

## 手操作運動のための物体と手の脳内表現

村田 哲

近畿大学 医学部 第一生理

〒589-8511 大阪狭山市大野東 377-2

### 1. はじめに

Mishkin らによる視覚の二つの経路の考えでは、腹側経路は物体視のシステムとして背側経路は空間視の経路としてとらえられ<sup>1)</sup>、前者は“*What*” 後者は、“*Where*” の経路と呼ばれてきた。このうち、背側経路における頭頂葉の障害が、失行症や視覚性運動失調など、上肢の運動の臨床症状と密接な結びつきを持っていることも古くから知られていた<sup>2)</sup>。たとえば、視覚性運動失調は頭頂葉の破壊で起こるが、到達運動の障害であり空間内位置の認知のシステムの障害と結びつくと考えられる。しかし、その他に到達運動には問題がないが、*Preshaping* が障害されるケースも報告されている<sup>3)</sup>。*Preshaping* とは、物体をつかむ前に、物体の形に合わせて手の形をつくることである。Goodale らは、腹側経路が障害された症例で、細いスリット状の穴の傾きに手の傾きを合わせて差し入れることは可能であるが、スリットと手元の円板の傾きを合わせることができなくなった患者を報告した。つまり、背側経路が、空間位置の認知のみならず運動の制御にかかわり、さらに到達運動のみならず物体の持つ空間的な特徴に基づいた把握運動の制御にも関わることを示している。このようなことから Goodale らは、背側経路を“*How*” の経路と呼んだのである<sup>4)</sup>。

本論文のテーマは、上肢の運動制御における視覚情報がいかに脳内で表現されているかということであるが、特に今回は手操作運動について焦点を絞って議論する。ここで、手操作運動とは、遠位の手指の運動のことで、主に物体を対象にした運動を示す。手操作運動の制御に必要な

な物体の3次元的な形、大きさ、傾きなどの視覚情報は、背側経路で表現されていることが生理学的研究で明らかになっており<sup>5)</sup>、そうした3次元物体の表現と手操作運動との関連について考察する。

また、最近の感覚運動制御の研究において、感覚情報のフィードバックがいかに脳内で表現され、利用されているかということが問題となっている<sup>6)</sup>。手の運動において感覚情報のフィードバックとして利用できるのは、体性感覚と視覚であるが、特に運動遂行中の視覚フィードバックが脳内でいかに表現され使われているか明らかではない。こうした感覚フィードバックは、運動制御のみならず自己の身体感覚や自己意識などとも結びつく問題で<sup>7)</sup>、最近トピックとなりつつあり、視覚フィードバックと背側経路の関係について考察する。

### 2. 頭頂葉—運動前野ネットワーク

最近の研究では、背側経路のなかでも、到達運動と把握運動は異なる経路で処理されていると考えられる<sup>8)</sup>。サルにおいてもヒトにおいても、到達運動の障害と把握運動の障害は分離することができる。また、サルの解剖学的生理学的研究の結果から、到達運動は、背側経路の中でも頭頂葉の背側、内側の領域(MIP, V6a, 7m, VIP) (図1) が関与し、手操作運動は、頭頂葉の外側、つまり頭頂間溝の中にあるAIP野、PF野という領域が関与していることが明らかになっている。さらに、頭頂葉と前頭葉の運動関連領域との相互結合が認められ、頭頂葉で処理された視覚空間情報は、運動関連領域に送られる。この頭頂葉と運動関連領域との結合も、頭

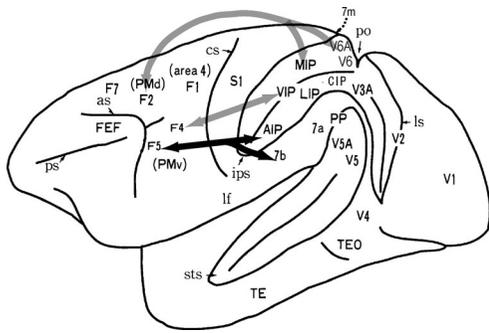


図1 サルの大脳の側面図。黒の矢印は手操作運動に関わる神経回路。灰色の矢印は到達運動。頭頂間溝 (ips), 月状溝 (ls), 上側頭溝 (sts) は、広げて示してある (文献 15 より改変)。

