

平成 22 年 5 月 24 日現在

研究種目：特定領域研究

研究期間：2005～2009

課題番号：17022025

研究課題名（和文） 物体および奥行き知覚形成を支える神経基盤

研究課題名（英文） Neural basis of object vision and binocular stereopsis

研究代表者

藤田 一郎 (FUJITA ICHIRO)

大阪大学・大学院生命機能研究科・教授

研究者番号：60181351

研究成果の概要（和文）：V4野において、相対視差の検出と両眼大域対応の計算がなされており、また個々の細胞の活動が、動物の示す奥行き判断と相関すること、背景からわずかに手前に飛び出した視覚特徴を検出するのに適した性質を持つことを見出した。また、下側頭葉皮質の細胞の活動発火頻度が、「形の見え」という意識的な知覚と相関して変動することを見出した。これらの発見により、物体および奥行き知覚に関わる神経機構の理解が大きく進展した。

研究成果の概要（英文）：We explored the neural mechanism underlying object vision and binocular stereopsis. We found that neurons in area V4 compute relative disparity and binocular matching, have disparity tuning characteristics suited for coding visual features protruding from the background. We also demonstrated that neurons in area IT exhibit responses correlated with visual detection of targets.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005年度	17,900,000	0	17,900,000
2006年度	9,900,000	0	9,900,000
2007年度	10,600,000	0	10,600,000
2008年度	11,000,000	0	11,000,000
2009年度	11,000,000	0	11,000,000
総計	60,400,000	0	60,400,000

研究分野：統合領域

科研費の分科・細目：神経科学・神経科学一般

キーワード：両眼立体視、両眼視差、ステレオビジョン、側頭葉、腹側視覚経路、V4野、視覚情報経路、ランダムドットステレオグラム

1. 研究開始当初の背景

霊長類の大脳皮質における視覚経路は、物体の識別や認識に強く関わる側頭葉視覚経路と、空間視・運動視・視覚誘導性運動に貢献する頭頂葉視覚経路に大別される。従来、両眼視差（左右網膜像における視覚投影像の位置ずれ）の情報は、頭頂葉視覚経路において処理されていると考えられており、その根

拠とされる証拠が、生理学、臨床神経心理学、脳機能イメージングの分野において積み上げられてきた。

しかし、2000年前後に、われわれを含む日米欧の3研究グループが独立に行った研究により、側頭葉視覚経路（V4野や下側頭葉皮質IT野）にも両眼視差情報が伝達されていることが判明した。この発見は、側頭

葉視覚経路、頭頂葉視覚経路の様々な領野で見出される両眼視差選択性細胞の機能的意義が何であるのかという問題を提出した。たとえば、V1 野のように両眼視差情報を伝えてはいるものの、奥行き知覚には直接的に貢献していないということもあるのだろうか。もし、複数の領野が両眼奥行き知覚に関わっているとしたら、その関わり方は、領野によって同じだろうか、それとも何らかの役割分担がなされているのだろうか。このような疑問が生じるのは、両眼視差が奥行き知覚を実現するための視覚手がかりとしてのみならず、輻輳開散眼球運動のトリガーとしても機能するからであり、また、奥行き知覚の内容も、奥行きを弁別、奥行きを持った面や立体構造の知覚、粗い奥行き知覚と細かい奥行き知覚と多様であるからである。

本研究プロジェクトにおいては、V4 野や IT 野の神経細胞が両眼視差情報を処理伝達していることを発見したわれわれの先行研究 (Uka et al., J. Neurophysiol., 2000; Tanaka et al., *ibid*, 2001; Watanabe et al., *ibid*, 2002) を発展させ、これら領域に存在する両眼視差選択性細胞の機能的意義を検討することを主目標とした。

さらに、側頭葉視覚経路の神経細胞の形の知覚における役割、色情報処理、スパイク統計特徴、神経細胞の形態とその生後発達についての研究も行った。

2. 研究の目的

脳における神経活動の一部だけが知覚意識に反映される。いったい、どのような神経活動が、われわれの意識的な知覚の基盤となるのであろうか。本計画研究では、「両眼視による奥行き知覚」および「物体の知覚」の形成に関与する神経活動が、霊長類の大脳皮質のどこで生じており、それぞれの知覚のどの側面に貢献しており、その神経活動のどのような活動指標 (例えば、発火頻度や複数細胞間の発火パターン) が知覚意識と良い相関を示すかの解明をめざした。

