

視覚的注意による修飾を再現する神経機構モデル

正岡 明浩^{1,a)} 小濱 剛^{1,2,b)}

概要: 本研究では、視覚神経系における注意メカニズムの解明を目的として、生理学的知見に応じて拡張することが容易な神経機構の数理モデルを提案する。注意の機能を説明するモデルは以前から報告されており、神経生理学的知見を解釈するために重要な役割を果たしている。しかしながら、従来モデルは非線形性が強いために、新たな機能を追加することが難しいという問題を有していた。提案モデルは、非線形性の低減を行うことにより、従来モデルよりも安定であり、拡張が容易な構造を持つ。提案モデルにより、種々の視覚入力に対するシミュレーション実験を行った結果、提案モデルは高い安定性を示し、視覚系における注意の効果に関する複数の神経生理学的知見を再現可能であった。これらのことから、提案モデルが視覚的注意の機能を説明するモデルとして妥当であることが示された。

キーワード: 視覚的注意, 注意メカニズム, 神経機構モデル, トップダウン注意, ボトムアップ注意

A neuronal network model reproducing modulation of visual attention

AKIHIRO MASAOKA^{1,a)} TAKESHI KOHAMA^{1,2,b)}

Abstract: In order to elucidate the attentional mechanism of visual nerve system, we propose a new mathematical model which is able to be easily extended according to physiological evidence. Previous studies have been proposed some mathematical models which explain the function of attention, and have played an important role to understand the neurophysiological mechanisms. However, it is difficult to extend another functions on them because these conventional models have strong non-linearity. The proposed model has structures which make the dynamics of neuronal network more stable and easier to extend than conventional models by reducing non-linearity. The results of simulation experiments suggest that the proposed model shows higher stability and can replicate the neurophysiological evidence about attentional modulation on visual system. These imply that our model is valid as a model which explain the attentional functions.

Keywords: visual attention, mathematical model, top-down attention, bottom-up attention

1. はじめに

ヒトを含む霊長類は、自由な視線の移動によって外界の認識に必要な視覚情報を取得しているが、全ての情報を均一に処理するのではなく、特定の情報を優先的に、あるいは高精度に処理している。このような高次脳機能は視覚的

注意と呼ばれており、視線移動と密接な関わりがあるとされる。神経生理学や心理物理学などの分野では、様々な脳領域における注意の影響や、そのメカニズムについての研究が進められている。近年では、数理モデルを用いることによって、システム論的に注意に関わる神経機構の理解を目指す試みもなされており、神経生理学的知見を説明する上で重要な役割を果たしている [1], [2]。これらの従来モデルでは、注意による修飾を受ける脳領域の活動を、微分方程式により記述するとともに、それらを連立させることによって神経ネットワークを構築している。課題として与えられたターゲット情報は、フィードバック経路を経由して神経系全体に伝えられ、その処理結果が伝播されることで、

¹ 近畿大学大学院生物理工学研究科
Graduate School of Biology-Oriented Science and Technology, Kindai University

² 近畿大学生物理工学部
Faculty of Biology-Oriented Science and Technology, Kindai University

a) 1633730008p@waka.kindai.ac.jp

b) kohama@waka.kindai.ac.jp

各脳領域におけるトップダウン注意の影響を再現することが可能となっている。しかしながら、これらの従来モデルは非線形性が強く、動作が不安定になることがあるために、新たな生理学的知見に応じて拡張することが困難であるという問題を有していた。

そこで本研究では、モデルの基礎的構造の定式化から見直し、神経細胞間の結合を可能な限り線形で表すと同時に、結合強度を定める係数や外部入力に一定の制約を設けることにより、安定的に動作する新たなモデルを提案する。提案モデルでは、神経細胞の時間的特性を表現するために、脳領域間の信号伝達に要する時間や、神経細胞自身が持つ自己抑制の機能などについても考慮した。提案モデルの妥当性を確認するために、従来モデルや神経生理学的知見を参考にして第1次視覚野 (V1), 第4次視覚野 (V4), 外側頭頂間野 (LIP), 下側頭皮質 (IT), 前頭前野 (PF) から成る神経ネットワークを構築し、シミュレーション実験により、視覚的注意に関わる知見の再現が可能か否かについての検証を行った。

2. 提案モデル

視覚的注意の効果による神経細胞応答の修飾を再現するためには、生理学的知見に基づいた神経機構の実装が必要であるが、これまでに報告されているモデル [1], [2] は、非線形性が強く不安定であるために、そうした拡張が困難であった。そこで本研究では、より安定的に動作する数理モデルを構築するために、非線形性を可能な限り排除し、線形結合を基本としたモデルを提案する。また、提案モデルでは、神経系の時間特性を再現するために、脳領域間の通信などに要する時間遅れ [3] や、刺激を受けてから一定時間後に定常状態へ回復するための抑制機能も考慮した。図 1 に、提案モデルの概要を説明するために、3つのユニットのみからなる基本的構成を示す。

