

微小眼球運動の生成機構と 視覚情報処理への寄与

**Mechanisms underlying the generation of miniature eye movement and
its contribution on visual functions**

稲垣 圭一郎・イナガキ ケイイチロウ・Inagaki Keiichiro

SUBJECT

microsaccade, drift, eye optics, cone cell, cone mosaic, model simulation

ABSTRACT

Fixation, holding one's eyes on an object, plays a key role in the perception of visual scenes. The eyes are continuously fluctuating, even during fixation where the eyes seem still. The fluctuations are called miniature eye movements and consist of microsaccades, drifts, and tremors. It has been revealed that these miniature eye movements aid our vision; they improve the visibility of high spatial frequency components, and prevent retinal adaptation during fixation. Although the functional roles of the miniature eye movements have gradually been uncovered, their generation mechanism and details of their contribution on the visual functions remain a mystery. Here, I focus on the microsaccade while reviewing the related neuronal circuit and generation mechanisms from the viewpoint of neurophysiology and computational neuroscience. Also, I report the latest evidence for the contribution of the miniature eye movement on visual signal processing.

微小眼球運動の生成機構と視覚情報処理への寄与

稲垣 圭一郎*

Mechanisms underlying the generation of miniature eye movement and its contribution on visual functions

Keiichiro INAGAKI*

(Received October, 28, 2014)

Fixation, holding one's eyes on an object, plays a key role in the perception of visual scenes. The eyes are continuously fluctuating, even during fixation where the eyes seem still. The fluctuations are called miniature eye movements and consist of microsaccades, drifts, and tremors. It has been revealed that these miniature eye movements aid our vision; they improve the visibility of high spatial frequency components, and prevent retinal adaptation during fixation. Although the functional roles of the miniature eye movements have gradually been uncovered, their generation mechanism and details of their contribution on the visual functions remain a mystery. Here, I focus on the microsaccade while reviewing the related neuronal circuit and generation mechanisms from the viewpoint of neurophysiology and computational neuroscience. Also, I report the latest evidence for the contribution of the miniature eye movement on visual signal processing.

Keywords: microsaccade, drift, eye optics, cone cell, cone mosaic, model simulation

1. はじめに

視覚系では、最適な認知や行動のために、非常に多くの情報がセンシングされ処理されている。外界情報をセンシングするためには、大別してサッカードと注視という2つの眼球運動が伴う。すなわち、サッカードにより外界の特徴的な対象へ視線をジャンプさせ、注視によりシーンのサンプリングを行う。これらを繰り返すことで、外界シーンの特徴点をスキャンし、得られた情報に基づいて認知・認識を行う。サンプリングされた外界像は、網膜視細胞層で電気信号に変換され網膜細胞層や大脳視覚皮質などで処理され、物体やシーンの認識や認知に至る。

注視は、対象となる物体に視線を停留させる眼球運動として定義される。一見、注視時には眼球が静止しているように思われているが、微小な振動が付随している。このような微小な振動は、微小眼球運動といわれるが、これにより完全な注視とならないことは、古くから報告されていた³⁰⁾。しかしながら、当時は微小眼球運動計測が非常に困難であり、また、計測時に被験者へ身体的な影響があったことから、微小眼球運動の特徴や機能に関する詳細な研究はされなかった。1900年代になると眼球運動計測技術が向上し、微小眼球運動は、ドリフト、トレマーならびにマイクロサッカードという3種の成分により構成されることが明

らかにされた。マイクロサッカードは、1907年にDodgeにより、注視時に生じる不随意的微小振幅のサッカードとして報告された¹⁵⁾。併せて、ドリフトはマイクロサッカード間に生じる10Hz以下の視線揺らぎとして報告された¹⁵⁾。トレマーは、1934年にAdlerとFliegelmanにより、ドリフトに付随する40~90Hzの周期振動性の眼球運動として報告された¹⁾。これらの微小眼球運動が発見された当初は、ランダム振動や眼球運動システムの不安定性によるものとされていた。1950年代になると、微小眼球運動と視覚機能との関連性が研究され始め、微小眼球運動が注視時にドリフトによって生じる微小なずれの補正⁹⁾、対象物を注視し続けることにより生じる網膜固定の回避^{6),12),47),64),75)}、hyper acuityへ関与すること⁸¹⁾などが報告された。また、臨床医学の側面では、微小眼球運動と弱視や斜視との関連性が報告された⁸⁾。1990年代後半になると微小眼球運動、特にマイクロサッカードに関連した細胞活動が網膜²³⁾、外側膝状体⁴⁵⁾、視覚野(V1^{44),45),71)}、MT²⁾で発見され、微小眼球運動と細胞応答の関係が研究され始めた。今日では、EyelinkIIをはじめとする非常に精密な眼球運動計測装置の登場もあいまって、前述の視覚機能への関与以外にエッジなど高空間周波数成分に対する認識向上^{16),38),59),67)}、視覚的注意への関与^{10),17),19),26),41)}、色相差の認識¹⁴⁾にも微小眼球

*ロボット理工学科 (Department of Robotic Science and Technology)

運動が重要な役割を果たすことが報告されている。このように、微小眼球運動と視覚機能との関係については、多くの研究が進められているものの、その詳細に関しては、未だに不明な部分が多く、今日でも世界中で盛んに研究が行われている。また微小眼球運動の生成メカニズムそのものについても、未だ理解が進んでおらず、神経生理、計算科学の双方で活発に研究が進められている。

ここで、微小眼球運動と我々が知覚する外界シーンの関係について考えてみる。微小眼球運動は、注視時に眼球を振動させていることから、脳内に取り込まれる外界像にも微小な振動を付加するものと考えられる。すなわち、注視時に微小眼球運動による振動を伴ってサンプリングされた外界シーンは、眼光学（眼球のレンズ）系を通して網膜へ伝達されることになる。しかしながら、我々はそうした振動を知覚せず、静止した外界シーンを知覚している。さらに、外界シーンの光情報が電気信号に変換される網膜視細胞層は、Cone Mosaic と呼ばれるスパースな細胞配置を構成している(22), (72)。すなわち、網膜視細胞のスパースな配置により砂嵐のような粗い間隔で外界像の光情報が電気信号へ変換されることになる。しかしながら、我々はこうした Cone Mosaic のスパースな構造で電気信号に変換された外界像からクリアな外界を知覚している。こうした外界シーンのサンプリングや認知・認識において、微小眼球運動や視細胞層のモザイク構造が与える影響については、その詳細の理解は未だ進んでいない。

本論文では、外界シーンのサンプリング時に駆動される注視に付随する微小眼球運動、特にマイクロサッカードに着目し、脳内におけるその生成メカニズムを概説する。さらに、近年の計算機シミュレーションで明らかにされた、微小眼球運動の網膜情報処理への寄与に関する知見について解説する。なお、マイクロサッカードの生成メカニズムに関しては、文献(33)に基づいて概説させていただく。

2. マイクロサッカードの生成に関わる神経機構

マイクロサッカードの生成メカニズムを述べるにあたり、まずこれに関わる神経回路網を理解しておくことは重要である。ここでは、マイクロサッカードとサッカードの双方に関与する脳幹の神経回路網について解説する。マイクロサッカードとサッカードは、次のように共通点が多く存在することからそれらの生成が同じ神経回路網上で行われているものと考えられている(28), (48), (59), (60), (66)。

