

腹側視覚経路における両眼視差と面の情報処理

藤田 一郎*・田中宏喜**・谷川 久**

* 大阪大学大学院 基礎工学研究科

〒560-8531 大阪府豊中市待兼山町 1-3

** 大阪大学 基礎工学部 (科学技術振興事業団 CREST)

〒560-8531 大阪府豊中市待兼山町 1-3

1. はじめに

2つの眼は水平方向にずれており、それぞれの眼はわずかに異なった世界を見ている。このことは、眼の前に人差し指を立てて、右眼と左眼を交互に閉じてみると指と背景の関係が変化することで容易に実感できる。一点を注視すると、その像は左右の網膜それぞれの中心窩に投影される。その点と同じ奥行きにある別の点の像は、左右眼で、中心窩から同じ方向に同じ距離だけ移動した位置に投影され、注視面の手前や奥にある点は、両眼の網膜の上で中心窩から異なった距離・異なった方向に投影される。両眼投影像のこの位置ずれは両眼視差と呼ばれ、その符号と大きさから、脳は視覚対象の注視面に対する相対的奥行き位置を算出することができる。

これまで、霊長類大脳皮質の腹側視覚経路に位置する下側頭葉皮質 (IT, 図1) は、形、色、模様などの、物体の識別・認識に重要な視覚属性を主に処理していると考えられて来た¹⁾。しかし最近、ITが、両眼視差^{2,3)}やその関連情報 (視差や視差勾配から復元された3次元面構造^{4,8)}や視差から計算した2次元の形⁹⁾を伝えていることが明らかになり、ITにおける視覚情報処理の研究は新しい局面を迎えた。同時に、大脳皮質の様々な領域で見つかりつつある両眼視差選択性細胞の機能的意義を問うことが重要な研究課題として浮上してきている。

2. 両眼視差情報と2つの視覚経路

サルの大脳において、両眼視差情報は1次視覚野 (V1) で検出された後、大脳皮質視覚経路の初期段階では「大細胞経路」、後期段階では頭頂葉にいたる「背側視覚経路」で主に処理されていると考えられてきた。例えば、2次視覚野 (V2) では、両眼視差選択性細胞は、大細胞経路からの入力の高い「太い縞」に、「細い縞」や「淡い縞」に較べて、より多く存在する¹⁰⁾。また、背側視覚経路沿いのさまざまな領野に両眼視差選択性細胞が存在する¹¹⁾。とくに、MT野では、似た両眼視差選

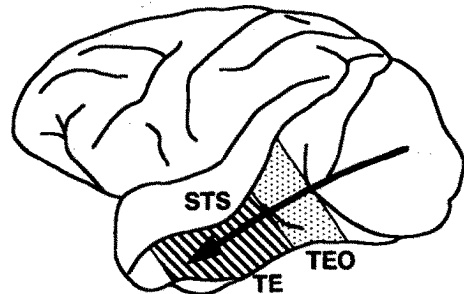


図1 サル大脳側面図における下側頭葉皮質 (IT野) の位置。下側頭葉皮質は、脳回側面前半部の TE 野と後半部の TEO 野、さらに上側頭溝 (STS) 内の皮質からなる。本稿では、これら3者を区別せずに、IT野として取り扱う。両眼視差選択性に関して、この3者の間にわれわれは差異を見出していないが、Janssen ら⁹⁾は、STS の中に IT 側面部より多く、両眼視差で定義される3次元面構造の情報を伝える細胞が存在すると報告している。

択性を持つ細胞が柱状に集まってコラム構造を形成している上に、個体の奥行き知覚と密接な活動相関を示す細胞が存在し、この領野が奥行き知覚に深く関わっていると提唱されている^{12,13}。頭頂葉皮質のCIP野には、両眼視差をもとに算出した面の3次元的傾きを伝える細胞が存在する¹⁴。一方、ITにいたる「腹側視覚経路」では、形、色、模様などの物体の表面特徴に応答する細胞の存在が示されてきた（例えば文献¹⁵⁻¹⁷）。両眼視差が視覚対象の奥行き方向の「位置」を知らせる手がかりであることを考えれば、これらの細胞の分布は、「背側経路が空間視・視覚誘導性行動に関わり、腹側経路は物体視に関わる」という霊長類視覚経路の2分説に、一見、合致している^{1,18}。

