

要約

ワーキングメモリ (working memory, WM) と知覚的注意 (perceptual attention) は機能的に関連しており、よく似たメカニズムや共通の脳領域が多く関わっている。そのため、行動的・神経的な測定から、WM と注意の要求の間で競合があることが示されている。しかし、WM がどのように働くのか、また、WM が本当に注意と処理プロセスや表象を共有しているのかどうかについては、未だ広く議論されている。本章では、WM 内容の貯蔵形式を明らかにするために局所レベルの表象特性を、そして WM を制御する注意のプロセスを明らかにするためにシステムレベルおよび脳ネットワークの伝達特性を検討する。本章は WM と知覚的注意で共通する基質を説明した認知科学と神経科学の両理論を統合する。これまでの議論で明らかになっていなかったところに頑健な仕組みを与え、目的に沿った柔軟な注意制御を可能にするマルチレベルネットワーク構造を構築する。

1 Introduction

- 何か他のことをしているとき (覚えているとき) に関連情報を WM に保持する必要がある。
 - これができる (=WM が頑健) ときもあれば、できない (=WM が脆い) ときもある。このように相反する現象が、WM と (外的に方向づけられた, externally oriented) 注意の構造や機能が重なっているかどうかに関する議論を焚きつけている。
 - 本稿では、いつ / なぜ内的な WM 保持が外的に方向づけられた注意と競合するのか、目的指向性制御プロセスと脳全体のネットワークの再構成がどのようにして競合を減らせるのかを検討することで、この議論に取り組む。
- 本稿で言う「注意」は、処理する情報への選択的な集中を意味する。
 - 目的指向性 (goal-oriented) / トップダウン (top-down)
 - 知覚が感覚表象を活性化させる。この表

ワーキングメモリ (working memory) : 一時的に表象を保持する。表象の短期保持システム / プロセス、一時的な表象の保管場所。情報の操作もできる。

注意 (attention) : 対象に向けられたもの、時間を超えて持続するもの、どの情報を処理するかを決めるフィルターとしての役割を果たすもの。場所、オブジェクト、特徴に働く。内的な目的、あるいは環境的な手がかりによって駆動する。容量に限界がある。

感覚表象 (sensory representation) : 外界にある刺激の知覚によって感覚野に生じた、刺激を表現する神経反応パターン。

知覚的注意 (perceptual attention) : 今環境にある外的な刺激に向けた注意。

象は注意によって調整される（知覚的注意）。

- 「WM の保持（working memory maintenance）」という言葉は、〈情報の表象を調整しようと内的に方向づけられた注意〉を説明するために使う。
 - 「WM」は保持の注意プロセスのことを言う。
 - 「WM 内容（WM content）」は保持された（WM に貯蔵されている）表象のことを言う。
- 「注意の制御（attentional control）」という言葉は、競合を統制するプロセスを説明するために使う。注意制御は競合が起こったときに優先順位をつけ、目的に関連した表象に注意を適用する調整プロセス。
 - 競合：同時にいくつかの情報（表象）の操作をしなければならない（＝局所レベル）、同時に複数の WM 表象を保持しなければならない（＝システムレベル）など、**知覚的注意や WM の保持に負荷がかかる状況**。
 - 知覚的注意や WM 保持それ自体も、今やっている行動を処理するプロセスを調整するものではある。
- 以下では、WM の貯蔵形式を明らかにするために WM 内容の局所レベルの特性（2 章）を、そして WM の基礎をなす注意のプロセスを明らかにするために WM の保持のシステムレベルの特性（3 章）を検討する。

2 Competition Reveals Mechanisms of WM Storage and Processing

- **WM と知覚的注意が機能的に関連している**ことがわかっている。
 - WM と知覚的注意には、よく似たメカニズムや脳領域が関連している (Awh & Jonides, 2001; Chun, 2011; Chun & Johnson, 2011; Gazzaley & Nobre, 2012; Theeuwes, Kramer, & Irwin, 2011)。
- しかし、WM と知覚的注意が本当に同じプロセスによって働いているのかについては、現在も議論が続いている (Bae & Luck, 2018; Harrison & Bays, 2018; Hollingworth & Maxcey-Richard, 2012; Leavitt, Mendoza-Halliday, & Martinez-Trujillo, 2017; Mendoza-Halliday & Martinez-Trujillo, 2017; Myers, Stokes, & Nobre, 2017; Nee & Jonides, 2009; van Kerkoerle, Self, & Roelfsema, 2017; Woodman & Luck, 2010; Xu, 2017)。
 - 例えば、表象がどのようにして貯蔵されているのかについて、意見が割れている。1つの場所で保持されると考える人たちもいれば (Leavitt et al., 2017; Xu, 2017)、保持される内容の種類によって異なるストレージ（「バッファー」）で保持されると考える人たちもいる (e.g., Baddeley & Hitch, 2018; Yue, Martin, Hamilton, & Rose, 2019)。
- この章では、**WM 内容と知覚的な内容の相互作用がどのように行動・神経反応に影響するのか**を調べることで、以上の議論を考えてみる。

