

研究種目：特定領域研究

研究期間：2005～2009

課題番号：17022047

研究課題名（和文）

視覚的物体学習における下側頭葉皮質の役割とその機序

研究課題名（英文）

Roles of inferotemporal cortex in visual object recognition and their mechanisms

研究代表者

田中 啓治 (Tanaka Keiji)

独立行政法人理化学研究所・認知機能表現研究チーム・チームリーダー

研究者番号：00221391

研究成果の概要（和文）：

われわれは経験・学習によって、物体像の弁別能力を向上させ、物体像と視覚以外の物体の情報との連合を記憶し、観察角度の変化などによる網膜像の変化に影響されずに物体を認識することが出来るようになる。本研究は、サルに行動課題を訓練した影響を微小電極による細胞活動記録法と行動学的方法で調べ、このような視覚的物体認識に関する長期記憶において下側頭葉皮質が重要な働きを果たすことを明らかにした。

研究成果の概要（英文）：

Through long-term experience and learning, we obtain super visual discrimination capability of similar objects, maintain association between visual images and other knowledge of the objects, and obtain view-invariant object recognition capability. By training monkeys with various tasks and examining the effects on neuronal responses and behavior, we found that the inferotemporal cortex plays important roles in these aspects of long-term learning.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2005年度	17,200,000	0	17,200,000
2006年度	17,500,000	0	17,500,000
2007年度	15,100,000	0	15,100,000
2008年度	16,700,000	0	16,700,000
2009年度	18,700,000	0	18,700,000
総計	85,200,000	0	85,200,000

研究分野：総合領域

科研費の分科・細目：神経科学・神経科学一般

キーワード：長期記憶、大脳皮質連合野、下側頭葉皮質、視覚、報酬

1. 研究開始当初の背景

すでに確立した長期記憶は海馬皮質の破壊により失われないので、確立した長期記憶は大脳皮質の連合野を中心としたネットワークに貯えられると考えられている。成熟サルの視覚学習に伴い下側頭葉皮質細胞の入力刺激に対する反応性が変化することは、宮下らによるペアー連合学習を用いた一連の

研究 (Sakai & Miyashita, 1991 など) や本研究代表者のグループによる研究 (Kobatake et al. 1998) などですすでに示されている。さらに最近ではサルが刺激のカテゴリー区分を学習することに伴って下側頭葉皮質細胞の刺激選択性が変化することが示された (Shigara & Logothetis 2002)。しかし、これらの下側頭葉皮質細胞の反応性変化とサ

ルの学習との関係には不明の点が多い。本研究では、いろいろな視覚課題でサルを訓練したときに下側頭葉皮質細胞の反応に起こる変化とサルの行動変化を比べ、視覚物体認識に関わる長期記憶と下側頭葉皮質の神経細胞活動との関係を調べた。

2. 研究の目的

視覚的物体学習における下側頭葉皮質の役割とその機序を調べる。われわれは経験・学習によって物体の弁別能力を向上させ、視覚以外の物体との連合を記憶し、観察角度や照明条件の変化などによる網膜像の変化に影響されずに物体を認識することが出来るようになる。本研究は、このような視覚的物体認識に関する長期記憶への下側頭葉皮質の関与とそのメカニズムを、サルを実験動物として用い、主に微小電極による細胞活動記録法と行動学的方法で調べることを目的とした。

3. 研究の方法

サルを行動課題で訓練し、新しい刺激セットに対するサルの応答を調べる行動実験、サルを行動課題で訓練し課題遂行中に神経細胞活動を記録する方法、固視課題遂行中に提示した視覚刺激に対する反応を記録する方法を用いた。

4. 研究成果

1) 物体認識の観察角度非依存性の成立過程

ひとつの観察角度からしか見たことのない物体を別の観察角度でよく似た他の物体から識別することはできない。物体が回転する中で異なる観察角度の像（投影像）を見るうちに、その物体を観察角度によらずに認識できるようになる。従来説では、異なる投影像を短い時間の間に続けて見ることにより、異なる投影像の表現が脳の中で連合されると考えられていた。しかし、私達は以前の実験でこの仮説に合わない結果を得ていたため、今回、サルを用いた系統的な行動実験を行なった。よく似た4個の物体のそれぞれ30度間隔の観察像4個からなる16個の刺激セットをもちいた（図1）。その結果、物体の回転の経験や異なる観察角度での像の対応を学習することなしに、それぞれの観察角度の中で物体像の弁別を学習するだけで、60度程度までは回転をまたいで物体を認識する（同じ物体の異なる観察角度での像の間の対応をつける）能力が発達することを発見した。この結果は、刺激を見慣れる過程で出来上がる刺激像の脳内表現に、観察角度の変化によって変化しにくい図形特徴が用いられることを示唆する（Wang et al., 2005; Yamashita et al., 2009）。

