

# MST 野細胞集団の活動分布形による visual flow およびその運動残効認知の情報表現

大野 裕史<sup>†</sup> 橋本 直樹<sup>†</sup> 樋田 栄揮<sup>†</sup> 斎藤 秀昭<sup>†</sup>

<sup>†</sup> 玉川大学工学部 〒194-8610 東京都町田市玉川学園 6-1-1

E-mail: <sup>†</sup> hohno@lab.tamagawa.ac.jp, ehida@eng.tamagawa.ac.jp, saihide@eng.tamagawa.ac.jp

**あらまし** 我々は全ての種類の visual flow(並進、回転、接近/離反運動)に対する認知は、MST 野の背側部セルの活動分布の形によって引き起こされる、という MST 野細胞の活動分布形による visual flow 情報表現仮説を提案する。これを検証する為の一つの現象として運動残効現象に着目し、この現象が MST 野細胞の順応によりその自発発火の活動分布形に変化が生じることで引き起こされることを電気生理学的実験により検証した。また我々は、transparent motion に対する運動残効にも注目し、MST 野細胞には Component Cell、Integration Cell という 2 タイプの細胞群が存在することを明らかにした。

**キーワード** Visual flow, 情報表現, MST 野, 活動分布形, 運動残効, transparent motion

## Representation of the information for the perception of visual flow and its aftereffect by the activity-profile of a population of MST cells

Hiroshi OHNO<sup>†</sup> Naoki HASHIMOTO<sup>†</sup> Eiki HIDA<sup>†</sup> and Hide-aki SAITO<sup>†</sup>

<sup>†</sup> Faculty of Engineering, Tamagawa University 6-1-1 Tamagawa-gakuen, Machida-shi, Tokyo, 194-8610 Japan

E-mail: <sup>†</sup> hohno@lab.tamagawa.ac.jp, ehida@eng.tamagawa.ac.jp, saihide@eng.tamagawa.ac.jp

**Abstract** We propose a hypothesis 'population representation of visual flow by the activity profile of MST cells', which assumes that the perception of all kinds of visual flow and of motion aftereffects caused by them would be directly related to the activity-profile of the cells in the dorsal part of the MST area. In order to test this hypothesis, we investigated properties of both visual flow perception and the motion aftereffect, and compared with MST cells' activities measured during and after giving various flow stimuli.

**Keyword** Visual flow, Representation of the information, MST, Activity-profile, Motion-aftereffect, Transparent motion

### 1. はじめに

マカク属サル of 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 野は、自己運動で生じる広視野運動を専門に分析する領野であることが、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<sup>1)</sup>。また、MST 野に直接神経投射を送る MT 野も視覚的運動を専門に分析する領野で、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<sup>2)</sup>。

このような神経生理学的研究が目指しているのは、ヒトの visual flow の認知が脳のどのような神経活動で表現されているのかを明らかにすることであるが、現時点では、それを直接研究する技術的手段がない。PET や f-MRI を用いた研究でヒトの脳にも MT 野が存在す

ることが報告されている<sup>3)</sup>、視覚的運動認知に関する脳情報処理機構に対する要請はヒトとマカクザルでそれほど違っていないだろうという想定のもとに、我々はヒトにおける visual flow の認知特性とマカクザル MST 野細胞の反応の対応関係を調べてきた。そして、これまでにヒトの visual flow 認知におけるノイズ許容性<sup>4),5),6)</sup>、色情報と輝度情報の寄与の相異<sup>7)</sup>、2 方向重畳 visual flow の認知特性<sup>8),9)</sup>などがマカクザルの MST 野細胞の反応特性で説明できることを示してきた。

本研究では、認知と細胞活動の対応を調べるこのような研究の一環として、等速並進、回転、接近/離反という特徴的な visual flow 及びそれによる運動残効の認知特性(ヒトを被験者とする心理実験)とマカクザルの MST 野細胞の反応特性(亜急性下における神経生理実験)との対応関係について考察し、その認知特性が MST 野細胞集団の活動分布形で統一的に説明できることを示す。

