

遮蔽された物体の低次視覚野 V1/V2 における トポグラフィックな表象：fMRI 研究

番 浩志 ***・山本 洋紀*・花川 隆 ***・麻生 俊彦 ****・
浦山 慎一 ****・福山 秀直 ****・江島 義道 ****

* 京都大学大学院人間・環境学研究科

〒606-8501 京都市左京区吉田二本松町

** 日本学術振興会, *** 国立精神・神経センター神経研究所,

**** 京都大学大学院医学研究科高次脳機能センター, ***** 京都工芸繊維大学

1. はじめに

我々の外界には、無数の物体が存在している。それらの物体は3次元空間内で無秩序に配置され、視野内で複雑に重なり合い、その一部しか網膜に投影されない場合がほとんどである。しかし我々は、網膜像にできた不連続かつ断片的な表面あるいは線分を知覚的に補完し、個々の物体の全体像を即座に築き上げることができる(アモータル補完)。

この被遮蔽部の補完知覚を実現する脳内処理過程については、大まかに2つの仮説が提案されている¹⁾。一つは「高次処理仮説」と呼ばれるもので、遮蔽された物体の全体像は、物体認知と関わる高次の脳領域の働きによってのみ成立すると考えられている。この場合、被遮蔽部に対する明確な脳内表象を伴わなくとも、例えば、見えている線分や表面同士をマッチングするだけで補完が成立するとされる。実際、最近のヒト fMRI (functional magnetic resonance imaging, 機能的磁気共鳴画像法) 研究では、格子状の遮蔽物によって一部が隠された動物の画像とそのスクランブル画像に対する脳活動を比較し、遮蔽物越しに動物が知覚できた際には形態認知と関わる高次の脳領域 LOC (Lateral Occipital Complex) において強い脳活動が観察された

のに対し、低次の視覚野 V1 や V2 では補完に関わる脳活動は報告されていない²⁾。一方で、「表象仮説」と呼ばれる立場では、遮蔽されて見えない部分に対しても、脳内で明確な表象が築かれると考えられている。この場合、見えている線分の共線性やテクスチャの連続性などの情報を利用して、被遮蔽部を初期の処理段階で文字通り「補完」するプロセスが脳内に備わっているとされる。実際、サルの電気生理学的研究では、遮蔽補完の計算に最低次の第一次視覚野の関与が示唆されている³⁾。ヒトの fMRI 研究においても、fMR-順応パラダイム⁴⁾と呼ばれる実験手法を用いることで、V1 で遮蔽補完に関わる応答が報告されている⁵⁾。しかしながら、fMR-順応法では、観察された V1 応答の順応が脳内で補完された被遮蔽部の表象そのものを反映しているのか、あるいはアモータル補完に関わる他のプロセスを反映しているのかは明らかでない。例えば、観察された順応は、遮蔽物と被遮蔽物との境界にできるエッジ (T-junction) を反映しただけのものかもしれない。よって、「表象仮説」をヒト脳内で直接的に示した研究はまだない。

そこで本研究では、fMRI 法と低次視覚野のレチノトピー表象を利用することで、特に低次の視覚野で被遮蔽部が明確に再現されている可能性を詳細に検討した。実験では、注視点を軸に周期的に回転する扇形刺激(ターゲット刺激)を観察中の被験者の脳活動を計測した

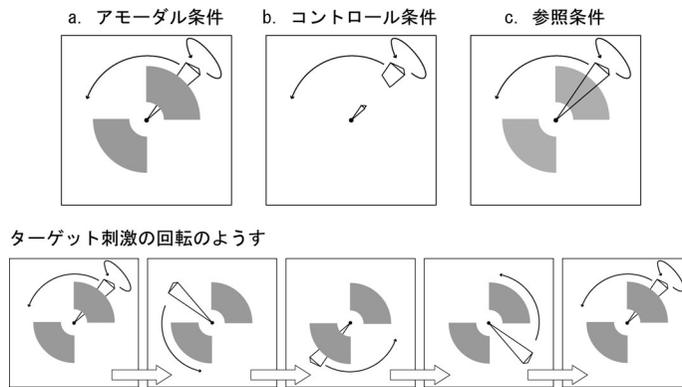


図1 メイン実験の視覚刺激。

(図1). ターゲット刺激の周期的な回転は、レチノトピー表象を有する低次の視覚皮質上に、その回転周期に対応した連続的かつ周期的な応答を引き起こす。この周期的な脳活動成分は、位相符号化法と呼ばれる解析手法で抽出することができる⁶⁻⁸⁾。もし低次の視覚野で被遮蔽部の明確な補完表象が築かれているならば、ターゲット刺激の一部を遮蔽した場合にも、見えないターゲット刺激の回転に対応した周期的な応答が観察されるはずである。

2. 方法

2.1 脳活動の測定

実験協力者(成人8名, うち女性2名)の脳活動は、3T MRI (Siemens MAGNETOM Trio)を用いて測定された(機能画像測定パラメータ: TR 2000 ms, TE 30 ms, flip angle 90 deg, matrix 64×64, voxel size 3×3×3 mm³, 24 coronal slices)。S/N比を向上させるために全脳をカバーするマルチチャンネルコイルを使用した。また、各実験協力者の高解像度解剖画像を撮像し(voxel size 0.94×0.94×1.0 mm³, 208 axial slices)、大脳皮質表面をコンピュータ上でポリゴンデータとして再構築し、データ解析に用いた⁹⁾。実験協力者には実験に先立って口頭および書面でのインフォームドコンセントを与えた。全ての実験手続きは、京都大学大学院医学研究科および京都大学大学院人間・環境学研究科の倫理委員会の承認を得た。

2.2 メイン実験: ヒトの低次視覚野で遮蔽された物体は補完されているのか?

