

■教育講演

ヒト視覚情報の並列的処理過程

飛松省三*

要旨：サルには並列的視覚情報処理機構が存在し、色覚と形態視は小細胞系に、運動視と立体視などの視覚情報は大細胞系の機能に主に依存している。心理物理学の実験や臨床例（中枢性色覚喪失や運動視喪失）などの検討から、ヒトでも並列的処理機構が存在すると考えられるようになってきた。本稿では、ヒトの並列的視覚情報処理過程に関する最近の知見を概説した。さらに、視覚刺激を工夫すれば視覚誘発電位により電気生理学的に小細胞系と大細胞系の機能を分離できる可能性を述べた。すなわち、小細胞系には等輝度色刺激、大細胞系には仮現運動刺激が有用であることを示した。

神経心理学 11 : 22~28, 1995

Key Words : 視覚, 並列情報処理, 大細胞系, 小細胞系, 視覚誘発電位
vision, parallel information processing, magnocellular system, parvocellular system, visual evoked potential

I はじめに

サル的大脑では、32の領域が視覚情報に関わるとされているが (Van Essen et al, 1992), 網膜からの色, 形, 運動, 奥行きなどの視覚情報は複数のチャンネルにより並列的に情報処理されているという説が有力である (Livingstone & Hubel, 1988)。すなわち, サルでは網膜から外側膝状体 (LGN), 1次視覚野 (V1), 2次視覚野 (V2), 視覚連合野までの視覚投射路に二つの並列チャンネルが存在する。本稿では, サルとヒトで得られた知見を比較しながら, ヒトの並列的視覚情報処理について概説する。

II サルの視覚情報処理

図1にサルの網膜から視覚連合野までの視覚情報の流れを示す。視神経の起始部である網膜神経節細胞は大型のA細胞と小型のB細胞に大

別される。A細胞は中心窩および周辺部にも分布し, その数は全網膜神経節細胞の約10%である。一方, B細胞は中心窩に多く分布し, 80%を占める。両者はLGNの大細胞層 (magnocellular layer) と小細胞層 (parvocellular layer) を經由してV1の4C α 層と4C β 層にそれぞれ投射する。この二つのチャンネルは視覚連合野まである程度並列的なチャンネルを形成する。すなわち, 4C α 層に入力された大細胞系の情報は4B層に送られ, さらにV2のチトクローム染色で染色される太い縞領域 (thick stripe) へと出力されるほか, MT野へも出力される。また, 大細胞系の情報の一部は2/3層のブロッブ (blob) に送られ, そこからV2の細い縞 (thin stripe) へと出力される。これに対し, 4C β 層に入力された小細胞系の情報は, 2/3層のブロッブおよびブロッブ間隙に送られ, V2の細い縞領域 (thin stripe) と薄い

1994年12月6日受理

Parallel Visual Information Processing in Humans

*九州大学医学部脳研臨床神経生理, Shozo Tobimatsu : Department of Clinical Neurophysiology, Neurological Institute, Faculty of Medicine, Kyushu University

表 1 ヒトの心理実験の結果とサルの視覚路ニューロンの生理学的性質との対応（文献3）を一部改変）

Magno System					Parvo System Parvo → Interblob Pathway				
生理学的所見	色 選択性	コント ラスト 感度	時間 分解能	空間 分解能	生理学的所見	色 選択性	コント ラスト 感度	時間 分解能	空間 分解能
	なし	高い	速い	低い		あり	低い	遅い	高い
心理学的所見					心理学的所見				
運動知覚					形の弁別				
動きの検出	+	+	+	+	方位弁別	+	+	+	+
仮現運動	+	+	+	+	形の弁別	+	+	+	+
奥行き知覚					Parvo + (Magno?) → Blob Pathway				
立体視	+	+	+	+	生理学的所見	色 選択性	コント ラスト 感度	時間 分解能	空間 分解能
視野闘争	+			+					
視差	+								
運動視差	+	+							
陰影効果	+	+							
輪郭線	+			+					
重なり合い	+								
遠近法	+	+	+	+	あり	高い	遅い	低い	
まとまりの要因					心理学的所見				
共通運動	+	+			色知覚				
幻の輪郭	+	+	+	+	色識別	+		+	+
図地分化	+				フリッカー	+		+	

