

下側頭葉皮質ニューロンによる物体の三次元形状の表現

山根ゆか子^{*†}・Charles E. Connor^{**}

^{*} Zanvyl Krieger Mind/Brain Institute, Johns Hopkins University

3400 N. Charles Street, Baltimore, Maryland 21218, USA

^{**} Department of Neuroscience, Johns Hopkins University, School of Medicine

725 N. Wolfe Street, Baltimore, Maryland 21205, USA

1. はじめに

網膜に2次元的に投影された物体像の中にはエッジ形状や陰影など3次元的な情報が含まれている。これらの情報に加え、両眼視差、眼球運動などの情報をヒトの脳は統合し、3次元物体の形状を表現している。3次元物体の脳内表現については、3次元物体の部分とその配置をもとにしたモデル^{1,2)}や、異なる視点から見た少数の2次元画像をもとにし、3次元形状を明示的に考慮しないモデル³⁾が提唱された。またヒトやサルの脳の研究から、いわゆる「腹側視覚経路」が物体の形の認識に重要であることが明らかになった⁴⁾。例えばマカクサルを用い、この経路の最終段階である下側頭葉皮質のニューロンの性質を調べた研究では、複雑な物体像に強く応答するニューロンが発見されている^{5,6)}。その後の研究で、両眼視差によって知覚される奥行きのある形体に選択的に応答するニューロンが発見されている⁷⁾ことから、下側頭葉皮質のニューロンが物体の3次元形状を表現している可能性が高いにもかかわらず、ほとんどの研究で、2次元画像に対するニューロンの反応性に主眼がおかれているため、下側頭葉皮質における3次元形状の表現を推察することは難しい。そこで3次元物体を視覚刺激として用い、直接的に下側頭葉皮質における3次元形状の表現を明らかにしたいと考えた。ところが、限られた

実験時間の中で、無限にある3次元形状の中から個々のニューロンが強く応じる物体を見つけ出し、その応答特性を詳細に調べ上げるのは非常に困難である。本研究では、神経科学、特に生理学において今までほとんど用いられなかった「進化的アルゴリズム」という手法をサル下側頭葉皮質ニューロンの刺激選択性探索に導入し、3次元形状に対する応答特性を客観的かつ効率的に解析した。

2. 進化的アルゴリズム

個体群が環境圧力をうけて自然淘汰がおり、より良い(生存に適した)個体群が作られるという考えをもとにした最適化アルゴリズムをまとめて進化的アルゴリズムという。これはミシガン大学のHollandが考案した遺伝的アルゴリズム⁸⁾や、ベルリン工科大学のRechenbergとSchwefelにより開発された進化戦略⁹⁾を含む。今日ではいろいろな応用分野で最適化の手法として研究が進んでいるが、神経科学分野での応用はまだほとんどない。進化的アルゴリズムによる探索は、ランダムサーチの場合に起こる非効率性と最急勾配法で問題になる局所解への収束を軽減させることができるという点で優れている。しかし、パラメータやコーディングの一般的手法が確立されておらず、個々の最適化問題に対して個別に適したパラメータやコーディング方法を考える必要がある点と、(最適解に近いものは見つけれられても)必ずしも最適解を見つけない可能性がある点に注意が必要である。本研究では、ニューロンの反応

2009年夏季大会シンポジウム講演。

[†]現所属 理化学研究所脳科学総合研究センター

を淘汰圧力に見立て、より良い（ニューロンがよく反応する）視覚刺激を多く生成することをアルゴリズムの目標とした。具体的な方法を以下に示す。まずランダムに生成した視覚刺激（視覚刺激の詳細は図 1A 参照）を 50–100 個用意し（第 1 世代）、それぞれの刺激に対するニューロンの応答を記録した。ニューロンの反応の強さをもとに第 2 世代の候補を選択し、選択された候補に対しニューロンの反応の強さを

