

# 脳の科学 第4回

## 注意

担当：浅川伸一

2009年10月23日

## 来週は休講ですよー。

### 1 前回の補足

網膜に始まる初期視覚情報処理過程では、受容野という概念が重要である。第一次視覚野の単純型細胞では、ある位置にある方位の刺激があれば反応する。一方、複雑型細胞は受容野内のどこであれ最適方位と運動方向を持った刺激があれば反応する。換言すれば複雑型細胞は位置情報を犠牲にして形態情報を処理していると言える。一般に高次の視覚野になればなるほど受容野は広くなる。ということは、高次の形態情報、コントラスト情報、色情報、運動情報、両眼視差情報などを処理している部位では位置情報を捨て去っていると言えるかもしれない。

#### 1.1 機能的脳画像研究法

図2はニューロイメージングのさまざまな技法の特徴をサイズと時間のスケールの中にプロットしたものである。この図では対数目盛りを用い、脳の空間的な大きさを横軸に、時間的な長さを縦軸にとってある。

PETでは、実験者が放射性同位元素の水を被験者に注射している間に、被験者は心的活動を伴う課題を行うように指示される。実験者は、その心的活動に関与する局所脳血流量の変化に関心がある。実験者は、実験条件と統制条件を設けて、二つの条件間での脳血流量の変化を引き算する。これをサブトラクション法という。たとえば、静止した凝視点だけから構成された画面を見ることを統制条件として、凝視点が動く条件を実験条件として考える場合などである。この場合、動いている点を見つめているときは、運動視に関与する脳内部位の血流変化は、サブトラクション法によって検出できると仮定する。

異なる被験者から得られた脳血流量の変化画像、あるいは同一被験者から得られた血流量の変化を表す画像は通常ノイズが乗っていると考えられている。そこで何人かの、あるいは何枚かの画像の平均をとって、ノイズをキャンセルする方法が用いられる。多くのサブトラクション画像を集めれば、少数の画像にしかみられないような血流量の変化は平均

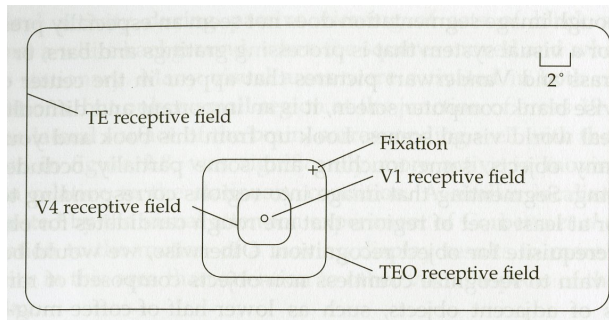


図 1: 異なる視覚系のニューロンの受容野の相対的な大きさ。“Visual topography of area TEO in the macaque,” Journal of Comparative Neurology, 361, 1991; and Desimone & Schein, “Visual properties of neuron in area V4 of the macaque; sensitivity to stimulus form,” Journal of Neurophysiology, 57, 1987

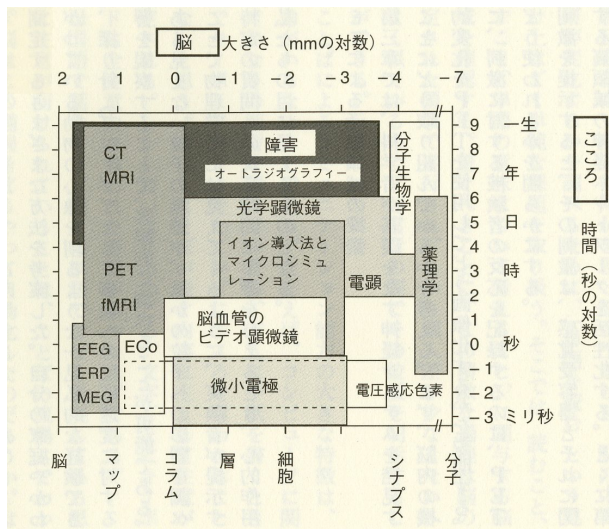


図 2: 脳のイメージング技法の特徴。脳を観る，ポズナー&レイクル著，養老，加藤，笠井訳，1997，日経サイエンス社，p.41

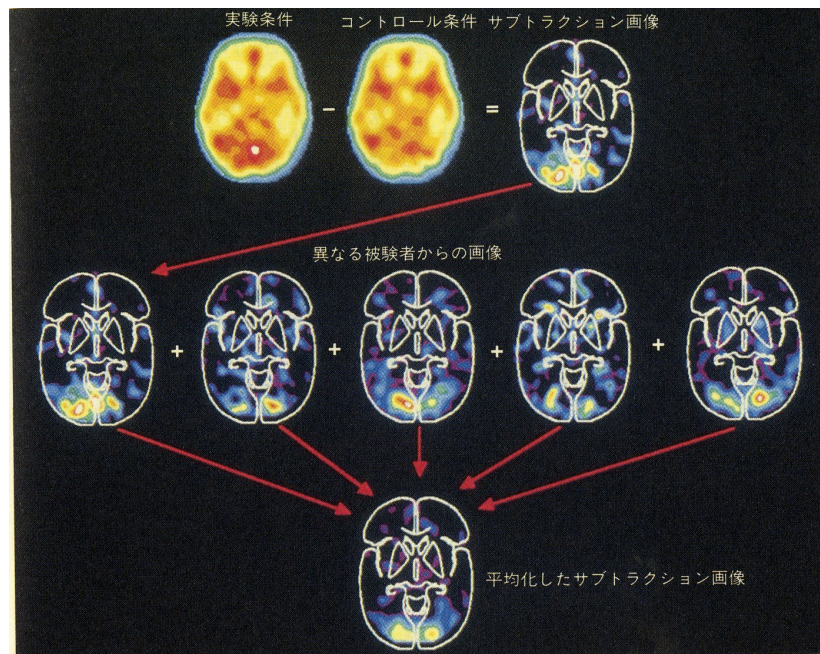


図 3: サブトラクション法の概念図。実験条件は、注視点から 5.5 度のところにある点滅するチェッカーボードを見つめることで、コントロール条件は静止した注視点を見ている状態。上段の PET 画像のように実験条件からコントロール条件を差し引くとサブトラクション画像が得られる。5 人の被験者からそれぞれの画像が得られる。これを平均化してノイズを除去すると下段の画像になる。脳を観る，ポズナー&レイクル著，養老，加藤，笠井 訳，1997，日経サイエンス社，p.98

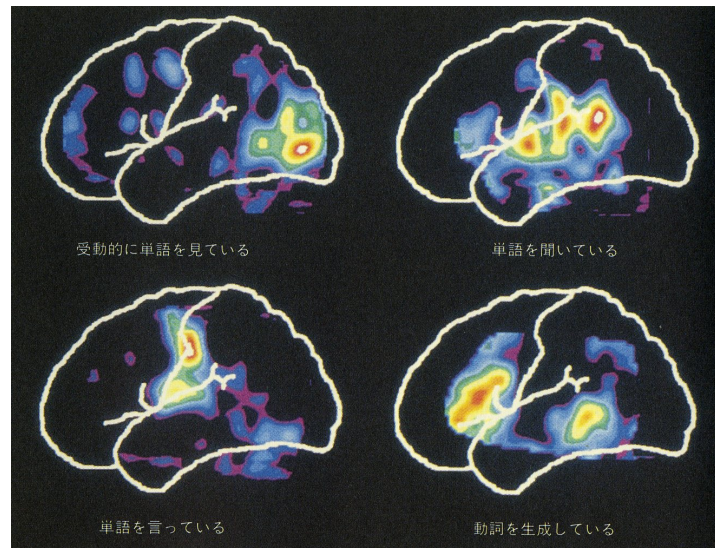


図 4: サブトラクション法によって明らかとなった認知課題との対応。脳を観る，ポズナー &レイクル著，養老，加藤，笠井訳，1997，日経サイエンス社，p.163

化のため目立たなくなる。こうしてノイズは消去され，実験条件で被験者に課された心的活動が引き起こした血流変化のみが得られる。

## 1.2 視覚情報処理過程

図 5 には視覚情報処理の 4 つの流れが記されている。すなわち

1. 網膜から上丘に至るルート。このルートは単純な眼球運動を制御していると言われている。
2. 第一次視覚野から MT (中側頭) 野を経由して上丘へ至る経路。
3. 皮質を通過して前頭眼野へ至るルート。
4. 皮質から基底核，黒質を経由して上丘に至るルート

である。図 V1 から V2, V3, V4, V5 に至る流れを図 6 に示した。

## 2 特徴統合理論 [15]

視覚認知の場合，第一次視覚野には網膜から取り込まれたさまざまな情報が，外側膝状体を介して視覚野 (17 野，有線皮質ともいう) に逐次入力されている。我々はこの情報を常に視野にとどめてはおくが，そのすべてを同時にハッキリと認識しているわけではない。

