



空間定位における自己受容感覚情報と外部感覚情報の統合過程に関する研究

竹中, 毅

(Degree)

博士 (学術)

(Date of Degree)

2002-03-31

(Date of Publication)

2008-12-12

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲2602

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1002602>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



空間定位における自己受容感覚情報と外部感覚情報の統合過程に関する研究

竹中 毅

目次

序論	1
0.0 身体情報の役割	1
0.1.0 自己受容器の役割と生理学的特徴	4
0.1.1 前庭器とその役割について	4
0.1.2 前庭器（三半規管）への刺激	6
0.1.3 前庭刺激に対する反射について	7
0.1.4 回転刺激が引き起こす回転感覚と錯視	8
0.2.0 筋の固有受容器とその役割について	8
0.2.1 筋, 腱, 関節に存在する感覚受容器	8
0.2.2 運動の知覚に関する筋紡錘の役割	9
0.2.3 頸筋の特徴	10
0.2.4 頸筋への振動刺激が引き起こす錯運動感覚と錯視	10
0.3.0 前庭器と筋の自己受容器の統合	10
0.3.1 自己を中心とした空間表現と自己受容器情報	12
0.3.2 半側空間無視について	13
0.3.3 自己受容感覚と外受容感覚の統合の時系列的側面	15
0.4.0 本研究の目的	16
第1章 前庭刺激が視空間定位に与える影響（これまでの研究結果）	18
1.0 回転刺激後の動眼回転性錯視と正中面偏位の経時的变化	18
1.1 対象—対象間定位課題における回転刺激の影響	20
1.2 視対象呈示位置の違いが偏位量に及ぼす効果	21
1.3 視対象呈示の遅延が視対象定位に及ぼす効果	22
第2章 実験1—音源定位における前庭刺激の影響—	24
2.0 目的	24
2.1 実験1a	26
2.2 実験1b	28
2.3 実験1a, bの結果と考察	29

第3章 実験2 - 頸筋への振動刺激が視対象のみかけの運動と 視対象定位に及ぼす効果 -	31
3.0 目的	31
3.1 方法	33
3.2 結果と考察	37
3.3 全体的考察	41
第4章 実験3 - 頸筋への振動刺激が身体部位と主観的正面の ポインティングに与える影響 -	43
4.0 目的	43
4.1 方法	46
4.2 結果と考察	49
4.3 全体的考察	51
第5章 実験4 - 前庭刺激による主観的正中面のポインティング	53
5.0 目的	53
5.1 方法	54
5.2 結果	56
5.3 考察	59
第6章 視覚研究から見た頭頂葉の機能	
6.0 論文「物体認識のための視覚表現と運動制御のための視覚表現	62
第7章 まとめと展望	72
7.0 本研究の主たる結果	72
7.1 自己受容器刺激による egocentric localization と allocentric localization の時系列的変化の特徴	72
7.2 視覚的定位と聴覚的定位の類似点と相違点	75
7.3 主観的正中面のポインティング課題と空間表現について	76
7.4 半側無視患者と健常者における空間表現の違い	80
7.5 空間定位に関連する感覚情報と座標系を含めた概念モデル	82
7.6 今後の課題	83
参考文献	84

序 論

0.0 身体情報の役割

我々は自由に空間内を移動し、対象を見つけ、また、対象に向かって様々な行動を行っている。しかし、そこでどのような感覚を利用しているのかについて意識することは極めて少ない。最近、頻繁に耳にするようになった“バーチャル・リアリティー”という言葉のもつ意味を考えることは人間の「感覚」の本質を考える上で興味深い。“リアリティー”という言葉は、「現実」、もしくは「現実感」と訳されるが、「現実」とは自分の周囲に広がる世界、あるいは環境のことである。“バーチャル”という意味は「実際には存在しないが、本質において存在しているのと同等の効果を有する」という意味であり、したがって“バーチャル・リアリティー”とは「実際には存在しないが、本質において存在しているのと同様な事実や実際の出来事」という意味になる。「現実」の世界では、当然ながら全ての感覚受容器を使って「感覚」を得ることができる。しかしながら、“バーチャル・リアリティー”の世界では、限られた感覚受容器から得られる情報によって、実際には使用していない感覚受容器から得られる感覚を再現しようという試みがなされている。このような試みを逆説的に考えれば、我々が世界を把握し、行動する背景には様々な感覚が複雑に統合され、利用されているということが明らかになってくる。

ここで問題となる様々な「感覚」は、伝統的にいくつかに分類されてきた。Sherington (1906) は、感覚受容器を刺激と受容器の位置から、自己受容器、または固有受容器(proprioceptor)、外受容器(exteroceptor)、内受容器(interoceptor)の三つに分類した。したがって、それらにより生じる感覚について、外受容感覚(exteroception, external sense)は刺激源が外部に、内受容感覚(interoception, internal sense)は内部に、自己の姿勢や動きに由来する自己(固有)受容感覚(proprioception)は刺激源が自己自身にある。この分類に従えば、視覚、聴覚、味覚、嗅覚、触覚が外受容感覚、様々な臓器から得られる感覚(例えば空腹感など)が内受容感覚、そして筋、腱、関節などに存在する受容器に由来する運動感覚と、前庭器(三半規管と耳石器)に由来する平衡感覚とが自己受容感覚にあたる。これと関連して、身体(体性)感覚という用語があるが、これは、内臓感覚と触覚などの皮膚(浅部)感覚と筋、腱、関節に由来する深部感覚の総称である。

いわゆる五感と呼ばれる外受容感覚は、それらの感覚を引き起こす刺激が外部世界に存在し、刺激と感覚(または知覚)の関係について推定しやすい。また、感覚経験の質の問題に関しても、外受容器から得られる感覚経験が比較的明確なのに対し、自己受容器(筋や前庭器)から得られる感覚経験は比較的曖昧であり、このことは我々が通常、自己受容感覚を意識することが少ないことを考えても明らかである。

心理学の分野においても、感覚、知覚の測定法は特に視覚、聴覚の分野によって洗練されてきた。刺激自体の測定方法についても、視覚刺激や聴覚刺激については物理学的な測

定法が有効であるのに対し、自己受容感覚については刺激源が自分にあるという特徴から、刺激の質的、量的な測定が難しいという問題点が挙げられる。そのような理由から、今日においても、心理学の分野では、視覚や聴覚についての研究が主流であり、自己受容感覚について扱ったものはあまり多くない。しかし、最近、視覚や聴覚といった研究分野においても、外受容器だけでは完結しない、様々な自己受容感覚との相互作用が注目されている。

一つには、先に述べたバーチャル・リアリティー研究における身体情報の役割が挙げられる。現在ではゲーム機などにおいても、HMD (Head Mounted Display)を装着し、そこから得られる精巧な視覚情報によって、まるで自分が空間内を移動したり、体が引きずられるような感覚を経験することができる。視覚情報が自己受容感覚から得られるような身体感覚を誘発することは大変興味深いことであるが、一方でバーチャル・リアリティー酔いと呼ばれるような現象が知られてきた(廣瀬通孝, 1993)。これはHMDの装着中や装着後に空間失調やめまい、頭痛などを引き起こすもので、現実世界での実際の行動と仮想現実世界のギャップ、すなわち自己受容感覚情報と視覚情報の不一致が原因となっていると考えられる。また、最近のバーチャル・リアリティー研究において、視覚情報とともに局所的な振動刺激を与えることによって、よりリアルな仮想現実世界を構築する試みがあるが、局所的な自己受容器への刺激と視覚情報がどのように融合し、どのような運動感覚を引き起こすかを知るためには、視覚情報と身体情報がどのように統合され、利用されているかを調べるのが不可欠である。本論文はこのような自己受容器への刺激が視覚、聴覚といった外部受容感覚へ与える影響をより直接的に観察することで、これらの情報がどのように統合され、我々がどのように外部世界を把握しているかを明らかにしていくことを目的としている。

心理学の分野において、自己受容感覚の役割が問題とされてきたのはStratton (1897)のさかさ眼鏡に始まる、視野変換条件下での様々な知覚・運動協応を扱った研究であった。そこでは、視覚情報を光学的に変換することによって生じる、感覚間不一致(視覚と体性感覚の不一致)と、それが引き起こす、様々な行動や感覚知覚上の変化の様子、すなわち「順応」が主な問題とされてきた。しかし、この順応過程に関する理論や仮説については、視覚がその他の感覚(自己受容感覚や聴覚など)に対して持つ優位性(視覚優位)を扱ったものが主流を占め、自己受容感覚や位置感覚が持つ意味については不透明な部分が多い。それらの理論についてここで詳細に議論することは避けるが、視野変換状況への順応過程には様々な興味深い現象(知覚や行動のずれ)が含まれている。一つは、本研究において最も重要なテーマの一つである「自己を中心とした定位のエラー」である。

例えば、目の前のリングをつかむという動作を考えてみる。まず、リングが自分に対してどのような位置にあるかを知らなければならない。この際、重要なのは視覚情報だけではなく、自分の姿勢に関する身体情報であり、両者の協応的働きにより定位が確定する。さらにリングを取ろうとする行為において、リングと頭(視線方向を含む)と手の三者の関係

は刻々変化する。視覚、体性感覚、運動感覚の協調的な働きにより、リングも自己も空間の中で安定した関係を保ち、リングをつかむという行為が完結する。

しかしながら、左右反転のプリズムを着用すると、着用直後において、手を伸ばす方向は左右逆転し、つかむことも、適切に視線を向けることもままならないという。そればかりか世界はリアリティーを喪失し、時にめまいや吐き気を感じるという。しかし、着用を続けるとめまいや吐き気は徐々になくなり、適切に視線を向け、正しく手を伸ばし、掴むことができるようになる。この時、例えば「目―手」、「目―頭」といった様々な協応行動の順応の時間的推移にはいくつかのずれがあるという(Hay & Pick, 1966)。一般に、変換視順応実験では、指標とする課題のもつ意味を特定することが難しく慎重を要するが、視覚情報と身体情報の協応を必要とするいくつかの課題間で順応に要する時間が異なるという点は大変興味深い。本研究においては、自己受容器への外乱が様々な空間定位行動に与える影響を総合的に検討していくことを目的としているが、その中で、自己受容器が空間定位行動に与える影響の時間的推移パターンを扱うことを大きなテーマとしている。変換視順応実験において、いくつかの空間定位課題間で順応の時間的推移に差が見られることは、自己受容器からの情報と視覚情報を統合し、空間内においてさまざまな行為を行う際に、それらの情報の統合に、時間的なずれが生じている可能性を示唆するものである。

また、最近の視覚研究において、視覚系の皮質での機能を考える上で、運動制御を含む身体情報の役割が注目されている。第一次視覚野(V1)に始まる大脳皮質での視覚経路の内、下頭頂小葉(PG野)に向かう背側系では、体性感覚野や、前庭皮質野といった様々な異なる感覚領域との相互連絡が確認されている。例えば、酒田ら(1992)は、サルを用いて、様々な形の対象(スイッチ、レバーなど)を操作しているときの前部頭頂間溝領域(AIP野)の活動を記録した。結果、この領域のニューロンは、対象を実際に見ながら操作している時はもちろんのことながら、対象を見ているだけの時(視覚のみ)や、視覚なしで対象を操作している時(運動のみ)にも活動することを示している。この領域は、視覚系と体性感覚野の「手」の領域の両方から入力を受けており、視覚と体性感覚が、脳内においても密接な関係を持っていることを示唆するものである。AIPを含む、頭頂葉の多くの領域は、対象に向かって手を伸ばす動作(リーチング)や対象をつかむ動作(グラスピング)といった視覚性運動制御に必要な情報を処理していることが最近の研究から明らかにされている(例えば Goodale, 1984)。これは、自己を中心とした視対象の把握に必要な情報処理に、頭頂葉が大きく関わっていることを示唆するものである。また、後に述べる半側空間無視という注意障害、あるいは空間失調を示す患者の主な責任領域が頭頂葉であるという事実も、視空間の把握(定位)にこの領域が重要な役割を果たしていることを示唆している。

加えて、最近の生理学的知見から、皮質における前庭投射領域である頭頂一島前庭皮質(PIVC)は、同じ頭頂葉に位置し、前庭、頸部の筋、視覚というマルチモーダルな感覚入力を受けていることが知られており(Fukushima, 1997; Grasser, 1990)、皮質における自己受容感覚と視覚の密接な関係性を示すものである。

0.1.0 自己受容器の役割と生理学的特徴

このように、最近、様々な分野の視覚研究において自己受容器が果たす役割が注目されている。自己受容器は主に、平衡感覚をつかさどる前庭器と、運動感覚をつかさどる筋、腱、関節に存在する受容器の2つに分けられるが、両者は密接に関わっている。次に、前庭器と筋、腱、関節に存在する受容器について、その役割と生理学的特徴を概観するとともに、これらの結びつきを示す生理学的事実、行動実験を概観したい。

0.1.1 前庭器とその役割について

平衡感覚の受容器は内耳に存在する前庭迷路受容器である。それは三半規管と呼ばれる主として回転を検出する部分と、耳石器と呼ばれる直線運動を検出する部分とに分かれる。両者とも、受容の原理は上皮細胞の分化した有毛細胞上部の感覚毛(cilia)の屈曲の刺激に基づいている。本研究では主に三半規管(特に水平半規管)への刺激を前庭刺激として用いており、耳石器についての詳しい説明はここでは省略したい。また、本論文を通して前庭器という用語を用いる場合、主に三半規管を想定している。

三半規管はリンパ液で満たされた管三本が相互につながったものである。三つの管は、それぞれ、水平回転、前後回転、左右回転の3つの回転を感受する。管の一部は、膨大部となり、その中にクプラと呼ばれる構造が突き出ている。有毛細胞はクプラの中に存在し、リンパ液の流動に伴う、クプラの変形を検出する。

三半規管も耳石器も、機械的運動を刺激としているために、ある種の運動特性を有している。三半規管の場合、クプラの偏移 x は近似的に次の式に従う(Steinhausen, 1933)。

$$x = \frac{A \cdot I}{R} (1 - e^{-Rt/F})$$

A : 頭部回転角加速度

I : 内リンパ液の慣性モーメント

R : クプラの単位角偏移に対する復元力

F : 単位角速度に対する摩擦モーメント

つまり、クプラの偏移は時定数 R/F の一次遅れ系となる。しかし、実際には R/F の値は4, 5秒となり、通常の頭の回転の時定数はこの時定数よりはるかに小さい。このような場合、 x はむしろ角速度に比例することになる。したがって、頭部の生理学的振動においては、三半規管は角速度センサとして動作する。

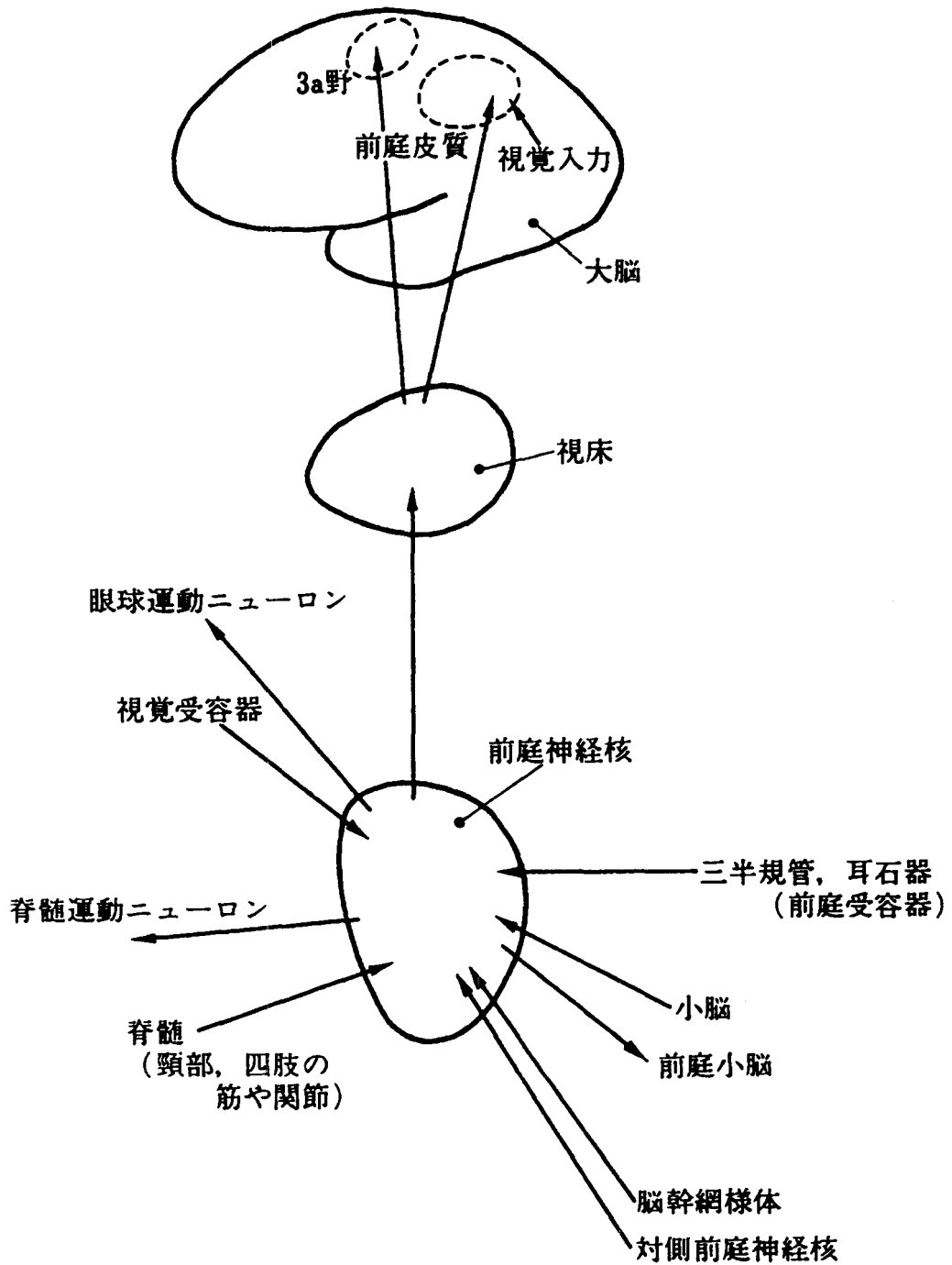


図 0.1.1 平衡覚経路の模式図

次に、前庭迷路系からの神経系の連絡について概観したい。

三半規管と耳石器の受容器から発した求心性神経はその一次ニューロンとしてスカルパ神経節を経由し、前庭神経核に入る。またこの求心性情報は大腦皮質へ視床（主に後腹側

核群，内側膝状体，枕核）を經由して到達する（図 0.1.1）。大脳皮質への投射は最初，ネコで体性感覚野の 2V に見出され，後にサルでは，大脳皮質に 6 つの投射域 [体性感覚野の 2V と 3aV，頭頂 - 島前庭皮質 (PIVC)，頭頂 - 側頭連合野 (T3)，島顆粒部 (Ig)，7 野の吻側 (7ant)] が報告されている (Fukushima 1997, Grusser et al. 1990, Guldin 1998)。しかし，それぞれの領野での機能的な意義づけは，まだ明らかにされていない。ヒトの PET (positron emission tomography) による検索では，外耳温度刺激により眼振発現時に PIVC に活性が認められている。臨床的には PIVC や帯状回の局所的な障害や発作でめまい，回転感覚などが報告されている。

前庭入力の大脳皮質への投射は，感覚の認知よりはむしろ前庭入力と他の感覚入力，視覚や体性感覚との相互作用による，長ループの反射性の運動を精細に調節していると考えられている。さらに，小脳には前庭神経が片葉に直接投射し，また前庭神経核を経て，前庭小脳路として片葉小節，虫部，傍片葉小節に投射している。前庭入力は小脳から前庭神経核群へ投射し，前庭動眼反射 (vestibulo-ocular reflex: VOR) および前庭脊髄反射の調節，反射の可塑性に携わっている。小脳の前庭系への関わりには視覚入力が大きな役割を演じている。すなわち，小脳は視覚，ことに対象物の動き (運動の方向，距離，速度と加速度) を捉え，これに対して自分の姿勢，運動を予測的に調節して出力する。さらに，眼球運動は小脳の調節を受けている。例えば，小脳の障害は眼振の visual suppression を減損することが知られている。

0.1.2 前庭器（三半規管）への刺激

三半規管への適刺激としては主に次の 4 つが知られている。

1. 回転刺激 (rotational stimulation) : 三半規管の受動的な刺激方法としては回転椅子に座るか，回転台に立つかして身体を回転させる。主として水平半規管の刺激となる。水平半規管は前方約 $25^{\circ} \sim 30^{\circ}$ 上がる傾きを持つため，水平半規管を水平に保つためには頭を約 $25^{\circ} \sim 30^{\circ}$ 傾ける必要がある。水平回転により回転性眼振が起こるが，眼球は回転方向に急速相，反対方向に緩徐相の眼振を起こす。
2. 温度性刺激 (caloric stimulation) : 水平半規管は中耳腔に最も近いので，外耳道に体温と 7°C 以上の差のある冷水あるいは温水を注入すると，温かい方に急速相を持つ眼振が発現する。これは内リンパに対流が起こることによるという説が一般的である。
3. 電気前庭刺激 (galvanic vestibular stimulation) : 両側の耳珠部あるいは乳突起に電極を当て，直流矩形波で刺激すると，通常 $3 \sim 1.0 \text{ mA}$ で陽極側に体が傾き， $2 \sim 5 \text{ mA}$ で眼振が起こる。刺激効果についての定説はないが，Goldberg et al. (1984) のリスザルの実験では，持続的な双極刺激で前庭神経核の緊張性放電を引き起こさせた。
4. 視運動性刺激 (optokinetic stimulation) : 例えば，被験者を黒と白の縦縞のストライプを描いた円筒の中に入れ，円筒を回転させる。このような視野全体が一定方向へ流

れるような刺激を視運動性刺激と呼ぶ。このような刺激は前庭器への直接的な刺激ではないが、眼振が引き起こされ、前庭系への間接的な入力認められる。これは視覚系から小脳を介して前庭神経核群への投射が認められることから推測される。

0.1.3 前庭刺激に対する反射について

前庭器は、安定して視覚世界を捉え、また姿勢を調節するという平衡機能の特徴から、様々な反射と関わっていることが知られている。次に、前庭由来と考えられるいくつかの反射とその機能を挙げる。前庭器はまた、頸筋の自己受容器と共に頭部の回転を協調的に制御するために、頸筋からの入力と密接に結びついた反射（前庭頸反射など）を有している。このような頸筋と前庭器との密接な関係については後に述べる。

1. 前庭動眼反射 (vestibulo-ocular reflex : VOR) : 頭が動いたときに視野を安定して保つためには、振れた方向とは反対に眼球が動いて、視野に捉えていたものをそのまま網膜上に保持する。これが前庭動眼反射である。頭の動きは前庭器で速度や大きさを感じられ、3ニューロンアークで眼球運動を引き起こす。この単純な反射系も高次の神経系からの修飾を受ける。前庭動眼反射は前庭神経から脳幹網様体を経由して外眼筋運動ニューロンに至る経路がある。すなわち、全ての直接の3ニューロンアークの系が切断されてもVORが残る。
2. 前庭脊髄反射 (vestibulo-spinal reflex : VSR) : 前庭神経核、ことに外側核からは同側の脊髄の Rexed VII層 - VIII層の運動ニューロンへ強力な投射をしている。外側前庭脊髄路 (LVST) である。前庭入力が運動ニューロンに投射する意義は主に姿勢調節の筋緊張である。これにより頸、躯幹、下肢の筋緊張を調節する。
3. 前庭頸反射 (vestibulo-colic reflex : VCR) : ネコの半規管膨大部神経を刺激すると、それぞれの神経刺激に応じて頸に回転運動を引き起こす。頭が振られると、刺激される膨大部神経の興奮は頭の回転に逆らう様に頸の筋に興奮を与え、頸を安定化すると解釈できる。これが前庭頸反射 (VCR) である。膨大部神経は前庭神経核を経て、外側前庭神経路あるいは内側縦束を経て、脊髄の頸運動ニューロンにつながる3ニューロンアークである。
4. 前庭自律反射 (vestibulo-automatic reflex : VAR) : 前庭器の刺激はめまい、吐き気、顔面蒼白など自律神経系の症状を呈する。乗り物酔いがよい例である。半規管系の回転刺激は回転中に吐き気を催すことがある。めまいは末梢前庭性めまいとしても、中枢性めまいとしても発現する。自律性の反応の発現機序は不明であるが、説明として、回転刺激やゆっくりとした揺れの前庭刺激は日常生活において異常である。一般に異物などを排除しようとして起こる原始的な反射と同じものであるとしている。先に挙げたバーチャル・リアリティ環境や“宇宙酔い”と呼ばれる無重力状態でのめまい、吐き気についても、このような自律反射のメカニズムの解明が切望されている。

0.1.4 回転刺激が引き起こす回転感覚と錯視

鉛直軸(Z軸)上での回転刺激は主に水平半規管により感受されるが、角加速度運動の閾値は $0.12\sim 0.2^\circ / s^2$ 程度である。等加速度で加速中に感じる角速度は、はじめは角速度が増すように感じるが、ある限界以降は、回転感覚が減速しているように感じる。さらに加速を続けると、回転を感じなくなり、加速を止めて等加速度運動になると、逆方向に加速しているように感じるということが知られている。角加速度が大きく、加速の持続時間が短い場合には、加速終了後も角加速度が増加しているように感じる期間が存在する。

このような回転刺激は、回転感覚とともに、視対象の錯視を引き起こすことも知られている。これを、動眼回転性錯視(oculo-gyral illusion : OGI)と呼ぶ(Graybiel & Hupp, 1946)。被験者を暗室内で鉛直軸上で回転し、被験者の正面に光点を呈示すると、回転開始直後、回転方向への視対象の動きが観察される。その後、動きの量は徐々に減衰し、さらには逆方向への動きが観察される。また、回転を急停止すると、回転と逆方向へのみかけの動きを知覚し、その後、徐々に減衰し逆方向へのみかけの動きを知覚する(Parsons, 1970)。本研究においても前庭刺激として一貫して回転刺激を用いた。OGIの現象については、視空間定位という視点を踏まえて、末次ら(2000)が系列的に測定しており、それらの結果については1章で詳しく述べる。

0.2.0 筋の固有受容器とその役割について

0.2.1 筋、腱、関節に存在する感覚受容器

人体は約400個の骨格筋からなる。各筋は筋膜につつまれた多数の黄紋筋線維からなる。骨格筋にはこれら通常の筋線維(錘外筋線維)に混じって錘内筋線維があり、その中に筋紡錘(muscle spindle)がある。

筋には主に2つの役割がある。1つは実際に肢体を動かす効果器としての役割であり、錘外筋がこれを担う。もう1つは感覚受容器としての役割であり、錘外筋の伸張にともなって伸張される錘内筋がこれを担う。筋の自己受容感覚には2つの成分があるとされ、動きの要素のある運動感覚(kinesthesia)と、静止した状態に関わる位置感覚(position sense)である。

筋紡錘は被膜に包まれた2~12本の錘内筋繊維と、これらを支配する感覚性および運動性の神経とからなり、全体として長さ6~8mmの紡錘形をなす。錘内筋繊維には2種類あり、それぞれ核袋線維、核鎖線維と呼ばれる。いずれの線維も引っ張られ変形することにより、中央部に存在する感覚終末が興奮する。筋紡錘を支配する感覚線維にはIa群とII群の2種類のグループがあり、前者は核袋線維、核鎖線維の両方に(一次終末)、後者は主として核鎖線維に終わっている(二次終末)。Figure 0.2.1は筋紡錘の模式図を示したものである。

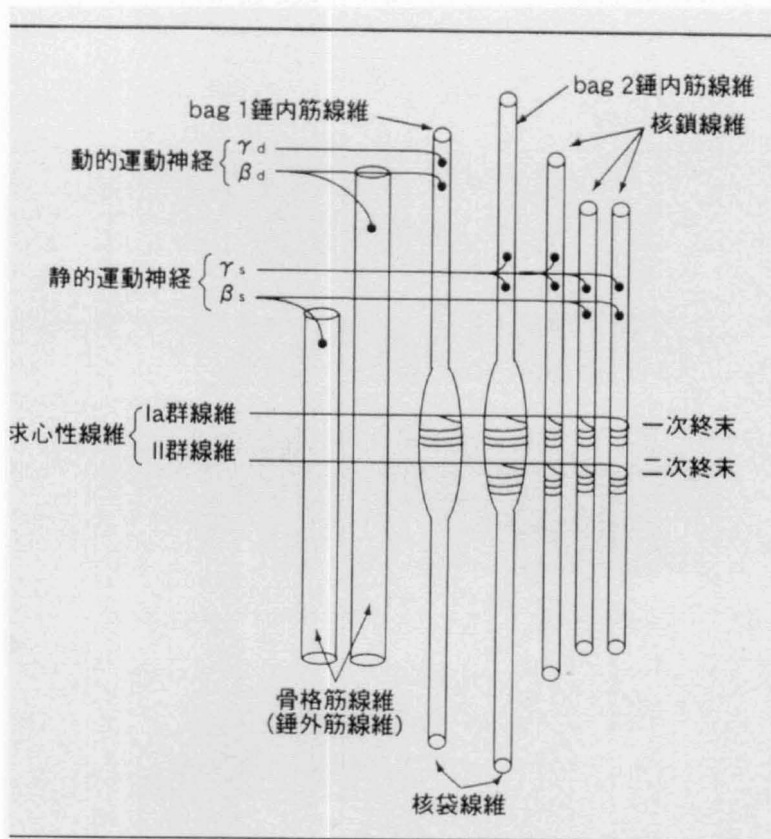


Figure 0.2.1 筋紡錘の模式図

筋が伸張すると筋紡錘も伸張されるため一次、二次終末がともに興奮しインパルスを発射する。一次終末は筋の長さが変化するとき強く興奮し（動的反応）、長さが一定に保たれると一定の発火を続ける（静的反応）。一方、二次終末には動的反応はほとんど見られなく、静的反応のみである。

筋紡錘の一次終末から伸びている Ia 群と、二次終末から伸びている II 群は、脊髄において屈筋の α 運動ニューロンに興奮性に接続している。II 群はまた、伸筋の α 運動ニューロンに抑制性に接続し、突然の筋の伸張に対し収縮反射を生じさせる。

0.2.2 運動の知覚に関する筋紡錘の役割

覚醒下にあるヒトにおいて、実際に筋紡錘の活動は、運動に関する機械的なパラメータを知覚するのに利用されているのだろうか。この疑問は、筋や腱に対する振動刺激が運動感覚や位置感覚に及ぼす影響を調べることによって検討されている。筋紡錘は振動刺激にもよく反応し、特に一次終末の感受性が高い。振動が与えられると一次、二次終末は共に活性化する。脚の筋肉の腱にある受容器の振動刺激に対する応答特性を調べた研究 (Burke, Hagbath, L fstedt & Wallin, 1976) によれば、筋の中程度の伸張において最も反応し、一次終末は 220Hz の振動にまで同期して発火したが、二次終末の発火は 100Hz 以上の振動に

同期することはなかったという。

例えば、視覚を遮断した状況で被験者の左上腕二頭筋と三頭筋に振動刺激を与え、右上肢を使って、知覚されている運動を再現させる。すると、肘関節の伸展、及び屈曲が観察される。また、振動刺激は関節位置の錯覚をも引き起こす。肘関節屈筋に 100Hz の振動を与えたときに、約 10° の位置ずれを生じることが知られている。これらの錯運動感覚や位置ずれの感覚は、振動刺激に対する筋紡錘の I 群、II 群の応答特性を反映していると考えられている。

0.2.3 頸筋の特徴

頸部や項部の筋は、重い頭部を支え、制御するという機能から、幾つの特徴をもつ筋である。頸部の筋には腕の筋のように形態的に伸筋と屈筋の区別がない。頭部が右に回転するときには右側の頸筋は屈筋として、左側の頸筋は伸筋として働き、左に回転するときには左側が屈筋で右側が伸筋となり、その筋の形態は左右が逆である他違いがない。

成人の首の筋、僧帽筋、下後頭筋などには筋紡錘が非常に高密度に含まれる。これら筋紡錘には II 群神経線維が圧倒的に多く存在し、I a 群はごくわずかしかない。これは、頸、項筋が動的な感覚よりも静的な位置感覚に敏感であることを意味している。

0.2.4 頸筋への振動刺激が引き起こす錯運動感覚と錯視

頸筋への振動刺激が頭部の錯運動感覚とともに、視対象の錯視（みかけの動き、みかけの偏移）を引き起こすことが知られている (Biguer et al 1988 など)。これは、前庭器と同様、筋の自己受容器の視覚との深い結びつきを示すものである。本研究では、頸筋への振動刺激が視空間定位に及ぼす影響を実験的に検討した。したがって、この現象については、後に詳しく述べるものとする。

0.3.0 前庭器と筋の自己受容器の統合

ここまで、前庭器と筋の自己受容器について、個々にその機能と生理学的事実、視覚との結びつきを述べてきた。ここで、この 2 つの自己受容器が密接に結びついていると思われる生理学的事実、行動実験を以下にまとめる。

1. 前庭神経核は前庭系（三半規管、耳石器）からの入力とともに、脊髄を介して頸筋などの筋紡錘からの入力を得ている。例えば、Rubin et al. (1975) はネコにおいて頭部の回転に対する前庭神経核の活動を記録した。結果、頸筋の自己受容器からの入力に反応するニューロンのうち、84% のニューロンが同時に活動した。また、行動学的にも頭部の回転は頸筋と前庭器の相互依存的な様々な反射を引き起こすことが知られている。Figure 0.3.0 は頭部の回転によって活性化される反射系の模式図を表している。