3. 研究の方法

単純注視課題 (下記実験 1-3, 6) あるいは奥行き弁別 (実験 4)、形の検出課題 (実験 7) を遂行中のサル (*Macaca fuscata*) の V4 野または下側頭葉皮質 TE 野の単一神経細胞活動を記録した。実験 5 においては、ヒトを対象とした心理物理学実験を行った。内容については各項目を参照。

4. 研究成果

(1) V4 野の両眼視差選択性の定量的解析

V4 野の両眼視差選択性細胞の多くは交差視差 (視覚刺激が注視面より手前にある時に生じる視差) に反応し、視差チューニング曲

線の最大傾斜部分は、視差 0 より交差視差側にわずかにずれた領域をカバーする。すなわち、V4 野細胞は、背景よりわずかに手前に飛び出した視覚特徴を検出するのに適している (Tanabe et al., 2005)。

V4 細胞の視差チューニング曲線の形状は、ランダムドットステレオグラム (RDS ; 形の情報を含まず両眼視差だけを制御できる刺激) で調べた時とソリッド図形 (形・輪郭の情報を含む刺激) では異なっていた。両眼視差の符号化は刺激種にかかわらずに行われているのではなく、形と両眼視差の間には強い相互作用があることを示している (Tanabe et al., 2005)。

(2) 相対視差の算出

ある領野の両眼視差選択性細胞が両眼立体視に貢献しているかどうかを調べる重要なアプローチの一つは、その細胞の性質が、ヒトやサルが示す心理物理学的性質を説明できるかどうかを検討することである。ヒトの両眼立体視が示す顕著な特徴は、奥行き知覚が個々の視覚特徴の絶対視差 (注視面からの両眼視差) ではなく、複数の視覚特徴の間の相対的な視差に依存していることである。V1 野、MT 野の神経細胞は絶対視差を符号化しており、この点で、両眼立体視の性質を説明することができず、相対視差を符号化する細胞の探索を行った。その結果、V4 野の両眼視差選択性細胞の多くは、相対視差を情報として伝えていることを見出した (Umeda et al., 2007)。

(3) 両眼大域対応の算出

右目の網膜像と左目の網膜像の間の大域的な対応を検出する過程は、両眼立体視実現のためには不可欠である。その際に重要な視覚的手がかりは輝度コントラストである。

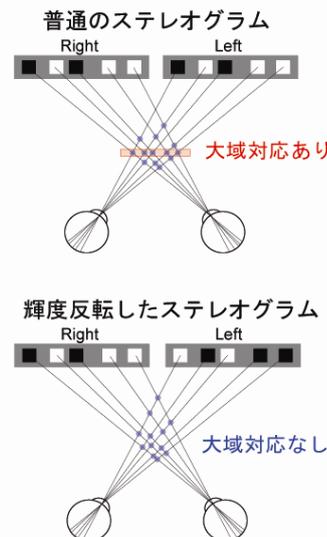


図1 ステレオグラムにおける両眼大域対応ドットの輝度を左右眼の間で反転させたランダムドットステレオグラムにおいては、画面全体にわたって正しい両眼対応をとることができない。しかし、このようなステレオグラムにおいても、両眼相関は(負の)有限値を持つ。両眼大域対応を検出している細胞は輝度反転ステレオグラムに含まれる両眼視差に感受性を持たず、一方、両眼相関のみを検出している細胞は感受性を持ち、反転したチューニング曲線を示す。

たとえば、白黒の点が散布されたRDSを考える。右目像にも左目像にも多くの点があり、その対応の組み合わせは点の数の2乗だけ存在する。しかし、「右目で黒く見える視覚対象は左目でも黒く見え、右目で白く見える視覚対象は左目でも白く見える」という制約のもとで成立する対応の数は半分に減り、しかもその中で、RDS全体がなめらかな面を形成する対応(大域対応)は一意に定まる(図1上)。ところが、片方の目に投影されるドットの輝度を反転させると、なめらかな面を形成することのできる大域対応は存在しない(図1下)。

両眼大域対応を検出している細胞は、大域対応を持たない輝度反転RDSに含まれる両眼視差には反応しないはずである。一方、両眼視覚像の相関を検出しているような細胞は、輝度反転RDSに含まれる両眼視差に反応し、普通のRDSで得られる視差チューニング曲線を反転させたチューニング曲線を示すはずである。事実、両眼像の相関を計算しているV1細胞はそのような反応を示す。

