

視覚-運動協応の可塑性

積 山 薫

1. 視覚-運動協応の可塑性：眼と手および眼と頭の協応について

視覚-運動協応を問題にすると、少なくとも3つの身体部位について考慮しなければならない。眼、頭、手足である¹⁾。ここでは、眼と手の協応および眼と頭の協応という2つのサブシステムについていくつかの研究を取り上げ、その可塑性とそれを実現しているメカニズムについて考える。

視覚-運動協応の可塑性を研究するには、視野変換などで視覚と運動の関係を通常とは異なるものにし、協応を破壊する実験手法が用いられる。たとえば、筆者がよく使う逆さめがね²⁾、ゴーグルに取り付けたドーププリズムとよばれる直角プリズムの屈折と反射を利用して、視野の上下や左右を入れ替える。プリズムの置き方によって、上下のみ、または左右のみを反転することができ、2個組み合わせれば上下と左右の両方を逆さにできる。

たとえば左右反転めがねを着けて頭を左右に振って外界を眺めると、通常成立している眼と頭の協応が通用しない異常な事態になっているのに気づく(図1a, 1b)。自分の手を動かしながら眺めると、眼と手の協応についても異常が感じられる(図2a, 2b)。このような状況で、見えている世界と自分との関係はわからなくなってしまう。ところが、めがねを着用したままの生活を十分に長く続けると順応が生じ、視覚と運動の協応関係が回復し、動作は円滑になり、視覚世界と触覚世界との調和感さえ生まれてくる³⁾。着用1か月で身体部位間の協応もほとんど回復し、自転車にも乗れるようになる⁴⁾。このような順応過程にみられる可塑性を、手と頭に分けて考えてみよう。

2. 手を基準にした空間定位

左右反転めがねを通して自分の手を見ると、図2aから図2bのように左右が入れ替わる。視野の右のほうにある物体に手を伸ばすには、筋肉運動的に左へ手を動かさなければならない。しかし不思議なことに、「見えているのと反対に動かそう」という意図的反転方略は、しばしば失敗に終わる。うまく対処するためには、手をどう動かせば目標物に近づいていくかという視覚的フィードバックに連続的な注意を払いながら、少しずつ運動方向を修正していくことになる。初めは、視覚と触覚との矛盾が顕著で、視対象は触れる対象と自分との間にある幻影にすぎないように感じられる。順応が進むと、手が視野に入っていない地点からスタートしても、視覚的フィードバックにほとんど頼らず瞬時に対象に到達できるようになる。しかもこのとき、見えている対象と触っている対象は、空間内の1か所に調和して感じられるようになっていく。この間、何が起きているのだろうか。

逆さの視覚世界が触覚世界と調和して感じられるためには、世界を眼だけでとらえるのではなく、「手で働きかける対象として見る」ことが重要だといわれてきたが^{3,5,6)}、そのメカニズムはよくわかっていない。このことをより具体的に調べた筆者らの研究によれば、逆さめがねを通して見る自分の手について、視覚と触覚との結びつきを記憶に蓄えて新しいボディー・イメージを作り上げ、この新たなボディー・イメージを基準にして視覚世界をとらえることが視覚と触覚との調和感をもたらす(図2c)⁴⁾。このことは、左右反転めがねを約40日かけて生活した4人の被験者を対象に、手の線画の左右同定課題と視覚対象の空間定位課題の関係を検討することによって調べられた。

視覚対象の空間定位課題では、ディスプレイの右端か左端に視覚ターゲットを呈示し、自分の右手側・左手側のど

公立はこだて未来大学システム情報科学部 (〒041-8655 函館市亀田中野町 116-2)
E-mail: sekiyama@fun.ac.jp

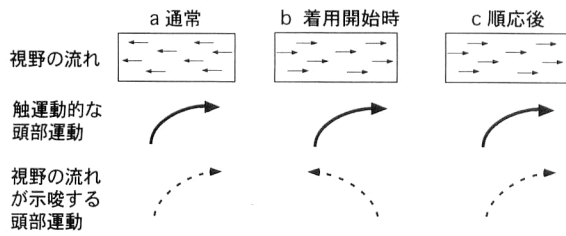


図1 頭部運動に関する視覚-運動経験の左右反転めがねによる変化。a:着用前, b, c:着用中。

ちらにあると感じるかを、視野外の手でボタンを押して報告させた。めがねを着用すると、初めは視野の左右反転に欺かれてすべて誤答となる。視覚的フィードバックがないためにこの状態は比較的長く続き、ようやく正答率が回復するのは、4週間目のことであった。