しかし、両眼視差は物体までの相対距離の知覚（奥行き知覚）ばかりでなく、物体がどのような奥行き配置と傾きを持つ面からなるかを知覚する手がかりとなっている（その他、両眼の輻輳開散運動の誘発手がかりにもなっている）。物体を見て、どんな形と色と模様を持った面がどのような奥行き配置になっているかを知ることができるということから、奥行き情報と形・色・模様などの情報は、脳のどこかで統合されているか、少なくとも相互作用しているはずである。その場合のシナリオはいくつか考えるが、その一つは、腹側視覚経路においても両眼視差が処理されており、形や色の情報との相互作用を行いながら面構造の再構成がなされている可能性である。

3. 下側頭葉皮質における両眼視差情報処理

そこで、われわれは、腹側視覚経路最終段であるITの細胞が両眼視差感受性を持つかどうかを検討した^{3,7}。TE野、TEO野、上側頭溝（STS）内皮質を含むITの広い範囲から細胞外活動電位を記録し、用意した図形刺激セットの中のいずれかの図形に反応する細胞を選び出した。続いて、有効図形に土1度以内の

さまざまな両眼視差を与えて提示したところ、半数以上の細胞が与えられた両眼視差に伴い反応を変化させた（図2）。この反応の変化は単眼手がかりや眼球の輻輳開散運動によるものでないことを対照実験により確認し、IT細胞の両眼視差感受性によるものであると結論した。

IT細胞の両眼性応答は単眼性応答の線形和や平均では説明できず、また、視覚刺激の同一奥行面上での移動によって両眼視差選択性は変化しなかった³。IT細胞の両眼性応答のこのような性質は、VIにおける単純型細胞の両眼性応答の性質よりも、複雑型細胞の両眼性応答の性質に似ている¹⁹。このことは、IT細胞の両眼視差感受性はITで獲得されるのではなく、この領野への入力段以前で検出された両眼視差情報が送られてきた結果であることを示唆している。ITへの両眼視差情報到達経路はまだ特定できていないが、腹側視覚経路でのIT前段である第4次視覚野（V4）にも多くの両眼視差選択性細胞が存在することが確認されている²⁰。V4においても、ITにおいても、似た両眼視差選択性（視差選択性曲線の形、ピーク視差値、反応の増減の程度）を有する

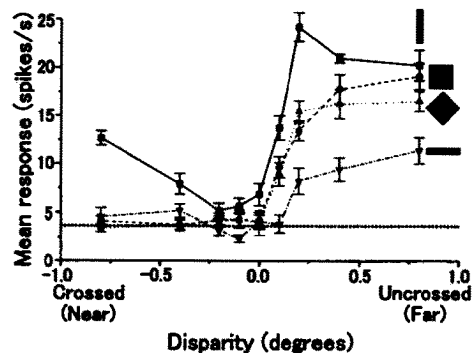


図2 IT野細胞の形選択的ならびに両眼視差選択的の反応。破線（水平線）は自発発火頻度を示す。非交叉視差に強く反応するFar細胞の例。細胞の反応強度は、両眼視差と形の両方により変化する。すなわち、これらの細胞の反応を集めれば、どのような形が注視面に対してどの奥行きにあるのかの情報を伝えることができる。文献³より改変。

細胞が皮質の局所に集まる傾向がある^{3,20,21)}。このことは V4 から IT にかけての腹側視覚経路の後半部に、両眼視差情報を伝える機能的・解剖学的経路が存在することを示唆している。

また、IT には、ランダムドットステレオグラムを用いた両眼視差のみにより定義した「形」に反応する細胞が存在する⁹⁾。これらの細胞では、両眼視差によって定義される形に対する選択性が、輝度やテクスチャーの違いにより定義される形に対する選択性と類似しており、形を定義する視覚手がかりによらない「選択性の不変性」を有していた(図3)。

