

4 脳の視覚情報処理

小松 英彦 自然科学研究機構生理学研究所／
総合研究大学院大学生命科学研究科

大脳皮質で視覚情報処理に関係する部分はいくつもの領域に分かれる。これらの領域は並列階層的に構成されており、異なる種類の視覚情報は異なる経路で処理され、局所の特徴から段階を経て階層的にグローバルな特徴が取り出されるが、最近の研究はその中間段階の処理の内容や高次領野において物体のカテゴリがどのように表現されているかを明らかにしつつある。また、認知的な行動の制御を行うために前頭前野からの信号により視覚皮質の活動が適応的に修飾を受けていることが明らかにされつつある。脳における視覚情報処理の全体像について、ヒトのモデル動物であるサルから得られた新しい知見を交えて解説する。

■ 大脳皮質と視覚情報処理

視覚とは目から入った外界からの情報を神経系で処理して生体にとって意味のある情報を取り出す機能である。ヒトを含む高等動物においては、このような視覚機能の多くの部分は大脳皮質で行われている。このことはさまざまな視覚失認の症例からも分かる。大脳皮質の特定の場所の損傷により、色彩や形の識別能力が失われる。また別の場所の損傷により、動きの知覚のみが障害される。このような症例はまた別々の視覚機能が、大脳の別々の場所で担われているという事実も示している。また大脳皮質は、注意や状況判断に基づいて意思決定を行い行動を実行して外界に対して働きかける機能にもかかわっている。視覚情報処理により取り出された信号は、生体がおかれた環境で適切な行動の選択を行うことを可能にする。

大脳皮質の上でどのように視覚情報が処理されているかについては、サルを用いた研究により多くのことが明

らかにされてきた。そこで明らかになった視覚神経系の基本的構成原理は、ヒトの視覚機能を理解する上でも重要な指針を与えている。本稿では最初に視覚神経系の2つの基本的な概念である「特徴抽出」と「機能分化」について簡単に述べて大脳皮質の視覚情報処理を概観したのち、それらが行動とどのようにかかわっているかについて明らかになってきたことを述べる。

■ 特徴抽出

視覚系の基本的な機能は、網膜上に並んだ光受容細胞の活動のパターンから生体にとって意味のある情報を取り出してくることである。網膜から出た信号は外側膝状体で中継されて大脳皮質の最も後端に位置する1次視覚野(V1)に入力される。外側膝状体までの細胞は視覚刺激のオンやオフに反応するが、活動を引き起こす元となる刺激の形や動きの方向などには依存しない。1960年代にHubelとWieselはV1には特定の向きの線分にだけ反応する細胞が数多く存在することを見出した。さらに彼らはV1ではさまざまな向きの線分を検出する細胞が、皮質の表面に沿って規則的に配列されていることも見出した。これらのことは、形状認知の基礎となる物体の輪郭に関する特徴抽出のための仕組みがV1に備わっていることを示している。これに引き続いてV1には特定の動きの方向にだけ反応する細胞や、特定の両眼視差を持つ刺激だけに反応する細胞があることも見出された。このような性質もV1以前の細胞には見られない。つまり動きや奥行きに関する特徴抽出もV1で始まるということである。一方、視覚の高次連合野である下部側頭葉皮質には複雑な図形パターンだけに反応する細胞が見出される。その中には顔のパターンのみに反応する細胞も

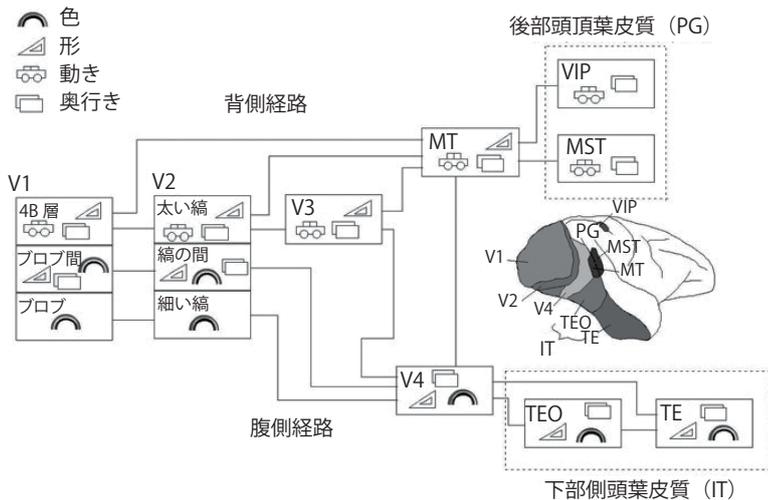


図-1 サル大脳皮質視覚領野の位置、結合関係と刺激選択性。
右中にサルの大脳皮質表面(右が前)にいくつかの視覚野の場所を示す。MT野、MST野、VIP野は実際には脳溝内に存在し表面からは見えない。各領野のニューロンがどのような視覚特徴に選択性を示すかを、各領野に対応した箱の中に記号で示す。

