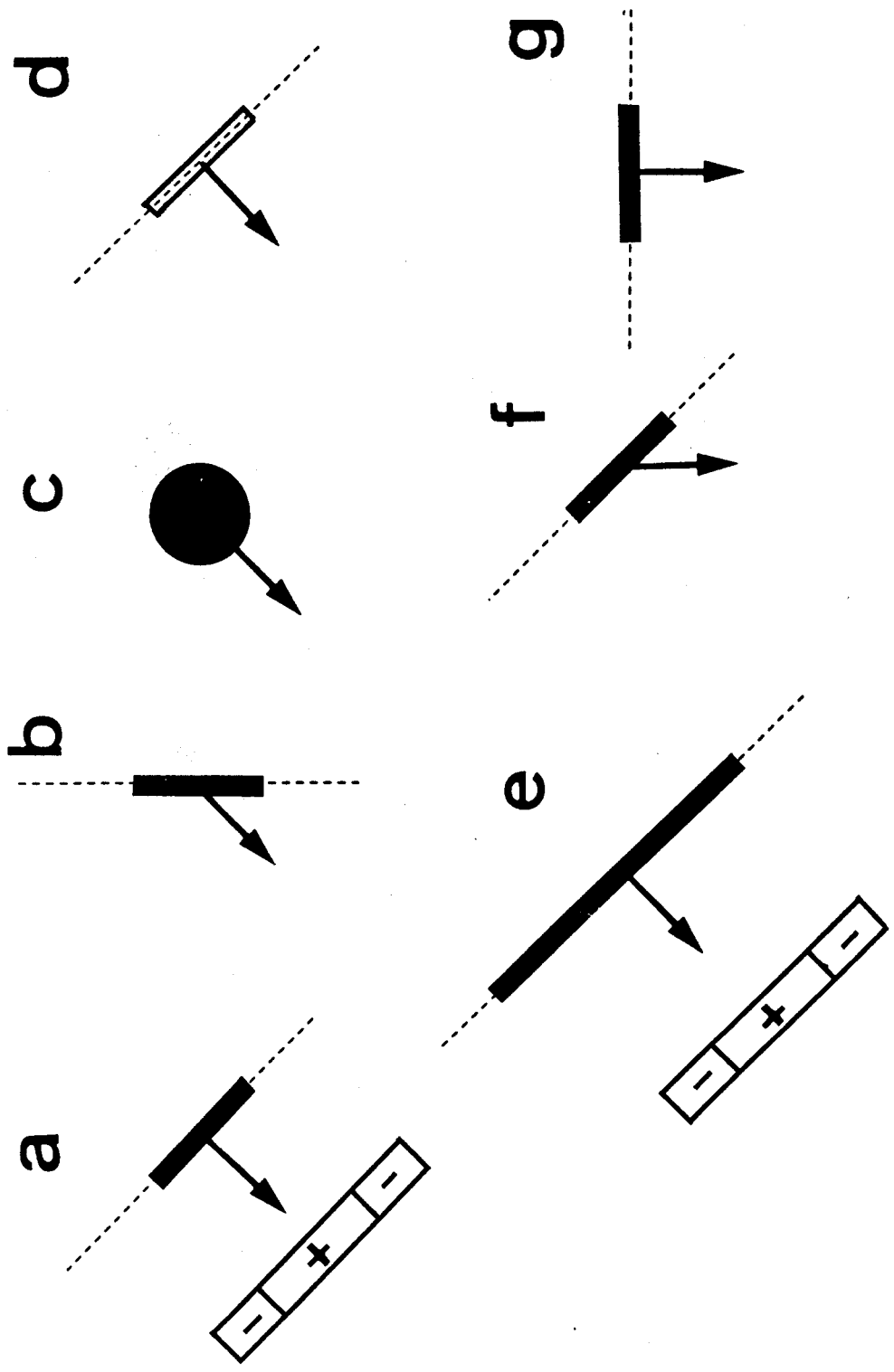
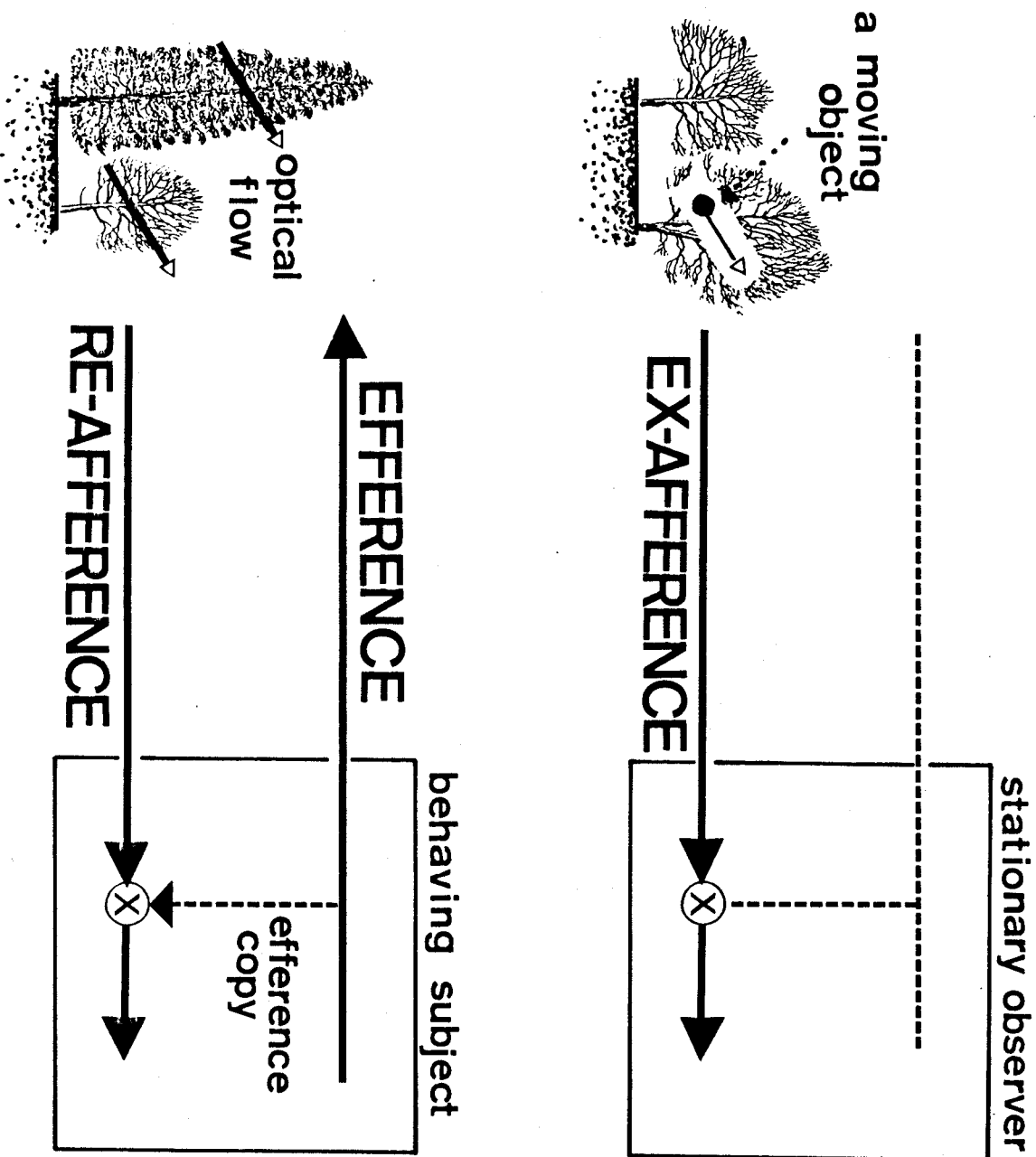


Fig. 17

Fig. 18





von Holst

Fig. 19

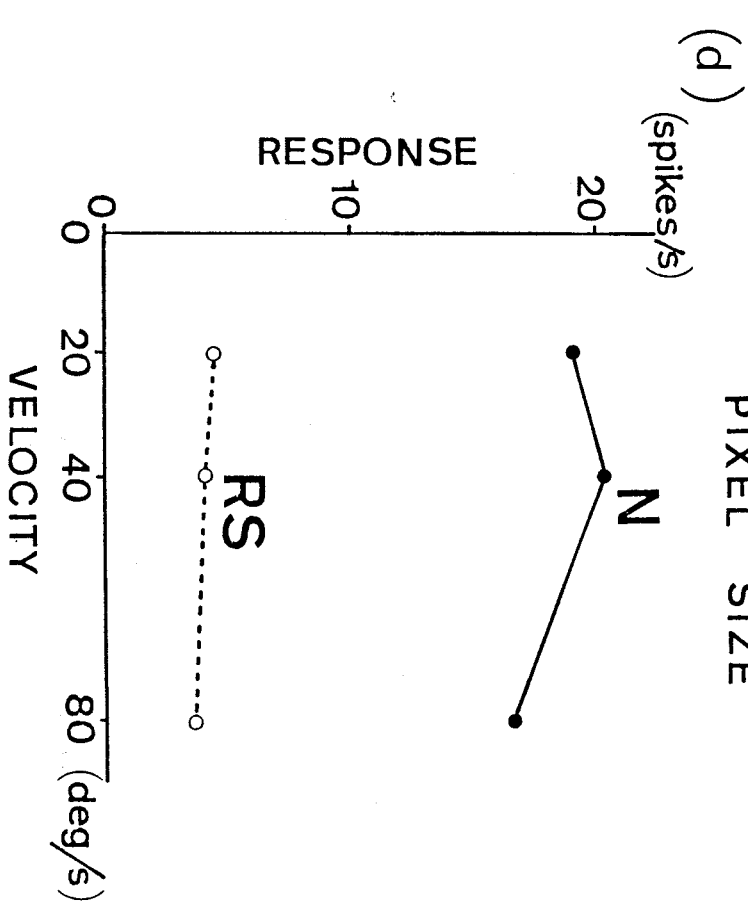
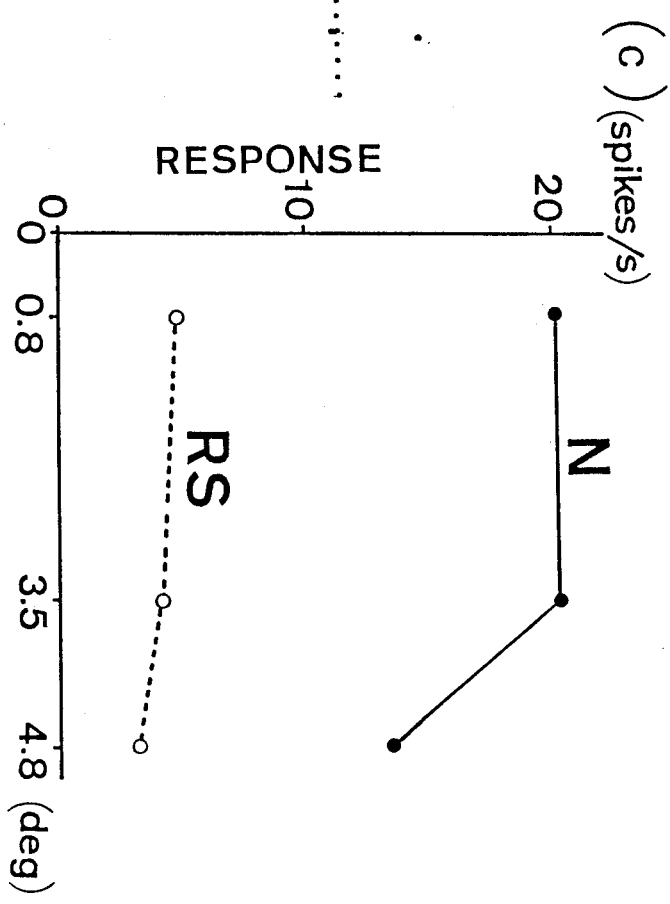
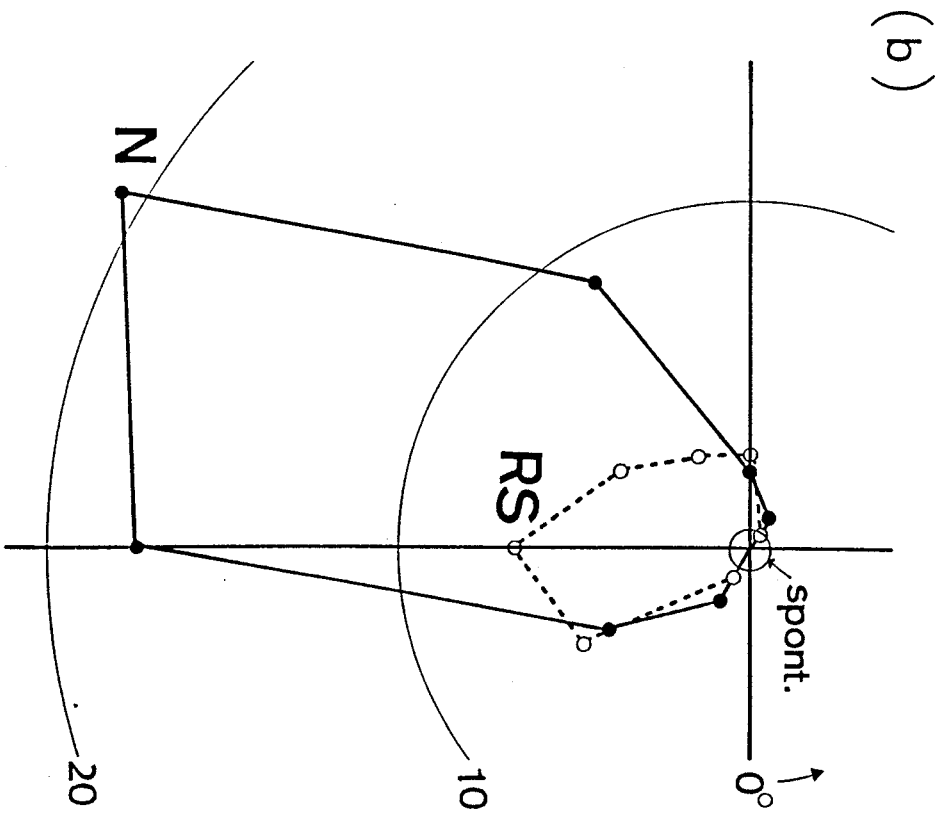
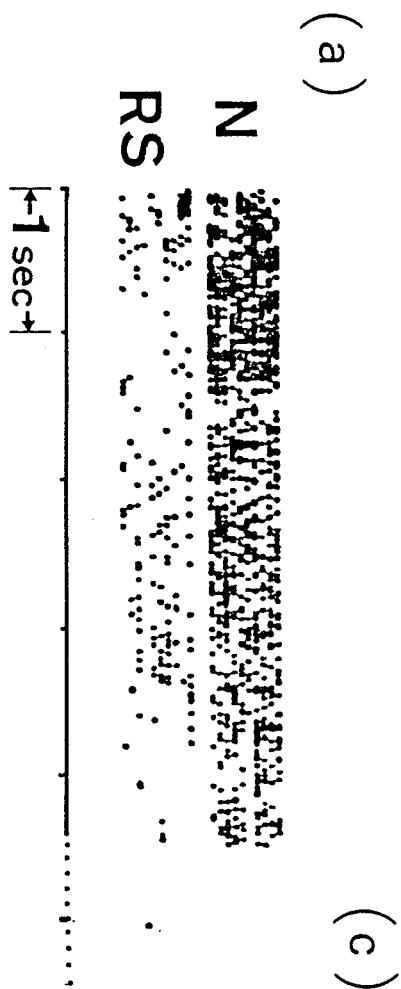


