解　説

重力空間の知覚と運動行動

久代恵介[1†]，山本真史[2]
[1]京都大学大学院人間・環境学研究科，[2]日本福祉大学スポーツ科学部

要旨：ヒトは上肢を巧みに制御することにより高度な文明を築いてきた．上肢を動かし環境にはたらきかけ目的の行為を達成させるためには，重力空間の正確な知覚とそれにもとづく精細な運動制御が不可欠である．本稿では，ヒトが重力環境を知覚して運動を出力させる一連の機構について概説する．我々が普段何気なくおこなっている運動行動が中枢の感覚運動制御システムによる洗練された情報処理の結果として表出されている様子について解説する．

キーワード：重力空間，前庭感覚，耳石器，視覚，上肢運動

1. はじめに

お味噌汁をこぼさずに食卓へと運び，箸で具の豆腐をつまみ上げる．日常的に何気なく行っている運動に対して逐次意識を向けることはほとんどないが，ヒトは高度に洗練された運動を行うことができる．前々文の前者においては，自己の移動運動が原因でお椀に伝わる「揺れ」に対し，上肢の複数の関節において調和された微調整を繰り返す．液面がお椀の上端を越えることなくフィードバック制御し続けることができた結果，食にありつくことができる．後者においては，複数の節部により構成されたそれぞれの指が別個の時空間運動を行うことにより，把持する操作対象物である箸を空間内で移動させ，空間の1点に対してほどよい力ではたらきかける．幼少のころ苦労して獲得したこれらの運動技能が如何に難しいことをやっているかは何となくでもご想像いただけるかと思う．日常において我々が行う運動は周辺環境へのはたらきかけと捉えることができる．そして環境へのはたらきかけは，空間の正確な把握があってこそなせる業といえよう．地上で生活を営む我々は常に重力の拘束を受ける．精細な運動制御の下地には，この目には見えない拘束力を逐次正確に把握しながら制御，あるいは予測される重力作用を精度良く見積もって運動を行う必要がある．

本稿では，まずヒトが重力空間を知覚するしくみについて述べ，次にヒトが重力空間を理解するときの機能的な特徴について述べる．さらに，最近当研究室で行った重力環境とヒトの運動パフォーマンスに関わる行動制御実験を紹介し，我々の生活の営みを下支えしている「重力空間における運動行動」について述べる．

2017年7月6日受付
†〒606-8501　京都府京都市左京区吉田二本松町
京都大学大学院人間・環境学研究科
久代 恵介
Tel: 075-753-6876
E-mail: kushiro.keisuke.5n@kyoto-u.ac.jp

2. 重力空間を知覚するしくみ

2.1　空間を知覚するさまざまな感覚系

身体を取り巻く空間を把握しようとする際，目から入ってくる視覚情報が重要であることは周知のとおりである．しかし，暗がりにいても目を閉じていても周囲の状況を把握できるのは，視覚の他にも皮膚の圧受容器や筋の収縮状態を知らせる筋紡錘などからなる体性感覚，さらには頭部の空間内での動きや傾きを知らせる前庭感覚がはたらいている所以である．複数の感覚系からの入力は，中枢の共通言語である電気信号の形態で集約され，それらの信号ができるだけ矛盾なく解釈された結果として，身体周辺の空間として認識される．中枢は異なる感覚系から得た情報を状況に応じて適宜重み付けを施すことにより，さまざまな環境下において恒常的に空間を認識し続けることができる．また，中枢は複数の感覚系から異なる物理信号を並行して入力することにより，空間を高い精度で知覚することを可能としている．もし複数の感覚入力の解釈に不整合性や矛盾が生じると，「酔い」や「錯覚」といった生体にとって不都合な現象が生じることが知られている．

2.2　重力センサーとしてはたらく耳石器

内耳に存在する前庭器のうち耳石器は，身体（頭部）の直線的な動きや傾きを検知するセンサーである．重力空間を知覚する際，耳石器は重力を直接の入力源とする点で他の感覚器とは異なる．前庭器を構成するもう一方，三半規管に比べ耳石器の知名度はあまり高くないが，地上で生活を営む我々が身体周囲の環境を理解し，目的の運動行為を達成させるためには重要な役割を担う器官といえよう．

