

逆向現象（postdiction）の基盤となる神経メカニズムの解明

Neuronal mechanisms underlying postdictive perception

（日本神経科学学会推薦）

代表研究者 勝山成美

協同研究者 京都大学ヒト行動進化研究センター 中村克樹 Kyoto University Katsuki NAKAMURA

新潟大学脳研究所 伊藤浩介 Niigata University Kosuke ITO

Perception of a preceding stimulus can be changed due to the influence of a temporally subsequent stimulus. This phenomenon is referred to as postdiction. In this study, to elucidate the neural mechanisms of postdiction, we conducted a behavioral experiment with a monkey and an fMRI experiment with human participants. Two postdictive illusions, in which the perception of the number of flashes changes retroactively due to auditory stimuli, were employed (illusory flash and invisible flash effect). The result showed that a monkey showed the invisible flash effect. This indicates that postdictive perception also occurs in monkey. On the other hand, in the fMRI experiment, activity related to the illusory flash effect was observed in the left premotor cortex, bilateral auditory cortices, and bilateral intraparietal sulcus (IPS). It has been suggested that feedback information from higher brain regions to the primary sensory cortex may play an important role in postdiction. Since IPS is considered to be involved in multisensory integration, it was suggested that feedback information from IPS to the primary visual cortex may be involved in the illusory flash effect. In the future, we would like to verify this hypothesis by recording neural activity from the cerebral cortex of the monkey.

研究目的

先行する刺激に対する知覚が、時間的に後続する刺激の影響を受けて変化することがある。このような現象を逆向現象（postdiction）と呼ぶ。例えば cutaneous rabbit と呼ばれる現象では、手首に 2 発の触覚刺激を、その 100 ミリ秒後に肘の近くに 1 発の触覚刺激を与えると、手首から肘にかけて直線状に並んだ 3 点が順次刺激されたように知覚される（文献 1）。小さなウサギが腕を跳ね上がってくるように感じられることから、“cutaneous rabbit”と名付けられた。この現象では、2 発目の錯覚による触知覚は、3 つ目の刺激を受容した後に後付けで知覚される。また、backward masking と呼ばれる現象では、ディスプレイ上に標的刺激を呈示し、その直後に同じ場所にマスク刺激を呈示すると、観察者にはマスク刺激しか知覚されなくなる。この現象でも、先行する標的の情報が、後続するマスク刺激の影響によって抑

制されている。逆向現象は、脳における知覚情報処理が必ずしも情報が脳に到達した時間通りに行なわれるのではなく、一定の時間内に生じた事象を再解釈することがあることを示している。なぜ脳がこのような時間の流れに逆らうような処理を行なうのかは不明だが、脳の情報処理には一定の時間を要するため、ある刺激に対する処理が終わる頃、物理的な時間はすでに先に進んでいるため、このような物理的な時間と知覚的な時間のずれを調整する機能があると考えられている（文献 2）。

上にあげた例のように、逆向現象は触覚、視覚、聴覚や、それらを組み合わせた刺激でも生じることから（文献 3）、知覚情報処理における普遍的な様式であると考えられる。しかし、これまでに逆向現象の神経メカニズムを調べた研究は少なく、時間的に先に入力された情報が後から入力された情報と脳のどこで、どのような相互作用をするのかはわかって

いない。このうち、backward masking については、標的刺激を単独で呈示すると反応するサル大脳皮質の一次視覚野の神経細胞において、マスク刺激を呈示するとオフ反応が抑制されることが知られている（文献4）。また cutaneous rabbit では、ヒト大脳的一次体性感覚野で、手首と肘の間を再現する部位の活動が、錯覚時に高まることが明らかになっている（文献5）。このように、逆向現象においては大脳的一次感覚野が知覚に対応した活動を示すことが知られている。一次感覚野は末梢入力が脳に最初に到達する部位であるが、上で述べたような逆向現象に関与する神経応答が抹消からの入力によって形成されるとは考え難い。そのためこれらの応答はより高次の領野からのフィードバック情報によって形成されると考えられ、高次領野と一次感覚野からなる神経ネットワークが逆向現象にとって重要であると考えられている（文献3, 6, 7）。

