

特集：視覚認知のメカニズムとその障害

視覚的イメージのニューロン機構

酒 井 邦 嘉

神 經 研 究 の 進 歩

第 39 卷 第 4 号 別刷

1995年 8 月 10 日 発行

医学書院

視覚的イメージのニューロン機構*

酒 井 邦 嘉**

はじめに

視覚的な経験は、視覚的イメージ (visual imagery) の機能によって心の中で再現することができる。心理学では、視覚的イメージのことを、「刺激の対象が存在しないにもかかわらず生じる擬似視覚的な経験」として定義する。「擬似視覚的な経験」とは、実際にもものを見ているときに近い経験のことであるが、広い意味では残像や幻覚なども含まれる。認知科学では、記憶や想像に基づいた視覚的イメージを対象とすることが多く、これを心的イメージ (mental imagery) と呼んでいる。客観的な推論や測定法に基礎を置く自然科学において、心的イメージや意識といった必然的に主観を伴う現象の研究は、確かに方法論上の困難を伴っている。

心的イメージに関する実験的研究は、1960年代の後半から認知心理学の中心テーマの一つとなり、反応時間 (reaction time: 刺激の提示から被験者が反応するまでの時間) が内的な情報処理過程を反映するという切り口で進展した。その際に焦点となったのは、「心の目で見ると」という経験を生じさせる内的な表現 (表象) とはどのような性質のものであるか、という根本的な問題であった。Kosslyn¹⁾ が、視覚的イメージの少なくとも一部分は、描写的な空間表現 (depictive representation) であると主張する一方、Pylyshyn²⁾ が、視覚的イメージはすべて命題的な関係表現 (propositional representation) であると主張して、イメージ論争 (imagery debate) が起こり、今なお論議を呼んでいる^{3,4)}。

視覚的イメージと脳機能の対応をヒトで調べる研究は、主に次の二つの方向がある。第一は臨床神経心理学 (clinical neuropsychology) によるアプローチであるが、脳損傷の患者に対して知覚機能とイメージの生

成機能を詳細に調べる方法である。第二は、PET (positron emission tomography, ポジトロン断層撮影法) や fMRI (functional magnetic resonance imaging: 機能的磁気共鳴映像法) などの脳機能の画像化の手法により、正常な被験者に対しイメージ課題遂行時の脳活動を計測する方法である。Kosslyn ら⁵⁾ は、PET を用いて、視覚的イメージによって1次視覚野 (V1) が活動することを報告し、自らの説を裏付ける強力な証拠とした。しかし、Roland ら⁶⁾ は、類似のイメージ課題で1次視覚野およびその近傍の活動が観測できなかったと主張して、新たな論争が生ずることになった。本稿では、まず視覚および視覚的イメージの認知記憶システムを明らかにしたうえで、こうした認知神経科学 (cognitive neuroscience) における最近の動向を概説し、視覚的イメージのニューロン機構について考察する。

1. 認知記憶システム

感覚を通して取り込まれた情報は、過去に蓄えられた情報と照合されて、それが何であるかという認知が生ずる。感覚と認知の過程を合わせて知覚 (perception) と呼ぶが、その最終段階として、知識を蓄えたり参照したりする認知記憶 (cognitive memory) がある。認知記憶は、物体や出来事、そしてそれらの間の関係を分析し、かつ貯蔵することにより、外界のモデルを形成する働きがある。この働きを行う脳のシステムを、認知記憶システムと呼ぶ^{7,8)}。認知記憶システムを解析するには、情報がどのように変換されていくのか、という情報処理の観点から考えてみるのが重要である。図1Aに、認知記憶システムにおける情報の流れを示した。筆者によるこのモデル⁹⁻¹¹⁾は、物体視における認知記憶システムの構造と機能¹²⁻¹⁴⁾に、その基礎をおいている (図1B)。

1995年1月19日受稿

* Neuronal organization of visual imagery.

** 東京大学医学部第一生理学教室 (〒113 東京都文京区本郷7-3-1) Kuniyoshi SAKAI: Department of Physiology, School of Medicine, University of Tokyo, 7-3-1 Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan.
Present Address: MGH-NMR Center, Massachusetts General Hospital and Harvard Medical School, Bldg. 149, 13th Street, Charlestown, MA 02129, USA.

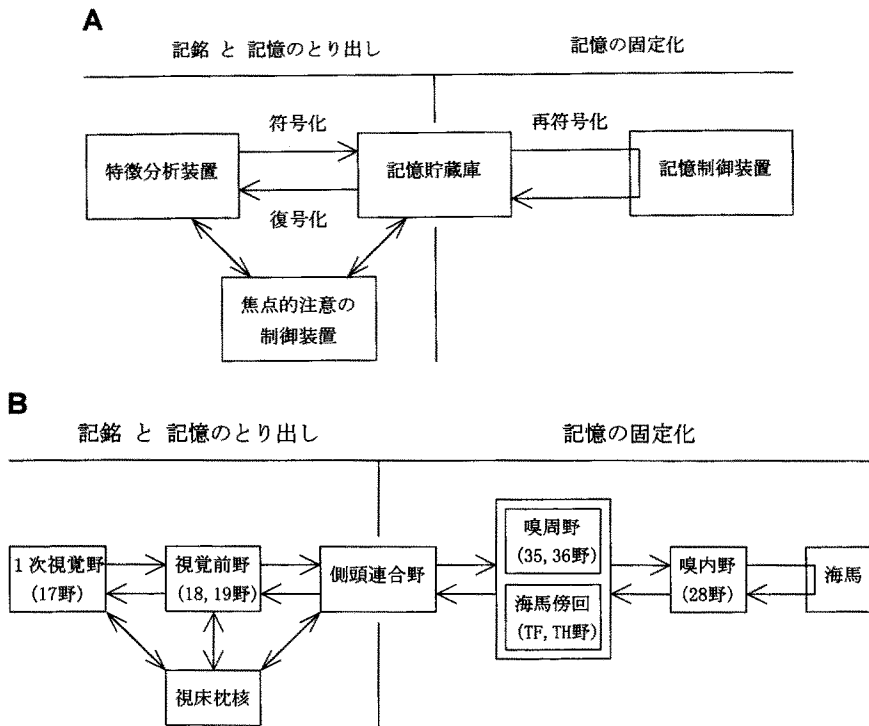


図1 A: 認知記憶システムにおける情報処理⁹⁻¹¹⁾。B: 物体視における認知記憶システム¹²⁻¹⁴⁾。17, 18, 19, 28, 35, 36野は Brodmann による領野番号。TF, TH野は von Economo による領野記号。Bで情報の流れを示す矢印はAに示した情報処理と対応している。