V4野細胞の輝度反転RDSに対する反応を調べてみると、その両眼視差への感受性はV1野細胞に比べて弱い(Tanabe et al., J. Neurosci., 2004)。この感受性は、細胞の持つ空間周波数チューニングの幅と逆比例しており、幅広い空間周波数帯域の情報を集めている細胞ほど、輝度反転RDSの両眼視差には反応しなかった。このことは、V1野からV4野に至る経路において広い空間周波数情報を集めることで両眼対応問題を解いていることを示唆している(Kumano et al., 2008)。

(4) 視差選択性細胞の活動と奥行き知覚との相関

上述した発見は、V4野を含む視覚経路が、相対視差および両眼大域対応の算出を必要とする細かい奥行き知覚(fine stereopsis)に関わる可能性を示している。そこで、心理物理閾値近傍の細かい奥行きを弁別しているサル(V4野およびIT野)の細胞の活動を調べ、サルの奥行き判断の試行間変動とこれら細胞の反応強度(発火頻度)の試行間変動との関係を調べた。V4野においても(未発表)、

IT野においても(Uka et al., 2005)、動物の奥行き判断のゆらぎと細胞の活動の反応ゆらぎの間には統計学的に有意な相関があることが、情報検出理論における受信者特性解析により判明した。

(5) 両眼相関計算と両眼対応計算

両眼視差は、V1野において、視差エネルギー計算(両眼像の間の相関を計算することに数学的に近似)の結果として算出される。この両眼視差エネルギー情報は、直接的な形で、奥行き知覚には反映されないと従来、考えられてきたが、この考えは生理学的な研究成果との整合性ある説明が困難である(たとえば、MT野は視差エネルギー情報を伝えているにも関わらず、MT野の刺激は両眼奥行き判断に影響を与える)。われわれは、この問題を再度、心理学的に検討した結果、ある条件が満たされると、両眼大域対応のない刺激に対しては、両眼視差エネルギー情報に基づいて両眼奥行き判断がなされた。一方、奥行き「面」の知覚のためには両眼大域対応が必要であった(Tanabe et al., 2008)。

したがって、ヒトの両眼立体視には、両眼相関計算と両眼対応計算の両者が直接的に貢献することが可能である。この貢献の度合いは、細かい奥行き弁別においては対応計算の出力が大きく、粗い奥行き弁別においては相関計算および対応計算の両方が同様に貢献する(投稿中)。また、視覚刺激の更新速度が速いときには相関計算が、遅いときには対応計算の比重が大きくなる(論文準備中)。

(6) 大きさ恒常性の神経メカニズム

ヒトは、物体までの距離が変化し網膜投影像の大きさが変化しても、その物体の大きさは一定であると知覚することができる。この知覚現象は大きさ恒常性と呼ばれ、脳は網膜投影像の大きさと物体までの距離を利用して、物体の大きさを計算している。

本研究では、距離情報として両眼視差に注目し、サルV4野神経細胞の大きさ選択性に対する両眼視差の影響について調べた。V4細胞の大きさ選択性は、刺激の両眼視差によって変化し、刺激が近くなるに従い最適刺激サイズが大きくなっていた。ヒトを被験者として心理物理学実験を行ったところ、同じ網膜像の大きさを与える物体であっても、非交差視差により遠くに知覚される物体は大きく、交差視差により近くに見える物体は小さく見えることが判明した。この知覚の性質は、V4細胞の生理学的性質により説明が可能である。以上の結果は、V4野細胞が、網膜像における大きさ情報と両眼視差情報を利用することで、物体の大きさが計算し、大きさ恒常性に寄与することを示唆している(論文準備中)。

(7) 形の知覚に関わる神経現象

瞬間提示された刺激が「見えた」かどうかを答えるよう訓練したサルを用い、サルの知覚と良く相関するのは IT 野の単一ニューロンの発火頻度であり、複数ニューロン間の発火パターン（厳密な時間関係）ではないことを見出した（論文準備中）。この結果は、ニューロンの発火頻度が、「形の見え」という意識的な知覚に結びついている可能性が大きいことを示している。

(8) その他の主要な研究成果

以上の研究と並行して、側頭葉視覚経路の機能と構造に関する以下の研究を行った。

① V4 野において、色感受性の強度と色選択性により細胞が固まって存在していた (Kotake et al., 2009)。

② 前頭葉 (12 野)、側頭葉視覚連合野 (TE と TE0)、視覚前野 (V2 野と V4 野)、一次視覚野 (V1 野) の 3 層錐体細胞における樹状突起形態やスパイン数の領域差は生後すぐ（おそらく誕生時には）存在するものの、その後の樹状突起の形態変化とスパインの獲得と刈り込みの過程に大きな領域差があり、成体細胞における違いが出てくることを見出した。スパイン獲得と刈り込みの程度は脳皮質の機能的階層に相関していた。(Elston et al., 2009, 2010a)。このようにして形成されたスパイン数の違いは、樹状突起の形態の違いとともに、単一神経細胞の膜の生物物理学的性質や可塑性、これら神経細胞が形成する神経回路の持つ「機能的容量」に影響を及ぼすと予想される。