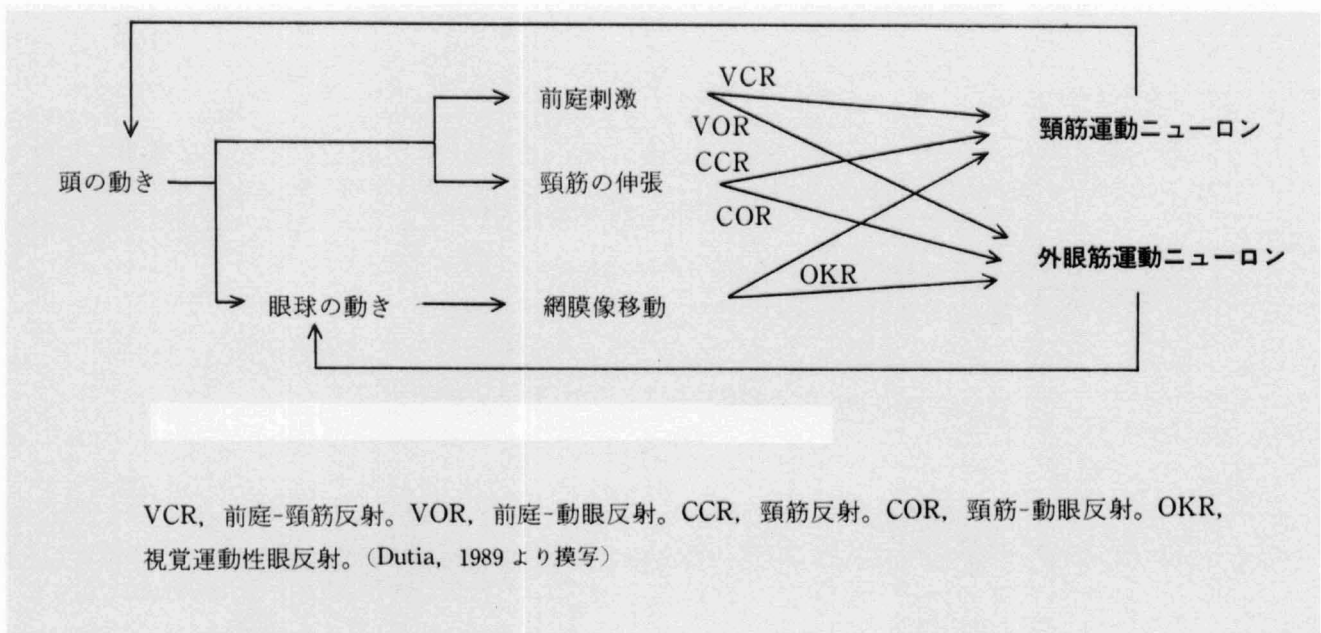


Figure 0.3.0 頭部の回転によって活性化される反射系の模式図

2. Yagi, Hatano and Morizono (1998) は、前庭器の障害によって身体の重心が不安定になる症状が、頸筋への振動刺激によって一時的に改善されることを示した。また、片側の前庭器の損傷患者では、左右の頸筋の振動刺激に対して、損傷側と反対側ではその影響の大きさ (gain) が異なるという (Strupp et al 1998, Lekhel et al. 1997)。すなわち、平衡系のバランスを保つために、損傷した前庭器からの入力を、同側の頸筋からの入力を増やすことで補っていると考えられる。
3. 半側空間無視患者は自己受容器 (温度性前庭刺激, 頸筋への振動刺激, 視運動性刺激) への刺激によって、半側空間を無視するという症状が一時的に回復することが知られている (Rubens 1985; Valler et al. 1990, 1993, 1995)。Karnath, Fetter & Dichgans (1996) は半側空間無視患者に前庭刺激と頸筋への振動刺激を組み合わせさせて与え、それら 2 つの刺激が、損傷側にあるか反対側にあるかによって、加算, 減算的に症状の改善をもたらすことを示した。
4. 最近、前庭皮質投射領域である頭頂-島前庭皮質 (PIVC) は、前庭, 頸部の筋, 視覚というマルチモーダルな感覚入力を受けていることが示されてきた (Fukushima, 1997; Grüsser, 1990)。このことは大脳の高次領域においても様々な自己受容感覚と外受容感覚が統合されていることを示すものである。このことはまた、先に述べたような自己受容器刺激によって引き起こされるいくつかの反射だけでなく、例えば空間定位のような高次の感覚統合を必要とする行動を支えるものであると考えられる。

0.3.1 自己を中心とした空間表現と自己受容感覚情報

ここまで、前庭器や筋といった自己受容器の特徴を述べるとともに、それらが視覚、聴覚といった外受容器からの情報と深い関わりをもつ事実を挙げてきた。自己受容感覚情報と外受容感覚情報が統合される必然性は、「自己を中心とした空間把握」というキーワードによって、最も適切に表すことができる。

「見ている対象に手を伸ばして掴む(goal-directed movement)」といった簡単な行動にも、網膜像から得られる視覚情報だけでは完結しないことは明らかであり、様々な自己受容器から得られる「自己身体の方角や動き」といった情報が必要である。さらに、我々は空間内を動き、様々な姿勢で、頭や視線を時々刻々と変化させているにもかかわらず、通常、視覚世界を安定して捉えることができる。そのためには「自己と外部世界を統合した空間表現」を持っていることが不可欠である。

このような空間表現については、主に視覚的な空間表現について、様々な行動(課題)を行う際に、最初の視覚情報である網膜像と共に、どのような感覚情報(自己受容感覚情報)を必要とするか、あるいは何に準拠するか、という視点から、いくつかの準拠枠に分類されてきた。

ここでいう準拠枠には大きく2つがあると考えられている(Howard, 1982)。1つは自己を基準とせず、外部世界を基準とする(外部情報だけで完結する)もので物体中心的(あるいは環境中心的)準拠枠(exocentric or allocentric frame of reference)と呼ばれる。もう一つは自己を基準とする(自己に関する情報を必要とする)もので自己中心的準拠枠(egocentric frame of reference)と呼ばれる。

自己中心的準拠枠はさらに自己身体のどのような情報を基に、どのような身体部位を基準とするかによって、網膜中心的(retinotopic)、頭部中心的(head centered)、体幹中心的(trunk centered)準拠枠と細分化される。

例えば、「頭も体も固定した状況で、対象に視線を向ける」という課題には、網膜像に加え、外眼筋から得られる頭部に対する眼球の位置情報が必要であり、頭部中心的準拠枠、あるいは頭部中心座標系と呼ばれる。一方、物体中心的準拠枠で捉えられる現象とは、例えば、網膜像での2つの対象の、対象-対象間の位置関係や網膜像での物体の移動(動き)といった、身体情報を必要としない、視覚情報だけで完結する、という点が特徴である。

Figure 1.3.1は視覚情報である網膜像情報にどのような身体情報が組み合わせられ、どのような座標系(coordinate system)が成立するかを概念的に示している。しかし、ここで注意しておかなければならないことは、「見ている対象に手を伸ばして掴む」といった簡単な行動にも、様々な自己受容器から得られる情報が必要であり、またそれらは、最終的に、統一した座標系を構成することが必要不可欠であるということである。

特に、リーチング(到達運動)やグラスピング(把握運動)といった視運動性制御は通常バリスタティック(ballistic)な運動と呼ばれている速い動作が行われている。このような動作が可能となるためには、運動開始前に、対象位置と自己の身体との位置関係を把握し、運動方

向が定められていなければならない。また、その時、自己受容器からの様々な情報をもとに、自己身体に関する統一された空間表現を持っていることが必要である。通常、視覚空間と聴覚空間がある程度、安定して対応していることを考えても、このような統一された空間表現の必要性が推測される。Karnath(1994)は、次に述べる半側空間無視という症状を示す患者の空間表現を自己受容器への刺激を用いて詳細に調べている。そして、そこで得られた一連の結果から、自己受容器からの情報は統合され、空間内における自己身体的位置や方向に関する統合的な空間表現（身体図式）を構成している、という仮説を提唱している。(Figure 0.3.1を参照。)

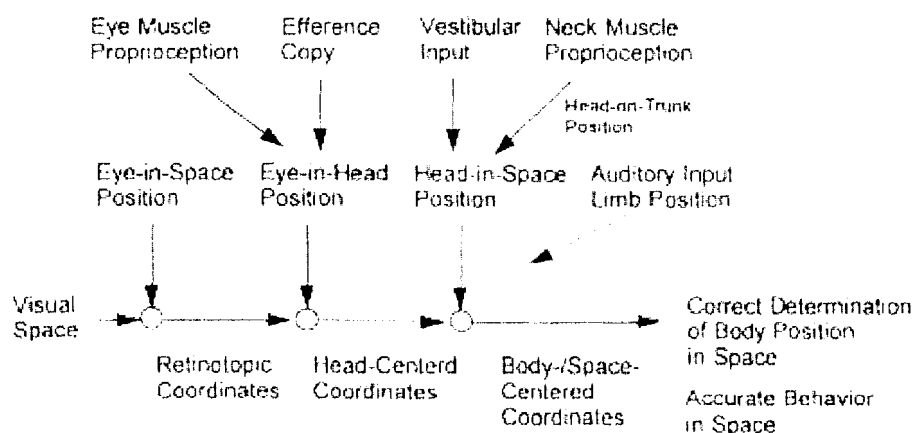


Figure0.3.1 視空間表現に必要な情報と空間座標系

中枢における視空間表現に必要な座標変換の模式図。空間内において身体の向きを決定し、適切な行動を行うためには視空間の網膜—中心的座標系が決定されるとともに、少なくとも頭部における眼球位置(eye in head), 空間内における頭部位置(head in space)と頭部と体幹の位置関係(head on trunk)の情報が統合される必要がある。さらに触覚や聴覚からの信号もこれらの情報と統合されることが考えられる(Karnath 1994から改編)。

0.3.2 半側空間無視について

主に頭頂葉の器質的損傷によって引き起こされる、空間把握の障害に半側空間無視(hemi-spatial neglect)と呼ばれる症状が知られている。典型的に、空間半側と自己身体の半側の不注意(無視)を示す、この症状に見られる様々な現象は、これまでに述べてきた自己を中心とした空間定位や、身体図式といった概念を考える場合に、きわめて興味深い現象を含んでいる。

半側空間無視は、その責任領域から考えても高次視覚機能障害であり、視覚系のより初期の領域の損傷で起こるような視野欠損がないことが特徴である。したがって、空間の半分が「見えない」のではなく、「見ようとしめない」あるいは「見ても意識できない」といっ

た症状を示すことから「無視(neglect)」と呼ばれている。例えば、重篤な患者は皿の右半分に置いた食べ物しか食べず、物の絵を書けば、片側を描写しないという。そればかりか、自分の体についても片側のみを洗ったり、髭を剃ったりするという。また、視覚空間だけでなく聴覚空間においても片側の音を無視する。

では、このときの空間の半分とは何の半分を意味するのだろうか？この問題を、先に述べた、「自己を中心とした(egocentricな)準拠枠」と「物体を中心とした(allocentricな)準拠枠」という2つの準拠枠と照らして考えると、実は、患者によって egocentric な空間と allocentric な空間のどちらの無視も存在するという。このことは非常に興味深い現象であり、半側無視が注意障害であるという議論の根拠ともなっている。しかし、我々がこれまでに調べた文献によれば、自己を中心とした空間の半側を無視する、という捉え方が当てはまる症状の方が圧倒的に多く報告されている。

特に Karnath を中心とする研究者グループの一連の研究(Karnath, 1994, 1997, Karnath, Fetter, & Dichgans, 1996, Karnath, Niemeier & Dichgans, 1998, Karnath & Perenin, 1998, Ferber & Karnath, 1999, Karnath & Ferber, 1999)では、半側無視を単に注意障害であると捉えるのではなく、半側無視患者の空間表現や身体図式という問題を積極的に議論している。その中で得られた結果と彼らの解釈を次に挙げていきたい。

1. 半側無視患者は視覚探索課題（空間内に実際には存在しない対象を、視線を動かすことで探す課題）において、健常者と比べ損傷側への探索空間の偏移が観察される（Karnath, Fetter, & Dichgans, 1996）。しかし、片側の頸筋への振動刺激や、温度性刺激による前庭刺激によって、探索空間の一過性の回復が観察された。また、頸筋の刺激と、前庭刺激は機能的に同じ効果をもち、両方の刺激は加算、あるいは減算的に探索空間の偏移量を変化させた。
2. 半側無視患者の聴覚的空間定位を調べた実験(Karnath & Perenin, 1998)では、自己の主観的正中面も含め、視覚的空間定位の場合と類似した結果を示した。
3. 別の研究（Karnath & Perenin, 1998）では、触覚的な空間探索課題を行った。結果、視覚と同様に探索空間が同側に偏移していることが明らかにされ、また、探索頻度の分析から、探索空間が歪められている(片側に押し込められている)というより、身体図式が、全体的に移動している可能性を示した。
4. 半側無視患者に、視覚的な主観的正中面を問う課題を行っている（Ferber & Karnath, 1999）。結果、主観的正中面は損傷側へシフトしており、これは被験者の空間準拠枠が自己を中心として全体的に損傷側へシフトしていると考えられる。
5. また、同側に損傷がある、皮質盲(hemianopia)患者と半側空間無視患者を用いて、主観的正中面の偏移を観察している。結果、これら2種類の患者では主観的正中面のズレの方向が逆であった。このことは、これらの患者が損傷領域に応じた、異なる空間表現を持っている可能性を示している。

以上に示された結果は、我々が様々な自己受容器から得られる情報をもとに、自己身体
の位置や方向に関する統一的な空間表現(身体図式)を持ち、それが自己受容器への刺激によ
り系統的に変化する可能性を示すものである。

0.3.3 自己受容感覚と外受容感覚の統合の時系列的側面

最後に、自己受容感覚と外受容感覚の統合過程における時間的側面について考えたい。
通常、我々は、視覚情報と自己受容器からの情報を同時に(リアルタイムに)得ている。この
ような時間的な同期の重要性は、それが崩れた場合に明らかとなる。

例えば、動作中の手の視覚的フィードバックを遅延させて与えると、対象への狙準動作
が困難になる。手の反復動作では、腕や手がふくれたり縮んで見えたりする。又、視覚と
自己受容感覚の時間的ズレが原因で軽いめまいや吐き気を生じる(Morikiyo &
Matsushima, 1990)。これらの現象は自己受容感覚情報によって成立する「感じられる手」
と視覚的に得られる「見えている手」の時間的ズレにすべて起因している。しかも、運動
の速さに依存するが、非常に短い時間遅れでもこれは生じることが知られている。

バーチャルリアリティ研究において問題となる、HMD 着用時のめまいや吐き気とい
う生理的反射が、例えば、頭部の回転に伴って変化する視野の変化を忠実に再現できない(タ
イム・ラグがある)場合に起こることも、このような時間的なずれが原因となっていると考
えられる。

また、プリズムなどによる視野変換実験では、いくつかの協応行動について、順応の時
間的推移にずれがあることが知られている(Hay & Pick, 1966)。変換視に順応していく過程
や、変換視装置を取り外した後に、一旦崩された視覚と自己受容器の対応関係が回復する
過程で、様々な課題が正しく遂行できるようになるまでに時間的なずれがあるという事実
は、そこで用いられた課題の特性(どの程度、視覚、あるいは自己受容感覚を必要とするか)
によって視覚と身体情報の統合過程に時間的なずれがある可能性を示唆している。我々はこの
違いが、課題に必要な空間表現の質を反映しているのではないかと考えている。

視野変換実験以外でも、例えば暗室内で被験者を長時間放置すると、ターゲットへのポ
インティング動作が、徐々に身体的制約を受けて不正確なっていくという(Taylor &
MacCloskey, 1998)。このことは、視覚—運動共応の基礎となる身体図式が視覚情報を利用
できないことで、徐々に解離していく可能性を示している。

このように、その時系列的変化を観察することは、自己受容感覚と外受容感覚の統合過
程を考える場合に、非常に役立つと考えられる。しかしながら、これまでの研究において
自己受容器への刺激が様々な行動へ与える影響を時系列的に観察した研究は余り多くない。
本研究では、自己受容器への刺激が様々な課題に与える影響を観察するとともに、それら
の時系列的特徴が、刺激に対する神経系の時間的応答特性とどのような関係にあるか検討

することが、自己受容感覚情報と外受容感覚情報の統合過程を明らかにしていく上で重要であると考えた。

0.4.0 本研究の目的

ここまで述べてきたように、本研究の目的は自己受容感覚と外受容感覚（視覚、聴覚情報）の統合過程を、総合的に観察することである。ここで、全ての実験的検討に共通した実験パラダイムについて以下の点を挙げておきたい。

- 1, 通常では安定している外受容感覚と自己受容感覚の対応関係を、自己受容器への外乱によって一時的に崩し、その時の様々な空間定位行動を観察する。
- 2, その際、自己受容器への刺激の影響を、刺激後の残効も含めて、時系列的に測定する。
- 3, 視覚的、聴覚的空間定位課題について、自己を中心とした(egocentric な)定位と、自己を中心としない(allocentric な)定位という2つの空間準拠枠の側面を反映した課題を設定する。

実験 1, 4 では前庭器への回転刺激を用い、実験 2, 3 では頸筋への振動刺激を用いた。先に述べたように、これらの刺激は視対象の錯視あるいは音源位置の錯誤という、視覚的、聴覚的錯覚を引き起こすことが知られている。また、視対象の錯視に関して、前庭器への回転刺激と頸筋への振動刺激のどちらも、光点のみかけの位置ずれ(偏移)と光点のみかけの動きという2つの側面が知られている。本研究では、これらの違いは、課題に必要とされる準拠枠の違いを反映しているものであると考えた。したがって、自己を中心とした定位課題(egocentric localization)では視覚的、聴覚的な対象の位置の変化を自己の主観的正中面からのずれ(偏移)として測定した。一方、自己を中心としない定位課題 (allocentric localization) として対象のみかけの動き、または対象-対象間の位置ずれを問う課題を設定した。

実験 1 では、音源定位行動における前庭刺激の影響を調べることを目的とした。これまでの OGI 研究では眼振抑制説と呼ばれる前庭反射として起こる眼球運動が錯視を引き起こしているとする説が代表的であった。しかしながら Karnath らが指摘しているように、前庭刺激による身体図式の変化と空間定位との関係として捉え直す必要が出てきた。そこで実験 1 では眼振抑制が起こらない聴覚的空間定位課題を設定することで、前庭刺激が両空間定位行動に共通した影響をもたらすかどうかを検討することを目的とした。

実験 2 では、頸筋への振動刺激が視空間定位行動に与える影響を調べた。その時、みかけの偏移とみかけの動きという2つの現象をそれぞれ egocentric localization と allocentric localization という2つの側面を反映した課題として構成し、独立に測定することを目的とした。

実験 3 では、頸筋への振動刺激が自己の身体部位と、空間内に投影した自己の主観的正中面のポインティングに与える影響を測定した。ここでは、自己の身体部位と自己の主観的正中面を、視覚情報を用いずに直接、問う課題を構成することで、空間定位行動の基礎となる身体図式の特徴を、より明らかにすることを目的とした。

実験 4 では、前庭刺激を用いて、自己の主観的正中面をポインティングする課題を行った。実験 3 と同様、空間定位行動の基礎となる身体図式をより明らかにすることを目的とするとともに、過去に「偏書」と呼ばれた、前庭刺激が随意運動へ及ぼす影響を再考することを目的とした。

本論文の 6 章では我々がこれまでに行った視覚系の機能的乖離を示す一つの研究を紹介したい。この研究は自己受容器への刺激を用いたものではないが、視覚研究において明らかにされてきた頭頂葉の機能についての知見を示しており、実験 3 及び 4 で用いた運動を用いた定位課題を設定する上での基礎となっている。自己受容感覚と視覚が統合されていると考えられている頭頂葉の機能を視覚研究の面から捉えることは、自己受容器と外受容器の統合過程を観察するという本論文の目的と密接に関係している。

7 章では、本研究で行った実験 1～4 の結果を踏まえ、自己受容器が空間定位行動に果たす役割を総合的に考察した。

これら 4 つの実験に先立ち、第 1 章ではこれまでの実験で得られた主な結果について概観する。本研究で用いられた前庭刺激や時系列的測定法の手続き、課題は、これまでに本研究室での共同研究で用いられたものと類似する点が多い。これは、自己受容器が空間定位に及ぼす影響を総合的に考えていくために、指標となる課題や手続きの一貫性を保つためである。したがって、第 1 章では、結果に加え、刺激や手続きについても記述した。

第1章 前庭刺激が視空間定位に与える影響 (これまでの研究結果)

1.0 回転刺激後の動眼回転性錯視と正中面偏移の経時的変化

末次ら(2000)は前庭への回転刺激によって引き起こされる動眼回転性錯視(OGI)について、その時系列的变化を測定した。その時、OGIの2つの側面である、みかけの動きとみかけの偏移という2つの側面を独立に測定した。1秒間呈示した光点のみかけの動きの量と、みかけの運動が見えない程度に呈示時間を短くした(10 ms)光点を呈示し、光点の主観的正中面からの偏移量をマグニチュード測定法を用いて測定した。

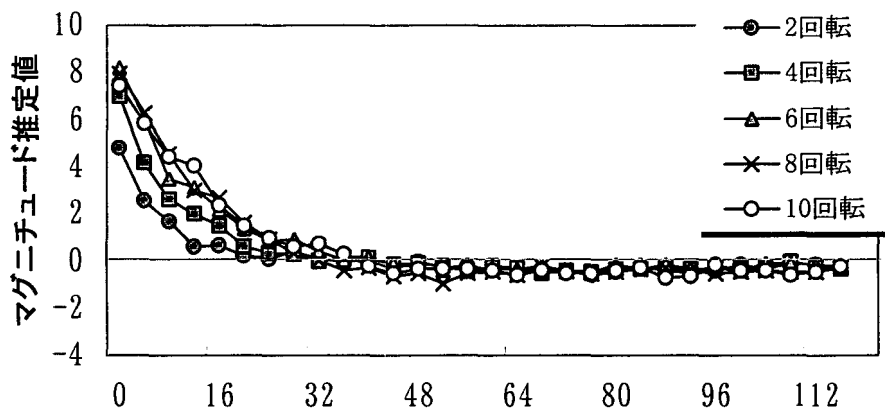


Figure1.0.1
見かけの動きの大きさの平均推定値. 横軸は時間(秒)
縦軸はマグニチュード推定値で、プラスが左方向、マイナスが右方向を表す。

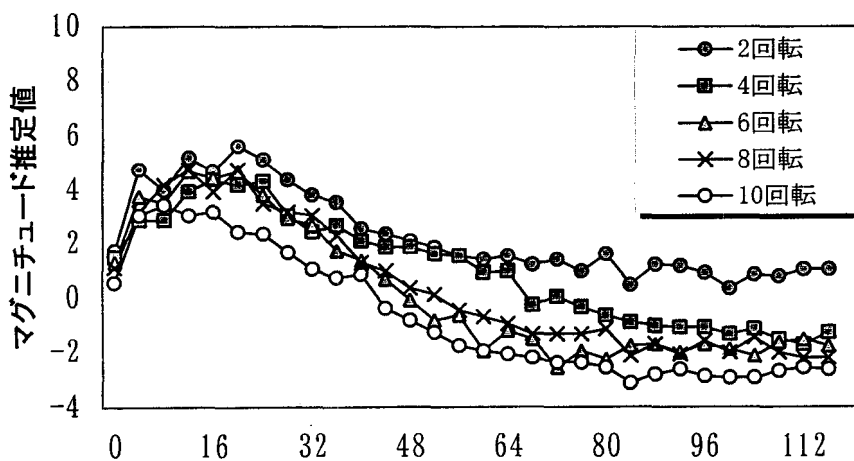
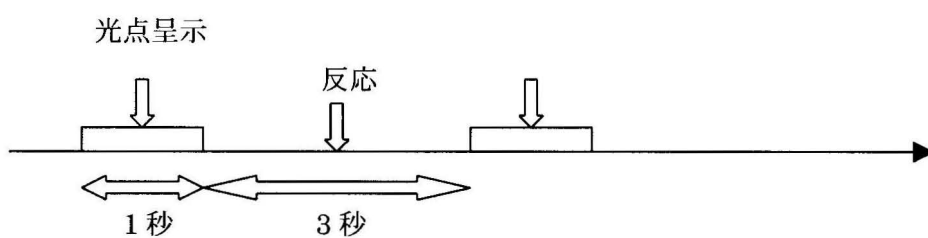


Figure1.0.2
主観的正中面からの偏位量の経時的変化. 横軸は時間(秒)
縦軸のプラスが左方向、マイナスが右方向を表す。

末次ら(2000)の実験で用いられた方法について

- ・ 回転刺激：72 deg/s(5秒1回転)，鉛直軸，時計回りで所定の回数（2，4，6，8，10回）回転刺激を与えた。
- ・ 視覚刺激：前方1m，物理的正面に呈示された静止光点（緑色LED）
- ・ 視覚刺激の呈示スケジュールは次の通りであった。

みかけの動き課題



みかけの偏移課題

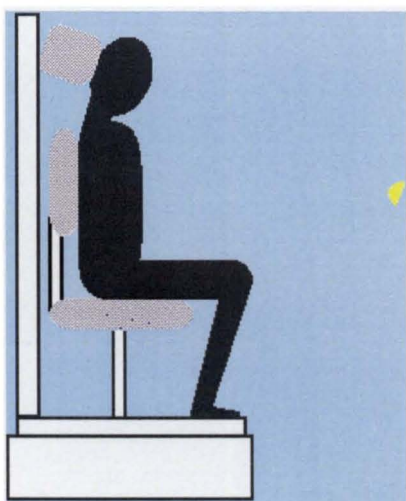
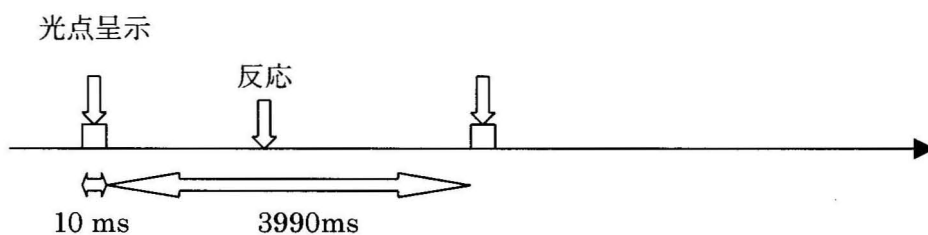


Figure 1.0.3 光点の呈示スケジュールと実験状況の模式図

結果と考察

みかけの動きとみかけの偏移では異なる時系列パターンを示した。

すなわち、みかけの動きについては、どの回転速度条件においても加速方向（左方向）への対象の動きが観察された。みかけの動きの量は回転停止後、最大となり時間の経過とともに、単純減衰していき、約 30 秒後から 40 秒後には、ほとんどみかけの動きは報告されなくなった。また動きの方向の逆転がわずかに見られた。このような経時的変化パターンは Adrian(1943)が報告している、等速回転停止後のネコの前庭神経の発火頻度のそれと類似しており、みかけの動きが同様の刺激に対する前庭器の応答特性を反映していることを示唆している。

一方、みかけの偏移については、回転停止直後は主観的正中面付近に定位され、その後、左方向へ偏移が大きくなり、約 20 秒で最大偏移、その後、偏移が減少という結果になった。このようなパターンは、前庭神経の応答特性を直接反映しているものではないと考えられる。

このような 2 つの課題間での違いについて、末次ら(2000)は、自己を中心とした定位 (egocentric localization) と、自己を基準としない対象—対象関係的な定位 (allocentric localization) の 2 つの空間定位の様式の違いが反映されているのではないかと推論している。

1.1 対象—対象間定位課題における回転刺激の影響

先の実験の結果における、みかけの動きとみかけの偏移の時系列パターンが、課題に必要とされる空間定位の様式の違い(allocentric or egocentric localization)を反映している可能性をより検討するために、視対象の呈示スケジュールを操作し、allocentric な課題を構成した。

すなわち 0.98 秒間隔で 0.01 秒の 2 つの光点を続けて呈示し(SOA 1 秒)、先に呈示された光点に対し、後に呈示された光点がどのようにずれていたか、その方向と距離を、マグニチュード測定法を用いて測定した。

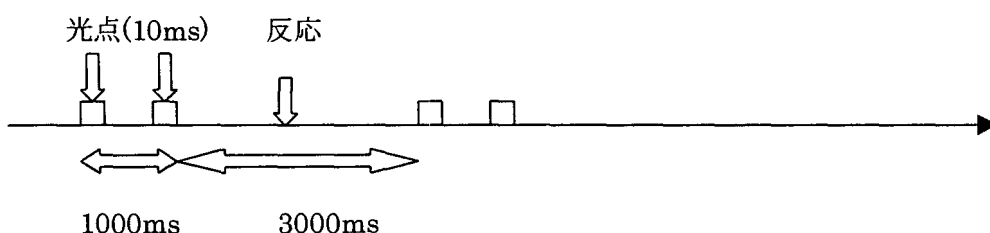


Figure 1.1.1 光点呈示スケジュール

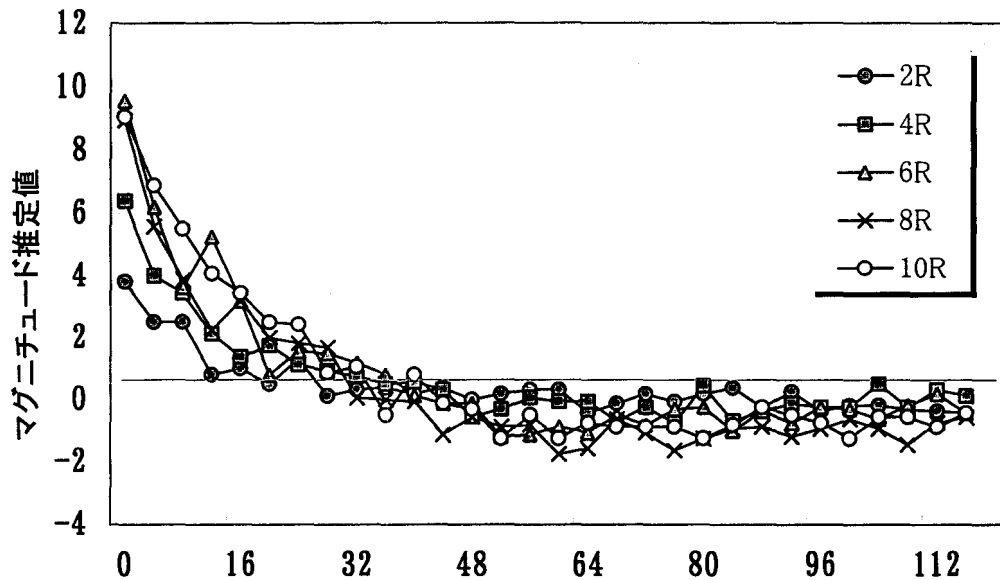


Figure.1.1.2 見かけの動きの大きさの平均推定値. 横軸は時間(秒)
縦軸はマグニチュード推定値でプラスが左方向, マイナスが右方向を表す.

結果と考察

結果は回転停止後に最大値をとり,その後,徐々に減衰していくパターンを示した.このような傾向は, 先の実験のみかけの動き課題の結果と類似するものである. また, 前庭神経の応答パターンを直接反映している可能性を支持する. 対象—対象間の関係を問う課題は, 自己身体の間接を必要としない(自己を基準としない)課題であると考えられる. したがって, みかけの動き, 対象—対象間定位という allocentric な課題と, みかけの偏移のような egocentric な課題という空間定位の様式の違いによって, 異なる時系列パターンが観察された可能性を示す結果と言える.