## 2. 情報表現仮説および関連研究

運動残効とは、ある方向に一樣な速度で運動する視覚的運動刺激を数秒以上凝視した後、その運動が停止し、静止画像が呈示されると与えられた運動刺激とは逆方向にその静止画像が運動しているように知覚する現象である。我々はこの運動残効は、MST野細胞の順応に伴い、順応刺激の停止後、自発放電の頻度に次に述べる方向分布が生じるためではないかと考えた。

すなわち、Fig.1 の中段に示すように、一定の方向への広視野運動刺激（順応刺激）を長時間受けると、その運動方向を最適方向とする MST 野細胞がその期間最も強く発火し、強い順応を受ける。最適方向が順応刺激の運動方向からずれている細胞ほど、受ける順応は弱くなる。そして順応刺激の運動方向とは 180° 逆の方向を最適方向とする MST 野細胞は順応刺激に全く反応しないか、細胞によっては発火に抑制が起こる。したがって順応刺激停止後の自発放電のレベルに Fig.1 の下段に示すような細胞の最適方向による差が生じるものと想定される。MST 野細胞集団の活動分布形が最終的な広視野運動認知を直接反映しているとする斎藤らの仮説<sup>4),5),6),7),8),9)</sup>を支持するならば、Fig.1 の下段に示す自発放電の分布は、順応刺激と逆方向の運動残効を引き起こすはずである。

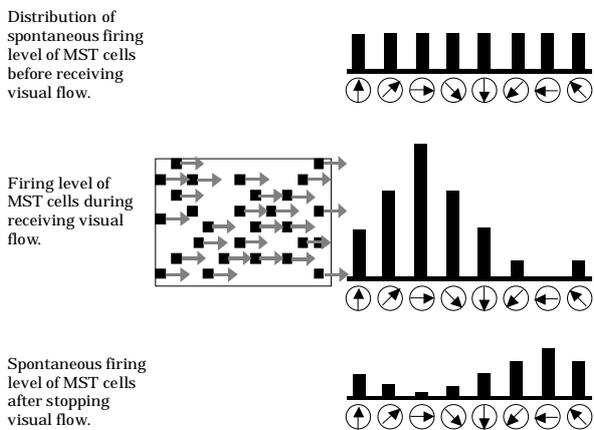


Fig.1 Relative firing levels of MST cells before, during and after a prolonged visual flow presentation. An arrow within a circle indicates a preferred direction of the cell.

運動残効を脳の運動情報処理系の細胞の順応で説明しようとする研究として古くは Barlow らのウサギの網膜細胞における実験<sup>10)</sup>、最近では Petersen らのサル<sup>11),12)</sup>の MT 野細胞における実験がある。Petersen らは、サルの MT 野細胞の最適方向に運動するバー刺激に対する反応が、事前に数十秒間与える adaptation field により、どのように変化するかを計測した。adaptation field は次の三種類である。

1 .stationary field( SF: 静止ランダムドットパターン)

- 2 . motion in best direction ( MBD: 細胞の最適方向に一樣に運動するランダムドットパターン)
- 3 . motion in opposite direction ( MOD: 細胞の最適方向とは 180° 逆に一樣に運動するランダムドットパターン)

SF は、運動に対する順応を特に引き起こさない条件であり、いわゆる通常状態での細胞の反応がバー刺激によって観測される。これに対し、MBD によって順応を引き起こした場合、最適方向へのバー刺激に対する細胞の反応に若干の減弱が起こった。逆に MOD による順応を行なった場合、最適方向へのバー刺激に対する反応は通常状態よりも促進された。このように Petersen らは adaptation field 呈示後に生じる、それとは逆方向の運動刺激に対する細胞の感度の上昇で運動残効を説明している。しかし、これは局所視野の運動残効の説明にはなるが、広視野運動の運動残効の説明にはならない。

運動残効の原因については、我々の考え方も Petersen らと共通であるが、次の諸点で一步進めたものとなっている。第一に、visual flow のような広視野運動による残効の原因を受容野の狭い MT 野細胞に求めるより、受容野が広く視覚的広視野運動の分析部位と考えられる MST 野の細胞に求める方が適切である。第二に、並進運動に対するのみならず、回転や奥行き運動により生じる visual flow によっても、それぞれに特徴的な運動残効が生じ、その原因が MST 野の選択性細胞の順応で統一的に説明できることを示す。第三に、Petersen らは単一細胞の感度に注目しているだけであるが、我々は細胞集団の活動分布形に着目している点である。第四に、一意的に予測が困難な二方向重畳 visual flow の運動残効にも今回説明を与える点である。

