

Title	大脳皮質と視覚過程の波動性
Sub Title	Fluctuations in the processes of visual perception as caused by the function of cerebral cortex
Author	吉田, 俊郎(Yoshida, Toshiro)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	1963
Jtitle	慶應義塾大学大学院社会学研究科紀要 : 社会学心理学教育学 (Studies in sociology, psychology and education). No.2 (1963.) ,p.39- 49
JaLC DOI	
Abstract	
Notes	論文
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN0006957X-00000002-0039

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

大脳皮質と視覚過程の波動性

Fluctuations in the Processes of Visual Perception
as caused by the Function of Cerebral Cortex

吉 田 俊 郎

Toshiro Yoshida

1: 序

時系列内に於いて見られる種々なる心理学的現象の中には、しばしば、波動性を伴う現象が存在する事は衆知の事実である。例えば注意の波動、意識の波動等は、歴史的に見て、非常に古くから研究されているものであり、又、知覚過程に於いても波動性が見出されている。

これらの波動性の依って来たる処は、勿論数多くの心理学的現象の複合として考え、その心理学的現象間の関連によって解明することも重要である。然し、このような波動性の基礎になっている生理学的な機構が若し存在するならば、その機構によって現われる過程と心理学的現象とを対応づけることは、心理学の現象を解明するために必要なことであり、心理学のより以上の発展を見るに役立つものである。

そこで、時系列に於ける波動性を、生理学的な面から探って見ることにする。

心理学的な現象を、生理学的な機能による過程と対応づけようとする時には、先ず最初に、中枢に於ける問題を考えねばならないだろう。ここでは波動性の問題を取扱うのであるから、特に中枢に於ける波動性を考えねばならない。然し、中枢の機能によって生ずる波動性は非常に多数みられるのである。即ち心理学的な現象として現われて来た波動性となんらかの関連を持ち得るものと考えられるものだけを取上げてみても相当多数のものを数え挙げることができる。そこでそのうちの二、三の例をとってみると次のようになる。

I 大脳皮質と視床との間の連絡回路によって生じて来る皮質—視床反響放電 (cortico-thalamic reverberat-

ing discharge) の周期的波動がある。それは求心性刺激により生ずるものである。

II 大脳皮質の自発性電氣的活動によって生ずる波動がある。その振幅は大きく、ゆっくりとした波から構成されている。睡眠中、実験室が静まりかえった時に記録された自発性の波は、大きなリズムカルな低頻度の波であって、この波は脳波 (electroencephalogram) と関係がある。

III 中間質 (massa intermedia) による皮質性波動活動がある。此れは視床の髓内構造が大脳自発性リズム活動の規則性と関係することによって生ずるものである。

IV 皮質下部構造から得られる反復放電がある。これは内側膝状体での反応であって、その隣接部からでは、この種の波動性を見出すことはできない。

V 視床の腹側外側核からも、坐骨神経からの刺激によって身体感覚系の周期的波動が得られる。この波は後十字回転 (postcrucial gyrus) の皮質から記録された周期的波動と明らかに同期している。

これらの如く、大脳内より記録される波動性は他にもまだまだ多く存在する。

心理学的現象特に視知覚と一ぱん対応の可能性をもっていると考えられるのはIとIIである。しかしIIについては多く脳波等によって紹介され、研究されているのでIの皮質視床間の連絡回路による反響放電の周期的波動と心理学的現象として生じて来た視覚過程の波動性との対応をここで考えて見ることにする。

2: 皮質—視床回路による波動性の歴史

従来、視床 (thalamus) は皮質 (cortex) に対する求

心性衝撃 (afferent impulse) の一方的中継機関であると考えられていた。しかし Head と Holmes⁽¹⁰⁾ は 1912年に、感覚刺激を与えることによって視床に過常反応を生じ、その過常反応によって常に制制的影響を与える様な皮質—視床投射系の存在を示している。彼等は、この事実を臨床的観察から見出したに過ぎなかったのであるが、その後、生理学的方法によって、1938年に、Dusser de Barenne と McCulloch⁽⁹⁾ は感覚皮質の各局所から、それに対応する感覚視床核への、或は感覚視床核から逆に感覚皮質の各局所への直接的機能的内部関連が兩者の間に存在することを見出した。興奮が此の回路の或る部分に一たん伝えられたが最後、感覚皮質と視床を内部で結んでいる神経原の密接な連合によって、反響活動 (reverberating activity) が生ずると云う事が推論される。最近になって、この皮質—視床反響の概念は、多く議論のまとなり、大脳皮質のいろいろなリズムの解釈に用いられるようになった。

1933年に、Bartley と Bishop⁽¹²⁾ は兎の視神経に単一電気衝撃を与え、それに続いて起る約 0.2 sec の間隔をもった一連の同じような波を生ずる皮質反応を見出した。

1936年に、Bishop と O'Leary⁽¹³⁾ は視神経路の興奮の周期的変化が1秒間に5つのリズムを持っていることを見出している。

1941年に、Adrian⁽¹¹⁾ は猫の感覚運動皮質で、座骨神経の電気刺激に続いて生ずる反響波を見出し、それを求心性視床後放電 (afferent thalamic after discharge) と名付けた。

1943年及び1949年に、Bremer は「後放電」と云う名のもとに、音刺激に対する聴皮質の周期的電気反応を述べている。

1942年に、Marshall, Talbot 及び Ades⁽¹⁴⁾ は、視神経刺激により生ずる一連の緩慢な皮質波を見出し、これを「多次元反応」(multiple response) と呼んだ。

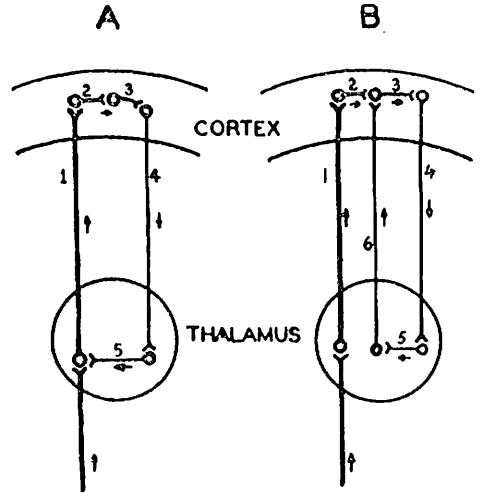
同じく1942年に Morison と Dempsey⁽¹⁵⁾ は、同一現象に対し種々なる命名をされたこの種の活動に対して言及している。

