

博士論文

主観的時間知覚に関する  
多感覚処理メカニズムの研究

Mechanism of Cross-modal Processing  
for Subjective Time Perception

湯浅 健一

# 目次

第1章 序論.....	1
1.1 視聴覚情報の統合.....	1
1.2 時間知覚の脳内表象と神経メカニズム.....	7
1.3 時間知覚の感覚器依存的特性.....	16
1.4 知覚時間の歪み.....	18
第2章 研究1：時間変調刺激に対する時間知覚の感覚器依存的特性.....	20
2.1 実験1：聴覚刺激に対する時間知覚特性.....	21
2.1.1 方法.....	21
2.1.2 結果と考察.....	24
2.2 実験2：視覚刺激に対する時間知覚特性.....	29
2.2.1 方法.....	29
2.2.2 結果と考察.....	32
2.3 実験3：視聴覚刺激に対する時間知覚特性.....	34
2.3.1 方法.....	34
2.3.2 結果と考察.....	36
2.4 実験4：聴覚刺激を伴う視覚刺激に対する時間知覚特性.....	39

2.4.1	方法	39
2.4.2	結果と考察	42
2.5	研究1 総合考察	45
2.6	研究1 結論	53
第3章	研究2：間隔時間情報の多感覚統合神経機序の検討	55
3.1	実験5：脳波計を用いた知覚時間を反映した神経活動の計測	57
3.1.1	方法	58
3.1.2	結果	68
3.1.3	考察	88
3.2	研究2 結論	95
第4章	総合考察	96
4.1	感覚モダリティに依存した時間知覚特性	96
4.2	時間知覚モデル	101
4.3	時間情報の多感覚統合	107
4.4	結論	111
	引用文献	113
	謝辞	132

# 第1章 序論

## 1.1 視聴覚情報の統合

我々の日常的な知覚では、五感の情報が複合的に処理されている。物体認知ではその物体の視覚的な形状、及びその物体が発する音声、臭い、触れたときの手触りといった感覚が、その物体を特定する手掛かりとなる。会話においては発話時の口の動きを視覚的に認識することが、音声内容の理解を促進する。このことは電話での会話よりも、対面での会話の方が聞き取りやすいことに繋がる。実際にノイズを加え聞き取り難くした音声刺激に対し、同時呈示された視覚刺激が聞き取り精度を上昇させることが報告されている (Macleod & Summerfield, 1987; Sumby & Pollack, 1954)。また発話知覚の視聴覚統合に付随する錯覚現象としてマガーク効果が知られている (Eskelund, Macdonald, & Andersen, 2015; McGurk & Macdonald, 1976; Sams et al., 1991)。異なる音韻に対する発話音声と発話映像が同時に呈示されたとき、音声刺激とも映像刺激とも異なる音韻が知覚される。具体例として、McGurk and Macdonald (1976)は'ba'の音声刺激が'ga'の発話を行っている映像刺激と同時に呈示されると、'da'の視聴覚刺

激として知覚されることを示した。左右の耳に'ba'音と'ga'音を独立に呈示すると'da'の音に統合されて知覚されることから、マガーク効果は視聴覚間でも音韻の統合が生じる現象と考えられている (Warren, 2008)。同様に視聴覚間で一致しない刺激が引き起こす錯覚現象として、腹話術効果がある。名前に代表されるように、視覚刺激と聴覚刺激が異なる位置から呈示された場合、その位置ずれは知覚されず、統合された視聴覚刺激として知覚される (Alais & Burr, 2004; Bertelson & Radeau, 1981; Jack & Thurlow, 1973; Slutsky & Recanzone, 2001)。この錯覚現象はマガーク効果と異なり視聴覚の情報が等価でなく、視覚優位性を持つという特徴がある。腹話術効果が生じると、聴覚情報の音源定位が視覚情報によって補正され、視覚刺激に近い位置から音が聞こえたように錯覚される。一方で、視聴覚刺激が異なるタイミングで呈示された場合、視覚刺激が聴覚刺激と同じタイミングで知覚される現象が知られている (Aschersleben & Bertelson, 2003; Bertelson & Aschersleben, 2003; Burr, Banks, & Morrone, 2009; Fendrich & Corballis, 2001; Morein-Zamir, Soto-Faraco, & Kingstone, 2003; Repp & Penel, 2002; Spence & Squire, 2003; Vroomen, De Gelder, & Vroomen, 2004)。この現象は時間的腹話術効果と呼ばれ、腹話術効果と異なり聴覚優位性を示す。同様に聴覚刺激により視知覚が影響される現象としてダブルフラッシュ錯覚がある (Shams, Kamitani, & Shimojo, 2000, 2002; Shimojo & Shams, 2001)。1発のフラッシュ刺激と同時に2連続のビーブ音が呈示されると、フラッシュ刺激も2発呈示されたように錯覚される。逆

に 2 発のフラッシュ刺激と 1 発のビーブ音が呈示された場合、知覚されるフラッシュ数は 1 発となる (Shams & Kim, 2010; Shams, Ma, et al., 2005; Wozny, Beierholm, & Shams, 2008)。これらの視聴覚統合に関わる先行研究により、空間情報は視覚優位で処理され、時間情報は聴覚優位で処理されるという傾向が伺える。視覚はより高い空間解像度を、聴覚はより高い時間解像度を持つことが知られており、時空間情報が多感覚統合されて処理される際には、情報の信頼性がより高い感覚モダリティの影響を強く受けると考えられる (Ernst & Banks, 2002; Ernst & Bulthoff, 2004; Shimojo et al., 2001; Shimojo & Shams, 2001; Welch & Warren, 1980; Witten & Knudsen, 2005)。一方で、多感覚刺激が不明瞭な場合、腹話術効果、時間的腹話術効果で報告されているような感覚モダリティの優位性が崩れ、より明瞭な刺激が与えられた感覚情報の影響が大きくなる (Alais & Burr, 2004; Ernst & Banks, 2002; Wada, Kitagawa, & Noguchi, 2003)。このように、感覚モダリティ間での情報統合は、各感覚器の目的とする情報に対する信頼性の事前知識と、観察された刺激の SN 比などで表される信頼性を用いて、ベイズ推定的に処理されると考えられる (Andersen, 2015; Burr, 2012; Deneve & Pouget, 2004; Di Luca, Machulla, & Ernst, 2009; Ernst, 2006, 2012; Ernst & Banks, 2002; Ernst & Bulthoff, 2004; Kording et al., 2007; Rohde, Ernst, & Van Dam, 2015; Shams, 2012; Shams & Kim, 2010; Shams, Ma, et al., 2005; Van Dam, Parise, & Ernst, 2014; Wozny et al., 2008)。より単純化したモデルとして、

図 1.1 は感覚モダリティ毎の異なる推定値 $\hat{S}_V, \hat{S}_H$ の加重平均により、多感覚情報の推

定値 $\hat{s}_{VH}$ が最尤推定される模式図を表している (Ernst, 2012)。この例では視覚刺激の観測値の信頼性が高いため、多感覚推定値の尤度関数は視覚刺激の影響が高くなっている。この推定尤度に、知覚情報の取り得る値が事前確率として合わさり、実際の推定値が得られると考えられる。これらの感覚モダリティ間の情報は、観測値の尤度分布が大きく離れている場合、統合されずに独立の刺激として知覚される (Kording et al., 2007; Shams, Ma, et al., 2005; Wozny et al., 2008)。腹話術効果においては、視聴覚刺激の距離が一定以上離れると、独立の定位を持つ刺激として知覚される (Slutsky & Recanzone, 2001)。また視聴覚刺激の呈示タイミングが大幅にずれる場合、時間的腹話

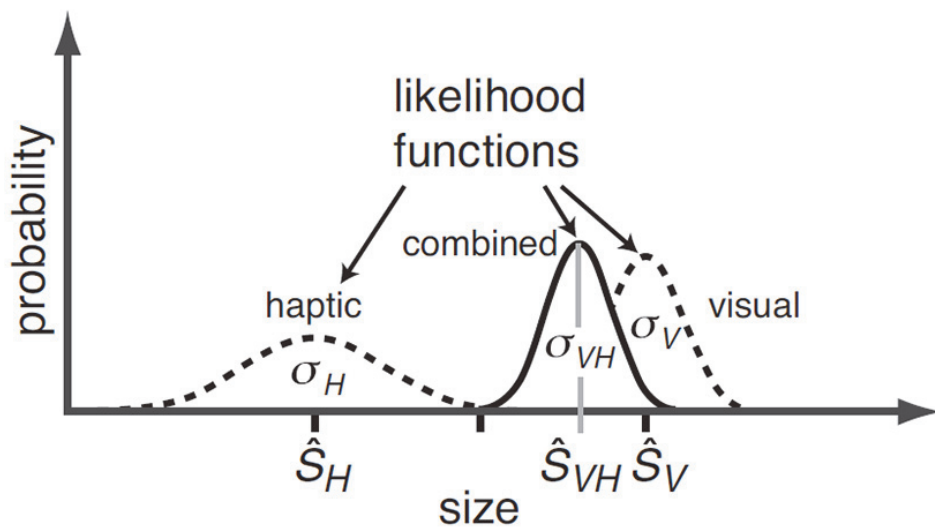


図 1.1 多感覚情報統合の模式図。Ernst (2012)より引用。各感覚モダリティにおける観測値の推定尤度関数 $\hat{s}_V, \hat{s}_H$ に基づいて、多感覚統合された推定値が尤度関数 $\hat{s}_{VH}$ として得られる。 $\hat{s}_V, \hat{s}_H$ の尤度分布は、単一モダリティでは異なる知覚を得る情報であることを示している。

術効果だけでなく腹話術効果も阻害されることが報告されている。刺激の意味情報も多感覚情報の統合処理に影響を与えることが知られており、同時入力される多感覚刺激が意味的に一致する場合と一致しない場合では、知覚される情報に異なる傾向が見られる。例えば女性の顔と男性の声の組合せなど、意味的に一致しない視聴覚刺激を用いた場合、視聴覚統合に伴う錯覚現象が阻害されることが報告されている (Morein-Zamir et al., 2003; Parise & Spence, 2008, 2009; Slutsky & Recanzone, 2001; Spence, 2007, 2011; Vatakis & Spence, 2007)。Shams, Ma, et al. (2005)は多感覚情報の統合、分離をモデルに組み込むため、感覚モダリティ間の同時確率をモデルに組み込み、モダリティ毎に異なる知覚の推定を可能とした (図 1.2b)。更に Kording et al. (2007)は多感覚情報の統合、分離を同時推定せず、階層的に推定するモデルを提案した (図 1.2c)。fMRI計測を用いた研究により、図 1.2c の階層構造に対応した神経活動構造が報告されており (Kayser & Shams, 2015; Rohe & Noppeney, 2015)、多感覚情報の統合は脳の複数の部位が階層的に関与することで実装されていると考えられる。

多感覚情報統合を考える際に、刺激の時空間特性について調べることは大きな手掛かりとなる。ここまで述べてきた腹話術効果、時間的腹話術効果はそれぞれ視覚優位、聴覚優位な特性で情報統合されることが示されている。刺激の時間特性には、時間的腹話術効果で扱われるタイミングの他に持続時間、間隔時間がある。定位情報やタイミング情報は各感覚器レベルで対応する神経活動が判明しており、知覚に



のぼるまでの神経メカニズムも多くの研究が為されている。一方で持続、間隔時間の知覚に明示的に対応するような神経活動は見つかっておらず、現在も複数の仮説に基づいて盛んに研究が行われている。

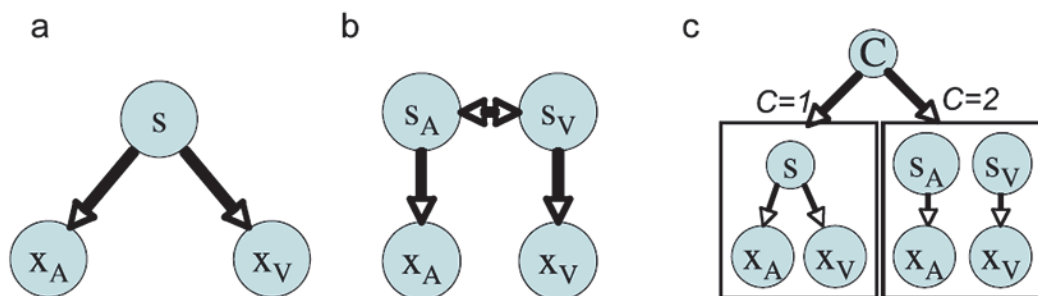


図 1.2 多感覚情報統合の3つのモデル。Shams and Kim (2010)より引用。(a) 古典的ベイズモデル。各感覚情報  $x$  を統合して信号源  $s$  が推定される。(b) Shams, Iwaki, Chawla, and Bhattacharya (2005); Shams, Ma, and Beierholm (2005)で提唱されたベイズ因果推定モデル。信号源  $s$  の推定に複数の感覚情報  $x$  が利用される場合と、独立に推定される場合を想定する。前者は多感覚情報の統合を、後者は分離を意味する。(c) Kording et al. (2007)で提唱された階層的ベイズ因果推定モデル。始めに感覚モダリティ間の因果関係  $C$  を推定し、次に推定された因果関係に基づいて信号源  $s$  が推定される。 $C=1$  は多感覚情報の統合を、 $C=2$  は分離を意味する。

## 1.2 時間知覚の脳内表象と神経メカニズム

我々はある出来事が生じたとき、その時間を直感的に推定することが可能である。特にミリ秒から数秒程度の時間の知覚は間隔時間知覚 (interval-timing perception) と呼ばれる。視覚情報の空間的構造が視覚経路でそのまま表現されるレチノトピーのような神経メカニズムは、間隔時間情報に対しては発見されていない。古典的には体内にペースメーカーの存在を仮定し、ペースメーカーの出力するパルスが蓄積されることで時間が表現されると考え、この体内時計に基づいて議論が進められてきた (Allman & Meck, 2012; Creelman, 1962; Treisman, 1963)。体内ペースメーカーに基づいたモデルは Scalar Timing Theory (STT)によって、より時間知覚課題における行動結果を反映したモデルへと拡張され、生理学的な神経メカニズムの説明が加えられた Striatal Beat Frequency (SBF)モデルが提唱された (Buhusi & Oprisan, 2013; Church, 2003; Gu, Van Rijn, & Meck, 2015; Matell & Meck, 2004; Merchant et al., 2013; Van Rijn, Gu, & Meck, 2014)。SBF は主に時間の符号化を行う神経メカニズムとして大脳基底核を提案しており、時間情報処理を専門に行う神経メカニズムの存在を仮定していることから、特化型モデル (dedicated model: Creelman (1962); Treisman (1963)) に分類される (Ivry & Schlerf, 2008; Matthews et al., 2014; Merchant et al., 2013) (図 1.3a)。近年、時間情報を専門的に処理する神経メカニズムは存在しないとする仮説が提案されるようになってきた (Burr & Morrone, 2006; Ivry & Schlerf, 2008; Mauk & Buonomano, 2004) (図 1.3b)。代表

的な仮説として State-Dependent Network (SDN) モデルでは、呈示刺激に対する神経発火が経時的に変化することに着目し、神経活動パターンそのものに時間情報が含まれていると考えた (Buonomano, Bramen, & Khodadadifar, 2009; Buonomano & Laje, 2010; Buonomano & Maass, 2009; Karmarkar & Buonomano, 2007; Mauk & Buonomano, 2004)。

この系統の仮説は特化型モデルに対して内因性モデル (intrinsic model: Mauk and Buonomano (2004)) と呼ばれる。より単純に、知覚時間と感覚皮質の神経活動量の間に関連があることに着目し、Eagleman and Pariyadath (2009)は感覚皮質の神経エネルギーの読み出しを行うことで時間の推定を行うとする、エネルギーモデル (energy model) を提唱した。特化型モデルでは説明の難しかった時間知覚の心理物理特性は、これらの内因性モデルにより解釈が可能となった。一方で、内因性モデルは神経応答特性を利用しているために、現状ではミリ秒の時間知覚に限定された仮説となっている。これらの状況から、内因性モデルと特化型モデルを組み合わせた統一モデル (unified model: Teki, Grube, and Griffiths (2011)) が提案されている (Allman et al., 2014; Matthews et al., 2014; Merchant et al., 2013; Merchant, Zarco, & Prado, 2008; Teki et al., 2011)。このモデルは各皮質レベルでの時間の符号化を想定し、その上で大脳基底核を中心とする核となるシステムを想定し、時間情報が処理されると考えた (図 1.3c)。次に各モデルの説明を載せる。

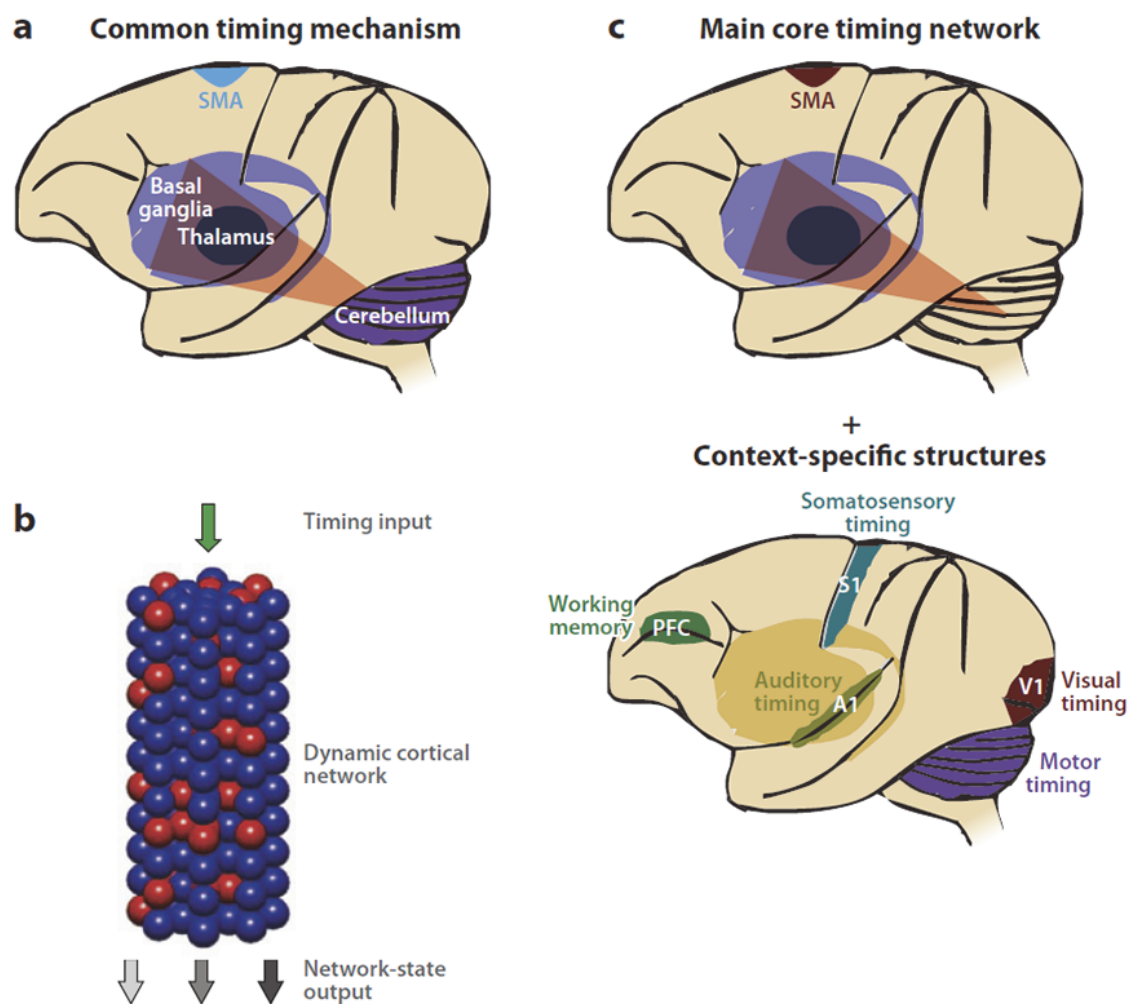


図 1.3 間隔時間知覚モデルの概略図。Merchant, Harrington, and Meck (2013)より引用。(a)特化型モデル。大脳基底核を中心とした神経ネットワークで時間情報が処理される。(b)内因性モデル。動的な皮質神経活動そのものから時間情報が読み出される。(c)統一モデル。核となる時間処理システムからの相互作用を受け、皮質でも時間情報が処理される。

### Scalar Timing Theory

時間知覚のメカニズムは古典的に体内ペースメーカを用いて説明される。このペースメーカは特定の動作周波数でパルスを出力しており、刺激呈示期間中のパルスを累積することで脳内に時間表象を作り出す (Allman & Meck, 2012; Creelman, 1962; Treisman, 1963)。二つの刺激の持続時間を比較する際にはこの累積されたパルス数を比較し、パルス数の多い刺激の方が長かったと推察される。時間知覚課題はウェーバ

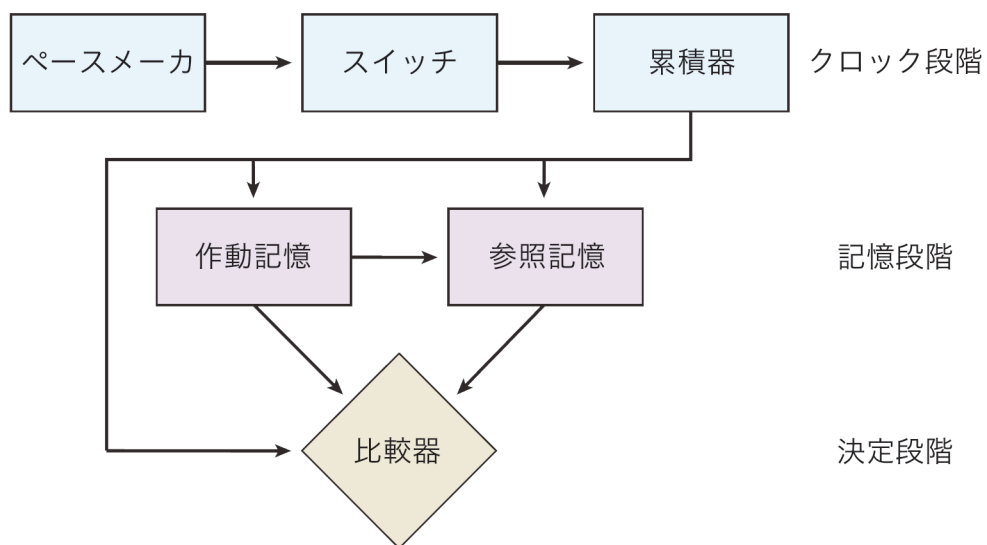


図 1.4 STT における情報処理モデル。Allman, Teki, Griffiths, and Meck (2014)より改変。時間情報は三段階で処理されると考えられる。クロック段階では体内時計を想定し、ペースメーカによって出力されたパルスを累積器でカウントすることで符号化される。符号化された時間表象は記憶段階で作動記憶に貯蔵され、決定段階で参照記憶の時間基準と比較される。

一の法則に従うことが報告されており、課題対象となる時間が長くなるほど知覚のばらつきが大きくなる。STT では図 1.4 に示した情報処理モデルに従って三段階で時間情報が処理されることで、このスカラー性が生じると考える (Allman & Meck, 2012; Buhusi & Meck, 2005; Gibbon, Church, & Meck, 1984; Gu et al., 2015; Harrington, Castillo, Fong, & Reed, 2011; Merchant et al., 2013; Penney, Gibbon, & Meck, 2000; Shi, Church, & Meck, 2013; Van Rijn et al., 2014)。情報処理モデルでは時間知覚における判断が生じるまでの流れがモデル化され、刺激の時間情報が体内時計システムによって符号化される「クロック段階」、符号化された時間情報が記憶として保持される「記憶段階」、異なる参照情報との比較を行う「決定段階」の三段階に分けて考えられる。

### **Striatal Beat Frequency**

このような体内ペースメーカを用いた仮説は概念的なモデルと言える。神経生理との整合性を考える試みにおいて、皮質神経律動の集団的振る舞いがペースメーカのパルスとして機能するという仮説が提案された。SBF モデルでは皮質—線条体ネットワークが時間情報処理に寄与していると考え、皮質神経の振動子としての振る舞いを線条体ニューロンが読み出すことで時間情報が符号化されると説明した (Buhusi & Oprisan, 2013; Gu et al., 2015; Matell & Meck, 2004; Merchant et al., 2013; Van Rijn et al., 2014)。異なる律動周波数の皮質振動子ニューロンの位相が刺激入力に対して同期し

た場合、刺激終了時に線条体ニューロンに投射される振動子ニューロンの位相パターンは、刺激呈示時間と対応付けることができる。振動子ニューロンの律動周波数はアルファ帯域でのモデル化が提案されている一方で(Hashimoto & Yotsumoto, 2015; Matell & Meck, 2004; Oprisan & Buhusi, 2013; Oprisan, Dix, & Buhusi, 2014)、シータ帯域の振動子ニューロンを仮定すると、作動記憶に関連した海馬シータ律動等との対応付けを考えることができる。SBFm モデルではガンマ帯域の異なる周波数で動作する興奮性入力と抑制性入力を考え、その結果として生じるシータ帯域で律動する神経活動が作動記憶における情報の貯蔵を行い、シータ帯域で律動する神経集団の活動パターンによって時間情報が符号化されると説明している (Gu et al., 2015; Van Rijn et al., 2014)。このモデルにより、シータ帯域の神経活動を共通の特性として、時間情報のクロック段階と記憶段階が一つの神経メカニズムとして説明された。

### State-Dependent Network

次に内因性モデルとして SDN モデルの説明を加える。ある刺激が与えられたときの神経集団の発火パターンは経時的に変化する。一度発火した神経細胞は過分極を起こし不応期に入る。また抑制性後シナプス電位 (inhibitory postsynaptic potential: IPSP) や NMDA 受容体には数 100ms に渡って状態が変移する遅い神経活動が発見されており、短期的な神経結合の可塑性を生じる。よって課題刺激が呈示される直前の

環境によって神経の発火パターンは変化することが予測できる。SDN ではこのような神経状態の変化を元に、刺激応答の神経活動から時間情報を読み出すことができると考える (Buonomano et al., 2009; Buonomano & Laje, 2010; Buonomano & Maass, 2009; Ivry & Schlerf, 2008; Karmarkar & Buonomano, 2007)。特に間隔時間刺激に対しては神経状態が経時的な変化を起こす。この時の神経集団の発火パターンを主成分分析し、高次元の特徴空間に投射することで、経時的な状態の変遷を表現した神経軌跡を描くことができる。この軌跡パターンを解析することで時間情報が読み出せると考えられている。実際に神経集団の振る舞いから高次元空間の神経軌跡を作成し、その線形結合によって出力値を計算すると、刺激の持続時間に応じた出力値の変化が予想されている。また同じ呈示刺激に対する出力値を元に、刺激呈示時の環境変化を識別することが可能となっている。一方でこれらの神経状態変化は長くて数 100ms しか持続せず、数秒単位の時間知覚を説明することはできない。

## エネルギーモデル

エネルギーモデルでは神経状態の複雑な状態変化は考えず、神経活動のエネルギーを読み出すことで時間の推定が可能であると考え (Eagleman, 2008; Eagleman & Pariyadath, 2009; Pariyadath & Eagleman, 2007, 2008)。知覚時間は刺激強度に応じて相対的に変化することが知られており、例として輝度の高い刺激、サイズの大きい刺激、



音量の大きい刺激に対して知覚時間が延長することが知られている。これらの刺激はいずれも神経活動を増大させることが知られている。また強い神経活動（Miss-Match Negativity: MMN）を誘発するオドボール刺激に対して知覚時間が延長する一方、繰り返し刺激に対しては知覚時間が縮小することが報告されており、神経活動の繰り返し抑制と対応していると考えられる。一方でエネルギーモデルも 500ms 程度の持続時間しか説明できず、数秒単位の時間知覚は説明できない。

### 統一モデル

これらの内因性モデルの優位性と問題点を踏まえて、知覚時間に応じて階層的な時間処理メカニズムが働いているとする統一モデルが提唱されている（Allman et al., 2014; Matthews et al., 2014; Merchant et al., 2013; Merchant et al., 2008; Teki et al., 2011）。時間知覚メカニズムが目的とする時間帯に応じて変化することは従来示唆されており、Buhusi and Meck (2005)は数ミリ秒を扱うミリ秒時間、数百ミリ秒～数分の帯域を扱う間隔時間、1日単位の知覚を行う概日時間の三段階を定義した。特に時間知覚の研究で着目されるのは間隔時間であるが、その中でも数百ミリ秒と数秒では時間知覚メカニズムが異なることが示唆されている。図 1.5 は課題時間が変わると脳機能計測で報告される脳領域も異なることを示している。特にミリ秒の知覚では補足運動野や小脳が報告され、数秒の知覚では前頭や頭頂が多く報告されることから、彼等はそれ

