

脳波位相同期解析による視知覚の研究

北城 圭一・山口 陽子

理化学研究所・脳科学総合研究センター・創発知能ダイナミクス研究チーム

〒351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1

1. はじめに

脳波は大脳皮質のニューロンで発生している樹状突起のシナプス後電位の総和を頭皮上から観察する計測方法である。1920年代に Hans Berger によって脳波とその 10 Hz 前後のアルファ波の振動現象が発見されて以来、脳波を用いてヒトの脳の神経活動の研究が行われてきた。長い間、ヒト覚醒時の脳波研究は必ずしも振動現象としての性質に注目しない事象関連電位の研究を中心に行われてきたが、近年、振動現象に注目した時間周波数解析が行われている。Berger の発見したアルファ波 (8–12 Hz) 成分以外にも、脳波の周波数解析を行うことによってデルタ波 (1–3 Hz)、シータ波 (4–7 Hz)、ベータ波 (13–24 Hz)、ガンマ波 (25 Hz–) と名づけられるいくつかの周波数帯域でパワースペクトルのピークが観察され、さまざまな認知、知覚課題時の脳波信号を時間周波数解析することによって、脳波の振動成分と脳機能との関連についての研究がなされている。たとえば、シータ波に関しては暗算課題、迷路課題、記憶課題などで出現する振動成分がよく知られており、このシータ帯域での振動はこれらの課題において何らかの機能を果たしていると考えられている^{1,2,3)}。

ところで、二つの周期的な振動現象（振動子）が相互作用しあう結果、元来は異なった周波数で振動をしているのに、ある条件下で自発的に振動のリズムが一致する場合がある。この現象は振動の同期 (synchronization)、あるいは引き込み (entrainment) と呼ばれる。この同期

現象を最初に発見したのは振り子時計を発明したオランダの Huygens である⁴⁾。彼は二つの振り子時計が壁を通しての相互作用により同期することを発見した。振り子時計の振動の同期現象は物理学の力学系の観点から、微弱な力の相互作用がある結合振動子の同期現象として考えることができ、このような結合振動子系の同期の理論はその後京都大学の蔵本らによって統計物理の分野で定式化され⁵⁾、生物を含むさまざまな振動同期現象の理解に役立っている。

シータ波のような脳波の各周波数帯域でのパワースペクトルのピークはニューロン集団が局所的に相互作用して同期して振動活動をしていることを意味する。このような脳波の性質としての振動同期を最初に指摘したのは生体、機械での情報伝達、制御を統一的に扱う学問であるサイバネティックスの創始者である Nobert Wiener である⁶⁾。Wiener は脳波を周波数解析して得られたパワースペクトルがアルファ波付近でピークをもち、溝のようにへこんだ帯域によって挟まれていると指摘し、これは大脳皮質のニューロンは相互作用をする異なる固有振動数をもつ振動子集団からなる結合振動子系とみなすことができ 10 Hz で巨視的に振動同期活動をしているためだと主張した。

このようにヒトを始めとする生物の脳は非線形振動子と考えられる莫大な数のニューロンが結合をした結合振動子系とみなすことができる。結合振動子系としての性質である振動同期は、偶然的性質ではなく脳において何らかの機能的な役割を果たしていることが予想され、振動同期とその機能に関しての研究が近年盛んに行わ

れている。本稿では脳を結合振動子系とみなす立場から、脳の振動同期とその機能についての研究の背景と筆者らの視覚系に関する脳波位相同期の研究を紹介する。

2. 振動同期仮説とその理論的背景

振動同期の機能については1980年代にいくつか理論的な研究が行われており、主に知覚情報処理の情報統合の観点から考えられてきた。脳の異なる知覚モダリティ、たとえば視覚、聴覚、嗅覚、体性感覚等の知覚入力情報の一次処理部位は空間的に局在化して、それぞれのモダリティの情報処理を行っている。また、単一の知覚モダリティ、たとえば、視覚だけに関しても、HubelとWiesel⁷⁾によって発見された視覚野の方位選択性コラムに代表されるように視覚情報の方位、色、形、動き、奥行き等の異なる情報に反応する機能分化した複数の部位が空間的に局在して情報処理をしている。我々の意識体験がうまく生じるためにはこのような複数の神経部位で処理された情報は機能的に統合されなければならない。また環境は視覚、聴覚、その他の多くのモダリティの刺激に満ち溢れており、適切な神経活動間の情報統合すなわちバインディング（結び付け）がうまく行われないと、外界を適切に反映する意識体験は成立し得ない。このバインディングがいかになされているかというのがいわゆるバインディング問題であり、脳科学の難問の一つである。