2.1 WM Maintenance and Perceptual Attention Share Representations

2.1.1 Perceptual Input Influences WM Maintenance

- 知覚が WM の保持に影響する話。
- 脳内で近くに表象されたアイテムは神経表象の競合を引き起こしやすい。それゆえ、行動も抑制される (Franconeri, Alvarez, & Cavanagh, 2013)。
 - アイテムの数が多いときや、アイテム間の類似性が高いときに、行動指標でも神経反応でもパフォーマンスが下がる (Desimone & Duncan, 1995; Pelli & Tillman, 2008; Reddy, Kanwisher, & VanRullen, 2009)。
- WM 保持の間に呈示された妨害刺激が WM 内容と同じカテゴリーのものだと、WM パフォーマンスは低下する。

- 例えば、記憶刺激として顔画像を覚え、テスト刺激が記憶刺激と一致するかどうかを判断する課題では、妨害刺激が他の顔画像だと、顔以外の画像 (風景・靴) が呈示されたときと比べてパフォーマンスが低下する (Jha & Kiyonaga, 2010; Sreenivasan & Jha, 2007; Yoon, Curtis, & D'Esposito, 2006)。

- すなわち、WM 内容の表象と知覚入力表象の間で競合が生じている

(Magnussen & Greenlee, 1992; Magnussen, Greenlee, Asplund, & Dyrnes, 1991; Nemes, Parry, Whitaker, & McKeefry, 2012; Pasternak & Greenlee, 2005; Rademaker, Bloem, De Weerd, & Sack, 2015; Teng & Kravitz, 2019)。

- WM を保持しているとき、刺激を知覚しているときと同じ脳部位が活動する (Druzgal & D'Esposito, 2001; Ranganath, DeGutis, & D'Esposito, 2004)。

- 課題関連 (WM 内容との類似性が高いもの) の知覚入力は WM 保持に関わる神経信号を強める一方で、課題非関連 (WM 内容との類似性が低いもの) の知覚入力は WM 保持に関わる神経信号を弱める (干渉する)。

- WM 内容の特徴についての情報は、WM 内容の種類に反応する感覚野から引き出される (Figure 1a)。

- Figure 1a 左: 「線分の傾き」という異なる刺激特徴と一致する視覚野の活動パターンがどれだけ異なるかを示

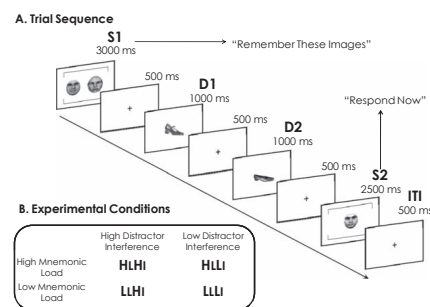


Figure 1. A: Time course of one trial of delayed recognition working memory task. Face and shoe working memory trials were intermixed. After a series of practice trials, participants began the experiment, which consisted of two experimental blocks of 30 trials each, totaling 60 trials. B: Examples of each of the distinct manipulations of mnemonic load and distractor interference, and the labeling system used to describe these specific conditions.

▲ Jha & Kiyonaga (2010)の実験手続き

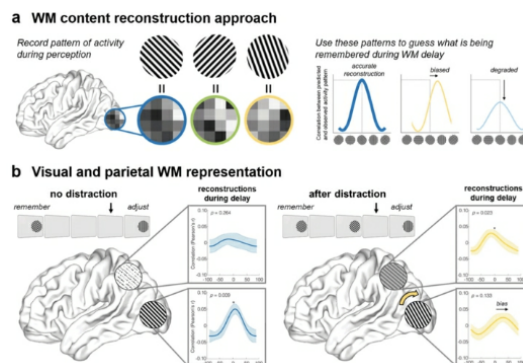


Figure 1. Perceptual input competes with WM content.

