

博士論文

視覚システムにおける選択的注意と
学習についての研究

柴田 和久

2007年3月24日

奈良先端科学技術大学院大学
情報科学研究科 情報生命科学専攻

本論文は奈良先端科学技術大学院大学情報科学研究科に
博士（理学）授与の要件として提出した博士論文である

柴田 和久

審査委員：

石井	信	教授	（主指導教員）
川人	光男	教授	（副指導教員）
松本	健一	教授	（副指導教員）
神谷	之康	准教授	（副指導教員）
山岸	典子	主任研究員	（ATR脳情報研究所）

視覚システムにおける選択的注意と

学習についての研究*

柴田 和久

内容梗概

本博士論文では，選択的注意と学習という2つのテーマについて議論する．

選択的注意は，膨大な視覚入力の一部を選択することによって，限られた計算資源のもとで脳が外界からの膨大な感覚入力に効率的に対処するための機能であると考えられている．過去，脳活動イメージング手法によってその機能局在が明らかにされてきた一方，動特性についての研究は立ち遅れている．一つ目の研究では，脳皮質活動を高時間解像度，高空間解像度で推定することを可能にする手法を用いて，視覚選択的注意のダイナミクスについて調べた．その結果，空間に注意を向ける場合と，特徴に注意を向ける場合とで，選択的注意が視覚皮質の活動に与える影響の時間特性が異なることが示唆された．

過去の心理学では，成績フィードバックがヒトの学習にどのような影響を与えるかが調べられてきた．しかし，神経系が成績フィードバックを学習にどのように利用しているのかはほとんど分かっていない．二つ目の研究では，視覚システムの変化によって起こる学習を偽の成績フィードバックによって操作するパラダイムを用いて，心理物理実験とシミュレーション実験を行った．その結果，学習の進みが学習者の成績向上の期待と成績フィードバックの両方の組み合わせによって決まることが示唆された．

キーワード：

視覚，選択的注意，fMRI，MEG，知覚学習，ベイズ統計

*奈良先端科学技術大学院大学情報科学研究科情報生命科学専攻学位論文，NAIST-IS-DD0561017，2008年3月24日．

A study about selective attention and learning in the human visual system *

Kazuhisa Shibata

Abstract

In this dissertation, I discuss two topics: neural mechanism of selective attention and learning in the human visual system.

Selective attention is a critical function to select relevant information from cluttered visual environment under the limited neural resource. Previous neuroimaging studies have localized the neural basis of selective attention. However, its dynamics has been unknown. In the first study, I examined the effects of selective attention in the visual cortex using hierarchical Bayesian method which allows us to estimate cortical currents in the order of milliseconds and millimeters. Results suggest that the temporal characteristics were different between spatial attention and feature attention.

How a performance feedback affects human perceptual states and learning have been studied in psychology. However, its neural mechanism remains unknown. In this second study, I examined how the neural system utilizes the performance feedback to control the learning rate during the visual discrimination task. I conducted psychophysical experiments and computational simulations using the performance feedback manipulation paradigm during visual discrimination learning. Results suggest that the learning rate of the visual system is determined by the optimal combination between the prediction of the improvement and the performance feedback.

Keywords:

Vision, Selective attention, fMRI, MEG, Perceptual learning, Bayesian statistics

. *Doctoral Dissertation, Department of Bioinformatics and genimics, Graduate School of Information Science, Nara Institute of Science and Technology, NAIST-IS-DD0561017, March 24, 2008.

目次

はじめに	1
第 1 章 脳の仕組みと視覚情報処理	2
1-1 脳の組成	2
1-1-1 脳の基本構造	2
1-1-2 ニューロンとシナプス	3
1-1-3 ニューロン発火の仕組み	4
1-1-4 脳の機能局在と階層性	5
1-2 視覚の仕組み	5
1-2-1 網膜から初期視覚野	5
1-2-2 初期視覚野	7
1-2-3 高次視覚野	8
1-3 視覚入力だけからでは視知覚は決まらない	9
第 2 章 視覚特徴選択的注意の神経機構	10
2-1 視覚選択的注意とは	10
2-2 視覚選択的注意の神経機構	10
2-2-1 選択的注意の制御に関わる脳部位	11
2-2-2 注意による視覚情報選択に関わる脳部位	11
2-2-3 選択的注意による刺激前の視覚野活動変化	13
2-3 これまでの研究の問題点と本研究の目的	14
2-4 方法	15
2-4-1 被験者	15
2-4-2 視覚刺激	16
2-4-3 選択的注意 MEG 実験	16
2-4-4 選択的注意 fMRI 実験	18
2-4-5 視覚野同定 fMRI 実験	18
2-4-6 fMRI データの解析方法	19
2-4-7 階層ベイズ法を用いた皮質電流源推定	19
2-5 結果	23

2-5-1	課題成績	23
2-5-2	fMRI による課題関連領域の同定	23
2-5-3	MEG 信号の各チャンネル解析	25
2-5-4	キューおよび刺激期間における推定電流の空間パターン	26
2-5-5	関心領域の同定	26
2-5-6	関心領域内の推定電流強度比較	29
2-5-7	キュー期間の特徴選択性領域における推定電流の時間特性に対する特徴注意の効果	32
2-6	考察	33
2-7	本研究の意義と今後の展望	39
第 3 章	知覚学習における成績フィードバックの役割	41
3-1	外部フィードバックは学習にどう作用するか	41
3-1-1	フィードバック研究の歴史的な流れ	42
3-1-2	ポジティブフィードバックとネガティブフィードバック	43
3-1-3	フィードバックの効果を定める 3 つの要因	44
3-1-4	過去研究における課題	45
3-2	知覚学習とは	45
3-2-1	知覚学習の神経機構	46
3-2-2	知覚学習の計算モデル	47
3-2-3	知覚学習はいつ進むか	48
3-2-4	知覚学習におけるフィードバックの役割	51
3-2-5	知覚学習とフィードバックの関係についての計算モデル	52
3-3	本研究の目的と仮説	52
3-4	心理物理実験	54
3-4-1	視覚刺激	54
3-4-2	実験手順	54
3-4-3	被験者	56

3-4-4	解析	56
3-4-5	結果	58
3-5	計算モデリング	61
3-5-1	Hyper BF ネットワークによる視覚システムのモデル	62
3-5-2	カルマンフィルタによる成績評価システムのモデル	63
3-5-3	意思決定システムのモデル	64
3-5-4	モデルパラメタの決定	64
3-5-5	結果	65
3-6	考察	67
3-7	本研究の意義と今後の展望	70
謝辞		73
Notes		77
Note 1	シナプス間の信号伝達	77
Note 2	スパイク電位の発生機構	78
Note 3	情報のキャリア	79
Note 4	シャルル・ボネ・シンドローム	79
Note 5	海馬損傷による短期記憶の阻害	79
Note 6	網膜上の錐体細胞と棍体細胞の分布	80
Note 7	網膜神経回路網における予測符号化	81
Note 8	外側膝状体の情報処理	81
Note 9	マグノ系とパルボ系の役割	82
Note 10	初期視覚野における外界の効率的な符号化	82
Note 11	2つの視覚経路の役割	83
Note 12	高次視覚野から低次視覚野へのフィードバック	83
Note 13	機能的磁気共鳴画像法	84
Note 14	ニューロン活動と視知覚の関係	86
Note 15	ベイズ的知覚観	86
Note 16	選択的注意の定義	87
Note 17	半側無視の症例	88

Note 18	脳波	89
Note 19	事象関連電位と自発脳波	89
Note 20	頭蓋磁気刺激	90
Note 21	脳磁図	90
Note 22	フィッシャー情報量	91
Note 23	皮質ニューロンの UP/DOWN 状態	92
Note 24	100 Hue test	92
Note 25	CIE 座標	93
Note 26	視野角	93
Note 27	視覚刺激は何で作るか	93
Note 28	Statistical Parametric Mapping	94
Note 29	統計的検定	94
Note 30	Talairach 座標	95
Note 31	細胞構築学地図	95
Note 32	有意水準の補正	95
Note 33	発火率か同期性か	96
Note 34	行動主義と認知主義	96
Note 35	メタ分析	97
Note 36	副尺課題	97
Note 37	コントラスト	98
Note 38	正答率は知覚感度と内的な基準の両方に影響を受ける	98
Note 39	等分散モデルと非等分散モデル	99
Note 40	カルマンフィルタ	99
Note 41	感覚皮質への神経修飾物質の投射	101
	参考文献	102
	研究業績	118

目次

1-1	大脳皮質の4つの葉+小脳	2
1-2	ニューロンとシナプス	3
1-3	網膜から第一次視覚野への情報伝達経路	6
1-4	第一次視覚野のハイパーカラム	7
1-5	2つの視覚経路	8
2-1	1試行の概念図	17
2-2	シミュレーションの結果	23
2-3	被験者YSのfMRI実験結果	24
2-4	MEG信号強度の条件間比較	25
2-5	被験者YSの平均電流強度マップ	27
2-6	被験者YSおよびMSの4つの特徴選択性関心領域	28
2-7	各特徴選択性領域,各期間における平均電流強度の条件間比較	30
2-8	すべての被験者の各特徴選択性領域における電流強度比較	30
2-9	被験者YSおよびMSの各特徴選択性領域における推定電流の試行平均時系列	31
2-10	各特徴選択性領域における電流強度差	33
2-11	特徴注意効果の時間特性	34
2-12	3つの時間窓による推定電流を用いて計算された持続長のヒストグラム	36
2-13	fMRIによる制約の効果	38
2-14	fMRI情報を用いた場合と用いない場合の各特徴選択性領域,各期間における平均電流強度の条件間比較	38
3-1	知覚学習実験の例	46
3-2	知覚学習と選択的注意	48
3-3	Watanabeらによる知覚学習実験	49
3-4	実験デザイン	55
3-5	信号検出理論の概略	57
3-6	心理物理実験の結果	59
3-7	カルマンフィルタとHyper BFネットワークを用いたシミュレーションの概略	61

3-8	シミュレーションの結果	65
3-9	異なるモデルを用いたシミュレーションの結果	66
3-10	平均的傾き条件と負の傾き条件に対するモデルの予測と心理物理実験の結果	68
N-1	シナプス情報伝達の仕組み	77
N-2	網膜上の光受容体の分布	80
N-3	視覚野における予測符号化	84
N-4	網膜像と外界のモデル	86
N-5	半側無視患者の課題結果	89
N-6	自発脳波	90
N-7	100 Hue Test の例	93
N-8	視野角	93
N-9	前交連と後交連	95
N-10	副尺課題の例	97
N-11	正弦波状のコントラストを用いて作成した格子模様	98
N-12	カルマンフィルタによる酔っ払いの位置推定	100

表目次

3-1	心理物理実験における各条件のまとめ	60
-----	-------------------	----

はじめに

脳は、限られた計算資源を適切に配分することで、リアルタイムで外界に働きかけることを可能にしている。また、自己の神経回路の特性を変化させることで、脳は常に変化し続ける外界に適応している。重要な情報を選択すること、必要に応じて学習を行うことは、個体が環境に対して適応的に振舞うために必要不可欠な能力である。情報選択と学習は、脳神経回路においてどのように実現されているのだろうか。本論文は、認知神経科学におけるこの2つの重要な問題についての研究をまとめたものである。

「ヒトは視覚的動物である」という言葉が示すように、ヒトにとって視覚は聴覚や嗅覚に比べて強い影響力を持っているといわれている。実際に、ヒトの大脳皮質の1/3、サルでは半分の領域が何らかの形で視覚情報の処理に関わっている。それだけに、視覚情報処理を支える神経回路は、現在の神経科学においてもっともよく調べられている。このことから、本論文では、脳の情報選択機構と学習機構について調べるために、視覚を題材にして実験を行った。

本論は3つの章からなる。第1章では、本論の理解に必要な神経科学の知識について概説する。第2章では、情報選択としての選択的注意について議論する。選択的注意とは、文字通りある特定の対象に選択的に注意を向けることである。選択的注意が脳でどのように実現されているかは古くから調べられてきたが、脳活動測定手法の限界から、脳皮質の各領域がどの時点でどのように情報選択に関わっているかはいまだによく分かっていない。そこで本研究では、脳皮質の活動をミリ秒、ミリメートルの精度で推定する手法を用いて、従来観測が難しかった視覚選択的注意のダイナミクスについての解析を行った。第3章では、課題訓練時に与えられる成績フィードバックがヒトの学習にどのように利用されているかについて議論する。過去の心理学の研究からは、成績フィードバックが被験者の学習を進ませる場合とそうでない場合の両方が報告されており、フィードバックの役割に関する議論はいまだに続いている。本研究では、成績フィードバックを実験者が操作するパラダイムを導入することで、この問題に挑んだ。本論において論旨を追うのを容易にするため、またさらに詳しく知りたい読者のために、本筋の理解にあまり関わってこない話題は、巻末のNotesにまとめた。「Note (番号)」の表記がある話題に関しては、巻末の対応する番号のNoteを参照されたい。

第 1 章 脳の仕組みと視覚情報処理

1 - 1 脳の組成

脳は神経細胞がつくる巨大なネットワークである。その中でもニューロンは、スパイクと呼ばれる一過性の電気信号を発する特殊な神経細胞で、シナプスを介して他のニューロンと情報のやり取りを行う。その数は大脳皮質で数百億、小脳で一千億、全体で一千数百億にもものぼる。以降の節では、脳の基本構造、ニューロンとシナプスの特性、ニューロン発火の仕組み、脳の機能局在論について解説する。

1 - 1 - 1 脳の基本構造

胎児のとき、脳を含む中枢神経系は両端の閉じた 1 本の管である。その管の上側のふくらんでいる部分が脳であり、下側の細い部分が脊髄である。発生初期には、脳部分のふくらみは 3 段になっていて、上から順に前脳、中脳、後脳とよばれる。発生が進むと、前脳は終脳と間脳に分かれ、後脳の下に髄脳ができて、ふくらみは 5 段になる。最上部の終脳から左右 2 つのふくらみが現れ、どんどん発達していく。これが大脳である。また後脳からも左右 2 つ、大脳ほどは大きくないふくらみが発生し、小脳となる。大脳は、サルやヒトでは非常に大きく発達し、脳のほかの部分、すなわち終脳の基底部分、間脳（松果体、視床、視床下部）、中脳（上丘、下丘）、後脳（小脳、橋）、延髄に覆いかぶさるほどになる。

大脳はヒトの脳の中でももっとも大きな部分であるが、そのなかにニューロンがぎっしりつまっているわけではない。ニューロンは大脳の表面部分から 2, 3 mm の深さに限局して分布しており、この部分が大脳皮質または灰白質とよばれる。大脳皮質よりも深い部分は、大脳皮質ニューロンからのびる神経線維（軸索）が通過する場所であり、白質とよばれる。

大脳皮質は 6 層構造になっており、その中にニューロンが整然と並んでいる。これはどの哺乳類にも見られる基本的な

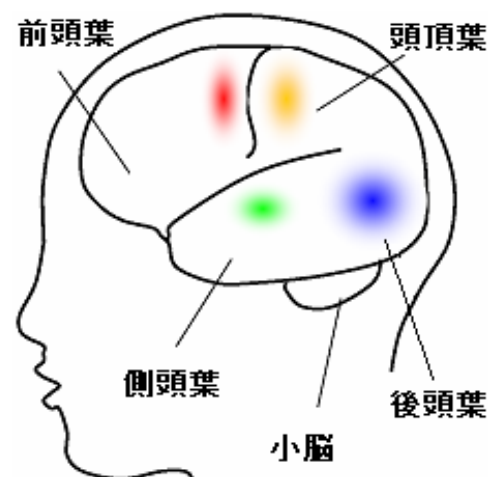


図 1-1 .大脳皮質の 4 つの葉 + 小脳

構造である。ただし場所によっては、層が一部厚くなったり薄くなったりしており、細胞構築は必ずしも均一でない。Brodmann はこの違いをもとに大脳皮質を52の領域に区分した¹。この区分は現在 Brodmann 地図とよばれ、大脳皮質の部位を示す基準として用いられている。

ヒトの大脳は、表面が複雑に波打ち、折り込まれている。折り込まれてシワシワになった部分を脳溝とよび、2つの脳溝にはさまれた表面部分を脳回とよぶ。しわの中に折り込まれた皮質部分にもニューロンが存在するので、しわが多く深い動物の脳は、そうでない動物に比べて、より多くのニューロンを持つことになる。脳溝の様子にはある程度の個体差があるものの、大きな脳溝の構造は、同じ動物種の中では基本的には同じである。大脳皮質は、主要な脳溝によって4つの葉に隔てられており、それぞれ前頭葉、頭頂葉、側頭葉、後頭葉とよばれる(図1-1)。

1-1-2 ニューロンとシナプス

図1-2はニューロンとシナプスが作るネットワークの例である。ひとつのニューロンからは、長い軸策と、木の枝のように複雑に分岐した短い樹状突起が伸びている。これらの突起はシナプスを介して別のニューロンと繋がりあい、複雑な神経回路を形成している。ニューロンの大きさは、核を含む細胞体とよばれる

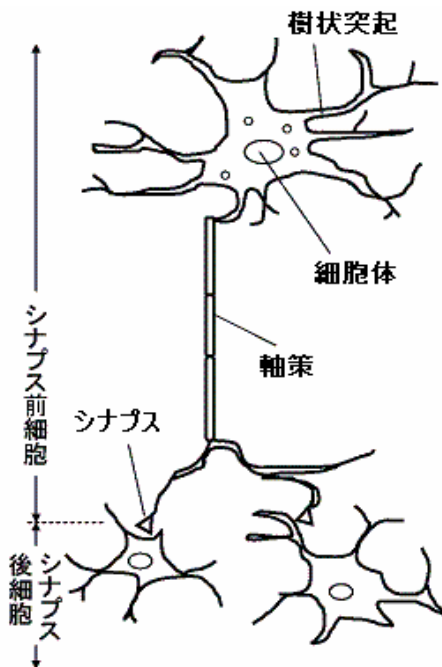


図1-2. ニューロンとシナプス

部分が数 μm から数十 μm 、樹状突起の張りが数十 μm から1mm程度である。軸策の長さは長いもので1m近くになる。大脳では 1mm^3 に十万個ものニューロンが詰まっている。そして、脳全体のニューロンの軸策や樹状突起をすべて繋げると、百万kmもの長さになる。ニューロンの形態にはいくつか種類があり、部位ごとに特徴が分かれる場合もある。この形態の違いから、同じニューロンでも形態によって機能が少しずつ異なると考えられている。ニューロン以外にも、脳にはニューロンの位置の固定や栄養素の補給などの恒常性を担うグリア細胞とよばれる神経細胞がある。

情報は電気信号としてニューロンの中を樹状突起から細胞体，軸索という方向に流れる．ニューロンが興奮すると，電気信号が軸索上を細胞体から遠ざかる方向に伝播し，終末線維からシナプスを介して他のニューロンに興奮が伝わる．ひとつのニューロンは数個から数万個のシナプス入力を受け取っており，百個から千個程度の他のニューロンにシナプスを作っている．脳内に 10^{11} 個のニューロンがあり，一個が 10^4 個のニューロンに結合し，逆に 10^4 個のニューロンからシナプス結合を受けているとしたら，全体として脳内には 10^{15} 個のシナプスが存在することになる．ニューロンが興奮すると起こるスパイク電位はもっとも多くても 1 秒間に高々数百発であるから，ニューロンの動作速度は 1 kHz にも満たないことになる．しかし，そのようなニューロンが 10^{11} 個，シナプスが 10^{15} 個もあるため，全体としては非常に早い計算が実現されている．

1-1-3 ニューロン発火の仕組み

ニューロンの電気信号は他のニューロンに直接伝播するわけではない．電気信号はシナプスにおいて一度化学的な信号に変換される．化学信号がシナプス後ニューロンの受容体と結合し，細胞体へのイオン流入によって膜電位が変化することでシナプス後ニューロンに信号が伝わる^{Note 1}．膜電位をより正の方向に増加（脱分極，Depolarization）させるような場合を興奮性シナプス結合といい，膜電位をより負の方向に減少（過分極，Hyperpolarization）させるような場合を抑制性シナプス結合という．

ニューロンは通常細胞膜外に比べて 70 mV 程度低い電位で保たれている．これは細胞体内のイオンポンプが，濃度勾配に逆らって細胞体内外のイオン濃度を常に調節しているためである．脱分極によって膜電位がある閾値を超えると膜電位が急激に 100 mV 程度上昇し，活動電位とよばれる一過性のスパイク電位が生じる^{Note 2}．閾下の電位は軸索を伝播しないので，このスパイク電位が脳の情報キャリアの本質である^{Note 3}．ニューロンの軸索を取り囲むミエリン（髄鞘）が絶縁体として働くことによって，スパイク電位は軸索を減衰せずに伝播する．その伝播速度は軸索の種類や太さによってまちまちだが，0.5 m/sec 程度から，早いもので 100 m/sec 以上になる．軸索を伝播した電気信号は軸索の終末まで達し，再び化学信号に変換され，シナプスを介して次のニューロンに信号が伝わる．このような信号伝達の仕組みは，単純な発火モデルによる近似から電気回路や分子ネットワークにいたるまで，用途によってさまざまなスケールで表現される．

1-1-4 脳の機能局在と階層性

過去の生理学的、解剖学的研究で明らかにされたもっとも大切なことの中に、脳の局在性と階層性がある。局在性とは、脳のある機能は特定の脳部位と深い関わりがあるというものである。一方階層性とは、それぞれの部位が独立に働いているのではなく、比較的簡単な情報処理を行う部位から徐々に複雑な情報処理を行う部位へ情報の流れがある、というものである。このように、ある計算が脳のどのあたりで行われていてどんな階層性があるかという見込みは過去の研究からおおむねついている。

図 1-1 で示したように、脳皮質は大きく分けて 4 つに分かれている。図中青色で示す後頭葉の視覚皮質は数十にもおよぶ領域に分かれており、それぞれ画像に含まれる異なる視覚特徴（色、形、動き、テクスチャ、陰影など）をある程度分離して処理している。第一次視覚野といわれる部位に損傷を受けると視野のある部分に暗点ができ、そこからさまざまな幻覚が見えるという症例もある^{Note 4}。また、図中緑色で示す側頭葉の一部は聴覚に関係が深く、赤色と黄色で示す中心溝の前後の部位はそれぞれ運動と触覚に関わる。その他、側頭葉の内側にある海馬という部位は記憶の形成に関わっており、ここに損傷を受けると新しい記憶を獲得するのが困難になる^{Note 5}。

このような局在性にも関わらず、われわれは常に単一の知覚を得る。たとえば色と動き、形が分離して知覚されることはない。従って、それぞれの視覚特徴は異なる視覚領域で別々に処理されたのちふたたび統合されなければならない、という計算論的な問題が生じる。これまでの脳活動測定手法を用いた研究では、ある計算に脳のどこが関わるのかという点を主に追求してきた。これからは、脳活動測定手法を用いて、それぞれの部位で行われる計算が全体としてどのように統合され認知あるいは運動にいたるのか、という動的側面を検討する必要がある。

1-2 視覚の仕組み

本論文では、視覚を題材に選択的注意および学習についての研究を行う。そこで、この節では特に脳における視覚情報処理について概説する。

1-2-1 網膜から初期視覚野

視覚システムに入力される情報は光である。光は眼球の角膜、水晶体を通過し、網膜に到達する（図 1-3「眼球と網膜」）。網膜には 2 種類の光受容体があり、

それぞれ錐体細胞 (Cone), 棍体細胞 (Rod) と呼ばれる^{Note 6}. 光はこれらの受容体に含まれる眼球色素と化学反応を起こし電気信号に変換される. その信号はアマクリン細胞, 双極細胞, 水平細胞, 神経節細胞からなる神経ネットワークを伝播し, さまざまな処理を受ける^{Note 7}. 網膜の出力は神

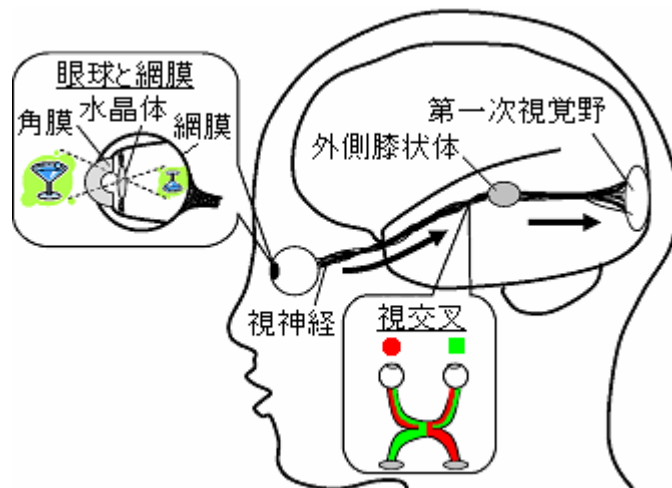


図 1-3 .網膜から第一次視覚野への情報伝達経路 .

経節細胞の軸索である 約 1 億 2600 万個の光受容体の電気信号が約 100 万個の神経節細胞に集まるため, その過程で約 126 倍の情報圧縮が行われていることになる. 神経節細胞をはじめとするニューロンの活動特性は, 入力を受けている多数の神経細胞との間の興奮性結合と抑制性結合のバランスによって決まる. またその空間特性は, 下位の細胞が網膜上のどの部分を担当しているかによって決まる. これを受容野という. こうして光から変換された電気信号は, 神経節細胞の軸索の集まりである視神経を通して脳に送られる.

左右の眼からの情報は, そのまま左右の脳半球に伝わるのではない. 左右の眼からの情報は, 視床の外側膝状体^{Note 8}に至る前に, 視交叉と呼ばれる場所で交換される. その結果, 視野の右側の情報は皮質の左半球に, 視野の左側の情報は皮質の右半球にそれぞれ入力されることになる. 図 1-3「視交叉」の場合, 左視野にある赤の四角に関する情報は右半球に, 右視野にある緑の円に関する情報は左半球に入る. 外側膝状体は 6 層構造になっており, 2,3,5 層には同側の眼からの, 1,4,6 層には反対側の眼からの入力を送られる. 網膜から外側膝状体に信号を送る神経節細胞には 2 種類ある. 大きなものはマグノ細胞 (Magnocellular), 小さなものはパルボ細胞 (Parvocellular) と呼ばれ, それぞれ外側膝状体の 1,2 層および 3 - 6 層に投射している. この情報の流れはマグノ系, パルボ系と呼ばれ, それぞれ物体の動きや位置, 物体の色や質感に関する情報を担っているといわれている^{Note 9}. 一旦外側膝状体に送られた視覚情報は, 次に後頭葉の有線野に位置する初期視覚野に入力される.

1 - 2 - 2 初期視覚野

初期視覚野のニューロンは特定の視覚特徴に選択性を持つ。あるニューロンは、受容野の特定の位置にある傾きの棒状の光が提示されたときにだけ激しく活動する（方位選択性）^{2,3}。この方位選択性は、外界からの視覚情報の明暗を効率よく符号化するための表現だといわれている^{Note 10}。また縞模様の方が同じでも空間周波数によって反応が変化するので、ニューロンは空間周波数にも選択性を持っていることがわかる。このようなニューロンは単純型細胞とよばれる。ある傾き（または空間周波数）に対し、単位時間あたりにいくつスパイク電位が観測されたかをプロットしたグラフはチューニングカーブと呼ばれ、しばしばガウス関数やコサイン関数で近似される。一方複雑型細胞とよばれるニューロンは、ある傾きであれば刺激が受容野のどこにあっても、それがどんな周波数であっても発火するもの、刺激の方位ではなく運動方向に反応するものがある。このような周波数および方位不変性は、複雑型細胞が複数の単純型細胞から投射を受けることで実現されると考えられている。複雑型細胞は初期視覚野だけでなく高次視覚野にも存在する。

初期視覚野内で皮質に垂直な方向に並ぶニューロンは、ほぼ同じ範囲に受容野を持ち方位選択性も等しい（方位選択性カラム）。また、隣り合ったカラムは互いにわずかに異なる方位選択性を持つことが知られている。さらに、同じ方位選択性カラムの中にも右の眼からの入力に強く応答するものと左の眼からの入力に

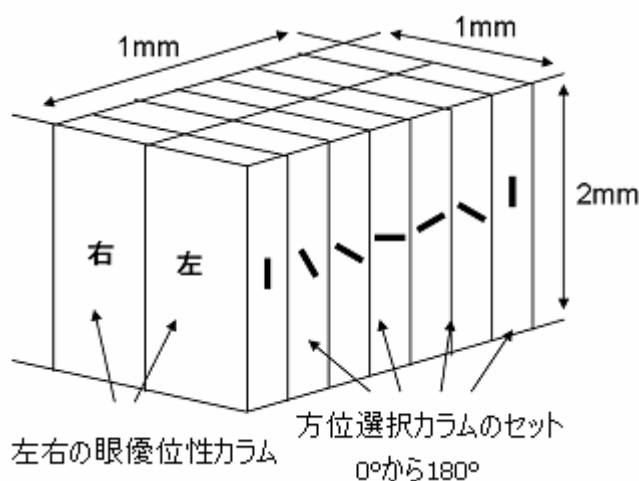


図 1-4 . 第一次視覚野のハイパーカラム .

強く応答するものがあり、両者は空間的に隣り合っている（眼優位性カラム）。以上の特徴から、初期視覚野におけるニューロン配置は図 1-4 に示すようなハイパーカラム構造を示す。このハイパーカラム 1 つ 1 つがそれぞれ網膜上の 1 点の情報を処理している。また隣り合ったハイパーカラムは担当する網膜上の点でも隣

り合っている（網膜部位局在，Retinotopy）．このように，眼から入力された光情報は，初期視覚野において空間情報を保持したまま各視覚特徴に分解される．

1-2-3 高次視覚野

後頭葉の有線野以外の領域は高次視覚皮質とよばれる．高次視覚皮質の各領域は初期視覚野を含む低次視覚皮質からの投射を受け，色や形，動きなどの視覚特徴の処理に関わっている．高次に行けば行くほどニューロンの受容野は広くなり，下部側頭野（Inferotemporal area, IT野）や中部側頭野（middle temporal area, MT野，第五次視覚野ともよばれる）のニューロンは初期視覚野のニューロンに比べ非常に大きな受容野を持つ．

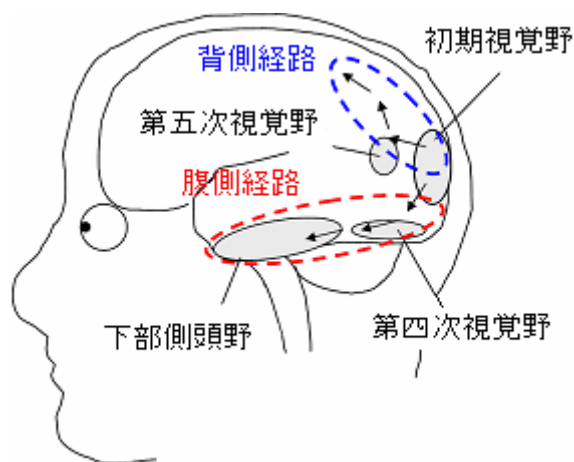


図 1-5 . 2つの視覚経路 .

図 1-5 に示すように，初期視覚野から各高次視覚領域への情報の流れは大きく分けて2つ存在し，それぞれ役割が異なる^{Note 11}．1つ目は第五次視覚野から頭頂に向かう背側経路，もう1つは第四次視覚野からIT野に向かう腹側経路である．パルボ系の情報は腹側経路に，マグノ系の情報は背側経路に流れることから，腹側経路は色や形など物体の静的な特徴についての処理に，背側経路は空間位置や動きなど物体の動的な特徴の処理に関係しているとされている⁴．このように，高次視覚皮質では外界の各視覚特徴がそれぞれ異なる領域で並列に処理される．また，視覚情報の流れは低次から高次への一方通行ではない．高次から低次へのフィードバックも存在する^{Note 12}．

色情報は第四次視覚野を中心に処理されていると考えられている．Zekiらは電気生理手法によって，サルの第四次視覚野ニューロンがサルに特定の色を見せたときに強く応答することを見出した⁵．Beauchampらは，ヒトが色を受動的に見ている場合と色に対して見分け課題を行っている場合の視覚野の活動を機能的磁気共鳴画像法（functional Magnetic Resonance Imaging, fMRI）^{Note 13}を用いて比較した⁶．その結果，被験者が課題を行っている場合，そうでない場合に比べ第四次視覚野を含む紡錘回の広い範囲に活動が見られた．この結果は，能動的な色知

覚には第四次視覚野だけでなく腹側経路の広い領域が関与することを示唆する。

ほとんどのニューロンが運動方向に選択性を持つことから、動き情報は第五次視覚野を中心に処理されていると考えられている。Newsomeらは、複数の運動するドットからなるランダムドットパターンを用いて、ランダムドットパターンの変化と第五次視覚野ニューロンの活動、そしてサルの認知課題の成績の関係を調べた⁷。このランダムドットパターンは、同じ方向に動くドットの数を変更することでその運動方向の判別の難易度を操作することができる。同じ方向に動くドットの割合を大きくしていくと、その運動方向に選択性を持つ第五次視覚野のニューロンの発火頻度が上昇する。さらに、このニューロンの発火頻度の変化はサルの運動方向判別とよく相関していた。このような知覚と神経活動の相関は、fMRIを用いてヒトでも確かめられている⁸。また判別課題に際して第五次視覚野の特定のニューロンに微弱な電気刺激を加えると、サルの判断がそのニューロンが選択性を持つ運動方向にバイアスされることが報告されている⁹。さらに、第五次視覚野に損傷のあるヒトやサルは動きの知覚が損なわれることが知られている。これらのことから、第五次視覚野は動きの認知に特に重要であると考えられている^{Note 14}。

1 - 3 視覚入力だけからでは視知覚は決まらない

これまで見てきたように、網膜で取り込まれた視覚情報は高次視覚野の各領域において特徴ごとに分けて処理される。しかし、以下の2つの理由から網膜情報だけからでは視知覚は決まらない。第一に、網膜像には視覚世界を再構成するために十分な情報が含まれていない。たとえば2次元の網膜像から3次元の奥行きを知ろうとするのは本質的に不良設定問題であり、解が一意に定まらない。従って、われわれの脳は不十分な情報になんらかの制約を与えることで視知覚を決定している^{Note 15}。第二に、知覚は選択的注意や事前知識の影響を受ける。眼には映っていたにも関わらず、気が逸れていたために大事なものを見逃したという経験は誰にでもあるし、事前知識や積み重ねた訓練があって始めて認識できる情報というものも存在する。

本博士論文は、このような要因の中でも選択的注意による脳皮質活動変化と学習による視覚システムの変化に焦点を絞り論じている。以降の章では、研究ごとにその背景や問題点、実験内容について詳しく述べる。

第 2 章 視覚特徴選択的注意の神経機構

人ごみの中で友達を探するとき「友達が赤いコートを着ている」という知識が助けになる、というのはよくある経験だろう。赤い色に注意を向ければ探索が容易になるのである。これは選択的注意と呼ばれ、古くから盛んに研究されてきた。その中でも、今回は視覚特徴選択的注意を実現する神経機構に焦点を絞り研究を行った。本章では、選択的注意研究のこれまでの流れと問題点、そして実験方法とその結果について議論する。

2 - 1 視覚選択的注意とは

選択的注意とは文字通り何かに選択的に注意を向けることである。しかし学問上の定義はあいまいで、研究者ごとに異なる捉え方がある^{Note 16}。今回の研究における選択的注意の位置づけとは以下のようなものである：「ヒトの脳が各時刻において処理できる情報量には限界がある。選択的注意とは、目的に合った情報のみを処理することで限られた処理容量のもとで効率的に感覚 - 運動変換を行うための機能である」。このような選択的注意はトップダウンの注意とも呼ばれる。一方、視覚刺激自体の明瞭度によって喚起される注意はボトムアップの注意とよばれ、それぞれ異なる神経機構によって制御されると考えられている^{10,11}。

選択的注意の心理物理学的定義は、行動指標の改善である。これは「注意が向いていない条件」と「注意が向いている条件」を設定し、条件間の反応時間ないし正答率を比べることで調べることができる。このときボトムアップである視覚刺激は条件間で同一とする。「注意が向いていない条件」に比べて「注意が向いている条件」の方が検出（判別）の速度や正答率が高ければ、これを選択的注意の効果とする。このような方法で、過去の心理実験から「注意の対象は空間か、色や動きなどの特徴か、まとめりで定義される物体か¹²」や「物体が複数の視覚的特徴で定義される場合、どの特徴の組み合わせになら、個々の特徴に選択的に注意が向けられるか¹³」ということが調べられてきた。

2 - 2 視覚選択的注意の神経機構

前節で紹介した視覚選択的注意の機能を実現するためには、以下の 2 つの仕組みが必要となる。まずどの脳部位がどの情報表現に関わっているかについてのポ

インタを持ち、注意を制御する領域が必要である(注意の制御)。また、選択された情報表現が他の情報に比べて何らかの形で強化される必要がある(注意の効果)。この2点について以降の節で解説する。

2-2-1 選択的注意の制御に関わる脳部位

視覚システム自体は正常であるのに、注意の機能が欠如する例がある。たとえば後部頭頂皮質に損傷を負った患者は、視野の半分に注意を向けることができなくなることがある(半側無視)。このような患者は、無視が起きている側の視野の刺激を報告できないし、目の前の絵のスケッチを指示されると片側だけの奇妙な絵を描く^{Note 17}。無視の症状は頭頂皮質¹⁴、前頭皮質¹⁵、帯状回¹⁶、大脳基底核¹⁷、視床¹⁸、中脳や上丘¹⁹を損傷した患者に見られ、無視の程度も範囲もさまざまである。以上のことから、これらの領域は注意の制御に関わっていると考えられてきた。

上で紹介した解剖学的知見を取り入れた代表的な注意のモデルが2つ存在する。一つ目は Mesulam によって²⁰、二つ目は Posner らによって提案された²¹。両者は非常によく似ており、注意を心的なスポットライトの比喻で表現し、スポットライトが向けられた対象が優先的に処理されるという点では同じである。

Posner らのモデルは後部注意機構(頭頂皮質、視床と上丘)、前部注意機構(前帯状回、前頭前野と補足運動野)、そして注意維持機構(青班核)の3つのモジュールに分けられる。後部注意機構は注意の空間的な移動や視覚特徴間の切り替えを行う。前部注意機構は注意を向ける対象の決定や運動反応の選択など自発的な認知過程に広く関わる。そして注意維持機構は皮質のさまざまな場所にノルアドレナリンを投射し、覚醒レベルの調節をすることで注意の維持に関わる。

1990年代になって、脳活動計測手法の発展によって注意の解剖学的モデルが検証できるようになった。Hopsinger らは、空間注意課題を行っている被験者の脳活動を fMRI によって測定した²²。被験者が視野の一部に注意を向けている間、前頭、頭頂皮質の広い領域に活動が見られた。このような結果は特徴注意課題²³においても確認されており、ヒトの視覚選択的注意の制御には前頭皮質と頭頂皮質を含む皮質ネットワークと視床が関係することが示されている。

2-2-2 注意による視覚情報選択に関わる脳部位

視覚選択的注意による情報選択の効果は視覚野の段階ですで見られる。Spitzer らは、視覚特徴判別課題を行っているサル²⁴の第四次視覚野ニューロンの活

動記録によってそれを示した²⁴。実験の結果、サルが行っている課題の難しさと、視覚刺激提示位置に受容野を持つ第四次視覚野ニューロンの刺激応答の間に正の相関が見られた。これはサルの選択的注意の強さが視覚野ニューロンの活動に影響を与えるという仮説を支持する最初の証拠として位置づけられている。以後、空間的注意²⁵や特徴注意^{26,27}が特定の視覚領域内のニューロンの刺激応答を増加させるという知見が多く報告された。これらの研究から分かるのは、視覚選択的注意は視覚刺激に対するニューロンの応答特性を変化させる、ということである。

