

予測する脳

小嶋 祥三

はじめに

この論文の姉妹編の『脳と心：認知神経科学入門』では人間を以下の様に捉えていた。

「人間は目標を持ち、それを達成すべく努力している。人間は目標を達成した時の状態を思い浮かべながら、達成する道筋、手段を考えるだろう。目標達成までには多くのステップがあり、その各々で多くの可能な道があるだろう。人間はそれらを吟味しながら道の選択するはずだ。そして、実際に行動した場合、思い描いていた結果と実際に得た結果を照合して、選択を評価するだろう。その結果によって、予定通り前進することもあるだろうし、道を変更することもあるだろう。そのようにして、目標が達成されることがあるだろうし、場合によっては、達成は困難だと考え目標自体を変えることもあるだろう。いずれにせよ、人間は目標を持ち、それを思い描き、それを達成する道筋を考えて行動し、その各々の段階での結果の予測と実際の結果を照合して、自らの選択を評価し、必要であれば修正を加える。なお、このような立場は運動・行為だけでなく感覚・知覚、さらには脳の働き一般についても重要になりつつあると思われる（例えば、**predictive coding**, Bastos et al., 2012; **predictive brain**, Clark, 2013）。これらが大雑把に適応的というならば、本論文は人間の予見的、適応的な行動の側面を主要な対象としている。」

このように書いた時には運動制御理論が念頭にあった。しかし、述べられているように、予測と予測誤差による予測の修正、すなわち適応、という考えは脳機能全般を統一的に捉える枠組みになりつつある。この論文はこのような立場から脳機能をまとめる試みである。しかし、周辺飛行もやってみる予定である。筆者の手に余るかもしれないが、とにかくやってみる

このような考えは小脳の研究を行っていた Ito によって提案されていた（例えば、Ito, 1993）。さらに、この考えは社会的な交渉の理解に拡張され（Wolpert et al., 2003）、一方、報酬や強化学習の研究は、報酬予測誤差が学習の原動力であり、中脳のドーパミン細胞がこの報酬予測誤差に応答することが見出され、新しい展開があった（Schultz et al., 1997）。このような流れは、感覚知覚の領域にも新しい潮流を生んだ（Rao & Ballard, 1999; Friston, 2005; Bastos et al., 2012; Clark, 2013 など）。そして今や、脳機能を統一的に捉える「標準理論」と目されるようになった。Ito が小脳の機能を検討する中で思い描いた構想が、脳全体の機能を捉える視点となったと言えるかもしれない。

第 1 章 感覚・知覚における予測（視覚を中心に）

われわれが行う運動・行為には一般にその目標があるので、先を見ているといえる。動機づけも当然目標がある。この二つの領域に関して、脳が先を見ている、予測していると考えるのは納得のいく話だ。ところが、感覚・知覚でも脳は先を見ているという考えがある。これは環境の刺激を受容するという感覚・知覚の働きに関する従来の考えと異なっている。この章では、「予測する脳」という視点から感覚・知覚を考えるが、**predictive coding** は脳機能全般を同じ枠組みで統一的に捉える。この考えは脳を適応のための装置と考え、適応（学習）には予測した結果と実際の結果の差（予測誤差）が重要な役割を果たすと主張する。

『脳と心：認知神経科学入門』では連合野から感覚領野への認知的制御を重視した。これは **predictive coding** の考えと同じ方向にある。この説では予測はより上位の脳が下位に対して行うと考える。これまでの感覚・知覚の神経科学では受容器から大脳へ向かう **feedforward, bottom-up** な情報の流れが主要な問題になってきた。予測する脳では逆方向の **feedback, top-down** の流れが問題になる。これは逆階層説と親和的である。なお、予測誤差が **feedforward, bottom-up** の系により、下位から上位の脳に送られると考える。ここでは便宜的に、感覚・知覚系内の情報の流れを **feedforward, feedback**、感覚・知覚系と例えば連合野の認知制御系の間情報の流れを **bottom-up, top-down** と記述することにする。ここで問題になるのが、**feedback, top-down** の認知神経科学研究、さらに解剖学的、神経生理学的な基盤である。以下、視覚を例にとり **feedback, top-down** の影響を考えてみる。

1. **feedback, top-down** の認知神経科学研究

視覚における **feedback, top-down** の影響については、このホームページの『脳と心：認知神経科学入門』の第 2 章、第 6 章で述べた。詳しくはそちらも読んでいただくとして、ここでは比較的簡単に述べたい。

bistable な知覚

視野闘争では、左右の眼に異なる刺激が与えられるが、条件により知覚は 2 つになる。このような現象は上位の脳からの影響として、取り上げられることが多い。Lumer et al. (1998) は視野闘争の条件下で脳の活性を検討したが、高次の視覚バッファ（有線領外領域）と前頭、頭頂皮質が知覚の **switching** で活性化がみられた。このうち、高次の視覚バッファは視野闘争以外の刺激の **switching** にも関係していたが、前頭、頭頂皮質は視野闘争の条件下での **switching** に関係していた。なお、Polonsky et al. (2000) は初期の視覚バッファで

も視野闘争の影響があるとしているが、ここでは立ち入らない。この結果は、知覚の switching には高次領域からの視覚バッファへの top-down の影響があることを示唆する。

最近、Wang et al. (2013) は Rubin の杯など両義図形でみられる bistable な知覚の脳内機序を fMRI データに decoding (MVPA) を適用して検討した。両義図形の知覚では単純な図形に比較して、前頭葉、頭頂葉、側頭葉など高次領域の top-down の活性と視覚領野の bottom-up の活性の両者が高まっていた。両義図形を間欠的 intermittent に提示する条件は、switching 率を下げ知覚記憶痕跡の関与を予想させる。この条件では高次領野の top-down の影響が高まり、視覚領野の bottom-up の活性は低下した。これらの結果は高次領野ー視覚バッファの間の結合性の変化にも反映されていた。

Nuruki et al. (2013) は bistable な知覚の一種である、背景刺激の運動により静止した刺激が見えたり、見えなくなる motion-induced blindness (MIB) に対する磁気刺激の影響を検討した。磁気刺激は連続的な theta burst stimulation の形で、右後部頭頂皮質 (rPPC) と第 5 次視覚野 (V5/MT) に与えられた。その結果、rPPC への磁気刺激は見えない期間の長さを増加させ、V5/MT への刺激は見えない期間の長さを短くし、その頻度を減少させた (図 1-1)。これらの結果は、rPPC が一方の知覚状態から他方への switching に、V5/MT は MIB の発生に関係すると考えられた。

