

脳磁界と視運動性眼球運動計測による奥行注意下の運動透明刺激に誘発される皮質活動の検討

夏川 浩明^{†a)} 鄭 址旭[†] 小林 哲生[†]

Cortical Activations and Eye Movements Elicited by Transparent Motion Stimuli during Depth-Based Attention: An MEG Study

Hiroaki NATSUKAWA^{†a)}, Jiuk JUNG[†], and Tetsuo KOBAYASHI[†]

あらまし 異なる方向にコヒーレントにドリフト運動する二つのランダムドットパターンによって、奥と手前の二つの透明な面が知覚される現象は運動透明視として知られている。本研究は、奥行注意下で運動透明刺激を呈示した際の脳磁界を全頭型 MEG 装置により計測し、運動透明視の奥行順序が決定される過程に関与する皮質活動を、5 名の被験者を対象に検討した。すべての被験者において、ヒトの空間や動きの認知に関わる hMT/V5+ の活動が平均 238 ms に見られ、5 名中 4 名の被験者で頭頂連合野若しくは外側後頭皮質 LO に至る活動が、奥行注意状態により視運動性眼振の緩徐相である追従眼球運動における運動方向が変化する潜時以前に見られた。この注意を向けた面のドットに対する追従眼球運動変化が生じる前の皮質活動は、運動透明視において奥行順序が決定される過程の視覚情報処理を反映することが示唆され、低次視覚野から hMT/V5+ や IPS といった動きの処理に関与する背側経路での処理に加え、物体の特徴を組み立てる LO 近傍領域が運動透明視の奥行構造の処理に関与していると考えられる。

キーワード 運動透明視, 脳磁図, 視運動性眼球運動, 奥行知覚

1. ま え が き

ヒトの視覚システムは二次元の網膜像から大きさ、コントラスト、両眼視差、視対象の動きや輪郭などの情報を手掛りに外界の三次元空間を認識している。ここで、視対象の動きから立体構造を認識する“structure from motion” [1] に関わる視知覚現象の一つに運動透明視がある。運動透明視とは、異なる方向にコヒーレントにドリフト運動する二つの RDP (Random dot pattern) を重ね合わせた刺激によって、二つの異なる面が奥と手前の透明な面として知覚される現象であり、その脳内機構に関してはいまだ不明な点が多く残されている。

運動透明視において、奥行知覚に影響する因子の一つとして、速度差が挙げられる。異なる速さの運動刺

激を重ね合わせた刺激を呈示すると、速い刺激は手前に、遅い刺激は奥に知覚されることが知られている [2]。また運動透明刺激呈示時には眼振を伴う視運動性眼球運動が生じ、この視運動性眼球運動が運動透明視の奥行知覚に影響を与えることを示唆する先行研究もある [3]。

運動透明視に関連のある皮質部位については fMRI 計測により、hMT/V5+ が中心的な役割を担っているとの報告がある [4]。しかし、500 ミリ秒以内に起こる運動透明視や三次元形状の知覚について、関連する皮質部位がどのような時間関係にあるかを調べるには、PET や fMRI のような血行動態を用いた方法では時間分解能が低いために難しい。そのため、脳波や脳磁図 (MEG: Magnetoencephalography) といった高時間分解能の計測法で事象関連電位 (ERP) や事象関連磁界 (ERF) を調べるのが望ましい。

本研究においては、運動透明視において視運動性眼球運動が生じ、動きから奥行が知覚される過程の脳内機構に関して検討を行うために、関与する複数の皮質

[†] 京都大学大学院工学研究科, 京都市

Graduated School of Engineering, Kyoto University, Kyoto-Daigaku-Katsura, Nishikyo-ku, Kyoto-shi, 615-8510 Japan

a) E-mail: natsukawa@bfe.kuee.kyoto-u.ac.jp

部位とそれぞれの部位における活動の時間関係を明らかにすることを目的として、全頭型 MEG システムを用い、奥あるいは手前のいずれかの面へ注意を向けるという指示状態下での初期潜時における脳神経活動を計測した。

2. 実験方法

2.1 被験者

実験に参加した被験者は正常な視力を有する 21 歳から 24 歳までの健常成人 5 名（男性 5 名）である。被験者には事前に実験内容について説明を行い、実験に参加する同意を得ている。

2.2 視覚刺激と実験パラダイム

呈示刺激は、視野角 15 deg の範囲の円形領域内にランダムに配置された 0.077×0.077 deg のドット（縦横 3 ピクセルに相当、ドットの輝度 5.92 cd/m^2 、背景の輝度 1.38 cd/m^2 ）がコヒーレントに移動するものであり、移動速度は 10 deg/s 、点の密度は 5 個/deg^2 とした。実験パラダイムは刺激中央の視野角にして 7 deg の範囲に N 若しくは F というアルファベット（図 1(a) 左上）をランダムに呈示するブロック、上記したドットがランダムに移動するランダムウォーク（図 1(a) 右上）のブロック、半分のドットがコヒーレントに右にドリフトし、残りのドットが左にドリフトする（図 1(a) 左下）ブロック、刺激中央に A というアルファベット（図 1(a) 右下）を呈示するブロックという四つのブロックからなる（図 1(b)）。

本実験では、これらの視覚刺激をプロジェクター（NEC XT4100）を用いて順番に呈示した（フレームレート 60 Hz）。それぞれのブロックの時間は図 1(b) に示すとおりである。1 試行 9 秒とし、34 試行の連続した計測（約 5 分）を 6 セッション、計 204 試行を行った。本実験でを使用した運動透明刺激はドリフト方向のみ異なる RDP を重ねた刺激であり、知覚される奥行を偏らせる物理的属性（輝度差や速度差）は含んでいない。

