

FMRIによる注意関連領域の活動特性の検討

伊丸岡俊秀

科学技術振興事業団 さきがけ研究 21

〒606-8501 京都市左京区吉田本町 京都大学大学院情報学研究所

1. 視覚的注意の神経機構に関する電気生理的研究

ある視覚特徴次元におけるシングルトンのように視空間内で顕著性の高い物体は視覚的注意をボトムアップ的に捕捉すると言われてきた¹⁾。ただし最近の研究では、顕著性の高い物体が注意を捕捉するのは、被験者の注意の構えやその時の課題状況と一致するときのみであることが示されている²⁾。このことは空間内で機能する視覚的注意はボトムアップとトップダウンという2種類の方法で制御されていることを示す。

これまでに多くの研究がこのような視覚的注意制御の神経的基礎について明らかにしてきた。例えば動物の視覚皮質の細胞を調べた研究は、V1^{3,4)}、MT野⁵⁾、V4⁶⁾がそれぞれ、受容野内に線分の方位、運動方向、色のシングルトンが提示されたときに強く応答する性質を持つことを示した。さらに Lamme らはサル(V1)のニューロンが方位、色、運動方向、視差などで定義された領域に対する応答を示すことを示し、V1が複数の特徴次元におけるポップアウトの神経機構である可能性を示した^{7,8)}(ただし反論⁹⁾もある)。また視覚野の活動は課題状況や注意の構えといったトップダウン要因による影響を受けることも示されている¹⁰⁻¹²⁾。これらの研究は空間的注意が持つと考えられている多くの特性が視覚野で表現されていることを示し、そのような空間的注意が作用する場所の神経基盤として視覚皮質が適当であることを示唆している。

視覚皮質以外の領域では、より一般化された刺激表象に基づく神経応答や、より能動的な注意制

御に関わる神経活動が報告されている。例えば Gottlieb らはさまざまな視覚刺激に対するのサルのLIPのニューロン活動を記録した^{13,14)}。彼女らの実験では、LIPのニューロンは受容野内の刺激が abrupt onset したものであったときやサッカーの目標であったときにのみ強い応答を示した。このような応答は刺激の色や形といった属性には依存していなかったため、彼女らはLIPニューロンが視覚刺激の顕著性に対して応答すると結論した。同様に顕著性の高い刺激に対する選択的な活動は FEF^{15,16)} や 7a 野¹⁷⁾ のニューロンでも示されており、特に FEF のニューロンは経験や予期など高次認知過程による影響を受けることが知られている。

これらの動物を用いた生理学的知見は注意の機能する場として視覚皮質、注意を制御する系として前頭・頭頂皮質が重要な役割を担っていることを示している。

2. 視覚的注意の神経機構に関するイメージング研究

一方、PET や fMRI による人間を被験者としたイメージング研究では前頭・頭頂皮質にわたる広範なネットワークが注意制御全般に関わることがよく知られている。さらに、最近の解析的技術の進歩に伴って、視覚的注意に関するより詳細な知見が得られ始めている。例えば、空間^{18,19)} や特徴²⁰⁻²²⁾ に対する注意が視覚皮質に対して影響することは人間の脳においても確認されている。

人間を被験者としたイメージング研究は時間的・空間的解像度の面で制約が大きい(1)

言語など人間にしか見られない認知活動や動物では遂行困難な課題の存在、(2) 霊長類と人間の間でも脳活動パターンが異なる可能性があること(例えば注意関連領域の左右半球差)といった理由から、人間を被験者とした非侵襲イメージング研究も不可欠である。また、電気生理的研究の一つあるいは限られた範囲にある複数のニューロンに焦点を当てるのに対し、PETやfMRIでは頭部全体の活動を記録することが可能であるため、ある脳領域の局所的な機能のみならず、領域間の機能的関係性を明らかにする可能性を持つ²³⁾。

前節で示したように視覚的顕著性とそれに関わる注意の神経機構について動物を用いた研究からの知見は多いが、人間の脳で視覚的顕著性を扱った研究はまだ多くはない。我々は以前の研究で、特徴シングルTONの探索課題に関わる脳領域の一部の活動水準が注意の構えによる影響を受けて変化し、特に右半球で顕著であることを示した²⁴⁾。しかし、そこでは脳活動が一定期間内の平均として計測されたため、シングルTON探索に関わる認知活動のうちどの部分が構えの影響を受けていたかを明らかにすることができなかった。

本研究は、視覚的顕著性による注意の捕捉に関わる人間の神経機構解明の端緒として、特徴シングルTONの検出に関わる脳活動が注意の構えの影響を受けるか否かを、事象関連fMRI法を用いて明らかにすることを目的とした。

