

日本生理學雜誌

JOURNAL OF THE PHYSIOLOGICAL SOCIETY OF JAPAN

原 著

- 辰 渡 治 郎：大脳運動領刺激と脊髄運動ニューロン発射について……………181
- 戸塚武彦・加藤 漸・本山十三生：四季を通じてのヒゲの生長について……………194
- 合 志 式 隆：皮膚における mechanoreceptor の応答について 第2報 Receptive field 内
2点刺激の応答……………197
- 野 本 昌 弘：猿の第1次聴ニューロンの応答様式について……………211

地 方 小 学 会 報

- 第28回近畿生理学談話会 (つづき)……………231

Originals

- TATSUNO-Jiro : Stimulation of cerebral motor cortex and discharge of spinal motoneuron……………181
- TOTUKA-Takehiko・KATO-Susumu・MOTOYAMA-Tomio : On the seasonal variation of
the rate of beards growing……………194
- GOSHI-Kazutaka : Responses of mechnoreceptors in the femoral skin of the toad. II.
Response to mechanical stimuli at two point in the receptive field……………197
- NOMOTO-Masahiro : Response pattern of the single primary auditory neuron in the
monkey ……………211

附：会 報

- 第23回国際生理科学会議アナウンスメント (第3報)……………234
- 第6回国際医用電子・生体工学会議ニュース……………237
- 第9回国際癌会議……………237
- 日本生理学会会費御払込みのお願い……………238
- 正誤表 (第25, 26巻)……………238

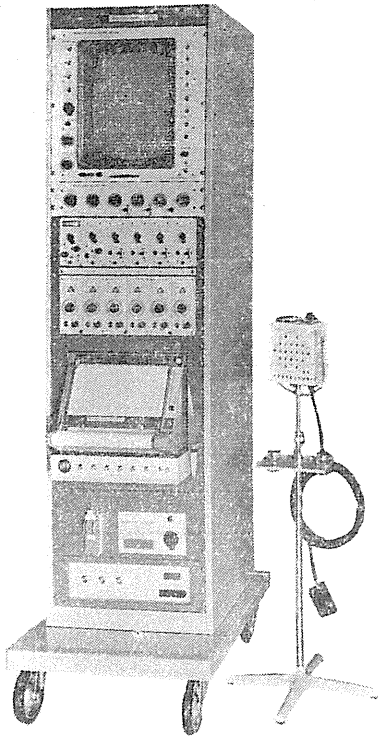
日 本 生 理 学 会

Physiological Society of Japan

医学に最高水準のエレクトロニクスを

ポリグラフ

PG-602形



ポリグラフは

脳波、心電図、血圧、心音、呼吸曲線、体温、脈波など多種類の生理現象を6素子まで同時に観測記録する総合的な監視装置です。

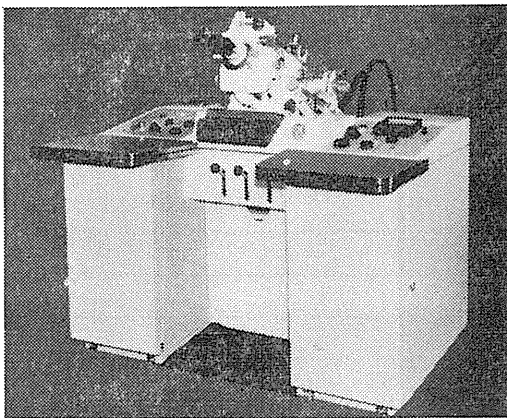
観測には残光性の16"モニターオシロスコープを用い、記録器には直記式のインク書きオシログラフ、無現像電磁オシログラフなどが組み込まれ、増幅器はブラグイン式で測定対象に応じて種々の組み合わせができます。



三栄測器株式会社

東京都新宿区柏木1-95 TEL (371) 7117~8・8114~5

機械学会賞に輝く 明石電子顕微鏡 model TRS-80



性能

分解能 10 Å
倍率 1,500~80,000
加速電圧 50KV, 80KV

TRS-80形電子顕微鏡は取扱の容易な中形でありながら大形機並みの性能を持つ新鋭機です。独創的な設計により多くの特徴を具え、機械学会賞を受賞。すでに欧米を始め世界各国で活躍をはじめています。

特徴

- レンズは横置きで固定されて居り軸調整は不要、観察にも便利です。
- オキシサイドコーダカソードの採用によって明るい像が観察でき、電子銃の寿命も長くなりました。
- 新方式の高圧安定回路と倍率プリセット方式で精度の良い写真撮影がらくにできます。
- 鏡体内に対物絞り清浄装置をもっているので1分以内で絞りのクリーニングができます。
- 豊富な附属品類が準備されているのであらゆる分野に利用できます。



株式会社
明石製作所

本社 東京都千代田区丸の内(富士鉄ビル) 電話 東京 (212) 2 8 1 1 (代表)
大阪営業所 大阪市北区絹笠町50(堂ビル第410号室) 電話 大阪 (361) 3815(直)1141(代表)
品川工場 東京都品川区東品川5丁目1番地 電話 東京 (491) 8 1 4 6 (代表)
相模工場 神奈川県高座郡座間町座間字元広野 電話 町田 (042722) 5 7 0 6・5 7 1 6

大 脳 運 動 領 刺 激 と 脊 髄 運 動 ネ ウ ロ ン 発 射

に つ い て 612.825.1:612.014.424:612.832

Stimulation of cerebral motor cortex and discharge of spinal motoneuron

辰 濃 治 郎 (TATSUNO-Jiro)*

1. The discharge of spinal motoneuron elicited by the stimulation of the motor area of cerebral cortex was recorded from the functionally isolated single fibers of the ventral roots of L7 of cats. The change of the response time was observed according to the change of the frequency and/or number of rectangular pulses of the stimulation. After tetanic stimulation of the dorsal root, the response time to the cortical stimulation changed. The response time from the stimulation of the flexor nerve of the leg to the monosynaptic reflex spike changed when the cortical stimulation was anteceded to it by various time intervals.

2. The pulse interval of the cortical stimulation had linear relationship to the response time from the beginning of the cortical stimulation to the motoneuron discharge. This linear relation was also observed after the tetanic stimulation of the dorsal root.

3. From the analysis of the effect of the tetanic stimulation of the dorsal root, it was deduced that there must be some common pathway between the neuron chain from the motor cortex to the motoneuron and that from the dorsal root to the motoneuron.

4. There are two groups in the motoneurons whose response to cortical and dorsal root stimulation was facilitated after tetanization of the dorsal root. In one group the neuron chains from the cortex had supposedly a common pathway to the spinal reflex arc composed of a lesser number of interneurons, and in these the slopes of the lines in the figures showing the relationship between the pulse interval and response time were uniform. In another group in which the neuron chain from the cortex had a common pathway to the spinal reflex arc composed of more interneurons, slopes of the lines in the figures were various and extended over from the same steep slopes as in the former group to a more gentle slope.

5. When the motor cortex was stimulated by many pulses and/or by pulses of high frequency, the time lapse of the transmission in the spinal interneuron chain was greatly reduced and it was supposed that these stimulations paved the way for the new pathway composed of lesser interneurons.

6. In the relationship between the response time of the monosynaptic reflex spike and the interval from the conditioning stimulation of the motor cortex to the test stimulation of the flexor nerve, conditioning stimulations of higher frequency elicited an earlier time course of the change of response time.

I. 緒 言

機能的に単一線維とした脊髓前根から、大脳運動領刺激により生ずる発射を導出すると、刺激の頻度や刺激波数によって刺激から脊髓運動ニューロン発射までの反応時が異なることが認めら

れる。

後根に強縮刺激を加えたあと、この反応時は様々に変化するし、また条件刺激として大脳運動領刺激を与え之と脊髓反射と組合せると、両者の間隔に応じて脊髓反射の反応時が変化する。

この研究より、それぞれの反応時の変動の機序を考え、大脳運動領皮質より脊髓運動ニューロンに至る下行路の脊髓に於ける機構を考察した。

千葉大学医学部神経精神科 (松本胖教授)

Dept. of Neuropsychiat., Chiba Univ. School of Med. Chiba, Japan

(昭和38年12月24日受付)

Ⅱ. 実験方法

実験動物は成熟したネコを用い、1%クロロローゼ、10%ウレタン混合液を4 cc/kg 腹腔内に注射して麻酔した。背面より腰部の椎弓切除術を行ない腰髄を露出し体温に温めた流動パラフィンを充たし電氣的絶縁とともに乾燥を防いだ。次いで前頭部の頭蓋骨切除を行い一側の大脳運動領皮質を露出しここにも流動パラフィンを充たした。ネコを固定した後刺激電極を設置し運動領皮質を刺激して対側大腿屈筋のもっとも著明に動く点を見出しここに刺激電極を固定した。この領域は後S字状回でそのおおよその位置を第1図に示す。刺激電極は直径約1 mmの銀球電極2個を用い、双極刺激とし、その電極間の距離は2-3 mmである。刺激は巾0.5 msecの直角波脈波の連発を用い、その刺激強度は末梢で筋収縮を起す閾値よりやや高い5-20 Vの電圧であった。

A. 大脳運動領皮質刺激の実験

大脳皮質を露出しそれと反対側の腰髄前根をL₅-S₁まで脊髓硬膜のちかくで切断した。後根は両側とも脊髓硬膜にちかく切断した。前根を機能的に単一線維になるまで細分し切断中枢端から大脳刺激で反応する前根線維を求め、大脳運動領刺激の頻度と刺激波数を変化させて刺激

を与えそれぞれの反応をこの前根で記録した(第1図 Exp A)。

B. 大脳運動領皮質刺激と腰髄後根強縮刺激の実験

分離された前根と同側の後根を刺激しその前根から反射性スパイクを導出する。またこのような反射が得られるような後根を選び出し、前根が反応をしめている限り刺激後根を細分した。

実験はまづAの試行を行い次の後根を刺激してそれぞれの反応を同前根で別個に記録する。このように対照とする反応を記録した後、後根を90秒間、250 c/s、巾0.1 msec、2-5 Vの直角波脈波で強縮刺激する。その後ただちに前の対照を得たと同様に大脳刺激及び後根刺激によって起る反応を同前根にてとらえこれと対照とを比較した(第1図 Exp B)。

C. 大脳運動領皮質刺激と大腿屈筋筋枝神経刺激の実験

大腿屈筋をもっともよく収縮させる刺激点を大脳運動領皮質に求めた後、後根を傷つけない

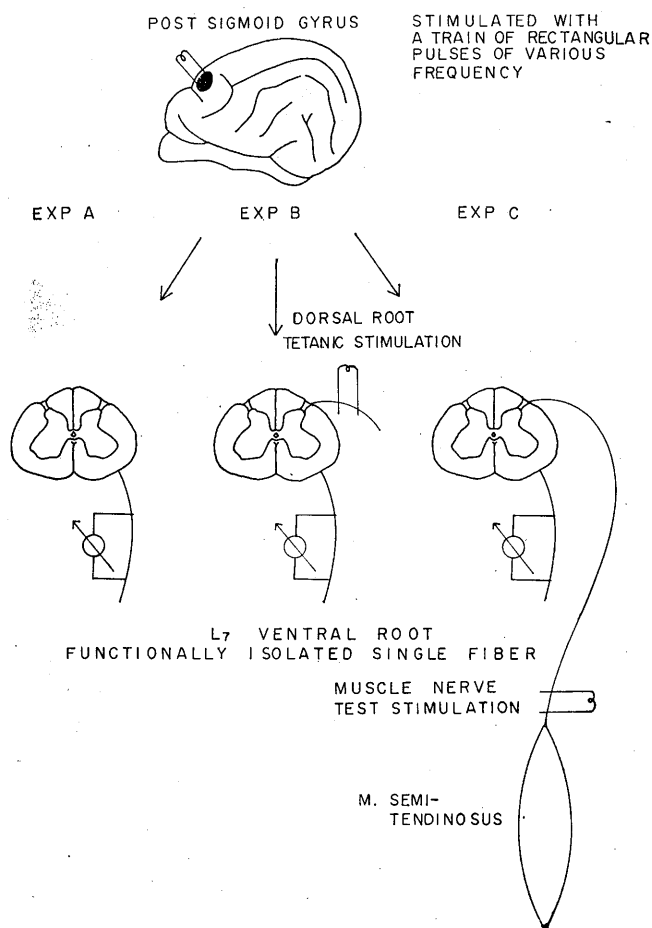


Fig. 1.

The procedures of 3 experiments. The blackened area in the drawing showing the cerebral cortex was the area where the stimulation elicited the leg movement most effectively.

ように注意しつつ腰髄前根を L_5-S_1 まで硬膜に近く切断した。大腿屈筋（主として半腱様筋）の筋枝神経に刺激電極を置き、それ以外の下肢神経は切断した。次いで前根を機能的に単一線維に分離しその切断中枢端より大脳刺激による反応及び筋枝神経を刺激して反射性スパイクの生ずる線維を求めた。運動領刺激を条件刺激とし筋枝神経刺激をそれから種々の時間間隔をおいて加え、その反応を前根から求めた。運動領刺激の頻度及び刺激波数を変えて反射の応答時の変化をみた。尚対照数例について前根を単一線維に分離せず束としての前根での反応を記録した（第1図 Exp C）。

Ⅲ. 実験成績

A. 大脳刺激の頻度及び刺激

波数と前根発射

1. 刺激頻度と反応時

大脳刺激を行う場合、単発の刺激では脊髄運動ニューロンの発射はえられない。反応を得るにはいくつかの連続した刺激が必要である。またその刺激頻度や刺激波数の相違によって運動ニューロン発射までの反応時が異ってくる。

第2図の左列は上から脈波間隔 5.0 msec の直角波脈波を2個、4.0 msec のもの3個、3.2 msec のもの3個、2.5 msec のもの4個、2.0 msec のもの5個、1.6 msec のもの6個、1.3 msec のもの7個で大脳刺激をしたときの記録であり、5.0 msec のもの2個では運動ニューロンの発射はなく、それ以外では運動ニューロンの発射がみられ、その反応時は高頻度刺激ほど短くなっている。第2図の右列は上から脈波間隔 3.2 msec のもの4個、2.5 msec のもの5個、2.0 msec のもの6個、1.6 msec のもの7個、1.3 msec のもの9個で刺激した場合で、反応時はやはり高頻

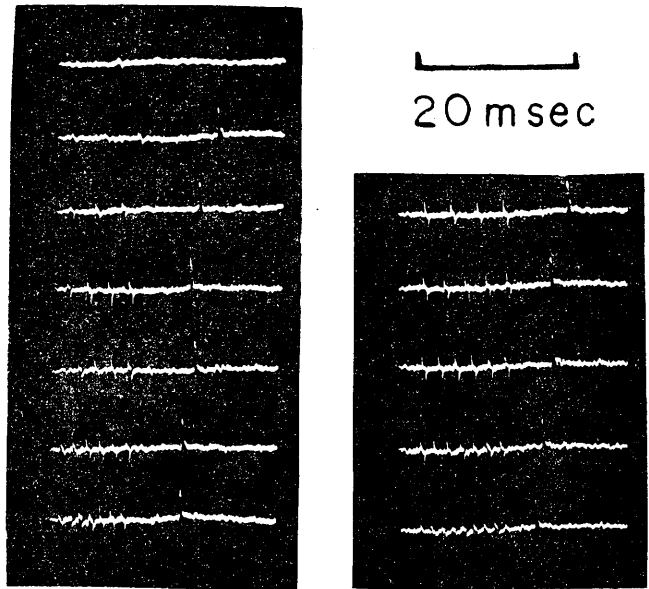


Fig. 2.

Ventral root spike and stimulation of the cortex. As shown in Fig. 1, Exp A, the cortex was stimulated with a train of rectangular pulses of various frequency and a unitary spike was led from the functionally isolated single fibers of L7 ventral root. Response time changes according to the change of frequency and/or number of pulses of stimulation.

度刺激ほど短くなっている。

刺激脈波間隔と刺激波数、それらと反応時の関係を測定31例についてみると第1表の如くなる。第1表の左列及び右列は刺激の与えられている期間がそれぞれ 8 msec 及び 9 msec の場合の測定値である。

測定された反応時の平均値を表の最下段に示したが、これらを簡単に説明するため反応時を縦軸に脈波間隔を横軸にとりて第3図にしめした。刺激脈波の間隔が短くなり、刺激頻度が増すと反応時が短縮される。測定点を結ぶと略直線をなすことが分り、その勾配は第3図A, Bに於いてほぼ等しい。

2. 刺激波数と反応時

次に刺激波数の増加即ち刺激期間の増大と反応時との関係をみた。一般にある刺激脈波間隔の脈波刺激ではそれが適当な波数にならないと反応は現われない。即ち試行回数に対する反応回数の割合を百分率にすれば（之を発射係数と

Table 1.

Response times to the stimulations of the cortex with various pulse intervals. The experiments were done at 31 functionally isolated single fibers of L7 ventral roots.

A train of pulses lasts for 8 msec in the left column (duration : 8 msec) and for 9 msec in the right column (duration : 9 msec).

pulse interval	1.0	1.3	1.6	2.0	2.5	1.0	1.3	1.6	2.0	2.5
resp. times of each fibers	13.0	13.6	14.2	15.2		13.4	14.0	13.9	14.4	15.2
	14.3	14.2	15.0	15.3		14.3	13.8	15.0	13.9	16.4
		14.2	15.1	15.3	16.6		16.2	14.6	14.6	18.1
	11.9	12.3	13.0	13.3			12.1	13.1	13.3	14.1
	12.5	13.4	14.0	14.8		12.8	13.1	14.0		14.6
	14.6	14.7				13.8	15.6			
	12.9	13.8	14.1			13.4	13.9	14.5	15.9	16.4
	12.9	13.8	14.7			13.4	13.9	14.1	15.9	16.4
	12.8	14.3					13.3		14.2	
	13.8	12.6				13.0	13.5			
	15.3	15.2	15.8			15.4	15.0	15.5	16.2	16.5
	15.2	16.3				15.2	16.5	16.8	17.2	
	15.6	15.8						17.3		
	16.5	15.8				15.5	16.2	16.7		
	15.4	15.3	13.9	14.9	14.2	14.7	14.7	16.4	15.8	15.9
		15.7	16.3	18.2		14.2	14.3	15.3	16.0	15.8
	15.1	15.2	16.1			15.5	14.3	15.2	16.5	17.7
		16.0				15.5	16.0	16.8		
	15.0	15.0	15.2			14.6	14.3	14.9	15.5	
		15.2	17.5			15.1	15.7	16.0	16.0	17.0
	15.3	15.7	15.2	16.4		15.2	15.0	15.8	15.9	15.8
	15.2	16.4	15.2							
		15.9	16.5			16.3	16.2	16.5	16.9	18.4
	15.2	15.3	15.6	16.4	16.9			15.2	15.7	16.3
			15.3			14.2	14.3	15.1	16.5	17.0
	14.2	14.2	15.8					14.3	15.7	15.7
						16.2	17.1	17.1	17.4	
	16.1	16.3					15.2	16.0		
	16.1	14.7						16.5	17.1	17.0
	15.1	15.9	15.9	17.8		16.9	17.0	16.2	18.6	18.0
mean	14.5	14.9	15.2	15.8	15.9	14.7	15.0	15.5	15.7	16.4
duration 8 msec					duration 9 msec					

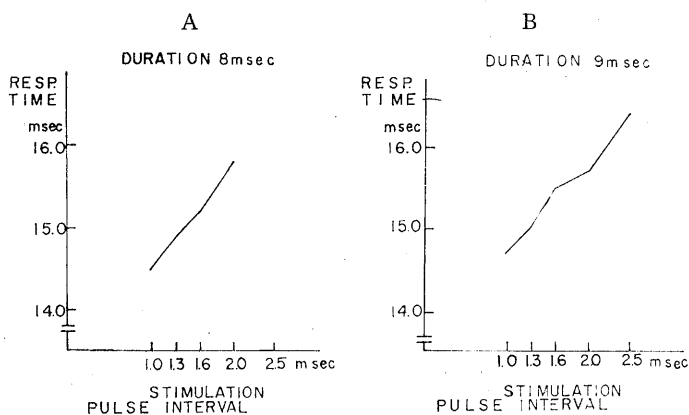


Fig. 3.

Relation between response time from the beginning of cortical stimulation to the ventral root spike and pulse interval. Mean values for response times in Table 1 are plotted. The larger the pulse interval, the larger the response time.

呼ぶ) 0% である。波数が増えればこの係数は次第に増大し遂に刺激に対していつも即ち 100% 反応するようになる。

第 2 表は脈波間隔とその波数との関係を発射係数で示した。第 2 表の第 1 列目をみると脈波間隔が 1.0 msec の場合、波数が 6 以上にならないと反応は認められない。10 の波数の刺激になればいつでも反応が現れる。全体をみると、脈波間隔が 1.0-3.2 msec の範囲では反応を得るためには少なくとも 2 個以上の波数が必要である。しかも刺激脈波間隔が 3.2, 2.5……と短縮す

Table 2.

The firing index of the ventral root fibers in response to the frequency and number of pulses of the cortical stimulation.

F. I. $\frac{\text{number of responding ventral root fibers}}{\text{number of tested ventral root fibers}} \times 100$

Number of pulse	Interval					
	1.0	1.3	1.6	2.0	2.5	3.2
1						
2					0	0
3			0	0	17	19
4			46	20	52	47
5	0	69	59	67	78	100
6	50	87	89	100	100	
7	50	92	100			
8	72	100				
9	94					
10	100					

るにつれ反応を生ぜしめるためには刺激波数を増さねばならない。間隔と波数の積は大略刺激の期間を与えるので反応が生ずるためには少くとも 5 msec 以上の期間を必要とすることがわかる。発射係数が 100% となるために間隔 1.0 msec の時は 10 個の刺激波数を必要とし、間隔が 3.2 msec のときは 5 個の波数を要した。このように発射係数は刺激波数によって異なるけれども、発射の現れたものについて、その反応時を測定し第 4 図に示した如く種々の脈波間隔の刺激で波数を増したとき反応時が如何に変化するかをみた。

刺激のはじめから前根にスパイクの現われるまでの反応時は脈波間隔が 1.0, 1.3, 1.6 のいずれの場合でも、その波数が増すにつれて最初やや増加し以後一定となる。反応時を刺激の終りから測ってみると第 4 図に示す ○-○ の範囲を除けば各々の脈波間隔に相当する時間でその反応時が短縮している。これはある波数の範囲までは波数が増加すれば反応時が僅か増加するが (●-● の範囲) それ以上の波数ではその分の刺激脈波は刺激効果に関与せず、もはや反応時には影響を及ぼさない事を示す。上記の ○ で記した点は刺激の終りから測った反応時で、その範囲内では増した波数の脈波も刺激として有効であったと考えられ、そのような有効範囲内で得られた反応時は 8 msec かそれ以上であった。又前述の発射係数が 100% である刺激によ

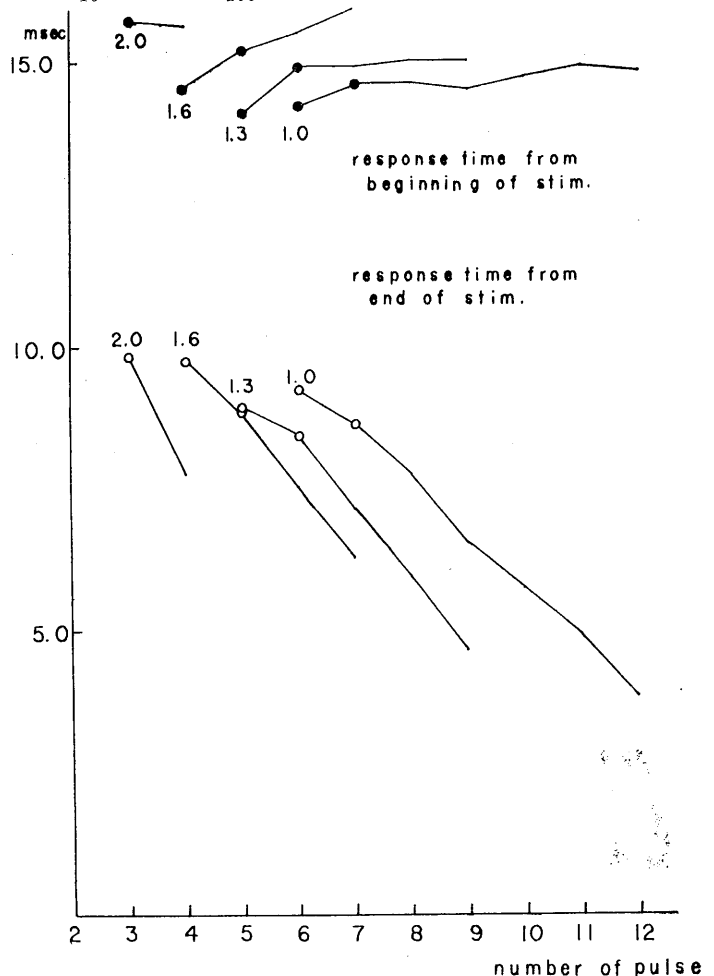


Fig. 4.

Response time and number of pulse of stimulation. In the upper part of the figure the response times measured from the beginning of stimulation of cortex are plotted. There is an increase of response time in the range (●-●) but no further increase follows in the additional ranges. In the lower part of the figure the response time from the end of the stimulation are plotted. The range (○-○) corresponds to the range (●-●). All of the response times in the range (○-○) show longer response times than 8 msec. The numerals at the head of each line in the figure show the pulse interval.

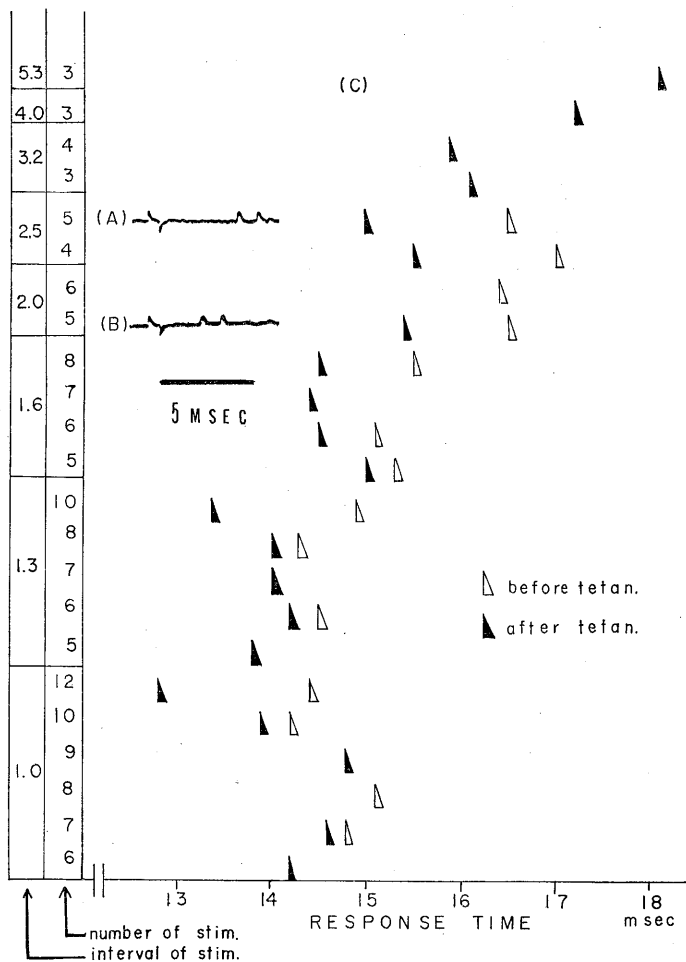


Fig. 5.

The response times of discharges of a motoneuron elicited by cortical stimulation before and after tetanic stimulation of the dorsal root in (C). Responses of the spinal reflex are to the dorsal root stimulation are shown in (A) before tetanization and (B) after tetanization. Both response times are shortened after tetanization.

Table 3.

Relation between the change of the response to dorsal root stimulation and that to cortical stimulation after the tetanization of the dorsal root in the left half of the table, and relation between the former and the response time of the spinal reflex arc in the right half. M (monosynaptic group) is the group of ventral root fibers of response times 1.3-1.7 msec to dorsal root stimulation. P (polysynaptic group) is the group of ventral root fibers of response times 4.0 msec or more.