+印は生理学的性質と心理学的性質との関連が証明されている項目を示す。
空欄は対応する実験が行われていないことを示す。

縞領域 (pale stripe) へと出力される。

Livingstone と Hubel (1987, 1988) は、色覚、形態視、運動視、立体視などの視覚情報が 大細胞系または小細胞系のどちらかの機能に主に依存していると考えている (表 1)。すなわち、大細胞系は運動視と立体視、小細胞系は色覚と形態視 (中心視力) に関係しているとしている。LGNの小細胞層をイボテン酸やアクリルアミド慢性投与により選択的に破壊すると、色覚や中心視力は低下するがフリッカー知覚は低下しないという、彼らの見解を裏付ける実験結果がある (Merigan & Eskin, 1986; Merigan, 1989)。

III ヒトの並列的視覚情報処理

1. 心理物理学の実験

Livingstone と Hubel (1988) は、ヒトの心理物理学的な測定結果とサルの生理学的知見と

を対比し、ヒトにも並列情報処理機構が存在することを指摘した。例えば、彼らは赤と緑のように対比の強い色で描いた図形でも明暗の差をなくしてしまうと運動視や立体視が消失することを示した。これは大細胞系が白黒の刺激によく反応するのに、等輝度の色刺激に反応しないためである。

2. ポジトロン CT による脳血流測定

Zekiら (1991) は色刺激 (Land のカラー・モンドリアン図形) と動き刺激を見せてポジトロン CT によりヒトの脳血流量の変化を測定した。V1とV2はどちらの場合にも活性化されるが、色刺激の時には後頭葉内腹側部の舌状回および紡錘状回付近 (V4) が活性化された。一方、動き刺激では、側頭・頭頂・後頭葉の接合部 (Brodmann の19野と37野付近) が活性化され、同部をV5と考えた。このことは、色と動きの視覚情報はいずれもV1に到達し、V1か

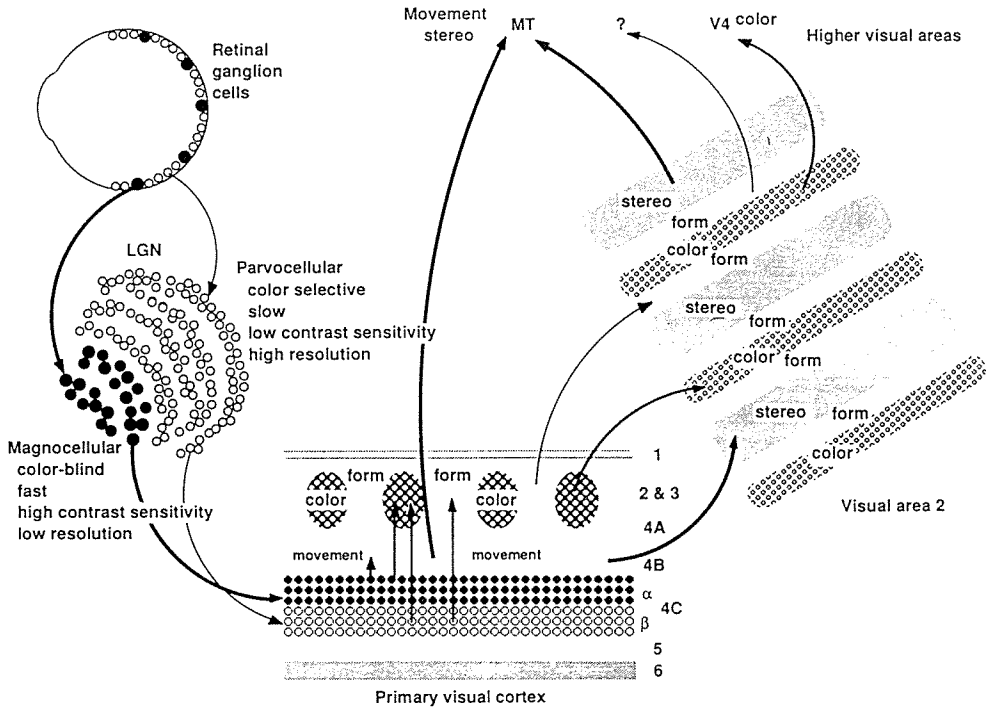


図1 サルの大細胞系と小細胞系における視覚情報の流れ (文献3) より引用)

