

平成 31 年 4 月 22 日

海外特別研究員最終報告書

独立行政法人 日本学術振興会 理事長 殿

採用年度 H29

受付番号 44

氏 名 村井 祐基

(氏名は必ず自署すること)

海外特別研究員としての派遣期間を終了しましたので、下記のとおり報告いたします。

なお、下記及び別紙記載の内容については相違ありません。

記

1. 用務地(派遣先国名) 用務地: カリフォルニア大学バークレー校 (国名: アメリカ合衆国)

2. 研究課題名(和文) ※研究課題名は申請時のものと変わらないように記載すること。

視覚世界の時空間的安定性を実現する脳情報処理機構

3. 派遣期間: 平成 29 年 4 月 1 日 ~ 平成 31 年 3 月 31 日

4. 受入機関名及び部局名

カリフォルニア大学バークレー校心理学部

5. 所期の目的の遂行状況及び成果…書式任意 書式任意 (A4 判相当 3 ページ以上、英語で記入可)

(研究・調査実施状況及びその成果の発表・関係学会への参加状況等)

(注)「6. 研究発表」以降については様式 10-別紙 1~4 に記入の上、併せて提出すること。

日常生活の多くの行動は、脳内における外界の時空間情報の適切な符号化を伴っている。しかし、眼や耳などの感覚器の時空間分解能には限界があり、感覚入力が多分に曖昧性を帯びているため、脳は知覚の安定化のために様々な補正処理を行う必要がある(Burr, 1980, Nature)。特に、注目している刺激の位置や時間長の知覚が、時間的に前後(Jazayeri & Shadlen, 2010, Nat. Neurosci.)、あるいは空間的に周囲(Maus et al., 2013, Neuron)にある刺激に影響される**文脈効果**と呼ばれる現象は、知覚系が安定した外界表象を構築するために、前後周囲の状況と一致するように知覚を変容させていることを意味している。本研究の目的は、こうした時空間情報の知覚的安定化を担う知覚情報処理の計算論的アルゴリズムとその神経基盤を明らかにすることであり、派遣期間中以下に挙げる3つの研究を遂行した。

- 1) 時間知覚の最適化におけるベイズ的处理 —視聴覚統合との関連性—
- 2) 時間知覚に神経振動が及ぼす影響の検討
- 3) 知覚の系列依存性に神経振動が及ぼす影響の検討

1. 時間知覚の最適化におけるベイズ的处理 —視聴覚統合との関連性—

「時間長」の知覚は、言語理解や運動制御など多くの心理学的機能に関与しているが、その性質上単一の感覚器からの入力だけでは事象の正しい時間長を決定できないという問題がある(外界事象の時間長、例えば発話された母音の長さは、音声など聴覚的特徴からも口の形といった視覚的特徴からも推定可能である)。単一感覚器からの入力の曖昧性を解消するため、多感覚からの入力を各感覚入力の信頼度に依存して最尤法的に統合する多感覚統合モデル

(e.g., Ernst & Bulthoff, 2004)が提唱されている。このようなある特定の事象に内在的に存在する情報の冗長性以外にも、事象間の統計的特徴に注目して現在の事象をより精確に処理しようとする認知方略も存在する。例えば中心化傾向と呼ばれる現象は、複数の時間長の刺激を交互に呈示すると、刺激の時間長が事前に呈示した刺激の時間長の平均に近づいて感じられる現象であり、現在の知覚が、現在の感覚入力（尤度）と事前情報に基いて形成されるというベイズ的な計算モデルが提唱されている(Jazayeri & Shadlen, 2010)。上記の二つの方略は、感覚入力の曖昧性を解消するために異なる感覚入力や事前情報から統計的に最適な時間長推定を行おうとしている点で共通点があるが、この二つの方略がいかに相互作用するかは明らかでない。