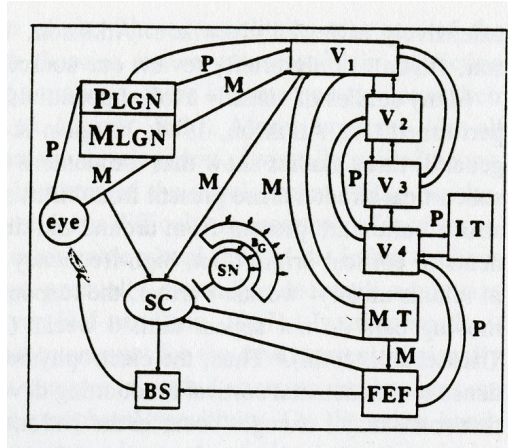


図 5: 視覚野の情報処理の流れ。P:小細胞系, M:大細胞系, LGN:外側膝状体, SC:上丘, SN:黒質, BG:基底核, BS:脳幹, FEF:前頭眼野。Johnson(1994) Dissociating Component of Visual Attention+ A Neurodevelopmental Approach,p.244, in Farah Ed. The Neuropsychology of High-Level Vision

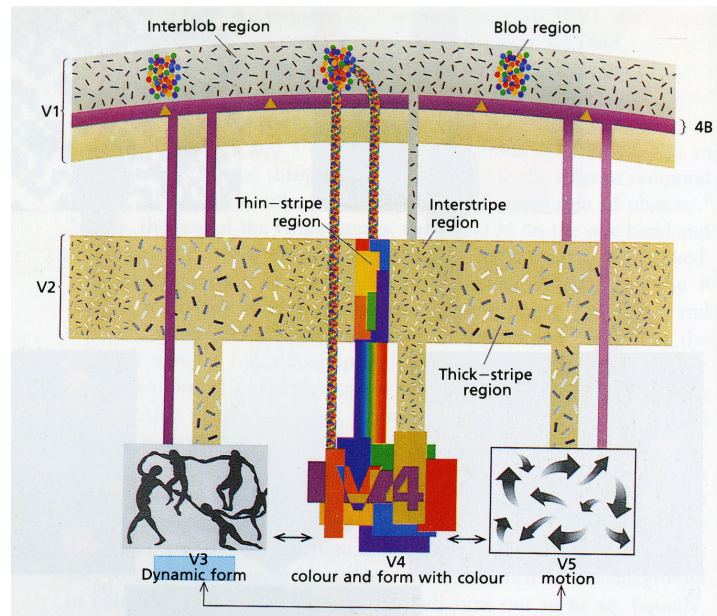


図 6: 視覚野の情報処理の流れ。ゼキ [17] より

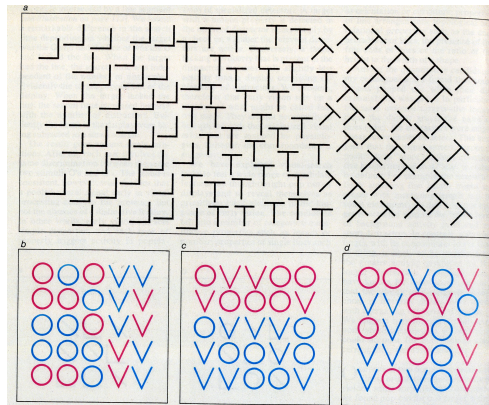


図 7: 「ポップアウト」する境界。初期視覚情報処理の段階で重要となる単純な特徴から構成された画面。例えば T と傾いた T の境界はポップアウトして見えるが T と L とで構成された境界はポップアウトしない (a)。すなわち線分の方位は初期視覚情報処理において重要な役割を果たすと言えよう。一方、線分の結合の仕方はそうではない。O と V との境界はポップアウトする (b)。線分の曲率のような単純な特徴が重要な役割を果たすと言えよう。赤と青で色分けされた境界もポップアウトする (c) ことから色の情報も重要であることが分かる。色と形の結合による境界はポップアウトしない (d) この場合、赤い V と青い O とで定義された領域と赤い O と青い V とで定義された領域はポップアウトしない。このことから、初期視覚は個々の特徴のみを処理し、特徴の結合は高次の視覚認識の仕事であると考えられる。

視野のある対象に対して詳細な解析が行われるのは、視野の中心部で捉えている視覚刺激だけである。すなわち何かをはっきり見るためには、その対象に「注意」をはらわなければならない。これが Treisman[16] の特徴統合理論である。すなわち 視覚刺激が存在している空間的な位置情報を注意によって結びつけていると考えられるのかも知れない。

ナイサー U. Neisser は「視覚情報処理では、まず、前注意的なレベルで目に映った場面の中のいくつかの領域を図と地に分割し、その結果に基づいて、今度は注意的なレベルで一つ一つの対象が何であるのかを認識するのではないだろうか」と述べている。目に映る世界の中からどんな特徴が視覚情報処理の初期段階でポップアウトするかを調べることができる。たとえば、まっすぐな T と傾いた T との境界はポップアウトするが T と L との境界はポップアウトしない (図 7)。T と L とは同じ構成要素からなっていることに注意。視覚情報処理の初期にあつては、線分の傾きは重要であることが分かる。O と V との境界もポップアウトする。すなわち曲率のような単純な形態的特徴が重要である。ナイサーの言う前注意的なレベルの処理がテクスチャー分離に影響していると考えられる。

図形の中から特徴の結合の仕方が異なっているターゲットを探し出すときには、ディストラクタの数が増えるほど時間がかかる。被験者に「埋め草、ディストラクタ distracter」

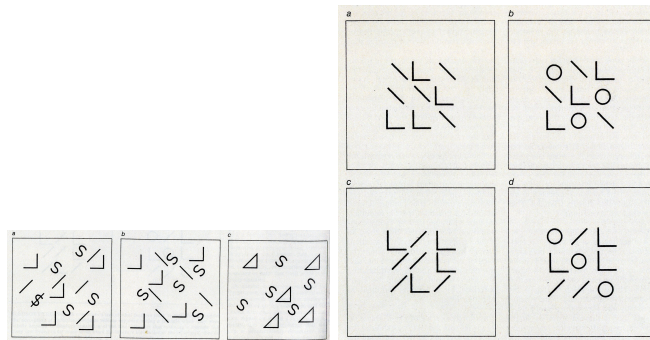


図 8: 左: 幻の\$。特徴の結合錯誤の例である。被験者は\$と傾いた線分の中から\$を探するように求められた。\$を含んでいない(b)のような画面を短時間提示されたときにも\$が会ったと報告することがある。(c)のように斜め線分が三角形の中に埋め込まれている刺激画面にでも被験者は\$が見えたと言報告することがある。この実験は初期視覚情報処理においては特徴の存在を位置とは独立に処理されているということを示唆している。右: 幻の三角形。いかなる特徴が三角形の知覚のために必要なかを調べた実験。被験者は(a)の刺激を短時間見せられると三角形が見えたと言報告することがあった。(b)の画面では、被験者はより多くの割合で三角形が見えたと言報告した。これは という閉じた図形と一緒に提示されているためであろう。すなわち閉じた図形という特徴は初期視覚情報処理で分析されるものと思われる。このことは、三角形を形作る斜め線がない(c,d)の画面ではほとんど三角形が知覚されなかったことから支持される。

の図形の中からターゲットとなる図形を見つけ出してもらおう課題。ターゲットとディストラクタが前注意的なレベルで明確に異なっていればターゲットはポップアウトするはずであり、その反応時間は図形の数によらず一定になるはずである(図9)。図形の中から特徴の結合の仕方が異なっているターゲットを探し出すときには、ディストラクタの数が増えるほど時間がかかる。

ある特徴を備えたターゲットを探すのか、それとも、ある特徴を欠いたターゲットを探すのかで、視覚探索に要する時間は大幅に異なる。ターゲットが縦線入りの円の場合は、探索曲線はフラットである。ターゲットが円でディストラクタが縦線入りの円の場合は探索時間はディストラクタの数が増加するに従って長くなった。これは縦線という特徴がポップアウトしたためであろう。

同じことが垂直線の中から斜め線を探す条件と、反対に斜め線の中から垂直線を探す条件とでも見られる。これは傾いた線を探す方が容易であった。斜め線がポップアウトしてきたのであろう。さらに、単独の線分の中からプラス+を探す条件と反対にプラスの中か

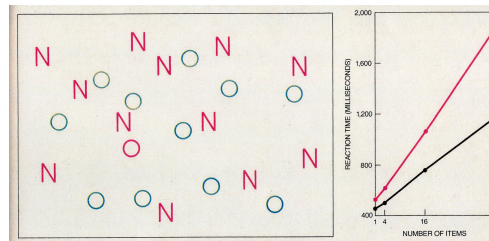


図 9: 特徴の結合で定義されたターゲットを探す課題ではディストラクタが存在すると探索時間が延びる。ここでは赤い○がターゲットである。ディストラクタは緑の○と赤いNである。従ってターゲットは色と形との次元でディストラクタとは異なっていた。ターゲットが提示されない条件では探索時間はディストラクタが画面に加えられるごとに約 40 ミリ秒増加した（ピンクの線）被験者はターゲットを探す際に平均して約半分の項目を調べていたと考えられる。ターゲットが画面に提示される条件では探索条件はおよそ半分であった。このことはターゲットが特徴の結合で定義された場合は、画面のアイテムに対して一つずつ逐次注意を向けていたと考えられる。もしターゲットがユニークな色や形であれば、ディストラクタの数は探索時間に影響を与えない。

ら単独の線分を探す条件でも実験を行なった。この場合、プラスがポップアウトしたと考えられる。平行線の中から平行でない線を見つける課題と、その逆の課題とではどちらもポップアウトしなかったと思われる。閉じた円と円周の4分の1を欠いた円ではどちらをターゲットにするかによってポップアウトするようである。

