

## 視覚行動のサブシステム：Optic flow をめぐって

本田 仁 視

新潟大学 人文学部 心理学研究室

〒950-2181 新潟市五十嵐二の町 8050

### 1. 視覚行動とサブシステム

一般に視覚の役割は、外界の正確な視覚表象（視覚イメージ）をわれわれに与えることであると考えられる。しかしそれは、高度の視覚系を有する動物にはあてはまるが、動物界全体をながめまわした場合、必ずしもそうとは言えない。

眼は光を感受する器官が発達したものであり、その初期の働きは、たとえば回避・接近のような行動を導くことにあった。このような行動の喚起にあつては、外界の対象物の形や色が明確に知覚される必要はない。すなわち、普通の意味での“見る”働きを必要としない。

形や色の明確な知覚を必要としない視覚行動は、われわれ人間にも多様な形でみられる（ここでは、随意的か非随意的かを問わず、視覚によって喚起される有機体の総体的行動 [molar behavior] をさして視覚行動と呼ぶ）。たとえば、周辺視野に突然何かがあらわれると、反射的にそれに注意が向けられ、回避行動がとられる。このような反射的な視覚性注意反応 (exogenous visual attention) に基づく行動は、対象物が何であるかを識別することなく生じる。

同様に、視覚的な位置の判断（視覚性定位）も対象物の厳密な識別を要しない。その極端な例は、同名半盲患者で報告された盲視 (blindsight) 現象や<sup>1)</sup>、視覚失認患者で報告された形態知覚と定位行動の解離現象であろう<sup>2)</sup>。これらの症例では、患者は、対象物の視覚イメージを形成できないのに、その位置を指さ

したり、適切な把握行動が可能だったと報告されている。

このように、視覚行動には、外界の明瞭な視覚イメージに基くものと、必ずしもそれを必要としないものがある。しかし、いずれにしても、その円滑な遂行は、より小さな単位のサブシステムとも言うべき処理系の働きによって支えられていると考えることができる。たとえば、ある種の視覚刺激は、瞳孔反射や水晶体調節、視運動性眼振 (optokinetic nystagmus: OKN) などをひきおこすが、これらの反応は、外界の明瞭な視覚イメージの形成を助けるために機能するサブシステムの働きと言える。一方、反射的な視覚性注意は、たとえば回避行動のような視覚行動のサブシステムとみなすことができる。

明瞭な視覚イメージの形成は、より高次が発達した視覚系においてのみ可能であるが、それが不可能な比較的下等な動物においても、様々な視覚行動が見られる。そこで視覚行動やそのサブシステムについて考えるにあたっては、系統発生的、個体発生的な発達の観点が重要となる。その例として、次に optic flow に対して生じる動眼反応の問題をとりあげる。

### 2. OKN の非対称性

Optic flow は、われわれ自身の頭部運動や身体運動によってもたらされる広範囲な視野運動である。その運動パターンは、身体の運動方向に加えて、眼球の運動、および広く動物一般を考えれば、頭部上での眼球の位置（す

なわち、両眼が頭部の前面に位置しているか、側方に位置しているか)によって決定される。

Optic flow 刺激によって生じる反応のなかでも、OKN はもっともよく知られている。これは一定方向 (たとえば水平方向) に動く optic flow 刺激によって生じる反射性の眼球運動反応であり、刺激の運動方向に一致したゆっくりした眼球運動 (slow phase) とその反対方向へのサッケード状のすばやい運動 (quick phase) の繰り返しからなるリズムカルな眼球運動である。その役割は、外界の像を網膜上で安定させることにあり (中心窩に視対象を結像させるためではない)、ネコやサルはもちろん、サカナやウサギなど多種の動物で観察される。OKN は周辺視野刺激によっても誘発されるので、必ずしも刺激が明瞭に知覚される必要はないと考えられる。

