

円滑追跡眼球運動と追従眼球運動の相互作用

Interaction between Smooth Pursuit Eye Movements and Ocular Following Responses

小高 泰 末 広 和 代 三浦 健 一 郎 河野 憲 二
Y. KODAKA K. SUEHIRO K. MIURA K. KAWANO

We have studied the effects of a brief movement (perturbation) of a textured background during smooth pursuit eye movements in monkeys and found that the ongoing eye velocity was strongly modulated by the background perturbation. The magnitude of the modulation was dependent on the direction and the velocity of the current smooth pursuit. A large eye movement response was evoked when the background was moved in the same direction as the pursuit. On the other hand, when the background was moved in the opposite direction to the pursuit, only a small modulation was observed. To know whether this modulation is due to the retinal slip of the background associated with the ongoing pursuit, we first simulated the retinal stimulation by moving the background (conditioning stimulus) while the animal was fixating a stationary target, and measured the responses to brief perturbations (test stimulus) of the background motion. When the direction of the test stimulus was the same as the conditioning stimulus, the response to the test stimulus was small. The response to the test stimulus was large when the test stimulus moved in the opposite direction to the conditioning stimulus. The gain of the response to the test stimulus was increased as the function of the conditioning stimulus velocity. Secondly, we moved the background together with the pursuit target so as to effectively eliminate the motion of the background on the retina in the period preceding the application of the background perturbation during pursuit. we observed enhanced responses to the perturbation whether in the same or the opposite direction to the pursuit, indicating that the asymmetry observed during the pursuit against a stationary background was due to the prior motion of the background images secondary to the pursuit eye movement. The result suggests that the modulation of the eye velocity by a brief background motion during pursuit is due both to the ongoing operation of the pursuit system, and to the retinal stimulation during the ongoing pursuit.

§1 はじめに

追従眼球運動 (Ocular Following Response) は、外界の動きに対して短潜時 (50 ms 程度) で起こる眼球運動である。この追従眼球運動は、網膜上における外界の像のぶれを最小にし、安定した視界を確保するのに役立っていると思われる (Miles, KawanoとOptican 1986)。一方、視覚系が高度に発達した霊長類においては、動いている視標を網膜中央の空間分解能に優

れた中心窩に捉え続けるために円滑追跡眼球運動 (Smooth Pursuit Eye Movement) が獲得された。円滑追跡眼球運動は、視野内の特定の対象の動きに合わせて、視線をスムーズに連続的に変化させる眼球運動である (Lisberger, MorrisとTychsen 1987)。

小さな視標を追跡する円滑追跡眼球運動中は、追跡対象となる視標は、中心窩に保持されているが、それ以外の網膜像 (つまり、背景として捕らえられている視野の大部分を占める像) は、視線の動きに

よって、網膜上を反対方向に動くことになる。この網膜像の動きに対して、追従眼球運動が生じると、その時行っている円滑追跡眼球運動を止めてしまう方向の眼球運動を生じ、円滑追跡眼球運動によるスムーズな視標の追跡が困難となることが予想される。しかし、実際に霊長類では、実にスムーズな円滑追跡眼球運動が生じている。このことは、これらの眼球運動の制御システムの中に、どちらの眼球運動を生じさせるかについての切り替え、あるいは、選択が行われていることを予測させる。そこで、我々は、円滑追跡眼球運動と、追従眼球運動の両方の視覚入力を組み合わせた実験を行い、種々の条件下において、どのような眼球運動が誘発されるかを観察することで、これらの眼球運動系のしくみを明らかにすることを試みた。その結果、これらの眼球運動の選択には、視覚注意などのしくみが関わっているのではないかという推測を得ることが出来た。

§2 材料と方法

2.1 動物

実験には5頭の成熟した日本サル(*Macaca fuscata*, BW 4~8.5 kgw)を用いた。サルは、アクリルで作られたモンキー・チェアに座るように訓練された。モンキーチェアの正面中央部には、ホールドレバー(直径1 cm 長さ約5 cm)がつけられており、レバーを握ると各試行が開始される。まず、注視課題(後述)を訓練し、90%以上正解できるようになった後、無菌、ネブタール麻酔下において、頭部を固定するためのステンレス製シリンダー(直径1.5 cm)を頭頂部に、眼球運動をモニターするための強膜コイルを両眼に埋め込む手術を行った(Judge et al. 1980)。術後、一週間以上にわたり抗生物質を筋注して感染症を防ぎ、水と餌を十分に与えて術後の回復をさせた。その後、再び注視課題を訓練し、課題が十分に出来るようになった後、円滑追跡眼球運動課題を訓練した。

2.2 視覚刺激装置

チェアに座り頭を固定されたサルの正面52cmの所に、垂直の半透過性のスクリーン(90 deg × 90 deg: 中澤製作所)を設置した。スクリーンの背後から2台の

LED投影机(Shiguma-kouki Co. 特別に設計)により、各々、直径0.2°の赤色スポットを投影した。また、スライド投影机(Kodak: Graphic projector III JE)により、背景のランダムドット像を投影した(Fig.1)。背景は、中央部(高さ1 deg, 幅90 deg)の何も投影されない部分と、それ以外のランダムドット(大きさ90 deg × 90 deg以上, ドットの直径0.8 deg, 明るさ6.5 cd/m² 明るい部分, 0.6 cd/m² 暗い部分, 明るい部分の割合50%)像が投影されている部分からなっていた。各3台の投影机の光路途中には、ミラーガルバノメーター(MPIC-20: テクノム)を設置し、スクリーン上に投影されたスポットや背景の位置を任意に変えることが出来た。

2.3 課題制御・記録

課題遂行中のサルの眼位は、電磁誘導を利用した眼位測定装置(演算子工業 ENS-1200)を用いて計測した(分解能: 0.01 deg以上)(Robinson 1963)。計測された眼位は、X-Yスコープ(菊水 SC-1603)上に表示すると共に、実験制御記録用コンピューターに送られた。

