

MST 野細胞集団の活動プロフィールによる visual flow および その運動残効認知の情報表現

大野 裕史^{*1}, 橋本 直樹^{*2}, 樋田 栄揮^{*2}, 斎藤 秀昭^{*2}
富士ソフト ABC 株式会社^{*1}, 玉川大学工学部^{*2}

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^{*1}, Naoki Hashimoto^{*2}, Eiki Hida^{*2}, Hide-aki Saito^{*2}

FUJISOFT ABC Incorporated^{*1}
Faculty of Engineering, Tamagawa University^{*2}

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 (uniform translation, rotation, approaching, receding, etc.) 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 (by psychophysical experiments on human subjects), and compared with MST cells' activities measured during and after giving various flow stimuli (by single cell recordings from anaesthetized monkeys).

We have confirmed that we perceive characteristic motion aftereffect the direction of which was opposite to the adapting stimuli; for example, perception of counter-clockwise rotation against a stationary texture-field after receiving a flow of clockwise rotation.

MST cells, which responded selectively to the particular mode of visual flow, reduced their activities after receiving the prolonged flow stimulus moving in the preferred direction, whereas increased their activities after receiving the flow moving in the opposite direction. These response properties strongly support proposed hypothesis.

We can interpret the properties of the perception of a transparent visual flow (superposition of two translations of different directions) and of its motion aftereffect with the 'population representation hypothesis', consistently, by assuming the existence of two sub-types, named 'component type' and 'integration type', in MST cells responding selectively to the translational flow. The existence of the two sub-types was verified in our present experiments.

1. はじめに

マカク属サルの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 (Medial Superior Temporal Area, Fig.1 参照) は, 自己運動で生じる広視野運動 (visual flow) を専門に分析する領域であることが, 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¹⁾. また, MST 野に直接神経投射を送る MT 野 (Middle Temporal Area, Fig.1 参照) も視覚的運動を専門に分析する領域で, 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²⁾.

^{*1} 〒247-0072 神奈川県鎌倉市岡本 2-13-18

^{*2} 〒194-8610 東京都町田市玉川学園 6-1-1

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し³⁾、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ザルでそれほど違っては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 の認知特性とマカザルの 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^{4),5),6)}、色情報と輝度情報の寄与の相異⁷⁾、2方向重畳 visual flow の認知特性^{8),9)}などがマカザルの 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 野細胞集団の活動プロフィールで統一的に説明できることを示す。

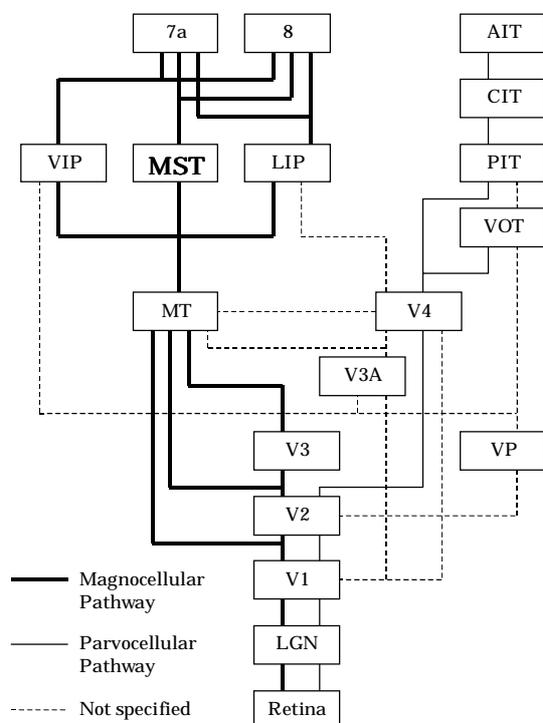


Fig.1 Hierarchical organization of motion-processing pathway (Magnocellular pathway) and of pattern-processing pathway (Parvocellular pathway) of the macaque visual system.

