

## 視覚情報の統合と記憶のメカニズム

### — 認知記憶のニューロン機構 —

東京大学 医学部 第一生理学教室 酒井 邦 嘉

Experimental and clinical studies in primates indicate that visual information is stored and re-retrieved by interactions between the temporal association area and the medial temporal lobe structures including hippocampus. Recent findings from single-neuron recordings have provided new evidence that perceptual aspects of the temporal neocortex are closely related to its memory function based on association. On the grounds that long-term memory of objects is acquired and organized by neuronal tuning and associative mechanisms, I further present a model of the cognitive memory system that unifies perception and imagery.

memory/perception/imagery/attention/association/tuning

われわれの脳は、100億以上のニューロンが巧妙に組合わさってできており、記憶のシステムと学習のプロセスによって、外界に対する適応性を獲得し、維持することができる。この不思議な脳の仕組みを解明することは、科学に残された最大の課題の一つである。

#### 1. 認知神経科学の位置づけ

近年、脳に対する関心が高まっており、既存の学問体系の枠を越えた研究が必要になってきている。本特集でも、学際的な脳研究の現状がさまざまな角度から紹介されており、「認知科学」の発展と軌を一にしている<sup>1)</sup>。この脳研究を中心とした新しい学問体系は、認知神経科学 (cognitive neuroscience) と呼ばれている。認知神経科学の目標は、心のはたらきを脳という生命現象から解明することである。図1Aに示したように、心は、生命現象の一部としてとらえることができる。さらに、生命現象が物質的な基礎の上に成立していることは、例えばDNAの2重らせん構造の発見が示すように、今世紀の科学の最大の成果の一つであった。したがって、物質⇄生命⇄心 (matter⇄life⇄mind) という階層構造が、認知神経科学の最も基本的な柱で

あると筆者は考える。

従来の学問体系では、物質は物理学、生命は生理学、心は心理学と分けられ、図1Bのように、それらが部分的に重なり合っているだけであった。生物物理学 (biophysics)、心理物理学 (psychophysics)、神経心理学 (neuropsychology) は、境界領域の分野とされ、これら3つの接点に認知神経科学が位置している。しかしながら、自然界の研究対象が図1Aのような構造であるならば、もっと諸分野の重なりが多くなってしかるべきである。そのためには、認知神経科学の枠をさらに広げつつ、異なるアプローチをまとめあげて、脳にかかわる現象を統一的に理解する努力が必要である。このような意味で、脳研究には、物理学者・生理学者・心理学者のいずれにも属するような、「認知神経科学者 (cognitive neuroscientist)」の活躍が望まれる。

