

学位論文の要約

論文題目：視覚アウェアネスの生物学的基盤

氏 名：知念 浩司

私たちの日々は意識的な視覚体験によって彩られている。物質である脳から私たちの意識がどのように生まれてくるのかという問題は、科学に残された大きな未解決問題の一つといわれている。1990年前後における意識研究への関心の高まりを受けて、それからの30年間で数多くの実証的研究が行われ、意識を支える脳活動の候補が明らかにされてきたが、それらの研究の多くはヒトを対象とした研究であり、依然として高い時空解像度のデータが不足している状況が続いている。一方、意識に関する理論研究も盛んに行われ、グローバル・ニューロナル・ワークスペース理論(GNWT: global neuronal workspace theory)、統合情報理論(IIT: integrated information theory)、リカレント・プロセッシング理論(RPT: recurrent processing theory)といった様々な理論が提唱されてきているが、統一的な枠組みには至っていない。例えば GNWT では、感覚皮質や運動皮質などの局所の各プロセッサにおける処理は無意識かつ自動的であり、それらが意識体験としてアクセスできるようになるには、各プロセッサと密に連結したグローバルワークスペースと呼ばれる領域を介して非線形な応答(イグニッション)がおこり、各プロセッサ間で情報が共有(ブロードキャスト)される必要があるとされる。また、IIT は、現象的意識が持つ性質を「公理(axioms)」という形で表明し、それらを満たすために脳のような物質が持つべき特徴を数学的に表現することで、意識を定義する。IIT では、意識の座は高い統合情報量を示す脳領域群における活動だとされ、それらの領域は階層的かつ双方向の影響を与え合うことが予想されている。RPT では、現象的意識とアクセス意識それぞれに対応する脳のリカレントな処理が仮定される。具体的には、脳による情報処理の段階として、意識体験を伴わない単一方向の処理であるステージ1および2、現象的意識を伴う低次領域におけるリカレントな処理であるステージ3、アクセス意識を伴う高次領域を含むリカレントな処理であるステージ4が仮定される。上述の3つの理論はいずれもマクロスケールな現象を説明することにとどまっているが、近年では、脳システムの実体であるニューロンや局所回路を対象としたミクロスケールな意識研究も台頭しはじ

めている。

これらの背景を受けて、本研究では今後の意識研究で必要になると想定される知見を提供するために、2つの実験を行った。1つ目の実験では、ミクロスケールな意識研究を行う上で欠かせない動物モデルの不足を補うために、「注意の瞬き (AB: attentional blink)」の動物モデルを確立した。注意の瞬きとは、高速で提示される2つの視覚的なターゲットを両方とも報告しなければならないような状況下にて、両ターゲットの時間間隔が数百ミリ秒以内だった場合に、最初のターゲット(T1)の報告に成功すると、2つ目のターゲット(T2)の意識的な見えが生じなくなる現象である。この現象は、ヒトの視覚意識（視覚アウェアネス）の時間的側面を研究する重要な方法の一つとなっているが、注意の瞬きがヒト以外の動物にも存在するのかは不明であった。そこで本研究では、マカクを対象にした二重課題パラダイムを開発して実験を行うことで、ヒト同様に、注意の瞬きの特徴的なU字型の心理物理関数が得られることを示した。注意の瞬きはしばしば、刺激入力への並列的な感覚処理(初期段階)のあとに、限られた注意資源の下での系列的処理(後期段階)が続くという二段階理論という理論的枠組みで説明される。この説明では、T1とT2はどちらも初期段階では処理されるが、時間的に先行するT1の処理が後期段階に進むことにより、後続のT2は後期段階の処理に進むことができず、結果としてT2の意識的な見えが生じないことが注意の瞬き現象だとされる。本研究では、マカク-ヒトという種の違いが注意の瞬きの時間特性を変えるかどうかを比較するために、この二段階理論を時間ワーピング法に組み込んだ新たな解析方法を導入した。時間ワーピング法による解析では、モデルに基づいてワーピング関数を定義する。まず、二段階理論に基づくと、AB窓の形状は後期段階の処理を反映すると想定される。このことから、1つ目のshiftモデルではワーピング関数の切片を変更することで、T2が後期段階に入れなくなるまでの潜時の違いを表現した。次に、2つ目のscalingモデルではワーピング関数の傾きを変更することで、後期段階の処理速度の違いを表現した。最後に、3つ目の混合モデル(shift+scaling)では、後期段階の潜時および処理速度の違いを表現した。加えて、4つ目のnonlinearモデルとして、テンプレートを柔軟に伸び縮みさせるワーピング関数を持たせることで二段階理論ではカバーしきれない違いを表現した。各モデルにおける一つ抜き交差検証による二乗平均平方誤差を得た結果、注意の瞬きの種間差を最もよく説明できるモデルはscalingモデルであることが分かった。この結果より、