振動同期が脳神経系において特にこの情報統合、バインディングに関連した機能を担うとする振動同期仮説といわれる仮説がある。清水と山口らは非線形振動子結合系の視覚パターン認識モデルホロビジョンを提唱し、このモデルが振動同期、引き込みによって、ボトムアップとトップダウンの過程の相互作用を通じて、図と地を分離でき、視覚パターンを自己組織的に認識できることを示した⁸⁾。通常、不完全性や多義性がある入力刺激の意味を確定するためには状況依存的にバインディングが行われる必要がある。知覚情報処理においては大きく分けて感

覚器から脳のより高次の領域への情報の流れであるボトムアップ過程と、脳の高次領域から感覚器、低次領域への情報の流れであるトップダウン過程の両者があり、入力刺激により駆動されるボトムアップの過程のみでは不完全性、多義性のために意味、解釈を確定できない場合でも、トップダウンの過程により状況に応じた意味、解釈が確定されると考えられる。清水と山口のホロビジョンモデルによると、バインディングはボトムアップとトップダウンの双方向の情報伝達過程の相互作用、フィードバックループによって振動同期ネットワークによって決定され、状況依存的な知覚が成立すると考えられる。また von der Malsburg らは入力情報の要素の特徴がニューロン発火のタイミングが同期することによって動的にリンキング、バインディングされるとの仮説の提唱を行った⁹⁾。これらの理論研究によって提案されたように、さまざまな空間スケールで分散した神経要素間での神経活動の同期、引き込みにより動的、機能的な振動同期ネットワークが形成されて、脳における情報統合、バインディングが行われるというのが振動同期仮説である。

3. ニューロン発火の振動同期と視覚機能

理論的に予測された振動同期仮説であるが、ニューロン発火の振動同期が脳の情報バインディングと実際に関連しているという実験結果は Gray と Singer¹⁰⁾、Eckhorn ら¹¹⁾のそれぞれ二つのグループによって1980年代末に初めて報告された。Gray と Singer はネコの一次視覚野のニューロンの発火を測定し、受容野に動く棒を視覚刺激として提示するとニューロンは40 Hz で振動発火することを確認した。この際、空間的に離れた二つのニューロンの受容野に一本に見えるように動く棒を視覚刺激として提示する実験条件でそれらの二つのニューロンの40 Hz 振動発火は同期した。これに対して二本の独立した棒に見えるように提示する条件では二つのニューロンの振動発火は同期しなかった。この結果は、棒が一本に見えるという視覚機能

に関連した情報バインディングにはニューロンの振動同期が重要な役割を果たしていることを示唆する。これらの二つのグループの研究は von der Malsburg や清水と山口らによる振動同期仮説の理論研究の予測を裏付ける最初のものであった。

4. 脳波の振動同期と視覚機能

すでに述べたように、脳波は大脳皮質ニューロン群のシナプス後電位の集合電位を頭皮上から観察しているものであり、脳波にみられるシータ波のような振動成分は大脳皮質にあるニューロンのシナプス後電位が各周波数帯域において電極近辺で局所的に同期して振動していることを示唆する。

また脳波の単一電極ではなく、より大きな空間スケールの同期現象について、近年、脳波で記録される空間的に離れた複数の領野の振動の大域的な同期が、知覚、運動等の高次な脳機能において重要な役割を果たしていることが明らかに becoming つつある。

