

眼球-頭部協応運動 I

近藤, 倫明

<https://doi.org/10.15017/2328566>

出版情報 : 哲學年報. 44, pp.39-55, 1985-02-27. 九州大学文学部
バージョン :
権利関係 :

眼球—頭部協応運動 I

Eye-Head Motor Coordination

近 藤 倫 明

I. 問題の所在

眼は静止対象に対して極めて良好な空間解像を行なう。しかし、ひとたび対象のイメージが網膜上を横切り動き出すや否や、まったく事態は一変し、解像力は著しく低下する。Robson (1966) および Green&Campbell (1965) のデータを使って Carpenter (1977) が計算したところによると、この視力の低下は対象の運動が $1^\circ/\text{s}$ 。つまり、視野全域をほぼ3分間かかって移動するような速度の場合、3ディオプターの近視 (myopia) になることが示されている。

有機体ではこのような運動対象に対する視力低下を最小限にするためにいかなる方略を用いているのだろうか？ 単純には網膜上に、とりわけ網膜の中心窩 (fovea) に対象のイメージを静止させることができれば、静止対象に対して行なうと同等の空間解像力が得られることになる。この目的に合致するのが眼球運動 (eye movement) である。このシステムは逆説的ではあるが、眼球運動を行なうことによって、外的世界から与えられる基準枠に関して相対的に網膜イメージを静止させることができる。視野内での運動対象の速度とその移動範囲が眼球運動だけでカバーできるものであれば、つまりこのシステムの機能の限界内であれば、十分対象を捕らえ、中心窩に保持し解像することができる。

しかし、通常、視野内で対象が移動する距離が増加すると眼球運動システムだけでは対象を捕えることができなくなる。このような状況下に有機体が置かれると、頭部運動システムが対象を捕えるために参加することになる。ここに

新たな問題が生じる。

眼球は頭蓋に対して回転自由であり、頭蓋は頸部を介して胴体に対して回転自由である。したがって、Meiry (1971) が言うように、胴体に対して入れ子式に2つのジンバル (gimbal)¹ 上にそれぞれ頭と眼が配置されていると考えることができる。眼球運動システムだけで十分な場合は、対象を眼球中心による方向づけ (oculocentric direction of an object) の処理、言い換えれば、眼球を1個のジンバル上でコントロールすればよい。しかし、頭部運動システムが参加すると、対象に対する眼球の処理は、頭部中心による方向づけ (head-centric direction of an object)、つまり、ゲイズ (視線, gaze) のコントロールを行なう必要が生じる。これはまさに、眼球を2個のジンバル上で両者の相互作用を考慮してコントロールするということである。

ゲイズをコントロールする動眼メカニズム (oculomotor mechanism) は、単に視覚システム、つまり、眼球のトラッキングシステムからの信号——この信号は、網膜に対する網膜イメージの相対的運動である網膜スリップ (retinal slip) を検出し、その速度をゼロとするように眼を動かすネガティブフィードバックシステムの信号である——だけによって駆動されるものではない。この動眼メカニズムは、マルチ人力によるサーボコントロールシステムであり、眼以外の他の方向検出器によっても入力可能である。すなわち、平衡感覚を司る前庭システム (vestibular system) や頸部自己受容器 (neck proprioceptor) によっても動眼メカニズムは駆動される。(図1はゲイズをコントロールするシステムのブロック図である。)

ゲイズコントロールシステムは、網膜上に対象のイメージを静止させるために眼球運動を行なうシステムである。この網膜イメージの変位は、対象そのものの運動と身体および頭部、眼球の運動によってもたらされる。これらの運動に対して、このシステムは視覚システムからの信号による眼球トラッキング運

1.

遊動環：コンパスやクロノメータを水平に保ったり、ジャイロで回転軸に一自由度を与えるための十字吊支持装置

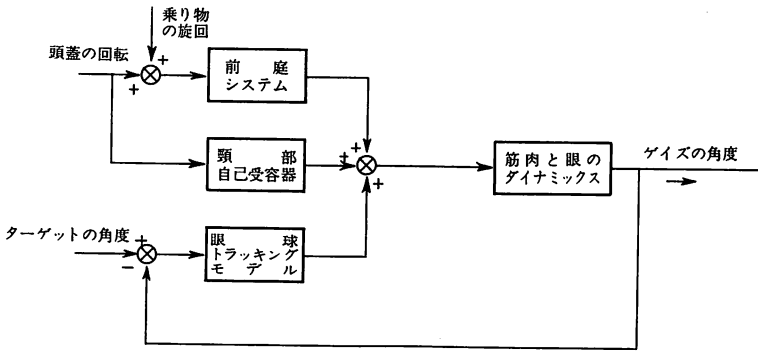


図1 眼球運動コントロールシステム (Meiry, 1971 より引用)

