

顔の認識, および運動制御に関わる脳内機構

野村理朗

広島大学大学院総合科学研究科

〒739-8521 東広島市鏡山一丁目7番1号

E-mail: nomura@hiroshim-u.ac.jp

あらまし 近年, 認知神経科学と呼ばれる領域の発展が目覚ましい。こうした動向を受け, はじめに顔の認識にかかわる神経科学的なモデルを紹介し, 顔表情の認識にかかわる紡錘状回および扁桃体の機能について押さえるべき基礎知見を概観する。後半部分では, 認知神経科学の新たな方法論として注目されているジェノミック・イメージング, あるいはイメージング・ジェノミクスと呼ばれる新しい研究アプローチを紹介し, これが顔や感情の認識・制御に関わる研究テーマに寄与しるところを論ずる。

キーワード 顔の認知, 感情, 扁桃体, セロトニン, 遺伝子多型

Neural substrate for recognition of face and behavioral inhibition

Michio NOMURA

Graduate School of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University
1-7-1, Kagamiyama, Higashi-Hiroshima,
739-8521, JAPAN

E-mail: nomura@hiroshim-u.ac.jp

Abstract Brain functional imaging studies in humans have presented that face processing related to face recognition and memory in several areas is modulated by the affective significance of faces, although past models in cognitive psychology have often considered that facial expression and facial identity are processed along two separate pathways. This article shows neural networks for the processing emotions that affect facial recognition involves amygdala and frontal regions. These findings are also discussed in relation to the function of serotonin, which is one of the important neurotransmitters affecting emotional processing, and autism that shows the social deficit. It was also propose that psychological and brain function imaging studies with concurrent biochemical and pharmacological measurement appear to be quite useful in clarifying the relationships between emotion, brain and gene functions.

Key words face recognition, emotion, amygdala, serotonin, gene polymorphism

1. はじめに

中枢神経系の構造と機能とを解明することをめざす認知神経科学 (cognitive neuroscience) は、心理学、計算論的神経科学、分子生物学などに近接する学際的領域である。この認知神経科学の目覚ましい発展の背景には、ヒトの高次精神機能 (言語、感情、記憶、思考等) を実現する脳活動を可視化する脳機能イメージング (brain function imaging) の一般化が挙げられよう。ことに機能的核磁気共鳴装置 (fMRI: functional magnetic resonance imaging) や陽電子断層撮像法 (PET: positron emission tomography) は、認知心理学において精緻化されてきた情報処理パラダイムの方法論の援用により、こころの生理学的基盤の解明のための、あるいはモデルや理論に基盤を与える手立てとして新たな地平を切り開きつつある。

本稿では、はじめに顔の認知にかかわる神経科学的なモデルを紹介する。続いて顔表情の認識にかかわる紡錘状回 (fusiform gyrus) と扁桃体 (amygdala) と呼ばれる脳領域の機能について押さえるべき基礎知見を概観する。後半部分では、認知神経科学の新たな方法論として注目されているジェノミック・イメージング (genomic imaging) と呼ばれる新しい研究アプローチを紹介し、これが顔や感情の認識に関わる研究に寄与するところを示す。

2. 顔認知の神経科学モデル

顔は、多様な情報が提示される社会的なディスプレイである。他者の性別、年齢、体調、あるいは心的状態を知るうえで必要となる手がかりに溢れている。こうした顔の認識に関わる Bruce & Young (1986) により提唱されたモデルは、顔の形態と、表情という主には二つの対象の情報処理のほぼ独立した進行を仮定しており、以降示される神経心理学的な傍証ととも

に広く知られている。

この Bruce & Young (1986) のモデルに対応して提示された神経科学的モデルが Haxby ら (2000) によるものである。彼らによると外界から入力された顔情報は、始めにコアシステム (core system) に存在する 2 つの経路に分岐して処理される。その一つは、人物を同定する上で必要となる顔の輪郭や目鼻立ちなどの「静的な情報」を処理する経路であり、もう一方は表情、視線、口の動きなどの顔の「動的な情報」を処理する経路である。

