

立体的 visual flow に対するマカクザル MST 野細胞の反応

大野裕史^{*1}, 橋本直樹^{*2}, 樋田栄揮^{*2}, 斎藤秀昭^{*2}
 富士ソフト ABC (株)^{*1}, 玉川大学工学部^{*2}

Responses of macaque MST cells to three dimensional visual flow

Hiroshi Ohno^{*1}, Naoki Hashimoto^{*2}, Eiki Hida^{*2}, Hide-aki Saito^{*2}

FUJISOFT ABC Incorporated^{*1}

Faculty of Engineering, Tamagawa University^{*2}

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

マカク属サルの視覚中枢の一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域であることが, 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域で, 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.

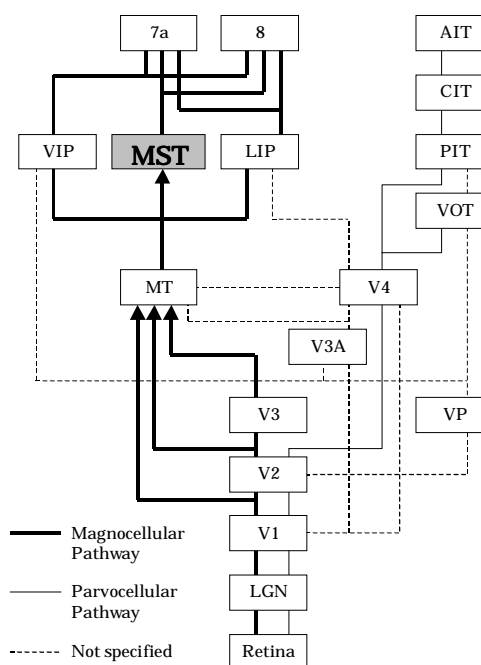


Fig.1 Hierarchical organization of motion-processing pathway (Magnocellular pathway) and of pattern-processing pathway (Parvocellular pathway) of the macaque visual system.

*1 〒247-0072 神奈川県鎌倉市岡本 2-13-18

*2 〒194-8610 東京都町田市玉川学園 6-1-1

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、全体として三次元的な奥行き感を持った 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持った 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が、細胞の機能的分類や反応に關する 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 に基づく三次元空間知覚が 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 に示す二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。

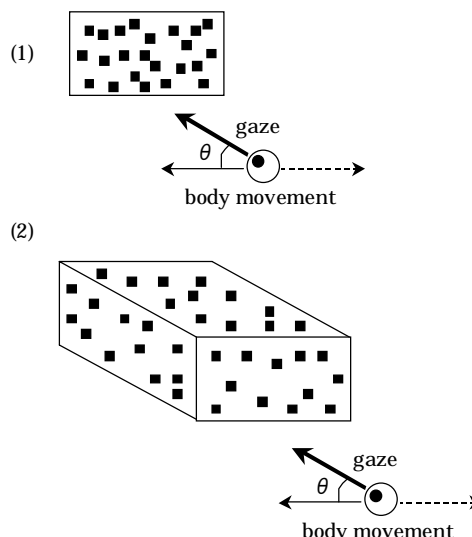


Fig.2 Diagrams depicting different circumstances which give 2D visual flow (1) and 3D visual flow(2).

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。

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。

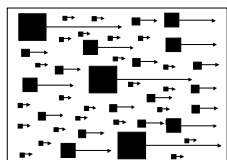
3. 視覚刺激

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。1024pixels × 1280pixels のディスプレイ上に背景を白色(102.2cd/m²)とし、その背景に対し、ある大きさの黒色正方形(ドット; 10.4cd/m²)をある分布密度で描画する(Frame rate 60Hz)。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。

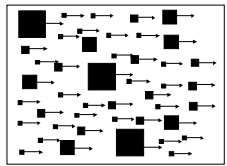
a dot size in pixels on the display	visual angle viewing from the distance of 30cm (deg)
8 × 8	0.49 × 0.49
16 × 16	0.97 × 0.97
32 × 32	1.95 × 1.95
64 × 64	3.91 × 3.91

number of dots in the display (50° × 55°)	Density of dots per 1deg ²
40	0.016
80	0.031
150	0.059
160	0.063
320	0.125
480	0.189
600	0.235

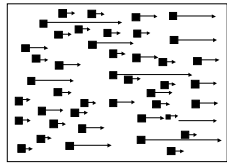
Table.1 Texture size and density.

