

形の認識：下側頭回における情報処理

藤田 一郎

(新技術事業団さきがけ研究 21 および 理化学研究所フロンティア研究システム)

How is Visual Shape Processed by the Inferotemporal Cortex?

Ichiro FUJITA

*Precursory Research for Embryonic Science and Thchnology (PRESTO),
Research Development Corporation of Japan (JRDC),
and Laboratory for Neural Information Processing, RIKEN*

サルの大脳皮質視覚野は、「見ているものが何であるか」を知るのに重要な物体視経路と「見ているものの間の位置関係」を知るのに必要な空間視経路に大別できる。下側頭回 TE 野は物体視経路の最終段に位置し、この領野が破壊されると、異なった図形を区別したり、以前に見た物体を再認することができない。個々の TE 野の細胞は、一般には、物体そのものではなく、物体の部分的な図形特徴に依拠している。TE 野の中で、似た図形特徴に応答する細胞は皮質表面に対して垂直方向に並び、コラム構造を形成している。コラムの幅は約 0.4mm で、TE 野背側部には片側 2000 個のコラムが存在すると見積もられている。個々のコラムに含まれる細胞は、共通の図形特徴に依拠するが、細かな点ではその特徴選択性が異なる。このような構造は、多様な物体を識別すると同時に、照明条件や見る角度の変化などによらずに安定した物体認識をするために役立つと考えられる。

The visual cortical areas of the monkey can be divided into two major streams, one involved in object vision and the other critical for spatial vision. The anterior part of the inferotemporal cortex (area TE) is situated at the final stage of the object vision pathway. Monkeys with lesioned TE cannot distinguish different shapes or recognize previously viewed objects. Except for cells selective for faces, TE cells respond to partial features of objects, and they are not selective enough to specify particular objects. Neurons responsive to similar object features cluster together within TE. This clustering is vertically elongated in the direction of the cortical depth and patchy across the surface, thus forming columnar structure. Linear width of each column is 0.4mm, and TE on one hemisphere is estimated to contain 2000 columns. Neurons within a column, although similar to each other in their stimulus preferences, show some differences in sensitivity to fine parameters of stimuli. This organization is suitable for encoding a vast variety of objects in a stable manner regardless of changes in illumination or viewing angles.

われわれの視覚世界は、様々な形・色・テクスチャーをした物体であふれているが、われわれは一瞥して、それらの物体が何であるのかを知り、どの物体とどの物体が同じであるか、似て

いるか、あるいは、まったく別物であるかを知ることができる。この日常的できごとは、われわれ人間の脳が果たしている視覚機能の素晴らしい一側面を示している。すなわち、この世界に存在する無数に近い物体や図形を区別すると同時に、似たものを似たものとして認識する能力である。物体の視覚像は脳の中でどう表現され、このような事を可能にしているのだろうか。

サルは、様々な点で人間に匹敵する視覚能力

連絡先 (〒565) 大阪府吹田市山田丘 2-2

大阪大学医学部認知脳科学講座

TEL (06) 879-2600 FAX (06) 879-2609

Key words: Inferior temporal cortex, object recognition, columnar organization, macaque monkey, area TE