1.2 視対象呈示位置の違いが偏移量に及ぼす効果

みかけの偏移の時系列パターンが, 前庭神経の時間的応答特性を直接反映しているものではない, という可能性は先の実験で示したとおりである. ところで, みかけの偏移の時系列パターンは回転刺激停止直後, 物理的正面に呈示された光点が自己の主観的正中面付近に定位され, その後徐々に偏移量が増加していくという「立ち上がり」の傾向を示した. 主観的正中面を決定付けるような身体座標系(身体図式)と, 網膜像情報から得られる網膜座標系(網膜地図)の存在を仮定すると, これらの統合によって視覚的空間定位(みかけの偏移)がなされていると考えられる. このようなみかけの偏移の「立ち上がり」の傾向は, 自己受容器刺激の身体座標系への影響が, 回転停止直後ではあまり表れていないのではな

いか、もしくは前庭刺激によって身体座標系を再対応付けするのに時間的な遅れがあるのではないか、という解釈が考えられる。光点は常に物理的正面に呈示されていたことから、この結果は、「回転停止直後に主観的正中面と物理的正面がほぼ一致していたこと」を意味する。身体座標系への前庭刺激の影響に時間的なずれがあると仮定すると、回転停止直後は網膜位置情報がそのまま反映されているのではないかという可能性が考えられる。

そこで、本実験では光点の網膜像での位置を操作することの効果、みかけの偏移の時系列パターンにどのように影響を与えるかを検討することを目的とした。光点は、物理的正面と左右 10° 離れた3つの位置が設定された。その他の手続きは先の実験と同じであった(ただし、回転回数は8回転のみ)。

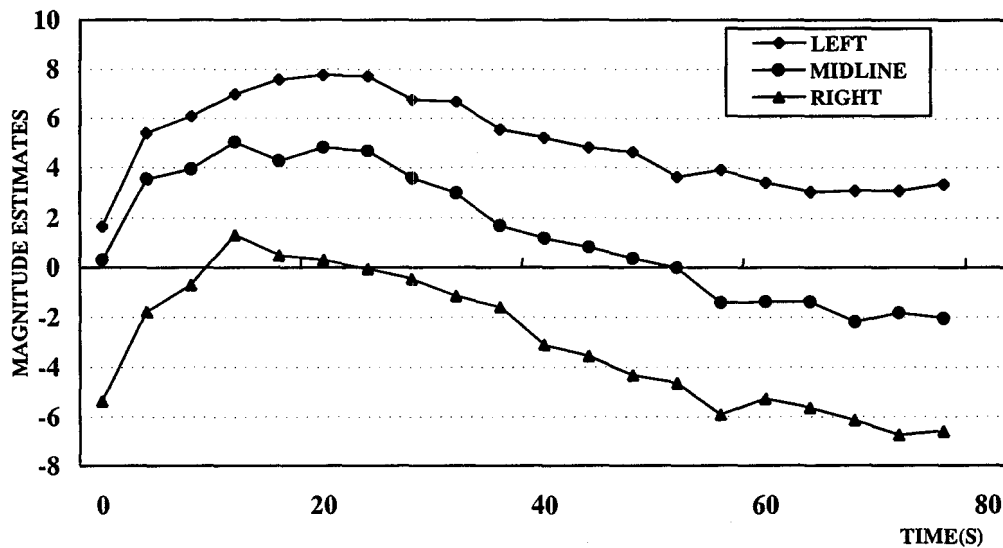


Figure 1.2.1 3つの呈示位置での視対象定位の時系列変化パターン (横軸は時間 (秒), 縦軸はマグニチュードの推定値を表す. プラスが左方向)

結果と考察

Figure 1.2.1のように、3つの呈示位置でのみかけの偏移の時系列パターンは、網膜像の位置情報が保持された形で、ほぼ並行している。全体的な時系列パターンと網膜位置情報のどちらもが保持されていることを示すこの結果は、網膜座標系と身体図式の独立性を示唆するものであると考えられる。

1.3 視対象呈示の遅延が視対象定位に及ぼす効果

1.2.0の実験によって、視対象の呈示位置を変えることにより、網膜像上での位置を変えると、網膜像上での位置関係は保存された形で、前庭刺激の影響が見られることが分かった。

そして、依然として、みかけの偏移の時系列パターンに見られる、回転停止直後からの「立ち上がり」の成分が観察された。このようなパターンが、同様の回転刺激に対する前庭系の神経応答パターンと異なることは先に指摘したとおりである。この実験では、このような「立ち上がり」の成分が、前庭入力と視覚入力のどのような統合過程を意味するのかを調べるために、回転停止後、最初の光点を提示するまでに 20 秒の遅延を設定し、定位の時系列的变化に及ぼす影響を調べることを目的とした。もし、遅延の効果が現れず、回転停止直後から定位を行った場合と同じ時系列パターンを示す（グラフが重なる）ならば、このような「立ち上がり」を含む偏移のパターンは前庭器からの入力に、直接したがつていると考えられる。

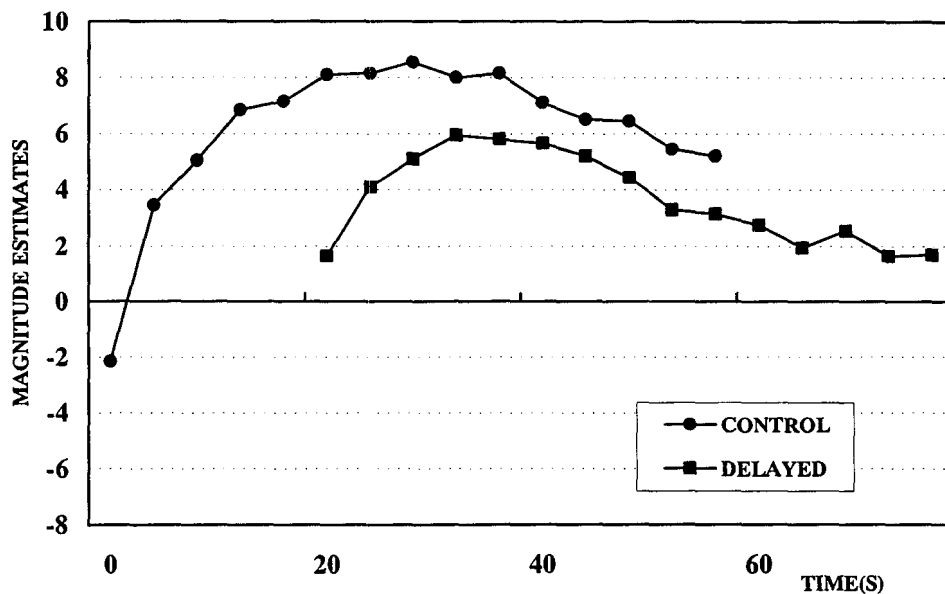


Figure 1.3.0 コントロール条件（回転停止直後から視対象を呈示）と遅延条件におけるみかけの偏移量の変化。横軸は時間，縦軸はマグニチュード推定値を表す。

結果と考察

Figure 1.3.0 に見られるように、偏移量が小さくなる傾向は見られるものの、遅延条件においても、「立ち上がり」成分が観察された。この結果は、視対象の定位が、単に前庭器からの入力にしたがつているだけでなく、このようなみかけの偏移パターンが、視覚情報と、前庭器を含む自己受容器からの情報の統合過程の時系列的特徴を表している可能性を示唆するものである。

第2章 実験1 – 音源定位における前庭刺激の影響 –

2.0 目的

本実験では前庭刺激が音源定位に与える影響を時系列的に測定することを目的とした。最近のいくつかの研究において、自己を中心とした定位における自己受容器の役割が報告されている。例えば、頭頂葉の器質的損傷によって引き起こされる半側空間無視という症状を持つ患者を用いた研究では、前庭器や頸筋の自己受容器への刺激によってその症状が一時的に回復することが知られている(Vallar et al. 1990, 1995; Rubens, 1985)。このような患者は損傷半球と反対側の空間に提示された対象を無視するという特徴的な症状に加え、視覚的、聴覚的、あるいは触覚的な空間における主観的正中面が偏移しているという。Karnath(1994)は半側空間無視患者に頸筋への振動刺激と前庭器への温度刺激を与え、彼らの無視空間とともに視覚、聴覚的、あるいは触覚的空間における主観的正中面がそれら自己受容器への刺激によって系統的に変化したことを報告した。主観的正中面はこれまでの様々な研究において自己を中心とした空間の把握における指標と考えらおり、このような事実は自己受容器が egocentric な準拠枠に重要な役割を果たしていることを示唆している。

一方、健常者を用いた研究では、古くから自己受容器へ外乱を加えると視覚的あるいは聴覚的な対象の定位に系統的な錯誤をもたらすことが知られてきた。例えば被験者が鉛直軸周りで回転されると、前庭器はその時の角加速度を入力として受ける。Graybiel & Hupp (1946)はこのような刺激を与えた時に、正面に呈示された光点が体の回転方向へ動いて感じられること（みかけの動き）と位置がずれて感じられること（みかけの偏移）を報告しており、このような現象を動眼回転性錯視（the oculogyral illusion; OGI）と名付けた。このような錯視はまた、聴覚的な刺激に対しても起こることが知られており、回転中に被験者の正面に配置された音源が、加速中は回転と逆方向に、減速中は回転の方向へ偏移して知覚されるという（例えば Arnoult 1950）。Clark and Graybiel (1949) は、このような現象を the audiogyral illusion（以下、AGI とする）と呼んだ。しかしながら AGI を扱ったこれまでの研究においては、そのほとんどがみかけの位置ずれ（みかけの偏移）を問う課題のみを行っており、OGI で観察されるようなみかけの動きについては報告がない(Lester & Morant, 1969)。また、先に述べたような回転方向と錯視の方向の関係について、AGI で観察されたみかけの偏移の方向は OGI で観察されたみかけの動きの方向と逆転していると考えられる。しかし、これまでに対象のみかけの偏移のみについて OGI と AGI を直接比較したものはないため、空間定位という点において、前庭刺激が視覚的、聴覚的に異なる影響を及ぼしているかについては明らかにされていない。

最近、前庭刺激による音源のみかけの偏移の方向について、Lewald & Karnath(2000, 2001)は冷水による温度刺激と全身の比較的弱い回転刺激を用いた場合に、知覚された音のみかけの偏移方向が以前の AGI 研究で観察された方向と逆向きであったことを報告した。

彼らはこのような錯視方向の逆転が観察された理由について、以前の AGI 研究で用いられた回転刺激が非常に強いものであった点を指摘している。実際、以前の AGI, OGI 研究ではバラニー回転と呼ばれるという非常に強い回転（2 秒 1 回転程度）を用いており、極めて非日常的な強度の刺激であると共に、随意運動に対しても、強度の弱い回転と比べて異なる影響を及ぼしている可能性が指摘されている。例えば、福田(1981)は、様々な強度の回転刺激を用い、目隠しした状態で、名前など書きなれた文字列を体幹の中心に向かってまっすぐに書き下ろさせる課題（遮眼書字）を行わせた時、書かれた文字列が系統的に歪むこと（偏書）と、その方向が、刺激強度の違いによって逆転することを報告している。また福田はバラニー回転のような強い回転刺激の直後に、弱い回転の場合と異なる方向を持つ偏書が観察される時期を「破綻期」と呼び、刺激に対して適応的な随意運動がなされていない可能性を指摘している。我々の研究においても、このような問題を排除し、前庭刺激に対する適応的な定位行動の変化を観察するために、これまで比較的弱い回転刺激（72deg/s:5 秒 1 回転）を用いてきた(Suetsugu et al., 2000)。Lewald & Karnath(2000, 2001)が指摘したように、より自然な（日常的な）強度の前庭刺激を用いて、それらが視覚的、聴覚的空間定位行動に及ぼす影響を観察することが、自己受容感覚と外部受容感覚の統合過程をより適切に捉えるために必要である。

ところで、これまでの OGI の代表的説明理論としては、前庭反射として現れる眼振との関連を強調した眼振抑制説(Post & Heckmann 1986 など)が挙げられる。これは、対象を注視するために眼振を随意的に抑制しようとし、そのときの眼球運動指令の遠心性コピーが中枢に送られ、眼球が実際には動いていないにもかかわらず、眼球運動が起こっていると解釈された結果、対象の動きや位置の偏移が知覚されるというものである。

しかしながら、末次ら(2000)の視覚的定位置課題で見られたような偏移の時系列パターンをみると、回転停止後、眼振が起きていると考えられる時間よりもはるかに長く前庭刺激の影響が見られ、単に眼振の影響であるとは考えにくい(第 1 章を参照)。また、末次ら(2000)の実験では視対象のみかけの動きと偏移を独立に測定しているが、みかけの偏移課題では光点は回転停止直後、被験者の主観的正面付近に定位され、その後、約 20 秒かけて加速のかかった方へ偏移し、ピークをとった後、徐々に（40 秒～70 秒）主観的正中面付近へ収束していくパターンを示した。このようなパターンは、同様の回転刺激に対する前庭器自体の応答パターンと異なると考えられる。すなわち、同様の回転刺激に対する前庭器（前庭核）の応答パターンは、回転停止直後最大値をとり、その後すぐに単純減衰していくことが知られており(Adrian 1943)、このような視対象のみかけの偏移パターンは、単に前庭器の応答を反映しているのではなく、視覚情報と自己受容感覚情報が複雑に関与している結果であると解釈できる。すなわち、自己受容器への刺激が自己を中心とした準拠枠を変化させたことによってみかけの偏移という錯視が起こっている可能性が考えられる。以上のような理由からも OGI が単に眼球運動の副次的効果であるかどうかは未だ明らかでない。

そこで、我々は末次ら(2000)と同様の比較的弱い回転刺激を用いて、それらが聴覚的空間

定位課題へ及ぼす影響を観察し、回転停止後の時系列パターンについて視覚、聴覚的定位を直接比較することを目的とした。もし、これまでの OGI で観察されたような静止光点の錯視が単に眼球運動系の反射の副次的影響であるならば、AGI では異なるパターンが観察されることが推測される。なぜならば、閉眼状況で行われる音源定位課題では注視点は存在しないため、遠心性コピーを含む眼球運動の影響はほとんどないと考えられるからである。従って、逆に末次ら(2000)と同様の刺激を用いて音源定位を行った場合に、視覚的定位課題の時と同じような時系列パターンが観察されるならば、前庭器への刺激によって視覚、聴覚に共通した機構が影響を受けていると考えられる。

実験 1a では、単一音源から出力されたクリック音が、観察者の主観的正中面からどれだけ偏移して知覚されるか、回転刺激停止直後から、経時的に調べることを目的とした。このような課題は末次ら(2000)が行った光点のみかけの偏移課題と同様、自己を中心とした空間定位課題の特徴をより明確にすると考えられる。

実験 1b では、OGI でのみかけの動きのような自己を基準としない音源位置の知覚を観察することを目的とした。先に述べたように AGI を扱ったこれまでの研究においては対象(音源)位置のみかけの偏移のみが報告され、OGI で見られるような対象のみかけの動きについては我々が調べた文献の中でもほとんど報告がない。我々は、予備実験として回転刺激後に数種類の音(純音を含む)を数十秒呈示し、みかけの動きが知覚されるか、被験者に口頭での報告を求めた。しかし、ほとんどの場合においてそのような報告はなかった。そこで、実験 1b では、単一音源から連続してクリック音を呈示し(SOA 1 秒)、最初のクリック音と次のクリック音との位置の変化(距離)を報告させた。このような課題は、対象-対象間の位置の変化を問うもので、自己と対象の関係の知覚を必要としない課題であると考えられる。

2.1 実験 1a

方法

被験者 大学生および大学院生で、健常な聴力を有する者 4 名。

装置 実験は遮音室にて行った。前庭刺激には電動式回転椅子(大阪商会社製)を用いた。この装置は回転の速さと回転方向を変えることができ、本実験では時計回り、12rpm に設定した。回転の開始位置と停止位置はストッパーを用いて同じ位置になるよう設定されていた。この設定で、回転開始から等速になるまでの時間は約 3 秒であった。音刺激としては音楽用音源モジュール(SC-88, Roland 社製)から出力されたクリック音(60db, 0.1kHz ~ 20kHz を含む、刺激の提示時間約 0.1 秒)を用いた。刺激の出力には、被験者の前方 120cm に被験者から 5° 間隔に設置された 5 つのスピーカー(直径 5cm)を用い、中心の音源は被験者の物理的正面上に設置された。

手続き

<トレーニング> 本実験に先立ち、暗室で回転刺激を与えず、音源の位置の弁別課題を

行った。課題は5° 間隔で配置された5つの音源の弁別を行うことで、最初の数試行以外は、パフォーマンスの結果に対するフィードバックは与えなかった。被験者には課題遂行時に自己の主観的正中面に注意を向けるよう教示した。刺激はそれぞれの音源の位置でそれぞれ40試行(計200試行)ランダムに提示した。最後の25試行について正答率が90%を超えた被験者は8名中4名であった。本実験はこの4名について行った。

<本実験> 被験者は暗室内で回転椅子に座り、ヘッドバンドで頭部を固定した後、閉眼で物理的正面から提示された音源が、被験者の主観的正面と一致している事を確認した。その後、被験者を等速回転(12rpmで時計回り、8回転)し、急停止した後、すぐに(約1秒)、被験者の物理的正中面上に設置されたスピーカーから最初のクリック音を出力した。その後、クリック音はSOA4秒で連続して15回(60秒間)出力された。クリック音を用いたのは、遮音室にて実験は行われたが、反射音による手がかりを出来るだけ排除するためであった。

課題 提示された刺激の音源が自己の主観的な正中面に対して右にあるか左にあるか、もし主観的正中面からずれて知覚されたならば、主観的正中面からの距離を報告することであった。距離の判断にはマグニチュード推定法を用いた。マグニチュード推定のモジュラスとして、トレーニング時に用いた5つの音源の内、10°離れた2つのスピーカーから連続してクリック音を出力し、その2つの音の距離を“10”として、大きさの判断の基準とするように求めた。被験者は1つのクリック音が呈示された後、次のクリック音が提示されるまでの間(SOA4秒)に報告を行なった。

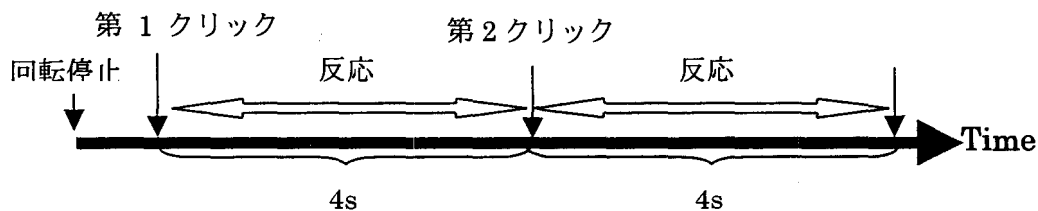


Figure 2.0 主観的正面からの音源の偏移(egocentric localization)課題での刺激呈示スケジュール. クリック音の呈示時間は100ms, 各試行は4s毎のクリック音で始まる. 反応は、刺激呈示後3.9sの間に行う. クリック音は、常に、前額平行面前方120cmの位置に固定されているスピーカーから呈示された。

結果と考察

実験1aは、egocentricな音源位置の定位課題、また、実験1bはallocentricな定位課題として設けられたもので、両実験の結果は図2.2にまとめて表示した。結果と考察は両課題の比較も含めて最後に行う。

2.2 実験1b

末次ら(2000)の視覚的的定位課題, 実験1aでの音源定位課題に共通する課題の特性はそれらが自己の主観的中心を基準として行われている点である. 一方, 末次ら(2000)は視対象の動きの知覚に関しては回転停止直後に最大値をとりその後単純減衰していくことを明らかにしており, 自己を基準としないような対象の知覚においては異なる時間的推移パターンを示す可能性を示唆している.

音源定位課題においては OGI と異なり, 回転停止後に音源の動きは知覚されないことが予備実験において確認された. そこで, 実験1bでは自己を基準としないような音源位置の知覚として, 連続した2つのクリック音を SOA 1秒で呈示し, 最初のクリック音と次のクリック音との位置の変化(距離)を実験1aと同じマグニチュード測定法を用いて測定した.

方法

被験者 大学生4名

装置 実験1aと同じ音刺激及び装置を用いた.

手続き 実験1aと同様のトレーニングを行い, 正当率が90%に達した者4名について本実験を行った.

<本実験>暗室で被験者を等速回転(12rpmで時計回り, 8回転)し, 急停止した後, 被験者の物理的正中面前方に設置されたスピーカーからクリック音(100ms)を SOA 秒で連続して出力した. 本実験中, 物理的な音源位置は, 常に, 被験者の正中面上に固定されており, 特別な操作を加えなければ, 音源は正面に定位されることは確認済みである.

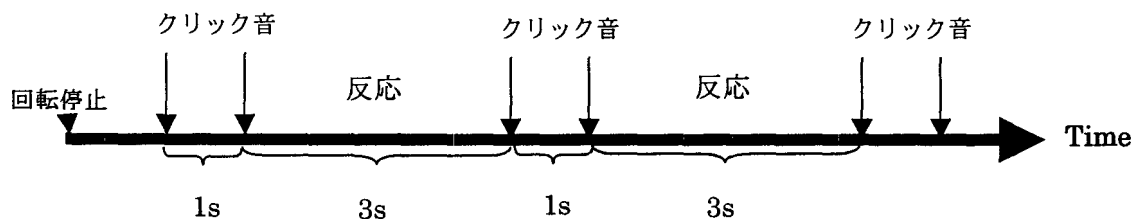


Figure 2.1 外界を基準にした音源の定位 (allocentric localization) 課題での刺激呈示スケジュール. クリック音の呈示時間は 100ms, 1 秒の SOA にて第 2 のクリック音が呈示される. 各試行は 4 秒毎の第 1 クリック音で始まる. 反応は, 刺激呈示後 3 秒の間に行う. クリック音は, 常に, 前額平行面前方 120 cm の位置に固定されているスピーカーから呈示された. 第 1 クリック音を基準にして第 2 クリック音の位置ズレを判断する.

課題 課題は連続して提示された2つのクリック音について, 最初に提示された音から次に提示された音がどちらに偏移して聞こえたかとその偏移の大きさを答えることであった. 被験者は2つ目のクリック音が呈示され, 3秒間の内に偏移の大きさの報告を行うよう教

示されていた。距離の判断には、実験1aと同様のマグニチュード測定法を用いた。

2.3 実験1a, bの結果と考察

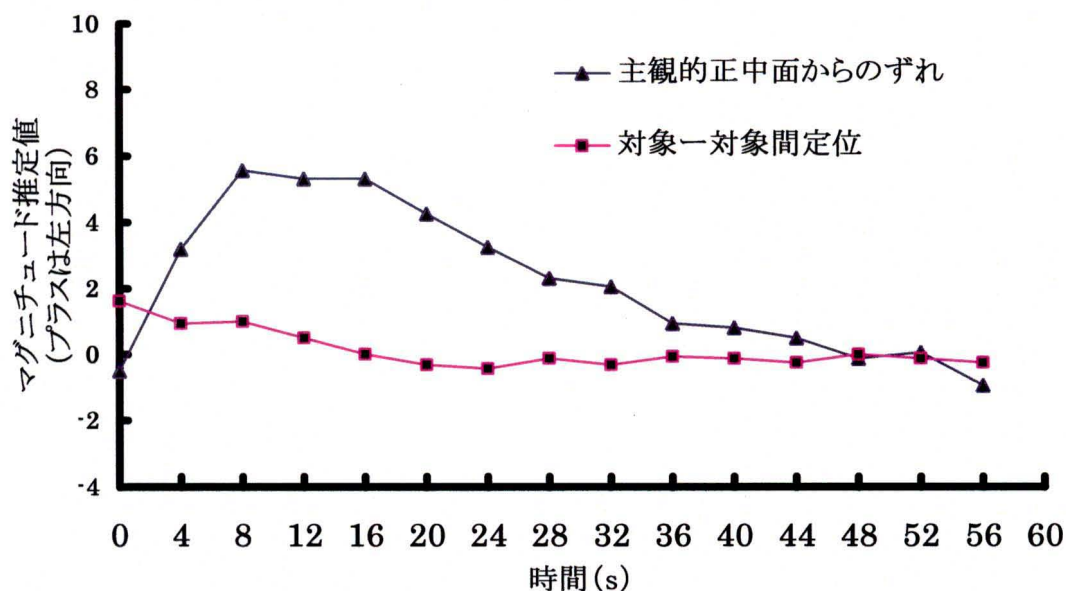


Figure2.2 物理的正面に呈示されたクリック音の自己中心的定位 (egocentric localization) と対象一対象関係的定位 allocentric localization)

Figure 2.2 は、回転停止後の、4人の被験者の平均推定値を課題毎に、時系列的に表わしたものである。まず、自己中心的音源定位 (egocentric sound localization) 課題について、回転停止直後、主観的正中面付近に定位され、その後、左方向 (加速のかかった方向) に増加し、ピークをとった後、徐々に減衰していく傾向が観察された。回転停止からピークまでの時間は10秒から20秒程度で、その後20秒から40秒かけて主観的正中面付近へ戻った。音源の偏移する方向は、末次ら(2000)が示したのと同じであった。また、時間的推移パターンについてみると、回転停止後、主観的正中面付近に定位された視対象が徐々に加速のかかった方に増加し、ピークを取った後、徐々に減衰していくという点においても一致していた。ただし、末次ら(2000)は視対象の偏移量は、回転停止から約20秒から30秒後にピークを取ると報告しており、今回の実験よりもやや長い。また、前庭刺激の効果が続くと考えられる時間(前庭刺激の時定数)についても、OGIの方がやや長いと考えられる。

視対象と音源の定位に関するどちらの実験でも、対象の位置の変化を、自己の主観的正中面からの偏移として測定したという点で一致していることから、偏移方向と時間的変化の特徴の一致は、前庭器への刺激が自己を中心とした空間準拠枠自体を変化させ、それに基づいた視覚的、聴覚的的定位行動がなされたことを示唆している。序論でも述べたように、最近の生理学的知見から、前庭神経核は前庭器以外の入力として、頸筋などの筋感覚受容器からの入力を受ける他、眼球運動制御系とも深く関わっている。また、前庭神経核から

投射を受ける前庭皮質(parietoinsular vestibular cortex : PIVC)は視覚, 前庭器, 頸筋の3つに応答することが知られており(Grüsser, Pause & Schreiter, 1990), 自己を中心とした視覚的的定位行動に必要な統一された空間表現の存在を裏付けるものである。

また, この結果は OGI で観察された視対象のみかけの偏移が単に眼振を含めた眼球運動の二次的な効果でないことを示唆している。なぜなら, 実験は閉眼で行われたため, 注視点は存在せず, 注視点の存在によって随意的に眼振を抑制する機構は働かなかったと考えられ, 眼振抑制説による説明は不可能である。また, これまでに眼球位置情報が音源定位のパフォーマンスに影響を持つといういくつかの報告があるが(Lewald, 1997, 1998), 今回の実験では課題遂行中に視線方向を統制してはいなかったため, 極端に視線方向を変えたために起こる音源定位のエラーが系統的に観察されたとは考えにくい。また前庭反射として起こる眼振は比較的周波数の高い規則的な眼球運動であり, そのような眼球運動によって視線方向の変化が起こったとしても, クリック音が提示された時の視線方向はランダムであると考えられる。したがって, 今回観察されたような系統的でゆっくりとしたみかけの偏移パターンは視線方向, あるいは眼球位置情報の影響であるとは考えにくい。しかしながら今後, 眼球運動の測定を含めさらに検討していく問題も残されている。一つには, 先に述べたように OGI におけるみかけの動きのパターンは前庭器の末梢の応答特性や, 前庭反射として起こる眼振の時系列パターンと類似していたが, 今回の聴覚的的定位においては音源のみかけの動きは観察されなかった。したがって視覚においてのみ観察されたみかけの動きを, 眼振抑制説によって説明できる可能性は未だ否定できない。

一方, Figure2.2 の allocentric localization 課題の結果は, 直前の知覚された音源位置から1秒間の間にどれだけ音源位置が移動したかを示している。実験1aと異なり, 一見して推定値が小さいことが観察される。回転停止直後に偏移量は最大値をとり, 徐々に減衰していくパターンが観察されたが, そのマグニチュード推定値は小さいことから, 前庭刺激によって, ほとんど音源位置の偏移が見られなかったということが出来よう。この結果は, 音を刺激にした場合, 我々の行ったような回転停止を前庭刺激として用いると, 音源が移動するという印象を生じないことと対応する結果と符合する。

視対象の場合, およそ1秒間隔で瞬間提示された静止光点の位置ずれを, 今回と同様の基準で評価した結果は, 1秒間呈示された光点のみかけの動きと同じ結果であった。以上の結果から, 視対象のみかけの動きは, allocentric localization のメカニズムと共通する特性を持っていると思われる。しかし, そのような定位の仕組みは聴覚系においては存在しない可能性が考えられる。我々が感じる「音源が連続的に移動している」という感覚印象はドップラー効果として知られている現象, 音を構成している周波数の連続的上昇, 下降があるときである。今回の実験課題では, 両耳と音源の物理的位置は常に同じであった。実験の操作は, 自己受容器系としての前庭系を刺激しただけであり, 聴覚系においては「対象—対象関係的」把握, allocentric localization ではなく, 自己を基準とした egocentric localization が基本にあると考えられる。

第3章 実験2－頸筋への振動刺激が視対象のみかけの運動と

視対象定位に及ぼす効果－

3.0 目的

実験2では、頸筋への振動刺激が視対象の定位に与える影響を調べることを目的とした。頸筋への振動刺激が頭部の錯運動感覚とともに視対象の錯誤を引き起こすことは序論で述べた通りである。実験2では、この現象について、egocentric localization と allocentric localization という2つの側面を時系列的に観察することを目的とした。

胴体部に対する頭部の方向や動きに関しては、頸筋内の筋紡錘がそれらを検知している(Matthews, 1972)。また、Lackner and Levine(1979)は頸部筋肉へ皮膚上から機械振動刺激を与えることによって頭部の錯運動感覚と視対象のみかけの位置に変化が起こることを報告し、その見解を支持している。これらの事実は、頸筋が、頭部と体幹の関係を感知すると共に空間定位に深く関係していることを意味している。さらに、Biguer, Donaldson, Hein and Jeannerod (1988)は頸筋への振動刺激によって引き起こされる錯視には、視対象のみかけの位置の偏移(displacement)と、それに引き続いて起こる偏移の伴わないみかけの動き(pure motion)という2つの要素があるとし、それらの錯視量が振動の振幅の増加にともなって強くなると報告した。彼らは頸筋に振動刺激を与えながら、呈示され続ける光点をポイントングさせる方法で偏移を測定し、みかけの動き(pure motion)については、みかけの動きの方向と逆方向へ物理的光点を移動することにより、相殺させる方法で pure motion を測定した。Biguer et al.(1988)は振幅と錯視量の関係について、振幅が増加することで頭部の回転信号である筋紡錘の1次および2次終末の発火が強くなるため、より強い錯視が起こるとし、また、錯視が視対象の偏移と、偏移を伴わない動きの2つの要素に分かれる理由として、振動刺激に対する応答特性を異にする1次終末と2次終末の信号が、それぞれ動きと定位のシステムによって別々に利用されている可能性を指摘している。ここで、Biguer et al.(1988)のモデルを要約すると次のようになる。

頸筋の片側への振動刺激によって、筋内の筋紡錘が活性化され、求心性の信号を出す。この信号は、中枢神経系で、“振動された筋が伸張している”，つまり“胴体部に対して頭部が振動刺激側の反対側へ偏移，回転している”と解釈される。しかし実際には頭部は回転していないので、いわば偽の信号である。さらに、この中枢神経系での解釈は、対象の空間的な登録にバイアスをかけ、主観的正中面の方向にも影響を与える。すなわち、中枢は、頭部の回転に対して逆向きに回転していることとなる体幹の向きと主観的正面の方向が一致する(体幹ベース)と解釈するため、主観的正中面は振動刺激側へ偏移する。したがって、視対象は、主観的正中面側(振動刺激側)とは反側方向に、相対的に偏移あるいは動いたように知覚される。(Figure 3.0を参照)

Biguer et al.(1988)の実験において被験者が頭部の錯運動感覚を報告することはほとんどなかったという。彼らのモデルによれば、胴体部に対する頭部の向きが意識にのぼらなくとも、正中面が調整され、その主観的正中面には胴体部の方向が深く関わっていることになる。

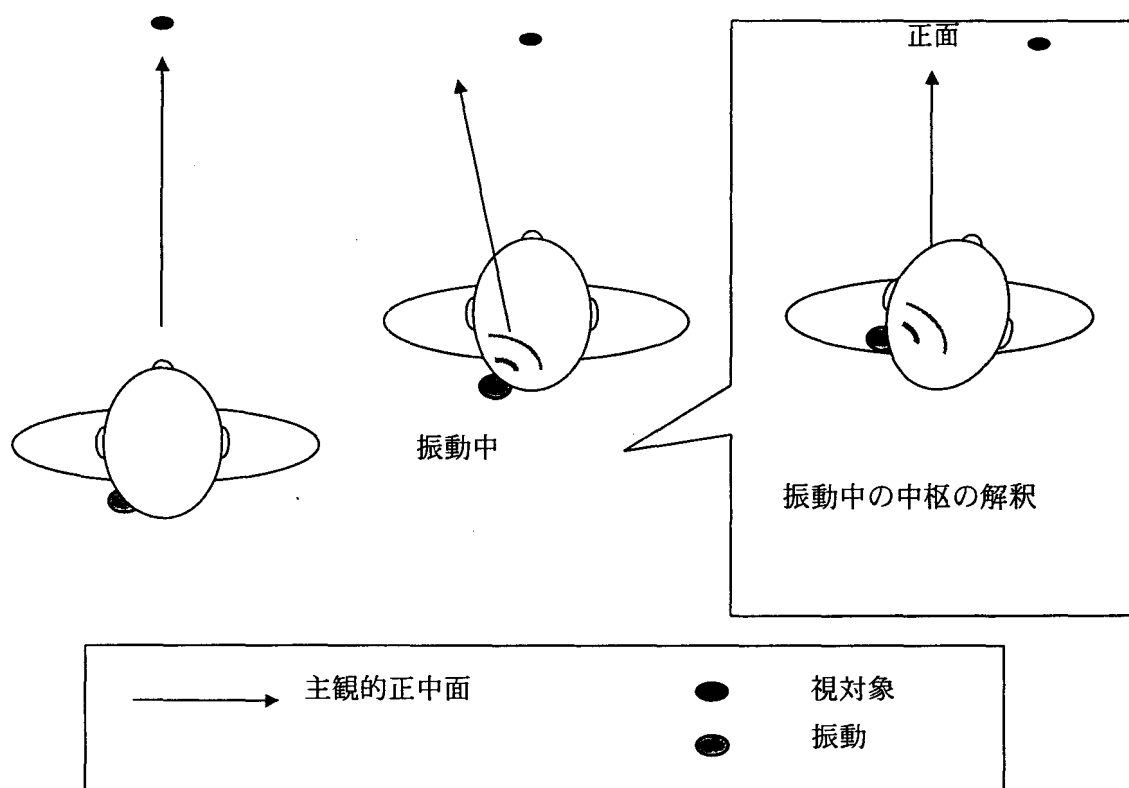


Figure 3.0 Biguer et al.による錯視のモデル

中枢は、頭部が正中面よりも右側を向いたと解釈し、正面に呈示された視対象は結果的に主観的正中面よりも左側に知覚される。

我々は、Biguer et al.(1988)の実験の手続き、結果の解釈について、次のような点に問題があると考えた。

1. 彼らの実験では、視覚刺激である光点が連続して呈示され、みかけの動きと、偏移の区別は被験者の内観報告によるものであった。したがって、彼らが pure motion と呼んでいる現象についても、この2つの成分を分離できていない可能性がある。
2. 「光点のみかけの偏移」という錯視現象を調べるため、「光点を見えない手でポインティングする」という課題を行っている。しかしながらこのような運動を用いた判断は運動学的に見て高次の視覚—運動制御であり、純粋な視覚的的定位課題を行った場合の結果と同じであるかは明らかでない。従って純粋に視覚的な判断を求める課題を設定すべきであると考えられる。

3. 彼らは振動刺激中のある時期においてのみ、課題を行っている。しかし、これまでの我々の実験から、自己受容器（前庭器）への刺激が空間定位に及ぼす影響は、単に刺激に対する自己受容器の時間的応答特性を反映しているだけでなく、残効も含め、ダイナミックな変化が現れる可能性を指摘している。みかけの動きと偏移という錯視の2つの成分についても、それらを時系列的に測定することが、これらの違いを検討する上で必要であると考えられる。

そこで本実験では Biguer et al.(1988)の実験の問題点も含め、頸筋への振動刺激が視空間定位に与える影響を、振動刺激中だけでなく振動刺激後も含めて時系列的に測定することを目的とした。その中で、視対象のみかけの動きとみかけの偏移という2つの現象を、手続的に分離し、分離して個々に調べるために、末次ら(2000)の実験と同様の手続きを用いた。すなわち、みかけの動きに関しては光点を一定時間（1秒間）呈示し、その間に動いて知覚された量をマグニチュード測定法を用いて測定した。また、みかけの偏移に関しては、光点を瞬間呈示(10 ms)し、それが、自己の主観的中心からどのようにずれているかを測定した。これらの課題を設定することは、本研究で一貫して目的としている、egocentric localization と allocentric localization の違いを明らかにしていくことを目的としている。

実験 2

3.1 方法

被験者 19歳から24歳の神戸大学心理学専攻の学部生および大学院生で、男性2名、女性2名の4名であった。全員が同様の頸筋への振動刺激を用いた実験に参加するのは初めてであった。

デザイン 2課題条件（みかけの偏移、みかけの動き）×2刺激呈示時間条件（全体条件、刺激後条件）の2要因配置ですべて被験者内要因であった。

全体条件では、刺激開始前、刺激中、刺激後の全てにおいて、視対象を一定間隔で呈示した。刺激後条件では、振動刺激終了直後に最初の視対象を呈示した。全体条件では30試行（120秒間）、振動刺激後条件では20試行（80秒間）を時系列的に測定した。

装置 視対象の光点として、前方120cmに、1.7degおきに水平に7つ配置された緑色発光ダイオードを用いた。光点の大きさは約0.25°であった。光点の制御はコンピュータ（PC486SE、エプソン社製）によって行われ、点灯の場所、時間、インターバル、点灯回数が制御できた。振動刺激装置には、株式会社ナカニシ製ラスターLS-100を使用した。これは本来、金型研磨機として製造されたものであるが、振幅と周波数を調節できた。この装置の可動部分の先にパルプ製のバッファを取り付け、これを振動子とした。振動子の皮

膚との接触部分は縦約 150mm, 横約 200mm の楕円形に近い形であり, 振動周期をほぼ 120Hz, 振幅はラスターLS-100 の振幅目盛りを 3.5mmに合わせた. 振動装置は実験者が手動でスイッチを操作した.

手続き 実験は全て暗室内で行われた. 被験者は背もたれとヘッドレストのついた椅子に座り, 頭部を約 30° 下方に傾けた状態で, ヘッドバンドで固定された. これは, Burke et al.(1976)などの報告から, 振動時の頸筋に適度の緊張を持たせることが, 振動刺激の影響を観察する上で効果的であると考えたためである. ダイオードの輝度は光点方向が識別できる範囲で最小限におさえられた. また, ダイオードの光の反射を防ぐ為に被験者の膝の上には黒い布をかぶせられた.