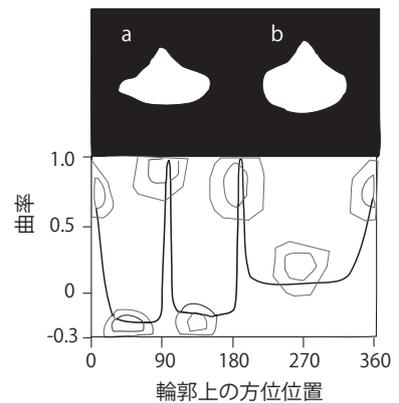


図-2 輪郭の曲率に選択性を持つV4ニューロン集団による形の表現1。
aはV4ニューロン集団の活動から再構成された図形、bは実際に提示された図形。下は刺激図形の輪郭の場所と曲率の関係(太い実線)と7個のV4ニューロンの曲率選択性を示す。

存在する。また後部頭頂葉皮質のMST野には複雑な動きのパターンにだけ反応する細胞が存在する。たとえば、視野の広い範囲にばらまかれた光点が、一点を中心にひろがっていくような動き(オプティカルフロー)にだけ反応する細胞や、一点を中心に回転する動きにだけ反応する細胞が見られる。これらの細胞はいずれもV1の細胞に比べて桁違いに大きい受容野(入力とする光受容細胞の領域)を持っている。上のことをまとめると、まず低次の領域の細胞の小さな受容野において、局所的かつ単純な特徴が取り出される。それらの特徴がより高次の領域で大きな受容野を持つ細胞によって組み合わされることにより、複雑な特徴が取り出される。このように視覚情報の特徴抽出は階層的な処理を経て行われると考えられる。

V1と下部側頭葉皮質の間にはV2野、V4野などの領野が存在するが、V1の方位選択性細胞で抽出されたローカルな輪郭情報が、それらの中間段階でどのように処理されて下部側頭葉皮質(図-1参照)で見られる複雑な図形パターン選択性が形成されるかについてはよく分かっていなかった。しかし最近の研究によりV2野で線分を組み合わせた角の情報が抽出されることが示された。さらにこれらの細胞の集団の活動パターンから、物体の形状がある程度再現できることも示されており(図-2)、これまでよく分かっていなかった腹側経路(図-1参照)の中間段階での特徴抽出の実態が明らかになりつつある。

■ 視覚領野と機能分化

V1で処理された視覚情報はV1の前方の後頭葉皮質(視覚前野)を経て下部側頭葉皮質や後部頭頂葉皮質に伝えられる(図-1)。視覚前野は多くの領野に分けることができる。このことは1970年代にZekiにより最初に示された。Zekiは上側頭溝と呼ばれる脳溝の中に、動きの方向に選択性を持ちそれ以外の刺激のパラメータにはあまり依存しない細胞が密集していることを見出した。これが現在MT野あるいはV5野と呼ばれている領野である。一方月状溝と上側頭溝に挟まれた皮質には特定の色にだけ反応する細胞が多く存在することを見出しV4野と名付けた。これらの結果は脳の特定の場所が特定の視覚機能と関係があるという機能分化の存在に対する強い証拠と考えられた。1970年代から80年代にかけて数多くの研究が行われ、視覚前野の詳細な地図が作られ、視覚領野の数は30以上に及んでいる。領野分けと同時に領野間の解剖学的な結合関係も調べられ、これらの領野がV1から下部側頭葉皮質に向かう経路(腹側経路)と後部頭頂葉皮質に向かう経路(背側経路)のいずれかに位置付けられることが示された。破壊実験の結果から下部側頭葉皮質は物体が何であるかを識別する機能に、後部頭頂葉皮質は位置や動きの知覚あるいは視覚情報を用いて手や眼球の運動をコントロールする機能にかかわっていることも明らかにされた。さらに腹側経路に位置する領野には特定の形や色、テクスチャなど物体認知に役立つ特徴に反応する細胞が多いのに対し、背側経路に位置する領野には特定の方向の動きに選択的に反応する細胞や視野内での刺激の位置が同じでも眼球位置によって活

