

ヒト低次視覚野における形態の大局的な情報処理

番 浩志 ***・山本 洋紀*・福永 雅喜*****・中越 明日香*****
梅田 雅宏***・田中 忠蔵*****・江島 義道*****

* 京都大学大学院 人間・環境学研究所
〒 606-8501 京都市左京区吉田二本松町
** 日本学術振興会特別研究員
*** 明治鍼灸大学 医療情報学教室
**** National Institute of Health
***** 明治鍼灸大学 脳神経外科学教室
***** 京都工芸繊維大学

1. はじめに

我々は視野に点在する部分的な図形要素を一つの形へとグルーピングして知覚することができる。この知覚は受容野の小さい低次から受容野の大きい高次への階層のかつ順方向的な情報処理で実現されていると考えられてきた。このとき、大脳の視覚情報処理の第一段階であるV1の役割は、線分方位など画像特徴の検出であり、大局的な形への統合は高次視覚野のニューロンが担っていると考えられてきた。

ところが、近年の神経科学の発展によって、第一次視覚野も特徴のグルーピングに重要な役割を果たしていることが解明されつつある。例えば、受容野内の線分だけでなく、受容野外に存在する線分の方位も加味した上で、直線あるいは滑らかな曲線に沿った線分をグルーピングするようなプロセス—共線性検出—や¹⁾、図地分離プロセスに対する低次視覚野の関与が指摘されている²⁾。また、低次視覚野では多次元の特徴がレチノトピックに詳細に表現されているが、この表象をもとに大脳皮質上での“Cortical Geometry”を利用してゲシュタルト的なグルーピングを行っているという提案がなされている³⁾。

しかしながら、従来指摘されている一次視覚野でのグルーピングの範囲は古典的受容野を越

えるものの限られた領域であり、上下左右の視野を跨るような非常に広い範囲での統合を行うプロセスは見つかっていない。我々を取り巻く視環境には全視野にわたってさまざまな物体が重なり合って存在し、非常に離れた情報を統合する必要がある場合や、視野全体に飛び込んできた大きな物体を知覚する必要がある場合などが日常的に生じる。こうした非常に広い範囲でのグルーピングは、単に等方的かつ広い受容野を用意するだけでは実現できない。

例えば、視野の中心に円が呈示された場合と同じ円が視野の左上に呈示された場合の一次視覚野の空間表象を考えてみたい(図1)。レチノトピー表象に従えば、左上視野内に呈示された円は右脳腹側のV1で全体が表象されるのに対し、中心視野に呈示された円は、上下左右のV1において1/4ずつ4つの部位に分割されて表象される。このように視野空間での距離とトポロ

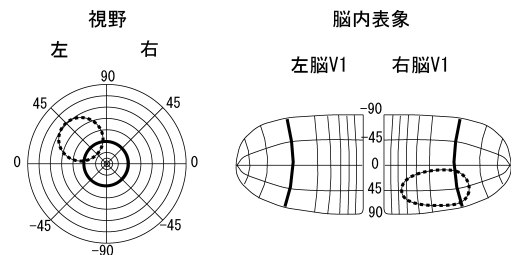


図1 円の脳内表象の視野位置依存性。

ジーは、皮質上で保存されるとは限らない。よってデフォルメされた表象の Cortical Geometry に基づいて円という大局的な図形へとグルーピングを行うことは容易ではない。それにもかかわらず、我々は分断された視野表象に気づくことなく即座に同じ円を知覚できる。どのような統合機構が広い範囲の視野情報を統合しているのであろうか。

形態情報処理を明らかにするためには、こうした広い視野範囲も含めて視覚のグルーピング機構を研究する必要があると考えられる。本研究では、低次視覚野が広範囲にわたる大局的なグルーピングに関与する可能性を検討した。実験では、低次視覚野が有する四分視野表象を利用し、さまざまに配置された円弧に対する低次視覚野 V1, V2, V3 のレチノトピックな活動を fMRI (functional Magnetic Resonance Imaging) を用いて詳細に測定した。

2. 方法

2.1 脳活動の測定

被験者（成人男性 5 名）の脳活動は、1.5T 臨床用 MRI (GE Signa Horizon) を用いて測定された。また、各被験者の高解像度解剖画像を撮像し、大脳皮質表面をコンピュータ上でポリゴンデータとして再構築し、データ解析に用いた⁴⁾。

2.2 実験 1 低次視覚野の応答は全視野にわたる形の大局的な構造に依存するか？

視覚刺激は、視野中心に四分視野を跨ぐように呈示された完全円、左下視野にのみ呈示された四分円であった（図 2 左）。それぞれの条件にサイズが異なる 4 種の刺激（視角直径 8°~24°）を用意した。背景は灰色で、円弧刺激は白色、背景と刺激との輝度コントラストは 14% であった。刺激の呈示方法は図 3 のとおりである。これらの刺激は、大局的な構造は異なるが、左下視野に呈示される要素は同一である。この左下要素をレチノトピックに表象する脳部位の活動のみを後述の関心領域 (ROI, Regions Of Interest) 同定実験によって抽出し、応答強度を比較