頂葉の背側・内側の領域は背側運動前野 (F2) へ、AIP 野, PF 野は腹側運動前野 (F5) への投射が見られるのである。もちろん、二つの経路の機能が完全に独立しているのではないという主張もあるが、少なくともこれら二つの運動に必要な異なった視空間情報は、異なった神経回路で伝達されていると考えられる。

### 3. 3次元物体と手操作運動

手操作運動においては、直感的に物体の形の情報があればいいと考えられるが、ではそれが2次元の情報でもいいのであろうか？あるいは3次元情報が必要なのであろうか？最近のいくつかの心理物理学的実験では、3次元の奥行き情報が手の運動の制御に重要な役割を果たしていることが明らかになっている<sup>9)</sup>。たとえば、リンゴを3次元的に見える条件とライトを後ろから当ててシルエットしか見えない(輪郭しかわからない)条件で、そのつかみ方を比較した研究がある。すると、3次元的に見える条件では、手で包むようにしてつかむが、シルエットしか見えない条件では、あたかもディスクをつかむように、親指と人差し指でつかむことがわかった。つまり手の運動が、実際に見えている視覚情報の次元に大きく左右されるのである<sup>10)</sup>。

このような手操作運動に必要な3次元物体を

コードするニューロンが、頭頂連合野に実際に存在することが、サルを用いた実験で明らかになっている<sup>11)</sup>(図2)。この実験では、LEDのスポットの指示に従って、①物体をつかんで引っ張る手操作課題、②暗室内(LEDのスポットだけを頼りにした)手操作課題、③その物体を注視するだけの課題を遂行中の単一ニューロン活動を頭頂葉のAIP野で記録した。このAIP野という名前は、酒田らによって頭頂間溝の前方部分、外側壁の手指の運動に関わる領域に対して名付けられたものである。このとき、②の課題における活動は運動のコンポーネント(この領域は体性感覚刺激には反応しない)と考えられ、この反応が①の視覚情報のある場合と比べて弱くなるか、反応のないものは視覚入力を得ていると思われる。そして、前者を視覚運動型、後者を視覚優位型とした。②の暗室内での反応が、①の場合と同じで③で物体を注視しても反応しないニューロンを運動優位型と呼んだ。これらのニューロンのうちで、視覚入力を受けていて、物体を注視するだけで反応するニューロンがあり、物体の3次元的特徴(形、大きさ、傾き)に対して反応選択性を示した。つまり、この領域では物体の3次元的特徴についての情報を持っており、運動の要素とマッチングしていると考えられる。これらの視覚情報のソースはいくつか考えられる。一つは、頭頂間溝の後方のCIP野という領域である<sup>12)</sup>。ここでは、平面や軸の3次元的な傾きを選択性を示すニューロン活動が記録される。これらの反応は、両眼視差やテクスチャーの勾配、輪郭などを手がかりとしていることがわかっている。また、もう一つは、下側頭葉で、頭頂連合野との解剖学的な結合が明らかになっているので、形などの情報はそちらから得ていてもおかしくはない<sup>13)</sup>。

また、AIP野と結合のある腹側運動前野のF5で、AIP野とよく似たニューロン活動が認められる(図2)。F5はRizzolattiらのグループが手操作運動に関連するニューロン活動を見つけた領域で、いろいろな手の運動のパターンに反応選択性を示すので、手の運動のプロトタイプを