Rodriguez と Varela らは、白黒の二値でコーディングされた顔の絵（ムーニーフェイス）の知覚時の脳波信号を解析した¹²⁾。この結果、顔を知覚するときにはヒトの脳の異なる皮質部位上から測定した複数電極の脳波信号同士がガンマ帯域でいっせいに大域的、かつ過渡的に位相同期／脱同期を示すことを明らかにした。また、上下を逆にした意味が認識できない絵ではこのような位相同期／脱同期のパターンが観察されなかった（図3）。ヒトの顔という高次の意味をともしう絵の知覚には、機能分化し、空間的に離れたさまざまな神経部位間の情報バインディングが必要となることが推測される。ガンマ帯域での領野間の活動の同期／脱同期が観察されたことはこれらの周波数における振動同期ネットワークがバインディングにおいて重要な役割を果たしていることを示唆する。解剖学的には脳のネットワークは一定な構造をもつが、時々刻々と動的な神経活動パターンとして表現される振動同期ネットワークが生成、崩壊し、これ

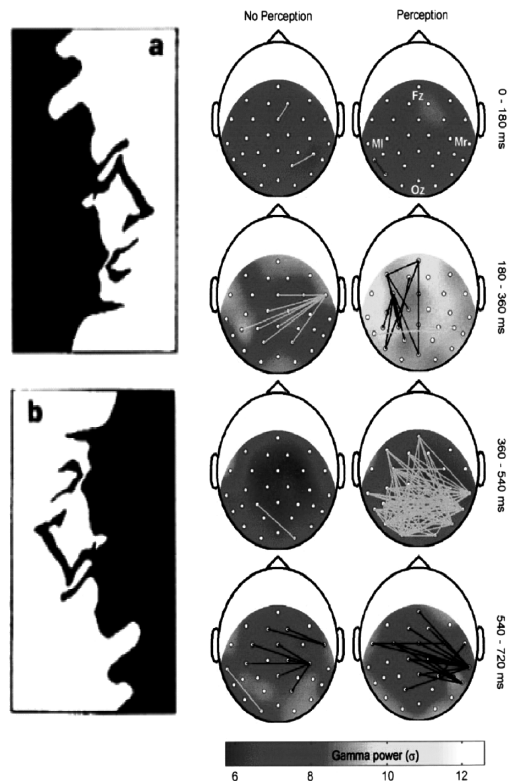


図1 顔の知覚と脳波大域的位相同期様相¹⁴⁾。白と黒の二値化した顔の絵を見ているとき (a: Perception 条件) はガンマ帯域での脳波の大域的な位相同期 (黒線) / 脱同期 (白線) のパターンが観察されるが、上下をさかさまにして顔の知覚が起きないとき (b: No perception 条件) にはそのようなパターンはみられない。

が情報バインディングにおいて機能的な役割を果たし、脳波の局所的、大域的同期／脱同期パターンとして観察されると考えられる。

また、我々は両眼視野闘争時の脳波振動同期の研究を行った¹³⁾。両眼視野闘争とは左右の目に異なる画像をみせた場合、両眼からの視覚入力の間競争がおきてどちらか一つの画像が見えて、数秒おきにその見えが自発的に交替する現象である。具体的には赤と黒の水平縞模様を左目に、青と黒の垂直縞模様を右目にステレオスコープを使って被験者に提示した。物理的にはまったく定常な視覚刺激であるにもかかわらず、自発的に数秒おきに見えが赤縞と青縞間を交替する。知覚交替に際して、古い見えが崩

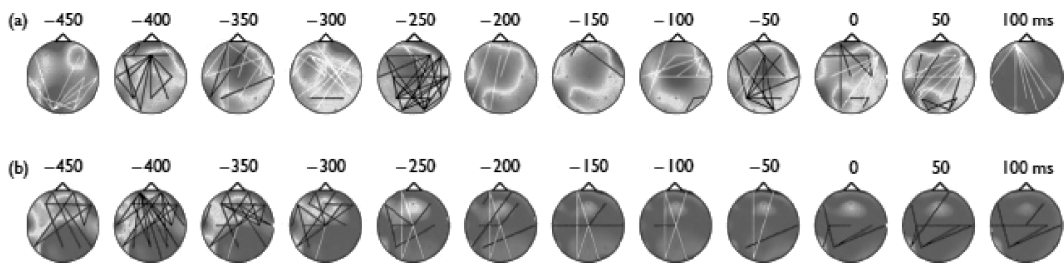


図2 両眼視野闘争の知覚交替時の(a)ガンマ帯域 (45 Hz)と(b)シータ帯域 (7Hz)での同期 (黒線), 脱同期 (白線) パターン¹³⁾. 0 ms は知覚交替をレポートするボタン押し, (a)過渡的なガンマ帯域での同期, 脱同期パターン, (b)より持続的なシータ帯域での大域的な同期パターンが見られた.

