視運動性眼振における急速相の優位性[†]

浜 田 隆 史*

1. はじめに

視運動性眼振(optokinetic nystagmus, 以下 OKN と略)は平衡機能検査法の1つとして、近年重要視されている。ここにおいて一般的に用いられている刺激方法は黒白のストライプ図形を一方方向に連続的に動かすというものである¹²⁾。動物実験でも同様の刺激方法が用いられることが多い。

ネコを用いた OKN の研究は数多くないが、やはりストライプの一方方向回転刺激が用いられている。^{4),6),7),10)}

著者は無麻酔覚醒ネコで新しい刺激方法を用いることによって OKN を測定した。まず刺激パターンとしてストライプのかわりにランダムノイズパターンを用いた。さらに刺激の動く方向を頻繁に逆転させ、方向変化直後における過渡的応答に着目した。一方、頭部の振子様回転により前庭性眼振を誘発し、上述の方法により調べた OKN の性質との関係を考察した。

2. 方 法 (図 1A)

実験には3匹の成ネコ(体重, 2.8–3.2 kg)を用いた。記録に先立って、ペントバルビタール・ナトリウム麻酔下(35 kg/kg, i. p.)で次の手術を行なった。

頭部を無痛的に固定するため、2本のステンレス製ボルトを、前頭洞上の頭蓋骨に木ねじと歯科用セメントを

用いて固定した。一匹のネコでは水平方向の眼球電位図(electro-oculogram, 以下 EOG と略)を記録するために左右眼それぞれ側方の眼窩縁骨中に銀・塩化銀電極²⁾をうめこんだ。他の2匹では、これらのうめ込み電極のかわりに銀・塩化銀皮膚電極(東芝-ベックマン社製)を皮膚上にはりつけて、EOG を記録した。

手術から1週間の回復期間後 OKN の記録を行なった。ネコの体は四肢の自由をうばうために首以下の部分を衣袋に入れたのち、木製の箱に保定し、首かせをはめて頭の前後方向の動きを制限した。さらに頭部に埋めこんだ2本のボルトをモンキチェア用の自在ジョイントに接続することにより、頭をフレームに対して完全に固定した。水平方向の前庭性眼振を調べる場合には自在ジョイントのブレーキをはずし、自然な状態での回転中心とほぼ同一の軸のまわりに、頭部が受動的あるいは随意的に回転できるようにした。なお実験中ネコは十分な覚醒状態を保ったのでアンフェタミン等の投与は必要なかった。

刺激の呈示は、ネコの眼前 57 cm のところにおいた透過形スクリーン上に後方からプロジェクターによりパターンを投影することにより行なった。スクリーンの大きさは2 m 四方で約 120°の視野をカバーする。スクリーンの外側は黒い壁とし余計な視覚刺激を与えないようにした。

刺激パターンは以下のいずれかの方法により水平方向に動かした。動く範囲が小さい場合には光路上においたミラーをカルパノメーターで回転させることにより行なった。刺激を一方方向に連続的に動かすためにはパターンの描かれた長いフィルムをプロジェクター内でモータ駆動により動かすという方法を用いた。最もよく用いた刺激パターンはランダムノイズパターンで、これは画面を構成する視角 1°の各画素が、黒か白かランダムに決められているものである。たて方向のストライプ図形等も比較のために用いた。刺激の平均照度は 10~30 lx であった。

水平方向の EOG は直流増幅したのち刺激パターンの位置を示す信号とともにペンレコーダーに記録した。EOG の校正は以下の方法により行なった。一般的に、指向反射(orienting reflex)を用いてネコに固視あるいは追跡眼球運動を行なわせることは非常に困難である⁹⁾。しかし、ランダムノイズパターンを突然呈示するとネコは非常に attentive となり、このような状態でパ

図 1 A: 実験装置

B: スポット光に対する追跡眼球運動

*Predominance of quick phases in optokinetic nystagmus

*Takashi Hamada.