1950年に、Chang は、この種の周期的皮質波が、皮質と視床の間の反響回路の反響放電によるものであると云う仮定のもとに、皮質に現われて来る波の分析をした。

3: Chang による皮質—視床回路モデル

視床から感覚皮質に到着した求心性衝撃は、その皮質機能に対応する視床核 (thalamus nucleus) へ逆行す

る。そしてそこから、衝撃は再び同じ神経路を通して、他の周期活動を生ぜしめるために皮質へ逆行する。此の周期活動は何回か繰返される。この伝達路を図示すると図1の如くなる。



第1図 皮質視床反響回路のモデル

則ち、Bは、最初に入って来た求心性衝撃(今後これを初期求心性衝撃と云う)と、それによって生じた反響放電は、同一の視床皮質神経原を通らず、最初の刺激に対する反響放電は第2刺激に対する初期反応と皮質内のシナプスに於いて落合うことになる。神経原の1及び2から来る二次的初期求心性衝撃が神経原3に到達したあと直ぐに、反響波の皮質性衝撃が神経原6からやって来て皮質の神経原3に到達したならば、反響衝撃は二次的初期反応によって生じた神経原3の不応期に落合ってしまうことになる。この仮定に従うと、先行初期反応による反響波の阻止は視床と皮質を結んでいる線維にて生ずると云うよりはむしろ皮質神経原にて生ずると云える。

然し、図1Aのような回路を想定することも出来るのである。この場合は、視床—皮質線維の結合点が皮質ではなく、視床に存在することになる。それ故一次初期衝撃の反響波と二次初期衝撃は、視床にて落合い、同一回路を経て皮質に送り込まれることになる。この皮質に対するフィードバック回路は、図1Bの方がより妥当性のありそうな経路と考えられる。

Jarcho⁽¹¹⁾ は、継時的聴刺激によって生じた皮質の興奮度の変化において、反響放電による波の下降位相と一致する初期反応の周期的減衰を見出し、初期反応と反響放電が視床と皮質の間で通路を共にすると云う結論を出

している。即ち、図1Aの回路を仮定しているのであるが、Changの考え方とJarchoの考え方の間の相異は、資料に対する解釈の仕方が異っているのであって、Changは第2刺激の初期反応の周期的減少は、第1刺激の反復放電による視床—皮質回路の不応性によるものではなく、むしろ、皮質神経原の興奮度の周期的変化によると主張している⁽⁴⁾。若し初期反応の減衰が、視床—皮質線維を通る反響衝撃の伝播で起る不応状態の内に初期反応が落ちるならば、その減衰は、第2求心性刺激衝撃が反復の上昇位相にて到達した時により顕著であり、下降位相にて到達した時により不明瞭でなくてはならない。Changの結果では、第2刺激に対する初期反応は、反復放電の波の上昇位相に於いて増加し、下降位相に於いて減少が顕著にあらわれた。この結果は不応期では説明出来ない現象である。上述の様な理由からChangは図1Bの回路モデルを採用している。

4: Changによる実験の方法とその波動性の一般特性

Changの実験⁽⁴⁾⁽⁵⁾⁽⁶⁾に用いられた被験体は主としてねずみであったが、時としては、猿、兎をも用いた。被験体は先ず、体重1kgに対して36mgのネブタールの静脈注射で麻酔をかけ、その後も同じ状態を保つように少量ずつ麻酔薬を適用した。そして、頭骨と硬膜を取除いて、皮質を露出させ、ミネラル油を皮質表面に常時与えて、皮質組織の脱水をするようにした。

刺激のために用いられた電極は、ステンレススチール線の26番ゲージを使用している。刺激呈示時間及び刺激間の時間間隔はサイクロン放電を使用し0.1msecステップで変化し得るものである。聴刺激のためのクリックはサイクロン刺激装置のアウトプットから取り、視刺激は低電圧ガス入り管を使用している。記録用電極はそれぞれの実験目的に応じて、皮質表面或は他の大脳の部分につけられる。負電極は常に頭皮の切り口に置かれた。大脳電位変化は変位増幅方法によりオシログラフで記録された。

上記の方法によって、Changは大脳皮質から、単極電極で記録された求心性刺激に対する感覚皮質の電気的反応を調べ、その結果、先行刺激による大きな正の彎曲反応に続いて、規則的な間隔で一連の小さな波が現われた。此のような型の反応は、身体感覚皮質、聴皮質、視皮質からも得る事が出来る。聴覚の場合、反復放電の初めの波は、刺激を与えてから約100msecで見られる。(但し潜時は約12msec) それに続いて起る波は約80

msecの間隔で見られる。

網膜に与えられた尖光刺激に対する皮質反応は、より複雑な初期反応⁽⁴⁾⁽⁸⁾と、約100msecの間隔でゆっくりした連続の波を生ずる。然し視皮質の電気的反応の型は聴皮質のものに較べて、より複雑な末梢感覚器と、より複雑な視覚系の中樞路のために一貫性を欠いている。

腰椎領域の脊髄神経の後根の電気刺激によって生じた身体感覚系の皮質電位は約120msecの間隔で一連の波を生ずる。

このような求心性衝撃によって生ずる皮質興奮の反復放電は、初期反応が記録された領域に於いてのみ生じる。これは、末梢感覚器と感覚皮質の対応に関して、鋭い地形上の投射があり、最大初期反応は、その刺激が与えられた感覚器に対応する皮質領の一点でのみ得られる。この事から、反復放電の局在が明らかとなる。或る種の感覚刺激によって生じた反復放電は、その感覚属性の衝動に対して特に受容的である皮質領域以外の領域には決して現われて来ない。

反復放電の持続的な波は、前に生じた波よりも、そのあとで生じた波の方が振幅は小さい。此の周期的反復波の振幅は、刺激が与えられてからの時間に対して、指数関数的に減少し、或る限られた時間に於いて終る。然し波長は、その時間に対して変化を示さない。このような振幅の連続的減少と波型の同一性は、皮質—視床連合回路を通る回転流によって生ずる周期的変化の特性であると考えられる。

ここで取扱われている皮質電位は、興奮が一定の大きさの衝動を起す個々の神経原の加算的集合活動であると仮定することができる。しかも、皮質表面から記録された電気的波動の振幅は放電されたノイロンの数によって規定される。すると、周期的波動の連続的減少振幅は、反響して来た後の段階で、放電ノイロンの数が徐々に減少して行く事による。