もとに変形を加えた。変形はもとの物体の一部をランダムに変形させるか、もとの物体の形全体を少し変形させた（図 1B 下）。これを第 2 世代として再びニューロンの応答を記録した。刺激の生成とニューロンの応答の記録を 8–10 世代まで繰り返した（図 1B 上）。こうして得られた刺激セットはニューロンの反応性を反映し、反応の大きい刺激のバリエーションをより多く記録することになる。

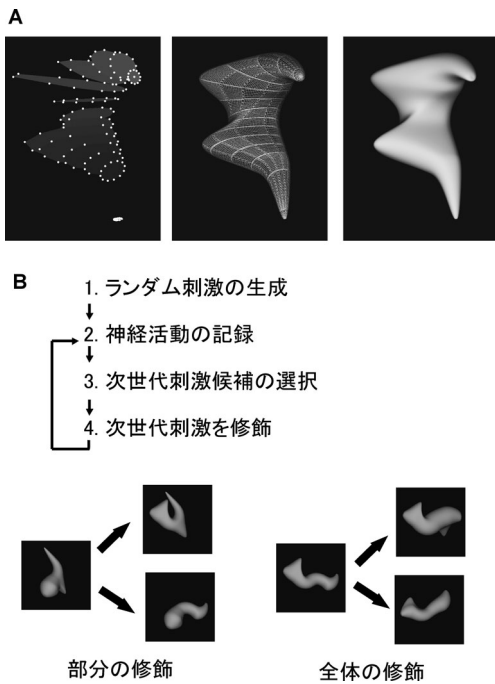


図 1 A：視覚刺激の生成。OpenGL 上で、NURBS（非均一有理 B スプライン）曲面をもとに 3 次元 CG モデルを生成した。コントロールポイントは極格子状に配置し（A 左）、その一部を移動させることにより変形を加え、さまざまな閉じた滑らかな 3 次元形状を表現した。中央はコントロールポイントの 3 次元位置より計算される曲面をポリゴン化し、メッシュで示したもの。右は光源を視線と並行に設定し、陰影をつけたもの。実際の実験ではこれに両眼視差を加えた。B 上：視覚刺激の探索を行う進化的アルゴリズムの流れ。1 から 4 が 1 通り済んだら 2–4 を繰り返す。B 下：刺激候補の修飾には、2 種類の方法（部分的修飾と全体の修飾）を 1:1 の確率で盛り込んだ。部分的修飾では、刺激の一部を残して他を変化させ、全体の修飾では全体の形状をニューロンの応答に対応して変化させた。

3. 進化的アルゴリズムによる視覚刺激の探索

進化的アルゴリズムにより生成された視覚刺激とニューロンの発火頻度の一例を図 2 に示す。第 1 世代ではニューロンの強い応答は見られないが、第 8 世代では強い応答が多く見られる。この例のように強い応答を引き出す刺激があらわれたのは、記録したニューロン全体の 50% ほどのケースであった。刺激選択性の解析には、十分大きな反応が得られたニューロンのみを選んで行った。

4. 3次元手がかりに対するニューロンの応答

進化的アルゴリズムを用いた探索により生成された視覚刺激のうち、反応の強さが上、中、下の刺激を選び出し（図 3A）、それぞれの刺激の 3 次元手がかり（陰影と両眼視差）を変化させ、反応の強さを比較した（図 3B）。例として示したニューロンは、両眼視差あるいは陰影としての 3 次元手がかりがある状態では反応するが、3 次元手がかりが不十分な刺激ではほとんど反応しないことがわかる。この傾向は、記録した細胞全体をみても非常に顕著であることがわかった（図 3E）。また、光源位置を変化させたり（図 3C）、深さ方向の刺激提示位置を変化させても（図 3D）、視覚刺激の形状に対する応答の変化に比べ反応の変化が少ないことがわかる。光源の角度、刺激の大きさ、あるいは提示位置と、刺激の形状との独立性を計算してみると、多くの細胞で強い独立性が見られた（図

第1世代

第8世代

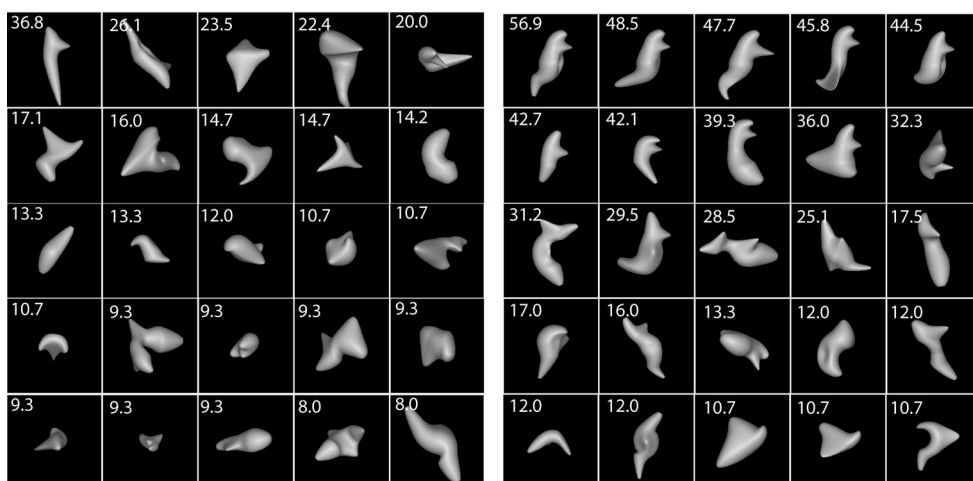


図2 生成された世代別の視覚刺激。それぞれの世代の中から強い反応を誘発した刺激を上から25個選んだ。個々の刺激の左上に下側頭葉皮質ニューロンの反応の強さを発火頻度 (spikes/s) で示した。第1世代に比べ、第8世代では強い反応を誘発する刺激が多いことがわかる。文献10より改変。

3F)。

5. 3次元形状に対するニューロンのチューニング

ニューロンの応答を定量的に評価するために、視覚刺激の3次元形状に対するチューニングカーブ (チューニングサーフェス) を算出した。視覚刺激上の3次元曲面の曲率、面積重心からの相対位置、法線からなる7つのパラメータを設定し、多次元ガウス関数を仮定してチューニングサーフェスを算出した (図4)。この例では、観察者側に突き出した突起部分とその後ろのへこみ部分にチューニングのピークがある (図4B)。よく反応した視覚刺激を見ると (図4A)、チューニングピークの形状が共通していることがわかる。このように個々のニューロンのチューニングピークを算出し眺めてみると、曲率の次元で興味深いバイアスが見られた。算出したチューニングサーフェスのうち曲率 (最大曲率と最小曲率) のみを取り出し、解析したニューロン全体での出現確率をみると、曲率が大きいものの出現頻度が高いことが分かったのだ (図5右)。このバイアスは、用いた視覚刺激全体に

おける曲率の出現頻度からでは説明ができない (図5左)。このことから、曲率の大きな部分を表現しているニューロンが多いということが示唆される。

6. おわりに

物体の3次元形状が脳内でどのように表現されているのか調べるために、固視課題遂行中のサル下側頭葉皮質ニューロンから単一細胞活動記録を行った。多次元空間上に表現された3次元形状に対するニューロンの選択性を効率的に探索するために進化的アルゴリズムを用いて3次元形状を生成し視覚刺激とした。解析した下側頭葉皮質ニューロンには刺激の3次元形状に強い選択性があるものが多いことが示された。また、そのチューニングカーブを3次元物体を構成する曲面の曲率、位置、法線方向という幾何学的パラメータを軸にとりモデル化した。今回報告したモデルにより、3次元物体に対する下側頭葉ニューロンの刺激選択性はある程度の説明がつけられることが示された。今回の報告の大部分は原著論文¹⁰⁾に詳細があるので参照されたい。今後は、他のコーディング方法 (Me-

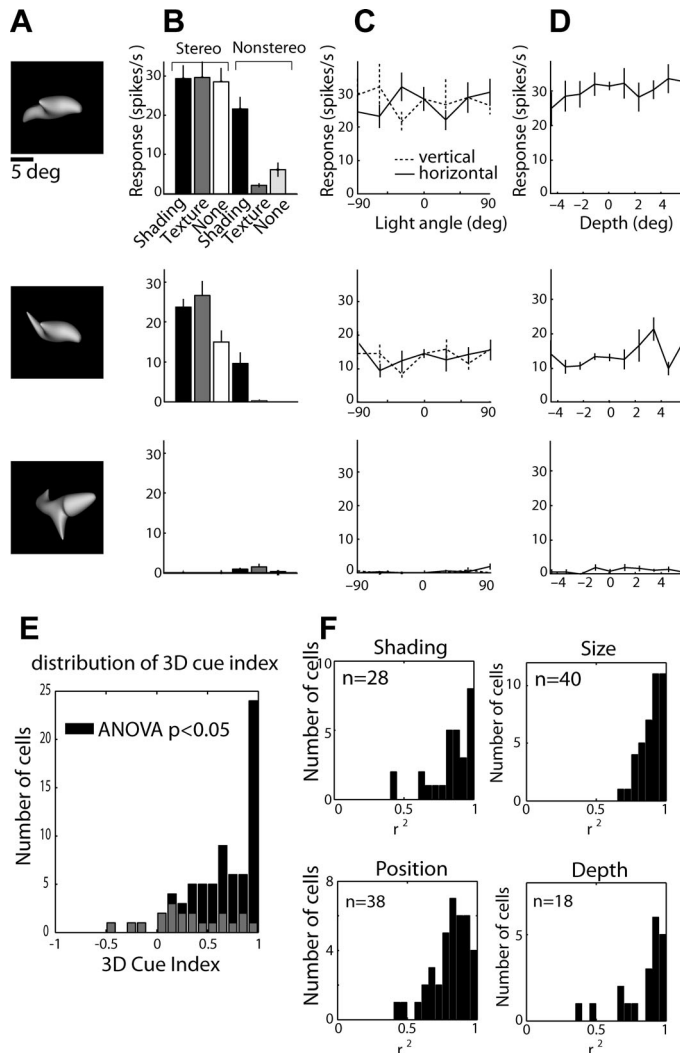


図 3 ある下側頭葉皮質ニューロンの反応の強さが上, 中, 下の刺激 (A) を選び出し, それぞれに対して 3 次元手がかりを変化させた (B). 陰影をつけたもの (黒色), 陰影の代わりにランダムドットパターンをつけたもの (灰色), 陰影もドットパターンもなしのもの (白色) の 3 種類について両眼視差あり, なしの条件を調べた. 立体感の感じられない条件 (B 右の二つ) では反応が落ちている. また, 光源位置を変化させると刺激の 2 次元像は大きく変化するが, ニューロンの反応は大きく変わらない (C). ここでは, 上下あるいは左右に 90 度光源位置を変化させた. また刺激の深さ方向の提示位置を変化させても, 刺激の形の違いによる反応の違いほどは大きな変化がないことがわかる (D). E: B のテストを行ったニューロン全体 ($n=97$) で, 3 次元手がかりがある場合 (陰影あり両眼視差ありの刺激) とない場合 (陰影なし両眼視差なしのシルエット刺激) の反応の強さの違い (3D cue Index) の分布を調べた. 黒色の部分は陰影または両眼視差を要因にとり, ニューロンの反応を分散分析した結果, 有意な差が出たもの. 多くのニューロンで 3 次元手がかりがある場合の方が反応が非常に強い. F: 陰影, 大きさ, 上下左右方向の提示位置, あるいは深さ方向の提示位置に対するニューロンのチューニングと, 刺激の形に対するニューロンのチューニングの独立性を調べた. 実際に記録したデータで構成した行列 (例えば陰影 \times 刺激の形) と, 独立を仮定した場合のチューニング関数の積 (例えば陰影のチューニング関数と刺激の形のチューニング関数の積) との相関係数の 2 乗 (寄与率) を独立性の強さを表す指標として分布をみた. 多くのニューロンで強い独立性が見られた (寄与率で 75% 以上). 文献 10 より改変.

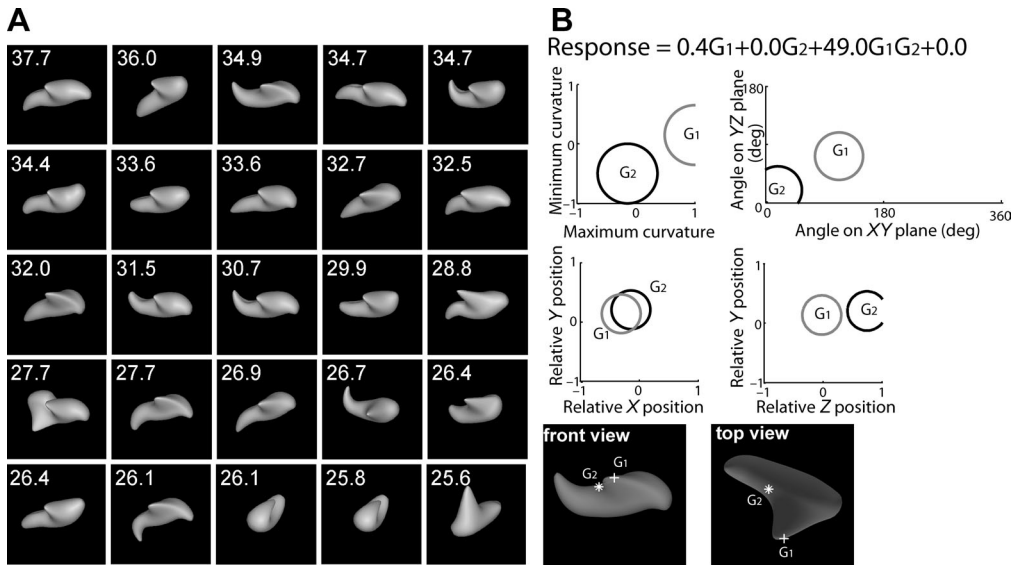


図4 A : 図3Aの例と同じニューロンに対して生成された視覚刺激の中で反応の高いものから25個順に並べた。左上の数値は反応の強さ (spikes/s) を表す。反応の強い刺激では、観察者の方へ突き出したような形が共通している。B : Aのニューロンの3次元形状チューニング関数。上段の式中のGは異なるピークをもつ多次元ガウス関数を表す。G₁およびG₂の1×標準偏差の領域を2次元の平面に投影した図がBの中段である。下段には、よく反応した刺激の画像上にG₁およびG₂のピークに一番近い形状があらわれている部分にそれぞれ十字とアスタリスクをつけた。反応の高い刺激で共通にあらわれている観察者方向に突き出した突起の先端がG₁のピーク、その裏側の窪みがG₂のピークと一致している。文献10より改変。