ぞれ自動的な処理システムと認知的な処理システムが働いていると考えた (Lewis & Miall, 2003, 2006)。行動実験でもしばしば 1 秒付近の時間を前後に、知覚時間特性が変化することが報告されている (Cordes & Meck, 2014; Gu et al., 2015; Hayashi, Kantele, Walsh, Carlson, & Kanai, 2014; Mauk & Buonomano, 2004; Morillon, Kell, & Giraud, 2009)。これらの先行研究は統一モデルの階層的構造を支持する一方、統一モデルに従えばミリ秒は皮質で、数秒を超えると基底核周辺のネットワークで時間情報が処理されることが予測されるため、一致した理論とすることはできない。

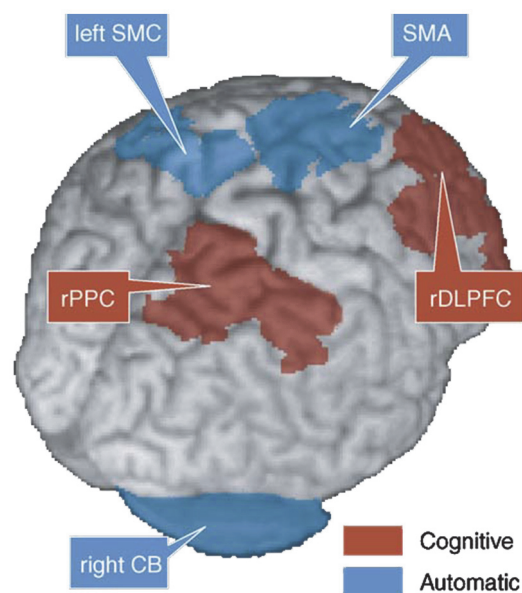


図 1.5 課題時間に対する関連脳領域の対応の変化。Lewis and Miall (2006)より改変。赤領域が秒単位の課題刺激で報告される脳領域を、青領域がミリ秒単位の課題刺激で報告される脳領域を表す。秒単位では認知的なメカニズム、ミリ秒単位では自動的なメカニズムが示唆されている。

## 1.3 時間知覚の感覚器依存的特性

これらのモデルを踏まえて、時間知覚の多感覚処理メカニズムについて考える。タイミングの知覚に関して前述したように、時間情報の多感覚統合においては、聴覚モダリティの優位性が示されている。間隔時間知覚においても同様の性質が報告されており、異なる長さの視覚刺激と聴覚刺激に対しては、知覚時間は聴覚刺激の寄与が大きくなることが報告されている (Burr et al., 2009; Fendrich & Corballis, 2001; Grahn, Henry, & McAuley, 2011; Kanai, Sheth, Verstraten, & Shimojo, 2007; Repp & Penel, 2002; Van Driel, Knapen, Van Es, & Cohen, 2014; Wada et al., 2003; Walker & Scott, 1981)。このような性質の相違は、視覚モダリティが高い空間解像度を持つのにに対し、聴覚モダリティは高い時間解像度を持つことに起因すると考えられている (Shimojo et al., 2001; Shimojo & Shams, 2001; Welch & Warren, 1980)。時間情報に対する視聴覚皮質の寄与が異なることは、脳神経の活動においても報告されている。transcranial magnetic stimulation (TMS)を使用した研究では、聴覚皮質への刺激が視覚刺激に対する時間知覚に影響するのに対し、視覚皮質への刺激は聴覚刺激に対する時間知覚に影響を与えないことが報告されている (Kanai, Lloyd, Buetti, & Walsh, 2011)。また視覚、聴覚間で同じ長さの刺激を比較した場合には、聴覚刺激は視覚刺激よりも長く知覚されることが知られている (Droit-Volet, Meck, & Penney, 2007; Droit-Volet, Tourret, & Wearden, 2004; Harrington et al., 2011; Lustig & Meck, 2011; Merchant et al., 2013; Penney, Brown, &

Wong, 2014; Penney et al., 2000; Ulrich, Nitschke, & Rammsayer, 2006; Walker & Scott, 1981; Wearden, Edwards, Fakhri, & Percival, 1998)。このように感覚モダリティ間で刺激持続時間を異なって知覚することから、一定時間に累積するパルス数が異なっていることが示唆され、モダリティ毎に異なるペースメーカーが存在すると考えられる。特に聴覚モダリティは高い時間分解能を持ち、刺激持続時間がより長く知覚されることから、聴覚ペースメーカーは視覚ペースメーカーよりも高い基礎周波数を持つと考えられる (Droit-Volet et al., 2007; Penney et al., 2000; Van Wassenhove et al., 2008; Wearden et al., 1998; Wearden, Todd, & Jones, 2006)。

## 1.4 知覚時間の歪み

視聴覚間の比較に限らず、物理時間と知覚時間が異なる現象は他にも多く報告されており、知覚時間歪みと呼ばれている。エネルギーモデルの項目で例示した刺激強度による知覚時間変化の他に、動く刺激、拡大する刺激などでも知覚時間が拡大することが知られている。また点滅するフリッカ刺激に対しては、その呈示時間を過大推定する傾向が知られている (Binetti, Lecce, & Doricchi, 2012; Droit-Volet & Wearden, 2002; Herbst, Chaumon, Penney, & Busch, 2014; Herbst, Javadi, Van Der Meer, & Busch, 2013; Johnston, Arnold, & Nishida, 2006; Kanai, Paffen, Hogendoorn, & Verstraten, 2006; Merchant et al., 2013; Ono & Kitazawa, 2011; Ortega & Lopez, 2008; Treisman & Brogan, 1992; Van Wassenhove et al., 2008)。他に聴覚フラッタ刺激 (Burle & Casini, 2001; Droit-Volet, 2010; Jones, Allely, & Wearden, 2011; Ono & Kitazawa, 2010; Pentonvoak, Edwards, Percival, & Wearden, 1996; Repp, Hove, & Mendlowitz, 2013; Treisman, Faulkner, Naish, & Brogan, 1990; Wearden, Philpott, & Win, 1999; Wearden et al., 2009)、触覚振動刺激 (Park, Schlag-Rey, & Schlag, 2003; Yarrow & Rothwell, 2003) でも時間知覚が歪むことが知られている。これらの知覚時間歪みは、呈示刺激の変調周波数によりペースメーカーの動作周波数が引き込まれ変化したためと解釈される (Binetti et al., 2012; Hashimoto & Yotsumoto, 2015; B. Herrmann, Henry, Grigutsch, & Obleser, 2013; Matell & Meck, 2004; Ono & Kitazawa, 2010, 2011; Pentonvoak et al., 1996; Repp et al., 2013)。この理論に基づくと、

外部刺激の影響でペースメーカーが加速したときには知覚時間が延長する一方で、ペースメーカーが減速したときには知覚時間が縮小することが予想される。

体内ペースメーカーは SBF モデルにおいて皮質の振動子ニューロンで説明され、時間変調する刺激による時間歪みは、刺激の持つ時間周波数が振動子ニューロンを引き込み、律動周波数を変化させることで説明される (Hashimoto & Yotsumoto, 2015)。しかしこれまでの研究ではペースメーカーの振動周波数を反映したような神経活動を報告したものはない。時間知覚メカニズムも上述のように複数のモデルが提案されており、時間情報の処理過程は未解明な部分が多い。本研究では視覚、聴覚のモダリティ間での時間知覚特性の違いに着目し、時間情報の多感覚統合メカニズムを検討することで、時間知覚の情報処理メカニズムを解明することを目的とした。特に視聴覚モダリティ間で時間知覚特性が異なり、ペースメーカーの動作周波数が異なることが示唆されていることから、時間変調刺激が及ぼす時間歪みの効果もモダリティ間で異なることが予測された。そこで時間変調刺激が及ぼす知覚時間への影響をモダリティ間で比較、検討した。また予測された視聴覚間での知覚時間特性の相違を利用し、時間情報がモダリティ間で統合されるメカニズムの検討を行った。

## 第2章 研究 1：時間変調刺激に対する 時間知覚の感覚器依存的特性

前述のように、モダリティ間では時間知覚特性が異なり、その処理メカニズムも異なることが予想された。そこで研究 1 では、時間歪みを利用したモダリティ間の時間知覚特性の相違を検証することを目的とした。

統一モデルが想定するように、間隔時間知覚には異なる 2 つのシステムが存在し、ミリ秒の時間知覚と数秒の時間知覚では異なる神経メカニズムが関与していることが示唆されている (Buhusi & Meck, 2005; Cordes & Meck, 2014; Gu et al., 2015; Hayashi et al., 2014; Koch, Oliveri, & Caltagirone, 2009; Lewis & Miall, 2003, 2006; Pouthas et al., 2005; Schwartze, Rothermich, & Kotz, 2012; Wiener, Turkeltaub, & Coslett, 2010)。このときミリ秒の時間はより自動的なシステムで処理され、数秒の時間はより認知的な処理が行われると考えられている (Lewis & Miall, 2003, 2006)。これは統一モデルにおける、皮質での感覚器依存的な処理と、大脳基底核における時間知覚特化的な処理に対応すると考えられる (Matthews et al., 2014; Merchant et al., 2013; Merchant et al., 2008;

Teki et al., 2011)。よって2つのシステムのモダリティ依存的な特性は異なることが予想される。

そこで研究1では、1sと3sの異なる刺激時間に対し、10.9 Hzのフリッカ、フラッタ刺激を利用し、時間変調する刺激が引き起こす時間知覚歪みの比較を行った。

## 2.1 実験1：聴覚刺激に対する時間知覚特性

実験1では聴覚モダリティに関して、トーン音とフラッタ刺激に対する知覚時間を評価した。

### 2.1.1 方法

#### 被験者

健常な9名の被験者（男性4名、平均20.4歳、18—27歳）を対象に実験1の課題を行った。全ての被験者は正常な聴力を有し、正常な視力または矯正視力を有していた。被験者は実験目的を知らされず、インフォームドコンセントを受けた上で実験に参加した。実験は東京大学の倫理規定に基づいて行われた。



## 装置

聴覚刺激は Audio Stream Input Output (ASIO) に対応した USB DAC (DS-DAC-10, KORG INC.) と研究用エアチューブイヤホン (ER-2, Etymotic Research) を使用して呈示された。課題指示及び固視点は VIEWPixx/3D lite monitor (23.6inch, 1920 × 1080, VPixx Technologies) で 120 Hz のリフレッシュレートで呈示された。課題刺激の呈示及び被験者応答の記録はワークステーション (Windows 7 Professional 64bit) で行われた。被験者は防音された暗室の中で顔面をあご台でモニタから 57.3cm の距離に固定され、課題応答はワークステーションに接続されたキーボードで行われた。

## 刺激・手続き

呈示刺激の概要を図 2.1 に示した。課題刺激は聴覚刺激のみで構成され、各試行において標準刺激と比較刺激が経時的に呈示された。標準刺激は常に連続刺激として呈示され、比較刺激としては連続刺激と断続刺激がランダムに呈示された。実験 1 では連続刺激として 1,000 Hz のトーン音 (80 dB) を使用し、断続刺激としては 10.9 Hz フラッタ (1,000 Hz, 80 dB) を使用した。フラッタは 1 周期当たり 16.7 ms のトーン音と 75.0 ms の無音により構成され、トーン音部分の立ち上がり、立ち下がり時間は 1ms とした。聴覚刺激は MATLAB (Mathworks, R2013b) と Psychtoolbox (Brainard, 1997; Kleiner, Brainard, & Pelli, 2007; Pelli, 1997) を使用し、サンプリング周波数 44.1 k

Hz、量子化ビット数 16 bit で作成した。刺激音量は騒音計 (WS1361, Wensn) を使用して校正した。断続刺激のフラッタは、出力されるクリック音の音量が連続刺激のトーン音と同じになるように調整した。標準刺激と比較刺激はランダムな順序で呈示され、試行間で順序のカウンターバランスを行った。

標準刺激の呈示時間は 3s か 1s に固定し、比較刺激の呈示時間は 0%,  $\pm 10%$ ,  $\pm 20%$ ,  $\pm 30%$  の 7 段階で変動した。刺激間間隔 (Interstimulus Interval: ISI) は 640–960 ms の間で変動し、この間、聴覚刺激の呈示は行わなかった。白十字の固視点は各試行の間、常に呈示されていた。被験者は聴覚刺激に注意を向け、実験中カウンティングの類は行わないように指示された。また課題中は固視点を注視するように指示された。

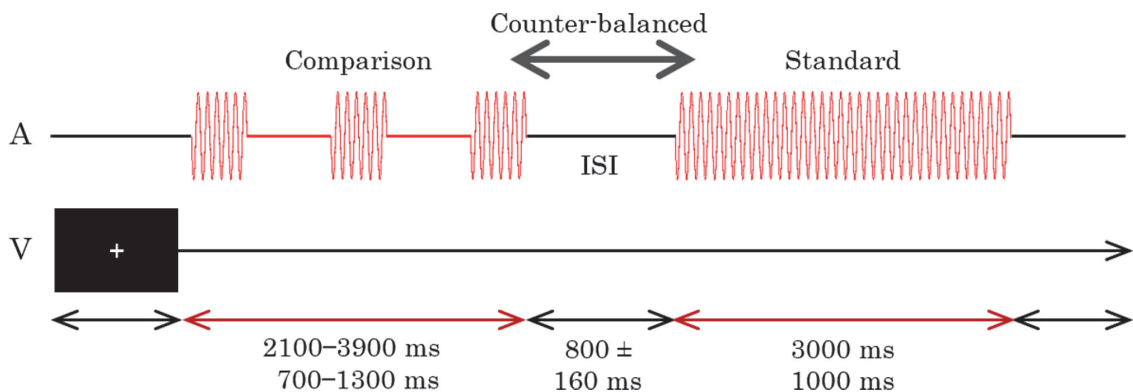


図 2.1 実験1のタイムコース。聴覚刺激 (A) のみが課題関連刺激として呈示され、視覚 (V) には固視点が呈示され続けた。比較刺激は半分の試行ではトーン音が、残りの半分の試行ではフラッタが呈示された。比較刺激の呈示時間及び刺激間間隔 (ISI) は試行毎にランダムに変動させた。

被験者は二肢強制選択の識別課題を課され、毎試行継時呈示された2つの刺激の持続時間を比較し、後に呈示された刺激が先に呈示された刺激よりも長いか短い、キーボードで回答を行った。回答に制限時間は設けなかった。実験は標準刺激呈示時間(3s, 1s)で分けて行い、比較刺激呈示時間7段階 × 比較刺激2種類の14条件がランダムな順序で40回繰り返された。被験者は4日に渡って合計1,120試行を完遂した。実験完遂後には被験者にカウンティングを行わなかったことの確認を行い、実験中の眠気に関する内省報告を求めた。

実験結果の解析では、標準刺激に対する比較刺激の知覚時間変化を連続刺激、断続刺激の双方に対して求め、対応のあるt検定により断続刺激が時間知覚に及ぼす効果を検証した。また3sと1sの刺激呈示時間条件間では、断続刺激による時間歪み量に対し対応のあるt検定を行い、異なる刺激呈示時間に対して断続刺激は異なる時間歪みを生じるか否かを検証した。

### 2.1.2 結果と考察

比較刺激の各呈示時間長に対して、標準刺激よりも長く知覚された確率を図2.2A, 図2.2Bに示した。各データ点は被験者間平均を取り、ロジスティック関数に従って心理測定関数のフィッティングを行った。3sの標準刺激に対する実験では、トーン音を比較刺激として呈示した試行とフラッタを呈示した試行間で、プロットが重な

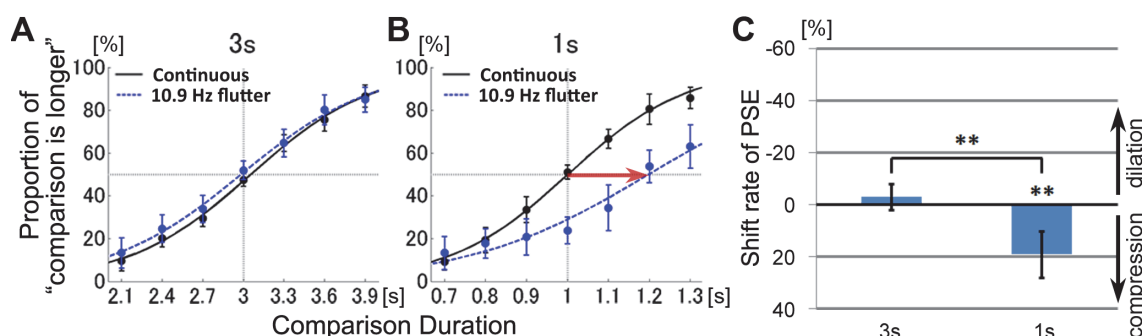


図 2.2 実験1におけるフラッタ刺激が間隔時間知覚に与えた影響。心理測定関数は比較刺激が標準刺激よりも長く知覚された確率の被験者平均を示し、黒実線が連続刺激を、青点線がフラッタ刺激を比較刺激として呈示した際の結果を表す。標準刺激が3sの実験条件に対する結果(A)と、標準刺激が1sの実験条件に対する結果(B)を並べて示した。赤矢印は有意な主観的等価点(PSE)の変化を表す。(C)比較刺激をフラッタ刺激とした際のPSE変化率の被験者平均。エラーバーは95%信頼区間を表す。

っていた(図 2.2A)。一方1sの標準刺激に対する実験では、フラッタを比較刺激として呈示した試行で心理測定関数が右に移動し、比較刺激が短く知覚される傾向が示された(図 2.2B)。

知覚時間歪みの大きさを、心理測定関数が50%を示す時の比較刺激の呈示時間を主観的等価点(Point of Subjective Equality: PSE)とし、PSEの変化量で定義する。比較刺激がトーン音の時、理論的に知覚時間歪みは生じないため、PSEが異なる値を示した条件では知覚時間歪みが生じたと考えられる。異なる標準刺激呈示時間に対する

る知覚時間歪みを比較評価するため、PSE 変化量を標準時間で割って正規化した PSE 変化率を導入した。負の変化率は標準刺激と同じ時間呈示された比較刺激をより長く知覚したことを意味し、時間延長が生じたと言える。正の変化率は標準刺激と同じ時間呈示された比較刺激をより短く知覚したことを意味し、時間縮小が生じたと言える。被験者平均した PSE の変化率は 3s の標準時間に対して  $-2.98\% \pm 6.54\%$  (SD)、1s の標準時間に対して  $19.20\% \pm 11.68\%$  (SD)であった (図 2.2C)。図より、PSE 変化率は 1s の標準時間に対して有意に大きく ( $t(8) = 4.93, p = 0.001, d = 1.64$ )、3s の標準時間に対して有意差は観察されなかった ( $t(8) = 1.39, p = 0.20, d = 0.46$ )。また 3s と 1s の標準時間に対する PSE 変化率は有意に異なることが示された ( $t(8) = 6.00, p < 0.001$ )。これらの結果により、聴覚フラッタは 1s 程度の呈示時間では知覚時間を縮小すること、3s の呈示時間ではそのような時間縮小は生じないことが示された。

先行研究で示唆されているように (Burle & Casini, 2001; Droit-Volet, 2010; Ono & Kitazawa, 2010; Pentonvoak et al., 1996; Repp et al., 2013; Treisman et al., 1990; Wearden et al., 1999; Wearden et al., 2009)、本研究でも聴覚フラッタは知覚時間を延長すると考えられた。しかし実験1の結果はこの予測に反し、1s のフラッタに対し時間縮小が観察された。先行研究との相違が生じた原因について考察すると、まず多くの先行研究では本研究のようにフラッタ刺激そのものの知覚時間を調べる方略を取らずに、時間知覚課題を行う目標刺激とフラッタ刺激が別の刺激として呈示されている

ことが挙げられる。典型的には試行の始めにフラッタ刺激が3—5s程度呈示され、続けて目標刺激が呈示される。この様な目標に先行するフラッタの効果としては、目標刺激時間がミリ秒程度の時も (Ono & Kitazawa, 2010; Pentonvoak et al., 1996; Wearden et al., 1999; Wearden et al., 2009)、数秒程度の時も (Droit-Volet, 2010; Pentonvoak et al., 1996; Wearden et al., 2009)、延長して知覚されることが報告されている。一方でフラッタ刺激が目標刺激の後に呈示されたとき、ミリ秒の目標刺激が縮小知覚されることが報告されている (Ono & Kitazawa, 2010)。またいくつかの先行研究では本研究と同様にフラッタ刺激そのものを目標刺激として、時間延長を報告している (Burle & Casini, 2001; Ono & Kitazawa, 2010; Treisman et al., 1990)。これらの先行研究と、時間縮小が観察された本研究との結果の相違は、実験手順と実験課題に起因すると考えられる (Gil & Droit-Volet, 2011; Grondin, 2010; Matthews, 2011; Matthews & Meck, 2014)。Treisman et al. (1990)では言語的推定課題を採用し、被験者はキーボードを使用し推定した知覚時間を直接回答した。Burle and Casini (2001)では再現課題を採用し、被験者は目標刺激の知覚後に同じ時間だけキーを押すことで、知覚時間を報告した。これらの課題では、識別課題で行われるような刺激間の長さ比較は行われない。更に Treisman et al. (1990)では聴覚刺激に連動してアスタリスクが、Burle and Casini (2001)では再現課題のキー押しに連動して青色 LED が、視覚刺激として呈示されていた。これらの視覚刺激に対する指示は特に報告されていないため、視覚的手掛かりを一切与えていない本研究

と結果が異なる要因として、視覚刺激の存在が時間知覚に影響を及ぼした可能性が考えられる。Ono and Kitazawa (2010)は識別課題を採用し、被験者は継時呈示された1s程度の2つの聴覚刺激に対しどちらがより長く知覚されたか回答した。この実験課題は本質的に本実験課題と同じと言える。しかし彼等の実験では対照条件としてトーン音を採用せず、5 Hz と 25 Hz のフラッタで比較を行い、25 Hz フラッタに対して知覚時間が延長すると結論付けていた。フラッタ周波数の違いが知覚時間に与える影響は一概に論じることはできず、本研究結果と直接比較することはできない。

実験1では1sの標準刺激に対して時間歪みが生じたのに対し、3sの標準刺激に対して時間歪みは観察されなかった。これは課題時間によって異なる時間知覚メカニズムが働いていることを示唆し、1s前後を境界としてミリ秒と数秒の間隔時間知覚では異なるメカニズムが存在するとする説を支持する結果である。次に実験2では視覚刺激を用いて同様の実験を行うこととした。

## 2.2 実験2：視覚刺激に対する時間知覚特性

実験2では聴覚に代わって視覚モダリティに関して、白色ガウシアン刺激とフリッカ刺激に対する知覚時間を評価した。

### 2.2.1 方法

#### 被験者

健常な10名の被験者（男性5名、平均20.2歳、18—27歳）を対象に実験2の課題を行った。内2名は実験1にも参加していた。全ての被験者は正常な視力または矯正視力を有していた。被験者は実験目的を知らされず、インフォームドコンセントを受けた上で実験に参加した。実験は東京大学の倫理規定に基づいて行われた。

#### 装置

全ての視覚刺激はVIEWPixx/3D lite monitorで120 Hzのリフレッシュレートで呈示された。実験2では被験者はイヤホンの装着は行わなかった。その他の実験機材は実験1と同じ環境で行われた。



### 刺激・手続き

呈示刺激の概要を図 2.4 に示した。実験 2 では聴覚刺激に代わり白色ガウシアン刺激をモニタ上に呈示し、それ以外は実験 1 と同様の手続きで実験を行った。標準刺激は連続刺激としてガウシアンプロブ ( $SD = 1.45^\circ, 50.3 \text{ cd/m}^2$ ) を呈示し、比較刺激はガウシアンプロブの連続刺激と断続刺激としての 10.9 Hz フリッカをランダムに呈示した。フリッカは 1 周期当たり、白色ガウシアンプロブ ( $SD = 1.45^\circ, 50.3 \text{ cd/m}^2$ ) を 2 フレーム (16.7 ms) とブランクを 9 フレーム (75.0 ms) で構成された。視覚刺激は MATLAB と Psychtoolbox で作成し、刺激輝度は輝度計 (ColorCal MKII, Cambridge Research Systems) を使用して較正した。

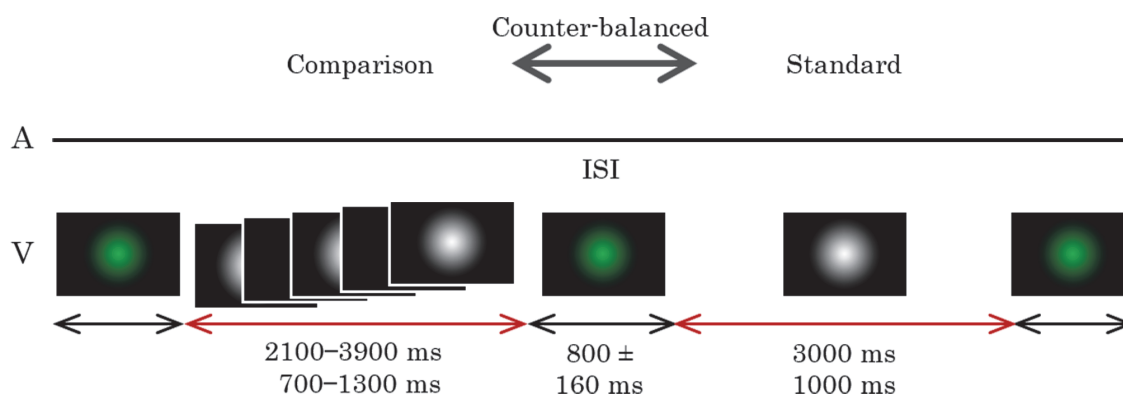


図 2.3 実験 2 のタイムコース。視覚刺激 (V) のみが課題関連刺激として呈示され、聴覚刺激 (A) は一切呈示されなかった。比較刺激は半分の試行では白色ガウシアンプロブが、残りの半分の試行ではフリッカが呈示された。比較刺激の呈示時間及び ISI は試行毎にランダムに変動させた。

標準刺激の呈示時間は 3s か 1s に固定し、比較刺激の呈示時間は 0%,  $\pm 10\%$ ,  $\pm 20\%$ ,  $\pm 30\%$  の 7 段階で変動した。ISI は 640–960 ms の間で変動し、ISI 及び課題刺激呈示前後では緑色ガウシアンプロブ ( $SD = 1.45^\circ$ ) を呈示した。緑色ガウシアンプロブは被験者毎に知覚輝度が白色ガウシアンプロブと等しくなるように調整した。

被験者は視覚刺激に注意を向け、実験中カウンティングの類は行わないように指示された。被験者は二肢強制選択の識別課題を課され、毎試行継時呈示された 2 つの刺激の持続時間を比較し、後に呈示された刺激が先に呈示された刺激よりも長いのか短いのか、キーボードで回答を行った。回答に制限時間は設けなかった。実験は標準刺激呈示時間 (3s, 1s) で分けて行い、比較刺激呈示時間 7 段階  $\times$  比較刺激 2 種類の 14 条件がランダムな順序で 40 回繰り返された。被験者は 4 日に渡って合計 1,120 試行を完遂した。実験完遂後には被験者にカウンティングを行わなかったことの確認を行い、実験中の眠気に関する内省報告を求めた。

実験結果の解析では、標準刺激に対する比較刺激の知覚時間変化を連続刺激、断続刺激の双方に対して対応のある t 検定を行った。また 3s と 1s の刺激呈示時間条件間では、断続刺激による時間歪み量に対し対応のある t 検定を行った。

### 2.2.2 結果と考察

比較刺激として連続刺激が提示された条件で、比較刺激の呈示時間が標準刺激より $\pm 30\%$ 変化している点においても回答がチャンスレベルを超えていなかった被験者1名を解析から除外した。

比較刺激の各呈示時間長に対して、標準刺激よりも長く知覚された確率を図 2.4A, 図 2.4B に示した。各データ点は被験者間平均を取り、ロジスティック関数に従って心理測定関数のフィッティングを行った。3s と 1s の双方の標準刺激に対して、比較刺激にフリッカ刺激を呈示した試行の心理測定関数は、ガウシアン刺激を呈示した試行と比較して左に移動していた (図 2.4A, B)。これらの結果はフリッカ刺激の持続時間は、3s と 1s のどちらの呈示時間に対しても、フリッカしていない刺激の持続時間よりも延長して知覚されることを示している。フリッカ刺激に対する知覚時間は過大推定されることが先行研究で報告されており (Droit-Volet & Wearden, 2002; Herbst et al., 2014; Herbst et al., 2013; Johnston et al., 2006; Kanai et al., 2006; Ortega & Lopez, 2008; Treisman & Brogan, 1992)、一貫した実験結果となった。被験者平均した PSE の変化率は 3s の標準時間に対して  $-17.27\% \pm 11.16\%$  (SD)、1s の標準時間に対して  $-25.15\% \pm 29.83\%$  (SD) であった (図 2.4C)。1s の標準時間に対する PSE 変化率の標準偏差が大きくなっているのは外れ値が 1 つ出たためである。PSE 変化率は 3s の標準時間に対して有意に 0 よりも小さく ( $t(8) = 4.95, p = 0.001, d = 1.55$ )、1s の標準時間

