

最終講義

19年を振り返って
— 眼球運動と立体視をめぐる研究 —

板東武彦

新潟大学

Studies on Eye Movements and Stereopsis

Takehiko BANDO

Department of Physiology, Niigata University Medical School

研究の背景

われわれは「あるがまま」の物を見るわけではなく、単に外界そのままのモデルを脳内に再現するのでもない。むしろ「見たいもの」を見ている。眼球運動は視線の制御を通じて視覚の基礎となる。視線を動かした後、取り敢えず得られた不鮮明な視覚像に基づいて輻輳運動・焦点調節を行い、その結果、視覚像の質を上げる。視覚と運動の相互作用を短時間で繰り返し、最後に高精度の視覚像を得る²⁶⁾。しかし、視覚との間のリアルタイムの相互干渉のみでは、迅速で正確な運動はできない。これに加えて予測機能を含む脳内プログラム制御が必要である。人間は網膜中心窩に視細胞を集め、周辺視野に出現した物を、すばやく眼

を動かして中心窩で見る。このため、迅速で正確な眼球運動が不可欠である。立体視のため、両眼の中心窩で正確に「見る」必要があり、輻輳運動とピントや瞳孔の調節をバランスさせ、鮮明な単一像を得る。視線を安定させる上で、眼球運動のみでなく、頭部運動の制御も不可欠である。このような運動・感覚間の相互作用、プログラム制御、学習機構などは脳が統御する⁹⁾¹⁰⁾²⁶⁾。要素が多いために絨緞爆撃的に場合を尽くして実験することができず、見通しを得るための理論が必要である。一方で、複数要素が相互作用をもつ複雑系であり、多体問題なので理論のみでは解けない。全体を見通しながら、末梢の視覚・運動機構を軽視しない統合的なアプローチが不可欠で、システムの思考が必須である。

Reprint requests to: Takehiko BANDO

Niigata University Head Office
8050 Ikarashi 2 - no - cho Nishi - ku,
Niigata 950 - 2181 Japan

別刷請求先：

〒950 - 2181 新潟市西区五十嵐2の町 8050
新潟大学本部

板東武彦

近見反応

輻輳運動, 焦点調節, 瞳孔調節の3運動は近見反応として強い連関をもつ。輻輳運動(寄り目)により, 物が近づくとときに両眼からの像が「互いにずれ」ず, 単一像が保たれる。焦点調節で像は鮮明になり, 縮瞳により被写界深度が深くなる。近見反応を起こす手掛り刺激は, 両眼視差, 像のぼけ, 明るさ変化, 大きさ変化, 見掛け(パースペクティブ: 遠近画法など)など多岐にわたるが, いずれも大脳による情報処理を必要とする。

近見反応の中核機構について, 1970年代から, われわれを含め世界で3グループ(イギリスのオックスフォード大グループ¹⁹⁾とアメリカのアラバマ大グループ²³⁾)がほぼ同時に本格的な研究を始めた。1960年代に焦点調節を定量的に測定できる赤外線アコモドメータ¹³⁾, 両眼眼球運動を高精度で測定できる眼球運動計(磁気サーチコイル法)²⁸⁾が開発され, 心理工学的研究²¹⁾, 立体視に関わる視覚領ニューロン研究^{25) 27)}などが進んだことが背景にあった。われわれは, 中脳・小脳などを含む近見反応の神経経路の研究とともに, 大脳の役割についても研究を進めた。

焦点調節は水晶体の厚さ(曲率)変化により起こる。水晶体はチン帯で毛様体に固定される。ピントが近くに合うとき毛様体中の毛様輪状筋が収縮, チン帯が緩む。水晶体はそのカプセルの張力でゴムマリのように厚くなり, 近くにピントが合う。副交感神経(短毛様体神経)に支配されるが, 迅速なピント調節には予測制御が必要である。瞳孔は虹彩中央にある穴で, 虹彩内の瞳孔括約筋・散大筋の張力バランスにより大きさが決まる。副交感神経支配を受ける括約筋の運動ニューロンは中脳動眼神経副交感核に, 交感神経支配を受ける散大筋の運動ニューロンは脊髄にある。

