

視覚運動処理における抑制メカニズムの初期発達過程

中央大学研究開発機構・日本学術振興会 中島悠介

Development of the suppressive mechanism in visual motion processing

Research and Development Initiative, Chuo University; Japan Society for the Promotion of
Science, NAKASHIMA, Yusuke

要約

運動する物体を知覚する際、刺激サイズが大きくなるほど運動方向の弁別が困難になる。これは周辺抑制という視覚神経細胞の受容野メカニズムを反映した現象であると考えられている。生後6ヶ月未満の乳児では、成人とは逆に刺激が大きいほど運動知覚成績が向上することから、この時期まで周辺抑制は未発達であることが示されている。本研究では、この周辺抑制の発達の神経基盤を検討するために、大小の運動刺激を知覚している際の脳波を測定した。周辺抑制現象にはMT野と初期視覚野が関与していることが示唆されているが、どちらが決定的に関わっているかはまだ議論がある。したがって、周辺抑制の神経基盤を検討するために成人を対象に脳波実験を行い、その後同様の実験を乳児に対して実施した。

【キー・ワード】 運動視, 周辺抑制, 脳波

Abstract

Motion direction of a large stimulus is more difficult to perceive than that of a small one. This perceptual phenomenon is considered to reflect surround suppression, a receptive field property observed in the visual cortex. An infant study has shown that surround suppression is immature until around 6 months of age. The present study examined the neural mechanisms of the development of surround suppression through EEG experiments in infants. We also conducted EEG experiments in adults to elucidate the neural mechanisms of surround suppression, since it is still unclear which brain areas involve the phenomenon of surround suppression.

【Key words】 Motion perception, Surround suppression, EEG

問題と目的

わたしたちが動いている物体を見ると、物体のサイズが大きくなるにしたがって、運動方向を知覚するのが困難になることが知られている (Tadin et al., 2003)。通常、物体が大きい方が情報量が

多く処理が容易になるはずなので、一見直観に反するように感じるが、これは“周辺抑制”という視覚神経細胞の受容野メカニズムを反映した知覚現象であると考えられている。視覚的な動きを処理する神経細胞は、受容野内に特定の方向の運動刺激が提示されると強い応答を示すが、受容野の外側の周辺領域にも同時に同じ方向の動きが提示されると活動が弱まる（周辺抑制; Allman et al., 1985）。この周辺抑制は、例えば、運動分離という運動方向など動きの情報に基づいて、背景から物体を分離・検出する機能などに寄与していると考えられている (Tadin et al., 2019)。さらに、運動視以外にも、このような抑制メカニズムは視覚神経経路の様々な領域に備わっており、わたしたちの知覚認知を特徴づける重要な役割を担っている。

上述の運動視における周辺抑制の知覚現象は、視覚的な抑制メカニズムを検討するために、これまで様々な研究で用いられてきた。例えば、高齢者では若年者と異なり、物体が大きくなっても運動知覚の成績が低下しないことが知られている。興味深いことに、大きい物体を見る場合は、高齢者はむしろ若年者より運動知覚能力が高くなる (Betts et al., 2005)。この結果は、高齢者では周辺抑制の低下により、大きい物体の動きの知覚が得意になっていることを示唆している。

われわれは過去の研究で、生後半年未満の乳児は、この周辺抑制が発達しておらず、高齢者と類似した知覚を持っていることを示した (Nakashima et al., 2019)。大小の運動刺激に対する乳児の知覚を調べた結果、生後 6 ヶ月以降の乳児は大きい刺激より小さい刺激の方が運動方向の違いをよく知覚できており、成人と同様の傾向を示したが、生後 6 ヶ月未満の乳児は、逆に大きい刺激の方が運動方向をよく知覚できており、高齢者と似た傾向を示した。これにより、低月齢の乳児と高齢者はどちらも周辺抑制が弱く、両者の運動知覚は類似していることが明らかになった。