ウサギなどのように眼が頭部の側方に位置している側方眼の動物 (lateral-eyed animals) では、OKN の非対称性と呼ばれる現象がみられる<sup>3,4)</sup>。すなわち、これらの動物では、optic flow 状の刺激を単眼で観察した場合、後ろから前方 (すなわち temporal-nasal 方向) に動く刺激に対しては顕著な OKN が生じるが、刺激が前から後方 (すなわち nasal-temporal 方向) に向かって動く時には、OKN は弱い。このような OKN の非対称性は、動物が移動運動する際に体験する optic flow に対する順応を反映していると説明される。ウサギが前進運動する時、かれらの各眼は、外界が後方に向かって動くのを観察する (すなわち、右眼は左から右への運動を、左眼は右から左への運動を見る)。このような外界の運動は、動物が前進運動する時に頻りに観察されるので、かれらにとってはあまり意味をもたない。このため、それを網膜上に安定させるための OKN も生じない。これに対して、後から前方に向かって動く視野運動は、(後に飛びのく時などを除けば) めったに体験されない。そのため、動物にとっては意味のある情報であり、

OKN 反応が引き起こされる。

一方、ヒトやサルのような動物では、上に述べたような OKN の非対称性は見られない<sup>5)</sup>。たとえば右眼で刺激を観察した場合、それが右方向に動いても左方向に動いても、OKN 反応は生じる。その理由は、ヒトやサルのように両眼が頭部の前面に位置している前方眼の動物 (frontal-eyed animals) では、前進運動した場合に体験される optic flow は、水平運動 (translational motion) ではなく、拡大運動 (centrifugal motion) だからである。

しかし、ヒトでも生後約3ヶ月未満の幼児では、OKN の非対称性がみられる<sup>6)</sup>。ゆえに、側方眼か前方眼かの違いが OKN の非対称性をもたらす唯一の要因ではない。もう1つの重要な要因は、網膜からの情報が、OKN の生起に直接かかわる皮質下、視蓋前域 (pretectum) の視索核 (nucleus of the optic tract: NOT) に向かう神経経路にあると言われている<sup>7)</sup>。図1に示したように、左右の NOT は、それぞれ同側の運動刺激に対してもっともよく反応する (すなわち、左側の NOT は、左方

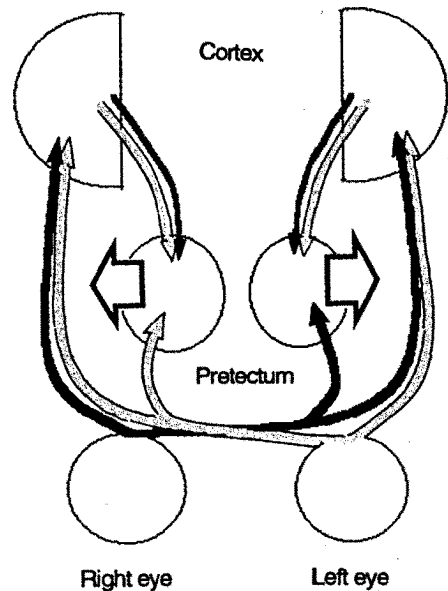


図1 OKN の生起に関わる視覚系、眼球、視蓋前域および皮質間の神経連絡を模式的に示す (文献<sup>8)</sup>にもとづいて作図)。

向への運動によく反応する)。網膜から NOT への投射はおおまかに2つの経路があり、1つは左右交差して直接 NOT に向かう交差経路であり、もう1つは外側膝状体と視覚皮質を経由して NOT へ向かう非交差経路である。

生後まもない幼児で OKN の非対称性がみられるのは、視覚皮質が未発達のために、ここを経由する非交差経路が十分に機能しないためと考えられる。たとえば、左眼を遮蔽して右眼で観察した場合、左側の NOT へは交差経路を経て直接に視覚情報が伝えられるが、右側の NOT へは、視覚皮質が未発達のために伝えられない。このため、右方向への運動刺激に対する OKN はあまり生じないと考えられる。眼が頭部の側方に位置している動物では、視覚系は完全交差に近く、また大脳皮質も発達していない。このため、OKN の非対称性が容易に引き起こされると考えられる。