感覚器官を通して得られた外界からの入力情報の特徴は、特徴分析装置 (feature analyzer) によって分析される。非常に多くの種類の複雑な入力情報を分析するためには、まずその情報を要素に分割することが必要である。われわれの脳は、たいへん優れた機能分化のシステムを持っており、異なる感覚情報が、大脳皮質上のそれぞれの部分で並列的に処理される。脳の感覚野は、ある特定の刺激要素に対してのみ選択的に反応するようなニューロン群から構成されており、入力情報の持つさまざまな特徴が分析されるのである。これらのニューロン群の出力情報は、さらに別のニューロン群へと中継されて、個々の特徴を統合する作業が進行する。こうしたニューロン群の集合が、特徴分析装置の実体である。

われわれは、言葉という符号の体系を用いることによって、ものごとの名前や状態を表現することができる。同様に脳の中でも、外界の情報はニューロン群の活動が体系化された状態として表現されており、この情報の変換のことを符号化 (encoding) と呼ぶ。心理学で記銘 (memory acquisition) と呼ばれる過程は、情報処理の観点からみると、この符号化に対応する。

ニューロン群においては、ニューロンが互いに機能的な結合を持って神経回路網を構成している。符号化の実体は、外界の情報から神経回路網の活動状態への、変換の規則である。

図1 Bに示したように、大脳の視覚記憶システムにおける特徴分析装置は、1次視覚野と視覚前野である。視覚に関係する大脳皮質は、マカカ属のサル (ニホンザルやアカゲザル) の場合で、32の領域に分けられている¹⁵⁾。これは、解剖学・生理学・行動学の知見を総合して定められたものであり、研究が進むほど細分化される傾向にある。重要な点は、これらの各視覚領域が階層構造を成していることであり、階層が上位になるほど、符号化による特徴分析の処理が進む。受容野 (一つのニューロンの反応に対して影響を与え得る視野上の領域) の大きさは、高次の視覚野へ進むにつれて拡大する傾向がある。また、視覚前野では、1次視覚野よりも複雑な視覚刺激に対して反応選択性を示すニューロン群があり、色や運動方向といった要素的な特徴をコードするものだけでなく、手や顔といった包括的な特徴を最適刺激とするニューロン群が存在する。これは、下位のニューロン群による分析結果を、

上位のニューロン群が統合することによって実現される。

記憶内容を長期間にわたって保持するときに、専用の記憶貯蔵庫 (memory storehouse) があると都合がよい。視覚情報を視覚前野から直接受け取るのは、側頭連合野と頭頂連合野であり、側頭連合野の経路は物体視の処理を行い、頭頂連合野の経路は空間視の処理を行う。これらの連合野から海馬に至る段階では、視覚以外の感覚情報も共に統合されるので、視覚情報処理は連合野の段階で一区切りつく。したがって、記憶貯蔵庫の実体は、大脳連合野であると考えられる¹⁶⁾。

視覚においては、視野の特定の場所に焦点的注意 (focal attention) を働かせることによって、必要な特徴のみを選択して詳細に分析することができる。これは、注意が払われていない対象に反応するニューロン群の活動を選択的に減少させるような、ゲート作用の機構があるためと考えられる。Motter¹⁷⁾ は、V1野→V2野→V4野という視覚情報の流れにおける選択的注意の影響を比較検討した。複数の刺激を受容野の内外に同時に提示する条件下では、受容野内に同じ刺激が存在しても、注意が受容野の内にある場合と外にある場合とでニューロンの反応に差が観察された。この効果はすでに1次視覚野の段階で現れており、特徴分析装置が焦点的注意の制御装置と相互作用することを意味している (図1A)。焦点的注意の制御装置の候補として、とくに霊長類で発達している視床枕核 (pulvinar) があげられる。視床枕核には、視野の位置関係が再現されており、1次視覚野・視覚前野・側頭連合野と相互の線維結合がある¹⁸⁾ (図1B)。視覚記憶システムの神経回路網モデルに、視床枕核の機能を取り入れたものが最近発表されている¹⁹⁾。以上の知見をまとめると、知覚は、符号化と焦点的注意の機構の相互作用によって成立すると考えられる。

記憶貯蔵庫の情報はそのままの状態ではすぐに消滅してしまう。必要な情報を長期的に保存するための、記憶の固定化 (memory consolidation) の機構がなくてはならない。この機構のことを記憶制御装置 (memory controller) と呼ぶ。神経科学における知見を総合すると、海馬およびその周辺皮質が記憶制御装置の実体である^{20,21)}。符号化された記憶情報は、長期的に保存できるように記憶制御装置によってさらに変換されて、記憶貯蔵庫に蓄えられる。この情報の変換のことを、再符号化 (recoding) と呼ぶ。記憶制御過程の本質は、記憶貯蔵庫である大脳皮質と海馬領域との間の相互作用にある。解剖学的には、嗅周野と海馬傍回は、広範な側頭葉・頭頂葉・前頭葉の各連合野との間に両

方向性の線維結合があり、嗅内野に対する主要な皮質入力となっている (図1B)。したがって、大脳皮質からの多種感覚性の情報は嗅内野に集約された後に海馬へと伝えられる。海馬で処理された情報は、再び嗅内野を介して新皮質の各領域へ送られる。固定化を経た後には、大脳新皮質の記憶貯蔵庫に情報が蓄えられるので、海馬はもはや記憶の保持に必要ではなくなるのである。

それでは、以前に記憶したことを思い出す際には、どのような情報の流れが生ずるのだろうか。心理学で想起と呼ばれるこの過程は、情報処理の観点からみると、記憶貯蔵庫からの記憶の取り出し (memory retrieval) に対応する。記憶貯蔵庫内の情報を取り出す過程には、感覚情報を処理するための特徴分析装置が再び用いられると考えられている。すなわち、記憶情報の内容を分析するために、記憶貯蔵庫から特徴分析装置への情報の流れが生ずる。言い換えると、これは蓄えられた符号を解読するための過程である。その際に生ずる記憶情報の変換のことを、復号化 (decoding) と呼ぶ。

心理学では、知覚に基づいて意識に現れる対象のことを心的表象 (mental representation) というが、心的表象は記憶の貯蔵様式と不可分の関係にある。つまり、心的イメージは、長期記憶に保持されている内容が心的表象として取り出される状態に対応する。視覚の認知記憶システムにおいては、視覚的イメージの生成にも、物体の再認のときと同じ特徴分析装置や記憶貯蔵庫が機能しており、復号化と焦点的注意の機構の相互作用が重要であると考えられている^{10,11)}。

