

両眼視差に依存したサル視覚野神経細胞の大きさ選択性の変化と 大きさ恒常性との関係

田中 慎吾[†] 藤田 一郎[‡]

^{†, ‡} 大阪大学大学院生命機能研究科 〒560-8531 大阪府豊中市待兼山町 1-3

E-mail: [†] stanaka@bpe.es.osaka-u.ac.jp, [‡] fujita@fbs.osaka-u.ac.jp

あらまし 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。単一神経細胞活動を記録した結果、V4 野神経細胞の大きさ選択性は、刺激の両眼視差によって変化することがわかった。この変化と、ヒトを被験者として行った心理物理学実験の結果との間には、一貫性が見られた。これらの結果は、大きさ恒常性にたいする V4 野神経細胞の寄与を示唆している。

キーワード サル、視覚野、両眼視差、大きさ知覚、大きさ恒常性

Scaling of size tuning curves in macaque area V4 neurons are dependent on binocular disparity and related to size constancy

Shingo Tanaka[†] and Ichiro Fujita[‡]

^{†, ‡} Graduate School of Frontier Biosciences, Osaka University

1-3 Machikaneyama, Toyonaka, Osaka, 560-8531, Japan

E-mail: [†] stanaka@bpe.es.osaka-u.ac.jp, [‡] fujita@fbs.osaka-u.ac.jp

Abstract The perceived size of an object remains relatively stable despite changes in the retinal image size that accompany changes in distance from the observer. For this perceptual phenomenon, size constancy, the brain uses both distance information and retinal image size to estimate the size of an object. To explore the neural basis for size constancy, we recorded cyclopean image size tunings of macaque V4 neurons at various binocular disparities. In some cells, tuning curves to cyclopean image size were scaled depending on the binocular disparity while the preferred size became larger as the stimulus was presented nearer. This was consistent with psychophysical performance tested with the same stimuli in humans. From these results, we suggest that V4 neurons contribute to size constancy.

Keyword Monkey, Visual area, Binocular disparity, Size perception, Size constancy

1. 背景

1.1. 大きさ恒常性

ある物体までの距離が変化すると、その物体の網膜投影像の大きさは変化するにもかかわらず、ヒトはその物体の大きさが一定であると知覚できる(図 1a)。この心理現象は大きさ恒常性と呼ばれる。脳は物体の大きさを推定するために、網膜投影像の大きさと、様々な距離手がかりを利用してはいる。

1.2. 両眼視差と両眼単一視像

両眼視差は網膜像から計算される距離情報の一つであり、大きさ恒常性にも利用されている[1]。注視点より奥や手前にある物体の像が左右眼に投影されると、

左右眼の網膜上における像の位置にずれが生じる。このずれの大きさから、物体の奥行き関係を知覚することができる。

両眼視差は奥行きに加え、像の形や大きさを定義することができる[2]。たとえ単眼像に形や大きさに関する手がかりが含まれていなくとも、ある領域の両眼視差が周囲の両眼視差と異なっていると、輪郭をもった像を知覚することができる。このような、両眼で見ることによってはじめて知覚される像のことを、両眼単一視像(cyclopean image)と呼ぶことにする。

1.3. 大きさ知覚と神経基盤

物体の大きさは、物体認識に際して重要な情報とな

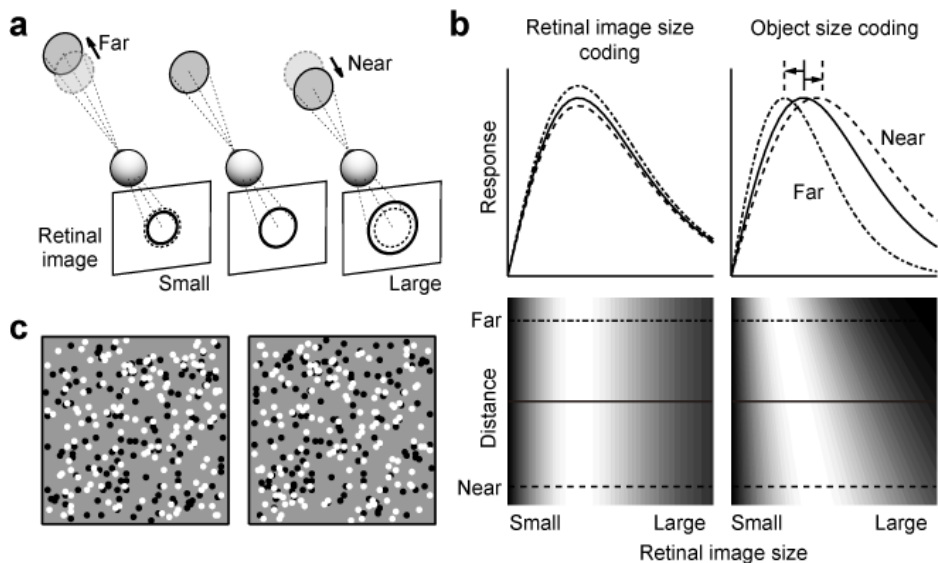


図 1. 物体までの距離と網膜像との関係

(a) 異なる位置にある物体により生じる網膜投影像の大きさの変化。(b) 網膜投影像の大きさを表現する細胞(左列)と、物体の大きさを表現する細胞(右列)の仮定上の応答曲線。物体の大きさを表現する細胞は、物体までの距離が変化すると、網膜投影像に対する応答を変化させると考えられる。(c) ランダムドットステレオグラム(RDS)の例。ステレオ画像を融像することで、両眼単一視像である円盤を知覚することができる。