している。

◇ 活動のパターン（モザイク）は機械学習の手法を用いて求められる。傾きが変わるとモザイクのパターンも変わる。

➤ Figure 1a 右：WM 保持中、刺激がどう覚えられているかを推測する例。左は正確に再構成されている例、中央はバイアスが生じた例、右は全体的に記憶表象の質が低下した例。

➤ Figure 1b 左：妨害刺激がないときの結果。

➤ Figure 1b 右：妨害刺激があるときの結果。記憶関連の活動パターンにおける特徴情報は妨害刺激の方向に引っ張られた（下の方の黄色い曲線の山が右へずれた）。

◇ 行動指標でも、WM 成績（傾きの角度の報告）にバイアスが見られた。

➤ 視覚野における神経活動のパターンによって、WM 内容を推測できることがわかった。

- 日常生活の中で、新たな知覚情報が入ってきても WM が保持されているのは、知覚とは共有しない貯蔵場所（脳部位）もあるからだと考えられる（Lorenz et al., 2018）。WM 表象としては粗いが、妨害刺激に強くなる。

2.1.2 WM Maintenance Influences Perceptual Attention

- 知覚と WM が表象を共有しているため、知覚が WM の保持に影響するなら、WM の保持が知覚プロセスに影響することも起こるはずでは。

➤ 起こる。WM の保持は、WM 内容と一致した環境内の特徴に対する知覚的な感度や注意捕捉を高める（Dowd, Kiyonaga, Beck, & Egner, 2015; Dowd, Kiyonaga, Egner, & Mitroff, 2015; Kiyonaga, Egner, & Soto, 2012; Soto et al., 2008）。

➤ Figure 2：記憶刺激が黄色の四角のとき、WM の保持時間中に行う視覚探索のターゲットが黄色い四角の中にあると速く見つけられるし、妨害刺激が黄色い四角の中にあるとターゲットの検出は遅くなる。すなわち、WM 内容と一致する刺激によって知覚的注意が捕捉される。WM の保持に関連したフィードバックが WM 内容と関連した神経発火を増加させる。

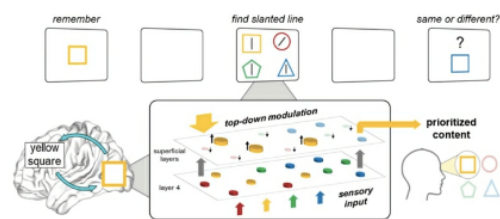


Figure 2. WM maintenance influences perceptual attention.

- WM を保持することが目的の場合、妨害となる（WM 内容と非関連の）知覚入力があると WM 内容にバイアスがかかってしまうため、WM の内容と関連した知覚情報に注意が向くことは、ある意味適応的。

➤ ただ、適応的ではない（知覚の方が主目的の）場合であっても、WM の保持と知覚

的注意が表象を共有しているときや、同じ注意プロセスによって処理されているときに限り、WM 内容は知覚や注意にバイアスをかける可能性がある。

☆ 注意プロセスについては、次のセクションで詳しく説明する。

2.1.3 The Attentional State of WM Content Modulates Its Influence on Perception

- 行動指標において、WM と知覚の干渉が見られないときがあるのは、WM と知覚が表象を共有していないからではなく、注意制御のメカニズムが関与しているからでは？
 - WM 内容の表象は注意によって制御されている？

Biased Competition Suppresses Nearby Representations

- 一般に、知覚的注意が特定の刺激に向けられるとき、その場所や特徴に対する処理は促進されるが、隣接した刺激に対する処理は低減することがわかっている (Cutzu & Tsotsos, 2003; Hopf et al., 2006)。この仕組みは、高次領域からのフィードバック信号を介して V1 で実行されていると考えられている (Nassi, Lomber, & Born, 2013)。つまり、局所的なニューロン相互作用の固有の性質ではなく、トップダウン的なものであると考えられている。
 - この注意の原理によって、WM 内容と知覚入力、WM 内容同士が似ていると互いに干渉し合う現象 (Kiyonaga & Egeth, 2016) や、刺激間の距離が離れていると WM 成績が良い現象 (Emrich & Ferber, 2012; Umemoto, Drew, Ester, & Awh, 2010; also see Oberauer & Lin, 2017; Pertzov, Manohar, & Husain, 2017) は起こっていると考えられる。
 - 知覚刺激が WM 内容と全く同じだと注意が向く (視覚探索などの処理が促進される) が、似ているけど同じではない場合は注意が向かない。これも注意の原理によって生じていると考えられる。
- WM 内容に注意を向けることで WM 表象に有利になる処理を行い、WM 内容の競合を減らしている。

Top-Down Attention Modulates the Gain of WM Representations

- Figure 3: 視覚野における神経活動のパターンによって WM 内容を推測することができる (Figure 1a) が、WM 内容への注意が逸れると、これらのパターンの持つ情報が乏しくなる (LaRocque, Lewis-Peacock, & Postle, 2014; Lewis-Peacock, Drysdale, & Postle, 2014)。
 - 縦軸は、各刺激カテゴリーが保持されていることを示す脳活動のパターンを基にした情報量。例えば、手がかりが呈示され、記憶刺激のうち顔の方に

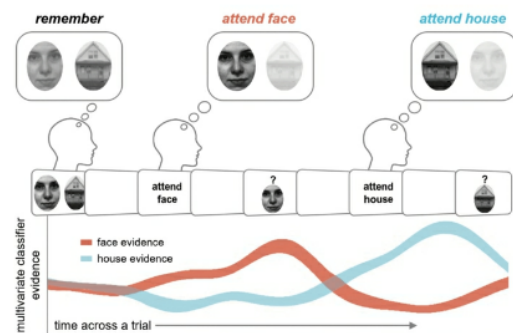


Figure 3. Top-down attention modulates the gain of WM representations.