耳石器は「卵形嚢」と「球形嚢」の2つに分けられる．

卵形嚢と球形嚢は左右にそれぞれ 1 つずつ対になって内耳に存在する．卵形嚢は頭部の水平面近く（正確には前方部が 20-30 deg 程上方に傾斜しているが），球形嚢は頭部の矢状面（頭部を左右に分ける平面）近くに配置されている（図 1）．両者はそれぞれの平面上に加えられた直線加速度を検知し，加速度信号を電気信号に変換して中枢へと伝える．

卵形嚢および球形嚢には有毛細胞が存在し，細胞から伸びる感覚毛をゼラチン様物質の内に埋包させている（図 1A）．ゼラチン様物質の表層には炭酸カルシウムの結晶からなる耳石が載る構造となっている．頭部が直線的に移動あるいは重力に対して傾斜した際，耳石の重みによりゼラチン様物質に歪が生じる．これにより感覚毛が折り曲げられると，有毛細胞はスパイクの発射頻度を上げ，直線加速度が入力されたことを中枢へと伝える（図 1B）．中枢は球形嚢と卵形嚢から入力された重力情報を統合し [1,2]3 次元の重力空間を知覚している．

身体（頭部）の長軸が重力軸と一致している場合（図 2A），重力は頭部の長軸（Z 軸）方向に作用する．従って重力加速度はおもに球形嚢によって検知される．この状態から頭部の前後軸（X 軸）周りに回転し傾いた状態では（図 2B），重力は頭部の水平面上にも作用し卵形嚢も刺激される．かりに 30 deg 傾いた場合，回転の前後において球形嚢に加わる重力加速度は 1 G から 0.87 G へと 13% 減じ，卵形嚢では 0 G から 0.5 G へと一気に増大する．このことから，頭部が傾斜

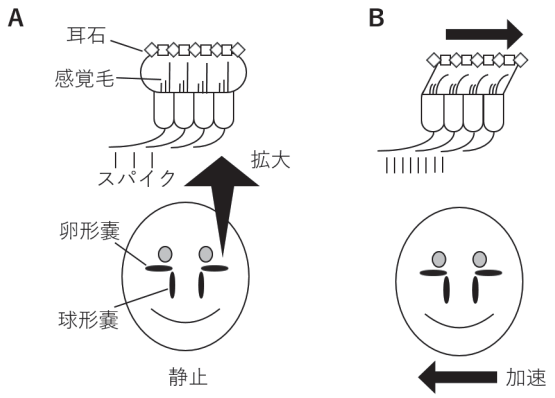


図1　耳石器が直線加速度を検知するしくみ

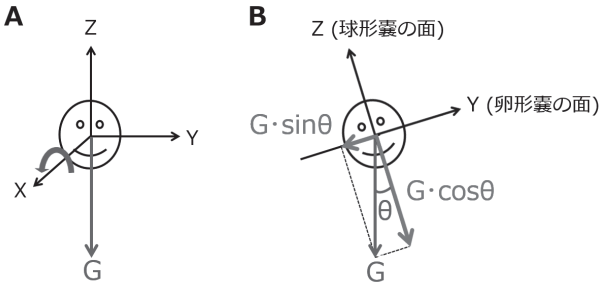


図2　身体の傾斜と耳石器に加わる重力の分力　G は重力方向を示す．

される角度に応じて，球形嚢と卵形嚢とに加わる重力加速度の大きさが変化すること，そしてそのことは，比較的穏やかな頭部の傾斜では，卵形嚢が主導して重力方向に対する頭部の状態を検知していることがわかる．

3. ヒトが重力空間を理解する機能的性質

3.1　前庭感覚と体性感覚による重力空間の知覚

身体が重力方向に対して傾斜している際，主観的に知覚される重力方向は実際の重力方向とは必ずしも一致しない．この認知的な誤差を生み出す要素には，単なる知覚精度のばらつきに加え，ヒトが空間を知覚する性質が含まれる．身体が傾斜している際に主観的な重力方向を視覚的に指し示す課題である“subjective visual vertical（SVV）”を行わせると，傾斜が比較的穏やかな場合（おおよそ 60 deg 以下），主観的な重力（垂直）方向はわずかではあるが身体の傾斜とは反対方向を示す（図 3 中央）．この現象は“E-effect”として古くから知られている [3]．身体の傾斜を徐々に大きくすると次第に E-effect は消失し，90-135 deg では（日常ではあまり遭遇しない状況ではあるが），主観的な重力方向は実際の重力方向に対して身体の傾斜方向に偏倚する（図 3 右）．この現象は“A-effect”として知られている [4]．