求心性刺激に対する初期反応に伴う持続的波動の数は動物により異り、聴皮質から得られた記録では、最も好ましい条件下で、約100msecの間隔で14回位の波をなしている。

反復放電が感覚皮質のどこで得られたとしても、周期的波の頻度は、異った器官、麻酔の深さ、皮質の新陳代謝等によって違ってくる。感覚器官から見ると、聴刺激よりも視刺激の方が連続的波の間隔は大きい。

刺激の強さによっては、麻酔の状態を同じにして置く限りでは、求心性刺激に対する反復放電の頻度に変り

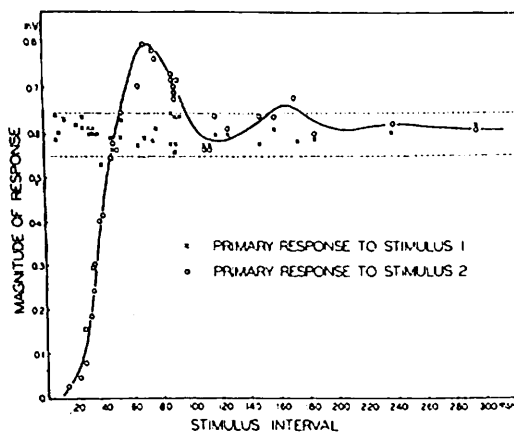
なくいつも恒常に保たれる。身体感覚系にて、色々な強度の刺激を用い、初期反応に伴う反復放電の波を記録してみても、約 115 msec の間隔に留まり、刺激強度による変化は認められていない。但し、初期反応の振幅は刺激強度を増すにつれて増加する。

二つの等強度刺激が、2 刺激間の時間間隔をいろいろと変えて表示された時、皮質反応は次の様な特性を持っている。

1. 第 2 刺激が第 1 刺激の与えられた後 8 msec 以内に与えられると、第 2 刺激の反応は全くみられない。
2. 第 1 刺激後 8 msec から 50 msec に到るに従って、第 2 刺激の初期反応はじょじょに増大する。
3. 第 1 刺激後 50 msec 以上たってから第 2 刺激が与えられると、即ち絶対不応期及び相対不応期の両者共経過してしまった後であると、第 2 刺激の初期反応は、第 1 刺激の初期反応と同じ位の大きさになる。
4. 第 1 刺激後 50 msec から 90 msec に到ると、第 2 刺激の初期反応は明らかに再び増大する。
5. 第 1 刺激による反復波の次の波になった処で第 2 刺激が与えられると、第 2 刺激の初期反応は、第 1 刺激の初期反応より僅かに小さくなる。

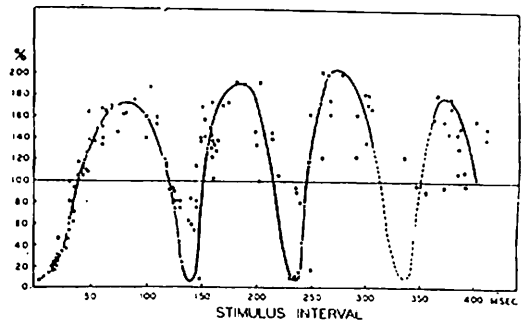
この異った間隔で、2 つの継時的音刺激を与えた時の両者の初期反応の大きさを較べてみると、図 2 のようになる。第 1 刺激による絶対不応期と相対不応期は約 8~50 msec である。この曲線は第 1 刺激によって生ずる皮質興奮の周期的変化を指示している。

此の皮質興奮の模相及び第 2 刺激による初期反応の大きさに関して、更に詳細に実験的検討を加えたのは 1951



第 2 図 第 1 刺激と第 2 刺激の異った間隔での聴皮質の初期反応の量、縦軸は初期反応の大きさを mV にて表わしたもの。横軸は 2 刺激間の間隔

年の論文⁽⁶⁾である。これによると、外シルビウス回転の皮質表面に電気刺激を与える(これを条件刺激と呼ぶ)。この条件刺激を与えた後に音刺激を与える(これをテスト刺激と呼び、この刺激は上述のクリックである)。皮質興奮の記録は条件刺激のための電極から約 1 mm はなれた皮質から得る様にしてある。このようにして得られた結果をみると、皮質一視床反響回路の反復放電は、求心性刺激を与えた時に得られたものと同じような型をとっている。即ち電気的な直接刺激であっても求心性刺激であっても、それから生ずる反響波は同一の性質を持つものと考えられる。即ち、条件刺激により生じた不応期の後に皮質興奮の周期的変化をみることが出来る。今条件刺激を 12 msec 与え、それとテスト刺激の間の時間間隔をいろいろに変えてみると、条件刺激を与えた後 12 msec までは、テスト刺激による初期反応は現われてこない。12 msec になって初めて初期反応は極く僅か現われ、その後、じょじょに初期反応の大きさは増大する。40~50 msec までが相対不応期となり、これを過ぎると、テスト刺激による初期反応の大きさは、条件刺激による反復波と同一頻度で周期的な増大減少を繰返す(図 3)。

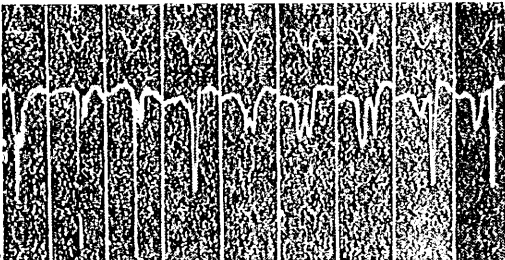


第 3 図 単一電気刺激を直接聴皮質に与えた時の皮質興奮度の周期的変化。横軸は 2 刺激間の時間間隔

この図からみると、初めに与えられた聴皮質の電気刺激と音刺激との間の時間間隔に対して、音刺激による皮質反応の大きさと条件刺激による皮質反応の大きさの比は、規則的な周期性を持った正弦曲線となっている。その興奮曲線の周波変化の山から山までの期間は約 150 msec で、比が 100% 以上の処に分布する音刺激に対する初期反応が多いことは制止 (inhibition) よりも促進 (facilitation) の方が多いことを示している。又、第 1 の山よりも第 2 の山の方が高く、第 2 の山よりも第 3 の山の方が高い(第 1 の山は 175%, 第 2 の山は 190%,

第3の山は210%) ことも促進の事実を表わしているものと考えられる。この促進の効果は結局、条件刺激による興奮の周期的変化と、後の音刺激による興奮の周期的変化に於ける初期反応との間の交互作用によって生ずるものと考えられる。