動と前庭システムおよび頸部受容器からの信号による補償性眼球運動 (compensatory eye movement) の2つのモードで対応する。この2つのモードが関与する場合、つまり、眼と頭が協応して運動する場合、いかなる協応の仕方がなされるのだろうか？

本稿ではまず、ゲイズコントロールが必要となる状況下に焦点をあて、この協応運動を可能にする生理学的基礎をなす前庭器官と頸部受容器に関する解剖学的側面から話を始め、現象的側面へと見ていこう。

II. 解剖学的側面

1. 前庭感覚器官 (vestibular sense organ)

内耳の構造は迷路 (labyrinth) とも呼ばれ、複雑な形の骨室である骨迷路 (bony labyrinth) とその中に入っている膜迷路 (membranous labyrinth) と呼ばれる軟組織によって構成されている。骨迷路と膜迷路の間のすき間には外リンパ、膜迷路の内部には内リンパと呼ばれる液体が入っている。迷路は機能的に3つの部分に分かれている。つまり、聴覚機能を司る蝸牛 (cochlea) と平衡感覚を司る三半規管 (three semicircular canals) および耳石器 (otolith organ) である。三半規管と耳石器の両者が前庭感覚器官と呼ばれる。耳石器はさらに1対の内リンパのうのふくろである球形のう (sacculle) と卵形のう

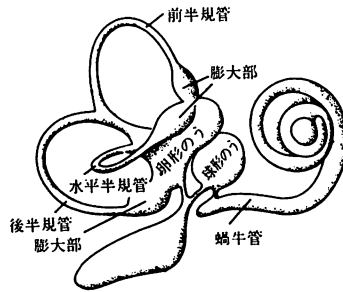


図2 内耳 Barnhill, 1940 より引用

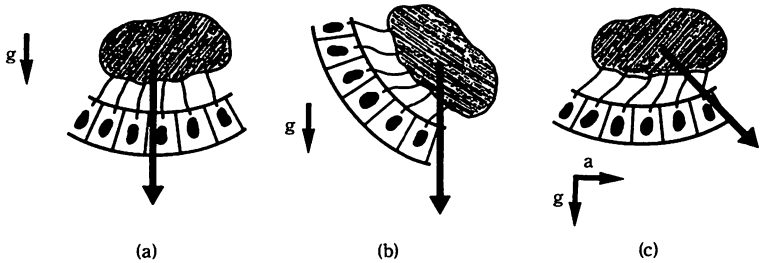


図3 耳石器受容器の動き (a)常態 (b)頭部傾斜 (c)水平方向への直線加速度 (Carpenter, 1977 より引用)

(utricle) から構成されている (図2)。

前庭器官内の耳石器にある受容器は、球形のうと卵形のう内に含まれる平衡斑 (maculae) であり、この部分に有毛感受細胞が並び耳石の動きが神経興奮を生み出す。この様子は図3に示されている。耳石器は重力と直線加速度に対して感受性をもち、静的あるいは定常的な頭部傾斜などの場合に応答する受容器である。

三半規管はその位置によって各々前半規管 (superior semicircular canal)、後半規管 (posterior semicircular canal)、および、外側半規管 (lateral semicircular canal; あるいは水平半規管: horizontal semicircular canal) と呼ばれる3つの半環状体であって (図4参照)、それぞれにふくらんだ部分、膨大部 (ampulla) をもっている。ここには膨大稜部 (crista) という受容器があり、

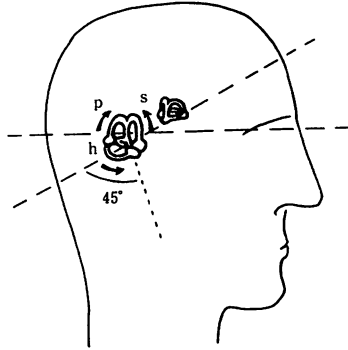


図4 頭内での半規管の位置 (s. 前半規管; p. 後半規管; h. 水平半規管)
(Carpenter, 1977 より引用)

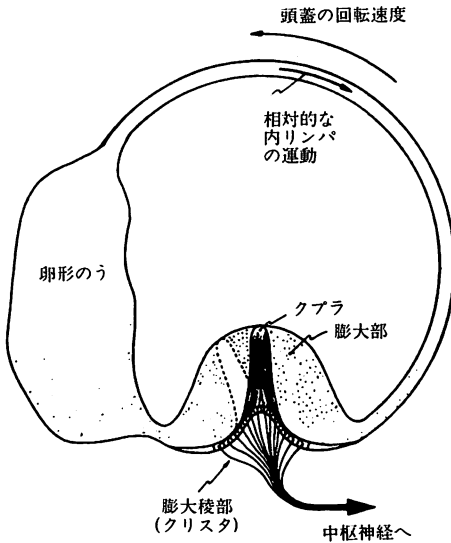


図5 半規管の内リンパの機能的成分 (Melvill, 1971 より引用)

