

TR - A - 0152

27

自己運動の感覚における視覚系の役割

近江 政雄

1992. 8. 28

ATR 視聴覚機構研究所

〒 619-02 京都府相楽郡精華町光台 2-2 ☎ 07749-5-1411

ATR Auditory and Visual Perception Research Laboratories

2-2, Hikaridai, Seika-cho, Soraku-gun, Kyoto 619-02 Japan

Telephone: +81-7749-5-1411

Facsimile: +81-7749-5-1408

自己運動の感覚における視覚系の役割

A T R 視聴覚機構研究所
 ヨーク大学心理学科

近江政雄

1. はじめに

我々が日常動き回る時には自分自身の運動と一致した自己運動を常に感じている。自己運動の感覚の基礎となっているのは耳前庭感覚系 (Vestibular system) であるが、視覚系 (Visual system) ・身体感覚系 (Somatosensory system) 等其他の感覚系の寄与も大きい。本報告では自己運動の感覚に視覚系が果たしている役割について概説する。

2. 耳前庭感覚系による自己回転運動の感覚

耳前庭感覚系は我々の内耳にあって図1に示すように、三半規管 (Semicircular canals) と卵形嚢 (Utricles) ・迷路小嚢 (Saccule) からなる。自己回転運動の検知器である半規管は図2に示すように内リンパ液に満たされた円環状の管であり、卵形嚢との結合部の一端に感覚上皮 (Sensory epithelium) を内蔵する膨大部稜 (Crista ampullaris) がある。感覚上皮は多毛感覚細胞からなり、その全ての毛はゼラチン状の頂上部 (Cupula) に向かって突き出している。頭部の回転に応じて頂上部の変位が起こり多毛感覚細胞が刺激される。その反応は頭部の角速度に比例しており半規管は角速度計として機能するが、そもそも頂上部の変位を引き起こすのは頭部の角速度ではなく角加速度であるから、半規管はその加速度情報を積分することによってはじめて速度を知ることのできる、いわば積分型の角速度計である。

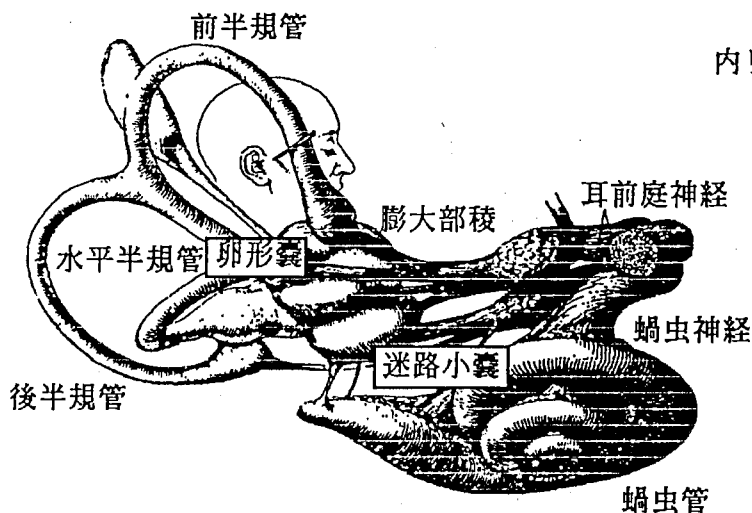


図1 耳前庭感覚系

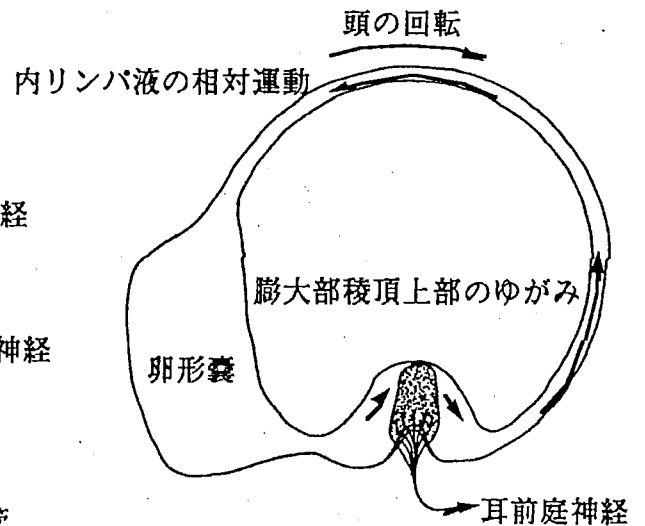


図2 半規管

三半規管は互いに直交する水平半規管 (Horizontal canal) ・前半規管 (Anterior canal) ・後半規管 (Posterior canal) よりなり、図3に示す垂直 (Yaw) ・水平 (Pitch) ・回旋 (Roll) の三軸のまわりの回転運動に反応することができる。三半規管の反応としてはまず耳前庭眼球反射 (VOR:

Vestibular oculo reflex) がある。これは頭部の回転中に網膜像を安定させるために生じる眼球運動で、図4に示すように頭部方向とは逆の方向への追従運動相 (Slow phase) が、視軸をほぼ

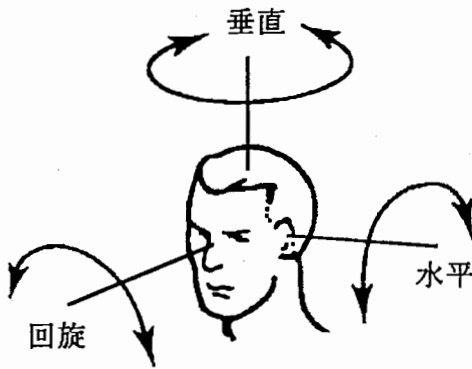


図3 自己運動の回転軸

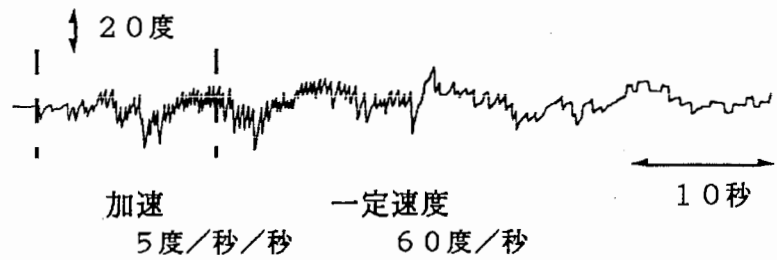


図4 耳前庭眼球反射

正面に戻すための急速運動相 (Fast phase) によって中断される眼球運動である。前述したように半規管は速度にではなく加速度に反応する一過性のシステム (Transient system) であるから、耳前庭眼球反射は我々が動き始めたときと静止したときに生じ、一定速度での運動が続くと図4に示すように徐々に消滅する。三半規管のもう一つの反応は本報告の主題である自己回転運動の感覚である。我々が完全暗黒中で受動的に回転させられる時には、図5に示すように自己運動感覚は角加速中に増加していくが、回転が一定速度に達してから数秒間以上経つと消滅する。そして角減速中には角加速中と逆方向の自己運動感覚が生じ、身体の停止後しばらく経つとこれも消滅する。

