■シンポジウムⅡ：視覚背側経路は何をしているのか

視覚背側経路の働きを行動学的に推測する
— Continuous Flash Suppression を用いた検討 —

桜 庭 聡*

要旨：視覚背側経路はリーチングや把持だけではなく、道具に関する情報処理や読字に関してもその役割が報告されている。Continuous Flash Suppression (CFS) という画像提示方法は、行動学的かつ簡便に本経路の働きを推測することができるツールとして利用できる。CFS はアナグリフなどを用いて両眼に各々異なる視覚刺激を提示することで、両眼競合と呼ばれる現象を起こし、無意識下での視覚情報処理を生じさせる手法である。CFS 下で短時間提示された静止画像に対する処理と視覚背側経路の関係が推定されている。CFS とプライミング効果を利用することで、視覚弁別課題から得られる反応時間の変化より視覚背側経路の働きを推定することができる。CFS は視覚背側経路の働きを行動学的に推測するプローブとして用いることができるが、この手法は具体的な脳部位との関連性について十分な知見があるとは言えず、今後様々な脳機能イメージング手法と併せて検討する価値がある手法かもしれない。

(高次脳機能研究 35 (2) : 207 ~ 213, 2015)

Key Words : 視覚背側経路, Continuous Flash Suppression (CFS), プライミング効果
dorsal visual stream, Continuous Flash Suppression (CFS), priming effect

I. 視覚背側経路の概要

視覚情報を処理する機構の中で、視覚背側経路は後頭葉から頭頂葉後部 (Posterior Parietal Cortex : PPC) を経て頭頂葉へ至る経路である。本経路はさらに下頭頂小葉 (Inferior Parietal Lobe : IPL) へ向かい、対象の位置や運動の情報を意識に上る形で処理する背腹側視覚経路と、頭頂間溝 (Intra Parietal Sulcus : IPS) や上頭頂小葉 (Superior Parietal Lobe : SPL) へ向かい、対象の位置や形の情報を無意識的に処理する背背側視覚経路の2つに分かれている。後者は、対象の位置・形状・傾きに合ったオンライン処理によるリーチングや把持に関わる。頭頂間溝周辺部は形状に関する情報や空間情報の処理 (Serenio ら 1998, Subramanian ら 2014)、視覚、聴覚、一次感覚、前庭核などの様々な感覚モダリティの統合 (Colby ら 1988, Duhamel ら 1998, Schlack ら 2002, 2003)、異なる形、大きさ、傾きの物体に対する把持 (Gallese ら 1994) など、領域毎に多彩な機能を有している。他種の感覚を処理し、リーチングや把持などの手の機能につなげていくことが視覚背側経路の一つの役割と言える。

また、本経路には道具に関する視覚情報の処理や道具に関する操作的な知識に関して処理したり (Vingerhoets ら 2009, Chao ら 2000)、さらには道具のカテゴリを処理するという報告がある (Almeida ら 2008, 2010)。しかし、視覚背側経路において視覚情報処理の早い段階で道具であることを視覚的に弁別し背側視覚経路に情報が伝達されているとは考えにくい。また読字機能との関連性も主にディスレクシアの症例から数多く報告されている (Chase ら 1993, Talcott ら 2000 など)。読字機能と視覚背側経路の関係性を示すために、コヒーレントモーションや Frequency Doubling 課題の成績と読字速度などを比較しており、ディスレクシアの症例において上述の視覚背側経路に関連する課題の感度が低下していることを示している報告が多い。しかしこうした課題から得られた結果からでは、ディスレクシアで見られる視覚背側経路障害が読字の困難さと結びつきにくいということも言われている (Kevan ら 2008)。特に動きを知覚する閾値を調べるコヒーレントモーションは視覚背側経路を含む広範な部位の活動しか見られないため、本経路と読字機能の関連性について言及することは難しい側面が

あると考えられる。そこで Kinsey ら (2006) は視覚誘発電位を用いて視覚背側経路と正字・音韻処理の関連性があることを示しているが、視覚背側経路と文字処理の関連性について言及した研究は未だに少ない。こうした背景から、視覚背側経路における情報処理に関しては未解明の部分が数多く存在すると考えられる。

