

主観的経験と神経活動

土井泰次郎、藤田一郎

近年、ますます多くの視覚研究者・神経科学者（著者も含む）が「見える」ということの不思議さに魅せられている。彼らは一体何がそんなに不思議なのだろうか。彼らの疑問と、彼らの間で交わされている議論の一部を紹介することで、「見える」ことのもっと不思議さを伝えたい。

なぜ見えるのか？

見る、ということは我々にとって極めて簡単なことである。何の苦勞も要らず、目を開きさえすればいつでも鮮やかな視覚世界が広がっており、その中にある無数の物体を認識できる。しかしこの時脳内では膨大な量の情報処理が行われている、、、。これは、視覚系についてのレビューのイントロによく見られる記述であろう。確かに視覚系が扱う情報量は膨大であり、その処理の複雑さも驚くべきものである。しかし、「情報処理が行われる」と「ものが見える」との間には埋めがたいギャップがある。なぜ情報処理が行われると「ものが見える」のか？どんなに複雑な情報処理であっても、それは有限個のニューロンが様々な時空間パターンで活動しているということではないのか？「ものが見える」という主観的な経験は、ニューロンの活動とは全く異なるものではないだろうか？見る、ということは我々にとって極めて簡単であるのに、「なぜ見えるのか」は全く解っていない。現代の科学では「なぜ見えるのか」ははっきり言ってお手上げである。この問題は原理的に解明不可能なものであるという考えを持つ人もいる。しかし、この問題が多くの人の興味を惹きつけて止まないものであることは間違いないようだ。事実、神経科学の研究者達の間では、「主観的経験に対応した神経活動とはどのようなものか」についての議論がますます活発になってきている。ここでは、この議論の材料となる知見をいくつか概説した後、若干の考察を試みる。

主観的経験と神経活動の関係を考えさせる現象

「主観的経験」は面倒なので、混乱するおそれがないと思われる文脈の中では簡単に「知覚」と書くことにする。また、この記事ではすべて視覚について

の主観的経験を指しているものとする。さて、心理学、あるいは神経心理学の分野では、知覚と神経活動の関係を研究する上で興味深い現象がいくつか知られており、近年それらの現象をテーマにした報告が増えてきている。例として、両眼視野闘争(binocular rivalry)、盲視(blind sight)、それに無意識下の知覚(unconscious perception)を紹介する。

両眼視野闘争

ヒトをはじめとする霊長類は顔の前面に一对の目を持っている。通常、両眼の網膜に投影される像は殆ど同じものであり、大きく異なることはない。だが、もし光学的な装置を用いて左右の網膜に全く異なる像を投影するとどうなるだろうか。例えば、右目には縦縞、左目には横縞を提示したとする。単純な予想では二つの画像が重なった格子模様が見えそうな気がするが、実際にはそうはならない。長い時間この刺激を見続けていても格子模様が知覚されることは殆どなく、縦縞と横縞の見えがランダムな時間間隔で入れ替わるという奇妙な知覚を引き起こす。この現象は両眼視野闘争と呼ばれ、知覚を考える上で非常に興味深いと言える。なぜなら、両眼に提示している刺激は一定であるのに知覚にはダイナミックな変化が起きているということから、この知覚の変化は脳内の神経活動の変化を反映しているとしか考えられないからである。では、両眼視野闘争を経験している時、脳内ではどのような神経活動が起きているのだろうか。Logothetisらのグループは、左右二本のレバーのどちらかを引くことで今何が見えているのかを報告するよう訓練したサルを用いて、これを調べた。そして彼らは、視覚系の複数の領野で、サルの知覚（厳密にはレバー引きによるサルの報告だが、これは知覚をかなり正確に反映していると考えられる）と相関して活動が変化するニューロンを見つけたのである(1-3)。彼らがサルの側頭葉から記録したニューロンの例を紹介してみよう。サルの側頭葉視覚連合野（上側頭溝内皮質や下側頭葉皮質）には、顔や手などの複雑な視覚刺激が提示されると活動するニューロンがある。例えば、視野闘争でない普通の両眼視条件下で、蝶が提示されているときに高い活動を示すニューロンが見つかったとする。このニューロンの活動を視野闘争条件下（例えば片眼に蝶、もう片方の眼に太陽の絵を提示）で調べると、このニューロンはサルが「いま蝶が見えている」と報告する直前から強く活動し始め、「いまは太陽が見えている」と報告する直前から殆ど活動しなくなるのである。つまりこのニューロンは、サルに