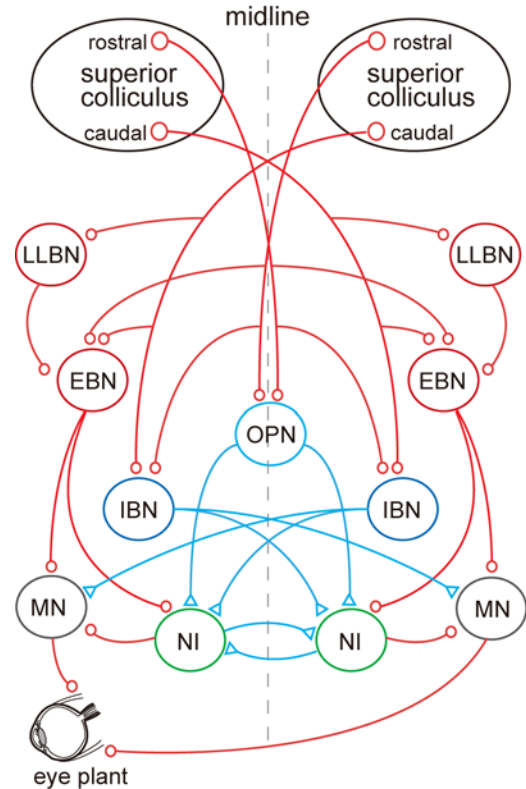


図 1 サッカードを制御する神経回路網(LLBN : Long Lead Burst Neuron, EBN : Excitatory Burst Neuron, IBN : Inhibitory Burst Neuron, OPN : Omni Pause Neuron, NI : Neuronal Integrator network, MN : Moto Neuron). 青線は抑制性、赤線は興奮性に対応する。(文献 33 より抜粋)

- (1) 最大速度と継続時間または振幅が Main Sequence と呼ばれる主系列特性を共有すること(44), (49), (59), (85)。
- (2) 視空間的注意に関連すること(10), (17), (19), (26), (41)。
- (3) 両眼協調性の眼球運動であること(13)。
- (4) 発生間隔が類似すること(11), (59)。

なお、サッカードには、多くの脳部位が関与しており、それらは機能別に注意などの視覚探索に関与する部位、サッカード生成に関与する部位、サッカードの詳細な位置制御に関与する部分に大別できる。本論文では、これらのうちサッカード生成に関与する神経回路網(図 1)について説明する。

サッカード生成に関わるコマンドは中脳に存在する上丘を源とすると考えられている(51), (56), (65), (73), (74)。上丘では、サッカードの振幅に対応した細胞活動が Topological なマップとして表現されている(63), (65), (73), (74)。即ち、振幅の小さなサッカードは、吻側の上丘の細胞活動に表現され、振幅が大きくなるにつれて、対応する活動が尾側へ推移する。また、上

丘の吻側 側に存在する神経細胞は、注視時に活発な活動を示す。こうしたことから、上丘の吻側は Fixation Zone 53),77), 尾側は Saccade Zone と呼ばれている。尾側の上丘の神経細胞は、対側の興奮性バーストニューロン(Excitatory Burst Neuron : EBN) および抑制性バーストニューロン(Inhibitory Burst Neuron : IBN) へ興奮性に投射する 68),73)。なお、EBN へ投射する経路は、上丘から Long Lead Burst Neuron(LLBN) を経由して入力されるものと、直接入力されるものがある 68),73)。一方、吻側の上丘の神経細胞は、Omnipause Neuron(OPN) ならびに対側の EBN と IBN へ興奮性に投射する 5),7),24),62),68),75)。なお、尾側の上丘から EBN への投射は、吻側の上丘からのものよりも顕著であることが報告されている 18),68)。OPN は、同側の EBN ならびに IBN に抑制性に結合し 24),54),57), サッカー時には活動を停止、それ以外では Tonic な活動を示す 21),36),57),83)。こうしたことから、OPN はサッカー眼球運動生成においてゲート作用を果たしていると考えられている 37),58)。IBN は、同側方向のサッカー時に高頻度のバースト活動を呈し、神経積分器、外転神経核(水平性のサッカーの場合)ならびに滑車神経核(垂直性のサッカーの場合)に抑制性に投射する 75)。EBN は、同側方向のサッカー時に高頻度のバースト活動を呈し、神経積分器、外転神経核ならびに滑車神経核へ興奮性に入力する 20),50)。神経積分器では、EBN および IBN 由来のバースト入力が増分され、眼球運動様のステップ状応答に変換される。神経積分器は、垂直性のサッカーと水平性のサッカーでその責任部位が異なり、前者の場合はカハール間質核(INC: Interstitial Nucleus of Cajal) が該当し 51)、後者の場合は Nucleus Prepositus Hypoglossi(NPH) と Medium Vestibular Nucleus(MVN) が該当する 43),68)。神経積分器(INC, NPH, MVN) の出力は、対側の神経積分器に抑制性に伝達されるとともに、同側の外転神経核、または滑車神経核へ興奮性に伝達される 68)。外転神経核、または滑車神経核では神経積分器、EBN ならびに IBN からの入力が処理され、最終的にそれらの細胞出力が眼球筋肉系を介して眼球に伝わることで、水平性または垂直性のサッカー眼球運動が実現される。

3. マイクロサッカーの生成メカニズム

3.1 神経生理学的アプローチによる知見

2 節で述べた神経回路上に存在する神経細胞がマイクロサッカーの生成に関与しているとすれば、マイクロサッカーの振幅やその発生タイミング等に強い

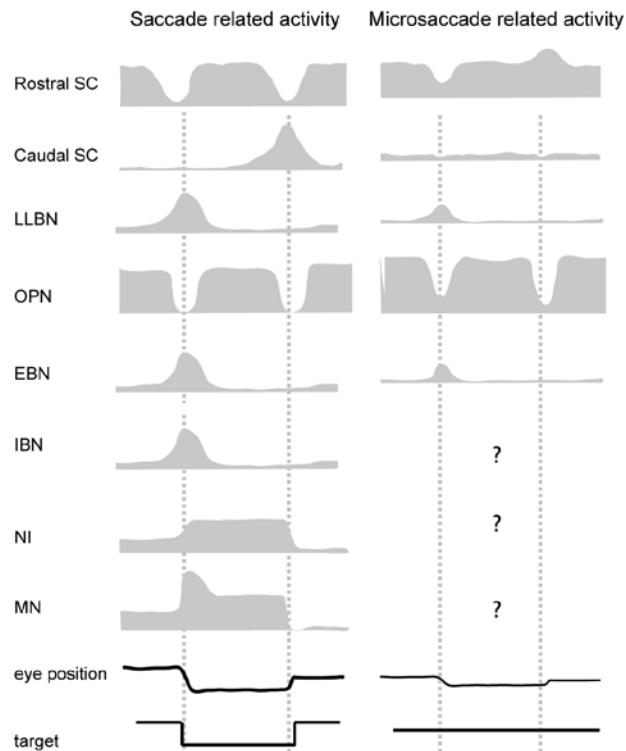


図 2 サッカーとマイクロサッカー発生時における図 1 に示した各種神経細胞の活動と眼球運動(文献 33 より抜粋)

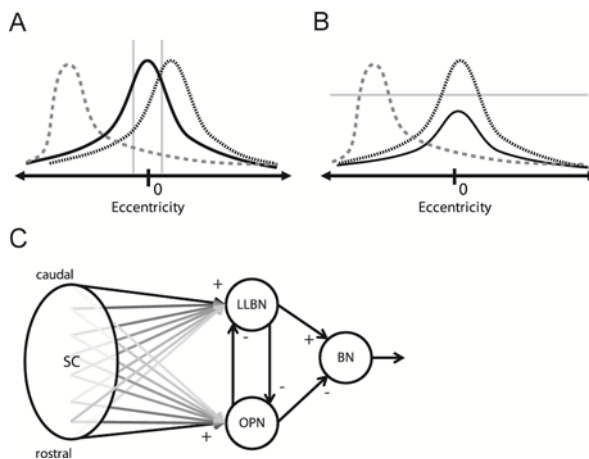


図 3 従来から提案されている数理モデルによるマイクロサッカー生成メカニズム(文献 33 より抜粋)

相関を持つことが考えられる。Hafed と Krauzlis は、アカゲザルの Fixation Zone に対応する吻側の上丘の細胞活動がマイクロサッカーの特定範囲の振幅と方向に対して、その発生約 100ms 前から徐々に上昇し、マイクロサッカー発生直後にピークを示した後、徐々に減少することを報告している 27),29)。また、吻側の上丘を Muscimol で抑制することでマイクロサッカーの発生頻度が有意に低下することを示してい