しかし、これまでに周辺抑制の発達の神経基盤については検討されていない。老化による周辺抑制の低下と乳児期の周辺抑制の弱さが、同じ脳内メカニズムに起因しているかどうかは明らかでない。そこで本研究では、乳児期の周辺抑制の発達のさらなる検討のために、脳波計測によってその神経基盤を探ることを目的とした。

運動視における周辺抑制の知覚現象は、動きを専門的に処理する MT 野と呼ばれる脳領域が関わっていると考えられてきた (Tadin et al., 2003)。実際に、fMRI などを用いた研究から、この現象と MT 野の関連が示されている (Er et al., 2020; Tadin et al., 2011)。一方、MT 野よりむしろ V1 などの初期視覚野がこの現象に強く関与しているという報告もあり (Schallmo et al., 2018)、現在論争がある。

そこで本研究では、まず成人を対象として、周辺抑制の知覚現象が初期視覚野と MT 野のどちらで処理されているのかを検討した。その後、同様の実験を乳児に対し行い発達を検討した。実験では、定常状態視覚誘発電位 (Steady-State Visual Evoked Potential: SSVEP) という脳波信号を用いて、運動方向に対する感度を測定した。大きい運動刺激と小さい運動刺激を知覚しているときの SSVEP 信号を比較することによって、周辺抑制の強さを測定することができる。もし周辺抑制が生じているならば、大きい刺激より小さい刺激に対する感度の方が高くなるはずである。これを、初期視覚野の神経活動を反映すると考えられる後頭領域と、MT 野の活動を反映すると考えられる後頭側頭領域で検討した。

さらに、コントラストの影響も検討するために、高低2種類の刺激コントラストを用いた。運動視の周辺抑制現象は運動刺激の輝度コントラストが高い場合にのみ観察され、コントラストが低い場合は、逆に刺激サイズが大きくなるにしたがって、運動方向知覚が容易になることが知られている (Tadin et al., 2003)。これは、低コントラストのように視覚情報が得られにくい状況では、周辺抑制が働かず、逆の効果を持つ空間加重が働くことを示している。したがって、低コントラスト刺激の条件では、どちらの脳領域でも、刺激サイズが大きい方が SSVEP が強くなると予測される。

方法

実験参加者

現在までのところ、成人実験では若年成人5名、乳児実験では生後8ヶ月の乳児2名が実験に参加した。実験は中央大学倫理審査委員会の承認を得て実施した。

成人実験の刺激と手続き

運動刺激としてランダムドット運動刺激を用いた。各試行では、全てのドットが同じ方向に動く“一方向運動”と、全てのドットが各々ランダムな方向に動く“ランダム運動”を交互に提示した(図1)。このような一定間隔で切替わる刺激を見ているとき、刺激の切り替わりと同じタイミングで脳波信号が現れる(SSVEP)。