らV4, V5へと分配されていることを示唆する。

3. 神経心理学的証拠

大脳局在病変により、色覚や運動知覚の障害が乖離する症例があればヒトの並列的情報処理の裏付けとなる。両側後頭葉腹内側部の障害で大脳性色覚喪失 (cerebral achromatopsia) が起こることが知られている (Zeki, 1990)。Zihl ら (1983) は、両側後頭・側頭葉外側部の障害で運動視だけの障害を呈した1例を報告し、大脳性の運動視喪失 (cerebral akinetopsia) が存在することを示した。従って、ヒトでもV1/V2からV4, V1/V2からV5へと色覚と運動知覚の情報がV1以降もある程度並列的に処理されていると考えられる。

4. 電気生理学の実験

視覚誘発電位 (VEP) はヒトの視覚皮質の機能を客観的に評価できる方法であるが、VEPを用いたヒトの並列的情報処理に関する電気生理学的研究は少ない (Murray ら, 1987; Berninger ら, 1989)。筆者らは、大細胞系と

小細胞系の生理学的特性の違いに着目した (表1)。小細胞系の反応を抽出するためには、輝度差のない色刺激や非常に細かいパターンを使えばよい。一方、大細胞系の刺激には運動知覚を生じさせる刺激を用いればよい (飛松, 1993; Tobimatsu et al, in press)。

VEPは正中後頭部 (後頭結節から2.5 cm上) から導出した。小細胞系の視覚刺激には赤-緑の等輝度色正弦波パターン (R-G)、色輝度正弦波パターン、コントラスト90%の黒と白の輝度正弦波パターン (B-W) を用いた (図2 A)。刺激頻度は1Hzで、動きの要素のないパターン提示型のVEPを記録した。R-G刺激では、頂点潜時が100-120 msecの陰性波 (N1) とそれに続く陽性波 (P1) が記録された (図3 A)。同様に、B-W刺激でも頂点潜時が80-100 msecの陰性波 (N1) とそれに続く陽性波 (P1) が記録された。N1振幅はR-G刺激では2 c/degに反応選択性を示したが、B-W刺激では細かいパターン (5.3 c/degないし8 c/deg) に選択性を示した。注目すべき所見として8 c/

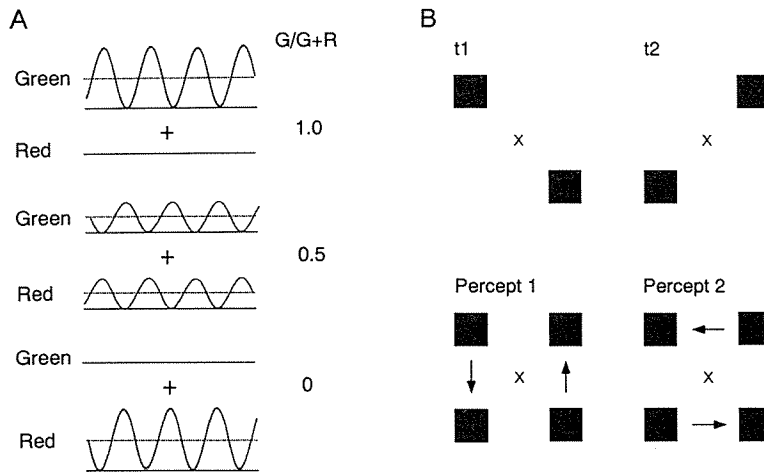


図2 視覚刺激とその作成法

等輝度の正弦波変調した赤と緑を逆位相で入力させると輝度変化のない色調変化だけの等輝度の赤-緑正弦波パターンが作成できる (A)。これに対して輝度の異なる赤と緑を同位相で入力させると色輝度パターンが作成できる。波線は平均輝度を示す。平均輝度 (G+R) に対する緑の輝度の比率が1の時緑色だけの色輝度刺激, 0の時赤色だけの色輝度刺激, 0.5の時等輝度色刺激となる。仮現運動の作成にはある時間 (t1) にコンピューターの画面上に固視点から2度の対角線上に正方形 (一辺の長さが視角60分) を表示する (B)。次の時 (t2) にt1時間の画面と対称性に正方形を表示すると被検者は垂直方向か水平方向に動く知覚が生じる。