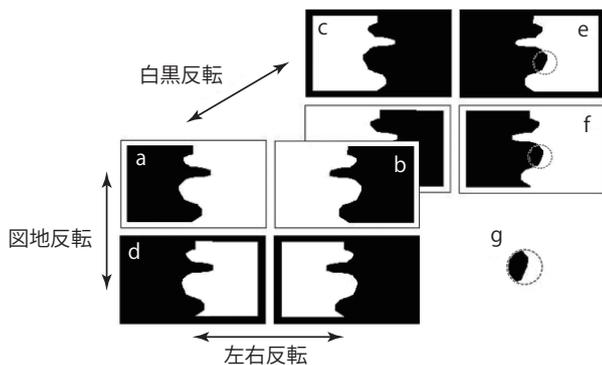


図-3 Baylis と Driver² が下部側頭葉皮質ニューロンが図地を区別することを示した実験で用いた刺激の模式図。
a と b はそれぞれ左右反転, a と c は白黒反転, a と d は図地反転した図形のペア。このうち図地反転したものはまったく違う図形に見える。e と f の破線は V2 野ニューロンの受容野の模式図。この受容野内の刺激だけを g に抜き出してある。

動が変化するなど空間認知に役立つ情報を持つ細胞が多く存在し、それぞれの経路の機能に重要と考えられる情報が主に伝えられていることも明らかにされた。奥行き的重要な手掛かりである両眼視差に関しては、従来背側経路で主に表現されると考えられていたが、近年腹側経路の細胞にも選択性を持つものが多く存在することが示され、両者の違いを明らかにする研究が進められている。それらの多くはランダムドットステレオグラムを刺激に用いているが、興味深いことに背側経路に属する MST 野の細胞は左右眼のドットの輝度コントラストを反転させた刺激に対しても両眼視差選択的応答を示すのに対して、腹側経路に属する V4 野の細胞はそのような刺激には反応しない。輝度コントラストを反転させたランダムドットステレオグラムを見せられても奥行き知覚は生じないが、眼球の輻輳開散運動（距離の異なる対象を見る時に両眼がそれぞれ反対の方向に動くこと）は生じることが知られている。このことは背側経路の細胞の活動は運動制御に用いられるが意識的知覚とは切り離されていることを示唆している。

一方、腹側経路の細胞の活動は意識的な知覚により密接に関係している可能性を示している。

■ 文脈依存的修飾

図-3 には a を元にして 3 種類の反転を行った図形が描かれている。a と b は左右を反転した図形, a と c は白黒を反転した図形, a と d は図と地を反転した図形のペアである。このうち a と d は中央部分の輪郭も左右のコントラストもまったく同じであるが、a では黒い領域が図であるのに対して d では白い部分が図になっている。図形としての類似性は a と c, a と b のペアでは高いが、a と d ではまったく違う図形に見える。このよ

うに同じ輪郭が全体との関係によって非常に違ったものとして知覚されることになる。Baylis と Driver は図-3 のような刺激セットを用いて、下部側頭葉皮質のニューロンの図形選択性が先の 3 種類の反転によりどのように影響を受けるかを調べた。その結果、白黒反転や左右反転では図形選択性は保たれていたのに対し、図地反転ではまったく保たれておらず、見えの変化に対応した活動の変化を示すことが分かった。下部側頭葉皮質ニューロンは大きな受容野を持っているので、中央部の輪郭が図形全体とどのような関係にあるかを判断して、それによって活動が変化したと考えることができる。しかし驚くべきことに、より低次の視覚領野で輪郭の一部しか見ることができない小さな受容野を持つ領野でも、図と地の区別がなされていることが示されている。たとえば、e と f の破線で示した円が V2 野のニューロンの受容野としよう。この受容野の内部に与えられた刺激は g のようなものであり、左が黒で右が白い領域の境界である。これは e と f でまったく同じであるが、e では右側の白い領域が図であるのに対して、f では左側の黒い領域が図になっている。V2 野にはこのように受容野内部の刺激がまったく同じでも、e と f の条件で反応の異なる細胞が見られる。このことは従来考えられていた受容野よりずっと広い視野の範囲のグローバルな情報が受容野内部のローカルな処理に影響を与えていることを示している。このような現象は図と地の区別以外にもさまざまな現象で見出されており文脈依存的修飾と呼ばれる。視覚情報処理にかかわる神経回路は「特徴抽出」の章で述べた低次の段階から高次へと前向きに進む結合以外に、同じ領野内で異なる視野を表現している部分をつなぐ水平結合や高次の領野から低次へと逆向きに進むフィードバック結合も存在し、これらの回路を通してここで述べたような文脈依存的修飾が生じるものと考えられる。

