

心と脳の認知心理物理学

ニューロイメージングからみた運動残効

苧坂 直行

京都大学大学院 文学研究科 実験心理学教室

〒606-8317 京都市左京区吉田本町

1. はじめに

21世紀は“脳の世紀”といわれて久しいが、脳の世紀は“心と脳の世紀”でもある。視覚科学が来るべき“心と脳の科学”の時代においてどのような役割を果すべきかについて考えてみると同時に“心と脳の科学”の時代に花開くであろう認知神経心理物理学（と筆者が勝手につけた名前の学問）の一例について述べてみたい。視覚科学は心理学、生理学、眼科学、工学や芸術など多様な学際的土壌の中で成長し実り豊かな成果をあげてきた感性の科学であるといつてよいだろう。目を通して心を科学的に探求するという共通したアプローチが、この科学のユニークな特徴である。そして、そのディシプリンの中心には心理物理学という心とモノの世界を束ねる強力な武器がある。“モノはなぜそれが見えているように見えるのか” (Koffka, 1935)¹⁾という視覚科学の基本問題に答えを出すべく多くの心理物理的実験が行われてきたが、見えるということがそれ自身、すでに心のはたらきを含んでいるのである。そして心のはたらき（ここでは、視覚的意識（心）といつてもよいだろう）が脳を基盤にしてはたらいっているという事実を見つめ直し、“心から脳へ”について再考すべき時期にきているといえる。それは、脳のニューロイメージングによる研究の新たな展開と新たなタイプの心理物理学の融合の可能性を示唆するものでもある。

2. 認知神経心理物理学 (cognitive neuropsychophysics)

ニューロイメージング (neuroimaging) とは脳のはたらきを画像化する方法およびそれを通して心のはたらきを探求するディシプリンをさす。“心から脳へ”というアプローチの橋渡しの役割を担うのがニューロイメージングであり、視覚科学にとつても主観的な心のはたらき（視覚的意識）の解明への手がかりとなる重要な情報を与えてくれる新しいディシプリンである。Fechner (1860)²⁾は視覚残像を考える過程で、感覚と神経基盤とのかわりに関心を抱き、いわゆる内的心理物理学 (inner psychophysics) の構想を練ったが、当時の方法的な制約のなかでこれは構想のままに終わった。心身二元論という哲学的問題に関心を寄せた Fechner は、後に心理物理学の法則や心理物理的測定法で有名になった外的心理物理学 (outer psychophysics) より内的心理物理学を重視していたといわれる。外的心理物理学は物理強度などの操作変数 I に対し判断 R がもちうる関数形 $R=f(I)$ を求めることを目的としている（ここでは、 I も R も観察可能）。一方、内的心理物理学は神経応答 E が感覚 S とどうかかわるかを $S=f(E)$ という関数形を通して検討する（ここでは一応、 E を脳内過程、 S を感覚としておこう：図1） (Murray³⁾)。ここで、 E という脳内過程をきわめて S/N 比の良好な状態で観察可能にす

つあるのがニューロイメージングの最近の貢献である。近年の認知神経科学における感覚とその神経基盤についての研究の進展は新たな内的心理物理学の可能性を示している。同時にこの方向への研究の進展は21世紀における“心と脳の科学”の新たな胎動も感じさせる(苧阪⁴⁾)。この新しい科学は認知神経心理物理学(cognitive neuropsychophysics)と呼んでもよいだろう。最近、認知神経科学、特に視覚の分野において脳の視覚モジュールや背側・腹側経路など視覚的意識を形成する脳の高次機能の解明が進み、脳のはたらき通して視覚的意識を詳細に検討することが現実味を帯びてきた。その背景には、PET(ポジトロン断層法)、fMRI(機能的磁気共鳴画像法)やMEG(脳磁場計測法)などに代表されるニューロイメージング装置の高性能化があり、これが視覚における脳と心の問題の検証プログラムを実行に移すことを可能にしつつある(Posner & Raichle⁵⁾)。さて、見えの世界を考えるには、視覚的意識の形成過程を通して理解するのが一つの方法だと考えられている(Crick & Koch⁶⁾)。見るという視覚的意識に共通して認められる構成的かつ復元的な過程、つまり補完や充填などの過程が高次の脳内機構によって担われていることは明らかである。視覚的意識の基礎的なはたらきに明るさ、大きさ、方向、奥行き、角度、色、形などを検出するはたらきや、これらの情報を束ねて補完や充填を行うはたらき、さらに錯視

