

解説

第1回生体の科学賞 受賞記念論文

充填知覚の神経機構の理解の現状

小松 英彦 齊藤 治美

Key words : 充填知覚, 一次視覚野, フィードバック

視覚における充填知覚とは、視野の中のある領域に、その部分には物理的には存在しない色や明るさや模様が知覚される現象のことを指す。物理的な刺激と知覚が対応しないために一種の錯視と言えるが、実は視知覚にとって非常に重要な機能である。このことを示す古典的な例に静止網膜像の実験がある。この実験では、内側が緑色で外側が赤色の同心円の図形を見ているときに、赤色と緑色の境界が網膜上で静止するようにしてやると、しばらくすると周囲の赤色が内部もうずめて一様な赤い円盤が知覚された。この現象は、正常な視野で面が見えるときにも、面の境界部分の情報が面の内部に充填する過程が重要であることを示している。視覚野で輪郭が検出され、その情報が統合されて複雑な図形の認識が行われる処理と並行して、輪郭部分で検出された明るさや色の情報を用いて図形内部の面が形成されるのである。

充填知覚は、正常に物体を見るときに働いている基本的な視覚系のしくみが生み出す知覚現象と考えられる。前述した静止網膜像の知覚を体験するためには特殊な装置が必要だが、充填知覚は様々な事態で簡単に観察することができる。図1に幾つかの例を示した。充填知覚は視覚系の重要な機能であるにもかかわらず、その処理の実態については不明な部分が多い。本稿では、筆者らの

最近の研究とそれに基づく仮説も含めて、充填知覚に関する理解の現状について述べたいと思う。

I 充填知覚に関係する脳部位

充填知覚は、情報が存在しない領域を脳が単に無視するために起こるのではない。周辺に存在する刺激の情報を、情報が存在しない領域にも何らかの形で当てはめる処理の結果生じていることは、様々な心理物理実験が示しており、物体の認知に非常に重要なメカニズムである。しかし、どのような脳領域のどのような活動が関係しているかについては様々な報告がなされているものの、統一的理解には至っていない¹⁾。

多くの研究は、網膜からの信号を受けないにもかかわらず色や模様を知覚する視野に対応する初期視覚野の活動が、充填知覚の生起によってどのように変化するかを調べるという戦略を用いている。後に述べる筆者らの研究においても、盲点にあたる視野を表現する一次視覚野(V1)の領域をターゲットにして、充填知覚が生じる際の神経活動を調べており、このカテゴリーに入る研究である。それらの研究の結果から、盲点やネオンカラー錯視の充填時にV1で活動が生じること、またクレイク・オブライエン錯視ではV2、人工的な暗点におけるテクスチャーの充填時にはV2/V3

Current understanding on the neural mechanisms of perceptual filling-in

Komatsu Hidehiko : 玉川大学脳科学研究所 (〒194-8610 東京都町田市玉川学園6-1-1), 自然科学研究機構生理学研究所, 自然科学研究機構基礎生物学研究所

