

空間認知の身体化過程とその機序をめぐって

榎本玲子¹・山上精次²

Embodiment and multisensory integration: The mechanism of spatial perception through body representation

Reiko Enomoto and Seiji Yamagami

Abstract : 外界の物体と身体との直接的な相互作用が行われる身体周辺の空間を身体近傍空間という。複数のモダリティの刺激に反応する多感覚ニューロンの働きにより規定されているこの空間では、複数モダリティからの感覚情報が統合されるため、他の領域とは異なる空間知覚特性がある。そして、この空間の表象は、ダイナミックかつ機能的な可塑性を持ち、身体部位や道具の機能、使用経験などにより変化することを多くの研究が実験的に示している。その一方で、ここ数年では、そのような多感覚ニューロンの働きが身体近傍空間における単一モダリティの刺激処理にも影響を与える可能性を示唆した証拠が増えつつある。本レビューでは、これらの研究を概観し、身体近傍空間における空間知覚の特性とその可塑性について議論する。

Key words : 身体近傍空間, 多感覚ニューロン, 空間知覚

近年、認知神経科学の分野では、空間知覚のメカニズムについて、空間内における身体表象の位置づけという視点からのアプローチが注目されている。これは、空間内でどのように身体が機能するかが空間の知覚に影響するという考え方に基づいている。生物が環境内に存在する物体や事象に対して適切な反応をするためには、それらの対象が身体からどれくらい近いのか、あるいは遠いのかといった、自己の身体を中心とした空間の知覚を行う必要がある。そしてそれを基に、その対象に対して自己の身体がどのように動くべきかを選択し、計画しなければならない。このような身体化された空間知覚は、我々ヒトのように外界の物体と様々な相互作用を行う生物にとって、適応的なシステムであると考えられる。

身体を中心とした空間表象は大別して、自己が占める空間、つまり身体そのものにより規定される個人内空間 (personal space)、身体表面から数 cm から数十 cm の範囲で身体を直接取り巻く身体近傍空間¹⁾ (peripersonal space)、そしてそれ以上に離れた身体外空間 (extrapersonal space) の3つに区分される (図1)。我々の空間表象は、この区別された異なる表象の統合である (Làdavas & Serino, 2008)。その中でも、身体近傍空間を対象とした研究がこの10年ほどの間に盛んに行われている。なぜなら、この領域内における物体や事象は、我々

にとって直接の相互作用の対象となるので、生態学的観点では特に重要な意味を持つ空間であると考えられるためである。そして様々なアプローチを用いて、この領域は、他の空間とは異なる神経メカニズムや知覚特性を持つことが明らかになってきている。本論文では、身体化された空間知覚、特に身体近傍空間を対象とした近年の研究を概観し、その動向について議論する。

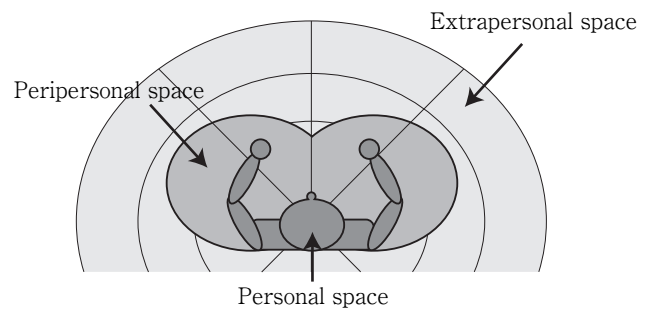


図1 身体を中心とした空間表象分類の模式図。身体を直に取り囲む身体近傍空間 (peripersonal space) は、物体や他者との直接的な相互作用空間となる。

身体近傍空間の発見

マカクザルの脳の単一ニューロン記録により、運動前野といくつかの頭頂領域において、視覚刺激と触覚刺激の両方に反応する多感覚ニューロンが発見されている (例えば, Rizzolatti, Scandolaro, Matelli, & Gentilucci, 1981; Graziano, Hu, & Gross, 1997; Graziano, Yaps, & Gross, 1994)。これらのニューロンは、ある特定の触覚受容野からの体性感覚情報だけではなく、その触覚受容野に近接した空間に呈示された視覚情報にも反応する。

受稿日2010年8月31日 受理日2010年12月7日

- 1 専修大学大学院文学研究科 (Graduate School of the Humanities, Senshu University)
- 2 専修大学人間科学部心理学科 (Department of Psychology, Senshu University)
- 1) 他にも身体近接空間、個体周辺空間と訳されることもあるが、固定されていないので、本論文ではこの表記で統一して用いる。

さらに、それらの視覚受容野は、網膜上の特定の位置に固定されているのではなく、ある身体部位上に存在する触覚受容野の位置と連合して移動する。例えば、手や頭の位置を移動させれば、それらの移動に伴って、対応する視覚受容野も移動する。そして、これらのニューロンの活動の強さは、呈示される視覚刺激と身体部位との間の距離に反比例しており、刺激が身体に近くなるほど強くなることが報告されている (Duhamel, Colby, & Goldberg, 1998; Fogassi, Gallese, Fadiga, Luppino, Matelli, & Rizzolatti, 1996; Graziano et al., 1994)。このような特性を持つニューロンの活性化によって操作的に定義される領域が身体近傍空間である (Làdavvas & Serino, 2008)。

