

事象関連脳電位を用いた視覚変化検出メカニズムの解明

木村 元洋*・片山 順一**・室橋 春光**

* 日本学術振興会特別研究員 PD・名古屋大学 環境学研究所

〒 464-8601 名古屋市千種区不老町

** 北海道大学大学院 教育学研究院

〒 060-0811 札幌市北区北 11 条西 7 丁目

1. はじめに

ヒトを取り巻く環境は様々な「変化」に満ちている。ヒトがこのような環境の中で適応的に行動するためには、様々な変化を検出するための脳内機構が不可欠であると考えられる。この変化検出の脳内機構を解明するため、これまで事象関連脳電位 (event-related brain potential, ERP) が多くの研究で用いられてきた。

ERP は、頭皮上から記録された脳波を刺激の出現といった特定の事象にタイムロックして加算平均することにより得られる一過性の脳電位変化である。ERP 波形は一連の成分の時・空間的重量からなり、成分は潜時、頭皮上分布、および実験操作への応答によって定義される¹⁾。他の脳活動測定法 (fMRI や PET など) に比べ時間分解能が高くミリ秒単位の分析が可能であり、かつ測定が簡便であることが利点である。ただし容積伝導の影響を受けるため空間分解能はあまり高くない。

視覚における変化検出研究の端緒として、これまで様々な研究が視覚変化検出に関連する ERP 成分の同定、およびその機能的意義の解明を試みてきた。本稿では、視覚変化検出に関連すると考えられる 2 つの ERP 成分 (変化関連陰性成分と変化関連陽性成分) に着目し、その機能的意義に関してこれまで得られている代表的な知見を概観する。

2. 変化関連陰性成分と変化関連陽性成分

2.1 変化関連陰性成分

変化関連陰性成分 (change-related negativity,

以下 CRN) は、一般的に刺激呈示後 100-200 ミリ秒付近で後頭部優位の頭皮上分布とともに出現する陰性成分である。この成分を観察するための最も典型的なパラダイムはオドボールパラダイムである。このパラダイムでは、高頻度刺激 (標準刺激) と低頻度刺激 (逸脱刺激) をランダム順に呈示する。逸脱刺激に対する ERP 波形から標準刺激に対する ERP 波形を引き算することで CRN が観察される (図 1)。これまで CRN は、色²⁻⁵⁾、形^{6,7)}、方位⁸⁾、運動方向^{9,10)}、輝度⁶⁾、空間周波数^{11,12)} といった様々な視覚特徴における変化に対し観察されてきた。

CRN は主課題の難易度、主課題遂行上どのような特徴に注意を向けているか、あるいはどの空間的位置に注意を向けているかなどの影響をほとんど受けないため、前注意的な処理を反映すると考えられている^{9,11,13)}。発生源に関する検討は少ないが、頭皮上分布などの分析から視覚皮質に主要な発生源をもつと考えられている^{2,10)}。

2.2 変化関連陽性成分

変化関連陽性成分 (change-related positivity, 以下 CRP) は、近年筆者らが見出した成分であり¹⁴⁾、一般的に刺激呈示後 100-200 ミリ秒付近で後頭部優位の頭皮上分布とともに出現する陽性成分である。この成分はオドボールパラダイムにおける逸脱刺激に対しても観察されるが (図 1)、最も明瞭に観察するためのパラダイムは S1-S2 マッチングパラダイムである。このパラダイムでは、短いブランクをはさんで時間的に連続して呈示される第一刺激 (S1) と第二刺激 (S2) を一試行とし、S1 と S2 が異なる試行

