

■S3 群 (脳・知能・人間) - 2 編 (感覚・知覚・認知の基礎)**7 章 知覚と記憶における特徴の統合**

(執筆者: 齋木 潤) [2008 年 5 月 受領]

■概要■

外界の物体を認識するためには、物体を構成する知覚特徴を正しく統合する必要がある。複数物体の複数特徴の組み合わせをどのように正確に認識するかというバインディング問題は多くの理論的関心を引き、様々な仮説が提案されてきた¹⁾。実験研究は知覚における特徴統合には選択的注意が必要であること、その時間的精度は特徴によって異なり、特徴によっては非同期な統合が生ずること、モダリティ間での特徴統合はおおむね統計的に最適な方法で行われることなどを明らかにした。記憶における特徴統合については、知覚で統合された表象がそのまま保持されるのではなく、注意を向けた 1~2 個の物体の記憶表象しか保持されていない可能性が高い。また、特徴統合の脳内機構については、後部頭頂葉や前頭前野前部など複数の領域がネットワークとして機能している可能性が示唆されている。全体として知覚、記憶ともヒトの特徴統合の能力は主観的な印象から考えるよりずっと強い制限があり、これらの知見は特徴統合の計算理論を構築するうえでの重要な手がかりを提供する。

【本章の構成】

本章では、まず理論的背景としてバインディング問題とは何かを概説し (7-1 節)、知覚における特徴の統合 (7-2 節)、記憶における特徴の統合 (7-3 節) に関する実証研究の知見を紹介する。これらの知見をもとに特徴の統合メカニズムに関する研究の今後の展望について述べる (7-4 節)。

■S3 群 - 2 編 - 7 章

7-1 バインディング問題とは

(執筆者：齋木 潤) [2008 年 5 月 受領]

7-1-1 バインディング問題

視覚をはじめとして知覚の初期過程ではニューロンは刺激のある特徴に対して選択的に反応していることが知られている。この事実は外界の物体を認識するためにはいったん、色、形態、動きなどの特徴に分割して処理された知覚表象の統合が必要であることを示している。一方、我々の世界には多くの物体が存在しそれぞれが多くの知覚特徴をもっている。バインディング問題とは、脳が複数の物体がもつ複数の特徴の対応関係をどのように見いだすのかという問題である。具体例をあげれば、目の前に赤い円と青い正方形が呈示されたときに、それが青い円と赤い正方形ではなくどうして赤い円と青い正方形であると正しく知覚できるのかということになる。これが「問題」であるのは、視覚システムが階層的な受容野構造をもつことによる。視覚システムのニューロンの受容野は高次視覚野にいくに従い、そのサイズが拡大していくため、高次視覚野では広い範囲からの情報を受け取ることになる。仮に高次視覚野に色や形態に選択的なニューロンがあるとすると、赤い円と青い正方形が呈示されたときに、赤、青、正方形、円に選択的に反応するニューロンが同時に活動し、この活動だけからでは、赤い円と青い正方形なのか、赤い正方形と青い円なのかは区別できないことになる。もちろん、我々は通常の状態では、色と形態の組み合わせに関する区別はできるので脳はなんらかの方法を用いてこの問題を解いていることになる。本節ではまず、バインディング問題に関して今までに提案されてきた仮説を紹介する。しかし、理論的考察のみではこれら諸仮説の妥当性を評価することはできず、様々な心理学的、神経科学的知見を蓄積することが重要である。本章 7-2 節以降では、これらの知見を紹介する。

7-1-2 バインディングの脳内機構に関する諸仮説

バインディングの脳内機構に関する仮説は、大きく四つに大別できる。まず、特徴の組み合わせを符号化するニューロンをすべて用意するという方法がある。これは、いわばおばあさん細胞 (grandmother cell) 説に対応するもので、特徴の組み合わせを位置情報も含めてすべて符号化しておけば原理的にバインディング問題は生じない。この仮説を支持する知見としていわゆる double duty neuron の存在が知られている²⁾。例えば、視覚野には色だけに選択的に反応するのではなく、色と運動方向の組み合わせに反応する細胞や、色と形態の組み合わせに反応する細胞がある³⁾。しかし、位置を含めた特徴のすべての組合せを符号化するニューロンを仮定することは非現実的であり、組み合わせ符号化のみによってバインディング問題を解決している可能性は低い。