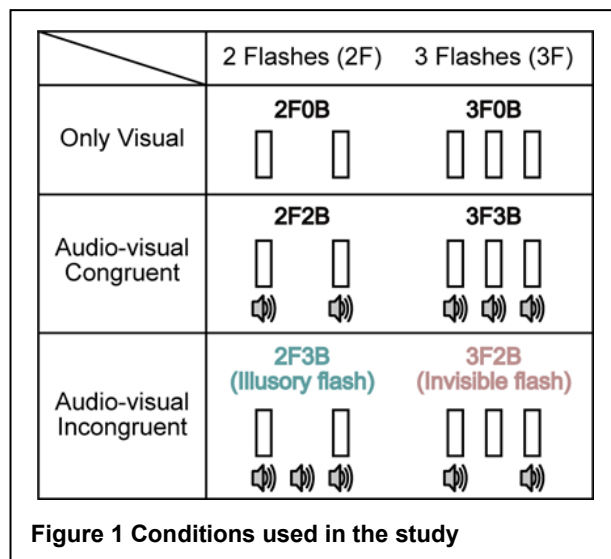
そこで本研究では、サルにおける行動実験と神経活動の記録、およびヒトを対象にした機能的MRI実験を通して、一次感覚野にフィードバック情報を送る高次領野を同定し、逆向現象を実現する神経メカニズムの解明を目指す。

研究経過

1. サルにおける行動実験

本研究の目的は、ヒトとサルを対象とした実験により、知覚における逆向現象の神経基盤を解明することである。そのためにはまず、サルでも逆向現象が生じることを確認する必要がある。そのため我々は、視覚刺激と聴覚刺激の相互作用によって、呈示されていないフラッシュが後付けで知覚される illusory flash 効果と、呈示されたフラッシュが見えなくなる invisible flash 効果という、ヒトを対象に近年報告された現象（文献8）を用い、サルでも逆向現象が生じるかを調べた。この現象を用いたのは、触覚刺激より視聴覚刺激を用いた課題の方がサルで訓練しやすいからである。なお、この実験は京都大学の中村克樹教授との共同研究である。

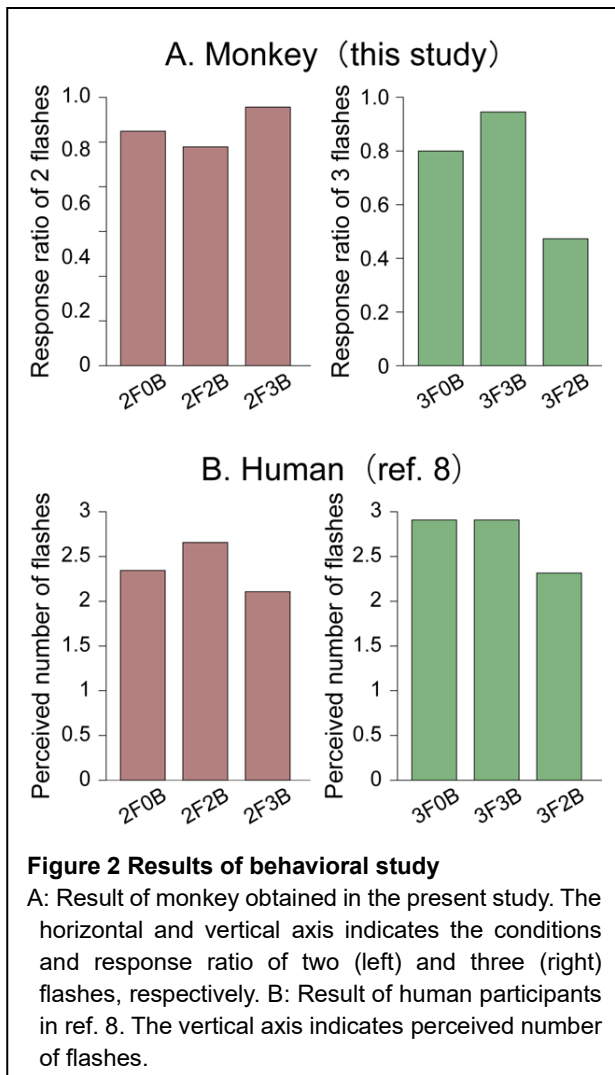
この課題には、Figure 1 に示すように大きく分けて3つの条件がある。まず、視覚のみ（only visual）条件では、大きさが1.2x3度（縦x横）で、呈示時間が10ミリ秒のフラッシュを2つ（2F0B）、または3つ（3F0B）、左から右に向かって順次呈示する（Fはフラッシュの数を、Bはビープの数を示す）。次に視聴



