

サル下部側頭野ニューロンと刺激次元に対する選択的注意

渡辺 讓二

東京都神経科学総合研究所 医学心理学部門
〒183 東京都府中市武蔵台 2-6

1. はじめに

視覚刺激対象の次元(形・色・動き)に対する選択的注意が、ヒト・サルを用いた行動実験で、反応時間の短縮として確認された。またサルの大脳皮質図形知覚中枢である下部側頭野には、同じ課題遂行中、図形次元に選択的注意が働く条件で反応が増加するニューロンが観察され、上記行動結果の対応する神経活動であると考えられた。

2. サル視覚皮質における非感覚性の神経活動

中枢神経系における知覚・認識のレベルの視覚情報処理は、感覚情報からの単純な組み上げでは達成できず、何らかのトップダウンの処理を受けるはずである。その途上の神経活動としては、感覚入力とは別の影響が、抑制、増強などとして観察されると考えられる。

サッケード(急速眼運動)前の神経活動増強を指標として、空間的選択的注意の影響を調べる実験では、視感覚野(初期段階)では弱く、連合野ではより強い影響があるという勾配が知られている¹⁾。

われわれはさきに、微小光点の注視課題遂行中のサルの視覚皮質(V1, V2, V4, TEO野)、および隣接の領野(STP:多感覚野, AA野:聴覚連合野)からニューロン活動を多数記録し、分析した。その結果、これらの領域のニューロンは注視光のon/offとは独立な非感覚性のタスク関連応答を示すこと、そしてこのタスク関連応答の強度と頻度は視覚皮質の玄関口であるV1と次段のV2を経て、脳の前方、視覚高次連合野に進むにつれて

高くなること、それは視覚だけでなく隣接する多感覚、聴覚連合野にまで、減弱しつつ影響がおよぶことがわかった^{2, 3)}。

さらに、このタスク関連応答には感覚性の受容野特性と矛盾するもの、中には明らかにタスク上の意味に応答しているものなども見つかった。一方、上記の注視課題におけるタスク関連応答は、微小スポットの位置に対する注意(空間的注意)と、スポット光という対象そのものへの注意が含まれている可能性があり、分離できない。

3. 空間的注意に対比すべき、対象そのものへの注意

視覚における選択的注意のうち、空間的注意は、広く心理学、生理学で扱われて来た。網膜像の各微小部分として、並行的に入力・処理される信号の中から特定のものを選択すると言う意味では、感覚入力セレクションと言うことができる。

他方、対象そのものへの注意に関連する神経活動があるが、その中には、刺激のタスク上の意味に対する神経応答も含まれる。その場合、対象についての認識レベルの処理まで至った後の上位からの修飾による影響と考えられ、その機構は複雑なものであり、空間的注意と同レベルのものではない。

一方、対象物そのものの、非空間的な特徴の諸カテゴリー中から選択する、つまり感覚入力セレクションとして解釈されるレベルのものとして、形・色・動きなど刺激次元に対する選択的注意がある。これは、空間的位置に対する選

択的注意と対照されるべきものだろう。

大脳皮質における処理としては、網膜像は皮質平面上の相対的位置として表現される(トポグラフィ再現)。網膜像の一部分を選択する空間的注意は、したがって皮質平面の小領域の選択的増強・抑制で実現されると考えられる。一方、視覚関連皮質は多数の少領域に細分され、それらは大きくは形態知覚系と空間知覚系に分けられ、さらにそれらの中でも、形、色、動き(方向、速度)などが独立して処理されるなどとされている⁴⁾。すなわち、「刺激次元ごとのまとまった処理」は視覚関連皮質の細分化のプリンシプルでもあると考えられる。とすると、刺激次元選

択も皮質平面上の小領域選択と考えることができ、空間的選択的注意と対比しやすい。

視覚刺激次元への選択的注意については研究が少ないが、サル下部側頭野で関連する神経応答の小報告が既にある⁵⁾。一方ヒトでは心理物理的にその影響を確認し、その影響を受ける領域のPETによる分析が報告されている⁶⁾。