II. 視覚的イメージと視覚失認

視覚的イメージが、記憶や想像に基づいて焦点的注意を働かせる必要のある現象であることを理解するために、図2Aに掲げた視覚的イメージのテストを試していただきたい。図2Bは、図2Aの形に関するテストのコントロールである²²⁾。これらの問題は、臨床的に視覚的イメージの形成能力を検査する際にも用いられている。どの問題も比較を要求しているので、すでに獲得されている知識に対し、必要な一部分の特徴を意識的に参照する必要がある。このように、われわれは過去の記憶を取り出して、かなり正確にその視覚的イメージや聴覚的イメージを思い浮かべることができる。人によっては、将棋の昔の棋譜を頭の中の盤面上に再現したり、Beethovenの弦楽四重奏曲を最初から最後まで頭の中で鳴らしたりできるかもしれない。

感覚の種類のことをモダリティ (modality) と呼ぶ

A

色： ほうれん草とレタスは、どちらが濃い緑か。
 形： ラクダ、ゾウ、キリンのうちで、頭部の輪郭が似ているのはどの二つか。
 大きさ： グレープフルーツとオレンジは、どちらが大きいか。
 位置： 富士山から見て、諏訪湖はどの方角にあるか。

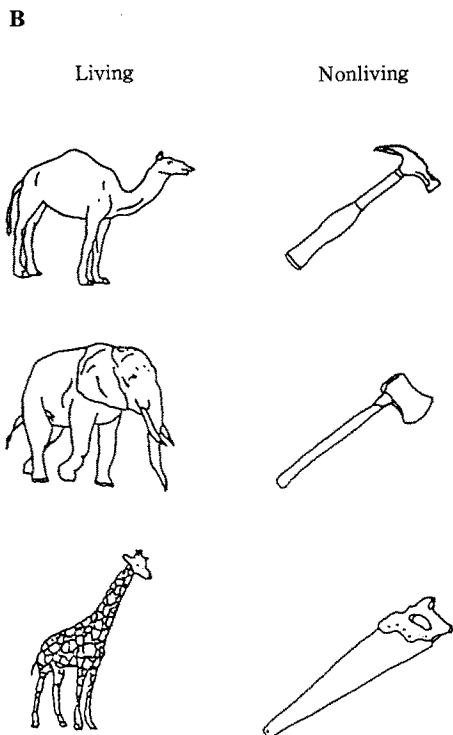


図2 A：視覚的イメージのテスト(その1)。頭の中にイメージを描くだけで答えていただきたい。B：形の視覚的イメージに対する対照課題²²⁾。生物と非生物それぞれ3枚の絵のうちどの2枚の視覚的な外形が似ているかを答える。

が、それぞれのモダリティにおいては、感覚刺激に特異的な受容体を介して、入力情報が処理される。言語もまた、文字情報や音声情報が特異的な言語体系によって処理されるので、独立したモダリティの一つとして見なすことができる。たとえば音楽を聞いている最中に、まったく別の曲の旋律を思い出すのは難しいが、本を読むのは容易である。これはモダリティの独立性を示す身近な例である。空間情報や言語情報を再生する際に、同じモダリティを用いて反応しようと

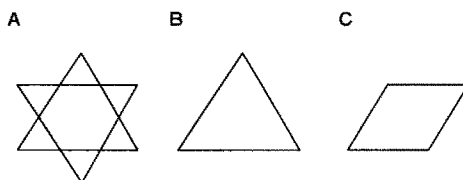


図3 視覚的イメージのテスト(その2)²⁴⁾。
 本文の説明を参照のこと。

すると干渉が生じて反応時間が長くなることを、Brooks²³⁾ が示した。これは選択的干渉 (selective interference) と呼ばれる現象で、同じモダリティ内では、注意を知覚と心的イメージのどちらに向けるかで競合が生ずるためと考えられる。また、心的イメージが知覚内容に近いものであれば、心的イメージに注意を向けることは、知覚を促進する効果を生むものと予想される。

心的イメージが記憶の取り出しに対応するのなら、心的イメージの生成は、記憶自体がどのようにして獲得されたかによって影響を受けるはずである。このことに対する証拠の1例²⁴⁾として、図3を見てみよう。最初に、Aの図形をよく眺めていただきたい。次にAの図形を手で覆って隠してから、BとCの図形を見る。この二つの図形はAの図形の一部であろうか？ 答えは、Bの図形の方がCの図形よりも速く出たことと思う。この反応時間の差が問題である。Aの図形を知覚したときに、すでにBの部分図形が認識されていたのかもしれない。しかし、Cの部分図形を最初から認識することは通常起こらない。この知覚の段階での相違が、部分図形から全体の図形の心的イメージを生成する際の処理時間に差を生み出したものと考えられる。また、Aの図形を眺める時に、これを二つの大きな三角形が重なったものと見るか、正六角形の周りに6つの小さな三角形があると見るかによって、この図形の心的イメージを後で再生するときに影響が異なるものと予想される。

両側の1次視覚野が完全に損傷を受けると、末梢の感覚器が正常であっても、視野の全体にわたって皮質盲が生ずる。視覚前野の損傷では、視野欠損がなく視力も正常であるのに物体の知覚が困難となる場合があるが、こうした障害を視覚失認 (visual agnosia) という²⁵⁾。とくに連合性失認 (associative agnosia) と呼ばれる障害は、物体の絵を模写するのに十分な知覚能力は持っているにもかかわらず、目の前の物体が何であるかわからなくなる視覚失認である。視覚失認に伴って、視覚的イメージの欠如も起こることが知られている。たとえば、色覚の異常とともに、色を思い浮

