

解説

視覚神経系の構造とその情報処理†



齋藤 秀昭††

1. はじめに

脳およびそれに付随する神経系は、物質宇宙と対比されてよく小宇宙と呼ばれる。哲学的含みはどうかあれ、どちらも数多くのまとまりのある系を含んでいることで宇宙という呼び方がなされるのであろう。ところで脳という宇宙の最大の特徴は、神経細胞一個一個の活動を支えるミクロの分子機構から神経細胞集団のマクロなネットワークに至るまで、そのどこをとっても、情報を的確に受け入れ、処理し、伝達し、必要に応じて記憶するという一つの目的に向かってオーガナイズされているということである。物質宇宙を構成している系が目的をもたないことと対照的である。

脳の半分以上に関わりをもつといわれる視覚神経系は、言語などの処理にあずかる聴覚神経系と並んで、その情報処理の内容の豊富さと精緻さからもっとも関心のもたれる情報処理システムである。小宇宙の銀河系ともいべきこの魅力ある視覚神経系に関しては、ここ 10 年ほどの間に急速に研究が進み、その構造と機能についてかなりまとまった知見が得られるようになった。それらの知見はいずれも、目的を果たすために神経系が驚くほど巧妙な仕組みを備えていることを強く印象づける。巧妙な仕組みとは何かといえば、次の二つがあげられよう。第一は、随所に非線形処理を取り入れた並列的・階層的情報処理であり、第二は神経ネットワークの可塑性による学習可能性である。可塑性に関しては本特集の稿 4. に詳しい解説があるので、本では、系の目的は何かに注意しつつ、視覚神経系における並列的・階層的情報処理のようすを紹介しよう。

2. 網膜では何を計測するか

視覚神経系を二つに分けるとすれば、目と脳という

ことになるだろう。複雑な情報処理の大部分は脳で行われているのであるが、その情報処理について紹介する前に、脳に情報を送り込んでくる網膜ではどのような前処理がなされているかについてみておこう。網膜は個体発生（受精してから生まれるまで）の過程で脳の一部が突出してできてくるので、脳の出店とも呼ばれている。

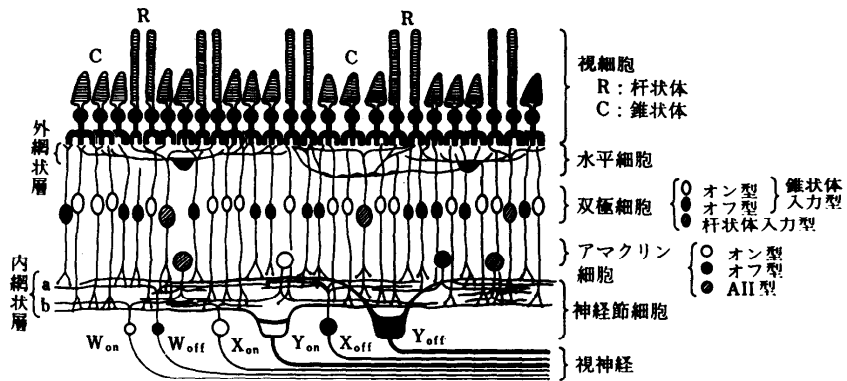
やや唐突ではあるが、高原を散策した夏の一日を思い起こしてみよう。色とりどりの草花が咲き乱れ、小鳥や蝶が飛び交っている。遠く樹間に白い山荘が見え隠れする。草花、小鳥、蝶、林、山荘などを認めるためには、まずそれらを背景と区別しなければならぬ。その区別に役立つ手がかりには、明るさの不連続、色の不連続、動きの不連続などがある。網膜が脳に送らなければならない情報は、それらの不連続が生じている視野上の位置と、不連続の種類およびその程度（たとえば白から黒への変化とその程度、赤から緑への変化とその程度など）ではないかと考えられるのである。白い山荘は夜目にも白い。昼と夜とでは山荘からの反射光のエネルギーは大幅に違う。反射光のエネルギーそのものを情報としたのでは、山荘の白は伝わらない。しかし、もし周囲の明るさと比較し、明るさの変化の方向と程度を計測していれば、照明光の強度によらず白という正しい情報を伝えることができると考えられる。網膜ではまさにそのような計測がなされているのである。

2.1 網膜の情報処理機能：明るさや色の空間的変化、時間的変化の計測

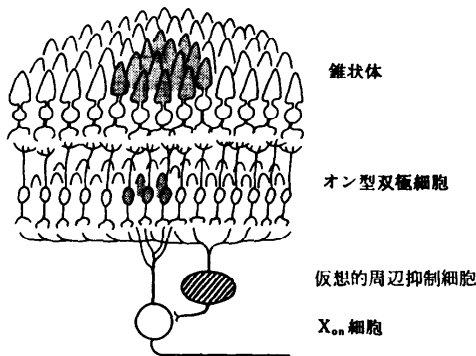
網膜においても脳においても、神経素子間の信号伝達は次のように行われる。前段に位置する細胞の内部電位がプラスの方向に変化すると、その電位変化は細胞の出力ターミナルに伝わり、そこから相手の細胞の入力ターミナルに向けて化学物質が放出される。化学物質の種類や、それを受け取る細胞の膜にある受容器の違いで、受け側の細胞内にプラスまたはマイナスの電位変化が生じる。相手の細胞内電位をプラスの方向

† Brain Mechanisms of Visual Information Processing by Hideaki SAITO (NHK Science & Technical Research Laboratories).

†† NHK 放送技術研究所視覚情報研究部



(a) ネコの網膜の断面図
機能の異なる多種類の神経素子が層状に配列されている。厚さは約 250 μ m。



(b) 一個の神経節細胞 (X_{on} 細胞) に収束する錐状体の範囲。
 X_{on} 細胞は、樹状突起に直接結合する数個のオン型双極細胞 (影をほどした細胞) からは興奮性入力を受け、それを含みその周囲のほぼ円形の領域にあるオン型双極細胞からは一個の介在細胞 (仮想的周辺抑制細胞) を通じて抑制入力を受けるものと予想される。個々の双極細胞はそれぞれ数個の錐状体より信号を受けている。

図-1 脊椎動物の網膜の構造

に変わる神経結合を興奮性結合、マイナスの方向に変える結合を抑制性結合と呼ぶ。網膜および脳における各種演算は、基本的にはこの二種類の結合の組み合わせでなされているのである。

このように情報の処理伝達は電気的信号を介して行われるので、網膜で最初になされなければならない処理は光電変換ということになる。その役目を果たしているのが視細胞 (錐状体と桿状体) である。それらは光の入射方向からみて一番奥に敷き詰められている (図-1(a))。光は無色透明な多くの細胞層を通過して

視細胞に到達し、細胞内に電位変化を起こす。錐状体も桿状体も照射光が強くなるほど細胞内の電位がマイナスの方向に変わる負変調光電変換素子である。電位変化の大きさは、光強度のある範囲でその対数に比例する。光電変換に際して網膜に要請されることは、 $1:10^{11}$ にも及ぶ広いワーキングレンジを確保することである。桿状体と錐状体によるワーキングレンジの分担、神経回路を用いた何種類かのゲインコントロール、視物質自体の感度の調節などで網膜はこれを解決している。時間特性が悪いことを除けば網膜は光センサとしてもなかなか優れているのである。

しかし、網膜は単なる光電変換器ではない。視細胞からの情報は直接脳に送り込まれるのではなく、図-1(a)にみられるように何種類かの層状に配列された神経素子を介して網膜の最終段にある神経節細胞に送られ、その突起である視神経を通じて情報が脳に送られるのであるが^{*}、神経節細胞の数は視細胞の数の 1/100 程度なので (ヒトでは、片眼に、桿状体が 1 億 2 千万個、錐状体が 650 万個存在するのに対し、神経節細胞は 100 万個にすぎない)、神経節細胞は視細胞が計測した網膜上の一点一点に降り注ぐ光の強度の情報をそ

* 視細胞や双極細胞では、出力ターミナルへの電気的信号の伝達はアナログ信号のままで行われる。しかし速く離れた脳に信号を送り届けなければならない神経細胞では同じ方法は取れない。なぜなら、アナログ信号をケーブルに送り出せば、途中での減衰や変形が避けられないからである。そこで神経節細胞はアナログ的な電位変化をパルス密度の大小というデジタル信号に変換し、細胞自身の突起である視神経線維に送り出す。視神経線維は、伝送速度は遅いが (大まかには $1\sim 100$ m/s) パルス整形機能も備えた無減衰パルス伝送線路である。