Triesman は、このような一連の実験から、初期視覚の特徴統合理論を提案した。それによると、視覚の初期段階においては、目に映った場面から何種類もの単純かつ有用な特徴を抽出して符号化し、それを何枚もの特徴地図に書き込む。そこには、目に映った世界の中で空間的な関係が保存されているのだが、その空間的な関係は、そのままでは、後の処理段階で利用することができない。だが、注意を集中することによって、すべての場所を示すマスターマップを参照しながら、特定の場所にある特徴を読み取ってきて、それを統合することができる。統合された情報は、そのあとの段階で、対象についてのファイルを作ったり、更新したりするのに使われる。さらにファイルの中身は、再認ネットワークにしまっており説明と照合される。そこには、既知の対象の特性や行動、名称や重要度が記憶されている。

特徴統合理論によれば、我々の視覚系は、視覚的特徴すなわち色、線分の方位、両眼視差、明るさ、運動方向などの単純な特徴検出器から構成されている。視野に入ってきた特徴は自動的に並列的に処理される。対照的に視覚的認識は後の段階で視覚的注意の焦点となって初めて同定される、という。

すなわち複雑な画面に見られる複数の特徴を統合するためには、それぞれの場所に逐次注意を向けながら画面中の場所を一つ一つ処理していき、注意の焦点が特徴を結びつけて



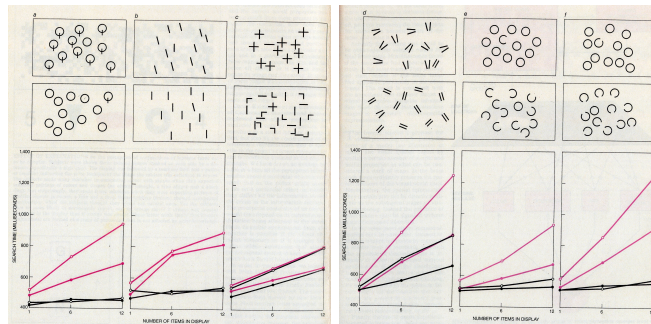


図 10: 特徴の有無はディストラクタの中からターゲットを探す際に顕著な差異を生ずる。(a) ではターゲットとディストラクタはと縦線分の入ったとであった。探索時間は線分付きのがターゲットであるときはディスプレイに提示された項目の数とは無関係にフラットとなった。これはこの特徴がポップアウトしたことを示している。ターゲットがのとき(ピンクの線)はディストラクタがディスプレイに提示されると探索時間は増加した。これにより系列探索が行なわれたことを示唆している。二番目の実験(b)では、被験者は垂直線(ピンク)を探すか傾いた線分を探す(黒)ことを求められた。傾いた線分は、かなり早く検出することができた。すなわち傾いた線分はポップアウトするということができよう。(c)では+のサインの中から単一の線分の刺激を探す課題(黒)と単一の線分の中から+を探す課題(ピンク)ではどちらもポップアウトしているように見受けられる。(d)では平行線と平行でない2本の線分との間では平行でない2本の線分がポップアウトしている。(e)と(f)とは閉じた円と閉じてない円である。

一つの対象物を形成する。注意は各特徴を一つの対象物に統合するための glue 「糊」の役目をしているというのである。様々な心理実験から特徴統合理論は一般性があることが確かめられている。

視覚の初期段階においては、目に映った場面から何種類もの単純かつ有用な特徴を抽出して符号化し、それを何枚もの特徴地図に書き込む。そこには、目に映った世界の中で空間的な関係が保存されているのだが、その空間的な関係は、そのままでは、後の処理段階で利用することができない。だが、注意を集中することによって、すべての場所を示すマスターマップを参照しながら、特定の場所にある特徴を読み取ってきて、それを統合することができる。統合された情報は、そのあとの段階で、対象についてのファイルを作ったり、更新したりするのに使われる。さらにファイルの中身は、再認ネットワークにしまっている説明と照合される。そこには、既知の対象の特性や行動、名称や重要度が記憶されている。

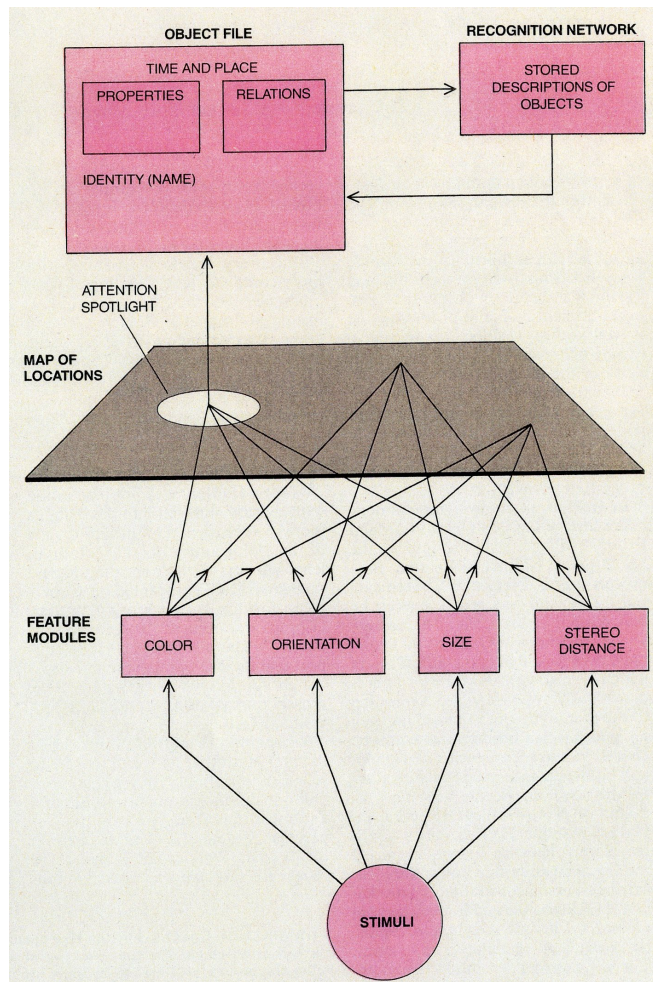


図 11: Treisman の特徴統合理論の模式図

### 3 Posner の注意の実験

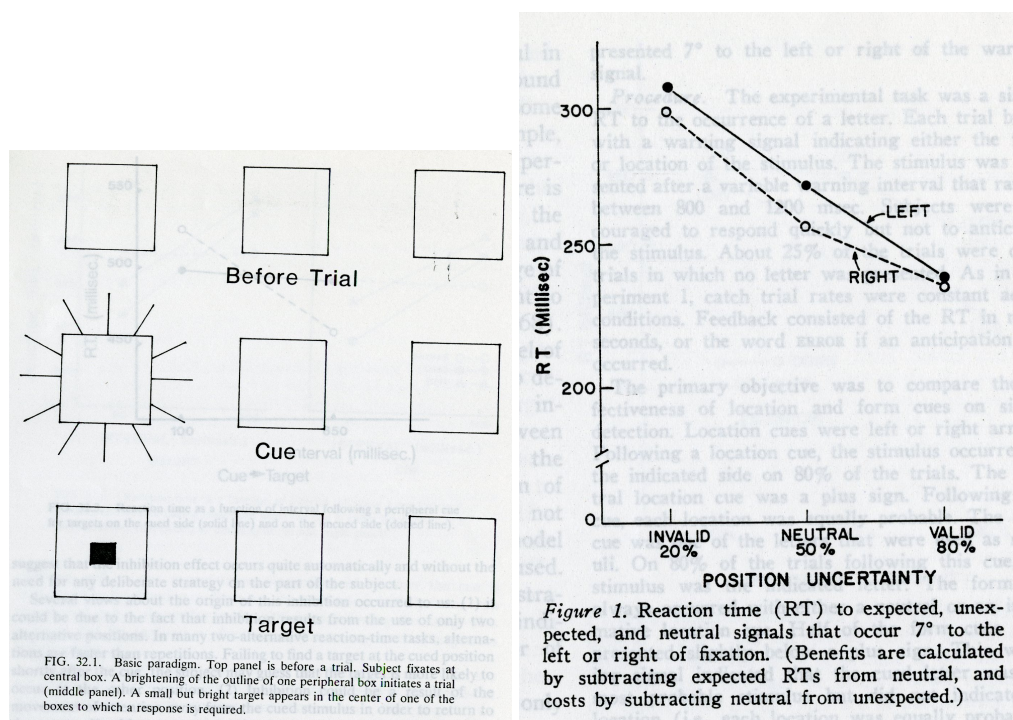


図 12: ポズナーの注意の実験。左：上段は実験試行の前，3つの が提示されている。被験者は中央の を注視している。中段では左右の のうちどちらかが明るくなる（キュー）。その後， の中央にターゲットが現れる（下段）。被験者はターゲットが提示されたら，できる限り早く応答することが求められる。右：実験結果。キューが正しい場合（右）と正しくない場合（左）とキューがでない場合（中央）で反応時間が異なる。

被験者は，3つの があって中央に を注視するように求められる。はじめに，両側の正方形のどちらか一方が輝いてその正方形の方に注意が引きつけられる。その後，ターゲットが左右いずれかの正方形の中に提示される。輝いていた方の正方形か，それとも反対の正方形であるかをできるだけ早く答えるように被験者は教示される。

実験はキューが正しい条件と正しくない条件とで比較された。キューが正しい正方形であった場合，その場所に注意が集中される。すると，その場所でのターゲットの視覚的処理が促進される。キューがでた位置での処理は早くなるし，正しくないキューの条件では遅くなる。