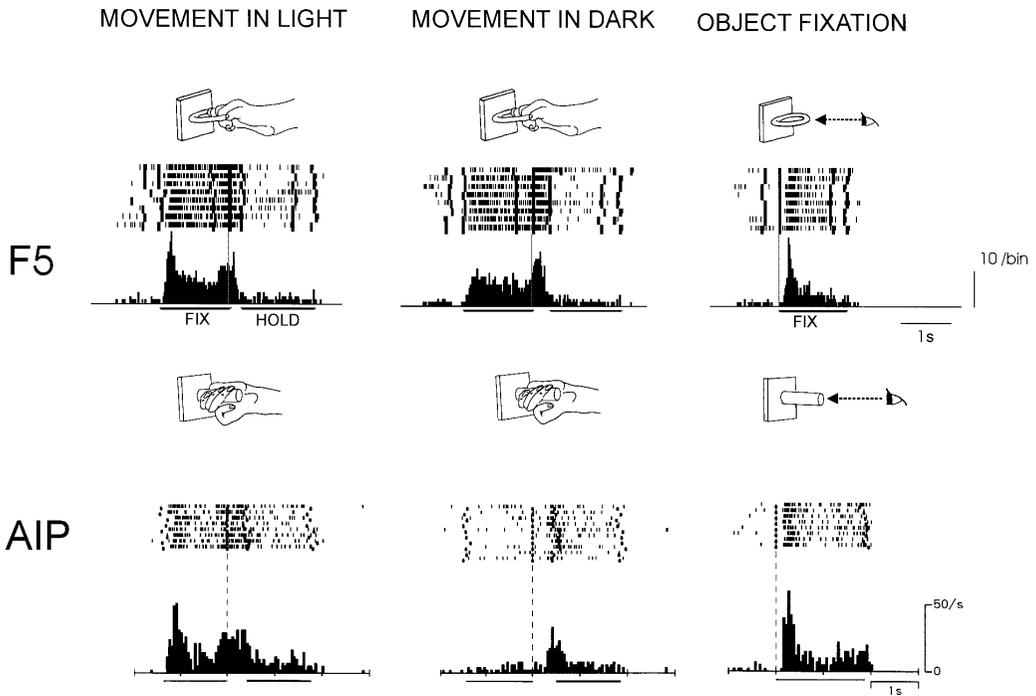


図2 頭頂連合野のAIP野と腹側運動前野のF5のニューロン活動. 明るいところと暗いところの手操作課題 (MOVEMENT IN LIGHT, IN DARK) および物体注視課題 (OBJECT FIXATION) の活動の比較. 手操作課題は運動の開始 (点線), 注視課題は注視の開始 (点線) で揃えてある (文献16より, 課題の詳細は文献11を参照).

持っているとは述べている. これらのニューロンについて, AIP野と同様の課題で実験を行ったところ, 視覚運動型や運動優位型のニューロンが記録された<sup>14)</sup>. 視覚運動型のニューロンでは, AIP野のニューロンと同様に3次元物体の形に対して反応するものが記録された. ただし, AIP野とは異なり, F5では視覚優位型が見つからず, 暗室内で運動に先行した活動を示す (set-related) ニューロンが多く見つかった. 以上のことから, F5では物体の3次元的な特徴に基づいた運動のプログラムの選択が行われると解釈されている<sup>5)</sup>.

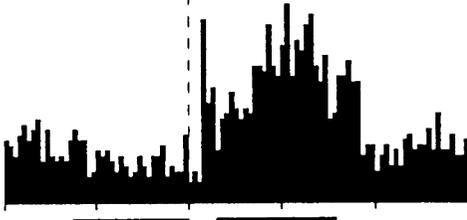
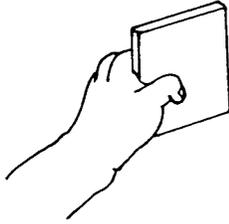
以上の結果を合わせると, CIP野からの3次元の視覚情報は, AIP野経由でF5に送られる. AIP野での運動優位型は, このF5からの遠心性コピーとして考えられ, 出された運動の指令をもとに自己の運動のモニターを行っていると考えられるのである<sup>16)</sup> (図4).