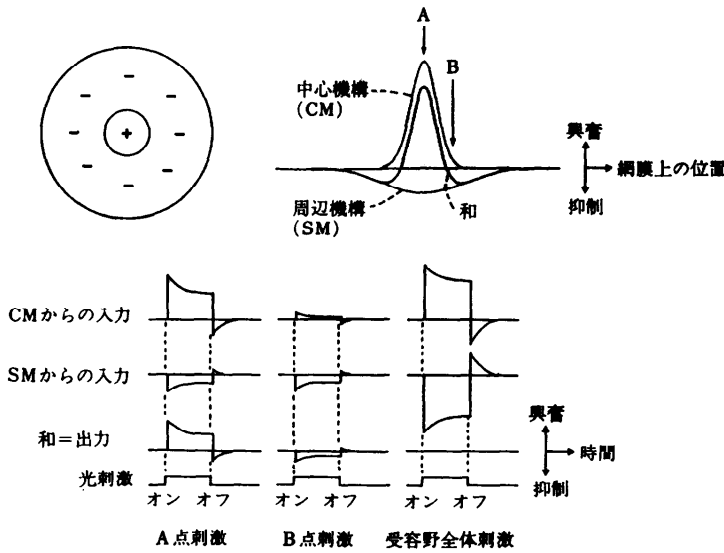


図-2 X細胞の受容野の機能モデル

右上の図は受容野の中心を通る一つの空間軸上での興奮性入力(中心機構よりの入力)と抑制性入力(周辺機構よりの入力)の強度分布を示す。実際の入力分布は2次元平面に広がっており、ソンプレロ形をしている。左上の図は実効的な興奮領域(+)と抑制領域(-)の網膜平面上での空間的広がりを示す。下の図は上の図のA点、B点、および受容野全体を刺激したときの反応のようすを示す。

のまま脳に送るのではないことは明らかである。

では、光電変換以外の網膜の役目とは何であろうか。それを知るには、網膜の出力細胞である神経節細胞が光刺激にどのように反応するかを調べなければならない。

オン中心型細胞とオフ中心型細胞

図-1(b)に示すように、個々の神経節細胞は、双極細胞を介して、神経節細胞の位置を中心とする網膜上の限られた円形の領域にある多くの視細胞から信号の収束を受ける。その領域を神経節細胞の受容野とよぶ。隣り合う神経節細胞の受容野は、かなり重なりあっている。ところで、途中の神経結合の違いで一つの細胞の受容野の中でも場所により光に対する反応の仕方が違ってくる。ネコやサルの神経節細胞の受容野にはオン中心型、オフ中心型とよばれる二つの基本型がある。オン中心型では、光をあてると神経節細胞に興奮がもたらされる領域が受容野の中心部に、光をあてると抑制がもたらされる領域が受容野の周辺部に同心円状に配置されている。このオン中心型受容野は、図-2に示すようにピークが高く空間的広がりが狭い2次元のガウス型分布をもつ興奮機構と、ピークは低いが広い2次元ガウス型空間分布をもつ抑制機構が重畳した

ものとしてモデル化されている^{1),2)}。オフ中心型受容野では、光をあてないことに対して、すなわち暗刺激に対して図-2のモデルが成り立っている。

夜行性で色覚をもたないとされるネコでは、オン中心型、オフ中心型の細胞に対する光の効果は光の波長によらない。昼行性でヒトと同等の色覚をもつとされるマカク属サル(ニホンザルやアカゲザル)の神経節細胞では、受容野中心機構と周辺機構が光の波長の違いで拮抗関係になっているものが多い(図-3)。中心機構/周辺機構への三種の錐状体からの信号の寄与の仕方は細胞によって異なり、 $R+/G-$ 、 $R-/G+$ 、 $G+/R-$ 、 $G-/R+$ 、 $B+/G-R-$ 、 $R+G+/B-$ など、反対色の組み合わせになっている(R 、 G 、 B

は、赤、緑、青錐状体からの信号の寄与を、 $+$ と $-$ はその寄与が興奮性であるか抑制性であるかを表す)。しかし、反対色の組み合わせになっているとしても、これらの細胞には色の空間コントラストを抽出する機能はない。たとえば赤/緑の空間コントラストを抽出するには、 $R+G+/R-G-$ という受容野の構成を必要とするが、このような二重反対色構造の受容野をもつ細胞は、サルでは大脳皮質第一次視覚野(V1野)において初めてみつかることが知られている。

X細胞とY細胞

オン中心型、オフ中心型細胞はさらにX細胞とY細胞に分類されている。

X細胞(X_{on} 、 X_{off})は受容野内に生じた興奮と抑制が線形に加算される細胞で³⁾、受容野を一様に照射したときには興奮と抑制がちょうど打ち消しあって反

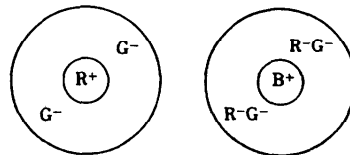


図-3 サルの網膜神経節細胞にみられる反対色の受容野構成の例

応を示さない。これらの細胞が出力をだすのは中心部と周辺部の間に明るさの違いがあるときで、 X_{on} 細胞は受容野の中心部が周辺部に比べて明るいとき、 X_{off} 細胞は中心部が周辺部に比べて暗いときにそれぞれ持続的に興奮してインパルスを中枢に送る⁴⁾。X細胞の受容野には図-2のモデルがそのままあてはまる。ここで次のことに特に注意をうながしたい。それは、中心機構によりもたらされる興奮と周辺機構によりもたらされる抑制の線形加算すなわち両機構の活動の大きさの差をとることにより、実は中心部と周辺部の明るさの差ではなく比が計算されているということである。それは、すでに述べた視細胞の対数変換特性により、中心機構、周辺機構に送られてくる信号の大きさが光強度の対数に比例していることによる。つまり、受容野中心部および周辺部の光照射強度をそれぞれ C , S とすると、比例定数を省略して、中心機構が受け取る光強度信号は $\log C$ 、周辺機構が受け取る光強度信号は $\log S$ と書ける。X細胞の出力を O_x として今述べたことを式で表すと、やはり比例定数を省略して、

$$O_x = \log C - \log S = \log (C/S)$$

となり、 O_x は C と S の比によって決まることから分かる。比を計算するということが、照射光の絶対強度に無関係な量すなわち反射率の空間的な違い（空間コントラスト）を情報として取り出すことにほかならない。X細胞は空間コントラストの有無だけではなく、その強さもコードしている。すなわち、X細胞の反応の強さは、ある範囲以内で空間コントラストの強さに対応して変わる。その空間コントラストの強さのレンジは、対数に換算してほぼ 2.5 である⁵⁾。

Marr と Hildreth⁶⁾ は視覚の初期過程について考察し、そこには光の空間的強度変化の検出器が必要であり、 $\nabla^2 G$ フィルタが検出器として有用であることを示した。ここで ∇^2 はラプラスの演算子 ($\partial^2/\partial x^2 + \partial^2/\partial y^2$)、 G は σ を標準偏差として次式で表される 2次元ガウス分布

$$G(x, y) = 1/2\pi\sigma^2 \cdot \exp(-(x^2 + y^2)/2\sigma^2)$$

である。このフィルタは図-2に示した受容野のモデルとほぼ一致する。このフィルタの有用性およびそれを用いた Marr の提唱する画像理解のプロセスについては、Marr 自身の著書⁷⁾およびその訳書を参照されたい。

さて、一方のY細胞は拡散光のオンまたはオフに一過性の反応を示す。これは受容野の刺激で生じる興奮

と抑制の間に時間経過の違いがあるためらしい。Y細胞を強く興奮させる刺激は、大きな物体が視野内を素早く動いたときなどに生じる明るさの時間的変化である。Y_{on} 細胞は明るくなる方向の変化に、Y_{off} 細胞は暗くなる方向の変化に一過性に反応する。X細胞を強く興奮させる静止した小さな空間コントラストは、Y細胞を興奮させるには有効ではない。これらのことから、Y細胞はパターンの動きを分析するための基本情報を脳に送っていると考えられる。

