

(続紙 1)

京都大学	博士 (人間・環境学)	氏名	山城 博幸
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		
論文内容の要旨			
<p>本学位申請論文は、視覚意識の神経基盤の解明をめざし、視覚意識研究の重要な手法である両眼視野闘争という現象における低次視覚野の関与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。この結果、低次視覚野の知覚交替への関与、及び両眼視野闘争における低次視覚野の複数の神経プロセスの関与が示された。</p> <p>第1章では、本研究の背景と目的が述べられた。視覚意識の神経基盤を探る研究においては両眼視野闘争が最もよく使われる。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、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。刺激の物理的変化を伴わずに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。従来の研究は、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を報告しているが、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。多くの心理物理研究やモデル研究は、感覚野における低次プロセスを両眼視野闘争の知覚交替の神経基盤として提案している。ところが、従来の脳機能イメージング研究は、頭頂や前頭等の高次領域の関与は報告しているが、低次視覚野の活動の知覚交替ダイナミクスへの関与は、未だ不明である。2つ目の問題は、低次視覚野の活動と視覚意識の関係である。従来の電気生理研究とfMRI研究は、低次視覚野の視覚意識への関与に関して矛盾した結果を報告している。fMRI研究は、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などと同程度の強さの活動を報告しているのに対し、電気生理研究は、V1のほとんどのニューロンのスパイク活動は知覚と対応しないことを報告している。本研究では、これらの問題を解決するために、①低次視覚野の活動と両眼視野闘争の知覚交替ダイナミクスとの関係を明らかにすること、②両眼視野闘争中の低次視覚野の活動の様態を明らかにすること、を目的とした。</p>			

このため、本研究では新たな両眼視野闘争刺激を開発した。視野内を回転するチェッカー模様扇型のプローブ刺激とし、ダイナミックに変化し続けるランダムパターンをマスク刺激として連続フラッシュ抑制を引き起こし、プローブ刺激に対する協力者の知覚を変動させた。プローブ刺激の回転によるレチノトピックなニューロン群に対する物理的なオンセットが、プローブ刺激の見えに関わりないレチノトピック応答の測定を可能とした。同時に、従来のfMRI研究と同様、知覚交替時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、知覚交替ダイナミクス個人差と低次視覚野の活動の関係を調べた。各協力者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、プローブ刺激に対する応答が弱い協力者ほど、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、単に各協力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。

第3章では、低次視覚野内に存在する両眼視野闘争に関連した複数の神経プロセスを検討した。両眼視野闘争中の低次視覚野の活動をそのレチノトピックな特性に着目して詳細に調べた結果、複数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。第1に、プローブ刺激の回転によるオンセットに対する応答は、視覚意識に伴って増加し、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電気生理学的研究と一致する。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、知覚と関連した変化を示したが、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。以上をまとめると、従来の電気生理学研究とfMRI研究の食い違いは、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。

(論文審査の結果の要旨)

本学位申請論文は、「見える」という主観的印象である視覚意識の神経基盤の解明をめざし、両眼視野闘争という現象を利用して、視野闘争中の視覚野の活動をfMRI(機能的磁気共鳴画像法)によって計測した実験研究を中心にまとめたものである。両眼視野闘争は、刺激の物理的変化を伴わずに主観的な知覚が変動するため視覚意識研究の主要な方法であり、多くの報告があるが、未解明の問題が2つある。1つは、知覚交替の神経基盤で、特に低次視覚野の知覚交替への関与が不明なままである。2つ目は低次視覚野の活動の意識への寄与に関する矛盾した報告である。電気生理研究は低次視覚野の活動が知覚に対応しないことを示しているのに対し、fMRI研究は低次視覚野の同等の関与を報告している。本論文は、知覚交替に関連した活動に加えてレチノトピックな活動を観測できる実験パラダイムを開発し、fMRI実験を用いて、これらの問題を検討し、知覚交替の神経基盤とその個人差、低次視覚野の視覚意識への寄与について新たな知見を見出した。

学位申請者が行った実験は、以下のことを明らかにした。

1. 視覚意識の神経基盤を探るための新たな実験パラダイムを開発した。申請者の行った実験は、従来の両眼視野闘争を用いた研究に比べていくつか画期的な改良があり、そのことが以下に述べるような新たな知見につながっている。第1に、連続フラッシュ抑制という両眼視野闘争の変種を用いることにより、安定した長期にわたる知覚抑制の観測を可能にしたことである。知覚交替が数秒単位で生起する従来の視野闘争に比べ、知覚交替に関連した脳活動の安定した観測が可能となった。第2に、回転刺激を用いたことにより、見えに無関連に視野闘争中のレチノトピックな脳活動の観測を可能にしたことである。これにより低次視覚野の関与を詳細に検討することができるようになった。第3に、デコンボリューション法を活用することにより、複数の脳活動成分の分離を可能にしたことである。これにより、刺激のオンセットに対する脳活動と知覚交替に対する脳活動の分離ができるようになった。個々のテクニックは既に用いられているが、これらを組み合わせたところに申請者の独創がある。

2. 知覚交替ダイナミクスの個人差と低次視覚野の活動の関連を調べ、視覚意識に対する低次視覚野の寄与を明らかにした。連続フラッシュ抑制による知覚抑制はその強度に大きな個人差があり、プローブ刺激がほとんど意識に上らない協力者から頻繁に知覚交替が起こる協力者まで多岐にわたる。申請

者はこの事実に着目し、低次視覚野において、プローブ刺激に対する応答が弱い協力者ほど知覚抑制が長く持続するという有意な負の相関を発見した。申請者は巧妙にデザインされた一連のコントロール解析を通して、この結果が様々な解析上のアーチファクトではなく、知覚抑制の強度の個人差と低次視覚野の活動の間の相関関係であることを明確にした。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に参与していることを示す初めての神経科学的証拠であり、重要な意義を持つものである。

3. デコンボリューション法を駆使した脳活動解析から、両眼視野闘争においては、刺激のオンセットに対するレチノトピックな活動と、知覚交替に同期した刺激領域に拡散した活動に分離できることを明らかにした。また、前者は視覚意識との関連の強さが視覚情報処理系の階層に添って増加する従来の電気生理研究と一致する結果を示し、後者は視覚野間での活動の差異はなく、従来のfMRI研究と一致した結果であった。電気生理研究とfMRI研究の結果の矛盾は測定している信号の違いであるとするのが従来の定説であった。これに対し、同じfMRI信号を用いて両者が共存することを示した本研究の結果はこの定説を覆すものである。低次視覚野における視覚意識に関連した脳活動に網膜位置に依存する活動とより拡散した活動が共存するという結果は、低次視覚野におけるボトムアップ、トップダウンな入力に対する活動と解釈することもでき、視覚意識の神経基盤に関する理論、実験研究に重要な手掛かりを提供する。

申請者は、以上の実験結果、及び先行研究などを総合して、低次視覚野の活動が主観的な知覚交替のメカニズムに参与すること、また、その際、複数の神経メカニズムが共存していることを主張した。視覚意識の神経基盤の解明においては、今回検討しなかった注意の役割をはじめ解決すべき問題は多いが、本研究は厳密に統制された一連の実験と巧妙な解析手法を通して今後の研究の基盤となる重要な知見を報告している。

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26年2月3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。

なお、本論文は、京都大学学位規程第14条第2項に該当するものと判断し、公表に際しては、著作権にかかる制約がなくなるまでの間、当該論文の全文に代えてその内容を要約したものとすることを認める。

要旨公表可能日： 平成 26 年 3 月 25 日以降