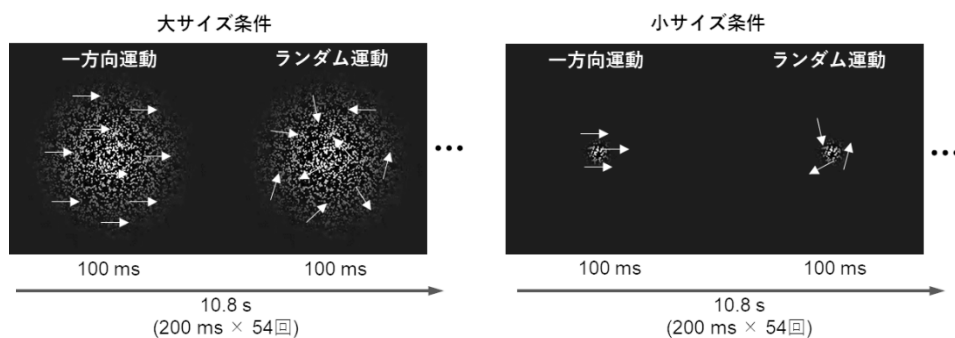


図1 成人実験における実験手続き

成人実験では、一方向運動とランダム運動をそれぞれ100ミリ秒間交互に提示した。したがって、5 Hz (200ミリ秒周期)で方向を持った運動が提示されたことになる。1試行内で、それぞれの運動を54回ずつ提示した。1試行の刺激提示時間は10.8秒であった(200ミリ秒x54回)。一方向運動の方向は、54回の繰り返し毎に、毎回上下左右の4つの方向からランダムに提示した。ただし、特定の方向に対する順応を生じさせないために、同じ方向を2回連続で提示しなかった。

大小の刺激サイズの2条件を設け、それぞれの試行を32回行った。刺激サイズ(ドットの提示領域の直径)は、大サイズ条件が視角10°,小サイズ条件が1.8°であった。さらに、高低のコントラ

ストの 2 条件を設けた。高コントラスト条件では、運動刺激のドットのコントラストが 99%であり、低コントラスト条件では 10%であった。運動刺激のドットサイズの大きさは視角 0.07° 、ドット密度は 200 個 / 直径 1° 円であった。運動速度は $4^\circ / 1$ 秒で、ドットの life time は 83 ミリ秒であった。

高コントラスト条件と低コントラスト条件は、1 人の参加者内でセッションを分けて実験を行った。1 セッションでは、いずれかのコントラスト条件で、大小サイズ条件の試行 32 試行ずつ（合計 64 試行）をランダムに提示した。各試行の開始前に画面中央に注視点が提示され、実験参加者がボタンを押すと注視点が消え、試行が開始した。参加者には、刺激提示中は画面中央を注視しなるべく視線を動かさないことと、身体を動かさないことを教示した。1 セッションが終了すると、休憩を取った後、もう一つのコントラスト条件のセッションを実施した。

上記の実験試行に加えて、参加者の注意を運動刺激に向けさせるために、1 セッション中にランダムで 10 回程度、課題試行が提示された。課題試行では、試行の途中から運動が斜め方向に切り替わった。参加者は、斜め方向が提示されたらボタン押しを行うよう教示された。課題試行の際の脳波データは解析に用いられなかった。

乳児実験の刺激と手続き

乳児実験では、成人実験と基本的な手続きは同じだが、乳児でも運動方向が知覚できるようにいくつかの刺激パラメーターを変更し、さらに乳児が視線を逸らさずに刺激を注視できる時間には限りがあるため、1 試行内の刺激提示の繰り返し数を減らした。また、乳児では高コントラスト条件のみを行い、低コントラスト条件は実施しなかった。

一方向運動とランダム運動の提示時間はそれぞれ 240 ミリ秒であり、2.08 Hz 周期（480 ミリ秒周期）で一方向運動が提示された。1 試行におけるそれぞれの運動の提示回数は 10 回で、1 試行の刺激提示時間は 4.8 秒であった。大サイズ条件の刺激サイズは 10° で、小サイズ条件は 4° であった。運動速度は $6^\circ / 1$ 秒で、ドットの life time は 100 ミリ秒であった。試行は、乳児が飽きて画面を注視しなくなるまで繰り返し続けた。成人実験で行った課題試行は提示しなかった。

脳波測定と解析

128 ch センサーネット電極 (EGI) を用いて脳波信号を計測した。実験開始前に、すべての電極のインピーダンスを $30\text{k}\Omega$ 以下に落とした。成人では実験終了後に、光学式電極位置測定装置 (Polaris) を用いて、頭皮上電極の 3 次元位置を記録した。

計測した脳波信号は前処理として、1–30 Hz のフィルターをかけ、ノイズの多い電極のデータを周辺電極から補間した。また、実験中に参加者の様子を録画したビデオ映像から、試行中に視線や体が大きく動いた試行を同定し除外した。さらに、独立成分分析を用いて、瞬き由来の信号を除去した。解析対象区間は、成人では刺激提示後 0.8 秒–10.8 秒の 10 秒間で、乳児では刺激提示後 0.96 秒–4.8 秒の 3.84 秒間であった。各サイズ条件において、すべての試行を加算平均した。