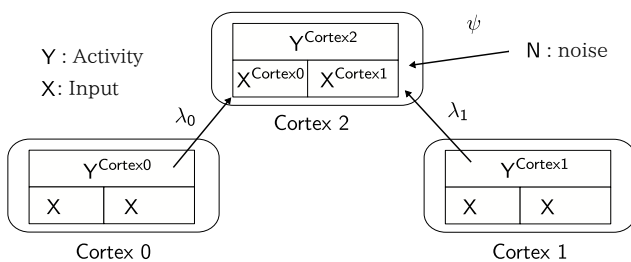


図 1 提案モデルの概要図
Fig. 1 An overview of the proposed model.

2.1 線形結合

提案モデルでは非線形性を低減するために脳領域間のネットワークを線形結合で記述した。その定義を式 (1) に示す。

$$Y^{\text{Cortex}} = \sum_i \lambda_i X^{\text{Cortex } i} + \psi N \quad (1)$$

図 1 におけるユニット間の結合は、式 (1) を用いて式 (2) のように表すことができる。なお、 Y は活動量、 X は入力値、 N はノイズ信号と自然発火を表しており、 λ は、脳領域間の結合強度を、 ψ はノイズの強さを決定するためのパラメータである。提案モデルでは、 $N = 1.0$, $\psi = 0.01$ としている。

$$Y^{\text{Cortex}2} = \lambda_0 X^{\text{Cortex}0} + \lambda_1 X^{\text{Cortex}1} + \psi N \quad (2)$$

また、式 (3) および式 (4) に示す制約条件を設けることにより、 $0 < Y < 1$ が成り立ち、活動量 Y の上限と下限が定まる。これにより、フィードバック経路を持つ神経回路モデルにおいて問題となる神経細胞応答の発散を防ぐことを可能とした。

$$0 \leq X^{\text{Cortex}0}, X^{\text{Cortex}1}, N \leq 1 \quad (3)$$

$$0 \leq \lambda_0, \lambda_1, \psi \leq 1 \quad \lambda_0 + \lambda_1 + \psi \leq 1 \quad (4)$$

2.2 時間遅れ

大脳皮質における神経伝達の様子を再現するためには、領域間の通信時に発生する時間遅れ [3] を考慮する必要がある。脳領域 $\text{Cortex } A$ の活動を $Y^{\text{Cortex } A}$ 、 $\text{Cortex } A$ と結合する次段の脳領域における $\text{Cortex } A$ に由来する入力を $X^{\text{Cortex } A}$ とし、これらの脳領域間における情報連絡を次式で定義した。 T は信号の遅れ時間を、 τ_1, τ_2 は時定数を表しており、 $0 < \tau_1, \tau_2 < 1$ の範囲の値である。

$$X_t^{\text{Cortex } A} = \frac{(1 - \tau_1)(1 - \tau_2)}{\tau_1(1 - \tau_2) + (1 - \tau_1)} \left\{ \sum_{t'=0}^{T-1} \tau_1^{T-t'} Y_{t-t'}^{\text{Cortex } A} + \sum_{t'=0}^{\infty} \tau_2^{t'} Y_{t-T-t'}^{\text{Cortex } A} \right\} \quad (5)$$

上記のモデルは、線形時不変システムに相当するため、システムの応答特性を確認するために、インパルス応答とステップ応答を求めた。その結果を図 2 に示す。ここでは、各パラメータを $T = 20$, $\tau_1 = 0.6$, $\tau_2 = 0.9$ としている。

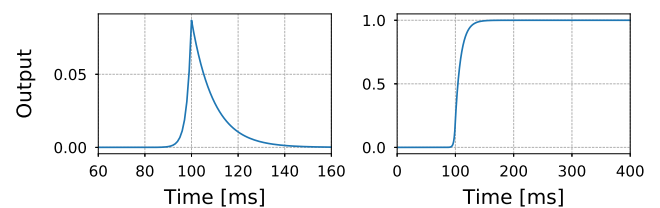


図 2 時間遅れ応答のインパルス応答 (左) とステップ応答 (右)
Fig. 2 An impulse response (left) and a step response (right) of the delay function.