を生み出すメカニズムまでを含めて考えてゆくの視覚的意識研究のストラテジーといってもよいだろう。観察者の主観的な見えの世界を生み出す視覚の脳内メカニズムが明らかになってくるはずであり、ここに外的心理物理学を補完するものとして内的心理物理学(認知神経心理物理学)の可能性が見えてくるのではないだろうか。

3. 背側経路、腹側経路とバインディング問題

以上のような視点から認知神経心理物理学の一つの例を運動残効(MAE)を通して考えてみたい。視覚的意識は3つの視点(機能局在、並列性とバインディング; 苧阪⁷⁾)から考える必要があるが、ここではMAEの機能局在の問題に絞って考えてみる。視覚的意識の局在問題を脳のモジュール理論から考えると、視覚システムは全体として並列的かつ階層的にはたらくモジュール機構によって営まれている。モジュール形式とは情報もついろいろな属性が脳内に局在した専用の領域特異的計算機構により並列的かつ準独立的に処理されるとする処理の様式である。マカクザルの脳の視覚機能マッピングの神経科学的研究によると(Felleman and Van Essen⁸⁾, Van Essen et al.⁹⁾), 脳内の視覚情報処理機構は基本的に30あまりのモジュールから構成され、さらにその中に処理の2つの処理の流れがあることがわかっている。色、形やテクスチャーなど

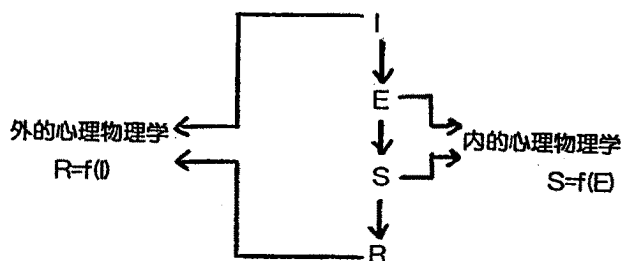


図1 外的および内的心理物理学のモデル。外的心理物理学は物理強度(I)と判断(R)(または反応: 観察可能)の関数形を、内的心理物理学は神経応答(E:脳)と感覚(S:心)の関数形を求める。内的心理物理学は外的心理物理学へのインターフェースであり、心と脳の科学でもある。

の“何が what”の情報と、運動や空間などの“どこに where”の情報は基本的に異なるモジュール系で処理され、前者は第1次視覚皮質 V1 から V2, V4, TEO から TE 野（側頭連合野）に至る腹側経路 (ventral stream) で、後者は V1 から V2, V3, MT, MST 野（頭頂連合野）に至る背側経路 (dorsal stream) で主に処理されるという (Ungerleider and Mishkin¹⁰⁾)。前者は物体視 (object vision), 後者は空間視 (spatial vision) のシステムである。空間視には運動視が含まれる。別の見方をすれば、外界のどこで何が起きているのかをすばやく知るには、“何が“という中心視の情報と、“どこに”という周辺視の情報が統合される必要がある。この統合機能はバインディングとよばれ、視覚的意識の形成で重要なはたらきを担っている。バインディングが空間的に行われているのか、あるいは時間位相を手がかりに行われているのかについては現在のところまだ未解決の問題であるが、最近サルでは両経路の情報が前頭前野の主溝の上下領域と弓状溝にはさまれた領域で合流し what と where のバインディング (空間的) が行われているという研究が報告されている (Wilson et al.¹¹⁾; Rao, Rainer and Miller¹²; Rushworth et al.¹³)。そして、この領域はワーキングメモリの脳内領域とぴったり一致している。筆者は what と where バインディングが前頭前野のワーキングメモリ領域のはたらきとかかわることはバインディングのダイナミックスを考えると極めて重要な意味をもっていると考えている。“みえる”ことがそれ自身すでに一つの抽象であるという場合 (柿崎¹⁴)、それはこのバインディングのダイナミックスがかかわることを示唆している。ヒトでは部位が少し移動するが基本的に相同の関係にあると推定されている (Courtney et al.¹⁵; Ungerleider, Courtney and Haxby¹⁶)。これを、バインディングのための視覚ワーキングメモリ (visual working memory: VWM) と名づけるならば、前頭前野は (もち