輻輳運動は眼球運動中で唯一, 非共役, つまり両眼が逆方向に動く運動である。他の眼球運動はすべて共役性で, 左右眼が同方向に動く。三次元空間で動く物を追うには, 共役・非共役の両眼球運動が必要であるが, 一組しかない眼球で両運動が矛盾しないような脳内プログラムが要求され

る。系統発生的に共役運動が先に発達したので, 輻輳運動がこれに矛盾なく割り込むことになる¹⁵⁾。共役・非共役運動を含めた眼球運動が前頭葉内で組織されることは最近, 北大の福島ら¹⁴⁾により示され, 焦点調節もその制御に含まれる。眼球運動を含め, 視覚全体を大脳が統御していることが明らかとなってきた。

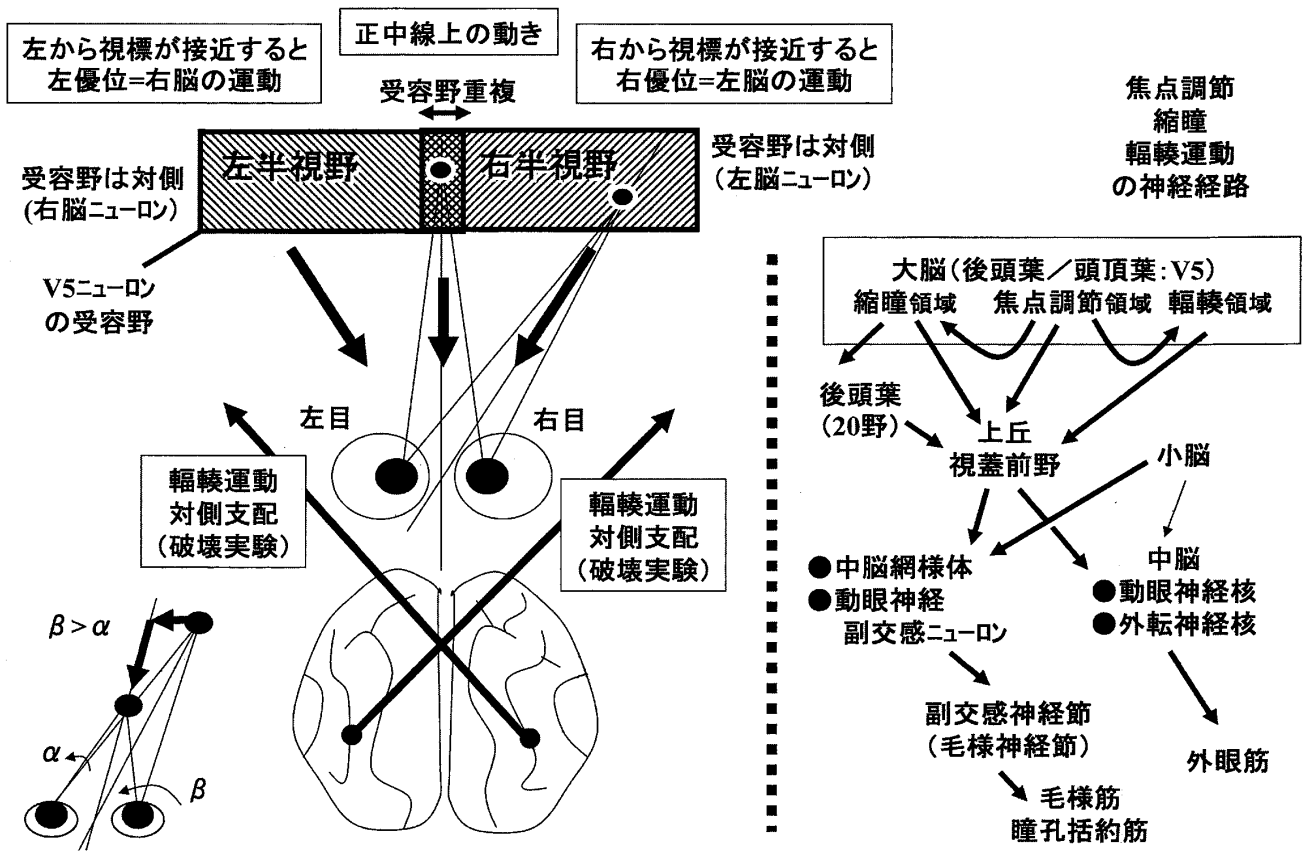
研究方法

近づく視標に対して高い確率で輻輳運動を行うよう動物を訓練した。視標にはLEDを用い, コンピュータ制御下に眼前87cmから15cmまで接近させた。この間に輻輳運動を行うと動物は報酬が貰えた。眼球運動は磁気サーチコイル法, 焦点調節は赤外線アコモドメータで測定した。なお, Judgeら¹⁹⁾やMaysら²³⁾は光学系を用い「ぼけ」(焦点調節の手掛)と「両眼視差」(輻輳運動の手掛)を独立に制御, 両者が矛盾する場合の応答により, 焦点調節・輻輳運動に関与するニューロンを決定する研究手法を開発した。洗練された方法であるが, 逆に特殊な状態のニューロン群を偏って選択する危険性を孕み, 両運動が協調的に起こる高次機構を解析するには向かない。実際, 中脳レベルでも1/3は中間的性質を持つ。すべての眼球運動を系統的に組織する脳内プログラムが前頭葉の運動連合領内で作られ, これが脳幹の運動核, 運動上核を制御するという前提に立つと, 種々な環境での合理的な眼球運動という文脈性を持ったアプローチが必要である。

動物実験における脳内関連部位の同定と

V5 関連領域の性質

大脳の頭頂・後頭接合部を中心として近見反応関連部位の同定を行った²⁾³⁾。神経生理学では, 特定の脳部位が特定の機能に関係することを証明するには, 1) 注目している運動に相関して当該領域のニューロンが活動すること, 2) この領域を刺激すると, 運動が起こること, 3) その領域を破壊すると, 運動が変化することの3条件が必要