さらに，重力方向は恒常的に安定して知覚される訳ではなく，時間とともに偏倚することが知られている [5]．身体の傾斜が 5 分程度維持されると，SVV 課題における主観的な重力方向が次第に身体の傾斜方向へと偏移していく様子が見られる（図 4 左端の 90 deg LED，および右端の 90 deg RED；LED および RED はそれぞれ，左（右）耳側に傾斜の意味）．この現象を引き起こす要因として，抹消の体性感覚と中枢における環境への適応が考えられるが，特に中枢における高次な認知機能の関与が示唆されている．

以上より，前庭感覚のうち重力センサーとして機能する耳石器と体性感覚からの情報は，中枢が重力空間を理解す

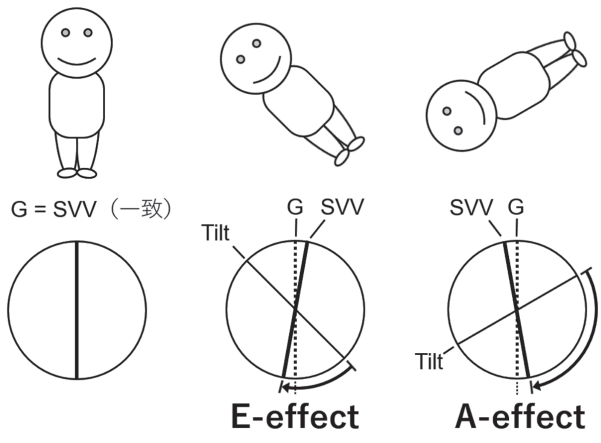


図3　身体の傾斜と主観的重力方向
SVV は Subjective Visual Vertical の略で，視覚的重力認知とも言われる．G は重力方向を示す．

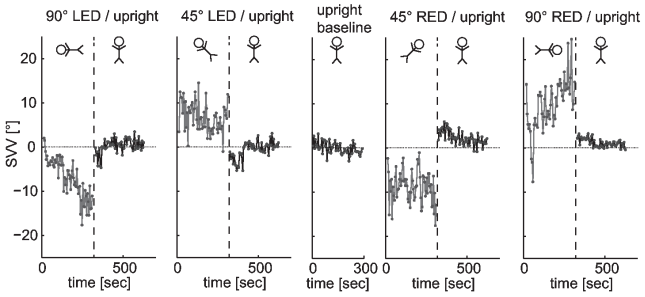


図4　身体傾斜が維持された際にみられる主観的重力方向（SVV）の偏倚
LED，RED は Left(Right)-Ear-Down の略で，左（右）への傾斜を意味する．（文献 [5] より引用）

るために利用されるが，中枢が知覚する重力空間には，時空間的な特徴が存在しているといえよう．日常生活やスポーツ場面において身体を「速く」「正確に」動かすためには，無意識下における重力の見積もりを正確に行うことが肝要である．前庭感覚，体性感覚に加え，視覚による入力もこれを担うが，この視覚による重力空間の知覚にもまた特徴が存在する．これについては次項に述べる．

3. 2　視覚による重力空間の知覚

ヒトの感覚系においてもっとも空間分解能の高い視覚はヒトの運動行動に欠かせない．たとえば，物体に手を伸ばしてつかむ到達把握運動では，その運動の終盤，手と物体の空間関係がフィードバックされ，その差を小さくし続ける制御によって実現される．このように，上肢を用いた精細な運動は視覚に依拠したフィードバック制御によってなせる業である．視覚的に得られる空間情報は，耳石器のそれとはいくつかの点で異なる．

