

## サル頭頂連合野の三次元軸方位選択性ニューロンに対する 種々の両眼視差手がかりの効果

遠藤 恵子<sup>1)</sup>, 原中 喜源<sup>2)</sup>, Win Nyi Shein<sup>3)</sup>,  
Daniel L Adams<sup>4)</sup>, 楠 真琴<sup>3)</sup>, 酒田 英夫<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup>日本大学医学部附属駿河台病院眼科, <sup>2)</sup>東京女子医科大学神経内科学教室, <sup>3)</sup>日本大学医学部第一生理学教室

<sup>4)</sup>カルフォルニア大学サンフランシスコ校眼科学教室

### 要 約

**目的:** 頭頂葉の物体の長軸の三次元的な傾きに選択的に反応する軸方位選択性(AOS)ニューロンに対する両眼視差手がかりの効果を検討した。

**方法:** 2匹のニホンサルの頭頂連合野の頭頂間溝尾側部(cIPS)において, 3D コンピュータグラフィックスを用いて AOS ニューロンの活動を記録し, その性質を調べた。

**結果:** AOS ニューロンの大部分(20/27)は両眼視差に感受性を示し, 方位視差によるスリット刺激の傾きにも選択的に反応した。ニューロン 12 個について, 線分の刺激を円盤列や点線に置き換えて選択性を調べたところ, 反応や選択性が悪くなるものが 6 個, 変わらないか

良くなるものが 5 個あり, 前者は方位視差, 後者は軸に沿った両眼視差の勾配を手がかりとしていることが明らかになった。

**結論:** cIPS にある AOS ニューロンは, 方位視差を検出するか軸に沿った両眼視差の勾配を検出するか, どちらかの方法で長軸の三次元的な傾きを識別している。(日眼会誌 104: 334—343, 2000)

**キーワード:** 軸方位選択性ニューロン, 頭頂葉, 両眼視差, ニホンサル, コンピュータグラフィックス

## Effects of Different Types of Disparity Cues on the Response of Axis-orientation Selective Cells in the Monkey Parietal Cortex

Keiko Endo, Yoshimoto Haranaka, Win Nyi Shein, Daniel L Adams  
Makoto Kusunoki and Hideo Sakata

<sup>1)</sup>Department of Ophthalmology, Surugadai Hospital of Nihon University

<sup>2)</sup>Department of Neurology, Tokyo Women's Medical University School of Medicine

<sup>3)</sup>Department of Physiology, Nihon University School of Medicine

<sup>4)</sup>Department of Ophthalmology, University of California San Francisco

### Abstract

**Purpose:** To specify the cues for the discrimination of orientation in depth in axis orientation selective (AOS) neurons.

**Method:** We analyzed the responses of AOS neurons in the monkey caudal intraparietal sulcus (cIPS) region using binocular disparity stimuli generated by stereoscopic 3D computer graphics.

**Result:** Most AOS neurons (20/27) were sensitive to binocular disparity and showed tuning to the orientation of a slit in the sagittal plane with orientation disparity cues. For 12 neurons we also used an array of discs or dots instead of slits to eliminate orientation disparity. Half of the neurons (6/12) re-

sponded better to the slits than to the discs or dots, suggesting that they were sensitive to orientation disparity. Five neurons (5/12) responded equally well to the discs or dots suggesting that they were more sensitive to the gradient of horizontal disparity than to the orientation disparity.

**Conclusion:** Both orientation disparity and disparity gradient were likely to be integrated in the cIPS area to represent axis orientation of an object in space. (J Jpn Ophthalmol Soc 104: 334—343, 2000)

**Key words:** Axis orientation selective neuron, Parietal cortex, Binocular disparity, *Macaca fuscata*, Computer graphics

別刷請求先: 101-8309 東京都千代田区神田駿河台 1-8-13 日本大学医学部附属駿河台病院眼科 遠藤 恵子  
(平成 11 年 1 月 19 日受付, 平成 11 年 11 月 29 日改訂受理)

Reprint requests to: Keiko Endo, M.D. Department of Ophthalmology, Surugadai Hospital of Nihon University,  
1-8-13 Kanda Surugadai, Chiyoda-ku, Tokyo 101-8309, Japan

(Received January 19, 1999 and accepted in revised form November 29, 1999)

## I 緒 言

立体視の手がかりとなる両眼視差には左右眼の網膜像の水平方向のずれによる水平視差の他に、垂直方向のずれによる垂直視差や輪郭線の傾きの左右差による方位視差、網膜像の横幅の左右差による幅視差などがある<sup>1)</sup>。心理物理学的には Wheatstone<sup>2)3)</sup>以来、両眼の網膜像の傾きの違い、すなわち方位視差によって矢状面での線分の前後の傾きが知覚されることが知られている。図 1 に示すように、同じ大きさの円の中に、右眼には右に傾いた線分を、左眼には左に傾いた線分を提示すると、交差法で融合したときに後方に傾いた線分が知覚される。逆に右眼に左に傾いた線分を、左眼に右に傾いた線分を提示すると、交差法で融合した時に前方に傾いた線分がみえる。また、網膜上の水平な線分の長さの左右差(幅視差)によって水平面の線分の左右の傾きが知覚される<sup>4)</sup>。

ヒトの臨床例では、後頭葉背側部から頭頂葉にかけての損傷によって立体視が消失することが報告<sup>5)</sup>されている。そして、頭頂後頭領域の損傷によって視空間失認が起こり、その症状の一つである視軸の歪曲によって、垂直または水平の線が斜めに傾いてみえることが知られている<sup>6)7)</sup>。De Renzi ら<sup>8)</sup>はボールジョイントにつけた棒の三次元的な傾きを、見本の棒の傾きに合わせる課題の成績が右頭頂後頭領域の損傷で著しく悪くなることを報告した。

最近、大塚ら<sup>9)</sup>は覚醒したサルの後頭頭頂葉で細長い物体に反応し、その三次元的傾き(方位)に選択性のあるニューロンを記録し、軸方位選択性ニューロンと定義した。中には矢状面での軸の傾きに最適な反応を示したニューロンも含まれている。

それらのニューロンは単眼視では反応が弱くなることから、両眼視差感受性があることが推定された。しかし、大塚らは発光ダイオードで照明したアクリル棒を刺激として使ったので、これらのニューロンがどのような両眼視差の手がかりに反応しているかはわからなかった。

そこで、本研究では無麻酔のサルの頭頂連合野から軸方位選択性ニューロンの活動を記録し、コンピュータグラフィックスによる立体視ディスプレイを使って両眼視差のある刺激に対する反応を調べた。なお、この研究の一部は Sakata ら<sup>10)</sup>が予報的に発表した。

