

サル大脳皮質におけるボトムアップ型注意と トップダウン型注意の神経メカニズム

小川 正

京都大学大学院 医学研究科 認知行動脳科学
〒606-8501 京都市左京区吉田近衛町

1. はじめに

外界は多くの物体で満ち溢れており、複雑な視覚的世界を構成している。脳は網膜に入力された視覚情報から外界を脳内で単純に再構築するだけでなく、生体にとって重要な信号を抽出・修飾・統合して合目的な認知・行動に結びつける能力をもっている。このような過程には注意が重要な役割を担っている。

視野の中から目標とする物体を探すための視覚探索行動は、注意の脳内メカニズムを考える上で優れたモデルとなり多くのことを教えてくれる。視覚探索課題を用いた心理物理学の実験によって、少なくとも二つの異なる起源をもつ視覚的注意の機構が示唆されている (Yarbus, 1967¹⁾, Egeth & Yantis, 1997²⁾). 一つはボトムアップ型の注意と呼ばれるものであり、眼前に与えられた視覚刺激そのものの性質によって引き起こされる。視野内に周囲の刺激と異なる特徴をもつ刺激が存在した場合、その刺激は目立つ (ポップアウトする) ため、我々の注意を自動的に引き付ける (Duncan & Humphreys 1989³⁾; Northdurft 1993⁴⁾). 例えば、図 1A における黒の水平棒状刺激のように周囲の刺激と明るさの特徴次元で異なり、孤立した刺激は容易に見出すことができる。もう一つはトップダウン型の注意と呼ばれるものであり、選ぶべき刺激について予備的な知識をもっている場合、バイアスをかけて目的とする刺激を選択することができる。例えば、目標刺激 (黒色の水平棒状刺激) が事前にわかっていたら、ポップアウト

しない刺激であっても目標とする刺激の特徴 (黒色・水平) に注意を向けながら視野内の刺激を逐次的に探索することによって目標刺激を見つけていることができる (図 1B)。目標刺激がポップアウトする条件 (図 1A) のときは、目標刺激を見出すまでに要する探索時間が視野内の刺激の総数に依らずにほぼ一定になるが、目標刺激がポップアウトしない条件 (図 1B) のときは、視野内に存在する刺激総数の増加にともなって探索時間が増大する (Treisman & Gelade, 1980⁵⁾)。この結果は、受動的な注意過程が視野全体にわたって並列的に働くのに対して、能動的な注意過程は特定の空間位置や刺激特徴に局限して逐次的にしか働けないことを示唆している。

現実の視覚環境下では、様々な特徴次元でポップアウトする刺激が視野の中に多数存在す

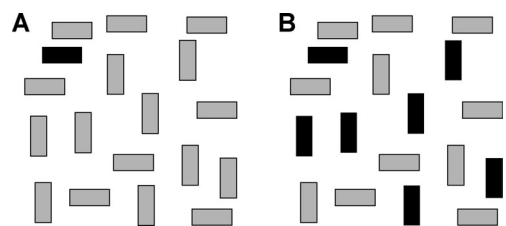


図 1 視覚探索におけるボトムアップ型の注意とトップダウン型の注意の働き。A. 黒色の水平棒状刺激を視覚探索で見つける場合、周囲刺激と基本的な特徴次元 (明るさ) で異なる刺激は容易に見つかる。B. しかしながら、周囲刺激と明るさや方位などの刺激特徴を共有する場合は見つけにくいいため、各刺激を逐次的に探索する必要がある。

る。それにもかかわらず、我々はそのときの状況に応じて必要とする刺激を短時間のうちに探し出すことができる。このような能力はボトムアップ型注意とトップダウン型注意が独立に機能することによって実現されているとは考えにくく、それぞれの利点を生かしながら統合的に機能することによって初めて実現されるものと考えられる。我々は視覚探索課題を遂行しているサルの大脳皮質からニューロン活動を記録することによって、ボトムアップ性要因の信号とトップダウン性要因の信号が統合される過程、及びその時間ダイナミクスを明らかにしてきた。本稿では、腹側視覚経路の中間段階に位置するV4野、及び皮質における随意性眼球運動の中枢である前頭眼野 (the frontal eye field, FEF) から得られたニューロン活動をもとにして、ボトムアップ性信号とトップダウン性信号がニューロン活動に及ぼす影響とその機能的意義について考察する (Ogawa & Komatsu, 2004⁶⁾, 2006⁷⁾。

2. 2つの注意過程とニューロン活動

ボトムアップ型とトップダウン型の注意過程が同時に働くような状況下でニューロン活動を記録し、両者の統合様式を調べた先行研究はない。しかしながら、各注意過程が単独で働く単純な状況下でニューロン活動に及ぼされる影響を調べた研究は多数報告されている。