被験者はキューの出た場所に出たターゲットは迅速に処理できるが，視野の別の場所で起きることに関しては反応時間が遅くなった。キューの出た位置から注意を引き離すのに時間がかかるので，その遅延がキューの出なかった場所での作業に影響を及ぼしたと解釈できる。視野のある領域に注意が向いていると新たな領域に注意を向かう確率が，それまで注意を向けていた場所へ戻るよりも高いと言う傾向がある。このことを inhibition of return

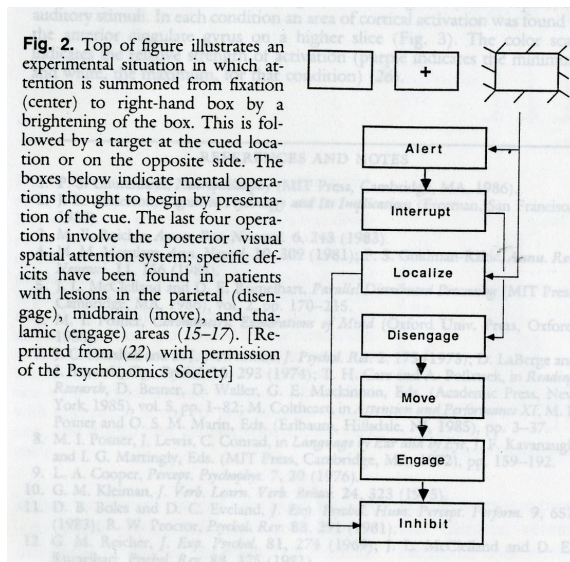


図 13: 注意のモデル。上段は注視点の右側に注意が向けられたときの実験状況を表している。キューの示された位置に刺激が提示されるか、反対側に提示されるかいずれかである。下段にはキューが提示されてから始まる心的操作が示されている。一番下の4つは後頭葉の視覚的空間的注意システムを表している。頭頂葉に損傷のある患者は Disengage(解放)に選択的な障害、中脳に障害があると Move(移動)、視床に障害があると Engage(束縛)、にそれぞれ障害が現れる。

という。inhibition of return は注意が新しい場所へ移動する傾向を助ける働きがあるものと考えられる。

図 13 は視野のどの位置に注意を向けるべきかの手がかりとなるキューを与えたときに生じる一連の心的操作が示されている。上から順に Alert(警報), Interrupt(中断), Localize(局在化), Disengage(解放), Move(移動), Engage(束縛), Inhibit(抑制) である。頭頂葉に損傷ある患者は、このモデルの Disengage(解放) の操作に関連した欠損を生じる。患者はいったん病変部と反対側にある位置に注意を向けてしまうと、その注意を解放することができない。このような患者は、キューを出さなくとも、ターゲットを病変と反対側に提示すると反応時間は遅れる。

被験者には、画面上の左右いずれかにターゲットが提示されることを教示し、キューによってそのヒントを出す。このときキューの出し方には二通りある。すなわち、画面の中央に矢印を出してターゲットの位置を知らせる中心キューと、二つのターゲット位置のいずれか一方の を光らせる周辺キューである。

中心キューでは被験者は意図的に注意を移動する場所を選ばなければならない (endogenous attention 内発的注意)。一方、周辺キューでは注意は自動的に捕獲される (exogenous attention 外発性注意)。被験者はターゲットを検出したらできるだけ早くキーを押して反

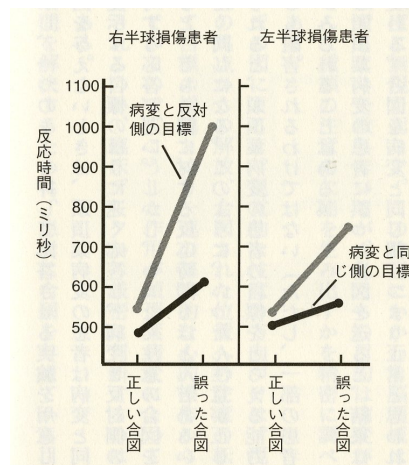


図 14: 左右半球のいずれかに損傷のある患者の反応時間

応するように求められた。

ターゲット位置に関する手がかりがない中立条件の試行と正しいキューの試行とを比較すればキューの位置に注意を転換することで作業が促進される度合いを測定できる。一方誤ったキューでは注意をいったん引きはがしてから新たな場所に注意を向ける必要がある。

図 13 によると、視覚的注意の方向づけは、注意を向けている位置からの解放、注意の転換、ターゲットに対する束縛という心的操作から成り立っている。頭頂葉に病変のある患者にキーを押して反応させるような実験課題では、キューのないニュートラルな条件では、病変と同側に提示されたターゲットには速く応答し、病変と反対側のターゲットに対する反応が遅くなる。しかし、正しい注意のキューを提示すると、どちら側に対する反応時間も変わらなくなる。一方、誤ったキューを提示した条件では、キューを病変と同側に（すなわち健常半球）注意を向けさせて、ターゲットを病変と反対側（すなわち病変側視野）に提示するとターゲットを見失うことがある。

図 15 では PET による賦活研究の結果が示されている。左視野に注意が向けられると、右頭頂葉上部に活性化が認められた。一方、右視野に注意が向けられたときは、左だけでなく右頭頂葉上部も同じように活性化した。この知見は、左右の頭頂葉障害で、右頭頂葉の障害のある患者の方がより多くの半側空間無視を引き起こすという臨床的証拠と合致すると思われる。

左右頭頂葉の病変の違いとして、大域的情報と局所的情報の取り扱いがある。小さな図形で構成された大きな図形を模写させると、右半球に損傷のある患者は局所情報のみを描くのに対して左半球損傷患者は、局所情報を無視して大域情報だけを報告する (図 16)。

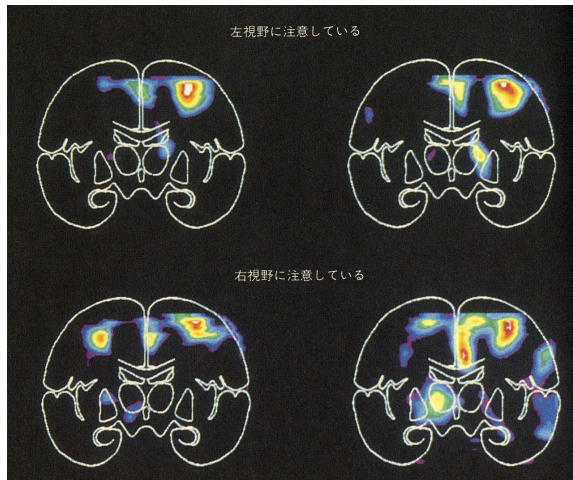


図 15: PET スキャンにより片側視野内で注意を転換すると、左右どちらの視野の場合も右頭頂葉が活性化することが明らかとなった。左頭頂葉が賦活されるのは右視野に注目しているときのみである。

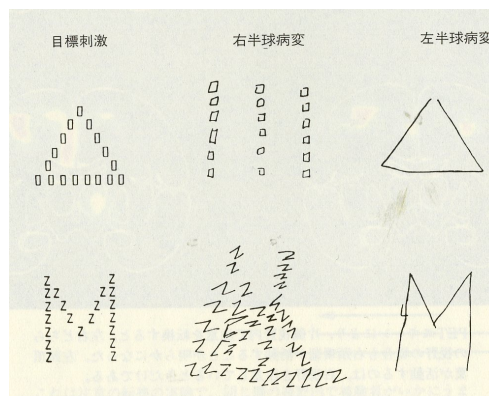


図 16: 脳損傷患者の大域情報と局所情報との描画例。左頭頂葉損傷患者は局所情報を描くことができず、右頭頂葉損傷患者は大域情報を描くことができない。

### 3.1 注意の障害，半側空間無視

脳損傷患者の観察からは，注意機能の右半球優位が報告されている。患者はしばしば，視空間の左半分を無視する。図形の模写や，横に引いた線分の二等分割課題では右半球損傷患者では，左半側空間無視がしばしば観察される。図 17 は半側空間無視患者が描いた自画



図 17: 左：花の模写課題，半側空間無視の患者の模写例。右：半側空間無視患者の自画像。井上ら，1974 より

像である。この患者は硬膜下血腫によって左半側空間無視を生じ，左のような自画像を描いた。その後手術によって硬膜下血腫が取り除かれ，半側空間無視が消失してから描いた自画像が図右である。

これに対し，左半球損傷によって右半側空間無視が生じる割合は極めて少ない。このことから，左半球は，右視野に対する注意機構だけを持っている。一方右半球は左右どちらの視野に対しても注意を向ける能力を持っていると言われている。

ミラノに住む半側空間無視の患者にドーモ広場（ゴシック様式の大聖堂のあるミラノの中心）から見た景色について述べてもらった場合，大聖堂を見ながら広場を眺めてもらう条件と，大聖堂の階段に腰掛けて反対方向をイメージする条件では，患者の記述の中で省略される項目は，患者がイメージした観察方向に依存していることが見出された (Bisiach and Luzzati, 1978)。すなわち反側空間無視の患者では，実視覚において無視が存在するだけでなく，イメージの想起においても反側空間無視が存在することを示している。