Change of response to dorsal root stim. after tetanization	Change of response to cortical stim. after tetanization			Response time of spinal reflex arc	
	Facil	Inh	No change	M	P
Facilitate	15	0	0	5	10
Inhibit	0	3	0	0	3
No change	0	0	5	0	5
Resp appear	2	1	0		
Total	17	4	5		

り生じた反応のその反応時は5 msec より大であることも指摘するべきである。

B. 後根強縮刺激による大脳刺激-前根反応の変化

後根刺激により生ずる反射性スパイクを前根に於いて記録すると一例に於いて第5図Aの如くであるが、ここで同後根から強縮刺激を与えると第5図Bの如く応答時は短縮する。之は強縮後強化が起ったためであると考えられる。この反射弓は多シナプス径路であることは応答時より明瞭である。この強縮刺激の前後に大脳刺激を行って反応時を求めると第5図Cに見られるように両者間で反応時の変動があり、この場合の反応時は強化後短縮されている。

反応時の短縮が起る場合、之を促進と考え遅延が起る場合之を抑制と考えるならば、この場合強縮刺激によって反射弓に促進が起ると同時に大脳刺激による運動ニューロン発射にも促進が起っていることになる。

同様の実験を試行した26例の前根に於いて強縮刺激前後で後根刺激の反応に変化のあるものは大脳刺激に対する反応にも変化がみられ、逆に強縮刺激前後で大脳刺激の反応に変化がみられるのに後根刺激の応答時が変らない例は全くなかった。

後根強縮刺激後、後根刺激による反射の応答時が変化する。その変化を変化の型によって4群に分類し之と大脳刺激の反応時の変化とそれぞれどのように関連しているかを求めた。

強縮刺激により後根よりの反射弓に促進が起った群では、その15例の全例で大脳刺激の反応時は短縮し促進が起っている。

第2は強縮刺激により後根よりの反射弓に抑制が起った場合で第6図にその一例を示した。強縮刺激後は後根刺激で反射性スパイクが現れず、刺激の期間を大きくして始めて反応をみ、しかもその場合応答時は長い(第6図B)。このような強縮刺激後の状態では大脳刺激による反応時にも延長が起っている(第6図C)。これは全例中3例求められたが、大脳運動領皮質からの下行路が脊髄の抑制機構にも関連しているこ

とを示している。

第3は強縮刺激により後根からの反射の応答時に変化のなかった5例で、この場合大脳刺激の反応時にも変化がみられない。第4は強縮刺激前に後根刺激で反射性スパイクを示さなかったものが強縮刺激後に之を示すようになった3例で、この場合大脳刺激の反応時は短縮されるものも延長されるものもあった。

以上の第1, 第2, 第3の群と後根からの反射の応答時からその相互の関連をみた。後根からの反射の応答時は1.3-1.7 msecのものと、約4.0 msecからそれ以上のものに分けられる。前者は単シナプス反射に相当するものでM群とし、後者は多シナプス反射として之をP群と呼

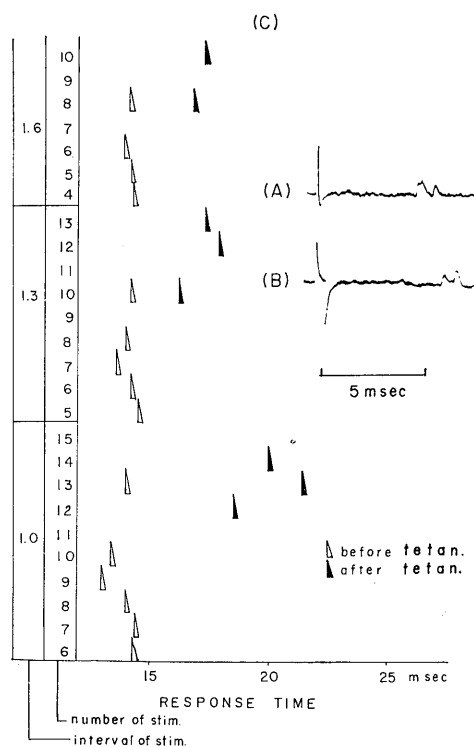


Fig. 6.

In this fiber, the response time to various cortical stimulations after tetanic stimulation of the dorsal root is lengthened. (C) The change of response of the spinal reflex arc before and after tetanic stimulation is shown in (A) and (B). After tetanization the response can not be elicited by the stimulation used in (A).

Stimulation of a much longer duration only can elicit the response (B). The response time in (B) is longer than in (A).

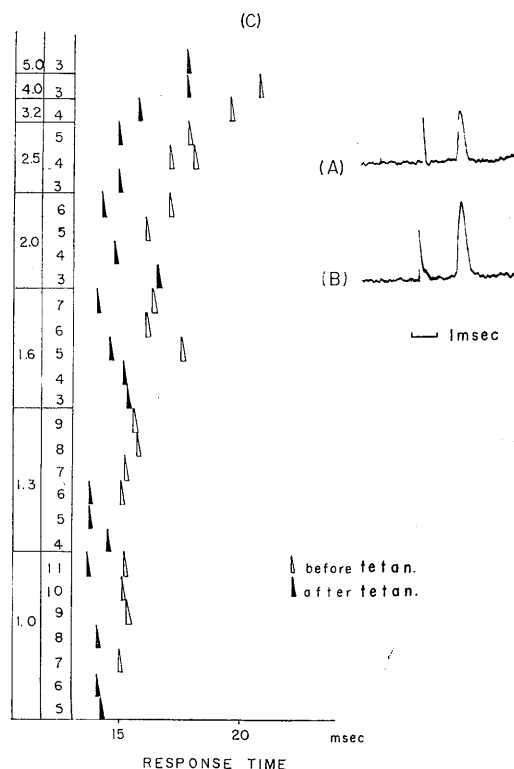


Fig. 7.

Change of response time before and after tetanization in M-group motoneuron. In fig. (A) the response to dorsal root stimulation is shown and its response time is measured as about 1.5 msec. After tetanization the amplitude of response increases. (B)

ぶ。M群は第1群にのみみられる。

M群に属する一例を第7図に示す第7図Aは強縮後の後根刺激に対する前根での反射性スパイク、同図Bは強縮後のそれである。A、Bよりわかるようにこの反射弓の応答時は強縮刺激前後で殆んど変化はないが、Bでは明らかに振巾を増し、この反射弓に促進が起ったことを示している。第7図Cは大脳刺激の反応時の短縮を示す。

M群及びP群に属する各々一例に於いて大脳刺激脈波の期間11 msecのところでは脈波間隔-反応時関係を求めた(第8図)。ここに於いてもその関係はほぼ直線的関係を示すが、強縮刺激後のそれは促進されて下部に移り、その勾配が刺激前よりも緩やかであることがわかる。又強縮刺激前後の直線の隔たりはM群の方が(第8図A) P群(同図B)より大である。

尚M群に属する他の例に於いても脈波間隔-

反応時関係を示す直線の勾配は第8図に示した一例に於ける直線の勾配にほぼ等しいのに反して、P群に属する例の同直線の勾配は非常に多様で、第8図Bに示すような緩い勾配をもつものからM群に近い勾配をもつものまで広く変化する。

C. 大脳刺激による大腿屈筋筋枝神経刺激-前根反応の変化

1. 単シナプス反射に対する大脳刺激

大脳運動領皮質を条件刺激し、それから種々の間隔で半腱様筋々枝神経を刺激すると、L₇前根よりえられる反射性スパイクの電位はかなり変動する。今筋枝神経刺激により単シナプス反射を示す前根をえらび、その刺激を閾下にすれば勿論筋枝神経刺激のみでは単シナプス反射は現われない。ここで大脳運動領皮質に適当な連発の条件刺激を加えると、両刺激の間隔が11 msec以上になると前根に反射性スパイクが現われ、

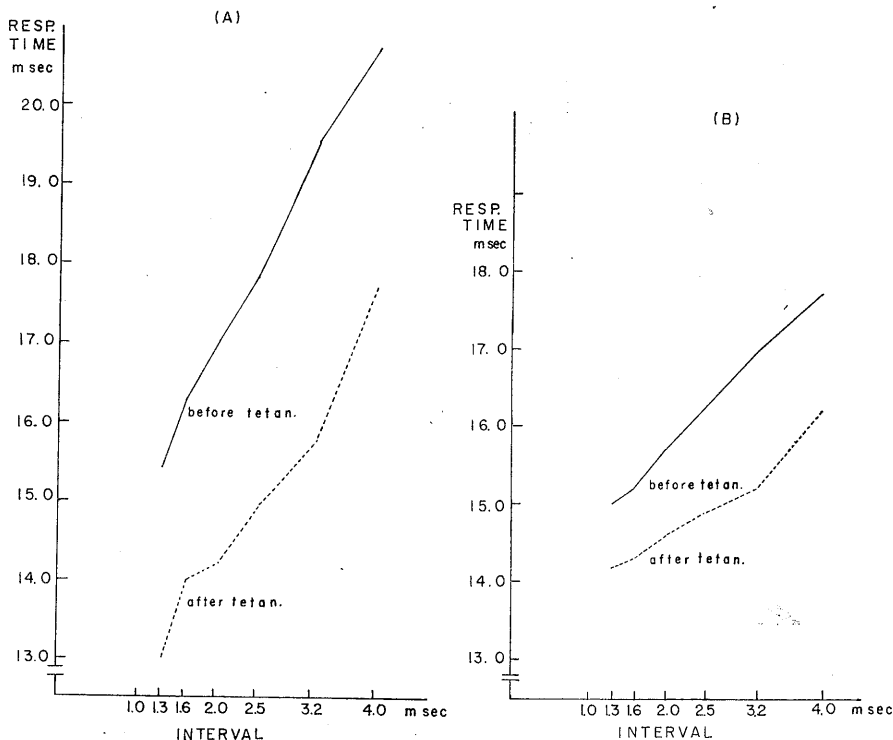


Fig. 8.

The typical relation between pulse interval and response time of M-group and P-group are shown in (A) and (B) respectively.

以後両刺激間隔の増加につれてスパイクの電位も増大し、間隔が 16 msec となる附近で最大に達する。筋枝神経刺激により生じたインプルスが脊髄に達するのにほぼ 1 msec を要するから、そのインプルスと大脳刺激により生じて脊髄へ下行路を経てきたインプルスとが交渉をもつのは大脳刺激から約 12 msec を経た時期となり、この値は従来の報告とよく一致している (第 9 図 A)。

以上束としての前根で行った試行を機能的に単一線維とした前根で行うと上記の実験とほぼ同様の経過をもって応答時の短縮がみられる。即ち両刺激の間隔が 10-12 msec より短かい間は応答がみられず、間隔が之を越すと反射性スパイクが現れるとともにその応答時は次第に短縮し、15-16 msec でもっとも短くなり略 0.2-0.3 msec の応答時の減少がある (第 9 図 B)。

この 2 つの実験から集団としての運動ニューロンが大脳刺激により促進を受けている場合は同時に個々の運動ニューロンにも応答時の短縮という促進が起っていて両者の促進の程度も略等しいことがわかる。

2. 多シナプス反射に対する大脳刺激

大脳刺激と筋枝神経刺激の間隔と応答時の関係をみたその一例を第 10 図に示す。この場合両刺激の間隔が 12 msec を越える時から応答が現われ、間隔が増加すれば応答時が短縮し 16 msec 近辺で最小の応答時を示すこと

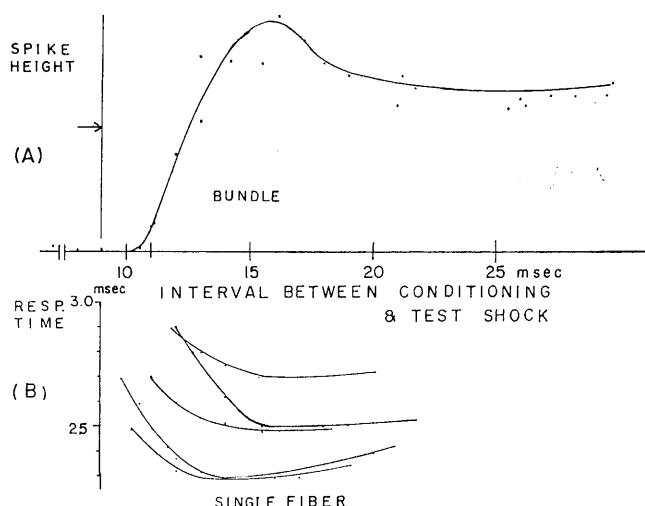


Fig. 9.

The change of spike height of the monosynaptic reflex in accordance with the interval between conditioning and test shock recorded from the bundle of ventral root is plotted in (A). The intensity of conditioning and test stimulation is just under threshold, so that the response can not be elicited so long as the interaction of the effects evoked by two stimulations does not occur. Response appears when the interval of both stimulations is longer than 12 msec, and amplitude of it is maximum at the interval of 15 msec. The arrow on the ordinate shows the spike height elicited by the dorsal root stimulation of suprathreshold intensity. (B) shows the change of response time of single fibers when the same experiment is done. The time course of the change of response time is very similar to the time course of the change of amplitude of motoneuron discharges recorded from the bundle of ventral root.

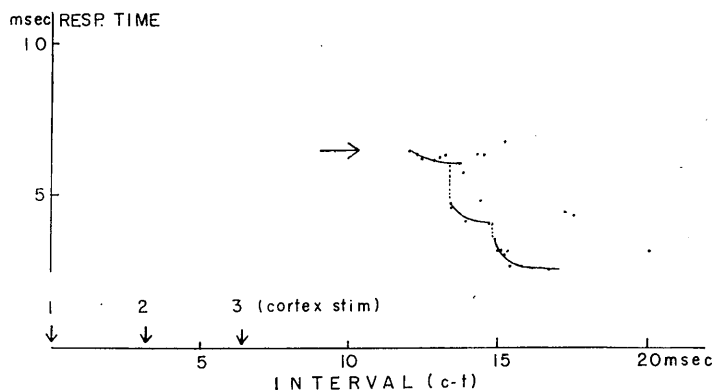


Fig. 10.

The change of response time in accordance with the interval of conditioning and test stimulation is recorded from one fiber which show polysynaptic reflex for dorsal root stimulation. Stimulation of the cortex is exhibited by arrows on the abscissa. An arrow in the middle of the figure shows the response time of the reflex elicited by suprathreshold stimulation. When interval of conditioning and test stimulation is longer than 12 msec, response appears and at 13 msec and 15 msec abrupt change of response time occurs.

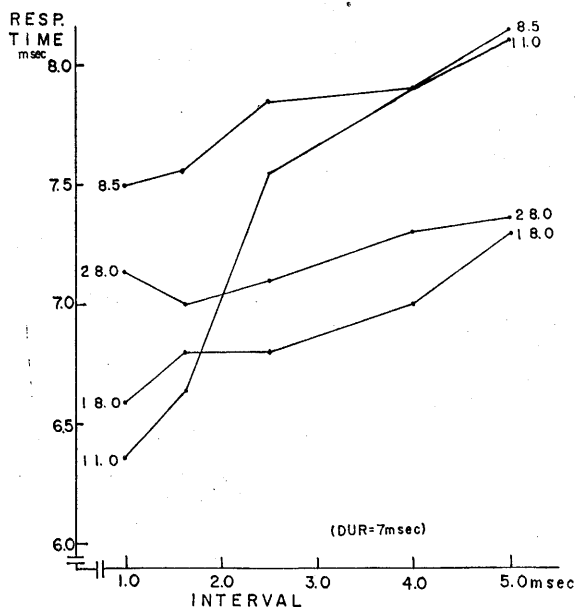


Fig. 11.

The cortex is stimulated by stimulation of a duration of 7 msec. Interval of pulses of stimulation is shown on the abscissa. The numerals in the figure show the interval of conditioning and test stimulation. The stimulation of higher frequency elicits the change of response time earlier and finishes it earlier.

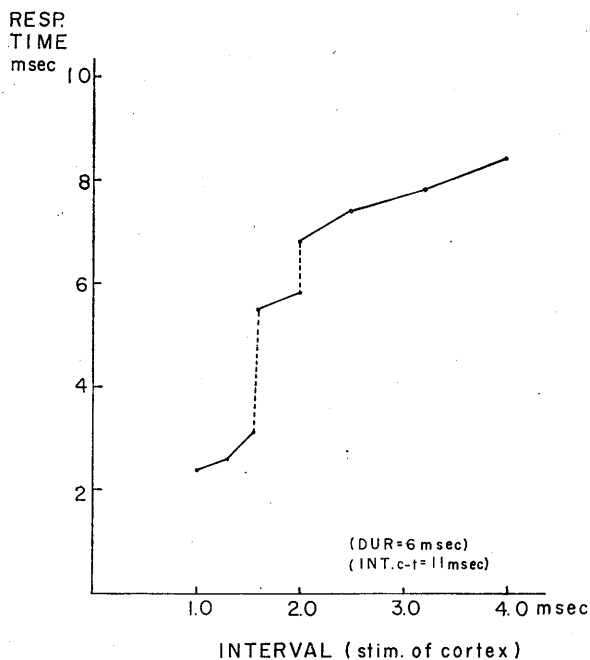


Fig. 12.

The response time of the polysynaptic reflex changes in accordance with the change of the interval of pulses of cortical stimulation. Duration of the stimulus is 6 msec. The interval fixed at 11 msec. There are jumps of response time to shorter ones in stimulation of short interval pulses.

は単シナプス反射の場合と同様である。しかしそこに到るまで応答時はまづ大約6.5 msecであったものが4.5 msec 附近へ、次いで更に 3 msec 附近へと段階的に短縮するように思われる。このような応答時変化に跳躍があるのは多シナプス反射の特長である。大脳刺激が脊髄介在 neuron をもっとも促進すると考えられる時間間隔の際に、もっとも短い応答時への跳躍が起っているとみる。

多シナプス反射応答に対して大脳刺激が之を短縮せしめるので、この大脳刺激に用いる脈波の間隔が多シナプス反射の応答時の変化と如何に相関するものかをみた。多シナプス反射の応答時が 8 msec のものを選び大脳刺激との刺激間隔 8.5 msec, 11.0 msec, 18.5 msec, 28.0 msec の場合に限定して大脳刺激の脈波間隔を変え応答時を求め両者の関係を第11図に示した。横軸に多シナプス反射応答時をとった。両刺激間隔 8.5 msec に於いては刺激脈波間隔が 1.0 msec や 1.6 msec という高頻度刺激では応答時の短縮が起る。両刺激間隔が 11.0 msec と開くと脈波間隔 1.0 msec の刺激に対する応答時の短縮は最大となる。しかし間隔 18.0 msec となると、脈波間隔 1.0 msec や 1.6 msec では応答時は再び大きくなり始める。が脈波間隔 2.5 msec とか 4.0 msec とかの刺激ではこの時、応答時の短縮が最大となる。間隔 28.0 msec の時点では全ての脈波間隔で応答時は増大にむかっている。之より明らかに刺激脈波間隔が小さいとき即ち刺激頻度大なるとき大脳刺激の効果は速やかに始まり、脈波間隔の大きな刺激波による刺激が効果を強く現わす時期にはすでに効果を減じている。

一方脈波間隔の増大により多シナプ

ス反射応答時は増加するが、その経過は滑らかではない。第12図にそのような一例を示す。これは刺激間隔 11 msec の点で大脳刺激期間 6 msec の刺激でえられたものである。脈波間隔を変えると 4.0 から 2.0 までは次第に応答時が短縮するが 2.0 では約 7 msec の応答と約 6 msec の応答の2種がみられる如く、突然応答時が短縮する。1.6でも約 5.5 msec と約 3 msec の応答時を示す2種がみられ、間隔 1.3 になれば更に之が短縮する。則ち脈波間隔が短くなってゆくと応答時の跳躍的短縮が起る。

Ⅳ. 考 察

Lloyd¹⁾ は延髄錐体を刺激して脊髄運動ニューロンの発射を生ぜしめる場合、前根で記録される発射電位の大きさが刺激の頻度によって変化することを述べている。高位中枢刺激に単発刺激を用いることは脊髄運動ニューロン発射に対しては殆んど無効であるから、高位中枢に与えられる刺激の頻度や刺激波数の脊髄機構駆動に対する特性をしらべることは、高位中枢の脊髄に対する影響を考える上で欠くべからざる前提となる。

連続する刺激を与える場合、頻度と刺激波数の他に刺激波形即ち各々の脈波の巾や強度が問題となる。ここでは刺激波として直角波を用い、その巾は一定とした。刺激強度は刺激閾値よりやや強い電圧を用い、刺激頻度と刺激波数の問題、殊に頻度の面を主として研究した。

大脳運動領皮質刺激の脊髄運動ニューロンに対する影響をみた研究は意外に少ないが、その理由の1つには大脳皮質刺激が刺激点以外に波及したり二次的影響が大脳の他の機構を活動せしめたりする可能性があり、その結果かなり実験結果が動揺する難点があるためと考えられる。之はある程度避けられない事実として大数例の結果から平均的な結論をひきだすことによりこの点を克服しようと試みた。

運動ニューロンの活動を前根で検する場合、従来束としての前根を取扱った研究が多いが、この場合はあくまでも運動ニューロンが集団として

取扱われている点は留意されねばならない。本実験は前根の機能的単一線維を分離し単体として運動ニューロンの活動を記録し、それを問題とした。上位中枢の刺激により脊髄運動ニューロンに促進が起る場合、集団としての促進とその機を一にして単体に対しても促進が起っているか、またそれが如何なる形で起きているかという点は一応問題となる。Eccles²⁾ によれば運動ニューロンが促進又は抑制的影響をうけるとき膜電位の脱分極又は過分極が生じているという。故に促進が起っている場合は細胞の発射を惹起する限界値に膜電位が近づいている訳で、この時ある一定の刺激をうければ速かに発射が起る。即ち反応時は短縮してくるのである。逆に反応時の短縮から単体としての運動ニューロンの促進を推定するのも正しいと考えられる。実験成績ⅢCでは中枢刺激が脊髄単シナプス反射を促進せしめる場合に、束としての前根の集合的電位の大きさの変動と単一線維とした前根よりみた単体としての運動ニューロンの反応時の変動とはきわめてよく一致していることをみた。脊髄反射を単一線維としての前根でとらえた本間³⁾ の研究を考慮するとき大脳運動領皮質刺激による脊髄運動ニューロンの促進も亦集団と単体での現象が同時に併行して起っていると考えてよいことがわかる。

実験成績ⅢBに示したように、強縮刺激により生じた後根-前根の反射弓に於ける促進・抑制がその強縮刺激の前後で大脳運動領皮質から下行路に起った促進・抑制と一致しているという事実は2つの径路が運動ニューロンに到る前に共通路を有することを考えさせる。この推論は次のような論拠にもとづく。今後根より与えた刺激により単一線維の前根から反射性スパイクがえられればその後根と前根とは1つの反射弓をつくっている。ここでその後根に強縮刺激を与えれば、その後根に於いてこの反射伝達の応答時が変化する。即ち強縮後強化が生じたのである。これは従来の研究により運動ニューロン前の反射径路⁴⁾⁵⁾ に於いてそのシナプス前線維の径の増大や⁴⁾ 終末ボタンの膨化が起るためであ

る⁶⁾事が明らかにされている。しかるにこの強縮刺激前後で大脳刺激の効果が変るとすれば、この変化をもたらす原因は強縮刺激以外には考えられず即ち上記の反射径路に於ける変化以外には考えられないから、之が大脳運動領よりの下行路が運動ニューロンに到るまでの径路に於ける変化をも惹起している、換言すれば両者は脊髄のニューロン回路中で共通路を有することが結論される。

刺激脈波間隔の増大と反応時の延長がほぼ直線的関係を示すという実験成績Ⅲ Aの事実は脊髄機構が強縮後強化を受けた場合にも受けない場合にも共に認められる。この関係はシナプス伝達を考える上で重要な後シナプス膜の閾値とその脱分極の過程を内在していると考えられる。Lundberg⁷⁾は脊髄介在ニューロンの細胞内電極による膜電位の記録で大脳皮質に与えた1個1個の刺激に応じて一定の脱分極が生ずることを観察している。この脱分極が限界値に達して介在ニューロンの発射を起し之が引金となって運動ニューロンに発射が起ると考えられる。シナプスを通過するに要する時間はその閾値と脱分極の起る早さに関係する事も明らかである。この実験で大脳刺激の反応時は脊髄で数多くのシナプスを通過する時間の総計に関連し刺激脈波間隔は脱分極の早さに関連すると考えられるから脈波間隔-反応時関係を示す直線の勾配はその回路のシナプス伝達の特性をしめす重要な値となる。この勾配が強縮刺激前後及び共通路を有する反射弓によって異なることは、それぞれのシナプス径路の脱分極の過程及び閾値の差を示すものと考えてよいと思われる。

実験成績Ⅲ Bに述べたごとく、多くのシナプスよりなる反射弓のP群と、少ないシナプスよりなる反射弓のM群とに於いて、その強縮刺激前の刺激間隔-反応時関係を示す直線の勾配を比較するとき、M群の勾配が略等しいのに対しP群の勾配が多様性を示すことはP群に於けるシナプス径路の脱分極の過程及び閾値の多様性を意味するもので恐らく錐体路が介在ニューロン鎖のいずれに結びつくかによるものではないか

と推測される。

いづれにせよ本実験で用いた刺激に関しては、ある頻度の刺激が皮質細胞の発射に特別の効果をもつということは考えられず、寧ろ個々の刺激はほぼ同一の刺激効果を脊髄に与えるものであることが推論される。

Lloyd は多シナプス径路では強縮後強化の効果が明瞭でないと述べている⁴⁾が、本実験では強縮刺激によりかなり多くの率で(80%)反応時の変化がみられた。この実験結果の相違は一つには彼の実験がその効果を束としての前根で記録したため強縮刺激により駆動された促進作用と抑制作用とがその効果を相殺したことが考えられ、他の1つには本実験では90秒持続の強縮刺激を与えたのに対し彼の場合は30秒間の刺激であり多シナプス径路のごく一部にしか強縮後強化を起さしめ得なかったのではないかと考えられる。

強縮刺激前後での刺激脈波間隔-反応時関係を示す直線の距たりがP群に於いてはM群に比べて小さいものがあることは、それらの多シナプス径路では強縮後強化の効果が分散されてしまったのではないかと推測される。

実験成績Ⅲ Cに述べたように大脳刺激の効果が運動ニューロンに生ずるのは刺激後12-13 msecである。解剖学的に明らかにされている様にネコでは大脳皮質運動領から脊髄の下肢の運動細胞に直接投射する線維はなく⁸⁾、錐体路の伝導速度⁹⁾からいっても直接の投射があるとするればこの反応時は長すぎる訳である¹⁰⁾。Lloydによれば延髄錐体刺激後4.5 msecで脊髄後柱でその反応をみている¹¹⁾、Lundbergは大脳運動領皮質刺激で腰髄に伝導するまでの時間は5 msecと報告している⁷⁾。之を考えれば大脳刺激の最初の影響が脊髄に及んでから運動ニューロン発射を生ずるまで7-8 msecを要していることになる。

しかるにLloydは刺激波数を増すと介在ニューロンを通過するに要する時間が短縮することを見出している。本実験でもこの想定を必要とする事実を見出した。実験成績Ⅲ Aで刺激波数を

増すと運動ニューロンの発射係数が増加する範囲は脈波間隔 1.0 msec では波数10, 1.3 msec では 8, 1.6 msec では7であるが, これらの場合その最後の刺激により大脳皮質から生じたインプルスが脊髄に到達するのは伝導時間を 5 msec とすると運動ニューロン発射の約 1 msec 前ということになり, この様な場合脊髄内でより短い径路が疎通されるかシナプス伝達がかきわめて速やかに起るかが要請されるが, 実験成績ⅢCで多シナプス径路を問題とした場合述べたように, 刺激頻度を大とすると反応が跳躍的に小さくなることから高頻度刺激はシナプスのより少ない径路を疎通させることがあると考えるのがより確からしい。

V. 結 論

種々の頻度及び刺激波数の直角波脈波で大脳運動領皮質を刺激し脊髄運動ニューロンの発射を機能的に単一線維とした腰髄前根より記録しその反応時の変化を研究した。更に後根より強縮刺激を加えた場合の反応時の変動を検討し, 加えて大腿屈筋筋枝神経刺激による単及び多シナプス反射に対し之に種々の時間間隔で先行させた大脳運動領皮質刺激がその応答時を如何に変化せしめるかを明らかにした。

1. 大脳運動領皮質刺激の脈波間隔と運動ニューロン発射迄の反応時は略比例関係を有する。

2. 大脳運動領皮質よりの下行路は腰髄内で, 運動ニューロンと反射弓を作る回路と結びつく。

3. 刺激頻度大で刺激波数の多い直角波脈波を大脳刺激に用いた場合, 脊髄内のニューロン連鎖を通過するに要すると考えられる時間はきわめて短縮しシナプスの少ない径路が疎通されたことを推測させる。

4. 大脳運動領皮質よりの下行路が多シナプ

ス反射弓と共通路をもつ場合, その刺激脈波間隔-反応時間関係をしめす直線の勾配は多様である。

5. 大脳運動領皮質刺激と大腿屈筋筋枝神経刺激の間隔を種々に変化させた場合, 大脳運動領皮質刺激の刺激頻度大なるほど応答時変化の時間経過は速やかである。

稿を終るに当り終始御懇篤なる御指導と御校閲を賜った松本胖教授に厚く御礼申上げるとともに, 本研究の遂行中直接御指導を頂きたえず御鞭撻下さった本学第1生理教室本間三郎助教授に衷心より感謝の意を表する。

文 献

- 1) Lloyd, D. P. C. (1941) The spinal mechanism of the pyramidal system in cats. *J. Neurophysiol.* **4**, 525-546
- 2) Eccles, J. C. (1957) *The Physiology of Nerve Cell*. The Johns Hopkins Press
- 3) Homma, S. (1963) Phasic stretch of muscle and efferent impulse transmission in tonic and phasic motoneurons. *Jap. J. Physiol.* **13**, 351-365
- 4) Lloyd, D. P. C. (1949) Post-tetanic potentiation of response in monosynaptic reflex pathways of the spinal cord. *J. gen. Physiol.* **33**, 147-170
- 5) Wall, P. D. and Johnson, A. R. (1958) Changes associated with post-tetanic potentiation of a monosynaptic reflex. *J. Neurophysiol.* **21**, 148-158
- 6) Eccles, J. C. and Rall, W. (1951) Effects induced in a monosynaptic reflex path by its activation. *J. Neurophysiol.* **14**, 353-376
- 7) Lundberg, A., Norrsell, V. and Voorhoeve, P. (1962) Pyramidal effects on lumbo-sacral interneurons activated by somatic afferents. *Acta physiol. scand.* **56**, 220-229
- 8) 川名悦郎 (1963) 知覚運動領野の投射 神経研究の進歩 **7**, 464-484
- 9) Bishop, P. O., Jeremy, D. and Lance, J. W. (1953) Properties of pyramidal tract. *J. Neurophysiol.* **16**, 537-550
- 10) Preston, J. B. and Whitlock, D. G. (1960) Precentral facilitation and inhibition of spinal motoneurons. *J. Neurophysiol.* **23**, 154-170

四季を通じてのヒゲの成長について 612.799

On the seasonal variation of the rate of beards growing

戸塚 武彦・加藤 漸・本山 十三生
(TOTUKA-Takehiko · KATO-Susumu · MOTOYAMA-Tomio) *

In order to study the seasonal variation of the rate of beards growing, the author shaved his beards on the fixed portion of his chin at the interval of one to two weeks, and measured the length of them.

