

選手の素早い反応を実現する超短潜時の 視覚運動処理系の特性

大阪大学大学院 門 田 浩 二
(共同研究者) 同 木 下 博

Characteristics of Visuomotor System Generating a Quick Response to Visual Motion

by

Koji Kadota, Hiroshi Kinoshita
*Department of Health and Sport Sciences,
Graduate School of Medicine, Osaka University*

ABSTRACT

Despite our body will not stay stable because there are various internal and/or external fluctuation, we can perform several physical activities with higher accuracy. This would imply that our motor system is equipped with some mechanism for compensating these perturbations automatically. Recently, several visuomotor studies demonstrated that visual background motion during target reaching induces a reflexive manual response with ultra-short latency (manual following response). Although the function is still unclear, this is assumed to be a candidate of automatic compensating system for the motor error caused by body fluctuation because visual background motion varied according to the self (body) motion in the real world.

To make a better understanding of motor-error compensation mechanism in sport, we examined the adaptive inhibition of the quick visuomotor response which occurs when the response was evoked iteratively. In a first experiment, participants required correctly reaching to visual target represented on the screen (240 trials) , and were perturbed by the visual background motion which would evoke a quick response of

reaching arm. In next experiment, the participants were asked to perform a visual-motion discrimination-reaction task which using visual background motion (120 trials), following reaching task (60 trials). And then, they asked to perform additional reaching task (60 trials). The changes in the amplitudes of manual response throughout each experiment were compared. In the result, the mean amplitude was significantly decreased with the repetition of reaching in the first experiment, but not in the second experiment. The results obviously suggested that the frequency of exposure to the background visual motion is not a determinative factor for the inhibition of the response amplitude. Rather, top-down suppression by higher brain area might be responsible for the amplitude inhibition.

要 旨

スポーツにおいて重要と考えられる素早い運動応答の制御特性を理解するために、到達運動中の視野背景の運動が誘発する超短潜時の運動応答が示す抑制現象の原因を、心理物理実験により検討した。まず被験者は60回の到達運動を4セット行い、運動中に視野背景を移動させ運動応答を誘発した(実験1)。すると、セットの反復に伴い運動応答の振幅は有意に減少した。次に全く同じ到達運動を1セット行った後、視野背景の移動方向をボタン押しで回答する選択反応課題を60回2セット、最後に到達運動を1セット行った(実験2)。その結果、被験者は実験1と全く同じ視覚刺激の量に暴露されたにも関わらず、運動応答の振幅は変化しなかった。つまり、この運動応答の抑制は視覚刺激に対する暴露量ではなく、運動応答の生成回数が強く影響することが明らかとなった。これら結果から、運動生成系やより高次の処理系がこの応答抑制の主要な座である可能性が示唆された。

諸 言

たとえ随意的な運動中であっても、視覚や体性感覚、前庭器官などといった感覚受容器から

取り込まれた情報は行為者の意図を介さずに筋活動を誘発し、身体運動に影響を与える。からだの動きの多くは感覚情報から直接的に作り出されているのである。このような潜在的・反射的な運動応答の中には、意図的・随意的な運動応答に比べ短い潜時で引き起こされるものも多く、環境の変動に対する素早い修正に貢献していると考えられている^{1,2)}。つまり、特定の運動課題を成功させるためには、行為者自身の意図的・随意的な制御だけではなく、意識には上らない潜在的な運動応答を、課題の要求や環境に応じて適切に調節・修正する必要がある。特に様々な感覚モダリティの中でも、視覚から得られる情報は周辺環境の変化を検出するための主要な情報源になる。視覚的に得られた情報を利用し、素早く運動パターンを生成・修正する能力は身体活動の成否を分ける重要な要因であり、スポーツ現場のように変化の激しい環境下では、修正動作の生成速度がパフォーマンスを大きく左右することは言うまでもない³⁾。

最近の感覚運動制御に関する研究では、到達運動中に到達目標や視野背景を移動させると、約120～140msという極めて短い潜時で潜在的な運動応答が到達腕に誘発されることが明らかとなり注目を集めている^{4,5,6,7)}。これは視覚刺激に