である。われわれは、これらを満たすことによりネコ大脳第5次視覚領 (V5) が輻輳運動、焦点調節、瞳孔近見反射と密接に関係することを示した^{4) - 8)31)32)35)36)38)41)}。運動視差についての視覚情報がV5に入ることも知られている²⁷⁾³⁹⁾。

V5ニューロン活動と輻輳運動・焦点調節との関係³²⁾、微小刺激や局所破壊による効果の左右対称性³¹⁾³⁵⁾³⁸⁾などを、対網膜部位局在や受容野構造(対側支配で正中で多少重なる)など既存の知見を背景として分析した。V5に輻輳運動、焦点調節、縮瞳に関わるニューロンが存在し、前2者は中心視領域、後者は周辺視領域にみられた²⁾³⁾⁸⁾⁴¹⁾。V5には、これらの運動に関わる垂領域が認められ、相互線維結合が示された³⁾⁸⁾⁴¹⁾。焦点調節ニューロンの一部は輻輳運動が速いときに、さらに輻輳運動と関連した活動を示した³⁾³²⁾。これらの性質は正中面内を視標が近づくときは左右対称の

遅い輻輳運動、斜めから近づくときは速い非対称輻輳運動が起こるとい最近の人間における知見³⁰⁾⁴²⁾に合致した。これらの結果から、V5は奥行き運動視覚とともに、近見反応の一次中枢であることが示された。

学習機構

予告信号を視標運動に4秒ほど先行させ訓練を続けると、輻輳運動が視標運動の開始より早く起こった(早発性輻輳)。早発性輻輳開始は次第に早くなり、遂に視標が動き出すより2秒も早く運動が始まった。視覚誘発性輻輳はムシモールのV5内注入により抑制され、早発性輻輳は抑制されなかった。一方、V5局所破壊では、両者ともに抑制された。従って、ともにV5が関わるが、両者の神経回路は一部異なり、早発性輻輳は視覚経路

以外からの入力を受けると考えられる³⁶⁾。

次に運動学習の実験モデルとして、視標の動きに合わせV5を微小刺激する「視覚刺激・微小電気刺激の組合せ」を行った。組合せ刺激後、輻輳運動が8-20時間、増強された。両刺激間に時間的オーバーラップがないと増強はみられなかった³⁷⁾。

