

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 7 日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究(A)

研究期間：2011～2013

課題番号：23240047

研究課題名(和文) 両眼立体視における相関計算と対応計算の適応的制御

研究課題名(英文) Adaptive weighting of binocular correlation and matching computation in stereopsis

研究代表者

藤田 一郎 (Fujita, Ichiro)

大阪大学・生命機能研究科・教授

研究者番号：60181351

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 34,300,000円、(間接経費) 10,290,000円

研究成果の概要(和文)：左右網膜における像の位置ずれ(両眼視差)に基づき奥行きを知覚する。立体視の実現には視覚連合野が必要である。この過程において、左右網膜像の相互相関の計算(相関計算)と左右網膜像の対応をとる計算(対応計算)の両方が機能する。本研究では、細かい立体視では対応計算が、粗い立体視では相関計算と対応計算の両方が働く、時間変動の速い刺激では相関計算が、遅い刺激あるいは静止刺激では対応計算が立体視により強く貢献する、細かい奥行き知覚にはV4野の活動が直接貢献していることを明らかにするとともに、立体視情報の伝播経路を明らかにする目的で、2光子イメージング法を霊長類大脳皮質に適用することに成功した。

研究成果の概要(英文)：Stereoscopic system weights correlation- and match-based disparity representations to support perception of binocular depth. We found that fine depth perception mainly uses the match-based representation, while coarse depth perception combines both. The brain also exploits correlation-based representation for rapidly refreshed stimuli, whereas match-based representation is used for slowly changing or stationary stimuli. Single-unit recording and micro-stimulation experiments in macaque monkeys show that neuronal activity in visual area V4 directly underlie fine depth judgement. We also developed techniques to apply 2-photon laser imaging to visual area V4 in monkeys, which will allow us to reveal the functional architecture of this area for stereopsis.

研究分野：複合領域

科研費の分科・細目：脳神経科学・神経科学一般

キーワード：両眼立体視 両眼視差 知覚 大脳皮質連合野 霊長類 V4野 2光子イメージング 一次視覚野

1. 研究開始当初の背景

二つの目は異なる角度から世界を見ており、左右の網膜像はわずかに異なる。しかし、我々は二つのずれた視野像を感じるのではなく、一つの立体世界を知覚する。左右網膜像の水平方向の位置ずれ（両眼視差）に基づき奥行きを知覚する能力は両眼立体視と呼ばれる。両眼視差の検出はV1で行われるが、V1細胞の活動は奥行き知覚の形成に直接貢献せず、その実現には視覚連合野が必要である。従来、この機能は頭頂葉経路が担うとされてきたが、申請者グループと欧米2グループは、側頭葉経路もまた両眼視差情報を伝達することを見出した。今やほとんどの視覚領野が視差情報の処理に関わることが判明し、それぞれの領野が行う情報処理の内容は何か、奥行き知覚の形成にどう貢献をしているかが問題として浮上した。われわれは自身の研究結果と当該分野の最近の進展に基づき、「奥行き知覚の成立に両眼相関計算と両眼対応計算の2つの過程が直接的に貢献することができ、両者の相対的貢献度は、視覚刺激条件に依存して計算に関与する脳部位が変わることにより、適応的に変化する」を提案した。

2. 研究の目的

本研究では、様々な視覚刺激条件下で、両眼情報処理の内容（両眼相関計算と両眼対応計算のどちらか）を解明し、高次視覚野（V4とMT）がこれらの計算過程へどう関与するかを検討する。さらに、両眼立体視におけるV4野の役割を追究する目的で、V4野の神経活動が、細かい奥行き視（fine stereopsis）に貢献しているかどうかを検討し、また、V4野への両眼視差入力経路の解明を行う。

3. 研究の方法

両眼立体視における両眼相関計算と両眼対応計算の貢献を分離する新規実験パラダイムを確立する。それを用いてヒトを対象とした心理物理学実験を行い、両眼視差の大きさ・刺激更新速度を操作した時の、2つの計算過程の奥行き判断に対するそれぞれの貢献度を心理学的実験により見積もる。実験結果の解析において、両眼相関計算と両眼対応計算の重み付け加算を奥行き弁別の意思決定変数とする理論モデルを構築し、両計算過程の相対的貢献の変化が心理実験の結果をどの程度正確に記述・再現するかを検討する。同じ実験パラダイムを、サルを対象とした電気生理学実験に適用して、V4およびMTにおける両眼視差処理が、上述のどちらのタイプの計算であるかを検討する。これにより、大脳皮質視覚経路と両計算過程の間の関係についての理解を進める。