対する随意的な反応潜時と比較しても短く、特に視野背景運動から運動応答が生成される系は、視覚情報から運動生成に至る処理系の中でも最も高速のものの一つである。この応答は外部環境や姿勢動揺などによって生ずる変化をいち早く捉え、それに対する修正動作を生成するために貢献していると考えられている。10数ミリ秒の反応の遅れでも多大な影響を受けるスポーツ動作においては、この応答の生成能力がパフォーマンスの成否に大きく影響する可能性は極めて高いことが予想される。そこで本研究では、この運動応答を用いて、スポーツ経験者における視覚から潜在的かつ高速の感覚運動応答を生成する視覚運動処理系の特性の理解を深めることを目的とした。ここではその第一歩として、この応答が示す短期的な適応現象に着目した。この運動応答は繰り返し誘発されると応答の大きさ（振幅）が抑制されることが知られている⁸⁾。この抑制現象が視覚刺激に対する暴露量で決まるのか、もしくは課題の要求に応じた機能的変化であるのかを、2種類の心理物理実験によって検討した。

1. 方法

1.1 被験者および装置

スポーツ経験を持つ7名の被験者（男性5、女性2名、23～39才）が実験に参加した。全員が右利きであり、視覚および運動機能の異常や関連疾病へのり患歴はなかった。実験は全て準暗室で行った。被験者は視覚刺激が呈示されるスクリーンの前に座り、眼球とスクリーンの距離が35 cmになるようにあご台によって頭部を固定した状態で課題を行った（図1）。Matlab (MathWorks社)およびCogent Graphics (Laboratory of Neurobiology, UCL) によって作成した視覚刺激を、DLPプロジェクタ (Pro8500, VeiwSonic社) によってバックプロジェクションスクリーンの



図1 実験セットアップ

背後から120Hzで投影した。この際、刺激提示タイミングをスクリーンに貼付した光ダイオードで検出し、運動データと同期させて記録した。同時に被験者の手元に置かれたボタンの開閉も同期させて記録した。これらのアナログ信号は2kHzでAD変換しPCに保存した。

被験者の右手示指近位部に反射マーカを張り付け、その位置を赤外線反射カメラ (Oqus300, Qualysis社) によって500Hzで記録した。得られた位置データから、4次バターワースフィルタ（双方向）によって20Hz以上の高周波成分を遮断することで平滑化した後、数値微分によって速度および加速度を算出した。

視覚刺激の呈示サイズは幅70cm、高さ53cm（視野角90度および75度）であった（図2）。視野全体に呈示された正弦波グレーティング（空間周波数0.05c/deg）の中央部にターゲット（白色円盤、3cm）を呈示した。グレーティングモーションとターゲットの干渉を防ぐために、視野中央部に垂直方向5°幅のグレーのバンドを表示し、グレーティングをマスクした。