るため、大きさ知覚に関する多くの心理物理学実験が行われている。しかし、両眼単一視像を利用した研究はほとんど行われていない。さらに、大きさ知覚の神経基盤も、明らかにはなっていない。サルを利用した脳部位破壊実験により、腹側視覚経路が大きさ知覚に重要であることが示されているのみである[3,4]。特に、両眼単一視像の大きさに対する神経細胞の応答特性は全く知られていない。

1.4. 物体の大きさを表現する神経細胞

多くの視覚野の神経細胞は網膜投影像の大きさ(刺激サイズ)に対して選択性を示す。神経細胞の最適刺激サイズとして物体の大きさが表現されていると仮定すると、大きさ恒常性が成立するには刺激までの距離に依存して細胞の最適刺激サイズが変化することが必要であると予測される。物体の大きさに対する選択性が距離に依存せず一定であるとすると、刺激サイズに対する選択性が、距離に依存してスケールリングするはずである(図 1b)。刺激までの距離と最適刺激サイズとの関係が、大きさ恒常性における距離と網膜投影像の大きさとの関係と一致していれば、その神経細胞が大きさ恒常性の神経基盤となりうると考えられる。もし、神経細胞が単純に網膜像の大きさのみを表現しているのであれば、刺激までの距離に依存した刺激サイズ選択性の変化は見られないと予測される。

1.5. 研究の目的

ヒトが両眼単一視像の大きさと、実在する物体の大きさを同様の方法で推定しているのであれば、両眼視差と両眼単一視像の大きさとの関係を調べることで、大きさ知覚の神経基盤を知ることができると考えられる。本研究では、第一に両眼単一視像の大きさ推定に対する両眼視差の影響を、ヒトを被験者とした心理物理学実験を用いて調べた。次に、その神経基盤を明らかにすることを試みた。視覚皮質の腹側経路に含まれ

る V4 野は、両眼視差や刺激サイズに選択性を示し、大きさ弁別に重要であることが示されている[4]。そこで、サル V4 野神経細胞の両眼単一視像の大きさに対する刺激サイズ選択性が、両眼視差による影響を受けるのかどうかを調べた。

2. 方法

2.1. 視覚刺激

視覚刺激として、中間輝度の背景に明点と暗点からなるランダムドットステレオグラム(RDS)を提示した(図 1c)。用いた RDS の単眼像には大きさや距離に関する情報は含まれないが、両眼で見ることにより、両眼単一視像である円盤が知覚される。刺激は両眼に呈示されるドットパターンが一致しており、両眼単一視像が知覚される領域(cRDS 領域)と、両眼で見ても構造が知覚されない領域(uRDS 領域)から成るように作成した。RDS をコンピュータディスプレイ全体に表示し、ドットパターンは 21 Hz で更新した。ディスプレイの更新速度は 85Hz であり右眼刺激と左眼刺激を交互に呈示した。

心理物理学実験において、cRDS 領域は注視点の左右 5°の位置に設定した。左右に呈示した cRDS 領域の一方は直径 6°、両眼視差 0°の標準刺激であり、他方は直径、両眼視差共に変化するテスト刺激とした(図 2a)。テスト刺激の直径は 6°を標準とし、変化の程度は各被験者の大きさ弁別精度により決定した。両眼視差は -0.3°から 0.3°まで 0.15°刻みで変化するように設定した。標準刺激、テスト刺激の左右の位置は各試行において無作為に決めた。各刺激条件につき 30 試行繰り返した。

電気生理学実験においては、cRDS 領域は記録している細胞の古典的受容野と中心が一致するように呈示した(図 2b)。視覚刺激の両眼視差は、-0.75°(もしくは -0.6°, -0.9°)から 0.75°(もしくは 0.6°, 0.9°)まで 0.25°(も