#### 4. 視覚フィードバックと頭頂葉の役割

ここで, 運動制御のためのもう一つの視覚情報として, 視覚フィードバックについて考える必要がある. 計算論的には運動制御するのに感覚フィードバックは時間的に遅すぎるとの理由から, 視覚フィードバックが, 実際使われているどうか議論の対象になっている<sup>6)</sup>. 最近の心理物理学的な研究では, より複雑な形をした物体に手を伸ばすような到達運動—把握運動は, 運動の前期では視覚フィードバックのあるなしにかかわらず運動に変化はないが, 運動後期では視覚条件によって運動が異なるとの報告がなされている<sup>17)</sup>. つまり, 運動の最初の段階と最後のアジャストメントの段階では使われているシステムが異なり, 最後の段階で感覚フィードバックが使われるのである. では, 実際のニューロンの振る舞いはどうなっているの

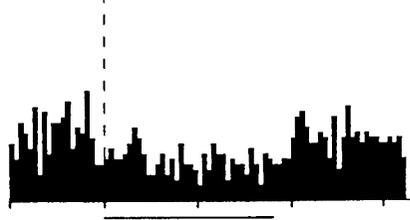
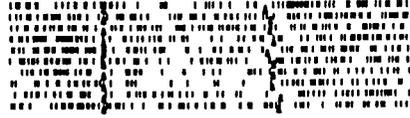
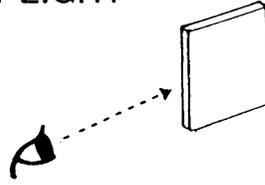
## MOVEMENT IN LIGHT

A



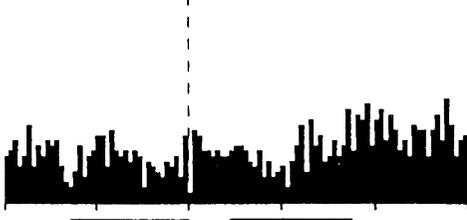
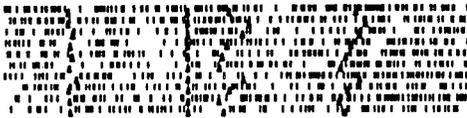
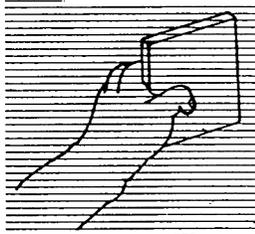
## OBJECT FIXATION IN LIGHT

B



## MOVEMENT IN DARK

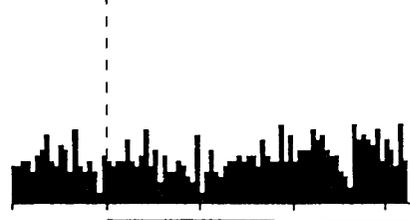
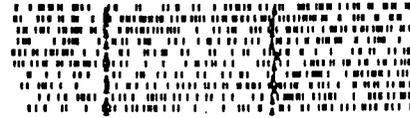
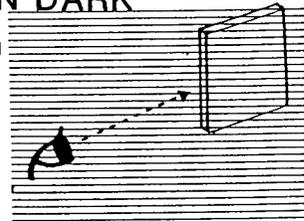
C



KEY OBJ

## OBJECT FIXATION IN DARK

D



KEY 1s

図3 AIP野の手の視覚像に反応していると思われるニューロン。視覚入力を受けているのに、物体を見ただけでは反応しない。このようなタイプのニューロンが、手の運動の動画に対して反応する。