また、V4野が細かい奥行き判断（結果の項で述べるように、両眼対応を表現する神経システムに依存していることが判明）に関わっているかどうかを直接的に検討するために、局所電気刺激をほどこし、奥行き判断への影響を調べた。

最後に、両眼視差情報の伝播経路の確定のために、2光子イメージング技術をサルの大脳皮質、とくに、連合野皮質であるV4野に適用する技術開発を目指した。

4. 研究成果

(1) 両眼相関計算と両眼対応計算の実験的分離（目的）

両眼相関計算、両眼対応計算それぞれに依存した奥行き知覚判断過程を分離可能な刺激セットを図1Aに示す。中間輝度（グレー）の背景に散布された白ドットと黒ドットからなり、ドットが一定フレームごとに更新されるダイナミック・ランダムドットステレオグラム（RDS）である。右目と左目に投影されるドットの輝度が全てのドットで一致する正相関RDS（右）と、左右眼像の間でドットの輝度がすべて反転している逆相関RDS（左）が従来の研究で使われてきた。本研究では、この2つに加え、様々な割合のドットの輝度を反転させたRDSを用意した（段階的輝度反転RDS）。正相関RDSでは、両眼相関、両眼対応とも100%である。無相関RDSでは半数のドットの輝度が一致し、半数のドットの輝度が反転していることから両眼相関は0%であり、両眼対応は50%である。逆相関RDSでは、両眼相関は-100%、両眼対応は0%となる。以上のように、この刺激セットには、両眼相関は0だが両眼対応が存在する刺激（半対応RDS）と、両眼相関は有限値（-100%）だが両眼対応は0である刺激（コントラスト反転RDS）が含まれ、相関計算と対応計算を二重乖離させることができる。

このようなRDSの中央部のドットに視差を与え、周辺部の0視差のリングと比較して、手前に見えるか奥に見えるかの視差弁別判断を被検者に課した。この時に予想される心理物理曲線を図1Bに示す。両眼像間で輝度が対応するドットの割合（%両眼対応）に対して、課題遂行成績をプロットしている。両眼対応計算に依存した奥行き判断（赤線）は、逆相関RDS（0%対応）に対しては正答率50%（チャンスレベル）で、輝度対応ドットが増えるにつれ、単調的に成績が向上する。一方、両眼相関計算に依存した奥行き判断（青線）は、無相関RDS（50%対応：両眼相関は0%）の時に正答率が50%となり、輝度対応ドットがそれより少ない時には、逆転奥行き知覚が生じ正答率は50%を割る。

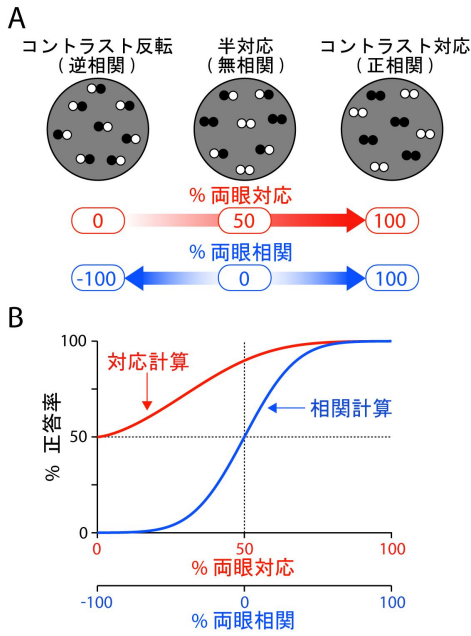


図 1 両眼相関計算と両眼対応計算の奥行き弁別課題への寄与を分離する実験パラダイム

(2) 相関計算と対応計算の機能分担 (目的)