有毛細胞が並んだクブラ (cupula) を備えている (図5参照)。

半規管は回転加速度に対して感受性をもっている。ひとつの半規管の面で回転がおこれば、慣性によって運動の開始時に内リンパと管壁との間に相対的な運動がおこり、回転停止時にも反対方向に相対運動がおこる。その時、リンパ



図6 左側の半規管を刺激する頭部運動方向 (Carpenter, 1977 より引用)

の流れによってクブラが曲げられ有毛細胞が刺激され神経興奮が生じる。

3個の半規管は互いに直交する3平面上にある。つまり外側半規管は水平面に、前半規管は前額面と前方に 45° の角をなす垂直面に、後半規管は前額面と後方に 45° の角をなす垂直面にある。したがって任意の方向の角加速度が3直交面で分析されて感受される。各頭部運動に対応して応答する半規管が図6に示されている。

前庭器官内の受容器でおこった興奮は、第8神経の半分をなす前庭神経を通じて延髄の前庭核に伝えられ、そこから線維が集まって内側縦束をなして上昇し、眼筋の諸核と連絡している。これが前庭器官でおこった神経興奮を眼筋核に伝えて眼球運動を生み出す神経経路である。

2. 頸部自己受容器 (neck proprioceptors)

胴体に対する頭部の回転運動は、多くの関節と筋肉の協応動作で行なわれる。頭蓋は第1頸椎、つまり環椎と呼ばれる関節上で回転することができる。頭の回転運動角は約 150° であり、この回転運動は首の後部に走る頸長筋、頭長筋、前頭長筋、前斜角筋、中斜角筋、後斜角筋および、外側の胸鎖乳突筋との組み合わせによって生み出される。これらの筋肉を賦活する神経興奮が自己受容に関与していると考えられている。

III 現象的側面

人間が行なう眼球運動には、3つのオリジンがある。図1のゲイズコントロールシステムに示されるように、前庭システム、頸部自己受容器および眼球ト

ラッキングモデルの3者が考えられる。ここではまず、前庭システムおよび頸部自己受容器から出力される補償性眼球運動特性を記述することから始めることにする。

1. 補償性眼球運動 (compensatory eye movement)

a) 前庭システムによる補償性眼球運動

純粹に前庭システムをオリジンとする眼球運動は、視覚的凝視点をもたない暗中で身体のみが回転(胴体と頭とは相対的に静止)する場合に生じる。この眼球運動は身体の回転を補償するということから補償性眼球運動と呼ばれる。またこの運動はそのオリジンから前庭性動眼反射(VOR; vestibulo-ocular reflex)とも呼ばれ半規管のダイナミックな反応の客観的指標と考えられている。

回転椅子や他の実験装置を使って、実際には生体自らが動かし得る範囲を越えて身体を回転させることができる。しかし、この場合眼は無限にその軌道を補償して同調させることはできない。このような回転中には、回転とは逆方向の補償性眼球運動が回転と同方向への速い眼球運動によって周期的に干渉され

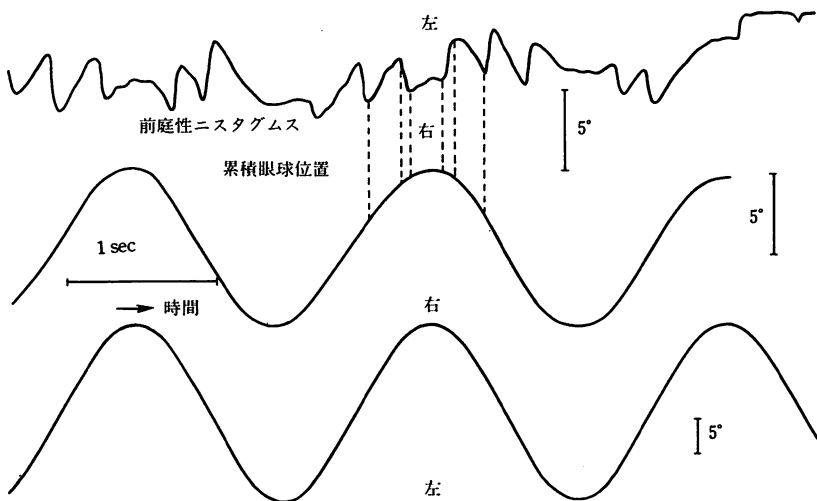


図7 前庭性ニスタグムスと累積眼球位置 (0.5Hz) (Meiry, 1965 より引用)

