

注意制御神経機構研究チーム

Laboratory for Neural Mechanisms for the Top-Down Control of Visual Attention

チームリーダー MILLER, Earl K.

認識を多面的に検討すると、情報を選択して協調させるトップダウンシグナルの存在が推定される。このようなシグナルは、我々の意識的な知覚や考え、行動計画の基礎になっている想像力を増強し、一方では見当違いの情報や不適切な情報を阻止すると考えられている。多くの脳プロセスは、トップダウン制御なしに作用することができる。十分に習熟した習慣的な行動は自動的に遂行でき、予期しない出来事は自動的に我々の注意を引き、我々の意識の中に入ってくる。我々が混乱を無視し、反射的で優位の反応を阻止する必要のあるときや、習慣的行動を利用できないような新規の状況や困難な状況では、トップダウン制御が必要となる。そこでトップダウン制御の神経系の基礎を理解することは、認識を理解するために重要である。

おそらく最もよく理解されているトップダウン制御の例は、視覚の捉えた場面の特定の部分に我々の意識を自発的に集中させる能力、すなわち認識であろう。この研究プロジェクトの主要な目的は、視覚認識をモデル系として用いることによってトップダウン制御の神経的メカニズムを理解することである。本研究プロジェクトは、トップダウン制御において中心的役割を果たすことが以前から知られている皮質領域、つまり前頭葉前部皮質（PFC）に焦点を当て、後頭皮質などの、解剖学的・機能的に関連のある領域も含めて検討する。しかし、我々の研究結果が他の形のトップダウン選択にも当てはまることを確認するために、我々は、もう1つのよく知られているトップダウン制御例である応答選択と比較し、対照する予定である。PFCおよび解剖学的・機能的に関連のある領域（例えば運動前皮質）における応答選択に関する神経的メカニズムを検討することによって、我々は、PFCによる感覚プロセッシングの制御が、運動プロセッシングの制御でのPFCの役割と平行しているかどうかを明らかにできるはずである。これらの実験のすべてで我々は、2カ所以上の皮質領域に同時に植え込んだ多電極から記録を採るための最新の技術を用いる予定である。

1. 「霊長類の前頭葉前部皮質および視覚皮質において認識の随意転換の基礎を成している神経生理学的メカニズムの分析」および「前頭葉前部皮質および視覚皮質における視覚探索標的選択の潜伏時間の分析」

前回の研究経過報告の中で報告した以前の研究で、我々は、PFCと、認識の随意転換において重要な役割を果たすと考えられている縦条外視覚野である後頭皮質（PPC）とに同時に植え込まれた8個の電極からの記録の結果を報告した。我々の視覚探索作業では、サルに、乱雑な陳列物の中で標的物体を見つけるように要求した。我々は、作業実

施に関係する神経シグナルが両方の領域に分布することを明らかにした。つまり、両領域のニューロンは、探し求める標的の同一性を信号化して、視覚的陳列物の中での目標物体の存在場所を示したのであった。しかし、PPCは、視空間シグナルを強めるようであった。PPCニューロン群は標的の位置を信号化したが、その同一性を信号化しなかった。これに対して、PFCは、これらの特性の統合にかなり関与しているようであった。つまり、多数のPFCニューロンが標的の同一性と位置との両者を信号化した。

我々の認識システムは、トップダウン条件（能動的視覚探索）とボトムアップ（自動的）探索条件との間の違いを明らかにしなかった。そこで我々は、現在、動物に強制的にトップダウンメカニズムとボトムアップメカニズムとの間の切り換えを行わせるように設計した新しい行動認識システムを採用している。我々は間もなく、この新しい認識システムでのサルの訓練を終了し、もうすぐ記録を採り始める。我々はまた、以前に用いた8個の電極に代わって、各皮質領域において25個の電極から記録できる新しい記録技術も開発した。これによって我々は、これらの皮質領域間で神経的性状を、先例のないほど正確に比較できるであろう。