手の左右同定課題では、いろいろな方向から見た手の絵を呈示し、それぞれが右手であるか左手であるかを、自分の手を見たり動かしたりすることなく口頭で報告するよう求めた。この課題を遂行するために、被験者は、自分の右手・左手のイメージを記憶からよび起こし、心の中で動かして絵と一致させるようにすることが、先行研究で示されていた⁷⁾。この課題も、視野の反転に欺かれて初めはすべて誤答となるが、正答が出現するのは4週間目であり、視覚対象の定位の回復と軌を一にしていた。被験者は、この段階では2つの知覚体制をもっており (bi-perceptual)、自分の手を思い浮かべるとき、めがね着用前の見えと着用後の見えの2通りでイメージすることができると報告した (図2 b, 2c)。

fMRI (functional magnetic resonance imaging) による脳の断層撮影で調べたところ、この新たな手のイメージに特有な活動がみられたのは、頭頂間溝(視覚-運動変換の働き)、ブローカ野 (見まね学習に関与)、前頭前野 (連合学習やワーキングメモリーに関与) であった。これらの関連領域の機能を考え合わせると、fMRI のデータは、一種の視覚-運動変換装置である手の記憶表象が、新たに学習されつつあることを示していると思われる。この記憶表象は、逆さめがね着用後の手の見えと運動とを結びつける形で (図2c) 獲得されるのであろう。

逆さめがねを通して入ってくる視覚刺激がこの変換装置を通して手の運動を出力するとき、以前とは反転した視覚と運動との連合が形成されているため、視野の反転は相殺されて事実上なくなってしまうと考えられる。このような新たな手のイメージが獲得され、手を基準とする定位が行われるなら、視覚対象の定位も回復することになる。手の左右同定課題と視覚対象の定位課題で歩調の合った順応が

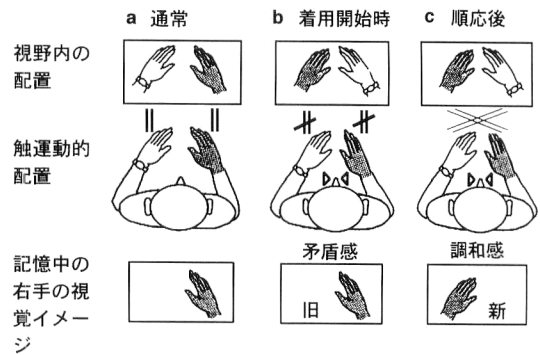


図2 手に関する視覚-運動経験の左右反転めがねによる変化。a:着用前, b, c:着用中⁴⁾。

観察されたことは、この解釈の妥当性を示していると思われる。

手の記憶表象において、視覚と運動 (体性感覚) とが分かち難く結びついていることは、手を事故などで切断した人が失った手がまだ存在しているかのように体験する幻肢 (phantom limb) の現象からも示唆される。存在するほうの手の視覚像を鏡で左右反転させて、失ったほうの手があったはずの場所に投影すると、この視覚像は、幻肢、すなわち鮮明な体性感覚印象を確実に引き起こすのである⁸⁾。

3. 頭の動きと位置の恒常性

3.1 位置の恒常性とその崩壊

ゆれ動くビデオカメラで撮影した映像は見苦しいのに、頭を動かしながら外界を眺めても、外界はぐらぐらして見えない。この現象は、位置の恒常性 (visual position constancy) とよばれる。眼の網膜から大脳の第1次視覚野までは部位的対応 (網膜部位対応: retinotopy) を保っており、網膜像が変動すれば、視覚野のどの部分が刺激を受け取るかも変動することになる。位置の恒常性の背景には、それを実現している脳のメカニズムがあるはずである。

