研究論文

立体的visual flowに対するマカクザルMST野細胞の反応^{*1}大野 裕 史^{*2}, 橋 本 直 樹^{*3}, 樋 田 栄 揮^{*3}, 斎 藤 秀 昭^{*3}富士ソフトABC株式会社^{*2}, 玉川大学工学部^{*3}

Responses of Macaque MST Cells to Three Dimensional Visual Flow

Hiroshi Ohno,^{*2} Naoki Hashimoto,^{*3} Eiki Hida^{*3} and Hide-aki Saito^{*3}FUJISOFT ABC Incorporated,^{*2} Faculty of Engineering, Tamagawa University^{*3}

Three-dimensional visual flow caused by self-movements provides important cues for the perception of space, and thus for the perception and control of own movement. At least 3 depth-cues built up by moving elements are contained in such a flow. One is purely dynamic signal independent of a visual pattern of a facing scene, i.e., 'speed-gradient'. The other two are rather static signal called 'perspective,' i.e., 'size-gradient' and 'density-gradient' in a texture pattern. We investigated relative contribution of the three cues for the perceptual impression of 3-dimensional space by presenting computer-generated virtual flow stimuli in which the three cues are controlled independently. As expected, the contribution of speed-gradient was most strong, a medium was texture size-gradient, and the weakest was texture density-gradient. We also investigated response-properties of cells in macaque MST-area using similar stimuli. MST cells are classified into three groups according to the different response-behaviors to 2-dimensional and 3-dimensional visual flow. Based on these results, a psychology-physiology correspondence is suggested.

1. は じ め に

マカク属サルは視覚中枢のひとつである上側頭溝の前壁から溝底の一部にかけて位置するMST野 (Medial Superior Temporal Area, Fig. 1参照) は, 自己運動で生じる広視野運動 (visual flow) を専門に分析する領野であることが, 細胞の反応特性を神経生理学的に調べる研究で明らかにされている¹⁾. また, MST野に直接神経投射を送るMT野 (Middle Temporal Area, Fig. 1参照) も視覚的運動を専門に分析する領野で, MT野細胞は視野の局所的な運動を分析していることから, MST野の細胞はMT野で分析された局所運動情報を統合してさまざまな種類の自己運動で生じる特徴的なvisual flowを検出する特性を獲得するという統合モデルが提案されている²⁾.

MST野には, 並進運動flowに方向選択的に反応するD細胞 (Direction selective cells), 放射方向のflowに反応するE/C細胞 (Expansion/Contraction cells), 回

転運動flowに反応するR細胞 (Rotation cells), の3種類の細胞が存在しており, これらの細胞が自己運動により生じるvisual flowを分析していると考えられている.

これまでのこのような実験的研究で用いられた視覚刺激は, 主として奥行き感のない平面的な並進, 接近/離反, 回転運動が大半を占めていた. しかし, 現実世界において自己運動によって生じるvisual flowがこのような平面的な運動になることは稀であり, 多くの場合, visual flowを構成する各要素が速度差や距離による大きさの違いなどのパラメータを含み, 全体として3次元的な奥行き感をもったvisual flowに遭遇しているであろうことは想像に難くない.

これまでの研究で述べられているようにMST野細胞が自己運動により生じるvisual flowを分析しているならば, これらの奥行き感をもったvisual flowに対しても自己運動を検出できるような何らかの選択的な反応を示すはずである. 実際, Duffyら^{3,4)}は奥行き感のある視覚刺激に対するMST野ニューロンの応答性についての報告をしている. しかし彼らは視線方向に選択的に応答性が変わるニューロンの存在を報告している

*1 2002年4月5日受付, 7月16日受理

*2 〒247-0072 鎌倉市岡本 2-13-18

*3 〒194-8610 東京都町田市玉川学園 6-1-1

Fig. 1 Hierarchical organization of motion-processing pathway (Magnocellular pathway) and of pattern-processing pathway (Parvocellular pathway) of the macaque visual system.

