

側頭葉視覚経路における両眼視差情報処理

藤田 一郎 田辺 誠司 梅田 和昌

Processing of Horizontal Binocular Disparity in the Monkey Occipitotemporal Pathway

Ichiro FUJITA, Seiji TANABE and Kazumasa UMEDA

A plane lying in depth is perceived when we binocularly fuse a random-dot stereogram (RDS) with slight horizontal disparity. The perception of depth is, however, lost or greatly diminished when the contrast of dots is reversed or anti-correlated between the left and right eye images. Most neurons in the striate cortex respond to anti-correlated RDS due to their local filter-like characteristics, suggesting that further cortical processing is necessary to account for the performance of depth perception. Here we show that the majority of neurons in area V4 of the monkey visual cortex eliminated or reduced their sensitivity to binocular disparity in an anti-correlated RDS. The results suggest that responses to false-matches between contrast-reversed dots in the left and right eye images found in the striate cortex are substantially reduced in or before area V4.

1. 両眼視差と奥行き知覚

1.1. 両眼視差とは何か？

われわれの両眼は左右に6~7cmはなれており、異なった角度から世界を見ている。視野内の一点を注視するとき、その点の像は左右の網膜の中心窩に投影される。注視点と同じ奥行きにある別の点の像は、左右眼それぞれの中心窩から同じ方向に同じ距離だけ移動した位置に投影される。一方、注視している面とは別の奥行き（手前や奥）にある点の投影像は、左右の網膜の上で、中心窩から異なった距離、時に異なった方向へ投影される。この左右網膜像のずれのことを両眼視差とよぶ。注視面と同じ奥行き上の点は、両眼視差0、注視面より近い点が生じる視差のことを交差視差、注視面より遠い点が生じる視差のことを非交差視差と呼ぶ。その大きさと符号（交差視差か非交差視差か）は、その点と注視面との相対的奥行きに依存している。ヒトや動物の脳内視覚システムは、両眼視差を

検出することで、視覚対象の注視面に対する相対的奥行き位置を知ることができる。

1.2. 霊長類の大脳皮質視覚経路

網膜からの出力は、視床の外側膝状体を経て、大脳の一次視覚野（V1）にいたる。両眼由来の情報はV1で初めて一つの細胞に収斂し、ここで両眼視差情報の抽出がなされる¹⁾¹⁰⁾。霊長類の大脳においては、V1以外に30を越す視覚領域が存在し、それらは、大きく分けて2つの機能的経路を形成している。一つは頭頂葉皮質へ向かう背側視覚経路、もう一つは側頭葉に向かう腹側視覚経路である⁹⁾。V1からの信号は、これら2つの経路に送られるが、腹側経路では、主に物体の形、色、模様など対象物の同定・認識において重要な視覚属性が処理され⁹⁾、背側経路では、物体の動き、位置など対象物の空間的情報が処理されている。背側経路には両眼視差に反応する細胞が多く存在する。両眼視差が視覚対象の奥行き位置に関する情報を提供することから、背側経路が物体の空間的情報を処理しているという上記の仮説とも一致し、両眼視差情報の情報処理

