

氏名	ばん 番 ひろ 浩 し 志
学位(専攻分野)	博 士 (人間・環境学)
学位記番号	人 博 第 395 号
学位授与の日付	平 成 20 年 3 月 24 日
学位授与の要件	学 位 規 則 第 4 条 第 1 項 該 当
研究科・専攻	人 間 ・ 環 境 学 研 究 科 共 生 人 間 学 専 攻
学位論文題目	レチノトピー表象を有するヒト大脳皮質低次視覚野における空間的・ 時間的な視覚文脈の処理：fMRI研究
論文調査委員	(主 査) 教 授 齋 木 潤 教 授 船 橋 新 太 郎 教 授 大 東 祥 孝 江 島 義 道

### 論 文 内 容 の 要 旨

本学位申請論文は、ヒト大脳皮質視覚野、特に低次の視覚野の活動に焦点を当て、それらの領野が視覚性文脈をどのように処理しているのかを明らかにするために、fMRI (functional magnetic resonance imaging; 機能的磁気共鳴画像法) 技術を用いた3つの脳活動計測実験をまとめたものである。さまざまな視覚性文脈を付与した視覚刺激に対する、ヒト被験者の大脳皮質低次視覚野の応答を計測し、文脈付与による応答の変化、またその変化の意味を視覚野皮質上のレチノトピー表象(網膜部位再現性)を基準に詳細に調べている。

第1章「序論」では、ヒトの視知覚における空間的・時間的な文脈の影響を示す事例を紹介しながら、視覚的文脈処理に関する神経科学的・心理学的研究の歴史を概説し、その脳内機構を調べる重要性と意義について論じている。

第2章「研究方法の概略」では、刺激の作成、呈示方法、実験設備、fMRIによる脳活動の撮像方法、データ解析方法など、本研究遂行の一般的な方法について述べている。

第3章「ヒト低次視覚野のレチノトピー表象」では、本研究の議論の核心となるヒト低次視覚野のレチノトピー表象を概説し、fMRIを利用したヒト視覚野のレチノトピー同定手法である位相符号化法の詳細について述べている。

第4章「四分視野統合過程に関わるヒト低次視覚野活動のfMRI研究」では、レチノトピックな低次視覚野皮質における四分視野統合過程を調べたfMRI実験について報告している。

我々は外界を途切れなく連続したひとつながりの世界として知覚する。しかし、ヒト脳内では、左右の網膜像は情報処理の初期段階では完全に分断され、左右の大脳半球に個別に入力されることがわかっている。なぜ、解剖学的には視野情報は複雑に分断されているにも関わらず、我々はひとつながりの世界を知覚できるのだろうか？ 従来、分断された網膜像の統合は、高次の視覚野の働きであると考えられてきた。申請者は、新しいfMRIデータ解析手法を導入し、分断された視野情報がレチノトピックな視覚野V1/V2/V3ですでに統合されていることを示した。これは、低次視覚野の視覚要素統合過程が、従来考えられてきたよりもはるかに広い空間的な実効範囲を有することを意味する。また、刺激に操作を加えることにより、視野統合に関わるV1の活動は単一領野内の水平結合や脳梁を介した直接的な連絡のみでは説明できないことを明らかにした。この結果は、低次視覚野視野における視野統合プロセスには高次の視覚野からのフィードバック信号が関与することを示している。

第5章「視覚性トンネル効果知覚に関わるヒト低次視覚野活動のfMRI研究」では、視覚性トンネル効果知覚時の低次視覚野活動を調べたfMRI実験について報告している。

物体あるいは自己の運動によって、ある物体が他の物体の後ろに隠れて見えなくなってしまうことは頻繁に起こる。このとき、我々は見えなくなった物体が消失したと知覚することはなく、その存在を知覚し続け、見えない運動を追従できる。そして、再び視界にその物体が出現したときに、その物体が以前と同じ物体であると知覚する(視覚性トンネル効果)。こ

の物体の恒常性の知覚は安定した知覚世界を築くために必須の機構であるが、物体の知覚的恒常性を実現する脳内機構は未解明である。申請者は、トンネル効果知覚時に、見えなくなった物体の特性（輝度情報）を保持し続けているかのような応答を最低次の視覚野V1で発見した。また、高次の視覚野では運動軌跡の恒常性を保持するための活動を見出した。これらの結果は、恒常性知覚が、高次と低次の両視覚野を含めた広範な脳内ネットワークを介して実現されていることを示している。

第6章「アモーダル補完知覚に関わるヒト低次視覚野活動のfMRI研究」では、遮蔽された物体の補完知覚に関わる低次視覚野活動を調べたfMRI実験について報告している。

自然風景の中では物体同士は重なり合っていることが多く、各々の物体はその一部しか見ることができない。よって、各物体の全体像の知覚には、遮蔽部分の「推測」が必要である。この遮蔽問題は、視覚システムにとって機能的に非常に重要な問題である。先行研究は、高次の腹側視覚野LOC（Lateral Occipital Complex）で遮蔽された物体の全体像が形成されていることを示しているが、LOCに至る補完の過程は明らかではなかった。申請者は、遮蔽問題が低次視覚野V1/V2で被遮蔽部をトポグラフィックに補完するかのような応答を伴って解決されていることをヒトの脳で初めて示した。さらにその応答には、画像特徴などの視覚文脈のみならず、高次の認知的な文脈（被験者の事前の経験や知識）も影響していることを示した。これらの結果は、アモーダル補完知覚時には、低次視覚野と高次視覚野の協調により文脈情報が低次視覚野でトポグラフィックな表象へと統合されることを示唆する。また、本実験結果は、V1は網膜から入力された目で「見える」刺激のみ応答するのではなく、その対象の存在を「知って」いるだけで応答することを明らかにした。