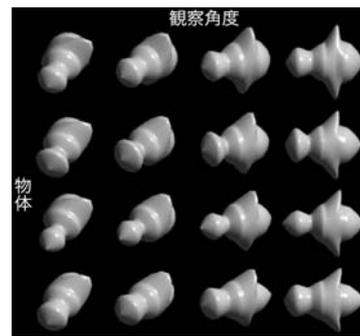


図1 4個のよく似た物体をそれぞれ30度ずつ回転させたときの4個の像からなる16個の刺激セット。

2) 課題依存性なサルの体制の影響

下側頭葉皮質細胞の刺激選択性が課題依存的に変化するサルの体制により変化するかどうかはこれまで不明であった。3個×3群=9個の刺激からなるセットを用いて、サルに群内弁別と群間弁別をブロック別に交代で行かせたとき、および群内弁別とカテゴリー的弁別を交代で行かせたときの下側頭葉皮質細胞の刺激選択性を比較した。サルの行動はブロック間で明らかに異なったが、下側頭葉皮質の細胞の選択性に差は見られなかった。下側頭葉皮質細胞の反応が、課題の弁別規則の違いによって影響を受けないことを示した（Suzuki et al., 2006）。

3) 刺激-報酬連合の長期に渡る学習の影響

刺激-報酬連合には扁桃核および前頭眼窩部が重要な働きをすることが示されてきた。一方、下側頭葉皮質の神経細胞の刺激選択性が長期的な刺激弁別や刺激連合の学習によって変化することが示されてきたが、刺激-報酬連合学習の影響は不明であった。そこで我々は、長期的に刺激-報酬連合と刺激-行為連合を訓練し、下側頭葉皮質および下側頭葉皮質から強い投射を受ける周嗅野皮質の神経細胞の刺激選択性への影響を調べた。具体的には、80個の物体像を4群に分け、第一群の刺激に対してはサルにGO反応を行わせて正答に報酬を与え（NOGO反応-報酬あり）、第二群の刺激にはNOGO反応-報酬あり、第三群にはGO反応-報酬なし、第四群にはNOGO反応-報酬なしを対応させた（図2）。数ヶ月の訓練により、サルは刺激とGO/NOGO反応の対応を学習して正しく反応するようになった。また、報酬あり条件と報酬なし条件の間で、注視違反頻度およびGO反応の反応時間に明確な差が現れ、サルが刺激-報酬条件の対応を学習したことを確認した。この後に、下側頭葉皮質および周嗅野皮質の神経細胞から課題遂行中に記録を行い、物体像に対する反応を解析した。物体像に対する反応は連合された報酬条件を反

映した。報酬ありと連合された物体像により強く反応する細胞と、報酬なしと連合された物体像により強く反応する細胞がほぼ同数存在した。一方、連合された行為（GO/NOGO 反応）を反映する細胞はほとんどなかった。以上の結果から、刺激-報酬条件連合の長期学習は下側頭葉皮質および周嗅野皮質の神経細胞の刺激選択性を変化させるが、刺激-行為連合の長期学習の影響はずっと小さいことが分かった (Mogami & Tanaka, 2006)。

