

サッカーの適応の文脈依存症

皆川, 双葉 / 雨海, 明博 / 藤田, 昌彦

(出版者 / Publisher)

電子情報通信学会情報・システムソサイエティ

(雑誌名 / Journal or Publication Title)

電子情報通信学会論文誌. D-II, 情報・システム, II-パターン処理 / 電子情報通信学会論文誌. D-II, 情報・システム, II-パターン処理

(発行年 / Year)

1996-11

サッカードの適応の文脈依存性

藤田 昌彦[†] 雨海 明博^{††} 皆川 双葉[†]

Context-Specific Adaptation of Saccadic Eye Movements

Masahiko FUJITA[†], Akihiro AMAGAI^{††}, and Futaba MINAKAWA[†]

あらまし サッカード (Saccade, 跳躍性眼球運動) 最中の視標の系統的なステップバックによって適応が生じて、数百回の試行でゲインが変化する。本論文では、これまで試みられてきた視覚依存性サッカード以外に、記憶依存性サッカードにおいても適応が生じること、適応によって1種類のサッカードのゲインを変化させても、適応を施さなかった他の種類のサッカードのゲイン変化はわずかであり、同時に逆向きのゲイン変化も可能であるという適応の独立性を報告する。適応過程での修正サッカードは両者共通に、ステップバックした視標に導かれた視覚依存性サッカードであった。このことは修正サッカード中の信号のみで適応が進むという可能性を否定する。サッカードの誤差知覚がさかのぼって第1サッカードを生成した信号に干渉を与えて学習が進むという可能性、あるいは、誤動作が記憶され、次回以降の同種同サイズのサッカードに働きかけて、学習が生じる可能性の2通りが考えられる。そこで視標の修正ステップに数百ミリ秒の遅延を与えたときの適応の有無を調べた。これらをもとにして、サッカードならびにバリエーションな随意運動一般における学習様式を考察する。

キーワード サッカード, 適応, 記憶, 随意運動, 小脳

1. まえがき

運動能力には学習効果が存在していて、はじめは稚拙でも練習を繰り返すと徐々にうまくなる。また、動物にとって、怪我による運動の障害は普段に起きる問題であるが、これも時間の経過の中で徐々に直るものもある。適応能力は動物にとって望ましい。例えば、実験室でサルを眼球を駆動する筋肉に傷害を与えると、この筋が引っ張る向きのサッカードが弱まるが、数日のうちに回復することが知られている。このような運動の学習がどのように実現されているかは、脳神経系の情報処理を探る課題の一つとして重要である。

実験室で容易に実現できる眼球運動の学習実験として、サッカード中の視標シフトによる方法がある。Deubel[1]は、被験者が6度～12度にジャンプした視標を追ってサッカードを開始した直後(眼球速度が50度/秒に達した時点)に、視標を系統的にステップバックさせた。サッカード終了時に目標地点より戻った位置に視標があるのに被験者は気づく。あらかじめ、早く正しく視標をとらえるように指示されているので、修正サッカードを行う。試行を繰り返すうちに、はじめに

見えた視標に向かってサッカードをしているにもかかわらず、サッカードの振幅が徐々に短くなり修正サッカードを伴わず、サッカードのゲイン(振幅と視標変位の比)が小さくなる。視標がステップすることに気がつかない被験者にも変化が生じる。このような視標ステップによる適応実験例はほかにも知られている[2],[3]。

更にDeubelはこのような視標のシフトによる適応のゲイン変化は、異なる色の視標や音刺激に対するサッカードに転移するが、予測的なサッカードに転移していないことを見出している[4]。またErkelensら[5]は定常視標に対するサッカード中に視標をシフトさせて適応を行わせた。この適応の効果がジャンプする視標を追跡するサッカードに転移していないことを見出している。Erkelensのようにあらかじめ見えている視標に対するサッカードを、本論文では視覚依存内発性サッカード (visually guided internally initiated saccade. 以下、VI-サッカードと略す) と呼び、Deubelのようにジャンプする視標に対するサッカードを視覚依存外発性サッカード (visually guided externally triggered saccade. 以下、VE-サッカードと略す) と呼ぶことにする。このような適応の独立性は、適応が極めて文脈依存的に形成されていることを示している。そこで我々は、記憶した視標位置に向かう記憶依存性サッカード (memory-guided saccade, remembered saccade.

[†] 郵政省通信総合研究所, 小金井市

Communications Research Laboratory, Koganei-shi, 184 Japan

^{††} 電気通信大学 大学院情報システム学研究所, 調布市

The Graduate School of Information Systems, The University of Electro-Communications, Choufu-shi, 182 Japan

以下、M-サッカードと略す)とVE-サッカードでの適応が独立に生成されるかを調べた。手法はDeubelと同じようにパネルに埋め込んだLEDを点滅させて次々とサッカードを行わせる。あらかじめ定めた左右一方向に向かうサッカード中のみ視標をステップバックさせて適応を生じさせた。実験結果はVE-サッカードとM-サッカードの適応には独立性があることを示した。