ヒトの非侵襲脳活動計測実験からも同様の知見が報告されている。Hillyardらのグループは、脳波 (Electroencephalography, EEG)^{Note 18}の複数試行加算によって得られる事象関連電位^{Note 19}を用いて、ヒト皮質視覚応答に対する選択的注意の効果を調べてきた²⁸⁻³⁰。Hillyardらの結果によると、視覚選択的注意は後頭部電極における視覚刺激提示後 50-300 ms の事象関連電位に影響を与える。このような注意による刺激応答の選択的強化は fMRI によっても確かめられている^{22,23,31}。

2000 年代に入ってから、前述の選択的注意の制御に関わる領域の活動と視覚野活動変化の因果関係を問う研究が発表され始める。たとえば、前頭眼野と第四次視覚野の部位対応的な投射が、それぞれ選択的注意の制御と効果に対応するという仮説があった。Moore と Armstrong は、サルの前頭眼野を微小電気刺激したときに第四次視覚野ニューロンの活動がどう変化するか調べることでこの仮説を検証した³²。その結果、前頭眼野の特定部位の微小電極刺激は、第四次視覚野の対応するニューロンの視覚応答を強化することが確認された。このような現象は、ヒトを対象にした頭蓋磁気刺激 (Transcranial Magnetic Stimulation, TMS)^{Note 20}と事象関連電位の実験^{33,34}や、TMS と fMRI を用いた実験³⁵でも報告されている。Taylor らの実験³⁴によると、事象関連電位に対する空間注意の効果が視覚刺激提示前に前頭眼野に TMS を打ち込むことで消失する。同時に、被験者の実験課題の成績が刺激に注意を向けていない場合と同じ程度に落ち込む。

注意による視覚野活動変化は、ニューロンの発火頻度だけではなく近傍のニューロン同士の活動同期にも見られる。Fries らは、サルの第四次視覚野ニューロンの活動記録によってこれを示した³⁶。Fries は、同じ空間位置に受容野を持つニューロン群から複数細胞記録 (Multi-Unit Activity, MUA) と局地電場電位 (Local Field Potential, LFP) の両方を記録した。MUA からは各ニューロンの発火系列が、LFP からは近傍ニューロン膜電位変動の総和が測定できる。受容野内に提示された刺

激にサルが注意を向けている場合とそうでない場合を比較すると、以下のことが分かった：(1) 刺激応答の最初のピーク（潜時 300 ms）においては条件間で発火頻度の差はない、(2) 刺激応答の最初のピークにおける LFP 周波数スペクトルを条件間で比べると、 α 帯域（10 Hz 付近）と γ 帯域（50 Hz 付近）に差がある。LFP は近傍ニューロンの活動同期に依存して変化することから、空間注意がニューロンの活動同期に影響を与えることが示された。同じような現象がヒトを対象にした脳磁図（Magnetoencephalography, MEG）^{Note 21} 測定でも確認されている³⁷。

これまで挙げてきた単一ニューロンまたはニューロン群の活動変化は、注意機能の実現にどのように役立っているのだろうか。Nakahara と Amari は、選択的注意によるニューロンのチューニングカーブの変化は、高次領域が視覚刺激の内容を推定する際の分散の減少、言い換えるとフィッシャー情報量^{Note 22}の増加に寄与すると主張した^{38,39}。またニューロン群の活動同期は、これらのニューロンが同じシナプス後ニューロンに投射していると仮定した場合、そのニューロンが発火する確率を増加させるという利点があり、活動同期はロバストな情報伝達に寄与していると考えられている^{36,40}。

2 - 2 - 3 選択的注意による刺激前の視覚野活動変化

選択的注意によって皮質の視覚応答が強化されるなら、刺激が入る以前から何らかの影響があると考えるのは自然であろう。Luck らはサルの第四次視覚野ニューロンの活動記録によってそれを実証した²⁵。サルにある空間位置に注意を向けさせその後刺激を提示することで、注意だけ向いていて刺激がまだ出ていない状態のニューロン活動を記録することができる。サルがある空間位置に注意を向けている間、その位置を受容野に含む第四次視覚野の発火頻度は、注意を向けていない間に比べて 30-40%増加した。このような現象はヒト fMRI 実験によっても確かめられている^{22,41,42}。Chawla らは、被験者が視覚刺激の色に注意を向けている場合と動きに注意を向けている場合の脳活動を fMRI によって測定した⁴³。どちらの条件においても、視覚刺激によって視覚野広域に活動が見られた。また色の処理に関わる第四次視覚野の刺激応答は、被験者が色に注意を向けている場合に高かった。一方動きの処理に関わる第五次視覚野の刺激応答は、被験者が動きに注意を向けている場合に高かった。さらにこれらの注意の効果は、視覚刺激提示前の注意だけ向けられている状態でも見られた。

注意によるニューロン活動同期は刺激前の活動変化にも見られる。前述の

Fries の研究では、サルが受容野内に注意を向けている場合とそうでない場合の間で、刺激提示前の発火頻度に差がなかった。一方 LFP の α 帯域の信号強度は注意を向けている場合に低かった。すなわち、受容野内に注意を向けているとニューロン群が α 帯域で脱同期するのである。この現象ものちにヒトの EEG^{44,45} や MEG 測定⁴⁶ で確認された。

注意による刺激前の活動変化は、刺激応答の強化とどのように関係するのだろうか。刺激前の活動が最初から高い状態にあると、直感的にはその後の刺激応答の信号雑音比 (Signal-to-Noise ratio, SN 比) が悪くなると考えられる。1 つの仮説として、注意による刺激前の活動変化は刺激応答強化のための準備活動であるというものがある⁴⁷。Chawla らの理論研究によると、刺激前のニューロンの膜電位がある程度高い状態にあると、刺激後のニューロン群の発火頻度と同期性がともに増加する^{48,49}。その生理学的根拠として、皮質ニューロンの Up/Down 状態^{Note 23} が注意によるニューロンの感覚応答変化に繋がるという考えがある⁵⁰⁻⁵²。これらは注意による刺激前の活動変化に意味を与えることのできる仮説だが、間接・直接証拠ともにまだ不足しており、今後の研究の進展が待たれる。

2 - 3 これまでの研究の問題点と本研究の目的

選択的注意の神経機構についての研究は、以下の 3 つの点で困難が付きまとう。第一に、注意の種類が多様であるという点である。主に取り上げられているだけでも空間注意、特徴注意、物体注意という種類があり、空間注意以外の神経科学的知見は非常に少ない。第二に、非常に早い時間スケールで起こる現象であるという点である。注意の切り替えは早くて数百 ms で済み、脳活動変化もそれに準ずる時間で現れる^{44-46,53,54}。第三に、多くの脳部位が関係するという点である。視覚注意の制御には前頭、頭頂や視床のネットワークが関わり^{22,23,42,55}、その効果は視覚野全域に見られる^{22,23,30,41,43}。

これまでの単一または複数ニューロン記録では、複数の領域から同時にたくさんニューロン活動を測定し注意の影響を検討した例はない。また脳全体を測定する fMRI では時間解像度が足りず、機能局在が確かめられるのみである。一方 EEG や MEG は時間解像度に優れるが、信号は頭皮上のセンサで測定されるためにどの部分が活動しているかに関する情報に乏しい。時間・空間両方に優れた測定または解析手法によって選択的注意の神経機構のメカニズムを探ることが、近

年の重要な課題であった。

今回の研究では、まだ神経科学としての知見が少ない特徴注意に焦点を当てた。特に、色と動きの視覚特徴に対する注意について調べた。第1章で解説したように、色は視覚野の腹側経路に位置する第四次視覚野で、動きは背側経路に位置する第五次視覚野で主に処理される。色への注意、動きへの注意の効果もそれぞれの領域に見られる⁴³ので、選択的注意の効果を経路的に分離することができる。

特徴注意に伴う脳活動変化の時間特性を調べるために、脳活動測定には MEG を用いた。高々数百個のセンサから遥かに数の多い脳電流源の状態を推定するのは、不良設定性の強い逆問題である。従って、MEG から皮質の活動を推定することは本来難しい。近年、Sato らはこの問題を解決するために MEG 電流源推定のための階層ベイズ法を考案した⁵⁶。この方法は、fMRI の情報を元に皮質電流源の数を制限することによって、MEG 情報を用いたミリ秒・ミリメートル単位での皮質電流源推定を可能にする。

今回の研究では3つの実験を行った。最初の実験では、視覚刺激の色か動きに注意を向ける課題を遂行中の被験者の脳活動を MEG によって測定した（選択的注意 MEG 実験）。二つ目の実験では、同様の課題を行っている被験者の脳活動を fMRI によって測定した（選択的注意 fMRI 実験）。最後の実験では、色刺激と動き刺激を用いて、各被験者の視覚野における色選択性領域と動き選択性領域を fMRI によって同定した（視覚野同定 fMRI 実験）。一つ目と二つ目の実験結果を組み合わせ、階層ベイズ法によって皮質電流を推定し、被験者が色に注意を向けている場合（色条件）と動きに注意を向けている場合（動き条件）の皮質電流を比較した。その結果、視覚刺激が実際に提示される前の1秒間に、視覚皮質の色選択性領域は色条件で、動き選択性領域は動き条件で電流強度が選択的に増加することがわかった。さらに、この効果は時間的に持続的でないことがわかった。この結果は、視覚皮質における特徴注意効果の時間特性が空間注意によるものとは異なることを示唆する。

2 - 4 方法

2 - 4 - 1 被験者

6人の被験者（23～27歳）が ATR Human Subjects Review Committee から承認を受けた実験に参加した。全員インフォームドコンセントを受けた。いずれの被

験者も正常視力または矯正による正常視力を有し、正常な色覚を持っていた^{Note 24}。

2-4-2 視覚刺激

視覚刺激は 1000 個の色の付いた動くドットで構成される。各ドットは白い背景 (CIE 座標^{Note 25} $x=0.28, y=0.33$) の中心から半径 5° ^{Note 26} の円形領域にランダムに配置される。各ドットは 0.06° 四方の大きさを持つ。背景と刺激の平均輝度は 70cd/m^2 である。20% のドットはターゲット方向に、残りのドットはランダムな方向にそれぞれ $10^\circ/\text{sec}$ の速さで動く。ターゲット方向は中心から遠ざかる方向 (外向き) または中心に近づく方向 (内向き) のどちらかで、各ドットは 2 フレーム (33 ms) で消滅し、同じ円形領域内のランダムな位置に再配置される。これとは独立に選ばれた 20% のドットはターゲット色となる。残りのドットの色はターゲット色以外の 16 色のどれかになる。ターゲット色は赤 (CIE 座標 $x=0.30, y=0.32$) または緑 (CIE 座標 $x=0.26, y=0.34$) である。ターゲット方向およびターゲット色を取るドットの割合は、予備実験によって色条件と動き条件の課題成績が同程度になるように決められた。視覚刺激は VSG2/5 グラフィックボード^{Note 27} (Cambridge Research Systems, Cambridge, UK) を用いて生成された。

2-4-3 選択的注意 MEG 実験

手順

課題の概念図を図 2-1 に示す。被験者は注意を向けている視覚特徴の状態を判別し、ボタン押しによってできるだけ早くかつ正確に報告することを指示される。実験条件は、被験者が色に注意を向けて課題を行う場合 (色条件)、動きに注意を向けて課題を行う場合 (動き条件) の 2 つである。被験者は実験中画面中央の固視点を注視し続ける。固視点のまわりには普段 1000 個の白いドットが提示されている。視覚刺激提示の 1 秒前に、画面中央に色と動きのどちらに注意を向けるかを指示するキューが提示される (色なら 'C', 動きなら 'M')。それに従って、被験者は色か動きどちらかに注意を向ける。その後視覚刺激が 500 ms 提示される。色条件では被験者はドットの色が全体的に赤っぽく見えるか緑っぽく見えるか判別する。動き条件では被験者はドットの動きが全体的に外向きか内向きかを判別する。判別内容は左右の手に握られたボタンのどちらかを人差し指で押すことで報告される。被験者はこの課題の練習を事前に最低 300 試行を行った。

被験者は 2 つの色セッション (すべての試行が色条件のセッション) と 2 つの動きセッション (すべての試行が動き条件のセッション) に参加した。1 セッシ

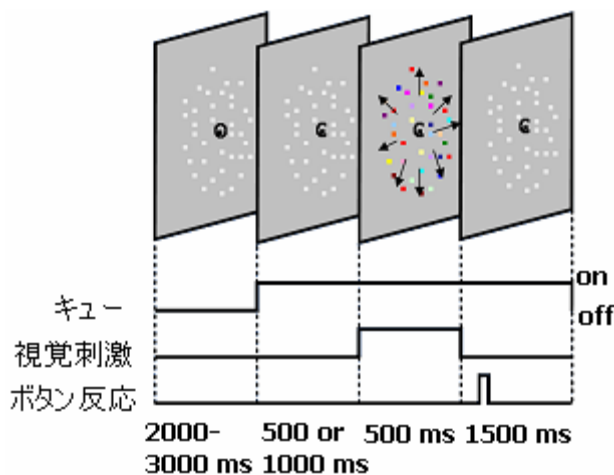


図 2-1 . 1 試行の概念図 . 被験者はキュー (色条件は C , 動き条件は M) に従って色が動きに注意を向け , その後提示される刺激の注意を向けている特徴の状態を , できるだけ早くかつ正確に答える .

セッションは 52 試行を含む . セッションの順番は被験者ごとに異なる . 4 種類の刺激 (2 つのターゲット色と 2 つのターゲット方向) は同じ回数だけ , ランダムな順番で提示される . 1 セッションのうち 44 試行の刺激間時間 (キューと刺激の間の時間) は 1000 ms であるが , 被験者の注意を維持するために , 刺激間時間が 500 ms である場合が 8 試行 , 無作為な順番で挿入された . 試行間時間が 500 ms である試行で測定された MEG データはのちの解析には含まれなかった . 試行間時間は 2000 ms から 3000 ms の間でランダムに変化した . 刺激はプロジェクタ (ELP-710 projector, EPSON, Japan) を用いて , 暗い電磁場遮蔽部屋 (Tokin Corp., Sendai, Japan) の中に置いた半透明のスクリーンに向けて部屋の外から投影された .

MEG 測定

磁場反応 (MEG 信号) の測定には 201 チャンネル全頭生体磁場測定装置 (Shimadzu, Kyoto, Japan) が用いられた . MEG 信号はサンプリング周波数 1 kHz でキュー提示前 300 ms から 2048 ms の間測定された . 眼の動きを監視するための眼電が同時に測定され , 被験者の頭の動きを少なくするために顎台が用いられた . 測定された MEG 信号に対し 1-100 Hz のバンドパスフィルタ (Parks-McClellan アルゴリズムを用いた線形位相 FIR フィルタ) が適用された . バンドパスフィルタ由来のアーチファクトを除くため , MEG 信号の最初の 50 ms と最後の 248 ms のデータは解析から除外された . 各試行のデータは (1) 眼電が 100 μ V を超えた場合 , (2) MEG 信号の最大値/中央値の比が 13 を超えた場合に除外された . 最大値/中央値の比は , 各試行の最大信号強度をその試行の信号強度の中央値で割ることで計算された .

2 - 4 - 4 選択的注意 fMRI 実験

手順

実験課題は選択的注意 MEG 実験と同一である。しかし、試行間時間と刺激間時間はそれぞれ 2000 ms と 1000 ms で固定された。従って、1 試行の時間は 5 秒となる。1 セッションは 88 スキャンからなり、1 スキャンにかかる時間 (Time of repetition, TR) は 3 秒である。最初と最後の 4 スキャンは解析に含まなかった。残りの 80 スキャンはそれぞれ 4 つの課題ブロックと 4 つの注視ブロックに交互に分けられた。それぞれのブロックは 10 スキャンを含む。課題ブロックでは、被験者は課題を 6 試行行った。4 種類の刺激 (2 つのターゲット色と 2 つのターゲット方向) は同じ回数だけ、ランダムな順番で提示された。4 つの課題ブロックのうち 2 つは色条件、残りのブロックは動き条件とした。条件の順番は事前に被験者に知らされており、条件の順番は被験者ごとに異なる。注視ブロックでは固視点まわりに白い動かないドットが 1000 個提示され、被験者は固視点を注視し続けた。各被験者は 5 回のセッションに参加した。

fMRI 測定

1.5 テスラの MRI スキャナー (Shimadzu-Marconi, Magnex Eclipse) を用いて、構造画像である T1 画像 (TR=20 ms, TE=2.3 ms, flip angle=40°, matrix=256×256, FoV=256 mm, Thickness=1 mm, slice gap=0 mm) と、BOLD 信号変化の推定に利用する EPI 画像 (TR=3 s, TE=49 ms, flip angle=90°, matrix=64×64, FoV=192 mm, Thickness=4 mm, slice gap=0 mm, 30 slices) の両方が撮像された。被験者の頭の動きを少なくするために顎台が用いられた。

2 - 4 - 5 視覚野同定 fMRI 実験

手順

実験課題は選択的注意 fMRI 実験と同一であるが、視覚刺激が異なる。色条件では視覚刺激開始とともに 50% のドットがターゲット色に、残りはランダム色に変化し、ドットは静止したままである。動き条件ではドットの色は変わらずに、50% のドットがターゲット方向に、残りはランダムな方向に運動する。

1 セッションは 128 スキャンからなり、最初と最後の 4 スキャンは解析に含まれなかった。残りの 120 スキャンは 6 つの課題ブロックと 6 つの注視ブロックに交互に分けられた。それぞれのブロックは 10 スキャンを含み、6 つの課題ブロックのうち 3 つは色条件、残りは動き条件だった。

fMRI 測定

選択的注意 fMRI 実験と同様。

2 - 4 - 6 fMRI データの解析方法

fMRI 実験で撮像されたデータに対し，SPM99 ^{Note 28} を用いて前処理および統計解析を行った。スライスタイミング補正のあと，最初の画像をリファレンスとした運動補正を行い，その画像を MNI (Montreal Neurological Institute) 空間に対して正規化した。その後ガウス基底 (9 mm, full-width at half-maximum) を用いた空間平滑化を行った。ボックスカー関数と血流反応関数 (hemodynamic response function) の畳み込み積分によって，色条件と動き条件のための説明変数時系列を作成した。

2 - 4 - 7 階層ベイズ法を用いた皮質電流源推定

階層ベイズ法

高々数百個のセンサによって測定される脳磁場情報から数千から数万個の電流源の強度を推定する必要があるため，MEG 信号を用いた皮質電流推定は一般に不良設定問題である。これを解決するためには，推定の際に何らかの事前情報(制約)が必要である。この事前情報として，MRI によって測定した皮質の構造データや fMRI によって測定した皮質活動データがよく用いられる ⁵⁷⁻⁵⁹。これらの手法では，皮質活動は皮質表面に置いたいくつもの電流双極子によってモデル化される。各電流双極子の空間位置は固定で，向きは皮質表面に対して垂直である。MEG 信号は皮質錐体細胞のシナプス後電流から生じる。この電流は一般に皮質と垂直の方向に流れるから，双極子の向きを皮質と垂直の方向に仮定するのは妥当だといえる ⁶⁰。皮質電流推定は MEG データから各電流双極子の電流強度を求めることによって実現される。しかし，過去の提案手法のように fMRI データによって皮質各点の活動強度に強い制約を加えると，fMRI と MEG の情報に食い違いがある場合に推定結果が真実と大きく異なるという問題があった。

Sato らによって考案された階層ベイズ法 ⁵⁶ はこの問題を解決することができる。ベイズ推定の観点では，fMRI データは電流強度分散の事前分布を決める。階層ベイズ法では電流強度分散の値もパラメタであり，MEG データを用いて推定される。つまり，fMRI データは皮質電流分散そのものではなく，皮質電流分散の事前分布として用いられる。従って，階層ベイズ法を用いることで，事前情報である fMRI データに多少の誤りがあっても正しい推定結果を得ることが期待できる。

実際に Sato らのシミュレーションではその有効性が確かめられている⁵⁶。

MEG フォワードモデル

ある時刻 t の皮質各点（電流双極子）の電流強度 $J(t)$ と、 N 個のチャンネルで観測される MEG データ $B(t)$ の物理的な関係を記述した行列 G （フォワードモデル）をリードフィールド行列といい、以下で表す：

$$B(t) = GJ(t) \quad (2-1).$$

ここで $B(t)$ は $N \times 1$ のベクトルであり、 $J(t)$ は $I \times 1$ のベクトルである。従って、 G は $N \times I$ の行列となる。本研究では頭蓋を球と仮定し、Sarvas の式⁶¹によってリードフィールド行列を求めた。

電流分散の推定

電流双極子の数 I は fMRI データによる制約を導入することで減らすことができる。しかし、それでも尚 I はチャンネル数 N に比べてはるかに大きい。階層ベイズ法では、階層事前分布を用いて皮質電流強度を推定する。階層事前分布は逆問題における解空間を狭めるのに役立つ。電流強度 $J(t)$ は以下で推定される：

$$J(t) = L(\alpha)B(t) \quad (2-2),$$

$$L(\alpha) = A^{-1}G'(GA^{-1}G' + \delta^{-1}\Sigma_B^{-1}) \quad (2-3).$$

$L(\alpha)$ は MEG データ $B(t)$ から皮質電流 $J(t)$ を計算する際の逆フィルタ、 $A \equiv \text{diag}(\alpha)$ は対角行列で事前電流分散の逆行列である。 $\delta^{-1}\Sigma_B^{-1}$ は MEG チャンネル間の共分散行列である。 α は $I \times 1$ のベクトルで、各要素が対応する電流双極子の電流分散を表す。電流分散の逆数のパラメタである α は、Automatic Relevance Determination (ARD) 階層事前分布⁶²を用いて以下のように推定される：

$$P_0(\alpha) = \prod_{i=1}^I \Gamma(\alpha_i | \bar{\alpha}_{0i}, \gamma_{0i}) \quad (2-4).$$

ここで $\Gamma(\alpha_i | \bar{\alpha}, \gamma)$ は平均 $\bar{\alpha}$ 、自由度 γ のガンマ分布である。ハイパーパラメタである γ_{0i} は、階層事前分布の信頼度になる。階層事前分布の導入に伴い推定問題は非線形になり、解析解を導くのは困難になる。従って推定は変分ベイズ法^{63,64}を用いて行う。階層ベイズ法では、 $J(t)$ と α は繰り返し計算によって初期値から徐々に更新されていく。

逆フィルタを推定する際、皮質表面において電流強度変化は滑らかであるという制約も用いる。そのために、平滑化フィルタ行列 $W_{ij} = \exp(-d_{ij}^2/R^2)$ を導入する。ここで d_{ij} は i 番目と j 番目の電流双極子の間の距離である。 R は空間平滑化の有

効範囲を決めるパラメタであり，今回は 6 mm とした．補助変数 $Z(t)$ を用いることで電流 $J(t)$ は以下のように書ける：

$$J(t) = WZ(t) \quad (2-5).$$

従って，(1)式は以下のように置き換えられる：

$$B(t) = \tilde{G}Z(t) \quad (2-6)$$

ここで $\tilde{G} \equiv GW$ は空間平滑化を含んだリードフィールド行列である．以上から，MEG 信号からの皮質電流 $J(t)$ の推定という逆問題は，平滑化リードフィールド行列 \tilde{G} のもとで $Z(t)$ を推定する問題に置き換えられる． $Z(t)$ を推定したのち， $J(t)$ は (2-5)式によって計算される．

推定電流の正規化

MEG 信号を用いた皮質電流推定は，測定ノイズを含むいくつかの要因によって必ず誤差を持つ．従って，誤差を定量的に評価し，この誤差を用いて推定電流を正規化することが必要である⁵⁷．この理由から，推定電流を各電流源における皮質電流の事後分散によって正規化した⁶⁵．推定電流に対する統計解析はすべてこの正規化電流に対して行った．

皮質電流の推定

Brain voyager (Brain Innovation, Netherlands) を用いて各被験者の MRI 画像から皮質表面のポリゴンモデルを作成した．各被験者の皮質格子点数は 26783 ± 585 (平均 \pm 標準誤差)個だった．課題関連皮質領域は選択的注意 fMRI 実験の色条件と動き条件の結果の論理和を取ったものとして定義した．この領域内の各格子点に対して，電流源を皮質に垂直な方向に仮定した．電流源の総数は 3871 ± 291 個だった．リードフィールド行列は球モデルを用いて計算した．階層ベイズ法を用いて，色条件と動き条件の皮質電流を MEG 信号から推定した．フォワードモデル (fMRI 情報およびリードフィールド行列) は条件間で同一なので，推定電流の条件差は MEG 信号の条件差を反映することになる．

fMRI データはキュー期間と刺激期間の両方を含み，それらの平均を反映していると考えられる．従って，各時刻において fMRI データが与える電流強度分散の事前情報は，実際の活動強度と異なる可能性が高い．実際に fMRI データの情報を強く信頼して推定を行うと，視覚誘起性反応が見られないなど生理学知見に合わない電流が推定される．そのため，今回は $P_0(\alpha_i)$ の値をすべて α_0^{-1} にすることで，電流強度に関する事前分布は一様分布とした． α_0^{-1} はベースライン期間 (キ

キュー提示 250 ms 前からキュー提示まで) の MEG 信号から推定した。α の初期値は α₀⁻¹ とした。

推定時間窓の設定

階層ベイズ法を用いることで、MEG 信号を皮質電流に変換する逆フィルタが計算される。皮質電流のパターンはキュー期間 (キュー提示から刺激提示までの 1000 ms) と刺激期間 (刺激提示から刺激終了までの 500 ms) の間で異なると仮定した。2 つの期間の電流が混ざるのを防ぐために、1 試行 (キュー提示 250 ms 前から刺激終了までの 1750 ms) を複数の時間窓に分け、それぞれの時間窓ごとに空間フィルタを計算することとした。

選択的注意の切り替えは数百ミリ秒程度の時間で行われる^{46,53,54,66} から、時間窓の長さもそれに準じる必要がある。時間窓が長すぎると脳の細かい変化に追従できない一方、短すぎると推定が安定しない可能性がある。MEG データから皮質電流を推定する際の適切な時間窓長を決めるために、簡単なシミュレーションを行った。電流源を左の側頭皮質に置いた。電流源には 1-500 ms の間 (持続期) は一定 (50 pA) の電流が流れ、501-1000 ms の間 (過渡期) は 50 ms の周期で 0 pA から 50 pA の間で振動する電流が流れる (図 2-2)。皮質モデルおよびリードフィールド行列は被験者 YS のものを用いた。fMRI データは推定に用いなかった。人工 MEG データは電流にリードフィールド行列を掛け合わせることで生成し、振幅の 10 倍のノイズを加えた。階層ベイズ法によって皮質電流を推定する際、時間窓 1 (幅 200 ms, 重複 100 ms), 時間窓 2 (幅 100 ms, 重複 50 ms), 時間窓 3 (幅 50 ms, 重複 25 ms) の 3 つの時間窓を用いた。これらの時間幅はいずれも注意の変化にかかる時間よりも短い。時間的に 2 つの空間フィルタが重なっている期間は電流を平均した。

図 2-2 に示すように、推定された電流は各時間窓間でよく似ていた。推定精度を比較するために、以下の式で正規化自乗誤差 E を計算した：

$$E = \sqrt{\frac{\sum_{t=1}^N (S_{est}(t) - S_{true}(t))^2}{\sum_{t=1}^N S_{est}^2(t)}} \quad (2-7)$$

持続期間における正規化自乗誤差はそれぞれ 0.3886 (時間窓 1), 0.4068 (時間窓 2), 0.4149 (時間窓 3) であった。また過渡期における正規化自乗誤差はそれぞれ

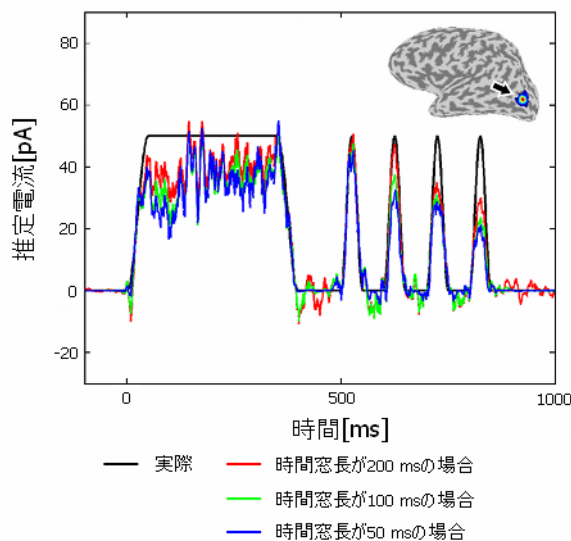


図 2-2 . シミュレーションの結果 . 黒線は実際の電流 , 赤線は時間窓 1 を用いた場合 , 緑線は時間窓 2 を用いた場合 , 青線は時間窓 3 を用いた場合の推定電流 . 矢印は皮質電流源の位置を示す .

れ 0.2290 (時間窓 1) , 0.2187 (時間窓 2) , 0.2092 (時間窓 3) であった . すなわち , 時間窓間で誤差はあまり変わらないものの , 持続期間では時間窓 3 の推定誤差が , 過渡期間では時間窓 1 の推定誤差がわずかに大きくなる . このことから , 今回は時間窓 2 を用いて推定を行うこととした .

2 - 5 結果

2 - 5 - 1 課題成績

選択的注意 MEG 実験における被験者の課題成績を条件間で比較した . 刺激間時間が 1000 ms の場合 , 反応時間 (色条件 : 757 ± 55 ms (平均 \pm 標準誤差) , 動き条件 : 833 ± 111 ms , Wilcoxon signed rank test^{Note 29} , $p=0.29$) および正答率 (色条件 : $96 \pm 2\%$, 動き条件 : $93 \pm 2\%$, Wilcoxon signed rank test , $p=0.16$) に条件間で有意な差は見られなかった . 同様に刺激間時間が 500 ms の場合でも , 反応時間 (色条件 : 787 ± 37 ms , 動き条件 : 834 ± 97 ms , Wilcoxon signed rank test , $p=0.38$) および正答率 (色条件 : $95 \pm 3\%$, 動き条件 : $93 \pm 4\%$, Wilcoxon signed rank test , $p=0.38$) に条件間で有意な差は見られなかった . これらの結果から , どちらの試行間時間でも課題の難易度に条件差はないこと , 被験者はキュー期間に渡って注意を維持していたことが示唆される .

2 - 5 - 2 fMRI による課題関連領域の同定

図 2-3A および B は , それぞれ被験者 YS の色条件および動き条件における選択的注意 fMRI 実験の結果である . どちらの条件でも , 両側の外側背側前頭皮質 ,

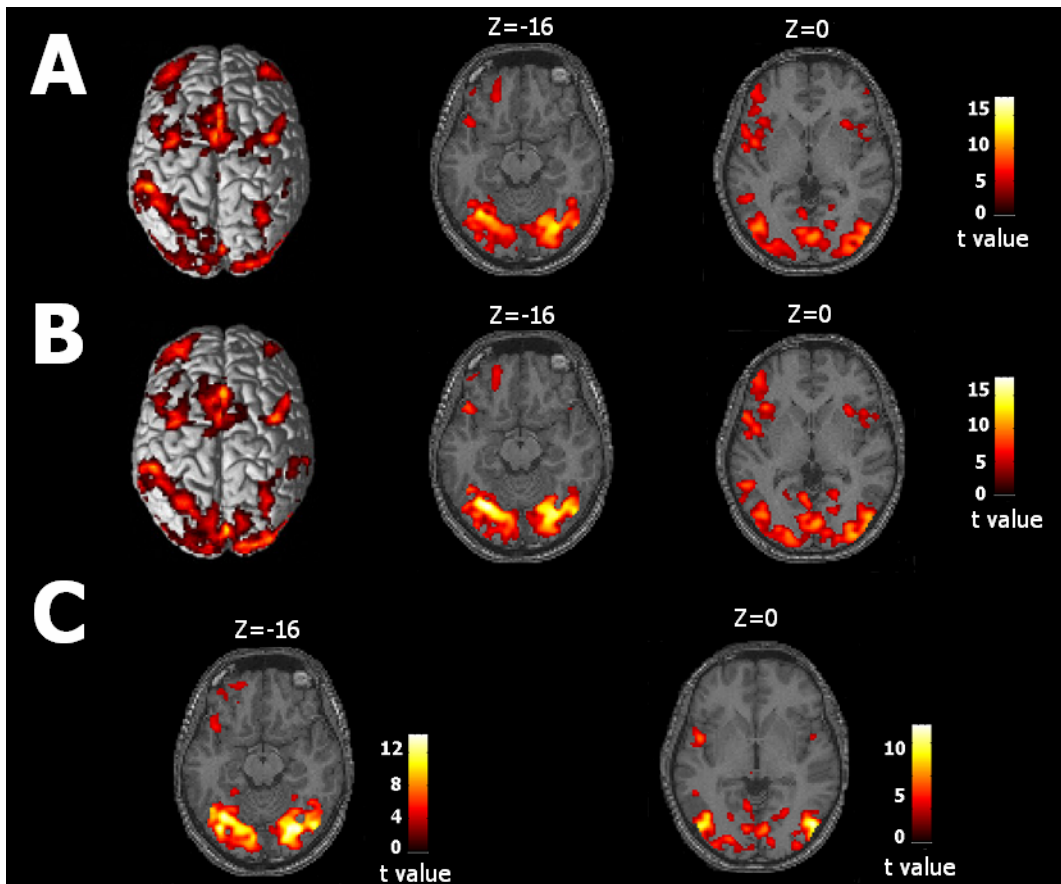


図 2-3 . 被験者 YS の fMRI 実験結果 . (A) 色条件における選択的注意 fMRI 実験の結果 . (B) 動き条件における選択的注意 fMRI 実験の結果 . (C) 視覚野同定 fMRI 実験における色 (左) および動き刺激 (右) に対する結果 . いずれの場合でも , 統計的検定には以下の基準を用いた : ($p < 0.00001$, uncorrected; extent threshold of 30 voxels)

両側の中心溝前皮質 , 補足運動野 , 両側の頭頂間溝前部 , 両側の頭頂間溝後部および視覚皮質に有意な活動が見られた . どの被験者も図 2-3A および B に示すような活動パターンを示した . これらの領域を皮質電流推定における空間的な制約として用いる . 視覚皮質以外の 9 つの領域を , 前頭および頭頂における関心領域とした .

図 2-3C は被験者 YS の視覚野同定実験の結果である . 色および動き刺激に対する有意な反応が , 両側の紡錘回 (図 2-3C 左) および中部側頭皮質 (図 2-3C 右) にそれぞれ見られた . どの被験者でも同様の結果が得られた . これらの領域は色および動き選択性の関心領域を決める際に用いた .

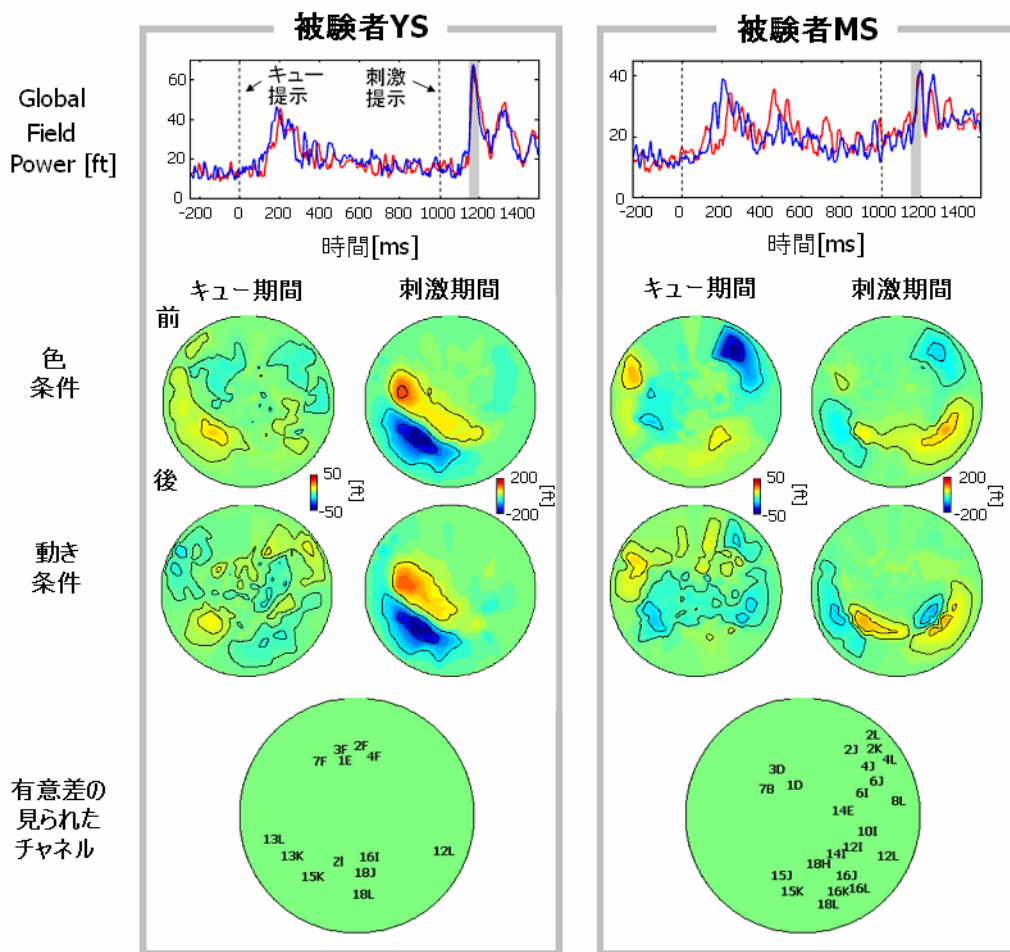


図 2-4 . MEG 信号強度の条件間比較 . 最上段のパネルは Global Field Power (GFP) を示す . キュー開始 (0 ms) と刺激開始 (1000 ms) は点線で示されている . 赤線が色条件 , 青線が動き条件に対応する . 灰色の領域は視覚野関心領域決定に用いられた時間帯である . 二段目と三段目のマップは各条件における MEG 信号強度の空間マップを表す . 二段目が色条件 , 三段目が動き条件に対応し , 左列がキュー期間 , 右列が刺激期間のマップに対応する . 四段目のマップは MEG 信号強度に有意な条件差が見られたチャンネルの空間分布を示す . 各文字がチャンネルの名前に対応する .

2 - 5 - 3 MEG 信号の各チャンネル解析

Global filed power

図 2-4 の一段目は被験者 YS および MS の MEG 信号から計算した Global field power (GFP) の時系列である . GFP は以下の式で計算される :

$$GFP(t) = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (S_i(t))^2} \quad (2-8).$$

ここで $S_i(t)$ はチャンネル i 時間 t における MEG 信号の試行平均, N はチャンネル数を表す. どの被験者でも色条件と動き条件の GFP はほとんど重なっており, 刺激提示後 150 ms から 200 ms の間でピークを持った (図 2-4A および B の灰色領域). この潜時は過去の色刺激や動き刺激を用いた MEG 実験と一致している^{67,68}.