マカク-ヒト種間における注意の瞬きの違いは、知覚の後期段階における処理速度が進化により変わったことを反映していることが示唆された。一方、ヒトの乳幼児における注意の瞬きを発達と関連して調べた最近の研究において、注意の瞬きの長さは発達に伴って短くなっていくことが報告されている。これらの結果は、意識に関わる後期段階の処理速度は、ヒトにおける発達だけではなく、霊長類における進化に伴っても早くなってきたことを示唆している。このことは、注意の瞬きに関係すると考えられている前頭葉や頭頂葉といった高次脳領域が、発達や進化とともに拡大していくという知見とも整合的である。

本研究の2つ目の実験では、ミクロスケールとマクロスケールをつなぐための知見を提供することを目的として、ラットを対象とした覚醒状態別の皮質脳波計測を行った。本研究では、独自に開発した広範囲皮質を覆う多点電極アレイによる計測と、麻酔を用いた覚醒状態の操作を組み合わせることで、意識体験に関わりうる視覚応答を探索した。特に travelling wave と呼ばれる、電位変化が波のように皮質を伝播していく現象に焦点を当てて、覚醒時特有の時空間パターンの探索を行ったところ、覚醒時にのみ視覚野を中心として、互いに異なる travelling wave が次々と生じるさまが観察された。この結果は、マクロスケールの意識理論との関係では、意識の座を脳後方に仮定する IIT や、感覚皮質が現象的意識を担うとする RPT のステージ3 と整合的だと考えられる。また近年台頭してきた、ミクロスケールの意識理論であるデンドリティック・インテグレーション理論(DIT: dendritic integration theory)との関連も想定される。DIT では、皮質5層の錐体ニューロンにおける情報統合のマーカーである、尖端樹状突起におけるカルシウムイオン流入(BAC firing: back-firing-propagating action potential activated Ca^{2+} spike firing)が、意識発生に重要であるとされるが、この BAC firing が本研究で計測したような皮質脳波により検出できることが検証されている。したがって、本研究が捕捉した覚醒時特有の時空間パターンは、意識体験に関係する各領域のミクロスケールな神経活動が協調して、脳領域間の travelling wave というマクロスケールの現象を導いた結果である可能性が考えられる。

以上、本研究では、まず行動科学的な手法により、注意の瞬きの動物モデルを確立した。これまでのヒトを対象とした非侵襲的な計測方法では時空間解像度に限界があるため、注意の瞬きに関わる詳細な神経回路や動的挙動はいまだ明らかにされていない。動物で利用可能な計測方法や脳への介入手段の多様さを考慮す

ると、本研究による注意の瞬きの動物モデルの確立は、視覚アウェアネスの生物学的基盤のより解像度の高い姿を描き出すために重要な役割を果たすことが想定される。また、そのような神経活動を計測するための手法として、広範囲における皮質脳波計測を可能とする多点電極アレイを開発して実験を行った。加えて、皮質脳波の時空間パターンを捕捉するための解析方法を考案することで、覚醒時特有の神経活動の動的なふるまいを記述することに成功した。本研究が提供した各知見は、今後の意識研究を推進するためにも有益なものであると考える。