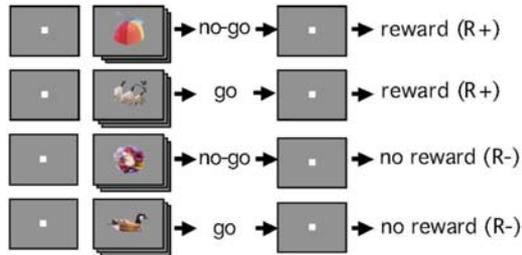


図2 サルに訓練した行動課題の概念図。4群の視覚刺激に、ふたつの行為（GO/NOGO）とふたつの報酬条件（1次報酬あり/なし）を対応させた。

4) 細胞集団の活動パターンによる物体カテゴリーの表現

物体のカテゴリーに関する私達の内的表現は階層的に構造化されていて、この階層構造は柔軟な行動を助けている。また私達は瞬時に容易に物体をカテゴリー区分する能力を持っているように思われる。しかし、これらの物体カテゴリー化能力のメカニズムについては分かっていない。最近のいくつかの研究は、物体カテゴリーは前頭前野外側部や海馬皮質などの多モダリティー性の脳領域に表現されていることを示唆している。我々はサルの下側頭葉皮質から多くの（600 個以上）神経細胞の活動を記録し、それぞれの細胞の多くの（1000 個以上）の物体像に対する反応を記録することによって、下側頭葉皮質の細胞集団が物体カテゴリーを表す可能性を調べた。ふたつの物体像が下側頭葉皮質細胞集団に引き起こす細胞活動のパターンの類似度は、ふたつの物体像が属するカテゴリーの距離に相関した。多次元尺度解析法あるいはクラスター解析法で 1084 個の物体像の関係を解析すると、動物物体のカテゴリーに関する構造が再現された (図3)。このカテゴリー構造の再現は下側頭葉皮質細胞集団の反応に特異的で、物体像の物理的類似度、第一次視覚野細胞モデルの出力、個々の物体像に同調させた下側頭葉皮質細胞モデルの出力からはカテゴリー構造を再現することができなかった。これらの事実は、動物物体のカテゴリーが下側頭葉皮質細胞集団の活動パターンにより表現されていること、また下側頭葉皮質は物体のカテゴリー化を含めたいくつかの機能のために特に発達していることを示唆する (Kiani et al., 2007)。

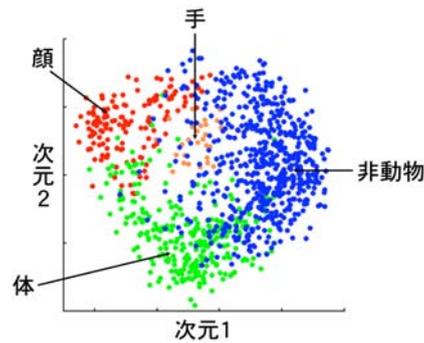


図3 下側頭葉皮質の細胞集団の反応パターンの類似度によってプロットした物体像の分布。顔はさらにヒトの顔、サルの顔、動物の顔に分布が分かれ、体はさらにヒトの体、4足動物の体、鳥の体、魚の体、爬虫類の体、昆虫の体に分かれた。一方、非動物の中ではカテゴリーごとの群化はなかった。

1084 個の刺激から 92 個を選んでヒトに見せ、fMRI で側頭葉腹側面の反応を測定した。2ミリのボクセルを単位とした活動パターンの類似度により刺激を分布させると、サルの下側頭葉皮質の細胞集団の活動から得た分布とよく似た分布が得られた (Kriegeskorte et al., 2008)。

5) 見慣れることによる弁別能力の向上と細胞反応の減少との関係

先行研究により、下側頭葉皮質の細胞の見慣れた刺激に対する反応は小さくなることが示されている。しかし、我々は物体を見慣れると、より弁別しやすくなる。反応が小さくなるのに弁別しやすくなるのは、一見矛盾している。この矛盾を解決するため、見慣れた刺激群の中での選択性と、新奇な刺激群の中での選択性を比較した。具体的には、80 個の物体像を 4 群に分け、第一群の刺激に対してはサルに GO 反応を行わせて正答に報酬を与え (NOGO 反応-報酬あり)、第二群の刺激には NOGO 反応-報酬あり、第三群には GO 反応-報酬なし、第四群には NOGO 反応-報酬なしを対応させた。数ヶ月の訓練により、サルが刺激物体像と GO/NOGO 反応および報酬あり/なしの対応を学習した後、下側頭葉皮質からの細胞活動記録を開始した。固定した 80 個の刺激物体像に加えて、日ごとに変わる 8 個の刺激物体像を加えた。ひとつひとつの細胞の反応を固定刺激群と日ごとに変わる新奇刺激群の間で比較したところ、最大反応の大きさはほとんど同じであった。しかし、固定刺激群では最小反応はずっと小さく、刺激選択性が大きかった。刺激像を見慣れると平均的には反応の大きさが減少するが、刺激間の選択性が大きくなることで弁別能力が大きくなるものと考えられる (論文準備中)。