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。滝の流れを長時間見つめた後に視線をふと脇にずらすと、その景色が上に向かって動いて見える現象が日常的に経験される例として良くあげられる。

滝の流れを見つめるような場合は一般に広視野の運動刺激を受けるので、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.2 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.2 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 野細胞の活動プロフィール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^{4),5),6),7),8),9)}を支持するならば、Fig.2 の下段に示す自発放電のプロフィールは、順応刺激と逆方向の運動残効を引き起こすはずである。

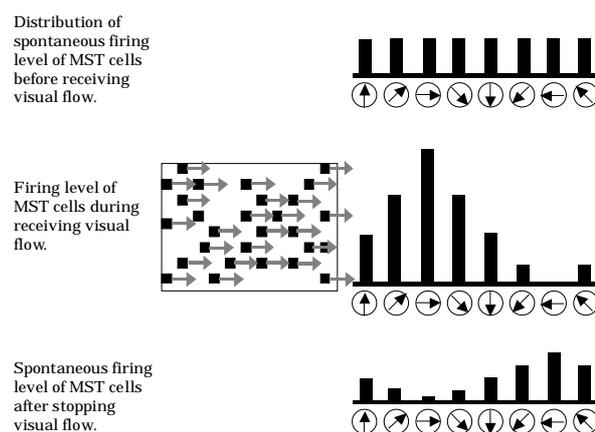


Fig.2 Relative firing levels of MST cells before, during and after a prolonged visual flow presentation. An arrow within a circle indicates a preferred direction of the cell.

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¹⁰⁾、最近では Petersen らのサルの MT 野細胞における実験がある^{11,12)}。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: 細胞の最適方向に様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° 逆に様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、次の諸点で一歩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着目しているだけであるが、我々は細胞 population の活動プロフィール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 とも呼ばれる。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^{8),9)}、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 野細胞の集団的活動プロフィール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 野細胞の活動プロフィールが 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亜急性下において、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し、膜外単一細胞電位記録法にて計測を行った。電極から得られた活動電位は、PSTH (Peri-Stimulus Time Histogram: 刺激前後時間ヒストグラム) を用いて記録・分析した。計測時は、ターゲット細胞の受容野中心がパターン呈示 CRT の中心にくるよう、CRT を移動、視距離は 50cm とし、フォーカスが合うよう、眼球にコンタクトレンズを装着している。視覚運動刺激は視距離 50cm の位置に 19 インチの刺激呈示ディスプレイによって呈示している。この画面は縦 34° × 横 44° の視野をカバーする。刺激は記録する MST 野とは反対側の単眼に与えた。

なお、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° × 1°) 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を評価した。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.3 に示す。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回繰り返し計測計算し、S/Nのよい PSTH (peri-stimulus time-histogram) を得た (Fig.3 下段)。

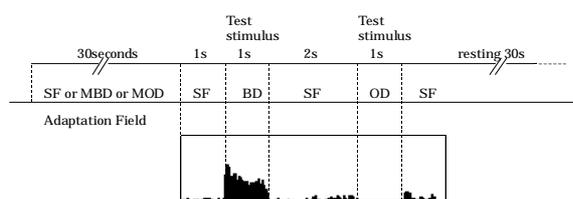


Fig.3 Time chart of the motion adaptation experiment.

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.4 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.5 に、今回テストした D cell (12 個)、R cell (13 個)、E/C cell (8 個: E cell 5 個、C cell 3 個) について、定常状態に比べて、二つの互いに逆方向の flow で

順応させた直後の最適方向へのテスト刺激に対する反応がどのように変化したかをまとめて示した。平均すると MBD 順応後はテスト刺激に対する反応が定常時の 61.1% に減弱し、MOD 順応後は逆に 111.2% に増大した。