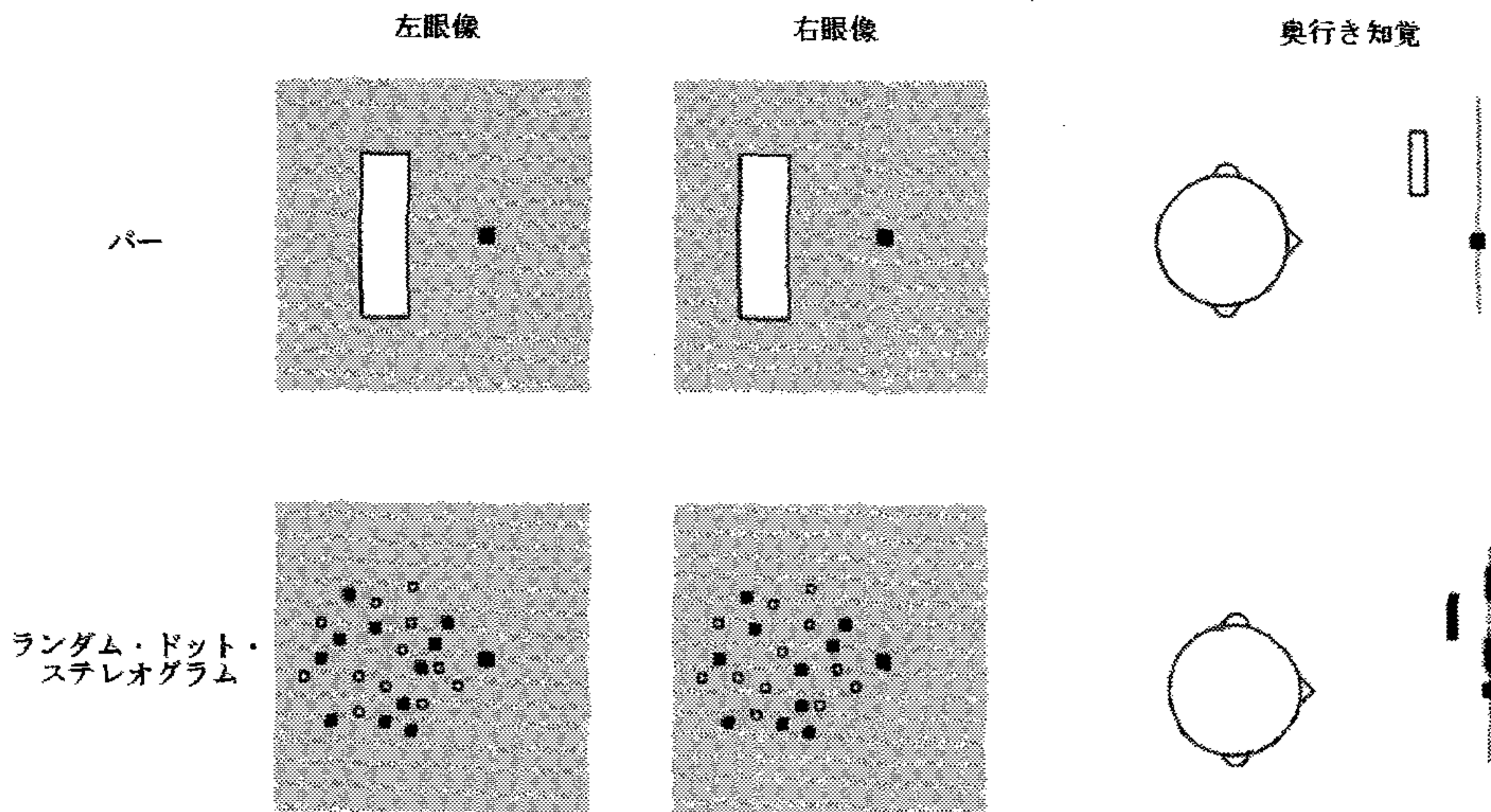


図 1. バー刺激とランダムドットステレオグラム (RDS)

左 2 列の左右像を両眼融合すると、右側に模式的に示した奥行きを感じる。すなわち、上段では、注視点 (黒点) に対してバーが浮かんで見え、下段ではドットの一部が浮かび面を形成する。上段のバー刺激の場合、片目ずつ交代に閉じて見てみると、左右像におけるバーの位置が注視点に対して異なることがわかる。一方、RDS の場合 (とくに RDS のドットが短時間ずつ入れ替わるダイナミック RDS の場合)、片目ずつで見た画像の違いは判別できない。このように、バー刺激の場合には、両眼視差情報とともに片目像の位置情報を検出できるが、RDS の場合は両眼視差のみが情報として利用できる。

は主に背側経路でなされると考えられてきた。

最近になり、われわれを含む数グループは、腹側経路の最終段階である下側頭葉皮質 (IT 野) の多数の細胞が、両眼視差や両眼視差の勾配¹⁵⁾¹⁷⁾または両眼視差だけがかりのみにより知覚される形¹⁴⁾に反応することを見出し、また、腹側経路において IT 野の前段である V4 野にも両眼視差、両眼視差勾配に選択的応答を示す細胞がある¹⁸⁾ことを示した。こうして、大脳皮質の多数の領域において両眼視差情報が処理されていることが判明し、それぞれの経路に沿って、もしくはそれぞれの視覚領野で、両眼視差情報にどのような変換がなされるのかが新たな問題として浮上してきた。