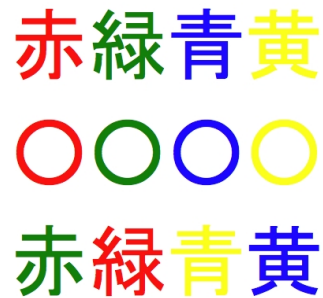


図 18: スト룹課題。上行の色の名前を答えるのは容易である（一致条件）。真ん中の行の色名を答えるのも容易である。ところが、下行の色名を答える条件（不一致条件）では難しくなる。

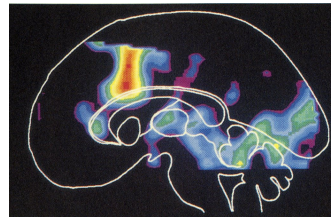


図 19: 色と名前が一致しないスト룹課題を実行中の脳。帯状回前部は強く賦活する。色と名前の一致しない不一致条件から、一致する条件をサブトラクションして得られた PET 画像。

## 4 注意の源はどこか

注意を研究する方法の一つに「葛藤」の誘導がある。いわゆるスト룹課題で被験者に色の付いた文字を見せ、その色を答えてもらう実験である。例えば、緑色で赤と書かれた文字の色を答える場合、色と文字が一致している条件では色の名前を答えることは容易である（一致条件）が、色と文字とが一致していない条件では色の名前を答えることは難しい。

スト룹課題は注意の過程を良く示している。注意システムは条件が葛藤する不一致条件のほうが、そうでないときよりもはるかに強く活動する。おそらく帯状回前部が単語の名前に対する自動的な応答を抑制して、一致しない色の名前を報告できるようにしているのであろう。

スト룹課題を解くニューラルネットワークを模式的に表したものが図 20 である。図中の Habitual Response Module 辺りが前頭葉の帯状回前部を表していると考えられる。



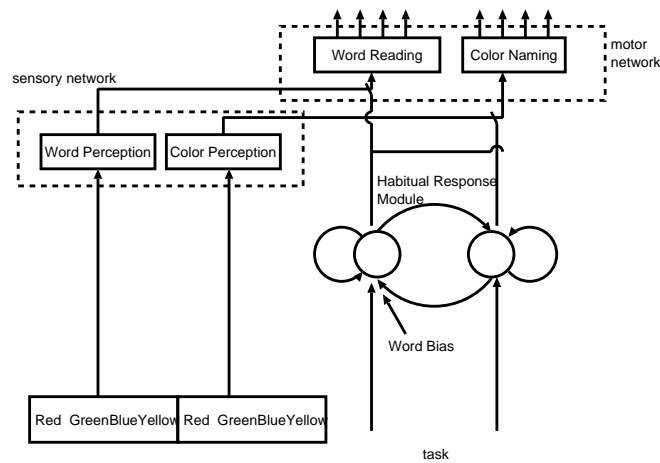


図 20: ストロープ課題を解くニューラルネットワークモデルの模式図。  
浅川 (2009)

## 5 意識と注意との関係

DNA の二重らせん構造の発見で有名な Crick とその共同研究者 Koch は「第一次視覚野は視覚的意識を担わない」という仮説を提案した。彼らは、視覚的意識の機能を「行動を決定する脳部位に対して視覚世界のコンパクトな表現を最適な形式で提供すること」とし、第一次視覚野は「見る」ことに重要な役割を果たすが、視覚的意識を形成する神経活動には含まれていないと主張した。それは以下の知見による。

- 第一次視覚野は我々が知覚することのない視覚情報が存在する  
 Logothetis のサルの両眼視野闘争状況下における電気生理学的実験では、Logothetis らは両眼分離提示実験でサルの視覚野のニューロンの活動を記録した。両眼視野闘争下で、知覚交代に応じてニューロンの発火頻度が変動するのであれば、そのニューロンは視覚的意識を担うシステムの一部である可能性が高いであろうという前提。逆に知覚に全く依存せず、刺激が物理的に提示されている限りニューロンの活動が維持されるのであれば、そのニューロンは視覚的意識との関連は低いと考えられる。サルは時々刻々と刺激が交代するにあわせてレバーを操作することによって知覚を報告するように訓練された。その結果、知覚交代時に一方の刺激が見え続ける時間感覚がサルとヒトとで一致していた。第一次視覚野では視覚信号によって活動が変化するニューロンの割合は少なく、高次の視覚野では知覚交代に応じてニューロン活動が変化する割合が多かった。
- 第一次視覚野には単眼性のニューロンが存在する (ハイパーコラムを参照のこと)。にもかかわらず、両眼分離提示条件で、どちらの目に与えられた視覚像であるかを正確に報告することができない。

- 第一次視覚野は意思決定の座といわれる前頭前野への直接の投射を持たない

第一次視覚野が意識システムに含まれないとすると、視覚的意識の座を脳の片隅に追いやることが可能となり、意識の局在説が正当化される。一方、意識には第一次視覚野の活動までもが含まれるということになれば、意識は脳全体を含むグローバルな処理過程が関与することになる。この仮説は、脳は全体として働いて意識を引き起こすのか、あるいは脳の一部が意識を引き起こすのかということで、論争を引き起こした。

## 6 再び脳の情報表現

日常場面では、さまざまな情報の組み合わせがある。だから、あらかじめニューロンの組み合わせが備わっていると考えるのは実情にそぐわない。そうではなく、ニューロン集団は動的に組み合わせさったり、離れたりしているのであろう。すなわちニューロン同士のつながりは多種多様に、しかも数多く用意されており、その中から特定の集団を選ぶことにより、ニューロンの集団がが一時的に形成されると考えた方が良いのかもしれない。

例えば、サルにある刺激を見せた後、数秒間それを覚えていなければならない課題を行わせると、そのサルの側頭葉前腹側部のニューロンは刺激を覚えている間中、数ヘルツの周期的な活動を示すことが知られている。ニューロンの周期的活動はオシレーション oscillation(振動現象)と呼ばれる。

もし互いに興奮性の結合を持つニューロンにより集団が作られているとすると、そこへの入力集団内に反響性の興奮を持続的に引き起こす。このようなポピュレーションを用いれば、一つ一つのニューロンの活動が不安定であっても外界の刺激を正確に表象できる可能性がある。

ニューロン同士の活動の同期、相関を表す言葉は、オシレーション oscillation、シンクロナイゼーション synchronization、コヒーレンス coherence、アンサンブル ensemble などと呼ばれる。このような相関したニューロンの活動が情報の表現の基本単位であるという仮説がシンファイア synfire という。

ただし、ニューロンの相関が認識と直接結びつくのかどうかは定かではない(すべての研究者によって合意された定説となっているわけではない)。だが、サルの両眼視野闘争を用いた実験で、主観的体験を欠いているときにはニューロン間の相関も見られないという研究もある。

### 6.1 考えられてきた仮説

- 発火頻度表現 rate coding

スカラー表現: 個々の細胞の活動が、外界の変数の特定の要素の有無や、強弱を表現し、それらの要素の組み合わせによって特定の物体や状況が表現される。

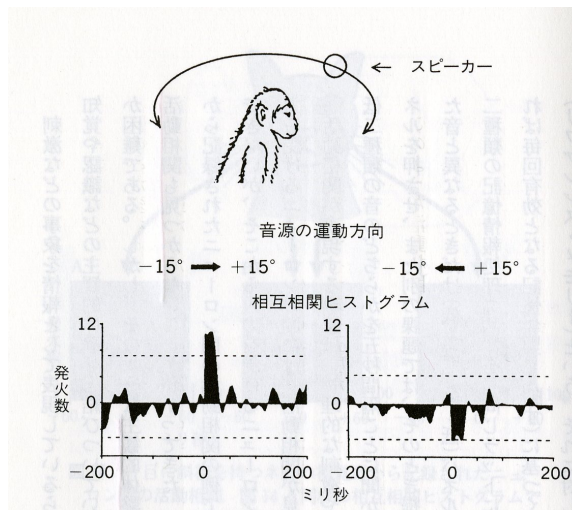


図 21: サルの聴覚野から同時記録した 2 つのニューロンの活動相関。グラフは一方のニューロンが発火した時点をもとに、その時間的前後におけるもう一方のニューロンの発火頻度の度数分布を表している。この度数分布にピークが見られるとすると相関があったことを表す。音源を  $-15$  度から  $+15$  度へ動かした際 (グラフ右) にはピークが現れており、反対方向へ動かした場合には発火数の減少が見られる。[12] より

おばあちゃん細胞表現: スカラー表現のように、個々の要素にそれぞれのニューロンが対応しているのではなく、単一のニューロンが外界の特定の事物がもつ組み合わせを表現する。おばあちゃん細胞仮説にたつと、各特徴の組み合わせに応じて多数のニューロンが必要となるという問題がある。パーロウの「単一ニューロン主義」とも言う。

ホピュレーション表現: 個々のニューロンが、個別の要素や事物に対応するのではなく、複数の変数に対してゆるやかな反応選択性をもって応答する。この場合、個々のニューロンだけでは正確な情報はコーディングできないが、多数のニューロンの活動により多次元の情報が正確に表現できる。

空間パターン表現: ホピュレーション表現の場合、個々のニューロンには、ある程度の反応選択特性がある。しかし、空間パターン表現では、ニューロンの集団としての活動パターンが何らかの情報を表現していて、個々のニューロンはそれ自体としては特定の意味を持たないとする。すなわちこのニューロンには個性がないとする。