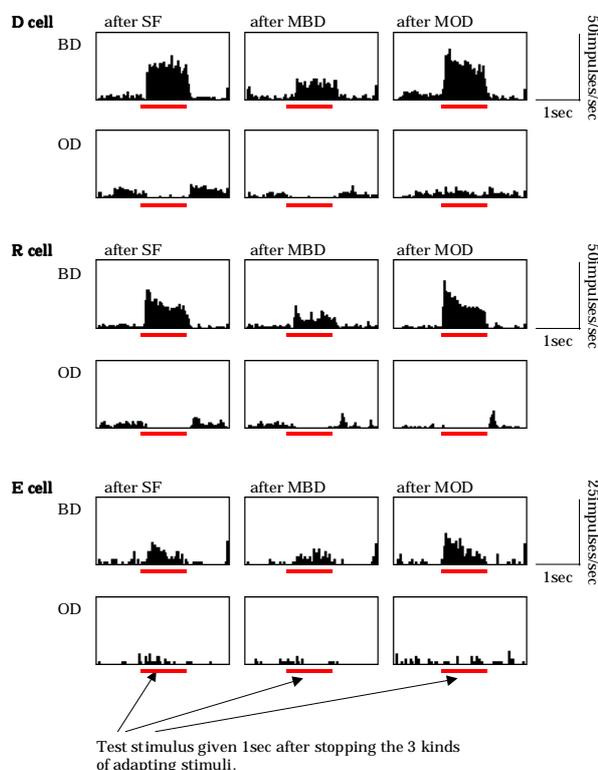


Fig.4 Comparison of MST cells' responses to the test stimuli after giving 3 kinds of adaptation fields.

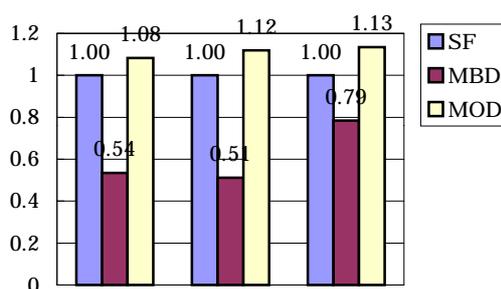


Fig.5 Relative magnitude of the responses to the test stimulus moving in the best direction shown 1 second after stopping 3 kinds of adapting stimuli (SF, MBD, MOD). Data are pooled for 33 cells (12 D cells, 13 R cells, 8 E/C cells).

Fig.6 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。しかし、E/C cell, R cell ではそのような傾向が見られなかった。接近/離反運動刺激、回転運動刺激のいずれも運動残効を引き起こすし、順応後のテスト刺激に対する反応量の変化も D cell と違いがないので、自発放電頻度に D cell と同様な傾向が見られなかった理由は、今のところ明らかではない。

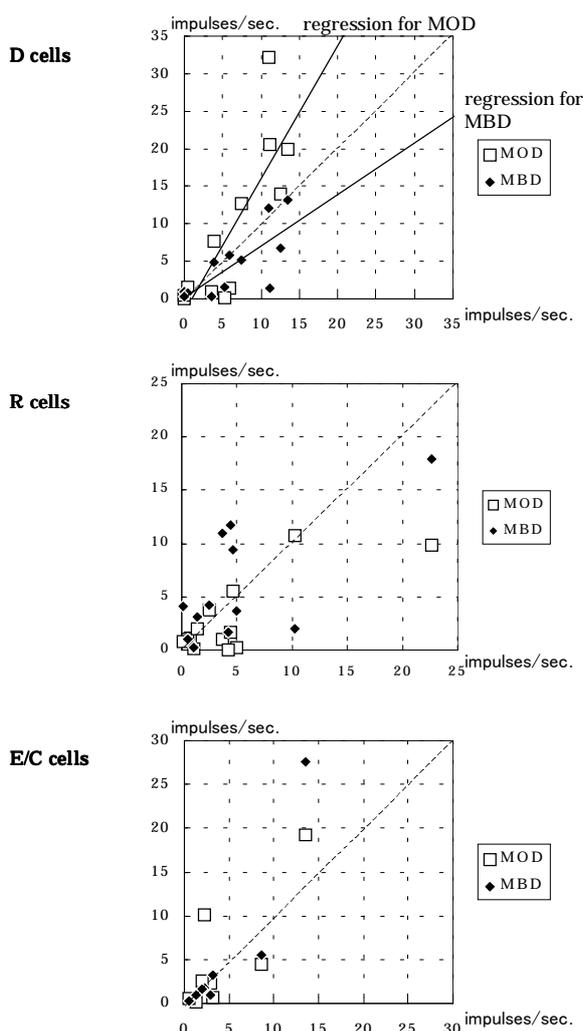


Fig.6 Comparison of the spontaneous discharge rate during 1 second after stopping the adaptation stimuli.
Abscissa : Spontaneous discharge rate observed after SF.
Ordinate : Spontaneous discharge rate observed after MBD or MOD.