1.3. 本研究の目的

本研究では、V4 野に焦点をあて、この領域における両眼視差選択性細胞の性質を調べた。

第一に、V4 野ニューロンがランダムドットステレオグラム (RDS) に与えた視差に感受性を持つかどうかである。図 1 に示すように、ソリッドな図形 (たとえば輝度で定義したバー刺激) に両眼視差を与える場合、左眼像、右眼像における位置ずれは片眼像の中に情報として存在している。したがって、両眼視差の量を変化させることでニューロンの反応が変化した場合に、真に両眼視差を検出することで反応しているのか、

それとも片眼像の変化により引き起こされた成分が含まれているのかを区別することはできない。しかし、ダイナミック RDS においては、灰色背景の小領域に、同数の白と黒の小点 (ドット) をばらまき、個々のドットは短時間のみ現れては消えていく。この刺激の左眼像、右眼像それぞれは、単にドットがチラチラと動いているという知覚しか与えない。しかし、この RDS の中央領域のドット位置を左右眼像でわずかに水平方向にずらし、両眼視差を生じるようにしてやると、中央部分と周辺部分との間に奥行きの違いが知覚される。ダイナミック RDS では、ドットの位置は刻一刻と変化しており、ある時間幅にわたって観察すれば、ドットの持つ単眼性位置情報は空間的に平均化されている。このように単眼性情報は排除されていることから、ニューロンがダイナミック RDS に与えた視差に感受性を持った場合には、両眼視差への真の感受性を有していると結論することができる。本研究では、まず、V4 細胞がダイナミック RDS に与えた両眼視差に基づいて反応を変化させるかどうかを決定することを第一の目標においた。

第二に、RDS の左眼像の白い (黒い) 点に対応する右眼像の点を黒 (白) にした輝度反転 RDS (anti-correlated RDS, 以下 aRDS) に対する V4 ニュー