- タイミング表現 timing coding

時間差表現: スパイクの数ではなく、どのニューロンからのスパイクが先に到達したか、あるいは、その時間差に情報が表現されているとする考え方。聴覚神経な

どでは時間差表現を支持するデータもある。

同期表現: 複数の細胞が数ミリ秒のオーダーで同期しているスパイクを発することが、情報を表現しているとする考え方。例えばネコの視覚野における 40 Hz の同期発火。

発火パターン表現: 単一あるいは複数のニューロンのスパイク時間間隔のパターンが、情報を表現しているとする考え方。Abeles の synfire chain がこれに当たる。

ダイナミックシナプス: 入出力のスパイクが時間差に依存して変化していることが知られている。

## 6.2 おばあちゃん細胞仮説が破綻を来す理由

1. ほとんどのニューロンは、不規則な自発的発火 spontaneous firing を絶えず発している。このことは、発火の変動の幅（標準偏差）が、その時間間隔の平均値とほぼ等しいことを意味する。すなわち単一のニューロンは信号 / 雑音の比 (SN 比) が悪く、詳細な情報を十分に表現するには不向きである。
2. 一つのニューロンのスパイクは、シナプス結合しているニューロンに極めて小さな電位変化しか起こさず（一つのニューロンにシナプス結合しているニューロンの数は数千から数万以上）、単独ではほとんど無力である。すなわち単一ニューロンの活動のみで情報を表現しても、その情報は次のニューロンに十分には伝わらず無意味となる。
3. 実験場面で恣意的に選んだ多くの刺激を用いるとき、一つのニューロンが複数の刺激属性に対して応答することが多い（例えば、第一次視覚野の方位選択ニューロンは同時に運動方向選択性も持つ）ニューロンの選択性が唯一の情報のみを伝達しているわけではない。
4. ある特定の機能に関わる脳部位が損傷を受けたとき、その部位の機能を代償するように、その働きを変化させるニューロンが存在する。あらかじめ各ニューロンが特定の情報のみを表現していたとすると、この機能代償はほとんど不可能である。
5. ある事象は、さらに細かい組み合わせも生み出さる。「おばあちゃん」と「青い帽子をかぶったおばあちゃん」、「青い帽子をかぶって電車に乗っているおばあちゃん」、「青い帽子をかぶって電車に乗って窓の外を見ているおばあちゃん」などなど。これら膨大な数の組み合わせを一つのニューロンで表現するのは無理がある。
6. 情報の類似度や構造を単一のニューロンの活動で表現することは難しい。
7. 多数のニューロンが毎日死滅しているにもかかわらず、情報の脳内表現が失われること稀である。アルツハイマー病やヘルペス脳炎など進行性の病気の場合は、さらに多くの細胞が死滅しているので日常的な記憶が崩壊する。

以上の理由から，ニューロンの集団とその協調が情報を表現していると考えの方が自然である。

### 6.3 ポピュレーションベクトルコーディング

不確かで SN 比の悪いニューロンに正確な情報を伝達させるため，複数のニューロンの活動が情報を符号化 (コーディング) しているという考え方がある。これをポピュレーションベクトル population vector という。図 22 は，サルの運動野のニューロンから計算されたポピュレーションコーディングである。

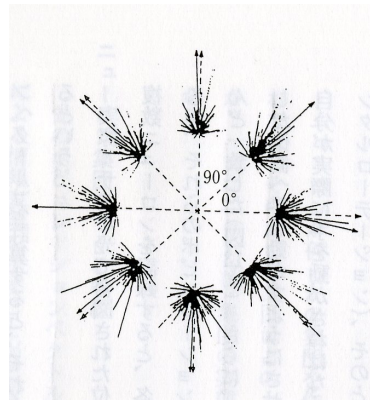


図 22: サルの運動野から記録されたポピュレーションベクトル。矢印のついた実線は個々のベクトルから計算されたポピュレーションベクトル。矢印の点線はサルが実際に行った運動方向。サルの実際の行動とポピュレーションベクトルとが見事に合致する

### 6.4 セルアセンブリ

ニューロン間の相関は，多数の相互に結合したシナプスの中から，特定のシナプス結合を選択的に賦活し，それが短時間で変化して行くことを意味する。すなわち，機能的結合が処理すべき情報に応じて逐一変化し，ニューロン集団が特定の情報処理のために次々と形成されていくことを意味している。

このようなニューロン集団のことをセルアセンブリ cell assembly という。セルアセンブリという概念は，Hebb[7] の提案した概念である。セルアセンブリは次のような特徴を持つ。

1. セルアセンブリを構成する個々のニューロンが，異なるセルアセンブリ間で部分的に重複している。二重符号化 dual coding。一つのニューロンがセルアセンブリを介して複数の情報表現に参加することにより，異なる意味を表現しうる。

2. ニューロン間の結合が表現すべき情報の種類に応じて変化する。すなわちニューロンの機能は固定されたものではなく、他のニューロンとの関係の中で随時変化する

演習 6.1 では、どのようなメカニズムによってセルアセンブリに属するニューロンは選択されるのだろうか。どのようなメカニズムによってセルアセンブリは変化するのだろうか。新しい学習や経験によってセルアセンブリが変化するとしたら、誰がどのようにセルアセンブリを形成するように導くのだろうか。いくつものセルアセンブリを作れるとしたら、どれが最適な（弁別性が高く、大量の情報を保持できるという意味で）セルアセンブリであるかを誰が決めるのだろうか。<sup>a</sup>

<sup>a</sup>最近の研究によれば、ニューロンの内部にある細胞骨格が伸張することにより、軸索の先端にある成長円錐と呼ばれる部分が伸び、他のニューロンと新たなシナプスを作り神経回路網を形成していく。神経骨格内のタンパク質が素早く変化することで、わずか数十秒から数分で成長円錐はのびてゆく。そのように伸長した軸索はさまざまな発芽因子や誘発因子の影響を受けながら、標的となるニューロンへと近づいてゆく

櫻井 [13] は、「神経回路を作り信号を伝達しているニューロン一つ一つの活動はきわめて不安定であり、時にはニューロンそのものが死滅したり外傷で壊れたりするにも関わらず、なぜ脳が優れた情報処理が行えるのかという謎」に対する答えとしては「個々のニューロンが不安定でもろくても、近くのニューロン同士が高い精度で一緒に活動しお互いを補い合っている」という考え方を述べている。

実際、使われる部分が多ければ多いほど関与するニューロンも多くなる。サルは体性感覚野には、指先の触覚を司る領域が担当する指ごとに順番にならんでいる。サルに指先で凹凸のある回転板に触り続けることを学習させると、数ヶ月で体性感覚野の対応する指の領域だけが拡大する。

また人差し指を使って点字を読む訓練を受けた人は、訓練前と比べて、点字を触っている時の言語野、体性感覚野、運動野の人差し指にあたる領域が拡大する。

子どもの頃からピアノを習った人は、そうでない人に比べ音に対する聴覚野の領域が 25% も大きく、その大きさはピアノを練習してきた年数に比例するという。

第一次感覚野ですらこれほどの可塑性を持つのであるから、人間の脳で特に発達した連合野で行われていることが多種多様で、人ごとに異なっていると考えるのはごく自然なことのようにも思える。

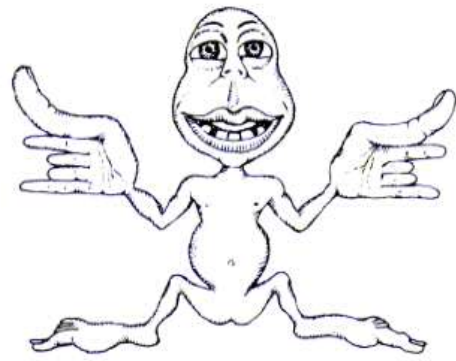
このことが、その人の個性にもつながるのではないだろうか。このように考えてくると、どの教科書にも載っている、第一次感覚野のコラム構造なども、それほど単純ではないようにも思えてくる。

脳内でセルアセンブリを用いる理由として、次のような点も考えられる。

- 視覚情報の詳細な分析を行うために、高次の視覚野まで情報を効率よく伝える必要がある。そのためにセルアセンブリによって、情報の伝達経路に位置するニューロンの発火率を上げているという仮説。
- 情報の伝達経路の各ステップに配されたニューロン群の発火を同期させることで、下流に位置するニューロンへの入力インパクトを増大させているという仮説。

## 大脳皮質における体表面の再現

ホムンクルス（右の図）は、体表面が体性感覚野でどのように再表現されているかを示す伝統的な方法である。皮質表面の大きな領域が、身体より感度の高い部分、たとえば指や唇にあてられている。



ヨザルを用いた感覚訓練の結果が最近報告された。サルの指は、図aのように、体性感覚皮質3b野と1野に再現されている。また、ある成熟サルにおける指の表面（図c）を再現する領域について、訓練の前（図b）と後（図d）の様子を示した。訓練中サルは、1日に1時間、第2指、第3指、ときおりは第4指を用いて円盤を回転するように訓練する。3カ月の訓練の後、刺激された指を再現する脳の領域はかなり拡大した。