上述したような多感覚ニューロンの特性により、身体近傍空間の形状は一定ではなく常に身体の状態に従って容易に変化するため、Graziano & Gross (1995) は、この空間を身体を取り囲むゲル状の媒体として例えている。しかし、このような多感覚ニューロンの働きは、身体近傍空間の形状だけではなく、その大きさも可塑的に変化させる。Iriki, Tanaka, & Iwamura (1996) は、マカクザルに熊手を用いて手の届かない範囲におかれたペレットを取るように訓練を行なった。記録されていたニューロンは、熊手使用訓練前には、手に対する触覚受容野及びその周辺に対して視覚受容野を持っていた。驚くべきことに、5分間の熊手使用訓練直後、それらの視覚受容野はまるで熊手の先にまで手が伸びたかのように拡張された。つまり、熊手の先に対しても多感覚ニューロンが反応したのである。しかし、訓練後なにもしない状

態が2, 3分続くと、この視覚受容野は再び変化し、訓練前の大きさに戻った。また、サルが熊手を使用せず、ただ受動的に持たされているだけの場合、このような視覚受容野の拡張は起こらなかった (図2)。これらのことは、身体近傍空間の範囲も実際の身体の周辺に限定されるわけではなく、身体部位の代わりに使用される道具の周囲にまでダイナミックに可塑的に変化しうることを示している。これは、道具が身体の一部として組み込まれ、それに対して多感覚ニューロンの反応が可塑的に変化し、その結果として身体近傍空間の拡大や変化が引き起こされるためであると考えられる。その一方で、道具が身体の一部として組み込まれるためには、道具の能動的な使用が必要であることも示している。

さらに、Iriki, Tanaka, Obayashi, & Iwamura (2001) は、マカクザルにビデオモニタに映った自己の手の動きの観察を通して道具を操作する訓練を行った際、多感覚ニューロンの視覚受容野は実際の手の位置や姿勢によってではなく、モニタ上の手の映像の拡大、縮小、移動に伴い、その映像の周囲に形成されることを報告した。このことは、ヴァーチャルリアリティのように実体がない単なる視覚映像のみでも、実際の身体の一部として組み込まれうる可能性を示唆している。

上述したように、身体近傍空間の形状や大きさは容易に変化し、また、身体近傍空間が形成される対象は身体そのものに限らず、経験により道具やその映像の周囲にも形成されるようになる。このようなダイナミックな可塑性は、多感覚ニューロンの重要な特性の1つであると考えられる。

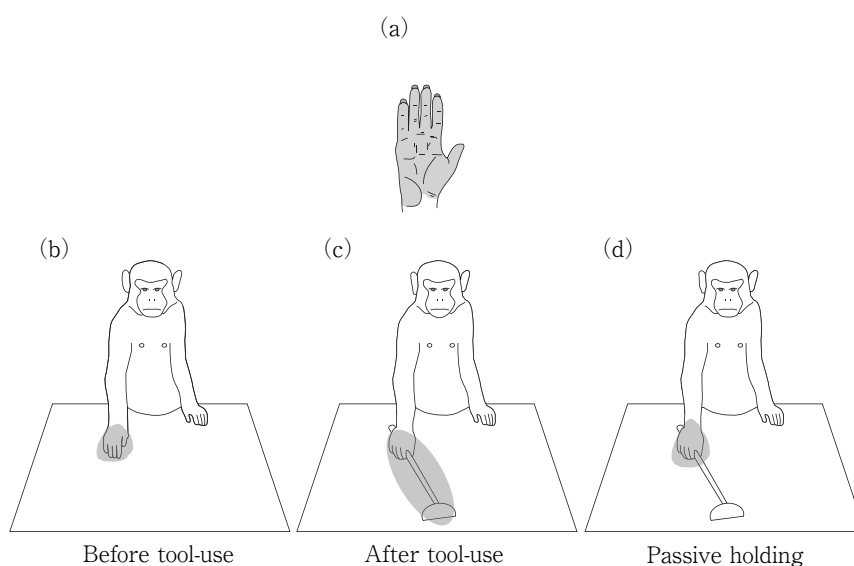


図2 (a) サルの手の体性感覚受容野。(b), (c), (d) は道具使用訓練に伴う視覚受容野の変化。それぞれ、(b) 道具使用訓練前、(c) 道具使用訓練直後、(d) 道具を受動的に持たされている場合。(Maravita & Iriki, 2004, P.80, FIGURE 1より改変)

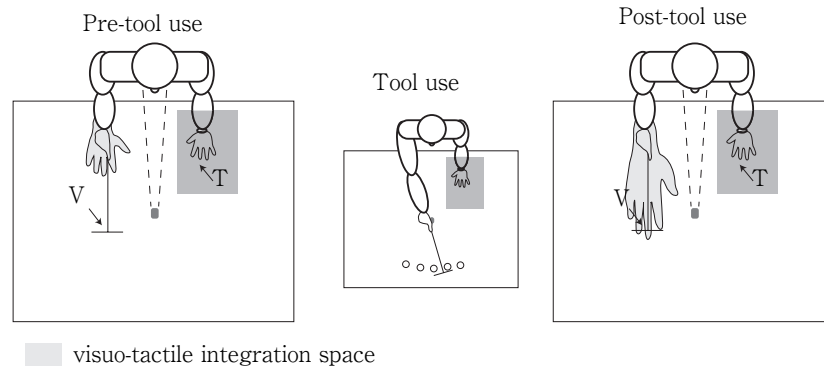


図3 道具使用による手の身体近傍空間における変化の模式図。Vは視覚刺激、Tは触覚刺激を示す。(Làdavvas & Serino, 2008, P.115, FIGURE 2より改変)