受容野内に提示された刺激に対する活動に周辺の刺激が影響する文脈依存的修飾は脳皮質の最初の段階である V1 でも見出されている。視野内におかれた低コントラストの線分刺激は、その線分の延長線上に別の高コントラストの線分刺激がおかれているとより明瞭に知覚される。一方 V1 ニューロンの受容野内に低コントラストの線分刺激を提示したときの反応は、単独で提示したときに比べて受容野の外に別の線分刺激を延長線上になるように提示すると反応が増強することが示されている。また色や明るさについても周辺刺激の効果が見られる。灰色の図形の知覚される明るさは、図形を取り囲む領域の輝度により影響を受ける。同じ輝度の灰色でも周囲の輝度が高ければ暗く知覚され、周囲の輝度が低ければ明るく知覚される。これは同時明るさ対比あるいは明るさ誘導として知られる知覚現象である。V1 ニューロンの

受容野が灰色の図形の中に完全におさまる条件で、周囲の輝度を変化させるとV1ニューロンの受容野内部では何も刺激の変化がなくても反応が変化することが見られる(図-4)。周囲の輝度を時間的に変調すると、同じ周期で逆位相で反応に変調が生じる。これは明るさ誘導に対応するニューロン活動の変化である。興味深いことにニューロン応答の時間周波数特性を調べると、受容野をおおう灰色図形の輝度そのものを変化させた場合には、10ヘルツ程度の早い変化に対してもニューロン活動の変化が起こるのに対して、周囲の輝度を変化させた場合には2ヘルツ程度の遅い変化でニューロン活動の変化は見られなくなった。明るさ誘導も同様に低い時間周波数で見られる現象であり、V1ニューロンの活動と知覚に良い対応関係が見られる。一方外側膝状体では周辺輝度の変化による活動変化は観察されないという報告があり、大脳皮質で初めて起こる現象と考えられる。色に関しても周囲の色によって色が変化して知覚される色対比の現象が知られているが、V1においてこれに対応する色選択性の変化が周辺の色によって生じることが報告されている。

このように、従来比較的単純な刺激を用いて反応が生じる範囲として計測されてきた受容野(古典的受容野と呼ばれる)の外に広い周辺野が存在して、まわりのグローバルな刺激の配置や文脈に依存した活動変化を引き起こすことは、視覚野に広く見られる一般的な情報処理のメカニズムであると考えられる。

■ニューロン活動と知覚の関係

上で述べてきたような視覚皮質における情報処理の研究は、いくつかの階層に分かれた領野の間を信号がダイナミックに行き来しながら、生体にとって意味のある情報を取り出している様子を浮かび上がらせてきた。これらの情報は最終的には意識的な知覚体験を生じさせ外界の事物の認識を生じさせるとともに、行動を発現して生体が外界に向けて働きかけを行うための手掛かりとなる。サルは訓練により非常に複雑な課題を遂行させることが可能であり、視知覚や視覚に基づいて行われるさまざまな行動とニューロン活動の関係が活発に研究されている。

このような研究で取り上げられてきた1つの問題は、視覚情報を元にどのように行動選択がなされるかという問題である。感覚情報を元に行動を選択する過程には次のような本質的な困難が伴っている。感覚情報は多くの場合あいまいさを含んでいる。あいまいさとは、1つはニューロンによって表現される感覚情報のS/N比(信号SとノイズNの比を対数で表した値)に関係している。ニューロンは刺激のない条件でも多かれ少なかれ自発的

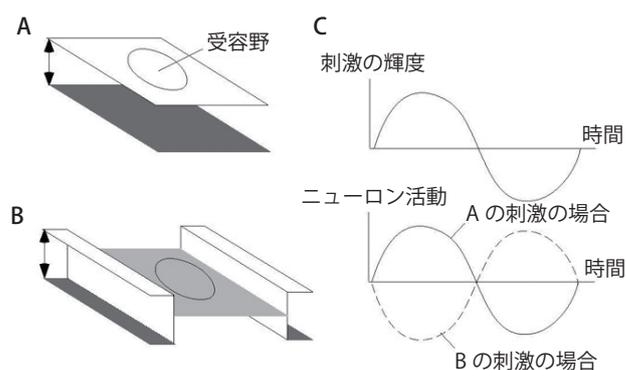


図-4 明るさ誘導に対応したV1ニューロンの活動を調べたParadisoらの実験の模式図3。

AはV1ニューロンの受容野をおおう刺激の輝度を時間的に変調する条件。Bは受容野をおおう領域の輝度を一定の灰色に保って、周囲の輝度を時間的に変調する条件。Cの上半分はそれぞれの刺激の輝度の時間変化、下半分はA、Bそれぞれの刺激条件でのV1ニューロンの応答を示す。