4. 両眼視差から面構造へ

Uka らの実験⁹⁾では、注視面上に提示した四角や丸や十字など12個の形刺激のいずれかに反応した IT 細胞について両眼視差の影響を調べた。IT にはこれら比較的単純な形刺激では反応を惹起することのできない細胞が多く存在する。たとえば、特定の色や模様をついた形や、顔画像に対して選択的に反応する細胞がある。これらの細胞が両眼視差選択性を持つかどうかは不明である。一方、上記の実験で両眼視差選択性を有すると判定された細胞はすべて、視覚刺激の形に対して選択性を持っていた(図2)⁹⁾。原理的には、これらの細胞の活動を集めれば12個のうちどの形がどの奥行き位置にあるかを情報として知ることができる。しかし、実際の物体は、一つの面のみから成るのではなく、形や奥行き位置や傾きの異なる複数の面からなっている。このような面構造の脳内表現に IT の両眼視差選択性細胞は関わっているだろうか。

2次元網膜像から3次元面構造を復元する際に、脳は、両眼視差の検出を超えてはるかに多くの情報処理を行わなくてはならない。その理由の一つは、網膜像の中には、確定した両眼視差を持たない輪郭や面が多く含まれ、それらの部分の奥行きも脳は決定しなく

てはならないからである。例えば、十字型の水平腕の両端に交叉視差(注視面に対して手前に見えるような視差)を与えると、水平腕の両端の奥行きは注視面より手前に一意的に規定される。しかし、水平腕の水平輪郭には確定した両眼視差値は存在しない。したがって、「横棒が縦棒の前に重なっている物体」と「腕が手前に折れた十字」の2つの物体がこの網膜像を与えた元物体の解釈として可能である。ところが、このような網膜像を与え

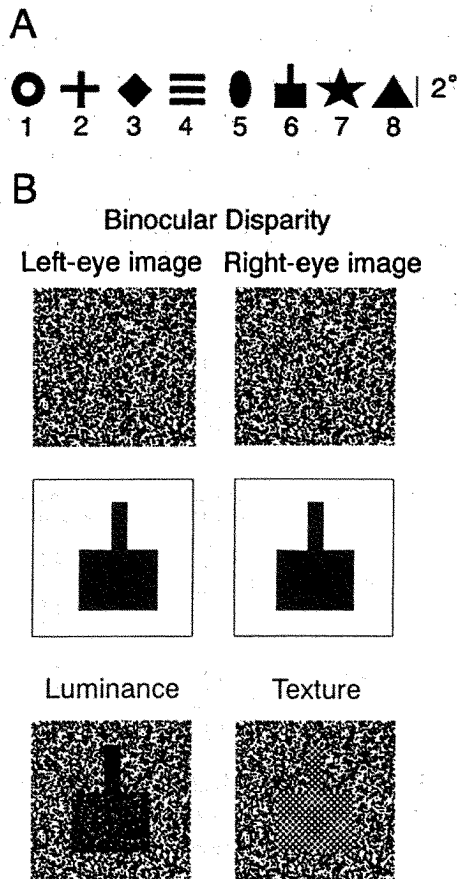


図3 IT 細胞の形選択性のてがかり不変性を調べた刺激セット(A)と視覚手がかり(B)。Aで示す8つの形を、Bで示すような、両眼視差、輝度、テクスチャーの3つの視覚属性により定義した24個の視覚刺激を提示し、IT野細胞の反応を調べた。これらの異なった属性により定義した形に興奮性応答を示す細胞の多くは、手がかりに依存せずに特定の形を好む傾向をしめした(文献⁹⁾)。

られると、われわれは、前者の構造を知覚し、腕の折れた十字を知覚することはほとんどない²²⁾。つまり、脳は、水平腕の両端の奥行き値で水平腕の面の奥行きを補間しており、より近い位置にある水平腕と垂直腕の間の補間を行っているのではない(図4A)。

