2. 生理学的知見と展望

斎藤 秀昭[†]

1. ま え が き

視覚パターンを認識するために、脳は、どこで、何を手がかりに、何を計算しているのでしょうか？このような設問のしかたをすれば、Vision¹⁾²⁾の著者 Marr (1945~1980)から痛烈なお叱りを受けるに違いない。「何が計算されていなければならないかを考えよ」と、まさにその通りで、反論の余地はない。そして現に、何が計算されていなければならないかがはっきりと推定できるフクロウの音源定位システムに関しては、ど

こでどのように計算が実行されているかが研究され、神経システムの解明に成功しているのである³⁾。しかし、視覚パターン認識となると、何が計算されていなければならないかの推定がなかなか困難である。

そのようなわけで、多くの視覚生理研究者は冒頭のような設問に答えを出そうと悪戦苦闘しているのである。しかし、そこで得られた結果に対して、“なぜそれが計算されていなければならないか”の説明が加えられれば、Marrの指摘する主旨に少しは答えたことになるのではないかと考えられる。

近年、第1次視覚野(V1野)と形態視をつかさどる最高中枢と考えられている下部側頭回(IT野)の間に横たわる視覚前野と総称されていた領域が、マカク属サルでは多くの小領野に細分できることが明らかにされ、V1野からこれらの小領野を経てIT野に至る直列、並列の神経投射関係を示す解剖学的階層図も作られた(図1⁴⁾)。そして、それらの小領野でかなり独立にしかも並列に処理されていることが明らかになった視覚情報の幾つかの要素に関しては、なぜそれらが分析されていなければならないかが理解できるのである。以下に、視覚パターンの動きを専門に分析していると考えられる視覚前野のMT野とMST野に例をとり、そこで行われている情報処理の内容とその意味を述べてみよう。それらはまさにMarrのいう計算モジュールのひとつに対応するものである。

図1 視覚野の展開図と階層構造(Van Essen⁴⁾に基づく) マカクザルの視覚野は、解剖学的に多くの小領野に分けられ、層別の神経結合関係に基づいてお互いの間の階層関係が調べられている。

(a) マカクザルの右脳の側面図

LU: 月状溝, STS: 上側頭溝

(b) 右脳の平面展開図の上に視覚性領野の位置を示す。太い破線は脳溝の底の位置を示す。MT野, MST野はSTSの中央やや上の部位((a)の側面図に三角で示す)の一番奥に位置している。

(c) 神経線維の投射関係に基づいて構成された小領野間の階層構造。V1野からMT野, MST野を経て7a野に至る経路ではパターンの運動情報が、V2野, V4野を経てIT野に至る経路では色や形の情報が分析・統合されている。

2. 図と地の分離の手がかりの並列地図表出

私達の視環境を考えてみると、物体がぼつんと1つだけ様な背景の前に置かれているという状況はめったにない。したがって、見えている物体が何であるかの認識は、まず物体を複雑な背景から区別することに始まる。これを図と地の区別といっている。私達が図と地を区別するのに使いうる最も低次と考えられる手がかりは、明るさあるいは色の視野の場所による違いである。それらの情報はすでに網膜で取り出されている⁵⁾。Marrの言葉を借りれば、網膜のX型神経節細

[†] NHK放送技術研究所

“Neuronal Mechanisms of Visual Information Processing—Present Knowledge and Future Perspective—” by Hide-aki Saito (NHK Science and Technical Research Laboratories, Tokyo)

図 2 図と地の分離の手がかり

- (a) 要素パターンの運動方向が一樣でしかも周囲のそれとは異なる領域は、ひとまとまりのパターンとして周囲とは区別して知覚される。
 (b) 要素パターンの方が一樣でしかも周囲のそれとは異なる領域も同様に、周囲とは区別してひとまとまりのパターンとして知覚される。

胞 (X 細胞) は、ラプラシアン G を計算する機能をもつ受容野の構造により、明るさあるいは光のスペクトル成分に関する空間的な変化の程度を見だし、それが生じている視野上の位置とともに網膜上に地図表示する。空間的変化の程度の時間的変動の大きさとそれが生じている視野上の位置は、ラプラシアン G の時間微分を計算する機能をもつ Y 細胞の活動により地図表示されている。