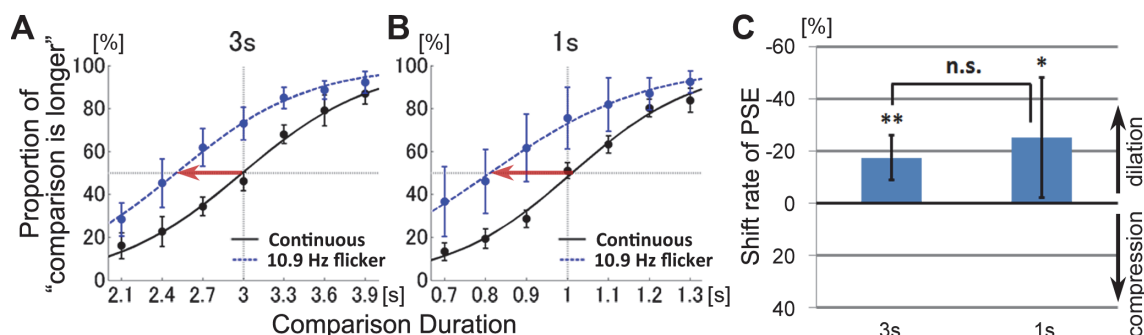


図 2.4 実験2におけるフリッカ刺激が間隔時間知覚に与えた影響。心理測定関数は比較刺激が標準刺激よりも長く知覚された確率の被験者平均を示し、黒実線が連続刺激を、青点線がフリッカ刺激を比較刺激として呈示した際の結果を表す。3sの標準刺激に対する実験結果 (A) と、1sの標準刺激に対する実験結果 (B) を並べて示した。赤矢印は有意な PSE の変化を表す。(C) 比較刺激をフリッカ刺激とした際の PSE 変化率の被験者平均。エラーバーは 95%信頼区間を表す。

に対しても同様に有意差が観察された ( $t(8) = 2.60, p = 0.04, d = 0.84$ )。3s と 1s の標準時間に対する PSE 変化率の間には差は見られなかった ( $t(8) = 1.24, p = 0.26$ )。

負の PSE 変化は視覚フリッカ刺激が知覚時間を延長したことを意味する。実験 1 と異なり、実験 2 の結果は 3s と 1s と標準時間に対して一貫した結果を示し、視覚モダリティにおける時間歪みは 1s 付近と数秒の間隔時間知覚で同様のメカニズムに依存していることを示している。

## 2.3 実験3：視聴覚刺激に対する時間知覚特性

実験1,2により、単一モダリティでの知覚時間は、断続刺激によって視聴覚間で逆方向に歪められることが示された。次に実験3では視聴覚刺激を同時呈示し、断続視聴覚刺激によってどのような時間知覚が生じるかを調べた。

### 2.3.1 方法

#### 被験者

健常な9名の被験者（男性4名、平均22歳、18—32歳）を対象に実験3の課題を行った。内2名は実験1,2にも参加していた。全ての被験者は正常な聴力を有し、正常な視力または矯正視力を有していた。被験者は実験目的を知らされず、インフォームドコンセントを受けた上で実験に参加した。実験は東京大学の倫理規定に基づいて行われた。

#### 装置

視覚刺激はVIEWPixx/3D lite monitorで120 Hzのリフレッシュレートで呈示され、聴覚刺激はDS-DAC-10とER-2を使用して呈示された。その他の実験機材は実験1,2と同じ環境で行われた。

### 刺激・手続き

呈示刺激の概要を図 2.5 に示した。実験 1, 2 と同様の手続きで作成した聴覚刺激、視覚刺激を用いて実験を行い、標準刺激、比較刺激共に視聴覚刺激が同時呈示された。標準刺激はトーン音 (1,000 Hz, 80 dB) と白色ガウシアンプロブ ( $SD = 1.45^\circ$ ,  $50.3 \text{ cd/m}^2$ ) の組で、比較刺激は同様の連続刺激か断続刺激として同期した 10.9 Hz 聴覚フラッタと 10.9 Hz 視覚フリッカをランダムに呈示した。

標準刺激の呈示時間は 3s か 1s に固定し、比較刺激の呈示時間は 0%,  $\pm 10\%$ ,  $\pm 20\%$ ,  $\pm 30\%$  の 7 段階で変動した。ISI 及び課題刺激呈示前後では等輝度に調整された緑色ガウシアンプロブ ( $SD = 1.45^\circ$ ) のみが呈示され、聴覚は無音だった。聴覚刺激

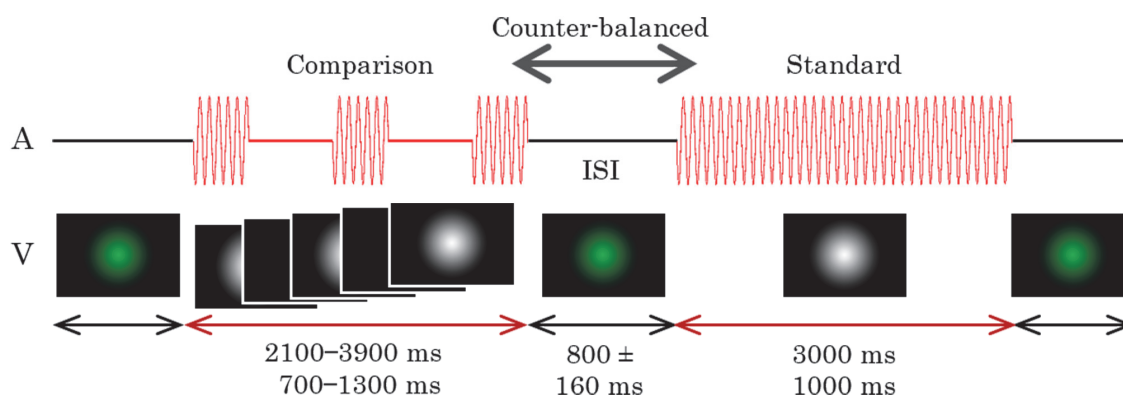


図 2.5 実験 3 のタイムコース。聴覚刺激 (A) と視覚刺激 (V) が同時に課題関連刺激として呈示された。比較刺激は半分の試行でフラッタ、フリッカして呈示された。比較刺激の呈示時間及び ISI は試行毎にランダムに変動させた。

と視覚刺激は常に同期して呈示され、視聴覚刺激間の呈示時間及び呈示刺激周波数は常に一致していた。

被験者は聴覚刺激と視覚刺激に均等に注意を向け、実験中カウンティングの類は行わないように指示された。被験者は二肢強制選択の識別課題を課され、毎試行継時呈示された2つの刺激の持続時間を比較し、後に呈示された刺激が先に呈示された刺激よりも長いか短い、キーボードで回答を行った。回答に制限時間は設けなかった。実験は標準刺激呈示時間(3s, 1s)で分けて行い、比較刺激呈示時間7段階×比較刺激2種類の14条件がランダムな順序で40回繰り返された。被験者は4日に渡って合計1,120試行を完遂した。実験完遂後には被験者にカウンティングを行わなかったことの確認を行い、実験中の眠気と視聴覚刺激に対する注意の偏りに関する内省報告を求めた。

実験結果の解析では、標準刺激に対する比較刺激の知覚時間変化を連続刺激、断続刺激の双方に対して対応のあるt検定を行った。また3sと1sの刺激呈示時間条件間では、断続刺激による時間歪み量に対し対応のあるt検定を行った。

### 2.3.2 結果と考察

比較刺激の各呈示時間長に対して、標準刺激よりも長く知覚された確率を図2.6A、図2.6Bに示した。各データ点は被験者間平均を取り、ロジスティック関数に従

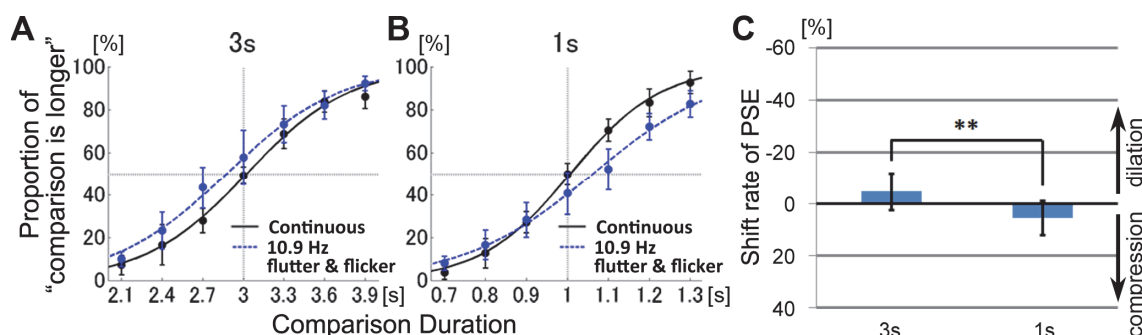


図 2.6 実験 3 におけるフラッタ、フリッカ同時刺激が間隔時間知覚に与えた影響。心理測定関数は比較刺激が標準刺激よりも長く知覚された確率の被験者平均を示し、黒実線が連続刺激を、青点線がフリッカ刺激を比較刺激として呈示した際の結果を表す。標準刺激が 3s の実験条件に対する結果 (A) と、標準刺激が 1s の実験条件に対する結果 (B) を並べて示した。(C) 比較刺激をフラッタ、フリッカさせた際の PSE 変化率の被験者平均。エラーバーは 95%信頼区間を表す。

って心理測定関数のフィッティングを行った。3s と 1s の双方の標準刺激に対して、比較刺激にフリッカフラッタ刺激を同時呈示した試行の心理測定関数は、連続刺激を呈示した試行の心理測定関数と重なっていた (図 2.6A, B)。これらの結果はフラッタ刺激とフリッカ刺激を同時呈示すると、3s と 1s のどちらの呈示時間に対しても、時間歪みが生じないことを示している。被験者平均した PSE の変化率は 3s の標準時間に対して  $-4.67\% \pm 9.35\%$  (SD)、1s の標準時間に対して  $5.52\% \pm 8.63\%$  (SD)であった (図 2.6C)。PSE 変化率は 3s の標準時間に対して有意差を示さず ( $t(8)=1.50, p=0.17, d=0.50$ )、1s の標準時間に対しても同様に有意差が観察されなかった ( $t(8)=1.92, p=$



0.09,  $d = 0.64$ )。一方で、3s と 1s の標準時間に対する PSE 変化率は有意に異なることが示された ( $t(8) = 4.00, p = 0.004$ )。

実験1より聴覚フラッタが時間縮小を誘発し、実験2より視覚フリッカが時間延長を誘発することが示されたのに対し、実験3では視聴覚刺激の同時呈示では時間歪みが生じないことが示された。この結果は互いに反する影響を及ぼす聴覚刺激と視覚刺激が同時に呈示されたことで、時間歪みの効果が相殺されたためと解釈できる。

## 2.4 実験4：聴覚刺激を伴う視覚刺激に対する時間知覚特性

実験3ではフリッカ、フラッタ刺激の同時呈示に対しては視聴覚間の相互作用が生じ、知覚時間の歪みは生じないことが示された。時間知覚課題における視聴覚相互作用の特性を調べるため、実験4では聴覚フラッタ刺激と視覚連続刺激の同時呈示を行い、被験者には聴覚刺激を無視し、視覚刺激の呈示時間で課題を遂行するように指示した。この手順を通して、課題無関係の刺激に対しても視聴覚間の相互作用が生じ、知覚時間に影響を及ぼすかの検証を目的とした。また相互作用が生じる場合、時間知覚課題を行っているモダリティ（視覚）が重要と考えると実験2に従って知覚時間延長が、断続刺激が呈示されているモダリティ（聴覚）が重要と考えると実験1に従って知覚時間縮小が生じることが予測された。

### 2.4.1 方法

#### 被験者

健常な8名の被験者（男性6名、平均20.3歳、18—27歳）を対象に実験4の課題を行った。内1名は実験1,2,3にも参加していた。全ての被験者は正常な聴力を有し、正常な視力または矯正視力を有していた。被験者は実験目的を知らされず、イ

ンフォームドコンセントを受けた上で実験に参加した。実験は東京大学の倫理規定に基づいて行われた。

## 装置

実験機材は実験3と同じ環境で行われた。

## 刺激・手続き

呈示刺激の概要を図2.7に示した。実験4では比較刺激として呈示される断続刺激のみが実験3から変更され、10.9Hz 視覚フリッカの代わりに標準刺激と同じ白

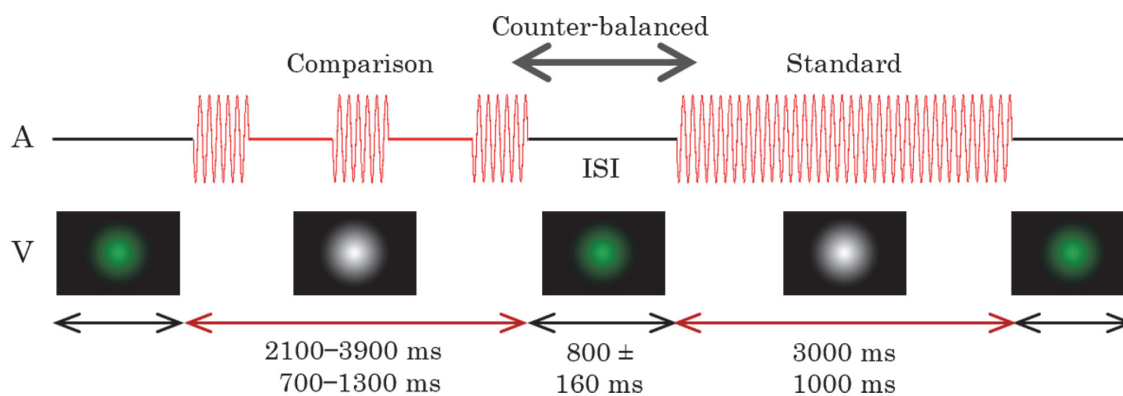


図 2.7 実験4のタイムコース。視覚刺激 (V) が課題関連刺激として呈示され、同時に聴覚刺激 (A) も呈示された。視覚刺激は常に連続刺激として呈示され、聴覚比較刺激は半分の試行でフラッタして呈示された。比較刺激の呈示時間及び ISI は試行毎にランダムに変動させた。

色ガウシアンプロブ ( $SD = 1.45^\circ$ ,  $50.3 \text{ cd/m}^2$ ) が呈示された。聴覚刺激は常に視覚刺激と同時に同じ持続時間で呈示され、標準刺激ではトーン音 (1,000 Hz, 80 dB) が、比較刺激では同様の連続刺激か 10.9 Hz 聴覚フラッタの断続刺激が同時呈示された。

標準刺激の呈示時間は 3s か 1s に固定し、比較刺激の呈示時間は 0%,  $\pm 10\%$ ,  $\pm 20\%$ ,  $\pm 30\%$  の 7 段階で変動した。ISI 及び課題刺激呈示前後では等輝度に調整された緑色ガウシアンプロブ ( $SD = 1.45^\circ$ ) のみが呈示され、聴覚は無音だった。

被験者は視覚刺激のみに注意を向け、聴覚刺激は無視するように指示された。被験者は二肢強制選択の識別課題を課され、毎試行継時呈示された 2 つの視覚刺激の持続時間を比較し、後に呈示された視覚刺激が先に呈示された視覚刺激よりも長いか短い、キーボードで回答を行った。実験中カウンティングの類は行わず、刺激呈示時間の推定をせずに課題を遂行するように指示した。各試行、回答に制限時間は設けなかった。実験は標準刺激呈示時間 (3s, 1s) で分けて行い、比較刺激呈示時間 7 段階  $\times$  比較刺激 2 種類の 14 条件がランダムな順序で 40 回繰り返された。被験者は 4 日に渡って合計 1,120 試行を完遂した。実験完遂後には被験者にカウンティングを行わなかったことの確認を行い、実験中の眠気と視聴覚刺激に対する注意の偏りに関する内省報告を求めた。

実験結果の解析では、標準刺激に対する比較刺激の知覚時間変化を連続刺激、断続刺激の双方に対して対応のある t 検定を行った。また 3s と 1s の刺激呈示時間条件間では、断続刺激による時間歪み量に対し対応のある t 検定を行った。

## 2.4.2 結果と考察

比較刺激として連続刺激が提示された条件で、比較刺激の呈示時間が標準刺激より $\pm 30\%$ 変化している点においても回答がチャンスレベルを超えていなかった被験者 1 名を解析から除外した。

比較刺激の各呈示時間長に対して、標準刺激よりも長く知覚された確率を図 2.8A、図 2.8B に示した。各データ点は被験者間平均を取り、ロジスティック関数に従って心理測定関数のフィッティングを行った。3s の標準刺激に対する実験では、連続刺激のみを比較刺激として呈示した試行とフラッタを同時呈示した試行間で、心理測定関数が重なっていた (図 2.8A)。この結果は 3s の標準時間に対して、同時呈示された聴覚フラッタは視覚刺激の知覚時間を歪めなかったことを意味する。一方 1s の標準刺激に対する実験では、フラッタを同時呈示した試行で心理測定関数が右に移動し、時間縮小の傾向が示された (図 2.8B)。被験者平均した PSE の変化率は 3s の標準時間に対して  $-0.80\% \pm 6.28\%$  (SD)、1s の標準時間に対して  $14.17\% \pm 13.03\%$  (SD) であった (図 2.8C)。1s の標準時間に対する PSE 変化率の標準偏差が大きくなっているのは

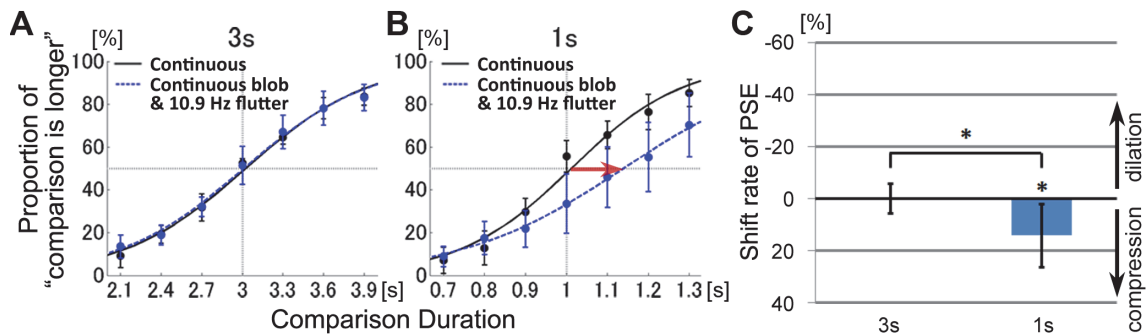


図 2.8 実験4におけるフラッタ刺激が視覚的時間知覚に与えた影響。心理測定関数は比較刺激が標準刺激よりも長く知覚された確率の被験者平均を示し、黒実線が連続刺激を、青点線がフラッタ刺激を比較刺激として呈示した際の結果を表す。標準刺激が3sの実験条件に対する結果(A)と、標準刺激が1sの実験条件に対する結果(B)を並べて示した。赤矢印は有意なPSEの変化を表す。(C)比較刺激と同時にフラッタ刺激が呈示された際のPSE変化率の被験者平均。エラーバーは95%信頼区間を表す。

外れ値が1つ出たためである。PSE変化率は1sの標準時間に対して有意に大きく( $t(7) = 2.88, p = 0.03, d = 1.09$ )、3sの標準時間に対して有意差は観察されなかった( $t(7) = 0.03, p = 0.97, d = 0.01$ )。また3sと1sの標準時間に対するPSE変化率は有意に異なることが示された( $t(7) = 3.08, p = 0.02$ )。

これらの結果より、1sの聴覚フラッタによる時間縮小の効果は、聴覚刺激を無視した視覚的時間知覚課題においても、一貫して生じることが示された。時間縮小は3sの聴覚フラッタでは生じず、この点も実験1の結果に一致している。よって断

続刺激による時間歪みの効果は時間知覚課題を行っているモダリティでなく、断続刺激の呈示されているモダリティに依存していることが示された。実験1で考察した先行研究との結果の相違は、視覚刺激の有無に依存している可能性を棄却でき、実験課題に依存していると考えられる。

## 2.5 研究1 総合考察

研究1により、1秒程度の聴覚フラッタは時間縮小を（実験1）、1秒～数秒程度の視覚フリッカは時間延長を（実験2）引き起こすことが示され、1秒程度の聴覚フラッタと視覚フリッカの同時呈示ではこれらの時間歪みが相殺された（実験3）。また聴覚フラッタによる時間縮小は時間知覚課題を行っている感覚モダリティを問わず、聴覚刺激を無視していても頑健に生じた（実験4）。

本研究結果より、フリッカのような断続刺激が間隔時間知覚に与える影響が、感覚モダリティによって異なることが示唆された。これらの結果より、感覚器依存的な間隔時間知覚のメカニズムと、感覚器間相互作用について新しい見識を得ることができた。

### 特化型モデルにおける体内時計の感覚器特異的な特性

時間知覚は聴覚と視覚で異なるシステムが働いていることが示唆されており、体内ペースメーカを仮定すると、聴覚モダリティでは視覚モダリティよりも早い動作周波数のペースメーカが働いていると考えられてきた(Allman et al., 2014; Droit-Volet et al., 2007; Penney et al., 2000; Van Wassenhove et al., 2008; Wearden et al., 1998; Wearden et al., 2006)。このような体内時計は神経律動と関連付けて説明され(Buhusi & Oprisan, 2013; Gu et al., 2015; Matell & Meck, 2004; Merchant et al., 2013; Van Rijn et al.,



2014)、時間関連課題中の神経律動の寄与が視聴覚間で異なることが脳機能研究により示唆されている (Arnal, Doelling, & Poeppel, 2014; Escoffier, Herrmann, & Schirmer, 2015; Kosem, Gramfort, & Van Wassenhove, 2014)。Kosem et al. (2014)は平均 1 Hz で呈示される視聴覚刺激の同時性判断課題において、神経活動の引き込みは視聴覚皮質で同様に生じていた一方で、聴覚のデルタ律動 (1–2 Hz) のみが行動結果を正しく予測することを示した。また視覚フリッカによる神経律動の引き込みが体内ペースメーカーのクロック速度を変化し、結果として知覚時間が延長することが、シミュレーションによって示されている (Hashimoto & Yotsumoto, 2015)。ペースメーカーモデルに基づいて考えると、体内ペースメーカーの減速が生じたとき、一定時間に累積されるパルスが減少し、知覚時間が縮小すると考えられる。一方体内ペースメーカーの加速が生じたとき、一定時間に累積されるパルスが増加し、知覚時間が延長すると考えられる。本研究では 10.9 Hz の聴覚フラッタが時間縮小を誘発し、10.9 Hz の視覚フリッカが時間延長を誘発したことから、1 秒程度の間隔時間知覚に拘わる体内ペースメーカーは、聴覚モダリティでは 10.9 Hz で減速し、視覚モダリティでは 10.9 Hz で加速したと考えられる。このことから、聴覚ペースメーカーの基礎クロックは 10.9 Hz よりも速く、視覚ペースメーカーの基礎クロックは 10.9 Hz よりも遅いことが示唆された。

一方で知覚時間の延長、縮小は感覚皮質の神経活動強度の変化により説明されるとするエネルギーモデルも提案されている (Eagleman, 2008; Eagleman &

Pariyadath, 2009; Pariyadath & Eagleman, 2007, 2008)。このモデルでは時間情報を処理するための神経ネットワークは存在せず、皮質の神経活動強度から時間情報が読み取られると考えられている。実際に高輝度の視覚刺激や大音量の聴覚刺激など、より強い刺激に対してはより長い知覚時間を得ることが知られている (Chen & Yeh, 2009; Goldstone, Lhamon, & Sechzer, 1978; Kellaris & Altsech, 1992; Xuan, Zhang, He, & Chen, 2007)。本実験で使用した視覚フリッカ、聴覚フラッタは、連続刺激と同じ輝度の視覚刺激、同じ音量の聴覚刺激が断続的に呈示されるものであった。このことは刺激呈示時間における断続刺激の平均輝度、平均音量が連続刺激よりも低かったことを意味する。よって聴覚フラッタによる知覚時間の縮小は平均音量の低下に起因すると考えることも可能である。但し断続刺激による刺激強度の低下は視覚フリッカでも同様であり、平均輝度の低下に反して知覚時間が増加したことになる。同じ 10.9Hz の断続刺激に対して感覚モダリティ間で異なる時間歪みが生じたことをエネルギーモデルに基づいて解釈することは難しく、ペースメーカーモデルに基づいた解釈がより尤もらしいと考えられる。

### 1 秒付近の時間知覚と数秒付近の時間知覚

ミリ秒の時間知覚と数秒の時間知覚では異なる神経メカニズムが寄与していることが示唆されている (Buhusi & Meck, 2005; Cordes & Meck, 2014; Gu et al., 2015;

Hayashi et al., 2014; Koch et al., 2009; Lewis & Miall, 2003, 2006; Pouthas et al., 2005; Schwartze et al., 2012; Wiener et al., 2010)。しかしこれらの異なるメカニズムの境界に関しては議論が分かれている (Cordes & Meck, 2014; Gu et al., 2015; Hayashi et al., 2014; Mauk & Buonomano, 2004; Morillon et al., 2009)。本研究では、視覚フリッカは1秒以上の呈示で同様に主観時間を延長したが、聴覚フラッタは1秒付近と数秒の呈示では知覚時間に異なる影響を及ぼし、1秒付近では知覚時間が縮小したのに対し、数秒呈示では時間歪みは生じなかった。この結果より、視覚モダリティにおいては1秒以上の時間知覚が同様のメカニズムに則しているのに対し、聴覚モダリティにおいては1秒付近と数秒付近で異なるメカニズムに則していることを示唆している。一般に、聴覚モダリティは視覚モダリティよりも高い時間解像度を持つことが知られており、聴覚モダリティはより短い時間に対しても高い識別精度を持つ (Shimojo et al., 2001; Shimojo & Shams, 2001; Welch & Warren, 1980)。故に1秒付近と数秒付近の時間を処理するメカニズムが、視聴覚のモダリティ間で異なっている可能性は十分に高い。短い時間の知覚には刺激への注意を必要としない自動的な処理メカニズムが働いており、長い時間の知覚には作動記憶も含む認知的な処理メカニズムが働いているという示唆がある (Lewis & Miall, 2003, 2006)。この説に則ると、本研究結果は自動的な処理と認知的な処理の境界が感覚モダリティに依存して異なっていたと考えられる。

## 視聴覚相互作用

本研究では視覚と聴覚のモダリティで、時間知覚に対して反対の歪み効果が観察された。また視覚フリッカと聴覚フラッタが同時呈示されたとき、時間歪み効果は非常に小さくなった。この現象は視聴覚モダリティ間での逆の歪み効果が統合され、相殺されたためと考えられる。視聴覚同時呈示に対して、本研究では数秒の刺激で弱い時間延長が生じ、1秒程度の刺激で弱い時間縮小が生じる傾向が観察された。このときの主観的等価点の変化率の有意な差と歪み方向の傾向は、聴覚フラッタに対して観察された傾向と一致している。この傾向は多くの先行研究において報告されている、時間情報処理が聴覚優位の傾向を持つことを反映していると考えられる (Chen & Yeh, 2009; Heron, Hotchkiss, Aaen-Stockdale, Roach, & Whitaker, 2013; Kanai et al., 2011; Pariyadath & Eagleman, 2007)。聴覚モダリティの優位性は実験4でも観察され、聴覚フラッタは無視するよう支持されても知覚時間に影響を及ぼし、視覚刺激に対する時間知覚において時間縮小が生じた。一方で本実験における聴覚優位の傾向は Van Wassenhove et al. (2008)の報告に反する結果となっている。彼等の研究では視覚オドボールが聴覚刺激に対する知覚時間を歪めた一方、聴覚オドボールは視覚刺激に対する知覚時間に有意な影響を与えなかった。この結果は時間知覚課題における視覚優位性を示している。但しこの研究は Chen and Yeh (2009)によって追試され、視聴覚間での

刺激強度が不均等だとモダリティの優位性が崩れること、視聴覚刺激の強度を統制すると聴覚モダリティの優位性が観察されることが示唆された。

視聴覚同時呈示に対する時間歪みの減少は、試行毎に優位モダリティが入れ替わっている場合にも説明が付く。試行毎に片方の感覚モダリティに注意が偏っていたと考えると、注意の向いたモダリティが変わる毎に時間歪みの効果も変化したと考えられる。この結果を試行間平均して見ると、時間歪み効果が相殺されたように観察される。この可能性は試行毎に知覚時間が得られる言語的推定課題、再現課題などの行動課題を用いた場合、推定時間の分布を調べることで検証が可能である。時間歪みの相殺が生じている場合、推定時間の分布は刺激呈示時間を中心とした単峰性となると予測される。一方試行毎に注意の偏りが生じていた場合、刺激呈示時間を前後して双峰性の分布となると予測される。実験後に行った被験者に対する調査では、視聴覚刺激は統合して知覚され、片方の感覚モダリティに強く注意が向くことはなかったという報告が得られた。しかし研究1で用いた識別課題では知覚時間に対する言語や運動の影響を排除できる一方、試行毎の知覚時間の分布は求められず、二つの視聴覚統合メカニズムの切り分けを行うことはできない。これらの仮説のどちらが時間情報の感覚モダリティ間統合として尤もらしいかは研究2で議論する。

