視知覚の脳内表現

電子技術総合研究所脳機能研究室 小松英彦

Most neurons in the prestriate area MT of the macaque monkey exhibit direction selectivity to moving visual stimuli. Deficits in the initiation of pursuit eye movements and those in the discrimination of the direction of moving random dot stimuli have been produced by MT lesion. Also, facilitation of the direction discrimination has been produced by MT microstimulation. These experiments provide evidence of causal relation between activities of MT neurons and motion perception. However, recent studies have shown that MT neurons are also affected by visual cues that are not directly involved in the motion perception. It is suggested that integration of motion-related inputs and other inputs observed in MT neurons is important for the segmentation of visual images into different objects.

motion perception/MT/visual cortex/monkey/transparency

1. はじめに

脳神経系の活動が視知覚とどのように関係づけられるかという問題が本稿のテーマである。この問題に関して J. Müller によって170年ほど前に提唱された古典的な法則である特殊神経エネルギーの法則をとりあげてみよう。これはある感覚種の求心神経路がどのような原因で刺激されようとも、同じ種類の感覚を引き起こすという法則である。たとえば網膜や視神経を電気的に刺激しようと機械的に刺激しようと、生じる感覚は光のそれであるということである。別の言い方をすると、どこで感覚が個体の体験として成立するかという問題はさておいて、ある細胞或いは細胞集団の活動が特定の感覚と因果関係をもつということである。Müller によって唱えられた法則をこのように言い直すと、これは今日視覚系の神経機構の研究を進めている研究者の多くにとっても指針となっている考えといえよう。ただしいくつかの変更は必要となる。まず末梢の求心神経路の細胞から感覚神経系全般に考察の対象を広げねばならない。とくに本稿では動きの知覚を例にとって、大脳視覚関連皮質領野内の細胞活動と視知覚の関係について考えたい。

Neural correlates of motion perception

Hidehiko KOMATSU

Electrotechnical Laboratory

2. 運動検出器

動きの知覚に関係するニューロンの候補は、動きの情報を伝えているニューロンの中に求めるのが妥当だろう。それはどのような性質をもつニューロンだろうか。網膜の光受容器は微小な網膜領域に光が当たっているかどうかを検出している。いま背景と明るさの異なる物体が視野を横切ったすると、その視野領域に存在する光受容器は受光量の変化に応じて電位変化を生じる。物体が動く方向や速度は別の場所に存在する光受容器の出力を、さまざまな時間間隔で相関をとることによって知ることができる。このように運動情報処理の基本は輝度の時空間的な相関をとることにあると考えられている。(但し輝度の相関がない場合でも運動知覚は生じうる) このように相関をとった結果は、特定の運動方向や速度で、ある視野領域を横切る視覚刺激に対して選択的に反応するニューロンとなって現われる。そのような性質をもつニューロンは多くの動物種の視覚系においても見い出されている。

3. 視覚系の機能分化

次に運動方向選択性をもつニューロンは動き以外の情報を伝えないのだろうかという問題がある。視覚刺激の中には動き以外にも色、テクスチャ、奥行きなどさまざまな属性が知覚される。もし運動方向選択性を

もつニューロンが例えば色にも選択性を持ち色情報も伝えるとすると、そのようなニューロンと動きの知覚のあいだに直接的な因果関係があると考えことはより困難になるだろう。しかしそれらの属性のそれぞれに特殊化したニューロンの集団があり、その活動がそれぞれの属性の知覚と因果関係をもつ可能性がある。もし異なる属性の視覚情報が視覚系の別々の細胞の集団で処理されているとすると、視知覚においてもそれらの属性の間で独立性が観察されるかもしれない。そのような独立性を示す現象は、実際視覚心理学実験で色々見出しされており、心理物理学から複数の視覚モジュールを仮定する根拠となっている。そのような現象の中で色と運動の独立性は顕著な例である。いま縦方向には一様で横方向に色が規則的に変化する（たとえば赤緑赤のように）縦縞のパターンを作りそれを横方向に動かすと、二つの色の間に輝度の差があるときは動きがはっきり知覚される。しかし輝度の差をなくして色の変化だけにすると動きが非常に遅く感じられた時には静止しているようにさえ知覚される。このこ