まず、低次視覚野で遮蔽された物体が補完されているかを検証する実験を行った。視覚刺激は図1に示すとおり、3角錐の扇形刺激(以下、ターゲット刺激)と、2つの静止遮蔽物から構成された。ターゲット刺激のサイズは偏心度0度から12.5度、中心角は20度であった。このターゲット刺激は、自身の軸を中心に自転しながら、画面中央の注視点を中心として角視野方向半時計回りに36秒/回転で連続的に6回転した。遮蔽物は、右上視野および左下視野の偏心度4.2~8.3度の位置に配置され、角度方向で90度を占めた。ターゲット刺激はこれら遮蔽物の下を通過した。この刺激布置をアモダル条件とした(図1a)。コントロール条件(図1b)では、2つの遮蔽物を取り除き、さらにターゲット刺激の中央部、アモダル条件で遮蔽される部位も取り除き、2つに分断されたターゲット刺激を回転させた。この条件では、実験協力者はターゲット刺激中央部を補完知覚することはなかった。また、参照条件(図1c)として、遮蔽物を半透明にし、遮蔽物の下が50%見える状態でターゲット刺激を回転させた。

fMRI撮像開始直後は信号が安定しないため、撮像開始後、刺激の呈示前に10秒間のブランク画像を呈示した。よって、1回の脳活動の撮像時間は、226秒であった。1人の実験協力者につき、1条件4~8回の撮像を行った。

脳活動の解析には、位相符号化法を用いた⁶⁻⁸⁾。ターゲット刺激は周期的な回転運動を繰り返すため、レチノトピー表象を有する皮質上の点では、1回の撮像中に視野位置に対応して応答位相（応答のタイミング）が異なる36秒周期の6回の応答が生じることになる。この周期的な応答成分を抽出するため、各ボクセルの時系列応答にフーリエ解析を適用し、刺激周波数成分1/36Hzの応答位相、および強度を計算し、フーリエF検定によってそのボクセルが遮蔽された回転に対して有意に反応しているかを検討した。

また、メイン実験と同時に、遮蔽物をレチノトピックに表象する皮質部位を関心領域（ROI）として同定するための実験を行った。視覚刺激は、遮蔽物と同一の視野位置を占めるチェッカーボードパターンと、それを取り囲むような相補パターン（視野偏心度14°）を用いた。これらの刺激を交互に18秒ずつ、1回の撮像で6サイクル呈示し、前半18秒に有意な反応を示した脳領域をROIと定義した。ROI同定のための撮像は、各参加者に対して各実験日に2度行なった。以降の解析結果では、このROI内のボクセル反応にのみ着目した。

2.3 補完反応の強さを示す指標 Completion Index の導入

低次視覚野における補完反応の強さを定量的に評価するため、Completion Indexを導入した。この指標は、参照条件に対するROI内ボクセル反応を基準として、アモーダル条件、コントロール条件の対応ボクセルの反応強度を参照条件の反応位相へと射影した後に、反応強度を標準化したものであり、アモーダル条件およびコントロール条件の皮質反応が参照条件とどれほど似ているかをあらわすものである。Completion Indexは次式(1)で算出された。

$$Completion_Index = \frac{1}{n} \times \sum_{k=1}^n \frac{A_k \cdot B_k}{|B_k|} \times \frac{1}{|B_k|} \dots \dots (1)$$

ここで、AはROI内の個々のボクセルのア

モーダル/コントロール条件に対する反応位相および強度からなるベクトル、Bは対応するボクセルの参照条件に対する反応ベクトル、nはROI内に含まれるボクセル数、 \cdot は内積を示す（Completion Indexが1のとき、アモーダル条件は参照条件と全く同一の位相・強度で反応したことを示し、0のとき反応は全く生じていないことを示す）。

3. 結果と考察

アモーダル条件、コントロール条件に対するROI内反応からCompletion Indexを算出したものが図2である。低次視覚野V1/V2では遮蔽されたターゲット刺激の回転に対しても周期的な反応が生じていることが明らかになった（one-tailed paired t-test $p < 0.001$ in V1 ($n=8$), $p < 0.05$ in V2)。また、V3以降のROIについては、両条件で有意差が確認されず、被遮蔽部を補完する脳活動が生じているかは判断できなかった。これは、高次の視覚野は受容野サイズが大きいいため、ROI内に広い視野からの入力が入り込み補完に対する反応のみを分離することが困難になるためであると考えられる。