ひとつは，視覚は重力空間を知覚するために間接的な情報を提供する点である．たとえば，建造物や樹木が目に入ると，それらの視覚情報から抽出される縦と横の線分方向から重力空間の垂直，水平方向を感じとることができる．かりに縦横の線分からなる単純な四角い枠を重力方向から傾けて呈示すると（図 5），枠内に呈示される線分が枠の方向に傾いて知覚される．この錯覚は“rod-frame illusion（RFI）”として知られている [6]．RFI が誘発される要因としては，観察者の身体を中心として定義される自己中心座標系が枠の傾きに従って偏倚することが示唆されている [7]．

直線加速度センサーとしてはたらく耳石器は自己の直線移動時に機能するが，移動に伴った入力は視覚からも同時に得られる．観察者が前方へと直線的に移動した際，目に入る光景は進行方向の 1 点を中心に次第に拡大され，中心から遠ざかるに従って高速で遠ざかっていく．このような規則的な光点の移動は“オプティックフロー”と呼ばれ，環境内における自己の移動や運動の理解につながる情報を提供する [8]．自己の移動と視覚環境について Lee と Lishman[9] は興味深い実験を行った．被験者を部屋の中央に立位させ，部屋全体を前後方向にわずかに（6 mm の振幅で）正弦波状に動かした．すると被験者の体幹部は部屋の動揺する周期と同期して前後方向への動揺を示した（図 6A）．このとき被験者はわずかな部屋の動揺を知覚することがほとんどなかった．このことから，部屋の壁が前方から近づくことは被験者には自己の身体が前に傾いたように（図 6B 左），遠ざかることは後ろに傾いように知覚され（図 6B 右），それらを補おうとする運動の制御がなされたといえる．以上のように，視覚は周辺環境の状況を知らせることに加え，自己の運動と環境との関係性を知る手がかりを提供し，運動行動と密接に関わる側面を有する．

4. 重力空間における運動行動

4. 1　重力の作用と上肢到達把握運動

我々は腕・手・指を空間的・時間的に巧みに操作することにより目的の運動を行い日々の生活を営んでいる．上肢の運動を精細に制御するためには重力空間の情報を精度よく組み込んだ中枢の情報処理が欠かせない．最近，筆者らは上肢到達把握運動を鉛直上向きおよび下向きに行う際に重力が上肢運動に及ぼす影響を詳細に調べた [10]．被験者は鉛直上下に 52 cm 離れた球体に向けて「できるだけ速く正確に」手を近づけ，球体を把持する課題に取り組んだ（図 7A）．手首および親指と人差し指（図 7B，C）に貼付された反射マーカーが 3 次元空間を移動する様子をモーションキャプチャーシステムにより計測し解析した．鉛直に並んだ空間の 2 地点間を上下運動させる際，運動方向に依存し