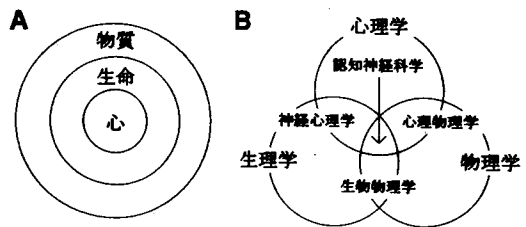


図1. A: 物質-生命-心の階層構造. B: 現在の認知神経科学の位置づけ

#### Neuronal organization of cognitive memory

Kuniyoshi Sakai

Department of Physiology, School of Medicine, University of Tokyo

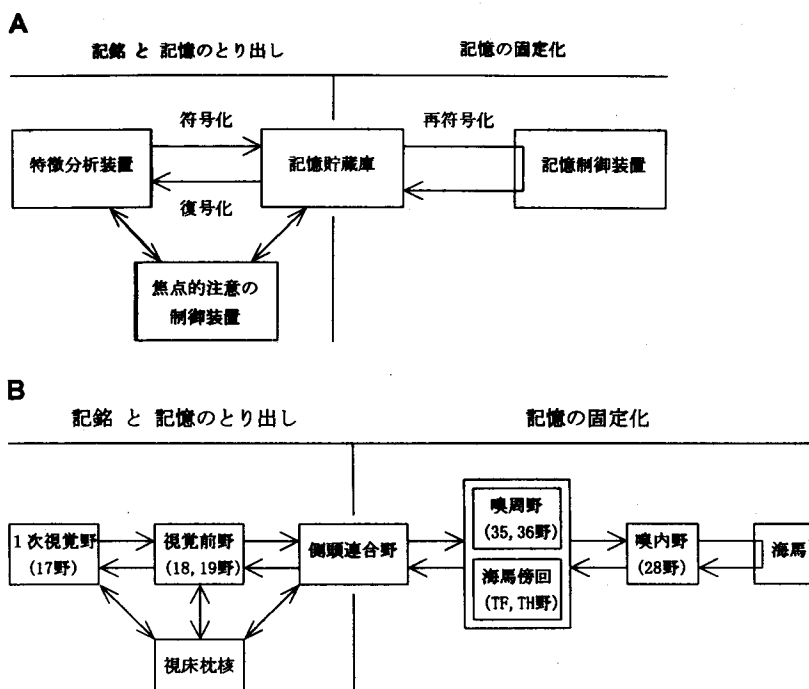


図2. A: 認知記憶システムにおける情報処理<sup>3)</sup>. B: 物体視における認知記憶システム. 17, 18, 19, 28, 35, 36野は, K. Brodmann による領野番号. TF, TH野は, C. von Economo による領野記号. 図Bで情報の流れを示す矢印は, 図Aに示した情報処理と対応している.

## 2. 認知記憶システム

感覚を通して取り込まれた情報は、過去に蓄えられた情報と照合されて、それが何であるかという認知が生ずる。感覚と認知の過程を合わせて知覚 (perception) と呼ぶが、その最終段階として、知識を蓄えたり参照したりする認知記憶 (cognitive memory) がある。認知記憶は、物体や出来事、そしてそれらの間の関係を分析し、かつ貯蔵する事により、外界のモデルを形成する働きがある。この働きを行う脳のシステムを、認知記憶システムと呼ぶ。認知記憶システムを解析するには、情報がどのように変換されていくのか、という情報処理の観点から考えてみる事が重要である。本稿では、大脳皮質と、側頭葉の内側部にある海馬で行われる認知記憶の情報処理を中心に解説する。図2Aに、認知記憶システムにおける情報の流れを示した。このモデル<sup>2)~4)</sup>は、物体視における認知記憶システムの構造と機能に、その基礎をおいているので、図2Bを参照しながら以下の解説をお読みいただきたい。

## 3. 記録における視覚情報の分析と統合

感覚器官を通して得られた外界からの入力情報の特

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

われわれは、言葉という符号の体系を用いることによって、ものごとの名前や状態を表現することができる。同様に脳の中でも、外界の情報はニューロン群の活動が体系化された状態として表現されており、この情報の変換のことを符号化 (encoding) と呼ぶ。心理学で記録 (memory acquisition) と呼ばれる過程は、情報処理の観点からみると、この符号化に対応する。ニューロン群においては、ニューロンが互いに機能的な結合を持って神経回路網を構成している。符号化の

実体は、外界の情報から神経回路網の活動状態への、変換の規則である。

図2Bに示したように、大脳の視覚記憶システムにおける特徴分析装置は、1次視覚野と視覚前野である。1次視覚野では、1950年代後半より始まったD. H. HubelとT. N. Wieselによる一連の研究の結果、特定の傾きの直線や境界線に対してのみ選択的に反応するニューロン群が見つかった。このような視覚刺激に対する反応性は、反応選択性(response selectivity)と呼ばれ、脳の情報処理を理解するための最も重要な概念の1つである。

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

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

視覚においては、視野の特定の場所に焦点的注意(focal attention)を働かせることによって、必要な特徴のみを選択して詳細に分析することができる。これは、注意が払われていない対象に反応するニューロン群の活動を選択的に減少させるような、ゲート作用の機構があるためと考えられる。複数の刺激を受容野の内外に同時に提示する条件下では、受容野内に同じ刺激が存在しても、注意が受容野の内にある場合と外にある場合とでニューロンの反応に差が観察される<sup>5)</sup>。

この効果は既に1次視覚野の段階で現れており、特徴分析装置が焦点的注意の制御装置と相互作用することを意味している(図2A)。焦点的注意の制御装置の候補として、特に霊長類で発達している視床枕核(pulvinar)があげられる。視床枕核には、視野の位置関係が再現されており、1次視覚野・視覚前野・側頭連合野と相互の線維結合がある(図2B)。視覚記憶システムの神経回路網モデルに、視床枕核の機能を取り入れたものが最近発表されている<sup>6)</sup>。以上の知見をまとめると、知覚は、符号化と焦点的注意の機構の相互作用によって成立すると考えられる。