前処理を行った脳波信号に対して周波数解析を行い、一方向運動が現れる周期と同じ周波数 (成人: 5 Hz, 乳児: 2.08 Hz) の信号 (SSVEP) の振幅を抽出することによって、運動方向に対する神経応

答を求めた。さらに、神経応答の強さを正規化するために、信号周波数の振幅をその上下隣接する2つの周波数（ノイズ信号）の振幅の平均で割ることによって、信号ノイズ比（SN比）を算出した。初期視覚野とMT野の神経応答を比較するために、それぞれ後頭と後頭側頭をROI（Region of Interest）とし、その領域に含まれる電極のSSVEPのSN比をROI間で比較した。後頭領域のROIは7つの電極から構成され、後頭側頭領域のROIは左右それぞれ7つの電極から構成された（図2）。各ROI電極の内、最も高いSN比を示した3つの電極のSN比の平均を、そのROIの平均SN比とした。後頭側頭領域に関しては、左右のROIの内、高い平均SN比を示した方をその後の解析に用いた。もし周辺抑制が生じていれば、小サイズ条件の方がSSVEPのSN比が高くなり、空間加重が生じていれば、大サイズ条件の方がSN比が高くなる。

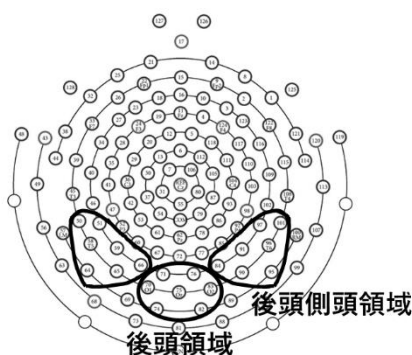


図2 後頭領域と後頭側頭領域のROI電極

結果

成人実験

全電極のSN比を参加者5名で平均して3次元頭皮上マップに描いたものを図3Aに示す。頭皮上マップからは、後頭領域、後頭側頭領域、前頭頭頂領域での活動が認められる。後頭および後頭側頭ROIごとの平均SN比について、個人データと参加者5名の平均を図3Bに示す。高コントラスト条件においては、後頭領域で一貫して大サイズ条件の方がSN比が高くなっており、空間加重が生じていることがわかる。一方、後頭側頭領域では、参加者によって異なる傾向が観察された。3名の参加者は大サイズ条件の方がSN比が低くなっており、周辺抑制の傾向を示しているが、2名の参加者は大サイズ条件の方がSN比が高く、空間加重の傾向を示している。それぞれの傾向を示した定型的な参加者1名ずつの、高コントラスト条件の2次元頭皮上マップを図3Cに示す。一方、低コントラスト条件においては、後頭、後頭側頭領域いずれも大サイズ条件の方がSNが高くなっており（図3B）、どちらの領域でも空間加重が生じていることがわかった。

これらの結果から、初期視覚野では、高・低コントラストのいずれの場合でも、空間加重が生じることが示唆された。一方、MT野では、低コントラストの場合は空間加重が生じることが示唆された

が、高コントラストの場合は空間加重と周辺抑制がどちらも観察され一貫していなかった。

なお、ROI には含まれていない前頭頭頂領域の活動が見られたが、これは運動刺激によって誘発される反射的な眼球運動（視覚運動性眼振）によって生じた可能性が考えられる。