蝶が見えていると推測される時に、かつその時にのみ活動している。また、Tongらは、ヒトで互いに異なる脳領域を活動させる二つの刺激（顔と建物）を用いて両眼視野闘争を起こし、この二つの脳領域の活動が被験者の知覚に相関して増減することを fMRI で示した(4)。他にも知覚に相関した神経活動を探し求めた実験はいくつもあるが、この両眼視野闘争の結果はそれらの中でも最も明快に相関を示したものであろう。また、刺激が一定であるにもかかわらず知覚状態が複数あり得るような条件を用いれば、ある神経活動が知覚に相関しているのかそうでないのかを調べることが出来るということをはっきり示したという点でも意義が大きい。しかし、知覚と神経活動の関係を調べる上で、「相関が見られた」というのは出発点に過ぎない。冒頭の「知覚に対応した神経活動とはどのようなものか」という問いは、知覚が生じるにはどのような神経活動が「必要」なのか、どのような神経活動であれば知覚が生じるのに「十分」なのか、という問いを含んでいる。前者については、知覚が生じるには第一次視覚野(V1)の活動が必要であることが、盲視(blind sight)という現象から示唆されている。次に、これを紹介する。

盲視(blind sight)

失明は眼球の機能が損なわれたときにのみ起こる訳ではない。視覚情報の伝送路である視神経が切断されても、視神経が伝達した情報を処理する V1（第一次視覚野）が破壊されても、ものが見えなくなる。しかし、V1 の損傷による失明は時として奇妙な症状を伴う。V1 を損傷して失明した患者に、例えば小さな光点を提示し、その位置を答えてもらうとする。患者は「何も見えないからさっぱりわからない」と言語報告するのだが、「デタラメでもいいからとにかくどこかを指して下さい」と指示を与えると、偶然では説明することのできない高確率で光点の位置を指すのである（もちろん健常者に比べると落ちるが）。このテストが終わった後で患者に成績を伝え、そのあまりの良さに患者自身が驚くこともあるという。この現象はブラインドサイトと呼ばれている(5)。興味深いことに、ブラインドサイトは V1 以外の領野の損傷では見られていない。視覚系の他の領野を損傷した場合にも、色盲や運動盲、失認など様々な症状が現れるが、一切の知覚がなくなるのは V1 損傷の場合だけであるらしい。この理由はわかっていないが、主観的経験が生じるには V1 の活動が必要であると考えられる。ところで、ブラインドサイトで最も不思議なのは「なぜ正解できるのか」

ではない。「なぜ見えないのか」である。前者の問いに答えるのは、意外にもそれほど難しくはない。正しく点を指し示すことができるということは、何らかの情報が脳に伝えられているはずである。そして、V1 を経由しない視覚情報伝達経路が実際に存在することもわかっている。それらは、網膜から脳幹の上丘と呼ばれる部位を経て頭頂葉や前頭眼野に至る経路などである。ブラインドサイトの患者が光点の位置を正しく示すことができるのは、これらの経路が視覚情報を伝えることによると考えられる。しかし後者の問いはどうだろうか。視覚情報を処理しているはずなのに、なぜ上丘経路の神経活動は「見える」という知覚を伴わないのだろうか？ブラインドサイトの症例から考えると、V1 の神経活動が知覚の成立に必要ならしいが、上丘経路の神経活動と V1 の神経活動の根本的な違いはどこにあるのだろうか。これらの問いに対する答は今のところ全く解らない。「なぜ見えないのか」という問いは、「なぜ見えるのか」と表裏一体の、難しい問いなのである。

知覚が生じるための十分条件はなにか

両眼視野闘争の研究は、視覚系の活動が知覚と強く相関していることを示した。また、脳損傷患者についての報告から、知覚が生じるには V1 の活動が必要であることが示された。もちろん知覚が生じるための必要条件は V1 が活動することだけではない。一方、知覚が生じるための十分条件については何か解っている事があるだろうか。ヒトの内観報告（言語的なものでも、ボタン押しによるものでも）を知覚の指標として用いるならば、少なくとも視覚系の神経活動だけでは充分ではないと考えるべき理由がある。「無意識下の知覚」（この場合の知覚という言葉は、この記事での使い方とは若干異なり、主観的経験を指しているわけではないことに注意）と呼ばれる現象についての研究は、視覚刺激によって視覚系が活動したのは間違いないにもかかわらず、被験者は刺激の存在に気が付いていないという状況があるということを示している(6)。そのような証拠の例として、Marcel の報告を紹介する(7)。スクリーンに単語（テスト刺激と呼ぶ）を瞬間提示し、その数十ミリ秒後に強いノイズ（マスク刺激と呼ぶ）を提示すると、最初に提示された単語についての知覚が妨害され、時には全く見えなくなる。この心理学現象はマスキングと呼ばれ、テスト刺激とマスク刺激の時間差（SOA, Stimulus Onset Asynchrony）が短いほどテスト刺激への妨害効果が大きい。Marcel は、この現象を利用して無意識下の知覚を調べた。実験