## II 実験方法

実験には雌のニホンザル(*Macaca fuscata*)2匹(6.5, 7.0 kg)を用いた。モンキーチェアに座らせたサルから 57 cm の所に液晶偏光フィルタ内蔵の 70 インチの大型コンピュータディスプレイ(池上通信機製)を設置した。視覚刺激用のコンピュータグラフィックスは Indigo 2 (シリコングラフィクス社製)を用いて作製した。左右の眼で偏光方向が逆の円偏光眼鏡をかけさせてスクリーン

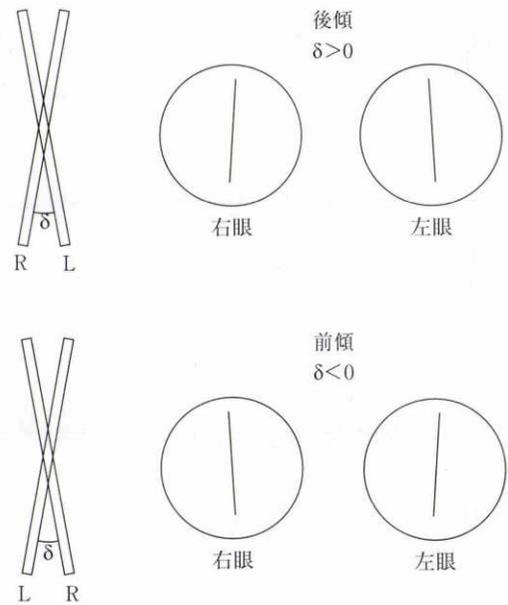


図 1 方位視差の模式図。

右眼に右に傾いた線分を、左眼に左に傾いた線分を提示すると、線分が交差法で融合したときに後方に傾いたように知覚される。逆に右眼に左に傾いた線分を、左眼に右に傾いた線分を提示すると、線分が交差法で融合したときに前方に傾いたようにみえる。

のディスプレイに右眼用と左眼用の偏光像を 60 Hz で交互に映し出した。つまり、両眼に異なる画像を交互に提示し、視差をつけることによって、空間内に浮き上がった立体像を提示することができる。飼育環境およびすべての実験手順は、米国公衆衛生研究所(NIH)の動物実験ガイドラインに沿って行った<sup>11)</sup>。実験に先立ち、ディスプレイ上の赤いスポットを注視するようにサルを訓練した。訓練終了後、日本大学医学部第一生理学教室において開発された核磁気共鳴画像(MRI)用の頭部固定装置を使ってサルの眼窩下縁と外耳道の中心を結ぶ平面が水平になるように固定し、MRIを前額面で2mmおきに撮影した。その後、全身麻酔下(ケタミン<sup>®</sup>10 mg/kg, ネブタール<sup>®</sup>25 mg/kg)に、電磁誘導方式の眼位検出用コイルを角膜輪部近くの結膜下に埋め込み、頭蓋骨に頭部固定用ボルトを装着する手術を施行した。MRI画像を基にチャンバーの中心から電極を刺入したときに頭頂間溝尾側部(cIPS)領域に電極が到達するようにチャンバーの取り付け位置と角度を決め、脳定位固定装置を使ってチャンバーを後頭頭頂葉の上の頭蓋骨に定位的に装着する手術を行った。術後、サルが頭部固定に慣れてから、チャンバーに油圧式マイクロマニピュレータを取り付け、タングステン微小電極を刺入して単一ニューロンのインパルスを記録した。記録に先立ち、頭頂間溝外側壁周辺の上頭頂小葉のブロードマン5野のニューロンを記録し、その受容野の体部位局在を調べ、lateral intraparietal area (LIP)野の注視ニューロンやサッケードニューロンを記

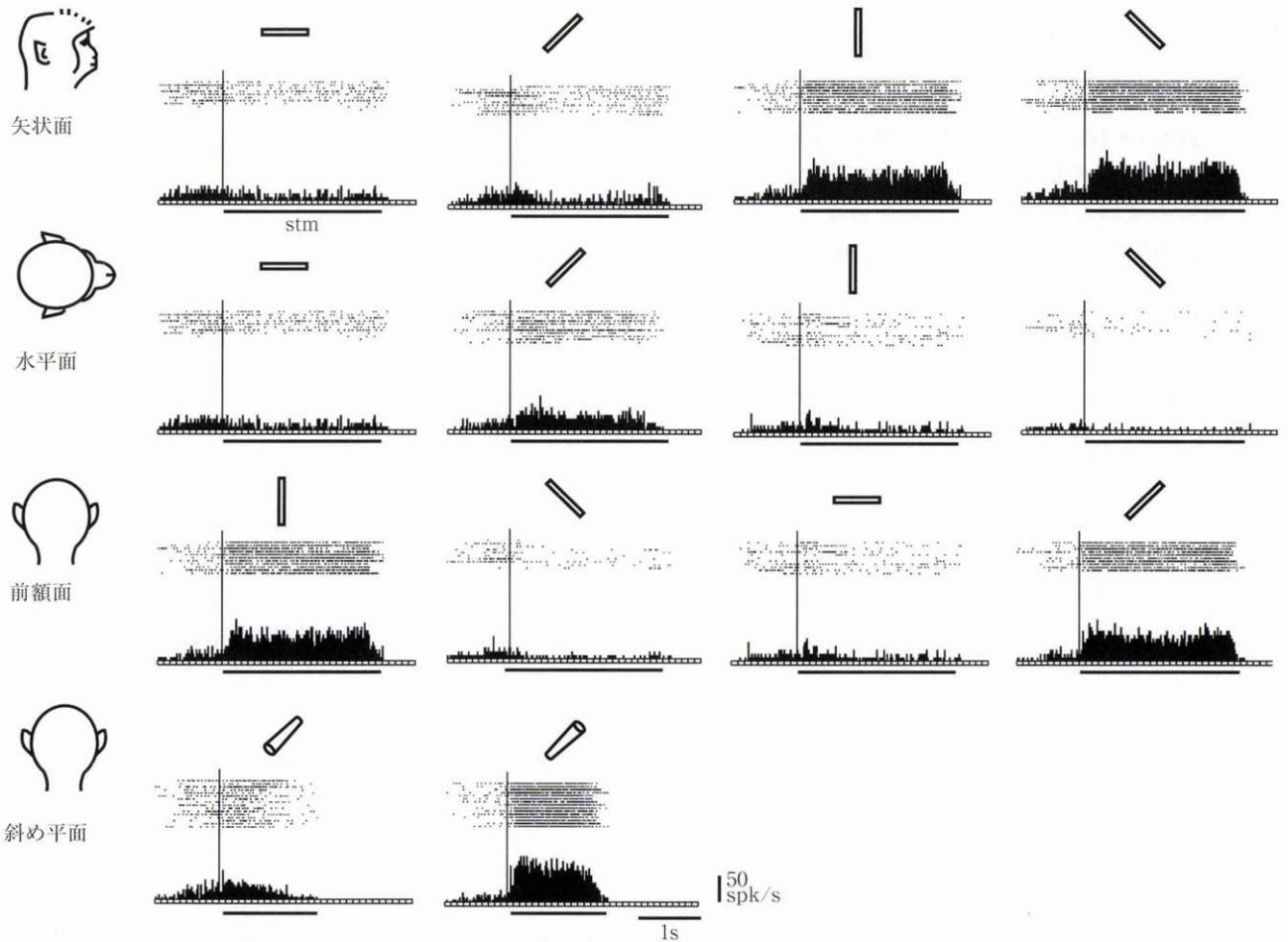


図2 軸方位選択性ニューロンの反応の1例.

