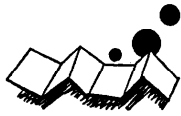


解説

3. 脳・神経系の構造



3.1 視覚系の構造と機能†

外山 敬介††

1. はじめに

生体における視覚情報処理の究極の目的は視覚を通して外の世界を知ることである。光を通して伝えられる外界の情報が目によってとらえられ、大脳に送られ、処理されて初めて外界が知覚される。視覚情報処理には光学的な映像情報を神経情報に写し取る過程とそれに基づいて外界を知る過程が含まれる。前の過程に対しては感覚、後の過程については認知とか認識という言葉が用いられる。

2. 目の情報処理：視覚情報の受容

2.1 光学機械としての目

視覚の感覚受容器は目である。目にはカメラのレンズに当る水晶体、絞りに当る虹彩、レンズのピントを合わせるための毛様体筋、フィルムに当る網膜などがある(図-1)。目は現在のいかなる光学機器もはるかに凌ぐ光学的性能を備えている。視力2.0のヒトは視角0.5分の距離にある二つの点を見分けることができる。視野の広さを180°とすればこれは約2万分の1の分解能に相当する。また十分に暗やみの中に慣れれば、最小単位の光(1個の光子)もとらえることができる。目の動作範囲は 10^7 に及ぶ明るさ変化をカバーする。真昼の太陽の下から映画館の暗やみの中に入っても、しばらくすれば空席を見つることができる。

このようなすばらしい目の働きはどこから生まれるのであろうか。純粋の光学機器としての目の性能は、実はかなり貧弱である。レンズの性能は現在のカメラよりはるかに劣る。網膜面も球形でなく、光軸の付近を除いて、網膜面に映る映像はかなり歪んでいる。目の性能の秘密は網膜にある。光軸付近の網膜面には直径1~2 μm の光受容細胞がびっしりと敷きつめら

れている(図-2)。光受容細胞には錐体と桿体の2種類があり、錐体には赤、緑、青の3原色に相当する3種類がある。映像の歪みが少ない光軸付近では、光受容細胞は高い密度で敷きつめられているが、歪みの大きい周辺部では次第にまばらになる。

光受容細胞は光エネルギーを吸収する色素を持ち、吸収したエネルギーを電気信号に変換する(光受容細胞の内部に電位変動が生じる)。電気信号の振幅は吸収された光のエネルギーに比例する。桿体は主として暗いところで、錐体は明るいところで動作する。光の色成分は3種類の錐体によって3原色に分解して電気信号に変換される。光受容細胞の電気信号は網膜の複雑な神経回路を通して、神経節細胞にインパルス(振幅、0.1V, 幅、1msの電気パルス)をひき起し、それが視神経を通して脳に送られる。

電気信号の振幅とインパルスの頻度の間には比例関係が成立するので、光受容細胞でとらえられた光の強さ(明るさ)の情報は視神経ではインパルスの頻度という形に変えられて大脳の視覚中枢に伝えられる。視神経には100万本の神経線維が含まれるが、その1本1本のインパルスの頻度が網膜のある点の映像の明るさを表わしている。つまり映像は100万個の画素に分解され、各々の画像の明暗が視神経のインパルス反応で表現される。

2.2 側抑制

網膜でとらえられた映像が視神経の反応パターンに写像される際には、映像は忠実にコピーされるのではなく、輪郭などパターンの認識にとって重要な特徴が強調されることが知られている⁷⁾。

1本の視神経が光の明るさを測定している範囲を受容野と呼ぶ。視神経は円形を受容野を持ち、受容野に光をあてれば視神経に反応が生じる。受容野の場所により光の効果が異なり、中心部では興奮、周辺部では抑制が生じる。つまり光をあてた場所によって異なる重みをつけてその強さが測定される。重み関数は図-3に

† Structural and Functional Design of Visual System by Keisuke TOYAMA (The 2nd Department of Physiology, Kyoto Prefectural University of Medicine).