以上のように、OKN の非対称性の問題は、動物の系統発生的な面と、個体発生的な面から、視覚系の発達を考えていくことによって理解できる。

### 3. 拡大・縮小する optic flow の効果

前方眼の動物は、前進運動にもなって拡大方向の optic flow を体験する。動物は後退よりも前進運動をすることがはるかに多いが、そのような生態学的特徴は視覚系にどのように反映されているのだろうか。

視覚運動の検出閾値を、拡大刺激と縮小刺激で比較した研究は多いが、その結果は一致をみていない。しかし、最近の研究は、縮小刺激の方が閾値が低いことを示している<sup>9)</sup>。これは前進運動にもなう拡大 optic flow に対して視覚系が“順応”してきたことを示しているとも解釈される。

側方眼の動物が OKN の非対称性を示すことはすでに述べたが、それと同様に、前方眼であるわれわれの場合も、拡大・縮小する刺激に対して、動眼系は異なる反応（非対称性）を示すのだろうか。最近 Miles らのグループ

は、拡大・縮小パターンに対する眼球運動を記録したところ、潜時が極めて短いパーゼンス反応が観察されたと報告している<sup>9)</sup>。そのパーゼンス反応は拡大・縮小いずれの運動パターンに対しても生じた。それゆえ、この場合は、動眼系反応の非対称性はみられなかったと言える。

Optic flow が動物の姿勢制御などに影響することは良く知られている。同様なことはヒトにおいても見られる。ある研究者は、拡大・縮小する optic flow が観察者の歩行速度に影響することを示している<sup>10)</sup>。この場合も、拡大・縮小いずれも同様に効果があり、非対称性は示されていない。

このように、拡大・縮小刺激によって誘発される反応では、側方眼の動物の OKN で示されたような顕著な非対称性はみられない。しかし、最近筆者は、視覚定位課題を用いた実験で、拡大・縮小刺激のもつ非対称的な効果を見出した。実験では図2に示したような同心円図形を背景パターンに用いた。被験者はまず背景パターンの中央に提示された注視点

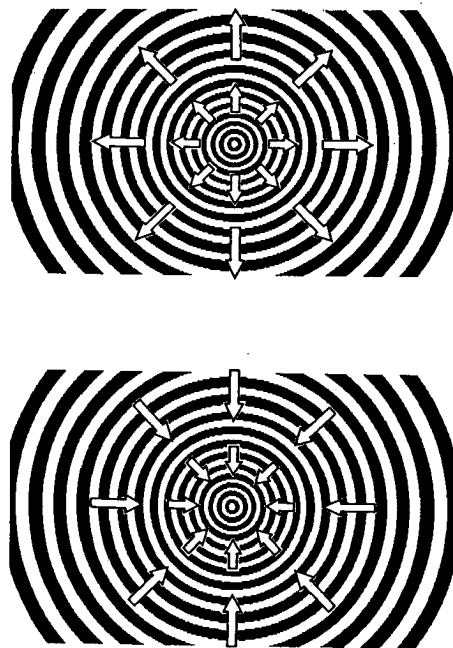


図2 実験で用いられた背景刺激パターン。矢印は運動の方向を示す。

をみつめる。注視点が消えると、背景パターンが拡大あるいは縮小方向に動いた。(この運動は、前進・後退運動にともなって体験される視野の動きをおおまかにシミュレートしたものである。運動速度は中心部で約3 deg/s、周辺部で10 deg/s。運動時間は約900 ms)背景パターンの運動開始の直前あるいは直後のさまざまな時点で、小さな光点(target)が瞬間提示(2 ms)された。その位置は、背景パターンの中心から左側あるいは右側に、3 deg ないし6 deg 離れた位置であった。最後に別の光刺激(probe)が5秒間提示され、被験者はこのprobe 刺激をtarget が見えた位置に移動することによって(調整法)、target のみかけの位置を報告した。

その結果、被験者は光点の位置を実際の位置とは違う位置に見誤ることが示された。この定位の誤りは、光点提示の後で背景パターンが動いた時のみ示された。さらに興味深いことに、その誤りは、もっぱら背景パターンが縮小運動したときに生じ、その際、光点は縮小運動の焦点(注視位置)の方向にずれた位置に定位された。