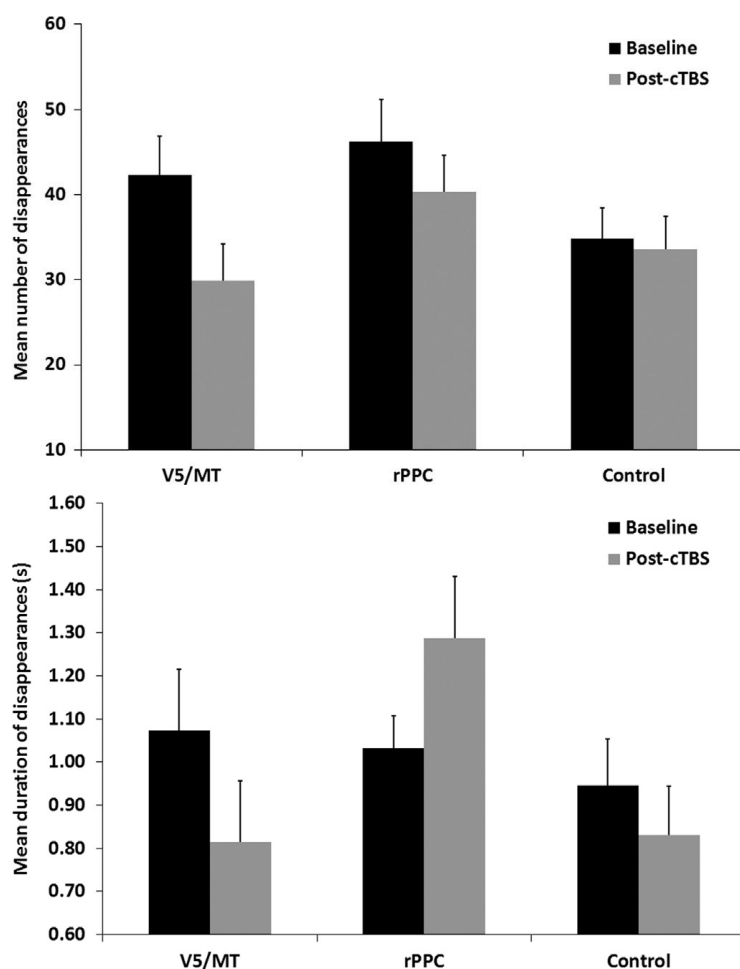


図 1-1

右後部頭頂皮質 (rPPC) と第 5 次視覚野 (V5/MT) に磁気刺激を与えた結果。上が静止刺激が見えなくなる回数、下が見えなくなる持続時間。黒が磁気刺激なしの baseline、灰色が磁気刺激後の結果。Nuruki et al. (2013) より。

逆階層説 reverse hierarchy theory

このホームページの『脳と心：認知神経科学入門』の第2章で逆階層説について述べた。詳細はそちらを参照していただくとして、feedforward 説との比較をした表 1-1 を再度掲げて簡単に説明する。

表 1-1 従来の考えと逆階層説の違い。Hochstein & Ahissar (2002)より

	feedforward		feedback	
	Site	Time	Site	Time
• gist of scene perception	high	late	high	early
• basic level categorization	high	late	high	early
• subordinate categories	high	late	low	late
• focused attention	high	late	low	late
• feature search	low	early	high	early
• conjunction search	high	late	low	late

われわれが一瞥してみるもの、急速連続視覚提示 rapid serial visual presentation, RSVP 手続きで認識されるものの基本的なカテゴリは、時間的には早いですが、視覚の高次バッファからの feedback が反映されていると考えられる。下位のカテゴリや集中した注意 focused attention はむしろ初期のバッファの活動が反映されている。視覚探索においては、feature (pop-out) search は高次バッファの、conjunction (serial) search は初期バッファの活動と関連すると考えている。

意思、期待・予期

外部刺激にしたがって行動するのと、自らの意思で反応を決めるのでは脳の働きは異なる。Rowe et al. (2005) は色と反応位置を実験者が設定した外部の手掛かりに基づいて選択する条件と、自らの意思で選択する条件（ただし、毎試行同じ反応をするようなことは避けるよう教示されている）での脳の活動を比較した。その結果、背外側前頭前野では自らの意思で選択する方の活性が強いことを示した。この場合、前頭前野では色と反応位置の選択の間には違いはなく、同じような活性が見られた。

われわれは行き当たりばったり行動するのではなく、先をみながら、予期しながら行動している。その予期に前頭葉や頭頂葉が関与することを Bollinger et al. (2010) が示した。かれらのワーキング・メモリの実験では、6.3 秒後に提示される刺激（顔、家）を確実に予期できる条件と 50%しか予期できない条件が設けられた。紡錘状回顔領域、海馬傍回場所

領域の活性とそれらの領域との機能的結合が相関した領域を調べたところ、右の下、中前頭回、頭頂間溝などで両者に正の相関が見られた。すなわち、顔(家)刺激の出現を期待、予期することに前頭-頭頂葉のトップ・ダウン的な認知的制御機能が紡錘状回顔領域（海馬傍回場所領域）に働いていることを示している。この結果は、認知制御系と感覚系との機能的な関係の基本を示している。

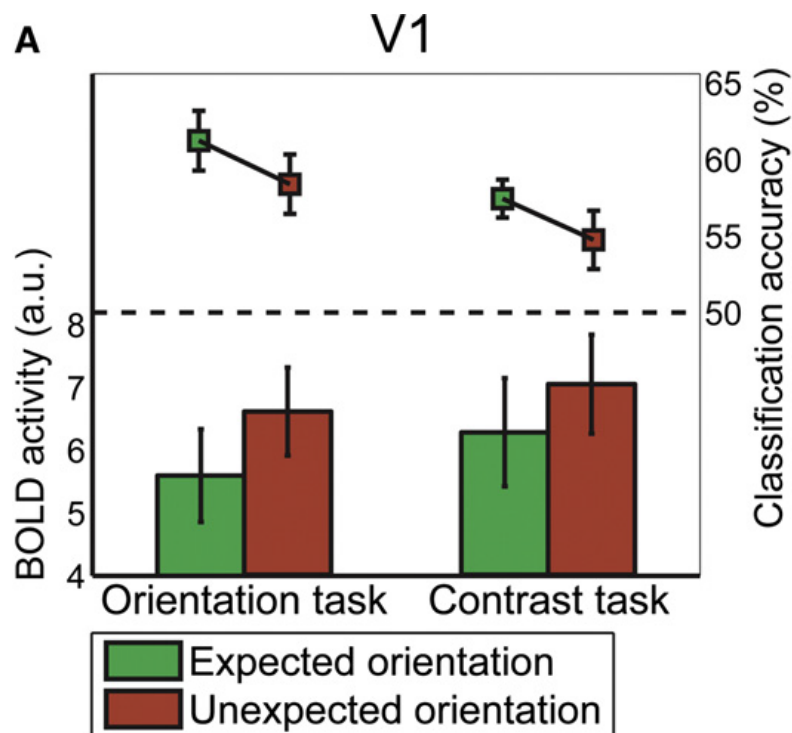


図 1-2
期待が V1 の活性と MVPA の成績に与える影響。期待は V1 の活性を下げるが、MVPA の成績を上げている。Kok et al. (2012a) Neuron, 75: 265-270 を改変

Kok et al. (2012a) の研究は後に述べる predictive coding に直接関係する。期待が一次視覚野 V1 の刺激処理とどのように関係するかを、fMRI データに decoding (MVPA) を適用して検討した。その結果、期待は V1 の活性を下げるが、MVPA による予測的中率は増大させた (図 1-2)。かれらは期待が感覚表象を sharpening することにより知覚を促進すると考えている。