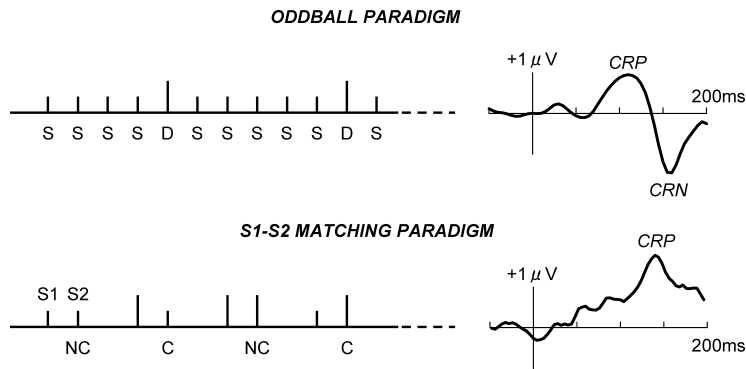


図1 Schematic illustration of the typical oddball paradigm and deviant-minus-standard difference wave (top) and schematic illustration of the typical S1-S2 matching paradigm and change S2-minus-no-change S2 difference wave (bottom). In the oddball paradigm, infrequent deviant stimuli (D) and frequent standard stimuli (S) are presented in random order. Effects of stimulus changes are obtained by subtracting ERPs elicited by standard stimuli from those elicited by deviant stimuli (PO8 electrode; extracted data from Kimura, Katayama and Murohashi, 2006⁴⁾). In the S1-S2 matching paradigm, change (C) and no-change (NC) trials are presented in random order with equal probability. Effects of stimulus changes are obtained by subtracting ERPs elicited by S2s in no-change trials from those elicited by S2s in change trials (PO8 electrode; extracted data from Kimura, Katayama and Murohashi, 2005¹⁴⁾).

(変化試行) と, S1 と S2 が同じ試行 (不変試行) を等確率ランダム順に呈示する。変化試行の S2 に対する ERP 波形から, 不変試行の S2 に対する ERP 波形を引き算することで CRP が観察される (図 1)。これまで CRP は, 色^{4,14-16)}, 形¹⁴⁾, 運動方向¹⁶⁾, 空間周波数¹⁷⁾, 輝度¹⁸⁾, 刺激サイズ¹⁹⁾ といった様々な視覚特徴における変化に対し観察されてきた。

CRN と同様, CRP も主課題遂行上のような特徴に注意を向けているか, あるいはどの空間的位置に注意を向けているかなどの影響をほとんど受けなため, 前注意的な処理を反映すると考えられている^{15,17)}。発生源に関する検討は少ないが, 頭皮上分布などの分析から視覚皮質に主要な発生源をもつと考えられている¹⁴⁻¹⁶⁾。

3. CRN と CRP の機能的意義

3.1 CRN の機能的意義

これまで CRN の機能的意義に関し, 二つの背反的な仮説が提唱されてきた: 記憶に基づく変化検出仮説 (memory-based change detection hypothesis) および順応に基づく稀さ検出仮説 (adaptation-based rareness detection hypothe-

sis)。Memory-based change detection 仮説によれば, CRN は先行刺激に関する記憶痕跡と入力刺激間の比較照合に基づく変化検出を反映する成分, 言い換えれば変化特異的な神経細胞群の活動を反映する成分とされる^{3,5,6,9,20,21)}。一方, adaptation-based rareness detection 仮説によると, CRN は高頻度刺激 (例えばオドボールパラダイムにおける標準刺激) と低頻度刺激 (同じく逸脱刺激) の呈示頻度差に由来する刺激選択的な順応レベルの差に基づく稀な刺激の検出を反映する成分, 言い換えれば低頻度刺激に選択的な求心性神経細胞群の大きな活動を反映する成分とされる^{4,18,19,22-25)} (視覚皮質における変化特異的な神経細胞群と刺激特異的な求心性神経細胞群の存在については, 例えば Gardner ら²⁶⁾ を見よ)。

CRN の memory-based change detection 仮説を支持する知見として, 例えば Czigler ら²¹⁾ は, 二種類の刺激を交互に呈示する中で, 稀にその刺激を反復呈示した (ABABABABABB …)。この刺激系列では二種類の刺激が等確率で呈示されており, かつ刺激の反復が変化事象となっている。従って, この刺激反復に対する変化効果

は刺激選択的な求心性神経細胞群の活動レベルの差には起因しえない。実験の結果、刺激反復に対し刺激呈示後 210–280 ミリ秒付近で後頭部から中心部に広がる CRN が出現したことが示され、CRN の memory-based change detection 仮説が支持された。

また Czigler ら²⁰⁾は、同じ刺激が反復的に呈示される刺激系列中、稀に刺激を欠落させた。刺激欠落に対しては刺激選択的な求心性神経細胞群は活動しえない。実験の結果、刺激欠落に対し刺激呈示後 100–200 ミリ秒付近で後頭部優位の CRN が出現したことが示され、CRN の memory-based change detection 仮説が支持された。