ある刺激がポップアウトしているか否かの知覚状態を行動課題で答えさせると、トップダウン型の空間性注意もその刺激に向けられてしまうため、ボトムアップ型とトップダウン型の注意効果を区別することができなくなる。このため、ボトムアップ型の注意効果がニューロン活動に及ぼす影響を直接的に明らかにした研究はほとんどない。しかしながら、知覚状態との関係は明確にされていないものの、ニューロン活動におけるボトムアップ型の注意効果を示唆した研究は数多く報告されている。古典的受容野内に呈示された刺激に対するニューロン応答が、受容野外に呈示された刺激によって影響を受けることが知られている。Knierim & Van Essen

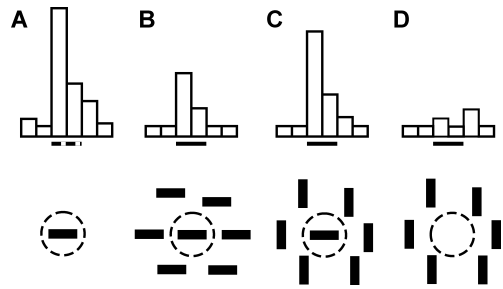


図2 ニューロン活動における周辺抑制効果。Knierim & van Essen DC (1992)⁸⁾の結果を示す模式図。上段のヒストグラムはニューロン応答の時間変化と刺激呈示期間 (ヒストグラム直下の横線分) を、下段は呈示された視覚刺激と受容野 (破線円) を模式的に示す。4つの条件は、(A) 受容野に最適刺激である水平棒刺激が呈示された場合、(B) 受容野刺激と同方位の周囲刺激が呈示された場合、(C) 受容野刺激と直交する方位の周囲刺激が呈示された場合、(D) 周囲刺激のみが呈示された場合をそれぞれ示す。

(1992)⁸⁾は、注視課題を遂行しているサルの第一次視覚野 (V1野) から単一ニューロン活動を記録し、受容野内の刺激に対する応答が受容野外の付加的な刺激呈示によってどのような修飾効果を受けるかを調べた (図2)。多くのニューロンでは受容野外刺激による修飾効果は抑制的に作用し (周辺抑制, surround suppression), その効果は受容野刺激と受容野外の周囲刺激の方位が同じであるときに最大 (図2B), 直交するときに最小となる傾向を示した (図2C)。すなわち、受容野刺激が目立つ条件のときは目立たない条件のときに比べてニューロン応答が相対的に強くなった。このような受容野外刺激による周辺抑制作用はV1野以外の領野にも存在し、受容野内外のコントラストが色 (V4野) や動き (MT野) の特徴次元で構成される場合でも周辺抑制が生じることが知られている (Tanaka et al. 1986⁹⁾; Schein & Desimone, 1990¹⁰⁾)。周辺抑制の効果は麻酔下の動物においても観察されることから、ボトムアップ性要因によって引き起こされる受動的な過程が中心的な役割を果たしていると考えられる (Noth-

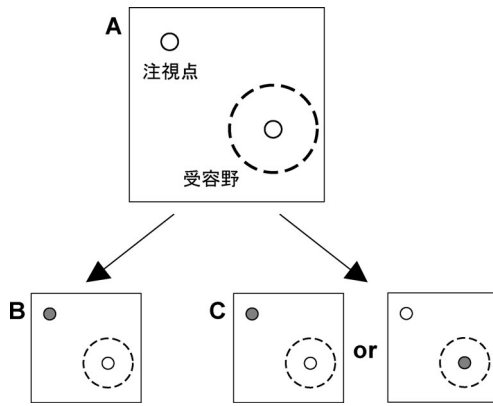


図3 空間位置に対する注意の効果を調べた実験課題。

durft et al. 1999¹¹⁾).

トップダウン型の注意効果がニューロン活動に影響を及ぼすことは、Bushnellらが頭頂連合野において行った実験で初めて明確にされた (Bushnell et al. 1981¹²⁾). 彼らはサルに小さな点刺激を注視させている状態で周辺視野に別の点刺激を呈示した (図3A). 周辺刺激は記録している頭頂連合野ニューロンの受容野内に提示した。サルには2種類の行動課題を行わせた。一方の条件では注視刺激がわずかに暗くなるタイミングを (図3B), 他方の条件では注視刺激または周辺刺激のいずれかが暗くなるタイミングを行動課題で報告させた (図3C). 前者では注視点に, 後者では注視点だけでなく周辺刺激にも注意が向けられることが期待される。実験の結果, 注視刺激のみが暗くなる条件に比べて周辺刺激も暗くなる条件ではニューロン活動が増大していた。刺激が暗くなるまでの期間中に呈示される視覚刺激は2つの条件で全く同一であるため, ニューロン活動の増大は周辺刺激の位置に向けられた空間性の注意効果によるものだと考えられた。