この実験は、視野の縮小運動だけが視覚定位に影響することを示している。拡大運動が効果をもたなかったのは、それが前進運動時に頻繁に体験されるために、視覚系が無視するようになったためかもしれない。実験結果をさらに確認するために、別の実験では光点を背景パターンの中央(注視位置)の上下に提示した。その結果、先の実験と同様に、背景パターンが縮小した時に顕著な定位の誤りが示された。しかも、その誤りは、光点が注視点の下方に提示された時に示された。ここで示された上下の位置による違いは、前進・後退時に体験される optic flow の上下方向の質の違い(すなわち地面と空)を反映しているのかもしれない。

このように、視野の拡大・縮小運動は、視覚系のあるレベルでは差別的に取り込まれ、他の処理系(たとえば定位系)に特異な形で効

果を及ぼしている。このような視覚処理の存在は日常体験ではあまり気づかれないが、正常な視覚情報処理を円滑に実現するために重要な役割を果たしていると考えられる。たとえば、前進移動時に体験される optic flow を、視覚系のあるレベルで必要に応じて“無視する”機構がなければ、われわれは常にそれを何か意味のあるものとして注意し、処理しなければならないだろう。もちろん、その一方で、optic flow が姿勢制御や歩行速度の調整などのために取り入れられていることは言うまでもない。

#### 4. 交差性経路(交差系)と皮質下の視覚系

先に側方眼の動物でみられる OKN の非対称性の問題について論じた際に、網膜から皮質下構造に至る交差性/非交差性の視覚経路について触れたが、この交差性/非交差性経路の違いは、その他にも視覚運動に関連した興味深い問題を内包している。そのいくつかについて紹介する。

(1) 発達的にみて、生後まもない時期では、視覚機能は nasal retina に対応する temporal 視野で優れている。つまり、赤ちゃんは光点が nasal 視野よりも temporal 視野に提示された時の方が、頻繁に眼を向けた<sup>11)</sup>。Nasal retina は交差系の視覚経路につながっている。(2) 左大脳半球に損傷をもつ赤ちゃんの左右視野に光を提示して、注視行動を観察した研究によれば、右眼で光を観察させた時は両視野の刺激に反応できたが、左眼で光を観察させると、右視野の光に反応できなかった。これは損傷視野への反応には交差系が重要であることを示唆している<sup>12)</sup>。(3) 半盲の患者の暗点に刺激を提示すると、正常視野に提示された刺激に対するサッケードが抑制された。この現象は、暗点内に提示する光刺激を、交差系につながる temporal 視野に提示した時だけ観察された<sup>13)</sup>。(4) 単眼視条件で左右両視野に刺激を同時に提示すると、サッケードは temporal 視野方向に生じやすい<sup>14)</sup>。(5) Posner 流の cost-

benefit 法による手掛かり刺激による注意の促進・抑制効果は、単眼視条件で手がかり刺激が temporal 視野に提示された時に大きい<sup>15)</sup>。

(6) 注意の復帰抑制 (inhibition of return: IOR) は、最初の刺激が temporal 視野に提示された時に強い<sup>16)</sup>。この現象は、大脳皮質があまり発達していない幼児でも見られた<sup>17)</sup>。

(1) と (2) は、交差系の方が非交差系よりも発達の早い時期に確立することを示唆している。(3) と (4) は、temporal 視野 (nasal retina) が投射する交差系は、外側膝状体に入る前に皮質下構造 (サッケードの重要な中枢である上丘など) に連絡していることを反映していると考えられる。(5) と (6) は非随意的な反射性の視覚性注意が、temporal 視野の刺激が直接投射する皮質下の注意コントロール機構の働きによることを反映していると解釈される。

ゆえに以上の知見は、眼の nasal retina (temporal 視野に対応し、交差系に直結) と反射的注意の中枢と考えられる皮質下部位の強い結合を示唆している。反射的な視覚性注意は、視覚行動を支える重要なサブシステムの一つと考えることができる。脳損傷患者を対象とした神経心理学研究や、新生児を対象とした実験的発達心理学研究は、この領域での新たな知見を提出するものとして期待される。