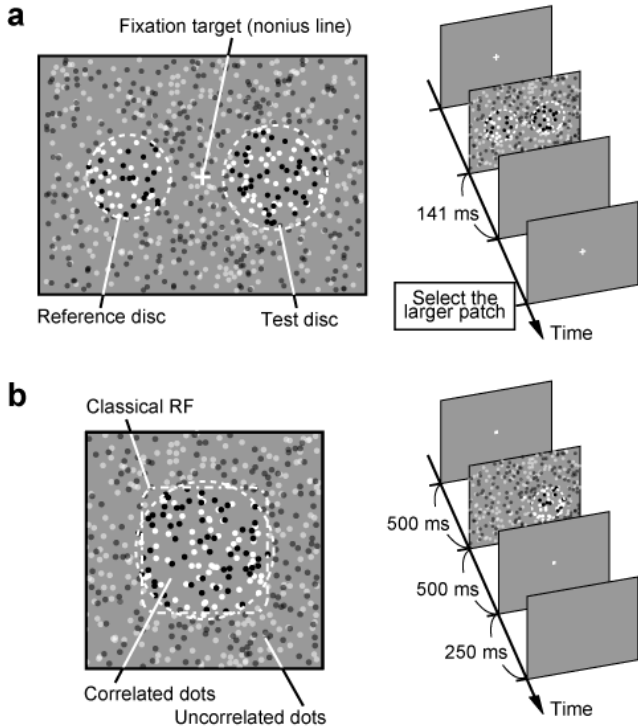


図 2. 実験手法

(a) 心理物理学実験で用いた視覚刺激とタスクの模式図。注視点の左右に cRDS 領域を設定した。(b) 生理学実験で用いた刺激とタスクの模式図。cRDS 領域が記録する細胞の古典的受容野を覆うように、視覚刺激を提示した。

しくは 0.2° , 0.3° 刻みのいずれかに設定した。cRDS 領域の直径は、古典的受容野の直径とほぼ一致するように 100% を設定し、0% から 200% まで 25% ずつ変化させた。

2.2. 心理物理学実験

被験者は 3 人であり、正常な視力を有していた。被験者は視覚刺激の大きさ弁別課題を行った。

実験は暗室内で行った。ステレオシャッターメガネを装着した被験者の頭部を、刺激呈示ディスプレイ (21 inch) から 57cm の位置に固定した。被験者がマウスボタンをクリックするとディスプレイの中央に注視点が呈示された。注視が完了し、被験者がマウスボタンをクリックすると、視覚刺激を 141ms 間呈示した。被験者は左右に見えた両眼単一視像のどちらが大きいかをマウスボタンをクリックすることで答えた (図 2a)。

2.3. 電気生理学実験

一頭のニホンザルと一頭のアカゲザルを用いた。麻酔下において、サル頭部に頭部固定用ヘッドポストと電極操作装置を固定するためのチャンバーを埋め込んだ。実験中の眼球の向きを測定するために、サーチコイルを両眼の結膜下に埋め込んだ。

サルはディスプレイの中央に呈示される注視点 (0.2° 四方の正方形) を 1.25s 間注視するように訓練した。

注視課題遂行中にサルの視線が注視点の中心から 0.6° 以上外れなければ、報酬として水を与えた (図 2b)。

実験は暗室内で行った。ステレオシャッターメガネを装着したサルの頭部を、刺激呈示ディスプレイ (21 inch) から 57cm の位置に固定した。ガラスコートタングステン電極を月状溝前回に刺入した (図 3A)。電圧信号を増幅し、テンプレート照合スパイク単離システムを用いて活動電位を分離した。活動電位の発生時刻を 1ms の時間解像度で記録した。V4 野の同定は記録される細胞の受容野の大きさや偏心度をもとに行った。各刺激条件につき最大 10 試行繰り返した。

2.4. データ解析

2.4.1. 心理物理学実験のデータ解析

全ての刺激条件の組み合わせにおいて、被験者がテスト刺激を選んだ割合を計算した。その割合を縦軸に、テスト刺激の面積を横軸にとり、心理測定関数をプロットした (図 2A)。実験結果を定量的に解析するために心理測定関数を最尤推定により累積ガウス関数に近似した。

$$y = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^x \exp\left\{-\frac{(t-\mu)^2}{2\sigma^2}\right\} dt$$

x はテスト刺激の面積、 y はテスト刺激が大きいと答えた割合、 t は大きさの感覚量、 μ , σ はそれぞれ大きさ感覚量の確率分布の平均と分散である。 μ の値は主観的等価点 (PSE; Point of Subjective Equality) を表す。

2.4.2. 電気生理学実験のデータ解析

刺激呈示による神経細胞の活動として、刺激呈示後 80ms 後から 500ms 間の平均発火頻度を計算した。

実験結果を定量的に解析するために、記録された細胞の応答に、以下に示す二次元ガウス・DoE (Difference of Error) 関数を近似した。

$$R(x, y) = r_0 + A \cdot \exp\left(-\frac{(y-y_0)^2}{2\sigma^2}\right) \cdot \left(\operatorname{erf}\left(\frac{x \cdot S(y)}{w_c}\right) - k \cdot \operatorname{erf}\left(\frac{x \cdot S(y)}{w_s}\right) \right)$$

$$S(y) = \left(\frac{\tan\left(\arctan\left(\frac{2d}{i}\right) + \frac{y}{2}\right)}{\frac{2d}{i}} \right)^{SI} = \left(\frac{d'}{d}\right)^{SI}$$

$$\operatorname{erf}(x) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^x e^{-t^2} dt$$

y は両眼視差、 x は刺激の直径、 r_0 はベースライン、 A は振幅、 y_0 は両眼視差のオフセット、 w_c は中心興奮領域の半径、 w_s は周辺抑制領域の半径、 k は周辺抑制の振幅率、 i は瞳孔間距離、 d は瞳孔から注視点までの距離、 d' は各両眼視差において幾何的に計算された瞳

