

前後方向の直線運動によって誘発される眼球運動における 視覚前庭相互作用

和田 佳郎

奈良県立医科大学 第一生理学
〒 634-8521 奈良県橿原市四条町 840

1. はじめに

頭部運動を代償する眼球運動を前庭動眼反射 (Vestibulo-ocular reflex, VOR) とよび、頭部運動の種類によって RVOR (Rotational VOR) と LVOR (Linear VOR) に分類される。RVOR は頭部の回転角加速度によって誘発される眼球運動で、系統発生的には古く、神経生理学の分野ではこれまでよく研究されている。一方、LVOR は頭部の直線運動 (Translation) や傾斜 (Tilt) が作る直線加速度によって誘発される眼球運動で、foveal vision, vergence eye movements, stereopsis などと同様、高等動物のみが持つ系統発生的には新しい機能である。このように LVOR は、実験対象が高等動物に限られる、Translational LVOR と Tilt LVOR という2つの要素を含む、RVOR に比べ神経回路が複雑である、などの理由から、その研究は遅れている。

今回、直線運動刺激装置と視覚刺激装置によ

る独自の実験システムを用いて、前後方向の直線運動によって誘発される LVOR について実験を行ったので、視覚前庭相互作用を中心にその結果を紹介する。

2. 方 法

図1は実験の模式図である。サル ($n=3$) を直線運動刺激装置上に固定し、35 cm 離れたスクリーン上の両眼球の正面に投影した Spot を固視させた後、前あるいは後方向の直線運動 (0.1~0.5 g 等加速度刺激) 開始直後の両眼球の水平および垂直性眼球運動をサーチコイル法により測定 (sampling rate 1 kHz) した。直線運動中の視覚条件としては、Dark (完全暗所)、Large-field (ランダムドットパターンによる広い視野刺激, 69×69 deg), Spot (LED レーザーによる小さい視標刺激, 0.5 deg) の3種類を設定した。