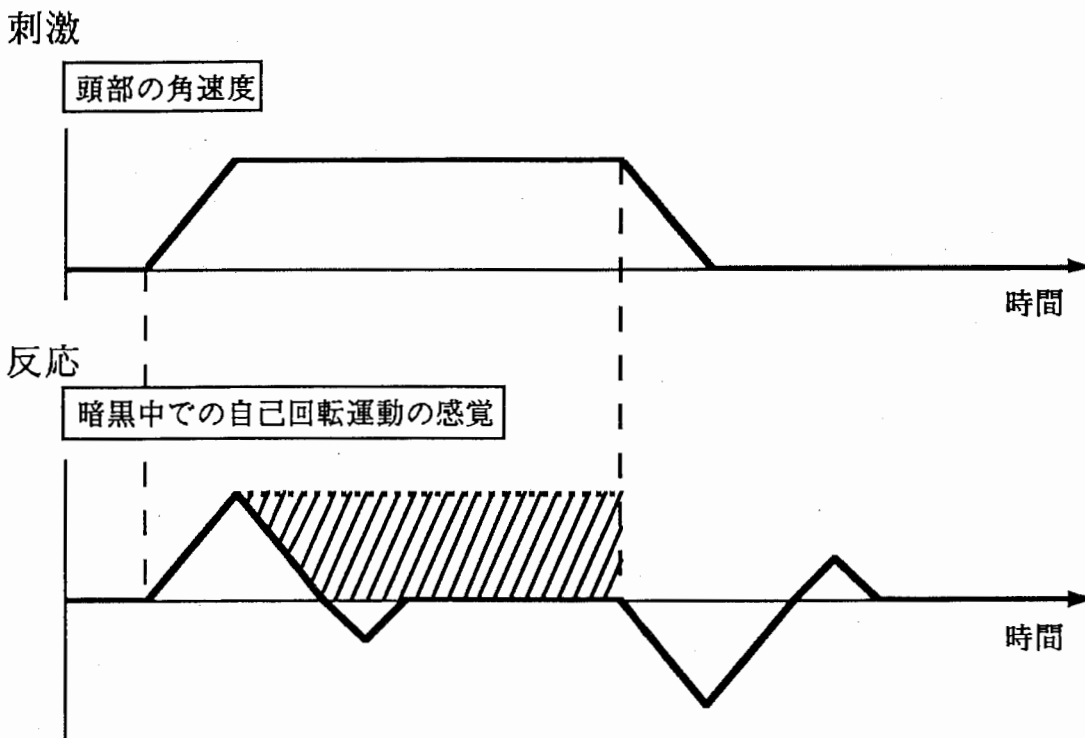


図5 自己回転運動の感覚

耳前庭感覚系が、速度に反応する持続性のシステム (Sustained system) ではなく、加速度に反応する一過性のシステムとして設計されたことは、自己運動感覚の基本的メカニズムの構造を単純化するのに役立ったであろう。下等動物にとって最も重要なのは自分自身の運動の変化に関する情報であり、自分が動き始めたとき・静止したとき・運動の方向を変えたときを教えてくれる耳前庭感覚系は、その基本的要求を十分に満たすことができる。そして、より高級な自己運動の感覚を必要とする我々のような高等動物にとっては、この耳前庭感覚系の“欠陥”は視覚系と身体感覚系によって補なわれ、我々は日常の生活において持続した自己運動を感覚することが可能になっているのである。

3. 視覚系の自己回転運動の感覚への寄与

本解説の主題である視覚系による自己運動の感覚、すなわち視覚誘導自己運動感覚 (Vection) は、しばしば錯覚 (Illusion) として記述されることがあるが、それは必ずしも正しい理解とは言えない。前節で述べたように視覚系による自己運動感覚は耳前庭感覚系による一過性の感覚を補い、我々に持続した自己運動感覚をもたらしている。したがって視覚系による自己運動感覚のシステムは、我々の自己運動感覚システムの不可欠な部分であり、視覚誘導自己運動感覚は耳前庭感覚系からの情報がない場合の自己運動感覚として位置づけられなくてはならない。

垂直・水平・回旋の三つの回転軸のそれぞれに対して視覚誘導自己運動感覚が存在するが、最も良く研究されてきたのは垂直軸のまわりの回転に対する視覚誘導自己運動感覚である。垂直軸のまわりの回転に対する視覚誘導自己運動感覚の刺激として、図6に示すような被験者の視野を完全におおう回転ドラムが使われる。ドラムが回転し始めると、被験者は最初ドラムが回転していると感じるが、数秒経つとドラムの回転についての感覚が弱まり、それと同時に自分自身がドラムと逆方向に回転していると感じ始める。この自己運動感覚は図7に示すようにドラムが回転しているかぎり継続し、照明が切られると被験者は自己運動残効 (Self-motion after-sensation) を感じる¹⁾。自己運動感覚の回転速度は刺激の回転速度に依存し、毎秒2度から毎秒100度の範囲では刺激速度と感覚速度の間に線形関係がある²⁾。視覚誘導自己運動を感覚し始めるまでの遅れ時間は刺激の回転加速度の増加につれて減少するが、毎秒毎秒5度以上ではほぼ一定である³⁾。この遅れ時間は、回転が一定速度に達したのちに耳前庭感覚系の反応が消滅するまでの時間とよく一致しており、耳前庭感覚系による情報と視覚系による情報とが補い合って我々の自己運動感覚が生起されていることを意味する。