2.3 自己抑制

神経細胞や神経細胞群は、何らかの入力に関連した活動が発生した後、時間経過に伴って神経活動が抑制され、定常な状態へと至る。これは、微分方程式では1次遅れ応答に相当するものであり、提案モデルでは式(6)によって記述する。

$$\text{Inh}_t^{\text{Cortex}} = \sum_{t'=1}^{\infty} \frac{1-\tau}{\tau} \tau^{t-t'} Y_{t-t'}^{\text{Cortex}} \quad (6)$$

ここで、時定数 τ は神経細胞の時間特性を表しており、 $0 < \tau < 1$ を満たす値である。また、冪指数 α は自己抑制の強さを示している。図3に、 $Y_t^{\text{Cortex}} = 1.0$ 、 $\tau = 0.996$ 、 $\alpha = 1.0$ とした場合の計算結果を示す。

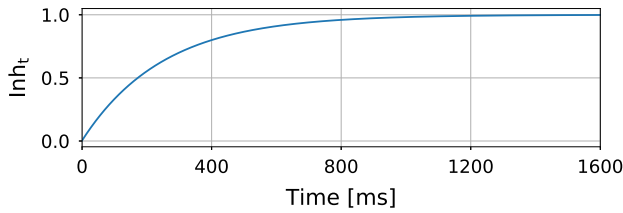


図3 時間経過に伴う自己抑制強度の変化

Fig. 3 The intensity of self inhibition as a function of time.

最終的に、図1に示す神経ネットワークにおける Cortex2 の活動量 Y^{Cortex2} は、線形結合の式(1)と合わせて、式(7)のように表現することができる。

$$Y_t^{\text{Cortex2}} = \left(1 - \text{Inh}_t^{\text{Cortex2}}\right)^\alpha \cdot \left(\lambda_0 X_t^{\text{Cortex0}} + \lambda_1 X_t^{\text{Cortex1}} + \psi N\right) \quad (7)$$

3. 神経ネットワーク

注意の機能を理解するために、いくつかの脳領域における注意による神経応答の修飾を調べた神経生理学実験の結果に基づいて、提案モデルによる神経ネットワークの構築を行った。図4に提案モデルのネットワーク構造とモデル式を示す。各式において、添字 t はシミュレーションのステップ数を示している。また、 r 、 θ は半径と偏角であり、モデル神経細胞の視野内における受容野の位置は、これらのパラメータを用いて極座標系で記述される。

3.1 第1次視覚野 (Primary visual area : V1)

第1次視覚野 (V1) の神経細胞は、色成分 [4] と方位成分 [5] に関する情報処理を行っており、第4次視覚野 (V4) との結合を有する [6]。式(8)、式(9)に示す提案モデルにおける V1 では、色と形を処理する神経細胞を個別に定義しており、添字 c 、 s は、それぞれ色と形 (傾き) の特徴次元を表している。また、単一刺激が提示される場合に比べて、周辺に視覚刺激が提示される場合に神経応答が抑制される構造を持つ。V1 では、同時に提示される刺激中、

中央と周辺に提示されるものの特徴が同じ場合に信号が大きく減衰することが知られているが [7]、このような信号の減衰は、視覚神経系が持つ DoG 型の受容野による周辺抑制 [8] に起因すると考えられる。提案モデルでは、入力刺激の色と形の情報に対する DoG フィルタによる処理結果を、 $X_{t,r,\theta,c}^{V1-C}$ と $X_{t,r,\theta,s}^{V1-S}$ の項により表現している。V1 はボトムアップ注意の強い影響を受け [9]、腹側経路と背側経路の両方に関わっているため、結合強度は $\lambda_1 = 0.89$ 、 $\lambda_2 = 0.05$ 、 $\lambda_3 = 0.05$ としている。また、提案モデルでは、網膜や外側膝状体からの入力を考慮し、V1 でのみ自己抑制のパラメータを $\alpha = 3.0$ 、 $\tau = 0.994$ としている。なお、座標 (r, θ) における V1 の細胞と結合を持つ V4 の細胞の座標を (r', θ') で表現している。

$$Y_{t,r,\theta,c}^{V1-color} = \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta,c}^{V1-color}\right)^\alpha \cdot \left(\lambda_1 X_{t,r,\theta}^{V1-C} + \lambda_2 X_{t,r',\theta',c}^{V4-color} + \lambda_3 X_{t,r',\theta'}^{LIP} + \psi N\right) \quad (8)$$

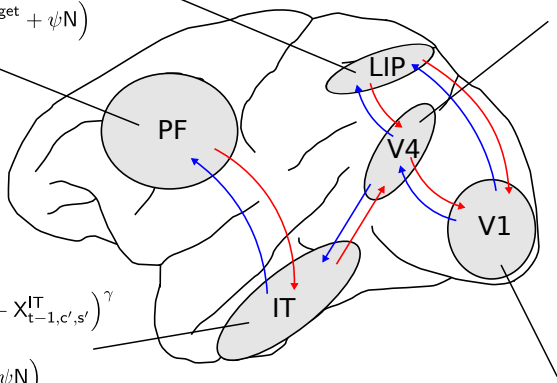
$$Y_{t,r,\theta,s}^{V1-shape} = \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta,s}^{V1-shape}\right)^\alpha \cdot \left(\lambda_1 X_{t,r,\theta}^{V1-S} + \lambda_2 X_{t,r',\theta',s}^{V4-shape} + \lambda_3 X_{t,r',\theta'}^{LIP} + \psi N\right) \quad (9)$$

