

視覚系における情報統合および 連合記憶のメカニズム

システム情報工学研究科

筑波大学

2005年3月

諸上茂光

目 次

| | |
|--|-----------|
| 第 1 章 序論 | 5 |
| 1.1 はじめに | 5 |
| 1.2 研究の背景 | 6 |
| 1.2.1 視覚情報処理機構の概観 | 8 |
| 1.2.2 生理学的背景 | 10 |
| 1.2.3 計算論的背景 | 13 |
| 対連合記憶の神経回路モデル | 13 |
| 文脈依存的処理と選択的不感化理論 | 14 |
| 1.2.4 視覚心理学的背景 | 20 |
| 1.3 本論文の構成 | 24 |
| 第 2 章 受動的連合記憶の神経メカニズム | 26 |
| 2.1 はじめに | 26 |
| 2.2 受動的連合を説明する従来のモデル | 27 |
| 2.3 受動的連合に関する生理学的知見 | 28 |
| 2.4 嗅皮質の可塑性を取り入れた受動的連合形成のモデル | 30 |
| 2.4.1 連合回路の構造と学習則 | 31 |
| 2.4.2 学習信号の生成 | 33 |
| 2.5 シミュレーション結果 | 35 |
| 2.6 まとめ | 38 |
| 第 3 章 視覚作業記憶における情報の統合表現 | 40 |
| 3.1 はじめに | 40 |
| 3.2 Luck&Vogel の実験の 3 属性への拡張 | 43 |
| 3.3 視覚作業記憶の 2 属性仮説 | 45 |

| | |
|------------------------------|-----------|
| 3.4 視覚心理実験による仮説の検証 | 46 |
| 3.5 結果 | 49 |
| 3.6 まとめ | 52 |
| 第4章 視覚認知処理における情報の統合表現 | 55 |
| 4.1 はじめに | 55 |
| 4.2 RSVP課題による2属性仮説の検証 | 56 |
| 4.3 結果 | 59 |
| 4.4 まとめ | 62 |
| 第5章 結論 | 64 |
| 5.1 本研究のまとめ | 64 |
| 5.2 今後の課題と展望 | 66 |
| 謝辞 | 69 |
| 参考文献 | 70 |
| 著者論文 | 80 |

図 目 次

| | | |
|-----|---|----|
| 1.1 | 視覚情報処理の概念図 | 7 |
| 1.2 | 視覚経路と機能分化 (Sakata <i>et al.</i> [4] より改変) | 8 |
| 1.3 | DMS・DNMS タスク | 11 |
| 1.4 | DPA タスク (Sakai&Miyashita,1991) | 12 |
| 1.5 | Elman ネットの構造 | 15 |
| 1.6 | 選択的不感化法による文脈修飾 | 18 |
| 1.7 | 文脈依存的連想過程の模式図 | 19 |
| 1.8 | 文脈依存的連想モデルの状態遷移図の例 | 20 |
| 1.9 | 特徴統合理論の概念図 | 21 |
| 2.1 | モデルのブロック図 | 31 |
| 2.2 | 連合回路の構造 | 32 |
| 2.3 | 学習信号生成回路の構造 | 34 |
| 2.4 | 受動的連合の学習メカニズム | 35 |
| 2.5 | 入力パターンに対する各ユニットの反応 | 36 |
| 2.6 | 学習を行った近接パターンに対する反応の相関 | 37 |
| 2.7 | 受動的連合学習による反応相関の推移 | 38 |
| 3.1 | Luck & Vogel(1997)の一試行の流れ | 41 |
| 3.2 | Luck & Vogel(1997)の追試結果 | 43 |
| 3.3 | 形+色+動きの3属性を持つ刺激 | 44 |
| 3.4 | 拡張実験の一試行の流れ | 44 |
| 3.5 | Luck&Vogel の拡張実験結果 | 45 |
| 3.6 | 作業記憶における特徴情報表現の仮説 | 46 |
| 3.7 | 実験の一試行の流れ | 47 |

| | |
|------------------------|----|
| 3.8 実験で用いた刺激 | 47 |
| 3.9 変化する属性数ごとの正解率 | 49 |
| 3.10 変化する属性数ごとの回答率 | 50 |
| 3.11 2属性仮説に基づくモデル | 51 |
| 4.1 実験で用いた視覚刺激（オブジェクト） | 57 |
| 4.2 一試行の流れ | 57 |
| 4.3 質問画面 | 58 |
| 4.4 3属性オブジェクトの組み合わせ例 | 59 |
| 4.5 2属性オブジェクトの組み合わせ例 | 60 |
| 4.6 オブジェクト提示時間と正答率の関係 | 61 |
| 4.7 繰り返しによる正答率の変化 | 62 |
| 4.8 複数属性オブジェクト認知の模式図 | 62 |

第1章 序論

1.1 はじめに

脳は科学の最後の砦であるといわれている。脳の構造や機能を解明しようとする取り組みは16世紀から17世紀のあたりから始まったといわれているが、21世紀に入った今でも、まだまだ多くの未解明な部分が残っている。

初期の脳研究は解剖学的な手法や心理学的な手法が多く用いられていた。解剖学的な研究では、脳がどのような種類の神経細胞で構成されているのかや、線維結合などの様子を、サルをはじめとする生物の脳を実際に解剖することで明らかにしていった。一方、心理学的な研究では、対極的に、むしろ脳を一種のブラックボックスとして扱い、被験者に様々な視覚刺激や課題を与え、そのときの被験者の応答や反応等の行動を統計的に解析することで脳機能についての心理的なモデルを作成している。

さらに、20世紀に入り科学は大きく進歩し、電子技術や遺伝子技術などの新しい技術を取り入れることでより詳細なメカニズムを探る多くの研究手法が生み出された。まず、脳電位や微小電極、磁気共鳴画像などの新しい手法により、あらゆる脳機能に関連して活動する脳領域がどこであるのかを探索することができるだけでなく、ニューロンレベルでの発火の様子を細かく測定することができるようになった。さらに、これらの生理学的なデータをもとに、計算機を用い、脳機能の詳細なモデル化を行ったり、それを実現する機構についてのシミュレーション実験を行うことで、複雑なニューロン活動や、ニューロンの相互結合によって形成された回路網のダイナミクスを再現することができ、より詳細なメカニズムを探ることができるようになった。

とはいって、これまでの研究では、まだ脳機能のごく一部しか解明されていないのが実情である。これは、脳をまねて作った人工知能の能力を見てもわかる。脳は高度で柔軟な情報処理ができることが知られている。例えば環境（照明や、物体の向き、物体までの距離など）がある程度変化しても、我々は、あるひとつのものを同一のもの

であると認識することができるし、初めての状況に直面しても（実世界では全く同じ状況におかれるということはほとんどない）、過去の経験から類推することで、ある程度適切に判断し行動することができる。それだけでなく、そのときおかれている状況（文脈）に応じた行動をとることもできる。逆に言うと、こうした能力こそが、知能であり、人間とコンピュータの違いであるといえるが、一方で、こうした柔軟な能力はこれまで、ニューラルネットなどを用いた人工知能やロボットでほとんど実現することができていない。

これには、いくつかの理由があるが、ひとつの大きな理由としては、生理学・解剖学的な知見だけを積み重ねて、脳の詳細な機能地図を形成することができ、さらにそれを回路網に置き換えることができたとしても、そこを流れる情報がどのように表現され、どのように処理されるのかというソフトウェア的な理解がなければ、本質的な脳機能の解明とは言えず、脳機能を再現することができないためであると考えられる。

本論文では、こうした立場から、脳において、様々な情報がどのように表現され、保持されていくのかという主にソフトウェア的な部分の解明を目指している。ただし、当然のことながら、脳機能の解明を目指す以上、これまでの生理学的な知見や心理学的な知見との整合性は重要である。そこで本研究では、まず生理学的な知見や心理学的な知見に基づいた計算論的なモデルを構築し、計算機シミュレーションや、視覚心理実験を行い、他の生理学的な知見との整合性を検討することでモデルの妥当性を検証するという方法で研究を進めている。

1.2 研究の背景

ヒトが外界から得ている情報の90%が視覚からの情報だといわれており、視覚に関連している領域は大脳皮質全領野の70%以上を占めるといわれている。このことから、視覚および視覚情報は人間の行動にとって重要な意味を持ち、視覚情報処理を解明することは、脳の情報処理機構の解明につながる大変重要な研究の一つであると考えられる。

我々は、日常生活において多くの視覚情報の中から必要な情報を取捨選択し、様々なパラダイムでその情報同士を統合する必要がある。図1.1のように、網膜より入力

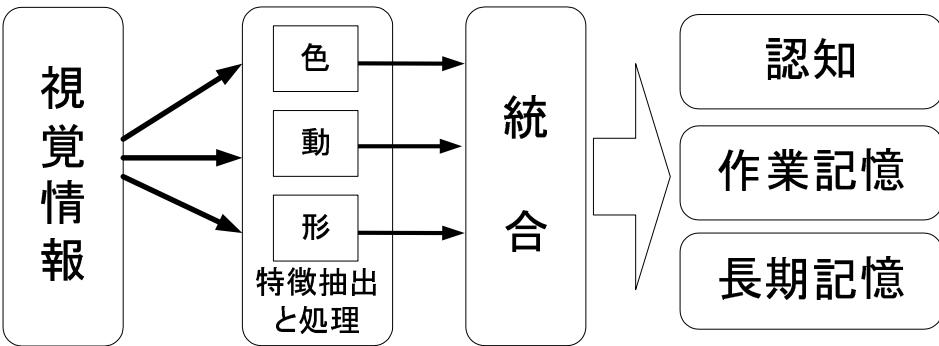


図 1.1: 視覚情報処理の概念図

された視覚情報は、一度色・形・運動などの属性ごとに分解され、別々に処理された後、再びそれらの情報を統合して認知や記憶などを行っていると考えられている。しかし、詳細な情報処理メカニズムについてはまだ未解明な部分が多い。

例えば、長期的な記憶の連合には、側頭葉が重要な役割を果たしていると言われているが、その詳細な神経メカニズムについては、多くの理論家によって長く議論されてきたものの、まだ解明されていない。より低次の段階でも、例えば、初期視覚情報処理のモデルとして最も一般的に認められている特徴統合理論 [1 - 3] によれば、まず、オブジェクトの持つ多くの特徴は、その特徴の属性ごとにそれぞれ、特徴マップ (feature map) と呼ばれる専門的なモジュールで別々に処理がなされる。このとき注意がある部分に向かわれると、位置マップのその部分に対応する特徴が自動的に検索され、異なる特徴モジュールの出力が結合されることで特徴情報同士が統合される。また、統合した情報はひとつのオブジェクトとしてオブジェクトファイルに登録され、必要に応じて読み出される。

しかし、統合された情報がどのように表現されているのかや、どのような状態で作業記憶に保持されているのか、さらに、どのような神経メカニズムによってこうした機能が実現されているかという問題に関しては、いくつかの仮説はあるが、まだ大きな謎である。

本研究では、視覚情報処理における情報の統合メカニズムの解明を目的として、長期記憶や、作業記憶、認知処理において、どのようにオブジェクトやオブジェクトの持つ特徴情報同士が統合（連合）され、表現されるのかを生理学的研究、視覚心理学的研究、計算論的研究など、複数の研究手法を用いながら明らかにしていく。

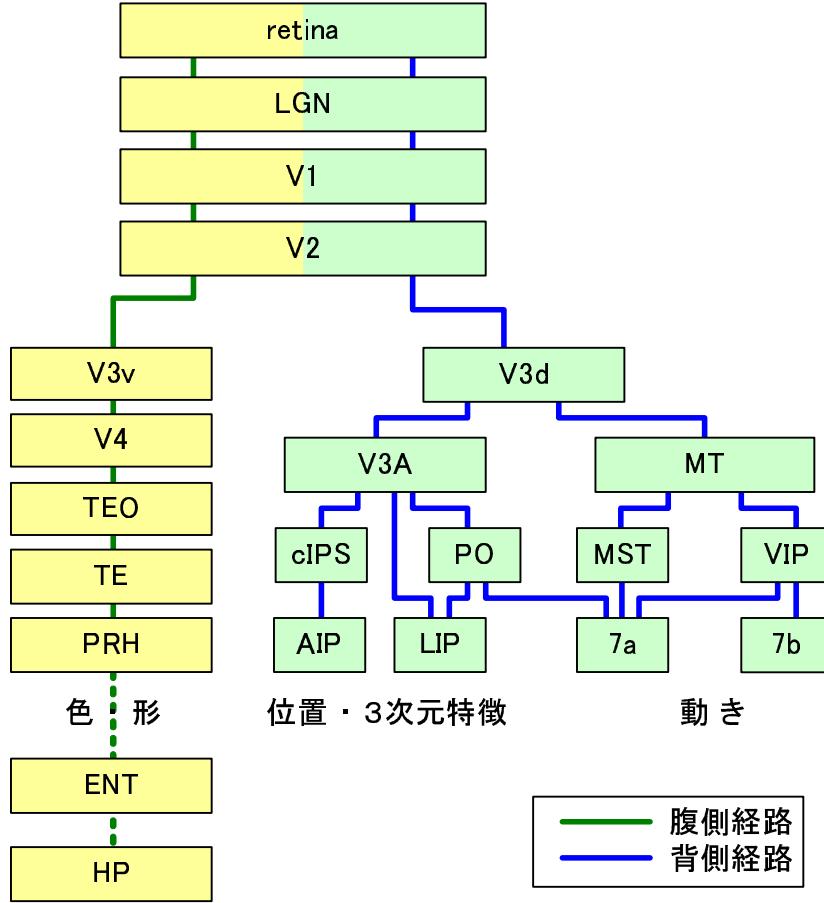


図 1.2: 視覚経路と機能分化 (Sakata *et al.*[4] より改変)

本章では、まず本論文の生理学的な背景、計算論的な背景、視覚心理学的な背景についてそれぞれ整理する。

1.2.1 視覚情報処理機構の概観

まず、本研究に関係する視覚情報処理経路の構造と機能分化を概観する。

図 1.2 は視覚神経経路の概略図を現している。retina(網膜)より入力された視覚情報は刺激の種類により、異なる処理経路によって処理されると考えられている。この視覚情報処理経路は、大きく分けると、図のように頭頂連合野に向かう背側経路と下側頭連合野に向かう腹側経路に分けることができる [5, 6]。それぞれの経路に含まれる領域では、処理を行う刺激に選択性が見られ、視覚情報に含まれる刺激の種類により、全く別の処理経路で情報処理が行われると考えられている。

背側経路は V1(一次視覚野)から頭頂連合野に向かう視覚情報経路であり、MT (V5:

五次視覚野) を経由し, MST (V5A), VIPなどを経て7野へ向かう, 主に視運動情報処理に関する処理を行う経路 [7] と, V3A, PO を経て LIP や cIPS に向かう, 物体の位置コーディングや, 三次元形状に関する情報処理を行う経路 [8] の2つに大別される. この経路に位置する領域では, 動きの方向や速度に選択性を示すニューロンや, 眼球運動や物体に手を伸ばす運動に関する活動するニューロンが多く見られる事などから, 背側経路では視覚刺激の位置や三次元特徴, 運動などの処理が行われていると考えられている.

一方, 腹側経路は V1 から V2 (二次視覚野), V3 (三次視覚野), V4 (四次視覚野) を通り下側頭葉の TEO 野, TE 野に向かう視覚情報経路であり, この経路に位置する領域では, 色や図形の形に選択性を示すニューロンが多く見られる. 腹側経路の中でも, V4 野までの領域に関しては, 主に視覚刺激の色・明るさ・線分や, 単純な形などに選択的に反応するニューロンが多く見られ, 単純特徴に関する処理を行っていると考えられている [9].

逆に, TEO 野や TE 野等では, より複雑な形や状況に応じて形の持つ意味によって選択的に反応するニューロンが見られるというように, 腹側経路の中のより高次の領域に向かうほど, 単なる特徴の処理ではなく, 視覚刺激から切り出した物体の識別や, コード化に関する処理など, 高度で複雑な処理を行うようになると考えられている. これらの知見から, 腹側経路では, 物体が何であるのかを視覚的に識別する機能に関する処理を行っていると考えられている [10].

なお, 解剖学的な知見から, retina (網膜), LGN (外側膝状体), V1 (一次視覚野), V2 (二次視覚野) に関しても, 同一の領域の中でそれぞれ背側経路に相当する処理を行う部分 (retina: α 細胞, LGN: 大細胞層, V1: 4B, V2: 太い縞) と, 腹側経路に相当する処理を行う部分 (retina: β 細胞, LGN: 小細胞層, V1: プロブ・プロブ間隙, V2: 細い縞・薄い縞) に分かれていることがわかっている.

このように, 視覚情報に含まれる刺激の種類により, 全く別の処理経路で情報処理が行われると考えられるが, 一方で, V4 と MT のように, 両経路にまたがる領域間の直接結合や, MT から V2 の細い縞や薄い縞の部分 (これらの部分は V2 の中でも腹側経路に相当する処理を行っている) フィードバック結合 [11] のように, 腹側-背

側経路間でも、情報のやり取りがなされていることがわかっている。さらに、腹側経路の TE 野は、PRH(嗅周皮質)ENT (嗅内皮質), HP (海馬) への投射と、前頭前野への投射が確認されている。

1.2.2 生理学的背景

1.2.1 で説明したように、網膜から入力した物体の形状に関する情報情報は、V1, V2, V4, TEO 野, TE 野, PRH へと伝わり、情報の処理が行われるが、特に、物体の認識については TE 野で行われていると考えられている。また、この領域は視覚性の短期記憶および長期記憶が保持される場所でもあると考えられる。最近、それまであまり注目されることのなかった嗅周皮質が、記憶の形成やある種の連合の保持に本質的に関わっていると考えられるようになり、嗅周皮質の担う多くの機能や、他の領域との関連がにわかに注目されている。

その代表的なものとして認知記憶における嗅周皮質の役割が挙げられよう。最近の研究から、嗅周皮質には刺激の認知に対して中心的かつ選択的な役割があるのでないかと考えられている。

サルの認知記憶力を査定するのに一般に DMS タスク (Delayed matching to sample task) 及び DNMS タスク (Delayed non matching to sample task) が用いられる (図 1.3)。これらのタスクはサルにサンプル刺激としてあるフラクタル図形を提示し、遅延期間をはさんだ後、テスト刺激としてサンプル図形と、さらにもう一つ別の図形のどちらかをランダムに提示するというものであり、サルはテスト刺激提示の際に DMS タスクであればサンプル図形と同じ図形が提示された時に、DNMS タスクであればサンプル図形でない方の図形が提示されたときにレバーを引くと報酬が得られる。

これらの課題を用い、Horel ら [12] は嗅周皮質を含む下側頭回の除去や冷却により DMS タスクに重大な障害が生じることを報告している。また、Zola-Morgan ら [13] は、嗅周皮質及び海馬傍領域の除去により DNMS ルールの学習が阻害されることが報告している。同様に、これらの障害をより詳細に調査した知見 [14 - 16] により、嗅周皮質に限定した除去が、嗅周皮質とその周辺の領域を両除去した場合とほぼ同程度の認知障害を引き起こすことが報告されている。この知見により、嗅周皮質が刺激の

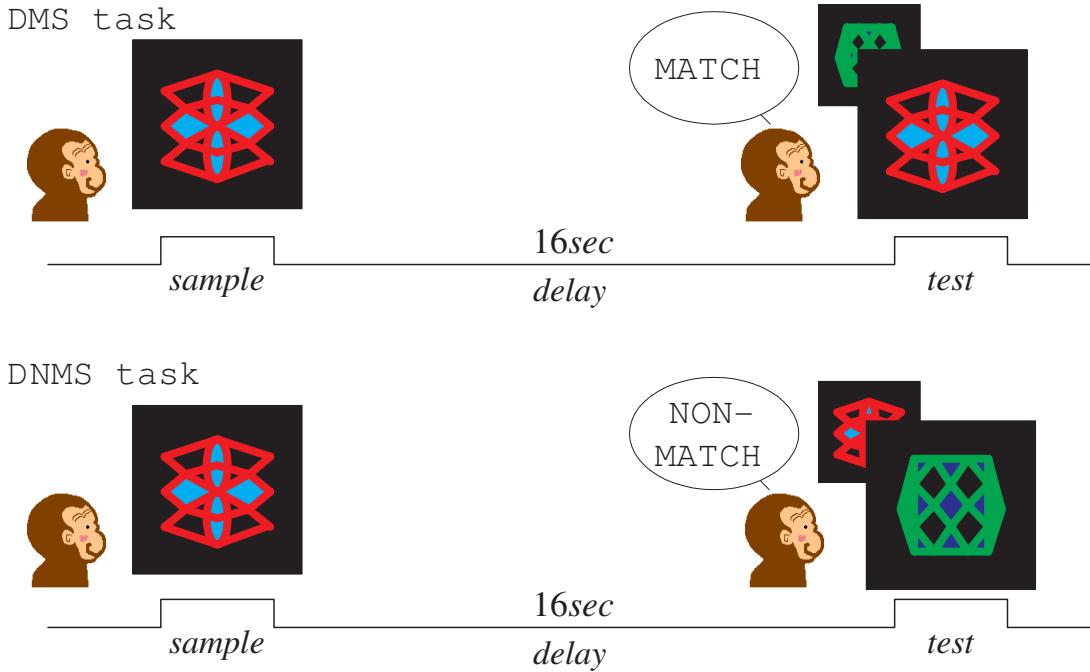


図 1.3: DMS・DNMS タスク

認識に関与しているのではないかと推測されるが、この考え方を支持する知見が近年いくつも報告されている。

そのひとつの証拠が嗅周皮質を含む内側側頭葉で見られる反復抑制効果 (repetition suppression effect) である。反復抑制効果とは、同じ刺激の複数回目の提示に対するニューロンの発火が一度目の提示に対する発火よりも抑制されるというものであり、視覚認知に関する領域においては内側側頭葉にのみ見られ、海馬ではみられない [17 - 20]。また、嗅周皮質には、これとは逆に2度目以降の刺激提示によってニューロン発火が促進される反復促進効果 (repetition enhancement effect) があることも報告されており [21]、短期記憶に関わる抑制と促進の両方の機構が嗅周皮質と周辺領域でタスクに応じて働いているものと考えられる。

最近の研究では視覚認知を行う領域が刺激一刺激連合にも重要な役割を果たしていることがわかっている。例えば、嗅周皮質と嗅内皮質の両除去 [22] や、嗅周皮質の単独除去 [23] によって視覚刺激の刺激一刺激連合学習に障害が生じることが報告されている。

Sakai&Miyashita[24] は、DMS タスクを実行中のサルの嗅周皮質を含む下側頭葉皮

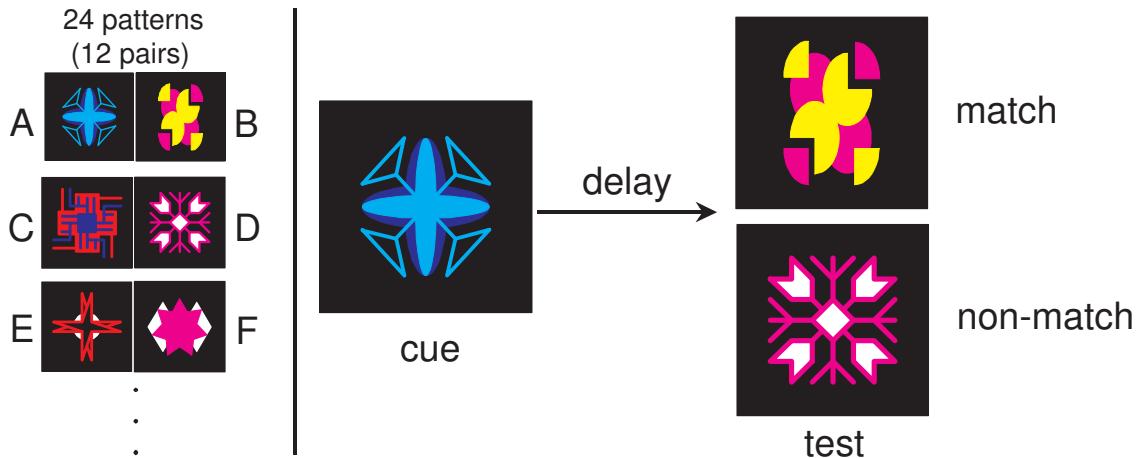


図 1.4: DPA タスク (Sakai&Miyashita,1991)

質を調べ、二つの記憶情報が連合されるときに、それがどのようにコードされ、連想されるのかについて重要な示唆を与える特徴的な2種類のニューロン活動を報告している。そのうちのひとつが pair-coding neuron と呼ばれるもので、対図形の一方が提示される時と、他方が提示されるときで同程度に強く反応するするものである。もうひとつが pair-recall neuron と呼ばれるもので、cue 図形の提示にはほとんど反応せず、遅延期間中に徐々に活動を高め、target 図形 (cue 図形の対図形) の提示に対する反応に近づくという予測的な活動をするものである。

さらに、Higuchi & Miyashita[25]によって、嗅皮質が刺激一刺激連合に関わっているという直接的な証拠が得られている。サルの両半球の下側頭葉間の結合を切断し、それぞれの半球にある下側頭葉同士が連絡を取れないようにした上で片側の半球の嗅周・嗅内両皮質の切除を行い、この手術の前後に視覚刺激一刺激連合学習を行わせたところ、嗅周・嗅内皮質を切除した半球の方で、TE では刺激選択性を保ったのに対し、pair-coding 効果が失われるのである。

これらの知見から、嗅周皮質は視覚認知や連合の形成に本質的に関わるものあると考えられる。また嗅周皮質に対する他の領域からの投射のうち約 60 % にあたるもののが TE 野、TEO 野といった視覚処理機構からのものであることからも、視覚認知や連合の形成のモデル考察する上で、嗅周皮質と TE 野の相互関係が大変重要な意味を持つと考えられる。

しかし、解剖学的な手法や生理学的な手法によって脳のどの領域がその機能に介在

しているのかを調べるだけでは実際にこれらの領域内のどのようなニューロン活動が、視覚認知や連合の形成といったような視覚機能を実現しているのか理解することは難しかった。

1.2.3 計算論的背景

近年では、計算論的な考察に基づき、神経回路モデルなどを作成し、計算機シミュレーションなどを行うことで、実際のニューロン活動のダイナミクスを解明しようというアプローチがなされている。

対連合記憶の神経回路モデル

初期の代表的な神経回路モデルとしては Hopfield モデル [26] があげられる。このモデルは多数のユニットから構成され、各ユニットが他のすべてのユニットと相互に結合しているごく単純な相互結合型ネットワークであった。しかしこのような単純な神経回路では、上述のような下側頭葉の記憶関連ニューロンの活動分布を説明することが困難であることが知られている。さらに、これを説明しようとしたモデルもいくつか提案されている [27 - 29] が、いづれも pair-recall ニューロンのように連想の課程で徐々に変化するようなニューロン活動を説明することはできなかった。

これに対し、末光ら [30] は feedforward 抑制型神経回路モデル [27] を用い、学習を行うことによりアトラクタ（仮想的なエネルギー地形における安定状態）を形成する記憶回路（回路網 N_1 ）と、学習を導く一種の教師信号である学習信号を生成する学習信号生成回路（回路網 N_2 ）の 2 つの回路網からなる神経回路モデルを構築し、対連合図形間の連合の学習を可能にすることができるだけでなく、pair-coding neuron, pair-recall neuron の活動を再現できることを示した。ただし、この時点では、まだ生理学的な証拠が少なく、2 つの回路網が実際の下側頭葉のどの部位に相当するのか明らかになっていなかった。

その後、Naya ら [31, 32] は pair-recall ニューロンの活動をより詳細に測定し、その時間特性を解析することで非常に興味深いデータを得た。彼らは、Sakai&Miyashita[24] と同じ遅延対連合課題についてサルを十分に訓練した後に、課題実行時の TE 野お

より嗅周皮質(正確にはその一部でTE野に隣接する36野と呼ばれる部位)のニューロン活動を計測した。そして遅延期間中に選択的な活動を示したニューロンについてPRI(Pair-recall index)という、ある時刻における各ニューロンの反応がどの程度想起すべきtargetに対する反応にどの程度近づいているのかをあらわす指標と、TRT(Transition time)という、PRIの値が最大値の半分まで増加するまでの時間を求めた。その結果、TE野における各ニューロンの平均PRIが徐々に増加していくこと、嗅周皮質(36野)の方がTEよりもPRIの増加が早いことを報告している。

これと同様の解析手法を用い、末光ら[33]は、回路網 N_1 , N_2 の各ユニットの出力を解析したところ、回路網 N_1 のPRI及びTRTの分布がNayaらのTE野のデータとよく一致することがわかった。さらに、ニューロン活動を完全に説明するには、構造の修正や可塑性の導入など、課題がいくつか残るもの、回路網 N_2 が嗅周皮質に相当するのではないかという予測が得られている。

文脈依存的処理と選択的不感化理論

以上、解剖学、生理学的アプローチを中心に脳の構造や神経メカニズムなどについて、これまで行われてきた研究を紹介してきたが、視覚情報処理の理解を進める上では、こうしたいわゆるハード面についての研究だけでなく、そのハード上で処理される情報がどのようなものであるのかについても解明していかなくてはならない。

一般に人間の情報処理は文脈に強く依存しており、高度に知的で柔軟な情報処理を工学的に実現するためには、文脈依存性の問題を避けて通ることはできない。人工神経回路網の場合も例外ではなく、文脈に依存した情報処理の機能は非常に重要である。

一口に「文脈」といっても様々な意味と役割があり、一般的に扱うのは困難であるが、ここでは「文脈が異なれば、同一の入力に対する望ましい出力が変わる」という基本的な観点から議論する。すなわち、本論文でいう「文脈」とは、系の入出力関係に影響を与える情報のことである。このように入力情報を修飾して出力を変化させる機能は、文脈が果たす役割の大部分に共通し、文脈処理をモデル化する際の基礎となるといえよう。

しかしながら、この観点から見たとき、従来の人工神経回路網の文脈処理能力は極めて乏しい。分散情報表現に基づいて文脈を扱うモデルもいくつか提案されているが、

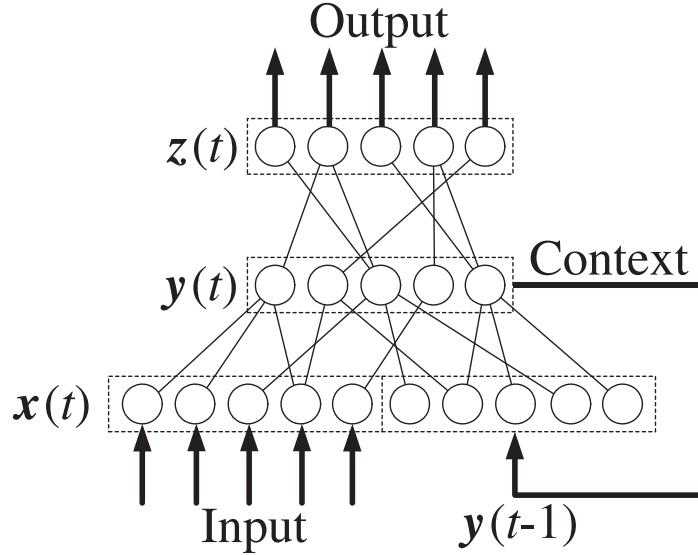


図 1.5: Elman ネットの構造

ごく小規模な場合にしかうまく動作しないのが実状である。その主な原因是従来用いられてきた文脈修飾、すなわち入力パターンに文脈を表すパターンを単に連結するという方法(以下、直和型文脈修飾と呼ぶ)にある。この方法を用いる限り、ある入力パターン群を異なる多数の文脈に応じて別々の出力パターン群に対応づけることは本質的に困難なのである。

例えば、文脈依存的な出力をを行う代表的な神経回路網である Elman ネット(図 1.5) [34] を例に、従来の直和型分散文脈表現が抱える問題点を考える。基本的には 3 層からなる層状の回路網であるが、第 1 層には入力部に加えて文脈部がある。第 2 層は状態層と呼ばれ、第 3 層は出力層である。離散時刻 t における文脈部の活動パターンが、1 時刻前における状態層のパターン $g(t-1)$ そのもの(より一般的なモデルでは、 $g(t-1)$ によって決まるあるパターン)となっているのが特徴である。第 3 層のパターン $a(t)$ は純粹に $g(t)$ にのみ依存するから、異なる a を出力するためには第 2 層の活動パターンが異なっていかなければならない。そこで、第 3 層のことは無視して、入力部と文脈部を合わせた第 1 層のパターン x から g を出力する単純な 2 層の回路について考えるとする。

今、この回路の入力部に $p (\geq 2)$ 通りのパターン S^1, \dots, S^p が入力され、文脈部には $q (\geq 2)$ 通りのパターン C^1, \dots, C^q が現れるものとしよう。 S^μ と C^ν はそれぞれ n_1 及び n_2 次元のパターンとすると、両者を連結した $n_1 + n_2$ 次元のパターン $x = (S^\mu, C^\mu)$

は最大 $p \times q$ 通りあることになる。これらに対して、それぞれ独立に決められたパターン $T^{1,1}, \dots, T^{p,q}$ を \mathbf{g} として出力する回路網を構成しようとすると、以下のような問題が生じる（実際には pq 通りのパターンすべてが現れるとは限らないが、ある入力 S^μ に対する出力パターンが C^ν に依存して変わり、かつ同一の文脈 C^ν における出力パターンが S^μ によって異なるのであれば、同じ議論が成り立つ）。

第1に、第1層のパターン同士がかなり類似してしまうという点である。例えば、 (S^1, C^1) と (S^1, C^2) とは少なくとも n_1 個の成分が一致するし、 (S^1, C^1) と (S^2, C^1) は n_2 個以上の成分が重なる。したがって、仮に S^μ や C^ν が相互に十分離れていたとしても、 x に関する直交性は低い。特に、 n_1 と n_2 の値が大きく違うときにこれが顕著である。一般に x から \mathbf{g} を中間層を介さずに連想する場合、入力パターンの直交性が低いほど干渉によるノイズが増え、目的のパターンが出力されるよう結合荷重を設定するのは難しくなる。 p 及び q が増えると類似したパターンの組合せが飛躍的に増大するから、結局 p と q が比較的小小さく、かつ $n_1 \simeq n_2$ でなければ、上記の目的の達成は困難ということになる。これを非直交性の問題と呼ぶ。

第2は、1対多対応による平均化の問題である。例えば入力パターンが S^1 のとき、状態層の活動パターンは $T^{1,1}$ から $T^{1,q}$ の q 通りをとる。このとき、入力部から状態層への結合荷重は、 S^1 を入力すると $T^{1,1}, \dots, T^{1,q}$ を平均化したパターン \bar{T}^1 を連想するような値に設定せざるを得ないし、荷重を学習によって決めるならば、どんな学習則を用いるにせよそれに近い値に近づく。同様に、 S^μ を入力したときには $T^{\mu,1}, \dots, T^{\mu,q}$ を平均化したパターン \bar{T}^μ が連想される。ところが、 q が大きければ大きいほど平均化の効果が顕著になり、 $\bar{T}^1, \dots, \bar{T}^p$ はどれも似たようなパターンとなる。これは、どの S^μ が入力されても状態層の各素子が受け取る信号には大差がないということであり、入力部から状態層への結合がほとんど無意味になるということである。とすれば状態層の出力は文脈パターン C^ν によって決めるしかないが、全く同様な議論が文脈部についても成り立つ。すなわち、ある一つの文脈 C^ν に多数の $T^{\mu,\nu}$ が対応するならば、文脈部から状態層への結合もまた平均化によって無意味になってしまうのである。したがって、 p または q が十分小さくない限り、目的の回路網は実現不可能である。

これらの問題点のうち、後者の平均化の問題はかなり根が深く、容易には解消されない。例えば、入力部や文脈部と状態層の間に別の中間層を設けるとしても、第1層

と中間層または中間層と状態層の間の問題に変わるだけで、それだけでは何ら本質的な解決にならない (Elman ネットの場合、4 層の回路網になるため学習がより難しくなり、むしろ性能が低下するおそれが強い). また、アトラクタへの引込みといったリカレント結合によるダイナミックスを用いても、若干の量的改善はともかく、質的な改善は得られない.

例えば 1 対多の連想モデル HASP[35] はその例であるが、記憶するパターン数が増えると、想起すべきパターンとのみ高い相関をもつパターンをバイアスとして入力しない限り連想がうまくいかない [36]. つまり、HASP は平均化の問題を解決するものでは全くなく、むしろこの問題が生じる典型的な例である. 更に、直和型以外の修飾方式 (後述の積型も含む) を用いても、それだけで直ちに解決するようなものではない.

理論的には、Elman ネットは任意の有限オートマトンと同等な動作が可能である [37]. しかし、これは無限個の素子が使用可能な場合の話にすぎないし、学習によって実現できることを保証しているわけでもない. サイズが有限である現実の回路網では、上記の理由から大規模なオートマトンは実現できないし、誤差逆伝搬法による学習の計算量や収束可能性を考えると、実際に実現可能なのはごく小規模なものに限定される. 有限オートマトンはシンボルを用いた基本的な文脈処理のモデルともいえるから、このことは Elman ネットの文脈処理能力の限界を示している. そして、このような限界は、Elman ネットに限らず、同様な文脈の表現及び修飾方法を用いた神経回路モデル一般に共通するものである.

こうした問題を解決する方法として、森田らは選択的不感化による積型文脈修飾法 [38] を提案している (図 1.6) .

不感化とは、細胞の感度、すなわち入力の変化に対する出力の変化を 0 にすることであり、式で表すならば、 i 番目の細胞 ($i = 1, \dots, n$) の出力 x_i が

$$x_i = g_i \cdot (f(u_i) - \bar{x}_i) + \bar{x}_i \quad (1.1)$$

で与えられるとき、感度 $g_i = 0$ とすることである. ここで、 u_i は細胞への入力 (連続時間モデルの場合は内部ポテンシャル), $f(u)$ は出力関数, \bar{x}_i はこの細胞の平均出力

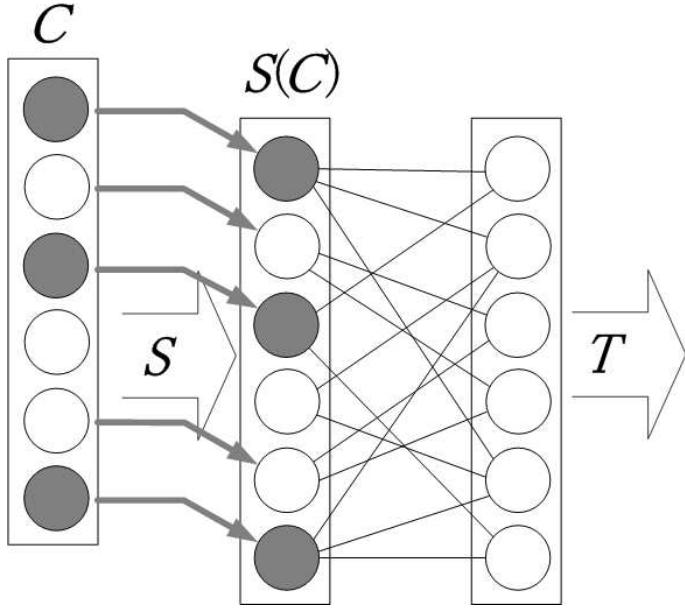


図 1.6: 選択的不感化法による文脈修飾

レベルであり，不感化された細胞は \bar{x}_i を出力しつづけることになる. 一方，不感化されない細胞では $g_i = 1$ であり，通常の細胞と同じく $x_i = f(u_i)$ を出力する.

そして，文脈に応じて異なる細胞群を不感化する，別の見方をすれば感度ベクトル (g_1, \dots, g_n) が文脈を表す，というのが選択的不感化による文脈修飾である. このとき，同じ細胞が異なる複数の文脈で不感化されてもよく，文脈の数が増えれば当然そのようになることを前提としている. つまり，文脈は感度ベクトルすなわち不感化のパターンによって分散表現される.

さて，このような修飾を加えると，回路網の状態が n 次元の空間から $n - k$ 次元 (k は不感化される細胞数) のある部分空間に射影される. そして，文脈に対応した部分空間におけるダイナミクスに従って回路網が動作することになる(ダイナミクスのない層状回路網にも適用できるが，ここでは扱わない). これを用いて文脈依存的連想を行うと，修飾された cue パターンが文脈ごとに異なる(二つの文脈間で重複はあるが，重複部分は一定ではない) 上に，文脈を表すパターンと target とは直接連合されないので，前節で述べた 1 対多対応による平均化の問題を回避しうるのである.

実際，森田ら [38] は，非単調神経回路網にこの方法を適用することによって，文脈依存的連想を行うモデルを提案し，その有効性を示した(図 1.7). このモデルでは，同一の cue (図中の S) が初期状態として与えられても，回路網の状態が文脈 C^n ご

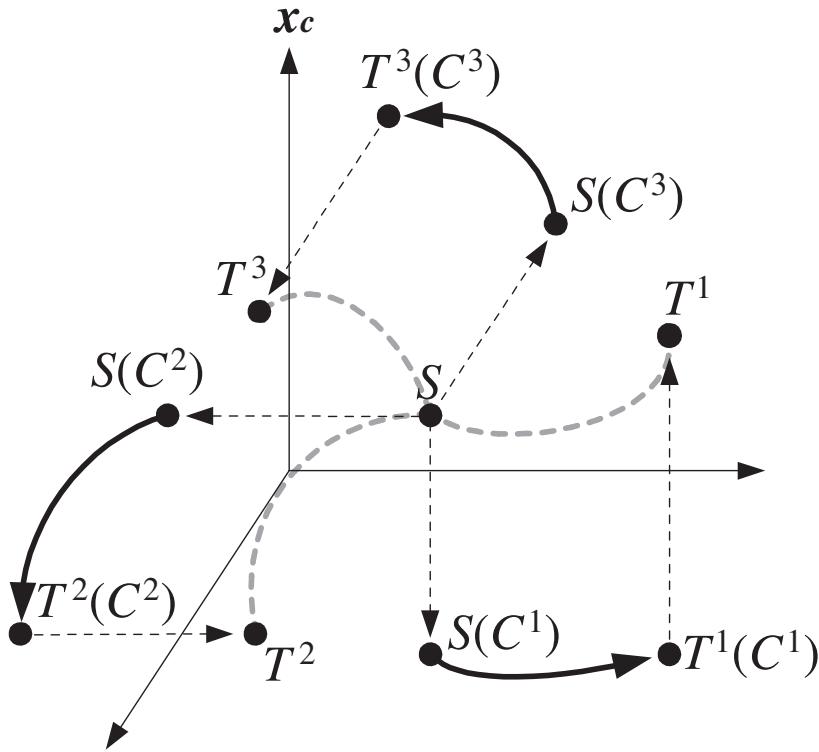


図 1.7: 文脈依存的連想過程の模式図

とに異なる部分空間 $S(C^n)$ に射影され、そこに形成された軌道アトラクタに沿って状態遷移する。その後、修飾を外す(不感化から解放する)ことにより、文脈によって異なる $\text{target}(T)$ が想起される。

また、1対多対応による平均化の問題が生じないため、cue や文脈の数の上限がなく、細胞数に比例していくらでも多くの連合が学習でき、文脈信号をコントロールすることによって任意の有限オートマトンを模擬することもできる(図 1.8)。更に、文脈が分散表現されることによって異なる文脈に渡る汎化が生じる点も、情報処理上の大きな利点である。

末光ら [39] は、この選択的不感化による文脈修飾を前述の対連合記憶のモデル [33] に加えることにより、PACS(Pair-Association with Color Switch)課題 [31] と呼ばれる文脈依存的な記憶課題を遂行しているときのサルの下側頭葉で観察される遅延期間中の特徴的なニューロンの活動抑制を再現することができることを示している。このことから、実際の脳下側頭葉においても、同様の文脈依存的な情報処理が行われていることが強く示唆された。

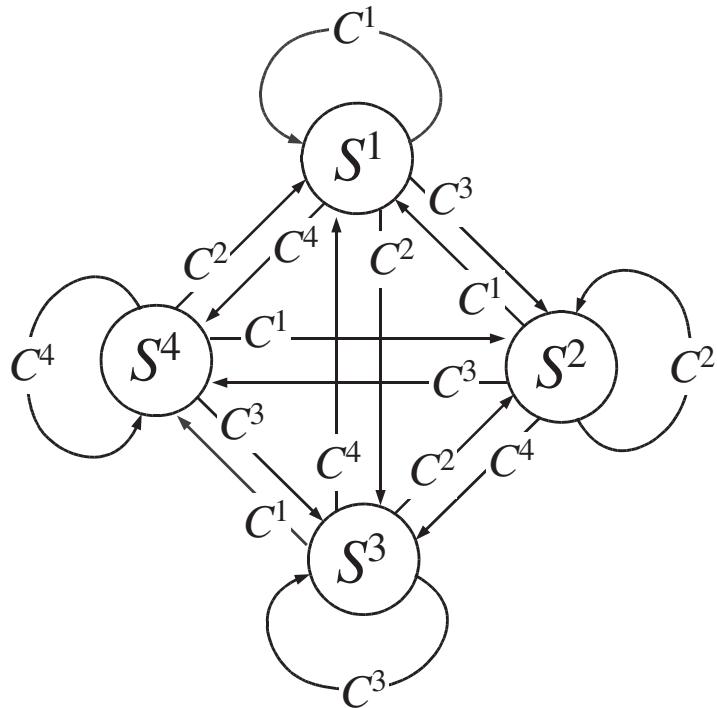


図 1.8: 文脈依存的連想モデルの状態遷移図の例

さらに, Watanabe[40]による, 報酬の有無を文脈とする選択的な活動を示す前頭前野ニューロン活動の報告や Hoshi ら [41] や White&Wise[42] による, 課題の種類によって選択的な活動を示すニューロンの報告など, 選択的不感化原理が, 前頭前野をはじめとする, ほかの様々な領域においても, 普遍的に使われている可能性も示唆されている.

1.2.4 視覚心理学的背景

ここまで, 視覚情報処理のなかでも, 高次機能にあたる部分での「情報同士の統合」に関する生理学・解剖学的な知見や計算論的な知見を概観してきた. 一方で, より低次の処理においても, 情報の統合がどのように行われて, どのように表現されているのかという問題は, 視覚情報処理機構の解明にとっても大きな鍵となる. 低次視覚機能の研究は, 高次視覚機能の研究に比べ, 視覚心理学的なアプローチが多くとられている.

1.2.1 で触れたように, 網膜より入力された視覚刺激は, 色・形・動きなどの属性ごとに別々に処理されることがわかっている. それでは, 例えば, 「右に動いている」

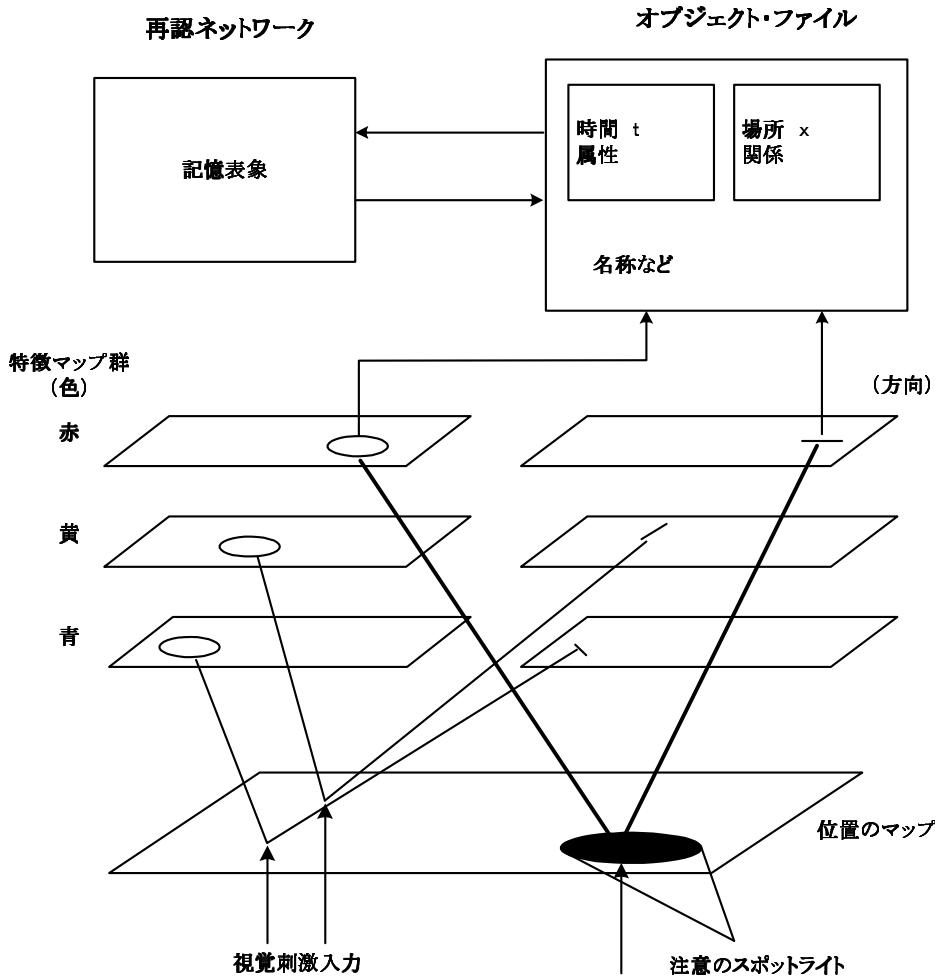


図 1.9: 特徴統合理論の概念図

「赤くて」「丸い」刺激は、どのように、ひとつの「右に動いている赤くて丸い」オブジェクトとして認知することができるのでしょうか。ここでは、こうした複数の属性の視覚情報をどのように統合してひとつのオブジェクトとして認知するのかという問題について、これまでの研究を概観する。

このような割と初期視覚情報処理の研究には、生理学・解剖学的な知見だけでなく、認知心理学的な知見も多く得られている。認知心理学においては特定の情報を処理する独立な過程をモジュールと呼んでいる [43, 44]。最も広く受け入れられている視覚モデルのひとつに Treisman らの特徴統合理論が挙げられる（図 1.9）。特徴統合理論はあまりに有名な理論であり、長い間広く議論されている。一方で、こうした議論に伴い、仮説に変更が加えられていった点や、概念的な部分を多く含むなどあいまいな部分があり、詳細な全体像を掴むのは難しい部分もあるが、熊田らは、特徴統合理論

の概要を以下のように解説している。

初期視覚過程において異なる特徴はそれぞれ特徴マップ (feature map) と呼ばれる専門的なモジュールで自動的に符号化される。この段階では、注意の集中を必要とせず、空間的に並列な処理がなされる。各特徴マップでは異なる次元上の異なる値が表現されている。注意はスポットライトのように働き、「位置マップ (map of locations)」内で情報の選択を行う。位置マップ上では、あらゆる特徴について境界がどこにあるかは示されているが、どの特徴の境界がどこにあるかは示されていない。注意が集中されると、その位置にある特徴が自動的に検索され、異なる特徴モジュールの出力が結合される。この段階は、「のりづけ」にたとえられる。注意の広がりは広くするととも狭くすることもできる。狭いほど特徴間の結合は正確になる。注意の広がりを狭くすると、刺激全体が同時に注意できなくなる。そのため、特徴の結合の処理は系列的になる。統合された情報はオブジェクトファイルに登録され、記憶との照合が行われ、認識に至る。(熊田ら 1994[45] より引用)

このとき、一つ一つのモジュールとして扱われる特徴についてであるが、Treisman ら [1] は特徴探索課題を用い、独立に処理が行われるモジュールとして、どのような特徴が存在するのかを調べている。特徴探索課題とは、たくさんの妨害刺激の中から特定のターゲット刺激を検出させるような課題であり、例えばたくさんの青い丸の中から、赤い丸（ターゲット刺激）を見つけさせるように、ターゲット刺激は、あるひとつつの特徴（この場合は色）によって定義されている。

彼女らは、この探索課題でターゲット刺激が高速で検出されることをポップアウトと呼び、初期の特徴統合理論では、ポップアウトする特徴の属性がそれぞれひとつのモジュール（特徴マップ群: Feature maps）として独立に処理を行うとされた。このとき、ポップアウトする属性としては、多くの視覚心理実験から、色・方向・明るさ・運動方向・奥行き・両眼視差などが報告されており、これがそれぞれ特徴モジュールとして働くと考えられた [46 - 52].

1.2.1 でも触れたように、神経生理学的な研究からも、視覚系の初期段階が上述のようなモジュールから構成されているという考え方方が支持されるものの、特徴統合理論では、特徴マップ（群）は、神経生理学的な知見との明確な対応関係は仮定されて

おらず、むしろ初期視覚情報処理において符号化される「機能的な特徴」を表していると考えられている。

またその後の研究から、ポップアウトする属性が特徴マップ群を構成する機能的な特徴であるという初期の特徴統合理論の仮定では説明できない現象が発見された。これは、形と運動 [53]、両眼視差と色や動き [54]、両眼視差と方向 [55]、大きさと形と色と方向 [56, 57]、等のように2つ以上のポップアウトする属性によってターゲット刺激を定義するような探索（結合探索課題）においても、ターゲット刺激がポップアウトする現象である。特徴統合理論でこの現象を説明するためには、それぞれのポップアウトする特徴同士の結合した無数の特徴マップを用意する必要があった。これに対し、Triesman ら [3] は、特徴マップ群の中で、結合していない特徴マップから位置マップに対して抑制が働くような機構を仮定しているが、具体的なメカニズムについては明らかになっていない。

また、特徴統合理論では、視覚刺激の「位置」についてはほかの特徴の処理とは異なり、独自の処理が行われると仮定しているが、位置については、ほかの特徴と同様に処理されるという報告 [58 - 61] と、位置情報はほかの特徴とは異なる特別なものであるという報告がある [62, 63]。

Treisman ら [1] は、特徴探索課題では、ターゲット刺激の位置が正確に知覚できなくてその特徴はある程度の認識できるのに対し、結合探索課題ではターゲット刺激の位置が知覚できないときにはその特徴も認識できなかったことを報告し、この結果から、特徴の統合段階になってはじめて位置情報が利用されると主張している。Treisman ら [64] は、特徴の結合に対する注意の向け方が希薄になると、隣接しているオブジェクトの特徴が誤って結合される現象（結合錯誤現象）を報告している。

この現象に基づき、特徴統合理論では特徴マップ上には位置情報はなく、ある部分に注意が向けられるとはじめて、その部分の特徴同士の結合を行うために位置情報（位置マップ）が参照されるとされている。しかしながら、この主張には対立する知見も多く見られ（[65 - 67] 等）、位置マップのような機構が存在するかどうかについては、まだはつきりとした確証が得られていない。

さらに、特徴同士を統合する際には、結合問題（binding problem）と呼ばれる諸問題が生じることが知られている [68, 69]。この点については、生理学的な知見を基に、

特徴同士の統合がニューロン発火の同期によって行われるという仮説（同期共振仮説 [70]）も提案されているが、仮説の妥当性には疑問点も多く指摘されていた。一方、特徴統合理論では注意を向けることにより、位置マップを通して特徴同士の統合が行われるとされているが、その神経生理学的なメカニズムについては明らかにされていない。

1.3 本論文の構成

本論文の目的は、以上のような背景のもとで、生理学的研究、視覚心理学的研究、計算論的研究など複数の研究手法を用い、長期記憶や、作業記憶、認知処理においてどのように視覚刺激やオブジェクトが統合（連合）され、表現されるのかを解明することである。

本論文の第2章以下の構成は次のようになっている。

2章では長期記憶の形成メカニズムを解明する上で大きな手がかりとなる、受動的連合記憶の神経メカニズムについて、生理学的な知見を基に計算論的なモデルを構築する。

この章では、まず対連合課題を実行しているサルの下側頭葉で観察されたニューロン活動に関する Miyashita の知見を取り上げ、この受動的な連合活動を説明する従来モデル（アトラクターモデル、トレースモデル）の抱える問題点について考察する。さらに、嗅皮質に関する生理学的な知見をもとに、受動的連合を形成する神経回路モデルを構築し、モデルが実際の下側頭葉ニューロン活動をうまく再現できることを計算機シミュレーションにより示す。

3章では、視覚作業記憶に関する視覚心理学的な知見を基に、視覚刺激の持つ複数特徴が、作業記憶の中でどのように統合されて表現されているのか、計算論的な考察を基に仮説を立てる。

この章ではまず視覚作業記憶に関する最も有名な知見のひとつである Luck & Vogel の知見を取り上げ、作業記憶の容量は、記憶できる特徴の数ではなくオブジェクトの数を規定し、オブジェクトごとに異なる属性の特徴が統合された状態で作業記憶に保

持されるという、これまで支持されてきた全属性仮説の妥当性についてその妥当性を検討する。

さらに、選択的不感化理論という計算論的な根拠を基に、オブジェクトの持つ特徴情報が、2属性ずつ統合した状態で保持しているという仮説（2属性仮説）を立てる。また、この仮説を検証するために、3つの属性を持つオブジェクトを作業記憶に保持させるような視覚心理実験を行い、被験者の回答分布から、作業記憶では2属性の情報が統合された表現を保持しているという2属性仮説の妥当性を示す。

4章では、視覚認知処理で扱われる視覚刺激の持つ特徴情報の表現についても、視覚作業記憶と同様の仮説が成り立つという予測に基づき認知における特徴統合の仮説を立て、視覚心理実験を行うことにより仮説の妥当性を検証する。

最後に5章で、研究の結果をまとめるとともに、今後の課題と研究の展望について述べる。

第2章 受動的連合記憶の神経メカニズム

2.1 はじめに

脳の下側頭葉 (IT) 皮質は、視覚情報の認識だけでなく、短期および長期の記憶にも深くかかわっていることが知られている。このことを示す多数の知見の中でも、Miyashita[72] によるサルの長期記憶関連ニューロン活動に関する報告は、大きな反響を呼んだ重要なものである。

彼らが行った実験および結果の概要は以下の通りである。まず、97 個のフラクタル図形をコンピュータで生成し、これに 1~97 まで番号を振る。この図形を番号の順に繰り返し sample 刺激として用い、2 頭のサルに DMS 課題の訓練を行う。この課題では、短時間提示された sample 刺激と、16 秒の遅延期間の後に提示される図形 (test 刺激) とが同じかどうか判断することが求められる。

次に、訓練後のサルに、学習した図形及びそれと同数の新奇な図形をランダムな順序で提示して DMS 課題を実行させ、その際の下側頭葉皮質 (主に TE 野) ニューロンの神経活動を計測した。その結果、特定の学習図形が sample 提示されたときのみ強い遅延活動を示すニューロンが多数観測された。

このような強い反応を起こさせる図形は 1 つのニューロンに対して 1 つとは限らず、多くの場合複数個あったが、これらの図形同士には特に共通する図形的特徴や類似性は見られなかった。しかしながら、これらは図形の番号が近い場合が多かった。すなわち、ある学習図形に強く反応するニューロンは、その前後に学習された図形にも反応を示す傾向があった。

この結果は、図形的特徴に対して選択的に応答する一般的な IT ニューロンの活動とは明らかに異なり、学習過程における刺激間の時間的関係を反映している点で重要な意味をもつ。しかも、この実験で用いられた DMS 課題では、サルは sample 図形

を1試行の間記憶していればよく、図形同士を連合する必要は全くない。その意味で、このような隣接図形間の連合は能動的に形成されたものではなく、本論文ではこれを受動的連合と呼ぶことにする。

同様なニューロン活動は、2つの図形同士を能動的に連合させる対連合(PA)課題の場合にも観察されている[24]。すなわち、図形対の両方に強く反応するニューロン(pair-codingニューロン)は、ある無関係の図形2つに反応するものよりも有意に多かった。対となる図形は、訓練時に遅延をはさんで連續して提示されるから、これも視覚刺激間の時間的近さを反映したニューロン活動と言える。

2.2 受動的連合を説明する従来のモデル

現在のところ、受動的連合のメカニズムを説明するモデルには、Griniasyら[28]やBrunelら[75]のアトラクタモデルとWallis[76]のトレースモデルとがある。

前者は、ITの神経回路をリカレント型回路網でモデル化したものであり、図形をコードする状態が回路網のアトラクタになっている。また、sample図形を表す興奮パターン(コード)は遅延期間中だけでなく、試行が終わった後も次の試行で新たなsample図形が提示されるまで保持され続ける。これにより、保持しているコードに新しく入力される図形のコードが一瞬重ねられることになるため、前後する2つの図形に対するコードの間に相関が生じるのである。

しかし、このモデルでは、番号の隣接する図形同士はHebb学習によって直接的に連合可能だが、番号が2つ以上離れた図形間の連合(コードの類似)は間接的に生じるだけである。その結果、ある図形のコードとその前後の図形のコードとの相関を a とすると、 k 個離れた図形のコードとの相関はほぼ a^k となる。従って、コード間の相関を表すグラフは、 a が小さいとき k と共に急激に減少するはずであるが、実際のデータ(図2.6破線参照)では a は0.4以下であるにもかかわらず、グラフの減少は比較的緩やかである。

また、ITニューロンの遅延活動は、一般に複数の試行にまたがることはなく、試行終了後も活動が持続するという仮定を裏づける実験的な報告はない。これに関して、Yakovlevら[77]は、試行と試行の間の期間中に、前の試行における提示図形に依

存した弱い活動が存在することを実験的に明らかにしたが、このニューロン活動は非常に弱く、アトラクタによって維持されているものだとは考えにくい（むしろ後述の recency ニューロン活動の反映である可能性が高い）。しかも、この実験は学習後のサルで行われたものであり、このような活動が連合の形成に用いられるという彼らの主張よりも、連合が形成された結果生じたものという解釈の方が妥当と思われる。

一方、後者のトレースモデルでは、IT の神経回路を単純な層状回路網としており、図形の提示により後層の細胞が興奮すると、その情報がトレース値という形で後シナプス的に保持されると仮定している。このトレース値が減衰するまでの間に前層の細胞が興奮すると、その細胞からの入力シナプスが Hebb 則と同様に強化されるため、時間的に前後する図形に対する反応が類似することになる。このとき、トレース値の減衰が十分に遅ければ、番号が 2 以上離れた図形のコード間の相関も学習によって直接生じるため、生理データとより良く一致する結果が得られる。

しかしながら、トレース値およびそれを用いたシナプス学習則であるトレース則は、生理学的な妥当性が疑問視される。確かに、シナプス前後のニューロン活動が同時にシナプスの強化は生じることが知られているが、その場合の時間差は高々数 100ms 程度であり、モデルのシミュレーションで想定されている値（トレース値が十分に減衰するまでに数 10 秒以上）とは 100 倍以上の差がある。

このように、どちらのモデルも試行間の図形情報の保持メカニズムの生理学的妥当性に関して問題点を抱えている。さらに、これ以外にも、いずれのモデルでも説明されない実験事実がある。それが次に述べる嗅皮質に関する知見である。

2.3 受動的連合に関する生理学的知見

嗅皮質とは、側頭葉の下部から内側部にかけての皮質領域であり、TE 野に隣接する嗅周皮質とさらにその内側の嗅内皮質からなる。近年、この嗅皮質、特に嗅周皮質の記憶における重要性が注目され、新たな生理学的知見が多数得られている。ここでは、これらの知見のうち、本研究に直接関係するものについて簡単に紹介する。（詳しくは Murray & Bussey, 1999[78]などを参照）。

まず、サルの嗅周皮質を破壊すると、DMS課題の学習および実行が障害される。しかし、図形の単純な認識には影響しないし、条件によってはさほど障害が生じない場合もある。これに対し、対連合 (PA) 課題のように刺激と刺激との連合を能動的に学習させる課題では、嗅皮質の破壊によって非常に重い障害が生じ、新しい連合は全く学習できない。また、Higuchi ら [25] は、半側の嗅皮質を破壊したサルに PA 課題を学習させたところ、破壊した半球の TE 野では、正常なサルと同様の図形選択的ニューロン活動が観測されたが、対図形の両方に選択的に反応する pair-coding ニューロンは特に見られなかつたと報告している。

これらの知見は、視覚刺激間の連合を形成するのに嗅皮質(恐らくは嗅周皮質)が不可欠であることを示唆する。また前述の 2 種類のモデルは、いずれも嗅皮質を含まないため、当然その破壊による影響を説明できないが、単に説明できないだけでなく、特に Higuchi らの実験結果と整合しない。すなわち、PA 課題では対図形が提示される順序は隣接しているから、能動的な連合が形成されると共に受動的連合現象も生じると考えられるが、仮にこれらのモデルに PA 課題を学習させたとすると、必ず対図形に対する反応に相関が生じ、pair-coding ニューロンも増加する。従って、「嗅皮質が破壊されると、TE 野において受動的連合形成のメカニズム(アトラクタによる活動の維持やトレース則)のみが障害を受け、図形選択的ニューロン活動を生むメカニズムは影響を受けない」というかなり無理のある仮定をしない限り、実験事実と矛盾することになる。

ところで、嗅周皮質のニューロンが高い可塑性を示すことが知られているが、それには次の 2 種類がある。1 つはシナプスの可塑性である。例えば Tokuyama ら [79] は、サルに PA 課題を学習させると、脳由来神経栄養因子 (BDNF) 遺伝子が嗅周皮質において特異的に発現することを示した。このことは、図形間の連合の形成に嗅周皮質の可塑性が関与していることを示唆している。

もう 1 つは刺激選択的順応 (SSA) または反復抑制効果と呼ばれる現象で、ある刺激に対して強く反応したニューロンの反応が同じ刺激を再度提示したとき低下するというものである [20]。このような順応効果は、刺激を提示した直後から始まってかなり長時間(数分から最大 24 時間) 持続する。また、再提示するまでの間に別の刺激を提示しても、その影響をあまり受けない。

SSA を示すニューロンのうち、その刺激が見慣れたものかどうか (familiarity) ではなく、最近提示されたかどうかによって反応が変化するものを recency ニューロンと呼ぶ。recency ニューロンは TE 野、嗅周皮質、嗅内皮質などでよく見られるが、特に嗅周皮質が多い。また、recency ニューロンの SSA の持続時間は、嗅周皮質の方が TE 野より有意に長いことが示されている [80]。以上の知見は、一度提示された刺激に関する情報が、嗅周皮質に反応の抑制という形で保持されること、またそれが刺激間の受動的連合の形成に関与している可能性を示唆する。

2.4 嗅皮質の可塑性を取り入れた受動的連合形成のモデル

第 1 章で触れたように、末光ら [30, 81] は、計算論的な検討に基づいて対連合記憶の神経回路モデルを構築している。このモデルは、TE 野に相当する連合回路 N_1 と嗅周皮質に相当する学習信号生成回路 N_2 の 2 つの回路網から構成されており (図 2.1)，生物学的に無理なく PA 課題を遂行できるだけでなく、サルの IT で観察される “pair-recall” と呼ばれる特徴的なニューロン活動 [24] をよく再現する。

また、Naya ら [32] による PA 課題実行時の嗅周皮質および TE 野の pair-recall ニューロン活動の時間変化に関する報告は、モデルの予測と良く一致し、「記憶形成に必要な学習信号が嗅周皮質から TE 野へ送られる」という仮説を支持するものであった [33, 82]。

このように、このモデルは IT における連合記憶の神経機構を説明するものとして非常に有力であるが、嗅周皮質に対応する回路網 N_2 に可塑性を仮定していないため、学習に伴うニューロン活動の変化が十分にモデル化されていないという問題点が残っている。また、このモデルによって受動的な連合を形成するためには、前述のアトラクタモデルと同じメカニズムに依らなければならず、アトラクタモデルと同様な問題が生じる。

そこで本研究では、嗅周皮質に関する上記の知見を考慮に入れ、 N_2 にシナプス可塑性と recency ニューロンを導入したモデルを構成した。但し、SSA のメカニズムは未解明であり、そのモデル化が本研究の直接の目的でもないので、ここでは「疲労」という単純なメカニズムによって recency ニューロンの動作の一部をモデル化している。

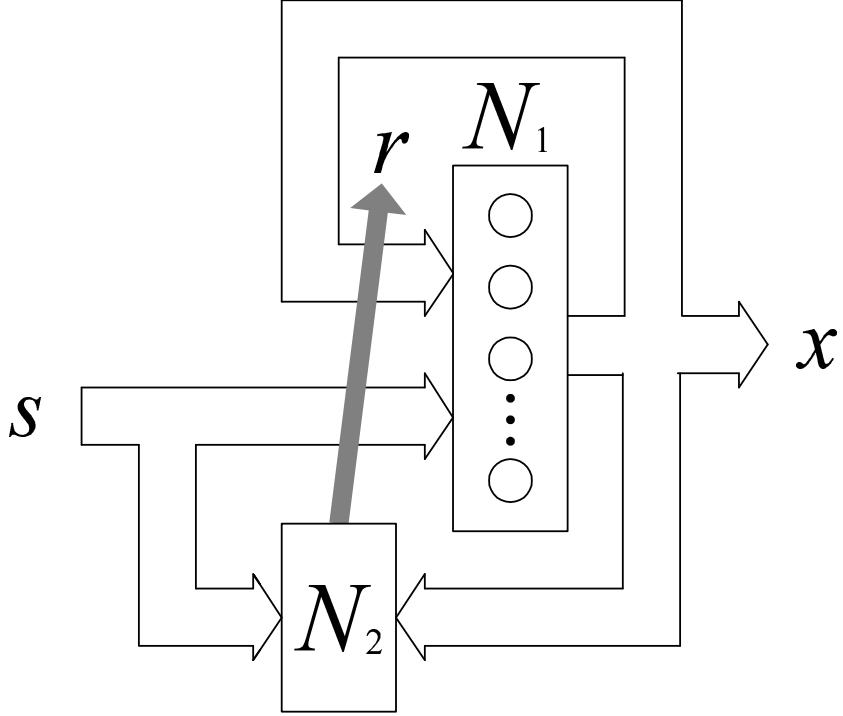


図 2.1: モデルのブロック図

2.4.1 連合回路の構造と学習則

連合回路 N_1 は興奮性細胞 C_i^+ と抑制性細胞 C_i^- からなるユニットが相互に結合した回路網である（図 2.2）。興奮性細胞 C_i^+ は、他のユニットの出力信号を受けると共に、外部からの入力信号 z_i を受け、ユニットの出力 x_i を出力する。また、 C_i^- は C_i^+ を feedforward に強く抑制する働きがある（図中の黒丸は抑制性のシナプス結合を示す）。数式で示すと、

$$y_i = f \left(\sum_{j=1}^n w_{ij}^- x_j - \theta \right) \quad (2.1)$$

$$\tau \frac{du_i}{dt} = -u_i + \sum_{j=1}^n w_{ij}^+ x_j - w^* y_i + z_i \quad (2.2)$$

$$x_i = f(u_i) \quad (2.3)$$

となる。ここで u_i は C_i^+ の平均膜電位、 y_i は C_i^- の出力、 w_{ij}^+ と w_{ij}^- はそれぞれ j 番目のユニットから C_i^+ および C_i^- へのシナプス荷重、 w^* は C_i^- から C_i^+ への抑制性シナプスの効率、 θ は閾値を表す。また、各細胞の出力関数 $f(u)$ は、0 から 1 の値をと

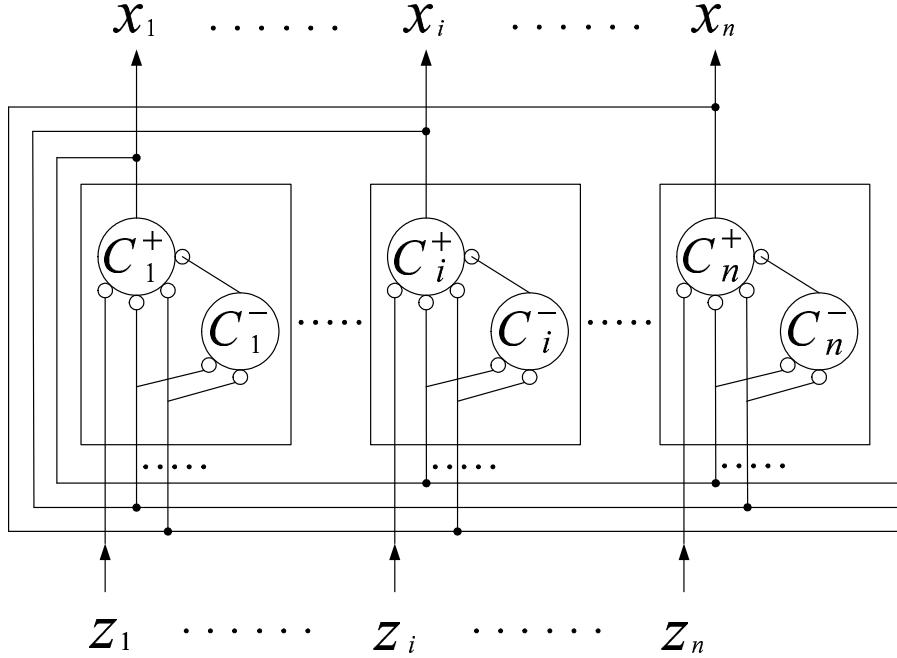


図 2.2: 連合回路の構造

るシグモイド関数

$$f(u) = \frac{1}{1 + e^{-cu}} \quad (2.4)$$

である。ただし c は正の定数である。

C_i^+ が外部から受ける信号 z_i は、次式で与えられる。

$$z_i = \sum_{k=1}^m a_{ik} s_k + \lambda r_i \quad (2.5)$$

ここで、 s_k は刺激パターン $\mathbf{s} = (s_1, \dots, s_m)$ の成分、 a_{ik} はその荷重、 r_i は回路網 N_2 で生成される学習信号、 λ はその入力強度である。

この回路網の学習は、学習信号 r_i を用いて次式のように荷重を修正することによって行われる。

$$\tau' \frac{dw_{ij}^+}{dt} = -w_{ij}^+ + \alpha_1 r_i x_j \quad (2.6)$$

$$\tau' \frac{dw_{ij}^-}{dt} = -w_{ij}^- - \beta_1 r_i x_j + \beta_2 x_i x_j + \gamma \quad (2.7)$$

$$\tau' \frac{da_{ik}}{dt} = -a_{ik} + \alpha_1 r_i s_k \quad (2.8)$$

ここで $\alpha_1, \beta_1, \beta_2$ は学習係数、 γ はユニット間の一様な側抑制を表す正の定数、 τ' は

時定数を表す ($\tau' \gg \tau$). これにより, 出力ベクトル $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_n)$ の方向が学習信号 \mathbf{b} と類似するようになる.

2.4.2 学習信号の生成

学習信号生成回路 N_2 の構造を図 2.3 に示す. この回路は, 回路網 N_1 のユニットのそれぞれに対応する n 個の出力細胞 C_i^o と, これを抑制する働きのある同数の recency 細胞 C_i^r によって構成されており, 刺激パターン s を全く別のパターンに変換し, 連合回路用の学習信号 $\mathbf{b} = (r_1, \dots, r_n)$ を出力するものである. このとき, C_i^o には側抑制と興奮性の自己結合があって競合が生じるため, \mathbf{b} は成分の一部分のみが 1 に近い値をとり, それ以外はほぼ 0 のパターンとなる.

より具体的には, i 番目の細胞 C_i^o は刺激パターン s と, N_1 からのフィードバック x_j をシナプス荷重 p_{ik} および q_{ij} を介して受け, N_1 の i 番目のユニットに r_i を出力する (図中の黒丸は抑制性のシナプス結合を示す). また, recency 細胞 C_i^r は, 対応する C_i^o からの入力によって興奮する一方で C_i^o に抑制性の信号を送るが, このとき興奮の強さに応じて疲労度が高まる (閾値が上がる) ことによって順応が生じ, C_i^r の活動性が一時的に低下する. 以上を式で示すと,

$$\begin{aligned} \tau \frac{dv_i}{dt} &= -v_i + \sum_{k=1}^m p_{ik} s_k + \sum_{j=1}^n q_{ij} x_j \\ &\quad - \rho \sum_{j \neq i} r_j + \sigma r_i - \eta e_i, \end{aligned} \tag{2.9}$$

$$r_i = f(v_i), \tag{2.10}$$

$$e_i = (\zeta - h_i) r_i, \tag{2.11}$$

$$\tau'' \frac{dh_i}{dt} = -h_i + \nu r_i, \tag{2.12}$$

となる. ここで v_i は C_i^o の平均膜電位であり, ρ と σ はそれぞれ側抑制および自己結合の強度, η は recency 細胞からの抑制性結合の強度を表す. また, e_i および h_i は C_i^r の出力および疲労度を表し, τ'' は順応の時定数, ζ および ν は正の定数である.

また, シナプス荷重 p_{ik} は最初ランダムな値をとるが, 学習の際次式に従って更新される.

$$\tau' \frac{dp_{ik}}{dt} = -p_{ik} + \alpha_2 r_i s_k \tag{2.13}$$

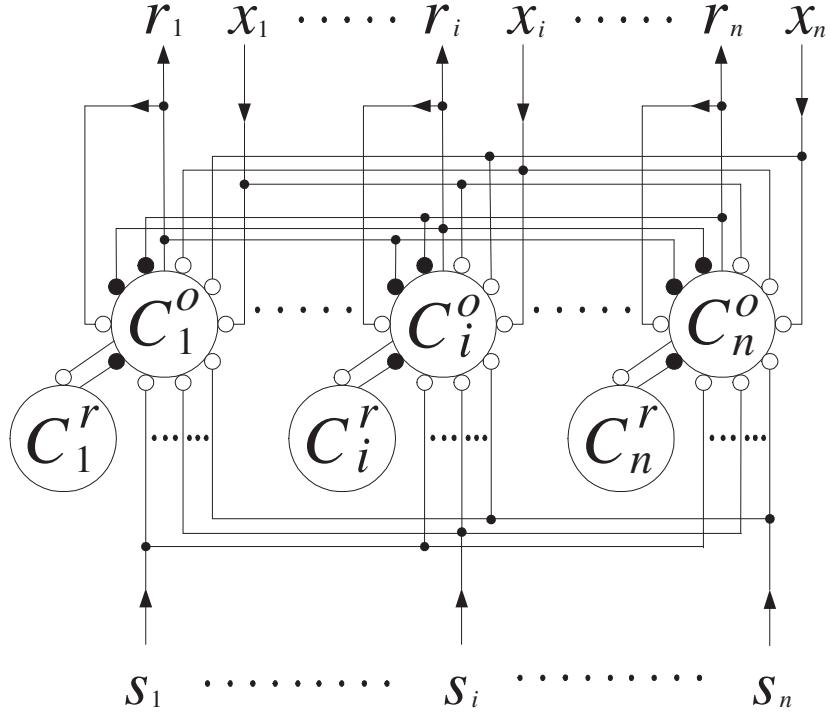


図 2.3: 学習信号生成回路の構造

ただし, α_2 は正の学習定数である.

この回路網の動作を説明するために, 外部から 1 番目の刺激パターン s^1 が入力されたとしよう. N_2 はこれを変換したパターン b^1 を出力し, N_1 はこれを学習信号として学習を行う. このとき順応により, b^1 の成分のうち 1 に近い値をとるものに関して, C_i^r の活動性が低下し, C_i^o は興奮しやすくなる.

このとき, 次のパターン s^2 の入力を受けると, N_2 の出力パターン b^2 は b^1 とある程度の相関をもつものになる. 順応の効果は徐々に減衰するが, しばらくは持続するので, これに続いて入力されるパターン s^3, s^4, \dots に対して N_2 が出力するパターン b^3, b^4, \dots も, b^1 と若干の相関が生じる.

但し, この相関はそれほど大きなものではない. もしこの相関, すなわち recency 効果が大きすぎると, すべてのパターンに対する学習信号が類似してしまい, 細胞の刺激選択性がほとんどなくなってしまうからである. そこで重要な意味をもつのが, N_1 および N_2 への入力シナプス a_{ik} および p_{ik} の学習である. これを式(8)および(13)に従って修正することにより, パターン s^μ の入力によって N_2 の各細胞が受ける信号が, 対応する学習信号 b^μ に類似する方向へ変化する. この効果が recency 効果に加算

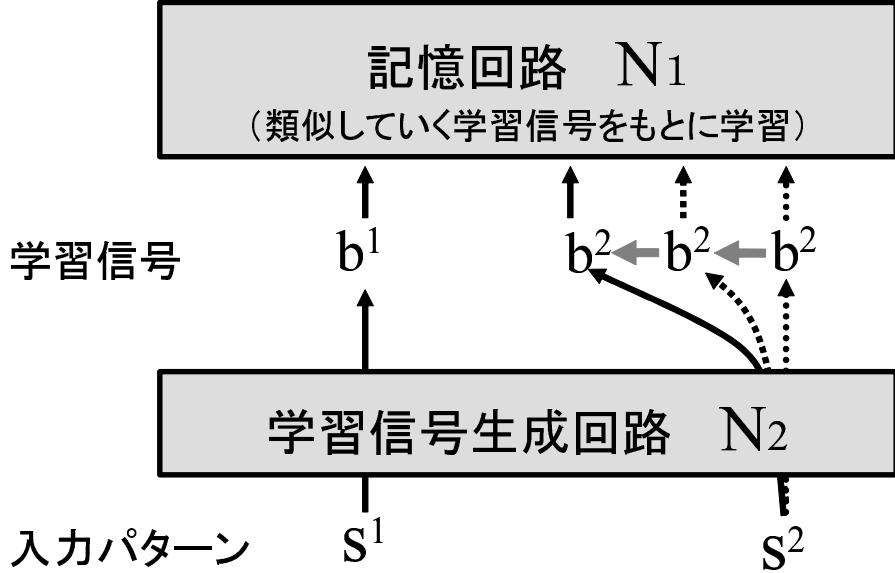


図 2.4: 受動的連合の学習メカニズム

されるため、学習を繰り返すたびに b^1 と b^2, b^3, \dots との相関が徐々に高まる(図 2.4).

しかしながら、隣接する b^μ 間に相関が生じるからといって、これで受動的連合が形成されたことにはならない。この相関のかなりの部分は recency 効果、すなわち $s^{\mu+1}$ を s^μ の次に入力したことによるものであり、別の順序で入力すると b^μ と $b^{\mu+1}$ の相関が大きく減少してしまうからである。

一方、 N_1 のユニットの s^μ に対する反応 x^μ も、 b^μ を用いた学習によって $b^m u$ と同様の相関をもつようになるが、この相関は recency 効果に直接依存しない。つまり、 s^μ をどのような順序で入力しても、 x^μ は変化せず、隣接する x^μ 間の相関は高いままである。本モデルにおいて N_1 ではなく N_2 に recency 細胞を導入した理由の一つは、 N_1 に直接 recency 効果を導入しただけでは、サルの実験のように s^μ をランダムに入力したとき、反応の高い相関を実現するのが困難なことがある。

2.5 シミュレーション結果

ユニット数 $n = 1000$ の回路網を用いて、シミュレーション実験を行った。まず、入力パターンとして成分の 10%が 1 で残りが 0 であるような 1000 次元のパターン ($m = 1000$) を 100 個ランダムに作成し、これを 1 パターンあたり 10τ の期間、順にモデルに入力し、前述の方法で学習を行った。パラメータは次のように設定した。

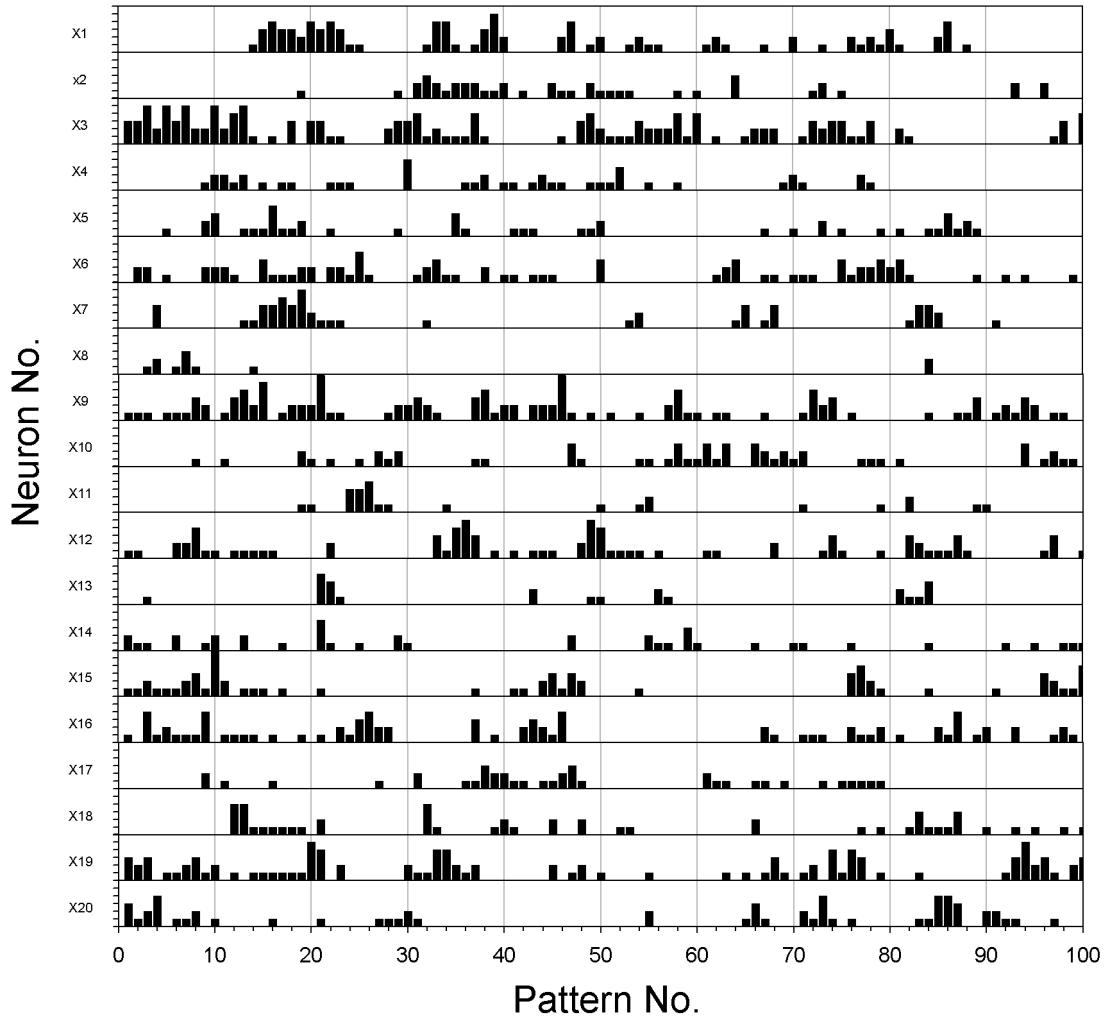


図 2.5: 入力パターンに対する各ユニットの反応

$$\tau' = 50000\tau, \quad \tau'' = 60\tau, \quad \theta = 3.0, \quad w^* = 10,$$

$$\lambda = 0.15, \quad \alpha_1 = 50, \quad \alpha_2 = 1.0, \quad \beta_1 = 25,$$

$$\beta_2 = 50, \quad \gamma = 0.05, \quad \zeta = 0.9, \quad \iota = 0.8, \quad c = 10.$$

学習を 14 回繰り返した時点における N_1 の各ユニットの反応を表したのが図 2.5 である。この図には、ランダムに選んだ 20 個のユニットについて、100 個の学習パターンすべてに対する反応が示されている。ユニット毎に異なる活動特性が見られるが、いくつかのパターンとその前後の限られたパターンにのみ強く反応する選択性の高いユニットや、選択性が弱くより多くのパターンに対して幅広く反応するユニットがあるなど、サルの IT で観察されたニューロン活動とよく似ているといえる。

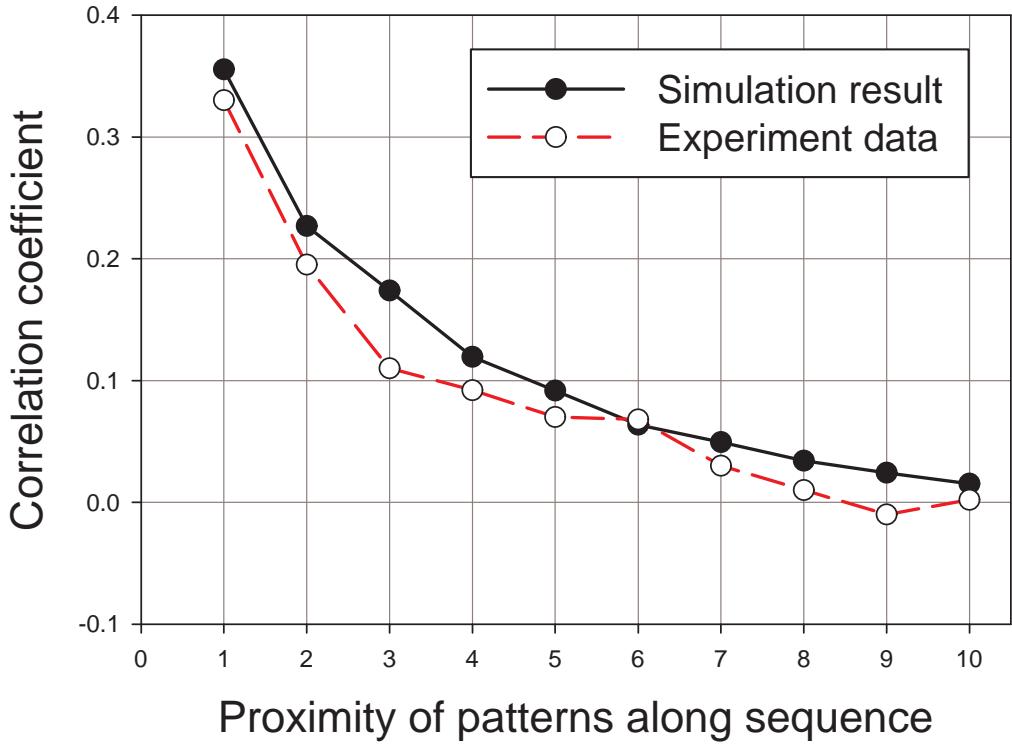


図 2.6: 学習を行った近接パターンに対する反応の相関

図 2.6 は、比較的選択性の高かった 200 個のユニットについて、順序が近接する 2 つのパターンに対する反応の相関を求めた結果である。グラフの横軸はパターン番号の差 (隣接する場合が 1), 縦軸は相関係数であり、実線が本モデルで得られた結果を表す。また、破線は生理実験で得られたデータ (文献 [72] より引用) であり、本モデルとよく合致することがわかる。

最後に、隣接するパターンに対する反応の相関が、学習の回数と共にどう変化するかを調べた (図 2.7 実線)。比較のため、このモデルで $h_i \equiv 0$ として recency 効果を取り除いた場合 (点線)，および recency 効果はあるが N_2 のシナプスに可塑性がない (p_{ik} が一定) 場合 (破線) について、それぞれ同様の実験を行った。このグラフから、受動的連合が学習回数と共に徐々に形成されていること、recency 細胞の機能を取り除くと受動的連合が全く形成されないことがわかる。また、 N_2 のシナプスに可塑性がない場合でも、recency 効果と N_1 のシナプス学習によってある程度は受動的学習が可能であるが、相関の増加は元のモデルよりも緩やかであった。この結果は、本モデルの受動的連合学習において、 N_2 における recency 効果とシナプス学習の両方が関与す

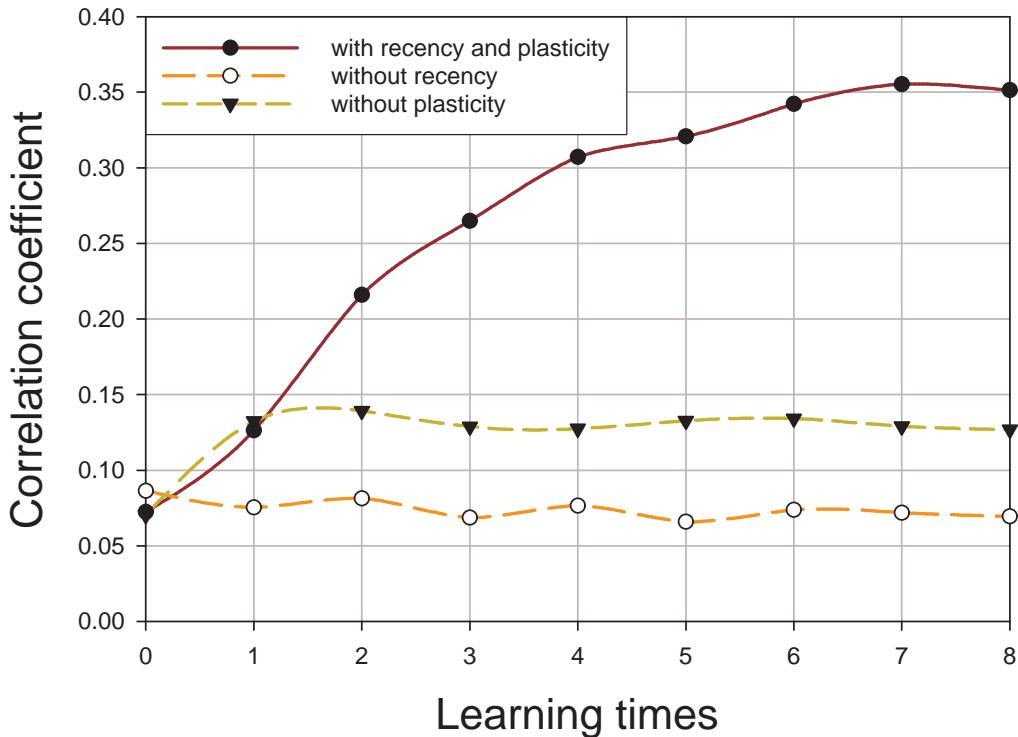


図 2.7: 受動的連合学習による反応相関の推移

るが、特に前者が重要であることを示しており、IT でも嗅周皮質の recency ニューロンおよびシナプス可塑性がそれと同様な役割を果たしていることを示唆する。

2.6 まとめ

嗅皮質に関する生理学的知見をもとに、受動的連合を形成する神経回路モデルを提案し、それが実際の IT ニューロン活動をうまく再現できることを示した。

本モデルは受動的連合現象を説明する他のモデルと比較して、生理学的知見との整合性が高いと言える。また、同じ構造のモデルで対連合課題を学習できるという特徴をもち、能動的および受動的な連合学習の両方のメカニズムに統一的な説明を与えることが可能である。もちろん、実際に本モデルと同じメカニズムで受動的連合学習が行われているかどうかは、今後の実験的検証を待たなければならない。しかし、本研究の結果は、嗅周皮質の可塑性を利用して受動的連合を形成することが少なくとも理論的には可能であることを示しており、実際にも可能性が高いと考えている。

今後の課題として、モデルの挙動をより詳細な生理データと比較することや、シミュレーションによる動作解析を進めて実験的に検証可能な予言を導出することなどが挙げられる。また、recency 細胞をより妥当な方法でモデル化することも今後の課題である。

本研究では嗅皮質に関する生理学的知見をもとに、受動的連合を形成する神経回路モデルを提案し、これにより IT で観察されるニューロン活動が再現されることを示した。

このモデルは、受動的連合現象を説明する他のモデルと比較して、生理学的知見との整合性において優れており、この現象が嗅皮質の破壊によってなぜ消失するのかを説明する。また、明示的な対連合課題も学習できる点も他のモデルにない大きな特長であり、これによって視覚刺激間の連合学習のメカニズムに統一的な説明を与えることが可能である。今後の課題として、さまざまな条件下でモデルの挙動を調べ、本モデルの妥当性を検証することが必要である。

第3章 視覚作業記憶における情報の統合表現

3.1 はじめに

ヒトの視覚系では、低次の段階で、視覚オブジェクトの持つ特徴情報を、色形運動といった属性ごとに別々に処理した後、高次の段階でそれぞれの特徴が再び統合され、認識されると考えられている。こうした特徴情報の処理を説明する理論として、Treisman らの特徴統合理論 [1 - 3] が、現在のところ最も支持されている。

特徴統合理論によれば、各属性の特徴はそのオブジェクトに注意を向けることによって場所ごとにどのような特徴があるかを表す「特徴マップ」に書き込まれ、すべての特徴が統合された状態で保持される。しかし、このモデルは概念的なモデルであり、例えば特徴マップも心理学的な抽象表現に過ぎず、具体的に特徴の情報がどのような神経メカニズムによって、どのような状態で保持されるのか、説明することはできない。例えば、日常生活などで、視覚情報を一時的に作業記憶に保持する必要のある状況がしばしば生じるが、この作業記憶に保持されているオブジェクトの情報は具体的には、どのような表現で保持されているのであろうか。

Luck&Vogel[83] は以下のような遅延対比較課題を用い、2種類の属性をもつ場合の視覚作業記憶の情報表現に関して、興味深い実験を行っている。

初めに画面に提示される視覚刺激をサンプル刺激、遅延をはさんで提示される視覚刺激をテスト刺激、それぞれの視覚刺激を構成する独立した図形をアイテムと呼ぶことにする。アイテムは必要に応じて複数の属性(例: 色)の特徴値(例: 赤, 青, 緑)を持つ。図 3.1 のように、ディスプレイ上に 3 つのアイテムからなるサンプル刺激が 100ms 提示される。これらのアイテムは、3 つの属性、形(S), 色(C), 運動方向(M)に関して、それぞれ特徴を持っている。

