解 説

心理学的現象から見た脳のフィードフォワード処理と フィードバック処理： 視覚マスキング、プライミングと注意から

熊 田 孝 恒

京都大学大学院 情報学研究科*

Feedforward and Feedback Processing in the Brain from the Perspective of
Psychological Phenomena: Visual Masking, Priming and Attention

Takatsune Kumada

Graduate School of Informatics, Kyoto University*

概要

本稿では、時間的に連続して提示される2つの刺激の間で生じる2つの心理学的な現象である視覚マスキングとプライミングを取り上げ、その時間ダイナミクスやメカニズムについて論じる。また、それらと視覚的注意の関係についても議論をする。特に、脳の初期の領域（つまり、感覚野に近い領域）から高次の領域（前頭葉の連合野など）へのボトムアップ、あるいはフィードフォワードの情報の流れと、逆方向の高次から初期の脳領域へのトップダウン、あるいはフィードバックの情報の流れが、これらの現象をどのように説明しうるのかについて議論する。

1. はじめに

本稿では、一次視覚野（V1）などの脳の視覚情報処理系の低次の処理過程から、前頭前野などの高次の処理過程に向かう情報の流れを「フィードフォワード」と呼び、その流れに従って行われる処理を「フィードフォワードの処理」と呼ぶ。また、逆方向の流れを「フィードバック」と呼び、そこで行われる処理を「フィードバックの処理」と呼ぶ。さらに、視覚刺激に由来して起きるフィードフォワードの処理を「ボトムアップの処理」と呼び、課題の要求や訓練などによってできた「構え (set)」に基づいて、下位の脳領域に対するフィードバックの影響を及ぼすような処理を「トップダウンの処理」と呼ぶ。フィードバックやトップダウンの処理は、その前提として、フィードフォワードやボトムアップの処理を必ずしも必要としないが、低次の脳領域に由来するフィードフォワードの情報が、高次の脳領域で処理された結果として、フィードバックによって下位の脳領域に影響を及ぼすような場合を、特に「再入 (reentrant)」と呼ぶ。

視覚提示された対象に対する簡単な判断（何かが提示されているか否かや、簡単なカテゴリ判断など）を求めると、通常は1秒以下でキー押し反応が完了する。このような短時間の視覚情報処理の過程にも、フィードフォワードの処理とフィードバックの処理が関与している。本稿で取り上げる、視覚マスキング、プライミング、注意という心理学的な現象は、いずれも多くの研究が行われてきており、それらを詳細に論じることとはできない。そこで、これらが互いに関連している部分について、フィードフォワードの処理とフィードバックの処理の働きに焦点を当てることによって、時間ダイナミクスやメカニズムを理解することを目指す。

2. 視覚マスキング

2.1 現象

2つの視覚刺激を時間的に連続して、同じ位置、あるいは近接した位置に提示すると、どちらか一方が「見えなくなる」という一種の錯覚が生じる。このような錯覚現象を「視覚マスキング (visual masking)」と呼ぶ^{1,2)}。2つの時間的に連続して提示された刺激のうち、先行する刺激が後続の刺激の知覚を阻害する場合を「順向マ

* 〒 606-8501 京都府京都市左京区吉田本町

スキング (forward masking)」と呼び、その逆の、後続の刺激がそれに先行する刺激の知覚を阻害する場合を「逆向マスクング (backward masking)」と呼ぶ。実験参加者が知覚すべき刺激を「ターゲット刺激」と呼び、ターゲット刺激の知覚を阻害することを想定して提示する刺激を「マスク刺激」と呼ぶ。また、2つの刺激の提示開始の間の時間間隔を「SOA (stimulus onset asynchrony)」と呼ぶ (SOA の定訳はない)。SOA が 0 msec ということは、2つの刺激が同時に提示されていることを意味する。視覚マスクングの実験では、ターゲット刺激の提示開始を基準にして SOA を記述する。そのため、SOA が 100 msec ということは、ターゲット刺激が提示されてから、100 msec 後にマスク刺激が提示されることを意味する。また、マイナスの SOA は、マスク刺激がターゲット刺激に先行した場合である。

ターゲット刺激とマスク刺激として異なる2つの刺激を提示する場合を、特にパターンマスクングと呼ぶ (図 1(a))。パターンマスクングでは、ターゲット刺激とマスク刺激の間の SOA が 0 msec の時にもっとも正答率が低く (つまり、マスクングの効果が大きく)、その後、SOA が増加するにしたがって、正答率が高くなる (マスクングの効果が小さくなる) ような関数が得られる (Type A と呼ばれる、図 2)。パターンマスクングは、視覚情報処理系の時間的な分離精度が低いため、ターゲット刺激とマスク刺激が統合されて処理され、その結果、ターゲット刺激を知覚することが困難となると考えられている。このようなマスクングの機序は「統合マスクング (integration masking)」と呼ばれる。

一方、メタコントラストと呼ばれるマスクング (図 1(b)) では、互いの図の部分が空間的には重ならず、かつ輪郭が互いに近接しているようなターゲット刺激とマスク刺激が用いられる。メタコントラストマスクングでは、ターゲット刺激とマスク刺激の間の SOA が増加するにしたがってターゲットの検出の正答率が低下し、SOA が 50 ms 付近で最低となり、その後、増加するような U 字型の関数となる (Type B と呼ばれる、図 2)。このようなマスクングは「干渉マスクング (interruption masking)」とも呼ばれる。メタコントラストマスクングは、連続する時間の間での刺激中のエッジの重なりによる干渉を、一方を知覚できないようにすることで解消する効果であることから、運動する物体を知覚する際に、運動にともなう滲み (blur) を生じさせないようにする働きと関連していることが指摘されている³⁾。メタコントラストマスクングが、網膜のような末梢レベルで生じていないことは、ターゲット