3. 方法

3.1 被験者

6名の被験者が実験に参加した。

3.2 刺激

刺激は灰色(18 cd/m²)背景上にある画面中央の白色の固視点と固視点を中心とする直径4°の仮想円上に配置された四つの円刺激からなっていた。それぞれの円刺激の大きさは直径1°、円の内部は赤あるいは緑(それぞれ平均輝度約18 cd/m²)の1様の方向にドリフトする正弦波格子(空間周波数3 cycle/degree; 格子角度45°, ド

リフト速度1 cycle/sec.あるいは5 cycle/sec.)であった。各円刺激は幅0.3°, 輝度10 cd/m²あるいは15 cd/m²の灰色の輪で取り囲まれていた。

固視点のみが提示された画面上に4つの円刺激を提示することで試行を開始した。円刺激の提示時間は被験者の反応の有無に関わらず700 msで、全体の1/10の試行で700 msのうちの16.7 msの間だけ灰色の輪の輝度を下げ、輝度変化課題における目標試行とした。また、全体のそれぞれ1/4の試行では、1つの円刺激の色、形あるいは正弦波格子の運動速度を他の3つとは異なるものとし、シングルTON検出課題における目標項目とした。円刺激が提示されて700 ms後に円刺激を消し、1850 msの試行間隔の後、次の試行の円刺激を提示した。

3.3 課題

被験者は教示にしたがって2種類の課題を行った。一方の課題は刺激画面内の4つ円刺激に仲間はずれが含まれているか(シングルTON画面)、すべて同一か(コントロール画面)をボタン押しによって報告することであり(シングルTON検出課題)、もう一方の課題は刺激提示中に円刺激の周囲にある灰色部分の輝度に変化するか否かを報告することであった(輝度変化検出課題)。各課題は別々のブロックで行い、一方の課題を行っているときには、他方の課題の目標を無視するよう被験者に教示した。

3.4 MRI 撮像手続きおよび解析

1.5 テスラのMagnetom VISION スキャナ(Siemens)を用い、頭頂から腹側視覚野にかけて26枚のT2*強調画像を撮像した。各ボクセルの大きさは3x3x5 mm, TRは3秒, TEは55.24 ms, Flip Angleは90°とした。

解析にはSPM99ソフトウェアを用いた。本研究では被験者数が十分ではなく、また被験者間の結果のばらつきも大きかったため、被験者6人分のデータを用いた固定効果モデルを用い解析を行った。まず各特徴シングルTON画面とコントロール画面に対する活動の差を示した領域をマッピングし、各特徴シングルTONの処理に

関わる領域とした。さらに、得られた領域におけるMR信号変化率を2つの検出課題条件および刺激画面の種類(色・形・運動シングルtonsとシングルtonsなし)に基づいて分類, 比較を行った。さらに, すべてのシングルton刺激に対して反応する領域を同定するために, 色・形・運動シングルtonに対する活動の平均(全シングルton)とコントロール画面による活動間の差をマッピングし, 条件毎のMR信号変化率を算出した。

4. 結果

図1左上段は色次元のシングルton処理領域としてマッピングされた部位を表す。この部位は従来の研究で色処理の中枢として同定されてい

るV4の前方部分であり, TEOあるいはV4 α と呼ばれている領域の座標と一致する²⁵⁾。図1左中段, 下段に, V4 α 信号変化を各検出条件, 刺激毎にプロットした。この領域のMR信号は, シングルtonが課題目標である時には色シングルtonに対する信号の上昇を示したが(中段図), シングルtonが課題と無関連な場合には信号の上昇は見られなかった(下段図)。

運動シングルton刺激画面は運動処理の中枢として知られるMT野の活動を上昇させた。また色シングルtonの結果同様, MT野の運動シングルtonに対する信号の上昇もシングルton検出課題時に選択的なものだった。