組合せ刺激による輻輳振幅増加に関わる脳内メカニズムを調べるため、薬物の局所注入を行い、輻輳運動に対する効果を調べた。脳内に微小ピペットを挿入、微小刺激により輻輳運動が誘発された部位にグルタミン酸受容体ブロッカー (AMPA型阻害剤 CNQX, NMDA型阻害剤 D-AP5) や蛋白質リン酸化酵素阻害剤 (H7) を微量注入した。まず、薬物注入なしで「組合せ刺激」を行い、輻輳運動の振幅増加が起こることを確かめた。2日後に「組合せ刺激」を行う直前(20分前)に、同一部位に薬物の局所注入を行った。CNQX, AP5, H7のいずれも、局所注入後、輻輳運動増強はみられなかった。これらの結果から「組合せ刺激」による輻輳運動増加にV5のグルタミン酸受容体が関与することが示された。

条件づけによる輻輳運動増加は一見、複視を起こす不合理な応答にみえる。通常、ネコでは計算値の半分程度の輻輳しかみられないが、好む食物を眼前に見せるなど特に「注意」を喚起すると、計算値に近い輻輳を行う。「組合せ刺激」での脳内刺激は、これと同様の「注意」に関する入力に相当する効果を果たし、計算値に達する大きな輻輳効果が得られたと考えられる。

脳機能イメージング

人間で輻輳運動に関わる脳内活動を調べるため、エレクトロニクス機器を併用できるPET (positron emission tomography) を用いた。狭いPETカメラ内での立体視刺激には立体視型HMDを用いた。視標は十字型の静止視標と矩形の動視標を用いた。小型眼球運動計をHMDに装着、連続的に眼球運動をモニタした。8人の右利き男性被験者を用いた。輻輳課題では矩形視標が接近し、被験者はこれを注視した。視覚に関係する脳領域

も活性化されるため、2つのコントロール課題(固視課題・無視課題)を用い、輻輳運動に関わる脳活動を分離した。固視課題では矩形、十字型の両視標とも静止し、被験者は両者が重なった中央を注視した。無視課題では被験者は接近する矩形視標は無視し、遠方の十字型静止視標を固視した。輻輳課題と無視課題を比較すると、視標の動きは同一で、どちらを注視したかが異なる。両課題の差は主として輻輳運動の有無に関わり、脳賦活の差は輻輳運動に関係づけ得る。一方、無視課題と固視課題の差は接近する視標の有無で、脳賦活の差は運動視覚に関係する。得られた輻輳関連の活動領域にはV5、後頭葉外側部、紡錘回、小脳、視床が含まれた。V5自体は運動視覚でも賦活されるが、輻輳運動のみに関連する領域はV5のすぐ前で少し下にあるV5aであった¹⁷⁾。

心理的研究と応用研究

生理学的研究を基礎として、精密な両眼眼球運動測定と定量的な視覚課題提示を組合せた心理学的研究とともに、種々の応用を試みた。心理工学的研究では、輻輳運動学習や、種々の条件での輻輳運動の制御特性の研究を行った¹⁸⁾²⁴⁾³³⁾³⁴⁾。応用研究では視覚刺激を与えた際の眼球運動、頭部運動、自律神経応答を測定し、疾患状態の分析¹⁾²²⁾²⁹⁾、あるいは映像を見たときに起こる健康被害防止への寄与を試みた¹¹⁾¹²⁾¹⁶⁾²⁴⁾。後者には、「映像の動き成分」を「動きベクトル」として抽出し、ランダムドット合成映像に組み込み、「動き成分」のみを持つテスト映像を作成する新しい試みが含まれる²⁰⁾⁴⁰⁾。このテスト映像を活用し、映像刺激が生体に与える影響を要素的に分析した。東北大、早稲田大、産総研などとの共同研究により、測定パラメータ開発、機器開発、ISO国際標準へ向けたガイドライン策定などを行った。