注意が向くと、家の情報量が減る。

- WM 表象が獲得されるかは、WM 内容との課題関連性が影響する。知覚刺激の表象と同じように、**選択的注意によって調整される** (cf. Griffin & Nobre, 2003; Lepsien & Nobre, 2006, 2007; Nelissen, Stokes, Nobre, & Rushworth, 2013)。
- WM 表象には複数の「活性状態」があるという考え方もある (Rose et al., 2016; Sprague, Ester, & Serences, 2016; Stokes, 2015; Wolff, Jochim, Akyürek, & Stokes, 2017; Yu, Teng, & Postle, 2020)。WM 表象と関連のある神経活動パターンは、知覚と同様に、注意によって調整されている。すなわち、**注意は表象の獲得を調整している**。
 - 注意が向けられた WM 内容は難なく認知的行為に利用可能 (優先度の高い WM 活性状態)。他の優先度の低い WM 活性状態とは神経的にも行動的にも区別できる (Nee & Jonides, 2008)。
 - 手がかりで示された WM 項目 (item) は、一致する特徴を持つ項目の方へ知覚的注意を偏らせる。注意を向けられなかった WM 項目ではこのような傾向は見られない (Mallett & Lewis-Peacock, 2018; van Moorselaar, Theeuwes, & Olivers, 2014)。

WM Maintenance Processes Compete with Perceptual Attentional Processes

- WM の保持と知覚的注意が同じトップダウン調整プロセスを採用しているのであれば、**WM の保持は知覚的注意と競合するはず** (システムレベルでの競合)。
 - 知覚刺激間・WM 表象間の目的指向性を持つ注意は、よく似た前頭頭頂ネットワークに関与しており (Gazzaley & Nobre, 2012)、処理が共有されている可能性がある。また、WM 保持中に知覚的な処理を要求すると、刺激間の類似性が低くても WM パフォーマンスが下がる (Barrouillet, Portrat, & Camos, 2011; Kiyonaga & Egner, 2014a, 2014b; Watanabe & Funahashi, 2015)。
 - WM の保持から注意が逸れると、保持するのが大変。
 - ただし、事象関連電位では、空間的注意と WM 容量を区別することができる (Feldman-Wustefeld, Vogel, & Awh, 2018; Hakim et al., 2019) ため、WM と注意は同じようなものというわけではないが、関連する情報を優先させるために互いに協調し合う関係性である可能性が高い。
- WM の保持が、トップダウンからの信号によって知覚的注意と競合するのであれば、WM 内容の神経表象は同時に起こる知覚的注意によって変化するはず。
 - 例えば、WM 内の個々の項目に注意が向くと、WM の神経反応のパターンや行動指標に影響が出る (e.g., Lorenc et al., 2020; Mallerr & Lewis-Peacock, 2018)。同様に、注意が WM の保持に向いているか、知覚課題に向いているかによって、WM 内容 (神経反応のパターン, Figure 1a) は変わる (e.g., Derrfuss, Ekman, Hanke, Tittgemeyer, & Fiebach, 2017)。
 - ◇ **WM 保持中の知覚課題が注意を必要とするものであるほど、WM 情報の正確**

性が下がる (Kiyonaga, Dowd, et al., 2017)。これは行動指標だけでなく、WM の活性を示す事象関連電位でも見られる。

- 課題文脈に関する統計的な特性によって、WM 内容に注意を向ける優先順位が決まる。
 - 例えば、WM 表象が視覚的注意課題に関連している・有用そうなとき (使えそうだと予測できるとき)、WM 表象は促進される (Figure 2)。WM 表象に注意を向けることが益となる。戦略的。
 - ◇ WM 内容が知覚課題と非関連だと、WM のパフォーマンスは低下する (ゲストレイトが増える)。
 - WM 内容の獲得は今行なっている行動に使えるかどうかで、促進されたり抑制されたりする。