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.7)。

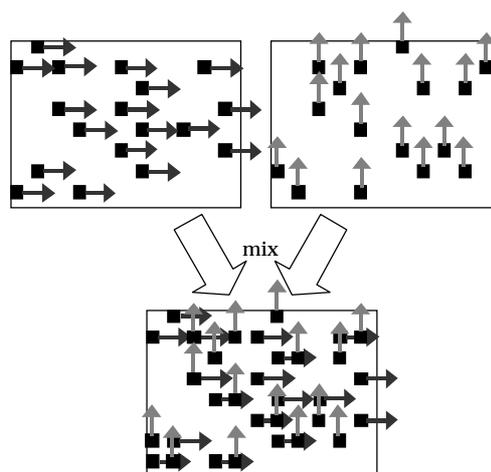


Fig.7 Transparent motion

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 の二つの方向のベクトル和の逆方向に生じると報告されている¹³⁾。我々は予測との相異に対する疑問と彼らの知見を再確認する意味から、transparent motion における運動残効の心理的認知特性を調べる実験を行なった。運動方向の差が 60° 、 90° 、 120° 、 150° 、 180° の 5 条件について等速並進する二つの flow を重畳した順応刺激を 1 分間注視した後生じる運動残効を観察した。Transparent motion 呈示中、被験者にはディスプレイ中心部にある注視点を注視するよう要請した。Transparent motion 呈示終了後、静止ランダムドットパターンが呈示される。Grunewald らの実験では静止画像ではなく、各ドットがランダムな方向に動くドットパターンを呈示しているが、われわれは前節の実験との整合をとるため

に、静止ランダムドットパターンを呈示した。静止画像を注視しつつ、被験者は、運動残効の有無および知覚的特性（運動残効の方向、速度など）を口頭で回答する。順応刺激のスピードが $5^\circ/\text{秒}$ と $10^\circ/\text{秒}$ の場合について 20 代の男性被験者 15 名の報告をまとめたのが Fig.8 である。

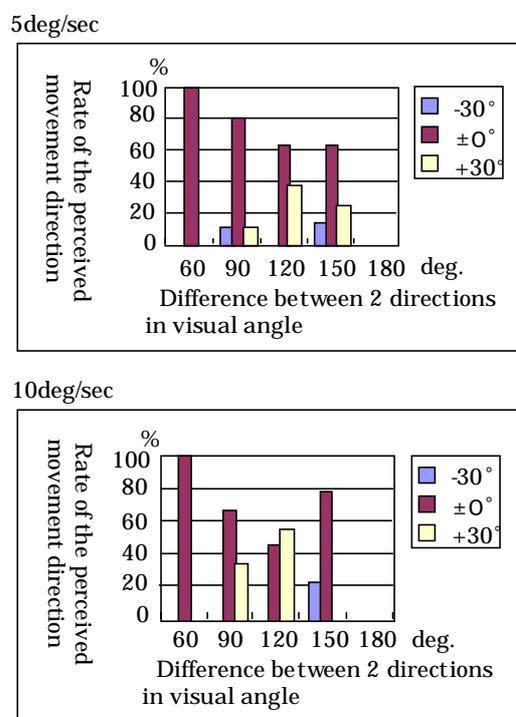


Fig.8 Motion aftereffect caused by the transparent motion. The perceived direction is indicated by the angular deviation from the direction opposite to direction of the integrated motion of the transparent motion.