Curved beards were assumed to be an arc of a circle, and were calculated from the longitudinal length and width. The mean value of the rate of beards growing was about 0.41 mm. per day for all season of a year. Seasonal variation of the growing could not be significant statistically, though a slight positive correlation ($=0.30$) was observed between the rate of growing and the mean temperature of the same period of successive shaving.

緒 論

毛の伸びについては F. Huchs¹⁾ は季節の影響を受けないと云っている。R. T. Seymour²⁾, E. Viot³⁾ は 1 日の温度変化によっては成長率は変らないと云っているが、しかし P. Eaton & M. W. Eaton⁴⁾ は 1 年間のヒゲの月間成長率は月間平均温度に関係があると云う。

ヒゲの成長とフケについては最近小野, 安部⁵⁾⁶⁾ の業績があるが本研究は単にヒゲの長さの成長について行った。

実験材料, 実験方法

本実験は昭和29年2月より同30年3月までの1年間余に涉って行われた。ヒゲを剃った間隔は1-2週毎である。実験材料としては著者の1人(年令38才, 男子, 体重74 kg, 身長174 cm)のアゴの一定部位, 即ち口角の下部で口を半開にすると比較的平坦になって剃り易い部位のヒゲを直径約3 cmの円形状に残して他の部を綺麗に剃り取り (Fig. 1), 最後に残した部をよく切れる西洋剃刀で一氣に剃り落して, その中から25本を任意に抽き取り実験材料として測定した。

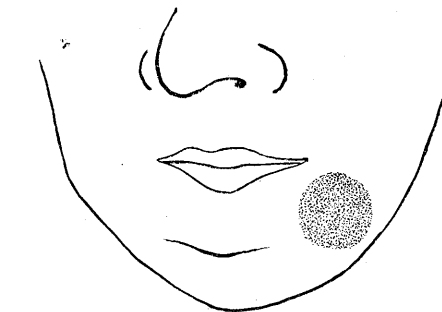


Fig. 1.
Shows a portion of beards of chin.

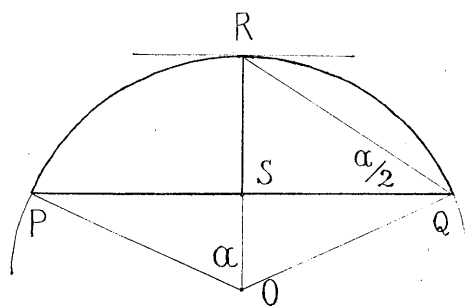


Fig. 2.

For curved beards, if arc $PQ = \hat{PQ}$, $PQ = l$, $RS = a$ and $\angle POR = \alpha$, then there are $\hat{PQ}/l = \alpha/\sin$ and $l/a = 2 \cot \alpha/2$.

彎曲したヒゲの長さについてはそれが円周の一部分であると見なして直線の長さに換算した。Fig. 2 に於いて, 円O, 円周上の2点をP, Qとし直線PQに平行なる直線が円Oに切

* 日本医科大学第1生理学教室
1st Dept. Physiol., Nippon Med. School
〔昭和38年12月16日受付〕

する点をR, PQの中点をSとし,

弧PQ= $\hat{l}$, PQ= l , RS= a , $\angle POR = \alpha$ とすれば,

$$\hat{l}/l = \alpha/l \sin \alpha$$

$$l/a = 2 \operatorname{cat} \alpha/2$$

となる.

従って, α , $\hat{l}/l$, 及び l/a との間の関係は Table 1 となり $\hat{l}/l$ と l/a との間の関係は Fig. 3 となる.

故に, a および l を実測して l/a を知り, Fig. 3 により $\hat{l}/l$ を求め, $\hat{l}$ を計算することが出来る.

実験結果

或る一定の期間に於けるヒゲの伸びの日平均, 及びその期間に於ける気温の日平均を Table 2, これを図示すると Fig. 4 となる.

四季: 春 (3月-5月), 夏 (6月-8月), 秋 (9月-11月), 冬 (12月, 1月, 2月) の平均を Table 3 に示す.

考 按

Fig. 4 を見るに, 月別では6月, 9月, 1月に於いて凸, 3月, 7月, 10月に於いて凹であるが, 此等の凸凹については平均値に対して有意義な差違を認めることは出来ない, 但し 21-31/V に於ける 0.29 mm は統計的にはこの群から除外しなければならない [$F_0 = 12.82$, $F_{3,13} = 7.47$ (0.01)], しかし前後の関係により考慮するに材料を取る時の不手際によるのであろうとも思われる. ヒゲの伸びと気温と

Table 1.

The numerical relation between, $\hat{l}/l$ and l/a in the figure 2.

α	$\hat{l}/l$	l/a	α	$\hat{l}/l$	l/a	α	$\hat{l}/l$	l/a
2°	1.00020	114.58	22°	1.02500	10.29	58°	1.19367	3.61
3°	1.00045	76.38	26°	1.03516	8.66	62°	1.22555	3.33
4°	1.00080	57.27	30°	1.04719	7.46	66°	1.26093	3.08
6°	1.00018	38.16	34°	1.06119	6.54	70°	1.30014	2.86
8°	1.00326	28.60	38°	1.07730	5.81	74°	1.34359	2.65
10°	1.00510	22.86	42°	1.09550	5.21	78°	1.39177	2.47
12°	1.00735	19.03	46°	1.11610	4.72	82°	1.44524	2.30
14°	1.01002	16.29	50°	1.13919	4.29	86°	1.50465	2.14
18°	1.01664	12.63	54°	1.16497	3.93	90°	1.57080	2.00

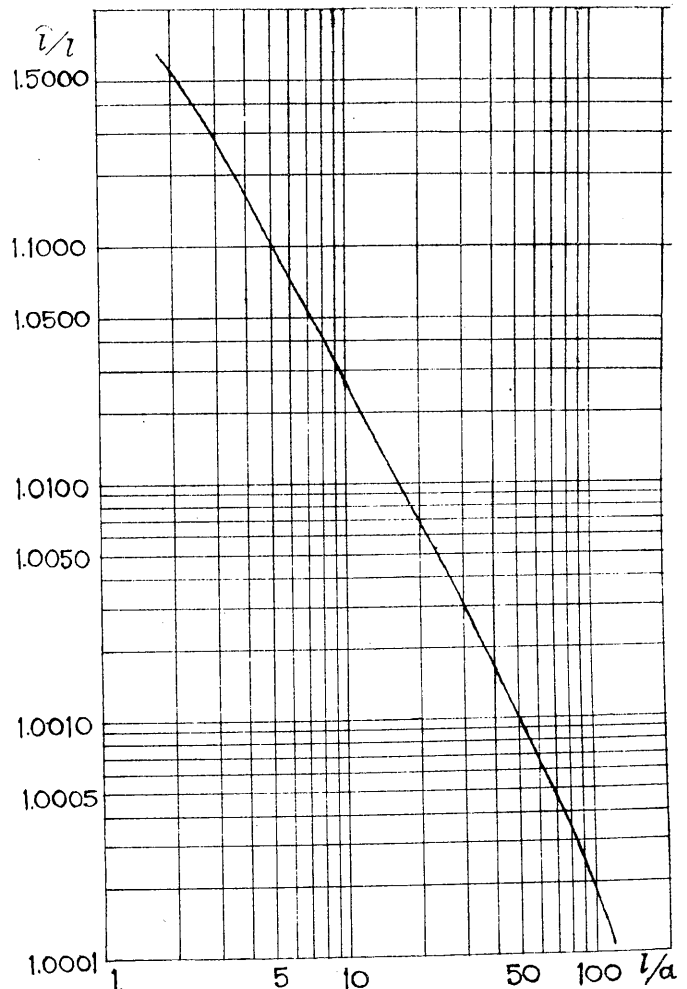


Fig. 3.

The graph of relation between $\hat{l}/l$ and l/a according to the table 1.

の相関関係は相関比 0.296 である。Table 3 に於いて春夏秋冬による伸びを見るに確かに夏に

於いては他の季節より少し大きな値になっているが統計学的には差違があると認めることは出

Table 2.

Date, mean elongation of beards per day during the period of successive shaving, and mean temperature per day of the same period.

Elongation	Temperature	Elongation	Temperature
1954		16/X	0.39±0.01 14.4
8/II		30/	0.34±0.01 15.8
22/	0.42±0.01 5.1	6/XI	0.37±0.01 13.4
7/III	0.43±0.01 8.1	20/	0.39±0.02 11.3
21/	0.39±0.01 7.2	2/XII	0.41±0.01 11.4
4/IV	0.40±0.01 12.5	12/	0.36±0.02 8.3
18/	0.42±0.02 15.4	26/	0.44±0.02 6.7
2/V	0.43±0.01 15.1	1955	
9/	0.43±0.01 16.3	1/I	0.38±0.02 4.1
20/	0.45±0.01 18.4	12/	0.42±0.01 3.2
31/	0.29±0.01 17.5	22/	0.46±0.01 3.7
15/VI	0.45±0.01 13.9	4/II	0.43±0.01 5.1
29/	0.41±0.01 18.4	13/	0.35±0.02 4.1
12/VII	0.42±0.01 21.1	25/	0.41±0.01 6.5
25/	0.39±0.01 21.6	9/III	0.43±0.01 8.0
8/VIII	0.44±0.01 26.8	17/	0.33±0.02 9.3
20/	0.44±0.01 28.4	30/	0.36±0.01 9.6
1/IX	0.45±0.02 25.5		
12/	0.43±0.01 24.7	Means	0.406
23/	0.41±0.01 25.7		
3/X	0.44±0.01 21.5		

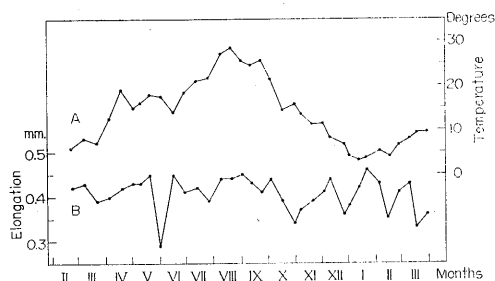


Fig. 4.

A : Mean temperature.

B : Mean elongation of beards (mm).

Table 3.

Mean elongation to four seasons.

	Spring Mar.—May.	Summer Jun.—Aug.	Autumn Sep.—Nov.	Winter Dec.—Feb.
Mean Value (mm)	0.40	0.43	0.40	0.41

来ない [$F_0=0.0135$, $F_1=18.51$ ($\alpha=0.05$)]. 故に H. Fuchs が毛に於いて述べている如くにヒゲに於いても季節的な影響を受けるとはみとめられない。また P. Eaton & M. W. Eaton の云うような月間成長率は月間平均温度に関係があり、夏季には著明に増大するという結果とはならなかった。

結 論

ヒゲの伸びは四季に又外界気温に無関係に 1 日平均約 0.41 mm 伸びる。これは皮膚の表面近くに於いてさえ外界の温度や風の影響を受けることが割合に少く、その上皮層の内部に於いては体温に対応して大体恒常な温度を保っていると考えられるから、毛及びヒゲの伸びもほぼ一定であってもよいのではなかろうか。

文 献

- 1) H. Fuchs (1920) Med. Klin. **16**
- 2) R. T. Seymour (1926) Am. J. physiol. **78**, 281
- 3) E. Viot (1930) Ztschrf Bio. **90**, 509
- 4) P. Eaton & M. W. Eaton (1937) Science **86**, 354
- 5) 小野三嗣・安部 勉 (1962) 日本生理誌 **24**, 252
- 6) 小野三嗣・安部 勉 (1963) 日本生理誌 **25**, 254
- 7) 小野三嗣・安部 勉 (1963) 日本生理誌 **25**, 267

皮膚における mechanoreceptor の応答について 612. 794

第2報 Receptive field 内2点刺激の応答

Responses of mechanoreceptors in the femoral skin of the toad

Ⅱ. Response to mechanical stimuli at two point in the receptive field

合 志 式 隆 (GOSHI-Kazutaka) *

The impulse pattern produced in single unit on mechanical stimulations at the two points in the receptive field of the toad's femoral skin had been studied.

1) When mechanical stimuli were applied to the two points, separating the distance of three millimeters mutually, the two points were completely freedom from physical interaction.

2) The impulse patterns of two points stimuli on intermediate type and fast-adapting unit was that from one point with short conduction time, and that of the other point with long conduction time was blocked.

3) The probability of recording of the all impulses of two points stimuli was lower than it in result 2).

4) The impulse patterns of two points stimuli of slow-adapting unit showed the all impulses of two points in the case of low impulse frequency and when the impulse frequency of one point by strong stimulus increases, the impulses of the other point were completely blocked.

5) On the two points stimuli of slow-adapting unit the appearance and disappearance of impulse which we can not explain from the record of one point stimulus was observed. It might be that the antidromic impulses to the other point from one point of mechanoreceptor change that threshold.

6) When the mechanical stimulus applied on the skin twice at various intervals, the stimulus interval for blocking the second impulse was shorter than it to the point of two points stimuli.

7) These results should be clear the information at the two points stimuli on the skin, and the mechanism of forming the impulse patterns were discussed.

1. 緒 言

皮膚に分布する単一の感覚神経線維は、同一部において分岐し、可成りの面積をしめる receptive field (合志¹⁾, Maruhashi, et al.²⁾) をもっている。また、感覚神経線維は脊髄近傍において、他の神経束の単一神経線維と融合し、1本の線維となるものがあるとの記載もあるが³⁾、2本の神経束のそれぞれに分枝をもった

単一神経線維の receptive field は前者に比し、極めて広い面積であると考えられる。従って、生体においては、これらの広い receptive field をもった single unit は物体によって接触される時、1点刺激というより2点以上あるいはさらに多数の刺激点によって刺激されたものであることは当然である。Receptive field 内で、2点刺激が与えられた場合、各点下での receptor で発現した求心性の impulse は、融合部以後においては単一の神経線維によって、中枢側へ伝導されることになるのであるが、この際の impulse pattern がどのようなものであるか、現在の所明らかになっていない。

皮膚の2点に刺激を与え、それによって、中枢部に生じた電気現象あるいは感覚を対象とし

* 東京歯科大学生理学教室 (伊藤秀三郎教授)
衆議院歯科附属生理学研究so (大久保信一博士)
Dept. of Physiol., Tokyo Dental College
Laboratory of Physiol., Dental Clinic, House
of Representation

[昭和39年1月15日受付]

ての実験は最近, Mountcastle & Powell (1959)⁴⁾, Mountcastle (1962)⁵⁾, Békésy (1962)⁶⁾ らによって報告されている. Mountcastle, et al. は excitatory および inhibitory peripheral receptive field の2点刺激による応答を, 皮質下で記録し, afferent inhibition の発現とその機構とを検討し, カブトガニの眼における2個の単眼の相互間でみられる相互抑制 (mutual inhibition, lateral inhibition⁷⁾) と同様に, 側枝の連絡によって発現するものであろうと述べている. Békésy は, ヒトの皮膚の2点に振動および熱刺激を負荷して, Mountcastle がネコの大脳皮質で観察したものと類似した感覚の lateral inhibition が生じることを述べている. 2点刺激に際し, 発現する抑制現象は, 2点の対比を増強する点において意義をもつものであると考えられるが, これらの観察は中枢部において行われ, その2点刺激による末梢での相互関係は問題にされていない.

さきに述べたごとく, 単一神経の receptive field が極めて広いものであるから, 2点に与えられた刺激が異った unit だけでなく, single unit における個々の receptor を刺激し, 中枢部における結果と類似した現象が観察される可能性も充分あるわけである. 本実験においては, 特に, この点に注目し, receptive field 内の2点を刺激し, それぞれによって発現した impulse の相互関係と単一神経に融合後, どのような pattern に変化して伝導されるかを検討しようとしたものである. 2点刺激による末梢での実験は, 最近, Armett & Hunsperger (1961)⁸⁾ に

よって行われ, 皮膚の2点を刺激した時, 刺激点の mechanical wave の伝播が receptor の興奮性に大きな影響を与えることを強調している. このように, 2点刺激時の mechanical wave は impulse pattern を変える大きな要素になることは当然であるが, 本実験における2点刺激では, 各部の変位による相互関係が全く除外出来る距離関係で検討した.

II. 実験方法

実験はガマの大腿部皮膚—後大腿皮神経枝を用いて行った. 標本の作成方法, ならびにその他の実験方法も, 2点を刺激するという点以外は大体前報に準じている.

図1は実験装置を示したものである. M. S.₁ 及び M. S.₂ は別個の電子管刺激装置に接続, O. T. L. speaker を改変した圧負荷装置で, その特性は前報において No. 1 および No. 2 の機械的刺激装置として説明した. M. S.₁ および M. S.₂ の receptive field 内刺激によって発現した impulse は2枚のガラス板間に橋渡した単一神経部より記録電極 (R. E.) によってオシロスコープへ誘導し記録した. 2点刺激に関する実験の大略を述べると, 1) 皮膚—単一神経標本を図1の如く2枚のガラス板の上にのせる, 2) M. S.₁ の圧刺激によって unit の分類をする. 3) receptive field および sensitive point を決定する. 4) 距離 3 mm 以下離れた適当な刺激点を選び, M. S.₁ および M. S.₂ による単独ならびに同時の圧刺激負荷とその impulse の記録をする. 5) 2点間距離および2刺激間隔をかえて 4) の検討をするという順序で行ったのである. また, slow-adapting unit の2点刺激による応答の検索には, 各点に振動刺激を負荷し interval の一定な impulse を発現させて, 両者の関係を観察した.

III. 実験結果

A. 2点間の receptor の分離について

Fast-adapting unit, intermediate type および slow-adapting unit が 66-144, 88-152 および

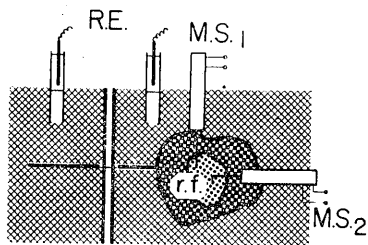


Fig. 1.

Set-up for pressure stimulation of two points. M. S.₁, M. S.₂: mechanical stimulator, r. f.: receptive field of the skin, R. E.: recording electrodes.

50-100 mm² の receptive field をもつことは前報で既に報告した。図2は intermediate type の receptive field のその決定方法を、一部においてしめたものである。Field中の数字はM. S.₁ の負荷電圧(V)で、その点での閾値の強度をしめしている。各部での閾値の大小は、sensitive point にたいする各点の距離的關係によるものでないことはその分布状態から明らかである。Field 内で何故閾値の大小があるかの点を直ちに解明することは困難である。

Receptor の形態ならびに部位の状態の差異によって、外部より与えられた一定の圧刺激にたいし、receptor の変位に難易があるからであろうと考えられる。右図はA、およびB点に圧刺激を負荷した場合の各点下の receptor によって発現せられた impulse pattern をしめすシエマである。なお、本実験は緒言において述べたごとく、それぞれの圧負荷による変位の相互關係が無視出来る距離でのAおよびB点の個々によって生じた impulse が単一神経に融合後どのような pattern に変化するかを検討したものである。従って本項は、実験方法の項に入れるべきものと考えるが、Armett, et al. の実験とも関連し、重要な部分であるので実験結果の一項

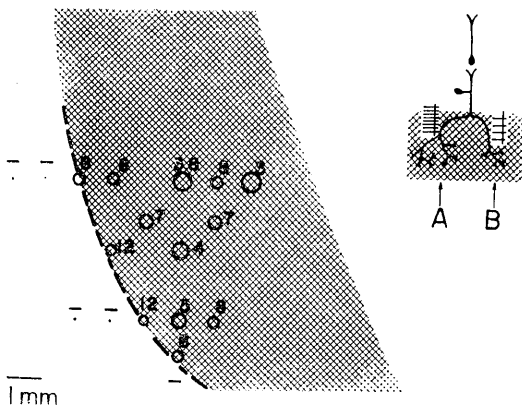


Fig. 2.

Left figure : thresholds on the part of the receptive field, volts to mechanical stimulator.

Right figure : schematic diagram illustrating some neural factor in the receptive field and a rate of impulses from sensory spots under the arrow mark A and B.

とした。

図3は大腿部皮膚のO点部にM. S.₂ (O. T. L.) にて圧を負荷した際、種々なる距離に惹起する皮膚の変位を RCA 5734 を使用し電位に変換し記録したものである。上図はマイクロメーターを挿入した顕微鏡下における測定装置をしめたもので、RCA 5734 の操作はマイクロマネプレーターによった。下図-左、O点は圧の負荷部であり、以下各点は変位の測定部位で、O

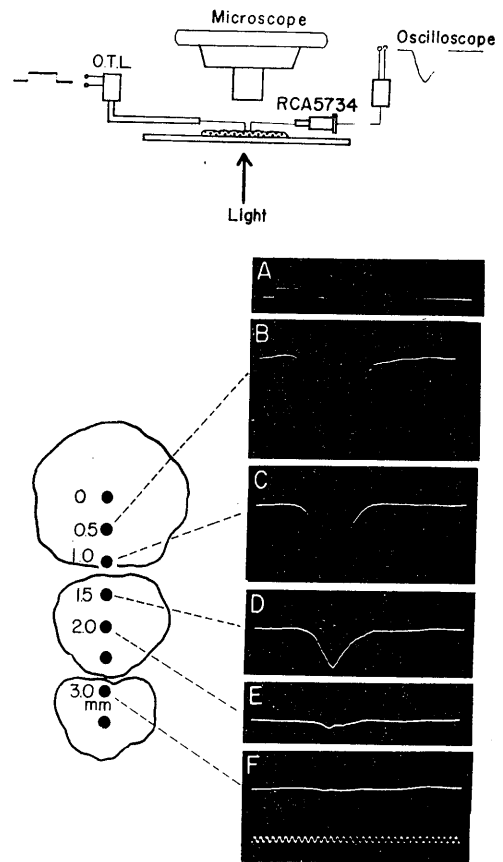


Fig. 3.

Upper : diagram of the method used for recording the displacement and its velocity on the surface of the toad's skin. Lower : left, the point of pressure stimulation O and the points recording the displacements solid marks under the O point. Large irregular circles are the warts on the skin. Right, A : a voltage pulse to O. T. L. (mechanical stimulator), B-E : records transduced from the displacements of the skin to voltages by RCA 5734 at the various points in left diagram.

点よりの距離 (mm) もしめした。右図 (B-F) は各部位に該当する変位の記録である。A は O. T. L. (M. S.₁) に与えた負荷電圧 14 V の矩形波である。従って、14 V の負荷電圧によって圧刺激が O 点にあたえられた時、各部の変位は B より F がしめすごとく、距離によって次第に減少し、3 mm 離れた部位 (F) ではその変化が殆ど観察されないことをしめしたものである。負荷電圧 14 V は極めて大きい圧刺激で、各 unit の閾値は M. S. の負荷電圧で 0.1-0.3 V 程度であるから、閾値刺激の際は、変位の波及はさらに小さい距離となる。変位の状態は皮膚の部位、あるいはこれに筋肉が附着しているか

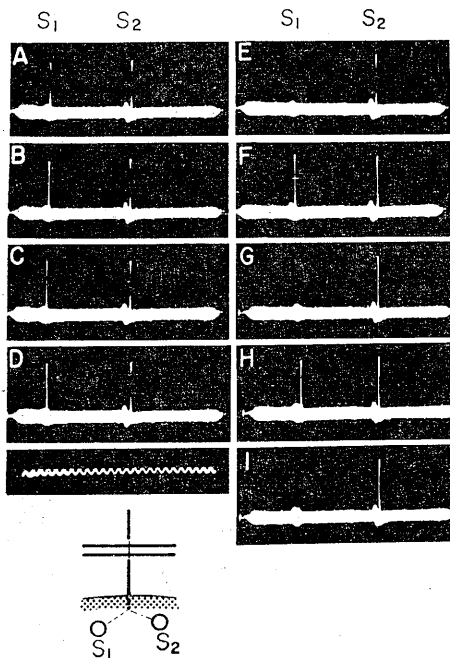


Fig. 4.

Discrimination of the impulses at the two points by 2% xylocaine.

S₁ and S₂ points are apart 4 mm in the receptive field and stimulated at the interval of 200 msec, as S₁ and S₂ in the records A-I.

A : control, B : application of 2% xylocaine at the S₁ point on the lower diagram, C : after 1' 30", D : after 2', E : after 3', F : increasing the stimulus strength of S₁, G : after 8', H : increasing the stimulus strength of S₁, I : the impulses does not evoked by increasing the stimulus strength of S₁. Time mark : 50 cps.

否かで相異なるが、上記測定は最も変位の大である大腿外側皮膚を用いた結果であるから、測定条件の異った場合の測定結果も上記結果の order 内に入るものである。従って、receptive field 内で 3 mm 以上離れた 2 点に圧刺激を負荷した場合、各刺激点においては、他の刺激点からの変位による影響はないものとみなされる。しかしながら、本法を実験した個々の unit について、その都度検討することは、煩雑であるので、つぎの様な方法をこれにかえた。すなわち、実験終了後、1 点に強度充分なる圧刺激を与え、他点の閾値が下降するか否かを調べることにした。

図 4 および 5 は上記趣旨の検討の根拠となった実験結果である。

図 4 は、下図にしめすとき receptive field 内の 2 点に、S₁ および S₂ の刺激を 200 msec の刺激間隔で負荷した結果である。記録 A-I の S₁ および S₂ 下の impulse は S₁ および S₂ 点

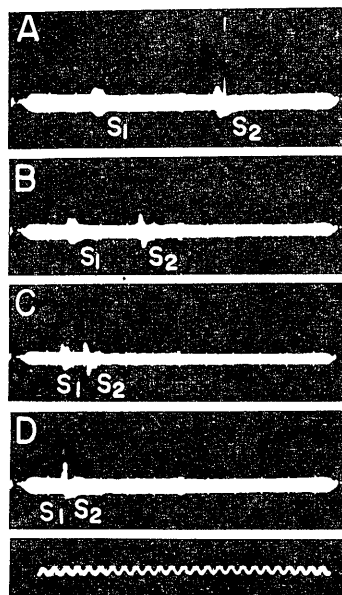


Fig. 5.

Effect of S₁ to a subthreshold pressure stimulation S₂.

A : the same as record I in fig. 4. S₂ : threshold, B-E : the strength of S₁ and S₂ (subthreshold) are constant, but the intervals of two stimuli are decreased. Time mark : 50 cps.

の刺激でえられたものである。
 Aは対照で、BよりIまでは S_1 部に2% xylocaine 溶液を塗布し、順次時間を追って記録していったものである。作用後3分(E)になると S_1 部の impulse は消失し、刺激強度を大にすると再びFのごとく発現し、8分(G)になると再び消失し、また刺激強度を大にすると発現するというような経過を繰返し、13分(I)になると刺激強度の増大によっても、impulse の発現は観察出来ない状態となった。しかしながら一方、 S_2 による impulse はAよりIまで全く同一の閾値強度で発現し、 S_1 における impulse の消失と全く無関係であった。図4の結果は単一神経線維が図2-右のシェーマのごとく分岐した状態をしめすことを物語るもので、 S_1 および S_2 部の receptor はそれぞれ別個なものであることをしめしている。

図5はさらに2点間相互の圧刺激による変位の影響を検討したものである。Aは図4-Iと同じ状態の記録であるが、B-Dにおける S_2 の強度はAの場合より僅かに弱い閾下刺激で、 S_1 および S_2 の刺激間隔のみが次第に短縮されている。 S_1 および S_2 の負荷部の距離間隔は図4と同じく4mmである。図3において圧刺激による変位の伝播速度を測定すると $S. M_1$ の負荷電圧8, 10および14Vで0.3, 0.4 および 0.6 m/sec であったから S_1 および S_2 負荷部の距離4mmの場合13-7 msecの時間後には S_1 の変位の伝播は S_2 部にあらわれる可能性があり、CからDまでの刺激間隔中において、閾下刺激 S_2 によって impulse の発現が充分考えられるわけである。しかしながら、記録にみられるごとく

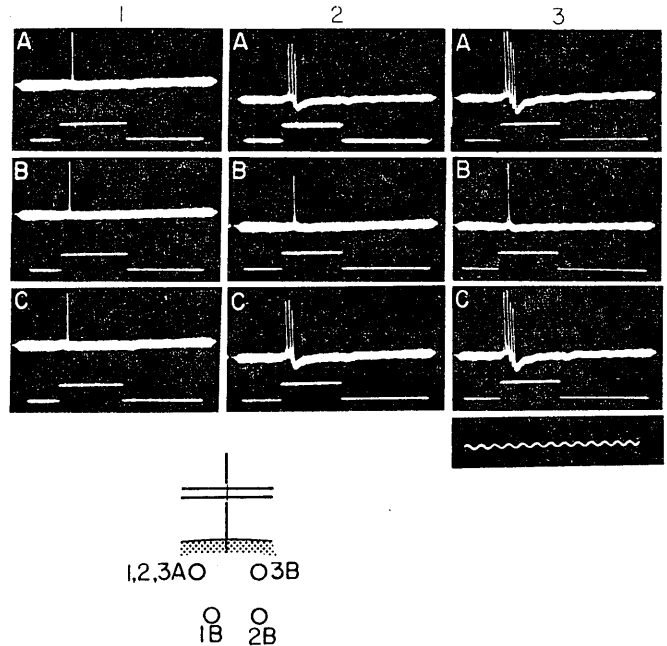


Fig. 6.