*通産省 工業技術院 電子技術総合研究所 パターン情報部
バイオニクス研究室

図2 ノイズパターンの往復運動により誘発されたOKN. A, C, E: 上下のトレースはそれぞれ水平方向のEOGと刺激パターンの位置信号を示す。B, D: 緩徐および急速相の大きさ別出現頻度分布。刺激速度は3.2 deg/sec(A, B), 1.5 deg/sec(C, D), 17 deg/sec(E). F: 緩徐および急速相の大きさの平均値および標準偏差の刺激速度依存性。刺激と同方向に生じるサッケードのデータも示す。

ターンを消したのち小さなスポット光をゆっくりと動かすとネコは階段状の追跡眼球運動を行なうことがある。図1Bはスポット光を4 deg/secの速度で水平方向に動かしたときに生じた追跡眼球運動の例である。EOGを直線近似し、その傾きから、EOGのゲインとしてこの場合には105 μ V/degという値を得た。

3. 結果

3.1 ランダムノイズの往復運動によって誘発されるOKN

ランダムノイズパターンを水平方向に3.2 deg/secで往復運動させることによって生じたOKNを図2Aに示した。刺激の動きと同方向に生じる緩徐相(slow phase)と、刺激と逆方向に生じる急速相(quick phase)とが交互にあらわれている。ところで図から明らかなように平均的視線方向は徐々に急速相の方向に移動している。刺激パターンが往復運動しているために、OKNの包絡線

図3 OKNの刺激運動時間波形依存性。

は刺激の位置信号とちょうど逆位相の波形を示している。なお、包絡線の振幅は約10°であるのでスクリーンの周辺部がこのOKNに影響を与えている可能性は少ないと考えられる。

図2Bは緩徐および急速相の、大きさ別出現頻度分布を示している。斜線をほどこした棒は、急速相とは逆方向、つまり緩徐相と同方向に生じたサッケードの大きさの分布を示している。図から明らかなように緩徐相の分布は急速相のものより左にずれており、これは緩徐相の大きさが平均的に急速相のものより小さいことを示している。緩徐相と急速相は交互にあらわれるから、これらの間の大きさの差が積分されてゆき、平均的視線方向が徐々に急速相の方向にずれてゆくという結果になる。

3.2 刺激速度の変化

刺激をより遅い速度で動かしたときには刺激の動きと逆位相の包絡線は明瞭でなくなる(図2C)。しかしこれは刺激と同方向に生じるサッケード(図中の▲印)が頻繁に生じているためであり、先ほどと同じく、緩徐相および急速相の大きさ別出現頻度分布を調べてみると(図

2 D), 急速相の大きさが, 緩徐相のものより平均的に大きいという結果がやはり得られる。図 2 A におけるよりも速い速度で刺激を動かしたときに得られた OKN を図 2 E に示した。緩徐相のゲインは低い刺激の動きと逆方向の急速相は明確に存在しており, やはり刺激の動きとは逆位相の包絡線をつくり出している。これよりも速い刺激速度においては緩徐相のみならず急速相も誘発できなかった。

以上の結果を図 2 F にまとめた。

刺激の運動速度が速くなると, 緩徐相, 急速相ともその大きさは大きくなってゆくが, テストしたどの速度においても急速相の大きさの平均値は常に緩徐相のものよりも大きい。

3. 3 刺激運動の時間波形の変化

以上の結果は全て刺激パターンを三角波状, つまり一定速度で左右に往復運動させることによって得られたものである。本節では, 別の時間波形でランダムノイズパターン刺激を動かしたとき, 急速相の大きさの優位性が三角波で刺激を動かしたとき, 急速相の大きさの優位性が三角波で刺激を動かしたときと同様に保たれるであろうか, という問題をあつかう。

図 3 A は, 刺激を正弦波状に動かした場合である。

OKN 波形には刺激の動きとは逆位相の包絡線がみとめられ, 急速相の優位性がなり立っていることを示している。図 3 B では刺激は左右非対称に動く。つまり数秒の静止期間後ゆっくりと右へ動き, その後急速に逆方向に戻る。刺激が右へ動く間, OKN が誘発されているが, 平均的視線方向は徐々に左へ動いており, ここでも急速相の優位性が成り立っている。刺激を台形波状にゆっくりと, あるいは速く動かしたときの OKN をそれぞれ図 3 C, 図 3 D に示した。OKN の包絡線は刺激の動きと逆位相にあらわれており, これは急速相の優位性を示している。