2.2 Previously Perceived or Remembered Information Influences WM and Perception

- 過去に知覚した・記憶した情報も現在の知覚や記憶にバイアスをかけることができる (Kiyonaga, Scimeca, Bliss, & Whitney, 2017)。
 - 視覚性 WM は、眼球運動や瞬きなどによる網膜像の変化を埋める表象を保持するので、今知覚した (記憶した) 情報が過去に知覚した・記憶した情報の方にバイアスがかかると考えられる。
 - ただ、この機能は過去の情報が今の目的と非関連の場合、適応的でない。この順向干渉は文脈要因と注意制御によって調整されうる。
- ここでも刺激の類似性が影響する。違いがある程度超えるとバイアスは消える (Bliss et al., 2017; Fischer & Whitney, 2014; Kiyonaga et al., 2017)。
 - これに関する神経メカニズムはまだよくわかっていないが、計算モデルでは、WM の活性が持続することで、その後の刺激の活性に影響するシナプスの重みづけに変化をもたらす可能性が示唆されている (Bliss & D'Esposito, 2017)。
 - WM 内容と知覚内容の相互作用は、それぞれ共通して同じ皮質に依存していることから生じている可能性も指摘されている (John-Saaltink, Kok, Lau, & Lange, 2016; Oztekin & Badre, 2011; Papadimitriou, White, & Snyder, 2016)。
- 過去に呈示された関連のある刺激の活性が長引くと、環境内の関連情報に対する感度が強まることになる。
 - 知覚や WM への符号化が優先される (いいこと)。
- 過去の表象の活性が長引くことと現在の目標の間で干渉が起こると、その影響を小さくするための注意制御プロセスの発動が誘発される。
 - 過去に記憶されたが今は関係のない単語によって干渉が生じることで、フィードバック信号の元となる腹側外側 PFC (prefrontal cortex, 前頭前皮質) が活性する (D'Esposito et al., 1999)。

- トップダウンによる調整で競合する表象を分離している可能性がある。
- 以上から、過去の表象からの影響も知覚的注意と WM の間の競合を示していると言える。注意制御のプロセスによってその競合を減らしている。

2.3 Interim Summary

- 知覚的注意を左右する原理は WM の保持も左右する。WM と知覚は相互作用する。
 - WM の保持を行う脳部位は知覚処理を行う脳部位と同じ。WM 内容は知覚表象の中で貯蔵されていることが示唆される。
- 注意による WM 内容の調整には感覚処理を行うところよりも高次の脳部位からのトップダウン的なフィードバックが関与している。
 - このフィードバックは注意の要求によって干渉される。その場合、WM 表象を干渉から守るために、追加の貯蔵スペースを確保したりする。とても柔軟に対応されている。

3 Network Interactions Support Attentional Control of WM

- ここまで、WM の保持には感覚表象を使っていることを示してきたが、WM の保持に関する脳活動は感覚野以外でも幅広く見られる (Sreenivasan & D'Esposito, 2019)。WM 保持中に脳部位間で分散して観察される活動は感覚表象とどのように関連・統合しているのか？
- 多くの研究から、前頭頭頂皮質 (fronto-parietal cortex) と他の多くの部位間の相互作用が WM の保持を引き起こすことが明らかとなっている (Curtis & D'Esposito, 2003; D'Esposito, 2007; D'Esposito & Grossman, 1996; Sreenivasan, Curtis et al., 2014)。さらに、脳全体のネットワークレベルでの相互作用が認知に重要な役割を果たすことがわかってきている (Behrmann & Plaut, 2013; Pessoa, 2012; Power & Petersen, 2013)。

3.1 Fronto-Parietal Regions Play an Attentional Role in WM Maintenance

- 前頭頭頂野は感覚皮質表象を維持するための調整係だと考えられる。WM を保持している間、WM とは非関連の妨害刺激の入力を抑制したり、WM と競合する注意要求を管理したりする。
 - 前頭皮質を損傷すると、短期記憶に障害が現れることがサルによる実験からわかっている (Jacobsen, 1935)、多くの研究で再現されているが、この現象は暗いところでは見られなかった (Malmö, 1942)。
 - ◇ 前頭皮質を損傷したことで、課題非関連の感覚情報を抑制することができなくなっていたと考えられる。記憶の問題というより、注意の問題。
 - ヒトの研究でも、外側 PFC (前頭前皮質) は単に WM の保持そのものではなく、

注意要求が高まったときの WM 保持 (WM 内容の調整) に関与していることがわかっている (D'Esposito et al., 1998; D'Esposito, Postle, Ballard, & Lease, 1999; Postle, Berger, & D'Esposito, 1999)。また、頭頂皮質も、WM 表象に注意を向けたり、関係のない妨害刺激を抑制したりといった WM における注意プロセスに関与していることがわかっている (Magen, Emmanouil, McMains, Kastner, & Treisman, 2009; McNab & Klingberg, 2008; Sauseng et al., 2009)。