それぞれの視覚刺激に対する反応をラスタとヒストグラムで示す. 縦軸はスパイク数, 横軸は時間で, それぞれのキャリブレーションを右下に示してある. ラスタとヒストグラムは刺激の開始に揃えてある. ヒストグラムの下に太い下線部の間, 刺激は提示されている. このニューロンは矢状面での回転では  $45^\circ$  前方に傾いた棒に最大の反応を示し, 前額面では  $45^\circ$  右に傾いた棒に最大の反応を示した. 水平面では右手前の傾きに僅かに反応があるだけで, 他の方位に反応がなかった. 予測されたように最適な方位は右斜め前方であった.

録して, それらの記録部位と V3A 野のニューロンの記録から cIPS のおよその位置を割り出した. 灰白質と白質の区別は, 白質の神経線維に独特の陽性スパイクを確認することで行われる. 以上の手法により, 組織検査をしなくても MRI 上で記録部位は 1~2 mm の誤差で推定することができる.

始めに実物の円柱や角柱などを使って各ニューロンの視覚反応を定性的に調べ, 軸方位選択性のあるニューロンをみつけて, サルにディスプレイ上のスポットを注視させて種々の視覚刺激を提示した. 眼位検出用コイルにより水平方向, 垂直方向の眼球位置を常に監視しながら実験を行った. 視覚刺激提示前 1 秒から呈示後 1 秒までの間は注視点を中心とする  $0.5^\circ$  の範囲に眼球運動を制限し, その間に眼球運動が制限範囲を超えた場合は直ちにその試行は中断され, 注視点と刺激が消えた. ディスプレイ視覚刺激は注視点に対して, 受容野内で最も反応が強い水平面, 奥行きに提示した. まず, 透視画法的

に描画した円柱または角柱(直径  $20 \times 20 \times$  長さ 200 mm)の傾きを  $45^\circ$  おきに変えて, 矢状面, 水平面, 前額面における方位選択性を調べた(合計 9 方位). さらに, その中で最適の方位を含む平面については  $22.5^\circ$  おきに方位-反応曲線を調べた. 反応の大きさは, すべて刺激提示時間中の平均発射頻度から自発発射(刺激提示前 1 秒間の平均発射頻度)を差し引いた値(SPK/s: スパイク数/秒)で表した.

軸方位選択性ニューロンについては, 両眼視差に対する感受性を調べるために, 最適方位で視差のある両眼刺激, 視差のない両眼刺激, 右眼と左眼の単眼刺激の 4 つの条件で比較した. さらに, 両眼刺激に対して感受性のある軸方位選択性ニューロンのうち, 矢状面における棒の傾きに選択性を示したのものについては, 方位視差に対する感受性を調べるために, 透視画法や陰影などの単眼性の手がかりを除いた線分(スリット)を左右の眼に各々僅かに角度を変えて提示した.

方位視差によって知覚される傾き(水平軸の周りの回転角) $\theta$ は、 $\tan \theta = \tan(\delta/2) \cdot [d/a]$ で計算される。ここで、 $\delta$ は方位視差、すなわち右眼と左眼の対応する像の成す角度であり、 $d$ は視距離、 $2a$ は瞳孔間距離である<sup>12)</sup>。さらに、幾つかのニューロンについては、スリットに方位視差をつけた刺激(幅 20×厚さ 1×長さ 210 mm)に加えて、連続的な円盤の列(円盤列)(直径 20 mm×11 個)や断続的な小円盤の列(点線)(直径 10 mm×11 個)に水平視差の勾配をつけた刺激に対する反応を調べた。また最適方位の刺激で、受容野内で最も反応が強い水平面での位置を調べ、さらにその位置で奥行き方向を変え、ニューロンの反応範囲を調べた。

### III 結 果

#### 1. 軸方位選択性ニューロンの同定

2 匹のニホンサル(計 4 半球)の cIPS 領域において、77 個の直径 20° 以上の広い受容野をもつ視覚性ニューロンの反応を定性的に調べ、長い棒に対して選択的に反応するニューロン 37 個から活動を記録した。受容野は視野の中心を含み、右半球から記録したニューロンの受容野は左に、左半球から記録したニューロンの受容野は右に偏る傾向があった。37 個のニューロンのうち 35 個は、矢状面、水平面、前額面のいずれかにおいて、立体視ディスプレイに提示した棒状の刺激の傾き(方位)に選択性を示した(一元配置分散分析、 $p < 0.01$ )。軸方位指数を  $1 - (\text{最適方位と直交する方位への反応} / \text{最適方位への反応})$ と定義し、これらのニューロンのうち、軸方位指数が 0.4 以上のニューロン 27 個を軸方位選択性ニューロンと定義した。最適方位に直行する方位は 2 つあるが、そのうち最適方位に比べてより反応が少ない方位を対にして、軸方位指数を計算した。

図 2 に軸方位選択性ニューロンの 1 例を示す。このニューロンは矢状面では 45° 前方に傾いた棒に最大の反応を示し、前額面では垂直と 45° 右に傾いた棒に最大の反応を示した。一方、水平面では右手前の傾きに僅かに反応があるだけで、他の方位には反応がなかった。そして、これらの 3 平面における選択性から予測されるように、右斜め前方に傾いた棒に対して最も強く反応した。このように、27 個の軸方位選択性ニューロンについては始めに矢状面、水平面、前額面の 45° おきに棒の傾きを変えた全部で 9 方位における反応を調べた。そのうち、最適の反応が得られた平面については、さらに 22.5° おきに細かく反応の違いを調べた。また、ときには図 2 の例のように、2 つの平面の間の斜めの面の中で最適の方位を調べた。

27 個の軸方位選択性ニューロンにおける 9 方位のうち最適方位は、表 1 のような分布になった。矢状面[前傾 45°、後傾 45°、垂直、矢状(前後)方向]と前額面(左傾 45°、右傾 45°、水平、垂直)に最適方位があるものが約半

表 1 軸方位選択性ニューロンの最適刺激の分布。

最適方位		反応したニューロンの数
前傾 45°		5
後傾 45°		6
前後方向		3
左傾 45°		5
右傾 45°		5
垂直方向		1
水平方向		2
計		27