壊し, 新たな見えが成立するが, その前後に脳波の大域的な位相同期度がどのように変化するかを調べた. 知覚交替の前後の脳波信号を切り出し, 特定周波数 f でフィルターをかけて, ヒルベルト変換を用いた解析信号化により位相を求めて, 脳波の異なる電極間の位相同期度 (PLV: Phase Locking Value) を評価した. その結果, シータ波 (7 Hz) 帯域での大域的な位相同期度が知覚交替前後に比較的持続的に上昇した (図2). また, 知覚交替と関連して過渡的にガンマ帯域での同期度も上昇した. 両眼視野闘争において視覚情報は多義的である. ホロビジョンが予測するように多義的な視覚情報を統合して, 知覚の意味を確定するためにトップダウンのプロセスとボトムアップのプロセスのループが循環的に働いていることが推測される. 我々の結果は, 知覚交替の前後にみられるシータ波やガンマ波の大域的な振動同期ネットワークがそれぞれトップダウンとボトムアップのプロセスと深く関連していることを示唆する.

さらに最近, 我々は, 注意課題でのガンマ振動同期ネットワークについての研究を行った¹⁴⁾. キューが示した左または右にターゲットが出現する. キューを示した直後に注意すべき視野に対応した半球側に過渡的な大域的ガンマ振動同期ネットワークが観察された (図3). この結果は注意に関連した半球特異的な機能的なネットワーク形成が過渡的にガンマ帯域での振動同期現象として観察されることを示している. キューという「状況」に依存的に振動同期ネッ

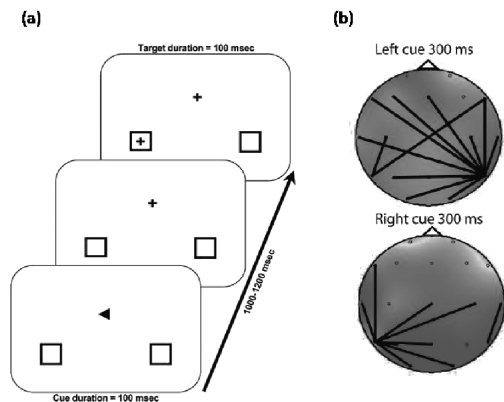


図3 注意課題 (a)とガンマ帯域 (39 Hz)での有意な同期 (黒線) (b)¹⁶⁾. 0 ms はキューの出現時刻, 過渡的なガンマ帯域での同期が 300 ms で観察されて, キューの方向に応じた半球特異性を示した.

トワークが形成され視覚的注意のスイッチングが実現されていると考えられる.

また Mizuhara, Wang, Kobayashi, Yanaguchi らは脳波とより空間分解能の高い fMRI (機能的核磁気共鳴画像) の同時測定によって, 暗算課題時の振動同期ネットワークを抽出することに成功し, 振動同期仮説を支持する結果を得ている^{15,16)}.

これらの脳波の大域的位相同期の実験研究は, 異なる領野のニューロン集団の振動同期が情報バインディング等の脳機能において重要な役割を果たしていることを示唆する.

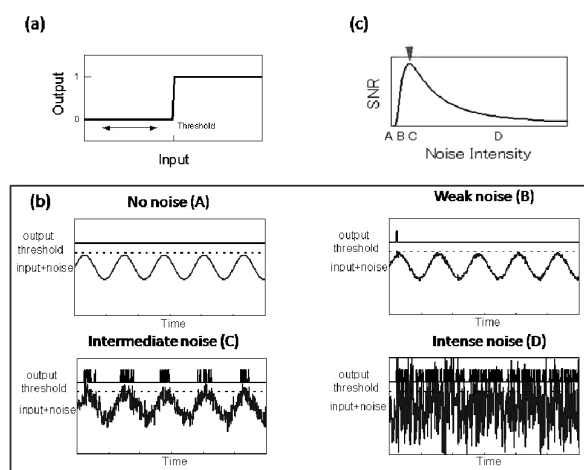


図4 確率共振の概念図. (a)入出力の関係が非線形で閾値型のシステム. (b)閾値下信号をシステムに入れたときにノイズなし(A)だと出力はないが、適度なノイズ(C)を加えると入出力のパターンが類似してくる. ノイズが多すぎても(D)少なすぎても(B)入出力パターンは類似せず、最適なノイズレベルが存在する. (c)適度なノイズ強度でシステムの S/N 比は最高になる.