各チャンネルの解析

図 2-4 の二段目および三段目は, 被験者 YS と MS の MEG 信号強度の空間マップである. 左列はキュー期間 (キュー提示から刺激提示までの 1000 ms), 右列は刺激提示後 150-200 ms に対応する. 特徴注意の効果を刺激提示前と後で別々に比べるために, キュー期間と刺激期間それぞれで信号強度の時間平均を計算し, それらを条件間で比較した. どちらの期間でもいくつかのチャンネルで有意な条件差が見られた (t -test, $p < 0.05$). キュー期間 (キュー提示から刺激提示までの 1000 ms) では 26 ± 6 (平均 \pm 標準誤差) 個のチャンネルに, 刺激期間 (刺激提示から刺激終了までの 500 ms) では 16 ± 4 個のチャンネルに有意差が見られた. しかし, 空間配置やチャンネル数に関して被験者間で共通の傾向は見出せなかった. 被験者 YS と MS についての結果を図 2-4 の四段目に示した. それぞれの文字はチャンネルの名前に対応する.

2-5-4 キューおよび刺激期間における推定電流の空間パターン

階層ベイズ法を用いて MEG 信号から課題関連領域内の皮質電流を推定した. 図 2-5 は被験者 YS のキュー期間および刺激期間の推定電流強度のマップを条件ごとに示したものである. キュー期間では頭頂, 前頭および視覚皮質に活動が見られた. 刺激期間では強い反応が視覚皮質に見られた. どの被験者についても, 2 つの条件間で推定電流の時空間パターンは似通っていた.

2-5-5 関心領域の同定

頭頂および前頭領域

選択的注意 fMRI 実験の結果, 頭頂および前頭皮質に 9 つの関心領域が見つかった (図 2-3A および B). 電流もこの領域内に推定されたが, 範囲はより限局していた. 従って, 以降の解析では各被験者の頭頂および前頭関心領域を以下の手順で決めることとした: (1) 選択的注意 fMRI 実験の結果から 9 つの領域を定める, (2) 各領域内で平均電流強度がもっとも大きい電流源を探す, (3) その電流源を中

YS

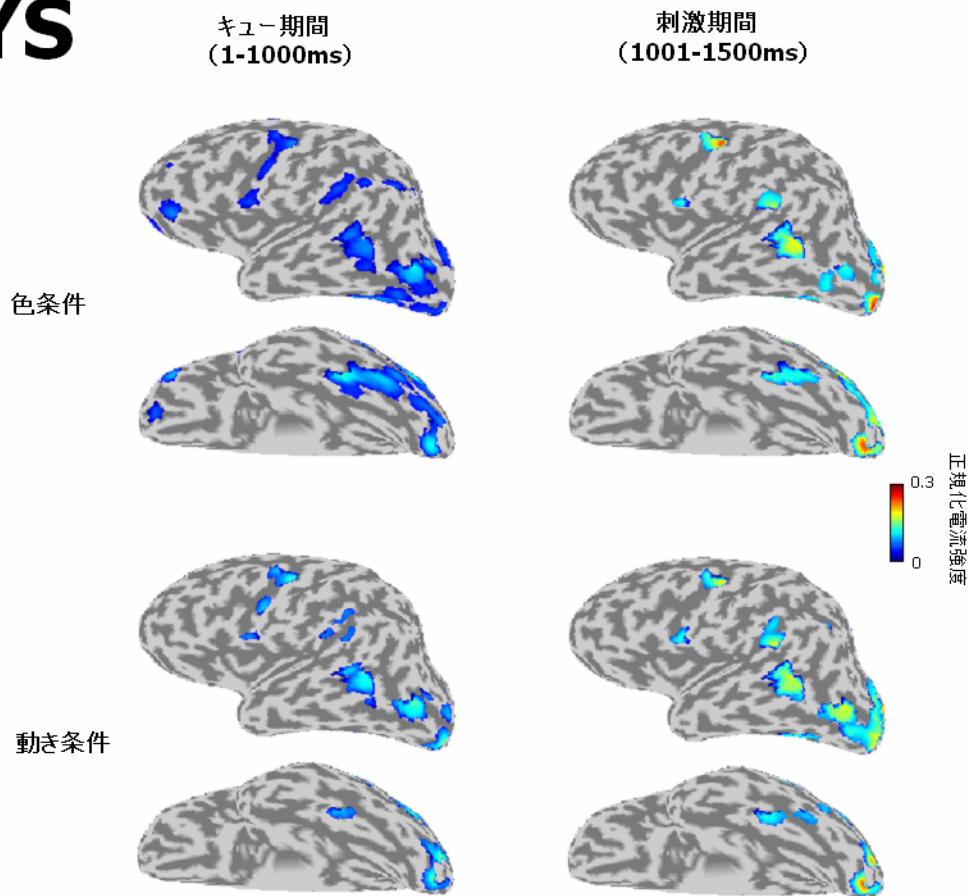


図 2-5 . 被験者 YS の平均電流強度マップ . 膨らませた皮質の左半球のみ示す . 左がキュー期間 , 右が刺激期間に対応する . 上段が色条件 , 下段が動き条件における空間マップを示す .

心とした半径 6 mm の領域を関心領域とする . 9 つの関心領域 (左右の外側背側前頭皮質 , 左右の前中心皮質 , 補足運動野 , 左右の頭頂間溝前部および左右の頭頂間溝後部) が被験者ごとに決められた . 各関心領域は 19 ± 2 (平均 \pm 標準誤差) 個の電流源を含んだ . これらの領域は前頭 - 頭頂注意ネットワークとして知られている ^{23,55,69,70} . 関心領域内の各電流源の電流時系列は非常に似ていた (相関係数 0.8 以上) ので , これらの時系列を試行ごとに平均したものをそれぞれの関心領域の 1 試行の電流時系列とした .

低次視覚領域

低次視覚野 (Brodmann17 野および 18 野 , 以下 BA17 および BA18 と表記) に

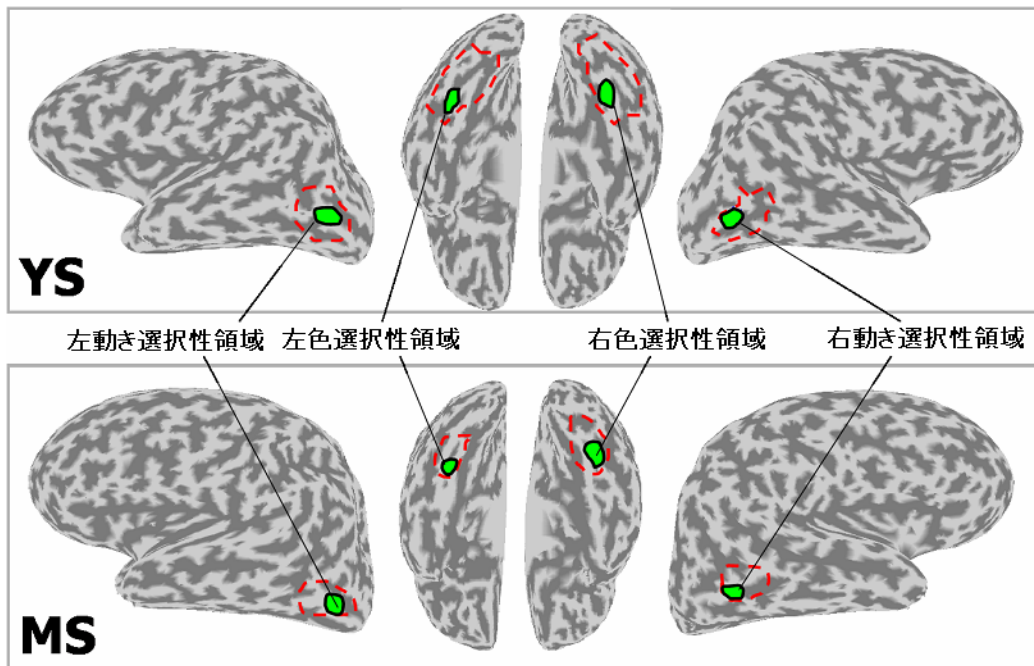


図 2-6 . 被験者 YS および MS の 4 つの特徴選択性関心領域 . それぞれの関心領域の範囲が緑で , 視覚野同定 fMRI 実験の結果が赤い点線で示されている . 被験者 YS における各特徴選択性領域の Talairach 座標^{Note 30} は以下の通り : 左色選択性領域 (-34, -64, -16), 右色選択性領域 (45, -62, -14), 左動き選択性領域 (-44, -67, 0), 右動き選択性領域 (46, -66, 2). 被験者 MS における各特徴選択性領域の Talairach 座標は以下の通り : 左色選択性領域 (-32, -50, -20), 右色選択性領域 (36, -54, -18), 左動き選択性領域 (-49, -61, -2), 右動き選択性領域 (58, -60, -1).

における特徴注意の効果を調べるために , 被験者ごとに 4 つの低次視覚野関心領域 (左右の BA17 および左右の BA18) を決めた . 低次視覚野を同定するために , 選択的注意 fMRI 実験の結果と SPM Anatomy toolbox の細胞構築学地図^{71 Note 31} を用いた . 関心領域の決定方法は以下の通りである : (1) 選択的注意 fMRI 実験の結果と細胞構築学地図の共通領域から左右半球の BA17 と BA18 を同定する , (2) 各領域内で刺激提示後 150 ms から 200 ms 間の平均電流強度がもっとも大きい電流源を探す , (3) その電流源を中心とした半径 6 mm の領域を関心領域とする .

特徴選択性領域

特徴選択性領域における特徴注意の効果を調べるために , 被験者ごとに 4 つの

特徴選択性関心領域（左右の色選択性領域，左右の動き選択性領域）を決めた．色選択性領域および動き選択性領域を同定するために，手順(1)では選択的注意 fMRI 実験と細胞構築学地図は用いず，視覚野同定 fMRI 実験の結果を用いた．以後の手順(2)および(3)は低次視覚野の関心領域決定の場合と同様である．図 2-6 に被験者 YS および MS の特徴選択性関心領域の位置を示した．これらの領域は，過去報告されている色選択性領域（第四次視覚野周辺複合領域）および動き選択性領域（中部側頭領域）とそれぞれ一致した^{43,72-76}．

2 - 5 - 6 関心領域内の推定電流強度比較

過去の研究から 視野の特定位置への注意は対応する視覚領域の活動を持続的に変化させることが報告されている^{25,44-46}．この理由から，キュー期間では推定電流強度の時間平均を試行ごとに計算し，それを条件間で比べた．一方過去の事象関連電位研究からは，視覚選択的注意が皮質刺激応答のピークの大きさに影響を与えることが報告されている^{29,77}．従って，刺激期間では推定電流強度のピークの大きさとその潜時を条件間で比較することとした．

頭頂および前頭領域

9 つの頭頂および前頭関心領域について特徴注意の効果を調べた．キュー期間の場合，どの領域でも電流強度の時間平均に有意な差は見られなかった (Wilcoxon signed rank test, $p>0.094$)．刺激期間の場合も，電流強度ピーク値に有意な差は見られなかった ($p>0.156$)．同様に，ピーク潜時にも有意差は見られなかった ($p>0.156$)．

低次視覚領域

頭頂および前頭領域と同様に，4 つの低次視覚野関心領域についても，キュー期間は電流強度の時間平均を，刺激期間は電流強度ピーク値とその潜時を条件間で比較した．キュー期間でも刺激期間でも電流強度に有意な条件差は見られなかった (Wilcoxon signed rank test, $p>0.156$)．刺激期間ピーク潜時でも同様であった ($p>0.219$)．

特徴選択性領域

同様の解析を 4 つの特徴選択性関心領域についても行った．キュー期間の左色選択性領域では，色条件の電流強度の時間平均は動き条件に比べ有意に大きかった (Wilcoxon signed rank test, $p=0.031$)．右色選択性領域では，6 名中 5 名が同じ傾向を示したものの有意な差には至らなかった (Wilcoxon signed rank test,

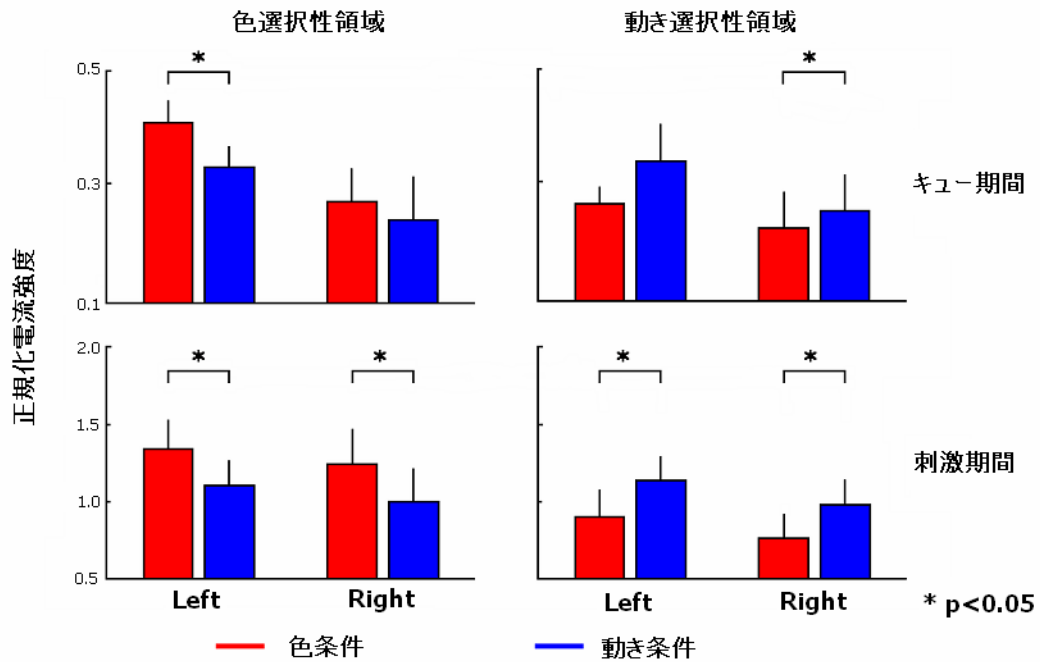


図 2-7 . 各特徴選択性領域 , 各期間における平均電流強度の条件間比較 (被験者 6 名) . 各棒グラフは色条件 (赤) および動き条件 (青) の平均電流強度とその標準誤差を示す .

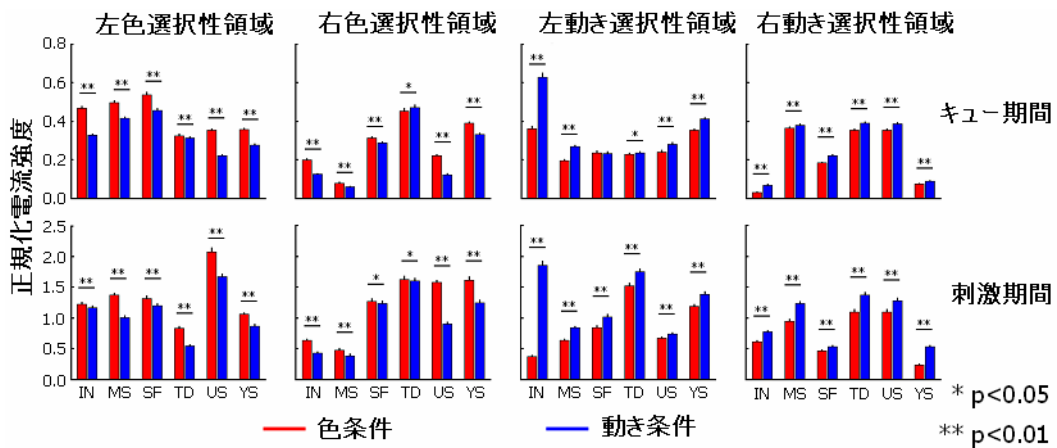
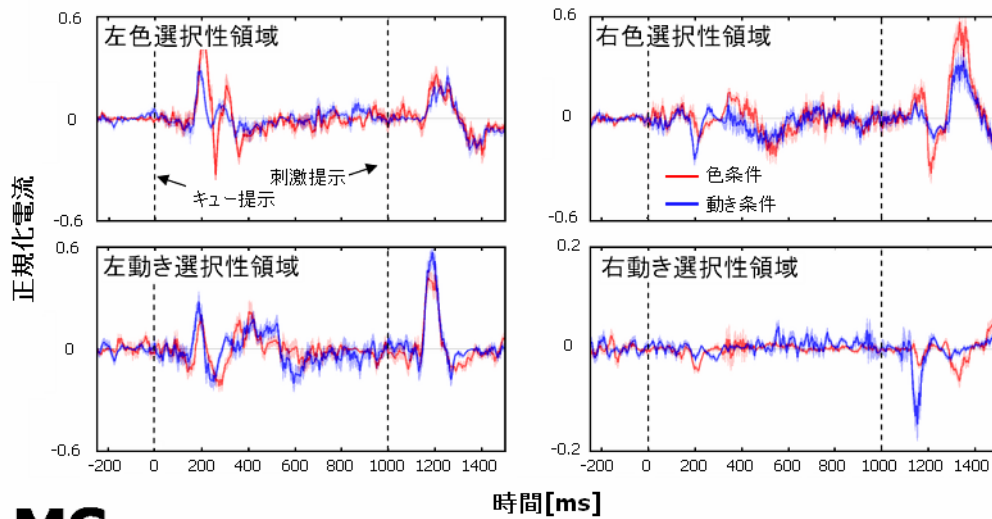


図 2-8 . すべての被験者の各特徴選択性領域における電流強度比較 . 各棒グラフは色条件 (赤) および動き条件 (青) の平均電流強度とその標準誤差を示す .

p=0.312) . 右動き選択性領域では , 動き条件の電流強度の時間平均は色条件に比べ有意に大きかった (Wilcoxon signed rank test, p=0.031) . 左動き選択性領域では , 6 名中 5 名が同じ傾向を示したものの , 有意な差には至らなかった (Wilcoxon

YS



MS

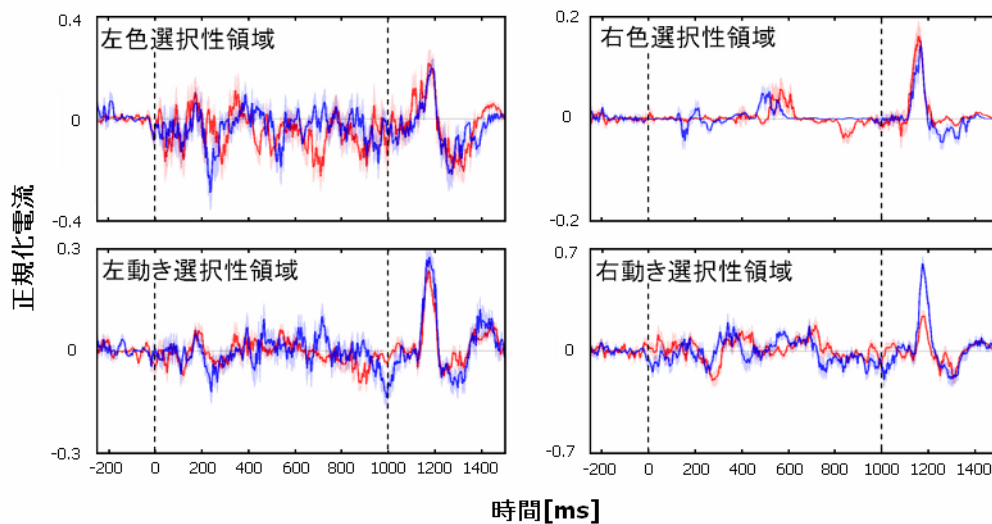


図 2-9 . 被験者 YS および MS の各特徴選択性領域における推定電流の試行平均時系列 . 点線はキュー提示 (0 ms) および刺激提示 (1000 ms) の時間を示す . 赤線は色条件 , 青線は動き条件を表し , それぞれの色の影は標準誤差を表す .

signed rank test, $p=0.062$). 刺激期間の左右の色選択性領域のピーク電流強度は , 動き条件に比べて色条件の方が有意に大きかった (Wilcoxon signed rank test, $p=0.031$). 一方左右の動き選択性領域では , 色条件に比べて動き条件の方が有意に大きかった (Wilcoxon signed rank test, $p=0.031$). 図 2-7 に条件間電流強度比較

のまとめを示す．また図 2-8 に被験者ごとの比較結果を示す．刺激期間のピーク電流強度の潜時はそれぞれ 234 ± 24 ms (左色選択性領域, 平均 \pm 標準誤差), 253 ± 25 ms (右色選択性領域), 202 ± 33 ms (左動き選択性領域), 183 ± 28 ms (右動き選択性領域) だった．どの領域でも潜時に有意な条件差は見られなかった ($p>0.312$)

図 2-9 に被験者 YS と MS の各特徴選択性領域における色条件および動き条件の推定電流の試行平均を示す．各領域における推定電流は，刺激提示後 200 ms 付近でピークを持った．このピークの大きさの条件差は図 2-7 で示した傾向と一致しており，どの被験者も同じ結果を示した．刺激期間と異なり，キュー期間の推定電流にはすべての被験者に共通するピークは見られなかった．さらに図 2-7 で見られたような条件差は明確なピーク付近で観測されるとは限らず，より小さなピーク付近で観測されることもあった．たとえば被験者 YS の左色選択性領域の場合，キューから 200 ms 付近の顕著なピークは動き条件より色条件の方が大きく，図 2-7 の結果と一致している．被験者 MS の右動き選択性領域の場合はそれとは異なり，キューから 300 ms 付近の顕著なピークは動き条件の方が小さい．にもかかわらず，電流強度の時間平均は動き条件の方が有意に高い (色条件: 0.363, 動き条件: 0.380)．次の節では，キュー期間における推定電流強度差の時間特性に注目する．

2-5-7 キュー期間の特徴選択性領域における推定電流の時間特性に対する特徴注意の効果

図 2-10 は各特徴選択性領域における電流強度の条件差時系列 (色条件 - 動き条件) の被験者平均である．図 2-7 で示した統計結果と一致して，色選択性領域では強度差は全体として正になる傾向があり，動き選択性領域では全体として負になる傾向が見られた．キュー期間を前後半 500 ms ずつに分けて平均電流強度を条件間で比較したところ，すべての領域でどちらの区間にも有意差は見られなかった (Wilcoxon signed rank test, $p>0.062$)．同様に，キュー期間を 250 ms ずつ 4 つの区間に分けて比較しても，電流強度に有意な差は見られなかった ($p>0.094$)．

図 2-11A は各特徴選択性領域における電流強度の条件差を被験者ごとに示したものである．色のついた破線はそれぞれの被験者に対応しており，四角のマークは 100 ms 間の平均電流強度差を表す．差の大きさが被験者間で異なったため，可視化を容易にする目的で，各被験者の電流強度差は最大 1 最小 -1 になるように正規化してある．図 2-11A から分かるように，キュー期間内で条件差が顕著な時

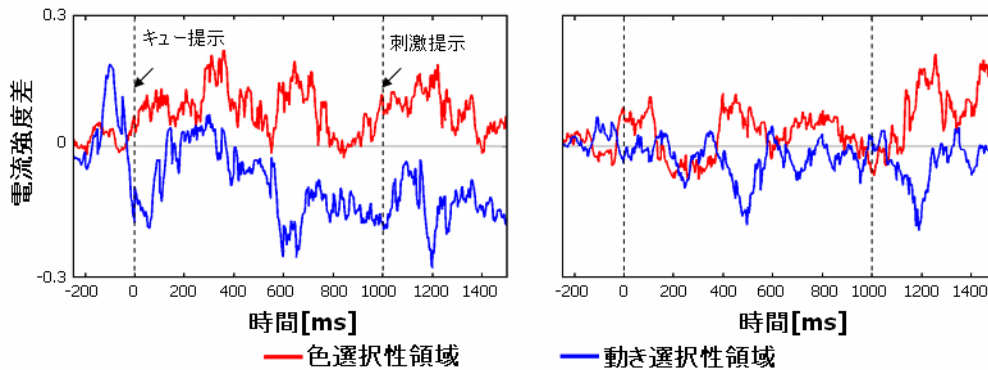


図 2-10 . 各特徴選択性領域における電流強度差 . 左図が左半球の , 右図が右半球の結果に対応する . 強度差は色条件から動き条件を引くことで計算される . 赤と青はそれぞれ色選択性および動き選択性領域における強度差を表す .

間帯は被験者ごとに異なった . また , 条件差は時間的に持続しなかった .

この特徴を定量的に評価するために , 各被験者のデータからキュー期間に電流強度の条件差がどのくらい長く続いているかを調べた . 図 2-11B はすべての被験者の各特徴選択性領域の持続長をまとめてヒストグラムにしたものである . 各特徴選択性領域の持続長は以下の手順で計算される : (1) 電流強度の条件差を 100 ms 区間の平均ごとに検定する , (2) 有意差 (t-test, $p < 0.05$, ボンフェローニ補正^{Note 32}) のある区間がいくつ続いているか数える (色選択性領域では正の条件差のみ , 動き選択性領域では負の条件差のみを数える) , (3) 続いた数の中でもっとも長いものをその被験者のその領域の持続長とする . 図 2-11B に示されるように , 持続長のヒストグラムは 2 から 3 でピークを示し , 1 から 3 までに 75% が含まれた . これは有意な電流強度差が多くの場合 100 ms から 300 ms 続くことを示す .

2 - 6 考察

本研究では , 視覚刺激提示前の脳皮質における特徴注意の効果を fMRI と MEG を用いて調べた . まず , チャンネルごとに MEG 信号強度を条件間で比較した . いくつかのチャンネルで有意な差が見られたものの , 被験者間で共通の傾向は見出せなかった (図 2-4C , 四段目) . 次に , 階層ベイズ法を用いて MEG 信号から皮質電流の推定を行った . 図 2-5 に示すように , 推定電流の空間パターンは条件間で似通っていた . また , 前頭 , 頭頂そして低次視覚関心領域では推定電流強度に有意な差は見られなかった . 一方 , 特徴選択性領域では条件間で有意な差が見られた

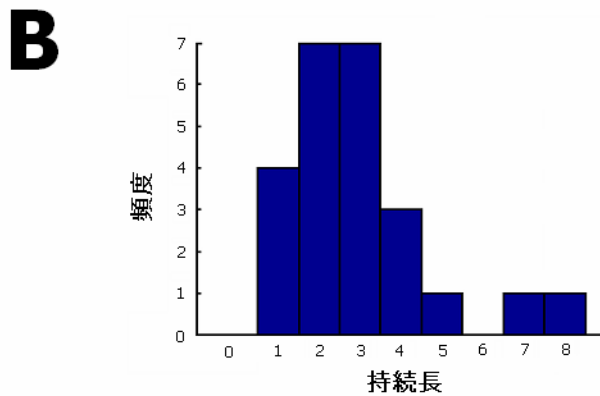
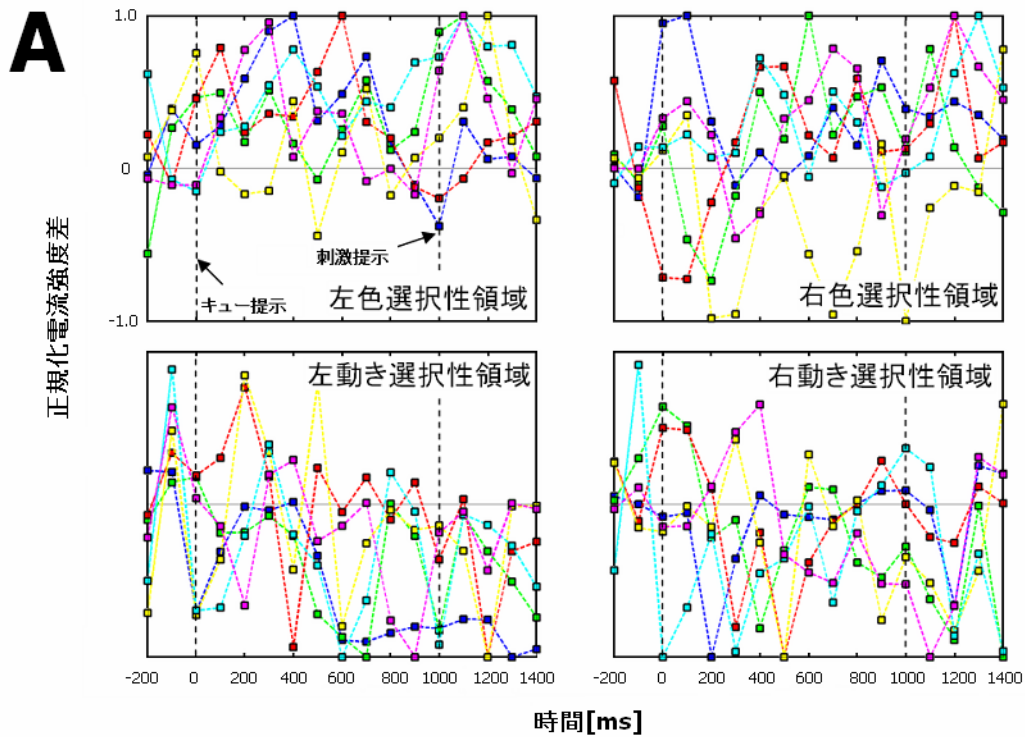


図 2-11 . 特徴注意効果の時間特性 . (A) 各被験者の各特徴選択性領域における電流強度差時系列 . それぞれの色つき破線が各被験者に対応しており , 四角のマーカが電流強度差の 100 ms の平均を示す . (B) 各被験者の各特徴選択性領域における持続長をまとめたヒストグラム . 持続長の計算方法については本文を参照のこと .

(図 2-7) . 色選択性領域では , キュー期間と刺激期間の両方で , 被験者が色に注意を向けている場合に電流強度が増加した . 動き選択性領域では , 被験者が動きに注意を向けている場合に電流強度が増加した . しかしながら , キュー期間をい

くつかの区間 (500 ms および 250 ms) に区切って比べた場合 , 有意な条件差は見
出せなかった . 一見この結果はキュー期間全体の電流強度比較の結果 (図 2-7)
と矛盾しているように思える . 図 2-11A がこの一見矛盾する結果を説明している .
すなわち , キュー期間の特徴選択性領域の平均的な活動は被験者がその特徴に注
意を向けていると高くなる . しかし一方 , キュー間のどの時間帯に差が出るかは
被験者によって異なるのである . これに加えて , 電流強度の条件差は多くの場合
300 ms しか持続しない (図 2-11B) . このために , キュー期間全体の平均を比べた
ときは有意な条件差が得られるが , 時間を区切った場合は有意差が得られなくな
るのである .

特徴選択性領域で見られた電流強度の条件差は , まだ視覚刺激が出ていない状
態で観測されている . 従って , この効果はおそらく視覚領域へのトップダウンな
注意を反映している . サルを対象にした研究では , 複数の特徴選択性領域からニ
ューロン活動を同時に記録し , 注意の異なる条件で比較した例はない . 作業記憶
の文脈で , 運動選択性領域における動きへの注意の効果を調べた研究⁷⁸があるの
みである . 最近の fMRI 実験^{42,43}では , ある特徴への注意がその特徴を選択的に
処理する視覚領域の活動を変化させることが報告されている . しかし , BOLD 信
号は数百ミリ秒の単位で変化する選択的注意^{46,53,54,66}の特性を捉えるには不十分
な時間解像度しか持たない . 一方時間解像度に優れる EEG や MEG では , 不良設
定性のある逆問題が原因で皮質のどこが活動しているか正確にはわからない . 本
研究では , この困難を fMRI データによって制約を入れた MEG 電流源推定法⁵⁶
を用いることで乗り越えた .

図 2-7 から , 特徴注意は対応する特徴選択性領域の刺激提示前の活動を選択的
に強化することがわかった . 過去の EEG および MEG 実験では , 被験者が視野の
ある位置に注意を向けてから数百 ms 後から , 対応する視覚領域の活動が持続的
に変化することが分かっている^{44-46,53,54} . 今回の結果は , 特徴選択的注意も空間
注意のように対応する視覚領域の活動を選択的に強化するということを示唆して
いる .

しかし , 特徴注意効果の時間特性は空間注意のものと異なるかもしれない . キ
ュー期間において , 特徴選択性領域の電流強度の条件差は時間的に持続的とはい
えなかった (図 2-11) . このことは , 空間注意による視覚野活動変化が持続的で
あるという生理学的知見^{25,44-46}と異なる . 実験では刺激間時間が 500 ms の試行を

ランダムに挿入することで、キュー期間中被験者の注意が途切れないようにしている。にも関わらず、特徴注意の効果がなぜ時間的に持続しないかは不明であるが、過去空間注意と特徴注意は神経活動に異なる効果を与えるという報告はなされている⁷⁹⁻⁸¹。このことから、特徴注意と空間注意は特定の視覚領域の活動に選択的に影響を与えるという点では同じだが、その時間特性は異なるのだと思われる。

今回見られた特徴注意の効果は、あとに続く刺激応答の強化とどのように関わるのだろうか。空間注意のように注意の効果が視覚刺激提示まで持続する場合、2-2-3 で議論したような神経基盤が考えられる。一方、注意の効果が視覚刺激の提示まで持続しない場合は別の仕組みが必要となる。これは推論であるが、プライミングや順応、そして想像といった認知機能と関連付けて考えることができるかもしれない。プライミングや順応の実験では、まず被験者に視覚刺激を提示し、数秒のちに同じ視覚刺激をもう一度提示するという手順が取られる。このとき、二度目の刺激に対する視覚皮質の応答が増加するという報告がある⁸²。また視覚的な想像課題によって視覚野の特定領域の活動が選択的に増加することも知られている^{83,84}。もし特徴注意が想像と同じように視覚皮質の活動に影響を与えたとしたら、注意による視覚野の選択的な活動変化が擬似的なプライミング刺激として働き、局所領域のシナプス結合が一次的に変化することで、次に続く視覚刺激

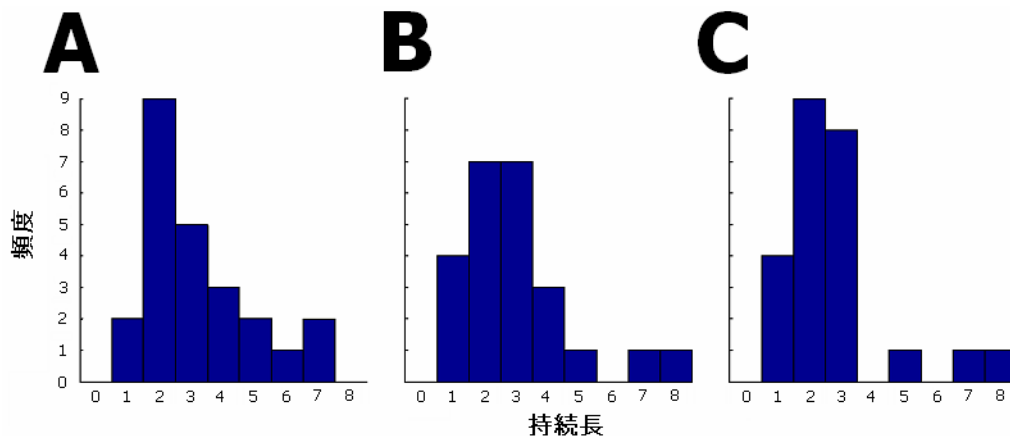


図 2-12 .3 つの時間窓による推定電流を用いて計算された持続長のヒストグラム。持続長の計算方法は図 2-11 で示されたものと同じである。(A) 時間窓長 200 ms , 重複 100 ms の場合。(B) 時間窓長 100 ms , 重複 50 ms の場合。(C) 時間窓長 50 ms , 重複 25 ms の場合。

応答の変化をもたらすのかもしれない。

特徴選択性領域における特徴注意効果の時間特性は、電流を推定する際に短い時間窓をいくつも設定したために生まれたアーチファクトであると考えられることができる。これをはっきりさせるために、異なる3つの時間窓（時間窓1：200 msの長さで100 msの重複、時間窓2：100 msの長さで50 msの重複、時間窓3：50 msの長さで25 msの重複）を用いて推定を行い、それぞれの結果について持続長を計算した。各時間窓に対する持続長のヒストグラムを図2-12に示す。どの時間窓でもヒストグラムは似ており、2（200 msに対応）でピークを示した。このことから、今回の結果は特定の時間窓長によって導かれたものではないと思われる。

また、今回用いた階層ベイズ法では、fMRIデータによって電流源の位置に制約を入れることで電流源推定の結果が大きく変わってしまうという心配がある。この問題について調べるために、fMRIデータを用いない電流源推定も行った。その結果、fMRIデータを用いた場合と用いない場合で似通った推定電流空間パターンが得られることがわかった（図2-13）。また、特徴選択性領域における電流強度比較も、統計値はやや異なるものの図2-7で得られたものと同じ結果になった（図2-14）。これらのことから、本研究で用いた階層ベイズ法の信頼性は高いと考えられる。

頭頂、前頭および低次視覚野の関心領域には電流強度の有意差は見られなかった。特徴注意の違いによる効果は特徴選択性領域にのみ現れるということなのだろうか。過去の研究によると、これは必ずしも正しい考えではない。Watanabeらは初期視覚野における動き注意の影響は被験者に与えられる刺激によって変わると主張している³¹。著者らは、被験者が外向きの動きに注意を向けている場合は第五次視覚野に活動変化が見られるが、横向きの動きに注意を向けている場合は第五次視覚野だけでなく初期視覚野にも活動変化が現れることを発見した。今回の実験では外向き/内向きの動きを用いているので、たまたま注意の効果が低次視覚野に見られなかっただけかもしれない。また、注意の効果が広域の神経活動パターンに影響を与えているという可能性もある。KamitaniとTongは、時計回りと反時計回りの運動が重なっているような刺激を被験者に見せたとき、被験者がどちら回りの運動に注意を向けているかを初期視覚野の活動パターンから予測できることを示した⁸⁵。今回は電流源の代表点だけに対して統計比較を行ったが、複数の電流源の活動パターンを条件間で比較すれば低次視覚野にも特徴注意の効

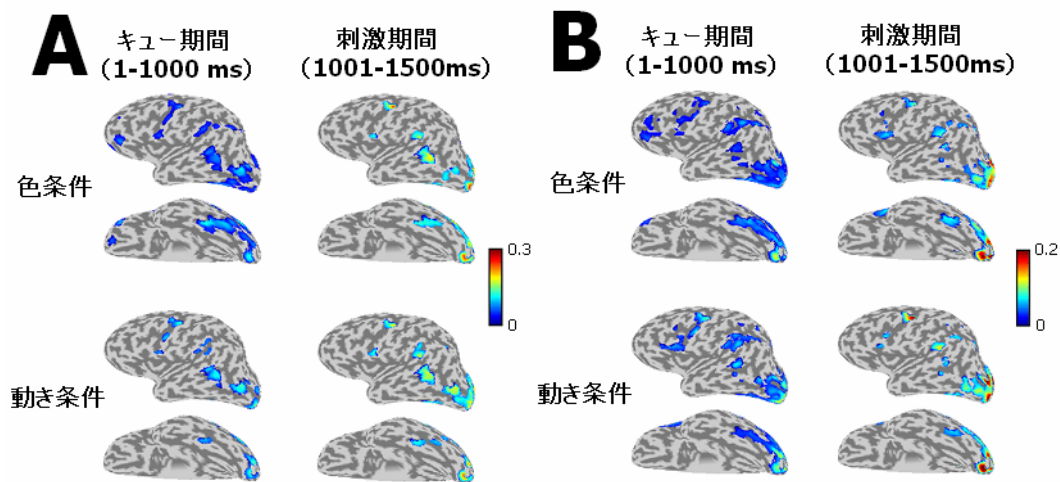


図 2-13 . fMRI による制約の効果 . (A) fMRI 情報を用いて推定した場合のキユー期間 (左) および刺激期間 (右) における被験者 YS の平均電流強度の空間マップ . (B) fMRI 情報を用いない場合 . 膨らませた皮質の左半球のみ提示してある . 上段が色条件 , 下段が動き条件に対応する .