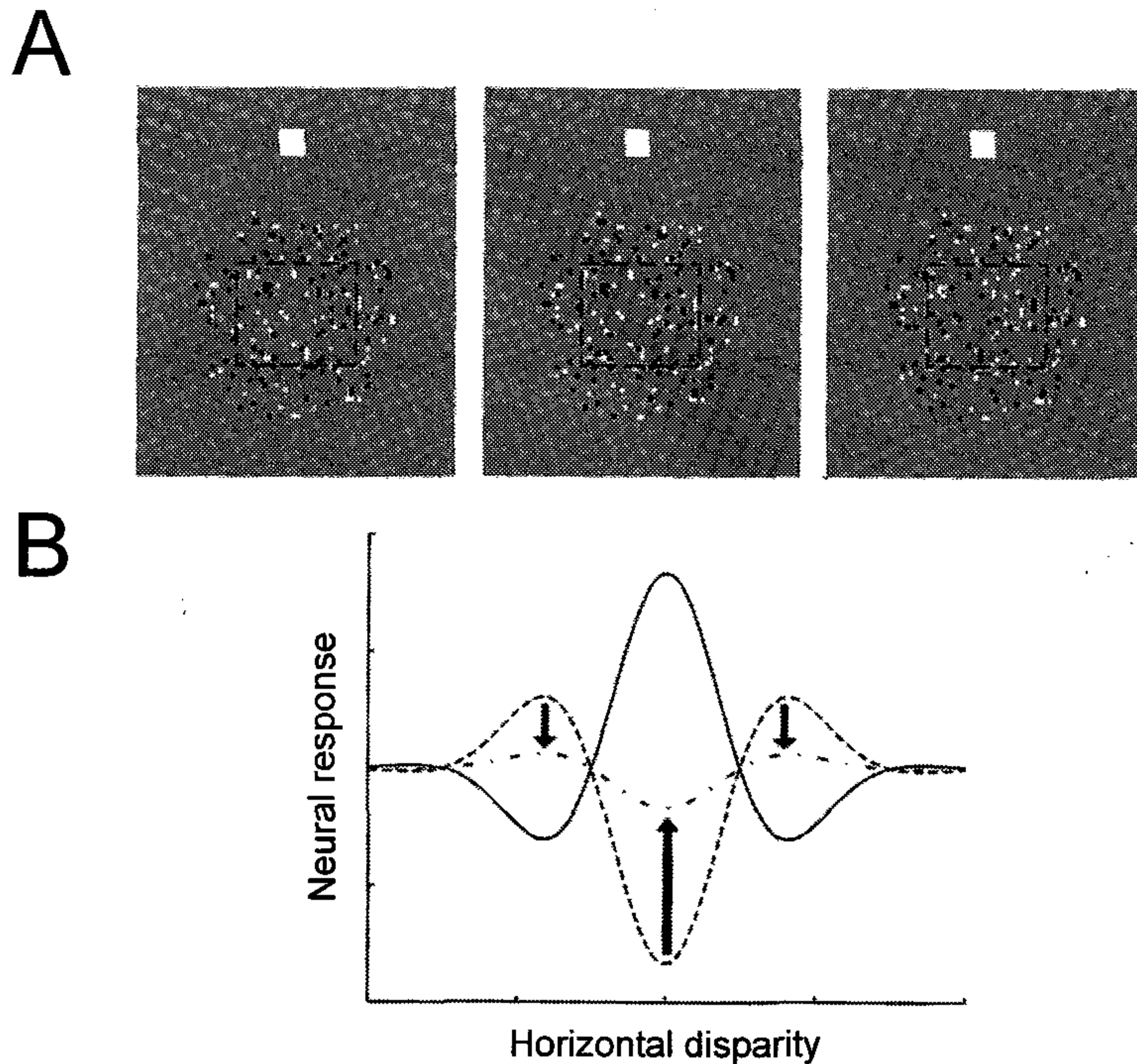


図 2. A: 通常の RDS (cRDS) と輝度反転 RDS. 左側と中央の RDS は対応する点同士
の輝度コントラスト (黒か白か) は同じであるが, 中央と右側の RDS の中
心部分のドットでは対応する点の輝度コントラストが反転している. 左 2 組
の像を両眼融合すると中心部分に面が浮かんで見えるが, 右 2 組の像を融合
しても奥行き知覚を得ることはできない. 白四角はサルが注視している注視
点を示す. 点線は, 調べている V4 細胞の受容野の位置を模式的に示す. この
図のように, RDS が受容野を完全に覆うように刺激を設定する.
B: モデルニューロンの cRDS および aRDS に対する反応. 横軸に視差の量, 縦
軸にニューロンの反応強度を示す. 太線で示したものが cRDS に対する反応
で, ある特定の両眼視差に対して強い反応がでている. 点線で示したものは,
V1, MT, MST 野のニューロンの多くが aRDS に対して示す反応曲線で
cRDS に対する曲線の鏡像になっている. 点破線で示す曲線は, 知覚に対応
したニューロンが示すと予想される反応曲線で, aRDS に含まれる両眼視差
には感受性を示さない.

ロンの反応を調べた. aRDS を見ると, 対応する点の
間に両眼視差は存在するものの, RDS 画像全体の右
眼像と左眼像の大域的な対応をとることができず, ヒ
トもサルも奥行きを感じることはできない²⁷⁾. V1 野
ニューロン²⁸⁾や背側経路の MT 野ニューロン⁸⁾, MST
野ニューロン¹¹⁾は, aRDS に含まれる局所輪郭視差に
感受性をもっており, その反応を変化させる. すなわ
ち, これらのニューロンの性質は知覚の性質とは乖離
している. 脳のどこかには, 対応する輝度をもった
RDS (cRDS) に含まれる両眼視差には感受性をもち,
aRDS に含まれる両眼視差には感受性を持たないとい
う知覚に相関した活動を示すニューロンがあるのだ
ろうか. その探索のはじめとして, われわれは腹側経

路の V4 野ニューロンの aRDS に対する反応を調べ
た.

2. V4 細胞と奥行き知覚

2.1. 実験方法

ニホンザル (*Macaca fuscata*) 3 頭に訓練を施し,
コンピューターディスプレイ上の 1 点を注視するよう
にした. サルの眼球位置と運動はサーチコイル手法に
よりモニターした. この注視課題遂行中に, V4 野の
ニューロンの活動電位をタングステン電極を用いて細
胞外記録した. まず, 輝度で定義されたバー (線分) 刺
激を用いて, ニューロンの受容野を決定する. RDS
刺激は, その受容野よりも大きめに呈示する (図 2).

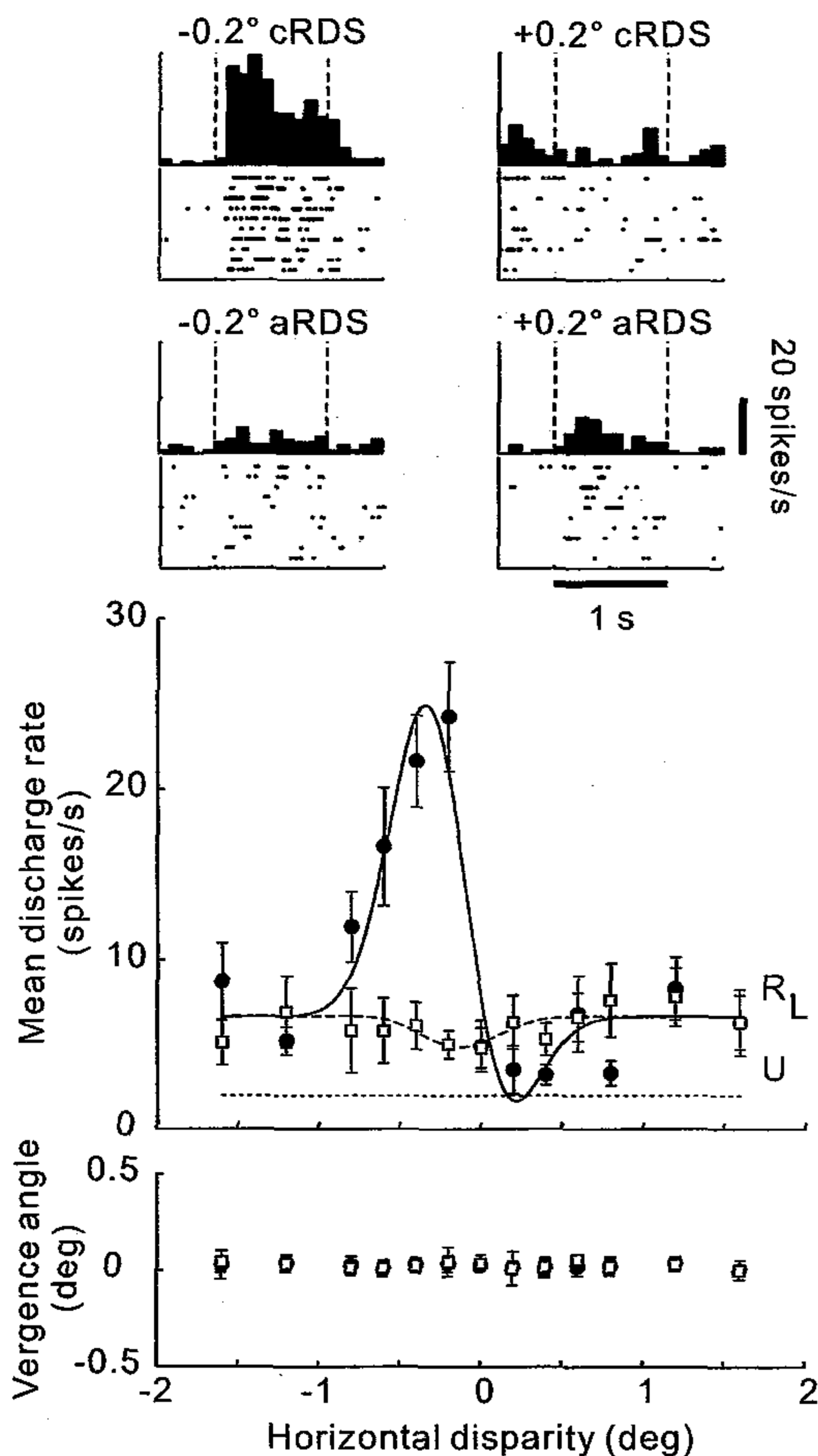


図 3. 知覚に対応した反応を示した V4 ニューロン。中段に視差同調曲線をしめす。黒丸実線の曲線は cRDS に対する反応、白四角点線の曲線は aRDS に対する反応。aRDS に対しては視差感受性を失っている。上段はインパルスヒストグラムとラスタグラム、下段は眼球の輻輳角を示す。刺激呈示により輻輳開散運動は誘発されておらず、ここに示す cRDS に対する反応が眼球運動により誘発されたものでないことを示している。