逆さめがねを着用すると、位置の恒常性が崩壊し、頭を振ると視野がゆれ動いて見える。そしてこのとき、上下反転めがねでは頭を上下に振ったときだけゆれ動き、左右に振っても位置の恒常性は保たれている。左右反転めがねではその逆である。つまり、頭の動きに伴う網膜像の動きが通常とは異なる方向になった方向についてのみ、位置の恒常性が崩壊するのである。このことが示すのは、ふだん頭を動かしても外界が動くように見えないのは、頭の動きに対してどのような網膜像の変化があるべきかが、視覚-運動系のどこかに登録されているということである。

しかも、脳は、この登録に関して、可塑性をもって⁹⁾。逆さめがねの着用によっていったんは位置の恒常性

が崩壊しても、順応が生じ、着用2日間ほどで視野の動揺は急激に減少し、身体が動いても視野はあまりゆれて見えなくなる。さらには、逆さめがねの着用を1週間以上続け、視野の動揺がほとんど感じられない程度まで順応が進んだ後にこのめがねをはずすと、明瞭な残効がみられ、頭を振ると視野が激しく動揺する。しかし、逆さめがね着用当初にゆれが収まるのに数日かかったのとは違って、めがねをはずしてから視野の動揺がほぼ収まるまでには数時間しかかからない。

3.2 位置の恒常性にかかわるいくつかの要因

位置の恒常性に寄与する情報源はいくつか考えられるが、ひとつは、オプティカル・フローとよばれる高次網膜手がかりである⁹⁾。身体を動かして静止した外界を観察するときと、身体を動かさずに運動対象を観察するときとは、網膜像の変化の仕方が異なる。観察者が動くときは、網膜像のすべての点がそれぞれ特定の方向へ動くのに対して、対象が動くときは、対象に相当する部分の像だけが動き、それ以外は動かない。この違いにより、網膜像全体が動くときには、それは観察者の運動にすぎず、外界が静止していることを意味するのである。このようなオプティカル・フローの特性は、日常場面、特に乗り物に乗っているときのような身体全体が動く場合における位置の恒常性に貢献していると考えられる。

しかし、前述の逆さめがねによる位置の恒常性の崩壊とその後の順応は、オプティカル・フローだけでは説明できない。なぜなら、逆さめがねを着けても、網膜像全体が動くか部分が動くかという視覚系内部の情報そのものは不変だからである。視野の逆転が引き起こす矛盾は、視覚系と運動系（自己受容感覚系）との関係について生じるのである。そのような非網膜要因の中で、前庭動眼反射については、かなり研究が集中して行われている。

前庭動眼反射 (vestibulo-ocular reflex) は、頭の動きに対して反対方向に生じる反射的な眼球運動である。頭の動きの受容器は、内耳の3つの半規管 (semicircular canals) であり、この自己受容情報は、反射を形成する3つのニューロン群の連鎖 (前庭神経節に細胞体のある第1次ニューロン、脳幹にある前庭神経核の第2次ニューロン、上丘付近にある動眼神経核の運動ニューロン) を経て、眼筋に到達する。この反射弓の連鎖によって、通常、頭が動くとそれとは反対方向の補償的な眼球運動が生じ、網膜像の変動をかなり小さくしていると考えられる。

前庭動眼反射には、非常に大きな可塑性があり、前述のような左右反転めがねを長期間着用すると、実情に合わなくなった水平方向の反射的な眼球運動は急速にその大きさ

を減じていき、2週間目にはその方向がめがね着用前とは反対になり、大きさを増しはじめる。つまり、通常は頭と反対方向に動いていた眼球が、逆さの視野への順応によって頭と同方向へ動くようになる。また、長期間の順応後に左右反転めがねを除去すると、前庭動眼反射の方向は最初の1時間半で着用前と同じ方向に戻る¹⁰⁾。このような眼球運動の大きさと方向の変化は、逆さめがね着用後および除去後に視野の動揺感が減少していくさまと辻褃が合う。

ただし、前庭動眼反射を調べるための眼球運動測定は、完全暗室または閉眼で視覚刺激を遮断し、被験者の頭を振って行われる。この視覚遮断時の前庭情報に導かれた眼球運動を、視野の安定性という心理的な指標と比較した研究は意外なほど少ない。前庭動眼反射の測定は、かなりゆっくりした頭の振りで行うことが多く、日常の明室視でしばしば生じる急な頭の回転とは必ずしも対応していない面もあり、両者の関係の検討が望まれる。