とは色と動きがある段階で独立に処理されていることを示唆するが、神経生理学や解剖学の結果は色と動きの独立性を生じするような分業体制が視覚系に実際に存在することを示している。

図1はアカゲザルやニホンザルなどのマカク属のサル的大脑皮質の視覚領野の結合関係と共に、それらの領野の細胞がどのような視覚属性に選択性を示すかをまとめたものである¹⁾。網膜からの視覚情報は外側膝状体をへて視覚一次野（V1）に入る。V1以降の視野領野はまとめて視野前野とよばれるが、視覚前野での情報の流れは頭頂連合野に向かう背側の経路と下側頭皮質に向かう腹側の経路に大きく分かれる。これらのうち前者には刺激の運動方向に選択性をもつ細胞が多く存在し後者には少ない。また色に選択性をもつ細胞は後者のみにみられる。このように視覚系に複数のモジュールが存在し独立性があることを示唆するデータは、以下で述べるような特定の領野のニューロンの活動と視知覚の因果関係を求める実験に根拠を与える。しかし他方ではどのようにモジュール間で情報の統合

図1. 大腦皮質視覚一次野（V1）と視覚前野のいくつかの領野の結合関係、及び各領野の細胞がどのような種類の視覚属性に選択性を示すかを表わしたもの。線で結んだ領野間の結合はすべて双方向性の結合。右中央はアカゲザル的大脑皮質外側面、MT野の大きな場所を示す（MT野は実際には脳溝の中にかくれて表面には出ていない）。矢印はV1からの視覚情報の流れが、頭頂連合野（PG）に向かうものと下側頭皮質（IT）に向かうものに大別できることを示す。

が行われるかという別の問題が提起される。この問題については最後に触れることにする。

4. MT 野と運動知覚：ニューロン活動

ニューロンの運動方向選択性は動きの知覚との関係を考える上で重要な性質であることを前に述べたが、サルでは網膜と外側膝状体の細胞はこの性質をもたず、V1で初めてそのような性質が現われる。さらに視覚前野の中でMT野は運動方向選択性をもつ細胞の割合が視覚領野の中できわめて高く、動きの知覚との関係に興味をもたれる²⁾。MT野の大きな場所は図1のサルの大脳皮質外側面の図の中に示してある。MT野の大部分の細胞は運動方向選択性を示すが色に選択性を示す細胞は見い出されない。この領野内の微小な領域には、視野の同じ場所に受容野を持ち最適方向の異なる細胞が皮質表面と平行にコラム状に並んでいる³⁾。MT野全体では図2Aに示したように反対側の半視野を比較的規則的に再現している。動いているランダムドットを刺激に用いて、サルが刺激の動く方向を弁別する能力を調べると同時に、MT野ニューロンの活動からどの程度正確に刺激の動く方向を推定できるかを調べると、両者は同程度の正確さで刺激の動く方向を弁別していることがわかった⁴⁾。これらのことはMT野が運動知覚と密接に関係することを示唆する。しかしMT野ニューロンの活動と運動知覚の間に因果関係があることを示すためには、何らかの方法でMT野ニューロンの活動に操作を加えて、実際に運動知覚に影響が現われることを示す必要がある。以下に破壊および電気刺激を用いて行われたそのような実験について述べる。

5. MT 野と運動知覚：破壊実験

破壊実験は大脳のさまざまな領野の機能を調べるために古くから行われてきた。しかし視覚前野が多くの領野に細分され、それらの領野が特定の視覚機能と関係をもつことが推測されるようになって、一つの領野の一部分に限局した破壊がイボテン酸などの微量注入によって行われるようになった。図2BはNewsomeらが追跡眼球運動を用いてMT野が運動知覚に関わっていることを初めて示した実験である⁵⁾。この実験ではサルが静止光点を注視しているときに、横軸の時刻0のところで静止光点が消えると同時に下視野10°のところに上向きに16°/sで動く視標が現れる。サルは視標を目で追従するように訓練されており、視標が現れてから約200ミリ秒の潜時でこれにサックードした