謝辞

新潟大学に赴任して19年が経ち、2006年3月に定年を迎えた。数々のご支援に感謝したい。特に、新潟大学、文部科学省、経済産業省、総務省、科学技術振興事業団、

日産科学振興財団, 内藤記念財団, ブレインサイエンス財団, 脳神経財団, 金原記念財団, 日本自転車振興会, 機械システム振興協会, 日本眼科医会, ソニー, シャープからのご支援に感謝する。最後に, 主な共同研究者を記し感謝したい。戸田春男, 飯島淳彦, 深作貞文, 安藤誠男 (以上生理), 原直人 (神奈川歯大), 壺内鉄郎 (水戸中央病院), 車田正男 (解剖), 阿部春樹, 高木峰夫, 吉澤豊久, 長谷部日, 三木淳司, 高田律子, 早川祐貴, 谷本直之 (以上眼科), 染矢俊幸, 塩入俊樹, 細木俊宏, 小嶋麻紀, 北村秀明, 阿部亮 (以上精神科), 岡田正彦 (検査診断), 木竜徹, 南保洋子, 野村恵理, 神保昌弘, 山田裕史, 小林倫史, 内山絵里 (以上自然科学研究科), 駒形成司 (脳研), 小林直樹 (NTT), 鶴飼一彦 (早稲田大), 仁田新一, 福田寛, 川島隆太, 吉澤誠 (以上東北大), 田中明 (福島大), 尾内康臣, 塚田秀夫 (浜松医療センター, 浜松ホトニクス), 斎田真也 (防衛大), 小山田浩 (ソニー), 千葉滋 (シャープ)。

文 献

- 1) Ando T, Tanaka A, Fukasaku S, Takada R, Okada M, Ukai K, Shizuka K, Oyamada H, Toda H, Taniyama T, Usui T, Yoshizawa M, Kiryu T, Takagi M, Saida S and Bando T: *Auton Neurosci: Basic and Clin* 97: 129 - 135, 2002.
- 2) Bando T, Hara N, Takagi M, Hasebe H, Takada R and Toda H: In Franzen O, et al. (eds.), "Accommodation and vergence mechanisms in the visual system," p44 - 50, Birkhaeuser, Basel, 2000.
- 3) Bando T, Toda H, Takagi M, Hara N and Yoshizawa T: In Norita M, Bando T, Stein BE (eds.), *Progress in Brain Research*, vol.112, Elsevier, Amsterdam, p143 - 156, 1996.
- 4) Bando T, Tsukuda K, Yamamoto N, Maeda J and Tsukahara N: *J Neurophysiol* 52: 870 - 878, 1984.
- 5) Bando T, Yamamoto N and Tsukahara N: *J Neurophysiol* 52: 879 - 891, 1984.
- 6) Bando T: *Neurosci Res* 2: 472 - 485, 1985.
- 7) Bando T: *Neurosci Res* 4: 316 - 322, 1987.
- 8) Bando T, Norita M, Hirano T and Toda H: *Brain Res* 494: 369 - 373, 1989.
- 9) 板東武彦：奥行視覚に伴う眼球運動のメカニズム。 *神経研究の進歩* 40: 419 - 428, 1996.
- 10) 板東武彦, 小山田浩：眼球運動と両眼立体視。 *神経研究の進歩* 43: 491 - 500, 1999.
- 11) 板東武彦：ユビキタス情報社会と健康安全。 *自律神経* 41: 1 - 6, 2004.
- 12) 板東武彦：映像に乱される脳-情報化社会の光と陰。 *Brain Medical* 17: 303 - 310, 2006.
- 13) Campbell FW and Robson JG: *J opt Soc Am* 49: 268 - 272, 1959.
- 14) Fukushima K, Yamanobe T, Shinmei Y, Fukushima J, Kurkin S and Peterson BW: *Nature* 419: 157 - 162, 2002.
- 15) Gamlin PDR, Gnadt JW and Mays LE: *J Neurophysiol* 62: 70 - 81, 1989.
- 16) Hasebe H, Oyamada H, Ukai K, Toda H and Bando T: *Ergonomics* 39: 1330 - 1343, 1996.
- 17) Hasebe H, Oyamada H, Kinomura S, Kawashima R, Ouchi Y, Nobezawa S, Tsukada H, Yoshikawa E, Ukai K, Takada R, Takagi M, Abe H, Fukuda H and Bando T: *NeuroImage* 10: 200 - 208, 1999.
- 18) Hayakawa Y, Takagi M, Bando T, Takada R, Miki A, Usui T, Hasegawa S and Abe H: *Ophthalmologica* 220: 94 - 100, 2006.
- 19) Judge SJ and Cumming BG: *J Neurophysiol* 55: 915 - 930, 1986.
- 20) 木竜徹, 南保洋子, 野村恵理, 板東武彦, 小林直樹：日本バーチャルリアリティ学会論文誌 9: 361 - 368, 2004.
- 21) Krishnan VV and Stark L: *IEEE Trans Biomed Eng* 24: 44 - 49, 1977.
- 22) Kojima M, Shioiri T, Hosoki T, Kitamura H, Bando T and Someya T: *Eur Arch PsychClin Neurosci* 254: 242 - 244, 2004.
- 23) Mays LE, Porter JD and Gamlin PDR: *J Neurophysiol* 56: 1007 - 1021, 1986.
- 24) Okada Y, Ukai K, Wolffsohn JS, Glimartin B, Iijima A and Bando T: *Vision Res* 46: 475 - 484, 2006.
- 25) Poggio GF and Fischer B: *J Neurophysiol* 40: 1392 - 1405, 1977.
- 26) Poggio GF and Poggio T: *Ann Rev Neurosci* 7: 379 - 412, 1984.
- 27) Regan D, Beverley KL and Cynader M: *Proc R Soc Lond B* 204: 465 - 501, 1979.
- 28) Robinson DA: *IEEE Trans Biomed Eng BME* -