II. 視覚背側経路と Continuous Flash Suppression

Almeida ら (2008, 2010) は、視覚背側経路の働きを行動学的に調べるために Continuous Flash Suppression (CFS) と呼ばれる刺激提示方法を用いた。CFS は本来、Tsuchiya ら (2005) が視覚的残効を減少させるために用いた方法であるが、無意識の知覚を調べるためのツールとして応用することができる (Yang ら 2012)。CFS は両眼競合 (binocular rivalry) という現象を利用している。両眼競合とは左右の目に異なる刺激を提示すると、それらの刺激が混合して知覚されるのではなく、どちらか一方の刺激のみが優先的に知覚され、その知覚が交互に切り替わるというものである。知覚が切り替わる頻度は、提示する刺激の物理的特性 (輝度など) に依存している。この現象を用い、CFS では利き目に高コントラストで 10Hz の動的ランダムノイズを提示し、非利き目には低コントラストの静止画像を提示する。高コントラストという物理的な特性を持った

刺激を対象者に見せることで、静止画像が視覚的に入力されているにも関わらずランダムノイズのみが知覚される。つまり、静止画像を無意識的に見ているという状態を作り出すことができるのである。Almeida ら (2008, 2010) や我々 (Sakuraba ら 2012) は左右の目に異なる刺激を提示するために赤緑のアナグリフを用いている (図 1)。

視覚背側経路の働きを行動学的に推測する目的で最初に CFS を用いたのは Almeida ら (2008) である。彼らは、先に提示された刺激が後に起こる刺激に対する反応に影響を与える「プライミング効果」を用いて、先に提示されるプライム刺激に対して CFS によるマスキングを施して実験を行った。マスキ

図1 アナグリフを用いた画像提示例

図2 プライミング効果を用いた画像提示の流れ

グされたプライム刺激提示後のターゲット刺激に対して二者択一の弁別反応をさせ、プライミング効果が認められた場合（すなわち弁別に要する反応時間が短縮した場合）、ターゲット刺激提示前の情報（プライム刺激）が処理されていたとするのである。つまり、Almeida ら（2008）のようなプライミングパラダイムを用いれば、プライミング効果の有無が視覚背側経路で処理されているか否かを推し量る指標として用いることができるのである。

彼らは CFS とプライミング効果を用いたこの実験手法を確立し、道具画像を CFS でマスクして提示した場合にその後に提示される道具画像への反応加速が見られたことから、視覚背側経路では道具の「カテゴリ」を処理しているとした。

視覚背側経路とこの CFS の関連性については、Fang ら（2005）の fMRI を用いた研究が非常に重要である。彼らは上述のものと同様にして効き目に動的ランダムノイズ、非利き眼に道具の静止画像を 200ms の間提示した。すると、道具の静止画像をスクランブルにした画像では視覚背側経路も視覚腹側経路も賦活しないが、道具の静止画像を提示した時は CFS でマスキングし視覚的に知覚できない状態にしているにもかかわらず、知覚できる状態で提示した時と同程度に視覚背側経路が賦活していることを示した。彼らはこの時、視覚背側経路を V3A、頭頂間溝周辺部（Intraparietal Sulcus : IPS）としている。そしてこれらは Ungerleider ら（1982）や Goodale ら（1992）の提唱している視覚二経路の仮説と一致する部位であると考えられる。CFS という知覚的に見えない状態にしているにもかかわらず視覚背側経路では何らかの処理がされていることを示したこの研究は、視覚背側経路と CFS の関連性について言及したものであり、本手法が視覚背側経路を行動学的に調べるための「プローブ」として用いることができる根拠となるものである。ちなみに、Hesselmann ら（2011）はこの CFS 以外の両眼競合によるマスキングでは視覚背側経路と意識・無意識の関連性を見いだせなかったとしている。これは先の Fang ら（2005）の実験が特異的なもの（提示時間、刺激提示方法など）であることを意味しているが、刺激提示時間などを大きく変えなければ他の実験でも用いることができるという解釈もできる。この CFS によってどのような情報が干渉されているかは現在でも不明瞭なままではあるが、Yang ら（2012）は対象の方向や空間的位