実験課題の制御と、実験データの記録には、パーソナルコンピューター(Gateway 2000 G5-200, OS: QNX)を用いた。課題制御及び記録はREXシステムを用いた(Hays et al. 1982)。実験中、左右の眼の位置、ガルバノメーターのミラー角度を、12ビット高速ADコンバータ(AD-PC12)で、1ms毎に収集し、オンラインでモニター画面上に表示すると共に、ハードディスク上に記録した。また、パラレル I/O

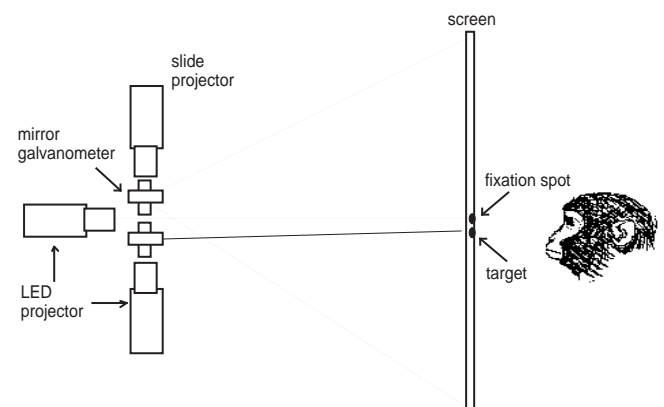


Fig.1 Diagram of optical arrangements used in this study.

ポートにより、ホールドレバーの状態、各種制御スイッチの状態をリアルタイムでモニターすると同時に、投影機のシャッター (COPAL: EC-601) や LED 投影機の ON/OFF、報酬の制御の出力を行った。ハードディスク上に記録したデータは、実験終了後オンラインにて解析を行った。眼球速度は、各々の条件において、眼の位置データを微分 (cut off freq. 1kHz) し、約 50 試行のデータ (最低 28 試行) を平均して求めた。

2.4 データ解析

ハードディスク上に記録された実験データは、ネットワーク経由で、解析用の PC (Gateway 2000 P6-200, OS: Linux) に転送され、REX TOOLS (NIH で開発された REX data 処理プログラム) で各実験条件毎に整理した後、市販の計算ソフト MatLab (Math Works 社) にて、解析を行った。刺激開始後の眼速度が刺激前 50 ms 間の平均値 + 2 を超えたところの前後、10 ms 間のデータから、眼速度の近似直線を求め、その直線が、反応前の眼速度の平均値と交わった点を反応の開始点として決定した。反応の大きさとして、刺激提示後 90ms 以内に現れる反応の最初のピーク値を測定した。

2.5 実験課題

2.5.1 静止した背景の中での注視課題

サルが、チェア正面のレバーを握ると、スクリーン中央に、注視スポットが現れる。このスポットを注視していると、0.5 秒後に、背景のランダムドットが呈示される。ランダムドットが呈示されて、0.5 - 1 秒後に、突然、背景が上下左右のいずれかに、60 deg/s の速度で短時間 (40ms) 動く。この背景の動きをテスト刺激と呼ぶ。その後、0.5 - 1.5 秒後に注視スポットがわずかに暗くなるので、サルがそれを検知して 0.7 秒以内にレバーから手を離せば、報酬としてジュースが与えられる。

2.5.2 動いている背景の中での注視課題

サルがレバーを握ると、スクリーン中央に注視スポットが現れる。スポットを注視していると、0.5 秒後に背景のランダムドットが呈示され、その 0.3 - 1 秒後に背景のランダムドットが一定速度 (5, 10, 20, 30, 40, 80 deg/s のいずれか) で左右いずれかの方向に動き

始める。これを条件刺激 (Conditioning stimulus) と呼ぶ。条件刺激開始後 250ms 後に、テスト刺激として背景の速度が 40 ~ 80 deg/s, 40ms 間、条件刺激が左右 (同方向或いは逆方向) 或いは、上下方向に変化する。

2.5.3 静止した背景の中での円滑追跡眼球運動課題

サルが、レバーを握ると、正面に注視スポットが呈示される。注視スポットを注視し始めた後、0.5 秒後に、背景のランダムドットが呈示され、さらに、0.3 秒後に、注視点の左右どちらかに、別のスポット (視標) が呈示される。視標の位置は、課題によりあらかじめプログラムされている。視標が現れた後、0.1 - 0.3 秒後に、注視点が消えると同時に、視標は、左右いずれかに一定速度で動き始める。サルは、注視点から視標に視線を移し、動いているスポットを追跡する。ターゲットが動き始めて、0.25 秒後に、背景が、短時間 (40ms 間)、上下左右のいずれかに一定速度 (60 deg/s) で動く。その後、0.5 - 2 秒後に、ターゲットがわずかに暗くなるので、サルがそれを検知して 0.7 秒以内にレバーから手を放せば、報酬としてジュースが与えられる。

2.5.4 視標と背景が同期して動く円滑追跡眼球運動課題

2.5.3 の円滑追跡眼球課題と同様にサルは円滑追跡眼球運動を行うが、背景が視標の動きに同期して動く課題。サルが、レバーを握ると、正面に注視スポットが呈示される。注視スポットを注視し始めた後、0.5 秒後に、背景のランダムドットが呈示され、さらに、0.3 秒後に、注視点の左右どちらかに、別のスポット (視標) が呈示される。視標の位置は、課題によりあらかじめプログラムされている。視標が現れた後、0.1 - 0.3 秒後に、注視点が消えると同時に、視標、背景が同期して同じ速度で動き始め、0.25 秒後にテスト刺激として背景の速度のみが短時間だけ上下左右に変化する (60 deg/s, 40ms 間)。

