

論文の内容の要旨

論文題目 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

氏名 湯浅 健一

1. 序論

我々は五感から様々な情報を同時に受け取りながら生活を送っている。この情報は同じ情報源から得られたと推測できる場合には感覚モダリティ間で統合され、情報の信頼性を向上させる。この多感覚情報統合はモダリティ間で情報が異なる場合にも生じることが知られている。腹話術効果は視覚刺激と聴覚刺激の定位情報が異なる場合に、統合された一つの定位知覚を得る現象である(Bertelson & Radeau, 1981; Jack & Thurlow, 1973)。空間情報では視覚モダリティの寄与が大きくなり、腹話術効果は聴覚刺激に対しても視覚刺激と同じ定位知覚を得る錯覚として知られている。類似の現象として時間的腹話術効果が知られている(Aschersleben & Bertelson, 2003; Fendrich & Corballis, 2001; Repp & Penel, 2002)。視覚刺激と聴覚刺激の呈示タイミングが異なる時に、やはり統合された一つのタイミング知覚を得る現象である。時間情報では聴覚モダリティの寄与が大きくなり、視覚刺激を聴覚刺激と同じタイミングに知覚する錯覚として報告されている。

刺激の呈示された長さを知覚するような間隔時間知覚においても、同様の多感覚統合が報告されている。異なる長さの視覚刺激と聴覚刺激が同時に知覚された場合、知覚される感覚時間は聴覚刺激の呈示時間の影響を強く受ける(Burr, Banks, & Morrone, 2009; van Driel, Knapen, van Es, & Cohen, 2014; Walker & Scott, 1981)。一方で同じ時間長の視覚刺激と聴覚刺激に対しては、聴覚刺激の方が視覚刺激よりも長く知覚される現象が報告されている。

(Penney, Gibbon, & Meck, 2000; Walker & Scott, 1981; Wearden, Edwards, Fakhri, & Percival, 1998)。この現象は聴覚の時間分解能が高い事に起因し、感覚モダリティ間で異なる時間知覚特性が示唆された。時間知覚のメカニズムとして複数のモデルが提唱されているが、Striatal Beat Frequency (SBF)モデルでは皮質に振動子ニューロンを想定し、その集団的振る舞いが体内でペースメーカーのように働くこと、累積された時間情報は作動記憶に貯蔵されることが仮定された(Gu, van Rijn, & Meck, 2015; Matell & Meck, 2004)。視聴覚間の時間知覚特性の違いはモダリティ特異的なペースメーカーと、その動作周波数の違いで説明され、聴覚ペースメーカーの方が速く動作すると考えられている。ここで知覚時間は外部刺激の影響で歪められることが知られており、視覚フリッカ刺激は知覚時間を延長することが報告されている(Kanai, Paffen, Hogendoorn, & Verstraten, 2006; Treisman & Brogan, 1992)。この時間歪み現象はフリッカ刺激の時間周波数によってペースメーカーの動作周波数が変化することで生じると考えられており、SBF モデルでは振動子ニューロンの律動周波数が引き込まれることで知覚時間が歪むことが示唆された(Hashimoto & Yotsumoto, 2015)。ペースメーカーの動作周波数と外部刺激の時間変調周波数の関係性により知覚時間の歪みが生じているとすると、同じ周波数の時間変調刺激が感覚モダリティ間で異なる効果を生じることが予測される。しかしこのような現象はこれまで報告されておらず、異なる時間知覚メカニズムのモデルを考慮することができる。SBF モデルのように体内時計の実装を想定する特化型モデルに対して、時間情報は刺激誘発の神経活動から付帯的に読み出すことができるとする内因性モデルが提案されている(Ivry & Schlerf, 2008; Merchant, Harrington, & Meck, 2013)。このモデルでは時間情報は感覚皮質で時間情報が符号化されると考えられている。

本研究では間隔時間情報の多感覚処理メカニズムの解明を目的とし、二つの研究を遂行した。研究1では視聴覚間のペースメーカー周波数が異なる事から、外部変調刺激の影響が感覚器官で異なると予測し、同一の時間周波数を持つ刺激に対する時間知覚特性をモダリティ間で検討した。研究1を通して示唆された時間知覚の感覚器特異的な特性と、多感覚統合特性を利用して、研究2では多感覚刺激に対する時間情報処理の神経メカニズムを、脳機能計測を用いて検討した。以上の研究を通して、多感覚時間情報処理のモデルについて考えた。