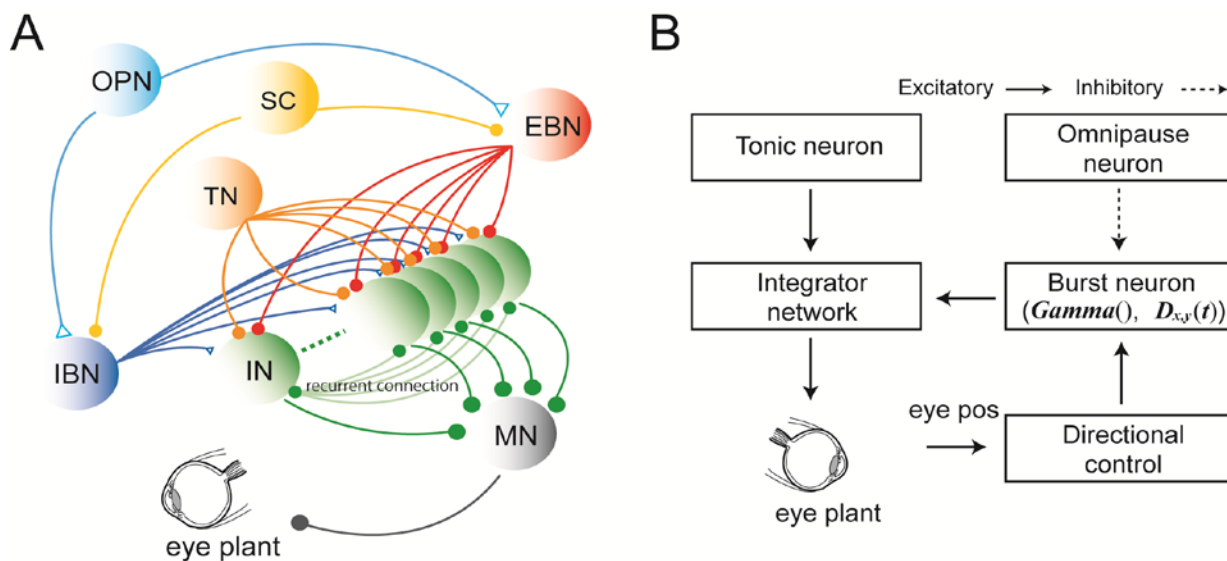


図 4 A : 脳幹の神経回路網を陽に記述した神経回路モデル. B : マイクロサッカード生成に係る信号のフロー (文献 33 より抜粋)

る 27). さらに, こうしたマイクロサッカード発生に関連する吻側の上丘の細胞活動が, 通常振幅のサッカードの発生に関わる尾側の上丘にみられる“buildup”型のものと類似していることも報告している (27),29). Haged と Krauzlis らのマイクロサッカード生成メカニズムでは, 吻側の上丘で表現されるマイクロサッカードに関連した細胞活動がサッカードと同様に上丘より下流の神経回路網で処理されることで非常に振幅の小さなサッカード眼球運動になると説明している. 即ち, サッカード同様に OPN が静止することで, 上丘からのマイクロサッカードに対応した入力によりバーストニューロン (BN) がバースト発火し, こうした BN の活動が神経積分器ならびに外転神経核と滑車神経核に伝わることで, マイクロサッカードが駆動される. 上丘よりも下流の神経回路に目を向けてみると, 吻側の上丘から入力を受ける OPN に関しては, マイクロサッカード時の細胞活動に関して異なる知見が存在する. Brien et al. は, アカゲザルを用いてマイクロサッカード発生時の OPN の活動を計測したところ, マイクロサッカード発生に伴い OPN の発火頻度が減少する (注視時: 162spike/sec, マイクロサッカード発生直後: 64spike/sec) ことを報告している (4). Van Horn と Cullen は, 同様にアカゲザルを用いた実験でマイクロサッカード発生時に OPN が完全に静止することを報告している (79),80). 両実験結果には相違点はあるが, 1 つの結論として少なくともマイクロサッカード発生時には, OPN の活動が低下し BN への抑制が減少することで, EBN と IBN が発火活動できるようになるものと解釈できる. 一方で Nakao et al.

らは, 注視時に OPN が Tonic に活動している状況下でも BN が発火することを示している (57). こうした結果は, Brien et al. や Van Horn と Cullen らが報告しているような OPN の活動低下や静止がなくとも, マイクロサッカードに対応した上丘入力により BN が活動できることを示唆している. 前述以外の神経細胞については, 図 2 右にまとめたようにマイクロサッカード生成時における応答特性や信号処理変換の詳細は, 未だ不明である (61). さらに, Mergenthaler と Engbert の報告によれば, マイクロサッカードとサッカードは神経回路網を共有しているものの, それらの生成プロセスは異なることが示唆されている (49). 今後は, 細胞活動電位記録や薬理抑制実験などにより, そうした部位の応答が理解されていくことで, より詳細なマイクロサッカード生成メカニズムが明らかになるものと考えられる.

3.2 計算論的アプローチによる知見

マイクロサッカードの生成モデルは, サッカードの振幅を表現している上丘の Topology マップに基づくものが多い (図 3A, B) (27,28,66). これらのモデルでは, 注視, 若しくは振幅の小さなサッカードに対応した上丘吻側の活動が, 大きなサッカードを表現している尾側へ揺らぐこと (活動マップに対する閾値制御: 図 3A) (27,28), またはマイクロサッカード生成に関する活動閾値をこえること (活動に対する閾値制御: 図 3B) (66) でマイクロサッカードの生成を説明するものである. なお, これらのモデルにおける上丘より下流の情報処理機構は, サッカードと同様であるとしている.

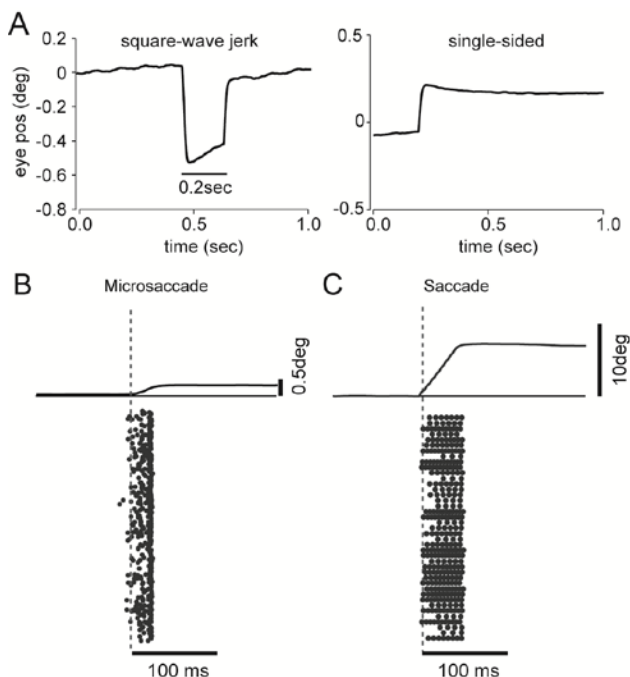


図5 A: 構築した数理モデルにより再現された波形特徴が異なる2つのマイクロサッカード。B, C: マイクロサッカードならびにサッカード生成時におけるバーストニューロンの発火活動（黒点は、神経スパイクに対応）（文献33より抜粋）

Otero-Millan et al. は、マイクロサッカードの生成メカニズムを説明するために、上丘、LLBN、OPNならびにBNから構成される数理モデルを提案している(61)。同モデルは、LLBNとOPN間に相互抑制をもち、この相互抑制のバランスが上丘からの入力により制御されることでマイクロサッカードの生成を説明している。モデルでは、尾側の上丘はOPNよりもLLBNに強い興奮性入力を有し、逆に吻側はLLBNよりもOPNを強く興奮させるように記述されている。同数理モデルでは、マイクロサッカードが発生する注視時には、吻側の上丘からの入力が活発になりOPNがLLBNならびにBNを強く抑制することになる。ここで、Hafed et al. のモデルのように吻側の上丘の活動が揺らぐことで、吻側の上丘からOPNへの入力が増加するとともに、尾側の上丘からLLBNへの入力が増加する。結果としてOPNからの抑制量をこえる興奮性入力がLLBNからBNに与えられ、最終的にBNが活動することでマイクロサッカードが生成されるとしている。