†† 京都府立医科大学第2生理学教室

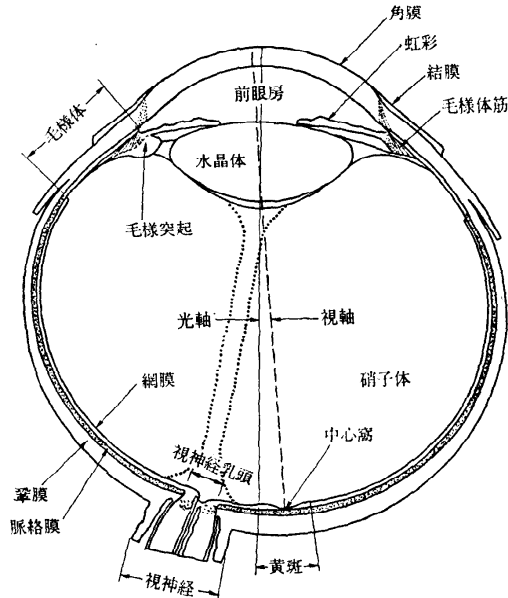


図-1 目の構造

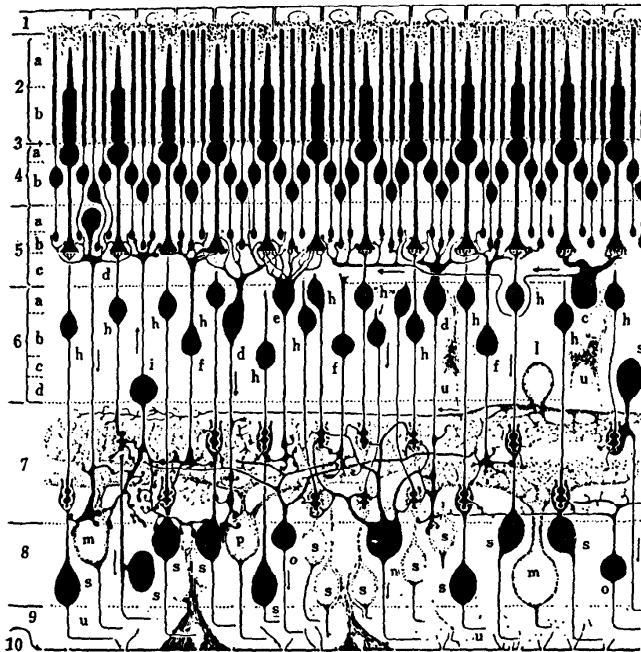


図-2 網膜の構造

ゴルジ染色によって染まる主なニューロンを示す。1: 色素層, 2a: 桿体および錐体の外筋, 2b: 内筋, 3: 外境界膜, 4: 外顆粒層, 5: 外網状層, 6: 内顆粒層, 7: 内網状層, 8: 神経節細胞層, 9: 神経線維層, 10: 内境界膜, c: 水平細胞, d~h: 双極細胞, i~l: アマクリン細胞, m~s: 神経節細胞 (Polyak, 1955より)。

示されるように、正と負の二つのガウス曲線により近似される(図-3A)。つまり受容野は正(興奮)と負(抑制)の重みを持つ同心円状の領域に区分される(図-3B)。このような受容野は視神経の源の細胞(神経節細胞)が受容野の中心部の光受容細胞から興奮、周辺部の光受容細胞から抑制(側抑制)を受けることにより構成される。後で述べるように、この周辺部からの抑制(側抑制)が視覚情報処理に重要な役割をはたしている。

このような構造を持つ受容野により、明るさを測定することは映像について空間的な2次微分を施すことに相当する。図-4にエッジや幅の異なる二つのスリットに対する視神経の反応と映像の明るさについての2次微分を示す。視神経には明るいエッジやスリットに反応するON-中心型や反対に暗いエッジやスリットに反応するOFF-中心型がある。前者の反応は2次微分の正の成分に、後者は負の成分に対応することが分る。つまり網膜でとらえられた映像の空間的な2次微分の正の成分と負の成分がそれぞれON-中心型とOFF-中心型の反応として符号化され、大脳の視覚中枢に送られる¹⁵⁾。

2.3 部分視と全体視

網膜の映像が視神経の反応パターンとして写像される際のもう一つの重要な情報処理は中心視の拡大コピーである。100万本の視神経の中、約半分が光軸から数度以内の映像を表わすために使われる。全視野の中のわずかに数度の範囲が50万個の画素で表わされ、他の視野の部分が残りの50万個の画素で表わされている。ヒトの視力が視野の中心部で高く、周辺部で極端に低下するのはこのためである。

われわれがものを見る時にはこの

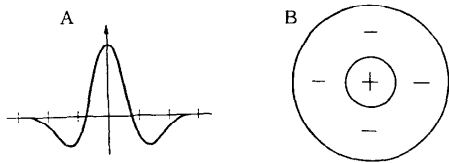


図-3 神経細胞の受容野

A, 神経細胞の受容野の重み関数. 重みの値(縦軸)を受容野の切断面(横軸)に沿って示す. B, 重みが正(+)
の領域と負の領域を示す.

中心部の視力の高い部分(中心視)を使ってものを見る. つまり絶えず目を動かし, 中心視を使って部分的なものを見(部分視), 部分視を継ぎ合わせて全面を合成する(全体視)³³⁾. このように視線を興味ある点に動かす眼球運動も, その点にピントを合わせるためのレンズの曲率の調節も, また目に入ってくる光の強さの調節もすべて大脳の視覚中枢によって行われる. 目は大脳というコンピュータにつながれて初めて, 高性能の光学機器として働くのである.

3. 大脳の視覚中枢の情報処理: 感覚から知覚へ

3.1 視覚認識のモデル

視覚認識については二つの対立する考え方がある. その一つは Descartes⁵⁾ によって提出された. 目の網膜に倒立した映像として投影された外界は視神経を通して脳室の壁に投影される. この像が松果体により再び逆転して捉えられ, 外界は正立した像として認識されるというものである(図-5). 外界の映像が脳室の壁に投影されるということや松果体が究極の認識の座であるという考えが誤りであることは言うまでもないが, 網膜の映像が神経情報として写像され, これが松果体の自我により, 認識に変換されるとした点が重要である.

この自我による統一的な視覚認識のモデルに対立して, 単一細胞による個別的な認識モデルがある(認識細胞の仮説)^{11), 2), 12)}. このモデルは認識の基本となるパラダイムはパターンの識別であると主張する. 丸の認識は視覚中枢の神経細胞が丸に対して選択的に反応する(反応選択性を持つ)ことである. つまり細胞がある認識(例えば丸)に対する鋳型となり, 視覚情報はこの鋳型にあてはめて同定される. このような定義を用いれば認識を自我から切り離して取扱うことができる.