注意

注意には bottom-up 的なものと top-down 的なものがあると考えられているが、ここでは後者の注意を問題とする。この種の注意では前頭葉-頭頂葉と注意対象が関係する領域との間の機能結合が増大し、対象の処理が充進すると考えられる。Egner et al. (2008) は色と位置に対する注意を研究したが、前頭葉、頭頂葉では対象に関係なく同じような活性を示す。異なるのは対象に関係する側である。すなわち、色に注意が向けられると、前頭-頭頂葉と後頭葉の色の処理に関連した領域（例えば、第 4 次視覚野）との機能的な結合が増大し、位置に注意を向けると、前頭-頭頂葉の認知制御機能と空間位置の処理に関係

した領域（例えば、上頭頂小葉）との機能結合が働く。このような注意による対象関連領域の活性は多くの研究がある。例えば、Vuilleumier et al. (2001) は顔と家を同時に提示し、一方に注意を向けさせた。その結果、顔に注意している時は紡錘状回の顔領域が、家に注意している時は海馬傍回の場所領域の活性が高まった。

なお、Serences & Boynton (2007) は同じ decoding (MVPA) で注意の効果の広がりを検討した。かれらは両視野に提示された一方の刺激の動きに注意させた。注意の位置と受容野が一致するときは当然 V1 から前頭眼野 (frontal eye field, FEF) に及ぶ視覚関連の 8 領域で推定に成功した。ところが、注意が対側に向けられていても V4, V5 (hMT) など 4 領域で推定できた。さらに同じく注意が対側に向けられ、受容野には刺激がない条件でも V1 と FEF を除く 6 領域で推定が可能だった。このことは、特徴特異的な注意の効果は刺激のない広い視野に広がり、行動的に重要な刺激の検出や処理を促進する適応的な意味をもっていることを示す。Jehee et al. (2011) はある空間位置への注意は、その位置にある刺激の特徴の処理を亢進するのか検討した。その結果、課題に関連する特徴のみ処理が亢進した。さらに、この特徴の処理の亢進は注意がむけられた空間位置を越えて広がっていた。

イメージ生成

視覚的イメージ生成では外部からの刺激はない。Top-down 的な認知制御機能の働きが考えやすい。イメージ生成についても注意と同じ枠組みで考えてよいだろう。Mechelli et al. (2004) は顔、家、椅子など異なる対象の知覚とイメージ生成を検討した。知覚では前頭葉などでは活性が見られず、イメージ生成では活性が見られた。前頭葉にある一つのイメージ生成に関係したトップ・ダウン機能が異なる対象特異的な感覚バッファに働き、それぞれのイメージが生成されたと考えられる。この時、視覚バッファはどのように関係するのか。Kosslyn et al. (1995) はその点を検討し、V1 など下位の視覚バッファも利用され、視野再現があることを示した。顔領域など対象特異的な領域を利用した研究はイメージ生成における視覚バッファの利用がより明確に示されている。紡錘状回顔領域と海馬傍回場所領域はそれぞれ顔や建物などをみると活性化するが、顔や建物をイメージするときにも、レベルは異なるが、確かに活性化した (O'Craven & Kanwisher, 2000)。手法は異なるが、Smith et al. (2012) の脳波研究もイメージ生成の認知制御機能を捉えている。

記銘と想起

記銘と想起は長期記憶において問題にされることが一般的だが、この二つの認知制御機能は長期記憶にもワーキング・メモリの事態にも働く。Ranganath et al. (2003) は二つの課題における記銘時と想起時の脳の活動を検討した。その結果、記銘時、想起（再認）時の前頭葉を含む脳の活動は両方の記憶課題で類似していた。記銘、想起の脳機能画像研究で最初に注目されたのは前頭葉だった。Tulving et al. (1994) がエピソード記憶の記銘は左半球と想起が右半球が主に働くという報告を行った。また、事後記憶効果 (subsequent

memory effect) は内側側頭葉だけでなく前頭葉でも顕著にみられた (Wagner et al., 1998; Brewer et al., 1998)。

さて、視覚バッファの活性であるが、Gazzaley et al. (2005) は顔と風景を記録する、無視する、受動的にみる、の3つの条件を設け、それぞれ紡錘状回顔領域、海馬傍回場所領域の活性を調べた。その結果、記録する条件で活性が最も強く、受動的な観察、無視の順序で活性は落ちて行った。このように、視覚バッファは記録という認知的制御機能の影響を受け活性が高まるが、記録を効率的に行い、想起を容易にするのに役立つだろう。自由再生による想起の研究ではイメージ生成と同じように一般に視覚入力には存在しない。Polyn et al. (2005) の研究は想起と視覚バッファの関係を見事に示している。この研究では有名人の顔、場所、ものを各30項目記録し、その後記録時の順序に関係なく自由に再生させた。その結果、記録時に活性化した脳領域が再生時にも活発になった。顔は紡錘状回顔領域、場所は海馬傍回場所領域、ものは中側頭回などである。これらの結果も、注意、イメージ生成と同じ枠組みで考えてよいだろう。

維持 (リハーサル)

維持の機能は従来リハーサルと呼ばれてきたものに対応する。この場合も一般に外部刺激はない。図形とそれがあつた位置の両方を短期間記録、維持する課題がある。Postle & D'Esposito (1999) の研究は前頭前野の単一の維持機能が図形と位置の両方にワーキング・メモリに働くことを示した。すなわち、図形の場合は前頭前野と腹側系の紡錘状回、空間位置の場合は前頭前野と背側系の上頭頂葉が活性化する。図形と位置で異なるのは感覚・知覚系であつて前頭葉ではない。すでに述べたが、課題の要請にしたがつて機能結合が短時間のうちにダイナミックに変化する。

視覚バッファでは一般に遅延期の活動が低いが、Serences et al. (2009) は decoding (MVPA) を利用し、斜線のストライプ・パターンと色のワーキング・メモリ課題で、V1の活動からいずれの刺激が維持されているかを推定できた。Harrison & Tong (2009)、Christophel et al. (2012), Rigall & Postle (2012), Xing et al. (2013) は遅延期の視覚バッファで維持されている content の decoding が可能であることを報告した。Ester et al. (2009) は同じく decoding (MVPA) で維持の効果が対側にも及ぶことを示した。これらの feedback, top-down の影響の視覚バッファにおける広がりには Serences & Boynton (2007), Williams et al. (2008), Jehee et al. (2011), de-Wit et al. (2012), Petro et al. (2013) などの実験結果と符合する。

2. feedback, top-down の解剖学的研究

Muckli & Pedro (2013) がまとめているところによると、一次視覚野 V1 への

feedback/top-down や lateral 入力 は視床からの feedforward 入力よりも多い。外側膝状体 LGN から V1 への興奮性の入力 は onspiny stellate cell のシナプスの 5% に過ぎない。これは最も早いスパイク活動を起こすが、精々 20% の V1 の活性が網膜からの入力 で説明される にすぎない。したがって、V1 の情報の変換には top-down, feedback, lateral 入力の貢献が ある。たとえば、V2 からの入力は LGN からの入力の 10 倍あるし、V1 の表層の錐体細胞 は 400 ほどの興奮性入力を他の視覚皮質から受ける。これは V2 からの 2 倍である。その 他の皮質と V1 との関係について簡単に説明する。顔領域 (FFA/OFA) と扁桃核は V1 と、 後部頭頂間溝 pIPS は V1 と網膜対応的に結びつきがあり注意に関係する。多くの腹側、背 側系の領域も V1 と連絡する。視床枕核は V1 との関係で注意を制御する。これらの結果は feedback, top-down からの情報はどれほど複雑なのか、調節的か/駆動的か、予期的か/応答 的かといった疑問を提起することになる。