その前者の経路では、はじめに下後頭回 (inferior occipital gyri) などの初期視覚野において顔の輪郭やエッジ等が符号化され、その個々の情報が統合されつつ両側の紡錘状回 (lateral fusiform gyrus) へと入力される。その一方で、後者の「動的な情報」は、上側頭溝 (superior temporal sulcus) や扁桃体 (Amygdala) において処理される。

こうしたコアシステムの機能は、Bruce & Young モデルにおける構造的符号化過程の処理に相当し、すなわち上述した領域において顔や表情の形態、および生態学的な意味が符号化され、ここで生成された表象は、拡張システム (extended system) と呼ばれる以降の高次処理にかかわる脳領域へと出力されるのである。

3. 顔の形態の処理と紡錘状回

前節で述べた「静的な情報」は、側頭葉後方下面に位置する紡錘状回において処理される。このことは、脳機能イメージングによる知見はもちろん、顔の認識に選択的に生じる障害である相貌失認 (prosopagnosia) の事例 (Barton et al., 2002)、あるいは顔の認識に特異的に反応を示す事象関連電位 (ERP: event related potential) として知られる「顔電位」(N170: 刺激提示後 170ms で生じる陰性電位) の知見 (Bentin et al., 1996) などの

様々な指標・方法論において確認されている。

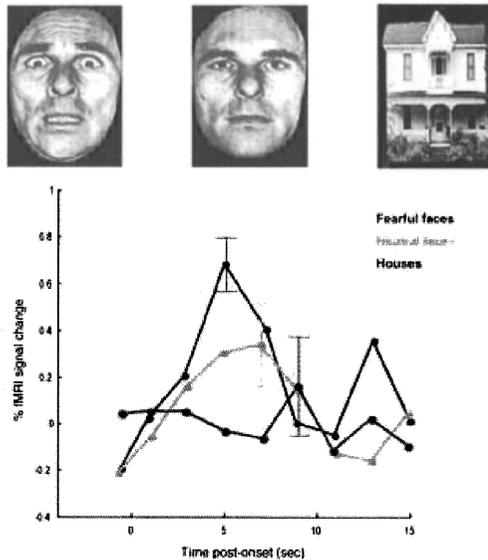


図1. 表情の感情価に応じた反応をする紡錘状回 (Pourtois & Vuilleumier, 2007)

なお、図1に示すとおり、紡錘状回の活動は、家などの風景と比較して顔を提示すると上昇するが、その活性化の度合いは恐怖表情を提示した際に顕著となる (Vuilleumier et al., 2001; Pourtois & Vuilleumier, 2007)。紡錘状回はボトムアップ的な形態的処理にかかわるのみならず、表情に内包される感情価に応じて、その活動は変化するのである。なお、紡錘状回と扁桃体の間には双方向の神経情報が連絡しており、そうした経路を通じて、扁桃体において処理される感情的情報 (後述) が紡錘状回にフィードバックされることで、紡錘状回の活性化が調整されつつ知覚の鋭敏化が生じているという可能性が予測される。こうした知見は、従来のモデルにおいて独立性が予測されてきた人物同定と表情処理の個々のプロセスが相互に依存するという可能性 (Baudouin et al., 2000) を支持するものであろう。

4. 表情認知と扁桃体

扁桃体は、表情の感情価の初期評価プロセスにかかわる側頭領野深部の左右に位置する構造体である。一般的に、扁桃体は前頭前野腹内側部や海馬などとの神経連絡のもと、各感覚モダリティ (視覚・聴覚・触覚・味覚等) から入力・知覚された刺激が個体にとって安全で報酬的なのか、あるいは脅威なのかについてすばやく評価する。その評価結果にもとづき脳幹 (brain stem)、視床下部 (hypothalamus)、中脳水道灰白質 (periaqueductal gray) を経由し運動反応指令を出力する一方で、自律神経系活動や、感情に関連した内分泌系活動の機能を修飾する (Aggleton, 2000)。