### 時間知覚における記憶の役割

先に議論したように、体内ペースメーカーに沿って本研究結果を解釈すると、10.9 Hz の聴覚フラッタはペースメーカーを減速させ、10.9 Hz の視覚フリッカはペースメーカーを加速させたと考えられる。知覚時間の縮小と拡大は、このペースメーカーの減速、加速に起因すると考えられる。一方で Treisman et al. (1990) は 11 Hz の聴覚フラッタで時間延長を報告しており、この理論を適用することができない。本研究では識別課題を用いているが、彼等の研究ではキーボードを使用した言語的推定課題を採用しており、実験課題の差が異なる結果を生んだと考えられる (Gil & Droit-Volet, 2011; Grondin, 2010; Matthews, 2011; Matthews & Meck, 2014)。この課題依存性は STT における三段階の情報処理モデルで説明できる。

時間知覚の情報処理は「クロック段階」「記憶段階」「決定段階」の3段階に分けて考えられる (Allman & Meck, 2012; Buhusi & Meck, 2005; Harrington et al., 2011; Merchant et al., 2013; Penney et al., 2000; Shi et al., 2013)。知覚時間はまず始めに神経表象に符号化され (クロック段階)、作動記憶に貯蔵され (記憶段階)、参照記憶の時間情報と比較することで主観的時間を得る (決定段階)。特化型モデルでは、フリッカやフラッタのような外部刺激の変調周波数は神経活動の引き込みを起こし、クロック段階に影響を及ぼすと考えられる (Binetti et al., 2012; Hashimoto & Yotsumoto, 2015; Matell & Meck, 2004; Ono & Kitazawa, 2010; Pentonvoak et al., 1996; Repp et al., 2013)。一

方で記憶段階において保持され、想起された時間情報にも外部刺激の影響を受けることが知られており、この時の時間歪みの効果はクロック段階と逆になる (Ono & Kitazawa, 2010)。既に符号化された時間情報が、外部刺激の影響を受けたメカニズムで想起、再解釈されるためと考えられる。この枠組みにおいて本研究で使用了識別課題を解釈すると、先に呈示された刺激の時間情報は参照記憶に保持され、2 番目に呈示された刺激の時間情報は作動記憶に貯蔵され、作動記憶と参照記憶の間で比較が行われる。一方 Treisman et al. (1990)の言語的推定課題では知覚時間情報は作動記憶に貯蔵され、既に学習された規範となる持続時間を参照時間とし比較されると考えられる。この比較対象の性質の差が決定段階における時間歪みに特定の影響を生じ、本研究と異なる時間歪みを生じる原因となったと考えられる。

また記憶段階で保持された時間情報が、クロック段階とは異なる時間歪みの影響を受けると考えると、刺激の呈示順序が知覚時間に影響を及ぼすことが示唆される。事実、先行して呈示された刺激の時間情報は記憶保持中に変化し、識別閾値や精度に特定のバイアスが生じることが報告されている (Grondin, 2001; Hairston & Nagarajan, 2007; Hellström, 1985; Matthews & Meck, 2014)。本研究においては標準刺激と比較刺激の順序を試行間で入れ換えたため、呈示順序の影響は相殺されていると考えられる。刺激の呈示順序が知覚時間に与える影響を調べるため、主観的等価点の変化率に対する被験者内二要因分散分析 (比較刺激 2 種類 [連続刺激、断続刺激] × 呈

示順序2種類 [比較刺激先行、標準刺激先行]) を行った。尚 1s と 3s の刺激条件間では異なる時間知覚メカニズムが働いていることが示唆されたことから、これらの呈示時間要因間では等分散性の仮定が満たされないと予測された。よって分散分析は呈示時間、実験モダリティ毎に独立に実施した。結果、呈示順序による有意な主効果は実験3の1s刺激 ( $F(8,1) = 6.92, p < 0.05$ )、実験4の1s刺激 ( $F(6,1) = 10.65, p < 0.05$ )、および3s刺激 ( $F(6,1) = 8.89, p < 0.05$ ) に対して観察された。また比較刺激と呈示順序の交互作用は実験2の3s刺激 ( $F(8,1) = 5.92, p < 0.05$ ) 及び実験3の3s刺激 ( $F(8,1) = 23.09, p < 0.01$ ) に対して観察された。これらの結果より視聴覚刺激同時呈示時か視覚フリッカ呈示時に、呈示順序による知覚時間への影響が大きくなることが示唆された。一方で他の実験条件では有意な呈示順序効果、及び比較刺激と呈示順序の交互作用は観察されず、刺激の呈示順序が知覚時間に及ぼす影響は大きくないことが示された。このことより、本研究で示された知覚時間の感覚モダリティ依存的な性質は、実験課題の他の要因による二次効果ではないことが示唆できた。

## 2.6 研究1 結論

同様の性質を持つ 10.9 Hz 変調の視覚フリッカ、聴覚フラッタによって、逆の性質を持つ知覚時間歪みが誘発された。また聴覚フラッタによる時間歪みでは、1s



程度と数秒の刺激持続時間に対し異なる影響が見られた。これらの結果より間隔時間知覚はモダリティ依存的に処理されること、1秒付近の知覚に対し異なるシステムが存在することが示唆された。

## 第3章 研究 2：間隔時間情報の多感覚統合神経機序の検討

研究 1 により、時間変調する刺激が及ぼす間隔時間知覚への影響は感覚モダリティ毎に異なることが示唆され、多感覚刺激に対する間隔時間知覚では時間歪みの影響も含めて時間情報が統合されることが示唆された。また 1 秒程度の時間知覚に対する 10.9 Hz 変調刺激の影響は視覚聴覚モダリティ間で逆の性質が示され、視聴覚同時呈示刺激に対しては変調刺激の影響が相殺され時間歪みは生じなかった。このことから、時間情報の多感覚統合の性質として、従来示唆されてきた聴覚優位性と異なる、視聴覚双方の時間知覚特性を反映したメカニズムが想定された。

フリッカ、フラッタ刺激によって時間歪みの生じるメカニズムは、内因性モデルに基づいて解釈すれば、刺激そのものの性質の違いによって引き起こされると考えられている (Eagleman & Pariyadath, 2009; Ivry & Schlerf, 2008; Merchant et al., 2013)。エネルギーモデルでは断続刺激により感覚皮質の神経活動が活性化し、その活動エネルギーの増加分が知覚時間の過大推定に繋がると考える。このモデルは先行研究で多

く報告されている視覚フリッカによる知覚時間の延長を良く説明している。また聴覚フラッタに対しても多くの先行研究で知覚時間の延長が報告されており、同様の枠組みで説明できると考えられる。一方で、研究1では1秒程度の時間知覚においてフラッタ刺激による知覚時間の縮小が観察された。視覚刺激に対する定常状態誘発反応 (Steady State Response: SSR) が 10 Hz 付近でピークを持つのに対し (C. S. Herrmann, 2001)、聴覚刺激に対しては 40 Hz 付近にピークを持ち、10 Hz フラッタに対する SSR は弱いことが知られている (Ross, Borgmann, Draganova, Roberts, & Pantev, 2000)。しかしこの傾向は聴覚刺激に対する神経活動が非変調刺激と比較して低下することを意味するものではなく、研究1の結果を説明することはできない。また内因性モデルは 500ms を超える時間には本質的に対応することができないため (Buonomano & Maass, 2009; Eagleman & Pariyadath, 2009; Ivry & Schlerf, 2008; Matthews et al., 2014)、異なる枠組みで考える必要がある。研究1で考察したように、特化型モデルで想定される体内時計は今回の現象の説明に、とても良く当て嵌まると考えられる。視聴覚間の異なる時間知覚の性質から示唆されるペースメーカーの感覚モダリティ間での速度の違いは (Droit-Volet et al., 2007; Penney et al., 2000; Van Wassenhove et al., 2008; Wearden et al., 1998; Wearden et al., 2006)、視覚ペースメーカーに 10.9 Hz よりも低い動作周波数を、聴覚ペースメーカーに 10.9 Hz よりも高い動作周波数を仮定させた。SBF モデルに基づけば、時間周波数を持つ外部刺激による時間歪みは、ペースメーカーの動作周波数変化に

対応する生理学的現象として神経律動の引き込みを用いて説明できる (Hashimoto & Yotsumoto, 2015)。このことから研究2では脳波計測を行い、神経律動の変化に着目して時間情報歪みのモダリティ間の相違、及びモダリティ間統合の調査を行った。

### 3.1 実験5：脳波計を用いた知覚時間を反映した神経活動の計測

本研究では視覚、聴覚で逆の性質を示した 10.9 Hz 変調刺激に対する時間歪み現象を利用し、知覚時間変化を反映した神経活動を調査した。ここで、視聴覚同時刺激に対する感覚モダリティ間の知覚時間歪みの相殺は、次の2つの視聴覚統合の仮説で説明することができる。一つ目は時間情報の符号化段階で視聴覚統合が生じ、時間歪みが相殺されていると考えた。この仮説では、時間知覚課題に関連して、視聴覚領域間の神経結合によるフリッカ及びフラッタの知覚時間への影響の相互作用が観察されることが期待された。二つ目の仮説は時間情報が感覚器毎に符号化され、後に統合表象が形成される際に時間歪みが相殺されるとする仮説である。この仮説に基づいた場合、試行毎に視聴覚のバランスが変動し、視覚優位の試行で知覚時間延長が、聴覚優位の試行で知覚時間縮小が観察されることが考えられた。これらの仮説を基に視聴覚領

域間の神経結合、及び試行毎の神経活動の変動と知覚時間の関係を調査し、時間情報のモダリティ間統合に関わる神経メカニズムの検討を行った。

### 3.1.1 方法

#### 被験者

健常な16名の被験者（男性10人、平均20.8歳、19—27歳）を対象に時間知覚課題を行い、その時の神経活動を脳波計（32-channel EEG: Electroencephalography, g-tec）を用いて計測した。被験者は全員正常な視力、聴力を持ち、実験の目的は知られていなかった。実験は東京大学の倫理規定に基づいて行った。

#### 刺激・装置・手続き

実験は聴覚、視覚、視聴覚の3条件に分けて行い、聴覚条件（A条件）では聴覚刺激のみを、視覚条件（V条件）では視覚刺激のみを、視聴覚条件（AV条件）では視覚、聴覚刺激を同期させて呈示した。図3.1に示したように各試行は標準刺激と比較刺激を継時呈示し、呈示時間長に対する弁別課題を行った。標準刺激はトーン音（1,000 Hz, 80 dB）、白色ガウシアン刺激（SD = 1.45°, 50.3 cd/m<sup>2</sup>）、又はその両方が一定時間連続呈示された。一方比較刺激は断続的な刺激で、10.9 Hzフラッタ、10.9 Hzフリッカ、又はその両方が呈示された。標準刺激と比較刺激の呈示順序は試行間でカ

ウンターバランスを取った。聴覚フラッタは 16.7ms のトーン音 (1,000 Hz, 80 dB) と 75.0ms の無音から構成され、トーン音の立ち上がり、立ち下がりに 1ms を要した。視覚刺激は 2 フレーム (16.7ms) の白色ガウシアン刺激と 9 フレーム (75.0ms) のブラック刺激で構成した。刺激順序は試行毎にランダム化され、900ms, 1,000ms, 1,100ms のいずれかの長さで呈示された。繰り返し試行数は刺激長の組合せにより変化させ、両方の刺激が 1,000ms 呈示される条件は 100 試行、片方の刺激のみ 1,000ms 呈示される条件は 20 試行ずつ、それ以外の条件は 4 試行ずつ行った。脳波解析は各刺激 1,000ms 呈示された 140 試行に関して行った。

実験中視覚刺激が呈示されない期間は白い十字の固視点が呈示され続けた。

一方聴覚刺激が提示されない期間は無音のままだった。刺激間間隔 (ISI) は 640—

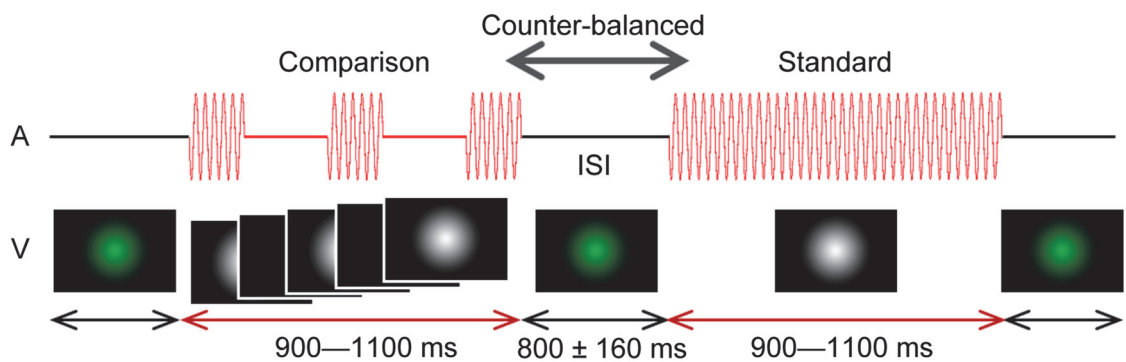


図 3.1 実験5のタイムコース。聴覚条件 (A 条件) では聴覚刺激 (A) のみが、視覚条件 (V 条件) では視覚刺激 (V) のみが、視聴覚条件 (AV 条件) では視覚刺激 (V)、聴覚刺激 (A) が同時に課題関連刺激として呈示された。比較刺激はフリッカ、フラッタが呈示され、標準刺激、比較刺激共に呈示時間は毎回変化した。

960ms の間でランダムイズし、視覚、視聴覚条件では緑色ガウシアン刺激( $SD = 1.45^\circ$ )を呈示し、聴覚条件では固視点が表示されたのみとした。

聴覚刺激は MATLAB (Mathworks, R2013b) と Psychophysics Toolbox (Brainard, 1997; Kleiner et al., 2007; Pelli, 1997) で作成し、サンプリングレートは 44.1k Hz、ビット深度は 16bit であった。聴覚刺激は Audio Stream Input Output (ASIO) compliant USB digital-to-analog converter (DS-DAC-10, KORG INC.) と ER-2 insert-tube-earphones (Etymotic Research) を使用して呈示し、音圧のキャリブレーションは WS1361 sound level meter (Wensn) で行った。視覚刺激は MATLAB と Psychophysics Toolbox で作成し、被験者毎に緑色ガウシアン刺激の知覚輝度が白色ガウシアン刺激の知覚輝度と等しくなるよう調節した。視覚刺激は 23.6-inch VIEWPixx/3D lite monitor (VPixx Technologies, 1920×1080, 120 Hz) で行い、輝度のキャリブレーションは ColorCal MKII Colorimeter (Cambridge Research Systems) で行った。

被験者は聴覚条件では聴覚刺激に、視覚条件では視覚刺激に、視聴覚条件ではその両方に均等に注意を向け、実験中カウンティングの類は行わないように指示された。また顔面をあご台でモニタから 57.3cm の距離に固定し、刺激呈示中は極力頭を動かさないようにし、瞬きも控えるよう指示された。更にあごの筋電ノイズを避けるため、歯はかみ合わせないように指示された。実験課題は継時呈示される二つの刺激の持続時間を比較し、後に呈示された刺激が先に呈示された刺激よりも長いかな否か、

二肢強制選択での弁別課題を行った。実験は各条件2セッションに分割し、計6セッションを行った。同じ実験条件の2セッションは休憩を挟んで連続して行った。実験の所要時間は1セッション当たり8分程度で、実験時間は合計1時間程度であった。

### 行動解析

標準刺激、比較刺激共に同じ持続時間で呈示された108試行に対して解析を行った。視覚、聴覚、視聴覚条件のそれぞれに対して比較刺激を聴覚刺激よりも長く判断した確率を求め、知覚時間歪みの傾向を導出した。研究1より、A条件ではフラッタ刺激に対する時間縮小が、V条件ではフリッカ刺激に対する時間延長が予測され、AV条件では時間歪みが生じないことが予測された。以降の解析では先行研究で示された時間歪み特性に関連する神経活動を調べるため、行動結果の再現に失敗した被験者2名を除外した。また計測脳波にノイズが非常に大きく解析が困難だった1名を除外し、13人の被験者に対して脳波解析を行った。

### 脳波計測

32chの脳波計(g-tec, g.USBamp)を使用し、電極はg.GAMMAcap(g-tec)を用いて国際10-10法(international 10-10 system)に基づいて図3.2に示したように頭頂、後頭に集中的に配置した(American Clinical Neurophysiology Society, 2006)。Fzを



接地し、左耳朶を基準電極として差動信号の計測を行った。サンプリング周波数は 512 Hz とし、0.1 Hz の高域通過フィルタ、100 Hz の低域通過フィルタを設定した。計測データは MATLAB を用いて 3—98 Hz の帯域通過フィルタ、50 Hz のノッチフィルタをかけた後、標準刺激、比較刺激のオンセットに対して -0.7—2.1s の潜時を切り出して、以降の解析は MATLAB と FieldTrip (Oostenveld, Fries, Maris, & Schoffelen, 2011) を使用して行った。刺激呈示に対して -0.2—0.0s の潜時を基線として補正を行い、体動などのアーチファクトが強く乗っている試行を手動で除去した。更に独立成分分析を用いて筋電や眼球運動によるアーチファクトと見做せる成分の除去を行った。解析は

標準刺激、比較刺激のそれぞれに対し、刺激呈示時間が 1,000ms の 140 試行のみを対象とした。

### 時間—周波数解析

フリッカ、フラッタ刺激が神経律動に及ぼす影響を調べるため、ウェーブレット変換を用いて計測脳波の時間周波数スペクトル解析を行った (Lestussi, Di Persia, & Milone, 2011; Pascual-Marqui, 2007)。マザーウェーブレットはハミング窓を基準とし、5 周期のテーパーで作成した。刺激呈示に対して -0.2—0s の潜時を基線として周波数毎に再度補正を行った。-0.2—1.6s の潜時で全周波数に渡る分散を計算し、この分散

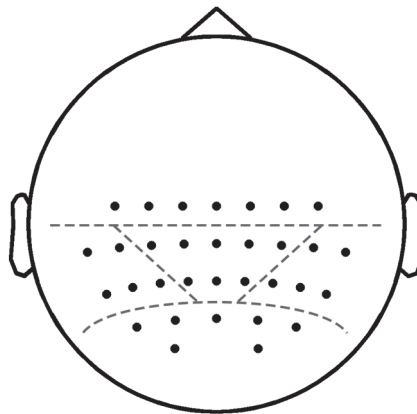


図 3.2 本実験で使用した電極配置。国際 10-10 法に基づいて頭頂、後頭を中心に 32 個の電極を配置した。計測データは主に点線で区切った 5 つの領域（前頭頂、頭頂、左側頭、右側頭、後頭）に分割し、左右の側頭領域をまとめた 4 領域に対して解析を行った。

で割った値を z-score として正規化した後に被験者間平均を行った。神経活動はで示したように、前頭頂 (Cz, C1, C2, C3, C4, C5)、頭頂 (CPz, CP1, CP2, Pz, P1, P2)、側頭 (CP5, CP6, TP7, TP8, P3, P4, P5, P6, P7, P8)、後頭 (POz, PO3, PO4, PO7, PO8, O1, O2) の4つの領域に分割して解析した。

標準刺激と比較刺激に対する神経活動の差を検証するために、時間周波数スペクトルに cluster-based permutation test (Maris & Oostenveld, 2007) を用いて検定を行った。この検定は多重比較の補正を行ったノンパラメトリック手法である。まず始めに比較する条件間で両側 t 検定を行い、有意な差の検出されたデータサンプルをその時間、周波数、電極の特徴に基づいて隣接するデータサンプルをクラスタ化した。そして各クラスタに対して、含まれるデータサンプルの t 値の合計値をそのクラスタの統計量として設定した。この時、クラスタ化する棄却域を 10% とした。この棄却域はクラスタ作成における指標として使用されるものであり、有意差検定における棄却域とは無関係な値となる。クラスタ化に当たって電極間距離が 6cm 以内の電極同士を隣接していると見做し、最低隣接電極数を 2 つとした。次に条件ラベルをランダムに並べ替え、同様の操作でクラスタの統計量を計算し、その最大値を新しい統計量とした。この操作を 1,000 回繰り返し、クラスタの統計量の大きさが並べ替え後の統計量を下回る確率を基にして、5% の有意水準で検定した。

### 試行間位相同期解析

外部刺激に対する誘発電位は神経集団の位相がリセットされることによって生じている。同一条件の刺激によって生じた神経律動であれば、試行間で高い位相同期が観察できる。また脳領域間で位相同期が見られる場合、神経結合が生じており神経発火が伝播していると考えられる。このような神経相関の解析は情報統合のメカニズムを調べる際に、良い指標となる。よって実験条件と神経活動の対応関係を調査するため、以下に示す位相同期解析を行った。標準刺激と比較刺激に対して神経相関が異なっているかを検討するため、計算された位相同期指標に対しても cluster-based permutation test を用いた検定を行った (Lachaux, Rodriguez, Martinerie, & Varela, 1999; Van Driel et al., 2014)。

観察された神経活動が呈示刺激に誘発された物であるか調べるため、以下の数式に基づいて位相同期度 (Phase Locking Factor: PLF) を計算し、試行間での神経律動の位相同期を調べた (Pascual-Marqui, 2007; Stam, Nolte, & Daffertshofer, 2007; Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Pernier, 1996)。

$$PLF = \left| \frac{1}{N} \sum_{n=1}^N e^{i\phi} \right|$$

N は試行数、n は各試行、 $\phi$  は位相を意味する。以降、電極間の位相同期解析との違いを明確にするために、試行間位相同期度 (Inter-Trial Phase Locking Factor: ITPLF) と表記する。

## 領域間位相同期解析

視覚刺激に対する時間情報処理と、聴覚刺激に対する時間情報処理の関係を調べるため、課題遂行中の視覚関連領域と聴覚関連領域の神経相関を調べた。先行研究より脳波計測においては、視覚関連脳波は後頭領域で、聴覚関連脳波は頭頂領域で観察されることが示唆されており (Sakowitz, Quiroga, Schurmann, & Basar, 2005)、時間知覚課題にも同様の傾向が報告されている (Van Driel et al., 2014)。本研究では後頭電極(O1, O2)を参照電極とし、主に頭頂領域との領域間位相同期を調べることで、視聴覚領域間の神経相関を調べた。異なる脳領域間の神経相関を調べる手法としては、体積伝導やリファレンス電極による位相同期の影響を除外するため、一定の位相進みまたは位相遅れが生じているかを計算する Phase Lag Index (PLI) が主に使用される。本研究では信号強度による重み付け、標本数による偏りの除去といった補正を含む、拡張された位相同期指標 debiased weighted Phase Lag Index (dwPLI) を採用した (Hardmeier et al., 2014; Pascual-Marqui, 2007; Stam et al., 2007; Vinck, Oostenveld, Van Wingerden, Battaglia, & Pennartz, 2011)。

$$\text{dwPLI} = \frac{|\sum \text{Im}\{X\}|^2 - \sum \text{Im}\{X\}^2}{\{\sum |\text{Im}\{X\}|\}^2 - \sum \text{Im}\{X\}^2}$$

ここで  $X$  は電極間の信号のクロススペクトル、 $\text{Im}\{ \}$  は虚数成分の抽出演算子である。dwPLI は単電極間で計算を行い、参照電極間、及び対象領域内での平均値を計算することで、視聴覚領域間での位相同期度とした。

### 行動を反映した神経活動の解析

知覚を反映した神経活動を解析するため、比較刺激に対する被験者の応答を元に試行を分類し、計測脳波のスペクトルを直接比較した。

被験者応答は「2番目の刺激の方が長い」「2番目の刺激の方が短い」の二択だった。この実験データから標準刺激、比較刺激が共に1,000ms呈示された100試行を、被験者が比較刺激の方が標準刺激より「長いと報告した試行」「短いと報告した試行」の2条件に分類した。比較刺激の方が「長いと報告した試行」は比較刺激による時間延長と、「短いと報告した試行」は比較刺激による時間縮小と対応付けられる。2条件間で神経活動に有意な差が見られた場合、知覚時間の変化に関連した神経メカニズムを考えることができる。

計測脳波の被験者間平均を行うに当たり、次の手順に従い条件間で共通の分散を用いてデータの正規化を行った。まず試行分割前の脳波データに対し-0.2—1.6sの潜時で、全周波数に渡る被験者内分散を計算した。次に試行分割後の脳波データに対し-0.2—0sの潜時を基線として補正を行い、被験者内分散を用いて正規化し z-score とした。

### 3.1.2 結果

#### 行動解析

A, V, AV 条件のそれぞれに対して、全試行（196 試行）の内、標準刺激長と比較刺激長が同じ時間呈示された試行（108 試行）で、被験者が比較刺激を標準刺激よりも長いと応答した確率を求めた。同じ時間呈示された試行に対する応答の被験者16人の平均を図 3.3 に示す。平均確率は A 条件で  $34.4\% \pm 12.5\%$  (SD) とチャンスレベルよりも有意に小さく ( $t(15) = 4.87, p < 0.001, d = 1.24$ )、V 条件で  $69.2\% \pm 11.3\%$  (SD) とチャンスレベルよりも有意に大きかった ( $t(15) = 6.58, p < 0.001, d = 1.69$ )。また AV 条件では  $44.1\% \pm 12.8\%$  (SD) とチャンスレベルとの有意な差はなかった ( $t(15) = 1.85, p = 0.083, d = 0.46$ )。

この被験者応答の確率より聴覚フラッタでは知覚時間が縮小、視覚フリッカでは知覚時間が延長し、視聴覚フリッカフラッタ同時刺激では時間歪みが生じないことが示された。この結果は視覚フリッカ、聴覚フラッタが知覚時間に及ぼす影響を調

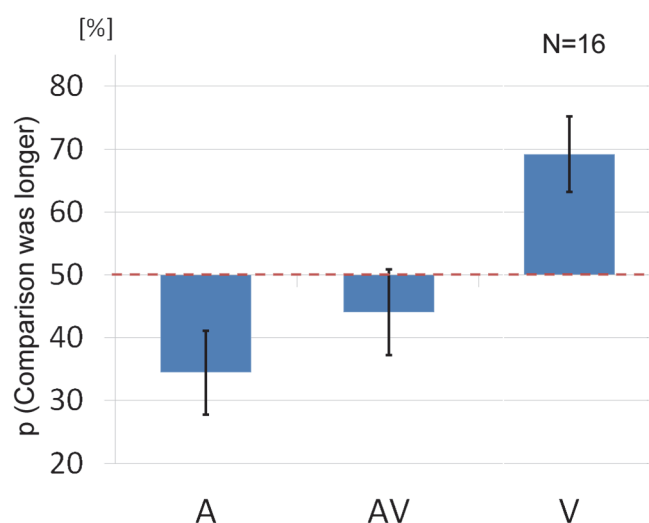


図 3.3 時間知覚課題に対する行動結果。各実験条件で比較刺激と標準刺激の提示時間が同じ時、被験者が比較刺激の方が長いと回答した確率を示した。エラーバーは 95%信頼区間。A 条件で知覚時間の縮小が、V 条件で知覚時間の延長が観察された。AV 条件では有意な知覚時間の歪みは観察されなかった。

べた研究 1 の結果に一致している。これらの行動結果より、視覚フリッカと聴覚フラッタは異なる時間歪みを誘発すること、フリッカフラッタ同時提示により知覚時間の延長と縮小が相殺されることが示唆された。上記の時間歪み特性を生じさせる神経機構を検証するため、先行研究の再現に失敗した被験者 2 名は以降の解析から除外した。1 名は聴覚条件で比較刺激の方が長いと回答した確率が 50%を超えており、聴覚フラッタでの知覚時間縮小が見られなかった。もう 1 名は視聴覚条件で、比較刺激の方が長いと回答した確率が聴覚条件を 10%以上下回っており、視聴覚フリッカフラッタ同



時刺激での時間歪みの相殺が見られなかった。以上2名に加え、脳波に非常に大きなノイズの乗っていた1名が除外され、13名が脳波解析の対象となった。

### 脳波解析

時間知覚課題遂行中に 10.9 Hz 刺激が及ぼす影響を調べるため、10.9 Hz 刺激、静止刺激の刺激条件による神経活動の差を、A, V, AV 条件毎に検証した。周波数解析は 5—80 Hz に対して行ったが、25 Hz 以上の周波数帯域では 32.7 Hz 付近で弱い定常状態視覚刺激誘発反応 (Steady State Visual Evoked Potential: SSVEP) の第3高調波が V, AV 条件で観察された以外に、刺激呈示前後で明確な神経活動変化が見られなかった。その為以降の解析では 5—25 Hz の周波数帯に関する結果を示す。