空間位置ではなく刺激がもつ特定の特徴 (形や色) に対するトップダウン型の注意によってもニューロン活動に影響が生じることが知られている。Motterはサルに線分の傾きを判断させる行動課題を行わせ, V4野からニューロン活動

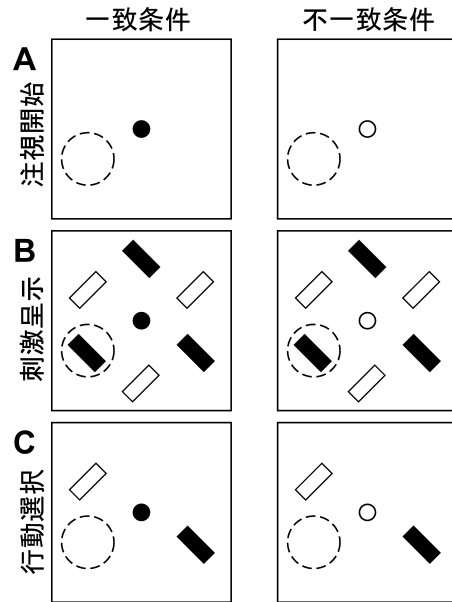


図4 刺激特徴に対する注意の効果を調べた実験課題。

を記録した (Motter, 1994¹³⁾). 課題は注視点を固視することにより開始され (図4A), そのあと注視点の周りに色と傾きの属性をもった複数の線分刺激が現れる (図4B). さらに注視を続けると色の異なる2つの刺激を残して他の刺激が消えるが, サルは注視点と同じ色の線分の傾きを行動課題で報告しなければならない (図4C). 注意を向けるべき色と受容野刺激の色が一致する条件 (図4左列) で得られたニューロン活動は, 一致しない条件 (右列) で得られたニューロン活動よりも増大していた。線分刺激が部分的に消える直前までの期間 (図4B) では呈示刺激が物理的に同一であっても, 色が一致する条件の方が活動が大きかった。どの線分刺激が残るかは前もって判断できないので, サルは特定の位置ではなく特定の色に注意を向けていることが期待された。この結果は, 非空間性の色という刺激特徴に注意を向けることによってもニューロン活動に変化が生じることを示している。

3. 多次元視覚探索課題

現実の視覚環境下で我々が何らかの認知行動

を行うときは、ボトムアップ型の注意とトップダウン型の注意の両方が働くと考えられる。しかしながら、従来の研究では、ボトムアップ性要因とトップダウン性要因がニューロン活動に及ぼす影響が区別されていなかった。例えば、一般的によく用いられる視覚探索課題では複数刺激の中で1つだけ異なる刺激を目標として探すことが要求されていたため、目標となる刺激にはボトムアップ型の注意効果とトップダウン型の空間性注意効果が同時に作用し、それらを2つを区別することは困難であった (e.g. Schall et al. 1995¹⁴; Tompson et al. 1997¹⁵)。

この問題を解決するために、我々は2つの注意過程がニューロン活動に及ぼす影響を切り分けることが可能な多次元視覚探索課題を考案した (図5)。多次元視覚探索課題における各試行は、モニターの中心に注視点 (小さなスポット状刺激) が点灯することによって開始される。サルが注視点をしばらく注視し続けると、注視点の周りに6個の刺激 (刺激アレイ) が呈示される。この刺激アレイには、色の異なる刺激が1つと形の異なる刺激が1つずつ含まれ、残りの4つは同じ色、同じ形をしている。サルは探索条件に応じて、形の異なる刺激もしくは色の異なる刺激を選択して1度のサッカード眼球運動で眼を向けることが要求される。探索条件には2種類あり、形次元探索条件の場合は形の異なる刺激に、色次元探索条件の場合は色の異なる刺激に眼を向けると正解となる。2つの探索条件で呈示される刺激アレイの種類とその出現頻度は同一に設定した。

このような課題が適切に遂行されるためには、少なくとも3種類の信号が脳内で表現されることが期待される。1) 外界からの入力信号であり、受容野内の刺激がどの特徴次元で目立つ刺激であるかという情報；2) 内的状態を示す信号であり、形か色のどちらの特徴次元で目標刺激を探索するかという情報；3) 同様に内的状態を示す信号であり、受容野刺激がサッカードを行うべき目標であるか否かという情報。最初の1つはボトムアップ性 (外的要因) の信号表