扁桃体は、主には恐怖表情といった個体への潜在・顕在的な脅威の検出にかかわることが、動物実験 (Ledoux, 1996)、損傷脳研究 (Adolphs et al., 1994) による研究成果、あるいは脳機能イメージング研究 (Morris et al., 1998; Morris, Öhman, & Dolan, 1998) などの複数の方法論において同様に示されている。また、上述したような否定的な刺激のみならず、他者の幸福表情を検出し (Sheline, et al., 2001)、幸福表情に対する扁桃体の感受性が、外向性といったパーソナリティ特性も修飾しうることも報告されている (Canli et al., 2002)。このように扁桃体の機能により、知覚された刺激が自己にとって安全で報酬的であるのか、あるいは脅威であるのかが評価され、速やかな情動反応が導かれるのである。

5. 感情が認知に及ぼす影響

次に扁桃体から出力された感情的情報が、表情の感情カテゴリー判断といった認知的な情報処理に及ぼす影響についてみてみよう。

そもそも感情は認知的な処理に先行して生じるのか、それともこれに続いて生じるものなの

だろうか。こうした疑問について1980年代初頭より心理学者のザジャンス(Zajonc, R.B.)とラザルス(Lazarus, R.)の間で激しい論争が交わされてきた。現在、その論点は概ね整理されており、例えば、用語(認知, 感情)の定義の相違から派生した問題であるといった共通見解のもと、問題はある程度解決したように思われる。

近年は、この問いの発展系として感情プライミングという現象の有無が論じられている。感情プライミングとは、遅れて呈示された刺激の好悪判断が、先行呈示された感情の刺激と一致する方向にシフトする、あるいはその判断時間を短縮するという現象である。興味深いことに、この現象は先行刺激を閾下で、すなわち知覚者の意識の上らない程度のごく短時間の提示であっても生じることが報告され、感情が認知に先立つことの一つの傍証とされた。その一方で、この問いの背景にある心理・神経科学的な機構については不明な点が多い。

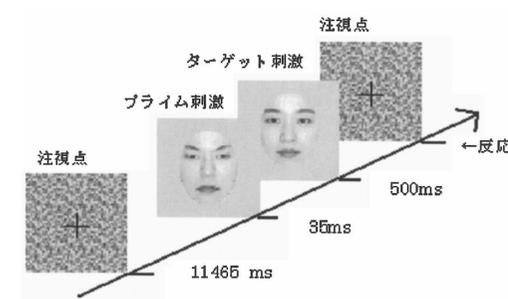


図 2. 刺激提示の流れ (Nomura et al., 2004)

筆者ら(Nomura et al., 2004)はfMRIを用いてこの問題に迫った。図2に示すように、実験では参加者に、怒り表情、中性表情、統制画像(白色の背景)のいずれかを閾下呈示し、続けて閾上呈示される表情の感情カテゴリー判断(怒り, 幸福, 中性の強制 3 択)をもとめた。仮に感情プライミング効果が生ずるのであれば、怒り表情が先行提示された場合において、ター

ゲットとなる表情は怒りであると評価されるはずである。実験の結果、行動レベルでは感情プライミング効果は生じていないことがわかった。ところが驚くことに、怒り表情が閾下提示された条件においては扁桃体(Amygdala)の右側が活性化しており(図 3)、この扁桃体の活動の高い個人であるほど、先行する閾下刺激の感情価と同一方向にターゲットの評価がシフトするというプライミング効果がより強力に生じていることが確認されたのである。

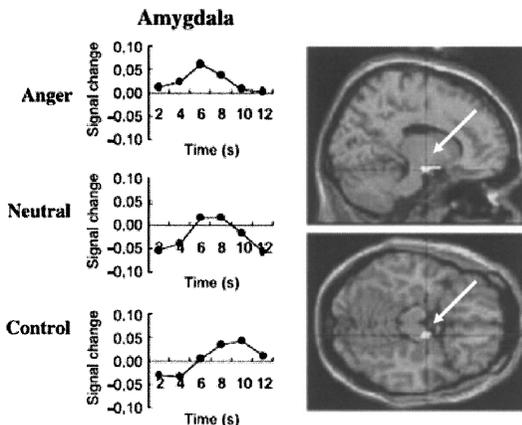


図 3. 怒り表情の閾下刺激により活性化した扁桃体の活動 (Nomura et al., 2004)