課題遂行中の静止刺激と 10.9 Hz 刺激に対する後頭領域の神経活動を図 3.4 に、頭頂領域の神経活動を図 3.5 に示した。図 3.4 左及び図 3.5 左に示されるように、A 条件では後頭領域及び頭頂領域で 10 Hz 前後の強い神経活動が、10.9 Hz 刺激、静止刺激のどちらの刺激条件に対しても観察された。この神経活動は刺激呈示から 500ms 遅れた 0.5—1.5s の潜時で観察され、10.9 Hz 刺激呈示時の方が神経活動の持続時間が長かった。また、A 条件の静止刺激呈示時と A 条件の 10.9 Hz 刺激呈示時を比較すると、ピーク周波数は 10.9 Hz 刺激呈示時により高い周波数へ変化していることがわかる。このピーク周波数の移動は、10.9 Hz 刺激の影響により、アルファ帯域の神

経律動が 10.9 Hz に引き込まれたためと考えられる。一方で 10.9 Hz 刺激呈示に対応した神経活動は観察されず、本実験データでは明示的な聴性定常状態誘発反応 (Auditory Steady State Response: ASSR) は生じていなかったと考えられる。但し、ASSR は 40 Hz の刺激に対して最も強く観察され、10 Hz 程度の低い周波数に対しては観察されにくいことが知られている (Levi, Folsom, & Dobie, 1993; Ross et al., 2000)。このため、10.9 Hz 刺激では ASSR を観察するには変調周波数が低かったと考えられる。また左耳朶を基準電極として脳波計測を行ったため、聴覚関連神経活動のような側頭を活動源とする神経活動は検出精度が低下していると考えられる。

V 条件、AV 条件の後頭領域では、10.9 Hz 刺激に対して 10.9 Hz、21.8 Hz の神経活動が観察された (図 3.4 右下、中央下)。刺激呈示に対応した潜時で観察されたことから、SSVEP とその高調波と考えられる。V 条件、AV 条件の頭頂領域では、10.9 Hz 刺激に対して SSVEP の高調波のみが観察された (図 3.5 右下、中央下)。SSVEP は頭頂を除いた全電極で観察され、高調波は頭頂も含めた全電極で観察された。

静止刺激に対しては V 条件、AV 条件において、10 Hz 付近のアルファ帯域および 15—25 Hz のベータ帯域の神経活動が後頭領域で強く抑制されていた (図 3.4 右上、中央上)。AV 条件ではこの事象関連脱同期 (Event-Related Desynchronization: ERD) は全脳に渡って観察され、頭頂領域では 0.3—0.7s の潜時で生じていた (図 3.5 中央上)。一方 V 条件では後頭のみで神経抑制が観察され、頭頂領域では静止刺激に対し

てV条件、AV条件で異なる神経活動パターンが得られた(図3.5右上、中央上)。この神経活動抑制は視覚的な情報処理に関わる神経活動と考えられ、AV条件では聴覚刺激との相互作用により頭頂領域でも抑制が生じていたと推察できる。アルファ抑制はV条件で10.9 Hz刺激に対しても生じており、頭頂領域と後頭領域で観察された(図3.4右下、図3.5右下)。10.9 Hz刺激に対するこの神経活動抑制はAV条件では観察されなかった。

これらの結果より、静止刺激、10.9 Hz刺激の双方に共通し、間隔時間知覚の課題に関連して、聴覚刺激に対してはアルファ帯域の神経活動が、視覚刺激に対してはアルファ帯域の神経抑制が生じることが示された。また視聴覚刺激の同時呈示に対しては、頭頂領域で特異的な神経活動パターンが生じることが示唆された。この頭頂領域に対して、知覚時間の変化に関連した神経活動を調べるため、静止刺激に対する計測脳波と10.9 Hz刺激に対する計測脳波の差分を検討した。

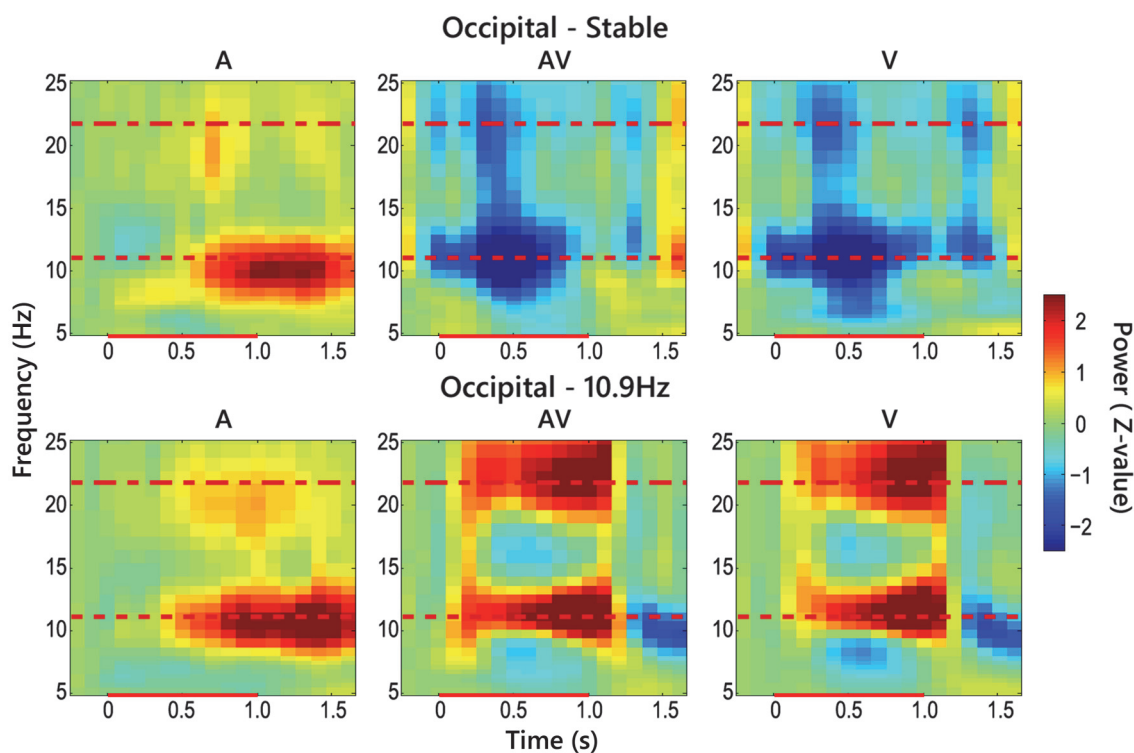


図 3.4 時間知覚課題中の後頭領域における神経活動。横軸上の赤太線は刺激呈示期間を表す。10.9 Hz、21.8 Hz の赤破線は呈示比較刺激の変調周波数、及びその倍周波数を表す。(上段) 静止刺激呈示時の脳波強度の時間周波数特性。A 条件でアルファ帯域の神経活動が観察された。AV, V 条件ではアルファ帯域の神経活動の抑制が観察された。(下段) 10.9 Hz 刺激呈示時の脳波強度の時間周波数特性。A 条件でアルファ帯域の神経活動が観察された。AV, V 条件では強い SSVEP が観察された。

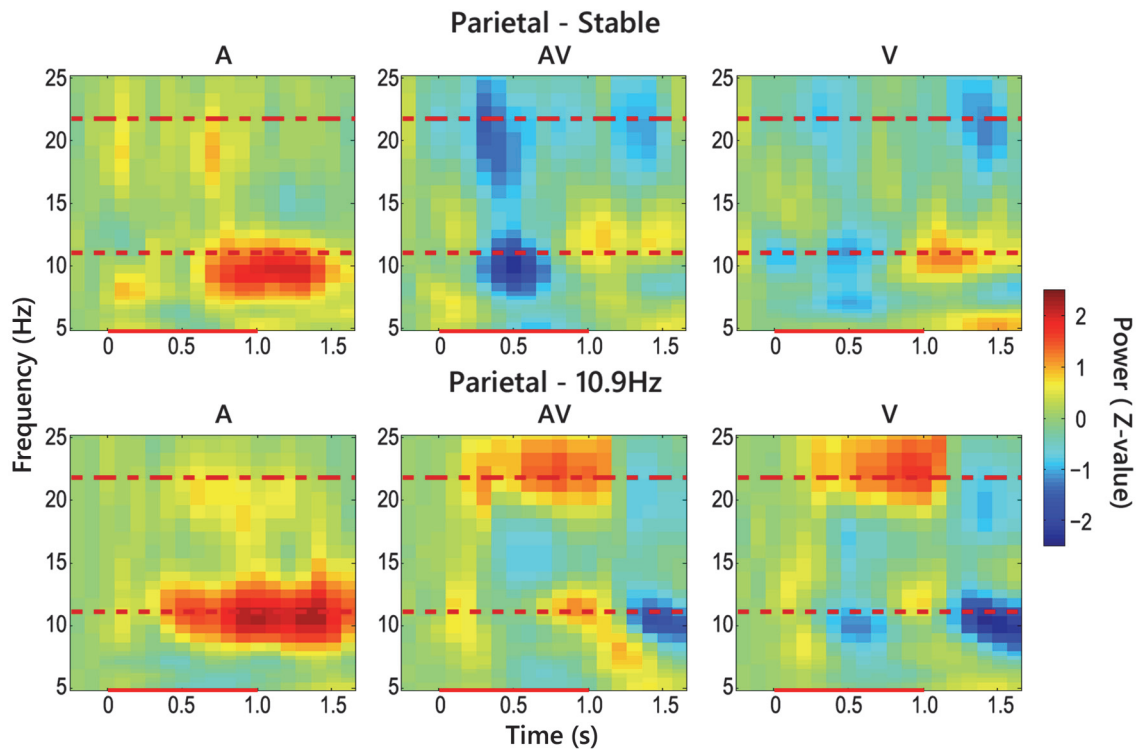


図 3.5 時間知覚課題中の頭頂領域における神経活動。横軸上の赤太線は刺激呈示期間を表す。10.9 Hz、21.8 Hz の赤破線は呈示比較刺激の変調周波数、及びその倍周波数を表す。(上段) 静止刺激呈示時の脳波強度の時間周波数特性。A 条件でアルファ帯域の神経活動が観察された。AV, V 条件ではアルファ帯域の神経活動の抑制が観察された。(下段) 10.9 Hz 刺激呈示時の脳波強度の時間周波数特性。A 条件でアルファ帯域の神経活動が観察された。V 条件ではアルファ帯域の神経活動の抑制が観察された。

10.9 Hz 刺激、静止刺激に対する頭頂領域の神経活動の差を図 3.6 上段に示した。図 3.6 左上に示されるように、A 条件では 11 Hz 付近の神経活動が 10.9 Hz 刺激に対して増加していることが頭頂領域で示された。これは図 3.4、図 3.5 で示された、アルファ帯域の神経活動のピーク周波数が、10.9 Hz 刺激により引き上げられたことと対応している。ただしこのアルファ帯域の変化は統計学的に有意な差ではなく、A 条件では全脳に渡って有意な神経活動差は見られなかった。V 条件、AV 条件では全体的な傾向として SSVEP に関連した有意な神経活動差が観察され、頭頂領域では高調波の 21.8 Hz に対して有意差が観察された（図 3.6 右上、中央上）。AV 条件に特異的な神経活動差としては、頭頂領域の 9 Hz 付近の帯域で 10.9 Hz 刺激、静止刺激に対する反応が有意に異なっていることが示された（図 3.6 中央上）。この反応は刺激呈示オンセットからオフセットまでの 0.0—1.0s の潜時で観察され、有意差は 0.3—0.7s の潜時で検出された。図 3.5 中央で静止刺激に対するアルファ帯域の抑制が示されており、図 3.6 中央上で示されたアルファ帯域の神経活動差は、10.9 Hz 刺激に対してアルファ抑制を相殺する神経活動が生じたことを示唆している。図 3.4、図 3.5 で示されたように、アルファ抑制は V 条件でも観察されていた。しかし図 3.5 右下で示されたように、V 条件でのみ 10.9 Hz 刺激に対してもアルファ抑制が観察されたことから、V 条件ではアルファ帯域の神経活動差が見られなかったと考えられる（図 3.6 右上）。これらの結果より、AV 条件では視聴覚間で相互作用が働きアルファ律動の抑

制メカニズムが影響されたと考えられる (Frey et al., 2014; Gomez-Ramirez et al., 2011; Lange, Keil, Schnitzler, Van Dijk, & Weisz, 2014)。

刺激呈示に対する神経活動の同期を評価するため、10.9 Hz 刺激、静止刺激に対する頭頂領域の ITPLF を図 3.6 下段に示した。解析の結果 V 条件、AV 条件において、10.9 Hz 及びその高調波の有意な位相同期の差が観察された (図 3.6 右下、右中央)。この位相同期差は刺激呈示から少し遅延した 0.3—1.2s の潜時で観察され、後頭領域で最も大きな差を示した。このことから、SSVEP を反映した位相同期が差として表れていると考えられる。また図 3.5、図 3.6 で示されたように、頭頂領域では 10.9 Hz 刺激に対して SSVEP は観察されなかったのに対し、10.9 Hz の ITPLF は全電極で有意差を示した。これらの結果より、フリッカ刺激による SSVEP とは異なる神経活動の引き込みが頭頂領域にも生じていたことが示唆された。位相同期解析においては V 条件、AV 条件に対し類似した結果が得られ、AV 条件に特異的な神経活動は観察されなかった。

A 条件では 10.9 Hz 付近の周波数帯域で、ITPLF が 10.9 Hz 刺激、静止刺激に対して有意に異なることが示された (図 3.6 左下)。この位相同期差は、10.9 Hz 刺激呈示時に対して、側頭領域を中心とした頭頂、後頭を含む領域で 10.9 Hz 付近の非常に弱い位相同期が生じたことに起因する。図 3.4、図 3.5 で示された結果から考察したように、聴覚刺激に関連して観察されたアルファ帯域の神経活動は、10.9 Hz 刺激

呈示によってピーク周波数の引き込みが生じていた。この時の神経活動変化は有意でないことが図 3.6 左上で示され、図 3.6 左下より 10.9 Hz 付近の位相同期度の変化も非常に小さいことが分かる。しかし位相同期度が有意差を示したことから、神経律動の引き込みが生じ、10.9 Hz 刺激呈示時にアルファ帯域の神経活動に影響が生じていたことが示唆される。

これらの結果より時間知覚課題時の神経活動は、頭頂領域において 10.9 Hz で変調する聴覚刺激及び視覚刺激による引き込みの影響を受け、視聴覚刺激の同時呈示に対し特異的な神経活動パターンが生じたことが示唆された。視聴覚刺激による影響を評価するため、次に領域間神経相関の検討を行った。



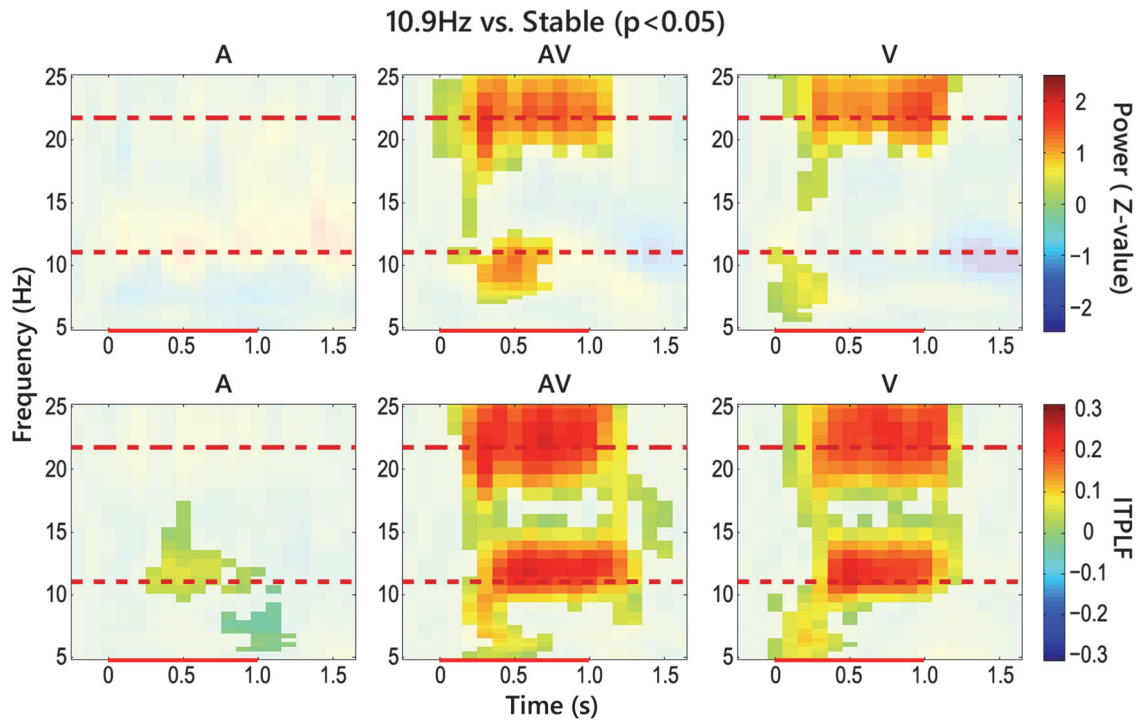


図 3.6 10.9 Hz 刺激呈示時と静止刺激呈示時の頭頂領域における神経活動の差分。クラスタ解析の結果、条件間で 5%の有意水準を上回った時間周波数領域に白色のマスクをかけた。横軸上の赤太線は刺激呈示期間を表す。10.9 Hz、21.8 Hz の赤破線は呈示比較刺激の変調周波数、及びその倍周波数を表す。(上段) 頭頂領域における脳波強度の解析結果。AV 条件でのみ、9 Hz をピーク周波数とする神経活動差が観察された。(下段) 頭頂領域における ITPLF の解析結果。呈示刺激の変調周波数に対応する位相同期が観察された。

### 神経相関解析

10.9 Hz 刺激、静止刺激の条件間で、視覚関連領域（後頭領域）に対する聴覚関連領域（頭頂領域）の神経相関の比較を図 3.7 に示した。A 条件では明確な差は見られず、V 条件では 10.9 Hz、21.8 Hz の位相同期差が示された（図 3.7 上段）。この位相同期は後頭領域を基準として 0.3—1.0s の潜時において全電極で同様に観察され、図 3.6 で示唆された視覚フリッカによる神経引き込みの伝播を支持する。AV 条件では 21.8 Hz の SSVEP の高調波を反映した位相同期の他に、8 Hz 付近の位相同期が観察された（図 3.7 左下）。この神経相関は刺激呈示から少し遅延した 0.3—1.5s の潜時で頭頂及び前頭頂領域で観察され、特に刺激提示後の 1.1—1.5s の潜時で強く観察された。

視聴覚刺激同時呈示時に特異的な神経相関を調べるため、AV 条件の神経相関差と A 条件、V 条件の神経相関差の比較を図 3.7 右下に示した。この図より 8 Hz 付近のシーターアルファ帯域で視覚—聴覚領域間の相互作用が、AV 条件に特異的に生じていることが示唆された。このシーターアルファ帯域の神経相関は 10.9 Hz 刺激に対して観察され、静止刺激に対しては生じなかったことから、フリッカ、フラッタ刺激が同時呈示されたことに起因すると考えられる。刺激呈示終了後に特に神経相関が高くなっていることから、刺激そのものの統合に関わる機能ではなく、聴覚フラッタと視覚フリッカによって異なる方向に歪んだ知覚時間が統合され、時間歪みが相殺

される機能との関連が考えられる。このことは、多感覚統合された時間情報の符号化は刺激呈示時ではなく、刺激呈示後に行われることを示唆する。

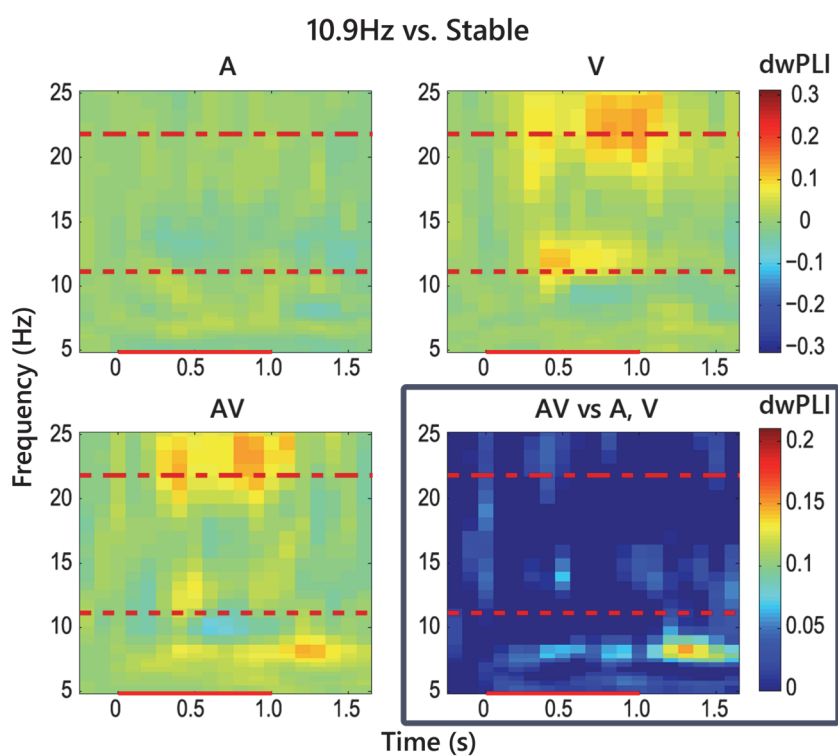


図 3.7 10.9 Hz 刺激呈示時と静止刺激呈示時の後頭－頭頂間位相同期差。横軸上の赤太線は刺激呈示期間を表す。10.9 Hz、21.8 Hz の赤破線は呈示比較刺激の変調周波数、及びその倍周波数を表す。(右下図) AV 条件における領域間位相同期から、A 条件、V 条件でも観察される位相同期を除去した解析結果。刺激呈示終了後に 8 Hz 付近の神経相関が、AV 条件に特異的に発生している。

### 行動を反映した神経活動の解析

神経相関の解析により、知覚時間の視聴覚間統合は、刺激呈示が終了し、持続時間が確定した後に行われていることが示唆された。よって刺激呈示中は感覚器毎に時間情報が符号化されている可能性が考えられる。この時、聴覚的時間情報の符号化のばらつきと、視覚的時間情報の符号化のばらつきのバランスによって、知覚時間は試行毎に変動していることが予測される。この予測に基づくと、視覚フリッカが強く影響した試行では知覚時間が延長し、聴覚フラッタが強く影響した試行では知覚時間が縮小する。よって知覚時間の変動は被験者応答に偏りを生じさせると考えられ、比較刺激の方が「長いと報告した試行」は視覚フリッカによる時間延長が、「短いと報告した試行」は聴覚フラッタによる時間縮小が主に反映されていたと考えられる。被験者応答で分類した2条件間で神経活動に差が見られた場合、AV条件では試行間で知覚時間に変動しているとする予測が支持され、観察された神経活動差は視聴覚統合におけるモダリティの寄与の差、及び主観時間の変動を反映していると考えられる。一方神経活動の差が観察されなかった場合、試行間で神経活動に偏りを生じさせるような変動は生じていないと考えられる。この仮説を検証するため、被験者の報告に従いAV条件の試行を、被験者が10.9 Hz刺激を「長いと報告した試行」「短いと報告した試行」の2条件に分類した。各条件の試行数は「長いと報告した試行」の被験者平

均が 41.1 試行 (SD = 11.6 試行)、「短いと報告した試行」の被験者平均が 53.8 試行 (SD = 11.8 試行) であり、各条件に該当する試行数はほぼ同数であった。

解析の結果、図 3.8A 上段に示されるように頭頂領域を中心とする 2 条件間の神経活動変化が観察された。特に明確な差異として、被験者が 10.9 Hz 刺激を短いと知覚した試行において、10.9 Hz 刺激知覚中の 10.9 Hz および 6 Hz 付近の神経活動が増強していることが示された (図 3.8A 左上)。これらの神経活動差はそれぞれ 2 つの潜時に分かれており、10.9 Hz 付近の神経活動差は 0.0—0.3s、0.5—1.4s、6 Hz 付近の神経活動差は 0.1—0.4s、0.8—1.5s で観察された。一方図 3.8A 右上より、静止刺激知覚中の 10.9 Hz および 6 Hz 付近の神経活動は負の値を示し、10.9 Hz 刺激を長いと知覚した試行で増強していることが示された。この時 10.9 Hz 付近の神経活動差は 0.0—0.1s、1.0—1.2s、6 Hz 付近の神経活動差は 0.3—0.5s、0.9—1.6s で観察された。静止刺激に対して神経活動差が観察された周波数帯と潜時は、10.9 Hz 刺激に対して神経活動差が観察された周波数帯と潜時に類似していた。「10.9 Hz 刺激を長いと報告した試行」は「静止刺激を 10.9 Hz 刺激よりも短いと報告した試行」であるため、呈示刺激を比較的短く知覚したときに 10.9 Hz、6 Hz の神経活動強度がより強くなっていると解釈できる。6 Hz のシータ帯域の神経活動差は静止刺激と 10.9 Hz 刺激に対し同様の傾向を示し、刺激呈示後の 1.0—1.5s に共通して観察された。この潜時は図 3.7 右

下で示された歪み時間統合時の視聴覚相互作用と同じであり、シータ帯域の神経活動差が、時間歪みに関連した視聴覚統合の偏りを反映していると考えられる。

一方で 10.9 Hz 付近のアルファ帯域の神経活動差に関しては、10.9 Hz 刺激と静止刺激の間で経時的に異なるパターンを示した。そこで図 3.8B に示すように、10.5—11.5 Hz の周波数帯、0.5—1.4s の潜時の神経活動を領域毎に平均を取り対応のある t 検定を行った。結果、10.9 Hz 刺激呈示時に、前頭頂、頭頂領域で有意差が検出された（前頭頂:  $t(12) = 2.68, q = 0.040, d = 0.77$ ; 頭頂:  $t(12) = 3.27, q = 0.026, d = 0.94$ ; 側頭:  $t(12) = 1.98, q = 0.071, d = 0.57$ ; 後頭:  $t(12) = 2.07, q = 0.071, d = 0.60$ ）。検定に当たっては Benjamini & Hochberg 法を採用し False Discovery Rate を用いた多重比較補正を行った (Benjamini & Hochberg, 1995)。 $q$  値は FDR で補正された  $p$  値を表す。静止刺激呈示時には有意な神経活動差は検出されなかった（前頭頂:  $t(12) = 0.55, q = 0.792, d = 0.16$ ; 頭頂:  $t(12) = 0.12, q = 0.908, d = 0.03$ ; 側頭:  $t(12) = 0.74, q = 0.792, d = 0.21$ ; 後頭:  $t(12) = 0.66, q = 0.792, d = 0.19$ ）。この結果よりアルファ帯域の神経活動差は、時間情報符号化時のフリッカ、フラッタ刺激に誘発された時間歪みの偏りを反映していると考えられる。

上記の知覚時間に相関したアルファ帯域の神経活動はピーク周波数が 10.9 Hz であるため、SSVEP 量や神経引き込みとの関連が疑われる。試行間位相同期を同様に分析した結果、頭頂領域で条件間での差は見られなかった (図 3.8A 下段)。この

傾向は全電極で同様だった。神経活動強度で条件間の差が観察された 10.9 Hz 付近、0.5—1.4s の潜時の位相同期の平均を取り対応のある t 検定を行った結果、10.9 Hz 刺激呈示時に、前頭頂で有意差が検出された（前頭頂:  $t(12) = 3.71, q = 0.012, d = 1.07$ ; 頭頂:  $t(12) = 1.18, q = 0.369, d = 0.34$ ; 側頭:  $t(12) = 1.14, q = 0.369, d = 0.33$ ; 後頭:  $t(12) = 0.51, q = 0.618, d = 0.15$ ) (図 3.8C)。静止刺激呈示時には有意な差は検出されなかった（前頭頂:  $t(12) = 1.46, q = 0.170, d = 0.42$ ; 頭頂:  $t(12) = 1.62, q = 0.170, d = 0.47$ ; 側頭:  $t(12) = 1.65, q = 0.170, d = 0.48$ ; 後頭:  $t(12) = 2.05, q = 0.170, d = 0.59$ )。以上の結果より、神経活動は 10.9 Hz 刺激を短く知覚した際により大きくなるが、位相同期に差は生じず、むしろ 10.9 Hz 刺激を長く知覚した際の方が僅かに大きくなることが示された。10.9 Hz の神経活動変化が注意量に基づく SSVEP 変化と考えると、位相同期度でも差が観察されるはずである (Kim, Grabowecky, Paller, Muthu, & Suzuki, 2007)。このことから、条件間で異なる性質を示した神経活動は SSVEP を反映した物ではないと考えられた。

以上の解析により、視覚、聴覚のモダリティに依存した知覚時間が統合されるメカニズムに関して、主観時間の歪みに対応した神経活動変化が示された。10.9 Hz 刺激を「長いと報告した試行」では知覚時間延長が、「短いと報告した試行」では知覚時間縮小が生じている可能性が高いことから、刺激呈示に対し 500ms 遅延した潜時においてアルファ帯域の神経活動強度と、時間の符号化における歪み量に対応している