そこで、条件刺激による反響波の位相の異った瞬間に於ける場所でテスト刺激を与えた時、その初期反応の大きさが如何に変化するかを調べてみるを図4の如くなる。

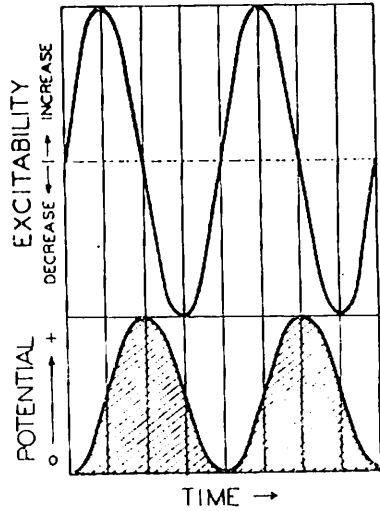


第4図 第1刺激による反響波の異った位相で第2刺激を与えた時の第2刺激の初期反応

図4のAは皮質に与えるべき条件刺激を与えないで、テスト刺激のみを与えた時の初期反応の大きさを示したものである。即ち条件刺激による反響波で干渉を受けない状態。B, Cは条件刺激による反響波の上昇位相で、テスト刺激による初期反応をとったもの。この反応は大いに増大の傾向をたどっている。Dは条件刺激による反響波の最高の位相で、テスト刺激の皮質興奮はAとほぼ同じになっている。E, F, Gは条件刺激の反響波が下降位相にある時で、この場合のテスト刺激の皮質興奮は減少する傾向を示している。Hに到って、A及びDと同一の皮質興奮を示す。図の上に画かれている曲線は条件刺激による反響波で波の上の短い縦線は、テスト刺激が与えられた時を示す。長い縦線はその刺激が皮質に到達した時を示している。この関係を図示すると図5の如くなる。

図5の下の曲線は、条件刺激によって起される反響の電位変化を時間に対して目盛ったものであり、上図の時間に伴うテスト刺激による初期皮質興奮の変化を示したものである。上図の上半分は促進を示し、下半分は制止を示している。この同一時間軸上の二つの曲線は次の事を示している。

1. 促進の最大は反響波の上昇位相の中間に起る。
2. 制止の最大は反響波の下降位相の中間で起る。
3. 皮質興奮は反響波の山と谷にては変化を示さな



第5図 皮質興奮と反響波との関係

い。

4. 此の両者の曲線はお互に90°の位相のずれを示している。

此の皮質興奮 (E) の変化を数式化すると、

$$E = \alpha \sin 2\pi nt \quad (1)$$

と云う単調波となる。 α は皮質興奮の最大値、 n は周期的変化の周波数、 t は時間である。今 T を興奮の変化の時間、即ち興奮曲線の山から山までの時間とすると $n = \frac{1}{T}$ となる。

$$\therefore E = \alpha \sin \left(\frac{2\pi}{T} \right) t \quad (2)$$

となる。

同様に条件刺激による反響波の電位変化 (V) に対する数式は

$$V = \beta \sin \left(\frac{2\pi}{T} \right) t' \quad (3)$$

となる。 β は反響波の電位の最大値である。此の反響波の最大電位 β を $1/2$ の値だけ x 軸に対して平行移動させると

$$V = \frac{\beta}{2} + \frac{\beta}{2} \sin \left(\frac{2\pi}{T} \right) t' \quad (4)$$

となる。又 t' と t の間には 90° の位相のずれがあるから

$$t' = t - \frac{T}{4} \quad (5)$$

となり、これを (4) 式に代入すると

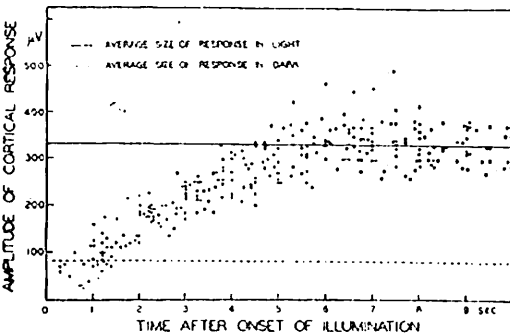
$$V = \frac{\beta}{2} + \frac{\beta}{2} \sin\left(\frac{2\pi}{T}\right)\left(t - \frac{T}{4}\right) \quad (6)$$

となる。

この(2)式と(6)式によって、反響波と皮質一視床反響活動から生ずる大脳皮質の興奮性変化の性質を明確に表わすことが出来る。

次に連続的に刺激を与えた場合、皮質興奮が如何に変化するかを1951年⁽⁶⁾に見出している。今迄は全て第1刺激を短い時間与えて皮質興奮の変化をみてきたものであるが、この研究に於いて、網膜に連続的に刺激を与えその時の皮質興奮をみたものである。これは1952年に発表した⁽⁷⁾3色説に対する神経路に関する論文の一部的検証と刺激が連続的に与えられた場合の刺激点滅時と刺激を与えられている最中の皮質興奮の電位変化を明らかにしようとしたものである。

暗所内に於ける皮質興奮の強さと、網膜に照明を与えた時の皮質興奮の強さの変化を、側膝状体に電気刺激を与え、その電気刺激による電気的反応の強さによって調べた。その結果、明らかに照明する事による皮質反応の電位効果は、暗所内に於けるものよりも何倍も強い事を見出した。然し、網膜を照射することによって起る皮質反応の増大は、光が点灯された時に急激に出現するのではなく、比較的ゆっくりとした過程をたどって増大する。即ち照射による最大電位は光が点灯されてからしばらくたって現われる。照射直後に与えられた側膝状体の電気刺激に対する反応は殆んどの場合現われてこない。照射後(直後を除く)は或る一定の最大電位レベルに達するまでじょじょに反応は増大する。その最大電位レベルは普通の条件下では照射が行われている限り継続する。疲労や眼調節等で考えられている様な反応の強さの低下は全く示されていない。光が消滅すると、皮質反応は照射前の段階に急激に減少する。この光の点灯による



第6図 連続光刺激を与えた時の皮質興奮の増大過程

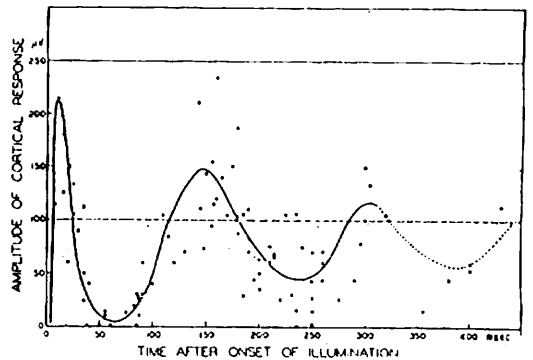
反応の増加傾向を示したものが図6で、これを見ると一定最大レベルに達する迄には最少5secは必要である。