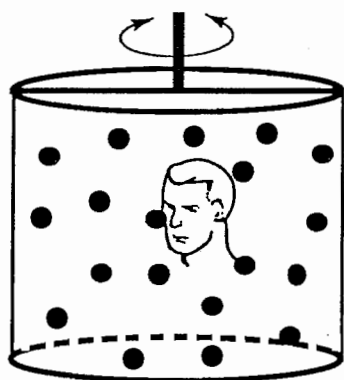


図6 垂直軸のまわりの
回転刺激

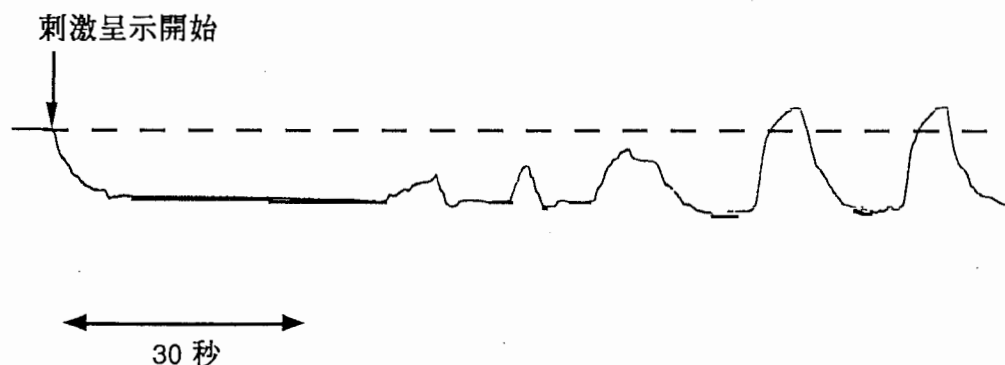


図7 回転に対する視覚誘導自己運動感覚

垂直軸のまわりの回転に対する視覚誘導自己運動感覚は刺激のほけ・輝度・コントラストなどの空間的要因の影響を受けない⁴⁾。したがって自己運動感覚を誘導するための視覚系のメカニズムは、刺激の空間的詳細を認識するための視覚系のメカニズムとは明確に異なり、低い空間周波数特性をもつものであると考えられる。刺激の空間的詳細は網膜の中心窩 (Fovea) によって認識されるわけであるから、視覚誘導自己運動感覚は主に網膜の周辺部に与えられた刺激によって引き起こされることになる。Brandtら⁵⁾は図8に示すように網膜の中心部を120度まで覆っても視覚誘導自己運動感覚が得られるにもかかわらず、中心部30度のみで刺激を呈示するとほとんど視覚誘導自己運動感覚が得られないことを明らかにした。

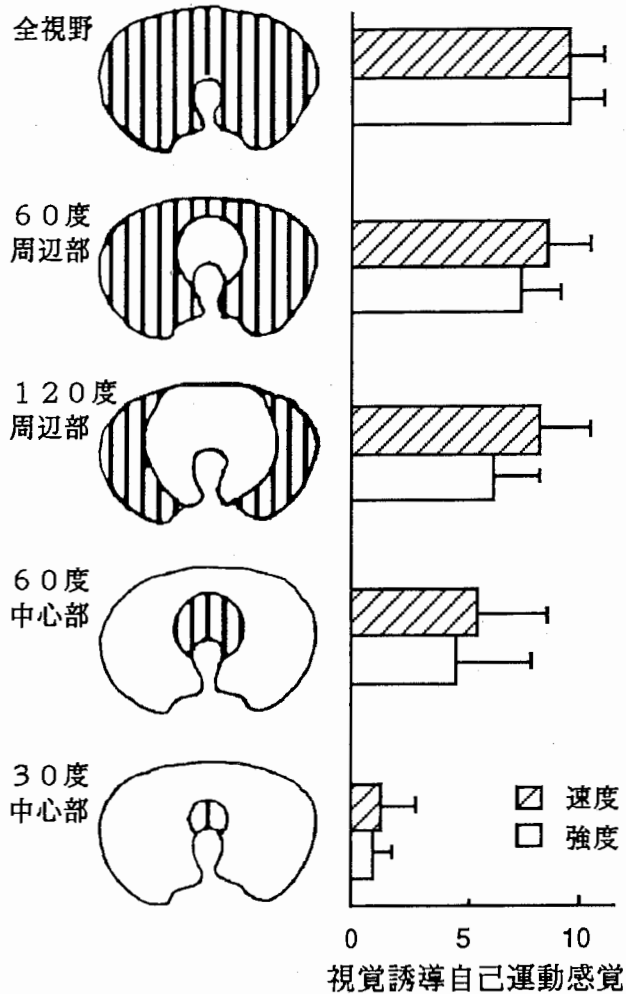


図8 視覚誘導自己回転運動感覚への視野の効果 [Brandt et al., 1973]

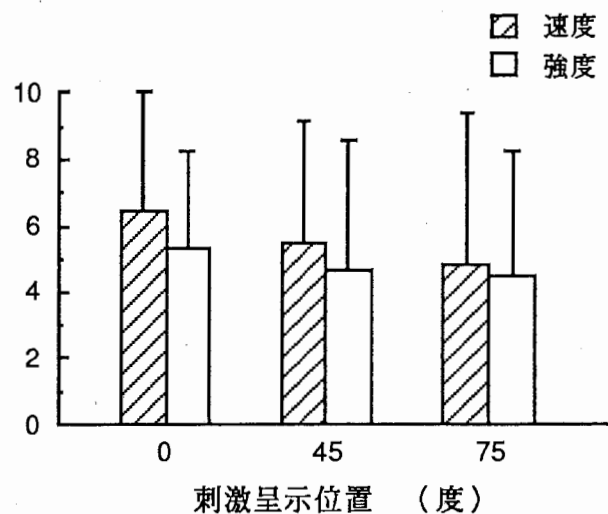


図9 視覚誘導自己回転運動への網膜位置の効果 [Post, 1988]

Brandtら⁵⁾の報告は、視覚系によって自己運動感覚を誘導するためには網膜の周辺部を刺激する必要があること、したがって広視野のディスプレイが必要不可欠であることを示すための基礎データとして常に引用されるものである。しかしながら近年になって、そこにいくつかの問題点があることが示されている。第一の問題点は、Brandtら⁵⁾の実験では中心部刺激が周辺部刺激に対して著しく小さかったことである。Post⁶⁾は図9に示すように刺激の大きさを同じにさえすれば、75度までの範囲ではどこに刺激が呈示されても同程度の視覚誘導自己運動感覚が得られることを明らかにした。