#### 4. 記憶の固定化における海馬の機能

記憶貯蔵庫の情報はそのままの状態ではすぐに消滅してしまう。必要な情報を長期的に保存するための、記憶の固定化(memory consolidation)の機構がなくてはならない。この機構のことを記憶制御装置(memory controller)と呼ぶ。神経科学における知見を総合すると、海馬およびその周辺皮質が記憶制御装置の実体である<sup>7),8)</sup>。符号化された記憶情報は、長期的に保存できるように記憶制御装置によってさらに変換されて、記憶貯蔵庫に蓄えられる。この情報の変換のことを、再符号化(recoding)と呼ぶ。

固定化の機構は記憶貯蔵庫自体の働きでは説明できず、記憶制御装置が記憶貯蔵庫とは独立の脳部位に存在することを示す強力な証拠が、臨床神経心理学から提出された。両側の海馬の損傷は、固定化の過程を選択的に阻害することによって、側頭葉性健忘を引き起こすことが明らかになったのである<sup>9),10)</sup>。記憶制御過程の本質は、記憶貯蔵庫である大脳皮質と、海馬領域との間の相互作用にある。解剖学的には、嗅周野と海馬傍回は、広範な側頭葉・頭頂葉・前頭葉の各連合野との間に両方向性の線維結合があり、嗅内野に対する主要な皮質入力となっている(図2B)。従って、大脳皮質からの多種感覚性の情報は、嗅内野に集約された後に海馬へと伝えられる。海馬で処理された情報は、再び嗅内野を介して新皮質の各領域へ送られる。固定化を経た後には、大脳新皮質の記憶貯蔵庫に情報が蓄えられるので、海馬はもはや記憶の保持に必要なではなくなるのである。

#### 5. 記憶のとり出しと心的イメージ

それでは、以前に記憶したことを思い出す際には、どのような情報の流れが生ずるのだろうか。心理学で想起と呼ばれるこの過程は、情報処理の観点からみる

と、記憶貯蔵庫からの記憶のとり出し (memory retrieval) に対応する。記憶貯蔵庫内の情報をとり出す過程には、感覚情報を処理するための特徴分析装置が、再び用いられると考えられている。すなわち、記憶情報の内容を分析するために、記憶貯蔵庫から特徴分析装置への情報の流れが生ずる。言い換えると、これは蓄えられた符号が解読するための過程である。その際に生ずる記憶情報の変換のことを、復号化 (decoding) と呼ぶ。

心理学では、視覚的イメージ (visual imagery) のことを、「刺激の対象が存在しないにもかかわらず生じる擬似視覚的な経験」として定義する。認知科学では、記憶や想像に基づいた視覚的イメージを対象とすることが多く、これを心的イメージ (mental imagery) と呼んでいる。このように知覚に基づいて意識に現れる対象のことを心的表象というが、心的表象は記憶の貯蔵様式と不可分の関係にある。つまり、心的イメージは、長期記憶に保持されている内容が心的表象としてとり出される状態に対応する。視覚の認知記憶システムにおいては、心的イメージの生成にも、物体の再認のときと同じ特徴分析装置や記憶貯蔵庫が機能しており、復号化と焦点的注意の機構の相互作用が重要であると考えられている<sup>3),4)</sup>。

## 6. 側頭連合野における連想記憶のニューロン機構

特定の情報に対する神経回路網の活動状態のことを、ニューロン表現 (neuronal representation) と呼ぶ。ニューロン表現は、その根底にあるニューロン機構 (neuronal organization) の生理的機能を反映している。神経生理学の実験では、入力刺激に対する神経細胞の活動を記録することによって、ニューロン表現を知る事ができ、これをもとにしてニューロン機構を帰納的に推論するわけである。従って、実験的に観測される少数のニューロンのデータから、神経回路網の動作原理や機構といった脳のソフトウェアを解明しなくてはならない。神経線維の結合関係といった脳のハードウェアの解明も、神経回路網の機能を理解するためには必要である。