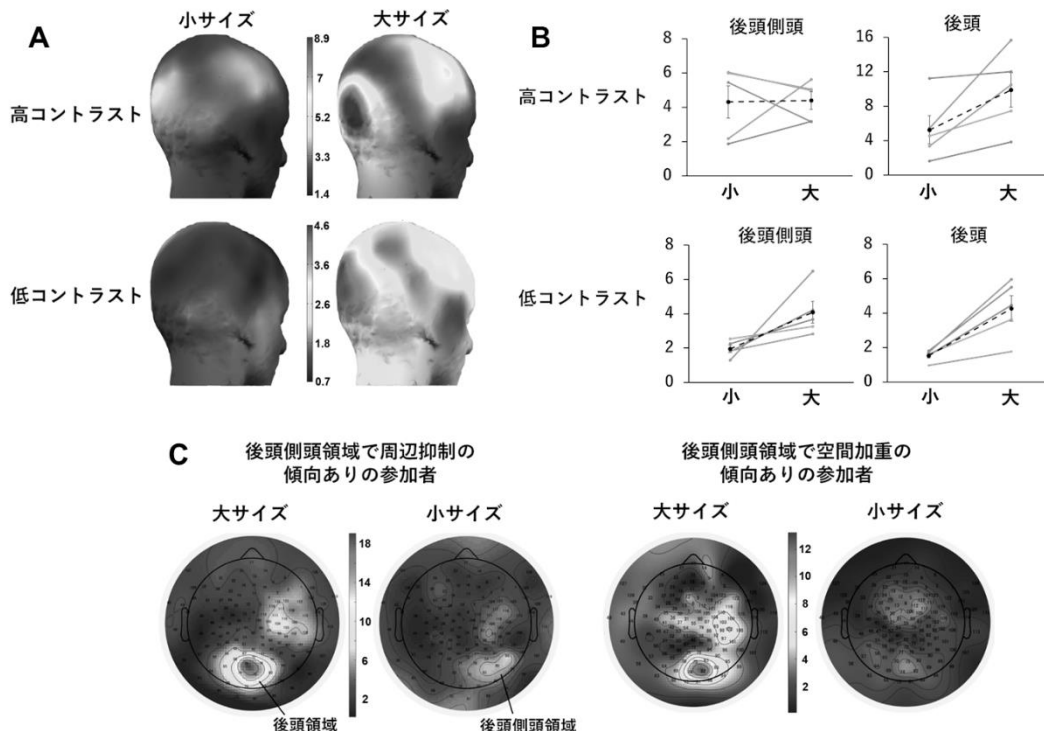


図 3 成人実験の結果

(A) 全参加者の SN 比の平均の 3 次元頭皮上マップ。(B) ROI ごとの平均 SN 比。実線は個人データ, 黒点線は 5 名の平均。エラーバーは標準誤差。(C) 高コントラスト条件において, 周辺抑制を示した参加者と空間加重を示した参加者の 2 次元頭皮上マップ。

乳児実験

乳児 2 名の SN 比の 2 次元頭皮上マップを図 4A に示す。さらに、後頭および後頭側頭 ROI ごとの平均 SN 比の個人データを図 4B に示す。後頭領域と後頭側頭領域のいずれにおいても、大サイズ条件の方が SN 比が高かった。これは、初期視覚野と MT 野のいずれにおいても、空間加重が生じていることを示唆する。