では、半分の試行ではテスト刺激が提示され、もう半分では提示されない。一連の刺激が提示された後、被験者は、試行毎に 1. テスト刺激が提示されたかどうかを答える（検出課題） 2. その後提示される二つの単語から、テスト刺激と形態的に似た単語を選ぶ 3. 意味的に関連のある単語を選ぶ の三つのうち、実験者が指定した一つを行う。ただし、テスト刺激が提示されなかった試行では、形態的に似た単語を選ぶ課題と意味的に似た単語を選ぶ課題には正解がないので、解析対象には含まれない。さて、3種類の課題のうち、どの課題が最も簡単（短い SOA でも成績が良い）だろうか。意外なことに、意味的に関連のある単語を選ぶ課題が最も成績がよく、次は形態的に似た単語を選ぶ課題、そして、直感的には最も簡単であると思われる検出課題が最も成績が悪かったのである。つまり、被験者が気づくことが出来なかった（テスト刺激は提示されたがマスク刺激による妨害の為に被験者は刺激が提示されなかったと答えた）時であっても、テスト刺激として提示された単語の意味の情報処理は脳内で進みうるのである。この情報処理は、その複雑さゆえに、ブラインドサイトのところで示した上丘経路で説明するのは困難であり、視覚系が活動していたとしか考えられない。被験者が気づかなかった刺激が実際に視覚系を活動させていることを fMRI で確かめた報告(8)もある。これらの結果は、視覚系が活動しさえすれば知覚が生じるわけではなく、さらに他の条件が必要であるということを示している。即ち、視覚系の活動は知覚を生じさせるには十分でない。一体、知覚を生じさせる十分条件はなんだろうか。視覚系の中でも特定のニューロンだけが知覚を生じさせるのか、特殊な活動パターンが求められるのか、視覚系と他の脳部位が協調して働くことが必要なのか、それともこれらの全てが必要なのか。

知覚の成立は脳の広範な領域の活動を必要とするのかもしれない

これまで、知覚に 관련된 神経活動について実験的に得られた知見をもとに考えてきたが、この節では方針の転換を試みる。即ち、「知覚に 관련된 神経活動とはどのようなものであるべきか」ということを考えてみる。さて、我々が何かを知覚したとき、どのような行動が可能になるかを考える。例えば、目の前にあるペンを見たとする。途端に、そのペンに関してあらゆる事が可能になる。手を伸ばしてそれを取ったり、そこにペンがあるということを記憶して必要なときにすぐに目を向けたり、そのペンについて詩を書くことや深い思索