物体視における記憶貯蔵庫の実体が側頭連合野であるならば、側頭連合野のニューロンは、長期的に記憶された物体や図形の連想関係をコードできるのではないだろうか。この可能性を確かめるために、筆者は、対連合課題 (pair-association task) をサルに学習させて、側頭連合野のニューロンの反応性を解析し

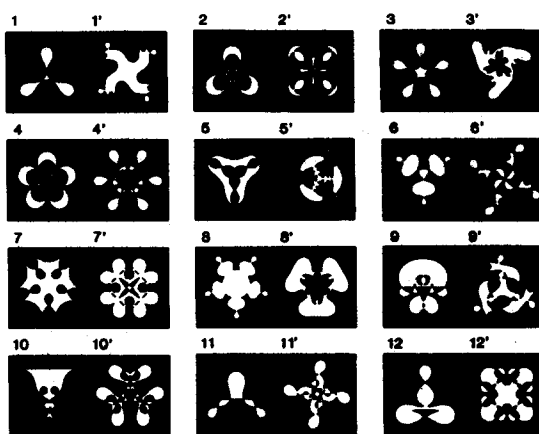


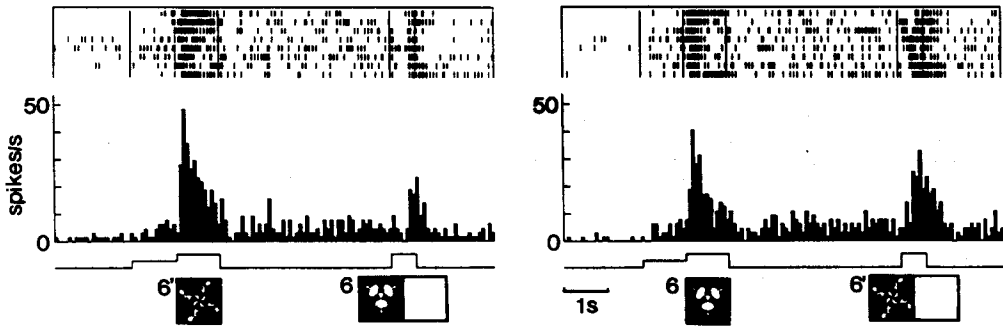
図3. 12組の対連合図形。2枚一組の対連合図形において、一方だけを見せて他方を連想により選択するようサルを訓練する<sup>11)</sup>。

た<sup>11)</sup>。この課題と同様の記憶テストが臨床的にも用いられており、例えば一連の言葉や図形の対を提示した後、一方から他方を連想させるテストがある。側頭葉に損傷を持つ患者は、このテストに顕著な障害を示すことが知られており、連想を伴う視覚記憶は、側頭葉皮質の働きを必要とする。

図3は、サル用の対連合課題に用いた24枚の図形のセットであり、コンピューターで合成したフリーエディスクリプターと呼ばれるものである。日常的に物体ではなく、このような人工的な視覚刺激を用いた理由は、サルが既に持っている連想記憶の影響をなくすためである。幾何学的に異なる図形を組合わせて12組の対連合図形 (paired associates) を準備した。対の組合わせは基本的にランダムであり、かつ固定されているので、連想関係を記憶しなければ正答を続ける事はできない。各試行では、まず手がかり刺激である1枚の図形が、モニター画面の中央に1秒間提示される。サルは、この図形の対となる他方の図形を思い出して、4秒の遅延期間を待たなくてはならない。その後、2枚の選択図形が示されるが、その一方は正解で、他方は異なる対から任意に取った図形である。サルが正しい対連合図形を手で触ると、報酬のフルーツ・ジュースを飲む事ができる。もちろん始めのうちは、サルはどちらを選んだら良いか皆目見当がつかないが、試行錯誤を繰り返すうちに、この連想関係を長期的に記憶して、100%近い成績を挙げられるようになる。

その結果、対連合図形の長期記憶を表現する2種類のニューロンを発見することができた<sup>11)</sup>。第1のニューロン群は、手がかり刺激の提示期に、対連合図