	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)	7.3	14.6	29.2	58.4

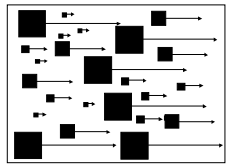
A : 3D-flow containing a gradient in moving speed, in texture size, and in texture density.

	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 =90° 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。

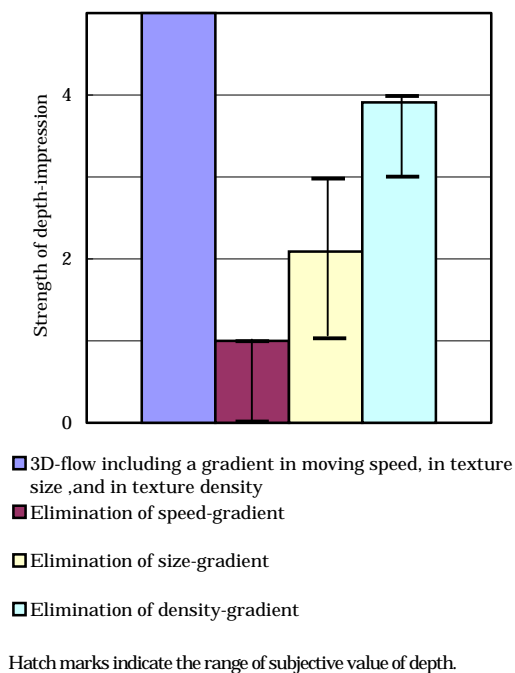


Fig.4 Effects of an elimination of one of the three depth-cues on the perceptual impression of 3D space.

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速い速度で動き, 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 7kg 及び 8.5kg 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%) 及び筋弛緩剤投与による亜急性下において, 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 50cm 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 50cm 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 .三次元的並進 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次元並進運動が含む速度（7.04deg/s ~ 35.2deg/s）のなかから、3種類の速度（8.8deg/s ,17.6deg/s ,35.2deg/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回繰り返す、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、3D flow に対する反応がその80%以下である細胞

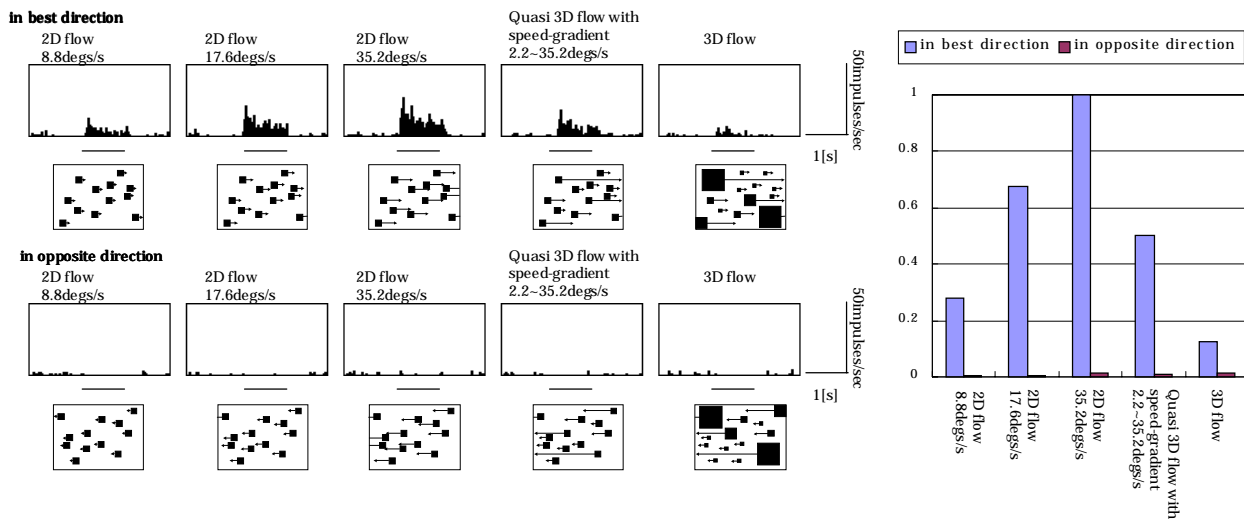
TypeB：2Dflow に対する反応が最大であるが、3Dflow に対する反応もその80%以上である細胞