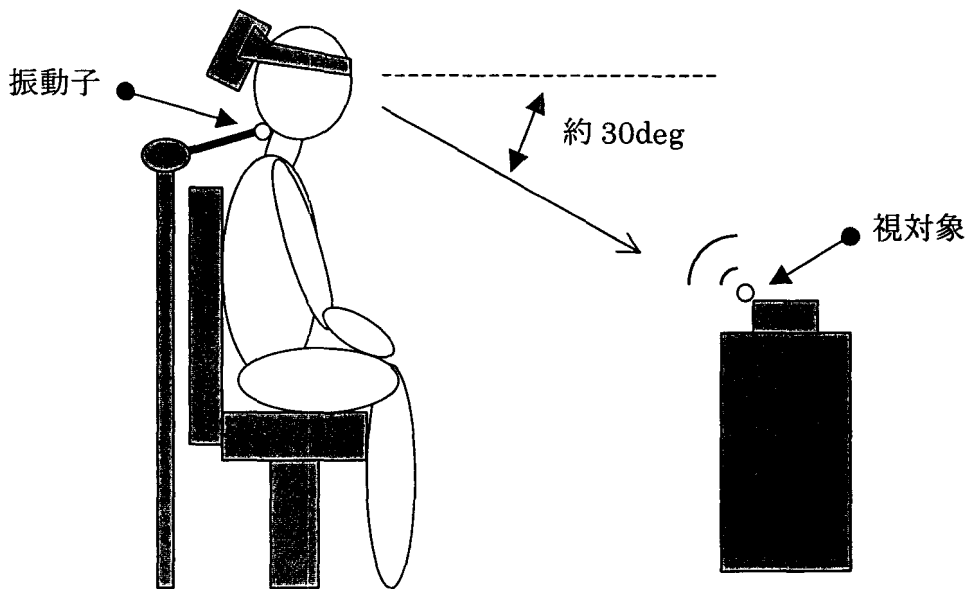


Figure 3.1 実験状況

トレーニング 実験に先立ち, 振動を与えない状況での光点の弁別課題を行った. 被験者はまず, 椅子に座り, 頭部を固定され, 左背側頸筋に皮膚の上から振動していない振動子を当てがわれたまま, 暗室の電灯を消し, 約3分間暗順応した. 次に7つ並んだ発光ダイオードの中央の一つを点灯させ, 被験者の主観的正中面上にあることを確認した. その後, 被験者は光点の位置の弁別課題を行った. 光点の位置を答える場合, 7つ並んだ光点の内, 中央のものを0, 最も右にあるものを10, 最も左にあるものを-10とし, 正面(0)からそれぞれ, 3, 7, 10(右)または-3, -7, -10(左)として答えるように教示した. これは, その後の実験で用いるマグニチュード推定法の基準を確認することと, 被験者が主観的正中面からのずれとして位置の判断を行うためのトレーニングの意味を含んでいた.

弁別課題は30分間ほど繰り返し行われ, 弁別課題の成績は課題終了後のテストにおいて

70%程度であった。弁別力に関して、主観的正中面上の光点、及び左右に最も離れた光点(10, -10)の弁別は容易であったが、正面の光点に近い方の2つの光点(3, 7, -3, -7)を識別することは比較的困難であった。ただし、自己の主観的正中面に対し、右にあるか、左にあるかの弁別と、先行した光点に対し次の光点がどちら側にあるかという点に関しては、ほぼ正確であった。

振動刺激場所 実験に先立ち、それぞれの被験者の最適な振動刺激場所を探した。振動刺激場所は、基本的に左項部（左側の頸筋の上部）であったが、被験者の物理的正中面に呈示した光点が、水平右方向へ最も大きく、かつ安定して動くような場所を探し、そこに振動装置を固定した。このような場所は非常に限られており、少しの位置のずれであっても、動きが見られなくなることや、逆方向への動きが観察されることがあった。垂直方向の動きについても多くの報告があり、実験2ではこのような垂直方向へのみかけの動きができれば観察されない場所を探した。

Lackner & Levine(1979)などの報告では、みかけの動きの方向は被験者によって異なり、同側への刺激であっても反対方向へのみかけの動きもデータとして扱っている。我々は、時系列的に振動刺激の影響を測定するという目的から、できるだけ安定した振動刺激の影響を測定するために、左項部の刺激で水平右方向へのみかけの動きのみが観察される振動刺激場所を探した。

本実験 光点の弁別課題（トレーニング）、及び振動刺激場所の確認の後、4つのセッションを行った。それぞれのセッションは6セットずつ行われ、各セッションの順序は被験者間でカウンターバランス化した。実験は2セッションずつ2日に分けて行われた。各セットの間は約2分間の休憩が取られ、その都度、振動刺激場所の確認を行った。被験者は必要に応じて短時間（10分）の休憩を取ることができた。

セッションA（全体・偏移 条件）

セッションAでは振動刺激を与える前、刺激中、刺激後の全てにわたって、一定間隔(SOA 4秒)で被験者の主観的正中面上（ほぼ、物理的正面）に光点を呈示した。課題は、その光点の場所が、主観的正中面から右にあるか、左にあるか、また、その距離をマグニチュード推定法を用いて答えることであった。

マグニチュード推定法の基準には、弁別課題で用いた刺激の間隔を基準とするよう求めた。すなわち、7つの光点のうち、正面の光点から左右最も離れた光点（弁別課題時に10もしくは-10として呈示した）までの距離を“10”として、判断の基準とするよう求めた。したがって、マグニチュードの“10”は、視角で5°の物理的距離に相当する。実験に先立ち、この“10”の間隔に相当する2点を被験者に呈示することで、マグニチュードの基準を確認した。報告は右方向であれば正、左方向であれば負の数値を用いるよ

う求め、主観的正中面上であると思うときには“0”と答えるよう求めた。また、報告には整数を用いるよう求めた。

光点の呈示時間は10 msでインターバルは3990 ms(SOA 4秒)であった。また、光点を呈示する500 ms前に、呈示予告信号としてピープ音を鳴らした。報告は、最初の光点が呈示されて、次の光点が呈示されるまでの間に行った。

最初の5試行(20秒間)は振動を与えず、続く5試行(20秒間)の間、振動刺激を与えた。その後、振動刺激を与えずに20試行(80秒間)行った。(光点の呈示時間及び振動刺激のスケジュールについては、Figure 3.2を参照)。被験者には光点が呈示されない間、できるだけ視線方向を動かさず、自己の主観的正中面をまっすぐ見ておくよう教示した。

セッションB(刺激後・偏移 条件)

セッションBでは光点は20秒間の振動刺激終了後すぐ(2秒以内)に最初の光点が呈示され、刺激後の光点の主観的正中面からのずれ(偏移)を測定した。光点の呈示タイミング及び、課題はセッションAと同じであった。課題は、20試行(80秒間)行った。

セッションC(全体・動き 条件)

セッションC、Dでの課題は、1秒間呈示された光点のみかけの動きの方向と距離を、マグニチュード推定法で報告することであった。セッションCでは光点は振動刺激前、刺激中、刺激後の全てにわたって一定間隔(SOA 4秒)で呈示された。光点の呈示時間は1000 msでインターバルは3000 msであった。みかけの偏移課題(セッションA、B)とは異なり、被験者は呈示された光点に動きが知覚されなければ“0”と報告し、動いたと知覚されれば右方向ならば正、左方向ならば負の整数で、光点が点灯している間に動いた距離(光点が出現し、消失するまでに動いた距離)をマグニチュード推定法で報告させた。マグニチュード推定法の判断の基準にはみかけの偏移課題の時と同じものを用いた。距離の報告に関して、光点のみかけの動きが左右にぶれたり、動きの方向が不確かだと感じる場合は“0”と報告するよう教示した。みかけの偏移課題の時とは異なり、被験者には光点が出現した位置にとらわれず、1秒間に動いた距離と方向に注意を向けるよう教示した。

セッションD(刺激後・動き 条件)

セッションDは20秒間の振動刺激終了後すぐに(2秒以内)、最初の光点を呈示し、その後80秒間(20試行)みかけの動きを時系列的に測定した。光点の呈示パターン及び課題はセッションCと同じであった。

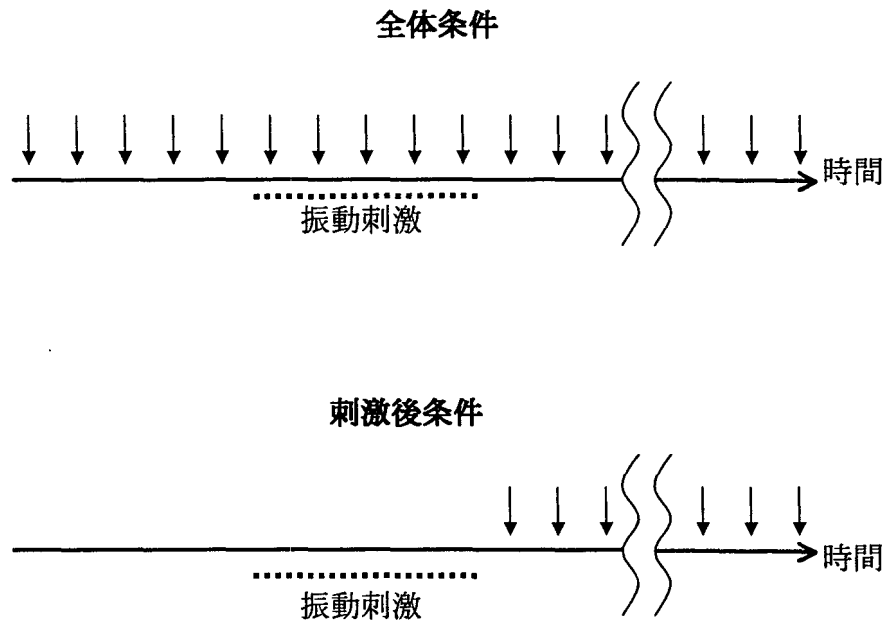


Figure 3.2 振動刺激と光点呈示スケジュール

↓は光点の呈示タイミングを示す。みかけの偏移課題（セッションA, B）、みかけの動き課題ともに SOA 4 秒であったが、刺激の呈示時間はみかけの偏移課題では 10 ms, みかけの動き課題では 1000 ms であった。全体条件（セッションA, C）では振動刺激前, 振動刺激中, 振動刺激後の全てにわたって一定間隔で光点が呈示され, 刺激後条件では振動刺激終了後, すぐに（2 秒以内）最初の光点が呈示された。

3.2 結果と考察

Figure 3.3 は全被験者（4 名）の平均推定値を, 各条件ごとにプロットしたものである。縦軸は平均マグニチュード推定値, 横軸は時間（秒）を表わす。全体条件と刺激後条件の時系列パターンを比較するため, 刺激後条件は, 全体条件の振動刺激後（最初から 40 秒経過時）からプロットした。

マグニチュード推定値について, みかけの偏移課題では 10 ms 呈示した光点が自己の主観的正中面からどれだけずれているかを表わし, みかけの動き課題では, 1000 ms 呈示された光点が, その間に動いて感じられた方向と距離を表わしている。したがって, みかけの偏移課題とみかけの動き課題のマグニチュード推定値を, 直接比較することには問題がある。しかしながら, 本実験の目的は振動刺激によって引き起こされるみかけの偏移とみかけの動きという二つの現象が, 時系列的にどのような変化をたどるかを調べることに目的であり, 刺激の呈示間隔（SOA 4 秒）も両課題で同じであったことからまとめて表示した。また, 振動刺激の両課題への刺激中の効果と刺激後の残効を比較する上でもこのようなグラフにまとめることが適切であると考えた。

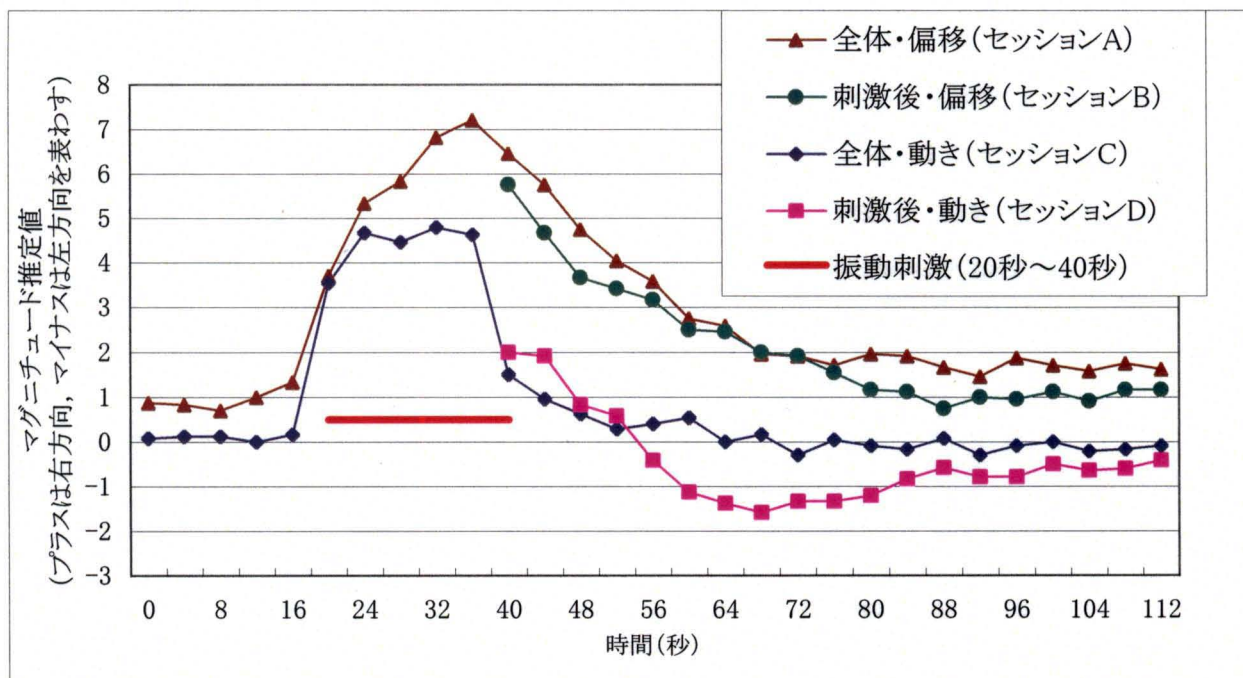


Figure 3.3 各条件における被験者全員（4名）の平均推定値。
縦軸はマグニチュード推定値、横軸は時間（秒）を示す。

まず、各条件（各セッション）の時間的推移パターンを概観する。

セッションA（全体・偏移 条件）

振動刺激開始直前まで、正中面に見られ、振動刺激中は、振動開始直後から右方向へ徐々に偏移し、振動終了時付近でピークを取った後、振動刺激終了後は、徐々に減衰していくパターンが観察された。振動刺激の影響がほとんど見られなくなるまでの時間は約50～60秒ほどであった。

セッションB（刺激後・偏移 条件）

セッションA（全体条件）の振動刺激後に比べ、マグニチュード推定値の値がわずかに小さい傾向はあったが、それ以外はほぼ同じ傾向であった。このことは、セッションAのグラフが、セッションBのグラフにほぼ重なっていることから明らかである。

セッションC（全体・動き 条件）

振動開始まで、みかけの動きは全く観察されず、振動開始直後から右方向へのみかけの動きが観察された。振動刺激開始後比較的すぐに（最初の1, 2試行のうちに）ピークを取り、振動刺激中はほぼピークの値を取り続けた。振動刺激終了直後、推定値の値はすぐにほぼ0に近づくか、被験者によっては（4名中2名）、反対方向（右方向）への明らかなみかけの動きを報告した。その後のパターンについては、わずかながら右方向への動きが観

察されるか、逆に左方向へのわずかなみかけの動きの報告もあった。みかけの動きが観察されなくなるまでの時間は、刺激終了後から、30～50秒後であった。

Figure 3.4 には、4名の被験者のうち、振動刺激停止直後に逆方向へのみかけの動きを報告した2名について、セッションC, Dの平均推定値を示した。この2名のみに関しては、全セッションを通して、振動刺激終了直後、明らかに刺激中とは逆方向へのみかけの動きが観察され、その後、約40秒～50秒をかけて動きが観察されなくなる（0に戻る）パターンを示している。

セッションD（刺激後・動き 条件）

振動刺激終了後、右方向へのわずかな動きが観察され、5秒～20秒ほどをかけて“0”に戻り、さらに逆方向への動きが観察されることもあった。振動刺激終了後から40秒ほどでみかけの動きは観察されなくなった。セッションCと同様、被験者、あるいはセッションによってのばらつきがあるため、傾向を特定することは難しい。マグニチュードの推定値の値が小さいことから、あまり明確な刺激後の動きが観察されなかったと見ることもできるが、今後、更なる検討が必要である。

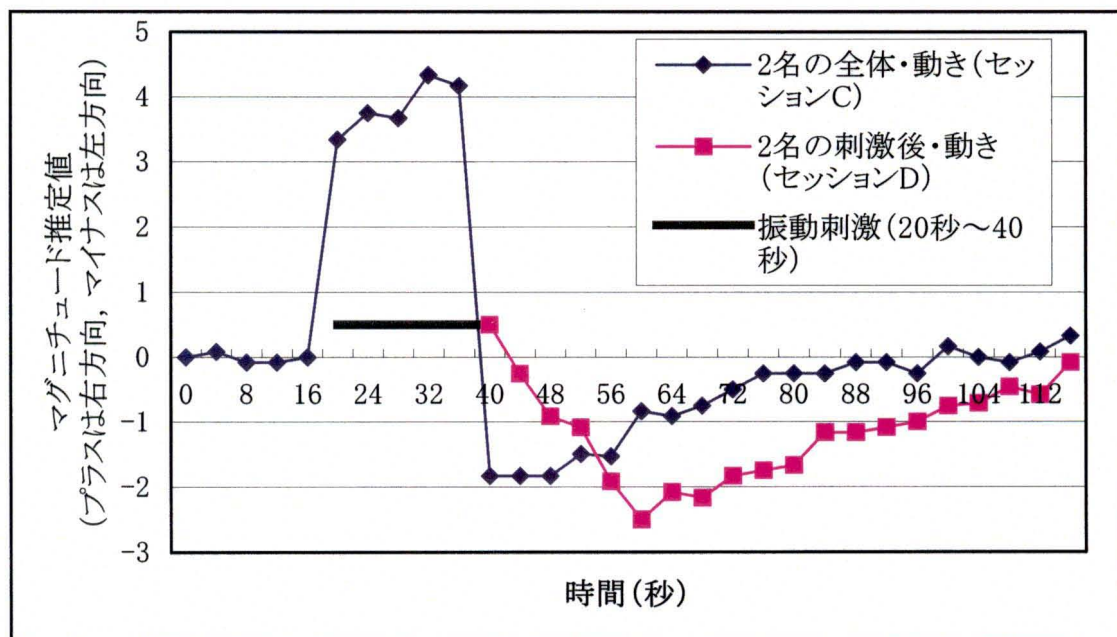


Figure 3.4 全被験者4名のうち、振動刺激終了直後に明らかに刺激中と反対方向への動きを報告した被験者2名について、セッションC, Dの平均推定値を求め、グラフ上にプロットしたもの。

次に、みかけの動きと偏移の時間的推移パターンの違いについて見ていきたい。全体条件において、両課題条件の時系列パターンの違いをまとめると、次のようになる。

1. 振動刺激中のみかけの偏移（セッションA）とみかけの動き（セッションC）の時

系列パターンを比較すると、明らかな違いが見られた。すなわち、みかけの偏移課題では、振動刺激開始時から停止時まで徐々に増加する傾向にあった。一方、みかけの動き課題では振動刺激開始後すぐに最大値を取り、振動刺激中ほぼピークを保つ傾向にあった。筋紡錘の振動刺激に対する応答パターンは、刺激の入力に対しほとんど時間遅れがなく、ほぼ同期しているものと考えられる。したがって、みかけの動きの刺激中のパターンは、筋紡錘の一次終末、2次終末の応答特性に近いと考えられる。

一方、みかけの偏移の時系列パターンは、刺激開始後から徐々に振動刺激の影響を受け、刺激終了時まで増加する傾向にあった。これは筋紡錘の応答特性をそのまま反映しているものとは考えにくい。これまで述べてきた様に、外界の対象を自己との関係から定位する場合には、様々な自己受容器からの情報と外受容器からの情報（網膜像など）の両方を統合し、外界の対象の位置を自己との関係から把握する機構が必要である。また、このような機構にはある種の「時間遅れ」が存在する可能性をこれまでに指摘してきた。

末次ら(2000)の実験では、前庭刺激後の視対象のみかけの偏移の推移パターンが、単に前庭系（前庭核など）の応答特性を反映したのではなく、前庭刺激によって変化した身体座標系の表現（身体図式）と、外受容器から得られる情報を統合する過程の時間的特性を示している可能性を示唆している。今回のみかけの偏移の推移パターンについても、単に自己受容器の応答特性を反映しているのではなく、自己を中心とした外界の対象の定位に必要な自己受容器と外受容器の情報の統合過程の特性を反映している可能性が考えられる。また、みかけの動きという自己を必要としない課題（allocentric localization）では、自己受容器の応答特性に近いような時系列パターンを取るという結果は、末次ら(2000)の結果にも共通するものであり、大変興味深い。

2、振動刺激停止後のみかけの偏移（セッション A）とみかけの動き（セッション C）の時系列パターンについても、明らかに異なる点が観察された。すなわち、みかけの偏移については、振動刺激終了後も同方向のピークから徐々に減衰するパターンを示したのに対し、みかけの動きに関しては刺激終了後、すぐに逆方向へのみかけの動きが観察された（この傾向は、特に4名中2名について明らかであった）。

頸筋への振動刺激によって、みかけの動きが観察される機構についてはいまだ明らかにされていないが、一つの可能性には頸筋-動眼反射の影響が考えられる。頸筋からの信号は前庭神経核を通り動眼神経核に送られ、反射的な眼球運動制御と密接な関係があることが知られている。反射を含む、眼球運動とみかけの動きの関係については、今後眼球運動の測定も含めて検討していくことが必要である。

また、このような刺激後の急激な逆方向へのみかけの動きは、視運動性刺激に順応した後の刺激後の残効とも類似している。セッション D において、振動刺激中に光点が呈示されなかった場合の刺激後の時系列パターンがセッション C の時系列パターンとやや

異なること（刺激終了後、徐々に左方向へのみかけの動きが増大した）からも、振動刺激中に光点が呈示されたことの影響について今後、さらに検討することが必要であると考えられる。

全体条件と刺激後条件の違いについて

本実験において全体条件と刺激後条件を設定した目的は、視覚刺激を呈示するタイミングを操作することで、自己受容感覚情報と視覚情報が統合される過程の時系列的特性を明らかにすることであった。今回の実験において、みかけの偏移の時系列パターンについては振動刺激中に光点が呈示されている条件（セッション A）と呈示されていない条件（セッション B）で、特に違いは見られなかった。このことは、刺激中の視覚情報の有無に関わらず、自己受容器からの情報のみで、自己の主観的正中面を決定している可能性を示している。この結果は、回転による前庭刺激後に、最初の光点を呈示するタイミングを変えると、視対象の定位の時系列パターンに違いが見られたという、われわれが以前に行った一連の実験結果と異なるものであった。

ただし、前庭器は加速度刺激を適刺激とし、刺激の入力に対する神経系の応答特性は筋紡錘と明らかに異なるため両者を比較することは問題がある。また、自己の正中面を決定付ける過程において、単に筋紡錘の応答特性を反映しているのではないことは先に述べた通りである。しかし、視覚刺激と身体図式が統合される過程で、どのようなタイミングで視覚情報が必要なのか、また、自己の正中面を決定付ける過程での視覚情報の役割について、今後さらに検討していく必要がある。

3.3 全体的考察

本実験では、振動刺激による自己受容器への外乱が対象のみかけの動きと、視対象の自己を中心とした定位に与える影響を、刺激の呈示条件を操作することで、個々に時系列的に測定した。これまでの多くの研究においては、光点は呈示され続けていたために、みかけの偏移とみかけの動きという 2 つの成分を独立には測定できていなかった可能性がある。また、振動刺激と視覚刺激は同時に与えられており、視覚情報と自己受容感覚情報の統合過程の時間的特性を明らかにしていない点が問題であった。

今回の結果は、対象のみかけの動きと、偏移という 2 つの成分が、異なる時系列パターンを示すことを明らかにした。このことは、視対象の自己を基準とする定位と自己を基準としない定位との差を反映していることが示唆していると考えられ、大変興味深い結果であった。

ところで、Biguer et al.(1988)は、振動刺激を与え続けた時に、みかけの偏移の印象が消失した後、みかけの動きのみが観察される現象（pure motion）を報告している。また、このような現象は振動刺激を与え始めて、2～20 秒後に見られるという。しかし、今回の実験結果において、振動刺激中、みかけの偏移量が徐々に増加していったことを考えると、pure

motion が存在することは考えにくい。一つには、彼らの実験では視対象は呈示され続けていたため、みかけの動きと偏移の印象を分離することが困難であった可能性が考えられる。しかし、本実験において振動刺激は20秒間のみ与えられたため、20秒を超えるような長い刺激が与えられた時に、みかけの偏移がどのような時系列パターンを示すのかについて今後、検討する必要がある。

これまでの研究においては、振動刺激停止後の残効について、時系列的に測定したものはなかった。被験者の内観報告においては、みかけの偏移は振動刺激を停止するとすぐに正面に戻る、という報告がいくつかあったが(Lackner & Graybiel 1978)、今回の結果は、両課題において、振動刺激の影響が振動刺激終了後も比較的長く続くことを示唆している。また、みかけの動きと偏移では、刺激後の方向が逆転することもあったことから、これらの成分が独立した特徴を持っていることと、同時に比較することの問題点を示唆している。

最後に、本実験で用いられた振動刺激について、考えられる問題点を指摘しておく。

本実験の振動刺激は皮膚上から与えられた。振動刺激を特定の筋のみに与えることは、頸、項部の筋組織の複雑な構造上不可能である。この部位には、浅層には項横筋の他、後頭筋、僧帽筋が、深層部には頭半棘筋などが存在し、これらの筋の感覚神経は頸神経のC1,C2,およびC3につながり、視床を経て3a野、前庭神経核へ投射している。一般に、本実験と同様に筋へ振動刺激を与えて、その自己受容信号を誘発させる実験では、振動装置として偏心モーターが使用されてきた。偏心モーターは重りの重心をずらして接合したモーターの軸を回転させ、重りの慣性によって振動をおこすため、振幅は筋紡錘に至る前に皮下組織によってかなり緩衝される。それに比べ本実験で使用した振動刺激装置は、モーターの回転運動をクランクを介して直接揺動運動に変換しているため、皮下組織等による与えられた振動刺激の緩衝が、比較的少ないと考えられる。しかしながら最適な刺激場所に安定して刺激が与えられるためには今後更なる装置の改良が必要であると考えられる。

第4章 実験3－頸筋への振動刺激が身体部位と主観的正面の

ポインティングに与える影響－

4.0 目的

頸筋への振動刺激が視対象の定位へ与える影響を調べた先の実験2の結果から、次の点が明らかになった。

1. 頸筋への振動刺激によって引き起こされる2つの錯視現象、すなわち視対象のみかけの動きと、みかけの偏移という2つの側面は、振動刺激中と刺激後の両方において、異なる時系列パターンを示した。
2. 視対象のみかけの偏移という egocentric localization 課題で観察された時系列パターンは、振動刺激によって引き起こされる神経系の求心性の応答特性と異なるパターンが観察された。このことは、偏移量が振動刺激中に徐々に偏移が増加していくこと、振動刺激後も比較的長い時定数で刺激の効果が観察されたことから推測される。一方、みかけの動きを測定した allocentric localization 課題では振動刺激と同期したパターンが観察され、このようなパターンは振動刺激に対する抹消の受容器の応答特性に近いパターンであることが推測された。

しかし、本研究の目的である、自己受容器への刺激が egocentric localization に与える影響を総合的に考えていく上で、次のような点がさらに問題となってくる。

1. そもそも、自己受容器への刺激が、どのような身体図式の歪みを引き起こすことによって、視対象のみかけの偏移という現象が観察されるのだろうか？いくつかの先行研究によって、頸筋への振動刺激は、視対象の錯視だけでなく、頭部の錯運動感覚や、眼球運動系の反射を引き起こすことが知られている（例えば Lackner & Graybiel 1978）。egocentric localization が実現されるためには、自己身体に関する何らかの空間表現（身体図式）を持っていることが不可欠である。それは、我々が対象に向かって手を伸ばすといった、簡単で日常的な運動を考えてみても、空間内における自己身体の方向や姿勢といったことに関する空間表現が必要であることは明らかである。自己受容器への刺激は、このような身体図式にどのような変化を引き起こすのだろうか？
2. 実験2のみかけの偏移課題では、視対象の位置を自己と関連づけて把握するという目的から、視対象の位置を「自己の主観的正中面からのずれ」として測定した。したがって、視対象が偏移して知覚されるということは、「主観的正中面」が偏移していることに他ならない。それでは、「主観的正中面」とはどのように表現され、利用されているのであろうか？序論で述べたように、自己を中心とした空間の把握には、必要とされる準拠枠（身体図式）によって、いくつかのレベルが考えられる。例えば、暗室内で自己身体

の向きを知ることと、視対象に向かって手を伸ばしてつかむといった運動のために必要な身体図式には何らかの違いがあるはずである。先の視覚課題で間接的に観察された「主観的正中面」をより直接的に測定することが、egocentric localizationに必要な身体図式を考える上で必要となると考えられる。視覚課題で用いられた主観的正中面が、「視覚世界に投影した(拡張した)自己身体の方角」として定義できるとすれば空間内での自己の主観的正中面を直接問う課題を設定することが、有効な方法であると考えられる。

ところで、筋への振動刺激によって、実際の運動が生じていないにもかかわらず身体部位の錯運動感覚が生起することが知られている。Lackner and Levine(1978)は、アキレス腱や上腕二等筋、臀部、頸部に振動刺激を与えることによって、被験者が刺激部位に応じた錯運動感覚を報告したことを明らかにしている。

Taylor and McCloskey(1991)は振動刺激中の視対象のみかけの偏移と頭部の錯運動感覚との関係を調べる実験を行った。被験者は、外光を遮断する細長いチューブ状のゴーグルを装着し、頸部への振動刺激を与えられた。課題は、振動刺激中に、ゴーグルの最奥部に呈示された光点を見えない指で内向き(自分向き)にポインティングすることと、自分の鼻の中心と思う場所をポインティングすることであった。結果、被験者は、振動刺激中に頭部が回転する印象は持たなかったにも関わらず、鼻の位置のポインティングはずれていた。また、振動刺激中の光点のみかけの偏移の方角と、鼻の位置のポインティングの偏移の方角が一致したことを報告している。この結果は、振動刺激による視対象のみかけの偏移が観察される時に、自己の身体の方角に関する錯運動感覚が起こっていることと、それらに一定の関係性が観察されるという点で非常に興味深い。彼らはこの結果を、振動刺激によって引き起こされた頭部の錯運動感覚によって、頭部-体幹の位置ずれの情報が中枢に解釈され、網膜上の固定された位置に呈示された光点が偏移して知覚されたのだらうと解釈している。視覚刺激を定位する際の自己の主観的正中面が、感じられる体幹の方角の方向と一致する(体幹ベース)と考えると、この結果は、Biguer et al.(1988)のモデルと一致する結果といえる。しかし、我々は次のような点に問題があると考えられる。

1. Taylor and McCloskey(1991)の実験で用いられた光点のポインティング課題は、ゴーグルの裏側に取り付けられた板を自分向きに指差すものであった。光点のみかけの位置を問う場合、このような課題で得られる結果と、我々が先の実験で用いた頸筋振動刺激時の視覚定位課題(みかけの偏移課題:光点が自分の主観的正中面からどのようにずれているか)で得られた結果を等価なものと考えてよいのかは、明らかでない。また、このような内向きのポインティングと、例えばBiguer et al.(1988)が用いた、視対象に向かって見えない手を伸ばし、対象の位置を指し示すという課題では、運動学的に違いがある可能性がある。
2. Taylor and McCloskey(1991)の実験では、光点のポインティングと鼻のポインティン

グの方向が一致していることを指摘している。しかし、同側の頸筋への振動刺激に対して、9名の被験者中3名までもが逆方向への結果を示している。確かに、頸筋への皮膚上からの振動刺激は、筋の構造上、刺激される筋を特定することが難しく、暗室内で光点を呈示した場合、垂直軸方向も含め、様々な方向へのみかけの動きが観察される。しかし、その場合の全てに、同方向への頭部の錯運動感覚（鼻ポインティングのずれ）が伴うのかどうかは疑わしい。より適切な刺激の統制が必要であると考えられる。

3. Taylor and McCloskey(1991)の実験では、振動中のある時期のみに、個別に2つのポインティング課題を行っている。我々は先の研究において、頸筋への振動刺激が視対象の定位に及ぼす影響の時系列的な側面を明らかにした。それによれば、視対象の偏移量は振動刺激中も一定ではなく、振動刺激後にも特徴的な残効が観察されることがわかっている。したがって、単に振動中のポインティング方向のずれだけでなく、そのダイナミックな側面も考慮する必要があると考えられる。

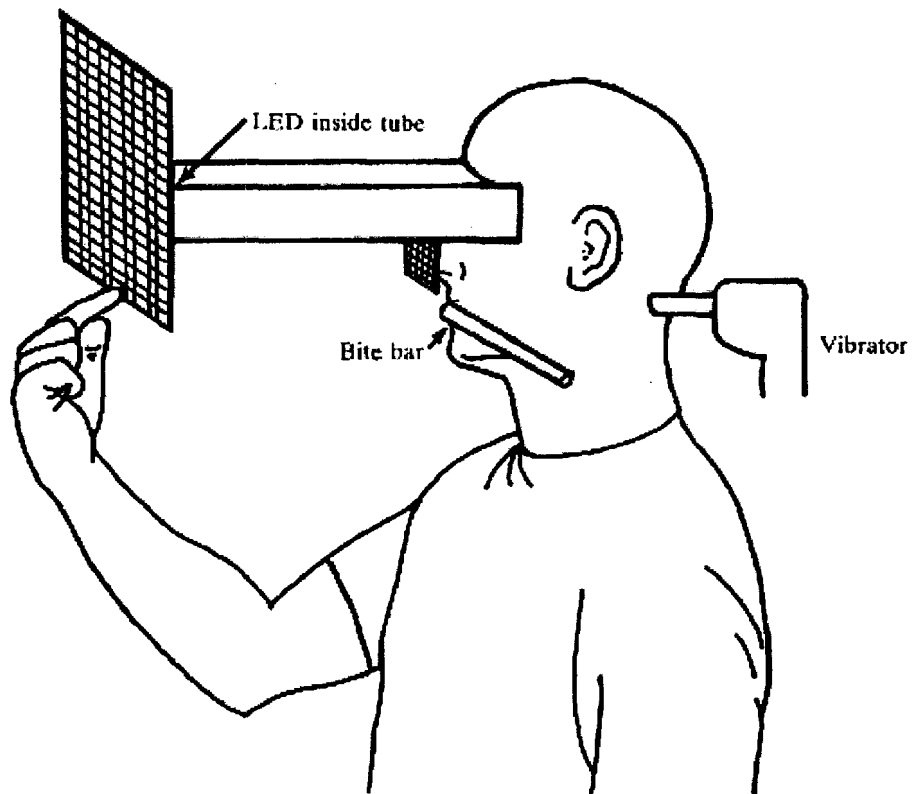


Figure 4.0 Taylor and McCloskey(1991)の実験状況 被験者はバイト・バーによって頭部を固定され着席。外交を遮断された状態でチューブの中の小さなLEDを観察し、そのみかけの位置をグリッド上で指さした。知覚された鼻の位置は顔の近くのもう一つのグリッドを指した。