覚一致（audio-visual congruent）条件では、フラッシュと同時にビープ（1800 Hz の正弦波で呈示時間は20ミリ秒）を呈示する（2F2B、および3F3B）。最後に視聴覚不一致（audio-visual incongruent）条件では、フラッシュは2つだが、ビープが3つ呈示される条件（2F3B）と、フラッシュは3つだがビープは2つの条件（3F2B）がある。このうち、2F3B条件で illusory flash 効果、3F2B条件で invisible 効果が生じる。

実験には、メスのニホンザル（8歳、5.8kg）を用いた。まず、サルに視覚のみ条件の刺激を呈示し、フラッシュが2つならレバーを右に、3つなら左にレバーを倒す課題を訓練する。正答に対しては、サルに報酬を与える。この課題の成績が80%を超えようになったら、次に全試行の半分に、視聴覚一致条件の刺激をランダムな順番で呈示する。視覚のみと視聴覚一致条件の成績が80%を超えたら、視聴覚条件のうち20%を視聴覚不一致条件の刺激に置き換え、ランダムに呈示する（全体では、視覚のみ、視聴覚一致、視聴覚不一致条件の試行数の比は5:4:1になる）。視聴覚不一致条件では、サルがレバーを倒した向きに関係なく報酬を与えた。その結果、3F2B条件の試行のおよそ半分（52.7%）で、サルはレバーを右に倒した（Figure 2A、右）。すなわち、サルはフラッシュが3つあると回答した。

一方、2F3B条件においては、サルはほぼすべての試行でフラッシュが2つと回答し（Figure 2A、左）、illusory flash 効果を示さなかった。先行研究によると、ヒトでは3F2Bと2F3Bのいずれも約30%の試行でそれぞれ invisible flash と illusory flash 効果が生じている（Figure 2B、文献8）。今回、サルで illusory flash 効果が生じなかった理由については、後に考察する