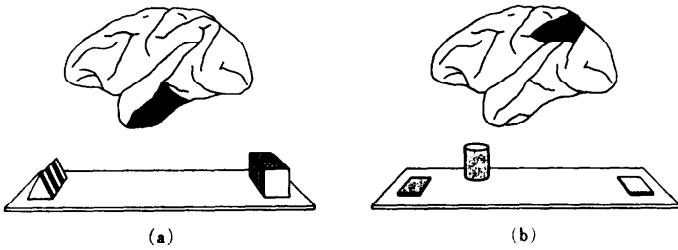
なお、網膜のオン型X、Y細胞は内網状層のb層に、オフ型X、Y細胞はa層にそれぞれ限局して樹状突起を伸ばすことが知られている（図-1(a)参照）。このことから、これらの細胞への受容野中心機構の信号は、オン型あるいはオフ型双極細胞*との直接結合によって伝えられていると考えられる。受容野周辺機構の神経回路はまだ分かっていない（図-1(b)参照）。

以上をまとめてみると、網膜は光の強さおよび波長の空間的、時間的な不連続の種類と、それらの不連続が生じている視野上の位置の情報をとりだし、脳に送り込んでいるということになる。初めに述べたように、パターンはそれらの不連続部で構成されていることを考えると、そのような素情報を取り出すことはパターン情報処理の第一ステップとして必要なのである。

3. 脳ではどのような視覚情報をどのように分析・統合するか

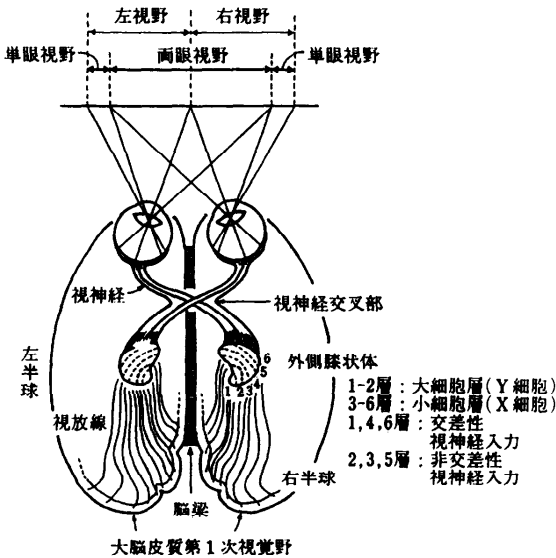
古くから指摘されていることであるが、視覚には次の二つの機能があることに注目しよう。見えているものが何であるかを知る機能と見えているものの位置関係を知る機能の二つである。前者を形態視、後者を空間視と呼んでいる。これら二つの機能は脳の別々の部位で受け持たれていることが図-4に示す実験で証明されている⁸⁾。(a)のように側頭連合野が広く切除されたサルは、二つの違う物体のうち前に見たことがない物体を選んでその下に隠されている餌をとるという課題ができなくなるが、物体が置かれている位置に近いほうの隠しを選んで餌をとる課題は正常サルと変わ

* 錐状体双極細胞にはオン型とオフ型の二種類があるが、杆状体双極細胞にはオフ型が報告されているのみである。オフ型双極細胞は視細胞の負変調信号をそのままの極性で神経節細胞に伝える素子であるが、オン型双極細胞は正変調信号に変換して伝えるインバータである。オン型とオフ型の錐状体双極細胞は内網状層の別々の亜層（b層およびa層）に出力ターミナルを伸ばしている（図-1(a)参照）。ネコでは杆状体双極細胞の信号はa、b両亜層にターミナルを伸ばすA II型アマクリン細胞を介して神経節細胞に伝えられるという。



サルに次の二種類の課題解決ができるように訓練しておく。
 課題 1: 初めある物体をテーブルの中央に置く、その下にえさが隠されており、サルは物体を動かしてその下にあるえさを取ることができる。二回目からは前に出した物体とそれとはみかけの違う物体を(a)のように対して出す。こんどは前に見たことがない物体の下にえさが隠されている。えさを取るには前に見た物体と新しく出された物体を区別しなければならない。
 課題 2: テーブルの左右にえさ隠しがあり、(b)のように、えさが入っている隠しの近くに物体を置く。えさを取るには物体に近いほうの隠しを選ばなければならない。
 (a)のように側頭連合野を切除されたサルは課題1ができなくなるが課題2は正常サルと同じようによくできる。(b)のように頭頂連合野を切除されたサルは課題1はできるが課題2ができなくなる。
 (Mishkin ら⁸⁾による)

図-4 形態認知と空間認知の中核は部位的に分かれている



説明は本文中。
 図-5 眼球から第一次視覚野 (V1 野) に至る神経経路と視野との関係 (兼長類)

りなくよくできる。(b)のように頭頂連合野が広く切除されたサルはその逆の症状を示す。網膜の X 細胞, Y 細胞で取り出された情報がどのようなルートでどのように処理されて側頭連合野でなされていると考えられる形態認知処理, 頭頂連合野でなされていると考えられる空間認知処理につながるかを追ってみよう。

3.1 V1 野および V2 野の構造と機能

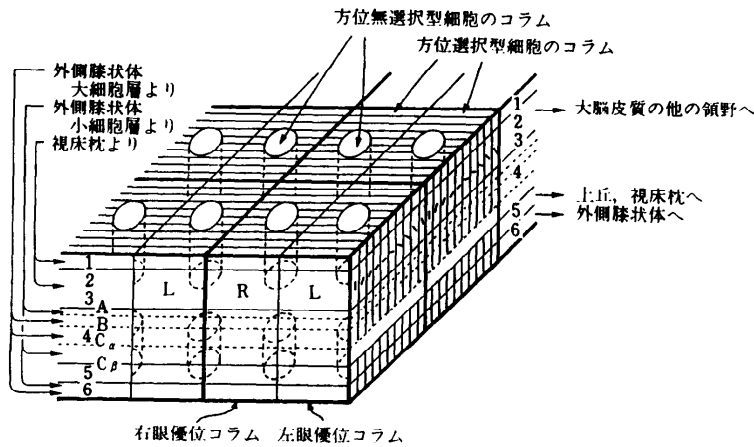
網膜の X, Y 細胞からの情報はそれらの細胞から伸びる視神経線維で運ばれ, 外側膝状体と呼ばれる中脳の中継所に入る。図-5 に示すように, 左右の眼から出る視神経線維のうち, 左眼の左視野に対応する部位から出る視神経線維は視神経交叉部で交差し, 右眼の左視野に対応する部位から出る視神経線維は交差せずに右の外側膝状体に送られ, 左右眼の右視野に対応する部位から出る視神経線維は同様に左の外側膝状体に送られる。それぞれの外側膝状体からは同じ側の第一次視覚野 (V1 野) に神経線維が送られるので, 視野

の左半分は右の V1 野に, 右半分は左の V1 野に投影される結果になる。この投射関係により, 同一物体の左眼像と右眼像の対応関係が, 比較的簡単に計算されるという利点があるものと考えられる。各半視野上で隣り合った位置は V1 野でも隣り合った位置に投影される。このことを脳の上に視野再現があるという。左右の V1 野からは, 脳の両半球を繋ぐ脳梁とよばれる神経線維の束を通じ反対側の V1 野に情報が送られ, 左右視野の連続性が保たれている。

サルの外側膝状体では, X 細胞から情報を受ける細胞は外側の 4 つの層に, Y 細胞から情報を受ける細胞は内側の二つの層にということにきちんと分かれている。外側膝状体の細胞は網膜の X, Y 細胞の反応の性質をそのまま受け継いで V1 野に中継する。すなわち明るさや色の空間コントラストの情報は外側の小さな細胞が密に詰められている小細胞層を経て, 動きにとまらう明るさの時間変化の情報は大きな細胞が比較的まばらに詰められている大細胞層で中継されて V1 野に達する。そしてこれらの 2 種類の情報は V1 野の中でも別々の部位で取り扱われていることが最近明らかにされた。

図-6 は V1 野の機能的構造を示した模式図である。V1 野は細胞の形や密度, 神経線維の走行の違いなどにより 6 層に分けられる。外側膝状体からの入力には主に第 4 層に入るが, 大細胞層からの入力は