Saito Harumi : 玉川大学脳科学研究所, 京都大学高等研究院ヒト生物学高等研究拠点

0370-9531/08/¥500/論文/JCOPY

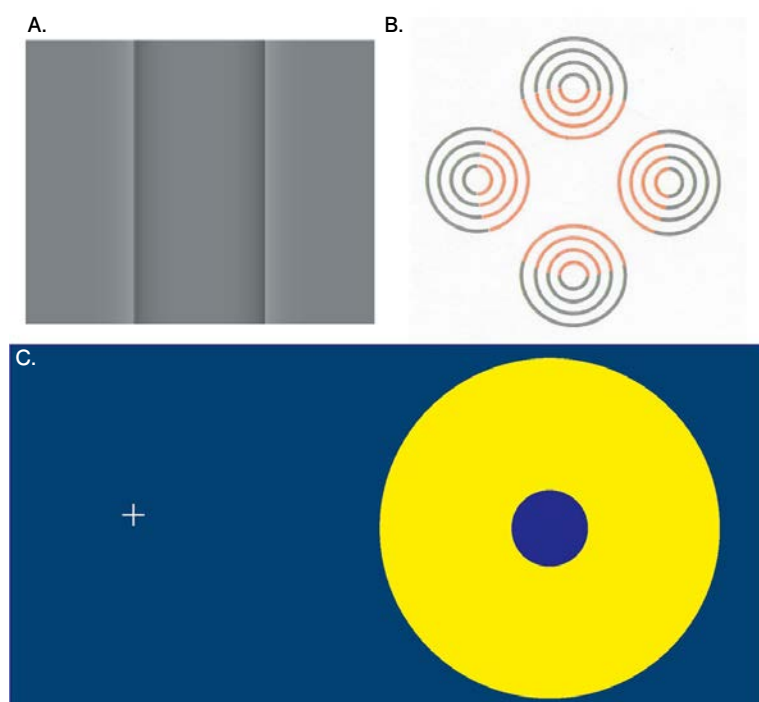


図 1 様々な充填知覚の例

- A. クレイク・オブライエン錯視。中央の領域は左右の領域よりも暗く知覚されるが、同じ明るさである。このことは、縦の輪郭の部分に鉛筆などで覆うことで確かめられる。輪郭部分に向かって徐々に明るさが変化し、輪郭部分で急激に明るさが変化するようにつくられている。視覚系はゆっくりした明るさの変化を無視して、急激な明るさの変化を捉えてそれを面の内部にも当てはめる。
- B. ネオンカラー錯視。4つの同心円で囲まれた中央部には色はないが、薄いオレンジ色に色づいて知覚される。この色は同心円のオレンジ色の部分から主観的輪郭内部に広がったものである。
- C. 盲点における充填知覚のデモ。誌面を水平に保持して 25 cm くらい離れた位置から、左の十字を見つめながら左目を閉じると、右側の内側の円が盲点に入って見えなくなると同時に、周囲の黄色い色が充填して大きな黄色い円が知覚される。

で活動が生じることが報告されている。一方、明るさ誘導について fMRI で調べた実験の結果から、初期視覚野の活動は輪郭部分のコントラスト情報が広がったものを観測したにすぎないという見方もある²⁾。これらの研究では、主に活動強度を指標として解析が行われていた。一方、近年の fMRI 研究では、それに加えボクセル集団の情報表現の解析が行われている。それにより初期視覚野と高次視覚野の相互作用や、初期視覚野において活動強度には表れないが充填知覚が起こっている状態と起こっていない状態の区別が可能であり、充填知覚に関わる何らかの情報表現がなされていることが示されている^{3,4)}。

II 盲点における充填知覚と V1 の活動

盲点は網膜の視神経乳頭に対応する視野の領域である。視神経乳頭は視神経の網膜からの出口にあたり、この部分の網膜には視細胞が存在せず視覚入力が存在しない。盲点は視野中心から水平方向に約 15° 離れた場所に存在し、6-7° のやや縦長の大きな領域である。右目の盲点は右視野に、左

目の盲点は左視野に存在するため、両目を開けているときは正常に視覚入力が存在するが、片目を閉じると盲点内部には網膜からの視覚入力は存在しない。それにもかかわらず、周囲の景色と同じような色や模様が盲点内部にも知覚されるために、われわれは違和感を持たない。これが盲点における充填知覚である(図 1C)。

V1 には盲点に相当する視野を表現する部位(以下では盲点領域と呼ぶ)が鳥距溝の後壁皮質に存在し、差し渡し数 mm の大きさを持つ(図 2)。盲点における充填知覚は非常に明確であり、知覚を起こすための操作が片目の開閉という単純なものであること、ターゲットとなる視野・脳領域もはっきりしていることなど実験上の利点を持つ。そこで筆者らは、注視課題を行っているサル盲点領域に微小電極を刺入して、盲点において充填知覚が生じるときに、この部位で何が起こるのかを調べる実験を行ってきた^{5,6)}。その結果、この部位の深層に充填を起こす刺激に反応するニューロンが存在し、充填知覚の特徴とよく似た応答パターンを示すことを明らかにした。一方、充填を