5. 視覚確率共振と脳の振動同期

力学系の観点から振動現象と深く関わる現象の一つに確率共振 (Stochastic resonance)がある. 確率共振とはニューロンのように閾値がある非線形なシステムに微弱な周期信号が入力されている状況で、適度なノイズの入力が入力信号と出力信号の相関を高める現象である¹⁷⁾. 中程度のノイズが加わった場合に非線形システムの出力は入力パターンと似たものとなり、通常は情報処理において邪魔者であると考えられるノイズがある条件下では微弱な周期信号の検出能力を向上する (図4). また結合振動子系のようなネットワークレベルでは振動子の大域的な同期度が適度なノイズレベルで向上する^{18,19)}.

Kitajo らは微弱視覚信号に応答する視覚課題を用いて、確率共振がヒトの脳内でおきるかについて実験検証を行った^{20,21,22)}. 確率共振がヒトの脳でおきて視覚機能を向上させることを実証するためには、ノイズと信号がそれぞれ独立に別経路から入力され脳で初めてその情報が統合されるダブル・レセプター・デザインの実験系が必要である. そこで、ステレオスコープを用いて片眼に選択入力した視覚刺激の輝度に対

する知覚－行為系のグレーディング応答が、対眼に選択入力した視覚ノイズによって改善されるかどうかを検討した. この実験デザインでは右眼と左眼からの神経情報は大脳皮質視覚野ではじめて相互作用するため、パフォーマンスが上昇すると網膜等の末梢ではなく、大脳皮質内での確率共振の証拠となる. 具体的にはコンピュータモニタ上に空間的には一様で、時間的にガウシアンホワイトノイズ様に変化するグレイレベル画像をノイズとして左眼に呈示し、右眼には3秒,4秒または5秒周期の正弦波とランダムなインターバルからなるグレイレベルの変化 (信号) 画像を呈示し、見えの輝度に合わせて握力を発揮させるというグレーディング課題を行った (図5). 信号検出パフォーマンスとして入出力信号の同期度を評価するために、発揮された握力とグレイレベル信号との相互相関係数、および解析信号化した両信号の位相成分から瞬時位相差分散値を評価した. 19名被験者の各個人でノイズの標準偏差 (SD)を信号振幅で除して規格化し weak (<0.5), intermediate (<2.0), および intense (>2.0) の三段階に分割してグループデータとして合わせて解析した結果、中程度ノイズ (intermediate)で相互相関係

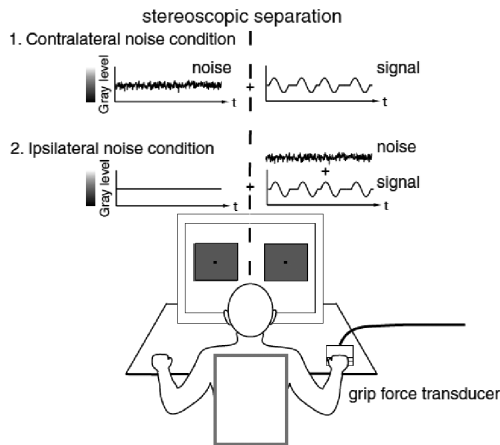


図5 実験方法²⁰⁾。コンピュータモニタの左右に表示される画面を、ステレオスコープによって左右独立に入力する。1. 左眼にノイズ、右眼に信号を入力。2. 右眼にノイズと信号の両方を入力し、被験者は握力で見えの輝度変化をグレーディングする。

数の上昇、位相差分散値の減少、およびそれぞれの t 値の有意な上昇が観察され、中程度ノイズで信号検出パフォーマンスが上昇していることが示された（図6）。これはダブル・レセプター・デザインを用いたヒト大脳皮質内での確率共振の初めての証拠である。これに対して右目から信号とノイズを入力するシングル・レセプター条件でも同様の結果が得られた。