4. 次元に対する選択的注意を心理物理学的・神経生理学的に調べた方法

視覚刺激次元(形・色・動き)に対する選択的注意をヒトとサルを用いて心理物理学的に調べ、同時にサルの大脳皮質で、そのうち形次元の中枢と目される下部側頭野の神経活動における選択的注意の影響を調べた。ヒトとサルで似たような傾向を確認し、サルのニューロン活動から、ヒトの高次視覚中枢での神経活動を類推する、他方サルでは遂行困難な課題をヒトに課し、サルで得られない結果を推定するなど、相互補完が可能である。

視覚課題(図1A-C)。変化検出課題(非見本合わせ課題の変形)である。カラーCRT画面に8図形、7色のどれかの組合せの図形が提示される。被験者がレバーを押すと、その図形が0.5秒間、約1秒間隔で繰返し(1-4回)提示された後に、異なる図形刺激に変化する。その変化を見つけレバーを離すことが要求される。サルの場合は正答報酬としてジュースが与えられる。変化していないのに反応する早離しエラー(False Alarm)、変化が起きても見逃してレバーを持ち続ける見逃しエラー(Miss)は音で合図された。変化は、図形だけが変化する(図形課題)、色だけが変化する(色課題)、同じ形・色の刺激が最後の变化刺激として現れるときには提示と同時に動く(運動課題、8方向)、以上の3次元で生ずるようにした。

刺激次元に選択的注意が可能な条件、単次元ブロック。変化の次元が固定された連続試行ブロックとして、図形課題だけが連続するパターンブロック、色課題だけのカラーブロッ

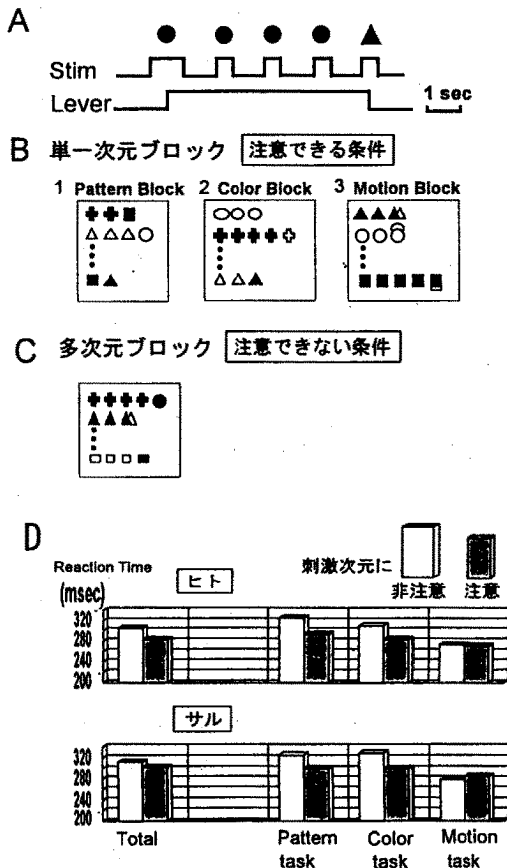


図1 視覚刺激次元に対する選択的注意は反応時間の短縮として観察された。方法(A-C)とヒト、サルの反応時間(D)。

ク、運動課題のモーションブロックの3種の単次元ブロックが与えられた。

刺激次元に選択的注意ができない、多次元ブロック。各試行毎にどれかの変化がランダムに生ずる。ただし色も形も変化することは無く、変化次元は常にひとつである。

これらの合計4種類の試行ブロックはランダムに組み合わせられ、次にどのブロックに入るかは予想できない。ブロックの変わり目は画面全体のプリンクで知らされた。

5. 反応時間の短縮として次元に対する選択的注意の効果が見られた (図1 D)

ヒト・サルともにどの種類の課題も高い正答率 (90%以上) を示すようになったので、分析は反応時間を対象とした。ヒトもサルも単次元ブロックでは、多次元ブロックに比べて有意に短い反応時間で遂行できることが明らかになった。ある単次元ブロックに切り替わる

と、数試行のうちに、おなじ次元の変化の試行が連続するので、その次元にだけ注意すればよいことが分かり、その結果速やかで正確な反応になる。すなわち、刺激次元に対する選択的注意の効果は、反応時間の短縮として確認された。

6. 反応時間短縮の効果は対応するチャンネルの出力の増強による (図2)