る。時間の関数として眼球の変化をグラフ化すると図7のようなのこぎり波として特徴づけることができる。これは身体の回転方向とは逆方向の補償運動である緩徐相 (slow phase) と身体と同方向の急速相 (fast phase) とによって構成されている。こののこぎり波の全体像は前庭性ニスタグムス (vestibular nystagmus) と呼ばれる。これは、Carpenter (1977) によると、1794年に Erasmus Darwin によって最初に記述されたものであり、伝統的に、ニスタグムスという用語は、緩徐相方向ではなく急速相方向によって特徴づけられている。したがって、右への身体回転は右へのニスタグムスを導く。

前庭性ニスタグムスにおける緩徐相のオリジンは半規管に求めることができるが、急速相は別のオリジンと考えられている。これは、眼球が運動限界を越えた後に、新たに新しい凝視点へあともどりする中枢神経システムのコントロールと考えられており (Fluur, 1962), Robinson & Zee (1981) が言う再方向づけサッケード (reorientation saccade) とみなすことができる。

純粋な VOR を取り出すには、ニスタグムスの急速相成分を取り除いてやればよい。ニスタグムスから急速相を除去して、頭に対する眼の補償量を表現するために、Meiry (1965) は累積眼球位置 (cumulative eye position) を求めて (図7参照), VOR の周波数応答特性を調べている。その結果、静止した視覚的凝視点が存在しない場合には、4cps までの範囲にわたって部分的な補償運動が生じ、凝視点が存在する場合には、2cps までほぼ完全な補償性眼球運動が生じることが得られた。

実際の応用場面において、前庭性ニスタグムスは自動車での旋回走行場面で観察することができる。大坪ら (1983) は、半径 6m の円形路を時速約 10km で走行するドライバーの眼球運動を EOG 法によって、さらに頭部運動をポテンショメータによって記録した。この事態では、頭部が身体に対して20~30° 自動車の回転方向へ傾いて一定しており、眼球運動にはニスタグムスが記録された (図8)。彼らによると運転場面における運転スキルの熟練度とニスタグムスの規則性に関係があることが示唆されている。つまり、熟練ドライバーでは、ニスタグムスの急速相のサイズおよび周期が一定になると報告されている。

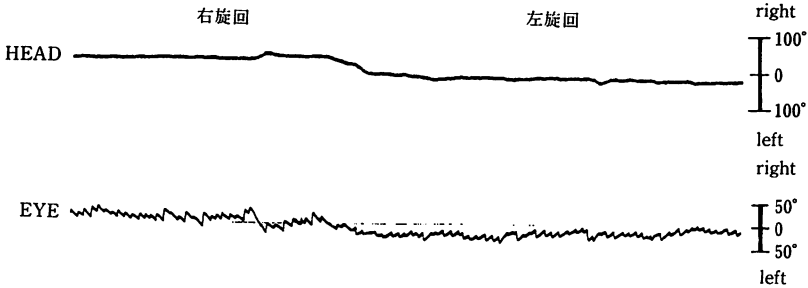


図8 車による旋回走行での頭と眼の運動

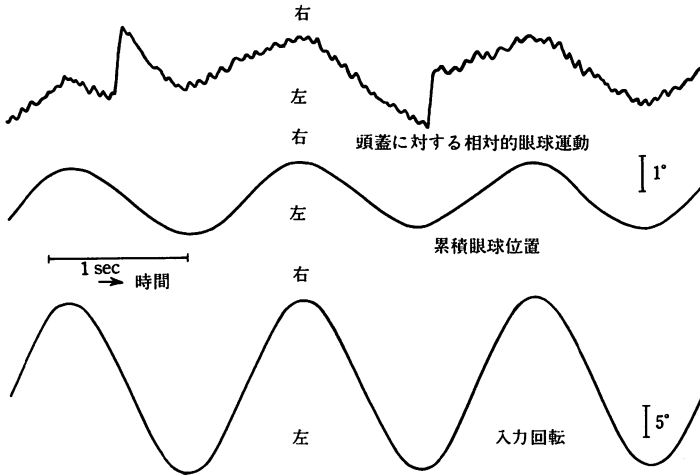


図9 頸部自己受容器による補償性眼球運動 (0.6Hz) (Meiry, 1965 より引用)

b) 頸部自己受容器による補償性眼球運動

頸部自己受容器による補償性眼球運動を生み出す刺激状況は、頭を静止させて胴体を正弦波状に往復回転運動させる事態である。この時の記録が図9に示されている。図9は Meiry (1965) によるものであり、この記録を調べてみると2つの特徴が見い出せる。そのひとつは、全体的な形状が前庭性ニスタグムスと類似しているということ、もうひとつは、眼球運動の方向が胴体の運動と同相をなしていることである。Meiry が算出した頸部補償性眼球運動の周波数応答では、静止した視覚的凝視点が存在しない場合には 0.15cps 以下で