私達は、テクスチャ、両眼視差、動きなどの高次要素の空間的な不連続部によっても、図と地の区別をすることができる (図 2)。したがって、これらの高次要素もどこかで分析され地図表示されていなければならない。事実、これらの高次要素の計算と表出は、V1 野から視覚前野に至る神経経路の中で、それぞれ部位的にもかなり独立にそして並列に行われているらしいことがわかってきた。各々の小領野でそれぞれただ 1 種類の要素しか分析されていないというわけではないが、1 つの領野のなかでも要素毎に処理部位がパッチ状に分かれていることが示されている⁶⁾。

上に挙げた高次要素の中でも“動き”は視環境を正しく解釈 (認識) するための手がかりとして特に重要である。というのは、自ら動くことができるという特典をもつ我々動物は、動くことによって環境に積極的に働きかけ、環境を解釈するのに有用な動きの情報を作り出すこともできるからである。運動視差を用いた物体の奥行き構造の把握はその良い例である。しかし、自ら動くという特典はパターンの動きを複雑にしている。すなわち、パターンの動きは物体の実際の動きと観察者の動きの組合せで生じている。そこで、パターンの動きの情報を正しく用いるには、脳の運動情報処理システムに次の 2 つの機能をもつサブシステムが必要になる。ひとつは身体運動に影響されずに物体の動きを計算するサブシステム、すなわち、視野の局

所とその背景の相対運動を計算するサブシステムである。もうひとつは、逆に物体の運動に邪魔されずに身体運動による広視野の動きを計算するサブシステムである。以下に紹介するように、視覚前野の MT 野、MST 野ではまさにそのような計算が、いつべんにはなくある段階を踏んでなされていることが明らかになったのである。

3. MT 野における動きの不連続部の表出

マカクザルの上側頭溝後部の深部後壁から底にかけて横たわる MT 野 (middle temporal area) は、V1 野から直接線維投射を受け、ミエリン染色により周囲の皮質より濃く染まるという解剖学的な性質に加えて、ほぼ 90% の細胞がパターンの動きに方向選択性を示すという領野内の際だった一様性によって周囲の領野と容易に区別できるため、他の領野に先がけて研究が進んだ。

MT 野の細胞の受容野は、中心視に対応する部位で平均直径 1~3°, 中心視から 10°, 20° と離れるに従って 5°, 10° と大きくなる。これは、V1, V2 野の細胞の受容野に比べると大きい、それでも 1 個の MT 野細胞が見ている範囲は視野のほんの一部に過ぎない。逆にいえば、MT 野の細胞は動きの視野上の位置を知らせることができる。細胞の受容野の位置は MT 野内で規則的に変わり、左半球の MT 野には右半視野全体が、右半球の MT 野には左半視野全体が規則的に描出されている⁷⁾。さらに、MT 野の皮質表面に沿って最適運動方向が規則的に変わる細胞配列がある⁸⁾⁹⁾。つまり、MT 野にはパターンの動きの視野上の位置と動きの方向が地図表示されているのである。

大多数の MT 野の細胞は、動いているパターンがスポットであるか細長いバーであるかといったパターンの形⁷⁾⁸⁾¹⁰⁾、パターンの色⁷⁾⁸⁾、バーが白か黒かといったコントラストの向き⁸⁾には無関係に運動方向に選択的な反応を示す。これらのことは、MT 野における情報の表出が純粋に運動方向という要素の表出であることを意味する。MT 野に直接神経線維を送る V1 野 4 B 層の細胞は MT 野の細胞に似て運動方向選択性を示すが、その多くはコントラストの反転で最適運動方向が反転するという¹¹⁾。したがって、V1 野 4 B 層は、純粋な運動方向の表出部位ではありえない。MT 野へのもうひとつの入力源であると考えられる V2 野の運動方向選択性細胞の性質はまだ調べられていないので、運動方向に関する情報の純化が MT 野で初めて起こるのかどうかはわからない。

図3 視野の局所と背景の動きの違いを識別するMT野のM⁻型細胞の反応特性

- (a) 興奮性受容野内(点線で囲んだ領域)を横切って運動する小さなスリット(1×3°)に対する反応。方向選択性があり、特定方向の動きに最大の反応を示し、それと逆の方向の動きには反応しない(ヒストグラムの下棒線と矢印が、運動期間と方向を示す。受容野の周囲のドットパターンは静止)。
- (b) 受容野の外側で広い面積にわたるドットパターンを動かしても反応しない。
- (c) ドットパターンをスリットと同じ方向と同じ速度で動かすと、スリットに対する反応が強く抑えられる。
- (d) 抑制にも方向選択性があり、ドットパターンを逆方向に動かしても抑制効果はない。縦軸は細胞が1秒あたり発射するインパルス数。