図2. A: MT野の視野再現。片側半視野の水平赤道(HM)と垂直子午線(VM)を左に、それらがMT野内のどこに反応するかを右に示す。Cは中心視野、Pは周辺視野、+は上視野、-は下視野、数字は視野中心からの角度を表わす。
B: MT野の下視野10°再現域にイボテン酸を微量注入した時に追跡眼球運動に生じた影響。preは破壊前、postは破壊後の眼球運動。説明は本文参照。(BはNewsomeら⁵⁾より引用)

の追従を行う。図で点線は各時刻での視標の位置を示し、実線は眼球位置を示している。同じ実験を何度か繰り返しているので眼球位置のトレースは複数の線になっている。図の上半分は破壊前の結果であり、図の下半分はMT野で下視野10°付近で再現している部分に微量のイボテン酸を注入して神経細胞を破壊したあとの結果である。破壊後眼球運動に二つの変化が見られる。第一はサックード直後の眼球運動速度の低下であり、第二はサックードの振幅が破壊前より大きくなっていることである。いずれの変化も下視野10°にあらわれた視標の動きの情報を正しく用いることができなくなったことを表わしている。視野のさまざまな場所に動く視標を出して同様に調べてみると、このような障害は下視野10°付近に限られていた。図で破壊後の眼球運動をみるとサルが視標にサックードしたのち、眼球速度が低いため徐々に目は視標から遅れていくが、もう一度サックードして視標が視野中心付近で

捉えられたあとは正常な追従を行っていることがわかる。これは視野中心は破壊の影響の及ぶ範囲をはずれていたことによる。またこのサルは静止光点へのサッケードは視野のどの位置でも MT 野破壊後も正常に行うことができた。この実験では追跡眼球運動という運動にあらわれた影響から運動視機能の障害を検出しているの、運動知覚を直接調べているわけではない。

Newsome と Pare はこの後サルにランダムドットの動きの方向を答えさせる課題を用いて、MT 野の破壊が動きの方向の弁別の障害を生じることを示した⁶⁾。これらの結果は MT 野の一部を破壊したサルはその領域に再現されていた視野の場所に呈示された視覚刺激の動きが正しく知覚できなくなることを示している。

6. MT 野と運動知覚：電気刺激実験

MT 野に刺入した電極から微小電流を通電して細胞を興奮させその影響をみる実験も行われている。Komatsu と Wurtz は MT 野を 50-100 μ A 程度の比較的大きな電流で刺激したときに追跡眼球運動に生じる影響を調べる実験を行った⁷⁾。図 2B で示したのと同様な動きを行う視標が呈示されたときに、MT 野の傍中心視野再現域を電気刺激すると図 2B の MT 野破壊後の眼球運動と全く同様に眼球運動速度の低下とサッケードの振幅の増大が観察された。電気刺激によって破壊と同様の影響に生じた。原因についての彼等の推測は次のようなものである。MT 野には最適運動方向の異なるコラムが隣り合って並んでいるが、それらに含まれる細胞がこの電流強度では同時に活動させられた結果、トータルとしては各方向への運動知覚を生じる情報が相殺されたのではないか。もしそうであるとすると一つのコラムしか刺激しない程度の微弱な電流では、そのコラムの最適運動方向への運動知覚のみが生じることが期待される。Newsome らは図 3 に示した巧妙な実験で実際にそのようなことが生じることを示した^{8), 9)}。図 3A は彼等が用いた刺激である。これは一定の方向に動くドット (図中の黒丸) に加えてランダムな方向に動くドット (図中の白丸) を含む運動刺激である。両者のドット数の和を一定にしてその割合を変化させると、図の例では全体として右向きに動いていると知覚される確率は黒丸のドットの割合が大きくなるにしたがって高くなり、図 3 B のような心理測定関数 (psychometric function) が得られる。Newsome らは MT 野を数 μ A の微小電流で刺激したときと刺激しないときで心理測定関数がどのように変化するかを調べた。刺激はこれに先立って電気刺激を