部分的な補償運動が生じ、凝視点が存在する場合には 2cps まで $\pm 0.5^\circ$ の変位角内での補償がみられた。しかし、この事態では、凝視点と頭との相対的位置は静止しているわけであり、視野の安定性を強調する用語として使われる補償性眼球運動では適当とは思えない。むしろ、前庭性の VOR に相当するものとして、頸部動眼反射 (NOR; neck-ocular reflex) の方が適当であると考えられる。

c) 前庭と頸部による補償性眼球運動

前庭と頸部による補償性眼球運動を生み出す刺激事態は、胴体を静止させ頭だけを左右に往復回転運動させる場合である。この時の補償性眼球運動の特徴としては、前庭性ニスタグムスの場合のような急速相は混入せず緩徐相のみで構成される。この場合の緩徐相だけによる補償性眼球運動は、前庭システム、つまり VOR と頸部自己受容器、つまり NOR の両者が関与しているが、それぞれのシステムの加算の結果とみなすとその割合から大部分は前庭性の出力、すなわち VOR を反映していると考えることができる。

近藤と渋田 (1983) は、暗室条件で発光ダイオードによる固定凝視点をもうけ、メトロノームの音に合わせて能動的に頭を左右に往復回転運動する事態での補償性眼球運動を測定した。彼らは、0.5cps から 2.0cps までの範囲で頭を回転運動させ、それに伴う補償性眼球運動を測定し、その補償率が平均86

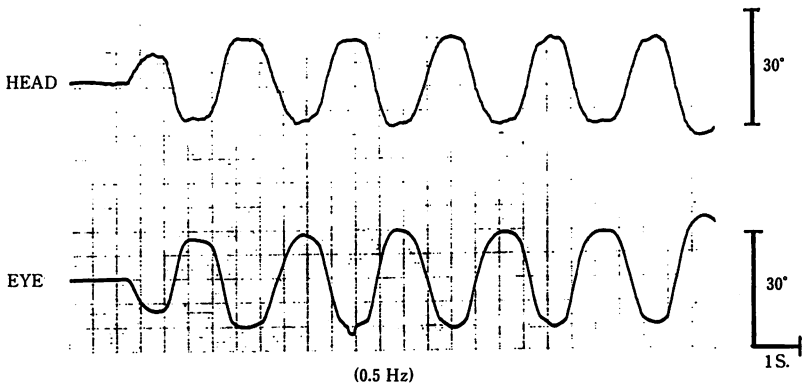


図10 凝視点注視での頭部運動と補償性眼球運動

％であったことを見い出した。図10は、頭部回転運動とそれに伴う補償性眼球運動の典型的な記録例である。

2. 眼球トラッキングと補償性眼球運動

補償性眼球運動を中心にこれまで眼球—頭部協応運動を見てきた。この運動の生態学的目的は視覚世界の安定性である。その理由から、視覚的ターゲットが存在する場合もまず視覚的世界内で静止したものから取り扱ってきた。ここでは一步話を進め視覚ターゲットが変位する状況でそれを中心窩でとらえようとする眼球—頭部協応運動をみてゆこう。

a) ステップパルス状の刺激に対する眼球—頭部協応運動

いま図11のように、眼と頭が点Aに調整されており、突然B点を見ることが決定されたとしよう。その時頭部が固定されているかあるいはその変位角が約 20° 以下であれば、眼球トラッキングシステムの問題として考えられる。この場合、中心窩サッケード (foveating saccade) によって望ましい最終眼位が頭に対して初期の位置からも変位する。ところが眼と同様に頭がターゲットを中心窩で捕える運動に参加するとどうだろうか？ サッケードが終了するまでの

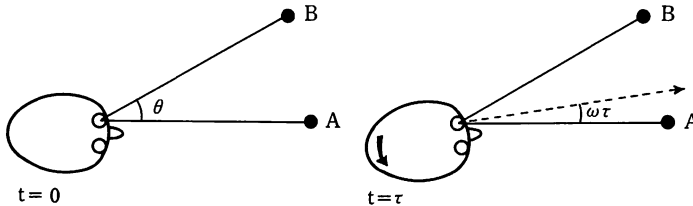


図11 凝視移動にともなう眼と頭の協応 (Carpenter, 1977 より引用)

時間を τ とすると、その眼位の変位は θ ではなく $\theta - \omega\tau$ (ω は頭部の回転速度)となる。言い換えれば、サッケードシステムではサッケード命令からサッケードが移動する時間に頭部が進むと考えられる推定値を減算する必要が出てくる。このことを達成する方法は前庭の半規管の出力によって直接的に供給される ω 値を使用することである。

この状況下での実験は、マサチューセッツ工科大学の Bizzi らの研究グループでサルを使って行なわれ、人間に関しては、Fleming et al. (1969) によ