しかしながら、この結果はアモーダル条件にのみ存在する遮蔽境界のエッジに対するfMRI反応が拡散したために生じた可能性が残されている。この可能性を検討するため、ROIを遮蔽物中心部の局限された領域にのみ限定してCompletion Indexを算出したものが図3である。

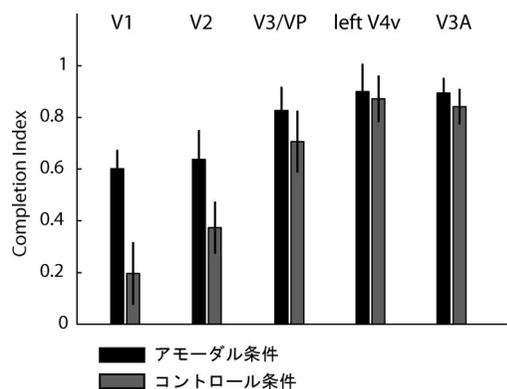


図2 低次視覚野 ROI の Completion Index.

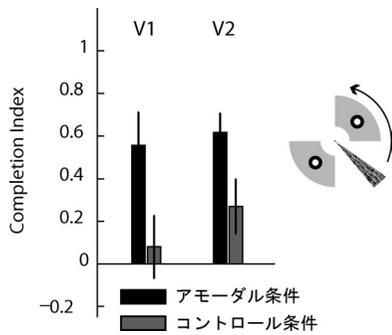


図3 V1/V2のROIを遮蔽物中央部に局限した場合のCompletion Index.

ROIを遮蔽物の中心に限定しても、V1、V2の補完応答は確かに観察された ($p < 0.05$ in V1&V2).

また、もし今回観察された応答が遮蔽境界のエッジに対するfMRI信号の拡散であるとするれば、ROI外部(中心窩側および周辺側)へも拡散の影響が生じるので、アモーダル、コントロール両条件でCompletion Indexに差異が観察されるはずである。しかしながら、ROI外部に対しては、アモーダル、コントロールの両条件で補完指標に差は観察されなかった。(図は掲載せず)我々の先行研究では共線性などを手掛かりに遠く離れた視覚要素同士をグルーピングする際に、その要素自体に対するfMRI応答が増強することを報告したが¹⁰⁾、今回の遮蔽知覚に対しては、補完が生じた際に見える部分に対するfMRI応答が増強することはなかった。

以上より、アモーダル、コントロール両条件の皮質応答の差異は、画像特徴に起因するのではないと考えられる。

4. 結 論

我々は、低次視覚野が有するレチノトピー表象と位相符号化法によるfMRIデータ解析を利用することで、低次視覚野V1/V2が遮蔽されて見えない物体に対しても、あたかも見えない部分を補完するような応答を示すことを明らかにした。この結果は、ヒト脳内で「表象仮説」の証拠を初めて直接的に示したものである。

文 献

- 1) H. Komatsu: The neural mechanisms of perceptual filling-in. *Nature Reviews Neuroscience*, **7**, 220–231, 2006.
- 2) Y. Lerner, T. Hendler and R. Malach: Object-completion effects in the human lateral occipital complex. *Cerebral Cortex*, **12**, 163–177, 2002.
- 3) Y. Sugita: Grouping of image fragments in primary visual cortex. *Nature*, **401**, 269–272, 1999.
- 4) K. Grill-Spector, R. Henson and A. Martin: Repetition and the brain: neural models of stimulus-specific effects. *Trends in Cognitive Science*, **10**, 4–23, 2006.
- 5) R. Rauschenberger, T. Liu, S. D. Slotnick and S. Yantis: Temporally unfolding neural representation of pictorial occlusion. *Psychological Science*, **17**, 358–364, 2006.
- 6) S. A. Engel, D. E. Rumelhart, B. A. Wandell, A. T. Lee, G. H. Glover, E. J. Chichilnisky and M. N. Shadlen: fMRI of human visual cortex. *Nature*, **369**, 525, 1994. Erratum in: *Nature*, **370**, 106, 1994.
- 7) M. I. Sereno, A. M. Dale, J. B. Reppas, K. K. Kwong, J. W. Belliveau, T. J. Brady, B. R. Rosen and R. B. Tootell: Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, **268**, 803–804, 1995.
- 8) E. A. DeYoe, G. J. Carman, P. Bandettini, S. Glickman, J. Wieser, R. Cox, D. Miller and J. Neitz: Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**, 2382–2386, 1996.
- 9) H. Yamamoto, M. Fukunaga, S. Takahashi, C. Tanaka, T. Ebisu, M. Umeda and Y. Ejima: Brain Factory: an integrated software system for surface-based analysis of fMRI data. *Neuroimage*, **16**(2), Human Brain Mapping Abstract, 2–6, 2002.
- 10) H. Ban, H. Yamamoto, M. Fukunaga, A. Nakagoshi, M. Umeda, C. Tanaka and Y. Ejima: Toward a common circle: interhemispheric contextual modulation in human early visual areas. *The Journal of Neuroscience*, **26**, 8803–8809, 2006.