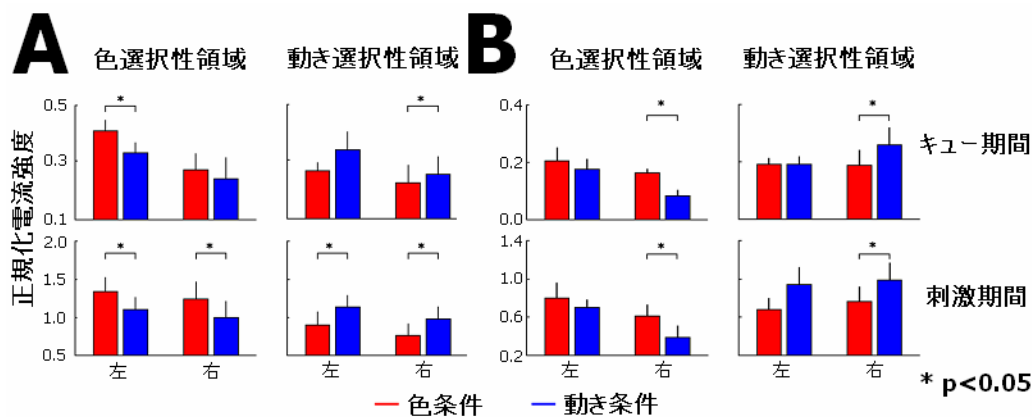


図 2-14 . fMRI 情報を用いた場合 (A) と用いない場合 (B) の各特徴選択性領域 , 各期間における平均電流強度の条件間比較 (被験者 6 名) . 棒グラフは色条件 (赤) および動き条件 (青) の平均電流強度とその標準誤差を表す .

果が見られるかもしれない . 現在の結果から特徴注意の違いによる効果が特徴選択性領域だけに現れると結論することはできない . しかし , 少なくとも , 特徴注意の違いは特徴選択性領域内の局所神経回路の活動の差異として現れるといえるだろう .

キユー期間における電流強度の条件差は , トップダウン信号の違いを反映して

いるのではなくボトムアップの視覚情報の違いによるものではないかと考える余地はある。視覚刺激に先立って提示されるキューが条件間で異なるためである(色条件：C, 動き条件：M)。しかし、'C'と'M'がそれぞれ異なる視覚領域の活動を選択的に変化させるというのありそうにないので、キューの形の違いが電流強度の条件差を生んだというのは考えにくい。特定の視覚特徴への注意というトップダウン信号が電流強度の条件差を生み出したと考えるべきであろう。

過去の fMRI⁴³ や MEG/EEG 実験⁸⁶ と一致して、特徴選択性領域の刺激誘起性活動は条件間で有意に異なった。条件間で視覚刺激は同一だから、この差は特徴注意の違いを反映しているはずである。刺激応答の潜時には有意差が見られなかったので、視覚入力に対する特徴注意の効果はニューロンの発火や活動同期の潜時ではなく発火や同期の量に反映されるのだろう^{Note 33}。この特徴注意の効果は、より高次の領域への情報伝達を頑健にする^{36,40}、刺激の内容を高次が復号化する場合の精度を向上させる^{38,39} ことなどに寄与していると考えられる。

2 - 7 本研究の意義と今後の展望

本研究の認知神経科学として最も新しい発見は、特徴選択的注意による視覚特徴選択性領域活動の時間特性が、空間注意によるものと異なる可能性を指摘した点である。多くの従来研究は、fMRI では時間情報が得られず、MEG/EEG では空間情報が不確かであるというジレンマに悩まされ続けてきた。本研究では、階層ベイズ法を導入することで、これまでの測定手法の限界による制約の打破を試みた。時空間的に詳細な脳活動を推定してから解析を行うという本研究のアプローチは、既存の問題を打ち破る強力な方法論になり得る。

選択的注意の神経機構の研究について今後の展望を述べる。第一に、特徴選択的注意によって変化するのは特徴選択性領域活動のどんな側面かを調べるのが挙げられる。過去の空間注意の研究からは、選択的注意によって MEG/EEG 信号の特定の周期成分のパワーが変化することが分かっている^{36,37,44,45}。特徴注意でもそれが期待される。

第二に、各領域の機能的結合 (Functional connectivity) はどのように変化しているのか調べるという点が挙げられる。各領域間の活動の相関を計算したり、自己回帰モデルを用いて領域間の関係を調べたりすることによって、皮質の各領域間の機能的結合について論じることができる。従来 fMRI³⁵ や MEG/EEG チャネル

レベルの信号^{33,34}ではついでこのような解析がなされてきたが、電流源推定を行った結果に対してこの解析を適用した例は数少ない。fMRI に比べて時間解像度の良い推定皮質電流データに対して機能的結合を調べることで、より詳細な皮質活動ダイナミクスを知ることができるかもしれない。たとえば、注意の制御に関わるとされる前頭眼野や頭頂溝の活動が注意の効果の座である特徴選択性領域の活動とどのように関わるか、といったことが調べられる。被験者が色に注意を向けている場合は頭頂溝と色選択性領域の活動がよく相関し、動きに注意を向けている場合は動き選択性領域の活動とよく相関するという現象が観測できるかもしれない。

最後に、特徴注意による脳活動変化と被験者の課題成績の関係を調べることが挙げられる。過去の空間注意実験では、EEG⁴⁴でも LFP⁸⁷でも、視覚領域活動の特定周波数帯と課題成績の相関が報告されている。今回の解析でもキュー期間の皮質電流強度と被験者の反応時間および正答率の関係が調べられたが、有意な相関は見られなかった。特徴注意の場合、課題成績と相関する活動指標は何なのだろうか。

また工学的な応用として、脳活動を利用して外界に働きかけるためのインターフェースである BMI (Brain Machine Interface) の開発が挙げられる。キュー期間の脳活動から被験者の課題成績を予測できるのであれば、逆に成績がよくなるような脳活動を被験者に作り出せるように訓練してもらい、ということも論理的には可能である。現在の脳活動を被験者にフィードバックし「よい状態」に近づけてもらうという訓練を課せば、BMI を利用した注意訓練システムが構築できるかもしれない。すでに ATR 脳情報研究所の山下宙人研究員は、今回測定されたデータを用いて、キュー期間の推定電流から被験者が色と動きどちらに注意を向けているかを 8 割の確率で当てはめることに成功している⁸⁸。

選択的注意という言葉はまだ完全には整理されておらず、曖昧な感覚が付きまとう概念である。しかしヒトの気付きや意識に近いといわれ、幅広い注目を集めるトピックでもある。精度の高い脳活動測定法によって選択的注意の時空間ダイナミクスを測定するという手法は、認知神経科学の分野において今後ますます重要になっていくだろう。

第3章 知覚学習における成績フィードバックの役割

新しい環境において適切な行動を獲得するために、脳は必要に応じて可塑的に変化する。これを学習という。行動に対して環境から与えられるフィードバックを脳がどのように学習に利用しているかは、教育心理学、認知心理学、行動分析学、神経科学における重要なテーマのひとつである。

本研究では、学習が高次認知機能によってどのように制御されているかについて、心理物理実験と計算モデルを用いて研究を行った。学習課題として、単純な視覚の見分け課題を用いた。このような課題の訓練によって、低次視覚システムの特徴が可塑的に変化することが知られている(知覚学習)。心理物理実験およびシミュレーション実験の結果から、高い成績向上を示すフィードバックは、たとえそれが嘘でも、被験者の学習を促進する場合があること、脳は視覚システムの学習速度を、自己の内的な予測と外部から与えられるフィードバックを最適に組み合わせて決めていることを見出した。以降の節では、まず心理学や行動分析学の分野における学習とフィードバックの関係についての論争をまとめ、次に知覚学習研究についての概説と問題点について議論する。これらを踏まえた上で、研究方法とその結果について議論する。

3-1 外部フィードバックは学習にどう作用するか

心理学や行動分析学の分野では、ヒトを含む動物が環境からどのように学習するかが調べられてきた⁸⁹。中でも、ヒトを被験者としたフィードバックと学習の関係やフィードバックと内発的動機付けの関係についての研究は、特に教育の分野で強い関心を集めてきた。

しかし、フィードバックによってヒトの状態がどのように変わり、その結果学習がどのように変容するのかについては現在も統合的な枠組みは得られていない。以降の節ではその歴史的経緯と問題点について概説する。尚、本稿におけるフィードバックは、被験者の課題遂行に対して外部から与えられる何らかの感覚入力を指す。エサや水などの食物、金銭報酬や課題成績の提示、口頭での賞賛などがこれに含まれる。

3-1-1 フィードバック研究の歴史的な流れ

Thorndike が行った一連の実験^{90,91}は、動物の行動がフィードバックによってどのように変わっていくかを系統立てて調べたはじめての試みであった。Thorndike の実験では、「問題箱」とよばれる小さな箱に空腹の動物（イヌやネコやニワトリ）が入れられた。その中でふさわしい行動（レバーを押す、ロープを引くなど）を行えば、動物は外へ出てエサを得ることができる。動物は最初、問題箱から脱出するまでに長い時間を費やした。偶然ふさわしい行動を取るまで、動物は問題箱の中をぐるぐる動き回るのである。一度問題箱から出られれば、二度目三度目の脱出にかかる時間はどんどん短くなる。Thorndike は、この現象はエサを得た満足によって特定の行動が強化されたために起こるとした。この強化（Reinforcement）の法則は、学習理論の中でもっとも重要な概念のひとつである。

Thorndike は強化の法則について最初に系統的な実験を行ったが、20 世紀半ばにこの問題が注目されたのは Skinner によるところが大きい。Skinner は強化の基本的かつ重要な性質を多く発見している^{92,93}。Skinner は、強化を通じてある行動が強められる手続きを「オペラント条件付け（Operant conditioning）」もしくは道具的条件付け（Instrumental conditioning）」とよんだ。のちに Skinner は、どのように強化を行えば動物の行動を効率的に変えていけるかという強化スケジュールについて精力的に研究した⁹⁴。

Rescorla と Wagner は、オペラント条件付けにおける強化についての理論的枠組みをはじめて提供した⁹⁵。Rescorla と Wagner のモデルでは、動物がある行動 A を選択しその結果報酬 R_A^t を得たとき、動物はその行動に対して以下の式に従って報酬の期待 V_A^{t+1} を形成する：

$$V_A^{t+1} = V_A^t + \alpha_A \beta_A (R_A^t - V_A^t) \quad (3-1)$$

ここで α は学習率、 β は刺激の明瞭度を表すパラメタである。行動への期待報酬は、行動と報酬取得の繰り返しによって徐々に更新される。動物はその期待報酬の大きさを元に行動を選択する。この理論はのちに Pearce と Hall⁹⁶、MacIntosh⁹⁷によって発展し、現在も用いられている。

Thorndike にはじまり Skinner によって発展した強化理論は、極端に言えば、ヒトを含む動物の行動変化はすべて外部の強化因子に帰属できるという立場（行動主義）であった。これに対して 1960 年代に台頭してきたのが認知主義である。認知主義では、被験者が持つ観測不可能な変数（認知状態）を行動変化の説明に

積極的に利用するという立場を取る。たとえば、友達に挨拶をしたとき返ってくる反応はその友達の機嫌によって異なるであろう。すなわち、被験者の行動にあるフィードバックが与えられた場合、それがどのように作用するかにはその被験者の認知状態も関わってくる（この2つの主義は現在でも対立しているが、両者は排他的ではないという立場を筆者は取る^{Note 34}）。この時代になって、学習とフィードバックの研究に大きく分けて2つの変化が現れた。ひとつはヒトを被験者とした実験が増加したことである。これはヒトなら言語によって認知状態が積極的に測定できるためであろう。もうひとつは、様々なフィードバックの形態が出現したことである。ヒト以外の動物の場合、どうしてもエサや水などの原始的な報酬（Primary reward）に頼らざるを得なかったが、ヒトを被験者とすることで、お金や課題の成績、言語による賞賛などの二次的な報酬（Secondary reward）を用いることが可能になった。

Deci はいくつかの実験結果をもとに行動主義を批判した⁹⁸。その実験のひとつを紹介しよう⁹⁹。Deci はある被験者群にパズルを解く課題を与えた。このパズルはとても面白いので、実験時間外でも多くの被験者はパズル解きに熱中した。一方別の被験者群には、パズル解きへの従事に対して金銭報酬を与えた。面白いことに、金銭報酬が与えられた被験者群では、実験時間外にパズル解きに費やす時間が有意に減少した。行動主義を代表する(3-1)式からはこの現象は説明できない。Deci は、これは金銭的報酬が被験者の内発的動機付け（Intrinsic motivation）を損ねたため起こったとし、Undermining 効果とよんだ。Undermining 効果はその後さまざまなフィードバック形態によって試され、多くのメタ分析^{Note 35}による検討に耐えてきた^{98,100-102}。

これまで述べてきたように、行動に対するフィードバックは、単に行動そのものを変えるというより、被験者の内発的動機付けを含む認知状態を変化させ、その結果が行動変化として現れると考えることができる。次の節ではフィードバックと内発的動機付けの関係についてより深く掘り下げる。

3-1-2 ポジティブフィードバックとネガティブフィードバック

心理学の分野において、フィードバックと認知状態の関係は主に4つの軸から調べられている。一つ目は相対評価と絶対評価の軸、二つ目は自己評価と他者評価の軸、三つ目はフィードバックありとフィードバックなしの軸、最後はポジティブなフィードバックとネガティブなフィードバックの軸である。尚、これら

の軸は互いに独立ではなく相互作用を持つことを強調しておく。

ここでは特にポジティブなフィードバックとネガティブなフィードバックについて議論する。ここでポジティブなフィードバックとは被験者の課題遂行結果のよい部分を強調して与えるフィードバック方法を指し、ネガティブなフィードバックとは悪い部分を強調して与えるフィードバック方法を指す。1960年代の内発的動機付けの研究では当初「有能感 (Competence)」という言葉が重要視され、ネガティブフィードバックは有能感を損ねるものとして否定的に見られていた。しかし、実際はそう単純なものではない。Kluger と DeNishi は、様々な研究におけるフィードバックの効果を検討したメタ分析の中で、フィードバックは確かに被験者の学習結果に影響を与えるが、ポジティブ/ネガティブに明確な効果を見出していない¹⁰³。また Ilgen と Davis は、ネガティブなフィードバックが学習者に与えられたとき、そこにはいくつかのプロセスが介在することを指摘した¹⁰⁴。このように、フィードバックのポジティブ/ネガティブの影響というのは複雑で、一概に学習や内発的動機付けを促進/阻害するということとはできない。

3-1-3 フィードバックの効果を決める3つの要因

これまで議論してきたように、フィードバックのポジティブ/ネガティブがどう認知状態に作用するかについてははっきりしない。すなわち、同じフィードバックでもそこに関与する要因によって効果は変わってくる⁹⁸。その中でも、以下では本研究に関わる3つの要因について議論する。

一つ目は結果の随伴性である。随伴性とは、被験者の働きかけにきちんと結果が伴うことを指す。古くからフィードバックがポジティブであるかネガティブであるか自体は問題ではなく、被験者が自分の行動と結果の間に随伴性を感じるかどうか重要であるという主張がある^{95,105,106}。従って、被験者がしっかりと努力をしたかどうかによって、フィードバックのポジティブ/ネガティブが内発的動機付けに与える影響は異なる。つまり、努力に応じたポジティブな評価が被験者の内発的動機付けを高めるという考え方である。

二つ目は原因の帰属¹⁰⁷である。特にネガティブなフィードバックを受けたとき、それがどの原因に帰属されるかによって、被験者のその後の状態は大きく変わってくる^{108,109}。

三つ目は学習者の自己評価の状態である。自己効力感 (随伴性に近い概念)¹¹⁰⁻¹¹² や自尊心^{113,114} に関する研究、内発的動機付けとフィードバックの関係を調

べた研究において、被験者の自己評価の状態がフィードバックのポジティブ/ネガティブの効果を増和したり増進したりすることが明らかになっている。

3-1-4 過去研究における課題

フィードバックと学習に関するこれまでの研究はたくさんの理論と教育現場で有効ないくつかの方法論を生み出してきたが、様々な問題も内包している。

一つ目は実験の統制が甘い点である。実験を行うにしろ、教室環境で児童たちの内発的動機とフィードバックの関係を観察するにしろ、これまで挙げた研究では結果に影響を与えると考えられる要因が多過ぎる。また実験に用いられるアナグラムやエアロバイク、学力テストなどの課題は複雑で、学習者の方略が統制されていない。これらのことが様々な理論の乱立や対立を生む温床となっている可能性は高い。従って、様々なバイアスや方略の可能性を排除し、可能な限り統制された環境下で学習実験を行うことが必要である。

二つ目にしてもっとも興味深い点は、ポジティブ/ネガティブフィードバックとフィードバックの情報の質の乖離が問われてない点である。すなわち、「良いフィードバックはたとえ嘘でも被験者の学習を促進するか」という点はほとんど明らかになっていない。さらにいうと、ポジティブ/ネガティブなフィードバックを処理する神経基盤に関してはまったくわかっていない。これらの点に対する答えはこれからの教育論に大きな影響を与える可能性を持っている。

次の節では一つ目の問題を解決するための方法論について概説する。今回注目したのは、知覚学習とよばれる学習課題である。知覚学習は、単純な視覚刺激の見分け課題の訓練によって成立し、その特性や神経基盤はよく調べられている。また記憶課題や強化学習などと異なり、被験者の方略の影響を受けにくい。このことから、従来行われてきた学習課題に比べて、統制された実験手順のもとで学習者に対するフィードバックの影響を検討できることが期待される。二つ目の課題についてはさらにあとの節で議論する。

3-2 知覚学習とは

専門家と呼ばれる人たちの中には、われわれが知覚できないものを知覚できる人がいる。たとえば熟練した機械工は、普通の人には分からない機械部品の微妙なゆがみを知覚できるという。このような匠の技は、長年の訓練の賜物である。

知覚学習とは、徹底的な訓練によって起こる知覚感度の上昇を意味する。こ

の学習効果は数週間から数ヶ月以上続く¹¹⁵。また、学習に用いた刺激や課題、視野や眼に特異的であることから、特徴、視野、眼選択性が残る視覚皮質の可塑的变化によって起こると推察される¹¹⁶⁻¹¹⁸。

視野の右側でドット群の運動方向を判別する課題を考えよう(図3-1)。ドットの多くはでたらめな方向に動き、わずかなドットが赤か水色の矢印の方向に運動しているとする。被験者の課題は、真ん中の緑色の点を固視しながら、ドット群が全体的に赤矢印方向に動いて見えるか青矢印方向に動いて見えるかを答えることである(20度の角度差)。とても難

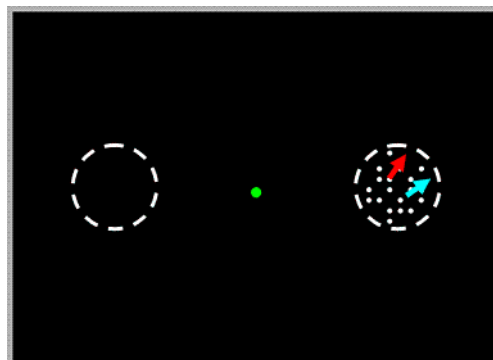


図 3-1 . 知覚学習実験の例 .

しい課題なので、最初被験者の正答率は低い。しかし、何度も課題を行ううちに正答率は次第に増加し、やがて一定の正答率に収束する。収束にかかる期間は刺激や課題によって様々で、1時間程度(数百試行)から数十日(数万試行)におよぶこともある。また、この学習は運動方向選択性がある。すなわち、同じ20度の角度差を見分けるにも、正反対の運動方向で課題を行うと正答率は訓練前の状態に落ち込んでしまう(特徴特異性)。同じことが視野にもあてはまる。つまり、図3-1の左視野の点線で囲まれる部分で同じ課題を行っても、正答率は訓練前と同じになってしまう(視野特異性)。また場合によっては片方の眼で訓練した結果がもう片方の眼に転移しないこともある(眼間非転移)。このような特異性は、格子模様の角度、視覚刺激のコントラスト、2本の縦に並んだ直線のわずかなズレなど様々な刺激に対してあてはまる。

3-2-1 知覚学習の神経機構

知覚学習によって変化するのは視覚皮質のどの側面なのだろうか。これまで、ヒトを対象にしたfMRI実験によって、低次視覚野ニューロンの刺激応答が知覚学習によって変化することが報告されている¹¹⁹⁻¹²¹。この変化は訓練に用いた刺激や視野特異的に起こっており、知覚学習に見られる特徴特異性や視野特異性とよく対応している。

Schoupsらのグループは、サルが格子模様の傾きを判別する課題の訓練を行っている間の一次視覚野ニューロンの刺激応答を測定した¹²²。サルの傾き判別成績

は訓練を重ねるごとに向上した。またこの向上は視野や格子模様の傾きに特異的であった。訓練に用いた刺激を提示した位置に受容野を持たないニューロンの応答特性は、訓練前後で変化わらなかった。すなわち、このようなニューロンについては訓練前後で傾きに対するチューニングカーブに変化は見られなかった。さらに、刺激提示位置に受容野を持つニューロンについても変化が見られない場合があった。変化が見られたのは、刺激提示位置に受容野を持ち、かつそのニューロンの選好する傾きが訓練に用いられた傾きと 20 度程度異なっていた場合であった。この傾きは、チューニングカーブをガウス関数で近似した場合に勾配すなわちフィッシャー情報量がちょうど最大になる傾きと一致する。すなわち、訓練に用いられた傾き対して高いフィッシャー情報量を持つニューロンにのみチューニングカーブの変化が見られたということである。このような変化は、高次認知領域が視覚刺激の小さな差を復号化しやすくなるために起こると推察される。

しかし一方で、訓練による低次視覚野ニューロンの変化は小さく、あっても判別成績の向上をすべて説明するほどの変化ではないとの報告もある¹²³。また Uka と DeAngelis は、知覚学習によって判別課題の成績が向上するのは視覚野ニューロンの応答特性が変化したのではなく、より高次の領野が「どのニューロンから情報を読み出せばよいか」を学習したためであるという仮説を支持する結果を報告している¹²⁴。

このようにまだ議論は残るものの、多くの生理学的小および心理物理学的知見は、知覚学習によって視覚皮質神経回路の特性が変化するという考えを支持している¹²⁵⁻¹²⁷。

3 - 2 - 2 知覚学習の計算モデル

知覚学習のモデルは大まかに 2 つに分けられる。一つ目は、刺激提示によって視覚野ニューロンのチューニングカーブやシナプス結合が変化するモデルである。Teich と Qian は、前述の Schoups らの観測をふまえて知覚学習による第一次視覚野ニューロンのチューニングカーブ変化のモデルを提案している¹²⁸。また Weiss らは、視覚皮質のモデルとして Hyper BF ネットワークとよばれる基底関数ネットワークを仮定し、そのシナプス可塑性と副尺課題^{Note 36}の成績変化について考察した¹²⁹。これらのモデルは視覚皮質の可塑的变化が視覚刺激に依存して起こることを仮定しており、選択的注意などのトップダウン信号がなくても知覚学習が成立する。

一方二つ目は、視覚皮質の状態は変化せず、高次システムが視覚皮質のどのニューロンから情報を読み出すかを学習するというモデルになっている。Doshier と Lu は、一連のモデル研究において、意思決定ニューロンと視覚ニューロンの間の重みだけが学習によって変化することを仮定している^{130,131}。これはすなわち、課題に伴う選択的注意のかけ方の変化が知覚学習の本質であるという主張である。この主張は詳細なニューロンのモデルを用いた研究にも見ることができる¹³²。このモデルでも選択的注意の役割が強調されており、選択的注意なしには学習が進まない一方、課題同士が干渉して前に学習した内容が阻害されることを避けられる仕組みになっている。

上記 2 つのどちらがより現象に沿っているかについて、いまだはっきりとした結論は得られていない。前者のモデルは高次認知機能の介入を否定しているし、後者は課題に向かうという目的なしには学習が進まない系になっている。どちらのアイデアについても、それを否定する心理物理的、生理学的観測が存在する。以降の節で順を追って説明していこう。

3-2-3 知覚学習はいつ進むか

視覚入力を与えさえすれば知覚学習は進むのだろうか。もし視覚入力のたびにニューロンの反応がどんどん変化してしまうと、昨日見たものと今日見たものが異なってみえてしまうかもしれない。外界に対して適応的かつ安定的に振舞うには、必要なときのみ可塑的变化が起こるような仕組みが必要である（柔らかさと硬さのジレンマ）過去の知覚学習実験から、知覚学習の進行は選択的注意によって制御されることが示されてきた。

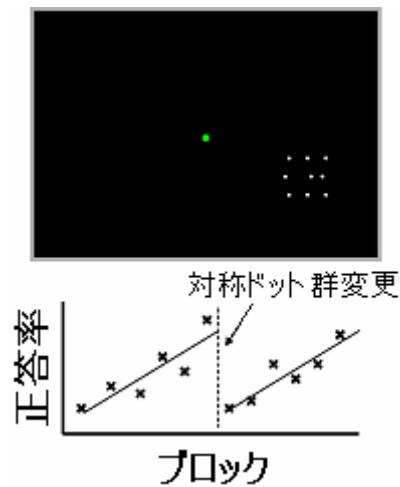


図 3-2 . 知覚学習と選択的注意 .

Herzog と Fahle が行った実験を紹介する¹³³。図 3-2 のような 9 つのドットを考えよう。中段にある 3 つのドットは、上段と下段のドットを結んだ直線からわずかに右または左にずれるとする。被験者の最初の課題は、一番左のドット列に選択的に注意を向け、中段のドットが左にずれているか右にずれているかを判別することである。数十試行の繰り返しを 1 ブロックとすると、そのブロックの中の正答率が計算できる。ブロックを重ねるにつれて正答率は上昇していく。そ

の間、残された2つのドット列の中段のドットも右にずれたり左にずれたりを繰り返す。あるとき、被験者の課題を右端のドット列の真ん中のドットのずれを判別する課題に切り替える。すると正答率はあたかも初めて課題を行ったかのように落ち込んでしまう。もし知覚学習が選択的注意の影響を受けないならば、正答率はドット列を切り替える前と変わらないはずである。なぜなら、左端のドット群で課題を行っている間右端のドット列も同じように変化していたからである。この結果は、知覚学習が選択的注意によって制御されていることを示している。

しかし一方で、知覚学習の進みが注意の影響を受けない例もある。2001年にWatanabeらが発表した実験¹³⁴を紹介しよう(図3-3)。Watanabeらはまず、ランダムに運動するドット群の運動方向に関して被験者の判別成績を測定した(事前テスト、図3-3Aの左の赤いボックス)。ほとんどのドットはでたらめな方向に動くが、一定の割合は8つのうち1つの方向に動く。被験者の課題は、その試行で提示されたランダムドットの運動方向を判別することである。決まった方向に動くドットの割合(コヒーレンスという)が10%の場合、被験者の正答率はどの方向についても30%程度だった(図3-3Cの青色線)。また、コヒーレンスが5%の場合、どの方向についても正答率は12%程度、すなわちでたらめに判断しているのと変わらなかった(図3-3Cの赤色線)。つまり、被験者は5%のコヒーレンスの運動方向は判別できないということである。

次に被験者は訓練期間に入る(図3-3Aの黒いボックス)。ここでは、被験者

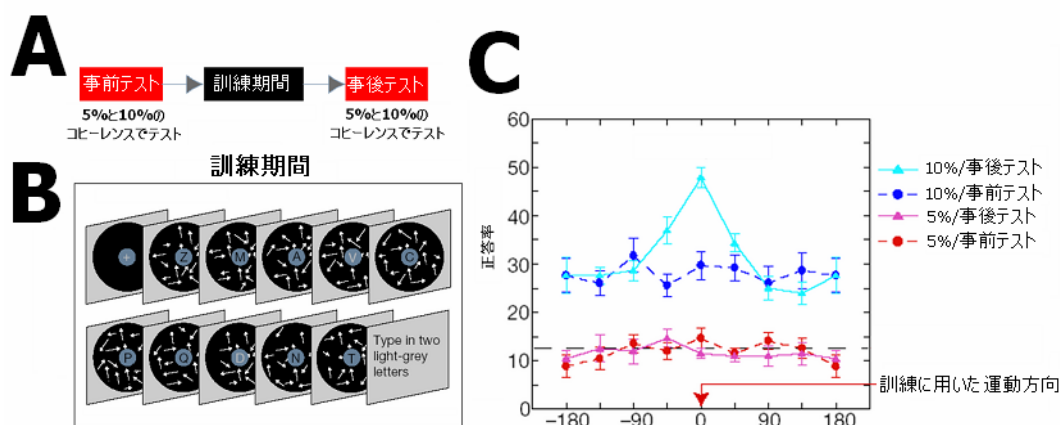


図 3-3 . Watanabe らによる知覚学習実験 . (A) 実験スケジュール . (B) 訓練期間中の実験課題 . (C) 事前テストと事後テストの比較 .

は図 3-3B に示すような刺激を提示される。50ms ごとに次々と切り替わる黒いアルファベットの中に、まれに白いアルファベットが混ざる。被験者の課題は、2 度提示される白いアルファベットが何であったかを答えることである。同時に、その背景には 5%のコヒーレンスで一定の向きの運動が提示されている。前述の通り、被験者はこの運動方向を判別できない。この課題を被験者は 20 日間続ける。

訓練期間終了後、被験者は事前テストとまったく同じ課題を再び行う（事後テスト。図 3-3A の右のボックス）。コヒーレンスが 5%の場合は、事前テストとの間に差は見られなかった（図 3-3C のマゼンダ線）。しかし、驚くべきことに、コヒーレンスが 10%の場合、訓練期間に提示されていた運動方向に対する正答率だけが増加していた（図 3-3C の水色線）。被験者は訓練期間中ドット群の運動に注意を払っていなかったし、一定方向の運動は知覚されないにも関わらずである。この結果は、知覚学習は注意と知覚の両方がなくても起こることを示した。

この学習は本当の意味で受動的なのだろうか。すなわち、知覚できなくても刺激が物理的に提示されてさえいれば知覚学習は進むのだろうか。Seitz と Watanebe は、ほぼ同じ実験課題を用いてその可能性を否定した¹³⁵。実験スケジュールおよび実験課題は図 3-3 とまったく同一で、違いは訓練期間に背景に提示されるランダムドットの運動方向がアルファベットの切り替えとともに変化する点である。黒いアルファベットが 14 回、白いアルファベットが 2 回提示される中で、8 つの運動方向がどれも 2 回ずつ提示される。仕掛けは、検出対象である白いアルファベットとともに提示される運動方向はいつも同一である点である。たとえばある被験者の場合、白いアルファベットとともにいつも上方向の運動が提示される。コヒーレンスは 5%であるから、被験者はもちろんこの運動を知覚できない。すべての運動方向が同じ回数提示されているから、もしこの学習が受動的であれば、どの運動方向に対しても学習が見られるはずである。しかし実際には、数字と一緒に提示された運動方向だけに対して事前テストと事後テストの間に差が現れた。つまりこの結果は、選択的注意なしの潜在知覚学習がそれとは関係のない課題遂行の影響を受けることを示している。Seitz らはのちの実験で、この学習が起こるためには検出課題が失敗しては駄目で、検出に成功したときのみ学習が進むことを示した¹³⁶。また最近では、課題成功による知覚学習進行には空間的な制約があることもわかっている¹³⁷。これらの結果は、知覚学習が進むためには、たとえその刺激そのものとは関係なくとも、何らかの形での報酬や課題成功による

満足感が必要であることを示唆する¹³⁸。

以上のように、知覚学習は認知状態の影響を受けるが、必ずしも選択的注意は必要としない¹³⁹。

3-2-4 知覚学習におけるフィードバックの役割

心理学の一連の研究とは独立に、知覚学習においてもフィードバックの役割は調べられてきた。知覚学習における課題訓練では普通成績フィードバックが用いられる。成績フィードバックには、1 試行ごとの正解不正解を与えるレスポンスフィードバックや数十試行の正答率を与えるブロックフィードバックが用いられる。このようなフィードバックは知覚学習の進行にどのように役立っているのだろうか。

Fahle と Herzog のグループは、1990 年代後半からこの疑問についていくつかの重要な報告をしている。彼らは副尺課題を行っている被験者に様々な成績フィードバックを与え、学習結果を比較した¹⁴⁰。彼らはまず、1 試行ごとに正解不正解を与えるレスポンスフィードバックと 80 試行ごとに正答率を与えるブロックフィードバックの間で、被験者の学習傾向に有意な差がないことを見出した。もしフィードバックが課題に対する直接的な教師信号として利用されているなら、レスポンスフィードバックを与えた場合、ブロックフィードバックを与えた場合に比べてよい学習結果が得られるはずである。従って、この結果は知覚学習ではフィードバックが直接的な教師信号としては働いていないことを示唆している。

また Fahle と Herzog は、被験者に与えるレスポンスフィードバックを操作することも試みている。最初の数ブロック、被験者には正しいレスポンスフィードバックが与えられる。その後被験者に与えるフィードバックを一部反転させる。その結果、被験者の正答率は誤ったフィードバックに引きずられて低下する。しかし、その後フィードバックをもとの正しい状態に戻すと、正答率は速やかに、わずか十数試行で回復する。この結果に対する Fahle と Herzog の解釈は次のようなものである。視覚皮質の可塑的变化が数十試行という短期間で起こることは考えにくいから、フィードバック操作によって引き起こされた正答率の低下は、視覚皮質の変化ではなく高次の判断基準が変化したために起こった。つまり、視覚皮質で刺激の区別はある程度できているにも関わらず、判断を行う際の基準がおかしくなっているのだという解釈である。この結果をもとに、Fahle と Herzog は、フィードバック操作は視覚皮質可塑性にほとんど影響を与えないと主張している。

この主張は最近になって、より定量的で統制された実験によって確かめられた¹⁴¹。

3-2-5 知覚学習とフィードバックの関係についての計算モデル

知覚学習とフィードバックの関係についてのモデルは大まかに分けて3種類に分けられる^{140,142}。一つ目はフィードバックが課題の教師信号として用いられるモデルである¹⁴³。もしこの仮説が正しければ、正しい教師信号を与えることが学習が適切に進むために最も重要である。しかし、前述のとおり、課題訓練時のレスポンスフィードバックとブロックフィードバックの効果が変わらないという報告からフィードバックが教師信号として働くとは考えにくい。

二つ目は、知覚学習はフィードバックの影響を受けず視覚刺激だけに依存して起こる(教師なし学習)というモデルである。しかしこれまで見てきたように、知覚学習は明らかに高次認知機能の影響を受ける。従ってこのモデルですべての現象を説明するのは難しい。

最後は、フィードバックは教師信号としては用いられないが、何らかの形で視覚皮質の可塑性を制御することに利用されているというモデルである。この仮説が正しい場合、たとえ情報的には正しくなくても、視覚皮質の可塑的变化を促進するフィードバックを作り出すことができる可能性がある。フィードバックが被験者の内部状態を変えることで可塑性が変化するというこの考えは、面白いことに、3-1で述べた認知主義の解釈と非常に似通っている。しかしこの仮説を直接調べた研究はこれまで存在しない。

3-3 本研究の目的と仮説

本研究では、被験者に与える成績フィードバックを操作することで、知覚学習の進行がどのように変化するかについて検討する。これまで議論してきたように、もしフィードバックが直接的な教師信号として用いられる場合、正しいフィードバックが最も学習を促進する。一方で、フィードバックが被験者の内的状態と組み合わせることで学習の進みに影響を与えるのであれば、正しいフィードバックよりも学習を促進するフィードバックが作り出せるかもしれない。

3-1-3で述べてきたように、ポジティブ/ネガティブなフィードバックの効果は被験者の自己評価に影響を受ける。このことから、被験者の学習の進みは課題に対する成績フィードバックと自己評価の両方によって決まると考えた。この枠組みは、計算論としてはベイズ統合に相当すると考えることが可能である。すなわ

ち、被験者の自己評価とフィードバックは両方とも確率的なゆらぎを含み、神経系は両者の重み付け平均によって自己の状態を推定するという枠組みである。被験者は自分の行っている課題成績の向上幅についての内的な予測（事前分布）を持っており、観測された成績フィードバックの勾配を用いて真の向上幅（事後分布）を推定すると仮定した。さらに、学習の進みはこの成績変化の推定値に比例すると仮定した。

このモデルは次のことを予測する。第一に、情報的に正しくないフィードバックでも、フィードバックの向上幅を操作することで、正しいフィードバックに比べて被験者の学習を促進するフィードバックを作ることができる点である（フィードバックの傾き依存性）。具体的には、被験者が予測しているよりも高い向上幅を示すフィードバックを与えればよい。ただし、被験者が予測しているよりも低い向上幅を与えた場合に被験者の学習が阻害されるかは疑問が残る。過去の研究で、ネガティブな結果を伝えるフィードバックに対する被験者の認知変化は複雑であるといわれているためである^{104,144,145}。第二に、学習の進みはフィードバックの持つ分散に影響を受ける（フィードバックの分散依存性）。具体的には、フィードバックの分散が大きければ学習結果におけるフィードバックの効果が弱まり、フィードバックの分散が小さければフィードバックの効果が強まる。第三に、被験者は自分の成績向上をある程度予測することができる。

被験者は実験課題として格子模様の判別を行い、各ブロック（1ブロック=40試行）のあとに正答率のフィードバックを受けた。ブロックフィードバックを通常よりも高めに与えた被験者群は、正しいブロックフィードバックを与える群に比べて学習が促進された。さらに、フィードバックのブロック間分散を小さくするとさらに学習結果が向上した。被験者はフィードバックの操作に気付いていないこと、また被験者の成績変化に対する予測と実際の成績変化が有意に相関することが実験から確かめられた。定量的なシミュレーション実験を行った結果、これらのフィードバックの効果はベイズ推定の枠組みで解釈することができた。これらの結果は、課題成績についての内的な予測と外的なフィードバックを組み合わせることによって学習の進みが決まっていることを示唆する。

3 - 4 心理物理実験

3 - 4 - 1 視覚刺激

視覚刺激として、Fiorentini と Berardi の実験^{146,147} で用いられた複雑なコントラストパターン^{Note 37} の格子模様を用いた。この刺激を用いた判別課題では少ない試行での正答率の上昇が得られる。またこの学習は格子模様の傾き、空間周波数や視野に特異性があることから、知覚学習の性質を満たしている。格子模様は、灰色の背景（輝度 10 cd/m^2 ）の中心に提示される固視点（中心円のコントラストは 1、同心円のコントラストは 0）まわりに 9° 四方の大きさで提示される（図 3-4A）。2 種類の格子模様があり、異なる空間周波数で同位相の 2 つの正弦波の足し合わせによって作られる。基本の正弦波の空間周波数は 1.5 Hz で、コントラストは 0.40 である。3 倍の正弦波の空間周波数は 0.5 Hz で、コントラストは 0.13 または 0.20 である。従って、2 つの格子模様は図 3-4B のようになる。このコントラスト値は、same/different 課題（後述）の 1 ブロック目の正答率が 0.65 程度になるように予備実験から決めた。半分の被験者には水平方向の、もう半分の被験者には垂直方向の格子模様が提示された。3 倍の正弦波の 2 種類のコントラストは、1 ブロックの中で同じ回数提示される。刺激は VSG2/5 グラフィックボード（Cambridge Research Systems, Cambridge, UK）を用いて生成された。

3 - 4 - 2 実験手順

実験課題の概要を図 3-4A に示す。被験者は、実験中画面中央の固視点を注視し続ける。まず、第一刺激が 100 ms 提示され、 300 ms のブランクのあと第二刺激が 100 ms 提示される。その後、被験者は第一刺激と第二刺激が同じか違うかを左右の人差し指で 2 つのボタンのどちらか一方を押すことで報告する（same/different 課題）。ボタン押し終了後からはじまる試行間期間は 500 ms から 1000 ms の間で試行ごとにランダムに変わる。1 ブロックは 40 試行からなり、ブロック終了後正しい正答率または操作された正答率がフィードバックとして被験者に与えられる。フィードバックなし条件の場合は何も与えられない。自己評価条件では、正答率が与えられる代わりに被験者はそのブロックの正答率を 0.5 から 1.0 の間で予測した。この自己評価は、画面に表示される数字を左右のボタン押しによって調節することで行われた。

正しい正答率を与える条件を正しいフィードバック条件とよぶ。正しいフィードバック条件で実験を行った 12 名の被験者の正答率変化の平均を図 3-4C に示

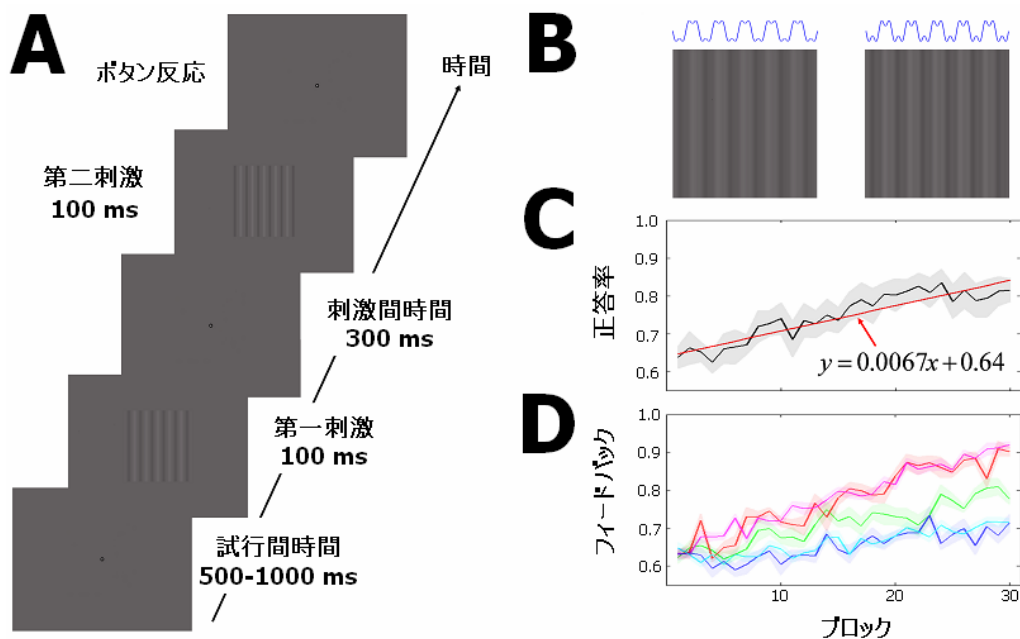


図 3-4 . 実験デザイン . (A) 実験課題 . 被験者は 2 つの格子模様に対してボタン押しによる same/different 課題を行う . (B) 格子模様 1 および格子模様 2 とそのコントラストパターン . (C) 正しいフィードバック条件における被験者 12 名の平均正答率変化 . 赤い直線はそれを線形回帰したもの . (D) 平均的傾き条件 (緑), 大きい傾き条件 1 (赤), 大きい傾き条件 2 (マゼンタ), 小さい傾き条件 1 (青) および小さい傾き条件 2 (シアン) で用いられた偽のフィードバック . それぞれの色の影は被験者 12 名に対する標準誤差を表す .