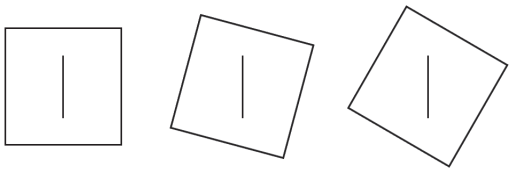


図5　Rod-frame illusion

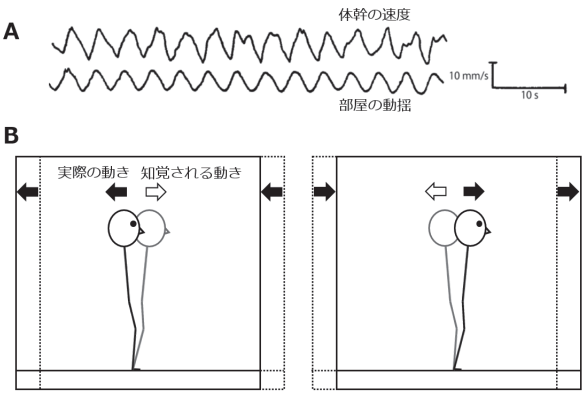


図6　部屋の揺れと身体の動き（文献 [9] をもとに作図）

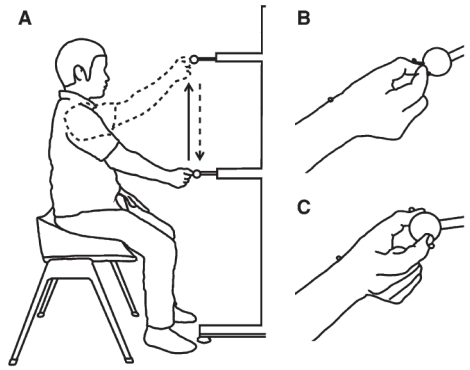


図7　鉛直上下方向への到達把握運動の概略(A)および，運動開始時(B)と終了時(C)の手の姿勢（文献[10]より引用）

て上肢の運動学的指標（キネマティクス）のいくつかに特徴的な相違点が認められた．

手首の反射マーカー位置の時間変化を微分し3次元合成速度を求めたところ（図8A），上肢の運動開始から球体の把持に至る過程において，最大速度出現のタイミングが有意に異なることがわかった．鉛直上向きの運動では（実線，▽），下向き（破線，▼）に比べて早期に最大速度に達し，その後ゆっくりと球体に近づく様子がうかがえる．このことから，ヒトは重力に抗って上肢運動を行う際，比較的強い力発揮をして上肢の挙上を開始し，その後，時間をかけながらゆっくりと球体を把持する運動戦略をとっていることが示唆された．

同様に，親指と人差し指がなす指間距離の時間経過を調べたところ（図8B），鉛直上向きの運動では（実線，▽）下向き（破線，▼）に比べ，指を大きく開いて上肢を球体に近づける様子がわかる．上方に存在する物体に対して把持運動を行う際，重力は両指を外側に開く回転トルクとして作用する．中枢はこの重力作用をうまく利用して，把持に必要な手の姿勢を形成していたといえる．一方，下向きの運動では，重力は両指を閉じる回転トルクとして作用する．このため，両指をやや閉じた状態で上肢を球体に近づけ，把持局面近くになってから把持に必要な手の姿勢を整える運動戦略をとることが示唆された．これらのことから，上肢の到達把握運動において，中枢は重力の作用をうまく運動制御に組み込んで，エネルギー効率と正確性とを調和させるよう巧みな制御を行っているといえる．普段何気なく行っている上肢運動を観察することから，我々の意識を越えた精細かつ巧妙な制御が行われている様子をうかがい知ることができる．

4. 2　身体の傾斜と上肢の運動制御

重力空間内における運動制御のしくみを捉える際，頭部のZ軸が重力軸と一致している状況を想定すると考えやすい．しかしながら実際にそれらが一致し続ける状況は現実的には想定しにくい．頭部のZ軸と重力軸との乖離が大きくなった場合，上肢運動の精細な制御は維持されるのだろ

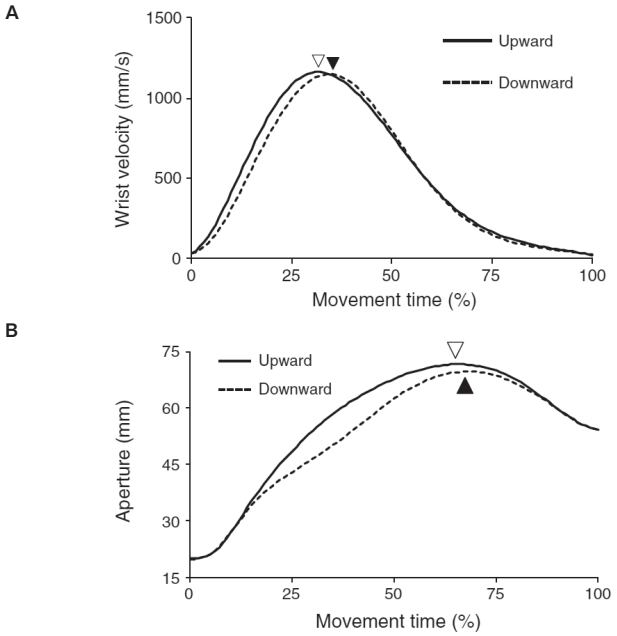


図8　鉛直上下方向に到達把握運動を行った際の手首の合成速度(A)および親指と人差し指の指間距離(B)の時間変化（文献[10]より引用）

うかという疑問が生じる．この問題に答えるべく，最近当研究室で取り組んだ実験を紹介したい．

3次元外乱発生装置に固定された被験者を横方向（身体の前後軸回り）に8 deg もしくは16 deg 傾けた状態において上肢を身体の長軸方向に上下させる到達運動を課し，そのキネマティクスを観察した[11]．到達運動は，頭部前方にLEDが点灯・消灯され，LEDの空間位置情報の記憶にもとづいた記憶誘導性到達運動であった（図9）．これにより重力方向と身体方向の乖離が上肢運動のキネマティクスに及ぼす影響を詳細に調べた．