図1 視覚マスクングの刺激例。(a) パターンマスクング、(b) メタコントラストマスクング、(c) 物体置き換えマスクング。

図2 ターゲット刺激とマスク刺激の刺激提示開始時間の差の関数としてのターゲット検出成績 (%) の模式図。パターンマスクング (実線)、メタコントラストマスクング (破線)。

ト刺激とマスク刺激を左右の異なる眼に別々に提示しても、マスクング効果が生じることからもわかる⁴⁾。つまり、マスクングは両眼からの情報が統合された後の

脳領域で起きるということになる。なお、本稿では、特に言及しない限り、逆向マスクングの事態を単にマスクングと呼ぶことにする。

2.2 視覚マスクング時の神経活動

サルを対象とした神経生理学の研究では、ターゲット刺激の提示にともなう V1 などのニューロンの反応が記録されている。それらによると、これらのニューロンはターゲット刺激の提示にともなって一過性の反応（初期成分）を示し、さらにそれに続いてなだらかに減衰する持続性の反応（後期成分）を示す。ターゲット刺激とマスク刺激の SOA を変化させると、V1 ニューロンの応答のうち、後期成分のみが SOA の延長にともなって減少し、その後、回復する⁵⁾。この結果は、メタコントラストマスクングの U 字型の関数と対応する。同様の結果は、IT 野のニューロンでも報告されている⁶⁾。また、順向マスクングを与えた場合には、初期成分の活動が減少することも報告されている⁵⁾。

メタコントラストマスクングのもっとも代表的な心理学的説明は、2 チャンネル説である¹⁾。この説では、上記のニューロンの応答の初期成分と後期成分に対応する 2 つのチャンネルによって視覚刺激が処理されたと考えている。初期成分は一過性（transient）チャンネルによって処理され、後期成分は持続性（sustained）チャンネルによって処理される。メタコントラストマスクングは、ターゲット刺激に対する持続性チャンネルの反応と、その後に提示されるマスク刺激に対する一過性チャンネルの反応が、時間的に重なるために相互に干渉することで生じると考えられている。2 チャンネル説では、後期成分が視覚刺激に由来するフィードフォワードの処理によって発生すると考えた。

Lamme らは、方向線分のテクスチャによって図地分離を生じさせるような刺激を用い、覚醒下のサルの V1 ニューロンの記録を行った⁷⁾。その結果、まず、初期成分は、そのニューロンの受容野が図にある時と地にある時で応答に違いが見られなかったが、後期成分では、受容野が図にある場合の方が、地にある場合よりも大きな応答が見られた。また、逆向マスクングを与えると、初期成分には影響は見られなかったが、後期成分では、ターゲット刺激とマスク刺激の SOA が短い場合に、図と地の応答の差が見られなくなった（この実験では、メタコントラストマスクではなく、パターンマスクが用いられているため、SOA が短いほどマスクングの効果が大きくなる Type A の関数に相当する反応が見られたと考えられる）。Lamme らは、麻酔下のサルでは図地分離を反映する後期成分の神経活動が観察されないこと⁸⁾などを根拠に、後期成分が高次の

脳領域からのフィードバック（再入）によって生じる可能性を指摘している。

一方、Macknik と Martinez-Conde は、マスク刺激の提示時間を変化させ、後期成分の応答のタイミングが、マスク刺激の提示開始ではなく、提示終了と関連することを示した。このことから、彼らは、後期成分がターゲット刺激、あるいはマスク刺激の提示にともなうフィードフォワード処理に由来すると主張している⁹⁾。刺激の提示開始によるニューロンの応答が高次の脳領域に伝達され、それがフィードバックされるとすると、刺激の提示終了とは関係なく、後期成分が生成されると考えられるからである。

さらに、Macknik と Martinez-Conde は、ターゲット刺激とマスク刺激を左右の眼に分離して提示し、その際の外側膝状体（LGN）と V1 の神経活動を記録し、後期成分がフィードバックに由来するかを調べた¹⁰⁾。そのロジックは以下の通りである。まず、LGN や V1 には、どちらかの眼に提示された刺激にしか反応しないニューロン（単眼性ニューロン）があり、これらのニューロンは高次の脳領域にある両眼からの情報を統合するようなニューロンと連絡しているはずである。そのため、単眼性ニューロンも高次の両眼性のニューロンからのフィードバックの連絡を受けるはずである。もし、後期成分が高次の脳領域からのフィードバックによって生じるのであれば、そしてマスク刺激がその高次の領域からのフィードバックを阻害するのであれば、別の眼に提示されたマスクであっても、高次の両眼性ニューロンからのフィードバックにより、もう一方の眼からの刺激に応答する単眼性ニューロンの後期成分の生成を阻害するはずである。しかしながら、実際の実験結果では、単眼性ニューロンの応答は異なる眼に提示されたマスク刺激からの影響を受けなかった。このことは、単眼性ニューロンに対して両眼性ニューロンからのフィードバックが作用しないことを示している。

これらの結果をもとに、Macknik らは、後期成分が、時間方向の側抑制によって刺激の提示終了時に生じる、後発射（after-discharge）に由来すると主張している^{2, 8-10)}。つまり、後期成分はフィードフォワードの処理に由来するというわけである。

2.3 後期成分と意識、フィードバック

ターゲット刺激提示直後にメタコントラストのマスク刺激を提示した際のサルの V1 ニューロンの反応を記録し、比較的早い潜時の部分（初期成分）と遅い部分（後期成分）に分けて解析した研究結果によると¹¹⁾、初期成分の活動には、ターゲット刺激に対する弁別課

題の成績との関係は認められなかったが、後期成分では、正答反応時の活動が誤答反応時よりも大きかった。このことは、逆向マスクングによって後期成分を阻害することで、弁別などの与えられた課題を行うのに十分な情報がターゲット刺激から得られなくなることを示唆する。