全シングルtonとコントロールの比較では,

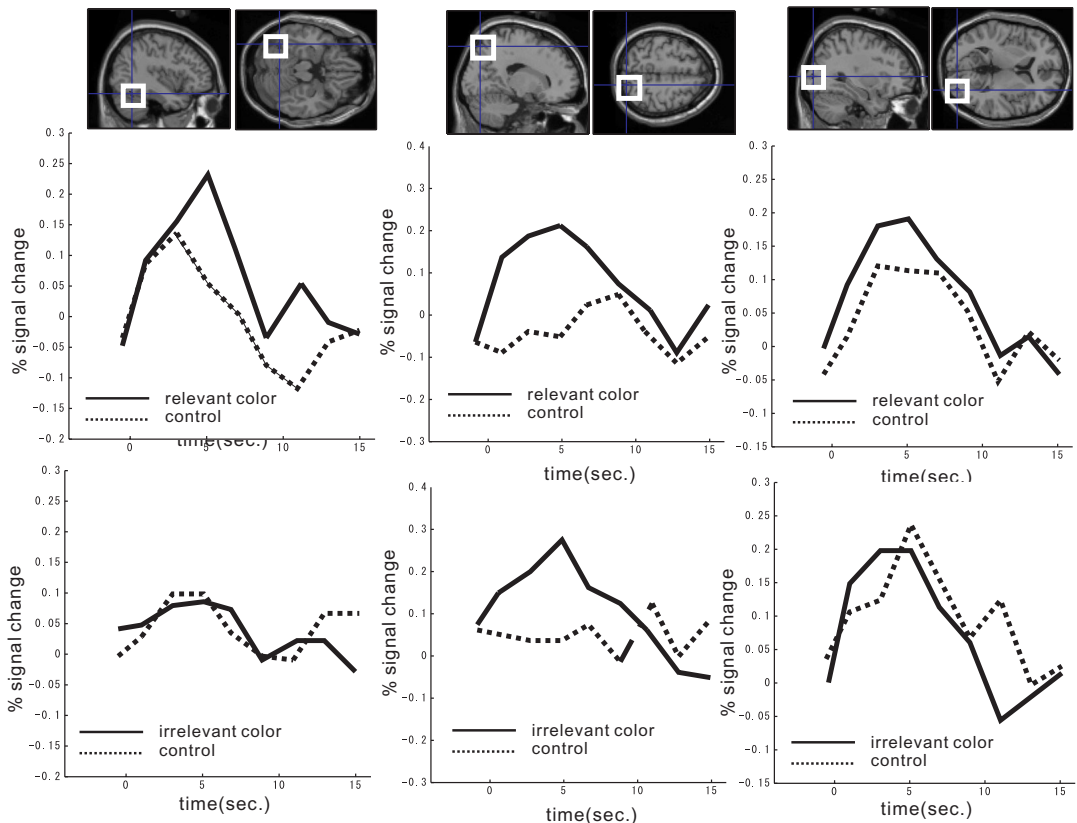


図1 シングルton画面に対して選択的な活動を示した領域とその領域におけるMR信号変化率. A: 色シングルton画面とコントロール画面の差による腹側視覚皮質の活動. B: 全シングルtonとコントロール画面の差による頭頂領域の活動. C: 全シングルtonとコントロール画面の差による背側視覚皮質の活動. 上段写真: 各比較でのマッピングで同定された領域. 中段グラフ: シングルton検出課題時に各領域から得られた色シングルton刺激画面とコントロール画面に対するMR信号変化率. 下段グラフ: 輝度変化検出課題の色シングルton画面とコントロール画面に対するMR信号変化率。

2つの領域が同定された(図1中, 右). それぞれの部位から得られたMR信号値を比較すると頭頂領域では検出目標に関わらずシングルTONの提示によるMR信号の上昇が見られるのに対し(図1中), 背側視覚野ではシングルTONによる信号の上昇は, 課題目標がシングルTON項目である時に選択的だった(図1右).

5. 考察とまとめ

本研究では2種類の検出課題中の脳活動を計測して次のような活動領域を示した.(1)V4 α は色のシングルTON項目を含む刺激画面に対して活動の増加を示し, その増加は色シングルTONが検出目標であるときに限られる.(2)運動のシングルTONに対してはMT野が活動の増加を示し, 増加はシングルTONが課題目標であるときに限られる.(3)頭頂皮質はシングルTONが目標であるかどうかに関わらず, 色・運動シングルTONを含む画面に対して活動の増加を示す.(4)背側視覚皮質はシングルTONが検出目標であるときにのみ, 色・運動シングルTONを含む画面に対する活動の増加を示す.

上記の結果のうち, V4 α , MTで得られた結果は電気生理的研究で得られた知見とよく一致し, 人間の脳においても特徴シングルTONの処理が各特徴の処理を担う視覚皮質(V4, MT)で行われ, またそれらの領域におけるシングルTON処理が課題目標などのトップダウン要因の影響を受けていることを示唆する. 一方, 頭頂において複数の次元におけるシングルTONに対する活動の上昇が得られたことも電気生理学的実験や過去の我々の研究からの知見と一致し, 顕著性の処理に人間の頭頂領域が関与することを示唆するが, 本研究では頭頂の活動上昇に対するトップダウン要因の影響は見られなかった. 頭頂における特徴シングルTON処理(あるいは顕著性処理)がトップダウン要因による影響を受けるのかどうかを明らかにすることは今後に向けての課題の一つである. また本研究ではシングルTON処理に関わると考えられる複数の領域間にどのような機能的, 時間的關係があるのか

を明らかにしていない. 最近のfMRI研究で用いられている解析技法を用いて領野間の関係を明らかにすることも今後の課題となる.