前節で述べたように、神経生理学的なアプローチによりマイクロサッカード生成に関わる細胞活動が明らかにされつつあるが、未だに応答が不明な部位も多く存在する(図2)。一方で、2節で述べたようにマイク

ロサッカード生成に関与する神経回路網の同定は進んでいる。こうした背景から、我々は、マイクロサッカードに関わる神経回路網や神経活動に関する知見を統合して詳細な数理モデルを構築し、その計算機シミュレーションによりマイクロサッカード生成メカニズムの解明を進めている(図4) 31), 32), 33)。同モデルは、サッカード生成を説明するSeung et al. の数理モデル(69)をベースに、サッカードに関与する神経機構を網羅するようにOPNを追加するとともに、マイクロサッカードおよびサッカードの方向や発生間隔に関する制御機構を生理学的知見に基づいて追加し、構築したものである。なお、生成タイミングはLaubrock et al. の知見(42)を基に上丘からBNへの入力タイミングを記述することで再現しており、方向制御はKrauskopf et al. の知見(40)に基づいて記述されている。通常、マイクロサッカードは、その眼球運動波形に基づいて、150ms程度の間隔を有する1対のマイクロサッカードにより構成されるSquare-wave jerkタイプと比較的長いマイクロサッカード間隔となるSingle-sidedタイプに分類できる(26)。図5に示した提案モデルのシミュレーション結果から、マイクロサッカードの発生間隔と方向制御の特性から両タイプのマイクロサッカードが再現できることを示した。さらに、注視時に活発になる吻側の上丘からの興奮性入力に基づいて励起されるBNの活動が、OPNを経由する抑制入力により減弱されること(図5参照)がマイクロサッカード生成に重要であることを明らかにした。

我々の数理モデルでは、サッカード・マイクロサッカード生成に関わるとされる主要な神経細胞が記述されている。こうしたことから、図6にまとめたようにマイクロサッカードを対象とした生理実験では未だ計測されてない部位の細胞応答についてモデルシミュレーションにより比較を行った。図6のモデルシミュレーション結果のように、神経積分器の細胞はサッカード時に眼位変化に対応するようにステップ状の応答を示している(図6B)、マイクロサッカード時には、注視に対応するように一定の発火頻度を維持するもののマイクロサッカード発生と同じタイミングでバーストが起きている(図6A)。こうしたマイクロサッカード時のバーストは、今のところ生理実験では報告されていないが、マイクロサッカード生成に何らかの寄与をしているものと考えられる。マイクロサッカードが生じている注視時には、OPNならびにBNは吻側の上丘から入力をうける。こうしたことから、我々の提案モデルでは注視の枠組みの下でOPNからBNへのTonicな抑制が完全にBNを抑圧しきれないとして、マイクロサッカード生成メカニズムを説明している。

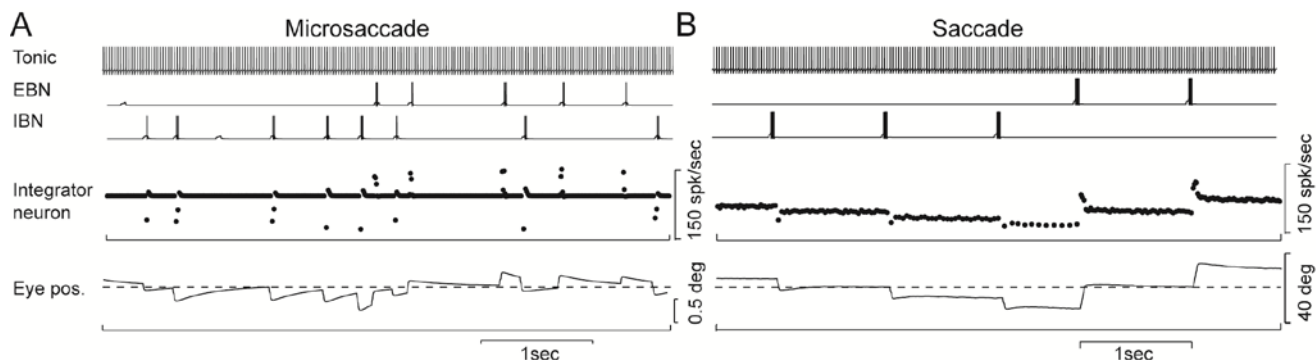


図 6 マイクロサッカード(A)ならびにサッカード (B) 生成時の各種神経細胞の活動状況(文献 33 より抜粋)

このとき、OPN・BN の抑制機構を除く他のサッカード神経回路における処理は、サッカード時と同じである。現時点で、マイクロサッカード時の OPN の活動が静止するか否かの議論はあるものの、Hafed と Krauzlis の報告にあるように上丘に表現されるマイクロサッカードに対応した細胞活動がサッカードと類似していること (27), (29) を考慮すると、こうした上丘からの入力上丘より下流の神経回路で減衰すると考えられる。我々 (31), (32), (33) や Otero-Millan et al. (61) の結果は、こうした応答の減衰が OPN から BN への抑制機構により実現されるとしており、注視時の OPN・BN の抑制機構がマイクロサッカード生成に重要な役割を果たすものと結論づけている。

4. 視覚機能における微小眼球運動の役割

1. でも述べたように近年、種々の視覚機能における微小眼球運動の役割を評価する研究が多く行われている。本論文では、3. で紹介したマイクロサッカードを再現可能な数理モデルと視覚系を構成要素の一部である眼光学系、網膜視細胞層の数理モデルを統合して構築した数理モデルによって、網膜情報処理における微小眼球運動の役割を評価した研究例を紹介する。

4.1 視覚系数理モデルによるアプローチ

図 7 に構築した視覚系数理モデルの概要を示す。本研究では、眼球運動系(脳幹)、眼光学系、網膜視細胞層からなる視覚系数理モデルを構築した。視覚系数理モデルの構築に際して、まず視覚系脳部位ごとに解剖ならびに生理学的知見に基づく詳細なサブモデルを構築した。構築した数理モデルは、クラスタ PC および「京」で高速な並列シミュレーションを行うため、高並列化を施したのち、PLATO (35) と呼ばれるソフトウェアにより統合した。PLATO によるモデル統合では、MPI ベースのモデル接続インタフェースを用いており、統合後のモデルにおいても並列化性能を保持したまま並列シミュレーションが可能である。また、統合モデルのシミュレーションは、エージェントにより実

施される。このとき MPI ベースのインタフェースで、接続されたすべてのサブモデルのシミュレーションステップや、データ I/O のタイミング、モデルの進行状況、出力データの保存などが管理される。したがって、PLATO では、統合した全モデルが 1 つの大規模なシステムとしてシミュレーションされることとなる。以下に、モデル統合に用いたサブモデルの概要を示す。なお、それぞれのサブモデルの詳細については、各文献に譲る。

・眼球運動系サブモデル

眼球運動系の数理モデルでは、3. で述べたように、脳幹の神経回路網をコンダクタンススペースの細胞モデルにより記述し構築した (31), (32), (33)。構築したモデルでは、物体注視時に生じるマイクロサッカード、ドリフトといった微小眼球運動ならびに視野上の物体を反射的に捉えるサッカードの生成を可能としている。

・眼光学系サブモデル

眼光学系の数理モデルは、P. Artal が提案しているモデルを基に、眼球形状の特性、瞳孔系の特性など幾つかの新しい知見を追加し構築した (34)。構築したモデルは、視野直径 60 度に相当する 1000x1000pixel の詳細な網膜像の生成を可能としている。