1.2 手続き

実験1：到達運動課題

被験者は手元のボタンを右示指で押したままターゲットを固視した。ビープ音が呈示された

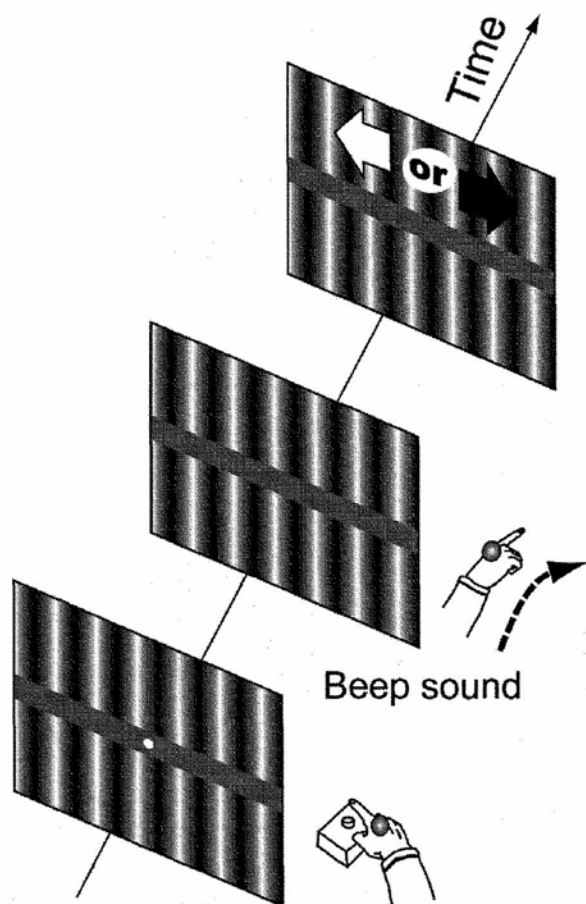


図2 到達運動実験の刺激

ら動作を開始し、右示指の指先でターゲットに触れる。ボタンが開放された約 50ms 後に左右どちらかの方向に視野背景のグレーティングが運動（時間周波数 9.0Hz）を開始するが、被験者にはそれを無視して到達運動を継続するように求めた。60 試行を 1 セットとし、セット間に短い休憩をはさみながら連続 4 セットを行い、視覚運動によって誘発された腕運動の大きさの変化を検討した。視覚刺激の運動方向は左右 30 回ずつであり、それぞれが乱順で提示された。

実験 2：反応時間課題

被験者は実験 1 と同様の到達運動課題を 1 セット（60 試行）行った後、視覚刺激の運動方向を弁別し随意的に反応する課題を 2 セット（120 試行）行った。この課題に利用された刺激は到達

運動課題と全く同じものであった。まず、被験者はターゲットを固視したまま視覚刺激の運動開始を待つ。運動が開始し刺激の動く方向を弁別できたら、即座に手元の 2 つのボタンを押して刺激の運動方向を回答するように求めた。その後、再び 1 セット目と同様の到達運動課題を行った。つまり、視覚運動に対する暴露量は実験 1 と全く同じであるが、2 セット目と 3 セット目に行う運動課題が異なるような条件を設定した。1 セット目と 4 セット目の運動応答の差を実験 1 の結果と比較することで、実験 1 で認められた応答の低下が単に刺激に対する暴露によって生じたものかどうかを検討した。

1.3 運動応答の定量化

視覚運動刺激に対する腕運動応答の大きさを計測した到達運動腕の軌跡（図 3A）から、以下の手続きによって定量化した。まず、運動軌跡のデータを視覚刺激の条件（右移動・左移動）ごとに分け、視野背景の運動開始時点を時間 0 として整列した。その後、条件ごとの加速度の平均プロファイルを算出した（図 3B）。視覚運動刺激と同様の方向（X 軸）における加速度成分を、条件間の差分をとることで抽出し、反射的な応答の成分と見なせる 80-160ms 間の平均値を求めることで、運動応答の大きさを定量化した（図 3C）。視覚刺激は刺激の運動方向に一致した短潜時（約 100ms）の腕運動応答を誘発していた。この潜時は従来研究で報告されているものとはほぼ一致している^{5,6,7)}。

3. 結果

実験 1

繰り返しのある分散分析の結果、この運動応答の大きさは、セットを重ねるごとに低下する傾向が認められた（ $p = .0343$, 図 4）。特に 1 セット目から 2 セット目で顕著な応答の低下（約 70%）