を巡らせることすら可能である。一方、知覚があっても特定の行動が強制的に引き起こされることはない。ペンを見ても自動的に手が伸びたり、ましてや詩が自動的に湧いてくることはない。知覚に 관련된 神経活動も、当然これと同じ性質を持っていると考えられる。つまり、知覚に 관련된 神経活動は、運動関連領域、記憶に関連した領域、言語野など、脳内の非常に広範な領域に影響を及ぼしうるものでありながら、強制的に特定の行動を引き起こすことはないという性質を持っていると考えられる。一方、無意識下の知覚という現象が存在することから、知覚を生じない神経活動も行動にいくらかの影響を与えうる事が分かるが、知覚が生じた時ほどに多様な行動が可能になるわけではない。知覚があった場合となかった場合では、刺激の情報処理が様々な点で異なることが示されている(9)。例えば、ある刺激 A が次の刺激 B を予測する材料になるとき、A についての知覚があった場合は B を予測して適切な待機状態を取ることが出来るが、知覚が無かった場合はこれが出来ない。また、二つの意味を持つ単語（同音異義語）の意味を決定するとき、その単語についての知覚があるときには文脈に応じた適切な意味を選べるが、知覚がなかったときにはこれができない。結局、ある刺激を知覚するという事は、その刺激の情報があらゆることに利用できる、グローバルな利用可能性を帯びるということだと言い換えても良いのではないだろうか。もしこの言い換えを受け入れると、ブラインドサイトのところで提示した疑問「なぜ見えないのか」についても、荒削りではあるがいくらかの説明を与えることができる。V1 を経由しない経路によって伝達された視覚情報が、もし言語野や記憶関連領域までは伝達されないのであれば、患者は光点の位置情報を言語報告に反映させられずに「わからない」と答え、記憶にとどめることもできなくなり、実験者も患者自身も知覚があったとは考えないだろう。しかし頭頂葉や前頭眼野など上丘からの情報伝達経路を持つ領域にとっては光点の位置情報は利用可能であり、これをもとに適切な位置を指し示すことができることになる。もし上記の考えが正しいなら、健常者では、視覚系以外の脳部位でも知覚に 관련된 神経活動の変化が見られると考えられる。実際、健常者を被験者とした fMRI の実験で、前頭葉や頭頂葉の複数の領域が知覚と 관련된 活動を示しているというデータも出てきている(10)。しかしこれらのデータをどのように解釈するかという議論はまだ始まったばかりである。純粋な知覚というものを考えることが素朴すぎるのかもしれない。知覚に 관련된 神経活動が、その後の判断や行動に関わる神経活動と常に相互作用

用しているということをもっとよく考える必要があるだろう。

おわりに

主観的経験と神経活動の関係について実験的なデータと論理的な考察を基に書いてみたが、まだまだはっきりと言えることは少ない。しかし「どのような神経活動であれば主観的経験が伴うのか」は、十分に科学的アプローチが可能な問題だろう。今も多くの研究者がこの問題と格闘しており、いつかは答えが得られるだろう。その先に現れてくるであろう問題に対しても科学はかなりのところまで答えを提供してくれるかもしれない。それでも、「なぜ見えるのか」はまだ遙か彼方のようなようだ。辿り着くことが出来るのかさえもわからない。我々の主観的経験が実は途方もなく不思議なものであると考えると、なぜか嬉しいような気がしないだろうか。

参考文献

- 1 N. K. Logothetis & J. D. Schall Neuronal Correlates of Subjective Visual Perception. *Science* 245, 761-763 (1989)
- 2 D. A. Leopold & N. K. Logothetis Activity changes in early visual cortex reflect monkey's percepts during binocular rivalry. *Nature* 379, 549-553 (1996)
- 3 D. L. Sheinberg & N. K. Logothetis The role of temporal cortical areas in perceptual organization. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 3408-3413 (1997)
- 4 F. Tong, Ken Nakayama, J. Thomas Vaughan, & Nancy Kanwisher Binocular Rivalry and Visual Awareness in Human Extrastriate Cortex. *Neuron* 21, 753-759 (1998)
- 5 L. Weiskrantz "Blindsight" Oxford University Press. (1986)
- 6 下條信輔 「サブリミナル・マインド」 中公新書 1996年
- 7 A. J. Marcel Conscious and Unconscious Perception: Experiments on Visual Masking and Word Recognition. *Cognitive Psychology* 15, 197-237 (1983)
- 8 S. Dehaene, Lionel Naccache, Laurent Cohen, Denis Le Bihan,

- Jean-Francois Mangin, Jean-Baptiste Poline, & Denis Riviere Cerebral mechanisms of word masking and unconscious repetition priming. *Nat. neurosci.* 4, 752-758 (2001)
- 9 P. M. Merikle Perception without Awareness. *American Psychologist* 47, 792-795 (1992)
- 10 G. Rees Neuroimaging of visual awareness in patients and normal subjects. *Curr. Opin. Neurobiol.* 11, 150-156 (2001)

