

平成22年 5月28日現在

研究種目：若手研究 (B)  
 研究期間：2008～2009  
 課題番号：20700286  
 研究課題名 (和文) 視覚誘導性眼球運動における運動の促進と抑制のメカニズム  
 研究課題名 (英文) Mechanisms underlying facilitation/suppression of visually guided eye movements  
 研究代表者  
 三浦健一郎 (MIURA KENICHIRO)  
 京都大学・医学研究科・助教  
 研究者番号：20362535

研究成果の概要 (和文)：私たちが「良く見る」ことができるのは、眼の動き (眼球運動) が巧みに調節されているからである。本研究では、視覚刺激の動きで誘発される眼球運動反射を対象とし、その眼球運動反射の制御に関係する運動調節機構について調べた。見ている対象物が、静止しているか動いているかに応じて眼球運動の大きさが異なること等、時々刻々の状況に応じて運動を適切に調節するメカニズムについて、その理解を促進する数多くの所見を得た。

研究成果の概要 (英文)：The aim of this research project was to understand the mechanisms underlying facilitation/suppression of visually guided eye movements. In the studies, ocular responses elicited by motion of large visual field were extensively examined. It was found, for example, that the ocular responses were appropriately suppressed or facilitated depending on subject's behavioral condition (e.g., steady fixation or tracking). Novel findings from this project would help understand the mechanisms of adaptive control of eye movements.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,200,000	360,000	1,560,000
2009年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
年度			
総計	1,900,000	570,000	2,470,000

研究分野：

科研費の分科・細目： 神経科学・神経科学一般

キーワード：注視、視運動性反応、追従眼球運動、運動制御、眼球運動、調節、視覚

## 1. 研究開始当初の背景

網膜像の「ぶれ」は視力に大きな影響をもたらす。対象物を見るためには解像度の高い網膜の中心部に「ぶれ」の無い状態でその像が投影されなければならない。対象物が動い

ている時には眼や身体を動かすことによってそれを実現する。一方で、対象物が静止しているならば、我々も眼や身体をできる限り静止させてそれを見る。

例えば、日常の環境では、対象物の周囲に

様々な物体があり、その網膜投影像が動くという状況に頻繁に遭遇する。そのような像の動きは、その「動き」あるいは「注意を惹くこと」によって反射的な運動を引き起こす原因となり、対象物を見る行動を妨げる要因となり得る。しかし、多くの状況において、特に不都合を感じることなく対象物を観察できている。これは、我々が見ようとする対象物の性質に応じて、運動を止めたり、促進したりする運動調節機構が働いていることで実現されていると考えられる。このことに関係する先行知見としては以下のようなものがある。

視運動性反応の抑制：通常、広い視野全体が動くと、視運動性反応と呼ばれる反射眼球運動が誘発される。しかし、静止した小さな刺激を注視している時にはこの反応が非常に小さくなる。これが、視運動性反応の抑制と呼ばれる現象である。この反応の減弱は、注視点を見る時の被験者の意識で変化することが知られている (Pola et al., 1992)。

ギャップの効果：眼球運動を調べる時の一般的な実験課題は最初に静止した注視点を提示して、被験者がその注視点を一定時間見ることによって開始される。その後、注視点が消えてテスト刺激が呈示され、そのテスト刺激で起こる眼球運動を解析の対象とする。サッケード運動（興味を惹いた対象物へ視線を移す時の高速な眼球運動）および円滑追跡眼球運動（興味を惹いた動く対象物を追跡する時に起こる滑らかな眼球運動）において、注視点を消すタイミングとテスト刺激を呈示する間の時間間隔（ギャップ）が長くなると、運動発現の潜時が短くなることが知られている (Saslow, 1967, Krauzlis & Miles, 1996)。これをギャップの効果という。サルの上丘注視ニューロンの活動が注視点消失に基づいて活動度を下げることが分かっており、その時間経過とギャップの効果との間に関係があることが示されている (Munoz and Fecteau, 2002)。

ポーズニューロンの特性：脳幹のポーズニューロンは、静止視標を注視している間は持続的に活動し、サッケード運動が起こっている間だけ活動が止む。抑制性の伝達物質を持つこと、サッケード運動を駆動するバーストニューロンに投射していること、このニューロンの電気刺激でサッケード運動が止まること等から、運動発現を抑制的に調節すると考えられてきた。近年の研究で、サルのポーズニューロンを刺激すると円滑追跡眼球運動の速度が遅くなることが示された (Missal & Keller, 2002)。他の知見も含めて総括すると、種々の眼球運動に対して共通して作用する