て報告されている。その結果によると、視野にターゲットが出現するとそれに続いて3つの運動が順次生起する。第1は、ターゲットのイメージを中心窩へ移動させる眼球のサカディックな運動、つまり中心窩サッケード (foveating saccade) がターゲット提示後およそ 200msec の潜時を経て生じる。第2に、サッケードの生起後 20—40msec の潜時で頭部の回転運動が同じ方向に生じる。第3に、頭部の回転運動とは逆方向に、中心窩を今獲得したターゲット上に留めるための補償性眼球運動が生じる。第1のサッケードは Carpenter (1977) の眼球運動の分類では捕捉運動 (catching movement) に属し、第3の補償性眼球運動は保持運動 (holding movement) と言うことができる。

この事態を眼球および頭部の運動について記録したのが図12に示されている。図に見られるように秩序立った運動連鎖を達成するために、つまり眼と頭をターゲットの方向に向け、最終的には中心窩でそれを凝視するためには、有機体は一連の計算を行なわなければならない。

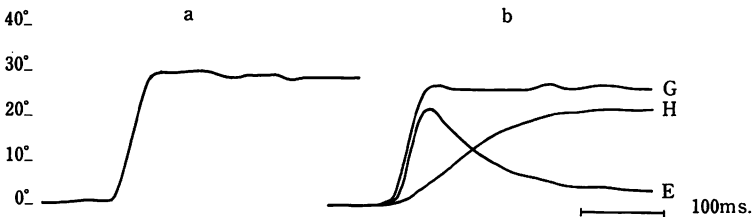


図12 サッケードとゲイズの比較 a. 頭部固定によるターゲットへのサッケード
b. ターゲットへのサッケード(E)と頭部運動(H)による協応EとHの和がゲイズ(G) (Morasso et al. 1973 より引用)

まずは、最初の眼球位置と捕えるべきターゲットの間の角距離を計算する必要がある。この角距離の大きさの推定が眼のサッケードと頭の回転運動量を決定することになる。この計算は図1で示された眼球トラッキングモデル内で網膜上の位置の分析として処理される。このモデル内でのシグナルは動眼システム内に翻訳され、眼のサッケードを開始させることになる。これと同時に頭部運動システムは、頭の運動を生み出すのに同じ“シグナル”を使うことが、Bizzi et al. (1972) によって明らかにされている。このようにして、眼およ

び頭の運動をコントロールするシステムは、およそ同時に、同一の網膜情報を使用していると言える。この結果ターゲットの位置変化と十分に相関した眼と頭の運動量が生み出される。

しかし、ここで図12を注意して見てみると、頭の回転運動を伴う際のサッケードは、同じターゲットに対する頭を固定した場合のサッケードよりもその量が小さいことがわかる (Atkin; 1964; Morasso et al; 1973)。もし網膜情報を眼および頭の運動システムが“弾道的に (ballistic)” 使用するならば、ゲイズをターゲット上に向けることはできなくなる。つまり、Dichgans et al. (1973) によって行なわれた迷路を切開されたモンキーの場合のようにゲイズがオーバーシュートしてしまう。ターゲットに対してゲイズが調整されるように、サッケードを変調させるもの、すなわち ω 値を供給するものが前述の前庭からの入力なのである。

また付加的事実として、同じ刺激提示状況においても、その第2ターゲットの出現位置とタイミングが予測可能なものであれば事態は変わってくる。この場合、眼—頭協応運動を記録すると、頭部回転運動はサッケードの開始前から

