

前庭動眼反射, 視機性反射, 滑動性運動を 統合した眼球運動制御モデル

会 員 若松秀俊 (東京医科歯科大学)
会 員 張 曉林 (東京医科歯科大学)

Optical Axis Control System as Unification of Reflex and Pursuit Eye Movements

Hidetoshi WAKAMATSU (Tokyo Medical and Dental University)
Xiaolin ZHANG (Tokyo Medical and Dental University)

Abstract In order to realize basic optic axis movements, by which a moving target can be caught in a central pit of retina, an oculomotor mathematical model is developed for horizontal movements of a head and an eyeball. An image signal from retina and an acceleration signal from semicircular ducts are used as control inputs to muscles of eyeball to realize appropriate eye movements taking into account the displacement of a head rotation. Reflex eye movements and smooth pursuit as autokinesis are discussed with consideration of their control performances which lead to automatic cooperation of an appropriate control system according to the movement types of a target. The optic axis is controlled by a unified eye movement system which is synthesized on the basis of various biological facts. It has a flexible dynamics characterized by variable parameters which imply anatomical structure and physiological mechanism given by the change of synaptic conductivities in flocculus. The basic physiological facts are presented under the corresponding anatomical and physiological conditions given by appropriate changes of mathematical description of the proposed model.

キーワード：眼球運動モデル, 視軸制御システム, 前庭動眼反射, 視機性反射, 滑動性運動.

1. まえがき

生体の運動系は変化する内外の環境のなかで合目的な運動を行うために、自らの機構を柔軟に変化させる能力を備えている。生理学的事実の解明とともにシステム工学的立場から、その制御機構と機能に関心が寄せられている。そのなかにあつて、視覚認識能力を支えている視軸調節運動は視標と頭部の動きの種々の組み合わせに対して網膜の中心窩で視標を捉えることのできる巧妙な調節運動からなっている。この運動は衝動性 (saccade), 前庭動眼反射 (vestibuloocular reflex; VOR), 視機性反射 (optokinetic reflex), 滑動性 (smooth pursuit), 輦轉性 (vergence) などの眼球運動の組み合わせにより、環境や自らの構造的変化や生理的变化に柔軟に対応して精密に制御されるものと考えられている。近年になって、この眼球運動調節の制御機構とそこで行われている制御に関して、シミュレーションなどを用いた様々な研究がなされており、数多くの眼球運動システムモデルが提案されている^{(1)~(8)}。しかし、従来の研究では限定した眼球運動についての言及が多く、各種の眼球運動の干渉や協同運動に対する検討は少ない。

本研究では、上記の個々の生理的 eyeball 運動を統合的に実現するために、基本的な単眼の水平方向の運動のみ可能な眼球運動に限定し、視標の動きと頭部の運動に応じて自律的で連携可能な視軸制御を行い、得る眼球運動系について考える。

ところで個々の眼球運動制御系は共通の経路をもつ分離不可能な構造からなっており、制御系の動作が外乱や内部パラメータの微小な変動の影響を受け動作が劣化してもなおかつ制御性が維持できるように働くと考えられる。

しかし、長期的に見れば、シナプスの結合度の変化による電気伝導度の違いにより適正な動作をするように特性を変える能力を備えている。すなわち、制御性能を評価して修正するための経路が解剖学的に存在し、また生理学的にもその機能が確認されている。

本論文では互いに密接な関係で結ばれている前庭動眼反射、視機性反射、滑動性運動のみに注目し、統合的な眼球運動の数学モデルを提案する。そして生理学的にも解剖学的にも合致する数学的論理体系をもつ眼球制御システムを構築する。そしてシミュレーション実験により制御システムの動特性および周波数特性を検討し、従来の研究と関連づけて眼球運動で見られる種々の生理的現象がモデルに条件を設定することにより得られる特性として表現可能であることを示す。

2. 眼球運動モデルの構築

眼球運動は前述のように衝動性、前庭動眼反射、視機性反射、滑動性、輦轉性運動などからなる。しかしながら、輦轉性運動はごく少数の動物しか見られないこと、また、単眼モデルを扱うので、ここではこの運動を考慮しない。なお、衝動性眼球運動は比較的独立した運動なので、議論を単純化するために本論文では考慮しないものとする。したがって以下では、これまでの前庭動眼反射モデル⁽⁹⁾を基礎に、視機性反射と滑動性運動を加え、神経生理学的的見解を基にして、生理学的実験事実とよりよく合致する眼球運動のモデルを提案する。

2.1 視軸調節のメカニズム 視標と頭部の動きがあつても網膜の中心窩で視標を捉えることのできる視軸調節運動は種々の生理的 eyeball 運動の組み合わせによる。本論文では、視機性反射と滑動性運動をまとめて視運動眼

球運動 (Optokinetic eye movement) と呼び、図1に示すような前庭加眼反射と視運動性眼球運動により構成される基本的な視軸調節の構造を考えた。

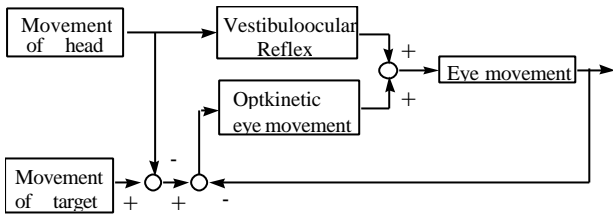


図1 眼球運動機構の概念図
Fig.1 Outline of an oculomotor function

まず、眼球運動のメカニズムを図2の模式図に従って、水平方向のみの運動について概略説明する。通常、水平方向の前庭加眼反射経路は、内耳の水平半規管(horizontal canal; HC) 前庭核(vestibular nucleus; VN) 動眼運動核(oculomotor nucleus; OMN) 内直筋(medial rectus; MR)^{†1}という前向き経路からなる。これに、水平半規管 HC 苔状線維(mossy fibers; mf) 小脳片葉(flocculus; FL)の経路で生成される信号が前庭核 VN に加わる。視運動性眼球運動の場合も網膜(retina; R) 視蓋前域(preteectum; PT) 橋被蓋網様核(nucleus reticularis tegmenti pontis; NRTP) 前庭核 VN 動眼運動核 OMN という経路が存在する。この場合も網膜 R 視蓋前域 PT 橋被蓋網様核 NRTP 苔状線維 mf 小脳片葉 FL という制御経路で生成される信号が前庭核 VN で加わる。両運動とも苔状線維 mf から前庭小脳 FL に入る経路の信号がプルキンエ細胞(Purkinje's cell; Pc)で伝達量を調節することによって学習が行われていると考えられる⁽⁸⁾⁻⁽¹⁴⁾。