運動調節機構があり、ポーズニューロンはその出力であるという可能性が示唆されている (Keller & Missal, 2003)。

## 2. 研究の目的

前節に記述したように、研究開始当初においていくつか関係する知見が得られているが、運動を調節する神経機構については未だにわかっていないことが多い。例えば、そのシステムがどのような要因（視覚要因、行動要因、その他の内的な要因）によって駆動されているのかが現時点では不明である。また、これまでに上丘ニューロンとポーズニューロンを含んだ回路が、種々の眼球運動系に共通して作用する運動調節システムを構成する可能性が示唆されているが、現段階では、数少ない知見に基づいた仮説であり、さらなる検証を必要としている。

本研究では、観察者が対象物を見ようとする時に脳が行う運動調節のメカニズム（注視システム）について、その理解を深めることを目的として研究を遂行した。研究においては、広い視野を覆うテクスチャ背景の動きを突然動かした時に反射的に誘発される追従眼球運動反応のための運動制御を対象として、その仕組みを詳細に調べた。

## 3. 研究の方法

本研究では、主として、ヒトの眼球運動を詳細に調べることで、研究を進めた。

### S 主な研究対象と検討課題

ヒトやサルでは、広い視野を覆うテクスチャ背景を突然動かすと、非常に短い潜時で、刺激を動かした方向に向かう眼球運動が観察される。この眼球運動は、追従眼球運動反応と呼ばれる。視運動性反応全体の中では、その反応開始部の眼の動きに相当すると考えられている。被験者自身の意思では全くコントロールできない運動であり、脳が自動的に行っている運動制御の特徴を直接的に反映した、客観性の高いデータを得ることができる。この眼球運動を観察の対象とする。

本研究では以下を具体的な検討課題とする。

- ① 追従眼球運動がその性質を変化させる時に、どのような文脈的要因が関係しているか（視覚要因、行動要因、心的要因等）、また、どのように変化するか（反応が早く起こるようになるか、大きくなるか等）、
- ② 追従眼球運動に働く運動調節機構は他の眼球運動に働くものと同じであるか否か、

について検討する。後者については、「ギャップの効果」を対象として、追従眼球運動、サッケード運動、円滑追跡眼球運動からの結果を比較・検討することで調べる。

## % 実験の概要

本研究ではヒトを被験者とした行動実験を中心的に行ったが、その実験の概略は以下のようである。

被験者の眼前に CRT モニタを置き、画面上に動く視覚刺激を提示する。被験者がタスクを行っている時の眼の動きを、ブルキン像を利用した眼位計測装置(Dual purkinje eye tracking system)を用いて計測した。この眼球運動計測装置は、0.01 度の眼位の違いを計測できるため、本研究で対象とする追従眼球運動反応や円滑追跡眼球運動開始部のごく小さな眼位変化でも十分な精度で記録することができる。被験者に見せる視覚刺激はコンピュータグラフィクスを用いて作成した。

本研究では、以上の実験セットを作成して、様々な文脈における追従眼球運動反応を調べることにより、どのような要因が、どのように眼球運動を変化させるかを調べた。そのために、

- ① 視覚条件に基づく追従眼球運動の変化、
  - ② 行動条件に基づく追従眼球運動の変化、
  - ③ 心的条件に基づく追従眼球運動の変化、
- の3点を調べるための行動実験課題を開発して、眼球運動を計測・記録した。また、追従眼球運動の発現に関係する運動調節機構が他の眼球運動のものと同じか異なるかを調べるために、
- ④ 追従眼球運動におけるギャップの効果、
  - ⑤ サッケード運動へのギャップの効果
  - ⑥ 円滑追跡眼球運動へのギャップの効果
- を調べるための行動実験課題を開発して、眼球運動を計測・記録した。

## 4. 研究成果

ヒト被験者の眼球運動を詳細に観察した結果、以下の所見を得た。

### S 視覚条件に基づく追従眼球運動の変化

(実験①) 静止した対象を見ている間に視覚刺激の動きにさらされることが、視運動性反応の抑制を引き起こす一つの要因と考えられる。被験者を視覚刺激の動きに数秒間さらした後(条件刺激)、ランダムドットの一過性の動き(テスト刺激)によって起こる追従眼球運動を調べた。その結果、条件刺激の運動方向に応じた選択的抑制が起こること等がわかった。また、静止対象を注視している時に、背景となるランダムドットを動かし続けると、その動きに対して一旦眼の動きが起こるが(追従眼球運動反応)、動きの開始からわずか200ミリ秒後には眼の動きがほとんどなくなるがわかった。さらに、動く背景の中で静止している視対象を注視している間に、背景を一過性に加速させ、それに応じて起こる眼球運動を調べた。背景の動き始めと一過性の加速の間の時間間隔を様々に