3.2 反応選択性と認識機能

認識細胞の仮説を支持する証拠として, カエルの視

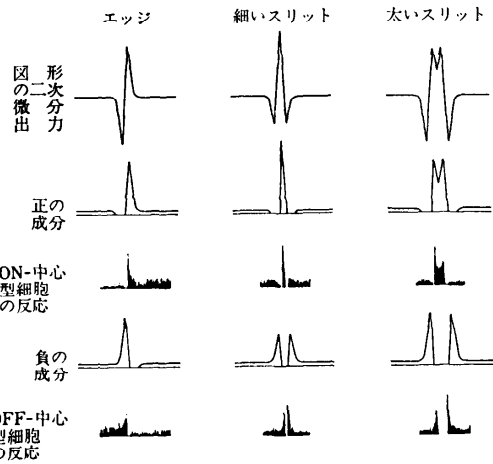


図-4 神経細胞の図形に対する反応

3種類の図形入力(エッジ, 細いスリットと太いスリット)の空間的な2次微分, その正の成分, 図形が受容野を右から左にゆっくりと横切った時の ON-中心型細胞の反応(縦軸はインパルスの頻度, 横軸は図形の位置を示す), 負の成分(符号が逆転している). OFF-中心型細胞の反応を示す(Marr and Ullman, 1976より引用).

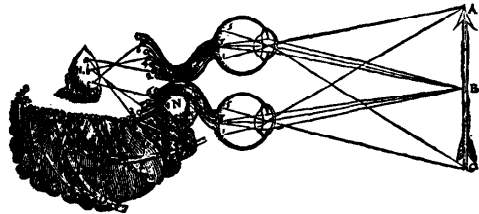


図-5 Descartes の視覚認識モデル

外界は目のレンズを通して倒立像として網膜に投影される. 網膜の視覚パターン(1-3-5)は視神経を通して, 脳室の孔(2-4-6)に反映される. そしてそれが精神の流れを通じて松果体に再逆転した像として投影される(Descartes, 1637より引用).



図-6 カエルの視覚中枢(上丘)の“虫細胞”の視覚刺激に対する反応

上, 小さい(1度)黒いスポットを速く動かした時の反応. 下, 黒いエッジに対する反応(Matsurana, Lettvin, McCulloch and Pitts, 1960より引用).

覚中枢細胞を挙げることができる. カエルの視覚中枢には2種類の神経細胞がある^{6), 16)}. ある神経細胞は黒い丸が受容野を横切った時に強く反応する. 反応は丸が小さいほど強く, また動きが早いほど強い(図-6). また他の神経細胞は大きな黒い影に反応する. 前者の

細胞はあたかも受容野に入ってくる小さな虫を見張っているようであり、後者は突然おそいかかる敵を見張っているようである。2種類の神経細胞がそれぞれエサと敵に対して反応選択性を持ち、これを他のものからより分けるための鑄型となっているのである。反応選択性を持つことにより神経細胞の反応は“虫がいる”とか“敵が来た”ことを意味することができる。この2種類の刺激に対する視覚中枢細胞の反応とカエルの行動の間には強い相関があり、カエルがその反応に基づいて虫と敵を認識していることが示唆される。

3.3 視覚中枢の機能区分

サルやネコなどの高等動物の脳の視覚中枢には映像の複雑な特徴を認識するための鑄型となる神経細胞がある。視覚中枢は視覚野と視覚前野からなる。視覚情報はまず視覚野に送られ、ここで処理された情報が視覚前野に送られる。最近サルやネコの研究で、視覚前野はいくつかの部分に細分化され、それぞれの領野が異なった視覚認識の働きを営むことが明らかとなった²⁹¹⁻³²⁷。

3.4 視覚野

3.4.1 幾何学的特徴に対する反応選択性

視覚野の細胞は図形の形（スリットやエッジの位

置、幅、長さ、角、傾き）、コントラスト（白黒、色）、両目でとらえられた図形の位置のずれ（視差、立体視に必要）、図形の運動方向などの図形の光学的な特徴に対して鋭い反応選択性を備えている^{71,81,322}。言い換えれば、神経細胞は図形の特徴をとり出す光学的なフィルタの働きを持つ。視覚野はこのような機能を持つ数億個の神経細胞を備え、映像の特徴をとらえる。

反応選択性は受容野の構造によって規定される。単純型と呼ばれる視覚野細胞の反応選択性を例として、反応選択性と受容野の関係を説明することにして、単純型細胞の受容野は長方形で、視神経と同じように正と負の重みを持つ領域に区分される（図-7AとB）。正の重みを持つ領域をすべて刺激し、負の領域を刺激しない図形に対して単純型細胞は最も強く反応する。図-7Dに示すように単純型細胞は正の受容野にぴったりとはまる垂直のスリットに対して選択的に反応する。

スリットの位置がずれたり、幅や傾きが変わったりして、負の受容野が刺激されると反応は著しく減少する（図-7EとF）。このように単純型細胞のスリットの幾何学的パラメータに対する反応選択性は受容野の構造によって決まる。つまり単純型細胞の図形フィルタとしての特性は正（興奮）と負（抑制）の重みを持つ受容野の配置から生みだされる。

3.4.2 細胞の3次元配列

神経細胞は視覚野の中にてたために置かれているのではなく、一定の規則によって、整然と配列されている¹⁰¹。視覚中枢細胞がスリットの動きに対して選択的に反応することはすでに述べたが、同じ方向に対して反応する細胞が表面から垂直に柱状に並んでいる。この細胞の柱は方位円柱とよばれる。この柱は直径0.03mm、高さは約2mmであるが、その中には数百個の細胞がある。たとえば垂直の方位円柱には、垂直のスリット、エッジ、角に反応する細胞が含まれている（図-8）。この柱の上の部分には視覚認識のための情報をとり出す細胞があり、下の部分に眼球運動を制御するための情報をとり出す細胞がある。