が、細胞の機能的分類や反応に関する3D刺激の要因分析は行っていない。

本研究では、コンピュータグラフィックスにより、立体的visual flowに含まれる奥行き手がかりである‘速度勾配’、‘テクスチャサイズ勾配’、‘テクスチャ密度勾配’を独立に制御するバーチャルなvisual flow刺激をCRTディスプレイ上に呈示し、visual flowに基づく3次元空間知覚がflowに含まれるどのような視覚的パラメータに依存するかについて心理実験により検討するとともに、MST野細胞のどのような反応様式が心理的知覚に対応するのかについて分析した。

2. 平面的visual flowと立体的visual flow

空間内を自己移動することによって生じるvisual flowは、Fig. 2に示す2つの場合で大きく異なる。即ち、Fig. 2の(1)に示すように、例えば大きな壁面が視野を覆うような場合と、同図(2)に示すように、例えば林の中を移動するような場合の違いである。前者のような場合に受けるvisual flowを平面的visual flow、後者のような場合に受けるvisual flowを立体的visual flowと呼ぶことにする。

立体的visual flowを平面的visual flowと区別するパラメータとして我々は次の3つに注目した。

Fig. 2 Diagrams depicting different circumstances which give 2D visual flow (1) and 3D visual flow (2).

1. 速度勾配（運動視差）：透視できる3次元空間内の自己運動によって網膜に写る動画像においては、自分から遠くにあるものは遅い運動、近くにあるものは速い運動として投影される。
2. テクスチャサイズ勾配：空間に配置されている物体の大きさが等しい場合、遠くにあるものは小さく、近くにあるものは大きく投影される。
3. テクスチャ密度勾配：物体の配置密度が等しい場合、網膜に写る画像上では、近くにあるものは各要素間の距離が伸び、密度が低くなる。

これら3つのパラメータのうち、1は動的なパラメータであるのに対し、2、3はいわゆる遠近画法に含まれる静的な画像パラメータである。

3. 視覚刺激

心理実験およびMST野細胞の反応特性を計測する実験に使用した視覚刺激は、全てSilicon Graphics社製のIRIS Crimson work station上で作成した。1024 pixels × 1280 pixelsのディスプレイ上に背景を白色(102.2 cd/m²)とし、その背景に対し、ある大きさの黒色正方形（ドット；10.4 cd/m²）をある分布密度で描画する(Frame rate 60 Hz)。これを特定の速度で一定方向にシフトさせることにより、各種並進運動刺激

パターンを生成している。刺激を構成しているドットサイズ、ドット密度、運動速度は各並進運動刺激パタ

ーンにより異なる。Table1は、心理実験で使用したドットの大きさと密度に関する換算表である。

Table 1 Texture size and density.

a dot size in pixels on the display	visual angle viewing from the distance of 30cm (deg)	number of dots in the display ($50^\circ \times 55^\circ$)	density of dots per 1deg^2
8×8	0.49×0.49	40	0.016
16×16	0.97×0.97	80	0.031
32×32	1.95×1.95	150	0.059
64×64	3.91×3.91	160	0.063
		320	0.125
		480	0.189
		600	0.235

texture size (pixels)	8×8	16×16	32×32	64×64
texture density (numbers of texture elements in the screen)	320	160	80	40
moving speed (degrees/sec)	7.3	14.6	29.2	58.4

A: 3D-flow containing a gradient in moving speed, in texture size, and in texture density.

texture size (pixels)	8×8	16×16	32×32	64×64
texture density (numbers of texture elements in the screen)	320	160	80	40
moving speed (degrees/sec)	29.2	29.2	29.2	29.2

B: Quasi 3D-flow lacking 'speed-gradient'

texture size (pixels)	32×32	32×32	32×32	32×32
texture density (numbers of texture elements in the screen)	320	160	80	40
moving speed (degrees/sec)	7.3	14.6	29.2	58.4

C: Quasi 3D-flow lacking 'size-gradient'

texture size (pixels)	8×8	16×16	32×32	64×64
texture density (numbers of texture elements in the screen)	160	160	160	160
moving speed (degrees/sec)	7.3	14.6	29.2	58.4

D: Quasi 3D-flow lacking 'density-gradient'

Fig. 3 Artificial translational visual flow stimuli displayed on the monitor screen.