相、動き、コントラストといった視覚要素は CFS によってブロックされている可能性があるとしている。

Ⅲ. CFS を用いた実験手法の詳細

先述のとおり、Almeida ら（2008）は CFS とプライミング効果を用いた研究結果から、道具カテゴリが視覚背側経路で処理されているとした。しかし、大腦における視覚情報処理のかなり早い段階において道具であることを視覚的に弁別し視覚背側経路に情報が伝達されているとは考えにくい。Lin ら（2009）は道具に対して視覚背側経路が特異的に賦活することに関して、道具に関する表象のレベル、すなわち道具カテゴリに関しての処理なのか、それともより低次の視覚要素に関しての処理なのか特定することの重要性について言及している。彼らの考察の通り、視覚背側経路が道具カテゴリというよりも、形状などのさらに低次のレベルの表象を処理している可能性がある。一般的な道具に共通した属性を考えると、ハンマーやスプーン、ペンなど全体的に細長い形状をとる傾向にある。そこで、我々は、こうした細長い形状の特徴が Almeida ら（2008）の研究成果である、視覚背側経路が道具カテゴリを処理しているということの本質なのではないかと考え、別の刺激画像を用いて CFS とプライミング効果を用いた実験を行った。実験の具体的な内容と結果については後述するとして、ここでは実験の手法について述べる。

Almeida ら（2008）に倣い、筆者の行った画像提示方法の概略を以下に示す。画像提示は Refresh rate 100Hz の CRT モニタを使用した。画像提示を統制するために DMDX (Foster ら 2003) と呼ばれるソフトウェアを用いた。また、提示する画像は Adobe Photoshop を用いて静止画像とノイズ画像を組み合わせている。反応時間の天井効果を防ぐためにターゲット画像（実際に被験者に反応を求めるための知覚されうる画像）に対し 70% のノイズを付加しているが、そのノイズ処理も同様のソフトウェアを用いて行っている。

手順としては、まず事前に各被験者に対し、実際に CFS 下で静止画像のコントラストのみを様々に変化させて 200ms の間提示し、被験者が静止画像を知覚できない程度での最大コントラストを決定する。これは、CFS によるマスキングの抑制が強すぎると視覚皮質での処理自体に影響がなくなっ

まうため (Milner 2012) である。また、利き眼を確かめるために、モニタ中心に黒い丸を提示し、被験者にそれを両眼で円筒を通して見てもらった。その状態で片眼ずつ閉り、黒い丸が両眼で覗いた時と同じように見えるほうの眼を利き眼として採用した。利き眼には赤色のフィルタを用い、ランダムノイズのみが提示されるようにする。一方非利き眼には緑色のフィルタを用い、こちらは静止画像のみが提示されるようにした (図1)。こうすることで、左右の眼に異なる刺激を入れ、先の両眼競合の現象を起こすことができる。刺激提示の流れは図2の通りで、最初に500msの固視点(十字)を提示し、その後に200msのブライム刺激(CFSでマスキング)を提示する。実際には100ms毎に異なるパタンのランダムノイズを提示しており、こうすることで10Hzの動的なノイズを作り出している。ブライム刺激の提示時間は200msなので、実際には1回だけノイズのパタンを変化させていることになる。ブライム画像を提示後、実際に知覚される形でターゲットとなる画像を最大3000ms(被験者が反応するまで)提示する。被験者は提示されたターゲット画像に対し、二者択一の判断(例:道具か動物か)を行い、ボタンを押すことで回答する。

被験者に提示する画像は、道具、あるいは細長い図形などブライミング効果を狙った画像と、動物や丸い図形などブライミング効果が得られにくいと思われる画像である。使用した画像の一部を図3に示す。後者が一般的な実験におけるコントロール刺激という位置づけになるだろう。我々はいくつかの実験を行っているが、被験者の反応をなるべく同じようにするために、ターゲット画像は道具と動物の画像に限定した。ブライム刺激とターゲット刺激は