視皮質は網膜の光刺激に対する反応に於いて2つの電位波を引き起すものと考えられる。1つは点灯によって生ずるものであり、いま1つは光の消滅によって生ずるものである。一定強度の照射期間中では視皮質から見得る電位変化は存在しない。

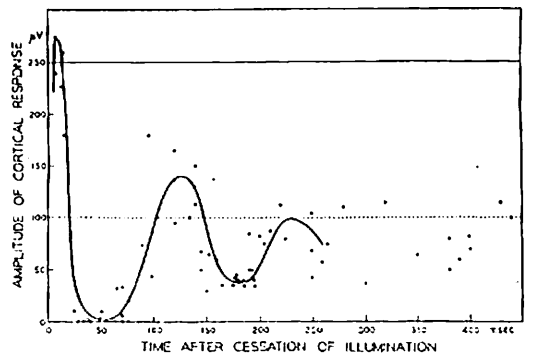
そこで先ず、光を点灯した後の各時間での電位変化をみると、

1. 相対不応期の間での反応は除々に現われはじめ、照射前の状態に急激に逆もどりする。
2. 反応の大きさは光の照射後25 msec から50 msecの間で再び減少し50 msecを最低として100 msecまで回復する。50 msecの近辺で電気刺激は完全に効果を失ってしまう。
3. 100 msecを越えると、反応はじょじょに大きさを増して行く。

照明の消滅に伴う皮質興奮の変化は、照明点灯の場合と同様な過程をたどっている。図7と図8は照明の点灯及び消滅による皮質反応の変化を表わしたものである。



第7図 照明点灯直後に於ける皮質興奮の変化

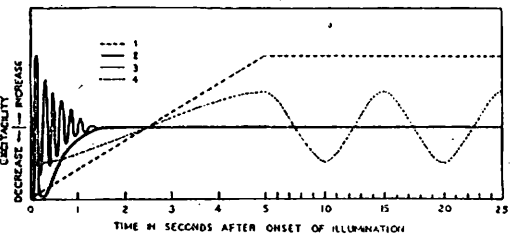


第8図 照明消滅直後に於ける皮質興奮の変化

両方の図において、網膜照射の急激な変化に伴う興奮の変化は、単純な減少のみでなく、興奮度の周期的な変化をも示している。照射により 10 msec 位で相対不応期に入り、不応期の回復後、60~70 msec で興奮は最低に達し、約 160 msec で再び興奮は最大となる。その後興奮は減少すると云う具合に周期性を持って増大減少を繰返す。これは照明の消滅によっても見られる現象である。

求心性刺激に伴う皮質興奮の周期的変化は感覚皮質の特性と、皮質視床反響回路の活動により生ずる。又求心性衝撃でも、直接電気刺激でもどちらでも大脳皮質の興奮は、常に前に活動していた放電ノイロンの数に依存して、前興奮低下の度合に伴って生ずる。図 7, 8 に示した曲線の型は、照明の急激な変化に伴って、初めの 0.5 sec の間、2 つの過程がお互に皮質興奮に影響しあっている事を証明している。その 2 つの過程とは、皮質一視床反響に伴う興奮の周期的変化と、前興奮低下とである。

以上光を点灯した時の過程をまとめてみると図 9 の様になる



第 9 図 照明点灯後の皮質興奮の変化過程

即ち、曲線 1 は約 5 sec にて最大レベルに到達し、その刺激が一定刺激強度である限り、そのレベルを変動しない電位で、しかもその電位は連続網膜照明によって生じた電位の過程を示す。

曲線 2 は、前に与えられた刺激によって引き起されたノイロンの放電に伴う後興奮の低下の過程を示すものである。その低下の度合及び時間間隔は先行刺激によって興奮されたノイロンの数に依存する。此の過程は曲線 3 に示すような皮質一視床反響活動の回復波の周期的変化と一致した頻度で、皮質興奮の周期的変化を変えさせてしまう。此の興奮のリズミカルな変化は約 1 秒以上続いてその後終る。

曲線 3 は皮質一視床反響回路によって生ずる皮質興奮の変化を示す。

曲線 4 は非常にゆっくりした頻度 (1 分間に約 6 サイ

クル) の周期的興奮で、この興奮変化はしばしば大脳の感覚皮質に現われる自発性周期であると考えられる。

以上 Chang の研究にみられる結果を総括してみると次の如くなる。

1. 求心性刺激を与えることによって皮質興奮は規則的な波動性を生ずる。
2. この波動性は、視皮質、聴皮質、身体感覚皮質のいずれに於いても見られる。
3. 聴皮質に於いて得られた波の間隔は 80 msec であった。
4. 視皮質に於いて得られた波の間隔は 100 msec で、聴皮質に於てえられた初期反応よりも複雑な初期反応を持っている。
5. 身体感覚皮質に於いて得られた波の間隔は 120 msec であった。
6. 反復放電は刺激が与えられた感覚皮質に局在するものでその近傍からは得ることが出来ない。
7. 反復放電の初めの波は後の波よりもその振幅が大きく、時間が経つにつれてその振幅は指数関数的に減少する。
8. 波長は振幅と異り、時間に拘らず不変である。
9. 此の波の続く時間は被験体によって異り、刺激の与えられる器官によっても異り、麻酔の深さ、皮質の新陳代謝等によっても異なる。
10. 刺激の強さの変化に伴って、初期反応の振幅は異なるが、波長には全く影響を与えない。

以上が求心性刺激を与えた時の皮質反応の特性である。

11. 継時的に 2 つの音刺激を与えた時、第 2 刺激の皮質初期反応は、第 2 図の如く、その大きさを異にし、その変化は、第 1 刺激と第 2 刺激の時間間隔に対して規則的周期的であり、その波はサイン曲線をなす。

12. 聴皮質を電気刺激で興奮させ、そこに音刺激を与えた時、音刺激に対する皮質初期反応の変化は、11 に挙げた結果と全く同一である。

13. 第 1 刺激と第 2 刺激の波の特性は次式で表わすことができる。

$$E = \alpha \sin \left(\frac{2\pi}{T} \right) t$$

$$V = \frac{\beta}{2} + \frac{\beta}{2} \sin \left(\frac{2\pi}{T} \right) \left(t - \frac{T}{4} \right)$$