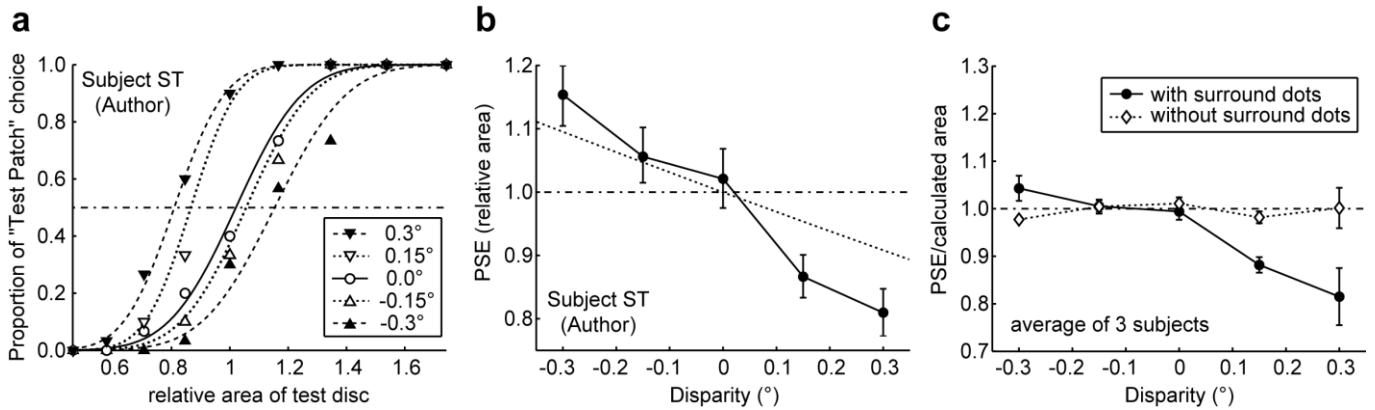


図 3. 心理物理学実験の結果

(a) 一人の被験者（著者）から得られた心理測定関数を表す。曲線は近似した累積ガウス関数を表す。縦軸が 0.5 の直線と各曲線が交わる際の横軸の値が PSE である。(b) 刺激の持つ両眼視差と PSE の関係を表す。エラーバーはブートストラップ法による最尤推定により得られた 95% 信頼区間を表す。点線は幾何的に計算された、物体より投影される網膜像の面積と両眼視差との関係を表す。(c) 刺激の両眼視差と、大きさ知覚の正確性との関係を表す。3 人の被験者の平均であり、エラーバーは標準誤差を表す。実線は周囲にノイズドット（uRDS 領域）がある刺激、点線はノイズドットがない刺激を用いた際の結果を表す。

孔から刺激までの距離、 SI はスケーリングインデックスを表す。 SI を計算する際には、 d を 57 cm に固定し、距離を計算する際は、 SI を 1 に固定した。スケーリングの有意性を調べるために、逐次 F 検定を行った [5]。近似が十分に V4 野神経細胞の応答を記述できているかを調べるために、goodness-of-fit R^2 値を計算した。

3. 結果

3.1. RDS に対する大きさ恒常性

注視課題遂行中の被験者は、呈示される二つの刺激のうち、どちらが大きいかを答えた。一人の被験者の、テスト刺激の面積に対するテスト刺激を選んだ割合をプロットした(図 3a)。各両眼視差条件において、五つの心理測定関数が得られた。刺激の両眼視差がともにゼロである場合、知覚される刺激までの距離は等しくなり、被験者は両刺激の面積が等しいときに約 50% の確率でテスト刺激を選択した。このことは、両刺激の大きさが等しいときに、被験者は二つの刺激を同じ大きさであると知覚していることを示す($PSE = 0.99$)。

テスト刺激が交差視差を持つ場合、テスト刺激は標準刺激より近くに知覚される。この条件において、心理測定関数は右に移動し、 PSE も 1 より大きくなった (-0.3° のとき 1.15、 -0.15° のとき 1.06)。つまり、被験者はテスト刺激が近くにある場合、より面積の大きなテスト刺激を標準刺激と同じ大きさであると知覚していた。逆に、テスト刺激が非交差視差を持つ場合、テスト刺激は標準刺激より遠くに知覚される。この条件では心理測定関数は左に移動し、 PSE は 1 より小さくなった (0.3° のとき 0.8、 0.15° のとき 0.87)。被験者はテスト刺激が標準刺激より遠くにあり、より小さなテ

スト刺激を標準刺激と同じ大きさであると知覚していた。

テスト刺激の両眼視差と PSE の関係を調べた(図 3b)。テスト刺激の視差が 0° 以外では、信頼区間に 1 が含まれておらず、 PSE は有意に 1 とは異なっていた。各両眼視差における PSE は、両眼視差が正になる、つまり刺激が遠ざかるのに従って減少した。幾何的に計算された同じ大きさの物体から投影される網膜像の面積も、刺激が遠ざかるのに従って減少した。これらの結果は、ヒト被験者が両眼単一視像の大きさを推定する際に、両眼視差を利用していることを示唆している。