6) よく似た物体像の弁別訓練による単調的
刺激選択性を持った細胞の増加

我々は経験により微妙な物体の形の違い
を見分ける視覚的エキスパートになること
ができる。エキスパートの優れた弁別能力は
経験した物体群に特異的である。この視覚的
エキスパートの脳基盤を明らかにするため
に、3個 x 3群 = 9個の物体から構成される
刺激セット (図4) を用い、群間の弁別だけ
をサルが行なっている数ヶ月の期間の下側
頭葉皮質細胞の反応と、群内の刺激間の弁別
を行なっている期間の下側頭葉皮質細胞の
反応を比較した。群内の弁別は困難であり、
数ヶ月の学習を必要とした。両区間の間で、
下側頭葉皮質細胞の9個の刺激に対する反
応の刺激選択性のチューニングカーブに違
いはなかった。一方、群内の弁別を行なっ
ているときは群間の弁別だけを行なってい
るときに比べ、9個の刺激の2次元空間配
置の中で単調に反応の大きさが変化する細
胞の比率が増加した。これらの細胞は、刺
激空間の三角形の頂点に位置する3個の刺
激のどれかに最も強く反応し、そこから、
2次元空間配置の中である一次元的方向に
添って単調に反応の強さを減少させた。こ
れらの結果は、特定の刺激に鋭くチューン
した反応を持つ細胞の出現ではなく、弁別
すべき刺激群全体の分布に対して単調に反
応の大きさを变化させる下側頭葉皮質細胞
の出現が、視覚的エキスパートの神経基盤
であることを示唆する (論文準備中)。

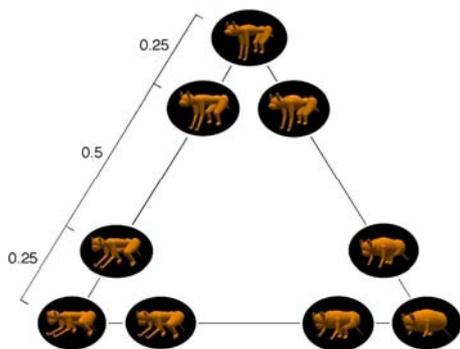


図4 3個 x 3群 = 9個の物体から構成される刺
激セット。刺激パラメータ空間での群内の刺激間
の距離は群間の平均的距離の3分の1である。

結語

下側頭葉皮質の神経細胞の反応は、そのと
きどきに行なっている行動課題の種類によ
って刺激選択性を変えることはなく、普遍
的は物体像の表現を持つ。しかし、下側頭
葉皮質細胞の刺激選択性は長期的には経
験に依存して変化する。まず、見慣れない
物体像への反応は全般に高く刺激選択性
が低い、見慣れるにつれてスパースな刺
激選択性が現れる。次に、マッチング課
題による刺激間弁

別の長期訓練に加えて、刺激-報酬条件の連
合の長期経験によっても刺激選択性が変
化する。これに対し、刺激-行為連合の長
期学習による刺激選択性の変化はほとん
どない。観察角度をまたぐ物体認識の普
遍性のメカニズムは物体視の大きな課
題である。従来は、物体の回転にともな
う異なる観察角度を連続して見る経験
によって異なる観察角度像の間の連合
が形成されることが基礎であると提案さ
れ、この仮説を支持するある程度の事
実も報告されている。私達は、同じ観
察角度の中での弁別訓練により観察角
度普遍的な物体認識の能力が発達する
ことを示し、第二のメカニズムが働い
ていることを示した。私達の視覚はカテ
ゴリー的であり、物体カテゴリーの表
現のメカニズム解明も物体視の大きな
問題である。私達は以前の研究で、下
側頭葉皮質のひとつひとつの神経細胞
が中程度に複雑な図形特徴に反応する
ことを示した。物体カテゴリーは脳のど
こでどのように表現されているのか。私
達は、684個の下側頭葉皮質細胞の10
84個の物体像に対する反応を記録して
、細胞集団の反応パターンの類似度に
物体カテゴリーの階層的表現があるこ
とを見出した。物体カテゴリーと中程
度に複雑な図形特徴の間にはルーズな
統計的対応があり、それぞれが中程度
に複雑な図形特徴に対応して反応する
細胞がたくさん集まることで物体カテ
ゴリーの表現を実現していると思われる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者に
は下線)