- 前頭頭頂野や外側 PFC は WM とは関係のない多くの機能にも関与している (D'Esposito, Ballard, Aguirre, & Zarahn, 1998)。
 - 例えば、長期記憶からの詳細な情報の検索に関わっている (Ranganath, Johnson, & D'Esposito, 2000)。
 - ◇ 注意が必要だから前頭頭頂野や外側 PFC が反応しているのでは。
 - 特に競合する選択肢の中から情報を選択するときの意味的な知識の検索に関わっている (Thompson-Schill, D'Esposito, Aguirre, & Farah, 1997; Thompson-Schill, D'Esposito, & Kan, 1999)。
 - ◇ 関連する記憶表象 (後頭葉にあるやつ) を偏らせたり、制御したりする。前頭頭頂野や外側 PFC は、そうするように **トップダウンの信号を伝達**する。
- ただし、前頭頭頂野は単なる注意制御機能という訳ではない。
 - 感覚表象として保持されている WM は干渉に弱い (Kiyonaga, Dowd et al., 2017; Lorenc et al., 2018)。感覚野以外の皮質とのネットワークを提供することで貯蔵庫の役割を果たしている。

3.2 WM Maintenance Arises from Interactions between a Network of Brain Regions

- **機能的接続性** (functional connectivity) : 脳領域間の fMRI BOLD 信号の相関変動を測定し、どの領域が連絡を取りあっているのか、あるいは活動を調整しているのかを知るための指標。

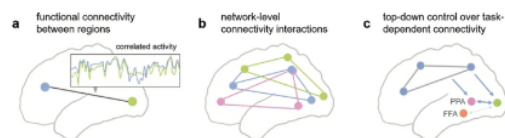


Figure 4. A schematic of large-scale distributed activity for WM maintenance and control.

- Figure 4a : 2 つの機能的に接続した領域が、相関のある活動時系列 (青と緑の波がよく似ている) を示す。前頭領域

は WM 保持中の刺激表象領域と機能的によく相関する。これはトップダウンからの調整 (信号) を反映している可能性がある。

- ◇ 例えば、言語情報を WM に保持しようとする、言語に関連した領域が活性する。前頭領域とのコミュニケーションによって言語表象の活性が維持される。

3.2.1 WM Network Interactions Are Distributed and Flexible

- WM 保持中の機能的な脳領域間相互作用は、1 対 1 とは限らない。どのような課題か（どのように注意制御を実行するか）によっても変わる。
 - Figure 4b: WM 保持のためのネットワークは、他の機能のためのネットワークと相互作用する必要もあるかもしれない。特定の領域やネットワーク内の競合を抑えるために、**接続関係をシフトさせることでネットワークの形を変えている**可能性がある。
 - ◇ 機能的に接続した領域のセットがネットワークを形成し、そのネットワークが注意制御や WM 保持のために、お互いに連絡し合う（例えばピンクの接続）。そして、諸ネットワークが部分的に一致するノード（図中の丸）を通して互いに相互作用する（例えばここではピンクと青の丸に重なるところがある）。あるいは、別のネットワークの異なるノードがネットワーク間の活動を調整するために互いに相互作用する（例えば、前頭領域で青と緑のノードが繋がる）。
- 前頭・頭頂の信号は、感覚知覚や脳の表象サブネットワーク内での情報の流れ（information flow）も調整している可能性がある。
 - Figure 4c: **前頭・頭頂領域が感覚表象サブネットワークの中で情報の流れを調整している**（cf. Hwang et al., 2018）。例えば、場所に関する画像（風景など）が課題関連となっている場合、PPA（parahippocampal place area, 海馬傍回場所領域）のようなカテゴリー特異的な領域（ピンクの丸）と初期視覚野（緑の丸）の間の接続が前頭・頭頂領域ネットワーク活動と関連している。
 - このことから、前頭・頭頂領域が、感覚処理と刺激表象領域の間の局地的なコミュニケーション（刺激の処理プロセス早期のネットワーク）を調整するトップダウン信号を伝達していると考えられる。

3.2.2 Oscillations May Carry Information throughout Networks

- 以上のような情報移送のメカニズムは明らかになっていないが、**リズムを持つ脳活動が基礎的なメカニズムとなる**かもしれない（Buzsáki & Draguhn, 2004; Fries, 2015）。
 - 例えば、ヒト以外の霊長類を対象とした、特徴ベースの視覚探索課題をしている間の神経生理学的な測定結果では、前頭皮質から頭頂皮質へ方向づけられた β 周波数振動（ β 波様振動）の一致が見られた（Buschman & Miller, 2007）。この振動がトップダウン的注意を実現させていると考えられる。
 - ◇ ヒトでは、頭頂皮質から前頭皮質へ方向づけられたガンマ周波数振動が見られる。また、経頭蓋磁気刺激法（TMS）を応用して β 周波数振動の邪魔をしてみると、トップダウンの制御が必要な課題（例えば、競合する選択肢の中から選択を行うような視覚課題）の正確性に影響した。
 - すなわち、低周波数振動がトップダウン信号を伝えている可能性がある。