14. 第 2 刺激の初期反応に見られる波動性は、制止 (inhibition) よりも促進 (facilitation) によるものほうが多い。

15. 継時的に刺激が与えられた場合の第2刺激によって生ずる初期反応の波の山は、第1刺激によって生ずる皮質—視床反響回路による反復波の山と異り、第1の山より第2の山の方が高く、第2の山より第3の山の方が高い、即ち、振幅は限定された時間内に於いて増大する。これは促進を証明するものと考えられる。

16. 第1刺激による反響波と第2刺激の皮質初期反応に現われる波の間の関係は図4及び図5に示す如くである。

17. 第1刺激による反響波は第2刺激が与えられる事によって、第2刺激による皮質初期反応と交互作用を起し、第1刺激の反響波はその後消滅し、第2刺激の皮質初期反応に伴う反響波が後に続く。

以上が継時的に刺激を与えた場合の皮質反応の特性である。

18. 継続的に照明を点灯しつづけると、5秒位まではじょじょに最大レベルの電位に向って電位の増大を示す。

19. 約5秒以上に達すると、その後は電位の変動を全く示さない。

20. 4~5秒位迄は150 msec位の間隔の波を生ずる。此の波の振幅は指数関数的に減少する。

21. 点灯直後は、点灯前の電位よりも電位は低下する。これは消灯直後にも現われる現象である。

22. 照明の消滅後の過程は点灯後の過程と傾向は大體同じである。

5: 皮質—視床反響回路による皮質興奮の波動性と心理学的現象との対応

上述の皮質—視床反響回路による皮質興奮の波動性が、心理学的現象の面に対して、如何なる作用をもたらすものであるかをここで考えてみたい。特に知覚事象はなんらかの意味において、生理学的事象を基礎に持つものと考えられる。勿論、心理学的な種々なる条件によって逆に生理学的な現象の変化をもたらす場合もあるであろう。しかし、その間の交互作用は無視する事は出来ない。心理学の発展は、当然この種々なる条件の分析にあることには間違いない処であるが、その条件分析によって見出された結果を生理学的な事象と対応させてみる事も、心理学の発展の為に必要なことであろう。たとえ生理学的事象が徹視的なものであって、心理学的現象の上に直接効果をもたらさないとしても、いったん心理学的現象を徹視的にとらえ、その現象の過程を分析するならば

そこに生理学的事象に対応する現象を見出すこともできるであろう。例えば Chang は明暗順応について次の様に述べている。“心理学的或は行動学的観点から云うならば、照明の点滅による直後興奮低下は、光の急激な変化による一時的盲目の生理学的基礎となる。照明の急激な変化による見えの消失は、網膜の要素の化学的過程と関係しているような明暗順応の現象から区別されねばならない”(5, p. 19) これは前述の照明を点灯した場合或は消滅した場合に生ずる、皮質の電氣的反応は、点滅する前の状態よりも減少し、その興奮は全く0に等しくなると、我々の視覚を生ずる以下の段階になるからである。このような生理学的事象に対応する心理学的事象が存在するとすると、Chang の主張する皮質—視床反響放電を基礎とした心理学的事象も存在可能となるであろう。このような観点から反応時間の分析を試みたのは P. H. Venables⁽¹⁷⁾ である。

Venables は 2×2 ft の黒い板の上に直径 0.75 in. の円形光源を置き、その輝度を 320 ft-L とし、この光を刺激として、刺激呈示に対して“bip”と云う無意味綴の言語で反応させた。反復回数は200回以上で、記録はボイスキイを用いている。被験者は正常人6名と精神分裂病患者6名を使用した。光刺激は7.5 sec おきに連続呈示する。このような条件下で得られた反応時間を10 msec 単位でまとめ、その時間内に反応した反応頻度を調べると、その反応時と頻度との間の関係は正規分布をせず、100 msec の波長を持った波が現われる。即ち正常人においては、220 msec, 320 msec, 420 msec にて山の頂点を持ち、520 msec, 620 msec, に於いて不規則的に反応が出現する。精神分裂病患者に於いても、やはり、100 msec の波長を持った波で410 msec, 510 msec, 610 msec, 710 msec, に山の頂点を持ち、310 msec, 810 msec に於いて幾分多く反応が現われている。又精神分裂病患者のデータに於いては、各山の頂点の60~70 msec 後に副次的な山が現われてきた。

このような反応時間の分布に関する波動性によってきたる原因を解明せんがために、神経生理学的な事象にその基礎を求めるならば、あくまでも推測の域を脱する事はできないであろう。然し、若し推測の域に止まったとして、その間の関連性を考えるならば、当然大脳皮質における波動性と関連を考えねばならないであろう。

そこで Chang の主張する皮質—視床反響放電の波動性を考えてみると、この波動の周期は刺激が光の場合約100 msec である。又継時的な光刺激に対する第2初期反応の周期も約100 msec である。継時的な光刺激ではな

く、連続光刺激照射の場合にも、一定の定常位に到達する迄、皮質一視床反響放電による周期的波動が存在する。但しこの場合の周期は約 150 msec であった。

Venables の実験結果は、Chang の条件で云うと光刺激による皮質一視床反響回路それ自身による波動性と考えられるから波長は約 100 msec にならねばならない、この点は一致をみている。結局、皮質興奮の高まっている状態の時に反応を示す場合が多いと云うことになる。

更に音刺激に対する反応時間を、視刺激の場合と同様な処理をして検討すると、約 80~100 msec の間隔で波動性が生じている。Chang の場合、音刺激による反響波の間隔が 80 msec であると云う事実と良く一致する。