両眼相関計算と両眼対応計算が、視覚刺激の両眼視差の大きさと更新速度によって、奥行き知覚に対する貢献の度合いを変えるかを(1)で開発した手法を用いて検討した。具体的には、5種類の視差値(0.48、0.24、0.12、0.06、0.03度)の交差視差または非交差視差を与えたRDSの両眼対応を(1-1)で述べた方法で操作し、視差弁別曲線が、対応計算、相関計算いずれの予測に従うかを問うた。奥行き判断は、視差が小さいときには、両眼対応計算に依存してなされており、視差が大きくなると、両眼対応計算と両眼相関計算の両方が奥行き視に貢献していた。更新速度が速いときには両眼相関計算が奥行き知覚を決め、遅いときには両眼対応計算の貢献が強くなった。相関計算と対応計算が並列に行われ、その重み付き平均に基づいて知覚意思決定がなされるというモデル(図2)に基づく心理物理曲線は以上の結果とよく合致した。

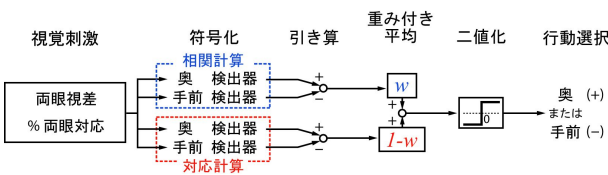


図 2 奥行き弁別を行うモデル概念図
両眼相関計算と両眼対応計算の重み付け加算で得られた意思決定変数が閾値を越えるか越えないかで、「奥」か「手前」かを判断する。

(3) V4野とMT野の両眼相関計算と両眼対応計算における役割 (目的)

注視課題を遂行中のサルのV4野から単一神経活動を記録し、それぞれの細胞の受容野に項目()で開発した段階的輝度反転RDS刺激を提示した。個々のV4野細胞が示す反応は、相関計算の予測からは明らかに逸脱していた(例:両眼相関が0の刺激に対して、両眼視差選択性を示す)。しかし、その一方で、対応計算からの予測にも完全には一致していなかった。ところが、V4細胞集団の活動をプールした活動に基づく心理物理曲線の予測は、ヒトにおける心理物理曲線とよく合致した。このことは、V4の下流における知覚意思決定システムにおいては、V4細胞集団由来の活動を合算することで、決定シグナルを生成していることを示唆している。

一方、予備的結果(10細胞の結果)によれば、MT野細胞は両眼相関計算を行っていた。

(4) V4の両眼立体視への機能的関与の証明: 局所電気刺激実験による検討 (目的)

V4細胞の両眼立体視への因果的関与を検証するため、V4に局所電気刺激を与え、刺激部位の両眼視差選択性に従って、奥行き判断が左右されるかを検討した。V4細胞は相対視差を算出することから、相対視差の検出が必要とされる「細かい奥行き弁別」に対する影響を検討したところ、サルの奥行き判断は、Near細胞領域を刺激すると手前に見えると答えるようにバイアスがかかり、far細胞領域を刺激すると刺激が奥に見えると答えるバイアスがかかった。本結果は、両眼対応計算の出力が「細かい」奥行き判断に使われることを強く示唆している。

(5) 側頭葉経路への両眼視差情報入力経路の特定: 2光子励起イメージング法による解析 (目的)

様々な領野で見つかる両眼視差選択性細胞への入力経路は多くの場合不明である。本実験では、V4の両眼視差情報が側頭葉経路に沿って到達しているのか、それとも頭頂葉経路から転送されたものなのかを検討することを目指した。

実験のストラテジーは以下の通りである。V4に逆行性軸索トレーサー(CTB-Alexa)を導入し、標識されたV2細胞の両眼視差選択性を、2光子励起イメージング法と単一神経細胞外記録により調べる。この実験は、フェンタニル無痛処理、パングロニウム不動下のサルに対して行う。V4へ投射しているV2細胞が視差選択性を示せば、両眼視差シグナルが

その細胞によって V4 へ送られていることの証明となる。

サルの大脳皮質視覚野における 2 光子励起カルシウムイメージングの手法を確立した。この手法を用いて、V1 野における方位選択性強度による機能構築の解明を進めたが、上記の実験はいくつかの技術的理由から達成にいたらなかった。最大の問題は、V4 へ注入した逆行性色素により標識された V2 細胞を、インビボ実験中に探し当てる確率が低いということであった。これは、V2-V4 投射のトポグラフィ（位置的關係）がよくわかっていないことに起因している。標識 V2 細胞を探すために硬膜を大きく開くと、脳表のゆれが大きくなり、今度は標識細胞が見つけれられたとしてもカルシウムイメージングができないという問題が起こる。この問題の解決は今後の課題となった。