が、少なくともサルが invisible flash 効果を示したことは、サルでも逆向現象が生じることを示している。

2. ヒトにおける機能的 MRI 実験

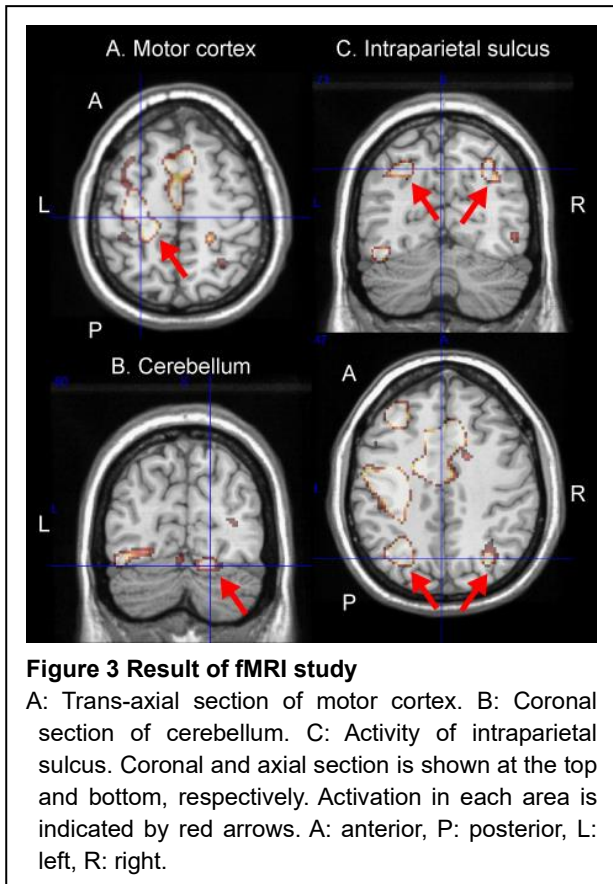
先に、一次感覚野(本研究においては一次視覚野)と高次の領野が神経ネットワークを形成しており、逆向現象には後者から前者へのフィードバック情報が重要な役割を果たしている可能性があることを述べた。この高次の領野がどこかを調べるため、サルの実験と並行してヒトを対象とした機能的 MRI 実験を行なった。本研究で用いた illusory flash 効果と invisible flash 効果は視覚と聴覚の相互作用によって生じるため、一次視覚野にフィードバック情報を送る高次領野の候補を多感覚統合に関与する部位に絞り込むことができる。なお、この実験は新潟大学の伊藤浩介准教授との共同研究で行なった。

まず、実験を行なう新潟大学脳研究所の MRI 施設では、MRI 専用のヘッドマウントディスプレイを用いて視覚刺激を、またヘッドフォンを用いて聴覚刺

激を研究協力者に呈示する。また、機能的 MRI 撮像時にはスキャンノイズと呼ばれる連続的なノイズが発生するが、これまでに調べた 5 名の研究協力者の全員が、この環境下でも illusory flash 効果と invisible flash 効果を示すことが明らかになった。

次に、Figure 1 に示した 6 条件をランダムな順番で呈示し、研究協力者にはヘッドマウントディスプレイを通じて視野の中心に呈示された注視点を注視しながら、周辺視野に呈示されたフラッシュが 2 つか 3 つかを判断し、右手のボタン押しで回答してもらった。事象関連法に基づき、刺激の呈示間隔を 2 秒から 14 秒までランダムに変化させ、課題遂行中の脳活動を撮像した(機能画像)。おもな撮像条件は以下のとおりである。スキャナ: 米国 GE 社製、3T、T2*-weighted gradient echo planar image、マルチバンド法により全脳を 34 スライスで撮像、Repetition time: 1 秒、Acquisition time: 1 秒、空間解像度: 3.3 x 3.3 x 3.3 mm、Flip angle: 75 度。また、活動がみられた脳部位を同定するため、脳の構造画像を研究協力者ごとに撮像した。

データ解析は SPM12 (Wellcome Trust Centre for Neuroimaging, URL: <https://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/>) を用いて行なった。まず、個人ごとの機能画像に対して生データに含まれる空間的・時間的なずれを補正し (realign、slice timing correction)、機能画像と構造画像の位置合わせを行なった (coregister)。次にフラッシュの数を判断することに関与している脳部位を、multivoxel pattern analysis (MVPA) によって同定した。この方法は、「異なる機能に関与している脳部位から得られた信号値の集合は、異なるパターンを示す」という仮説に基づく解析法で、今回の実験では研究参加者がフラッシュを 2 つと判断した試行と、3 つと判断した試行とで異なる活動パターンを示す脳部位を、サーチライト法によって全脳的に探索した。さらに、個人ごとのデータを変形して標準脳に合わせた (normalization) 後に変量効果モデルを用いて集団解析を行なった。Figure 3 に、illusory flash 効果に関与する脳部位を示す。この解析では、研究協力者が 2F3B でフラッシュが 3 つと回答した試行と、その対照条件 (2F0B でフラッシュが 2 つと回答した試行) とで異なる活動パターンを示す脳部位を示している。