Fig. 20

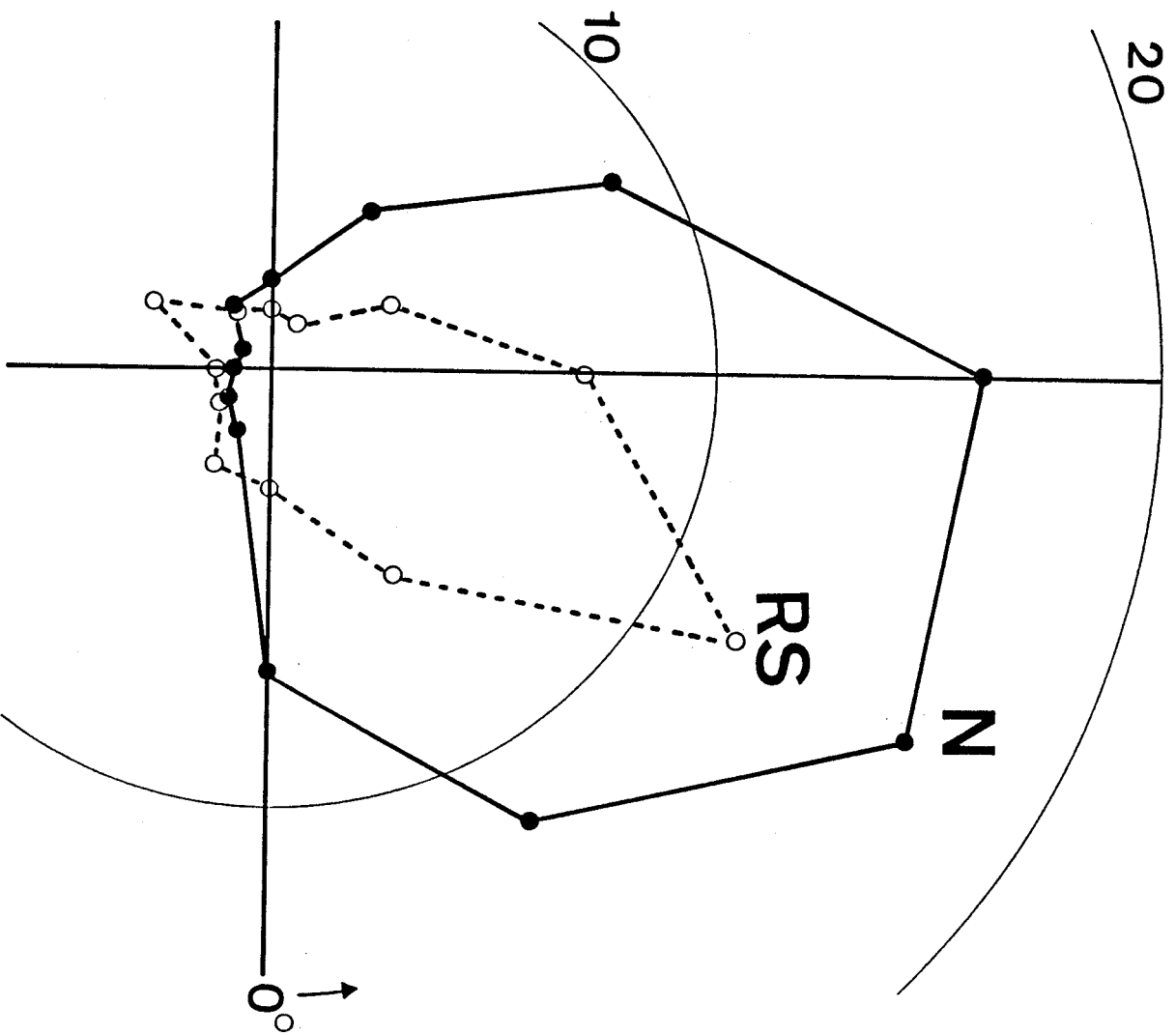


Fig. 21

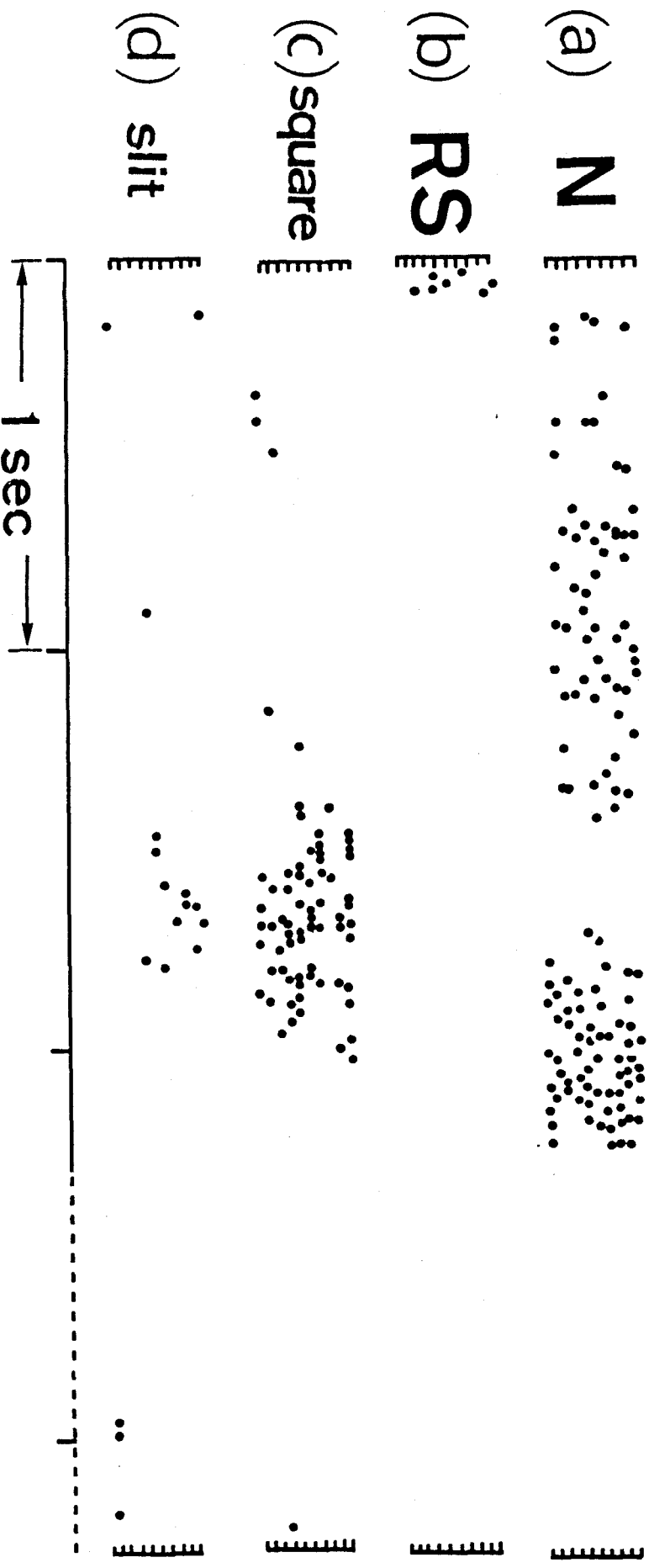


Fig. 22

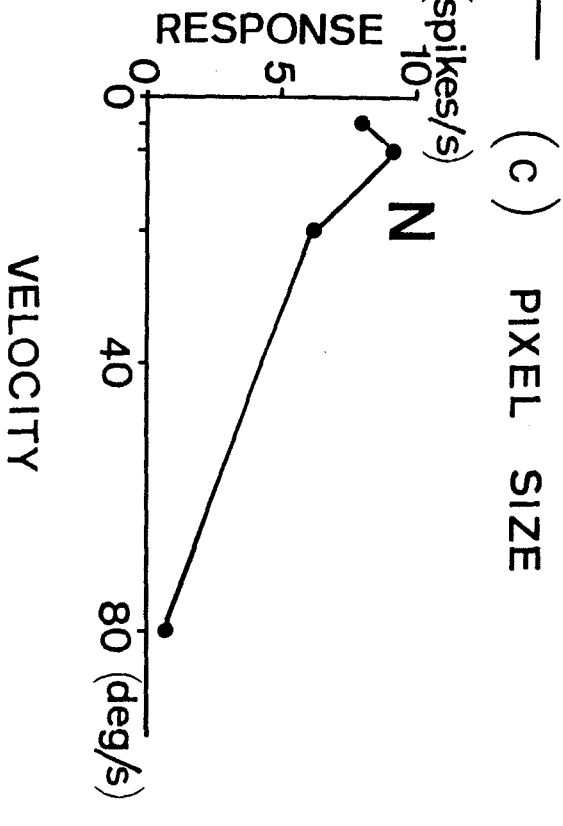
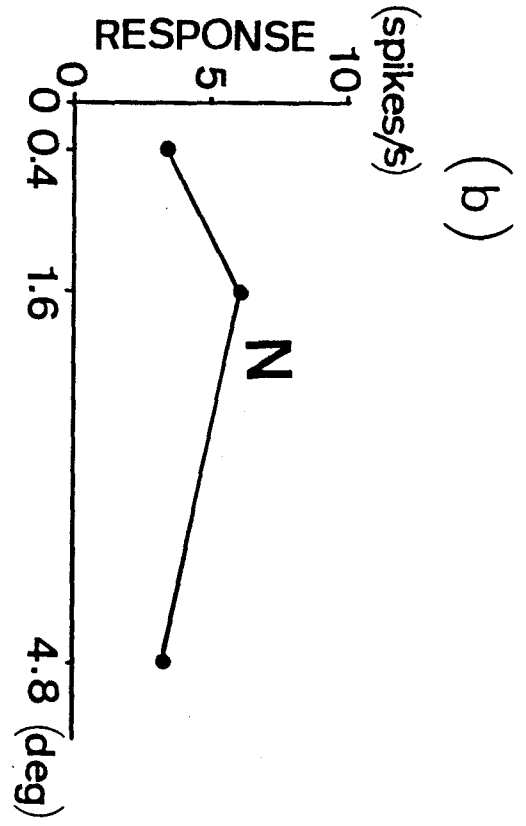
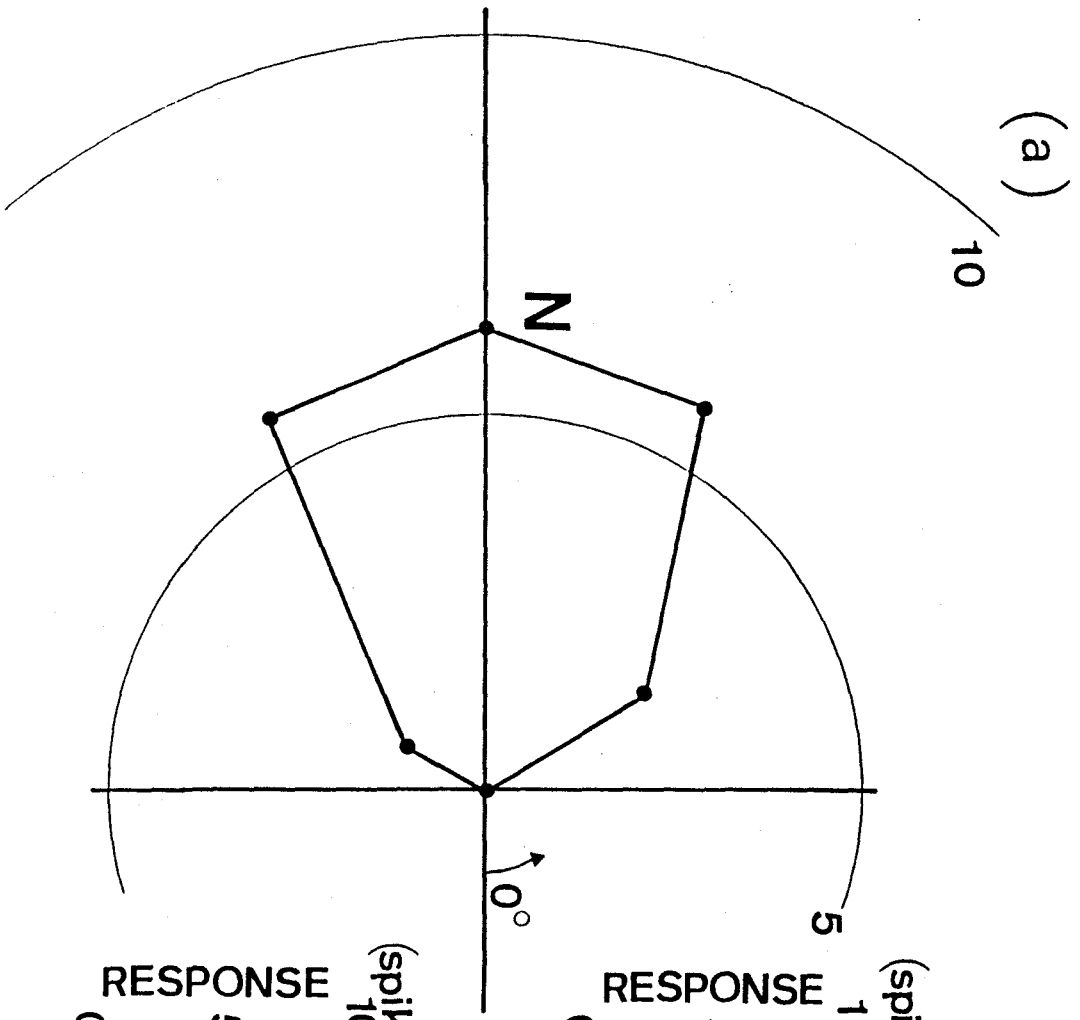


Fig. 23

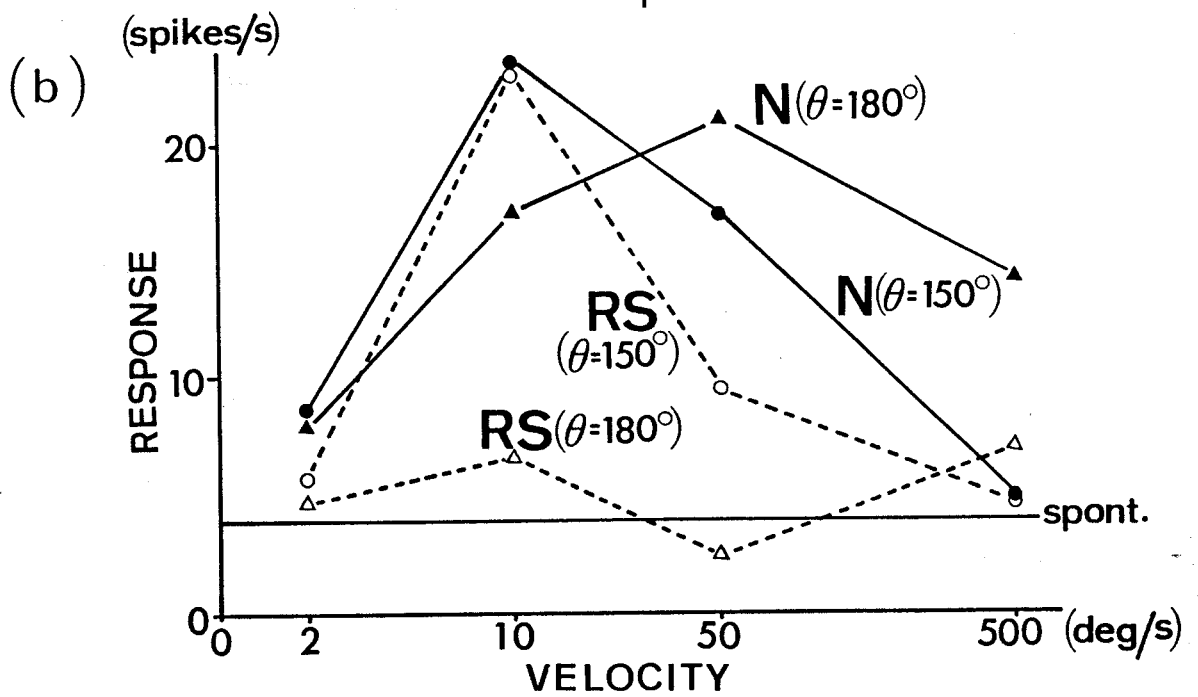
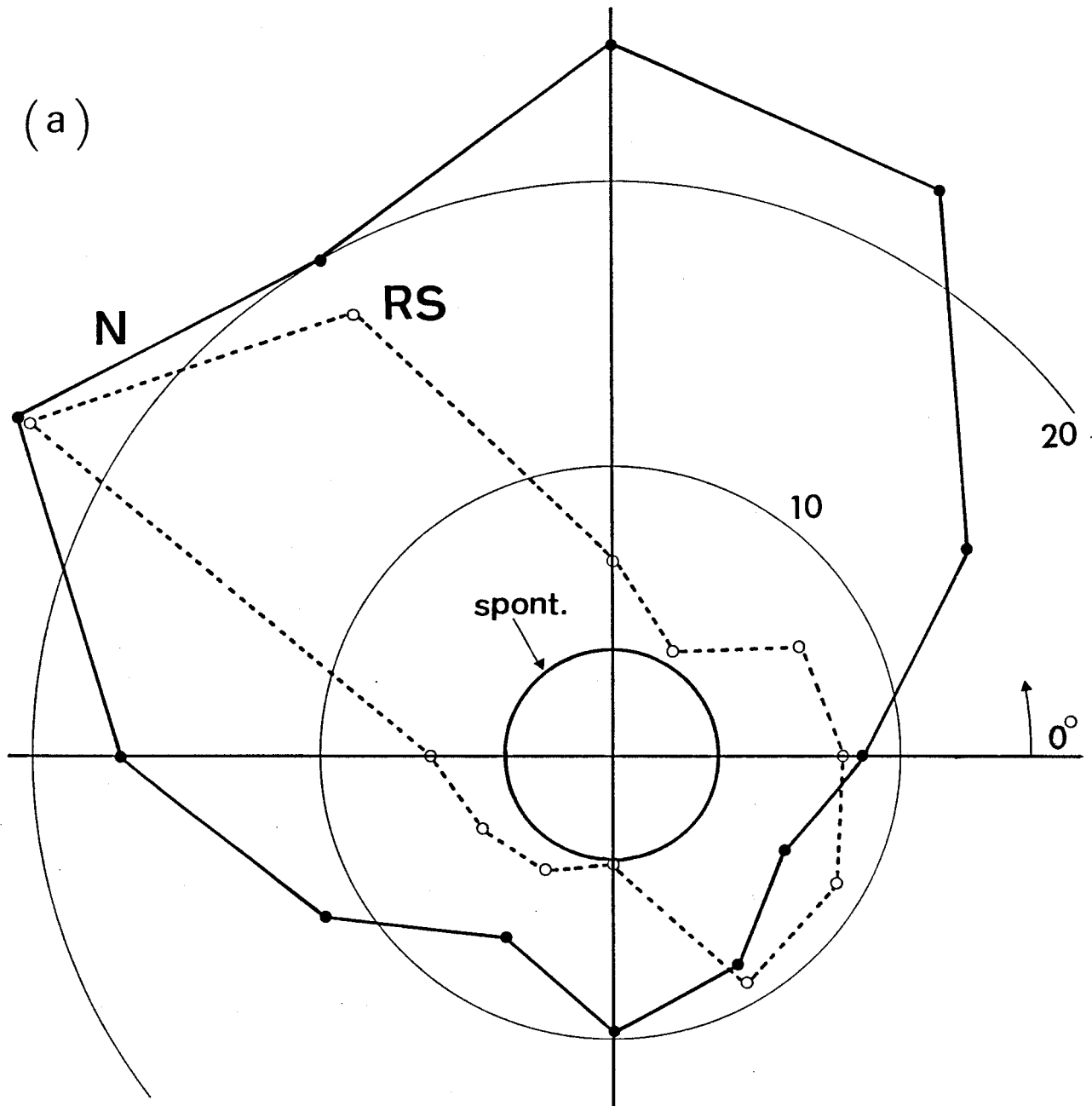