ところで、MT野の細胞が単に受容野内を動く刺激に方向選択的に反応するというだけでは、MT野が物体の動き、あるいは、自己の動きに伴う広視野の動きの分析にどのように関わっているかが明らかではない。受容野の大きさから考えて、MT野の細胞が広視野パターンの動きを正しく分析できるとは考えにくい。そこで筆者らはまず、MT野の細胞にどの程度相対運動を分析する能力が備わっているかを調べた。すなわち、MT野細胞の興奮性受容野内およびその周囲に別々に制御できる運動刺激を与え、その運動方向とスピードの関係をいろいろに変えたときにどのように反応するかを調べた¹⁰⁾。その結果、多くのMT野細胞では、受容野の周囲でパターンが受容野内のパターンと同じ方向に同じ速度で動いたときには反応が抑えられることが明らかになった(図3(c))。このような周辺抑制(Surround Inhibition)の強さは細胞により異なるが、最も強いものでは受容野内に与えた運動スリットに対する反応がほとんど消失した。この周辺抑制は、周囲に与えたパターンの運動方向および速度が受容野内に与えた最適運動刺激からずれるほど減少した。このことは一見相対運動の検出になっているように見えるが、実はそうではない。というのは、これらの細胞を興奮させるには、必ず興奮性受容

野の中に最適方向に動くパターンを与えなければならず、図3(b)のように興奮性受容野の周囲に逆方向に動くパターンを与えただけでは反応しないからである。

周辺抑制により興奮の大きさが50%以上抑えられる細胞をM⁻型、抑制が50%未満のものをM⁺型と分類すると、MT野の方向選択性細胞の約半数はM⁻型、残りはM⁺型である。M⁻型細胞は受容野内のパターンの動きが周囲の動きとは異なるときにはじめて大きな出力を出す。つまりM⁻型細胞の働きは、運動の不連続の程度とそれが生じている視野上の位置を計算し、その結果を地図表示することである。M⁻型細胞は広視野刺激には反応が減少してしまう。一方、M⁺型細胞ではそのようなことはない。

この実験で明らかになったMT野の細胞の反応特性は、相対運動の知覚、広視野運動の知覚のいずれにとっても充分ではない。興奮性受容野とその周囲の動きを比較しているM⁻型細胞は相対運動の知覚へ関与する潜在能力をもつが、すでに述べた理由で真の相対運動の情報を取り出す能力はない。刺激の面積を広げても反応が抑制されないM⁺型細胞は広視野運動の知覚へ関与しうが、受容野の中だけを刺激する小さな運動物体にも広視野刺激に対するのと同じように反応してしまい、局所的運動と視野全体の一様な運動とを区別する能力を持たない。

では、はたして相対運動に反応する細胞、広視野パターンの動きに選択的に反応する細胞が脳には備わっているのだろうか。筆者らは、MT野から強い神経結合を受けるMST野が有望であると考え、その領野の細胞の性質を調べた。その結果、それぞれの働きをする細胞がMST野内の別々の部位にかたまっていることをつきとめた。

4. MST野における物体運動と背景運動の分離抽出

はじめに広視野パターンの動きに選択性を持った細胞の性質について、次に相対運動に反応する細胞について、その性質を紹介しよう。

MST野の背側部には、面積の小さな運動物体には反応せず、広視野テクスチャパターンの動きに選択的に反応する次の3種類の細胞が集まっている¹²⁾。等距離平面内で直線運動をしたときに方向選択的に反応する細胞(direction selective cell, D細胞)、奥行き方向への直線運動すなわち接近または離反に選択的に反応する細胞(size-change cell, S細胞)、時計方向または反時計方向の回転に選択的に反応する細胞(rota-

tion cell, Rf 細胞) の 3 種類である。目や体の動きで生じる広視野パターンの動きは、等距離平面上の直線運動、奥行き方向の直線運動、回転運動のいずれか、またはそれらの組合せである。したがって、これら 3 種類の細胞で身体運動による広視野パターンの動きはすべて分析できるのである。そして D, S, R 細胞の反応選択性は、MT 野の M^+ 細胞から受け取る局所運動方向の情報を図 4 に示すように巧みに統合することで説明できるのである¹²⁾。 M^- 型細胞は広視野のコヒーレントな動きには反応しないので、D, S, R 細胞の性質をつくりだすための入力素子にはなりえない。