◇ 局地的な高周波数の活動はボトムアップの刺激処理。低周波数振動がそれを調整したり、偏らせたりしている。

- **協調的な振動**が脳のネットワーク中の情報の流れを司るメカニズムである可能性がある (de Vries, Slagter, & Olivers, 2020)。そして、それによってトップダウンの注意制御信号が局所的な感覚表象の動きを調整しているのかもしれない。

3.3 Hierarchically Organized Networks May Promote Robust and Efficient Attentional Control

- 何か課題に取りかかるとき、課題（抽象的な課題目標、大目的）を達成するためのサブ課題（文脈に依存したルールを持つ、具体的にやること）を設定する。
 - これを階層性と呼んでいる。
 - 大目的が階層のトップ。
- サブ課題を実行している間、全体の課題目標を WM に保持しておかなければならない。
 - お茶を飲もうと冷蔵庫へ行ったとき、「お茶を飲む」という目標を忘れてしまうと、冷蔵庫に何をしに来たのかがわからなくなる。
- 前頭領域が課題制御のための階層的に組織されたネットワークを形成している。**全体に関わる課題制御目標は、前頭皮質で異なる抽象化レベルで表象される。**
 - Figure 5a：前頭皮質は、ピンクの点のあたり（前頭皮質の前の方）で抽象的なレベルの課題目標を表象する (Choi, Drayna, & Badre, 2018)。少し後ろの方（青や緑）でも表象されているが、前頭皮質の前の方がより抽象度が高い。ピンクから緑にかけての処理の流れがあることで、文脈にふさわしい行動目標に転換することができる。
- 他の脳ネットワークにまたがって目標、課題、刺激表象の構成が重ね合わせられることで、**効率的な行動選択**に繋がる。
 - Figure 5b：刺激特性（緑）も、刺激表象ネットワークの中で異なる抽象化レベル（視覚情報、カテゴリー、刺激の特徴など）で表象される。課題制御のために階層的に構成された前頭皮質ネットワーク (Figure 5a) は、各レベルの制御を実行するために、いくつかの階層的に構成されたサブネットワークと相互作用する。
- 以上のような構成があることで、より抽象度の高い目標（前頭のネットワーク）を課題関連のサブネットワークと協調させることができる（全ての領域とネットワークが他と相互作用するというよりも）。
 - Figure 5c：考えるネットワークの情報伝達構成の例を2つ示す。**mid-lateral PFC（前頭の青）は前頭ネットワークの抽象的な情報（前方からの情報, ピンク）と具体的な情報（後方からの情報, 緑）を統合する。**そして、統合された信号を課

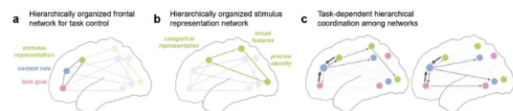


Figure 5. Hierarchically organized networks.

題関連のネットワークに伝達する。今課題を実行する上で必要なことに応じて異なるサブネットワークとノードが関与する。

- ◇ サブネットワークは独立。パラレルに働いている。
- ◇ 目標と文脈情報を即座に一致させ、実行司令を出すことで、行動が上手くいく。この点で、階層のトップにあると考えることもできる。

- 階層性を持つことのメリット

- 文脈に合ったレベルの刺激表象だけを効率的に選択できる。
- 課題関連の処理を独立したネットワークで同時に実行することができる。
- 多種多様な抽象化レベルの表象があることで、様々なレベルでの干渉から表象を守るための余裕が生まれる (e.g., Gazzaley et al., 2004; Hwang et al., 2018; Kiyonaga, Dowd et al., 2017; Lorenc et al., 2015)。
- ◇ どの表象 (カテゴリーカルなものか、など) を活性させるか、競合する入力を抑制するかは、時と場合による。階層性があることで、その時々に応じた処理を行うことができる。

3.4 Network Segregation and Integration Provide a Framework for Flexible WM Maintenance

3.4.1 Network Modularity Relates to Performance

- 「モジュール (基本単位)」 的ネットワーク

構成 (別個のモジュールやサブネットワークが主に別個の機能を実行している, Bertolero, Yeo, & D'Esposito, 2015) という考え方も、上で述べたこととよく似たメリットがある。

- ネットワーク構造が別個であることは、それぞれの場所で実行される個別の認知処理にとって、より適応的 (効率的)。
- 行動するために、WM と関連した情報を多種多様なレベルで統合する必要があるときには、構造の柔軟な再構成をしないとイケない。そのときそのときの最善を尽くしている。
 - Figure 6a: 機能的な接続性は、どのノードが互いに強く結びついてるかによって、別個のサブネットワークやモジュールを明確にする。高いモジュールシステムはサブネットワークの中で強い繋がりを示す (楕円の色が濃い) が、サブネットワーク間での繋がりは弱い (楕円がそれぞれ離れている)。
 - ◇ 課題を実行するには別個の認知機能を必要とするようなときに適切な行動を起こすには、しっかりとネットワークが分離している必要がある (Cohen & D'Esposito, 2016; Sadaghiani, Poline, Kleinshmidt, & D'Esposito, 2015)。

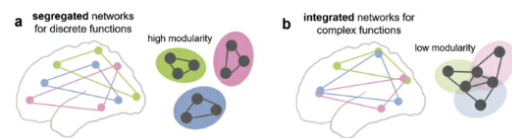


Figure 6. Network segregation and integration.