Fig. 24

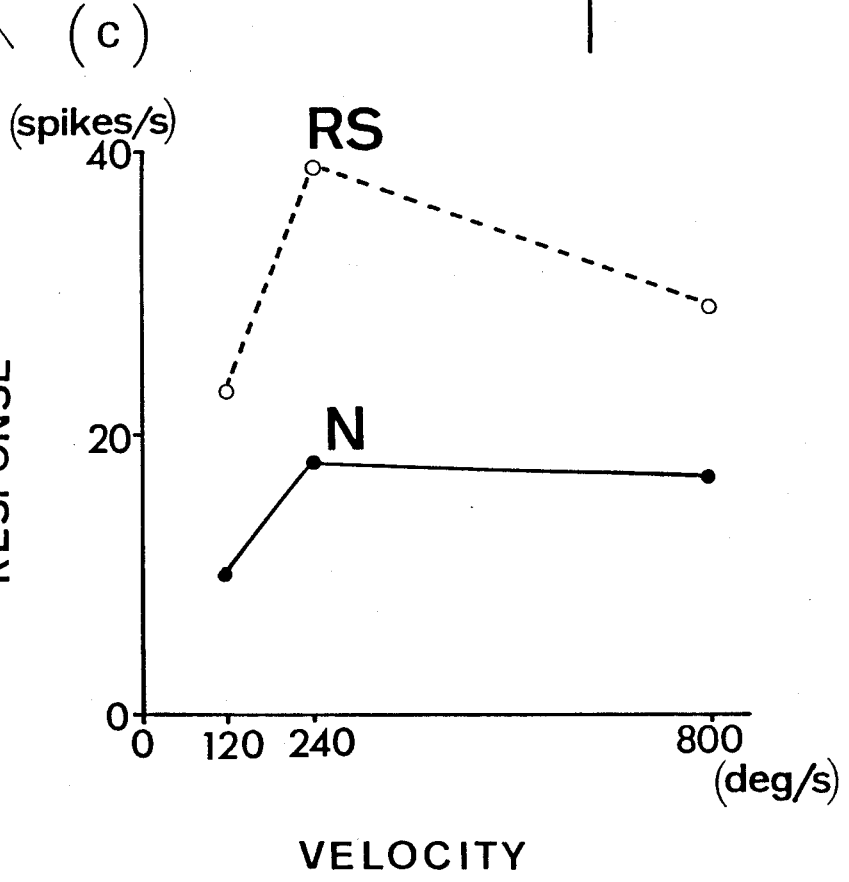
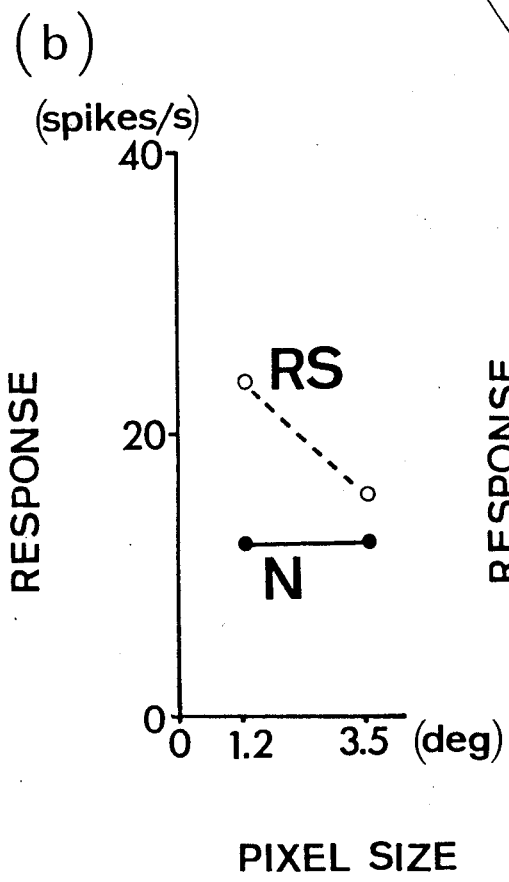
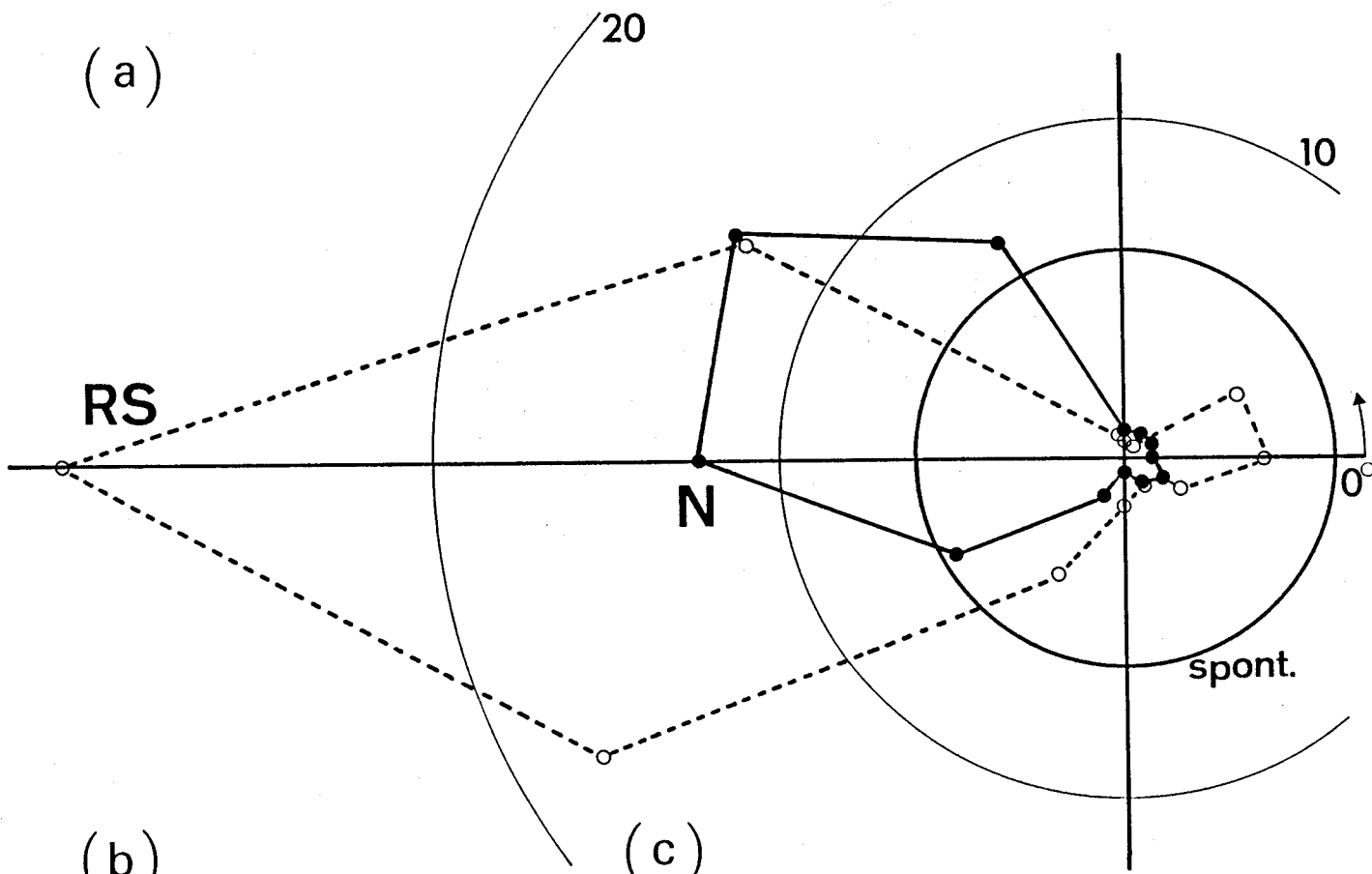
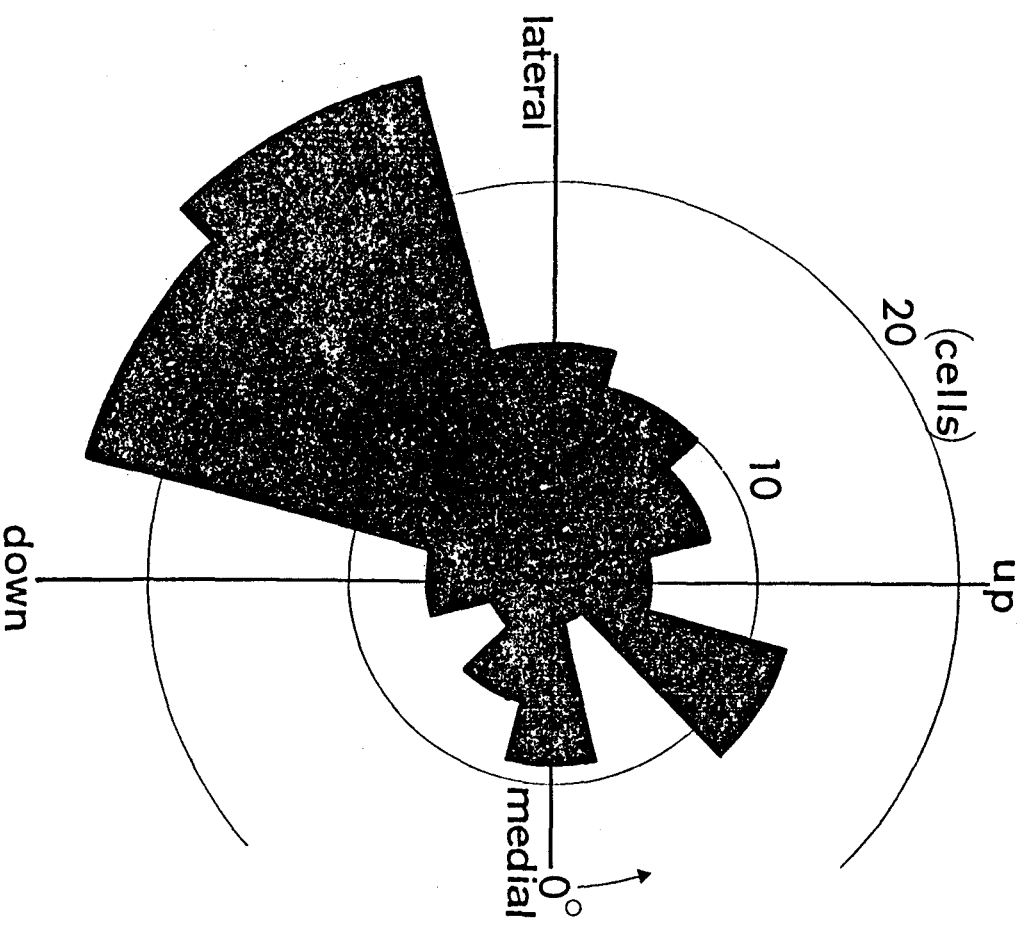


Fig.25

(a)



(b)

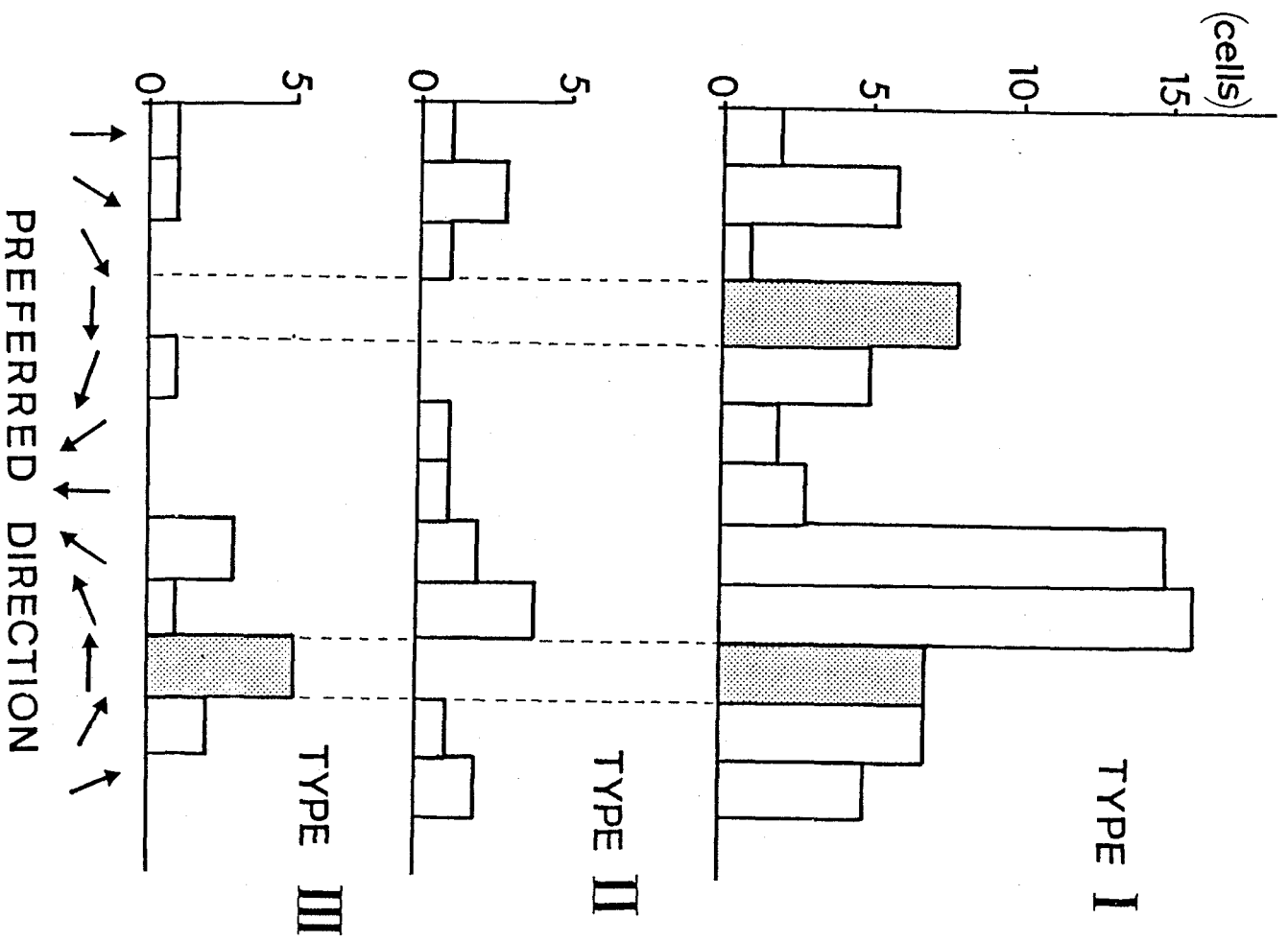


Fig. 26

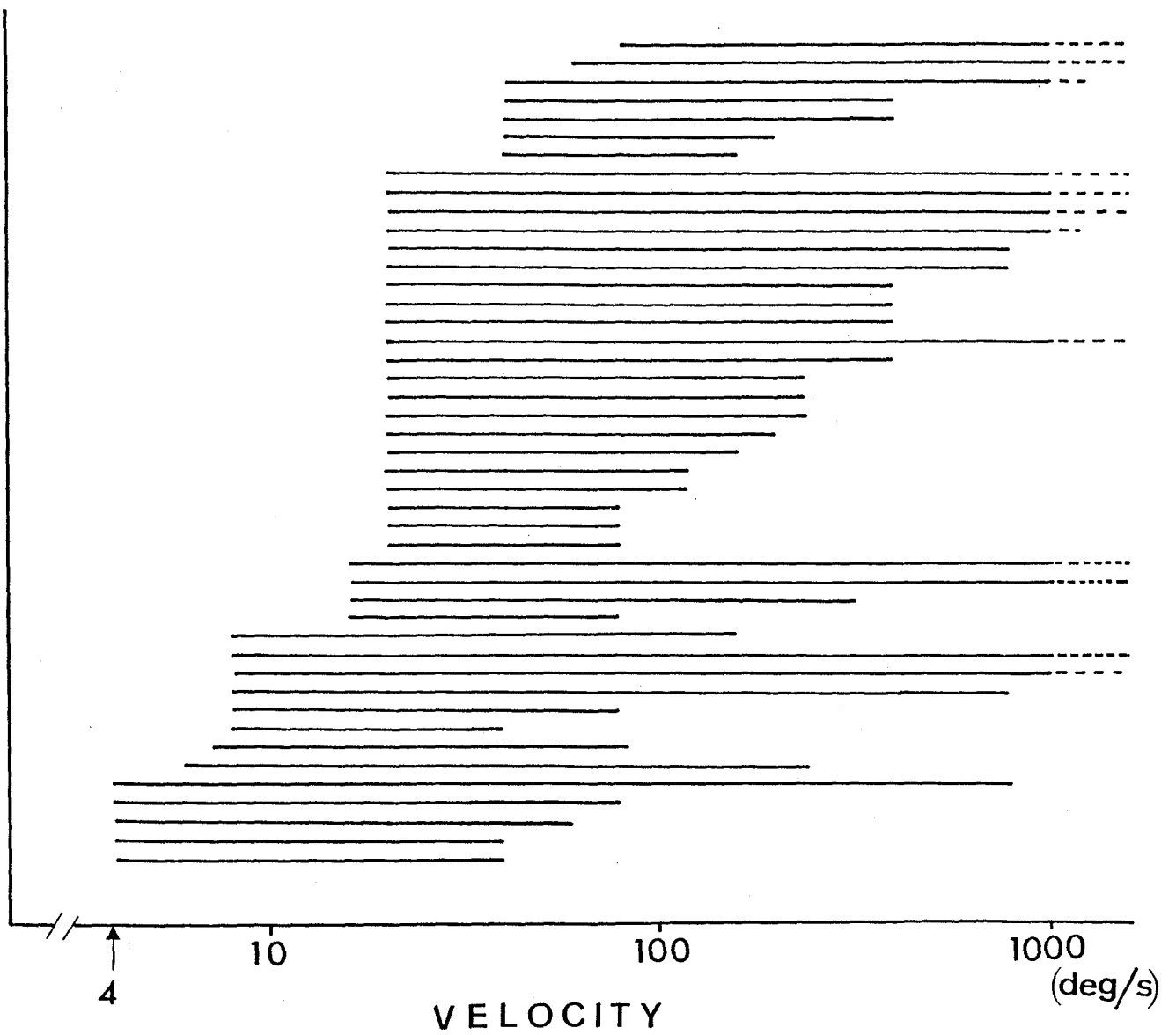
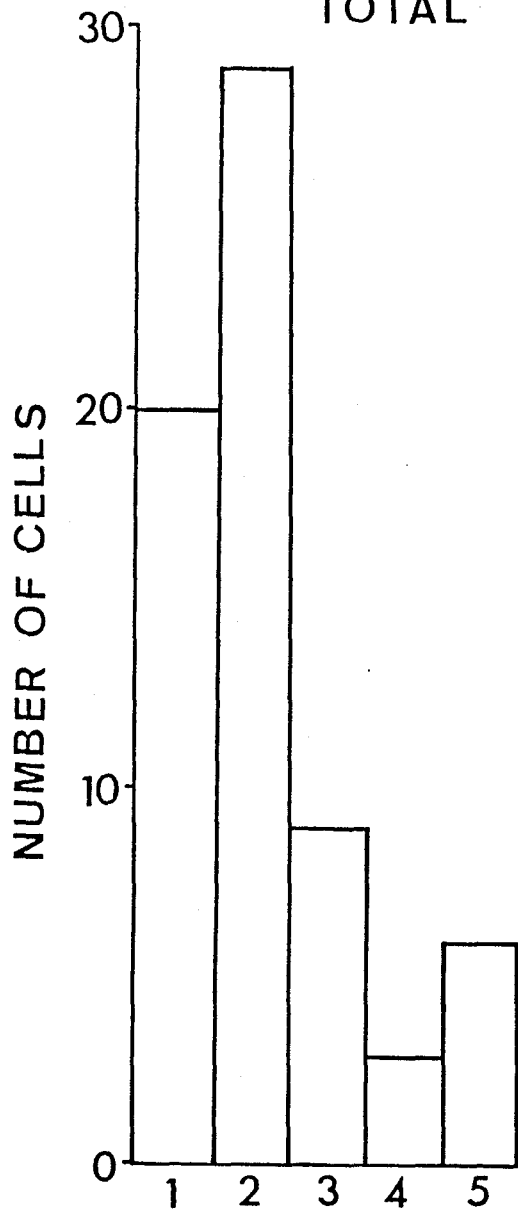
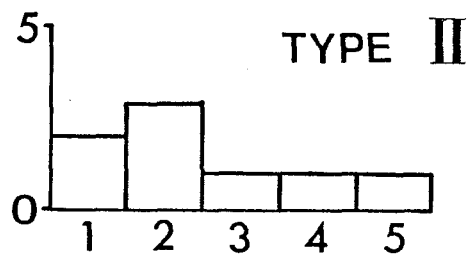
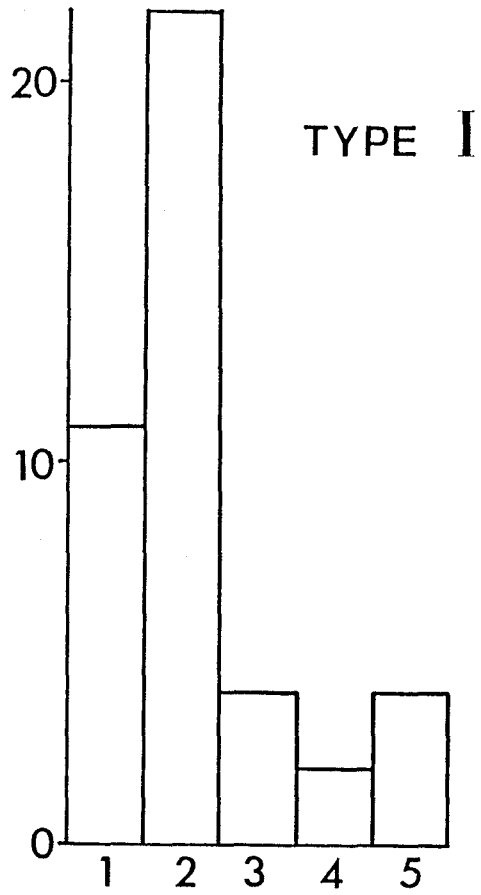


Fig.27

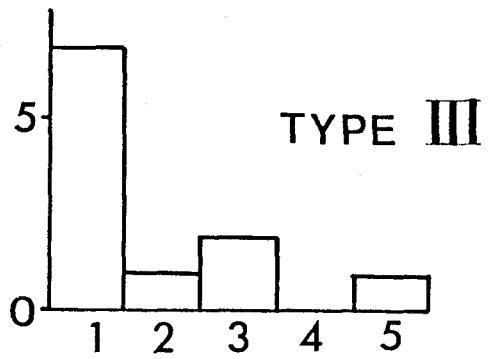
(a)



(b)