一方、MST 野の腹側部には背側部と違って D 細胞だけが分布する。この部位の D 細胞には、小さな物体の動きに強く反応し広視野の動きには反応しないもの

図 4 D, S, Rf 細胞の反応選択性を決定する神経結合モデル

これらの細胞の反応選択性は、MT 野の細胞が検出した局所運動方向の情報を統合することにより決まると考えられる。太線の大きな囲みは MST 野の細胞の受容野。細線の小さな囲みはこれらの MST 野細胞に入力結合をもつ MT 野の M^+ 型細胞の受容野と検出する局所運動方向 (矢印)。S, Rf 細胞の受容野は幾つかのコンパートメント (点線の囲み) より成る。

図 5 相対運動を検出する MST 野腹側部の細胞の最適方向と刺激の関係

- 受容野の一部だけに運動刺激を与えたときは右向きの動きが最適方向 (黒矢印)。白矢印は反応しない方向。
- 受容野の一部をマスクし、その外側だけに運動刺激を与えたときは最適方向は左向きに変わる。
- 受容野全体に運動刺激を与えると反応しない。

が多い。筆者らはその中の約 1 割ぐらいの細胞は相対運動を検出すると考えられる反応特性を示すことを見いだした。すなわち、図 5 に模式的に示すように広い受容野内に小さな窓を設け、その窓の中が刺激されないようにマスクをすると広視野刺激にも強く反応し、その最適方向は狭い窓の内側だけに運動刺激を与えたときの最適方向とちょうど反対だったのである*。窓を広い受容野の中のどの位置に置いても、この性質は変わらなかった。つまり、このような細胞は窓の中と外の相対的運動方向をコードしていると考えられる。

相対運動を検出することによって物体の動きを抜き出し、物体の運動に邪魔されずに広い視野の動きを検出することによって背景の動きを抜き出すニューロコンピューテーションが、MST 野の中で場所的にも分かれてなされているのである。この 2 種類の動きを区別するニューロコンピューテーションは、自らも動きながら外界のモデルを脳に表出するためになくてはならない計算なのである。

5. 運動情報処理の階層モデル

最後に、網膜の Y 細胞から MT 野の M^- 型、 M^+ 型細胞の性質が作られる神経連鎖を考えてみよう。図

図 6 運動情報の階層処理モデル

網膜から 3 段の処理で視野の局所と背景の動きの違いを検出する細胞 (M^-) ができる。 M^- 細胞は動きの違いを手がかりに図と地の分離をする能力をもつので、運動物体の認識に情報を提供することができる。一方、周囲の動きに影響されない運動方向選択性細胞 (M^+) の信号は MST 野の D, S, Rf 細胞によって統合され、広視野の動きの分析にあたりと考えられる (図 4 参照)。

* 筆者らの最近の研究で、MT 野の M^- 細胞の一部は同様の性質を示すことが判明した。相対運動の処理の芽はすでに MT 野にあることを意味するものであろう。

6に示すように、網膜のY細胞(Y_0-Y_4, y_0-y_4)は視野のいろいろな場所での動き(明るさの時間的変化)のあるなしだけを検出する。次段の細胞 v_0 は、 y_0 からは興奮入力を、 Y_0 からは遅延(τ)を経た抑制入力を受け取る。このような結合によって y_0 から Y_0 方向への動きにはよく反応するが Y_0 から y_0 方向への動きには反応しないという運動方向選択性を v_0 にもたせることができる。3段目のM⁻細胞は、 v_0 から興奮入力を、 v_0 と同じ運動方向に選択性をもつ v_1-v_4 からは抑制入力を受けることによって受容野内とその周囲の動きの方向を比較し、動きが違っているときだけ出力信号を出す。網膜のY細胞-V1野4B層の細胞-MT野の細胞の間の結合が実際このモデル神経回路のようにになっているか否かは明らかではないが、このモデルはこれまでに得られている生理学的知見およびマクロな解剖学的知見とよく整合する。神経系では、一見複雑にみえる情報処理も、単純な処理を何段階か積み重ねることで解決しているものと考えられる。