③ 霊長類脳皮質は、層や領域により特徴的な統計学的性質をもったスパイク発火パターンを示す (Shinomoto et al., 2005, 2009) 篠本滋 (第 2 領域班員) との共同。

④ 制御因子 ER81 はげっ歯類、霊長類の両方において、皮質第 5 層の一部のニューロンに強く発現している (Yoneshima et al., Neuroscience, 2006)。山本亘彦 (第 4 領域班員) との共同。

⑤ IT 野における物体特徴の空間的表現を説明する計算論モデルを構築した (Hosoda et al., Neural Computation, 2009)。

⑥ IT 野細胞の活動から効率的に物体情報を抽出 (デコード) するには、個々の細胞の反応の時間方向でのベクトル化よりも、複数の細胞の反応をベクトル化した方が有効であることを示した (Kaneko et al., Neural Networks, 2010)。

結語

本研究において側頭葉視覚経路の果たす両眼立体視における役割の解明をわれわれが進めたのに並行して、国外の研究グループ

による初期視覚野 (V1, V2)、頭頂葉経路 MT 野の関与の研究が進み、全体として、両眼立体視の脳内メカニズムの理解は大きく進んだ。MT 野や MST 野は、V1 において算出された局所視野内の視差エネルギーを受けつぎ、絶対視差をコードするのに対し、V4 野や IT 野などの側頭葉経路の領域は、相対視差の検出、両眼大域対応の算出を行う。前者は、粗い奥行き弁別には関わるものの細かい奥行き弁別には寄与せず、一方、後者は（すくなくとも）細かい奥行き弁別に関わる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 15 件)

1. Kaneko, H., Tamura, H., Tate, S., Kawashima, T., Suzuki, S., Fujita, I. Multineuronal vectorization is more efficient than time-segmental vectorization for information extraction from neuronal activities in the inferior temporal cortex. *Neural Networks*, doi: 10.1016/j.neunet.2010.03.002 (2010). 査読有
2. Elston, G.N., Okamoto, T., Oga, T., Dornan, D. & Fujita, I. Spinogenesis and pruning in the primary auditory cortex of the macaque monkey (*Macaca fascicularis*): An intracellular injection study of layer III pyramidal cells. *Brain Research* **1316**, 35-42 (2010). 査読有
3. Elston, G.N., Oga, T., Okamoto, T., & Fujita, I. Spinogenesis and pruning from early visual onset to adulthood: An intracellular injection study of layer III pyramidal cells in the ventral visual cortical pathway of the macaque monkey. *Cerebral Cortex* **20**, 1398-1408 (2010). 査読有
4. Shinomoto, S., Kim, H., Shimokawa, T., Matsuno, N., Funahashi, S., Shima, K., Fujita, I., Tamura, H., Doi, Taijiro, Kawano, K., Inaba, N., Fukushima, K., Kurkin, S., Kurata, K., Taira, M., Tsutsui, K., Komatsu, H., Ogawa, T., Koida, K., Tanji, J., & Toyama, K. Relating neuronal firing patterns to functional differentiation of cerebral cortex. *PLoS Comput Biol.*, **5**(7), e1000433 (2009). 査読有
5. Kotake, Y., Morimoto, H., Okazaki, Y., Fujita, I.,