まず運動関連領域では、左脳の運動前野 (Figure 3A の赤い矢印。以下も同じ) と右の小脳 (Figure 3B) に活動がみられた。また、両側のヘッセル回にも活動がみられた (図なし)。これは、聴覚野に相当すると思われる。最後に、両側の頭頂間溝にも活動がみられた (Figure 3C)。

考察

1. サルにおける行動実験

本研究では、逆向現象の神経メカニズムを解明するため、サルでも逆向現象が生じるかどうかを調べた。その結果、3F2B 条件の約半数の試行で、サルはフラッシュが 2 つと回答した。この結果から、サルでも逆向現象が生じることが明らかになった。ヒトを対象とした先行研究では、invisible flash 効果の発生率は 3F2B 条件の約 30% (文献 8) であったのに対し、本研究で得られたサルにおける発生率は 52.7% であり、ヒトより高い値を示した。今回の実験では、背景に対するフラッシュのコントラストをさまざまに変化させた。その結果、invisible flash 効果はコントラストが 0.08 から 0.14 の間で生じており、それよりコントラストが高くても低くても効果がみられなかった。この値はヒトの場合 (0.45、文献 8) に比べ

てかなり低い (暗い)。このように、invisible flash 効果が生じる条件を最適化したことが高い発生率につながった可能性がある。

一方で、我々はヒトを対象とした行動実験で、illusory flash 効果はよりコントラストの高いフラッシュで生じやすく、invisible flash 効果は低コントラストのフラッシュで生じやすいことを示唆する結果を得ている。これまでの実験では比較的低コントラストの刺激しか用いなかったため、より高コントラストの刺激を使用することでサルにおいても illusory flash 効果が誘発できる可能性がある。現在、この可能性を検討する実験を準備中である。

また、今回用いた 2 つの逆向現象のうち、少なくともひとつ (invisible flash 効果) はサルでも生じることが明らかになったため、次のステップはサルの大脳皮質から逆向現象に関連した神経応答を記録することである。研究目的で述べた backward masking の例を参照すると、一次視覚野でフラッシュを単独で呈示すると反応する神経細胞が、3F0B と 3F3B 条件では活動するのに対し、3F2B 条件では活動が抑制されることが予想される。今回の報告書作成までには間に合わなかったが、現在、サルの脳から神経活動を記録する実験の準備を進めている。

2. ヒトを対象とした機能的 MRI 実験

一次視覚野にフィードバック情報を送る脳部位を同定するため、ヒトを対象とした機能的 MRI 実験を行なった。その結果、左脳の運動前野、右の小脳、左右のヘッセル回、および頭頂間溝に illusory flash 効果に関連した活動が観察された。このうち左の運動前野と右の小脳は、研究参加者が右手でボタン押しをしていたことから、その運動に関係する活動と考えられた。ヘッセル回には一次聴覚野があるため、この部位の活動は刺激に含まれるピープに対する反応と考えられる。頭頂間溝は、多くの先行研究によって、視覚や聴覚など多感覚の統合に関与していることが明らかなることから、一次視覚野にフィードバック情報を送る脳部位の有力な候補になりうる。しかし、一次視覚野と頭頂間溝の間には直接の神経連絡は少ないと考えられるため、フィードバック情報は他の脳部位を介して送られる可能性もある。illusory flash 効果における頭頂間溝の役割を調べるためには、サルの脳における相同部位の活動を実験的に抑制した時に、サルの行動や一次視覚野の神経

活動にどのような影響が出るかを調べる必要がある。本研究では、将来的にウィルスベクターを脳内に投与することで神経回路を特異的に抑制することができる DREADD (designer receptors exclusively activated by designer drugs) を用いて、頭頂間溝の活動部位を抑制することを計画している。