Response of intermediate type to two point pressure stimulations. Records A and B in 1, 2 and 3 column show the response to a pressure stimulation alone at the same signal points in the lower diagram and C in 1, 2 and 3 column show the response to two point stimulations at each A and B point. Upward deflexions represent the pressure stimulation in each record. Time mark : 50 cps.

The distance of 1A-1B, 2A-2B and 3A-3B are 3, 5 and 4 mm in the receptive field of the lower diagram respectively.

When the two points are synchronously stimulated, the depression of impulse occurred at one site in which the impulse is evoked at the longer conduction time than the other site.

impulse を観察しえなかったことは、 S_1 の刺激強度が十分大であっても、4mm離れた刺激部に何らの影響を与えなかったことをしめすものである。Armett, et al.の問題点とした2点刺激時、相互間における mechanical wave の影響は図3, 4および5の結果にのっとり、実験を行うことによって十分に取りのぞかれるものである。

B. Intermediate type, および fast-adapting unit の2点刺激による応答について

Intermediate type および fast-adapting unit は圧刺激により on 及び off-effect を示し、その応答は酷似するものである。2点刺激において、各点の刺激によって誘発せられた impulse

の相互関係を検討するには当 unit のごとく、impulse の発現状態が、各刺激時可及的に均一であり、かつ単純であることが便であるので、まず、intermediate type および fast-adapting unit について実験した。

図6の記録1, 2 および3は下図の距離関係でえられたものであるが、各記録と下図刺激点との関係を説明すると、記録1, 2 および3A は下図1, 2 および3A点、記録1, 2 および3B は下図1, 2 および3B点の単一刺激、ならびに記録1, 2 および3C はそれぞれのAおよびB点を同時に刺激してえられた impulse の記録である。A点のみは刺激強度を強め、2A および3A のごとく conduction time の短縮と impulse 数の増加を惹起せしめた。1, 2 及び3について、その結果を次ぎ次ぎに説明する。先づ記録1A, BおよびCとの応答状態が全く一致するところから conduction time の短いBの impulse が、長いAの impulse を消失させ、

Cがえられたものと考えられた。一方、2A の conduction time を刺激強度の増大によって、Bより短縮させると、1における応答関係も逆転し、CのごとくAの impulse が誘導される状態に変化した。3A においては impulse 数を増加させ、Bの impulse による interval の変化を検討したものであるが、その影響は見出されなかった。このことはBの impulse がB側の分岐線維のどこかで消失せられたという可能性が考えられる。Field 内の種々な距離関係における2点刺激時には、1点刺激時より当然 impulse の増加が観察されだろうと予測したのであるが、その考察と相反し、conduction time の短い側の impulse のみが記録されるという結果となり、かつ2点間の conduction time の長短を逆転させると、impulse が誘導される側も逆転するという結果がえられた。Impulse が消失する場合、他側の impulse によることは当然考えられることであるが、本実験における方法によっては、どこか部位で、そのような現象が起るのであるかを決定することは困難である。

図7は field 内の1点を刺激することによって誘発せしめられた impulse が field 内の他点において誘導出来ることをしめしたものである。1は1点刺激によって2枚のガラス板間でえられた求心性の impulse であり、2A およびBは刺激点を固定し、impulse の誘導部位を field 内の他点（この点を刺激すると1と同様な impulse が観察出来る）にかえ、灸針電極によって刺激時の impulse を観察したものである。2A は閾下、2B は閾値の状態である。図7の結果は、1点刺激時、1のごとく分離した単一神経線維を求心性に伝導する impulse と、さらにこの impulse は皮膚内の分岐部で、2B の impulse が誘導しえた部位に達する神経線維に、遠心性の impulse (antidromic impulse) をも惹起させることをしめすものである。2B の impulse 中、小なるも

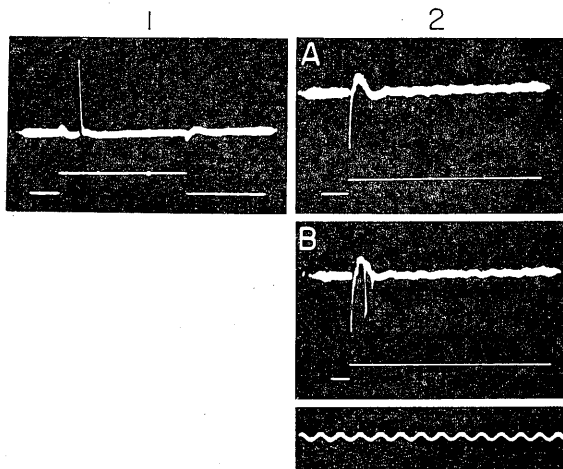


Fig. 7.

- The impulse recorded from the same surface as the stimulating point in the receptive field of the skin.
- 1: the response of a single nerve fibre insulated between two glass plates to pressure stimulation at a point on the skin.
- A and B in 2 column: the records by needle electrode at the sensitive point to the same stimulating point as 1 in the receptive field.
- A: subthreshold, B: antidromic impulse at the sensitive point when the other sensory point is mechanically stimulated. Time mark: 50 cps

のは他 unit が同時記録されたものである。

2点刺激時、一侧の impulse の消失に、2 B で観察されるような遠心性の impulse が大きな役割を果すものであると考えられる。

Receptive field 内の2点刺激において conduction time の短い側の impulse が、他側の impulse を消失させるということは図6のごとく、field内の種々な距離関係において通常観察出来る現象であった。しかしながら、図8のごとく、2点よりの impulse をともに誘導した場合もあった。記録AおよびBは下図AおよびB点刺激ならびにCはAおよびB点を同時に刺激し、えられた結果である。A、BとCとの conduction timeを比較するとBとCとは一致する。CはB側の impulse と、その不応期に入ったA側の impulse が、高さの低い状態で、同時に観察出来たものであるということが出来る。図8のごとき結果を、field内の2点ならびに強

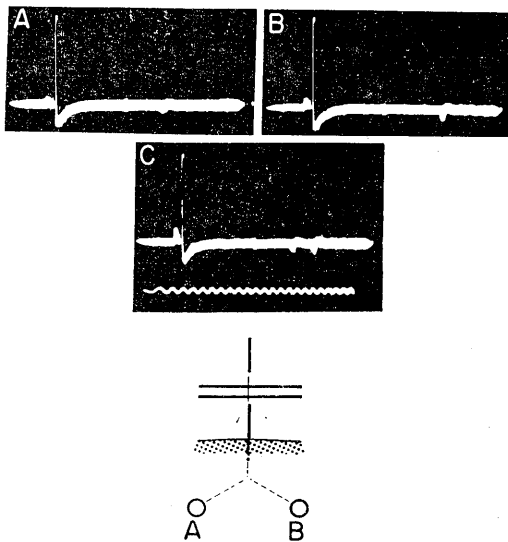


Fig. 8.

Response of fast-adapting unit to pressure stimulation of two points.

Records A and B show the response to a pressure stimulation alone at A and B point in lower diagram and C shows the response to stimulations synchronously at A and B point. Time mark : 50 cps. Distance from A to B is 6 mm. Note that the two impulses evoked by two point stimulations are recorded in C.

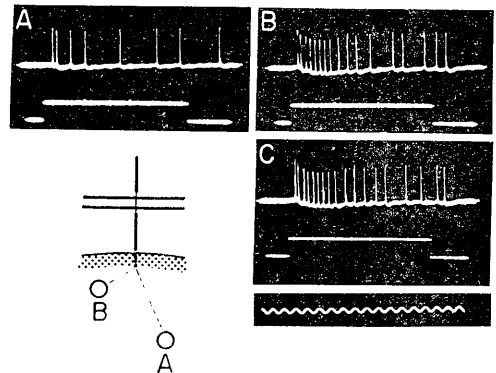


Fig. 9.

Response of slow-adapting unit to pressure stimulation of two points.

Records A and B show the response to a pressure stimulation alone at A and B point in lower diagram and C shows the response to the stimulations synchronously at A and B point. The distance from A to B is 5 mm. Time mark : 50 cps.

Note that the impulse frequency of C is the same as B.

度関係を調節してえられることは極めて稀である。

C. Slow-adapting unit の2点刺激による応答について

図9は slow-adapting unit の2点刺激による応答である。基本的なことは図6, 7 および8でのべたと同様な機転によるものと考えられる。しかしながら、両点よりの impulse の時間的な相互関係を明らかにすることが至難である所より、個々の impulse が何れの側からのものであるかは決定しにくかった。従って、2点刺激による impulse の増減ならびに応答状態を、単一刺激によってえられた pattern で分析することも困難であるといえた。図9は intermediate type および fast-adapting unit における場合と同様な方法によって、まず検討してみた結果である。2点刺激によってえられたCをAおよびBと比較すると、impulse 数および応答状態がBと酷似し、当 unit においても、intermediate type および fast-adapting unit の場合と同様に、Bの impulse によってAの impulse が消失させられたものとみることも出来た。あるいは2点刺激による impulse 数が、Bのものと同程度で

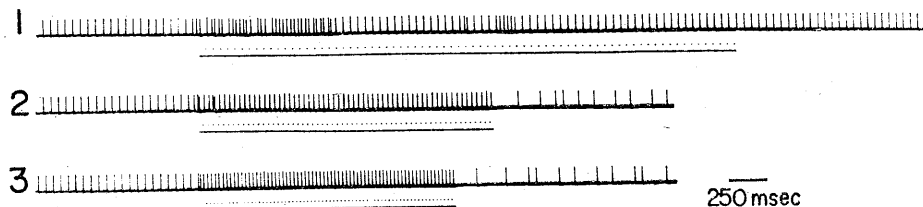


Fig. 10.

Response of slow-adapting unit to vibratory stimuli of two points.

Two point vibratory stimuli are given during the period of repetitive pulses under the each record at the same point A and B as in fig. 9. The vibratory stimulus of frequency 20 cps (1), 30 cps (2) and 40 cps (3) signalized by repetitive pulses are synchronously given at the B point with the vibratory stimulus of frequency 20 cps at the A point.

あったともいえる。そこでA, BおよびCの記録を, それぞれ十数回施行し, impulse 数の平均値 (M) と標準偏差 (σ) とを求めてみたが, A-M, 6.2; σ , 0.8 : B-M, 14.2; σ , 1.9 : C-M, 14.3; σ , 1.8 になりBとCの impulse 数の平均値はよく似た結果をしめた。しかしながら, 更に個々の impulse 数が何れの側より伝導してきたものであるかの可能性を決定するために, A点に 20 cps の繰返しの機械的刺激を与え, その経過中B点に20, 30および40 cps の同様な刺激を负荷した。即ち, slow-adapting unit の模型実験より impulse 間の相互関係を観察してみたいと考えたわけである。図10がその結果をしめている。標本およびA, B間距離は図9と同一である。1, 2および3はともに, A点に 20 cps の刺激を与え, その経過中B点に記録下部の繰返しの矩形波がしめす部で20 cps (1), 30 cps (2) および 40 cps (3) の刺激が与えられている。したがって, 記録下部の矩形波間では, A, B 2点の刺激が同時に行われているわけである。1の2点刺激後, 1秒間位A点刺激時より高頻度の impulse が観察される所より, 低頻度の場合には, 両側よりの impulse が共に誘導されたものであることがわかる。勿論 impulse 中には前項において述べた機転によって消失したものもある。しかしながら, 1秒後になると, 下部の矩形波の頻度と全く同期した impulse のみが発現し, 2および3になるとその同期の状態は一層著しくなった。このことはB点に负荷した繰返し刺激によって観察した

impulse のみが誘導され, A側の impulse は完全に消失せしめられたものであることを意味する。2点刺激時における結果は上記のごとくであるが, 1, 2および3で更に特殊と思われる点はB点刺激除去後の状態である。1においてはB点刺激除去後直ちに刺激前の状態になったが2および3においては, impulse の発現状態が極めて不規則で, impulse を発現せしめない刺激もあるという状態をしめた。しかしながら, この現象も2の記録末尾より3の記録開始時で明らかなごとく, 数秒の刺激停止で, 全くもとの状態に恢復するものであり, 図3のB点刺激除去後再び同様な結果となった。当現象は繰返し観察出来ることであるから, 偶発的なものであるとは考えられない。既に図7でしめたごとく, B点よりの impulse がA側の線維を遠心性に伝導し, 当 unit の receptor の閾値を上昇させた結果であると考えると理解しやすい現象であった。

図9および10より, slow-adapting unit の2点刺激時には, 高頻度の impulse pattern をしめす側の impulse が誘導され, 他側は消失し (図9, 図10-2, 3), 両側とも低頻度の impulse pattern をしめす場合には, 両側よりの impulse がともに誘導される (図10-1) のものであるということが出来る。しかしながら, 圧刺激時における impulse pattern は, かならずしも均一ではなく, 繰返し刺激時の場合と全く一致するとは考えられないが, 何れにしても impulse が誘導されるか, 消失されるかの機転については図6

および7におけると同様であるが、極めて複雑であるといえる。

図11および12は既に図10-2および3で述べたごとく、2点刺激時一侧の impulse が他側の receptor まで遠心性に伝導し、receptor の閾値を変化せしめた結果、えられたものと考えられる結果である。

図11記録AおよびBは4 mm の距離をもったAおよびB点刺激でえられたものであり、CはA、B点同時刺激の際の記録である。Cの圧刺激負荷当初にみられる5個の impulse 群はAにおける5個の impulse およびBの第1、2および3番の impulse が既に述べた機転に従って誘導されたものであることがわかる。しかしながら、その後においては、Bの後半部にみられる impulse が、これに続くべきであると考えられ

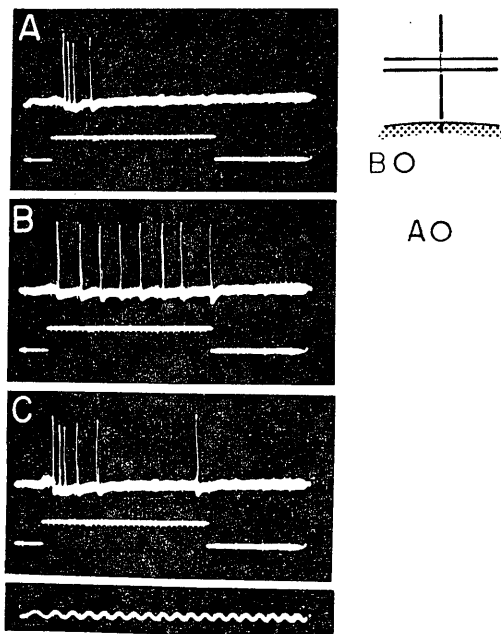


Fig. 11.

Responses of slow-adapting unit to pressure stimulation of two points.

Records A and B show the response to a pressure stimulation alone at A and B point in right diagram and C shows the response to stimulations synchronously at A and B point. Time mark : 50 cps.

Note that the impulses in record B are decreased by two point stimulations in C. Distance from A to B is 4 mm,

るが、そのような pattern をしめさなかった。当現象はAにおける impulse 群が遠心性にB点部の receptor に達し、ここで receptor の閾値を増大させ、B後半部の impulse は発現しなかったものであると考えられる。

図12記録AおよびBは下図シェーマのAおよびB点刺激、記録CはA、B点の同時刺激による結果である。Cにおける圧負荷当初における3個の impulse はA及びBの同時期の impulse と類似し、何れの側のものであるか判明しがたいが、Cがしめすごとく、同時刺激によってA、Bにては観察されなかった impulse の発現があるのであるから、CにおいてはAにおける

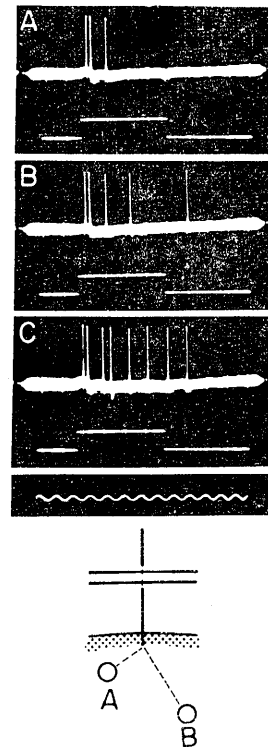


Fig. 12.

Response of slow-adapting unit to pressure stimulation of two points.

Record A and B show the response to a pressure stimulation alone at A and B point in lower diagram and C shows the response to stimulations synchronously at A and B point. Time mark : 50 cps.

Distance from A to B point is 5 mm. Note that impulses in record C are increased in number by pressure stimulation of two points.

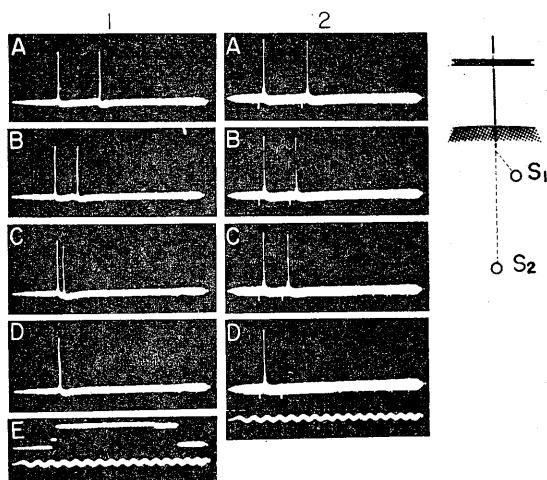


Fig. 13.

Response of fast-adapting unit to two stimuli at the various intervals.

1: the second stimulus (S_2) delivered at a series of intervals of the first (S_1), A-D. D shows the interval of two pressure stimulations in C. Distance from S_1 to S_2 in right diagram is 9 mm. Time mark: 50 cps.

2: the second stimulus delivered at a series of intervals of the first at the same point S_2 . Time mark: 50 cps. Note that response to second stimulus on 1 disappeared faster than on 2.

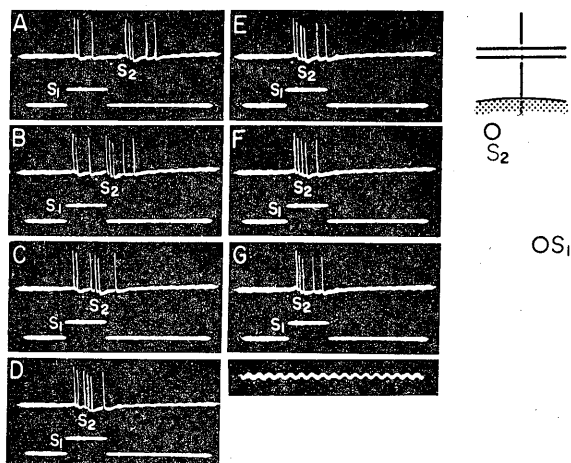


Fig. 14.

Response of slow-adapting unit to pressure stimulation of two points at the various intervals.

The second stimulation (S_2) delivered at a series of intervals of the first (S_1), A-G. The durations of S_1 and S_2 are the same and distance from S_1 to S_2 point in right diagram is 8 mm. Time mark: 50 cps.

3個の impulse が記録され、この impulse が遠心性に B 点の receptor にまで伝導し、receptor の閾値を低下させるように作用し、A および B においてはみられない別個の impulse の発現を誘発せしめたものであると考えられる。

Slow-adapting unit の 2 点刺激時には一側の impulse に起因する遠心性の impulse が他側の receptor まで達し、その impulse 数が大であるために、これによって惹起された receptor の閾値の変動が impulse pattern に大きな影響を与え、intermediate type および fast-adapting unit の 2 点刺激時には観察されなかった現象をしめす場合もあった。

D. 各種刺激間隔における 2 点刺激の応答について

図13は fast-adapting unit の receptive field 内の 2 点 S_1 および S_2 に各種刺激間隔で 2 個の刺激を与えた場合の応答 (1) と S_2 点に同様な 2 個の刺激を負荷した場合の応答をしめしたものである。ここでは刺激間隔のみ変化させ、刺激強度は閾値強度で一定にした。1 について説明すると、記録 A-D においては最初 S_2 点、つづいて S_1 点に刺激が与えられている。A より刺激間隔を漸次短縮させ、D になると第 2 の刺激による impulse の発現をみることが出来なくなった。E は D における 2 個の圧刺激間隔 10 msec をしめすものである。2 は S_2 の同一部位で、同様な刺激方法によりえられた結果である。A より C までは impulse の応答には何等の変化も観察されなかったが、D になると第 2 の刺激によって impulse の発現が観察されなくなった。

その刺激間隔は 40 msec で 1D に比して極めて大であるといえる。1 における impulse は実験 B および C で述べたとき機転により、2 においては receptor の不応期による消失であるから、上記時

間差はその相異によるものである。

図14は slow-adapting unit の場合であるが S_1 は記録下部の矩形波による圧負荷を、 S_2 は同様の duration の圧負荷であるが、その負荷時のみ白点でしめしている。 S_1 および S_2 は右図中の S_1 および S_2 点に与えられたもので、その距離は 8 mm である。 S_1 および S_2 の刺激間隔を A-G にしめすごとく次第に短縮させると、最後には既に図 9 においてしめたごとく、一側よりの impulse のみが誘導され、他側の impulse は消失される結果 (G) をしめた。しかしながら、その経過中 C、D および E にみられるごとく、先行する刺激によって発現した impulse の不応期、あるいは遠心性に伝導する impulse によって消失させられたものと考えられる現象が観察された。継時的に 2 個の刺激が 2 点に与えられてえられる応答は、1 点に 2 刺激を同様に与えた場合に比較して、複雑な状態をしめすということが出来る。

以上、fast-adapting unit, intermediate type および slow-adapting unit の receptive field 内の 2 点に圧刺激を負荷し、個々ないしは同時刺激による応答を単一神経線維からの impulse として記録し、両者の相異を比較検討した。

当結果は、従来検討されることのすくなかった single unit の receptive field 内 2 点刺激の応答を明らかにしたものであって、皮膚感覚発現の末梢機構の基本的な様相をしめしえたものであると考える。

IV. 考 察

従来、皮膚における mechanoreceptor の応答を、receptive field 内の sensitive point を刺激して検討した実験は数多く見出される (前報)。しかしながら、field 内の 2 点に同時ないし継時的に刺激を与えた際、各部からの impulse が、融合後の単一神経をどのような impulse pattern をもって求心性に伝導されるかを検討した実験は極めて少ない。著者のえた文献中においては、最近 Armett, et al. がネコの蹠底に 2 点刺激を与え、receptor の閾値が mechanical wave

の干渉によって著しく変化することを観察した実験のみである。しかしながら、Armett, et al. は刺激点の変位が他点に影響する事象のみを強調するにとどめ、2 点間の神経連絡、ないしは各点より誘発された impulse 間の相互関係については全くふれていない。2 点刺激によって、1 点の変位が他点に影響し、当部の receptor の閾値に影響を与えることは当然考えられることであるが、2 点部が unit の receptive field にある際、個々の刺激で発現した impulse が融合した単一神経をどのような impulse pattern に変化して伝導するかの問題は、更に重要な事項であると考えられる。

Armett, et al. の 2 点刺激による検討は、receptor について考えると、条件および試験刺激が、1 点の receptor に与えられた結果であって、本実験における 2 点刺激と本質的に相異したものであるといえる。

Adrian³⁾ が記述しているごとく、皮膚よりの単一神経が脊髄に入る近傍において、他の神経束中より来る単一神経線維と融合するということであれば、その receptive field は著者の測定した field に比較して極めて大であり、かつ皮膚内の融合後で発現すると同様な現象が当部においても起りうることであって上記した 2 点刺激時に於けるその impulse の相互関係についての問題が、更に意味をもってくる。

本実験においては Armett, et al. が問題とした 2 点間の mechanical wave の伝播を無視しえる刺激条件下 (図 3, 4 および 5) で 2 点刺激し、各点によって惹起せられた impulse が単一神経でどのような impulse pattern を形成するかを明らかにした。

Fast-adapting unit および intermediate type (図 6) のごとく、圧刺激によって小数の impulse しか発現しない unit においては、2 点刺激による結果の観察は極めて容易であった。その結果は conduction time の短い側の impulse によって、他側の impulse が消失せしめられるということが出来、かつ conduction time の長短を刺激強度を調節することによって逆転させる

と、上記結果も逆転した。ここで conduction time の長短は impulse 誘導部までの見かけ上の距離の長短によっては決定されず、刺激部の閾値の大小がより大きい要因となることは注目に価する。その状態は前報図5において既に明らかにしたが、閾値の小である sensitive point 刺激は、他部の場合より、receptor に刺激が負荷されてより、これに接続する神経線維に、伝導性の impulse を発現さすまでの時間、即ち潜時が 10 msec 程も短く、かつ線維が 20-30 m/sec の伝導速度を有することであつたから、1 msec 2-3 cm 程の距離を伝導することになり、数 mm 程度の距離差はここでいう conduction time の長短に大きな要素とはならず、潜時の長短によって左右されることになるわけである。又、刺激強度の大小を調節して conduction time の長短の相互関係をかえることが可能であることも前報図5の刺激強度と conduction time の関係をしめす曲線より明らかである。

一側よりの impulse が、他側の impulse を消失せしめる機転および部位を個々の実験例について明示する事は出来ないが、conduction time の短い側の impulse は、求心性に伝導して誘導電極によって記録される一方、同様な impulse は、線維の融合部から遠心性に、他点の receptor 部まで伝導する(図7)。従つて、求心性の impulse の不応期、遠心性と求心性との impulse の衝突、或いは、遠心性 impulse による receptor の閾値の上昇などが、2点刺激の impulse 消失の要因となるものと考えられる。

しかしながら、求心性 impulse の比較的不応期に conduction time の長い側の impulse が入った状態で、応答が記録される場合は極めて稀であつた(図8)。Field 内では上記関係をしめす距離関係ならびに刺激強度の相互関係がみだしにくいためであると考えられる。また、両点からの神経線維の融合部が何処にあるかにより、潜時の差から、常に一側に起因した遠心性の impulse をうける他点の存在することが考えられ、この際には求心性の impulse の不応期中に他点の impulse を送り込むことは全く不可能

となる。

Slow-adapting unit (図9-12)のごとく圧の負荷によって impulse が発現しつづける unit においては、2点からの impulse がどのような相互関係を示したのち、単一神経線維を求心性に伝導するかを決定する事は困難であつた。しかしながら、統計的処理ないしは振動刺激を2点に負荷し、刺激電圧の頻度と同期した impulse の観察によって、slow-adapting unit の2点刺激時には、両側の impulse frequency が低く、かつ両者が同期しない場合には両側よりの impulse が一定期間共に誘導出来、かつ一方の impulse frequency が増大すると、これによって他側の impulse は全く消失することがわかつた。しかしながら、pattern を形成する個々の impulse を厳密にどちらの側のものであるかを決定することは、2点の振動刺激時には可能であるが、圧刺激時には極めて困難であつた。圧負荷中の頻度の変化によっては pattern の一部は一側のもので、またそのほかは他側のものであるということもありうるわけである。

Fast-adapting unit, intermediate type および slow-adapting unit の2点刺激時、一側よりの impulse が他側の impulse を消失せしめる場合が多く観察されたのであるが、Mountcastle & Powell⁴⁾、Mountcastle⁵⁾ および Békésy⁶⁾ の述べた lateral inhibition および網膜⁷⁾ならびに蝸牛殻⁹⁾の特殊感覚器の2刺激時にみられる同様な抑制現象ともその発現の機転を異にするものではあるが、本実験で述べるごとく皮膚における receptor が2点刺激時、一側の impulse が消失せられる現象が、皮膚感覚の量的ないしは部位的判断上、何らかの役割を演ずるものであるか否かは考察せねばならない問題である。

Receptive field 内の1点における impulse frequency と圧刺激強度とはある範囲内において直線的関係をもつが、2点刺激であっても閾値小さく conduction time の短い刺激点の impulse によって、field の興奮性は規定され、刺激点の数に依存せず、前者と同様に impulse frequency と刺激強度とは比例関係を維持することをしめ

すものである。生体の皮膚において、上記した性質をもった各 unit の receptive field が重畳され、そこに2点刺激が与えられた際、刺激強度は unit の frequency と unit 数によって決定され、同一 field 内が2点刺激を受けることとは無関係となり、刺激強度の対比を単純化しえるものと考えられる。

勿論、距離の対比には皮膚における終末部は関与しない。

また、slow-adapting unit の2点刺激の場合には、一側の impulse が遠心性の impulse となって他側の receptor まで伝導し、ここの receptor の閾値を変化せしめ、その結果えられたと考えられるものもある。

カエルの皮膚における mechanoreceptor¹⁰⁾ならびにネコの腸間膜における Pacinian corpuscle¹¹⁾¹²⁾¹³⁾が繰返しの逆方向性刺激によって impulse を送り込まれると閾値の低下ないしは上昇をしめすということがたしかめられておるから、2点刺激時、同様な効果が一側よりの遠心性の impulse によって、他側の receptor 部に発現するものであることも考えられる。

2点間に各種の刺激間隔で、2個の刺激を負荷すると、同一点に同様な刺激を負荷した時よりも短い刺激間隔で impulse の消失をみた。前者は神経の伝導時間および不応期によって規定され、後者は同一の receptor の不応期による相異であると考えられる。神経線維の不応期が receptor そのものに比し、極めて短いものである事については前報において報告した。Slow-adapting unit における同種実験においては impulse の消失を起す機転が複雑である事は同時刺激における場合と同様であった。ただし、同様な刺激方法により、impulse を中枢部で記録した場合には、接合部における異った unit の収斂ならびに、unit 間の抑制等の現象として観察されるものと考えるが、単一神経の終末部において、既に同様な impulse pattern が観察しうることが留意すべきことであると考え

V. 結 論

ガマの大腿部皮膚-単一神経標本により、single unit の receptive field 内に2点刺激を与え、その応答を単一神経線維部より impulse として誘導し、次の結果をえた。

1) Receptive field 内の2点間が距離 3 mm 以上の場合には、刺激時変位による receptor の閾値の変化は認められなかった。

2) Intermediate type および fast-adapting unit の、receptive field 内における2点刺激においては、conduction time の短い側の impulse が誘導され、他側の impulse は消失せられた。刺激強度を調整し、その相互関係を逆にすると、上記結果も逆転した。

3) Intermediate type および fast-adapting unit の2点刺激時、両側よりの impulse がともに観察しうることもあるが、2) に比較し、極めて稀であった。

4) Slow-adapting unit の2点刺激時には、両側の impulse が低頻度である場合、両 impulse がともに誘導出来るが、一側が高頻度の impulse である場合には、一側のみ誘導され、他側はこれによって消失せられたと考えられる pattern をしめた。

5) Slow-adapting unit の2点刺激時、単一の記録からは説明出来ない impulse の消失、ないし発現が観察された。一側の impulse が他側の receptor に、遠心性に伝導し、receptor の閾値を変化させた結果によるものと考えられた。

6) 2点に各種刺激間隔で2個の刺激を負荷した場合、第2の刺激によって impulse が生じなくなる間隔は、同一点における同種刺激の場合より小であった。

7) 2点刺激によって発現する impulse pattern を、個々における刺激での pattern によって分析し、その機転を考察した。

本論文の要旨は昭和38年10月19日名古屋に於ける中部生理学談話会で発表した。

稿を終るにあたり、御懇篤なる御指導、御校閲を賜った東北大学医学部生理学教室本川弘一教授、東京歯科大学生理学教室伊藤秀三郎教授ならびに御鞭撻を

戴いた衆議院歯科附属生理学研究所長大久保 信一 博士、東京歯科大学生理学教室坂田三弥助教授に深甚の謝意を表します。

文 献

- 1) 合志式隆 (1964) 皮膚における mechanoreceptor の応答について 第1報 各種機械的刺激にたいする応答 日本生理誌 **26**, 162
- 2) Maruhashi, J., K. Mizuguchi and I. Tasaki (1952) Action currents in single afferent nerve fibers by stimulation of the skin of the toad and the cat. J. Physiol. **117**, 129
- 3) Adrian, E. D. and M. Cattell (1931) Sensory discharges in single cutaneous nerve fibres. J. Physiol. **72**, 377
- 4) Mountcastle, V. B. and T. P. S. Powell (1959) Neural mechanism subserving cutaneous sensibility, with special reference to the role of afferent inhibition in sensory reception and discrimination. Bull Johns Hopkins Hosp. **105**, 201
- 5) Mountcastle, V. B. (1962) Some functional properties of the somatic afferent system. The M. I. T. press Massachusetts Institute of Technology, U. S. A. 403
- 6) Békésy, G. V. (1962) Lateral inhibition of heat sensations on the skin. J. Appl. Physiol. **17**, 1003
- 7) Hartline, H. K., F. Ratliff and W. H. Miller (1961) Inhibitory interaction in the retina and its significance in vision. Nervous inhibition. Pergamon Press, 241
- 8) Armett, C. J. and R. W. Hunsperger (1961) Excitation of receptors in the pad of the cat by single and double mechanical pulses. J. Physiol. **158**, 15
- 9) Katsuki, Y. (1962) Neural mechanism of auditory sensation in cats. Sensory communication. The M. I. T. press Massachusetts Institute of Technology, U. S. A., 561
- 10) Habgood, J. S. (1950) Sensitization of sensory receptors on the frog's skin. J. Physiol. **111**, 195
- 11) Diamond, J., J. A. B. Gray and D. R. Inman (1958) The depression of the receptor potential in Pacinian corpuscles. J. Physiol. **141**, 117
- 12) Loewenstein, W. R. and S. Cohen (1959) II. Post-tetanic potentiation and depression of generator potential in a single non-myelinated nerve ending. J. Gen. Physiol. **43**, 347
- 13) Loewenstein, W. R. and S. Cohen (1959) I. After-effect of repetitive activity in a nerve ending. J. Gen. Physiol., **43**, 335

猿の第1次聴ニューロンの応答様式について 612.81:612.85

Response pattern of the single primary auditory neuron in the monkey

野 本 昌 弘 (NOMOTO-Masahiro) *

The unitary activity of the primary auditory neuron was obtained from the auditory nerve in anesthetized monkeys.