さらに Czigler ら³⁾は、二種類の刺激（赤・緑）を異なる頻度（12.5% vs. 87.5%）で呈示したオドボール条件と、赤・緑を含む 8 種類の刺激を等確率（各 12.5%）ランダム順に呈示したコントロール条件を設定した。オドボール条件における逸脱刺激（例えば赤）とコントロール条件における同様の刺激（赤）は呈示頻度が同じであるため、前者に対する ERP から後者に対する ERP の引き算で出現する変化効果は、刺激選択的な求心性神経細胞群の活動レベルの差には起因しえない。実験の結果、刺激呈示後 100–200 ミリ秒付近で後頭部優位の CRN が出現したことが示され、CRN の memory-based change detection 仮説が支持された。同様の結果は、Pazo-Alvarez ら⁹⁾によっても報告されている。

一方、CRN の adaptation-based rareness detection 仮説を支持する知見として、例えば Kenemans ら²⁴⁾は、逸脱刺激と標準刺激が呈示される通常のオドボール条件に加え、オドボール条件における標準刺激を取り去った標準刺激なし条件を設定した。標準刺激なし条件では、逸脱刺激と比較照合されるべき標準刺激の記憶痕跡が形成されえないため、変化特異的な神経細胞群は活動しえない。実験の結果、オドボール条件および標準刺激なし条件の逸脱刺激に対し、刺激呈示後約 140–160 ミリ秒付近で後頭部

優位の CRN が出現したことが示され、CRN の adaptation-based rareness detection 仮説が支持された。同様の結果は、Alho ら²²⁾によっても報告されている。

また Mazza ら²⁵⁾は、逸脱刺激と標準刺激が呈示される通常のオドボール条件に加え、二種類の刺激が等確率ランダム順に呈示される等確率条件を設定した。CRN が変化特異的な神経細胞群の活動を反映するのであれば、オドボール条件・等確率条件に関わらず、直前の先行刺激と入力刺激が異なる場合に CRN が出現することが、一方 CRN が刺激選択的な求心性ニューロン群の活動レベルの差を反映するのであれば、オドボール条件でのみ出現することが予測された。実験の結果、オドボール条件でのみ刺激呈示後 200–250 ミリ秒付近で後頭部優位の CRN が出現したことが示され、CRN の adaptation-based rareness detection 仮説が支持された（CRN の adaptation-based rareness detection 仮説を支持する知見に関しては次項も参照のこと）。

3.2 CRP の機能的意義

CRP の機能的意義に関し、これまで memory-based change detection 仮説が Kimura ら^{4,14–19)}により提唱されている。Kimura ら^{14–17)}は、CRP が S1–S2 マッチングパラダイムのように数種の刺激を等確率で呈示した条件、すなわち変化効果を刺激選択的な求心性神経細胞群の活動レベルの差に起因させることが難しい条件においても頑健に出現することから、CRP の memory-based change detection 仮説を提唱している。

また Kimura ら⁴⁾は、二種類の刺激を等確率ランダム順に呈示した刺激系列を用い、先行刺激系列が変化関連成分に及ぼす効果を検討した。CRP が変化特異的な神経細胞群の活動を反映するのであれば、先行刺激系列、すなわち局所的な刺激系列内の呈示確率に関わらず、直前の先行刺激と入力刺激が異なる場合に出現することが予測された。各刺激を、先行刺激系列のパターンにより 8 つに分類し (OOOXX, OOOX, OOX, OX, XX, XXX, XXXX, XXXXX), 最も変化

性の乏しいXXXXXに対するERP波形を、他の7種の刺激に対するERP波形から引き算することで変化関連効果を求めた。実験の結果、引き算波形において刺激呈示後100–120ミリ秒付近で後頭部優位のCRPが観察された。CRPは直前の先行刺激と入力刺激が異なる場合には常に出現し、かつ局所的刺激系列内の呈示確率の影響を受けなかった。同時にこの実験では、刺激呈示後140–180ミリ秒付近で後頭部優位のCRNも観察された。CRPと異なり、CRNは局所的な刺激系列内の呈示確率が低くなるにつれて高振幅になるというパターンを示した。これらの結果は、CRPのmemory-based change detection仮説、およびCRNのadaptation-based rareness detection仮説を支持する。