反応時間の短縮には2つの機構が考えられる。①出力増大：知覚・検出から判断、最終的には行動命令に至る諸過程のどこかで出力が増大する。それにより規準閾値に速く達することで最終決定が速くなされる。刺激次元に対する選択的注意の場合、形、色、運動チャンネルのうち、その時点で注意しているひとつのチャンネルだけを選択的に増強する、あるいはそのチャンネルに対する閾値だけを低くすることで相対的に同じことが実現できる。②プロセス

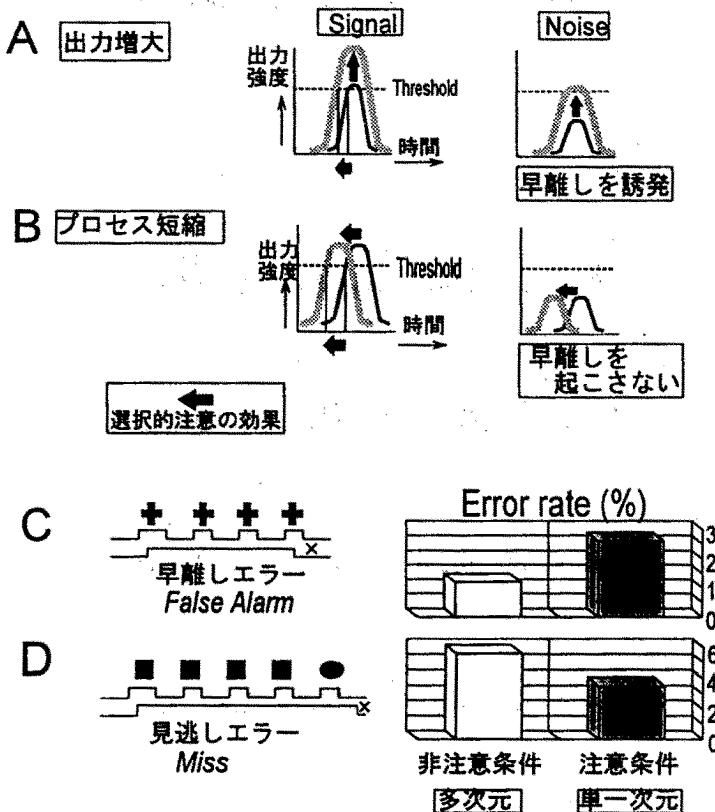


図2 次元に対する選択的注意の効果、反応時間短縮は「出力増大」による。二仮説 (A B) とエラー分析の結果 (C D)。

短縮：感覚入力から運動出力にいたる過程のどこかの処理時間を促進する。選択された次元のチャンネルだけについて、同期信号やゲート信号などを介してそれが実現する。

エラーの傾向を分析することで、反応時間の短縮には、少なくとも当該チャンネルの出力増大が含まれていることがわかった。その根拠は、被験体は、注意を限定できる単一次元ブ