更に我々は、VI-サッカードとM-サッカードの適応独立性についても実験的に確認しているし[6]、また、ステップバックする視標の提示を第1サッカード終了から一定の遅延(数百ミリ秒)を与えても適応が生成されることを確かめている[7]。これらはサッカードの適応の性質、更に一般に随意的運動学習の様式について新たな示唆を与えている。

2. 実験方法

被験者の眼前120cmに、LED (Light-emitting diode) を水平1度間隔、左右20度まで埋め込んだボードをセットする。被験者は薄明かりのもとでボードの点滅するLEDを両眼視で追跡する。バイトボードを用いて被験者の頭部を固定した。計測はEOG (Electro-oculography) 法を用いて、1ミリ秒でサンプリングして眼球位置などを計算機に取込み処理を進めた。実験開始前に左右20度の範囲でEOG出力の線形性を確認し、実験中はサッカード前後の視標注視時のEOG出力で持続的に校正を行った。実験は検査課題、適応課題、再検査課題からなる。いずれの課題においてもあらかじめ被験者には早く正確に視標に向かってサッカードを行うように指示を与えた。また以下に述べる適応課題ではいずれも実験開始前にあらかじめ設定した左右どちらか一方のサッカード中のみ視標をステップさ

せて適応をかけている。

(1) VE-サッカードの検査課題は、点灯しているLED (注視視標) を被験者が注視してボタンを押すと始まる。その後、650~900ミリ秒でLEDが消えると同時に、他の箇所のLEDが点灯するので、そこに向かってサッカードを行う。新しい視標はランダムに、但しボードの範囲をはみ出る振幅値は棄却して、左右8度、12度、16度の地点に各25回、計150回現れる。新視標は、EOG計測の校正視標となると共に、次の試行の注視視標となる。

(2) M-サッカードの検査課題では、点灯しているLED (注視視標) を被験者が注視してからボタンを押すと、650~900ミリ秒後に注視中のLEDのほかにもう一つ異なる地点のLEDが100ミリ秒間点灯する。この時点でサッカードを行わずに、その場所を記憶する。500~1100ミリ秒後に注視視標が消えた時点で、被験者は記憶した地点に向けてサッカードを行う。更に注視視標が消えてから900ミリ秒後に、100ミリ秒点灯したLEDが再度点灯して、これがEOG計測の校正視標となると共に、次回試行の注視視標となる。視標は、左右にランダムに、但しボードの範囲をはみ出る振幅値は棄却して、8度、12度、16度の地点に各25回、計150回現れる。

(3 a) VE-サッカードのゲイン減少適応課題(図1)では、(1)の検査課題で被験者が新しい視標(第1視標)に向かうサッカードを開始した時点で視標を消して、サッカードを開始した注視点から第1視標までの50%の位置にあるLEDを点灯した(第2視標)。サッカードを終了した時点で被験者は視標が異なる場所にあることに気づき、修正のためのサッカードを行ってステップバックした視標をとらえる。これが次

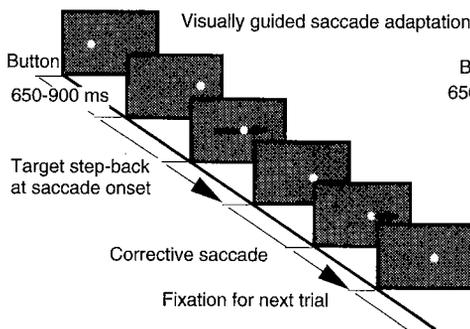


図1 視覚依存外発性サッカードの適応課題

Fig. 1 Procedure of the visually guided externally triggered saccade adaptation.

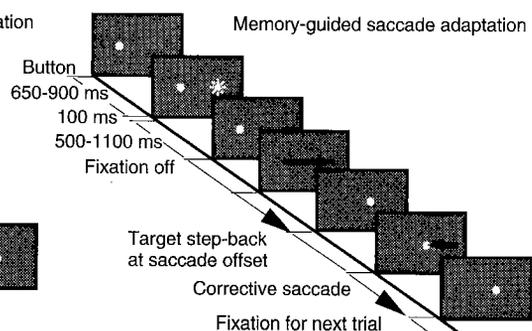


図2 記憶依存性サッカードの適応課題

Fig. 2 Procedure of the memory-guided saccade adaptation.

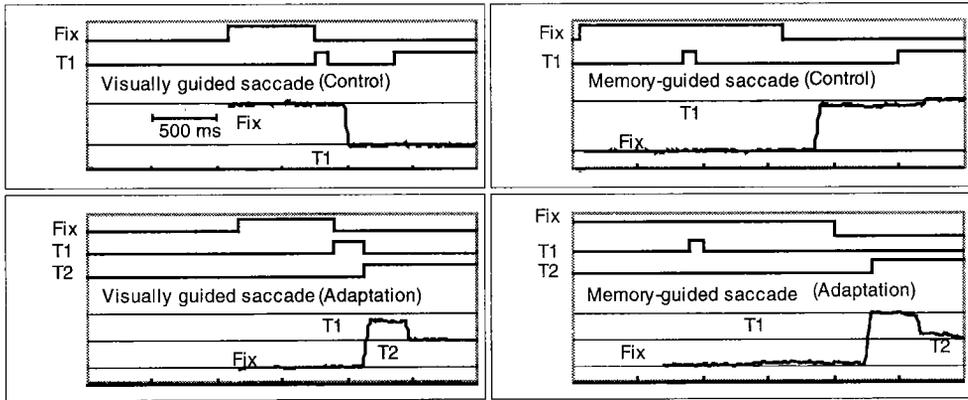


図3 検査試行, 適応試行における眼球運動例
 Fig. 3 Eye movement examples during a trial of control task and adaptation task.