に発火している。また同一の刺激が与えられても活動は毎回一定ではない。さらに刺激選択性にはある程度の幅があり、どのようなチューニング特性を持っているかも問題になる。これらの要因があいまいさを生む。そして視覚情報は本質的にあいまいさを持っている。たとえば2次元の網膜画像から3次元構造を解釈することは不良設定問題(解が存在しない、あるいは、一意に定まる解が存在せず、変数を連続的に変化させても解は連続的に変化しないような問題)であり、何らかの仮定をおかなければ解くことはできない。一方行動の方は、いくつかの可能な選択肢の中から最も妥当と判断されるただ1つの行動を選んで実行しなければならない。視力検査を例にとると、視力の限界に近いランドルト環は、切れ込みが右に見えたり上に見えたりするが、答えるときには右か上かのどちらかを選ばなければならない。

限られたS/N比を持つニューロン活動を元に行動を決定する問題をニューロンレベルで考えると次のようなことになる。いま視野のある場所に右方向の動きが見えたら右手を挙げ、左方向の動きが見えたら左手を挙げる、という課題を行う状況を考える。生体はこのような行動の選択にあたって、動きの方向に選択性を持つニューロンの活動によって得られる情報を用いる必要がある。もし、動きの信号が非常に弱ければ、左方向を表すニューロンの活動強度の分布と右方向を表すニューロンの活動強度の分布は、活動のばらつきのためにほとんど重なってしまい、左右方向の識別はほとんど不可能である。一方、もし動きの信号が十分強ければ、左右それぞれの方向を表すニューロン活動強度の分布の差が十分大きくなり、活動のばらつきがあっても左右方向の識別を間違いなく行うことができる。動きの信号がそれほど強くはない場合には、左右それぞれの方向を表すニューロンの

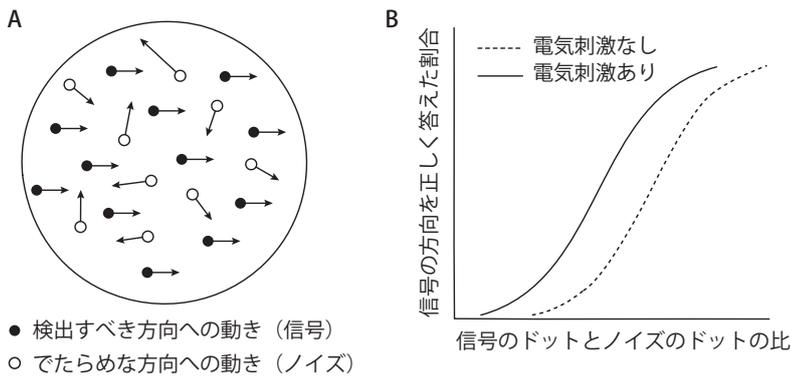


図-5 AはMT野の動き方向選択性ニューロン活動と知覚の関係を調べるために Newsome らが使った刺激の模式図。一定方向に動くドット(信号)とでたらめな方向に動くドット(ノイズ)が一定の割合で混ざっている。BはAの刺激の信号のドットとノイズのドットの割合を変化させたときのサルの正答率の変化を示す心理測定関数。このような測定をMT野に微小電気刺激を与えた条件と与えない条件で比較している。刺激を与えたときには正答率が上昇している。

活動強度の分布は一部で重なることになる。このような状況における意思決定の数理的な解析は信号検出理論(2種類の信号の検出に関するモデル)により詳しい研究がなされている。感覚情報処理から行動への変換について考えるにあたっては、このような理論を指針として用いる必要がある。実際に、サルの視覚野のニューロン活動に関して動きの知覚や両眼立体視を中心としてそのような信号検出理論に基づく解析が数多くなされている。