§3 結果

3.1 静止した背景の中での円滑追跡眼球運動

サルがスクリーン中央に呈示された注視スポット

を固視している時に、まわりのランダムドット像を動かす（テスト刺激：右方向，60 deg/s，40ms）と、眼はランダムドット像の動きに引きずられるように動くのが観察される（Fig.2A）。ランダムドット像の動きが短時間であるため、この時起こる眼球運動は小さく、眼球速度のピーク値でおよそ 2 deg/s 程度で

あった。しかしながら、サルが右方向に 20 deg/s で動く視標を円滑追跡眼球運動で追跡中に、静止した背景を短時間動かすと（テスト刺激：右方向，60 deg/s，40ms），この背景の動きの方向と同じ方向に一過性の大きな眼球運動が誘発された（Fig.2B及び Fig.3B）。テスト刺激によって誘発された眼球運動をより詳しく

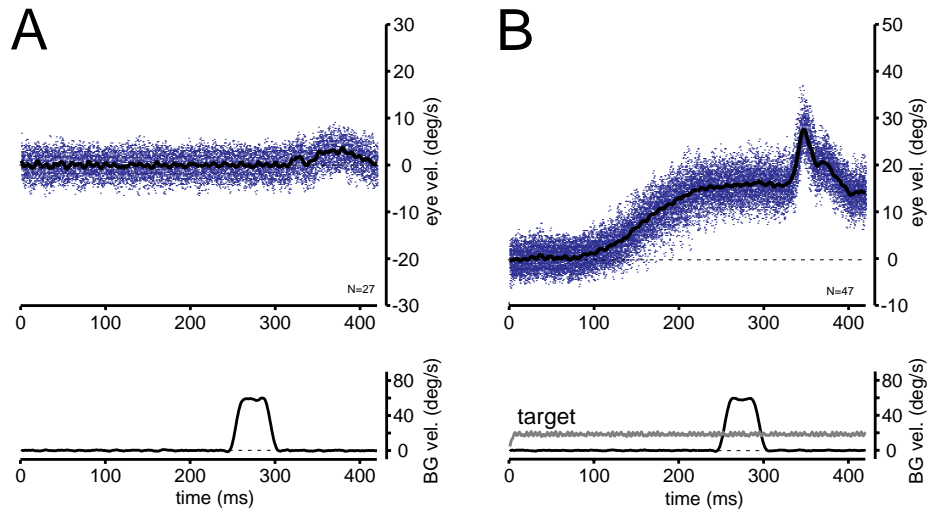


Fig.2 Responses to the background perturbation. Superimposed eye velocity traces (small dots) and the average eye velocity profiles (N=27 in A, N=47 in B) are shown.
 A: Responses to the background perturbation during the fixation task. Weak responses to the background perturbation (at 250ms after the target motion onset, 60deg/s, 40ms duration in rightward direction) were observed.
 B: Responses to the background perturbation during pursuit of a moving target (rightward at 20deg/s). Large responses to the same background perturbation as A were observed. From top to bottom, each panel shows superimposed eye velocity traces, background velocity (black line) and target velocity (gray line).

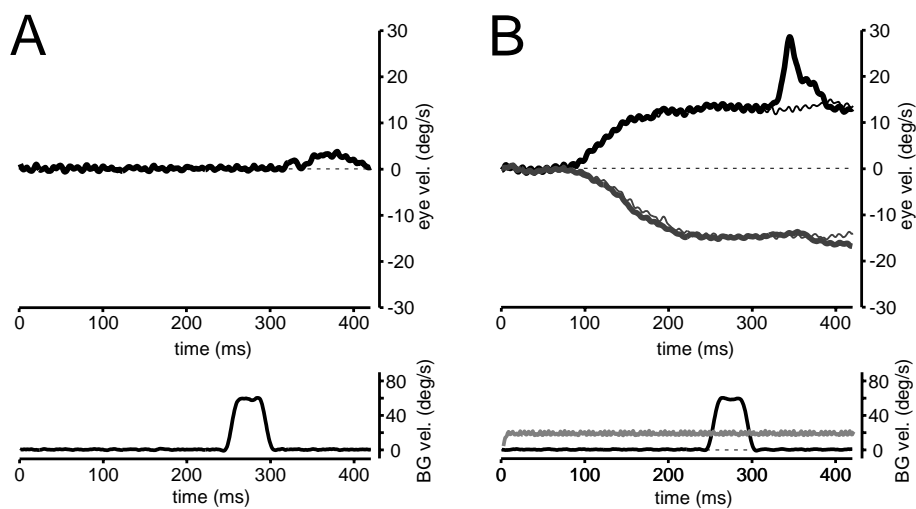


Fig.3 Responses to the background perturbation. Average velocity profiles are shown.
 A: Responses to the background perturbation during the fixation task.
 B: Responses to the background perturbation during pursuit of a moving target (rightward and leftward at 20deg/s). For comparison, pursuit eye movements without the perturbation are also shown (thin lines).

調べるため、テスト刺激を行わず、円滑追跡眼球運動だけを行った時の眼球速度を差し引いて眼球速度プロファイルを計算した。同じテスト刺激（右方向、60 deg/s、40ms）に対する反応でも、円滑追跡眼球運動中には、眼球速度のピーク値でおよそ10 deg/sと、固視中の数倍大きな反応が得られることがわかった（背景の動きに対する反応の円滑追跡眼球運動による増強）。一方、サルが左方向に20deg/sで動く視標を円滑追跡眼球運動中に、静止した背景を短時間動かした場合（Fig.3B）には、この背景の動きに対する大きな反応は観察されず、固視中とほぼ同じか、むしろ少し小さい反応が得られた（背景の動きに対する反応の円滑追跡眼球運動による増強の方向選択性）。