その結果，上肢の移動軌跡は，身体が左に傾いた際は身体軸よりも左方向へ，右に傾いた際は右方向へと偏倚した（図10A）．この軌跡の偏倚は，果たして中枢が重力空間を知覚する誤差に依拠しているかどうかを確かめるため，認知テストによる追試を行った．身体が傾いた際に主観的に知覚される自己の身体長軸方向を指し示させたところ，左に傾いた際は実際の身体軸方向よりも左に，右に傾いた際は右に偏倚した方向を指し示した．この結果は到達運動課題における軌跡の偏倚と相関を示した（図10B）．以上より，身体の傾斜によって歪められた自己中心座標系の認知は，そのまま上肢運動の軌跡に影響を及ぼすことが示唆された．本研究から，運動を素早く正確に行うには比較的小さな傾きであっても空間内での身体の方向が影響を及ぼし得ること，さらに，運動が不都合なく遂行されるためには，中枢で視覚系への依存性を高める感覚運動制御がなされていることが示唆された．

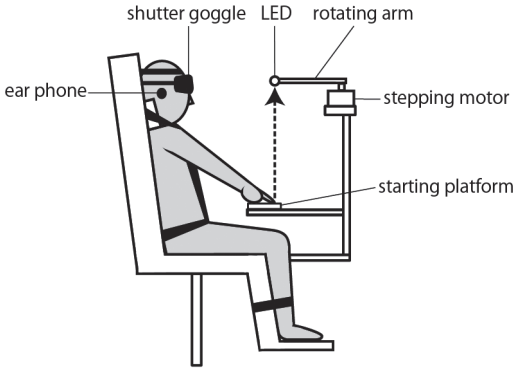


図9　3次元外乱発生装置を用いた記憶誘導性上肢到達運動
身体を側方に傾斜させ LED の空間位置を記憶させた．500 ms 後にシャッターゴーグルが閉じ LED が被験者から離れた後，記憶した空間位置に向けて到達運動を行わせた．

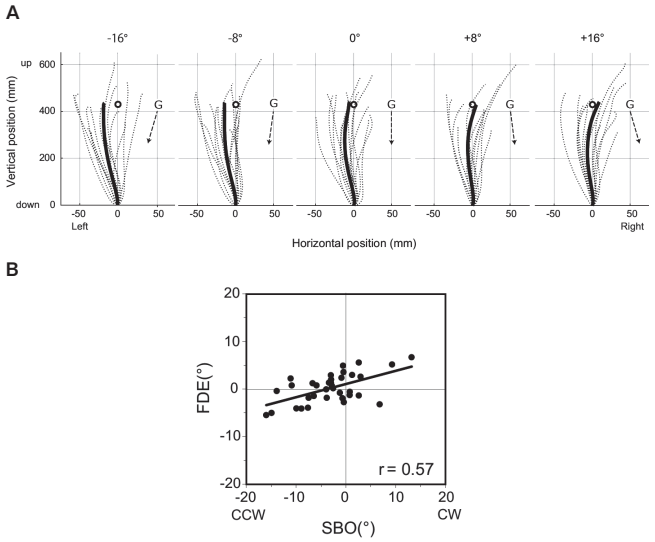


図10　身体が側方に傾いた際の上肢運動の軌跡（A）と主観的な身体方向に対する上肢運動到達地点との関係（B）
A：G は重力方向を示す．B：SBO は Subjective Body Orientation の略で，主観的な身体長軸の方向を示す．また，FDE は Final Direction Error の略で，前額面上において上肢運動の開始地点と到達地点とを結ぶ線分が，開始地点と目標地点とを結ぶ線分との間になす角度である．すなわち，最終的な運動方向の誤差を示す．CW，CCW は被験者の視点から，それぞれ時計回り，反時計回りの方向を示す．