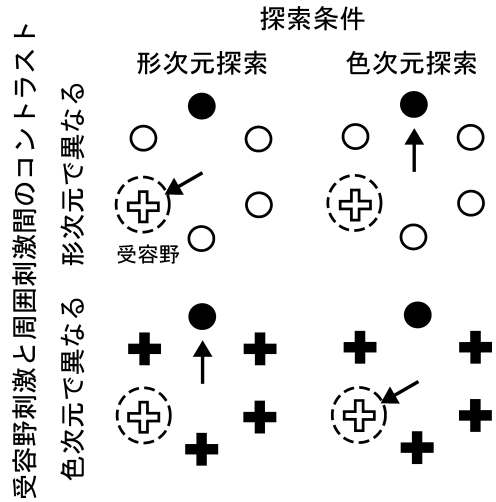


図5 多次元視覚探索課題。6個の刺激から構成される刺激アレイの中に、色の異なる刺激が1つと形の異なる刺激が1つずつ含まれる。被験者は教示された特徴次元 (形次元, または色次元) で異なる刺激を選択してサッカード眼球運動 (矢印) で眼を向けなければならない。左側は形次元探索条件, 右側は色次元探索条件を示す。上段は受容野 (破線円) に呈示された刺激が周囲刺激と形次元で異なる場合を, 下段は色次元で異なる場合を示す。

現であり、残りの2つはトップダウン性 (内的要因) の信号表現である。多次元視覚探索課題の特徴は、これらの3つの信号成分を切り分けることができることにある。もし要因 (1) による修飾作用があれば、受容野刺激と周囲刺激が形次元で異なる (図5上段)、色次元で異なる (図5下段)、同一 (図省略) の3条件間においてニューロン活動が変化すると予想される。また要因 (2) による修飾作用があれば、図5の左列 (形次元探索条件) と右列 (色次元探索条件) の2条件間においてニューロン活動が変化すると予想される。さらに要因 (3) による修飾作用があれば、図5の左上, 右下 (受容野刺激が目標となる条件) と左下, 右上 (目標とならない条件) の2条件間でニューロン活動が変化すると予想される。

なお、V4野とFEF野では探索すべき特徴次元 (要因2) を反映した活動をもつニューロ

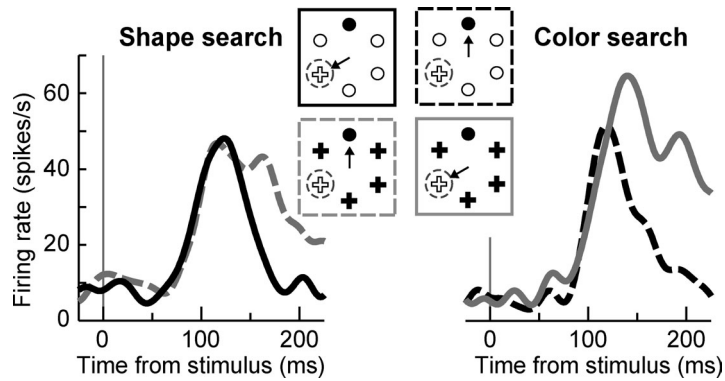


図6 多次元視覚探索課題におけるV4ニューロンの活動例。刺激の呈示時刻を基準としたスパイク発火頻度の時間変化を表す。左側は形次元探索条件、右側は色次元探索条件を示す。2種類の各線は、受容野刺激が近傍の周囲刺激と形次元で異なる場合（黒色線）、色次元で異なる場合（灰色線）を示す。また、受容野刺激が目標となる場合は実線で、目標にならない場合は破線で示す。

ンは見出せなかった。このため、以下では要因(1)と要因(3)がニューロン活動に及ぼす影響について解析した結果を述べる。

4. ニューロン活動におけるボトムアップ性信号とトップダウン性信号の表現

多次元視覚探索課題を2頭のサルに訓練させたところ、形次元探索と色次元探索条件における正答率は84.6%、85.8% (monkey1), 84.0%、87.8% (monkey2) となり2つの探索条件において有意差は見られなかった。また、形次元探索と色次元探索条件におけるサッカード潜時は363 ms、358 ms (monkey1), 275 ms、253 ms (monkey2) となった。したがって、個体間では明確な差異が生じたものの、それぞれの個体においては2つの探索条件における課題難易度が同程度であったと推察される。

図6は、多次元視覚探索課題を遂行中のサルV4野から記録された単一ニューロン活動の代表例を示す。どちらの探索条件においても受容野刺激が周囲刺激と色次元で異なる条件（灰色線）のときにもっとも強い反応を示している。したがって、このニューロンはボトムアップ性の信号を表現し、色次元で目立つ刺激を最適刺激とすることがわかる。しかしながら、色次元で目立つ刺激に対する応答を2つの探索条件間