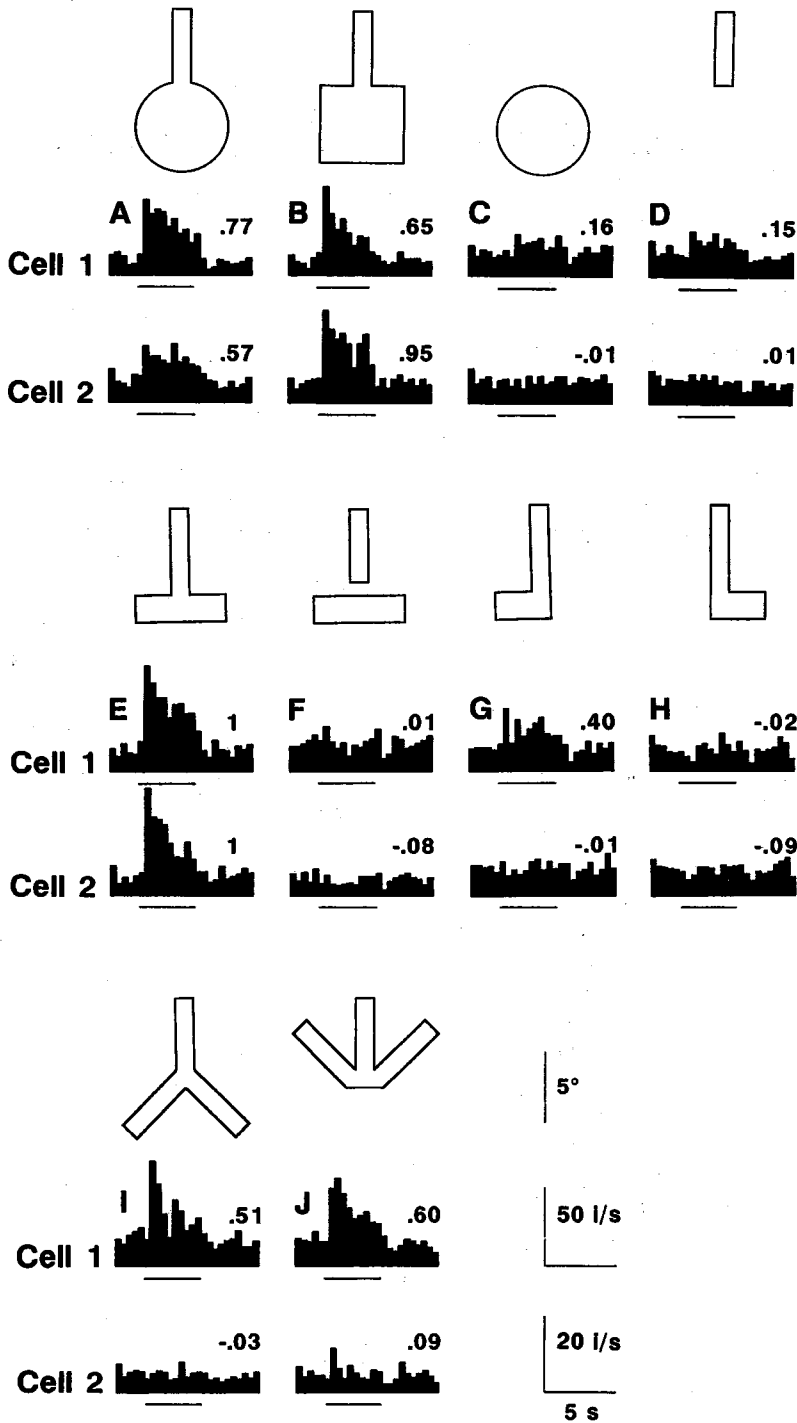


図1 隣り合う TE 野細胞の図形特徴選択性。隣り合う細胞は、似ているけれどもわずかに異なる図形に対して選択的に応答する。この図の例では、隣り合う2つの細胞 (Cell1, Cell2) は、突起が基部より上方にとびでいる図形に反応し (A, B, E), 突起や基部を個別に示しても応答しない (C, D)。基部と突起を離したり (F), 図形を縦に半分に分けると反応が消失する (G, H)。すなわち、2つの細胞は、基部と突起の接点にある「隣り合う2つの角 (かど)」に反応している。この接合部の角度を変化させると、一つの細胞 (Cell 1) は直角 (E), 鈍角 (I), 鋭角 (J) のいずれにも応じるが、もう一つの細胞 (Cell 2) は直角にしか応じなかった。文献1)より改変。