大細胞層からの入力は 5 層



V1野は3次元構造をもつ一種の画像分析・特徴表示モジュールである。深さ方向には6層に分けられる。外側膝状体からの主な入力層である第4層はさらに多くの亜層に分けられる。X細胞、Y細胞からの入力は第4層の別々の亜層に終わる。4層の細胞を除き、深さ方向には性質のよく似た細胞が並んでいる(コラム構造)。皮質表面に於てある方向に並ぶ細胞では眼球優位性が交代し、別の方向では方位選択性が少しずつ規則的に変わる(側断面の棒線の傾きで選択する方位を表す)。約2mmごとに視野上の位置が少しずつ変わり同様な方位選択性細胞セットが繰り返し現れる(超コラム構造)。円筒形のコラム内には方位選択性をもたずに波長選択性をもった細胞が集まっている。方位選択性コラムと波長選択性コラムからはV2野の別々の縞状領域に出力が送られる(図-8参照)。

(Livingstone & Hubel) の知見を取り入れて筆者描く。

図-6 マカクザルのV1野のモジュール構造

4Caに、小細胞層からの入力は亜層4Cβにと分かっている。情報の流れは4層の細胞から2,3層の細胞へ向かう流れと5,6層に向かう流れの二手に分かれる。第5層、第6層には一段前のステージに処理結果をフィードバックする細胞が並んでいる。2,3層の細胞は処理結果を同じレベルの他の皮質部位または階層的に一段上に位置する皮質部位に送る。

V1野にテトクロム酸化酵素を染め出す特殊な染色(CO染色)を施すと、4層が切れ目なく濃く染まるほかに、2,3層に濃く染まる領域(COプロブ)が島状に点在する。V1野の多くの細胞は、短い線分が特定の傾きで受容野に呈示されたときにもっとも強く反応するという方位選択性を示すが、COプロブの細胞はこの方位選択性を欠き、その代わりに波長選択性を示す⁹⁾。COプロブ以外の場所に位置する細胞は方位選択型で、皮質の表面に沿って選択する方位が少しずつ規則的に変わる細胞配列がある⁹⁾(図-6参照)。

方位選択型細胞には単純型と複雑型の二種類がある。単純型細胞は細長い興奮野と抑制野がある傾きで接して並んでいる狭い受容野をもつので(図-7のS)、線分の方位と視野上の位置を抽出することができる。

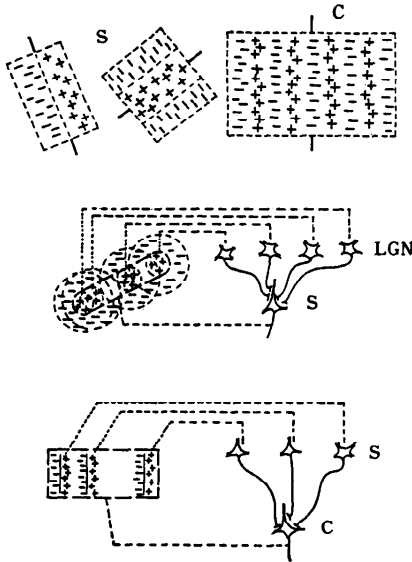
複雑型細胞の受容野はやや広く、興奮野と抑制野は重畳しており(図-7のC)、線分の方位さえ個々の細胞の最適方位に一致させれば受容野の中のどの位置に呈示しても反応する。すなわち複雑型細胞には位置の多少のずれを吸収して方位を検出する機能がある。HubelとWieselは、これらの細胞の方位選択性がいくつかの外側膝状体細胞の情報を図-7のように次第に統合することで決まると考えた¹⁰⁾。

さて、V1野から神経結合を受けるV2野にCO染色を施すと、V1野と違い2,3層の濃く染まる領域は島状ではなく縞状に存在する。網膜からV2野までの神経経路を少し詳しく描いてみると、図-8のようになる。外側膝状体大細胞層→V1野4Ca層→4B層の神経連鎖の延長上にあるV2野の広いCO暗帯にはパターンが特定の両眼視差をもって与えられたときに最大反応を示す細胞が多い。外側膝状体小細胞層→V1野の4Cβ→COプロブの神経連鎖の上にあるV2野の狭いCO暗帯には波長選択性を示す細胞が多い。V2野のCO明帯は外側膝状体小細胞層→V1野4Cβ→COプロブ間の神経連鎖の上であり、方位選択性を示す細胞が多い。ところでV1野4B層の細胞は運動刺激に方向選択的に反応し、その情報を視覚前野のMT野に直接送っている。後で述べるように、MT野は動きの情報を専門に分析している領野である。色や線分の方位は形態認知に関連が深く、動きや両眼視差は空間認知に関連が深いことから、おおまかには、“図-8の経路の違いは形態視系と空間視系の分離の源がすでに網膜のX、Y細胞にあることを物語る”とみることもできる¹¹⁾。

以上を総合すると、V1野、V2野は、色、線分の方位、奥行きなど、パターンを構成するいろいろの特徴を抽出・整理し、次のステージに振り分けて供給する情報分配センタとしての機能を果たしていると考えられる。この考えを特徴抽出仮説という。視覚野の研

究の多くは、この視点に立って進められている。特徴抽出の考えを取り入れ、それに統合や学習のアルゴリズムを付加して、変形や位置ずれに強いパターン認識をするモデル“ネオコグニトロン”が福島によって考案されている¹²⁾。

方位選択性をもつ細胞の受容野の幅は細胞によって異なるので、これらの細胞は明るさの空間正弦波の周波数(縞のあらし)に対しても選択性を示す。そこで、V1野は最適空間周波数の異なる多数のフィルタ



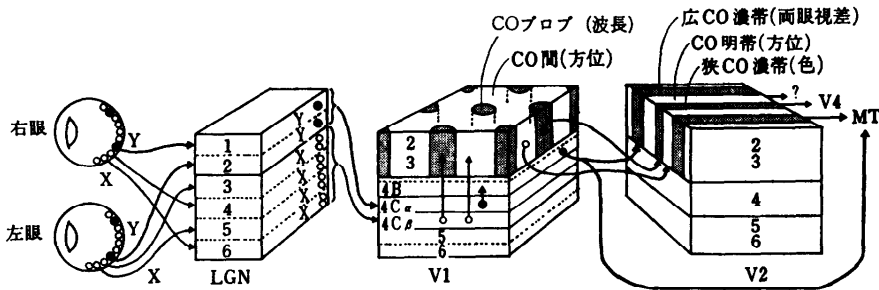
同心円型受容野をもつ数個の外側膝状体(LGN)細胞から入力を受けることによりV1野のS細胞の受容野ができあがる(中央)。次に数個のS細胞から入力を受けることによりC細胞の受容野ができあがる。Hubel & Wiesel¹³⁾より編集。

図-7 V1野の単純型細胞(S)と複雑型細胞(C)の受容野の模式図(上)とS、C細胞の受容野を作る階層的統合モデル

を用意し、明るさの2次元フーリエ分析をしているという考えもある。これはチャネル仮説あるいはフーリエ分析仮説と呼ばれている¹³⁾。この考え方に対応するV1野の機能モデルが岡島らによって提出されている¹⁴⁾。なおLehkyとSejnowski¹⁵⁾は、Rumelhartらが提唱したバックプロパゲーション法という学習法をとり入れた三層の神経回路モデルを作り、このモデルに陰影から物体表面の凹凸を判断する学習をさせると、中間層の“神経素子”はV1野の単純型細胞に、出力層の“神経素子”は複雑型細胞にその性質が似てくることを示している。これらのことは、同じ反応特性を示す素子も、情報処理の目的をどのように設定するかによって、その果たす役目についての解釈がいろいろありうることを物語っている。多くの新しい考えが出されることによって、脳における情報処理の本質への理解が深まることが期待される。

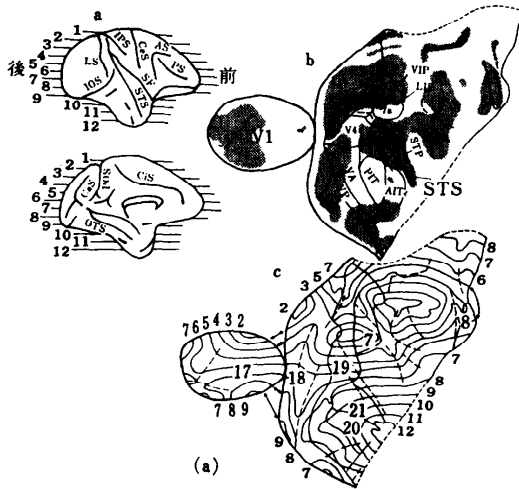
3.2 高次視覚野の細分と情報の流れ

V1野から直接・間接に入力を受ける高次視覚中枢は多くの小領野に分けられることがサルで明らかにされた(図-9(a))¹⁶⁾。おのおのの小領野の区分は、細胞の並び方や神経線維の走り方あるいは入出力神経結合の相手先などの解剖学的相連、固有の視野再現、細胞の反応選択性の特徴などに基づいてなされたものである。図-9(b)に結合関係に基づく小領野間の階層構造を示す¹⁷⁾。これらの小領野の機能がすべて明らかになっているわけではないが、階層的に進むかなり独立な二つの情報処理の流れがあることが分かってきた。その一つはV4野→PIT野→AIT野の直列的連鎖に沿うパターンの色および形の情報の分析・統合であり、もう一つはMT野→MST野→7a野の直列連鎖に沿うパターンの運動や空間的位置関係に関する情報の分析・統合である。これらの流れは、ちょうど認知の二つの側面、すなわち形態・色認知と空間認知に対応す