す . これに対して線形回帰を行った結果をこの課題における基本的な学習傾向とする (図 3-4C の赤直線 , $\text{Feedback} = 0.0067 \times \text{Block} + 0.64$, フィッティングの寄与率は 0.8489) . 以降の条件では , 被験者に与えるフィードバックは実験者によって実験前にあらかじめ決められた . 基本の学習傾向に分散 0.0065 のガウスノイズを加えたフィードバック (図 3-4D の緑線) を被験者に与える場合を平均的傾き条件とよぶ . ガウスノイズの分散は , 正しいフィードバック条件の被験者個人データを線形回帰した残差のブロックおよび被験者平均から求めた . このとき , 直線回帰の残差にブロック間で有意な自己相関は見られなかった . 基本の学習傾向の傾きを大きく (0.0097) しガウスノイズ (分散 0.0065) を加えたフィードバック (図 3-4D の赤線) を与える場合を大きい傾き条件 1 , 分散を半分にした場合 (図 3-4D のマゼンタ線) を大きい傾き条件 2 とよぶ . 基本の学習傾向の傾きを小さ

く(0.0037)しガウスノイズ(分散0.0065)を加えたフィードバック(図3-4Dの青線)を与える場合を小さい傾き条件1,分散を半分にした場合(図3-4Dのシアン線)を小さい傾き条件2とよぶ。また,基本の学習傾向の傾きを正負逆(-0.0067)にし,ガウスノイズ(分散0.0065)を加えたフィードバックを与える条件を負の傾き条件とよぶ。

被験者は全部で30ブロックの課題を行い,各ブロックの間は最低15秒の休憩を取った。実験は1時間前後で終了した。被験者は2つの格子模様の違いについて事前に詳細な説明を受けた。また被験者は課題練習を充分に行った。練習の効果が本番に影響を及ぼすのを避けるため,練習は正弦波で作られる単純な格子模様を用いて行った。

被験者がフィードバックの操作に気付いているかを調べるために,フィードバックありの実験に参加した被験者に対して実験後アンケートを行った。質問は実験者が口頭で伝え,被験者も口頭で回答する。最初の質問は「実験を通して何か気付いたことはあるか(質問1)」である。被験者はこれに「はい」か「いいえ」で回答する。もし「はい」と答えた場合は,次に「何に気付いたか(質問2)」を聞く。被験者がこの質問に対して「フィードバック」という単語を含んだ回答をし,かつその被験者が参加した条件でフィードバック操作が行われていた場合,被験者に実験の仕組みをすべて説明する。その上で「実験の仕組みに気付いていたか(質問3)」を「はい」か「いいえ」で回答してもらう。

3-4-3 被験者

117名の被験者(男性73名,女性44名,年齢は18歳から29歳で,平均21歳)が実験に参加した。被験者はいずれも正常視力もしくは矯正による正常視力を有していた。実験はATR Human Subjects Review Committeeによって承認されており,被験者は十分な説明を受けたあと実験の参加を承諾した。被験者は9つの条件に12名ずつランダムに振り分けられ,各自1つの条件にのみ参加する。被験者代金は被験者の学習結果に関わらず一律であった。課題を30ブロック行った結果平均正答率が0.5を有意に上まわらなかった被験者9人のデータは,解析から除外された(one sample t-test, $p>0.05$)。

3-4-4 解析

被験者の正答率は知覚感度と内的な基準の両方に影響を受ける^{Note 38}。知覚学習は通常知覚感度の上昇と考えられる。正答率からこの2つを分離するために,

信号検出理論によって知覚感度 d' と内的な基準 λ を分離した (図 3-5)。

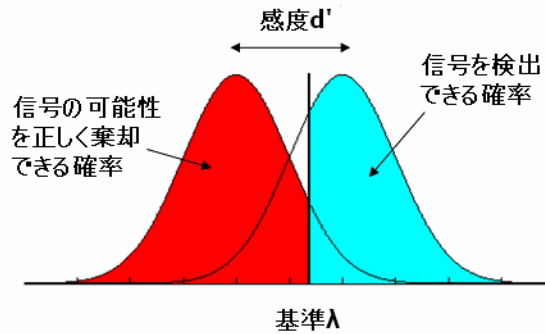


図 3-5 . 信号検出理論の概略 .

信号検出理論は、ノイズ環境下で信号の有無を判定するときその検出感度を計算するためのモデルである^{141,148,149}。このモデルでは、平均 0 分散 1 の正規分布に従うノイズ分布と平均 μ_{sn} 分散 σ_{sn}^2 の正規分布に従うノイズ + シグナル分布を仮定する。観察者は、ある刺激に対するシステム応答の強さ (たとえば 1 つのニューロンの発火頻度) を見て、それがノイズ分布とノイズ + シグナル分布のどちらから出てきたものかを判定する。判定に際して、観察者は判定基準 λ を持ち、システム応答が λ より大きければ視覚刺激にシグナルが含まれていると判定する。すなわち λ は尤度比検定における決定境界に等しい。分布間の距離を分布の分散で割った値 d' が大きくなると、正答率は上昇する。

以下で d' と λ の導出を行う。1 ブロックの中で信号の可能性を正しく棄却できた割合を p_n 、信号を正しく検出できた割合を p_{sn} としよう。モデルから p_n は

$$p_n = \phi(\lambda) \quad (3-2)$$

で計算される。ここで ϕ は標準累積正規分布である。すなわち、

$$\phi(\lambda) = \int_{-\infty}^{\lambda} \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp\left\{-\frac{x^2}{2}\right\} dx \quad (3-3)$$

である。また p_{sn} は

$$p_{sn} = \phi\left(\frac{\lambda - \mu_{sn}}{\sigma_{sn}}\right) \quad (3-4)$$

で計算される。3 つのパラメタがあるからこのままでは解は求まらない^{Note 39}。ここで 2 つの分布の分散が等しいとすると、

$$p_{sn} = \phi(\lambda - \mu_{sn}) \quad (3-5)$$

となり、連立方程式によって分布間の距離と基準が求まる。この場合 d' は μ_{sn} に等しい。以後学習結果の有意性検定には d' を用いることとする。

今回用いた same/different 課題は、ノイズ分布に相当する same 分布が 1 つ、

ノイズ+シグナル分布に相当する different 分布が 2 つ考えられる。システム応答は 2 つの格子模様に対する反応の差分から計算されるので、格子模様の順番によって符号が逆転するためである。しかし、same 分布と 2 つの different 分布の間の d' および λ が対称だと仮定すると、ノイズ分布が 1 つ、ノイズ+信号分布が 1 つの場合と等価に扱うことができる。

また今回は格子模様が 2 種類(以下 A および B と表記)あるから、same 分布を作る same 刺激が 2 種類 (AA および BB), different 分布を作る different 刺激が 2 種類 (AB および BA) 存在する。same 分布と different 分布を 1 種類ずつと考えるためには、AA と提示された場合と BB と提示された場合、また AB と提示された場合と BA と提示された場合で被験者の反応傾向に違いがあってはならない。このことを調べるために、正しいフィードバック条件の結果を用いて AA, BB, AB, BA の刺激に対する被験者の正答率を計算した。各ブロックで 4 つの正答率を計算し、AA と BB, および AB と BA の間で差を計算する。被験者内でブロックの平均を取り、被験者間で差の偏りについての検定を行った。その結果、AA と BB の間にも、AB と BA の間にも、被験者間で有意な正答率の偏りが認められなかった ($p>0.48$)。この傾向は他の条件でも見られた。これらの結果は、格子模様の種類や提示順番によって被験者の反応傾向が変わらないことを示唆する。

3-4-5 結果

心理物実験の結果を図 3-6 に、実験条件のまとめを表 3-1 に示す。正しいフィードバック条件で、30 ブロックの間に d' の有意な上昇が見られた(図 3-6D の黒線, two sample t-test, $p=0.001$)。正しいフィードバック条件とフィードバックなし条件の間では d' 変化に有意な差は見られなかった (two-way repeated measures ANOVA, $p=0.0728$)。また、正しいフィードバック条件と平均的傾き条件(図 3-6D 緑線)の間でも d' 変化に有意差は見られなかった ($p=0.7581$)。

一方、大きい傾き条件 1 (図 3-6E 赤線) および大きい傾き条件 2 (図 3-6E マゼンタ線) と正しいフィードバック条件の間では、 d' の変化に有意な差が見られた ($p<0.00005$)。30 ブロック目の d' を正しいフィードバック、大きい傾き条件 1 および大きい傾き条件 2 で比べた結果、有意な差があることが分かった (one-way repeated measures ANOVA, $p=0.0318$)。事後検定の結果、正しいフィードバック条件と大きい傾き条件 2 の d' の間に有意差が見られた (two sample unpaired t-test, $p=0.0163$)。この結果は、正しいフィードバック条件に比べ、大きい傾き条件 1 で

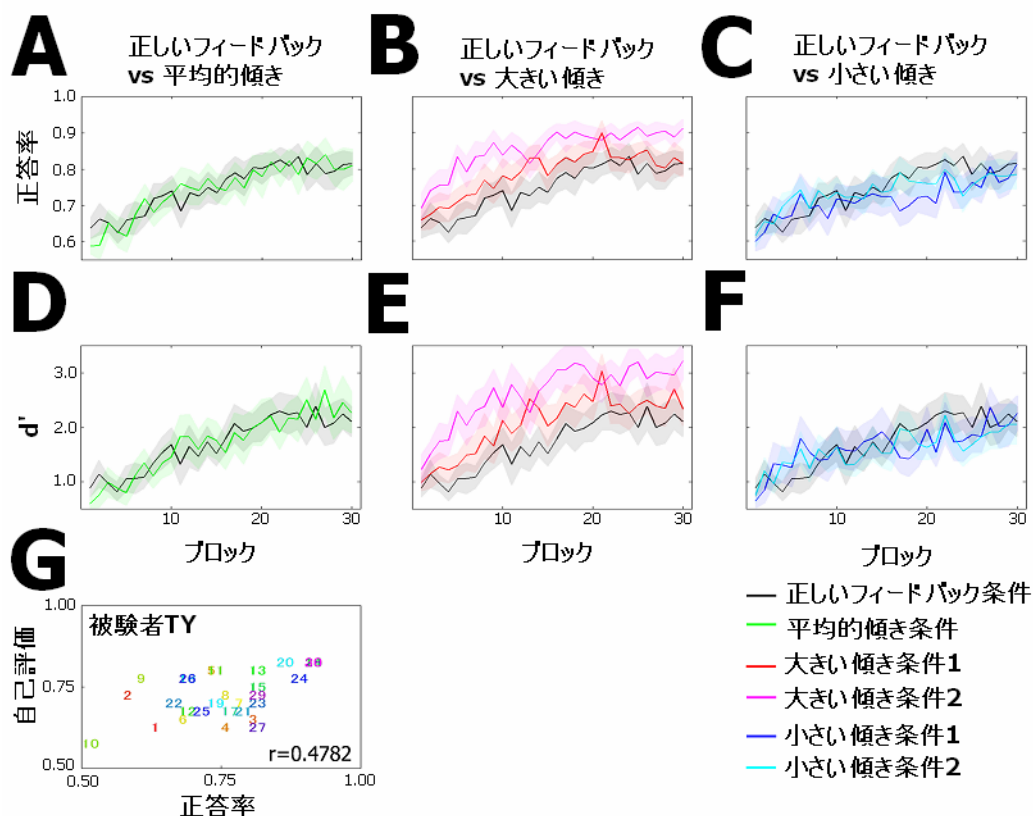


図 3-6 . 心理物理実験の結果 . (A) 正しいフィードバック条件および平均的傾き条件における平均正答率変化 . それぞれの色の影は被験者 12 名に対する標準誤差を表す . (B) 正しいフィードバック条件 , 大きい傾き条件 1 および大きい傾き条件 2 における平均正答率変化 . (C) 正しいフィードバック条件 , 小さい傾き条件 1 および小さい傾き条件 2 における平均正答率変化 . (D-F) 各条件における平均 d' 変化 (G) 自己評価条件における典型的な被験者 TY の結果 . それぞれの数字はブロック数を示す .

は d' の変化速度が , 大きい傾き条件 2 では d' の変化速度と最終到達点の両方が増加していることを示唆する . 小さい傾き条件 1 (図 3-6F 青線) および小さい傾き条件 2 (図 3-6F シアン線) と正しいフィードバック条件の間には , d' 変化に有意差は見られなかった (two-way repeated measures ANOVA, $p>0.1898$) . すべての条件間で基準 λ のブロック平均に有意差はなかった ($p=0.1111$) .

被験者がフィードバック操作に気付いているかを実験後アンケートによって調べた . 正しいフィードバック条件 , 平均的傾き条件 , 大きい傾き条件 1 および 2 , 小さい傾き条件 1 および 2 に参加した被験者の結果を示す . 質問 1 では 72 名

条件	フィードバックの傾き	フィードバックの分散	説明
正しいフィードバック	—	—	正しい正答率を返す
フィードバックなし	—	—	正答率を返さない
平均的傾き	0.0067	0.0065	偽のフィードバック
大きい傾き1	0.0097	0.0065	偽のフィードバック
大きい傾き2	0.0097	0.0065/2	偽のフィードバック
小さい傾き1	0.0037	0.0065	偽のフィードバック
小さい傾き2	0.0037	0.0065/2	偽のフィードバック
自己評価	—	—	ブロック後に正答率を予測

表 3-1 . 心理物理実験における各条件のまとめ .

中 17 名が「はい」と答えた . 質問 2 では , 17 名中 5 名が「フィードバック」という単語を含んだ回答をした . この中には正しいフィードバック条件の被験者が 2 名含まれているから , この回答はフィードバック操作を受けている被験者特有のものではないことがわかる . 質問 3 では , 被験者 3 名中全員が「いいえ」と答えた . 以上のように , 被験者はフィードバック操作に気付いているとは報告しなかった .

大きい傾き条件では , フィードバックの情報が正しくないにも関わらず d' 変化の促進が見られた . 一方面白いことに , 小さい傾き条件における d' 変化にはフィードバックの影響が見られなかった . つまり被験者は , フィードバック操作に気付いていないにも関わらずフィードバックの影響を受けたり受けなかったりする .

解釈の 1 つとして , 被験者は自分の課題成績の向上幅をある程度予測できており , それよりもフィードバック変化の勾配が小さければその影響を弱めていると考えることができる . 過去の心理学研究によれば , ヒトは行動の結果与えられるフィードバックがよいものであれば自分の努力の結果だとし , 悪ければその原因を自分以外の要因に帰属するバイアスを持つ (自己奉仕バイアス , Self-Serving Bias , SSB) ^{114,144} .

この仮説が正しければ , 被験者の自分の課題成績変化に対する予測と実際の成績変化の間に相関が見られると考えられる . これを調べるために自己評価条件

で実験を行った。典型的な被験者 TY の結果を図 3-6G に示す。自己評価と実際の正答率の間の相関係数を被験者ごとに計算し、その相関係数に対する検定を行った。その結果、自己評価と実際の正答率の間の相関係数 (0.266) は有意に 0 より大きいことが分かった (one-sample t-test, $p=0.0056$)。一方で、自己評価と実際の正答率のズレの絶対値の平均は 0.13 であった。すなわち、絶対値としての誤差は大きいですが、被験者の自己評価の変動と実際の成績の変動の間にはある程度の相関があることが分かった。自己評価がブロックの進みとともに下がっていく被験者もいたから、この相関は「成績が上がるはずだ」という思い込みによって出ているのではない。

3-5 計算モデリング

この節では行動実験の結果をモデルによって解釈することを試みる。今回の結果は統計的最適推定の枠組みで説明できる可能性がある。そこで今回、視覚システムの学習率が高次認知システムによって操作されるモデルを仮定し、シミュレーション実験を行った。

シミュレーションの概略を図 3-7 に示す。「視覚システム」は複数の基底によ

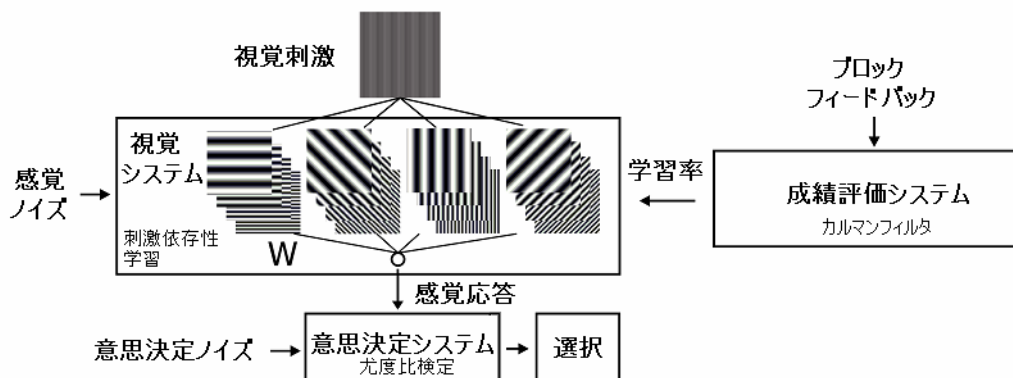


図 3-7 .カルマンフィルタと Hyper BF ネットワークを用いたシミュレーションの概略。「視覚システム」は基底によって視覚刺激を感覚応答に変換する。出力ユニットと各基底の間の重みは、各基底の活動の大きさに依存して変化する。「成績評価システム」は内的な予測とブロックフィードバックをもとに、視覚システムの学習率を決定する。「意思決定システム」は感覚応答と内的な基準を用いて same/different 課題を行う。

って視覚刺激を感覚応答に変換する。また、各基底と出力ユニットの間の重み W は、視覚刺激に対する各基底の感覚応答の大きさに依存して変化する（刺激依存性学習）。「成績評価システム」は、カルマンフィルタ^{Note 40}（逐次ベイズ推定）によって、正答率変化についての予測と各ブロック後に与えられる成績フィードバックの勾配から自己の正答率変化の勾配を逐次推定する。またこの際、自己奉仕バイアスをモデルに組み込むために勾配の推定値には下界が設定されている。成績評価システムは、この推定された正答率の勾配を用いて視覚システムの重み更新速度（学習率）を決定する。「意思決定システム」は、視覚刺激提示によって得られた視覚システムの出力と内的な基準を用いて same/different 課題を行う。以降の節では各システムの仕組みについて詳しく述べる。

3-5-1 Hyper BF ネットワークによる視覚システムのモデル

視覚システムのモデルとして、Weiss らによって提案された Hyper BF (Basis Functions) ネットワーク^{129,142} を用いた。視覚システムは 16 個の基底 RF_i ($i=1,2,\dots,16$) を持ち、それぞれ空間周波数選択性 (0.5, 1.0, 1.5, 2.0 Hz) と傾き選択性 (0, 45, 90, 135°) が異なる。このようなニューロンはサル¹⁵⁰ やネコ^{151,152} の低次視覚皮質に見られる。それぞれの基底の出力 H_i は以下の式で計算される

$$H_i = \sum_{x,y} RF_i(x,y)I(x,y) \quad (3-6)$$

ここで $I(x, y=1,2,\dots,100)$ は視覚刺激のピクセル表現であり、格子模様のコントラストパターン(図 3-4B)に対応する。 RF_i は基底 i の受容野をあらわす。傾き 0° の場合、受容野 RF_i は以下で計算される

$$RF_i(x,y) = \sin\left(\frac{fx}{100}\right) \quad (3-7)$$

f はその基底の空間周波数である。他の傾き選択性を持つ受容野はこれを回転させることで得られる。

各基底の出力は出力ユニットで重み付けされる。1 回の視覚刺激に対する視覚システムの応答 R は

$$R = \sum_i \{w_i(H_i + \varepsilon_i)\} \quad (3-8)$$

で計算される。ここで w_i は基底 i と出力ユニットの間の重み、 ε_i は基底 i に付加される感覚ノイズで、平均 0 分散 σ_s^2 の正規分布に従う。重み w_i は、以下の式に

従って、1回の視覚刺激ごとに更新される（刺激依存性学習）:

$$w_i = w_i + \alpha w_i \quad \text{if } H_i + \varepsilon_i > \theta \quad (3-9).$$

ここで α は成績評価システムが決定する学習率， θ は学習の有無を判定する閾値である。

3-5-2 カルマンフィルタによる成績評価システムのモデル

心理物理実験から、ブロックフィードバックの統計的性質と内的な予測をもとに、被験者の学習の進みが（自覚なしに）制御されていることが示唆された。すなわち、フィードバックが自己の予測と異なるとき、フィードバックが確からしい場合は学習がその影響を受け、フィードバックが不確かなときは学習が影響を受けにくいということである。このように、内的な予測と実際得られた観測を最適に組み合わせて隠れ状態を逐次推定するための一般的なモデルにカルマンフィルタがある。このモデルでは、観測値の持つ分散の大きさに応じて観測値と予測値の間の誤差に対する学習率が時々刻々変化する。今回のシミュレーションでは、成績評価システムは毎ブロック後に正答率の勾配に対する予測 s （事前分布）と前のブロックからのフィードバックの変化量 x を最適に組み合わせて正答率勾配の推定値 μ （事後分布）を計算する。

状態遷移モデルを以下の式であらわす：

$$s_{t+1} = s_t + \xi_t \quad (3-10).$$

ここで ξ は状態ノイズであり、平均 0 分散 σ_d^2 の正規分布に従う。また観測モデルを以下の式であらわす：

$$x_t = s_t + \eta_t \quad (3-11).$$

ここで η は観測ノイズであり、平均 0 分散 σ_o^2 の正規分布に従う。推定分布は平均 μ 分散 ρ^2 の正規分布であり、ブロック t における μ と ρ は以下で推定される：

$$\mu_t^{post} = \mu_t^{pre} + K_t(x_t - \mu_t^{pre}) \quad (3-12)$$

$$\rho_t^{post^2} = \rho_t^{pre^2} + (1 - K_t)\rho_t^{pre^2} \quad (3-13).$$

ここで K はカルマンゲインで、以下で計算される：

$$K_t = \frac{\rho_t^{pre^2}}{\rho_t^{pre^2} + \sigma_o^2} \quad (3-14).$$

ブロック t+1 における μ と ρ の予測値は以下で与えられる：

$$\mu_{t+1}^{pre} = \mu_t^{post} \quad (3-15)$$

$$\rho_{t+1}^{pre^2} = \rho_t^{post^2} + \sigma_d^2 \quad (3-16)$$

自己奉仕バイアスをモデルに組み込むために、もし μ の推定値がある下界 κ を下回る場合、擬似的に観測ノイズの分散を増加させ μ の推定値が κ になるようにカルマンゲインを調節する。ブロック t+1 における視覚システムの学習率 α は定数 c を用いて以下の式で計算される：

$$\alpha_{t+1} = c\mu_t^{post} \quad (3-17)$$

成績評価システムに与えるフィードバックは被験者に実際に与えたものと同じもの（図 3-4D）を用いた。

3-5-3 意思決定システムのモデル

2回の刺激提示によって得られた2つの感覚応答の差分に意思決定ノイズが付加された値 Y を用いて、意思決定システムは2つの刺激が同じだったかどうかを判定する。 Y は以下の式で計算される：

$$Y = R_2 - R_1 + \varphi \quad (3-18)$$

ここで R_1 と R_2 はそれぞれ 1 回目と 2 回目の刺激で起こる感覚応答、 φ は意思決定システムに付加されるノイズで平均 0 分散 $\sigma_{decision}^2$ の正規分布に従う。意思決定システムは感度 d' と基準 λ を持っていると仮定し、この2つの量を用いて入力 Y が same 分布から得られたものか different 分布から得られたものか判定する。 d' は以下の式で計算される：

$$d' = \frac{\left| \sum_i w_i RF_i (I_2 - I_1) \right|}{\sqrt{\sigma_{decision}^2 + \sum_i w_i^2 \sigma_s^2}} \quad (3-19)$$

ここで I_1 および I_2 は格子模様 1 および格子模様 2（図 3-4B）のピクセル表現である。 λ はフィードバックなし条件に参加した 12 人の被験者の各ブロックの平均値から決めた。

3-5-4 モデルパラメタの決定

以下のパラメタは心理物理実験の結果に基づいて決定した。まず視覚システムの各基底の重みの初期値は、フィードバックなし条件の 1 ブロック目の平均 d'

と分散を再現するために、1 に分散 0.05 のガウシアンノイズを加えたものとした。成績評価システムの σ_0^2 はフィードバックの勾配の分散から決めた。予測分布の平均値 μ の初期値はフィードバックなし条件の正答率の勾配の平均値および分散から決め、予測分布の分散 ρ^2 の初期値は十分に大きいとした。c は平均的傾き条件の d' 変化が行動実験の結果と一致するように決めた。 σ_s^2 と $\sigma_{\text{decision}}^2$ は、 w_i の初期値を 1 としたとき、 d' がフィードバックなし条件の 1 ブロック目の平均値に一致するように決めた。一方 θ , σ_d^2 , κ はフリーパラメタであり、それぞれ 500, 0.00013, -0.006 とした。

特筆すべき事項として、今回のモデルではパラメタ決定に大きい傾き条件の結果は用いていない。従って、これは大きい傾き条件の結果を説明するモデルではなく、予測するモデルとなっている。

3-5-5 結果

シミュレーションによって得られた正答率勾配の推定値、正答率および d' を図 3-8 にまとめた。平均的傾き条件と大きい傾き条件 1 および大きい傾き条件 2 の間で d' 変化は有意に異なった (two-way repeated measures ANOVA, $p < 0.00001$)。また、大きい傾き条件 1 と大きい傾き条件 2 の間でも d' 変化は有意に異なった ($p < 0.00001$)。一方、平均的傾き条件と小さい傾き条件 1 および小さい傾き条件

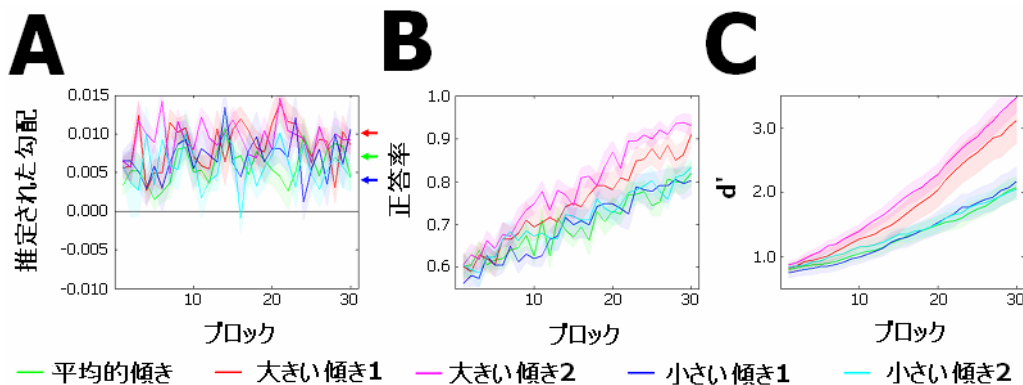


図 3-8 . シミュレーションの結果 . (A) カルマンフィルタによって推定された正答率勾配 . それぞれの色の影は被験者 12 名に対する標準誤差を表す . 赤 , 緑 , 青の矢印は , それぞれ大きい傾き条件 (0.0097) , 平均的傾き条件 (0.0067) および小さい傾き条件 (0.0037) におけるフィードバックの勾配を示す . (B) 意思決定システムによる same/different 課題の正答率変化 . (C) 意思決定システムの d' 変化 .

2の間では d' 変化に有意な差が見られなかった ($p > 0.1469$). さらに, 小さい傾き条件1と小さい傾き条件2の間にも d' 変化に有意差は見られなかった ($p > 0.4127$). これらの結果は, 心理物理実験の結果を定性的に再現している.

成績評価システムが推定する正答率の勾配に下界を設けなかった場合, 小さい傾き条件1および小さい傾き条件2の d' 変化が平均的傾き条件を有意に下回った (図 3-9C, two-way repeated measures ANOVA, $p < 0.00001$). また小さい傾き条件1と小さい傾き条件2の間で d' 変化に有意差が見られた ($p < 0.00001$).

カルマンフィルタに変わるモデルとして, 被験者の内的予測を仮定しないモデルが考えられる. これはカルマンフィルタの状態遷移モデルにおけるノイズの

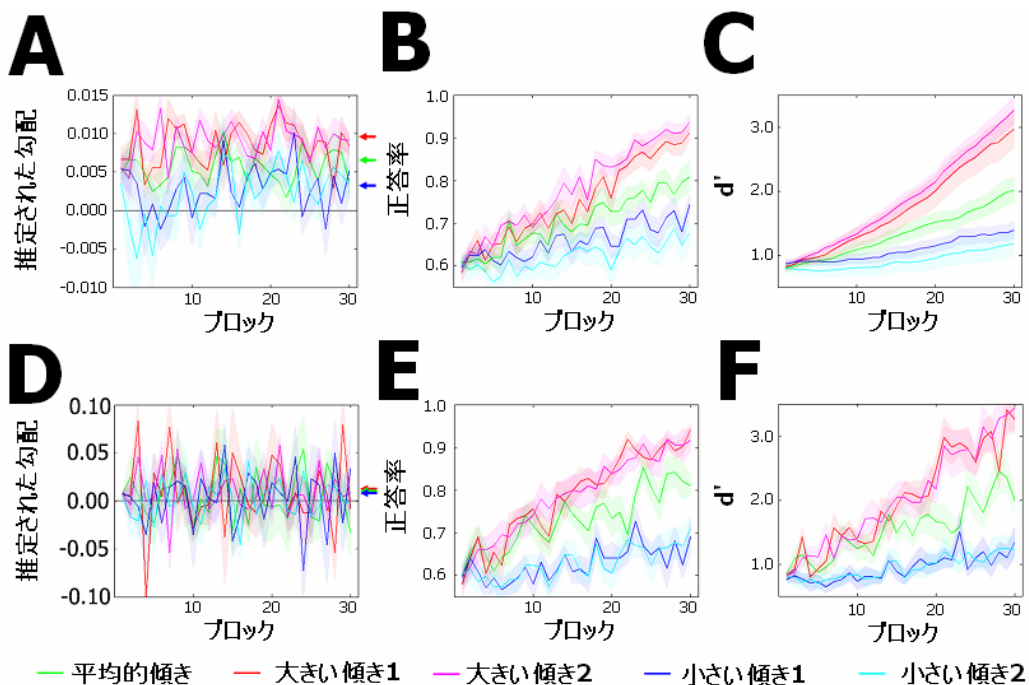


図 3-9 . 異なるモデルを用いたシミュレーションの結果 . (A) カルマンフィルタによって推定される正答率勾配に下界を設定しない場合の正答率勾配の推定値 . それぞれの色の影は被験者 12 名に対する標準誤差を表す . 赤, 緑, 青の矢印は, それぞれ大きい傾き条件 (0.0097), 平均的傾き条件 (0.0067) および小さい傾き条件 (0.0037) におけるフィードバックの勾配を示す . (B) 意思決定システムによる same/different 課題の正答率変化 . (C) 意思決定システムの d' 変化 . (D-F) フィードバックのみから学習率が決まるモデルの正答率勾配の推定値, 正答率変化および d' 変化 .