1. The primary neurons were separated into two distinct groups in reference to the firing frequency (FF) of the spontaneous activity. The group with high spontaneous activity responded at a relatively low FF to sound stimuli.

2. The FF's of the neurons to acoustic stimulation at the characteristic frequency were increased in various ways with intensified sound. In two extremities, the FF increased rapidly within a dynamic range of 20-30 dB, while, on the other hand, the FF increased gradually. In a few exceptions, there was no linear relation between the FF and sound intensity.

3. Two types of the neurons were discovered in respect to the differences in the increases of FF's as compared with the increase of sound intensity at various frequencies. One type had the same trend of increment of the impulses at any frequency of sound, whereas the other had different inclination at varied frequencies and, especially, showed a gentle slope at the characteristic frequency. The former is thought to correspond to the radial fiber and the latter to the spiral fiber in the cochlea.

4. The response evoked by a relatively weak tone with a frequency around the characteristic frequency was suppressed by a second tone burst within a particular frequency and intensity range.

5. The latency of the inhibition did not exceed 1.0 msec. Administration of strychnine did not affect the inhibition. The possibility of efferent inhibition can be excluded from these facts.

6. It was observed in some cases that two pure tone stimuli outside the response area of neuron could evoke response, if frequencies of two tones were properly chosen. Frequency and intensity of the difference tone of the two tones seemed to be inside the response area.

1. 緒 言

微小電極法による聴覚系の研究において、第1次聴ニューロンから単一ニューロンの応答を記録することは、その位置の特殊な解剖学的関係のために非常に困難である。この理由から、その応答放電についての研究はいくつかあるが⁸⁾⁹⁾¹³⁾¹⁶⁾¹⁷⁾¹⁸⁾²⁴⁾²⁷⁾、聴覚系の上位中枢における研究に比して、案外に進んでいない。聴覚神経系の研究によく用いられる猫やモルモットでは、蝸牛神経内に蝸牛神経腹側核に属する第2次聴ニューロンの細胞体が多数認められる¹¹⁾。しかし、

猿では蝸牛神経中への神経細胞体の遊走は殆んど認められず、蝸牛神経はすべて蝸牛内の双極細胞すなわち第1次聴ニューロン軸索から成るという勝木等¹⁶⁾の報告があり、猿の第8神経を用いれば、比較的多数の単一ニューロンの応答を長時間にわたって安定して記録できるので、第1次聴ニューロンについての従来の定性的研究を一步進めて、単一ニューロンのインパルスの定量的特徴を研究することが可能になった。

本研究では、第一に、音刺激の周波数及び強度とニューロンの放電頻度との関係、並びにその放電様式の時間的な推移について解析した。つまり、第1次聴ニューロンにおいて、音情報がインパルスの密度及び時間的なパターンに如何に変換されるかという coding mechanism について検討を加えた。

* 東京医科歯科大学医学部第1生理学教室
1st Dept. of Physiol., Tokyo Medical and Dental Univ.

[昭和39年1月20日受付]

第二に、2音刺激に対する第1次聴ニューロンの応答について実験を行った。2音に対する応答は単一純音刺激の場合に比して遙かに複雑であるが、二つの著明な現象、すなわち抑制及び促通が起る事を見出した。これらの現象は、見かけ上は、抑制及び促通に見えるが、音波は中耳、内耳の複雑な伝音系を経由して来るので、それらの現象を、神経系において起るものと速断することは出来ない。これらの現象の本態を明らかにするために種々の実験を行った。特に抑制現象は、第2次聴ニューロンでは比較的容易に観察される¹⁰⁾のに反し、第1次聴ニューロンでは或る特定の条件下においてのみ観察された。第1次聴ニューロンの抑制現象は、Rasmussen²²⁾の遠心性神経線維による抑制⁸⁾¹²⁾の外には、存在しないとされていた²⁷⁾²⁸⁾ので、特に、著者の見出した抑制現象と遠心性線維による抑制との関係については詳細に追求した。

II. 実験方法

実験動物には体重 2.6-6.0 kg の猿、*Macaca irus*, *M. cyclopis*, *M. mulatta* を用いた。麻酔としては、pentobarbital sodium (25-30 mg/kg) を腹腔内に注射した。腹腔内注射が有効でない場合には、エーテル吸入麻酔の追加を行って猿を手術台に固定した。実験中、動物が動かないようにするための追加麻酔としては、大腿静脈に挿入したカテーテルより、pentobarbital sodium 5-10 mg を注入した。

麻酔後、猿を手術台に背位に固定して、先づ気管切開を施し、小児用の気管カニューレを挿入し、人工呼吸が必要な場合に備えた。実験中人工呼吸を行う時には、極力人工呼吸装置から発生する雑音を抑えるように努力した。次いで、動物を腹位に固定して、頭皮を正中線上において大きく切開し、頭蓋骨より皮膚及び側頭筋を剝離反転し、それから後頭骨と第一頸椎との間の脳膜を一部切除し、小脳延髄槽から髄液を流出せしめることにより、脳を頭蓋腔内に沈下安定させた。更に、半側の頭頂骨及び後頭骨の一部を大きく除去し、大脳半球を覆う硬膜を

切開し、その硬膜片を反転、周囲の骨壁に固定させ、止血の用に供した。大脳半球に出入する血管を結紮切断した後、スパーテルで大脳半球を持上げ固定して、小脳天幕を露呈させた。小脳天幕に径約 1.5 cm の穴を開け、小脳を一部吸引して内方に圧排し、顔面神経及び内耳神経を露出させた。この際、猿では小脳の片葉がよく発達していて猫とは著しい差異があるから注意を要する。動物は防音室内の改良 Horsley-Clark 装置にしっかりと頭蓋骨を固定させた。

この状態では、蝸牛神経はその背側を前庭神経に覆われているので直接に見ることは出来ないが、超微小ガラス毛細管電極を前庭神経を通して蝸牛神経に刺入することにより音に対する蝸牛神経の応答を記録することは左程困難ではなかった。記録電極には 3 M-KCl 溶液を満した 30-100 MΩ のものを用いた。単一ニューロンの応答は、増巾器を介して Tektronix 502 オシロスコープに誘導し、記録には主として Grass 製 kymograph camera を用いた。

一部の実験においては、特別に設計した神経インパルスのカウンター（岩崎通信機製）を用いた。Tektronix 502 オシロスコープ終段からカソードホロワーを通して取り出した生体信号を、カウンターと Ampex テープレコーダーとに並列に接続した。カウンターは on-line 及び off-line で働き、その構成は信号弁別装置と 4 チャンネルの 10 進 3 桁のエレクトロニックカウンターとより成っている。各チャンネルのカウンターのゲートは、外部同期信号より一定の遅延時間の後に順次開かれ、それ等のゲートは 10-kc の水晶発振器により制御され、そして 1-900 msec 迄段階的にゲート時間を変えられるようになっている。神経インパルスと諸雑音との弁別装置には特に力を注いだ。生体より誘導した信号の中から、RC フィルターを用いてその低い周波数成分を除去した。そのフィルターの特性は 500 cps から減衰し始め 50 cps で 40 dB 減衰するようなものである。次に誘導された生体信号を、任意に設定したレベルでクリップし、そのスライスレベルを越したものだけを増

巾し、更に Schmitt trigger 回路を通して矩形波とした。この矩形波の中には生体信号の外に振巾の大きいパルス性雑音も含まれているので、積分回路を通すことにより、150 μ sec 以下の巾を持ったパルス性雑音を取り除いた。この操作により、約 1 kc の正弦波と似た神経インパルスは、生体雑音及び外来性の諸雑音により妨害されることなく、長時間にわたり 1 mV の小さなものでも計数することが出来た。インパルス以外の諸雑音を計数していないことを確認するため、計数信号を別のオシロスコープ上で生体信号と共に監視した。

音刺激としては、正弦波の短い音をスピーカーから free field で防音室内の実験動物に与えた。正弦波の発生装置には44ケのウィーンブリッジ型の発振器群を用い、モーターにより毎秒1回の割合で機械的に発振器を切換え、30 cps から 50,000 cps 迄の正弦波を順次発生させた。この正弦波は Grason-Stadler のエレクトロニックススイッチを通して、適当な rise time と decay time とを与えた。普通、刺激音には、それぞれ 20 msec の rise time と decay time を持った 120 msec の tone burst を専ら用い、20,000 cps 迄はコーン型ダイナミックスピーカー装置（三菱製 2S-305 型）から、またそれよりも高い超音波はコンデンサースピーカー（品川無線製 ST-2 型）から発生せしめた。第8神経に記録電極を刺入して聴ニューロンを検索する際、この低音から高音までの tone burst 発生装置を用いて、音に応ずる unit を探した。また大量のデータを能率よく解析する便宜上、各発振器の出力を実験の前後に調整して、44チャンネルの音刺激の強さが最大 ± 5 dB の範囲におさまるようにした。第2、第3の音刺激には、別個の同型スピーカー（三菱 2S-305 型）を用いた。刺激に用いられる音波は、実験動物の耳の極く近傍に置かれたコンデンサー・マイクロホン（Brüel & Kjaer）により記録され、その絶対音圧を随時測定した。また実験の前後において、スピーカー群の最大出力が、実験動物の耳の近くで、80 dB（絶対音圧 0 dB = 0.0002 dyn/cm²）

として）になるように 1 kc の周波数で、各増巾器の出力を調整した。

また、第8神経の如何なる部位から応答が記録されたかを検索するために、記録電極より通電焼灼を試みた。しかし、すべて神経線維から成るこのような神経束では、相当な通電にも拘らず、脳組織の場合とは異って、その部位を焼灼出来なかった。そこで墨汁を充填した先端 10 μ 位のガラス毛细管を、記録の行われた部位に顕微鏡下で刺入し、記録部位の見当をつけた。実験終了後、動物の第8神経を附近の組織と共に取り出し、10%ホルマリンで固定した。標本は連続切片により組織学的に検索され、墨汁の附着部位及び、記録電極の刺入により生じた小さな穴から、記録部の位置が推定された。

Ⅲ. 実験結果

A. 記録部位及び潜時

第8神経が内耳道から頭蓋内に丁度現われた所で、第8神経に記録電極を背側後方より腹側前方へ向けて徐々に刺入して行くと、最初 10-30 mV のインパルスが極めて容易にしかも安定に得られる。この放電は通常 20-50 msec の非常に規則正しい時間間隔を持っているが、中には、周期的に間隔が動揺するグループ性放電を示すものもある。組織学的に、この時の電極位置を確認してみると、前庭神経の応答であることがわかる。更に電極を進めて行くと、暫く如何なる応答も得られない時期があり、その部を通過すると音に応ずる振巾 3-20 mV のインパルスが現われ、蝸牛神経に電極の入ったことがわかる。

応答の潜時を正確に測定する際には、click音を用い、先ず音発生装置の電気信号の開始時点から、最初の応答インパルスのピーク迄の時間を測定した。この時間に、スピーカーから被聴耳迄の音の伝導時間を補正した値を、ニューロンの音刺激に対する潜時と定義した。この潜時は 1-4 msec で、高音に応ずる unit では短かく、低音に応ずる unit では長い。この潜時の測定によっては、蝸牛神経より誘導した unit discharge

が第1次聴ニューロンからのものであるかどうかを決定できない。得られた応答が第1次聴ニューロンからのものであると判定するには、組織学的に記録誘導部位の蝸牛神経に第2次聴ニューロンの細胞体がないことを確認する必要がある。実験に用いた18匹の猿のうち11匹で、蝸牛神経を連続切片により検索したが、蝸牛神経の glial septum とそれより約 3 mm 中枢側との間には

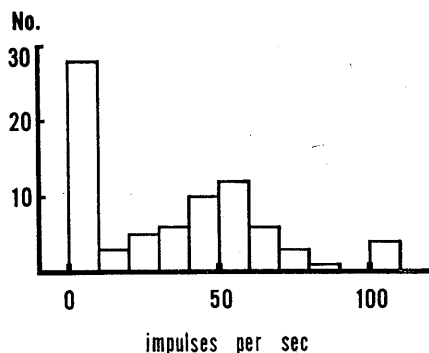


Fig. 1.

Histogram of the firing frequency of the spontaneous activity. Abscissa and ordinate indicate firing frequency of the spontaneous activity and number of neurons, respectively. Note two distinct peaks in the histogram.

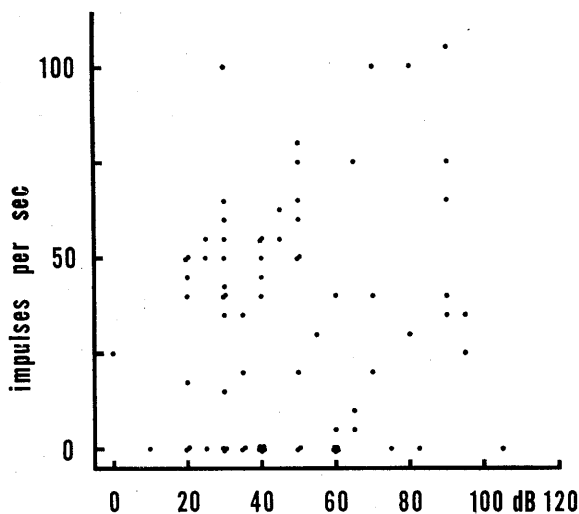


Fig. 2.

Relation between the threshold and the firing frequency of spontaneous activity in the primary auditory neurons. Abscissa and ordinate represent relative threshold and firing frequency of the spontaneous discharge, respectively.

神経細胞体を全く認めなかった。実験終了後、蝸牛神経における記録電極の刺入範囲を確認するために、その範囲の中枢端及び末梢端にそれぞれ墨汁を充したガラス毛细管を刺入してしるしをつけた。この方法によると記録電極の刺入位置は、glial septum とそれより約 1.0 mm 中枢よりの部位迄の間にあることが判明した。蝸牛神経核における神経細胞の樹状突起の長さ

は、Golgi 染色によると 300μ を超えない(萬年)。従って、蝸牛神経核細胞の樹状突起から応答を誘導する恐れはないものと考えられ、誘導記録した応答が第1次聴ニューロンに由来することは確實である。

B. 第1次聴ニューロンの自発性放電

聴覚系の上位ニューロンでは自発性放電は殆んどないが、下位ニューロンでは活潑な自発性放電がしばしば認められ、それが一つの特徴であることはよく知られている²⁷⁾。

自発性放電は、猿の第1次聴ニューロンでもしばしば観察された。一方自発性放電の非常に少ない例も多数観察された。自発性放電は全くランダムに現われ、しかも長い時間経過中も定期的な放電を示した。しかし、一部のニューロンでは、時々刻々その放電様相が変化した。即ち、放電頻度の平均値が十数秒位の周期で大きく変動するものもあれば、数時間のゆるやかな経過で徐々に放電頻度が変わるものもあった。

自発性放電の頻度を計数するのに、80 msec の標本を1秒乃至2秒おきに20-40回とった。これにより、放電頻度の比較的短時間内の変動は避けることができた。このようにして計数した自発性放電の頻度を10 impulses/secの階級に分けてみると、第1次聴ニューロンは第1図の如き分布を示した。即ち自発性放電の殆んどないものと、約50 impulses/secの所に最頻値を有するものと、大きく2群

に分けられた。また 100 impulses/sec 附近にも、もう一つの小群が存在するように思われたが、例数が少ないので明言出来ない。

従来、自発性放電は音に対する閾値の低いニューロンに多く見られると考えられていたので、閾値と自発性放電の頻度とを調べてみた。然るに第2図に見られるように、閾値と自発性放電の頻度との間には何の相関も認められなかった。ニューロンを 20 impulses/sec 以下とそれ以上の自発性放電とを持ったものに便宜的に分けてみると、即ち高頻度及び低頻度自発性放電の2群に分けてみると、適当な音刺激により誘導されるニューロンの最大放電頻度は、この2群において、明らかに異なる事がわかった。即ち、最大放電頻度は、第3図に見られるように、2群において異なった分布様式を示した。自発性放電の少ないニューロンは比較的高頻度の応答放電を示すが、自発性放電の多いものは低頻度の応答放電で飽和状態に達するものが多かった。このことは、これ等2群のニューロンがある程度別個の性質を持っていることを示唆するものであろう。一般に単一ニューロンの放電頻度は音刺

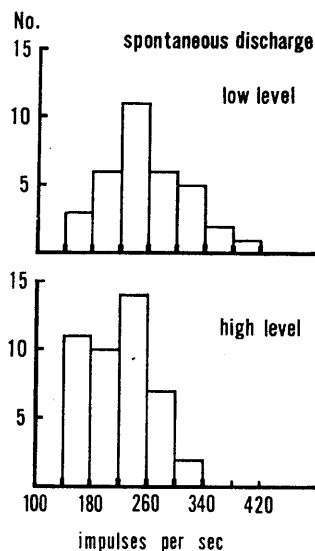


Fig. 3.

Distributions of the maximal firing frequency to acoustic stimulation in two groups with low and high spontaneous activities. The neurons are classified into two groups at 20 impulses per sec in the spontaneous discharges. Abscissa and ordinate show maximal firing frequency to acoustic stimulation and number of neurons, respectively.

Table 1.

Firing frequencies to sound stimuli in a neuron. Abscissa and ordinate represent frequency and relative intensity of sound, respectively. Area enclosed by solid line shows the response area.

	kc0.050	0.040	0.050	0.060	0.070	0.080	0.09	0.10	0.120	0.17	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1	1.3	1.7	2	3	4	5	6	7	8	9	10	13	17	20
dB																																	
0	3.0	4.5	4.0	5.0	4.7	4.0	3.7	3.0	4.7	7.0	7.0	9.5	7.5	11.0	12.0	12.3	12.3	10.0	10.7	12.0	11.3	9.0	11.3	10.7	4.7	3.7	4.3	3.7	4.0	5.3	3.7	4.3	4.7
- 5	4.0	2.7	4.7	5.7	4.3	4.7	3.7	3.0	4.3	3.7	4.3	9.5	10.0	9.5	10.0	10.6	9.5	9.5	9.0	10.5	10.3	9.8	10.4	10.6	7.6	3.2	2.4	5.0	4.2	4.9	3.0	4.0	3.6
- 10	5.3	3.9	3.3	3.8	3.8	3.2	4.8	3.6	5.8	3.8	5.6	11.0	11.3	11.9	9.0	9.8	10.5	11.3	10.8	9.3	9.8	10.0	9.5	10.7	10.0	3.0	5.3	3.7	5.7	3.7	4.3	4.3	4.3
- 15	3.3	4.2	3.2	3.0	4.1	2.6	3.9	3.6	1.1	3.0	2.4	10.5	10.3	9.6	9.0	9.8	10.0	9.2	9.2	9.2	9.7	10.0	11.3	10.3	9.0	2.7	4.2	3.5	5.7	3.6	4.6	4.4	4.6
- 20	4.7	2.7	4.0	3.0	4.0	3.3	3.0	4.0	4.0	3.3	3.0	10.5	9.0	10.5	9.0	11.3	1.5	9.3	10.3	9.7	10.0	11.7	11.7	11.3	11.0	3.0	3.7	2.3	4.8	4.0	4.3	3.3	4.0
- 25	4.4	6.0	4.5	4.8	3.5	3.5	5.0	4.3	3.5	4.3	4.3	9.5	11.1	9.2	9.8	9.5	9.0	1.3	10.2	8.2	9.5	9.5	9.5	8.8	2.8	9.1	4.4	3.4	3.3	4.9	4.0	4.5	4.3
- 30	4.4	3.8	5.2	4.0	5.2	4.4	3.8	3.0	3.1	4.8	4.0	4.2	3.8	6.8	6.2	8.0	9.6	10.8	9.2	11.6	8.0	8.4	10.2	11.3	9.8	2.8	3.8	3.8	4.2	4.4	4.0	3.2	4.0
- 35	4.3	4.3	4.5	3.3	4.0	3.8	5.0	3.0	3.5	4.8	3.3	4.5	3.0	4.3	6.0	4.5	5.0	8.3	9.2	9.8	9.0	8.0	6.0	10.0	10.5	2.3	2.7	2.8	3.7	3.0	4.8	3.0	3.0
- 40	3.3	4.0	3.0	2.5	3.7	3.7	3.0	3.8	4.3	3.8	2.3	4.7	4.7	3.7	5.0	5.3	5.3	6.5	6.3	9.0	9.3	3.8	7.5	12.0	11.3	3.7	6.0	3.7	4.7	4.7	5.7	5.3	6.0
- 45	2.2	3.4	4.0	2.4	4.0	2.5	3.8	3.6	3.2	4.0	3.9	2.7	2.5	2.3	2.7	4.0	3.6	4.3	5.0	5.3	8.5	3.3	3.8	11.0	9.4	3.0	2.9	2.7	2.9	3.0	3.3	3.7	3.3
- 50	2.0	2.7	3.0	2.3	2.8	2.5	5.0	5.0	4.3	4.3	5.3	3.5	4.0	2.5	4.3	2.8	3.3	2.8	3.4	4.0	7.0	4.2	4.3	10.3	11.5	4.5	4.3	4.0	2.5	3.5	5.5	5.3	4.7
- 55	3.2	2.8	3.8	2.5	3.6	2.8	3.6	2.3	3.4	2.5	2.0	3.9	5.1	4.9	4.6	5.4	3.9	4.3	4.1	4.8	5.6	4.5	4.3	10.4	10.2	2.8	4.9	4.1	4.1	4.1	4.0	5.2	2.7
- 60	3.5	3.5	4.3	4.8	3.5	5.0	5.0	3.4	5.4	4.8	2.8	3.3	4.7	5.0	5.0	1.0	4.3	2.0	2.7	3.7	3.8	5.5	5.0	9.8	11.5	2.8	2.3	3.9	4.3	4.3	4.0	4.7	4.3
- 65																																	
- 70	4.3	3.8	4.0	4.7	3.6	3.8	4.5	3.3	3.8	4.5	3.8	3.7	4.3	3.3	4.3	4.3	5.3	4.0	4.7	4.3	3.3	4.7	3.6	6.0	11.6	3.2	5.0	3.2	4.4	3.8	3.8	3.3	3.3
- 75																																	
- 80	5.0	4.0	3.3	2.7	3.7	4.0	4.3	3.0	4.7	3.5	4.0	5.3	4.0	4.0	5.0	4.3	4.3	6.3	4.0	5.3	3.5	5.0	5.3	4.3	11.3	2.0	4.7	3.0	3.3	5.8	3.9	4.3	2.3

激が強くなる程増大する。しかし、本実験において用いられた音刺激は動物の耳の位置で最大 80 dB 迄であった。それ故、少数例ではあるが、応答放電の頻度はまだ飽和状態に達せず、更に増える可能性が充分あった。従って上述の最大放電頻度の分布様式には多少の修正を加える必要があるかも知れない。しかし、それ等の分布様式の大綱は誤りないと思われる。尚、最大放電頻度は後述する第1次聴ニューロンの adaptation の程度によっても左右されるが、この場合は、それぞれ 20 msec の rise time と decay time を持った 120 msec の tone burst の中間部 80 msec に応答するインパルス数を計数した。

種々の音圧及び周波数をもつ 120 msec の tone

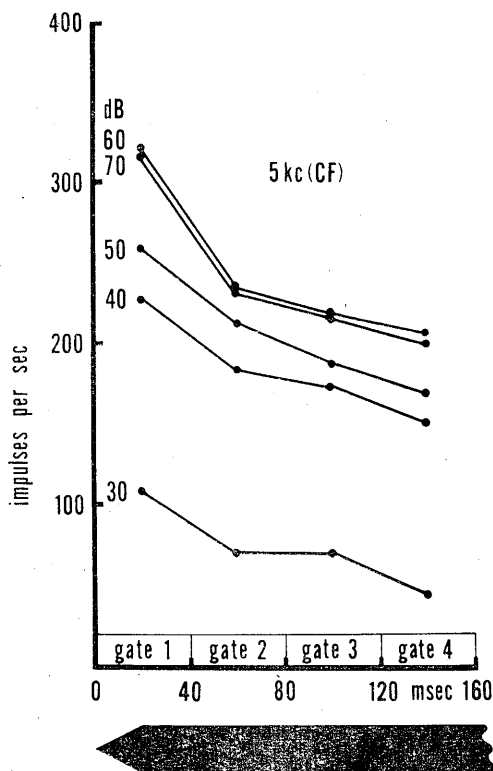


Fig. 4.