と比較すると、受容野刺激が目標刺激（色次元探索条件、灰色実線）となるときは妨害刺激（形次元探索条件、灰色破線）となるときよりも活動強度が増大している。すなわち、このニューロンはボトムアップ性の信号を表現するだけでなく、受容野刺激が目標となるか否かといったトップダウン性信号も付加的に表現していることがわかる。

ニューロン活動に含まれるボトムアップ性信号とトップダウン性信号の相対的強度は、刺激呈示からサッカード眼球運動が生じるまでの期間において一定ではなく、時間経過とともに変化していた。そのような活動特性の時間変化が顕著であったニューロンの例を2つ示す。図7Aで示されるニューロンは視覚刺激に対して一過性の活動を呈した後、受容野刺激が色次元で目立つ条件のときは他の条件のときに比べてより強い活動を維持した。しかしながら、そのようなボトムアップ性信号は100ms程度しか持続せず、サッカード直前の期間では消失した。図7Bで示されるニューロンは、刺激呈示後100ms-160msの期間は色次元で目立つ刺激を最適刺激とするボトムアップ性の信号を表現したが、その後からサッカード開始までは受容野刺激が目標となる場合に活動が増大するトップダウン性の信号を表現した。これらの例が示すように、

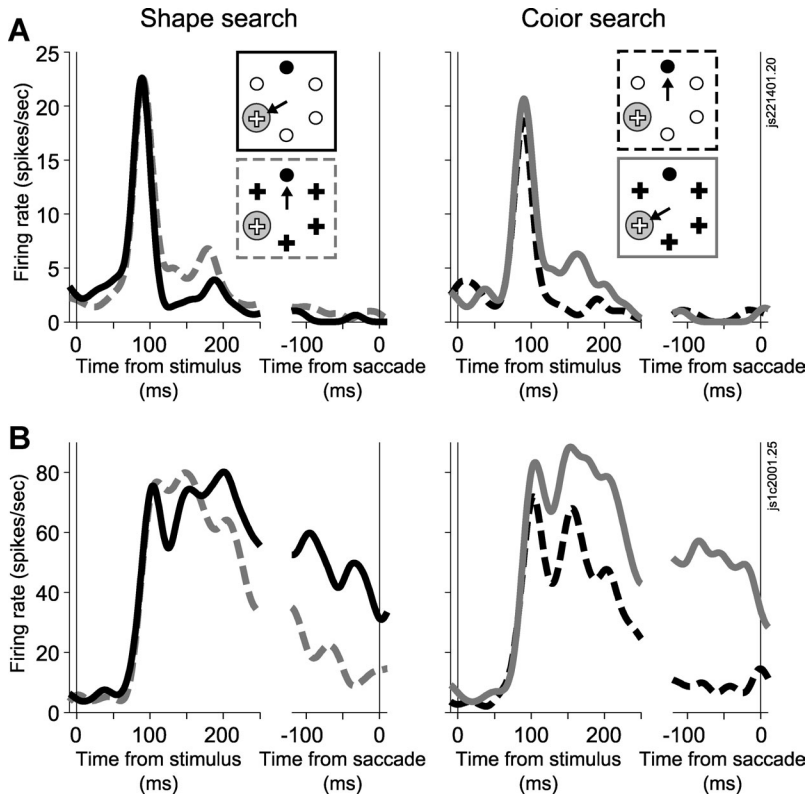


図7 ボトムアップ性信号とトップダウン性信号が時間的に変化したV4ニューロンの活動例。

ニューロン活動で伝達されるボトムアップ性の信号とトップダウン性の信号は刺激選択が行われる過程においてダイナミックに変化している可能性がある。

5. V4ニューロン集団によるボトムアップ性信号とトップダウン性信号の表現

図7で示したように、V4野のニューロン活動はボトムアップ性信号とトップダウン性信号の両方を表現するとともに、その相対的な強度は刺激選択が行われる過程でダイナミックに変化していた。このことをポピュレーションレベルで検討するため、視覚応答のあった132個のV4ニューロンのうち多次元視覚探索課題に依存した活動を示した41個のニューロンを調べた。2つの信号成分のダイナミクスが明らかになるよう、刺激呈示からサカド開始まで期間において50msの解析時間窓を時間軸に沿って20

msずつシフトさせながら以下の解析を行った。各時刻において、受容野刺激が形次元で異なる場合のニューロン活動 (R_{shape}) と色次元で異なる場合のニューロン活動 (R_{color}) の差分値 ($R_{shape} - R_{color}$) を求め (形次元で異なる刺激が色次元で異なる刺激より大きなニューロン応答を生じさせたとき正値をとる)、この差が2つの探索条件でどのように変化するかを調べた。横軸は形次元探索条件で得られた差を、縦軸は色次元探索条件で得られた差を表している。もしボトムアップ性要因が主として働き、受容野刺激がどの特徴次元で異なるかを表現するならば (形次元で異なる刺激を表現するならば右上の象限に、色次元で異なる刺激を表現するならば左下の象限に分布する)、プロット点は右上と左下の象限に分布して正の相関を示すと予想される。これに対してトップダウン性要因が主として働き、受容野刺激が目標となるとときに