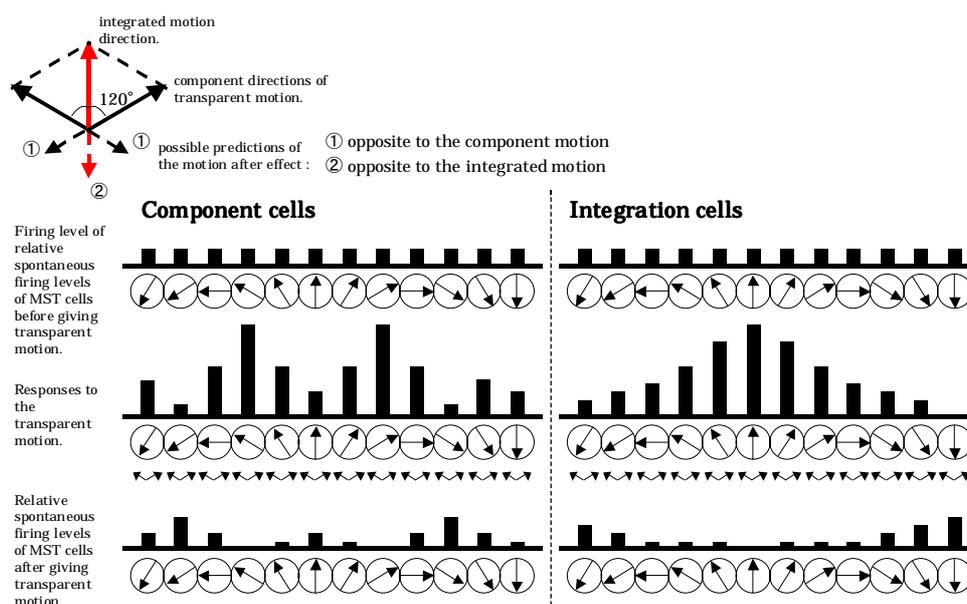


Fig.9 The expectation of the firing level of MST cells before, during and after transparent motion presentation.

Fig.8 からわかるように、方向差 180° を除く全ての条件で、多少のばらつきはあるものの transparent motion に含まれる 2 つの独立な運動方向の中央に向かう方向（ベクトル和の逆とは必ずしも言えないので、以下では統合方向と呼ぶ）と逆方向の運動残効を知覚する割合が非常に高い。知覚される運動残効は、順応刺激の速度とは無関係にゆっくりとジリジリ動くという印象を受ける。また方向差が 180° の時、すなわち逆方向の flow が重畳されている刺激を長時間与えても運動残効は生じなかった。この点が Grunewald らの報告と異なるところである。彼らの報告では、方向差が 180° の時、運動残効が直交方向のどちらかに観測されるとしている。この違いがなぜ起こるかについては考察のところで述べたい。

上に述べた 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 野の細胞の活動プロフィール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 野細胞の活動プロフィールは Fig.9 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活動プロフィールが形成され，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プロフィール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バイ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．

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．

このような計測の結果，MST 野 D 細胞に仮定に一致した二群の細胞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.10 および Fig.11 に示す．

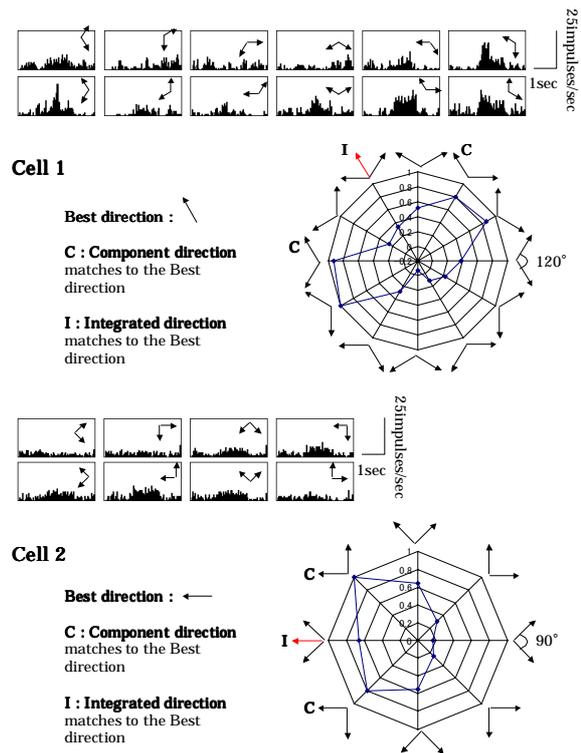


Fig.10 Responses of component cells in MST to transparent field motion. Arrows attached to each histogram show two movement directions contained in transparent field motion. Relative response profile is shown as a polar plot.