OCULAR DOMINANCE



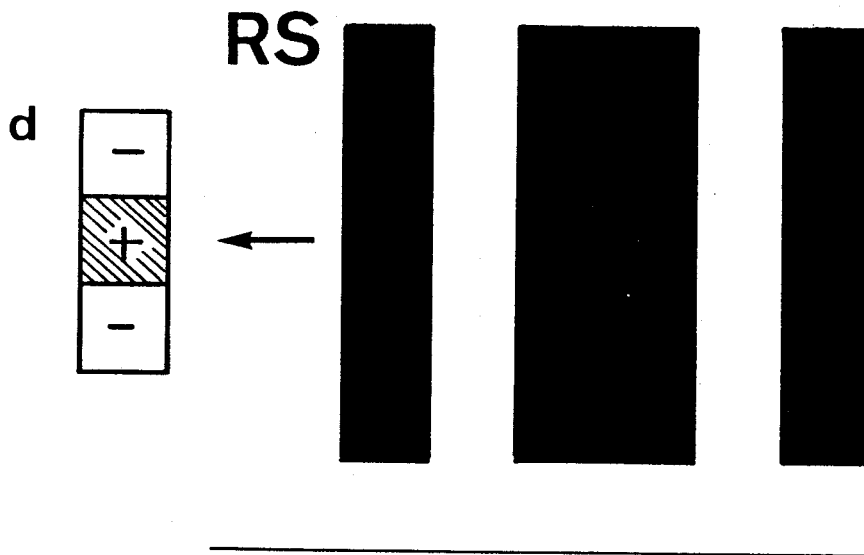
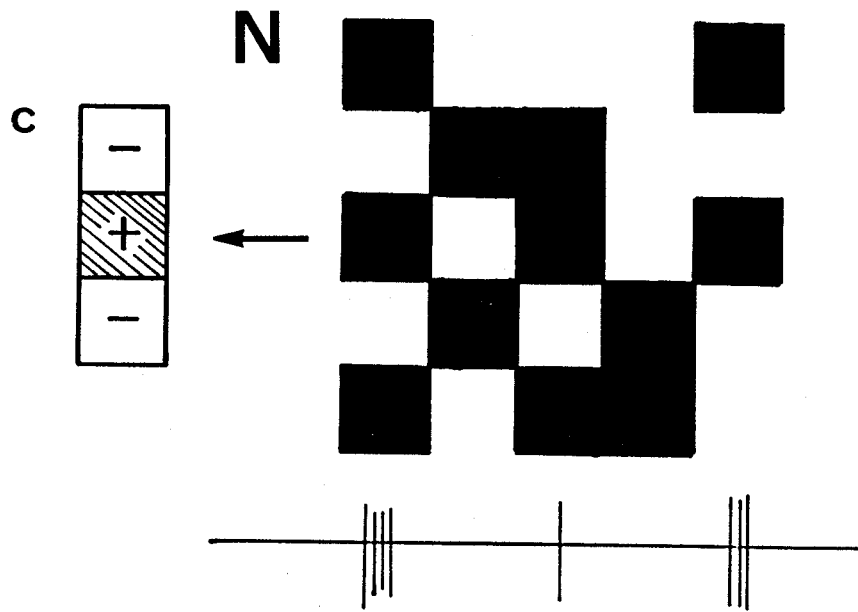
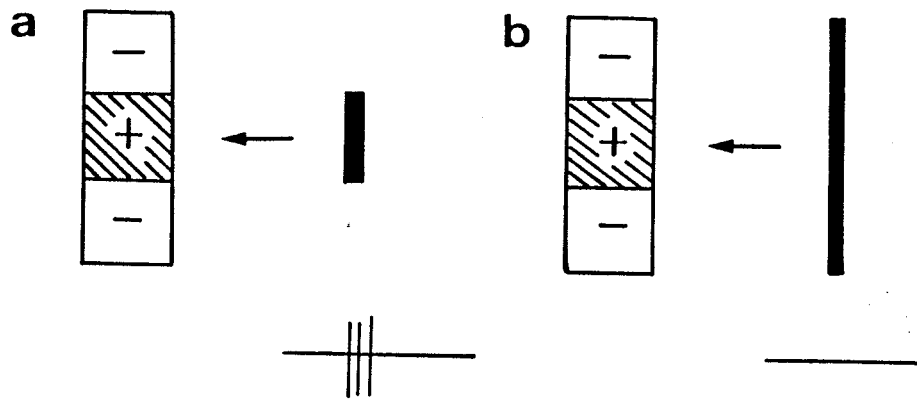


Fig.29

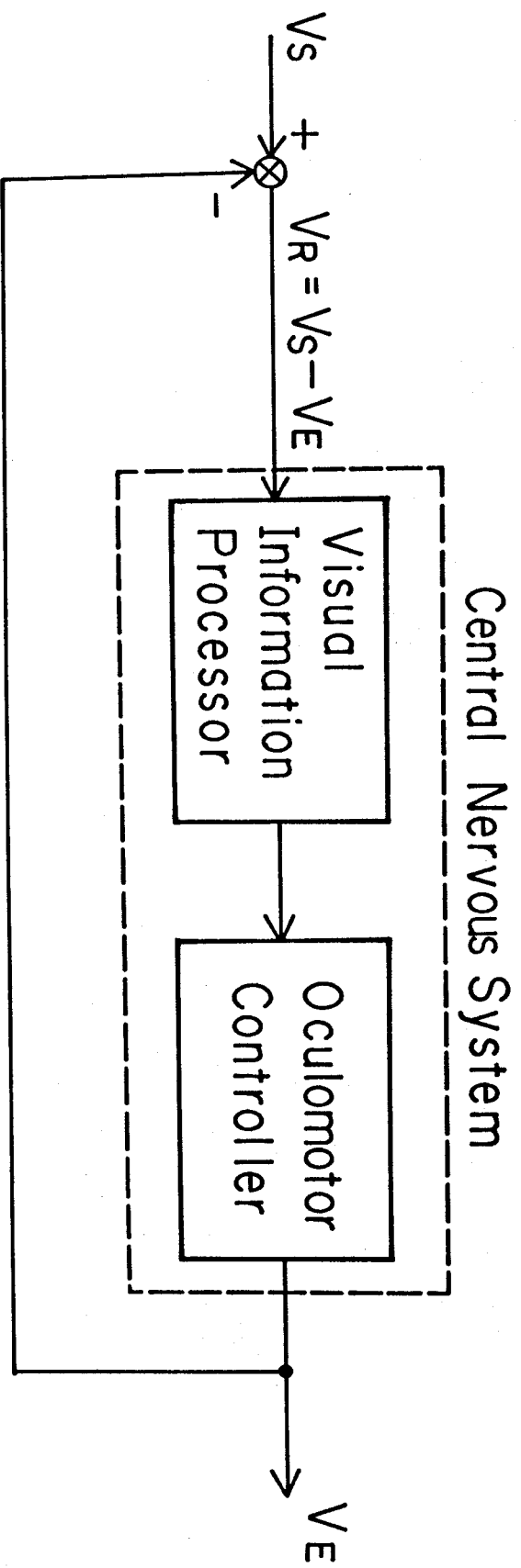


Fig. 30

表1。水平方向の単眼性視運動性眼振の皮質下経路と皮質経路の性質

刺激	皮質下経路のニューロン	皮質経路のニューロン
1 最適速度	遅い	速い
2 最適方向	対側から同側への方向	対側から同側への方向か 同側から対側への方向
3 眼優位性	対側眼優位	対側眼優位か両眼性
4 刺激 テクスチャ	ノイズとストライプの 両方に反応	ノイズかストライプ (主にノイズ)に反応
5 刺激の大きさ	大きいものだけに反応	大きくても小さくても反応
6 両眼の動き方	非共同 (seeing eye > covered eye)	共同
7 解剖学的な経路	網膜W型神経節細胞→ 視蓋前域のNOTと AOSの諸核	網膜→・・・→ LS野→ 視蓋前域のNOTと AOSの諸核

- eye velocity : V_E
- retinal slip velocity : V_R

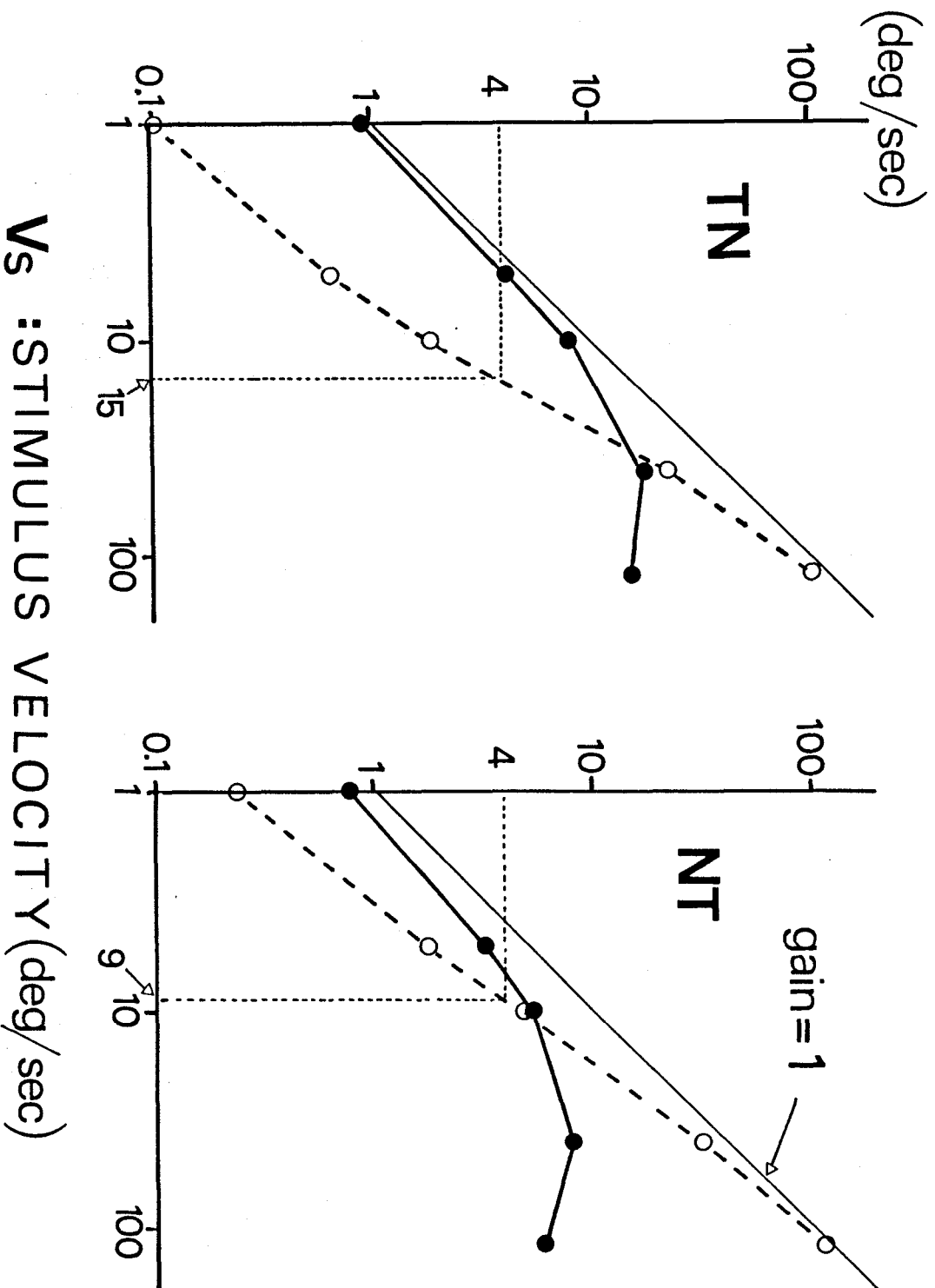


Fig. 31

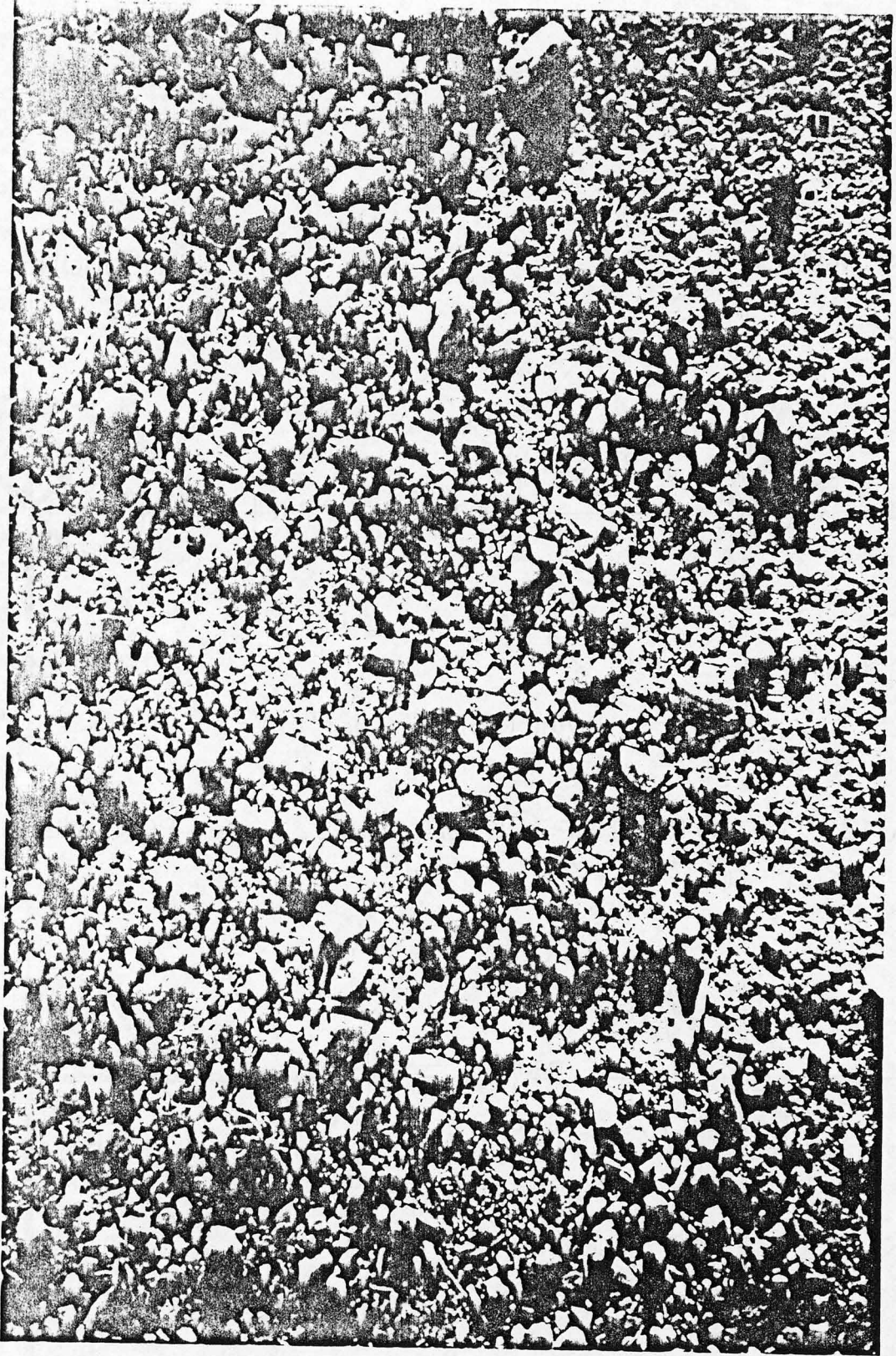
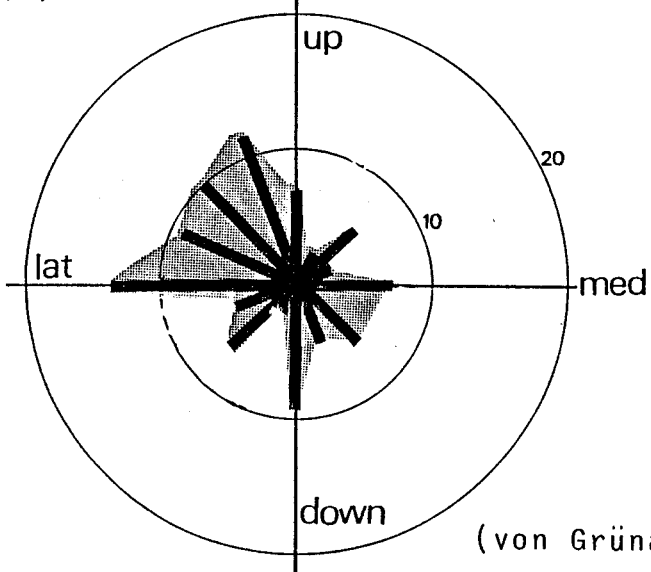


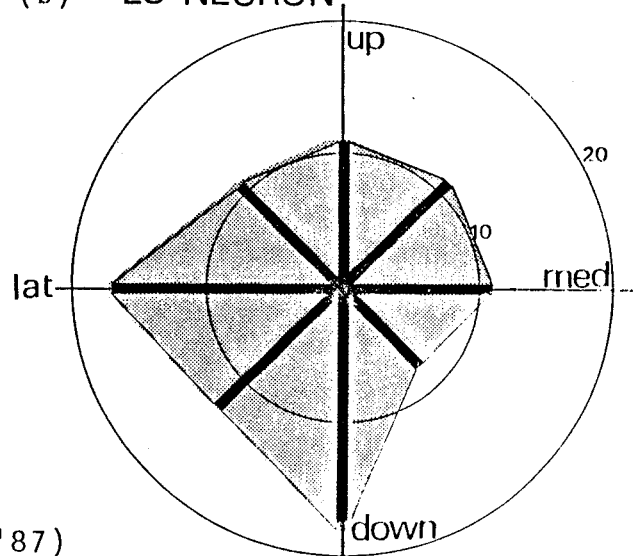
Fig. 32

(a) LS NEURON



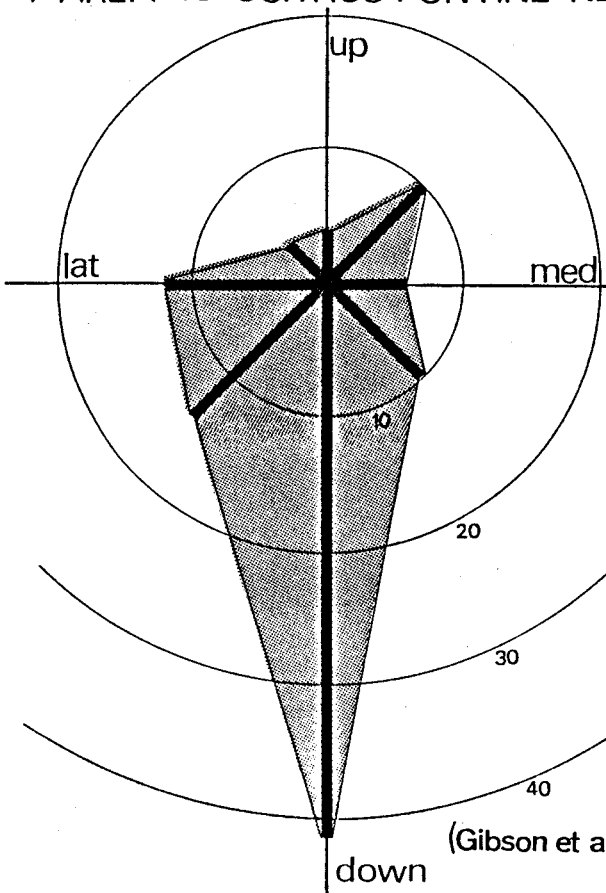
(von Grünau et al '87)