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

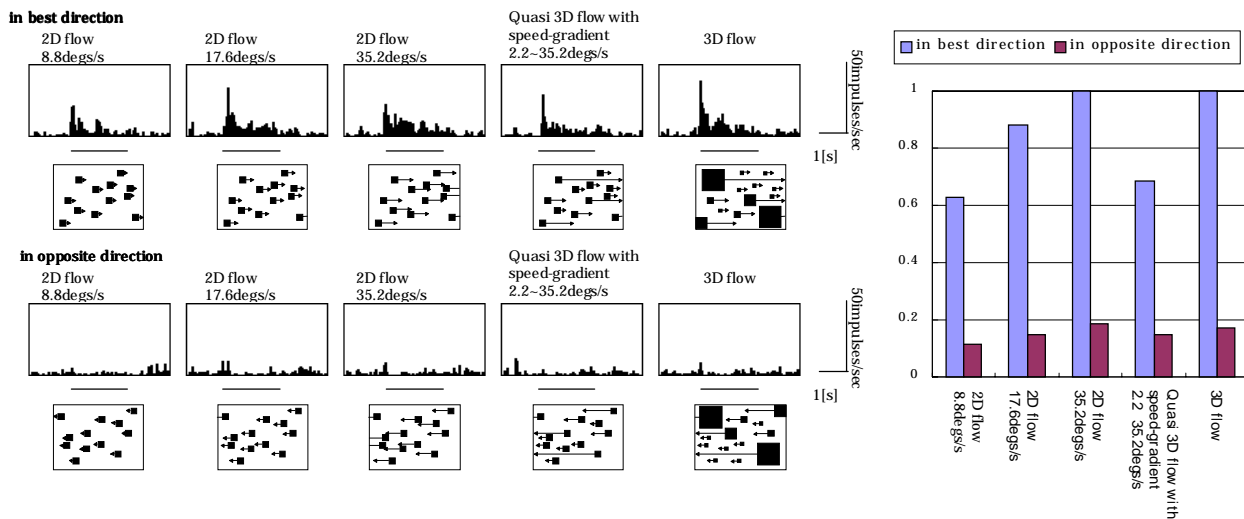
TypeA に分類された細胞（このタイプに分類されたすべての細胞で3Dflow に対する反応は2Dflow に対する最大反応の40%以下であった）は、等速並進運動に対してシャープなスピードチューニングを示すのに対し、TypeB、TypeC の細胞のスピードチューニングはブロードであるという特徴がある。また、どの型の細胞でも速度勾配のみを付加した並進運動に対する反応は、最適刺激に対する反応に比べて減弱した。

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。

Type A



Type B



Type C

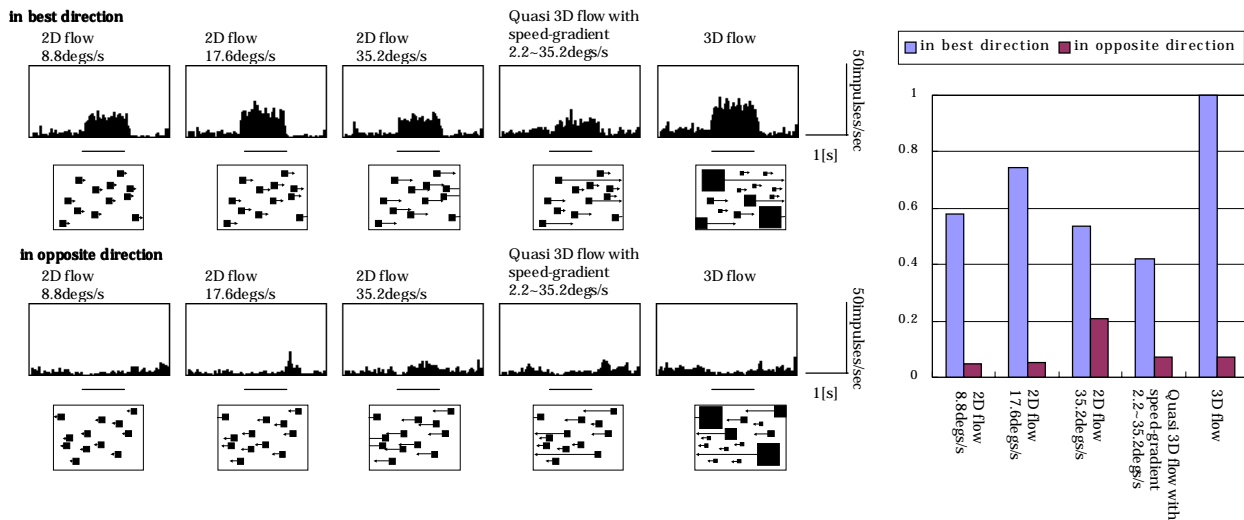


Fig.5 Classification of MST D cells into TypeA, B, and C according to the response properties of cells to 2D and 3D visual flow.