分散 σ_d^2 を無限大にした場合に対応する。この場合、フィードバックの傾き依存性は見られたものの、大きい傾き条件 1 と大きい傾き条件 2 の間および小さい傾き条件 1 と小さい傾き条件 2 の間で d' 変化に有意差が見られなかった (図 3-9F, two-way repeated measures ANOVA, $p>0.5216$)。すなわち、このモデルではフィードバックの分散依存性を説明できない。

このモデルの問題点を挙げるとすれば、小さい傾き条件の結果を再現するために成績勾配の推定値に下界を設定したことである。心理物理実験の結果を見てからモデルを決めているので、小さい傾き条件に関して、今回のモデルは予測的なモデルになっていない。そこでモデルの予測性を示すために、パラメタを固定したモデルで現象を予測し、それに即した心理物理実験を行った。被験者に徐々に減少して行くフィードバックを与える条件を考える (負の傾き条件)。傾きは平均的傾き条件のちょうど逆 (-0.0067) で、切片は 0.84 とする。ガウシアンノイズの分散は平均的傾き条件と同一 (0.0065) である。図 3-10 にシミュレーションと心理物理実験の結果を示す。シミュレーションの結果、徐々に下がっていくフィードバックを与えると、成績勾配の予測値は途中でほぼゼロとなる。それに伴い学習率もゼロとなるので、正答率や d' の向上も止まる。従って、負の傾き条件の学習結果は平均的傾き条件よりも悪くなる (図 3-10A, B および C)。成績勾配の予測値がゼロを下回らないのは、下界を設定しているためである。この予測が心理物理実験により確かめられた (図 3-10D)。心理物理実験においても、平均的傾き条件と負の傾き条件の間の d' 変化には有意な差が認められた (two-way repeated measures ANOVA, $p<0.00001$)。すなわち、今回のモデルはフィードバックの勾配をマイナスにした場合でも心理物理実験の結果をよく予測する。

3 - 6 考察

今回の心理物理実験で 2 つの主な発見が得られた。一つ目は、たとえ正しくないブロックフィードバックでも、通常の群よりも高い成績向上を示すフィードバックを与えてやることで知覚学習を促進させることができるという点 (傾き依存性) である。二つ目は、大きい傾き条件において、フィードバックの分散が学習結果に影響を与えるという点 (分散依存性) である。このことは、知覚学習におけるフィードバックは、課題に関する教師信号というより学習の進みを制御するための信号として利用されるという仮説を指示する。

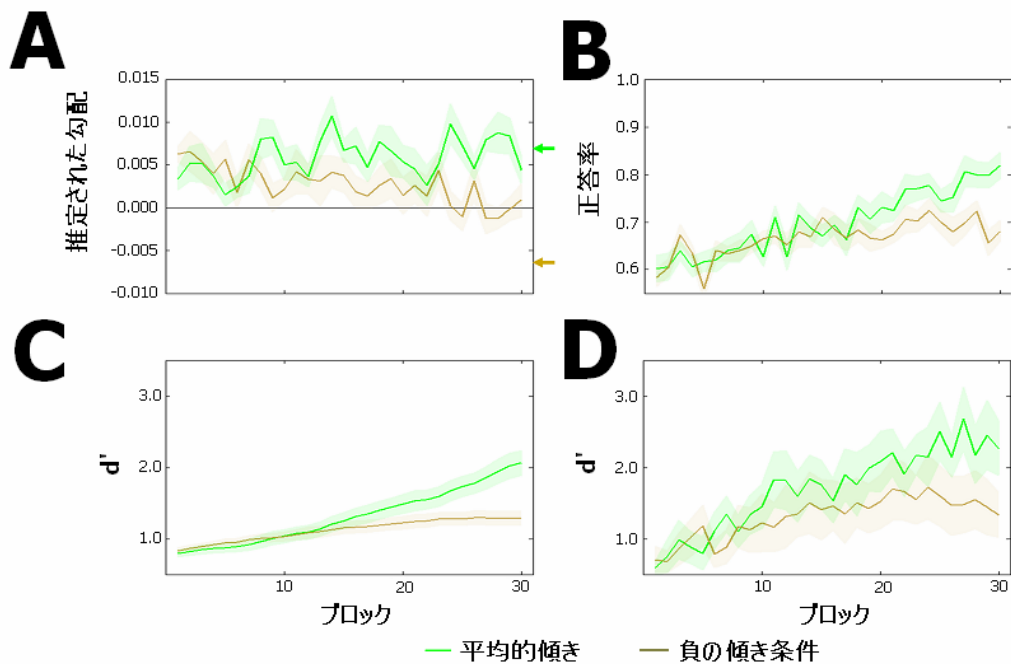


図 3-10 .平均的傾き条件と負の傾き条件に対するモデルの予測と心理物理実験の結果。(A)カルマンフィルタによる正答率勾配の推定値。緑と茶の矢印はそれぞれ平均的傾き条件(0.0067)および負の傾き条件(-0.0067)におけるフィードバックの勾配を示す。それぞれの色の影は被験者12名に対する標準誤差を示す。(B)意思決定システムの正答率変化。(C)意思決定システムの d' 変化。(D)心理物理実験の結果から計算された d' 変化。

意外なことに、操作したフィードバックによって d' 変化が影響を受けたのは大きい傾き条件のみであった(図 3-6E)。すべての条件間で1ブロック目の平均 d' に有意差がなかった(one-way repeated measures ANOVA, $p=0.1717$)から、この結果は被験者の初期能力の偏りでは説明がつかない。大きい傾き条件と小さい傾き条件における d' 変化の非対称性は、フィードバック変化が思ったよりよい場合のみ知覚学習がフィードバックの影響を受ける仕組みの存在を示唆している。

この解釈は以下の4つの点から支持される。第一に、フィードバックなし条件と正しいフィードバック条件に差がないから、正しいフィードバックは d' 変化に影響を与えないという点。第二に、平均的傾き条件と正しいフィードバック条件に差がない(図 3-6D)から、ブロックフィードバックと実際の正答率が一致しているかどうかは重要でないという点。第三に、自己評価実験の結果(図 3-6G)から、被験者の自己評価と実際の正答率の間に有意な相関が得られた点。第四に、

ネガティブなフィードバックに関して、ヒトはその原因を外的要因に帰属するというバイアスを持っている点である^{114,144}。すなわち、被験者は大きい傾き条件の成績向上は自分の努力の結果として受け入れ、小さい傾き条件の低い正答率向上の影響は減弱されている可能性がある。以上のことから、被験者は自分の正答率変化をある程度（無意識に）予測していて、フィードバックの勾配がそれよりも高かった場合のみ d' の変化が促進されやすいという解釈ができる。

フィードバック操作は知覚学習に影響を与えないとする過去研究がある^{141,153}。これらの研究で用いられたフィードバックは、今回の実験における小さい傾き条件で用いられたものに相当すると考えることが可能である。小さい傾き条件のフィードバックが知覚学習の変化に影響を与えないという点で、今回の結果と過去の研究の結果は一致している。

大きい傾き条件 1 と大きい傾き条件 2 では d' の変化が有意に異なった（図 3-6E）。このことは、 d' 変化がどれくらいフィードバックに引きずられるかがフィードバックの分散によって決まることを示唆する。すなわち、フィードバックが確からしければ（分散が低ければ） d' 変化がよりフィードバックの影響を受け、不確かであれば（分散が高ければ）フィードバックの影響をあまり受けずに d' 変化がコントロールやフィードバックなし条件に近づくと解釈できる。

大きい傾き条件におけるフィードバックの傾き依存性および分散依存性は、視覚システムの教師なし学習の学習率が逐次ベイズ推定による正答率勾配の推定によって決まるモデルによって再現できた（図 3-8B）。予測と変わらないフィードバック（正しいフィードバックおよび平均的傾き条件）が d' 変化に影響を与えないという結果（図 3-6D）も、これで解釈できる。正答率勾配の推定値に下界を設けなかった場合、小さい傾き条件の d' 変化が平均的傾き条件の d' 変化を下回った（図 3-9B）。また、成績評価システムに内的な予測を仮定しないと d' 変化におけるフィードバック分散依存性が見られなかった（図 3-9E）。さらに、正答率勾配に下界を設けたモデルは負の傾き条件の心理物理実験の結果を予測した（図 3-10C および D）。以上の結果から、被験者が内的な予測とフィードバックの両方を組み合わせて学習率を決めていること、正答率勾配の推定値に自己奉仕バイアスに基づく下界があることが本質的に必要なだろうということが考えられる。

より高次の組み合わせ学習である条件付け学習の分野では、報酬の不確実性をもとにカルマンフィルタを用いてシステムの学習率を変えるモデルが提案され

ている^{154,155}。このモデルの振る舞いは今回提案したものの類似する。本研究の結果は、こうした学習率の適応的变化が知覚学習のような比較的低次の特徴抽出の系においても起こっている可能性を示唆している。

この学習過程は神経系によってどのように実現されているのだろうか。過去の心理物理^{146,147}およびfMRI実験¹²⁰から、今回の学習で変化しているのは視覚皮質の神経回路特性だと考えられる。一方、成績評価や可塑性制御に関わるのは高次認知領域だと考えられる。過去の生理実験から、予測と結果の差^{156,157}や外部情報の不確かさの処理¹⁵⁸⁻¹⁶¹、自己奉仕バイアスを含む成績のモニタリング^{145,162,163}には前頭皮質の活動が伴うことが報告されている。また大脳基底核の尾状核は金銭報酬に対して活動が増加するが、知覚学習中のフィードバックに対してもこれと同じような活動増加が見られることが報告されている¹⁶⁴。さらに、基底核からのドーパミン性、コリン性投射が、感覚皮質の可塑性を変化させることが知られている¹⁶⁵⁻¹⁷³ Note 41。以上のことから、正答率勾配の推定が前頭皮質で行われ、その結果に基づいた基底核からの神経修飾物質の投射が制御信号として働き、視覚皮質における教師なし学習の速度が変化するという仕組みを考えることができる。

今回用いたカルマンフィルタは、TD学習や(3-1)式のRescorla-Wagnerモデルに代表されるモデルフリーの強化学習を分散依存型に拡張した推定方法であると考えることができる^{154,155,174}。つまり、フィードバックを一種の報酬として考えた場合、学習過程がフィードバックに依存するという今回の結果は、強化学習におけるTD学習の枠組みで説明できる可能性がある。

本研究では知覚学習を促進するような教示法について考えた。もし学習者の学習ダイナミクスが同定できれば、学習効率を最大化するような教示が作れるだろう。つまり、どのようなときに褒め、叱るべきかというコーチングの問題に関する洞察が得られる。今回操作フィードバックによって変化したのは学習率だと考えられる。一般に学習率を大きくすればうまく学習が進むというわけではないが、それでうまくいったのは、知覚学習が本質的には教師なし学習に基づいた比較的単純な学習系であるからだろう。

3 - 7 本研究の意義と今後の展望

本研究の科学的に最も新しい発見は、学習者の学習ダイナミクスが同定でき

れば学習効率を最大化するような教示を作ることができる可能性を、理論的枠組みのもとで示した点である。過去の心理学の研究では、フィードバックの効果は学習者の内的状態との相互作用の中で決まることが知られていた。しかし、統制された実験のもとで理論的な枠組みを示した研究は存在しなかった。この成果は、知覚学習にとどまらずあらゆる学習に適用できる可能性があることから、非常に大きな意義を持つ。たとえば強化学習であれば、価値関数の更新を早めるために操作フィードバックが利用できるか、記憶課題であれば、どのような順番で記憶を行わせればよいか、ということを経験材にすることができるだろう。このような考えは、スケジューリングという単語に集約できる。あらゆる種類の学習に対して最適なスケジューリングを考えるという課題はとても挑戦的なテーマであるが、取り組む価値のある問題に違いない。もしこれが可能になれば、神経科学だけでなく、認知心理学や教育学などの分野に幅広い影響を与えることになるだろう。

今後は、今回見られたような学習過程が神経系でどのように実装されているか調べることもできるだろう。考察で議論したことを裏付けるには、fMRI 実験や *in vivo* でのサルやラットを用いた電気生理実験によって、どの部分でどの計算が行われているかを調べる必要があるとってくる。

また、今回のシミュレーション実験でも示されたように、この問題は計算論と非常に相性がよい。様々な学習理論とヒトの学習ダイナミクスを突き合わせ、そこから最適なスケジューリングを見出していくというアプローチは、計算論的神経科学の新しい応用範囲を開く可能性を持つ。

もう 1 つ面白いテーマとして個人差や文化差の検討が挙げられる。たとえば今回は大きい傾き条件で用いたフィードバックが最も知覚学習を促進したが、このようなフィードバックが効果を持たない場合もあるかもしれない。今回のモデルでは自己評価が重要な意味を持つが、自己評価が最初から高い被験者には大きい傾き条件で用いたフィードバックが効果を持たない可能性がある。また自己奉仕バイアスを持たない被験者であれば、小さい傾き条件にもフィードバックの影響が現れるかもしれない。今回実験に参加した被験者はほとんどが日本人の大学生だった。同じことが子供やより高齢の世代にも当てはまるのか、別の文化圏の人々にも当てはまるのかというのは調べると面白いだろう。たとえばアメリカ人は自己肯定的な傾向が強いから、高い成績向上を示すフィードバックの効果が見られないということがあるかもしれない。またうまい実験を組めば、自己評価の

傾向自体を操作できる可能性もある。

神経系がどのように自己の学習率を決めているかという問題は、理論と実験の両方でまだあまり調べられていない問題である。これを明らかにすることは、脳の学習機構の理解のみならず教育論などにも幅広く応用できる。

謝辞

あっという間の5年間だった。2003年に東京の大学からこの大学院に移ってきて、初めて本格的な科学の世界に触れ、神経科学や心理学や計算論を学び、楽しんだり戸惑ったりしているうちに、いまになってしまったと思う。それでもいくつかの研究テーマについて結果を出し、人生でもっとも生産的な時期を過ごすことができたのは、まわりの方々のご好意に支えていただいたお陰だ。

なによりもまず、ATR 脳情報研究所の山岸典子主任研究員にお礼を申し上げたい。神経科学と心理学についてまったくの無知だった僕に、基礎知識から実験のやり方、論文の書き方、英語までを丁寧に指導いただいた。口の利き方も知らない若造に一から物事を教えるのは本当に大変なことだったと思う。心から感謝いたします。ATR 脳情報研究所所長で計算神経科学講座の連携教授であられる川人光男先生には、僕に ATR で研究する機会を与えていただくとともに、研究の方向性についての的確なご指導をいただいた。その洞察力や理解力、発想力に圧倒され萎縮することもあったが、現在世界でもっとも偉大な神経科学者の一人に師事しその仕事ぶりを観察できたのはとても幸運なことだった。本当にどうもありがとうございます。ATR 脳情報研究所の研究員で計算神経科学講座の連携准教授でもある神谷之康先生には、輪講などを通して計算論的神経科学における様々なトピックをご指導いただいた。また、何よりもその良質な批判精神、絶えることのない開拓精神に強い影響を受けた。僕もこれからも挑戦し続けようと思います。NAIST 基幹講座の教授であられる石井信先生には、主に僕の二つ目の研究トピックでご指導いただいた。特にモデル化の部分は石井先生のアドバイスなしには実現しなかったと思う。「条件さえ同じなら、コンピュータがヒトに負けるはずがない」というお考えがとても好きです。元計算神経科学講座の連携准教授で現在神経計算学講座の連携教授であられる銅谷賢治先生には、特に研究生活の初期に様々なアドバイスをいただいた。セミナー中どう見ても寝ているのに、最後になるとクルティカルな質問ができるのはどうしてなのか見極めたかったのだけど、それはまだ適ってない。また2007年の沖縄計算論的神経科学サマーコースの際にはとてもお世話になった。

神経科学の巨人たちの肩に乗ってこの分野を広く眺める機会に恵まれたことは、これからの研究者としてのキャリアにとってかけがえのない貴重な経験であ

と思う。自分の身長より遙かに高い下駄を履かせてもらわなければ、今までの研究結果も得ることは適わなかつたろう。また、ATR という神経科学における巨大なハブにいてことで、何をすべきで何をすべきでないかを見抜く目も養うことができた。

僕の一連の研究においてもっとも重要な位置を占める、実験をサポートしていただいたみなさまに感謝したい。ATR 脳情報研究所の古川友香さんには本論文のすべての実験でお手伝いいただいた。特に二つ目の研究課題において、10 ヶ月で延べ 150 人あまりの被験者から行動データを取るという大変な仕事は、古川さんの助けなしには到底なし得なかつた。ある意味もっとも研究に貢献いただいたかもしれない。本当にありがとうございます。長岡科学技術大学の佐藤孝信くんには二つ目の研究課題の予備実験にご協力いただいた。この研究の行動実験プログラムの原型は彼によるものである。ATR-BAIC の島田育廣さん、藤本一郎さん、赤土祐子さんには、fMRI 測定を補助していただいた。また、島津製作所の梶原茂樹さん、富田司さん、荒川彰さんには MEG 測定を補助していただいた。また、実験に参加していただいたすべての被験者の方々に感謝します。

論文の共著者の先生方にもお礼申し上げる。ATR 脳情報研究所の佐藤雅昭室長、吉岡琢研究員、山下宙人研究員は、一つ目の研究で僕が用いた階層ベイズ法の開発者である。理論に疎い僕に辛抱強くアプリケーションの使い方をご指導くださった。いろいろとご迷惑をおかけしました。ちゃんと論文になって本当によかったです。また、それ以外にも統計や機械学習について様々なことを教えていただいた。自然科学研究機構生理学研究所の郷田直一さんは、山岸さんとともに一つ目の研究を始められた方である。僕はそれを引き継いで実験したに過ぎないので、一つ目の研究についてのオリジナリティはこの 2 人にある。実際に論文を仕上げる際にも、原稿をしっかりと添削してくださった。

論文の原稿や研究の内容にアドバイスをいただいた方々にも感謝したい。ATR 脳情報研究所の外山啓介先生には、一つ目の研究の論文原稿にコメントいただいた。どれも厳しいコメントだったが、論文の質は格段に向上した。また普段のセミナーなどで聞かれる外山語録からは、研究の指針になる様々な教訓を得た（いつか本になるんじゃないかと思っている）。NTT 科学基礎研究所の研究員で現在は Stanford 大学でご活躍中の天野薫さんにも、一つ目の研究の論文原稿にコメントいただいた。東京工業大学の村山航先生には、教育心理学や認知心理学の分野

におけるフィードバックと学習の関係について様々なことを教えていただいた。二つ目の研究において心理学における学習とフィードバックの関係をまとめた節では、村山先生の東京大学時代の博士論文をかなり参考にさせていただいたことを明記しておく。Boston 大学の渡邊武郎教授、對馬淑亮さん、Harvard 大学の佐々木由香先生には、二つ目の研究についてアドバイスいただいた。また Boston 大学の Aaron Seitz には知覚学習実験のやり方についてたくさんのアドバイスをいただいた。ATR 脳情報研究所の David Flanklin や Erhan Oztop には国際会議の抄録の英語を添削していただいた。

本論文の内容とは直接関係しないものの、研究全般に関してディスカッションしていただいた方々、様々な技術を教えていただいた方々にもお礼申し上げます。ATR 脳情報研究所の宮脇陽一さんには、心理物理学や脳活動計測技術、計算論に至るまで色々な議論にお付き合いいただいた。宮脇さんの幅広い知識や洞察力にはいつも驚かされるばかりである。また、学生たちの兄貴的存在として進路の相談にもよく乗っていただいた。同期でありすでに NAIST の助教でもある松原崇充くんには、計算理論全般について頻繁にアドバイスいただいた。彼自身は学習理論の分野で活躍しているが、神経科学にも明るく、たくさんの刺激をもらった。ATR 脳情報研究所の今水寛室長、田中沙織さん、元 ATR 脳情報研究所で現在 Lancaster 大学の樋口さとみさん、元 ATR 脳情報研究所で現在 Mediterranean Institute の Thierry Chaminade には fMRI データの解析方法について様々なことを教わった。長岡科学技術大学の戸田明祐くん、ATR 脳情報研究所の川脇大さん、NAIST の藤原祐介くんは階層ベイズ法を用いた電流源推定に取り組んだ仲間である。お互いにたくさんの情報交換をした。NAIST 連携講座の南部功夫くん、内田肇くん、渋谷大輔くん、大迫正徳くん、山口明彦くんとは輪講を通して多くの知識や議論を共有した。ほかにも ATR 脳情報研究所の大須理英子主任研究員、春野雅彦室長代理、内藤栄一主任研究員、廣江総雄さん、田中宏和さん、大内田裕さん、澤畑康仁さん、Boston 大学の仁科繁明さん、東京大学の山田洋平くん、University College London の金井良太さん、NAIST の吉本潤一郎先生、大羽成征先生、櫻谷大さん、平山淳一郎さん、OIST の伊藤真さんにお世話になった。僕が SPM の日本語版解説 Web ページ (<http://www.baic.jp/spmj/fswiki/wiki.cgi>) を作成する際には、自然科学研究機構生理学研究所の定藤規弘先生、本田学先生、神作憲司先生および定藤研究室の方々、ATR-BAIC の正木信夫主任研究員、河内山隆

紀さん，平田宏之さんにお世話になった．また，大阪大学の藤田一郎先生，梅田和昌さんをはじめとする藤田研究室の方々，古屋晋一さん，京都大学の番浩志さん，山川義徳さん，NAISTの鹿内学くん，吉田岳彦くんには，僕が関わっている関西システム神経科学若手の会（関西一円の学生や若手研究者が集まって定期的に研究会を行う）の運営でお世話になった．またNAISTの大塩立華さん，東京大学の野中美応さん，京都大学の伊藤真知子さん，中津海洋一さんを始めとする方々とは，京都大学学園祭で開いたサイエンスカフェやシンポジウムを通して様々な体験を共有した．秋元信二くん，瀬戸繭美さんとは研究のヒントとなるような議論を共有した．

研究活動を支えてくださった秘書および技術者の方々 - ATR 脳情報研究所の難波美恵子さん，野中晶子さん，平田美英子さん，田中三恵子さん，浅田香織さん，小玉晴子さん，西川幸恵さん，岡方晃子さん，杵村千佳子さん，田川京さん，松尾友美さん，吉岡利福さん，林亮輔さん，藤井幸次郎さん，塗師職留さん，内田光俊さん，多田聡さん，京都大学の井上陽介さん，中村大輔さん，NAISTの谷本史さん，那谷緑さん，藤澤祐子さん，Boston大学の伊藤希さんにお礼申し上げます．

以下の方々には学校生活や研究会，私生活などの面でお世話になった．NAISTの松本健一先生は博士論文の審査委員を快く引き受けてくださった．玉川大学の鮫島和行さんには計算神経科学秋の学校でとてもお世話になった．鮫島さんは実は東京農工大学工学部電気電子工学科の先輩でもある．そのほか柴田智広先生，前田新一先生，作村勇一先生，五十嵐康伸さん，本田直樹くん，森本淳さん，中西淳さん，土居智和さん，杉本徳和さん，Gary Liaw，Udell So，Yee Samantha，Linda Wu，Vikram Chiv，Summer Sharmarta，矢岳拓さん，後藤由布子さんにお礼申し上げます．また，日本学生支援機構からは5年間の奨学金をいただいた（借金だけ）．

最後に，両親に深く感謝したい．僕の両親は二人とも教師である．始めた頃はただ楽しくてやっていたのだけど，二つ目の研究が教育学と密接な関わりのある内容になったのは，実はとても自然な流れだったのかもしれない．大学卒業後5年間もの「延長戦」を許していただいて，本当にありがとうございます．

Notes

ここでは、本文中に出てきたキーワードについて補足的な説明や、さらに掘り下げた議論を行う。

Note 1 . シナプス間の信号伝達

シナプス (Synapse) は、シナプス前ニューロンの軸索末端とシナプス後ニューロンの樹状突起の間に形成されるシグナル伝達の接合部位とその構造の総称である。シナプスはその形態から化学シナプスと電気シナプスに分類される。化学シナプスの場合、シナプス前ニューロンとシナプス後ニューロンが電氣的に繋がっておらず、間のわずかな隙間を神

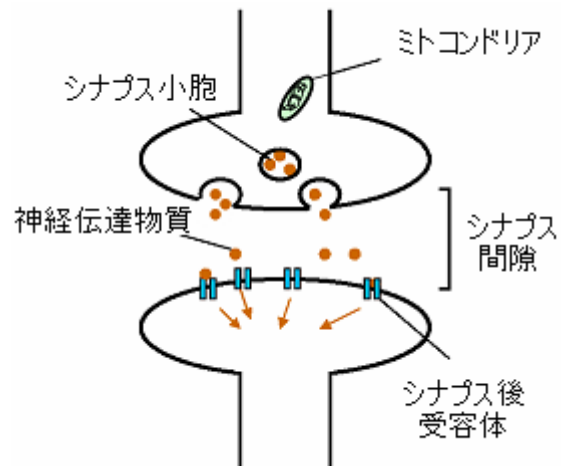


図 N-1 . シナプス情報伝達の仕組み .

経伝達物質が通ることによって情報が伝達される (図 N-1) . 一方電気シナプスの場合、ニューロン間がイオンを通過させる分子で接着されているので、ニューロン間に直接イオン電流が流れることによって情報が伝わる。化学シナプスの数は電気シナプスよりずっと多いため、一般にシナプスといった場合は化学シナプスを指すことが多い。

シナプス前ニューロンの軸索末端とシナプス後ニューロンの樹状突起の間の、いわゆるシナプス間隙は 20 nm ほどの大きさで、ニューロン同士はシナプス接着分子によって細胞接着している。化学シナプスにおける情報伝達は以下のように進む。(1) シナプス前ニューロンの軸索末端に活動電位が到着する、(2) 活動電位により軸索末端の膜上に位置する電位依存性カルシウムチャネルが開く、(3) カルシウムが軸索末端に流入し、シナプス小胞が細胞膜に移動する、(4) 神経伝達物質がシナプス小胞から細胞体外に開口放出される、(5) 神経伝達物質はシナプス間隙を拡散し、シナプス後ニューロンの細胞膜上に分布する神経伝達物質の受容体に結合する、(6) シナプス後ニューロンのイオンチャネルが開いて細胞体内にイオンが流入することで細胞膜内外の電位差が変化する。

化学シナプスには興奮性と抑制性の 2 種類がある。興奮性シナプスはグルタミン酸などの興奮性神経伝達物質が介在し、これがシナプス後ニューロンのナトリウムやカルシウムイオンチャネルを開放することで興奮性シナプス後電位 (Excitatory Post-Synaptic Potential, EPSP) を発生させる。一方抑制性シナプスは GABA やグリシンなどの抑制性神経伝達物質が介在し、これがシナプス後ニューロンの塩素イオンチャネルを開放することで抑制性シナプス後電位 (Inhibitory Post-Synaptic Potential, IPSP) を発生させる。シナプス後ニューロンの電位は、たくさんのシナプスによる EPSP と IPSP の総和で決まる。シナプス後ニューロンが発火する仕組みについては Note 2 を参照のこと。

Note 2 . スパイク電位の発生機構

スパイク電位は活動電位 (Action potential) とよばれ、なんらかの刺激に応じて起こる細胞膜の一過性の電位変化のことを指す。ニューロンは通常細胞体の外に比べて負の電位を持っている。これは静止膜電位とよばれ、細胞体外を電位 0 mV とした場合、およそ -70 mV である。この電位は、細胞膜におけるイオン透過性と内外のイオン分布、そして細胞体内になるイオンポンプの働きによって保たれる。EPSP によって膜の局所的な脱分極が起こり、膜電位がある閾値を越えると、細胞膜表面にある電位依存性ナトリウムチャネルが開く。濃度勾配や電気勾配が推進力になり、開いたナトリウムチャネルからナトリウムが細胞体内に流れ込む。これがさらなる脱分極を引き起こし、より多くのナトリウムチャネルが開くことによって、さらなるナトリウムイオンの流入が起こる。

膜電位が 30 mV 程度になると、ナトリウムチャネルの電位感受性不活性化ゲートが閉じ、これ以上のナトリウムイオンの流入を阻害する。それと同時に電位依存性カリウムチャネルのゲートが開く。これによって、カリウムイオンの細胞体外への流出が始まる。すると再分極が起こり、膜電位は再び負の値に戻っていく。電位依存性カリウムチャネルは電位に対してある程度遅れて応答するので、膜電位が -70 mV を下回ってもしばらくカリウムイオンの流出が続く (アンダーシュート)。カリウムチャネルが閉じたあとは、イオンポンプによってナトリウムが細胞体外に、カリウムが細胞体内に戻されることで、膜電位は再び静止膜電位に戻る。このサイクルは数ミリ秒で終わる。

スパイク電位が起こると、電位依存性ナトリウムチャネルは一時的に非活動状態になり、0.5 ミリ秒程度の間開閉しなくなる。これを不応期とよぶ。

Note 3 . 情報のキャリア

スパイク電位は神経回路網の唯一の情報キャリアである。しかし、スパイク発火のどの側面が情報を表現しているかについては、いまだ議論が続いている。

まず、情報を持っているのは単位時間当たりの発火率（発火率符号化，Rate coding）か、それともスパイクとスパイクの間の時間（時間符号化，Temporal coding）かという問題がある。また、ひとつの感覚刺激にひとつのニューロンが対応するのか（単一細胞符号化，Single unit coding），情報はニューロン集団の活動のパターンで表現されているのか（集団符号化，Population coding）という問題がある。脳の部位や情報によってもそれぞれの符号化は使い分けられているようである¹⁷⁵⁻¹⁷⁷。

Note 4 . シャルル・ボネ・シンドローム

この症例は、発見した医師の名前から、シャルル・ボネ・シンドロームとよばれる。この奇妙な障害を持つ患者は、眼あるいは脳の視覚経路のどこかに損傷があり、視力がある程度損なわれている。患者たちは代わりに、この視力を失った部分に生き生きとした幻覚を見る。

Note 5 . 海馬損傷による短期記憶の障害

患者 HM といえば、記憶の神経科学の進歩に関わった人物として、最も有名な患者のひとりである^{178,179}。HM は難治性てんかんの治療のため、1953 年に側頭葉切除のための外科手術を受けた。手術は成功したが、HM はその後 10 年程度の逆行性健忘症に見舞われた。過去の大統領の名前は明確に思い出せるが、自分がなぜ手術を受けることになったのか思い出せず、目の前にいる医師の名前や顔を覚えられないのである。しかし、自転車の乗り方などに代表される手続き記憶はある程度残っていた。

手術で切除された部分は側頭葉両側のごく一部、海馬体とよばれる部位だった。このことが海馬と記憶の関係についての研究を大きく進めるきっかけとなった。第一に、海馬は永続的な記憶（長期記憶）の貯蔵元ではない。HM は過去のことは思い出せるからだ。第二に、海馬は短期的な記憶（短期記憶）の元でもない。HM はその瞬間のことなら覚えていられるが、その記憶が固定されないという症状を持っていた。これらのことから、海馬は短期記憶を長期記憶に変換するための装置であると考えることができる。HM は今も健在であるが、心はまだ 1950 年代を生きているため、自分がなぜ白髪であるのかを疑問に思うのだという。

海馬が短期記憶を長期記憶に変化しているという考察を裏付ける生理学的証拠が、ラットの海馬から得られつつある。たとえばラットが迷路探索を行っている間、迷路のランドマークに反応する「場所細胞」が海馬に作られる過程を観察した研究が、1971年に O'Keefe と Dostrovsky によって発表されている¹⁸⁰。さらに1993年、O'Keefe は探索行動中のラットの位置、海馬ニューロンのスパイク発火と LFP の間の位相歳差の関係を明らかにした¹⁸¹。このような認知的地図は、睡眠中に短期記憶から長期記憶へと移行していると考えられている。Lee と Wilson はラット海馬 CA1 領域において、覚醒中に起こった場所細胞のスパイク発火系列が、時間的に圧縮されて睡眠中に繰り返し起こっているのを発見した¹⁸²。このような繰り返し発火は、特定のニューロン同士のシナプス結合を強め、記憶がより強固になるのに一役買っていると考えられている。

Note 6 . 網膜上の錐体細胞と桿体細胞の分布

図 N-2 は、網膜上の光受容細胞の分布を示す。錐体細胞は網膜上に約 600 万個存在し、中心視野に多く分布している。錐体細胞は含んでいる眼球色素の種類によって 3 つに分けられ、それぞれが短波長 (419 nm)、中波長 (531 nm)、長波長 (558 nm) の光に最もよく反応する。一方桿体細胞は 1 種類で、網膜内に約 1 億 2000 万個存在し、周辺視野に多く分布している。中心視野から 20 度程度離れた盲点とよばれる部分には、両方の受容体が存在しない。従って、この場所に光が当たっても、神経応答は起こらない。

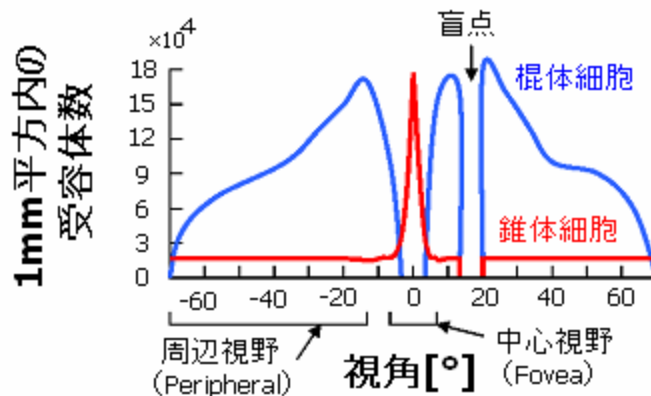


図 N-2 . 網膜上の光受容体の分布 .

網膜の出力は神経節細胞の軸索である。約 1 億 2600 万個の受容体の電気信号が約 100 万個の神経節細胞に集まるため、その過程で約 126 倍の情報圧縮が行われていることになる。神経節細胞は網膜に均等に分布しているので、平均して 120 個の桿体細胞が 1 個の神経節細胞に収束し、錐体細胞の場合、6 個の出力が 1 個の神経節細胞に収束していることになる。また中心視野は錐体細胞が密であるの

で、1つの神経節細胞に対してほぼ1つの錐体細胞が対応する。このため、脳皮質に送られる段階では、視覚情報全体に対し錐体細胞の情報が占める割合は、もともとの受容体数の割合に比べて遙かに大きくなる。これが、周辺視野では弁別できないほどの細かさを持つ画像でも、中心視野でははっきりと見ることが可能な理由となっている。

Note 7 . 網膜神経回路網における予測符号化

たとえば、オオサンショウウオの網膜では予測符号化が行われているという報告がある。Hosoya によると、網膜の出力である神経節細胞は、視覚情報そのものというよりむしろ、近傍との差異や時間変化の情報を脳に送っているという¹⁸³。この適応は動的で、神経節細胞の時空間受容野は、新しい統計構造を持つ環境に移ったあと数秒で変化する。こうして予測に対する誤差成分だけを伝播させることで、神経節細胞は小さなダイナミックレンジで効率的に情報を符号化しているのかもしれない。予測符号化に関しては Note 12 で触れる。

Note 8 . 外側膝状体の情報処理

視床の一部である外側膝状体は神経節細胞からの情報を初期視覚野に送るが、それ以上の量のフィードバックを視覚皮質から受けている。また視床の他の領域や脳幹からも投射を受けていることから、単なる視覚情報の中継点ではないことが推測される。

嗅覚を覗くあらゆる感覚入力は、一旦視床を通過して皮質に入力される。つまり視床はスケールフリーネットワークにおけるハブの役割を担っているといえる。Buzsaki によると、視床の役割のひとつは、それぞれの脳領域との間の相互結合を利用して、神経活動における安定した振動現象を生み出すことである¹⁸⁴。

もうひとつの機能として、時間情報の効率的な符号化が挙げられる。Dan らは、ネコが動画を見ている間の外側膝状体ニューロンのスパイク電位を記録し、その周波数スペクトルを計算した¹⁸⁵。ネコが統計的に偏りのある自然画像の動画を見ている場合、各周波数帯のパワーは似通っていた。すなわち、スパイク電位間の時間は一様に分布していた。一方ネコが統計的に偏りのない白色雑音の動画を見ている場合、各周波数帯のパワースペクトルに偏りが見られた。これは、スパイク電位の間隔がある時間幅に偏っていることを意味する。

この観測は、以下のように解釈される。視覚システムの役割は、限られたリソース(神経回路網)によって外界の視覚情報を効率的に符号化することである。

自然界の視覚情報が持つ統計量はもともと時空間的に偏りを持つから、それに合わせて符号化を行うことで、リソースが節約できる。時間方向に最適な符号化とは、各スパイク電位の間の時間に傾向がない、すなわち周波数スペクトルに偏りがないものである。以上の観点から、ネコの外側膝状体ニューロンは自然動画の統計的性質を内包しており、それを最適に符号化していると考えられる。従って、自然界にありえないような白色雑音画像を見せると、逆にスパイク電位の時間間隔に偏りが生じる。

このように、感覚システムの役割を外界の情報を最適に符号化することだと考え、外界の持つ統計的構造の偏りと皮質応答の関係について検討する分野を、総称して自然画像統計 (Natural Scene Statistics) とよぶこともある¹⁸⁶。画像の空間的性質に対する最適符号化に関しては Note 10 でふれる。

Note 9 . マグノ系とパルボ系の役割

Schiller らは、外側膝状体のマグノ層 (1,2 層) とパルボ層 (3,4,5,6 層) がそれぞれ破壊された 2 匹のサルは行動から、この 2 つの視覚経路の役割を検討した¹⁸⁷。その結果、マグノ層が破壊されたサルは物体の運動の判別が、パルボ層が破壊されたサルは物体の色や質感の判別が困難になった。このことから、物体の動きに関する情報はマグノ系で、物体の色や質感に関する情報はパルボ系で処理されると考えられている。

Note 10 . 初期視覚野における外界の効率的な符号化

初期視覚野単純型細胞の受容野は、なぜあのような傾き選択性を持つのだろうか。Olshausen と Field は、この問いを自然画像の最適符号化の枠組みで考えた¹⁸⁸。初期視覚野の各ニューロンを基底とし、基底の重み付け和によって以下のように入力画像を再構成する場合を考える：

$$I(x, y) = \sum_i a_i \phi_i(x, y) \quad (\text{T-1}).$$

ここで $I(x, y)$ は入力画像のピクセル表現、 a_i は基底 i に対する重み、 $\phi_i(x, y)$ は各基底のピクセル表現である。 a_i と $\phi_i(x, y)$ を学習する際、以下のような誤差関数を考える：

$$E = - \sum_{x, y} \left[I(x, y) - \sum_i a_i \phi_i(x, y) \right]^2 - \sum_i S \left(\frac{a_i}{\sigma} \right) \quad (\text{T-2}).$$

右辺第一項は、 a_i と $\phi_i(x, y)$ の重み付け和によって、与えられた画像 I がどれだけ再

構成できているかについての項，第二項は複数の基底に対して重みが大いとき
に増加する項で，ある画像をできるだけ少ない基底を使って説明しようとするバ
イアスを与える．具体的には， $S(x)=\log(1+x^2)$ がよく用いられる．面白いことに，
様々な自然画像を入力として a_i と $\varphi_i(x,y)$ の学習を行うと，それぞれの $\varphi_i(x,y)$ が初
期視覚野単純型細胞と非常に似た形になる．これは，自然画像に対して独立成分
分析を適用した場合に等しい．一方で，誤差関数の第二項を抜いた形で学習を行
うと， $\varphi_i(x,y)$ は自然画像に対して主成分分析を適用した場合に等しくなる．

以上のことから，初期視覚野単純型細胞の受容野は，自然画像を表現しかつ
基底となるニューロン群の発火の情報量が最も高くなるような形になっていると
いえる．この仕組みは，外界の情報を正確に表現しつつもスパイク電位によるエ
ネルギー代謝を抑えるために，脳が採用した方策なのかもしれない．

Note 11．2つの視覚経路の役割

本文では2つの視覚経路の役割を空間情報（場所や動き）の処理と特徴（色
や質感）の処理の違いで説明したが，異なる解釈も存在する．Milner と Goodale
は，2つの経路は処理する視覚情報の種類ではなく，目的で分けられると主張した
¹⁸⁹．腹側経路に損傷のある患者は，物体の大きさや形を正確に認知し報告するこ
とはできない．しかし驚くべきことに，そのような患者でも運動を通じてそれら
の視覚情報を利用することができる場合がある．

Milner と Goodale が行った実験は以下のとおりである．まず患者に目の前に
ある細いスリットの傾きを報告してもらおう．患者はわからないといい，無理に答
えてもらおうとでたらめな傾きを報告するしかない．しかし，「手に持ったカードを
スリットに差し込んでください」と教示すると，偶然ではあり得ない確率で，そ
れに成功するのである．必要な視覚情報自体は課題間で共通だから，この現象か
ら，腹側経路の損傷部位は認知には関係するが視覚誘導性運動には関係しない，
という解釈が得られる．のちに，背側経路に損傷を負った患者は，スリットの傾
きは報告できるがカードをスリットに正しく差し込むことが困難な例が発見され，
この説はより一層真実味を持った．背側経路を使った行動は認知に関係しないと
考えられるので，背側経路はしばしばゾンビ経路（Zombie pathway）ともよばれ
る¹⁹⁰．

Note 12．高次視覚野から低次視覚野へのフィードバック

視覚情報の流れは低次から高次の一方通行ではなく，高次から低次へのフィ

ードバックも多く存在する。Kapadia らは、サルの初期視覚野ニューロンの発火頻度が、受容野内の刺激だけではなく、受容野外の刺激によっても影響を受けることを報告した¹⁹¹。Zisper らの報告によると、このような文脈効果は視覚刺激提示から 50 ms 後の発火頻度には見られず、100 ms 程度が経過してから現れる¹⁹²。このことから、受容野外の文脈効果は高次視覚皮質からフィードバックによるものだと推察することができる。

このようなフィードバックの機能はなんだろうか。そのひとつとして予測符号化という考え方がある¹⁹³。

予測符号化では、高次の視覚野が低次の視覚野の入力の時系列や空間パターンを絶えず予測し、低次視覚野は予測と実際の入力の差分のみを高次視覚野に送る(図 N-3)。高次視覚野では、その誤差信号をもとに入力を予測するための学習が行われる。

このようなモデルを考えると、視覚野ニューロンの発火特性の様々な側面が統一的に理解できる。たとえば前述の文脈依存効果の場合、より大きな受容野を持つ高次視覚野ニューロンが、低次視覚野ニューロンの受容野のまわりの刺激から受容野内の刺激を予測していると考えられる。受容野内の刺激と受容野外の刺激が異なる場合に初期視覚野ニューロンの発火率が増加するのは、予測誤差が大きいためであると解釈することができる。また、複雑型細胞に見られる終端検出細胞にも機能的な役割が与えられる。終端検出細胞は、線分が受容野の中で途切れているときに激しく発火する。これも受容野外の刺激から高次が受容野内の刺激を予測しており、終端検出細胞はその予測誤差を符号化していると考えることができる。

Note 13 . 機能的磁気共鳴画像法

機能的磁気共鳴画像法 (functional Magnetic Resonance Imaging, fMRI) は、血液酸素飽和度依存性 (Blood-Oxygenation Level-Dependent, BOLD) 信号によるコントラスト原理によって、間接的に脳活動の変化を測定する方法である。BOLD 信号のコントラスト原理は、血液中の水素原子 (プロトン) の状態が、神経活動後に生じるエネルギー代謝や酸素消費量の増加によって変化することに基づいてい

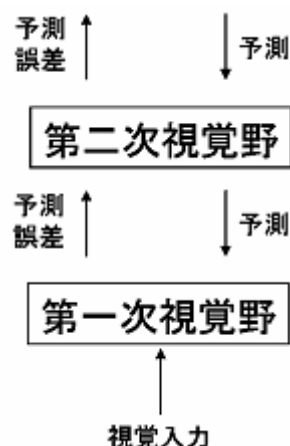


図 N-3 . 視覚野における予測符号化 .

