

視覚・聴覚における時空間の脳内表現

下條 信輔

カリフォルニア工科大学 生物学部 計算神経システム
139-74, Pasadena, CA 91125, U.S.A.

1. はじめに

物理的な「瞬間」には長さ (duration) がないのに対して、知覚的「瞬間」には長さ (レンジ) がある。これには、知覚的意味と、機能的意味のふたつがある。たとえば、音と光が知覚的に同時に聞こえる (物理的) 時間範囲が「知覚的」な同時性レンジである。一方、音と光が密接に相互作用しながら処理される知覚様式があり、これが物理的同時に近いある時間範囲でのみ観察されるなら、この時間範囲を「機能的」な同時性レンジと呼ぶことができる。最近私たちの研究グループでは、視覚・聴覚のマイクロな時間的解析を行う過程で、このような同時性レンジにかかわる新しい現象にしばしば遭遇してきたので、ここでまとめて報告する。

2. 視・聴覚の時間的相互作用

視・聴覚の相互作用というと一般的に視覚優位、または視覚が聴覚に影響を及ぼすという図式が一般的である (McGurk 効果、視覚による捕獲現象など) が、これらはいずれも空間的な現象であり、時間の領域の目を向けると、むしろ聴覚が視覚に影響を及ぼす現象を発見できる。たとえば、単純な視覚刺激の時間順序判断課題で、ふたつの視覚刺激 (LED) にふたつの音を加えると、タイミングによって、視覚的な弁別力を変えることができる¹⁾。すなわち、時間軸上で音が光を外側からはさむようにすれば弁別力は上がり、逆に内側にはさみこまれるようにすれば下がる。また、

明らかに「単独のフラッシュ」と知覚される短い (17 ms) 光に、二発以上の音を伴わせると、光はしばしば「二回の連続フラッシュ」と知覚される²⁾。この効果は光の呈示時間が十分に長く、視覚プロパーで単独/二回の識別ができる場合 (100 ms 前後) でも同様に生じ、またこの効果の機能的同時性のレンジは、かなり大きい (< 200 ms)。

このように、「人は視覚優位の動物だ」という見方は一面的であり、むしろ時間、空間それぞれの領域において、もっとも解像力の優れたモダリティが情報統合をリードする、と考える方がよい。

3. 衝突/反発の知覚

互いに通過するような X 字型の軌道を持つ運動対象は、(衝突/反発の場合でもほぼ同じ軌道を持つので) 基本的に曖昧性を持つが、このままではほとんど常に通過と知覚される。しかしながら、交差の時点と同期させて短い音を呈示すると、衝突/反発の知覚が優位となる³⁾。また音の代わりに視覚刺激を短時間呈示 (フラッシュ) しても、同様の効果が得られる⁴⁾。この反発の知覚を誘導する時間範囲を「機能的同時性」のレンジと考えると、音の場合 (視覚的交差に比べて -250 から +150 ms) にも光の場合 (+70 ms) にも、「知覚的同時性」のレンジ (40-50 ms 程度) よりも大きい⁵⁾。また乳児では、5カ月齢以上でのみ成人の知覚に対応するカテゴリカルな知覚の証拠が得られているが (馴化/脱馴化

法⁶⁾、眼球運動⁷⁾、5カ月児での機能的同時性レンジは少なくとも500ms以上あり、発達とともにこのレンジが小さくなることが示唆される。音の場合でも視覚刺激の場合でも、交差直後の運動軌道を極度に短くすると反発／衝突印象がなくなる、つまり反発／衝突の知覚のためには一定の長さの後軌道が必要である⁸⁾。また運動の速度を変えた実験の結果から、この直後軌道の必要な長さは距離ではなく時間で一定(約100ms)であることもわかった。このように、運動対象の視覚的交差を起点として考えると、それよりも後(未来)の運動軌道が、交差の知覚解釈(通過か反発か)に因果的に影響する事実に注目しなくてはならない。