(b) LS NEURON



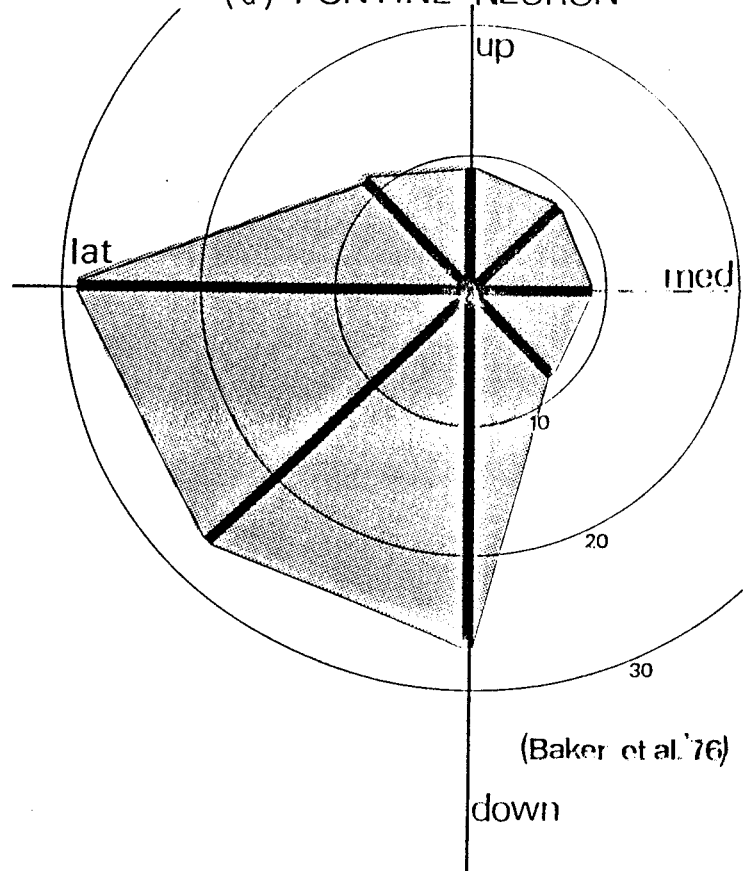
(Spear, Baumann '75)

(c) AREA 18 CORTICO-PONTINE NEURON



(Gibson et al. '78)

(d) PONTINE NEURON



(Baker et al. '76)

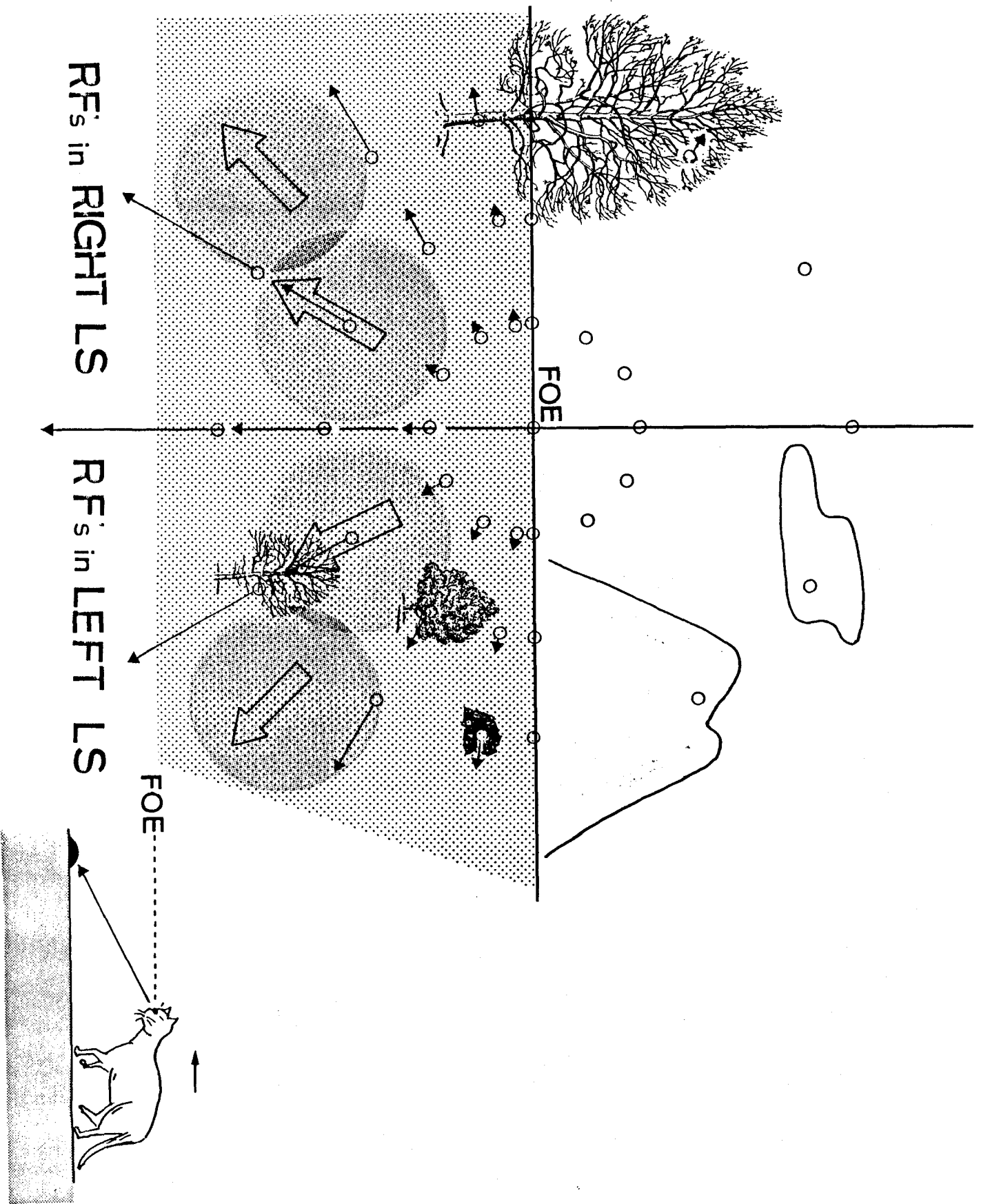
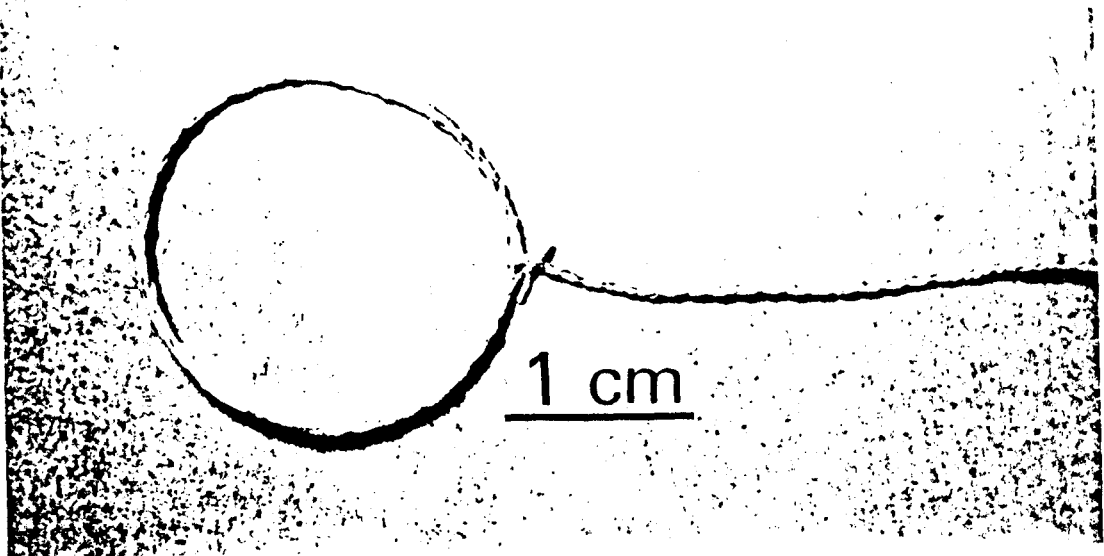


Fig. 34

coil de l'oeil



stimulateur optocinétique

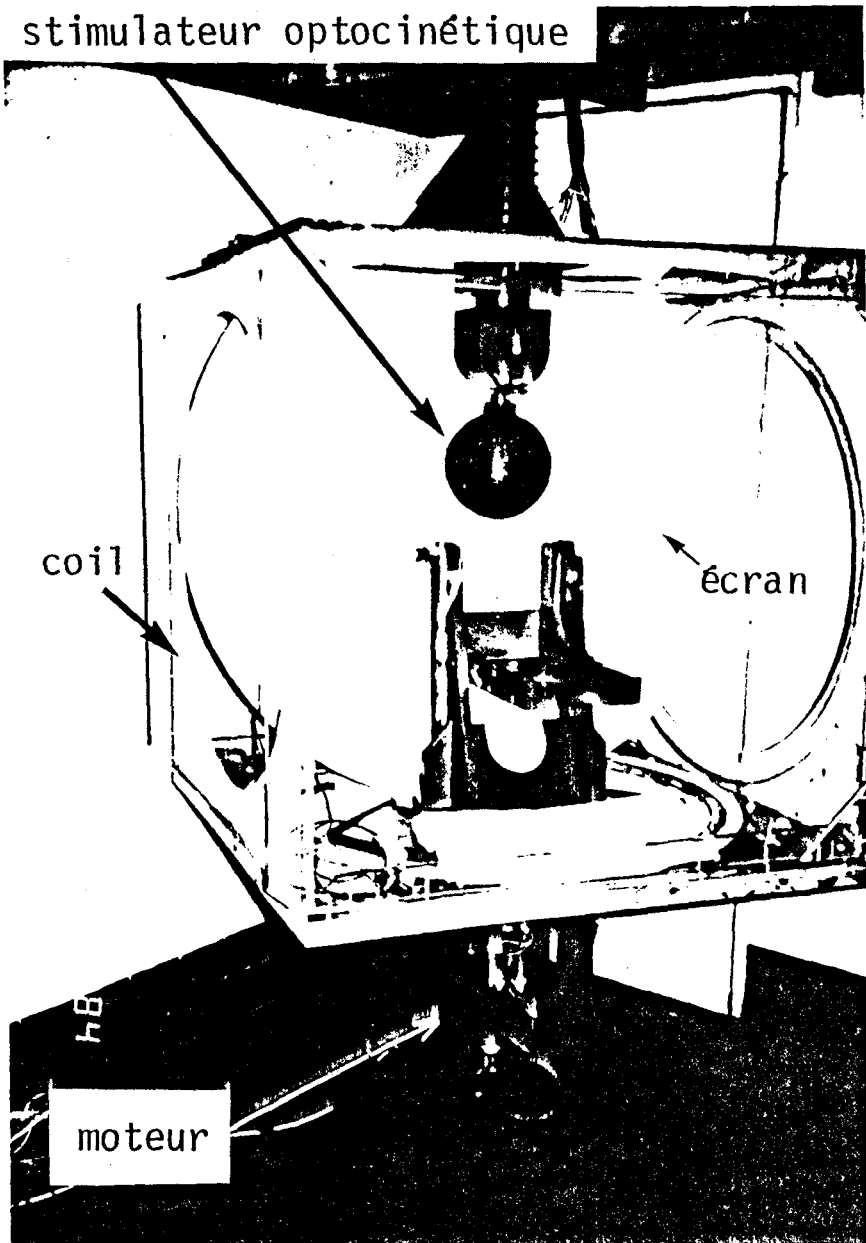
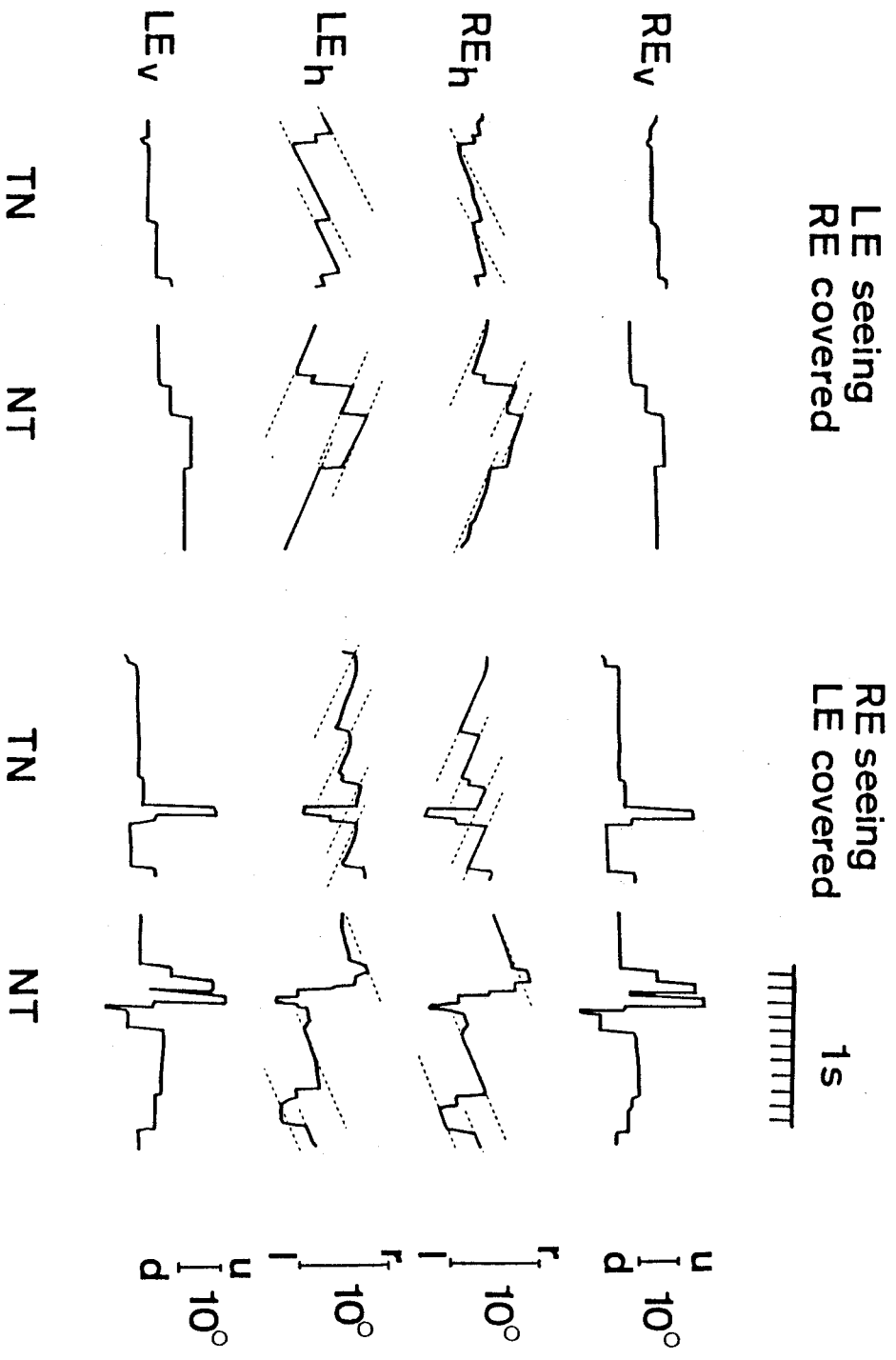