ことが示唆された。またシータ帯域の神経活動量は視聴覚統合における偏りを反映していることが示唆された。



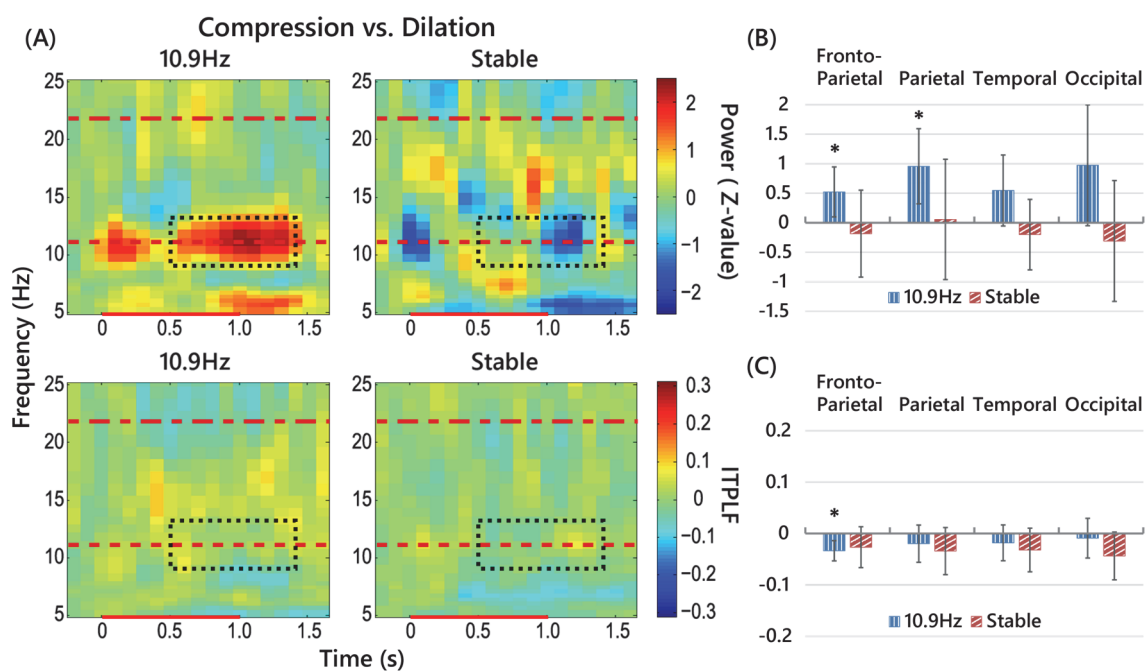


図 3.8 知覚された刺激呈示時間長による AV 条件での神経活動差。正の値は知覚時間が縮小したときにより神経活動が大きくなっていることを、負の値は知覚時間が拡大したときにより神経活動が大きくなっていることを示す。(A) 頭頂における脳波強度（上段）と試行間位相同期（下段）。横軸上の赤太線は刺激呈示期間を表す。10.9 Hz、21.8 Hz の赤破線は呈示比較刺激の変調周波数、及びその倍周波数を表す。黒破線枠は神経活動及び位相同期の差を解析した潜時、周波数を示す。10.9 Hz 刺激を短いと知覚したときに 10.9 Hz 付近の神経活動がより増強している一方、位相同期には差が見られなかった。

(図 3.8 続き) (B) 各脳領域における知覚時間による神経活動強度差。黒破線枠内の平均値を示した。エラーバーは被験者間での 95%信頼区間を表す。10.9 Hz 刺激を短く知覚したときに神経活動が増加する傾向が見られ、前頭頂、頭頂では知覚時間によって有意な差が観察された。(C) 各脳領域における知覚時間による試行間位相同期の差。黒破線枠内の平均値を示した。エラーバーは被験者間での 95%信頼区間を表す。どの条件でも大きな差は見られなかったが、10.9 Hz 刺激を長く知覚したときに前頭頂領域で位相同期が有意に高くなることが示された。(\*:  $p < 0.05$ )

### 3.1.3 考察

特化型モデルにおける体内時計の枠組みにおいて、知覚時間の歪みはフリッカ、フラッタ刺激の変調周波数により、ペースメーカーの動作クロックが変化することで生じると解釈されてきた (Binetti et al., 2012; Hashimoto & Yotsumoto, 2015; Matell & Meck, 2004; Ono & Kitazawa, 2010, 2011; Pentonvoak et al., 1996; Repp et al., 2013)。この理論では、知覚時間の延長は、外部刺激によるペースメーカーの加速で説明された。10.9 Hz で変調する刺激が視覚では時間延長、聴覚では時間縮小と異なる性質を示す現象に対して、本研究ではモダリティ毎に異なる動作周波数のペースメーカーを仮定し、視覚ではペースメーカーの加速が、聴覚ではペースメーカーの減速が生じていると考えた。この仮説に従い、時間知覚歪みが生じているときの脳波計測を行うことで、視覚刺激呈示時と聴覚刺激呈示時で対になる神経活動の周波数シフトが観察されると予測した。実験の結果この条件を満たす神経活動の変化を観察することはできなかったが、視聴覚刺激同時呈示条件において知覚時間の歪みを反映した神経活動が示された。

#### 知覚時間の歪みを反映した頭頂アルファ帯域の神経律動

頭頂、前頭頂領域の高アルファ帯域の神経活動は知覚時間が縮小する際により増強し、刺激呈示に対し 500ms 程度の遅延を持つことが示唆された。この神経活動の変化は 10.9 Hz 付近で観察されたため、SSR を反映していることが考えられた。し

かし SSR は事象関連電位 (Event Related Potential: ERP) の P300 成分に起因するため、試行間位相同期解析の結果で示されたように、一般に 300ms の遅延が生じることが知られており (Silberstein, Nunez, Pipingas, Harris, & Danieli, 2001; Zhu, Bieger, Garcia Molina, & Aarts, 2010)、予測される潜時と観察された潜時が一致しない。また試行間位相同期を刺激の知覚時間に応じて比較すると、知覚時間の縮小に対して位相同期は増えるどころか減っており、SSR とは違う神経活動であることを支持している (Kim et al., 2007)。よってこの知覚時間歪みに対応した神経活動変化は、11 Hz 程度の高アルファ帯域の神経活動の変化を反映しているか、フリッカ、フラッタ刺激によって 10.9 Hz に引き込まれた神経活動の変化を反映していると考えられる。後者の場合も、もともとの神経律動は 11 Hz 付近のアルファ帯域の神経活動であると考えられる。視聴覚刺激に対する時間知覚課題とアルファ帯域の神経活動は先行研究で報告されており、視覚及び聴覚モダリティから入力された時間情報の統合表象への寄与が視聴覚領域間の神経相関に反映される (Van Driel et al., 2014)。彼等の報告では、アルファ帯域の神経相関が高いほど、知覚時間への聴覚情報の寄与が大きいことが示された。本研究で示唆された時間知覚歪みに応じて変動する神経活動では、知覚時間縮小と頭頂領域のアルファ帯域の増大が関連付けられた。知覚時間縮小は聴覚フラッタによって引き起こされることから、視聴覚統合時に聴覚の寄与が大きい際に、頭頂アルファが増大したと考えられる。これは先行研究と矛盾しない実験結果であると言える。

### 時間知覚に関わる視覚－聴覚領域間神経相関

視聴覚領域間の神経相関解析では、視聴覚フリッカフラッタ同時刺激時に特異的なシーターアルファ帯域の位相同期が、刺激呈示終了後に観察された。多感覚情報の統合に関わる神経律動としては、デルタ帯域からガンマ帯域まで様々な周波数の神経活動が報告されている (Arnal & Giraud, 2012; Engel, Senkowski, & Schneider, 2012; Sakowitz et al., 2005; Senkowski, Schneider, Foxe, & Engel, 2008; Van Driel et al., 2014)。視聴覚刺激においては、視覚皮質の神経活動により聴覚皮質でシーターアルファ帯域の位相が同期する現象が多々報告されている (Engel et al., 2012; Kayser, Petkov, & Logothetis, 2008; Lakatos, Chen, O'connell, Mills, & Schroeder, 2007; Lakatos et al., 2005; Senkowski et al., 2008)。領域間で同期したシータ帯域の神経律動により、各感覚領域内でのガンマ帯域の神経活動が変調することも知られており、シーターアルファ帯域の神経相関が多感覚の情報統合において重要な役割を果たすと考えられている (Arnal & Giraud, 2012; Arnal, Poeppel, & Giraud, 2015; Lakatos et al., 2005)。本研究で観察された神経相関は 8 Hz 程度のシータ帯域とアルファ帯域の境界の周波数であり、視聴覚統合に関連した神経活動であることが示唆される。

この神経相関は刺激呈示終了後に強く表れており、時間情報の符号化に続いて生じた認知活動に関係していると考えられる。STT に基づくと時間情報は 3 段階の情報処理モデルに従って処理されると考えられている (Allman & Meck, 2012; Buhusi

& Meck, 2005; Gu et al., 2015; Harrington et al., 2011; Merchant et al., 2013; Penney et al., 2000; Shi et al., 2013; Van Rijn et al., 2014)。まず始めに時間情報がペースメーカーにより符号化され神経表象が形成される（クロック段階）、次にこの時間情報が作動記憶として貯蔵される（記憶段階）、最後に時間情報は別の時間情報と比較され、長い、短いといった知覚や、どの程度の長さであったかという知覚を得る（決定段階）。今回観察された神経相関は先に呈示した刺激の直後にも観察されるため、決定段階よりも記憶段階に関連した神経活動である可能性が高い。ここで時間情報の符号化と作動記憶への貯蔵の間の神経メカニズムは、SBFm モデルにおいてシータ帯域の神経活動によって説明される (Gu et al., 2015; Van Rijn et al., 2014)。作動記憶に関連した課題では 4—10 Hz 程度のシータ帯域の神経律動の関連が報告されており (Hasselmo & Stern, 2014; Liebe, Hoerzer, Logothetis, & Rainer, 2012; Moran et al., 2010; Tesche & Karhu, 2000)、本研究で示された 8 Hz 程度のシーターアルファ帯域の神経活動は SBFm モデルにも沿った結果である。ここでシータ帯域の神経律動はガンマ帯域の興奮性律動と抑制性律動のうなりで説明され、更にシータ帯域の興奮性律動と抑制性律動はデルタ帯域のうなりを生じると考えられる。このモデルを踏まえると本研究においてもデルターシータ、シーターガンマの位相振幅カップリングが観察される事が期待された。しかし解析の結果、10.9Hz 刺激と静止刺激の間で明確な位相振幅カップリングは観察されなかつ

た。この事は 4Hz 以下のデルタ帯域及び 30Hz 以上のガンマ帯域において、計測脳波の SN 比が非常に悪く課題関連の神経活動を計測できなかったためと考えられる。

この時同じ潜時において、6 Hz 程度のシータ帯域の神経活動量の変化が、知覚時間の変動に対応して示された。類似の神経活動は Van Driel et al. (2014)が報告しており、時間知覚課題中に視聴覚刺激の一方のモダリティへ注意を向けることで、右側の側頭、頭頂、後頭を中心とした領域で神経活動強度が有意に変化することが示された。よってシータ帯域の多感覚統合に関連した神経活動において、視聴覚モダリティの寄与の偏りが反映されることが示唆された。

### 時間情報の階層的感覚統合メカニズム

上記の神経相関は比較刺激と標準刺激に対する差として観察されたことから、時間情報を記憶する段階において知覚時間歪みの相殺に関与する神経活動であると考えられる。同様に視聴覚フリッカフラッタ同時呈示に特異的な神経活動として、刺激呈示から 0.3s 遅延したアルファ律動が観察された。この神経活動差は特に標準刺激知覚時に神経活動が抑制されていることに起因しており、視覚刺激単独呈示では後頭領域のみで観察されたアルファ抑制が、頭頂領域まで伝播したと考えられる。アルファ帯域の神経律動は感覚器において、刺激入力がない時に支配的に観察されることが知られており、視覚皮質におけるこの自発脳波はアルファ波、聴覚皮質ではタウ波、

体制感覚野ではミュー波と呼ばれる (Ben-Simon et al., 2013; Foxe & Snyder, 2011; Fujioka, Mourad, & Trainor, 2011; Lehtela, Salmelin, & Hari, 1997; Tiihonen et al., 1991; Weisz, Hartmann, Muller, Lorenz, & Obleser, 2011)。これらの神経活動は刺激が呈示されると抑制され、注意課題、記憶課題などでも抑制が生じることが報告されている。本研究では聴覚刺激に対するタウ波の抑制を観察することはできなかったが、低周波数の変調刺激に対する ASSR のように、タウ波も SN 比が低く計測が難しいことが知られており、矛盾はない。実際にタウ波はアルファ波、ミュー波と異なり、EEG よりも計測精度の高い脳磁計 (Magnetoencephalography: MEG) や皮質脳波計 (Electrocorticogram: ECoG) の発展に伴って着目されてきた (Lehtela et al., 1997)。これらのアルファ波、タウ波、ミュー波はいずれも視床皮質間ループに起因すると考えられており、モダリティ間の相互作用が示唆されている (Ben-Simon et al., 2013; Frey et al., 2014; Fujioka et al., 2011; Gomez-Ramirez et al., 2011; Lange et al., 2014; Suffczynski, Kalitzin, Pfurtscheller, & Lopes Da Silva, 2001)。視聴覚刺激に対して視覚刺激単体に対するよりも強いアルファ抑制が頭頂領域で観察されたことにより、多感覚刺激の双方に同時に注意を向けた影響が考えられる。一方、視聴覚刺激では視覚刺激と異なり、比較刺激に対してこのアルファ抑制が観察されなかった。このことから、視聴覚フリッカフラッタ刺激に対しては、アルファ抑制を相殺するようなアルファ帯域の神経活動が生じたことが考えられる。被験者の主観時間に応じて解析した実験結果より、刺



激提示後 0.5s 程度のアルファ帯域の神経活動が時間知覚に関与していることが示唆された。このことを併せて考えると、視聴覚条件でアルファ抑制を相殺した神経活動が時間知覚メカニズムに関与している可能性が考えられる。

このアルファ帯域の神経活動は課題に対する集中量や、視聴覚モダリティに対する注意の割合に応じて、試行毎に変動することが予測される。よって知覚時間歪みに応じて変動することが示唆されたアルファ帯域の神経活動は、上述のアルファ抑制及びそれを相殺するようなアルファ帯域の神経活動と強い関連があると考えられる。このことは、多感覚刺激に対する時間情報はまずは各感覚器で符号化されるとする説を強く支持する。次に前述のシータアルファ帯域の視聴覚間の神経相関、及び知覚時間歪みに対応したシータ帯域の神経活動変動は、視聴覚刺激の同時呈示に対して、刺激呈示後に観察されることが示された。このシータ帯域の神経活動は記憶のメカニズムとも関連し、時間情報の視聴覚統合を担っていることが示唆された。これらの結果より、時間情報は感覚器毎に符号化が行われ、持続時間確定後に情報統合され、記憶に貯蔵される、階層的処理が行われていると考えられる。

## 3.2 研究2 結論

研究2により、頭頂領域においてアルファ帯域の神経活動が知覚時間を反映して変動していることが示唆された。このアルファ変調は知覚時間に縮小傾向が見られる際に増強する傾向にあり、聴覚領域における自発神経活動と関連すると考えられる。また時間情報を記憶する段階で視聴覚間のシータ帯域の神経結合が生じ、時間歪みの相殺を処理していることが示唆された。以上の結果より多感覚の時間情報は階層的処理がなされ、感覚器毎に符号化された時間情報が、持続時間確定後に統合され記憶されることが考えられる。

## 第4章 総合考察

本研究では間隔時間情報の多感覚統合特性に関して研究を行った。研究1ではこれまでに知られている間隔時間知覚における感覚モダリティ依存的な特性と、知覚時間歪みを生じる錯覚を利用し、新しい時間知覚特性を示した。同時に視聴覚間の情報統合において、単純な聴覚優位の特性と異なる視聴覚統合の性質が示された。研究2では異なる知覚時間歪みを生じる視覚刺激と聴覚刺激の同時知覚に対し、知覚時間に対応した神経活動を示し、最も本研究結果を支持できる時間知覚の視聴覚統合メカニズムを提案した。本章ではこれらの研究結果をまとめ直し、時間情報の多感覚統合メカニズムに関して、より一般的な考察を加えていく。

### 4.1 感覚モダリティに依存した時間知覚特性

研究1で示された結果を、実験間の比較に焦点を当てて図4.1に示した。本研究における重要な結果の1つは視覚、聴覚モダリティ間で、時間変調刺激に対して異なる時間歪みが生じたことである(図4.1A)。研究1で考察したように、時間知覚

の特性が感覚モダリティ間で異なることはよく知られていた一方、視覚フリッカも聴覚フラッタも時間延長を引き起こす現象ばかりが報告されていた。このため各モダリティ内において、時間変調しない標準刺激に対してどのように刺激時間の過大推定が生じるか、というメカニズムばかりが考察されてきた。これは時間変調刺激以外の時間歪みを引き起こす錯覚現象に対しても同様であった (Buonomano & Maass, 2009; Eagleman & Pariyadath, 2009; Ivry & Schlerf, 2008; Matthews et al., 2014)。オドボール刺

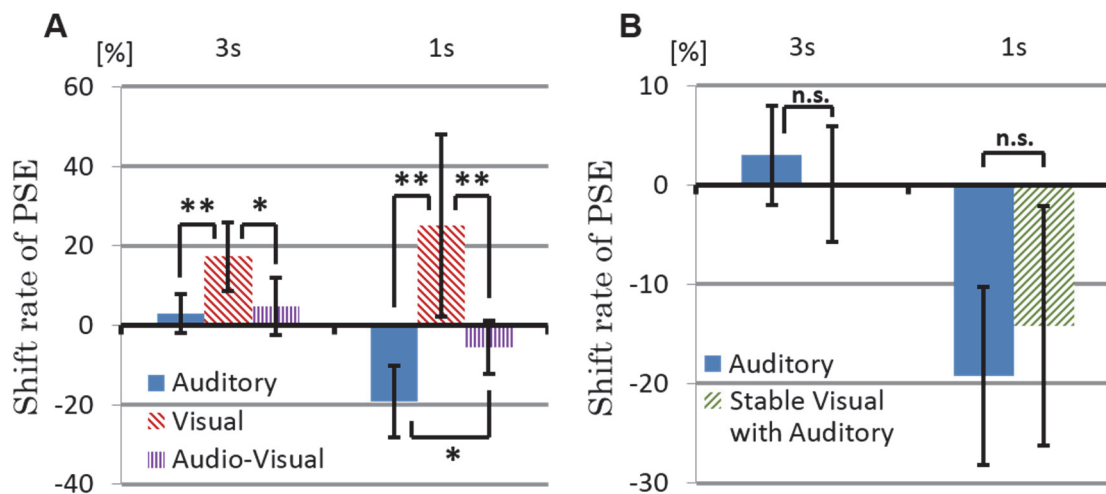


図 4.1 研究 1 で示された 10.9 Hz 時間変調刺激に対する PSE 変化率のまとめ。

(A) 実験 1, 2, 3 のまとめと比較。3 秒の時間知覚では視覚フリッカのみが時間歪みを生じさせた。1 秒の時間知覚では聴覚フラッタと視覚フリッカで異なる時間歪みが生じた。視聴覚同時知覚時の PSE 変化率は、各単一刺激知覚時と比較して優位に異なった。(B) 実験 1, 4 のまとめと比較。エラーバーは 95%信頼区間を表す。聴覚フラッタに対する時間知覚と、聴覚フラッタ呈示時の静止視覚刺激に対する時間知覚で、PSE 変化率に有意な差は生じなかった。

激を用いた時間延長現象の研究では、聴覚オドボールが視覚刺激に対する知覚時間を延長させる一方、視覚オドボールは聴覚刺激に対する知覚時間に影響を与えないこと等が知られている (Chen & Yeh, 2009; Matthews et al., 2014)。これは視聴覚モダリティ間の非対称な時間歪み特性を示す研究の一例である。しかしこれらの研究が示しているのは視聴覚統合における非対称な寄与であり、モダリティ内における時間歪み特性の非対称性ではない。オドボール刺激が時間知覚へ及ぼす影響のモダリティ間非対称性は、時間情報に寄与する感覚モダリティの非対称性、この場合は聴覚優位性に起因すると考えられている。この聴覚優位性は視聴覚モダリティの時空間特性の違いに起因し、聴覚の時間分解能が高く、聴覚モダリティにおける時間情報の信頼性が高いためと考えられている (Shams, 2012; Shams & Kim, 2010; Shimojo et al., 2001; Shimojo & Shams, 2001; Walker & Scott, 1981; Welch & Warren, 1980)。この時間分解能の違いが同時に、聴覚刺激は知覚刺激よりも長く知覚されるという、間隔時間知覚におけるモダリティ間の特性の違いを生じると考えられる。

STTに基づいて時間知覚メカニズムを解明しようとする試みにおいて、初期のモデルでは共通の1つのペースメーカーを用いたモデルが支持されていた (Van Rijn & Taatgen, 2008)。このモデルにおいてはペースメーカーの動作周波数は非線形な特性を示し、知覚時間の変化はその非線形性により生じると考えられていた。感覚モダリティ間の時間知覚特性に関しても、共通のペースメーカーを仮定するモデルと、複数の並

列したペースメーカを仮定するモデルが存在する (Penney et al., 2000; Wearden et al., 1998; Wearden, Norton, Martin, & Montford-Bebb, 2007; Wearden et al., 2006)。前者の1つのペースメーカを仮定するモデルでは、スイッチの精度が視聴覚刺激に対して異なり、視覚刺激に対してはスイッチがオンとなる精度が聴覚刺激に対するよりも悪く、ペースメーカのパルスの累積が始まるまで遅延が生じると考えられた。この結果、視覚刺激に対しては累積されるパルス数が減少し、聴覚刺激の方が長く知覚されることを説明できた。一方モダリティ毎に異なるペースメーカ及び累積器のシステムを仮定したモデルでは、聴覚ペースメーカは視覚ペースメーカよりも速い周波数で動作し、その為聴覚では時間知覚精度が高く、一定時間に累積されるパルス数が視覚よりも多くなるために、聴覚刺激の方が長く知覚されると説明された。このペースメーカの動作周波数が異なるとするモデルは研究1の結果を良く説明する。時間変調刺激による知覚時間の歪みは、ペースメーカの動作周波数が外部刺激の時間周波数に引き込まれることで説明できる (Binetti et al., 2012; Hashimoto & Yotsumoto, 2015; B. Herrmann et al., 2013; Matell & Meck, 2004; Ono & Kitazawa, 2010, 2011; Pentonvoak et al., 1996; Repp et al., 2013)。図 4.2 の模式図に示したように、モダリティ間で異なるペースメーカの動作周波数を考えることができる場合、同じ時間周波数への引き込みであっても、加速となるか減速となるかを分けることができる。10 Hz 付近という境界は神経律動に当てはめるとアルファ帯域であり、高アルファ帯域と低アルファ帯域の境界とも一致す

る。アルファ帯域の神経律動は注意量によって変調することが知られており、一方で注意量による知覚時間の増減も示唆されている (Tse, Intriligator, Rivest, & Cavanagh, 2004)。本研究2では知覚時間の変動に応じて、10.9 Hz に引き込まれたアルファ帯域の神経律動の活動強度が変調することが示された。研究2では多感覚刺激に対して皮質毎に並列した時間情報の符号化が示唆されており、モダリティ毎に異なるアルファ帯域の神経律動が時間知覚に関与していることが推察できる。

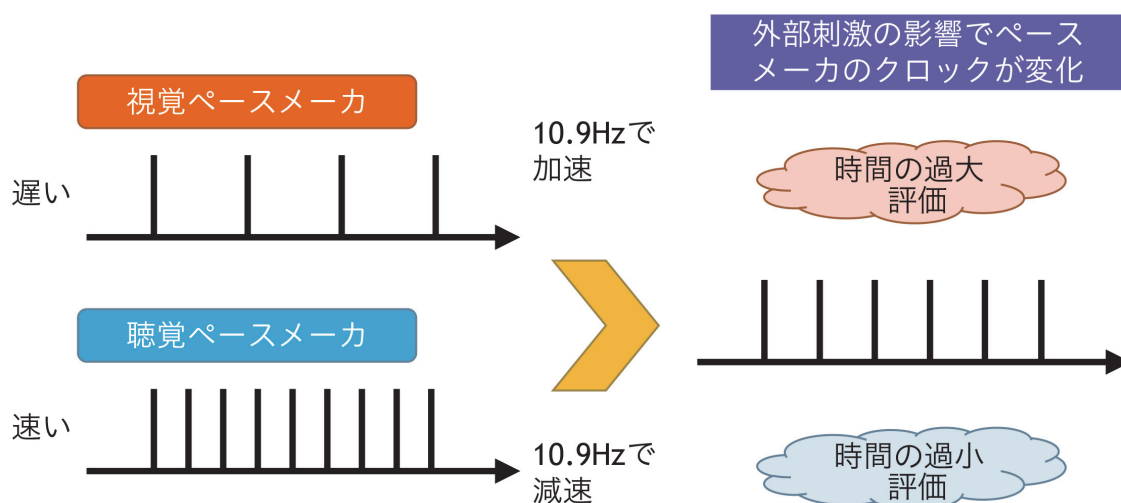


図 4.2 10.9 Hz フリッカ及び 10.9 Hz フラッタによる知覚時間歪みの模式図。異なる動作周波数を持つペースメーカーは、同じ変調周波数の外部刺激により異なる影響を受ける。

## 4.2 時間知覚モデル

ここまでで体内ペースメーカーを使用したモデルで本研究結果を考察してきた。SBF モデル、SBFm モデルはこのペースメーカーの生理学的実装として、皮質における振動子ニューロン、大脳基底核における読み出しニューロンを仮定し、皮質-線条体ネットワークを利用して説明を行った (Buhusi & Oprisan, 2013; Gu et al., 2015; Matell & Meck, 2004; Merchant et al., 2013; Van Rijn et al., 2014)。また Hashimoto and Yotsumoto (2015)は時間変調刺激による皮質振動子ニューロンの引き込みが確かに知覚時間歪みを生じさせることをシミュレーションで示した。対となるモデルとして、ペースメーカーのような体内時計を想定しない内因性モデルがある。時間順応を用いた研究では局所的な位置特異性が示されており、時間情報の処理に初期感覚野が関わっていることが示唆されている (Eagleman & Pariyadath, 2009; Johnston et al., 2006)。また繰り返し呈示された刺激に対する知覚時間が縮小する減少が報告されており (Eagleman, 2008; Eagleman & Pariyadath, 2009; Karmarkar & Buonomano, 2007; Matthews, 2011)、繰り返し維持された刺激に対して神経活動強度が低下する繰り返し抑制の神経システムは内因性モデルによる説明を強く支持している。数や大きさといった時間情報と無関係な刺激属性が知覚時間に影響を与える減少も知られており、エネルギーモデルなどの内因性モデルを用いると、同じ神経活動の活性化が及ぼす影響として説明が付けられる (Ivry & Schlerf, 2008; Xuan et al., 2007)。また本研究でも使用したフ



フリッカ刺激による時間延長に関して、8 Hz 以下のフリッカ刺激に対してはフリッカ周波数が高いほど時間延長量が大きくなるのに対し、8 Hz を超えるフリッカ刺激に対しては過大推定量がほぼ一定になることが報告されている (Kanai et al., 2006)。この現象は、SSVEP 及びフリッカ刺激に誘発された初期視覚野の BOLD 信号強度が 8 Hz フリッカに対してピークを迎えることと併せて考えれば、エネルギーモデルを強く支持する結果と解釈される (Emir, Bayraktaroglu, Ozturk, Ademoglu, & Demiralp, 2008; C. S. Herrmann, 2001; Kaufmann, Elbel, Gössl, Putz, & Auer, 2000)。一方でこれらのモデルでは視聴覚モダリティ間の時間情報の転移などを説明することは難しく、研究 2 冒頭でも議論したように、本研究で示された聴覚フラッタによる時間縮小を説明することも難しい。刺激強度と知覚時間の対応は特定条件下で反転することや(Matthews, Stewart, & Wearden, 2011)、後天的に獲得される対応関係であることが示されており(Droit-Volet & Coull, 2015)、神経活動強度が内因的に時間情報の読み出しに利用されると結論付けることは難しい。また根本的な問題として、神経状態の一時的な変質を鍵として時間情報の読み出しを行っているため、数 100ms を超える時間情報に対応することはできない。

このように特化型モデルと内因性モデルには長所と短所が含まれているため、その双方が時間知覚メカニズムとして並列して存在するのではないかと考えることができる。統一モデルではミリ秒の時間情報は皮質レベルで符号化され、その情報

