

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 11 日現在

機関番号：82626

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2011～2014

課題番号：23680029

研究課題名(和文)多感覚情報の脳内統合機構の解明

研究課題名(英文)Integration in multisensory information processing

研究代表者

山本 慎也(Yamamoto, Shinya)

独立行政法人産業技術総合研究所・ヒューマンライフテクノロジー研究部門・主任研究員

研究者番号：90371088

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 20,900,000円

研究成果の概要(和文)：脳は視覚と聴覚など複数の感覚信号を順序付けすることが出来る。単一イベントから同時に生じた感覚信号は脳内で統合すべき対象であることから、時間順序判断は多感覚情報の統合の重要な要素であるといえる。しかし、イベントから受容器までに生じる時間差(物理時間差)と、受容器から時間比較器までに生じる時間差(神経伝導時間差)という、感覚種間に生じる2種類の時間差が存在するため、時間順序判断にはこれらを補正する必要がある。本研究課題では、視聴覚の時間順序判断を用いた一連の実験によって、時定数の異なる適応メカニズムが脳内に存在し、物理時間差と神経伝導時間差を補正していることを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：The brain is able to determine the temporal order of multiple sensory signals (e.g., visual and auditory signals) arising from the same or different events; this is a key factor in reconstructing the external world. However, the existence of two types of time lag, physical (from the event to receptors) and neural (from receptors to a comparator), makes temporal ordering a complex process. Physical time lags are flexible (e.g., dependent on current physical context such as distance from the event), while neural time lags are stable (e.g., changing slowly in the process of development or aging). We performed a series of experiments of audiovisual temporal order judgments, and showed the existence of different types of temporal recalibrations with distinct time constants: a fast type that primarily adjust for physical lag (lag adaptation) and a slower type that principally adjust for neural lag (zero adjustment).

研究分野：認知科学

キーワード：認知科学 神経科学 時間知覚 情報統合

1. 研究開始当初の背景

単一のイベントとして発生した多感覚信号は、脳内で統合され、統一した知覚を形成する。このためには、単一のイベントから生じた複数の感覚信号は、最終的に「同時」と知覚される必要がある。2つの感覚信号の時間的順序関係を判断する仕組みとして、多感覚領域である時間比較器を仮定することが出来る (Sternberg and Knoll, 1973)。例えば視覚と聴覚の信号が単一イベントから同時に発生したとした場合、図1のように、視覚の信号は、別々の受容器(目、耳)を經由して、時間比較器へ到達する。ここで重要なことは、視覚信号と聴覚信号が外界で同時に提示されたとしても、時間比較器に同時に到着する保証はないということである。なぜなら、イベントから受容器(目や耳)までに感覚信号が伝達する物理的な速度が異なることによって生じる時間差(物理時間差)と、さらに受容器から多感覚領域までの情報処理経路が異なることによって生じる時間差(神経伝導時間差)という、2つ時間差が存在するからである。すなわち、単一のイベントとして発生した多感覚信号を用いて、統一した知覚を形成するためには、脳内に異なる時間に到達した複数の感覚信号を統合する仕組みが備わっている必要がある。

これらの時間差を補正するための解決策として、過去の経験をういた学習・適応が生じている可能性が考えられる。物理時間差はイベントと受容器の間の距離に応じて短時定数で変化する。一方、神経伝導時間差は成長や発達過程においてゆっくりと変化はするものの、非常に安定であると言ってよい。もしこれらの時間差を補正するための適応・学習メカニズムが存在するのであれば、物理時間差を補正するための短時定数で可変なプロセスと、神経伝導時間差を補正するための長時定数でのみ可変な安定なプロセスが存在するはずである。これまでの研究で、ラグアダプテーションと呼ばれる短時定数の適応が知られており (Fujisaki et al. 2004, Vroomen et al. 2004)、それは物理時間差を補正していると考えて矛盾しないものであった。一方、長時定数の適応の存在は知られてなく、神経伝導時間差の補正メカニズムは未知であった。