その代表的な研究はMT野で Newsome のグループが行った一連の研究である。彼らは一定方向または逆方向に動くランダムドットにさまざまな割合ででたらめな方向に動くランダムドットを重ね合わせた刺激を用いて、サルのランダムドットが全体としてどちらに動いているかを答えさせた(図-5 A)。ノイズレベルを変化させたときの正答率の変化を調べ、弁別閾値を求めた。そのときに同時に記録したMT野のニューロン活動を信号検出理論で解析し、個々のニューロンの活動を元に理想的な観察者がどの程度正しく動き方向を推定できるかを調べ、ニューロン活動を元にした弁別閾値を求めた。このような実験を多数のニューロンについて行った結果、彼らは平均してMTニューロンの弁別閾値はサルの弁別閾値とよく一致することを見出した。さらに同じくらい高いノイズレベルのあいまいな刺激を混ぜた複数の試行について、ニューロン応答のゆらぎとサルの行動のゆらぎには有意に相関があることも見出し、MTニューロンの活動がサルの行動と関係していることを支持する結果を得た。同様の実験は、動きの知覚についてはMT野やMST野、両眼視差による奥行き知覚についてはMT野とV4野、色知覚については下部側頭葉皮質で行われており、いずれの場合にもニューロン活動と行動の間に有意な相関が見出されている。重要なことはこれらの実験で記録されたニューロン活動は、いずれも動き、奥行き、色などの視覚情報を表現しているということであり、行

動そのものを表しているわけではないことである。いずれの研究でも、サルには判断を一方向あるいは逆方向へのサッケード眼球運動(視線を左右に素早く動かすこと)で答えさせるようにしている。これらの課題では、対象となった視覚野のニューロン活動を元に何らかの知覚が生じ、その知覚に基づいてサルが行動を選択していると考えられる。つまり、視覚野の活動は行動選択そのものではなく、その元になる知覚を生じさせることに関係していると考えられるべきであるということである。これらの領域のニューロン活動を薬物で阻害したり、逆に微小電流を与えて活動を上昇させると、行動が変化することも示されている(図-5 B)。これらの結果もニューロン活動-知覚-行動選択という一連の脳内での情報の流れに影響が生じたためと考えることができる。

■ カテゴリ的な判断

それでは視覚情報を元に行動の選択はどのようになされるのだろうか。上で述べたような行動をしているときの脳の情報処理のどこまでが知覚にかかわり、どこからが行動選択にかかわっているかを明確に切り分けることは難しい。しかし脳神経系全体の構成を考えると、運動出力により近い場所のニューロンは行動発現により密接にかかわっていると考えられることはある程度妥当だろう。実際行動プログラムの組み立てや視覚的な運動制御に密接にかかわっていると考えられている前頭前野や頭頂連合野において、Shadlenらは上と類似の動き方向弁別課題時のニューロン活動が、行動選択とよく対応した活動を示すことを報告している。

視覚情報を元に行動選択を行うときにはカテゴリ的な判断を行う必要がある。つまり連続的に変化している刺激セットのどこかに境界線を引いて、そこを境にして刺激が別のカテゴリに属すると判断し、それぞれのカテゴリ

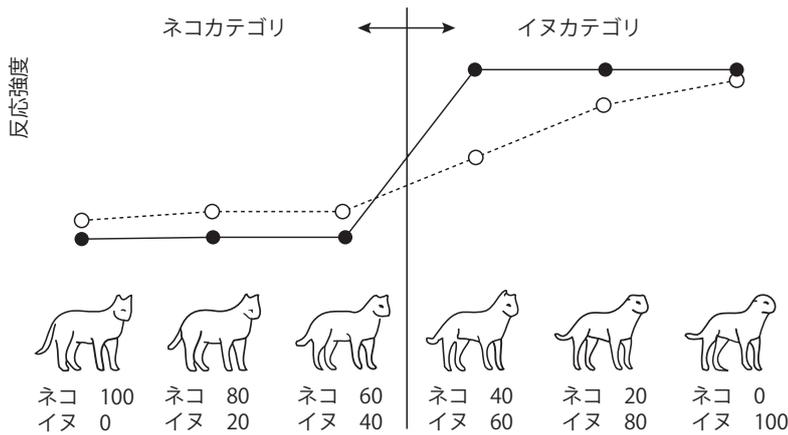


図-6 Millerらの行った実験5の模式図。

CGで作成したネコとイヌの画像からモーフィングによって中間の画像を作成し、サルがイヌ・ネコのカテゴリ弁別を行っているときに下部側頭葉皮質と前頭前野のニューロン活動を調べた。白丸はイヌらしさを表す特徴の量に反応した下部側頭葉皮質ニューロンの応答、黒丸はイヌカテゴリに反応した前頭前野ニューロンの応答の模式図。