2. 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

研究1では知覚時間歪みの現象を利用して、時間知覚特性のモダリティ間比較を行った。10.9Hzの時間周波数を持つ変調刺激を用い、図2に示す実験概要に従って知覚時間の変化を調査した。実験課題は二肢強制選択による識別課題とし、継時呈示される比較刺激と標準刺激に対してどちらが長く知覚されたかを問い、時間変調刺激と静止刺激間の主観的等価点(PSE)の変化率から時間歪みの効果を求めた。研究1は二つの単一感覚実験と二つの多感覚実験の計四つの実験から構成され、それぞれの実験で聴覚、視覚特異的な時間特性を求め、次に視聴覚統合の時間特性、課題無関連の聴覚刺激を伴う時の視覚的時間特性を検討した。

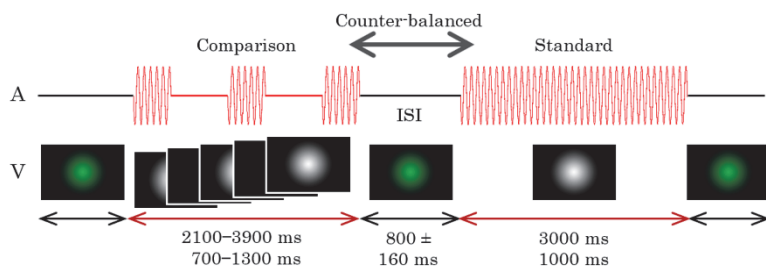


図 2 研究 1 の実験課題概要。10.9Hz で変調する比較刺激と連続呈示される標準刺激を経時的に呈示し、知覚される刺激長を比較した。3s 及び 1s の標準刺激時間に対して知覚時間の変化を調査した。

この時の実験結果を図 1 に示した。聴覚と視覚に対する単一感覚の実験結果より、時間変調刺激による時間歪みの効果は感覚器毎に異なる事が示された。また 1 秒程度の時間知覚において 10.9Hz 刺激の影響は聴覚、視覚モダリティ間で逆になる事が示された。ペースメーカーの存在を仮定すると、この実験結果は聴覚ペースメーカーの減速と、視覚ペースメーカーの加速を意味する。10.9Hz 刺激を基準に考えると、聴覚ペースメーカーはより速い動作周波数を持ち、視覚ペースメーカーはより遅い動作周波数を持つことが示唆された。この結果は聴覚ペースメーカーの動作が速いとする先行研究に従った結果であり、モダリティ間で異なる時間変調刺激の効果が生じると考えた予測にも一致している。

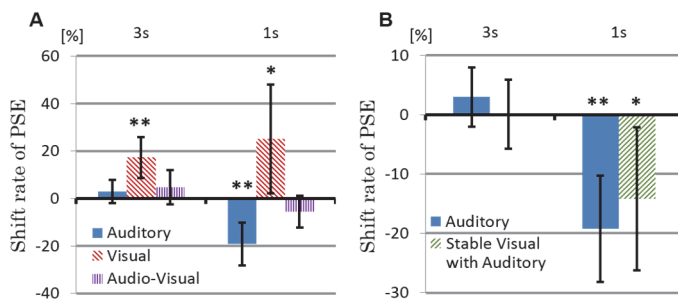


図 1 研究 1 の実験結果概要。(A)聴覚、視覚に対する単一感覚実験結果と、視聴覚同時刺激時の多感覚実験結果を示した。(B)聴覚に対する単一感覚実験結果と、課題無関連の聴覚刺激を伴う視覚刺激に対する多感覚実験結果を示した。エラーバーは 95% 信頼区間を表す。(*: $p < .05$, **: $p < .01$)

また視聴覚同時刺激の多感覚刺激条件では時間歪みが生じず、1 秒程度の時間知覚で 10.9Hz 刺激の時間知覚への影響が相殺される事が示唆された。この結果は腹話術効果で観察されるような優位モダリティの情報がもう一方のモダリティの情報を塗り替える情報統合でなく、聴覚、視覚モダリティ間の相互作用により多感覚情報が統合されたことを示唆した。一方課題無関連の聴覚刺激と課題視覚刺激が同時呈示された際、聴覚刺激のみが時間変調すると、課題無関連である事に関わりなく、聴覚単一感覚実験と同じ実験結果を示した。よって視聴覚間での時間情報は、刺激自体の特性に依存して統合されていると考えられた。