サルもヒトと同様の知覚を得ていることを心理学的に確かめた上で^{2,23)}、「前後に重なった2本の棒」という面構造の知覚に対応する活動を持つ細胞がITの中に存在するかを調べた。2次元十字型に应答し、かつ両眼視差選択性を有するIT細胞の中に、水平腕が垂直腕の前にある面構造と垂直腕が水平腕の前にある面構造を区別するものがあるかどうかを検討したところ、半数の細胞が両者を区別していた。この区別は、輪郭に与えた視差が交叉視差であるか非交叉視差(奥行きが注視面の

奥側に知覚されるような両眼視差)であるかを問わず(図4B)、さらには、この2つの面構造を区別する視覚手がかりが両眼視差でなく、図形的に与えた遮蔽輪郭であってもかまわなかった。すなわち、これらの細胞は、局所の両眼視差情報を伝えているのではなく、両眼視差と形の情報の相互作用から計算された面の奥行き構造(面の奥行き順序)をコードしていると考えられる^{7,8)}。

両眼視差から計算される3次元構造は、面の奥行き順序の他にも、面の傾きや凹凸がある。IT野の中でも、STSの下壁部に、両眼視差で定義される面の凹と凸を区別する細胞が多く存在することが報告されている⁵⁾。

5. 両眼視差選択性細胞の機能的意義

ITに両眼視差選択性細胞が存在することから、直ちに、ITが両眼立体視に関与していると言いきることはできない。例えば、VIの両眼視差選択的細胞の活動は奥行き知覚とは相関せず、眼球の輻輳開散運動に直接的に関わっている可能性がある²⁴⁾。側頭葉の損傷患者はランダムドットステレオグラムを見て面の奥行きを知ることができないが、バーを用いた細かな奥行き弁別(stereoacuity)には異常がない²⁵⁾という報告がなされており、側頭葉へ流れる両眼視差情報は、局所視差から面を再構成する過程に関わっているのではないかと提唱されている。一方、サルのIT破壊ではstereoacuityにも影響を及ぼす²⁶⁾との報告もある。背側視覚経路、腹側視覚経路のさまざまな領野で存在が示されている両眼視差選択性細胞の機能的意義は、これから、問われていく。

文献

- 1) M. A. Goodale and A. D. Milner: Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neuroscience*, 15, 20-25, 1992.
- 2) 藤田一郎: 視覚系による三次元面構造の復元. *実験医学*, 17, 2191-2197, 1999.
- 3) T. Uka, H. Tanaka, K. Yoshiyama, M. Kato and I.

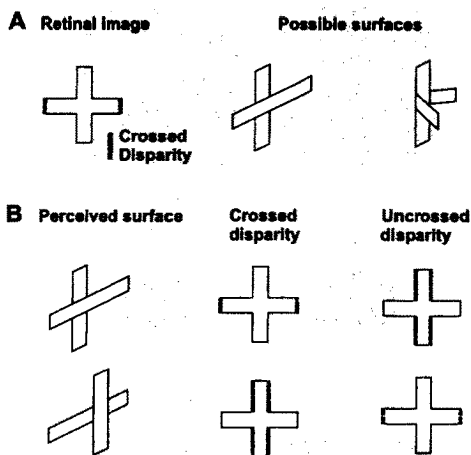


図4 A: 水平腕の垂直輪郭に交叉視差を与えた網膜像(左)とその網膜像を与えうる2つの3次元面構造(右)。両構造とも網膜像と矛盾しないにも関わらず、ヒトやサルは多くの場合、水平棒が垂直棒の上に重なった構造を知覚する^{22,23)}。B: 十字に与えた両眼視差の位置・タイプと知覚される面構造の関係。右側4つの網膜像をサルに提示し、IT細胞の活動が与えられた両眼視差のタイプに依存するのか、それとも知覚される面構造に相関するのかをテストした結果、半数の細胞は両眼視差のタイプに反応し、残り半数は知覚に対応した反応変化を示した^{7,8)}。文献^{6,22)}より改変。