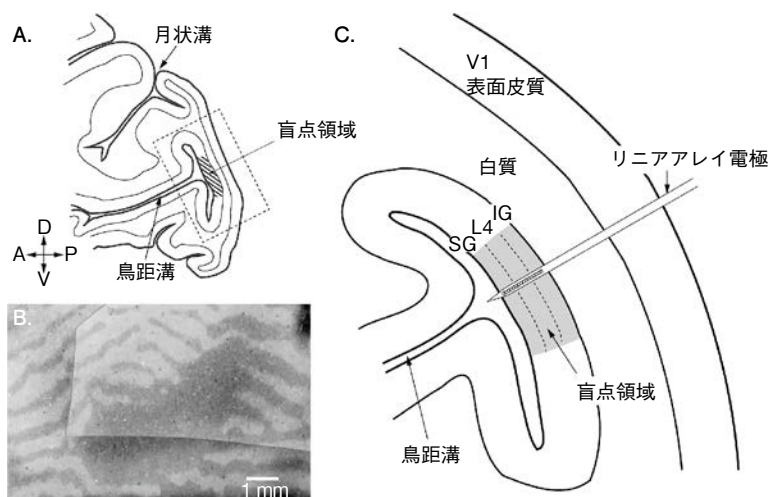


図 2 一次視覚野 (V1) の盲点領域

V1 において盲点に対応する視野を表現する領域 (盲点領域) は鳥距溝後壁皮質に存在する。

A. V1 の矢状断面。斜線が盲点領域の位置を示す。

B. 盲点領域の 4C 層で眼優位コラムを可視化したもの。暗い長円形の部位が盲点領域にあたる。

C. A の破線部分の拡大図。盲点領域にリニアアレイ電極を刺入して神経活動の記録を行った。SG: 浅層, L4: 第 4 層, IG: 深層

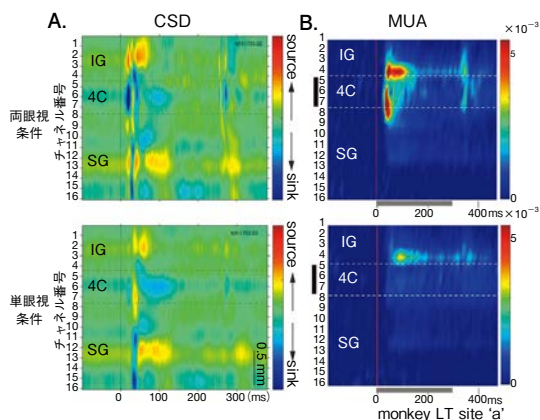


図 3 V1 盲点領域で得られた CSD と MUA 記録の例

1 回の同時多チャンネル記録実験で得られた CSD (A) と MUA (B) の結果。上の段は両眼視条件、下の段は単眼視で充填知覚が起こっている条件の活動

起こす刺激に反応するニューロンは浅層には見いだされず、物理的に存在する色や明るさを知覚するときに観察される活動の層分布のパターンとは異なることも明らかになった。

Ⅲ V1 盲点領域の各層からの多点同時記録実験

充填知覚時に V1 の盲点領域内に誘起されるこ

のような活動がどのような神経回路で生じており、どのような機能的意義を持つのかについて関心は持ちつつ攻めあぐねていたが、今回研究の機会を与えていただき、新しい角度からこの問題にアプローチした。今回の実験では、150 μm 間隔で 15 点の電極が 1 列に並んだリニアアレイ電極 (Plexon U-Probe) を用いて、注視課題を行っているサル V1 盲点領域のほぼ全層から同時にニューロン集団のシナプス後電位を表現する局所電場電位 (local field potential; LFP) と活動電位 (multi unit activity; MUA) の記録を行った。

盲点にあたる視野を覆う一様な明るさを持つ面の刺激を提示したときに各チャンネルから得られた LFP を用いて電流源密度解析 (current source density analysis; CSD) を行くと、両眼視条件では、網膜からの視覚入力を受ける 4C 層で強い電流の吸い込みが観察された (図 3A 上の 4C の部分)。一方、単眼視では網膜からの視覚入力が存在しないため 4C 層での吸い込みはほとんど認められず、浅層で強い吸い込み電流が認められた (図 3A 下)。また、各チャンネルで得られた MUA (図 3B) は、両眼視では 4C 層を中心に上下に広がっているが、単眼視では 4C 層の直下に限局し