以上のことから、少なくとも怒り表情のような感情的刺激は、扁桃体により自動的・無意識的に検出され、後続する認知的な情報処理に影響を及ぼしうること、また、扁桃体の感情的刺激への感受性が行動の個人差を生ずることが明らかとなった。脳機能イメージングの方法論により行動指標のみでは検証することが困難であった知見の錯綜の原因を、その脳内メカニズムとともに特定しうるのである。

なお、こうした扁桃体の活動の個人差は、セロトニン(5-HT: 5-hydroxytryptamine)神経系遺伝子の修飾により生じることが報告されている(後述)(Hariri et al., 2002)。この遺伝子が脳に与える影響について脳機能イメー

ジングにより検証をする方法論は、ゲノミック・イメージング (genomic imaging) と呼ばれ、近年、国際的規模で急速に進展している。

6. 脳機能の個人差とゲノミック・イメージング

神経における情報伝達は、神経修飾物質によるシナプス伝達、および神経細胞の興奮という電気・化学的な活動において生じる。扁桃体には縫線核より投射されたセロトニンの神経終末が存在するため、セロトニンによりその活動が修飾される。神経終末よりシナプス間隙に放出されたセロトニンは後シナプス受容体に結合する一方で、遊離されたセロトニンの一部は、セロトニン・トランスポーター (5-HT transporter: 5-HTT) により神経終末に再び取り込み・除去されることで神経伝達が終了する。

こうしたセロトニン・トランスポーターのプロモーター領域には s 型と l 型と呼ばれる塩基配列の個人差、すなわち遺伝子多型 (gene polymorphism) (後述) が存在し、塩基配列の短い s 型のプロモーター活性は l 型のそれと比較して低くセロトニン・トランスポーターの量が少いため、セロトニンの再取り込み活性も相対的に低いことが知られている。Hariri et al (2002) は、このセロトニン・トランスポーター遺伝子の多型機能に注目し、ディスプレイの上部に提示された表情と一致する表情を、ディスプレイ下部に提示された二つの表情から選択するという課題遂行時の脳活動を fMRI 計測した。その結果、s 型を有する個人において、扁桃体の活動が、特に恐怖表情を照合する際に顕著となることを見出した (図 4)。

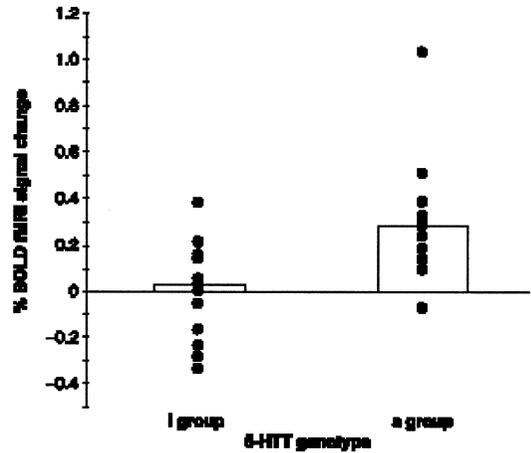
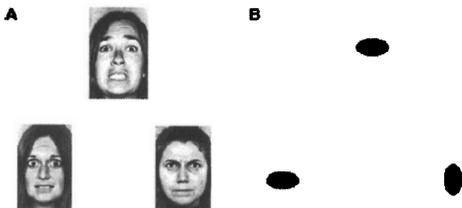


図4. 上図: 見本照合課題 (A, 表情, B, 図形) 下図: 恐怖表情照合時の扁桃体の活動は s 型において顕著となる (Hariri et al., 2002)

7. 運動反応の制御とセロトニン 2A 受容体

そもそも遺伝子多型とは何だろうか。遺伝子が四種類の部品 (A, T, G, C) から成ることは広く知られているが、その配列の個人差が遺伝子多型であり、その機能的な相違が様々な系の個人差を生ずる。例えば、シナプスで分泌されたセロトニンを受け取るセロトニン 2A 受容体の遺伝子多型機能は、衝動的行動と関連することが指摘されており、同受容体をコードする遺伝子の特定箇所において連続したアデニンの配列 (AA) を持つ個人は、アデニンの少ない配列 (AG, あるいは GG) を持つ個人よりも衝動的な特徴を示すことを見出されている。