第二に、神経活動の発火の同期を用いて特徴を統合するという仮説がある。この可能性は理論的には von der Malsburg によって以前から指摘されていた⁴⁾が、1980 年代の終わりに Singer らのグループがその証拠とみなされる神経活動を報告して以来、脚光を浴びてきた。彼らは、知覚的にグルーピングできる刺激に対して、各要素に反応するニューロンの神経活動に同期が見られることを見いだした⁵⁾。このメカニズムを用いて、周期発火するニューロン群の位相の同期によって複数の物体の特徴の組み合わせを符号化できると考えられた。しか

し、現時点までに一般的なバイディング問題の解決に発火同期が用いられているという直接的な証拠は得られていない。近年では、むしろ同期発火は注意の制御と関係しているという知見の方が多い⁶⁾。

第三は、視覚的注意機構を用いて、広い受容野のなかの一部の情報のみを選択的に処理することによってバイディングを行うという仮説である⁷⁾。これは、後述する Treisman らの一連の心理学的研究の知見を踏まえて提案されたものである。特徴のバイディングは、一つひとつの物体に対して注意を向けることにより成立するため、基本的には複数の物体のバイディングは系列的に行われる。選択的注意の機能の一つとして受容野内の一部の情報のみを選択的に処理する機構が存在することを示すデータがマカクサル V4 の細胞の活動から見いだされている⁸⁾。

第四は、高次視覚野でも物体の位置情報の表現が可能と考える仮説である⁹⁾。近年の神経科学研究の知見は、(1) 高次視覚野の受容野サイズは分散が大きく、小さい受容野をもつニューロンが多くある、(2) 大きな受容野をもつニューロンのポピュレーション符号化により位置情報の表現が可能である、(3) 大きな受容野の構造は様ではなく、局所的に感度の高いホットスポットをもつものが多い、ことを示している。これらの特徴を利用して高次視覚野で物体の位置情報を用いて、複数物体を並列に表象できる。しかし、この仮説も情報処理の最初期のフィードフォワード情報が優勢な段階では並列的な表象を仮定するが、その後のフィードバックや競合プロセスによって、時間が経つと第三の仮説が仮定する注意による単一物体の選択的処理に移行すると考えている。

これら四つの仮説は相互排他的なものではなく、恐らく、脳はこれらの手法を組み合わせた柔軟な方法でバイディング問題を解決していると考えられる。

■S3 群 - 2 編 - 7 章

7-2 知覚における特徴の統合

(執筆者：齋木 潤) [2008 年 5 月 受領]

7-2-1 視覚における特徴の空間的統合

まず、バインディング問題の一番典型的な例である複数の物体の異なる特徴の統合に関する心理学的知見について述べる。Treisman らは複数の物体を短時間提示した二重課題状況では頻繁に物体の色と形態のバインディングのエラーが生ずることを見いだした⁹⁾。画面中央に三つの色付き文字が 120 ms 呈示され、観察者はこれと同時に周辺に呈示される 2 個の数字を正しく答え、かつ中央の文字とその色を正確に報告することが求められた。数字課題がなければ文字と色の同定課題は極めて容易であるが、数字課題によって視覚的注意が分散されると、文字と色の組み合わせの誤りが急激に増加した。この結合錯誤 (illusory conjunction) と呼ばれる現象は、頭頂葉損傷患者では大幅に増幅され、長時間呈示された刺激に対しても色と形態の結合錯誤が生ずることが報告されている¹⁰⁾。このことは、異なる視覚特徴の統合に頭頂葉が関与している可能性を示唆するが、fMRI を用いた研究でも色と形態の統合時に頭頂葉の活動が報告されている¹¹⁾。しかし、これを支持しないデータもあり¹²⁾、特徴統合の脳内過程についてはまだ不明な点が多い。

Treisman は結合錯誤や視覚探索に関する知見をもとに、物体の特徴を統合するためには物体に対する選択的注意が必要で、注意が向けられていない状態では、特徴情報は位置情報をもたないという特徴統合理論を提案した¹³⁾。その後、結合錯誤の生起率が物体間の距離に依存することから非注意状態でも特徴の位置情報はある程度処理されていることが明らかになったが¹⁴⁾、視覚特徴間の統合に選択的注意が必要であるという点は多くの研究によって支持されている。

形態と色のような異なる特徴間の統合以外にも、複数の物体間で形態特徴の統合の誤りが生ずることが知られている。視野の周辺領域に単独で呈示した場合は簡単に同定できる文字がその周囲に類似した文字を配置すると同定できなくなる。この crowding という視覚現象は、刺激の検出ではなく同定の過程に選択的に起こることから、複数の文字を構成する形態特徴が誤って結合される結果生ずると考えられている¹⁵⁾。Crowding と視覚的注意との関係については現在様々な議論があり、結論を見ていない。