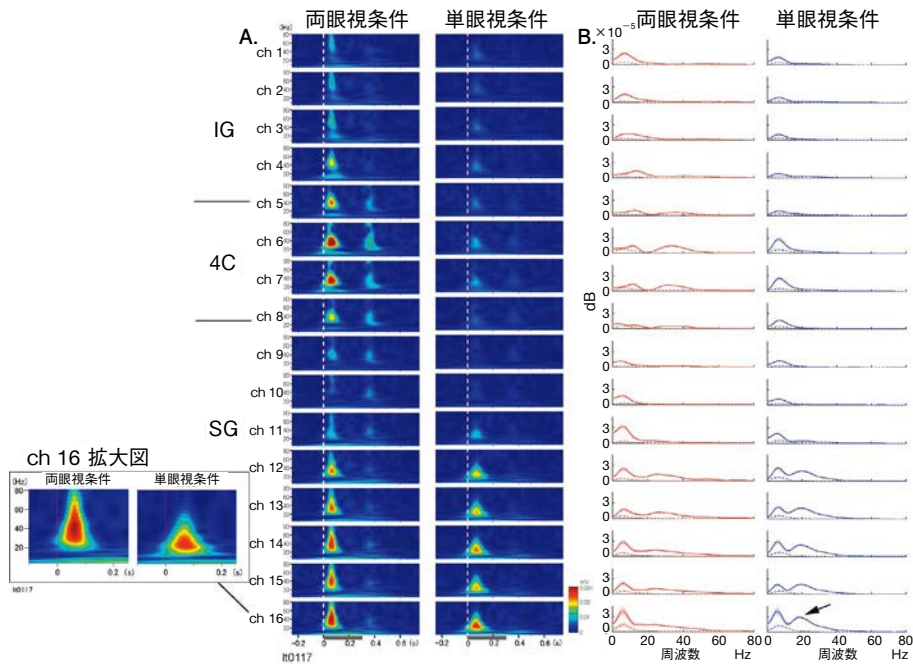


図 4 V1 盲点領域で得られた LFP の解析の例

- A. LFP 時間-周波数プロット。両眼視条件では、刺激提示後ほぼ全層にわたってガンマ帯域の活動がみられる。一方、単眼視条件では浅層に局限して 20 Hz 程度のベータ帯域を中心とする低い周波数で活動がみられた。
- B. LFP パワースペクトル。実線は刺激提示後 200 ms、破線は刺激提示前 200 ms の区間の活動に基づく解析。単眼視条件では浅層で 20 Hz 付近に明瞭なピークがみられる (矢印)。

ており、かつ両眼視に比べてやや遅いタイミングで起こっていることがわかる。この条件で、単眼視では盲点に様な面の充填知覚が起こっており、この結果は、充填知覚時に V1 深層でニューロン応答が生じるという単一チャンネルの微小電極で得られた結果を再確認するものである。しかし、前回の実験では層の同定ができず、主に第 6 層で活動が起こっていると推測していたが、CSD により 4C 層の位置が明確になったことにより、充填知覚時に活動するニューロンが第 5 層に存在することが明らかになった。

IV 局所電場電位の解析

各層から得られた LFP を解析した結果、両眼視条件と単眼視条件で活動の起こる周波数帯域に違いがあることがわかった。図 4 に盲点領域に電極を刺入したときに各チャンネルで記録された LFP のスペクトログラム (A) とパワースペクトル (B) を示している。下に行くほど皮質の浅い層である。刺激提示後、両眼視条件では主にガンマ帯

域の活動がほぼ全層にわたってみられる。一方、単眼視条件では、浅い層でより低い周波数の応答が生じた。16 チャンネルで得られたスペクトログラムの拡大図を左下に示してあるが、両眼と単眼で周波数帯域が明瞭にずれている。パワースペクトルをみると、単眼視の応答は 20 Hz 付近にピークがあり、主に低いベータ帯域の活動であることがわかる。

同様の実験を 2 頭のサルの V1 盲点領域の 4 か所で行い、両眼視条件と単眼視条件で比較を行ったところ、いずれの記録においても一貫して低いベータ帯域の活動 (14–21 Hz のパワー) は単眼視条件のほうが両眼視条件よりも強いという結果が得られた。一方、同じ刺激を用いて盲点領域の外から記録を行った条件では、逆に両眼視条件の活動のほうが単眼視条件よりも強いという結果が得られた。もともと両眼視条件では両目からの入力が存在するため、単眼視条件よりも強いという後者の結果は驚くにあたらない。しかし、盲点領域内の記録で得られた結果は、驚くべきものである。