V4

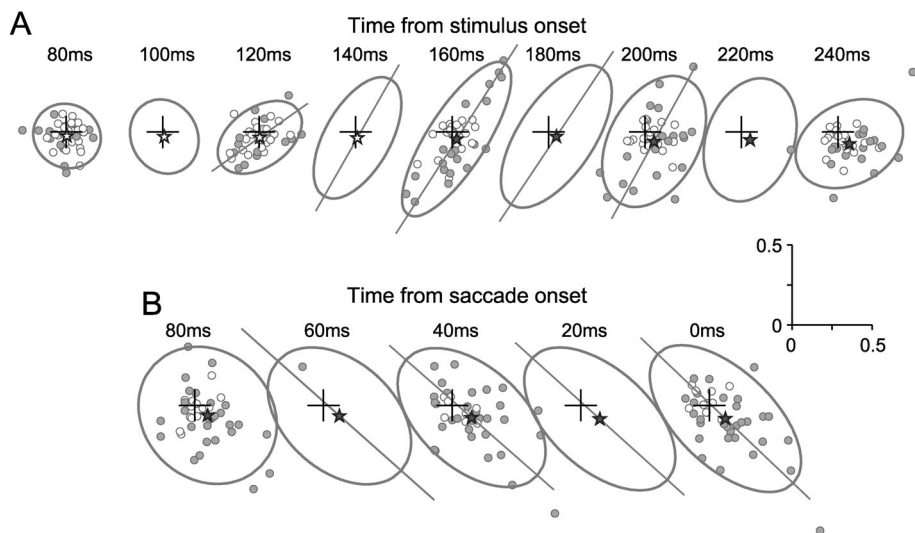


図8 V4野におけるボトムアップ性信号とトップダウン性信号の時間ダイナミクス。

ニューロン活動の増強が生じるならば、プロット点の分布は右下の象限方向に偏移して負の相関を示すと予想される。

図8Aは刺激呈示後80msから240msの期間における解析結果（刺激呈示時刻でニューロン活動を揃えた）を、図8Bはサッカド開始前の80msの期間における解析結果（サッカド開始時刻でニューロン活動を揃えた）を示す。刺激呈示直後では何の情報も表現されていないが（80ms）、刺激呈示後120msあたりから正の相関が生じ始め、160msでピークを迎え、その後は徐々に正の相関が減弱していく。これに対しサッカド直前の期間では、サッカド開始前80msあたりから分布に負の相関が生じ、サッカド開始時にその相関が最大となった。すなわち、視覚刺激が呈示されてからサッカド眼球運動が行われる期間の前半過程（図8A）では受容野刺激が近傍の刺激とどの特徴次元で異なるかに依存したボトムアップ性信号を優位に表現し、後半過程（図8B）では受容野刺激が目標刺激となるか否かに依存したトップダウン性信号を優位に表現していた。

6. ボトムアップ信号とトップダウン信号の統合と目標情報の生起過程

視覚探索の前半期間における個々のV4ニューロンでは“受容野刺激はどの特徴次元で目立つか”といったボトムアップ性の感覚情報が優位な信号として表現されており、“受容野刺激が目標であるか否か”といったトップダウン性の目標情報は劣位な信号として表現されていた（図6）。しかしながら、ニューロン集団全体で平均された活動強度を考えるとこのような性質は保持されない。形次元で目立つ刺激を最適刺激とするニューロンと色次元で目立つ刺激を最適刺激とするニューロンの活動は互いに鏡像の関係にあるため、両者の和をとるとそれぞれの活動増加分が打ち消される。これに対し、目標刺激に対する活動増強はニューロン活動の和をとったあとでも残存する。このことは、図8で行った解析結果において確認される。視覚刺激呈示後160ms–200msの期間においては個々のV4ニューロンがボトムアップ性の信号を強く表現している（正の分布相関）にもかかわらず、分布の重心点が座標中心から右下の象限方向に統計的に有意に偏移していることから（黒塗り