A



B

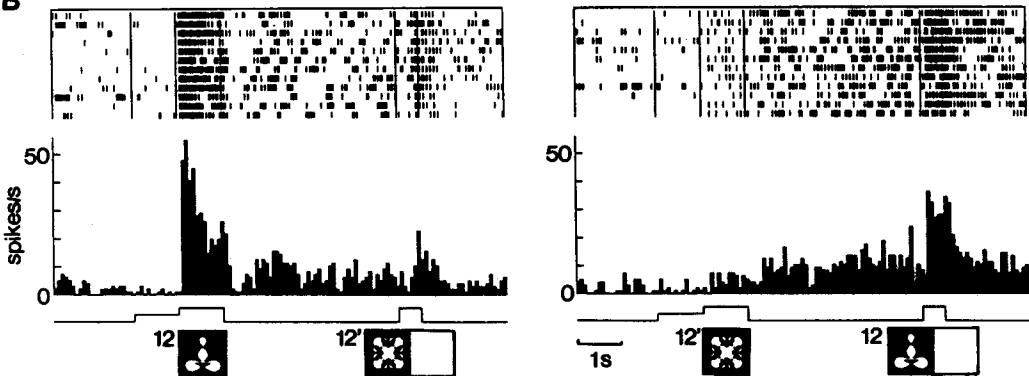


図4. A:対符号化ニューロン. 対符号化ニューロンは, 視覚刺激が提示されたときに, 対連合図形の両方を符号化する. 左右の図は, それぞれ対連合図形(6'と6)の一方を手がかり刺激として提示した試行における, 側頭連合野の1つのニューロンの反応である. B:対想起ニューロン. 対想起ニューロンは, 視覚刺激が提示されたときだけでなく, 対連合図形を連想によって想起している際にも反応する<sup>13)</sup>. Bは, Aと異なる1つの側頭連合野のニューロンが示した反応である. 各図の下にある階段状のトレースは, 左から右へ時間の流れを表し, 最初の2段目のところで手がかり刺激が提示される. 平均発火頻度の時間変化をヒストグラムで示した. ヒストグラムの上にある短い縦線(それぞれ活動電位に対応する)の列は, 1試行ごとのニューロンの発火を表す.

形の両方に選択的に反応するものであり, 対符号化ニューロン (pair-coding neuron) と呼ぶ, 図4Aは, 1つのニューロンが, 幾何学的類似性の低い6'番と6番の対連合図形の両方に対して, 強い反応を示す例である. このニューロンは高い反応選択性を示し, 24枚のセットの他の図形に対して全く反応しなかった. このように, 連想機構は重要な符号化の構成原理であり, 連合学習が本質的な役割を果たしていることが明らかとなった. 対符号化ニューロンの特徴は, 個々のニューロンが対連合図形の両方を符号化できるように, 長期記憶が貯蔵されていることを示唆する. この符号化の様式を, 連合性符号化 (associative coding) と呼ぶ. 連合性符号化の基礎は, 2枚の視覚刺激が常に対として提示されるような学習における. 神経回路網の自己組織化にある. 3次元物体をわれわれが知覚する

際に, その物体を異なる方向から見た2次元像を結び付ける事が可能なのも, 連想機構の働きであるかもしれない.

第2のニューロン群は, 遅延期間において図形選択的な活動性を示すものであり, 対想起ニューロン (pair-recall neuron) と呼ぶ, 図4Bに示した対想起ニューロンは, 手がかり刺激の提示期に, 12番の図形に対して最も強い反応を示した. 逆に, 先に12番の対である12'番を手がかり刺激として提示すると, この図形自体には全く反応しないにも関わらず, それに続く遅延期に選択図形が現れるまで, 徐々に反応が増加して来ることが観察される. つまり, 12'番の図形から12の図形を連想によって想起している際に, 目の前に12番の図形がなくとも, このニューロンの反応を引き起こすことができるのである. この遅延期の持続性

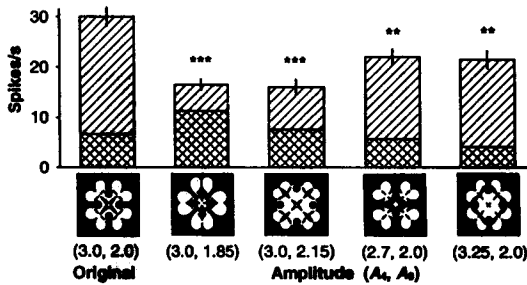


図5. チューニングの機構。ここに示す側頭連合野の1つのニューロンは、対連合学習に用いている左端の図形に最も強く反応するが、これに良く似てはいても学習されていない右の4つの図形には弱くしか反応しない<sup>12)</sup>。網を付したヒストグラムの部分は、自発発火頻度である。\*\*\*と\*\*は、t検定による有意水準を表し、それぞれ1%と0.1%である。フーリエ・ディスタリプターの2つの振幅パラメータ ( $A_4, A_6$ ) の一方のみを少し変化させると、オリジナルと似た図形を作ることができる。