このように刺激を動かす時間波形とは無関係に急速相の大きさは常に緩徐相の大きさよりも優位であった。

3. 4 刺激パターンによる差

以上のデータは全てランダムノイズパターンによるものであった。ランダムノイズパターンの特長は, 強力な OKN を安定して誘発できることである。図 4 A はランダムノイズによる刺激開始直後から 20 分後のデータである。包絡線を伴った OKN を, 刺激開始直後から長時間にわたって安定に誘発することができた。図の右部分には, 刺激の動きを急激に止めてネコを暗黒中においたときに得られた視運動性後眼振 (optokinetic after-

図 4 OKN の刺激パターン依存性。
A: ノイズパターンによる OKN。
B, C: ストライプによる OKN。
D: 刺激パターンによる beat 頻度の変化。

図5 A: ノイズパターンを一方向により、長い時間動かした場合にえられるOKN。

B: 水平方向眼球運動の動作範囲。

nystagmus) である。

一方、OKN を用いた検査や実験で一般によく使われているような、たて方向のストライプ図形を刺激パターンとして用いると、得られる OKN は、ランダムノイズパターンによるものに比べて誘発の程度が弱くかつ不安定である (図 4 B)。しかし一時的にせよ、ランダムノイズを用いたときと同じく、刺激の動きと逆位相の包絡線が明確に認められることがある (図 4 C 左半分)。つまり、急速相の大きさが緩徐相のものより優位であるという性質はランダムノイズパターンのみならず、ストライプ図形を用いた場合にも成り立つ。しかし図 4 C の右半分では包絡線を認めがたくなっている。

図6 頭部回転時の眼振。

A: 前庭性眼振。

B: 明るい室内で随意的に頭を回転させた場合。

*Donaghy⁹⁾によると、このような刺激条件において頸部の自己受容器出力は眼振に影響を与えないので眼振は前庭性に生じていると考えられる。

上述のランダムノイズ、ストライプ図形の外に、いろいろなパターンで OKN の誘発をこころみた (図 4 D)。とくに a,b,c は互いに黒白の誘発をこころみた (図 4 D)。とくに a,b,c は互いに黒白の比率の異なるランダムノイズパターンであり f,g は間隔をランダムに変化させたストライプ図形である。最も強力に安定な OKN を誘発させることができたのはランダムノイズパターンで黒白比を変えても成績には差がみられなかった。そしてどの場合でも急速相の優位性がみられた。ストライプ図形は空間周波数、ストライプの太さ、間隔の規則性にかかわらず、得られる OKN は上述のように不安定であり、又緩徐相の持続時間が、ランダムノイズを用いたときに比べて長くなる傾向が一般的に見られた (図 4 C 右半分、図 4 D)。

一般的にストライプ図形を往復運動させたとき、包絡線はノイズパターンのとき程明瞭ではなくなる。その原因として2つのことが考えられる。第一に OKN の誘発そのものが不安定なこと。第2に beat 頻度が低くなるために、急速相の大きさと緩徐相の大きさととの差が平均的視線方向のずれとしてあらわれる程積分されないことである。

3. 5 刺激パターンの一方向に連続的な運動による OKN

以上の実験において刺激パターンは約 30°以下の範囲を動かただけであった。図 5 A ではランダムノイズパターンを一方向に長時間連続的に動かした。刺激の運動方向が変化した直後ではこれまでの実験で得られた結果と同じく平均的視線方向は徐々に急速相の方向にずれてゆくが、ある一定レベル以上に視線方向が偏位することはない。図 5 B は刺激パターンは静止させた状態でスクリーンの右あるいは左端に実験者が立ってネコの注意をできるだけ側方に引きつけたときに得られた眼球運動で、EOG の上下最大の振れは眼球運動の自然な意味での限

界を示していると考えられる。図5 A, B を見くらべてみるとEOGの上下の限界が左右ではほぼ一致している。したがって、刺激を連続的に一方に動かしたとき、平均的視線方向のずれに限界があるという事実は、眼球運動の動作範囲の生理的限界に帰因しうものと考えられる。