[雑誌論文] (計10件)

1. Yamashita, W., Wang, G. & Tanaka, K. View-invariant object recognition ability develops after discrimination, not mere exposure, at several viewing angles. *Eur. J. Neurosci.* **31**, 327-335 (2010). 査読有
2. Kriegeskorte, N., Mur, M., Ruff, D.A., Kiani, R., Bodurka, J., Esteky, H., Tanaka, K. & Bandettini, P.A. Matching categorical object representations in inferior temporal cortex of man and monkey. *Neuron* **60**, 1126-1141 (2008). 査読有
3. Kiani, R., Esteky, H., Mirpour, K. & Tanaka, K. Object Category Structure in Response Patterns of Neuronal Population in Monkey Inferior Temporal Cortex. *J. Neurophysiol.* **97**, 4296-4309 (2007). 査読有
4. Lehky, S.R. & Tanaka, K. Enhancement of object representations in primate perirhinal cortex during a visual working memory task. *J. Neurophysiol.* **97**, 1298-1310 (2006). 査読有

5. Suzuki, W. & Tanaka, K. Neuronal responses to object images in the macaque inferotemporal cortex at different stimulus discrimination levels. *J. Neurosci.* **26**, 10524-10535 (2006). 査読有
6. Mogami, T. & Tanaka, K. Reward association affects neuronal responses to visual stimuli in macaque temporal and perirhinal cortices. *J. Neurosci.* **26**, 6761-6770 (2006). 査読有
7. Wang, G., Obama, S., Yamashita, W., Sugihara, T. & Tanaka, K. View-invariant object recognition without experience of object rotations. *Nature Neurosci.* **8**, 1568-1575 (2005). 査読有
8. Kiani, R., Esteky, H., Tanaka, K. Differences in onset latency of macaque inferotemporal neural responses to primate and non-primate faces. *J. Neurophysiol.* **94**: 1587-1596. 査読有

〔学会発表〕 (計 2 1 件)

1. Tanaka, K. (2009.11.8) Presentation of object categories in activity patterns of inferotemporal cell population. *The 8th Biennial Conference of the Chinese Society for Neuroscience, Guangzhou*
2. Tanaka, K. (2008.10.5) Neural mechanisms of visual object recognition. *A Fyssen Colloquium "From objects to categories: visual categorization in big brains, small brains and machines", Paris, France*
3. Mogami T., Tanaka K. (2007.9.10-12) Quick learning of stimulus-reward association by neurons in the monkey inferior temporal areas. *第30回日本神経科学大会. 横浜.*
4. Tanaka, K. (2007.8.31) Monkey inferotemporal distributed object representation is inherently categorical, *2nd Annual EPFL Life Sciences Symposium "Molecules, Systems, and Diseases". Lausanne, Switzerland.*
5. Tanaka, K. (2007.8.28) Inferotemporal cortex and visual object recognition, *the 30th European Conference on Visual Perception (ECPV2007), Arezzo, Italy.*
6. Tanaka, K. (2007.7.17) Integration of features along the dorsal and ventral visual pathways to represent biologically meaningful information, *7th IBRO World Congress of Neuroscience, Melbourne, Australia.*
7. Tanaka, K. (2006.12.17) Inferotemporal cortex and visual object recognition, *XXIV Annual Meeting of Indian Academy of Neurosciences, Lucknow, India.*
8. Tanaka K., Esteky H., Kiani R., Sugihara T., Wang G. (2006.7.19-21) Mechanisms of categorization and view-invariance in object vision. *第29回日本神経科学大会, 京都.*

9. Tanaka, K. (2005.11.13) Feature-based representation of object images in the monkey inferotemporal cortex. *In Symposium entitled "Functional Organization of Object Processing Pathway", Society for Neuroscience, Washington, DC, USA.*

〔図書〕 (計 2 件)

1. 田中啓治 (2008) 第1章 総論、第2章 知覚・認識・選択的注意. *シリーズ脳科学2 認識と行動の脳科学 (東大出版会)* pp.1-78.
2. 田中啓治 (2006) 高次視覚野. *脳神経外科学大系: 神経科学 (河瀬斌編、中山書店)* pp.202-213.

6. 研究組織
(1) 研究代表者

田中 啓治 (Tanaka Keiji)

研究者番号 : 00221391