下の図 1-3 に示すように、上位の視覚バッファ (MT, V3, V2) のニューロンからのフィードバックは V1 の広い範囲に及ぶ (Angelucci et al., 2002)。それは V1 の水平結合の範囲を越えて広がっている。

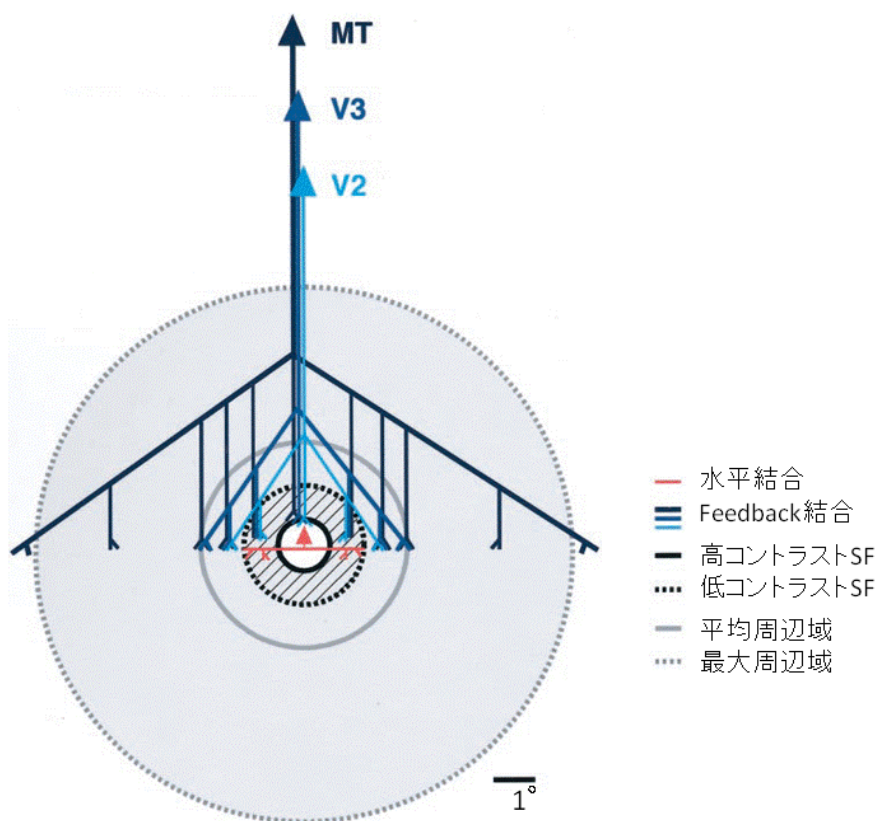


図 1-3. 上位のバッファ (MT, V3, V2) のニューロンからの V1 へのフィードバックの範囲。Angelucci et al. (2002) 改変。SF: summation field

3. feedback, top-down の神経科学的研究

feedforward/bottom-up と feedback/top-down の機能を区別するためには、両者の成分が独立に操作される必要がある。その一つは神経薬理的な分離で、NMDA, GABA などは feedback の成分に関係する。また、cooling, TMS により feedback の影響を操作することもできる。さらに、V1 の feedforward 入力がない領域（古典的な受容野 RF の外）、条件（想起、維持、imagery）での反応を検討することでも行われている。

Hupe et al. (1998) は動く刺激に関する第 5 次視覚野 (V5) の冷却が第 1 次視覚野から第 3 次視覚野 (V1-V3) の活性を低下させることをサルで見出した。通常は V5 からの feedback が初期の視覚バッファの機能を高めていることを予想させる。feedback の活動を模して V5 に閾上の磁気刺激を与え、25 ミリ秒後に閾下の刺激を V1 に与えると、動きの閃光感覚が減少し、静止した閃光感覚が増加した (Pascual-Leone & Walsh, 2001)。V1 の刺激が V5 からの feedback 機能を妨害したと解釈された。この点を Silvanto et al. (2005) がさらに詳しく検討している。V5 を閾下刺激し、40 ミリ秒後に V1 に閾上刺激を与えると、閃光刺激は動いて見えた。これらの結果は視覚的な動きの気づき awareness に V5 から V1 への feedback、そして V1 の活動が重要であると解釈された。この他に、Koivisto et al. (2014a, b) の研究がある。

feedforward 入力がない条件（イメージ生成、想起、維持）での視覚バッファの活性についてはすでに述べたので、古典的な RF の外の領域の研究を紹介する（“extra-classical receptive field” effect）。Muckli らが行っている方法は、刺激映像の一部を遮蔽 occlude し、その領域に対応する下位バッファに LGN からの入力がない状況を作る。そして、その領域の BOLD 反応から、その刺激映像全体がなんであるかを decode できるか検討する。Petro et al. (2013) は目と口を occlude して、この点を顔の表情、性の弁別実験で示した。これらの実験では眼球が固定されているため、眼と口を処理している V1 の領域を同定できる。この領域とそれ以外の V1 領域の fMRI データを利用して decoding 研究を行ったが、occlude された領域、それ以外のすべての領域で顔の表情、性の decoding が可能だった。occlude されていた領域を含め V1 の広い領域が紡錘状回顔領域など高次のバッファからの feedback、さらには眼窩前頭部、扁桃核などからの顔処理結果の top-down 入力を受けている結果と考えられる。Smith & Muckli (2010) は風景 scene で同様の結果を得ている。Muckli et al. (2005) は仮現運動（ β 運動）を利用して、実際には刺激が通過しない脳領域が仮現運動で活性化することを示した。これは MT/V5 からの feedback 入力によると考えている。

4. feedback, top-down のタイミング

feedback や top-down による認知制御機能などが重要な役割を果たすとしたら、それはどのような時間で行われるのだろうか。網膜から始まり、V1 を通り、例えば前頭連合野に到達する。そこから feedback や top-down の機能が発揮されるとしたら、随分と時間がかかるかもしれない。Lamme & Roelfsema (2000) のサルによる研究では、視覚情報の最短の到達時間は V1 で 35 ms, PFC で 51 ms である。そうであるならば、PFC からの top-down 情報は 100 ms 以内に V1 へ到達できるかもしれない。かなりの速さである。また、期待といった機能では、刺激の到達前に V1 は影響を受けているだろう。その場合、タイミングは問題とならない。Rauss et al.(2011) は脳波の研究をレビューして、条件により、top-down の影響は最も早い視覚反応である C1 波にみられると結論している。