その隣には垂直より10°傾いたスリットやエッジに反応する細胞を含む方位円

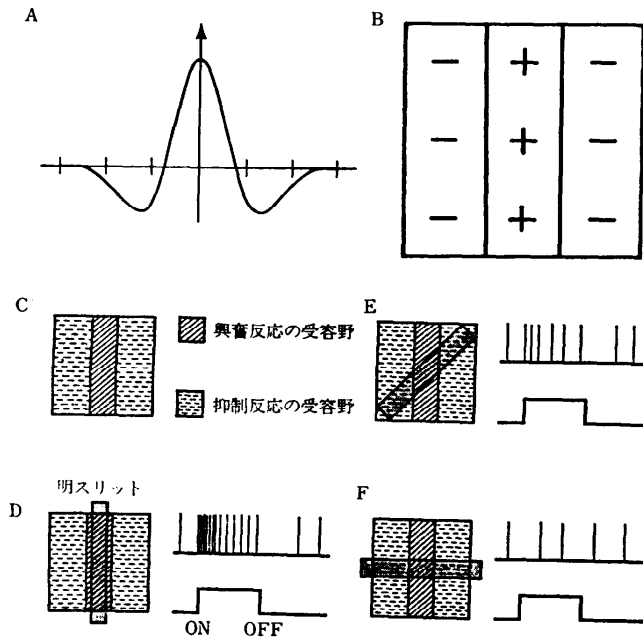


図-7 単純型細胞の受容野とスリットの方位選択性
A, 横方向の受容野の重み関数。BとC, 重みが正と負の受容野の領域を示す。D-F, それぞれ垂直、斜め、水平のスリットに対する反応を示す。

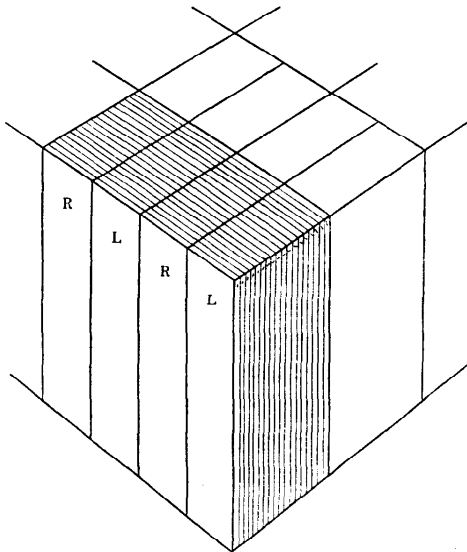


図-8 視覚野細胞の3次元配列

RとLはそれぞれ右と左の眼優位円柱を示す。また眼優位円柱に直交する細い円柱の垂直、斜め、水平の棒はそれに対応する方位円柱を示す (Hubel and Wiesel, 1977 より引用)。

柱があり、そのまた隣にはさらに 10° 傾いた方位円柱がある。つまり、 10° きざみに 18 個の方位円柱が順序正しく並べられ、すべての傾きがまかなわれている。

この方位円柱と直交する形で、眼優位円柱がある。眼優位円柱は右眼優位と左眼優位の二つの円柱からなっている (図-8 の R と L)。右眼優位の円柱の中心部にある細胞は右眼の、左眼優位の円柱の中心部の細胞は左眼の、境界部の細胞は両眼の視覚入力に反応する。片眼だけに反応する細胞はそれぞれの目でとえられた視覚情報の処理に関係し、両眼の入力に反応する細胞は立体視 (両眼視) の働きをもつ^{11), 18)}。

左右の眼優位円柱の直径はそれぞれ 0.5 mm である。左右の眼優位円柱と $0\sim 180^\circ$ の 18 個の方位円柱が一組になって超円柱を形成する。この超円柱の中に $0\sim 180^\circ$ のすべての方位のエッジやスリットなどのさまざまな形に反応する細胞が含まれている。この超円柱の中にある細胞の受容野はすべて重なり合っている。その隣の超円柱に属する細胞はそこからやや離れた場所を受容野をもつ、つまり 1 個の超円柱は網膜上の 1 点に対応し、そこに現れたさまざまな幾何学的特徴に反応する細胞が 18 個の方位円柱と 2 個の眼優位円柱に区分されて格納されている。

方位円柱や眼優位円柱の他にも視差円柱、色円柱な

どがあり、これらの円柱が超円柱を形成すると考えられている。超円柱がわれわれの視空間のある場所に対応する構造であり、円柱はそこに存在する視覚対象の属性に対応する構造である。このような原則に基づいて、視覚中枢細胞は柱状に配列されている。同じ円柱に属する細胞は何らかの共通の反応選択性を共有している。

3.4.3 反応選択性と神経回路

大脳の視覚中枢細胞の特色は鋭い反応選択性をもつことであることはすでに述べたが、このような性質は視覚中枢の神経回路網から生れる。神経細胞はシナプスによって連絡し、神経回路網を形成する。視覚中枢の神経細胞には 1 個当たり数千個のシナプスがあるので、神経細胞はそれだけの数の神経細胞と結合する可能性をもっているわけである。ただ二つの神経細胞が多数のシナプスを使って結合するので、結合の数はそれよりかなり少ないのが普通である。すでに単純型細胞について説明したように、視覚野細胞はシナプスを介し興奮性や抑制性の視覚入力を受けその相互作用によって反応選択性が生まれる。興奮と抑制の神経回路から反応選択性が生まれるものとするれば、共通の反応選択性を備えた細胞が一つの円柱を形成する柱状構造は神経回路の構成を容易にする合理的な設計と言える。