3. 6 頭部回転時の眼振

ネコを暗黒中におき、首以下の体は静止させた状態で頭部を水平方向で受動的に振子様回転させると図6 Aのような前庭性眼振が得られる*。眼振は頭部回転と同方向の急速相と逆方向の緩徐相とからなっている。ところで、平均的視線方向は徐々に頭の回転する方向つまり急速相の方向にずれている。したがってOKNの場合と同じく前庭性眼振においても急速相の大きさは緩徐相の大きさよりも優位である。

図6 Bは明るい実験室内でネコが随意的に頭部を水平方向に回転させたときに生じた眼振を示している。この眼振の誘発には視覚刺激と前庭刺激の両方が関与しているはずである。緩徐相は頭の回転による視野のぶれを補償する方向に、又急速相は頭の回転と同方向に生じている。OKNおよび前庭性眼振の場合と同じく、この場合にも平均的視線方向が徐々に頭の回転方向、つまり急速相の方向にずれる傾向があり、これは急速相の優位性を示している。

4. 考 察

無麻酔ネコで水平方向の視運動性眼振(OKN)を測定した。ランダムノイズパターンを刺激として用いると、通常のたて方向のストライプを用いた場合よりも強力なOKNを安定して誘発することができた。以下で、その理由を考察する。

ランダムノイズパターンを静止させた状態で突然呈示すると、ネコはサッカデイクに眼球を頻りに動かした。又、訓練を行なわないでネコに固視や追視眼球運動を行なわせることは非常に困難であるが、ランダムノイズパターンの突然の呈示の後には、ゆっくり動くスポット光に対しサッカデイクな追跡眼球運動を行なうことがあった。これらの事実はネコがランダムノイズパターンに対して非常にattentiveになることを示唆しており、これが強力で安定なOKNを誘発しえた一つの原因であろう。他の原因として、ネコの大脳視覚領で、ランダムノイズパターンを特異的に検出するニューロンの存在が急性実験により、示されている。⁸⁾これらのニューロンは皮質深層部で見つかるので、もしこれらが上丘(superior colliculus)に軸索を送るニューロン¹³⁾であるならば、さらに興味深い。

刺激パターンの方向を逆転させると平均的視線方向はbeatごとに徐々に急速相の方向にずれてゆく。これは急速相の大きさが平均的に緩徐相の大きさよりも大きいた

めである。この急速相の優位性は、刺激パターンや、刺激を動かす時間パターンの詳細にはかかわりなく成り立つ。視覚刺激のない暗黒中で行なった前庭性眼振や、明るい室内で随意的に頭部を回転させたときに生じる眼振中にもこの性質はみられた。したがって急速相の優位性という性質は網膜からの入力と、前庭器からの入力とが合流する部位以降で生じるものと考えられる。

通常OKN検査やOKNの実験で行なわれるように視覚刺激パターンを一方に連続的に動かすと、平均的視線方向は徐々に急速相の方向にずれていったのち、正中線より急速相の側で眼振をくり返した。この定常的な振盪野(beat field)のずれはヒトのOKNで既に観察されているものである¹¹⁾。しかしこの現象は、急速相の優位性による平均的視線方向の段階的移動が、眼球運動の動作範囲の限界によっておさえられたものと考えられる。

急速相の優位性は視覚刺激が動きだした直後に過渡的にしかあらわれない。しかし、日常生活において、視野全面をおおう視覚刺激が一方に連続的に動くことはまれであり、頭や体が随意的あるいは受動的に突然動いた際に生じる過渡的な刺激の方が生体にとって自然であろう。したがって、ここに述べた急速相の優位性は、本質的に重要な意味をもつものではなからうか。

OKNにおける急速相の機能的役割りに関しては、緩徐相による視線方向の偏位をリセットするためという2次的な作用として考える立場¹⁴⁾と、周辺視野にあらわれた視対象をすばやく中心視野でとらえる作用として考える立場¹⁾とがある。しかし、急速相は緩徐相で動いた角度以上に視線を逆方向にもってゆく。とくに刺激速度が速い場合には、緩徐相はほとんどあらわれないのに急速相は十分な大きさであられる。