5. predictive coding について

『脳と心』では逆階層説を紹介したが、predictive coding はそれよりもはるかに本質的で、感覚・知覚、認知、運動・行為、情動・動機づけ、社会的認知など脳機能を統一的に理解しようとする（例えば、Clark, 2013）。この考えによると、脳の機能の核心は入力の手前と、予測と実際の入力との差、予測誤差 prediction error を最小にする点にある。predictive coding の考えは Helmholtz まで遡るが、かれは知覚を確率的な知識により駆動される推論 inference と考えた。脳は bottom-up の情報を集積して環境の原因のモデルを作り上げるのではない。また、環境と内的状態の間の mapping 関係を確立することではない。そうではなくて、脳の働きは入力信号から信号源の性質を推測する点にある。脳は複数の確率計算からもっともよいモデルを選び（推論）、それにより現在の知覚の原因を推測、予測しようとする。その意味で確率的で一種の仮定の視覚 version の生成過程といえる（reverse mapping）。上記のように、モデル（推論）は予測誤差を参照して修正される。predictive coding では一般に、階層的な双方向の構造、ネットワークを考えるが、そこでは上位の系が下位の系の入力を予測 predict する。上位の予測と下位の実際の入力との間の誤差 prediction error は、下位から上位へ向かい、誤差を少なくするように上位の系の予測を修正する。それにより予測は正確になる。学習、適応的と言われる所以である。予測が正しければ誤差は少なくなり、脳の反応は減少する。逆に、予測誤差が大きいと surprise 反応が起こり脳の反応は増大する。階層的な双方向性のモデルでは、各層において予測と予測誤差の最小化が行われる。すなわち、予測誤差は一つ上の層の予測を修正し、誤差を少なくするよう働く。これがさらに上の層に伝わっていく。これは情報圧縮の考えを適用したもののだが、従来の考えと大きく異なる。この考えは予測を強調するので、経験や学習など適応的過程を前提としている。この考えを支持する実験には後で述べるが、MMN (mismatch negativity, Wacongne et al., 2012) や odd-ball 課題、反復抑制 repetition

suppression (Summerfield et al., 2008)、予期や期待を操作した実験 (Melloni et al., 2011) がある。なお、皮質に error unit と representation unit の存在を仮定するが (図 1-4 はその一例)、それらの units も予測と誤差の神経機構もまだ同定されていない。後で述べるが、Shipp et al. (2013) は predictive coding のためにあるべき回路網を考えている。しかし、まだ推測の状態にある。

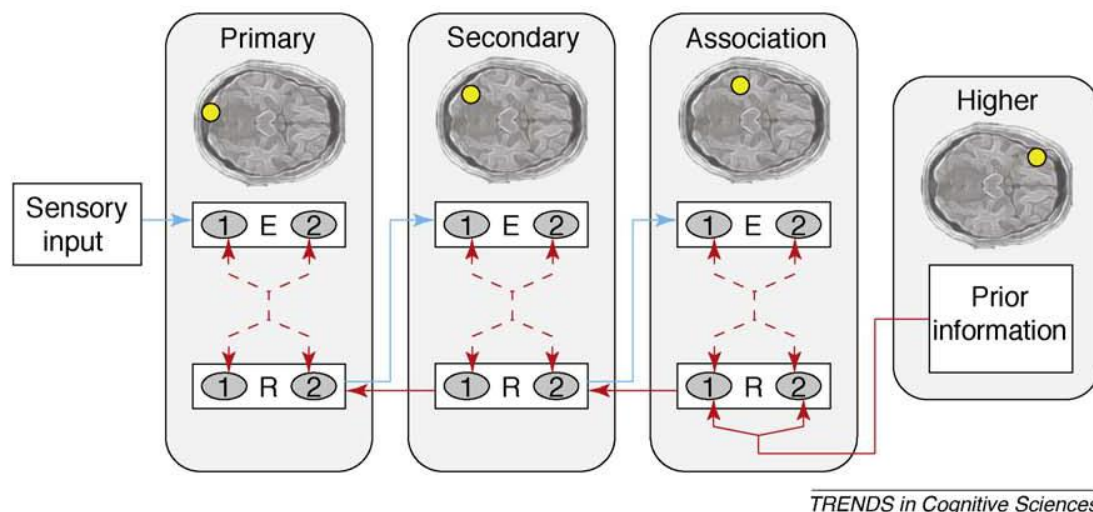


図 1-4. Predictive coding の考え方。E: error unit, R: representation unit.

Summerfield & Egner (2009) Trends in cognitive sciences, 13:403-409 より引用。

6. predictive coding を支持する実験

これまで述べた feedback や top-down の重視は predictive coding の考えと同じベクトルの方向を示すが、必ずしもこの考えに言及してはいない。ここでは、predictive coding の立場から行った実験や論考をとりあげる。

知覚

Hohwy et al. (2008) は、視野闘争における選択 selection と交代 alternation の現象を説明するために使われている抑制 inhibition と順応 adaptation を、predictive coding の立場から捉え直し、視野闘争の実験でみられた結果を解釈している (図 1-5)。この図では顔仮説 (F) が優勢な顔刺激 (I_F) に top-down 的に予測シグナルを送る一方、抑制された家刺激 (I_H) からは顔刺激よりも大きな予測誤差が bottom-up 的に家仮説 (H) 送られる。顔仮説は顔入力をうまく説明し抜ける explaining away ことができるかもしれないが、家刺激からの大量の予測誤差が説明されずに残っている。この説明されていない予測誤差が知覚的な推論を不安定にし、交代が生じる、とした。

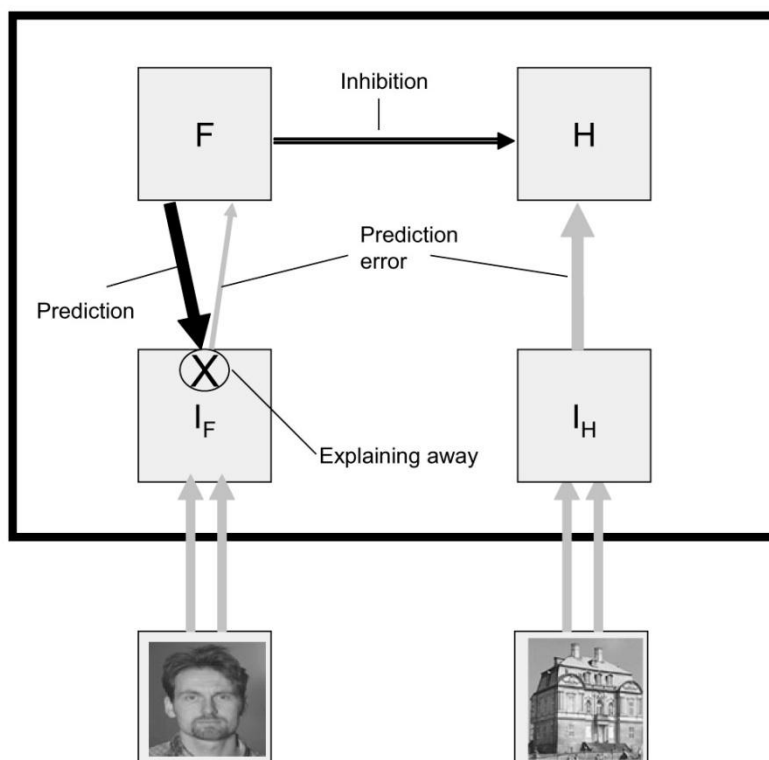


図 1-5
 Predictive coding
 の考えによる、視野闘
 争の説明。この図は顔
 が知覚されている。
 F:顔、H:家、I:入力。
 Hohwy et al. (2008)
 より