- Fujita: Disparity selectivity of neurons in monkey inferior temporal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 84, 120-132, 2000.
- 4) P. Janssen, R. Vogels and G. A. Orban: Macaque inferior temporal neurons are selective for disparity-defined three-dimensional shapes. *Proceedings of National Academy of Science USA*, 96, 8217-8222, 1999.
 - 5) P. Janssen, R. Vogels and G. A. Orban: Selectivity for 3D shape that reveals distinct areas within macaque inferior temporal cortex. *Science*, 288, 2054-2056, 2000.
 - 6) S. Shimojo, M. Paradiso and I. Fujita: What perception tells us about brain and mind. *Proceedings of National Academy of Science USA*, in press, 2001.
 - 7) T. Uka, H. Tanaka, M. Kato and I. Fujita: Disparity sensitivity and representation of 3-dimensional surface structure in monkey inferior temporal cortex. *Society for Neuroscience Abstracts*, 23, 2063, 1997.
 - 8) T. Uka, H. Tanaka, M. Kato and I. Fujita: Neural coding of relative surface depth in monkey inferior temporal cortex. Submitted.
 - 9) H. Tanaka, T. Uka, K. Yoshiyama, M. Kato and I. Fujita: Processing of shape defined by disparity in monkey inferior temporal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 85, 735-744, 2001.
 - 10) E. Peterhans R. von der Heydt: Functional organization of area V2 in the alert macaque. *European Journal of Neuroscience*, 5, 509-524, 1993.
 - 11) B. G. Cumming and G. C. DeAngelis: The physiology of stereopsis. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 203-238, 2001.
 - 12) G. C. DeAngelis, B. G. Cumming and W. T. Newsome: Cortical area MT and the perception of stereoscopic depth. *Nature*, 394, 677-680, 1998.
 - 13) G. C. DeAngelis and W. T. Newsome: Organization of disparity-selective neurons in macaque area MT. *Journal of Neuroscience*, 19: 1398-1415, 1999.
 - 14) M. Taira, K.-I. Tsutsui, J. Min, K. Yara and H. Sakata: Parietal neurons represent surface orientation from the gradient of binocular disparity. *Journal of Neurophysiology*, 83, 3140-3146, 2000.
 - 15) I. Fujita, K. Tanaka, M. Ito and K. Cheng: Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex. *Nature*, 360, 342-346, 1992.
 - 16) K. Tanaka, H.-A. Saito, Y. Fukada and M. Moriya: Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 66, 170-189, 1991.
 - 17) Y. Wang, I. Fujita, Y. Murayama: Neuronal mechanisms of selectivity for object features revealed by blocking inhibition in inferotemporal cortex. *Nature Neuroscience*, 3, 807-813, 2000.
 - 18) M. Mishkin, L. G. Ungerleider and K. A. Macko: Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neuroscience*, 6, 414-417, 1983.
 - 19) I. Ohzawa, G. C. DeAngelis and R. D. Freeman: Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: neurons ideally suited as disparity detectors. *Science*, 249, 1037-1041, 1990.
 - 20) M. Watanabe, H. Tanaka, T. Uka and I. Fujita: Disparity selectivity of neurons in area V4 of macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, in press, 2001
 - 21) K. Yoshiyama, T. Uka, H. Tanaka and I. Fujita: Distribution of disparity-selective neurons in monkey inferior temporal cortex. *Neuroscience Research Supplement*, 24, S73, 2001.
 - 22) K. Nakayama and S. Shimojo: Experiencing and perceiving visual surfaces. *Science*, 257, 1357-1363, 1992.
 - 23) T. Uka, H. Tanaka, M. Kato and I. Fujita: Behavioral evidence for visual perception of 3-dimensional surface structures in monkeys. *Vision Research*, 39, 2399-2410, 1999.
 - 24) B. G. Cumming and A. J. Parker: Responses of primary visual cortical neurons to binocular disparity without depth perception. *Nature*, 389, 280-283, 1997.
 - 25) A. Ptito, R. J. Zatorre, W. L. Larson and C. Tosini: Stereopsis after unilateral anterior temporal lobectomy. Dissociation between local and global measures. *Brain*, 114, 1323-1333, 1991.
 - 26) A. Cowey: Disturbances of stereopsis by brain damage. *D. J. Ingle, M. Jeannerod and D. N. Lee (eds): Brain mechanisms and spatial vision*. Nijhoff, 259-278, 1985.