少なくとも後期成分が、主観的な視覚意識の体験、あるいは、それに基づく行動と関連していることは十分に考えられる。このような考えは、実際のメタコントラストマスクングではなく、マスク刺激とほぼ同じタイミングで脳の後頭葉に経頭蓋磁気刺激 (TMS: transcranial magnetic stimulation) を与えると、メタコントラストマスクングと同様に、ターゲット刺激の視認性が著しく低下するという結果からも支持される¹²⁾。この結果は、TMS が後期成分に干渉することによって主観的な視覚意識の成立を阻害したと解釈されている。

一方で、後述するように、逆向マスクングによって、ターゲット刺激が検出できない場合であっても、より高次の脳領域では、意味処理などのさまざまな処理が行われていることを示す多くの証拠がある (5. マスク下でのプライミングを参照)。したがって、後期成分がなければ、その後の詳細な情報処理が行われないというわけではない。逆向マスクングを与えない場合には、ターゲット刺激は、視覚性のワーキングメモリに蓄えられ、意識的にアクセス可能となる。つまり、逆向マスクングは、視覚刺激から得られた情報のワーキングメモリへの転送を阻害しているという解釈が一般的である¹³⁾。そのため、逆向マスクングは、視覚情報処理における意識の影響を排除するための実験テクニックとして多用されてきている。

3. 物体置き換えマスクング

3.1 現象

比較的最近、「物体置き換えマスクング (OSM: object substitution masking)」と呼ばれる、メタコントラストとは異なるマスクング現象が報告されている^{14, 15)}。OSM は、メタコントラストと同様に、ターゲット刺激とは空間的に重ならない位置にマスク刺激を提示することで生じるが、この時、ターゲット刺激はマスク刺激と同時に提示される (図 1(c))。ターゲット刺激とマスク刺激の両者が同時に提示されることから、「共通オンセットマスクング (common onset masking)」とも呼ばれる。ターゲット刺激とマスク刺激は、ともに短時間提示されるが、その後、ターゲット刺激が消失し、マスク刺激のみが数 100 msec 程度、画面に提示され続ける (この時間を「マスク残留時間」と呼ぶ)。

このような刺激事態では、ターゲット刺激の知覚が困難となる。ターゲット刺激と同時にマスク刺激も消失すると、このようなマスクング効果は生じない。

OSM という名称は、ターゲット刺激とマスク刺激が合わさった最初の刺激 (物体) が、マスク刺激だけの刺激 (物体) に置き換えられることがマスクングの原因であるということを意味している。OSM のマスクング関数は、マスク残留時間に対して正答率などの課題成績をプロットすることが一般的である。マスク残留時間が 0 msec のとき、すなわち、マスク刺激がターゲット刺激と同時に消失する場合に成績がもっとも高く、マスク残留時間が長くなるに従って、成績はほぼ単調な低下を示す。

3.2 OSM の説明

OSM の代表的な説明は、高次の脳領域からのフィードバックによるものである¹⁴⁻¹⁶⁾。視覚刺激は視覚系の低次の処理過程 (V1 など) から高次の処理過程に向かってフィードフォワードの処理が行われる。このようなフィードフォワードの処理によって高次の処理過程で「知覚的仮説 (perceptual hypothesis)」と呼ばれる暫定的な知覚表象が形成される。この時に知覚表象は、高速に生成されるものの、粗い情報しか表現されておらず、正確な物体の認識には不十分である。そこで、フィードバックの処理 (再入) によって、低次の視覚処理過程の情報を取り込み、より精度の高い知覚表象が形成される。OSM が生じないような刺激の場合には、このような再入処理によって、知覚的仮説が補強されることになる。一方、OSM が生じる刺激では、ターゲット刺激とマスク刺激が統合されたものが、フィードフォワードによって高次の領域に送られるが、高次の領域から再入のためのフィードバック信号が低次の領域に送られた時点で、視覚刺激はマスク刺激のみに置き換わっている。そのため、視覚刺激から新たに取り込まれた情報と再入の元となる知覚的仮説の間に不一致が生じることとなる。不一致が生じた場合に、元々の知覚的仮説が破棄され、新たなマスクのみの視覚情報に基づく知覚的仮説が生成されると仮定される。その後、提示され続けているマスク刺激のみの視覚情報による仮説の補強が行われるため、最終的にマスクのみの精緻な視覚表象が形成され、その結果、マスクのみが知覚されることになる。

いくつかの性質の違いから、OSM はメタコントラストマスクングとは異なるメカニズムによって生起すると考えられる。たとえば、Chakravarthi と Cavanagh は、クラウディング (crowding) と呼ばれる干渉効果に対する 2 つのマスクングの効果の違いを調べた¹⁷⁾。

クラウドイング効果とは、周辺視野に提示されたターゲット刺激の検出をする際に、その近傍に提示されたディストラクタ刺激から干渉を受け、検出成績が低下するというものである。このとき、ターゲット刺激近傍のディストラクタ刺激の処理をメタコントラストマスキング、あるいは OSM によって妨害した場合のクラウドイング効果が調べられた。その結果、メタコントラストマスキングによってクラウドイング効果は減少したが、OSM によるクラウドイング効果の減少は認められなかった。このことは、メタコントラストマスキングと OSM の生起する処理レベルが異なることを示唆する。メタコントラストマスキングはクラウドイング効果が生起するよりも前の処理レベルが、また、OSM は、クラウドイングよりも後の処理レベルが関与することが示唆される。つまり、OSM には、比較的高次の視覚処理過程が関与すると考えられる。

4. 注 意

4.1 注意の特性

注意とは、感覚刺激のうちの一部を選択し、また、その状態を維持する機能のことである。特定の空間位置や特定の特徴を有する対象を選択することによって、その位置や対象の処理を促進すると同時に、それ以外の位置や対象の処理を抑制する働きがある^{18, 19)}。