ヒトの身体近傍空間における機能的特性と多感覚統合

ヒトにおいても、ここ数年のfMRIなどを用いた機能的脳画像研究により、サルと同様の頭頂領域に、頭や手の近くの空間を表象する領域があることから、サルとヒトの身体近傍空間の表象についての解剖学的類似性が報告されている(Makin, Holmes, & Zohary, 2007; Sereno & Huang, 2006)。それと同様に、機能的側面についても、行動的データによりサルとヒトにおける類似性を示す様々な証拠が蓄積している。

ヒトの脳の左右半球はそれぞれ対側空間の情報の入力を受けている。そのため脳を損傷すると、損傷側とは対側の身体や空間に呈示された視覚、触覚、聴覚情報の知覚が障害される場合がある。右半球は空間的情報の処理に重要な役割を担っているため、このような症状は右脳損傷患者において多く見られる。ヒトにおける身体近傍空間の存在は、主に右脳損傷患者を対象とした神経心理学的研究により明らかになってきた(例えば、di Pellegrino, Làdavvas, & Farné, 1997; Farné & Làdavvas, 2000; Maravita, Husain, Clarke, & Driver, 2001)。これまでに多く用いられてきたのが、感覚間消去(crossmodal extinction)を利用した実験パラダイムである。感覚間消去とは、身体の左右それぞれの側に視覚と触覚、あるいは聴覚と触覚といったように異なるモダリティの刺激が同時に呈示された場合、脳の損傷した側とは対側の身体に呈示された刺激の知覚が障害される臨床的症状である(di Pellegrino et al., 1997)。例えば、右脳損傷患者においては、右手に視覚刺激、左手に触覚刺激を同時に呈示されると、左手に呈示された触覚刺激を検出できないことがある。これは、それぞれの刺激により両方の手の体性感覚表象が活性化されるけれども、それらが競合し

て、結果的に損傷により相対的に表象が弱くなった対側に呈示された触覚刺激の消去が生じるためである(Làdavvas & Farné, 2006)。

このような感覚間消去を示す患者では、損傷側の同側、対側にかかわらず、視覚刺激と触覚刺激の両方も同一の手、つまり右手、あるいは左手のみに同時に呈示した場合には、消去の程度は軽減する。しかし、同側への視覚刺激は対側に呈示された触覚刺激の消去を増悪させ、その程度は身体から視覚刺激までの距離と反比例している。例えば視覚刺激が身体から5 cm以内の空間に呈示されると消去は強いけれども、35cm以上離れると軽減することが示されている(Làdavvas, di Pellegrino, Farné, & Zeloni, 1998)。このため、感覚間消去パラダイムでは、この消去の程度を、身体近傍空間の変化の指標として利用するのである。

Farné & Làdavvas (2000)は、消去を示す患者を対象に、熊手で遠くのものを取るよう数分の訓練を行なった。その結果、熊手使用訓練前に比べ、訓練直後では、損傷側と同側の手で持った熊手の先端に呈示された視覚刺激により、対側の手における触覚刺激の消去がより強くなった(図3)。これは、Iriki et al.(1996)により報告された、道具の使用による手の身体近傍空間の拡張を支持するものである。さらに、この場合も、訓練後数分間に熊手を受動的に持っているだけの状態では、消去は訓練前と同程度にまで戻っていた。そして同様の消去パラダイムを用いたさらなる研究により、道具使用による身体近傍空間の拡張は、道具の長さによって直接調節されること、そのためには道具を持つことによる物理的な身体の延長ではなく、その道具を使用した意図的な活動が必要であること、また、使用する道具の物理的な先端ではなく、実質的に機能を果たす部位に対して身体近傍空間が拡張されることなどが示された(Farné, Iriki, &

Làdavass, 2005; Farné, Serino, & Làdavass, 2007; Maravita et al., 2001)。これらのことから、ヒトにおける身体近傍空間の表象も固定的ではなく、かなり高速度の機能的可塑性を持つことが推測される。さらにそれは、身体と空間内の物体の相互作用のために使用される道具の機能的特徴に対して、柔軟に細かく調整されるようである。

このように、サルで発見された身体近傍空間の表象における機能的類似性は、ヒトにおいてもほぼ一貫して報告されている。しかし、ヒトを対象とすることにより、身体近傍空間の機能的特性についての新たな知見が得られつつある。

まず初めに、身体近傍空間の構造に関することである。身体近傍空間は、身体全体を取り囲む単一の空間なのか？それとも、特定の身体の部位ごとにモジュール構造化された空間なのだろうか？この疑問に対する答えも、この消去パラダイムを用いた実験により得られている。Farné, Dematte, & Làdavass (2005) は、異なる部位(顔と手)の組合せで消去の程度を測定する場合、同じ部位の組合せの場合よりも消去が弱まることを発見した。これは脳内で顔と手がそれぞれに異なる空間表象を持っているため、触覚刺激と異なる部位に呈示された視覚刺激は、あたかも身体から遠くに呈示されたかのように表象されたと考えられる。

視覚と聴覚はそれぞれ視覚情報、聴覚情報といった質的に異なる情報を処理し、また、それらの情報が有効である環境内の状況や空間的な範囲は異なる。顔(Farné & Làdavass, 2002)や手周辺(Serino, Bassolino, Pavani, & Làdavass, 2007)の聴覚-触覚間消去の実験ではさらに、同じ身体部位を囲む領域内であっても、このような感覚モダリティの機能の違いによって身体近傍空間の性質が異なることが示されている。顔の場合、通常の視覚-触覚間消去では、正面空間において強い消去が観察される一方、聴覚-触覚間消去では、身体後方部の空間での消去が強くなったのである。この現象は、手周辺の身体近傍空間では見られなかった。視覚は主に正面における情報に有効であるのに対し、聴覚は正面のみならず、後方の空間からくる情報にも有効であるためであると推測される。