さらにKimuraら¹⁸⁾は、二種類の輝度刺激を用いたオドボールパラダイムを用いて、輝度増加と減少に対する変化関連効果を検討した。CRPが変化特異的な神経細胞群の活動を反映するならば、輝度増加・減少に関わらず出現することが予測された。実験の結果、輝度増加に対して刺激呈示後100–120ミリ秒付近で頭頂部に分布するCRPが、輝度減少に対しては刺激呈示後160–180ミリ秒付近で頭頂部から右後側頭部にかけて分布するCRPが出現した。同時にこの実験では、輝度増加に対してのみ120–140ミリ秒付近で後頭部に分布するCRNが出現した。これらの結果は、CRPのmemory-based change detection仮説、およびCRNのadaptation-based rareness detection仮説を支持する。同様の結果は、Kimuraら¹⁹⁾によっても得られている。

4. おわりに

本稿では、これまで視覚変化検出に関わると考えられてきた二つのERP成分に着目し、その機能的意義に関する代表的な知見を概観した。CRNの機能的意義に関しては、memory-based change detection仮説とadaptation-based rareness detection仮説の対立が現在も続いている。一方CRPの機能的意義に関しては、これま

で筆者らによりmemory-based change detection仮説と整合した実験結果が報告されているが、まだ数は少ないのが現状である。

今後の課題をいくつか記しておきたい。第一に、CRPのmemory-based change detection仮説についてである。CRPはS1–S2マッチングパラダイムを代表とする等確率刺激系列において明瞭に観察されてきたが、オドボールパラダイムにおける逸脱刺激に対する出現の報告は、オドボール研究の数に比してあまり多くない^{4,5,18,19)}。このことは、CRPのmemory-based change detection仮説に反しているように思われる。一つの解釈として、類似した頭皮上分布と潜時をもつCRNとCRPの時・空間的重畳の可能性が挙げられる^{4,18,19)}。今後、この可能性を検討するため、独立成分分析(independent component analysis, ICA)²⁷⁾などの成分分離法の導入を視野に入れる必要があるだろう。

第二に、CRNに関する矛盾的な解釈についてである。この矛盾を生み出している原因の一つに、これまでの研究でCRNとして扱われてきた陰性成分が、真に同様の成分なのかという問題が挙げられる。最も一般的に、CRNは刺激呈示後100–200ミリ秒付近で後頭部優位の頭皮上分布とともに出現するが、一部の研究では刺激呈示後200–400ミリ秒といった非常に遅い潜時をもつ陰性成分や、中心部優位の頭皮上分布をもつ陰性成分をCRNとして扱っている^{6,7,9,10,21,23)}。例えばKimuraら^{18,19)}は、刺激呈示後約100–200ミリ秒付近で後頭部優位の頭皮上分布をもつCRNに後続し、刺激呈示後200–300ミリ秒付近で二つ目の後頭部陰性成分が出現することを報告している。この陰性成分の機能的意義はまだ不明であるが、注意捕捉などに関連するとされるN2pc²⁸⁾に潜時や頭皮上分布が類似していると考えられている²³⁾。今後、CRNに関するより明確な定義が必要であろう。

視覚変化検出に関するERP研究はまだその諸端にあり、これからもCRPおよびCRNに関する基礎知見の蓄積が必要である。これらの研究を通し、今後CRPやCRNが視覚変化検出の脳