6. む す び

ここでは、動きを手がかりにした物体の背景からの切出しおよび背景そのものの動きの分析という、パターン認識の全過程の中では比較的単純なプロセスを例にとり、神経演算がシステムの要請にかなったものであることを述べてきた。しかし冒頭にも述べたように、パターン認識を難なくやってのけている脳が、どのような理由でどのような計算原理あるいは計算原理群を採用しているかを看破することは容易ではない。Marrは、視覚計算が原始スケッチ、2・1/2 Dスケッチ、3 Dモデルの構築の3つの階層からなっているという考えを打ち出している。確かに、私達は視覚により物体や環境の3次元構造を知る能力をもっている。そして3次元構造を計算する手がかりは、すべて2つの網膜に描出されるダイナミックな2次元画像情報のなかに見いだされるはずのものである。原始スケッチに相当するニューロコンピュータの所在はすでに明らかにされているが、2・1/2 Dスケッチ、3 Dモデル構築に対応するニューロコンピュータとそれが行われている部位についてはまだ明らかではない。それらを探索することは、これからの神経生理学の具体的目標として掲げても充分意味があろう。しかし、Marrの理論だけでパターン認識のすべてが説明できるとは考えにくい。脳は、いろいろな特徴抽出素子を用意し、それらが提供する情報のある種の統合で

パターンを認知しているとするHubel, Wiesel¹³⁾以来の思想がMarrによって批判されてはいるが、文字のように3次元構造をもたないパターンの認識には、むしろ特徴抽出-統合モデルの方が理解しやすい。脳で採用されているパターン認識のアルゴリズムを1種類と限定する必要はないのではあるまいか。

(昭和63年4月28日受付)

〔参 考 文 献〕

- 1) D. Marr: "Vision: A Computational Investigation into the Human Representation and Processing of Visual Information", Freeman & Company, San Francisco (1982)
- 2) D. Marr (乾敏郎, 安藤広志訳): "ビジョン-視覚の計算理論と脳内表現", 産業図書 (1987)
- 3) M. Konishi: "Centrally Synthesized Maps of Sensory space", Trends in Neurosci., 9, pp. 163-168 (1986)
- 4) D. C. Van Essen: "Functional Organization of Primate Visual Cortex 3, A. Peters & E. D. Jones eds. Plenum Press, New York and London, pp. 259-329 (1985)
- 5) 斎藤秀昭: "網膜における情報処理-神経節細胞の機能的・形態的分類と軸索の中枢投射-", 神経進歩, 30, pp. 184-198 (1986)
- 6) D. H. Hubel & M. S. Livingstone: "Segregation of Form, Color, and Stereopsis in Primate Area 18", J. Neurosci., 7, pp. 3378-3415 (1987)
- 7) D. C. Van Essen, J. H. R. Maunsell & J. L. Bixby: "The Middle Temporal Visual Area in the Macaque: myeloarchitecture, connections, functional properties and topographic organization", J. Comp. Neurol., 199, pp. 293-326 (1981)
- 8) S. M. Zeki: "Functional Organization of a Visual Area in the Posterior Bank of the Superior Temporal Sulcus of the Rhesus Monkey", J. Physiol., 236, pp. 549-573 (1974)
- 9) T. D. Albright, R. Desimone & C. G. Cross: "Columnar Organization of Directionally Selective Cells in Visual Area MT of the Macaque", J. Neurophysiol., 51, pp. 16-31 (1984)
- 10) K. Tanaka, K. Hikosaka, H. Saito, M. Yukie, Y. Fukada & E. Iwai: "Analysis of Local and Wide-field Movements in the Superior Temporal Visual Areas of the Macaque Monkey", J. Neurosci., 6, pp. 134-144 (1986)
- 11) M. S. Livingstone & D. H. Hubel: "Anatomy and Physiology of a Color System in the Primate Visual Cortex", J. Neurosci., 4, pp. 309-356 (1984)
- 12) H. Saito, M. Yukie, K. Tanaka, K. Hikosaka, Y. Fukada & E. Iwai: "Integration of Direction Signals of Image Motion in the Superior Temporal Sulcus of the Macaque Monkey", J. Neurosci., 6, pp. 145-157 (1986)
- 13) D. H. Hubel & T. N. Wiesel: "Receptive Fields, Binocular Interaction and Functional Architecture in the Cat's Visual Cortex", J. Physiol., 160, pp. 106-154 (1962)

さいとう ひであき
斎藤 秀昭 昭和37年、東北大学工学部通信工学科卒業。同年、NHKに入局。山形放送局技術部勤務。40年、同放送科学基礎研究所に転移。以来一貫して、視覚神経系の情報処理様式の研究に従事。現在、同放送技術研究所主任研究員。医学博士。