この背景の動きに対する反応（追従眼球運動）の円滑追跡眼球運動による増強について詳しく調べるため、視標の動きと、背景の動きを系統的に変化させ、生じた眼球速度の変化を観察した。Fig.4Aは、サルが10 deg/sで動く視標に対して円滑追跡眼球運動を行っている時に、テスト刺激として、5, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 60 deg/sの背景の動きを40ms呈示した時の眼の速度変化を示す。この時のテスト刺激に対する反応を詳しく観察するため、各々の反応から、テスト刺激を行わなかった時の円滑追跡眼球運動の速度を引き、テスト刺激に対する応答のみを計算した（Fig.4B）。テスト刺激の速度が5, 10 deg/sの時は、はっきりとした眼の速度変化が見られなかった。しかし、15 deg/s以上で、テスト刺激を動かした場合は、テスト刺激に対して潜時60msで、眼球速度の変化が観察された。

この結果を定量的に検討するため、テスト刺激に対して起こった反応の眼球速度の最初のピークを計測してプロットしたのがFig.5である。この図は円滑追跡眼球運動の速度が、0, 10, 20, 30 deg/sの時に、それぞれテスト刺激を5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 50, 60 deg/sで動かした時の反応の大きさを示している。テスト刺激によって起こる眼球速度の変化は、追跡眼球運動の速度の増加とテスト刺激の速度の増加にともなって増加する傾向を持っていることがわかる。Fig.5Aに示されるようにテスト刺激のスクリーン上での速度を横軸にプロットすることでは不明瞭であるが、Fig.5Bに示されるようにテスト刺激が網膜上を動く速

度を横軸にプロットすることにより、このテスト刺激に対する反応が、網膜上で、テスト刺激が動く速度と密接に関係している事が明らかになった。そこで、テスト刺激として、網膜上での背景の動きが常に40 deg/s（40ms）となるようにして、追跡眼球運動の速度を変化させた時の眼の速度の変化をFig.6に示す。この図から、網膜上での背景の動きが同じでも、背景の一過性の動きと円滑追跡眼球運動の方向が反対の場合には、テスト刺激に対する反応は小さく、背景の一過性の動きと円滑追跡眼球運動の方向が同じ場合には、円滑追跡眼球運動の速度に応じて大きな眼球速度の変化が見られることがわかる。

以上の結果は、テスト刺激の網膜上での動きに対して起こる眼の動き（追従眼球運動）は、円滑追跡眼球運動中に増強される。そして、その増強には、円滑追跡眼球運動の速度も関係している事を示している。

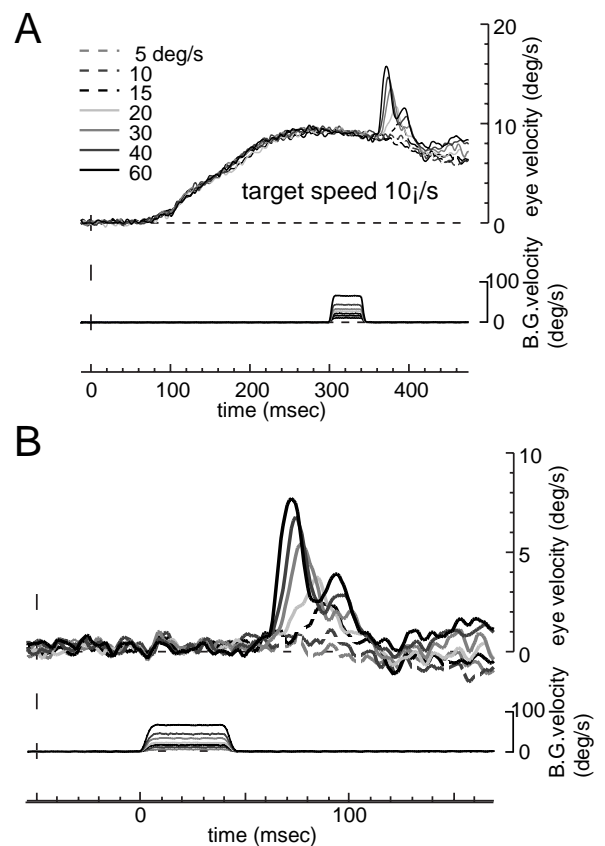


Fig.4 A: Responses to the background perturbations (rightward, at 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 60 deg/sec, 40ms duration) during smooth pursuit rightward at 10deg/s. B: Responses to the background perturbations. Average eye velocity profile during the pursuit (rightward 10deg/sec) without the background perturbation was subtracted from the data shown in A. The amplitude of the responses to the perturbation increased with the velocity of the perturbation.

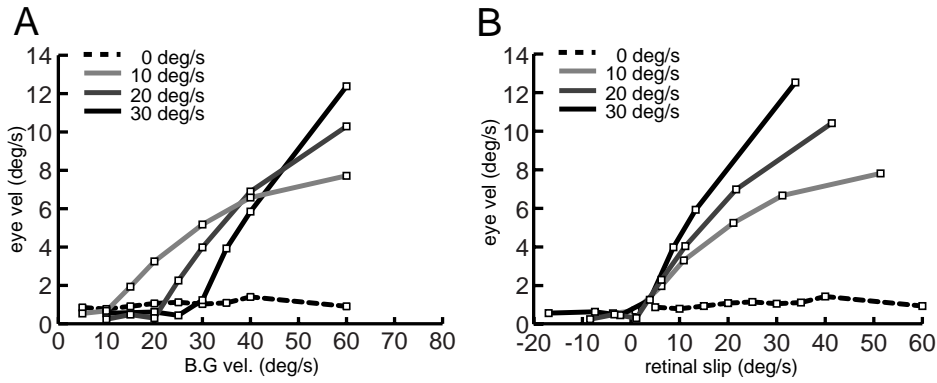


Fig.5 Effect of changing the speed of the background perturbation on the response. A: The amplitude of the responses to the perturbation (measured at the initial peak) was plotted against the velocity of the perturbation. B: The amplitude of the responses to the perturbation was plotted against the velocity of the perturbation on the retina, which was calculated by subtracting the eye velocity from the background perturbation velocity. The amplitude of the responses increased as the background velocity. Enhanced responses were observed only when the retinal slip velocities of the background perturbation were positive.