筆者らは、研究知見のない健常成人に注目をし、衝動性とセロトニン 2A 受容体遺伝子多型性との関連性の有無について検討した (Nomura et al., 2006 a)。用いた課題は、報酬・罰 Go/Nogo 課題 (reward-punishment Go/Nogo task) である。課題では、二桁の異

なる数字が下記各々の条件にランダムに割りあてられ、それらがディスプレイに次々に提示される。提示される数字に応じてボタンを押す (Go 条件), あるいは押さない (Nogo 条件) という柔軟かつ速やかな運動反応の制御が求められるこの課題では、反応が正解であった場合には金銭の報酬を与え、間違いに対しては罰として報酬を差し引くことにより、運動反応を抑制すべき Nogo 刺激の提示時にボタンを押してしまうというコミッション・エラー (CER: commission error) を誘発することができる。潜在的に獲得可能な金銭に対して形成される反応の構えが、反応を抑制すべきコストを上回った結果として、それが衝動性の指標となるのである。実験の結果、AA 型の誤反応数は他のタイプよりも多く、そうした誤反応は衝動性に基づくコミッション・エラーに限られていることが見出された。健常成人における運動反応の制御の不全に対して、セロトニン 2A 受容体遺伝子多型による機能的な差異が影響を及ぼす可能性が示されたのである。

次に問題となるのは、こうした運動反応の個人差を生ずる脳内機序である。続けて、報酬・罰 Go/Nogo 課題中の脳活動を fMRI 計測したところ、AA 型の前頭前野腹外側部 (ventro-lateral prefrontal cortex) における血流量が、その他の型と比較して有意に増加していることが確認された (Nomura et al., 2006 b)。

前頭前野腹外側部を損傷すると、長期的な報酬よりも、目先の報酬や罰を重視し、これによって行動がガイドされるようになる (Rogers, et al., 1999) とともに、Go/Nogo 課題のような運動反応の抑制を伴う課題遂行中に活性化をする (Konishi et al., 1999) など、一般的に衝動的行動の制御への関与が予測されている領域である。

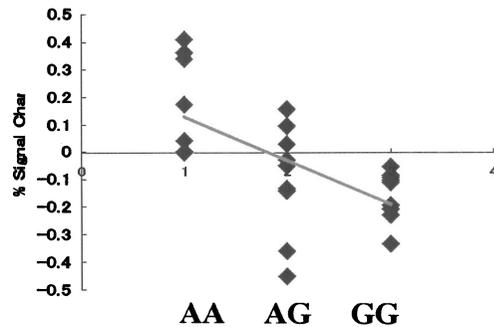
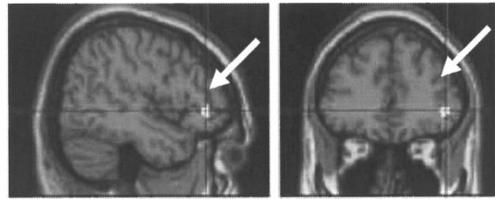


図 5. 運動反応の抑制にともなう前頭前野腹外側部の活動を修飾するセロトニン 2A 受容体遺伝子多型性 (Nomura et al., 2006 b)

行動指標の結果と併せて考えると、こうした前頭前野腹外側部が、AA 型を有する個人において運動反応の制御に必要なパフォーマンスを補うために補償的に活性化したという一つの可能性が伺える。これに対して、運動の実行回路を形成する視床下部、背側線条体、内側淡蒼球などの報酬予測との関連を示す領域においては AA 型とそのほかのタイプとの活動に相違は確認されなかった。このことは、AA 型において生じる衝動的行動は、報酬への感受性、すなわち脳内報酬系の機能に依存するものというよりは、むしろ運動反応の抑制系統の問題に起因する可能性を示すものといえよう。

ここで示されたようにジェノミック・イメージングの強みは、行動出力に先立つブラックボックスである脳内機構はもちろんのこと、心的な機構の個人差の予測を、遺伝子多型機能から描き出す点にある。