3.5 視覚前野

視覚野が図形に関するすべての光学的特徴を取扱うのに対し、視覚前野はいくつかの領域に区分され、特定の視覚情報を専門的に分析する^{29), 30)}。

3.5.1 V4 野: 色彩視の中核

色彩視を担当すると考えられている視覚前野 (V4 野) ではすべての神経細胞が色に対して反応選択性を持ち、その他の特徴に対しては反応選択性がない。

ヒトの色彩視の精神物理学的研究から、ものの色はそこから反射される光の波長ではなく、波長に対する光の反射率に基づいて認識されることが知られている。この機構により緑色の紙を青味がかかった光で照らしたときと赤味がかかった光で照らしたときとは紙から反射される光のスペクトルは大きく異なるのに、紙の色を正しく判断することができる (色恒常性)¹⁴⁾。

V4 野の神経細胞はこの働きに対応する反応選択性を備えている^{33), 34)}。たとえば赤い色紙に応じる神経細胞 ("赤色細胞") はいろいろな色紙を示しながら照明光のスペクトルを調整して、紙から長波長スペクトル成分が反射されてくるようにしても、赤い色紙だけに

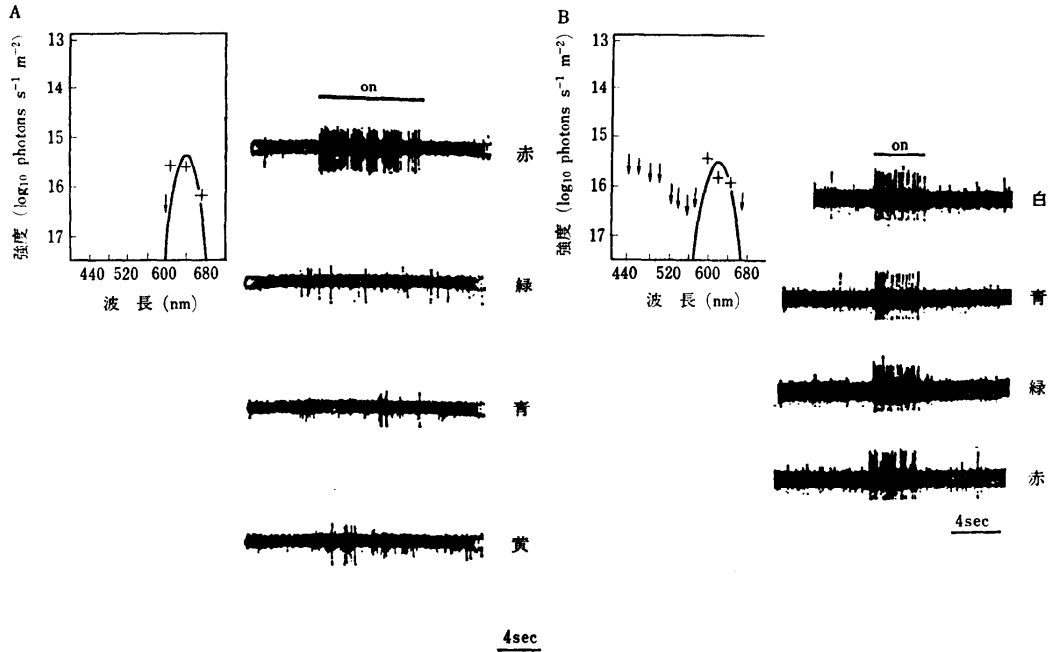


図-9 赤毛ザルの視覚前野 (V4野) と視覚野の“赤色細胞”の反応。
 A, V4野の“赤色細胞”. 光の波長に対する同調特性(左上)とさまざまな色紙に対する反応(右)を示す (Zeki, 1982より引用). B, 視覚野の“赤色光細胞”.

反応する (図-9A). 同じようにすると, 視覚野の“赤色細胞”がどの色の色紙にも同じように反応するのと対照的である (図-9B). 視覚野の色細胞は反射されてくる光のスペクトルを分析し, V4野の色細胞は見ているものと周囲のものから反射されてくる光を比較して, 恒常性のある色の判断をしているのである. まず視覚野の神経細胞によって見ているものと周囲のものから反射されてくる光のスペクトルが分析され, その情報を総合して色彩視の中樞の神経細胞が最終的に色を判断すると考えられる.

3.5.2 クレアビショップ野: 運動視の中樞

ヒトについて精神物理学的研究から3次元の運動の認知には二つの視覚的手がかりが用いられることが知られている. その一つは運動視差と呼ばれるものである^{22), 23)}. たとえば視標が鼻に向かって近づいてくると右眼には左方向, 左眼では右方向に移動するように見える. 逆に遠ざかる時には右眼には右方向, 左眼には左方向に移動するように見える (図-10A). 脳でこの左右の目に捉えられた動きのベクトルが合成され, 前後方向の動きとして認識される.