- Figure 6b: 低いモジュールシステムはサブネットワーク内の繋がりは弱く限定的で（楕円の色が薄い）、統合された（ノードが共有されたりする）サブネットワーク間の繋がりが強い（楕円がそれぞれくっついている）。
 - ◇ WM 内容の選択的なアップデートが必要な WM 課題、関係する表象の保持、非関連な表象の選択的な抑制などを行っている間、統合やサブネットワーク間の情報伝達が増えるとパフォーマンスが良くなる (Cohen & D'Esposito, 2016; Cohen, Gallen, Jacobs, Lee, & Esposito, 2014; Gallen, Turner, Adnan, & D'Esposito, 2016)。

3.4.2 Diversely Connected Nodes May Coordinate the Large-Scale Connectivity Structure

- ノードは繋がり方のパターンによって異なる役割を持っている。
 - Figure 7a: 与えられたネットワーク内での情報伝達を強くするハブの役割（白丸）や、ネットワーク間で情報を移動させるための連結ハブの役割（黒丸）を持つ。
 - ◇ ただし、ノードの役割はどのようにノードを測定するか（どれくらい細かく分析するか）に依存しているので、こうした特徴が絶対的な真実（固定のもの）というわけではない。
 - Figure 7b: 特定のノードの役割とネットワーク間の相互作用の程度は、課題で何が求められるかによって変わる。例えば、ピンクの楕円のことを実行するためにモジュールは分離したままだが、複雑で統合的な役割を果たす他の楕円（緑、青）のためにモジュールとの接続性は増える。
 - ◇ 注意要求や知覚入力が競合するときは柔軟に対応する。
- 時と場合によって接続構造の形を変える（競合するネットワークを分離する）ことで、競合を減らしている。ネットワークレベルでの分離や統合に関与することで、WM パフォーマンスに影響している。
 - すなわち、WM の保持は、脳内の領域一般的な注意制御サブネットワークと知覚処理サブネットワーク間の統合によって説明できるかもしれない。

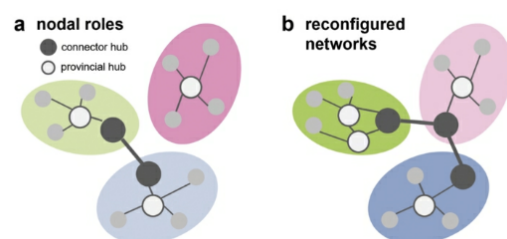


Figure 7. Nodal roles and network reconfiguration.

3 Conclusions

- WM は知覚的注意と表象の基礎や注意制御機能を共有している。
- 脳のあらゆる場所に処理を分散させることで、WM 保持中の注意制御を調整している。

- トップダウン信号は多様なネットワーク接続構造を通して WM と知覚の相互作用を引き起こしている。
 - ネットワークは階層構造になっていると考えられる。
 - 多種多様に構成された階層サブネットワークの間でのネットワークの分離や統合の原理によって、WM 保持と知覚的注意が柔軟に制御されている。
- 本稿で提案した新しい考え：
 - (1) WM の競合は階層的に組織化されたネットワークによって調整されているかもしれない。
 - (2) 領域の階層的な役割（と、そこに表象されている情報の種類）はそのネットワーク接続の特徴に関連しているかもしれない。そしてこれは課題文脈の影響を受けると考えられる。
 - ※ ノード接続の特徴がどのように組織されているのか、その領域の表象の抽象化に関連しているのかどうかは明らかになっていない。
 - ※ 最も抽象化された、課題目標を表す表象（前頭の前の方のもの）ではなく、多様に接続されたハブとなるノードが制御階層のトップに立つと言えるかもしれないと上で述べたが、どうやって情報処理に影響するかはわかっていない。
 - (3) ノードの役割が文脈によって変化することは、ネットワークレベルの再構成を表していると思われる。
 - ※ このようなノードが、ネットワークの分離と統合の間の脳全体のバランスを調整していると考えられるが、ネットワークの再構成と干渉と制御に関する行動指標の間関係はまだ調べられていない。
- 知覚内容と WM の表象は同じ皮質で保持されているが、異なる層にあるため、同時に処理することができる可能性も考えられている（Rademaker et al., 2019; van Kerkoerle et al., 2017）。これを検討するには、測定機器技術の向上を待つ必要がある。