変えて調べた結果、その間隔が200ミリ秒以上あくと、反応がほとんど消失することが確認された。また、200ミリ秒より短い間隔の実験条件で観察された応答から、いずれも反応の潜時には違いがなく、大きさだけが変化することがわかった。この結果は、ヒトが静止対象を注視している時には、背景の動きに応じて、素早く作用するゲイン調節の機構が働くことを示唆する。これらの結果の一部は Exp Brain Res に掲載されている。

### % 行動条件に基づく追従眼球運動の変化

(実験②)：二種類の行動(静止した視標を注視している時と、動く視標を追跡している時)を行っている時に、広い視野を覆う視覚刺激を動かすことによって追従眼球運動を誘発して、その大きさが被験者が行っている行動に応じて変化するかどうかを調べた。その眼球運動の大きさは被験者の行っている行動に応じて異なっており、静止した視標を注視している時にはかなり小さく、動く視標を追跡している時には、大きくなるがわかった。さらに、この行動に基づく反応の変化がこの眼球運動を司る神経経路の運動出力に近い部分で起こっていることを示唆する所見を得た。これらの結果は J Neurophysiol に掲載されている。

### & 心的条件に基づく追従眼球運動の変化

(実験③)：静止した視標を注視しながら、別の静止視標に注意を向けている間、あるいは別の動く視標に注意を向けている(心の眼で追いかけている時)間に、視覚刺激を動かして追従眼球運動を誘発し、その反応の大きさを調べた。静止した視標が呈示され、それを注視しているという行動が同じでも、同時に呈示される静止視標に注意を向けている時と、動く視標に注意を向けている時とでは、追従眼球運動反応の大きさが異なっており、静止視標に注意を向けている時のほうが小さくなるがわかった。図1にある被験者から得られた眼球運動(眼球速度の時間経過)を例として示す。この結果は、実際に行っている行動だけでなく、被験者の注意等の

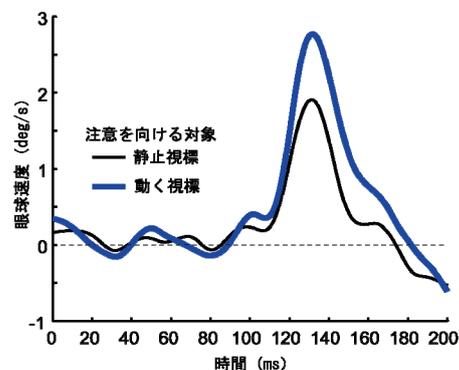


図1: 心的要因の影響

内的な要因も影響することを示唆している。本結果は国際生理学会大会で発表した。

眼球運動におけるギャップの効果 (実験⑤、⑥) : 「ギャップの効果」は静止対象を注視することの影響が眼球運動反応の違いとして現れた結果である。先行研究では、サッケード運動と円滑追跡眼球運動におけるギャップの効果が調べられていた。その時に用いられた定評のある実験課題を追従眼球運動にも適用し、種々の眼球運動間のギャップの効果の間の類似点と相似点を調べた。

実験の概略は以下の通りである。各試行の最初に、被験者の眼前においた CRT モニタの画面中央に静止注視点を呈示し、被験者にそれを固視するように要求する。被験者が十分に静止注視点を固視した後この注視点を消し、テスト刺激を呈示する。

- ① ギャップ-サッケード課題でのテスト刺激は周辺に提示される静止視標であり、被験者はそれが提示された後にすばやくその視標に視線を向けるように要求された。
- ② ギャップ-パシュート課題では、周辺に小さな動く視標を呈示して、被験者にはその動く視標をすばやく追跡するように要求した。
- ③ ギャップ-追従眼球運動課題では、広い視野を覆うテクスチャ刺激を呈示してそれを動かした。ギャップ-追従眼球運動課題での被験者への要求は、最初に呈示してある視標を注視しておくだけであった。

静止注視点を消してからテスト刺激を呈示するまでの時間間隔 (ギャップの長さ) を 0 (ギャップ無し) の条件から、400 ミリ秒まで変えて眼球運動を記録し、ギャップの長さに対する各眼球運動の依存性を調べた。