であろうか？

頭頂連合野という場所は、視覚情報のみならず、体性感覚の入力が同時に入ってきている

ニューロンが見つかる場所であり、フィードバックをもとにした運動の制御において大変重要な位置にあると考えられる (図4)。先のAIP

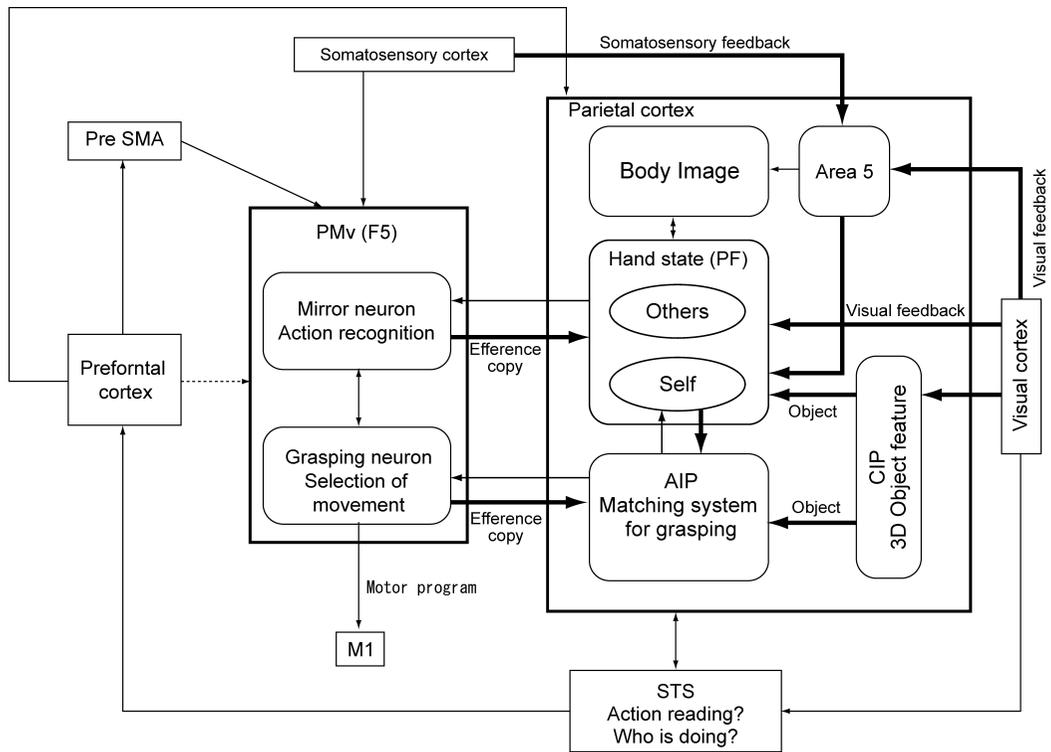


図4 手操作運動に関わる脳内神経機構. 頭頂葉は、体性感覚や視覚のフィードバックとともに、遠心性コピー (efference copy) をもとに自己の運動をモニターしていると考えられる. また、物体の3次元的な特徴の表現も、背側経路である頭頂連合野に存在する.

野においても、視覚入力を受けているニューロンに、物体を見ているだけでは反応しないケースがあることがわかっている<sup>11)</sup>. これらのニューロンは、ある物体をつかむときにだけ反応するので、運動している手の視覚像に反応していると推測された (図3). そこで、筆者は頭頂葉に手の運動の視覚フィードバックに反応するニューロン活動があるかどうか調べる実験を現在行っている. 先の手操作運動の実験に変更を加え、サルの手をビデオカメラで撮影して、サルには自分の手は直接に見えないようにした. そして①サルの前のモニターにカメラからの映像を呈示し、それを見ながらの物体をつかむ手操作運動課題, ②モニターにはLED以外何も映らない条件で行う手操作運動課題, ③手を動かさずに①と同じ手の運動の動画だけを注視する課題, ④手の運動の動画から物体像を消去し手の運動のみを注視する課題を設定

し、サルの頭頂葉のPF野から単一ニューロン活動を記録した (PF野で記録した理由は後述する). その結果、PF野の手の運動に関連して活動するニューロンが、物体像には反応せず、③④の条件で手の運動の動画に反応することが明らかになった. このような反応は、②の暗室内の運動で反応が見られるニューロンでも見つかっており、運動の遠心性コピーと実際の視覚フィードバックを比較する役目があると考えられる (図4).