4. 脳磁気刺激における「逆向性充填」

脳磁気刺激法(Transcranial Magnetic Stimulation; TMS)は、頭皮上に置いたコイルに1ms以下のパルス様電流を流し、頭皮内外に磁場を誘導する。その結果として生じた電場によって大脳皮質の神経活動を促進したり、阻害したりする方法である。運動皮質に適用すれば筋電図などで反応がみられ、皮質のニューロンが刺激された証拠とされることが多いが、視覚皮質ではむしろ抑制を示唆する研究が多い。われわれも、後頭視覚皮質対応部の単発刺激で、(それに先立ち40-80msの持続時間で呈示された)縞パタンの反対側にパタン知覚の欠損部(スコト-マ)が生じることを見い出した⁹⁾。頭皮上でコイルの位置を変えるとこのスコト-マの視野内での位置も変化するが、その結果はおおむね網膜から視覚一次皮質への既知の投射と一致した。この抑制効果が生じるための磁気刺激の(縞パタンの呈示開始からの)遅れ時間は、縞が比較的高周波(1.5-3.0cpd)の場合で80-170msであった。この遅れ時間が全体として大きいこと、また90msという大きな範囲で質的に同じ知覚効果が得られたことは、視覚皮質の神経活動と知覚の意識体験との間の因果関係

について理解する上で、他に類例の少ない貴重な情報を提供している。

当初の実験ではスコト-マ内部は灰色均質に知覚されたが、縞パタン呈示前後の背景の色を変えたところ、その色に依存してスコト-マ内部の色が変わった。さらに縞パタンの前と後とで背景色を変えたところ、前ではなく後の背景色がスコト-マ内部に充填(filling-in)された(逆向性充填)。これらの事実から、(1)瞬間の主観的知覚経験は100ms内外の比較的長い時間範囲の視覚皮質の神経活動によって支えられていること、(2)この時間範囲の中では、入力が相前後しながら再構成されるため、見かけ上未来が過去に影響する現象が起こり得ること、等を指摘できる。

5. フラッシュ・ラグ効果と一般的フラッシュ・ラグ効果

たとえば水平運動する対象に対して、ある瞬間その真下に別のターゲットを瞬間呈示すると、このターゲットが運動対象に対して空間的に遅れ(ずれ)を伴って知覚される(フラッシュ・ラグ効果)。さらにこの効果は運動だけに限定されず、他の視覚属性(色、明るさ、不規則性=エントロピーなど)の連続的变化に対しても生じることがわかった(一般的フラッシュ・ラグ効果¹⁰⁾)。たとえば緑から赤へと連続的に変化する対象が黄色になった時点で、同じ黄色の別の対象を瞬間呈示すると、それが知覚された瞬間に他方の連続変化している対象はすでにオレンジ色になっているように知覚される。フラッシュ・ラグ効果と一般的フラッシュ・ラグ効果に共通の特性として、運動軌道(属性変化)の前半を省略して、フラッシュの瞬間から呈示を開始しても、依然としてほぼ同じ効果が得られる(フラッシュ・イニシエーション・ケース)。これは過去の軌道(属性変化)の外挿では説明できず、むしろある時間範囲内(<100ms)で、未来の軌道が過去に遡って内挿されたと考える他はない(postdiction¹¹⁾)。しかし

神経メカニズムとして考えるなら、フラッシュの物理的オンセットから知覚的オンセットまでの間には時間遅れがあり、この間の運動軌道が関与していると考えれば、矛盾がない（この最大の時間幅が、この場合の機能的及び知覚的同時性のレンジと考えられる）。これらは先の脳磁気刺激法とまったく異なる方法、現象であるにもかかわらず、ふたたび、先に述べた二点（すなわち(1)瞬間の主観的知覚経験は100 ms内外の比較的長い時間範囲の視覚皮質の神経活動によって支えられていること、(2)この時間範囲の中では、入力相前後しながら再構成されるため、見かけ上未来が過去に影響する現象が起こり得ること）を支持しているように思われる。