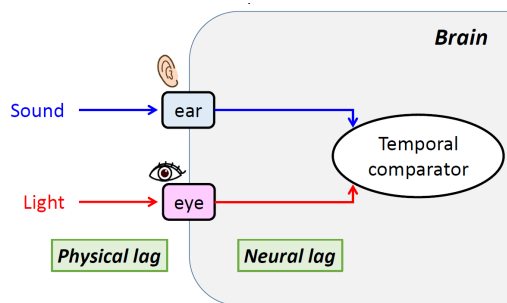


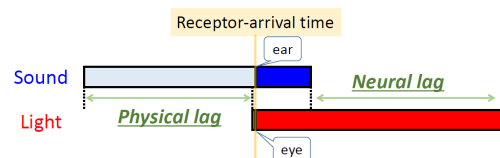
図1: 物理伝導時間差と神経伝導時間差

2. 研究の目的

では、神経伝導時間差はどのようなアルゴリズムで補正されているのだろうか?我々は視聴覚の時間順序判断の状況下において、次のような仮説をたてた。図2Aのように、視覚信号と聴覚信号の時間的経過を受容器到達時間でそろえると、受容器到達前の時間差が物理時間差、受容器到達後の時間差が神経伝導時間差を表している。しかし、脳が知ることができるのは、「最終的に時間比較器に到達した際の時間差」のみである(図2B)。脳は物理時間差と神経伝導時間差を別々に知ることはできず、物理時間差と神経伝導時間差のトータルのみを知ることが出来るのである(合算時間差)。すなわち、脳は「時間比較器で検出できる合算時間差から外界における実際の時間差を推定する」という問題を解く必要があることになる。

神経伝導時間差は安定であるが、物理時間差は距離に依存して短時定数で変化する。合算時間差は神経伝導時間差と物理伝導時間差の合算であるため、やはり距離によって短時定数で変化するようになる(図2B)。イベントの距離が遠くにある場合、聴覚信号の(比較器への)到達時間は相対的に遅くなる(図2B上)。逆に、イベントの距離が近づくに従って、聴覚信号の到達時間は相対的に早くなる(図2B中)。特に、視聴覚信号の信号源が受容器の直近にある場合、物理伝導時間差は0に近づくため、合算時間差はほぼ神経伝導時間差となる(図2B下)。以上より、我々は、神経伝導時間差の補正メカニズムに関して次のような仮説を立てた。

A



B

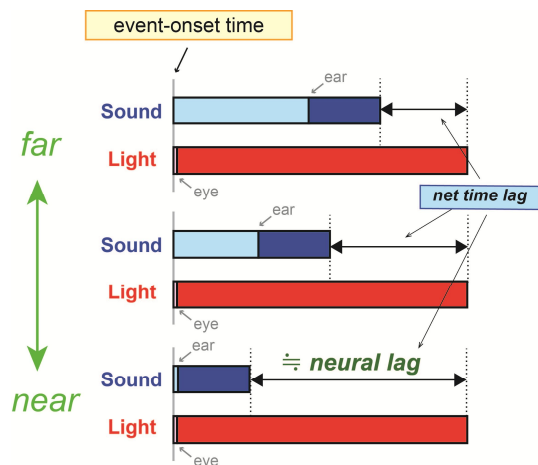


図2: 時間比較器における合算時間差

1) 時間比較器に到達した聴覚信号が相対的に最も早い場合の合算時間差を、神経伝導時間差と同等とみなすように、神経伝導時間差の補正が行われている。

2) 神経伝導時間差の補正は遅くて安定である(変化の時定数が長い)。

本研究では、これらの仮説を検証することによって、多感覚情報統合における神経伝導時間差の補正メカニズム(ゼロ点補正と呼ぶ)を明らかにすることを試みた。

3. 研究の方法

(1)【実験1】ゼロ点補正の存在を検証するため、視聴覚の時間順序判断の実験を行った。視覚刺激と聴覚刺激が提示され、参加者は時間順序(視覚刺激先行あるいは聴覚刺激先行)をボタン押しによって回答した。刺激の時間差(SOA)は、-220ミリ秒(聴覚刺激先行)から220ミリ秒(視覚刺激先行)まで40ミリ秒ステップの12種類(平均0ミリ秒)の矩形分布からランダムな順番で提示した(図3A上)。1セッションは72試行(12 SOA × 6 繰返し)からなり、1日12セッション、8日間の実験を行った。また、最終実験(8日目)から1か月以上経過した後、効果が残存するかどうかを検証するため、もう1日(12セッション)実験を行った。もし上記仮説が正しいとすると、時間比較器に到達した聴覚信号が最も早い刺激時間差(-220ミリ秒)に向けて、主観的同時点が、ゆっくりと移動することが予想された(図3A)。