3.2 外側頭頂間野 (Lateral intraparietal area : LIP)

V1 で処理された視覚情報は、大脳皮質において物体の位置情報などを計算する背側経路と物体の詳細情報を処理する腹側経路に別れて処理される。背側経路の中で、外側頭頂間野 (LIP) の神経細胞は、刺激提示位置に対する選択性を持つものが主であり [10]、注意の移動と密接な関わりがあると考えられている。一方、課題の内容に応じて色や形などの特徴に対して応答する細胞の存在も報告されている [11]。提案モデルは、このような LIP の性質を考慮して、前段の情報に対する平滑化効果が小さいと考え、色と形の特徴に関する情報の中から最大のもを受け取るように構成した。また、V1 と同様に、LIP においても他と異なる特徴を有する顕著な物体に対して強く応答することが知られており [12]、V1 との相互連絡を持つことが考えられる。式(10)に、これらの特徴を考慮して構成した LIP のモデル式を示す。LIP は、背側経路に位置しているが、V4 とも結合することが知られていることから [6]、モデルにおける LIP にも V4 との間に結合を持たせた。V1、V4 との結合強度は、 $\lambda_1 = 0.295$ 、 $\lambda_2 = 0.295$ 、 $\lambda_3 = 0.2$ 、 $\lambda_4 = 0.2$ とした。なお、 $\max_a[\]$ は a という次元における最大値を意味している。

$$Y_{t,r,\theta}^{LIP} = \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta}^{LIP}\right)^\alpha \left(\lambda_1 \max_{r',\theta',c} \left[X_{t,r',\theta',c}^{V1-color}\right] + \lambda_2 \max_{r',\theta',s} \left[X_{t,r',\theta',s}^{V1-shape}\right] + \lambda_3 \max_{r',\theta',c} \left[X_{t,r',\theta',c}^{V4-color}\right] + \lambda_4 \max_{r',\theta',s} \left[X_{t,r',\theta',s}^{V4-shape}\right] + \psi N\right) \quad (10)$$

$$\begin{aligned}
 Y_{t,r,\theta}^{\text{LIP}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta}^{\text{LIP}}\right)^\alpha \left(\lambda_1 \max_{r',\theta',c} \left[X_{t,r',\theta',c}^{\text{V1_color}} \right] + \lambda_2 \max_{r',\theta',s} \left[X_{t,r',\theta',s}^{\text{V1_shape}} \right] \right. \\
 &\quad \left. + \lambda_3 \max_{r',\theta',c} \left[X_{t,r',\theta',c}^{\text{V4_color}} \right] + \lambda_4 \max_{r',\theta',s} \left[X_{t,r',\theta',s}^{\text{V4_shape}} \right] + \psi N \right) \\
 Y_{t,r,\theta,c}^{\text{V4_color}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta,c}^{\text{V4_color}}\right)^\alpha \left(\lambda_1 \sqrt{\max_{r',\theta'} \left[X_{t,r',\theta',c}^{\text{V1_color}} \right] \cdot \max_s \left[X_{t,c,s}^{\text{IT}} \right]} \right. \\
 &\quad \left. + \lambda_2 X_{t,r',\theta'',\theta''}^{\text{LIP}} + \psi N \right) \\
 Y_{t,r,\theta,s}^{\text{V4_shape}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta,s}^{\text{V4_shape}}\right)^\alpha \left(\lambda_1 \sqrt{\max_{r',\theta'} \left[X_{t,r',\theta',s}^{\text{V1_shape}} \right] \cdot \max_c \left[X_{t,c,s}^{\text{IT}} \right]} \right. \\
 &\quad \left. + \lambda_2 X_{t,r',\theta'',\theta''}^{\text{LIP}} + \psi N \right) \\
 Y_{t,c,s}^{\text{PF}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,c,s}^{\text{PF}}\right)^\alpha \left(\lambda \sqrt{\left(1 - X_{t,c,s}^{\text{IT}}\right) \cdot X_{c,s}^{\text{target}}} + \psi N \right) \\
 0 &\leq X_{c,s}^{\text{target}} \leq 1 \\
 Y_{t,c,s}^{\text{IT}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,c,s}^{\text{IT}}\right)^\alpha \left(1 - X_{t,c,s}^{\text{PF}}\right)^\beta \prod_{c',s'} \left(1 - X_{t-1,c',s'}^{\text{IT}}\right)^\gamma \\
 &\quad \cdot \left(\lambda \max_{r,\theta} \left[\sqrt{X_{t,r,\theta,c}^{\text{V4_color}} \cdot X_{t,r,\theta,s}^{\text{V4_shape}}} \right] + \psi N \right) \\
 &\quad (c' \neq c, s' \neq s) \\
 Y_{t,r,\theta,c}^{\text{V1_color}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta,c}^{\text{V1_color}}\right)^\alpha \left(\lambda_1 X_{t,r,\theta}^{\text{V1_C}} + \lambda_2 X_{t,r',\theta',c}^{\text{V4_color}} + \lambda_3 X_{t,r',\theta'',\theta''}^{\text{LIP}} + \psi N \right) \\
 Y_{t,r,\theta,s}^{\text{V1_shape}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta,s}^{\text{V1_shape}}\right)^\alpha \left(\lambda_1 X_{t,r,\theta}^{\text{V1_S}} + \lambda_2 X_{t,r',\theta',s}^{\text{V4_shape}} + \lambda_3 X_{t,r',\theta'',\theta''}^{\text{LIP}} + \psi N \right)
 \end{aligned}$$