8. おわりに

認知神経科学の発展が著しい。こうした動向を受け、本稿では顔の認知にかかわる紡錘状回と扁桃体の機能を概観するとともに、ジェノミック・イメージングの方法論を紹介した。神経科学とその周辺領域を架橋するツールに溢れる今日、それらの方法論の的確かつ緻密な援用のもと、近接する研究領域が互いに発展することを願ってやまない。

引用文献

- Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., & Damasio, A. (1994). Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature*, 372, 669-672.
- Barton, J. J., Press, D. Z., Keenan, J. P., & O'Connor, M. (2002). Lesions of the fusiform face area impair perception of facial configuration in prosopagnosia. *Neurology*, 58, 71-78.
- Baudouin, J. Y., Gilibert, D., Sansone, S., & Tiberghien, G. (2000). When the smile is a cue to familiarity. *Memory*, 8, 285-292.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A. Perez, E., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological Studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8, 551-565.
- Bruce, V., & Young, A. (1986). Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, 77, 305-327.
- Canli, T., Sivers, H., Whitfield, S. L., Gotlib, I. H., & Gabrieli, J. D. (2002). Amygdala response to happy faces as a function of extraversion. *Science*, 296, 2191.
- Hariri, A. R., Mattay, V. S., Tessitore, A., Kolachana, B., Fera, F., Goldman, D., Egan, M. F., & Weinberger, D.R. (2002). Serotonin transporter genetic variation and the response of the human amygdala. *Science*, 297, 400-403.
- Konishi, S., Nakajima, K., Uchida, I., Kikyo, H., Kameyama, M., & Miyashita, Y. (1999). Common inhibitory mechanism in human inferior prefrontal cortex revealed by event-related functional MRI. *Brain*, 122, 981-991.
- LeDoux, J. (1996). *The Emotional Brain*. New York, Simon and Schuster.
- Morris, J. S., Friston, K. J., Buchel, C., Frith, C. D., Young, A.W., Calder, A.J., & Dolan, R. J. (1998). A neuromodulatory role for the human amygdala in processing emotional facial expressions. *Brain*, 121, 47-57.
- Morris, J. S., Öhman, A., & Dolan, R. J. (1998). Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature*, 393, 467-470.
- Nomura, M., Kusumi, I., Kaneko, M., Masui, T., Daiguji, M., Ueno, T., Koyama, T., & Nomura Y. (2006 a). Involvement of a polymorphism in the 5-HT_{2A} receptor gene in impulsive behavior. *Psychopharmacology*, 187, 30-35.
- Nomura, M., Kondo, H., & Kashino, M. (2006 b). Association between polymorphism in the 5-HT_{2A} receptor gene and neural activation in the human prefrontal cortex during

Go/No-go task. Human Brain Mapping Meeting, Florence.

- Nomura, M., Ohira, H., Haneda, K., Iidaka, T., Sadato, N., Okada, T., & Yonekura, Y. (2004). Functional association of the amygdala and ventral prefrontal cortex during cognitive evaluation of facial expressions primed by masked angry faces: An event-related fMRI study. *Neuroimage*, 21, 352-363.
- Pourtois, G., & Vuilleumier, P. (2007). Distributed and interactive brain mechanisms during emotion face perception: Evidence from functional neuroimaging. *Neuropsychologia*, 45, 174-194.
- Rogers, R. D., Owen, A. M., Middleton, H. C., Williams, E. J., Pickard, J. D., Sahakian, B. J., & Robbins, T. W. (1999). Choosing between small, likely rewards and large, unlikely rewards activates inferior and orbital prefrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, 19, 9029-9038.
- Sheline, Y. I., Barch, D. M., Donnelly, J. M., Ollinger, J. M., Snyder, A. Z., & Mintun, M. A. (2001). Increased amygdala response to masked emotional faces in depressed subjects resolves with antidepressant treatment: an fMRI study. *Biological Psychiatry*, 50, 651-658.
- Vuilleumier, P., Armony, J.L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2001). Effects of attention and emotion on face processing in the human brain. An event-related fMRI study. *Neuron*, 30, 829-841.