プルキンエ細胞の伝達量を制御する視覚信号は、網膜 R 視蓋前域 PT 下オリブ核(inferior olive; IO)の後帽(dorsal cap)を経由して、登上線維(climbing fibers; cf)から小脳片葉 FLに入る。

これまでの生理学的実験の結果より⁽¹¹⁾⁻⁽¹⁴⁾、網膜からは二種類の信号の出力が考えられる。一つは網膜誤差信号であり、これが滑動性眼球運動の制御信号になる。もう一つの信号は眼球が捉える視標の速度信号であり、視機性反射眼球運動の制御信号である。これらを考慮して、図2の前庭加眼反射の経路にゲインを G_h に設定する。また、視運動性眼球運動の経路のゲインを G_o と G_s に設定する。

したがって、前庭加眼反射のゲイン G_h は

$$G_h = + \dots \dots \dots (1)$$

と表される。また、視機性眼球運動のゲイン G_o は

$$G_o = + \dots \dots \dots (2)$$

と表される。さらに、滑動性眼球運動のゲイン G_s は

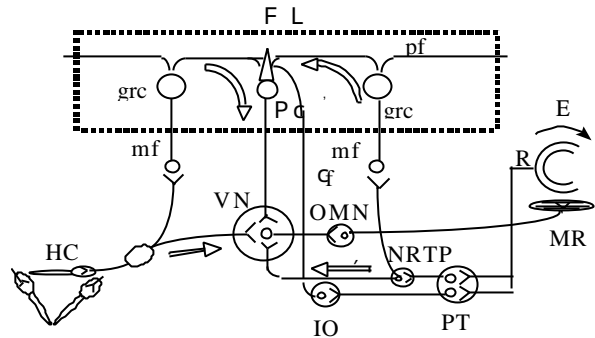


図2 眼球運動の神経経路の概略
Fig.2 Outline of neural paths for eye movements

$$G_s = + \dots \dots \dots (3)$$

と表される。

ここで、 G_h , G_o , G_s は定数であり、 K_e , T_n は学習によって変化するパラメータである。すなわち、登上線維 cf によって伝達される網膜からの信号はプルキンエ細胞の伝達特性を変化させる効果をもつ⁽⁸⁾⁽¹⁰⁾⁽¹³⁾⁽¹⁴⁾。

ただし、本論文では、眼球運動システムの学習機能についてはとくに言及せずに、 G_h , G_o , G_s はモデルの中で定数として考える^{†2}。

2.2 眼球運動の数学モデル

水平半規管 HC からの出力信号は頭部回転速度に不完全積分を施した速度信号である。前庭核から動眼神経核の間に水平眼球運動の命令に関する不完全積分器の存在は従来の研究で実証されている⁽⁹⁾⁽¹²⁾。

これらの不完全積分器と前節で述べた神経経路のゲインを図1のモデルに取り入れるることによって、図3に示す眼球運動のモデルが得られる。

ただし、 $H_p(s)$ は頭部の回転角度、 $O_a(s)$ は頭部の中心軸に対する視標の絶対回転角度、 $O_r(s)$ は頭部に対する相対角速度、 $H_v(s)$ は水平半規管の出力、 $E(s)$ は視軸位置、

$\Delta(s)$ は網膜誤差の出力である、 $\Omega_e(s)$ は網膜角速度信号で、視機性反射運動の入力信号である。また、 K_e は環境変化係数と定義し、正常な眼球で視標を見るときこの係数は1であり、プリズムなど視標の位置を拡大縮小してみるとこの係数は変化する。例えば2倍プリズムの装着時は2であり、逆転プリズムの場合は-1である。眼球が固定した視標を追従するとき、眼球の回転は頭部回転方向と逆になるので、図3では $H_p(s)$ に-1 を乗じて頭部回転の入力信号とする。議論を簡単にするために、本論文ではモデルの頭部回転入力信号 $H(s)$ を $H_p(s)$ の代わりに用いる。すなわち、 $H(s) = -H_p(s)$ である。

図3から次式を誘導することができる。

$$E(s) = [(a+b) \frac{T_v s^2}{sT_v + 1} H(s) + (g+d)se(s) + (l+r)e(s)] \frac{sT_n T_e + T_e + T_n}{(sT_n + 1)(sT_e + 1)}$$

^{†1} 前庭核 外転神経核 外直筋という前向きの経路もあるが、その役割は内直筋と同様なので、本論文では便宜上考慮しないとする。

^{†2} 長時間(数週間)かけて係数を修正することによって学習が行われるので、短時間で応答特性を見る場合には、各係数を定数とみなすことができる。

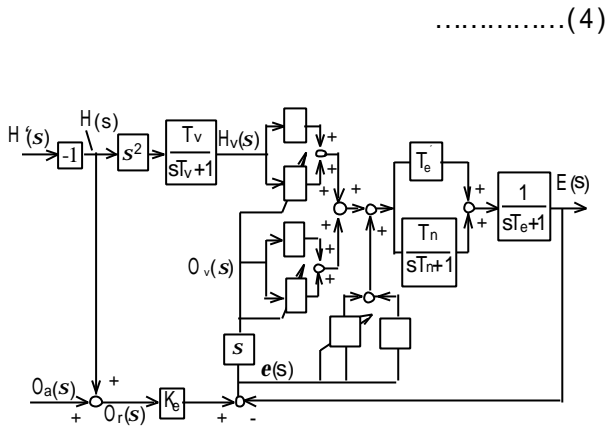


図3 眼球運動モデル
Fig.3 A model of eye movement.