金子⁽¹²⁾ は 5 つの選択刺激のうちから一つだけに反応

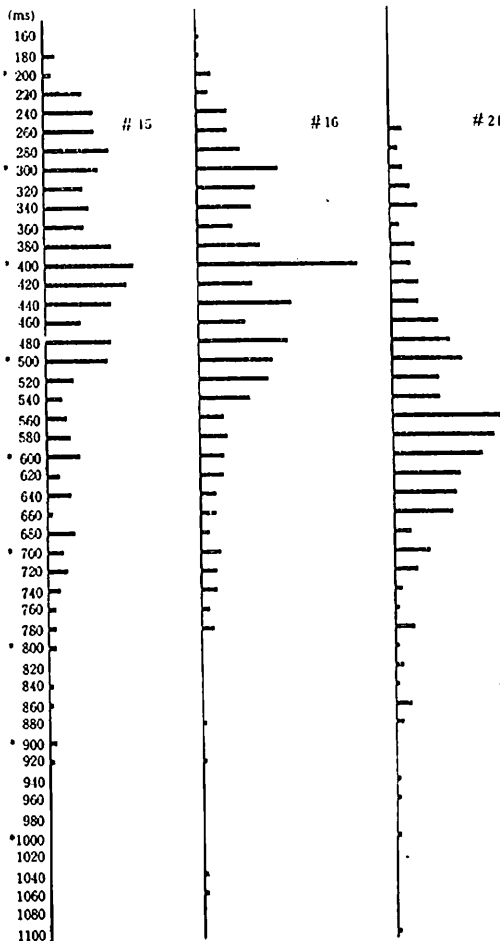
するような 5 者択一の選択反応時間を Venables と同じように処理し、その周期性を見出している。その反応時間の分布は図 10 に示した如くである。#15, #16, #24 は被験者を示す。此の図からも判る様に大体の周期性はみられ、その波長は大体 100 msec である。そこで 1 周期 100 msec の仮定のもとに反応時間の頻度を 160 msec + 100 n, 180 msec + 100 n, 200 msec + 100 n, ... と云う関係に於いて集計しなおすと表 1 の如くなる。

第 1 表 反応時間出現頻度比

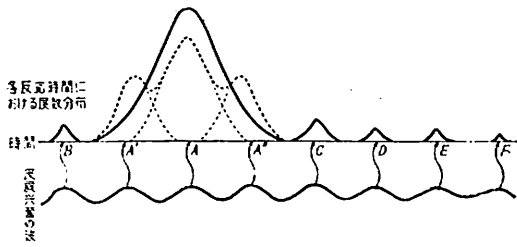
被験者 反応時間(ms)	#15*	#16*	#18	#22	#24*	#26
160+n100	14.6%	13.8%	20.8%	25.0%	23.1%	20.8%
180+n100	23.4	17.4	15.8	12.9	21.8	17.6
200+n100	24.5	31.4	29.2	23.4	21.8	22.5
220+n100	19.3	20.0	16.6	23.4	16.9	24.0
240+n100	18.2	17.4	17.6	15.3	16.4	15.1
測定資料数	29.5	30.5	12.0	12.4	28.5	12.5

この場合の 160 msec はいちばん初めの反応で 100 msec の間隔で反応頻数が増加すると考えたわけである。例えば 160 msec, 260 msec, 360 msec, ... で、これらの反応時間を示した回数を加え、それが全総数の何%になるかを計算したものが表中の数字である。被験者番号の後にある * は刺激を毎分 48 回の頻度で呈示したものであり、他の被験者に対しては毎分 8 回の頻度である。このような刺激条件下で 1 時間連続測定した資料が表 1 の数値である。これによると、200 msec + 100 n に頂点が共通に見られるのは #15, #16, #18, であり、#22, #26 は 160 msec + 100 n と 220 msec + 100 n の 2 つに頂点が見られる。これは Venables の結果と一致するものであるが、金子はこれを次のように解釈している。
 “大脳中枢での情報処理が最初の周期中、処理されないときは、それから 100 msec おくれた次の周期に持越される。それでも処理されないときは、更に 100 msec 遅延することになる”(12, p. 107)。

そこで、このような考え方が正しいとするならば、反応時間の出現頻度と皮質興奮の波との間の関係をモデル的に考え、これを図示してみると図 11 の如くなる。即ち、皮質一視床反響回路による皮質興奮が高まった近辺で、反応時間の出現頻度が高まると云うことは大体想像されるであろう。しかし、この反応出現頻度の分布は、最も反応の多く集る時間 A を中心として、興奮の波の



第 10 図 反応時間の分布



第11図 皮質興奮の波と反応時間における度数分布に関するモデル

数山(時点 A', A, A'') に亘って拡がり、その分布状態は 1. 時点 A を中心とし正規分布をなすか(実線)、2. 時点 A に最高の頻度を持ち、A', A'' に於いては時点 A よりも小さい頻度を持つ分布となり、而も、A, A', A'' の時点における分布が夫々図 11 の如く重なりあっている状態(点線)である。この分布状態は、後者の方が尤もらしい様に思われる。この点を図10に於いてみると、点線の分布状態に近いような傾向を示しているとも考えられる。この時点 A, A', A'' の前後に於いては興奮の山の処 B, C, D... の時点で、或る反応頻度の度数分布がなされるであろう。この分布の型に関しても 2 通り考えることが出来る。即ち興奮の波は正弦波であり、その正弦波の山の位置のみにて反応を引き起すとするならば、この分布型は正規分布となるであろう。何故ならば、反応時間とは output 側の現象であるため、種々なる誤差を無視することはできない。すると、誤差分布は一般に正規性を持つものと考えられているから、波の山の点に於いて反応されるとしても、誤差分布に従って正規分布をなすであろう。又、興奮の波の漸増漸減に伴って反応頻度が左右されるとすれば、この分布は、興奮の波の正弦曲線に対応する正弦曲線的分布と、誤差による正規分布とが加重されたような型をとるであろう。この場合も後者の方が尤もらしいように考えられるが、図10からは明瞭にその傾向を見ることはできない。尚、その分布の幅は興奮の波の幅より短く、反応頻度の度数分布による周期は興奮の周期と等しくなると仮定する事が出来る。このような仮定のもとに更に多くの反応時間の研究がなされなければならない。

Venables も述べているように、反応時間は、当然求心性刺激の中樞への伝導時間に加えるに、更に遠心性神経の伝導時間を考慮せねばならない。するとボイスキイを使用した場合と、手による反応の場合とでは、その間に幾分の反応時間における相異があることは当然である。然しこれは、求心性刺激が皮質に到達し、そこにお

ける皮質一視床反響放電の周期的変化が生ずる迄の時間によって左右されたものではなく、その後の中樞及び遠心性神経路をたどり実行器に到る間に反応時間を遅延すべき要因が入り込むことになるであろう。一定刺激に対する反響回路迄の時間は恐らく一定と考えることが出来るであろう。このように考えると、output として現われて来た反応時間と云うような行動自体だけを取上げて皮質興奮の波動によるものであるとすることは少しく危険性を持っている。然し、output に現われて来た行動の変動が、生理的基礎を主体として、その上に、他の心理学的な効果が重疊しているものと考え、その生理的基礎を探る事は決して無意味な事ではないと思う。それ故、この様な面の資料の集積は重要な意味を持つものになるであろう。