盲点領域内部では単眼視条件では網膜からの入力記録部位には存在せず、盲点領域の外に到達した信号が何らかの経路を通して盲点領域内に到達して引き起こされた活動を見ていることになる。その活動が低いベータ帯域の信号として浅層に入ってきている可能性をこの結果は示している。

V 充填知覚に関わる神経回路

今回の実験の結果から、盲点で充填知覚が起こるときに、浅層で低いベータ帯域の LFP が生じると共に、第 5 層を含む深層でニューロン活動が起こることが示された。これらの活動間の関係の解析や充填知覚との因果関係の研究は今後に残された課題であるが、今回得られた結果を基に現段階で考えられる神経回路とその働きを考察する。

視覚皮質は階層的に構成されており、階層を進むにつれて受容野が拡大し特徴の統合が起こって複雑なパターンの検出が行われ、物体認識につながる。このようなフィードフォワードの処理の基本的な枠組みには多くの証拠が集積している。一方、視覚皮質が有する豊富なフィードバック投射の働きについては不明な部分が多い。しかし、近年の多くの実験やモデル研究により、異なる階層の視覚野間の相互作用によって情報処理が行われるしくみが明らかにされつつあり、フィードバック投射の働きもその枠組みの中で捉えられている。今回の研究との関連で注目されることは、フィードフォワード処理がガンマ帯域を使い、フィードバック処理がベータ帯域を使うという様々な実験に基づいた仮説である⁷⁾。フィードバック投射は浅い層に強い投射を持ち、今回単眼視条件において浅層で観察された低いベータ帯域の活動は、高次視覚野からのフィードバック投射による可能性が考えられる。

階層的な視野間の相互作用を理解する有力な枠組みとして、予測符号化が注目されている。それによると、皮質深層のニューロンが予測信号を低次視覚野にフィードバック信号として送り、低次視覚野の浅層において予測信号と網膜からの感覚入力との差分をとることにより予測誤差信号が計算され、これがガンマ帯域の信号として高次視覚野に伝えられる⁸⁾。盲点における充填知覚時の処

理に当てはめると、盲点の内部の色や明るさの情報は、盲点外に存在するそれらの情報を基にして予測信号がつけられていると考えることができる。この予測信号が高次視覚野から V1 の盲点領域内部にフィードバック信号として送られる。一方、V1 の盲点領域には網膜からの入力が存在しないために、浅層で予測誤差信号を計算することはできない。V1 の第 5 層に存在する錐体細胞は先端樹状突起を第 1 層まで延ばしており、フィードバック信号を直接受け取ることができる。第 5 層で観察された応答は、このような早いフィードバックループを介する面の色や明るさについての予測信号を表しているとも考えられる。

それでは、第 5 層のニューロンの活動はどのように利用されるのだろうか？ V1 の第 5 層の錐体細胞は第 2/3 層に軸索側枝を出す、盲点領域の第 2/3 層では刺激に対するニューロン応答が非常に弱く、この経路が重要な役割を果たすとは考えにくい。第 5 層の錐体細胞は第 6 層にも軸索側枝を出し、大きな受容野の形成に関係することが示唆されている。V1 第 6 層ニューロンの主要な投射先は外側膝状体であり、ここで盲点領域の外部のニューロンに入ってくる網膜からの信号に何らかの変調を加えている可能性があるが、今のところその証拠は得られていない。一方、第 5 層の錐体細胞は皮質下に軸索を延ばし、その主要なターゲットは視床枕核である。視床枕核からは高次視覚野への投射があり、この経路が皮質間経路と並んで重要な視覚情報の伝達経路であるという主張がなされているが、まだ実態はよくわかっていない。前述した回路の模式図(図 5)においてフィードバック経路を赤色で、第 5 層から視床枕を介する仮想的な情報の流れを青色で示した。このような経路の可能性も視野に入れて、皮質間の相互作用と、それが充填知覚にどのように関わっているかが今後明らかにされることを期待している。

おわりに

盲点領域の神経活動を多チャンネルで皮質の各層から同時に記録することで、V1 と充填知覚に関わる新しい姿が見えてきた。LFP とニューロン活動がどのようにつながっているのかの解析を進