加える MT 野の場所のニューロンの受容野が存在した視野の場所に呈示し、ランダムドット中で一定方向へ動きはその場所のニューロンの最適方向と同じにした。その結果多くの場合において図 3B に示したように電気刺激を加えたときに心理測定関数が左方向にずれることが観察された。すなわち一定方向に動いているドットの割合が低くてもそちらへの運動方向が検出できるようになったということである。これはある方向への動きを表現している MT 野のニューロン集団の活動を選択的に高めることによって、その方向への動きが知覚されやすくなることを意味すると考えられ、現在のところ視覚野ニューロンと運動知覚の因果関係をもっとも直接的に示唆する結果である。

A

● 検出すべき方向への動き (信号)
○ 他の方向への動き (ノイズ)

B

図 3. MT 野の微小電流刺激が運動知覚に及ぼす影響をみるために Newsome らが行った実験の模式図。
A: 実験に用いられた視覚刺激。B: 電気刺激の効果。

7. モジュールの統合

視覚系においてさまざまな視覚属性についてのモジュールが存在しそれらが比較的独立に働いているらしいということを前にのべた。しかしわれわれの日常的な経験では、さまざまな視覚属性はばらばらに知覚されることはなく、ある物体の動き、テクスチャ、色、奥行きなどはすべてその物体に属するものとして整合的に知覚される。そのようなモジュール間の情報の統合がどのようにして行われているかということに現在関心が高まりつつあるが、そのメカニズムについてはまだよくわかっていない。しかし Albrigh と Stoner によって MT 野で行われた実験はこのことについて一つの手がかりを与えている。彼等は動き以外のモジュールからの情報が MT 野ニューロンで動きの情報と統合されるときに、共通の物体に属する動きかどうかを区別するために用いられているのではないかと考えた。

図4には彼等の実験のもとになった、格子縞の運動に対する MT 野ニューロンの活動を調べた実験を示している。図4Aのaとbはそれぞれ一次元の縞模様（a）が円形の窓の中を矢印の方向に動いている刺激である。このそれぞれの刺激を観察すると矢印の方向への動きが知覚される。ところがaとbの縞模様を重ね合わせるとcのような格子縞になると、もはや成分の縞模様の動きではなく二次元の格子縞がcの矢印の方向に動いていると知覚される。今視覚系のニューロンがcの格子縞に反応するとき、格子縞を色々な方向に動かしてその運動方向への選択性を調べて一次元の縞模様に対する運動方向選択性と比較すれば、ニューロンが格子縞全体のパターンの動き（pattern motion）を表現しているのか成分の縞模様の動き（component motion）を表現しているのかを区別することができる。前者のタイプのニューロンでは格子縞を動かしたときには一つの方向で活動のピークが現われ、その方向は一次元の縞模様に対するものと一致するはずである（図4Bのb）。一方後者のタイプのニューロンでは格子縞に対しては二つの方向で活動のピークが現われ、そのそれぞれは格子縞を作る成分の動きの方向に一致するはずである（図4Bのa）。MT 野にはこのいずれのタイプのニューロンも存在し、図4Bは Rodman と Albrigh が記録したそれぞれのタイプのニューロンの例を示したものである¹⁰⁾。

さて上では図4Aのaとbのような縞模様を重ねて動かすとcのような格子縞の動きが知覚されると書い

図4. A: 矢印の方向への一次元の縞模様の動き (a, b) を重ねたときに生じる格子縞パターン（c, d）。c は格子縞全体として動く（パターン運動）と知覚される場合（pattern motion）、d は成分の縞模様の動きが知覚される場合（成分運動）を示す。B: 格子縞パターン（c, d）の動きに対する MT 野ニューロンの反応。a と b は異なる反応特性をもつ二つのニューロンの例を示す。a は格子縞を作る成分の縞模様の動き（A の d）に反応するタイプで、b は格子縞パターン全体の動き（A の c）に反応するタイプ。左はしと右はしは列の円の中に示されたグラフはそれぞれ一次元の縞模様および格子縞パターン、動きの方向と反応強度の関係（方向のチューニング）を示したもの。真ん中の列はこれらのニューロンが component motion に反応する場合と、pattern motion に反応する場合に格子縞パターンへの方向のチューニングを一次元の縞模様への反応から予測したもの（Stoner と Albrigh¹³⁾より引用）。