大きさ恒常性の正確性を調べるために、テスト刺激が各両眼視差を持つときの、 PSE と幾何的に計算された網膜像の面積との比を計算した(図 3c)。大きさ恒常性が正確であれば PSE と計算された面積との比は 1 となる。刺激周囲に uRDS 領域があると、テスト刺激の視差が非交差視差の場合に、比の値が 1 より小さくなった (0.3° のとき 0.81 ± 0.06 、 0.15° のとき 0.88 ± 0.016)。テスト刺激の視差が交差視差の場合、比の値が 1 より大きくなったが (-0.3° のとき 1.043 ± 0.026)、その程度は非交差視差の場合より小さかった。一方、刺激周囲に uRDS 領域がなければ、比の値と 1 との差は最大で 0.03 ± 0.005 であった。

3.2. サル視覚皮質 V4 野神経細胞の刺激サイズに対する応答特性

二頭のサルの V4 野から 141 個の細胞応答を記録した。84 個の細胞は両眼視差、刺激サイズの両方に選択性を示した (two-way ANOVA, $P < 0.05$)。両眼視差、刺激サイズの両方に選択性を示した細胞を解析対象とした。

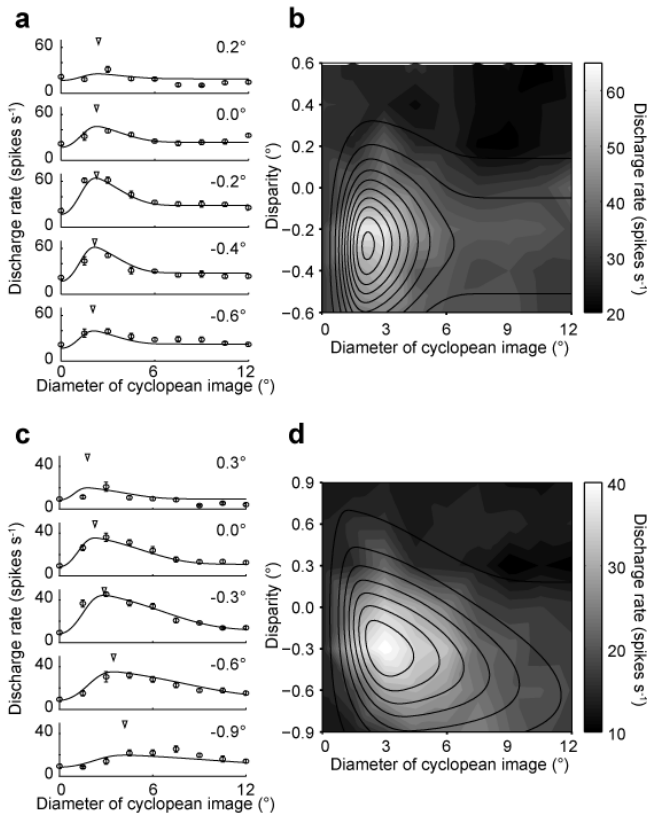


図 4. 両眼融像刺激の大きさに対する応答の例

(a, b). 刺激サイズ応答曲線が、両眼視差による影響を受けなかった神経細胞の一例。SI は -0.44 であった。(a) 各両眼視差における刺激サイズに対する応答特性を表す。横軸は刺激サイズ、縦軸は発火率を表す。実線は近似したガウス・DoE 関数を表す。三角は最適刺激サイズを示している。(b) 両眼視差・刺激サイズに対する応答を三次元表面で表す。縦軸が両眼視差、横軸が刺激サイズを表す。発火頻度は右に示したグレースケールで表される。等高線は近似された二次元ガウス・DoE 関数である。(c, d) 刺激サイズ応答曲線が、両眼視差によって変化した神経細胞の一例。SI は 2.46 であった。

両眼単一視像の大きさに選択性を示す細胞は、刺激サイズがある一定の値を超えるにつれて、応答を減弱させた(図 4a, c)。ある神経細胞の最適刺激サイズは約 3° であり、両眼視差に依存した最適刺激サイズの変化はみられなかった(図 4a)。データポイント間を線形補完し三次元表面で表すことで、応答表面の分布形状を調べた。三次元応答表面の形状は直交軸と平行に伸びていた(図 4b)。別の細胞の最適刺激サイズは刺激の両眼視差に従って変化した(図 4c)。視差が小さくなる、つまり刺激が近くなるに従い最適刺激サイズが大きくなった。この関係は物体までの距離と網膜投影像の大きさとの関係と一貫性があった。応答表面の分布は直交軸から傾いていた(図 4d)。

より定量的に解析するために、得られた応答特性を二次元ガウス・DoE 関数で近似した。その際、両眼視差に依存して、どの程度最適刺激サイズの変化が起こっ

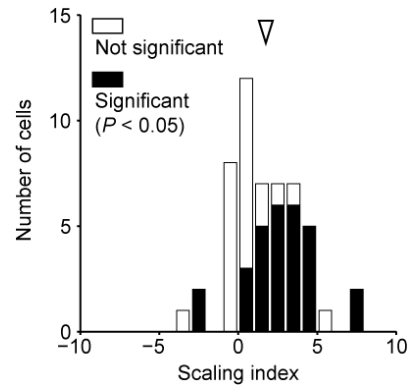


図 5. Scaling index の分布

記録した V4 野神経細胞の SI の分布を表す。横軸は SI の値、縦軸は細胞数である。分布は有意に正に偏っていた (signed-rank test, $P < 0.001$)。中央値は 1.75 であった ($n = 52$)。黒で表した領域は、刺激サイズ応答曲線のスケールリングが有意であったことを示す (sequential F-test, $P < 0.05$)。