・網膜視細胞層サブモデル

網膜視細胞層は、視野直径 60 度、約 3600 万個の細胞から構成されるモデルとして構築した (72)。構築した視細胞層モデルのうち、錐体細胞は 150 万個に相当する。L 型、M 型、S 型の 3 種類の錐体視細胞の配置ならびに存在比を解剖学的知見に基づいて詳細にモデル化し、Cone Mosaic を再現した。また、それら錐体視細胞の光応答についても、生理学的な知見に基づいて記述した。

4.2 モデルシミュレーション

本研究では、構築した統合モデルにより人物像や風景からなる 8 つの静止画シーンに対して、それらを注

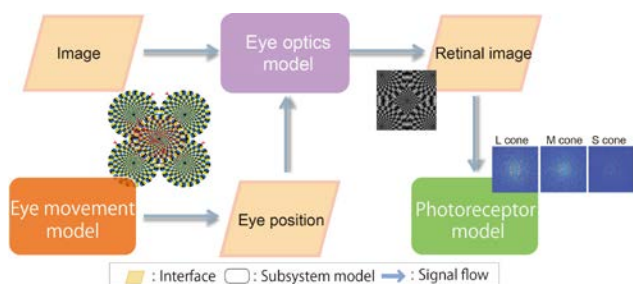


図7 PLATOにより眼球運動系，眼光学系，網膜視細胞層の各数理モデルを統合して構築した数理モデルと各数理モデルの出力

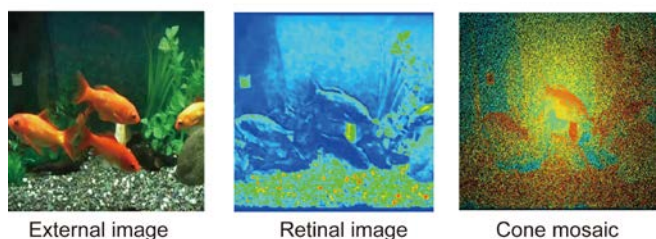


図8 外界像とそれに対する網膜像出力ならびに網膜視細胞の応答(Cone Mosaic).

視している状況をシミュレートした．シミュレーションには，理化学研究所のPCクラスタ(RICC: RIKEN Integrated Cluster of Clusters)ならびに「京」を用いた．静止画像注視のシミュレーションは，微小眼球運動の有無2つの条件で実施した．それぞれのシミュレーション時間は，視細胞層応答に反映される静止画シーンの情報量が平坦域に達する4秒間とした．なお，刺激直後の視細胞応答の過渡応答区間を避けるため，微小眼球運動は1秒経過時から付加した．また，生成される微小眼球運動のばらつきが情報量の解析に反映されないように，微小眼球運動モデル内の乱数のシード値を固定し，すべての静止画像データに対するシミュレーションにおいて，同一の微小眼球運動を生成するようにした．各サブモデルのシミュレーションステップは，眼球運動モデル：0.1ms，眼光学系モデル：30ms，視細胞モデル：30msとした．

・静止画シーンに対するサブモデル応答

構築した数理モデルを用いて，異なる8つのシーンを注視している状況をそれぞれシミュレートした．図2に，構築した数理モデルの網膜像および網膜視細胞層の応答を示す．なお，網膜像および網膜視細胞層の応答は，それぞれ0.0~100cd，0.0~32.0mVとなるように正規化した．眼光学系および網膜視細胞層の応答の強度は，疑似カラー(青~赤：網膜像(0.0~100.0cd)，網膜視細胞層(0.0~32.0mV))で表現した．図8からも確認されるように，網膜視細胞層の応答には，中心窩付近

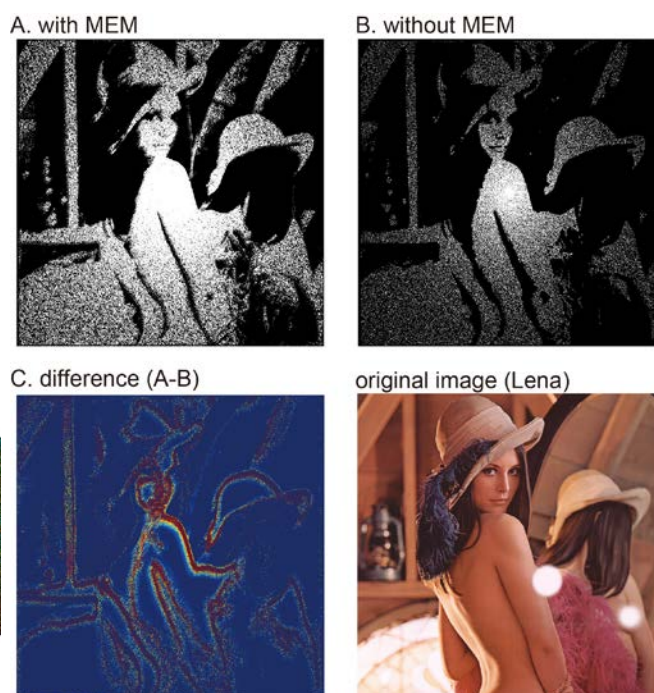


図9 微小眼球運動有り(A)，無し(B)の4秒間の注視時の視細胞層応答とそれらの差分(C)ならびに入力として用いた静止画シーン(D).

で密，周辺視野に推移するにつれスパースになるCone Mosaicに由来する応答が再現されていることがわかる．

・統合モデルによる静止画シーン注視のシミュレーション

視細胞層の情報処理に関する微小眼球運動の寄与を評価するために，静止画シーンを4秒間注視している状況を微小眼球運動の有無2つの条件でシミュレートした．4秒間の注視時の視細胞層応答は，加算平均画像として計算した．また，それらの差分を計算することで，微小眼球運動の寄与を評価した．図9に，静止画シーンを微小眼球運動有り(A)と無し(B)の条件で4秒間注視した際の視細胞層応答とそれらの差分画像(C)を示す．微小眼球運動を伴うことにより，Cone Mosaicのスパースな応答が低減していることが確認できる．特に錐体が多く存在する中心窩付近においては，スパースな応答は大きく改善していることがわかる．微小眼球運動が無い場合，スパースな応答は改善されなかった．また，微小眼球運動有りとし無しの注視により得られた視細胞層応答の差分を計算したところ，静止画シーンに存在するエッジに対して，応答が大きく増加していることが確認された．こうした結果から，微小眼球運動には，Cone Mosaicのようなスパースな構造を有している視細胞層により獲得される外界シー

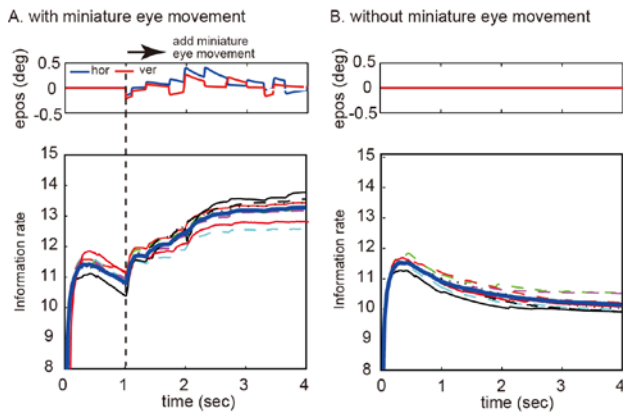


図 10 注視時の水平方向(青)および垂直方向(赤)の眼球運動(上段)と静止画シーン注視時の視細胞層応答に反映される情報量の変化(A: 微小眼球運動有り, B: 微小眼球運動無し, 太線は, 平均値を示す(N=8)). 縦の破線は, 微小眼球運動を付加したタイミングである。

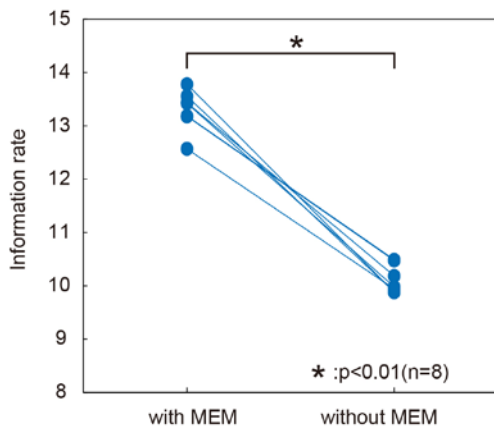


図 11 微小眼球運動の有無 2 条件における 4 秒間の静止画像注視で, 視細胞層応答に反映される情報量の差. *は, ウィルコクソンの符号順位検定によって計算した有意差である ($p<0.01, n=8$).