これらの結果を総合すると、身体近傍空間は単一の空間ではなく、各身体部位ごとにコード化された複数の領域の集合体により構成されている。そしてさらに感覚モダリティの機能性により、その領域の特性も変化していることを示している。しかし、足の近くに呈示された視覚刺激により、手に対する触覚刺激の検出が影響される

という報告もある(Schicke, Bauer, & Roder, 2009)。この結果は、足の周囲における身体近傍空間の存在を示すと同時に、それが異なる身体部位(手)にも影響を及ぼしうることを示すものである。そのため、各身体部位における身体近傍空間の表象は、モジュール構造化されてはいるけれども、それぞれが完全に独立して機能しているのではなく、相互に関係している可能性もある。

次に、身体近傍空間の表象が生じるメカニズムに関して、多感覚ニューロンが情報のボトムアップ的な流れで自動的に活性化されることによるものである可能性が示唆されている。Farné, Dematte, & Làdavass (2003) は、通常の消去パラダイムにおいて、透明な板で覆われた手の近くに視覚刺激が呈示された場合でも、消去の程度は板で覆わない場合と同程度であることを発見した。もし、トップダウン的な情報処理であるならば、刺激に触れることができるかどうかという物理的接触の可能性により消去の程度は影響を受けると予測された。しかし、それよりもむしろ刺激と身体との視覚的近接性という視覚に限定されたボトムアップ的な情報により消去が生じることが示された。

さらに、Farné, Pavani, Meneghello, & Làdavass (2000) は、消去症状を呈する脳損傷患者に損傷側と同側の腕に一致するように外見上は本物の手とそっくりなゴム製の偽物の手(ラバーハンド)を置き、その近くに視覚刺激を呈示した。その場合、本物の手からは遠くても、ラバーハンドの近くの空間は身体近傍空間として処理されたかのように、対側への触覚刺激の消去が見られることを発見した。ただし、ラバーハンドが実際の腕の状態と一致しない、あるいは生体学的に不可能な状態で置かれた場合には、消去の程度は著しく減少したことから、視覚優位性が完全なものではないともいえる。むしろ、あまりに逸脱した状態で置かれた場合、それはもはや自己の身体の一部とは処理されないのかもしれない。このように、ラバーハンドに対しても身体近傍空間の表象が形成されるという事実もまた、目の前に置かれた手が自己の手かどうかという体性感覚のトップダウン的な情報ではなく、手がそこにあるという視覚のボトムアップ的な情報により多感覚ニューロンが活性化される可能性を示唆するものである。

Làdavass & Serino (2008) は、身体近傍空間におけるこのような刺激誘発的な知覚様式の理由を、多感覚ニューロンの機能的役割の点から説明している。多感覚ニューロンは、適切な運動反応を生起するために、身体周囲の感覚刺激の位置をコード化するという機能を持つ。

この機能は、向かってくる刺激を避けるといったような動きにおいて非常に重要な役割を果たす。このような防御的な動きは、反射的で迅速に生じるため、その刺激がどのような性質のものかといった高次のレベルの処理を必要としないのである。また、視覚情報処理には、物体の形態を処理する腹側経路と位置や動きの処理に関係する背側経路の2つの並列の経路の存在が知られている (Ungerleider & Mishkin, 1982) が、これらの多感覚ニューロンのほとんどが、背側経路の一部である頭頂間溝に存在することもこの考えを支持している。

これらの実験が示すのは、ヒトの身体近傍空間において、どのように視覚-触覚、あるいは聴覚触覚といったような複数のモダリティの情報が統合されるのか、ということである。その点については、このように複合的な反応を示す多感覚ニューロンの働きという観点から説明がなされており、現在までにそれに関連した多数のレビューが存在する (例えば, Cardinali, Brozzoli, & Farné, 2009; Làdavas & Serino, 2008; Maravita & Iriki, 2004)。

しかし、単一モダリティの刺激に対してもこのような多感覚ニューロンの働きが及ぶことがここ数年の研究で明らかになっている。それらの研究の結果は、これまでの複数モダリティによって示されてきたものと矛盾するのではなく、むしろ身体近傍空間の表象における新しい可能性を示唆している。以下の節では、視覚を中心とした単一モダリティ刺激処理における多感覚ニューロンの機能について検討する。

身体近傍空間における視覚的注意特性

脳損傷患者では、損傷側と対側の空間内の刺激に注意を向けられず、無視してしまうことがある。この症状を半側空間無視という。半側空間無視の有無やその程度を評価するための簡易検査では、線分二等分課題 (line bisection task) がしばしば使用される。線分二等分課題は、患者に呈示された線分について主観的な中心点を求める課題である。右脳損傷患者がこの課題を行った場合、右脳の機能特性により、左側の空間が無視されるために主観的中心点が実際の中心点から右側にシフトすることが報告されている (Bisiach & Vallar, 2000)。さらに他の研究では、身体近傍空間においてのみその症状が重篤になる場合があることが示されている (Berti & Frassinetti, 2000; Halligan & Marshall, 1991)。このような患者では手に持った棒の先でより遠くの空間 (身体外空間) に呈示された線分の主観的中心点を指し示させると、その線分に対しても身体近傍空間における場合と