(2)【実験2】これまで知られていたラグアダプテーションとゼロ点補正の関係を明らかにするため、時間比較器に到達した聴覚信号が最も早い聴覚先行刺激時間差(-220ミリ秒)は固定したまま、平均の刺激時間差を視覚刺激先行になるように、-220ミリ秒から440ミリ秒まで60ミリ秒ステップの分布を作成した(図3B上)。上記仮説(ゼロ点補正)が正しいとすると、主観的同時点はゆっくりとマイナス方向へ移動することが予想される。一方で、ラグアダプテーションの予想は、素早くプラス方向へシフトするというものである。このような、予想される方向が相反する状況を作り出すことによって、両者の関係を明らかにすることを試みた。なお、刺激時間差の分布以外は、すべて実験1と同様の条件で行った。

(3)【実験3】神経伝導時間差は神経繊維の長さやシナプス遅延などによって生じるものであって、刺激の特性に依存しないと考えられる。すなわち、もしゼロ点補正が神経伝導時間差の補正に関わっているとすると、ゼロ点補正は刺激依存性が無い(小さい)ことが予想される。この仮説を検証するため、実験日が1日目から5日目まではある刺激ペア(聴覚刺激A・視覚刺激A)を用い、6日目で異なる刺激ペア(聴覚刺激B・視覚刺激B)

を用いて、5日目までに生じた変化が6日目に移行されるのかどうかを検証した。刺激時間差の分布や試行数はすべて実験1と同様の条件で行った(図3A)。

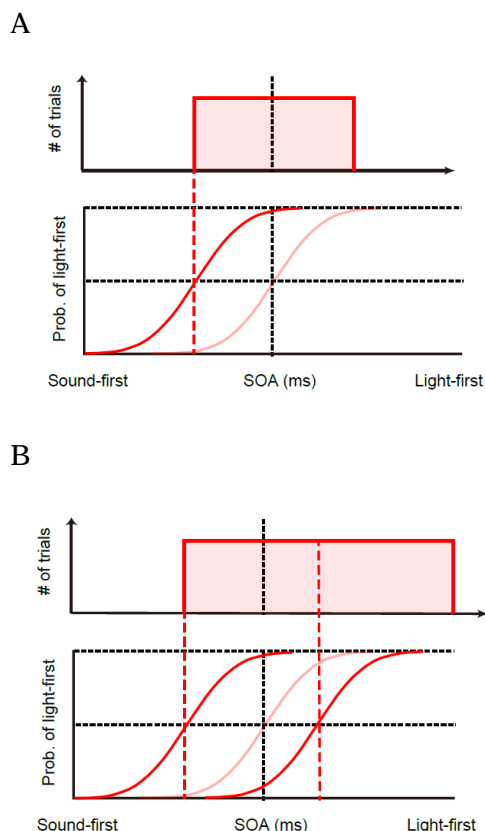


図3：刺激時間差の分布

4. 研究成果

(1) 実験1では、刺激時間差を±220ミリ秒の矩形分布からランダムに割り振り、視聴覚の時間順序判断を行った。1日目の第1セッションにおいては、判断曲線が50%ラインを通過する刺激時間差(主観的同時点)はプラス(視覚刺激先行)であったが、最終日(8日目)の最終セッション(第12セッション)においては主観的同時点がマイナス(聴覚刺激先行)であった(図4A)。各セッションの主観的同時点の経時的変化を調べると、ゆっくりとしたスピードで聴覚先行方向へ移動していることが明らかになった(図4B)。このゆっくりとした変化は、実験日内のみならず、実験日間でも生じていた。この現象をゼロ点補正と命名した。