ンの鮮明さを向上させるとともに, それらのシーンに含まれるエッジ成分を強調する機能があることが示唆された。

・視細胞層に反映される情報量の解析

Garrigan ら, および曾根と神山は, 情報量という指標を用いて, 視細胞層が構成する Cone Mosaic に反映される外界情報の定量的な評価を報告している (22), 72). 本研究においても, 静止画シーン注視時における視細胞層応答を評価するため, 情報量を指標として用いる. なお, 情報量の解析方法については, Garrigan らの論文を参考にされたい. なお, 本研究では, 情報量の計算に, 各時刻における視細胞の膜電位応答を用いた. 図 10 は, 8 つの静止画シーンを注

視している際の, 垂直および水平方向の微小眼球運動の状況と, 視細胞層応答に反映される静止画シーンの情報量をまとめたものである. 微小眼球運動が伴うことで, 情報量が増加していくことが確認できる. 一方で, 微小眼球運動が無い注視の場合は, 平坦域まで情報量が減衰することが確認できる。

本研究で再現している微小眼球運動は, マイクロサッカードとドリフトを含んでいる. 微小眼球運動による情報量変化は, ドリフトが生じている区間では, 滑らかに増加し, マイクロサッカードが生じた際に大きく増加していることがわかる. こうした微小眼球運動による情報量の増加は, ドリフトにより, Cone Mosaic に見られるスパースな応答が平滑化され, マイクロサッカードによって, エッジなどの情報が強化された結果であると考えられる。

最後に, 微小眼球運動有りと無しの 4 秒間の注視によって視細胞層応答に反映される静止画シーンの情報量の有意差を, ウィルコクソンの符号順位検定を用いて評価した. 図 11 は, 8 つの静止画シーンに対する情報量を微小眼球運動有りと無しの条件でまとめたものである. 有意差検定の結果 ($p<0.01$) より, 微小眼球運動が視細胞層に反映される静止画シーンの情報量を優位に増加させていることを確認した。

5. おわりに

本稿では, 近年盛んに研究が行われている微小眼球運動に着目し, そのなかでもマイクロサッカードの生成に関する脳内メカニズムを概説した. さらに, 微小眼球運動が視覚機能に及ぼす影響を評価するために, 微小眼球運動—眼光学系—網膜視細胞層を生理学・解剖学的な知見に基づいて詳細に記述した数理モデルを構築した. それら構築したサブモデルを, モデル統合およびそのシミュレーションを可能とする PLATO と呼ばれるソフトウェアにより統合することで, 詳細な眼球運動ならびに眼光学系が反映された網膜視細胞層応答を再現し, 同応答から微小眼球運動が網膜情報処理に与える影響を評価した。

まず前者では, マイクロサッカードがサッカードと同じ神経回路網で実現されているという枠組みの下で, これに関わる神経回路を述べ, 神経生理と計算論的神経科学の観点からマイクロサッカード生成メカニズムを概説した. 神経生理的な研究に基づくマイクロサッカードの生成メカニズムは, マイクロサッカードに対応した細胞活動が吻側の上丘で表現され, こうした情報が従来のサッカードと同様の神経回路で処理されるものであった. 計算論的アプローチに基づく研究では, 上丘の中心部の活動の揺らぎを考慮したモデルと

サッカード神経回路網を陽に記述したモデルを述べた。このうち後者では、吻側の上丘におけるマイクロサッカードに対応した細胞活動が、注視時に発生する OPN から BN への Tonic な抑制により抑圧されることがマイクロサッカード生成の鍵となることを述べた。今後の課題としては、未だマイクロサッカード発生時の活動電位計測の進んでいない IBN や神経積分器、MN の細胞活動がどのようにマイクロサッカードの生成に関与しているのか、またそれらの部位において上丘で表現されているマイクロサッカードに対応した活動がどのように変換・表現されているかなどを明らかにすることが挙げられる。

一方で、後者では、構築した数理モデルにより静止画シーンを微小眼球運動の有無 2 つの条件で 4 秒間注視した際の視細胞層応答をシミュレートした。その結果、微小眼球運動が伴うことで、視細胞層の特異的な細胞配置である Cone Mosaic に見られるスパースさが低減し、さらにエッジ成分に対する応答が増加することが確認された。次に、視細胞層応答に反映される静止画シーンの情報量を評価したところ、微小眼球運動により、情報量が増加することも明らかになった。こうした結果から、脳内に取り込まれる外界情報は、微小眼球運動により、網膜視細胞層の段階で増強されることが明らかになった。今後の課題としては、微小眼球運動の方向と強調されるエッジ情報との関連性を調べるとともに、網膜の水平細胞、アマクリン細胞ならびに神経節細胞、さらには大脳視覚野を詳細に記述した数理モデルやを構築し、本モデルに統合することで、網膜のみならず視覚系全体で実現される情報処理における微小眼球運動の役割を評価することなどが挙げられる。

最後に近年、微小眼球運動は、様々な視覚機能に関与する重要な眼球運動の一つに位置づけられている。今後、生理・計算論的神経科学の枠組みに捕らわれず、双方を融合した研究が展開されることで、マイクロサッカードのみならずドリフトやトレマーの生成メカニズムや視覚機能との関連性について更なる詳細が理解されるであろう。

謝辞

日頃、貴重な意見ならびに多くの議論を頂く豊橋技術科学大学臼井支朗特任教授、愛知県立大学神山斉己教授、中京大学石原彰人准教授、中部大学平田豊教授、理化学研究所観音隆幸研究員に感謝する。本研究の一部は、理化学研究所が実施している京速コンピュータ「京」の試験利用によるものであり、また、文部科学省最先端・高性能汎用スーパーコンピュータの開発利

用「次世代生命体統合シミュレーションソフトウェアの研究開発」の支援を受けて行われたものである。

参考文献

- 1) Adler, F.H., Fliegelman, M. (1934) Influence of fixation on the visual acuity. *Archives of Ophthalmology*, Vol.12, pp.475–483.
- 2) Bair, W., O'Keefe, L.P. (1998) The influence of fixational eye movements on the response of neurons in area MT of the macaque, *Visual Neuroscience*, Vol.15, No.4, pp.779–789.
- 3) Barlow, H. B. (1952) Eye movements during fixation. *Journal of Neurophysiology*, Vol.116, No.3, 290–306.
- 4) Brien, D. C., Corneil, B. D., Fecteau, J. H., Bell, A. H. Munoz, D. P. (2009). The behavioural and neurophysiological modulation of microsaccades in monkeys. *Journal of Eye Movement Research*, Vol.3, No.2, pp.1–12.
- 5) Buttner-Ennever, J.A., Horn, A.K., Henn, V., Cohen, B. (1999) Projections from the superior colliculus motor map to omnipause neurons in monkey. *Journal of Comparative Neurology*, Vol.413, No.1, pp.55–67.
- 6) Carpenter R. H. S. (1977) *Movement of the Eye*. Pion Press, London.
- 7) Chimoto, S., Iwamoto, Y., Shimazu, H., Yoshida, K. (1996) Functional connectivity of the superior colliculus with saccade-related brain stem neurons in the cat. *Progress in Brain Research*, Vol.112, pp.157–165
- 8) Ciuffreda, K.J., Kenyon, R.V., Stark, L. (1979) Fixational eye movements in amblyopia and strabismus. *Journal of the American Optometric Association*, Vol.50, No.11, pp.1251–1258.
- 9) Cornsweet, T. N. (1956) Determination of the stimuli for involuntary drifts and saccadic eye movements. *Journal of the Optical Society of America*, Vol.46, No.11, pp.987–993.
- 10) Cui, J., Wilke, M., Logothetis, N. K., Leopold, D. A., Liang, H. (2009) Visibility states modulate microsaccade rate and direction. *Vision Research*, Vol.49, No.2, pp.228–236.
- 11) Cunitz, R.J., Steinman, R.M. (1969) Comparison of saccadic eye movements during fixation and reading. *Vision Research*, Vol.9, No.6, pp.683–693.
- 12) Ditchburn, R. W., Ginsborg, B. L. (1952) Vision with a stabilized retinal image. *Nature*, Vol.170, No.4314, pp.36–37.
- 13) Ditchburn, R. W., Ginsborg, B. L. (1953) Involuntary eye movements during fixation. *Journal of Neurophysiology*, Vol.119, No.1, pp.1–17.
- 14) Ditchburn, R. W. (1980) The function of small saccades. *Vision Research*, Vol.20, No.3, pp.271–272.
- 15) Dodge, R. (1907) An experimental study of visual fixation.