4.1 方法

被験者 被験者は大学生及び大学院生 5 名(全て男性)で全員右利きであった。

装置 振動装置にはラスターLS-100(ナカニシ社製)を用い、振動刺激の周波数は 120 Hz, 振幅 3.5 mm に設定した。振動子にはプラスチック製の球(直径 13 mm)を取り付けた。振動装置はアングルで組まれた枠に取り付けられ、被験者の座る椅子や他の装置に振動が伝わらないように工夫されていた。椅子には背当てとヘッドレストがあり、ヘッドレストは背当てに対して約 30 deg の傾きを持っていた。これにより、被験者は首を 30 deg 前方に傾けた状態になり、振動を与える頸筋を適度に伸長させることができた。ヘッドレストにはゴム製のクッションが取り付けられ、頸筋への振動が頭蓋に伝わらないよう工夫されていた。また、ヘッドレストにはヘッドバンドが取り付けられ、被験者の頭部を固定した。鼻のポインティングには目盛りのついた透明なアクリル板(縦 500 mm, 横 500 mm)を用い、椅子のヘッドレストに取り付けられていた。アクリル板の面の向きや鼻からの距離は調節可能であり、本実験では鼻から 50 mm の位置に固定した。正面のポインティングには同様のアクリル板(縦 210 mm, 横 298 mm)を用い、被験者の前方約 65 cm の位置にアングルで固定した。両アクリル板は被験者の前額平行面上にあり、被験者の正中面上に取り付けられた赤外線 CCD カメラ(浜松ホトニクス社製, C7500-10)の撮影画面上でアクリル板の目盛りの垂直線分と被験者の正中線が一致するように調節した。被験者のポインティング動作は先の赤外線 CCD カメラによって撮影、録画され、その録画された動画は画像メモリーボード(ディテクト社製, DIG-PCI)を通してパーソナルコンピュータに取り込み、2次元解析ソフト(ディテクト社製, DIPP-motion2D)を用いて解析した。動画の取り込みレートは 200 ms で、一枚の画像サイズは 640×480 ドットであった。また、被験者のポインティング動作のタイミングを統制するために、MD(Sony 社製, MZ-B3)から 1 秒間隔のクリック音を連続して鳴らし、4 秒で 1 回のポインティング動作が完結するように求めた。

手続き すべての実験は暗室内で行なわれた。被験者は椅子に座り、ヘッドレストの位置を調節した後、正面を向いた状態でヘッドバンドを用いて頭部を固定された。その後、振動刺激装置から出された振動子が、左上部頸筋に適度な圧力で垂直に当たるよう調節した。頸筋の振動刺激場所は、最初に inion(外後頭隆起：後頭部の正中線に沿った下方部分)から大体 20~30 mm 下方、10~20 mm 左方に振動子が当たるように調節した後、振動刺激を与え、被験者の前方正中面(約 1 m)上に呈示した赤色 LED のみかけの動きが水平右方向に最もよく動いて見える位置に再度調節した。振動刺激は皮膚上から与えるため、その下に存在する何層もの異なる筋(今回の実験では僧坊筋、頭半棘筋、頸などを同時に刺激することになり、振動刺激場所を決定するには慎重を要した。実際、同じ被験者でも、わずかに振動位置を変化させただけで、逆方向への光点のみかけの動きが観察されたり、加えて上下方向のみかけの動きが大きく観察されたりする場合があった。本実験ではできるだけ上下方向の動きが少なく知覚され、かつ水平右方向への動きが大きく知覚される刺激場所

を探した。

次に目盛の付いたアクリル板を2つの条件に従って設置し、アクリル板とカメラの位置を先に述べたように調節した。

その後、本実験に先立って2つのポインティング動作(鼻 or 正面)の練習試行をそれぞれ行った。尚、正面のポインティングについては、目の前の対象をつかみにいくような素早い動作を求めた。このような動作を求めた理由としては、我々の視空間定位行動を考える上で、視対象を指し示す、つかむ、といった行為に含まれるリーチング運動が、基本的に視覚的なフィードバックや筋運動感覚的フィードバックを用いない、素早い(バリスティックな)運動であることを考慮したためである。

練習試行の終了後、続けて本実験を行った。本実験は①鼻ポインティング条件、②正面ポインティング条件、③鼻コントロール条件、④正面コントロール条件の4条件から成っていた。

- ①鼻ポインティング条件：顔の正中線を通る鼻の中央部(先端部)位置を連続してポインティングさせた。また、一連のポインティング動作中に振動刺激を与えた。(Figure 4.3 a)
- ②正面ポインティング条件：主観的正中面(自己の正面と思う方向)を連続してポインティングさせた。また、一連のポインティング動作中に振動刺激を与えた。(Figure 4.3 b)
- ③鼻コントロール条件：顔の正中線を通る鼻の中央部(先端部)位置を連続してポインティングさせた。ただし、振動刺激は与えなかった。
- ④正面コントロール条件：自己正面方向を連続してポインティングさせた。ただし、振動刺激は与えなかった。

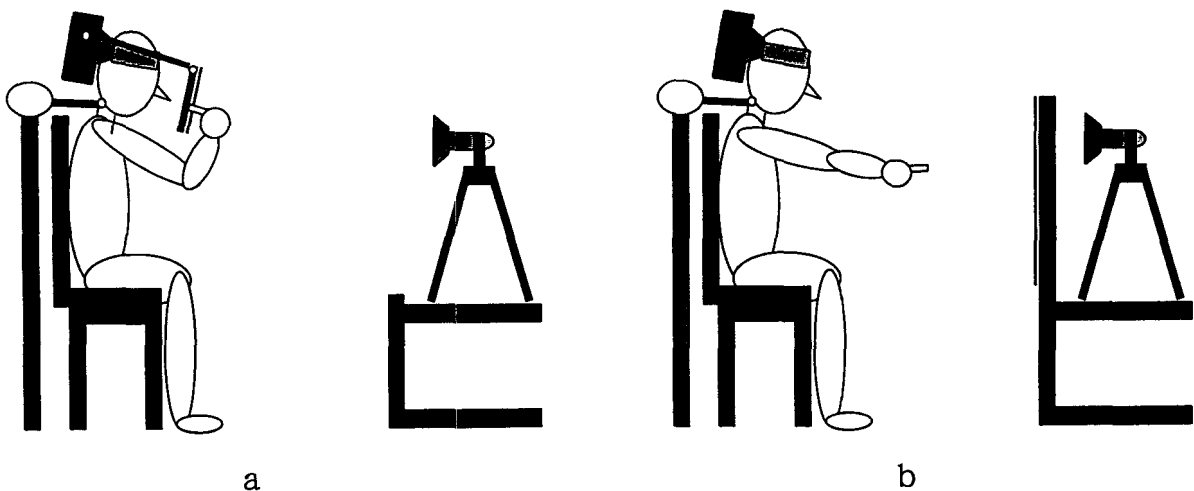


Figure.4.1 実験状況

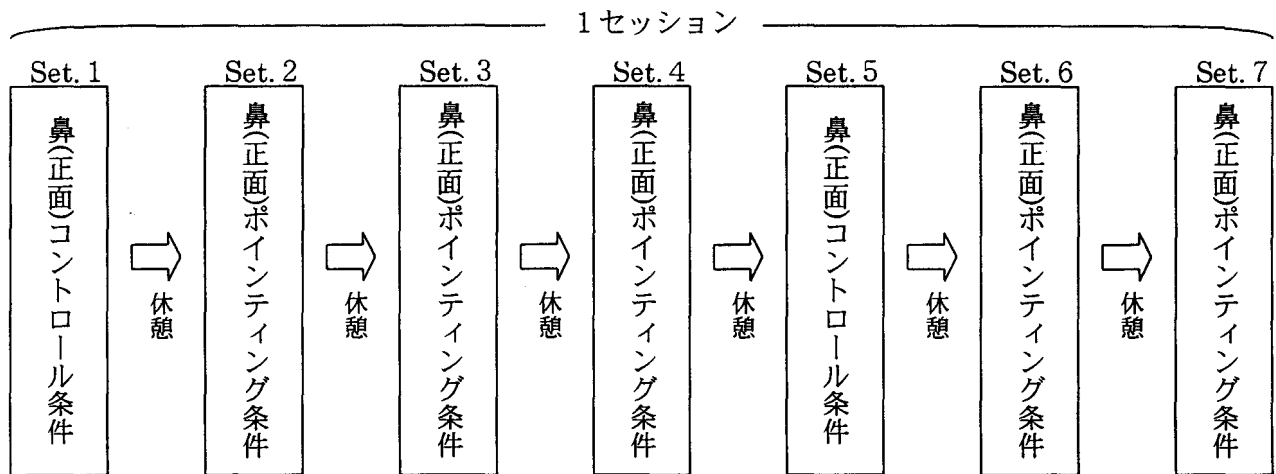


Figure 4.2 1セッションの流れ

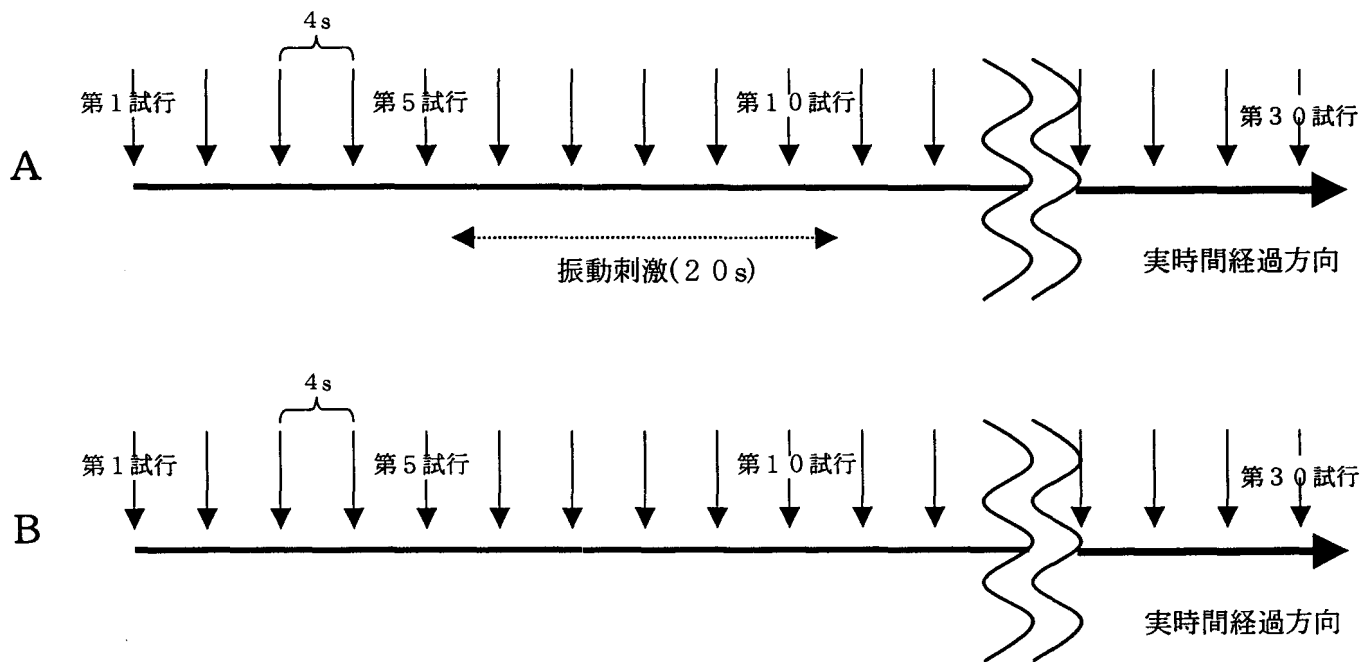


Figure.4.3 各条件における1セットの流れ
(垂直矢印は時間軸上でのポインティングのタイミング)

全条件においてポインティングは利き腕の人差し指を用い、実行中は目を閉じることを求めた。また、コントロール条件を含め、鼻ポインティングの際には、アクリル板に人差し指が触れてポインティングを行うように求めた。

全ての条件においてクリック音に合わせての4秒に1回のポインティングを1試行、それを連続して30試行(120s)行うものを1セットとした。そしてコントロール条件～実験条件×3セット～コントロール条件～実験条件×2セットという一連の流れを1セッション(各セット及び各セッション内の課題:鼻 or 正面は同一)として、1人の被験者において鼻・正面条件それぞれを5セッションずつ、合計10セッション行った。また、各セット間、セッション間には適宜休憩をとった。(Figure.4.2)

振動刺激が与えられるのは鼻(正面)ポインティング条件の1セット(30試行)内における第5試行終了後から第10試行終了後までの20sであった。(Figure4.3)

4.2 結果と考察

画像データの二次元解析について 赤外線 CCD カメラによって撮影された、画像データの2次元解析方法は以下の通りであった。

正面ポインティング条件(コントロール条件も含む)については、原点は被験者の正中線上にある胸部の中央部分に固定し、原点とポインティング終点の2点間距離を測定し、その距離をもとにポインティングの水平方向のずれの実測値を角度に変換した。角度変換は、得られたデータの精度を高めることを目的としたものであった。

鼻ポインティング条件(コントロール条件も含む)については、画面上での2次元座標の原点を被験者の正中線を通る鼻の中央部(先端部)に固定し、各試行のポインティング位置点を指の爪の中心部分として、原点とポインティング位置点の2点間距離を水平成分のみを抽出し実測値(mm単位)で算出した。鼻ポインティング条件について角度変換ができなかった理由としては、各被験者間での頭部の構造上の違いから、頭部の中心に原点を定めることが困難であったことがあげられる。

画像解析で得られた数値をもとに、5名の被験者の各課題条件(鼻ポインティング、正面ポインティング、鼻コントロール、正面コントロール)、各試行(1~30)ごとに平均値を求めた。Figure 4.4, 4.5は全被験者の各条件毎の平均値を、縦軸に偏移量、横軸に時間(秒)をとり、グラフにしたものである。また、グラフ内の破線部分は0~120s(第1試行~第30試行)内で振動刺激が与えられた時間(20s)を表した。

Figure 4.4は鼻ポインティング条件・鼻コントロール条件、Figure 4.5は正面ポインティング条件・正面コントロール条件を表わす。本来であれば、鼻ポインティングについても角度変換を行い、両課題条件をまとめて記述することが適切であるが、先に述べたような角度変換の問題から、両課題条件(鼻、正面)を別々に図に表わした。また、暗室内で120秒間という比較的長い時間に渡ってポインティングを行うという課題の特異性から、特に正面ポインティングにおいては、コントロール条件が安定しなかった。そのような点を踏まえ、振動刺激を与えない、コントロール条件と振動刺激を与える条件(鼻、正面ポインティング条件)も個々にグラフに表わした。

上記のような問題点を踏まえた上で、まず鼻ポインティングと正面ポインティング条件の個々の傾向を概観していきたい。

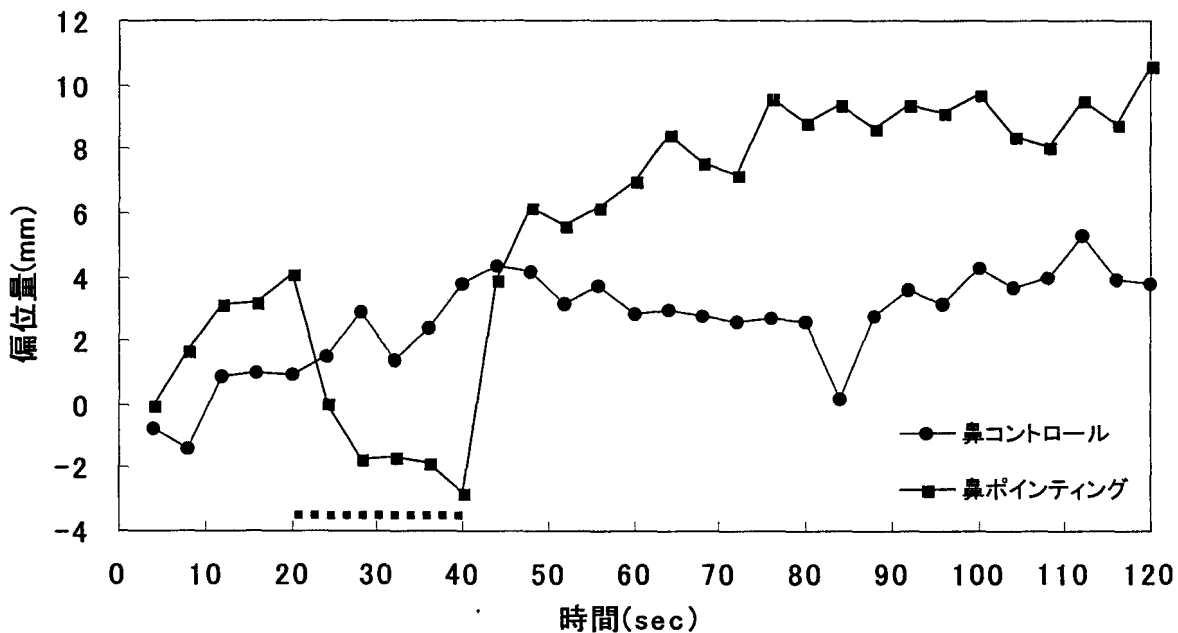


Figure 4.4 鼻の位置に対するポインティング偏移

X 軸は第 1 試行から第 30 試行までの時間(0~120 s)を, Y 軸はポインティング位置を表す. Y 軸において 0 の値は被験者の物理的正面位置であり, プラス値が左方向への距離をマイナス値が右方向への距離を表す. 破線部分は振動刺激が与えられた時間(20 s)を表す.

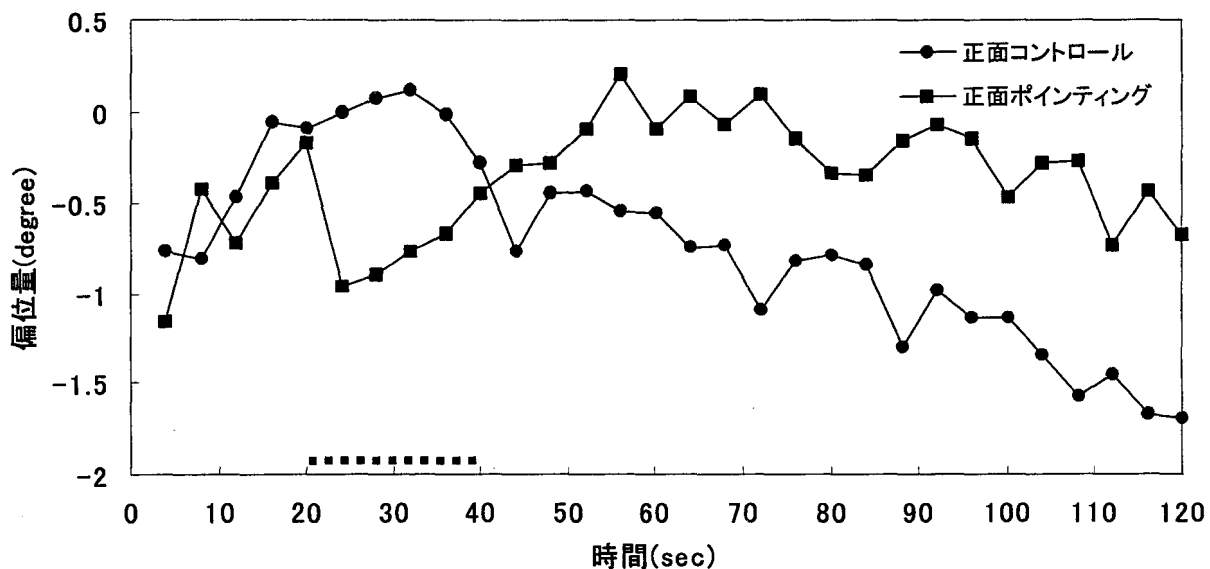


Figure 4.5 正面の位置に対するポインティング偏移

X 軸は第 1 試行から第 30 試行までの時間(0~120 s)を, Y 軸はポインティング位置を表す. Y 軸において 0 の値は被験者の物理的正面位置であり, プラス値が左方向への距離をマイナス値が右方向への距離を表す. 破線部分は振動刺激が与えられた時間(20 s)を表す.

鼻ポインティング

コントロール条件においては全体的に安定したポインティング位置を保っていた。鼻ポインティング条件においては振動刺激の開始直後にポインティングが右方向に偏移し、振動刺激中はその偏移量が持続する傾向を示した。振動刺激終了と同時にその右方向への偏移は消失し、コントロール条件のポインティング位置と同位置にまでの戻りが認められた。振動刺激終了後は時間経過に伴って緩やかに左方向へ偏移する傾向がみられた。

正面ポインティング

コントロール条件において、ポインティング開始から 20 秒の間に左方向へ、やや偏移してゆき、その後、緩やかに右方向へと偏移してゆく傾向が認められた。これまでの研究から、暗室内で利き手を使ってポインティング動作を繰り返していると、ポインティングの方向が徐々に利き手側へずれていく傾向が観察されるという報告がある (Taylor & McCloskey 1988)。これは、肩が体幹の端についているという身体的な制約と、通常、視覚を遮断された状況で、このような課題を連続して行うような状況が少ないという課題の特殊性を指摘しておく必要がある。

その上で、正面ポインティング条件について見てみると、振動刺激開始すぐに右方向への偏移のピークを取り、その後、振動刺激中、徐々に左方向へ偏移していく傾向が観察された。そして、振動刺激後も、しばらくの間 (約 20 秒)、同方向への偏移がみられ、その後右方向へゆっくりと偏移していく傾向が観察された。ただし、刺激後 20 秒経過した後の傾向はコントロール条件と類似しており、この時期にも振動刺激の影響が見られると解釈するかについては明らかでない。

両条件の比較

鼻ポインティング、正面ポインティングのどちらも振動刺激の開始と同時に右方向の偏移が現れることが共通しているものの、振動刺激中の偏移パターンについて、いくらかの違いが見られた。すなわち、鼻ポインティング条件については、振動開始後すぐにピークを取り、刺激中は一定の偏移量を保っていたのに対し、正面ポインティング課題においては、刺激開始直後右方向へのピークを取った後、刺激中、徐々に左方向へ偏移していくパターンが観察された。また、正面ポインティング課題においては、振動刺激を停止した後もしばらくの間 (約 20 秒間)、刺激中と同方向への偏移が持続して観察されたのに対し、鼻ポインティング課題では振動刺激直後に、刺激中と逆の方向への偏移が観察された。

4.3 全体的考察

本実験では、鼻ポインティングについて、Taylor and McCloskey(1991)と同じく、振動中、左頸部への振動刺激によって、右方向へ偏移する傾向が観察された (ただし彼らの実験では 8 名中 5 名)。この結果の解釈について、Taylor & McCloskey(1991)は、振動刺激に

よって実際には頭部は回転していないにも関わらず、自己の頭部が回転しているという錯運動感覚を引き起こし、体幹と頭部の位置ずれの情報が中枢に送られるのではないかとしている。その上で、頭部に対し相対的に、逆方向へ回転していることになる体幹の方向に自己の主観的正中面があると考えれば、彼らの光点ポインティング課題や、実験2のみかけの偏移課題で観察された方向と一致する。すなわち、実験2のみかけの偏移課題では、振動中、主観的正中面に対して右方向への偏移が観察された。この時、光点の位置は網膜像上で固定されていたことから、この結果は主観的正中面が逆方向である左方向へ偏移していたことになる。この主観的正中面が、頭部に対して相対的に逆方向にあると解釈される体幹の方向と一致していると考えれば、これまでの結果は一貫して解釈できる。また、このような、「自己の身体の方角（主観的正中面）を決定付ける機構が、基本的に体幹を中心としている（体幹-中心である）」という仮説は Biguer et al.(1988)を始め、多くの研究（Karnath 1994 など）に見られる。

しかしながら、今回の実験で設定した正面ポインティング課題においては、上記の仮説は慎重に考えなければならない。我々の実験では、正面ポインティング課題を「空間内に投影した自己の主観的正中面を指し示す課題」として設定した。結果、正面ポインティング課題において、振動刺激直後、鼻ポインティングのときと同様の右方向への偏移が観察された。振動刺激中、徐々に左方向へ偏移していく傾向もともに見られたことから、振動刺激中の正面ポインティングの方角を特定することは難しい面もあるが、右方向であったと解釈すると、我々の視覚課題で用いられた主観的正中面の方角と逆転している。視覚的空間での主観的正中面と視覚情報を排除した触運動感覚的空間での主観的正中面の方角が逆転するという結果は、頸筋への入力が入空間準拠の違いに依り異なる方向に影響をもたらしている可能性を示唆している。この点については、前庭刺激による触運動感覚的な主観的正中面のずれを観察した次章の結果とともに後に詳しく議論したい。

ところで、今回の実験の結果の時系列的パターンに注目すると、いくつかの興味深い点がある。鼻ポインティング課題において、振動刺激の効果は振動刺激中のみ、大きく現れていることがわかる。これは、筋紡錘の振動刺激に対する応答特性と類似しており、我々のこれまでの実験の結果と比較すると、自己を中心としない、「みかけの動き課題」の時系列パターンと類似するものである。一方、正面ポインティング課題においてはそのような末梢の応答特性よりも複雑なパターンが観察された。このことはこれまでに観察された egocentric localization の特徴である、刺激に対する長い自定数をもった傾向を示している。

今後、例えば「光点の位置を指し示す」など、実際の視覚性運動制御に自己受容器への刺激が与える影響を調べていくことも含めて、さらにこの問題を明らかにしていきたい。

第5章 実験4-前庭刺激による主観的正中面のポインティング

5.0 目的

前庭刺激による視覚的定位の錯誤(OGI)を扱った末次ら(2000)の実験, 及び本研究における音源定位の錯誤(実験1)は, ともに主観的正面(subjective straight ahead)の系統的なずれを含んでいた. また, 主観的正中面のずれの方向, 及び時系列パターンが, 視覚的, 聴覚的に類似した傾向をもっていたことは先に示した通りである. このような結果は, 前庭刺激によって主観的正中面が系統的に変化し, それに伴って視対象, 聴覚的音源の定位がなされている可能性を示している. 本実験の目的は, そのような主観的正中面の特徴を, 運動課題を用いて, より直接的に明らかにして行くことである.

これまでの研究から, 主観的正面は, 身体座標系が表現している属性の一つであると考えられている. 視運動刺激(optokinetic stimuli)によって生じる視対象定位における偏移と視覚的に定位した主観的正面の偏移の関係を検討したPost & Heckmann(1986)は, 視対象が偏移する方向と主観的正面が偏移する方向が逆方向であったことを報告している. 頸筋へ振動刺激を加えることで頸筋の自己受容器を刺激し, 視対象の定位と主観的正面とを定位課題を行った研究でも, 主観的正面の偏移方向と視対象の偏移方向とが逆向きであった.

特定の自己受容器を刺激することによって生じる視対象定位の錯誤についてKarnath(Karnath, Christ & Hartje, 1993; Karnath, 1994)は, 身体中心座標系が自己受容器に刺激を加えることで系統的にずれたことに起因すると主張した.

すなわち(1)自己受容器系の信号は身体中心座標系(身体図式)を構成しており(2)これが視対象定位過程で準拠枠として機能している(3)特定の自己受容器に刺激を加えることによって身体図式が系統的に歪み(4)視覚系によって捉えた対象の位置情報が歪んだ身体座標系内に位置付けられるため系統的な視対象定位の錯誤が生じると主張した. 半側空間無視患者に, 目隠しした状態で主観的正面をポイントさせると, 視覚的定位と同様に主観的正面が無視半側と反対側へずれる(Chokron & Imbert, 1995; Chokron & Bartolomeo, 1997, 1998; Heilman, Bowers, & Watson, 1983). この実験は触運動感覚に依存した課題であり, 身体座標系における座標を示していると考えられる. 一方, 視覚的に定位した主観的正面も同じ向きに偏移する(Karnath et al. 1993; Karnath 1994). これらの結果は, 身体座標系の偏移(主観的正面の偏移)によって視対象定位の偏移が生じるとしたKarnath(1993, 1997)の仮説を支持している.

前庭器への刺激では視覚的な定位課題だけでなく, 触運動感覚に依存して遂行すると考えられる随意運動課題でも系統的な影響がみられる. 目隠しした状態で, 名前など書きなれた文字列を物理的正中面上で, 体幹の中心に向かってまっすぐに書き下ろさせる(遮眼書字法)と, 書かれた文字列が系統的に歪む. この歪んだ文字列を偏書と呼ぶ(福田 1981). 遮眼書字法を, 視覚遮断した状態で触運動感覚に依存して, 体幹の主観的な正面を基準にして書字

を行う課題とみなすならば、偏書は前庭刺激によって身体座標系が歪んだ結果を反映していると解釈できよう。

しかしながら、視覚的定位のエラーと偏書を比較すると時間的な変化の点で一致しない。偏書は回転停止後最大であり、以後、徐々に偏書角度が減少していくとされる。これに対し、末次ら(2000)は視覚的定位課題では物理的正面に呈示した光点が自己の主観的正面を基準として、左右どちらにあるかを判断させる課題を用い、前庭刺激後の主観的正面の時間的変化を調べた。この課題では視対象が主観的正面より左にあるとの判断された場合、主観的正面が逆方向の“右”に偏移しており、それを基準としたため視対象が左にあると判断されたと考えることができる。実験の結果、回転停止直後の偏移量は“0”に近く、それ以降約20～24秒にわたって視対象の偏移量が増加し、以降、徐々に減少した。また、前庭器へ刺激を加えてから2分経過後も顕著な偏移が残っていた。もし、視対象定位の錯誤が身体座標系の歪みを反映しているとするならば、偏書と視対象定位課題の時間的変化にこうした相違は見られないはずである。

偏書が前庭刺激の影響であることは確実であるが、書字の遂行過程で身体座標系の主観的正面がどのように関与しているか明らかではない。なぜならば、遮眼書字法では“体幹に対して真っ直ぐに文字列を書き下ろす”ように教示されるが、主観的正面に沿って文字列を書いている保障はないからである。したがって、視対象定位と比較するためには、直接、身体座標系の属性と考えられる主観的正面を定位させ、その偏移過程の時間的変化を調べる必要がある。そこで本研究では、直接、触運動感覚によって主観的正面を定位させ、前庭刺激によって主観的正面の偏移の時間的変化を測定することを目的とした。

ところで、Taylor & McCloskey(1991)は、左後部頸筋の自己受容器を振動刺激によって刺激し、頭部方向を指差す方法で、振動刺激が頭部方向の知覚に及ぼす影響を検討した。この方法を主観的正面のポインティングと併用すれば、頭部方向と主観的正面の関係を検討することができる。そこで、本実験においても、主観的正面をポインティングする前に、頭部方向を示す鼻先の位置を指示させた。

実 験 4

5.1 方法

被験者 22歳から27歳までの大学生および大学院生8名（男性4名、女性4名）で、平均年齢は24.0歳、全員右利きであった。被験者のうち4名は、回転を前庭刺激として用いた実験への参加経験があった。

装置 前庭刺激は、電動式回転椅子（新大阪商会製）によって与えた(Figure 5.1)。椅子の回転軸は、まっすぐに座った被験者の身体の長軸とほぼ一致していた。椅子のヘッドレストは、垂直軸に対して水平半規管をほぼ水平に保つように頭部を約30°前傾させるようになっていた。ヘッドレストに装着したヘッドバンドによって被験者の頭部を固定すること

ができた。装置の土台部分には回転停止装置と回転部分を固定するストッパーを備えており、これらの装置によって等速回転からの急停止と、停止位置での回転部分を固定することができた。

手続き 実験では、前庭刺激を加える実験条件と前庭刺激を与えない統制条件の二つの条件を設定した。まず、条件にかかわらず、暗室に設置した回転装置にまっすぐに被験者を座らせ、頭部と体幹の向きが物理的正面と一致するよう調整後、頭部をヘッドバンドで固定した。実験条件では、目を閉じた被験者を垂直軸（z 軸）周りで、等速（7.2 deg/s）で回転させ、8回転終了と同時に回転を急停止し、このときに生じる負の角加速度を前庭刺激とした。回転方向は時計回り方向で、回転開始から回転停止までの回転時間は40秒であった。

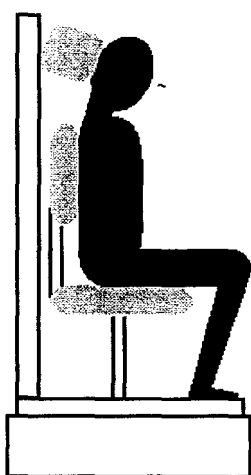


Figure 5.1 実験装置と状況の模式図

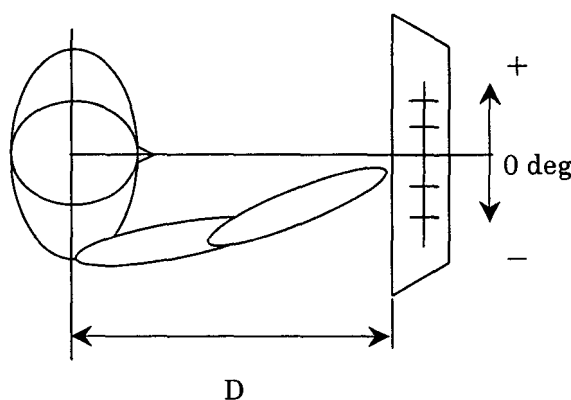


Figure 5.2 主観的正面ポインティング位置の測定方法の模式図。スケールまでの距離 D は被験者の腕の長さによって調整した。

統制条件では、被験者に目を閉じさせた後、すぐに課題を始めた。それぞれの被験者が、二つの条件を交互に各4回ずつ、計8回行った。条件の提示順序は、被験者間でカウンターバランスを取った。実験条件後は5分間、統制条件後は2分間の休憩をはさんだ。また、4条件終了後には10分間の休憩をとった。

課題は、右手人差し指で、鼻の位置および主観的正面をポイントするものであった。具体的な方法は、次のとおりであった。まず、右膝の上に置いた右手人差し指を鼻先に持っていく、鼻の位置を指示する。それから右腕をまっすぐ前方に伸ばし、正面を指示した後、膝の上に手を戻した。この一連の指示動作を4秒に一回のペースで行った。これを1試行として計30試行、2分間行わせた。動作時間を一定にするため、ペースメーカーとしてクリック音を呈示した。クリック音は1秒1拍で、3秒おき（4秒ごと）に高いトーンになっていた。被験者には、この音にタイミングを合わせて正面を指示するよう教示した。

ポインティング動作を習熟させるために、本試行前に開眼と閉眼でそれぞれ指示動作の

練習を行った。このときペースを一定に保つこと、鼻先および正面を指示したときに、指示位置で静止する点を強調した。その後、前庭刺激を加えて30試行練習を行った。本試行の前には、確認のために目視で指示位置の確認を行った。本試行は、統制条件として前庭刺激を加えずに4回（30試行×4回）、実験条件として回転後4回（30試行×4回）を行った。