ているのかを解析するために、Scaling index (SI) を定義した。SI が 0 であれば、両眼視差に依存した刺激サイズ応答曲線のスケールリングが起こっておらず、最適刺激サイズは両眼視差によらず一定であることを示す。つまり、物体の大きさではなく網膜投影像の大きさを表現していることを表している。SI が 0 より大きければ、両眼視差に依存した最適刺激サイズの変化が生じていることを表す。特に SI が 1 であれば、この実験条件下 (注視点までの距離が 57 cm) において、正確に物体の大きさを表現していることを表す。

この関数は 52 個の V4 野神経細胞の応答をよく記述することができた ($R^2 > 0.7$)。上述した神経細胞の SI は -0.44 と 2.46 であった。SI の分布は有意に正に偏っており (signed-rank test, $P < 0.001$)、その中央値は 1.75 であった(図 5)。

以上の結果から、サル V4 野神経細胞の刺激サイズ選択性は両眼視差に依存して変化することが分かった。刺激が近くなるにつれて、最適刺激サイズは大きくなっており、両眼視差と最適刺激サイズの関係は心理物理学実験における両眼視差と PSE の関係と一致していた。

3.3. SI と注視点までの距離との関係

本実験条件下では、SI が 1 となれば、その神経細胞が正確に物体の大きさを表現していることを表す。しかし、記録した神経細胞の SI は広範囲に分布していた。一つの可能性として、V4 野には様々な注視距離に対応した細胞が存在していることが考えられた。網膜投影像の大きさと両眼視差との関係は、注視する距離に応じて変化する。例えば、より遠い位置を注視している場合、ある両眼視差を生じるためには、近い位置を注視している場合よりもより大きな位置の変化が必要と

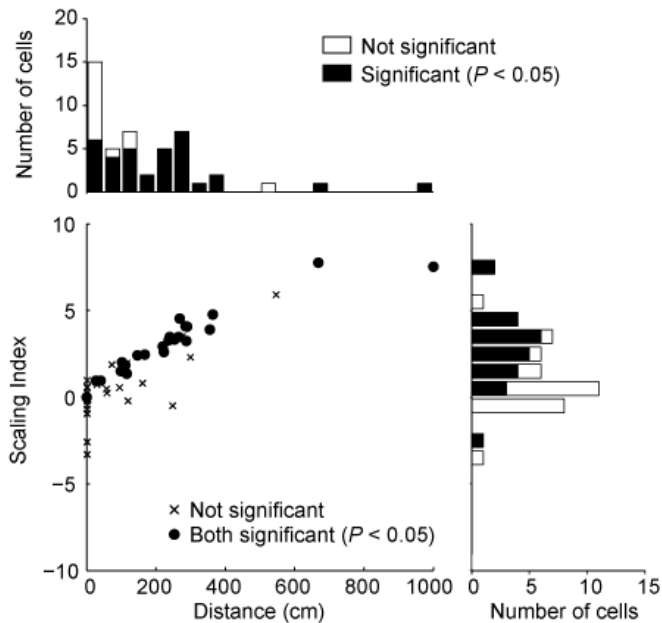


図 6. V4 野神経細胞が対応する注視距離の分布

上部のヒストグラムは、SI を 1 に固定し、ガウス・DoE 関数で近似した際に計算された注視距離の値の分布である。右のヒストグラムは注視距離を固定した際に計算された SI の分布である。二種類の近似がともによく応答を記述できた細胞のみをプロットした ($n = 47$)。中央のプロットが示すように、SI と注視距離の値は強く相関していた (Spearman's rank correlation, $r = 0.85$, $P < 0.01$)。

なる。その結果、網膜投影像の大きさの変化も大きなものとなる。つまり、SI が 1 よりも大きい (両眼視差に依存した最適刺激サイズの変化量が大きい) 細胞は、より遠い位置を注視している際の、両眼視差と網膜投影像の大きさとの関係を表している可能性が考えられた。そこで、SI の値を 1 に固定し、注視距離を変数とした条件で、応答特性を二次元ガウス・DoE 関数で近似した。計算された注視距離は広範囲に分布しており、その中央値は 116 cm であった (図 6)。SI の値と注視距離には強い相関関係がみられた。この結果から、V4 野には様々な注視距離に対応した、物体の大きさを表現する細胞が存在していることが示唆された。

3.4. 輻輳角を変化させた際の細胞応答の変化

様々な注視距離における、物体の大きさを表現する方法として、注視距離に応じて細胞が応答特性を変化させるという可能性も考えられる。輻輳角とは、両眼の視線間の角度であり、距離手がかりの一つである。輻輳角は大きさ恒常性の距離情報として利用されている [6,7]。そのため、輻輳角が V4 野神経細胞の応答特性を変化させる可能性が考えられた。そこで、輻輳角を変化させた際の、SI の変化を調べた。しかし、輻輳角に依存した、SI の変化はみられなかった (図 7)。この結果から、両眼視差と最適刺激サイズとの関係は、輻輳角による影響を受けないことが示唆された。