27 個の軸方位選択性ニューロンの回転させた棒に対する方位の選択性を示す。

数ずつあったが、水平面で奥行き方向に斜めの傾き(右 45° 前、左 45° 前)に最適の反応を示すニューロンはみつからなかった。

#### 2. 軸方位選択性ニューロンの両眼視差に対する感受性

軸方位選択性ニューロンと同定された細胞の両眼視差に対する感受性を調べるために、最適方位で、視差のある両眼刺激、視差のない両眼刺激、右眼と左眼の単眼刺激の 4 つの条件で記録を採り、比較した(図 3)。図 3 のニューロンは右に 45° 傾けさらに前方に 45° 傾けた円柱が最適の刺激であったが、両眼でも視差のない刺激に対しては非常に弱い反応しか示さなかった。また、単眼の刺激に対しては左眼でも右眼でも視差のある両眼刺激に比べてずっと弱い反応しか示さなかった。このようなテストをした 27 個のニューロンのうち 20 個で、視差のある両眼刺激を与えたときに他の 3 条件と比較して有意に強い反応が得られた(一元配置分散分析とライアン法による多重比較、 $p < 0.01$ )。

視差指数を  $1 - (\text{視差なし両眼刺激に対する反応} / \text{視差あり両眼刺激に対する反応})$ と定義し、最適方位が奥行き方向(矢状面あるいは水平面)にある 14 個の細胞と最適方位が前額面上にある細胞 13 個の視差指数の分布を図 4 に示す。最適方位が奥行き方向にあるニューロンの大部分(12/14)は統計学的に視差感受性があり、視差指数が 0.4 以上の細胞は 10 個であった。したがって、奥行き方

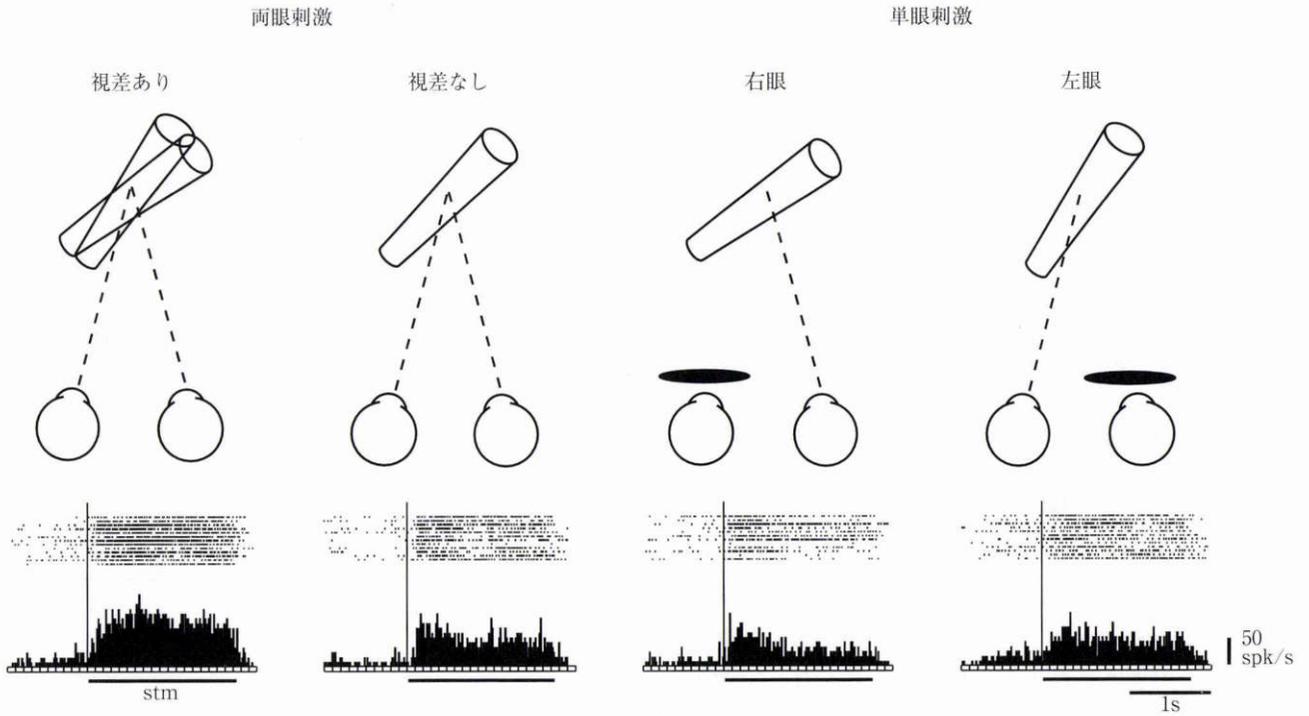


図3 両眼刺激と単眼刺激の比較.

図2の細胞に対し、最適方位で、視差のある両眼刺激、視差のない両眼刺激、右眼と左眼の単眼刺激の4つの条件でニューロン活動を比較した。視差のある両眼刺激をしたときに有意に強い反応が得られた。

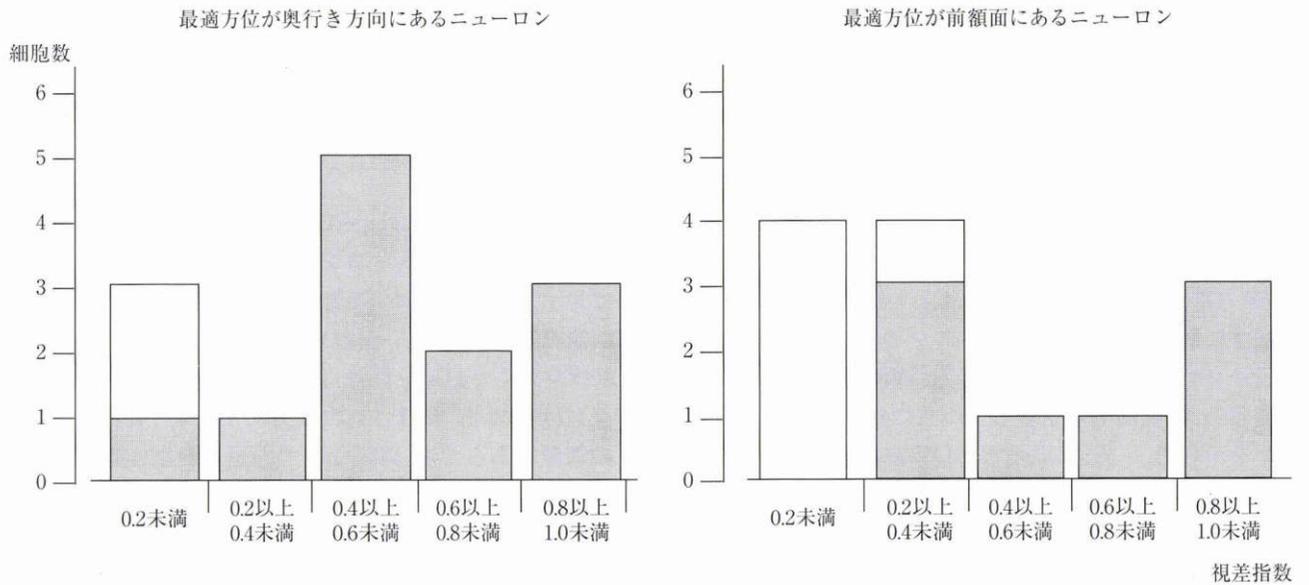


図4 視差感受性指数の分布.