7-2-2 視覚における特徴の時間的統合

単一の物体に選択的注意を向けて特徴を統合した場合、その時間精度はどの程度なのだろうか。この問題に対して、物体の複数特徴 (方位、色など) を時間的に反転させ、その組み合わせを正しく答えられる時間周波数の閾値を測定する実験が行われている。例えば、正方格子の 2 方位 (45 度、135 度) と色 (赤、緑) を同期して反転させ、赤の方位を答えるという実験である。その結果、正方格子のような刺激では時間精度は非常に高く、閾値は 15 Hz ほどであった¹⁶⁾。つまり、数十 ms で色と方位の統合が成立していることになる。一方、Glass pattern と呼ばれる階層的な刺激の大域的形態情報と色の統合はずっと時間精度が下がり、閾値が 5 Hz 程度になる¹⁷⁾。また、運動を含む場合、時間精度が更に下がることが知られている。

また、運動を含む特徴の時間的統合においては、時間精度が下がるだけではなく、顕著な非対称性が生ずることが知られている。Moutoussis と Zeki はランダムドットの運動方向（上下）と色（赤、緑）を 2 Hz 程度で反転させ、方向と色の組み合わせを判断させた。この際、反転のタイミングを操作すると、物理的に反転が同期しているときよりも色の反転が 80～100 ms 程度遅れるときに正答率がより高くなった¹⁸⁾。このことは、色の反転が物理的に 80～100 ms ほど遅延しているときに主観的には同期していると知覚されていることを含意する。この「色と運動の非同期」として知られる現象の背後にある機構については現在様々な議論がある。

7-2-3 モダリティ間の特徴の統合

視覚における特徴の統合をめぐる研究は、物体の異なる側面を表す知覚特徴の統合が問題にされてきた。これに対し、モダリティ間の特徴統合の研究では、異なる感覚モダリティを通して得られた物体の共通の特徴（大きさ、奥行きなど）の統合過程が主要なテーマである。本節では、視覚と触覚の統合に関する研究について述べる。

視覚と触覚からの手がかりの統合に関する研究の多くが、手がかり情報にずれがあるときにヒトが視覚情報を用いることを示してきた。この「視覚による捕捉 (visual capture)」と呼ばれる現象が実はモダリティ間の本質的な非対称性を反映したものではなく、日常的な状況での各モダリティ情報の精度の違いを反映したものであることを Ernst らは明らかにした¹⁹⁾。彼らは、仮想現実的実験環境を用い、視覚と触覚から物体の大きさに関する手がかりを提示した。視覚的な物体の大きさは、ステレオシャッターゴーグルを用いて呈示された両眼視差情報による表面の奥行きの違いによって与えられ、触覚による物体の大きさは、対応する物体表面のエッジの部分に PHANTOM という力覚呈示装置により反力を呈示することで与えられた。実験では、視覚情報にノイズを与えて視覚情報と触覚情報の相対的な精度を体系的に操作した。その結果、観察者の大きさ判断は一様な視覚による捕捉を示さず、視覚情報と触覚情報を用いた最尤推定値にほぼ一致することが示された。

■S3 群 - 2 編 - 7 章

7-3 記憶における特徴の統合

(執筆者：齋木 潤) [2008 年 5 月 受領]

7-3-1 視覚的短期記憶における特徴の統合

知覚における特徴統合では結合錯誤のようなバインディングのエラーが生ずるが、一般に知覚対象に注意を向けることによって特徴の統合は効率的に行われることが示されている。では、注意を向けることによっていったん統合された特徴情報はその後視覚的短期記憶のなかでどのような運命をたどるのであろうか。Kahneman と Treisman はオブジェクトファイル (object files) という概念を提案し、知覚的に特徴が統合された物体の表象は 4 個程度視覚的短期記憶で保持されると主張した²⁰⁾。Kahneman らは object reviewing paradigm という実験方法を用い、一種の物体特異的なプライミング効果を測定することによってこの主張を支持するデータを得た²¹⁾。また、Luck と Vogel は変化検出課題というより明示的な視覚記憶課題を用い、視覚的短期記憶の容量が特徴の数で決まるのではなく、画面上の物体の数で決まることを示した²²⁾。