被験者が刺激の中心を見る場合と刺激の一部（本実験ではドット）を注視し続ける場合とで、視運動性眼球運動の振舞いが異なることは、運動透明刺激を呈示した実験で知られている [5]。特定のドットを中心窩に収めようとした場合、視運動性眼球運動とともに滑動性眼球運動が生じると考えられている。本研究は視運動性眼球運動を対象としているので、被験者には RDP の中心を見てもらうよう指示した。更に、被験者が特

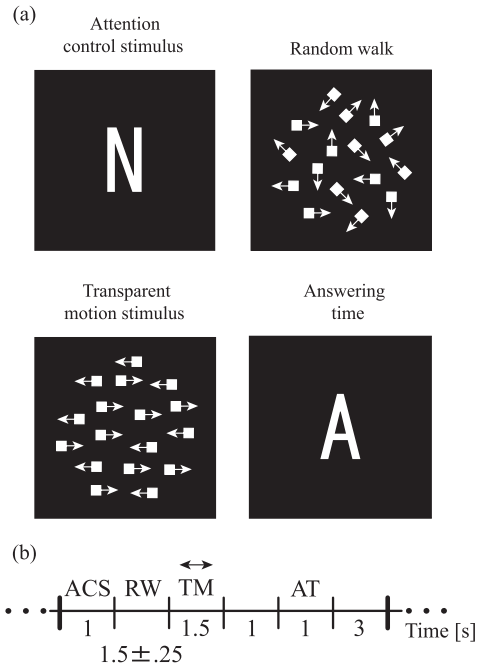


図 1 (a) 実験に用いられた視覚刺激は奥行注意指示 (attention control stimulus: ACS), ランダムウォーク (random walk: RW), 運動透明刺激 (transparent motion stimulus: TM), 応答指示 (answering time: AT) からなる。運動透明刺激ではドットが左右にドリフトする。(b) 刺激呈示のタイムチャート。

Fig. 1 (a) Visual stimuli of attention control stimulus (ACS), random walk (RW), transparent motion stimulus (TM), and answering time stimulus (AT). In transparent motion stimulus, half of the dots drifted in one of the two horizontal directions (leftward- or rightward). (b) Time chart of visual stimuli

定のドットを注視し続けないようにするために、運動透明刺激、ランダムウォークの各ドットに 150 ms のライフタイムを設けた。

2.3 MEG 計測

MEG 計測には Neuromag 社製 306 チャンネル全頭型装置 Vectorview を使用した。サンプリング周波数は 500.8 Hz とし、データ取得時に通過域 0.1~160 Hz の帯域フィルタを適用した。なお解析にはグラジオメータから得られた信号のみを用いた。また、同システムの Vectorview EEG を用いて眼電図も同時計測した。更に個人の Landmarks (NASION, RPA, LPA) を計測し、個人の頭部とセンサの座標系の位置合せをした。これらの Landmarks は個人の解剖画像とも位置合せを行うことができる。また、各個人の頭部解剖

画像から皮質を三角形で覆う脳表メッシュをメッシュ辺長を 2mm として作成する。この脳表メッシュ上のノードを計算点とする。

被験者には運動透明刺激を含む視覚刺激が呈示され、N, F と表示するブロックでの手前 (Near) 奥 (Far) の奥行注意指示で指定した面に注意を向け、その後 A が表示される応答時間に注意を向けた奥行面でのドットの運動方向がどちらであったかをレスポンスパッドを左右押し分けて答えてもらうように指示し、レスポンスパッドの応答も計測した。

2.4 MEG 解析方法

解析には Matlab を用い、運動透明刺激開始のトリガに対し $-300 \sim 1200$ ms の期間の MEG 信号を各被験者、2 種類の知覚条件 (手前-右, 奥-左の組と手前-左, 奥-右の組) において加算平均して事象関連磁界 (ERF) を得た。この際、同時に測った眼電図において、両眼の左右または上下の電位差があらかじめ設定したしきい値を超えた場合はその試行を解析から除外することでアーチファクト除去を行った。トリガ前の $-300 \sim 0$ ms の期間をベースラインと設定した。被験者への刺激呈示前は、刺激関連応答となる脳活動はないと考えられる。したがって、トリガ前の値はすべて雑音であるともみなすことができる。本研究では運動透明刺激に対する事象関連応答の一部であるといえる初期視覚の反応を抑えた上で、奥行面を知覚するという運動透明視に特化した高次の事象関連応答を見るために、ベースラインにランダムウォーク刺激を用いた。

脳磁界分布をマッピングするためには、一つの部位に対し、一つのスカラ値を割り当てる必要がある。そこで、102 組 204 個のグラジオメータそれぞれの組に対して二乗和平方根 (RSS: Root Sum Square) を得た [6]~[8]。その RSS の代表的なピーク潜時について皮質活動を推定した。

皮質の活動を再構成するため、脳磁界逆問題の解法としては空間フィルタの一つである sLORETA を用いた [9], [10]。皮質に電流双極子を多数配置すると、計測データにノイズが混入していない理想的な場合、ある時刻における各位置での電流双極子とそれが作る磁場の関係は式 (1) のようになる。

$$\mathbf{b}(t) = \int \mathbf{l}(\mathbf{r}) \mathbf{s}(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} \quad (1)$$

ここで、 $\mathbf{s}(\mathbf{r}, t)$ は信号源位置 $\mathbf{r}$ の双極子モーメントを表すベクトルで、 $\mathbf{b}(t)$ は計測磁界を表すベクトル、