さらに上記とほぼ同様の課題、ただし、矩形波状に時間的に変化する信号を用いて同様の実験を行い、脳波を同時に計測して脳波電極間の位相同期度とノイズ強度との関係について解析し、脳内で確率共振がおきる神経メカニズムの検証を行った²²⁾。グループ解析の結果、確率共振によってグレイスケール信号の検出パフォーマンスに向上がみられた最適ノイズ強度条件で、ノイズなし条件に比べて、視覚刺激提示後にガンマ帯域（30 Hz）で過渡的な大域的位相同期の上昇が観察され、アルファ帯域（12 Hz）、シータ帯域（4 Hz）ではより持続的な大域的位相同期の上昇がみられた。各周波数帯域での同期度は視覚信号検出パフォーマンスの変化と同様に中程度ノイズで最高となり、検出パフォーマンス

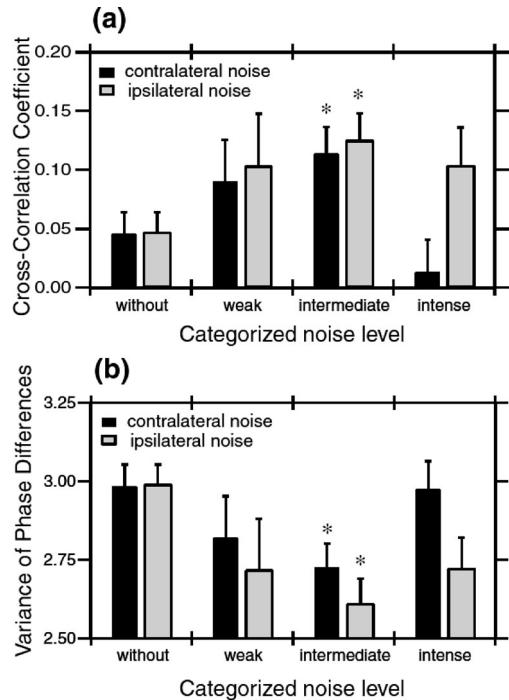


図6 (a)ノイズ強度ごとの相互相関係数、(b)位相差分散²⁰⁾。いずれも19名の平均と標準誤差。信号の対眼からノイズを入力するダブル・レセプター・デザイン (contralateral noise) と信号、ノイズとも同眼から入力するシングル・レセプター・デザイン (ipsilateral noise) のいずれでも中程度ノイズでノイズなしに比べて、信号検出パフォーマンスの有意な上昇 ($p < 0.05$) が観察された。

の向上と類似するパターンを示した。

適度な強度のノイズ印加によって関連する脳内部位間の位相同期度が高まり、領野間の情報バインディングが促進され、知覚、行為のレベルで確率共振が生じると考えられる。この結果は脳という非線形結合振動子系に対してノイズを印加することで神経活動の位相同期度が上昇し信号検出パフォーマンスが向上することを実験的に捉えたもので、脳の振動同期研究、確率共振研究に重要な知見を与えるものである。また、身体、脳の内部にも背景活動等のノイズは存在するため、これらの内部ノイズ自体にも振動同期ネットワークを制御する機能的な役割があることが示唆される。

6. おわりに

本稿では脳の振動同期仮説に関して理論と実験面から概説した。結合振動子系とみなせる脳において単一ニューロン間から領野間にいたるまでさまざまな空間スケールの要素間の階層的な神経活動の振動の同期現象が観察される。神経活動の振動同期は、不完全、多義的な意味をもつ環境下で柔軟に状況依存的に知覚状態を確定し、合目的な反応をするための情報統合、バインディング過程において重要であると考えられ、このような動的な振動同期ネットワークは脳機能において本質的な役割を果たしていると推測される。

また、バインディングという広い概念を超えて、より具体的に振動同期の機能を考えるためには、振動同期のダイナミクス、そのメカニズムを理解する必要があるであろう。単に課題特異的な振動同期ネットワークの生成と崩壊を観察して周波数別の機能を記述、推定するのではなく、認知神経科学、計算論、力学系等のさまざまな観点からアプローチをして総合的な理解をすることが重要である。