前後方向の運動にともなうもう一つの視覚的手がかり

りは物体の大きさの変化である. たとえばある物体が1mの距離から25cmの距離まで近づけば, 物体の大きさは4倍になるはずである. しかし大きさの恒常性のメカニズムが働いて, 物体の大きさは変わらないように見える. 3次元の運動の認識にはこの二つの視覚的手がかりが組合せられて用いられ, 一つの手がかりが単独で与えられた時よりもはるかに大きな3次元の動きが認識される (図-10B).

視覚前野の一つであるネコのクレアビショップ野の細胞は眼前に呈示された図形の前後あるいは左右方向の運動に鋭い反応選択を示す^{25), 26)}. この反応性に基づいてクレアビショップ野細胞は1) 図形の接近に反応するもの (接近細胞), 2) 図形の離反に反応するもの (離反細胞), 3) 等距離の運動に反応するもの (等距離運動細胞), 4) 大きさの変化に反応するもの (拡大, あるいは縮小細胞) の4型に分類される.

3次元視覚刺激装置を用いて二つの視覚的手がかりに対する反応性を調べると, 接近細胞, 離反細胞, 等距離運動細胞はそれぞれ対応する運動視差に鋭い反応性を備えている.

またこれらの細胞の多くが大きさの変化に対して反

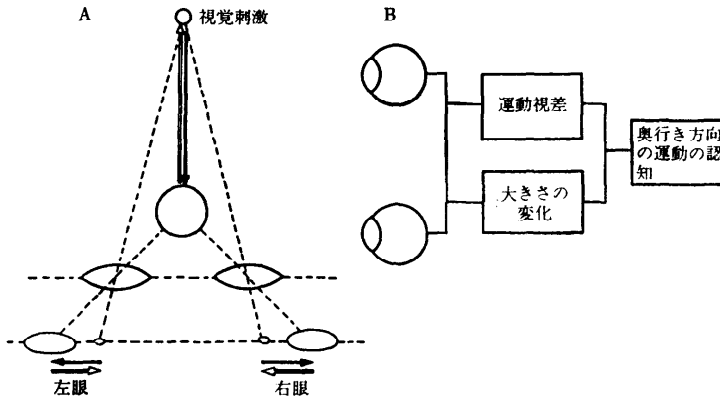


図-10 3次元運動の認識に使われる視覚の手がかりと認識の過程を示す模式図
 A, 視覚刺激の奥行き方向の運動にともなって左右の眼の網膜に生じる映像の動きと変化。黒と白の矢印はそれぞれ接近と離反の運動を示す。B, 3次元運動の認識の視覚機構を示す模式図。

応し、それらの大部分の細胞が運動視差と大きさの変化の組合せ、たとえば接近細胞では接近の運動視差と大きさの増大、離反細胞では離反の運動視差と大きさの減少の組合せに対して最も強く反応する。

接近細胞に右眼だけに運動するスポット光を見せると、左方向の運動に反応し、左眼の場合は右方向の運動に反応する。このことから接近細胞は右眼に左方向、左眼には右方向の運動を検出する一対の方向フィルタを備えていると考えられる。左右の目に単独でスポット光を示した時には、両目に見せた時より反応がはるかに小さいので、接近細胞は一対の方向検出器の両方の出力の論理積をとる AND ゲートを備えていると考えられる (図-11)。同様の実験から離反細胞は右眼に右方向、左眼に左方向の方向フィルタとその出力の論理積をとる AND ゲート、等距離細胞は左右両眼に同方向の方向フィルタと AND ゲートを持つものと考えられる (図-11)。接近細胞には接近の運動視差に対して最大の反応を示すもののほかに、接近運動視差と大きさの増大の組合せに最大の反応を示すものがある。

このような接近細胞は接近の運動視差に選択的に反応するための ANDゲートのほかに接近の運動視差とスポット光の大きさの増大という2種類の刺激の組合せに対して選択的に反応するためにもう一つの ANDゲートを備えているものと思われる (図-11)。同様に離反細胞にはスポット光が小さくなることと離反の運動視差の組合せに最も強く反応するものが多い。したがって離反細胞も離反の運動視差とスポット光の大きさの減少の組合せに選択的に反応するための AND

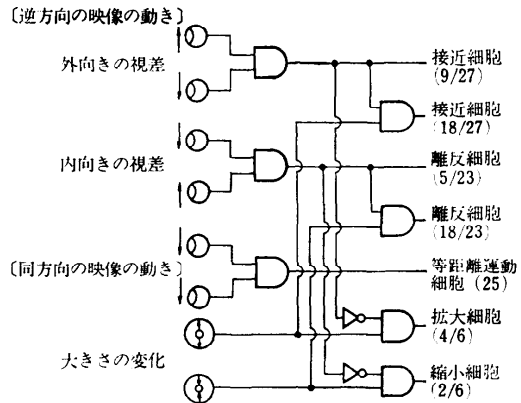


図-11 クレアビショップ野細胞の神経回路モデル (Toyama 未発表)。

ゲートを備えていると考えられる。また拡大、縮小細胞は前後方向の運動をとまなわない大きさの変化を検出するために、大きさの変化の検出器と運動視差を検出する AND ゲートを否定回路を通して結合 ANDゲートを備えていると考えられる (図-11)。

クレアビショップ野の接近、離反、等距離運動の3型の細胞の反応選択性は両眼の運動方向検出器、大きさの変化の検出器、ANDゲートによって説明することができるが、大きさの変化も実は図形の輪郭の移動方向から検出することができる。たとえばスポットが大きくなる時はスポットの輪郭が互いに外側方向に移動し、小さくなる時は内側方向へ移動するので、スポットの輪郭の移動をいくつかの対称点に置かれた方向検出器で出力の論理積をとればスポットの拡大あるいは

