

氏 名 松本 正幸

学位（専攻分野） 博士（理学）

学位記番号 総研大甲第 880 号

学位授与の日付 平成 17 年 3 月 24 日

学位授与の要件 生命科学研究科 生理科学専攻
学位規則第 6 条第 1 項該当

学位論文題目 Neural Responses in Primary Visual Cortex of the
Monkey to Bar Stimuli Inducing Perceptual Completion
at the Blind Spot

論文審査員	主査	教授	伊佐 正
		教授	小松 英彦
		教授	定藤 規弘
		教授	佐藤 宏道（大阪大学）

論文内容の要旨

網膜からの視神経の出口にあたる視神経乳頭には、視細胞が存在しない。そのため、視神経乳頭に対応する視野の領域である盲点には視覚入力が存在しない。それにもかかわらず盲点内部にはその周辺と同様の色や明るさ、模様が知覚される。たとえば、盲点を横切る線分を呈示すると、盲点内には視覚入力が存在しないにも関わらず、一本のつながった線分が知覚される。このような知覚は盲点における補完知覚とよばれる。盲点で補完知覚が生じる際に、一次視覚野（V1）で盲点に対応する視野を表現している領域（盲点表現領域）のニューロンが活動することが報告されているが、それらのニューロンの活動が、補完知覚とどのように関係しているかは示されていない。そこで本研究では、V1の盲点表現領域およびその近傍のニューロンの活動を記録し、盲点上にさまざまな長さの線分刺激を呈示したときに生じる活動の性質を詳しく調べることにより、それらの活動と補完知覚の相関を分析した。

実験には注視課題を訓練した2頭のニホンザルを用いた。サルの眼前においたCRTディスプレイに注視光点と視覚刺激を呈示した。サルの眼球位置はアイコイルシステムでモニターした。サルが注視光点を注視している時に、500ミリ秒間線分刺激を一方の眼の盲点上または周辺に呈示した。ただし、左右眼の盲点位置は異なるため、視野の同じ位置に刺激を呈示しても一方の眼においては盲点に、他方の眼には盲点でない普通の視野に刺激が呈示されることになる。そのため、サルの片眼をアイマスクによって遮蔽した。刺激が盲点に呈示される眼が開いている条件を盲点眼条件、普通の視野に呈示される眼が開いている条件を非盲点眼条件と呼ぶ。非盲点眼条件では、補完知覚は生じない。盲点はニューロン活動記録を開始する前に単眼サッケード課題により決定しておいた。微小電極によりV1の盲点表現領域付近から単一ニューロン記録を行った。盲点表現領域はV1表面に沿って、系統的に受容野マッピングを行うことにより同定した。受容野の少なくとも一部が盲点と重なっており、かつ盲点を突き抜ける線分刺激に対して有為な応答を示した52個のニューロンについて、線分の補完知覚とニューロン活動の関係を調べた。

この解析は、いくつかの異なる長さの線分刺激に対する、ニューロンの応答強度の変化を分析することによりおこなった。それぞれの線分刺激の一端は、盲点外の同一の位置に固定した。もう一端の位置を変えることにより、線分の長さを変えた。線分の傾きは各ニューロンの受容野中心と盲点を通過し、かつニューロンの活動を十分引き起こすものを用いた。実験では、まず盲点眼条件で線分刺激を呈示し、その長さを変えた時のV1ニューロンの応答変化を解析した。線分刺激の一端は盲点外に固定されているため、短い線分は完全に盲点の外に出る。中間の長さの線分は、その一端だけが盲点に入る。長い線分は盲点を突き抜ける。

まず、線分が完全に盲点の外に出ている間、線分の視覚入力と知覚される長さは、実際の線分と同様に伸びていく。このとき、V1ニューロンの活動は、線分の長さとともに変化した。次に、線分的一端が盲点に入ると、線分の視覚入力と知覚される長さは、線分の盲点から出ている部分だけになる。そのため、視覚入力と知覚される長さは、実際の線分が伸びても一定のままである。このとき、V1ニューロンの活動は、線分の長さによらず一定であった。そして、線分を更に伸ばして盲点を突き抜けた途端、盲点内に線分が補完さ

れるため、線分の知覚される長さは急に大きく増える。ただし、線分の視覚入力、盲点の反対側に突き出した部分がわずかに増えるだけである。もし V1 ニューロンの活動が補完知覚と相関しているなら、盲点内の受容野上に線分が急に知覚されるため、その活動は大きく変化するはずである。一方、単に視覚入力と相関しているだけなら、盲点内の受容野上には視覚入力が存在しないままなので、その活動はほとんど変化しないはずである。そこで、一端が盲点内にある線分（補完が生じる前）に対するニューロン活動と、盲点を突き抜けている線分（補完が生じた後）に対するニューロン活動の間で大きさを比較した。その結果、補完が生じた後に、14 個のニューロンが有意に活動を上昇させた。1 個のニューロンが有意に活動を減少させた。52 個のニューロン全体では、有意に活動が上昇した。