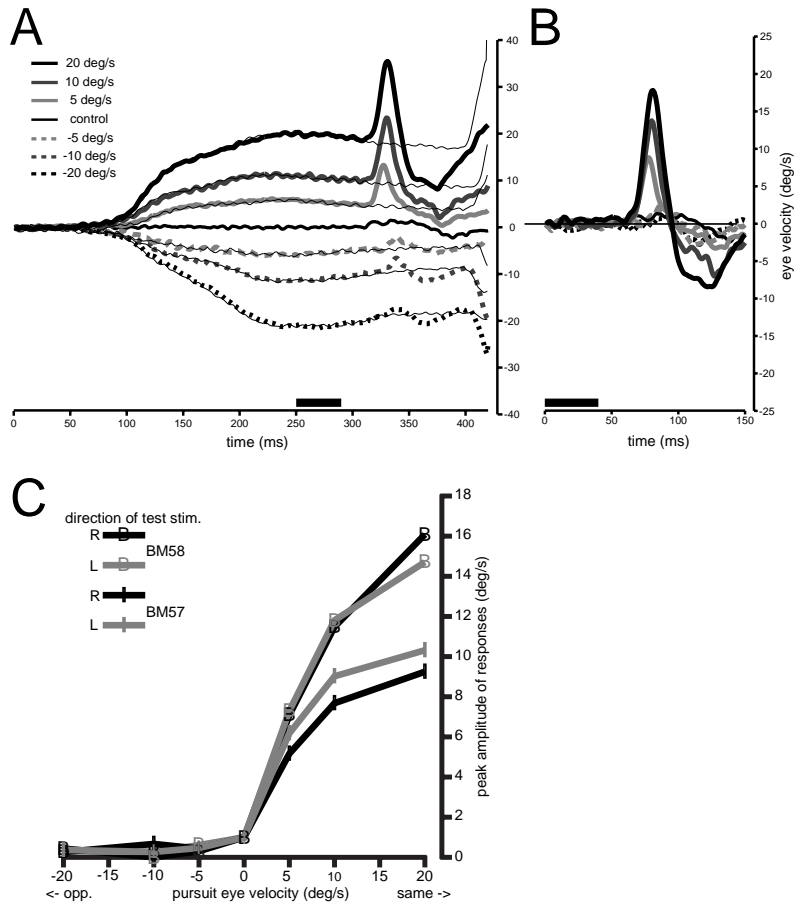


Fig.6 Effect of changing the speed of the smooth pursuit on the response. A: Responses to the background perturbation (rightward, 40deg/s on the retina, 40ms duration) while the animal pursued a target moving at 6 different speeds (rightward 5, 10, 15, and leftward 5, 10, 15), and while the animal fixated a stationary target. Superimposed thin lines indicate control tasks (smooth pursuit without the perturbation). B: Superimposed response profiles to the background perturbation (rightward, 40deg/s on the retina, 40ms duration). Each response to the background perturbation was calculated by subtracting the pursuit eye velocity profile without the perturbation from the eye velocity profile in A. Horizontal thick lines (in A and B) indicate the time period when the background perturbation was introduced. C: Dependence of the responses to the background perturbation on the velocity of the pursuit eye movement. The amplitude of the responses to the perturbation was plotted against the velocity of the pursuit eye movement. same: same direction of the test stimulus with current pursuit eye movement.

3.2 視標と背景が同期して動く円滑追跡眼球運動

静止した視標をサルが固視している時に与えられたテスト刺激に対する反応に比べ、円滑追跡眼球運動時にテスト刺激を呈示した時に大きな反応が観察された原因として、テスト刺激を提示する時点での1) 円滑追跡眼球運動(眼の動き)そのもの、2) 円滑追跡眼球運動を行うことで生じた背景の動き、の2つが考えられる。まず、第一の原因として考えられる、眼が動いていることによる効果を調べるため、円滑追跡眼球運動の視標と背景を同期して動かす課題を用いて反応の大きさを測定した。この課題では、眼は動いているが、背景が視標と同期して動くため、眼球運動による背景の網膜上での動きは非常に少ない。これにより眼は実際に動いているにも関わらず、網膜上では視覚刺激の条件が眼が静止している時と同じ状態でテスト刺激を与えることができる考えた。

視標と同期して背景を動かすと、背景が静止している時に比べ、やや短い潜伏時間で眼球運動の立ち上がり、一定速度に達した後の眼球速度が比較的安定していた(Fig.7A)。テスト刺激として、円滑追跡眼球

運動と同じ方向に背景の動きを一過性に变化させると大きな眼球速度の変化が生じた。テスト刺激の方向を円滑追跡眼球運動と逆向きにした場合にも、同じ向きに動かした場合と同様に大きな眼球速度の変化が生じた(Fig.7AとB)。しかしながら、テスト刺激に対する反応は、静止した背景の中での円滑追跡眼球運動の時に見られるそれよりも小さかった(Fig.7BとCの比較)。この結果は、背景の動きに対する反応の円滑追跡眼球運動による増強には、眼球運動そのもの以外の原因も関与している可能性あることを示している。

3.3 動いている背景の中での注視

そこで、次に、第二の原因として考えられる円滑追跡眼球運動時に生じる網膜上での視覚状況を注視時に作り出し、追跡眼球運動時に見られた大きな変化が生じるかどうかを調べた。円滑追跡眼球運動中は、物理的に眼が動いているため、視標は中心窩付近で常に捉えられているが、周囲の背景は、網膜上では眼球運動の方向とは逆向きに動いているはずである。そこで、注視課題ではあるけれど、予め背景