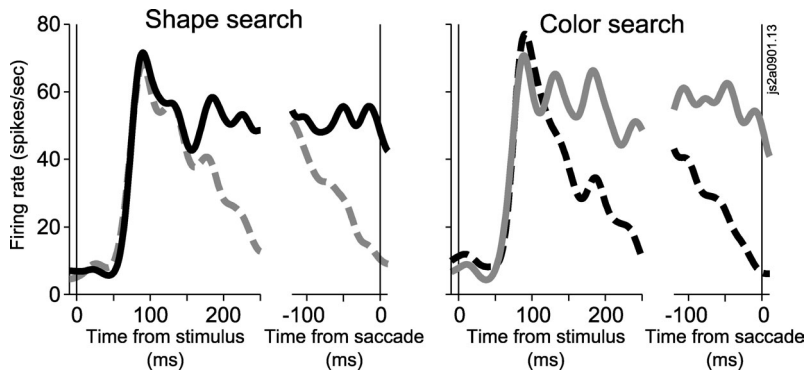


図9 多次元視覚探索課題における FEF ニューロンの活動例。

の★印), ニューロン集団全体で平均された活動は探索条件に関係なく受容野刺激が目標となる時に活動を増強させていることがわかる. このように視覚探索の前半過程では個々の V4 ニューロンはボトムアップ性信号を主として表現するが, ニューロン集団全体の平均活動はトップダウン性の信号を主として表現する. この結果は, ニューロン活動を積算するプーリング過程が感覚情報から目標情報への変換に重要な役割を果たしている可能性を想起させる.

視覚探索の前半期間で観察された目標刺激に対するニューロン活動の増大は, どのようなメカニズムによって生成されているのだろうか? 図6で示したニューロンは, 色次元で目立つ刺激が目標となる場合(灰色実線)は, 目標にならない場合(灰色破線)に比べてニューロン活動を増大させていた. しかしながら, 形次元で目立つ刺激が目標刺激となる場合(黒色実線)は, 目標にならない場合(黒色破線)と比べて顕著な差異が見られない. すなわち, 目標刺激に対するニューロン活動の増強は特定のボトムアップ性信号(“受容野刺激が色次元で異なる”)と特定のトップダウン信号(“色次元探索”)が組み合わさった場合にのみ生じており, 両信号の状態依存的な相互作用によって目標情報が生起されていることを示唆する. したがって, 受容野刺激が目標となるときに生じる活動増強は, 目標刺激に向けられた空間性注意やサッカードの準備的活動によって説明すること

はできない. このようなボトムアップ性信号とトップダウン性信号の状態依存的な相互作用は, 解析した V4 ニューロンの多くで観察された.

7. 前頭眼野ニューロンによる信号表現

前頭眼野 (FEF) は, 視覚及び運動関連活動を示す視覚-運動領野 (visual-motor area) であり, 随意性眼球運動であるサッカードやスームパシュートの発現を制御する皮質領野の一つと考えられている. 視覚探索における視覚領野と視覚運動領野の役割の違いを明らかにするため, 多次元視覚探索課題を遂行しているサル of FEF 野からニューロン活動を記録した. 個々の FEF ニューロンはステレオタイプな活動特性を示し, 受容野刺激が目標となる場合に活動を増大させた (図9). V4 野のニューロン集団に行った解析 (図8) と同一の解析を FEF 野で記録された 26 個のニューロンに活動特性の時間変化を調べた (図10). その結果, V4 ニューロンで観察された前半期間における顕著なボトムアップ性の信号表現が FEF 野では見られなかった. また, 後半期間で生じた目標刺激の位置に関するトップダウン性の信号は, V4 野に比べて FEF 野の方が強く表現されていた. FEF 野では, 視覚情報を反映したボトムアップ型の信号が優位になることはなく, 目標刺激の位置を反映したトップダウン型の信号が視覚探索の全期間を通して優位であった. また, 目標刺激に対するニューロン活動の増大は, 受容野刺激が周

FEF

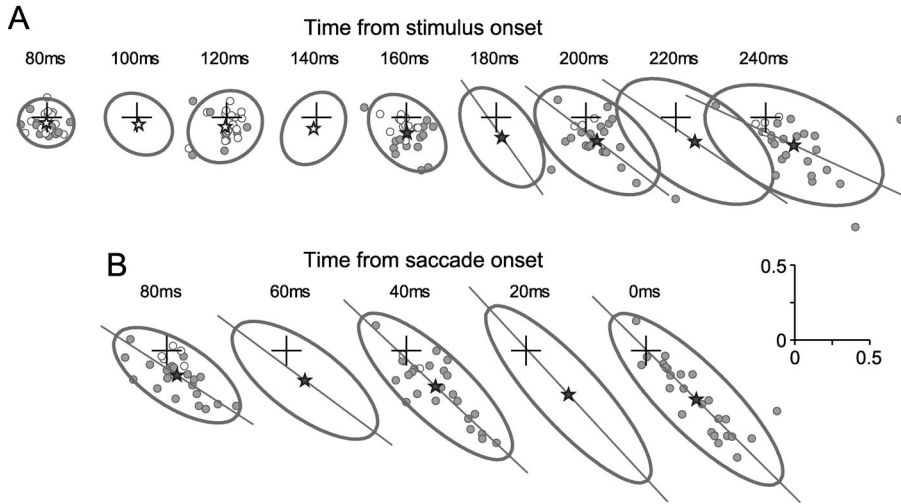


図 10 FEF 野におけるトップダウン性信号の時間ダイナミクス.