## 5. 自分の手・他人の手

ところで、前述の実験でPF野から記録したのには理由がある. 最近、腹側運動前野のF5から、ミラーニューロンというニューロン活動が記録されている<sup>18)</sup>. サルが他者の動作を観察しているときに活動し、さらに同じ動作を自ら行ったときにも活動するニューロンである. こ

これらのニューロンは、F5のほかには頭頂葉のPF野からも記録されている<sup>19)</sup>。こうしたPF野のニューロンは、他者の動作をどこから観察しても反応するという。PF野のミラーニューロンは、自己の運動を観察したときにも反応するのではないだろうか？<sup>7)</sup> そこで、先の実験に加えて④実験者の手の運動を斜め横から撮影した動画を注視する課題と⑤モニターに呈示される画像を実際の運動よりも500~700ms遅らせて呈示し、手操作運動課題を行わせた。すると、手の運動の動画に反応していたニューロンの多くは他者の運動の動画にも反応し、ミラーニューロンとしての性質を持っていた。また、⑤の視覚フィードバックに遅延をかける条件では、手の視覚像に対する反応が抑制されるケースがあった。つまり、視覚フィードバックと遠心性コピーないしは体性感覚フィードバックが一致していることが重要であることがわかった。PF野の視角反応は、自己や他者にかかわらず動作の認識に関わっているが、視覚フィードバックが遠心性コピーや体性感覚フィードバックと同時に入ってくると自己を他者と区別して認識すると考えられる。実際、頭頂葉の破壊において自己の運動と観察した他者の運動の区別がつかなく症状<sup>20)</sup>や、自分の手が見えないと自己の手が消えていくように感じる症状<sup>21)</sup>が報告されており、先の生理学的な結果も合わせて、視覚フィードバックと体性感覚、遠心性コピーなどが頭頂葉で統合され、時々刻々と変化する自己身体の状況をモニターすることに頭頂葉が関わっていると考える<sup>7)</sup> (図4)。

## 6. まとめ

二つの視覚経路のうちで、背側経路における3次元物体や手の表現について考察した。背側経路においての3次元物体の表現は、両眼視差やテクスチャー、輪郭などを手がかりとすることがニューロン活動の記録から明らかになっている<sup>12)</sup>。頭頂連合野まで到達した視覚情報は、この後、運動前野へと伝えられ運動指令へと変換される。こうした物体の表現から運動

への変換過程は、座標変換という言葉で表現されるが、その実体はいかなるものであろうか？特に頭頂葉においては、様々な座標系(網膜中心、頭部中心、身体部分中心、物体中心など)を表していると考えられるニューロン活動があり、これらがどのように統合され使われているか今後の研究が必要である。また、背側経路の物体の表現は、意識に上らないとの主張もあるが、果たしてそうであろうか？<sup>22)</sup>

また、視覚フィードバックと頭頂連合野の関わりについて考察した。視覚フィードバックについては、脳内でいかに扱われているか計算論的な立場も含めて盛んな議論が起こっており、まだ結論は出ていない。特に、内部モデルと頭頂葉の関係が近年話題に上っており、こうしたものとニューロン活動がいかに結びつくか大変重要な問題である。また、頭頂連合野において、体性感覚フィードバックと視覚フィードバック、そして遠心性コピーの統合によって、時々刻々と自己の運動をモニターし、運動の制御に関わるとともに、ボディイメージの形成にも関わっていると考えられる。また、こうした考えは、まだ明らかでないミラーニューロンの役割や、自己と他者の区別といった問題にも結びついていくと予測される。