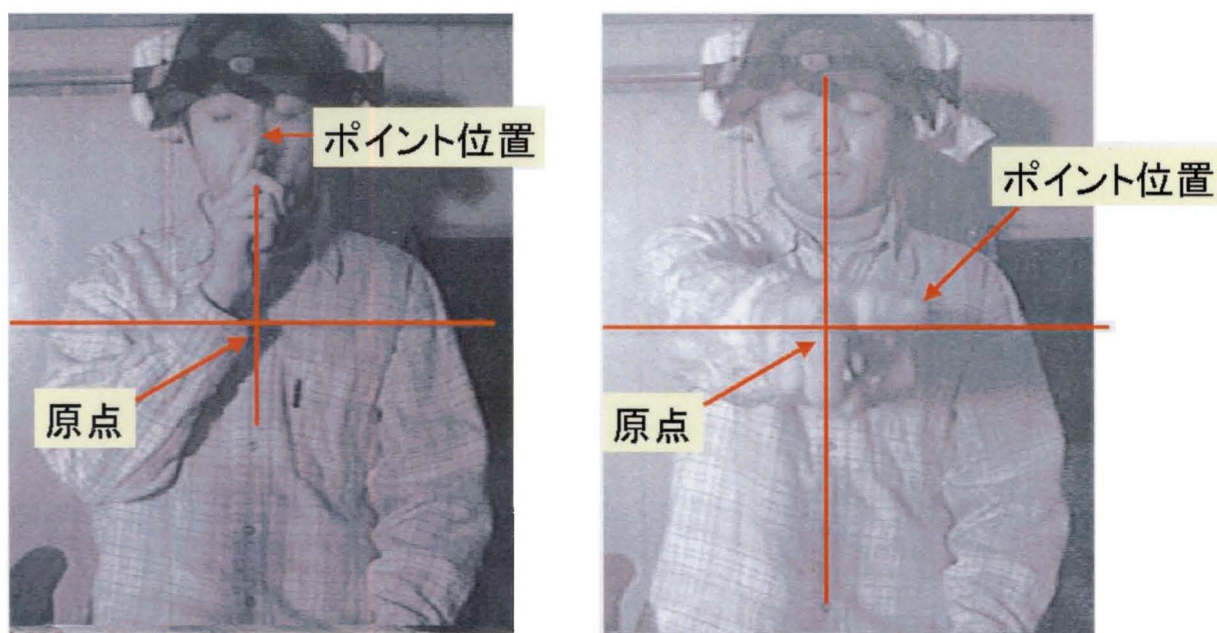


Figure 5.3 鼻先ポインティング（始点）と主観的正面前方（終点）のポインティングの例

測定方法

被験者の物理的正面上、前額平行面に赤外線 CCD カメラ（浜松ホトニクス社製，C7500 - 10）設置し，被験者の動作を撮影した。Figure 5.2 に示した距離 D は，被験者が前方に伸ばした距離+約 1 cm とした。この位置に長方形の透明アクリル板（縦 40 cm，横 40 cm）を垂直に設置し，その後方に設置した赤外線 CCD カメラにて被験者の動作とともに撮影した。その映像の例を Figure 5.3 に示す。アクリル板には，水平方向に 3 cm 間隔で目盛をつけ，ポインティング位置解析のときの距離の校正に用いた。撮影した画像は VTR で記録し，後の解析に用いた。ポインティング位置の測定は，記録した動画を VTR から画像メモリーボード（ディテクト社製，DIG-PCI）経由でパーソナルコンピュータに取り込み，2次元画像解析ソフト（ディテクト社製，DIPP-motion 2D）によって行った。動画の取り込みレートは 200 ms につき 1 フレームで，画像サイズは 640×480 ドットであった。距離の校正は，画像上でのピクセル数と目盛のピクセル数を対応させる方法で行った。

5.2 結果

今回は、主として水平半規管を刺激する前庭刺激を用いたことおよび水平方向での偏移を検討の対象としていたことから、頭部方向を示すポインティング開始位置（鼻先の指示位置）とポインティング終了位置の水平方向の位置のみを分析対象とした。

1. ポインティング位置のずれ

まず、被験者ごとにポインティング位置の誤差 (cm) を原点からスケールまでの距離をもとに角度 (deg) に換算した。これをもとに、条件別に測定時点ごとの平均ポインティング位置を求めた。横軸に経過時間、縦軸にポインティングの位置 (deg) をとり、プロットしたものを Figure 5.4 に示す。Figure 5.4 では正の値が左方向（等速回転停止時に加わる角加速度方向）、負の値が右方向を表す。Figure 5.4 に示したように、実験条件では前庭刺激の影響によって顕著な左方向（回転停止時に角加速度のかかる方向）へのずれが観察された。時間的な変化の特徴としては（1）前庭刺激直後の第 1 試行では、統制条件とほとんど差がみられない（2）約 24 秒間に渡って誤差が増加し（3）それ以降は誤差が徐々に減少していくことが上げられる。これに対し統制条件では、課題をはじめた第 1 試行ではやや正面から右方へずれており、第 2 試行で物理的正面へ回帰する傾向が、それ以降は正面よりやや右方向の位置で安定して推移した。

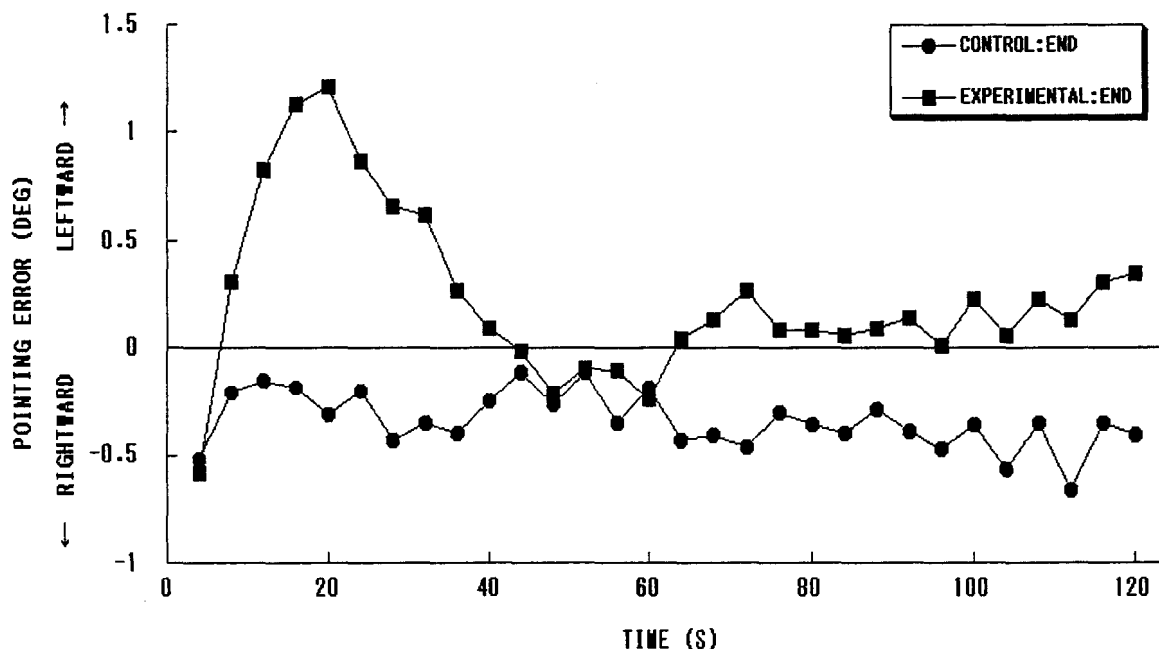


Figure 5.4 正面ポインティング位置のずれ

条件別のポインティングの平均誤差。横軸は時間、縦軸は誤差 (deg) を表す。

縦軸の正の値は左方向（角加速度方向）、負の値は右方向を表す。

2. 頭部方向（鼻先指示位置）のずれ

次に、正面ポインティング課題と同様な方法で測定時点ごとに頭部方向を表す鼻先の位置の平均値を求めた。全被験者の平均値を、横軸に経過時間を取りプロットしたものを Figure 5.4 に示す。Figure 5.4 に示したように、実験条件の方が一貫して左方向への誤差が大きい傾向がみられた。しかし、時間的変化には前庭刺激の効果といえるような特徴はみられなかった。

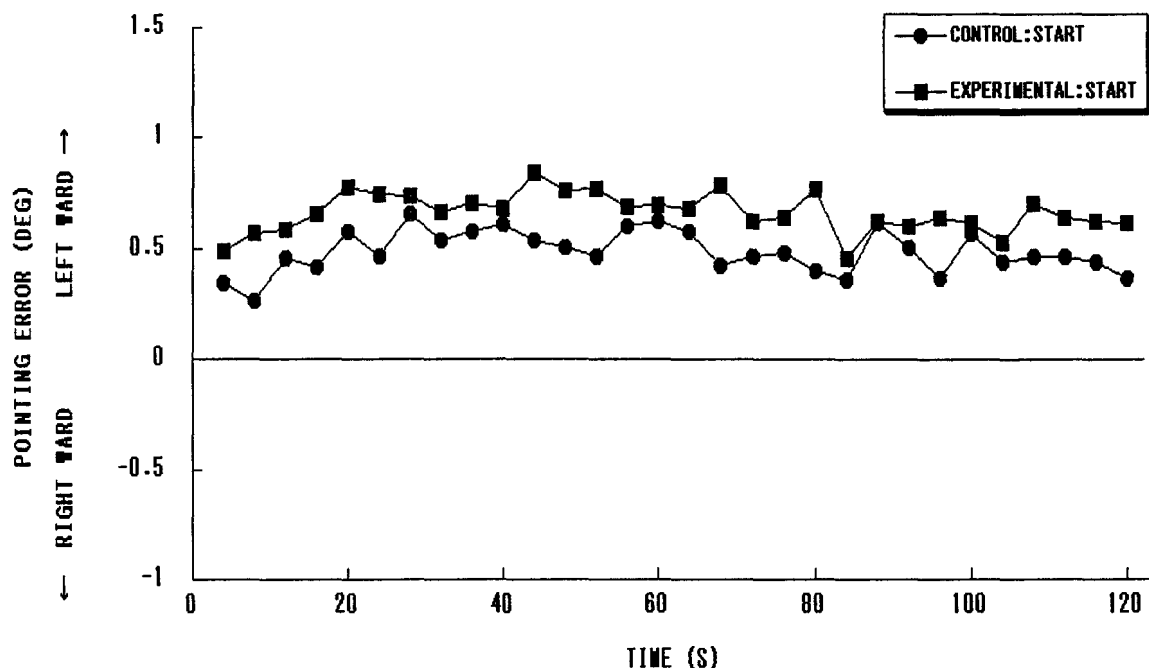


Figure 5.5 頭部方向位置のずれ

条件別のポインティングの平均誤差。横軸は時間，縦軸は誤差(deg)を表す。

縦軸の正の値は左方向(角加速度方向)，負の値は右方向を表す。

3. ポインティング位置のずれと頭部方向のずれとの関係

頭部方向によってポインティング位置のずれに系統的な影響がみられるかどうか検討するために、それぞれの被験者および全被験者の平均値について条件別に頭部方向とポインティング位置の相関を求めた。全体的に相関は低く、また、Figure 5.4 と 5.5 の比較からも分かるように、頭部方向と主観的正面に明確な相関関係は認められなかった。Figure 5.6, 5.7 には鼻先ポインティングと主観的正面前方ポインティングの関係を示したものであるが、実験群の回帰係数は統制群に比べ3倍程度大きく、前庭刺激により、鼻先のポインティングでずれが大きいと、主観的正面前方ポインティングのずれが統制群に比べ大きくなることが明らかになった。

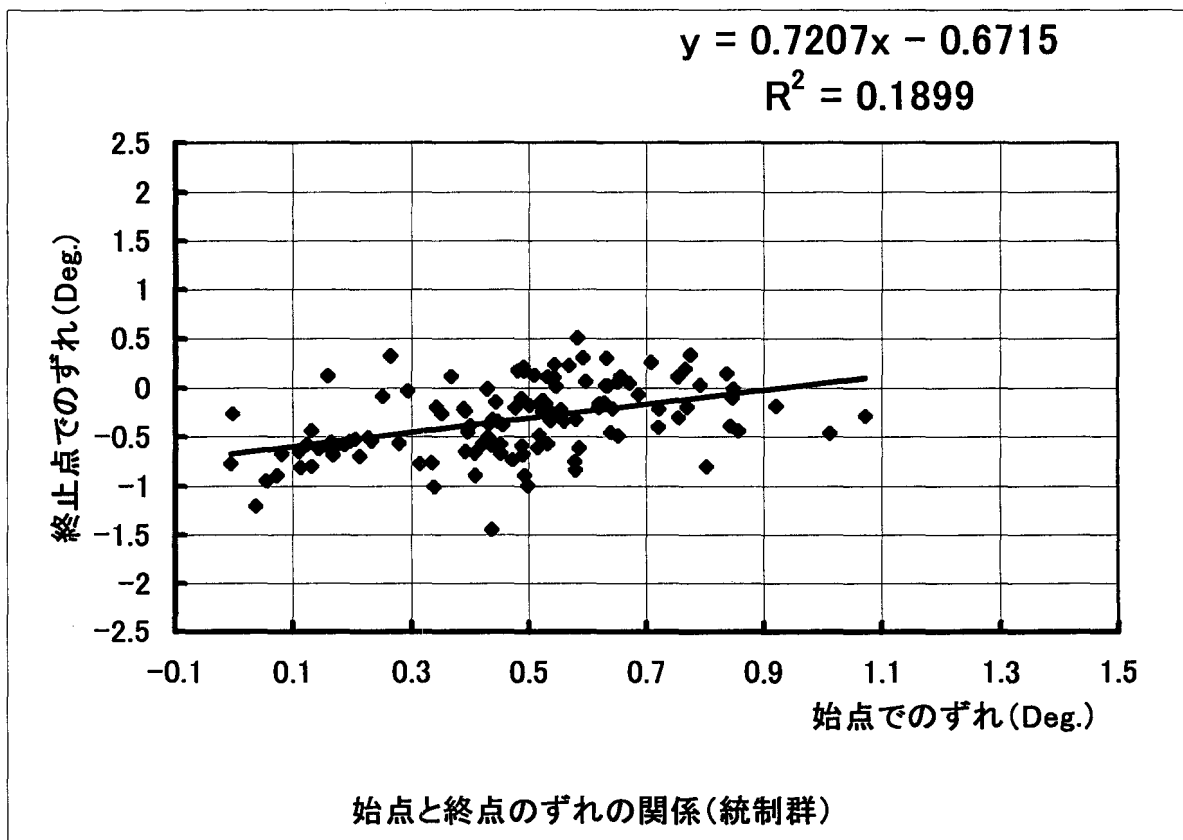


Figure 5.6 鼻尖（始点）ポインティングと正面前方（終止点）ポインティング（統制群）

5.3 考察

本研究では、身体座標系の属性を表すと考えられる主観的正面が前庭刺激によって受ける影響を時系列的に測定した。目を閉じて行った主観的正面のポインティングでも系統的な前庭刺激の影響がみられることが確認できた。本実験で用いたポインティング課題は、視覚を用いず主に触運動感覚に依存して遂行されると考えられる。したがって、本実験で観察された系統的な前庭刺激の影響は、前庭刺激によって身体座標系の系統的な歪みが生じた結果と解釈できる。

視覚的定位置との比較

前庭刺激によって生じたポインティング誤差の時系列的变化の特徴は次のとおりであった。(1) 前庭刺激直後の試行では、前庭刺激の影響がほとんどみられない(2) 約20~24秒にわたり、誤差が増加し、最大となる(3) それ以降、徐々に誤差が減少する。これらの時間的变化の特徴は、視覚的な主観的正面を基準とした視対象定位置課題(末次ら, 2000)で報告されている特徴と類似したものであり、視覚的定位置課題における前庭刺激に

よる錯誤が、身体座標系の歪みに起因するとの Karnath(1997)の主張にあうものである。

しかしながら、本実験の結果と視覚的定位の結果を比較すると、視覚的な定位と視覚を用いず触運動感覚的に定位した場合とで前庭刺激の影響で主観的正面が偏移する方向が逆向きであった。この結果は、視覚的な主観的正面と触運動感覚によって定位した主観的正面が異なる可能性を示唆するものである。ひとつには、一度、鼻先に手を持っていくという課題の設定のために、単に頭部(鼻)の方向を延長した可能性がある。「空間内で自己の主観的正中面を指し示す」課題を適切に設定するために、今後、例えば手の開始位置を変えるなどの更なる検討が必要である。

半側空間無視患者を対象とした研究からは、視覚的定位した主観的正面の偏移方向と視覚を使わずにポインティングにより定位した主観的正面の偏移方向は同じ無視半側の反対側(右方向)であり、一致することが知られている。このため、視覚的な主観的正面と視覚を剥奪した状況で行われたポインティングによって定位された主観的正面は、特に区別されてこなかった。樋口ら(1987)は、運動制御の立場から視覚性空間と運動性空間の独立性と相互の関係の可塑性を提唱している。樋口ら(1987)では、暗室で光点への開ループ的ポインティング課題を用いて、暗室にいる時間が長くなるにつれてポインティングの誤差が増大すること、ポインティング開始直前に1.4秒だけポインティングに用いる指先を見せると精度が向上することを見出した。この結果は、視覚的な座標系と身体座標系が独立していること、暗室に長時間放置することで両者の対応関係にずれが生じること、手指を短時間視覚的に確認させることによって、身体座標系での手指の位置情報に加え、視覚的座標系でも手指の位置情報が得られたことで、両座標系の再対応づけやずれの較正ができたためと解釈できる。今後は、この観点から視覚的な正面と触運動感覚的に定位した正面、すなわち樋口らのいう視覚性空間と運動性空間の区別およびそれらの相互の関係を検討していく必要があると思われる。

時間的変化における偏書との相違

福田(1981)によれば、“(回転後の)偏書は回転停止後の時間的経過により漸次偏倚度を減少するが、停止後20秒ないし30秒に至るもなお顕著に偏移するものが多く、1分以内で偏倚が消失するを常とする”とある。また“右回転後は左へ、左回転後は右へ偏移するのが原則である”と述べている。福田(1981)が報告している典型的な偏書の時間的変化は、明らかにわれわれの今回の実験結果と異なる。この点については、遮眼書字法において主観的正面がどのように関連しているのか、例えば、主観的正面沿いに書字を行っているのかなど、視覚を剥奪した状況で書字行動制御過程の特徴を明らかにしていくことが、随意運動の計画や遂行過程における前庭刺激を含めた自己受容感覚の役割を明らかにしていく上で必要であろう。

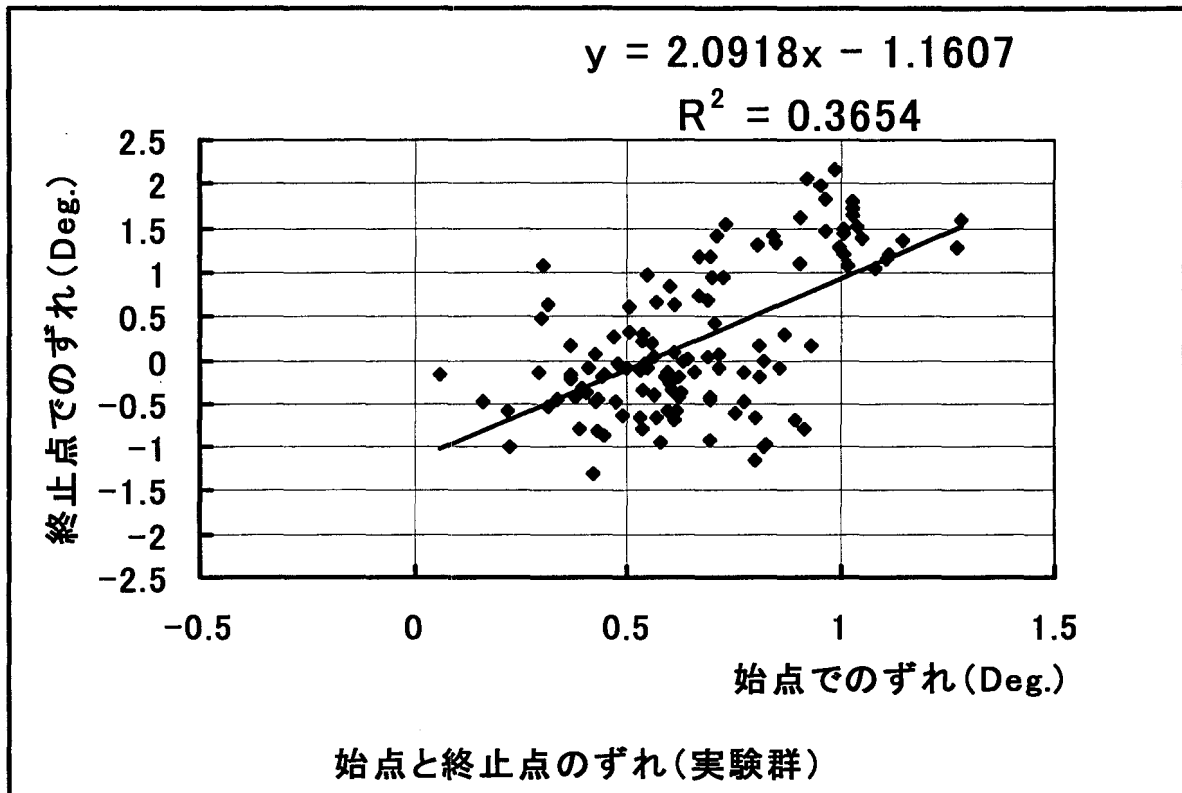


Figure 5.7 鼻尖（始点）ポインティングと正面前方（終止点）ポインティング（実験群）

統制条件におけるポインティング位置の誤差

統制条件では、全体としてポインティング位置が右方向へとずれていた。Chokron ら (Chokron & Imbert, 1995, Chokron & Bartolomeo, 1997, Chokron & Bartolomeo, 1998) は一連の研究で本実験と同じく視覚を用いず主観的正面を定位させ、ポインティング開始位置が及ぼす影響を検討した。その結果、右手を用いる場合、開始地点が物理的正面より右にあるならば、主観的正面も右に定位されることを報告している。本実験ではポインティング開始前に手を右ひざの上に置くように教示していた。主観的正面をポイントする前に、いったん鼻尖の位置を指示させていたため、開始位置の影響があった可能性が考えられる。

第6章 視覚研究から見た頭頂葉の機能

本章では我々がこれまでに行った視覚系の機能的乖離を示す一つの研究を紹介したい。この研究は自己受容器への刺激を用いたものではないが、視覚研究において明らかにされてきた頭頂葉の機能についての知見を示しており、実験3及び4で用いた運動を用いた定位課題を設定する上での基礎となっている。

6.0 論文「物体認識のための視覚表現と運動制御のための視覚表現」¹

我々は対象を見てそれが何であるかを認識したり、対象に手を伸ばし、つかむといった様々な行為を行っている。このように対象から得られる網膜像情報は物体認識や運動制御といった様々な目的に利用されているが、その背後にある処理系は非常に複雑である。視覚系における情報処理が目的に応じて機能的に分離していることを示唆する近年の研究は、形態と位置の処理系の脳内部位が異なることを実証することにより進められた。第一次視覚野(V1)に始まる大脳皮質での視覚情報の経路は、下側頭回(TE野)に向かう腹側系と下頭頂小葉(PG野)に向かう背側系に分けることができる。これら2つの経路の機能は、物体の形態を処理することと、位置を処理することであることを示す事実が数多く報告されてきた(Ungerleider & Mishkin, 1982; Van Essen & Maunsell, 1983)。

これに対し、Milner & Goodale (1993)は、腹側系と背側系の機能はそれぞれ、物体認識に必要な処理と、運動制御に必要な処理であるとし、2つの処理系を新たな視点からとらえることを提唱した。視覚系の処理特性を理解するには、情報処理が視覚系の内部で完結するとしてとらえるだけでは不十分であり、その出力先の、例えば運動制御のような系の処理特性を反映していることを考慮する必要があるとした点で新しい。そして最近の神経生理学的研究によると、背側経路の情報処理は、単に空間的的定位だけでなく、運動制御という目的に即したものであることを示唆している(Taira, Mine, Georgopoulos, Murata & Sakata, 1990)。

もうひとつの新しい点は、物体の形のような、従来は腹側系で処理されていると考えられてきた特徴が、物体認識のためだけに必要であるのではなく、運動制御のためにも必要であると考えたことである。Goodale, Meenan, Bühlhoff, Nicolle, Murphy & Racicot (1994)は、この考えを行動的に検討するために、側頭葉損傷患者と頭頂葉損傷患者の二人を被験者として、様々な形をした板切れの弁別課題(形の異同を見て判断すること)と運動課題(人さし指と親指でつまみ挙げること)を行った。弁別課題では、側頭葉損傷患者の成績は健常者と比べて著しく劣っていたのに対し、頭頂葉損傷患者の成績は健常者と変わらな

¹ 本論文は1997年に行われた実験をもとにしており、「心理学件研究・資料」として掲載が内定している。(竹中 毅・黒田 健二 「物体認識のための視覚表現と運動制御のための視覚表現」)

かった。一方、運動課題では、側頭葉損傷患者は健常者と同様に対象の重心を通る径を適切につまんだのに対し、頭頂葉損傷患者のつまみ方は安定していなかった。すなわち、弁別課題と運動課題の間で、損傷部位に応じた二重乖離が見られた。このことは視覚系が物体認識と運動制御という目的に応じた機能分担を行っている可能性を支持する。

また、Goodale et al. (1994)と同じ側頭葉損傷患者を用いた別の研究(Goodale, Milner, Jakobson & Carey, 1991)では、被験者の前額平行面上に提示されたスリットの傾きに、手に持ったカードの傾きを揃える2つの課題を行っている。結果、手に持ったカードを手元で回転させ、スリットの傾きに揃える視覚的マッチング課題では、健常者と比べ著しく成績が劣っていたのに対し、実際に手を伸ばし、手に持ったカードをスリットに差し込む運動課題では、健常者と同様に正しく傾きを揃えることができた。この実験で興味深いことは、手に持ったカードの傾きを操作するという点では2つの課題は同じ意味を持つにも関わらず、運動課題の時のように対象に向かって手を伸ばし、スリットに手の傾き揃えるという動作を求めると、動作の開始まもなくから、手の形や向きをスリットの向きに合わせていることが出来たという点である。

健常者の被験者を用いた実験には、ティチエナーの錯視図形に対して、視覚による大きさの弁別課題と、物体を手でつまむ運動課題を行わせたものがある(Aglioti, DeSouza & Goodale, 1995)。結果は、弁別課題においては通常の錯視が見られ、被験者は主円とその周りに配置された円の大きさの差による対比によって主円の大きさを過大または過小視したのに対し、主円を実際につまむ運動課題では錯視の影響は見られず、被験者は物理的な大きさに合わせて手のグリップサイズを調整することができた。この実験は、2つの系の機能的乖離が健常者の行動にどう現れるかを示す行動実験の数少ない例である。

対象に手を伸ばし、つかむといった一連の把握動作には運動学的に見て、少なくとも2つの異なる相が含まれる。すなわち、対象に手を近づける相(transport component)と対象を操作するための最終修正相(grasp component)である。これらの動作は時間的には連続しているが、運動学的には多くの要素が独立していると考えられている(Jeanerod, 1988)。物をつかみに行く動作では、運動開始直後から、対象の形や傾きといった特性に手を形づける動作が観察される。Jeanerod (1986; Jeanerod & Decety, 1990)はこのような動作をプリシェイピングと呼んだ。例えば Aglioti et al. (1995)の運動課題で見られたような、手のグリップサイズは、全体の運動時間の 2/3 付近で最大となることが知られており、このことは、プリシェイピングが transport component に含まれることを意味する。したがってプリシェイピングに必要な対象の大きさや傾きといった視覚情報は運動開始前に自己との関係から、処理されていなければならない。手の移動中の加速度変化から考えても、プリシェイピングは運動中に視覚的フィードバックや筋運動感覚的フィードバックを利用していないことが推測される。一方、最大グリップサイズから徐々にグリップサイズを対象に合わせて小さくし、実際に対象を操作する最終修正相では、自分の手と対象が同時に視野に入り、両者の網膜像の位置関係や、手の筋運動感覚フィードバックを利用して、動

作を修正していると考えられる。

大塚・田中・楠・酒田(1995)は、サルの後部頭頂間溝領域(PIP野)に3次元空間内の物体の傾きを選択性を持つ軸方位選択ニューロン群を見いだした。PIP野はさらに、前部頭頂間溝領域(AIP野)への投射を持つが、このAIP野は、手の操作的運動の視覚性制御に関係していることが最近の研究で指摘されている(泰羅, 1995)。これらの生理学的事実、プリシェイピングに必要な視覚情報の処理が背側系で行われていることを示唆している。また、頭頂葉を損傷した患者ではこのプリシェイピングに障害が見られるという報告がある(Jeanerod, Decety & Michel 1994)。

我々はこのような生理学的事実から、Aglioti et al. (1995)が問題とした物体の大きさだけでなく、3次元空間内の物体の傾きについても、物体認識と運動制御に即した機能的乖離が見られるかどうかを実験的に調べることを目的とした。その際、Aglioti et al. (1995)の実験と異なり錯視図形を用いない新たな課題を設定した。実験課題は奥行き方向に傾いた棒を視覚提示して傾きをマッチングさせることであり、その時に被験者は横に提示された変化刺激の棒の回転を口頭で指示することによって2つの棒の傾きを揃える視覚課題と、本人が実際に棒を操作して傾きを揃える運動課題とを設定した。運動課題では、これまで議論してきたプリシェイピングの特徴を反映させるように、対象に向かって手を伸ばすバリスティックな動作を求めた。

ところで大塚他(1995)は、先のPIP野に見られる軸方位選択ニューロンは単眼視では反応しないことを報告しており、このことは両眼視差がプリシェイピングにとって重要な情報となっていることを示唆している。われわれの実験では、両眼視差情報が物体の傾きに関する視覚課題や運動課題に対して持つ効果を調べるため、奥行き方向の回転面について2回転面条件(矢状面、水平面)を設定した(実験1)。さらに実験2では、両眼視差情報が利用できない状況での両課題条件を比較するために、実験1と同様の課題を単眼視条件で行った。

実験 1 (両眼視状況)

方法

実験課題 課題は窓の向こうに見える奥行き方向に傾いた棒(標準刺激)と変化刺激となるもう一本の棒の傾きを揃えることであった。その際、標準刺激の棒の傾きにその横に提示された変化刺激の棒の傾きを被験者が口頭で指示することによって揃える視覚課題と、手に持った変化刺激の棒を操作して標準刺激の傾きに揃える運動課題を設けた。また、棒の傾きの奥行き方向の回転面について、矢状面と水平面の2つの回転面を設けた。矢状面回転では、視対象となる棒が両眼に対して垂直に交わる平面上で奥行きを持つため、水平面回転に比べより多くの両眼視差情報が利用可能である。

要因配置 2課題(視覚・運動)×2回転面(矢状面・水平面)×6回転角度($\pm 15^\circ$, $\pm 30^\circ$, $\pm 45^\circ$)の3要因配置で、すべて被験者内要因であった。

被験者 大学生および大学院生 8 名が被験者として実験に参加した。全員が健常視力を持ち右利きであった。

刺激及び装置 被験者と装置を含む実際の実験状況を Figure 1 に示す。上図は視覚課題、下図は運動課題の状況を示している。被験者は椅子に着席し、頭部が動かないように顎のせ台に顎をのせた。被験者の顔の前方 50cm には $8^{\circ} \times 8^{\circ}$ の正方形の、のぞき窓が設置された。のぞき窓の下から顎のせ台の下までは黒い布が張られ、被験者は自分の手元を見ることはできなかった。のぞき窓の向こうには刺激となる棒とその奥に背景となる壁があり、のぞき窓から刺激の回転軸（被験者から見て棒の中心）までの距離は 36cm、のぞき窓から背景までの距離は 70cm であった。背景には一様に白い布が張られた。

視覚課題における標準刺激、変化刺激には、直径 1.2cm の木製の円柱が用いられ、被験者から見て窓を 3 等分するように、また変化刺激が回転しても上下または左右にぶれて見えないように設置された。その際、刺激の両端は被験者から見えないように十分な長さにとられた。また、それらの棒の表面は黒色に塗装された。視覚課題における両刺激は、被験者から見て矢状面、または水平面上で回転した (Figure 1 は矢状面回転)。

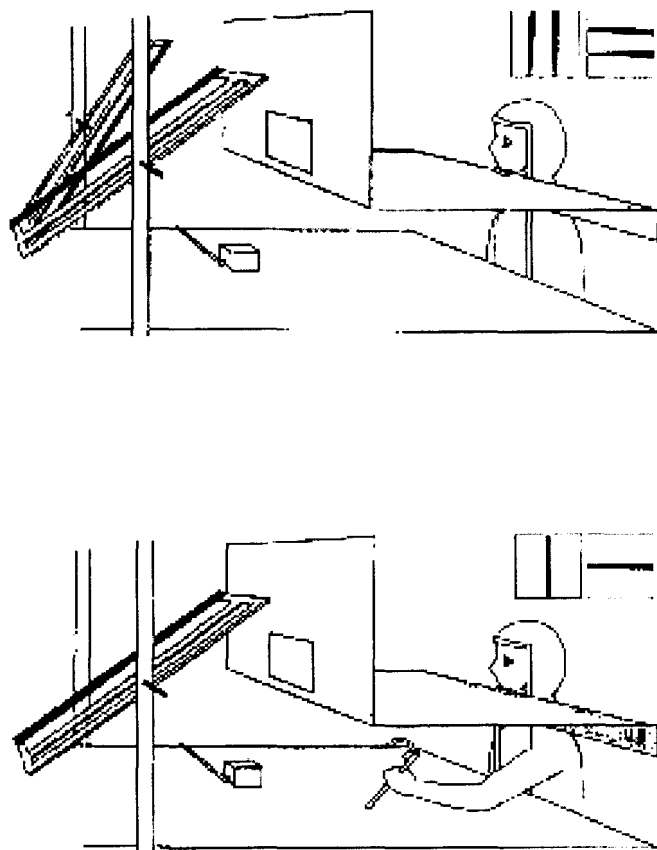


Figure 1

実験状況：上図は視覚課題，下図は運動課題の状況を示す。

運動課題ではのぞき窓の向こうには中央に標準刺激のみが提示され、変化刺激には被験者の手元に置かれた直径 1.2cm、長さ 20cm の棒が用いられた。Figure 1 の上図、または下図の右上には被験者から見た棒の見えが示されている。そのうち左図は矢状面回転、右図は水平面回転を示す。

標準刺激と変化刺激の傾きは棒の見えない部分に取り付けられた 3 次元ディジタイザ (ISOTRAKII; POLHEMUS 社製) から得られる方向余弦値を角度値に変換して記録した。その制御はコンピュータ (Macintosh SE / 30) によって行われ、今回の記録におけるサンプリング・レートは 30Hz、空間的な角度の分解能は約 0.1° であった。