の注視視標となり, 被験者のボタン押しで次の試行が始まる. 第1視標は左右ランダムに8度, 12度, 16度に現れる. 適応の試行は300回行った.

(3b) VE-サッカードのゲイン増大適応課題は, 手続きはゲイン減少課題と同様であるが, 第2視標が約140%の位置に現れる. すなわち, (第1視標, 第2視標, 比率)を(8°, 11°, 137.5%), (12°, 17°, 141.7%), (16°, 22°, 137.5%)と設定した. 被験者は修正サッカードをステップフォワードした視標に向かって行く.

(4a) M-サッカードのゲイン減少適応課題(図2)は, 被験者が記憶した第1視標の位置にサッカードを行うまでは(2)と同じである. サッカードの終了検出と同時に, もとの注視視標から第1視標までの50%の位置のLEDを点灯した(第2視標). (3)の適応課題と同様に被験者に修正サッカードを行わせた. 第1視標は左右ランダムに8度, 12度, 16度に現れる. 適応の試行は300回行った.

(4b) M-サッカードのゲイン増大適応課題は, 手続きはM-サッカードのゲイン減少課題と同様に, そして第2視標が約140%の位置に現れるのも, VE-サッカードのゲイン増大適応と同様に設定した.

(5) VE-サッカードの適応実験は, VE-サッカードの検査課題, M-サッカードの検査課題, VE-サッカードの適応課題, M-サッカードの検査課題という四つの課題の流れで構成する. 適応後のVE-サッカードの検査課題を行わなかったのは, 検査試行では校正のためにステップバックを伴わない視標を再提示するので, VE-サッカードの再適応を引き起こすからである. 再適応

は適応と同様にゲイン変化が速く指数関数的に戻るの
 で, 適応後のゲインを示すデータとしては使用できない. そこで適応後のVE-サッカードを推定するデータとしては適応課題最後の100試行のデータを用いた. このデータには約50回の適応試行が含まれている.

(6) M-サッカードの適応実験は, M-サッカードの検査課題, VE-サッカードの検査課題, M-サッカードの適応課題, VE-サッカードの検査課題という四つの課題を順次行った. 適応後のM-サッカードの検査課題を実施しなかったのは前の実験と同様の理由であり, データとしては適応最後の100試行の結果(うち約50試行が適応方向のゲインデータとなる)を代用した.

(7) VE-サッカードとM-サッカードを同時に適応させる課題では, 2種類の検査課題の後にVE-サッカードとM-サッカードの適応課題を試行数を50に縮小して, 交互に各10課題, 計20課題1000試行を連続して行った. ゲインを減少させるサッカードには50%, ゲインを増大させるサッカードには約140%の位置に視標を再提示した. 他の適応課題と同じく視標がステップする第1サッカードの向きは実験前に設定した左右どちらか1方向, 両者同じ向きに固定した. 適応後のゲインを示すデータとしては各々の最後の100試行のデータを用いた.

(8) 適応を進行させる要因を解析するために, VE-サッカードやM-サッカードのゲイン減少適応課題において第1サッカードの終了から第2視標を提示するまでに0, 200, 400ミリ秒の時間遅延を設定した課題を行った.

以上いずれの課題においても, サッカードの開始は

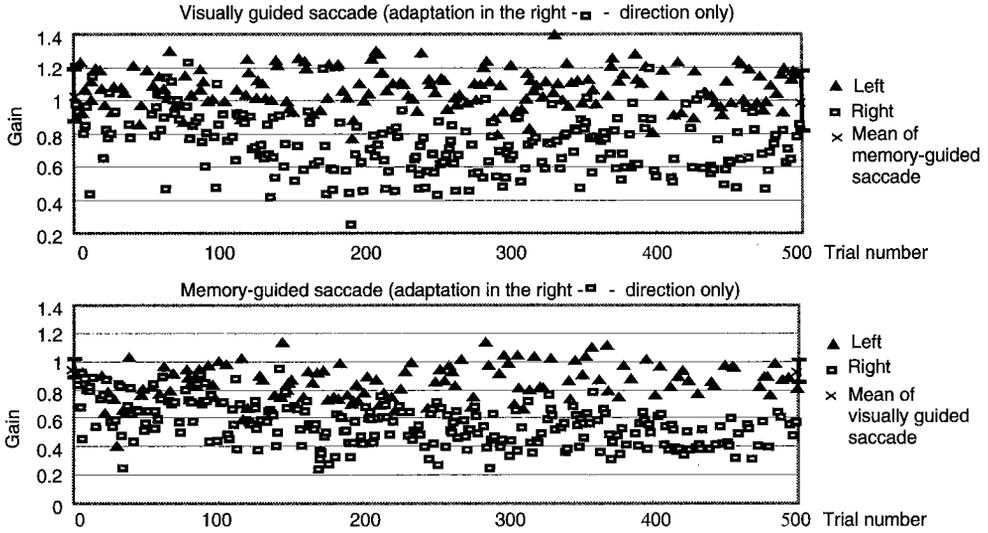


図4 適応過程でのサッカドゲイン変化の例
 Fig. 4 Changes in saccade gain during the adaptation of the visually guided externally triggered saccade (upper) and the memory-guided saccade (lower).