同様のパフォーマンスを示す。これは、棒が身体表象に組み込まれ、あたかも手がその先の空間まで延長されたかのように、その周囲の空間が「近くなった」と知覚されたためと考えられる。その一方で、レーザーポインタで同様に遠くの空間の線分を二等分させるとそのような症状はみられないことが報告されている (Berti & Frassinetti, 2000) (図4)。これらの結果は、身体から対象への物理的な延長がなければ身体表象の変化は生じないことを示している。

右脳を損傷していない健常者が身体近傍空間内に呈示された線分に対して線分二等分課題を行う場合には、主観的中心点が中心からわずかに左側にシフトすることが知られている。これは擬似的な無視 (pseudoneglect) と呼ばれる現象であり (McCourt & Jewell, 1999; Jewell & McCourt, 2000), 身体近傍空間に呈示された線分によって右脳が活性化された結果、左側の空間に注意が偏り、それによって線分の左側が過大視されることで生じると説明される。そしてさらに、身体近傍空間ではこの擬似的な無視が見られるが、身体外空間では逆に主観的中心点が右側へ偏ることが示された (McCourt & Garlinghouse, 2000; Varnava, McCarthy, & Beaumont, 2002)。また、Longo と Lourenco を始めとするいくつかのグ

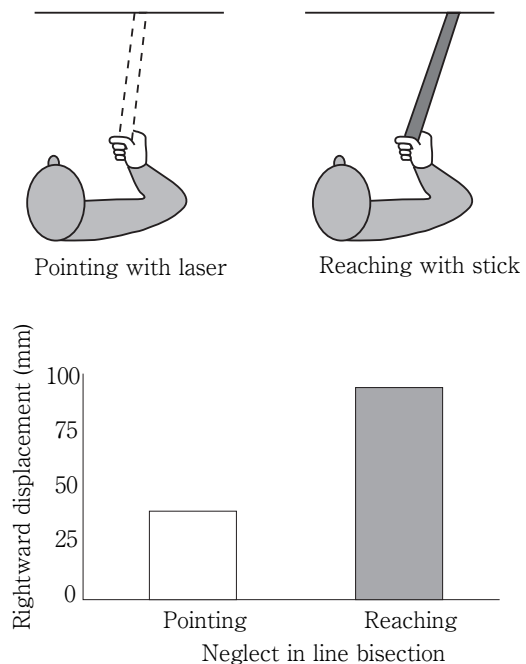


図4 右脳損傷患者における身体外空間に呈示された線分に対する線分二等分課題のパフォーマンスの模式図。レーザーポインタを使用する場合 (左) は主観的中心点の右側への偏りが減少するが、棒を使用する場合 (右) は減少しない。(Maravita, 2006, P. 75, FIGURE 4.1より改変)

ループが、この主観的中心点の左右への偏りを身体近傍空間の表象の変化の指標として一連の研究を行っている。その結果、線分をレーザーポインタで二等分する場合、身体から30cmの距離に呈示された線分に対しては先行研究の結果と同様に、中心点が左側へシフトした。しかし、身体から線分の距離が遠くなるのに伴い、徐々に中心点が右側へシフトした。手に持った棒の先で二等分を行う場合には、この現象は生じず、むしろ遠い空間の線分に対しては左側へのシフトが見られた (Gamberini, Seraglia, & Priftis, 2008; Longo & Lourenco, 2006)。これらの結果は、基本的に Farné & Ládavas (2000) や Iriki et al. (1996) によって示された、道具の身体表象への組み込みによる身体近傍空間の拡張を支持するものである。

Longo & Lourenco (2007) は、レーザーポインタを用いた場合の右側へのシフト量と実験参加者の腕の長さとの間には負の相関関係があり、腕が長い人ほど右側へのシフト量が全体的に小さいことを報告している。腕の長い人は手が届く範囲も広くなり、身体と線分の距離が遠くても実際に腕を伸ばせば線分にはより近づけるためであると推測される。このことから、腕の長さ自体が基本的な近い空間を規定する要因の1つであることが示されたと言えよう。

さらに、Lourenco & Longo (2009) は、身体部位の重さの変化による身体近傍空間の変化について調べるため、手首に重りを付けた状態でレーザーポインタにより線分二等分課題を行わせたところ、近い空間でも右側へのシフトが見られ、この効果は背中に重りを背負って行った場合には見られなかった。この結果は、課題において反応を行う腕に負荷をかけることにより、身体近傍空間が縮小したと解釈できる。つまり、これまで示されてきたような身体近傍空間の拡張と同様に、縮小についての可能性も示唆するものである。

手の身体近傍空間内の空間知覚における視覚的特性については、線分二等分課題以外にも、手の上やその周辺領域に視覚刺激を呈示し、それに対する検出や弁別を行わせる視覚的注意パラダイムを用いて研究されている。それらの多くが、手周辺の空間領域におけるパフォーマンスがそれ以外の領域と比較して向上することを示している (例えば、Dufour & Touzalin, 2008; Kao & Goodale, 2009; Whiteley, Kennett, Taylor-Clarke, & Haggard, 2004)。