Adaptation curves at various intensities of sound stimuli of which rising phase is 20 msec. The frequency of sound is the CF (5 kc) of the neuron. Closed circles show number of impulses during 40 msec.

burst を用いて自発性放電をもったニューロンの応答野を精細に調べてみると、その自発性放電は応答野の周辺において抑制される傾向をしめした。第1表はその1例であるが、特徴周波数 (characteristic frequency, 以下 CF と略す) よりやや高い周波数の音で、最も強く抑制されるようである。この場合も、やはり前述の 80 msec の期間の計数であるが、tone burst に対する応答パターンを見ると、on-off 型を示している。自発性放電は on 及び off 応答の中間において抑制されていると言ひ得る。

C. 放電頻度の時間的経過

第1次聴ニューロンの応答は、上位聴覚系のニューロンに比して tonic であるが、完全な tonic response ではなく、知覚神経に広く認められる adaptation をしめした。第4図は 20 msec の rising phase を持った音刺激に対する 40 msec 毎の応答放電の頻度の時間的経過をしめしたものである。放電頻度はカウンターにより計数され、25回の応答の平均値である。カウンターの第1ゲートは被検耳に音波が到達すると同時に開かれるようにした。4ケのエレクトロニックカウンターのゲート時間はそれぞれ 40 msec であり、音刺激の rising phase 20 msec は第1ゲートの期間内に含まれている。音の rising phase は、スピーカーに加えられる電圧に関して、可能な限り直線的に立ち上がるようにした。大部分のニューロンでは 40 msec 毎の放電頻度は第4図のような時間的経過で減少した。第1ゲートでは音の強さが変化しているため、第1ゲートの放電頻度は考慮しないとして、第2ゲート以後の adaptation curve はほぼ定常的な刺激に対するものと考えて差支えない。

刺激音の強さを強くした時、各ゲートにおける放電頻度は同じ割合で増加した。しかし、閾値近くの弱刺激の場合は余り顕著な adaptation を示さず、各ゲートの放電頻度はほぼ同じであった。また CF より高周波数の音刺激の場合には on-off 様の応答を示すことが多いため、第1ゲートの放電頻度は第2ゲートのそれに比して非常に多くなった。だが一般的には同一ニュー

ロンでは、音刺激の周波数が変わっても、同じような adaptation curve をしめした。adaptation curve はニューロンによって或る程度様々であるが、その詳細は今後の研究に待たねばならない。

D. 放電頻度と音刺激の周波数及び強度との関係

以下に述べる観察結果は、20 msec の rising phase 以後の 80 msec についての応答放電の頻度に関するものである。ニューロンが十分に順応した状態での観察ではない。従って連続音を用いて順応した状態での実験結果とは多少異なるかも知れない。adaptation が進んだ時の応答放電は、頻度が減少するだけで、特に注目すべき異同は、現在の研究段階では認められなかった。以下に言う放電頻度は、10-25 回の上記 80 msec におけるものの平均値である。

1. 応答放電のばらつき

同じ音刺激に対する応答放電の頻度は、インパルスの密度が充分高い場合でも、1 回毎に相当変動した。大多数のニューロンでは、この変動が誤差曲線の範囲内におさまったが、極く少数のものでは誤差曲線の形をとらないものもあった。多くのニューロンでは、實際上、上記 80 msec におけるインパルス数だけでは、音の強さに関して信頼すべき情報を持っていないが、10-20 回の平均をとれば音の強さに関しては充分な情報を有しているものと考えて差支えない。実際の聴神経では、同じようなパターンの応答を示すニューロンが近接して多数存在するので、音の強さに関する情報を上位神経系に伝えるには、80 msec で充分過ぎる程充分であると考えられる。極く少数のニューロンでは如何に 80 msec 単位のインパルスの計数回数を増加せしめても、音の強さに関しては充分な情報を持つに至らなかった。この種のニューロンが特に損傷を受けているような所見は認められなかったが、この型では一般に自発性放電が多いようであった。Rupert et al.²⁴⁾ の猫の第1次聴ニューロンにおける報告によれば、自発性放電を有する fiber は、その放電頻度を増さずに、インパルスがグルー

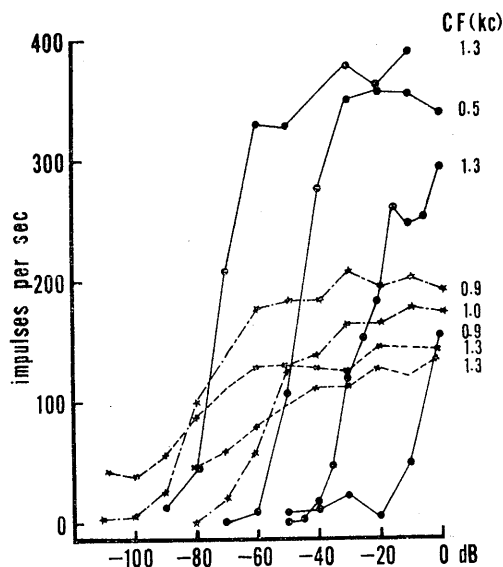


Fig. 5.

Various tendency of curves of firing frequency as compared with increase of sound intensity at the CF's. Numbers at the right side show CF's of 8 neurons. Note steep and gentle inclinations of the curves. Abscissa and ordinate represent relative intensity of sound and firing frequency, respectively.

プを作ることによって音刺激に応答しているが、上述のニューロンがこの fiber に相当するかどうかは不明である。

続いて後述する実験結果では、これら極く少数のニューロンを除いてある。

2. 特徴周波数 (CF) 音による刺激時の放電頻度

ニューロンが最も低い閾値を示す周波数の音刺激、すなわち特徴周波数の音刺激に対する第1次聴ニューロンの応答放電の頻度は音刺激の強度によってどのように変化するかを、多数のニューロンにつき調べた。CF 以外の音刺激に対する応答放電は後述するように応答様式が異なるので CF 刺激のみを用いた。第5図は、1 kc 附近に CF を有するニューロンの代表的な応答8例を示したものである。CF 音刺激時における音強度の変化に対する応答放電の頻度変化は、ニューロンによって様々である。音刺激が強くなると、敏感に反応して急速に放電頻度が増加するものと、極めて徐々にしか放電頻度が増加しな

いものと両極端のニューロンが存在する。勿論種々の中間段階の応答を示すものもあり、前記の2型に確然と分つことは出来ない。

急速に放電頻度が増加するものは20-30 dBのdynamic rangeの後に放電頻度が飽和するが、かくの如き応答を示すものの閾値は高い場合もあれば低い場合もあり、閾値とこの種のニューロンとの間には特別な関係は認められなかった。またこれらの最高放電頻度は、ニューロンによって異なるが、150-400 impulses/secである。

音刺激が強くなるにつれて放電頻度が徐々にしか増加しないニューロンは、一般に低閾値であり、当然前者よりも広い30-100 dBのdynamic rangeを有する。この場合その最高放電頻度は低く、高々200 impulses/secまでである。

従って、低閾値のニューロンでは音刺激が増加するにつれての放電頻度の割合は緩急様々であるが、高閾値のものでは放電頻度の増加の割合が速かなものしか見当らない。

3. 種々の周波数の音刺激に対する単一ニューロンの応答放電

勝木等¹⁷⁾によれば、第1次聴ニューロンは、CF

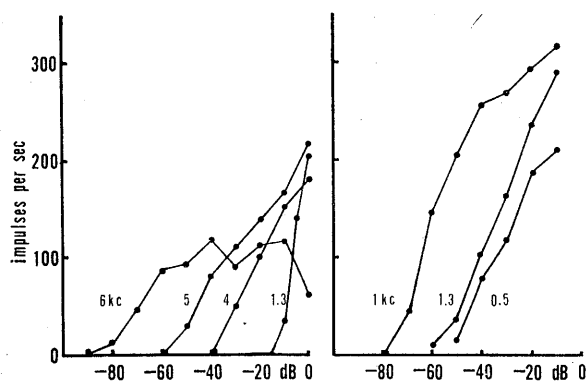


Fig. 6.

Crossed ramp type (left) and parallel ramp type (right). Left figure shows different tendency of firing frequency as sound increased at various frequencies in a neuron. Right figure indicates parallel curves obtained from a different neuron applying the same treatment. Abscissa and ordinate indicate relative intensity of sound and firing frequency. Numbers in this figure indicate frequency (kc) of sound stimuli; 6 kc and 1 kc are the CF's of the neurons, respectively.

における閾値により、統計的に低閾値群と高閾値群の2群に分けられ、約80%の第1次聴ニューロンが含まれる低閾値群は蝸牛の外側有毛細胞を、高閾値群は内側有毛細胞を支配している神経線維にそれぞれ由来することが明らかにされている。外側有毛細胞は蝸牛基底膜の中央部の振動しやすい場所に位置しているため、閾値が低く、内側有毛細胞は比較的振動し難い基底膜の辺縁部に位置しているため閾値が高いと考えられる。Lorente de Nó⁽²⁰⁾⁽²¹⁾によれば、2種類の神経線維が外側有毛細胞を支配している。即ち多数の外側有毛細胞を支配している外側ラセン線維 (external spiral fiber) とし、1, 2ケの細胞を支配している外側放射線維 (external radial fiber) とである。従って、外側有毛細胞に由来する2群の神経線維の放電様式に何等かの差異が当然期待される。しかし、CFにおける音刺激に対する応答態度だけでは2群の存在を明らかに認めることは出来なかったので、種々の周波数の音刺激に対するニューロンの応答態度を調べてみた。

その結果、音刺激強度の増加に対する応答態度の関係を調べてみると、第6図に示すように2つの型のニューロンの存在が見出された。1つは第6図左側のように、音刺激の周波数により、刺激強度-放電頻度曲線の傾斜が異なっており（以下この型を交叉型と呼ぶ）、特に音刺激周波数がCF附近の場合には、緩やかな傾斜をせめし、放電頻度は容易に飽和状態に達せず、巾広いdynamic rangeを有していた。もう1つは第6図右側に示されるように如何なる周波数の音刺激でも、刺激強度-放電頻度曲線の傾斜は同じで、各曲線は平行になった（以下この型を平行型と呼ぶ）。また、この型の曲線の傾斜はいずれも急峻であり、つまり刺激強度の増加につれての放電頻度の上昇は急速で、閾値上20-30 dBになると放電頻度は飽和状態に達した。65例の実験例中、平行型は45例の多数を占め、明瞭な交叉

型は11例であった。残り9例は両型いずれとも決しかねた。これら両型と自発性放電との間には特に関係はみとめられなかった。交叉型のニューロンの閾値は低く、この型で閾値の高いものは1例も発見されなかった。また平行型の閾値は高低様々であった。このことは、CFにおける放電頻度の増加傾向を示した第5図の所見と一致する。これ等両型の生理学的意義については、van Bergeijk⁴⁾の模型実験との関係において、後で特に考察しようと思う。

音に対するニューロンの応答放電を各周波数、各強度について詳細に調べてみると、単一ニューロンの応答パターンは決して規則正しいものではなく非常に複雑である。第7図は、このような応答パターンを、音の強さ並びに周波数に関して立体的に示したものである。一般にCFよりも高い周波数の音刺激の場合には、音の強さが増しても単純

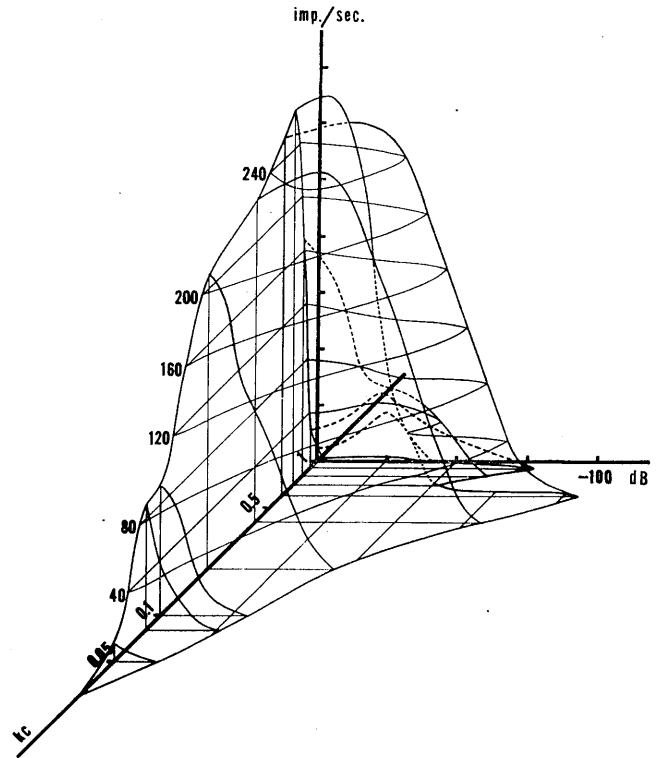


Fig. 7.

Three dimensional representation of discharge pattern in a primary neuron. Two axes in horizontal plane represent frequency and relative intensity of sound, respectively. Vertical axis shows firing frequency of the neuron. Area enclosed by solid curve at base represents the response area.

に放電頻度が増加するとは限らず、その頻度が音の強さに関して不規則であることが多い。CFよりも高い音に対する応答は on-off 型を示すことが多く、これがその不規則な応答の一つの原因であるかも知れない。しかし、この不規則性を総て on-off 応答に帰することは出来ない。

E. 2音刺激時に見られる抑制現象

Tasaki²⁸⁾は、第1次聴ニューロンでは、一つの音に対する応答は、もう一つの適当な音刺激によっても抑制されることはないと言っていたが、著者は2音刺激時の複雑な応答を観察中、抑制現象が起ることを見出した。

1. 不完全抑制

純音に対する第1次聴ニューロンの応答パターンは第7図に示すように比較的単純であり、音

の周波数及び強度に関する応答野は第11図黒丸にも示されるように単純な逆三角形をなしている。

一つの純音刺激に対するニューロンの応答放電は、もう一つの適当な純音刺激の附加により、一般にはその影響を受けた。約5kcにCFを有するニューロンにおいて、各周波数の、強さが70dBであるような純音刺激を与えると、その時の放電頻度は第8図の実線で示されるようになった。この放電頻度は、20 msecの rising phaseを持った tone burstの開始時点より40 msecから80 msec迄の期間を25回計数して得たものである。このニューロンに、その閾値上40dBで5kcの連続音を与えておいて、各周波数の tone burstを附加すると、応答放電は減

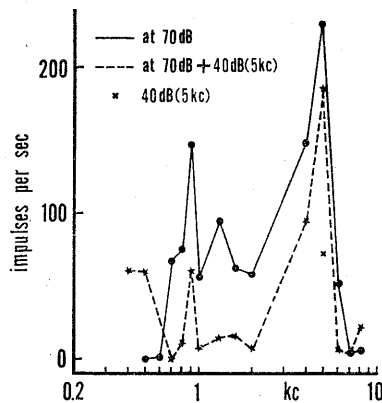


Fig. 8.

Suppression of response in two pure tone stimuli. Closed circles show firing frequency to sound stimulus of 70 dB at various frequencies which are indicated by abscissa. Cross shows firing frequency to a sound stimulus at 5 kc near the CF and 40 dB. Stars show firing frequency to sound stimulus represented by abscissa in addition to sound stimulus at 40 dB and 5 kc. At both extremities of the area capable of response, note crossings of two lines; solid and dot lines at both 0.6 and 7 kc.

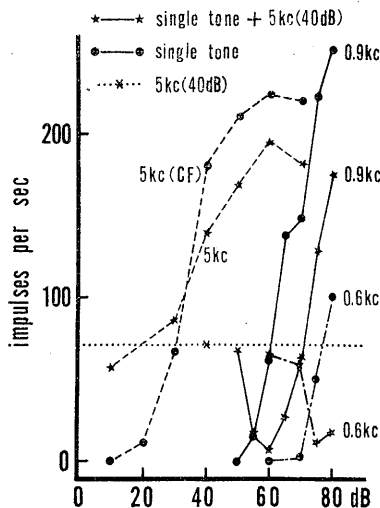


Fig. 9.

Suppression of response in two pure tone stimuli at various intensities in the same neuron as in Fig. 8. Closed circles show responses to a pure tone stimulus of 5, 0.9 and 0.6 kc at various intensities represented by abscissa. As shown by stars, those responses are suppressed by delivery of a second tone at 5 kc and 40 dB. Cross shows firing frequency to a pure tone at 5 kc and 40 dB. Note gentle slope at 5 kc shown by stars.

少し、第8図の点線で示されるような放電頻度になった。即ち、このニューロンを興奮させ得る周波数での刺激に対する応答は、連続音を与えることにより或る程度減少した。ニューロンを発火させ得ない周波数の tone burst は、連続音に対する応答に対し何の影響も与えなかった。つまり、連続音に tone burst をかさねても連続音に対する応答だけがあらわれた。尚、tone burst の周波数は正確に 0.5, 0.6, …… 7 kc ではなく $\pm 5\%$ 以内の誤差があるので、連続音の 5 kc と tone burst の 5 kc とは必ずしも同じ周波数ではなく、またそれらの音の位相も或る一定の固定した関係にはない。5 kc, 40 dB の連続音に対する応答は、adaptation のために、tone burst に対する応答放電頻度より相当少なくなっている。

第9図は、同一ニューロンについて、tone burst の音圧を変えて同様のことを観察したものである。この図の黒丸は、5 kc, 0.9 kc, 0.6 kc の各 tone burst において、音の強弱に対する応答放電の頻度変化をしめしたものである。星印は 40 dB, 5 kc の連続音を附加した場合のそれぞれの tone burst にたいする応答放電の頻度である。連続音を背景として与えたために、tone burst に対する応答は減少し、0.9 kc, 0.6 kc あたりでは丁度閾値が約 10 dB 上昇したのと同様な応答放電を示し、更に tone burst が各閾値附近迄弱くなると連続音に対する応答が回復してくる。CF 附近においては、例えば、5 kc の tone burst においては、5 kc の連続背景音の影響のために、tone burst の強度増加に対する放電頻度の増加割合は緩慢になった。

2. 完全抑制

CF が約 1 kc 以上のニューロンでは、或る刺激条件下で、インパルスの完全抑制が起ることを見出した。即ち CF 附近の周波数を持った連続音に対する応答は、比較的強い第2音により数百 msec にわたり完全に抑制された。第10図はこの抑制の一例を示したものである。第10図Bは、13.4 kc, 70 dB の連続音に対する単一ニューロンの応答を示したものであり、刺激音の周

波数はほぼこのニューロンの CF に一致する。第10図Cに示すように、この連続音に対する応答放電は、1.3 kc, 80 dB の tone burst により完全に抑制される。また逆に、tone burst に対する応答が連続音の存在のために抑制性の応答に変ったとも言い得る。或いは、tone burst と連続音の重畳は応答放電を起し得ないとも言える。この tone burst を単独に与えた場合には、第10図Aに示すような応答が認められる。

第9図において、5 kc, 40 dB の連続音を与えた時に、0.9 kc の tone burst に対する応答放

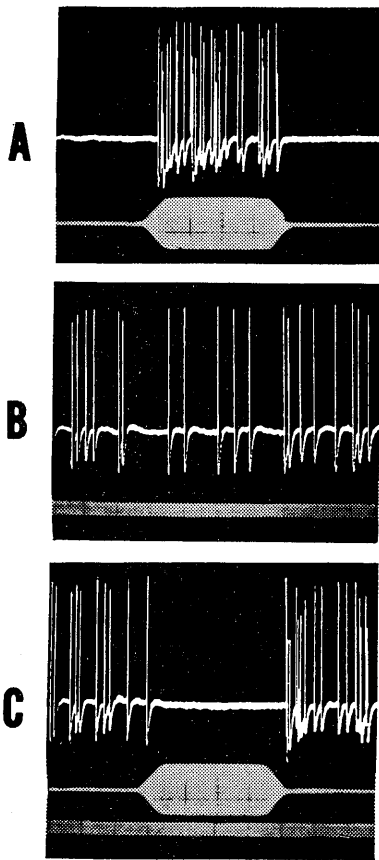


Fig. 10.

Perfect suppression by two sound stimuli. Upper trace in each figure represents the response of a single primary auditory neuron. Lower trace represents electrical signal to generate sound wave. A: response to a tone burst at 1.3 kc and 80 dB. B: response to a continuous tone at 13.4 kc and 70 dB. C: response to the continuous tone suppressed by the tone burst. Duration of tone burst, 100 msec.

電頻度は、その周波数の閾値上約 10 dB で最も減少するが、このような状態で、その放電頻度が遂に零になった場合が完全抑制と考えられる。

また、反対側の蝸牛神経を切断しても、抑制現象には何等の変化も認められなかった。従って、この抑制は片耳のみで起る現象である。

a. 完全抑制を起し得る2音の関係：抑制野

抑制現象を起すには、2音の周波数及び強さが或る適当な関係にあることが必要であり、第11図は、その2音の関係を示したものである。黒丸で現わされているのが、単一ニューロンの音の周波数と強さに関する応答野である。×印で示されるような比較的弱い連続音に対する応答

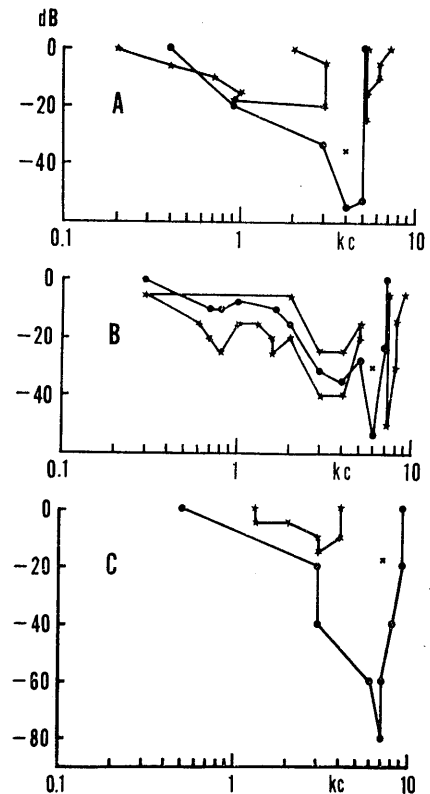


Fig. 11.

Inhibitory areas of three neurons. Closed circles represent response areas. When the sound within regions enclosed by star-lines is applied, the response evoked by sound as shown by cross is completely suppressed. Note appearance of inhibitory areas at both low and high sides of the CF's.

は、星印で示されるような範囲内の周波数と強度を持った tone burst により抑制された（以下このような tone burst の範囲を抑制野と言う）。一般に、連続音は CF 附近の周波数を有する比較的弱い音であることが必要であり、抑制野は、CF 附近の周波数を持った連続音の両側に現われた。第11図Cに示されるように、抑制野が CF より低い周波数側だけに、或いは高い周波数側だけに現われる場合も比較的少数ながら存在した。先に、第9図において、閾値上10 dB 附近で2音に対する応答放電の頻度が最も減少すると述べたが、それを裏書きするように抑制野は応答野の辺縁、即ち閾値上 10-20 dB の範囲に存在することが多い。抑制野の形は、第2次聴ニューロンで観察されたものとよく似ている。上位聴覚系では2音による抑制現象は容易に観察されるけれども、第1次ニューロンでは抑制を起すために比較的強い tone burst が必要であり、また抑制を起す2音の条件を探し出すのは困難なことであった。

b. 抑制の潜時

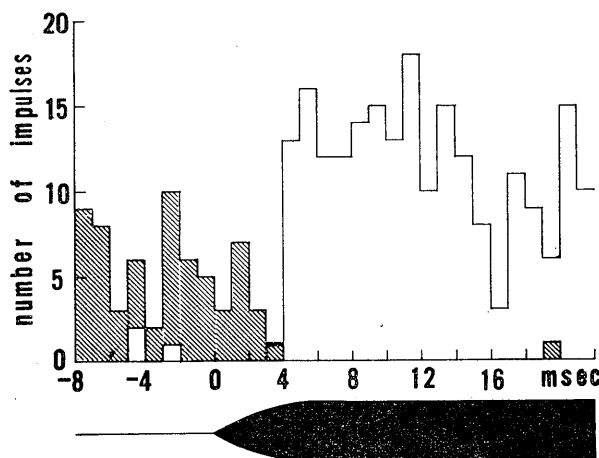


Fig. 12.

Latency of inhibition. White blocks represent responses to tone bursts at 0.4 kc. As shown by shaded blocks, responses to continuous pure tones at 4.7 kc are suppressed by application of the tone bursts. Blocks indicate the total number of impulses obtained from responses in 64 successive tone bursts. Zero at time scale indicates the moment at which sound wave reaches the monkey's ear. Note little overlapping in the both blocks.

この抑制現象が Rasmussen の遠心性神経線維の関与によるものかどうかを調べるために、抑制の潜時を測定した。潜時測定に際しては、立ち上り時間の早い tone burst を用いると click が発生するため、新たに click に対する応答が現われて潜時測定が不可能になる。そこで、第12図に示すような立ち上り時間の比較的ゆっくりした tone burst を用い、その tone burst に対する応答放電の開始時点と、連続音を背景に流した場合の tone burst による抑制反応の開始時点とを比較した。第12図の白い柱状図に示したものが、64回の 0.4 kc の tone burst により発火した応答インパルス数である。同じく斜線部分は 4.7 kc の連続音を更に背景に流した場合のインパルス数であり、tone burst のために連続音による応答放電は抑制されている。この場合、個々のインパルスの発火時点としては、インパルスの頂点を採用した。

tone burst による放電抑制の潜時は、tone burst による応答放電の潜時と一致した。つまり、第12図に見られる斜線部と白い部分とが殆んど重畳しないことを意味する。抑制の潜時は、tone burst に対する応答放電の潜時と同じか、または 1 msec 以下であることが、7例の測定によって判明した。Fex⁸⁾によれば、耳に click 音を与えてから、vestibulo-cochlear anastomosis の部位の遠心性神経線維束にインパルスが現われて来る迄の潜時は 5-40 msec である。従って、著者が観察した抑制現象は遠心性線維の活動によって生じたものではないと考えられ、明らかに efferent inhibition とは別個のものである。

c. 抑制に対する strychnine 投与の影響

efferent inhibition でないことを更に確認する意味において、Rasmussen の遠心性線維束の第1次聴ニューロンに対する作用を抑える働きのある strychnine⁵⁾⁶⁾を投与してみた。0.2 mg/kg

の strychnine の静注を行っても、観察される抑制現象には何等の変化も認められなかった。また、0.4 mg/kg の strychnine を静注して実験動物が痙攣を起した場合でも、薬物投与の前後において抑制現象の発現の仕方に変りはない。もしもこの抑制が efferent inhibition であるならば、当然 strychnine の投与により抑制現象が消失しなければならない筈である。この抑制現象が strychnine に影響されない事実は Rasmussen の遠心性線維に起因するものでないことを更に裏付けするものである。

d. 遠心性線維の電気刺激による影響

反対側の上オリブ核群より来る交叉性の Rasmussen の遠心性線維を第4脳室底において電気刺激⁸⁾して、それが著者の抑制現象に如何なる影響を及ぼすかを調べた。電気刺激としては、第4脳室底内約 0.5 mm の深さに刺入した間隔約 0.7 mm の双極電極により、14 V、0.2 msec のパルスを毎秒50回の頻度で与えた。単一ニューロンで抑制現象を観察中に、このような電気刺激を与えると、連続音に回答していたインパルスは全域にわたりほぼ完全に消失し、電気刺激を中止すると再び前と同じ形の抑制現象が見られた。つまり遠心性線維は、特にこの抑制現象そのものとは直接の関係があるとは思われなかった。また、第4脳室底を電気刺激しても、観察中の抑制現象に対し何の影響も与えない場合があった。換言すれば、連続音に対するインパルスが全然消失しない例があったが、これは刺激電極の位置等が悪く、電気刺激が有効でなくなったためと考えられる。

e. 2音の時間的な関係と抑制

抑制を起す2音の周波数及び強度の関係をそのままにして、2音の時間関係だけを逆転させた場合、抑制現象はもはや起らなかった。第13図左欄のように、3.1 kc、56 dB の連続音に対する応答放電は、1 kc、60 dB の tone burst により抑制されるが、右欄の如く、1 kc、60 dB の音を連続音にし、3.1 kc、56 dB の音を tone burst にすると、即ち、時間関係以外は、2音

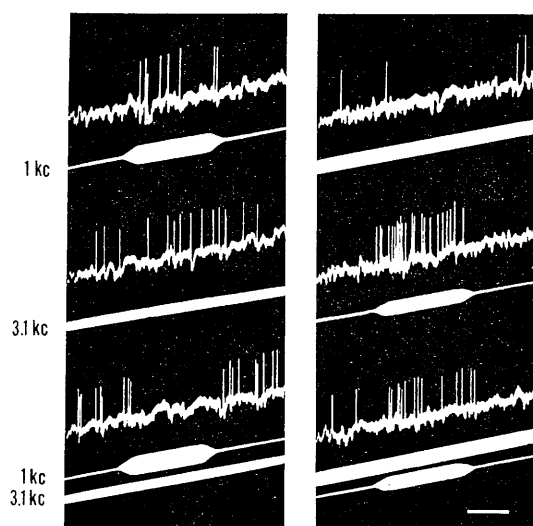


Fig. 13.

Inhibition and time relation between two sounds. Left column shows that the response evoked by a background tone of 3.1 kc is inhibited by addition of a tone burst at 1 kc. When the time relation between two sounds is reversed maintaining the other stimulus-condition intact, inhibition does not occur as shown in right column. Time scale, 50 msec.