二方向重畳刺激とは 2 つの方向が異なる運動が重畳されている visual flow 刺激で transparent field motion と呼ばれる。これまでの研究では、ランダムドットを用いた二方向重畳刺激が、なぜ統一的な一方向運動と知覚されずに二つの異なる面の運動として知覚されるかについては解答が与えられていなかったが<sup>8),9)</sup>、本研究では新たな仮定を導入して、この現象に関してもそれにより生じる運動残効と共に MST 野細胞集団の活動分布形で統一的に説明できることを示す。

このように多面的に MST 野の反応レベルと心理的認知特性との対応関係が実証されれば、MST 野細胞集団の活動分布形が visual flow 認知の情報表現であるという仮説が一層強く支持されよう。

## 3. 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垂急性下において，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，膜外単一細胞電位記録法にて計測を行った。

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，2001 年）に準拠）。

#### 4. 単一方向 visual flow により生じる運動残効と MST 野細胞の順応の関係

##### 4.1. 実験パラダイム

まず 640 個のドット（視角  $1^\circ \times 1^\circ$ ）をランダムに配置したドットパターンによる adaptation field を 30 秒間呈示する。adaptation field としては等速並進，回転（時計方向及び反時計方向），接近/離反のそれぞれの flow について，1 . stationary field (SF), 2 . motion in best direction (MBD), 3 . motion in opposite direction (MOD) の 3 種類を用意した。これらの順応刺激停止の 1 秒後に与えるテスト刺激に対する反応量で順応の効果の評価した。また，順応刺激停止直後の 1 秒間の自発放電の平均頻度も計測した。テスト刺激としては順方向刺激（BD）と逆方向刺激（OD）を用いた。一試行のタイムチャートを Fig.2 に示す。

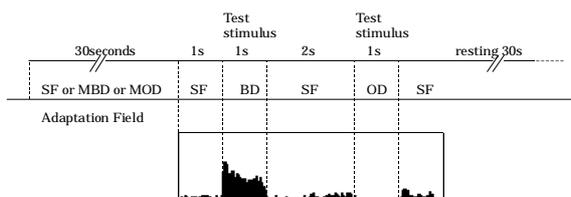


Fig.2 Time chart of the motion adaptation experiment.

実験では 3 種類の adaptation field を順に呈示し，それをセットとして 8 回繰り返し計測加算し，S/N の良い PSTH (peri-stimulus time-histogram) を得た (Fig.2 下段)。

MST 野の実験に先立ち，等速並進，回転，接近/離反の visual flow により，それぞれに特徴的な運動残効が生じることを心理実験により確認した。記録された MST 野背側部の細胞を，D 細胞（等距離平面上での直線運動を与えたときに方向選択的に反応する細胞），R 細胞（等距離平面上での時計方向回転または反時計方向回転に選択的に反応する細胞），E/C 細胞（奥行き方

向での運動に反応する細胞，E: 接近に反応する細胞，C: 離反に反応する細胞）に分類する。次に細胞の受容野中心に呈示ディスプレイの中心を合わせ，細胞に最大の反応をひきおこす flow の運動方向と運動速度（最適方向，最適速度）を調べ，それを MBD 及びテスト刺激の BD の運動方向，運動速度とした。

##### 4.2. 結果及び考察

D cell, R cell, E/C cell について，それぞれ代表的な発火特性を Fig.3 に示す。

計測を行なった全ての MST 野細胞で，MBD による順応後の，最適方向へのテスト刺激に対して発火頻度が減弱する傾向が見られた。また，MOD による順応後は，SF 呈示後，定常状態でのテスト刺激に対する細胞の発火頻度に対して，同等あるいは若干の頻度増加がみられている。