$\mathbf{l}(\mathbf{r})$ は対応する位置 $\mathbf{r}$ の単位信号源から得られる計測磁界ベクトル (リードフィールド) である。 t は時刻を表すインデックスである。式 (1) では、 $\mathbf{s}(\mathbf{r}, t)$ と $\mathbf{b}(t)$ は線形な関係にあることを仮定しており、空間フィルタを用いて $\mathbf{b}(t)$ から $\mathbf{s}(\mathbf{r}, t)$ を求める際にも、次式のような線形操作で $\mathbf{s}(\mathbf{r}, t)$ の信号源位置 $\mathbf{r}$ の推定値である $\hat{\mathbf{s}}(\mathbf{r}, t)$ が表現できるとして

$$\hat{\mathbf{s}}(\mathbf{r}, t) = \mathbf{w}^T(\mathbf{r}) \mathbf{b}(t) \quad (2)$$

となる重み行列 $\mathbf{w}(\mathbf{r})$ を求める。本研究では、この $\mathbf{w}(\mathbf{r})$ にミニマムノルムフィルタで再構成した信号強度を、その標準偏差で割ることで位置バイアスの補正を行ったフィルタである sLORETA を用いた。

$$\mathbf{w}(\mathbf{r}) = \frac{\mathbf{G}^{-1} \mathbf{l}(\mathbf{r})}{\sqrt{\mathbf{l}^T(\mathbf{r}) \mathbf{G}^{-1} \mathbf{l}(\mathbf{r})}} \quad (3)$$

$$\mathbf{G} = \int [\mathbf{l}(\mathbf{r}) \mathbf{l}^T(\mathbf{r})] d\mathbf{r} \quad (4)$$

ここで $\mathbf{w}(\mathbf{r})$ は信号源位置 $\mathbf{r}$ における重み行列で、行列 $\mathbf{G}$ はグラム行列である。リードフィールドは、電流双極子が作る磁界を Sarvas の式 [11] により計算した。脳表メッシュ上の電流双極子の向きは頭部球の接平面内に固定し、注目潜時における計測磁場と計算磁場の内積を最大にする方向を探索することにより決定した。

以上の解析で得られた再構成信号波形について、ベースラインにおける標準偏差の 3 倍の値 (危険率 $p < 0.01$ に相当する値) を超えた潜時の再構成信号を有意な活動と定義した。

また、眼電図については、運動透明視を引き起こす左右のコヒーレントドリフト刺激が呈示されると、眼球が視覚刺激を追従する時間 (緩徐相) と、その逆方向へ眼球が急速に運動する時間 (急速相) が交互に繰り返される視運動性眼振が起こる。眼球運動の追従運動を調べるために、本研究では急速相における眼球運動データを除去し、その前後を補完する処理を行った。次に被験者が運動透明視の手前 Near 若しくは奥 Far の面に注意を向ける潜時を決定する。手前または奥に注意を向ける課題を被験者に与えると、注意を向けた奥行に知覚される RDP を眼球が追従することが知られている [12]。したがって奥行注意条件間の差は被験者の向ける注意の効果により生じると仮定した上で、手前注意-奥注意条件の各潜時について、有意水準 1% として母平均の差の検定を行い (paired

t-test), 奥行注意条件による視運動性眼球運動の変化潜時を求めた. この眼球運動の変化潜時は図中 2~4 では Reaction latency と記す. 奥行注意条件による視運動性眼球運動の変化は, 運動透明視が知覚された後の注意を向けるタスクを行い始める潜時といえる.

したがって, 奥行が知覚される過程は, 運動透明刺激呈示時刻から奥行注意条件による視運動性眼球運動の変化潜時の間に起こっていると考えられるので, その時間帯における有意な事象関連脳磁界成分を解析対象とした. また, 運動対象への注意時に運動知覚に関与しているとされる部位の活性度が高まることのように [13], 奥行面に注意を向けることにより奥行知覚に関与している背側経路の視覚野の活性度が高まる可能性はある. また, 注意による非同期的な活動がある場合についても, 運動透明刺激呈示について MEG 信号を加算平均しているので, 注意のための非同期的な脳活動が運動透明視に関わる脳活動に与える影響は十分小さいと考えられる.

3. 結果

3.1 運動透明視と視運動性眼球運動

眼球運動の計測結果より, 運動透明刺激呈示中に全被験者において視運動性眼球運動が確認された. 表 1 に運動透明刺激呈示直後に各被験者が知覚した奥行順序の割合と視運動性眼球運動の奥行注意による変化潜時を示す. 被験者の報告とレスポンスパッドの応答から, 5 名中 4 名の被験者において, 刺激呈示直後の知覚された奥行順序は一方に偏ることが分かった. このため以降の解析には, 支配的となった手前の面が左に

動くドットの場合を対象とする.

被験者ごとに潜時の違いはあるものの, すべての被験者において, 奥注意, 手前注意に応じて, 注意を向けた面のドットの運動方向へ視運動性眼球運動が生じた. 例として, 被験者 1 の急速相除去後の眼球運動計測結果を図 2 (b) に示す.

3.2 MEG 信号と信号再構成結果

代表例として, 被験者 1 に対する全センサにおける, ERF の RSS と眼球運動並びに全グラジオメータの ERF を重畳した波形を図 2 に示す.

図 2 (a) より, 運動透明刺激呈示後約 200 ms から大きなピークをもつ ERF 成分が後頭, 外側後頭, 頭頂のセンサで見られる. また, 図 2 (b) より, 刺激呈示から奥行注意条件による視運動性眼球運動の変化潜時までに, 顕著なくつかの ERF 成分が確認された. 他の被験者においても, 後頭, 外側後頭, 頭頂のセンサで, 刺激呈示から眼球運動の変化潜時までに, 複数の ERF 成分が同様に確認された.

次に, 代表的被験者 1 における脳表メッシュに再構成した信号 $\hat{s}(\mathbf{r}, t)$ のうち, ダイポールの方向決定時における内積の評価値が一番高い計算点 $\mathbf{r}$ の再構成信号の活動指標の時系列と, そのピーク潜時におけるトポグラフィーを図 3 に示す. また, 被験者 2~5 の同様の結果を図 4 に示す.