図3に示す直達項係数 T_e' の値(0.2sec)は眼筋応答の時定数 T_e と一致する⁽⁹⁾。また, 不完全積分器の時定数 T_n は16~20secであるので⁽⁹⁾, $T_n \gg T_e'$ が成立する。したがって, 式(4)を次式によって近似することが可能で, 図3より簡略化した図4が得られる。

$$E(s) = [(a+b) \frac{T_v s^2}{sT_v+1} H(s) + (g+d)s e(s) + (I+r)e(s)] \frac{T_n}{(sT_n+1)} \dots\dots\dots(5)$$

$$e(s) = K_e O_r(s) - E(s) \dots\dots\dots(6)$$

$$G_n = +, G_o = +, G_s = + \dots\dots\dots(7)$$

を式(5)に代入すると

$$E(s) = \frac{G_h T_n T_v s^2 H(s)}{(T_v s+1)[(1+G_o)T_n s + G_s T_n + 1]} + \frac{[G_o s + G_s] T_n K_e O_r(s)}{(1+G_o)T_n s + G_s T_n + 1} \dots\dots\dots(8)$$

を得る。式(8)の第1項は視標が頭部に対して相対的に静止している場合の頭部回転に対する眼球回転位置の応答特性を表す。第2項は頭部が静止している場合の頭部に対する視標の相対的な回転角に対する眼球位置の応答特性である。

さらに

$$O_r(s) = O_a(s) + H(s) \dots\dots\dots(9)$$

をこの式に代入し, 整理すると次式を得る。

$$E(s) = \frac{(G_h + G_o K_e) T_n T_v s^2 + [G_s T_v + G_o] K_e T_n s + G_s T_n K_e}{(T_v s+1)[(1+G_o)T_n s + G_s T_n + 1]} H(s) + \frac{(G_o s + G_s) T_n K_e}{(1+G_o)T_n s + G_s T_n + 1} O_a(s) \dots\dots\dots(10)$$

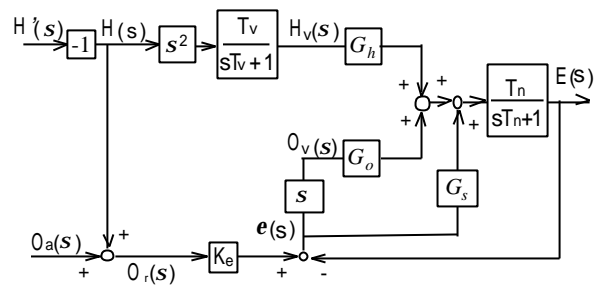


図4 簡略化した眼球運動モデル
Fig.4 A simplified model of eye movement.

式(10)の第1項は視標が静止している場合の頭部回転運動に対する眼球回転角の応答特性である。第2項は頭部が静止する場合の視標の頭部中心軸回りの絶対角度に対する眼球位置の応答特性を表す。

3. 眼球運動モデルの動特性

本章では, 提案した反射性眼球運動の数学モデルの動特性を解析して, 従来の研究で得られている生理学的事実と比較する。ただし, 本モデルは衝動性眼球運動を考慮していないので, このモデルの出力に当たる眼球の回転角度には制限を設けていない。すなわち, 眼球は360°以上回転できるという生理的には不自然な設定になる¹³。それゆえ, 眼振の生理学実験と比較するときは, 緩徐相のみを用いて, 本モデルの速度応答と比較することになる。また, 視標の追従に関しては, 回転ドラムの模様を視標とし, 眼球が衝動性運動を起こしながらその模様を順番に追従するような場合に限定して考察する¹⁴。

【シミュレーション1】 まず, 正常なサルを想定する。無制限に視標¹⁵が静止し, 頭部のみ回転させるときの応答を見る¹⁶。この場合は, $O_a(s) = 0$ であり, 式(10)は次式のように簡略化することができる。

$$E(s) = \frac{(G_h + G_o K_e) T_n T_v s^2 + [G_s T_v + G_o] K_e T_n s + G_s T_n K_e}{(T_v s+1)[(1+G_o)T_n s + G_s T_n + 1]} H(s) \dots\dots\dots(11)$$

頭部の回転運動を図5の破線のように設定する。すなわち, 時刻 $0 \sim T_s$ の間に角加速度 A_s で加速する。時刻 $T_s \sim T_c$ の間は一定速度に保つ。 $T_c \sim T_e$ の間は角加速度 A_e で減速する(実験では $T_s=2\text{sec}$, $T_c=12\text{sec}$, $T_e=14\text{sec}$ であり, $A_s=-A_e=180 \text{ deg/sec}$ である)。この場合, 式(11)から, 図5の実線のような眼球運動の応答が得られる。ただし, ここ

¹³ シミュレーション実験では回転角が360°を越える場合がある。この現象は生理的には非現実的と相当する。

¹⁴ この場合, 衝動性眼球運動が無視し, 眼球は同一の視標を360°を越える追従が可能であると考えられる。

¹⁵ 視標が無制限の場合, 眼球と頭部防と同じ中心軸で回転するとみなすことができる。

¹⁶ ここでは主としてサルについて考えるが, 基本的には他の動物(ネズミ, ウサギ, モルモット, ネコなど)についても同様に考えられる。

では, 正常なサルを想定して, $G_h = 1; G_o = 1; G_s = 5;$
 $K_e = 1$ とし, $T_v = 10 \text{ sec}; T_n = 20 \text{ sec}$ とする⁽⁹⁾.

図5から分かるように, 提案したモデルでは破線のような入力に対し, 視運動加眼求運動と前庭加眼反射の協調制御が行われ, より良い応答特性が得られる.