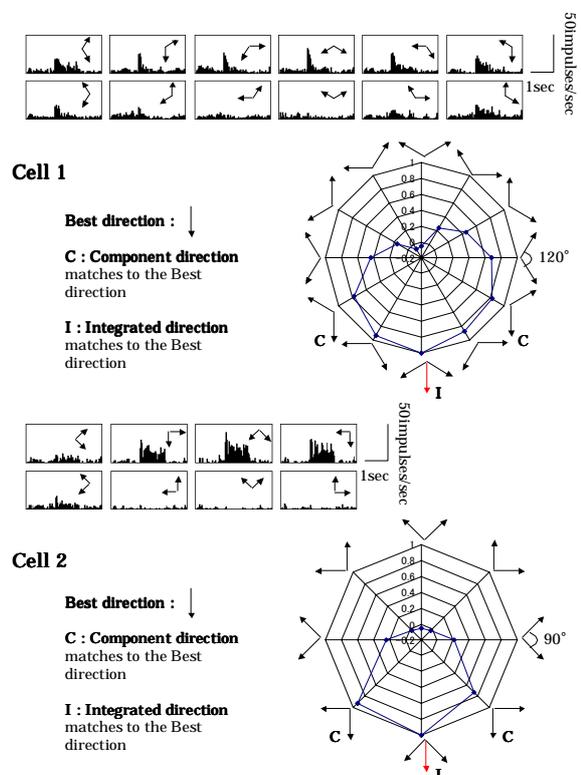


Fig.11 Responses of integrated cells in MST to transparent field motion.

Fig.10 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の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すので、反応の polar plot 上では二ヶ所にピークが現れている。

一方、Fig.11 で明らかなように、統合細胞は transparent motion に含まれる二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 野細胞の自発放電レベルの集団プロフィール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 による運動残効が二つの方向の統合方向の逆方向に現れることを心理実験によって再確認した。Transparent motion 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、電気生理学的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。Movshon¹⁴⁾らは MST 野に直接神経投射を送る MT 野にコンポーネント細胞とパターン細胞の存在を報告している。パターン細胞とは、各コンポーネントの運動を統合した方向に選択的に反応する細胞で、受容野は狭いながらその性質は MST 野の統合細胞と類似している。川上らは LGN から V1 野を経て MT 野に至る階層的神経経路でコンポーネント細胞とパターン細胞が形成されるとするニューラルネットワークモデルを提案し¹⁵⁾、そのモデルから予測される反応が実際 MT 野細胞で得られることを我々との共同実験で確認している¹⁶⁾。MT 野のこれら二種類の細胞の出力がそれぞれ別々に MST 野へ投射されていれば、MST 野にコンポーネント細胞と統合細胞という二種類の細胞集団が形成されるのは自然である。

さて、transparent motion 自体が二つの異なる面の運動として認知される理由として次の二つが考えられる。

統合方向の情報を表示する MST 野の細胞は、広視野運動には強く反応するが小物体の運動にはほとんど反応しない Field 型細胞に属し、Field 型細胞の多くが、二方向重畳刺激では強い反応の抑制を受ける結果⁸⁾、ポピュレーションとしての反応強度が MST 野のコンポーネント型細胞のポピュレーションに比べて弱くなる可能性。

Transparent motion が二群のランダムドットの運動で呈示される場合は、等質性によるバインディングが生じ、その情報を用いて矛盾する統合方向の情報表現を積極的に抑制するメカニズムが存在する可能性

一方、transparent motion による運動残効が一方向に生じる理由は、統合細胞の活動プロフィールが選択される可能性しかありえない。

我々は最近、‘コンポーネント情報表現’と‘統合情報表現’のセットがヒトの脳にも存在し、状況によりどちらかが選択されて知覚されることを示唆する知見を得ている。まだ予備実験の段階ではあるが、ヒトの認知特性を調べる心理実験において、約 83ms という比較的短時間の transparent motion 呈示では二方向の中央方向に統一的に動いているように認知する場合があるとの結果も出ている。これは、等質性による

バイディングが生じるにはある程度の時間を要するために、コンポーネント細胞群の情報表現の選択が排他的には起こらず、統合細胞の情報表現が選択されるケースも起こるためではないかと考えられる。

Transparent motion の方向差が 180° のとき我々の用いた静止画像に対しては残効が観測できなかったが、Grunewald らはランダム方向に動くドットパターンを用いて直交方向のどちらかに残効が観測できたと報告している。方向差が 180° の順応刺激を与えられた後は、順応により与えられた方向を最適方向とする細胞の自発放電頻度及び刺激に対する感度が下がり、それとは最も離れた方向、すなわち直交方向の運動に選択性を示す D cell の自発放電頻度と刺激に対する感度が最大となり、ランダムな運動方向のパターンに対して MST 野の活動プロフィールに偏りを生じたと考えれば、我々の仮説と矛盾しない。我々の用いた静止パターンでは等質性によるバイディングが生じるため、互いに正反対の二つの直交方向の運動残効は生じないものと考えられる。