- Tamura, H. Organization of color-selective neurons in macaque visual area V4. *J. Neurophysiol.* **102**, 15-27 (2009). 査読有
6. Elston, G.N., Oga, T., & Fujita, I. Spinogenesis and pruning scales across functional hierarchies. *J. Neurosci.* **29**, 3271-3275 (2009). 査読有
 7. Tanabe, S., Yasuoka, S., & Fujita, I. Disparity-energy signals in perceived stereoscopic depth. *J. Vision* **8(3):22**, 1-10 (2008). 査読有
 8. Kumano, H., Tanabe, S., & Fujita, I. Spatial frequency integration for binocular correspondence in macaque area V4. *J. Neurophysiol.* **99**, 402-408 (2008). 査読有
 9. Umeda, K., Tanabe, S., & Fujita, I. Representation of stereoscopic depth based on relative disparity in macaque area V4. *J. Neurophysiol.* **98**, 241-252 (2007). 査読有
 10. Tanigawa, H., Wang, Q., Fujita, I. Organization of horizontal axons in the inferior temporal cortex and primary visual cortex of the macaque monkey. *Cerebral Cortex* **15**, 1887-1899 (2005). 査読有
 11. Yoneshima, H., Yamasaki, S., Voelker, C. C. J., Molnar, Z., Christophe, E., Audinat, E., Takemoto, M., Nishiwaki, M., Tsuji, S., Fujita, I., Yamamoto, N. ER81 is expressed in a subpopulation of layer 5 neurons in rodent and primate neocortices. *Neuroscience* **137**, 401-412 (2005). 査読有
 12. Kaneko, H., Tamura, H., Kawashima, T., Suzuki, S., Fujita, I. Efficient signal processing of multineuronal activities for neural interface and prosthesis. *Methods of Information in Medicine*, **46**, 147-150 (2005). 査読有
 13. Uka, T., Tanabe, S., Watanabe, M., & Fujita, I. Neural correlates of fine depth discrimination in monkey inferior temporal cortex. *J. Neurosci.* **25**, 10796-10802 (2005). 査読有
 14. Tanabe, S., Doi, T., Umeda, K., & Fujita, I. Disparity-Tuning characteristics of neuronal responses to dynamic random-dot stereograms in macaque visual area V4. *J. Neurophysiol.* **94**, 2683-2699 (2005). 査読有
 15. Shinomoto, S., Miyazaki, Y., Tamura, H., & Fujita, I. Regional and laminar differences in in vivo firing patterns of primate cortical neurons. *J. Neurophysiol.* **94**, 567-575 (2005). 査読有
- [学会発表] (計 76 件)
1. Fujita, I., Tanaka, S. (2009) Interaction between stimulus size and binocular disparity in cortical area V4: Possible neural basis for size constancy. Neuroscience 2009, the 39th annual meeting of the Society for Neuroscience, Nanosymposium 2009.10.17-21 (発表日 2009.10.18) Soc.Neurosci.Abstr. 119.8 (Chicago)
 2. Fujita, I. (2009) Contribution of the ventral visual pathway to stereopsis. The 36th Congress of the International Union of Physiological Sciences (IUPS2009) 発表日 2009.7.30 会期 2009.7.27-8.1 (京都) Journal of Physiol. Sci.: RS IV-21-1
 3. Fujita, I. (2009) Layer III pyramidal neurons in the primate neocortex: systematic variation in morphology, physiology, and developmental profiles. Kyoto University International Symposium "Cellular Approaches to Neuronal Signal Processing" 講演日 2009.7.24 会期 2009.7.23-24(Kyoto)
 4. Fujita, I. (2009) Stereopsis: 3-D world viewed with two eyes and two cortical pathways. 18th CDB(RIKEN Center for Developmental Biology) meeting "Common themes and new concepts in sensory formation" 講演日 2009.4.14 会期 2009.4.13-15 (神戸)
 5. Fujita, I. (2009) Stereopsis: 3-D world viewed with two eyes and two cortical pathways. International workshop GCOE CEDI global seminar "Advances in Neuroengineering II" 2009.2.2 (Suita, Osaka)
 6. Fujita, I. (2006) Functional and Anatomical Architecture of the Inferior Temporal Cortex. Satellite workshop of the Japan Neuroscience Meeting : Okazaki 2006, 第 35 回生理研コンファレンス / 統合脳 国際シンポジウム/日本神経科学会大会サテライト

ワークショップ（岡崎）2006.7.24-26
講演日 2006.7.25

7. Fujita, I., Yasuoka, S., Tanabe, S.
(2005) Dissociation of stereoscopic
depth judgment from perception of a
plane-in-depth: implication for neural
mechanism of stereopsis.
Soc.Neurosci.Abstr. 583.1 第35回北米
神経科学大会（ワシントンDC、アメリ
カ）2005.11.11-17
発表日 2005.11.15

〔図書〕（計2件）

1. 藤田一郎, 「脳ブームの迷信」 飛鳥新社
(2009) p 1-94
2. 藤田一郎, 「見る」とはどういうことか
—脳と心—の関係をさぐる」 DOJIN選書
007 化学同人社, (2007) p 1-210

〔その他〕

ホームページ等

<http://www2.bpe.es.osaka-u.ac.jp/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

藤田 一郎 (FUJITA ICHIRO)

大阪大学・大学院生命機能研究科・教授

研究者番号：60181351

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし