

柔らかな視覚情報処理のメカニズムに関する研究 (0215013)

Neural mechanisms underlying flexible visual information processing

小松英彦 自然科学研究機構生理学研究所
Hidehiko Komatsu National Institute for Physiological Sciences

小川正 郷田直一
Tadashi Ogawa Naokazu Goda
自然科学研究機構生理学研究所
National Institute for Physiological Sciences

研究期間 平成 14 年度～平成 16 年度

概要

ヒトは複雑な網膜画像を高速に処理して適切な行動を行っている。このような柔軟な視覚情報処理を行うためには、網膜画像に含まれるさまざまな視覚刺激の要素を物理的な関係にもとづきつなぎ合わせる機能、学習にもとづき状況に応じて同一の視覚刺激に対して異なる行動出力を結び付ける機能、適切な行動を選択するために刺激の予測を行い注意を向ける機能といった複数の要因が重要であると考えられる。これらの視覚機能のメカニズムを調べるために、視覚行動課題遂行時の大脳皮質視覚野のニューロン活動を記録し解析した。その結果、上のそれぞれの要因が視覚野のさまざまなレベルでニューロン活動に影響を与えていることが明らかになった。これらの結果は柔軟な視覚情報処理が生体で実現されている仕組みについて重要な情報を与えるものと考えられる。

Abstract

Neural mechanisms underlying flexible and adaptive visual information processing of complex natural scenes were studied. We studied how the visual system combines and integrates multiple stimulus elements separated in space to complete an object image and how the visual system selects behaviorally relevant objects among many objects in the scene.

1. 空間的に分かれた物体特徴のつなぎ合わせ

複雑な刺激からなる自然画像をうまく処理している視覚神経系は、視野の離れた場所に存在する要素の組み合わせを高速に見つけ出すための柔軟な仕組みを備えているに違いないと考えられる。本研究プロジェクトでは、初期視覚処理における物体要素のつなぎ合わせの仕組みを一つの問題として取り上げた。すなわち、同一物体を構成する部分は何らかの原因で視野の別々の場所に分かれて存在する時に、それを同一の物体としてつなぐために視覚皮質でどのような処理が行われているかという問題である。我々は盲点を横切る図形を実験に用いた。盲点には視覚情報が入力されず、盲点を横切って呈示された視覚刺激は盲点の両側に分断されることになる。しかし、視覚入力が視野の別々の場所に分断されているにも関わらず、我々は一つがりの物体として知覚する。この知覚は非常に強力であり、ヒトにおいてもサルにおいても個体を問わず生じることが示されている。実験ではサルの第一次視覚野 (V1) の盲点に対応する視野の場所を表現している領域からニューロン活動を記録し、線分状の刺激を視野の盲点付近に呈示し、その時のニューロンの応答を詳しく調べた。その結果、盲点側の目 (盲点眼) において線分刺激が盲点をつきぬけた時に、特異的な活動増加が観察された。このようなつなぎ合わせの知覚は盲点眼のみで生じ反対側の目 (非盲点眼) では生じないが、V1ニューロンの活動増加は盲点眼のみで見られた。別のコントロール実験の結果からもつなぎ合わせと関係のない活動修飾である可能性は否定された。従って、この実験で観察された活動増加は、離れた要素をつなぎ合わせて一つがりの刺激として知覚する働きに関係があるものと結論した。色々な刺激条件下での活動変化のタイミングを比較した結果、つなぎ合わせに関わる神経回路は伝導速度の異なる二種類のもので関わっていることが推測された。この結果にもとづき、第一次視覚野内のゆっくりした水平結合の回路と、第二次視覚野 (V2野) を介する速いフィードフォワードとフィードバックの経路の両方が盲点におけるつなぎ合わせの機能に関与しており、それぞれ別々の役割を果たしているというモデルを提唱した (図1)。

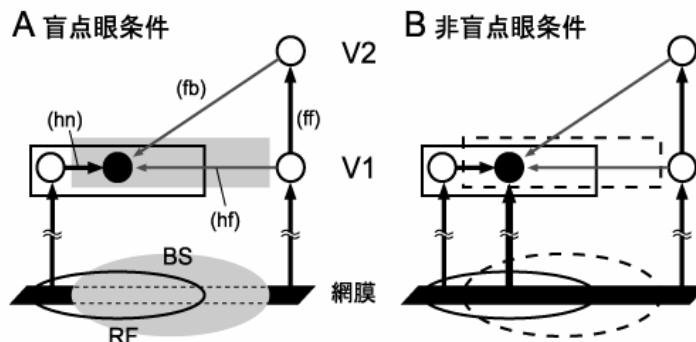


図1: 盲点におけるつなぎあわせに関わると考えられる神経回路の模式図
BSは盲点、RFは受容野。hnとhfは水平結合の経路、ffとfbはフィードフォワードとフィードバックの経路。nとfはそれぞれ受容野側と反対側からの経路を指す。
V1の白抜き長方形は受容野、灰色は盲点、破線は盲点に対応する視野を表す。

2. 刺激および行動の選択と注意の効果

通常日常生活で遭遇するシーンはさまざまな物体が存在しており重要な物体を素早く選択することが環境に適応して生活するために必要である。本研究プロジェクトではこのような刺激の選択に関わる二種類のメカニズムが、脳内でどのように働いているかを理解することをもう一つの問題として取り上げた。すなわち刺激自身のもつ性質によるボトムアップの注意と、刺激についての知識によるトップダウンの注意が視覚野や視覚選択に関わる他の脳領域でどのように相互作用しているかという問題である。この二つのメカニズムを分離するために、多次元視覚探索課題という我々のグループが開発した行動課題を用いた（図2）。