4. 心理的空間認知特性と3つのパラメータとの関係

Fig. 2の(1), (2)のどちらにおいても, 視線方向と自己移動方向とのなす角度 θ により, 受けるflowの様相は変わるが, 3つのパラメータと空間知覚の関係を調べる心理実験は並進運動(即ち $\theta=90^\circ$ の場合)について行った. この場合, Fig. 2の(1)では等速並進flow, (2)では3つの奥行き手がかりを含むflowが生じる.

被験者にはまずコントロール刺激として, 速度勾配, テクスチャサイズ勾配, テクスチャ密度勾配の3つのパラメータ全てを含んだ並進運動刺激(Fig. 3A)が3秒間与えられる. 1秒間のインターバルの後, テスト刺激としてコントロール刺激から各パラメータのうち1つだけを除去した刺激(Fig. 3B or C or D)が3秒間与えられる. 1秒間のインターバルをおき, 再びコントロール刺激を与える. これを1試行とした. 被験者はコントロール刺激の奥行き強度を5とし, それに対するテスト刺激の奥行き強度を口頭で回答する(奥行きが全く感じられない場合, 0と回答してもらっている). テスト刺激の呈示順序は, 各被験者に対し, 1回目がB(速度勾配除去刺激), C(テクスチャサイズ勾配除去刺激), D(テクスチャ密度勾配除去

刺激)の順, 2回目が, 逆にD, C, Bの順, 3回目がC, D, Bの順で呈示している. 実験は20代成人男性11名, 同一被験者での計測を3回, 計33回行い, 平均を求めた.

Fig. 4に心理実験の結果を示す. 予想通り, 速度勾配がないvisual flowに対しては奥行き感が大きく減弱した.

速度勾配ほどではないが, テクスチャサイズ勾配も奥行き知覚にかなり寄与している. これらに比べ, テクスチャ密度勾配の寄与は小さいことがわかる.

次に, 奥行き知覚に最も強い効果をもつ速度勾配の寄与の仕方を明らかにする目的で, 速度勾配とテクスチャ勾配の整合性を逆転する刺激(まばらに分布する大きいドットが遅い速度で動き, 密に分布する小さいドットが速い速度で動くflow刺激)を作成し, その見え方を調べた. その結果, 単純な予想に反し, 両者が整合しているflowと差のない奥行き知覚が得られた.

また, テクスチャ密度勾配の整合性を崩しても影響はほとんどなかった. このことから, これらの勾配の存在が重要なものであって, これらの間の整合性は重要ではないことが判明した.

5. MST野細胞の反応と3つのパラメータとの関係

上記の心理実験によって得られた認知特性がどのようなMST野細胞の反応に基づいているのかを調べるため, 心理実験で用いた刺激, 即ち, 速度勾配, テクスチャサイズ勾配, テクスチャ密度勾配の3つのパラメータの全てを含むflow刺激と, そのうちのいずれかを含まないflow刺激に対するMST野細胞の反応を比較する実験を行った.

5. 1 電気生理学的実験システム

MST野細胞の反応特性を調べる電気生理学的実験では, 体重7 kgおよび8.5 kgのニホンザル2頭を使用, 気体麻酔(笑気30%, セボフレン1~5%)および筋弛緩剤投与による垂急性下において, 白金イリジウム線をガラスコーティングした金属微小電極を脳内に刺入し, 膜外単一細胞電位記録法にて計測を行った. 電極から得られた活動電位は, PSTH(Peri-Stimulus Time Histogram: 刺激前後時間ヒストグラム)を用いて記録・分析した. 計測時は, ターゲット細胞の受容野中心がパターン呈示CRTの中心にくるよう, CRTを移動, 視距離は50 cmとし, フォーカスが合うよう, 眼球にコンタクトレンズを装着している. 視覚運動刺激は視距離50 cmの位置に19インチの刺激呈示ディスプレイによって呈示している. この画面は視角に換算

Hatch marks indicate the range of subjective value of depth.