Figure Legends

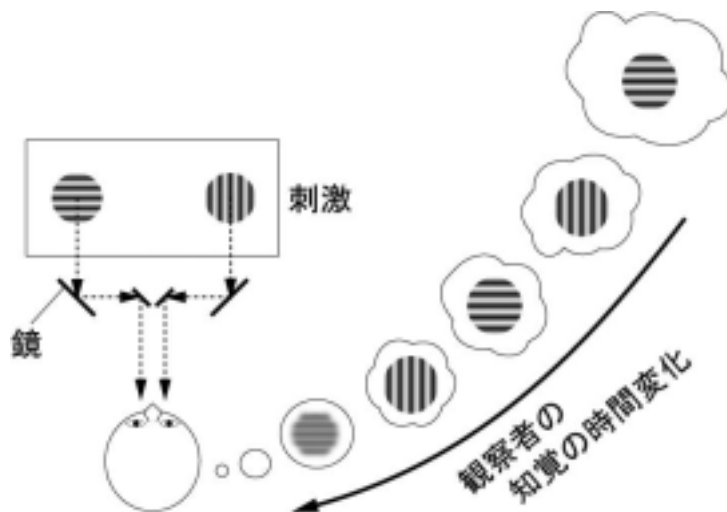


図1 両眼視野闘争

片眼に縦縞、もう片眼に横縞を提示すると、ある瞬間にはどちらか一方だけが知覚に上り、かつ二つの知覚がランダムな時間間隔で入れ替わる。

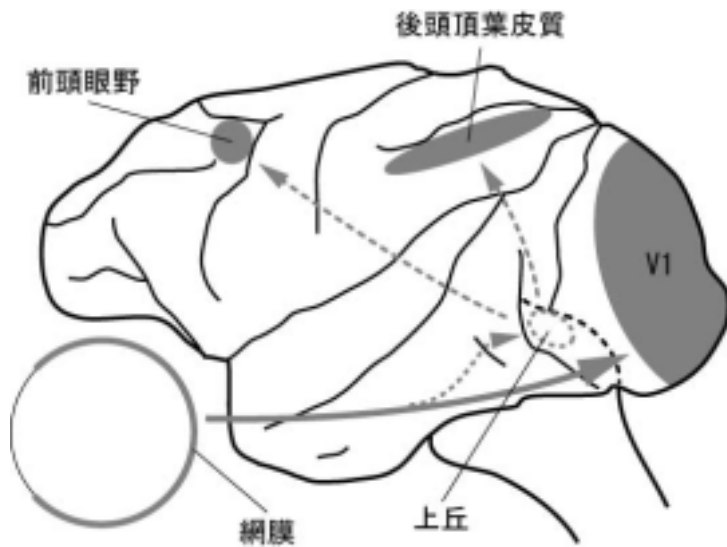


図2 ブラインドサイトに関わると考えられる情報伝達経路

網膜からV1に向かう経路は、V1に到達する前に分岐し、脳幹の上丘に投射する。上丘は前頭眼野、後頭頂葉皮質との間に双方向の結合を持っており、これがブラインドサイトを可能にしていると考えられる。ヒトにおける神経連絡の解剖学的知見は極めて乏しく、この図にあるような経路が実際に存在するのかどうかを確かめた実験はない。しかし、サルではこの経路が存在することが判っており、サルとヒトの視覚特性の類似性などから、サルにある経路はほぼ間違いなくヒトにもあるものと考えられる。

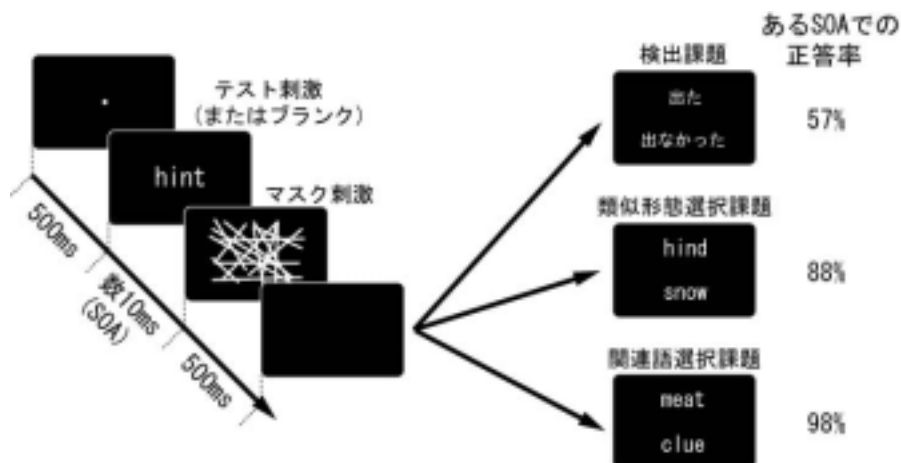


図3 無意識下の知覚

同じSOAの試行を集めて比較すると、関連語選択課題が最も成績が良く、次は類似形態選択課題、そして検出課題が最も成績が悪い。