[シミュレーション2] 眼球運動の正常なサルを想定して 層の中でシミュレーション1と同じ頭部回転運動を与えたときの眼求運動応答を検討した. この場合, 視運動性眼球運動は起こらない. すなわち, $e(s) = 0$ である. したがって, 式(5)から次式が得られる.

$$E(s) = G_h \frac{T_v T_n s^2}{(sT_v + 1)(sT_n + 1)} H(s) \quad \dots\dots\dots (12)$$

上式の応答特性を図6に示す 図6の角速度応答特性から分かるように, 前庭核と動加眼核の間に不完全積分器が存在するので, 眼振の緩徐相の角速度が徐々に低下する. この特性は生理学的実験と一致する⁽⁹⁾.

[シミュレーション3] 眼球運動の正常なサルを想定して 無限遠の視標が頭部と同じ角速度で回転する場合の眼球運動加眼特性を求める. 頭部と視標の回転角速度はシミュレーション1と同じ設定とする. この場合 $O_r(s) = 0$ なので, 式(8)から次式が誘導できる.

$$E(s) = \frac{G_h T_v T_n s^2}{(T_v s + 1)[(1 + G_o)T_n s + G_s T_n + 1]} H(s) \quad \dots\dots\dots (13)$$

図7は式(13)の応答特性を示す 比較し易くするために, 図7では視軸の位置は絶対位置とする. すなわち, 実線は $E(s) - H(s)$ の軌跡である. 前庭加眼反射の働きで, 応答の初期には視軸が視標から一旦離れてその後視標を追従する¹⁷. すなわち, この場合の前庭加眼反射は視標の追従に悪影響を及ぼすことになる. この応答特性も生理学実験の結果と一致する⁽¹²⁾.

[シミュレーション4] 前庭が破壊された直後のサルを想定する¹⁸. 他の条件についてはシミュレーション1と同じとする. この場合, $H_v(s) = 0$ であり, 式(8)から

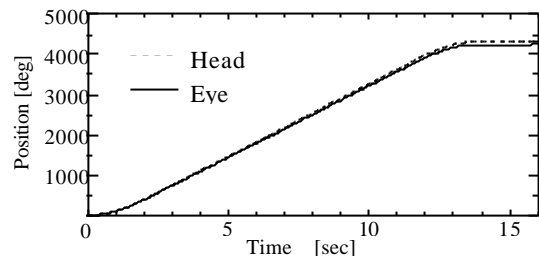
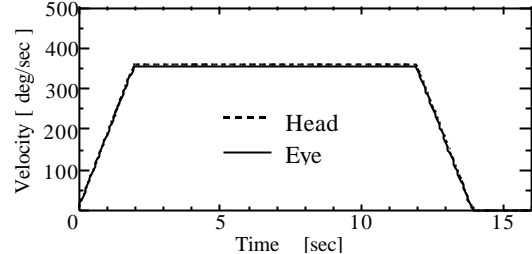
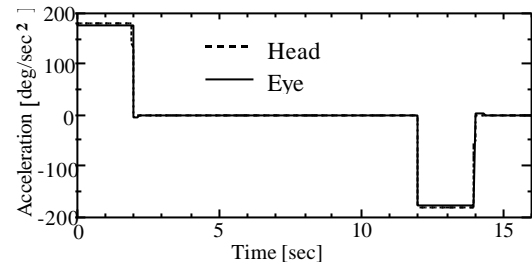


図5 正常時の眼球運動モデルの応答特性
 Fig.5 characteristics of the eye movement model in normal state

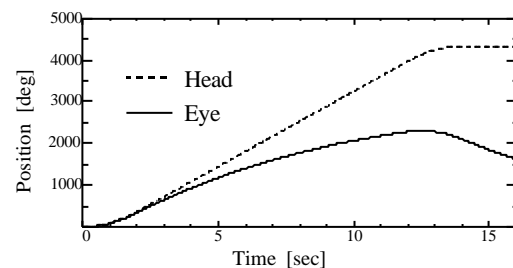
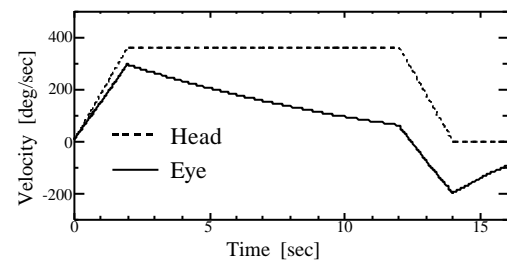
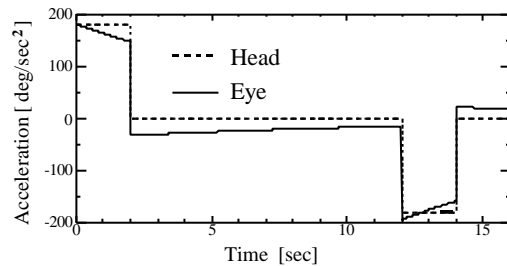


図6 眼球運動モデルの前庭加眼反射の応答特性 (前庭性眼振)
 Fig.6 Characteristics of the model in VOR (vestibular nystagmus)

¹⁷ 頭部と視標が一定の速度で回転するとき, 視軸は初期誤差を保ちながら視標を追従する.

¹⁸ 前庭が破壊されると適応機能が働いて, 約2ヶ月経過すると前庭加眼反射の主な機能を視覚性反射が代替することになるので, 前庭破壊直後のサルを用いる必要がある.