Fig. 4 Effects of an elimination of one of the three depth-cues on the perceptual impression of 3D space.

すると縦 34° ×横 44° となり、MST野細胞の受容野をカバーする。刺激は記録するMST野とは反対側の単眼に与えた。

なお、実験動物の数は最小限にとどめ、実験中の動物の苦痛を最小限にするよう、また飼育環境を衛生的で適切なものとするよう配慮した（「実験動物の飼養及び保管等に関する基準」（総理府告示第6号、1980年）、「サル類の飼育管理及び使用に関する指針」（京都大学霊長類研究所、1986年）、「Handbook for the Use of Animals in Neuroscience Research」（Society for Neuroscience, 1991）、「動物実験に関する指針」（玉川大学、2002年）に準拠）。

5. 2 3次元の並進visual flowに対するMST野D細胞の反応

奥行き知覚の要因となる3つのパラメータ（速度勾配、テクスチャサイズ勾配、テクスチャ密度勾配）を付加した3次元の並進flow刺激、速度勾配のみを付加した並進flow刺激および等速並進flow刺激に対するMST野背側部D細胞（並進運動を与えたときに方向選択的に反応する細胞：Direction selective cell）の反応を比較計測した。

等速並進刺激（平面的flow刺激；2Dflow）と3次元の並進刺激（3Dflow）に対する反応量を比較するにあたり、MST野細胞がflowのスピードにもチューニング特性を有する可能性を考慮し、3次元並進運動を含む速度（ $7.04\text{ deg/s} \sim 35.2\text{ deg/s}$ ）のなかから、3種類の速度（ 8.8 deg/s , 17.6 deg/s , 35.2 deg/s ）を抜き出し、これらの速度をもつ等速並進運動刺激を比較刺激とした。これらの5種類の刺激を試行中各1回1秒間呈示する。刺激と刺激の間には静止ランダムドットパターンを2秒間はさんだ。この試行を8回繰り返し、反応の加算平均PSTHを作成した。

平面的visual flowと立体的visual flowに対する反応様式の違いで、D細胞を次に述べる3つのタイプに分類した。それぞれの代表例をFig. 5に示す。各図中、左は反応のPSTH、右のグラフは各刺激に対する反応の強さ（運動刺激開始後1秒間のインパルス発火頻度から刺激開始前1秒間のインパルス発火頻度（自発発火頻度）を差し引いた値）を、それら反応の最大値で正規化して比較したものである。

TypeA：2Dflowに最大に反応し、3Dflowに対する反応がその80%以下である細胞

TypeB：2Dflowに対する反応が最大であるが、3Dflowに対する反応もその80%以上である細胞

胞

TypeC：3Dflowに最大に反応し、2Dflowに対する反応がその80%に満たない細胞

TypeAに分類された細胞（このタイプに分類された全ての細胞で3Dflowに対する反応は2Dflowに対する最大反応の40%以下であった）は、等速並進運動に対してシャープなスピードチューニングを示すのに対し、TypeB、TypeCの細胞のスピードチューニングはブロードであるという特徴がある。また、どの型の細胞でも速度勾配のみを付加した並進運動に対する反応は、最適刺激に対する反応に比べて減弱した。

全計測細胞39個中、28個（72%）がTypeA、9個（23%）がTypeB、残り2個（5%）がTypeCであった。

5. 3 3次元の接近visual flowに対するMST野E細胞の反応

これまで、並進運動における平面的visual flow、立体的visual flowに限って議論を進めてきたが、MST野には、放射方向のflowに反応するE/C細胞も存在する。これらについても同様に分類できる細胞群が存在するのであろうか。

D細胞における実験と同じように、平面的visual flowと3次元のvisual flowに対する反応の比較分析をMST野E/C細胞に対しても行うため、Fig. 2の $\theta = 0$ の自己移動で生じる2次元平面接近・離反刺激および3次元の接近・離反刺激をコンピュータグラフィックスにより作成し、同一細胞での反応の分析を行った。