また、ゼロ点補正が長時間保持されるかどうかを検証するために、1か月以上たった後に再度同様の実験を行ったところ、その効果は保持されていた(図5B赤)。このことは、ゼロ点補正の変化スピードがゆっくりであるのみならず、その効果が安定であることを示すものであった。以上の実験1の結果を要約すると、ゼロ点補正という主観的同時点が聴覚先行方向へゆっくりと変化する安定な適応・学習様式が存在が発見され、それは神

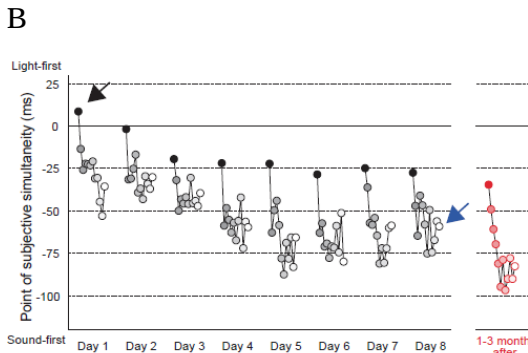
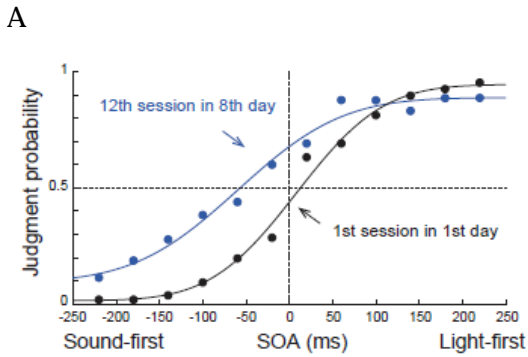


図 5：ゼロ点補正（実験 1）

経伝導時間差を補正していると考えて矛盾が無いものであった。

(2) 実験 2 では、ゼロ点補正とラグアダプテーションの関係を解明するため、刺激時間差を -220 ミリ秒から +440 ミリ秒の矩形分布からランダムに割り振り、視聴覚の時間順序判断を行った。実験 1 の結果と実験 2 の結果の比較を図 6 に示す（各実験日の最初と最後のセッションのみ描画した）。実験開始当初はラグアダプテーションの影響が強く、プラス（視覚刺激先行）の方向へシフトしていたが、実験日が経過するにつれてマイナス（聴覚刺激先行）の方向へシフトするようになった。さらに、最終実験（8 日目）終了後 1 か月以上たった後に保持の効果を確認した

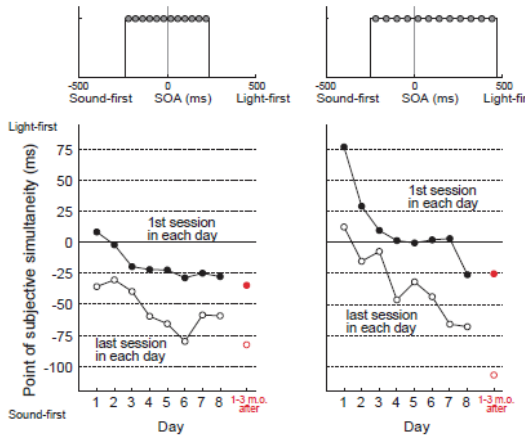


図 6：ゼロ点補正の学習速度（実験 2）

ところ、マイナス（聴覚刺激先行）のシフトが確認された。これらの結果は、実験日の前半の時期にはスピードの速いラグアダプテーションが観察され、実験日の後半ではスピードの遅いゼロ点補正が観察されたと考えられる。すなわち、ラグアダプテーションとゼロ点補正の時定数の違いが明らかになった。以上の実験 2 の結果は、ラグアダプテーションは物理時間差を補正し、ゼロ点補正は神経伝導時間差を補正していると考えられる。