Psychological Monograph Supplement, Vol.8, No.4.

16) Donner, K., Hemila, S. (2007) Modelling the effect of microsaccades on retinal responses to stationary contrast patterns. *Vision Research*, Vol.47, No.9, pp.1166–1177.

17) Deubel, H., Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism. *Vision Research*, Vol.36, No.12, pp.1827–1837.

18) Edwards, S.B., Henkel, C.K. (1978) Superior colliculus connections with the extraocular motor nuclei in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, Vol.179, No.2, pp.451–467.

19) Engbert, R., Kliegl, R. (2003). Microsaccades uncover the orientation of covert attention. *Vision Research*, Vol.43, No.9, pp.1035–1045.

20) Fukushima, K., Kaneko, C.R.S., Fuchs, A.F. (1992) The neuronal substrate of integration in the oculomotor system. *Progress in Neurobiology*, Vol.39, No.6, pp.609–639.

21) Gandhi, N. J., Keller, E. L. (1999) Activity of the brain stem omnipause neurons during saccades perturbed by stimulation of the primate superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, Vol.82, No.6, pp.3254–3267.

22) P. Garrigan, C.P. Ratliff, J.M. Klein, P. Sterling, D.H. Brainard, V. Balasubramanian, “Design of a trichromatic cone array.”, *PLoS Comput. Biol.*, vol.12, no.6, pp.1–17, 2010.

23) Greschner, M., Bongard, M., Rujan, P., Ammermuller, J. (2002) Retinal ganglion cell synchronization by fixational eye movements improves feature stimulation. *Nature Neuroscience*, Vol.5, No.4, pp.341–347.

24) Guitton, D., Munoz, D. P. (1991) Control of orienting gaze shifts by the tectoreticulospinal system in the head-free cat. I. Identification, localization, and effects of behavior on sensory responses. *Journal of Neurophysiology*, Vol.66, No.5, pp.1605–1623.

25) Hacısalihzade, S.S., Stark, L.W., Allen, J.S. (1992) Visual perception and sequences of eye movement fixation: a stochastic modeling approach. *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics*, Vol. 22, No.3, pp.474–481.

26) Hafed, Z. M., Clark, J. J. (2002) Microsaccades as an overt measure of covert attention shifts. *Vision Research*, Vol.42, No.22, pp.2533–2545.

27) Hafed, Z. M., Goffart, L., Krauzlis, R. J. (2009) A neural mechanism for microsaccade generation in the primate superior colliculus. *Science*, Vol.323, No.5916, pp.940–943.

28) Hafed, Z.M. (2011) Mechanisms for generating and compensating for the smallest possible saccades. *European Journal of Neuroscience*, Vol.33, No.11, pp.2101–2103.

29) Hafed, Z. M., Krauzlis, R. J. (2012) Similarity of superior colliculus involvement in microsaccade and saccade generation. *Journal of Neurophysiology*, Vol.107, No.7, pp.1904–16.

30) Helmholtz, H. (1985) *Helmholtz’s Treatise on Physiological Optics* (ed. Southall, J. P. C.), Gryphon Editions, Birmingham.

31) Inagaki, K., Hirata, Y., Usui, S. (2010) A modeling study on the signal transformation for the microsaccade generation. *BMC Neuroscience*, Vol.11 (Suppl.1), p.115.

32) Inagaki, K., Hirata, Y., Usui, S. (2011) A model-based theory in the signal transformation for the microsaccade generation, *Neural Networks*, Vol.24, No.9, pp.990–997.

33) 稲垣圭一郎, 臼井支朗, “マイクロサカードを制御する神経機構について”, *日本神経回路学会誌*, vol. 19, no.3, 135–144, 2012.

34) Kannon, T., Usui, S. “Generating realistic retinal image for whole visual system modeling.”, *BMC Neuroscience*, vol.12, suppl.1, p.348, 2011.

35) Kannon, T., Inagaki, T., Kamiji, N.L., Makimura, K., Usui, S., “PLATO: Data-oriented approach to collaborative large-scale brain system modeling.”, *Neural Networks*, vol.24, no.9, pp.918–926, 2011.

36) Keller, E. L. (1974) Participation of medial pontine reticular formation in eye movement generation in monkey. *Journal of Neurophysiology*, Vol.37, No.2, pp.316–332.

37) Keller, E.L., Gandhi, N.J., Shieh, J.M. (1996) Endpoint accuracy in saccades interrupted by stimulation in the omnipause region in monkey. *Visual Neuroscience*, Vol.13, No.6, pp.1059–1067.

38) Ko, H.K., Poletti, M., Rucci, M. (2010) Microsaccades precisely relocate gaze in a high visual acuity task. *Nature Neuroscience*, Vol.13, No.12, pp.1549–1553.

39) Kowler, E., Steinman, R. M. (1980) Small saccades serve no useful purpose: reply to a letter by R. W. Ditchburn. *Vision Research*, Vol.20, No.3, pp.273–276.

40) Krauskopf, J., Cornsweet, T. N., Riggs, L. A. (1960) Analysis of eye movements during monocular and binocular fixation. *Journal of the Optical Society of America*, Vol.50, pp.572–578.

41) Laubrock, J., Engbert, R., Kliegl, R. (2005). Microsaccade dynamics during covert attention. *Vision Research*, Vol.45, No.6, pp.721–730.

42) Laubrock, J., Engbert, R., Kliegl, R. (2008). Fixational eye movements predict the perceived direction of ambiguous apparent motion. *Journal of Vision*, Vol.8, No.14, Art.13, pp.1–17.