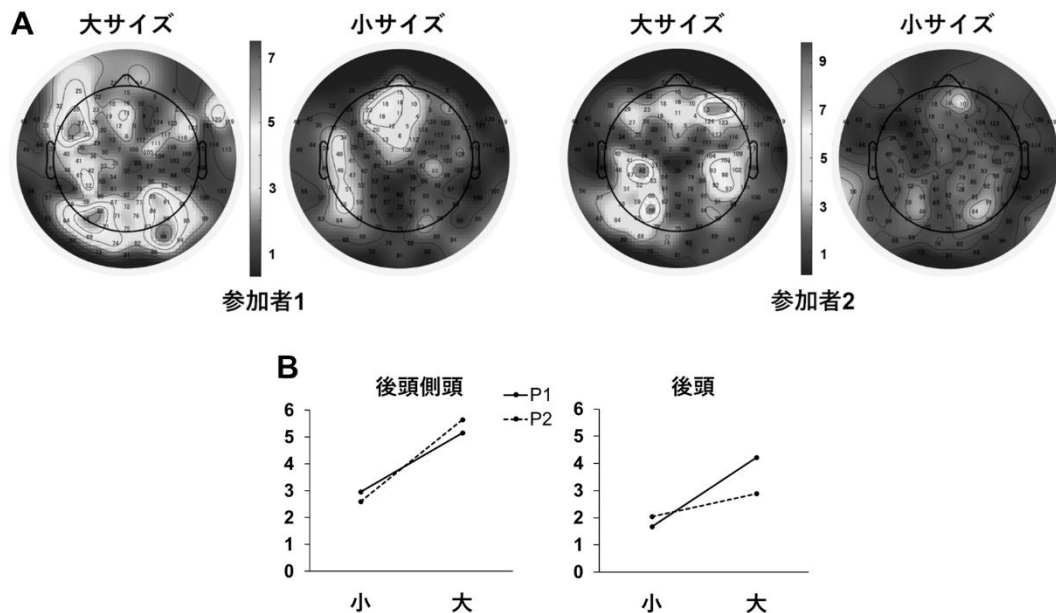


図4 乳児実験の結果

(A) 参加者2名それぞれのSN比の2次元頭皮上マップ。(B) ROIごとの平均SN比の個人データ (P1=参加者1, P2=参加者2)。

考 察

本研究の結果から、成人では、刺激コントラストが低い場合、初期視覚野とMT野のいずれにおいても、空間加重が生じることが示唆された。この低コントラストによる空間加重は、行動実験で観察された結果と一致する (Tadin et al., 2003)。さらに、単一ニューロンではV1において (Sceniak et al., 1999)、fMRIを用いた研究ではV1とMT野両方において観察されており (Er et al., 2020)、神経科学的な結果とも一致する。

刺激コントラストが高い場合は、初期視覚野では空間加重が生じることが示唆された。一方、MT野では周辺抑制が生じる参加者と空間加重が生じる参加者がどちらもおり、一貫していなかった。運動視の周辺抑制に関する神経科学的な研究では、周辺抑制の知覚現象がMT野に関わると報告した研究 (Er et al., 2020; Tadin et al., 2011) と、MT野も関与するが初期視覚野も強く関与しており、MT野で見られる抑制は初期視覚野の周辺抑制がそのまま引き継がれただけだと考える研究 (Schallmo et al., 2018) がある。本研究で見られた、初期視覚野では周辺抑制が生じておらず、空間加重が生じているという結果は、後者の研究とは一致せず、前者の周辺抑制現象がMT野の処理によって生じるという考えを支持する。しかし、本研究ではMT野でも一貫して周辺抑制が生じているわけではなく、周辺抑制とMT野の関連を強く支持するには至っていない。

一方、周辺抑制現象とMT野の関連を主張するfMRI研究 (Er et al., 2020) でも、実はMT野において強い周辺抑制が生じているわけではない。大小のサイズの運動刺激を知覚しているときの脳活

動を V1 と MT 野で比較した結果、V1 では大きいサイズにおいて活動が非常に強まったが、MT 野では 2 つのサイズで同程度の活動が生じた。したがって、V1 と比較して、MT 野では刺激サイズ増大による活動の増強が見られなかったということから、MT 野で相対的に抑制が生じていると結論づけている。この結果は、本研究の結果とも類似している。運動視における周辺抑制は、単に刺激サイズが大きくなるにしたがい脳活動が低下するという形で現れるのではなく、本来大きいサイズで増強されるはずの脳活動が抑えられるという形で現れる可能性がある。単一ニューロンレベルでは、周辺抑制はサイズ増大に伴う活動低下の形で現れるが、fMRI や脳波が捉えるニューロンの集団レベルでは、単純に刺激サイズが大きいほど活動するニューロンの数が増加することを考慮すると、単一ニューロンとは異なる形で抑制の効果が観察される可能性は考えられる。今後はまず、周辺抑制の効果が神経活動においてはどのような形で現れるのかについてよく検討していく必要がある。

