

脳の科学 第 6 回

担当：浅川伸一

brain.science@cis.twcu.ac.jp

霜月 07 日, 2008 年

第 5 章 脳はどのように認知するか

1 網膜過程

視覚系のさまざまな部位における単一ニューロンおよびニューロン集団の応答特性を調べ、比較することは、我々の視覚的認識における根本原理を洞察する上で有益であるに違いない。なぜなら我々の認識は、これらのニューロンの活動特性に依存しているからである。

ここでは、視覚系は外界の正確な内部コピーを生み出しているわけではないことを概観する。すなわち、見えるものが受容しているものと同じとは限らない。換言すれば、視覚系は外界の正確なコピーを作り出している訳ではない。すなわち「見えるものが正確に受容しているものだとは限らない」。視覚系の役割は、Marr の言葉を借りて言えば、2 次元の網膜情報から 3 次元の構造を復元するということである。2 次元の情報から 3 次元を復元するのであるから、この問題は答えが一意に定まらないという意味で不良設定問題 ill-defined problem である。

電磁波である光からニューロンの電位変化という信号への変換は網膜の最外側にある約 1 億 2500 万個の視細胞で行われる。視細胞には、杆体細胞と錐体細胞の 2 種類が存在する。杆体細胞 rod photoreceptor と錐体細胞 cone photoreceptor である。杆体細胞は錐体細胞より高密度の視物質を持っているため光に対する感度が錐体よりも 1000 倍も高い。すべての杆体細胞は同じ視物質を持つが、錐体細胞には 3 つの異なるタイプが存在する。これらは視物質の光感受特性に差があるため、異なる波長の光に反応する。

網膜情報処理の基本構造を図 2 に示した。眼に入った光刺激は、網膜上の視細胞 photoreceptor から双極細胞 bipolar cell を介して神経節細胞 ganglion cell に至る。視細胞が光に反応して活動電位を発生すると、その活動電位は神経節細胞を経て大脳へと伝達される。網膜情報処理では、水平細胞 horizontal cell とアマクリン細胞 amacrine cell によって側方結合による修飾を受ける。

図 3 に錐体と桿体の 1 mm^2 当たりの数を示した。錐体は主に中心窩付近 10° ほどに分布し、桿体は 20° 付近が最大となる。このため、夜空で暗い星を観察する場合、周辺視で見た方がよく見えることがある。

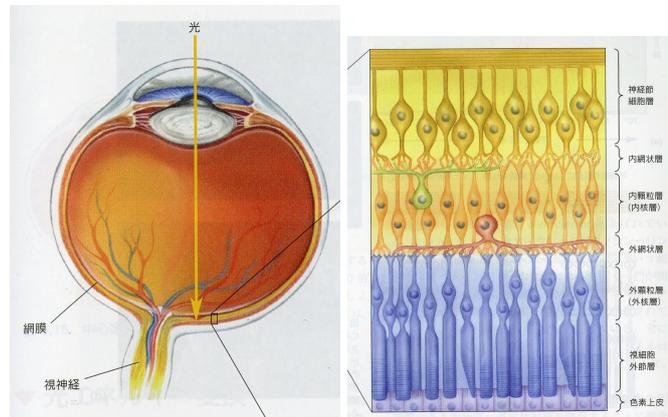


図 1: 網膜の概観

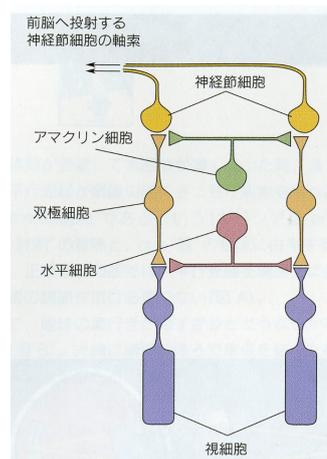


図 2: 網膜における細胞構造。視細胞，水平細胞，双極細胞，アマクリン細胞，神経説細胞。光刺激は視細胞から双極細胞を経て神経節細胞へと伝達される。神経節細胞は視神経へと軸索を伸ばし眼からの情報を大脳へ送る。水平細胞とアマクリン細胞は側方結合を通じて神経節細胞や双極細胞の反応を修飾する