眼球回転速度が設定値 (40度/秒) を5ミリ秒間続いて超えた時点、またサッカドの終了は設定値 (40度/秒) 以下が5ミリ秒間初めて続いた時点とした。

3. 実験結果

被験者は2名が実験内容を理解した研究者、9名が研究内容の知識のない実験協力者であり、18~30歳の男女であった。この9名は適応課題において修正視標が移動して異なる地点に点灯しているという事実について気がつかなかったか、気づいてもその規則性は知覚できなかった。研究者はいずれも事前に課題の知識をもっていた。前回の適応の効果が消失することを期して各被験者には1日に1度しか適応実験を施さないようにして、各2回の適応実験を行った。

3.1 ゲイン減少適応課題

図3はゲイン減少適応課題での眼球運動の例である。視標のステップバックに対して第1サッカド終了から修正サッカド開始まで、VE-サッカドでは202±63ミリ秒、M-サッカドでは289±104ミリ秒の遅延が適応後半の100試行における全被験者の傾向として見られる。図4が適応過程で現れるサッカドのゲイン変化の例である。上図では右向きVE-サッカド、下図では右向きM-サッカドに対して視標のステップバックが起こっており、いずれもこの方向にのみ適応が進んでいることが図からわかる。適応初期の

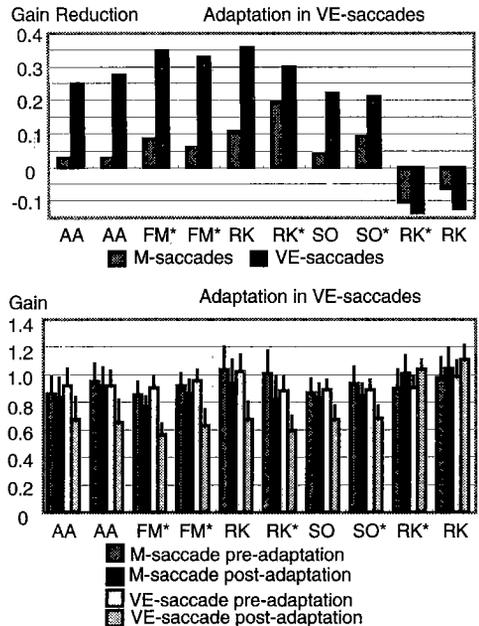


図5 視覚依存外発性サッカドの適応前後でのゲイン変化
 Fig. 5 Gain change of saccades before and after the adaptation of the visually guided externally triggered saccade.

ゲイン変化が大きく指数関数的に減少しているように見える。適応前後でのサッカドのゲインを図5 (左側の8例)、図6 (左側の6例) にまとめた。図の各棒グラフの上の線分は標準偏差を表す。4人の被験者の

VE-サッカードの適応前後のM-サッカードのゲイン平均値に変化があるかどうかを調べる目的で、t-検定を行ったところ、有意な変化があったと判定されるケースが8例中4例出てくる(5%有意水準、図5被験者のイニシャルの肩に星印)。適応ゲインの変化に比して、非適応サッカードのゲインは概してかなり小さな減少である。また3人の被験者のM-サッカード適応前後のVE-サッカードのゲイン変化のt-検定を行ったところ、6例中3例出てきたが(5%有意水準、図6被験者

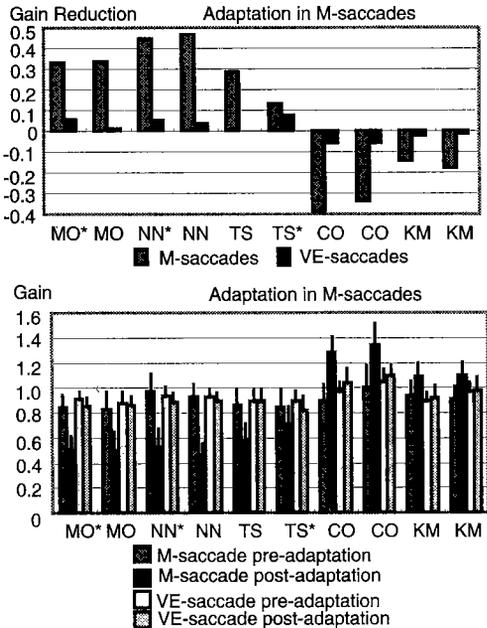


図6 記憶依存性サッカードの適応前後でのゲイン変化
Fig. 6 Gain change of saccades before and after the adaptation of the memory-guided saccade.

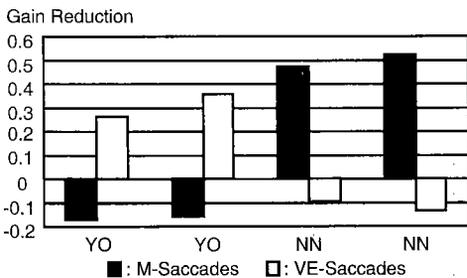


図7 ゲイン減少増大同時適応によるゲイン変化
Fig. 7 Contradictory changes in gain of M-saccade and VE-saccade when gain-decreasing adaptation (50%) or gain-increasing adaptation (140%) procedure was applied to each of them simultaneously.

のイニシャルの肩に星印)、この変化も適応ゲインの変化に比べるとわずかなものである。しかしながら2種類の適応過程のいずれでも他方の種類のサッカードにも同じ方向にゲイン変化が起きている。これは適応過程で異種間のサッカードに小さいながらも適応がクロストークのような効果があることを示唆する。

3.2 ゲイン増大、ゲイン減少増大同時適応課題

VE-サッカード適応では2例、M-サッカード適応では4例のゲイン増大適応課題(3b), (4b)を行った。結果はそれぞれ図5の右2例、図6の右4例である。前節と同様にt-検定を行ったところ、有意な変化があったと判定されるケースがVE-サッカード適応で2例中1例あり、M-サッカード適応では4例とも該当しなかった。適応過程で異種間のサッカードに適応がクロストークのような効果がいくらかあることを示唆する。

そこで、M-サッカードではゲイン増大、VE-サッカードではゲイン減少(被験者YO)、あるいはその逆の組合せ(被験者NN)の同時適応実験(7)を行った結果を図7に示す。このような異なるサッカードの間で逆方向のゲイン変化が生じた。このことから適応にクロストークはあるが、これは主要なものではなく、サッカードの種類に応じてゲインを独立にコントロールできる適応機構が備わっていることを示すと思われる。

3.3 遅延修正視標による適応課題

第2視標を遅延提示したときの適応課題(8)の前後でのゲインを図8に示す。被験者によってデータにはばらつきがあるが、一般的に遅延が大きいとゲインの減少も緩やかになる傾向がある。遅延時間0のときのような適応初期の急速なゲイン変化が見られなくなるが、およそ400ミリ秒提示が遅れても適応が生じている。と

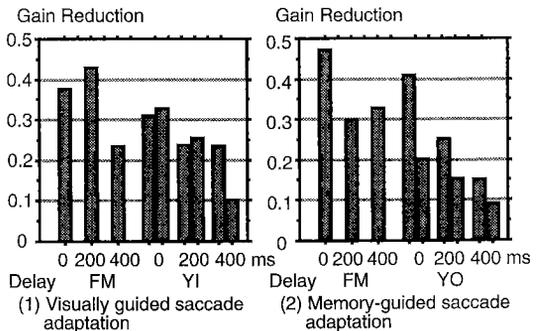


図8 第2視標を遅延提示したときのゲイン変化
Fig. 8 Reduction in saccadic gain before and after the adaptation with delayed presentation of a second step-back target.

ここで、遅延時間が更に大きく1秒ほどになる場合は、視標のステップバックではなく、新しい次の視標が現れたと知覚されると被験者は言い、適応は全く進行しなくなった。

4. 考 察

4.1 サッカードの適応独立性

視標のステップによる適応はいずれの型のサッカードにおいても生じた、少しのクロストークが現れるが、ゲインが型によって逆向きに適応可能であることから、基本的に独立な構成になっていることが示された。この現象はゲイン変化にかかわる要素が神経集団からなっており、これがサッカードの型によって独立している部分と共有されている部分に分かれていることを示唆する。一つの型だけの適応は他の型のサッカードに影響を与えず、両方同時に異なるゲインを学習させれば、個々の学習ゲインの方向に適応が進むことがこれで説明可能である。

状況依存性の適応は近年前庭動眼反射系において多くの実験が重ねられてきている[8]~[11]。我々の発見[12]はこれらを契機として独立になされたものであるが、サッカードの適応の独立性についてこれまでも指摘があった。

Erkelensら[5]らは、あらかじめ見えている視標に対して音を合図にするサッカードを「内部誘発サッカード」(internally triggered saccade)と言い、視標のジャンプを追跡するサッカードを「外部誘発サッカード」(externally triggered saccade)と区別して、前者のサッカード中に視標をステップバックするという適応が、後者のサッカードに変化を与えないことを示した。VI-サッカードからVE-サッカードへの適応の不転移を示しているであろう。M-サッカードは内部誘導運動(internally guided movement)の一つと考えられており、言葉の上でErkelensらの言う「内部誘発サッカード」を連想させる。もしM-サッカードとVI-サッカードが同等であれば、本実験の結果の半分は、実験手続きにおいて異なるが内容的にErkelensら[5]らと同じものとなる。しかしながら、M-サッカードは不正確であり[13]、その主系列特性もVE-サッカードより最高速度が小さいなどの特徴があるが、後者、VI-サッカードは精度が高く、VE-サッカードと主系列は異ならないようである。すなわち、VI-サッカードとM-サッカードのダイナミクスは異なる。実際、我々はVI-サッカードとM-サッカードの適応独立性を実験的に確認している[6]。