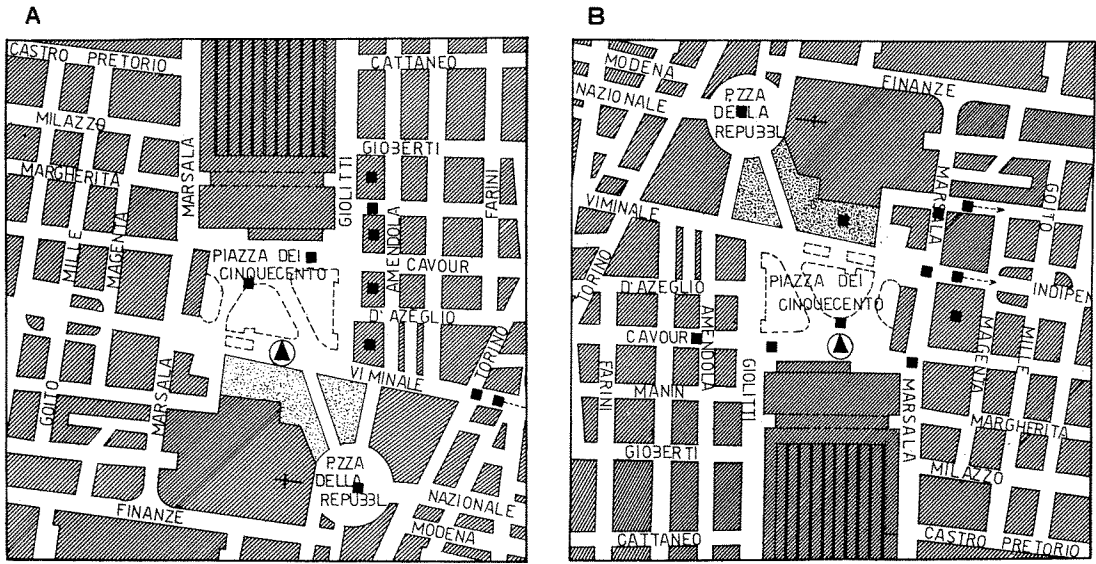


図4 空間認知における視覚的イメージの障害²⁷⁾。A：ローマのテルミニ駅（Stazione Termini；縦線を施した部分が22番線までである駅のホーム）の周辺の地図である。イタリア語で広場と通りの名前が記されている。B：Aの上下を逆さまにしたもので、丸に三角のマークが、イメージの中で指示した位置と向きを表す。黒い四角は、患者が思い出すことができた建物の実際の位置である。

かべることもできなくなるとの報告がある。Mehtaら²²⁾は、生物や顔に対して選択的に、視覚的再認および視覚的イメージの生成が障害されるという症例を報告している。Bisiach & Luzzatti²⁶⁾は、右側の頭頂葉後部の損傷による半側空間失認の症例において、視覚的イメージにも半側空間無視が生ずることを明らかにした。半側空間失認とは、物体の片側半分（損傷のある半球の逆側）を無視する異常である。水平線を2等分するように指示すると、無視側が極端に長くなってしまふ。

ところが、Guarigliaら²⁷⁾は、視覚失認を伴わずに心的イメージでのみ半側空間無視が生ずるという最初の症例を報告している。この患者は、図4に示したローマのテルミニ駅の周辺を損傷の以前から良く知っており、駅に自分が対面していると想像して広場の情景を思い浮かべてもらおうと、向って右側にある建物しか答えられない(A)。次に駅を背にするようにと指示すると、先ほどは左側にあつて無視した（今度は右側にある）建物を主に答えたのである(B)。したがって、建物がどちらの側にあろうとも、記憶情報そのものは損なわれていないことがわかる。一つ一つの物体に関する視覚的イメージのテストでは、左右の形状判断を含めて異常を示さなかったのに、複数の事物を長期記憶から取り出して視覚的イメージに再構成するときに、片側の選択的注意が障害されたものと考えられる。視

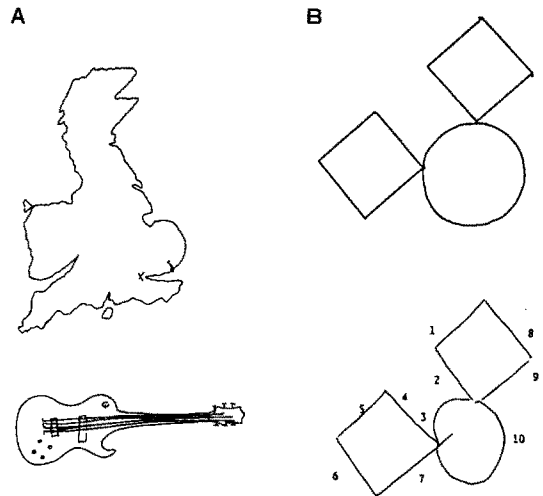


図5 正常な視覚的イメージが視覚失認をとまなう例²⁹⁾。A：この患者（C.K.）が自分の記憶を頼りに描いたイギリスの地図（×印は自分の生地）とギターの絵。B：上図をもとにC.K.が描いた模写が下図で、数字は、実際に描いた線の順番。C.K.は、この図を「丸と四角」とは見なしていないことがわかる。

覚的イメージの生成においては、各部分とそれらの位置関係が参照されて必要な部分に注意が向けられるが、この機能をつかさどる脳の領域は、前頭前野の背外側部であると考えられている。実際、この患者の損

傷部位は頭頂葉ではなく、右側の前頭葉と側頭葉前部を含む広い領域であった。

半側空間無視という特例を除けば、視覚的な再認能力は正常でありながら視覚的イメージの欠如を示す症例がすでに報告されている²⁸⁾。一般的な心的イメージの障害は、復号化の過程もしくは選択的注意の障害に基づくものと考えられる。Farah²⁸⁾によると、この症例に共通した脳の損傷部位は、左側の後頭葉から側頭葉にかけての領域である。

ごく最近になって、視覚的イメージの生成は正常であるにも関わらず、視覚的な再認能力の異常を伴うという逆の例が初めて報告された^{29,30)}。この患者は、イギリスの地図を書くように言われると正確に思い出して再現することができる(図5)。しかし、逆にイギリスの地図を見せられても、それが何であるかわからないという。図2のようなテストは正しく答えることができるので、視覚的イメージの生成や判断に関わる中枢レベルでは異常がない。しかも視力自体は正常であるので、末梢レベルでの障害でもない。したがって、符号化の過程の中間レベルにおける障害と考えられる。

物体の再認と視覚的イメージの生成におけるニューロン機構を明らかにすることは、認知記憶システムの構造の解明と不可分である。

III. 側頭連合野における視覚的イメージのニューロン機構

物体視における記憶貯蔵庫の実体が側頭連合野であるならば、側頭連合野のニューロンは、長期的に記憶された物体や図形の連想関係をコードできるのではないだろうか。この可能性を確かめるために、筆者は、対連合課題 (pair-association task) をサルに学習させて、側頭連合野のニューロンの反応性を解析した³¹⁾。この課題と同様の記憶テストが臨床的にも用いられており、たとえば一連の言葉や図形の対を提示した後、一方から他方を連想させるテストがある。側頭葉に損傷を持つ患者は、このテストに顕著な障害を示すことが知られており、連想を伴う視覚記憶は、側頭葉皮質の働きを必要とする。