りに対応した異なる行動をするということである。このようなことを我々は日常的に行っている。外界の事物には無限のバリエーションがあるが、我々はある特徴のセットを備えているかどうかによってそれらを分類し、事物のバリエーションと比べるとずっと少数のシンボルや記号を当てはめて、コミュニケーションや思考を可能にしている。Millerらは典型的なイヌとネコのCG画像を元にして、コンピュータ上で連続的に両者の特徴をさまざまな重みで合成して新しい画像を生成するモーフィングのテクニックを用いて、その中間のさまざまなバリエーションの動物の画像を作成し、サルにそれらの動物画像がイヌかネコのどちらであるかというカテゴリ判断を行わせ、そのときの下部側頭葉皮質と前頭前野のニューロン活動を調べた(図-6)。すると下部側頭葉皮質のニューロンは、イヌまたはネコのカテゴリ内でも刺激によって活動が変化し、刺激そのものの特徴を表現すると考えられる活動を示した(図-6の白丸と破線)。一方、前頭前野のニューロンはイヌのカテゴリに属する刺激全体またはネコのカテゴリに属する刺激全体に類似の反応を示し、カテゴリ判断に対応した活動を示した(図-6の黒丸と実線)。視覚皮質の腹側経路で処理された情報は、下部側頭葉皮質から前頭前野に伝えられるが、この2つの領域の間で視覚情報そのものから行動選択に密接に対応するカテゴリ化された情報への変換が起こるものと考えられる。

■ 視覚行動の認知的制御

我々は多くの事物に取り囲まれて生活しているが、常にそのすべてを意識しているわけではない。その場で必要とする物体の視覚特徴に注意を向けて視野内を探索する。また同じ刺激に対していつも同じ行動をするわけではなく、状況に応じて同じ刺激に対して行う行動を切り

替えなければならない。このような視覚行動の認知的制御には前頭前野が重要な役割を果たしている。たとえばストループ課題は認知的制御の能力のテストに用いられる課題であり、文字の色を被験者に答えてもらう。「赤」という字に赤い字がつけてある場合は素早く「あか」と答えることができるが、たとえば緑色で「赤」という字が書かれていると、「あか」と答える自然な反応を抑制して「みどり」と答えないといけない。正常なヒトでも反応時間が遅くなるが、前頭前野に障害を持つ患者では顕著な障害が生じる。これは、視覚野から伝えられる文字の形の情報、色の情報を言葉として発話する行動に変換する情報の流れを、前頭前野が制御しているためと理解することができる。

サルで複数の課題を行わせているときのニューロン活動を調べると、課題に依存して活動が変化するニューロンが見出される。このようなニューロンが視覚野に信号を送り、視覚野における情報処理にトップダウン的な影響を与えている可能性が示されている。前頭前野の後端に位置する前頭眼野は眼球運動の制御や視覚探索に関係する領域であるが、Mooreらは前頭眼野を微小電気刺激したときに、刺激部位と同じ視野地図上の場所に受容野を持つV4野のニューロンの活動が増強することを示した。これは視覚探索において視野のある場所に空間的な注意を向けるときに、眼球運動中枢からの信号がその視野の場所を表現している視覚野のニューロンの活動のゲインを調節している可能性を示すものである。

また我々は最近下部側頭葉皮質の色選択性ニューロンが、課題に依存して大きな活動変化を示すことを見出した。この実験では赤から緑まで連続的に変化する色刺激セットのうちいずれかの色をサルに見せて、赤か緑かのカテゴリ判断を行う課題と、細かい色の差を見分ける弁別課題の2つをサルに訓練し、1つのニューロンの活動を課題間で比較した。すると課題によらず色選択性そ