このことからVI-サッカードとM-サッカードは区別されるべきであると考えられる。

またDeubelの結果[4]は、アブストラクトで示された手法が明確ではないが、VE-サッカードにおける適応が予測的サッカードに変化を与えないというものである。予測的サッカードとM-サッカードは、現に見えていない視標に対して見当をつけて行うという意味で、恐らく同等なものであろうから、我々の結果の実験結果の半分、すなわちVE-サッカードの適応がM-サッカードに影響を与えないというデータと同等の傾向を示していると言える。但し、適応の転移をクロストークとしてとらえて、異なるゲインの学習が同時に可能であることを示したのは本実験が初めてである。

サッカードは脳幹のバーストニューロン(BNと略す)が高頻度発火して眼球運動ニューロンをドライブして生じる。BNに対して、前頭眼野-BNの直接経路、前頭眼野-上丘-BNの間接経路、また前頭連合野-大脳基底核黒質網様部-上丘-BNの経路、頭頂連合野-上丘-BNなどの経路が知られている。このような多重な経路は機能的な差異を予測させるが明確ではない。我々が示した適応過程の独立性はこのような経路の差異に対応しているかもしれない。

最後に、適応によるゲイン変化の時定数の解析によって時定数そのものの変化が見えてくるかもしれない。また、適応的に変化したゲインの時間的な持続性も興味ある問題である。提示視標がステップバックしない条件下では再適応過程が進行するので、適応後のゲイン変化の持続性を調べるには、被験者を暗闇に持続的に置く必要という困難があり調査していない。いずれも今後の課題である。

4.2 サッカードと小脳関連

小脳がサッカードの生成に関係していることを示す多くの実験結果が知られている。小脳皮質の虫部(V~VII)を微小電流で刺激すると刺激と同じ側に向かうサッカードが生じる[14]。サルの小脳皮質を切除すると、中心に戻るサッカードの振幅が過大となり、周辺に向かうサッカードの振幅が過小となり、いわゆる推尺異常が起きる[15]。皮質虫部とそこから出力を受ける室頂核を一時的に冷却して神経の活動を止めても、同様なサッカードの異常が現れる[16]。

更に小脳がサッカードの振幅を調整していることを示す実験結果も知られていて[17]~[19]、サル小脳皮質虫部、傍虫部のサッカードに関連する領野と室頂核を除去すると、振幅の適応は消失する。またGoldberg

ら[20]は予備的な報告であるが、本実験でも用いた Deubelら[1],[3]のサッカード中の視標ステップによる短期適応と同じ実験を行って、小脳核(室頂核と中位核)を神経毒で処理したサルでは適応が生じないことを示している。

真野[21]は小脳皮質の半球部にもサッカードに関連して活動する細胞を見出している。永雄[22]は刺激実験により従来知られていなかった小脳核細胞のサッカード関連活動の分布を示した。これらの異なる小脳皮質、小脳核のサッカード関連部位は、視標の与えられ方、サッカード開始のキューというような状況依存性にサッカードの適応が進むという我々の結果と対応しているかもしれない。

4.3 適応独立性と遅延適応が示唆する適応機構

小脳がサッカードのゲインの調節にかかわっていることはほぼ明らかである。ところでIto[23]は小脳の学習作用の基礎には、異シナプス性干渉(登上線維シナプスと平行線維シナプス)による小脳皮質・プルキンエ細胞の平行線維入力に対する応答に長期減弱(Long-term depression, LTD)があるという説を提示して、前庭動眼反射系において、神経回路、回路の信号、機能の同定を進めた。また培養細胞レベルでプルキンエ細胞の記憶作用の生化学的分子過程が明らかにされつつある。この説は運動を遂行する信号の一部(平行線維信号)と運動の修正を指示する信号(登上線維信号)がプルキンエ細胞で同時に到着すると、プルキンエ細胞と平行線維間のシナプス伝達効率の修正が起きて、これを基礎に小脳における運動学習が進むとしている。干渉する平行線維信号は、タイミングとして登上線維信号に最大50ミリ秒先行するか、最大遅延して200ミリ秒以内のものであると考えられている。

そこでサッカードの短期適応に関して、LTDが成立する時間的関係の考察を進める。サッカードの誤りに気づくのは第1サッカード終了時点、視標がその場になく、異なる位置にあることを知覚した時点である。この情報をもとに修正サッカードが生成される。VE-サッカードの適応も、M-サッカードの適応も、修正サッカードは同じくステップした視標に誘導されたVE-サッカードとして生じている。修正サッカードのときに小脳に流れる信号に両者で差異はないであろう。それ故に適応が修正サッカード中の信号だけで生じると考えるのは困難である。そこで誤動作の知覚に由来する信号が、直前の第1サッカードの生成信号に対して遡って干渉を与えて学習が進行するか、あるいはサッ

カードの誤差知覚が記憶として残り、これが次回以降の同種の第1サッカードの過程で想起されて、その信号が第1サッカードの生成信号に対して干渉を与えて学習が進むという二つの可能性が存在するだろう。