前庭動眼反射の順応を可能にする生理的なメカニズムとして、反射弓に付加的に作用する運動学習の経路、すなわち網膜—視蓋前域—背帽域—小脳—前庭神経核の経路を考える研究者も多い¹¹⁾。この経路では、網膜像が動くことによって生じる視覚的な網膜エラー信号が順応のための学習を引き起こす情報源であると考えられているようである。

しかし、非常に短時間のストロボ光刺激を用いて網膜上で像が動くことがないようにしても、左右反転視野への順応はある程度生じることから、他の要因も関与しているのではないかと考えられる¹²⁾。左右反転めがねの着用初期、前庭動眼反射の方向がまだ未順応の時期に明室で対象を追視する場合、頭の動きを補償するための眼球の追従運動 (smooth pursuit) がしばしば生じる¹³⁾。このような追従眼球運動に伴う遠心性の運動指令や眼筋に関する求心性の情報前庭からの情報と矛盾するということが、順応のための学習過程を引き起こす情報源のひとつとなっているのかもしれない。

また、位置の恒常性の回復には、より高次の過程も働いている可能性がある。Strattonの古典的研究によれば⁵⁾、「身体運動を新しい視覚経験によって心に描くときには、動かない対象を見渡しているように感じる。しかし、身体運動を古い視覚化の仕方ととらえてしまうと、眼前の光景そのものが移動するように感じる」という。ここでいう「身体運動の視覚化の仕方」とは、網膜像の動きの方向と、半規管や首の関節からの自己受容情報との関係づけの仕方を意味するのではないだろうか。このような対応関係の記憶を形成し、新しい対応関係を知覚の基準にすることが、知覚的安定の回復につながると考えられる。

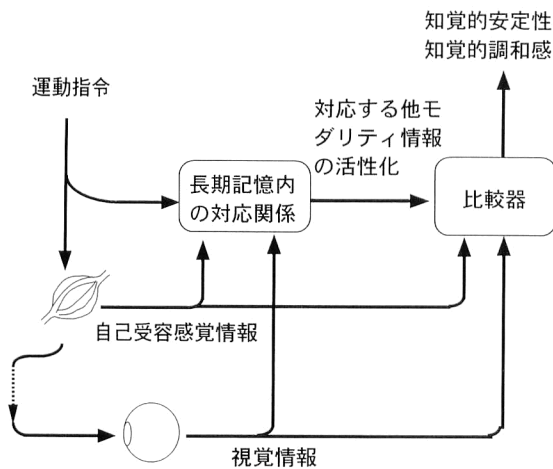


図3 視覚-運動協応の可塑性をもたらすメカニズムの図式 (Held, 1961より改変)。

3.3 頭の運動方向の知覚

逆さの視野への順応過程で頭の動きに伴う知覚について考えるとき、位置の恒常性の回復と並んで、頭の運動方向の知覚についても考えておくべきであろう。左右反転めがねを着用すると、筋肉運動的に感じる頭の動きと視野の流れから感じる頭の動きの方向に矛盾が生じ(図1b)、頭をどちらに動かしているのかわからなくなることが多い。しかし、着用を続けて視野の動揺が減少するとともに、頭の運動方向についての混乱も解消される。筋肉運動的に感じる頭の動きと視野の流れから感じる頭の動きの方向が、一致して感じられるようになるのである。これは、両者の対応関係が記憶されたことを示している(図1c)。

このような頭の運動方向についての一致感は、着用4～5日目から生じるとの報告があり^{2,14)}、これは、前述した前庭動眼反射の方向が反転する時期よりも早いことになる。両者の関係の直接的な検討が望まれる。

4. 一般的な図式

以上のような眼と手の協応、眼と頭の協応という2つのサブシステムを用いて、変換された視野に対して動作は適応的になっていく。これらのサブシステムの可塑性には、前章でみたようにいくつもの要因が絡んでおり、すべてを包括する一般的なモデルにすぐに到達することは困難である。ここでは、「対応関係の記憶」という点から、順応のメカニズムを図式化してみたい。そのために、Held¹⁵⁾のモデルを現代風にアレンジして考えてみよう(図3)。

このモデルでは、ある身体運動が生じると、それを発生させた運動指令情報・自己受容感覚情報と運動の結果生じた視覚情報とが結びつき、両者の対応関係が長期記憶に貯蔵される。ある対応関係が獲得された状態では、身体運動