注意の特性を計測する実験では、注意すべき位置をあらかじめ指示し、その位置に提示されたターゲット刺激に対する反応時間や反応精度（正答率など）を、そうでない場合と比較する。あるいは、注意すべき対象をあらかじめ指示し、ターゲット刺激中からその対象を検出するまでの反応時間や反応精度を調べる。典型的な課題は、先行手がかり（precueing）実験と呼ばれるもので、ターゲット刺激に先行してターゲットの出現位置を指示する手がかりを提示する²⁰⁾。手がかりで指示された位置にターゲット刺激が提示される条件（一致試行）と、指示されたとは異なる位置にターゲットが提示される条件（不一致試行）があり、一般には、一致試行の方が不一致試行よりもターゲット刺激に対する反応時間が短縮し、また、反応精度は高くなる。サルなどの動物実験では、あらかじめ特定の特徴（線分の特定の方向など）を有する物体が提示されたら反応をするように訓練しておき、訓練された物体が提示された場合とそうでない物体が提示された場合のニューロンの応答を記録する^{21, 22)}。このような注意の機能は、知識や訓練に基づいて、注意を向ける位置や対象に対する予期的な状態を作り出しているという意味で注意の「トップダウン制御」、あるいは、「内

発的制御」と呼ばれている。

先行手がかり実験では、空間位置に対する期待がない場合、つまり、先行手がかりが提示された位置にターゲット刺激が提示される確率が低い場合にも、手がかり位置に対する注意の誘導が生じることが報告されている。このような注意の誘導は、「ボトムアップ制御」、あるいは、「外発的制御」と呼ばれている。注意の外発的制御の課題では、先行手がかりを提示した直後にマスク刺激を提示し、先行手がかりが知覚できない状況でも、注意が手がかり位置に誘導されることが報告されている²³⁾。すなわち、手がかり刺激が知覚できないにもかかわらず、手がかりが提示された位置にターゲット刺激が提示されると、そうでない位置に提示された場合に比べて早く検出できる。

4.2 マスキングと注意

OSM には注意の配分が関与するということを示す証拠が報告されている。例えば、Enns と Di Lollo は、ターゲット刺激とマスク刺激のセットを単独で提示した場合には OSM は生じないが、ターゲット刺激と同時に妨害刺激となるべき複数の物体を提示し、そのうちの一つにマスク刺激を提示した場合には OSM が生じることから、注意が十分にターゲット刺激に集中されていないことが OSM の生起条件と考えた^{13, 14)}。また、複数の物体がターゲット画面に提示されている場合でも、先行手がかりを与えることで、あらかじめターゲット位置を指示すると OSM が生じなくなることからも、OSM への注意の関与が示唆されている²⁴⁾。

しかし近年、単一物体で OSM が生じないのは、天井効果によるものであるという主張がなされている²⁵⁾。Filmer らは反応の選択肢を 8 つにすることによって、課題成績のチャンスレベルを下げると、OSM の効果に及ぼす物体数の効果が消失することを報告している²⁶⁾。また、Filmer らは、注視点位置に絶えず物体 1 つを提示した場合であっても、順向マスクを同時に提示することやターゲット物体に背景と同じ色のランダムノイズを加えることでターゲット物体の視認性を低下させると OSM が生じることを示した²⁷⁾。これらの結果から、注意の分散による注意リソースの減少が、OSM の成立の要因であるという従来の主張は必ずしも支持されない状況となっている。

また、Pilling らは、先行手がかりに従って空間的な注意が向けられた位置と向けられていない位置での OSM の効果を比較したところ、手がかりの効果はターゲットの検出率を全体的に増加させるものの、マスキング関数とは交互作用しなかった²⁸⁾。特に、マスク刺激の残留時間が 0 msec であってもマスク刺激の残留

時間が長い時と同程度の先行手がかりの効果が認められたことから、注意を向けることで OSM の効果が低減されるのではなく、ターゲット刺激の視認性が向上されると考えられた。

同様に、メタコントラストマスキングでも、天井効果や床効果を排除した実験状況では、マスキング効果が注意の効果とは交互作用がないことが報告されている^{29,30)}。特に、マスキング関数を統計モデルにより解析した研究では、注意を向けることによって全体的な成績は向上するが、マスキング関数の形が変化することとはなかった³¹⁾。このことは、注意の効果は、マスキングのメカニズムに作用しているのではなく、それらとは独立に、加算的に働いていることを示唆する。

fMRI (functional magnetic resonance imaging) を用いて OSM の脳内機序を調べた研究²⁹⁾ では、複数の物体が提示される画面を用いて、OSM とパターンマスク刺激を提示した場合の脳活動が比較された。あわせて、ターゲット位置を指示する先行手がかりを提示し、その手がかりが有効な場合と無効な場合の脳活動を比較した。その結果、手がかりの有効性の効果は、OSM でより顕著に見られた。手がかりの有効性とマスクの種類³²⁾の交互作用と相関する脳領域は、一次視覚野と二次視覚野、および左の IPS であった。一次視覚野の脳活動は、OSM で手がかりが無効である場合がもっとも大きく、また、OSM で手がかりが有効である場合がもっとも小さかった。また、パターンマスクでは手がかりの有効性の効果は見られなかった。低次の視覚野で認められた注意の効果は高次視覚野からのフィードバック³³⁾によるものと解釈されている。これらの一連の結果は、マスキングによる初期の視覚表象の妨害に対して、注意は独立に働くことを示唆している。

5. マスク下でのプライミング

5.1 プライミング現象

典型的なプライミング実験では、実験参加者に視覚刺激を提示し、その刺激について何らかの判断を求めような心理実験課題を与える³²⁾。ここで、最終的に判断を求める刺激のことを「ターゲット刺激」と呼ぶ。一般に、プライミング実験では、ターゲット刺激に先行して、「プライム刺激」と呼ばれる刺激を提示する。プライム刺激とターゲット刺激が、無関係な場合に比べて、関連性がある場合に、ターゲット刺激に対する反応が促進される（検出成績の上昇や反応時間の短縮など）現象を「プライミング」と呼び、無関係な条件（中立条件）と関連条件（プライミング条件）との成績の差分を「プライミング効果」と呼ぶ。