2種類ずつあるため計4パタンの組み合わせが存在する。これら4パタンの平均反応時間について後述の通りデータ処理することになる。

さて、こうした実験手法から得られるデータは前述の通りターゲット刺激に対する反応時間(RT)や誤反応率である。道具や動物各々のターゲット刺激に対するRTの平均値からブライミング効果を算出する。この算出方法は、ブライム刺激とターゲット刺激のカテゴリが異なる条件の平均RTから、カテゴリが一致する条件の平均RTを引くことで求められる。これらを被験者毎に計算し、対応のあるt検定を行う。我々の実験ではRTは誤反応の次のトライアルでは延長してしまうことが多く、誤反応の次のトライアルに関しては分析から除外するようにしている。

なお、CFS下で提示される画像はごく短い間ではあるがフラッシュ刺激と同様の刺激強度があると考えられるため、被験者は過去にフラッシュ刺激によって具合が悪くなったことのない者を採用したり、実験のセッションを細かく分けて被験者の負担をなるべく低く抑えるなどの工夫が必要である。

IV. CFSで解明されている視覚背側経路の情報処理と今後の展開

前述の通り、我々はAlmeidaら(2008)が示した視覚背側経路と道具カテゴリの関連性について疑問を抱き、その本質は細長い形状であるのではないかとし、いくつかの実験を行った(Sakurabaら2012)。

まず、Almeidaら(2008)の成果を追試験にて確認した上で、道具ブライム刺激の代わりに2種類の角度の異なる細長い棒状の長方形を提示した。ターゲット画像など他の条件は変えていない。その結果、追試験同様に道具に対するブライミング効果が得られた。このことから、細長い形状のブライム刺激は、動物ターゲットと比べ道具ターゲットへの反応を統計学的に有意に早めることが明らかになった。よって、背側視覚経路がカテゴリ特異的に処理をしているというわけではなく、細長い形状の特徴に対して処理を行っている可能性が示唆された。もし、そうであるならば、道具カテゴリ以外でも細長い形状の特徴をもつカテゴリであればブライミング効果に影響を与える可能性があると考え、次の実験では道具ブライム刺激の代わりに同一のカテゴリで細長いものと丸いものが存在する野菜の画像を使用した。そ

図3 プライム刺激やターゲット刺激に利用した画像例

の結果、細長い野菜を道具ブライム刺激の代わりに提示した場合は有意なブライミング効果が得られたが、丸い野菜を提示した場合はそのような効果は得られなかった。これらのことを踏まえると、視覚背側経路が細長い形状的特徴の情報を選択的に処理していることが示唆されたのである。ちなみに、丸形の道具として「ばれん」やジュースなどを用いたが、やはりブライミング効果は得られなかった。また、細長い形状を提示する角度による影響はなく、どのような角度で提示してもブライミング効果が得られた。Goodale と Milner (1992) は、視覚背側経路を“vision for action”と述べ、視覚腹側経路の“vision for perception”とは区別している。彼らの説明に沿って考えると、視覚腹側経路でも形状について処理はしているが、背側視覚経路で処理されるこの細長い形状的特徴という情報は、対象物が何なのか特定するために用いられるのではなく、actionのために用いられるのだと考えられる。

また別の研究展開として、現在我々は視覚背側経路の読字に関する役割も同様の実験手法を用いて検討している。日本語や英語など、左から右へ読み進める文字体系では、スムーズに読字を進めていくために parafoveal preview benefit (Rayner 1975) と呼ばれる右傍中心視野からの情報処理が重要である。右傍中心視野の障害では文を読む速度が低下したり、読み飛ばしが多くなるなどの半盲性難読が生じる (Zihl 1995) が、同様の読字障害が PPC 選択的に障害された場合にも生じることが言われている (Zihl ら 1997)。このことから、右傍中心視野からの何らかの情報が、視覚背側経路領域の一部である PPC と関連している可能性がある。現在筆者らは、読字時の右傍中心視野から得られる情報がどのように視覚背側経路で処理されているか、こちららもいくつかの実験を組み合わせ検討しているところである。CFS でマスクしたひらがなやそのスクランブル刺激を注視点から視角にして 3° 左右にずらして提示し、中央に現れる画像がひらがななのかそのスクランブル画像なのか判断してもらう課題を行った。その結果、右方向にひらがなをブライム刺激として提示した場合、その後にターゲット刺激として提示されるひらがなに対する反応が加速し、ブライミング効果が得られた。しかし左方向に提示した場合はそのような効果は得られなかった。こうしたことから、視覚背側経路は読字の時に右傍中心視野か