有意な ERF 成分のピーク潜時におけるトポグラフィーより, 後頭皮質, 中側頭皮質, 頭頂皮質, 前頭皮質など複数の部位での活動が再構成されていることが分かる. 被験者 1 については, V1/V2 に対応する後頭皮質において活動成分のピークが潜時 132 ms と 198 ms に見られ, 220 ms には右の hMT/V5+に対応する皮質, 231 ms には左の hMT/V5+から頭頂間溝 (IPS : intraparietal sulcus) 近傍に対応する皮質での活動成分のピークが確認された. その後, 256 ms では外側後頭皮質 (LO: lateral occipital complex) に対応する部位 [14] での活動成分のピークが見られた. その他の被験者についても, ほぼ一致する部位での活動が見られた (図 4). 全被験者において, 再構成された活動のピーク潜時を表 2 に示す.

すべての被験者について, 左 hMT/V5+ での有意な活動が見られた. また, 5 名中 4 名の被験者で後頭皮質から hMT/V5+ を経て, IPS 若しくは LO へ至る経路における有意な脳活動の時系列変化が確認された. 再構成された活動成分の被験者間の平均ピーク潜時は, 後頭皮質の潜時の早い活動では 116 ms, 潜

表 1 全被験者における運動透明刺激呈示直後の奥行順序の割合と奥行注意による眼球運動の変化潜時

Table 1 The percentage of perceptual depth order after the presentation of transparent motion stimulus and the latency when optokinetic eyemovements change their slow phase directions based on the depth attention in all subjects.

	手前-左 奥-右	手前-右 奥-左	眼球運動変化潜時
Subject1	99.4%	0.6%	448 ms
Subject2	99.5%	0.5%	302 ms
Subject3	97.2%	2.8%	502 ms
Subject4	99.5%	0.5%	368 ms
Subject5	40.7%	59.3%	382 ms
Mean	—	—	400 ms

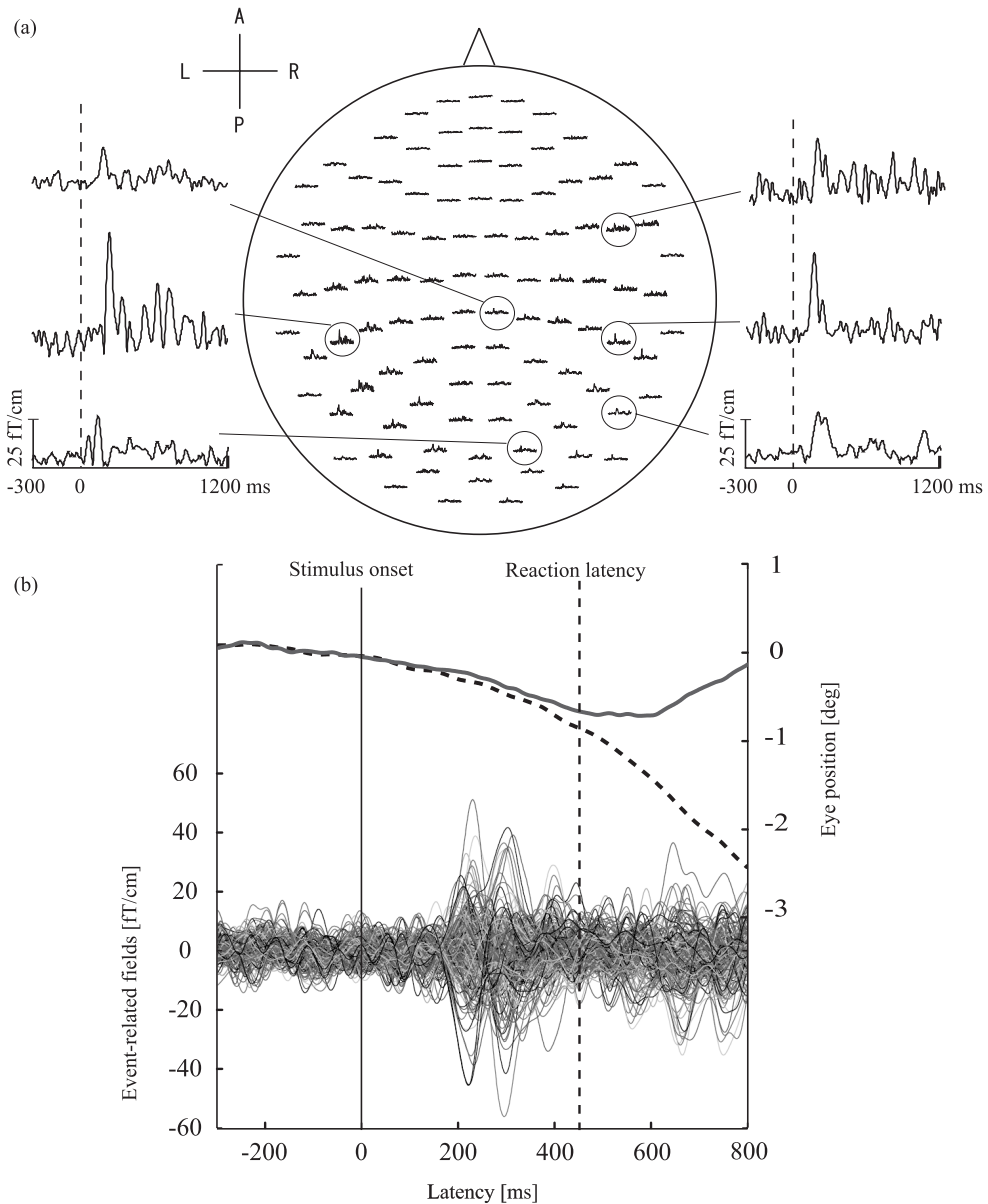


図2 MEG 計測結果 (a) 代表的被験者における全センサの RSS 値と (b) 代表的被験者における眼球運動波形と全グラジオメータ出力の重畳波形。灰色太線、太破線がそれぞれ Near 条件, Far 条件時の急速相除後の眼球運動の加算平均波形。縦線が運動透明刺激呈示潜時で縦破線が実行注意による眼球運動の変化潜時。

Fig. 2 MEG results (a) A representative result of root sum square (RSS) evoked responses in all sensors. (b) A representative result of eye movement wave forms and gradiometer signals in all sensors. Heavy line (dash line) is eye movement wave forms in Near (Far) condition.