の物理的關係は同じであるにも拘らず、抑制現象は観察されなかった。また、同時に2音を与えた場合にも、抑制現象は見られなかった。

2音による抑制は、数百 msec の後には漸次あいまいになった。つまり、完全抑制は数百 msec 以上は続かなかった。尚、tone burst が終ると共に抑制現象も消失し、連続音にたいする応答放電が現われて来るが、この時の応答放電は、adaptation 前のような高頻度のものであり、つまり、抑制の後には rebound が観察された。Fex⁸⁾は efferent inhibition の際には、このような rebound が認められず、遠心性線維は純粹に抑制的な作用だけを持っていると報告している。それ故、著者の見た抑制にこの rebound が存在することは、遠心性抑制でないという一つの重要な特性であると考えられる。

F. 2音刺激時に見られる促進現象

普通、単一ニューロンの応答野と言われるものは、そのニューロンに回答を起し得る純音の周波数及び強度の範囲を図示したものであるが、応

答野の範囲外の2つの適当な周波数、強度の純音を与えると、応答放電が観察された。

第14図は、その1例を示したものである。このニューロンは、第14図右下のような応答野を持ち、1.6 kc 迄の純音にしか応答しないので、当然、第14図の左最上段に示されるように 3 kc, 70 dB の tone burst に対しては応答しない。然るに、この tone burst に加えて、同じ 70 dB の種々の周波数の連続音（第14図上欄の左側にある数字はこの周波数の kc を示す）と一緒に与えると、連続音の周波数が 2 kc 及び 3.7 kc 附

近になった際、最も著明な応答放電を示した。連続音の周波数が 4.6 kc よりも高い場合については、図示していないが、何等応答を示さなかった。3 kc の tone burst と 3 kc の連続音と一緒に与えた場合は勿論応答放電を示さない。この場合、2音の周波数は完全に同じではなく、3 kc の tone burst の周波数は $\pm 5\%$ 以内の誤差があった。2音の周波数が非常に近い場合には、その周波数の単一純音と同じ刺激効果があると考えられる。同様に、2 kc, 70 dB の tone burst に対して、70 dB の連続音の周波数を 2 kc より高い方へ変えて行くと、連続音の周波数が 3 kc 附近になった時、最強の応答を示したが、その附近の周波数以外では、ニューロンは応答しなかった。同じく、4 kc, 70 dB の tone burst に対して、70 dB の連続音の周波数を 2 kc より変えて行った場合、連続音の周波数が 2.2 kc, 2.8 kc, 4.6 kc 附近になった時、即ち、3ヶ所において顕著な応答放電をしめした。また、連続音の周波数がその附近以外の時は応答しなかった。

以上の例で見られるように、この応答放電の現われ方は複雑であって、その出現方式に何等かの法則性を見出すことは困難である。2音の周波数の差の周波数を、記述した順序にそれぞれ取ってみると、1.0, 0.7, 1.0, 1.8, 1.2, 0.6 kc であり、これらと同一周波数の単一純音はいずれも、このニューロンを発火させ得ると考えられる。即ち、これらの差音の周波数に相当する単一純音は、ニューロンの応答野の領域内にあると思われる。しかし、この差音の周波数が充分応答野の領域内にあると考えられる場合でも、応答が必ず起るとは限らなかった。この実験に用いられた2音は別々のスピーカーより発生させており、2音の位相関係は固定していない。即ち、実験動物の耳の所において、2音の位相がどのようなになっているかは不明である。従って、2音の差音の周波数が応答野内にあったとしても、out of phase ならば、音の強さが弱くなったと同じことになって、結局応答野外の音刺激と言うことになり、応答が見られなくなる

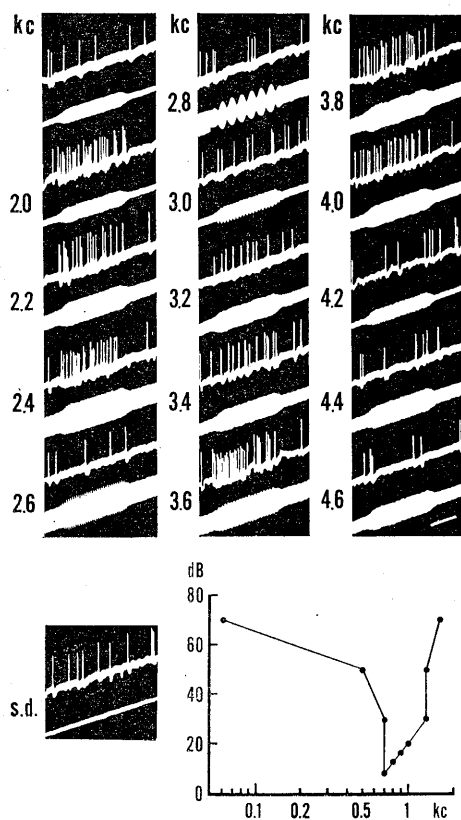


Fig. 14.

Excitatory responses to two tone stimuli outside the response area. Upper records: Responses to two sound stimuli. Continuous tone: 3 kc, 70 dB. Tone burst: Frequencies as indicated at the left side of each column. Intensity: 70 dB. The record at the top of the left column is the response to tone burst only. Lower left record (s. d.): Spontaneous discharge. Lower right: Response area of this neuron. Time scale, 50 msec.

のではないかと考えられる。

Ⅳ. 考 察

A. 自発性放電

Rupert et al.²⁴⁾は、自発性放電が適当な純音刺激によって著明に抑制されることを見ているが、著者もまた、自発性放電が応答野周辺の周波数及び強度を持つ音刺激により僅かながら抑制されることを見出した。実験動物の気道が狭窄したために高い周波数を含む呼吸音が発生し、これに対する応答放電が適当な音刺激により抑制される例を経験したことがあったが、自発性放電の抑制現象を観察する際にはこのような事例について充分注意を払わなければならない。尚、この呼吸音の場合に見られた抑制現象は2音刺激による抑制と似た現象と考えられる。

第1次聴ニューロンにおいて自発性放電のあるものとなしものとの間には明白な境界があり、自発性放電の有無によりニューロンは別個の性質を持っていることを示唆するものであるが、この自発性放電が音の情報伝達において如何なる意味を有しているかは現在の所不明である。Rupert et al.は、自発性放電を有するニューロンが、数百サイクルの低い音刺激時に、その放電頻度を増さずにグループ性放電を示すことにより音に応答していると報告している。著者の観察でも、自発性放電の多いニューロンは、音刺激の強さが増してもやはり放電頻度の増加割合は比較的緩やかなことが多く、その限りにおいてRupert et al.の報告と一致する。しかし、自発性放電の多いものでも、音が強くなると急速に応答放電の頻度が上昇する例は多数見られるので、彼等の報告が自発性放電を示す総てのニューロンにあてはまるとは言えない。また、自発性放電のみられるニューロンの中で、高い音にしか応答しないものも多数見られたが、その場合音刺激に対してはグループ性放電を示すものはなかった。この実験結果から考察すると、グループ性放電によってのみ音の情報を伝達するという考え方は成立しない。しかしながら、自発性

放電を持つニューロンは、その時間的なパターンを変化させることによって、強さや周波数以外の音に関する情報を伝達するのに好都合であると推定出来る。

B. 蝸牛内の聴神経線維の種類と放電様式

蝸牛内の有毛細胞を支配している神経線維には4種類あることが、Lorente de Nó²⁰⁾²¹⁾やFernández⁷⁾の研究により明らかにされている。即ち、1) 1, 2ケの内側有毛細胞を支配している内側放射線維 (internal radial fiber), 2) 1, 2ケの外側有毛細胞を支配している外側放射線維 (external radial fiber), 3) Corti 器官内を蝸牛のラセン方向に走り、それより沢山の分枝を出して数多くの外側有毛細胞を支配している外側ラセン線維 (external spiral fiber), 及び 4) 多数の内側及び外側有毛細胞に分枝を送っている内側ラセン線維 (internal spiral fiber) である。4) の線維は Rasmussen の遠心性線維即ち, olivocochlear bundle の終末枝と考えられており、残りの3種の線維はいずれも求心性線維と見做されている。

哺乳類では、有毛細胞は内側、及び外側の2種に分化し、それらの細胞は音情報を感知する上において異なった機能を有すると考えられ、それについては蝸牛の neuromechanical model を用いた Békésy²⁾の実験や勝木等¹⁷⁾の猿の第1次聴ニューロンにおける報告がある。内側有毛細胞の閾値が高く、外側有毛細胞の閾値が低いことは、弱い音に対するマスキングの影響を減弱させることができ、また loudness についても、周波数弁別と同じように、或る程度蝸牛内の神経線維の位置により空間的な識別をしているのではないかと推測されている。

しかし、蝸牛におけるラセン線維と放射線維の機能的な差異については何も知られていない。ラセン線維は多数の分枝を有しているので、各分枝末端から来るインパルスは、分枝の合流点において互いに衝突することが考えられる。インパルスの放電頻度が高い時には衝突の確率は大であり、ラセン線維の放電頻度は各分枝の放電頻度の総計よりもかなり小さくなる筈であ

る。しかし、分枝末端の放電頻度が小さい間は、この衝突の確率もまた小である。従って、ラセン線維の output (放電頻度) は、input (音刺激の強度) の増加に比して徐々にしか増加しないと考えられる。

このラセン線維における衝突の模様について van Bergeijk⁴⁾ は電子工学的モデルを用いて研究した。即ち、このモデルは、Harmon により開発された neuromime と呼ばれる神経素子及び Bogert の蝸牛基底膜の電気的モデルとより成り、基底膜とラセン線維の行動の模倣である。このモデルによると、ラセン線維の各分枝末端が総て刺激されるような状態の時には、刺激強度が増強しても、放電頻度は緩慢にしか増加しなかった。また、少数の分枝のみが刺激される場合には、このモデルの放電頻度は刺激強度の上昇と共に急速に増加して、20-30 dB の音圧上昇で飽和状態に達した。

それ故、刺激強度の増加に対する放電頻度の増加が緩徐なニューロンはラセン線維ではないかと考えられる。前記交叉型のニューロンは、CF 附近の音刺激において緩慢な放電頻度の上昇を示すが、これはラセン線維の各分枝末端が最も多数刺激された状態であり、CF とかけ離れた周波数の音刺激時の急速な放電頻度の上昇は少数の分枝が刺激された状態であると考えることが出来る。尚、交叉型では種々の程度の交叉が見られるが、これはラセン線維の分枝が基底膜の長軸方向にどの位の長さにもわたって分布しているかを示すものかも知れない。また、刺激強度の 20-30 dB の増加に対応して急速に放電頻度が増加する平行型のニューロンは、分枝の少ない放射線維ではないかと考えられる。従って、低閾値の交叉型は外側ラセン線維に、低閾値の平行型は外側放射線維に、高閾値の平行型は内側放射線維にそれぞれ相当するものと思われる。高閾値の交叉型は発見されなかったが、これは内側ラセン線維が遠心性線維であると言う解剖学的推定⁷⁾ との関連において興味あることである。尚、分枝の数と放電頻度の増加割合との定量的関係については van Bergeijk の実験

結果と対比してみても、現段階ではあまり意味のあることではない。

一方、van Bergeijk のモデルでは、ラセン神経節における双極細胞の樹状突起即ち、ラセン線維の分枝の部位に、悉無律に従うインパルスが存在するという重大な仮定がある。樹状突起においては、graded response である可能性の方が多いと思われるが、平行型及び交叉型のニューロンが存在する事実とはともかくモデル実験の結果とよく一致した。

実験結果の所で述べたように、第1次聴ニューロンの放電パターンは、CF における放電頻度の増加割合、また、交叉型、平行型、adaptation の遅速、自発性放電の有無等多種多様である。このような様々の型のニューロンは音情報の伝達において、ある程度それぞれ独自の役割を果しているように思われる。平行型ニューロン、即ち、放射線維は基底膜の長軸方向に規則正しく配列されているので、放射線維群の放電は基底膜の振動様式を正確に反映すると考えられる。即ち、放射線維は音の周波数に関する情報伝達において大きな役割を果していると云える。また、低閾値の外側有毛細胞を支配しているニューロンには交叉型が多数含まれるので、外側有毛細胞に起因する感覚は、音刺激の増強に対応してゆるやかに上昇する。内側有毛細胞を支配するニューロンは平行型のみであるから、内側有毛細胞に起因する感覚は急速に上昇する。これは、蝸牛の neuromechanical model における実験結果をもとに、Békésy¹²⁾ が提唱している強弱2の音を感知する上における内外有毛細胞の機能差的な差異の存在を裏付けるものであろう。

C. 2音による抑制現象

Rasmussen²²⁾により見出された olivocochlear bundle は上オリブ核群より発して蝸牛内に終る遠心性神経線維であるが、Galambos¹²⁾ はこの神経線維束を電気刺激した際、click音により生ずる N_1 -response が小さくなることを見出した。更に Fex⁸⁾ は olivocochlear bundle から単一ニューロンの活動を記録することに成功し、この遠心性線維束の活動が第1次聴ニューロンのイ

ンパルスを抑制することを明らかにした。かくの如く、高等動物の第1次聴ニューロンにおいても *efferent inhibition* の存在が確立されたが、最近、潜時の関係から遠心性線維による抑制とは別個のものと思われる抑制現象が発見された。即ち、Rupert et al.²⁴⁾は、猫の第1次聴ニューロンにおいて自発性放電が音刺激により抑制されるのを見出した。Frishkopf & Goldstein⁹⁾は、bullfrog の第8神経において振動にたいする応答が音によって抑制されることを観察した。また、Frishkopf⁹⁾はコウモリの第1次聴ニューロンで、2音による抑制現象を見出した。

著者の観察した抑制現象もまた2音刺激によるものであるが、非常に潜時が短かいので、*efferent inhibition* ではないと考えられる。本実験では、更にこれに加うるに *efferent inhibition* を否定する根拠として次の諸点を挙げる事が出来る。即ち、この抑制現象が *efferent inhibition* ならば、Desmedt⁵⁾⁶⁾の観察したようにstrychnine の投与により抑制現象が消失する筈であるが、そのような strychnine の効果は認められなかった。olivocochlear bundle の電気刺激もこの抑制現象に対しては何等影響を及ぼさなかった。また、*efferent inhibition* の際には認められない rebound も観察された。以上のようなことにより、この抑制は *efferent inhibition* でないことは確実である。

そこで、この抑制現象の本態として、3つの可能性が考えられる。即ち、1) 2音刺激時に生じた防音室内の定常波による現象、2) 中耳及び内耳の機械振動系における現象、3) 第1次聴ニューロンにおける神経現象の3つが考えられる。

防音室内のスピーカーを移動させて実験しても、全く同じ抑制現象が観察されるので、第1の原因を考えることは出来ない。

抑制を起し得る2音の周波数、強さはそのままにして、2音の時間的關係だけを逆転させた場合に、抑制現象はもはや起らなかった。2つの純音刺激時における耳小骨及び基底膜の振動様式に関しては、何も知らされていないが、時

間關係を除いては物理的な刺激条件は同じと考え得るので、第2の原因はほぼ否定出来る。しかしながら、2音刺激時の機械振動系の過渡特性として、このような抑制現象が現われる可能性はある。即ち、2音の時間關係を逆転させた際、この振動系の初期条件が異なるため、抑制現象が起らない場合もあり得るとして説明出来る。けれども、数百 msec の後に抑制現象が漸次不明瞭になることから、機械振動系がこの抑制現象の原因であるとは考え難い。しかし、これも振動系の過渡特性によって解釈し得るかも知れない。2音刺激時の耳小骨連鎖及び基底膜の過渡的な振動については、現在、その詳細は不明であるので、抑制現象が第2の原因によるものであるかどうかについては定かでない。しかし、抑制野が非常に複雑な形をしていることや、2つの刺激音の時間關係によって抑制の発現が影響されることは、かかる機械振動系における現象として解釈するのを困難にするように思われる。

最後に、この抑制現象を説明し得るものとしては、第1次聴ニューロン自体の相互干渉による神経機構が考えられる。しかし現在迄の所、このような第1次聴ニューロンの相互干渉を示唆するような解剖学的所見は見出されていない。即ち、光学顕微鏡による組織学的研究では、蝸牛内のラセン神経節の神経細胞は双極細胞であり、ラセン神経節内で神経要素相互の接触はない。一方最近の電子顕微鏡的研究によると、有毛細胞と接触している神経終末には2種類のものが見出されており、それぞれ遠心性、および求心性神経終末と考えられている。Kimura & Wersäll¹⁹⁾ は約500本の神経線維より成る交叉性の olivocochlear bundle を第4脳室底で切断することにより、synaptic vesicle を多数含有する神経終末の一部が融解するのを電子顕微鏡的に認めた。彼等は遠心性終末で退行性変性を起さなかったものの一部は同側性の olivocochlear bundle からのものと考えているが、同側性の olivocochlear bundle は交叉性のものに比して線維の本数が1/4位しかないので、これら遠心

性と見做される多数の神経終末には他に起源をもつものもあると考えている。また, Smith & Sjöstrand²⁵⁾²⁶⁾ は有毛細胞とは接触しないで有毛細胞直下の神経要素とのみシナプス様の接触をなしている遠心性終末を見出している。この神経終末が双極細胞, 即ち, 第1次聴ニューロンに由来するものであるならば, 抑制現象の解剖学的根拠を見出したことになり, この抑制は *Limulus* の *ommatidia*²³⁾ に見られる *lateral inhibition* と同様なものと考えられる。

この抑制現象の本態について結論を下すには, 本研究では不十分であるが, 抑制が蝸牛を含めた末梢において起る現象であることは確実である。兎も角, この抑制現象の発現様式は第2次聴ニューロンにおいて観察される抑制とよく似ており, ニューロンの応答野をせばめる働きをしていると思われる。また反対に, 第1次聴ニューロンにおいて起っている抑制現象を第2次聴ニューロンは更に強調した形において再現しているとも云い得よう。

D. 2音による促通現象

単独ではニューロンに応答を起し得ない純音, 即ち, 応答野外の2音を同時に与えると応答放電を示すことが見られた。この応答放電の出現様式は非常に複雑であったが, この現象の観察されたのは専ら応答野の高音側における2音についてのみであった。また, 応答を起した2音の周波数の関係を調べてみると, 2音の差音はそのニューロンの応答野内にあるように思われた。Békésy³⁾によれば, 2音の周波数が200 cps以上であれば, 差音は中耳の機械振動系において発生すると, 疲労実験の結果より推定している。更に, 2音の周波数が200 cps以下の場合には, 基底膜においても, 差音を発生させ得るとしている。また, 差音と同じ周波数を持つ一つの純音と差音とを同じ *loudness* にすると, 差音を発生させる2音の強さは, 単一純音の強さより10-20 dB 弱いことを観察している。本実験で観察した応答野外の2音による抑制は, この強度の関係を満足するようである。しかしながら, その差音が充分応答野内にあると見ら

れる場合でも, 応答が起きないことはしばしばあったが, これは2音の位相関係が適当でないと考えれば, 即ち, *out of phase* であるとすれば解釈出来る。この促通現象は主に数千サイクル以上の高音において観察されることが多く, 被検耳における2音の位相関係を充分把握することは困難であったので, 位相関係だけで, 差音の応答が発現しない場合の説明がつかどうかは不明である。

もしもこの現象が差音であるならば, 神経機構によって起るものよりも機械的な機構によって起るものであると言えよう。

V. 総 括

麻醉猿を用い, 1音及び2音刺激時における単一第1次聴ニューロンの応答放電を記録, 解析した。

1) 第1次聴ニューロンは, 自発性放電の多少により明白な2群に分れ, 自発性放電の多い群では応答放電の最高頻度は低く, 少ない群のニューロンとの間では音に対する応答態度に差があった。自発性放電の頻度とニューロンの閾値との間には相関を認めなかった。

2) 特徴周波数音にたいする応答放電には, 音圧上昇により, 急速に放電頻度が増加し20-30 dB の *dynamic range* で飽和状態に達するものと, 放電頻度が緩慢にしか増加しないものとが認められた。後者は一般に低閾値であった。また, 極く少数のニューロンでは, 応答放電の頻度と音刺激の強度との間に明瞭な関係がないものがあつた。

3) 音圧-放電頻度曲線における, 種々の周波数の純音に対する応答態度により, 交叉型と平行型とに分けられた。交叉型はCF附近において緩傾斜を示し, ラセン線維の応答と考えられ, また, 平行型は放射線維の応答であると考えられた。

4) CF 附近の周波数を持った音に対する応答は, 比較的強い第2音により数百 msec にわたり完全に抑制された。この場合, 2音の周波数及び強さが或る適当な関係にあることが必要

であった。

5) strychnine 投与によっても、抑制現象の発現には何等変化がないこと及び抑制の潜時が1.0 msec 以下であることにより、遠心性神経線維による抑制現象ではないことを確認した。

6) 応答野外の2つの純音、即ち単独では応答を起し得ない2音を同時に与えた場合、応答放電が現われることを観察した。この場合、差音の周波数及び強度は、ニューロンの応答野の範囲内にあった。しかし、差音が応答野の範囲内にあっても、応答が起らないことの方が多かった。

稿を終るにあたり、終始御懇篤なる御指導、御校閲を賜った恩師勝木保次教授に深く感謝の意を表します。また、組織学的な御指導、御教示を頂いた本学難聴研究施設萬年甫教授に謝意を表すると共に、種々の御援助を頂いた教室員諸氏に感謝致します。

文 献

- 1) Békésy, G. V. (1959) Neural Funnelling along the skin and between the inner and outer hair cells of the cochlea. *J. Acoust. Soc. Amer.* **31**, 1236-1249
- 2) Békésy, G. V. (1960) Neural mechanisms of the auditory and vestibular system. edited by G. L. Rasmussen and W. F. Windle. 3-20 Springfield: Charles C Thomas
- 3) Békésy, G. V. (1960) Experiments in hearing. translated and edited by E. G. Weber. McGraw-Hill, 340
- 4) Bergeijk, W. A. V. (1961) Analog of the external spiral innervation of the cochlea. *Kybernetik* **1**, 102-107
- 5) Desmedt, J. E. and P. Monaco (1962) The pharmacology of centrifugal inhibitory pathway in the cats acoustic system. *Proceedings of the First International Pharmacological Meeting* **8**, 183-188
- 6) Desmedt, J. E. and P. Monaco (1961) Mode of action of the efferent olivocochlear bundle on the inner ear. *Nature* **192**, 1263-1265
- 7) Fernández, C. (1951) The innervation of the cochlea (guinea pig). *Laryngoscope* **61**, 1152-1172
- 8) Fex, J. (1962) Auditory activity in centrifugal and centripetal cochlear fibers in cat. *Acta Physiol. Scand.* **55**, Suppl. 189
- 9) Frishkopf, L. S. and M. H. Goldstein JR. (1963) Responses to acoustic stimuli from single units in the eighth nerve of the bullfrog. *J. Acoust. Soc. Am.* **35**, 1219-1228
- 10) Galambos, R. and H. Davis (1944) Inhibition of activity in single auditory nerve fibers by acoustic stimulation. *J. Neurophysiol.* **7**, 287-304
- 11) Galambos, R. and H. Davis (1948) Action potentials from single auditory-nerve fibers? *Science* **108**, 513
- 12) Galambos, R. (1956) Suppression of auditory nerve activity by stimulation of efferent fibers to cochlea. *J. Neurophysiol.* **19**, 424-437
- 13) Katsuki, Y., T. Sumi, H. Uchiyama and T. Watanabe (1958) Electric responses of auditory neurons in cat to sound stimulation. *J. Neurophysiol.* **21**, 569-588
- 14) Katsuki, Y., T. Watanabe and N. Suga (1959) Interaction of auditory neurons in response to two sound stimuli in cat. *J. Neurophysiol.* **22**, 603-623
- 15) Katsuki, Y. (1961) Neural mechanism of auditory sensation in cats. in *Sensory Communication*. edited by W. A. Rosenblith. M. I. T. Press and John Wiley & Sons. 561-583
- 16) Katsuki, Y., Y. Kanno, N. Suga and H. Mannen (1961) Primary auditory neurons of monkey. *Jap. J. Physiol.* **11**, 678-683
- 17) Katsuki, Y., N. Suga and Y. Kanno (1962) Neural mechanism of the peripheral and central auditory system in monkeys. *J. Acoust. Soc. Am.* **34**, 1396-1410
- 18) Kiang, N. Y-S., T. Watanabe, E. C. Thomas and L. F. Clark (1962) Stimulus coding in the cat's auditory nerve. *Ann. Otol. Rhinol. and Laryng.* **71**, 1009-1026
- 19) Kimura, R. and J. Wersäll (1962) Termination of the olivo-cochlear bundle in relation to the outer hair cells of the organ of Corti in guinea pig. *Acta Oto-laryng.* **55**, 12-32
- 20) Lorente de Nó, R. (1933) Anatomy of the eighth nerve. The central projection of the nerve endings of the internal ear. *Laryngoscope* **43**, 1-38
- 21) Lorente de Nó, R. (1937) Symposium: The neural mechanism of hearing. I. - anatomy and physiology (b) - the sensory endings in the cochlea. *Laryngoscope* **47**, 373-378
- 22) Rasmussen, G. L. (1960) Neural mechanisms of

- the auditory and vestibular system. edited by G. L. Rasmussen and W. F. Windle. 105-115 Springfield : Charles C Thomas
- 23) Ratliff, F. (1961) Inhibitory interaction and the detection and enhancement of contours. in *Sensory Communication*. edited by W. A. Rosenblith. M. I. T. Press and John Wiley & Sons. 183-203
- 24) Rupert, A., G. Moushegian and R. Galambos (1963) Unit response to sound from auditory nerve of the cat. *J. Neurophysiol.* **26**, 449-465
- 25) Smith, C. A. (1961) Innervation pattern of the cochlea. *Ann. Otol. Rhinol. and Laryng.* **70**, 504-527
- 26) Smith, C. A. and F. S. Sjöstrand (1961) Structure of the nerve endings on the external hair cells of the guinea pig cochlea as studied by serial sections. *J. Ultrastructure Research* **5**, 523-556
- 27) Tasaki, I. (1954) Nerve impulses in individual auditory nerve fibers of guinea pig. *J. Neurophysiol.* **17**, 97-122
- 28) Tasaki, I. (1957) Hearing. *Annu. Rev. Physiol.* **19**, 428

地方小学会報

第28回近畿生理学談話会 (つづき)

時 昭和38年2月17日(日)午前10時～午後4時

所と当番 三重県立大学医学部講堂 勝田 穰

13. 吉井直三郎・岡田一男(阪大第2生理)・羽野寿・鈴木幸子(阪大薬学部薬物)

2. 3薬剤による脳波の平坦化について

吾々はマタタビの有効成分(Actinidine, Matatabilactone, β -phenylethylalcohol), Bufotenidine, Securinine を静脈注射, 或は脳内微量注入, 脳皮質貼布により, 発作波の出現なしに皮質, 皮質下の脳波が, 時には皮質, 皮質下脳波が共に広汎平坦化されることを知った。

マタタビ3成分は血圧下降作用, Securinine は僅かの下降作用, Bufotenidine は血圧上昇作用があるが, 脳波を平坦化させる有効量では一般血圧には殆んど変化しない。しかもマタタビの脳波平坦化効果は Atropine で抑えられ, Bufotenidine は Adrenaline, Atropine により, Securinine は Pentobarbital でいずれも抑えられる。これらは静脈注射或は局所注入の直後に皮質, 皮質下脳波を平坦化させる場合が多いが, β -phenylethylalcohol や, Matatabilactone の投与の場合は数分ないし数十分後に現われた。

脳波平坦化と共に 3 c/s 波, 6 c/s 波或は 6 & 14 (4-9) c/s positive spike が皮質に広く現れた。1-3 c/s の大徐波が出現する場合もあった。皮質下は Amygdala, Hippocampus, Reticular formation, Ventral posterolateral nucleus, Reticular nucleus より spike, 或は規則性, 不規則性徐波が平坦化の前後に出現した場合もあった。

脳内微量注入で広汎性平坦化を生じた部位は Reticular formation, Hippocampus, Reticular nucleus であった。

マタタビ成分や Bufotenidine, Securinine は何れも辺縁系脳波を変化させることが出来る点が共通である。脳波平坦化の際の脳循環については直接調べていないが脳内2カ所の温度は何れも0.1℃以上は変化しなかったし, ECG にも変化が認められなかった。

Magoun, Moruzzi らは Reticular formation 刺激による脳波の平坦化を報告しているから, Reticular formation に散在するニューロンにヒョ

リンエステラーゼの活性が強いことが云われている。Reticular formation 刺激によって生じる脳波反応を賦活脳波(速波増強), 脱同期化(速波, 徐波の振幅減少)及び同期波(基本波増加, 徐波化)に分け, 脳波平坦化は完全な脱同期であると考え, Adrenergic ニューロンを賦活化, Cholinergic ニューロンを脱同期化, 平坦化に関係すると想像している。

14. 大木新平(都立大理科物理)・品川嘉也・高石泰子・井上 章(京大第2生理)

Ach- 活性中心結合に関する分子論的考察 (第2報) Cationic head の電子状態と膜透過性

吾々は先にアセチルコリン (Ach) のエステル結合の分極度を計算し, その大きさによってニコチン様作用の強さが決まることを示した(生理総会, 1962). Nachmansohn によると, Ach はその Cationic head とエステル部分で receptor の活性中心と2点結合する。同様の two point receptor モデルが, 電子状態の理論から導かれることは ChE によるフェニル酸酢の加水分解およびニコチン酸誘導体による ChE 阻害について先に示した。これらの例において Cationic head に相当する部の結合の強さは求核反応指標である $f(N)$, $s(N)$ によって与えられることが示される。

従って Ach についてもそのムスカリン様作用, ChE による加水分解の速さは Cationic head の求核反応指標によって与えられることが予想される。そこで Cationic head の δ 電子に対し, 炭素骨格法により LCAO 法を用いて反応指標を計算した。Delocalizability $D_N^{(N)} = \sum_i f_N^{(Ni)} / -\lambda_i$ とムス

カリン様作用の間に著しい相関のあることが見出された。活性中心の nucleophilic site から4級アンモニウム部に電子移動が起こり, それによって結合力が生じると考えられる。

同様の方法により TEA, 水和 K^+ イオンの電子密度を計算し両者の間にかんがりの類似性を認めた。 Ca^{++} イオン水和物は K^+ のそれに極めて近

い構造をもつ。これは TEA が K^+ と拮抗したり K^+ の膜透過性を抑えたり Ca^{++} と拮抗する等の複雑な作用を現わすことを或程度説明し得る根拠を与える。これらイオンに対する receptor の追求が望まれる。反応性物質とイオン輸送の関係を、不可逆過程の熱力学の観点より考察し、酵素反応の役割を検討した。

15. 近藤義郎・門田 健・志賀 健 (阪大第1生理)

D-アミノ酸酸化酵素複合体の励起状態 (Ⅲ)