(3) 実験 3 では、ゼロ点補正の効果に刺激特異性が存在するかどうかを検証した。刺激時間差を ± 220 ミリ秒の矩形分布を用い、実験日 1 - 5 日目と、実験日 6 日目で視聴覚刺激ペアを変え、ゼロ点補正の効果に転移が生じるかどうかを検証した。実験 5 日までに徐々にマイナス（聴覚刺激先行）方向にシフトした効果が、6 日目に残存していた（図 7）。この結果は、ゼロ点補正が刺激非特異的であることを示しており、ゼロ点補正が神経伝導時間差を補正していることをさらにサポートするものであった。

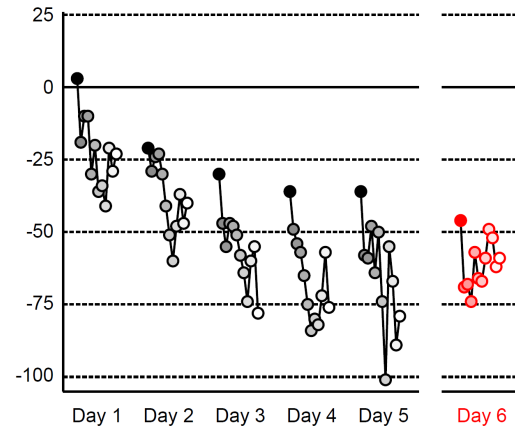


図 7：ゼロ点補正の刺激非特異性（実験 3）

以上の結果から、多感覚情報の情報統合において、神経伝導時間差を補正していることが明らかになった。さらに、そのアルゴリズム（ゼロ点補正）は、時間比較器に到達した聴覚信号が相対的に最も早い場合の合算時間差を、神経伝導時間差と同等みなすように、神経伝導時間差の補正を行うという新しいタイプの学習・適応アルゴリズムである可能性が示唆されている。このアルゴリズムは過去の経験を蓄積・保持する必要があるが、ゼロ点補正がゆっくりでしかも安定であることを考えると、納得がいくものである。本研究成果は、脳内の感覚情報統合の新しいメカニズムを提唱するのみならず、学習メカニズム全般に示唆を与えるものであると、期待している。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 11 件)

Shinya Yamamoto, Shigeru Kitazawa
“Tactile temporal order” (2015)
Scholarpedia, 10(3), 8249,
DOI:10.4249/scholarpedia.8249 査読有

Okihide Hikosaka, Hyung F. Kim,
Masaharu Yasuda, Shinya Yamamoto “Basal
ganglia circuits for reward-guided
behavior” (2014) Annual Review of
Neuroscience, 37, 289-306, DOI:
10.1146/annurev-neuro-071013-013924 査読
有

Koji Toda, Shigeru Yamane, Shinya
Yamamoto “Measuring the actual timing of
liquid-reward delivery using a
thermistor” (2014) Journal of
Neuroscience Methods, 229, 108-113,
DOI:10.1016/j.jneumeth.2014.04.014 査読
有

山本慎也 “触覚における時間と空間：腕
交差による主観的時間順序逆転現象”
(2014) BRAIN AND NERVE, 66(4), 329-339
[http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2474
8080](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24748080) 査読無

山本慎也, 彦坂興秀 “尾状核尾部におけ
る情報統合と感覚運動変換” (2014) Annual
Review 神経 2014, 92-99,
[http://www.chugaiigaku.jp/item/detail.p
hp?id=1463](http://www.chugaiigaku.jp/item/detail.php?id=1463) 査読無

Okihide Hikosaka, Shinya Yamamoto,
Masaharu Yasuda, Hyung F. Kim “Why skill
matters” (2013) Trends in Cognitive
Sciences, 17(9), 434-441, DOI:
10.1016/j.tics.2013.07.001 査読有

Shinya Yamamoto, Hyung F. Kim, Okihide
Hikosaka “Reward value- contingent
changes of visual responses in the primate
caudate tail associated with a visuomotor
skill” (2013) Journal of Neuroscience,
33(27), 11227-11238, DOI:
10.1523/JNEUROSCI.0318-13.2013 査読有

Masaharu Yasuda, Shinya Yamamoto,
Okihide Hikosaka “Robust representation
of stable object values in the oculomotor
Basal Ganglia” (2012) Journal of
Neuroscience, 32(47), 16917-16932, DOI:
10.1523/JNEUROSCI.3438-12.2012 査読有

Shinya Yamamoto, Ilya E. Monosov,
Masaharu Yasuda, Okihide Hikosaka “What
and Where Information in the Caudate Tail
Guides Saccades to Visual Objects.”