そこで本研究では、視覚刺激と聴覚刺激の信号雑音比をノイズ刺激によって変化させ、異なるレベルの信号雑音比の視覚刺激と聴覚刺激を同時呈示したときの中心化傾向を計測した。心理物理学と計算論モデリングを組み合わせ、1)視覚刺激は聴覚刺激に比べ事前情報の影響を受け易いこと、2)視聴覚刺激の時間長知覚の感度は視覚、聴覚それぞれの感度情報を最尤法的に統合するモデルで説明できること、3)視聴覚の中心化傾向はまず単一感覚入力が最尤法的に統合された後にベイズ的な時間推定が行われて物理的時間長からの乖離が生じること、を明らかにした。特にこの3点目については、感覚間統合がベイズ的な時間長推定に先んずることを示唆しており、二つの情報統合方略間の処理順序関係を示した点に新規性がある。

本研究は、現在 Scientific Reports 誌に掲載された(Murai & Yotsumoto, 2018)ほか、多感覚研究の代表的国際学会である IMRF(International Multisensory Research Forum)で発表した。

2. 時間知覚に神経振動が及ぼす影響の検討

時間長知覚の脳内処理機構として、神経振動の同期メカニズムの関与が提唱されている(Buhusi & Meck, 2005)。アルファ波、シータ波などといった神経振動は、固有周波数がクロックとして機能しうることから、時間情報処理の素子として活用可能であると考えられている。実際、光や音の強度が周期的に変動する刺激に対しては、知覚的な時間長が刺激の物理的時間長から乖離する錯覚現象が報告されており、神経振動との関連性が示唆されてきた。

第一の研究では、視覚的注意と時間長知覚の関連性を調べた。近年の研究で視覚的注意は周期的に変動することが知られており(Landau & Fries, 2012; Song et al., 2014)、神経振動がこの基盤にあると考えられている。こうした視覚的注意の周期的変動を示した研究では、主に閾付近の極めて短い呈示時間の視覚刺激が用いられてきたが、閾上の長い呈示時間の刺激に対してもこの現象が観察されるかは明らかでない。そこで本研究では、外発的注意を喚起する光刺激（手がかり刺激）を周辺視に呈示した後、様々な時間差で視覚刺激を呈示し、その時間長を被験者に二分法で報告させた。結果、知覚時間長は手がかり刺激と標的刺激の間の時間長に依存して周期的に変動し、その周期はおよそシータ波（4-7Hz）に相当することがわかった。この結果から、視覚的注意の周期的な変動は閾上刺激に対しても生じること、その背後にはシータ帯域で変動する脳内メカニズムの関与が示唆された。本研究は i-Perception 誌に掲載された(Shima, Murai et al., 2018)。

第二の研究では、刺激自体の周期的変動が知覚的時間長に及ぼす影響を調べた。高時間周波数の運動刺激に順応した後では、視野上の順応部位に呈示した運動刺激が非順応部位に呈示した運動刺激に比べ時間長が短く感じられることが知られている（時間長圧縮; Johnston et al., 2006）。一方、運動刺激は同じ時間長の静止刺激に比べ長く感じられることが知られている（時間長拡張; Kanai et al., 2006）。時間長圧縮は輝度運動に選択的で知覚不可能な極めて高周波の運動に対しても生じることから、LGN の大細胞系のような視覚処理系の極めて初期段階に

責任部位があると考えられている。一方、時間長拡張は速度選択性があることから時間・空間周波数情報が統合された MT 野以降に責任部位があると考えられている。この二つの現象は、視覚運動が時間長知覚に影響を与えるという共通点がありながら、直接比較されてこなかった。そこで本研究では、輝度運動・等輝度色運動の二種類の運動刺激に対して時間長圧縮・時間長拡張を同じ被験者群に対して計測した。結果、1) 時間長圧縮、時間長拡張のどちらの現象でも輝度運動と等輝度運動のどちらでも錯視が生じたが、輝度運動の方が錯視量が大きかったこと、2) 輝度運動と等輝度運動の錯視量は相関していること、3) 順応による知覚速度の変化を補正すると輝度運動と等輝度運動の錯視量の差が見られなくなること、がわかった。これらの結果は、どちらの現象も決して輝度運動のみに選択的に起こる現象ではなく、以前報告されてきた輝度運動に対する錯視量の増加はおもに運動順応に付随する知覚速度の差のアーチファクトである可能性が示唆された(Yoshimatsu, Murai, & Yotsumoto, in revision)。