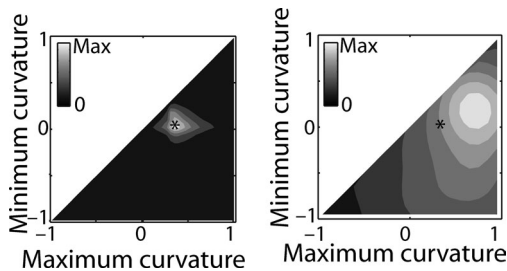


図5 曲率の分布の比較。曲面の最大曲率は最小曲率より常に大きいので、三角形のプロットになる。どちらの曲率も正の値が凸、負の値が凹、0が平面となるので、第1象限が突起型、第3象限がお椀型、第4象限が馬蹄型の曲面を表す。視覚刺激の曲率の分布(左)では、平面に近い曲面に分布が集中しているが、ニューロンのチューニングピークの分布(右)では強い凸の突起、および馬蹄形に分布が広がっている。アスタリスクは両プロットの比較のため、視覚刺激の曲率の分布のピーク位置においた。文献10より改変。

dial Axis など) により3次元物体が表現される可能性についても検討していくべきであろう。

最後に、私たちがリアリティーとして感ずる物体は、今回発見された視覚刺激の3次元形状に選択性の高い下側頭葉皮質ニューロンの活動が担っている可能性を指摘したい。視覚的に提示された物体像を区別するだけならば、物体の3次元的な形状を把握することは必ずしも必要ではない。実際、短い時間の視覚刺激の提示により物体像を分類する課題におけるヒトのパフォーマンスは、2次元画像をそのまま解析する(したがって画像に含まれるエッジ形状や陰影の手がかりから3次元形状を推察する階層がない)フィードフォワードの階層的神経ネットワークモデルによってよく説明できることが示されている¹¹⁾。しかし、私たちは網膜に映る物体像から、物体像の区別や分類をするだけでなく、その形状の意味、美しさ、利便さ、リアリティーなど多くの属性を見抜くことができる。

単純な区別や分類以上に、私たちが行動する上で必要な多くの課題の中で、一見無駄に面倒と思える下側頭葉皮質ニューロンの選択性が必要なのではないだろうか？

文 献

- 1) D. Marr and H. K. Nishihara: Representation and recognition of the spatial organization of three-dimensional shapes. *Proceedings of the Royal Society of London*, **B200**, 269–294, 1978.
- 2) I. Biederman: Recognition-by-components: a theory of human image understanding. *Psychological Review*, **94**, 115–147, 1987.
- 3) T. Vetter, A. Hurlbert and T. Poggio: View-based models of 3D object recognition: invariance to imaging transformations, *Cerebral Cortex*, **5**, 247–260, 1995.
- 4) L. G. Unverleider and M. Mishkin: Two Cortical Visual Systems. *D. G. Ingle, M. A. Goodale, & R. J. Q. Mansfield (eds): Analysis of Visual Behavior*. MIT Press, Cambridge Massachusetts, 549–586, 1982.
- 5) R. Desimone, T. D. Albright, C. G. Gross and C. Bruce: Stimulus-selective properties of inferior temporal neurons in the macaque. *Journal of Neuroscience*, **4**, 2051–2062, 1984.
- 6) I. Fujita, K. Tanaka, M. Ito and K. Cheng: Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex. *Nature*, **360**, 343–346, 1992.
- 7) P. Janssen, R. Vogels and G. A. Orban: Macaque inferotemporal neurons are selective for disparity-defined three-dimensional shapes. *Proceedings of National Academy of Science of the USA*, **96**, 8217–8222, 1999.
- 8) J. H. Holland: Outline for a logical theory of adaptive systems. *Journal of the ACM*, **3**, 297–314, 1962
- 9) I. Rechenberg: Cybernetic solution path of an experimental problem. *Royal Aircraft Establishment Library Translation No. 1122*, Ministry of Technology, Farnborough, UK, 1965.
- 10) Y. Yamane, E. T. Carlson, K. C. Bowman, W. Zhihong and C. E. Connor: A neural code for three-dimensional object shape in macaque inferotemporal cortex. *Nature Neuroscience*, **11**, 1352–1360, 2008.
- 11) T. Serre, A. Oliva and T. Poggio: A feedforward architecture accounts for rapid categorization. *Proceedings of National Academy of Science of the USA*, **104**, 6424–6429, 2007.