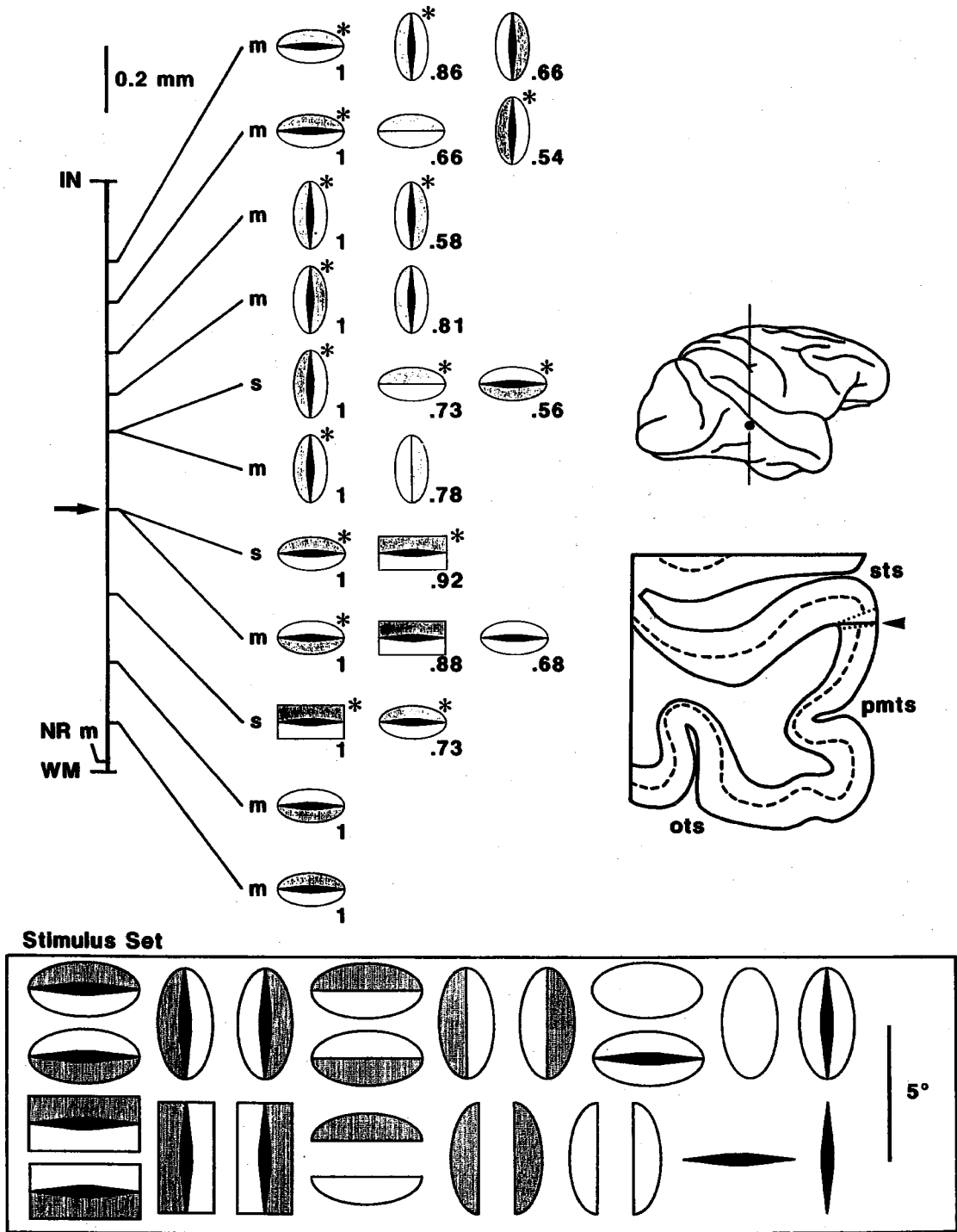


図2 TE野皮質が機能的コラム構造からなる証拠。電極をTE野皮質表面に対してほぼ垂直に進めたこの電極刺入路では、半分が暗く、半分が明るく、中央が最も暗い図形に応答する細胞が、皮質の厚さの80%を越えて分布していた。すなわち、似た図形特徴に応じる細胞が皮質表面に対して垂直の方向に並んでいた。文献1)より。