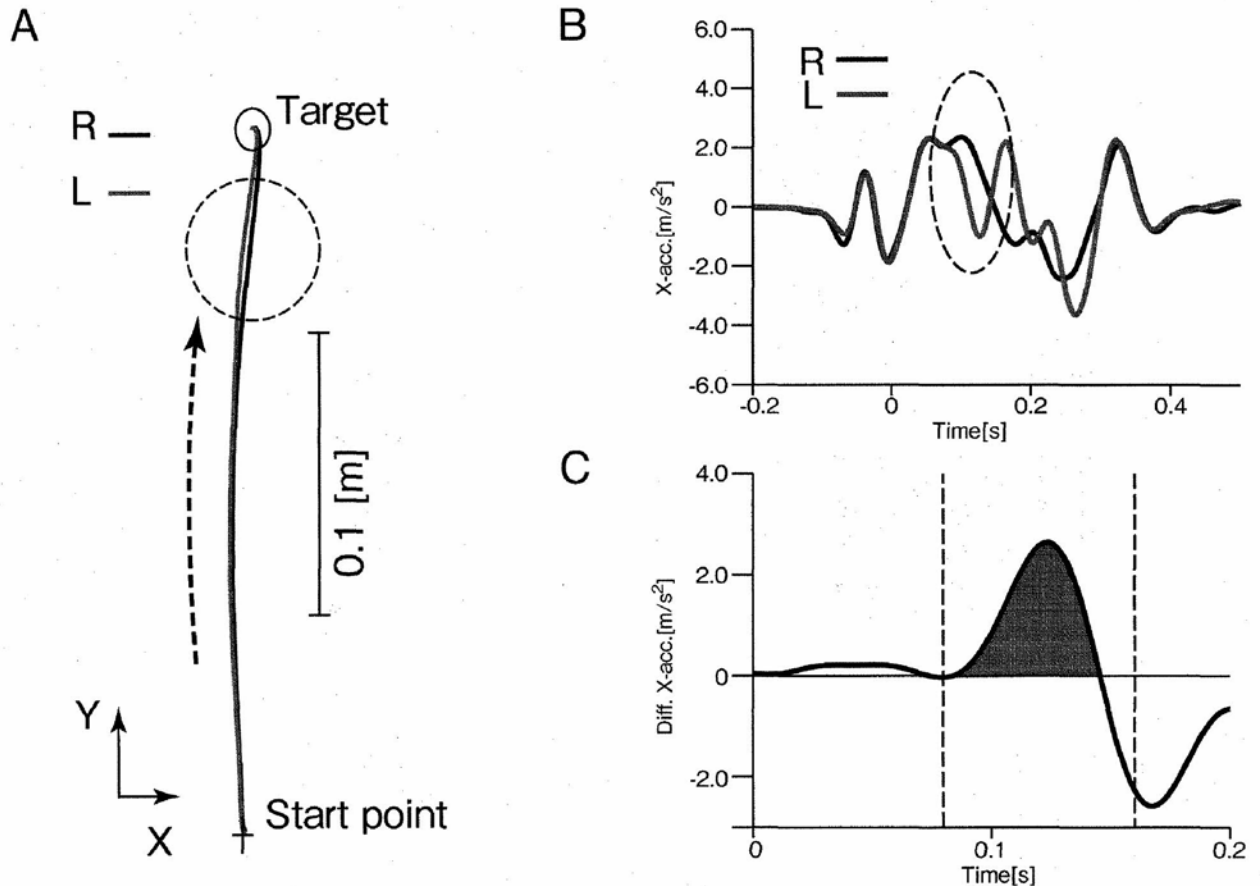


図3 1名の典型的な被験者における腕運動のパターン. A. 水平面 (XY平面) 上における到達腕の軌跡. 黒, グレーの線はそれぞれ視野背景が右, 左に移動した条件における軌跡を示す. B. 視野背景の移動方向 (X軸) における加速度の時系列プロット. データは各条件の平均であり, 視野背景が運動を開始した時間を0として整列した. C. 条件ごと (視野運動方向が右および左) の加速度プロファイルの差分. 破線の間の区間 (視野背景移動開始から80~160ms) の時間積分値を, 短潜時の運動応答の振幅とした.