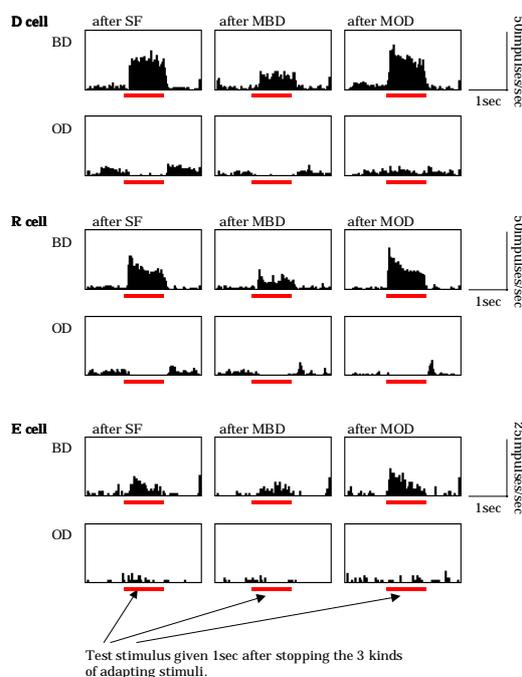


Fig.3 Comparison of MST cells' responses to the test stimuli after giving 3 kinds of adaptation fields.

Fig.4 に MBD 及び MOD による順応直後 1 秒間における MST 野細胞の自発放電頻度が，SF すなわち静止パターン呈示後のそれと比べてどう変化するかを示した。D cell では，MBD による順応直後の自発放電頻度は SF 呈示後のそれに比べて減弱し，逆に MOD による順応後の自発放電頻度は増加する傾向が認められる。これらの現象は前述した仮説を強く支持する。

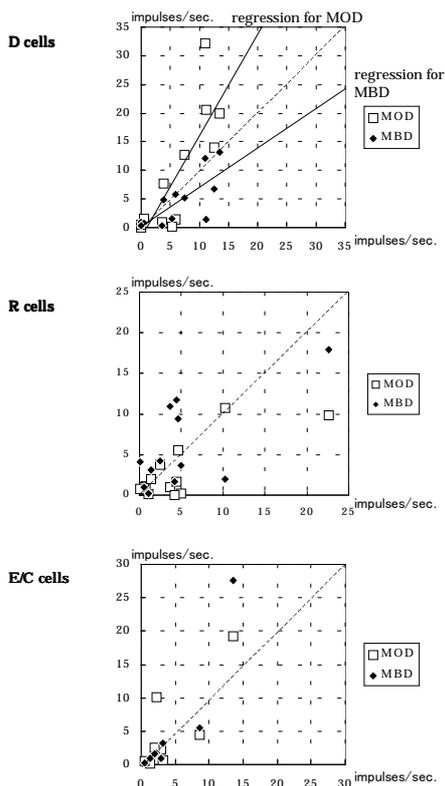


Fig.4 Comparison of the spontaneous discharge rate during 1 second after stopping the adaptation stimuli.  
 Abscissa : Spontaneous discharge rate observed after SF.  
 Ordinate : Spontaneous discharge rate observed after MBD or MOD.

## 5. Transparent motion による運動残効と MST 野細胞の順応の関係

### 5.1. 運動残効の知覚特性

二つの異なる運動方向を持つ等速並進 visual flow を同時に与えた場合の運動残効はどのように生じるだろうか。このような重畳された visual flow 自体は互いに独立した平面の運動として知覚され、あたかもテクスチャが付置された二枚の透明な平面が別々の方向に移動しているように見えることから transparent motion と呼ばれる ( Fig.5 )。