6. その他の逆向性知覚効果

上記の二点は、特殊な場合のみにあてはまるのではなく、むしろ知覚全般に見られる一般原則であると考えられる。その根拠とみなしうる現象には、逆向性マスキング、仮現運動、触覚の「ラビット現象」など古典的な例が挙げられる¹²⁾。また、あまり知られていない例として「逆向性運動捕獲」がある¹³⁾。短い時間範囲内(<100 ms)で曖昧性のない（一方向の）運動は、次の続く曖昧な運動刺激の知覚運動方向を自らに一致する方向に引きずる（運動捕獲）。ところがこの生起順序を逆転しても、時間的に後（未来）の運動が前（過去）の曖昧な運動刺激を逆向性に「捕獲」するのである。

7. むすび

以上の諸現象はモダリティ、方法、課題などの点できわめて多岐にわたるにもかかわらず、結果に共通性がある。「主観的知覚体験とは再構成された超短期記憶である」という解釈が、機能レベルではさしあたりもっとも整合的であるように思われ、またメカニズムレベルでは処理速度のちがう複数の神経経路、あるいはニューロン群を想定すればすむ

ように思われるかも知れない。しかし残された大きな問題として、(a) 記憶の場合とちがひ、知覚においては「想起」されたり「再体験」されたりするのではなく、文字通り「初体験」されることと、(b) 時間的に未来のイベントが過去のイベントに因果的に影響するにもかかわらず、過去のイベントの主観的な生起時間は、未来のイベントのそれと混乱しない場合が多いこと、(c) 測定の方法や課題により、同時性のレンジは大きく変わること、などを説明しなくてはならない。fMRIやPETなどの脳イメージングなどの技術は時間解像度の点で頼りにならない場面が多く、TMS、EEG、MEGと心理物理手法を組み合わせた方法的工夫が必要になろう。

文 献

- 1) C. R. Scheier and S. Shimojo: Sound alters visual temporal resolution. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 40 (ARVO issue), S792, 1999.
- 2) L. B. Shams, Y. Kamitani and S. Shimojo: Illusory flashing visual percept induced by sound. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 41 (ARVO issue), S229, 2000.
- 3) R. Sekuler, A. B. Sekuler and R. Lau: Sound alters visual motion perception. *Nature*, 385, 308, 1997.
- 4) K. Watanabe and S. Shimojo: Suppressive effect of multimodal surface representation on ocular smooth pursuit of invisible hand. *Perception*, 26, 277-85, 1997.
- 5) K. Watanabe and S. Shimojo: When sound affects vision: effects of auditory grouping on visual motion perception. *Psychological Science*, in press.
- 6) C. R. Scheier, K. Watanabe and S. Shimojo: Attention and the resolution of ambiguity in visual motion perception. *J. Braun, C. Koch and J. Davis (eds): Visual Attention and Cortical Circuits*. MIT press, 1999.
- 7) C. R. Scheier and S. Shimojo: Perceptual reorganization of an ambiguous motion display by auditory stimulation in human infants: Evidence from eye and head movement. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 41 (ARVO issue), S327, 2000.
- 8) K. Watanabe and S. Shimojo: Post-coincidence trajectory duration affects motion event perception. *Perception and Psychophysics*, in press.

- 9) Y. Kamitani and S. Shimojo: Manifestation of scotomas created by transcranial magnetic stimulation of human visual cortex. *Nature Neuroscience*, 2, 767-771, 1999.
- 10) B. R. Sheth, R. Nijhawan and S. Shimojo: Changing objects lead briefly flashed ones. *Nature Neuroscience*, 3, 489-495, 2000.
- 11) D. M. Eagleman and T. J. Sejnowski: Motion integration and postdiction in visual awareness. *Science*, 287, 2036-2038, 2000.
- 12) D. C. Dennett and M. Kinsbourne: Time and the observer: The where and when of consciousness in the brain. *Behavioral and Brain Sciences*, 15, 183-247, 1992.
- 13) Y. Kamitani: Backward inertia in motion perception. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 38 (ARVO issue), S377, 1997.