27個の細胞を最適方位が奥行き方向にあるニューロンと前額面上にあるニューロンと分け、それぞれに対する視差指数(1-視差なし両眼刺激に対する反応/視差あり刺激に対する反応)の分布を示す。視差感受性ニューロンは■で、視差感受性のないニューロンは□で示されている。例えば、最適方位が奥行き方向の0.2未満の細胞は視差感受性のあるニューロンが1個、視差感受性のないニューロンが2個である。

$$\text{視差指数} = 1 - \frac{\text{視差なし両眼刺激に対する反応}}{\text{視差あり両眼刺激に対する反応}}$$

向の傾きに対する選択性のあるニューロンは、両眼視差にはっきりとした感受性があるものが大部分であった。この結果は、奥行き方向の傾き選択性が両眼視差に依存していることを推定する。最適方位が前額面にあるニュー

ロンの大部分(8/13)は視差指数が0.4未満であった。最適方位が前額面にあるニューロンのうち、統計的に有意な視差感受性がないと判定されたもの(N=5)はスクリーン上(57 cm)の刺激によく反応した。この場合は、も

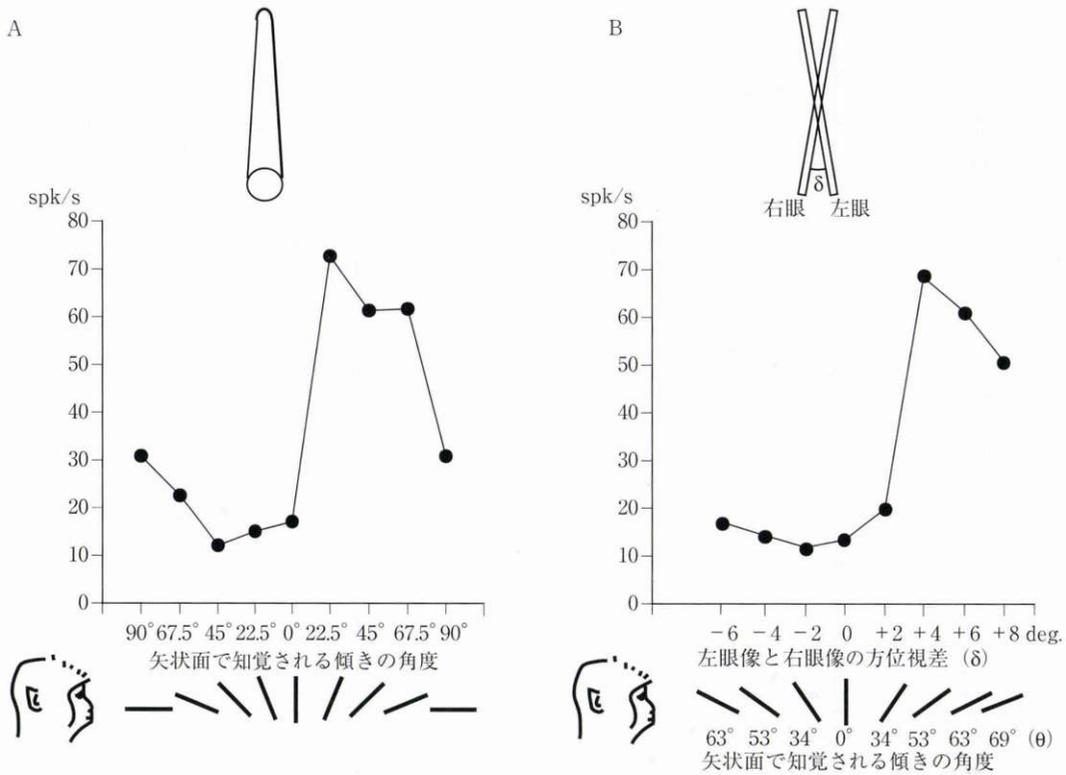


図5 単眼手がかりのある刺激とない刺激の矢状面での回転の比較。

A: 透視画法的な刺激を用い、矢状面で回転させた。このニューロンは後ろに傾いた方位に最大の反応を示した。  
B: 単眼性の手がかりをなくした細長いスリットを左右の眼に僅かに傾きを違えて提示し、方位視差に対する感受性を調べた。このニューロンは方位視差単眼の手がかりをなくした刺激においても、右眼には右に傾いた線分、左眼には左に傾いた線分を呈示して、後ろに傾いているときに最大の反応があった。

とも前額面の刺激は視差を生じないので、有意差がないのは当然である。統計的に有意な視差感受性があると判定されたもの(N=8)は奥行きを受容野がスクリーンより近くにあり、前額面の刺激として水平視差のある刺激を提示したために視差を除いたときに反応が減少したのである。すなわち、これらのニューロンはPoggioら<sup>13)</sup>がnear cellと定義した両眼視差選択性ニューロンと同じような性質を持つものであったためと推定される。

3. 矢状面における傾きと方位視差および視差勾配

両眼視差感受性を示した20個のニューロンについて、軸方位選択性を矢状面、水平面、前額面に分けてそれぞれ統計学的に分析した。その結果、矢状面だけに選択性を持つニューロンは3個、矢状面と前額面の両方に選択性を持つものが7個、矢状面と水平面の両方に選択性を持つものが2個、矢状面と前額面と水平面の3平面とも選択性のあるものが6個であった。したがって、少なくともある程度矢状面における棒の傾きに選択性を示したニューロンが大部分(18/20)であった。これら18個のニューロンのうち、15個については透視画法や陰影などの単眼性の手がかりをなくした左右2本のスリットの間の角度を少しずつ変えて、方位視差に対する感受性を調べた(図1)。例えば、図5に示したニューロンは、単眼性手がかりを含むコンピュータグラフィックスの円柱が後方に

22.5°傾いているときに最大の反応を示したが、スリットについては、右眼には右に傾いた線分、左眼には左に傾いた線分を提示して、線分が融合したときに後方に傾いて知覚されるようにした時に最大の反応が得られた。このように、スリットの方位視差を変えてテストしたニューロンの大部分(12/15)が、そのような刺激に対して感受性を示した。