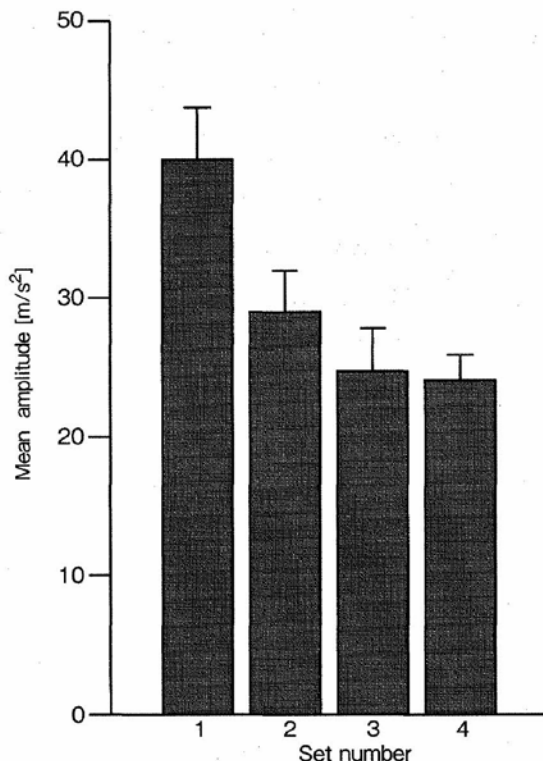


図4 実験1における各セットの応答振幅の変化 (被験者間平均). 誤差線は標準誤差を示す.

が認められた. これは先行研究の報告と一致する⁸⁾. この課題の条件では, 視覚運動により誘発される応答は到達運動の最終位置の精度を低下させるため, 運動応答は機能的でなく, むしろ外乱として見なすことができる. つまり, 繰り返しによる応答の減少は運動の精度を保つために抑制された可能性も否めない. 他方, 視覚運動刺激への連続的な暴露が視覚情報の処理系自体の疲労や馴化を引き起こし, 応答が低下した可能性もある⁹⁾. そこで, この可能性を実験2において検証した.

実験2

この条件において被験者の網膜に与えられる視覚運動刺激の量は実験1と全く同じである. 異

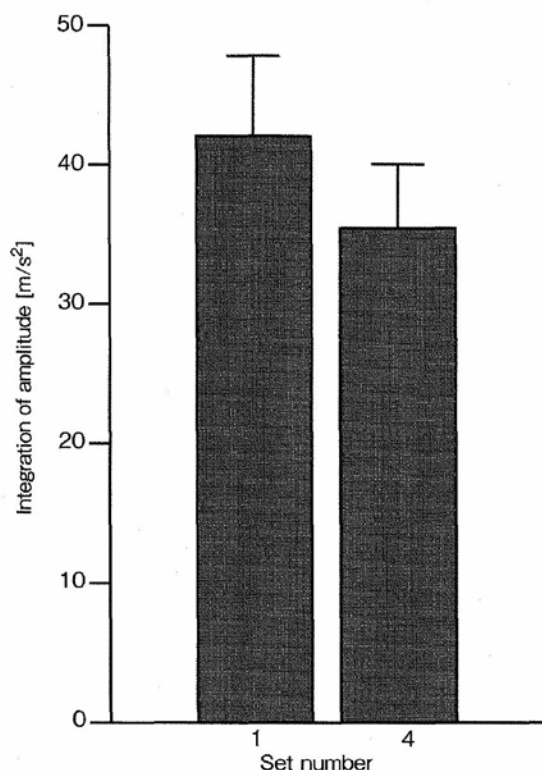


図5 実験2における1, 4セットの応答振幅の変化 (被験者間平均)。誤差線は標準誤差を示す

なるのは到達運動を行った回数、つまり腕運動応答が誘発された回数である。したがって、この条件においても実験1と同様の応答抑制が認められれば、網膜に与えられた視覚運動刺激の量が、この腕運動応答の抑制の原因と考えられる。しかしながら、この条件では運動応答に低下傾向が認められたものの、その変化は非有意であり、実験1と比較しても僅かな低下に留まった(図5)。つまり、全く同じ視覚刺激に対して意図的に反応する課題を行っても、到達運動中の視覚運動に対する応答の適応は同じにはならない。このことは、運動応答の変化が刺激の暴露量だけでは決まらないことを意味している。したがって、単に視覚運動処理系によるボトムアップの抑制が原因ではなく、より高次の処理系からのトップダウンによる応答のゲイン調節が存在している可能性が示唆された。