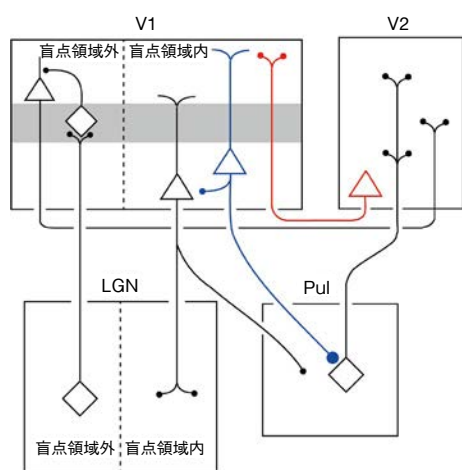


図 5 V1 盲点領域内外と他の領野をつなぐ主な神経回路の模式図

V1：一次視覚野，V2：二次視覚野，LGN：外側膝状体，Pul：視床枕核。V1 の灰色の部分は第 4 層。△は錐体細胞を示す。盲点領域外への V2 からのフィードバック投射は省略している。

めることで、神経情報処理の実態に更に迫ることができるだろう。また、低い周波数帯域での LFP が充填知覚と深いつながりを持つ可能性が示されたことで、ヒトにおいて充填知覚のマーカーとして使える可能性があると考えている。ヒトでは失明の第一原因は緑内障であるが、早期には自覚症状が少なく検出が難しい。これは、網膜の変性により視野に欠損が生じても充填知覚が起ることがその原因と考えられる。逆に充填知覚が正常の状態よりも多く起こっていることが示されれば、視野の欠損の可能性を探る手がかりとなる。そのために、今回見いだされた脳活動の周波数帯域のマーカーが役立つ可能性がある。

今回の研究では V1 と充填知覚の関わりについて調べたが、すべての充填知覚が V1 と関係するわけではない。例えば、テクスチャーの充填に 관련된活動は V2 や V3 といった視覚前野で見られるが V1 では見られないことが示されている。様々な物が置かれた室内で片目を閉じたときには、盲点にあたる視野内に室内風景と同じような模様が充填される。このような複雑なシーンを表現するためには、V1 で表現される単純な方位や空間周波数の情報だけでは不十分である。V1 で表現される単純な特徴を組み合わせることで作られる高次の視覚特徴は V2 以降で検出される。単純な色や明るさの面の充填に関わる V1 を含む神経回路と同様の構造は、高次視覚野にも存在すると考えられる。そのような段階の回路で、高次なシーンの特徴に基づいた処理が行われることにより、複雑なシーンの充填知覚が可能になるものと考えられる。

●文 献

- 1) Komatsu H : *Nat Rev Neurosci.* 7 : 220-231, 2006
- 2) Cornelissen FW, Wade AR, Vladusich T et al : *J Neurosci.* 26 : 3634-3641, 2006
- 3) Devinck F, Knoblauch K : *Curr Opin Behav Sci.* 30 : 135-140, 2019
- 4) Lin YS, Chen CC, Greenlee MW : *Sci Rep.* 12 : 16143, 2022
- 5) Komatsu H, Kinoshita M, Murakami I : *J Neurosci.* 20 : 9310-9319, 2000
- 6) Matsumoto M, Komatsu H : *J Neurophysiol.* 93 : 2374-2387, 2005
- 7) Zheng C, Colgen LL : *Neuron.* 85 : 236-237, 2015
- 8) Arnal LH, Giraud AL : *Trends Cog Sci.* 16 : 390-398, 2012

生体の科学賞について：

生体の科学賞は公益財団法人金原一郎記念医学医療振興財団の発行する機関誌「生体の科学」から命名し、基礎医学医療研究領域における独自性と発展性のある研究に対する表彰と支援を目的とした助成金です。毎年 11 月に応募を受け付け、翌年 2 月に受賞者を決定します。

今回は、第 1 回受賞者の小松英彦先生に、受賞後の研究の発展を含めた先生の研究成果の総説をご執筆いただきました。

第 1 回生体の科学賞 (2017 年 3 月 13 日) 氏名：小松 英彦 (こまつ ひでひこ)

受賞時所属：自然科学研究機構生理学研究所感覚認知情報研究部門 受賞時役職：教授

研究テーマ：充填知覚研究に基づく階層的知覚情報処理機構の解明