その結果、追従眼球運動の大きさにもギャップの効果が見られ、ギャップの長さに依存して反応の大きさが変わることが明らかとなった。注視点の消失から時間が経つほど反応の大きさが単調に大きくなり、200-300 ミリ秒で最大に達した。図 2 に一人の被験者から得られたギャップの長さへの依存性を例として示す。また、この時間経過とほぼ同じ結果が、サッケード運動および円滑追跡眼球運動にも見られた。サッケード運動では潜時の減少として、円滑追跡眼球運動ではその開始部の速度の増大として観察された。4 人の被験者全てから同様の結果が得られた。

また、同じ運動調節機構が作用すると仮定し、各眼球運動の制御モデルをコンピュータ上に作成した。それらのモデルを用いたシミュレーション実行を行い、観察した眼球運動をほぼ再現できることが確認された。この結果は、共通の運動調節機構が、種々の眼球運

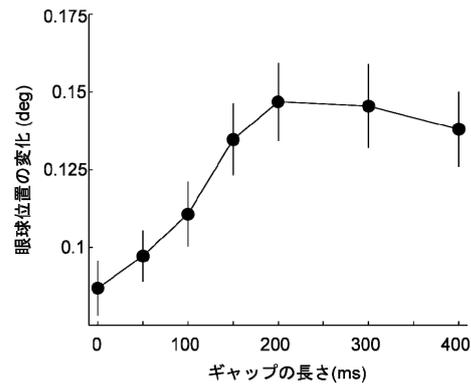


図 2 : ギャップの効果

動系に作用することを示唆する所見である。

本研究の結果から、脳の運動調節機構には視覚要因、行動要因および被験者の注意等の内的要因が関与することがわかり、また同じ運動調節機構が全ての眼球運動制御に共通の基盤となっている可能性が示唆された。本研究で得た所見は、脳が行う柔軟な運動制御の背景にある、運動調節の機構の理解を進ませるものである。

しかし、その背景にある神経機構にはまだ迫っていない。実際に脳神経系によって、どのように実現されるかを理解するために、現在、追従眼球運動を行う時のサル脳活動を記録を開始している。これらの神経生理学的実験と行動学的実験、構成的研究からの知見が有機的に結びつけば、脳が行う柔軟な運動制御を実現する神経機構を理解できると考えている。

異常眼球運動の代表的な例として眼振 (眼のふるえ) があるが、MRI 等で物理的な障害が見出されない場合を除き、多くのものはその発生機序が明確にされていない。そのような異常眼球運動の中には、その背後に運動調節システムの機能不全が疑われているものがある (Leigh & Zee, 2006)。本研究からの成果、および今後の研究の進展は、健常者の神経機構の理解だけでなく異常眼球運動の発生機序の理解を助ける点で、医学分野にも貢献しえると考えている。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 2 件)

- ① Miura K, Kobayashi Y, Kawano K. Ocular responses to brief motion of textured backgrounds during smooth pursuit in humans. *Journal of Neurophysiology*, 102:1736-47, 2009. (査読有)
- ② Taki M, Miura K, Tabata H, Hisa Y, Kawano K. The effects of prolonged

viewing of motion on short-latency ocular following responses. Experimental Brain Research, 195: 195-205, 2009 (Corresponding Author).  
(査読有)

[学会発表] (計5件)

- ① Miura K, Visual motion processing for ocular following responses in area MST of monkeys. Okazaki International mini-symposium: Neural control of eye and hand movements, November 16, 2009, Okazaki, Japan
- ② 三浦健一郎、稲場直子、河野憲二、MST野ニューロン応答の基盤となる運動検出機構、第32回日本神経科学大会、2009年9月17日、名古屋
- ③ Kobayashi Y, Miura K, Kawano K. Attentive tracking of a moving spot increases ocular responses to background motion. The 36th congress of the International Union of Physiological Sciences, July 30, 2009, Kyoto, Japan
- ④ Miura K, Kobayashi Y, Kawano K, The ocular responses to brief motion of textured backgrounds during smooth pursuit. Eye movements and Vision, April 2, 2009, Oxford, England
- ⑤ 三浦健一郎、追従眼球運動で見る視覚誘導性眼球運動のゲイン制御、平成20年度JAXA宇宙環境利用科学委員会 第4回「宇宙環境へ適応するための感覚-運動ゲインコントロール」研究班WG会合、2009年3月16日、高山

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

三浦健一郎 (MIURA KENICHIRO)  
京都大学・大学院医学研究科・助教  
研究者番号：20362535