5.3 .三次元的接近 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 次元的 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 $=0$ の自己移動で生じる 2 次元平面接近・離反刺激および 3 次元的接近・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等である。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 500ms、1sec 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。

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、Gibson⁹⁾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。

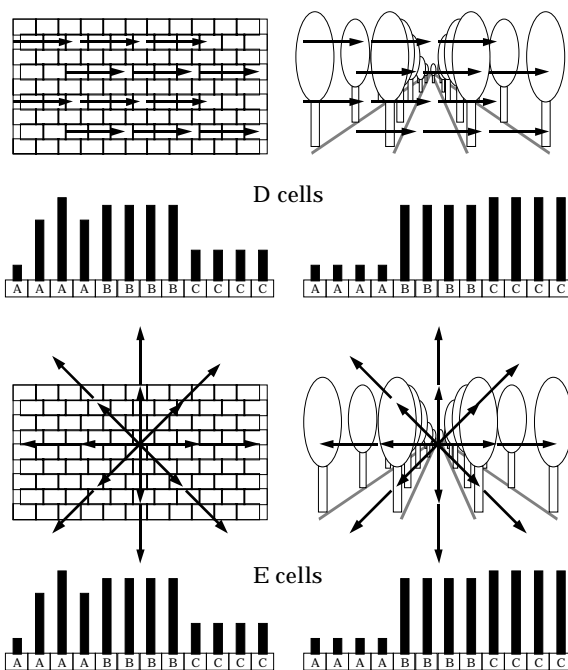
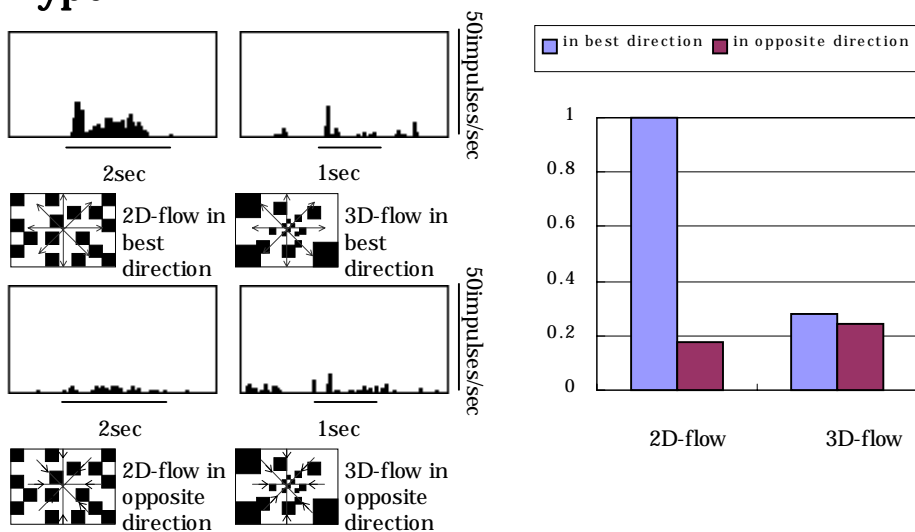
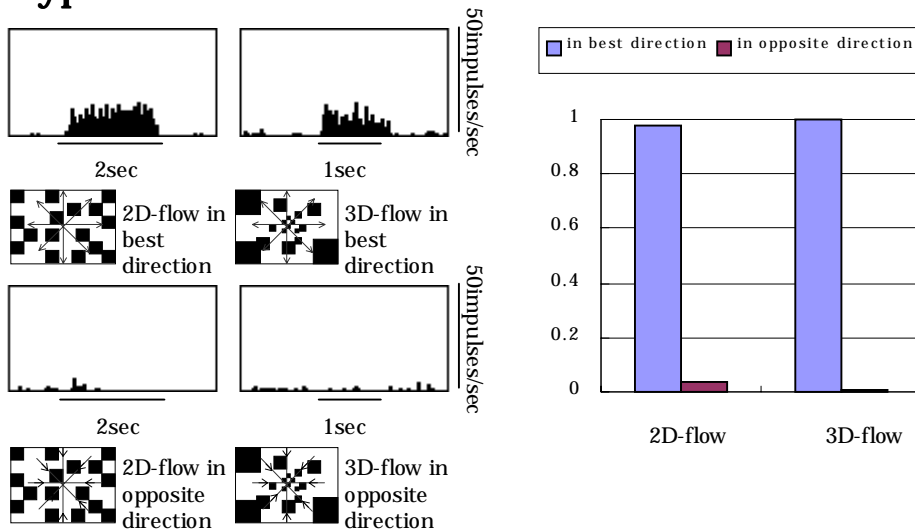


Fig.7 Diagram illustrating environmental structures which give different modes of visual flow and thus cause different response profiles of the population of three types (Type A, B, and C) of MST cells.