ゲシュタルトとしてまとまりのある刺激は予測可能性が高いと考えられる。Murray et al. (2002), Fang et al. (2008), de-Wit et al. (2012) はそのような刺激が V1 などの初期バッファの活性を抑えることを報告した。

反復抑制 repetition suppression と surprise 反応

predictive coding の考えでは、感覚・知覚の予測と実際に起こった感覚・知覚が一致する傾向が強ければ脳はあまり活性化せず、不一致の場合は強く活性化する。前者は刺激の反復による脳活性の低下 repetition suppression で検討された。Summerfield et al. (2008) は試行毎に顔刺激対が変わる trial-unique 条件で、顔の対で同じ顔が繰り返される Rep 試行と変わる Alt 試行を用意し、Rep 試行が多い Rep ブロック、Alt 試行が多い Alt ブロックを設けた。すなわち、Rep ブロックでは反復が予期され、Alt ブロックでは反復は逆に rare, surprise になる。fMRI の結果は、Rep 試行で顔領域 FFA の活性が落ちる suppression が見られること、Alt ブロックでは suppression が減少することを示した。不一致による活性については Summerfield & Koechlin (2008) の研究がある。かれらの実験では、手掛かり刺激として与えられる斜線とテスト刺激として与えられる斜線の角度の一致、不一致の判断を参加者に求めた。二つの条件があり、一つの条件では角度の予測は行う必要がなく、もう片方の条件では予測を行った。後者の条件では、予測と一致、不一致 (surprise) の条

件が設けられていた。fMRIにより脳の活性を検討したが、予測（期待）に関係した活性、不一致（prediction error）による活性（図 1-6）、一致による活性がみられた。

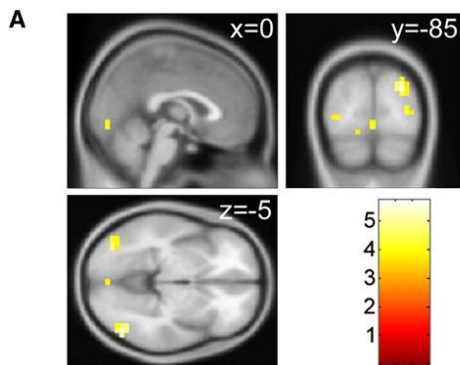
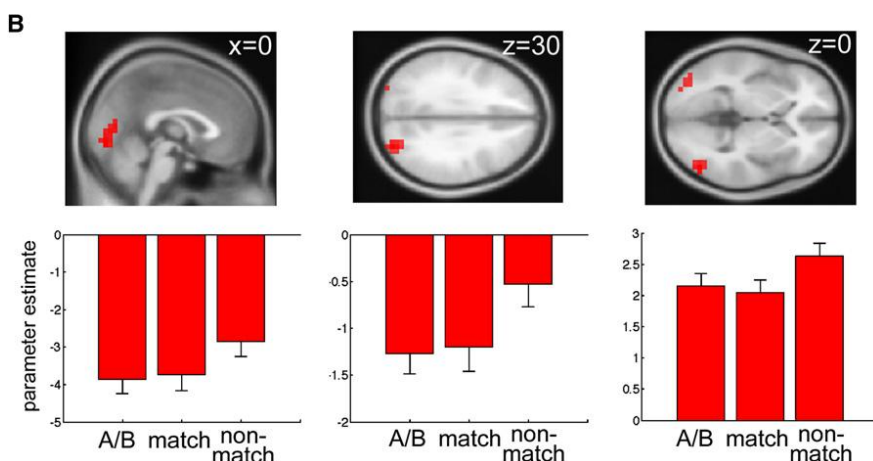


図 1-6

Prediction error に関係する脳の活性
下のグラフで A/B は予測のない条件。
左から V1, V3, 下側頭回の脳の活性。
Summerfield & Koechlin (2008) より



刺激の予測可能性

Alink et al. (2010) は上下に移動するよう見える仮現運動の経路の途中に刺激を提示したが、仮現運動の移動に合う時間、空間位置に提示する予測可能条件と、合わない時間、空間位置に提示する予測不能条件を設けた。その結果、予測可能な条件では、予測不能な条件に比べて、一次視覚野の活性が低下した。この条件では第 5 次視覚野 (hMT/V5+) では条件差は見られなかった。刺激間隔にランダム・ドットを提示し、ドットの移動の方向と加減運動の方向の差を 0° から 90° まで 4 段階設けた。 0° では方向が一致するので、予測可能性が高いと考えられる。その結果、差が大になるにつれて、V1, hMT/V5+の両領域で活性が増大した。

den Ouden et al. (2009) は聴覚-視覚の刺激連鎖で、聴覚刺激の有無とそれに続く視覚刺激の提示の確率を変化させる条件を設けた。参加者は偶発学習的に聴覚-視覚の確率的関係を学習した。そして、第一次視覚野 (V1) と被殻が学習に対応して、surprise 反応を示すようになった。すなわち、予測誤差に反応し、活性を高めるようになった。聴覚野→視覚野の結合性が予測誤差に依存して変化した。同様に、den Ouden et al. (2010) は 2 つ

の音（高/低）に続き 2 つの視覚刺激（顔/家）を提示する聴覚-視覚連合学習で、各音が顔/家を予測する確率を 90%, 70%, 50%, 30%, 10% の 5 段階で実験中に変化させた。行動の結果は、確率が高いほど反応時間は短く、予測が正確であること、言い換えれば予測誤差が少ないことを示した。対象特異的領域（顔：紡錘状回顔領域、FFA と家：海馬傍回場所領域、PPA）は、それぞれ顔、家の出現が予測との差が大きい時、すなわち、予測誤差が大きく **surprising** である時に活性が増大した。なお、被殻と背側の運動前野は視覚刺激に関係なく、予測誤差が大きいと活性が増大した。被殻が運動前野と対象特異的領域との間の結合の重みづけに関係すると考えている。

Kok et al. (2013) は視覚刺激の運動方向の知覚に対する期待（予測）の影響を検討した。とくに、期待の影響が初期の視覚バッファにおける視覚処理にみられるのか、前頭、頭頂皮質などより高次の連合領域で見られるのかという点を明らかにしようとした。課題はランダム・ドットの運動の主な方向の判断である。期待(予測)の設定は以下の様に行われた。試行の初めに高低 2 種類の音が提示され、62.5 度、27.5 度の方向に動くドットが多いようになっている。ただし、参加者は音を無視するように教示され、音と方向の関係は知らされていないので **implicit** な連合である。脳（神経）に関しては **fMRI** データからランダム・ドットの方向を再構成する手法を採用した。その結果、知覚的にも神経データにおいても、期待の影響 **bias** がみられた。そして、知覚 **bias** と神経 **bias** は正の相関をしていた。初期の視覚バッファにおいて **bias** がみられることから、期待と感覚入力統合は初期の視覚バッファで起こっていることが分かった。