は縮小を検出することができる。一見無関係のように見える運動視差と大きさの変化がほとんど同じ神経機構によって説明されるわけである。このように、クレアビショップ領の神経細胞の3次元運動を認知する働きは究極的には図形の輪郭の移動方向を捉える方向検出器とその出力論理積をとるゲートに帰着されるのである。方向検出器の働きは視覚野の方向選択性を持つ細胞により行われ、その信号を組合せる AND ゲートの役割はクレアビショップ野の細胞が担うものと想定されている。

クレアビショップ野の細胞が3次元の運動の認知に用いられる二つの視覚的手がかりの組合せに対し、鋭い反応選択性を持つことは認識細胞仮説を支持するものと言えよう。左右の目で捉えられた互いに矛盾する映像の動きと映像の大きさの変化という外見的な視覚情報から、3次元空間の動きというより普遍的な情報がクレアビショップ野で取り出されている点を特に指摘しておきたい。この点でV4野の色恒常性に匹敵する情報処理がクレアビショップ野でも行われているとすることができる。二つの視覚前野に共通する働きは視覚野で詳細に分析された情報がある観点に基づいて総合し、より普遍的あるいは本質的な（たとえば色恒常性などの恒常性を備えた）情報をとり出すことであると思われる。このために視覚前野では、“中枢一情報”の情報処理の専門化が図られているのであろう。

3.6 連合野の情報処理

視覚前野で処理された情報は連合野で総合され、最終的に知覚認知が完成する。連合野の研究は最近始まったところで、その働きはあまり知られていない。ヒトやサルの研究から感覚対象の同定と位置の認知が別別の部位で行われるという驚くべき事実が明らかにされている²⁰⁾。視覚対象の究極的認識は側頭葉で行われる。ヒトでは側頭葉が侵されると見たもの（視覚性失認）や聴えているものが何であるか分からなくなる（聴覚性失認）。サルでは三角や丸などの図形を識別する学習ができなくなる。またサルの側頭葉ではヒトやサルの顔に特異的に反応する“顔細胞”^{24), 17)}や丸や四角に反応する“図形細胞”²¹⁾も報告されている。

これに対し、感覚対象の位置の認知は頭頂葉で行われる。頭頂葉が侵されると知覚されたものと自分との位置関係が分からなくなる。だから頭頂葉には知覚されたものを自分を中心とする空間（自己中心空間）に位置づける働きがあると考えられる。この部位では網膜上の指標の位置と眼球の位置の組合せに反応選択性を

持つ細胞も報告されている¹⁹⁾。このことは部分視から全体視の合成も頭頂葉で行われることを示している。

4. むすび

ここに紹介した神経生理学の研究結果は視覚野から連合野に至る大脳の視覚情報処理の過程を通して、神経細胞が視覚情報を認識するための鑄型として働いていることを示している。この過程には階層性があり、視覚野は視覚伝導路から、視覚前野は視覚野から、連合野は視覚前野から送られてくる情報を総合して認識が完成する。この図式は認識細胞の仮説によく合うように思われる³¹⁾。しかしこの考え方に対しては大きな疑問がある。それはもしも脳の神経細胞と認知との間に一対一の対応があるとすれば、脳の神経細胞の数は(100億といわれる)一生の間に行われる、われわれのすべての認識の活動をカバーできるであろうかという問題である^{15), 31)}。この反論に対しては脳の神経回路には可塑性があり、細胞の認識の働きは感覚体験を学習することにより、必要なものに対してだけ形成されるという神経細胞を有効に使うメカニズムがあるという主張がある^{3), 13), 27)}。

このような説明があっても、認識の働きを神経細胞との一対一の対応で説明するには脳の神経細胞の数はあまりにも少ないと考える研究者が多い。もしも認識を複数の神経細胞の反応の組合せで説明すれば、この難点は解消する。しかし一体何がこの複数の細胞の活動を統一的に監視するのであろうか。それを神経細胞に求められないとすれば、デカルトの自我にその役割を再び求めなければならない^{15), 24), 31)}。

参考文献

- 1) Barlow, H. B.: Single Units and Sensation: A Neuron Doctrine for Perceptual Psychology? *Perception* 1, pp. 371-394 (1972).
- 2) Barlow, H. B., Narashimhan, R. and Rosenfeld, A.: *Visual Pattern Analysis in Machines and Animals*, Science, Vol. 177, pp. 567-575 (1972).
- 3) Blakemore, C. and van Sluyters, R. C.: Innate and Environmental Factors in the Development of the Kitten's Visual Cortex, *J. Physiol.*, Vol. 248, pp. 663-716 (1975).
- 4) Bruce, C. J., Desimone, R. and Gross, C. G.: Visual Properties of Neurons in a Polysensory Area in Superior Temporal Sulcus of the Macaque, *J. Neurophysiol.*, Vol. 46, pp. 369-384 (1981).
- 5) Descartes, R.: *La Dioptrique*, Leiden: J.