## 文 献

- 1) L. G. Ungerleider and M. Mishkin: Two cortical visual systems. *D. J. Ingle, M. A. Goodale and R. J. W. Mansfield (eds.): Analysis of Visual Behavior*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 549-586, 1982.
- 2) 河村 満: 手の運動の視覚的・体性感覚的制御障害. *神経進歩*, **42**(1), 156-163, 1998.
- 3) M. Jeannerod: The formation of finger grip during prehension. A cortically mediated visuomotor pattern. *Behavioral Brain Research*, **19**, 99-116, 1986.
- 4) M. A. Goodale, J. P. Meenan, H. H. Bü, D. A. Nicolle, K. J. Murphy and C. I. Racicot: Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and

- prehension. *Current Biology*, **4**, 604–610, 1994.
- 5) H. Sakata, M. Taira, M. Kusunoki, A. Murata and Y. Tanaka: The TINS Lecture. The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action [see comments]. *Trends in Neuroscience*, **20**, 350–357, 1997.
  - 6) M. Desmurget and S. Grafton: Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends in Cognitive Science*, **4**, 423–431, 2000.
  - 7) 村田 哲：ミラーニューロンとボディイメージ 21世紀の科学をつくる 脳の謎に挑む 第4回. *数理科学*, **39**(12), 69–77, 2001.
  - 8) G. Rizzolatti and M. Matelli: Two different streams from the dorsal visual system: anatomy and functions. *Experimental Brain Research*, **153**, 146–157, 2003.
  - 9) S. J. Watt and M. F. Bradshaw: Binocular cues are important in controlling the grasp but not the reach in natural prehension movements. *Neuropsychologia*, **38**, 1473–1481, 2000.
  - 10) U. Castiello, C. Bonfiglioli and K. Bennett: Prehension movements and perceived object depth structure. *Perception and Psychophysics*, **60**, 662–672, 1998.
  - 11) A. Murata, V. Gallese, G. Luppino, M. Kaseda and H. Sakata: Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *Journal of Neurophysiology*, **83**, 2580–2601, 2000.
  - 12) K. Tsutsui, H. Sakata, T. Naganuma and M. Taira: Neural correlates for perception of 3D surface orientation from texture gradient. *Science*, **298**, 409–412, 2002.
  - 13) M. J. Webster, J. Bachevalier and L. G. Ungerleider: Connections of inferior temporal areas TEO and TE with parietal and frontal cortex in macaque monkeys. *Cerebral Cortex*, **4**, 470–483, 1994.
  - 14) A. Murata, L. Fadiga, L. Fogassi, V. Gallese, V. Raos and G. Rizzolatti: Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, **78**, 2226–2230, 1997.
  - 15) G. Rizzolatti and G. Luppino: The cortical motor system. *Neuron*, **31**, 889–901, 2001.
  - 16) 村田 哲：腹側運動前野と手の空間的運動制御. *神経進歩*, **42**(1), 49–58, 1998.
  - 17) L. F. Schettino, S. V. Adamovich and H. Poizner: Effects of object shape and visual feedback on hand configuration during grasping. *Experimental Brain Research*, **151**, 158–166, 2003.
  - 18) G. Rizzolatti, L. Fadiga, V. Gallese and L. Fogassi: Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Research and Cognitive Brain Research*, **3**, 131–141, 1996.
  - 19) G. Rizzolatti, L. Fogassi and V. Gallese: Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience*, **2**, 661–670, 2001.
  - 20) A. Sirigu, E. Daprati, P. Pradat-Diehl, N. Franck and M. Jeannerod: Perception of self-generated movement following left parietal lesion. *Brain*, **122** (Pt 10), 1867–1874, 1999.
  - 21) D. M. Wolpert, S. J. Goodbody and M. Husain: Maintaining internal representations: The role of the human superior parietal lobe. *Nature Neuroscience*, **1**, 529–533, 1998.
  - 22) S. Aglioti, J. F. DeSouza and M. A. Goodale: Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Current Biology*, **5**, 679–685, 1995.