c : color s : shape
r : radius θ : argument

図 4 提案モデルの神経ネットワーク構造と各脳領域のモデル式

Fig. 4 The architecture of a neuronal network of the proposed model and its mathematical expressions.

3.3 第4次視覚野 (Visual area 4 : V4)

腹側経路の中で、視覚的注意と関係することが知られる代表的な領域として、V4と下側頭皮質 (IT) がある。V4では、色や形に対する選択性を持つ神経細胞が別々の領域に存在していることが報告されている [13]。また、特定の特徴を持つ視覚刺激に対して、注意を意図的に向ける際にも神経応答が増強されることが知られている [14], [15]。このような現象は、V1から送られてくる視覚情報と腹側経路の高次脳領域であるITなどからのトップダウン信号が混ざり合うことにより生じていると考えられる。この際、ターゲットの情報が事前に与えられているにも関わらず、V4の活動が増強されるのは視覚刺激が提示された後となる [14]。この時間遅れを考慮すると、V4の活動はV1とITに由来する信号の単純な和とは考え難いため、提案モデルでは、これらの積を取るものとして定義した。式 (11)、式 (12) に、これらの特徴を考慮した V4 のモデル式を示す。シミュレーション実験を行うにあたってパラメータは、 $\lambda_1 = 0.89$, $\lambda_2 = 0.1$ に設定した。

$$\begin{aligned}
 Y_{t,r,\theta,c}^{\text{V4_color}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta,c}^{\text{V4_color}}\right)^\alpha \cdot \\
 &\quad \left(\lambda_1 \sqrt{\max_{r',\theta'} \left[X_{t,r',\theta',c}^{\text{V1_color}} \right] \cdot \max_s \left[X_{t,c,s}^{\text{IT}} \right]} \right. \\
 &\quad \left. + \lambda_2 X_{t,r',\theta'',\theta''}^{\text{LIP}} + \psi N \right) \quad (11)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 Y_{t,r,\theta,s}^{\text{V4_shape}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,r,\theta,s}^{\text{V4_shape}}\right)^\alpha \cdot \\
 &\quad \left(\lambda_1 \sqrt{\max_{r',\theta'} \left[X_{t,r',\theta',s}^{\text{V1_shape}} \right] \cdot \max_c \left[X_{t,c,s}^{\text{IT}} \right]} \right. \\
 &\quad \left. + \lambda_2 X_{t,r',\theta'',\theta''}^{\text{LIP}} + \psi N \right) \quad (12)
 \end{aligned}$$

3.4 下側頭皮質 (Inferior temporal cortex : IT)

ITでは、色や形などの個別の特徴に対してだけでなく、複数の特徴に依存した応答をする神経細胞の存在が報告されていることから [16]、物体の認識に関わる脳領域であると考えられている。提案モデルでは、ITの神経細胞が色と形の組み合わせによって、特定の物体に対して選択的に応答するように、V4が持つ色と形の情報の積がITに投射するものとした。また、トップダウン注意を必要とする課題を行う際に神経応答が修飾されることや [17]、複数のオブジェクトが同時に提示された際にはITの活動が抑制されることから [17]、ITの神経細胞は相互抑制の関係にあると思われる。これらの知見に基づき、提案モデルではITの応答を式 (13) のように定義した。 c', s' は、 c, s 以外の色と形の要素を表している。各パラメータは、結合強度 $\lambda = 0.99$ 、トップダウン信号の影響 $\beta = 1.0$ 、相互抑制の強度 $\gamma = 3.0$ とした。

$$\begin{aligned}
 Y_{t,c,s}^{\text{IT}} &= \left(1 - \text{Inh}_{t,c,s}^{\text{IT}}\right)^\alpha \left(1 - X_{t,c,s}^{\text{PF}}\right)^\beta \cdot \\
 &\quad \prod_{c',s'} \left(1 - X_{t-1,c',s'}^{\text{IT}}\right)^\gamma \cdot \\
 &\quad \left(\lambda \max_{r,\theta} \left[\sqrt{X_{t,r,\theta,c}^{\text{V4_color}} \cdot X_{t,r,\theta,s}^{\text{V4_shape}}} \right] + \psi N \right) \quad (13)
 \end{aligned}$$