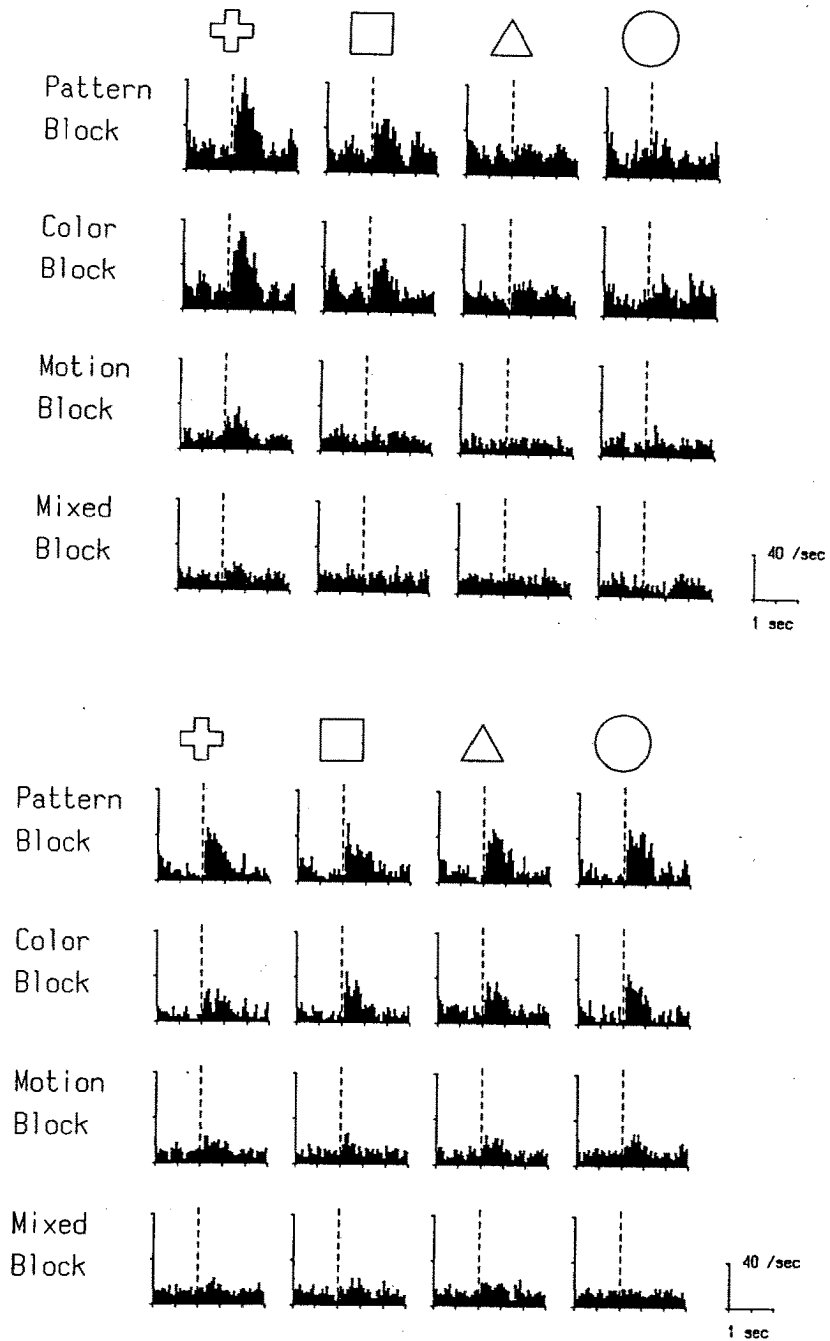


図3 サル下部側頭野ニューロン活動に見られた、次元に対する選択的注意の効果。ニューロン2例(上下)とも図形次元に選択的注意が高まるパターンブロックで応答が大きかった。

ブロックでは、限定できない多次元ブロックに比べて、当然であるが見逃しエラーが少ないのに反し、早離しエラーが多かったからである。もし刺激次元に対する選択的注意の効果がそのチャンネルの出力増大にあるとすれば、そのチャンネルの誤った判断につながるノイズも増大し、結果として早離しエラーが増えることが期待され、事実そのようになった。

7. サル下部側頭野にも対応するニューロン活動が見られた (図3)

下部側頭野は、サルの図形知覚中枢とされている。網膜、外側膝状体を経て、大脳皮質に至る視覚神経情報は、形態視についていうと、V1、V2野の段階では対象の輪郭の線分・エッジやその位置、傾きの情報処理がなされ、さらにV4を経て下部側頭野 (TEO野) に至ると、その組合せである複雑な図形の特定のものだけに応答するニューロンが初めて観察できる^{7, 8)}。またこの領域の摘除ではサルは図形弁別学習ができなくなるなどもその根拠である⁹⁾。

さて、この課題を遂行しているサルの下部側頭野からニューロン活動を記録すると用いた図形刺激に応答するニューロンが観察される。さらにそれらのうち、ブロック条件で反応が異なるニューロンが得られる。典型例では、図形応答が、図形単次元ブロックでは大きい、他のブロックでは小さくなってしまふ。また相対的に少ないが、色に選択的に応答するニューロンでは、色単次元ブロックで応答が大きく他では小さいものが観察された。

すなわち、サルが図形次元に選択的注意するとき (それは反応時間短縮でわかる) には、そのために必要な下部側頭野の活動は活発になっている。他方、色・運動次元に注意しているときには図形弁別の必要がないので、図形次元に特化している下部側頭野は相対的に活動が低下する、余分な活動をしない、余計な信号を出さない、というように合目的的に解釈ができる。

また、反応時間の短縮のためにはどこかのプロセスで出力増大があるはずというエラー分析の推論も、ある程度裏付けることができた。すなわち、下部側頭野では、図形に選択的応答をするニューロン (弁別に有用) だけでなく、非選択的なニューロン (図形弁別に貢献せず、むしろノイズとなりうる) にも、ブロック条件で異なる応答をするものがあり、これはノイズ成分を増加させているとも考えられる。

8. 知覚過程・認識過程ともに、次元に対する選択的注意で増強される (図4)

ここに用いた視覚課題は、シーケンシャルな比較が要請されるので、ある視覚刺激を知覚した後、記憶に貯蔵し、次に現れる刺激と比較しなければならない。この初期の知覚と後期の認識 (ここでは同定・記憶・比較をまとめて) の二つの過程にそれぞれ次元ごとのチャンネルが存在し、それらが選択的に活性化される可能性がある。とすれば、反応時間の短縮効果はどちらに作用した結果だろうか。追加実験 (ヒトだけ) によって、この両方の過程が影響を受けることが示唆された。

知覚過程が短縮される。オリジナルの実験では、運動課題だけは、比較ではなく、単純な運動検出であった。そしてこの課題だけは、単一次元ブロック内でも多次元ブロックでも成績の差が無かった。すなわち、運動次元に選択的注意をしてもその効果が無かった。これは、選択的注意は同定・記憶・比較という認識過程だけに作用し、検出・知覚のような初期過程には効かないのだろうか。そこで、検出が困難な運動課題に変えて見た (スローモーション課題、視覚刺激の動き速度が半分)。すると当然ながら反応時間が遅くなったが、この条件でも運動次元だけに注意できる単一次元ブロック条件では、有意に反応時間が短縮された。すなわち、運動検出という (記憶・比較を含まない) 初期過程でも選択的注意の効果が確認された。これから、おそらく図形、色課題でも同様に初期過程にも効果があると敷衍することができる。

では、元の実験では、運動の検出が簡単すぎて、選択的注意の効果が見られないほどに素早い反応ができたため、運動課題だけは注意の効果が確認できなかったのか。選択的注意の効果は初期知覚・検出過程だけに作用すると考えても構わないだろうか。

認識過程も短縮される。そこで運動課題に、後期の認識過程の要素を含めて見た。視覚刺激は初めから運動刺激として与えられる。これが繰り返された後、異なる方向への運動刺激に変化したら反応することが要求される。被験者は、運動方向を記憶し次の運動方向と比較しなければならない。本来、図形、色でも同じ質の変化検出が要求されていたので、これが3次元

について対等な課題である。しかし、これはサルでは難しく学習できない課題であった。

結果は、課題の難易度があがったので反応時間の延長がみられたが、ここでも運動次元に対する選択的注意が可能な条件では有意にそれが短縮された。すなわち、認識（記憶・比較）という後期過程にも選択的注意の効果が見られた。

9. おわりに

視覚刺激の次元に対する選択的注意の存在が反応時間の短縮として確認できた。サルのデータは差がやや不明瞭であったが、それでも数ヶ月訓練すると、特定の次元に注意するストラテ