修正視標遅延提示課題(8)において、遅延400ミリ秒の場合、サッカード誤差の知覚が視覚的に処理されて、登上線維信号が発せられるまでに50ミリ秒かかるとすると、第1サッカードに伴う平行線維信号は450ミリ秒前に終了している。異シナプス性干渉実験で確認されている許容時間は現在のところ50ミリ秒である。これに比べるとかなり長い。遅延が大きいときには二つ目の可能性が作用していると推定される。その特徴は緩徐としたゲイン変化である。

第2の可能性を仮説としてまとめると、第1サッカードに影響を与える要因には、それ以前のサッカードにおける誤差評価であり、その記憶と想起によるものがあるということである。直前のサッカードは非適応方向であるなど誤っていない可能性もあるので、もっと一般に、先行するサッカード群の評価の記憶が機能するというべきであろう。サッカードの適応はDeubelら[3]が示したように振幅以外に方位のみのシフトも可能であり、要するに2次元的な性格をもつ学習である。従って過去のサッカードの評価は2次元的な広がりの中で記憶され、サッカードの開始時点でいわば無意識のうちに特定の方向・振幅の視標に対する誤差傾向が想起されて、これが学習を進行させると推測される。このような学習形式、すなわち運動のよしあしが事後に明らかとなり、その評価を直前の運動と次回以降の運動開始時において学習につなげるという形式は、恐らく随意運動一般、少なくともバリスティックな運動に共通する性質ではないだろうか。要素から見るとき、運動の事後評価、状況と結び付いた評価の記憶、状況依存的な学習の神経機構(小脳)という3要素が、重要であると思われる。関連する脳の組織機能としては、運動の評価には辺縁系、状況と結び付いた評価の記憶は、近年、前頭連合野で研究が進められている作業記憶仮説[24]~[27]と関連があるのではないかとと思われる。

学習に二つの可能性が確かに存在するとして、それでは実際のサッカード適応の場でどのように絡み合っ

5. む す び

M-サッカード、VE-サッカードでは独立に学習が進

むという我々の実験結果は、恐らく小脳によると思われる運動学習が極めて状況依存的な学習を実現するという事態を表現している。小脳の機能に関してMarr[28]やAlbus[29]らが運動要素の識別—連想過程というモデルの形式で予測した。これは状況依存的な学習の実現には有利である。Fujita[30]による適応フィルタモデルは運動パラメータの適応的な変化を示すという意味でサッカードの適応を構成するのに役に立つだろうが、文脈依存性を表現する論理の方向に発展させる必要があるだろう。このような事情はまたThompson[31]が示した音によるまばたき応答の条件付けに小脳が必須の要素としてかかっているということとも深く関係していると思われる。随意的運動の学習要素として考えられる、運動の事後評価、状況と結び付いた評価の記憶、状況依存的な学習の神経機構という三つの要素がサッカードの適応という現象に結実していると推定する。これらの要素をパラメータとする運動学習の性質の解明が今後の課題である。