7. representation (prediction, expectation) unit と error unit の探求

predictive coding では二つの **units** の存在を仮定する。表象（期待、予測）に関係する **unit** と予測誤差に関係する **unit** である。図 1-4 はその一例である。Shipp et al. (2013) は下にある図 1-7 のような回路を考えている。しかし、いずれもまだ同定されていない。

しかし、そのような構造があるかもしれないことを示唆する研究がある。Murray et al. (2002), Fang et al. (2008), de-Wit et al. (2012) はゲシュタルトとしてのまとまりがある刺激は初期バッファの活性を弱めるが、形に関係する外側後頭複合領域（LOC）の活性を高めることを見た。Summerfield & Koechlin (2009) は期待が起りやすい条件と起りにくい条件を設けて、脳の活性を検討した。期待が起りやすい条件では予測誤差が生じる。その結果、期待で活性が強まる領域（中後頭回、紡錘状回、上側頭回）、予測誤差で活性が強まる領域（V1, V3, 下側頭回）を見出した。すでに述べた Kok et al. (2012a) の研究では、予測された刺激では脳の活性は減少するが、**decoding** の成績は良くなった。最近、de Gardelle et al. (2013) は紡錘状回顔領域（FFA）の **fMRI** データに **decoding** (MVPA) を適用して、刺激反復により活性が低下する **voxel** (RS) と亢進する **voxel** (RE) が同時に存

在することを明らかにした。RS は予測誤差に、RE は予測に関係すると考えている。FFA の RS, RE voxel と上位（中側頭回, MTG）、下位（中後頭回, MOG）領域との機能結合を検討して、結合の方向性を検討した。その結果、抑制に関係する RS voxel は RE voxel よりも MOG との結合が強く、MTG との結合は RS と RE で差がなかった。著者らはこの結果を predictive coding 説に整合的と考えている。

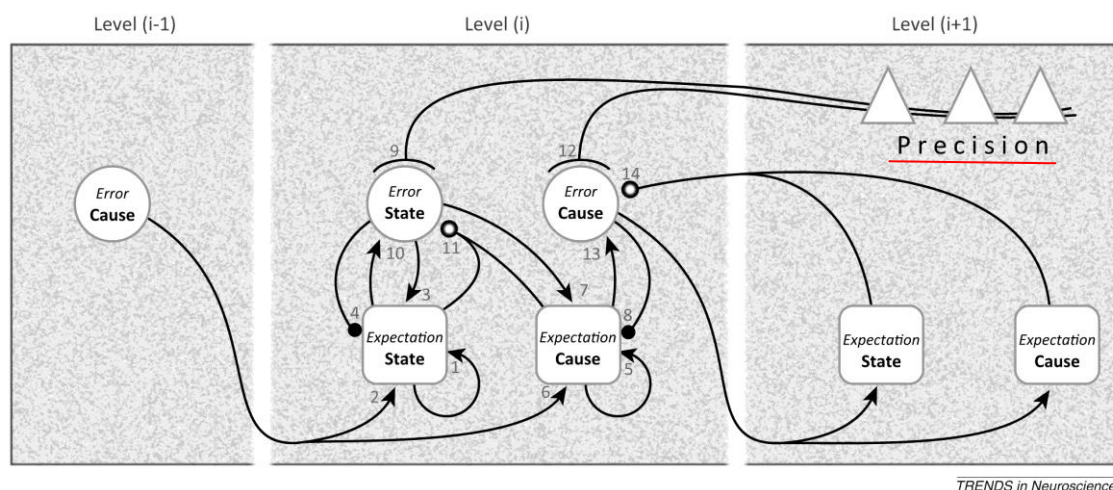


図 1-7 Shipp et al. (2013) による predictive coding の回路の模式図。Trends in Neurosciences, 36:706-716 を改変。

なお, repetition suppression と repetition enhancement については Müller et al. (2013) の研究がある。

8. predictive coding と注意 attention

predictive coding と注意が同じものか、異なるものか、異なるならばどのように関係するのか、これは現在も問題になっている。Spratling (2008), Friston (2009), Summerfield & Egnér (2009), Feldman & Friston (2010), Rauss et al. (2011), Koster-Hale & Saxe (2013) が論じている。実験的には期待（予測、推測）と注意を独立に操作することで検討されている。Kok et al. (2012b) と Jiang et al. (2013) の研究があるが、Friston (2009), Feldman & Friston (2010) が提案した、注意は推測の精度 precision を上げ、prediction error の重みづけを高めるとする説を支持している（図 1-7 を参照のこと）。

まず、Kok et al. (2012b) の実験を単純化して説明する。実験は左右いずれかの視野に提示される grating の傾きの判断である。まず、予測の手掛かり刺激 prediction cue が左右いずれかの視野に刺激が出ることを予告する（例えば、右視野。実際は 75% の出現確率）。次

に注意の手掛かり刺激 **attention cue** として次のような文章が出る：「**grating** 刺激が左視野に提示されたときのみ傾きの弁別をなさい」。そして刺激は左視野に提示された。この場合、刺激は注意されているが、予測されていない。逆の刺激は注意されていないが、予測されている状況は以下のようになっている。**prediction cue** は左視野を示し、**attention cue** は「右視野に刺激が提示されたときに傾きの弁別をなさい」。そして刺激は左視野に提示された。そして、注意による **precision** の **prediction error** の重みづけの違いから、注意が向いている時は、いない時よりも全般的に脳の反応が大きいこと、注意が向いていない時は予測されていない刺激に対する反応が予測されている刺激より大きいこと、注意が向いている時はその逆になると予測した。結果は初期の視覚バッファで予測した結果となり、すなわち、注意が向いている条件では予測された刺激への反応が大きくなり、**Friston** らの説を支持した。

Jiang et al. (2013) の実験でも注意 (**relevance**) と期待 (確率) が独立に操作されている。注意課題は標的の検出で、標的は顔 (男、女) と風景 (室内、室外) の 4 種類。6 ブロックを 5 回行うが、1 ブロックは 16 の非標的試行、平均 2 回の標的試行よりなる。標的はブロックの初め、試行間 (3-5s)、刺激提示中 (500ms) に教示されている。なお、刺激提示に 500ms 先行して 725ms の聴覚刺激が提示される。もし男の顔がそのブロックの標的ならば、非標的試行は 8 試行の女性の顔、8 試行の一方の風景 (例えば、室内)。この場合、女性の顔は注意を受けるが、室内風景は注意を受けないとする。期待の操作は聴覚刺激と実験に使用される視覚刺激の間の連合で操作する。非標的試行において、上昇音は 75% の確率で顔刺激と、下降音は 75% の確率で風景と連合していた。標的試行で音は無意味 (50%) になっていた。そして、非標的試行の **fMRI** による脳のデータに **decoding (MVPA)** を適用し、期待 vs 非期待の成績に対する注意の影響を検討した。もし注意が **prediction error** を促進するのなら、**decoding** の成績は改善されると考えた。その結果、顔は紡錘状回顔領域、風景は海馬傍回場所領域で、注意は期待 vs 非期待の区別を高めた。注意は **prediction error** の精度を高めるという **Friston** らの説を支持した。なお、注意 vs 非注意の区別への期待の影響は見られなかった。