図6は、サル用の対連合課題に用いた24枚の図形のセットであり、コンピュータで合成したフリーエ・ディ

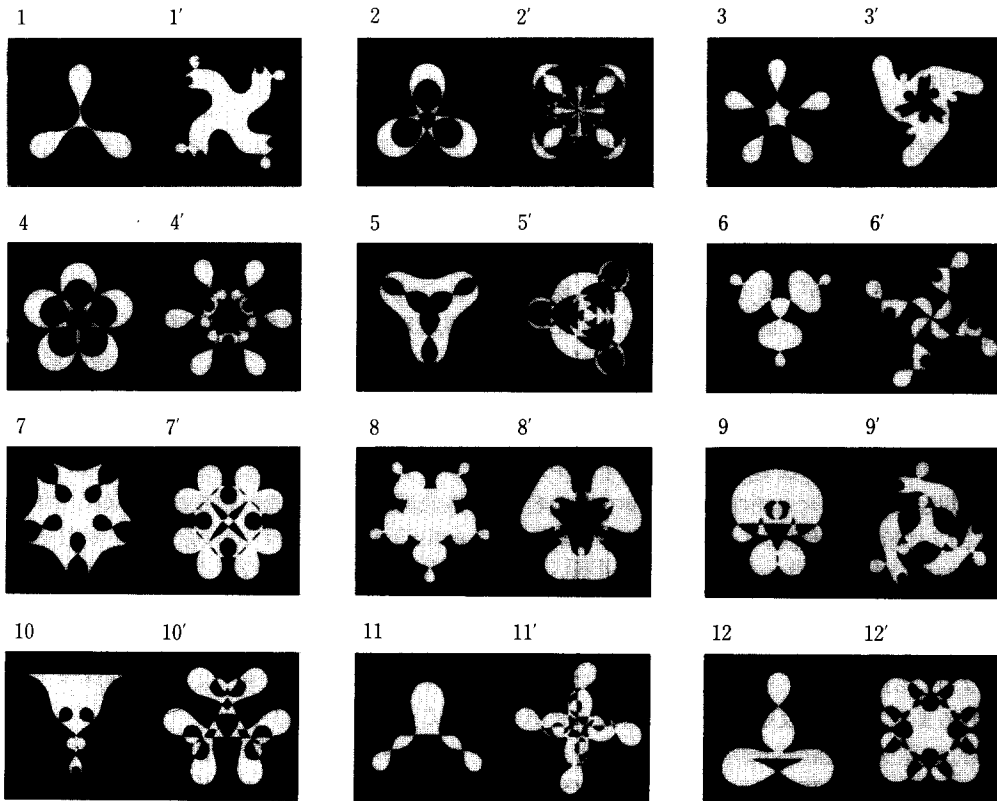


図6 12組の対連合図形、2枚一組の対連合図形において、一方だけを見せて他方を連想により選択するようサルを訓練する³¹⁾。

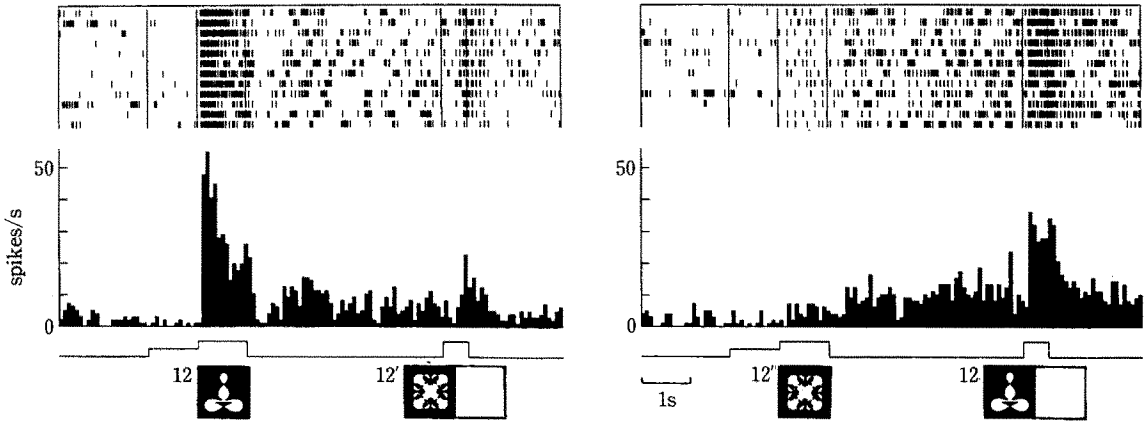


図7 対想起ニューロン³¹⁾。対想起ニューロンは、視覚刺激が提示されたときだけでなく、対連合図形を連想によって想起している際にも反応する。これは一つの側頭連合野のニューロンが示した反応である。各図の下にある階段状のトレースは、左から右へ時間の流れを表し、最初の2段目のところで手がかり刺激が提示される。平均発火頻度の時間変化をヒストグラムで示した。ヒストグラムの上にある短い縦線（それぞれ活動電位に対応する）の列は、1試行ごとのニューロンの発火を表す。

スクリプターと呼ばれるものである。日常的な物体ではなく、このような人工的な視覚刺激を用いた理由は、サルがすでに持っている連想記憶の影響をなくするためである。幾何学的に異なる図形を組合わせて12組の対連合図形 (paired associates) を準備した。対の組合わせは基本的にランダムであり、かつ固定されているので、連想関係を記憶しなければ正答を続けることはできない。各試行では、まず手がかり刺激である1枚の図形が、モニター画面の中央に1秒間提示される。サルは、この図形の対となる他方の図形を思い出して、4秒の遅延期間を待たなくてはならない。その後、2枚の選択図形が示されるが、その一方は正解で、他方は異なる対から任意に取った図形である。サルが正しい対連合図形を手で触ると、報酬のフルーツ・ジュースを飲むことができる。

その結果、対連合図形の想起と関連して、遅延期間において図形選択的な活動性を示すニューロン群が見つかり、対想起ニューロン (pair-recall neuron) と名付けた³¹⁾。図7に示した対想起ニューロンは、手がかり刺激の提示期に、12番の図形に対してもっとも強い反応を示した。逆に、先に12番の対である12'番を手がかり刺激として提示すると、この図形自体にはまったく反応しないにも関わらず、それに続く遅延期に選択図形が現れるまで、徐々に反応が増加してくることが観察される。つまり、12'番の図形から12番の図形を連想によって想起している際に、目の前に12番の図形がなくとも、このニューロンの反応を引き起こすことができるのである。この遅延期の持続性発火は、想起の

対象である図形に選択的であるという点で、視覚的イメージの生成を反映すると考えられる。したがって、視覚的イメージは、記憶の取り出しと同一のニューロン機構によって担われていることが示唆される。