3. 知覚の系列依存性に神経振動が及ぼす影響の検討

研究1において、現在の刺激時間長が過去に呈示された刺激時間長の平均に近づく「中心化傾向」について検討したが、このような知覚の系列依存性は時間長のみでなく、方位のような基礎的な視覚特徴から顔のような高次の物体認知に至るまで広く報告されている(Fischer & Whitney, 2014; Liberman et al., 2014)。

第一の研究では、顔知覚の系列依存性について、その神経基盤を脳波(EEG)を用いて検討した。研究2で取り組んだ神経振動は、一定周期で神経細胞群の活動を賦活・抑制しており、結果として感覚入力を効率的に符号化しやすい位相とそうでない位相が存在していると考えられている(van Rullen, 2016)。もし現在の刺激の脳内表象が曖昧であるときに事前情報がより活用され、現在の表象が十分信頼性が高い際には現在の情報のみから知覚が決定されるとすると、知覚の系列依存性は神経振動の位相と相関するはずである。この仮説を検証するため、被験者に様々な顔刺激を呈示し調整法によって知覚上の顔を報告させる課題を行わせながら脳波を計測した。結果、顔知覚の系列依存性は刺激呈示直前の前頭・後頭領域のシータ波からアルファ波の位相と有意に相関しており、かつ刺激呈示直前の位相によって刺激呈示後の事象関連電位 N170 の大きさが変化することがわかった。この事象関連電位は顔の処理に関与していることが知られており、本研究では N170 が大きいときには系列依存性が減少し、N170 が小さいときには系列依存性が増加した。このことは、刺激呈示直前の神経振動の位相によって刺激の符号化効率が変わっており、それによって事前情報との相互作用、つまり系列依存性も変化していることを示唆している。本研究は、視覚研究の代表的国際学会である VSS(Vision Science Society)および神経科学の代表的国際学会 SfN(Society for Neuroscience)で口頭発表を行い、現在投稿準備中である(Murai, Manassi, Prinzmetal, Amano, & Whitney, in prep)。

第二の研究では、方位知覚の系列依存性について、心理物理学的に検討した。先行研究では、系列依存性が知覚的効果かワーキングメモリや意思決定といった高次の認知機能に由来する効果であるか議論になっているが(Fischer & Whitney, 2014; Fritsche et al., 2016)、本研究では刺激方位を顕在的に記憶しなくて良いような実験状況下でも系列依存効果が生じることを示し、この効果は 15-20 秒という極めて長い時間スケールで継続することを示した。本研究は VSS で口頭発表を予定しているほか、現在投稿準備中である(Murai & Whitney, in prep)。

4. 時空間の相互作用：パーキンソン病患者および高齢健常者と若年健常者の比較

上述したような時空間の認知に関する基礎的研究をもとに、神経疾患患者を対象とし

た臨床研究にも参画した。パーキンソン病は、時間知覚に關与するドーパミンの生成障害が特徴であり、時間知覚の異常が報告されている(Malapani et al., J.Cogn.Sci., 2004)。本研究では、時間知覚の変容が空間知覚にも影響を及ぼすか検討するとともに、知覚変容の神経基盤をPETを用いて検討した。実験ではペンタタブレットを用いて、一定の距離を一定時間(例えば10センチを10秒)で移動してもらう課題を行った。結果として、患者群で明らかな知覚時間の短縮が生じ、短縮量は線条体のドーパミン量と強い相関が見られた。更に、時間課題の難易度を低下させると統制群では空間課題の成績が改善した一方患者群では改善しなかった。これらの結果は、患者群において時間処理と空間処理に同時に障害が起きていることを示唆している。本研究はNeuropsychologia誌に掲載された(Honma, Murai et al., 2017)。

以上のように、本研究課題では視覚世界の時空間的安定化をめぐる脳情報処理機構について、心理物理、脳機能計測、臨床研究という様々な研究手法からアプローチしてきた。これらの研究は派遣期間2年の間に3報の査読付き国際誌論文として公刊されたほか、投稿中1報、準備中2報、査読付き国際学会発表5件(内口頭2件)、アウトリーチ活動4件などとして結実しており、所期の目的を充分達成したものと考えられる。