乳児実験の結果に関しては、データ数が少なくまだ結論を述べるのは難しいが、参加者 2 名で一貫していることとしては、後頭領域と後頭側頭領域いずれにおいても空間加重が生じたことである。筆者らの過去の行動研究 (Nakashima et al., 2019) から、生後 8 ヶ月ではすでに周辺抑制が獲得されていることがわかっており、今回の脳波の結果とは一致しない。一つの可能性として、脳波と行動によって計測しているものが違うということが、この差を生じさせていることが考えられる。実際にコントラスト感度の測定においても、脳波と選好注視法では発達時期がずれることが知られている (Peterzell et al., 1995; Pirchio et al., 1978)。もしこれが原因であれば、より高月齢の乳児の場合は脳波でも周辺抑制が現れる可能性はある。

さらに、成人においても、2 つの領域両方で周辺抑制が観察されなかった参加者がいたことを考慮すると、脳波で抑制が現れなかったことが、周辺抑制が獲得されていないことを単に示すわけではない可能性もある。特に乳児では、周辺抑制が獲得されていたとしてもまだ弱いと考えられるため、脳活動としては活動低下が強く現れない可能性が考えられる。いずれにせよ、まずは成人で、脳活動において周辺抑制がどのようにして現れるかを検討し、抑制の強さを正確に反映する指標を考えていく必要がある。

引用文献

- Allman, J., Miezin, F., and McGuinness, E. (1985). Direction- and velocity specific responses from beyond the classical receptive field in the middle temporal visual area (MT). *Perception* 14, 105–126.
- Betts, L.R., Taylor, C.P., Sekuler, A.B., and Bennett, P.J. (2005). Aging reduces center-surround antagonism in visual motion processing. *Neuron* 45, 361–366.
- Er, G., Pamir, Z., and Boyaci, H. (2020). Distinct patterns of surround modulation in V1 and hMT+. *Neuroimage* 220, 117084.
- Nakashima, Y., Yamaguchi, M.K., and Kanazawa, S. (2019). Development of center-surround suppression in infant motion processing. *Current Biology* 29, 3059–3064.

- Pirchio, M., Spinelli, D., Fiorentini, A., and Maffei, L. (1978). Infant contrast sensitivity evaluated by evoked potentials. *Brain Research 141*, 179–184.
- Peterzell, D.H., Werner, J.S., and Kaplan, P.S. (1995). Individual differences in contrast sensitivity functions: Longitudinal study of 4-, 6- and 8-month-old human infants. *Vision research 35*, 961–979.
- Sceniak, M.P., Ringach, D.L., Hawken, M.J., and Shapley, R. (1999). Contrast's effect on spatial summation by macaque V1 neurons. *Nature neuroscience 2*, 733–739.
- Schallmo, M.P., Kale, A.M., Millin, R., Flevaris, A.V., Brkanac, Z., Edden, R.A., Bernier, R.A., and Murray, S.O. (2018). Suppression and facilitation of human neural responses. *eLife 7*, e30334.
- Tadin, D., Lappin, J.S., Gilroy, L.A., and Blake, R. (2003). Perceptual consequences of centre-surround antagonism in visual motion processing. *Nature 424*, 312–315.
- Tadin, D., Park, W.J., Dieter, K.C., Melnick, M.D., Lappin, J.S., and Blake, R. (2019). Spatial suppression promotes rapid figure-ground segmentation of moving objects. *Nature communications 10*, 1–12.
- Tadin, D., Silvanto, J., Pascual-Leone, A., and Battelli, L. (2011). Improved motion perception and impaired spatial suppression following disruption of cortical area MT/V5. *Journal of Neuroscience 31*, 1279–1283.