時の遅い活動では 220 ms となり、左の hMT/V5+ は 238 ms, IPS の潜時の早い活動は 226 ms, 潜時の遅い活動は 309 ms, 右 LO では 257 ms であった。LO

での活動成分が見られなかった被験者 2 については、IPS の活動が 220 ms, 299 ms で見られた。また、潜時の遅い V1/V2 の活動や潜時の早い IPS での活動は

Subject 1

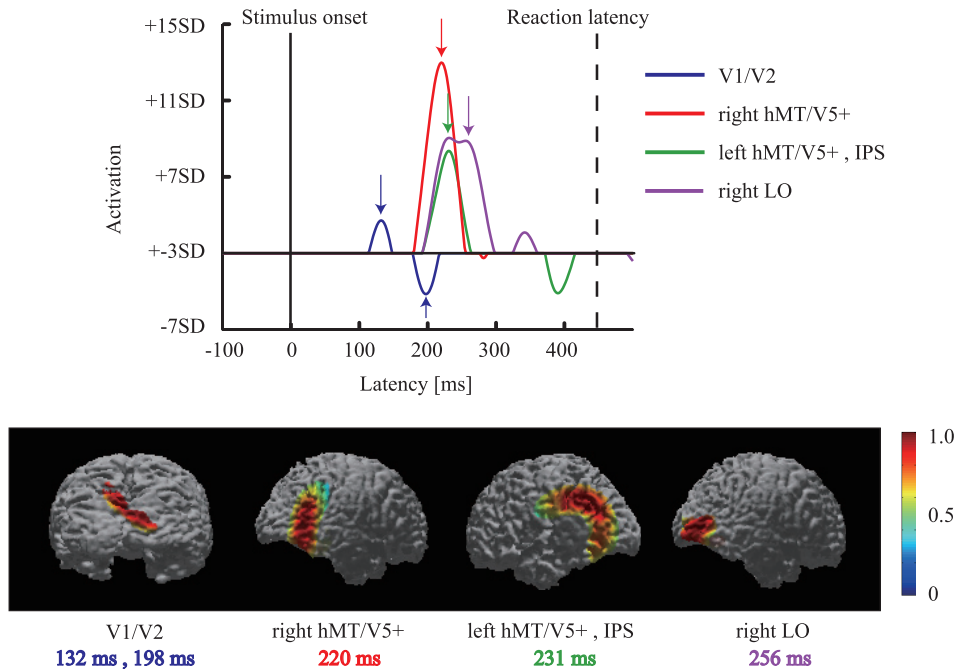


図3 代表的被験者1における、脳表メッシュの再構成信号より得られた刺激前ベースラインの $\pm 3SD$ を超える活動指標の時系列(上段)とそのピーク潜時におけるトポグラフィー(下段)。活動指標の波形の色と矢印は各トポグラフィーの下の同色の潜時に対応。

Fig. 3 Time series data (top) reconstructed on the cortical mesh and topography (bottom) at peak latencies in representative subject. Colors and allows of wave forms correspond to the latency under topographies.

hMT/V5+ の活動とほぼ同時に見られた。被験者4については、左のhMT/V5+ 近傍(253 ms)から中心前溝(272 ms)や上前頭皮質(332 ms)での活動が確認された。

fMRIによる先行研究では、運動透明視刺激によりhMT/V5+ やIPS, LOなどの視覚関連領域において、神経活動が誘発されることが報告されている[4], [15]。本研究と先行研究の活動部位はよく一致することから、本研究で再構成された活動はV1/V2の視覚野、hMT/V5+, IPS, LOに対応すると考えられる。

4. 考 察

4.1 運動透明視と視運動性眼球運動

すべての被験者において、奥行注意指示に従って注意を向けた面でのドットの運動方向と同じ方向への視運動性眼球運動が見られた。したがって、適切に奥行注意のタスクを遂行できているといえる。

4名の被験者で、知覚した運動透明視の奥行順序は

大幅に偏った。奥行手掛りを含まない刺激を呈示した状態と刺激を呈示しない状態を交互に繰り返した実験デザインの場合に、知覚される奥行順序が一方に偏るという報告[16]もあり、この知覚の偏りは、先に呈示された運動透明視刺激に対して、知覚された奥行順序が次の刺激に対する奥行知覚に影響したためであると考えられる。

4.2 運動透明視に関する皮質部位

MEG計測結果より、すべての被験者において、運動透明刺激呈示から奥行注意条件による視運動性眼球運動の変化潜時までに有意なERF成分が確認された。被験者には奥行注意指示で指定した面に注意を向けるようなタスクを課しており、運動透明視で奥行の異なる二つの面を知覚した後から、注意を向けた奥行面でのドットを追う追従眼球運動が個人差はあるものの平均400 msから生じる。したがって、運動透明刺激呈示から眼球運動の変化潜時の間に見られるERF成分は、奥行順序が決定される過程を反映するものと考え