3. 脳の高次機能における逆向現象

本研究では知覚における逆向現象を扱うが、後付けの解釈を行なうことは知覚だけでなく、記憶や認識などでもみられる。たとえば、ある事件を目撃した人の記憶が時間の経過とともに徐々に変化したり、単なる偶然に過ぎないできごとを、その前にあった別のできごとの結果と解釈すること (たとえば、神仏の罰が当たった、など) などである。このように、「後付けで解釈すること」は知覚だけでなく、脳の情報処理に一般的にみられる現象であり、社会に与える影響も小さくない。しかし、本研究で扱う知覚における逆向現象は数百ミリ秒内の現象であるのに対し、目撃記憶の変化や神仏の罰のような後付け解釈は時に何年もかかるなど、時間のスケールが大きい。また、現象そのものにも差異がある。しかし近年の研究では、健常者でも妄想傾向や狂信傾向の強い人は知覚における逆向現象が生じやすいこと (文献 9, 10)、投薬やセラピーによって症状が緩和した統合失調症の患者は知覚における逆向現象が生じにくくなること (文献 11) が明らかになっており、具体的なメカニズムはまったく不明ながら、知覚における逆向現象と、記憶や認識における逆向現象の間には何らかの関係がある可能性が示唆されている。本研究によって解明される知覚における逆向現象の神経メカニズムは、将来的に記憶や認識も含めた脳の一般的な後付け解釈のしくみを解明することに貢献することが期待される。

参考文献

1. Geldard FA, Sherrick CE. (1972) The cutaneous "rabbit": a perceptual illusion. *Science*. 178(4057): 178-9.
2. Grabot L, Kayser C, van Wassenhove V. (2021) Postdiction: When Temporal Regularity Drives Space Perception through Prestimulus Alpha Oscillations. *eNeuro*. :8(5):ENEURO.0030-21.2021.
3. Shimojo S. (2014) Postdiction: its implications on

visual awareness, hindsight, and sense of agency. *Front Psychol*. : 5:196.

4. Macknik SL, Livingstone MS. (1998) Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system. *Nat Neurosci*. : 1(2):144-9.
5. Blankenburg F, Ruff CC, Deichmann R, Rees G, Driver J. (2006) The cutaneous rabbit illusion affects human primary sensory cortex somatotopically. *PLoS Biol*. : 4(3):e69.
6. Herzog MH, Drissi-Daoudi L, Doerig A. (2020) All in Good Time: Long-Lasting Postdictive Effects Reveal Discrete Perception. *Trends Cogn Sci*. : 24(10):826-837.
7. Stiles NRB, Tanguay AR Jr, Shimojo S. (2022) Crossmodal Postdiction: Conscious Perception as Revisionist History. *J Percept Imaging*. : 5:jp0150.
8. Stiles NRB, Li M, Levitan CA, Kamitani Y, Shimojo S. (2018) What you saw is what you will hear: Two new illusions with audiovisual postdictive effects. *PLoS One*. : 13(10):e0204217.
9. Bear A, Fortgang RG, Bronstein MV, Cannon TD. (2017) Mistiming of thought and perception predicts delusionality. *Proc Natl Acad Sci U S A*. : 114(40):10791-10796.
10. Kéri S. (2022) Postdiction in Visual Awareness and Intrinsic Religiosity. *Cogn Sci*. : 46(7):e13171.
11. Kéri S. (2022) Postdiction in Visual Awareness in Schizophrenia. *Behav Sci (Basel)*. : 12(6):198.

研究の発表

口頭発表

1. マカクザルで観察された逆向現象 勝山成美、西村洋志、中村克樹(第44回日本神経科学大会、2022年7月1日、沖縄県宜野湾市)
2. 逆向現象を最適化する時空間特性 勝山成美、西村洋志、中村克樹(第46回日本神経科学大会、2024年7月25日、福岡県福岡市)