IV. 視覚的イメージと特徴分析装置

それでは、視覚的イメージを生成する際にも、特徴分析装置である脳の視覚野が活動するのであろうか。Roland & Friberg³²⁾は、被験者に対し、自分の家の戸口を出て角を右や左に曲りながら歩いていく情景を想像させて、¹³³Xe注入によりγ線を検出する手法で局所脳血流量を測定した。その結果、後頭葉上部・側頭葉後部・頭頂葉後部の視覚連合野の活動が増大することが明らかになった。ただし、後頭葉に関しては、測定領域の外にあって不明である。Goldenbergら³³⁾は、物体の名称の記憶において、視覚的イメージを使うように指示を与えた場合と指示のない場合とで局所脳血流量を比較した〔彼らはSPECT (single photon emission computer tomography) の技術を用いている〕。物体の視覚的イメージによって活動の増大したのは、下側頭葉から後頭葉にかけての領域であった。さらにGoldenbergら³⁴⁾は、これらの領域の活動が運動のイメージでは増大せずに、視覚的イメージで増大することを見出している。

これらの手法はPETよりもさらに空間分解能が低いのが難点であったが、Kosslynら⁵⁾はPETを用いて、視覚的イメージにより1次視覚野および視覚前野が活性化することを明確に示した(図8)。彼らの実験

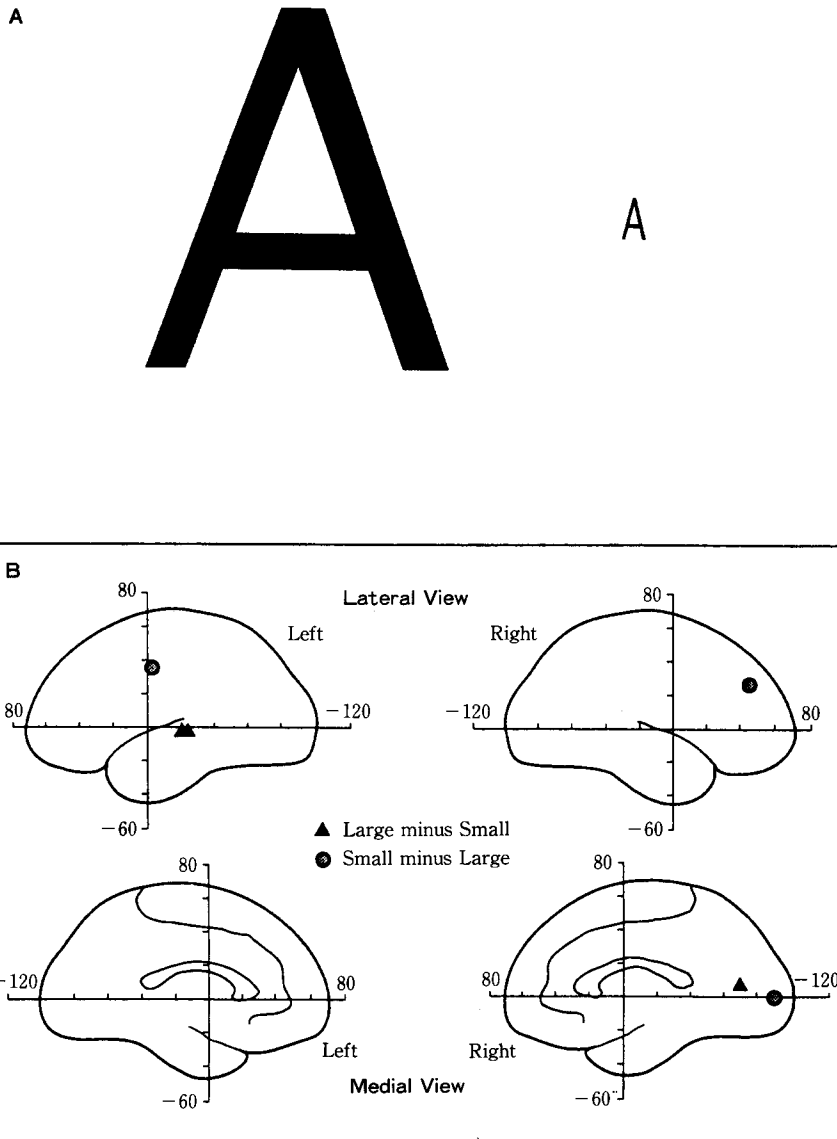


図 8 視覚的イメージによる1次視覚野の活動⁹⁾。A：視覚的イメージ課題。被験者は目を閉じて、指示されたアルファベットの大きな文字を自分の前の中心に思い浮かべながら、4秒間次の指示を待つ。その際に、できるだけ大きな文字を想像する試行と、できるだけ小さな文字を想像する試行に分けて行う。次の指示は、その文字の形状について「Yes」か「No」の判断を問うものであり（たとえば、直線だけでできているか、左右対称であるか、など）、反応時間と正答率を測定する。B：PETの結果。左右大脳半球それぞれについて、外側面を上、内側面を下に示す。▲印は、大きな文字のイメージ条件が、小さな文字のイメージ条件と比べて有意な活動上昇を示した領域であり、●印は、その逆の場合である。右半球の内側部に、1次視覚野の活動が見られ、▲の方が●よりも前部に位置していた。

では、目を閉じて小さい文字をイメージした場合は後部の1次視覚野で活動が増大し、大きい文字をイメージした場合は前部の1次視覚野で活動の増大が生じた。この結果は、網膜の中心部が後頭葉の先端付近に

投射し、網膜の周辺部が後頭葉の前部に投射するという網膜部位対応 (retinotopy) に合致する。これは視覚的表象にも網膜部位対応が存在することを示唆しており、非常に興味深い結果である。

従来のPETなどの手法では、多数の被験者の計測データを平均化しなくてはならず、脳の形態などの個人差のために、機能局在の詳しい解析が困難であった。1992年に初めて報告されたfMRIは、被験者の脳の活動状態を外から頭部に磁場をかけるだけで画像化する画期的な手法である。fMRIは、神経活動に伴う脳組織の磁化率の変化を無侵襲的に検出するので、同じ被験者に対し繰り返し計測を行って再現性を確認できる。たとえばSchneiderら³⁵⁾は、各被験者の視覚野の網膜部位対応を、fMRIによって示している。さらにエコープレナ法という技術を用いれば信号の取得時間が0.1秒以下しかかからず、ダイナミックな脳の活動変化を捕らえることが可能であり、時間分解能・空間分解能の両方においてfMRIはPETにまさっている。

Rolandら⁹⁾が、類似のイメージ課題において、1次視覚野およびその近傍の活動がPETで観測できなかったと主張している一方で、光刺激（正方形に並んだ赤い光ダイオード）の視覚的イメージを想起するように指示した際に、1次視覚野が活動するというfMRIの報告もある³⁶⁾。しかし、後者の実験では、結果の再現しない被験者が含まれていたり、視覚的イメージのモニターがまったくなされていないという問題点があって、決定的とはいえない。Kosslynらの結果とRolandらの結果に共通している点は、視覚的イメージによって、側頭葉を含む視覚前野に強い活動が見出されることであり、上で述べたわれわれの単一ニューロン記録の知見と一致する。対立している点は、視覚的イメージの生成がどれほど低次の視覚野までを必要とするかという問題であるが、これに、どれほど弱い活動まで検出できるかという観測限界の問題が絡んでいるのである。