Fig.35



stim. vel. = 0.9 deg/s

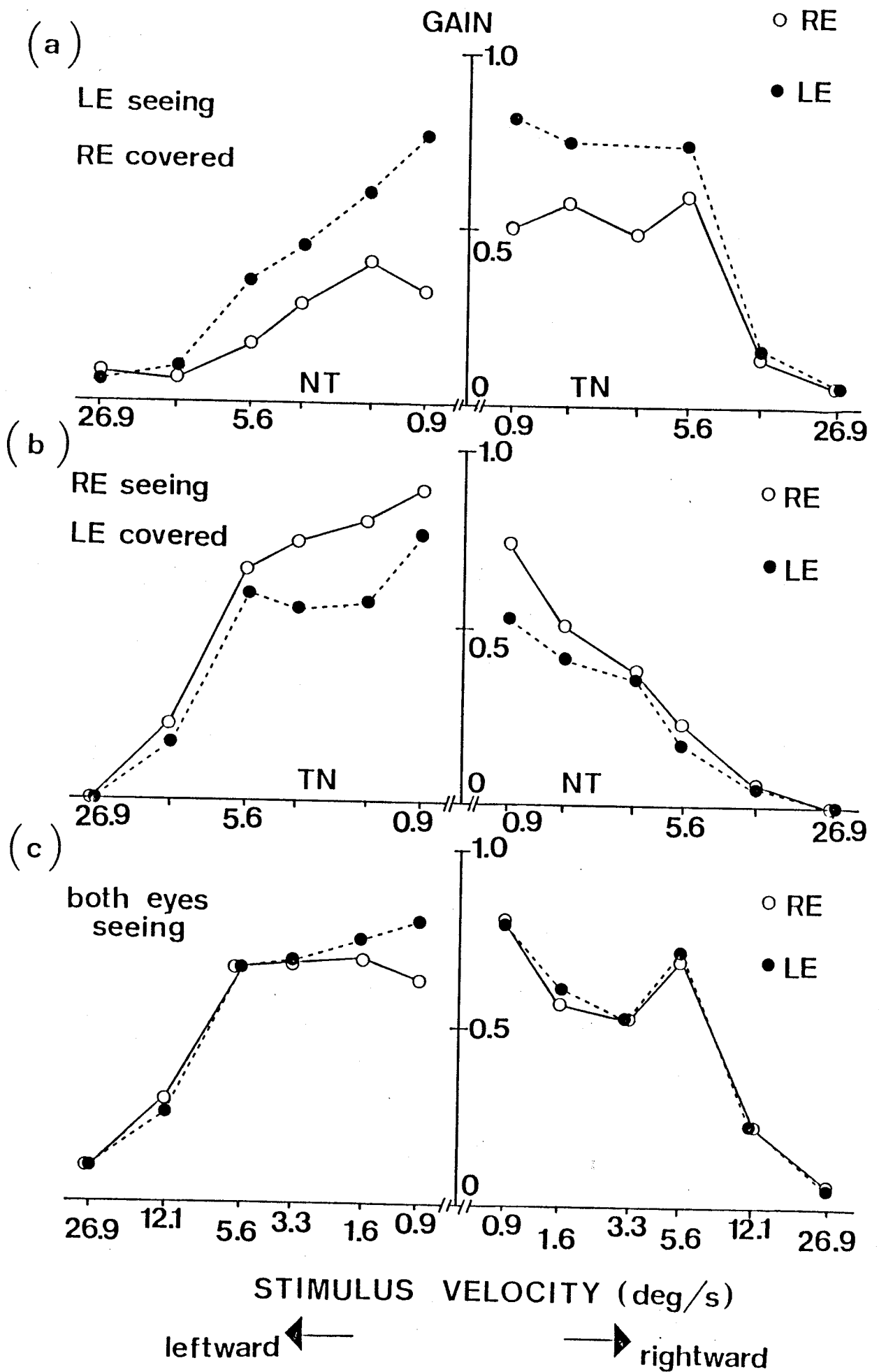
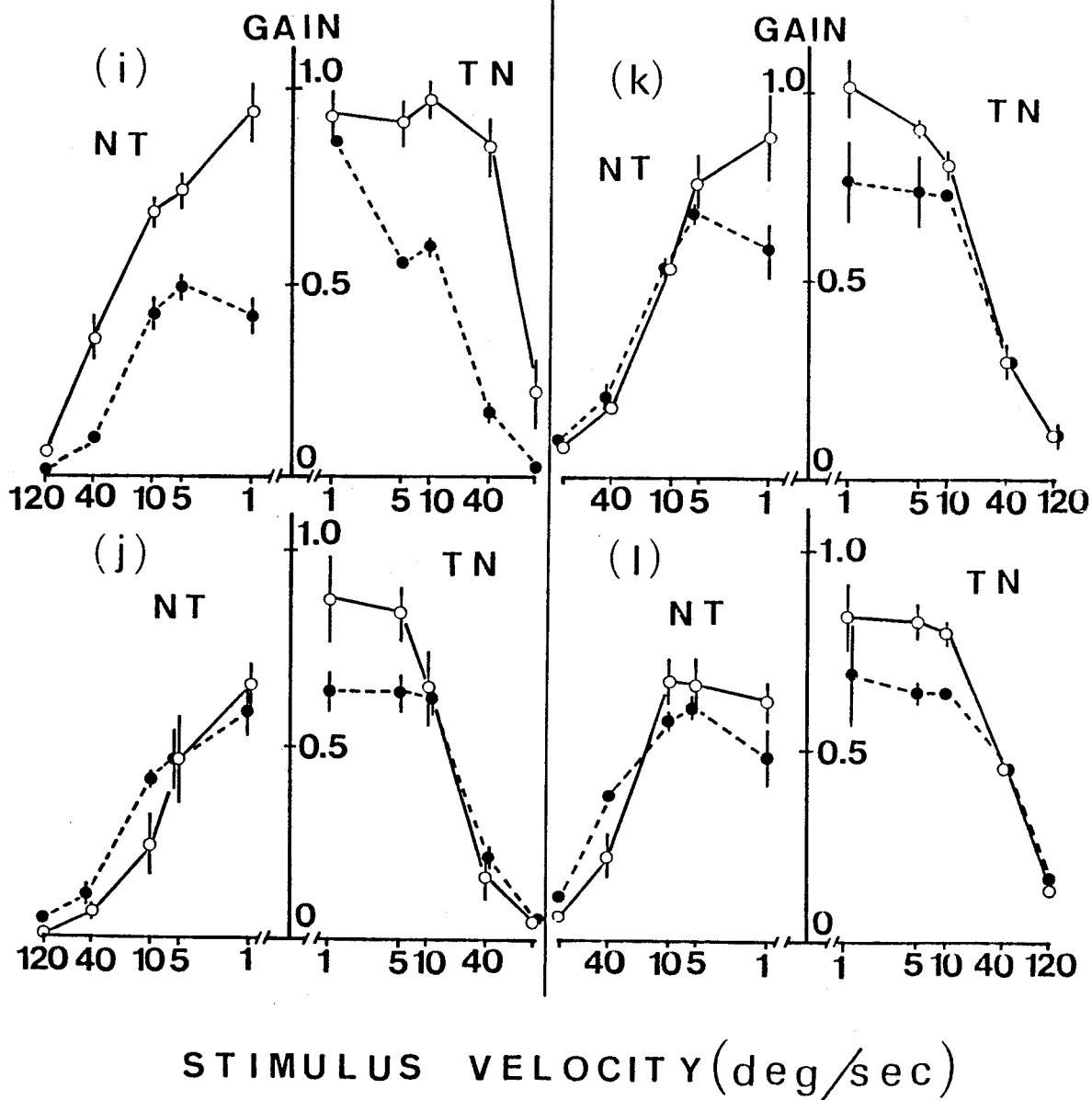
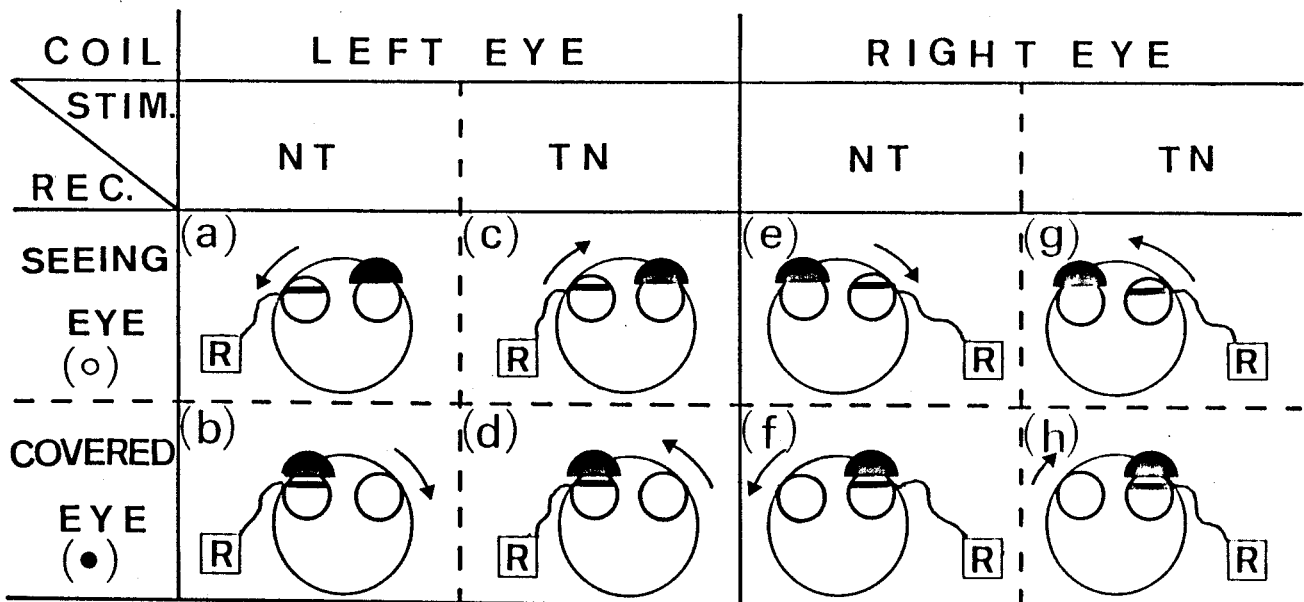


Fig. 3



STIMULUS VELOCITY (deg/sec)

Fig. 38

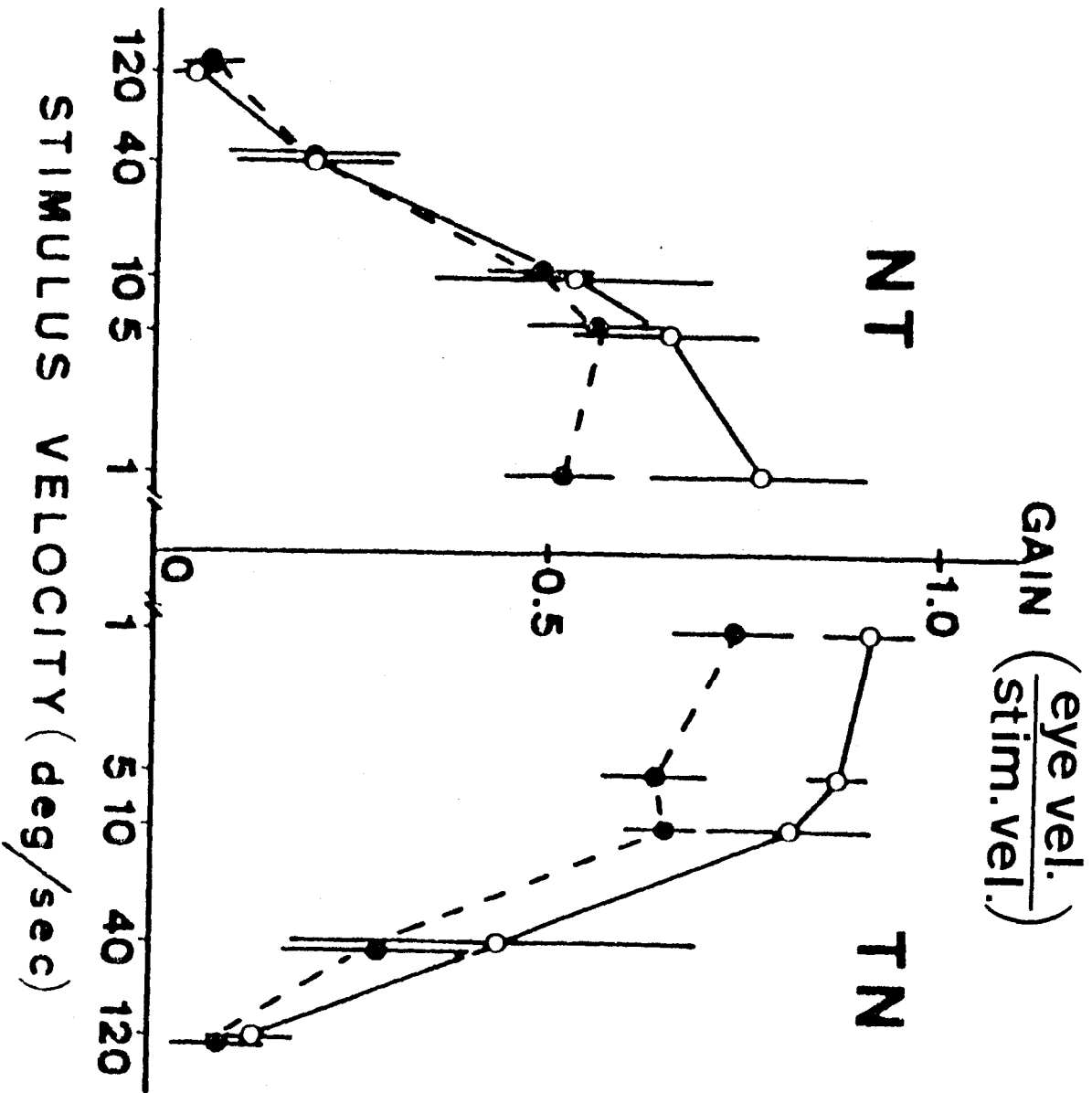


Fig. 39

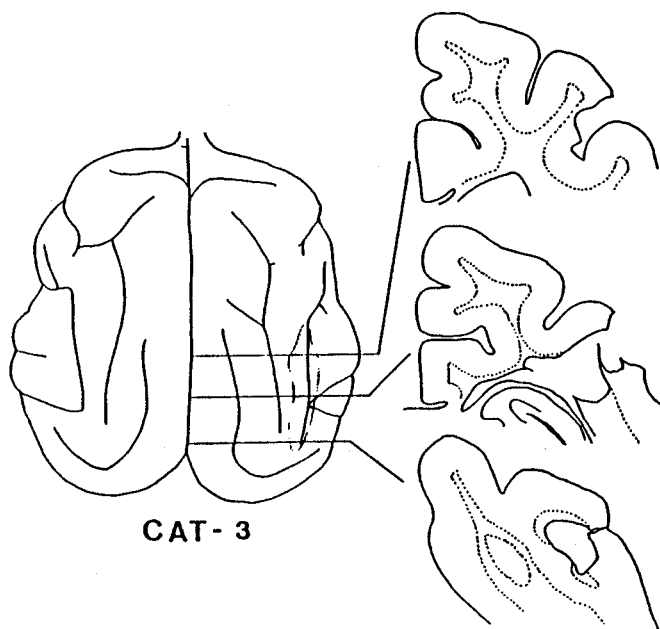
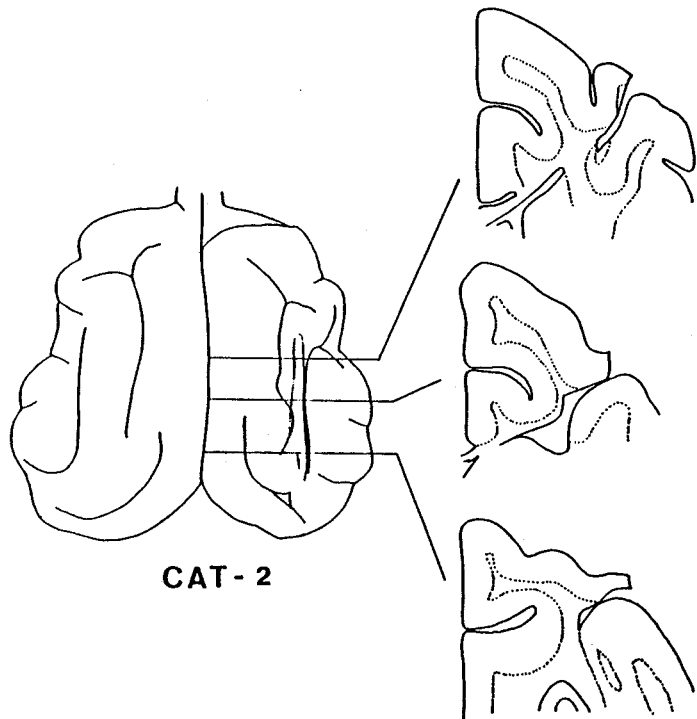
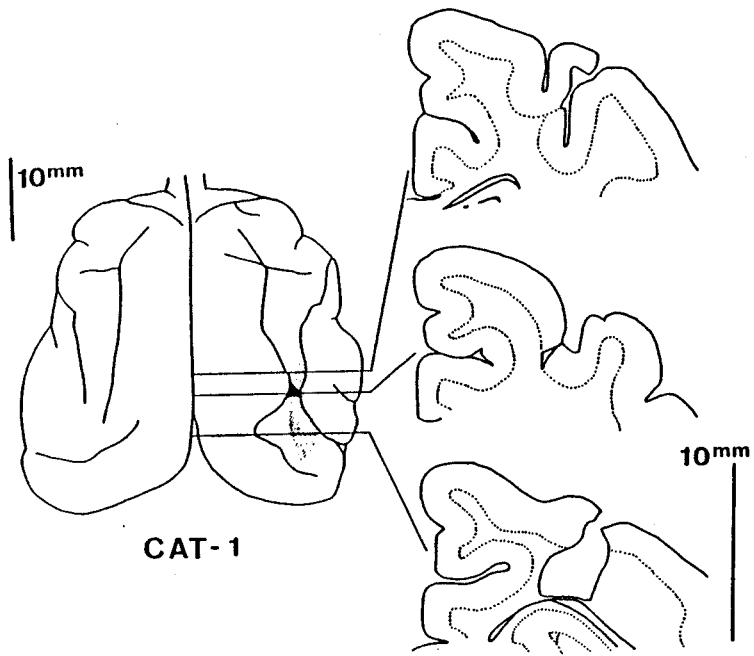
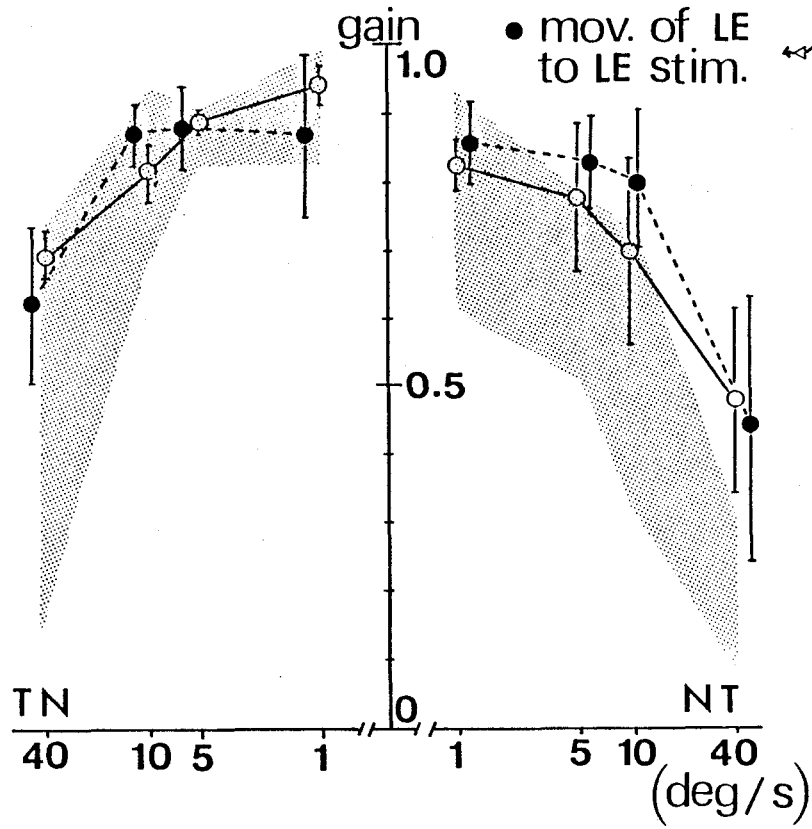