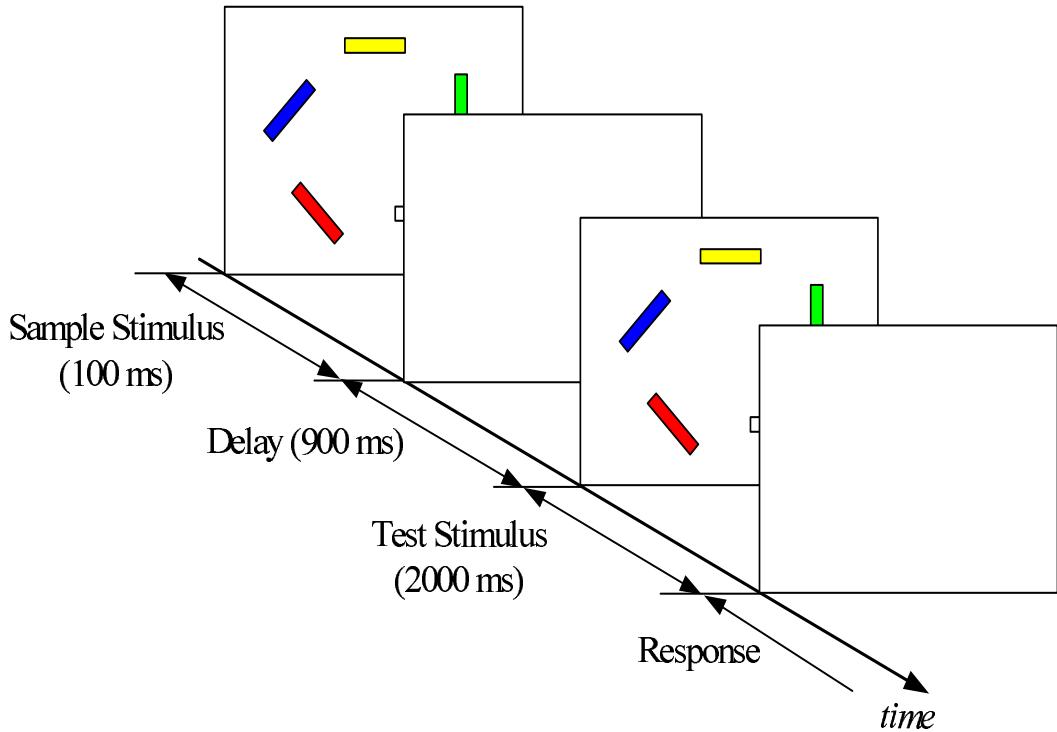


図 3.1: Luck & Vogel(1997)の一試行の流れ

被験者は 3ヶ所に提示されたそれぞれのアイテムが属性ごとにそれぞれどのような特徴を持っていたかを覚えておくことが求められる。続いて 900ms の遅延時間はさみテ스트刺激が提示される。被験者には、テ스트刺激で提示されたアイテムと、同じ位置に提示されたサンプル刺激内のアイテムとを比較して、特徴の変化があったかどうかを回答してもらう。この一連の流れを 1 試行とした。なお、全試行のうち 50% の試行でテスト刺激と、サンプル刺激が異なる。

彼らは以下のようにいくつかの条件におけるこの課題の正答率と刺激のサイズ（アイテム数や特徴数）から作業記憶の保持容量と保持方法を調べた。

1. 単純な特徴を用いた実験

アイテムは、ランダムに選ばれた色（赤、青、紫、緑、黄、黒、白）を持った、視角 $0.65^\circ \times 0.65^\circ$ の正方形を用いて単純な色に対しての作業記憶容量を計った。この結果、オブジェクトが 1～3 個の時はほぼパーフェクトで、その後 4～12 個の提示のときは成績が規則的に下がった。この結果が視覚作業記憶容量を反映していて言語作業記憶の影響を受けていない事を示すために言語記憶も使うような試行も行ったが、結果に有意な差はなかった。

さらに、記憶容量の制限が作業記憶そのものの制限によるものであり、刺激を受けることや作業記憶にエンコードすることによるものでないことを示すためにサンプル刺激の提示時間を 500ms にしたが、結果に有意な差はなかった。また、アイテムとして色特徴と方位特徴とを持つ長方形を用い、色を変化させる試行と傾きを変化させる試行で比較したが有意な差はなかった。

2. 複数の特徴の組み合わされたアイテムを用いた実験

アイテムは視角 $0.03^\circ \times 1.15^\circ$ の長方形を用い、単純な特徴のみを持たせて実験した場合と組み合わされた特徴を持たせて実験した場合での結果を比較したところ、組み合わされた特徴を持たせた場合、覚えなければならぬ特徴の数は増えてもかかわらず、大きな違いはなかった(図 3.2: 5名の被験者を用いた追試結果)。このことから、正答率は、個々の特徴を合計した数ではなく、アイテムの数に依存していることがわかった。

これらの結果は、人間は少なくとも 4 個程度の視覚オブジェクトを作業記憶に保持することができるが、各オブジェクトが色と形状のような 2 つの属性をもち、両方の特徴を記憶する必要がある場合と、单一属性の記憶でよい(例えば色はすべて同一または不变)場合で記憶容量や正答率に差が見られないことを示す。このことから彼らは、作業記憶の容量は、記憶できる特徴の数ではなくオブジェクトの数を規定するとし、オブジェクトごとに異なる属性の特徴が統合された状態で作業記憶に保持されると言主張した。

しかしながら、彼らの実験は、2 属性のオブジェクトまでしか扱っておらず、この結果だけからは、オブジェクトの持つ 2 つの属性が統合されているということまでしかいえない。全属性が統合されていることを示すためには、より多くの属性をもつオブジェクトを用いる必要がある。

独立な視覚属性の数に関してはいろいろな議論があるが [46 - 52]、少なくとも 5 つはあるとされるから、視覚作業記憶において全属性説が成り立つならば 20 個以上の特徴を保持できるはずである。

そこで、まず、Luck&Vogel の実験を 3 属性に拡張し、この点について調べた。

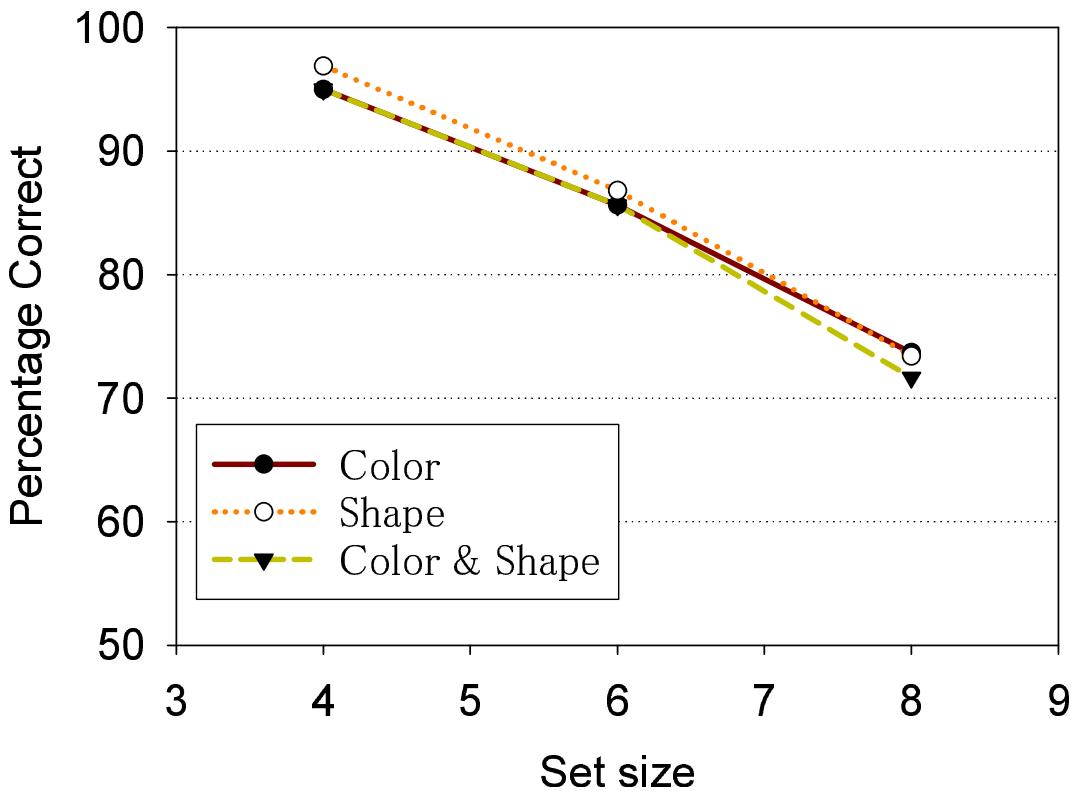


図 3.2: Luck & Vogel(1997) の追試結果

3.2 Luck&Vogel の実験の 3 属性への拡張

オブジェクトが 3 種類以上の属性を持つときも、2 属性しか持たないときと同様に、作業記憶の容量は、記憶できる特徴の数ではなくオブジェクトの数を規定し、オブジェクトごとに異なる属性の特徴が統合された状態で作業記憶に保持されるといえるのかを調べるため、以下のように、Luck&Vogel の実験を 3 属性に拡張し、実験を行った。

図 3.4 のように、ディスプレイ上に複数のオブジェクトがサンプル刺激として提示される。これらのオブジェクトは、3 つの属性、色 (C)、傾き (O)、運動方向 (M) について、それぞれ特徴を持っている。このとき、被験者は、ディスプレイ上に提示されたそれぞれのアイテムが属性ごとにそれぞれどのような特徴を持っていたかを覚えておくことが求められる。なお、サンプル刺激提示時間は 500ms に延長したが、これは、運動方向の属性を加えたため、オブジェクトの運動を認知するための時間が

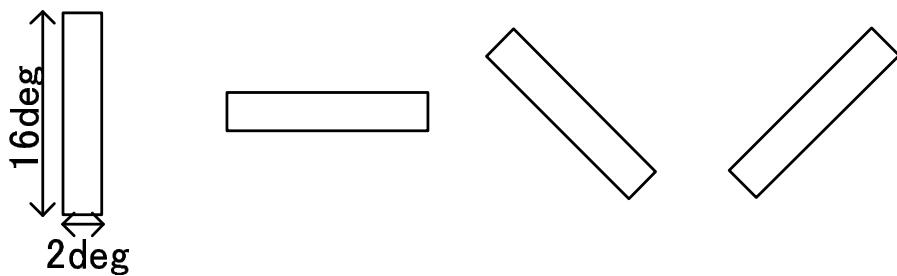


図 3.3: 形+色+動きの 3 属性を持つ刺激

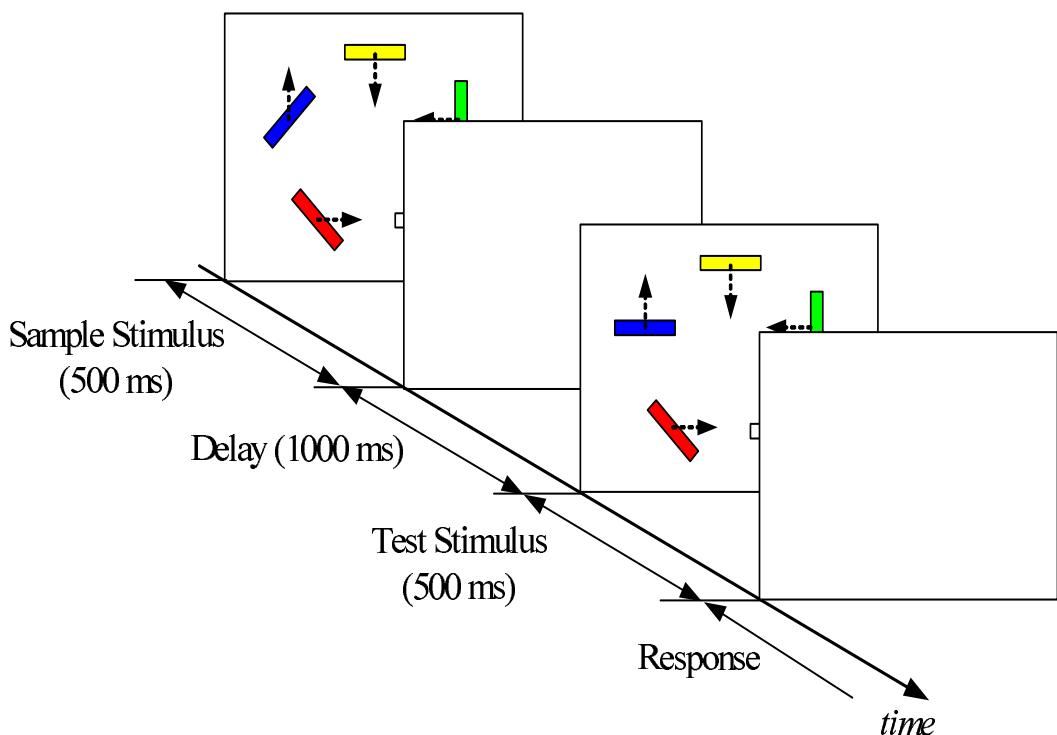


図 3.4: 拡張実験の一試行の流れ

必要であったためである。続いて遅延時間をはさみ、ディスプレイ上のサンプル刺激と同じ場所にアイテムがテスト刺激として提示される。このとき、被験者には、テスト刺激で提示されたアイテムと、サンプル刺激のアイテムとを比較して、特徴の変化があったかどうかを報告してもらう。この一連の流れを一試行とした。テスト刺激は 50% の確率でサンプル刺激から変化するようにし、変化する試行の中では、1 つの属性、2 つの属性、3 つの属性の変化がそれぞれ等確率で起こるようにした。他の条件については前述の追試と全く同じ条件で行った。

視力 0.7 以上で正常な色覚を有し、実験の目的を知らない 18~24 歳の大学生 5 名を

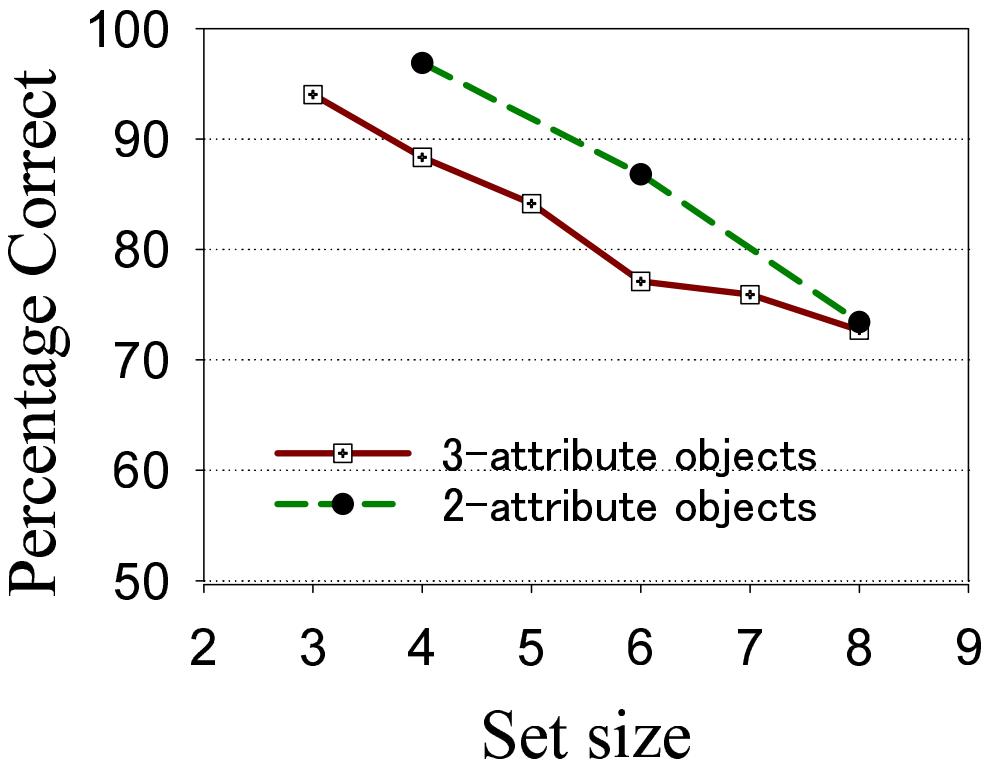


図 3.5: Luck&Vogel の拡張実験結果

被験者として実験を行った。その結果、オブジェクトの数が同じであっても、属性の数が 2 つから 3 つに増えると、遅延期間の前後における特徴の変化を正しく検出するのは明らかに難しくなった(図 3.5)。90%の正答率を基準に見てみると、前述の 2 属性オブジェクトを用いた追試結果では 6 オブジェクト程度を記憶することができていいのに対し、3 属性オブジェクトを用いたこの実験では、4 オブジェクト程度しか記憶できていない。このことから、全属性仮説の妥当性には疑問が残る。

3.3 視覚作業記憶の 2 属性仮説

これに対して、我々は計算論的な考察に基づき、全属性仮説のような、全ての属性情報が統合した表現の代わりに「2 つの属性のみが統合された表現が複数存在する」という仮説を立てた(図 3.6)。これを 2 属性統合表現仮説(以下、2 属性仮説と略称)と呼ぶ。この仮説の計算論的根拠として、我々が、計算論的な考察に基づいて提案している選択的不感化理論 [38] が挙げられる。

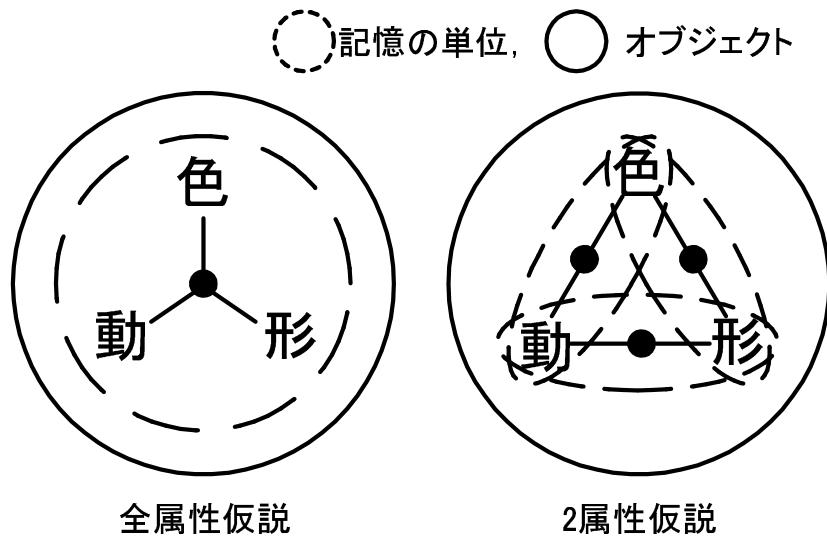


図 3.6: 作業記憶における特徴情報表現の仮説

選択的不感化理論とは、ある情報を表現する細胞集団のうち、入力に対する感度を持つものの組み合わせが、もう一つの分散表現された情報に応じて変化するというもので、従来別々に分散表現された情報同士の統合の際に生じていた計算論的問題を解決することができる [84](1.2.3 を参照のこと).

選択的不感化では、一度に 2 つの情報しか統合できないという性質があり、3 つ以上の情報を統合してひとつの表現を作るには、2 種類の情報が統合された表現を基に間接的に行うしかない。このことは視覚特徴統合においても成り立つのではないかと考えられる。

さらに、人間の視覚系において 3 種類以上の属性の異なる特徴を統合した表現が直接必要となることが日常生活において実はあまりないという点も 2 属性仮説の根拠として挙げられる。

3.4 視覚心理実験による仮説の検証

前述の 2 属性仮説を検証するために、以下のような 3 つの属性を持つオブジェクトを用いた視覚心理実験を行った。

図 3.7 は、実験の 1 試行の内容を説明したものである。まず、試行開始の合図の後、3 つの刺激アイテムからなるサンプル刺激が 600ms の間提示され、1000ms の遅延期間の後、1 アイテムのみがテスト刺激として 600ms 提示される。その後、応答画面が

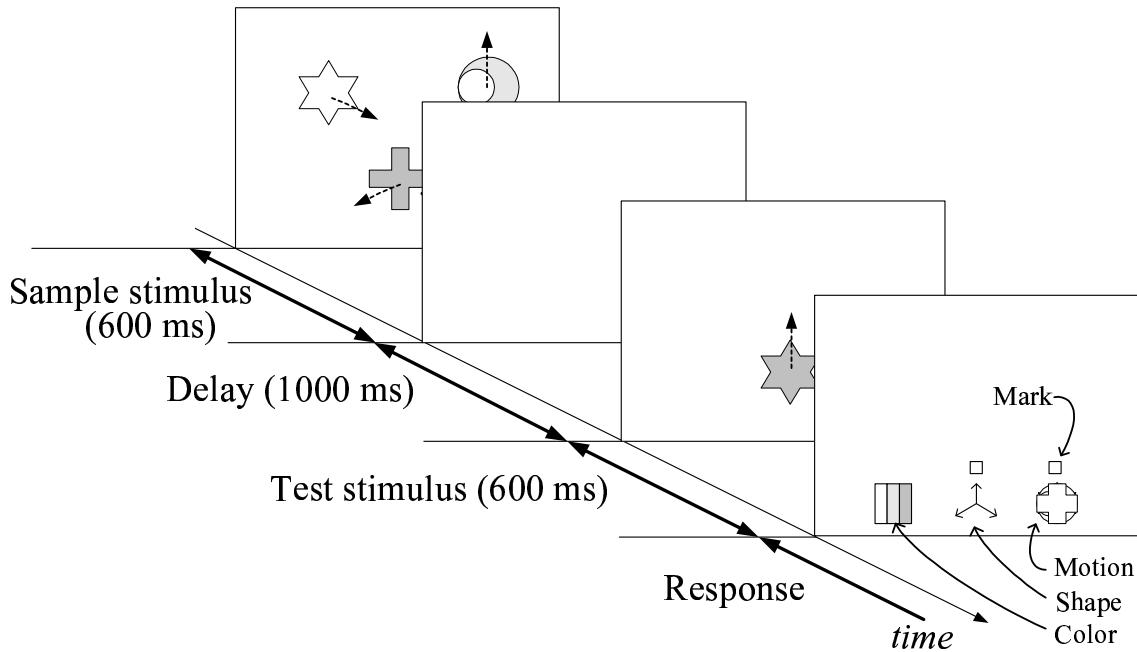


図 3.7: 実験の一試行の流れ

表示される。それぞれの刺激アイテムは、図3.8に示すような各3通りの形(面積は同一)に、赤、緑、青の色、そして上、右下、左下(それぞれ時計の12時、4時、8時の方向)の運動方向を組み合わせたものである。背景はサンプル刺激のアイテムは、試行ごとに27通り刺激の中から異なる3つがランダムに選ばれる。

被験者は、テスト刺激と同じ場所に出されたサンプル刺激のアイテムとテスト刺激を比較し、各属性が変化したかどうかを、応答画面上の各属性を示すアイコンをクリックすることによって回答する。但し、被験者は答えに迷ったときにはクリックを控える傾向が見られたので、その影響を相殺するために、実験の前半または後半の

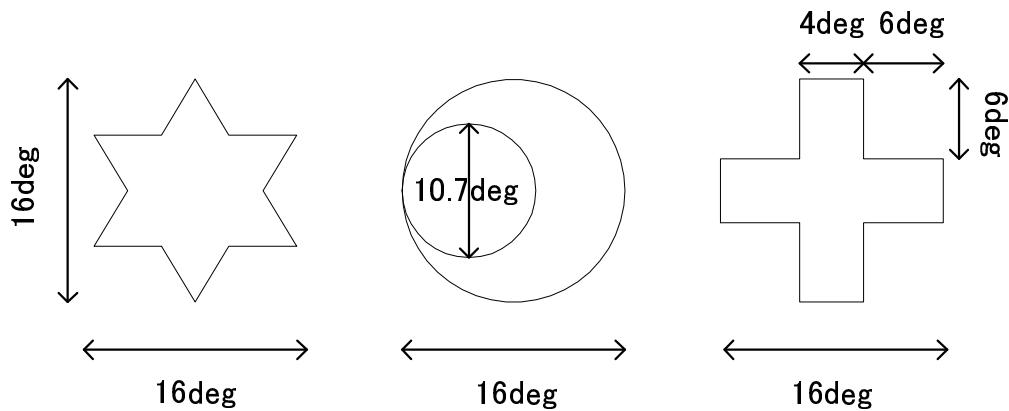


図 3.8: 実験で用いた刺激

表 3.1: 被験者の回答分布

| | | Answer (%) | | | | | | | |
|-----------|------|------------|----|----|----|----|----|----|-----|
| | | None | S | C | M | CM | MS | SC | SCM |
| Condition | None | 49 | 13 | 13 | 5 | 4 | 6 | 9 | 1 |
| | S | 6 | 49 | 3 | 3 | 1 | 14 | 22 | 2 |
| | C | 1 | 3 | 59 | 1 | 11 | 2 | 20 | 2 |
| | M | 3 | 2 | 1 | 52 | 16 | 19 | 3 | 4 |
| | CM | 1 | 1 | 5 | 2 | 71 | 5 | 5 | 11 |
| | MS | 0 | 6 | 1 | 8 | 10 | 61 | 4 | 10 |
| | SC | 0 | 3 | 9 | 0 | 4 | 2 | 70 | 11 |
| | SCM | 1 | 1 | 2 | 2 | 19 | 7 | 9 | 59 |