前者の問題に対する筆者の考えは、以下の通りである¹⁰⁾。被験者がイメージ課題を遂行する際の注意のレベルが、どれほど低次の視覚野までを必要とするかを規定する。したがって、視覚野の活動は、イメージ課題のデザインや、被験者への指示の与え方、被験者の課題の解き方に依存する。図1Aに示したモデルに基づけば、視覚的イメージは、知覚表現のトップ・ダウン的活性化によって生成されるのであり、どの知覚表現が用いられるかは、焦点的注意の制御装置によって選択され、位置づけられる。つまり、トップ・ダウン的な特徴分析装置への情報の流れに対して、焦点的注意の制御装置からの信号がゲート作用を及ぼし、必要とされる視覚野の範囲をダイナミックに制御する。具体例を図9に示すが、視覚的イメージのどのような点

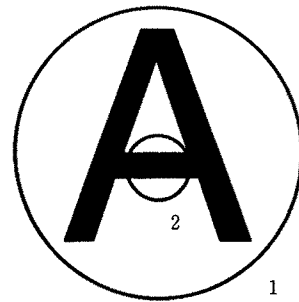


図9 焦点的注意が視覚的イメージに影響を与え得る例¹⁰⁾。異なる大きさの注意がおおよそ範囲(1と2)を示した。目を閉じて、Aの文字を思い浮かべるように言われたなら、注意の範囲は、1番に近いであろう。次に、その思い浮かべているAの横棒に焦点的注意を絞ったとすると、注意の範囲は、2番のように中心に来る。この2番の場合には、視覚的イメージの空間表現(文字Aの幾何学的構造)が用いられ、かつ注意深く分析されなくてはならない。

に注意を払うかによって、焦点的注意がおおよそ範囲の大きさ、そして位置までもが変化し得るのである。もし、図9の2番の注意の範囲が視覚的イメージ上の「受容野」を規定するなら、文字Aの横棒は、1次視覚野の一部のニューロンの最適刺激となって、活動を引き起こすであろう。したがって、被験者が局所的な特徴(物体のある一部分およびその正確な位置)を注意深く分析しているときには、視覚的イメージに空間表現が必要となって、低次の視覚野にまで焦点的注意の効果が及ぶはずである。このように、視覚的イメージにおいては、特徴分析装置と焦点的注意の制御装置の相互作用が本質的であると考えられる。

おわりに

視覚と視覚的イメージの間に橋を架ける試みとして、筆者は、残像による視覚前野の活動をfMRIで解析した。その結果、ヒトの色覚中枢(V4)と考えられている紡錘状回において、視覚パターンの残像にともなった活動の持続が生ずることを見出した³⁷⁾。この知見は、外界の刺激に直接結び付いた感覚から、われわれの感覚器官の中だけで生ずる知覚へと一歩踏み出したものである。さらに、Tootellら³⁸⁾は、視覚刺激の運動残効にともなって、ヒトの運動視中枢(MT/V5)で特異的に活動が持続することを報告している。これは、視覚前野で初めて生ずる知覚を明らかにした画期的な発見である。視覚的イメージは、脳内だけで生じ得る

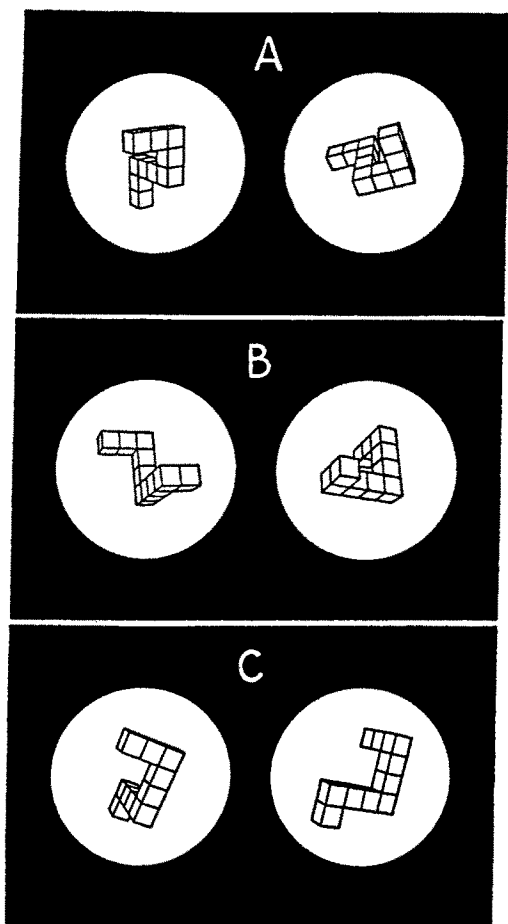


図 10 3次元物体の心的回転⁴⁰⁾。A, B, Cに示した対のそれぞれを被験者に提示して、二つが同じ物体であるか否かを判断させる。判断に要する反応時間は回転角度の差にほぼ正比例する。

ものであるから、これによって視覚から視覚的イメージへさらに一歩近づいたといえよう。

最近の fMRI の進歩に伴って、図 10 のような、認知心理学で一世を風靡したような視覚的イメージのパラダイムも、脳機能を解析する際の重要な問題として取り上げられるようになった³⁹⁾。この技術を生かすためには、脳の活動性と機能との相関関係だけでなく、その因果関係を明らかにして、大脳皮質における脳機能の特殊化 (functional specialization) を証明するような方法の確立が必要である。

文 献

1) Kosslyn SM : Image and Mind. Harvard University Press, 1980
 2) Pylyshyn ZW : The imagery debate : analogue