第二の問題点は、Brandtら⁵⁾の実験では遮蔽板を回転ドラムの手前に置いて刺激の中心部を覆ったので、運動する刺激と静止した覆いの中に奥行きが生じていたことである。静止刺激を運動刺激の背景に呈示することによって視覚誘導自己運動感覚が抑制されることが報告されており⁷⁾、Brandtら⁵⁾の結果のみからでは視覚誘導自己運動感覚が網膜周辺部に呈示された刺激によって引き起こされたとは必ずしもいえず、より遠くに呈示された刺激によって引き起こされた可能性もある。Ohmiら⁸⁾は図10に示すように回転ドラムのすぐ手前に透明の広視野静止刺激を呈示し、被験者に刺激を単眼視させて視覚誘導自己運動感覚を測定した。曖昧な奥行き情報のみしか与えられていないために運動刺激と静止刺激の間の奥行き関係が自然に交替するが、図11に示すように運動刺激が遠くに見える、すなわち背景として知覚された時にのみ視覚誘導自己運動感覚が起こることが明らかにされた。この結果は視野の大きさよりもむしろ、運動刺激が背景として知覚されるか否かが視覚誘導自己運動感覚にとってより重要な意味を持っていることを示唆する。

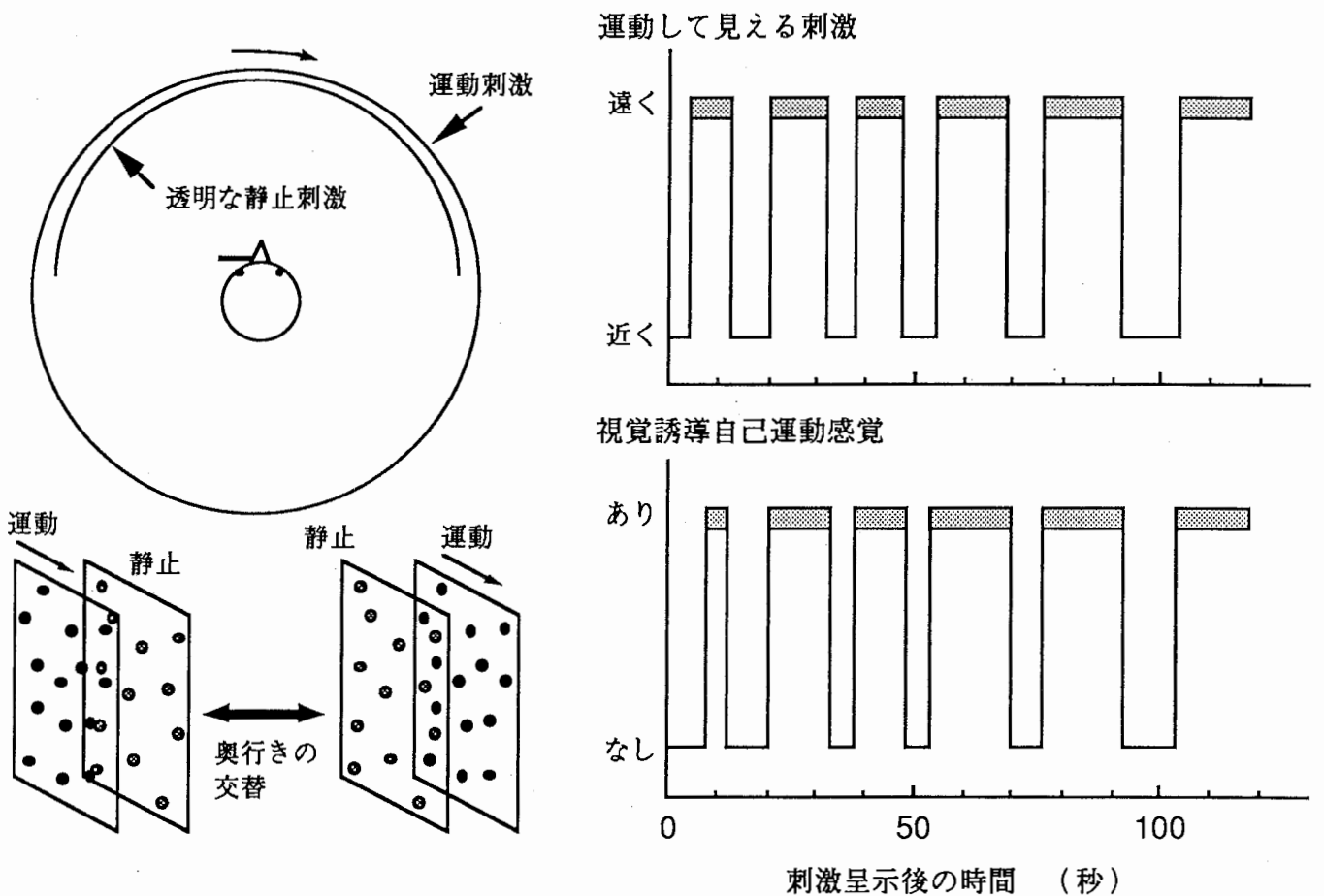


図10 視覚誘導自己回転運動感覚への背景の効果の測定

図11 奥行きの変替と視覚誘導自己運動の関係 [Ohmi et al.,1987]

背景の優位性と網膜周辺部の優位性との相互作用を検討するために、Howardら⁹⁾は中心部刺激と周辺部刺激の間の奥行き関係を変えて視覚誘導自己運動感覚を測定し図12に示すような結果を得た。中心部に静止刺激・周辺部に運動刺激が呈示された場合には、中心部刺激と周辺部刺激の間の奥行き関係にかかわらず視覚誘導自己運動感覚が生起された。これに対して中心部に運動刺激・周辺部に静止刺激が運動刺激が呈示された場合には、中心部刺激が周辺部刺