G : Green, R : Red (文献15) より引用)

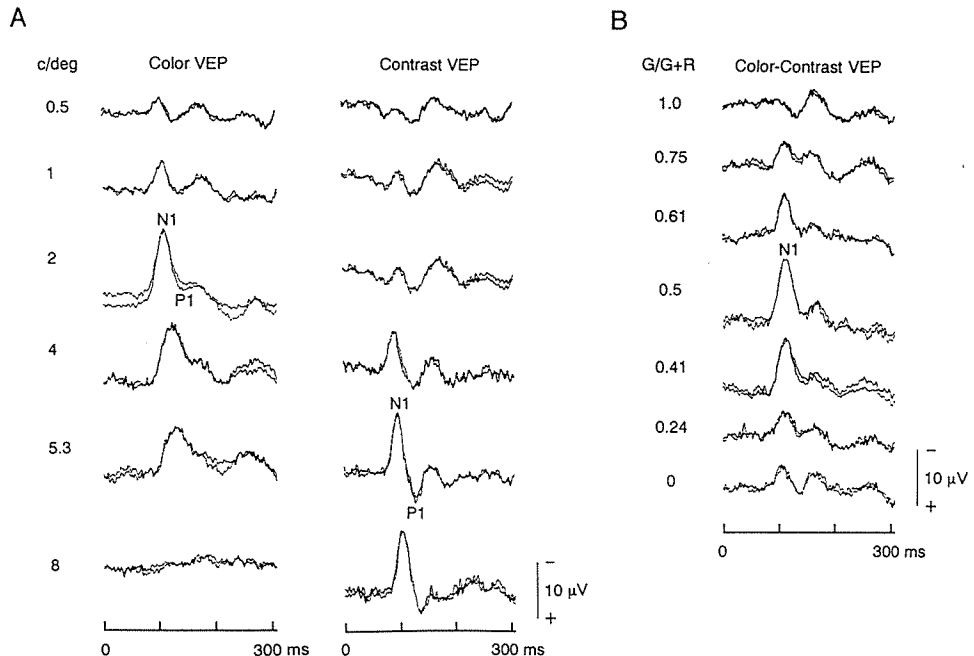


図3 等輝度色刺激と輝度刺激による視覚誘発電位

等輝度色刺激と輝度刺激によるVEP波形はN1-P1からなるが (A), VEPのN1振幅が最大となるパターンの大きさが異なる。等輝度色刺激の場合は2.0 c/deg, 輝度刺激の場合は5.3ないし8 c/degで最大である。色輝度刺激 (2 c/degのパターン) によるVEPでは等輝度 (G/G+Rが0.5) のところでN1振幅が最大である (B)。すなわち, 輝度変化がなく色調変化のみの時の方が反応が大きい。