Reed, Grubb, & Steele (2006) は、手の存在がその周辺に対する空間的注意に与える影響について、Covert

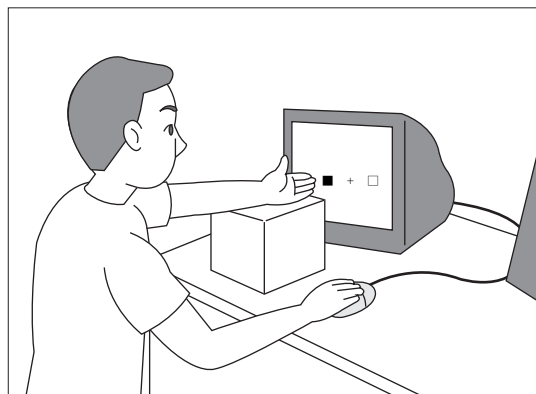


図5 Reed et al. (2006) における実験状況。手の近くに出現したターゲット (■) はより速く検出される。(Reed et al., 2006, P. 169, FIGURE 2 より改変)

orienting paradigm (Posner, Walker, Friedrich, & Rafal, 1987) を用いて調べている。参加者は、片手をモニタの右端、あるいは左端においた状態で、モニタ上に呈示されるターゲットの検出を行った (図5)。その結果、手の存在は課題には無関係であったにもかかわらず、手の近くのターゲットに対してより速く検出を行うことができた。このターゲット検出の促進効果は、カバーで手を見えない状態にした場合や、本物の手の代わりにフェイクハンドを置いた場合でも見られたことから、手の体性感覚情報のみ、あるいは視覚情報のみでも生じることが示された。その一方、手の代わりに同じ大きさの板をおいた場合や、手とターゲットの距離が10cm以上離れた場合、促進効果はなくなることが示された。

しかし、この実験では、空間的注意における手が呈示されるか否かの効果についてのみ検討していた。そこで、Enomoto & Yamagami (2010) は、手掌側は基本的に物体との接触面、作用面であるのに対し、手背側はほとんど意識的に物体と接触を持つことがないという手の機能性の違いがその周辺への注意の配分に影響するかどうかを同様の実験パラダイムを用いて調べた。その結果、手背側をターゲットに向けた場合には、その近くに呈示されたターゲットの検出の促進効果は見られなかった。その一方で、手背側の場合、手掌側とは異なる反応パターンが見られたことから、手掌側と手背側の機能性の違いがその周辺空間に対する注意に異なった影響を与える可能性が示唆された。また、Reed, Betz, Garza, & Roberts (2010) でも、同様に手や道具の機能性が注意の配分に影響するかどうかを検討している。その結果、手掌の近くに呈示されたターゲットに対しては、Reed et al. (2006) と同様の促進効果が見られた一方で、手背側や腕の近くに呈示されたターゲットに対しては見られ

なかった。さらに、熊手のような道具でも同様の結果が見られた。つまり、熊手の使用訓練の後、熊手が作用する面の近くのターゲットの検出は促進され、逆の面の近くのターゲットの検出は促進されないことが示された。これは、熊手の使用訓練により、単に手周辺の身体近傍空間だけではなく、手の機能性が熊手の先にまで拡大されたことを反映するものと考えられる。これらの結果は、身体近傍空間における空間的注意の配分は、手や道具自体というよりも、それらの機能的な使用の経験と密接に関係しており、対象に作用する部位により注意が向くと推測される。

上述した研究の結果は、単一ニューロン記録によって発見された霊長類における空間的注意の配分の結果と一致しない点もあるけれども、ヒトにとっての手や道具の機能性は霊長類におけるそれとは異なるものであるためと説明している。つまり、ヒトの場合、物体との相互作用において、回避よりも接近や把持を行う頻度が多く、霊長類ではその逆であり、また、物体を把持するために手や道具を機能的に使用することが少ないためであるという。

その他にも、右利きの実験参加者の場合、左手よりも右手の周囲に呈示された刺激の弁別が速いことも示されており (Lloyd, Azáñon, & Poliakoff, 2010), その理由として右利きのヒトの場合、物体との相互作用には右手がより頻繁に使用されるためであると説明している。つまり身体部位の使用経験の頻度によっても、その周囲の空間的注意への影響は異なる可能性を示唆しているのである。しかし、手や道具の機能性及び使用頻度がどれほど厳密に身体近傍空間内における注意と結び付いているかについてはまだ明らかではない。そのため、実験条件として動画を用いた実際の行為場面の設定や、あるいはターゲット側の形や動きなどの特性を操作するなどの、さらなる検討が必要であると考えられる。

Abrams, Davoli, Du, Knapp III, & Paull (2008) は、手の存在や位置は、単にその周辺領域へ向けられる注意を偏らせるのではなく、手が視覚処理における注意の重要な側面を変化させている可能性を指摘している。その点について検討するため、彼らは視覚的注意の様々な側面を評価するのに使用されてきた、視覚探索、復帰抑制、注意の瞬きという古典的な3つのパラダイムを用いて実験を行った。それらの結果から、物体が手の近くに呈示される場合、その物体への注意が偏っているというよりも、その物体から空間的にも時間的にも注意を分離するのに時間がかかることが示された。Abrams et al. (2008)

はこの理由として、手の近くの物体は操作の対象となり得るため、その物体に対する詳細な分析を行うことが、その後続く行動の適切な選択や計画につながるとしている。

結論

様々な神経生理学的、神経心理学的、あるいは行動的データが、一貫して身体表象は迅速かつ柔軟に変化するものであり、その変化に伴いその周囲の空間の知覚も変化させることを証明している。そして、この可塑性は、ほとんどの場合、生物において進化的に適応的であるという視点から解釈されている (Làdavas & Farné, 2006)。このような解釈は、サルとヒトという種の違いによる身体近傍空間の特性の類似性や相違点、あるいは、ヒトにおける脳や効果器の障害により生じる身体表象及び空間知覚の違いによる身体近傍空間の変容の様相によって支持されている。