また、プライム刺激とターゲット刺激を連続提示するのではなく、単純にターゲット刺激のみを連続で提示し、直前の試行のターゲット刺激と現試行のターゲット刺激との関係から、現試行のターゲット刺激への反応の成績を分析する方法もある³³⁾。典型的には、ディスプレイ上にある複数の物体の中に色や傾きといった1つの特徴で他の物体と異なるターゲット物体があるかいないかを判断するような視覚探索課題において、現試行のターゲット物体と直前の試行のターゲット物体との関係を操作する。直前の試行と現試行のターゲット物体の特徴が同じ場合には、そうでない場合に比べて、ターゲット物体を見つけるまでの反応時間が短縮する（特徴プライミング）。また、直前の試行のターゲット物体と現試行のターゲット物体が異なる場合でも、それらが探索刺激中の同じ空間位置に提示されていた場合には、探索時間が短縮する（位置プライミング）。このような視覚探索課題における位置プライミングや特徴プライミングを総称して、「ポップアウト・プライミング」と呼ぶ。

5.2 マスク下プライミング

マスク下プライミング (masked priming) とは、プライム刺激の直後にマスク刺激を提示し、逆向マスキングによって、プライム刺激の処理を妨害し、知覚できない（つまり、意識に上らない）状況であっても、ターゲット刺激に対するプライミング効果が生起する現象を指す³⁴⁾。

典型的なマスク下での意味プライミングの研究では、単語を刺激として用い、プライム刺激に提示された単語と意味が関連する単語をターゲット刺激として提示した場合、あるいは、関連しない単語をターゲット刺激として提示した場合で、ターゲット刺激に対する反応を計測する。反応としては、ターゲット語が提示されてからそれを読むまでにかかった時間（音読反応時間）や、ターゲット刺激として、実在する単語と実在しない単語（綴りは単語に似ている擬似単語）をランダム順に提示し、それらが実在する単語であるか否かを判断するまでの時間（語彙判断時間）を計測する。このような実験では、マスク刺激によってプライム刺激がマスキングされている場合であっても、意味が関連するプライム刺激が提示されると、意味が無関連なプライム刺激が提示された場合に比べて音読反応時間や語彙判断時間が短縮する³⁴⁾。

5.3 反復抑制 (repetition suppression)

プライミングの脳内機序として、「反復抑制 (RS: repetition suppression)」と呼ばれる現象が想定されている。これは、同一の刺激を繰り返し提示すると、

その刺激に対する反応が減少するというものである。RS は、もともとはサルを対象とした単一ニューロンの活動記録において観察されてきた現象で、典型的には、IT 野 (inferotemporal cortex) のニューロンなどで、同じ刺激を繰り返し提示すると、その活動量が減少するというものである³⁵⁾。RS は、一種の順応とも考えられ、脳のさまざまな領域で見つまっている³⁶⁾。

RS は脳波や fMRI の BOLD (blood-oxygen-level-dependent) 信号でも同様に認められる。例えば、Dehaene らの研究³⁷⁾では、単語をプライム刺激およびターゲット刺激として提示し、逆向マスクングによって知覚できないプライム刺激に対する脳の活動領域を、fMRI を用いて調べた。その結果、左半球の後頭葉、紡錘状回 (視覚単語形態領域, visual word form area), 中心前回の活動が見られた。一方、ターゲット刺激に対する脳の活動は、プライム刺激とターゲット刺激の関係によって変化した。右の後頭葉の外線条野では、プライム刺激とターゲット刺激で同一の単語が提示された場合には、異なる単語が提示された場合に比べて脳活動が減少した。この RS は、プライム刺激とターゲット刺激が同じ単語で同じ文字種 (大文字/小文字) の場合のみに見られた。しかしながら、紡錘状回では、RS はプライム刺激とターゲット刺激が同じ単語であれば、その文字種の一致、不一致にかかわらず観察された。この結果は、知覚できない単語が、少なくとも単語の表記に依存しないレベル (正字法, orthographic) までは処理されていることを示している。また、プライム刺激とターゲット刺激で意味が同じ単語を提示した場合には、左の中側頭葉で RS が見られた³⁸⁾。このように、RS は、それぞれの処理段階で「同じ」とみなしうる刺激の間で生じる。

5.4 注意との関係

特徴のポップアウト・プライミング実験で、ターゲット特徴についての知識の効果を調べた研究では、一貫して、知識に基づくトップダウンの効果と、プライミング効果が二重乖離することが報告されている^{39,40)}。また、マスク下プライミングでも、プライミング効果と注意の効果が独立であることを示す結果がある。Sumner らは、注視点の上または下に同じ方向を示す不等号記号 2 つをプライム刺激 (<< または >>) として提示し、直後にマスク刺激を提示した⁴¹⁾。その後、注視点の上または下に記号をターゲット刺激 (<< または >>) として提示し、反応を求めた。実験参加者の課題は、ターゲット刺激が示す方向を右手、または左手のキー押しで解答することであった。キー押しまでの反応時間が測定された。この実験では、プライム刺激とターゲッ

ト刺激の示す方向が同じ場合 (一致条件) の反応時間は、両者が一致しない場合に比べて遅延すること (負の適合性効果) が生じた。また、負の適合性効果はプライム刺激とターゲット刺激が同じ位置に提示された場合にも、異なる位置に提示された場合にも同程度であった。この結果は、知覚されないプライム刺激が反応過程を活性化させたことを示している。