Type A



Type B



Type C

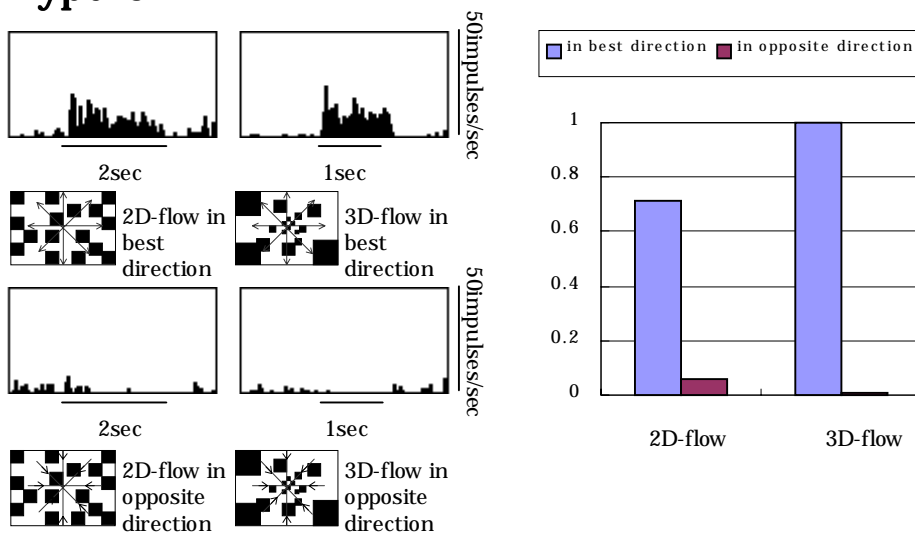


Fig.6 Classification of MST E cells into TypeA, B, and C according to the response properties of cells to 2D and 3D visual flow.

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。つまり三次元的空間を 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 群の細胞ができてく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。二次運動に対する 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こと、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」だけを付加した並進 flow (Fig.3 C) 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。

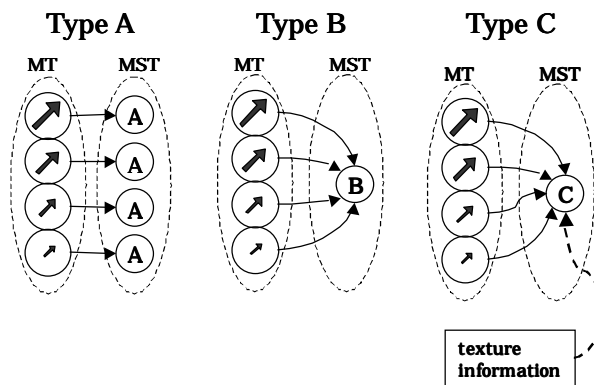


Fig.8 Diagram illustrating different input connections to Type A, B, and C MST cells from area MT and from a pattern processing visual area (presumably area V4).

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ー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.*, 6 (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.*, 62 (3), pp.642-656
- 3) Duffy, C. J., Wurtz, R. H. (1995) : Response of monkey MST neurons to optic flow stimuli with shifted centers of motion, *J. Neurosci.*, 15(7), pp.5192-5208
- 4) Duffy, C. J. (2000) : Optic flow analysis for self-movement perception. *In* *Neuronal Processing of Optic Flow*, Ed. By Lappe, M., San Diego San Francisco New York Boston London Sydney and Tokyo:Academic Press, pp.199-218
- 5) Gibson, J. J. (1966) : *The senses considered as perceptual systems*, Houghton Mifflin, Boston

- 6) 重原隆一郎, 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クザルのMST細胞の反応, 信学技報 NC99-158, pp61-68
- 7) Van Essen, D. C. (1985) : Functional organization of primate visual cortex. *In* A. Peters & E. G. Jones(ED.), *Cerebral Cortex* Volume 3.(pp259-329) New York and London:Plenum Press