これまでの研究では、視運動性眼振の快速期は網膜の中心窩で視標を追わなくても生じる眼振であり（例えば、

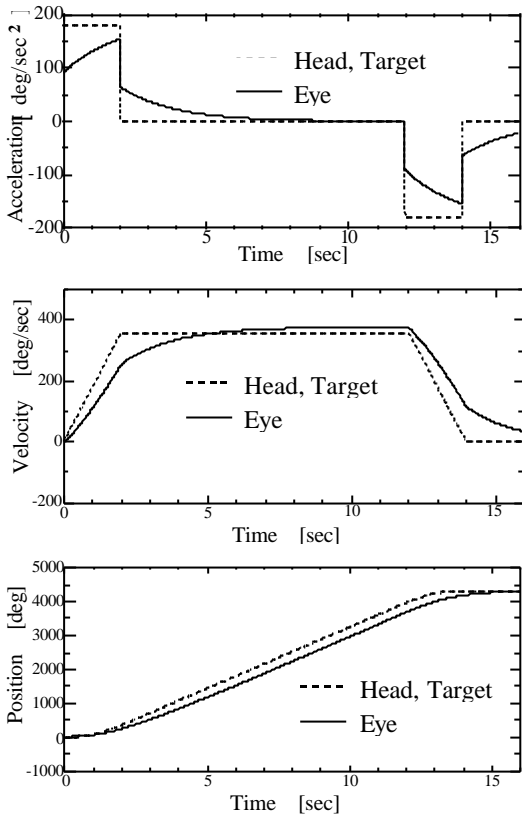


図7 視標と頭部が同じ速度で回転するときの眼球運動モデルの応答特性

Fig.7 Characteristics of the model while a target and a head rotate at same angular velocity

次式が成立する。

$$E(s) = \frac{(G_o s + G_s) T_n K_e O_r(s)}{(1 + G_o) T_n s + G_s T_n + 1} \quad \dots\dots\dots(14)$$

図8の応答特性から分かるように、前庭が破壊されると、眼球の応答特性は劣化する。特に高域の応答が劣化する。この結果も生理学的実験結果と一致する⁽¹²⁾。

【シミュレーション5】頭部を固定した正常なサルについて、視標の高速回転時に視運動性眼振を引き起こす場合の眼球運動特性を検討する。この場合、 $H(s) = 0$ であるので、式(10)より次式が求められる。

$$E(s) = \frac{(G_o s + G_s) T_n K_e O_a(s)}{(1 + G_o) T_n s + G_s T_n + 1} \quad \dots\dots\dots(15)$$

視標の回転角速度を図9の破線のように設定する。すなわち、時刻0で視標の角速度が0から100deg/secに立ち上がり、0~20secの間はこの角速度を保ち、20sec時点で速度が0に戻るとする。図9の実線はその応答特性である。

生理学的実験により、視運動性眼振は風、応答成分（以下、緩速部）と速い応答成分（以下、快速部）を含むことが分かっている⁽¹²⁾。図9の応答特性も、この事実とほぼ一致する。

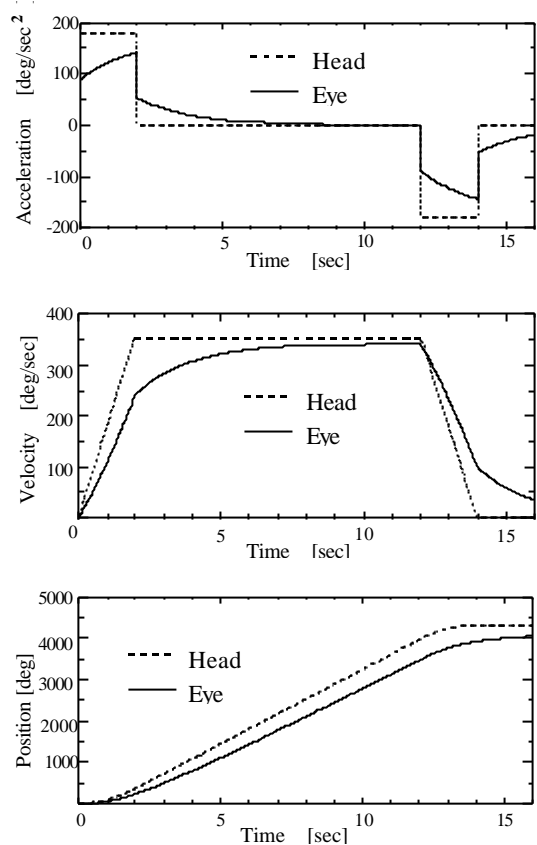


図8 前庭破壊直後の眼球運動モデルの応答特性
Fig.8 Characteristics of the model shortly after vestibule has been destroyed.

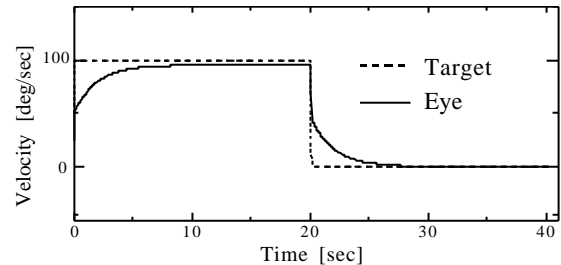


図9 眼球運動モデルの視運動性運動の応答（視運動性眼振； $G_o=1, G_s=1, K_e=1$ ）

Fig.9 Characteristics of the model in optokinetic eye movement (optokinetic nystagmus; $G_o=1, G_s=1, K_e=1$)

新生児でも起こる）、緩速期は中心窩で視標を追うことによって生じる眼振であると推測されている⁽¹²⁾。すなわち、快速期は視機性反射であり、緩速期は動性運動であると考えられる。ただし、生理学的実験では視運動性眼振の両部分を分離して実験することが困難である。そこで、提案した眼球運動モデルを用いて、この現象を以下のシミュレーション実験により説明する。

【シミュレーション6】視機性反射のみを考える場合は、 $H(s)=0, G_s=0$ とすることができる。このとき、式(10)から

$$E(s) = \frac{G_o T_n K_e s O_a(s)}{(1 + G_o) T_n s + 1} \dots\dots\dots(16)$$

が得られる.

式(16)を用いてシミュレーション5と同じ視覚刺激に対する応答特性を図10に示す.