文献

- 1) J. Theeuwes: Perceptual selectivity for color and form. *Perception and Psychophysics*, **51**, 599-606, 1992.
- 2) S. Yantis and H. E. Egeth: On the distinction between visual salience and stimulus-driven attentional capture. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, **25**, 661-676, 1999.
- 3) J. J. Knierim and D. C. van Essen: Neural responses to static texture pattern in area V1 of the alert macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, **67**, 961-980, 1992.
- 4) S. Kastner, H.-C. Nothdurft and I. N. Pigarev: Neuronal correlates of POP-out in cat striate cortex. *Vision Research*, **37**, 371-376, 1997.
- 5) K. Tanaka, K. Hikosaka, H. Saito, M. Yukie, Y. Fukada and E. Iwai: Analysis of local and wide-field movements in the superior temporal visual areas of the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, **6**, 134-144, 1986.
- 6) S. J. Schein and R. Desimone: Spectral properties of V4 neurons in the macaque. *The Journal of Neuroscience*, **10**, 3369-3389, 1990.
- 7) V. A. F. Lamme: The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, **15**, 1605-1615, 1995.
- 8) K. Zipser, V. A. F. Lamme and P. H. Schiller: Contextual modulation in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, **15**, 7376-7389, 1996.
- 9) A. F. Rossi, R. Desimone and L. G. Ungerleider: Contextual modulation in Primary visual cortex of Macaques. *The Journal of Neuroscience*, **21**, 1698-1709, 2001.
- 10) S. J. Luck, L. Chelazzi, S. A. Hillyard and R. Desimone: Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal*

- of *Neurophysiology*, **77**, 24-42, 1997.
- 11) S. Treue and J. H. R. Maunsell: Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature*, **382**, 539-541, 1996.
 - 12) S. Treue and J. C. M. Trujillo: Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature*, **399**, 575-579, 1999.
 - 13) J. Gottlieb, M. Kusunoki and M. E. Goldberg: The representation of visual salience in monkey parietal cortex. *Nature*, 481-484, 1998.
 - 14) M. Kusunoki, J. Gottlieb and M. E. Goldberg: The lateral intraparietal area as a salience map: the representation of abrupt onset, stimulus motion, and task relevance. *Vision Research*, **40**, 1459-1468, 2000.
 - 15) N. P. Bichot, J. D. Schall and K. G. Thompson: Visual feature selectivity in frontal eye fields induced by experience in mature macaques. *Nature*, **381**, 697-699, 1996.
 - 16) N. P. Bichot and J.D. Schall: Effects of similarity and history on neural mechanisms of visual selection. *Nature Neuroscience*, **2**, 549-554, 1999.
 - 17) C. Constantinidis and M. A. Steinmetz: Neuronal responses in area 7a to multiple-stimulus display: I. neurons encode the location of the salient stimulus. *Cerebral Cortex*, **11**, 581-591, 2001.
 - 18) R. B. Tootell, N. Hadjikhani, E. K. Hall, S. Marrett, W. Vanduffel, J. T. Vaughan and A. M. Dale: The retinotopy of visual spatial attention. *Neuron*, **2**, 1409-1412, 1998.
 - 19) N. G. Müller, O. A. Bartelt, T. H. Donner, A. Villringer and S. A. Brandt: A physiological correlate of the "zoom lens" of visual attention. *The Journal of Neuroscience*, **23**, 3561-3565, 2003.
 - 20) D. Chawla, G. Rees and K. J. Friston: The physiological basis of attentional modulation in extrastriate visual areas. *Nature Neuroscience*, **2**, 671-676, 1999.
 - 21) S. Pollmann, R. Weidner, H. J. Müller and D. Y. von Cramon: A fronto-posterior network involved in visual dimension changes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **12:3**, 480-494, 2000.
 - 22) M. Saenz, G. T. Buracas and G. M. Boynton: Global effects of feature-based attention in human visual cortex. *Nature Neuroscience*, **5**, 631-632, 2002.
 - 23) C. Buchel and K. J. Friston: Modulation of connectivity in visual pathways by attention: cortical interaction evaluated with structural equation modeling and fMRI. *Cerebral Cortex*, **7**, 768-778, 1997.
 - 24) T. Imaruoka, T. Yanagida and S. Miyauchi: Attentional set for external information activates the right intraparietal area. *Cognitive Brain Research*, **16**, 199-209, 2003.
 - 25) S. Zeki and A. Bartels: The clinical and functional measurement of cortical (in) activity in the visual brain, with special reference to the two subdivisions (V4 and V4 *a*) of the human colour center. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **354**, 1371-1382, 1999.