内機構解明における魅力的なツールとして役立つことを期待する。

文 献

- 1) E. Donchin, W. Ritter and W. C. McCallum: Cognitive Psychology: The endogenous components of the ERP. *E. Callaway, P. Tueting and S. H. Koslow (Eds.): Event-related brain potentials in man*. New York: Academic Press, 349–441, 1978.
- 2) I. Czigler, L. Balázs and L. G. Pató: Visual change detection: event-related potentials are dependent on stimulus location in humans. *Neuroscience Letters*, **364**, 149–153, 2004.
- 3) I. Czigler, L. Balázs and I. Winkler: Memory-based detection of task-irrelevant visual changes. *Psychophysiology*, **39**, 869–873, 2002.
- 4) M. Kimura, J. Katayama and H. Murohashi: Probability-dependent and -independent processing of visual stimulus changes. *Psychophysiology*, **43**, 180–189, 2006.
- 5) I. Winkler, I. Czigler, E. Sussman, J. Horváth and L. Balázs: Preattentive binding of auditory and visual stimulus features. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **17**, 320–339, 2005.
- 6) C. Stagg, P. Hindley, A. Tales and S. Butler: Visual mismatch negativity: the detection of stimulus change. *NeuroReport*, **15**, 659–663, 2004.
- 7) A. Tales, P. Newton, T. Troscianko and S. Butler: Mismatch negativity in the visual modality. *NeuroReport*, **10**, 3363–3367, 1999.
- 8) S. Fu, S. Fan and L. Chen: Event-related potentials reveal involuntary processing of orientation changes in the visual modality. *Psychophysiology*, **40**, 770–775, 2003.
- 9) P. Pazo-Alvarez, E. Amenedo and F. Cadaveira: Automatic detection of motion direction changes in the human brain. *European Journal of Neuroscience*, **19**, 1978–1986, 2004.
- 10) P. Pazo-Alvarez, E. Amenedo, L. Lorenzo-López and F. Cadaveira: Effects of stimulus location on automatic detection of changes in motion direction in the human brain. *Neuroscience Letters*, **371**, 111–116, 2004.
- 11) D. J. Heslenfeld: Visual mismatch negativity. *J. Polich (Ed.): Detection of Change: Event-Related Potential and fMRI Findings*. Boston: Kluwer Academic Publishers, 41–60, 2003.
- 12) T. Maekawa, Y. Goto, N. Kinukawa, T. Taniwaki, S. Kanba and S. Tobimatsu: Functional characterization of mismatch negativity to a visual stimulus. *Clinical Neurophysiology*, **116**, 2392–2402, 2005.
- 13) S. Berti and E. Schröger: Distraction effects in vision: behavioral and event-related potential indices. *NeuroReport*, **15**, 665–669, 2004.
- 14) M. Kimura, J. Katayama and H. Murohashi: Positive difference in ERPs reflects independent processing of visual changes. *Psychophysiology*, **42**, 369–379, 2005.
- 15) M. Kimura, J. Katayama and H. Murohashi: Neural correlates of preattentive and attentive processing of visual changes. *NeuroReport*, **16**, 2061–2064, 2005.
- 16) M. Kimura, J. Katayama and H. Murohashi: Independent processing of visual stimulus changes in ventral and dorsal stream features indexed by an early positive difference in event-related brain potentials. *International Journal of Psychophysiology*, **59**, 141–150, 2006.
- 17) M. Kimura, J. Katayama and H. Murohashi: An ERP study of visual change detection: Effects of magnitude of spatial frequency changes on the change-related posterior positivity. *International Journal of Psychophysiology*, **62**, 14–23, 2006.
- 18) M. Kimura, J. Katayama and H. Murohashi: Involvement of memory-based change detection in visual distraction. Manuscript submitted for publication.
- 19) M. Kimura, J. Katayama and H. Murohashi: Memory-based visual change detection is

- involved in causing attentional capture and behavioral distraction. Manuscript submitted for publication.
- 20) I. Czigler, I. Winkler, L. Pató, A. Várnagy, J. Weisz and L. Balázs: Visual temporal window of integration as revealed by the visual mismatch negativity event-related potential to stimulus omission. *Brain Research*, **1104**, 129–140, 2006.
 - 21) I. Czigler, J. Weisz and I. Winkler: ERPs and deviance detection: Visual mismatch negativity to repeated visual stimuli. *Neuroscience Letters*, **401**, 178–182, 2006.
 - 22) K. Alho, D. L. Woods, A. Algazi and R. Näätänen: Intermodal selective attention. II. Effects of attentional load on processing of auditory and visual stimuli in central space. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **82**, 356–368, 1992.
 - 23) S. Berti and E. Schröger: Visual distraction: a behavioral and event-related brain potential study in humans. *NeuroReport*, **17**, 151–155, 2006.
 - 24) J. L. Kenemans, T. G. Jong and M. N. Verbaten: Detection of visual change: mismatch or rareness? *NeuroReport*, **14**, 1239–1242, 2003.
 - 25) V. Mazza, M. Turatto and M. Sarlo: Rare stimuli or rare changes: what really matters for the brain? *NeuroReport*, **16**, 1061–1064, 2005.
 - 26) J. L. Gardner, P. Sun, R. A. Waggoner, K. Ueno, K. Tanaka and K. Cheng: Contrast adaptation and representation in human early visual cortex. *Neuron*, **47**, 607–620, 2005.
 - 27) S. Debener, S. Makeig, A. Delorme and A. K. Engel: What is novel in the novelty oddball paradigm? Functional significance of the novelty P3 event-related potential as revealed by independent component analysis. *Cognitive Brain Research*, **22**, 309–321, 2005.
 - 28) M. Eimer: The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **99**, 225–234, 1996.