視標の速度がステップ状に変化する場合, すなわち $sO_a(s) = 1/s$ の場合, 眼球の初期時点の角速度は初期値定理を用いて式(16)から以下のように求められる.

$$\lim_{t \rightarrow 0} E(t) = \lim_{s \rightarrow \infty} \frac{s^2 G_o T_n K_e s O_a(s)}{(1 + G_o) T_n s + 1} = \lim_{s \rightarrow \infty} \frac{G_o T_n K_e s}{(1 + G_o) T_n s + 1} = \frac{G_o K_e}{1 + G_o} \dots\dots\dots(17)$$

正常の場合の環境変数は $K_e=1$ なので, この初期時点の角速度は G_o の値によって定まる. すなわち, 視機性反射のゲインを $G_o=1^{+9}$ とすると, 視機性反射の眼球運動の角

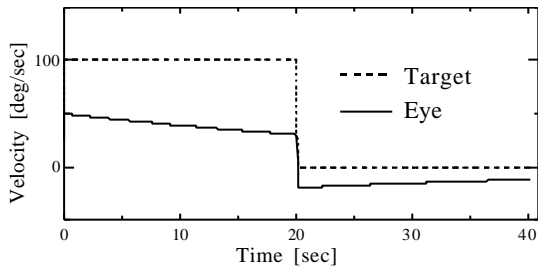


図10 眼球運動モデルの視機性反射の応答 (視運動性眼振の快速部; $G_o=1, K_e=1$)

Fig.10 Characteristics of the model in optokinetic reflex. (rapid component of optokinetic nystagmus; $G_o=1, K_e=1$)

速度の初期値は視標の角速度の半分である. G_o が無限大に近づくとき, 快速部の初期値は目標値とほぼ等しくなる. この場合, 図9の緩速部が現れなくなる⁺¹⁰.

[シミュレーション7] 滑動性運動のみ考える場合 $H(s)=0, G_o=0$ とすることができ, 式(10)から

$$E(s) = \frac{G_s T_n K_e O_a(s)}{T_n s + G_s T_n + 1} \dots\dots\dots(18)$$

が得られる. 図11は式(18)から得られる眼球の角速度応答である. 同図の特性は生理的実験の視運動性眼振の緩速部の特性と一致する. すなわち, 視運動性眼振の緩速部は網膜誤差信号を用いたフィードバック制御の結果であると考えられる.

⁺⁹ G_o の値は種別によって多少違うが, ここでは1とした.

⁺¹⁰ これまでの研究には, この種の実験は見られぬが, 本モデルからこのような結論が得られる.

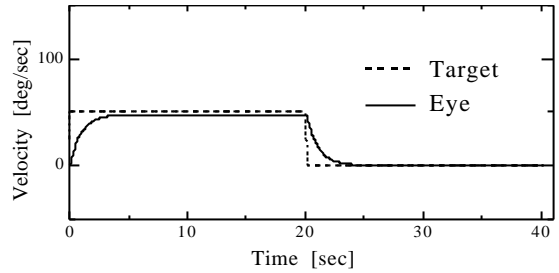


図11 眼球運動モデルの滑動性眼球運動の応答 (視運動性眼振の緩速部; $G_s=1, K_e=1$)

Fig.11 Characteristics of the model in smooth pursuit. (slow component of optokinetic nystagmus; $G_s=1, K_e=1$)

4. 眼球運動モデルの周波数特性

この章では眼球運動モデルに含まれている前庭加眼反射, 視機性反射, 滑動性眼球運動を分離して, それぞれの周波数特性を検討し, 最後にモデル全体の周波数特性について検討する.

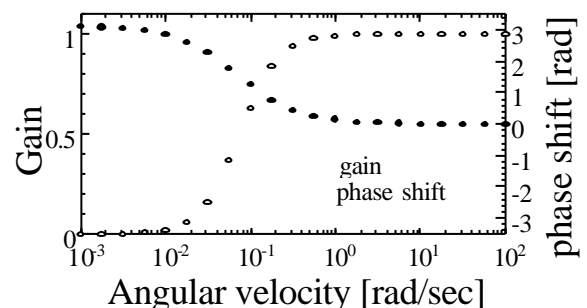
4.1 前庭動眼反射の周波数特性 前庭加眼反射のみを考える場合は, 図4において, $G_o = G_s = 0$ であるから式(8)より次式を得る.

$$E(s) = \frac{G_h s^2 H(s)}{(s + 1/T_v)(s + 1/T_n)} \dots\dots\dots(19)$$

このとき, 周波数伝達関数は

$$\begin{aligned} \frac{E(j\omega)}{H(j\omega)} &= \frac{-G_h \omega^2}{(1/T_v + j\omega)(1/T_n + j\omega)} \\ &= \frac{G_h \omega^2}{(1/T_v^2 + \omega^2)(1/T_n^2 + \omega^2)} \left[\left(\omega^2 - \frac{1}{T_v T_n} \right) + \left(\frac{1}{T_v} + \frac{1}{T_n} \right) j\omega \right] \end{aligned} \dots\dots\dots(20)$$

である. その周波数特性を図12に示す. 同図から分かるように, 前庭加眼反射では, 低域の信号に対する応答は鈍く, 高域の信号に対しては理想的な応答特性を示す. すなわち, 低域ではゲインが0に近く, 頭部運動の入力信号 $H(s)$ に対する位相推移が 180° に近い. 高域ではゲインがほぼ1であり, 位相推移も 0° になる. なお, ゲインが1, 位相推移が 0° は, 眼球は頭部回転と同じ速度で逆の方向へ回転することを意味する.



の様相を呈していることが分かる。すなわち、低速移動する視標には滑らかに追従することができるが、高速移動する視標には追従性が劣化する。

図12 前庭加重眼反射の周波数特性
($G_h=1, K_e=1$)

Fig.12 Frequency response of VOR model ($G_h=1, K_e=1$).

