

## 論文の内容の要旨

論文題目 Macroscopic neural dynamics associated with subjective visual perception

(主観的視知覚に関わる巨視的神経ダイナミクス)

氏名 嶋岡 大輔

結局のところ物理的なシステムにすぎない脳から、意識という主観的な経験がどのように生じるのだろうか。本研究では意識を次のように定義する。ある存在が、質的な感覚を持っているとき、ある存在が意識的な状態にあるということにする。意識という言葉は日常的な場面ではさまざまな意味で使われる。チャーメーズによると(Chalmers, 1996)、覚醒状態、内省、報告可能性、自意識、注意、意識的な制御、知識、気づきとして用いられる。それらの内で、気づきを認知科学・神経科学の観点から明らかにすることで、意識を理解することを目指す。気づきとは、意識の機能的・あるいは心理的な側面を指している。つまり、何らかの情報にアクセスできて、その情報を使って行動を制御することができるという心的な状態を指す。気づきは上に述べた意識の様々な意味を内包し、それらの基礎になると考えうる。

意識的な経験は必ず何らかの方法で第三者へ報告することができる。意識のこの性質を利用して、意識に相関する神経活動(Neural Correlates of Consciousness, NCC)が探求されてきた。NCCはある特定の意識的な経験を生じさせるのに必要最小限の神経系の活動様式と定義される(Crick and Koch, 2003)。NCCを探索する研究パラダイムで用いられる典型的な方針は、意識的な経験が生じているときと生じていないときの神経活動を比較するということである。本研究でも用いるように、この方針に従った研究では頻繁に錯覚を使って実験が行われる。錯覚によって、被験者へ提示する刺激がほとんど、あるいは全く同一にも関わらず、被験者の内的な

知覚が全く別のものになる状況を作ることができる。この時の神経活動の違いは、外部からの刺激の違いでなく、知覚の違いによるものと考えられる。

神経科学、認知科学において NCC は様々な観点から議論されてきたが、本論文では、どのような神経ダイナミクスが主観的な知覚と相関するか、という観点から研究を行う。これはあるニューロンあるいはニューロン集団が発火するかどうかではなく、ニューロンが他のニューロンとどのように係わり合うかということの問題にするということである。第二章と第三章ではこの観点から議論をする。

さらに本研究では既に調べられている NCC の候補が互いにどのように関係しているのかにも取り組む。この見方は、単に既知の NCC の候補を全部つなげる以上の意味がある。例えば NCC の候補 X と Y を考える。X と Y はどちらかが活動しているときにどちらかが活動していないということがありうる。こうした情報から、複数の NCC 間の因果的なつながりを推測できる可能性があり、意識を構成するメカニズムが全体としてどのように働いているかの理解につながる。この意味で、我々のとるアプローチでは、ある神経活動が意識と相関するのかを問うというよりも、ある神経活動が他とどのように関係して主観的な知覚を構成するのかを問うものであると捉えることができる。第四章ではこれを具体的な系で議論する。

NCC の同定を試みる過去の研究では、神経活動の二段階の性質について議論されてきた。一つは外部刺激に対して潜時の短い(<200ms)活動で、主に初期感覚野で観測される。もう一つは潜時の遅い(> 430ms)活動で、皮質上の様々な領野に広く分布して活動が見られるものである。本研究ではこれらの神経活動をそれぞれ第一段階、第二段階の神経活動と呼ぶことにする。本研究では第二章と第三章でそれぞれ第一段階の神経活動と第二段階の神経活動のダイナミクスに注目して研究を行った。第四章では第一・第二段階の神経活動がどのようにつながっているかに着目して研究を行った。

第二章では両眼視野闘争の一種である Continuous Flash Suppression(CFS, Tsuchiya and Koch, 2005)について数理モデル研究を行った。両眼視野闘争とは、左右眼に異なる視覚刺激を提示すると、被験者の知覚が左右眼で交互に切り替わって、両眼からの刺激を同時には知覚しないという心理現象である。この現象は主に初期感覚野における神経細胞集団間の相互抑制と発火頻度順応により多安定性を形成する神経ネットワークが担うと考えられてきた。近年、両眼視野闘争と類似な心理現象として CFS という現象が報告された。これは片眼に数百ミリ周期のフラッシュ刺激、反対眼に静止刺激を提示することで、静止刺激の知覚がフラッシュ刺激に

よって抑制されるという現象だが、これが両眼視野闘争と同じく初期視覚野のネットワークとして説明されるかどうかを検討した。

両眼視野闘争のモデルで標準的に用いられる相互抑制と順応という枠組み(Shapiro et al., 2007)を踏まえて、空間次元を取り入れた数理モデルを構築し、数値計算と解析計算によってモデルの振る舞いを調べ、CFSの神経回路レベルでの説明を試みた。