ろん他の視覚関連領域とネットワークで結ばれ協調・競合しながら) VWM の機能を中心に what と where のバインディングを実現している部位の有力候補の一つということになる (VWMについては別稿 (苧阪¹⁷) および心理学評論特集号“意識とワーキングメモリ” (1998 年 NO. 3) を参照)。

4. 背側経路と運動視

さて、背側経路で重要な役割を果たすのが運動視であるが、これは視覚前野に位置する MT 野およびその近傍領域のはたらきとかかわっていることがサル (Mikami, Newsome and Wurtz¹⁸) やヒト (Zihl, von Cramon and Mai¹⁹) で推定されている。MAE についても同様のことを健常なヒトの視覚システムでも検証しようという研究がニューロイメージング (fMRI) を用いた実験で初めて報告され (Tootell et al.²⁰)、サルの MT 野相同の部位がかかわることが判明した (fMRI の時間解像度が十分ではないなどの方法上の制約があるが)。ほぼ同時に脳の誘発磁場 (MEG) を用いた研究でもこのことが確認された (苧阪ら^{21,22})。超伝導量子干渉素子 (SQUID: superconducting quantum interference device) を用いた脳の磁場計測法 (MEG) は時間解像度がミリ秒のオーダーであるため運動視や運動残効の脳内局在問題を検討する場合、PET や fMRI より優れている。運動視にかかわる背側経路には、V1 から MT, MST 野にわたる諸領域が比較的単純ものから複雑なものまで運動刺激のさまざまな属性を検出していると考えられるが、MAE とかわる脳内部位を認知神経心理物理学的方法で特定する試みについて報告する。その前に、簡単に MAE について解説しよう。運動にかかわる錯視に古くから“滝の錯視”として知られている運動残効 (MAE) がある。滝の流れを凝視した後、目を静止対象に転じると流れと反対方向に主観的な運動印象が生じるのである。MAE は多くの視覚心理学者の興味を引いてきたし、多くの実験的研究がなされて

きた。しかし、ニューロイメージングを通してこの主観的視覚現象を検討した研究はほとんどないといってよい。MAEの時空間周波数特性などの心理物理的検討については別の報告を参照されたい（e.g., Ashida and Osaka^{23,24)}）。これまで主にサルを用いた実験ではMT野あるいはMST野に方位や方向を検出するニューロン群があり、脳のこの領域が運動検出すなわち運動視にかかわる部位であると推定されてきた。MAEは実験室では運動するグレーティング状のパターン（順応刺激）を観察者に一定の時間見せ、順応刺激が静止後にテスト刺激が見かけ上反対方向に動いて見える速度や持続時間を調べることが多い。

5. 実験

5.1 方法

誘発脳磁場 (Evoked magnetic field) による脳のニューロイメージング研究の最近の進展には目をみはるものがある。脳磁場測定装置には摂氏-269度の液体ヘリウムに浸かったSQUIDと磁場検出コイルが組み込まれており、脳が局所的に活動したときに発生する数

十フェムトテスラの超微弱な磁場が測定できる。ちなみに、このレベルの磁場は自然にみられる地磁気の1億分の1の程度の磁場である。PETによる方法は標識薬剤（ラジオアイソトープ）の体内投与が、fMRIによる方法は強力な磁場を頭部にかけるという手続きが伴うが、SQUIDによる磁場測定にはそのような環境は不要なので、まったく害のない非侵襲的な方法といってよい。MEG計測は頭皮外から脳内磁界の3次元的局在を推定できる非侵襲的測定法である。運動視やMAEがヒトの脳のMT野相同部位とどのようにかかわっているか、またMAEに対してこの領域が特異的に活性化されるかどうかをヒトを観察者として脳の磁場測定により検討した。実験には図2に示すSQUIDによる脳磁場測定 (MEG) の装置 (BTi社 Magnes: 37チャンネル SQUID) を用いた。観察者は磁場シールド暗室のベッドに横たわり右後頭から頭頂部位（含側頭部位）を磁場計測面に安置し、窓を通して高輝度液晶プロジェクタから投影されるパソコン画面（MAE刺激）を観察した。刺激は視覚刺激提示装置 VSG2/3 (Cambridge Research System