が生じるとそれに対応する視覚情報の記憶内容も活性化される。この視覚情報の記憶内容と網膜からの視覚情報とが一致したときに、位置の恒常性や感覚間調和などの知覚的安定が生じる。

視野変換状況におかれると、既存の対応関係が現前する刺激中の対応関係と合わなくなるため、新たな対応関係を学習する過程が生じ、新しい関係が長期記憶に蓄えられていく。この新たな対応関係は、手についてばかりでなく、頭の運動についても形成されるのではないかと思われる(図1c, 2c)。

前述した手の記憶表象の実験から示唆されるのは、長期記憶中の対応関係として、新旧両方の関係が併存可能であり、そのことによって被験者はbi-perceptualな状態になるということである¹⁶⁾。これは、外国語の習得によって2か国語話者(bilingual)になるのと似ており、めがねをかける前の対応関係は残っているために、めがねをはずすとほとんど一瞬にして元の知覚体制を利用できる局面が多い。このような2つの知覚体制ができることは、左右反転視野への長期順応によって、脳の第1次視覚野の細胞が視野の左右2か所に受容野をもつようになるという報告からも裏づけられる¹⁷⁾。

ここで示したのは機能モデルであるから、長期記憶が脳のどこに蓄えられるかなどは表現していない。また、前庭動眼反射のように生理的に神経線維連絡のはっきりしたものをすっきりと位置づけることも難しい。このような点を視座に入れることによって、行動的観点からの研究に新たな展開が生まれることを期待したい。

文 献

- 1) I. P. Howard: *Human Visual Orientation* (Wiley, New York, 1982).
- 2) 積山 薫: 身体表象と空間認知 (ナカニシヤ出版, 1997).
- 3) I. Kohler: "Rehabilitation in perception," (Translated by H. Fiss) *Psychol. Issues*, **3** (1964) 135-173.
- 4) K. Sekiyama, S. Miyauchi, T. Imaruoka, H. Egusa and T. Tashiro: "Body image as a visuomotor transformation device revealed in adaptation to reversed vision," *Nature*, **407** (2000) 374-377.
- 5) G. M. Stratton: "Vision without inversion of retinal image," *Psychol. Rev.*, **4** (1897) 341-360.
- 6) G. M. Stratton: "Vision without inversion of retinal image," *Psychol. Rev.*, **4** (1897) 463-481.
- 7) K. Sekiyama: "Kinesthetic aspects of mental representations in identification of left and right hands," *Percept. Psychophys.*, **32** (1982) 89-95.
- 8) V. S. Ramachandran and D. Rogers-Ramachandran: "Synaesthesia in phantom limbs induced with mirrors," *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263** (1996) 377-386.
- 9) ギブソン: 生態学的視覚論, 古崎 敬・古崎愛子・辻敬一郎・

村瀬 晃 訳 (サイエンス社, 1985).

- 10) A. Gonsior and G. Melvill-Jones: "Extreme vestibulo-ocular adaptation induced by prolonged optical reversal of vision," *J. Physiol.*, **256** (1976) 381-414.
- 11) M. Ito: "Cerebellar learning in the vestibulo-ocular reflex," *Trends Cognit. Sci.*, **2** (1998) 313-321.
- 12) G. Melvill-Jones and G. Mandl: "Effects of strobe light on adaptation of vestibulo-ocular reflex (VOR) to vision reversal," *Brain Res.*, **164** (1979) 300-303.
- 13) A. Gonsior and G. Melvill-Jones: "Short-term adaptive changes in the human vestibulo-ocular reflex arc," *J. Physiol.*, **256** (1976) 361-379.
- 14) 吉村浩一: "左右反転視実験 (13日間) における記述的データ集: 被験者の言語報告と行動観察記録", 金沢大学文学部論集 行動科学科篇, **5** (1985) 1-33.
- 15) R. Held: "Exposure-history as a factor in maintaining stability of perception and coordination," *J. Nerv. Ment. Dis.*, **132** (1961) 26-32.
- 16) H. Dolezal: *Living in a World Transformed* (Academic Press, New York, 1982).
- 17) Y. Sugita: "Global plasticity in adult visual cortex following reversal of visual input," *Nature*, **380** (1996) 523-526.

(2000年12月25日受理)