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

側頭連合野における長期記憶のニューロン機構として、さらにチューニングの機構が役立っている事が、最近明らかにされた<sup>4), 12)</sup>。図5は、側頭連合野のニューロンが、学習された特異的な形の特徴に対し、最適にチューニングされていることを示す結果である。対符号化ニューロンは、対連合図形の両方にチューニングされた反応を示すので、チューニングと連想機構の間に相互作用が存在することを示唆している。また、対想起ニューロンの反応性は、遅延期における持続性発火と連想機構の間に相互作用が存在する事を示している<sup>4)</sup>。記憶のニューロン機構に関する最近の分類によれば、ここで述べたチューニング・連想機構・持続性発火の他に、新しい情報を最もよく伝えるような適応フィルターの機構が提唱されている<sup>13)</sup>。こうしたニューロン機構に基づく反応選択性や、側頭連合野のコラム構造は、視覚環境の変化によりダイナミックに変化しうると考えられる<sup>14)</sup>。今後の研究により、記憶システムと学習プロセスの基礎となる原理がさらに解明されることを期待したい。

## 7. 脳から心へ

最近、「脳と心」という言葉がキーワードのように

書名やテレビの番組名で使われるようになった。しかし、「脳と心」という表現には、「脳」と「心」が独立した存在であるという二元論の響きがある。筆者の立場は、図1Aに示したように、心のはたらきは脳組織のはたらきとして理解できると考える一元論である。また、「脳と心」というと、「脳」と「心」が等価であるように聞こえるが、心が脳の状態に還元できるとしても、その逆は必ずしも真とは限らない。意識を失った状態の脳は、正常な心があるとは言えないからである。しかし、心のメカニズムの正体がまだ推測の域を出ない現段階では、脳科学者の中に二元論を主張する人がいるのも無理からぬかもしれない<sup>15)</sup>。この問題に対して演繹のみを頼りに進んでいけば、哲学の領域に踏み込むことになるが、それで決着がつくとは思えない。確固たる認知神経科学の構築をめざすためには、実験と観察に基づく脳研究の地道な積み重ねが必要である。このような意味で、「脳と心」ではなく、「脳から心へ」という研究姿勢が大切なのではないだろうか。

## 文 献

- 1) 酒井邦嘉 (1994) 岩波講座 認知科学 5—記憶と学習, p. 97-156, 岩波書店, 東京.
- 2) Sakai, K., Miyashita, Y. (1993) *Curr. Opin. Neurobiol.*, 3, 166-170.
- 3) Sakai, K., Miyashita, Y. (1994) *Trends Neurosci.*, 17, 287-289.
- 4) Sakai, K., Naya, Y., Miyashita, Y. (1994) *Learning & Memory*, 1, 83-105.
- 5) Motter, B.C. (1993) *J. Neurophysiol.*, 70, 909-919.
- 6) Olshausen, B.A., Anderson, C. H., Van Essen, D. C. (1993) *J. Neurosci.*, 13, 4700-4719.
- 7) 酒井邦嘉, 宮下保司 (1990) 脳と神経, 42, 1017-1029.
- 8) 酒井邦嘉, 宮下保司 (1991) 脳と神経, 43, 111-128.
- 9) Scoville, W.B., Milner, B. (1957) *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 20, 11-21.
- 10) Zola-Morgan, S., Squire, L. R., Amaral, D.G. (1986) *J. Neurosci.*, 6, 2950-2967.
- 11) Sakai, K., Miyashita, Y. (1991) *Nature*, 354, 152-155.
- 12) Sakai, K., Miyashita, Y. (1994) *NeuroReport*, 5, 829-832.
- 13) Desimone, R. (1992) *Science*, 258, 245-246.
- 14) Tanaka, K. (1993) *Science*, 262, 685-688.
- 15) Eccles, J. C. (1994) *How the SELF Controls Its BRAIN*, Springer-Verlag, Berlin.