2. 応答選択におけるPFCと運動前皮質との間の関連性に関する比較実験および分析

行動的応答を選択するために抽象的な規則や原則を利用すれば、特殊な環境から一般化できる（例えば、特定のレストランで習得した規則は、その後、あらゆる食事経験にも適用できる）。前頭葉前部皮質（PFC）のニューロンは、このような規則を信号化する。しかし、行動を導くためには、規則を運動性応答に結び付けなければならない。我々は、2つの抽象的な規則（つまり、“同じ”または“違っている”）を利用するように訓練したサルのPFCと運動前皮質（PMC）からの記録を採ることによって、この過程の基礎を成している神経的メカニズムを調べた。そのサル達は、レバーを持ち上げるかあるいは放り出すかのいずれかを行わなければならないが、これは、2枚の連続的に提示された絵が同一か違っているかによって決まり、またどの規則が有効に働いているかによって決まる。この抽象的規則は両方の皮質領域で現れたが、PMCの方が優勢であり、早期にかつ強く信号化された。PMCに比べて、PFCには知覚の偏りがあり、かなり多くのPFCニューロンが、提示された絵を信号化した。これとは対照的に、行動的応答を信号化するニューロンはPMCの方が優勢であり、PFCよりもPMCにおいて選択性は強かつ早期に出現した。

このような違いがみられたことから、PFC対他の皮質領

域においてこの情報がどの程度信号化されるのかという疑問が生じる。この点を明らかにするために我々は、PMC と下側頭皮質 (ITC) (この両領域は PFC と密接にかつ直接的に相互連結している) における活動と、PFC における活動とを比較した。2 頭のサルを訓練して抽象的規則 (“同じ” と “違っている”) を適用し、その間に我々は、ITC ニューロン、PFC および PMC ニューロンの活動を記録した。PFC と PMC において最も優勢であった活動は、その規則の信号化であった。これは、無作為的にサンプル抽出した PFC ニューロンと PMC ニューロンのそれぞれ 20% と 26% に観察され、一方、視覚刺激を信号化したニューロンは相対的に少数であった (PFC ニューロンのうちの 10% と、PMC ニューロンのうちの 2%)。これとは対照的に、ITC においては、そのニューロンのうちの 33% が視覚刺激を信号化し、これに対して規則を信号化したのはわずか 5% であった。規則-選択性の強度の ROC 分析を行ったところ、その強度は ITC においては弱い、PFC と PMC では強く、一方、刺激-選択性については逆のパターンが観察された。これらの結果から、ITC は視覚刺激の物理的性状を信号化するには重要であるが、抽象的な規則情報は前頭葉においてより強く信号化されることが示唆された。

Many views of cognition posit the existence of top-down signals that select and coordinate information. These signals are thought to enhance the representations that underlie our conscious perceptions, thoughts, and plans of actions while inhibiting irrelevant or inappropriate information. Many brain processes can work without top-down control. Well-learned, habitual behaviors can be executed automatically and unexpected events can automatically grab our attention and enter our awareness. Top-down control is necessary when we need to ignore distractions, inhibit reflexive, prepotent responses, and in novel or difficult situations when habitual behaviors cannot be used. Understanding the neural basis of top-down control, then, is key to understanding cognition.

Perhaps the best understood example of top-down control is our ability to voluntarily focus our awareness on certain portions of a visual scene, that is, attention. The major aim of this project is to elucidate the neural mechanisms of top-down control by using visual attention as a model system. It will focus on a brain region long known to play a central role in top-down control, the prefrontal cortex (PFC), and include anatomically and functionally-related areas, such as the posterior parietal cortex. But, in order to ensure that our results are also relevant for other forms of top-down selection, we will compare and contrast with another, well-known instance of top-down control: response selection. By examining neural mechanisms for response selection in the PFC and anatomically and functionally-related areas, such as the premotor cortex, we should be able to determine if PFC control of sensory processing is parallel to its role in control of motor processing. In all of these experiments, we will use state-of-the-art techniques for recording from multiple electrodes implanted in two or more brain areas simultaneously.