フラビン酵素の反応を生物物理化学的に明らかにするため、酵素に結合している FAD の蛍光を指標として酵素・基質類似物質 (安息香酸誘導体) の複合体の励起状態についてしらべた。

D-アミノ酸酸化酵素は遊離の FAD よりも遙かに蛍光が弱く、安息香酸誘導体との結合によって更に強く消光する。この場合、蛍光スペクトルは変わらない。この蛍光消光度を測定して酵素及び酵素安息香酸複合体のモル当り発蛍光能の比 (f'/f)、励起状態における酵素-安息香酸誘導体の解離定数 (K^*) を次式から求めた。

$$\frac{F_0}{F_0 - F} = r \cdot K^* \cdot \frac{1}{b} + r \quad \left(r = \frac{f}{f - f'} \right)$$

但、 F_0 : 酵素の蛍光強度

F : 消光剤 (濃度 b) を加えたときの蛍光強度

トリプトファン-FAD系では $K^* = 5 \times 10^{-3}$ 、吸収スペクトルの変化から求めた基底状態での解離定数 $K = 2.5 \times 10^{-2}$ となり、FAD とトリプトファンとの結合は基底状態よりも励起状態の方が強く、又その平衡に要する時間は光子の吸出放出過程に比べて短いということを示す。

D-アミノ酸酸化酵素について種々の基質類似物質の消光能及び K^* を比較した。

(安息香酸類)	(f/f')	(K^*)
P-アミノ安息香酸	9/100	2×10^{-5}
P-メチル安息香酸	17/100	4×10^{-6}
安息香酸	22/100	4×10^{-7}
P-ニトロ安息香酸	33/100	5×10^{-7}

これから、次のことが結論される。

安息香酸誘導体と D-アミノ酸酸化酵素との結合において誘導体のカルボキシル基は大きな役割をもたず、ベンゼン環の π 電子密度が重要で、こ

れが大きいものほど K^* も小さくなる。消光能は逆に大となる。一般に K^* は K の 1/10 の程度である。励起状態での平衡成立過程は充分すみやかである。

16. 辻 繁勝・松下 宏 (和歌山医大第2生理)

マウス白血病の生理的要因——2, 3 酵素の活性変動に就いて

純系ハツカネズミの 2, 3 の系統に於てリンパ性白血病が 80% 以上の高率で自然発生する事は周知の事実であるが、幼児に胸腺を摘出すると発病が著るしく抑制される事から胸腺を中心とした生理的背景に発病の要因が存在することが考えられる。吾々は白血病高発系統である AKR 系ハツカネズミを用いて、発病過程における酵素化学的動向を胸腺を中心として検討する事により、発病の生理的要因を解析しようと試みている。以下に列举する報告は Glutamate-oxaloacetate transaminase (GO-T) 及び Glutamate-pyruvate transaminase (GP-T) に関する実験成績である。非発病状態としての対照は嫌発系統である C_3H 系ハツカネズミによった。1) 抗癌剤として知られる 6-MP の連続投与を行なうと AKR の場合では血清中及び胸腺中の之等酵素活性が初期に於いて急激に増加し、次いで下降し再び増加する云う傾向を示めすが、 C_3H では著るしい変化は認められなかった。2) Cortisone acetate を投与した場合は、dose を増すに従って血清中の酵素活性は両系統共漸次低下するが、dose を 1 mg/body 位に上げると、AKR ではかえって低下率が復元された。 C_3H ではこの現象は認められなかった。

3) AKR の血清中酵素の年令別変化は GP-T では生後 2 ヶ月以降の個体で活性上昇の認められるものが存在した。又両酵素活性共発病に伴って正常値の 2 倍以上の上昇を示めた。4) AKR 血清中に胸腺ホモジネートのこれら酵素活性を上昇させる活性化物質が存在する事が認められた。又両酵素共、正常胸腺の方が発病胸腺より被活性上昇率が高かった。5) ホモジネートを上清画分とミトコンドリア画分に分け、それぞれの酵素活性を測定した。結果、GP-T では発病胸腺の上清画分の活性値が正常胸腺のそれより低下し、逆にミトコンドリア画分が上昇する事を認めた。GO-T 活性では上清画分の量的変化はなかったが、ミト

コンドリア画分の活性が発病胸腺に於てより高い値を示めた。上の結果は発病によって或いは発病に先立って、主として上清画分に局在する之等酵素が血清中に遊出する事を示めている。これは胸腺細胞の膜透過性の変化に由来するものと考えられる。

17. 大柴 進・美原 恒・畑 滋二 (神戸医大第1生理)

Fungal origin の Protease の酵素学的、生理学的特徴

Stefanini が *Aspergillus oryzae* から蛋白分解酵素様作用を有する一因子を発見、記載して以来、此の因子の経口投与が、気道 Mucin の溶解作用を示す事、抗炎症作用を有する事等が明らかにされた。にもかかわらず、本因子の酵素学的特質、経口投与された本因子の運命等に関しては、殆んど何等決定的な実験的根拠が得られていないものと見做される。吾々は此の因子 Asperkinase (SKdF 9944-2) について、その蛋白分解作用の Mode を検討すると共に、家兎に経口投与した場合に、果して体内に吸収されるや否やについて検討し、以下述べる様な実験成績を得た。

1) Asperkinase は Plasmin や Trypsin と同じ様に、Fibrin, Casein, TAME を分解する。然し、後者等と異り Casein 分解作用が最も強い。

2) Casein の消化過程の初期に Casein の Coagulation が見られる。即ち Asperkinase の Casein 分解作用は Lab-ferment の夫に類似している。

3) Asperkinase の Casein 分解に対する Q_{10} は約 2 である。

4) TAME 分解に対する至適 pH は 8.3 である。

5) Asperkinase は Plasminogen を活性化せしめる。然し Streptokinase にくらべると極めて弱い。

6) ヒト血清中には Asperkinase に対する抑制因子が存在する。此の抑制因子は Euglobulin fraction 中には存在せず、Antitrypsin, Antiplasmin と同じ様に、Albumin 或いは Pseudo-globulin 中に存在する。

7) ヒト及び家兎の尿も抗 Asperkinase 効果を有するが、その作用はかなり弱い。

8) Asperkinase を家兎に経口投与した場合、

血清中の蛋白分解作用は証明されなかった。然し此の動物から採取した尿に於いて明らかな Fibrin 溶解能の出現が証明された。此の事は Asperkinase が腸管で吸収された事を示す。

18. 久家 清 (大阪市立大第2生理)・谷岡涼子・細谷雄二 (大阪市立大第1生理)

ロドプシンのグリセリン抽出について

杆体外節中に含まれるロドプシンが如何なる生理作用を有するものかを追究するため、まず出来る丈純粋に抽出する事が望ましく、多くの方法が検討されている。細谷らは 2% グリココール酸ソーダ、0.2% サポニン、2% パナックス トキシン、0.2% オレイン酸ソーダ等を用いて抽出に成功し、細胞溶解性の無色中性溶液であれば利用出来る事を見出した。Tansley はデギトニン溶液で抽出しこの方法が一般に最も広く利用されているが、この場合はロドプシン分子は自由な分子として存在せず複合体を形成するので特殊な研究目的には不適な場合がある。最近、細谷らは稀釈エタノールで抽出したロドプシンの単分子膜を作製して研究を進めているが、収量の少い難点があるため、グリセリン抽出を検討した。即ち杆体外節分離の前処置として、20 ml 注射筒の先端を切断し、40メッシュのナイロン網を固着した筒内に剥離全網膜を投げ、ピストンで数回比重 1.200 の蔗糖液を出し入れすると、極めて能率よく短時間で多量の網膜から杆体外節を遊離させることが出来る。この浮遊液から重層遠心分離法により杆体外節を採取し、10%グリセリン溶液で20時間、4°C の冷暗所で抽出し、10000 r.p.m 15分間遠心分離を行い上清を用いて分光学的に検討を行った。

予備実験として各濃度のグリセリン-色素溶液の吸収曲線像を検討したところ、10%グリセリン溶液では対照液と λ_{max} は同じく 510 m μ にあるが30%以上の溶液では λ_{max} は 520 m μ に移動する。10%、30%、70%のグリセリン抽出液の吸収曲線像は λ_{max} は 490 m μ から 500 m μ の間に存在する。デギトニン抽出液と30%グリセリンデギトニン抽出液との吸収曲線像には変化を認めず Goodene (1941) の実験結果と一致した。

以上の如くグリセリン抽出は比較的抽出力は強いが λ_{max} が少し短波長側に傾く傾向があるがこの原因については今後共検討を加えて行きたい。

会 報

第23回国際生理科学会議アナウンスメント*

(第 3 報)

会議の概要

I) 会 期

1965年(昭和40年) 9月1日(水)-9月9日(木)

午 前 午 後

9月1日(水)		受付(Registration)
9月2日(木)	受付(Registration)	開会式・レセプション
9月3日(金)	一 般 講 演	シンポジウム・招待講演
9月4日(土)		
9月5日(日)		
9月6-8日(月-水)	一 般 講 演	シンポジウム・招待講演
9月9日(木)	一 般 講 演	閉 会 式

II) 会 場

東京・赤坂見付付近の建物(日本都市センター, 都道府県会館など)を集約的に用います。3つの大ホールと18会場(講堂)を予定しています。なお, 開会式のみは上野, 東京文化会館で行う予定です。

III) 用 語

会議の用語には特別の制限は設けられていませんが, 英語を用いることを強く要望します。英語以外の一般講演は, 英語の抄録の提出を求めます。

IV) シンポジウム・招待講演

12のシンポジウムと15の招待講演を計画し, それぞれ日本側世話人を定めて準備をすすめており, 1964年夏までには最終決定にいたる予定です。プログラム小委員会としてまとめた案は近くお知らせします(次報アナウンスメントの予定)。

V) 一般講演 (Free communication)

一般講演として, 生理科学の全領域の論文を歓迎しますが, 便宜上, 次の27項目のうちどれに分類されるかを応募者自らに指定して頂き, プログラムの編成を行います。日本人会員の一般講演の応募規定はのちにお知らせします。

1. General physiology
2. Subcellular structures and molecular physiology
3. Excitable membranes and active transport
4. Blood
5. Circulation
6. Respiration

* 第1報 本誌25巻, 5号, 263頁
第2報 本誌25巻, 12号, 627頁

7. Digestion and absorption
8. Kidney and control of body fluid
9. Body temperature and its regulation
10. Endocrine
11. Correlations
12. Reproduction and growth
13. Nutrition and vitamins
14. Muscle
15. Nervous conduction and synaptic transmission
16. Sensations
17. Motor functions of nervous system
18. Conditioned reflexes and behavior
19. Functions of limbic system
20. Chemical transmission in central nervous system
21. Autonomic nervous system
22. Space physiology and bioclimatology
23. Exercise and fatigue
24. Awakening and sleep
25. Structure-activity relationships
26. Long-term medication and drug metabolism
27. Miscellaneous

VI) 薬理学日 (Pharmacology Day)

国際生理科学会議から分離したような形で SEPHAR (Section on pharmacology of IUPS) の国際会議 (International Meeting) がすでに 2 回開かれましたが、その第 3 回は 1966 年開催ときました。第 23 回国際生理科学会議には SEPHAR としても参加することになりました。会議会期中の 1 日 [9 月 7 日 (火)] を薬理学日とし、この日に薬理学関係のシンポジウムと招待講演を行います。薬理学の領域よりの一般講演はうへの 27 の項目に含まれますが、特に薬理学独自の問題を薬理学日に行います。

VII) 記念誌

この国際会議の「記念誌」として、日本の生理科学研究の歴史および現況について冊子を編集する計画であり、記念誌小委員会 (委員長・内山孝一 - 日大・生理) がこれを担当しています。会議の会員に無料で配布されます。

VIII) Proceeding 及び Abstract

一般講演の Abstract は会議の会員には無料で配布されます。シンポジウムおよび招待講演の Proceedings は希望の方に実費で購入して頂くことになります。

会議会員の申込

次のような要領で会員の申込を受付けています。

I) 会 費

正会員 (Active member) 9,000円

準会員 (Associate member) 4,500円

II) 会員の資格

会議に参加して討論を行い、一般講演を申込むためには正会員でなければなりません。準会員は会議およびこれに関連した催しに出席することはできませんが、一般講演や討論はできません。

なお、正会員にはプログラム、会員名簿、記念誌（日本生理科学史）、一般講演 (Free communications) の抄録集 (Abstracts) を無料で配布し、準会員にはプログラム、会員名簿、記念誌（日本生理科学史）を無料で配布いたします。シンポジウムおよび招待講演の Proceedings は希望の方に実費で購入して頂くことになります。また、準会員で希望の方には一般講演の抄録集を実費でおわけ致します。

III) 会費の分納

会費は、できるだけ会員申込みと同時に払いこんで（全納）頂きたく存じますがことに若い研究者の便宜を考え、分納の制度を設けました。正会員は申込みと同時に（第1回）3,000円を払い込み、（第2回）3,000円、（第3回）3,000円のように払いこんで下さっても結構です。第2、第3回の払込み期日は本人のご都合によりおきめ下さい。準会員は1,500円ずつ、3回に分納できます。分納の場合はその都度受領証をお送りし、完納のとき会員受付証をお送りします。

IV) 申込期限

会員申込期限は昭和39年（1964）12月1日です。会費分納の方はこの期限内に完納して下さい。

V) 申込書の送り先

東京都新宿区信濃町・慶応義塾大学医学部生理学教室内・国際生理科学会
会員申込受付係、振替東京 77223 番。

VI) 申込の方法

申込用紙は、日本生理学会（東京都文京区本富士町 東京大学医学部生理学教室内）、および慶応義塾大学医学部生理学教室内、国際生理科学会
会員申込受付係（東京都新宿区信濃町）にあります。申込用紙に必要事項を記入のうえ、申込んで下さい。

会費納入はできるだけ振替（東京 77223 番）を利用して下さい（振替用紙は申込用紙と一緒にお届けします）。

VII) 会費の返却

一旦払込んだ会費は原則として返却いたしません。

なお、この会議には日本生理科学連合加盟学会の会員であると否とを問わず、関連領域に関心をもたれる方々は参加できます（ただし会員以外の方は、加盟学会長（代表者）または組織委員会委員の推薦を要します）。

第23回国際生理科学会
議長

同組織委員会
委員長

加 藤 元 一

第6回国際医用電子・生体工学会議ニュース

1963年までは国際医用エレクトロニクス会議として開かれてきた会議が、このたび改名され第6回国際医用電子・生体工学会議（英文名 The 6th International Conference on Medical Electronics and Biological Engineering）として、来る1965年8月23日（月）より27日（金）まで、東京で開催される。

会議は医用電子工学，生体工学関係の国際的学術組織である国際医用電子・生体工学連合（IFME & BE）と日本 ME 学会の主催で，この領域に関連のある学協会との協力の下に行なわれる。会議の主題は特定のものに限定せず，広くこの領域に関連する問題についての学術発表会，討論会の他に，見学会，IFME & BE の役員会及び会員総会，またこれに並行して製品，学術展示会などが催される。

この会議の準備にあたるため第6回国際医用電子・生体工学会議組織委員会が結成され，昨年の11月18日にその第1回会合が行なわれた。組織委員長には阪本捷房教授（東大工），副委員長には若林勲教授（東京医大）が選出され，会議構成方針の概要を決定し準備活動に入っている。なお会議の事務局は，東京都港区芝田村町1-1 東電旧館エレクトロニクス協議会 内日本 ME 学会におかれている。

第 九 回 国 際 癌 会 議

（開催の通知および国内会員の登録について）

第九回国際癌会議は，国際対癌連合（Unio Internationalis Contra Cancrum, U. I. C. C.）および日本国内組織委員会の手によって準備中ではありますが，その開催は次のごとく決定いたしましたので御通知申し上げます。

会 期：1966年10月23日（日）～29日（土）

開 催 地：東 京

会議の内容，参加資格，登録，出題等について

詳細な情報をご希望の方は，所属機関名および所属学会名を明記の上，国内組織委員会事務局宛，郵便でお申し込み下さい。

国内会員は本年5月から登録申込みを受けつけます。なお国内会費に限り分割，前納による会費の割引をすることになっております。

1964年4月

東京都豊島区西巣鴨2丁目 癌研究所内

第九回国際癌会議国内組織委員会

事 務 局

日本生理学会会費の御払込みのお願い

日本生理学会会費は学会の運営上昭和39年4月（千葉）の評議員会の承認を得、昭和39年度会費から1ヶ年 1,500 円となりました、この点御諒承を頂きたく今後共よろしく御支援の程お願い致します。

就ては昭和39年度会費（1,500 円）未納の方は御払込みを頂きたくお願い致します。

なお38年度会費（1,200 円）未納の方は至急をお願いします。

御払込みは必ず振替（用紙は1月号に挿入）又は書留を御利用下さい。

東京都文京区本富士町

東京大学医学部生理学教室

日 本 生 理 学 会

振替口座 東京 86430 番

（電 話 812局 2111 構内 6325）

正 誤 表

（第25巻10号）

頁 行

507 Fig. 11

（第26巻2号）

目次 4 下12

73 左17

87 右下13行 $\frac{(\text{amount given} - \text{amount excreted}) \times 0.61 \text{ (mg)}}{\text{concentration in plasma (mg/dl)}}$ $\frac{(\text{amount given} - \text{amount excreted}) \times 0.61 \text{ (mg)}}{\text{concentration in plasma} \times 0.85 \text{ (mg/dl)}}$

誤

(Parotid Gland)

小谷良行

小谷良行

正

(Submaxillary Gland)

尾谷良行

尾谷良行

肝・腎

障害に！



日本の独創

■白血球・赤血球の正常化に

悪性腫瘍(癌、白血病・肉腫等)に対する化学療法(制癌剤)及放射線療法(X線・アイソトープ)に因る副作用の予防又はその治療に、又原爆障害者・再生不良性貧血・骨髓機能の検査及諸種血液疾患等に極めて有効であることが各学会、国際学会、原子カシンポジウム等にて発表されました。諸先生方のご批判とご使用方ひとえにお願い申し上げます。

コバルトクロロフィル誘導体 1 ml 5mg 10管入 50管入 健保適用

コバルトグリーンポール注

文献贈呈 製造 南方薬品工業KK 東京・日本橋・本町 販売 鳥居薬品KK

肝・副腎障害・結核薬の副作用防止

V. B群を大量添加して 効果の確実化を期した

パントテン酸製剤

パンカルG

☆組成(1g中)	パントテン酸カルシウム	100mg
	ビタミ ン B ₂	3mg
	ビタミ ン B ₆	30mg
	ニコチン酸アミド	15mg

☆薬価基準 1g 15円70



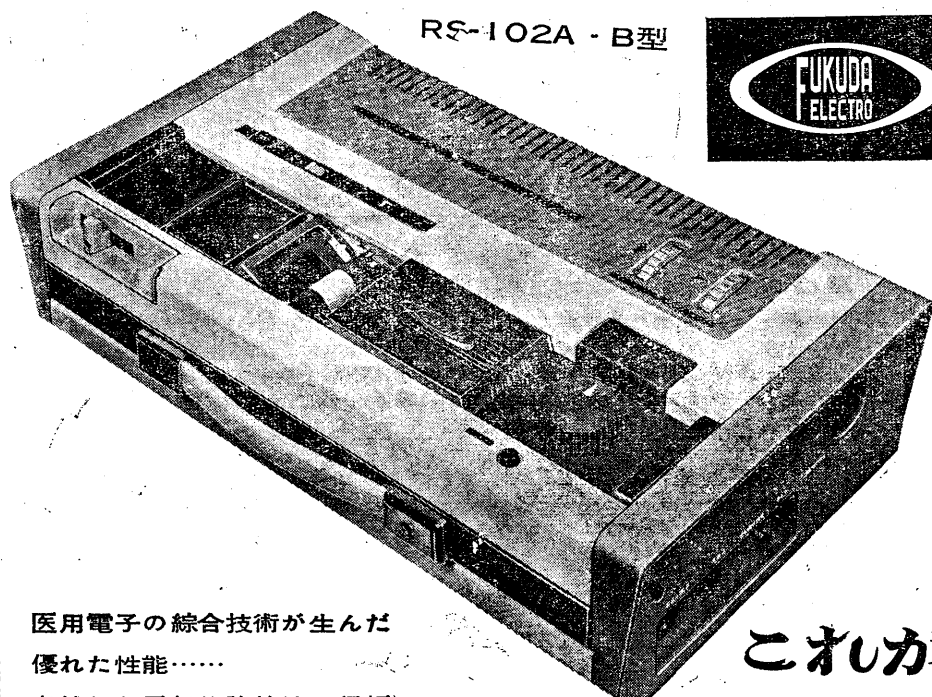
第一製薬
東京・日本橋

(包装) 顆粒 25g 100g 500g 1Kg

(外にパンカル散・注あり)

—文献進呈—

RS-102A・B型



医用電子の総合技術が生んだ
優れた性能……

卓越した電氣的諸特性が信頼性の高い波形を描記いたします／専門的な器機的知識や複雑な操作のいらない自動運動機構／樹脂と金属とを特殊合成し防錆耐薬の新材質採用／洗練されたデザイン診療室に調和する色彩／長期保証つき

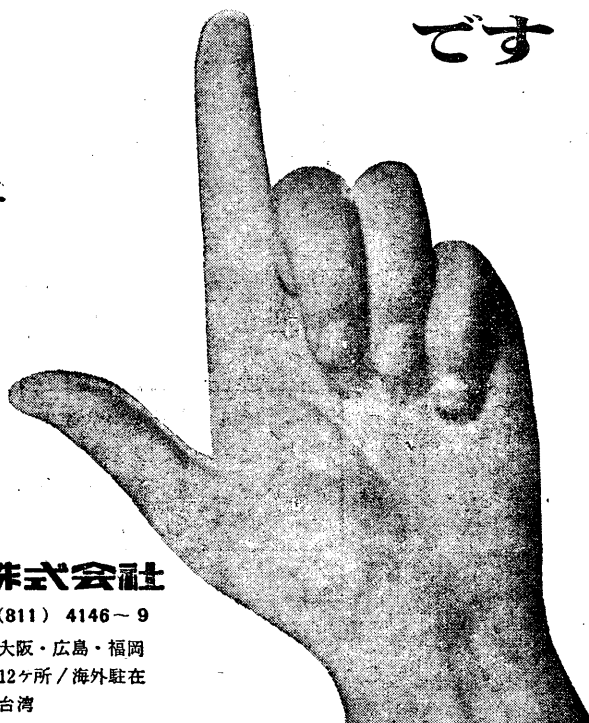
オールプッシュボタン方式・極性切換装置つき・セクターとインストの自動運動機構・感度切換装置つき・自動的ペーパールーム・電氣的変速機構・記録紙残量表示装置つき・ブラウン管出力端子つき・その他諸機構に創意工夫が数多く採用され操作能率の著しい向上が本器により達成せられました。

福田エレクトロ株式会社

東京都文京区弓町2の34 / TEL (811) 4146-9

支店所在地 / 札幌・仙台・東京・名古屋・大阪・広島・福岡
富松 / 営業所・全国13ヶ所 / 出張所・全国12ヶ所 / 海外駐在所・HAMBURG・NEW YORK・台湾

これが
ニュー
カルジオライト
です

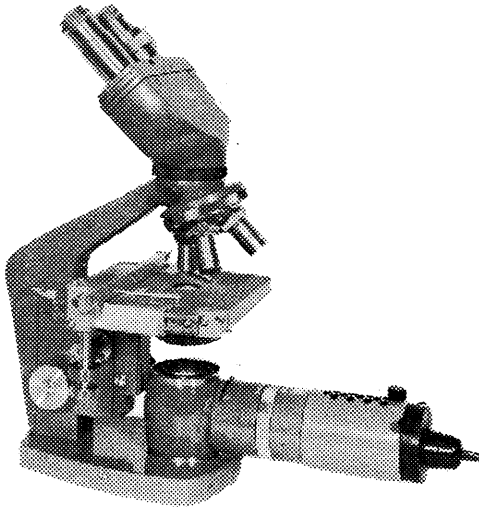


世界に進出する島津顕微鏡



* 最適の照明が自由に得られる

島津大形生物顕微鏡 SL-B形



高倍率検鏡，特に写真撮影のときなど，ケーラ照明では暗すぎたり，クリティカル照明では明暗のムラができてしまいます。島津大形生物顕微鏡SL形用の直射照光ランプをお使いになれば，このようなことは全く起きません。ケーラ照明からクリティカル照明まで連続的に変換でき，最も条件のよい任意の照明位置で自由に検鏡や撮影ができるからです。

鏡	筒	45°傾斜，360°回転，取り換え可能
微	動	テーパローラ・ボール摺動式 1.2mm 作動，1目2μ
接眼レンズ		BiP 7×，BiWF 10×，BiWF 15×各2個
対物レンズ		10×，40×，HI 100×
拡大力		28×～1,500×
価	格	SL-B 1形 ￥77,900 SL-B 2形 ￥90,400

〈カタログ進呈〉

科学器械事業部 京都市中京区西ノ京桑原町18 京都81-1111
本社 京都・支社 東京・支店 大阪・福岡・名古屋・広島・札幌

島津製作所

各科領域における

健保適用

37.10.1より

耐性

ブドウ球菌感染症に



医薬は萬有

内服用・注射用・新合成ペニシリン

スタフシリン-V

STAPHICILLIN-V (メチルフェニルイソキサゾリルペニシリンナトリウム)

内服用 (錠剤・カプセル)・筋注用

製造発売元 萬有製薬株式会社 東京都中央区日本橋本町 2-7

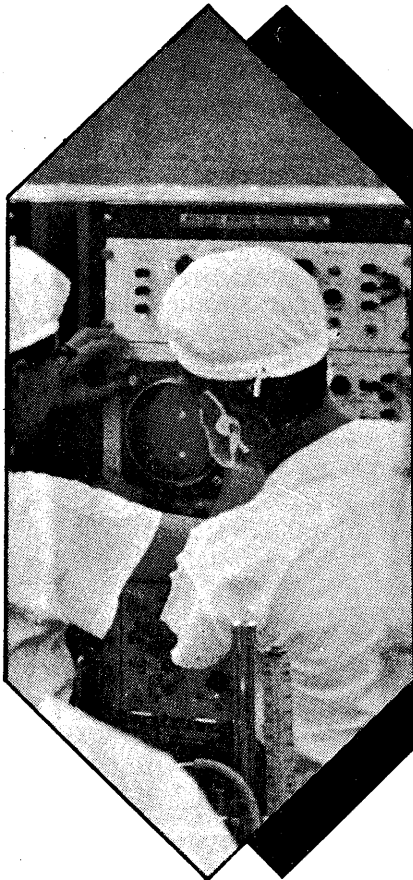
世界に躍進する



医用電子機器

主要製品

脳波計
脳波分析装置
光・音刺激装置
筋電計
心電計
電気脳内（眼底）血圧計
電気血圧計
電子管刺激装置
多用途監視記録装置
磁気記録再生装置
ブラウン管オシロスコープ
直記式オシログラフ



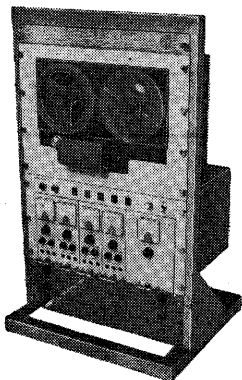
磁気記録再生装置

SDR-41（ラックタイプ）
SVR-21（ラックタイプ）
SPR-30A（可搬型）

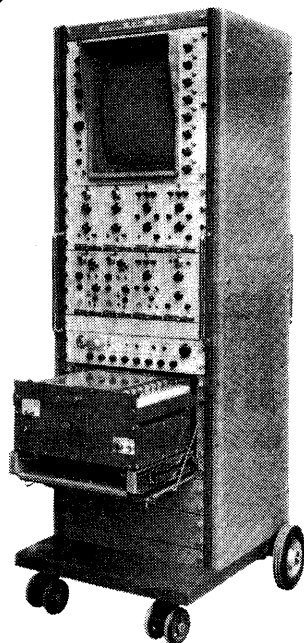
1/4"テープ使用、各ユニットの差し換えにより多用途に応用できます。記録波形の再現、波形の解析に最適です。

多用途監視記録装置

各部をユニット化し、目的に合わせて選択構成できる4～8素子のポリグラフ



型名	SDR-41	SVR-21	SPR-30A
外形	ラックタイプ		可搬型
トラック数	4	2	3
テープ速度	19.5cm/S	9.5, 19.5, 及び97%	19.5cm/S
ユニット	PW-1 PD-2 FM-1 AR-1	—	—
特性	DC 100% 60% 100%	DC 100% 100% 100%	DC 100% 0.5% 100%
S/N	40dB 35dB 38dB 35dB	35dB	46dB
感度	1% 1% 2% 10%	3%	1%



日本光電工業株式会社

東京営業所 東京都港区角筈2-84 スタンダードビル TEL (371) 8241~5. 4864
大阪営業所 大阪市北区南森町1-1 第一ビル TEL (351) 2531~7
名古屋営業所 名古屋市千種区覚王山通り7-1 臣代ビル TEL (75) 7068

仙台営業所 仙台市東3番丁7-0 山一會館 TEL (25) 1395
福岡営業所 福岡市浜小路 浜小路ビル TEL (3) 7931~4
札幌営業所 札幌市豊平三条3-12 美好ビル TEL (81) 5706

昭和三十九年三月二十日印刷

編集兼
発行人

東京都文京区本富士町
東京大学医学部生理学教室内

戸塚 武彦

印刷所
印刷所

山形県鶴岡市馬場町中三
中村作右衛門
鶴岡印刷株式会社

発行所

東京都文京区本富士町
東京大学医学部生理学教室内
日本生理学会

振替東京六四三〇
価百五拾円