さて、パターンの等質性などの要因によりコンポーネント細胞群、統合細胞群の情報表現の選択が行なわれるであろうと推測したが、現段階ではそれを直接証明するに至っていない。それがどのような機構により実現されているかについて明らかにするには、覚醒下における MST 野および関連領域の細胞の振舞を調べる必要があり、これは今後の研究の大きな課題であると言える。

運動残効は順応刺激のスピードに関係なく、ゆっくりとジリジリ動くような印象がある。最後に、その原因を考えてみよう。

実際に運動刺激が与えられているときの MST 野におけるスピードの情報表現として、次の二通りが考えられる。第一は、各細胞にスピード選択性があり、その最適スピードは細胞によって異なっていて、どの細胞が最大に反応するかによってスピードの認知が決まるという、いわば‘おばあさん細胞’による情報表現である。また、もしも MST 野全体をみたとき、速いスピードに選択性を示す細胞が遅いスピードに選択性を示す細胞よりも数が多ければ、運動刺激のスピードが速くなる程 MST 野全体の活動量が増す。そうであれば、第二の表現法として MST 野全体の‘ポピュレーション活動量’でスピードを表現するという方法が採りうる。田中と斎藤の研究¹⁷⁾で、MST 野にはこれら二つの情報表現が共に存在していることが示されている。また以前、我々自身、色情報と輝度情報の寄与の相異⁷⁾の研究において、MST 野細胞の活動ポピュレ

ーション量と認知される広視野運動の速度との間に強い相関があることを示した。すなわち、等輝度色度パターン¹⁸⁾の運動は、物理的には速度の等しい輝度コントラストパターン¹⁹⁾の運動に比べて遅く知覚され、それに対応して、等輝度色度パターン¹⁸⁾の運動に対する MST 野細胞の反応は輝度コントラストパターン¹⁹⁾の運動に対する反応に比べて弱かったのである。

自発放電の頻度は、視覚的運動刺激を直接受けている場合の MST 野細胞の発火頻度に比べて非常に小さい。したがって運動残効のスピードが遅いことも、その知覚が MST 野細胞の自発放電のプロファイルにより生じるという考えと良く整合する。このことは、運動刺激が与えられているときのスピードの知覚のための情報表現として、上記の二つのいずれが採用されているとしても成立する。

以上に述べてきた知覚される運動速度と MST 野細胞の活動との相関は、視覚的運動を処理する神経細胞の活動量が多いほど速く知覚されるのではないかとする森の考え¹⁸⁾を裏づけたものとなっている。

謝 辞

本研究は、科学研究費補助金特定領域研究 C「先端脳」の助成#12210017 および委託研究「運動視機構の電気生理学的検討」の助成金(株式会社富士通研究所)を受けた。ここに深く感謝する。

参 考 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
 - 14) Movshon, J. A., Adelson, E. H., Gizzi, M. S., & Newsome, W. T. (1985) : The analysis of moving visual patterns. *In Experimental brain research supplementum* : Pattern Recognition Mechanisms (pp. 117-151) ed.by C. Chagas, R. Gattass, & C. Gross, Springer, New York
 - 15) Kawakami, S., Okamoto, H. (1996) : A cell model for the detection of local image motion on the magnocellular pathway of the visual cortex, *Vision Research*, 36(1), pp.117-47
 - 16) Okamoto, H., Kawakami, S., Saito, H., Hida, E., Odajima, K., Tamanoi, D., Ohno, H. (1999) : MT neurons in the macaque exhibited two types of bimodal direction tuning as predicted by a model for visual motion detection, *Vision Research*, 39, pp.3465-3479
 - 17) Tanaka, K. and Saito, H., Analysis of motion of the visual field by Direction, Expansion / Contraction, and Rotation cells clustered in the dorsal part of the Medial Superior Temporal area of the macaque monkey, *J.Neurophysiology*, 62(3), pp.626-641
 - 18) 森 晃徳 (1982) : 運動物体の視覚情報処理に関する心理学的研究の現状, 電子技術総合研究所調査報告, 第 207 号, pp5-6