4.2 視機性反射の周波数特性 視機性反射のみを考慮する場合は $G_h=G_s=0$ であるので、式(8)より

$$E(s) = \frac{G_o T_n K_e O_r(s)}{(1+G_o)T_n s + 1} \dots\dots\dots(21)$$

が得られる。式(21)から視機性反射運動の周波数伝達関数は

$$\frac{E(j\omega)}{O_r(j\omega)} = \frac{G_o T_n K_e j\omega}{(1+G_o)T_n j\omega + 1} = \frac{G_o K_e \omega}{(1+G_o)\omega^2 + 1/T_n^2} \left[(1+G_o)\omega + \frac{1}{T_n} j \right] \dots\dots\dots(22)$$

である。上式から図13に示す視機性反射の周波数特性が得られる。図13はこの運動が前庭加重眼反射の場合と類似の周波数特性を備えていることを示している。すなわち、高域の信号に対してゲインが大きく、位相推移が 0° 、低域の信号に対してゲインが小さく、位相推移は大きいである。

ただし、視機性反射のゲインは1より小さく、 $G_o=1$ の場合、高域では0.5になり、 G_o の増大とともにゲインは1に近づく。前庭部を破壊した場合には、小脳の学習機能が働いて、 G_o の値が大きくなり、ゲインが1に近づくので、前庭の機能を代償することができる。この現象は生理学的実験によっても実証されている⁽¹²⁾。

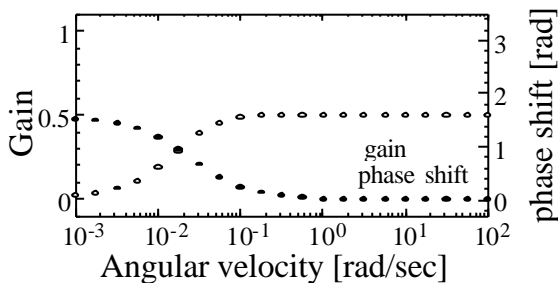


図13 視機性反射の周波数特性
($G_o=1, K_e=1$)

Fig.13 Frequency response of optokinetic reflex model ($G_o=1, K_e=1$).

4.3 滑動性眼球運動の周波数特性 滑動性運動のみを考える場合、図4において $G_h=G_o=0$ に相当するので、式(8)にこれらの値を代入することにより次式を得る。

$$E(s) = \frac{G_s T_n K_e O_r(s)}{T_n s + G_s T_n + 1} \dots\dots\dots(23)$$

上式の周波数伝達関数は

$$\frac{E(j\omega)}{O_r(j\omega)} = \frac{G_s K_e T_n}{j\omega T_n + G_s T_n + 1} = \frac{G_s K_e}{(G_s + 1/T_n)^2 + \omega^2} (G_s + 1/T_n - j\omega) \dots\dots\dots(24)$$

である。その周波数特性を図14に示す。同図から滑動性眼球運動は前庭加重眼反射及び視機性反射の周波数特性と逆

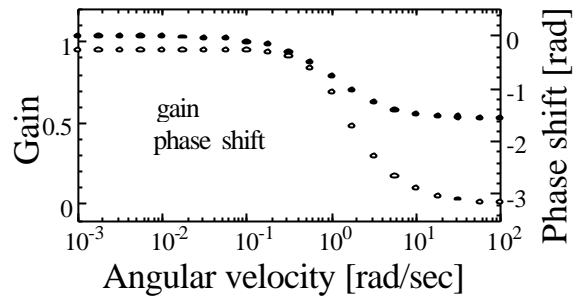


図14 滑動性眼球運動の周波数特性
($G_h=1, K_e=1$)

Fig.14 Frequency response of smooth pursuit model ($G_h=1, K_e=1$).

4.4 視運動性眼球運動の周波数特性 視運動性眼球運動の周波数特性は頭部を固定し、視覚信号のみの刺激により得られる特性である。すなわち、視機性反射と滑動性運動が同時に働くときの周波数特性である。この運動は図4において $H(s)=0$ に相当するので式(8)より

$$E(s) = \frac{[G_o s + G_s] T_n K_e O_r(s)}{(1+G_o)T_n s + G_s T_n + 1} \dots\dots\dots(25)$$

が得られる。このとき、周波数伝達関数は

$$\frac{E(j\omega)}{O_r(j\omega)} = \frac{G_o T_n K_e j\omega + G_s T_n K_e}{(1+G_o)T_n j\omega + G_s T_n + 1} \dots\dots\dots(26)$$

であり、図15に示す周波数特性が得られる。同図から分

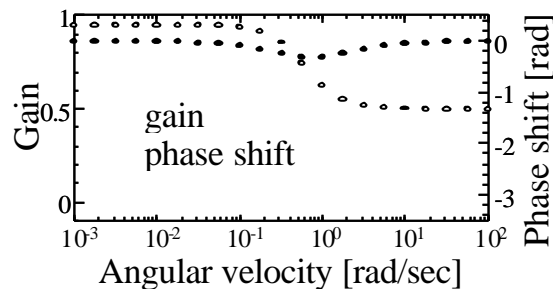


図15 視運動性眼球運動の周波数特性
($G_h=0.8, G_o=0.2, K_e=1$)

Fig.15 Frequency response of optokinetic eye movement model ($G_h=0.8, G_o=0.2, K_e=1$).

かるように位相推移は全領域にわたって 0° に近い値になる。ゲインは低域で1であるが、高域では視機性反射のゲインとほぼ同じになる。高域のゲインの不足は高速に移動する視標を追従できないことを意味する。頭部回転運動する場合はこのゲインの不足分は前庭加重眼反射に依存すると考えられる。

4.5 眼球運動モデル全体の周波数特性 議論を簡

単にするために、ここでは視標を固定し、頭部のみを回転運動させる場合の周波数特性を検討する。このとき、 $O_a(s) = 0$ であり、式(10)から次式を得る、

$$E(s) = \frac{(G_h + G_o K_e) T_v T_n s^2 + [G_s T_v + G_o] K_e T_n s + G_s T_n K_e}{(T_v s + 1)[(1 + G_o) T_n s + G_s T_n + 1]} H(s) \quad \dots\dots\dots(27)$$

式(27)より周波数伝達関数は

$$\frac{E(j\omega)}{H(j\omega)} = \frac{(G_h + G_o K_e) T_v T_n \omega^2 + [G_s T_v + G_o] K_e T_n j\omega + G_s T_n K_e}{(T_v j\omega + 1)[(1 + G_o) T_n j\omega + G_s T_n + 1]} \quad \dots\dots\dots(28)$$