る。fMRI を用いることで、脳全体の活動強度を、数秒ごとに数 mm^3 の精度で測定することができる。

プロトンの原子核は通常ある方向を軸として自転しているが、その内部は電氣的に必ずしも一定ではない。そのため、回転に伴い原子核周辺に小さな磁気(スピン)が生じる。スピンの大きさはすべて等しいが方向がランダムであるため、巨視的には磁氣的性質が見られない。しかし、強い静磁場の中ではスピンは静磁場に対して平行または逆平行の向きを取る。平行状態を取るプロトンがわずかに多いため、その差が巨視的に磁化として現れる。

静磁場中に置かれたスピンは、静磁場方向を軸として歳差運動を行う。このとき静磁場に直交する面の磁化総和はゼロであり、静磁場に平行な磁化(縦磁化)が形成される。ここに共鳴周波数の磁場を、静磁場に直交する方向からごく短い時間加える(RF パルス)。すると、プロトン全体の磁化は、新たに加えられた磁化を中心に回転し、静磁場に直交する面に磁化(横磁化)が発生する(励起)。しかし、RF パルスを切るとすぐに、プロトンはもとの状態に戻っていく(緩和)。この励起と緩和の過程を核磁気共鳴とよぶ。

脳の局所領域に神経活動が生じると、プロトンの緩和にかかる時間が変化する。fMRI は、これを読み取り画像の濃淡で表現することで、脳活動変化を可視化する方法である。具体的には、血流中の還元型ヘモグロビンと酸化型ヘモグロビンの磁性体としての性質の違いを利用する。還元型ヘモグロビンは常磁性体で、血管内に局所磁場の不均一性を生じさせる。安静時には血流量と酸素消費量は平衡状態にあるが、神経活動が上昇すると、局所血流が最大 50%増加する。対して、脳組織が血液から取り込む酸素量は高々 5%程度にとどまる。すると血液中の酸素が一時的に過剰になり、還元型ヘモグロビンの濃度が低下して、プロトンの緩和時間が減少する。その結果、BOLD 強度が増加する。短い神経活動に対する BOLD 信号のインパルス応答は、神経活動が生じてから 4~6 秒の間に最大値まで増加し、10 秒程度で一旦基線に戻ったあと、さらにゆっくりした信号低下を見せる(アンダーシュート)。アンダーシュートが再び基線に戻るには、そこから十数秒の時間を要する。

BOLD 信号が神経活動のどの側面をもっとも反映するかについて最近まで議論が続いているが、神経活動と BOLD 信号の比較研究から、ニューロンの発火頻度、ニューロン群の局地電場電位(Local Field Potentials, LFP)のどちらともよ

く相関することが分かっている¹⁹⁴⁻¹⁹⁶。fMRI 撮像によって得られたデータの解析方法については Note 28 で述べる。

Note 14 . ニューロン活動と視知覚の関係

Parker と Newsome は、知覚を司るニューロンの候補が満たすべき条件について、以下の 7 つをあげている¹⁹⁷。(1) ニューロンの反応と知覚している個体の反応を直接比較できる方法で計測し解析しなくてはならない、(2) 問題となっているニューロンは、その個体が行っている知覚課題を行うのに関連した情報を伝えていなければならない。すなわち、その知覚課題遂行のために必要な刺激属性に対して選択性を持っている必要がある、(3) 候補のニューロンが示す選択性は、個体の行動の正確さを説明できる、安定したものである必要がある、(4) 同じ刺激を提示したときに起こる候補ニューロン群の活動変動から、個体の知覚判断の変動を予測できなくてはならない、(5) 候補ニューロンの活動を電気刺激などで直接操作したときに、感覚刺激に対する個体の反応も変化しなくてはならない、(6) 候補ニューロンの活動パターンは、個体が知覚内容をどのような方法（ボタン押し、眼球運動など）で報告したかに依存してはならない、(7) 候補ニューロンの活動を阻害した場合、対象としている知覚に障害が現れなければならない。

Note 15 . ベイズ的知覚観

「知覚は外界を写し取ったもの」とする考え方を素朴实在論、「知覚は純粋に心の産物（信念）」とする考え方を観念論という。すでに挙げたとおり、物理世界が網膜に投射された時点で、視覚情報は 3 次元から 2 次元に落ちてしまっている。加えてその他のノイズなどの原因から、素朴实在論のみでヒトの知覚を説明するのは困難である。一方、観念論における信念には、実際に外界からの感覚入力によって生起する知覚と妄想の区別はない。これらの考え方に対し、現代のベイズ的知覚観は「知覚は感覚入力によって更新される信念」という立場を取る。

現代のベイズ的知覚観の先駆ともいえる Helmholtz の知覚論¹⁹⁸は、以下の 3 つの原理から構成される：
(1) 局所的な情報から構成される

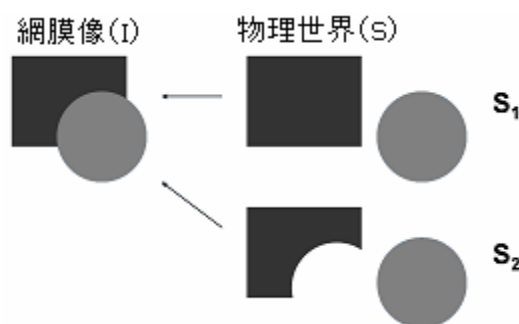


図 N-4 . 網膜像と外界のモデル .

知覚，(2) 無意識の推論，(3) 尤度原理。(1) は現在の神経科学における窓問題に相当する。第一次視覚野のニューロンは，網膜像から得られた情報の一部のみに反応する。従って，視覚情報はそれ全体として処理されるのではなく，視野によって細かく分割処理されたのち，再び統合されて視知覚にいたる。このとき，局所の情報が互いに矛盾したり，あいまいさを持っていたりする。このような情報をもとにして，脳は外界の情報を推定する必要がある。この過程には意識が入り込む余地はない。これが(2)無意識の推論である。この推論の過程にはいくつもの候補が存在し，その中で一番尤もらしいものが知覚として選択される。これを(3)尤度原理という。図 N-4 を例に考えよう。図の左が網膜像である。ここからは少なくとも2つの外界モデル S1 と S2 が考えられる。一方，われわれは普通 S1 の方を知覚する。これは，2つの物体の片方が丸型に欠けている四角形で，そこに円がぴったりはまり込む状態がとても起こりにくい(尤もらしさが低い)ためである。

Helmholtz の尤度原理を洗練させると，以下のようなベイズの公式で視知覚をモデル化することができる：

$$P(S|I) = \frac{P(I,S)}{P(I)} = \frac{P(I|S)P(S)}{P(I)} \propto P(I|S)P(S) \quad (\text{T-3})$$

ここで I は網膜像 (Image)，S は物理世界 (Scene) を意味し，P(S)は物理世界の事前分布を，P(I|S)は網膜像が与えられているときの S の尤度分布を，P(S|I)は網膜像が与えられたときの S の事後分布を表す。すなわち，ベイズモデルにおける事後分布は，感覚入力の生成モデル(尤度)と，その感覚入力を生起する物理世界についての先見的知識の積によって得られる。この事後分布から，たとえばもっとも確率の高いものが知覚として意識に上る。このような枠組みによって，視覚における運動方向錯視¹⁹⁹など，さまざま現象が説明できる。

Note 16 . 選択的注意の定義

近代心理学の祖 William James は，1890 年に彼の著作『Principles of Psychology²⁰⁰』で，選択的注意について以下のように述べている。"Everyone knows what attention is. It is the taking possession by the mind in clear and vivid form, of one out of what seem several simultaneously possible objects or trains of thought. It implies withdraw from some things in order to deal effectively with others, and is a condition which has a real opposite in the confused, dazed, scatter brained state". 「誰もが注意と

は何かということを知っている」という James の表現に対して、選択的注意の神経科学としての統一的な定義はいまだない。

選択的注意を実験手続きそれ自体で定義するには注意が必要である。サルに注意課題を行わせ、神経相関を調べるという実験を考えよう。まずサルは、注意課題を適切に行えばエサをもらえるということを訓練から学ぶ。その後、実験者は脳の適当な領域から神経活動を記録する。実はこの手続きは、報酬に関する処理が脳でどのように行われているか調べる実験とまったく同じである²⁰¹。すなわち、得られた神経活動が注意に関わるのか、報酬や報酬予測誤差に関わるのか、この実験からでは分からない。神経活動が前頭皮質や大脳基底核から測定されていれば報酬、視覚皮質から測定されていれば注意とよばれることが多いが、両者は本質的に分離不可能である。また行動指標を見ても、注意によって行動が改善したのか、モチベーションや報酬によって改善したのか見分けるのは難しい。

選択的注意を機能によって定義する場合も、様々な考え方がある。典型的な考え方は、本文でも参照しているように、脳の処理能力には限界があるから、どこかの段階で情報の取捨選択が必要である、というものである。実際に選択的注意についての研究の多くは、この文脈に沿って行われている。異なるものとして、処理容量制限と切り離して考えても、選択的注意は統計学習の観点で重要であるとする考え方もある¹⁵⁴。目の前にたくさんの情報があり、それぞれが報酬と関係あったりなかったりする状況で、情報の不確実性の大きさによってそれぞれに対する学習重みを変えるということが、このモデルにおける選択的注意に対応する。このアイデアでは、選択的注意は学習率そのものである。

James が注意をはじめ様々な心理学用語を「発明」してから、認知神経科学はそれを踏襲し続けている¹⁸⁴。そう遠くない将来、選択的注意という言葉は解体され、あるいは統合され、別の言葉に置き換わる可能性もある。

Note 17．半側無視の症例

Marshall と Halligan は、半側無視の患者に、目の前の紙の丸印にすべてチェックを入れるという課題を課した²⁰²。典型的な結果を図 N-5A に示す。被験者は自分の左にある丸印をチェックせずに終了を宣言する。すなわち、左視野に対する無視が見られる。今度は図 N-5B のような用紙を渡し、欠けた丸印だけにチェックを入れてもらう。驚くべきことに、半側無視の患者は左視野の丸印だけでなく、左側が欠けた丸印を無視する場合がある。これは、半側無視が物体中心の座

標でも起こりうることを示している。

さらに、半側無視は記憶の中の景色に対しても起こる²⁰³。イタリアのミラノに住み、右頭頂皮質に損傷のある老婦人は、広場のどの方向からミラノ大聖堂を見ていることを想像するかで、報告する建物

が異なっていた。婦人がミラノ大聖堂に向き合っている状態を想像している場合、婦人は大聖堂の右側にある建物だけを報告した。一方婦人が大聖堂に背を向けている状態を想像した場合、婦人は大聖堂の左側にある建物だけを報告した。

このような半側無視の症例は、病変部位や状態によって様々で、治療や時間経過によって改善が見られる場合もある。また、注意の機能そのものに異変があるのか、別の異変（たとえば知覚している体軸と実際の体軸がずれている）によって見かけ上半側無視が起こっているのかは、まだよく分かっていない。

Note 18 . 脳波

ニューロンがスパイク電位を発すると、軸索や細胞体に微小な電流が流れる。脳波 (Electroencephalography, EEG) は、たくさんのニューロンの電気活動の総和を頭皮表面における電場として測定する方法である (脳表面上に電極を置くこともある)。脳活動を非侵襲的に、ミリ秒単位の時間解像度で測定することができる。このことから、fMRI では捉えることのできない時間幅で起こる脳活動や、脳律動も調べることができる。

脳波は空間解像度が低い。まず、皮質と頭蓋の透電率の違いなどから、ある部位から生じた電気活動は、頭皮では空間的により広がった電場として観測される。また、頭皮に置かれる電極が高々数百個であることに対し、皮質電流源はそれよりも遙かに多い。従って、脳波から電流源の位置を知るのは、不良設定性の高い逆問題である。

Note 19 . 事象関連電位と自発脳波

刺激提示の瞬間など、ある時点を中心として加算平均した脳波を、事象関連電位とよぶ。これに対し、特定の時点に同期しない脳波を自発脳波とよぶことが

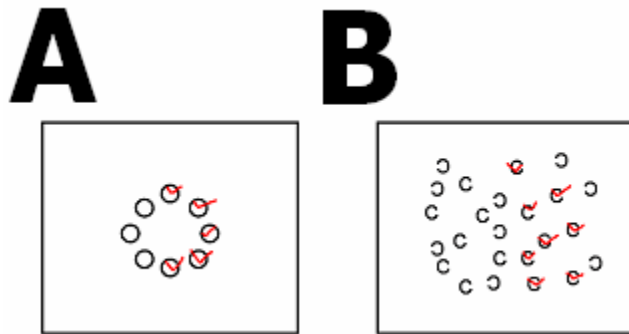


図 N-5 . 半側無視患者の課題結果 .

あり、両者には明確な区別がある。

事象関連電位では、伝統的に加算平均によって得られる成分をシグナルとし、それ以外をノイズと考える。しかしノイズに情報がないということとはできない。たとえば、図 N-6 のように位相が

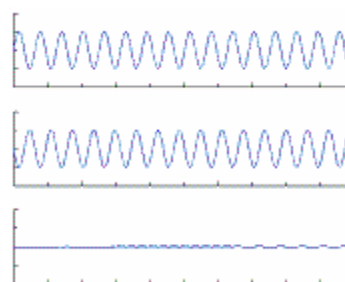


図 N-6 . 自発脳波 .

π ずれた2つの正弦波を加算することを考えよう。この場合、個々の試行の脳波には正弦波としての情報があるにも関わらず、加算平均ではそれが見られなくなっている。試行ごとに位相が一様に分布していると仮定した場合、事象関連電位は自発脳波に含まれる情報を一切拾ってくれない。この状況は、選択的注意や物体認知など脳の高次過程についての研究によく見られる²⁰⁴。自発脳波の変化を捉えるには、各試行で得られた脳波を周波数変換にかけ、その空間で加算平均を行えばよい。

Note 20 . 頭蓋磁気刺激

頭蓋磁気刺激 (Transcranial Magnetic Stimulation, TMS) は、頭皮上においたコイルでパルス磁場を発生させることによって、脳の外から神経活動に干渉を与えることが可能な手法である。非侵襲かつ高い時間分解能で干渉を与えることができるので、認知神経科学のさまざまな分野で利用されている。たとえば TMS パルスを初期視覚皮質に印加すると、視知覚の一部が抑制される。この抑制には視野特異性があり、TMS を印加する場所に依存する。また TMS を運動野に印加することによって、不随意の運動を誘発することもできる。このように、TMS によって特定の脳領域とそれに対応する認知や運動の機能の間の因果性を追及できる。この点で、TMS は神経科学において非常に強力なツールである。

しかし、TMS が神経科学に用いられるようになってから長い期間を経ているにも関わらず、TMS がどのようなメカニズムによって神経活動に干渉を引き起こすのかはほとんど分かっていない。Miyawaki と Okada は、TMS による神経活動変化についてのモデル研究を行った²⁰⁵。その結果、TMS による神経活動の影響は単一ニューロンレベルで収まるものではなく、抑制相互作用を介したネットワークレベルへの影響として考える必要があることが示唆されている。このことから、TMS は神経活動に非常に複雑な形で干渉していることが分かる。

Note 21 . 脳磁図

脳波ではニューロン群の活動が作り出す電場が測定されるのに対し、脳磁図

(Magnetoencephalography , MEG) では , SQUID (Superconducting Quantum Interference Devices) センサによって , ニューロン群の電気活動が作り出す磁場が測定される . MEG が計測しているのは , 主に皮質錐体細胞の活動である . 錐体細胞の電流は皮質に垂直な方向に流れる . 頭皮に垂直な方向の電流が作る磁場は頭外に出てくることはできないから , MEG によって測定される磁場は脳溝の錐体細胞の活動によって生じたものであることに注意する必要がある . また MEG によって測定される神経磁場は , 地磁気の 1 億分の 1 程度と非常に小さい . 実験中 , 眼球運動や筋緊張などの体の動きは大きな磁場ノイズを誘発するので , できるだけ制限する . また MEG 測定の際には巨大な電磁遮蔽施設が必要である .

MEG は脳波に比べて空間解像度が高い . 電場は頭蓋や脳と頭蓋の間の液体を伝って拡散してしまうのに対し , 磁場は頭蓋をまっすぐに通過するためである . また , 脳と頭蓋の透磁率は真空とほぼ等しいので , MEG 信号の生成モデルは比較的簡単な球モデルで精度よく近似でき , 信号源の同定も行いやすい .

とはいえ , 依然として MEG 信号から脳のどこが活動しているのかを知るのは難しい . 高々数百個のセンサから測定される MEG 信号から , それよりも遙かに多く存在する皮質電流源の電流強度を推定することは逆問題であり , 本質的に不良設定性を持つ . すなわち , センサのレベルでは様々な場所由来の磁場が混ざってしまっているため , 適切な制約がない場合 , 観測された磁場を作り出すような電流源の組み合わせは無限に存在する . この不良設定性を解消するために , 近年では MRI によって電流源の位置を皮質上に制限する方法や , fMRI 測定によって電流源の位置を課題に関連して賦活する領域のみに絞る方法が用いられている . これまで提案されてきた手法は , fMRI データが強い制約として働くため , fMRI データと MEG データが食い違っている場合 , 真実とかけ離れた推定結果になるという問題があった . 本研究で用いられている階層ベイズ法⁵⁶ は , fMRI データを階層事前分布の初期値として用いることで , fMRI データに多少の誤りがあっても , MEG データを用いてうまく推定を行うことができる (詳細な定式化については本文を参照のこと) .

Note 22 . フィッシャー情報量

フィッシャー情報量は , ある尤度関数 $f(X|\theta)$ のパラメタ θ について , 観察可能な確率変数 X が持つ情報の量である . ニューロンの発火率 r から刺激 s を復号化する場合を考えよう . 尤度関数 $f(r|s)$ が与えられているもとの , s について r が持

フイッシャー情報量は、以下のように尤度関数の 2 階微分の期待値で表される：

$$I_F(s) = \left\langle -\frac{\partial^2 \ln f(r|s)}{\partial^2 s} \right\rangle = \int dr f(r|s) \left(-\frac{\partial^2 \ln f(r|s)}{\partial^2 s} \right) \quad (\text{T-4}).$$

(T-4)式の右辺が示すように、フイッシャー情報量は尤度関数の鋭い部分で大きくなる。r から s を推定する場合に、以下の式が成り立つ：

$$\text{Var}(\hat{s}) \geq \frac{1}{I_F(s)} \quad (\text{T-5}).$$

これはクラメル・ラオの不等式とよばれ、s の推定値の分散が、s のフイッシャー情報量の逆数を決して下回らないことを示している。この量を用いることで、s を復号化する際にどの方法が有効なのかを、定量的に評価することができる。単一ニューロンのチューニングカーブがガウス関数に、発火頻度がポアソン分布に従うと仮定すると、ガウス関数の中心からある程度離れた位置でフイッシャー情報量は最大となる²⁰⁶。

Note 23 . 皮質ニューロンの UP/DOWN 状態

UP 状態とは、ニューロンの静止膜電位が通常より 10 mV ほど脱分極した値に維持される状態をさす。逆に通常の静止膜電位を DOWN 状態という。近年、ニューロンは UP 状態と DOWN 状態の二つの安定な状態を自発的に推移していることが明らかになった⁵¹。このように内発的に生み出される状態遷移は、動的な多重アトラクタであると解釈することができるが、これが単一ニューロンレベルで生じるのか²⁰⁷、ネットワークレベルで生じるのかは議論が分かれる⁵²。しかし、UP/DOWN 遷移が隣接するニューロン間で同期していることも知られており^{208,209}、多くの場合、内部状態の同期は局所ニューロン間の相互結合によって生じていると考えられている⁵²。ニューロンが UP 状態にあるか DOWN 状態にあるかで、同じ感覚刺激が与えられても異なったスパイク電位時系列が得られることが知られている²¹⁰⁻²¹²。このことから、ニューロンの UP/DOWN 遷移は選択的注意による情報選択など、トップダウン信号による感覚皮質ニューロンの活動変化の正体である可能性がある⁵⁰。

Note 24 . 100 Hue test

被験者の色覚を調べるためには石原式検査などさまざまな方法があるが、今回は 100 Hue test を用いた。100 Hue test は、Hue とよばれる色のサンプルの並び替えの結果から、被験者の色覚を評価する方法である。被験者は 25 個の Hue を

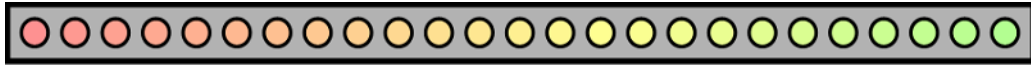


図 N-7 . 100 Hue Test の例 .

ランダムな状態から正しい順番に並び替える課題を 4 回行う . 各回とも異なった色味を使い , すべての色見に対してまんべんなく検査を行う . 図 N-7 には , 例として赤から緑の 25 個の Hue を示した . 被験者の並び替え課題の結果が実際の並びとどれだけずれているかを評価することで , 被験者の色覚の有無だけでなく , どの種類の色味に関する感度が高いかも調べることができる .

Note 25 . CIE 座標

CIE は持つ国際照明委員会 (Commission Internationale d'Eclairage) の略称である . CIE はフランスに本部を持ち , 色彩に関わる国際規格を取り扱う .

色彩はさまざまな単位系で表すことができる . たとえば RGB 単位系は , 赤緑青の三原色の量によって光の色と輝度を表す方法である . 一方 CIE 単位系は , 色味を決める X, Y と輝度を決める L (Z と表記されることもある) を独立に指定できるため , 輝度を一定にして色味だけを変えることが可能である . X と Y によって貼られる二次元空間を CIE 座標系という . X, Y および L は , RGB 単位系を以下の式で線形変換することによって得られる :

$$\begin{bmatrix} X \\ Y \\ L \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.6070 & 0.1734 & 0.2006 \\ 0.2990 & 0.5864 & 0.1146 \\ 0.0000 & 0.0661 & 1.1175 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} R \\ G \\ B \end{bmatrix} \quad (\text{T-6}) .$$

Note 26 . 視野角

視覚心理学や認知神経科学では , 視覚刺激の大きさを , 実際の物体の大きさではなく , 網膜上で何度と表現することがほとんどである . たとえば図 N-8 の場合 , モニター上で視覚刺激 A と A' の大きさは異なるが , 作る網膜像は同じである . このとき , 大きさはどちらも角度を用いて θ 度と表記される . θ は $\tan^{-1}(\text{像の大きさ}/\text{視距離})$ で求まる .

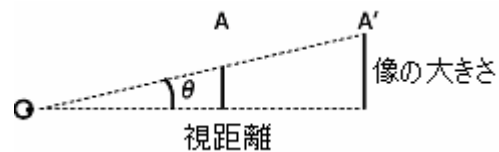


図 N-8 . 視野角 .

Note 27 . 視覚刺激は何で作るか

本研究の視覚刺激は , すべての VSG グラフィックボードを用いて生成している . 刺激提示の際 , そして MEG 測定の際に刺激提示時間を厳密に制御したいという

のが理由である。VSG は内部に精密な時計を持っており、コマンド次第で視覚刺激の制御をそちらに任せることができるので、コンピュータのクロックタイミングの影響を受けずに視覚刺激を切り替えられる。一方でグラフィックボードが外付けなうえ重かったりするので、学会などにおけるデモには不向きである。また、もちろんグラフィックボードは高価である。

Matlab の Psychtoolbox は、Matlab 上で動く視覚刺激提示ソフトである。フリーウェアで、<http://psychtoolbox.org/wikka.php?wakka=HomePage> からダウンロードすることができる。視覚刺激の作成が非常に簡単で、オープンソースのためライブラリも web 上でいくらでも手に入る。結果を mat ファイルとして吐き出せるので、解析もスムーズである。学会のデモも容易なので、非常に使い勝手がよい。一方で、それ自体が高価な Matlab 上でしか動作しない点、ミリ秒単位で視覚刺激を制御したいときには、信頼性に不安が残る点（もっとも、最近では大分改善されてきているようである）で不満は残る。

ほかにも、視覚刺激を精密に作りこむ必要のない場合は、Presentation というシェアウェアや、E-Prim というフリーウェアも便利である。

Note 28 . Statistical Parametric Mapping

SPM (Statistical Parametric Mapping) は、Matlab 上で動く、fMRI データを処理、解析するためのフリーウェアである。<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/> から入手でき、オープンソースのため、サードパーティーから無数の拡張スクリプトが提供されている、fMRI 解析においてもっともよく用いられるソフトである。今回の解析では SPM99 を用いたが、2008 年現在では SPM5 がすでにリリースされている。

SPM の処理は大きく前後半 2 つの部分に分けられる。前半では fMRI データに含まれる時間や空間のズレ、ノイズを補正する予備処理が行われ、後半では一般化線形モデルに基づくパラメタ推定と、推定したパラメタに対する統計検定が行われる。

Note 29 . 統計的検定

今回ノンパラメトリックの検定手法である Wilcoxon signed rank test(ウィルコクソン順位和検定) を用いたのは、サンプル数が少なく(被験者 6 人)、条件間の差が正規分布に従うことが保証されないためである。よりサンプル数が多い場合は、t 検定を用いるのが普通である。このあたりの判断によって検定の有意性 (p

値)は大きく変動するので、誤った結論を導かないためにも、適切な検定方法の選定が重要である。実用上は、「バイオサイエンスの統計学(南江堂)」を見て決めるのが楽である。理論的枠組みまで理解したい場合は、「自然科学の統計学(東京大学出版)」を読むとよい。ちなみに、今回用いた手法は、考えられる中でもっとも保守的(有意差の出にくい)な検定方法である。

Note 30 . Talairach 座標

Talairach 座標とは、Talairach によって提案された脳座標を表す共通空間を指す²¹³。個人の脳を Talairach 座標に変換することで、形の異なる複数の脳の特定の部位について、共通の座標系で議論することができる。

個人脳から Talairach 座標への変換は、まず個人脳の前交連 (Anterior Commissure, AC) と後交連 (Posterior Commissure, PC) を同定することからはじまる(図 N-9)。この2つの部位の

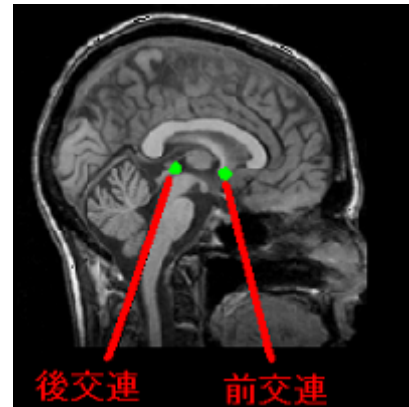


図 N-9 . 前交連と後交連 .

座標と、Talairach 座標の前交連および後交連の位置を比較することで、個人脳から Talairach 座標への変換行列が計算できる。実際には、前交連と後交連に加えて、皮質の最上部、最下部、最前部、最後部、最右部、最左部を含めて変換行列を計算することが多い。

Note 31 . 細胞構築学地図

個人脳を Talairach 座標に変換しても、個人差は残る。そのため、ある被験者の第一次視覚野の一点が、別の被験者では第二次視覚野にあたるかもしれない。細胞構築学地図は、Talairach 座標のある点が、どれくらいの確率でどの部位に属すかを与える⁷¹。この確率は、死体の脳の組成を調べることで決定されており、サンプル数の少なさゆえに大雑把である。SPM 上で動く matlab スクリプトが以下でダウンロードできる：http://www.fz-juelich.de/inb/inb-3/spm_anatomy_toolbox

Note 32 . 有意水準の補正

もっとも一般的に用いられる有意水準 $p=0.05$ は、「この値が偶然出てきたと考えると、その確率は5%に過ぎない」という意味である。いいかえると、100 回実験して 100 回検定を行えば、5 回は有意差を得ることができる。fMRI 実験で各ボクセルに関して条件間の有意差を検討する場合を考えよう。ボクセルが 100000

個ある場合，本当は有意差がない場合でも，実に 5000 個のボクセルで有意差が見つかる計算になる．これを防ぐためには，有意水準を何らかの方法で補正してやればよい．

もっとも厳しい補正に Bonferroni 補正がある．Bonferroni 補正では，有意水準を検定の回数で割る．先の例では，有意水準は $0.05/100000$ となる．これだと有意差が全然検出されない場合もある．そういう場合は，分母がもう少し小さい値になる補正の方法を使うといいかもしれない．本当にその補正でいいのかというのは場合による．

Note 33 . 発火率か同期性か

MEG 信号の増減が，発火頻度の変化によるものなのか，局所ニューロン群の同期性の変化によるものなのかは区別できない．どちらの場合も MEG 信号の変化としては同一であるからだ．しかし，MEG 信号の変化はニューロン群の同期性変化によってもたらされると解釈されることの方が多い．これは，MEG 信号の変化が，発火率変化よりも同期性変化の影響をより強く受けることに起因する．

Note 34 . 行動主義と認知主義

Skinner は，行動の原因として観測不可能な何らかの内部変数を仮定するのは危険であり，不必要だと主張した．ラットがレバーを押すことで水を得ることができる実験環境を考えよう．ラットはある時期レバーを盛んに押して水を飲み，またある時期はほとんどレバーを押さないだろう．認知主義者は，普通この状況を「喉の渇き」という内部変数を仮定することで説明する．喉の渇きがある程度大きくなったら，ラットのレバー押しの確率が上がるというモデルである．一方強化主義者は，この内部変数を用いる必要はないと主張する．ラットの行動を予測するには，前にレバーを押してから時間をうければ十分であり，内部変数はラットの行動予測を改善させないからである．

Skinner によると，多くの行動の原因は外部環境にさかのぼることが可能であり，行動の要因は外部変数に求められる．従って，あるかないかさえも分からないような内部変数に頼る必要はない．このような立場を取る人々は「スキナリアン (Skinnerian)」とよばれ，行動主義の急先鋒であった．

しかし，すべての行動の原因を外部変数に頼るのは非常に困難である．たとえばある被験者の能力をすべて外部要因で規定しようとした場合，被験者のありとあらゆる過去の経験を観測する必要がある．現実的にはこれは不可能である．

また、外部変数が互いに独立でないときは、行動予測が難しくなる。このような場合、内部変数を仮定したほうが遙かに問題が簡単になることがある。この問題は、モデル選択における複雑さの枠組みで統合できると思われる。同じように現象を予測できるモデルなら変数が少ないものが優れている、という立場に立てば、行動主義と認知主義のいがみ合いに付き合う必要はなくなる。

すべての行動主義者が内部変数の使用を避けているわけではない。心理学において行動主義的な理論の多くは内部変数を含んでいると見ることもできる。結局のところ、行動主義者と認知主義者の違いは、内部変数を利用する頻度だけである。どちらの立場でも、内部変数の妥当性を注意深く検討する必要があるのはいうまでもないだろう。

Note 35 . メタ分析

メタ分析とは、認知心理学や行動分析学におけるレビュー論文の一形態である。ある現象に対して主張を異にするたくさんの研究結果がある場合、それらを全部集めて比較検討することで、なんらかのメタな結論を下す。普通はいくつの変数を設定し、膨大な研究ごとにそれらを当てはめ、統計手法を用いてすべての結果の変動をうまく説明する要因を探す。

ただし、ある研究を無視したり変数を増やしたりすることで反対の結果が出てしまうこともあるので、メタ分析の妥当性を検討するメタ分析の論文が出たりする。

Note 36 . 副尺課題

副尺課題は、2本の線分がわずかにずれていて、そのズレの向きを回答する課題である（図 N-10）。被験者は、ズレの大きさが視角にして十数秒（1秒は1度の $1/60^2$ 、5メートル先から見て、線分が実験ディスプレイ上で2ピクセル動く程度の距離）という非常に小さいズレも見分けることができる。この能力は、網膜光受容体の密度から計算される解像度の限界を超えているため、Hyperacuity（超

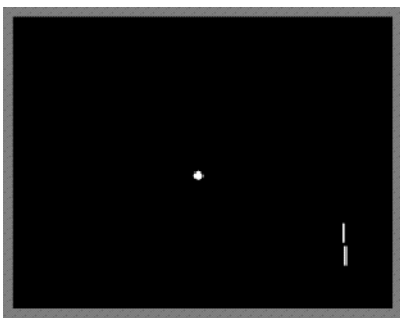


図 N-10 . 副尺課題の例 . 被験者は画面中央の固視点を注視しながら、右下に提示される2本の線分の下側が左右どちらにずれているかを答える（この図では右にずれている）。

鋭敏)ともよばれる。計算論的には、異なる受容野を持つ複数の光受容体の活動パターンを組み合わせることで解決されると考えられている^{129,143}。

Note 37 . コントラスト

コントラストは、画像の平均輝度からの変化率として定義される。各ピクセルの輝度が $I(x,y)$ で与えられるモノクロ画像のコントラスト $C(x,y)$ は以下で得られる：

$$C(x,y) = \frac{I(x,y)}{I_{mean}} \quad (T-10), \quad I_{mean} = \frac{\sum_x \sum_y I(x,y)}{N_x N_y} \quad (T-7).$$

ここで N_x と N_y は、水平方向と垂直方向におけるピクセル数を示す。

視覚刺激としてもっともよく用いられる画像のひとつに、正弦波状のコントラストを用いた格子模様がある。網膜や視覚野の神経細胞は、画像の輝度よりもコントラストに対してよく応答するからである。この刺激は、格子模様の向き、空間周波数、コントラストで定義され、コントラストを変えることによって、検出難易度や神経応答の強さを操作することができる。図 N-11 はその例で、コントラストは左から 1.0, 0.2, 0.05 である。

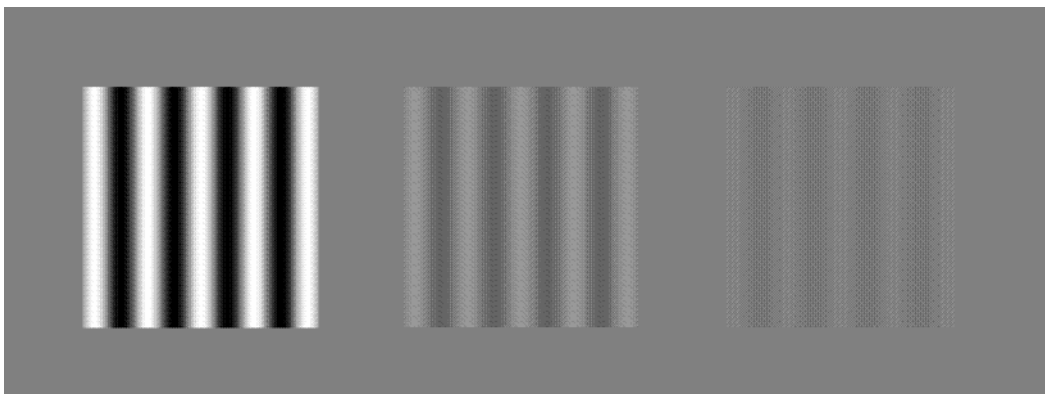


図 N-11 . 正弦波コントラストを用いて作成した格子模様。コントラストは左から 1.0, 0.2, 0.05 .

Note 38 . 正答率は知覚感度と内的な基準の両方に影響を受ける

本文の図 3-5 において、 d' はそのまま基準 λ が移動する場合を考えよう。信号を検出できる確率とノイズを正しく棄却できる確率は、 λ が 2 つの分布のちよ

うど真ん中,すなわち $d'/2$ の場合に最大となる。一方,たとえば λ が無限の場合, 観察者は決して信号を「検出しない」。従って,どんな d' を持っていて, 正答率は必ず最低の 0.5 となる。これは極端な例であるが, 被験者が保守的に課題を行っている場合はこれに近いことが起こる。一方,たとえば「間違いの数に関わらず, 信号を検出できた分だけ報酬を与える」と教示されれば, 観察者の λ はマイナス方向に移動する。

Note 39 . 等分散モデルと非等分散モデル

信号検出理論において, 2 つの刺激に等分散性を仮定しないと, パラメタが 3 つとなり, 通常の方法では d' と λ は計算できない。一回の試行ごとに選択と同時にその確信度を答えてもらう, もしくは異なる基準を用いて複数回課題ブロックを行うなどして, データを増やす必要がある。

Note 40 . カルマンフィルタ

カルマンフィルタ (Kalman filter) は, ノイズ環境下であるダイナミクスを持つ対象の状態を, オンラインで最適に推定するための方法である²¹⁴。この手法は, Kalman によって提唱されたが, 同様の原理はその前にすでに開発されていた。Kalman がアメリカ航空宇宙局 (NASA) を訪問した際, この理論がロケットの軌道推定に有効なことに気付いたのを発端としてよく知られるようになった。

ロケットの現在の位置は GPS によって知ることができる。しかし, 困ったことに GPS から得られる位置情報は正確でなく, 一定のノイズが入る。一方われわれは運動方程式を用いることで, ロケットの物理的な軌道を予測できる。しかし, こちらも未知の外乱などによって一定の誤差を生じる。カルマンフィルタは, 運動方程式を用いたロケットの軌道予測を, GPS による観測値によってオンラインで修正する方法を与える。

話を単純にするために, 酔っ払いが道路をふらついている状況を考えよう。時刻 t に位置 x_t にいた酔っ払いは, 次の式に従って, 時刻 $t+1$ には x_{t+1} に移動する:

$$x_{t+1} = x_t + \eta \quad (\text{T-8}).$$

ここで η は平均ゼロ, 分散 σ_d^2 の正規分布に従うとする。すなわち酔っ払いはランダムウォークする。また, まわりが暗くて見通しが悪いので, 酔っ払いの観測位置 y_t は, 以下のように真の位置にノイズが乗ったものになる:

$$y_t = x_t + \xi \quad (\text{T-9}).$$

ここで ξ は平均ゼロ, 分散 σ_o^2 の正規分布に従うとする. μ_t^{pre} を酔っ払いの予測位置とすると, 観測 y_t を得たあとの酔っ払いの位置の推定値 μ_t^{post} は以下で与えられる:

$$\mu_t^{post} = \mu_t^{pre} + K_t (y_t - \mu_t^{pre}) \quad (T-10).$$

また, 分散の推定値 ρ_t^{post} は, 予測値 ρ_t^{pre} を用いて以下で与えられる:

$$\rho_t^{post} = \rho_t^{pre} + (1 - K_t) \rho_t^{pre} \quad (T-11).$$

ここで K はカルマンゲインで, 以下で計算される

$$K_t = \frac{\rho_t^{pre}}{\rho_t^{pre} + \sigma_o^2} \quad (T-12).$$

時刻 $t+1$ における μ と ρ の予測値は以下で与えられる

$$\mu_{t+1}^{pre} = \mu_t^{post} \quad (T-13)$$

$$\rho_{t+1}^{pre} = \rho_t^{post} + \sigma_d^2 \quad (T-14).$$

以上の枠組みで, 位置 50 からふらつき始めた酔っ払いの位置を推定した結果を図 T-12 に示す. ここで σ_d^2 と σ_o^2 は, それぞれ 4^2 と 10^2 である.