ら得られる何らかの情報を処理していると考えられるが、読字時に右傍中心視野から得られる情報の処理に視覚背側経路の働きが関与していることを確固たるものにするためには、さらなる実験が必要であり、現在検討しているところである。

このように、CFS とブライミング効果を用いることで、行動学的かつある程度簡便に視覚背側経路の働きを推測することが可能である。しかしあくまで「推測」できるだけであり、本当に視覚背側経路で処理されているのかを確認するためには fMRI や時間分解能の高い MEG などの脳機能イメージングとのコラボレーションが必須となることは言うまでもない。また、CFS の潜在的な疑問についても Fang ら (2005) は指摘しており、外側膝状体から MT 野や V5 野に直接投射している経路が関わっている可能性があるなど、行動学的結果からのみでは解決できない問題点も内在している。

CFS は視覚背側経路の働きを行動学的に、しかも簡便に推測するプローブとなると思われる。しかし、具体的な脳領域との関連性に言及した知見が乏しいこともまた事実である。今後、より時間分解能の高い MEG (脳磁図) などの手法で CFS と視覚背側「経路」の関連性を明らかにしていくことが求められているのではないだろうか。

文 献

- 1) Almeida, J., Mahon, B. Z., Nakayama, K., et al. : Unconscious processing dissociates along categorical lines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 30 : 15214-15218, 2008.
- 2) Almeida, J., Mahon, B. Z. & Caramazza, A. : The Role of the Dorsal Visual Processing Stream in Tool Identification. *Psychological Science*, 21 (6) : 772-778, 2010.
- 3) Bussche, V. & Noortgate, V. : Mechanisms of masked priming: A meta-analysis. *Psychological Bulletin*, 135 (3) : 452-477, 2009.
- 4) Chao, L. L. & Martin, A. : Representation of Manipulable Man-Made Objects in the Dorsal Stream. *NeuroImage*, 12 : 478-484, 2000.
- 5) Chase, C. & Jenner, A. : Magnocellular processing deficits affect temporal processing of dyslexics. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 682 : 326-329, 1993.
- 6) Colby, C. L., Gattass, R., Olson, C. R., et al. : Topographical organization of cortical afferents to extrastriate visual area PO in the macaque : a dual tracer study. *J. Comp. Neurol.*, 269 : 392-413, 1988.
- 7) Duhamel, J. R., Colby, C. L. & Goldberg, M. E. : Ventral in-