上述したようなサルを対象とした生理学的実験や、脳損傷患者を対象とした症例研究におけるこれらの結果と、健常なヒトを対象とした身体近傍空間に関する様々なパラダイムを用いた結果を総合することにより、ヒトにおける身体近傍空間の特性がより明らかになる。そして、それによって脳内の身体表象の可塑性についての新しい知見を得られるだけでなく、義手や義足などの身体の補助装具や、遠隔装置を用いた自己の身体の範囲を越えた空間における物体との相互作用に役立つ新しい道具の開発にもつながるであろう。その際、外界との相互作用という観点から、身体部位の中でもより機能分化している手や顔が主にこれまで研究対象の中心であったけれども、それ以外の身体部位についても同様の研究を進めることが必要であると考えられる。つまり、それぞれの部位の使用頻度や機能の違いがどのように身体表象を変化させうるかを調べることで、より適切な補助装具を提案できると予想する。さらに、身体の各部位に特有の機能とは異なる用法をする道具や、伸縮自在な道具の使用を通して、その部位の身体表象がどの程度まで柔軟に変化するのか、という点についても非常に興味深い。

さらに、手は操作の対象であると同時に、ヒトや高等な霊長類では手話やジェスチャーなどの意思疎通のためにより高度で象徴的な機能を持つ場合がある。例えば、長年に渡り手話を使用している場合、手は物体と相互作用を行う道具的なものであり、なおかつ言語的な意味を持つ部位でもある。物体の回避や接触などの基本的な機能性と比べて、言語というより高次で象徴的な身体の機

能性が、どのように多感覚ニューロンの活性化に影響し、身体近傍空間の表象やその空間における知覚様式を変化させるのかについて調べることは、他の霊長類とは異なり身体を様々な装置として使用するよう進化したヒト特有の身体表象のメカニズムを明らかにし、環境への適応に対する新たな可能性を見いだす一助になると考える。

多感覚ニューロンの反応特性やそれに伴う身体近傍空間の表象のメカニズムについての研究は、環境に適応するために身体化された空間知覚の役割を明らかにする。それに伴い、これらの研究は生物と環境との相互作用の方法により、多感覚ニューロンの特性がさらに適応的に変化しうる可能性を示唆するものと考えられる。

引用文献

- Abrams, R. A., Davoli, C.C., Du, F., Knapp III, W.H., & Paull, D. (2008). Altered vision near the hands. *Cognition*, **107**, 1035-1047.
- Berti, A., & Frassinetti, F. (2000). When far becomes near: Re-mapping of space by tool use. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **12**, 415-420.
- Bisiach, E., & Vallar, G. (2000). Unilateral neglect in humans. In F. Boller & J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology*, 2nd., Amsterdam: Elsevier. pp.459-502
- Cardinali, L., Brozzoli, C., & Farné, A. (2009). Peripersonal space and body schema: Two labels for the same concept? *Brain Topology*, **21**, 252-260.
- Dufour, A., & Touzalin, P. (2008). Improved visual sensitivity in the perihand space. *Experimental Brain Research*, **190**, 91-98.
- Duhamel, J.R., Colby, C.L., & Goldberg, M.E. (1998). Ventral intraparietal area of the macaque: Congruent visual and somatic response properties. *Journal of Neurophysiology*, **79**, 126-136.
- Enomoto, R., & Yamagami, S. (2010). The influence of visual perception for hands on spatial attention of peripersonal space. *The Japanese Journal of Psychonomic Science*, **29**, 75-76.
- Farné, A., Dematte, M.L., & Làdavas, E. (2003). Beyond the window: Multisensory representation of peripersonal across a transparent barrier. *International Journal of Psychophysiology*, **50**, 51-61.
- Farné, A., Dematte, M.L., & Làdavas, E. (2005). Neuropsychological evidence of modular organization of the near peripersonal space. *Neurology*, **65**, 1754-1758.
- Farné, A., Iriki, A., & Làdavas, E. (2005). Shaping multisensory action-space with tools: Evidence from patients with cross-modal extinction. *Neuropsychologia*, **43**, 238-248.
- Farné, A., & Làdavas, E. (2000). Dynamic size-change of hand peripersonal space following tool use. *Neuroreport*, **11**, 1645-1649.
- Farné, A., & Làdavas, E. (2002). Auditory peripersonal space in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **14**, 1030-1043.
- Farné, A., Pavani, F., Meneghello, F., & Làdavas, E. (2000). Left tactile extinction following visual stimulation of a rubber hand. *Brain*, **123**, 2350-2360.
- Farné, A., Serino, A., & Làdavas, E. (2007). Dynamic size-change of peri-hand space following tool-use: Determinants and spatial characteristics revealed through cross-modal extinction. *Cortex*, **43**, 436-443.
- Fogassi, L., Gallase, V., Fadiga, L., Luppino, G., Matelli, M., & Rizzolatti, G. (1996). Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). *Journal of Neurophysiology*, **79**, 141-157.
- Gamberini, L., Seraglia, B., & Priftis, K. (2008). Processing of peripersonal and extrapersonal space using tools: Evidence from visual line bisection in real and virtual environments. *Neuropsychologia*, **46**, 1298-1304.
- Graziano, M.S., & Gross, C.G. (1995). The representation of extrapersonal space: A possible role for bimodal, visuo-tactile neurons. In M.S. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neuroscience*. Cambridge, MA: MIT Press. pp.1021-1034.
- Graziano, M.S., Hu, X.T., & Gross, C.G. (1997). Visuospatial properties of ventral premotor cortex. *Journal of Neurophysiology*, **77**, 2268-2292.
- Graziano, M.S., Yaps, G.S., & Gross, C.G. (1994). Coding visual space by premotor neurons. *Science*, **266**, 1054-1057.
- Halligan, P.W., & Marshall, J.C. (1991). Left neglect for near but not far space in man. *Nature*, **350**, 498-500.
- Iriki, A., Tanaka, M., & Iwamura, Y. (1996). Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurons. *Neuroreport*, **7**, 2325-2330.
- Iriki, A., Tanaka, M., Obayashi, S., & Iwamura, Y. (2001). Self-images in the video monitor coded by monkey intraparietal neurons. *Neuroscience Research*, **40**, 163-175.
- Jewell, G., & McCourt, M.E. (2000). Pseudoneglect: A review and meta-analysis of performance factors in line bisection tasks. *Neuropsychologia*, **38**, 93-110.
- Kao, K.C., & Goodale, M.A. (2009). Enhanced detection of visual targets on the hand and familiar tools. *Neuropsychologia*, **47**, 2454-2643.
- Làdavas, E., & Farné, A. (2006). Multisensory representation of peripersonal space. In G. Knoblich, I.M. Thornton, M. Grosjean, & M. Shiffrar (Eds.), *Human Body Perception From the Inside Out*. New York, MA: Oxford University Press. pp.89-104.
- Làdavas, E., di Pellegrino, G., Farné, A., & Zeloni, G. (1998). Neuropsychological evidence of an integrated visuotactile