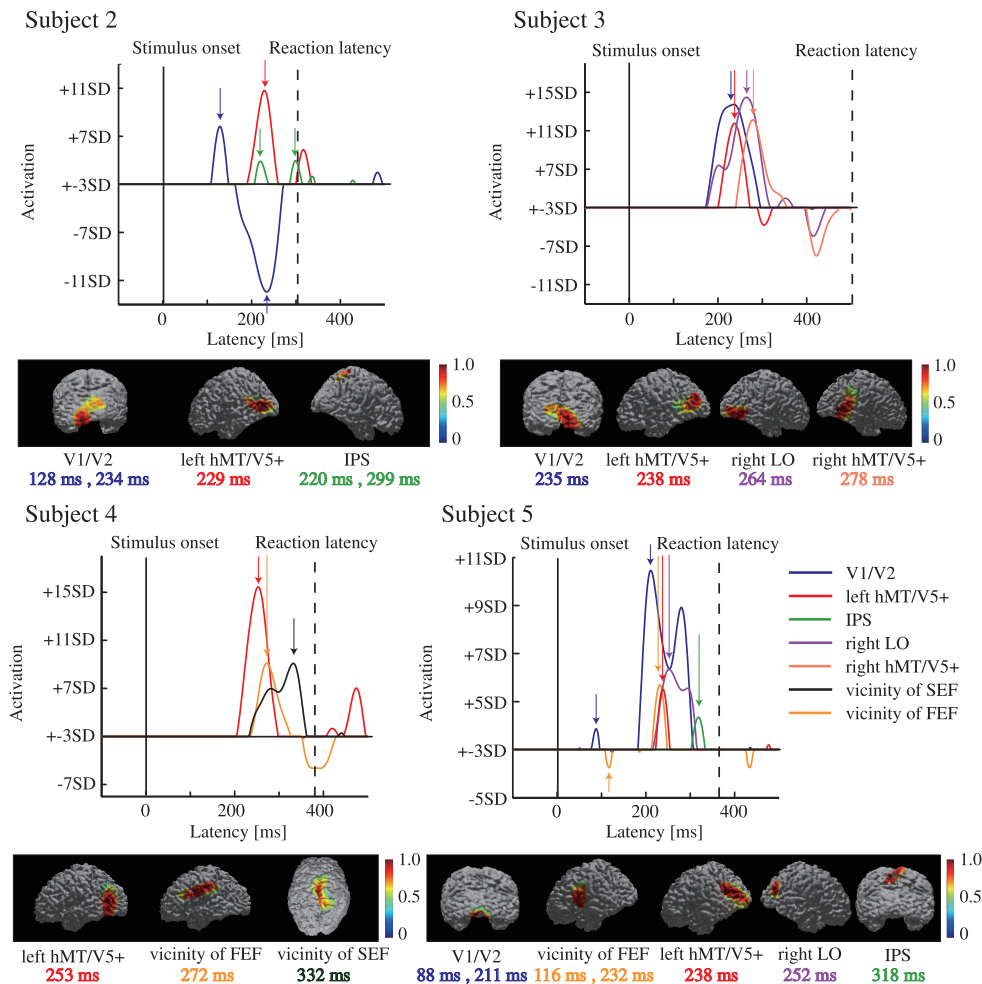


図 4 被験者 2-5 における、脳表メッシュの再構成信号より得られた活動指標の時系列とそのピーク潜時におけるトポグラフィー。活動指標の波形の色と矢印は各トポグラフィーの下に同色の潜時に対応。

Fig. 4 Time series data reconstructed on the cortical mesh and topography at peak latencies in subject 2-5. Colors and allows of wave forms correspond to the latency under topographies.

表 2 全被験者における、再構成された活動のピーク潜時と平均

Table 2 The peaks and thier mean latencies of reconstructed activations in all subjects.

	V1/V2	right hMT/V5+	left hMT/V5+	IPS	right LO	vicinity of FEF	vicinity of SEF
Subject1	132 ms 198 ms	220 ms	231 ms	231 ms	256 ms		
Subject2	128 ms 234 ms		229 ms	220 ms, 299 ms			
Subject3	—	235 ms	278 ms	238 ms	264 ms		
Subject4			253 ms			272 ms	332 ms
Subject5	88 ms 211 ms		238 ms	318 ms	252 ms	116 ms, 232 ms	
Mean	116 ms 220 ms	—	238 ms	226 ms, 309 ms	257 ms	—	—

られる。

信号再構成結果より、すべての被験者で、平均 238 ms に hMT/V5+ の有意な活動が確認された。ここで、運動透明視に関わる脳活動部位に関しては、サルを対象とした侵襲的手法により調べられてきており、視覚刺激が特定の方向に運動すると活動電位の頻度が増加する神経細胞が V1 [17] と MT 野 [18] に存在し、刺激の運動方向の検出に関与していると報告されている。サルの V1 と MT 野の神経活動に関しては、運動透明視を誘発する刺激を呈示した場合と比べて、逆方向に運動するがドットが対になり運動透明視を誘発しない刺激を呈示したときには、V1 における神経細胞の活動頻度の変化は見られなかったが、MT 野では活動頻度が減少した。この結果より、V1 で局所的な運動（ドットの運動）を検出した後に、MT 野で統合され運動透明視が生じると考察できる [19] といった研究報告もある。最近の研究では、サルの電気生理学実験より運動透明視に MT と FST (the fundus of the superior temporal sulcus) のニューロンが協調的に作用しているといった報告 [20] もある。また、ヒトの運動透明視に関連する脳部位については、fMRI 計測により調べられており、RDP の運動方向の差を小さくした刺激や、逆方向に運動するドットを対にした刺激を呈示し運動透明視が生じない場合より、運動透明視が生じる刺激を呈示した場合は、サルの MT 野と MST 野に対応すると考えられている hMT/V5+ において MRI 信号が有意に変動することから、運動透明視には hMT/V5+ が中心的な役割を担っているとの報告 [4] もある。本研究で述べた hMT/V5+ の活動はこれらの結果とも一致しており、運動透明視に関連する活動を捉えたものと判断できる。