1. “Analysis of the neurophysiological mechanisms underlying voluntary shifts of attention in the primate prefrontal and visual cortices” and “Analysis of latency of visual search target selec-

tion in the prefrontal and visual cortices”

In prior work reported in previous progress reports, we reported on results of recording from up to eight electrodes simultaneously implanted in the PFC and the posterior parietal cortex (PPC), an extrastriate visual area that is thought to play an important role in voluntary shifts of attention. Our visual search task required monkeys to find a target object in a cluttered display. We found that neural signals related to task performance were distributed across both areas; neurons in both areas signaled the identity of the sought-after target and localized the object in the visual display. The PPC, however, seemed to emphasize visuospatial signals; the modal group of PPC neurons signaled the location of the target, but not its identity. By contrast, the PFC seemed more involved in integrating these attributes; many PFC neurons signaled both the target identity and location.

Our paradigm has not revealed differences between a top-down condition (active visual search) and a bottom-up (automatic) search condition. So, we are now employing new behavioral paradigms designed to force animals to switch between top-down and bottom-up mechanisms. We have nearly finished training monkeys on the new paradigm and recording will commence soon. We have also developed new recording techniques that will allow us to record from 25 electrodes in each area instead of the 8 electrodes we have previously used. This will allow us unprecedented precision in comparing neural properties between these areas.

2. Comparative experiments and analyses on the relationship between the PFC and premotor cortex (PMC) in response selection

The ability to use abstract rules or principles to select behavioral responses allows us to generalize from specific circumstances (e.g. rules learnt in a specific restaurant can subsequently be applied to any dining experience). Neurons in the prefrontal cortex (PFC) encode such rules. However, to guide behavior, rules must be linked to motor responses. We investigated the neuronal mechanisms underlying this process by recording from the PFC and the premotor cortex (PMC) of monkeys trained to use two abstract rules: ‘same’ or ‘different’. The monkeys had to either hold or release a lever, depending on whether two successively presented pictures were the same or different, and depending on which rule was in effect. The abstract rules were represented in both regions, although they were more prevalent and were encoded earlier and more strongly in the PMC. There was a perceptual bias in the PFC, relative to the PMC, with more PFC neurons encoding the presented pictures. In contrast, neurons encoding the behavioral response were more prevalent in the PMC, and the selectivity was stronger and appeared earlier in the PMC than PFC.

These differences raise questions about the extent to which this information is encoded in the PFC versus other cortical areas. To address this, we compared activity in the PFC to that in the PMC and the inferotemporal cortex (ITC), both of which are heavily and directly interconnected with the PFC. Two monkeys were trained to apply abstract rules (‘same’ and ‘different’) to visual stimuli while we recorded the activity of ITC neurons, PFC and PMC neurons. The most prevalent activity in the PFC and PMC was the encoding of the rule. This was observed in 20% and 26% of randomly sampled PFC and PMC neurons, respectively, while relatively few neurons encoded the visual stimuli (10% of PFC neurons and 2% of PMC neu-

rons). In contrast, in ITC, 33% of the neurons encoded the visual stimuli, compared to only 5% that encoded the rule. An ROC analysis of the strength of rule-selectivity showed that it was weak in the ITC, but stronger in the PFC and PMC, while the opposite pattern was observed for stimulus-selectivity. These results suggest that the ITC is more important for encoding the physical properties of a visual stimulus, but abstract rule information is much more strongly encoded in the frontal lobe.

Research Subjects and Members of Laboratory for Neural Mechanisms for the Top-Down Control of Visual Attention

1. Analysis of the neurophysiological mechanisms underlying voluntary shifts of attention in the primate prefrontal and visual cortices
2. Analysis of latency of visual search target selection in the prefrontal and visual cortices
3. Comparative experiments and analyses on the relationship between the PFC and premotor cortex (PMC) in response selection

Principal Investigator

Dr. Earl K. MILLER

Postdoctoral Associates

Dr. Jonathan WALLIS

Research Scientists

Ms. Cynthia KIDDOO

Technical Staff

Ms. Kristin MACCULLY

Computer Specialist

Mr. Christopher IRVING

Outside Collaborators

Prof. Tomaso POGGIO (M.I.T)

Prof. Carlos LOIS (M.I.T)

Prof. Xiao-Jing WANG (Brandeis Univ.)

Graduate Students

Mr. Timothy BUSCHMAN

Mr. Rahmat MUHAMMAD