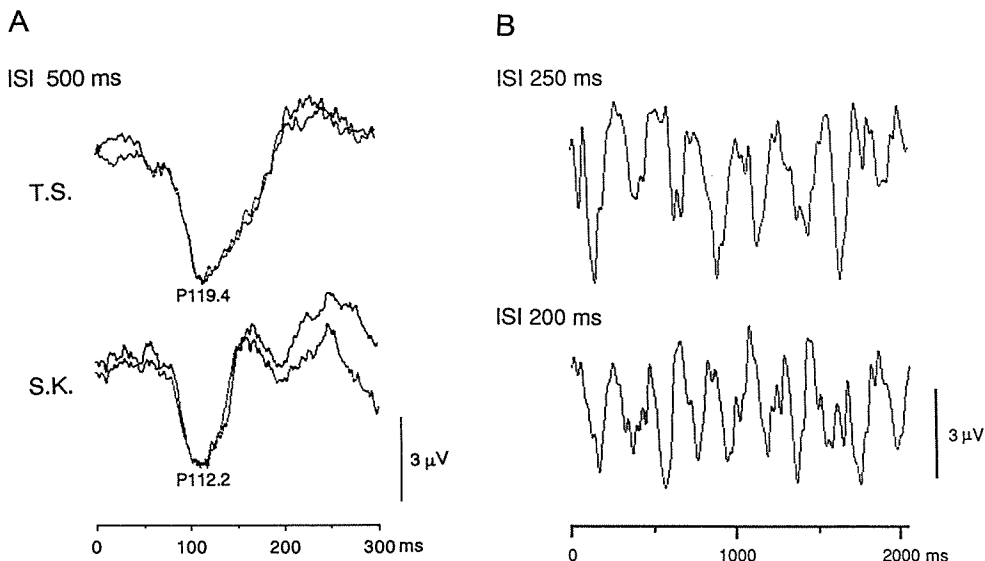


図4 仮現運動による視覚誘発電位

ISI が500 msec では transient 型VEPが記録され、主陽性頂点 (P1) が記録される(A)。ISI が250 msec, 200 msec では波形が融合し正弦波状となり steady-state 型となる(B)。(文献15) より引用)

deg の R-G 刺激では、被検者によっては明瞭なVEPが得られなかったことである(図3 A)。これは8 c/deg のパターンはヒトの色分解能の限界に近い大きさであるためと考えられる(Mullen, 1985; Murray et al, 1987)。また、赤と緑の比率を変えて色輝度刺激をすると等輝度のところでN1が最大の振幅を示した(図3 B)。色盲患者でN1が消失することが報告されており(Murray et al, 1987; Berninger et al, 1989)、筆者らも色覚障害患者で反応が低下することを認めたので、等輝度色刺激によるVEPのN1成分は色に対して特異性があり、色覚に関連した電位と考えている。一方、高コントラストの輝度刺激によるN1成分は、従来の報告(Reed et al, 1984; Plant et al, 1987)と同様に細いパターンに対して反応選択性を示したので、輝度刺激によるN1は中心視力、すなわち、形態視に関連した機能を反映していると考えている。

大細胞系の刺激には仮現運動(apparent motion)を用いた(Ramachandran & Anstis, 1983)。CRT上に固視点から2度の対角線上に

正方形(一辺の長さが視角60分)を表示し、AM刺激とした(図2 B)。適当な時間間隔(interstimulus interval, ISI)で動かすと被検者は垂直方向か水平方向の運動知覚を生じた。ISIを200, 250, 500 msecとして、VEPを記録した。ISIが500 msecの時、transient型が記録された。陰性—陽性—陰性の三つの成分から成り、主陽性頂点のP1(平均潜時約120 msec)が安定して記録された(図4 A)。ISIが250 msecおよび200 msecの時は、波形が融合して正弦波様になるsteady-state型が記録された(図4 B)。運動視に関連したVEPの報告は多いが(Regan, 1989)、仮現運動を用いたVEPの報告は少ない(Manning et al, 1988)。仮現運動はコンピュータ画面に容易に作成でき、再現性のあるVEPを得られるので、大細胞系の評価に有用と考えられる。

IV おわりに

ヒトの視覚路にもサルと同様に大細胞系と小細胞系が存在し、視覚情報処理が並列的に行われていることを述べた。視覚刺激を工夫すれ

ば、小細胞系と大細胞系の選択的刺激が可能であり、電気生理学的、心理物理学的にこの2系の機能が評価できると考えられる。緑内障(Quigley et al, 1987)やアルツハイマー病(Sadun & Bassi, 1990)では、大細胞系の障害が、視神経炎では小細胞系優位の障害(Wall, 1990)が指摘されている。この方面での研究の進展が期待される。また、今後は機能的MRIや脳磁図などによりヒトの視覚情報処理の流れが解明されていくものと思われる。