が脳基底核を中心とする特化型システムに送られ、数秒の時間情報はこちらで処理されると考える (Matthews et al., 2014; Merchant et al., 2013; Merchant et al., 2008; Teki et al., 2011)。そもそも SBF モデルは齧歯類に時間課題を行わせた場合の生理学的検証に基づいており、脳基底核、前頭皮質、補足運動野のいずれの脳部位を除去した場合にも、時間知覚に影響を生じることが知られている (Matell & Meck, 2000, 2004; Meck, Penney, & Pouthas, 2008)。一方で内因性モデルを支持するような、知覚時間に応じて活動が増強する神経細胞も動物研究で発見されている (Walsh, 2003)。これらの動物はヒトと同様に、時間課題でウェーバーの法則に従う応答結果を示したことから、時間知覚が行えると考えられている (Gibbon, 1977)。ヒトの脳波研究でも時間経過で活動電位が増加する随伴陰性変動 (Contingent Negative Variation: CNV) が知られており、時間知覚メカニズムとの関係が議論されている (Kononowicz & Van Rijn, 2011, 2014; N'diaye, Ragot, Garnero, & Pouthas, 2004)。これらの先行研究より、特化的システムも内因的システムもどちらも否定できるものではないと考えられる。本研究 2 では階層的な時間処理メカニズムが示唆され、特に視聴覚情報の相互作用は刺激呈示終了後に生じることが示された。このことから、皮質での時間情報の符号化が行われた後に、時間情報の記憶保持が行われる際に時間情報の視聴覚統合が行われることが推察された。視聴覚皮質間の神経相関はシーターアルファ帯域で観察され、SBFm モデルにお

いて示唆されたシータ律動の神経活動が時間情報の符号化と記憶の貯蔵を行うとする仮説に一致した結果となっている。

視聴覚間で知覚時間が異なる現象に対し、異なる動作クロックのペースメーカーが存在することを仮定したモデルでは、視聴覚の時間情報が比較できる原因として、記憶段階で時間情報が統合されるためと考えられている (Allman et al., 2014; Van Wassenhove et al., 2008)。この仮説に従った情報処理モデルの概略図を図 4.3 に示す。この階層的情報処理構造は研究 2 で示唆された時間処理メカニズムと一致しており、本研究結果を支持するモデルと言える。この図を見ると、モダリティ毎に独立したペースメーカーシステムの存在、階層的な時間情報処理システムと、初期の情報処理モデルに比べて今後もモデルが複雑化していくことが予想される。一方研究 2 で考察したように、シータ帯域の神経律動を利用し、時間情報の符号化と記憶を一つの神経メカニズムとして説明するモデルも提案されている (Gu et al., 2015; Van Rijn et al., 2014)。よって一見モデルが複雑化して見えたとしても、より本質的な側面を表している可能性を慎重に考慮する必要がある。

但し、ここまでで考察した時間知覚及び時間情報の視聴覚統合の仮説は、いずれも直接的に証明されたわけではない。特に今回新しく報告した現象である聴覚フラッタに対する知覚時間縮小を説明するのに、現状で尤もらしいモデルとして提案したものとなる。今後時間縮小が生じる条件がより厳密に解明される過程で、時間知覚

メカニズムに関しても更なる知見が得られると考えられる。また本研究では一貫してカウンティングを禁止し、言語などの不特定の認知活動が時間知覚課題に与える影響を極力排除した。その理由として感覚モダリティ間での特性の相違、及び統合の特性を検証することを主目的としていたことが挙げられる。一方でより日常的な時間知覚を考えると、カウンティングを用いた時間知覚の方がより一般的と考えられる。時間知覚は強く実験環境、文脈に依存して変動する事が知られており (Gil & Droit-Volet, 2011; Matthews et al., 2011; Ono & Kitazawa, 2010, 2011; Wearden, 2015; Wearden, O'donoghue, Ogden, & Montgomery, 2014)、実験室環境や日常的でない課題教示が本来の時間知覚を歪ませている可能性は非常に高い。実際にカウンティングの課題教示によっても知覚時間特性が大きく変わることが知られている (Rattat & Droit-Volet, 2012)。文脈依存的な特性も含めた時間知覚メカニズムを解明する上で、日常的な環境での時間知覚研究が今後重要になると考えられる。

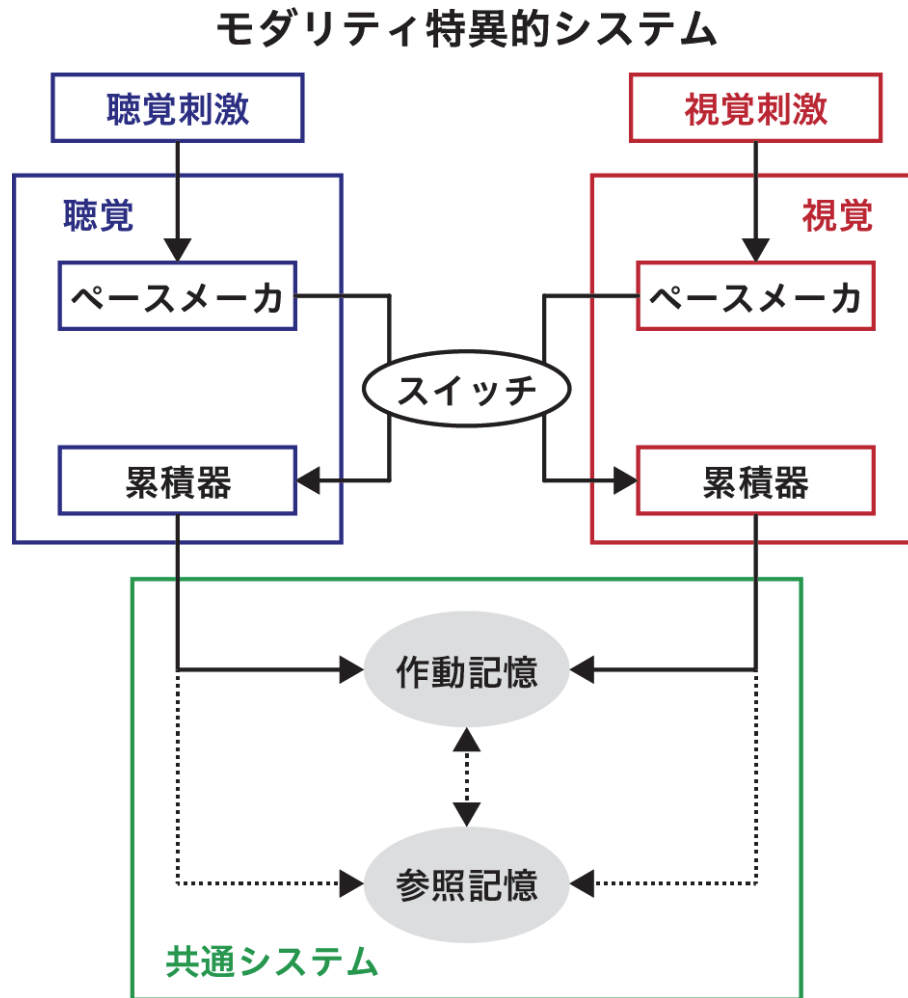


図 4.3 多感覚刺激に対する情報処理モデルの一例。Van Wassenhove, Buonomano, Shimojo, and Shams (2008)より改変。本研究で示唆された時間情報の多感覚統合メカニズムに最も近いモデルであり、モダリティレベルの時間符号化と記憶段階での多感覚統合が階層的に行われている。

### 4.3 時間情報の多感覚統合

最後に研究 1 で示された視聴覚同時刺激に対する時間情報の統合について、知覚された時間の側面から考察を行う。研究 1 の結果より、1s 程度の視聴覚刺激に対する時間歪みの効果は聴覚刺激とも視覚刺激とも異なり、視聴覚間で時間歪みが相殺されたことが示唆された (図 4.1A)。一方で同時呈示された視覚刺激が時間歪みを生じさせない場合には、聴覚刺激による時間歪みがそのまま観察されることが示された (図 4.1B)。

序論で述べたように、多感覚情報の統合はベイズ推定的に処理されると考えられている。最も単純化したモデルに基づいて考えれば、視聴覚同時刺激に対する時間情報は視覚情報の分散 $\sigma_V^2$ と、聴覚情報の分散 $\sigma_A^2$ より、以下の重み付けに基づいた加重平均で推定することができる (Ernst, 2012; Van Wassenhove et al., 2008)。

$$w_V = \frac{1/\sigma_V^2}{1/\sigma_V^2 + 1/\sigma_A^2}, w_A = \frac{1/\sigma_A^2}{1/\sigma_V^2 + 1/\sigma_A^2}$$

$$PSE_{AV}^{est} = w_V \times PSE_V^{obs} + w_A \times PSE_A^{obs}$$

ここで $PSE^{obs}$ は各単一モダリティ刺激に対する実験結果であり、 $PSE^{est}$ は最尤推定による推定値である。実験から得られた PSE の心理測定関数から図 1.1 の模式図に表された尤度関数を推定し、各感覚モダリティにおける時間知覚の分散 $\sigma$ を求め、上記数式の重み付け係数 $w$ を推定した。実験 1、実験 2 より聴覚刺激、視覚刺激の単一モ

ダリティにおいて得られた PSE の実測値を用いて聴覚同時呈示時の PSE を推定したところ、視覚モダリティの寄与が実測値よりも非常に高く推定されていた。そこで次に、視聴覚統合における各モダリティの寄与に関する事前情報  $p_{AV}$  を考え、次の補正した重み係数に関して同様の推定を行った。

$$w'_V = \frac{p_V/\sigma_V^2}{p_V/\sigma_V^2 + p_A/\sigma_A^2}, w'_A = \frac{p_A/\sigma_A^2}{p_V/\sigma_V^2 + p_A/\sigma_A^2}$$

実測値と推定値の二乗誤差を最小とする事前確率  $p_A, p_V$  を計算した所、 $p_A/p_V \sim 4$  の時に、推定値が最も実測値に近づいた。この時の実測値と推定値の比較を図 4.4 に示した。モデルの推定精度を計算したところ、平均二乗誤差平方根 (Root Mean Square Error: RMSE) は 0.02s、平均絶対誤差率 (Mean Absolute Percentage Error: MAPE) は 0.70% であった。実験 3 で行った視聴覚フリッカフラッタ同時刺激、実験 4 で行った聴覚フラッタを伴う静止視覚刺激の双方に対して、PSE 変化率が高い精度で推定できたことが分かる。 $p_A/p_V$  は視聴覚間の信頼性の偏りを意味するため、本研究における時間知覚課題に関して非常に高い聴覚優位性が確認できた。なお図 4.4 に示された PSE の変化率は研究 1 で報告した値 (図 4.1) と異なっている。これは研究 1 では PSE 変化量を求める際に、各被験者の静止刺激に対する PSE と 10.9 Hz 刺激に対する PSE の差を求め、次に被験者間平均を取ることで、識別課題に対する被験者バイアスを除いた解析を行ったためである。一方今回の解析では静止刺激と 10.9 Hz 刺激のそれぞれに対して独立に PSE の推定値を算出し、最後に PSE 変化率を計算した。計算過程が異な

った理由としてベイズ推定を行うに当たり、聴覚刺激条件（実験 1）と視覚刺激条件（実験 2）の被験者が異なったため、被験者毎に視聴覚同時刺激の推定値を計算できず、先に PSE の被験者間平均を求めることとなった。

多感覚統合のベイズ推定モデルでは感覚器毎に知覚情報の尤度が計算され、事前確率に基づいて情報統合される。この階層的構造は、研究 2 で示唆された時間情報処理の階層性と一致していると考えられる。



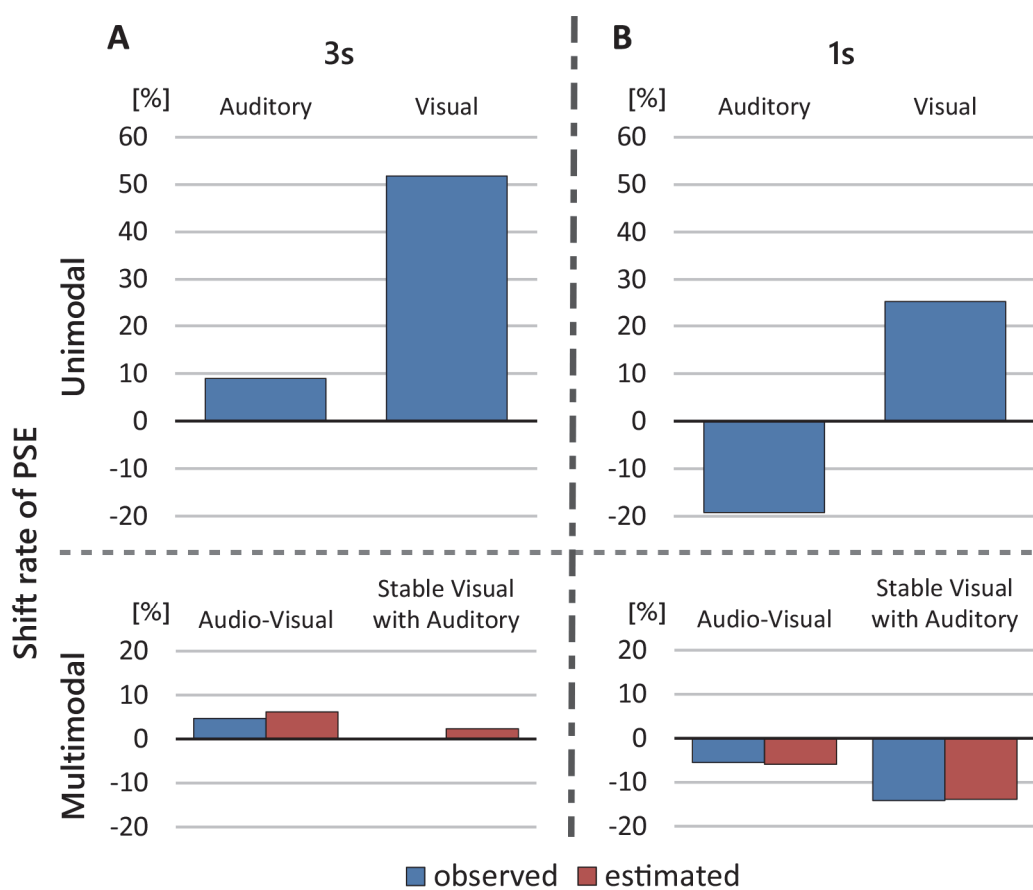


図 4.4 視聴覚統合時の PSE 変化率の 1s の標準刺激時間 (A) と 3s の標準刺激時間 (B) に対する実測値と推定値。実験 1, 2 の聴覚、視覚刺激に対する実測値 (上図) から、視聴覚統合刺激に対する推定値をベイズモデルに基づき導出し、実験 3, 4 の視聴覚刺激、聴覚フラッタを伴う視覚刺激条件に対する実測値との比較を行った (下図)。青は実測値、赤は推定値を表す。

## 4.4 結論

本研究では時間情報の多感覚統合メカニズムに関して、感覚器特異的な時間知覚の特性を示し、更に異なる特性で符号化された時間情報が統合される神経基盤に関して新たな示唆を与えることができた。まず始めに同じ特性を持つ時間変調刺激が知覚時間に及ぼす影響に関して、感覚モダリティ間で逆の影響が観察された。この結果は振動子ニューロンによる体内時計を仮定する特化型モデルを強く支持する結果であった。次に視聴覚の同時刺激に対して時間の歪み効果が相殺されたことは、視覚情報を完全に無視するような聴覚優位性を否定する結果となった。マガーク効果に代表されるように、視覚聴覚間で異なる刺激が与えられた場合、視聴覚統合されて知覚される情報は視覚、聴覚のどちらの刺激とも異なる場合がある。これは異なる視覚情報と聴覚情報の双方を尤もらしく説明できる刺激を推定した結果と考えられる。実際に多感覚統合研究で提案されているベイズ推定に基づいて本研究結果をモデル化すると、多感覚刺激呈示時の実験結果を単一感覚刺激呈示時の実験結果から予測することができた。同時に高い聴覚優位性が示唆され、間隔時間情報の多感覚統合はより一般的な時間情報の多感覚統合メカニズムの枠組みで議論を進めることが可能であると考えられる。

一方で神経メカニズムを考えると、視聴覚情報間の相互作用は刺激呈示後にも生じていることが脳波計測によって示唆され、多感覚情報の階層的な処理が示唆さ

れた。また知覚時間の変化を反映したアルファ帯域の神経活動は感覚皮質の時間知覚への寄与を示唆しており、内因性モデルと特化型モデルを合わせた統一モデルが最も説明に適していた。初期感覚野での神経相関と、多感覚刺激に特異的に活動する高次領域の存在は従来の多感覚統合研究でも多く報告されており、時間知覚に限らない多感覚統合のメカニズムとして、階層的な情報処理システムを考えることができる。

時間知覚は古くから研究されている分野でありながら、その実装メカニズムは議論が絶えず、現在も複数のモデルが提案されている状況にある。その中において本研究は多感覚情報統合に主眼を置いて研究を進め、階層的な時間情報処理のメカニズムを示唆することができた。一方感覚モダリティにおける時間情報の符号化メカニズムの解明には、本研究で示唆されたアルファ帯域の神経活動に対して更なる調査が必要となる。今後、自発神経活動におけるアルファ波と誘発神経活動におけるアルファ波の切り分けを行い、時間歪みへの寄与を調査することで、より詳細な時間知覚メカニズムの解明に繋がると期待される。

## 引用文献

- Alais, D., & Burr, D. (2004). The Ventriloquist Effect Results from near-Optimal Bimodal Integration. *Current Biology*, *14*(3), 257-262.
- Allman, M. J., & Meck, W. H. (2012). Pathophysiological Distortions in Time Perception and Timed Performance. *Brain*, *135*(Pt 3), 656-677.
- Allman, M. J., Teki, S., Griffiths, T. D., & Meck, W. H. (2014). Properties of the Internal Clock: First- and Second-Order Principles of Subjective Time. *Annual Review of Psychology*, *65*, 743-771.
- American Clinical Neurophysiology Society. (2006). Guideline 5: Guidelines for Standard Electrode Position Nomenclature. *American Journal of Electroneurodiagnostic Technology*, *46*(3), 222-225.
- Andersen, T. S. (2015). The Early Maximum Likelihood Estimation Model of Audiovisual Integration in Speech Perception. *Journal of the Acoustical Society of America*, *137*(5), 2884-2891.
- Arnal, L. H., Doelling, K. B., & Poeppel, D. (2014). Delta-Beta Coupled Oscillations Underlie Temporal Prediction Accuracy. *Cerebral Cortex*.
- Arnal, L. H., & Giraud, A. L. (2012). Cortical Oscillations and Sensory Predictions. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(7), 390-398.
- Arnal, L. H., Poeppel, D., & Giraud, A. L. (2015). Temporal Coding in the Auditory Cortex *Handbook of Clinical Neurology* (Vol. 129, pp. 85-98).
- Aschersleben, G., & Bertelson, P. (2003). Temporal Ventriloquism: Crossmodal Interaction on the Time Dimension. 2. Evidence from Sensorimotor Synchronization. *International Journal of Psychophysiology*, *50*(1-2), 157-163.

- Ben-Simon, E., Podlipsky, I., Okon-Singer, H., Gruberger, M., Cvetkovic, D., Intrator, N., & Hendlar, T. (2013). The Dark Side of the Alpha Rhythm: fMRI Evidence for Induced Alpha Modulation During Complete Darkness. *European Journal of Neuroscience*, *37*(5), 795-803.
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, *57*(1), 289-300.
- Bertelson, P., & Aschersleben, G. (2003). Temporal Ventriloquism: Crossmodal Interaction on the Time Dimension. 1. Evidence from Auditory-Visual Temporal Order Judgment. *International Journal of Psychophysiology*, *50*(1-2), 147-155.
- Bertelson, P., & Radeau, M. (1981). Cross-Modal Bias and Perceptual Fusion with Auditory-Visual Spatial Discordance. *Perception and Psychophysics*, *29*(6), 578-584.
- Binetti, N., Lecce, F., & Doricchi, F. (2012). Time-Dilation and Time-Contraction in an Anisochronous and Anisometric Visual Scenery. *Journal of vision*, *12*(7).
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, *10*(4), 433-436.
- Buhusi, C. V., & Meck, W. H. (2005). What Makes Us Tick? Functional and Neural Mechanisms of Interval Timing. *Nature Reviews: Neuroscience*, *6*(10), 755-765.
- Buhusi, C. V., & Oprisan, S. A. (2013). Time-Scale Invariance as an Emergent Property in a Perceptron with Realistic, Noisy Neurons. *Behavioural Processes*, *95*, 60-70.
- Buonomano, D. V., Bramen, J., & Khodadadifar, M. (2009). Influence of the Interstimulus Interval on Temporal Processing and Learning: Testing the State-Dependent Network Model. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1525), 1865-1873.
- Buonomano, D. V., & Laje, R. (2010). Population Clocks: Motor Timing with Neural Dynamics. *Trends in Cognitive Sciences*, *14*(12), 520-527.

- Buonomano, D. V., & Maass, W. (2009). State-Dependent Computations: Spatiotemporal Processing in Cortical Networks. *Nature Reviews: Neuroscience*, *10*(2), 113-125.
- Burle, B., & Casini, L. (2001). Dissociation between Activation and Attention Effects in Time Estimation: Implications for Internal Clock Models. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *27*(1), 195-205.
- Burr, D. (2012). Cross-Sensory Integration and Calibration in Adults and Young Children. In B. E. Stein (Ed.), *The New Handbook of Multisensory Processes* (pp. 515-526). United States: MIT Press.
- Burr, D., Banks, M. S., & Morrone, M. C. (2009). Auditory Dominance over Vision in the Perception of Interval Duration. *Experimental Brain Research*, *198*(1), 49-57.
- Burr, D., & Morrone, C. (2006). Time Perception: Space-Time in the Brain. *Current Biology*, *16*(5), R171-173.
- Chen, K. M., & Yeh, S. L. (2009). Asymmetric Cross-Modal Effects in Time Perception. *Acta Psychologica*, *130*(3), 225-234.
- Church, R. M. (2003). A Concise Introduction to Scalar Timing Theory. In W. H. Meck (Ed.), *Functional and Neural Mechanisms of Interval Timing*: CRC Press.
- Cordes, S., & Meck, W. H. (2014). Ordinal Judgments in the Rat: An Understanding of Longer and Shorter for Suprasecond, but Not Subsecond, Durations. *Journal of Experimental Psychology: General*, *143*(2), 710-720.
- Creelman, C. D. (1962). Human Discrimination of Auditory Duration. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *34*(5), 582-593.
- Deneve, S., & Pouget, A. (2004). Bayesian Multisensory Integration and Cross-Modal Spatial Links. *Journal of Physiology, Paris*, *98*(1-3), 249-258.
- Di Luca, M., Machulla, T. K., & Ernst, M. O. (2009). Recalibration of Multisensory Simultaneity: Cross-Modal Transfer Coincides with a Change in Perceptual Latency. *Journal of vision*, *9*(12), 7 1-16.

- Droit-Volet, S. (2010). Speeding up a Master Clock Common to Time, Number and Length? *Behavioural Processes*, *85*(2), 126-134.
- Droit-Volet, S., & Coull, J. (2015). The Developmental Emergence of the Mental Time-Line: Spatial and Numerical Distortion of Time Judgement. *PloS One*, *10*(7), e0130465.
- Droit-Volet, S., Meck, W. H., & Penney, T. B. (2007). Sensory Modality and Time Perception in Children and Adults. *Behavioural Processes*, *74*(2), 244-250.
- Droit-Volet, S., Turrett, S., & Wearden, J. (2004). Perception of the Duration of Auditory and Visual Stimuli in Children and Adults. *Quarterly Journal of Experimental Psychology. A: Human Experimental Psychology*, *57*(5), 797-818.
- Droit-Volet, S., & Wearden, J. (2002). Speeding up an Internal Clock in Children? Effects of Visual Flicker on Subjective Duration. *The Quarterly journal of experimental psychology. B, Comparative and physiological psychology*, *55*(3), 193-211.
- Eagleman, D. M. (2008). Human Time Perception and Its Illusions. *Current Opinion in Neurobiology*, *18*(2), 131-136.
- Eagleman, D. M., & Pariyadath, V. (2009). Is Subjective Duration a Signature of Coding Efficiency? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *364*(1525), 1841-1851.
- Emir, U. E., Bayraktaroglu, Z., Ozturk, C., Ademoglu, A., & Demiralp, T. (2008). Changes in Bold Transients with Visual Stimuli across 1-44 Hz. *Neuroscience Letters*, *436*(2), 185-188.
- Engel, A. K., Senkowski, D., & Schneider, T. R. (2012). Multisensory Integration through Neural Coherence. In M. M. Murray & M. T. Wallace (Eds.), *The Neural Bases of Multisensory Processes*. Boca Raton (FL).
- Ernst, M. O. (2006). A Bayesian View on Multimodal Cue Integration. In G. Knoblich (Ed.), *Human Body Perception from the inside Out* (pp. 105-131): Oxford University Press.

- Ernst, M. O. (2012). Optimal Multisensory Integration: Assumptions and Limits. In B. E. Stein (Ed.), *The New Handbook of Multisensory Processes* (pp. 527-544). United States: MIT Press.
- Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans Integrate Visual and Haptic Information in a Statistically Optimal Fashion. *Nature*, *415*(6870), 429-433.
- Ernst, M. O., & Bulthoff, H. H. (2004). Merging the Senses into a Robust Percept. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*(4), 162-169.
- Escoffier, N., Herrmann, C. S., & Schirmer, A. (2015). Auditory Rhythms Entrain Visual Processes in the Human Brain: Evidence from Evoked Oscillations and Event-Related Potentials. *Neuroimage*, *111*, 267-276.
- Eskelund, K., Macdonald, E. N., & Andersen, T. S. (2015). Face Configuration Affects Speech Perception: Evidence from a McGurk Mismatch Negativity Study. *Neuropsychologia*, *66*, 48-54.
- Fendrich, R., & Corballis, P. M. (2001). The Temporal Cross-Capture of Audition and Vision. *Perception and Psychophysics*, *63*(4), 719-725.
- Foxe, J. J., & Snyder, A. C. (2011). The Role of Alpha-Band Brain Oscillations as a Sensory Suppression Mechanism During Selective Attention. *Frontiers in Psychology*, *2*, 154.
- Frey, J. N., Mainy, N., Lachaux, J. P., Muller, N., Bertrand, O., & Weisz, N. (2014). Selective Modulation of Auditory Cortical Alpha Activity in an Audiovisual Spatial Attention Task. *Journal of Neuroscience*, *34*(19), 6634-6639.
- Fujioka, T., Mourad, N., & Trainor, L. J. (2011). Development of Auditory-Specific Brain Rhythm in Infants. *European Journal of Neuroscience*, *33*(3), 521-529.
- Gibbon, J. (1977). Scalar Expectancy Theory and Weber's Law in Animal Timing. *Psychological Review*, *84*(3), 279-325.
- Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. H. (1984). Scalar Timing in Memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *423*(1), 52-77.
- Gil, S., & Droit-Volet, S. (2011). "Time Flies in the Presence of Angry Faces" ... Depending on the Temporal Task Used! *Acta Psychologica*, *136*(3), 354-362.



- Goldstone, S., Lhamon, W. T., & Sechzer, J. (1978). Light-Intensity and Judged Duration. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *12*(1), 83-84.
- Gomez-Ramirez, M., Kelly, S. P., Molholm, S., Sehatpour, P., Schwartz, T. H., & Foxe, J. J. (2011). Oscillatory Sensory Selection Mechanisms During Intersensory Attention to Rhythmic Auditory and Visual Inputs: A Human Electroencephalographic Investigation. *Journal of Neuroscience*, *31*(50), 18556-18567.
- Grahn, J. A., Henry, M. J., & McAuley, J. D. (2011). Fmri Investigation of Cross-Modal Interactions in Beat Perception: Audition Primes Vision, but Not Vice Versa. *Neuroimage*, *54*(2), 1231-1243.
- Grondin, S. (2001). Discriminating Time Intervals Presented in Sequences Marked by Visual Signals. *Perception and Psychophysics*, *63*(7), 1214-1228.
- Grondin, S. (2010). Timing and Time Perception: A Review of Recent Behavioral and Neuroscience Findings and Theoretical Directions. *Attention, perception & psychophysics*, *72*(3), 561-582.
- Gu, B. M., Van Rijn, H., & Meck, W. H. (2015). Oscillatory Multiplexing of Neural Population Codes for Interval Timing and Working Memory. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *48*, 160-185.
- Hairston, I. S., & Nagarajan, S. S. (2007). Neural Mechanisms of the Time-Order Error: An MEG Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *19*(7), 1163-1174.
- Hardmeier, M., Hatz, F., Bousleiman, H., Schindler, C., Stam, C. J., & Fuhr, P. (2014). Reproducibility of Functional Connectivity and Graph Measures Based on the Phase Lag Index (Pli) and Weighted Phase Lag Index (Wpli) Derived from High Resolution EEG. *PloS One*, *9*(10), e108648.
- Harrington, D. L., Castillo, G. N., Fong, C. H., & Reed, J. D. (2011). Neural Underpinnings of Distortions in the Experience of Time across Senses. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *5*, 32.
- Hashimoto, Y., & Yotsumoto, Y. (2015). Effect of Temporal Frequency Spectra of Flicker on Time Perception: Behavioral Testing and Simulations Using a Striatal Beat-Frequency Model. *Timing & Time Perception*.