第7章「総合考察と今後の展望」では、第4～6章で報告した実験結果を受け、ヒト大脳皮質低次視覚野の活動に視覚的文脈が及ぼす影響と、低次視覚野の文脈処理機構に関して総合的な考察を加え、第8章「結論」では、本研究を総括し、本論文で遂行された実験結果から、「低次」視覚野が従来考えられてきた以上に「高次」の情報処理に関与していることを主張する。

## 論文審査の結果の要旨

本学位申請論文は、レチノトピー表象（網膜部位再現性）に基づいてヒト低次視覚野における視覚性文脈処理に関わる脳活動を fMRI（機能的磁気共鳴画像）法によって詳細に調べた3つの実験を中心にまとめたものである。多様な視覚性文脈のなかで、申請者は「共線性に基づいた視覚要素の統合過程」と「被遮蔽物体の補完プロセス」の2つのテーマに着目して研究を進めている。

申請者が行った実験は、以下に示す方針で設計されている。

1. fMRI技術と位相符号化法によるデータ解析テクニックを用いて、ヒト大脳皮質視覚野のレチノトピー表象の正確な同定を行った（第3章参照）。レチノトピー表象とは、網膜像のある1点と視覚皮質上でのある1点との1対1かつ連続的な対応関係である。レチノトピー表象を正確に同定することにより、ある視対象に対して生じる脳活動を、視野の空間座標を基準に従来の研究よりも詳細に捉えることに成功している。また、fMRIを用いた脳機能イメージング研究において、複数の被験者の脳活動をどのように平均化し、サンプリングするかは困難な課題である。従来のfMRI研究では、脳の全体的な形や大きさを正規化した後に脳活動を平均化する手法などが提案されているが、各被験者の脳構造の大きなばらつきのため、ある特定の脳領域の活動に焦点を絞った解析を行う際には、単純な線形変換法によって生じる誤差が無視できないものとなる。これに対し、今回の申請者の研究では、あらかじめ被験者ごとに精密な大脳皮質構造をコンピュータで正確に復元し、その大脳皮質上で被験者ごとに個別にレチノトピー表象を同定することで、着目する脳活動のみを最小限の誤差でサンプリングすることを可能としている。
2. 次に、空間的あるいは時間的な視覚性文脈を伴う視対象と伴わない視対象に対するレチノトピックな脳活動を比較する実験を遂行している。レチノトピー表象の定義を単純に適用すれば、ある視対象に対して特定の脳部位で生じる脳活動は、その部位が表象する網膜部位からの入力信号によってのみ決定されるはずである。しかしながら、申請者が第1章で述べているように、我々の知覚内容が視対象を取り巻く文脈によって驚くほど「変容」あるいは「加工」されることを考えれば、同時に呈示された2つの視対象に対して知覚的統合や干渉が起こるとき、知覚内容の「加工」過程を反

映した神経活動がレチノトピックな視覚野でも観察される可能性は十分に考えられる。本研究ではこの可能性を綿密な実験パラダイムに基づき検証している。

3. 2. の実験で取得したfMRI脳活動と視覚性文脈効果との関係を調べるため、1. で被験者ごとに同定したレチノトピー表象を基準にした非常に厳密なデータ解析を行っている。もし視覚性文脈を付与することによって、ある視対象に対するレチノトピックな脳活動の空間範囲や応答強度が変化するならば、その変化は当該の部位で視覚性文脈に対する何らかの処理が行われていることを意味する指標となる。

ここで、fMRI脳活動をサンプリングして条件間比較を行うにあたり、呈示された視覚刺激をレチノトピックに表象する下位領域のfMRI信号のみを正確に抽出するために、メインの実験に加えて上記1. の技術をベースに被験者ごとにさらに詳細に解析対象となる脳領域を抽出する刺激呈示とデータ解析の手続きを挟んでいる。この手続きは、視覚性文脈による脳活動の増強（あるいは減衰）が、局所的な応答の増強なのか、視覚野全体に対する大域的な活動の増強なのかを明確に区別することを可能としている。こうした区別は、従来の標準テンプレートに基づいたfMRIデータ解析技術では不可能なものである。

以上のように、視覚性文脈処理に関わる脳活動に対して、従来の手法では不可能であった精密な評価および厳密な議論を展開している。この解析技術の確立が本研究の最も大きな特色であり、当該研究分野への貢献である。

この技術に基づいた3つのfMRI実験を通して、申請者は視覚性文脈に対する処理がV1を含むレチノトピックな低次視覚野ですでに始まっていること、低次視覚野における視覚性文脈処理の空間的な実効範囲が従来報告よりもはるかに広く、高次の認知的な文脈をも反映していること、低次視覚野における視覚性文脈処理は、ボトムアップ経路とトップダウン経路の協調によって成立することを明らかにした。これらの結果は、「低次」視覚野が従来考えられてきた以上に「高次」の情報処理に関与していることを示している。

従来の脳機能イメージング研究の多くは、ある認知課題の遂行に関連する代表的な脳部位を同定することを目的とした、いわば“Where?”の問題を扱うものであった。しかし、研究を発展させて、“How?”の問題、すなわち、人間の知覚・認知・行動を支える脳神経機構の情報処理の構造とダイナミクスを解明するためには、代表的な脳部位の同定だけではなく、皮質活動が反映する処理の内容と領野間の情報連絡の中身にまで言及できるような研究パラダイムの構築が必要である。本研究で申請者が示したレチノトピー表象を基準にしたfMRI実験手法およびデータ解析手続きは、この新しい脳イメージング研究パラダイム構築に向けた1つの重要なツールになりうると考えられる。

よって、本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値あるものと認める。また、平成20年1月28日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。