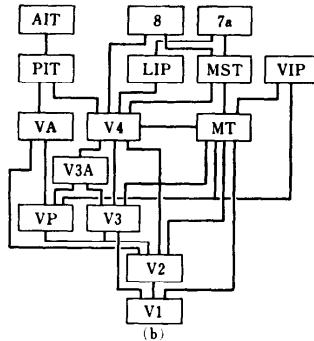


説明は本文中。

図-8 網膜からV2野に至る視覚経路における視覚刺激のパラメータ別分離処理—その部分的分離と結合関係



(a) 脳の平面展開図上に示された多くの視覚性領野。
 a: 上は側面から見た右半球。下は左右半球が接する内面(左半球)を示す。
 AS: 弓状溝, CaS: 鳥距溝, CeS: 中心溝, CiS: 帯状溝, IOS: 下後頭溝, IPS: 頭頂間溝, LS: 月状溝, OTS: 後頭-頭頂溝, PS: 主溝, POS: 頭頂-後頭溝, SF: シルピウス溝, STS: 上側頭溝。
 b: 右半球の平面展開図と視覚性領野の位置。影を付けた部分は溝の中に隠れている脳の部位、破線は溝底の位置を示す。
 c: 展開図の作り方を示す。
 aに番号で示した水平面で脳を切断したときの皮質表面の切り口がcに等高線表示で示されている。展開にともなう歪みをできるだけ少なくするために、LSおよびIOSの付近で切れ目を入れ、V1野を切り離している。太字で入れてある番号は Brodmann による脳の区分をあてはめたもの。
 (Van Essen & Maunsell¹⁰⁾ より編集)



(b) 視覚性領野間の結合関係。
 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。
 (Van Essen¹¹⁾ より編集)

図-9 マカクザルの視覚関連領野と結合関係

る。すでに図-8 でみたように、V1, V2野からV4野への神経結合は主に小細胞系の情報を受け取る部位から、MT野への神経結合は主に大細胞系の情報を受け取る部位からなされているという。ただし、図-9(b)の解剖学的結線図にもみられるように、これらの二つの系の途中経路はまったく独立というわけでもない。視覚前野でかなり独立にまた並列に分析された色、線分の方角、両眼視差、運動方向などの素情報は、形態視系、空間視系の双方で利用されていると考えたほうがよいであろう。また線分の方角や運動方向の検出それ自体にも、明るさの不連続や色の不連続などいくつかの手がかりが利用されている可能性がある^{18), 19)}。ただ、動きや奥行きなどの知覚には、色の不連続の情報寄与は明るさの不連続の情報に比べて少ないことは確かなようである¹¹⁾。

3.3 高次中枢における形や色の分析と統合

形態視に強く関連していると考えられているV4野に関しては、色に選択性を示す細胞の性質がV1野の波長選択性細胞のそれに比べてより心理的な色知覚の性質に近づいていることは報告されているもの²⁰⁾、それ以外の性質がV1野やV2野に比べてどのように高度化されているかについては今のところこれといった知見がない。そこで一足跳びにIT野に話を進めよう。

IT野のうちでも前半部であるAIT野に局限した皮質の破壊は、パターンの大きさ、明るさ、色などの要素的な側面の知覚には障害を与えないが視覚的再認(以前見たことがある物体の認識)には重い障害を与えることから、AIT野は視覚的認識の場であると考えられている²¹⁾。そのような巨視的知見に対応して、円、三角形、正方形、十字などの図形を区別するように訓練されたサルAIT野には、それらの抽象図形に選択的に反応する細胞が見つかる。また、少ないながら顔や手といった複雑なパターンにのみ反応する細胞もAIT野にみついている。さらにAIT野から入力を受ける上側頭溝皮質(STP野、図-9(a)参照)の一部には顔に選択的に反応する細胞が集まっていることも明らかになった。顔に反応する細胞の役割をめぐって、一個一個が一つの認識をつかさどる細胞であるとする認識細胞仮説²²⁾と、多くの細胞の反応の横断的パターンが一つの認識に対応するとする細胞集団仮説²³⁾との間で議論が戦わされている。

いずれの仮説をとるにせよ、AIT野、STP野にみられるパターン選択性細胞の性質が、図-8(b)の階層

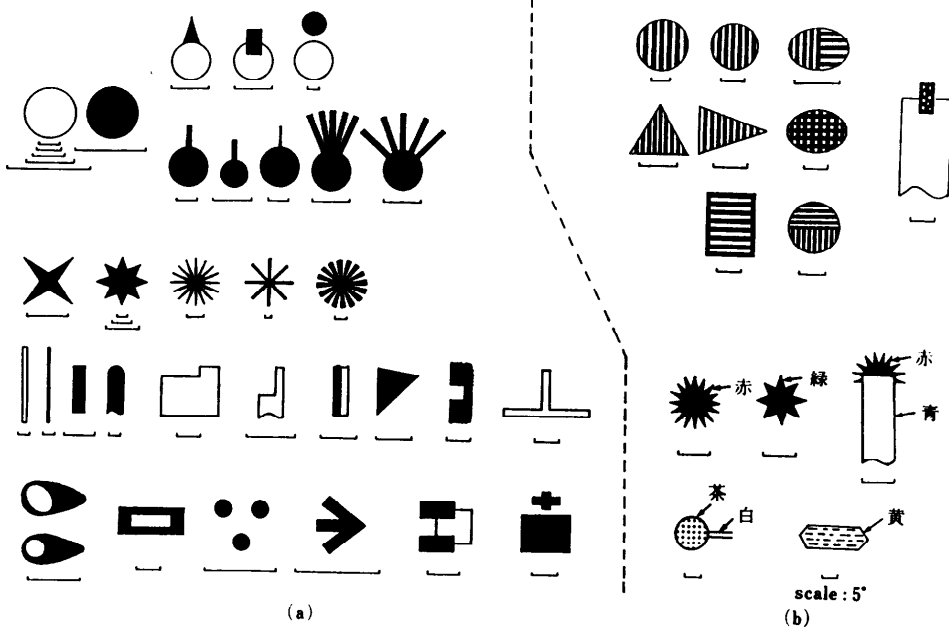
図に示されている領野のどのレベルでどのような情報の統合を経てつくられるのかを明らかにする必要がある。筆者らは、そのような視覚情報の統合過程を追う目的で PIT 野と AIT 野の細胞の働きの違いを調べている^{24), 25)}。

これまで調べたところでは、PIT 野の細胞の受容野の性質は単純で、V4 野あるいはもっと下位の領野の細胞にみつかると性質とあまり変わらない。すなわち、ある細胞は一本の線分の方位に、別の細胞は色に選択性を示すというように、単一のパラメータに選択性を示す。下位の領野の細胞との違いはといえば、受容野がやや広がっているようにみえることぐらいであろう。

一方 AIT 野の細胞のほとんどはそのような単純な刺激には反応しない。どのようなパターンに選択性を示すかを調べるため、実験者の顔や手のほか、マネキン人形、いろいろな動物の縫いぐるみ、本物そっくりの果物や野菜のモデルなど、複雑な3次元物体を刺激として用いてみると、サンプルされた細胞の約 2/3 は、これらの物体のいずれかに選択的に反応する。このことは、たとえばある細胞はリンゴを、別の細胞は