激の手前に見える時にはほとんど視覚誘導自己運動感覚が生起されないが、背景に見える時には視覚誘導自己運動感覚が生起された。ところで、後者は動いている自動車の窓を通して外界を見るような場合に対応している。このような状況下では視覚誘導自己運動感覚は生じるべきものであり、我々の視覚誘導自己運動感覚は理にかなった原理によって制御されていると考えることができよう。

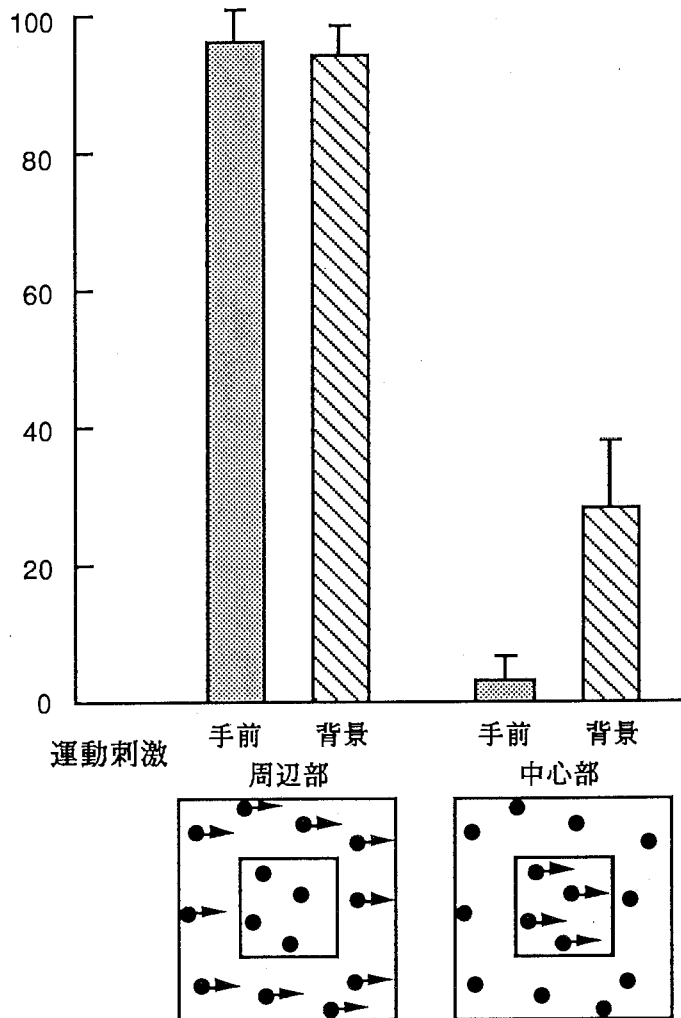


図12 視覚誘導自己回転運動感覚への奥行きと視野の効果 [Howard et al., 1989]

4. 耳前庭感覚系による自己直線運動の感覚

自己直進運動の検知器である卵形囊・迷路小囊は三半規管の結合部にある内リンパ液に満たされた袋状の腔であり、平衡斑 (Macula) と呼ばれる感覚上皮を内蔵している。平衡斑は多毛感覚細胞からなり、図13に示すようにその全ての毛は平衡石 (Ooliths) と呼ばれる方解石の結晶を含むゼラチン状の液体に向かって突き出している。身体の直線速度の大きさや方向の変化や、頭部の重力に対する傾きによって引き起こされる平衡石の移動が毛感覚細胞を刺激する。半規管と同様、頭部の直線加速度と毛感覚細胞の反応の間に近似的な線形関係があり、卵形囊・迷路小囊は直線速度計として機能するが、その本態も又積分型の直線加速度計である。

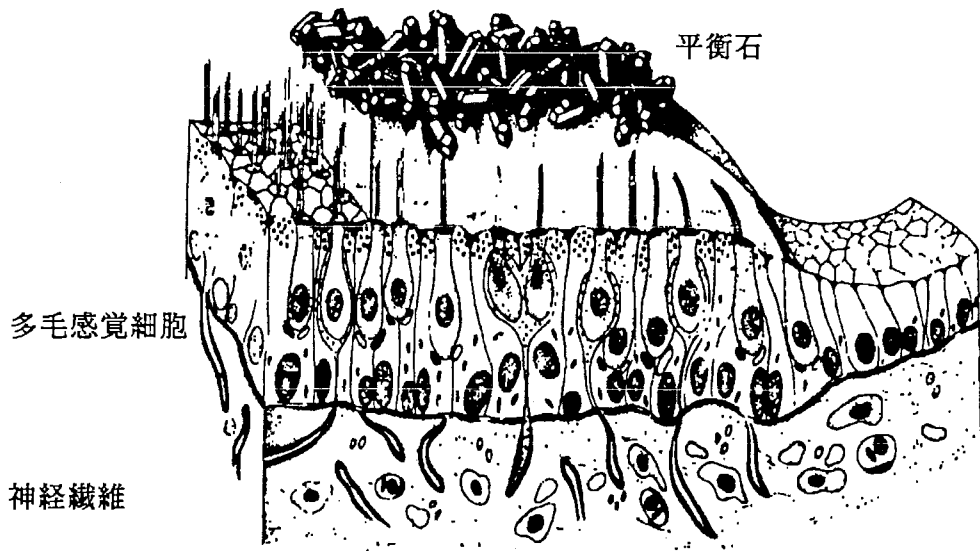


図13 平衡石

図14に示すように卵形囊はほぼ水平面内、迷路小囊はほぼ鉛直面内にある。左右・上下・前後の三方向の直線運動に反応するとともに、重力に対しても反応する。重力に対しては持続した反応が得られるが、直線運動に対する反応は一過性であるから一定速度での直線運動を検知することはできない。我々が暗黒中で自分自身の直線運動速度がわからなくなるゆえんはここにある。