RDS の中央部に位置するドット群に両眼視差を与え、この部分が注視面（コンピュータディスプレイ画面）よりも手前に浮いて見えたり、奥にひっこんで見えるようにする。ほとんどのニューロンに対して、この視差を与える領域が受容野のすべてをおおうように設定したが、周辺抑制の強いニューロンに対しては、RDS 全体が受容野の中に入るようにした。刺激は、さまざまな量の視差を与えた両眼性の cRDS, aRDS, 左右眼で相関のない RDS (uncorrelated RDS, uRDS), 右眼のみの刺激, 左眼のみの刺激をランダムな順序で

呈示し、それぞれ 10 回ずつの反応を計測した。

2.2. V4 細胞のランダムドットステレオグラム (RDS) への反応

3 匹のサルから計 132 個のニューロンから細胞外活動電位を記録し、そのうち、109 個のニューロンが RDS に対して視覚応答を示した。これらのうち、53 個 (49%) の細胞が、RDS に与えた両眼視差にしたがって反応を変化させた (Kruskal-Wallis 検定, $p < 0.05$)。図 3 にその一例を示す (黒丸実線)。この細胞は交差視差 0.2 度 (-0.2) で最大応答を示し、非交差視差 0.2~0.4 度で最小応答を示した。視差同調曲線は、Gabor 関数で非常によく近似できる。

2.3 V4 細胞の輝度反転 RDS (aRDS) への反応

通常の RDS (cRDS) に対して反応し、かつ、cRDS に与えた両眼視差によって反応を変化させた V4 野ニューロン 53 個について、aRDS に対する反応を調べた。大多数 (36 個, 68%) のニューロンは、aRDS に与えた両眼視差によっては反応を変化させなかった (Kruskal-Wallis 法, $p > 0.05$)。図 3 のニューロンはそのような例の一つである (白四角点線のカーブ)。残り 31% のニューロンは統計学的に有意な反応変化を示したものの、その変化は cRDS により引き起こされる変化より小さかった。aRDS に与えた視差の量によって反応が変化した場合にはその同調曲線は、cRDS によって得られた同調曲線とは 180 度位相がずれる傾向があった (データは図示していない)¹²⁾¹³⁾。

3. 議論とまとめ

ニホンザルを含むマカカ属サルは、ヒトと同様に、両眼視差に基づいて、視覚対象の奥行きや 3 次元構造を知覚する²⁷⁾¹⁶⁾。この動物の大脳皮質視覚経路の概要は良く調べられてきたが、近年になり、数多くの視覚領野に両眼視差感受性を持つニューロンが存在することが判明した。本研究では、腹側視覚経路の中段、V4 野のニューロンが真の両眼視差選択性を持つかどうか、また、その性質が、奥行き知覚を反映したものかどうかを cRDS および aRDS に対する反応を調べることで検討した。V4 野ニューロンの半数は、cRDS に与えた両眼視差に従って反応を変化させた。ダイナミックにドットの変化している cRDS には、片眼だけで知覚できる視覚情報が存在しないことから、このことは V4 ニューロンが真の両眼視差選択性を持つことの決定的証拠であり、先行研究⁴⁸⁾においてソリッド刺激に対する反応の調査に基づいてなされた「V4 ニューロンが両眼視差情報を送っている」という提唱を確定

した。

両眼に与える RDS のドットの輝度を反転させた aRDS を見ても、サルもヒトも奥行きを感じることができないにも関わらず、V1, MT, MST 野のニューロンの多くは、aRDS に含まれる両眼視差に従って反応を変化させる²⁾⁸⁾¹¹⁾。対して、V4 ニューロンの多くは、aRDS における両眼視差に対しては感受性を失っていた。また、感受性を維持している場合にも、最適視差に対する反応と非最適視差に対する反応の差は小さくなっており、視差変化に対する反応性は落ちていた。このことは、輝度の反転したドット同士の間での両眼対応により引き起こされた V1 野における反応が V4 もしくはそれ以前の段階（しかし、V1 より後）において、大部分、除去されていることを示唆している。最近、Janssen ら (2003) は、下側頭葉皮質においては、この両眼情報の誤対応に対する反応は完全になくなっていることを報告した⁷⁾。以上から、aRDS の輝度反転ドット間の両眼対応に対する反応は、腹側視覚経路を進むにつれて、徐々に消去されていくと考えられる。腹側経路最終段階の下側頭葉皮質のニューロンの活動のふらつきが、動物の示す奥行き知覚判断のふらつきと、統計学的に意味のある相関を示すという最近の発見¹⁵⁾と合わせて、今回の結果は、腹側視覚経路の神経活動が奥行き知覚の形成に貢献していることを強く示唆している。