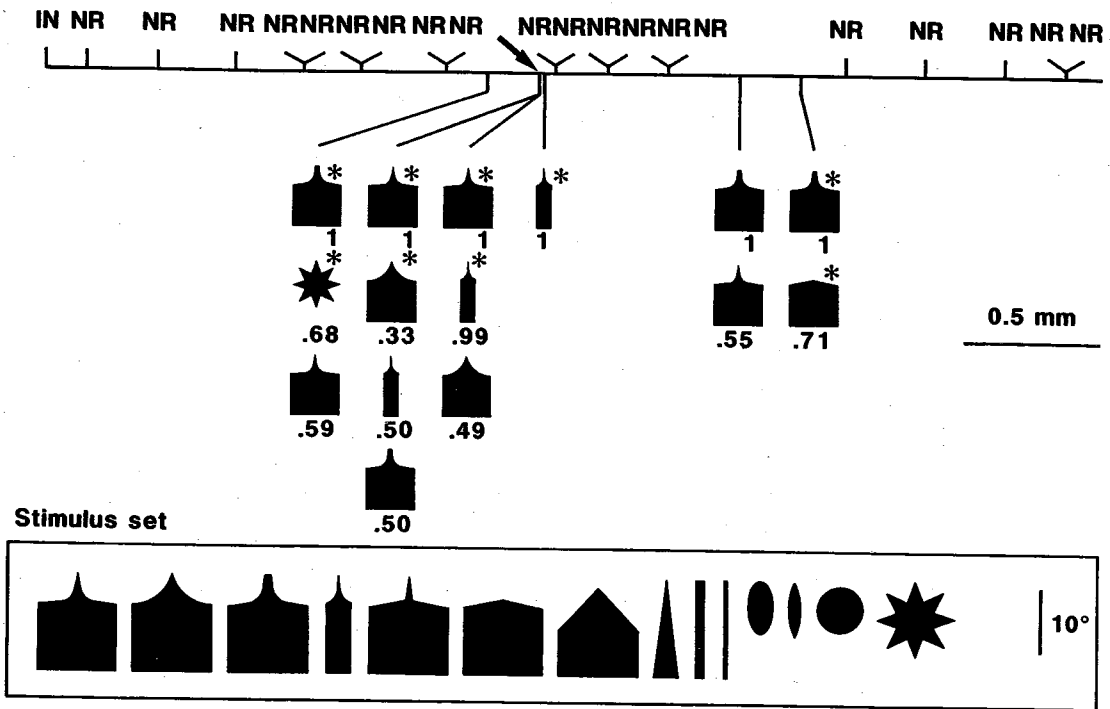


図3 TE野皮質表面に対して平行に近い角度で電極を刺入した例。似た図形特徴に反応する細胞は、幅0.2mmの二つのパッチに局限して現われた。

を持っている。物体や図形の弁別能力もその一つである。その下側頭回前半部（以下、TE野と呼ぶ）は、物体視に関わる視覚神経路の最終段である。したがって、TE野における神経細胞の性質とその配列の様子は、脳における物体像の最終表現を反映している筈である。筆者は、最近、田中啓治、伊藤南、Kang Cheng（いずれも理化学研究所）とともにニホンザルのTE野を調べ、この領域が機能的なコラム構造を持つとの結論にいたった¹⁾。哺乳類の大脳皮質視覚野の機能的コラム構造は、従来、1次元の刺激パラメータ（輪郭の傾き、入力眼優位性、刺激の動きの方向）について示されてきた。はるかに高次元の情報である「形」が、同様の構築の中で処理されているのは何故であろうか。上で述べた物体視のすばらしい機能にどう貢献するのだろうか。本稿では、TE野がコラム構造を持つ証拠の要約と検討を行ない、続いて、TE野のコラム構造の機能的意義について考察する。

1. TE野コラム構造の実験的証拠

TE野の細胞は、物体の図形特徴のうちの特

定の側面に反応し、細胞の持つ図形特徴選択性は、TE野全体としては、非常に変化に富む²⁾。しかし、もし、細胞がその図形特徴選択性によってコラム状に構成されているならば、隣り合う細胞が反応する図形は似る傾向があるはずである。そこで、単一の電極で記録できる2つの細胞（最大で100 μ m程度、離れていると見積もられている）の刺激選択性を比較してみると、90%近い記録部位で、同時記録した2つの細胞は良く似た選択性を持っていた。しかし、その多くの場合、2つの細胞は全く同一というわけではなく、何らかの違いを示した。たとえば、あるTE野細胞は逆T字型(\perp)にのみ応じたが、同時記録したもう一つの細胞は、逆T字型のみならず逆Y字型(∇)や矢印(\downarrow)にも応じた(図1)。2つの細胞とも、縦線分と横線分の組み合わせ(\perp)、L字型(L)、鏡像L字型(\lrcorner)には応じなかった。すなわち、これらの細胞は、「線分の交わりにより形成される、隣り合う二つの角(かど)」に反応するという点で共通の性質を持っていたが、その交わりの角度に対しては、異なった感受性を持っていた。