困刺激とどの特徴次元で異なるかに依存せず 2 つの探索条件で同様に生じた。

8. ボトムアップ性信号からトップダウン性信号への変換過程と階層的処理

視覚探索の前半期間において、目標刺激に対する V4 ニューロンの活動増強はボトムアップ性信号とトップダウン性信号の状況依存的な相互作用で生じていた。このことは V4 野（もしくは、V4 野より前段階の領野）が、目標情報の生起に重要や役割を果たしていることを示唆する。しかしながら、個々の V4 ニューロンにおいてはボトムアップ性信号が優位であるため、V4 野においてトップダウン性の目標情報が表現されることはない。目標情報が表出されるためには、個々の V4 ニューロンの活動をプーリングするような過程が必要であり、FEF 野のような視覚運動領野はそのようなプーリングされた情報を表現する場として機能している可能性がある。FEF 野では、そのような視覚連合野からのプーリングされた信号に対して winner-take-all のような処理が働くことによって、視野内で最大の活動を与える刺激を目標刺激として選択している可能性が考えられる。このような可能

性は FEF ニューロンが色や形などの刺激特徴に選択性を示さない事実からも支持される。FEF 野で増強された目標情報は V4 野を含む視覚連合野にフィードバックされ、これが視覚探索の後半期間で優位となったトップダウン性信号を生じさせている可能性がある (Moore & Armstrong, 2003¹⁶⁾).

このように V4 野と FEF 野では処理される情報が明確に分担されており、異なる領野間における階層的処理が視覚探索において有効に機能していると考えられる。また、V4 野は視覚探索の期間中に伝達する信号をボトムアップ性依存からトップダウン性依存へとダイナミックに変化させることから、適切なタイミングに適切な情報を表現することが可能な視野地図として機能している可能性がある。

文 献

- 1) A. L. Yarbus: Eye movements and vision. Plenum, New York, 1967.
- 2) H. E. Egeth and S. Yantis: Visual attention: control, representation, and time course. *Annual Review of Psychology*, **48**, 269-297, 1997.

- 3) J. Duncan and G. W. Humphreys: Visual search and stimulus similarity. *Psychological Review*, **96**, 433–458, 1989.
- 4) H. C. Nothdurft: The role of features in preattentive vision: comparison of orientation, motion and color cues. *Vision Research*, **33**, 1937–1958, 1993.
- 5) A. M. Treisman and G. Gelade: A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, **12**, 97–136, 1980.
- 6) T. Ogawa and H. Komatsu: Target selection in area V4 during a multidimensional visual search task. *The Journal of Neuroscience*, **24**, 6371–6382, 2004.
- 7) T. Ogawa and H. Komatsu: Neuronal dynamics of bottom-up and top-down processes in area V4 of macaque monkeys performing a visual search. *Experimental Brain Research*, **173**, 1–13, 2006.
- 8) J. J. Knierim and D. C. van Essen: Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, **67**, 961–980, 1992.
- 9) K. Tanaka, K. Hikosaka, H. Saito, M. Yukie, Y. Fukuda 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.
- 10) S. J. Schein and R. Desimone: Spectral properties of V4 neurons in the macaque. *The Journal of Neuroscience*, **10**, 3369–3389, 1990.
- 11) H. C. Nothdurft, J. L. Gallant and D. C. Van Essen: Response modulation by texture surround in primate area V1: correlates of “popout” under anesthesia. *Visual Neuroscience*, **16**, 15–34, 1999.
- 12) M. C. Bushnell, M. E. Goldberg and D. L. Robinson: Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. I. Modulation in posterior parietal cortex related to selective visual attention. *Journal of Neurophysiology*, **46**, 755–772, 1981.
- 13) B. C. Motter: Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4. *The Journal of Neuroscience*, **14**, 2178–2189, 1994.
- 14) J. D. Schall, D. P. Hanes, K. G. K. G. Thompson and D. J. King: Saccade target selection in frontal eye field of macaque. I. Visual and premovement activation. *The Journal of Neuroscience*, **15**, 605–6918, 1995.
- 15) K. G. Thompson, D. P. Hanes, N. P. Bichot and J. D. Schall: Perceptual and motor processing stages identified in the activity of macaque frontal eye field neurons during visual search. *Journal of Neurophysiology*, **76**, 4040–4055, 1996.
- 16) T. Moore and K. M. Armstrong: Selective gating of visual signals by micro-stimulation of frontal cortex. *Nature*, **421**, 370–373, 2003.