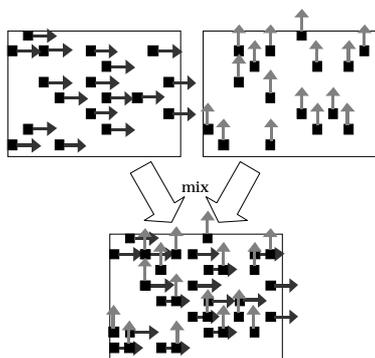


Fig.5 Transparent motion

Transparent motion 自体の知覚が、与えられた二つの方向を最適方向とする MST 野細胞集団の発火レベルが最大になっていることによるのであれば、その結果生じる運動残効は与えられた flow とは逆方向の二つの flow になるというのが前節の結果からの自然な予測である。しかし Grunewald らによると transparent motion によって生じる運動残効は、transparent motion の二運動方向ベクトル和の逆方向に生じると報告されており<sup>13)</sup>、我々も実際、心理実験によってそのことを確認している。

transparent motion 自体の運動認知特性とそれにより生じる運動残効の知覚特性を MST 野細胞集団の活動分布形で矛盾なく説明するには、MST 野に次に述べる二種類の細胞群が存在しなければならない。

1. 二つの重畳刺激の各コンポーネント運動に方向選択的に反応する細胞 (コンポーネント細胞)
2. 二つの重畳刺激の統合運動に方向選択的に反応する細胞 (統合細胞)

この二種類の細胞群の存在を仮定すれば transparent motion 呈示中の MST 野細胞集団の活動分布形は Fig.6 の中段のようになる。

すなわち、コンポーネント細胞群の配列面には transparent motion で重畳されている二つの運動方向のそれぞれを最適方向とする細胞群が最大反応するので二つの活動ピークをもつ分布が形成され、これに対して統合細胞群の配列面には重畳されている二つの運動方向の中央の方向を最適方向とする細胞群の部位のみにピークをもつ単峯性の活動分布形が形成されるはずである。

Transparent motion 呈示中の運動認知には、MST 野に形成される上記二種類の情報表現のうち、心理学的には等質性による群化と呼ばれる基準でパインディングされる知覚に整合するコンポーネント細胞群の情報表現が選択されて用いられ、transparent motion 停止後の運動残効の知覚には静止パターンの不可分性に整合する統合細胞の情報表現が用いられる結果、統合方向とは逆方向の運動残効が生じると考えるのである。

以上の仮説を検証するために、transparent motion に対する反応様式で等速並進運動に方向選択的に反応する MST 野 D 細胞がコンポーネント細胞と統合細胞に分けられるか否かを実験により追求した。

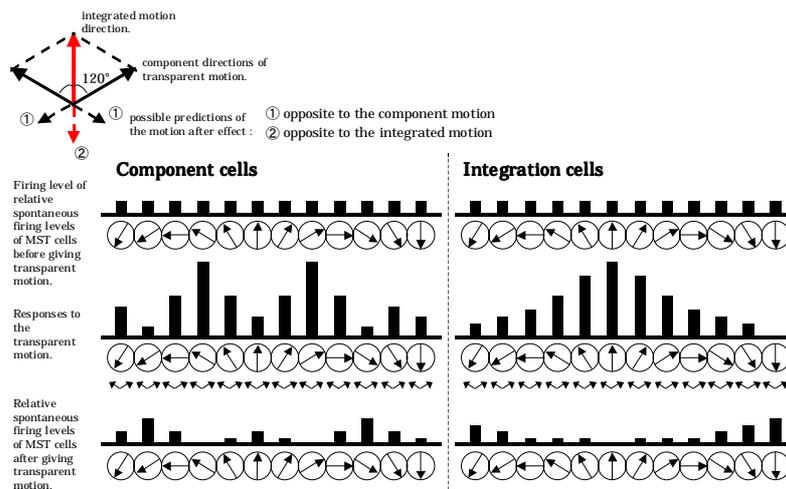


Fig.6 The expectation of the firing level of MST cells before, during and after transparent motion presentation.

## 5.2. MST 野細胞の反応特性

用いた transparent motion の条件は、二群のランダムドットパターンの運動方向の角度差を 90° あるいは 120° に保ったまま、全体の運動方向を細胞の最適方向を含む 8 方向（角度差 90°）あるいは 12 方向（角度差 120°）に変えて反応強度を計測した。1 試行は、3 秒間とし、始め 1 秒間の静止ランダムドットパターンの呈示後、2 方向重畳 visual flow を 1 秒間呈示、静止ランダムドットパターンの呈示に戻る。これを各刺激条件につき 8 回の加算計測を行なっている。