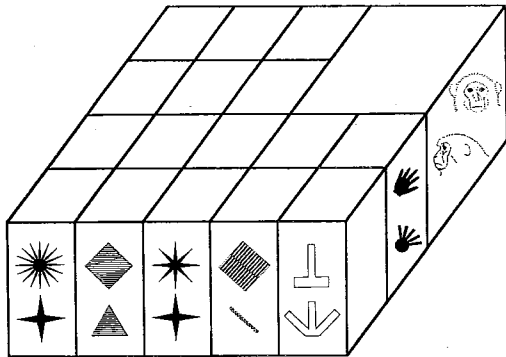


図4 TE野のコラム構造を示す模式図

このように、似た図形特徴に反応する細胞がTE野の中で局所的に集まっている。はたして、このかたまりは、皮質の深さ方向にのび、浅い層から深い層までおよんでいるか、また、皮質の表面方向については、パッチ状なのか帯状なのかが次の問題である。そこで記録電極を皮質に、垂直または平行に近い角度で刺し、刺入路に沿って得られる細胞の性質を調べた。まず、刺入路で得られた一つの細胞の刺激選択性を丹念に調べ、この細胞の最適刺激、準最適刺激、最適刺激に関連するが無効であった刺激、無関係図形を含む刺激図形のセットを作る。次いで、刺入路にそって200 μ m ずつ電極を動かして得られる細胞の刺激セットに対する応答を調べた。

皮質表面に垂直な電極刺入路(7例)では、0.7-2.1mm (平均1.3mm) にわたって分布する細胞が、刺激セットの中の似た図形に最大応答を示した。うち5例では、似た図形に反応する細胞の分布距離は、皮質の厚さの79-86%におよんだ(図2)。一方、電極を皮質表面に平行にさした場合には、共通の刺激に反応した細胞は0.2-0.7mm (平均0.4mm) に限られた。この範囲を越えてすぐ得られる細胞は刺激セットに含まれるどの刺激にも反応しなかった。しかし、さらに電極を0.4-1.0mm 進めると、再び、似た図形に反応する細胞の集団が現われてくること、半数の例で見られた(図3)。

以上の結果から、われわれは、(1) TE野では、似た図形特徴に反応する細胞が、皮質表面に垂直な方向に、おそらく2層から6層にわたって並び、コラム様構造を形成している、(2) 一つの

コラムに含まれる細胞の図形特徴選択性は似ているものの、多くの場合、何らかの点で異なっている、(3) 皮質に平行な方向には、似た性質を持つ細胞は複数のパッチに集まっている、と結論した(図4)。

2. 証拠の批判的検討

われわれは、細胞の図形特徴選択性を以下の方法で決定している。まず、さまざまな2次元図形や3次元物体をサルに呈示し、細胞を興奮させる刺激を探す。有効刺激が見つかったら、その刺激の中のどのような図形特徴が、その細胞を興奮させるのに必要であるのかを知るために、コンピュータ・グラフィックス・システムを用いて、図形を徐々に単純化していき、どこまで単純化すると、細胞応答が減弱または消失するかを調べる。細胞の最大応答を引き起こす最も単純な図形を、その細胞が反応している図形特徴とする(図5)。われわれの実験の強みと弱みはまさにこの点にある³⁾。TE野コラムに含まれる細胞は、図形特徴空間の中のある特定の“軸”に沿って関連している。その図形特徴軸を同定せずに、任意のいくつかの刺激図形に対する応答のプロファイルが、たとえばとなりあう2つの細胞で似ているといっても、証拠としては不完全である。われわれのデータは、個々のコラムに表示されている図形特徴を求めている点で強さがある。一方、われわれの実験方法の弱みは、結果が実験者の力量(いかに的確に細胞の図形特徴選択性を決定できるか)や意図(刺激セットにどのような図形を含めるか)などに依存する側面があることである。この批判をいくらかでもクリアするためには、ある固定した刺激図形のセットですべての細胞をテストするべきである。しかし、この場合には、事前に準備した刺激セットが、調べているコラムの図形特徴軸をかすめる保証はなく、実験の成否はどのような図形をセットに含めるかにかかってくる。