謝辞 本研究は科学技術庁振興調整費総合研究「センサーフュージョンの基盤的技術の開発に関する研究—空間知覚における神経回路網モデル」の援助を得て実施した。

文 献

- [1] H. Deubel, W. Wolf, and G. Hauske, "Adaptive gain control of saccadic eye movements," *Human Neurobiol.*, vol.5, pp.245-253, 1986.
- [2] R. A. Abrams, R. S. Dobkin, and M. K. Helfrich, "Adaptive modification of saccadic eye movements," *J. Exp. Psychol.*, vol.18, pp.922-933, 1992.
- [3] H. Deubel, "Adaptivity of gain and direction in oblique saccades," in *Eye Movements From Physiology to Cognition*, ed. J. K. O'Regan and A. Levy-Schoen, pp. 181-190, Amsterdam, Elsevier, 1987.
- [4] H. Deubel, "Context-specificity of saccadic adaptation," *Invest. Ophthalmol. & Visual Science*, vol.34, p.1498, ARVO'93 abstract 3947-9, 1993.
- [5] C. J. Erkelens and J. Hulleman, "Selective adaptation of internally triggered saccades made to visual targets," *Exp. Brain Res.*, vol.93, pp.157-164, 1993.
- [6] 雨海明博, 藤田昌彦, 皆川双葉, "定常視標に対する視覚依存性サッカードの適応が記憶依存性サッカードに及ぼす効果," *信学技報*, NC94-147, 1995.
- [7] 皆川双葉, 藤田昌彦, 雨海明博, "修正視標の提示遅延がサッカードの適応に及ぼす効果," *信学技報*, MBE94-125, 1995.
- [8] J. Baker, S. Perlmuter, B. Peterson, S. Rude, and F. Robinson, "Simultaneous opposing adaptive changes in cat vestibulo-ocular reflex direction for two body orientations," *Exp. Brain Res.*, vol.69, pp.220-224, 1987.
- [9] J. Baker, C. Wickland, and B. Peterson, "Dependence of cat vestibulo-ocular reflex direction adaptation on animal orientation during adaptation and rotation in darkness," *Brain Res.*, vol.408, pp.339-343, 1987.
- [10] M. Shelhamer, D. Robinson, and H. Tan, "Context-specific adaptation of the gain of the vestibulo-ocular reflex in humans," *J. Vestibular Res.*, vol.2, pp.89-96, 1992.
- [11] H. Tan, M. Shelhamer, and D. Zee, "Effect of head orientation and position on vestibuloocular reflex adaptation," *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, vol.656, pp.158-165, 1992.
- [12] 藤田昌彦, 皆川双葉, 雨海明博, 小川 正, "視覚依存性サッカードと記憶依存性サッカードの適応の独立性," 第18回日本神経科学学会, 1994. 12. 6.
- [13] H. G. Lemij and H. Collewijn, "Differences in accuracy of human saccades between stationary and jumping targets," *Vision Res.*, vol.29, pp.1737-1748, 1989.
- [14] S. Ron and D. A. Robinson, "Eye movements evoked by cerebellar stimulation in the alert monkey," *J. Neurophysiol.*, vol.36, pp.1004-1022, 1973.
- [15] L. Ritchie, "Effects of cerebellar lesions on saccadic eye movements," *J. Neurophysiol.*, vol.39, pp.1246-1256, 1976.
- [16] T. Vilis and J. Hore, "Characteristics of saccadic dysmetria in monkeys during reversible lesions of medial cerebellar nuclei," *J. Neurophysiol.*, vol.46, pp.828-838, 1981.
- [17] L. M. Optican and D. A. Robinson, "Cerebellar-dependent adaptive control of the primate saccadic system," *J. Neurophysiol.*, vol.44, pp.1058-1076, 1980.
- [18] L. M. Optican, D. S. Zee, and F. C. Chu, "Adaptive response to ocular muscle weakness in human pursuit and saccadic eye movements," *J. Neurophysiol.*, vol.54, pp.110-122, 1985.
- [19] L. M. Optican and F. A. Miles, "Visually induced adaptive changes in primate saccadic oculomotor control signals," *J. Neurophysiol.*, vol.54, pp.940-958, 1985.
- [20] M. Goldberg, S. Musil, E. Fitzgibbon, M. Smith, and C. Olson, "The role of the cerebellum in the control of saccadic eye movements," in *Role of the Cerebellum and Basal Ganglia in Voluntary Movement*, ed. N. Mano, I. Hamada, and M. Delong, pp. 203-211, Elsevier, 1993.
- [21] N. Mano, Y. Ito, and H. Shibutani, "Saccade-related purkinje cells in the cerebellar hemispheres of the monkey," *Exp. Brain Res.*, vol.84, pp.465-470, 1991.
- [22] S. Nagao, "Eye movements related areas in the deep cerebellar nuclei of the primate revealed by local electrical stimulation," 4th IBRO Abstracts, D5.1, pp. 326, 1995.
- [23] M. Ito, "The cerebellum and neural control," Raven Press, New York, 1984.
- [24] S. Funahashi, C. J. Bruce, and P. S. Goldman-Rakic, "Mnemonic coding of visual space in the monkey's dorsolateral prefrontal cortex," *J. Neurophysiol.*, vol.61, pp.331-349, 1989.
- [25] S. Funahashi and K. Kubota, K, "Working memory and prefrontal cortex," *Neurosci. Res.*, vol.21, pp.1-11, 1994.
- [26] T. Sawaguchi, M. Matsumura, and K. Kubota, "Delayed response deficits produced by local injection of bicuculline into the dorsolateral prefrontal cortex in Japanese macaque monkeys," *Exp. Brain Res.*, vol.75, pp.457-469, 1989.
- [27] T. Sawaguchi and P. S. Goldman-Rakic, "D1 dopamine receptors

- in prefrontal cortex: involvement in working memory," Science, vol.251, pp.947-950, 1991.
- [28] D. Marr, "A theory of cerebellar cortex," J. Physiol.(London), vol.202, pp.437-470, 1969.
- [29] J. S. Albus, "A theory of cerebellar function," Math. Biosci., vol.10, pp.25-61, 1971.
- [30] M. Fujita, "Adaptive filter model of the cerebellum," Biol. Cybern., vol.45, pp.195-206, 1982.
- [31] R. F. Thompson, "The neural basis of basic associative learning of discrete behavioral responses," Trends in Neurosci., vol.11, pp.152-155, 1988.

(平成7年10月13日受付, 8年1月30日再受付)



藤田 昌彦 (正員)

1973東大・工・計数卒。1976同大大学院修士課程了。同年,長崎総合科学大学管理工学科助手。現在,郵政省通信総合研究所通信科学部信号処理研究室長。電気通信大学大学院情報システム学研究科助教授(併任)。工博。眼球運動の制御機構および空間知覚の実験と神経回路モデルを研究。日本神経科学学会(専門会員),北米神経科学学会,視覚と眼科学学会(ARVO),日本神経回路学会,計測自動制御学会,日本視覚学会各会員。



雨海 明博

1993東京電機大・工・電子卒。現在,電気通信大学大学院・情報システム学研究科博士後期課程在学中。眼球運動の適応的制御機構の実験的研究。日本神経科学学会会員。



皆川 双葉 (正員)

1986東邦大・理・物理卒。1991同大大学院博士課程了。現在,郵政省通信総合研究所通信科学部信号処理研究室主任研究官。理博。眼球運動の適応的制御機構の実験的研究。日本物理学会,日本神経科学学会,日本視覚学会各会員。