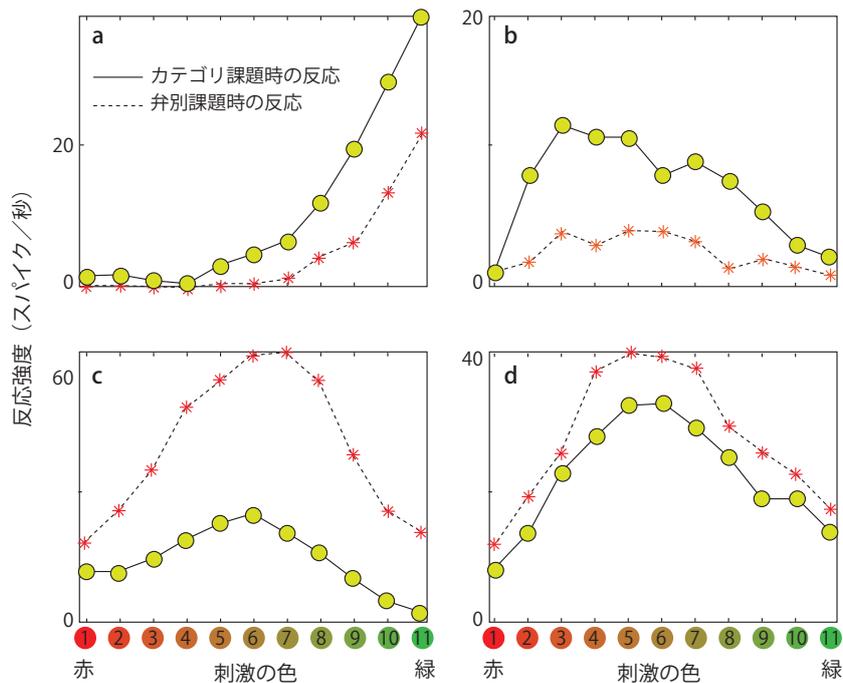


図-7 サルが赤緑の色カテゴリ判断課題を行っているとき、細かい色弁別課題を行っているときに記録された4個の下部側頭葉皮質ニューロンの反応。実線はカテゴリ課題時の応答、破線は弁別課題時の応答。課題によって応答が変化するが、応答は色によって連続的に変化しカテゴリ的な応答ではない。また応答の強さは課題によって変化するが、色選択性は変化していないことが分かる。

のものは同じであったが、反応強度が大きく変化するニューロンが多数見出された。一方カテゴリ判断を行うときでもニューロンの反応そのものがカテゴリ的になることは見られず、課題によらず正確な色情報を表現していた(図-7)。この結果は2つのことを示している。1つは上で述べた Miller らの実験と同様、下部側頭葉皮質ニューロンが表現しているのはあくまで感覚刺激の内容そのものの情報であるということである。もう1つは、課題や状況を表現するおそらく前頭前野からと考えられるトップダウン信号によって、下部側頭葉皮質のニューロン活動のゲインがコントロールされているということである。このことは、状況に適応した行動をするための情報の流れの制御が視覚野で実際に起こっていることを明瞭に示すものである。

主にサルの生理学的研究で明らかになってきた視覚情報処理について駆け足で概観してきた。複雑な外界から必要とする情報を取り出して、環境に適応してたくみに生存するために、数多くの領域がダイナミックに相互作用しながら機能している視覚情報処理の全体像がようやく見え始めた地点に我々は立っている。機能的MRIなどを用いたヒトの非侵襲的脳活動計測がこの10年非常に活発に行われている。これとサルの生理学的研究とは互いに相補的な実験方法であり、異なる方法で得られた

知識が相互の研究を刺激してこれからさらに飛躍的に研究が進むものと期待される。

参考文献

- 1) Pasupathy, A. and Connor, C. E. : Population Coding of Shape in Area V4, *Nature Neurosci*, 5:1332-1338 (2002).
- 2) Baylis, G. C. and Driver, J. : Shape-coding in IT Cells Generalizes over Contrast and Mirror Reversal, but not Figure-ground Reversal, *Nature Neurosci*, 4:937-942 (2001).
- 3) Rossi, A. F. : Rittenhouse CD and Paradiso MA, The Representation of Brightness in Primary Visual Cortex, *Science*, 273:1104-1107 (1996).
- 4) Britten, K. H., Shadlen, M. N., Newsome, W. T. and Movshon, J. A. : The Analysis of Visual Motion : A Comparison of Neuronal and Psychophysical Performance, *J. Neurosci*, 12:4745-4765 (1992).
- 5) Freedman, D. J., Riesenhuber, M., Poggio, T. and Miller, E. K. : A Comparison of Primate Prefrontal and Inferior Temporal Cortices During Visual Categorization, *J. Neurosci*, 23:5235-5246 (2003).
- 6) Koida, K. and Komatsu, H. : Effects of Task Demands on the Responses of Color-selective Neurons in the Inferior Temporal Cortex, *Nature Neurosci*, 10:108-116 (2007).

(平成 20 年 11 月 17 日受付)

小松英彦 komatsu@nips.ac.jp

大阪大学大学院基礎生物学研究科博士課程修了。工学博士。弘前大学医学部助手、米国 NIH 客員研究員、工業技術院電子技術総合研究所主任研究官を経て 1995 年より生理学研究所教授、総合研究大学院大学教授。専門は神経生理学、色覚の神経機構、質感の神経科学。