3. TE野コラム構造の機能的意義

何のためにTE野はコラム構造をもっているのか。TE野コラムの性質についての知識が乏しい現段階で言えることは少ないが、ここでは

大胆に考察してみたい。一つのコラムに含まれる細胞は、似た図形特徴に依るが、その最適刺激やチューニングの仕方は個々の細胞でわずかず異なる。この違いは、異なる層に位置する細胞の間だけでなく、隣り合う細胞の間にも存在する。ここに一つの示唆がある。物体認識のための表現システムは、相異なる2つの条件、stabilityと sensitivity, を満たさなくてはならない⁴⁾。これは、表現システムの中に2つの図形を記述する際に、2つの形の“似ている程度”を記述の中に盛り込むと同時に、両者の間の微妙な“違い”をも表さなくては行けないということである。たとえば、ある1つの物体を異なった照明条件のもとで、やや異なった角度から見たときに、同じ物を見ているのだと知るのに必要な“安定な”情報と、違う状態にあることを知るための“変化した”情報の両方を脳は抽出しなくてはならない。TE野コラムの興奮はこの安定した情報をコードしており、コラムに含まれる個々の細胞の活動は二つの形の間の微妙な違いを伝えるのに役立っているのではないだろうか。

われわれが記録を行った領域は、Iwai & Yukie (1988) の TEd野⁵⁾にあたる。この領域の面積を個々のコラムの平均面積で割ると、コラムの数は約2000になる。皮質に平行に電極を刺入した実験でみたように、一つの図形特徴に関するコラムは一つでなく複数あることを考えると、この領域に表示されている図形特徴(のカテゴリー)の数は、2000よりは少ない。オーダーが一つ小さい可能性がある⁶⁾。この限られた数の図形特徴は、脳が物体像を分解して得る、図形の要素セット(図形の“アルファベット”)であるかも知れない。心理学的に見て、物体認知と言語認知の間には多くの共通点がある⁷⁾。言語の表現容量が大きいのは、少数の音素を比較的自由に組み合わせることで単語を作り、また単語を組み合わせ文をつくり、その配列により文章を作っていくからである。同様に、この世界に無

限に近い数ある物体を表現するための図形要素も、アルファベットのように少数あればよいのではないだろうか。

謝 辞

ここで紹介した研究は、理化学研究所フロンティア研究システム思考電流チームの田中啓治、伊藤南、Kang Cheng、藤田多恵子、同アルゴリズムチームの小島久幸の諸氏との共同でなされた。本研究は、新技術事業団独創的個人研究育成事業(さきがけ研究21: 藤田一郎)、理化学研究所フロンティア研究システム(田中啓治)、文部省科学研究費補助金(藤田一郎、田中啓治)の援助を受けた。本論文は、文献8)に加筆修正を行ったものである。

文 献

- 1) Fujita, I., Tanaka, K. et al.: Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex. *Nature*, **360**: 343-346 (1992).
- 2) Tanaka, K., Saito, H. et al.: Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *J. Neurophysiol.*, **66**: 170-189 (1991).
- 3) 藤田一郎: 下側頭頭の形態識別機能. *神経研究の進歩*, **35**: 414-422 (1991).
- 4) Marr, D., Nishihara, H. K.: Representation and recognition of the spatial organization of three-dimensional shapes. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **200**: 269-294 (1978).
- 5) Iwai, E., Yukie, M.: A direct projection from hippocampal field CA1 to ventral area TE of inferotemporal cortex in the monkey. *Brain Res.*, **444**: 397-401 (1988).
- 6) Fujita, I., Fujita, T.: Intrinsic connections in the macaque inferior temporal cortex. *J. Comp. Neurol.* (in press).
- 7) Biederman, I.: Recognition-by-components: a theory of human image understanding. *Psychol. Rev.*, **94**: 115-147 (1987).
- 8) 藤田一郎: 下側頭葉皮質のコラム構造. 重点領域研究ニューズレター「脳の高次機能の計算論的および実験的研究」, **11**: 9-11 (1992).