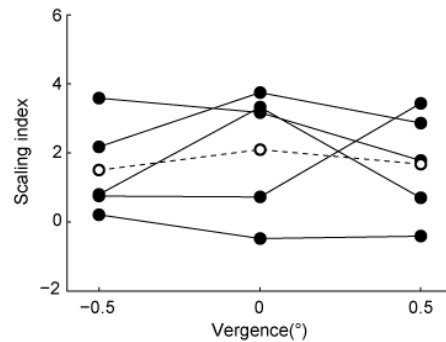


図 7. 輻輳角と SI の関係

輻輳角を変化させた場合の V4 野神経細胞の応答特性を調べた。黒丸は各輻輳角において記録された細胞応答の SI、白丸はそれらの平均を表す。輻輳角の変化に依存した SI の変化は見られなかった ($n = 5$; two-way ANOVA, $P = 0.73$)。

4. 考察

本研究において、我々は両眼単一視像の知覚される大きさに注目した。心理物理学実験により、両眼視差が知覚される両眼単一視像の大きさに影響を与えることが示された。この結果は、両眼単一視像の大きさは、実在の物体と同様の方法で推定されていることを示唆していた。生理学実験により、サル V4 野の神経細胞は、両眼単一視像の大きさに選択性をもつことが示された。その最適刺激サイズは両眼視差に応じて変化しており、その関係は心理物理学実験の結果と一致していた。これらの結果から、大きさ恒常性に対する V4 野の寄与が示唆された。

4.1. 両眼単一視像の大きさ推定

これまでの大きさ恒常性に関する研究では、単眼像に大きさに関する手がかりを含む刺激が用いられてきた。我々は、両眼像を融像しなければ大きさや形を知覚できない刺激、両眼単一視像を用いて心理物理学実験を行った。その結果、両眼単一視像の大きさ知覚には刺激の両眼視差が影響することを示した。この結果は、ヒト被験者が両眼単一視像の大きさを実際の物体の大きさと同様に推定していることを示唆している。

三人の被験者すべてが、両眼視差に依存して知覚する刺激の大きさを変化させたが、刺激が遠くに知覚される場合の PSE は幾何的に計算される理想的な刺激の大きさとは異なっていた。周囲にノイズドットを持たない刺激を用いて同様の実験を行うと、より正確な大きさ恒常性が成立していた。周囲にノイズドットがなければ、単眼像に大きさ手がかりが含まれるので、より正確な大きさ推定ができるのだと考えられる。

4.2. 両眼視差に依存した最適刺激サイズの変化

本研究において、両眼単一視像の大きさに対する神経細胞の応答特性が初めて示された。V4 野神経細胞の両眼単一視像の大きさに対する応答曲線は、単眼像に

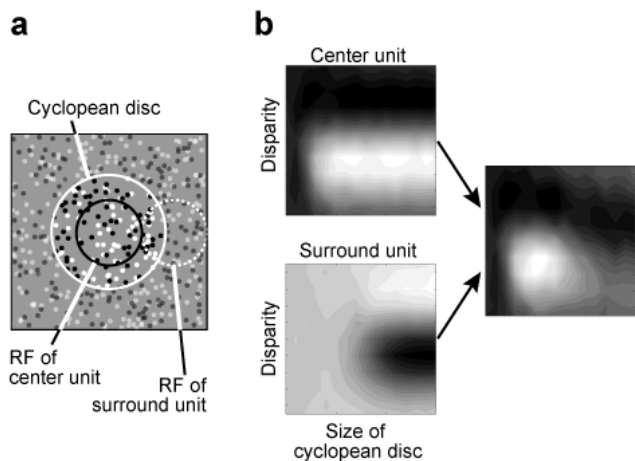


図 8. V4 野神経細胞の刺激サイズと両眼視差との関係を説明するためのモデル

(a) このモデルは視差エネルギーモデルにより計算される、二つの両眼複雑細胞からなる。中央細胞はその受容野中心が刺激の中心と重なっており、周辺細胞の受容野は中心細胞受容野の隣に位置する。(b) この二つの細胞は、ほぼ逆転した両眼視差選択性を示す。この細胞は刺激の大きさに応じて応答を変化させるが、単独では刺激サイズ選択性において極大値を示さない。中心細胞と周辺細胞の応答を足し合わせると、刺激サイズ選択性において極大値を示し、さらに、本実験で観察されたような傾いた応答表面が得られる。

大きさ手がかりをもつ刺激に対する応答曲線と同様の形状を示した[8]。

本研究では神経細胞の刺激サイズ選択性が物体の大きさ知覚に寄与している可能性を考えた。神経細胞の最適刺激サイズとして物体の大きさが表現されるとすれば、刺激までの距離に依存して細胞の最適刺激サイズが変化すると予測される。V4 野神経細胞は両眼視差に依存して刺激サイズ選択性を変化させており、両眼視差と最適刺激サイズの関係は、心理物理学実験における両眼視差と PSE の関係と一致していた。このことは V4 野が大きさ恒常性の神経基盤と成りうることを示唆している。