4. 考 察

本研究の結果は、到達運動中の視野背景の移動

が引き起こす反射的・短潜時の運動応答が、課題要請に応じて合目的的に調節される可能性を示唆している。このような課題に応じた反射ゲインの調整は、これまでも伸張反射や姿勢反射などで報告されている^{11, 12)}。また本実験と同様の反射的・短潜時の運動応答においても、いくつかの研究で合目的なゲイン調節の例が報告されているが^{7, 9, 10)}、感覚受容器(ここでは視運動処理系)の馴化との関連性を検討した報告はなされていなかった。他方、視覚運動に対する知覚に関しては、視覚的な運動に連続暴露されると、それを処理するための神経系が短期適応を示し、運動視知覚の様相を変化させることが知られている⁹⁾。これは視覚運動刺激が引き起こす適応と考えられる。本実験においても被験者は実験1、実験2ともに240回という膨大な数の刺激に反復暴露されているため、同様の馴化適応が認められることも予想できた。しかしながら、この予想に反して、実験2では運動応答の振幅に有意な低下は認められなかった。このことは、この運動応答を生成する処理系と視覚運動の知覚を担う処理系が、少なくとも部分的に異なる可能性を示していると考えられる¹³⁾。

Gomi ら (2006) は様々な種類(時空間周波数)の視覚運動刺激に対する「知覚的」な感度と、本実験と同様の腕運動応答振幅の違いを比較検討している¹³⁾。その結果、知覚と運動の感度の分布が大きく異なることから、全く同じ視覚運動刺激が網膜に与えられた場合においても、その後の処理が知覚と運動で異なる可能性が高いことを示した。これに対して、本実験の結果では視覚刺激への暴露量が全く同じであっても、課題が異なると運動応答の振幅の変化量が異なっていた。この結果は Gomi ら (2006) が指摘したような同一の視覚運動刺激に対する知覚処理系と運動処理系の分離が、課題実行時において既に生じている可能性を示唆するものと考えられ

る。つまり、課題が違えばたとえ同じ刺激が与えられたとしても、その処理のために動員される系が異なるのかもしれない。もしそうであれば、スポーツ現場において良く見られる「眼を慣らす」という行為、つまりボールの動きや相手選手の動きを傍から見ることで、その後のパフォーマンスを改善しようとしても、実際に自分自身がその動作を行う場合とは異なる情報処理系が利用されることになり、目的とした効果は得られない可能性もある。この点は現場での検証実験も含め、さらに検討が必要であろう。

実環境下では、視野背景運動は主に眼球運動と自己運動によって生じる。これに起因する網膜像のブレは知覚表象をゆがめることになる。そこで視覚情報の処理系がそのブレをキャンセルすることで最終的に意識に上る知覚の安定化が図られている。これに対して、到達運動の場合には状況が大きく異なる。動作中に生ずる自己運動は身体運動のノイズとなるため、動作の精度を維持するためには、視野背景運動の情報を積極的に利用して自己運動が引き起こす運動誤差をキャンセルする必要がある。このような運動と知覚の機能的側面の違いからすると、両者が異なる機構によってゲインが調節されていることは、生体にとっては妥当なのかもしれない。

スポーツ選手の感覚刺激に対する反応の早さの評価には、ボタン押しなどの反応時間課題が利用されることが多い。これまでに、スポーツ選手を対象とした非常に多くの知覚反応実験が行われており、一般人と比較してスポーツ選手の反応潜時の短さや正答率の高さが示されてきている。また、これらの指標が直接スポーツパフォーマンスに影響を与えるという主張も多い。しかしながら、知覚認知と運動の潜在的な修正のための情報処理が異なっているということは、このような刺激の知覚を前提としている反応時間課題では、動作中の素早い運動応答の能力を