バナナをというように、パターンごとにそれを認識する認識細胞が脳には存在するとする“認識細胞仮説”を支持するかにみえる。しかし筆者らは、あえてこれと対峙する“細胞集団仮説”を支持するものと考えたい。なぜなら、これらの細胞が反応した3次元物体に含まれているいろいろな2次元部分パターンを作り、それに対する同じ細胞の反応を調べたところ、ほとんどの細胞にとって、それを興奮させるに必要な視覚刺激はたとえばリンゴやバナナといった物体そのものではなく、いくつかのパラメータの組み合わせでつくられる比較的単純な2次元パターンに帰着されたからである。たとえば、バナナには反応するがナスには反応しない細胞が必要としている刺激はバナナそのものではなく、長方形と黄色の組み合わせであり、縫いぐるみのキリンの首にもよく反応する。ただし顔に選択的に反応した細胞に対してだけは2次元パターンとして描いた顔パターンよりも単純な要素パターンに帰着させることができなかった。

顔や手に選択的に反応した細胞を除き、AIT 野の細胞の反応選択性は図-10 に示すように2群に整理することができる。(a)は方位の違う線分の組み合わせ



(a) 単独の形または形と形の統合で反応選択性が決まっている細胞。 (b) 形とテクスチャや色の組み合わせで反応選択性が決まっている細胞。

個々の細胞の反応選択性を、それぞれの細胞をもっとも強く反応させるに必要なもっとも単純なパターンで表す。顔や手のパターンにのみ選択的に反応する細胞を除き、AIT 野の細胞は上の2群にまとめられる。

図-10 AIT 野の細胞の反応選択性による分類とパターン情報の統合の度合

で説明できる三角形、方形、円、星型などの単一の形あるいはそれらの組み合わせが反応誘発刺激となっている細胞、(b)は単一の形が特定の色、特定のテクスチャをともなっていないなければならない細胞である。(b)群の細胞を、形と色やテクスチャを統合している細胞とみることでもできるし、色やテクスチャの不連続を手がかりに形を切りだしている細胞とみることでもできる。後者の見方は、視覚前野でいろいろなパラメータがかなり独立に分析されていることから考えても十分にありうる。

いずれにせよ、これらのことから導かれる結論は、AIT 野では視覚パターンを構成する個々の図形要素を識別するための情報の統合および複数の図形要素間の関係を記述するための情報の統合が起こっていること、その統合の程度は物体の概念を一つの細胞の活動で表現するほど複雑ではなく、むしろ個々の細胞の活動は物体の部分パターンを表現していると考えられることの二つである。

AIT 野の中あるいは別のどこかさらに高次の領野に、これらの部分情報を統合して物体の概念を記述する認識細胞があると考えられないか考えるかは別として、いくつかのパラメータの簡単な統合でいろいろな部分パターンを表現しておくことが、高度なパターン認識能力を発揮するための一つの鍵になっていることは間違いないようである。

3.4 高次中枢におけるパターンの運動情報の分析と統合

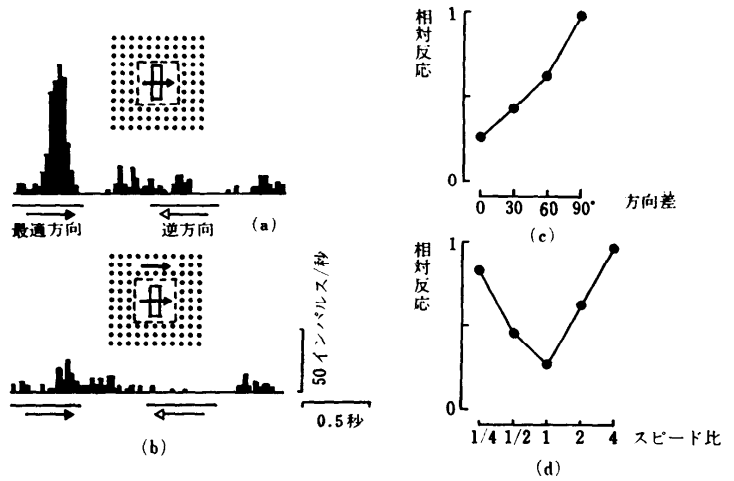
視覚刺激に含まれる要素の中でも“動き”は視環境を正しく解釈(認識)するための手がかりとして特に重要である。というのは、自ら動くことができるという特典をもつわれわれ動物は、動くことによって環境に積極的に働きかけ、環境を解釈するのに有用な動きの情報を作り出すこともできるからである。運動の速度勾配を手がかりとし

た物体の奥行き構造の把握はそのよい例である。

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み合わせで生じている。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二つの機能をもつサブシステムが必要になる。一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。もう一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、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。

3.4.1 MT 野における局所運動方向の分析

MT 野 (middle temporal area) は、上側頭溝と呼ばれる深い溝の奥に位置する小さな領野である (図-9 (a)参照)。この領野は、ほぼ 90% の細胞がパターン



- (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。(ヒストグラムの下の特線と矢印が、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) ドットパターンをスリットと同じ方向に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。
- (c) 周囲のドットパターンの運動方向をスリットの運動方向 (最適に合わせてある) から 30°, 60°, 90° とずらしたときの反応の大きさの変化。0° すなわちスリットの運動方向と一致しているときに抑制がもっとも強い。縦軸はドットパターンが静止しているときのスリットに対する反応を 1 とした反応の大きさ。
- (d) ドットパターンの運動スピードをスリットのスピード (最適に合わせてある) からいろいろなずらしたときの反応の大きさの変化。スピードが一致しているときに抑制がもっとも強い。

図-11 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

の動きに方向選択性を示すという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。MT野の運動方向選択性細胞の多くは、動いているパターンの形には感受性がない。

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野細胞がみている範囲は視野のほんの一部に過ぎない。逆に言えば、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²⁶⁾。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²⁷⁾。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。

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ともな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²⁸⁾。

第一に明らかになったことは、多くの MT野細胞で、受容野内の最適運動刺激に対する反応が受容野の周囲で背景パターンが同じ方向に同じ速度で動いたときに抑えられるということである (図-11(b))。このような周辺抑制 (surround inhibition) の強さは細胞により異なるが、もっと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。

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し

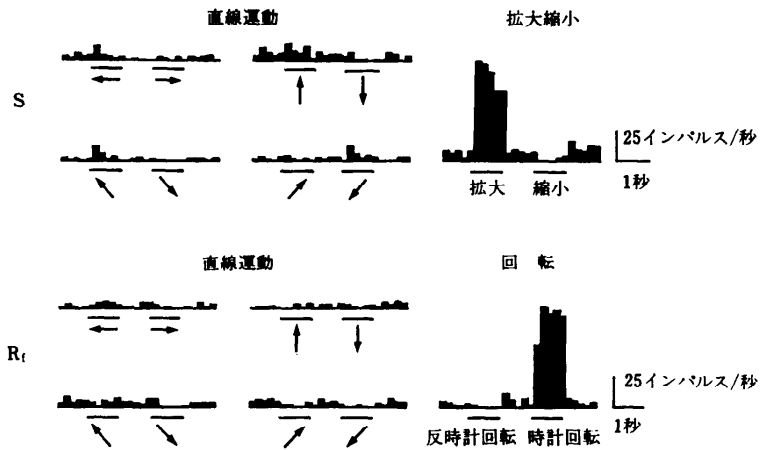
ていることになる。M⁻型細胞は広視野刺激には反応が減少してしまう。この周辺抑制は、周囲に与えたパターンの運動方向および速度が受容野内に与えた最適運動刺激からずれるほど減少した (図-11(c), (d))。このことは一見相対運動の検出になっているようにみえるが、真に相対運動の検出であるためには、周囲に与えるパターンだけを動かしたときにも反応を示し、その最適運動方向が受容野中心部のそれとちょうど逆になっていなければならない。このことを多数の M⁻型細胞について調べてみると、約半数の細胞で受容野中心部と周辺部それぞれの単独刺激に対して反応する運動方向が逆転した。このことから、動きの不連続部を手がかりとして物体を背景から抜き出すための情報は、MT野ですでに取り出されていると結論された。

さて、刺激の面積を広げても反応が抑制されない MT野の M⁺型細胞は広視野運動の知覚へ関与しうる。しかしこれらの細胞は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もたない。では、果たして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 (medial superior temporal area 図-9(a), (b) 参照) が有望であると考え、その領野の細胞の性質を調べたところ、そのような動きをする細胞が MST野内のある部位にまとまって存在していることをつきとめた。