成果のまとめ

本研究の結果は、両眼視差の大きさと更新速度が異なる視覚刺激の奥行き知覚は、異なる計算過程に依存していることを示した。すなわち、視差が大きいとき（通常、0.3 度以上）には、両眼相関計算と両眼対応計算の両方が関わるのに対して、視差が小さいときには両眼対応計算が知覚の決定に強く関わる。また、刺激の更新速度が速いときには両眼相関計算が主に働き、遅いときには、両眼対応計算の寄与が大きくなる。

生理学実験の結果は、V4 野細胞集団の活動をプールしたものが両眼対応のシグナルを伝えており、一方、MT 野細胞は両眼相関シグナルを伝えていた。

視覚刺激条件の変化に依存して、V4 野の出力と MT 野の出力の相対比が変化し、その総和が奥行き知覚を決定していることを本研究は示した。

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 9 件）

Doi, T., Takano, M., Fujita, I. (2013) Temporal channels and disparity representations in stereoscopic depth perception. *J. Vision* 13(13):26 1-25. doi.10.1167/13.13.26 査読あり

Ikezoe, K., Mori, Y., Kitamura, K., Tamura, H., Fujita, I. (2013) Relationship between the local structure of orientation map and the strength of orientation tuning of neurons in monkey V1: A 2-photon

calcium imaging study. *J. Neurosci.*, 33(42): 16818-16827.

doi:10.1523/JNEUROSCI.2209-13.201

3. 査読あり

Roe, A.W., Chelazzi, L., Connor, C.E., Conway, B.R., Fujita, I., Gallant, J.L., Lu, H., Vanduffel, W. (2012) Toward a unified theory of visual area V4. *Neuron*, 74: 12-29.

DOI: 10.1016/j.neuron.2012.03.011 査読あり

Shiozaki, H.M., Tanabe, S., Doi, T., Fujita, I. (2012) Neural activity in cortical area V4 underlies fine disparity discrimination. *J. Neurosci.*, 32: 3380-3341.

DOI:10.1523/JNEUROSCI.5083-11.201 2 査読あり

Inagaki, M., Fujita, I. (2011) Reference frames for spatial frequency in face representation differ in the temporal visual cortex and amygdala. *J. Neurosci.*, 31:10371-10379.

DOI:10.1523/JNEUROSCI.1114-11.201 1 査読あり

Doi, T., Tanabe, S., Fujita, I. (2011) Matching and correlation computations in stereoscopic depth perception. *J. Vision* 11:1, 1-16

doi:10.1167/11.3.1. 査読あり

〔学会発表〕（計 30 件）

Abdolrahmani, M., Doi, T., Shiozaki, H. M., Fujita, I. (2013) Representation of stereoscopic depth in pooled responses of macaque V4 neurons. *ECVP 2013 (36th European Conference on Visual Perception)* (Bremen): 2013/08/28

Abdolrahman, i M., Doi T., Shiozaki, H.M., Fujita, I. (2012) Neural representation of stereoscopic depth in visual area V4 as assessed by graded anti-correlation of binocular stimuli. *Neuroscience 2012 (42th annual meeting of the Society for Neuroscience)* (New Orleans): 2012/10/14.

Aoki S.C., Shiozaki, H.M., Fujita, I. (2012) Reversed depth perception in binocularly anti-correlated stimuli:

Does it occur in an absolute or relative
frame of reference? Neuroscience 2012
(42th annual meeting of the Society for
Neuroscience) (New Orleans):
2012/10/14.

〔図書〕(計 6 件)

藤田一郎 (2013)「脳はなにを見ている
のか」角川ソフィア文庫

藤田一郎 (2011)「脳の風景～『かたち』
を読む脳科学」筑摩選書

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

取得状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

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

<http://cinet.jp/english/people/pi000009.html>

http://www.humanware.osaka-u.ac.jp/news/professor/ichiro_fujita/

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