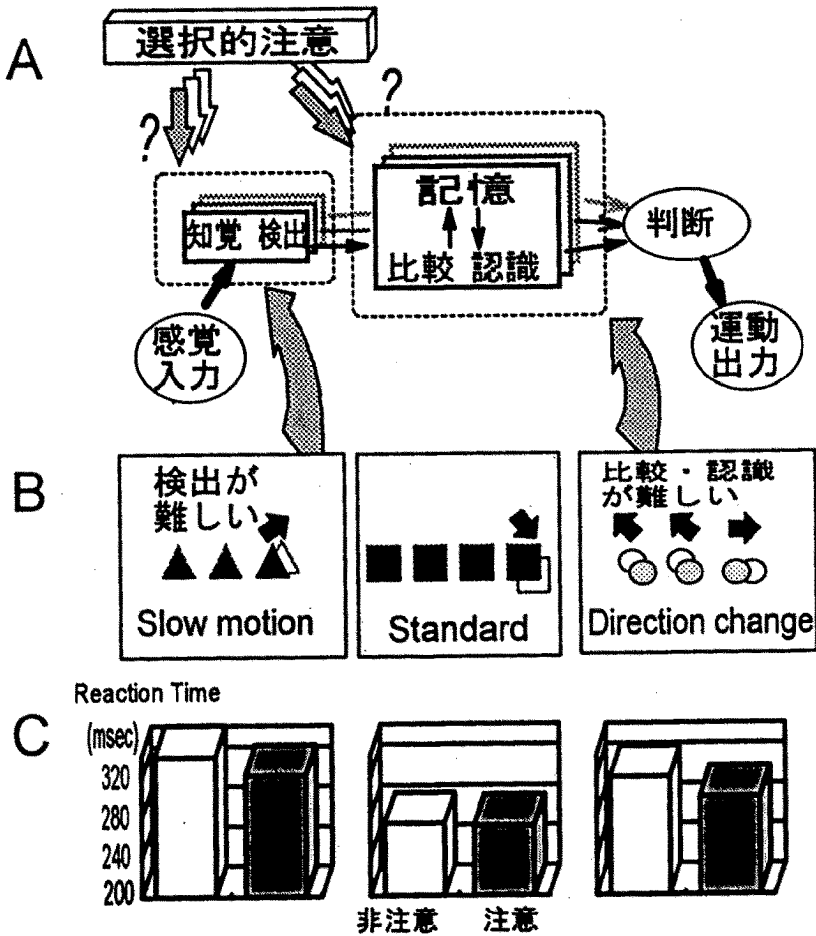


図4 次元に対する選択的注意の効果は、知覚・認識の両過程を短縮した。2種類の追加課題（B）とその時の反応時間（C）。

ジーを意識的に立てるかどうかが、有意に反応時間が短縮した。サル下部側頭野にはこの結果に対応する神経活動が得られた。またヒトを用いた追加実験で、選択的注意の作用は初期・後期両過程におよぶことが示唆された。

大脳皮質視覚関連領域の神経活動が、その瞬間瞬間の全体の目的に応じて変容する、その一例が示された。次元に対する選択的注意き効果は、別の次元を主に担当する他の領域ではどうか、またより感覚入力に近い領域でも似たような、おそらく弱い、影響があるのかも調べる必要がある。

なお、ここに示したデータは部分的に別に発表した¹⁰⁾。

文 献

- 1) R. H. Wurtz and C. W. Mohler: Enhancement of visual responses in monkey striate cortex and frontal eye fields. *Journal of Neurophysiology*, 39, 766-772, 1976.
- 2) J. Watanabe and E. Iwai: Neuronal activity in visual, auditory and polysensory areas in the monkey cortex during visual fixation task. *Brain Research Bulletin*, 26, 583-592, 1991.
- 3) J. Watanabe and E. Iwai: Neuronal activity in monkey visual areas V1, V2, V4 and TEO during fixation task. *Brain Research Bulletin*, 40, 143-150, 1996.
- 4) L. G. Ungerleider and M. Mishkin: Two cortical visual systems. *D. J. Ingle, M. A. Goodale and R. J. W. Mansfield (eds): Analysis of visual behavior.* MIT Press, Cambridge MA, pp. 549-586, 1982.
- 5) D. J. Braitman: Activity of neurons in monkey posterior temporal cortex during multidimensional visual discrimination tasks. *Brain Research*, 307, 17-28, 1984.
- 6) M. Corbetta, F. M. Miezin, S. Dobmeyer, G. L. Shulman and S. E. Petersen: Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: Functional anatomy by positron emission tomography. *Journal of Neuroscience*, 11, 2383-2402, 1991.
- 7) C. G. Gross, C. E. Rocha-Miranda and D. B. Bender: Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 35, 96-111, 1972.
- 8) T. Sato, T. Kawamura and E. Iwai: Responsiveness of inferotemporal single units to visual pattern stimuli in monkeys performing discrimination. *Experimental Brain Research*, 38, 313-319, 1980.
- 9) E. Iwai and M. Mishkin: Further evidence on the locus of the visual area in the temporal lobe of the monkey. *Experimental Neurology*, 25, 585-594, 1969.
- 10) J. Watanabe: Selective attention in visual pattern perception. *M. Sugishita (ed): New Horizons in Neuropsychology.* Elsevier Science B.V., pp. 125-135, 1994.