捉えきれていない可能性を強く示唆する¹⁴⁾。スポーツ選手の反応の早さをより正確かつ直接的に計測するためには、本実験のようなオンライン修正を含んだ課題を利用することも必要であろう。本実験で観測したような、到達中の視野背景運動が引き起こす運動応答は *manual following response* (MFR) と呼ばれている⁵⁾。この応答を引き起こしているのは、主に視覚刺激に含まれる一次運動（輝度の変化によって生ずる視覚運動）の情報だと考えられているが、その検出には単純なフラッシュ刺激（刺激の出現だけを検出する）とは異なり、網膜上の一定の範囲内の情報を統合するためのより高次の情報処理が必要である。それにも関わらず、MFR の応答潜時は約 120ms と極めて短い⁶⁾。このことは、脳神経系における比較的単純且つ特殊な系によってこの応答が生成されていることを示唆している⁵⁾。前述のように、高い時間圧の下で運動を行うスポーツにとって、この系の処理能力は極めて重要と考えられるが、応答特性の個人差の詳細やトレーニングによる改善の可能性、発達段階における応答特性などは未だに調べられていない。視覚から運動に至るパフォーマンスの基盤となる部分であることからしても、早急な研究の推進が必要だと考えられる。

6. まとめ

本実験の結果から、視野背景運動が引き起こす運動応答の抑制は、視覚刺激に対する暴露量ではなく、運動応答の生成回数が強く影響することが明らかとなった。この抑制は単に視覚情報処理系の短期適応に起因するのではなく、運動生成系もしくはより高次のトップダウンによるゲイン調節による可能性が高い。両者の関係性を整理するために、文脈に応じたゲイン調節の特性を整理すると同時に、経頭蓋磁気刺激などを利用した脳神経系への直接的な介入を行い、

この応答生成に関する神経基盤を解明していく必要がある。

文 献

- 1) Franklin, D.W. and Wolpert, D.M., Computational mechanisms of sensorimotor control. *Neuron*, 72 (3): 425-42(2011)
- 2) Gomi, H. Implicit online corrections of reaching movements. *Current Opinion in Neurobiology*, 18 (6): 558-564(2008)
- 3) 潜在的な視覚運動制御からみたスポーツ動作. 門田浩二, スポーツ心理学研究, 37 (2): 123-131, (2010)
- 4) Prablanc, C. and Martin, O., Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *Journal of Neurophysiology*, 67 (2): 455-469(1992)
- 5) Saijo, N., Murakami, I., Nishida, S., and Gomi, H., Large-field visual motion directly induces an involuntary rapid manual following response. *The Journal of Neuroscience*, 25 (20): 4941-4951(2005)
- 6) Kadota, K. and Gomi, H., Implicit visuomotor processing for quick online reactions is robust against aging. *The Journal of Neuroscience*, 30(1): 205-209(2010)
- 7) Abekawa, N. and Gomi, H., Spatial coincidence of intentional actions modulates an implicit visuomotor control. *Journal of Neurophysiology*, 103(5): 2717-2727(2010)
- 8) Gomi, H. and Kadota, K., Modulation difference of on-line quick manual responses to target-jump and background visual motion. Proceeding of the 16th Annual Meeting of the Neural Control of Movement Society. (2006)
- 9) Fang, F., Murray, S.O., Kersten, D., and He, S.J., Orientation-tuned FMRI adaptation in human visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 94 (6): 4188-95 (2005)
- 10) Kadota, K. and Gomi, H., Posture-dependent gain modulation of the manual following response. *Neuroscience Research*, 61: S241(2008)
- 11) Nashner, L.M. and Cordo, P.J., Relation of automatic postural responses and reaction-time voluntary movements of human leg muscles. *Experimental Brain Research*, 43(3-4): 395-405(1981)
- 12) Kimura, T. and Gomi, H., Temporal development of anticipatory reflex modulation to dynamical interactions during arm movement. *Journal of Neurophysiology*, 102 (4): 2220-2231 (2009)
- 13) Gomi, H., Abekawa, N., and Nishida, S., Spatiotemporal tuning of rapid interactions between visual-motion analysis and reaching movement. *The Journal of Neuroscience*, 26 (20): 5301-5308(2006)