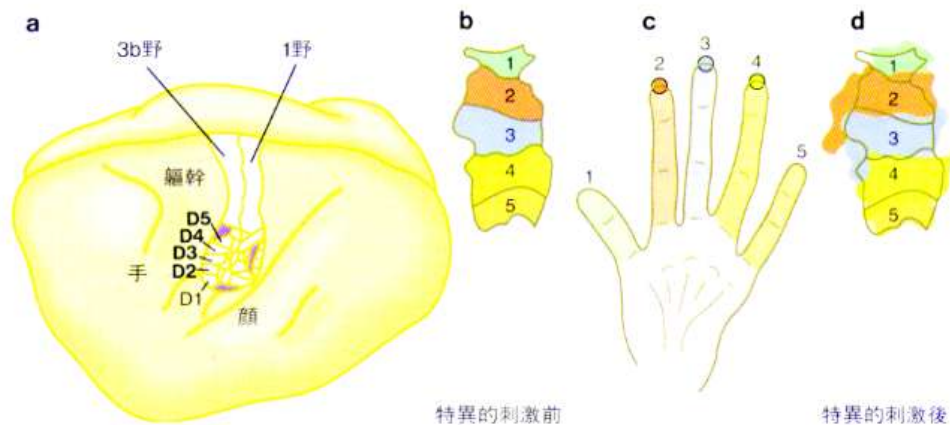


図 23: 訓練によって大脳皮質の体表面の面積は変化する

## 7 40 Hz の同期発火, バースト発火, チャタリング発火

嗅覚系のニューロンに同期現象が見られることはかなり以前から知られていた。匂いの受容体から入力を受けると触覚葉のニューロンが同期して発火するが、匂い物質の種類によって同期発火するニューロンの組み合わせが変化する。

ネコの視覚野では数本のスパイクが一つの塊（バースト発火）として、25-40 ミリ秒（約 40Hz）で発射されている。この細胞のことをチャタリングニューロンあるいは Fast Rhythmic Bursting (FSB) ニューロンという。このような振動の機能的な意味として情報の統合が考えられている。すなわち第一次視覚野のニューロンは、受容野に提示されている線分が一つの視覚対象の時に同期して発火するというものである。

Singer ら [14, 6] は同期発火が「結びつけ問題 binding problem」を解く鍵であると主張している。すなわち 40 Hz の同期現象は注意と関係している。注意の役割には、視覚情報の詳細な分析を行うために、高次視覚野まで情報を効率よく伝えることにあるとも言える。それを可能にするために情報の伝達路に位置するニューロンの発火率を上げている。またそれとは別に、伝達経路の各ステップに配されたニューロン群の発火を同期させることで、下位に位置するニューロンへの入力のインパクトを増大させるという考えもある。

### 7.1 Gray & Singer(1989)

ネコの視覚野 17 野と 18 野では、ニューロンの発火確率は、発火に最適な光の棒刺激を受容野内に提示すると、ピークが 40 Hz 付近の周波数で振動する。ニューロンの発火パターンは、ある場所の局所電位 (LFP: local field potential) の振動の位相も振幅も強く関連する。ある場所の局所電位 (LFP) の振幅は、ニューロンの局所クラスターの方角と運動方向にマッチする刺激において応答が最大になる。視覚野の局所的なニューロン集団は、ある皮質間のメカニズムの結果、刺激特異的な同期振動に引き込まれることが示された。ニューロンのこの同期的応答は、空間的に分かれた皮質領野における活動パターンが、時間的に共応することによる一般的なメカニズムを供給するものかも知れない。

図 24 は、多電極による活動電位 (MUA: multi unit activity) と LFP とが、成体のネコの 17 野から、最適方位の光のバーが受容野を横切るように提示された際に記録された。(A) オシロスコープ (波形表示装置) の波形は、選好する運動方向に対する反応を示した試行を示している。上の 2 つの波形は遅い時間尺度であり、ニューロンの応答のオンセットは局所場電位の高周波の活動を増加させることと関連している。下の 2 つの波形は拡大した時間尺度での応答のピークの活動を示している。局所場電位の陰性のピークと位相とが関連する LFP と MUA(35-45 Hz) のリズムカルな振動に注目。(B) 刺激後の、明らかな運動方向選択性 (PPS:1 秒あたりのパルス数) が示した 10 試行以上での記録された多電極活性の時間のヒストグラム。(C)10 試行以上で各刺激のオンセット後の 3 つの異なる反応潜伏時 1 秒間のデータ (1024 点) から計算された平均 LFP の周波数のグラフ「コントロール = 0 秒、DIR1 = 2.2 秒、DIR2 = 7.0 秒」。



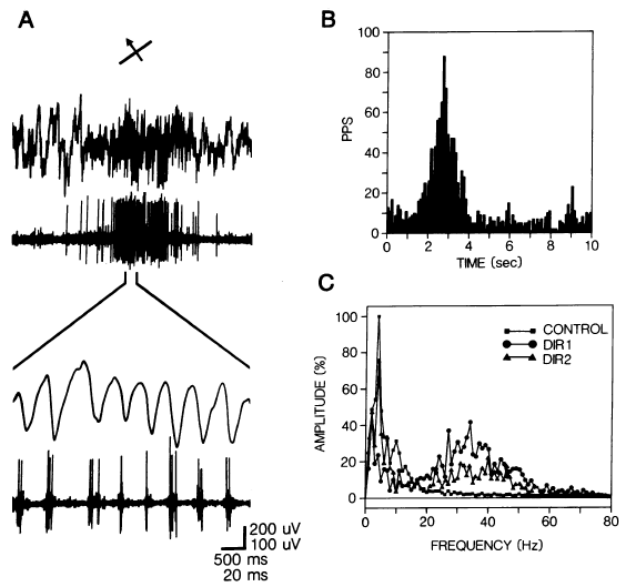


図 24: Gray & Singer[6] の実験結果

図 25 は、生後 5 週の小ネコの 17 野から記録された MUA と LFP の時間特性。(A)MUA の刺激後の時間ヒストグラム。(B)MUA を記録したのと同じ電極から記録された、単一試行での周波数と時間に対する局所場電位の振幅の分布。(C1) 同じ MUA を記録した最適方向に対して順行性 (白い) および最適方向に対して逆行性 (黒い) の運動刺激に対するの自己相関関数 (ACF:autocorrelaton function)。刺激の運動方向と同じで約 25 ミリ秒の間リズミカルな発火パターンが見られることに注目。(C2) 一試行の試行シーケンスをバラバラにして再計算した自己相関係数。ほとんど相関が見られない。(D) 順方向 (太線) と逆方向 (細線) 両方の、スパイクによって引き起こされた LFP の正規化した平均。結果は各運動方向で記録された局所場電位の電位差を標準偏差を単位として表されている。

## 7.2 Singer(1999)

図 26 は、網膜と視覚皮質からの時間的応答特性を表している。A と B は、単一の静止した刺激 (図中右上に描かれている) に対する網膜と外側膝状体と皮質の同期した応答。ニューロンの応答は左目の網膜 (LG) と右の外側膝状体の A 層 (RA) と左の 18 野 (第二次視覚野) から同時に記録した。(A) 自己相関関数。刺激のオンセットによって検査したすべての領域で強い 91 Hz の振動パターンが引き起こされた。(B) 相互相関関数。記録したすべてのペアで応答は相関していた。(C) 高周波のフリッカー刺激による 17 野の相関した応答。ニューロンの応答は 17 野の異なる 2 カ所から記録された。20 Hz のフリッカー刺激によって惹起した応答が上の行に、40Hz のフリッカー刺激に対する応答が下の行に示されている。左側の列は同時に記録したニューロンの応答の相関図。右の列は、重複しない

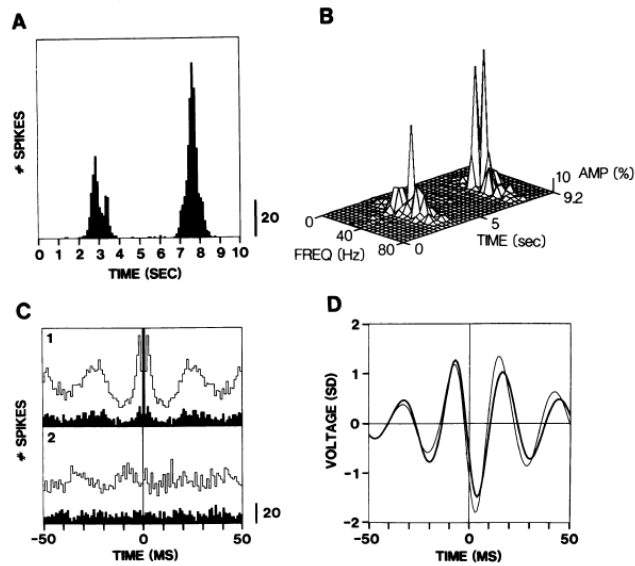


図 25: Gray & Singer[6] の実験結果

エポック (一回の実験試行) で計算された相関図を示している。この自己相関と移動相関とは、分散したニューロンの反応間の正確な相関は刺激によってロックされた正確な反応が、非常に正確に相関していることを表している

図 27 は、凝視課題を遂行中のマカクザルの視覚皮質 MT 野 (運動に選択性を持つニューロンが集まっている) の神経同期の刺激依存性を表している。神経応答は二つの異なる運動方向選択性を持つニューロン集団から記録された。図には 4 つの刺激条件それぞれでの相互相関と刺激時間付近での反応ヒストグラムが描かれている。上の小さな図は凝視点 (F) からの位置での受容野 (1 と 2) とニューロンのそれぞれの運動方向選択性を表している。(A) バーを単独で動かした場合。このときバーの運動方向は二つのニューロンの最適方向の中間にした。この場合二つの細胞集団の同期が観察された。相互相関の中央の最大ピークがそれを表している。(B) 二つの刺激をグループ 1 と 2 とのそれぞれの最適方向に動かしたとき相互相関は見られなかった。(C と D) 単一刺激の場合、運動方向に関係なく同期が観察される。(C) 運動方向と方位 (線分の傾き) を  $15^\circ$  ずらした。(D) B の配置からバーの一つを使うとやや少ない同期が見られる。刺激提示時間付近での時間ヒストグラムのスケールバーは 40 スパイク毎秒である。相関図には滑らかな曲線が挿入して描かれている。これは相関図の振幅変調の優位性を示すためにデータに当てはめた減衰余弦振動曲線である。