4. 3　視覚環境と上肢の弾道運動のパフォーマンス

前項では，身体の傾斜は重力空間の知覚を歪め，上肢運動に誤差を表出させる様子を紹介した．次に我々は，身体が空間内で傾斜されなくとも，視覚的な錯覚を用いて自己と環境との関係性の知覚に変化が生じた場合，同様に運動パフォーマンスが影響されるのではないかと考えた．その際，誤った重力空間の知覚がどのように運動パフォーマンスに影響を及ぼすのか興味を抱いた．そこで，3.2 項で述べたような重力方向から傾いた枠を視覚的に呈示し，重力空間の知覚の歪みが上肢運動のパフォーマンスに及ぼす影響を調べた [12]．

この目的のため，健常成人を対象にダーツ投げ矢課題を行わせた．標的周辺には重力方向に対して，0 deg，15 deg，30 deg 傾いた正方形の枠が呈示された（図 11）．ダーツ投げ矢は，そのパフォーマンスが投げ出しの速度ベクトルにより決定される弾道的な運動課題であり，視覚によるフィードバック制御が効かない．そのため，投げ出しまでに得られた重力空間の知覚がパフォーマンスの優劣を左右すると考え，これを実験課題として採用した．また，投げ矢課題を繰り返すことにより得られる学習効果を抑制する目的で，投げ出しの瞬間に視覚情報が遮断されるよう装置を工夫した（図 12）．

その結果，矢が到達した位置から標的までの誤差を垂直方向（重力方向）と水平方向に分解したところ，水平方向への誤差に違いは見られなかったが，垂直方向の誤差において条件間に違いが見られた（図 13）．枠が 15 deg および 30 deg 傾いた条件では，0 deg（すなわち傾いていない）条件に比べ，矢は有意に鉛直下側に到達した．また，30 deg 条件では 15 deg 条件に比べ同様の結果を示した．この結果は次のように解釈される．弾道的な上肢運動の制御におい



図11　ダーツ投げ矢課題で用いた視覚刺激
左から 0 deg，15 deg，30 deg 条件．中央の点は標的を示す．

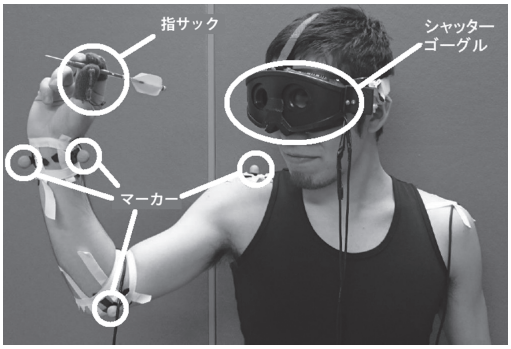


図12　視覚情報を遮断する装置
ダーツが投げ出された瞬間に指サック間の電流が遮断され，ゴーグルのシャッターが閉じ視野が遮断される．

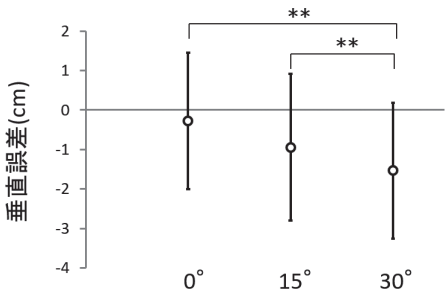


図13　ダーツ投げ矢における垂直方向への誤差　** は p<0.01 を示す．

て，投げ出し時に生じる微細な誤差は，水平方向では距離に応じて増大する．一方，垂直方向では，投げ出し時の誤差は矢に加わる重力作用によって積算される．そのため，垂直方向では水平方向と比べ複雑な見積もりとそれに見合った精細な運動制御が必要であったと考えられる．中枢がこの見積もりを行う際，重力空間の知覚過程に視覚的な変調が加えられると，最終的なパフォーマンスにも少なからぬ影響が及ぶと考えられた．従って，枠の傾きが重力空間の知覚を歪め，矢に加わる重力作用を過少に見積もったと考えると，本実験でみられる現象がよく説明される．