これら12個のニューロンについては、輪郭の傾きの視差ではなく、長軸に沿った視差の勾配に対して反応している可能性があるため、スリットを円盤列や点線に置き換えて輪郭の方位視差をなくしたときの反応を調べた(図6)。図6のAはスリットの刺激において交差性の視差(前傾)に最大の反応を示し、円盤列や点線でも同じ方位に相当する刺激に対しては同じような選択性と反応を示した。このように、円盤列や点線に対してスリットと同様の反応を示したニューロンが5個あった(5/12)。これらのニューロンは、輪郭の方位視差よりもむしろ軸に沿った視差勾配を手がかりとして矢状面における傾きを識別していることが推定された。一方、図6Bのニューロンは後方に傾いたスリットに最大の反応を呈し、鋭い方位視差反応曲線を示したニューロンで、刺激を円盤列に置き換えると反応が1/2に減少し、点線には有意な反応を示さなかった。このように、円盤列や点線に対する反応

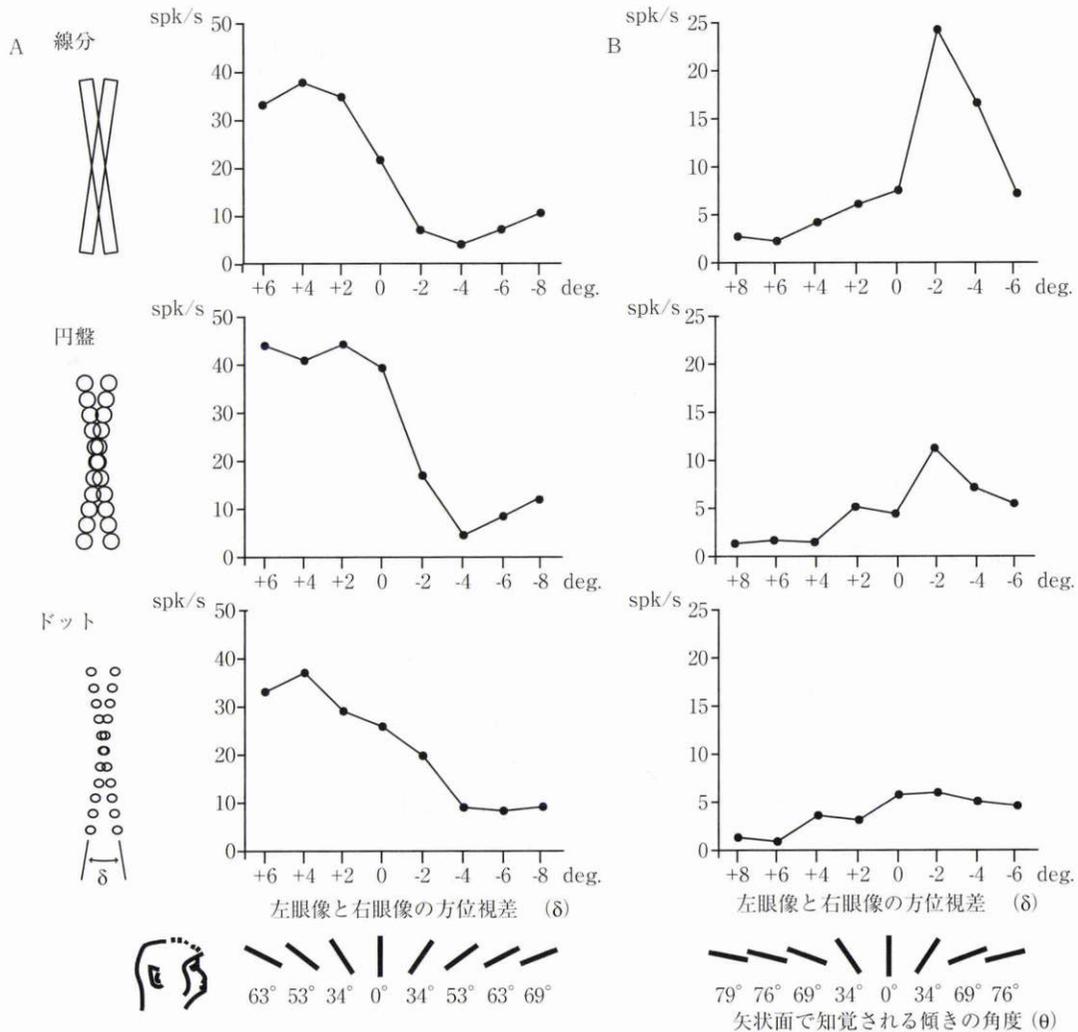


図6 スリット,円盤列,点線刺激を用いた矢状面での回転。

A: ニューロンは円盤列や点線でも線分と同様,前に傾いてみえる角度で最大の反応を示し,線分と同じ選択性と反応の大きさが保たれていた。  
 B: ニューロンは線分を用いた刺激に対しては後方に傾いてみえる角度で最大の反応を示すが,円盤列では反応が1/2に落ち,点線は有意な反応を示さなかった。

がスリットに対する反応より弱い,方位選択性を失ったニューロンは6個(6/12)あった。したがって,これらのニューロンは主に左右眼の網膜像における線分の傾きの差,すなわち線分の方位視差を検出することによって,矢状面における傾きを識別していると推定される。残りの1個のニューロンは,スリット刺激と円盤列や点線刺激の間で方位選択性が著しく異なっていた(二元配置分散分析,  $p < 0.01$ )。

4. 方位視差選択性の水平視差からの独立性

17個のニューロンについて,注視点の位置をサルの前57cmに保ったままで刺激の提示位置を20,30,40,57,70cmと奥行き方向に変えて反応の選択性がどうなるかを調べた。これらすべての提示位置について同様の反応を示すニューロンはなく,いずれのニューロンも奥行き位置(水平視差)によって反応の強さは変化した。しかし,12個のニューロンは,少なくとも3か所で軸方位

指数0.4以上を示し,最適方位が変わらなかった。したがって,これらのニューロンは,水平視差からはある程度独立して方位視差に感受性を持っていることが明らかになった。

5. 軸方位選択性ニューロンの記録部位

軸方位選択性ニューロンの記録部位を,実験前に定位的に撮影したMRI前額断面像の輪郭図の上にプロットした(図7)。V3Aには視差感受性ニューロンが多く,それらが比較的小さく境界鮮明な受容野を持ち,単純な刺激に反応することから機能的にV3Aの前の境界を決めることができる。大塚ら<sup>13)</sup>が軸方位選択性ニューロンを記録した領域は視覚前野のV3A野の前方に位置し,頭頂間溝の外側壁の後部で,頭頂後頭溝の前方約3~7mmの範囲にある。志方ら<sup>14)</sup>はこれとほぼ同じ領域で平面方位選択性ニューロンを記録した。今回,軸方位選択性ニューロンを記録したのも同じ領域で,組織標本による