これまでに、視覚野神経細胞の受容野構造の変化が大きさ知覚に関与する可能性についての報告がなされている[9,10,11]。本研究で観察された最適刺激サイズの変化も、両眼視差に応じた受容野構造の変化が原因である可能性がある。そこで、V4 野神経細胞の受容野構造を V1 野神経細胞の応答特性を用いて説明することを試みた。そのために、視差エネルギーモデルを用いて、簡単なモデルを作成した。視差エネルギーモデルは V1 野神経細胞の両眼刺激に対する応答を説明する際によく用いられるモデルであり、両眼複雑細胞をよく記述することができる[12]。しかし、このモデルでは、本研究で観察されたような、極大値や大きな刺激による応答の減弱が説明できない。そこで、受容野

の位置が異なる二つの細胞の出力を加算することで、極大値と応答の減弱を示す応答が説明できた(図 8)。さらに、両眼複雑細胞の変数を適切に制御することで、生理学実験で観察されたような、傾いた応答表面が得られた(図 8b)。このことは、本研究で観察されたような V4 野神経細胞の応答特性は、V1 野両眼複雑細胞の出力だけで形成されうることを示している。つまり、注視距離などの網膜外からの情報が不要であることを示しており、V4 野には様々な注視距離に対応した、物体の大きさを表現する細胞が存在している可能性が強まったと考えられる。

4.3. 物体の大きさの表現

両眼視差により表される距離は、注視点までの距離によって変化する。注視点までの距離が遠くなるほど、ある値の両眼視差から計算される距離の値は大きくなる。このため、物体の大きさを表現するには注視点までの距離に応じて、両眼視差に依存した最適刺激サイズの変化を最適化する必要があると考えられる。

本研究では二つの可能性を検討した。一つは、様々な距離に対応した、両眼視差と最適刺激サイズの関係を示す細胞が存在しており、注視点までの距離に応じて最適な細胞からの読み出しが行われているという可能性である。本研究では最適刺激サイズの変化の程度を定量化するために *SI* を定義した。近似の際に用いた注視点までの距離は、実験時のディスプレイまでの距離である 57cm である。このため、*SI* が 1 となれば、57cm の距離を注視しているときに物体の大きさを正確に表現できることを表している。しかし、*SI* の分布は広範囲に広がっていた。そこで、*SI* の値を 1 に固定して近似すると、様々な注視距離が得られた。このことは、V4 野神経細胞の応答特性が様々な距離に対応している可能性を支持するものであると考えられる。

別の可能性として、注視点までの距離に応じて細胞の応答特性が変化することが考えられた。注視点までの距離に応じて、両眼視差に依存した刺激サイズ選択性のスケールリングが変化することにより、正確な大きさ恒常性が成立すると考えられる。距離手がかりの一つである輻輳角を変化させた際の、V 応答特性の変化を調べたが、優位な変化は観察されなかった。この結果は、V4 野神経細胞の応答特性が様々な距離に対応している可能性をより強固にするものであると考えられる。しかし、V1 野、V2 野、V4 野神経細胞は刺激までの物理的な距離によって応答特性を変化させることが明らかになっている[12]。そのため、輻輳角のみではなく、実際の注視距離を変化させると、V4 野神経細胞の応答特性が変化する可能性は否定できないだろう。

文 献

- [1] S. P. MaKee, L. Welch, The precision of size constancy, *Vision Res.*, 32, pp1447-1460, 1992.
- [2] B. Julesz, *Foundations of Cyclopean Perception*, The MIT Press, 2006.
- [3] L. G. Ungerleider, L. Ganz and K. H. Pribram, Size Constancy in rhesus monkeys: effects of pulvinar, prestriate, and inferotemporal lesions, *Exp. Brain Res.*, 27, pp.251-269, 1977.
- [4] P. H. Sciller and K. Lee, The roll of the primate extrastriate area V4 in vision, *Science*, 251, pp1251-1253, 1991.
- [5] N. R. Draper, H. S. Smith, *Applied Regression Analysis*, Wiley, New York, 1998.
- [6] M. Mon-Williams, J. R. Tresilian, Some recent studies on the extraretinal contribution to distance perception. *Perception*, 28, pp 167-181, 1999.
- [7] A. Viguier, G. Clément, Y. Trotter, Distance perception within near visual space, *Perception*, 30, pp115-124, 2001.
- [8] K. Umeda, S. Tanabe, I. Fujita, Representation of stereoscopic depth based on relative disparity in macaque area V4, *J. Neurophysiol.*, 98, pp241-52 2007.
- [9] T. Womelsdorf, K. Anton-Erxleben, F. Pieper, S. Treue, Dynamic shifts of visual receptive fields in cortical area MT by spatial attention, *Nat. Neurosci.*, 9, pp1156-1160, 2006.
- [10] K. Anton-Erxleben, C. Henrich, S. Treue, Attention changes perceived size of moving visual patterns. *J. Vis.*, 7, pp1-9, 2007.
- [11] S. O. Murray, H. Boyaci, D. Kersten, The representation of perceived angular size in human primary visual cortex. *Nat. Neurosci.*, 9, pp429-434 2006.
- [12] A. C. Dobbins, R. M. Jeo, J. Fiser, J. M. Allman, Distance modulation of neural activity in the visual cortex, *Science*, 281, pp552-555, 1998.