- Hasselmo, M. E., & Stern, C. E. (2014). Theta Rhythm and the Encoding and Retrieval of Space and Time. *Neuroimage*, *85 Pt 2*, 656-666.
- Hayashi, M. J., Kantele, M., Walsh, V., Carlson, S., & Kanai, R. (2014). Dissociable Neuroanatomical Correlates of Subsecond and Suprasecond Time Perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *26*(8), 1685-1693.
- Hellström, Å. (1985). The Time-Order Error and Its Relatives: Mirrors of Cognitive Processes in Comparing. *Psychological Bulletin*, *97*(1), 35.
- Herbst, S. K., Chaumon, M., Penney, T. B., & Busch, N. A. (2014). Flicker-Induced Time Dilation Does Not Modulate EEG Correlates of Temporal Encoding. *Brain Topography*.
- Herbst, S. K., Javadi, A. H., Van Der Meer, E., & Busch, N. A. (2013). How Long Depends on How Fast-Perceived Flicker Dilates Subjective Duration. *PloS One*, *8*(10).
- Heron, J., Hotchkiss, J., Aaen-Stockdale, C., Roach, N. W., & Whitaker, D. (2013). A Neural Hierarchy for Illusions of Time: Duration Adaptation Precedes Multisensory Integration. *Journal of vision*, *13*(14).
- Herrmann, B., Henry, M. J., Grigutsch, M., & Obleser, J. (2013). Oscillatory Phase Dynamics in Neural Entrainment Underpin Illusory Percepts of Time. *Journal of Neuroscience*, *33*(40), 15799-15809.
- Herrmann, C. S. (2001). Human EEG Responses to 1-100 Hz Flicker: Resonance Phenomena in Visual Cortex and Their Potential Correlation to Cognitive Phenomena. *Experimental Brain Research*, *137*(3-4), 346-353.
- Ivry, R. B., & Schlerf, J. E. (2008). Dedicated and Intrinsic Models of Time Perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(7), 273-280.
- Jack, C. E., & Thurlow, W. R. (1973). Effects of Degree of Visual Association and Angle of Displacement on the "Ventriloquism" Effect. *Perceptual and Motor Skills*, *37*(3), 967-979.
- Johnston, A., Arnold, D. H., & Nishida, S. (2006). Spatially Localized Distortions of Event Time. *Current Biology*, *16*(5), 472-479.

- Jones, L. A., Allely, C. S., & Wearden, J. H. (2011). Click Trains and the Rate of Information Processing: Does “Speeding up” Subjective Time Make Other Psychological Processes Run Faster? *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *64*(2), 363-380.
- Kanai, R., Lloyd, H., Buetti, D., & Walsh, V. (2011). Modality-Independent Role of the Primary Auditory Cortex in Time Estimation. *Experimental Brain Research*, *209*(3), 465-471.
- Kanai, R., Paffen, C. L., Hogendoorn, H., & Verstraten, F. A. (2006). Time Dilation in Dynamic Visual Display. *Journal of vision*, *6*(12), 1421-1430.
- Kanai, R., Sheth, B. R., Verstraten, F. a. J., & Shimojo, S. (2007). Dynamic Perceptual Changes in Audiovisual Simultaneity. *PloS One*, *2*(12).
- Karmarkar, U. R., & Buonomano, D. V. (2007). Timing in the Absence of Clocks: Encoding Time in Neural Network States. *Neuron*, *53*(3), 427-438.
- Kaufmann, C., Elbel, G. K., Gössl, C., Putz, B., & Auer, D. P. (2000). *Gender Differences in a Graded Visual Stimulation Paradigm for fMRI Are Limited to Striate Visual Cortex*. Paper presented at the Proc. Int. Soc. Mag. Reson. Med.
- Kayser, C., Petkov, C. I., & Logothetis, N. K. (2008). Visual Modulation of Neurons in Auditory Cortex. *Cerebral Cortex*, *18*(7), 1560-1574.
- Kayser, C., & Shams, L. (2015). Multisensory Causal Inference in the Brain. *PLoS Biology*, *13*(2), e1002075.
- Kellaris, J. J., & Altsech, M. B. (1992). The Experience of Time as a Function of Musical Loudness and Gender of Listener. *Advances in Consumer Research*, *19*, 725-729.
- Kim, Y. J., Grabowecky, M., Paller, K. A., Muthu, K., & Suzuki, S. (2007). Attention Induces Synchronization-Based Response Gain in Steady-State Visual Evoked Potentials. *Nature Neuroscience*, *10*(1), 117-125.
- Kleiner, M., Brainard, D., & Pelli, D. (2007). What's New in Psychtoolbox-3? *Perception*, *36*, 14-14.

- Koch, G., Oliveri, M., & Caltagirone, C. (2009). Neural Networks Engaged in Milliseconds and Seconds Time Processing: Evidence from Transcranial Magnetic Stimulation and Patients with Cortical or Subcortical Dysfunction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *364*(1525), 1907-1918.
- Kononowicz, T. W., & Van Rijn, H. (2011). Slow Potentials in Time Estimation: The Role of Temporal Accumulation and Habituation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *5*, 48.
- Kononowicz, T. W., & Van Rijn, H. (2014). Decoupling Interval Timing and Climbing Neural Activity: A Dissociation between Cnv and N1p2 Amplitudes. *Journal of Neuroscience*, *34*(8), 2931-2939.
- Kording, K. P., Beierholm, U., Ma, W. J., Quartz, S., Tenenbaum, J. B., & Shams, L. (2007). Causal Inference in Multisensory Perception. *PloS One*, *2*(9), e943.
- Kosem, A., Gramfort, A., & Van Wassenhove, V. (2014). Encoding of Event Timing in the Phase of Neural Oscillations. *Neuroimage*, *92*, 274-284.
- Lachaux, J. P., Rodriguez, E., Martinerie, J., & Varela, F. J. (1999). Measuring Phase Synchrony in Brain Signals. *Human Brain Mapping*, *8*(4), 194-208.
- Lakatos, P., Chen, C. M., O'connell, M. N., Mills, A., & Schroeder, C. E. (2007). Neuronal Oscillations and Multisensory Interaction in Primary Auditory Cortex. *Neuron*, *53*(2), 279-292.
- Lakatos, P., Shah, A. S., Knuth, K. H., Ulbert, I., Karmos, G., & Schroeder, C. E. (2005). An Oscillatory Hierarchy Controlling Neuronal Excitability and Stimulus Processing in the Auditory Cortex. *Journal of Neurophysiology*, *94*(3), 1904-1911.
- Lange, J., Keil, J., Schnitzler, A., Van Dijk, H., & Weisz, N. (2014). The Role of Alpha Oscillations for Illusory Perception. *Behavioural Brain Research*, *271*, 294-301.
- Lehtela, L., Salmelin, R., & Hari, R. (1997). Evidence for Reactive Magnetic 10-Hz Rhythm in the Human Auditory Cortex. *Neuroscience Letters*, *222*(2), 111-114.
- Lestussi, F., Di Persia, L., & Milone, D. (2011, 10-12 May 2011). *Comparison of on-Line Wavelet Analysis and Reconstruction: With Application to Ecg*. Paper

presented at the Bioinformatics and Biomedical Engineering, (iCBBE) 2011 5th International Conference on.

- Levi, E. C., Folsom, R. C., & Dobie, R. A. (1993). Amplitude-Modulation Following Response (Amfr): Effects of Modulation Rate, Carrier Frequency, Age, and State. *Hearing Research*, *68*(1), 42-52.
- Lewis, P. A., & Miall, R. C. (2003). Distinct Systems for Automatic and Cognitively Controlled Time Measurement: Evidence from Neuroimaging. *Current Opinion in Neurobiology*, *13*(2), 250-255.
- Lewis, P. A., & Miall, R. C. (2006). Remembering the Time: A Continuous Clock. *Trends in Cognitive Sciences*, *10*(9), 401-406.
- Liebe, S., Hoerzer, G. M., Logothetis, N. K., & Rainer, G. (2012). Theta Coupling between V4 and Prefrontal Cortex Predicts Visual Short-Term Memory Performance. *Nature Neuroscience*, *15*(3), 456-U150.
- Lustig, C., & Meck, W. H. (2011). Modality Differences in Timing and Temporal Memory Throughout the Lifespan. *Brain and Cognition*, *77*(2), 298-303.
- Macleod, A., & Summerfield, Q. (1987). Quantifying the Contribution of Vision to Speech Perception in Noise. *British Journal of Audiology*, *21*(2), 131-141.
- Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric Statistical Testing of EEG- and MEG-Data. *Journal of Neuroscience Methods*, *164*(1), 177-190.
- Matell, M. S., & Meck, W. H. (2000). Neuropsychological Mechanisms of Interval Timing Behavior. *Bioessays*, *22*(1), 94-103.
- Matell, M. S., & Meck, W. H. (2004). Cortico-Striatal Circuits and Interval Timing: Coincidence Detection of Oscillatory Processes. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, *21*(2), 139-170.
- Matthews, W. J. (2011). Stimulus Repetition and the Perception of Time: The Effects of Prior Exposure on Temporal Discrimination, Judgment, and Production. *PloS One*, *6*(5).
- Matthews, W. J., & Meck, W. H. (2014). Time Perception: The Bad News and the Good. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, *5*(4), 429-446.

- Matthews, W. J., Stewart, N., & Wearden, J. H. (2011). Stimulus Intensity and the Perception of Duration. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *37*(1), 303-313.
- Matthews, W. J., Terhune, D. B., Van Rijn, H., Eagleman, D. M., Sommer, M. A., & Meck, W. H. (2014). Subjective Duration as a Signature of Coding Efficiency: Emerging Links among Stimulus Repetition, Predictive Coding, and Cortical Gaba Levels. *Timing & Time Perception Reviews*, *1*.
- Mauk, M. D., & Buonomano, D. V. (2004). The Neural Basis of Temporal Processing. *Annual Review of Neuroscience*, *27*, 307-340.
- Mcgurk, H., & Macdonald, J. (1976). Hearing Lips and Seeing Voices. *Nature*, *264*(5588), 746-748.
- Meck, W. H., Penney, T. B., & Pouthas, V. (2008). Cortico-Striatal Representation of Time in Animals and Humans. *Current Opinion in Neurobiology*, *18*(2), 145-152.
- Merchant, H., Harrington, D. L., & Meck, W. H. (2013). Neural Basis of the Perception and Estimation of Time. *Annual Review of Neuroscience*, *36*, 313-336.
- Merchant, H., Zarco, W., & Prado, L. (2008). Do We Have a Common Mechanism for Measuring Time in the Hundreds of Millisecond Range? Evidence from Multiple-Interval Timing Tasks. *Journal of Neurophysiology*, *99*(2), 939-949.
- Moran, R. J., Campo, P., Maestu, F., Reilly, R. B., Dolan, R. J., & Strange, B. A. (2010). Peak Frequency in the Theta and Alpha Bands Correlates with Human Working Memory Capacity. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*, 200.
- Morein-Zamir, S., Soto-Faraco, S., & Kingstone, A. (2003). Auditory Capture of Vision: Examining Temporal Ventriloquism. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, *17*(1), 154-163.
- Morillon, B., Kell, C. A., & Giraud, A. L. (2009). Three Stages and Four Neural Systems in Time Estimation. *Journal of Neuroscience*, *29*(47), 14803-14811.
- N'diaye, K., Ragot, R., Garnero, L., & Pouthas, V. (2004). What Is Common to Brain Activity Evoked by the Perception of Visual and Auditory Filled Durations? A

- Study with MEG and EEG Co-Recordings. *Cognitive Brain Research*, 21(2), 250-268.
- Ono, F., & Kitazawa, S. (2010). Shortening of Subjective Tone Intervals Followed by Repetitive Tone Stimuli. *Attention, perception & psychophysics*, 72(2), 492-500.
- Ono, F., & Kitazawa, S. (2011). Shortening of Subjective Visual Intervals Followed by Repetitive Stimulation. *PloS One*, 6(12), e28722.
- Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., & Schoffelen, J. M. (2011). Fieldtrip: Open Source Software for Advanced Analysis of MEG, EEG, and Invasive Electrophysiological Data. *Computational Intelligence and Neuroscience*, 2011, 156869.
- Oprisan, S. A., & Buhusi, C. V. (2013). How Noise Contributes to Time-Scale Invariance of Interval Timing. *Physical Review. E: Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 87(5), 052717.
- Oprisan, S. A., Dix, S., & Buhusi, C. V. (2014). Phase Resetting and Its Implications for Interval Timing with Intruders. *Behavioural Processes*, 101, 146-153.
- Ortega, L., & Lopez, F. (2008). Effects of Visual Flicker on Subjective Time in a Temporal Bisection Task. *Behavioural Processes*, 78(3), 380-386.
- Parise, C. V., & Spence, C. (2008). Synesthetic Congruency Modulates the Temporal Ventriloquism Effect. *Neuroscience Letters*, 442(3), 257-261.
- Parise, C. V., & Spence, C. (2009). 'When Birds of a Feather Flock Together': Synesthetic Correspondences Modulate Audiovisual Integration in Non-Synesthetes. *PloS One*, 4, e5664.
- Pariyadath, V., & Eagleman, D. M. (2007). The Effect of Predictability on Subjective Duration. *PloS One*, 2(11).
- Pariyadath, V., & Eagleman, D. M. (2008). Brief Subjective Durations Contract with Repetition. *Journal of vision*, 8(16), 11 11-16.
- Park, J., Schlag-Rey, M., & Schlag, J. (2003). Voluntary Action Expands Perceived Duration of Its Sensory Consequence. *Experimental Brain Research*, 149(4), 527-529.

- Pascual-Marqui, R. D. (2007). Coherence and Phase Synchronization: Generalization to Pairs of Multivariate Time Series, and Removal of Zero-Lag Contributions. *arXiv preprint arXiv:0706.1776*.
- Pelli, D. G. (1997). The Videotoolbox Software for Visual Psychophysics: Transforming Numbers into Movies. *Spatial Vision, 10*(4), 437-442.
- Penney, T. B., Brown, G. D. A., & Wong, J. K. L. (2014). Stimulus Spacing Effects in Duration Perception Are Larger for Auditory Stimuli: Data and a Model. *Acta Psychologica, 147*, 97-104.
- Penney, T. B., Gibbon, J., & Meck, W. H. (2000). Differential Effects of Auditory and Visual Signals on Clock Speed and Temporal Memory. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 26*(6), 1770-1787.
- Pentonvoak, I. S., Edwards, H., Percival, A., & Wearden, J. H. (1996). Speeding up an Internal Clock in Humans? Effects of Click Trains on Subjective Duration. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes, 22*(3), 307-320.
- Pouthas, V., George, N., Poline, J. B., Pfeuty, M., Vandemoortele, P. F., Hugueville, L., . . . Renault, B. (2005). Neural Network Involved in Time Perception: An fMRI Study Comparing Long and Short Interval Estimation. *Human Brain Mapping, 25*(4), 433-441.
- Rattat, A. C., & Droit-Volet, S. (2012). What Is the Best and Easiest Method of Preventing Counting in Different Temporal Tasks? *Behavior Research Methods, 44*(1), 67-80.
- Repp, B. H., Hove, M. J., & Mendlowitz, H. B. (2013). Does Rapid Auditory Stimulation Accelerate an Internal Pacemaker? Don't Bet on It. *Timing & Time Perception, 1*(1), 65-76.
- Repp, B. H., & Penel, A. (2002). Auditory Dominance in Temporal Processing: New Evidence from Synchronization with Simultaneous Visual and Auditory Sequences. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 28*(5), 1085-1099.



- Rohde, M., Ernst, M. O., & Van Dam, L. C. J. (2015). Statistically Optimal Multisensory Cue Integration: A practical Tutorial. *Multisensory Research*, 2213-4794.
- Rohe, T., & Noppeney, U. (2015). Cortical Hierarchies Perform Bayesian Causal Inference in Multisensory Perception. *PLoS Biology*, 13(2), e1002073.
- Ross, B., Borgmann, C., Draganova, R., Roberts, L. E., & Pantev, C. (2000). A High-Precision Magnetoencephalographic Study of Human Auditory Steady-State Responses to Amplitude-Modulated Tones. *Journal of the Acoustical Society of America*, 108(2), 679-691.
- Sakowitz, O. W., Quiroga, R. Q., Schurmann, M., & Basar, E. (2005). Spatio-Temporal Frequency Characteristics of Intersensory Components in Audiovisually Evoked Potentials. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, 23(2-3), 316-326.
- Sams, M., Aulanko, R., Hämäläinen, M., Hari, R., Lounasmaa, O. V., Lu, S. T., & Simola, J. (1991). Seeing Speech: Visual Information from Lip Movements Modifies Activity in the Human Auditory Cortex. *Neuroscience Letters*, 127(1), 141-145.
- Schwartz, M., Rothermich, K., & Kotz, S. A. (2012). Functional Dissociation of Pre-SMA and SMA-Proper in Temporal Processing. *Neuroimage*, 60(1), 290-298.
- Senkowski, D., Schneider, T. R., Foxe, J. J., & Engel, A. K. (2008). Crossmodal Binding through Neural Coherence: Implications for Multisensory Processing. *Trends in Neurosciences*, 31(8), 401-409.
- Shams, L. (2012). Early Integration and Bayesian Causal Inference in Multisensory Perception. In M. M. Murray & M. T. Wallace (Eds.), *The Neural Bases of Multisensory Processes*. Boca Raton (FL).
- Shams, L., Iwaki, S., Chawla, A., & Bhattacharya, J. (2005). Early Modulation of Visual Cortex by Sound: An MEG Study. *Neuroscience Letters*, 378(2), 76-81.
- Shams, L., Kamitani, Y., & Shimojo, S. (2000). Illusions - What You See Is What You Hear. *Nature*, 408(6814), 788-788.
- Shams, L., Kamitani, Y., & Shimojo, S. (2002). Visual Illusion Induced by Sound. *Brain research. Cognitive brain research*, 14(1), 147-152.

- Shams, L., & Kim, R. (2010). Crossmodal Influences on Visual Perception. *Phys Life Rev*, 7(3), 269-284.
- Shams, L., Ma, W. J., & Beierholm, U. (2005). Sound-Induced Flash Illusion as an Optimal Percept. *Neuroreport*, 16(17), 1923-1927.
- Shi, Z. H., Church, R. M., & Meck, W. H. (2013). Bayesian Optimization of Time Perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(11), 556-564.
- Shimojo, S., Scheier, C., Nijhawan, R., Shams, L., Kamitani, K., & Watanabe, K. (2001). Beyond Perceptual Modality: Auditory Effects on Visual Perception. *Acoustical Science and Technology*, 22(2), 61-67.
- Shimojo, S., & Shams, L. (2001). Sensory Modalities Are Not Separate Modalities: Plasticity and Interactions. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(4), 505-509.
- Silberstein, R. B., Nunez, P. L., Pipingas, A., Harris, P., & Danieli, F. (2001). Steady State Visually Evoked Potential (Ssvep) Topography in a Graded Working Memory Task. *International Journal of Psychophysiology*, 42(2), 219-232.
- Slutsky, D. A., & Recanzone, G. H. (2001). Temporal and Spatial Dependency of the Ventriloquism Effect. *Neuroreport*, 12(1), 7-10.
- Spence, C. (2007). Audiovisual Multisensory Integration. *Acoustical Science and Technology*, 28(2), 61-70.
- Spence, C. (2011). Crossmodal Correspondences: A Tutorial Review. *Attention, perception & psychophysics*, 73, 971-995.
- Spence, C., & Squire, S. (2003). Multisensory Integration: Maintaining the Perception of Synchrony. *Current Biology*, 13(13), R519-521.
- Stam, C. J., Nolte, G., & Daffertshofer, A. (2007). Phase Lag Index: Assessment of Functional Connectivity from Multi Channel EEG and MEG with Diminished Bias from Common Sources. *Human Brain Mapping*, 28(11), 1178-1193.
- Suffczynski, P., Kalitzin, S., Pfurtscheller, G., & Lopes Da Silva, F. H. (2001). Computational Model of Thalamo-Cortical Networks: Dynamical Control of Alpha Rhythms in Relation to Focal Attention. *International Journal of Psychophysiology*, 43(1), 25-40.

- Sumby, W. H., & Pollack, I. (1954). Visual Contribution to Speech Intelligibility in Noise. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 26(2), 212-215.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Pernier, J. (1996). Stimulus Specificity of Phase-Locked and Non-Phase-Locked 40 Hz Visual Responses in Human. *Journal of Neuroscience*, 16(13), 4240-4249.
- Teki, S., Grube, M., & Griffiths, T. D. (2011). A Unified Model of Time Perception Accounts for Duration-Based and Beat-Based Timing Mechanisms. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 5, 90.
- Tesche, C. D., & Karhu, J. (2000). Theta Oscillations Index Human Hippocampal Activation During a Working Memory Task. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(2), 919-924.
- Tiihonen, J., Hari, R., Kajola, M., Karhu, J., Ahlfors, S., & Tissari, S. (1991). Magnetoencephalographic 10-Hz Rhythm from the Human Auditory Cortex. *Neuroscience Letters*, 129(2), 303-305.
- Treisman, M. (1963). Temporal Discrimination and the Indifference Interval. Implications for a Model of the "Internal Clock". *Psychological Monographs*, 77(13), 1-31.
- Treisman, M., & Brogan, D. (1992). Time Perception and the Internal Clock - Effects of Visual Flicker on the Temporal Oscillator. *European Journal of Cognitive Psychology*, 4(1), 41-70.
- Treisman, M., Faulkner, A., Naish, P. L. N., & Brogan, D. (1990). The Internal Clock - Evidence for a Temporal Oscillator Underlying Time Perception with Some Estimates of Its Characteristic Frequency. *Perception*, 19(6), 705-743.
- Tse, P. U., Intriligator, J., Rivest, J., & Cavanagh, P. (2004). Attention and the Subjective Expansion of Time. *Perception and Psychophysics*, 66(7), 1171-1189.
- Ulrich, R., Nitschke, J., & Rammsayer, T. (2006). Perceived Duration of Expected and Unexpected Stimuli. *Psychological Research*, 70(2), 77-87.
- Van Dam, L. C. J., Parise, C. V., & Ernst, M. O. (2014). Modeling Multisensory Integration. In D. Bennett & C. Hill (Eds.), *Sensory Integration and the Unity of Consciousness* (pp. 209): MIT press.

- Van Driel, J., Knapen, T., Van Es, D. M., & Cohen, M. X. (2014). Interregional Alpha-Band Synchrony Supports Temporal Cross-Modal Integration. *Neuroimage*, *101C*, 404-415.
- Van Rijn, H., Gu, B. M., & Meck, W. H. (2014). Dedicated Clock/Timing-Circuit Theories of Time Perception and Timed Performance. In H. Merchant & V. De Lafuente (Eds.), *Neurobiology of Interval Timing* (Vol. 829, pp. 75-99): Springer New York.
- Van Rijn, H., & Taatgen, N. A. (2008). Timing of Multiple Overlapping Intervals: How Many Clocks Do We Have? *Acta Psychologica*, *129*(3), 365-375.
- Van Wassenhove, V., Buonomano, D. V., Shimojo, S., & Shams, L. (2008). Distortions of Subjective Time Perception within and across Senses. *PloS One*, *3*(1), e1437.
- Vatakis, A., & Spence, C. (2007). Crossmodal Binding: Evaluating the "Unity Assumption" Using Audiovisual Speech Stimuli. *Perception and Psychophysics*, *69*(5), 744-756.
- Vinck, M., Oostenveld, R., Van Wingerden, M., Battaglia, F., & Pennartz, C. M. (2011). An Improved Index of Phase-Synchronization for Electrophysiological Data in the Presence of Volume-Conduction, Noise and Sample-Size Bias. *Neuroimage*, *55*(4), 1548-1565.
- Vroomen, J., De Gelder, B., & Vroomen, J. (2004). Temporal Ventriloquism: Sound Modulates the Flash-Lag Effect. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *30*(3), 513-518.
- Wada, Y., Kitagawa, N., & Noguchi, K. (2003). Audio-Visual Integration in Temporal Perception. *International Journal of Psychophysiology*, *50*(1-2), 117-124.
- Walker, J. T., & Scott, K. J. (1981). Auditory-Visual Conflicts in the Perceived Duration of Lights, Tones and Gaps. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *7*(6), 1327-1339.
- Walsh, V. (2003). A Theory of Magnitude: Common Cortical Metrics of Time, Space and Quantity. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(11), 483-488.
- Warren, R. M. (2008). *Auditory Perception: An Analysis and Synthesis* (Third Edition ed.). New York: Cambridge University Press.

- Wearden, J. H. (2015). Passage of Time Judgements. *Consciousness and Cognition*, *38*, 165-171.
- Wearden, J. H., Edwards, H., Fakhri, M., & Percival, A. (1998). Why "Sounds Are Judged Longer Than Lights": Application of a Model of the Internal Clock in Humans. *Quarterly Journal of Experimental Psychology. B: Comparative and Physiological Psychology*, *51*(2), 97-120.
- Wearden, J. H., Norton, R., Martin, S., & Montford-Bebb, O. (2007). Internal Clock Processes and the Filled-Duration Illusion. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *33*(3), 716-729.
- Wearden, J. H., O'donoghue, A., Ogden, R. S., & Montgomery, C. (2014). Subjective Duration in the Laboratory and the World Outside *Subjective Time: The Philosophy, Psychology, and Neuroscience of Temporality* (pp. 287).
- Wearden, J. H., Philpott, K., & Win, T. (1999). Speeding up and (... Relatively ...) Slowing Down an Internal Clock in Humans. *Behavioural Processes*, *46*(1), 63-73.
- Wearden, J. H., Smith-Spark, J. H., Cousins, R., Edelstyn, N. M. J., Cody, F. W. J., & O'boyle, D. J. (2009). Effect of Click Trains on Duration Estimates by People with Parkinson's Disease. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *62*(1), 33-40.
- Wearden, J. H., Todd, N. P., & Jones, L. A. (2006). When Do Auditory/Visual Differences in Duration Judgements Occur? *Quarterly Journal of Experimental Psychology (2006)*, *59*(10), 1709-1724.
- Weisz, N., Hartmann, T., Muller, N., Lorenz, I., & Obleser, J. (2011). Alpha Rhythms in Audition: Cognitive and Clinical Perspectives. *Frontiers in Psychology*, *2*, 73.
- Welch, R. B., & Warren, D. H. (1980). Immediate Perceptual Response to Intersensory Discrepancy. *Psychological Bulletin*, *88*(3), 638-667.
- Wiener, M., Turkeltaub, P., & Coslett, H. B. (2010). The Image of Time: A Voxel-Wise Meta-Analysis. *Neuroimage*, *49*(2), 1728-1740.
- Witten, I. B., & Knudsen, E. I. (2005). Why Seeing Is Believing: Merging Auditory and Visual Worlds. *Neuron*, *48*(3), 489-496.

- Wozny, D. R., Beierholm, U. R., & Shams, L. (2008). Human Trimodal Perception Follows Optimal Statistical Inference. *Journal of vision*, 8(3), 24-24.
- Xuan, B., Zhang, D., He, S., & Chen, X. (2007). Larger Stimuli Are Judged to Last Longer. *Journal of vision*, 7(10), 2 1-5.
- Yarrow, K., & Rothwell, J. C. (2003). Manual Chronostasis: Tactile Perception Precedes Physical Contact. *Current Biology*, 13(13), 1134-1139.
- Zhu, D., Bieger, J., Garcia Molina, G., & Aarts, R. M. (2010). A Survey of Stimulation Methods Used in Ssvp-Based Bcis. *Computational Intelligence and Neuroscience*, 702357.

# 謝辞

本論文の執筆に当たり、多くの方々の御指導、御助力をいただきました。ここに深く感謝の意を述べさせていただきます。

まず始めに、本研究は指導教員の四本裕子准教授による労を厭わない御指導、御援助の末に完成致しましたことを明記させていただきます。四本先生には実験計画の立案、実験及び解析の遂行、論文の執筆に至まで、非常に丁寧に御指導いただき、研究者としての心構え、考え方を学ばせていただきました。これまで心理学の勉強を一切したことのない経歴だったにも拘わらず、博士課程から研究室に受け入れていただき、研究が滞りなく遂行できるよう様々な便宜を図っていただきました。学会での受賞経験も四本先生無くしてはあり得なかったと心得ております。博士課程として配属させていただいたのは四本先生が東京大学に着任されて半年目の時期、次第に研究室が大きくなっていくのを体感させていただきましたが、その間常に雰囲気が高く居心地の良い研究室でした。博士課程の3年間をこの研究室で過ごせたことに、心よりの感謝を申し上げます。

認知行動科学コースに所属の長谷川寿一教授、岡ノ谷一夫教授、本吉勇准教授及び身体運動科学研究室の工藤和俊准教授には副査をお引き受けいただき、本博士研究を有意義なものにしていただけたと感謝しております。

学会の間では情報通信研究機構の天野薫主任研究員、慶應義塾大学の青山敦専任講師と積極的な議論を交わさせていただき、様々なご助言をいただきました。

本研究の遂行に当たり、四本研究室の皆さまのご助力も数多く受けることができました。日常的に交わされる議論によって研究のアイデアをいただき、また多くのことを学ばせていただいたと感じております。これまでの研究生活ではなかった体験で、深く感銘を受けました。

最後に、日常生活を支えていただいた両親に感謝の意を捧げます。