- traparietal area of the macaque : congruent visual and somatic response properties. *J. Neurophysiol.*, 79 : 126-136, 1998.
- 8) Fang, F. & He, S. : Cortical responses to invisible objects in the human dorsal and ventral pathways. *Nature Neuroscience*, 8 : 1380-1385, 2005.
 - 9) Foster, K. I. & Foster, J. C. : DMDX : a windows display program with millisecond accuracy. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 35 (1) : 116-124, 2003.
 - 10) Gallese, V., Murata, A., Kaseda, M., et al. : Deficit of hand preshaping after muscimol injection in monkey parietal cortex. *Neuroreport*, 5 : 1525-1529, 1994.
 - 11) Goodale, M. A. & Milner, A. D. : Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, 15 (1) : 20-25, 1992.
 - 12) Hesselmann, G., Hebart, M. & Matach, R. : Differential BOLD activity associated with subjective and objective reports during "blindsight" in normal observers. *J. Neurosci.*, 31 (36) : 12936-12944, 2011.
 - 13) Kevan, A. & Pammer, K. : Visual deficits in pre-readers at familial risk for dyslexia. *Vision Res.*, 48 (28) : 2835-2839, 2008.
 - 14) Kinsey, K., Hansen, P. C. & Chase, C. H. : Dorsal stream associations with orthographic and phonological processing. *Neuroreport*, 17 (3) : 335-339, 2006.
 - 15) Lin, Z. & He, S. : Seeing the invisible : The scope and limits of unconscious processing in binocular rivalry. *Progress in Neurobiology*, 87 : 195-211, 2009.
 - 16) Milner, A. D. : Is visual processing in the dorsal stream accessible to consciousness? *Proc. R. Sci.*, 279 (1737) : 2289-2298, 2012.
 - 17) Rayner, K. : The perceptual span and peripheral cues in reading. *Cognitive Psychology*, 7 : 65-81, 1975.
 - 18) Sakuraba, S., Sakai, S., Yamanaka, M., et al. : Does the Human Dorsal Stream Really Process a Category for Tools? *The Journal of Neuroscience*, 32 (11) : 3949-3953, 2012.
 - 19) Schlack, A., Hoffmann, K. P. & Bremmer, F. : Interaction of linear vestibular and visual stimulation in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur. J. Neurosci.*, 16 : 1877-1886, 2002.
 - 20) Schlack, A., Hoffmann, K. P. & Bremmer, F. : Selectivity of macaque ventral intraparietal area (area VIP) for smooth pursuit eye movements. *J. Physiol.*, 551 : 551-561, 2003.
 - 21) Sereno, A. B. & Maunsell, J. H. : Shape selectivity in primate lateral intraparietal cortex. *Nature*, 395 (6701) : 500-503, 1998.
 - 22) Subramanian, J. & Colby, C. L. : Shape Selectivity and Remapping in Dorsal Stream Visual Area LIP. *J. Neurophysiol.*, 111 (3) : 613-627, 2014.
 - 23) Talcott, J., Hansen, P., Assoku, E., et al. : Visual motion sensitivity in dyslexia : evidence for temporal and energy integration deficits. *Neuropsychologia*, 38 : 935-943, 2000.
 - 24) Tsuchiya, N. & Koch, C. : Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nature Neuroscience*, 8 : 1096-1101, 2005.
 - 25) Ungerleider, L. G. & Mishkin, M. : Two Cortical Visual System. In : *Analysis of Visual Behaviour* (eds Ingle, D. M., Goodale, M. A. & Mansfield, R. J. W.). MIT Press, Cambridge, 1982, pp. 549-586.
 - 26) Vingerhoets, G., Acke, F., Vandemaele, P., et al. : Tool responsive regions in the posterior parietal cortex : Effect of differences in motor goal and target object during imagined transitive movements. *NeuroImage*, 47 : 1832-1843, 2009.
 - 27) Yang, E. & Blake, R. : Deconstructing continuous flash suppression. *Journal of Vision*, 12 (3) : 1-14, 2012.
 - 28) Zihl, J. : Eye movement patterns in hemianopic dyslexia. *Brain*, 118 (Pt4) : 891-912, 1995.
 - 29) Zihl, J. & Hebel, N. : Patterns of oculomotor scanning in patients with unilateral posterior parietal or frontal lobe damage. *Neuropsychologia*, 35 (6) : 893-906, 1997.

■ Abstract

A tool for understanding the function of dorsal stream behaviorally : the research method with Continuous Flash Suppression

Satoshi Sakuraba*

It is said that human dorsal stream seems to play a role in processing tool information and reading letters. Continuous Flash Suppression (CFS) is a visual masking technique used for detecting the information processed in the dorsal stream. In CFS, high contrast dynamic random-noise pattern is presented to the dominant eye and low contrast static image is presented to the nondominant eye for 200ms while subjects wore red/green anaglyph glasses. We used this technique to clarify what attributes of tools are processed in the dorsal stream and found that this stream processes elongated shapes but does not process the tool category specifically. Additionally, we are conducting further study to clarify the relationships between dorsal stream and reading function. The current results indicated that some information of letters in right parafoveal vision can be processed in human dorsal stream. CFS would be convenient tool to unveil the function of dorsal stream. However this technique remains some open issues. For example, the cortical information blocked by CFS is unclear and the relationships between this technique and specific brain region. In future, the nature of CFS should be elucidated using various functional imaging techniques.

* Social medial corporation Hokuto, Hokuto Hospital, the division of medical technology.
7-5 Inadacho Kisen, Obihiro-shi, Hokkaido 080-0833, Japan