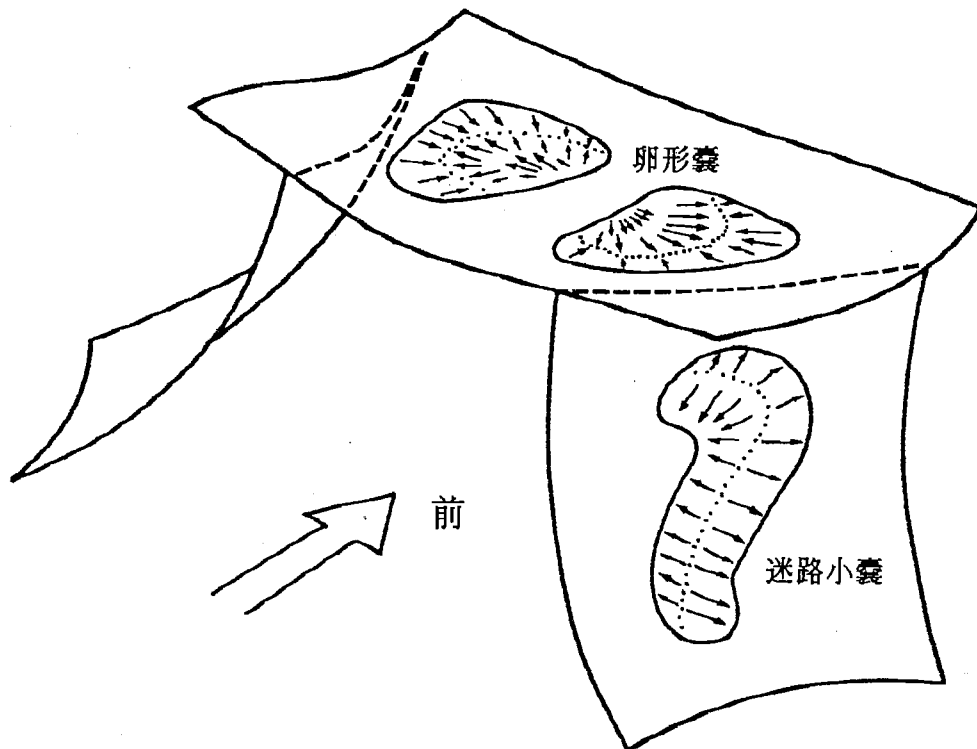


図14 卵形囊、迷路小囊

5. 視覚系の自己直線運動の感覚への寄与

本節の主題である視覚誘導自己直線運動感覚について述べる前に、視覚系と卵形囊・迷路小囊のあいだの相互作用の自己回転運動感覚への影響について触れる。水平・回旋軸のまわりの自己回転運動感覚については重力の影響が無視できない。我々が水平・回旋軸のまわりに実際に回転した場合には回転角の余弦に比例した重力の寄与があり、卵形囊・迷路小囊の応答が余弦状に変化する。したがって水平・回旋軸のまわりの回転に対応した視覚刺激のみが与えられた場合には、卵形囊・迷路小囊の応答が生起されないので、視覚系に誘導された自己運動感覚との間で不一致が生じることになる。実際に、水平・回旋軸のまわりの回転に対する視覚誘導自己運動感覚は、回転角については刺激の回転とは逆方向への15度程度の身体の傾きを感じるにもかかわらず、回転速度についてはその方向への継続した運動を感じ続けるという矛盾したものになることが図15に示すように報告されている¹⁰⁻¹²⁾。又、被験者を仰臥させて重力の寄与が変化しないようにすると、水平・回旋軸のまわりの回転に対しても視覚誘導自己運動感覚が矛盾なく継続し、垂直軸のまわりの視覚誘導自己運動感覚と類似の感覚が得られることも示されている¹³⁾。

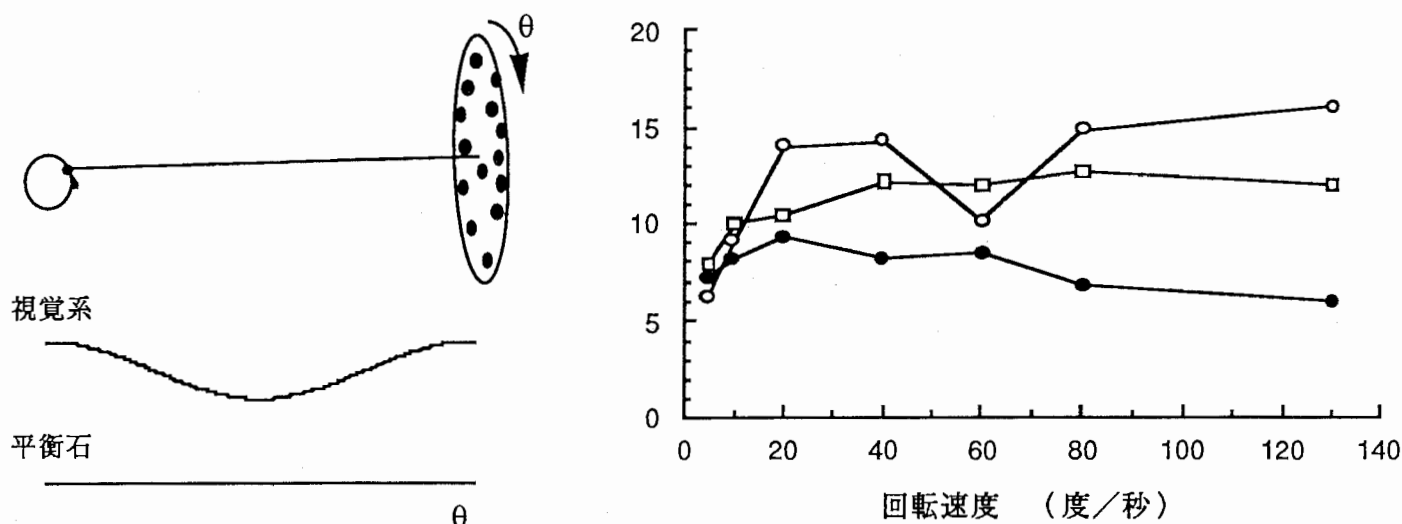


図15 視覚誘導自己感覚への視覚系と卵形囊、迷路小囊の相互作用 [Held et al., 1975]

さて我々の自己直線運動は左右・上下・前後の三つの方向起こるが、このうち最も重要なのは前後方向、特に前方向への運動であろう。我々が前方向に運動すると、進行の方向のまわりの網膜像が図16に示すように拡大 (Expansion) する。通常、我々は進行の方向 (Direction of heading) を注視しながら前方向に運動するので、網膜像の拡大の中心 (Focus of expansion) は中心窩に対応する。したがって前方向の直線運動に対する視覚誘導自己運動感覚を生起するための視覚刺激は、網膜の中心部に呈示された場合には拡大の中心を含むが、周辺部に呈示された場合には中心を含まず、見かけ上相当に異なった刺激になる。