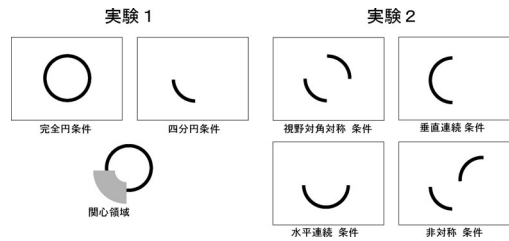


図 2 視覚刺激。

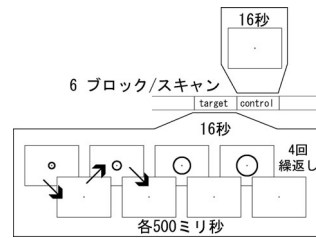


図 3 刺激呈示パラダイム。

した。両条件で応答に相違が観察されれば、低次視覚野は刺激の大局的な構造の処理に関与すると考えられる。

2.3 実験 2 視覚刺激の大局的な構造を決定づける要因は何か？

実験 2 では、2 つの円弧をさまざまに配置した刺激を用いて、形態の大局的な構造を促進する主な要因は何であるかを検討する実験を行った（図 2 右）。刺激の輝度、呈示方法などは実験 1 と同様であった。これらの刺激に対する脳活動の大きさを比較することで、視野を跨いだ形態の大局的な構造を決定づける要因は対称性なのか連続性なのかを検証した。

2.4 関心領域 (ROI) の解析

fMRI によるレチノトピーの同定には位相符号化法を用いた⁵⁾。この結果と解剖学的な知見により、V1d, V1v, V2d, V2v, V3, VP が同定された。さらに、各視覚野内の偏心度表象を皮質距離に基づき算出し、各視覚野を網膜偏心度に対応した 3 ミリ幅の切片に 50% の重複を許して切り分けた。fMRI 時系列応答は、この切片ごとに加算平均された。つづいて、図 4 に示したチェッカーボードパターン刺激に対する大脳皮質応答を計測し、円弧刺激の左下要素をレチノトピック

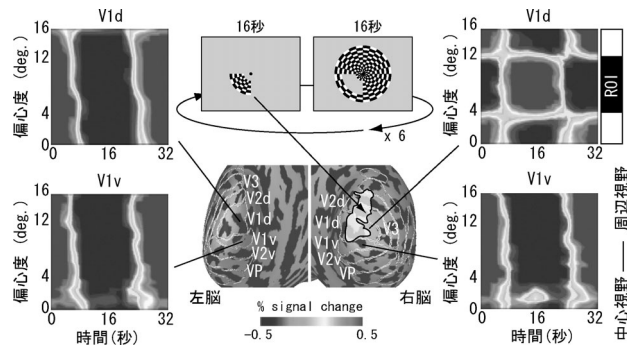


図4 関心領域 (ROI) 同定実験の結果. 中央に示したチェッカーボード刺激に対する V1 の時空間 (呈示時間-視野偏心度) 応答. 左下視野に呈示されたチェッカーボードには, 右脳背側視覚野のみが応答を示した.

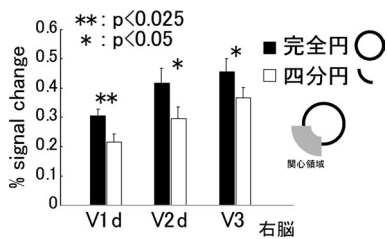


図5 低次視覚野応答の大局的な円構造への依存性 (実験1). 低次視覚野の応答は, 視野全体に跨る円構造という受容野外の情報によって促進された.

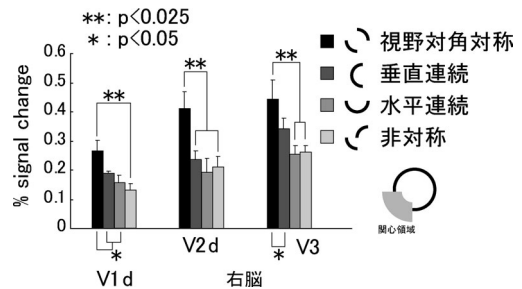


図6 応答促進に関わる大局的な形態要因 (実験2). 低次視覚野に見られる促進効果は, 図形が点対称性を持つときに最大であった.

クに表象する皮質部位に相当するボクセルのみを抽出し, その時系列応答を解析した.