この統制実験に続き、実験参加者の注意をコントロールした実験では、プライム刺激に先行して、上下いずれかの位置を囲んだ長方形が明るくなった (手がかり刺激と呼ばれる)。このような突然の明るさの変化は、実験参加者の注意を、視線の移動等は独立に、その位置に誘導することが知られている。実験の結果、手がかり刺激が、その後に提示されるプライム刺激と同じ位置に提示された場合には、反対側の位置に提示された場合に比べて、負の適合性効果が大きくなった。この結果は、プライム刺激の位置に注意を向けることによって、プライミング効果が大きくなることを示している。Sumner らは、さらに、プライムの提示時間や輝度を変化させ、知覚処理の明瞭度を操作することで、注意がプライム刺激の知覚処理を促進しているのかどうかを検討した。その結果、注意は知覚処理に関わる操作とは独立に働くことがわかった。注意がプライム刺激の知覚処理を促進しないことは、これまでのマスクングと注意の関係の研究とも一致している。

RS の効果も注意 (あるいは期待) によって変化することが報告されている⁴²⁾。この研究では、顔刺激を連続的に提示し、実験参加者には、その中でサイズが異なる顔を検出することが求められた。課題とは無関連な属性として、連続して提示される顔画像の異同が操作された。また、連続する顔画像が頻繁に変化する実験ブロック (高変化ブロック) とあまり変化しないブロック (低変化ブロック) が設けられた。直前と同じ顔画像が提示された場合と、異なる顔画像が提示された場合の FFA (紡錘状回顔領域) の fMRI の BOLD 信号の差 (つまり、RS) を調べると、高変化ブロックでは RS が認められたが、低変化ブロックでは認められなかった。この結果は、実験参加者の顔画像の変化に対する期待が RS の大きさに影響することを示している。一方、注意を分散させる手続きを用いると、低変化ブロックにおいても RS が生起する。このことは RS が注意とは独立に、自動的に生起することを示唆している。

6. フィードバックによる神経活動のモジュレーション

少なくとも人間をはじめとする進化した生物の脳に

は、低次の処理段階から高次の処理段階に至るフィードフォワードの神経連絡に加えて、逆方向のフィードバックの神経連絡が存在している⁴³⁾。したがって、これらの神経連絡を通して、高次の脳領域から低次の脳領域への情報伝達が行われているはずであり、それらは、何らかの機能を担っているはずである。

高次の脳領域に由来するフィードバックによって持たされる情報によって、低次の脳領域での作用と考えられるメタコントラストマスキングの効果が低減されることを示す心理物理学研究がある^{44, 45)}。例えば、Happyな表情の顔の線画をターゲット刺激として提示した場合には、そのパーツをスクランブルした刺激やHappy顔の倒立像を刺激として用いた場合に比べて、メタコントラストマスキングの効果が小さい⁴⁴⁾。また、自身の名前をターゲットにした場合には、そうでない単語がターゲットの場合よりもメタコントラストマスキングの効果が小さい。メタコントラストマスキングの効果がV1などの比較的低次の視覚処理過程での信号の強度を反映するとすれば、Happy感情や自己の名前に関する意味処理などのより高次の処理過程の結果で生じると考えられる情報が低次の処理過程の信号強度に影響を及ぼしていると考えるのが妥当であろう。また、ターゲット刺激中に知覚的なグルーブを形成するような物体を複数提示し、その一部の物体だけをマスキングした場合には、知覚的なグルーブを形成しない物体よりも、マスキングの効果が小さい⁴⁵⁾。このようなケースでも、高次の脳の領域からのフィードバックの影響が想定される。メタコントラスト時のターゲット刺激の見えが神経応答の後期成分に関連するとすれば、後期成分にフィードバックの信号が影響を与えていることが推察できる。

視覚刺激に対するニューロンの反応のうち、後期成分がフィードフォワードに由来するのか、フィードバックに由来するのかに関しては、前述の通り議論があるが、少なくとも高次の視覚野では、初期成分と後期成分が異なる情報を含んでいることを示す証拠がある^{46, 47)}。Sugaseらの研究では、顔画像を提示し、サル IT野のニューロンの活動を記録した。顔に選択的に反応にするニューロンは一様に、顔刺激の提示にともな着一過的な反応を示したが、その後の後期成分は、顔画像の表情に依存して変化した。顔画像に含まれる情動に関する情報は、IT野よりも高次に位置する脳部位である扁桃体などで処理されていると考えられることから、後期成分に含まれる情報は、より高次の脳領域からのフィードバックによってもたらされていると考えられる。

脳領域間のフィードバック連絡のもっとも中心的な役割は、注意のコントロールであると考えられている。サルの視覚野のニューロン活動を記録した研究によると、特定の空間位置や特徴に対する注意によるニューロンの反応の増強が報告されている⁴⁸⁾。これらのトップダウンの信号は、前頭眼野や頭頂間溝といった、前頭—頭頂ネットワークを介して、視覚野にもたらされると考えられている。注意による脳の初期の視覚領域への効果が上位の領域からのトップダウン信号に基づくことは、注意の効果による神経活動が、高次の視覚領域(V4)の方が低次の視覚領域(V1)よりも早い潜時で見られるという神経生理学の研究結果からも支持される⁴⁹⁾。また、最近では、発火頻度の増強のみならず、注意による視覚関連領域の神経活動のさまざまなタイプの調節が報告されている⁵⁰⁾。