これらの結果は多くの研究者を納得させるものではないかも知れない。注意と期待の関係の論争、実験的検討はまだこれからも続くだろう。

引用文献

- Alink, A. et al. (2010) JNS, 30:2960-2966
- Angelucci, A. et al. (2002) JNS, 22:8633-8646
- Awh, E. et al. (2012) TICS, 16:437-443
- Angelucci, A. et al. (2002) JNS, 22:8633-8646
- Bastos, A.M. et al. (2012) Neuron, 76:695-711
- Bollinger, J. et al. (2010) JNS, 30:14399-14410
- Brewer, J.B. et al. (1998) Science, 281:1185-1187
- Christophel, T.B. et al. (2012) JNS, 32:12983-12989
- Clark, A. (2013) BBS, 36:181-253
- Corbetta, M. & Shulman, G.L. (2002) NRNS, 3:201-215
- de Gardelle, V. et al. (2013) CC, 23:2235-2244
- den Ouden, H.E.M. et al. (2009) CC, 19:1175-1185
- den Ouden, H.E.M. et al. (2010) JNS, 30:3210-3219
- de-Wit, L.H. et al. (2012) JV, 12:12,1-14
- Egner, T. et al. (2008) JNS, 28:6141-6151
- Fang, F. et al. (2008) JV, 8:2,2-9
- Feldman, H. & Friston, K.J. (2010) FIHNS, 4: article 215
- Friston, K. (2005) PTRSB, 360:815-836
- Friston, K. (2009) TICS, 13:293-301
- Gazzeley, A. et al. (2004) CABNS, 4:580-599
- Gazzaley, A. et al. (2005) JCNS, 17:507-517
- Harrison, S.A. & Tong, F. (2009) Nature, 458:632-635
- Hochstein, S. & Ahissar, M. (2002) Neuron, 36:791-804
- Hohwy, J. et al. (2008) Cognition, 108:687-701
- Hupe, J.M. et al. (1998) Nature, 394:784-787
- Ito, M. (1993) TINS, 16:448-450
- Jehee, J.F.M. et al. (2011) JNS, 31:8210-8219
- Jiang, J. et al. (2013) JNS, 33:18438-18447
- Kamitani, Y. & Tong, T. (2005) NNS, 8:679-685
- Kastner, S. et al. (1999) Neuron, 22:751-761
- Koivisto, M. et al. (2014a) Neuroimage, 84:765-774
- Koivisto, M. et al. (2014b) JCNS, 26:223-231
- Kok, P. et al. (2012a) Neuron, 75:265-270
- Kok, P. et al. (2012b) CC, 22:2197-2206

Kok, P. et al. (2013) *JNS*, 33:16275-16284

Kosslyn, S.M. et al. (1995) *Nature*, 378:496-498

Koster-Hale, J. & Saxe, R. (2013) *Neuron*, 79:836-848

Lamme, V.A.F. & Roelfsema, P.R. (2000) *TINS*, 23:571-579

Lumer, E.D. et al. (1998) *Science*, 280:1930-1934

Mechelli, A. et al. (2004) *CC*, 14:1256-1265

Melloni, L. et al. (2011) *JNS*, 31:1386-1396

Muckli, L. et al. (2005) *PLOS*, 3:e265

Muckli, L. & Petro, L.S. (2013) *COINB*, 23:195-201

Müller, N.G. et al. (2013) *CC*, 23:315-322

Murray, S. O. et al. (2002) *PNAS*, 99:15164-15169

Nelissen, N. et al. (2013) *JNS*, 33:16443-16458

Nuruki, A. et al. (2013) *Neuropsychologia*, 51:2479-2484

O'Connor, D.H. et al. (2002) *NNS*, 5:1203-1209

O'Craven, K.M. & Kanwisher, N. (2000) *JCNS*, 12:1013-1023

Paller, K.A. & Wagner, A.D. (2002) *TICS*, 6:93-102

Pascual-Leone, A. & Walsh, V. (2001) *Science*, 292:510-512

Petro, L.S. et al. (2013) *EJNS*, 37:1130-1139

Polonsky, A. et al. (2000) *NNS*, 3:1153-1159

Polyn, S.M. et al. (2005) *Science*, 310:1963-1966

Postle, B.R. & D'Esposito, M. (1999) *JCNS*, 11:585-597

Ranganath, C. et al. (2003) *Neuropsychologia*, 42:2-13

Rao, R.P.N. & Ballard, D.H. (1999) *NNS*, 2:79-87

Rauss, K. et al. (2011) *NSBBR*, 35:1237-1253

Riggall, A.C. & Postle, B.R. (2012) *JNS*, 32:12990-12998

Rowe, J.B. et al. (2005) *CC*, 15:85-95

Schultz, W. et al. (1997) *Science*, 275:1593-1599

Serences, J.T. & Boynton, G.M. (2007) *Neuron*, 55:301-312

Serences, J.T. et al. (2009) *PS*, 20:207-214

Shipp, et al. (2013) *TINS*, 36:706-716

Silvanto, J. et al. (2005) *NNS*, 8:143-144.

Smith, F.W. & Muckli, L. (2010) *PNAS*, 107:20099-20103

Smith, M.L. et al. (2012) *CB*, 22:191-196

Spratling, M.W. (2008) *VR*, 48:1391-1408

Summerfield, C. et al. (2008) *NNS*, 11:1004-1006

Summerfield, C. & Koehlin, E. (2008) *Neuron*, 59:336-347

Summerfield, C. & Egner, T. (2009) TICS, 13:403-409
Tulving, E. et al. (1994) PNAS, 91:2012-2015
Vuilleumier, P. et al. (2001) Neuron, 30:829-841
Wacongne, C. et al. (2012) JNS, 32:3665-3678
Wagner, A.D. et al. (1998) Science, 281:1188-1191
Wang, M. et al. (2013) PNAS, E3350-E3359
Williams, M.A. et al. (2008) NNS, 11:1439-1445
Wolpert, D.M. et al. (2003) PTRSB, 358:593-602
Xing, Y. et al. (2013) JNS, 33:10301-10311

雑誌の略称

BBS: Behavioral and brain sciences
CABNS: Cognitive affective behavioral neuroscience
CB: Current biology
CC: Cerebral cortex
COINB: Current opinion in neurobiology
EJNS: European journal of neuroscience
FIHNS: Frontiers in human neuroscience
JA: Journal of anatomy
JCNS: Journal of cognitive neuroscience
JNS: The journal of neuroscience
JV: Journal of vision
NSBBR: Neuroscience biobehavioral review
NNS: Nature neuroscience
NRNS: Nature reviews, neuroscience
PLOS: Plos biology
PNAS: Proceedings of the national academy of sciences, United States of America
PS: Psychological science
PTLSB: Philosophical transaction of loyal society B
SCANS: Social cognitive affective neuroscience
TICS: Trends in cognitive sciences
TINS: Trends in neurosciences
VR: Vision research