(S: 形, C: 色, M: 運動方向)

セッションでは変化した属性をクリックを、残りのセッションでは変化しなかった属性をクリックさせるようにした(どちらのセッションを先に行うかは、被験者間でカウンタバランスした)。

視力 0.7 以上で正常な色覚を有し、実験の目的を知らない 18~24 歳の大学生 10 名を被験者として、各人につき 600 試行の実験を行った。600 試行のうち、変化する属性が全くない場合 (条件 0), いずれか 1 つの属性のみが変化する場合 (条件 S, C, M, 各 50 試行), 2 つの属性が同時に変化する場合 (条件 CM, MS, SC, 各 50 試行), 3 つの属性とも変化する場合 (条件 SCM) がそれぞれ 150 試行ずつ含まれる。ここで、条件 S, C, M はそれぞれ形、色、運動方向のみが変化する条件、同様に条件 CM, MS, SC はそれぞれ色と運動方向、運動方向と形、形と色が変化する条件である。

なお、実験は暗室の中で行われ、視覚刺激は被験者の 114cm 前方に設置されたディスプレイ (TOTOKU CV821X, 水平走査周波数 30-107 kHz, 実験時の解像度 640 × 480 ドット, リフレッシュレート 100 Hz) 上に提示される (この距離では、ディスプレイ上 2 cm の図形が視覚 1° に相当する)。また、あらかじめ予備実験を別の数人の被験者を用いてを行い、属性によって正答率がばらつかないように、背景 (灰色) の輝度は約 $11cd/m^2$ 、刺激の輝度は $16.5cd/m^2$ に設定した。

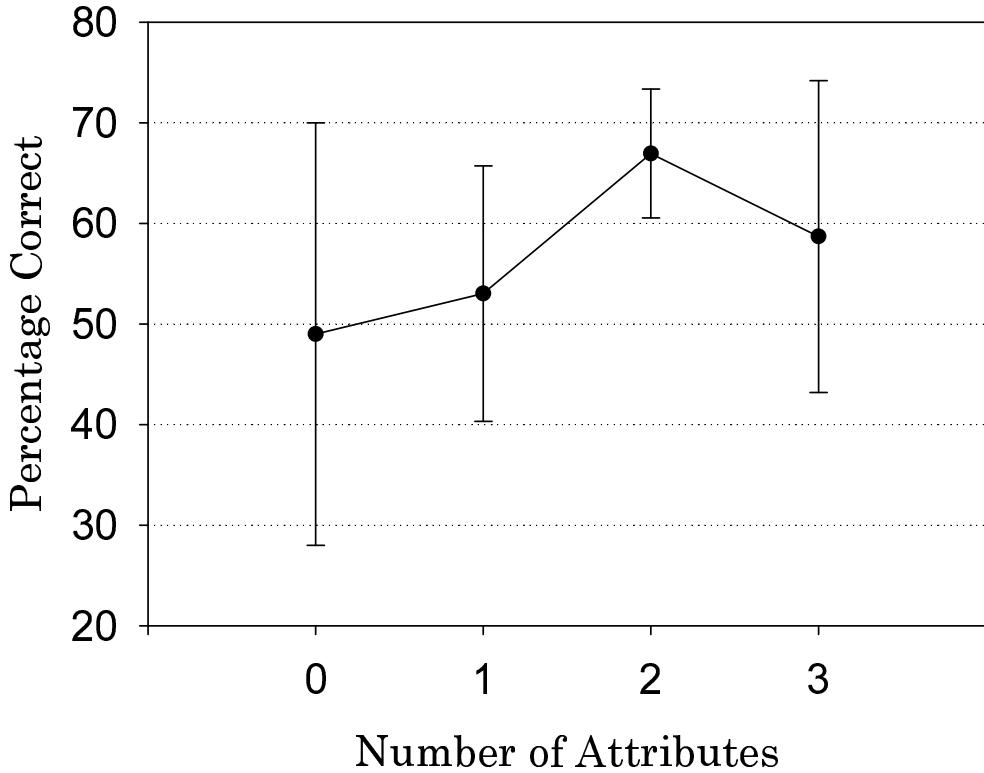


図 3.9: 変化する属性数ごとの正解率

3.5 結果

条件ごとに、被験者が変化したと報告した属性を整理したものを図 3.4 に示す。各行が 8 種類の条件を、各列は被験者の回答(変化したと感じた属性の組合せ)を表し、数値は回答の割合を表す。対角線上の網掛けした部分が各条件における正答率を表す。この表から、いくつかの興味深い現象が読み取れる。

まず、図 3.9 は変化する属性の数ごとに正答率をプロットしたグラフである(エラーバーは標準偏差)。このグラフからわかるように、2 つの属性が変化する場合の正答率が最も高い。特に 1 つの属性のみが変化する場合との差は明確であり、すべての被験者において、前者の正答率が後者を上回った。

また、図 3.10 はすべての試行において、いくつの属性が変化したと回答したかを集計したグラフである。実際の試行の比率はすべて 25% であるにもかかわらず、圧倒的に 2 つ変化したという回答が多いことがわかる。

さらに、表 3.1 において誤答の分布を見ると、ある一つの属性のみが変化した場合

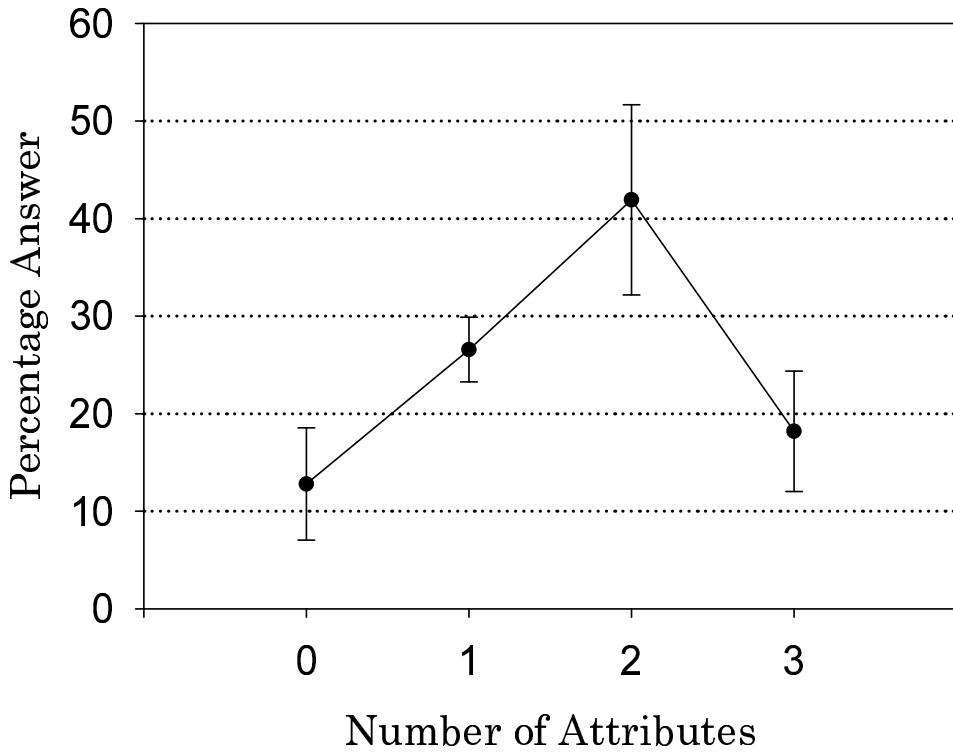
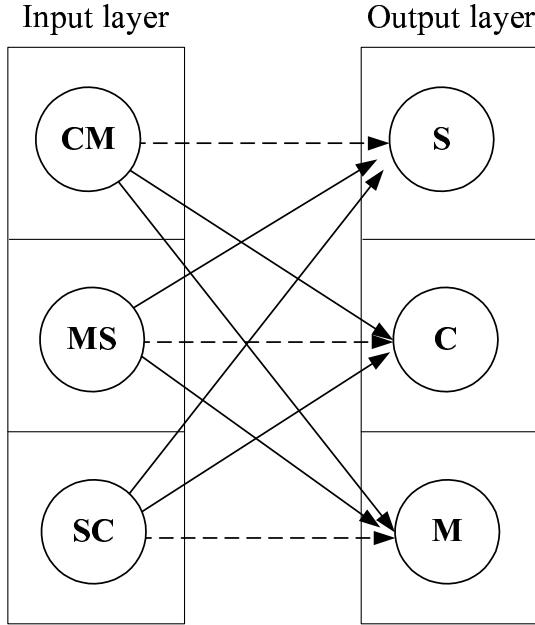


図 3.10: 変化する属性数ごとの回答率

に、それ以外の属性のうちの一方が同時に変化したと回答する割合がかなり多い（全試行中の 34%，誤答中の 74%）ことがわかる。一方、2つの属性が変化した場合には、2つの属性のうち一方のみ変化と答える誤答（全試行中の 11%，誤答中の 33%）だけでなく、正解とは異なる 2 属性を答える場合や 3 属性とも変化したとする誤答も同程度あった。このことから、「実際には 1 つの属性しか変化していないのに、もう一つ別の属性も同時に変化したと感じる錯誤」が他の錯誤に比べて特異的に生じやすい、ということができる。

この結果は、全ての種類の特徴を統合した形で記憶しているというモデル（全属性仮説）で説明することは非常に難しい。これに対して、2 属性ずつを統合した 3 種類の表現が保持されている（2 属性仮説）とするならば、比較的容易に説明できる。

例えば、2 属性が変化した時の正答率が 1 属性のみ変化したときより高いのは、1 属性（例えば S）の変化を正しく検出するには 2 つの表現（SC と MS）の両方を正しく保持していかなければならないのに対し、2 属性が変化した場合には、その 2 属性の組だけ保持していれば正答可能だからであると説明できる。



(Connection weight : solid = +1, dashed = -1)

図 3.11: 2 属性仮説に基づくモデル

より具体的に、図 3.11 のようなニューラルネットモデルを考えよう。入力層の 3 つのユニットは、それぞれ CM, MS, SC の統合した表現に対応しており、保持している情報とテスト図形の提示によって入力される情報とを比較してミスマッチ信号を出す。但し、2 特徴の両方が異なるとき 2 が、一方のみ異なるとき 1 が出力されるとする（両方一致しているときは 0）。3 つの出力ユニットは、それぞれの属性に対応し、入力ユニットの荷重和 u に基づき、確率

$$f(u) = \frac{1}{(1 + e^{-cu})} \quad (3.1)$$

で 1 を出力、すなわちその属性が変化したという反応を示す。記憶が完全でありかつ閾値 $h = 1$ のとき、このモデルはどの場合も同じ正答率 (c が大きいほど高い) を示す。

さて、このモデルにおいて、各ユニットの記憶はある一定の確率 p で失われるとする。このとき、そのユニットの出力は無条件で 0 となると同時に、出力ユニットの閾値 h が 1 だけ（記憶が 2 つ失われると 2）下がると仮定する。このとき、例えば $c = 2$, $p = 0.1$ においてモデルの反応分布を計算すると、表 3.2 のようになる。誤答の生じ方を含めて、ほぼ実験データと一致することがわかる。

表 3.2: 2 属性仮説モデルの出力分布

| | | Answer (%) | | | | | | | |
|-----------|------|------------|----|----|----|----|----|----|-----|
| | | None | S | C | M | CM | MS | SC | SCM |
| Condition | None | 53 | 10 | 10 | 10 | 4 | 4 | 4 | 5 |
| | S | 7 | 53 | 2 | 2 | 0 | 15 | 15 | 6 |
| | C | 7 | 2 | 53 | 2 | 15 | 0 | 15 | 6 |
| | M | 7 | 2 | 2 | 53 | 15 | 15 | 0 | 6 |
| | CM | 1 | 2 | 8 | 8 | 63 | 3 | 4 | 12 |
| | MS | 1 | 8 | 2 | 8 | 4 | 63 | 3 | 12 |
| | SC | 1 | 8 | 8 | 2 | 4 | 3 | 63 | 12 |
| | SCM | 0 | 3 | 3 | 3 | 12 | 12 | 12 | 56 |

(S: 形, C: 色, M: 運動方向)

このモデルが脳における特徴変化検出のモデルとしてどの程度妥当であるかはわからないが、少なくとも 2 属性仮説に基づくならば、ごく単純なモデルで実験結果を定性的に説明できるだけでなく、定量的にもほぼ再現できることは事実である。このことは、2 属性仮説の妥当性を強く示唆するものと言えよう。

3.6 まとめ

本研究では、視覚心理実験を基に、作業記憶における特徴情報の統合表現の仮説を立て、視覚心理実験により仮説の妥当性を検証した。

まず、視覚作業記憶に関する最も有名な知見のひとつである Luck&Vogel の知見 [83] を取り上げ、作業記憶の容量は、記憶できる特徴の数ではなくオブジェクトの数を規定し、オブジェクトごとに異なる属性の特徴が統合された状態で作業記憶に保持されるという、これまで支持されてきた全属性仮説の妥当性について検討した。しかし、Luck&Vogel の実験は、2 属性のオブジェクトまでしか扱っていないため、この結果だけからは、オブジェクトの持つ 2 つの属性が統合されているということまでしかいえないことから、全属性が統合されていることを示すためには、より多くの属性をも

つオブジェクトを用いる必要があった。そこで、3属性のオブジェクトを用いて同様の視覚心理実験を行い、検証したところ、3属性を持つオブジェクトは2属性を持つオブジェクトより少ない数しか保持することができなかった。このことから、全属性仮説の妥当性に疑問が生じた。

これに対し、我々は選択的不感化理論という計算論的な根拠を基に、オブジェクトの持つ特徴情報が、2属性ずつ統合した状態で保持しているという仮説（2属性仮説）を立てた。

この仮説を検証するために、サンプル刺激で提示した3つの属性を持つオブジェクトを作業記憶に保持させ、テスト刺激で提示したオブジェクトの持つ3つの属性それぞれが、サンプル刺激と同じであったかどうかを回答させるような視覚心理実験を行ったところ、変化した属性の数に応じて正答率や変化の検出率が異なるという現象が見られた。この現象は全属性仮説では説明できないが、2属性仮説では説明することができる。このことから、作業記憶では2属性の情報が統合された表現を保持しているという2属性仮説の妥当性が示唆された。

一方で、2属性仮説に基づくと、例えばS（形）、C（色）、M（運動方向）T（テクスチャ）の4つの属性を持つオブジェクトに対しては、6種類（SC, SM, ST, CM, CT, MT）の表現ができる、5つの属性を持つオブジェクトに関しては、10種類の表現が出来ると考えられるが、今後、こうした表現が存在するかどうかを確かめる実験を行う必要があると考えられる。また、属性の数がこのように増えていった場合のことを考えると、例えば上の4属性のオブジェクトを記憶するのに全ての表現を用いると、重複が多いため（4つの属性を持つオブジェクトの例では各属性3回ずつ登場する）必ずしもすべての表現が必要ではないと考えられる。

そこで、属性の数が増えた場合には、全ての組み合わせの表現が作られずに、そのうちのいくつかの表現だけが作られるのではないかと予測することが出来る。さらに、このとき属性の組み合わせによって、結合の強さにも差が生じるのではないかと考えられる。また、属性の数を増やす実験を行うときに、1.2.4でも触れたように、何を「属性」として扱うのが妥当であるのかについても改めて検討することが必要となるであろう。

今後の研究では、このような属性の数を増やしたときの情報表現の作られ方を検証していくとともに、従来の視覚心理実験で得られている、複数の特徴を持つオブジェクトの認知に関する多くの興味深い現象についても、2属性仮説から説明を加えることが出来ないか検討し、本仮説の有効性を確かめていきたい。

さらに、著者らは、この2属性仮説が、作業記憶だけでなく、複数属性の特徴を統合して扱う必要のある視覚情報処理全般において成り立つと考えている。次章では、複数属性の特徴を持つオブジェクトの認知処理において、2属性仮説が成り立つかどうかを別の視覚心理実験を行うことにより検証する。

第4章 視覚認知処理における情報の統合表現

4.1 はじめに

前章では、作業記憶に保持されるのは2属性を統合した表現であるということを示した。著者らは、この2属性仮説が視覚認知の過程全般において成り立つと考えている。つまり、複数の属性を持つオブジェクトを認知する際に、そのオブジェクトの持つ全ての属性の情報を一度に全て統合した表現を形成し、それを認知するのではなく、2属性ずつの情報が統合した表現を間接的に統合して認知しているという仮説を立てた。

この仮説では、例えば、「右に動く赤い四角形」オブジェクトを認知する際には、そのまま「右に動く+赤い+四角形」のように全ての属性の情報を一度に統合した表現を形成するのではなく、「右に動く+赤い」、「赤い+四角形」、「四角形+右に動く」のように2つずつの属性の情報を統合した表現を複数形成し、これを順々に処理していく、一つの「右に動く+赤い+四角形」オブジェクトとして認知しているということになる。

この仮説が正しいとすれば、3つ以上の属性を統合して認知するためには、2つの属性を統合する場合に比べて長い時間を要すると考えられる。一方、従来の特徴統合理論によれば、すべての属性は一度に統合されるから、属性の数が増えてもそれらをすべて統合するのに要する時間はほとんど変わらないはずである。

そこで、この仮説を検証するため、RSVP (Rapid Serial Visual Presentation: 高速逐次視覚提示) 課題を用い、2つの属性・3つの属性を持つオブジェクトを被験者に提示し、それぞれの特徴を統合するのに必要な時間を調べる。

RSVP課題とは、アルファベットなどの複数の刺激を同一位置に連続して高速提示し（一枚あたりの提示時間は約70-150ms），その刺激の中から、ある特徴をもつタ一

ゲット刺激を報告させ、生じた誤答を分析するというものである。例えば、黒いアルファベットで書かれた単語の系列の間に、赤いアルファベット書かれた単語を挟み、これをターゲット刺激とする。被験者にこれらのアルファベットを連続提示し、赤で書かれた単語を報告させる実験を行うと、被験者が実際のターゲット刺激の次に提示された単語を誤って回答する傾向が見られる[86]。

この他にも、RSVP課題では、ターゲット刺激の持つ特徴と、ターゲットに近接して提示される刺激の持つ特徴との結合が報告されているが([85]等)、このような誤答が見られるのは、時間情報を手がかりとした特徴統合の際の注意の焦点づけの失敗に起因した時間的な結合錯誤(illusory conjunction)が生じるためであると考えられている[1]。

そこで、本研究では、この課題を用い、オブジェクトの持つ属性によって認知に必要な時間が異なるのかどうかを調べ、2属性仮説を検証する。ただし、RSVP課題において運動刺激を用いるのは無理なので、3つめの属性として運動方向ではなくテクスチャ(T)を用いる。

4.2 RSVP課題による2属性仮説の検証

まず、被験者に提示する2属性および3属性を持つオブジェクトを用意した。図4.1のように、3属性を持つオブジェクトは、色(赤・緑)、形(丸・菱形)、テクスチャ(水玉・格子)の3つの属性の特徴を持ち、2属性を持つオブジェクトは、色(赤・緑・青・オレンジ)、形(丸・菱形・星型・正方形)、テクスチャ(水玉・格子・斜線・楔)の3属性のうち2つの属性を持つ。

図4.2は実験の一試行の流れを表している。まず、ディスプレイ上に質問画面が提示される。質問画面は、例えば「赤く丸い刺激のテクスチャは?」のようにある特定の特徴を持つオブジェクト(ターゲット刺激)の残りの特徴は何であったかを問うものであり、2択の回答(例:「1. 水玉、2. 格子」)が示される(図4.3)。この質問画面が3000ms提示された後に、1000msのマスクを挟み、テスト刺激が提示される。テスト刺激では、2000msの間、上で用意したオブジェクトの中から4種類のオブジェクトがごく短時間ずつ(110ms・140ms・170ms)繰り返し提示される。

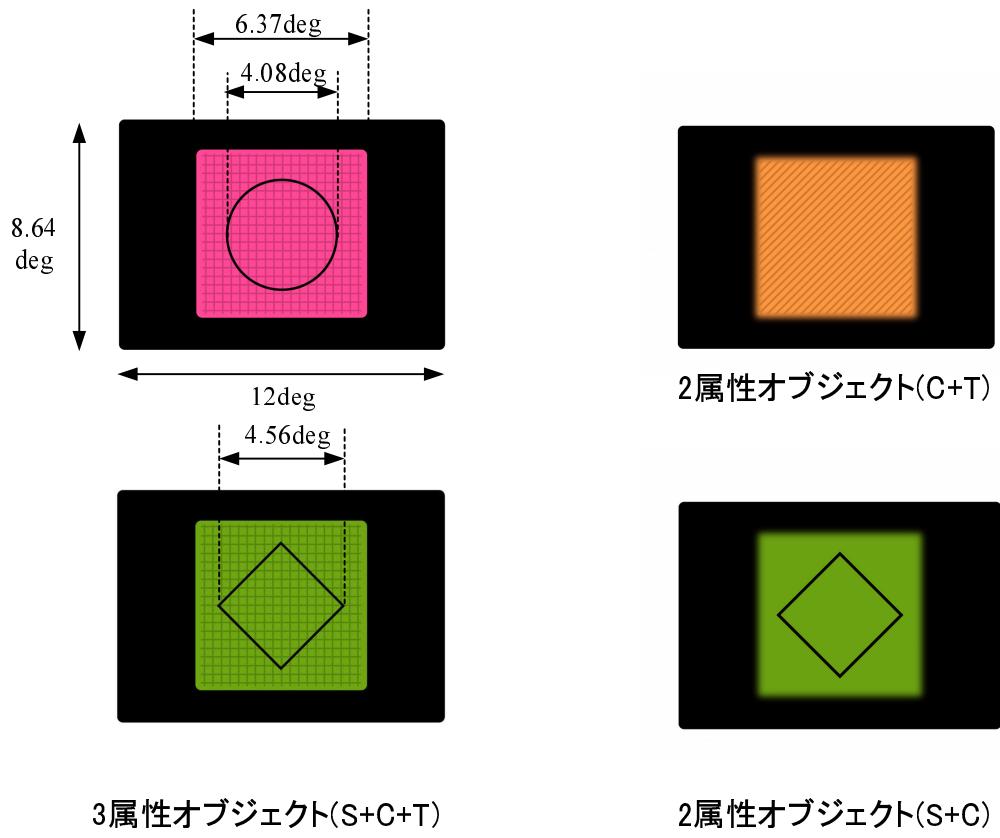


図 4.1: 実験で用いた視覚刺激（オブジェクト）

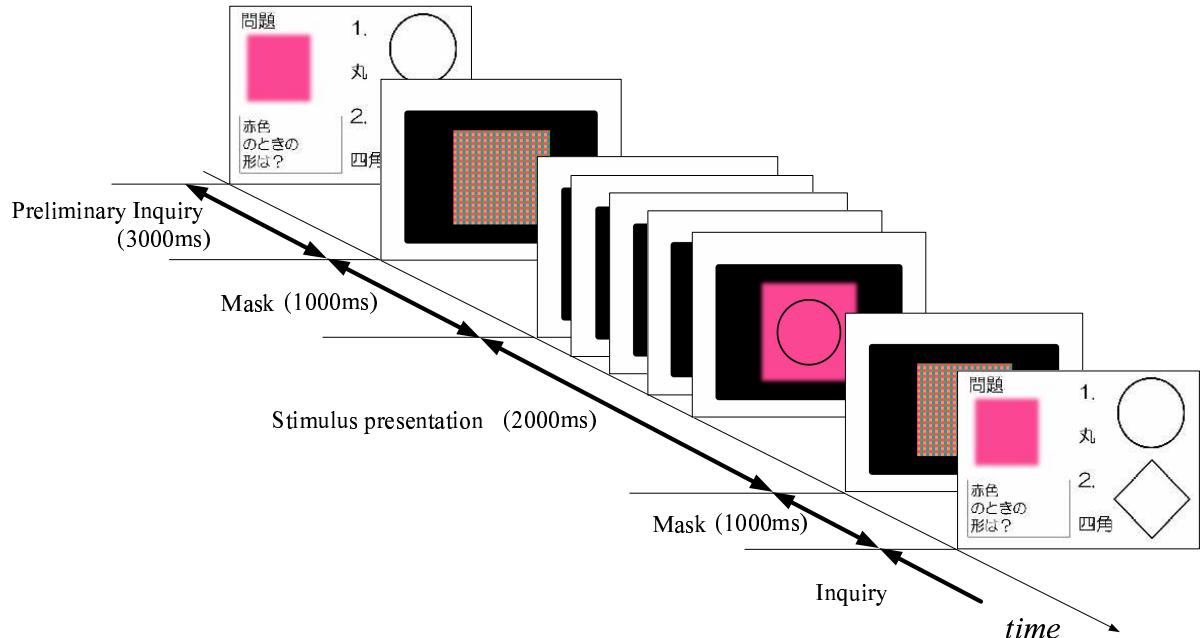


図 4.2: 一試行の流れ

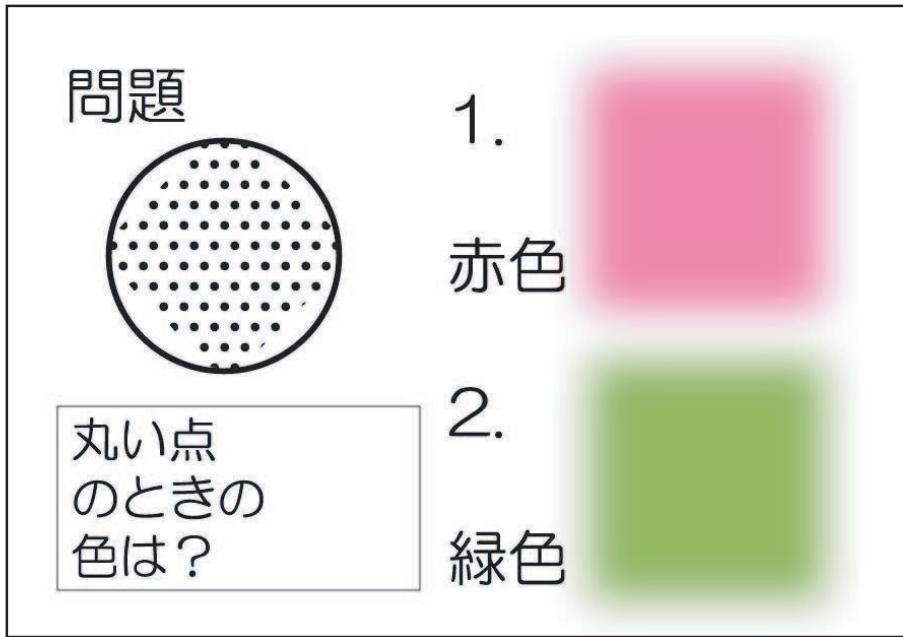


図 4.3: 質問画面

被験者は最初の質問をもとに、テスト刺激の中で、特定のオブジェクトを認知するように求められる。最後に再びマスク刺激が 1000ms 提示され、最初に提示された質問画面が再び提示される。被験者はこの画面がでたところで、ボタンにより、1か2か回答を行う。この時、わからないという選択肢は設けず、被験者にはどちらかを必ず選択させた（強制選択課題：チャンスレベルは 50%）。以上の一連の流れを一試行とした。