Fig. 6に示すようにMST野E/C細胞もD細胞と同様に、2次元平面接近刺激に最大反応するTypeA、2次元平面の接近と3次元空間の接近に同等に反応するTypeB、3次元空間の接近により強く反応するTypeCの3種類に分類することができた。反応の大きさの計測と分類の基準はD細胞に適用したものと同一である。計測した19個のE/C細胞中、TypeAが8個（42%）、TypeBが8個（42%）、TypeCが3個（16%）であった。

Fig. 6右側に示した反応強度の比較を表す棒グラフは、運動刺激オンセットから1秒間の細胞の発火平均で作成している。細胞によってtransientな反応を示すものとsustainedな反応を示すものはあったが、刺激の種類によって反応の時間経過プロファイルを変える細胞はなく、発火頻度の計測期間を500 ms、1 secと変えて分析を行っても反応強度の比較には変化はなかった。

Type A

Type B

Type C

Fig. 5 Classification of MST D cells into Type A, B, and C according to the response properties of cells to 2D and 3D visual flow.

Fig. 6 Classification of MST E cells into Type A, B, and C according to the response properties of cells to 2D and 3D visual flow.

6. 考 察

Visual flowが空間知覚にとって重要な情報であることは、Gibson⁵⁾によって指摘されて以来多くの研究者によってとりあげられてきた。しかし、visual flowに含まれる幾つかのパラメータを分離して考察することは以前は技術的に困難であった。Duffyら^{3,4)}のMST野細胞反応と空間知覚の研究においても、奥行

きパラメータの分離分析はなされていない。しかし、近年高速で動作するコンピュータの開発によって動画像を比較的簡単にコンピュータグラフィックスで作成できるようになり、一定の制約のもとでは十分科学実験に用いられるようになった。

我々はまず平面的visual flowと立体的visual flowの違いとなるパラメータとしてvisual flowを構成する各要素の「速度勾配」、「テクスチャサイズ勾配」、「テク

スチャ密度」の3つに注目し、これらを分離して制御できるflow刺激を作成し、これらのパラメータが奥行き知覚に寄与する程度を、心理実験により確認した。

次に我々は電気生理学的実験により、並進運動に方向選択的に反応するMST野D細胞の反応特性を調べ、これら3つのパラメータを含む立体的visual flowに対して最大に反応する細胞群、平面的visual flowに最大に反応する細胞群、そのどちらに対しても区別なく反応する細胞群の3群に分類した。また放射方向のvisual flowに選択的に反応するE/C細胞も同様の基準で3群に分類した。

そこで、これら生理実験で得られた3種の細胞の反応特性と平面的visual flow、立体的visual flow認知における心理特性との間にはどのような対応関係があるのかについて考察したい。

Fig. 7に示すように、Fig. 2の(1)のような状況、即ち平面的なvisual flowを受けているときには、MST野D細胞、E細胞のうち最適スピードに合っているTypeA細胞群およびTypeB細胞群が強く反応しており、TypeC細胞群の活動は弱い。これに対してFig. 2の(2)のような状況、即ち立体的なvisual flowを受けているときには、TypeB細胞群の活動と共にTypeC細胞群の活動が高まっており、TypeA細胞群の活動は

Fig. 7 Diagram illustrating environmental structures which give different modes of visual flow and thus cause different response profiles of the population of three types (Type A, B, and C) of MST cells.

減弱している。このような相違が平面的visual flowと立体的なvisual flowの知覚の相違に対応していると考えられる。

奥行き感に寄与するパラメータとしては、「速度勾配」が最も強いことが心理実験より確認できた。テクスチャサイズや分布密度といった、いわゆる遠近画法的なパラメータも弱いながら寄与している。しかし速度勾配を逆転させたり、テクスチャ勾配の整合性を崩しても奥行き感にはほとんど影響を与えないことから、速度勾配とテクスチャ勾配の遠近画法としての整合性は重要でないことが心理実験で明らかになった。つまり3次元的空间をvisual flowから感じるには「いろいろなスピード」で動くテクスチャ要素がflowに含まれていることが重要であり、速度勾配とテクスチャ勾配の整合性は必要条件ではないことがわかったわけである。