多感覚統合のモデルとして有力な仮説にバイズ的統合モデルがある(Ernst & Banks, 2002; Shams & Kim, 2010)。聴覚、視覚の時間情報に対する尤度を PSE 推定に使用した心理測定関数から求め、聴覚、視覚間の信頼性の事前確率を考えると、二つの単一感覚実験結果より、二つの多感覚実験結果が高い精度で推定できた。この時感覚モダリティの寄与は聴覚が視覚の 4 倍となり、高い聴覚優位性が示された。この優位性の偏りは 1 秒程度の視聴覚刺激に対する PSE 変化率に対しても同じ値で推定できた。よって現象としては視聴覚統合により時間歪みが相殺されたが、統合における寄与は聴覚の方が高かったことが示唆された。

3. 研究 2：間隔時間情報の多感覚統合神経機序の検討

研究 2 では図 2 と類似の実験課題を 1s の刺激時間に対して遂行し、同時に脳波計を用いた脳機能計測を実施した。脳波解析を通して時間知覚変化に伴う神経律動変化、時間情報の視聴覚統合特性の解明を目的とした。

解析の結果時間変調刺激によって、(a)時間知覚課題中のアルファ抑制に変化が見られること、(b)視聴覚同時知覚時に、視聴覚領域間のシータ帯域の神経相関が刺激呈示後に増加していること、(c)知覚時間の変動に応じて頭頂領域で 10.9Hz の神経律動強度が変化することが示された。アルファ抑制は感覚器毎に認知活動に伴って観察される現象であり、10.9Hz の知覚時間を反映した神経律動変化は、時間変調刺激による引き込みが生じたアルファ帯域の自発神経活動と推察できる。シータ帯域の神経相関は図 3 に示すように刺激呈示後に観察された。シータ帯域の神経律動は記憶メカニズムに関連した報告が多くある。記憶に関連した神経活動と考えると、刺激呈示終了後に観察されたことも良く説明できる。よって刺激呈示終了後に視聴覚間の相互作用が生じ、多感覚統合された時間表象が記憶に貯蔵されると推察できる。これらの実験結果より、時間情報は感覚器毎に符号化され、刺激呈示終了後に視聴覚統合が生じ時間情報が記憶されるという、階層的な時間処理システムが示唆された。

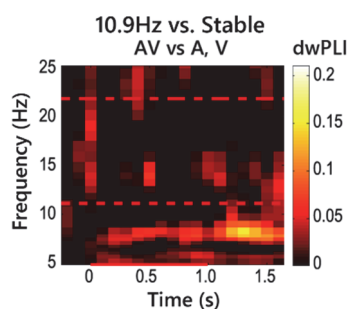


図 3 研究 2 の実験結果(b)。時間変調刺激によって、視聴覚同時刺激時にのみ増強された視覚-聴覚領域間の位相同期度を示した。横軸上の赤太線は刺激呈示の潜時を表し、10.9Hz、21.8Hz の赤破線は呈示比較刺激の変調周波数、及びその倍周波数を表す。

4. 総論

研究 1 では時間情報の多感覚処理がベイズ的統合モデルに従っていると考えられた。このモデルでは感覚器内の刺激の信頼性と、感覚器間の情報の信頼性の二段階で知覚情報が処理され、統合表象が形成される。この階層的処理は研究 2 で示唆された階層的な時間知覚に対応していると考えられる。時間知覚メカニズムとして提唱された特化型モデル、内因性モデルは双方に妥当性が有り、第三のモデルとして二つのモデルを含んだ統一モデルが提唱されている(Merchant, Zarco, & Prado, 2008; Teki, Grube, & Griffiths, 2011)。このモデルでは内因性モデルで示唆される皮質での時間情報処理と、特化型モデルで示唆される大脳基底核を中心とする神経ネットワークが相補的に時間知覚に寄与していると考えられている。本研究結果は階層的構造を持つこのモデルを積極的に支持し、時間情報が段階的に処理されている証左を与えることができた。