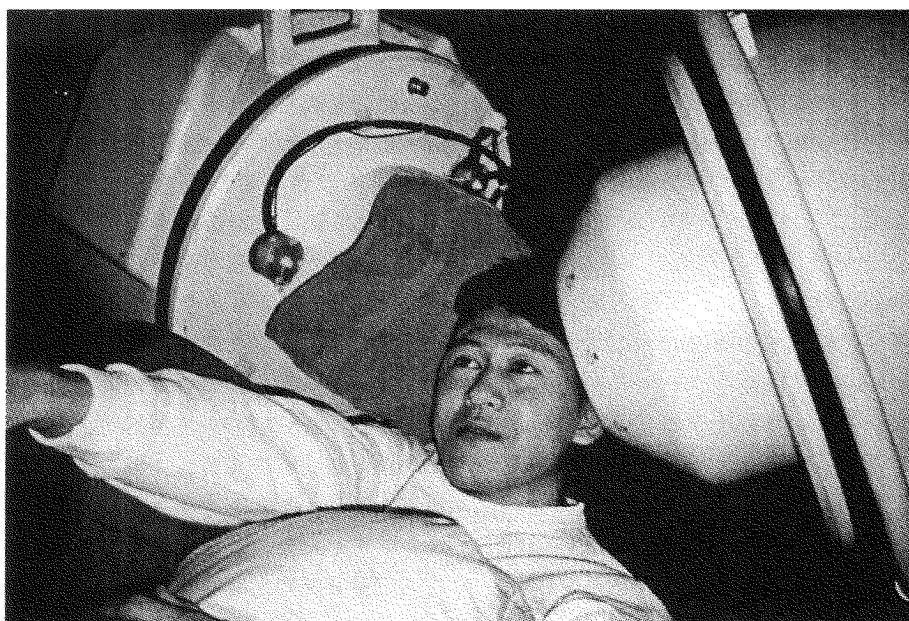


図2 SQUIDの原理を用いた脳磁場測定装置 (Magnes: Biomagnetic Technologies, Inc.)と実験の様子。

社製)により生成した同心円状に拡大運動する刺激(平均輝度 34 cd/m², 観察距離 1.5 m, 約 2.0 cpd, 2 deg/s)で側壁の投影スクリーン上に提示された。同じ条件下の別実験で, MAE 観察条件下で7種の縮小運動する運動刺激(MAEのキャンセル刺激)を提示してキャンセル速度を求め(恒常法), この条件下で実際にMAEが観察されていることを確認した。被験者は5秒間実運動ボタンに順応したあとテスト刺激(静止ボタン)を2秒間観察(MAE観察事態)した。被験者は4名であった。テスト刺激提示をトリガとして80回の誘発脳磁場を加算し, 後頭部結節近傍の後頭, 右側頭から右頭頂にかけて37点のセンサーで観測される磁場変化のデータから等磁界線マップを求め, このマップから活性化部位の位置をECD(equal current dipole)として

逆問題を解く計算により求めた。MAE観察事態で観察者の頭部から測定される誘発磁場とモデルとのフィッティングは, 各潜時において推定誤差が最小になる計算の収束値を用いて行った。この値をもとにして, 別に測定した個人ごとのMRI画像を重ねることにより脳内部位の推定を行った。

5.2 結果と考察

全ての観察者からMAEに対する活性化部位が推定された。そのうちの1名の観察者のデータを以下に示す。図3のパネルAには誘発磁場の波形を示す。各測定点で80回の平均加算したものを37点から集め, トリガ前の平均磁場でそろえてDCオフセットをかけたものである。左端のバーは運動刺激のオフセット時点, つまりMAE測定トリガ開始時点を示す。縦軸は磁場の強さ, 横軸は時間を示