media versus tacit knowledge. Psychol Rev 88 : 16-45, 1981
 3) Tye M : The Imagery Debate. The MIT Press, 1991
 4) Kosslyn SM : Image and Brain : The Resolution of the Imagery Debate. The MIT Press, 1994
 5) Kosslyn SM, Alpert NM, Thompson WL, Maljkovic V, Weise SB, Chabris CF, Hamilton SE, Rauch SL, Buonanno FS : Visual mental imagery activates topographically organized visual cortex : PET investigations. J Cogn Neurosci 5 : 263-287, 1993
 6) Roland PE, Gulyás B : Visual imagery and visual representation. Trends Neurosci 17 : 281-287, 1994
 7) 酒井邦嘉 : 認知記憶と学習のニューロン機構. 岩波講座・認知科学 5—記憶と学習, 岩波書店, 1994, pp 97-156
 8) 酒井邦嘉 : 視覚情報の統合と記憶のメカニズム—認知記憶のニューロン機構—. 生物物理 34 : 179-184, 1994
 9) Sakai K, Miyashita Y : Memory and imagery in the temporal lobe. Curr Opin Neurobiol 3 : 166-170, 1993
 10) Sakai K, Miyashita Y : Visual imagery : an interaction between memory retrieval and focal attention. Trends Neurosci 17 : 287-289, 1994
 11) Sakai K, Naya Y, Miyashita Y : Neuronal tuning and associative mechanisms in form representation. Learning and Memory 1 : 83-105, 1994
 12) Gross CG : Visual functions of inferotemporal cortex. In Handbook of Sensory Physiology, vol VII/3, Central Processing of Visual Information, Part B, ed by Jung R, Springer-Verlag, 1973
 13) Mishkin M : A memory system in the monkey. Phil Trans R Soc Lond B 298 : 85-95, 1982
 14) Squire LR, Zola-Morgan S : The medial temporal lobe memory system. Science 253 : 1380-1386, 1991
 15) Van Essen DC, Anderson CH, Felleman DJ : Information processing in the primate visual system : an integrated systems perspective. Science 255 : 419-423, 1992
 16) Sakai K, Miyashita Y : The memory storehouse—Reply. Trends Neurosci 17 : 513-514, 1994
 17) Motter BC : Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. J Neurophysiol 70 : 909-919, 1993
 18) Robinson DL, Petersen SE : The pulvinar and visual salience. Trends Neurosci 15 : 127-132, 1992
 19) Olshausen BA, Anderson CH, Van Essen DC : A neurobiological model of visual attention and invariant pattern recognition based on dynamic routing of information. J Neurosci 13 : 4700-4719, 1993
 20) 酒井邦嘉, 宮下保司 : 分子-海馬-記憶, 第 I 部 : 可塑シナプスの分子機構をめぐって. 脳神経 42 : 1017-1029, 1990
 21) 酒井邦嘉, 宮下保司 : 分子-海馬-記憶, 第 II 部 : 記憶

- 制御装置としての海馬. 脳神経 43 : 111-128, 1991
- 22) Mehta Z, Newcombe F, De Haan E : Selective loss of imagery in a case of visual agnosia. *Neuropsychologia* 30 : 645-655, 1992
- 23) Brooks L : Spatial and verbal components of the act of recall. *Can J Psychol* 19 : 289-299, 1968
- 24) Reed SK : Structural descriptions and the limitations of visual images. *Memory and Cognition* 2 : 329-336, 1974
- 25) Farah MJ : *Visual Agnosia*. The MIT Press, 1990
- 26) Bisiach E, Luzzatti C : Unilateral neglect of representational space. *Cortex* 14 : 129-133, 1978
- 27) Guariglia C, Padovani A, Pantano P, Pizzamiglio L : Unilateral neglect restricted to visual imagery. *Nature* 364 : 235-237, 1993
- 28) Farah MJ, Levine DN, Calvanio R : A case study of mental imagery deficit. *Brain and Cognition* 8 : 147-164, 1988
- 29) Behrmann M, Winocur G, Moscovitch M : Dissociation between mental imagery and object recognition in a brain-damaged patient. *Nature* 359 : 636-637, 1992
- 30) Jankowiak J, Kinsbourne M, Shalev RS, Bachman DL : Preserved visual imagery and categorization in a case of associative visual agnosia. *J Cogn Neurosci* 4 : 119-131, 1992
- 31) Sakai K, Miyashita Y : Neural organization for the long-term memory of paired associates. *Nature* 354 : 152-155, 1991
- 32) Roland PE, Friberg L : Localization of cortical areas activated by thinking. *J Neurophysiol* 53 : 1219-1243, 1985
- 33) Goldenberg G, Podreka I, Steiner M, Willmes K : Patterns of regional cerebral blood flow related to memorizing of high and low imagery words—an emission computer tomography study. *Neuropsychologia* 25 : 473-485, 1987
- 34) Goldenberg G, Podreka I, Steiner M, Willmes K, Suess E, Deecke L : Regional cerebral blood flow patterns in visual imagery. *Neuropsychologia* 27 : 641-664, 1989
- 35) Schneider W, Noll DC, Cohen JD : Functional topographic mapping of the cortical ribbon in human vision with conventional MRI scanners. *Nature* 365 : 150-153, 1993
- 36) Le Bihan D, Turner R, Zeffiro TA, Cuénod CA, Jezzard P, Bonnerot V : Activation of human primary visual cortex during visual recall : a magnetic resonance imaging study. *Proc Natl Acad Sci USA* 90 : 11802-11805, 1993
- 37) Sakai K, Watanabe E, Onodera Y, Uchida I, Kato H, Yamamoto E, Koizumi H, Miyashita Y : Functional mapping of the human colour centre with echo-planar magnetic resonance imaging. *Proc Roy Soc Lond B (in press)* 1995
- 38) Tootell RBH, Reppas JB, Dale AM, Look RB, Sereno MI, Malach R, Brady TJ, Rosen BR : Visual motion aftereffect in human cortical area MT revealed by functional magnetic resonance imaging. *Nature* 375 : 139-141, 1995
- 39) Tagaris G, Kim S-G, Menon R, Strupp J, Andersen P, Ugurbil K, Georgopoulos AP : High field (4 Tesla) functional MRI of mental rotation. *Soc Neurosci Abstr* 20 : 353, 1994
- 40) Shepard RN, Metzler JM : Mental rotation of three-dimensional objects. *Science* 171 : 701-703, 1971

Abstract

Neuronal organization of visual imagery

Kuniyoshi Sakai

from

*Department of Physiology, School of Medicine, University of Tokyo,
7-3-1 Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan.*

*Present Address : MGH-NMR Center, Massachusetts General Hospital
and Harvard Medical School, Bldg. 149, 13th Street, Charlestown, MA 02129, USA.*

Our visual experience can be mentally reproduced by the function of visual imagery. Current developments of human brain mapping methods such as positron emission tomography (PET) and functional magnetic resonance imaging (fMRI) have enabled neuroscientists to search for cortical areas which are

involved in visual perception and visual imagery. I have proposed that visual imagery is implemented by the same neural mechanism that subserves memory retrieval in vision. This proposal agrees with the recent PET studies, which reported that occipitotemporal visual association areas are involved in visual imagery. The main controversial point is whether visual imagery requires topographical representation in early visual areas. I will point out that topographical representation may subserve visual imagery when the subject is attentively scrutinizing local features of objects which are stored in memory. One of the critical points in my review is the attentional influence on early visual areas during visual imagery. I further propose a model that represents visual imagery as an interaction between memory retrieval and focal attention mechanisms.

(Received : January 19, 1995)