- 10: 137 - 145, 1963.
- 29) Shioiri T, Kojima M, Hosoki T, Kitamura H, Tanaka A, Bando T and Someya T: *J Affect Dis* 82: 395 - 401, 2004.
- 30) Steinman RM, Kowler E and Collewijn H: *Vision Res* 30: 1845 - 1864, 1990.
- 31) Takada R, Hara N, Yamamoto K, Toda H, Ando T, Hasebe H, Abe H and Bando T: *Neurosci Res* 36: 275 - 283, 2000.
- 32) Takagi M, Toda H and Bando T: *Neurosci Res* 17: 141 - 158, 1993.
- 33) Takagi M, Oyamada H, Abe H, Zee DS, Hasebe H, Miki A, Usui T, Hasegawa S and Bando T: *IOVS* 41: 3763 - 3769, 2001.
- 34) Tanimoto T, Takagi M, Bando T, Abe H, Hasegawa S, Usui T, Miki A and Zee DS: *IOVS* 45: 1132 - 1138, 2004.
- 35) Toda H, Takagi M, Yoshizawa T and Bando T: *Neurosci Res* 12: 300 - 306, 1991.
- 36) Toda H, Tanimoto N, Takagi M, Abe H and Bando T: *Neurosci Res* 54: 302 - 312, 2006.
- 37) Toda H, Tubouchi T, Ando T and Bando T: *Neurosci Res* S18: S166, 1993/*Jpn J Physiol* 44 (S1): S239, 1994/ *do* 45 (S1): S184, 1995.
- 38) Toda H, Yoshizawa T, Takagi M and Bando T: *Neurosci Res* 39: 359 - 367, 2001.
- 39) Toyama K, Komatsu Y and Kozasa T: *Neurosci Res* 4: 83 - 109, 1986.
- 40) 内山絵里, 木竜 徹, 飯島淳彦, 板東武彦: 電子情報通信学会技術報告 MBE 2005-2, 5-8, 2005.
- 41) Yoshizawa T, Takagi M, Toda H, Shimizu H, Norita M, Hirano T, Abe H, Iwata K and Bando T: *Jpn J Ophthalm* 35: 107 - 118, 1991.
- 42) Zee DS, FitzGibbon EJ and Optican LM: *J Neurophysiol* 68: 1624 - 1641, 1992.
-