Fig.40

(a) SEEING EYE



(b) COVERED EYE

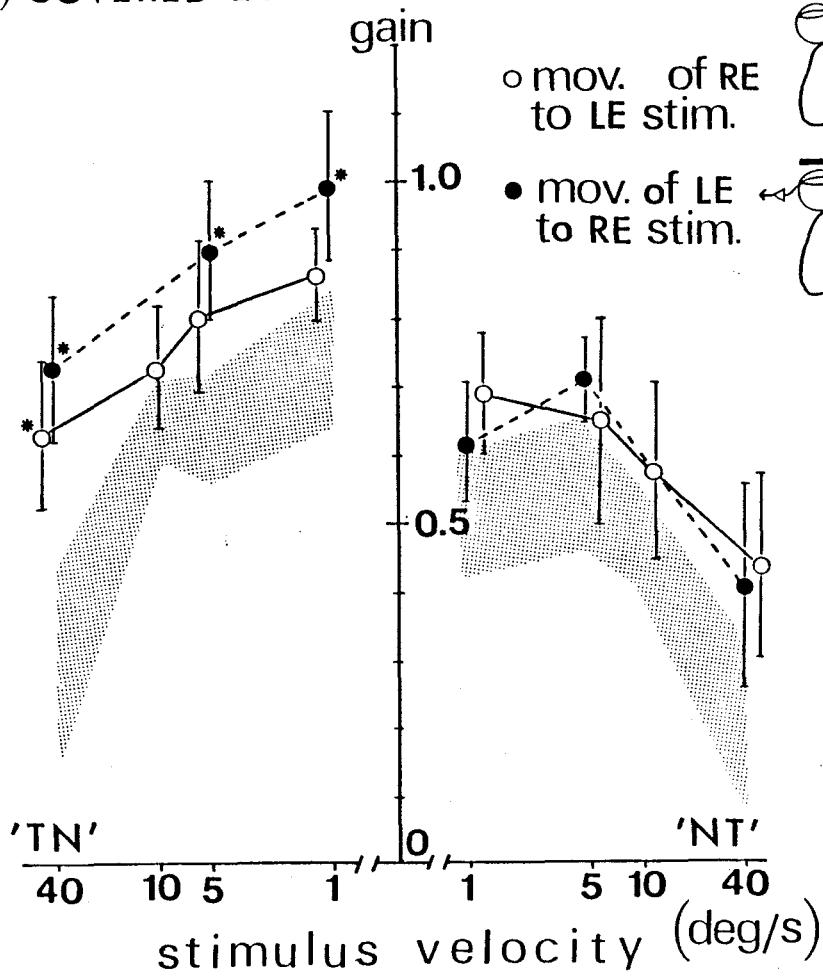


Fig.41

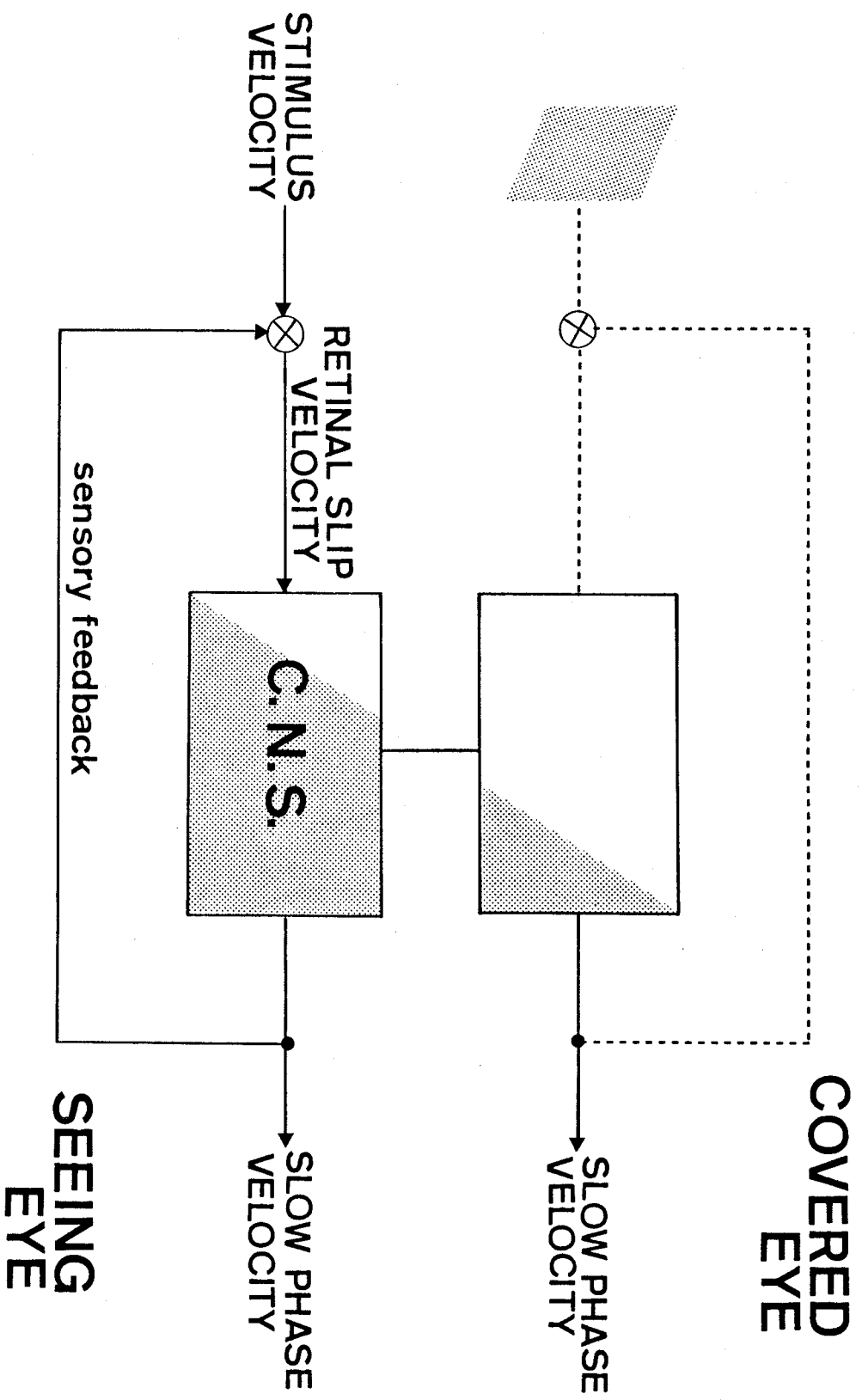


Fig. 42

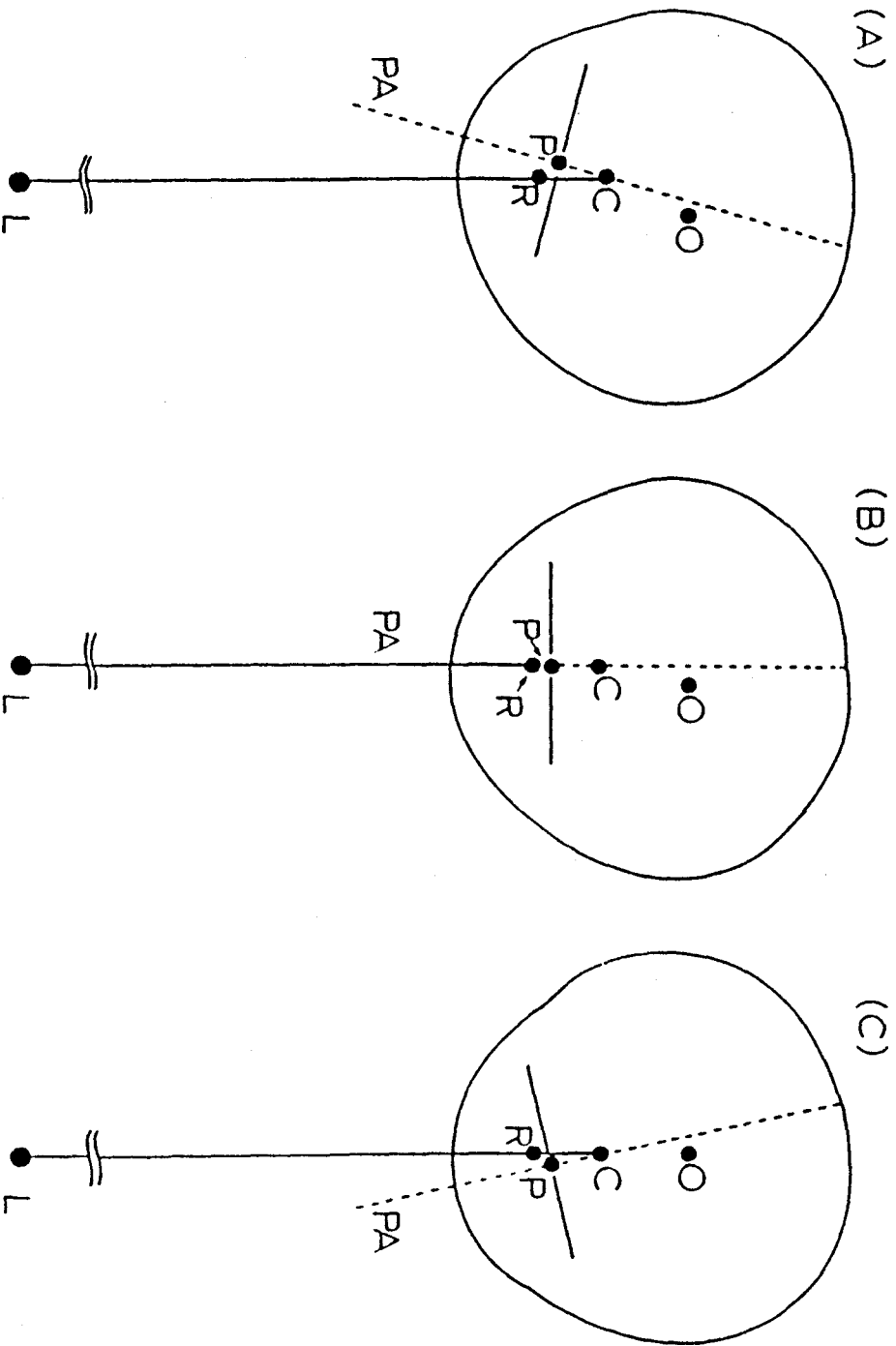


Fig. 4.3

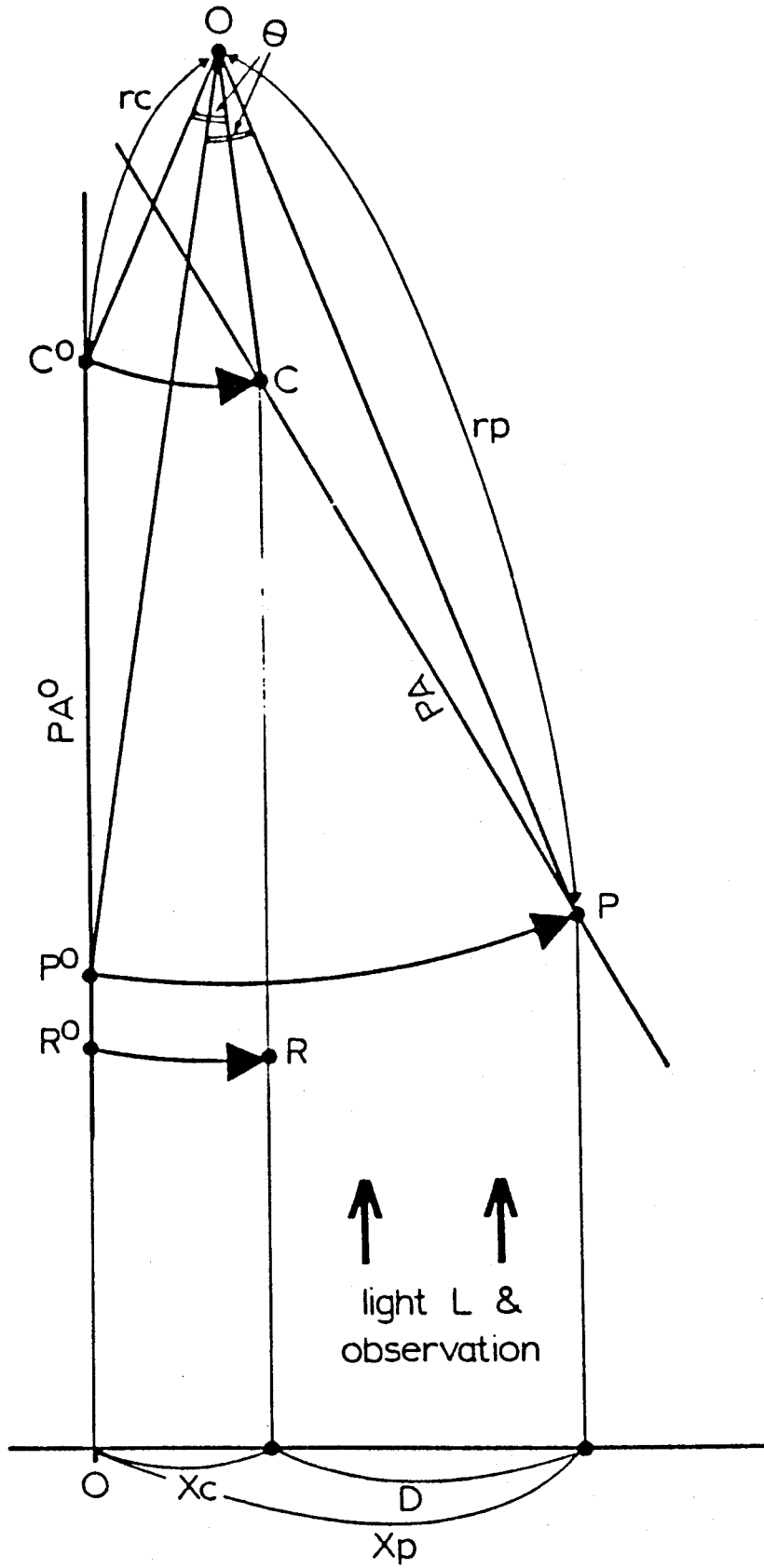


Fig.44

E06 electrode

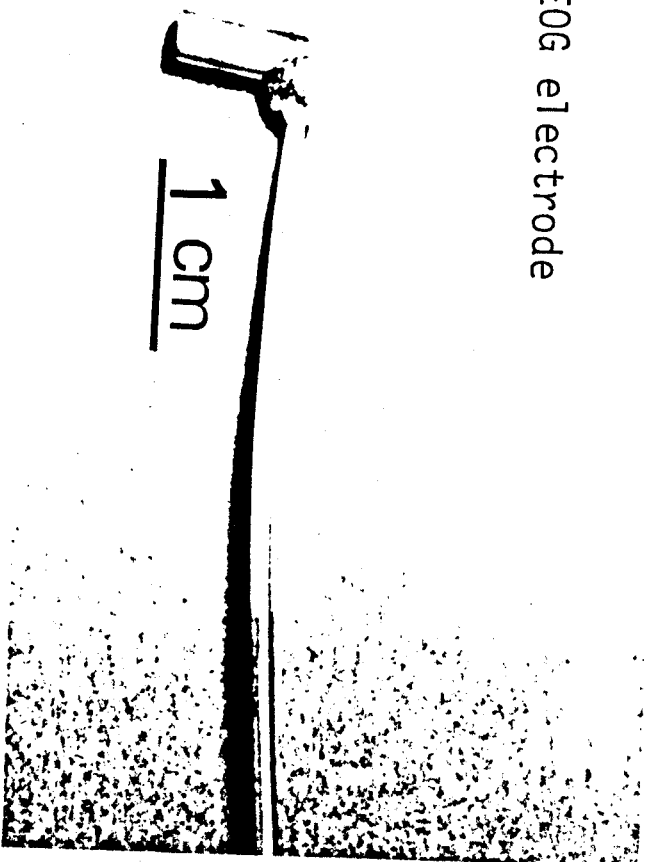
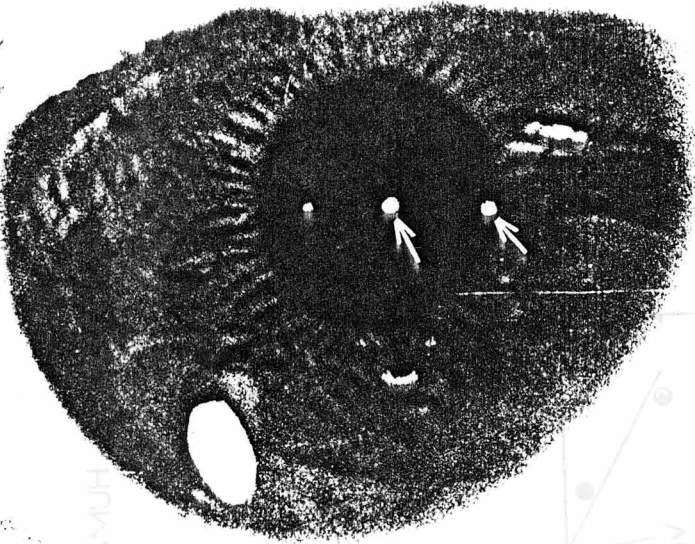