3. 結果と考察

実験1では, 低次視覚野の応答が上下や左右の視野を越えた大局的な形に依存するかを検証した. 図5は, 右脳 V1d, V2d, V3 の円弧表象部位 (ROI) における fMRI 応答の振幅を被験者間で平均した結果である. エラーバーは標準誤差を示す. 各視覚野が表象する左下視野には両条件で同一の刺激要素が呈示されているにもかかわらず, 3 領域とも四分円より完全円に強い応答を示した. この応答の促進は, 低次視覚野が大局的な形の処理に関与していることを示している.

では, 応答を促進させた要因は何であろうか. これを分析するために, 実験2では2つの円弧を視野中心で点対称, 視野垂直方向へ連続, 視野水平方向へ連続, 非対称に配置し, それぞれ

の刺激に対する ROI 内の応答を比較した. その結果が図6である (図の見方は図5と同じ). 最大の促進効果が得られたのは点対称な図形であり, 半円や非対称な図形では応答の促進効果はわずかであった. この傾向は程度の差はあるが被験者間でほぼ一致していた. したがって, 促進的応答は, 形態の点対称性, 共円性, 円への類似度あるいは閉合性に伴って生じたと考えられる. また, 左下視野から最も遠い対角視野の要素が低次視覚野の応答を大きく変調させた点は皮質上での Cortical Geometry を考えると非常に興味深い. この遠隔からの作用は, 比較的傍のニューロン間の相対位置と相対方位に基づいて共線性や滑らかさを検出するようなグルーピング機構では説明できない. 低次視覚野は, 従来報告されているよりもはるかに広い範囲の形態構造の検出に関与していることが示唆される.

ここで見られた促進機構は、低次視覚野内部で完結するものではなく、低次視覚野と高次視覚野の相互作用に基づくものであると考えられる。サルの神経生理学的研究によると、円図形は形態処理の中間段階において初めて検出される。円に選択的に応答するニューロンはV4で多く報告されているが⁶⁾、本研究の全視野刺激に対しては、四分視野もしくは半視野表象のV4の円検出ニューロンが強く応答するとは考えにくい。よって、低次の視覚野V1d, V2d, V3の応答促進はV4より高次の形態処理領野からのフィードバックを反映したものであると考えられる。LOC以降の形態処理領野が関与している可能性が高いだろう。

本研究の結果とは逆に、知覚的なグルーピング時に低次視覚野の活動が減少するというfMRIの研究報告もなされている⁷⁾。両研究では使用した刺激の形が大きく異なるため直接的な比較は困難であるが、相違の原因のひとつとして刺激の明晰さの違いが挙げられるかもしれない。先行研究では明確な図形が呈示されていたが、本研究ではコントラストが低く不明瞭な刺激であった。視覚系は対象図形のS/N比に対して異なるモードで動作したのではないだろうか。S/N比が高いときには、低次と高次の視覚野間の再帰的結合は抑制的に働いて冗長性を除去し、低いときには促進的に働いてS/N比を向上させることで情報伝達の最適化を行っているのかもしれない。

本研究で示した大局的構造に対する応答の促進作用は、生態学的な視点からも合理的である。共円または閉合構造は自然風景の至る所にスケール不変的に存在することが自然画像の統計解析によって明らかになっている⁸⁾。非常に大きな円に対する応答の促進は、初期視覚野のデフォルメされた表象から円をその大小や視野位置にかかわらず検出するために視覚系が発達、

進化した結果かもしれない。

文 献

- 1) Z. Kourtzi, A. S. Tolias, C. F. Altmann, M. Augath and N. K. Logothetis: Integration of local features into global shapes: monkey and human fMRI studies. *Neuron*, **37**, 333–346, 2003.
- 2) V. A. Lamme: The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **15**, 1605–1615, 1995.
- 3) J. Lorenceau: Geometry and the visual brain. *Journal of Physiology Paris*, **97**, 99–103, 2003.
- 4) H. Yamamoto, S. Takahashi, M. Fukunaga, C. Tanaka, T. Ebisu, M. Umeda and Y. Ejima: BrainFactory: an integrated software system for surface-based analysis of fMRI data. *Neuroimage*, **16**(No. 2, Human Brain Mapping Abstract), June 2–6, 2002.
- 5) M. I. Sereno, A. M. Dale, J. B. Reppas, K. K. Kwong, J. W. Brady, B. R. Rosen and R. B. Tootell: Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, **268**, 889–893, 1995.
- 6) J. L. Gallant, J. Braun and D. C. Van Essen: Selectivity for polar, hyperbolic, and Cartesian gratings in macaque visual cortex. *Science*, **259**, 100–103, 1993.
- 7) S. O. Murray, D. Kersten, B. A. Olshausen, P. Schrater and D. L. Woods: Shape perception reduces activity in human primary visual cortex. *PNAS*, **99**, 15164–15169, 2002.
- 8) M. Sigman, G. A. Cecchi, C. D. Gilvert and M. O. Magnasco: On a common circle: Natural scenes and gestalt rules. *PNAS*, **98**, 1935–1940, 2001.