手続き 視覚課題において、被験者は一方に提示された標準刺激の傾きに、最初 0° (被験者から見て前額平行面上) に設置された変化刺激の傾きを揃えるように求められた。その際、被験者は実験者に口頭で棒の回転を指示することでその傾きを揃えた (実験者調整法)。

運動課題において、被験者は最初テーブルに置いた変化刺激の棒に軽く手を添えて待ち、窓が開いたら素早く手に持った棒を前に出してその傾きを揃えるように求められた。また、その動作は窓の向こうに見える棒を取りに行くようなつもりで素早く行うように教示された。このような動作を求めた理由としては、運動課題において、これまで議論してきたプリシェイピングのような動作を設定することが、運動制御のための視覚表現の特徴を捕まえるために必要であると考えたためである。プリシェイピングはリーチングを含む開回路的な動作の中で観察される動作であり、運動開始前に対象と自己との関係に関する必要な視覚表現を持っていることが必要となる。このため、運動結果がどれくらい標準刺激の傾きにマッチしているかについての視覚的フィードバックを与えることはできない。また、運動課題でのマッチングの程度を被験者が判断するとして、利用できる可能性のある情報は筋運動感覚フィードバックのみであると考えられる。

いったん傾きを揃えたら 2 秒ほどそのまま手を動かさないように指示されており、その間にディジタイザは変化刺激の傾きを記録した。なお、手を止めている間に棒が 1° 以上動いた試行はデータに含めなかった。

実験は 2 課題 (視覚・運動) \times 2 回転面 (矢状面・水平面) の 4 セッションに分けられ、それぞれ 1 セッション 60 試行 (6 回転角度 \times 10) 行われた。実験は 2 日に分けて行われ、セッションの順序、及び視覚課題における標準刺激の位置 (左右または上下) は被験者間でカウンターバランスした。また回転角度の提示順序は各ブロック (6 試行) ごとにランダム化した。被験者は、実験中必要に応じていつでも短時間の休憩を取ることができ、また各セッションの間には 10 分の休憩が設定された。

結果と考察

Figure 2 は各セッションにおける反応角度を標準刺激の角度の関数としてプロットしたものである。白丸は各刺激角度における反応角度の全被験者の平均値を示す。実線は回帰

分析から得られた回帰直線を表す。またエラーバーは反応角度について各被験者の標準偏差の和を被験者の数で割ったもので、エイミング課題で用いられる指標のひとつである（例えばターゲットへ手を素早く伸ばす動作の正確さを測る指標として Glencross & Barrett (1989)は動作の最終点のターゲットからの距離とその分散をそれぞれ 2 つの指標としている）。本実験では、これを変化誤差 (Variable Error :VE)として扱った。

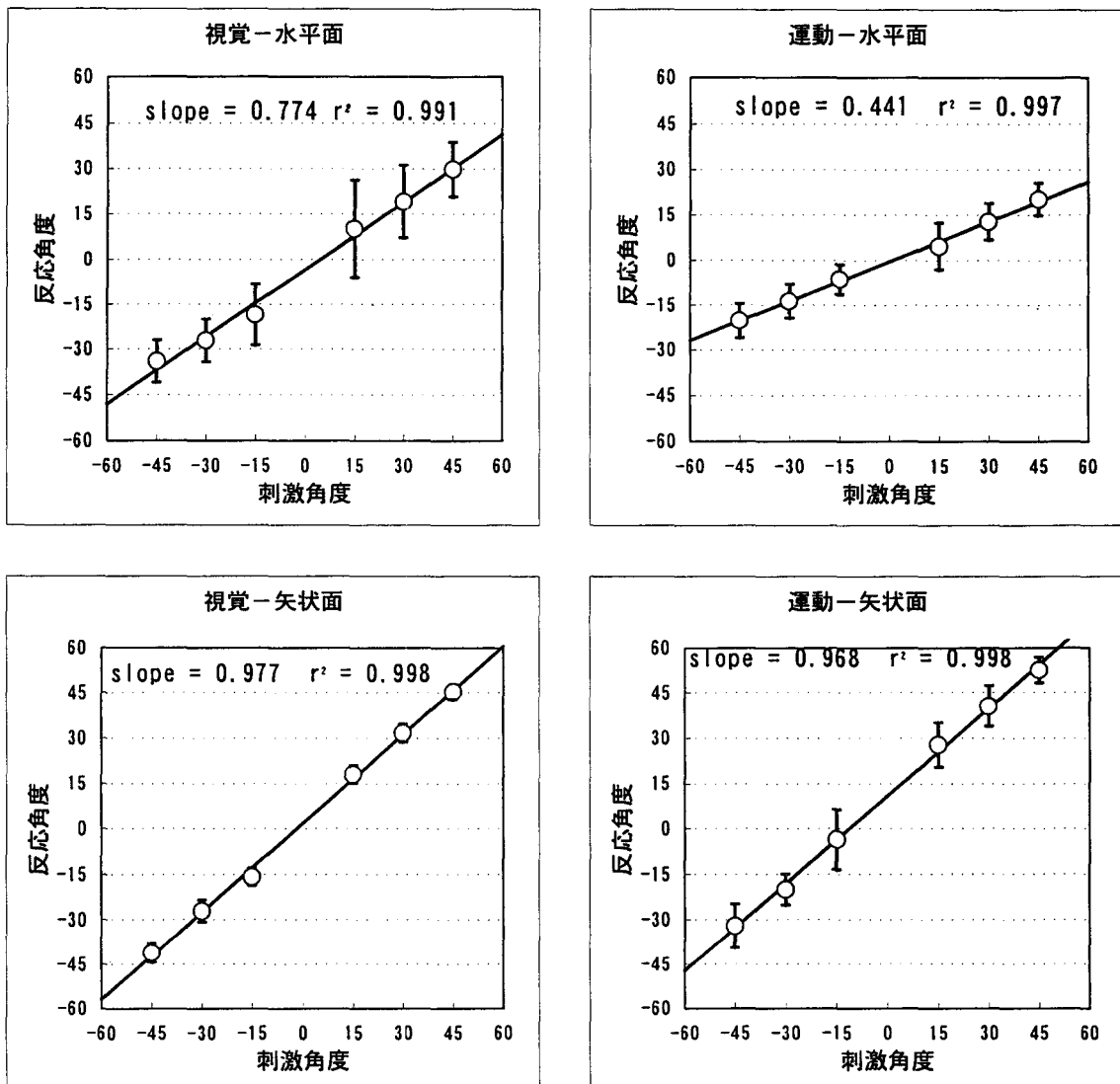


Figure 2

実験 1：各セッションにおける反応角度を標準刺激の角度の関数としてプロットしたもの

まず、反応角度について分析を行った。Figure 2 に各セッションの回帰係数および決定係数を示した。結果、すべての条件で決定係数が高いこと（すべて $r^2 > 0.95$ ）から、回帰係数をマッチングの正確さの指標としてよいと考え、以下の分析の分析単位とした。

回帰の同質性検定の結果、セッション間で有意差が見られた ($F(3, 16) = 104.24, p < .01$)。

ただし、個々にセッション間の回帰係数の差について t 検定を行った結果、矢状面条件について視覚課題と運動課題の間では回帰係数に有意差は見られなかった ($t(8)=0.287$, n. s.). その他5つのセッション間には有意な差が見られた ($t(8) = 8.134, -5.558, -5.281, -21.14, -20.2$, すべて $p < .01$).

次に変化誤差について分析を行った. 分散の等質性について, Bartlett の検定を行った結果, セッション間で有意に差が見られた ($\chi^2=161.202$, $df=14$, $p < .0001$).

Figure 2に見られるように, 視覚課題では矢状面条件の反応はきわめて正確で VE も小さかったのに対し, 水平面条件ではその回帰係数は小さくなり VE は明らかに増大した. 一方, 運動課題では水平面条件で回帰係数が小さくなる傾向は同様であったが, VE にはあまり差は見られなかった. 両課題において, 水平面条件で回帰係数が小さくなる傾向は, 2つの回転面における有効な両眼視差情報量の差を反映していると考えられる. このような傾向は運動課題においてより顕著であり, 運動課題における両眼視差情報の重要性を示唆している.

実験 2 (単眼視状況)

方法

被験者 学生および大学院生 8 名. 被験者は全員, 健常視力を持ち, 右利きであった.

刺激及び装置 装置, 刺激とも実験 1 と同じものを用いた.

手続き 被験者は左眼を眼帯で覆い, 単眼で課題を行った. その他については要因配置を含めすべて実験 1 に従った.

結果と考察

Figure 3 は各セッションにおける反応角度を標準刺激の角度の関数としてプロットしたものである. 図の白丸は反応角度の平均値, エラーバーは変化誤差 (VE) を示す. また, 実線は回帰分析から得られた回帰直線を示す.

まず, 反応角度について分析を行った. Figure 3 に各セッションの回帰係数, および決定係数を示した. 回帰の同質性検定を行った結果, セッション間で有意差が見られた ($F(3, 16) = 39.44$, $p < .01$). ただし, 個々に回帰係数の間の差について t 検定を行った結果, 視覚課題について 2 つの回転面条件間で回帰係数に有意差は見られなかった ($t(8) = -0.346$, n. s.). その他 5 つのセッション間には有意な差が見られた ($t(8) = 9.881, 5.413, -9.67, -4.685, 5.545$ すべて $p < .01$).

次に変化誤差について分析を行った. 分散の等質性について, Bartlett の検定を行った結果, セッション間で有意差が見られた ($\chi^2=159.952$, $df=14$, $p < .0001$). 矢状面条件の回帰係数について, 実験 1 とは異なり, 視覚課題と運動課題の間に差が見られた. すなわち, 運動課題では矢状面条件において, 実験 1 と比べてその回帰係数が小さくなっている ($0.968 \rightarrow 0.584$). このことは運動課題には両眼視差情報が重要な情報となっていること

を示唆していると考えられる。

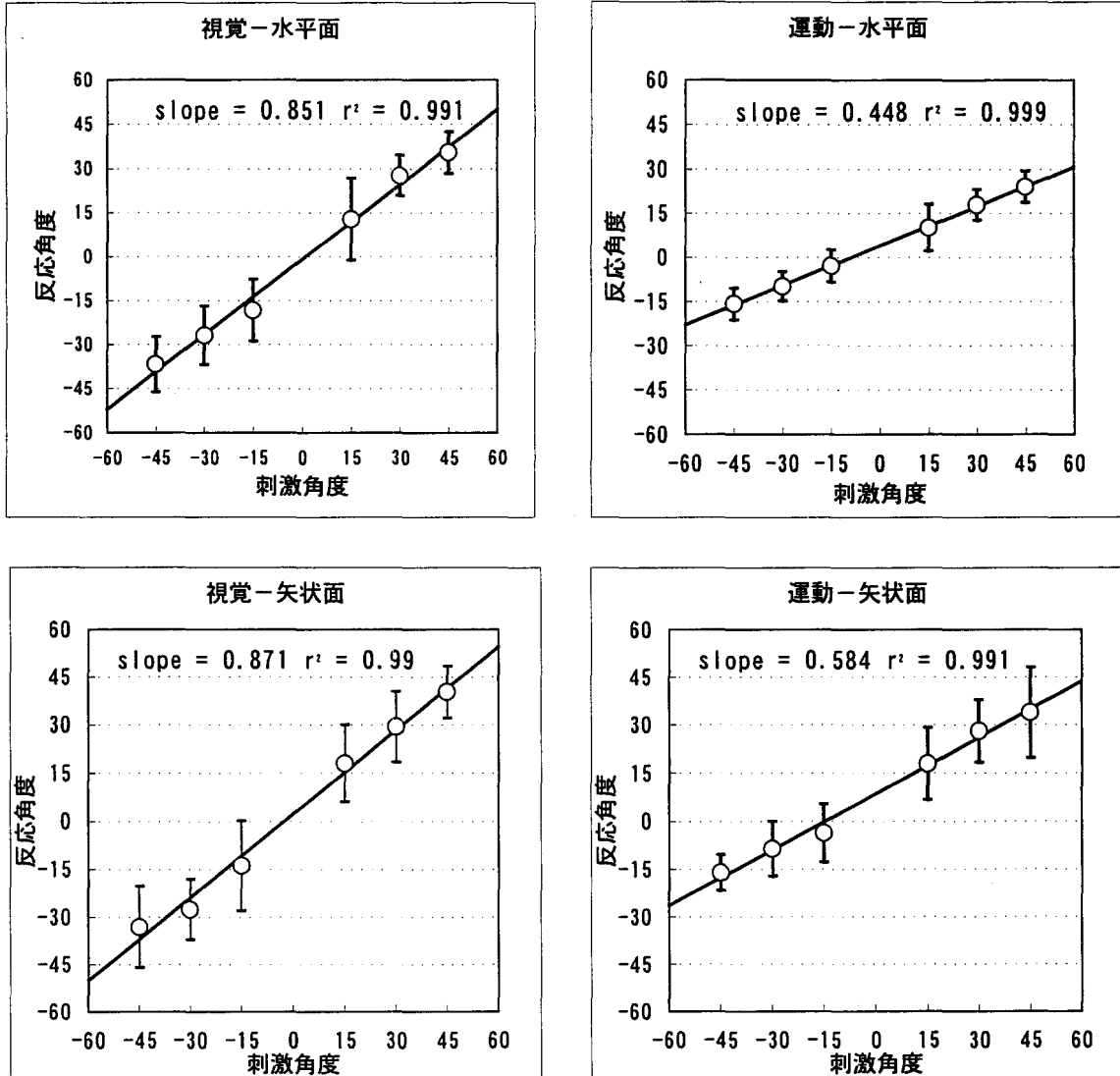


Figure 3

実験 2 : 各セッションにおける反応角度を標準刺激の角度の関数としてプロットしたもの

一方、視覚課題において、回帰係数は両回転面条件で高い値となった(0.851 : 水平面, 0.871 : 矢状面)。また VE についても両回転面条件間で差が小さくなっている。これらのことは、視覚課題においては、両眼視差情報が利用できなくなった場合にも標準刺激の傾きに変化刺激の傾きをうまく合わせていることを示している。しかし、VE についてみると、矢状面条件で実験 1 では極めて小さかった VE が増大している。これらのことは、視覚課題において両眼視差情報が利用できなくなった場合に、両回転面で同一のストラテジーが用いられた可能性を示しており、これは実験 1 では見られなかったストラテジーであること

が推測される。被験者がどのようなストラテジーを用いたかについては、実験後の内観報告において一部の被験者から、「単眼視状況の時のみ視対象である棒の両端の太さの違いが気になった」との報告があったことから、2つの棒の両端の太さの違い、すなわち対象-対象間の大きさの比から傾きを判断するようなストラテジーを用いた可能性が考えられる。単眼視状況では回転している棒の傾きのマッチングにおいて、水晶体の厚みを変える、棒の両端を交互に凝視するなどの単眼視手がかりを用いたストラテジーを採用できる。しかし、このような手がかりは両眼視状況でも利用可能であるはずにも関わらず、内観報告にも見られなかった。また、両眼視状況において視覚課題の2つの回転面条件において明らかにパフォーマンスに差が見られたことから、単眼視状況でのみ用いられたストラテジーではないかと考えられる。

このような傾向は運動課題では見られず、両眼視差が利用できない場合には矢状面条件の回帰係数は小さくなっている。ただし、水平面条件においては実験1と比べてわずかながら回帰係数が大きくなった。もともと両眼視差が有効でなかった水平条件のパフォーマンスには変化がなかったとみなすこともできるが、その他の可能性も今後検討する必要があるものと思われる。

総合考察

本実験では、運動課題においては運動制御に必要な視覚表現の特徴を捕らえるためにバリエーティブな運動を設定した。一方、視覚的マッチング課題として設定したのは伝統的な精神物理学的測定法の一つである実験者調整法であった。ここでは逐次的調整過程において、その都度、視覚的に同時比較を行っており、運動課題でのマッチングとは明らかに異なる過程であると考えられる。このため運動課題でのパフォーマンスと視覚的マッチングの正確さを比較することは当然ながら問題がある。よって、視覚課題が運動課題より正確なマッチングをしているというような議論はここではできるだけ避けた。そこで、ここまで同一課題内での回転方向による回帰係数の違いを見るための検定を行ってきた。

実験1, 2を通して得られた結果から、運動課題においては一貫して両眼視差情報が重要であることが示された。このことは、実験1において水平面条件よりも矢状面条件の時の方が高いパフォーマンスを示していること、単眼視状況では両眼視状況に比べ矢状面条件のパフォーマンスが低下していることから明らかである。この結果は、大塚他(1995)が、PIP野に見られる軸方位選択ニューロンが単眼視では反応しないことから、プリシェイピングにとって両眼視差が重要な情報となっているという考えを支持するものである。

一方、視覚課題では実験2において両眼視差情報が利用できない場合にも他の利用可能な手がかりを用いて傾きを判断している可能性が示された。このことは、Aglioti et al. (1995)の実験において、被験者が視覚課題では対象・対象間の大きさの比によってみかけの大きさを判断したのに対し、運動課題ではそのような情報が用いられなかったという結果と類似している。これらの事実、視覚課題と運動課題で利用された視覚情報に違いが

あることを示唆していると考えられる。すなわち同じ物体の傾きという本来的な特性についても視覚的マッチングと視覚性運動制御という2つの目的の違いによって異なる情報処理が行われている可能性を示唆している。このことは皮質における2つの視覚経路が、物体認識と運動制御という異なる目的に応じて機能的に乖離しているという Milner & Goodale(1993)の説を支持するものである。

第7章 まとめと展望

7.0 本研究の主たる結果

この章では、実験1～4の結果と、これまでに我々の研究室で行った実験の結果をもとに、空間定位行動における自己受容器の役割と様々な空間表現の特徴について考察したい。本研究の全ての実験を通して得られた結果から、大きく次の2点が明らかになったと考えている。

1. 自己受容器への刺激は自己を中心とした定位(egocentric localization)と自己を中心としない定位(allocentric localization)という2つの空間定位の側面に異なる影響を与える。
2. egocentric localizationには自己受容器から得られる情報と外受容器から得られる情報の統合に必要な時間的な遅れが存在する。すなわち、自己受容器への外乱がegocentric localizationに与える影響は、自己受容器自体の時間的な応答特性を直接反映しているのではなく、外受容器から得られる情報の統合過程に必要な時間遅れと、長期間に渡る自己受容器刺激の刺激後の影響が見られる(時定数が長い)。一方、allocentric localizationへの影響は、自己受容器自体の応答特性を反映している可能性がある。

次に、このような結論に至る根拠となった実験結果を、いくつかの観点から、問題点も含めて考えていきたい。

7.1 自己受容器刺激による egocentric localization と allocentric localization の時系列的変化の特徴

実験1, 2とこれまでに本研究室で行われた一連の実験で用いられた課題を、刺激の種類と空間定位の様式の違い(egocentric or allocentric)に分けて、Table 7.1に示した。

③④は末次ら(2000)の実験(第1章の1.0)、⑤は「対象-対象間定位課題における回転刺激の影響」(第1章の1.1)で用いられた課題である。

Table 7.1 本研究で用いられた課題の分類

	EGOCENTRIC LOCALIZATION	ALLOCENTRIC LOCALIZATION
前庭器への回転刺激	① 音源の位置の偏移(実験1a)	② 音源の対象-対象間定位(実験1b)
	③ 視対象のみかけの偏移	④ 視対象のみかけの動き ⑤ 視対象の対象-対象間定位
頸筋への振動刺激	⑥ 視対象のみかけの偏移(実験2)	⑦ 視対象のみかけの動き(実験2)

また、Figure 7.1a, b は前庭刺激と頸筋への振動刺激について Table 7.1 に対応した実験結果を、同じ時間の関数としてそれぞれ一つの図に表したものである。このような試みは、自己受容器刺激が egocentric localization と allocentric localization にもたらす変化を時系列的に比較しようとするものであり、異なる課題のマグニチュード推定値を直接比較することには問題があることを指摘しておきたい。したがって Figure 7.1a, b ではマグニチュード推定値ではなく、個々の課題の時系列的变化の特徴に注目していただきたい。

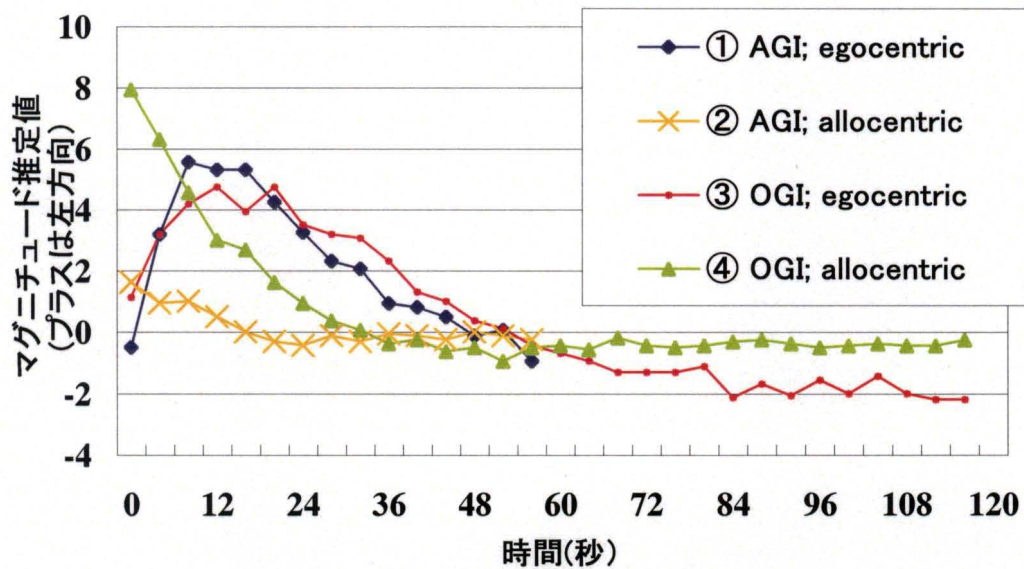


Figure 7.1a 前庭刺激が egocentric localization と allocentric localization へ与える影響

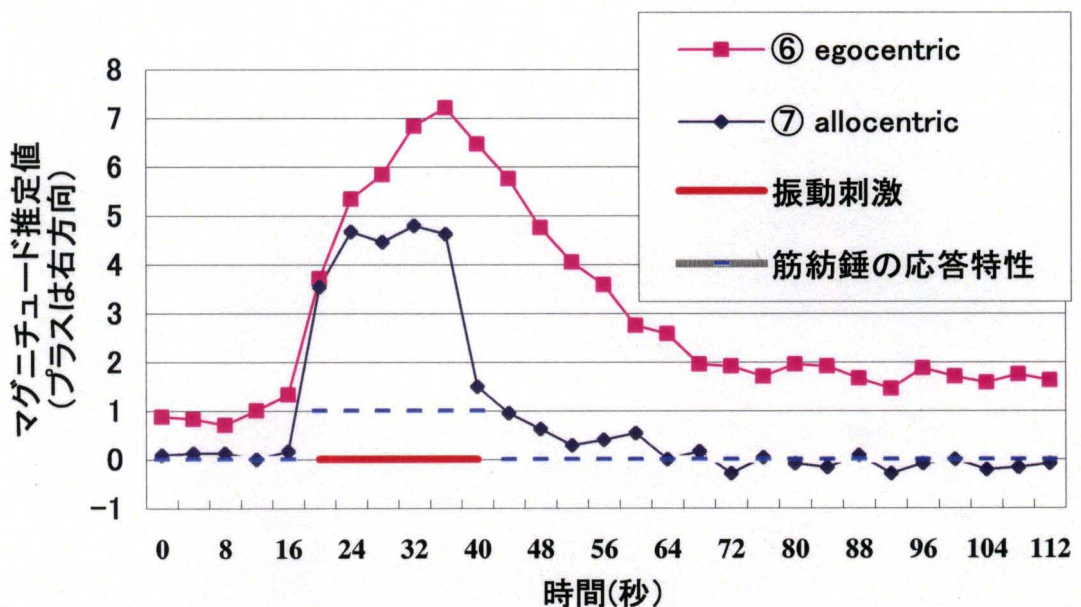


Figure 7.1b 頸筋への振動刺激が egocentric localization と allocentric localization へ与える影響

まず, egocentric localization 課題である①③⑥について, その時系列的変化を概観する. ①, ③の時系列パターンは, 回転停止後, ほぼ物理的位置に定位された対象が, 徐々に前庭刺激の影響を受け, 加速度方向へ偏移し, 約 20 秒後にピークを取った後, ゆっくりと偏移量が減少していくという点で一致していた. また, このような時系列パターンは回転刺激に対する前庭核の神経応答パターン (前庭刺激後すぐにピークを取り, その後徐々に減衰していくパターン) と異なると考えられる (Adrian, 1943). 振動刺激を用いた⑥の時系列パターンについても, 振動刺激中, 徐々に振動刺激の影響を受け偏移量が増加し, 振動停止後, ゆっくりと偏移量が減少するパターンが観察された. 筋紡錘は振動刺激に対して非常に敏感で(特に 1a 群), 刺激に対し比較的短い潜時で反応し(100Hz で 500ms 以下), ほぼ同期する形で興奮することが知られている (Clark, Matthews & Muier, 1981). したがって, ⑥で観察されたような時系列パターンは筋 (筋紡錘) の振動刺激に対する時間的応答特性とは明らかに異なると考えられる.

このように, ①③⑥の全てについて, 自己受容器への同様の刺激に対する神経系の時間的応答特性と異なる時系列パターンが観察された. 外界の対象 (視対象, 音源) を自己との関係から定位する場合に, 自己受容器への外乱の影響が徐々に (時間遅れを伴って) 現れ, また刺激の影響 (残効) は比較的長期間に渡って観察されるという特徴が前庭刺激, 頸筋への振動刺激を通して一貫している.

一方, allocentric localization 課題である②④⑤⑦の時系列パターンについて概観すると, いくつかの点が共通していることが分かる. まず, 前庭刺激を用いて視覚的定位を扱った④⑤については, 回転停止後すぐにピークを取り, その後, 徐々に偏移量 (みかけの動き or 対象-対象間のみかけの位置ずれ) が減少するという点で一致していた. このような時系列パターンは同様の回転刺激に対する前庭核の時間的応答パターンと一致している可能性が指摘された. また, 振動刺激を用いた⑦については, 振動刺激開始後すぐに振動刺激の影響を受けてピークを取り, 振動刺激後はすぐにみかけの動きが観察されないか, もしくは逆方向へのみかけの動きが観察された. このような時系列パターンは振動刺激に対する筋紡錘の時間的応答特性と類似していると考えられる. 音源定位を用いた②についても, 回転刺激後すぐにピークを取り, その後, 徐々に減衰するという点で視覚的定位を扱った④⑤の時系列パターンと類似していたが, 偏移量が非常に小さかったことから, 聴覚系が allocentric localization を行う処理系に自己受容器が関与していない可能性もある. この点については更なる検討が必要であるが, ④⑤⑦の時系列パターンが, 直接, 自己受容器自体の応答特性を反映したようなパターンになっているという点で一貫している.

これまで述べてきたように, 自己受容器への刺激が egocentric localization と allocentric localization に時系列に異なる影響を及ぼしている可能性は, これまでの研究においてもほとんど見られなかった新しい視点である. egocentric localization で観察された時系列パターンが末梢の受容器が示す応答特性よりも複雑で, 時定数の長い傾向を

示したことは、中枢において受容器のレベルよりもより高次の処理が行われていることを示唆していると考えられる。例えば、受容器のレベルよりも行動レベルでの時系列的なパターンが複雑になることは、中枢での処理の複雑さを反映している可能性が高いことを末次ら（2000）は指摘している。末次ら（2000）は、自己相関モデル（autocorrelation model）を OGI の視対象偏移量の時間的変化を解析した。偏移量は 4 から 5 次の AR モデルが最適であり、みかけの動きの量では係数が 1 次であった。末次ら（2000）は、(1) AR モデルの係数の次数は測定時点のデータに影響を与えている測定時点より過去のデータ数を表している (2) 4 から 5 次の係数は測定時点より 4 から 5 時点過去のデータが測定時点のデータに影響を及ぼすことを意味していることから、偏移量はその時点での入力信号からの影響を受けている可能性が高いことを示唆していると指摘した。今後、このような時系列解析の手法を用い、本研究で得られたデータを解析することは、空間定位課題に必要な感覚情報とその統合過程を明らかにしていく上で有効であると考えられる。

7.2 視覚的定位と聴覚的定位の類似点と相違点

実験 1 の結果から、前庭器への外乱が視覚、聴覚に共通した空間定位の錯誤をもたらすことが明らかになった。前庭刺激が定位の空間的なずれの方向、時系列的な特徴の両方について視覚、聴覚的に類似した影響を与えているという事実は、視覚的、聴覚的な空間地図の存在と相互の密接な関係を示唆するものである。視覚、聴覚ともに類似した空間地図が存在する可能性は、頸筋への振動刺激によって空間内における主観的正中面が、視覚、聴覚ともに同方向へ偏移するという報告 (Leward & Karnath, 1999) や、半側無視患者の音源定位のずれの方向が視覚的定位のずれの方向と同じであるという報告 (Vallar et al. 1995) から支持される。

しかし、生理学的にみると、視覚の場合に知られている空間地図（例えば網膜地図）に相当する聴覚的な空間「地図」はあまりはっきりしない。例えば、哺乳類以外のものとしてメンクローウでは、下丘に相当する背外側中脳核に詳細な「地図」の存在が報告されている (Knudsen & Konishi, 1978)。あまり詳しくはないが、哺乳類の上丘では視覚地図にあわさって聴覚地図が存在することが知られている (King & Palmer, 1983)。しかしながら、ヒトにおいて聴覚中枢における空間地図はあまりはっきりしない。一つには、聴覚的な空間定位は、音源が作り出す両耳間の時間差と強度差に依存しているが、そのような情報を処理していると考えられる場所が、いくつも存在することである（下丘、上オリーブ核、大脳皮質など）。また、その内の多くの細胞（上オリーブ核や大脳皮質）が現実に空間内の音源が作り出す時間差と強度差よりも大きい時間差と強度差に最適の応答をしている様に見えることも空間地図の存在を複雑にしている。

ところで、第 1 章で述べた前庭刺激が視対象の呈示位置に及ぼす影響を調べた実験では、網膜像上での位置情報が保たれた形で前庭刺激による影響が表れていたことを示唆する結果が得られた。このことは、網膜像（網膜地図）全体が自己受容器からの修飾を受けてい

る可能性を示唆するものである。今後、実験 1 で用いた前庭刺激による音源定位課題においても、音源の位置を変えることの効果がどのように表れるかを調べてみることは興味深い。もし、そのような実験においても音源の物理的な空間位置情報が保たれている結果が得られれば、外受容器からの情報によって得られる空間座標系と自己受容器から得られる空間座標系(身体図式)の独立性がより強く支持されるであろう。

最後に、実験 1b の対象-対象間定位課題の結果から、音源定位においては、前庭刺激によって視覚的定位課題において観察された「みかけの動き」に相当する allocentric localization の錯誤が観察されない可能性が示唆された。このことは、予備的実験においてみかけの動きの印象が感じられなかったことと対象-対象間定位課題の偏移量が非常に小さかったことから示唆される。聴覚系が対象の動きを感知する系に自己受容器からの情報を利用していない可能性についてはより詳細な検討が必要ではあるが、逆に、末次ら(2000)の視覚的定位課題において観察された「みかけの動き」が egocentric localization の処理系と異なる神経経路によって処理されている可能性が考えられる。なぜならば、音源定位課題は閉眼状況で行われたため、前庭刺激に対する反射である、眼振や前庭-動眼反射の影響は少ないと考えられる。したがって、前庭刺激による視対象の「みかけの動き」あるいは「対象-対象間定位」という allocentric localization の錯誤が、前庭反射による動眼神経系の影響を受けている可能性が考えられる。逆に「みかけの偏移」については、音源定位課題においても同様の位置の錯誤が観察されたことから、これまで指摘されてきたような眼振との関わりが否定され、外部情報と自己情報の統合からなる egocentric localization という枠組みの中で説明される可能性が出てきた。allocentric localization と egocentric localization という 2 つの側面によって、神経系での処理系が異なる可能性は、今後、眼球運動の測定も含めてさらに検討して行く必要がある。

7.3 主観的正中面のポインティング課題と空間表現について

実験 3, 4 では、それまで自己を中心とした視覚的、聴覚的定位課題で間接的に表れた「主観的正中面」のずれを、運動を用いて直接、測定することを目的とした。このような課題を設定した理論的背景をまとめると次のようになる。(このような理論的背景は、視覚系が物体認識と運動制御という異なる目的のために機能的に乖離していることを示す一連の研究から得られた知見をもとにしている。下記の理論的背景を補足するものとして第 6 章で紹介した研究を参考にしていきたい。)

自己を中心とした定位行動の特徴は「対象に向って手を伸ばし掴む」という行動によって最も適切に捉えられると考えられる。このような行動に含まれる「対象に手を伸ばす」成分(リーチング成分: reaching component)は、運動学的に見て、通常素早い運動(バリスティックな運動)がなされることが知られている。このような運動は運動中に視覚的フィードバックを利用していないので、運動開始前に自己と対象の空

間的関係から、手を伸ばす方向、距離といった情報が処理されていなければならない。したがって、運動開始前に自己身体的位置や向きに関する何らかの身体図式を持っていることが不可欠であると考えられる。

我々はこのような身体図式の様相を明らかにするための課題として、「空間内に投影した自己の正中面を、視覚を用いずに指し示す」という課題を設定した。このような課題は視覚的・聴覚的課題で用いられた身体図式を直接指し示すものであると考えた。加えて、その時には先に述べたリーチングの特徴を反映するために素早い動作を求めた。

これまで、半側空間無視患者の空間表現を様々な空間定位課題を用いて検討してきたKarnathの一連の実験(Karnath, 1994, 1995)では、空間内での視覚的な主観的正中面、ポインティングを用いた触運動感覚的な主観的正中面、及び視覚的、触覚的探索空間の中心の方向が一致していた。また、視覚的・聴覚的のずれの方向は主観的正中面の方向と逆向きであった。したがって、我々の視覚的、聴覚的・聴覚的課題においても対象の位置を主観的正中面からのずれとして測定する手法によって主観的正中面のずれを間接的に観察してきた。