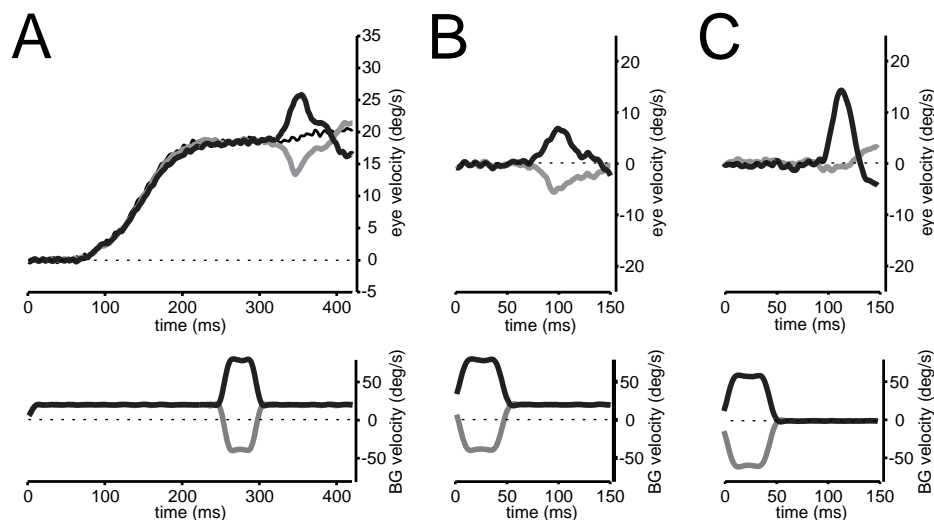


Fig.7 Responses to the background perturbation while pursuit of a target moving together with the background. A: Eye velocity profiles when the background started to move simultaneously with the pursuit target (rightward at 20deg/s) and then changed its velocity at 250ms after the pursuit target onset (rightward at 80deg/s (black thick line) or leftward at 40deg/s (gray thick line), 40ms duration). B: Superimposed response profiles to the background perturbation (rightward, 60deg/s on the retina, 40ms duration). Each response to the background perturbation was calculated by subtracting the pursuit eye velocity profile without the perturbation from the eye velocity profile in A. C: Superimposed response profiles to the background perturbation (rightward, 60deg/s on the retina, 40ms duration) during pursuit of a moving target (rightward at 20deg/s) against a stationary background.

を一定速度で動かしておき（条件刺激），その最中にテスト刺激として短時間背景の速度を変化させる課題を用いた。

先行した背景の動きを伴う注視課題を行うと，最初に背景が動き出した 50ms 前後で，一過性に背景の動いた方向と同じ方向に向かう眼球の動きが観察された（Fig.8）。条件刺激の動きが始まって200msを過ぎるとサルは視線は，注視点の上で静止する。その後，テスト刺激として一定に動いていた背景の速度を一過性に变化させる（40 deg/s, 40ms）と，その変化に応じた眼球速度の変化が観察された。条件刺激の方向とは逆向きに向かうテスト刺激に対して大きな眼球速度の変化が見られ（Fig.8，実線），条件刺激と同じ方向へのテスト刺激に対しては，小さな反応しか見られなかった（Fig.8，点線）。このことから，眼が止まっている状態でも，テスト刺激に先行して，背景の網膜上の動きが存在すると，テスト刺激に対する反応が増強することが明らかになった。また，このテスト刺激の増強には，方向の選択性が

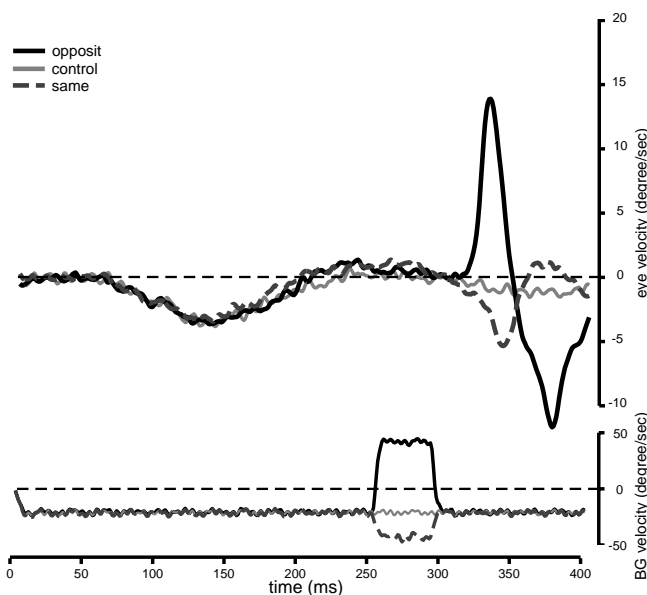


Fig.8 Responses to the background perturbation while fixation of a stationary target against a moving background. Eye velocity profiles when the animal fixated a stationary target against a moving background (leftward at 20deg/s). The speed of the background motion was changed at 250ms after the conditional background motion onset (rightward at 40deg/s (black thick line) or leftward at 40deg/s (gray thick line), 40ms duration).

あり，条件刺激と反対に向かうテスト刺激に対する応答のみが増強する事が分った。

条件刺激の速度のテスト刺激の反応への影響をより詳細に調べるため，条件刺激の速度を 10, 20, 40, 80 deg/s と系統的に変化させた。テスト刺激の大きさは，いずれの場合も網膜上の刺激の速度が 40 deg/s となるようにした。実験結果を Fig.9A に示す。条件刺激の速度が遅い時（10 deg/s）は，背景が静止している場合（0 deg/s）よりも大きな眼球速度変化が見られた。さらに，条件刺激の速度が速い時（40, 80 deg/s）は，テスト刺激に反応して大きな速度の変化が見られた。比較するために，静止した背景の中での円滑追跡眼球運動している時のテスト刺激の動き（網膜上で同じ）に対する反応を Fig.9B に示す。20 deg/s の条件刺激のテスト刺激に対する反応と，網膜上に映った刺激の速度が同じである 20 deg/s の追跡眼球運動時に与えたテスト刺激に対する反応を（Fig.9B）比べると，追跡眼球運動の最中に呈示したテスト刺激に対する反応の方が大きかった。