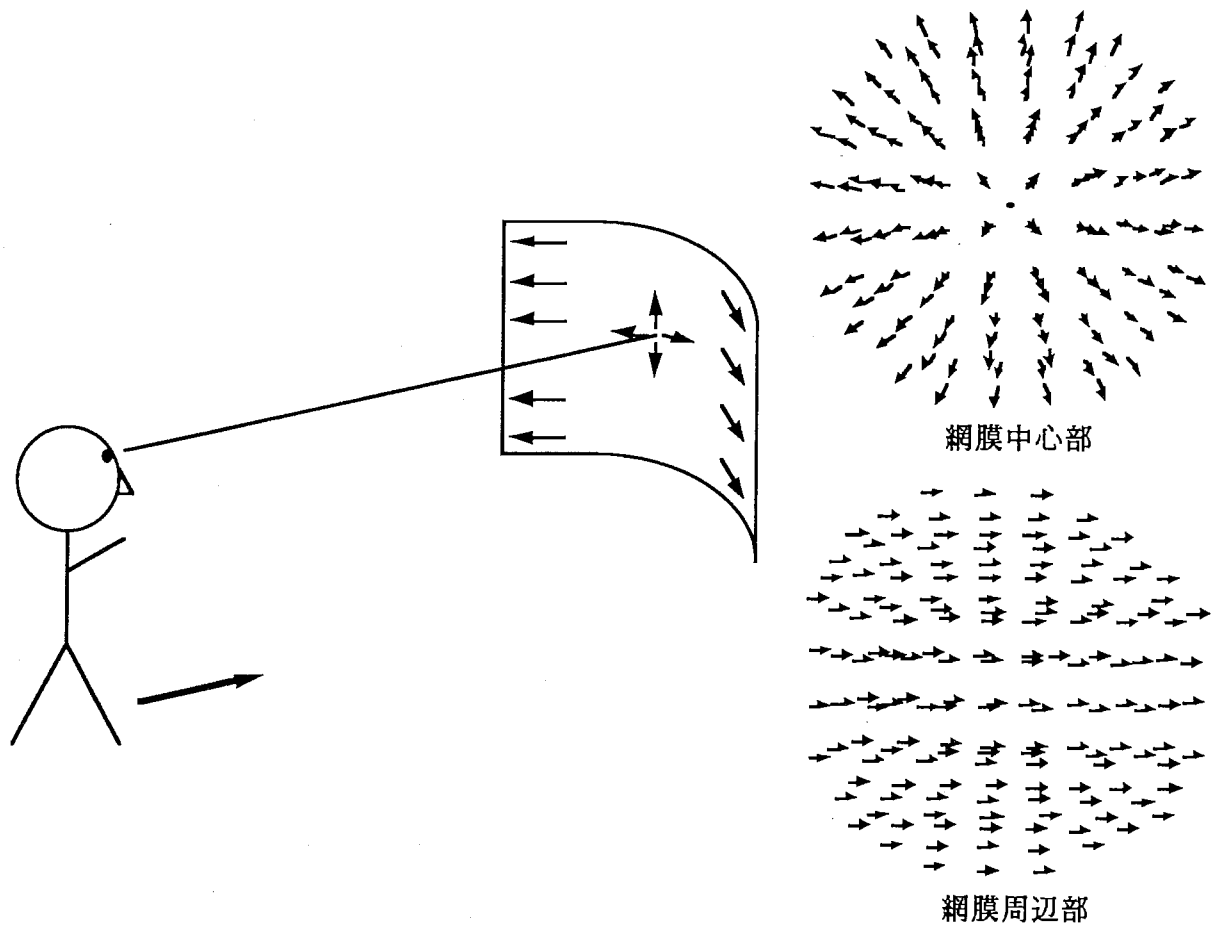


図16 前方向への直線運動に伴う視覚刺激

網膜の中心部に視覚刺激が呈示された場合には、垂直軸のまわりの視覚誘導自己回転運動感覚とは異なって周辺部の寄与が少なく、中心窩の近傍が優位性を持っており図17に示すように視野の大きさが10度以上あれば前後方向への十分な自己直線運動の感覚が生起される^{14, 15)}。又、図18に示すように拡大している刺激の手前に透明の静止刺激を呈示しても視覚誘導自己運動感覚は影響を受けないが、拡大している刺激の背景に透明の静止刺激を呈示すると視覚誘導自己運動感覚が抑制される¹⁶⁾。すなわち、前方向への運動に対する視覚誘導自己運動感覚においては垂直軸のまわりの回転の場合における場合と異なって周辺部の優位性はみられないが、背景の優位性がみられる。

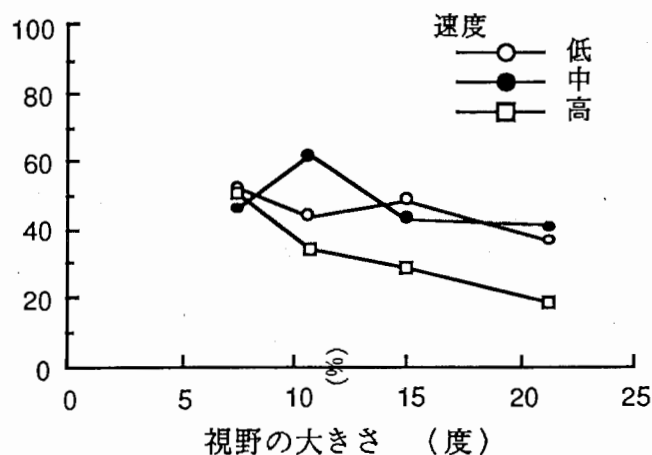


図 17 前方向の視覚誘導自己運動感覚への視野の大きさの効果
[Anderson et al.,1985]