- representation of peripersonal space in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **10**, 581–589.
- Làdavas, E. & Serino, A. (2008). Action-dependent plasticity in peripersonal space representations. *Cognitive Neuropsychology*, **25**, 1099–1113.
- Lloyd, D.M., Azáñon, E., & Poliakoff, E. (2010). Right hand presence modulates shifts of exogenous visuospatial attention in near perihand space. *Brain & Cognition*, **73**, 102–109.
- Longo, M.R., & Lourenco, S.F. (2006). On the nature of near space: Effects of tool use and the transition to far space. *Neuropsychologia*, **44**, 977–981.
- Longo, M.R., & Lourenco, S.F. (2007). Space perception and body morphology: Extent of near space scales with arm length. *Experimental Brain Research*, **177**, 285–290.
- Lourenco, S.F., & Longo, M.R. (2009). The plasticity of near space: Evidence for contraction. *Cognition*, **112**, 451–456.
- Makin, T.R., Holmes, N.P., & Zohary, E. (2007). Is that near my hand? Multisensory representation of peripersonal space in human intraparietal sulcus. *The Journal of Neuroscience*, **27**, 731–740.
- Maravita, A. (2006). From “Body in the Brain” to “Body in Space”: Sensory and intentional components of body representation. In G. Knoblich, I.M. Thornton, M. Grosjean, & M. Shiffrar (Eds.), *Human Body Perception From the Inside Out*. New York, MA: Oxford University Press. pp.89–104.
- Maravita, A., Husain, M., Clarke, K., & Driver, J. (2001). Reaching with a tool extends visual–tactile interactions into far space: Evidence from cross-modal extinction. *Neuropsychologia*, **39**, 580–585.
- Maravita, A. & Iriki, A. (2004). Tools for the body(schema). *TRENDS in Cognitive Sciences*, **8**, 79–86.
- McCourt, M.E. & Garlinghouse, M. (2000). Asymmetries of visuospatial attention are modulated by viewing distance and visual field elevation: pseudoneglect in peripersonal and extrapersonal space. *Cortex*, **36**, 715–731.
- McCourt, M.E. & Jewell, G. (1999). Visuospatial attention in line bisection: Stimulus modulation of pseudoneglect. *Neuropsychologia*, **37**, 843–855.
- di Pellegrino, G., Làdavas, E., & Farné, A. (1997). Seeing where your hands are. *Nature*, **338**, 730.
- Posner, M.I., Walker, J.A., Friedrich, F.J., & Rafal, R.D. (1987). How do the parietal lobes direct covert attention? *Neuropsychologia*, **25**, 135–146.
- Reed, C.L., Betz, R., Garza, J.P., & Roberts, R.J. Jr. (2010). Grab it! Biased attention in functional hand and tool space. *Attention, Perception, & Psychophysics*, **72**, 236–245.
- Reed, C.L., Grubb, J.D., & Steele, C. (2006). Hands up: Attentional prioritization of space near the hand. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **32**, 166–177.
- Rizzolatti, G., Scandolara, C., Matelli, M., & Gentilucci, M. (1981). Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys. 2: Visual responses. *Behavioral Brain Research*, **2**, 147–163.
- Schicke, T., Bauer, F., & Roder, B. (2009). Interactions of different body parts in peripersonal space: How vision of the foot influences tactile perception at hand. *Experimental Brain Research*, **192**, 703–715.
- Sereno, M.I., & Huang, R.S. (2006). A human parietal face area contains aligned head-centered visual and tactile maps. *Nature Neuroscience*, **9**, 1337–1343.
- Serino, A., Bassolino, M., Farné, A., & Làdavas, E. (2007). Extended auditory peripersonal space in blind cane users. *Psychological Science*, **18**, 642–648.
- Ungerleider, L.G., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In D.J. Ingle, M.A. Goodale, & R.J.W. Mansfield (Eds.), *Analysis of Visual Behaviour*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Varnava, A., McCarthy, M., & Beaumont, J.G. (2002). Line bisection in normal adults: Direction of attentional bias for near and far space. *Neuropsychologia*, **40**, 1372–1378.
- Whiteley, L., Kennett, S., Taylor-Clarke, M., & Haggard, P. (2004). Facilitated processing of visual stimuli associated with the body. *Perception*, **33**, 307–314.