たが、実は常にそのような知覚が生じるのではない。c のようなパターン全体の動きが知覚されるためには、a と b の縞模様の空間周波数や輝度コントラストが近いという条件が必要である。Stoner と Albrigh が考えたことは a と b の縞模様が共通の物体に属すると視覚系が解釈した場合にはパターン全体の動きが知覚され、別の物体に属すると解釈した場合には成分の動きが知覚されるのではないかということであった。もし

そうであるとする一般には動きのモジュールと無関係と考えられるような視覚属性によって作られた手がかりでも、縞模様が共通の物体に属するか否かという解釈に影響を与えるようなものであれば、格子縞の動きの知覚にも影響を及ぼすということが考えられる。彼等は Ramachandran とともに透明視の手がかりを用いて、そのようなことが実際に生じるかどうかを調べる心理実験をヒトで行った¹¹⁾。図4Aの格子縞において二つの方位の縞が重なっていない部分、縞が重なっている部分、背景のそれぞれの相対的な輝度を変化させると、ある単純な条件を満たす相対的な輝度の範囲では透明な縞の向うにもう一つの縞が透けているように知覚される。このように透明な縞が知覚される時に縞を動かすと別々の奥行きにある二つの縞が異なる方向に動いているように知覚され、そうでない時には一つの格子縞が動いているように知覚された。このことは透明視の手がかりという一見動きのモジュールとは関係なさそうな情報が動きの知覚に大きく影響することを示している。

そこで Stoner と Albright はこのようなモジュール間の一種の情報の統合が MT 野のニューロン活動においても見られるかどうかを調べた¹²⁾。図5は透明な縞が知覚される時とそうでない時とで運動方向選択性が変化した MT 野ニューロンの例を示している。図5Aは一次元の縞模様に対するこのニューロンの運動方向選択性を示している。次に図4Aのような格子縞を透明な縞が知覚される条件とそうでない条件で作り、そのそれぞれに対する同じニューロンの運動方向

選択性を調べた。図5Cに示した三つのパターンは格子縞の一部を拡大したもので、縞の重なる部分の輝度がそれぞれ異なっている。一番上と下は縞の重なっている部分の輝度が大きすぎる(上)か小さすぎ(下)透明な縞として知覚されないが、中央は透明な縞の重なりとして知覚される条件を満たしている。図5Bはこれら三種類の格子縞に対する同じニューロンの反応を示している。透明な縞が知覚されヒトの実験で別々の縞の動きが知覚される条件(白四角)では、このニューロンは格子縞の成分の縞の運動方向が一次元の縞模様で調べた最適方向と一致するときに強い反応を示した。それに対して透明な縞が知覚されずヒトの実験で格子縞全体の一様な動きが知覚される条件(黒丸と黒三角)では、格子縞全体の動きが一次元の縞模様で調べた最適方向と一致するときに最大の反応が得られた。同様の傾向は MT 野の多くのニューロンで見い出された。この実験は別々のモジュール間の情報の統合が情景を物体の集まりに分割するという視覚機能を軸に行われるという可能性を考えさせるものであり、視知覚と視覚系のニューロン活動の関係を調べる研究のこれからの方角に示唆を与えているように思われる。

文 献

- 1) DeYoe, E. G., Van Essen, D. C. (1988) *Trends Neurosci.*, **11**, 219-226.
- 2) Zeki, S. (1974) *J. Physiol.*, **236**, 549-573.
- 3) Albright, T. D., Desimone, R., Gross, C. G. (1984) *J. Neurophysiol.*, **51**, 16-31.