Luck らの実験では、変化によって新しい視覚特徴が呈示されていたため、特徴統合ではなく単一特徴の記憶を用いて課題が遂行できた。この問題点を修正して、呈示されている特徴は同一だがその組み合わせが変化する課題を用いると、推定される記憶容量は更に少なくなった。この容量の減少は記憶の保持過程ではなく、記憶の検索の際のコストを反映したものであるという議論があるが²³⁾、Saiki と Miyatsuji は最近、三つの次元 (色、形態、位置) を組み合わせた複雑な物体表象の場合には、記憶容量の減少は検索の問題ではなく、保持そのものを反映している可能性を示唆する知見を得た²⁴⁾。特徴のバインディングの記憶に関連する脳領域については、文字の形態とその位置の統合が必要な課題において前頭前野前部、特にブロードマンの 10 野の活動が報告されている²⁵⁾。

まとめると、知覚の際に統合された物体表象を視覚的短期記憶に保持する能力には著しい限界があり、その容量は多くて 4~5 個、少なくても 1 個と考えられている。厳密な容量の限界については現在まだ議論がある。

7-3-2 物体表象のトラッキング

視覚的短期記憶、あるいは視覚性ワーキングメモリは視覚情報を受動的に一時的に保持するだけでなく、外界の変化に従って物体表象を更新するためにも用いられる。物体表象の時空間的な更新の過程を調べる課題として多物体追跡法 (multiple object tracking, MOT) 課題が知られている²⁶⁾。MOT 課題では 10~12 個の同一の物体のうち、最初に指定された数個の標的物体のランダムな運動を数秒間心的に追跡する。この課題では 4~5 個までの標的物体は正確に追跡できることが知られており、視覚的短期記憶との類似性が示唆されていた。しかし、その後の研究から、追跡しているのは必ずしも物体の特徴も含めた物体表象ではなく、主としてその時空間的なインデックスである可能性が示唆されている。例えば、Saiki らは多物体恒常性追跡法 (multiple object permanence tracking, MOPT) という課題を作成し、物体の位置だけでなくその特徴も含めて追跡させた²⁷⁾。すると、運動の軌跡が完全に予測可能であるにもかかわらず、その特徴情報を保持し更新することが極めて困難であることが明らかに

なった。この二つの課題の質的な差異は、課題遂行時の脳活動からも知ることができる。MOT 課題遂行時には、前頭 - 頭頂ネットワークとして知られる視覚的注意や眼球運動の制御に関連する脳領域が活動することが知られているが²⁸⁾、MOPT 課題遂行時には、前頭 - 頭頂ネットワークに加えて、前部前頭前野（特にブロードマンの 10 野）が活動することが分かった²⁹⁾。この 10 野の活動は、視覚的短期記憶課題での位置と形態の統合の際に見られたものと共通しており、記憶における特徴統合に前部前頭前野の活動が関与していることが示唆される。

■S3 群 - 2 編 - 7 章

7-4 まとめと今後の展望

(執筆者：齋木 潤) [2008年5月 受領]

知覚と記憶における特徴の統合は、知覚で統合された物体表象が記憶中に蓄積されるような一方向的な過程ではなく、視覚的短期記憶の保持容量の厳しい限界が視覚的注意機構による効率的な知覚情報の抽出によって補完されるようなより双方向的な過程であるといえる。バインディングの脳内機構は、恐らく本章で取り上げた四つの仮説で想定されたメカニズムのいずれもがある程度の機能を果たしていると思われるが、実証研究の知見はその中でも注意機構を用いたバインディングが知覚、記憶両方で重要な役割を果たしていることを示唆する。また、我々が複数の物体を同時に知覚することができるという主観から脳内には特徴が統合された複数の物体表象が存在しなければならぬと仮定されがちであるが、今後この仮定の妥当性をより厳密な手法で検証していく必要があろう。