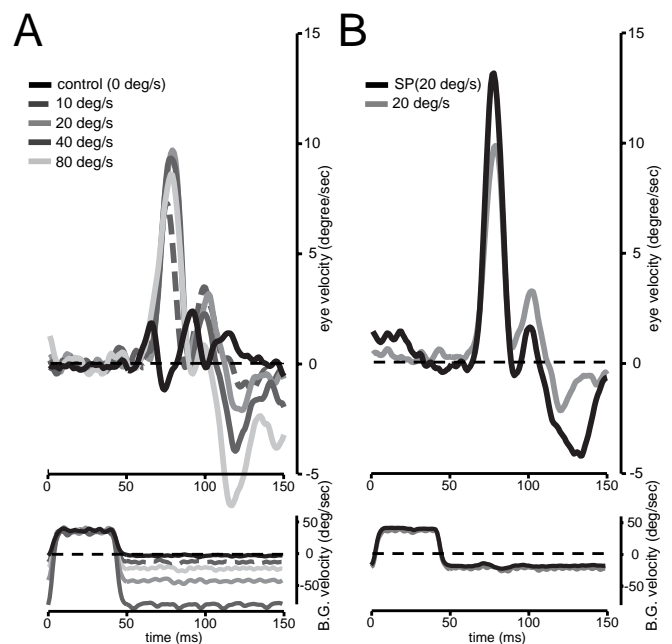


Fig.9 A: Superimposed response profiles to the background perturbation (rightward, 40deg/s on the retina, 40ms duration) while fixation of a stationary target against a moving (at 10, 20, 40, 80deg/s) background. B: Comparison between response profiles to the background perturbation while pursuit of a target moving (at 20deg/s) against a stationary background (black line) and fixation of a stationary target against a moving (at 20deg/s) background (gray line).

§ 4 考察

以上の結果から、まず、円滑追跡眼球運動中に背景を短時間動かすこと（テスト刺激）により生じた眼球速度の変化は、広い視野の視覚刺激の動きに誘発されて起こる追従眼球運動の研究でこれまで報告されてきた眼の動き（Miles, KawanoとOptican 1986）とその変化の方向が同じで、潜時も非常に近かったことから、追従眼球運動と同じ仕組みで生じているか、或いは、追従眼球運動そのものであると思われる。

このテスト刺激に対する反応は、テスト刺激の速度が一定の場合は、円滑追跡眼球運動の速度を大きくすると増大し、円滑追跡眼球運動の速度が同じであれば、テスト刺激の速度が大きいほど、誘発された反応も大きかった。また、この反応は、テスト刺激の方向に選択性を持ち、円滑追跡眼球運動の方向と逆に向かうテスト刺激を呈示した場合は、同じ方向に向かうテスト刺激の時に見られたような眼球速度の大きな変化は見られなかった。さらに、円滑追跡眼球運動の速度と、テスト刺激の速度を変化させ、両者の関係を調べた結果（Fig.5）から、テスト刺激としての背景の動きが、円滑追跡眼球運動の眼の速度を追い越さなければ、大きな反応が見られず、実行している追跡眼球運動と網膜上で背景の動く方向が逆の場合にのみ、大きな反応が生じていることがわかった。これらの結果は、テスト刺激に誘発される眼球速度の変化の大きさは、その時遂行中の円滑追跡眼球運動の速度と、網膜上のテスト刺激の速度の両方に関係している事を示している。

円滑追跡眼球運動の速度がテスト刺激に対する反応に影響を与える原因を調べるため、視標と背景を同期して動かし、テスト刺激に先行する網膜上での背景の動きをなくし、眼球運動そのものの影響を調べた。背景を視標と同期して一緒に動かし、円滑追跡眼球運動を行うと、背景の一過性の動き（テスト刺激）は、静止した背景の中で行った追跡眼球運動課題中の反応よりも小さいが、静止した背景の中で静止した視標を注視中の時よりは大きい反応を誘発した。さらに、テスト刺激の呈示方向による反応の差は、ほとんどみられなかった。この結果は、網膜上で先行する背景の動きがなくても、実際に眼球運動が起こっている場合には、テスト刺激に対する眼

球速度の変化の増強がある程度生じる事を示している。また、その時に生じたテスト刺激に対する眼球速度変化の増強は、方向による差が見られなかったことから、静止した背景中での円滑追跡眼球運動の実験で観察された、テスト刺激の方向による反応の差は、眼球運動以外の入力によって作り出されている可能性が推測出来た。

そこで次に、円滑追跡眼球運動中にテスト刺激に先行して網膜上で起きている視覚刺激を、サルが静止した視標を注視している時に再現してみた。動いている背景の中でサルが注視課題を実行しているときに、テスト刺激を行った（背景の動く速度を短時間変化させた）場合にも、顕著なテスト刺激に対する反応（眼球速度変化の増大）が見られた（Fig.8,9）。また、この眼球速度変化の増大は先行して動いている背景の動く方向に依存し、テスト刺激が、それまで動いていた方向とは、逆の方向に向かう場合のみに観察された。実際に円滑追跡眼球運動が生じなくても、テスト刺激に先行する網膜上の背景の動きが円滑追跡眼球運動時に生じるのと似たものであれば、円滑追跡眼球運動時と同様のテスト刺激に対する反応が生じ、そのテスト刺激に先行する網膜上の背景の動きの方向選択性も円滑追跡眼球運動時と一致することが明らかになった。この結果は、円滑追跡眼球運動がテスト刺激に対する反応に与える影響の一部が、テスト刺激に先行して円滑追跡眼球運動中に起きている網膜上の視覚刺激の動きに依存している事を示している。しかし、動いている背景の中で、サルが注視課題を実行しているときに、テスト刺激によって生じた眼球速度の変化は、追跡眼球運動時に同じテスト刺激によって誘発された眼球速度の変化よりも小さかった（Fig.9B）。この結果は、先行する網膜上での背景の動きだけが増強を引き起こす要因ではなく、先に述べた眼球運動そのものの影響も存在することを示唆している。