図5. 透明視手がかりが格子縞パターンの動きに対する MT 野ニューロンの反応に及ぼす効果。A: 一次元の縞模様の動きに対する方向選択性。B: 格子縞が透明な縞の重なりと知覚されるとき(白四角)とそうでない時(黒丸, 黒三角)の方向選択性。横軸の0度がパターン全体の動きの方向を示す。C: Bの三つの条件における格子縞の重なる部分とそれ以外の部分の輝度の関係、及びそれぞれの刺激で動きの知覚される方向(矢印)。(Stoner と Albright¹²⁾より引用)

- 4) Newsome, W. T., Britten, K. H., Movshon, J. A. (1989) *Nature*, **341**, 52-54.
- 5) Newsome, W. T., Wurtz, R. H., Dürsteler, M. R., Mikami, A. (1985) *J. Neurosci.*, **5**, 825-840.
- 6) Newsome, W. T., Pare, E. B. (1988) *J. Neurosci.*, **8**, 2201-2211.
- 7) Komatsu, H., Wurtz, R. H. (1989) *J. Neurophysiol.*, **62**, 31-47.
- 8) Saltzman, C. D., Britten, K. H., Newsome, W. T. (1990) *Nature*, **346**, 174-177.
- 9) Saltzman, C. D., Murasugi, C. M., Britten, K. H., Newsome, W. T. (1992) *J. Neurosci.*, **12**, 2331-2355.
- 10) Rodman, H. R., Albright, T. D. (1989) *Esp. Brain Res.*, **75**, 53-64.
- 11) Stoner, G. R., Albright, T. D., Ramachandran, V. S. (1990) *Nature*, **344**, 153-155.
- 12) Stoner, G. R., Albright, T. D. (1992) *Nature*, **358**, 412-414.
- 13) Stoner, G. R., Albright, T. D. (1993) *J. Cognitive Neurosci.*, **5**, 129-149.

心理学と [脳] 研究：表面と遮蔽輪郭の知覚

理化学研究所 竹市博臣

This paper summarizes a series of psychophysical studies to suggest representation of visible surfaces at an early level in the visual pathway, taking two phenomena as subjects; the depth propagation effect, where quite localized binocular disparity determines the perceived depth of the surrounding surface by means of extrapolation, and the neon effect, where localized figural cues to transparency have an effect on perceived color and brightness of the surrounding surface by filling-in or spreading. Critical roles of monocular-level information in occurrence of these effects suggest early origin of these perceptual surface formation.

Visual Perception/Visual Psychophysics/Illusory Contours Human Subjects (ADULTS)/Binocular vision

1. はじめに

Hubel & Wiesel (1962) をひな形とする大脳視覚情報処理の電気生理学は、基本的には単一神経細胞を情報処理の単位と考え、個々の神経がどのような刺激で活動するかを調べることによって進められる。いわば、神経活動の必要十分条件の同定が基礎になる。1次、2次の低次視覚皮質の神経は、一般に、視野上で神経ごとに特定の視角1、2度程度の受容野と呼ばれる小範囲に呈示された光刺激にのみ応答し、応答をひきおこす刺激は、特定の方位を持つエッジ、特定の方向に運動する線分、特定の波長の単色光点など、神経ごとに特定の属性に特異性を持つと考えられてきた^{4), 5)}。

受容野は感覚生理学で最も基本的な概念の一つであ

る。しかし、近年の電気生理学実験の結果、従来の意味での受容野、すなわちその領域の刺激のみに神経が応答するという意味での受容野（古典的受容野と呼ばれることがある）の外に呈示された刺激が、低次視覚皮質を含む多くの領野で神経の応答に影響を及ぼし得るということがわかり（文献9）などを参照）、受容野の概念も変化しつつある。古典受容野外刺激の影響について最近までわからなかった理由のひとつは、従来の低次視覚皮質の研究で用いられてきた、視野中に単純な棒状や点状の図形をただ1つ呈示するという方法であると思われる。

古典受容野外刺激の効果は、低次視覚皮質の神経の最適刺激がそうした単純な棒状や点状の図形ではない可能性を示唆している。これまで低次視覚皮質の神経の機能は、応答がエッジの方位や運動方向に特異であることから、エッジの方位や運動の検出であると考えられてきたが、応答特性の規定要因が違うということは推定される機能も違っているのではないかと

Brain research and psychology: perception of surfaces and occluding contour.

Hiroshige TAKEICHI

The Institute of Physical and Chemical Research (RIKEN)