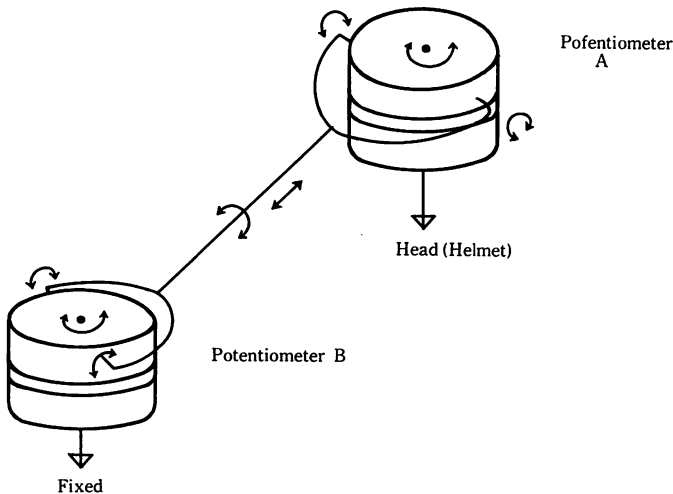


図13 頭部運動を測定するダブルポテンシオメータ法

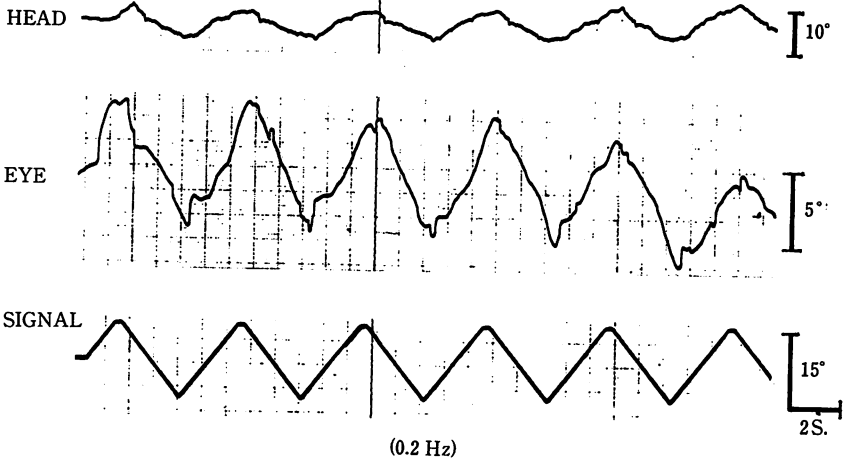


図14 運動ターゲットに対する眼球—頭部運動 (0.2Hz)

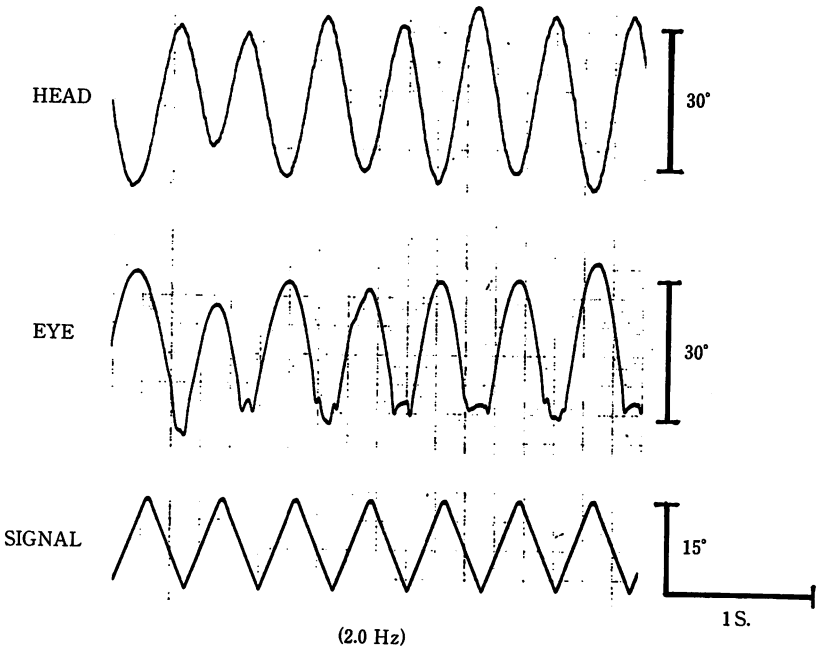


図15 運動ターゲットに対する眼球—頭部運動

生起することが, Bizzi et al. (1972) によって見い出されている。

b) 連続運動する刺激に対する眼球—頭部協応運動

連続運動するターゲットに対する眼球—頭部協応運動の特性に関する研究は近藤と渋田 (1983) によって報告されている。彼らはフォトエレクトリック法によって眼球運動を記録し, 頭部運動をダブルポテンショメータ法で測定した。この方法は頭に固定されたヘルメットと後方の固定支柱にそれぞれ取り付けられた2個のポテンショメータをジョイントで結合し被験者の他の軸の回転, 並進とは無関係に水平面での回転のみを抵抗値として出力するものである(図13)。したがって抵抗—電圧変換ののち頭部回転角が得られる。

運動ターゲットは, X—Yレコーダ上のペンホルダーに立てたアルミ板上に装着された赤色発光ダイオードであり, 発振器のランプ波によって被験者の前額平行面上を水平往復運動した。この時の周波数は 0.2Hz~2.4Hz であり, 振幅は視角 15° であった。ターゲットまでの観察距離は 56cm で暗室内で実験