カルマンフィルタの導出は, (T-3)式のベイズの理論を用いて比較的簡単に求めることができる. すなわち, (T-13)式と(T-14)式による酔っ払いの予測分布を事

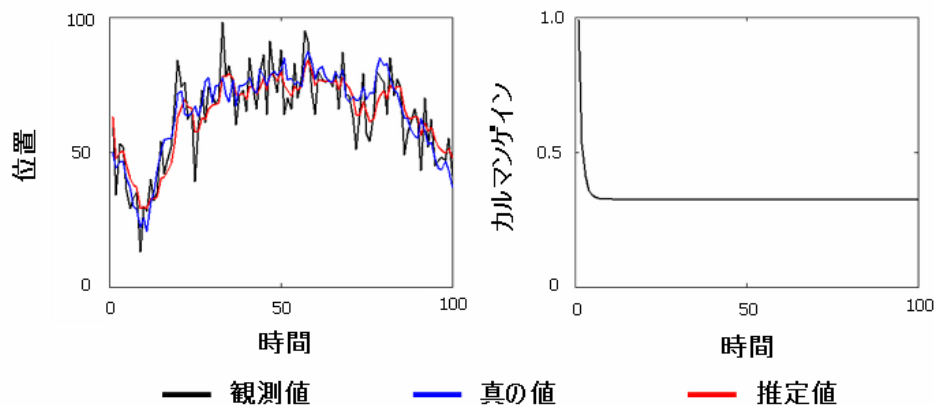


図 N-12. カルマンフィルタによる酔っ払いの位置推定. 左図は酔っ払いの観測位置 (黒), 真の位置 (青) および推定位置 (赤) の時間推移を表す. 右図はカルマンゲインの時間推移を表す.

前分布，観測 y_t とその分散 σ_0^2 を尤度分布，(T-10)式と(T-11)式で与えられる分布を事後分布と考える．事前分布と尤度分布の両方が正規分布であれば事後分布も正規分布になるので，事後分布の平均と分散は平方完成によって求めることができる．

尚，今回は推定対象のダイナミクスが線形である場合を扱っているが，ダイナミクスが非線形の場合も適応可能なカルマンフィルタアルゴリズム（パーティクルフィルタ）も存在する．

Note 41．感覚皮質への神経修飾物質の投射

聴覚では，大脳基底核からのドーパミン性の入力が第一次聴覚皮質の構造を変化させるという報告が多く見られる^{165,169,171}．一方で，視覚の場合，皮質可塑性に関わる神経修飾物質として報告されているのは，ドーパミンではなくアセチルコリンが主である^{167,170}．この差異は何に起因するのだろうか．単に視覚皮質ではドーパミンの効果が検討されていないだけということも考えられるが，神経科学的，計算論的に何か意味があるかもしれない．

参考文献

1. Brodmann, K. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. (Johann Ambrosius Barth Verlag, Leipzig, 1909).
2. Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J Physiol* **148**, 574-91 (1959).
3. Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. Receptive Fields and Functional Architecture in Two Nonstriate Visual Areas (18 and 19) of the Cat. *J Neurophysiol* **28**, 229-89 (1965).
4. Ungerleider, L. G. & Haxby, J. V. 'What' and 'where' in the human brain. *Curr Opin Neurobiol* **4**, 157-65 (1994).
5. Zeki, S. M. Colour coding in rhesus monkey prestriate cortex. *Brain Res* **53**, 422-7 (1973).
6. Beauchamp, M. S., Haxby, J. V., Jennings, J. E. & DeYoe, E. A. An fMRI version of the Farnsworth-Munsell 100-Hue test reveals multiple color-selective areas in human ventral occipitotemporal cortex. *Cereb Cortex* **9**, 257-63 (1999).
7. Newsome, W. T., Britten, K. H. & Movshon, J. A. Neuronal correlates of a perceptual decision. *Nature* **341**, 52-4 (1989).
8. Serences, J. T. & Boynton, G. M. The representation of behavioral choice for motion in human visual cortex. *J Neurosci* **27**, 12893-9 (2007).
9. Salzman, C. D., Murasugi, C. M., Britten, K. H. & Newsome, W. T. Microstimulation in visual area MT: effects on direction discrimination performance. *J Neurosci* **12**, 2331-55 (1992).
10. Buschman, T. J. & Miller, E. K. Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices. *Science* **315**, 1860-2 (2007).
11. Serences, J. T. & Yantis, S. Spatially selective representations of voluntary and stimulus-driven attentional priority in human occipital, parietal, and frontal cortex. *Cereb Cortex* **17**, 284-93 (2007).
12. Serences, J. T., Liu, T. & Yantis, S. in *Neurobiology of attention* (eds. Itti, L., Rees, G. & Tsotsom, J.) 35-41 (Academic Press, San Diego, 2005).
13. Potts, B. C., Melara, R. D. & Marks, L. E. Circle size and diameter tilt: a new look

- at integrality and separability. *Percept Psychophys* **60**, 101-12 (1998).
14. Driver, J. & Mattingley, J. B. Parietal neglect and visual awareness. *Nat Neurosci* **1**, 17-22 (1998).
 15. Heilman, K. M. & Valenstein, E. Frontal lobe neglect in man. *Neurology* **22**, 660-4 (1972).
 16. Watson, R. T., Heilman, K. M., Cauthen, J. C. & King, F. A. Neglect after cingulectomy. *Neurology* **23**, 1003-7 (1973).
 17. Hier, D. B., Davis, K. R., Richardson, E. P., Jr. & Mohr, J. P. Hypertensive putaminal hemorrhage. *Ann Neurol* **1**, 152-9 (1977).
 18. Rafal, R. D. & Posner, M. I. Deficits in human visual spatial attention following thalamic lesions. *Proc Natl Acad Sci U S A* **84**, 7349-53 (1987).
 19. Posner, M. I., Cohen, Y. & Rafal, R. D. Neural systems control of spatial orienting. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **298**, 187-98 (1982).
 20. Mesulam, M. M. Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language, and memory. *Ann Neurol* **28**, 597-613 (1990).
 21. Posner, M. I. & Dehaene, S. Attentional networks. *Trends Neurosci* **17**, 75-9 (1994).
 22. Hopfinger, J. B., Buonocore, M. H. & Mangun, G. R. The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nat Neurosci* **3**, 284-91 (2000).
 23. Liu, T., Slotnick, S. D., Serences, J. T. & Yantis, S. Cortical mechanisms of feature-based attentional control. *Cereb Cortex* **13**, 1334-43 (2003).
 24. Spitzer, H., Desimone, R. & Moran, J. Increased attention enhances both behavioral and neuronal performance. *Science* **240**, 338-40 (1988).
 25. Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A. & Desimone, R. Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *J Neurophysiol* **77**, 24-42 (1997).
 26. Maunsell, J. H. & Treue, S. Feature-based attention in visual cortex. *Trends Neurosci* **29**, 317-22 (2006).
 27. Treue, S. & Martinez Trujillo, J. C. Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature* **399**, 575-9 (1999).
 28. Di Russo, F., Martinez, A. & Hillyard, S. A. Source analysis of event-related cortical activity during visuo-spatial attention. *Cereb Cortex* **13**, 486-99 (2003).

29. Hillyard, S. A. & Anllo-Vento, L. Event-related brain potentials in the study of visual selective attention. *Proc Natl Acad Sci U S A* **95**, 781-7 (1998).
30. Martinez, A. et al. Putting spatial attention on the map: timing and localization of stimulus selection processes in striate and extrastriate visual areas. *Vision Res* **41**, 1437-57 (2001).
31. Watanabe, T. et al. Task-dependent influences of attention on the activation of human primary visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* **95**, 11489-92 (1998).
32. Moore, T. & Armstrong, K. M. Selective gating of visual signals by microstimulation of frontal cortex. *Nature* **421**, 370-3 (2003).
33. Fuggetta, G., Pavone, E. F., Walsh, V., Kiss, M. & Eimer, M. Cortico-cortical interactions in spatial attention: A combined ERP/TMS study. *J Neurophysiol* **95**, 3277-80 (2006).
34. Taylor, P. C., Nobre, A. C. & Rushworth, M. F. FEF TMS affects visual cortical activity. *Cereb Cortex* **17**, 391-9 (2007).
35. Ruff, C. C. et al. Concurrent TMS-fMRI and psychophysics reveal frontal influences on human retinotopic visual cortex. *Curr Biol* **16**, 1479-88 (2006).
36. Fries, P., Reynolds, J. H., Rorie, A. E. & Desimone, R. Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science* **291**, 1560-3 (2001).
37. Yamagishi, N. et al. Attentional modulation of oscillatory activity in human visual cortex. *Neuroimage* **20**, 98-113 (2003).
38. Nakahara, H. & Amari, S. I. Attention modulation of neural tuning through peak and base rate in correlated firing. *Neural Netw* **15**, 41-55 (2002).
39. Nakahara, H., Wu, S. & Amari, S. Attention modulation of neural tuning through peak and base rate. *Neural Comput* **13**, 2031-47 (2001).
40. Salinas, E. & Sejnowski, T. J. Correlated neuronal activity and the flow of neural information. *Nat Rev Neurosci* **2**, 539-50 (2001).
41. Kastner, S., Pinsk, M. A., De Weerd, P., Desimone, R. & Ungerleider, L. G. Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron* **22**, 751-61 (1999).
42. Wylie, G. R., Javitt, D. C. & Foxe, J. J. Jumping the gun: is effective preparation contingent upon anticipatory activation in task-relevant neural circuitry? *Cereb*

- Cortex* **16**, 394-404 (2006).
43. Chawla, D., Rees, G. & Friston, K. J. The physiological basis of attentional modulation in extrastriate visual areas. *Nat Neurosci* **2**, 671-6 (1999).
 44. Thut, G., Nietzel, A., Brandt, S. A. & Pascual-Leone, A. Alpha-band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. *J Neurosci* **26**, 9494-502 (2006).
 45. Worden, M. S., Foxe, J. J., Wang, N. & Simpson, G. V. Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific alpha-band electroencephalography increases over occipital cortex. *J Neurosci* **20**, RC63 (2000).
 46. Yamagishi, N., Goda, N., Callan, D. E., Anderson, S. J. & Kawato, M. Attentional shifts towards an expected visual target alter the level of alpha-band oscillatory activity in the human calcarine cortex. *Brain Res Cogn Brain Res* **25**, 799-809 (2005).
 47. Driver, J. & Frith, C. Shifting baselines in attention research. *Nat Rev Neurosci* **1**, 147-8 (2000).
 48. Chawla, D., Lumer, E. D. & Friston, K. J. Relating macroscopic measures of brain activity to fast, dynamic neuronal interactions. *Neural Comput* **12**, 2805-21 (2000).
 49. Chawla, D., Lumer, E. D. & Friston, K. J. The relationship between synchronization among neuronal populations and their mean activity levels. *Neural Comput* **11**, 1389-411 (1999).
 50. Cossart, R., Aronov, D. & Yuste, R. Attractor dynamics of network UP states in the neocortex. *Nature* **423**, 283-8 (2003).
 51. McCormick, D. A. et al. Persistent cortical activity: mechanisms of generation and effects on neuronal excitability. *Cereb Cortex* **13**, 1219-31 (2003).
 52. Shu, Y., Hasenstaub, A. & McCormick, D. A. Turning on and off recurrent balanced cortical activity. *Nature* **423**, 288-93 (2003).
 53. Muller, M. M., Teder-Salejarvi, W. & Hillyard, S. A. The time course of cortical facilitation during cued shifts of spatial attention. *Nat Neurosci* **1**, 631-4 (1998).
 54. Slagter, H. A., Kok, A., Mol, N. & Kenemans, J. L. Spatio-temporal dynamics of top-down control: directing attention to location and/or color as revealed by ERPs and source modeling. *Brain Res Cogn Brain Res* **22**, 333-48 (2005).

55. Corbetta, M. & Shulman, G. L. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci* **3**, 201-15 (2002).
56. Sato, M. A. et al. Hierarchical Bayesian estimation for MEG inverse problem. *Neuroimage* **23**, 806-26 (2004).
57. Dale, A. M. et al. Dynamic statistical parametric mapping: combining fMRI and MEG for high-resolution imaging of cortical activity. *Neuron* **26**, 55-67 (2000).
58. Kajihara, S. et al. Wiener filter-magnetoencephalography of visual cortical activity. *Brain Topogr* **17**, 13-25 (2004).
59. Phillips, C., Rugg, M. D. & Friston, K. J. Anatomically informed basis functions for EEG source localization: combining functional and anatomical constraints. *Neuroimage* **16**, 678-95 (2002).
60. Dale, A. M. & Sereno, M. Improved localization of cortical activity by combining EEG and MEG with fMRI cortical surface reconstruction: A linear approach. *J Cogn Neurosci* **5**, 162-76 (1993).
61. Sarvas, J. Basic mathematical and electromagnetic concepts of the biomagnetic inverse problem. *Phys Med Biol.* **32**, 11-22 (1987).
62. Neal, R. M. *Bayesian learning for neural networks*. (Springer-Verlag, New York, 1996).
63. Attias, H. in *Proc. 15th Conference on Uncertainty in Artificial Intelligence*. 21-30 (Morgan-Kaufman, Stockholm, 1999).
64. Sato, M. On-line model selection based on the variational Bayes. *Neural Comput* **13**, 1649-81 (2001).
65. Friston, K. J. et al. Classical and Bayesian inference in neuroimaging: theory. *Neuroimage* **16**, 465-83 (2002).
66. van Velzen, J. & Eimer, M. Early posterior ERP components do not reflect the control of attentional shifts toward expected peripheral events. *Psychophysiology* **40**, 827-31 (2003).
67. Kuriki, I., Sadamoto, K. & Takeda, T. in *12th international conference of biomagnetism* 177-80 (Helsinki University of Technology, Espoo, 2003).
68. Toyama, K. et al. A new method for magnetoencephalography: a three-dimensional magnetometer-spatial filter system. *Neuroscience* **91**, 405-15 (1999).

69. Giesbrecht, B., Woldorff, M. G., Song, A. W. & Mangun, G. R. Neural mechanisms of top-down control during spatial and feature attention. *Neuroimage* **19**, 496-512 (2003).
70. Shulman, G. L. et al. Reactivation of networks involved in preparatory states. *Cereb Cortex* **12**, 590-600 (2002).
71. Eickhoff, S. B. et al. A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data. *Neuroimage* **25**, 1325-35 (2005).
72. Bartels, A. & Zeki, S. The architecture of the colour centre in the human visual brain: new results and a review. *Eur J Neurosci* **12**, 172-93 (2000).
73. Grill-Spector, K. & Malach, R. The human visual cortex. *Annu Rev Neurosci* **27**, 649-77 (2004).
74. Schoenfeld, M. A. et al. Dynamics of feature binding during object-selective attention. *Proc Natl Acad Sci U S A* **100**, 11806-11 (2003).
75. Tootell, R. B. et al. Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *J Neurosci* **15**, 3215-30 (1995).
76. Zeki, S. et al. A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci* **11**, 641-9 (1991).
77. Luck, S. J., Woodman, G. F. & Vogel, E. K. Event-related potential studies of attention. *Trends Cogn Sci* **4**, 432-440 (2000).
78. Ferrera, V. P., Rudolph, K. K. & Maunsell, J. H. Responses of neurons in the parietal and temporal visual pathways during a motion task. *J Neurosci* **14**, 6171-86 (1994).
79. Hayden, B. Y. & Gallant, J. L. Time course of attention reveals different mechanisms for spatial and feature-based attention in area V4. *Neuron* **47**, 637-43 (2005).
80. Kanai, R., Tsuchiya, N. & Verstraten, F. A. The scope and limits of top-down attention in unconscious visual processing. *Curr Biol* **16**, 2332-6 (2006).
81. McAdams, C. J. & Maunsell, J. H. Attention to both space and feature modulates neuronal responses in macaque area V4. *J Neurophysiol* **83**, 1751-5 (2000).
82. Henson, R., Shallice, T. & Dolan, R. Neuroimaging evidence for dissociable forms of repetition priming. *Science* **287**, 1269-72 (2000).
83. Mechelli, A., Price, C. J., Friston, K. J. & Ishai, A. Where bottom-up meets

- top-down: neuronal interactions during perception and imagery. *Cereb Cortex* **14**, 1256-65 (2004).
84. Slotnick, S. D., Thompson, W. L. & Kosslyn, S. M. Visual mental imagery induces retinotopically organized activation of early visual areas. *Cereb Cortex* **15**, 1570-83 (2005).
 85. Kamitani, Y. & Tong, F. Decoding seen and attended motion directions from activity in the human visual cortex. *Curr Biol* **16**, 1096-102 (2006).
 86. Schoenfeld, M. A. et al. Spatio-temporal analysis of feature-based attention. *Cereb Cortex* **17**, 2468-77 (2007).
 87. Womelsdorf, T., Fries, P., Mitra, P. P. & Desimone, R. Gamma-band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection. *Nature* **439**, 733-6 (2006).
 88. Yamashita, O., Shibata, K., Yamagishi, N. & Sato, M. in *15th international conference of biomagnetism* 169 (Helsinki University of technology, Vancouver, 2006).
 89. Mazur, J. E. *Learning and Behavior* (Prentice Hall, Cranbury, 1998).
 90. Thorndike, E. L. Animal intelligence: An experimental study of the associative process in animals. *Psychol Rev Monograph Supplement* **2**, 8 (1898).
 91. Thorndike, E. L. *Animal intelligence* (Macmillan, New York, 1911).
 92. Skinner, B. F. *The behavior of organisms* (Appleton-Century-Crofts, New York, 1938).
 93. Skinner, B. F. *Science and human behavior* (Macmillan, New York, 1953).
 94. Ferster, C. B. & Skinner, B. F. *Schedules of reinforcement* (Appleton-Century-Crofts, New York, 1957).
 95. Rescorla, R. A. & Wagner, A. R. in *Classical Conditioning II: :Current research and theory* (Appleton-Century-Crofts, New York, 1972).
 96. Pearce, J. M. & Hall, G. A model for Pavlovian learning: Variations in the effectiveness of conditioned but not of unconditioned stimuli. *Psychol Rev* **87**, 532-552 (1980).
 97. Mackintosh, N. J. *Conditioning and associative learning* (Oxford University Press, Oxford, 1983).
 98. Deci, E. L., Koestner, R. & Ryan, R. M. A meta-analytic review of experiments

- examining the effects of extrinsic rewards on intrinsic motivation. *Psychol Bull* **125** (1999).
99. Deci, E. L. Effects of externally mediated rewards on intrinsic motivation. *J Personal Soc Psychol* **18**, 105-15 (1971).
 100. Cameron, J. & Pierce, W. D. Reinforcement, reward, and intrinsic motivation: A meta-analysis. *Rev Educational Res* **64**, 363-423 (1994).
 101. Deci, E. L., Koestner, R. & Ryan, R. M. The underminig effect is a reality after all-Extrinsic rewards, task interest, and self-determination: Reply to Eisenberger, Pierce, and Cameron (1999) and Lepper, Henderlong, and Gingras (1999). *Psychol Bull* **125**, 692-700 (1999).
 102. Eisenberger, R., Pierce, W. D. & Cameron, J. Effects of reward on intrinsic motivation-Negative, neutral, and positive: Comment on Deci, Koestner, and Ryan. *Psychol Bull* **125**, 677-91 (1999).
 103. Kluger, A. N. & DeNisi, A. The Effects of Feedback Interventions on Performance: A Historical Review, a Meta-Analysis, and a Preliminary Feedback Intervention Theory. *Psychol Bull* **119** (1996).
 104. Ilgen, D. & Davis, C. Bearing Bad News: Reactions to Negative Performance Feedback. *Applied Psychology An International Review* **49**, 550-565 (2000).
 105. Abramson, L. Y., Seligman, M. E. & Teasdale, J. D. Learned Helplessness in Humans: Critique and Reformulation. *J Abnormal Psychol* **87**, 49-74 (1978).
 106. Skinner, E. A., Chapman, M. & Baltes, P. B. Children's Beliefs about Control, Means-ends, and Agency: Developmental Differences during Middle Childhood. *Int J Behav Develop* **11**, 369-88 (1988).
 107. Weiner, B. An attributional theory of achievement motivation and emotion. *Psychol Rev* **92**, 548-73 (1985).
 108. Anderson, C. A. & Jennings, D. L. When experiences of failure promote expectations of success: The impact of attributing failure to ineffective strategies. *J Personal* **48**, 393-407 (1980).
 109. Weiner, B. & Kukla, A. An attributional analysis of achievement motivation. *J Personal Soc Psychol* **15**, 1-20 (1970).
 110. Bandura, A. Self-efficacy: toward a unifying theory of behavioral change. *Psychol*

- Rev* **84**, 191-215 (1977).
111. Bandura, A. Social Cognitive Theory: An Agentic Perspective. *Annu Rev Psychol* **52**, 1-26 (2001).
 112. Cervone, D., Mor, N., Orom, H., Shadel, W. G. & Scott, W. D. in *Handbook of Self-Regulation: Research, Theory, and Applications* (Guilford Press, New York, 2004).
 113. Baumeister, R. in *Handbook of social psychology* (McGraw-Hill, New York, 1998).
 114. Sedikides, C. & Strube, M. J. evaluation: To thine own self be good, to thine own self be sure, to thine own self be better. *Advances in Exp Soc Psychol* **29**, 209-269 (1997).
 115. Fahle, M. Perceptual learning: a case for early selection. *J Vis* **4**, 879-90 (2004).
 116. Gilbert, C. D. Early perceptual learning. *Proc Natl Acad Sci U S A* **91**, 1195-7 (1994).
 117. Karmarkar, U. R. & Dan, Y. Experience-dependent plasticity in adult visual cortex. *Neuron* **52**, 577-85 (2006).
 118. Sagi, D. & Tanne, D. Perceptual learning: learning to see. *Curr Opin Neurobiol* **4**, 195-9 (1994).
 119. Furmanski, C. S., Schluppeck, D. & Engel, S. A. Learning strengthens the response of primary visual cortex to simple patterns. *Curr Biol* **14**, 573-8 (2004).
 120. Mukai, I. et al. Activations in visual and attention-related areas predict and correlate with the degree of perceptual learning. *J Neurosci* **27**, 11401-11 (2007).
 121. Schwartz, S., Maquet, P. & Frith, C. Neural correlates of perceptual learning: a functional MRI study of visual texture discrimination. *Proc Natl Acad Sci U S A* **99**, 17137-42 (2002).
 122. Schoups, A., Vogels, R., Qian, N. & Orban, G. Practising orientation identification improves orientation coding in V1 neurons. *Nature* **412**, 549-53 (2001).
 123. Ghose, G. M., Yang, T. & Maunsell, J. H. Physiological correlates of perceptual learning in monkey V1 and V2. *J Neurophysiol* **87**, 1867-88 (2002).
 124. Uka, T. & DeAngelis, G. C. Contribution of area MT to stereoscopic depth perception: choice-related response modulations reflect task strategy. *Neuron* **42**, 297-310 (2004).

125. Corthout, E., Uttl, B., Walsh, V., Hallett, M. & Cowey, A. Plasticity revealed by transcranial magnetic stimulation of early visual cortex. *Neuroreport* **11**, 1565-9 (2000).
126. Li, W., Piech, V. & Gilbert, C. D. Perceptual learning and top-down influences in primary visual cortex. *Nat Neurosci* **7**, 651-7 (2004).
127. Neary, K., Anand, S. & Hotson, J. R. Perceptual learning of line orientation modifies the effects of transcranial magnetic stimulation of visual cortex. *Exp Brain Res* **162**, 23-34 (2005).
128. Teich, A. F. & Qian, N. Learning and adaptation in a recurrent model of V1 orientation selectivity. *J Neurophysiol* **89**, 2086-100 (2003).
129. Weiss, Y., Edelman, S. & Fahle, M. Models of perceptual learning in vernier hyperacuity. *Neural Comput* **5**, 695-718 (1993).
130. Doshier, B. A. & Lu, Z. L. Mechanisms of perceptual learning. *Vision Res* **39**, 3197-221 (1999).
131. Doshier, B. A. & Lu, Z. L. Perceptual learning reflects external noise filtering and internal noise reduction through channel reweighting. *Proc Natl Acad Sci U S A* **95**, 13988-93 (1998).
132. Schafer, R., Vasilaki, E. & Senn, W. Perceptual Learning via Modification of Cortical Top-Down Signals. *PLoS Comput Biol* **3**, e165 (2007).
133. Herzog, M. H. & Fahle, M. in *Perceptual learning* (eds. Fahle, M. & Poggio, T.) 367-79 (The MIT Press, Cambridge, 2002).
134. Watanabe, T., Nanez, J. E. & Sasaki, Y. Perceptual learning without perception. *Nature* **413**, 844-8 (2001).
135. Seitz, A. R. & Watanabe, T. Psychophysics: Is subliminal learning really passive? *Nature* **422**, 36 (2003).
136. Seitz, A., Lefebvre, C., Watanabe, T. & Jolicoeur, P. Requirement for high-level processing in subliminal learning. *Curr Biol* **15**, R753-5 (2005).
137. Nishina, S., Seitz, A. R., Kawato, M. & Watanabe, T. Effect of spatial distance to the task stimulus on task-irrelevant perceptual learning of static Gabors. *J Vis* **7**, 2 1-10 (2007).
138. Seitz, A. & Watanabe, T. A unified model for perceptual learning. *Trends Cogn Sci* **9**,

- 329-34 (2005).
139. Seitz, A. R. & Dinse, H. R. A common framework for perceptual learning. *Curr Opin Neurobiol* **17**, 148-53 (2007).
 140. Herzog, M. H. & Fahle, M. The role of feedback in learning a vernier discrimination task. *Vision Res* **37**, 2133-41 (1997).
 141. Herzog, M. H., Ewald, K. R., Hermens, F. & Fahle, M. Reverse feedback induces position and orientation specific changes. *Vision Res* **46**, 3761-70 (2006).
 142. Herzog, M. H. & Fahle, M. Modeling perceptual learning: difficulties and how they can be overcome. *Biol Cybern* **78**, 107-17 (1998).
 143. Poggio, T., Fahle, M. & Edelman, S. Fast perceptual learning in visual hyperacuity. *Science* **256**, 1018-21 (1992).
 144. Sedikides, C. & Campbell, W. K. The self-serving bias in relational context. *J Personal Soc Psychol* **74**, 378-386 (1998).
 145. Sharot, T., Riccardi, A. M., Raio, C. M. & Phelps, E. A. Neural mechanisms mediating optimism bias. *Nature* **450**, 102-5 (2007).
 146. Fiorentini, A. & Berardi, N. Perceptual learning specific for orientation and spatial frequency. *Nature* **287**, 43-4 (1980).
 147. Fiorentini, A. & Berardi, N. Learning in grating waveform discrimination: specificity for orientation and spatial frequency. *Vision Res* **21**, 1149-58 (1981).
 148. Macmillan, N. A. & Creelman, C. D. *Detection theory: A user's guide* (Cambridge University Press, Cambridge, 1991).
 149. Wickens, T. D. *Elementary signal detection theory* (Oxford University Press, Cary, 2001).
 150. De Valois, R. L., Albrecht, D. G. & Thorell, L. G. Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Res* **22**, 545-59 (1982).
 151. Issa, N. P., Trepel, C. & Stryker, M. P. Spatial frequency maps in cat visual cortex. *J Neurosci* **20**, 8504-14 (2000).
 152. Shapley, R. & Lennie, P. Spatial frequency analysis in the visual system. *Annu Rev Neurosci* **8**, 547-83 (1985).
 153. Herzog, M. H. & Fahle, M. Effects of biased feedback on learning and deciding in a vernier discrimination task. *Vision Res* **39**, 4232-43 (1999).

154. Dayan, P., Kakade, S. & Montague, P. R. Learning and selective attention. *Nat Neurosci* **3 Suppl**, 1218-23 (2000).
155. Dayan, P. & Yu, A. Uncertainty and learning. *IETE Journal of Research* **49**, 171-182 (2002).
156. Botvinick, M. M., Cohen, J. D. & Carter, C. S. Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update. *Trends Cogn Sci* **8**, 539-46 (2004).
157. Matsumoto, M., Matsumoto, K., Abe, H. & Tanaka, K. Medial prefrontal cell activity signaling prediction errors of action values. *Nat Neurosci* **10**, 647-56 (2007).
158. Behrens, T. E., Woolrich, M. W., Walton, M. E. & Rushworth, M. F. Learning the value of information in an uncertain world. *Nat Neurosci* **10**, 1214-21 (2007).
159. Grinband, J., Hirsch, J. & Ferrera, V. P. A neural representation of categorization uncertainty in the human brain. *Neuron* **49**, 757-63 (2006).
160. Huettel, S. A., Song, A. W. & McCarthy, G. Decisions under uncertainty: probabilistic context influences activation of prefrontal and parietal cortices. *J Neurosci* **25**, 3304-11 (2005).
161. Yoshida, W. & Ishii, S. Resolution of uncertainty in prefrontal cortex. *Neuron* **50**, 781-9 (2006).
162. Beer, J. S. The default self: feeling good or being right? *Trends Cogn Sci* **11**, 187-9 (2007).
163. Ridderinkhof, K. R., Ullsperger, M., Crone, E. A. & Nieuwenhuis, S. The role of the medial frontal cortex in cognitive control. *Science* **306**, 443-7 (2004).
164. Tricomi, E., Delgado, M. R., McCandliss, B. D., McClelland, J. L. & Fiez, J. A. Performance feedback drives caudate activation in a phonological learning task. *J Cogn Neurosci* **18**, 1029-43 (2006).
165. Bao, S., Chan, V. T. & Merzenich, M. M. Cortical remodelling induced by activity of ventral tegmental dopamine neurons. *Nature* **412**, 79-83 (2001).
166. Doya, K. Metalearning and neuromodulation. *Neural Netw* **15**, 495-506 (2002).
167. Fournier, G. N., Semba, K. & Rasmusson, D. D. Modality- and region-specific acetylcholine release in the rat neocortex. *Neuroscience* **126**, 257-62 (2004).
168. Froemke, R. C., Merzenich, M. M. & Schreiner, C. E. A synaptic memory trace for cortical receptive field plasticity. *Nature* **450**, 425-9 (2007).

169. Kilgard, M. P. & Merzenich, M. M. Cortical map reorganization enabled by nucleus basalis activity. *Science* **279**, 1714-8 (1998).
170. Origlia, N. et al. Muscarinic acetylcholine receptor knockout mice show distinct synaptic plasticity impairments in the visual cortex. *J Physiol* **577**, 829-40 (2006).
171. Puckett, A. C., Pandya, P. K., Moucha, R., Dai, W. & Kilgard, M. P. Plasticity in the rat posterior auditory field following nucleus basalis stimulation. *J Neurophysiol* **98**, 253-65 (2007).
172. Seol, G. H. et al. Neuromodulators control the polarity of spike-timing-dependent synaptic plasticity. *Neuron* **55**, 919-29 (2007).
173. Thiel, C. M., Friston, K. J. & Dolan, R. J. Cholinergic modulation of experience-dependent plasticity in human auditory cortex. *Neuron* **35**, 567-74 (2002).
174. Daw, N. D., O'Doherty, J. P., Dayan, P., Seymour, B. & Dolan, R. J. Cortical substrates for exploratory decisions in humans. *Nature* **441**, 876-9 (2006).
175. Kalaska, J. F., Caminiti, R. & Georgopoulos, A. P. Cortical mechanisms related to the direction of two-dimensional arm movements: relations in parietal area 5 and comparison with motor cortex. *Exp Brain Res* **51**, 247-60 (1983).
176. Pouget, A., Dayan, P. & Zemel, R. Information processing with population codes. *Nat Rev Neurosci* **1**, 125-32 (2000).
177. Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S. & Kawano, K. Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex. *Nature* **400**, 869-73 (1999).
178. Corkin, S. What's new with the amnesic patient H.M.? *Nat Rev Neurosci* **3**, 153-60 (2002).
179. Scoville, W. B. & Milner, B. Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* **20**, 11-21 (1957).
180. O'Keefe, J. & Dostrovsky, J. The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Res* **34**, 171-5 (1971).
181. O'Keefe, J. & Recce, M. L. Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm. *Hippocampus* **3**, 317-30 (1993).
182. Lee, A. K. & Wilson, M. A. Memory of sequential experience in the hippocampus during slow wave sleep. *Neuron* **36**, 1183-94 (2002).

183. Hosoya, T., Baccus, S. A. & Meister, M. Dynamic predictive coding by the retina. *Nature* **436**, 71-7 (2005).
184. Buzsaki, G. *Rhythms of the brain* (Oxford University Press, New York, 2006).
185. Dan, Y., Atick, J. J. & Reid, R. C. Efficient coding of natural scenes in the lateral geniculate nucleus: experimental test of a computational theory. *J Neurosci* **16**, 3351-62 (1996).
186. Simoncelli, E. P. & Olshausen, B. A. Natural image statistics and neural representation. *Annu Rev Neurosci* **24**, 1193-216 (2001).
187. Schiller, P. H., Logothetis, N. K. & Charles, E. R. Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system. *Nature* **343**, 68-70 (1990).
188. Olshausen, B. A. & Field, D. J. Emergence of simple-cell receptive field properties by learning a sparse code for natural images. *Nature* **381**, 607-9 (1996).
189. Milner, A. D. & Goodale, M. A. Visual pathways to perception and action. *Prog Brain Res* **95**, 317-37 (1993).
190. Crick, F. & Koch, C. A framework for consciousness. *Nat Neurosci* **6**, 119-26 (2003).
191. Kapadia, M. K., Ito, M., Gilbert, C. D. & Westheimer, G. Improvement in visual sensitivity by changes in local context: parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron* **15**, 843-56 (1995).
192. Zipsper, K., Lamme, V. A. & Schiller, P. H. Contextual modulation in primary visual cortex. *J Neurosci* **16**, 7376-89 (1996).
193. Rao, R. P. & Ballard, D. H. Predictive coding in the visual cortex: a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nat Neurosci* **2**, 79-87 (1999).
194. Logothetis, N. K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T. & Oeltermann, A. Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature* **412**, 150-7 (2001).
195. Mukamel, R. et al. Coupling between neuronal firing, field potentials, and fMRI in human auditory cortex. *Science* **309**, 951-4 (2005).
196. Nir, Y. et al. Coupling between neuronal firing rate, gamma LFP, and BOLD fMRI is related to interneuronal correlations. *Curr Biol* **17**, 1275-85 (2007).

197. Parker, A. J. & Newsome, W. T. Sense and the single neuron: probing the physiology of perception. *Annu Rev Neurosci* **21**, 227-77 (1998).
198. Helmholtz, H. *Treatise on physiological optics*. (1866).
199. Weiss, Y., Simoncelli, E. P. & Adelson, E. H. Motion illusions as optimal percepts. *Nat Neurosci* **5**, 598-604 (2002).
200. James, W. *Principles of Psychology*. (1890).
201. Maunsell, J. H. Neuronal representations of cognitive state: reward or attention? *Trends Cogn Sci* **8**, 261-5 (2004).
202. Marshall, J. C. & Halligan, P. W. Seeing the forest but only half the trees? *Nature* **373**, 521-3 (1995).
203. Bisiach, E. & Luzzatti, C. Unilateral neglect of representational space. *Cortex* **14**, 129-33 (1978).
204. Tallon-Baudry, C. & Bertrand, O. Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends Cogn Sci* **3**, 151-162 (1999).
205. Miyawaki, Y. & Okada, M. A network model of perceptual suppression induced by transcranial magnetic stimulation. *Neural Comput* **16**, 309-31 (2004).
206. Dayan, P. & Abbott, L. F. in *Theoretical neuroscience* (MIT Press, Cambridge, 2001).
207. Egorov, A. V., Hamam, B. N., Franssen, E., Hasselmo, M. E. & Alonso, A. A. Graded persistent activity in entorhinal cortex neurons. *Nature* **420**, 173-8 (2002).
208. Lampl, I., Reichova, I. & Ferster, D. Synchronous membrane potential fluctuations in neurons of the cat visual cortex. *Neuron* **22**, 361-74 (1999).
209. Stern, E. A., Jaeger, D. & Wilson, C. J. Membrane potential synchrony of simultaneously recorded striatal spiny neurons in vivo. *Nature* **394**, 475-8 (1998).
210. Brecht, M., Schneider, M., Sakmann, B. & Margrie, T. W. Whisker movements evoked by stimulation of single pyramidal cells in rat motor cortex. *Nature* **427**, 704-10 (2004).
211. Petersen, C. C., Hahn, T. T., Mehta, M., Grinvald, A. & Sakmann, B. Interaction of sensory responses with spontaneous depolarization in layer 2/3 barrel cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* **100**, 13638-43 (2003).
212. Shu, Y., Hasenstaub, A., Badoual, M., Bal, T. & McCormick, D. A. Barrages of

- synaptic activity control the gain and sensitivity of cortical neurons. *J Neurosci* **23**, 10388-401 (2003).
213. Talairach, J. & Tournoux, P. *Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain: 3-Dimensional Proportional System - an Approach to Cerebral Imaging* (Thieme Medical Publishers, New York, 1988).
214. Kalman, R. E. A new approach to linear filtering and prediction problems. *J Basic Engineering* **82**, 35-45 (1960).

研究業績

(1) 論文

Kazuhisa Shibata, Noriko Yamagishi, Naokazu Goda, Taku Yoshioka, Okito Yamashita, Masa-aki Sato, Mitsuo Kawato. The effects of feature attention on prestimulus cortical activity in the human visual system. *Cerebral Cortex*. 2007

(2) 国際会議

Kazuhisa Shibata, Shin Ishii, Mitsuo Kawato. Boosting perceptual learning by feedback manipulation. Vision Sciences Society 2008 Annual Meeting.

Kazuhisa Shibata, Noriko Yamagishi, Naokazu Goda, Taku Yoshioka, Okito Yamashita, Masa-aki Sato, Mitsuo Kawato. Feature attention modulates activity within feature-sensitive visual areas before stimulus onset: An fMRI constrained MEG study. 567.11/JJ10. Society for neuroscience annual meeting. Atlanta. USA. October. 2006

Okito Yamashita, **Kazuhisa Shibata**, Noriko Yamagishi, Masa-aki Sato. Applying a sparse classifier method to MEG data decoding of attention experiment, 15th international conference of biomagnetism, pp169, 2006

(3) その他の学会，研究会

Kazuhisa Shibata, Noriko Yamagishi, Naokazu Goda, Taku Yoshioka, Okito Yamashita, Masa-aki Sato, Mitsuo Kawato. Feature attention modulates activity within feature-sensitive visual areas before stimulus onset: An fMRI constrained MEG study. Workshop on mechanism of Brain and Mind. Sapporo. August, 2006

柴田和久，山岸典子，郷田直一，渡邊武郎，川人光男．色と動きに対する選択的注意に関する研究．電子情報通信学会技術研究報告．電子情報通信学会．Vol.103．No.732．pp93-97．2004

山下宙人，**柴田和久**，佐藤雅昭，山岸典子．電流源推定法を用いた MEG データ

でコーディング - BCI への応用に向けて - .P145 .第 46 回日本生体医工学会大会 .
仙台 . 2007

山下宙人 , 柴田和久 , 山岸典子 , 佐藤雅昭 . スパース判別器を用いたニューロイ
メージングデータの複合化 . 電気情報通信学会ブレインコミュニケーション研究
会 . 東京 . 2006

(4) 総説 , 解説

柴田和久 . 強化学習と脳における報酬系の情報処理 . 数学者のための分子生物学
入門 . 京都大学大学院理学研究科 . No.4 . pp63-68 . 2006 (再掲 : 物性研究 . Vol.
87 , No. 3 , pp. 467-472 , 2006)

柴田和久 . 計算論的神経科学と生物数学 . 数学者のための分子生物学入門 . 京都
大学大学院理学研究科 . No.4 . pp69-73 . 2006 (再掲 : 物性研究 . Vol. 87 , No. 3 ,
pp. 473-477 , 2006)

柴田和久 . 解説 : 神谷之康 ASCONE2006 講義 - ベイズで読み解く知覚世界 . 日本
神経回路学会誌 . Vol. 14 , No. 4 , 2007