- 43) Langer, T.P., Kaneko, C.R.S., Scudder, C.A., Fuchs, A.F. (1986) Afferents to the abducens nucleus in the monkey and cat. *Journal of Comparative Neurology*, Vol.245, No.3, pp.379–400.
- 44) Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., Hubel, D. H. (2000) Microsaccadic eye movements and firing of single cells in the striate cortex of macaque monkeys. *Nature Neuroscience*, Vol.3, No.3, pp.251–258.
- 45) Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., Hubel, D. H. (2002) The function of bursts of spikes during visual fixation in the awake primate lateral geniculate nucleus and primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol.99, No.21, pp.13920–13925.
- 46) Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., Hubel, D. H. (2004) The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature Review Neuroscience*, Vol.5, No.3, pp.229–240.
- 47) Martinez-Conde, S., Macknik, S.L., Troncoso, X.G., Dyar, T.A. (2006) Microsaccades counteract visual fading during fixation. *Neuron*, Vol.49, No.2, pp.297–305.
- 48) Martinez-Conde, S., Macknik, S.L., Troncoso, X.G., Hubel, D.H. (2009) Microsaccades: a neurophysiological analysis. *Trends in Neuroscience*, Vol.32, No.9, pp.463–475.
- 49) Mergenthaler, K., Engbert, R. (2010) Microsaccades are different from saccades in scene perception. *Experimental Brain Research*, Vol.203, No.4, pp.753–757.
- 50) Moschovakis, A. K. (1997). The neural integrators of the mammalian saccadic system. *Frontiers in Bioscience*, Vol.2, pp.552–577.
- 51) Moschovakis, A. K., Scudder, C. A., Highstein, S. M. (1996) The microscopic anatomy and physiology of the mammalian saccadic system. *Progress in Neurobiology*, Vol.50, No.2-3, pp.133–254.
- 52) Munoz, D. P. (2002) Saccadic eye movements: Overview of neural circuitry. *Progress in Brain Research*, Vol.140, pp.89–96.
- 53) Munoz, D.P., Guitton, D. (1989) Fixation and orientation control by the tecto-reticulo-spinal system in the cat whose head is unrestrained. *Revue Neurologique (Paris)*, Vol.145, No.8-9, pp.567–579.
- 54) Munoz, D. P., Guitton, D., (1991) Control of orienting gaze shifts by the tectoreticulospinal system in the head-free cat. II. Sustained discharges during motor preparation and fixation. *Journal of Neurophysiology*, Vol.66, No.5, pp.1624–1641.
- 55) Munoz, D. P., Wurtz, R. H. (1995a) Saccaderelated activity in monkey superior colliculus. I. Characteristics of burst and buildup cells. *Journal of Neurophysiology*, Vol.73, No.6, pp.2313–2333.
- 56) Munoz, D. P., Wurtz, R. H. (1995b) Saccade related activity in monkey superior colliculus. II. Spread of activity during saccades. *Journal of Neurophysiology*, Vol.73, No.6, pp.2334–2348.
- 57) Nakao, S., Shiraishi, Y., Oda, H., Inagaki, M. (1988) Direct inhibitory projection of pontine omnipause neurons to burst neurons in the Forel's field H controlling vertical eye movement-related motoneurons in the cat. *Experimental Brain Research*, Vol.70, No.3, pp.632–636.
- 58) Petit, J., Klam, F., Grantyn, A., Berthoz, A. (1999) Saccades and multisaccadic gaze shifts are gated by different pontine omnipause neurons in head-fixed cats. *Experimental Brain Research*, Vol.125, No.3, pp.287–301.
- 59) Otero-Millan, J., Troncoso, X. G., Macknik, S. L., Serrano-Pedraza, I., Martinez-Conde, S. (2008) Saccades and microsaccades during visual fixation, exploration, and search: foundations for a common saccadic generator. *Journal of Vision*, Vol.8, No.14, Art.21, pp.1–18.
- 60) Otero-Millan, J., Serra, A., Leigh, R.J., Troncoso, X.G., Macknik, S.L., Martinez-Conde, S. (2011) Distinctive features of saccadic intrusions and microsaccades in progressive supranuclear palsy. *Journal of Neuroscience*, Vol.31, No.12, pp.4379–4387.
- 61) Otero-Millan, J., Macknik, S.L., Serra, A., Leigh, R.J., Martinez-Conde, S. (2011) Triggering mechanisms in microsaccade and saccade generation: a novel proposal. *Annals of the New York Academy of Sciences*, Vol.1233, pp.107–116.
- 62) Paré, M., Guitton, D. (1994) The fixation area of the cat superior colliculus: effects of electrical stimulation and direct connection with brainstem omnipause neurons. *Experimental Brain Research*, Vol.101, No.1, pp.109–122.
- 63) Paré, M., Crommelinck, M., Guitton, D. (1994) Gaze shifts evoked by stimulation of the superior colliculus in the head-free cat conform to the motor map but also depend on stimulus strength and fixation activity. *Experimental Brain Research*, Vol.101, No.1, pp.123–139.
- 64) Riggs, L. A., Ratliff, F., Cornsweet, J. C., Cornsweet, T. N. (1953) The disappearance of steadily fixated visual test objects. *Journal of the Optical Society of America*, Vol.43, No.6, pp.495–501.
- 65) Robinson, D.A. (1972) Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Research*, Vol.12, No.11, pp.1795–1808.
- 66) Rolfs, M., Kliegl, R., Engbert, R. (2008) Toward a model of microsaccade generation: the case of microsaccadic

inhibition. *Journal of Vision*, Vol.8, No.11, Art.5, pp.1–23.

67) Rucci, M., Iovin, R., Poletti, M., Santini, F. (2007) Miniature eye movements enhance fine spatial detail. *Nature*, Vol.447, No.7146, pp.851–854.

68) Scudder, C. A., Kaneko, C. R. S., Fuchs, A. F. (2002). The brainstem burst generator for saccadic eye movements: A modern synthesis. *Experimental Brain Research*, Vol.142, No.4, pp.439–462.

69) Seung, H. S., Lee, D. D., Reis, B. Y., Tank, D. W. (2000) Stability of the memory of eye position in a recurrent network of conductance based model neurons. *Neuron*, Vol.26, No.1, pp.259–271.

70) Skavenski, A.A., Robinson, D.A. (1973) Role of abducens motoneurons in the vestibuloocular reflex. *Journal of Neurophysiology*, Vol.36, No.4, pp.724–738.

71) Snodderly, D.M., Kagan, I., Gur, M. (2001) Selective activation of visual cortex neurons by fixational eye movements: implications for neural coding. *Visual Neuroscience*, Vol.18, No.2, pp.259–277.

72) 曾根大樹, 神山齊己, “霊長類網膜錐体モザイクの大規模数理モデル”, 信学技報, NC2011-84, pp.1-6, 2011.

73) Sparks, D. L. (2002). The brainstem control of saccadic eye movements. *Nature Review Neuroscience*, Vol.3, No.12, pp.952–964.

74) Stanford, T. R., Freedman, E. G., Sparks, D. L. (1996) The site and parameters of microstimulation: evidence for independent effects on the properties of saccades evoked from the primate superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, Vol.76, No.5, pp.3360–3381.

75) 杉内友理子, 高橋真有(2011) 急速眼球運動の神経機構 –前庭系との接点–. *Equilibrium Research*, Vol.70, No.2, pp.89–94.

76) Sylvestre, P.A., Cullen, K.E. (1999) Quantitative analysis of abducens neuron discharge dynamics during saccadic and slow eye movements. *Journal of Neurophysiology*, Vol.82, No.5, pp.2612–32.

77) Takahashi, M., Sugiuchi, Y., Izawa, Y., Shinoda, Y. (2005) Synaptic inputs and their pathways from fixation and saccade zones of the superior colliculus to inhibitory burst neurons and pause neurons. *Annals of the New York Academy of Sciences*, Vol.1039, pp.209–219.

78) Troncoso, X.G., Macknik, S.L., Martinez-Conde, S. (2008) Microsaccades counteract perceptual filling-in. *Journal of Vision*, Vol.8, No.14, Art.15, pp.1–9.

79) Van Horn, M., Cullen, K. E. (2009) Dynamic characterization of microsaccades during near versus far viewing: Evidence that microsaccades and saccades are generated by the same premotor circuitry. *Society for*

Neuroscience, abstract, 405.2.

80) Van Horn, M.R., Cullen, K.E. (2012) Coding of microsaccades in three-dimensional space by premotor saccadic neurons. *Journal of Neuroscience*, Vol.32, No.6, pp.1974–1980.

81) Westheimer, G. (1979) The spatial sense of the eye. Proctor lecture. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, Vol.18, No.9, pp.893–912.

82) Yurbus, A.L. (1967) Eye movement and vision. Plenum press, New York.

83) Yoshida, K., Iwamoto, Y., Chimoto, S., Shimazu, H. (1999) Saccade-related inhibitory input to pontine omnipause neurons: an intracellular study in alert cats. *Journal of Neurophysiology*, Vol.82, No.3, pp.1198–1208.

84) Zuber, B.L. (1981) Models of oculomotor behavior and control. Boca Raton, FL: CRC Press.

85) Zuber, B. L., Stark, L., Cook, G. (1965) Microsaccades and the velocity-amplitude relationship for saccadic eye movements. *Science*, Vol.150, No.702, pp.1459–1460.