謝辞 加藤元博教授の御校閲に深謝する。

文 献

- 1) Berninger TA, Arden GB, Hogg CR et al : Separable evoked retinal and cortical potentials from each major visual pathway : preliminary results. *Br J Ophthalmol* 73 ; 502-511, 1989
- 2) Livingstone MS, Hubel DH : Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J Neurosci* 7 ; 3416-3468, 1987
- 3) Livingstone M, Hubel D : Segregation of form, color, movement, and depth : Anatomy, physiology, and perception. *Science* 240 ; 740-749, 1988
- 4) Manning ML, Finlay DC, Fenelon B : Visual evoked potentials to stimuli in apparent motion. *Vision Res* 28 ; 965-974, 1988
- 5) Merigan WH : Chromatic and achromatic vision of macaques : Role of the P pathway. *J Neurosci* 9 ; 776-783, 1989
- 6) Merigan WH, Eskin TA : Spatio-temporal vision of macaques with severe loss of P β retinal ganglion cells. *Vision Res* 26 ; 1751-1761, 1986
- 7) Mullen KT : The contrast sensitivity of human colour vision to red-green and blue-yellow chromatic gratings. *J Physiol (Lond)* 359 ; 381-400, 1985
- 8) Murray IJ, Parry NRA, Carden D et al : Human visual evoked potentials to chromatic and achromatic gratings. *Clin Vision Sci* 1 ; 231-244, 1987
- 9) Plant GT, Zimmern RL, Durden K : Transient visually evoked potentials to the pattern reversal and onset of sinusoidal gratings. *Electroenceph Clin Neurophysiol* 56 ; 147-158, 1983
- 10) Quigley HA, Sanchez RM, Dunkelberger, GR et al : Chronic glaucoma selectively damages large optic nerve fibers. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 28 ; 913-920, 1987
- 11) Ramachandran VS, Anstis SM : Perceptual organization in moving patterns. *Nature (Lond)* 304 ; 529-531, 1983
- 12) Reed JL, Marx MS, May JG : Spatial frequency tuning in the visual evoked potential elicited by sine-wave gratings. *Vision Res* 24 ; 1057-1062, 1984
- 13) Regan D : Human Brain Electrophysiology. Evoked potentials and evoked magnetic fields in science and medicine. Elsevier, New York, 1989
- 14) Sadun AA, Bassi CJ : Optic nerve damage in Alzheimer's disease. *Ophthalmology* 97 ; 9-17, 1990
- 15) 飛松省三 : ヒト視覚路の並列情報処理. *神経進歩* 37 ; 911-916, 1993.
- 16) Tobimatsu S, Tomoda H, Kato M : Human VEPs to isoluminant chromatic and achromatic sinusoidal gratings : separation of parvocellular components. *Brain Topogr*, in press
- 17) Van Essen DC, Anderson CH, Felleman DJ : Information processing in the primate visual system : An integrated systems perspective. *Science* 255 ; 419-423, 1992
- 18) Wall M : Loss of P retinal ganglion cell function in resolved optic neuritis. *Neurology* 40 ; 649-653, 1990
- 19) Zeki S, Watson JDG, Lueck CJ et al : A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci* 11 ; 641-649, 1991
- 20) Zeki S : A century of cerebral achromatopsia. *Brain* 113 ; 1721-1777, 1990
- 21) Zihl J, von Cramon D, Mai N et al : Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain* 106 ; 313-340, 1983

Parallel visual information processing in humans

Shozo Tobimatsu

Department of Clinical Neurophysiology, Neurological Institute,
Faculty of Medicine, Kyushu University

Recent advances in parallel information processing of humans have been reviewed. Several lines of evidence suggest that the primate visual system consists of the magnocellular (M) and the parvocellular (P) pathways. The former plays an important role for motion and stereopsis, while the latter is involved in color vision and motion perception. Psychophysical evidence suggests that the both systems exist in the human visual system. The existence of cerebral achromatopsia and akinetopsia also

supports the concept that color vision and motion perception are differently processed in humans. I have also demonstrated that visual evoked potentials (VEPs) are potentially useful to assess the human parallel pathways in terms of the electrophysiological point of view. Namely, the combined use of isoluminant color patterns and apparent motion display allows us to evaluate the P and M systems, respectively.

(**Japanese Journal of Neuropsychology** 11 ; 22-28, 1995)