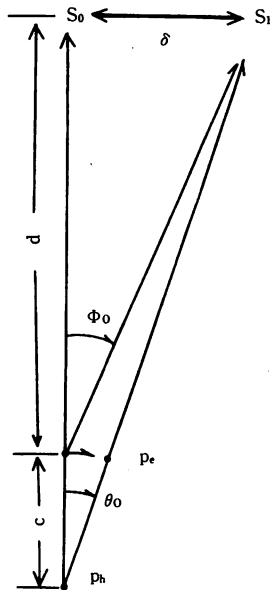


図16 ターゲットに対する眼および頭のなす変位角

が行なわれた。結果の一部が図14, 15に示されている。

眼と頭の変位角を合成する場合、ターゲットまでの距離が近くなるとそれぞれ換算が必要となる。そこで凝視点と眼および頭の位置関係を整理しておく。図16に幾何学的な関係が表現されている。 Φ は頭を固定した場合の眼球運動量で θ は δ を頭のみで追う場合の回転角である。眼と頭がともに Φ , θ 回転してターゲットを追う場合その変位距離は $\delta \doteq d\Phi + (c+d)\theta$ となる。ここでの実験では $c \doteq 10\text{cm}$, $d = 56\text{cm}$ であった。

図14, 15に示されるように、運動するターゲットを眼と頭で追う時、0.2Hzという速度の遅いターゲットに対してと、2.0Hzという速いターゲットに対する場合ではその方略に明らかに違いが見られる。前者の場合では、眼と頭はターゲットと同相で運動協応を行ない、ターゲットの運動量を両者で分担している。ところが後者の場合には、眼と頭は逆相の運動をし、補償性眼球運動の方向とターゲットの運動方向が同相をなすというきわめて奇妙な協応の仕方が観察される。つまり、視覚ターゲットを補償性眼球運動でトラッキングしているのである。しかし、その詳細なメカニズムについてここで記述するのは時期尚早と思われる。なぜならば、この種の研究はまだ定量的にシステムティックにデータが蓄積されているとは言い難く、眼球一頭部協応運動において未開拓の分野だからである。

引用文献

1. Biguer B. & Prablanc C.; Modulation of the Vestibulo-Ocular Reflex in Eye-Head Orientation as a Function of Target Distance in Man. In Fuchs. A. F., Becker W. (eds); Progress in Oculomotor Research, North Holland, Inc. 1981.
2. Bizzi E. 眼と頭の動きの協応, サイエンス, 日本経済新聞社, Vol. 12, 1974.
3. Bizzi E.; Motor Coordination: Central and Peripheral Control during Eye-Head Movement. In Gazzaniga M. S., Blakemore C. (eds); Handbook of Psychobiology. New York, Academic press, 1975
4. Büttner-Ennever J. A.; Vestibular-Oculomotor Organization, In Fuchs A. F., Becker W. (eds); Progress in Oculomotor Research, North Holland, Inc. 1981.
5. Carpenter R. ; Movement of the Eyes. London, Pion Limited, 1977.

6. Dichgans J., Bizzi E., Morasso P., & Tagliasco V.; Mechanisms underlying recovery of eye-head coordination following bilateral labyrinthectomy in monkeys. *Experimental Brain Research*, 18, 1973
7. 藤田恒夫 入門人体解剖学, 南江堂, 1972
8. Howard I.P.; *Human Visual Orientation*. Tront, John Wiley & Sons. 1982.
9. 近藤倫明, 渋田幸一; 眼球—頭部協応運動に関して (2)周波数応答特性, 日本心理学会第47回大会論文集 1983
10. Meiry J.L.; Vestibular and Proprioceptive Stabilization of Eye Movements. In Bach-y-Rita P., Collins CC., Hyde J.E.(eds); *The control of Eye Movements*. New York, Academic Press, 1971.
11. Melvill Jones G; Organization of neural control in the vestibulo-ocular reflex arc., In Bach-y-Rita P. Collins cc., Hyde J.E.(eds); *The control of Eye Movements*. New York. Academic Press, 1971.
12. Morasso, P., Bizz E., & Dichgans J.; Adjustment of saccade characteristics during head movement. *Experimental Brain Research*, 16, 1973.
13. 大坪治彦; 運転中の車速, 旋回, および頭部回転, 眼球回転の同時測定, 交通科学協議会, 大会論文集 1983
14. Robinson D.A & Zee.D.S.; Theoretical Considerations of the Function and Circuitry of Various Rapid Eye Movements., In Fucks A.F., Becker W.(eds); *Progress in Oculomotor Research*. North Holland, Inc. 1981.
15. 渋田幸一, 近藤倫明; 眼球—頭部協応運動に関して(1)ステップ変位に対する応答, 日本心理学会第47回大会発表論文集 1983
16. Scott A.B.; Ocular Motility. In Records R.E.(ed); *Physiology of the Human Eye and Visual System*. Hagerstown, Harper & Row, Publishers, 1979.
17. 高橋, 上村, 新井, 島崎, 藤代; 能動的頭振り運動による前庭性眼反射の研究 (予報), 耳鼻と臨床, 24巻, 1978
18. 時実利彦 (編)生理学大系V 脳の生理学, 1967
19. 上村, 新井, 島崎, 服部; 正常者における眼と頭の協同運動の定量的分析, 耳鼻と臨床, 1978, 24巻