3.5 前頭前野 (Prefrontal Cortex : PF)

トップダウン信号は、高次の脳領域である前頭前皮質 (PF) が関わっていると考えられることから [18]、提案モデルでは、PFに実験課題に応じたターゲット情報 $X_{c,s}^{\text{target}}$ を外部入力として与えた。 $X_{c,s}^{\text{target}}$ は、抑制強度を表してお

り、その値は $0 \leq X_{c,s}^{\text{target}} \leq 1.0$ の範囲を取り、意図的に注意を向けない対象に対しては $X_{c,s}^{\text{target}} = 0.5$ 、注意を向ける際には 0.5 よりも低い値としている。式 (14) に、PF のモデル式を示す。シミュレーション実験を行うにあたっては、 $\lambda = 0.99$ としている。

$$Y_{t,c,s}^{\text{PF}} = \left(1 - \ln h_{t,c,s}^{\text{PF}}\right)^{\alpha} \cdot \left(\lambda \sqrt{(1 - X_{t,c,s}^{\text{IT}}) \cdot X_{c,s}^{\text{target}}} + \psi N\right) \quad (14)$$

4. シミュレーション実験とその結果

提案モデルの妥当性を評価するために、ボトムアップ注意とトップダウン注意に関わる神経生理学の知見を再現するシミュレーション実験を行った。生理実験においては、視線の位置を固定させる注視条件と、視線を移動させる条件のものが存在するが、ここでは視線移動に伴う影響を排除するために、注視条件の実験だけをシミュレーションの対象とした。また、シミュレーション実験を行う際には、視覚刺激とトップダウン信号の外部入力以外のパラメータは、すべて固定の値とした。

4.1 顕著な物体に対する神経応答

V1 では、顕著な物体に対して強く応答することが報告されており [7]、図 5 (左) に示すような顕著さの異なる三種類の視覚刺激に対して、神経応答が変化する。それぞれの枠内の刺激に対する提案モデルにおける V1 の応答を図 5 (右) に示す。シミュレーション実験を行うにあたっては、周辺抑制の影響を考慮し、外部入力を上からそれぞれ $X_{t,r,\theta}^{\text{V1-S}} = 1.0$ 、 $X_{t,r,\theta}^{\text{V1-S}} = 0.8$ 、 $X_{t,r,\theta}^{\text{V1-S}} = 0.7$ としている。

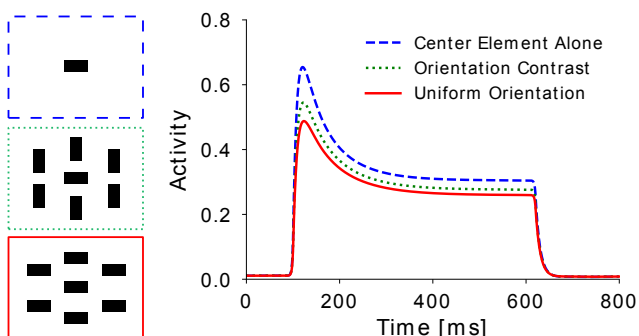


図 5 視覚刺激 (左) と V1 のシミュレーション結果 (右)

Fig. 5 The responses of model V1 neuron (right) to the three visual stimulus patterns (left).

これと同様に、顕著な物体に対する LIP の応答を調べた研究に Arcizet ら [12] の報告がある。図 6 (左) に Arcizet らによる実験で用いられたものと同じ性質の視覚刺激を示す。破線の円は、計測対象の神経細胞における受容野の範囲である。また、図 6 (右) に、この視覚刺激に対する LIP におけるモデル神経細胞の応答を示す。実線が左

上の刺激に対する応答であり、破線が左下の刺激に対する応答である。ここで、単一の色特徴を持つ刺激に対しては $X_{t,r,\theta}^{\text{V1-C}} = 1.0$ 、それ以外の刺激に対しては $X_{t,r,\theta}^{\text{V1-C}} = 0.8$ としている。それぞれのシミュレーション結果から、提案モデルは V1 と LIP における顕著な物体に対する神経応答の変化を再現可能であることが示された。