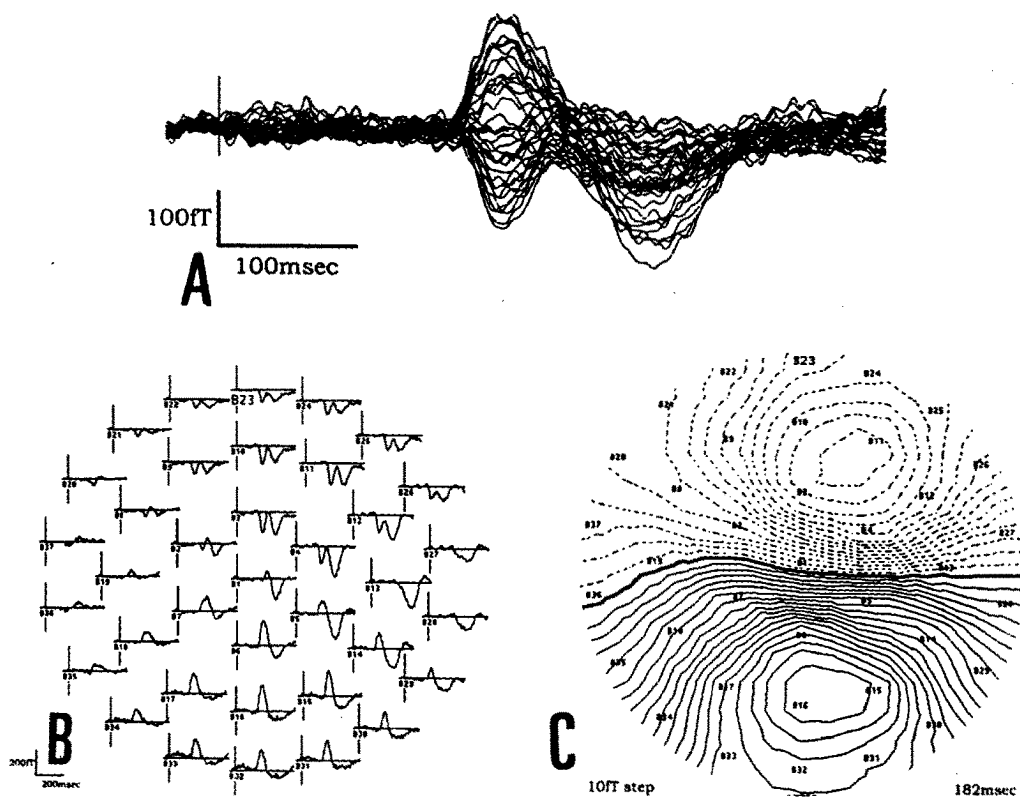


図3 A: MAEによって引き起こされた脳の誘発磁場波形。B: 右半球頭部37個所から誘導された磁場加算波形(上: 頭頂, 右: 前頭側)。C: MAEにより形成された等磁場曲線(10フェムトテスラ間隔)。

す。キャリブレーションバーは 100 fT と 100 ms を示す。およそ 180 ms あたりで各測定点での磁場が振れていることが分かる。パネル B には 37 の測定点での平均磁場波形を示す。上は頭頂、右は前頭側を示す。キャリブレーションバーは 200 fT と 200 ms を示す。パネル C はこれらから求めた等磁場曲線 (10 fT インターバル) である。上下の楕円の部分がそれぞれシンクとソース部位を示すので、両楕円を結んだ直線と黒い実線部の交点が活性化部位に対応することになる。この観察者のデータの各潜時において電流双

極子モデルを仮定して、推定誤差が最小になる計算の収束値 (相関係数が 0.98 以上) を求めた結果、順応刺激が静止してから 170 - 200 ms 後に等磁場曲線に変化が認められた (ここでは順応刺激静止後 182 ms 後のデータを採用した)。上記の基準に基づいてデータから計算した活性化部位を MRI 画像に重ねて表示したものが図 4 である。図 4 のパネル A には軸位断面、B には矢状断面、C には冠状断面を示す。白い点が活性化部位を示す。パネル D には MRI 画像から 3D 構成した脳の立体マップにこの活性化部位をプロット (中央下の円の

