

論文要旨

論文題目 低次視覚野における視覚意識の持続・更新過程の fMRI 研究

申請者 山城 博幸

論文内容の要旨

本学位論文は、視覚意識の神経基盤を探る上で重要な錯視現象である両眼視野闘争に、低次視覚野がどのように関与するかを明らかにするため、fMRI (functional magnetic resonance imaging; 機能的磁気共鳴画像法) 技術を用いた2つの脳活動計測実験をまとめたものである。本研究では、新たに開発した両眼視野闘争刺激を用いて、両眼視野闘争中の被験者の視覚野の活動を fMRI で測定し、低次視覚野のレチノトピー構造に着目した詳細な解析を行った。これによって、低次視覚野が両眼視野闘争の知覚交替に関与すること、さらに両眼視野闘争には低次視覚野の複数の神経プロセスが関与することを示した。

第1章では、本研究の背景と目的を述べた。視覚意識の神経基盤を探る検証可能なアプローチとして、視覚意識の神経相関と呼ばれる、特定の視覚意識が生じるために必要かつ十分な神経活動を探すという方略がある。この視覚意識の神経相関を探る研究において最もよく使われるものが両眼視野闘争である。両眼視野闘争とは、左右の目に全く異なる画像が呈示されると、2つの画像が融合されて知覚されるのではなく、あるときは左目の画像、またあるときは右目の画像というように、意識に上る画像が右目と左目で入れ替わり続ける現象である。刺激を物理的に変化させることなく主観的な知覚のみが変動するため、知覚交替と同期して変動する活動は、主観的な視覚意識の内容と相関した神経活動と考えることができる。このようにして両眼視野闘争の電気生理学研究や脳イメージング研究によって、低次から高次の多くの視覚関連領域で視覚意識の神経相関が見つかってきた。ところが、両眼視野闘争の神経基盤に関して2つの未解決の問題が存在する。1つ目の問題は、両眼視野闘争中の知覚交替の神経基盤である。これまで多くの心理物理研究やモデル研究によって、順応やノイズといった感覚野における低次プロセスが、両眼視野闘争の知覚交替の神経基盤として提案されてきた。ところが、従来の脳機能イメージング研究では、頭頂や前頭といった高次領域の関与を示す証拠は報告されているものの、低次

視覚野の活動が知覚交替のダイナミクスにどのように関与するのかは、未だ明らかではない。2つ目の未解決の問題は、両眼視野闘争中の低次視覚野の活動と視覚意識の関係である。これまでの両眼視野闘争に関する電気生理研究と、fMRI 研究では、低次視覚野の視覚意識への関与の深さという点で矛盾した結果が報告されている。fMRI 研究では、視覚皮質処理の最初期の V1 の応答でも、視覚処理の中間段階である V4 などと同等の強さの知覚と関連した活動を示すことが報告されている。その一方で、電気生理研究では、V1 のほとんどのニューロンのスパイク活動は知覚とは対応しないことが報告されているのである。本研究では、これらの問題を解決するために、①低次視覚野の活動が両眼視野闘争の知覚交替のダイナミクスと関係しているかを明らかにすること、②両眼視野闘争中の低次視覚野にどのような活動が存在するかを明らかにすること、を目的とした。

これらの目的達成のため、本研究では新たな両眼視野闘争刺激を開発した。この刺激では、プローブ刺激として、被験者の非利き目にはゆっくりと視野内を回転するチェッカー模様様の扇型を呈示し、マスク刺激として、利き目にはダイナミックに変化し続けるランダムパターンを呈示した。これによって、連続フラッシュ抑制 (CFS) を引き起こし、プローブ刺激に対する被験者の知覚を変動させた。この CFS 刺激を観察し、プローブ刺激が見えるか否かを報告し続けている被験者の視覚野の活動を fMRI で測定した。プローブ刺激の回転移動によって、レチノトピックなニューロン群に対して物理的なオンセットが引き起こされるため、プローブ刺激が見えていても、見えていなくても、プローブ刺激に対するレチノトピックな応答を測定することが可能であった。これと同時に、従来の fMRI 研究と同じように、プローブ刺激に対する知覚が切り替わったときの応答変化も測定可能であった。

第2章では、両眼視野闘争の知覚交替における低次視覚野の役割を明らかにするために、知覚交替のダイナミクスの個人差と低次視覚野の活動の関係を調べた。各被験者のプローブ刺激の知覚抑制の持続時間と、見えないプローブ刺激に対する低次視覚野 (V3, V4v) の応答振幅の間には、有意な負の相関が見られた。見えないプローブ刺激に対する応答が弱い被験者ほど、知覚抑制が長く持続した。コントロール解析によって、この相関関係は、単に各被験者の視覚野の生来の感度を反映しただけではないこと、見えたプローブ刺激に対する応答の混入の影響ではないこと、見えないプローブ刺激のサンプル数に依存する

ものではないこと、応答が抽出された抑制期間の長さのみが要因ではなく、個人差が要因であることが確認された。この結果は、低次視覚野の活動が知覚交替のダイナミクスの決定に関与することを示す初めての神経科学的証拠である。ここで観察された抑制時間と脳活動との負の相関関係は、意識の閾値を仮定すると単純に解釈できる。見えない刺激をコードする低次視覚野の神経活動が弱ければ弱いほど、意識の閾値になかなか達しないため、知覚抑制が長引くということなのかもしれない。

第3章の研究では、低次視覚野内に両眼視野闘争に関連した複数の神経プロセスが存在するかを調べるため、両眼視野闘争中の低次視覚野の活動をレチノトピックな特性に着目して詳細に調べた。その結果、大きく分けて3種類の応答成分が両眼視野闘争中の低次視覚野には共存していることが明らかとなった。見えるプローブ刺激に対する応答と見えないプローブ刺激に対する応答、およびプローブ刺激の主観的出現時の応答と主観的消失時の応答を抽出し、視覚野間で比較した。プローブ刺激の回転によるオンセットに対する応答は、見えなかった時よりも見えた時に強かった。この視覚意識に伴う応答増加には、V1、V2では小さく、V3、V4で大きいという、視覚処理の階層に沿って大きくなる傾向が見られた。この傾向は、これまでの両眼視野闘争のサルでの電気生理学的研究と一致するものであった。一方、プローブ刺激の主観的な出現時と消失時の低次視覚野の活動は、プローブ刺激が出現しマスク刺激の一部が消失すると増加し、プローブ刺激が消失しマスク刺激全体が見えるようになると低下するという、知覚と相関した変化を示した。この応答変化の大きさには、視覚野間（V1, V2, V3, V4v）で差は見られなかった。この結果は、これまでの両眼視野闘争のfMRI研究と一致するものであった。fMRIによる測定だけで、従来の電気生理学研究と一致するオンセット応答と、従来のfMRI研究と一致する知覚交替時の応答という、2種類の異なる性質の応答が低次視覚野には存在することが示された。このことは、これまで報告されていた電気生理学研究とfMRI研究の食い違いは、スパイク活動とBOLD信号という異なる信号を測定していることに起因したアーチファクトなどではなく、視覚意識に関して異なる性質を持った2つの神経プロセスが低次視覚野には共存していることを示唆している。

第4章では、本研究の結果をまとめ、両眼視野闘争と注意に関する最新の研究について概説し、今後の展望を述べた。最後に本研究の結果と先行研究を総合的に説明しうる両眼視野闘争の神経基盤を提案した。