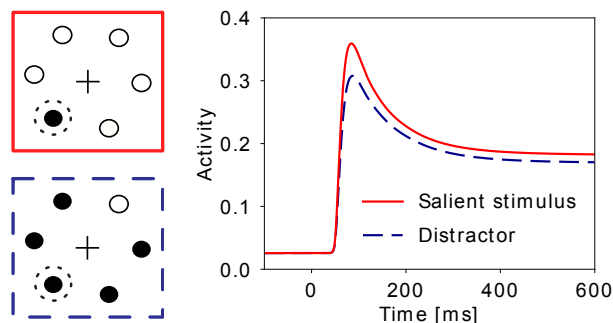


図 6 視覚刺激 (左) と LIP のシミュレーション結果 (右)

Fig. 6 The responses of model LIP neuron (right) to the two visual stimulus patterns (left).

4.2 トップダウン信号による神経応答の修飾

V4 や IT の神経細胞は、意図的に特定のオブジェクトや特徴に対して注意を向けたときに神経活動が高まることが知られている [15], [17]。図 7 (上) に、Motter の V4 を対象とした実験 [15] の概要を示す。Motter の報告によると、注視点と同じ色のオブジェクトに対して注意を向けることにより神経細胞の活動が高まることが示されている。実線と破線の円は、それぞれ計測対象の神経細胞が持つ受容野の範囲を示しており、受容野内の刺激は一定であるにもかかわらず、注視点の色の切り替えに伴って注意を向ける対象が変わると、神経細胞の応答にも変化が生じる。この課題では、最後に注視点と同じ色のオブジェクトの傾きを解答する必要があり、課題の前半よりも、後半部分に強いトップダウン注意が向けられていると考えられる。そのため、注視点の色が切り替わる前後のトップダウン信号の強度をそれぞれ $X^{\text{target}} = 0.2$ 、 $X^{\text{target}} = 0.0$ としている。図 7 (下) にシミュレーション実験の結果を示す。

また、Chelazzi らは、IT におけるオブジェクトに対する選択性による応答の変化と、トップダウン信号による神経細胞応答の修飾を報告している [17]。図 8 (上) に実験の概要図を、図 8 (下) に Cue と Target に対するモデル神経細胞の応答を示す。ここでは、ターゲットに対するトップダウン信号を $X^{\text{target}} = 0.2$ としている。Target のみが提示される実験条件、Target と同時に Distractor が提示される実験条件のいずれにおいても、IT の神経応答に見られる特徴が再現された。以上のシミュレーション結果より、提案モデルの V4 および IT は、トップダウン信号による神経細胞の応答を再現可能であることが示唆された。

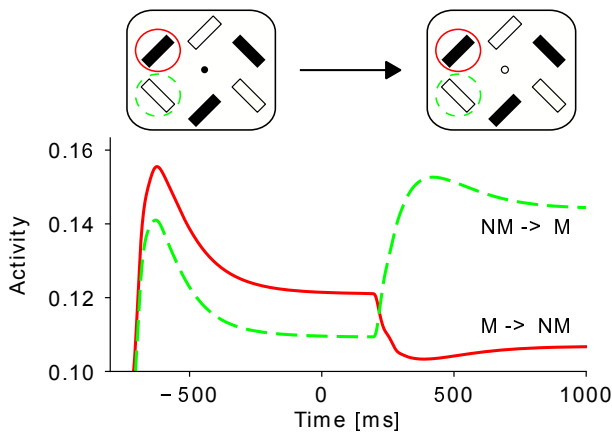


図7 視覚刺激 (上) と V4 のシミュレーション結果 (下)

Fig. 7 The response of model V4 neuron (lower) to the visual stimuli (upper).

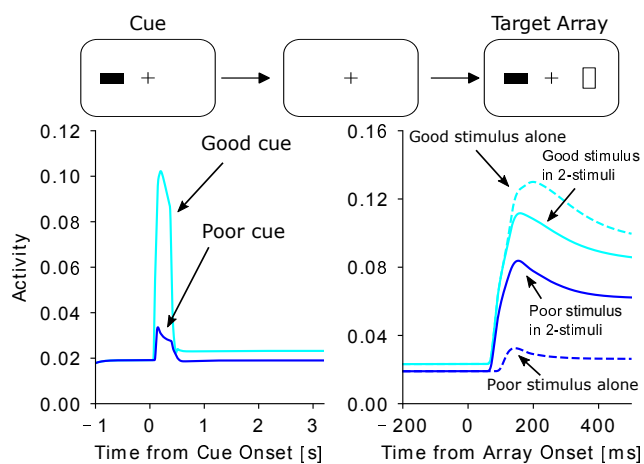


図8 視覚刺激 (上) と IT のシミュレーション結果 (下)

Fig. 8 The response of model IT neuron (lower) to one visual stimulus or two stimuli (upper).