なお、一試行のテスト刺激で提示される 4 種類のオブジェクトの組み合わせは、例えば 3 属性オブジェクトでは $(S_1, C_1, T_1), (S_1, C_2, T_2), (S_2, C_2, T_1), (S_2, C_1, T_2)$ のように、被験者がそれぞれのオブジェクトに対して、全ての属性の特徴を統合して認知しなくては正解を特定することができないようしている（図 4.4）。

同様に、2 属性オブジェクトでも、 $(S_1, C_1), (S_1, C_2), (S_2, C_3), (S_2, C_4)$ のように 2 つの属性両方を統合して認知しないと正解できないような組み合わせを選んでいる（図 4.5）。

視力 0.7 以上で正常な色覚を有し、実験の目的を知らない 18~24 歳の大学生 9 名を被験者として、各人につき、この試行を 3 属性オブジェクトを用いた試行で 120 回、2 属性オブジェクトを用いた試行で 96 回行った。また、実験を繰り返すことにより、被験者の正答率に変化が生じるのかどうかを調べるために、そのうちの 3 名の被験者に

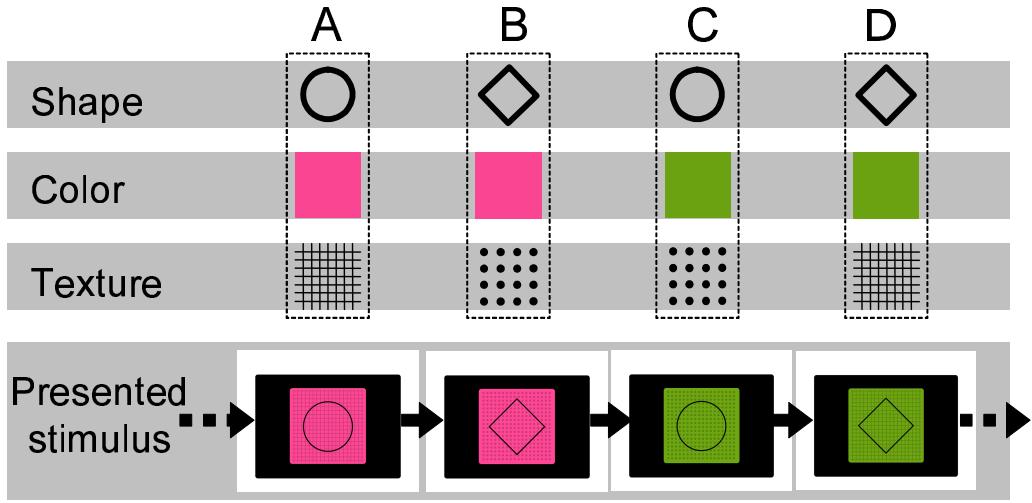


図 4.4: 3 属性オブジェクトの組み合わせ例

については日を経て 3 回同じ実験を行った。

なお、実験は暗室の中で行われ、視覚刺激は被験者の 114cm 前方に設置されたディスプレイ (TOTOKU CV821X, 水平走査周波数 30-107 kHz, 実験時の解像度 640 × 480 ドット, リフレッシュレート 100 Hz) 上に提示される (この距離では、ディスプレイ上 2 cm の図形が視覚 1° に相当する)。また、どの 3 属性オブジェクトの輝度も約 $13cd/m^2$ になるように設定した。

なお、赤と緑の 2 色を 15Hz を越えたスピードで切り替えながら視覚提示すると、両方の色が融合したような色として知覚される事が知られている。一方で、8Hz 以下のスピードで切り替えながら提示した場合には二つの色は混合せずにちらついて知覚されることが報告されている [87, 88]。本実験では、オブジェクトの提示時間は、色特徴単体では混合が起こらないように、このフリッカーハー現象で報告されている、融合が起こる提示時間より十分に長い提示時間 (110ms・140ms・170ms) を用いている。

4.3 結果

図 4.6 は、9 人すべての被験者の正答率の平均を表している。縦軸は各条件での正答率、横軸は画像 1 枚の提示時間を表している。チャンスレベルは 50% である。3 属性オブジェクトをテスト刺激として提示する条件では、140ms 以下で正答率がチャンスレベルに近い 50%~60% 近辺であり、3 属性オブジェクトはほとんど正しく認知で

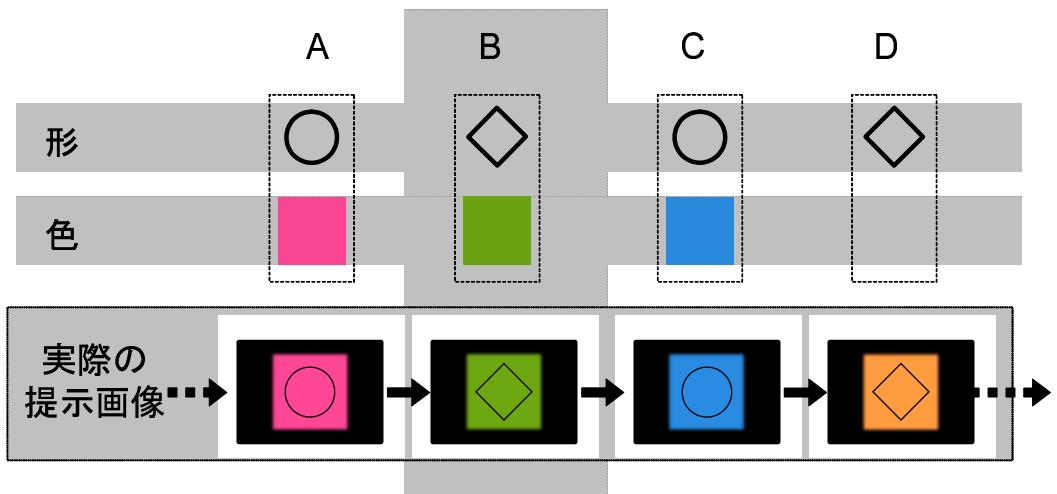


図 4.5: 2 属性オブジェクトの組み合わせ例

きていないと言えよう。一方で、2 属性オブジェクトを提示する条件では、110ms でも 70% 前後の正答率があり、オブジェクトをある程度正しく認知できていることがわかる。ここで、正答率 75% のラインを認知がある程度できている基準レベルと考えると、3 属性オブジェクトの認知は提示時間が 170ms になってはじめて認知ができると判断できるのに対し、2 属性オブジェクトの認知は 110ms の提示時間でも 75% に近い正答率があり、2 属性と 3 属性オブジェクトでは、認知に必要な提示時間に 50-60ms 程度の開きがあると推測される。

さらに、図 4.7 は被験者のうち 3 人について、日を経て、3 回同じ実験を行った結果である。2 属性オブジェクトを用いた試行では一度目の実験でも高い正答率を出しておらず、2 属性オブジェクトの認知は一度目の実験からある程度行えていることがわかる。一方で、繰り返しによる正答率の変化は見られない。一方で 3 属性オブジェクトを用いた試行では、実験の回数を重ねるごとに、若干ではあるが正答率が上昇する傾向が見られる。

これらの実験の結果は、オブジェクトの持つ全ての属性を一度に認知するという全属性仮説では説明することが非常に困難であるが、2 属性仮説からは説明することができよう。

図 4.8 は全属性仮説及び 2 属性仮説でのオブジェクトの認知の様子を模式的に表したものである。S は形を、C は色を、T はテクスチャを表す。

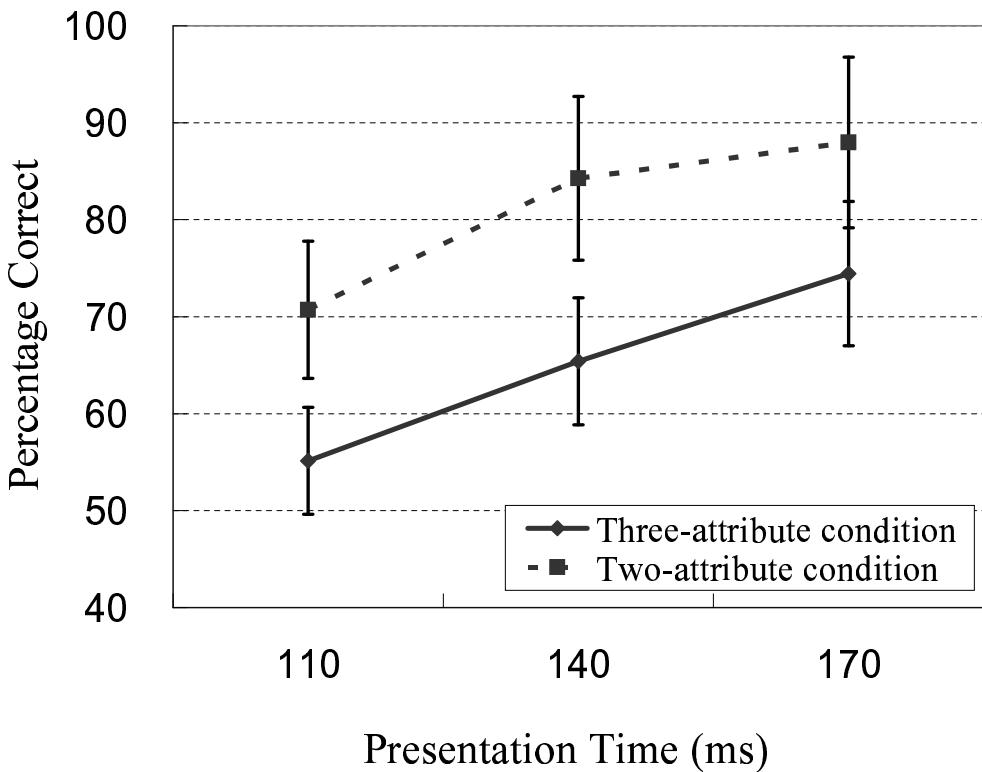


図 4.6: オブジェクト提示時間と正答率の関係

全属性仮説では、オブジェクトの持つ全ての属性の情報は一度に統合されるため、オブジェクトの認知に必要な時間がオブジェクトの持つ特徴の属性数に依存することはないはずであり、2属性オブジェクトと3属性オブジェクトで認知に必要な時間に差が見られた本実験の結果と矛盾する。

2属性仮説では、2属性ずつの情報を統合した表現を基本単位として認知が行われているので、2属性オブジェクト(SC, CT, TS)が提示された時は、そのまま両方の属性の情報を統合して認知すればよいので、認知にかかる時間は非常に短いものとなると考えられる。一方で、3属性オブジェクトを認知するときには、そのうちのSCとCTといった2属性ずつの情報を統合した表現をつくるという作業を直列的に行い、さらにそれらの情報を順々に処理することで間接に統合して一つのオブジェクトとしての認知を行う必要がある。

そのため、オブジェクトが2属性しか持たない時に比べて認知に必要な時間が多くかかると考えられる。これが、提示されたオブジェクトが2属性である時と3属性である時の正答率の差として現れるのだと解釈することができる。

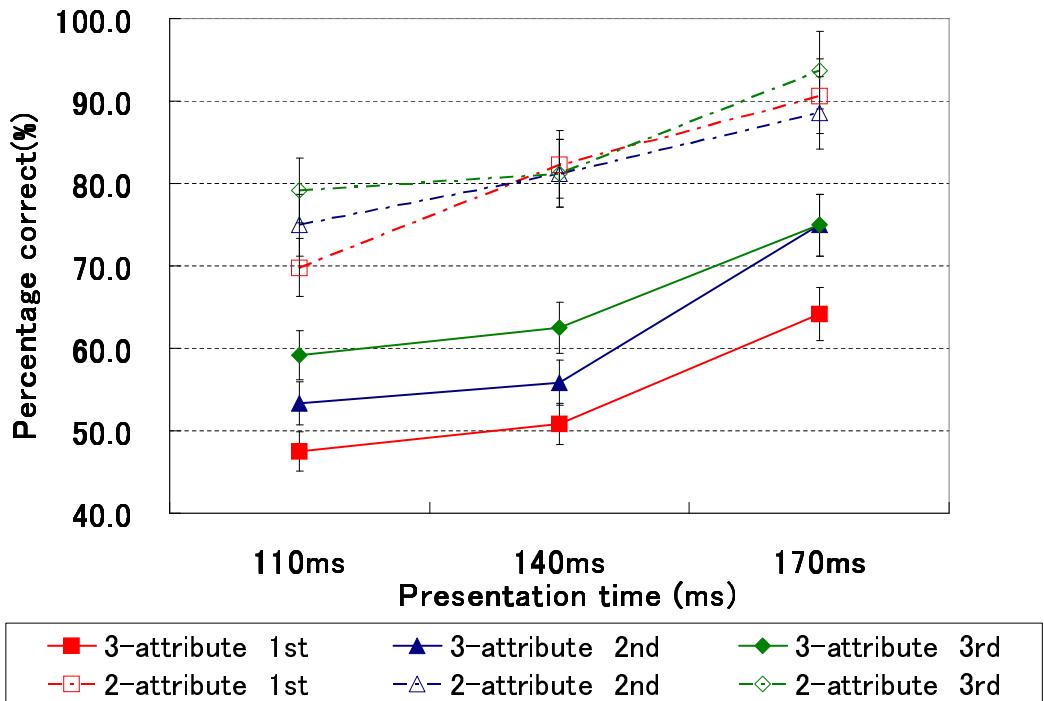


図 4.7: 繰り返しによる正答率の変化

のことから、本実験の結果は、複数属性を持つオブジェクトの認知が、全ての属性を統合した表現ではなく、2つずつの属性を統合した表現に基づいて行われるという2属性仮説を支持していると言えよう。

4.4 まとめ

本研究では、視覚認知処理で扱われる視覚刺激の持つ特徴情報の表現に、視覚作業記憶と同様の仮説（2属性仮説）が成り立つという予測に基づき認知における特徴統

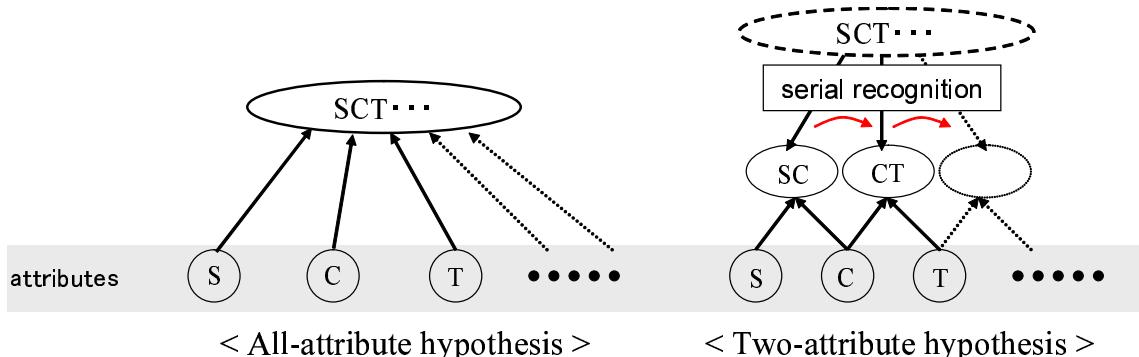


図 4.8: 複数属性オブジェクト認知の模式図

合の仮説を立て、視覚心理実験を行うことにより仮説の妥当性を検証した。

前章で、作業記憶に保持されるのは2属性を統合した表現であるということを示したが、我々は、この2属性仮説が視覚認知の過程全般において2属性説が成り立つと考えた。これが正しいとすれば、3つ以上の属性を統合して認知するためには、2つの属性を統合する場合に比べて長い時間を要すると考えられる。一方、従来の特徴統合理論によれば、すべての属性は一度に統合されるから、属性の数が増えてそれらをすべて統合するのに要する時間はほとんど変わらないはずである。

そこで、これを検証するため、3つの属性を持つオブジェクトと2つの属性しか持たないオブジェクトを統合するのに必要な時間を視覚心理実験により調べた。その結果、2属性と3属性オブジェクトでは、認知に必要な提示時間に50-60ms程度の開きがあることがわかった。この結果は、全属性仮説では説明できないが、2属性仮説からは説明することができる。このことから、複数の属性を持つオブジェクトの認知は、2つの属性を統合した表現をもとに行われているという2属性仮説の妥当性が示唆された。

今後の課題としては、作業記憶に関する視覚心理実験と同様に、視覚心理実験を4属性以上に拡張して2属性仮説のさらなる検証を行うことや、特徴情報の統合に関する理論的検討をさらに進め、何を「属性」として扱うのが妥当であるのかを検討することが必要となる。

第5章 結論

5.1 本研究のまとめ

本研究では、視覚情報処理における情報の統合メカニズムの解明を目的として、長期記憶や、作業記憶、認知処理において、どのように視覚刺激やオブジェクトが統合（連合）され、表現されるのかを生理学的研究、視覚心理学的研究、計算論的研究など、複数の研究手法を用いながら明らかにしていった。ここでは、本研究の結果をまとめる。

第2章では、まず、サル下側頭葉で見られる、順序の隣接する学習図形にのみ選択的に反応する特徴的なニューロン活動を取り上げ[72]、この受動的な連合活動を説明する従来の二つのモデル（アトラクターモデル[75]、トレースモデル[76]）の抱える問題点について考察した。さらに、嗅皮質に関する生理学的知見([20, 25]等)をもとに、受動的連合を形成する神経回路モデルを構築した。計算機シミュレーションによって、構築したモデルの挙動を検証したところ、モデルが実際の下側頭葉ニューロン活動をうまく再現できることを示した。

さらに、このモデルは受動的連合現象を説明する他のモデルと比較して、生理学的知見との整合性において優れており、この現象が嗅皮質の破壊によってなぜ消失するのかを説明することができた。また、同じ構造のモデルで対連合課題を学習できるという特徴をもち、能動的および受動的な連合学習の両方のメカニズムに統一的な説明を与えることが可能であった。

実際に本モデルと同じメカニズムで受動的連合学習が行われているかどうかは、今後の実験的検証を待たなければならないが、本研究の結果は、嗅周皮質の可塑性を利用して受動的連合を形成することが少なくとも理論的には可能であることを示している。

第3章では、まず、視覚作業記憶に関する最も有名な知見のひとつであるLuck&Vogelの知見[83]を取り上げ、作業記憶の容量は、記憶できる特徴の数ではなくオブジェクトの数を規定し、オブジェクトごとに異なる属性の特徴が統合された状態で作業記憶に保持されるという、これまで支持されてきた全属性仮説の妥当性について検討した。しかし、Luck&Vogelの実験は、2属性のオブジェクトまでしか扱っていないため、この結果だけからは、オブジェクトの持つ2つの属性が統合されているということまでしかいえないことから、全属性が統合されていることを示すためには、より多くの属性をもつオブジェクトを用いる必要があった。そこで、3属性のオブジェクトを用いて同様の視覚心理実験を行い、検証したところ、3属性を持つオブジェクトは2属性を持つオブジェクトより少ない数しか保持することができなかった。このことから、全属性仮説の妥当性に疑問が生じた。

一方、計算論的な考察に基づき、全属性仮説のような、全ての属性情報が統合した表現の代わりに「2つの属性のみが統合された表現が複数存在する」という2属性仮説を立てた。これを検証するためにサンプル刺激で提示した3つの属性を持つオブジェクトを作業記憶に保持させ、テスト刺激で提示したオブジェクトの持つ3つの属性それぞれが、サンプル刺激と同じであったかどうかを回答させるような比較実験を行ったところ、変化した属性の数に応じて正答率や変化の検出率が異なるという現象が見られた。この現象は全属性仮説では説明できないが、2属性仮説では説明することができることから、作業記憶では2属性の情報が統合された表現を保持しているという2属性仮説の妥当性が示唆された。

第4章では、視覚認知処理で扱われる視覚刺激の持つ特徴情報の表現についても、視覚作業記憶と同様の仮説（2属性仮説）が成り立つという予測に基づき認知における特徴統合の仮説を立てた。また、この仮説を検証するため、3つの属性を持つオブジェクトと2つの属性しか持たないオブジェクトを統合するのに必要な時間を視覚心理実験により調べた。その結果、2属性と3属性オブジェクトでは、認知に必要な提示時間に50-60ms程度の開きがあることがわかった。この結果は、全属性仮説では説明できないが、2属性仮説からは説明することができる。このことから、複数の属性を持つオブジェクトの認知は、2つの属性を統合した表現をもとに行われているという2属性仮説の妥当性が示唆された。

これらの研究により、視覚情報処理における複数情報の統合メカニズムについて、部分的にではあるものの、解明することができた。このことから、本研究の成果は、視覚刺激がどのような形で認知され、記憶されていくのかというヒトの視覚系における情報処理メカニズム全般を統一的に説明する理論や、モデルの構築にとって、重要な手がかりを与えるものであると考えられる。

5.2 今後の課題と展望

本研究は生理学的な知見を基に、計算論的な手法と視覚心理学的な手法を融合させ、視覚情報処理全体における情報同士の統合・連合メカニズムを解明することを目指した。この理念からすると、本研究はまだ始まったばかりであるといえよう。