6.1 注意とプライミングの関係

注意のトップダウンコントロールは、実験参加者が教示などによって獲得した知識に基づいて、特定の空間位置や刺激に対する「期待」が脳の高次の領域で形成され、それらが、フィードバックの連絡によって、下位の脳領域に影響を与えていると見なすことができる。一方、プライミング効果は、刺激として与えられたボトムアップの情報が、その刺激の処理に関連する脳領域に痕跡(trace)として残され、それが後続の刺激の処理を促進する。このようなプライミング効果は、刺激が提示されていたという意識がないにもかかわらず生起することから、少なくとも、高次の脳領域からのトップダウンコントロールに基づくとは考えられない。ただし、プライミング効果が、純粋に刺激のフィードフォワードな処理によってもたらされるのか、あるいは、上位の脳領域からのフィードバックの影響も受けているのかは定かでない。神経生理学や心理学のデータの多くは、注意とプライミングが独立に働くことを支持している。また、実際には、トップダウンの注意は一般的には、神経信号の増強として作用するのに対し、プライミングは繰り返し刺激の反応性の低下として観察されることから、異なる神経基盤が想定される。プライミングと注意は、いずれも、予測的コーディングのモデルの立場では、文脈の予測信号の成績、あるいはそれらと感覚入力とのプレジジョンの適応的变化による予測誤差の最小化の結果である解釈されているが⁵¹⁾、心理学的な現象やその背後の神経生理学的メカニズムの理解との間には、まだ、大きな乖離があるように思われる。

7. ま と め

本稿では、フィードフォワード処理とフィードバック処理の様相を、視覚マスキング、プライミング、注意といった視覚系の認知心理学の中心的なトピックスの観点から展望した。主な、要点は以下の通りである。

逆向マスキングは、初期視覚系のニューロンの反応の後期成分の生起を阻害する。この後期成分の生起が知覚体験に影響する。また、後期成分は、基本的には、フィードフォワードで生起する。ただし、フィードバックの影響が初期の視覚系に影響を与えるという証拠、あるいは、神経反応の後期成分には、フィードバックの影響が見られるという証拠がある。また、視覚の初期視覚系に対する注意の効果がみられる。

神経反応の初期成分だけでも、後続の視覚処理系のさまざまな段階で、ある程度の処理が行われる。さまざまな段階での処理の痕跡が後続の関連する情報の処理を促進する（プライミング効果）。また、後続の刺激に対する反応性の低下を引き起こす（反復抑制）。

これらの反復に基づく処理の効率化（プライミング効果）は、注意の影響を受ける可能性があるものの、多くの研究はこれらが独立であることを示唆する。

参 考 文 献

- Breitmeyer, B. G., Ogmen, H. (2000): Recent models and findings in visual backward masking: A comparison, review, and update, *Percept. Psychophys.*, Vol.62, pp.1572–1595.
- Macknik, S. L., Martinez-Conde, S. (2007): The role of feedback in visual masking and visual processing, *Adv. Cogn. Psychol.*, Vol.3, pp.125–152.
- Chen, S., Bedell, H. E., Ogmen, H. (1995): A target in real motion appears blurred in the absence of other proximal moving targets, *Vision Res.*, Vol.35, pp.2315–2328.
- Kolers, P. A., Rosner, B. S. (1960): On visual masking (metacontrast): dichoptic observation, *Am. J. Psychol.*, Vol.73, pp.2–21.
- Macknik, S. L., Livingstone, M. S. (1998): Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system, *Nat. Neurosci.*, Vol.1, p.144.
- Kovács, G. Y. U. L. A., Vogels, R., Orban, G. A. (1995): Cortical correlate of pattern backward masking, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Vol.92, pp.5587–5591.
- Lamme, V. A. F., Zipser, K., Spekreijse, H. (2002): Masking interrupts figure-ground signals in V1, *J. Cogn. Neurosci.*, Vol.14, pp.1044–1053.
- Lamme, V. A., Zipser, K., Spekreijse, H. (1998): Figure-ground activity in primary visual cortex is suppressed by anesthesia, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Vol.95, pp.3263–3268.
- Macknik, S. L., Martinez-Conde, S. (2004): The spatial and temporal effects of lateral inhibitory networks and their relevance to the visibility of spatiotemporal edges, *Neurocomputing*, Vol.58, pp.775–782.
- Macknik, S. L., Martinez-Conde, S. (2004): Dichoptic visual masking reveals that early binocular neurons exhibit weak interocular suppression: Implications for binocular vision and visual awareness, *J. Cogn. Neurosci.*, Vol.16, pp.1049–1059.
- Bridgeman, B. (1980): Temporal response characteristics of cells in monkey striate cortex measured with metacontrast masking and brightness discrimination, *Brain Res.* Vol.196, pp.347–364.
- Railo, H., Koivisto, M. (2012): Two means of suppressing visual awareness: A direct comparison of visual masking and transcranial magnetic stimulation, *Cortex*, Vol.48, pp.333–343.
- Gegenfurtner, K. R., Sperling, G. (1993): Information transfer in iconic memory experiments, *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, Vol.19, pp.845–866.
- Enns, J. T., Di Lollo, V. (1997): Object substitution: A new form of masking in unattended visual locations, *Psychol. Sci.*, Vol.8, pp.135–139.
- Enns, J. T., Di Lollo, V. (2000): What's new in visual masking?, *Trends Cogn. Sci.*, Vol.4, pp.345–352.
- Di Lollo, V. (2014): Reentrant processing mediates object substitution masking: Comment on Pöder (2013), *Front. Psychol.*, Vol.5, p.819.
- Chakravarthi, R., Cavanagh, P. (2009): Recovery of a crowded object by masking the flankers: Determining the locus of feature integration, *J. Vis.*, Vol.9, p.4.
- Egeth, H. E., Yantis, S. (1997): Visual attention: Control, representation, and time course, *Annu. Rev. Psychol.*, Vol.48, pp.269–297.
- Chun, M. M., Golomb, J. D., Turk-Browne, N. B. (2011): A taxonomy of external and internal attention, *Annu. Rev. Psychol.*, Vol.62, pp.73–101.
- Posner, M. I. (1980): Orienting of attention. *Q. J. Exp. Psychol.*, Vol.32, pp.3–25.
- Motter, B. C. (1994): Neural correlates of

- attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4, *J. Neurosci.*, Vol.14, pp.2178–2189.
- 22) Ogawa, T., Komatsu, H. (2006): Neuronal dynamics of bottom-up and top-down processes in area V4 of macaque monkeys performing a visual search, *Exp. Brain Res.*, Vol.173, pp.1–13.
 - 23) Mulckhuyse, M., Theeuwes, J. (2010): Unconscious attentional orienting to exogenous cues: A review of the literature, *Acta Psychol.*, Vol.134, pp.299–309.
 - 24) Di Lollo, V., Enns, J. T., Rensink, R. A. (2000): Competition for consciousness among visual events: The psychophysics of reentrant visual processes, *J. Exp. Psychol. Gen.*, Vol.129, pp.481–507.
 - 25) Argyropoulos, I., Gellatly, A., Pilling, M., Carter, W. (2013): Set size and mask duration do not interact in object-substitution masking, *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, Vol.39, pp.646–661.
 - 26) Filmer, H. L., Mattingley, J. B., Dux, P. E. (2014): Size (mostly) doesn't matter: The role of set size in object substitution masking, *Atten. Percept. Psychophys.*, Vol.76, pp.1620–1629.
 - 27) Filmer, H. L., Mattingley, J. B., Dux, P. E. (2015): Object substitution masking for an attended and foveated target, *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, Vol.41, pp.6–10.
 - 28) Pilling, M., Gellatly, A., Argyropoulos, Y., Skarratt, P. (2014): Exogenous spatial precuing reliably modulates object processing but not object substitution masking, *Atten. Percept. Psychophys.*, Vol.76, pp.1560–1576.
 - 29) Agaoglu, S., Breitmeyer, B., Ogmen, H. (2016): Metacontrast masking and attention do not interact, *Atten. Percept. Psychophys.*, Vol.78, pp.1363–1380.
 - 30) Agaoglu, S., Breitmeyer, B., Ogmen, H. (2018): Effects of exogenous and endogenous attention on metacontrast masking, *Vision*, Vol.2, p.39.
 - 31) Weidner, R., Shah, N. J., Fink, G. R. (2006): The neural basis of perceptual hypothesis generation and testing, *J. Cogn. Neurosci.*, Vol.18, pp.258–266.
 - 32) Schacter, D. L., Chiu, C. Y. P., Ochsner, K. N. (1993): Implicit memory: A selective review, *Annu. Rev. Neurosci.*, Vol.16, pp.159–182.
 - 33) Kristjánsson, Á., Campana, G. (2010): Where perception meets memory: A review of repetition priming in visual search tasks, *Atten. Percept. Psychophys.*, Vol.72, pp.5–18.
 - 34) Kouider, S., Dehaene, S. (2007): Levels of processing during non-conscious perception: a critical review of visual masking, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, Vol.362, pp.857–875.
 - 35) Miller, E. K., Li, L., Desimone, R. (1991): A neural mechanism for working and recognition memory in inferior temporal cortex, *Science*, Vol.254, pp.1377–1379.
 - 36) Kohn, A. (2007): Visual adaptation: Physiology, mechanisms, and functional benefits, *J. Neurophysiol.*, Vol.97, pp.3155–3164.
 - 37) Dehaene, S., Naccache, L., Cohen, L., Bihan, D. L., Mangin, J.-F., Poline, J.-B., Rivière, D. (2001): Cerebral mechanisms of word masking and unconscious repetition priming, *Nat. Neurosci.*, Vol.4, p.752.
 - 38) Devlin, J. T., Jamison, H. L., Matthews, P. M., Gonnerman, L. M. (2004): Morphology and the internal structure of words, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Vol.101, pp.14984–14988.
 - 39) Kumada, T. (2001): Feature-based control of attention: Evidence for two forms of dimension weighting, *Percept. Psychophys.*, Vol.63, pp.698–708.
 - 40) Kumada, T., Hibi, Y. (2004): Age differences in dimension weighting on visual feature search, *Vis. Cogn.*, Vol.11, pp.721–750.
 - 41) Sumner, P., Tsai, P.-C., Yu, K., Nachev, P. (2006): Attentional modulation of sensorimotor processes in the absence of perceptual awareness, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Vol.103, pp.10520–10525.
 - 42) Summerfield, C., Trittschuh, E. H., Monti, J. M., Mesulam, M.-M., Egner, T. (2008): Neural repetition suppression reflects fulfilled perceptual expectations, *Nat. Neurosci.*, Vol.11, pp.1004–1006.
 - 43) Felleman, D. J., Van Essen, D. C. (1991): Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex, *Cereb. Cortex*, Vol.1, pp.1–47.
 - 44) Shamay-Tsoory, S. G., Adler, N., Aharon-Peretz, J., Perry, D., Mayseless, N. (2011): The origins of originality: The neural bases of creative thinking and originality, *Neuropsychologia*, Vol.49, pp.178–185.
 - 45) Ramachandran, V. S., Cobb, S. (1995): Visual attention modulates metacontrast masking, *Nature*, Vol.373, pp.66–68.
 - 46) Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S., Kawano, K. (1999): Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex, *Nature*, Vol.400, pp.869–872.
 - 47) Bar, M., Kassam, K. S., Ghuman, A. S.,

- Boshyan, J., Schmid, A. M., Dale, A. M., et al. (2006): Top-down facilitation of visual recognition, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Vol.103, pp.449–454.
- 48) McAdams, C. J., Maunsell, J. H. R. (1999): Effects of attention on orientation-tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4, *J. Neurosci.*, Vol.19, pp.431–441.
- 49) Buffalo, E. A., Fries, P., Landman, R., Liang, H., Desimone, R. (2010): A backward progression of attentional effects in the ventral stream, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Vol.107, pp.361–365.
- 50) Noudoost, B., Chang, M. H., Steinmetz, N. A., Moore, T. (2010): Top-down control of visual attention, *Cur. Opin. Neurobiol.*, Vol.20, pp.183–190.
- 51) Auksztulewicz, R., Friston, K. (2016): Repetition suppression and its contextual determinants in predictive coding, *Cortex*, Vol.80, pp.125–140.