5. まとめ

本研究では、従来モデルに比べて非線形性を低減することにより安定的に動作し、神経生理学的知見に応じて拡張することが比較的容易な数理モデルの提案を行った。シミュレーション実験の結果、提案モデルは安定的に動作し、入力刺激に応じて受動的に生成されるボトムアップ注意による神経応答への影響と、課題の内容に応じて能動的に統制されるトップダウン注意による影響の両方が再現可能であることが確かめられた。これらのことから、提案モデルは注意に関わる神経生理学的知見を説明するためのモデルとして妥当であることが示唆された。今後は、視線移動に関わる神経機構を提案モデルに導入すると共に、視線の移動を伴う課題における神経活動を再現し、その妥当性を検証していく予定である。

謝辞 本研究を行うにあたり、玉川大学脳科学研究所の小松英彦教授に助言をいただいたことを、深く御礼申し上げます。

参考文献

- [1] Lanyon, L. J. and Denham, S. L.: A model of active visual search with object-based attention guiding scan paths, *Neural Networks*, Vol. 17, No. 5, pp. 873–897 (2004).
- [2] Hamker, F. H.: A dynamic model of how feature cues guide spatial attention, *Vision Research*, Vol. 44, No. 5, pp. 501–521 (2004).
- [3] Bullier, J.: Integrated model of visual processing, *Brain Research Reviews*, Vol. 36, No. 2, pp. 96–107 (2001).
- [4] Hanazawa, A., Komatsu, H. and Murakami, I.: Neural selectivity for hue and saturation of colour in the primary visual cortex of the monkey, *European Journal of Neuroscience*, Vol. 12, No. 5, pp. 1753–1763 (2000).
- [5] Hubel, D. H. and Wiesel, T. N.: Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex, *The Journal of Physiology*, Vol. 195, No. 1, pp. 215–243 (1968).
- [6] Ungerleider, L. G., Galkin, T. W., Desimone, R. and Gattass, R.: Cortical connections of area V4 in the macaque, *Cerebral Cortex*, Vol. 18, No. 3, pp. 477–499 (2007).
- [7] Knierim, J. J. and Van Essen, D. C.: Neuronal responses to static texture patterns in area V1 of the alert macaque monkey, *Journal of Neurophysiology*, Vol. 67, No. 4, pp. 961–980 (1992).
- [8] Sceniak, M. P., Ringach, D. L., Hawken, M. J. and Shapley, R.: Contrast's effect on spatial summation by macaque V1 neurons, *Nature Neuroscience*, Vol. 2, No. 8, pp. 733–739 (1999).
- [9] Silver, M. A., Ress, D. and Heeger, D. J.: Topographic maps of visual spatial attention in human parietal cortex, *Journal of Neurophysiology*, Vol. 94, No. 2, pp. 1358–1371 (2005).
- [10] Toth, L. J. and Assad, J. A.: Dynamic coding of behaviourally relevant stimuli in parietal cortex, *Nature*, Vol. 415, No. 6868, pp. 165–168 (2002).
- [11] Ogawa, T. and Komatsu, H.: Condition-dependent and condition-independent target selection in the macaque posterior parietal cortex, *Journal of Neurophysiology*, Vol. 101, No. 2, pp. 721–736 (2009).
- [12] Arcizet, F., Mirpour, K. and Bisley, J. W.: A pure salience response in posterior parietal cortex, *Cerebral Cortex*, Vol. 21, No. 11, pp. 2498–2506 (2011).
- [13] Tanigawa, H., Lu, H. D. and Roe, A. W.: Functional organization for color and orientation in macaque V4, *Nature Neuroscience*, Vol. 13, No. 12, pp. 1542–1548 (2010).
- [14] Motter, B. C.: Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4, *Journal of Neuroscience*, Vol. 14, No. 4, pp. 2178–2189 (1994).
- [15] Motter, B. C.: Neural correlates of feature selective memory and pop-out in extrastriate area V4, *Journal of Neuroscience*, Vol. 14, No. 4, pp. 2190–2199 (1994).
- [16] Gross, C. G.: Single neuron studies of inferior temporal cortex, *Neuropsychologia*, Vol. 46, No. 3, pp. 841–852 (2008).
- [17] Chelazzi, L., Duncan, J., Miller, E. K. and Desimone, R.: Responses of neurons in inferior temporal cortex during memory-guided visual search, *Journal of Neurophysiology*, Vol. 80, No. 6, pp. 2918–2940 (1998).
- [18] Rossi, A. F., Bichot, N. P., Desimone, R. and Ungerleider, L. G.: Top-down attentional deficits in macaques with lesions of lateral prefrontal cortex, *Journal of Neuroscience*, Vol. 27, No. 42, pp. 11306–11314 (2007).