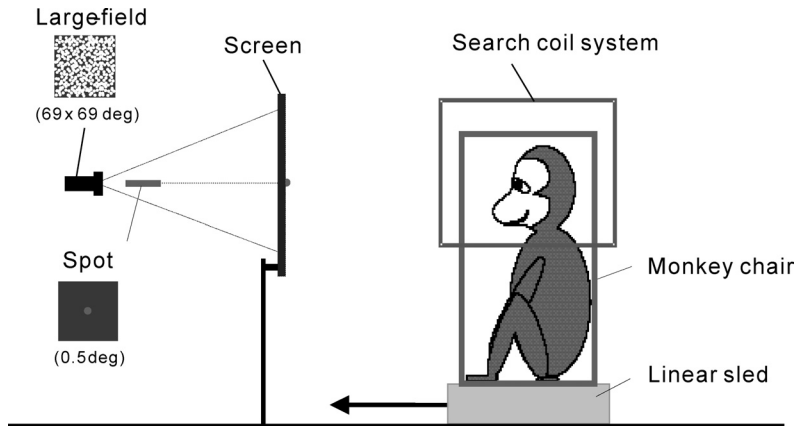


図1 実験の模式図

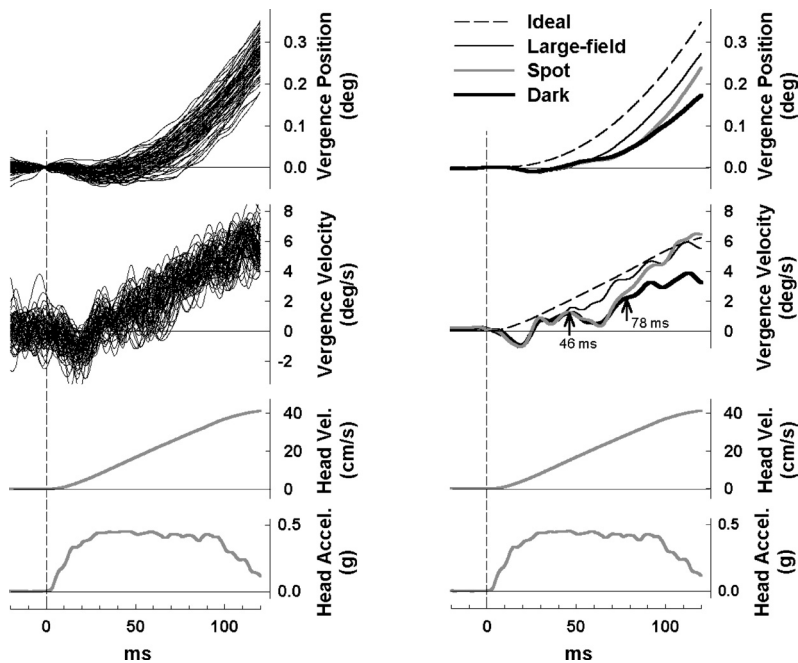


図2 前方向の直線運動によって誘発される vergence の測定例

3. 結果

ここでは、前方向の直線運動開始 20 ms 前～120 ms 後における vergence (左眼－右眼) および垂直性眼球運動の解析結果について述べる。

3.1 Vergence について

図2は vergence の測定例である。左列は上段から Large-field 条件における vergence position の生データの重ね書き、それを微分した vergence velocity の重ね書き、頭部速度、頭部直線加速度（前方向の 0.5 g 等加速度刺激）の波形である。いずれも横軸は時間（刺激開始時を 0 ms）、縦軸の上方向は vergence に関しては convergence、頭部運動に関しては前方向をあらわしている。右列は上段から各視覚条件での vergence position の平均、vergence velocity の平均、頭部速度、頭部直線加速度の波形である。Ideal とは計算により求めた頭部直線運動を完全に代償した場合の理想的な vergence である。

すべてのサルにおいて、前方向の直線運動とほとんど同時に誘発される小さい divergence

と、それに続く大きな convergence が観察された。軽度麻酔によって convergence は消失するが divergence は影響を受けなかったことから、この divergence は神経を介さない慣性力による物理的な眼球運動であると考えられる。Convergence の反応潜時は先行する divergence と一部重なるため厳密には評価できなかったが、およそ 15～20 ms と推測された。Convergence は視覚情報によって増強され、Large-field 条件では 46 ms 後、Spot 条件では 78 ms 後からその効果が現れた。

3.2 垂直性眼球運動について

前方向の直線運動によって、上記 vergence と同時に垂直性眼球運動が観察された。図3は測定例で、各視覚条件における垂直眼位が -5, 0, 5 deg での垂直性眼球運動の重ね書きである。上段から vertical eye position (生データ) の平均、vertical eye position (縦軸を 0 ms の垂直眼位にそろえスケールを拡大)、vertical eye velocity、頭部直線加速度（前方向の 0.5 g 等加速度刺激）の波形である。

いずれの視覚条件、垂直眼位においても、前

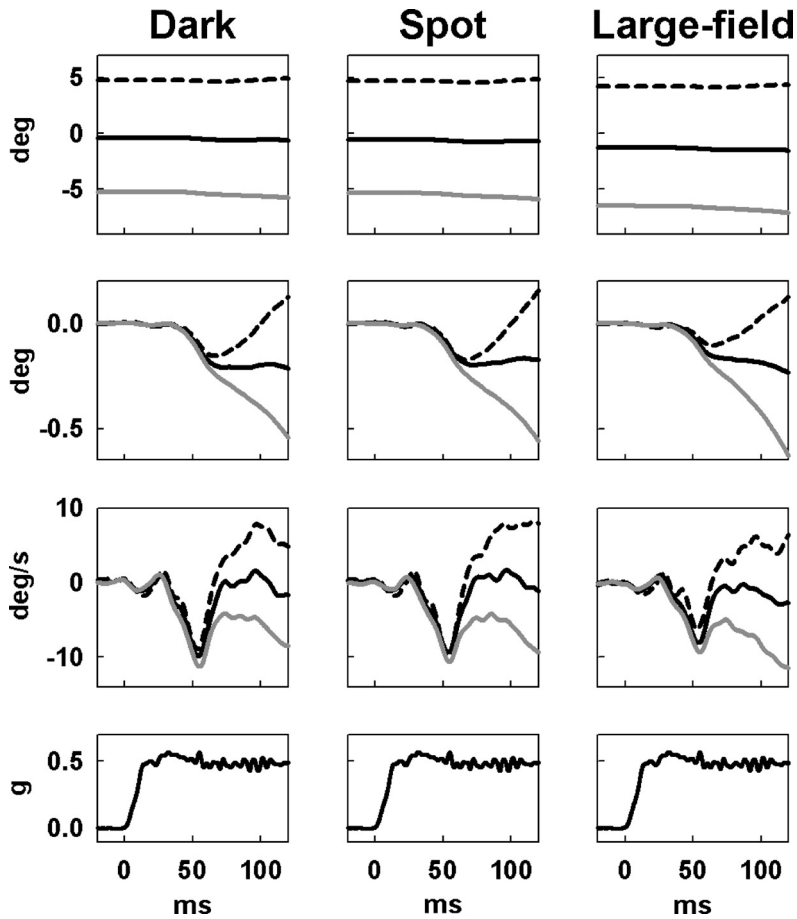


図3 前方向の直線運動によって誘発される垂直性眼球運動の測定例

方向の直線運動開始直後には下向き眼球運動が誘発された。特に Dark 条件での垂直眼位 0 deg での下向き眼球運動の位置波形（図3、左列2段目の黒実線）は直線加速度波形（4段目）を反転させた形と高い相関があり、下向き眼球運動の反応潜時を両者の時間のずれと定義すると 42ms であった。この下向き眼球運動の速度のピークは Spot 条件でほとんど影響を受けなかったが、Large-field 条件によって抑制された。刺激開始 50ms 以降になると、いずれの視覚条件においても垂直性眼球運動は垂直眼位に依存するようになり、上方を見ていると上向き眼球運動、下方を見ていると下向き眼球運動となった。