5. おわりに

本稿では，ヒトが重力空間を理解するしくみとその機能的特徴，さらに重力空間の知覚がヒトの運動パフォーマンスに及ぼしている様子を述べた．ヒトの高度な生活の営みは上肢の繊細な運動制御に依拠しており，重力空間の正確な理解はその下支えといえよう．この一連のシステムは，我々の意識的な制御を介さぬ自動制御の様式をとるが，それにあえて意識を向けてみると，実に洗練されたシステムを構成し我々の生活に活かされていることに気づく．「重力空間の知覚と運動行動」についての探求を進め，その成果を効果的に利用していく取り組みは，我々の日常生活，臨床における応用，またスポーツ動作の質の向上に貢献するものと信じる．

参考文献

1) Uchino, Y. and Kushiro, K.: Differences between otolith- and semicircular canal-activated neural circuitry in the vestibular system, Neuroscience Research, 71(4), 315-327, (2011). DOI: 10.1016/j.neures.2011.09.001.
2) Kushiro, K., Zakir, M., Sato, H., Ono, S., Ogawa, Y., Meng, H., Zhang, X. and Uchino, Y.: Saccular and utricular inputs to single vestibular neurons in cats, Experimental Brain Research, 131(4), 406-415, (2000). DOI: 10.1007/s002219900312
3) Muller, G. E.: Über das Aubertsche Phänomen, Zeitschrift fülr Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane, 49, 109-244, (1916).
4) Aubert, H.: Eine scheinbare bedeutende Drehung von Objekten bei Neigung des Kopfes nach rechts oder links, Virchows Archives, 20, 381-393, (1861).
5) Tarnutzer, A. A., Bertolini, G., Bockisch, C. J., Straumann, D. and Marti, S.: Modulation of internal estimates of gravity during and after prolonged roll-tilts, PLoS One, 8(4), (2013). DOI: 10.1371/journal.pone.0078079
6) Witkin, H. A. and Asch, S. E.: Studies in space orientation. IV, Further experiments on perception of the upright with displaced visual fields, Journal of Experimental Psychology, 38(6), 762-782, (1948).
7) Dassonville, P. and Reed, S. A.: The Two-Wrongs model explains perception-action dissociations for illusions driven by distortions of the egocentric reference frame, Frontiers in Human Neuroscience, 9, 140, (2015). DOI: 10.3389/fnhum.2015.00140
8) Gibson, J. J.: The visual perception of objective motion and subjective movement, Psychological Review, 61, 304-314, (1954).
9) Lee, D. N. and Lishman, J. R.: Visual proprioceptive control of stance, Journal of Human Movement Studies, 1, 87-95, (1975).
10) Yamamoto, S. and Kushiro, K.: Direction-dependent differences in temporal kinematics for vertical prehension movements, Experimental Brain Research, 232(2), 703-711, (2014). DOI: 10.1007/s00221-013-3783-y.
11) Tani, K., Shiraki, Y., Yamamoto, S., Kodaka, Y. and Kushiro, K.: The effects of body tilt in the roll plane on upper limb pointing movements, ISPGR World Congress, Fort Lauderdale, FL, USA Abstract 3-U-99, (2017).
12) 白木善英，山本真史，小高泰，久代恵介：Rod-and-frame effect が投動作に影響を及ぼす可能性，日本体育学会第 67 回大会，大阪，03 心 -24―ポ -08，(2016).

久代恵介（くしろ けいすけ）
2001 年東京医科大学医学研究科博士課程修了．博士（医学）. 2003 年東京大学大学院教育学研究科産学官連携研究員，2004 年京都大学大学院人間・環境学研究科助手を経て，現在同准教授．ヒトの空間知覚と運動制御に関わる研究に従事．日本スポーツ心理学会，北米神経科学学会などの会員．

山本真史（やまもと しんじ）
2014 年京都大学大学院人間・環境学研究科博士後期課程修了 . 博士（人間・環境学）．2012 年日本学術振興会特別研究員（DC2），2014 年大阪体育大学体育学部助手を経て，日本福祉大学スポーツ科学部助教．ヒトの運動制御・運動学習に関わる研究に従事．日本スポーツ心理学会，日本体育学会などの会員．