本研究では、認知、作業記憶、長期記憶という、視覚情報処理の中で低次から高次にかけて広い範囲で、情報同士がどのように統合されるのかを探った。研究の背景について見てみると、TE野などの高次領域に関する知見は、生理学的な知見や計算論的な知見は最近になり多くなりつつあるが、視覚心理学的な知見が少なく、逆に、低次領域については、視覚心理学的な知見が数多く提案されているというように、領域毎に得られている知見には偏りがある。これには、視覚心理学的な知見だけでは、高次機能を純粋に測定する事が難しい事や、研究の需要など、いくつかの要因があるが、本研究も、こうした背景から、長期記憶における情報の統合については計算論的な手法が研究の中心となり、作業記憶や認知における情報の統合については視覚心理学的な手法を中心に進めており、まだ、2つの研究が完全に融合しているとは言い難い。

しかしながら、例えば作業記憶の研究では、計算論的な知見に基づいて、仮説を提示し、さらに、これを視覚心理実験によって検証するだけでなく、そこで得られた特徴的な現象については、簡単なニューラルネットモデルによる説明を試みており、ふたつの研究が有機的に融合する事ができているといえよう。もちろん、現段階ではモデルに生理学的な妥当性や、解剖学的な整合性はないが、側頭葉TE野で見つかったような、選択的不感化による修飾（もしくは、ニューロン活動の抑制）が行われていることを示す生理学的知見[32]を、作業記憶に関わる領域で発見することができれば、研究の大きな前進が見込める。

本研究ではさらに、認知の段階でも複数の属性を持つオブジェクトの認知が、2つずつの属性を統合した表現に基づいて行われるのではないかという示唆を視覚心理実験から導いているが、これを生理学的に示す知見はまだ得られていない。また、序章で触れたように神経生理学的な知見から、色・形の処理（腹側経路）と運動の処理（背側経路）はかなり低次の段階ですでに別々の処理が行われることがわかっているが、こうした経路の違いが、属性同士の結びつきやすさの差を生じるのではないかということは、容易に推測することができる。

また、視覚心理実験を4属性以上に拡張し、2属性仮説についてさらなる検証を行うことや、特徴情報の統合に関する理論的検討をさらに進め、何を「属性」として扱うのが妥当であるのかを検討することが必要となる。その上で、2属性仮説に基づいた特徴情報処理の神経メカニズムを再現するような数理モデルを構築し、計算機シミュレーションによってモデルの挙動を調べたり、他の生理学的知見や心理学的知見との比較検討を行う必要があろう。

また、長期記憶については、本研究では、学習した順序の近い図形同士に見られる、情報同士の「連合」という、統合よりは緩い情報同士の結びつきのメカニズムを探ったが、recency細胞をより妥当な方法でモデル化することも今後の課題である。末光らは最近[39]、選択的不感化理論を利用し、対連合課題における対図形のように、情報同士のより直接的な「統合」のメカニズムを説明しており、今後、この統合メカニズムをモデルに取り入れることを予定している。

近年では、前頭葉がヒトの行う様々な高度情報処理に関与していることが注目されており、研究が進められている。まだ、前頭葉に関する知見は決して多くなく、現在のところそのメカニズムには不明な部分が多いが、側頭葉と前頭葉を結ぶ線維連絡を遮断する対連合記憶課題の学習が困難になるという報告[89]や、前頭葉が文脈に関連した神経活動を行っているという報告[40-42]、前頭葉からの入力により下側頭葉で記憶の想起活動が行われるという報告[90, 91]など、側頭葉と前頭葉の強い関連性が指摘されている。

今後、前頭葉を考慮したモデルを構築し、計算論的な観点から、前頭葉から側頭葉への信号がどのような働きをするのかについて研究を進めていき、前頭葉に関する生

理学的な予測を導出することが、生理学的・解剖学的な研究の進展に大きく貢献することにつながり、より多くの重要な発見につながるのではないかと期待される。

さらに、こうした脳科学分野で解明されつつある認知・記憶・思考などの様々な情報処理メカニズムの知見などは、社会科学分野や、情報分野、医療、教育分野など、これまであまり脳科学と関係がなかった分野での応用が大変期待されており、実際に、学際的な研究も徐々にではあるが行われつつある。脳科学関連研究が今後さらに多くの分野で応用され、多くの人類に役立つ重要な成果につながることを願ってやまない。

謝辞

本研究を進めるにあたり、終始熱心な御指導、御鞭撻を賜りました筑波大学システム情報工学研究科森田昌彦先生に心から感謝いたします。生体情報処理研究室に配属されて以来6年間に渡りまして、森田先生から多くのことを学ばせて頂いただけでなく、非常に恵まれた環境で研究をさせて頂き、それらが全て本研究の成果につながっているものと、大変感謝しております。

また、折にふれ、有益なご助言を頂きました同研究科水谷孝一教授、宮本定明教授に深く感謝いたします。さらに、同研究科白川友紀教授、掛谷英紀講師、同学図書館情報メディア研究科森田ひろみ講師をはじめ、多くの御教示を賜りました、全ての先生方に心から感謝いたします。また、研究室で6年間に渡り大変お世話になりました末光厚夫先輩や、本研究に対し、色々な面でご協力頂きました馬渡直人氏をはじめとする同研究室の皆様、さらに、快く実験を引き受けて下さった被験者の皆様に深く感謝いたします。

最後に、著者を常に支え続けてくれた著者の家族や友人達にも心から感謝いたします。

参考文献

- [1] Treisman, A.M., & Glede, G., “A feature integration theory of attention,” *Cognitive Psychology*, Vol.12, pp.97–136, 1980.
- [2] Treisman, A., “Features & objects in visual processing,” *Scientific American*, Vol.255, pp.106–115, 1986.
- [3] Treisman, A., Cavanagh, P., Fischer, B., Ramachandran, V.S., & R.von der Heydt, “Form perception and attention, In Visual Perception,” *The Neuro physiological Foundations* (eds. L.Spillmann and J.S.Werner), Academic Press, San Diego, pp.273-316, 1990.
- [4] Sakata, H., Taira, M., Kuniyoshi, M., Murata, A., & Tanaka, T., “The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action,” *Trends in Neuroscience*, Vol.20, pp.350–357, 1997.
- [5] Livingstone, M.S., & Hubel, D.H., “Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement and depth,” *Journal of Neuroscience*, Vol.7, pp.3416–3468, 1987.
- [6] Maunsell, J.H.R., & Newsome, W.T., “Visual processing in monkey extrastriate cortex,” *Annual Review of Neuroscience*, Vol.10, pp.363–401, 1987.
- [7] Komatsu, H., & Wurtz, R.H., “Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements. I. Localization and visual properties of neurons,” *Journal of Neurophysiology*, Vol.60, pp.580–603, 1988.

- [8] Andersen, R.A., Snyder, L., Bradley. D.C., & Xing, J., “Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements,” *Annual Review of Neuroscience*, Vol.20, pp.303–330, 1997.
- [9] Livingstone, M.S., & Hubel, D.H., “Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex,” *Journal of Neuroscience*, Vol.10, pp.363–356, 1984.
- [10] Ungerleider, L.G., & Mishkin, M., “Two cortical systems,” *In Analysis of Visual Behavior* (eds. Ingle, D.J., Goodale, M.A., and Mansfield, R.J.W.), MIT Press, Cambridge, pp.549–580, 1982.
- [11] Zeki, S., & Shipp, S., “The functional logic of cortical connections,” *Nature*, Vol.335, pp.311–317, 1988.
- [12] Horel, J.A., Pytko-Joiner, D.E., Voytko, M.L., & Salisbury. K., “The performance of visual task while segments of the inferotemporal cortex are suppressed by cold,” *Behavioural Brain Research*, Vol.23, pp.29–42, 1987.
- [13] Zola-Morgan, S., Squire, L.R., Amaral, D.G., & Suzuki, W.A., “Lesions of perirhinal and parahippocampal cortex that spare the amygdala and hippocampal formation produce severe memory impairment,” *Journal of Neuroscience*, Vol.9, pp.4355–4370, 1989.
- [14] Gaffan,D. & Murray,E.A., “Monkeys(*Macaca fascicularis*) with rhinal cortex ablation succeed in object discrimination learning despite 24-hr intertrial intervals and fail at matching to sample despite double sample presentations,” *Behavioural Neuroscience*, Vol.106, pp.30–38, 1992.
- [15] Eacott, M.J., Gaffan, D., & Murray, E.A., “Preserved recognition memory for small sets, and impaired stimulus identification for large sets, following rhinal cortex ablations in monkeys,” *European Journal of Neuroscience*, Vol.6, pp.1466–1478, 1994.

- [16] Meunier, M. Bachevalier, J., Mishkin, M., & Murray, E.A., “Effects on visual recognition of combined and separate ablations of the entorhinal and perirhinal cortex in rhesus monkeys,” *Journal of Neuroscience*, Vol.13, pp.5418–5432, 1993.
- [17] Miller, E.K., Li, L. & Desimone, R., “A neural mechanism for working and recognition memory in inferior temporal cortex,” *Science*, Vol.254, pp.1377–1379, 1991.
- [18] Brown, M.W., Willson, F.A.W. & Riches, I.P., “Neuronal evidence that inferotemporal cortex is more important than hippocampus in certain processes underlying recognition memory,” *Brain Research*, Vol.409, pp.158–162, 1987.
- [19] Fahy, F.L., Riches, I.P. & Brown, M.W., “Neuronal activity related to visual recognition memory: long-term memory and the encoding of recency and familiarity information in the primate anterior and medial inferior temporal and rhinal cortex,” *Experimental Brain Research*, Vol.96, pp.457–472, 1993.
- [20] Ringo, J.L., “Stimulus specific adaptation in inferior temporal and medial temporal cortex of the monkey,” *Behavioural Brain Research*, Vol.76, pp.191–197, 1996.
- [21] Li, L., Miller, E.K. & Desimone, R., “The representation of stimulus familiarity in anterior inferior temporal cortex,” *Journal of Neurophysiology*, Vol.69, pp.1918–1929, 1993.
- [22] Murray, E.A., Gaffan, D. & Mishkin, M., “Neural substrates of visual stimulus-stimulus association in rhesus monkeys,” *Journal of Neuroscience*, Vol.13, pp.4549–4561, 1993.
- [23] Buckley, M.J. & Gaffan, D., “Perirhinal cortex ablation impairs configural learning and paired-associate learning equally,” *Neuropsychologia*, Vol.36, pp.535–546, 1998.
- [24] Sakai, K., & Miyashita, Y., “Neural organization for the long-term memory or paired association,” *Nature*, Vol.354, pp.152–155, 1991.

- [25] Higuchi, S., & Miyashita, Y., “Formation of mnemonic neural response to visual paired associates in inferotemporal cortex is impaired by perirhinal and entorhinal lesions,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, Vol.93, pp.739–743, 1996.
- [26] Hopfield, J.J., “Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities,” *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol.79, pp.2554–2558, 1982.
- [27] 森田昌彦, “側頭葉短期記憶力学系の神経回路モデル,” 電子情報通信学会論文誌, J74-D-II, pp.54–63, 1991.
- [28] Griniasy, M., Tsodyks, M.V., & Amit, D.J., “Conversion of temporal correlations between stimuli to spatial correlations between attractors,” *Neural Computation*, Vol.5, pp.1–17, 1993.
- [29] Amit, D.J., & Fuji, S., “Paradigmatic working memory (attractor) cell in IT cortex,” *Neural Computation*, Vol.9, pp.1071-1092, 1997.
- [30] 末光厚夫, 森田昌彦, “下側頭葉における対連合記憶の神経回路モデル,” 電子情報通信学会論文誌, Vol.J84-D-II, No.4, pp.718–727, 2001.
- [31] Naya, Y., Yoshida, M., & Miyashita, Y., “Activity of primate inferotemporal neurons related to a sought target in pair-association task,” *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, Vol.79, pp.2554–2558, 1982.
- [32] Naya, Y., Yoshida, M. & Miyashita, Y., “Backward spreading of memory retrieval signal in the primate temporal cortex,” *Science*, Vol.291, pp.661–664, 2001.
- [33] 末光厚夫, 諸上茂光, 森田昌彦, “下側頭葉ニューロンの想起活動に関する計算論的考察,” 日本神經回路学会誌, Vol.9, pp.174–180, 2002.
- [34] Elman, J.L., “Finding structure in time,” *Cognitive Science*, Vol.14, pp.179–211, 1990.

- [35] Hirai, Y., "A model of human associative processor (HASP)," *IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics*, Vol.SMC-13, No.5, pp.851–857, 1983.
- [36] 川村正樹, 岡田真人, 平井有三, "1 対多の連合を記憶する相関型連想記憶モデルの解析," 電子情報通信学会論文誌, Vol.J81-D-II, no.6, pp.1336–1344, 1998.
- [37] Cleeremans, A., Servan-Schreiber, D., & McClelland, J.L., "Finite state automata and simple recurrent networks," *Neural Computation*, Vol.1, pp.372–381, 1989.
- [38] 森田昌彦, 松沢浩平, 諸上茂光, "非単調神経素子の選択的不感化を用いた文脈依存的連想モデル," 電子情報通信学会論文誌, Vol.J85-D-II, pp.1602–1612, 2002.
- [39] 末光厚夫, 諸上茂光, 森田昌彦, "下側頭葉における文脈依存的連想の計算論," 電子情報通信学会論文誌, Vol.J87-D-II, pp.1665-1677, 2004.
- [40] Watanabe, M., "Prefrontal unit activity during associative learning in the monkey," *Experimental Brain Research*, Vol.80, pp.296–309, 1990.
- [41] Hoshi, E., Shima, K., & Tanji, J., "Task-dependent selectivity of movement-related neuronal activity in the primate prefrontal cortex," *Journal of Neurophysiology*, Vol.80, pp.3392-3397, 1998.
- [42] White, I.M., & Wise, S.P., "Rule-dependent neuronal activity in the prefrontal cortex," *Experimental Brain Research*, Vol.126, pp.315–334, 1999.
- [43] Fodor, J.A., *The modularity of mind, an essay on faculty psychology*, Cambridge, MA, The MIT Press, 1983.
- [44] Marr, D., *Vision*, San Francisco: Freeman, 1982.
- [45] 熊田孝恒, 横澤一彦, "特徴統合と視覚的注意," 心理学評論, Vol.37, No.1, pp.19–43, 1994.

- [46] Bergen, J.R., & Julesz, B., “Parallel versus serial processing in rapid pattern discrimination,” *Nature*, Vol.303, pp.696–698, 1983.
- [47] Dick, M., Ullman, S., & Sagi, D., “Parallel and serial processes in motion detection,” *Science*, Vol.237, pp.400–402, 1987.
- [48] Elder, J., & Zucker, S., “The effect of contour closure on the rapid discrimination of two-dimensional shapes,” *Vision Research*, Vol.33, pp.981–991, 1993.
- [49] Moraglia, G., “Display organization and the detection of horizontal line segments,” *Perception & Psychophysics*, Vol.45, pp.265–272, 1989.
- [50] Treisman, A., & Gormican, S., “Feature analysis in early vision: Evidence from search asymmetries,” *Psychological Review*, Vol.95, pp.15–48, 1988.
- [51] Treisman, A., & Souther, J., “Search asymmetry: A diagnostic for pre-attentive processing of separable features,” *Journal of Experimental Psychology: General*, Vol.114, pp.285–310, 1985.
- [52] Wolfe, J.M., Yee, A., & Friedman-Hill, S.R., “Curvature is a basic feature for visual search tasks,” *Perception*, Vol.21, pp.465–480, 1992.
- [53] McLeos, P., Driver, J., & Crisp, J., “Visual search for a conjunction of movement and form is parallel,” *Nature*, Vol.332, pp.154–155, 1988.
- [54] Nakayama, K., & Silverman, G.H., “Serial and parallel processing of visual feature conjunctions,” *Nature*, Vol.320, pp.264–265, 1986.
- [55] Steinman, S.B., “Serial and parallel search in pattern vision?,” *Perception*, Vol.16, pp.389–398, 1987.
- [56] Dehane, S., “Discriminability and dimensionality effects in visual search for featural conjunctions: A functional pop-out,” *Perception and Psychophysics*, Vol.46, pp.72–80, 1989.

- [57] Wolfe, J.M., Cave, K.R., & Franzel, S.L., “Guided search: An alternative to the feature integration model for visual search,” *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, Vol.15, pp.419–433, 1989.
- [58] Broadbent, D.E., *Decision and stress*. London: Pergamon, 1971.
- [59] Bundesen, C., “Visual selection of features and objects: Is location special? A reinterpretation of Nissen’s (1985) findings ,” *Perception and Psychophysics*, Vol.50, pp.87–89, 1991.
- [60] Duncan, J., “Selective attention and the organization of visual information,” *Journal of Experimental Psychology: General*, Vol.113, pp.501–517, 1980.
- [61] Kahneman, D., *Attention and effort*, Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 1973.
- [62] Eriksen, C.W., “Attentional search of the visual field,” *Visual search*, London: Taylor & Francis, pp.3–19, 1990.
- [63] van der Heijden, A.H.C., *Selective attention in vision*, London, Newyork: Routledge, 1992.
- [64] Treisman, A., & Schmidt, H., “Illusory conjunctions in the perception of objects,” *Cognitive Psychology*, Vol.14, pp.107–141, 1982.
- [65] Atkinson, J., & Braddick, O.J., “ ‘Where’ and ‘What’ in visual search,” *Perception*, Vol.18, pp.181–189, 1989.
- [66] Sagi, D., & Julesz, B., “Fast noninertial shifts of attention,” *Spatial Vision*, Vol.1, pp.141–149, 1985.
- [67] Navon, D., “Does attention serve to integrate features?,” *Psychological Review*, Vol.97, pp.453–459.
- [68] Damasio, A.R., “The brain binds entities and events by multiregional activation from convergence zones,” *Neural Computation*, Vol.1, pp.123–132, 1989.

- [69] Von der Malsburg, C., “The correlation theory of Brain Function,” Internal Report 81-2, Max-Planck-Institute for Biophysical Chemistry, 1981.
- [70] Gray, C.M., König, P., Engel, A.K., & Singer, W., “Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties,” *Nature*, Vol.338, pp.334–337, 1989.
- [71] 森田ひろみ, “特徴統合における注意の役割,” 視覚情報処理ハンドブック, pp.464–468, 2000.
- [72] Miyashita, Y., “Neural correlate of visual associative long-term memory in the primate temporal cortex,” *Nature*, Vol.335, pp.817–820, 1988.
- [73] Amit, D.J., “What is and what is not a theory of context correlations,” *Network: Computation in Neural Systems*, Vol.10, pp.273–280, 1999.
- [74] Wallis, G., “Temporal association in a feed-forward framework: response to Amit’s ‘What is and what is not a theory of context correlations’,” *Network: Computation in Neural Systems*, Vol.10, pp.281–284, 1999.
- [75] Brunel, N., “Hebbian learning of context in recurrent neural networks,” *Neural Computation*, Vol.8, pp.1677–1710, 1996.
- [76] Wallis, G., “Spatio-temporal influences at the neural level of object recognition,” *Network: Computation in Neural Systems*, Vol.9, pp.265–278, 1998.
- [77] Yakovlev, V., Fusi, S., Berman, E. & Zohary, E., “Inter-trial neuronal activity in inferior temporal cortex: a putative vehicle to generate long-term visual associations,” *Nature Neuroscience*, Vol.1, pp.310–317, 1998.
- [78] Murray, E.A. & Bussey, T.J., “Perceptual-mnemonic functions of the perirhinal cortex,” *Trends in Cognitive Sciences*, Vol.3, pp.142–151, 1999.

- [79] Tokuyama, W., Okuno, H., Hashimoto, T., Li, Y.X., & Miyashita, Y., “BDNF upregulation during declarative memory formation in monkey inferior temporal cortex,” *Nature Neuroscience*, Vol.3, no.11, pp.1134–1142, 2000.
- [80] Xiang, J.Z. & Brown, M.W., “Differential neuronal encoding of novelty, familiarity and recency in regions of the anterior temporal lobe,” *Neuropharmacology*, Vol.37, pp.657–676, 1998.
- [81] Morita, M. & Suemitsu, A., “Computational modeling of pair-association memory in inferior temporal cortex,” *Cognitive Brain Research*, Vol.13, pp.169–178, 2002.
- [82] Suemitsu, A., Morokami, S., Murata, K. & Morita, M., “Computational examination on the dynamics of recall activity in the inferior temporal cortex,” *Proceedings of the 2002 International Joint Conference on Neural Networks*, pp.136–141, 2002.
- [83] Luck, S.J., & Vogel, E.K., “The capacity of visual working memory for features and conjunctions,” *Nature*, Vol.390, pp.279–281, 1997.
- [84] 森田昌彦, 村田和彦, 諸上茂光, 末光厚夫, “選択的不感化法を適用した層状ニューラルネットの情報統合能力,” 電子情報通信学会論文誌, Vol.J87-D-II, pp.2242–2252, 2004.
- [85] Lawrence, D.H., “Two studies of visual search for word targets with controlled rates of presentation,” *Perception & Psychophysics*, Vol.10, pp.85–89, 1971.
- [86] Broadbent, D.E., “Color, localization and perceptual selection,” *In Psychologie Experimentale, et Comparee*, Presse Universitaire de France, Paris, pp.95–98, 1977.
- [87] Kelly, D.H., “Spatiotemporal variation of chromatic and achromatic contrast thresholds,” *Journal of the Optical Society of America*, Vol.73, pp.742–750, 1983.
- [88] De Lange, H., “Research into the dynamic nature of the human fovea: cortex systems with intermittent and modulated light. I. Attenuation characteristics with

white and colored light," *Journal of the Optical Society of America*, Vol.48, pp.777-789, 1985.

- [89] Gutvikov, S.A., Ma, Y., & Gaffan, D., "Temporo-frontal disconnection impairs visual-visual paired association learning but not configural learning in macaca monkeys," *European Journal of Neuroscience*, Vol.9, pp.1524–1529, 1997.
- [90] Hasegawa, I., Fukushima, T., Ihara, T., & Miyashita, Y., "Callosal window between prefrontal cortices: cognitive interaction to retrieve long-term memory," *Science*, Vol.281, pp.814–818, 1998.
- [91] Tomita, H., Ohbayashi, M., Nakahara, K., Hasegawa, I., & Miyashita, Y., "Top-down signal from prefrontal cortex in executive control of memory retrieval," *Nature*, Vol.401, pp.699–703, 1999.

著者論文

1. 末光厚夫, 諸上茂光, 森田昌彦, “下側頭葉ニューロンの想起活動に関する計算論的考察,” 日本神経回路学会誌, Vol. 9, pp. 174–180, 2002.
2. 森田昌彦, 松沢浩平, 諸上茂光, “非単調神経素子の選択的不感化を用いた文脈依存的連想モデル,” 電子情報通信学会論文誌, Vol.J85-D-II, pp.1602–1612, 2002.
3. Suemitsu, A., Morokami, S., Murata,K. and Morita, M., “Computational examination on the dynamics of recall activity in the inferior temporal cortex,” Proceedings of the 2002 International Joint Conference on Neural Networks, Vol. 1, pp. 136–141, 2002.
4. Morokami, S., Suemitsu, A. and Morita, M., “A model of implicit association learning based on plasticity in the perirhinal cortex,” Proceedings of the 2002 International Conference on Neural Information Processing, Vol. 3, pp. 1135–1139, 2002.
5. 末光厚夫, 諸上茂光, 森田昌彦, “選択的不感化原理に基づく文脈依存的ニューロン活動のモデル化,” 情報技術レターズ, Vol.2, pp.149-152, 2003.
6. Morita, M., Murata, K. and Morokami,S., “Context-dependent sequential recall by a trajectory attractor network with selective desensitization,” Proceedings of the Third International Conference on Neural Networks and Artificial Intelligence, pp.235–238, 2003.
7. 諸上茂光, 末光厚夫, 森田昌彦, “嗅周皮質の可塑性に基づく受動的連合形成のモデル,” 日本神経回路学会誌, Vol.10, pp.123–129, 2003.
8. 末光厚夫, 諸上茂光, 森田昌彦, “下側頭葉における文脈依存的連想の計算論,” 電子情報通信学会論文誌, Vol.J87-D-II, pp.1665-1677, 2004.

9. Morokami, S., Morita, M., "Two-attribute hypothesis in human visual feature integration," Proceedings of The Second International Workshop on Man-Machine Symbiotic Systems, pp.173-180, 2004.
10. 森田昌彦, 村田和彦, 諸上茂光, 末光厚夫, "選択的不感化法を適用した層状ニューラルネットの情報統合能力," 電子情報通信学会論文誌, Vol.J87-D-II, pp.2242-2252, 2004.