- Marie (1637).
- 6) Ewert, J. P.: The Visual System of the Toad: Behavioral and Physiological Studies in a Pattern Recognition System, The Amphibian Visual System: Multidisciplinary Approach, ed. Fite, K., pp. 142-202, Academic Press (1976).
 - 7) Hartline, H. K. and Ratliff, F.: Inhibitory Interaction in the Retina of Limulus, Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/2, Physiology of Photoreceptor Organs, ed. Fourtes, M. G. F., pp. 381-448, Springer-Verlag (1972).
 - 8) 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).
 - 9) Hubel, D. H. and Wiesel, T. N.: Receptive Fields and Functional Architecture in Two Nonstriate Visual Areas (18 and 19) of the Cat, J. Neurophysiol., Vol. 28, pp. 229-289 (1965).
 - 10) Hubel, D. H. and Wiesel, T. N.: The Ferrier Lecture, Functional Architecture of Macaque Monkey Visual Cortex, Proc. R. Soc., B 198, pp. 1-59 (1977).
 - 11) Julesz, B.: Foundations of Cyclopean Perception, University of Chicago Press, Chicago (1971).
 - 12) Konorski, J.: Integrative Activities of the Brain: An Inter-disciplinary Approach, University of Chicago Press, Chicago (1967).
 - 13) 小松由紀夫: 大脳視覚野のシナプス可塑性, 神経研究の進行, Vol. 27, pp. 786-796 (1983).
 - 14) Land, E. H.: The Retinex Theory of Color Vision, Scientific American, Vol. 237, pp. 108-130 (1964).
 - 15) Marr, D.: Vision, pp. 336-361, W. H. Freeman and Co., San Francisco (1982).
 - 16) Maturana, H. R., Lettvin, Y. J., McCulloch, W. S. and Pitts, W. H.: Anatomy and Physiology of Vision in the Frog (*Rana pipiens*), J. Gen. Physiol., Vol. 43, pp. 129-171 (1960).
 - 17) Perrett, D. J., Rolls, E. T. and Caan, W.: Neurones Responsive to Faces in the Monkey Temporal Cortex, Exp. Brain Res., Vol. 47, pp. 329-342 (1982).
 - 18) Poggio, G. F. and Poggio, T.: The Analysis of Stereopsis, Ann. Rev. Neurosci., Vol. 7, pp. 379-412 (1984).
 - 19) Sakata, H., Shibutani, H. and Kawano, K.: Functional Properties of Visual Tracking Neurons in Posterior Parietal Association Cortex of the Monkey, J. Neurophysiol., Vol. 49, pp. 1364-1380 (1983).
 - 20) 酒田英夫: 脳と認識, 「脳の科学」II, 中村嘉男, 酒田英夫編, pp. 171-202, 朝倉書店 (1983).
 - 21) Sato, T., Kawamura, T. and Iwai, E.: Responsiveness of Inferotemporal Single Units of Visual Pattern Stimuli in Monkeys Performing Discrimination, Exp. Brain Res., Vol. 38, pp. 313-319 (1980).
 - 22) Regan, D. and Beverley, K. I.: Binocular and Monocular Stimuli for Motion in Depth: Changing-Disparity and Changing-Size Feed the Same Motion-in-depth Stage, Vision Res., Vol. 19, pp. 1331-1342 (1979).
 - 23) Regan, D., Beverley, K. I. and Cynader, M.: Stereoscopic Subsystems for Motion in Depth, Proc. R. Soc. Lond. B. 204, pp. 485-501 (1979).
 - 24) Stent, G. S.: Limits to the Scientific Understanding of Man, Science, Vol. 187, pp. 1052-1057 (1975).
 - 25) Toyama, K. and Kozasa, T.: Responses of Clare-Bishop Neurons to Three Dimensional Movement of a Light Stimulus, Vision Res., Vol. 22, pp. 571-574 (1982).
 - 26) Toyama, K., Komatsu, Y., Kasai, H., Fujii, K. and Umetani, K.: Responsiveness of Clare-Bishop Neurons to Visual Cues Associated with Motion of a Visual Stimulus in Three-dimensional Space, Vision Res., in press.
 - 27) 外山敬介: 視覚系の可塑性, 神経研究の進歩, Vol. 22, pp. 992-1000 (1978).
 - 28) 外山敬介: 感覚器と脳の生理, 岩波情報科学 24, 南雲仁一編「生体における情報処理」, pp. 1-42, 岩波書店 (1982).
 - 29) 外山敬介: 視覚野と視覚前野の分業体制, 科学, Vol. 53, pp. 221-228 (1983).
 - 30) 外山敬介: 視覚野と視覚前野の情報処理, 神経研究の進歩, Vol. 27, pp. 797-808 (1983).
 - 31) 外山敬介: 認識細胞仮説, 生体の科学, Vol. 35, pp. 195-206 (1984).
 - 32) 外山敬介: 大脳の視覚情報処理: 視覚野と視覚前野の働き, 医用電子と生体工学, Vol. 22, pp. 157-166 (1984).
 - 33) 外山敬介, 小松由紀夫: 大脳視覚中枢における視覚信号と眼球運動信号の統合, 眼科 MOOK 22, 眼生理学, 金原出版 (1984).
 - 34) Zeki, S. M.: Colour Coding in the Cerebral Cortex: The Reaction of Cells in Monkey Visual Cortex to Wavelengths and Colours, Neuroscience, Vol. 9, pp. 741-765 (1983).
 - 35) Zeki, S. M.: Colour Coding in the Cerebral Cortex: The Responses of Wavelength-selective and Colour-coded Cells in Monkey Visual Cortex to Changes in Wavelength Composition, Neuroscience, Vol. 9, pp. 767-781 (1983).

(昭和59年9月12日受付)