以上のことから急速相の機能としては上述の2つの立場のうちの後者、つまり周辺視野の視対象を積極的に中心視野でとらえるためとの考えが妥当である。但、ここにのべた急速相の優位性が、Bárányが述べたような前頭葉のソフトな制御機構によって発現しているのか、それとも急速相の優位性をとり入れた前庭性眼振のモデルでRobinsonら³⁾が考えたように、脳幹部にbuilt-inされたハードな神経機構により反射的に発現するのかの解明は、今後の問題である。

5. 結 語

無麻酔覚醒ネコの、水平方向の視運動性眼振を測定した。刺激パターンとしてランダムノイズ図形を動かすと、たて方向のストライプを用いた場合よりも強力で安定な視運動性眼振が得られた。刺激の運動方向を変えた直後では、急速相の大きさが緩徐相のものより平均的に大きく、したがって平均的視線方向は徐々に急速相の方向にずれていった。この急速相の優位性は、刺激に用いたパ

ターンの詳細にはかわりなく、また刺激の運動方向が変化した直後には常にみられた。頭部が過渡的に回転した際に生じる眼振においても急速相は優位であった。

謝 辞

帝京大学医学部耳鼻咽喉科の鈴木淳一教授に御議論いただいた。又同上吉本裕助教授には、御議論、御校閲をたまわった。ここに深く感謝いたします。

参 考 文 献

- 1) Bárány, R.: Zur Klinik und Theorie des Eisenbahnnystagmus. *Acta otolaryng.*, 3: 260-265, 1920.
- 2) Bond, H. W. and Ho, P.: Solid miniature silver-silver chloride electrodes for chronic implantation. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 28: 206-208, 1970.
- 3) Chun, K. S. and Robinson, D. A.: A model of quick phase generation in the vestibuloocular reflex. *Biol. Cybernetics*, 28: 209-221, 1978.
- 4) Collins, W. E., Schroeder, D. J., Rice, N., Mertens, R. A., and Kranz, G.: Some characteristics of optokinetic eye-movement patterns: A comparative study. *Aerospace Med.*, 41: 1251-1262, 1970.
- 5) Donaghy, M.: The cat's vestibulo-ocular reflex. *J. Physiol.*, 300: 337-351, 1980.
- 6) Donaghy, M.: The contrast sensitivity, spatial resolution and velocity tuning of the cat's optokinetic reflex. *J. Physiol.*, 300: 353-365, 1980.
- 7) Evinger, C., and Fuchs, A. F.: Saccadic, smooth pursuit, and optokinetic eye movements of the trained cat. *J. Physiol.*, 285: 209-229, 1978.
- 8) Hammond, P., and Mackay, D. M.: Differential responsiveness of simple and complex cells in cat striate cortex to visual texture. *Exp. Brain Res.*, 30: 275-296, 1977.
- 9) 浜田隆史：舌つき出し運動を用いたネコの固視制御
医用電子と生体工学, 18: 49-52, 1980.
- 10) Honrubia, V., Scott, B. J., and Ward, P. H.: Experimental studies on optokinetic nystagmus: I Normal cats. *Acta Otolaryng.*, 64: 388-402, 1967.
- 11) Hood, J. D., and Leech, J.: The significance of peripheral vision in the perception of movement. *Acta Otolaryng.*, 77: 72-79, 1974.
- 12) 日本平衡神経科学会（編）：平衡機能検査の手引き, 120-129 南山堂, 1976.
- 13) Palmer, L. A. and Rosenquist, A. C.: Visual receptive fields of single striate units projecting to the superior colliculus in the cat. *Brain Res.* 67: 27-42, 1974.
- 14) Ter Braak, J. W. G., Untersuchungen über optokinetischen Nystagmus. *Arch. Neerl. Physiol.* 21: 309-376, 1936.

Abstract

Cats with restricted head motion faced a large screen on which a visual noise pattern was projected and moved in a horizontal direction at a rate of 1.5-17 deg./sec. Horizontal electro-oculogram showed strongly elicited optokinetic nystagmus. Immediately after the direction of the stimulus motion was changed, almost every amplitude of the quick phases predominated slightly over those of the slow phases. Therefore, the average eye position shifted gradually in the direction of the quick phases up to the normal limitation of eye movements. The predominance of quick phases like this could be observed irrespective of the spatial or temporal patterns of the stimulations, and also in nystagmus during head rotations.