更に、筆者は円形線図形の大きさの判断において、その刺激が継時的に呈示された場合であれ、又同時に呈示された場合であれ、どちらにしても、その刺激の呈示時間或は 2 刺激の与えられる間隔時間によって、判断された見えの大きさの上に波動性があることを見出している。(17)(18)(19)(20) 即ち、継時比較においては、第 1 刺激(直径 40 mm の標準刺激)を 300 msec 呈示した後、第 2 刺激(変化刺激)を第 1 刺激と第 2 刺激の間隔をいろいろな時間にとって呈示し、その第 2 刺激の見えの大小判断が如何に変化するかを調べた。この場合標準刺激と変化刺激の時間間隔によって、見えの大小判断に波動性が存在し、その波長は約 250~300 msec であった。同時比較過程においては、継時比較で行った標準刺激と変化刺激を同時に呈示し、この呈示時間を変化して、その時の標準刺激と変化刺激の大きさの比較を行うと、呈示時間の変化に伴って大きさの判断は波動性を持って現われる。その波長は継時比較の場合とはほぼ同じ 276 msec~300 msec であった。同時比較と継時比較では、その振幅は後者の方が大きく、同時比較に於ける振幅は、初め大きく、時間の経過と共に指数関数的に減少し、大体 5~6 sec 位で消滅する。しかしその間の波長は変動しない。

若しこの現象を Chang の皮質一視床反響放電による波動性として考えるならば、同時比較過程における波動性は、連続光刺激照射による波動と対応しなければならないし、又継時比較過程における波動は、2 刺激を継時的に与えた場合の第 2 刺激の初期反応の波動と対応せねばならないことになる。

そこで先ず波長を考えて見ると、現象的に現われた波長は生理学的にとらえられた波長の 2~3 倍と云う事に

なり波長の面に於ける対応は困難であるが、その外の面は良く対応していると云える。即ち同時比較過程に於いて波が5~6秒位続き、その間振幅は指数関数的に減少する、しかもその減少の過程に於いて波長は不変であると云うことは Chang によって見出された皮質-視床反響放電による波動性に非常に良く一致している。

他の色々な現象の一致性はみられるが、何故周期のみが一致しないのかを考えてみると、多くの考えられる点が存在する、例えば、視刺激に対する初期反応の複雑さ⁽⁹⁾であるとか、Chang の使用した刺激はエネルギーに換算出来るものであるが、筆者の使用したものは、大きさと云うエネルギーに換算することのできない性質の刺激である。このような刺激それ自体の質的な相異等と云うことに結果するかも知れない。又、反響波と他の波動との複合波としてとらえられているのかもしれない。

大脳における波動は前述の如く非常に多く存在する。その中、どの波動が心理学的事象に現われているのかと云う事を、output からのみ決定することは非常に困難である。しかし上述の4つの実験結果から見られる波動性を注意の波動、判断の波動、心理テンポの波動等と云うような心理学的事象と対応づけることも又困難である。注意の波動等は非常によく研究されているが、この波動は周期がずっとゆっくりとしたもので、msec の単位等で反復する様なものではない。更に波動の振幅が指数関数的に減少すると云うような規則性ももっていない。又波長の不変性についても、心理学的な事象からは得られていない。

このような点から、ここにあげた知覚事象(前述の反応時間の実験をも含む)に見られるような波動性は、生理学的な事象として現われてくる大脳皮質系統の波動性に非常によくその特性が近似しているものと思われるが、更に多くの実験的研究により検証を必要とする課題であると考えられる。

文 献

(1) Adrian, E. D. Afferent discharges to the cerebral cortex from peripheral sense organs. *J. Physiol.*, 1941, 100, 159-191.

(2) Bartley, S. H. and Bishop, G. H. The cortical response to stimulation of the optic nerve in the rabbit. *Amer. J. Physiol.*, 1933, 103, 157-172.

(3) Bishop, G. H. and O'Leary, J. Components of the electrical response to the optic cortex of the rabbit. *Amer. J. Physiol.*, 1936, 117, 292-308.

(4) Chang, H. T. The repetitive discharges of cortico-thalamic reverberating circuit. *J. Neurophysiol.*, 1950, 13, 235-257.

(5) Chang, H. T. Cortical response to stimulation of lateral geniculate body and the potentiation thereof by continuous illumination of retina. *J. Neurophys.*, 1951, 14, 5-26.

(6) Chang, H. T. Changes in excitability of cerebral cortex following single electric shock applied to cortical surface. *J. Neurophys.*, 1951, 14, 95-112.

(7) Chang, H. T. Functional organization of central visual pathways. *Re. Publ. Ass. neuro. Ment. Dis.* 1952, 38, 430-453.

(8) Chang, H. T. and Kaada, B. An analysis of primary response of visual cortex to optical nerve stimulation in cat. *J. Neurophys.*, 1950, 13, 305-318.

(9) Dusser de Barenne, J. G. and McCulloch, W. S. The direct functional interrelation of sensory cortex and optic thalamus. *J. Neurophysiol.*, 1938, 1, 176-186.

(10) Head, H. and Holmes, G. Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain*, 1912, 34, 102-154.

(11) Jarcho, L. W. Excitability of cortical afferent systems during barbiturate anesthesia. *J. Neurophysiol.*, 1949, 12, 447-457.

(12) 金子秀彬. 精神作業速度の研究, 1960年, 博士論文.

(13) Marshall, W. H., Talbot, S. A. and Ades, H. W. Cortical response of the anesthetized cat to gross photic and electrical afferent stimulation. *J. Neurophysiol.*, 1942, 6, 1-15.

(14) Morison, R. S. and Dempsey, E. W. A study of thalamo-cortical relations. *Amer. J. Physiol.*, 1942, 135, 281-292.

(15) Stevens, S. S. *Handbook of experimental psychology*. 1951, New York, Wiley.

(16) Venables, P. H. Periodicity in reaction time. *Brit. J. Psychol.*, 1960, 51, 37-43.

(17) 吉田俊郎. 図形残効の減衰過程に於ける波動性について, 1957, 日本心理学会第21回大会発表.

(18) 吉田俊郎. 図形残効の発達過程に於ける波動性について, 1959, 日本心理学会第23回大会発表.

(19) 吉田俊郎. 知覚過程に於ける波動性についてⅢ, 1961, 日本心理学会25回大会発表.

(20) 吉田俊郎. 知覚過程に於ける波動性についてⅣ, 1962, 日本心理学会第26回大会発表.