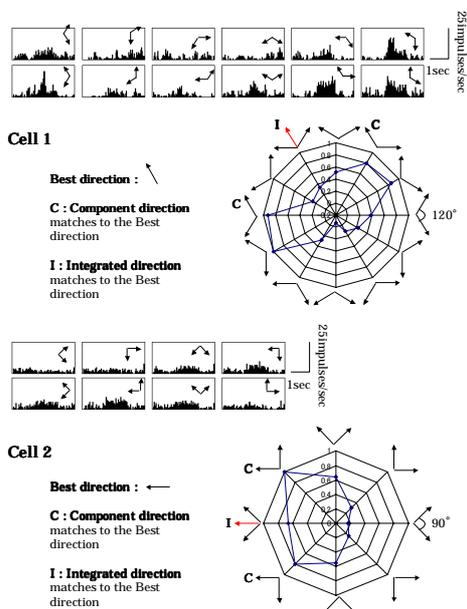


Fig.7 Responses of component cells in MST to transparent field motion. Arrows attached to each histogram show two movement directions contained in transparent field motion. Relative response profile is shown as a polar plot.

このような計測の結果、MST 野 D 細胞に仮定と一致する二種の細胞群が存在することが確認された。そのコンポーネント細胞及び統合細胞の transparent motion に対する方向チューニング特性をそれぞれ 2 例ずつ Fig.7 および Fig.8 に示す。

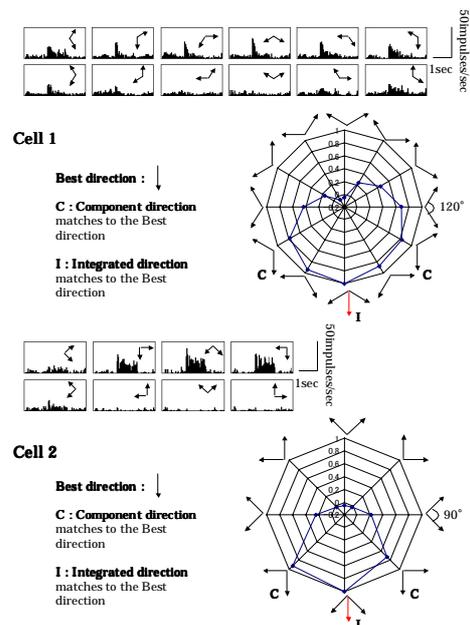


Fig.8 Responses of integration cells in MST to transparent field motion.

Fig.7 で明らかなように、コンポーネント細胞は transparent motion に含まれる二つの運動パターンのうち、どちらかが細胞の最適運動方向と一致した時に最大反応を示し、polar plot 上 2ヶ所にピークが現れている。一方、Fig.8 に見られるように、統合細胞は transparent motion に含まれる 2 方向の運動の統合された方向が細胞の最適方向と一致したときに最大反応を

示している。

Transparent motion に対する方向チューニング特性を計測できた 29 個の MST 野細胞のうち、5 個 (17.2%) がコンポーネント細胞、18 個 (62.1%) が統合細胞であった。残りの 6 個 (20.7%) の細胞は最適方向の flow に異なる方向の flow が重畳されると反応が大幅に抑制される細胞であり、transparent motion にはほとんど反応できない細胞であった。

## 6. 考察

我々はまず、等速並進、回転、接近/離反という特徴的な visual flow を数秒以上継続的に受けた後、静止パターンを見ると、それぞれに受けた flow とは逆方向の特徴的な運動残効を知覚することを心理実験により確認した。次に、これらの運動残効は順応刺激停止後の MST 野細胞の自発放電の方向分布の変化によって生じるのではないかという仮説をたてた。

Petersen らが示したように、MT 野細胞の反応が順応により変化していることが影響しているとしても、等速並進、回転、接近/離反という flow により、それぞれ全く異なる特徴的な運動残効を生じるので、それらの flow に選択的に反応する MST 野の D cell, R cell, E/C cell の反応が順応で変化していることを示すことが、より直接的だと考えたためである。