円滑追跡眼球運動を制御するためには、視標の網膜上のずれから視標の動きを抽出し、その動きに見合うように眼球を動かす必要がある。いったん円滑追跡眼球運動が始まり、視標が中心窩で捉えられると、網膜上の視標の動きは眼の追いかける動きのため遅くなる。しかし、網膜上の視標の動く速度の低下にもかかわらず追跡眼球運動の速度は維持され

る。SchwartzとLisberger (1994) は、サルが動く視標を追跡眼球運動で追跡中に、その視標の動く速度を瞬間的に変化させて、大きな眼球運動が誘発される事を観察し、追跡眼球運動を維持するために、視覚システムの中で視標の動きに対する感受性が増大している可能性を示唆している。我々の行った背景を視標と一緒に動かす追跡眼球運動課題で、テスト刺激の方向が、その時に行っている追跡眼球運動の方向と同じ時も逆の時も、同じように増強を示した事は、SchwartzとLisberger (1994) が示唆した視標の動きに対する感受性の増大が、視標を捉えている中心窩のみならず視野周辺領域全体に広がっていることを示している。

日常の視覚条件で、ある特定の物を追いかける円滑追跡眼球運動を行っている時には、背景の景色は視線の動きのために網膜上で逆向きの動きとして映ってしまう。円滑追跡眼球運動を行うことで、視覚システムの中で動きに対する感受性が増大し、しかもその感受性の増大が、中心窩のみならず視野周辺領域全般に広がっていると、日常の円滑追跡眼球運動で起こる背景の動きに対して眼が反応し、円滑追跡眼球運動とは逆向きに動く現象が生じやすくなっているはずである。しかしながら、実際には、円滑追跡眼球運動とは、逆向きの眼の速度変化は、観察されず、常にスムーズな眼球運動が起こっている。静止した背景の中で円滑追跡眼球運動を行っている場合、テスト刺激に対する反応が強い方向選択性を示し、円滑追跡眼球運動の方向と逆に向かうテスト刺激に対しては、同じ方向に向かうテスト刺激の時に見られたような眼球速度の大きな変化は見られなかった現象が、この日常の視覚条件に適した円滑追跡眼球運動の制御機構を反映している。つまり、円滑追跡眼球運動を静止した背景の中で行くと、背景は網膜上で眼球運動と逆方向に動き、この背景の網膜上の動きがそれと同じ方向の視覚刺激の動きを抑制すると考えられる。この抑制が純粋に視覚入力によることは、今回の実験でサルが静止した視標を注視中に、テスト刺激の動きが先行する背景の動きと同じ方向の場合、テスト刺激に対する反応が非常に低く抑えられていたことから明らかである。

以上まとめると、円滑追跡眼球運動の維持には、二つの機構が働いていると考えられる。第一は、眼

球運動によって、視覚システムの中で視標を含む視野全体の動きに対する感受性を増大させる機構。第二は、眼球運動と反対方向に向かう視野全体の動きに対する感受性の増大を抑制し、眼球運動が背景の動きに影響されないようにする機構である。今回の実験で、第一の機構は、眼球運動の情報により制御され、第二の機構は、視覚情報により制御されていることが明らかとなった。

謝辞

この研究を行うにあたり、筑波大学大学院博士課程医科学研究科実習生の竹村文さん、井上由香博士、科学技術振興事業団の地本宗平博士、実験補助の内山(旧姓:奥井)元子さん、亀山あづささん、高栖俊晴さんに御協力いただきましたことを感謝いたします。

参考文献

- 1) Judge, S.J., Richmond, B.J., and Chu, F.C. Implantation of magnetic search coils for measurement of eye position: an improved method. *Vision Res.* 20: 535-538, 1980
- 2) Miles, F.A., Kawano, K., and Optican, L.M. Short-latency ocular following responses of monkey. I. Dependence on temporospatial properties of the visual input. *J Neurophysiol.* 56: 1321-1354, 1986
- 3) Robinson, D.A. A method of measuring eye movement using a scleral search coil in a magnetic field. *IEEE Trans. Biomed. Eng.* 10: 137-145, 1963
- 4) Schwartz J.D. and Lisberger S.G. Initial tracking conditions modulate the gain of visuo-motor transmission for smooth pursuit eye movement in monkeys. *Visual Neuroscience* 11: 411-424, 1994
- 5) Hays, A.V., Richmond, B.J. and Optican, L.M. A UNIX-based multiple process system for real-time data acquisition and control. *WESCON Conf. Proc.* 2: 1-10, 1982
- 6) Lisberger, S.G., Morris, E.J., and Tychsen, L. Visual motion processing and sensory-motor integration for smooth pursuit eye movements. *Annual Review of Neuroscience* 10, 97-129 1987

(2000.1.19 受付)

著者紹介



小高 泰

Yasushi KODAKA

1996年入所

情報科学部 脳機能ラボ

E-mail:kodaka@etl.go.jp

主に眼球運動の発現をテーマに、人を含む霊長類の脳内における情報処理様式の解明の研究に従事。



未広 和代

Kazuyo SUEHIRO

筑波大学大学院 博士課程 医学研究科

昭和 60年東京女子医科大学卒業。卒後、麻酔科医、眼科医として臨床に従事。平成8年より現所属。ヒトの円滑追跡眼球運動が背景の動きによる眼球運動に及ぼす影響の研究に従事。現在に至る。



三浦 健一郎

Ken-ichiro MIURA

科学技術振興事業団

脳情報処理に関する研究に従事。



河野 憲二

Kenji KAWANO

1985年入所

首席研究官

脳の電気生理学的研究に従事。