(2012) Journal of Neuroscience, 32(32),
11005-11016, DOI:
10.1523/JNEUROSCI.0828-12.2012 査読有

Shinya Yamamoto, Makoto Miyazaki,
Takayuki Iwano, Shigeru Kitazawa
“Bayesian Calibration of Simultaneity in
Audiovisual Temporal Order
Judgments.” (2012) PLoS ONE, 7(7): e40379.
DOI:10.1371/journal.pone.0040379 査読有

山本慎也 “ラバーハンドイリュージョ
ン” (2011) Clinical Neuroscience, 29(8),
888-91
[http://www.chugaiigaku.jp/item/detail.p
hp?id=857](http://www.chugaiigaku.jp/item/detail.php?id=857) 査読無

[学会発表](計 15 件)

山本慎也、主観的同時性と時間順序、第
32 回日本神経治療学会総会、2014 年 11 月 22
日、東京

Shinya Yamamoto, Temporal
recalibration of physical and neural time
lags, The Asia-Pacific Conference on
Vision (APCV) 2014、2014 年 7 月 22 日、高
松

安田正治、山本慎也、彦坂興秀、Gaze is
attracted to good objects role of basal
ganglia、日本視覚学会冬季大会、2014 年 1
月 23 日、東京

山本慎也、尾状核尾部：物体指向性サッ
カードとスキル形成、大阪大学生命機能研究
科研究交流会 (FBS コロキウム)、2013 年 9
月 18 日、大阪

山本慎也、尾状核尾部における情報統合
と感覚運動変換、生理学研究所研究会、2013
年 9 月 13 日、岡崎

山本慎也、多感覚情報の統合と分離、生
理学研究所研究会、2013 年 1 月 25 日、岡崎

山本慎也、Integrating and segregating
sensory information、脳と心のメカニズム
第 13 回冬のワークショップ、2013 年 1 月 11
日、ルスツ

黒江美穂、山本慎也、I like what you
like! Effect of others' preference、脳と
心のメカニズム第 13 回冬のワークショップ、
2013 年 1 月 10 日、ルスツ

山本慎也、Recalibration of multimodal
temporal order due to prior experience、
山口大学時間学特別国際セミナー、2012 年
12 月 9 日、山口

山本慎也、Object-directed saccades: a role of the caudate tail、IMN(Institute of Movement Neuroscience) seminar、2012年10月25日、London(英国)

岡林亜紀、山本慎也、Sense of body ownership facilitates the integration of visuotactile signals originating from our own body、Society for Neuroscience Annual Meeting 2012、2012年10月15日、New Orleans(米国)

山本慎也、異なる速度の学習を実現する脳内機構、生理学研究所研究会 2012年6月23日、岡崎

山本慎也、物体指向性サッカードにおける尾状核尾部の役割、生理学研究所研究会 2012年1月6日、岡崎

Shinya Yamamoto、Okihide Hikosaka、Role of the caudate tail in initiating saccades to visual objects、2011年11月16日 Society for Neuroscience、Washington DC(米国)

Masaharu Yasuda、Shinya Yamamoto、Okihide Hikosaka、Robust memory of the reward value of visual objects in the nigro-collicular pathway、2011年11月16日 Society for Neuroscience、Washington DC(米国)

〔産業財産権〕

出願状況(計 1 件)

名称：摂水行動計測装置

発明者：山本慎也、山根茂、兎田幸司

権利者：独立行政法人産業技術総合研究所

種類：特許

番号：特願 2013-000790

出願年月日：2013年1月8日

国内外の別：国内

〔その他〕

ホームページ等

<https://staff.aist.go.jp/yamamoto-s/>

6. 研究組織

(1)研究代表者

山本慎也(YAMAMOTO, Shinya)

国立研究法人産業技術総合研究所・主任研究員

研究者番号：90371088