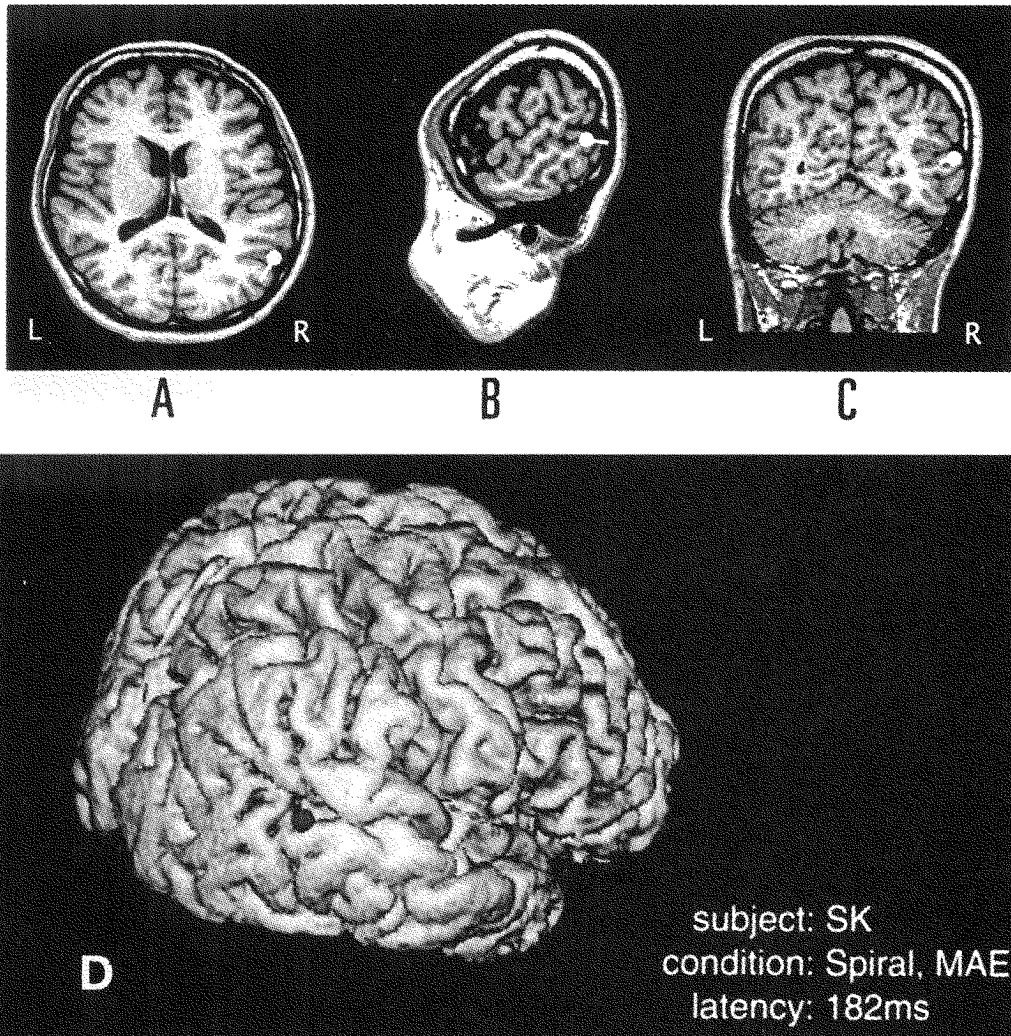


図 4 パA, B, C および D はそれぞれ、脳の軸位、矢状、冠状断面図と 3D 処理を行った脳の右外側面図を示す。点は ECD により推定された活性化部位 (MT 野相同部位) を示す (観察者 SK)。

位置)したものを示す。左が後頭葉、右が前頭葉を示す。MAEによる活性化部位は頭頂葉、後頭葉と側頭葉の接合領域 (conjunction area of parieto-occipitotemporal cortex) に位置することがわかる。この領域はマカクザルのMT野のヒトにおける相同部位であることが推定される。同じ観察者の場合、順応刺激観察中に計算される活性化部位もほど同じ部位であることから、この部位は実運動とMAEの両事態で活動していると考えられる。この部位はfMRIで推定された Tootell et al. (1995)²⁰⁾ のデータとおおよそ一致するものである。以上から、MAEという主観的な運動錯視の現象が2つの脳内の視覚処理システムのうちの背側経路に位置するMT野がかかわることが実験的に判明するとともに、MAEが実際の運動の検出メカニズムへの順応の結果引き起こされることが明らかになった (Osaka et al., 1996²⁵⁾, 1997²⁶⁾)。

6. おわりに

MAEをテーマにして、神経心理物理学への展望を行った。視覚科学では見るということを通して心という視覚的意識を研究してきた。その方法論は主として外的心理物理学によってきた。一方、ニューロイメージングのデシプリンを取り入れた内的心理物理学 (神経心理物理学) の方法が、外的心理物理学を補完する形でより精緻な脳と視覚的意識の関係を明らかにしてゆくだろう。ここに、見ることの科学としての視覚科学を“心と脳の科学”の大きな柱として発展させてゆく可能性が認められる。

本研究は生理学研究所統合生理研究部門 (小山紗智子助手, 柿木隆介教授, 大草知裕氏) と京都大学文学研究科 (蘆田宏氏, 内藤智之氏) との共同研究の成果の一部である。本研究は文部省科学研究補助金 (#09551001) および日産財団の助成を受けた。