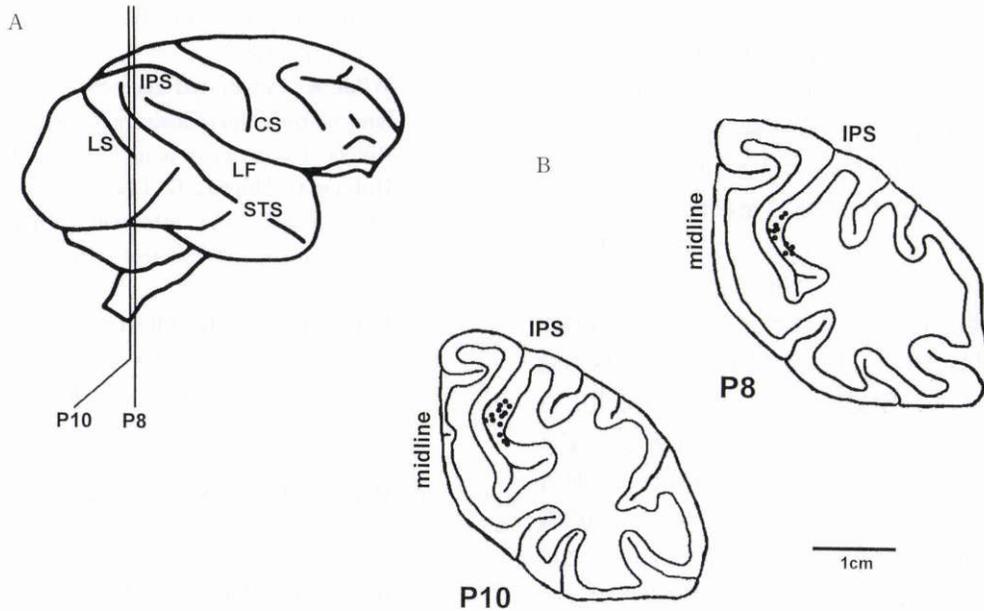


図7 方位軸選択性ニューロンの記録部位。

A: サルの脳を右の側面からみた図。CS: 中心溝, LF: 側頭溝, STS: 上側頭溝, LS: 月状溝, IPS: 頭頂間溝。  
B: 今回記録した2頭のサルの両半球, 合計4半球からの27個の方位軸選択性ニューロンの記録部位を, 脳の外耳道から8 mmと10 mmの前額面の核磁気共鳴画像(MRI)の輪郭状に重ねてプロットした。記録部位は図の●で示し, いずれも頭頂間溝尾部であった。

検索はまだ行っていないが, 脳定位的な測定と灰白質と白質の活動電位の波形による区別と周辺のニューロンの機能的性質から記録部位は1~2 mmの誤差で推定することができる。

#### IV 考 按

##### 1. 長軸方位選択性ニューロンと両眼視差

頭頂連合野は空間視に関係する領域と考えられているが<sup>15)16)</sup>, 個々のニューロンがどのような知覚現象に対応するかが具体的に明らかになっているのは運動視や空間的位置の知覚に限られている。殊に三次元物体の知覚に不可欠な立体視に関しては, 頭頂葉が関係しているかどうかさえほとんどわかっていなかった。本研究では大塚ら<sup>9)</sup>が頭頂間溝後部の外側壁で発見した軸の傾きを識別する長軸方位選択性ニューロンについて, 立体視によって軸の傾きを識別しているのかどうかを確かめ, どのような手がかりで軸の三次元的方位を識別しているのかを詳しく調べた。我々は特に左右の眼の網膜像の傾きの違いによる方位視差が線分の矢状面での傾きの知覚に関係していることに注目して, 軸方位選択性ニューロンが方位視差に選択的に反応しているのか, または, より一般的に三次元的な手がかりである水平視差の勾配に反応しているかを区別するための実験を行った。透視画法的な手がかりを除いた単純なスリットの左右眼の間の傾きを変化させて反応の違いを調べ, 大多数のニューロンがそのような方位に左右差のあるスリットに選択的に反応することを確かめた。さらに, スリットの直線的な要素を除い

て水平視差の勾配だけを残した刺激では, 半数のニューロンが反応を著しく減少させることを確かめた。したがって, 少なくともこれらのニューロンは左右の網膜像の方位の僅かなずれ, すなわち方位視差を検出することによって長軸の前後の傾きを識別しているといえる。

##### 2. 軸方位選択性ニューロンと他の領域との関係

いままでサルの視覚野では, 第一次視覚野の単純細胞, 複雑細胞<sup>17)</sup>を始め, 視覚前野の種々の領域で方位選択性ニューロンが記録されている。Gallettiら<sup>18)</sup>によれば, このうち, 特にV3A野および上頭頂小葉のV6野<sup>19)</sup>, the parieto-occipital sulcus (PO野)<sup>20)</sup>に方位選択性ニューロンが多い。しかし, これらの研究はほとんどが前額面における二次元の方位選択性を調べたに過ぎない。一方, 両眼視差感受性ニューロンは, サルのV1<sup>13)21)</sup>, V2<sup>13)21)22)</sup>, V3<sup>13)23)</sup>, V3A<sup>13)</sup>野などで記録されているが, これらのニューロンはいずれもスリットやランダムドットの水平視差に感受性を持つもので, 受容野は比較的小さい<sup>24)25)</sup>。Blakemoreら<sup>26)</sup>はネコの視覚野で左右眼の最適方位が異なり, 方位視差のある刺激に強く反応するニューロンを数個記録した。また, Hännnyら<sup>27)</sup>はサルの視覚野で方位視差に選択的に反応するニューロンを数個記録した。しかし, これらのニューロンはいずれも受容野が小さくまとまった物体の軸の傾きを表現するとは考えにくい。

今回, 軸方位選択性ニューロンが記録されたのは, 背側経路の一部である頭頂葉後部の領域で, Sakataら<sup>28)</sup>によってcIPS野と名付けられた。この付近にColbyら<sup>29)</sup>がPIP野と名付けた視覚関連領域があると述べている

が、その領域のニューロンの性質についての記述がほとんどなく、場所も PIP は頭頂間溝の最後部で V3A と PO との間に位置するので、Sakata ら<sup>28)</sup>は PIP と区別する意味で cIPS と名付けた。しかし、解剖学的に定義された領域ではない。ただ、生理学的にはこの同じ領域で平たい板状の刺激に反応し、面の傾きに選択性のある平面方位選択性ニューロンも記録されているので、立体視に関係する一つの機能単位としての領域であると推定された<sup>14)</sup>。すぐ後に隣接する V3A のニューロンは受容野が狭く、網膜部位局在がはっきりしているのので、cIPS とは明らかに区別される。cIPS は Andersen ら<sup>29)</sup>が定義した LIP 野の外にあると思われるが、境界は不鮮明で、一部は LIP 野と重なっている可能性もある。Zeki<sup>24)</sup>はこの付近に機能のわからない領域があると述べており、一つの機能単位である視覚領域があることを推定している。この領域は Colby ら<sup>30)</sup>によって同定された PIP 野などとも違う領域である。解剖学的には、cIPS は V3A からの線維投射を受けている<sup>30)</sup>。V3A 野のニューロンも両眼視差感受性を持つものが多いが、cIPS 領域のニューロンに比べて、受容野が狭く網膜局在性を保っているのので、V3A と cIPS の境界は記録したニューロンの性質によって推定できる。今回記録された cIPS 領域の軸方位選択性ニューロンの受容野は、中心付近でも直径 20° 以上と大きく、奥行き方向に刺激を移動させて水平視差を変化させても、刺激に対する反応の選択性は変わらなかった。したがって、軸方位選択性ニューロンの反応は狭い空間的な受容野を刺激が横切るかどうかによって決まるものではなく、広い受容野の中で位置によって変わらない奥行き方向の傾きを識別する反応であるから、軸の傾きの知覚に対応する反応であると考えられる。