■参考文献■

- 1) Crick, F., "Function of the thalamic reticular complex: The searchlight hypothesis," Proc. Natl. Acad. Sci. USA, vol.81, pp.4586-4590, 1984.
- 2) Gegenfurtner, K.R., and Kiper, D.C., "Color vision," Annu. Rev. Neurosci., vol.26, pp.181-206, 2003.
- 3) McClurkin, J. W., and Optican, L. M., "Primate striate and prestriate cortical neurons during discrimination. I. Simultaneous temporal encoding of information about color and pattern," J. Neurophysiol., vol.75, pp.481-495, 1996.
- 4) Malsburg, C. von der, and Schneider, W., "A neural cocktail-party processor," Biol. Cybern., vol.54, pp. 29-40, 1986.
- 5) Gray, C. M., Konig, P., Engel, A. E., and Singer, W., "Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-column synchronization which reflects global stimulus property," Nature, vol.338, pp.334-337, 1989.
- 6) Fries, P., Reynolds, J., Rorie, A., and Desimone, R., "Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention?," Science, vol.291, pp.1560-1563, 2001.
- 7) Treisman, A., "Features and objects: The fourteenth Bartlett memorial lecture," Q J Exp Psychol: Hum Exp Psychol, vol.40A, pp.201-237, 1988.
- 8) Moran, J., and Desimone, R., "Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex," Science, vol.229, pp.782-784, 1985.
- 9) Rousselet, G. A., Thorpe, S. J. and Fabre-Thorpe, M., "How parallel is visual processing in the ventral pathway?," Trends Cogn. Sci., vol.8, pp.363-370, 2004.
- 10) Treisman, A., and Schmidt, H., "Illusory conjunctions in the perception of objects," Cognit. Psychol., vol.14, pp.107-141, 1982.
- 11) Freedman-Hill S. R, Robertson L. C, and Treisman A., "Parietal contributions to visual feature binding: Evidence from a patient with bilateral lesions," Science, vol.269, pp.853-855, 1995.
- 12) Shafritz K. M., Gore J.C., and Marois, R., "The role of the parietal cortex in visual feature binding," Proc. Natl. Acad. Sci. USA, vol.99, pp.10917-10922, 2002.
- 13) Rees, G., Frackowiak, R., and Frith, C., "Two modulatory effects of attention that mediate object categorization in human cortex," Science, vol.275, pp.835-838, 1997.
- 14) Treisman, A., and Gelade, G., "A feature integration theory of attention," Cognit. Psychol., vol.12, pp.97-136, 1980.
- 15) Cohen, A. and Ivry, R., "Illusory conjunctions inside and outside of the focus of attention," J. Exp. Psychol.: Hum. Percept. Perform., vol.15, pp. 650-663, 1989.
- 16) Pelli, D. G., Palomares, M., and Majaj, N. J., "Crowding is unlike ordinary masking: Distinguishing feature

- detection and integration from detection.” J. Vision, vol.4(12), no.12, pp.1136-1169, 2004.
- 17) Holcombe, A. O., and Cavanagh, P., “Early binding of feature pairs for visual perception,” Nat. Neurosci., vol.4, pp.127-128, 2001.
 - 18) Clifford, C. W., Holcombe, A. O., and Pearson, J., “Rapid global form binding with loss of associated colors,” J. Vision, vol.4(12), pp.1090-1101, 2004.
 - 19) Moutoussis, K., and Zeki, S., “A direct demonstration of perceptual asynchrony in vision,” Proc. R. Soc. Lond. B, vol.264, pp.393-399, 1997.
 - 20) Ernst, M.O. and Banks, M.S., “Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion,” Nature, vol.415, pp.429-433, 2002.
 - 21) Kahneman, D., and Treisman, A., “Changing views of attention and automaticity,” In R. Parasuraman and D. A. Davis (Eds.), *Varieties of attention*. New York: Academic Press, 1984.
 - 22) Kahneman, D., Treisman, A., and Gibbs, B. J., “The reviewing of object files: Object specific integration of information,” Cognit. Psychol., vol.24, pp.175-219, 1992.
 - 23) Luck, S. J., and Vogel. E. K., “The capacity of visual working memory for features and conjunctions,” Nature, vol.390, pp.279-281, 1997.
 - 24) Wheeler, M. E., and Treisman, A., “Binding in short-term visual memory,” J. exp. psychol.: Gen., vol.131, pp.48-64, 2002.
 - 25) Saiki, J. and Miyatsuji, H., “Estimated capacity of object files in visual short-term memory is not improved by retrieval cueing,” J. Vision (in press).
 - 26) Prabhakaran, V., Narayanan, K., Zhao, Z., and Gabrieli, D. E., “Integration of diverse information in working memory within the frontal lobe,” Nat. Neurosci., vol.3, pp.85-90, 2000.
 - 27) Pylyshyn, Z. W., and Storm, R., “Tracking multiple independent targets: Evidence for both serial and parallel stages”, Spatial Vision, vol.3, pp.179-197, 1988.
 - 28) Saiki, J., “Spatiotemporal characteristics of dynamic feature binding in visual working memory,” Vision Res., vol.43, pp.2107-2123, 2003.
 - 29) Culham, J. C., Cavanagh, P., and Kanwisher, N. G., “Attention response functions: Characterizing brain areas using fMRI activation during parametric variations of attentional load,” Neuron, vol.32, pp.737-745, 2001.
 - 30) Imaruoka, T., Saiki, J., and Miyauchi, S., “Maintaining coherence of dynamic objects requires coordination of neural systems extended from anterior frontal to posterior parietal brain cortices,” NeuroImage, vol.26, pp.277-284, 2005.