本研究で、MST 野の D cell, R cell, E/C cell の適刺激に対する反応が、適方向に運動する順応刺激を受けた後は減少し、逆方向への順応刺激を受けた後には増大していることが示された。また、順応後の自発放電の頻度をも直接観測し、R cell, E/C cell では特に変化の傾向が見られなかったものの、D cell では順方向順応後には減少し、逆方向順応後には増大する傾向があることを確認した。従って、visual flow の運動残効は MST 野細胞集団の自発放電レベルの分布形によるという仮説が強く支持された。

つぎに、transparent motion という二つの異なる運動方向を持つ visual flow 自体の見え方と、それによるこの運動残効の見え方の両者を統一的に説明するため、我々は MST 野に二種類の細胞が存在することを予測し、電気生理学の実験において予測と合致したコンポーネント細胞と統合細胞という二種類の細胞の存在を発見した。この二種類の細胞の存在は神経線維投射やモデル的研究の見地からも強く支持されるものである。

## 謝 辞

本研究は、文部科学省補助金 21 世紀 COE 玉川大学「全人的人間科学プログラム」、科学研究費補助金特定領域研究 C「先端脳」助成 #12210017、および平成 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

ォマテイクスに関する研究」の助成を受けた。ここに深く感謝する。

## 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] Watson JD., Myers R., Frackowiak RS., Hajnal JV., Woods RP., Mazziotta JC., Shipp S., Zeki S. (1993) : Area V5 of the human brain: evidence from a combined study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging, *Cereb Cortex*. Mar-Apr;3(2), pp.79-94
- [4] 中嶋 浩, 水野 真, 樋田 栄揮, 斎藤 秀昭, 塚田 稔 (1990, March) : ランダムチェッカーパターンの統一的動きの確率と広視野運動知覚の関係, *信学技報*, NC89 (463), pp.159-164
- [5] Saito, H., Mizuno, M., Nakajima, H., Kaneko, M., Hida, E. and Tsukada, M. (1991) : A high degree of noise tolerance in human visual flow discrimination, *Artificial Neural Networks*, North-Holland., Vol.2, pp.1397-1400
- [6] Saito, H., Mizuno, M., Nakajima, H., Kaneko, M., Hida, E. and Tsukada, M. (1991) : Response of directionally selective cells of the macaque dorsal MST area to visual flow with directional noise and its relation to the noise tolerance in human visual flow discrimination, *Artificial Neural Networks*, North-Holland., Vol.2, pp.1401-1404
- [7] 大野 裕史, 赤司 牧子, 堤 啓三, 中尾 充男, 成田 誠, 樋田 栄揮, 斎藤 秀昭 (1996) : 運動認知に関わる神経細胞の反応の大きさと運動速度認知との関連, *信学技報*, NC95 (599), pp.247-254
- [8] 小田島 桂一, 入江 真太郎, 小野田 昌弘, 平井 貴子, 玉野井 太智, 樋田 栄揮, 斎藤 秀昭 (1997) : 2 方向重畳 Visual-Flow の心理的認知特性とその基礎となる神経過程, *信学技報*, NC97-20, pp.73-78
- [9] Hida, E., Saito, H., Ohno, H., Odajima, K., and Tamanoi, D. (1998) : Neural correlate for the perception of two-directional transparent visual flow, *Proceed. ICONIP'98*, Vol. 3, pp.1551-1554
- [10] Barlow, H. B. and Hill, R. M. (1963) : Selective sensitivity to direction of movement in ganglion cells of the rabbit retina, *Science*, 139, pp.412-414.
- [11] Petersen SE., Baker JF., Allman JM. (1985) : Direction-specific adaptation in area MT of the owl monkey, *Brain Res.* 1985 Oct 28;346(1), pp.146-50
- [12] Niedeggen, M., Wist, E. R. (1998) : The Physiologic Substrate of Motion Aftereffect. In *The Motion Aftereffect : A Modern Perspective* (pp.125-156) ed. by Mather, G., Verstraten, F., Anstis, S., The MIT Press. Cambridge, Massachusetts, London, England
- [13] Grunewald, A., Lankheet, M.J.M. (1996) : Orthogonal motion after-effect illusion predicted by a model of cortical motion processing, *Nature* Vol.384.28, pp.358-360