## 5. まとめ

視覚の第1の機能は、外界の明瞭な視覚イメージの形成にあるが、視覚行動は、必ずしも明瞭な視覚イメージの形成に依存しない。視覚行動の円滑な遂行は、サブシステムとも呼ぶべき様々な処理系によって支えられている。これらのサブシステムの働きを理解するには、系統発生的・個体発生的な発達の観点が必要である。その例として optic flow に対する動眼系反応や知覚反応をとりあげた。これらの反応は動物の種による違いはあるものの、動物が移動運動時に体験する optic flow に

対する順応過程を反映しているらしい。そこで示された optic flow の差別的な処理過程は、適切な視覚行動を導くための基礎となると考えられる。反射的な視覚性注意も視覚行動の基礎にあるサブシステムとの1つとしてとらえることができるが、その働きを支える特異な視覚経路の存在がいくつかの研究によって示唆されている。

## 文 献

- 1) L. Weiskrantz: *Blindsight: A case study and implications*. Oxford University Press, Oxford, 1986.
- 2) M. A. Goodale, A. D. Milner, L. S. Jakobson and D. P. Carey: A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature*, 349, 154-156, 1991.
- 3) E. S. Tauber and A. Atkin: Optomotor responses to monocular stimulation: Relation to visual system organization. *Science*, 160, 1365-1367, 1968.
- 4) H. Collewijn: *The oculomotor system of the rabbit and its plasticity*. Springer-Verlag, New York, 1981.
- 5) R. J. Krauzlis: The visual drive for smooth eye movements. *A. T. Smith and R. J. Snowden (eds): Visual detection of motion*. Academic Press, New York, 437-473, 1994.
- 6) J. Atkinson and O. Braddick: Development of optokinetic nystagmus in infants: An indicator of cortical binocularity? *D. F. Fisher, R. A. Monty and J. W. Senders (eds): Eye movements: Cognition and visual perception*. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey, 53-64, 1981.
- 7) K. P. Hoffman: Control of the optokinetic reflex by the nucleus of the optic tract in the cat. *A. Hein and M. Jeannerod (eds): Spatially oriented behavior*. Springer-Verlag, New York, 135-153, 1983.
- 8) M. Edwards and D. R. Badcock: Asymmetries in the sensitivity to motion in depth: A centripetal bias. *Perception*, 22, 1013-1023, 1993.
- 9) C. Busetini, G. S. Masson and F. A. Miles: Radial optic flow induces vergence eye movements with ultra-short latencies. *Nature*, 390, 512-515, 1997.
- 10) T. Prokop, M. Schubert and W. Berger: Visual influence on human locomotion: Modulation to changes in optic flow. *Experimental Brain Research*, 114, 63-70, 1997.
- 11) T. L. Lewis and D. Maurer: The development of the temporal and nasal visual fields during infancy. *Vision*

- Research*, 32, 903-911, 1992.
- 12) O. Braddick, J. Atkinson, B. Hood, W. Harkness, G. Jackson and F. Vargha-Khadem: Possible blindsight in infants lacking one cerebral hemisphere. *Nature*, 360, 461-463, 1992.
  - 13) R. Rafal, J. Smith, J. Krantz, A. Cohen and C. Brennan: Extrageniculate vision in hemianopic humans: Saccade inhibition by signals in the blind field. *Science*, 250, 118-121, 1990.
  - 14) M. I. Posner and Y. Cohen: Attention and the control of movements. *G. E. Stelmach and J. Requin (eds): Tutorials in motor behavior*. North-Holland, Amsterdam, 243-258, 1980.
  - 15) R. Rafal, A. Henik and J. Smith: Extrageniculate contribution to reflex visual orienting in normal humans: A temporal hemifield advantage. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3, 322-328, 1991.
  - 16) R. Rafal, P. Calabresi, C. Brennan and T. Sciolto: Saccade preparation inhibits reorienting to recently attended locations. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15, 673-685, 1989.
  - 17) F. Simion, E. Valenza, C. Umiltà and B. Dalla-Barba: Inhibition of return in newborns is temporo-nasal asymmetrical. *Infant Behavior and Development*, 18, 189-194, 1995.