参考文献

- 1) Cumming, B.G., DeAngelis, G.C. The physiology of stereopsis. *Annu. Rev. Neurosci.* **24**: 203-238. (2001).
- 2) Cumming, B.G., Parker, A.J. Responses of primary visual cortical neurons to binocular disparity without depth perception. *Nature*, **389**: 280-283. (1997).
- 3) Fujita, I. The inferior temporal cortex: architecture, computation, and representation. *J. Neurocytol.*, **31**: 359-371. (2003).
- 4) Hinkle, D.A., Connor, C.E. Disparity tuning in macaque area V4. *Neuroreport*, **12**: 365-369. (2002).
- 5) Janssen, P., Vogels, R., Orban, G.A. Macaque inferior temporal neurons are selective for disparity-defined three-dimensional shapes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, **96**: 8217-8222. (1999).
- 6) Janssen, P., Vogels, R., Orban, G.A. Selectivity for 3D shape that reveals distinct areas within macaque inferior temporal cortex. *Science*, **288**: 2054-2056. (2000).
- 7) Janssen, P., Vogels, R., Liu, Y., Orban, G.A. At least at the level of inferior temporal cortex, the stereo correspondence problem is solved. *Neuron*, **37**: 693-701. (2003).
- 8) Krug, K., Cumming, B.G., Parker, A.J. Responses of single MT neurons to anti-correlated stereograms in the awake macaque. *Soc Neurosci Abstr* **25**: 275. (1999).
- 9) Mishkin, M., Ungerleider, L.G., Macko, K.A. Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends Neurosci.*, **6**: 414-417. (1983).
- 10) Ohzawa, I., DeAngelis, G.C., Freeman, R.D. Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: neurons ideally suited for disparity detectors. *Science*, **249**: 1037-1041. (1990).
- 11) Takemura, A., Inoue, Y., Kawano, K., Quair, C., Miles, F.A. Single-unit activity in cortical area MST associated with disparity-vergence eye movements: evidence for population coding. *J. Neurophysiol.*, **85**: 2245-2266. (2001).
- 12) Tanabe, S., Fujita, I. Reduced binocular disparity selectivity of V4 neurons to anti-correlated random-dot stereograms. 3rd Vision Sci. Soc. Abstr., in press. (2003).
- 13) Tanabe, S., Umeda, K., Fujita, I. Binocular disparity selectivity to anti-correlated random-dot stereograms is reduced in monkey V4. *Neurosci. Res. Suppl.*, in press. (2003).
- 14) Tanaka, H., Uka, T., Yoshiyama, K., Kato, M., Fujita, I. Processing of shape defined by disparity in monkey inferior temporal cortex. *J. Neurophysiol.*, **85**: 735-744. (2001).
- 15) Uka, T., Tanabe, S., Watanabe, M., Fujita, I. Correlated variability of stereoscopic depth judgments and neural responses in

- monkey inferior temporal cortex. *Neurosci. Res. Suppl.*, in press. (2003).
- 16) Uka, T., Tanaka, H., Kato, M., Fujita, I. Behavioral evidence for visual perception of 3-dimensional surface structures in monkeys. *Vision Res.*, **39**: 2399-2410. (1999).
- 17) Uka, T., Tanaka, H., Yoshiyama, K., Kato, M., Fujita, I. Disparity selectivity of neurons in monkey inferior temporal cortex. *J. Neurophysiol.*, **84**: 120-132. (2000).
- 18) Watanabe, M., Tanaka, H., Uka, T., Fujita, I. Disparity selectivity of neurons in monkey visual area V4. *J. Neurophysiol.*, **87**: 1960-1973. (2002).