この拡張モデルの数値計算と解析計算を通して、静止刺激・フラッシュ刺激の知覚が優勢な時間がそれぞれ減少・増加するという振る舞いが見出された。さらに、フラッシュ刺激の間隔が短いほどフラッシュ刺激が優勢な時間が増加した。またモデルの素子数を増やすことで、フラッシュ刺激が反対眼を抑制する強度が増大することも見出された。これらの結果はCFSの心理物理実験結果(Tsuchiya and Koch, 2005; Tsuchiya et al., 2006)と定性的に一致し、CFSの多くの振る舞いが、初期視覚野のネットワークの拡張により説明されることが示された。

第三章では、第二段階の遅い EEG 活動を、ネッカーキューブ知覚交代前後において解析した。第二段階の活動においては離れた領野間の大域的な同期活動と主観的な知覚との相関が議論されてきたが、大域的同期活動がどのような神経メカニズムによって成り立つのかについての知見は乏しかった。双安定図形の一つ、ネッカーキューブの知覚交替前後で、 $\theta$  帯域での大域的同期活動が報告されている(Kitajo et al., 2007)。そこで本研究ではこのデータを使って大域的同期活動に至るまでの過程を詳細に解析することで、大域的同期を支える神経メカニズムの理解を目指した。EEG 記録よりヒルベルト変換を用いて位相を抽出し皮質間の位相同期活動を Phase Locking Value(PLV, Lachaux et al., 1999)により定量化し、階層的クラスタリングを用いて、同程度に位相同期活動する電極を時刻毎にグループ分けした。過去にも安静状態におけるデフォルトネットワークのクラスタリングは行われている(Hagmann et al., 2008)が、大域的同期活動へ至る一過的な過程においてクラスタリングを適用することで、位相同期モジュールの動的性質を明らかにしようとしたところが本研究の着眼点である。

まず時間によらず安定した位相同期活動にクラスタリングを行った。その結果、デフォルトネットワークのモジュールパターン(Hagmann et al., 2008)と類似の構造が確認された。さらに時間変化する成分にクラスタリングを適用したところ、このモジュールが動的に繋がったり離れたりするという、離れた皮質間の過渡的なダイナミクスが観察された。特に特徴的なのは、知覚の切り替わる時刻に先立って、局所的に同期した神経活動のグループが次々に統合して大域的な同期へと至った後に崩壊するという過程であった。また、この「動的クラスタリング」の

時空間パターンが、被験者の内的状態によって異なることも示唆された。被験者が解釈の交代を受動的に報告する条件では主に視覚野内でクラスタが生成されたのに対し、どちらかの解釈にバイアスをかける条件では前頭と後頭を繋ぐ大きなクラスタが生成された。この結果から、被験者の内的な注意あるいは意識状態によって、第二段階の神経活動における大域的位相同期モジュールの時空間構造が異なることを示唆された。

第四章では、第一段階と第二段階の中間にあたる時刻の EEG 活動を解析した。ここでは被験者に閾値上の弱い光刺激を提示し、被験者が刺激を検出した場合と、検出できなかった場合の神経活動を比較した。第一段階と第二段階の神経活動の関係を理解するために、第一段階で感覚野において処理された情報が、前頭野へと伝えられ、それが第二段階の活動を引き起こすのではないかと考えた。情報の流れは EEG で観測される伝搬波に反映されるとの仮定に基づいて、外部刺激知覚と、EEG の伝搬波の向きとの関係を調べた。EEG の伝搬波は位相勾配と大域的位相同期解析という二種類の方法で別々に定量化された。

それぞれの方法から、刺激検出の有無によって、刺激提示後 300 ms、頭頂葉を中心として 10 Hz 伝搬波の向きが異なることが示された。特に、刺激検出時に顕著に後頭から前頭に向けての「ボトムアップ」型の波が観測された。しかしながらこの時刻、領野、周波数において事象関連電位 (ERP) には刺激検出の有無で有意な違いが見られなかった。これらの解析に加えて、第一段階の神経活動を固定した際のボトムアップ波が第二段階の活動に及ぼす影響を検討した。その結果、第一段階の活動が強く、かつボトムアップ波が生じているときにのみ第二段階の活動への増強がみられた。これらの結果から、第一段階の活動の情報がボトムアップ波として伝えられ、第二段階の活動が引き起こされることが示唆された。

これらの一連の研究により、各段階におけるダイナミクスの特徴が詳細に調べられた。さらに各段階がどのように因果的に関係しているかの一端が明らかにされた。この研究は意識を支える神経活動を一連のプロセスとして理解するための、NCC を繋げる研究の端緒となるだろう。