### 7.3 Moran & Desimone[11] の生理実験

図 28 の実験結果は Treisman の特徴統合理論を支持する、電気生理学的事実を提供していると言ってよいであろう。図では、ある受容野内に同時に 2 種類の刺激が入っている時

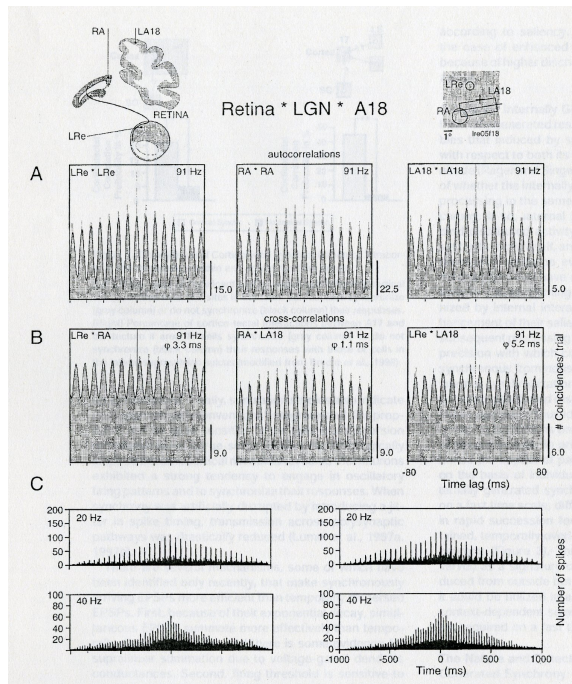


図 26: Singer[14] の実験結果の模式図。

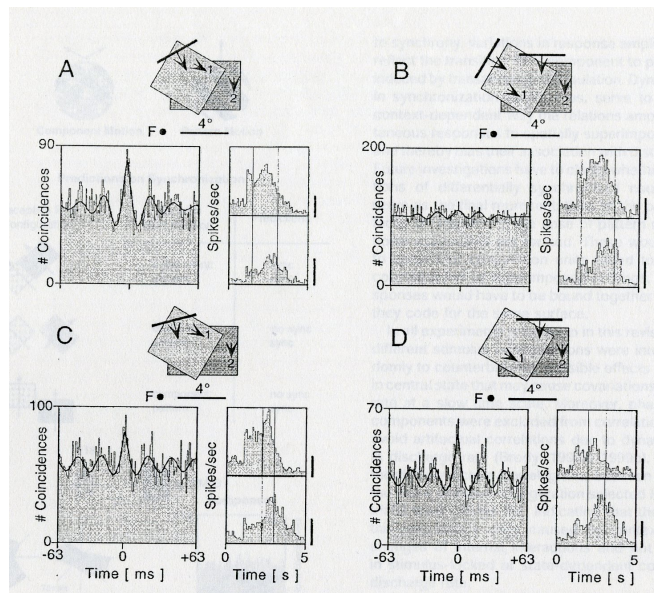


図 27: Singer[14] の実験結果の模式図

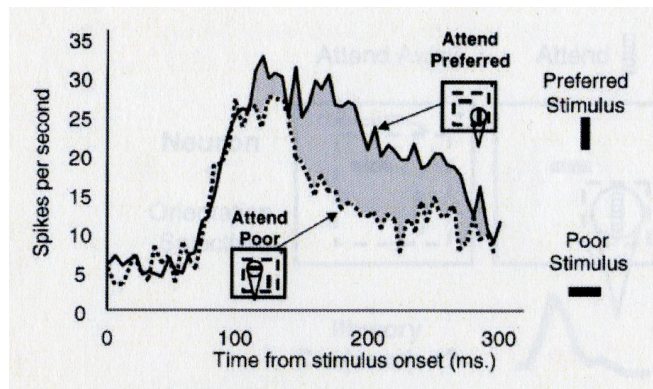


図 28: Moran & Desimone[11] の実験結果

の V4 と IT 野のニューロンの応答の記録である。このとき、この 2 つの刺激が顕現するニューロンの反応は、サルが 2 つの刺激のどちらに注意を向けていたかによって決まる。Moran と Desimone[11] は形と色の刺激を選び、1 つの刺激は単独で提示されたとき強い反応を引き起こし（選好刺激 preferred stimulus）、もう一つの刺激は、単独提示されたとき弱い反応しか引き起こさないものであった（貧弱刺激 poor stimulus）。注意が選好刺激に向けられているとき、これら対刺激は強い応答を示した。しかしながら、注意が貧弱刺激に向けられているとき同じ対刺激で受容野内に選好刺激が含まれている場合でも弱い応答しか示さなかった。

## 8 神経雪崩, シンファイアチェーン

Izhikevich ら [9] は皮質神経回路の詳細な解剖学的知見に忠実な 10 万個のニューロンからなるニューラルネットワークを構築した。ここに興奮性と抑制性のバランス、内因性発火パターン、受容体チャネルの反応速度、軸索伝導速度、短期シナプス可塑性やスパイクタイミング依存性の可塑性を深く組み込んだ。個々のニューロンは最初はランダムな活動を示していたが、シミュレーションの後期には特定の活動パターンを繰り返すようになった。これは教師なし学習 unsupervised learning の自己組織化によって自発的に獲得された性質である。このシミュレーションからでもまた、神経系は自己組織的に活動を構造化することがわかる。自発的同期活動の時間的、空間的な分布はベキ則に従っていた。このため自己組織臨界現象とも解釈できる。このため Beggs ら [2] の神経同期現象を神経雪崩 neuronal avalanche と呼ぶ。

このような同期現象の利点として考えられるのは、Diesmann ら [5] によれば、以下のように解釈できる。すなわち「神経回路の結合性は比較的まばらで、個々のシナプスの挙動も確率的で不安定である。しかし、個々の神経活動が同期すれば、不安定なニューラルネットワークを時間的に正確に保ちながら安定して情報を伝播することができる」ということになる。この現象は同期発火連鎖 synfire chain と呼ばれ、ニューラルネットワークの振

る舞いを安定させる役割を果たしていると考えられる [8]。また、同期性は物理的に安定な状態に向かう性質を持っており、この神経回路の振る舞いはアトラクターと呼ばれるダイナミクスに基づいていと考えられる [3, 5]。

## 参考文献

- [1] 浅川伸一 (2009) ストループ課題のニューラルネットワークモデル, 第 33 回日本神経心理学会
- [2] Beggs, J. M. & Plenz, D., J. (2003) Neuronal avalanches in neocortical circuits, *Journal of Neuroscience*, 23, 11167–11177.
- [3] Cossart, R., Aronov, D. & Yuste, R. (2003) Attractor dynamics of network UP states in the neocortex, *Nature*, 423, 283–288.
- [4] Damasio, A.R. (1989) The brain binds entities and events by multiregional activation from convergence zones, *Neural computation*, 1, 123–132.
- [5] Diesmann, M., Gewaltig, M. & Aertsen, A. (1999) Stable propagation of synchronous spiking cortical neural networks, *Nature*, 402, 529–533.
- [6] Gray, C.M. & Singer, W. (1989) Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex, *Proceedings of National Academic Science, USA*, 86, 1698–1702.
- [7] Hebb, D.O. (1949) *The organization of behavior, a Neuropsychological Theory*, Lawrence Erlbaum.
- [8] Ikegaya, Y., Aaron, G., Cossart, R., Aronov, D., Lampl, I., Ferster, D., Yuste, R. (2004) Synfire Chains and Cortical Songs: Temporal Modules of Cortical Activity, *Science*, 23, 304(5670), 559–564.
- [9] Izhikevich E. M., Gally, J. A. & Edelman, G. M., (2004) Spike-timing dynamics of neuronal groups, *Cerebral Cortex* 14, 933–944.
- [10] Linsker, R. (1986) From basic network principles to neural architecture: Emergence of spatial-opponent cells, *Neurobiology*, 83, 7508–7512.
- [11] Moran, J. & Desimone, R. (1985) Selective attention gates visula processing in the extrastriate cortex, *Science*, 229, 782–784.
- [12] 櫻井芳雄 (1998) ニューロンから心をさぐる, 岩波書店.
- [13] 櫻井芳雄 (2008) 脳の情報表現を見る, 京都大学出版会.

- [14] Singer, W. (1999) Neuronal synchrony: A versatile code for the definition of relations?, *Neuron*, 24, 49–65.
- [15] Triesman, A. & Gelade, G. (1980) A Feature Integration Theory of Attention, *Cognitive Psychology*, 12, 97–136.
- [16] Triesman, A. & Gormican, S. (1989) Feature analysis in early vision: Evidence from search asymmetries, *Psychological Review*, 95(1), 15–48.
- [17] Zeki, S. (1993) *Vision of the Brain*, Wiley-Blackwell.