4. 考 察

従来、Vergence は視覚刺激によって誘発される潜時の遅いゆっくりとした眼球運動であるとみなされてきた。しかし本実験により、前庭刺激のみ（Dark 条件）で超短潜時（15~20ms）の vergence が誘発されることが示された¹⁾。この vergence は、頭部の直線運動を代償する Translational LVOR と考えられ、視覚情報によって増強された。Vergence を誘発する視覚要素は、小さい視標刺激としては disparity, blur, 広い視野刺激としては optic flow, size change が知られている。これまで vergence の潜時は、disparity 単独で 159ms, blur 単独で 157ms²⁾、optic flow と size change を組合せ刺激で

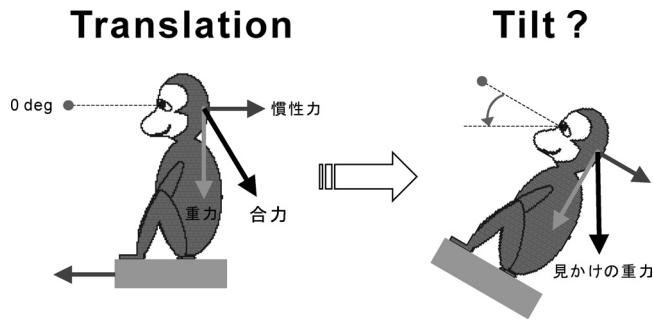


図4 下向き眼球運動の説明図

59 ms³⁾, disparity 単独で 52 ms⁴⁾と報告されている。本実験での視覚情報による前庭性 vergence 増強効果の潜時は、Spot 条件（小さい視標刺激）で 78 ms, Large-field 条件（広い視野刺激）で 46 ms といずれも過去の報告に比べ短かった。本実験での視覚刺激は複数の視覚要素の組合せであり、その相乗効果により潜時が短くなったものと考えられる。

前方向の直線運動によって誘発された下向き眼球運動は、垂直性眼位に依存せず、視覚情報によって抑制されることから Tilt LVOR であると考えられる。すなわち図4に示すように、前方向の直線加速度によって生じた後向きの慣性力と下向きの重力との合力を見かけの重力とみなすことによって頭部が後方向に傾いたと錯覚し、それを代償する下向き眼球運動が誘発されたというわけである。そして視覚情報により錯覚現象が補正され、下向き眼球運動が抑制されたと解釈できる。このような一方向の持続的な直線加速度刺激によって生じる直線運動を傾きと感ずる錯覚現象は、飛行機や車など日常生活においてもしばしば経験する。

一方、50 ms 以降に観察された垂直性眼球運動は、上方を見ていると上向き眼球運動、下方を見ていると下向き眼球運動となることから、前方向の頭部運動を代償する Translational LVOR と考えられる。今回の等加速度という刺激条件では Tilt LVOR > Translational LVOR となり、刺激直後は Tilt LVOR が優位、その後 Translational LVOR があらわれたものと推測される。

今回の実験成果を基にして、今後、視覚前庭

相互作用、空間識の形成メカニズム、直線加速度センサーである耳石器の機能、眼球運動の神経機構についての研究をさらに発展させていこうと計画している。

謝辞 本実験は、京都大学大学院医学研究科認知行動脳科学の河野憲二氏、産業技術総合研究所脳神経情報研究部門の小高泰氏との共同研究として行った。本研究の一部は、(財)日本宇宙フォーラム「宇宙環境利用に関する公募地上研究」の助成を受けて行った。

文 献

- 1) Y. Kodaka, Y. Wada and K. Kawano: Vergence response to forward motion in monkeys— Visual modulation at ultra-short latencies—. *Experimental Brain Research*, **148**: 541–544, 2003.
- 2) B. C. Cumming and S. J. Judge: Disparity-induced and blur-induced convergence eye movement and accommodation in the monkey. *Journal of Neurophysiology*, **55**, 896–914, 1986.
- 3) Y. Inoue, A. Takemura, K. Suehiro, Y. Kodaka and K. Kawano: Short-latency vergence eye movements elicited by looming step in monkeys. *Neuroscience Research*, **32**, 185–188, 1998.
- 4) C. Busettini, F. A. Miles, R. J. Krauzlis: Short-latency disparity vergence responses and their dependence on a prior saccadic eye movement. *Journal of Neurophysiology*, **75**, 1392–1410, 1996.