5 名中 4 名の被験者において、後頭皮質から hMT/V5+ 近傍を経て、頭頂後頭皮質若しくは LO 近傍へ至る複数の部位で有意な脳活動の時系列変化が確認された。V1 から高次の視覚野へと向かう視覚情報処理経路は二つあり、それぞれ腹側経路、背側経路と呼ばれる。対象の空間位置関係や運動知覚に関わる情報は、背側経路を通り、ヒトの空間や動きの方向、速度に選択性を示すニューロンがある hMT/V5+ や頭頂連合野に到達することが知られている。したがって、背側経路での視運動情報処理が、運動透明視の奥行知覚と密接に関わっていると考えられる。また、LO の活動潜時帯に誘発ガンマ応答が生じることから、形を構成する視覚的特徴を単一のものとして組み立てる処理が

LO で行われているという報告 [21] や、fMRI 実験による LO 複合部位が物体の三次元情報の処理へ関与しているという報告 [15] があることから、本研究で述べた LO の活動は、運動透明視において 2 層の面が知覚されるという、奥行構造の処理に関与していることが示唆される。

以上のことから、運動透明視の奥行順序決定の過程では、低次視覚野から hMT/V5+ や IPS といった動きの処理に関与する背側経路での処理に加え、物体特徴を組み立てる LO 近傍領域が関与していることが示唆される。

また、運動透明刺激呈示まで十分な時間を設けていることや、運動透明刺激に対しての事象関連応答を見るために、MEG 信号を加算平均していることなどから、奥行注意指示刺激に対する文字認識や、それを記憶しておくための神経活動の影響は無視できると考えられる。

4.3 運動透明刺激誘発活動の時系列変化

本研究では、奥行注意下の運動透明刺激に誘発される皮質活動を ERF として計測することにより、運動透明刺激呈示後から V1/V2 (平均 116 ms) の後頭皮質を経て左の hMT/V5+ (平均 238 ms)、そして右 LO (平均 257 ms) 若しくは IPS (平均 226 ms, 309 ms) の順に活動時系列変化を捉えられた。V1/V2 の存在する後頭皮質と hMT/V5+ は、視運動性眼球運動 [22] と運動透明視 [4] の双方に関わる部位として知られており、LO や IPS はそれぞれ視覚的特徴の組み立て [21] や空間情報 [23] の処理に関わっていると知られている。したがって、本研究により、運動透明刺激呈示後から、視運動性眼球運動と運動透明視の双方に関わる V1/V2 と hMT/V5+ が活動が並列的に生じ、その後で視覚的特徴の組立てや空間情報の処理が行われ、その結果奥行知覚が生じ、奥行注意のタスクが行われるという、運動透明視の脳内プロセスが解釈可能である。

また V1/V2 と hMT/V5+、hMT/V5+ と IPS の領域には、フィードフォワードとフィードバックの結合があることが知られており [24]、そのために V1/V2 の 2 番目の活動（潜時の遅い活動）と IPS での最初の活動（潜時の早い活動）は、hMT/V5+ の活動とほぼ同時に見られたと考えられる。

LO や IPS に活動が見られなかった被験者 4 については、中心前溝や上前頭皮質に活動が見られた。視運動性眼球運動に関連する神経活動に関しては、ヒトにおける fMRI 実験より、hMT/V5+ や紡錘状回、小

脳の一部, FEF (frontal eye field) や SEF (supplementary eye field) の賦活が, 視運動性眼球運動遂行時に見られるといった報告がある [22]. したがって, 被験者 4 の中心前溝や上前頭皮質の活動は, 視運動性眼球運動に関連した活動であると考えられる.

今後, これまで我々が開発してきた時空間分解能に優れた fMRI と MEG の統合解析法 [25] を用いることで, 関与する複数皮質部位間の情報の流れや統合に関して, 更に詳細な検討を行っていく予定である.

5. む す び

本研究では, 奥行注意を課す運動透明刺激を用い, 奥行が知覚される初期潜時の脳活動を MEG により検討した. その結果, すべての被験者で, ヒトの空間や動きの認知に関わる hMT/V5+ の活動が平均 238 ms に見られ, 5 名中 4 名の被験者で, IPS へ至る背側経路での情報処理や物体特徴を組み立てる LO の活動が, 運動透明刺激呈示から視運動性眼球運動の変化潜時の期間に見られた. これらの初期潜時の活動は, 視運動性眼球運動が生じ運動透明視の奥行順序が決定される過程の視覚情報処理を反映することが示唆され, 低次視覚野から hMT/V5+ や IPS といった動きの処理に関与する背側経路での処理に加え, 物体の特徴を組み立てる LO 近傍領域が運動透明視の奥行構造の処理に関与していると考えられる.

謝辞 本研究は科研費 (課題番号 22・1341) の助成を受けたものである. 本研究を遂行するにあたり, 脳磁図計測に御協力頂いた京都大学大学院医学研究科附属高次脳機能総合研究センターの松橋眞生先生と福山秀直先生に感謝致します.