文 献

- 1) K. Koffka: Principles of gestalt psychology. Routledge & Kegan Paul, 1935.
- 2) G. T. Fechner: Elemente der Psychophysik. Breikopf & Hartel, 1860.
- 3) D. Murray: A perspective for viewing the history of psychophysics. *Behavioral and Brain Sciences*, 16, 115-186, 1993.
- 4) 苧阪直行: 心と脳の科学. 岩波書店, 1998.
- 5) M. Posner and M. Raichle: The neuroimaging of human brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95, 763-764, 1998.
- 6) F. Crick and C. Koch: Towards a neurobiological theory of consciousness. *Seminars in the Neurosciences*, 2, 263-275, 1990.
- 7) 苧阪直行: 意識とは何か. 岩波書店, 1996
- 8) D. Felleman and D. C. Van Essen: Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1, 1-47, 1991.
- 9) D. C. Van Essen, H. A. Drury, S. Joshi and M. I. Miller: Functional and structural mapping of human cerebral cortex: Solutions are in the surfaces. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95, 788-795, 1998.
- 10) L. Ungerleider and M. Mishkin: Two cortical visual systems. *D. Ingle, M. Goodale and R. Mansfield (eds): Analysis of visual behavior*. MIT Press, 1982.
- 11) F. A. W. Wilson, P. O. Scalaidhe and P. S. Goldman-Rakic: Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex. *Science*, 260, 1955-1958, 1993.
- 12) S. C. Rao, G. Rainer and E. K. Miller: Integration of what and where in the primate prefrontal cortex. *Science*, 276, 821-824, 1997.
- 13) M. F. S. Rushworth, P. D. Nixon, M. J. Eacott and R. E. Passingham: Ventral prefrontal cortex is not essential for working memory. *Journal of Neuroscience*, 17, 4829-4838, 1997.
- 14) 柿崎祐一: 心理学的知覚論序説. 培風館, 1993.
- 15) S. M. Courtney, L. Petit, J. M. Maisog, L. G. Ungerleider and J. V. Haxby: An area specialized for spatial working memory in human frontal cortex. *Science*, 279, 1347-1351, 1998.
- 16) L. G. Ungerleider, S. M. Courtney and J. V. Haxby: A neural system for human visual working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95, 883-890, 1998.

- 17) 荻阪直行：視覚的意識とワーキングメモリ. *心理学評論*, 41, 1998 (印刷中).
- 18) A. Mikami, W. T. Newsome and R. H. Wurtz: Motion selectivity in macaque visual cortex. I. Mechanisms of direction and speed selectivity in extrastriate area MT. *Journal of Neurophysiology*, 55, 1308-1327, 1986.
- 19) J. Zihl, D. von Cramon and N. Mai: 1983 Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain*, 106, 313-340, 1983.
- 20) T. R. B. H. Tootell, J. B. Reppas, A. M. Dale, R. B. Look, R. Malach, H.-J. Jiang, T. J. Brady and B. R. Rosen: Visual motion aftereffect in human cortical area MT revealed by functional magnetic resonance imaging. *Nature*, 375, 139-141, 1995.
- 21) 荻阪直行, 蘆田 宏, 荻阪満里子, 小山幸子, 南部 篤, 中谷和夫, 柿木隆介: 脳磁場 (MEG) 計測による運動視に関与する脳内部位の推定. *日本心理学会第 59 回大会論文集*, 461, 1995.
- 22) 荻阪直行: 視覚におけるNCC (Neural correlates of consciousness) 問題. *認知科学 (特集号, 意識: 脳と心の認知科学)*, 4, 93-98, 1997.
- 23) H. Ashida and N. Osaka: Difference of spatial frequency selectivity between static and flicker motion aftereffects. *Perception*, 23, 1313-1320, 1994.
- 24) H. Ashida and N. Osaka: Motion aftereffect with flickering test stimuli depends on adapting velocity. *Vision Research*, 13, 1825-1833, 1995.
- 25) N. Osaka, H. Ashida, M. Osaka, S. Koyama and R. Kakigi: Evoked magnetic field elicited by motion and motion aftereffect. *Perception*, 25, S32-33, 1996.
- 26) N. Osaka, M. Osaka, S. Koyama and R. Kakigi: Visually evoked magnetic field induced by ring motion aftereffect. *Perception*, 26, S136, 1997.