3.4.2 MST野における背景運動と物体運動の分離処理

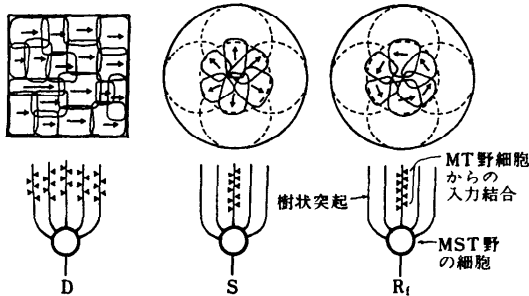
MST野は機能的に二つの領域 (背側部と腹側部) に分けられることが最近の研究で明らかにされた。背側部では広視野パターンの動きが、腹側部では物体の動きが専門に分析されている。以下に、この結論が導かれたそれぞれの領域の細胞の性質について紹介しよう。

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²⁹⁾。パターンが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 (rotation cell, Rf細胞) の 3種類である。図-12



S細胞は広視野テクスチャパターンの拡大（ズームイン）または縮小（ズームオフ）に選択的に反応し、等距離直線運動にはどの方向であっても反応しない。例示したS細胞は拡大にのみ反応している。
Rf細胞は広視野テクスチャパターンの時計方向または反時計方向の回転に選択的に反応し、やはり等距離直線運動には反応しない。例示したRf細胞は時計方向の回転に反応している。

図-12 MST野のDSR領域のS細胞とRf細胞の広視野ドットパターンの動きに対する反応特性



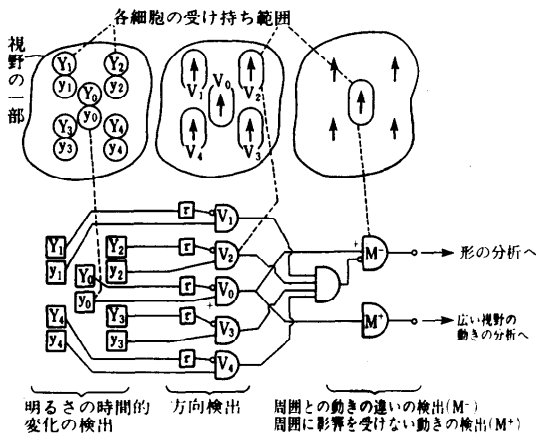
これらの細胞の反応選択性は、MT野の細胞が検出した局所運動方向の情報の統合により説明される。太線の大きな囲みはMST野の細胞の受容野。細線の小さな囲みはこれらのMST野細胞に入力結合をもつMT野のM⁺型細胞の受容野と検出する局所運動方向（矢印）。S, Rf細胞はパターンの動きの中心を広い受容野の中のどの位置にずらしても同じ運動方向に選択性を示すので、その受容野はいくつかのコンパートメント（点線の囲み）よりなると考えられる。

図-13 MST野のD, S, Rf細胞の反応選択性を決める神経結合モデル²⁹⁾

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, Rf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-13に示すように巧みに統合することで説明できる²⁹⁾。M⁻型細胞は広視野のヒーレントな動きには反応しないので、D, S, Rf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。DSR野の細胞が広視野の動きにしか反応しない理由としては、閾処理型の非線形があると考えればよい。同時に興奮するMT野細胞の数は、物体が局所的に動いた場合に比べ広視野パターンが動いた場合のほうが圧倒的に多い。すなわち、物体の局所運動によってもたらされる興奮はDSR野の細胞を活動させるには至らないと考えるのである。

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が多い^{30), 31)}。筆者らはその中の約2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みだしている。すなわち、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。

は、S細胞とRf細胞の反応の例である。筆者らはこれら3種類の細胞に付けた名前の頭文字をとり、この領域をDSR野と呼ぶことにしている。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、またはそれらの組み合わせである。したがって、



網膜のY細胞から三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、運動物体の形の認識に情報を提供することができる。周囲の動きに影響されない運動方向選択性細胞(M⁺)も三段の結合で作られるが、その信号はMST野のDSR領域にある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ると思われる(図-13参照)。

図-14 運動情報の階層処理モデル

MT野にみられた相対運動検出細胞との違いはといえば、MST野の細胞の受容野は圧倒的に広く、反応の性質は窓をその中のどの位置に置いても、また窓の大きさを2-4倍の範囲で変えても変わらないことである。このように、MST野の細胞はMT野の細胞に比べてパターンの位置の拘束、パターンの大きさの拘束からある程度解放されているとみることができる。このような性質は、動きの不連続を手がかりに物体の形を分析するというプロセスにはなじまない。むしろ動いている物体に注意を喚起する(視線の追従をも含めて)システムの一部なのであろう。動きの不連続により切りだした物体の形の処理は、MT野からV4野を経てIT野に向かう視覚経路でなされているものと想像される。実際にそのような神経連絡は存在しているのである(図-9(b)参照)。

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神経演算がMT野、MST野の神経連鎖の中でなされていることを示した。本節の初めに述べたように、この2種類の動きを区別する神経演算は、自らも動きながら外界のモデルを脳に表出するためにはならない演算なのである。

3.4.3 運動情報処理の階層モデル

ここでは、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-14に示すように、網膜のY細胞(Y₀-Y₄, y₀-y₄)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V₀は、y₀からは興奮入力を、Y₀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y₀からY₀方向への動きにはよく反応するがY₀からy₀方向への動きには反応しないという運動方向選択性をV₀にもたせることができる。三段目のM⁻細胞は、V₀からは興奮入力を、V₀と同じ運動方向に選択性をもつV₁-V₄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だす。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にこのモデル神経回路のよう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。

3.4.4 頭頂連合野における空間認知関連細胞

空間認知には、ものともとの位置関係の認知と自分ともとの位置関係の認知の二つの側面がある。前者のための情報処理が脳のどの部位でどのようになされているかについては、今のところ何も分かっていない。後者、すなわち自分ともとの位置関係の処理については、それにつなぐと考えられるいくつかの所見がある。

まず、自分ともとの位置関係を知るにはどのような方策があるかを考えてみよう。一つの方策は、現在の視線がどの方向にあり、物体に視線を合わせるにはそこからどの方向にどれだけ視線を動かせばよいかを計算することであろう。上に述べたMT野、MST野、さらにMST野から神経結合を受ける頭頂連合野の7a野は、視線の制御すなわち眼球運動に密接に関係していることが多くの研究者によって示されている。このうちMT野とMST野は動いている物体を視線で追いかけるという追従機能に関係していると考えられている。すなわち、MT野の細胞は純粋に視覚性の情報を受け、視野の周辺部を受けもつ細胞は追従運動を引き起こすのに必要な物体の視野上の位置と運動方向の情報を、視野の中心部を受容野に含む細胞は追従運動

を保つための物体の視野中心部からのずれの方向やスピードの情報を提供し、一方 MST 野の細胞は視覚情報を受けると同時に眼筋に対する運動指令のフィードバックをも受け、物体を視野の中心に正しく捉える運動指令を作るのに寄与すると考えられているのである³²⁾。このような追従機能も空間視の一つである。

7a 野には眼球の追従運動に関連して反応する細胞のほかに、視線を視空間のある位置に向けたときに反応する細胞もみつまっている^{33), 34)}。そのような細胞は注視細胞と呼ばれている。注視細胞には、視線の方向だけに選択性を示すもの、注視位置だけに選択性を示すもの、その両方に選択性を示すものの三種類がある³⁴⁾。これらは実際に視線を移したときに反応する細胞である。このような細胞は3次元空間認知に必要な情報を表示しているとも考えられるが、視線を特定の場所に保っておく働きをしているとも考えられる。しかし驚くべきことに 7a 野には、実際には視線を移さず空間の特定の位置に注意をはらっただけで活動する細胞、すなわち心の中での注視位置に反応する細胞もみつまっている³⁵⁾。このような細胞は空間認知以外に関わりようがないであろう。残念ながら、注視細胞の反応を作り出す神経回路はまだ明らかにされていない。

4. おわりに

小宇宙と呼ばれる脳の中にマイクロな探査ロケットを飛ばし、銀河系にたとえた視覚神経系の構造と機能についてかいまみてきた。しかし、脳における見る仕組みについての探査は、核心にふれつつあるものの、まだまだ初めに例にあげた夏の高原のシーンの視覚的理解を説明できるまでには至っていない。見えたものを理解するには、ここで紹介したボトムアップ的な情報の分析と統合に加えて、注意による情報の取捨選択、記憶との照合、パターンに対する意味づけなどのいわゆるトップダウンの情報処理もなされなければならない。脳における視覚情報処理を完全に理解するには、まだまだ多くの優れたブレークスルーが必要とされるゆえんである。

参 考 文 献

- 1) Rodieck, R. W.: Quantitative Analysis of Cat Retinal Ganglion Cell Response to Visual Stimuli, *Vision Res.*, Vol. 5, pp. 583-601 (1965).
- 2) 安田 稔: 網膜モデルにおける時間特性の導入方法についての考察, *医用電子と生体工学*, Vol.