Fig. 45

A



B

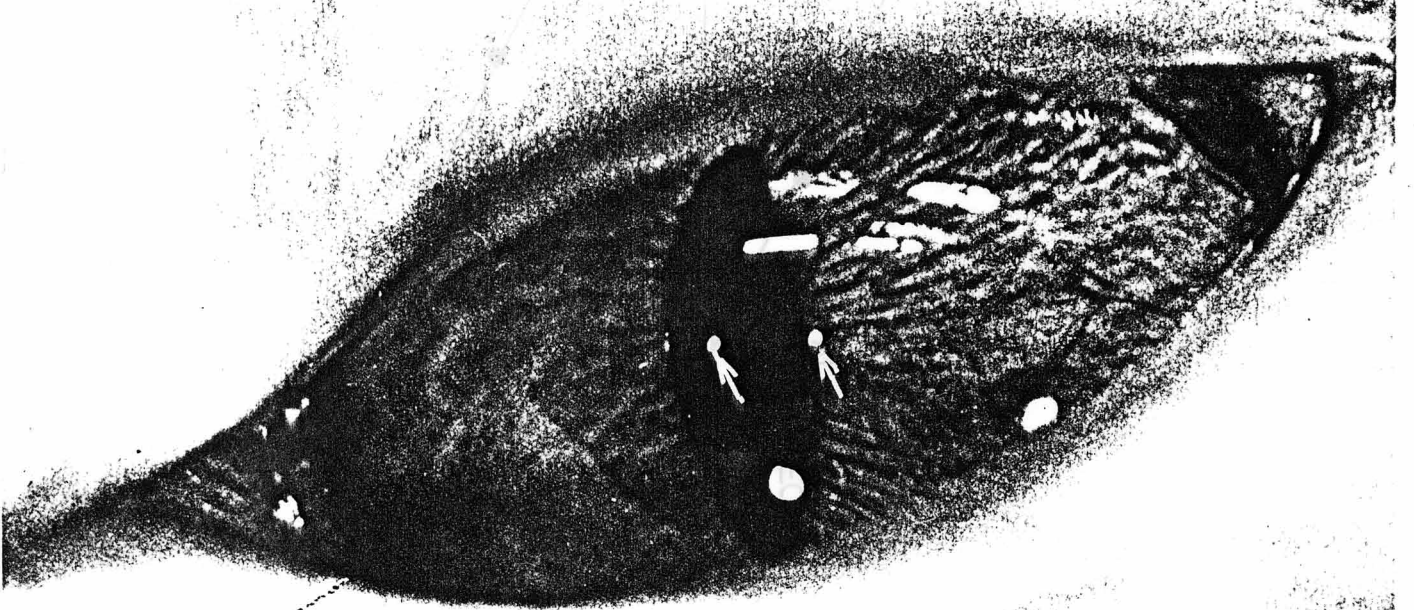


Fig.46

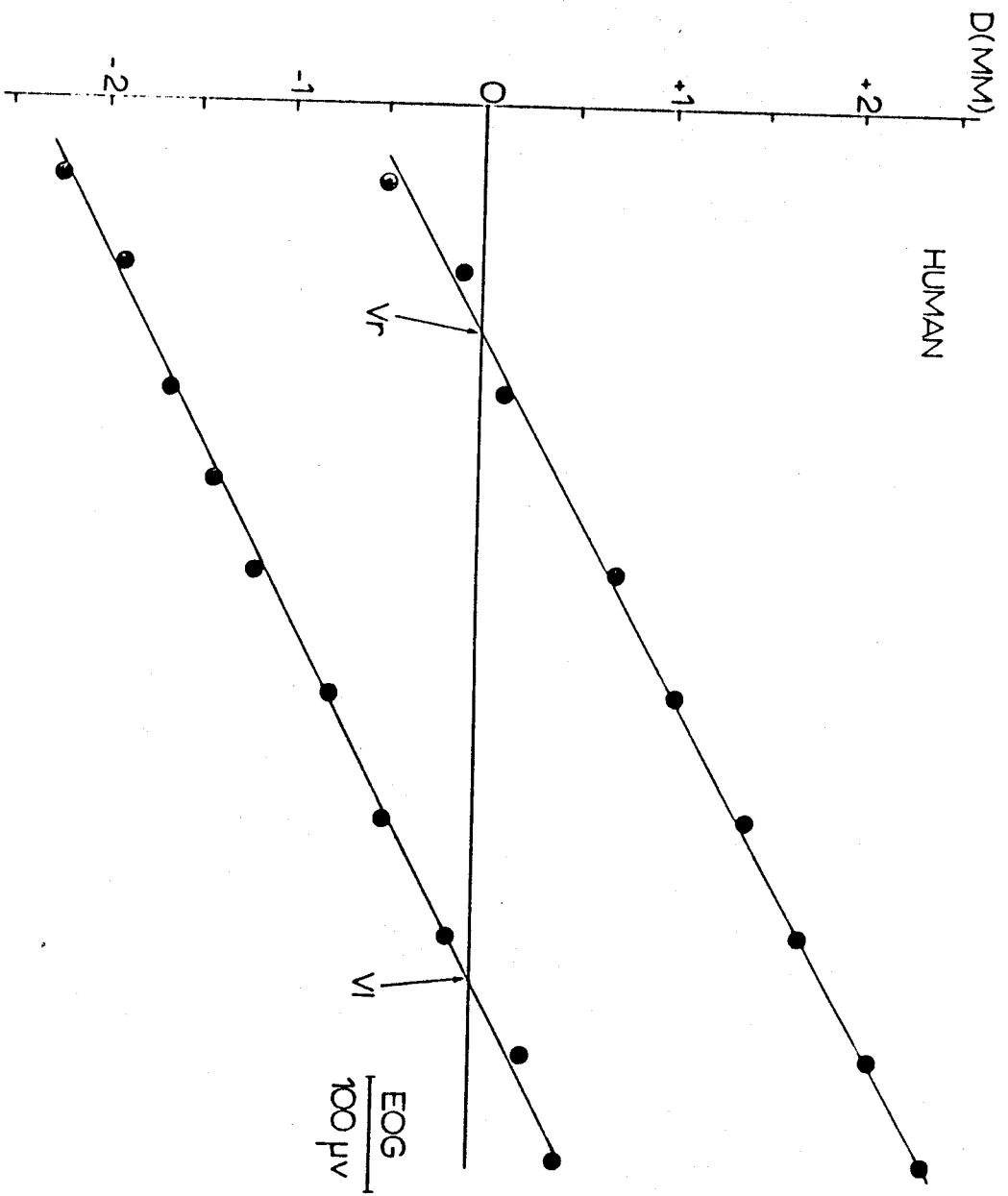


FIG. 47

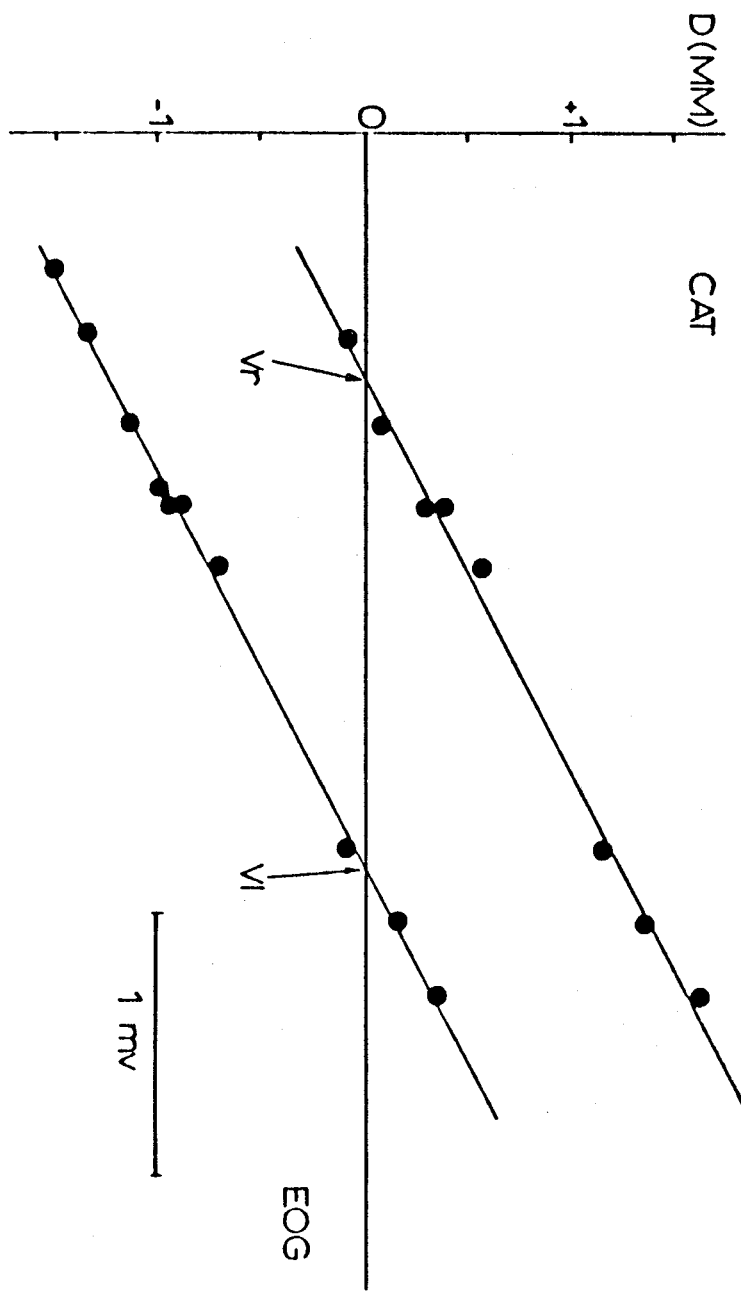


Fig.4.8

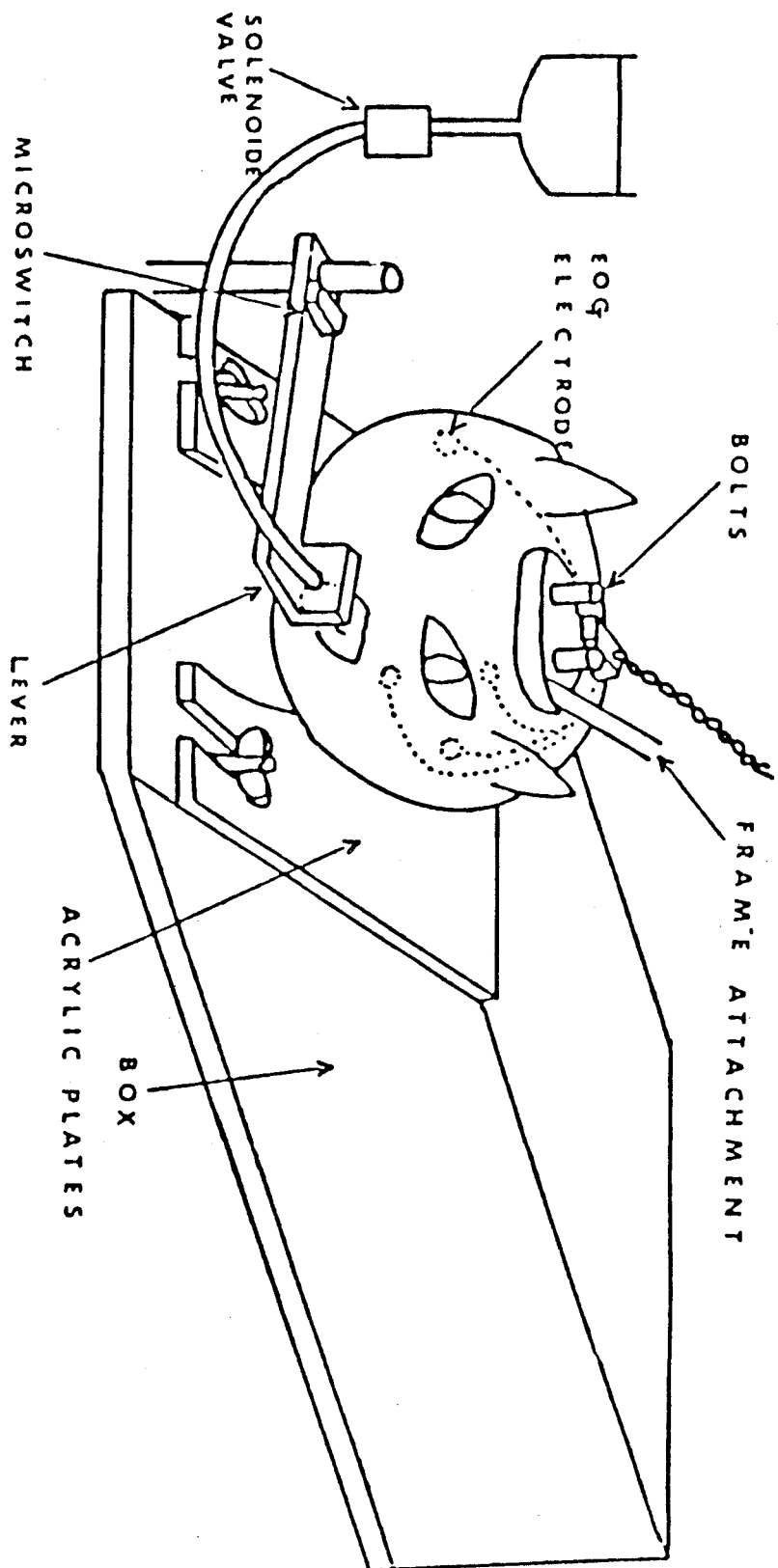


Fig. 49

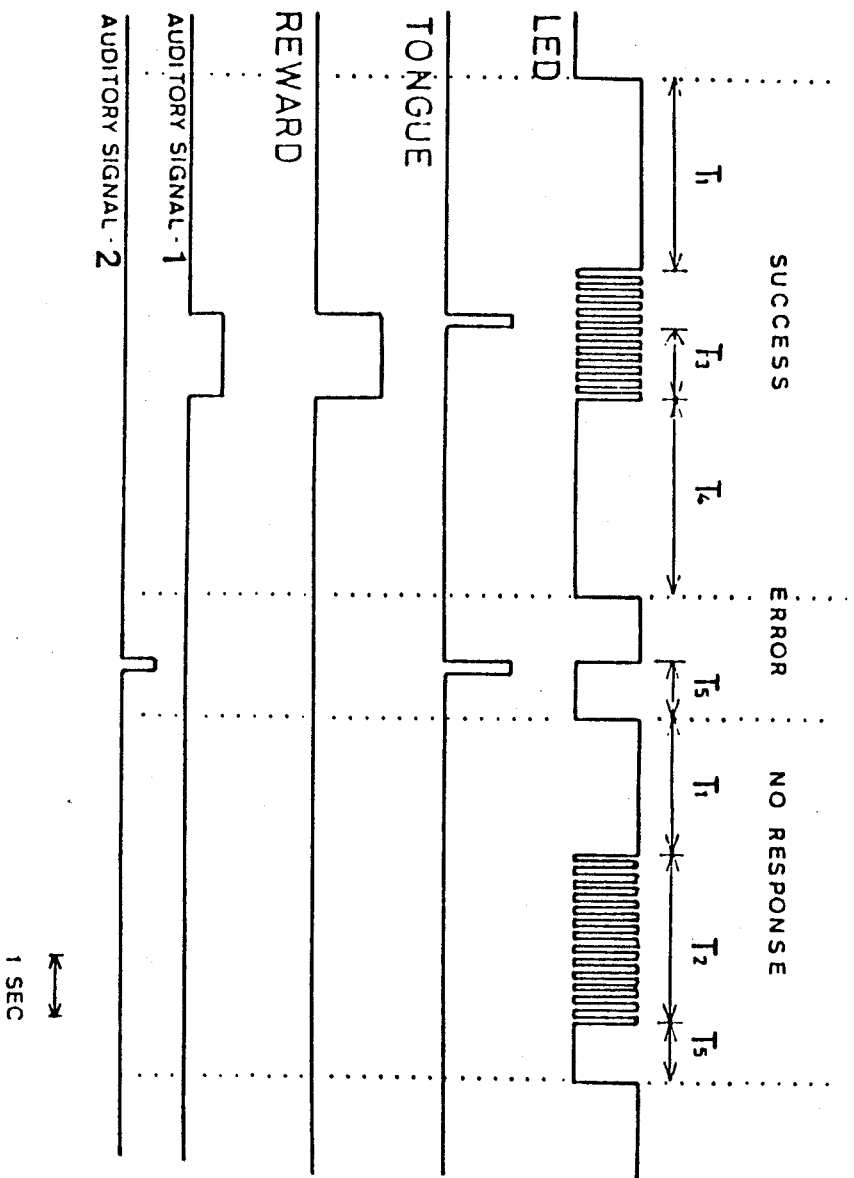


Fig. 50

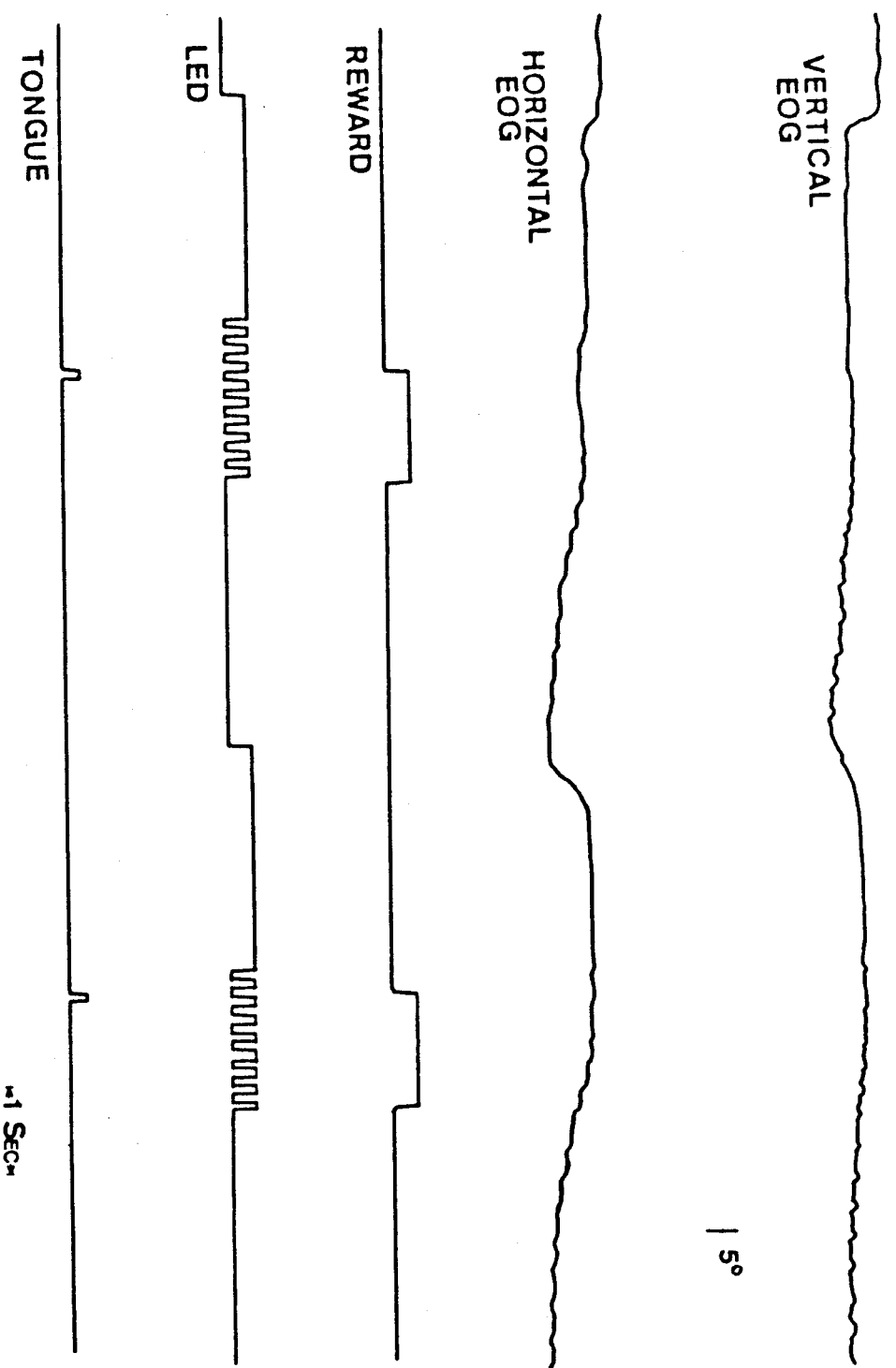


Fig. 51

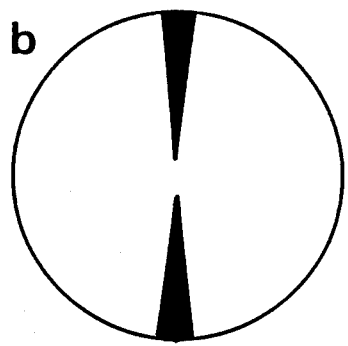
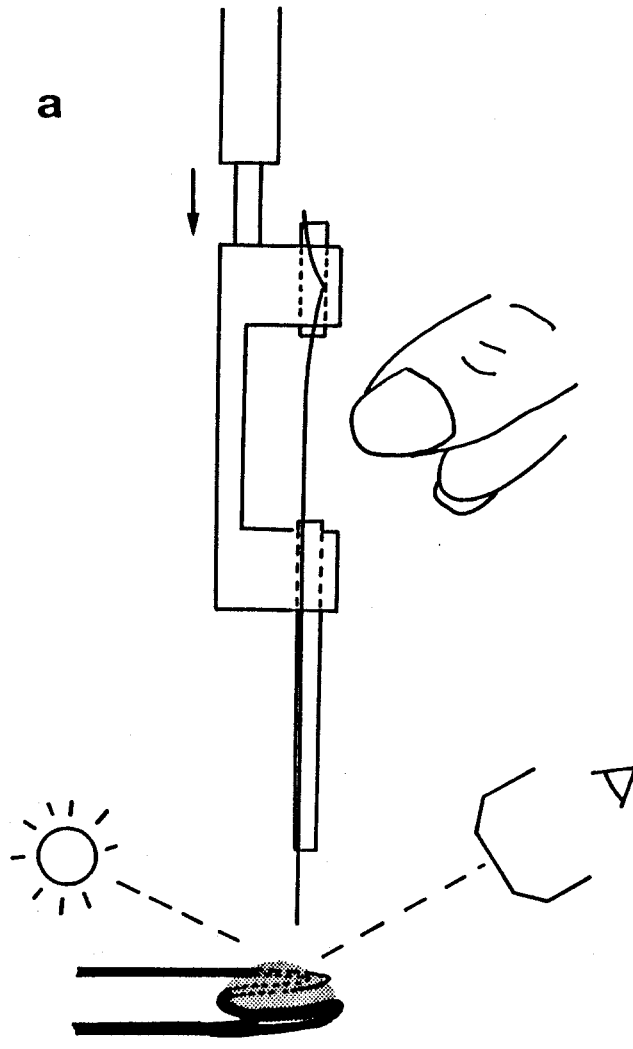


Fig. 52

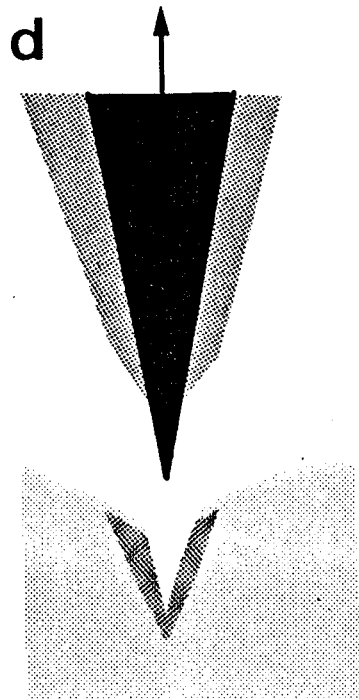
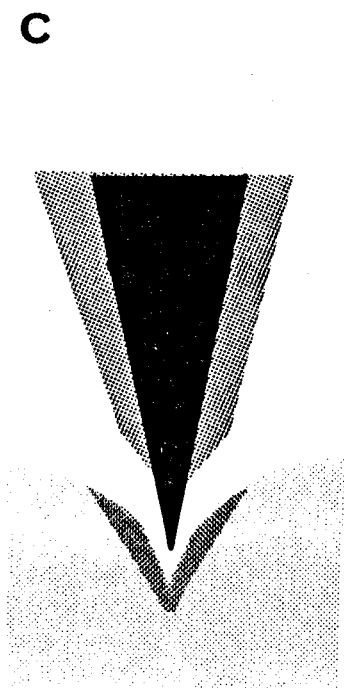
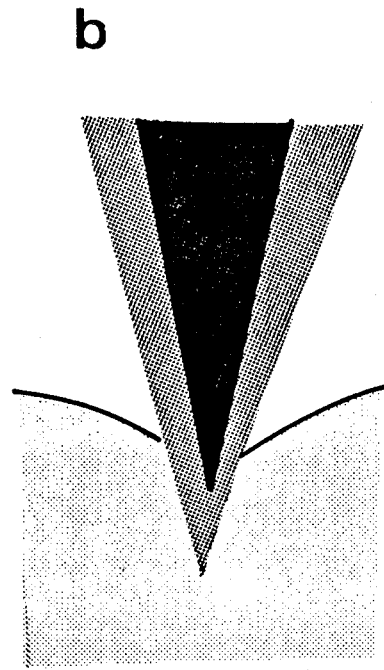
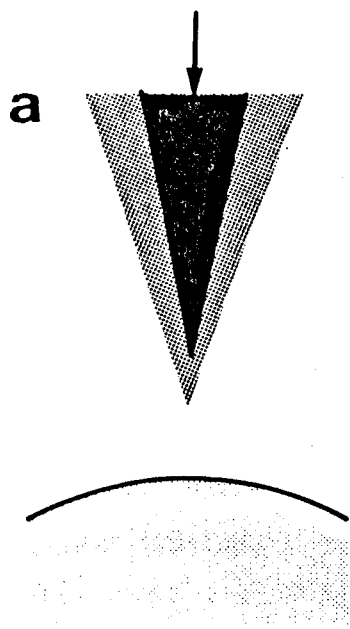


Fig. 53