補完が生じる際に見られた活動上昇の要因として、盲点内に補完された線分以外に二つの要因が考えられる。一つは、盲点の反対側にはみ出した受容野である。線分が盲点の反対側に突き抜ける際に生じるわずかな視覚入力が、盲点の反対側にはみ出した受容野を刺激することによっても、活動上昇が引き起こされる可能性がある。しかし、14 個のニューロンの内の 7 個については、盲点の反対側に受容野がはみ出していないにも関わらず、有意な活動上昇が見られた。これらのニューロンでは、補完が生じる際の活動上昇は、盲点をはみ出した受容野の影響によっては説明できない。もう一つは、受容野外に呈示された刺激がニューロン活動を修飾する文脈依存的修飾である。たとえ盲点の反対側に受容野がはみ出していなくても、補完が生じる際に盲点の反対側に生じるわずかな視覚入力が、文脈依存的修飾によってニューロン活動を上昇させる可能性がある。もしそうであれば、補完が生じない非盲点眼条件で、盲点眼条件と同じ視覚入力を与えても、文脈依存的修飾によるニューロン活動の上昇が見られると予想される。しかし、非盲点眼条件ではニューロン活動の上昇は見られなかった。つまり、文脈依存的修飾によっては、補完が生じる際の活動上昇は説明できない。

以上の結果から、補完が生じる際に見られた V1 ニューロンの活動上昇と、盲点内に知覚的に補完される線分との間には、密接な相関があると考えられる。また、補完が生じる際の活動上昇の時間経過の分析結果は、高次領野との双方向性の線維連絡による信号の伝達が、このような活動上昇に関わっている可能性を示している。

論文審査結果の要旨

申請者は盲点における補完知覚に対する大脳皮質一次視覚野(V1)ニューロンの寄与を、覚醒サルにおける電気生理学的実験によって明らかにした。

盲点には視覚入力が存在しないにもかかわらずその周辺と同様の色や明るさ、模様が知覚される。これは盲点における補完知覚とよばれる。盲点で補完知覚が生じる際、サル V1 で盲点に対応する視野を表現している領域（盲点表現領域）のニューロンが活動することが報告されているが、そのような活動が、補完知覚とどのように関係しているかは示されていない。そこで本研究では、V1 の盲点表現領域に存在するニューロンの活動を記録し、盲点上にさまざまな長さの線分刺激を呈示したときに生じる活動の性質を調べることで、それらの活動と補完知覚の相関を分析した。

実験には注視課題を訓練した2頭のニホンザルを用いた。注視課題中、サルの眼前のディスプレイに線分を呈示した。線分の一端は盲点外の同一の位置に固定した。もう一端を盲点の中心に向かって伸ばすことにより、線分の長さを変えた。このような線分を呈示すると、短い線分は完全に盲点の外に出る。中間の長さの線分は、その一端だけが盲点に入る。長い線分は盲点を突き抜ける。実験では、盲点と重なる受容野を持つ V1 ニューロンの活動を解析した。

線分を伸ばしていき、その一端が盲点に入ると、線分の視覚入力と知覚される長さは盲点からはみ出ている部分だけになる。そのため、視覚入力と知覚される長さは、線分が伸びても一定になる。このとき、V1 ニューロンの活動は、線分の長さによらず一定になった。線分を更に伸ばして盲点を突き抜けた途端、盲点内に線分が補完され線分の知覚される長さは急に大きく増える。ただし、線分の視覚入力は、盲点の反対側に突き出した部分がわずかに増えるだけである。もし V1 ニューロンの活動が補完知覚と相関していれば、盲点内の受容野上に線分が急に知覚されるため、その活動は大きく変化するはずである。一方単に視覚入力と相関しているだけなら、盲点内の受容野上には視覚入力が存在しないままなので、その活動はほとんど変化しないはずである。実験の結果、急激な活動上昇を示す V1 ニューロンが見られた。

この活動上昇は、視覚入力を受容野を刺激することによって起こる活動加算では説明できなかった。また、視覚入力を受容野外を刺激することによって起こる活動の文脈依存性修飾によっても説明できなかった。以上の結果から、観察された V1 ニューロンの活動上昇と補完知覚との間には密接な相関があると考えられる。

これらの知見は、盲点における補完知覚の神経機構を明らかにしたことで、認知神経科学の発展に大きく寄与する者で科学的意義が高い。成果は既に論文として *Journal of Neurophysiology* 誌に受理されている。これらのことから、申請者の論文は学位論文として十分にふさわしい内容であると審査委員会の委員全員一致で判定した。