多次元視覚探索課題ではサルが小光点を注視している時に、円状に配置された6個の図形が呈示される。そのうち4個は同じ色と形（例えば赤い丸）をもつ。残りのうち1個は上の4個と色が同じだが形が異なり（例えば赤い四角）もう一個は、形が同じで色が異なる（緑の丸）。サルの課題は、後で述べた2個の図形のいずれかにすぐにサックードして目を向けることである。この時、これら二個の刺激は他と異なる物理特徴を持つため目立つ。これはボトムアップの注意である。一方、サックードすべき図形を目標刺激とよぶが、目標刺激が色と形のどちらの次元で異なる刺激かはあらかじめ教示して、約100試行のブロック毎に交代する。それぞれのブロックでは色の次元および形の次元に注意が向けられることになる。これはトップダウンの注意である。この課題のすぐれている点は、物理的な刺激特徴にもとづく注意の効果を、選択した対象への空間的な注意の効果と分離できることである。図2に示されたように、形で異なる刺激は形探索条件では目標刺激だが、色探索条件では妨害刺激である。いずれの場合でも物理的な刺激特徴にもとづく注意の効果は同じように働くが、空間的な注意の効果はこの刺激が目標刺激となる形探索条件の時にのみ働くことになる。従って形探索条件と色探索条件の間でニューロンの応答を比較すれば、それら二種類の注意の効果が分離できることが期待される。

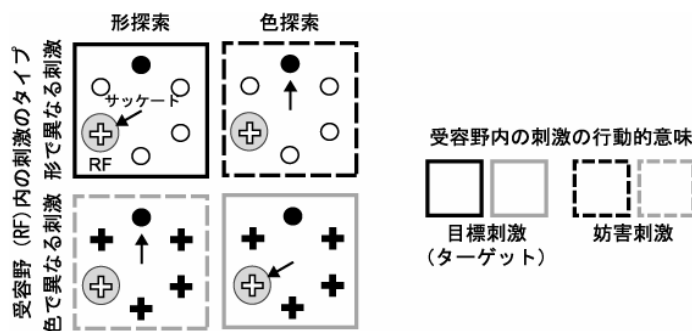


図2：多次元視覚探索課題。2×2の配列の左の列は形探索条件、右の列は色探索条件を表す。上の段は受容野内に形で異なる刺激が出たとき、下の段は色で異なる刺激が出たときを表す。実線で囲んだ条件は、受容野内の刺激が目標刺激になった条件、破線は妨害刺激になった条件を表す。

このような多次元探索課題を訓練したサルのV4野と前頭眼野からニューロン活動の記録を行った。その結果V4野のニューロンは主に刺激の物理的な特徴に依存した活動を示したが、同時に目標刺激に対する活動が妨害刺激に対する活動に比べて増強していた。これはトップダウンの注意により、現在の状況に適切な刺激にバイアスをかけて選択する処理がV4で行われていると理解することができる。このようなバイアスをもった信号は前頭眼野に伝えられ、そこでの積分機構によってサックードの目標の選択が行われているのではないかと考えられる。前頭眼野からニューロン活動を記録したところ、刺激の物理的な特徴にもとづく反応は見られず、目標刺激に対する活動が時間と共に単調に増加していくという応答パターンが記録された。このような前頭眼野の活動は、刺激依存的な多数のV4野ニューロンからの信号を非選択的に加算することにより生じるのではないかと考えられる。個々のV4ニューロンは特定の刺激特徴に対して選択性をもつが、非選択的に加算することにより、個々のニューロンがもつ特徴選択性は相殺され失われる。一方、個々のV4野ニューロンの活動は目標刺激に対して弱いバイアスを持っているが、これは加算することにより前頭眼野で蓄積され増強されると考えられる。更に興味深いことに、V4野においてもサックードの直前には目標刺激に対する活動の増強が顕著に現れるようになる。これは前頭眼野で目標が選択された結果が、V4野に再びフィードバックされると考えると理解できるが、視覚野における空間的な注意のメカニズムとして興味深い結果である。

3. 今後の展開

刺激のつなぎ合わせの問題と、刺激と行動の選択のいずれの問題に関しても、今回の研究で明らかになってきた重要な点は脳内の複数領野間の情報のやり取りが重要な役割を果たしていると考えられるという結論である。刺激のつなぎ合わせについては第一次視覚野(V1)内の横方向の経路とそれ以降の高次視覚野の間の相互結合の経路の関与が示唆された。また刺激や行動の選択に関しては視覚野と眼球運動に関わる領野間の相互結合の関与が示唆された。また柔軟な視覚情報処理を必要とする場面、領野間の相互結合により情報表現がダイナミックに変化する様子が示された。今後更に脳内の複数領野の活動を比較することにより、柔軟な視覚情報処理のメカニズムの解明が進むものと期待される。

誌上発表リスト

- [1] Ogawa T and Komatsu H, "Target selection in area V4 during multi-dimensional visual search task", J. Neuroscience Vol.24 No.28 pp6371-6382 (2004.7)、被引用回数：3
- [2] Matsumoto M and Komatsu H, "Neural responses in the macaque V1 to bar stimuli with various length presented on the blind spot", J. Neurophysiology Vol.93 pp2374-2387 (2005.5)、被引用回数：0