次にどのようにしてMST野に3群の細胞ができるかについて考えてみよう。Fig. 8に示すように、TypeAの細胞はそれぞれのスピードチューニングを示すMT野細胞からのみ神経投射を受けていればよい。これに対してTypeB、TypeCは違ったスピードにチューニングを示すヘテロなMT野細胞から収束した神経投射を受けていると考えられる。このことによりスピードチューニングをブロードにし、いろいろなスピードを含む3Dflow刺激に強く反応する特性を作り出しているのであろう。TypeC細胞が3Dflowに最大に反応する理由として、V4野を経る形態視経路からテクスチャに関する情報を受けている可能性も挙げられる。2次運動に対するMST野細胞の反応を調べた我々の研究⁶⁾でもMST野にパターン情報が入っていることは示唆されており、又、解剖学的にもV4野からMST野への神経投射の存在が報告されている⁷⁾。テクスチャ勾配の遠近画法的整合性が奥行き知覚にとって必要条件ではないにしても、TypeC細胞の存在は自然な奥行き知覚を得るのに寄与していると考えられる。

今回の実験では「速度勾配」のみを付加した並進visual flowに最大反応を示すMST野細胞は記録されなかった。「速度勾配」はFig. 2(2)のような状況では必ず生じるという意味で「強い」パラメータであり、「テクスチャ勾配」は視野に分布する物体により左右されるという意味で「弱い」パラメータである。心理実験の結果はそのことを直接的に反映している。しかし、「速度勾配」が一意に奥行き感に結びつくかという、そうではない。別々の速度で運動するテクスチャを乗せた複数の透明な平面が同じ距離に重畳して存在するという解釈も成立しうる。「速度勾配」だけを

Fig. 8 Diagram illustrating different input connections to Type A, B, and C MST cells from area MT and from a pattern processing visual area (presumably area V4).

付加した並進flow (Fig. 3C) の与える奥行き感が‘テクスチャ勾配’をも加えたflowに比べて約半分に減弱しているのは、このためと考えられる。

謝 辞 本研究は、文部科学省の科学研究費補助金特定領域研究C「先端脳」の助成#12210017、平成14年度科学技術振興調整費「視覚系におけるニューロインフォマティクスに関する研究」、および委託研究「運動視機構の電気生理学的検討」の助成（株式会社富士通研究所）を受けた。ここに深く感謝する。

参 考 文 献

- 1) Saito, H., Yukie, M., Tanaka, K., Hikosaka, K., Fukada, Y. and Iwai, E. (1986) : Integration of direction signals of image motion in the superior temporal sulcus of the macaque monkey, *J. Neurosci.*, Vol. 6, No. 1, pp. 145-157
- 2) Tanaka, K., Fukada, Y. and Saito, H. (1989) : Underlying mechanisms of the response specificity of Expansion/Contraction and Rotation cells in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey, *J. Neurophysiol.*, Vol. 62, No. 3, pp. 642-656
- 3) Duffy, C. J. and Wurtz, R. H. (1995) : Response of monkey MST neurons to optic flow stimuli with shifted centers of motion, *J. Neurosci.*, Vol. 15, No. 7, pp. 5192-5208
- 4) Duffy, C. J. (2000) : Optic flow analysis for self-movement perception. In M. Lappe (Ed.), *Neuronal Processing of Optic Flow*. (pp. 199-218) San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney and Tokyo : Academic Press
- 5) Gibson, J. J. (1966) : *The Senses Considered as Perceptual Systems*. Boston: Houghton Mifflin
- 6) 重原隆一朗, 橋本直樹, 大野裕史, 樋田栄揮, 斎藤秀昭 (2000) : 二次運動に対するマカザルのMST細胞の反応, *信学技報*, NC99-158, pp. 61-68
- 7) Van Essen, D. C. (1985) : Functional organization of primate visual cortex. In A. Peters & E. G. Jones (Ed.), *Cerebral Cortex Volume 3*. (pp. 259-329) New York and London : Plenum Press