計算論的には、平面や軸の三次元的傾きを識別することが物体の三次元構造を認識する上で重要なステップであるといわれている<sup>31)</sup>。cIPS のニューロンは、V3A などの受容野と視差の少しずつ違う多数のニューロンからの信号を受けて視差の勾配を計算するか、左右眼から最適方位の違う信号を受けて方位視差を検出するかのいずれかの方法で、長軸の三次元的方位を識別していると推定される。いずれにしても、V3A ニューロンより高次のニューロンであり、より低次の領域から視覚信号を統合して、まとまった意味のある情報を抽出する階層的な情報処理のステップを表しているといえる。

## 文 献

- 1) Howard IP, Rogers BJ: Binocular vision and stereopsis. Oxford University Press, Oxford, 1995.
- 2) Wheatstone C: Contribution to the physiology of vision - Part I. On some remarkable and hitherto unobserved phenomena of binocular vision. Philos Trans R Soc Lond Biol Sci 128: 371-394, 1838.
- 3) Ellerbrock VJ: Further study of effects induced

- by anisometric corrections. Am J Optometry 25: 430-437, 1948.
- 4) Wilde K: Der Punktreiheneffekt und die Rolle der binocularen Querdisparation beim Tiefsehen. Psychologische Forschung 23: 223-262, 1950.
- 5) Holmes G, Horrax G: Disturbances of spatial orientation and visual attention with loss of stereoscopic vision. Arch Neurol Psychiatry 1: 385-407, 1919.
- 6) Von Cramon D, Kerkhoff G: On the cerebral organization of elementary visuospatial perception. In: Gulyas B, et al (Eds): Functional organization of the human visual cortex. Pergamon, Oxford, 211-231, 1993.
- 7) McFie J, Piercy NF, Zangwill OL: Visual spatial agnosia associated with lesion of the right cerebral hemisphere. Brain 73: 167-190, 1950.
- 8) De Renzi E, Fanglioni P, Scotti G: Judgment of spatial orientation in patients with focal brain damage. J Neurol Neurosurg Psychiatry 34: 489-495, 1971.
- 9) 大塚宏之, 田中裕二, 楠 真琴, 酒田英夫: 視覚対象の三次元的軸方位に選択性をもつサル頭頂連合野ニューロン. 日眼会誌 99: 59-67, 1995.
- 10) Sakata H, Taira M, Kusunoki M, Murata A, Tanaka Y, Tsutsui K-I: Neural coding of 3 D features of objects for hand action in the parietal cortex of the monkey. Philos Trans R Soc Lond Biol Sci 353: 1363-1373, 1998.
- 11) Guide for the care and use of laboratory animals. NIH publication, No. 23-86, 1985.
- 12) Ogle KN: Research in binocular vision. Hanfer, New York, 1950.
- 13) Poggio GF, Gonzalez F, Krause F: Stereoscopic mechanisms in monkey visual cortex. Binocular correlation and disparity selectivity. J Neurosci 8: 4531-4550, 1989.
- 14) 志方えりさ, 高須俊明, 田中祐二, 泰羅雅登, 酒田英夫, 中村浩幸: サル頭頂連合野の両眼視差ニューロンの平面方位選択性. 日大医誌 55/5/: 316-323, 1996.
- 15) 酒田英夫, 泰羅雅登: 頭頂葉における空間視のニューロン機構. 神経進歩 39: 561-575, 1995.
- 16) Ungerleider LG, and Mishkin M: Two visual cortical visual systems. In analysis of visual behavior MIT Press, Combridge MA, 549-586, 1982.
- 17) Hubel DH, Livingstone MS: Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18. J Neurosci 7: 3378-3414, 1987.
- 18) Galletti C, Battaglini PP, Fattori P: Functional properties of neurons in the anterior bank of the parieto-occipital sulcus of the macaque monkey. Eur J Neurosci 3: 452-461, 1991.
- 19) Zeki SM: The anatomy and physiology of area V 6 of macaque monkey visual cortex. J Physiol 381:

- 62 p. 1986.
- 20) **Colby CL, Gattass R, Oslon CR, Gross CG**: Topographical organization of cortical afferents to extrastriate visual area PO in the macaque: A dual tracer study. *J Comp Neurol* 269: 392—413, 1988.
  - 21) **Poggio GF, Motter BC, Squatrito S, Trotter Y**: Response of neurons in visual cortex (V 1 and V 2) of the alert macaque to dynamic random-dot stereograms. *Vision Res* 25: 397—406, 1985.
  - 22) **Hubel DH, Livingstone MS**: Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18. *J Neurosci* 7: 3378—3414, 1987.
  - 23) **Felleman DJ, van Essen DC**: Receptive field properties of neurons in area V 3 of macaque monkey extrastriate cortex. *J Neurophysiol* 57: 889—920, 1987.
  - 24) **Zeki SM**: The third visual complex of rhesus monkey prestriate cortex. *J Physiol* 277: 245—272, 1978.
  - 25) **Galletti C, Battaglini PP**: Gaze-dependent visual neurons in area V 3 A of monkey prestriate cortex. *J Neurosci* 9: 1112—1125, 1989.
  - 26) **Blakemore C, Fiorentini A, Maffei L**: A second neural mechanism of binocular depth discrimination. *J Physiol (Lond)* 226: 745—749, 1972.
  - 27) **Hänny P, von der Heydt R, Poggio GF**: Binocular neuron responses to tilt in depth in the monkey visual cortex. Evidence for orientation disparity processing. *Exp Brain Res A* 41: 26, 1980.
  - 28) **Sakata H, Taira M, Kusunoki M, Murata A, Tanaka Y**: The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action. *Trends Neurosci* 20: 350—357, 1997.
  - 29) **Andersen RA, Asanuma C, Cowwan WM**: Callosal and prefrontal associational projecting cell populations in area 7 A of the macaque monkey: A study using retrogradely transported fluorescent dyes. *J Comp Neurol* 232: 443—455, 1985.
  - 30) **Adams D**: Functional organization of the monkey visual cortex for stereoscopic depth. Dissertation, University College London, 1998.
  - 31) **Marr D**: *Vision*. Freeman, San Francisco, 1982.
-