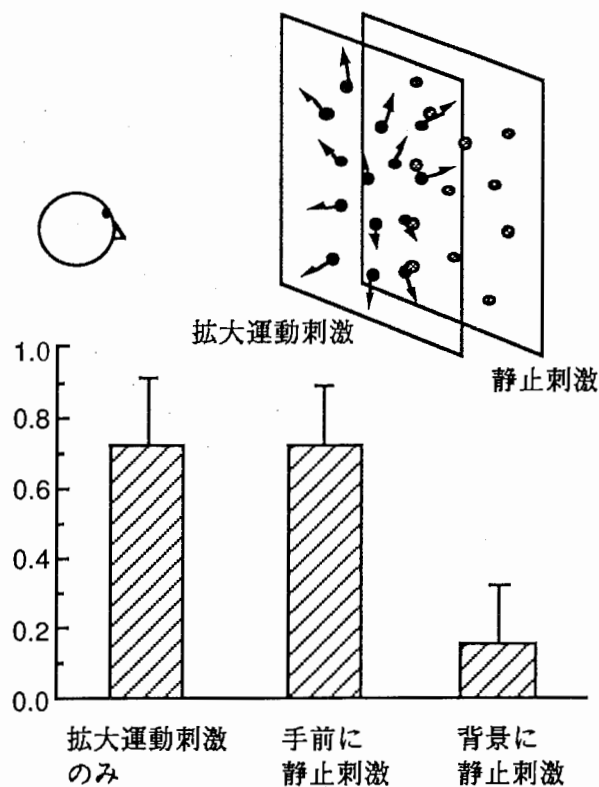


図 18 前方向の視覚誘導自己運動感覚への奥行きの効果
[Ohmi et al.,1988]

網膜の周辺部のみに視覚刺激が呈示された場合には拡大の中心を含まないから、自己の運動と逆方向に流れるトンネルの内部のパターンのような刺激が与えられる。網膜の周辺部のみを刺激すると前後方向のみならず上下方向についても自己直線運動の感覚が生起され、この場合には周辺部の優位性がみられる^{17, 18)}。又、周辺部のみに視覚刺激が呈示された場合においても自己直線運動の感覚に対する背景の優位性がみられる¹⁹⁾。

6. おわりに

視覚誘導自己運動感覚の生起は普遍的な原理に基づいているように思える。自己運動の方向や視覚刺激の網膜上の呈示部位にかかわらず、視覚誘導自己運動は背景として知覚される視覚刺激によって引き起こされる。背景が静止していれば自己運動が感覚されず、背景が運動していればそれに応じた自己運動が感覚される。この単純な原理は又、理にかなったものでもある。我々が認識しようとする外界は対象と背景からなっている。外界の座標系において対象は我々と独立に運動するので、網膜の座標系において対象が動いて見えた時には、対象が動いた場合と、我々が動いた場合の両方の可能性がある。これに対して、外界の座標系において背景は常に不動であるから、網膜の座標系において背景が動いて見えるのは、我々が動いた場合のみである。したがって自己運動の知覚のために背景に関する情報を使うのは最も合理的な判断である。この自己運動感覚の原理は又、臨場感に富んだディスプレイシステムを合理的に設計するための基本ともなると考えられる。

引用文献

- 1) T. Brandt, J. Dichgans and W. Büchele: "Motion habituation: Inverted self-motion perception and optokinetic after-nystagmus," *Exp. Brain Res.*, **21** (1974) 337-352
- 2) B. De Graaf, A. H. Wertheim, W. Bles and J. Kremers: "Angular velocity, not temporal frequency determines circular vection," *Vision Res.*, **30** (1990) 637-646
- 3) G. A. Melcher and V. Henn: "The latency of circular vection during different accelerations of the optokinetic stimulus," *Perception & Psychophysics*, **30** (1981) 552-556
- 4) R. B. Post, C. S. Rodemer, J. Dichgans and H. W. Leibowitz: "Dynamic orientation responses are independent of refractive error," *Annual Meeting Abstract Issue*, Sarasota (1979), *Invest. Ophthalmol.*, **18**, Suppl. (1979) pp. 40-41
- 5) T. Brandt, J. Dichgans and E. Koexig: "Differential effects of central versus peripheral vision on egocentric and exocentric motion perception," *Exp. Brain Res.*, **16** (1973) 476-491
- 6) R. B. Post: "Circular vection is independent of stimulus eccentricity," *Perception*, **17** (1988) 737-744
- 7) T. Brandt, E. R. Wist and J. Dichgans: "Foreground and background in dynamic spatial orientation," *Perception & Psychophysics*, **17** (1975) 497-503
- 8) M. Ohmi, I. P. Howard and J. P. Landolt: "Circular vection as a function of foreground-background relationships," *Perception*, **16** (1987) 17-22.
- 9) I. P. Howard and T. Heckmann: "Circular vection as a function of the relative sizes, distances, and positions of two competing visual displays," *Perception*, **18** (1989) 657-665
- 10) J. Dichgans, R. Held, L. R. Young and T. Brandt: "Moving visual scenes influence the apparent direction of gravity," *Science*, **178** (1972) 1217-119
- 11) R. Held, J. Dichgans and J. Bauer: "Characteristics of moving visual scenes influencing spatial orientation," *Vision Res.*, **15** (1975) 357-365
- 12) L. R. Young, C. M. Oman and J. M. Dichgans: "Influence of head orientation on visually induced pitch and roll sensation," *Aviat. Space Environ. Med.*, **46** (1975) 264-268
- 13) I. P. Howard, B. Cheung and J. Landolt: "Influence of vection axis and body posture on visually-induced self-rotation and tilt," *Motion Cues in Flight Simulation and Simular Induced Sickness* (Advisory Group for Aerospace Research & Development Symposium Brussels, 1987) pp. 15-1-15-8
- 14) G. J. Andersen and B. P. Dyre: "Spatial orientation from optic flow in the central visual field," *Perception & Psychophysics*, **45** (1989) 453-458
- 15) G. J. Anderson and M. L. Braunstein: "Induced self-motion in central vision," *J. Exp. Psychology*, **11** (1985) 122-132
- 16) M. Ohmi and I. P. Howard: "Effect of stationary objects on illusory forward motion induced by a looming display," *Perception*, **17** (1988) 5-12
- 17) A. Berthoz, B. Pavard and L. R. Young: "Perception of linear horizontal self-motion induced by peripheral vision (linear vection): Basic characteristics and visual-vestibular interactions," *Exp. Brain Res.*, **23** (1975) 471-489
- 18) G. Johansson: "Studies on visual perception of locomotion," *Perception*, **6** (1977) 365-376
- 19) A. Delorme and C. Martin: "Roles of retinal periphery and depth periphery in linear vection and visual control of standing in humans," *Can. J. Psychology*, **40** (1986) 176-187