文 献

- [1] R. Sekuler and R. Blake, *Perception*, J.E. Karpacz, ed., McGraw-Hill, New York, 2002.
- [2] D.R. Mestre and G.S. Masson, "Ocular responses to motion parallax stimuli: The role of perception and attentional factors," *Vision Res.*, vol.37, pp.1627–1641, June 1997.
- [3] M. Maruyama, T. Kobayashi, T. Katsura, and S. Kuriki, "Early behavior of optokinetic responses elicited by transparent motion stimuli during depth-based attention," *Exp. Brain Res.*, vol.151, no.3, pp.411–419, Aug. 2003.
- [4] L. Muckli, W. Singer, F.E. Zanella, and R. Goebel, "Integration of multiple motion vectors over space: An fMRI study of transparent motion perception," *Neuroimage*, vol.16, pp.843–856, Aug. 2002.
- [5] T. Niemann, U.J. Ilg, and K.P. Hoffmann, "Eye movements elicited by transparent stimuli," *Exp. Brain Res.*, vol.98, pp.314–322, March 1994.
- [6] M. Hamalainen, R. Hari, R.J. Ilmoniemi, J. Knuutila, and O.V. Lounasmaa, "Magnetoencephalography-theory, instrumentation, and applications to noninvasive studies of the working human brain," *Reviews of Modern Physics*, vol.65, pp.414–497, April 1993.
- [7] 栗城真也, 原 宏, *脳磁気科学—SQUID 計測と医学応用*, オーム社, 1997.
- [8] M. Hamalainen, "Functional localization based on measurements with a whole-head magnetometer system," *Brain Topography*, vol.7, pp.283–289, June 1995.
- [9] K. Sekihara, M. Sahani, and S.S. Nagarajan, "Localization bias and spatial resolution of adaptive and non-adaptive spatial filters for MEG source reconstruction," *Neuroimage*, vol.25, pp.1056–1067, May 2005.
- [10] P. Marqui, "Standardized low resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): Technical details," *Methods & Findings in Experimental & Clinical Pharmacology*, vol.24D, pp.5–12, 2002.
- [11] J. Sarvas, "Basic mathematical and electromagnetic concepts of the biomagnetic inverse problem," *Phys. Medicine & Biology*, vol.32, pp.11–22, Jan. 1987.
- [12] K. Watanabe, "Optokinetic nystagmus with spontaneous reversal of transparent motion perception," *Exp. Brain Res.*, vol.129, pp.156–160, Oct. 1999.
- [13] S. Treue and J.H.R. Maunsell, "Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST," *Nature*, vol.382, pp.539–541, Aug. 1996.
- [14] K.G. Spector, T. Kushnir, S. Edelman, G. Avidan, Y. Itzhak, and R. Malach, "Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex," *Neuron*, vol.24, pp.187–203, Sept. 1999.
- [15] H. Peuskens, K.G. Claeys, J.T. Todd, J.F. Norman, P.V. Hecke, and G.A. Orban, "Attention to 3-D shape, 3-D motion, and texture in 3-D structure from motion displays," *J. Cognitive Neuroscience*, vol.16, pp.665–682, May 2004.
- [16] D.A. Leopold, M. Wilke, A. Maier, and N.K. Logothetis, "Stable perception of visually ambiguous patterns," *Nat. Neurosci.*, vol.5, pp.605–609, June 2002.
- [17] D.H. Hubel and T.N. Wiesel, "Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex," *J. Physiol.*, vol.195, pp.215–243, March 1968.
- [18] S.M. Zeki, "Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey," *J. Neurophysiol.*, vol.58, pp.883–907, Feb. 1974.
- [19] N. Qian and R.A. Andersen, "Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals II. Physiology," *Neurosci.*, vol.14, pp.7367–7380, Dec.

1994.

- [20] A. Rosenmerg, P. Wallisch, and D.C. Bradley, "Responses to direction and transparent motion stimuli in area FST of the macaque," *Visual Neuroscience*, vol.25, pp.187–195, March 2008.
- [21] Y. Jiang, C.N. Boehler, N. Nonnig, E. Duzel, J. Hopf, H. Heinze, and M. Schoenfeld, "Binding 3-D object perception in the human visual cortex," *J. Cognitive Neuroscience*, vol.20, no.4, pp.553–562, April 2008.
- [22] K. Christina, K. Raimund, R.J. Seitz, and F. Bremmer, "An fMRI study of optokinetic nystagmus and smooth-pursuit eye movements in humans," *Exp. Brain Res.*, vol.165, pp.203–216, Aug. 2005.
- [23] R.A. Andersen, "Visual and eye movement functions of the posterior parietal cortex," *Ann. Rev. Neurosci.*, vol.12, pp.377–403, March 1989.
- [24] D.J. Helleman and D.C. Essen, "Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex," *Cerebral Cortex*, vol.1, no.1, pp.1–47, Jan. 1991.
- [25] 岡田雄介, 大橋俊平, 鄭 址旭, 濱田昌司, 小林哲生, "fMRI-MEG 統合解析法: fMRI 非捕捉信号源の干渉抑制による高精度・ロバスト化," *生体医工学*, vol.45, no.4, pp.275–284, Dec. 2007.

(平成 22 年 1 月 29 日受付, 8 月 5 日再受付)



小林 哲生 (正員)

1984 北海道大学大学院工学研究科電気工学専攻博士後期課程了。工博。1984 北海道工業大学講師。1986 同大助教授。1994 北海道大学電子科学研究所助教授。2004 京都大学大学院工学研究科電気工学専攻教授となり現在に至る。生体医工学, 脳機能イメージング, 視覚的認知などの研究に従事。IEEE, 日本磁気共鳴医学会, 日本ヒト脳機能マッピング学会等各会員。



夏川 浩明 (学生員)

2008 京大・工・電気電子卒。2010 同大大学院工学研究科電気工学専攻修士課程了。2010 同大学院工学研究科電気工学専攻博士後期課程に進学, 日本学術振興会特別研究員 DC1 となり現在に至る。脳機能イメージング, 視覚的認知などの研究に従事。



鄭 址旭

2002 北海道大学大学院工学研究科システム情報工学専攻博士後期課程了。工博。2002 北海道大学電子科学研究所研究員。2004 京都大学大学院工学研究科電気工学専攻研究員となり現在に至る。生体医工学, 脳機能イメージング, 視覚的認知などの研究に従事。電気学会会員。