である。上式を用いて、図16のような周波数特性が得られる。同図から分かるように全領域にわたって、ゲインは1であり、位相推移は0°である。すなわち、視標が固定されて前庭加重眼反射、視機性反射と滑動性運動が同時に働くとき、理想的な周波数応答特性が得られる^{†1)}。

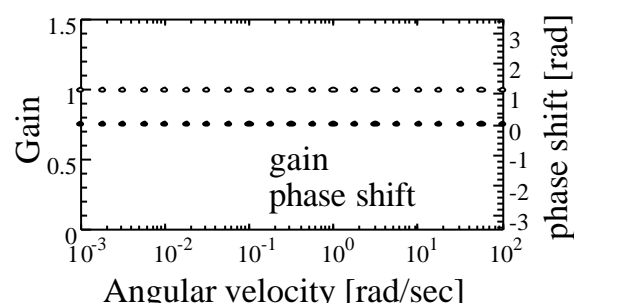


図16 全モデルの周波数特性
($G_h=1, G_o=1, G_s=1$)
Fig.16 Frequency response of the whole model (G_h=1, G_o=1, G_s=1).

5. 結論

本モデルを用いた動特性および周波数特性の分析から眼球運動は一つの制御システムにより調節されていると考えて妥当である。すなわち、前庭加重眼反射、視機性反射、滑動性運動を問わず、すべてこの一つの制御システムの特定期間下の制御特性として現れたものである。前庭を破壊したり、暗室の条件を与えて眼球運動の実験を行うような、一部の制御入力信号を強制的に遮断する場合を除くれば、前庭加重眼反射、視機性反射、滑動性運動は常にしかも同時に存在することが推測される。したがってこれらの眼球運動パターンの違いは、視標の動きと環境に依存する入力の違いにより生じた現象と考えられる。

6. おわりに

本論文で提案した眼球運動モデルは前庭加重眼反射、視機性反射、滑動性運動を統合したモデルである。これによって、各種の運動の単独の特性のみならず、それらの干渉や統合した運動特性を生理学的実験事実と比較検討するこ

とが可能になった。また、本モデルを構築し、特性を検討するなかで、未だ説明できていない異常な眼球運動機構の構造や特性を推測することが可能になった。しかしながら、眼球全体の特性を検討するには、さらに滑動性眼球運動、回転性運動も本モデルに組み込み、実際の眼球運動制御システムに近いモデルを構成する必要がある。

なお、眼球運動モデルに学習機能を追加し、その制御システムが環境の変化に適応できる機能を与えることによって、たとえば高度な人工的な視覚機能などを工学的に実現するための基礎としたり、眼球運動疾患の診断など多領域にわたる応用が可能である。

参考文献

- (1) 若松秀俊, 桑野守晶, 須田治彦: "ニューラルネットワークを用いた制御規則の自動選択による眼球運動模擬システム", 電気学会論文誌C, Vol.114, No.10, pp.1024~1030(1994).
- (2) H.Wakamatsu, M.Kuwano and H.Suda: "Realization of physiological eye movements by automatic selection of control laws using artificial neural network", Proc. 3rd Int. Conf. Artif. Neur. Net. pp.113-117 (1993).
- (3) M.Kawato, H.Gomi: "The cerebellum and VOR/OKR learning models. Trends in Neurosci. 15(11):445-53(1992).
- (4) H.Gomi, M.Kawato: "Adaptive feedback control models of the vestibulocerebellum and spinocerebellum. Biol Cyber.68(2), 105-14(1992).
- (5) L.Henrietta: "A Nystagenus Strategy to Linearize the Vestibulo-Ocular Reflex. IEEE Trans Biomed. Eng. 38(6), 538-543(1991).
- (6) P.Lefevre, I.Bottemanne, A.Roucoux: "Experimental study and modeling of vestibuloocular reflex modulation during large shifts of gaze in humans. Experi. Brain Res. 91(3):496-508(1992).
- (7) D.A. Robinson: "The system approach to the oculomotor system. Vision Res. 26(1), 91-99 (1986).
- (8) D.A. Robinson: "Adaptive gain control of vestibuloocular reflex by the cerebellum. J. Neurophysiol. 39(5), 954-968 (1976).
- (9) S.C.Cannon & D.A.Robinson: "Loss of the neural integrator of the oculomotor system from brain stem lesions in monkey. J. Neurophysiol. 57(5), 1383-1409 (1987).
- (10) M. Ito, M. Sakurai, and P.Tongroach: "Climbing fiber induced depression of both mossy fiber responsiveness and glutamate sensitivity of cerebellar Purkinje cells. J.Physiol. 324, 113-134 (1982).
- (11) 伊藤正男: "脳と運動", (昭 58)平凡社
- (12) 小川崎崎, 篠田義一, 丸尾敏夫: "眼球運動の神経学", (昭 60) 医学書院
- (13) 塚原伸晃: "脳の静電処理", (昭 60)朝倉書店
- (14) 伊藤正男: "脳と行動", (昭 60)放送大学教材

著者紹介
若松秀俊(正員) 昭和47年, 横浜国立大学大学院修士課程修了。同

^{†1)} 視標が高速で動く場合、図5のようなゲイン不足を生じ、視標の追従が不可能になる。

年,東京医科歯科大学助手.足利工業大学助教授,福井大学工学部教授を経て,現在東京医科歯科大学医学部教授.昭和48年-昭和50年,ドイツ連邦共和国学術交流会(DAAD)給費により留学.Erlangen-Nürnberg大学医学部客員研究員.平成6年オレゴン州立大学.平成7年釜山国立大学,平成8年天津大学など客員教授(工学博士).

張 曉林(非会員) 昭和60年中国東北電力大学卒業.昭和60~61年上海電力建設局勤務.横浜国立大学研究生を経て,横浜国立大学大学院修士課程終了.平成1~3年同大学工学部助手.平成7年横浜国立大学大学院博士課程終了.現在東京医科歯科大学医学部助手(工学博士).