文 献

- 1) 石原 務：バイオフィードバック法による脳波感覚の検討 臨床脳波, **23**, 191–197, 1981.
- 2) M. J. Kahana, R. Sekuler, J. B. Caplan, M. Kirschen and J. R. Madsen: Human theta oscillations exhibit task dependence during virtual maze navigation. *Nature*, **399**, 781–784, 1999.
- 3) N. Sato and Y. Yamaguchi: Theta synchronization networks emerge during human object-place memory encoding. *NeuroReport*, **18**, 419–424, 2007.
- 4) A. Pikovsky, M. Rosenblum and J. Kurths: Synchronization: A universal concept in nonlinear sciences. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–7, 2003.
- 5) Y. Kuramoto: Self-entrainment of a population of coupled nonlinear oscillators. H. Araki (eds): Mathematical problems in theoretical physics, Springer, Berlin, 1975.
- 6) N. Wiener: Nonlinear problems in random theory (MIT Press, Cambridge MA), 1958.
- 7) D. H. Hubel and T. N. Wiesel: Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London*, **198**, 1–59, 1977.
- 8) 清水 博, 山口陽子：大脳の情報原理とそのバイオコンピューターへの応用—ホロニックモデルの目指すところ—。生体の科学, **37**, 26–40, 1986.
- 9) C. von der Malsburg: The correlation theory of brain function. Technical Report, *MPI Biophysical Chemistry*, **81–2**, 1–26, 1981.
- 10) C. M. Gray, P. König, A. K. Engel and W. Singer: Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature*, **338**, 334–337, 1989.
- 11) R. Eckhorn, R. Bauer, W. Jordan, M. Brosch, W. Kruse, M. Munk and H. J. Reitboeck: Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analyses in the cat. *Biological Cybernetics*, **60**, 121–130, 1988.
- 12) E. Rodriguez, N. George, J. P. Lachaux, J. Martinerie, B. Renault and F. J. Varela: Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity. *Nature*, **397**, 430–433, 1999.
- 13) S. M. Doesburg, K. Kitajo, and L. M. Ward: Increased gamma-band synchrony precedes switching of conscious perceptual objects in binocular rivalry. *NeuroReport*, **16**: 1139–1142, 2005.
- 14) S. M. Doesburg, A. B. Roggeveen, K. Kitajo, and L. M. Ward: Large-scale gamma-band phase synchronization and selective attention. *Cerebral Cortex*, in press.
- 15) H. Mizuhara, L. Q. Wang, K. Kobayashi and Y. Yamaguchi: A long-range cortical network emerging with theta oscillation in a mental task. *NeuroReport*, **15**, 1233–1238, 2004.

- 16) H. Mizuhara, L. Q. Wang, K. Kobayashi and Yamaguchi Y: Long-range EEG phase synchronization during an arithmetic task indexes a coherent cortical network simultaneously measured by FMRI. *NeuroImage*, **27**, 553–563, 2005.
- 17) K. Wiesenfeld and F. Moss: Stochastic resonance and the benefits of noise: from ice ages to crayfish and SQUIDS. *Nature*, **373**, 33–36, 1995
- 18) P. Jung and G. Mayer-Kress: Spatiotemporal stochastic resonance in excitable media *Physical Review Letters*, **74**, 2130–2133, 1995.
- 19) A. Neiman, L. Schimansky-Geier, A. Cornell-Bell and F. Moss: Noise-enhanced phase synchronization in excitable media. *Physical Review Letters*, **83**, 4896, 1999.
- 20) K. Kitajo, D. Nozaki, L. M. Ward and Y. Yamamoto: Behavioral stochastic resonance within the human brain. *Physical Review Letters*, **90**, 218103–1–4, 2003.
- 21) K. Kitajo, K. Yamanaka, L. M. Ward and Y. Yamamoto: Stochastic resonance in attention control. *Europhysics Letters*, **76**, 1029–1035, 2006.
- 21) K. Kitajo, S. M. Doesburg, K. Yamanaka, D. Nozaki, L. M. Ward and Y. Yamamoto: Noise-induced large-scale phase synchronization of human brain activity associated with behavioural stochastic resonance. *Europhysics Letters*, in press.