- 11, No. 4, pp. 249-257 (1973).
- 3) Enroth-Cugell, C. and Robson, J. G.: The Contrast Sensitivity of Retinal Ganglion Cells of the Cat, *J. Physiol.*, Vol. 187, pp. 517-552 (1966).
- 4) Saito, H., Shimahara, T. and Fukada, Y.: Four Types of Responses to Light and Dark Spot Stimuli in the Cat Optic Nerve, *Tohoku J. exp. Med.*, Vol. 102, No. 2, pp. 127-133 (1970).
- 5) Saito, H., Shimahara, T. and Fukada, Y.: Phasic and Tonic Responses in the Cat Optic Nerve Fibers—Stimulus-Response Relations, *Tohoku J. exp. Med.*, Vol. 104, No. 4, pp. 313-323 (1971).
- 6) Marr, D. and Hildreth, E.: Theory of Edge Detection, *Proc. R. Soc. Lond. B*, Vol. 207, pp. 187-217 (1980).
- 7) Marr, D.: *Vision: A Computational Investigation into the Human Representation and Processing of Visual Information*, Freeman & Company, San Francisco (1982). 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).
- 8) Mishkin, M., Ungerleider, L. G. and Macko, K. A.: Object Vision and Spatial Vision: Two Cortical Pathways, *Trends in Neurosci.*, Vol. 6, No. 10, pp. 414-417 (1983).
- 9) Livingstone, M. S. and Hubel, D. H.: Anatomy and Physiology of a Color System in the Primate Visual Cortex, *J. Neurosci.*, Vol. 4, No. 1, pp. 309-356 (1984).
- 10) Hubel, D. H. and Wiesel, T. N.: Receptive Fields, Binocular Interaction and Functional Architecture in the Cat's Visual Cortex, *J. Physiol.*, Vol. 160, pp. 106-154 (1962).
- 11) Livingstone, M. S. and Hubel, D. H.: Psychophysical Evidence for Separate Channels for the Perception of Form, Color, Movement, and Depth, *J. Neurosci.*, Vol. 7, No. 11, pp. 3416-3468 (1987).
- 12) 福島邦彦: 位置ずれに影響されないパターン認識機構の神経回路モデル, *電子通信学会誌*, Vol. 62 A, No. 10, pp. 658-665 (1979).
- 13) De Valois, R. L. and De Valois, K. K.: Spatial Vision, *Ann. Rev. Psychol.*, Vol. 31, pp. 309-341 (1980).
- 14) 岡島健治, 藤原正三: トモグラフィック表示による画像の局所的フーリエ解析, *情報学研報*, Vol. CV 39-3 (1985).
- 15) Lehky, S. R. and Sejnowski, T. J.: Neural Network Model for the Cortical Representation of Surface Curvature from Images of Shaded Surfaces, In: *Sensory Processing*, ed. by Lund, J. S., Oxford University Press (1988).

- 16) Van Essen, D. C. and Maunsell, J. H. R. : Two-Dimensional Maps of the Cerebral Cortex, *J. Comp. Neurol.*, Vol. 191, No. 2, pp. 255-281 (1980).
- 17) Van Essen, D. C. : Functional Organization of Primate Visual Cortex, in *Cerebral Cortex*, 3, ed, Peters, A. and Jones, E. G., pp. 259-329, Plenum Press, New York & London (1985).
- 18) DeYoe, E. A. and Van Essen, D. C. : Concurrent Processing Streams in Monkey Visual Cortex, *Trends in Neurosci.*, Vol. 11, No. 5, pp. 219-226 (1988).
- 19) 斎藤秀昭, 田中啓治, 磯野春雄, 安田 稔, 三上章允 : 視覚中枢 MT 野の細胞は等輝度色度パターンを分析できるか, *信学技報*, Vol. MBE 86-125, pp. 227-232 (1986).
- 20) Zeki, S. : Colour Coding in the Cerebral Cortex : The Reaction of Cells in Monkey Visual Cortex to Wavelength and Colours, *Neurosci.*, Vol. 9, pp. 741-765 (1983).
- 21) 岩井栄一 : 脳学習・記憶のメカニズム, 朝倉書店 (1984).
- 22) Perrett, D. I., Smith, P. A. J., Potter, D. D., Mistlin, A. J., Head, A. S., Milner, A. D. and Jeeves, M. A. : Neurones Responsive to Faces in the Temporal Cortex : Studies of Functional Organization, Sensitivity to Identity and Relation to Perception, *Human Neurobiol.*, Vol. 3, pp. 197-208 (1984).
- 23) Baylis, G. C., Rolls, E. T. and Leonard, C. M. : Selectivity between Faces in the Responses of a Population of Neurons in the Cortex in the Superior Temporal Sulcus of the Monkey, *Brain Res.*, Vol. 342, No. 1, pp. 91-102 (1985).
- 24) Tanaka, K., Fukada, Y., Fukumoto, M. and Saito, H. : The Inferior Temporal Cortex of the Macaque Monkey : I. Regional Differences in Response Properties of Cells, *Soc. Neurosci. Abstr.*, Vol. 13, p. 627 (1987).
- 25) Saito, H., Tanaka, K., Fukumoto, M. and Fukada, Y. : The Inferior Temporal Cortex of the Macaque Monkey : II. The Level of Complexity in the Integration of Pattern Information, *Soc. Neurosci. Abstr.*, Vol. 13, p. 628 (1987).
- 26) Van Essen, D. C., Maunsell, J. H. R. and Bixby, J. L. : The Middle Temporal Visual Area in the Macaque : Myeloarchitecture, Connections, Functional Properties and Topographic Organization, *J. Comp. Neurol.*, Vol. 199, No. 3, pp. 293-326 (1981).
- 27) Albright, T. D., Desimone, R. and Gross, C. G. : Columnar Organization of Directionally Selective Cells in Visual Area MT of the Macaque, *J. Neurophysiol.*, Vol. 51, pp. 16-31 (1984).
- 28) Tanaka, K., Hikosaka, K., Saito, H., Yukie, M., Fukada, Y. and Iwai, E. : Analysis of Local and Wide-Field Movements in the Superior Temporal Visual Areas of the Macaque Monkey, *J. Neurosci.*, Vol. 6, No. 1, pp. 134-144 (1986).
- 29) Saito, H., Yukie, M., Tanaka, K., Hikosaka, K., Fukada, Y. and Iwai, E. : 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 (1986).
- 30) Komatsu, H. and Wurtz, R. H. : Relation of Cortical Areas MT and MST to Pursuit Eye Movements, I. Localization and Visual Properties of Neurons, *J. Neurophysiol.*, Vol. 60, No. 2, pp. 580-603 (1988).
- 31) Tanaka, K., Fukumoto, M. and Saito, H. : Analysis of Object Motion in the Ventral Part of the Macaque MST Area, *Soc. Neurosci. Abstr.*, Vol. 14, p. 202 (1988).
- 32) Newsome, W. T., Wurtz, R. H. and Komatsu, H. : Relation of Cortical Areas MT and MST to Pursuit Eye Movements, II. Differentiation of Retinal from Extraretinal Inputs, *J. Neurophysiol.*, Vol. 60, No. 2, pp. 604-620 (1988).
- 33) Mountcastle, V. B., Lynch, J. C., Georgopoulos, A., Sakata, H. and Acuna, C. : Posterior Parietal Association Cortex of the Monkey : Command Functions for Operations within Extrapersonal Space, *J. Neurophysiol.*, Vol. 38, pp. 871-908 (1975).
- 34) Sakata, H., Shibutani, H. and Kawano, K. : Spatial Properties of Visual Fixation Neurons in Posterior Parietal Association Cortex of the Monkey, *J. Neurophysiol.*, Vol. 43, No. 6, pp. 1654-1672 (1980).
- 35) ワーツ, R. H., ゴールドバーグ, M. E. and ロビンソン, D. L. : 視覚的注意の脳内機構, *サイエンス*, 1982年8月, pp. 62-73 (1982).

(昭和63年10月28日受付)