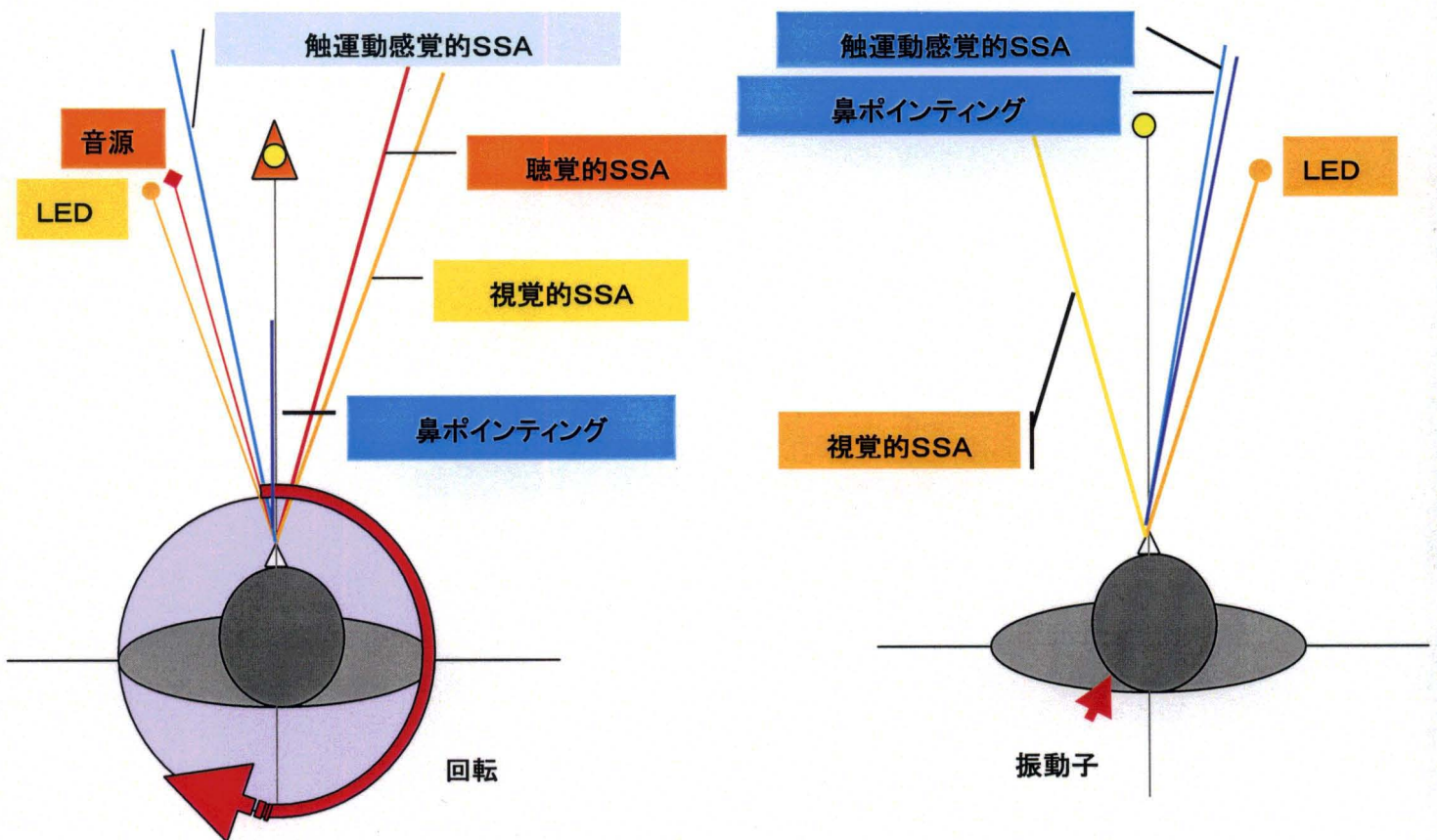


Figure 7.3 本研究で観察された外部対象と主観的正中面 (SSA) の偏移方向に関する模式図

しかしながら、今回の研究では頸筋への振動刺激と前庭刺激という2つの自己受容器刺激で共通して、正面ポインティング課題のずれの方向が、視覚的・聴覚的課題における対象の位置ずれの方向と一致していた。これは、正面ポインティング課題で観察された主観的正中面の方向が、視覚的・聴覚的課題で観察された主観的正中面の方向と逆向きであることを示唆している。Figure 7.3 は前庭刺激と頸筋への振動刺激について、今回の研究で観察された外部対象の知覚された方向と視覚的、聴覚的主観的正中面、及び正面ポインティングによって示された触運動感覚的主観的正中面の偏移方向を模式的に示したものである。Figure 7.3 に見られるように、視覚課題や聴覚課題での主観的正中面の方向は、課題の性質上、対象のみかけの偏移方向と逆向きである。したがって、このことは外部世界における主観的正中面の方向と外部情報を用いない触運動感覚空間における主観的正中面の方向が逆転していることを示している。このような結果は、半側無視患者を用いた Karnath らの研究で観察された様々な課題空間における主観的正中面方向の一致の事実と矛盾する結果である。しかしながら、例えば前庭刺激を用いた実験 4 の正面ポインティング課題の時系列パターンを見てみると、回転停止後徐々に偏移量が増加し、約 20 秒後にピークを取った後ゆっくりと減少して行く、というこれまでの一貫した egocentric localization の特徴が観察されている。したがって、この課題が単に腕を伸ばすという動作を行っているのではなく、自己を基準に自己身体の方角をポインティングしていることは明らかである。

それでは、何故このような主観的正中面の方向の逆転が観察されたのであろうか。この問題を考える場合に、様々な空間座標系（準拠枠）の差異と課題の関係を考慮することは大変興味深い。

Howard (1991) は自己中心的準拠枠と物体中心的準拠枠について様々な準拠枠の特徴と、それらを用いて遂行されると考えられる課題を概念的に考察している。Table 7.3 は、自己受容器的(proprioceptive)、自己中心的(egocentric)及び物体中心的(allocentric)準拠枠の違いとそこで必要とされる感覚情報、および考えられる課題を概念的に、表にまとめたものである (Howard 1991)。

Table 7.3 は視空間定位を中心に分類されており、我々が egocentric localization の最終的な目標（課題）と考えている「対象に手を伸ばす」という課題はうまく表現されていない（敢えて付け加えるならば EGOCENTRIC に書かれるべきであろう）。加えて、本研究では問題としなかった眼球や視線方向といったボトムアップ的な座標系の分類を試みている点を指摘しておく必要がある。

したがって Table 7.3 に示した下位分類と考えられる課題例はここでは紹介にとどめるが、しかし、Howard (1991) が行ったように、対象が内部（自己身体）にあるか、外部（視覚世界）にあるか、そして外部と内部のどちらを基準とするか、という分類法は、我々の実験で用いられた課題を考える上でも有用であると考えられる。

準拠枠 (Frame of reference)	感覚要素	課題の例
PROPRIOCEPTIVE (自己受容器的準拠枠) O と RF ともに内部 Non-visual Purely visual Intersensory EGOCENTRIC (自己—中心的準拠枠) O →外部 RF →内部 STATION POINT RETINOCENTRIC	身体部位の位置感覚 身体部位の網膜像上の位置 網膜像上の位置と自己受容感覚	見えないつま先を指差す 見ている2つの身体部位を揃える 見えない指で見ているつま先を指差す
HEADCENTRIC BODYCENTRIC Purely Visual Intersensory SEMI-EXOCENTRIC (準自己—中心的準拠枠) O →内部 RF →外部 Purely visual Intersensory EXOCENTRIC (物体—中心的準拠枠) O →外部 RF →外部 Absolute Relative Intersensory	抽象もしくは推測? (inferred) 網膜像上の位置信号+網膜の指標 眼球位置+網膜位置情報 相対的な網膜像の位置 首+眼球位置+網膜位置情報 相対的な網膜位置 見えている身体部位と重力感覚 視覚と適切な参照枠 適切な恒常性を持った相対的な網膜位置 視覚と視覚以外の刺激の比較	??? 対象を注視する.線を網膜の中心に揃える 対象を頭部の中心線に揃える 見ているつま先に杖を揃える 見えないつま先を杖で指す 自分と2つの対象を揃える 上方を指差す 地理的な方向を判断する 3つの対象を揃える.物の形を判断する 線を垂直に揃える.

Table 7.3 Howard(1991)による様々な視空間定位に必要な準拠枠の分類

注: O は対象(object), RF(reference frame)は対象を判断または揃える時に必要な参照枠を示している。感覚要素及び課題の例は Howard(1991)が挙げた例を翻訳したものであるため、必ずしも本論文で扱った課題、その他と対応していない。しかしながら、課題に必要な準拠枠を対象と参照枠が自己の内部にあるか外部にあるかによって分類するこのような方法は本論文での課題を分類する上でも有効である。

例えば実験3, 4で用いた自己身体(鼻)をポインティングする課題は, Howard(1991)の分類に従えば内部(自己身体)にある対象(鼻)を, 内部を基準として定位するための座標系, すなわち自己受容器的座標系が用いられることになる。実際, 頸筋への振動刺激を用いた実験3での鼻ポインティング課題の時系列的パターンを見てみると, 振動刺激が与えられている間のみ偏移量が増加する傾向が観察された。このような時系列的パターンは, 同様の振動刺激に対する視覚的定位課題を扱った, 実験2の「みかけの動き」と「みかけの偏移」のどちらの時系列的パターンとも異なっていた。鼻ポインティング課題のパターンは, 振動刺激が与えられている間, 振動刺激とほぼ同期して偏移量の増加が観察されるという点においてみかけの動き課題と類似した傾向が観察されたが, 振動刺激停止後

すぐに逆方向へのみかけの動きが観察されたという点において、みかけの動き課題とは異なる時系列パターンであると考えられる。また、前庭刺激を用いた実験4での鼻を指し示す課題（正面のポインティングと独立して測定していないという問題点はあるが）では、ほとんど前庭刺激の影響は観察されなかった。このような傾向は、末次ら(2000)での「みかけの動き」と「みかけの偏移」課題のどちらにも観察されなかったものである。

それでは、「空間内で自己の主観的正中面を指し示す」という課題はどのような空間座標系の中で定義されるのであろうか？外部を基準とするが、外部に対象がない(言い換えれば対象は内部にある)という点から、Howard(1991)の分類に従えば、SEMI-EXOCENTRIC（本研究で用いた用語に従えば SEMI-ALLOCENTRIC となる）にあたると考えられる。このような分類は「自己身体の方角を空間内に投影する」という課題の特殊性をうまく表わしている。実験4の結果から、正面ポインティング課題の時系列的パターンが egocentric localization の時系列パターンに類似していたにも関わらず、考えられる主観的正中面が逆向きになっていたという今回の結果は、SEMI-EXOCENTRIC 座標系と EGOCENTRIC 座標系の空間表現の違いを示唆している可能性が考えられる。このような座標系の空間表現の違いについては更なる検討が必要であるが、例えば Karnath (1996)は、半側無視患者を扱った研究で示されたこれら2つの空間座標系の方角の一致（視覚的、触覚的主観的正中面の一致）が、頭頂葉を損傷した半側無視患者の空間表現に特有のものである可能性を指摘している。この点について、半側空間無視患者と健常者の相違点から様々な感覚受容器から得られる空間座標系の、変換、統合の問題を考えたい。

7.4 半側無視患者と健常者における空間表現の違い

Karnath(1996)は頭頂葉が空間定位に果たす役割を議論する中で、半側無視患者の空間表現の特殊性と健常者の空間定位行動との違いを指摘している。彼は、本研究で用いたような特定の自己受容器への一時的な外乱が、半側無視患者では無視症状の一時的な回復をもたらす、健常者においても自己身体の方角のずれを引き起こすという点で、一見類似した影響をもたらしているようにも見えるが、頭頂葉に損傷を持つ半側無視患者の空間表現が健常者のそれと異なる点を次のように指摘している。一つには、半側無視患者は視覚や自己受容感覚から得られる、様々な感覚から得られる座標系を変換し、統合していると考えられている頭頂葉に障害があるため、ある特定の自己受容器への外乱が、中枢における自己を中心とした空間表現自体に影響を与えてしまう点である。空間内において適切な行動を行うためには、様々な自己受容器からの情報から得られる空間座標系と視覚情報から得られる座標系が必要に応じて変換、統合され、行為に必要な空間座標系が構成される必要がある。しかしながら、半側無視患者ではこのような座標系の適切な変換、統合が適切になされていない可能性がある。一方、健常者においては、ある特定の自己受容器へ一時的な外乱が与えられても、自己の方角を決定付けるのに利用可能な、視覚や他の自己受容感覚からの情報によって補償、あるいは修正することができる。実際、健常者に頸筋の振動

刺激を与えても、自己身体の位置の錯誤やみかけの光点の動きが観察されるのは、それが暗室内で行われた時のみである。明るい部屋でそのような刺激が与えられたとしても、様々な視覚情報によって自己身体の方向は補償され、自己身体の定位の錯誤は起こらない。一方、半側無視患者では、このような補償は行われず、暗室でも、明るい部屋でも同様に、損傷側への主観的正中面の偏移が観察されるという。このような事実は、我々の空間定位を考える上で、様々な感覚から得られる座標系の統合過程を詳細に検討することの必要性を示唆している。例えば、今後、主観的正中面を問う課題を設定するとき、そこでどのような感覚情報の統合が必要とされるのか、またどのような座標系の変換が必要であるのかを考慮することが重要であると考えられる。

ところで、半側無視患者と同じ頭頂葉の他の領域（半側無視患者に比べ責任領域は頭頂葉の上部であると考えられている、Perenin, 1988）に損傷がある視覚性運動失調(optic ataxia)患者は、リーチングのような視運動性制御に障害を持つことが知られている。このような患者は半側無視患者と違って「無視」の症状は見られないが自己身体の方向の主観的な知覚がずれているという点で半側無視と類似している。「視対象が何であるかは認識できるのに、手を伸ばして掴もうとすると、その手を伸ばす方向が定まらない」という症状は、視覚から得られる座標系とさまざまな自己受容器、あるいは体性感覚から得られる座標系の変換過程に障害があることを示しており、頭頂葉が様々な空間座標系の変換、統合を行っていることを支持する。健常者では、当然このような機能は正常であるため、今後、様々な感覚から得られる空間座標系がどのように統合されているのかを調べるためには、課題の設定に何らかの工夫が必要であると考えられる。具体的には、我々は把握動作に含まれるリーチングのような運動(Jeanerodはgoal-directed movementと呼んでいる)が、自己を中心とした定位の特徴を最も適切に表わしていると考えているが、特定の自己受容器への外乱によってこのような定位行動のずれを適切に観察されるかという点に関しては注意が必要である。なぜならば、全ての視覚情報を用いられる状況でこのような課題を行っても、周りの環境や、自己身体の視覚情報によって様々な補償が行われ、自己受容器への外乱の影響が適切に観察されない可能性があるからである。今後、視対象へのリーチング動作を観察することが、今回設定した主観的正中面のポインティング課題の問題を明らかにする上で早急に必要であると考えているが、このような定位課題を設定する場合には、例えば「自分の手を見えない様にする」など、視覚情報の制限などを含めた工夫が必要であると考えている。

7.5 空間定位に関連する感覚情報と座標系を含めた概念モデル

ここで、本研究で扱った空間定位に関連する感覚情報とそれらが構成する座標系、及び空間定位行動に関する概念モデルの構築を試みたい。Figure 7.5 に示したモデルは、左側に自己受容感覚と視覚、聴覚の統合に必要な生理学的な連絡、右側にはそれらの統合によって構成されるであろう準拠枠（空間地図）を模式的に示している。また、①から④は、それぞれの準拠枠を用いて行われると考えられる課題を、本研究で用いた課題を中心に示した。このモデルは、本研究で用いた様々な課題を、自己受容感覚と、外部受容感覚からのどのような情報、あるいはそれらの統合が必要であるか、また課題を行う際にどのような準拠枠（空間地図）が必要となるか、という2つの点からいくつか分類している。

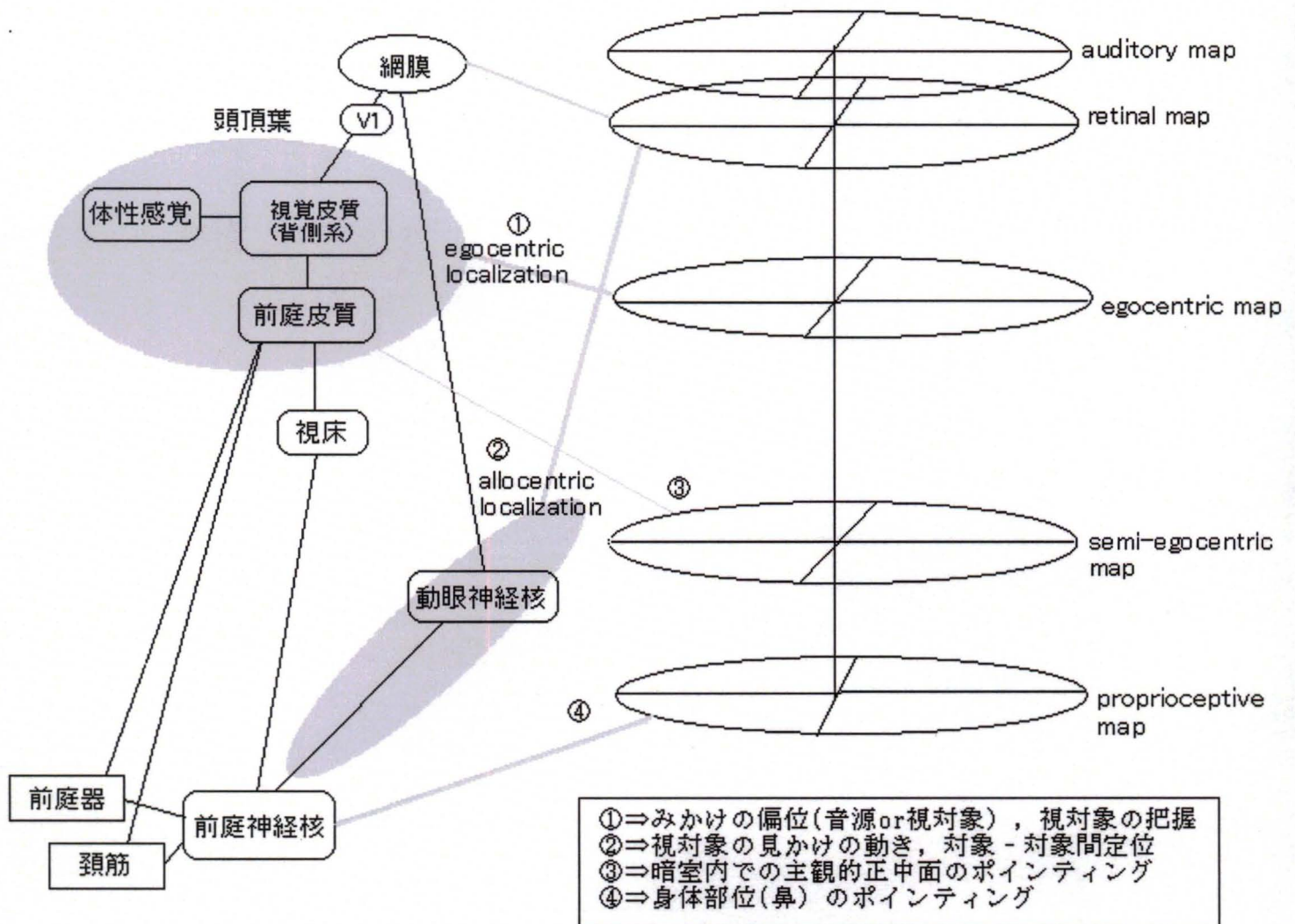


Figure 7.6 空間定位に必要な異種感覚統合と空間地図に関する模式図

このような分類は①～④に示した課題で観察されたパターンがこれまでの実験によってそれぞれが異なる時系列的特長を示すことが観察されたことをもとにしている。ただし、このようなモデルの可能性をより確実なものとするためには、今後さらに明らかにしていくべきいくつかの点があると考えられる。一つには②として表した allocentric localization と動眼神経系の関係である。OGI のみかけの動きの知覚における眼球運動制御系の関わりの可能性は本研究の結果からも矛盾するものではないが、今後、他の課題も含め、自己を中心としない空間定位(allocentric localization)と眼球運動との関係を明らかにしていく必要がでてきた。

7.6 今後の課題

最後に、今後研究を進めるにあたって明らかにしていくべき点をいくつか挙げたい。

1. 自己受容器への外乱がもたらす視対象の錯視現象について、これまでの研究の多くが眼球運動との関係を強調している。本研究の一連の結果によって、自己を中心とした定位に及ぼす影響は、単に、自己受容器刺激の反射として起こる眼球運動の二次的効果ではない可能性が示された。しかしながら、この点をより明確にするためには視線方向も含めた眼球運動の測定が早急に必要である。
2. 頸筋への振動刺激、及び回転による前庭刺激は空間定位行動に対して多くの類似した影響をもたらすことが分かった。しかしながら、これらの 2 つの受容器は、刺激に対する時間的な応答特性の違いから、時定数が異なる。そのような時間的なずれをどのように中枢が処理しながら、空間定位行動が可能になっているのかという点について今後、異なる受容器へ刺激を組み合わせるような状況での定位行動の観察実験が望まれる。
3. 時系列的なデータの解析の手法をより洗練して行く必要がある。例えば、末次ら(2000)は自己回帰モデルを用いた解析を行っているが、そのような解析方法が今回の実験データにも有効であるか検討する必要がある。また、そのような時系列解析のためにも、今後より多くの被験者のデータを集めることが望まれる。
4. egocentric localization の特徴をより明らかにしていくために、例えば光点をポイントングする課題を設定するなど、必要とされる準拠枠を適切に反映した多くの課題を設定していくことが望まれる。
5. 実験 1 で取り上げた音源定位に関して、音源のみかけの動きの知覚に自己受容器からの情報を必要としないのではないかと、という今回の結果からの推測の妥当性を検討する必要がある。多くの資料を調べると共に、音源定位の精度を上げるような実験環境を構成することも検討したい。

参 考 文 献

- Adrian, E. D. 1943 Discharges from vestibular receptors in the cat. *Journal of Physiology*, 101,389-407.
- Arnoult, M. D. 1950 Post-rotatory localization of sound. *American Journal of psychology*, 63, 229-236.
- Biguer, B., Donaldson, I. M. L., Hein, A., & Jeannerod, M. 1988 Neck muscle vibration modifies the representation of visual motion and direction in man. *Brain*, 111, 1405-1424.
- Burke, D., Hagbath, K. E., Löfstedt, L. & Wallin, B. G. 1976 The responses of human muscle spindle endings to vibrate of non-contracting muscles. *Journal of Physiology*, 261, 673-693.
- Clark, B. & Grabiell, A. 1949 The effect of angular acceleration on sound localization: the audiogyral illusion. *Journal of Psychology*, 30, 590-616.
- Clark, F. J., Matthews, P. B. C. & Muier, R. B. 1981Response of soleus 1a afferents to vibration in the presence of the tonic vibration reflex in the decerebrate cat. *Journal of Phisiology*, 311, 97-112
- Chokron, S. & Bartolomeo, P. 1997 Patterns of dissociation left hemineglect and deviation of the egocentric referance. *Neuropsychologia*, 35, 1503-1508.
- Chokron, S. & Bartolomeo, P. 1998 Position of the egocentric reference and directional arm movements in right-brain-damaged patients. *Brain and Cognition*, 37, 405-418.
- Chokron, S. & Imbert, M. 1995 Variations of the egocentric reference among normal subjects and a patient with unilateral neglect. *Neurophychologia*, 33, 703-711.
- Ferber, S. & Karnath, H-O. 1999 Parietal and occipital lobe contributions to perception of straight ahead orientation. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*,

67(5), 572-578.

福田 精 1981 遮眼書字法 運動と平衡の反射生理 改訂 2 版 医学書院 Pp.128-138.

Fukushima, K. 1997 Corticovestibular interactions: Anatomy, electrophysiology, functional considerations. *Experimental Brain Research*, 117, 1-16.

Gibson, J. J. 1979 *The ecological approach to visual perception*. Boston: Houghton Muffin. 古崎敬他訳 生態学的視覚論 1985, サイエンス社

Goldberg, J. M., Smith, C. E. & Fernandez, C. 1984 Relation between discharge regularity and responses to externally applied galvanic currents in vestibular nerve afferents of the squirrel monkey. *Journal of Neurophysiology*, 51,1236-1256.

Goodale, M. A., Meenan, J. P., B lthoff, H. H., Nicolle, D. A., Murphy, K. J. & Racicot, C. I. 1994 Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Current Biology*, 4, 604-610.

Graybiel, A. & Hupp, D. 1946 The oculogyral illusion: A form of apparent motion which may be observed following stimulation of semicircular canals. *Journal of Aviation Medicine*, 17, 1-12.

Graybiel, A. & Hupp, D. I. 1946 The oculogyral illusion: A form of apparent motion may be observed following stimulation of the semicircular canals. *Journal of Aviation Medicine*, 17, 3-27.

Grüsser, O .J., Pause, M. & Schreiter, U. 1990 Localizations and responses of neurons in the parieto – insular cortex of monkeys (*Macaca fascicularis*). *Journal of Physiology*, 430, 537-557.

Grüsser, O. J., Pause, M. & Schreiter, U. 1990 Vestibular neurons in the parieto-insular cortex of the monkey(*Macaca fascicularis*): visual and neck receptor responses. *Journal of Physiology*, 430, 559-583

Guldin, W. O. 1998 Is there a vestibular cortex ? *Trend in Neurosciense*, 21, 254-259

Heilman, K. M., Bowers, D. & Watson, R. T. 1983 Performance on hemineglect pointing task by patients with neglect syndrome. *Neurology*, **33**, 661-664.

樋口正浩・山崎興八州・笠井健 1987 視覚系と運動系の3次元位置の対応づけ(キャリブレーション)機構 電子情報通信学会技術研究報告, **MBF86-82**, 33-39.

House, E. L. & Pansky, B. 1967, *A functional approach to neuroanatomy(2nd Ed.)*, 220-223, Mc-Graw-Hill, New York.

Hay, J. C. & Pick, H. L. 1966 Visual and proprioceptive adaptation to optical displacement of the visual stimulus. *Journal of Experimental Psychology*, **71**, 150-158

Howard, I. P. 1982 *Human Visual Orientation*. London: Wiley & Sons.

Howard, I. P. 1991 Spatial vision within egocentric and exocentric frames of reference, *Pictorial communication in virtual and real environments*. 338-358.

Howard, I. P., Zacher, J. E. & Allison, R. S. 1998 Post-rotatory Nystagmus and turning sensations after active and passive turning. *Journal of Vestibular Research*, **8**, 299-312.

伊藤文雄 1985 筋感覚の科学 名古屋大学出版会

伊藤文雄 1989 筋感覚からみた運動制御 2版 名古屋大学出版会

Jeannerod, M. 1991 A neurophysiological model for the directional coding of reaching movements. In J. Paillard (Ed.), *Brain and Space*. (Pp. 49-69). Oxford: Oxford University Press.

Karnath, H-O. 1997 Spatial orientation and the representation of space with parietal lobe lesions. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, **352**(1360), 1411-1419.

Karnath, H-O. 1994 Subjective body orientation in neglect and the interactive

- contribution of neck muscle proprioception and vestibular stimulation. *Brain*, 117, 1001-1012.
- Karnath, H-O. 1995 Transcutaneous electrical stimulation vibration of neck muscles in neglect. *Experimental Brain Research*, 105, 321-324.
- Karnath, H-O. 1996 Optokinetic stimulation influences the disturbed perception of body orientation in spatial neglect. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 60, 217-220.
- Karnath, H-O. 1999 Is space representation distorted in neglect? *Neuropsychologia*, 37(1), 7-15.
- Karnath, H-O., Christ, K. & Hartje, W. 1993 Decrease of contralateral neglect by neck muscle vibration and spatial orientation of trunk midline. *Brain*, 116, 83-96.
- Karnath, H-O., Fetter, M. & Dichgans, J. 1996 Ocular exploration of space as a function of neck proprioceptive and vestibular input-observations in normal subjects and patients with spatial neglect after parietal lesions. *Experimental Brain Research*, 109(2), 333-342.
- Karnath, H-O., Niemeier, M. & Dichgans, J. 1998 Space exploration in neglect. *Brain*, 121(12), 2357-2367.
- Karnath, H-O. & Perenin, M. T. 1998 Tactile exploration of peripersonal space in patients with neglect. *Neuro Report*, 9, 2273-2277.
- King, A. J. & Palmer, A. R. 1983 Cells responsive to free-field auditory stimuli in guinea-pig superior colliculus: distribution and response properties. *Journal of Physiology*, 342, 361-381.
- Knudsen, E. I. & Konishi, M. 1978 A neural map of auditory space in the owl. *Science*, 200, 795-797.
- Lackner, J. R. & Graybiel, A. 1978 Postural illusions experienced during Z-axis recumbent rotation and their dependence on somatosensory stimulation of the

- body surface. *Aviat. Space Environ. Medm.*, **49**, 484-488.
- Lackner, J. R. & Levine, M. S. 1979 Changes in apparent body orientation and Sensory localization induced by vibration of postural muscles: Vibratory myesthetic illusions. *Aviat. Space Environ. Medicine*, **50**(4), 346-354.
- Lekheli, H., Popov, K., Anastasopoulos, D., Bronstein, A., Bhatia, K., Marsden, C. D. & Gresty, M. 1997 Postural responses to vibration of neck muscles in patients with idiopathic torticollis. *Brain*, **120**(4), 583-591.
- Lester, G. & Morant, R. B. 1969 The role of the felt position of the head in the audiogyral illusion. *Acta Psychologica Amsterdam*, **31**(4), 375-384.
- Lewald, J. & Karnath, H-O. 2000 Vestibular Influence on Human Auditory Space Perception. *Rapid Communication*. 1107-1111.
- Lewald, J. & Karnath, H-O. 2001 Sound lateralization during passive whole-body rotation. *European Journal of Neuroscience*, **13**, 2268-2272.
- Matthews, P. B. C. 1972 *Mammalian muscle receptors and their central actions*. London. E. Arnold.
- 松嶋 隆二 2000 「知覚—運動」機構の身体的基盤 (一) 神戸大学文学部50周年記念論集
神戸大学文学部 97-114.
- 宮田 佳典 2000 頸筋への振動刺激を用いた空間定位の実験的検討 神戸大学文学部
卒業論文
- Morikiyo, Y. & Matsushima, T. 1990 Effects of delayed visual feedback on motor control performance. *Perceptual and Motor Skills*, **70**, 111-114.
- 大山正・今井省吾・和気典二 (編) 1994 感覚・知覚心理学ハンドブック 誠信書房
- Parsons, R. D. 1970 Magnitude estimates of the oculogyral illusion during and following angular acceleration. *Journal of Experimental Psychology*, **84**, 230-238.

- Perenin, M. T., & Vighetto, A. 1988 Optic ataxia: a specific disorder in visuomotor mechanism. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain*, 111, 643-674.
- Post, R. B., & Heckmann, T. 1986 Induced motion and apparent straight ahead during prolonged stimulation. *Perception & Psychophysics*, 40, 263-270.
- Ricoeul, P. 1950 *Le volontaire et l'involontaire*. Aubier Montaigne.
- Rizzolatti, G. 1996 Premotor cortex and the recognition of motor action. *Cognitive Brain Research*, 3, 131-141.
- Roll, J.P., Gilhodes, J.C. & Velay, J.L. 1990 Contribution of skeletal and extraocular proprioception to kinaesthetic representation. In Jeannerod, M. (Ed.), *Attention and Performance VIII: Motor representation and Control*. (Pp. 549-566). Hillsdale: Lawrence Erlbaum.
- Roll, J. P., Roll, R. & Velay, J. L. 1991 Proprioception as a link between body space and extra-personal space. In J. Paillard (Ed.), *Brain and Space*. (Pp. 112-132). Oxford: Oxford University Press.
- Rossetti, Y., Rode, G., Pisella, L., Farné, A., Lin, L., Bisson, D. & Perenin, M.T. 1998 Prism adaptation to a rightward optical deviation rehabilitates left hemispatial neglect. *Nature*, 395(10), 166-169.
- Rubens, A. B. 1985 Caloric stimulation and unilateral visual neglect. *Neurology*, 153, 1019-1024.
- Rubin, A. M., Young, J., Milne, A. C., Schwarzs, D. W. F. & Fredrickson, J. M. 1975 Vestibular-neck integration in the vestibular nuclei. *Brain Research*, 96, 99-102.
- Sakata, H., Taira, M. & Murata, A. 1992 Hand-movement-related neurons of posterior parietal cortex of the monkey: their role in the visual guidance of hand movements. *Control of arm movement in space: neuropsychological and computational approaches*, R. Caminiti, P. B. Johnson and Y. Burnod (Eds), Heidelberg: Springer, Berlin, pp. 185-198.

Sherington, C. S. 1906 On the proprioceptive system especially in its reflex aspects. *Brain*, 29, 467-482.

Sherington, C. S. 1947 *The integrative action of the nervous system*. Cambridge University Press.

Steinhausen, W. 1933 über die Beobachtung der Cupula in den Bogengangampullen des Labyrinthes des lebenden Hechtes, *Pflüger's Arch. ges. physiol.*, 232, 500-512.

Stratton, G. M. 1897 Upright vision and the retinal image. *Psychological Review*, 4, 182-187

Stratton, G. M. 1897 Vision without inversion of retinal image. *Psychological Review*, 4, 341-360, 463-481

Strupp, M., Arbusow, V., Dieterich, M., Sautier, W., & Brant, T. 1998 Perceptual and oculomotor effects of neck muscle vibration in vestibular neuritis: Ipsilateral somatosensory substitution of vestibular function. *Brain*, 121, 677-685.

末次晃・喜多伸一・松嶋隆二 1998 回転刺激による視対象定位の偏移 電子情報通信学会技術研究報告 NC98-12, HIP98-3, 17-24.

末次晃・古曳牧人・松嶋隆二 1997 回転刺激後の動眼回転性錯視と主観的正中面の偏移に関する研究 電子情報通信学会技術研究報告, PRMU97-169, HIP97-28, 131-136.

末次晃 小曳牧人 松嶋隆二 2000 回転刺激後の動眼性錯視と正中面偏移の経時的変化 心理学研究 Vol.70, No.6 462 - 469.

Taylor, J. L., & McCloskey, D. I. 1991 Illusions of head and visual target displacement induced by vibration of neck muscles. *Brain*, 114, 755-759.

内野善生 1989 平衡覚の中樞機構 新生理学体系 9, 医学書院 東京, 449-458.

Vallar, G., Sterzi, R., Bottini, G., Cappa, S. & Rusconi, M. L. 1990 Temporary remission of left hemianaesthesia after vestibular stimulation. *Cortex*, 26, 123-131.

- Vallar, G., Antonicci, G., Guariglia, C. & Pizzamiglio, L. 1993a Deficits of position sense, unilateral neglects, and optokinetic stimulation. *Neuropsychologia*, **31**, 1191-1200.
- Vallar, G., Bottini, G., Rusconi, M. L., & Sterzi, R. 1993b Exploring somatosensory hemineglect by vestibular stimulation. *Brain*, **116**, 71-86.
- Vallar, G., Rusconi, M.L., Barozzi, S., Bernardini, B., Ovadia, D., Papagno, C., & Cesarini, A. 1995 Improvement of left visuospatial hemineglect by left-sided transcutaneous electrical stimulation. *Neuropsychologia*, **33**, 73-82.
- Yagi, T., Hatano, G. & Morizono, T. 1998 Role of dorsal neck proprioceptive inputs to vestibular compensation in human. *J Nippon Med Sch*, **65**(4), 27-33