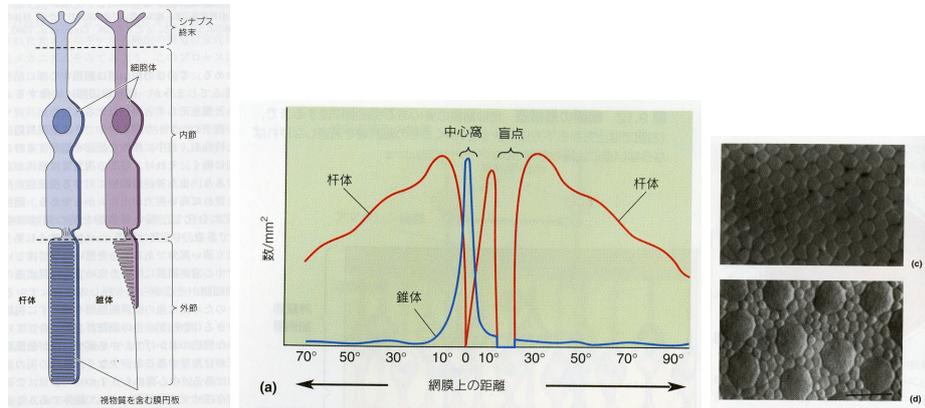


図 3: 左: 2 種類の視細胞。錐体細胞と桿体細胞中央: ヒトの網膜における錐体と桿体の分布。Linddsay & Norman, 1977. 右: ヒトの網膜の拡大写真。網膜における 2 種類の視細胞の分布。右上: ヒトの網膜中心部の拡大図。錐体内節が詰まっている。右下: 網膜周辺部。錐体細胞は桿体細胞よりも大きく。桿体の海に錐体の島が浮いているように見える。

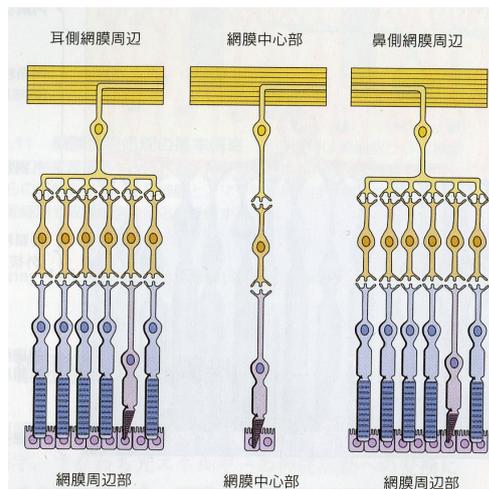


図 4: 錐体と桿体からの網膜神経節細胞への収斂。錐体経路は収束が少なく, 桿体経路は収束が高度である。

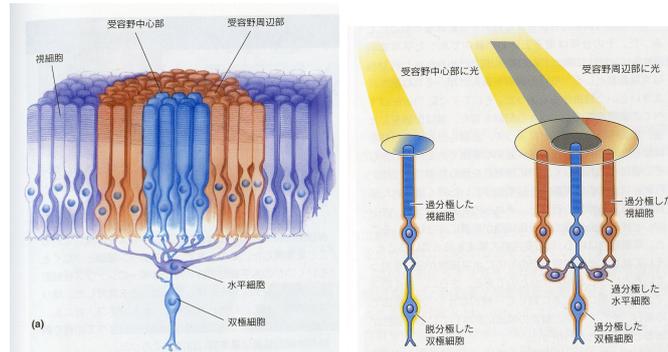


図 5: 左：視細胞から双極細胞への経路。双極細胞は需要野中心部の視細胞から直接シナプス入力を受け取る。さらに水平細胞経由で周辺の細胞からも間接入力を受ける。右：受容野周辺部への光刺激の入力は水平細胞の反応を抑制する。周辺視細胞への光刺激の効果は中心の視細胞の光刺激と拮抗する。

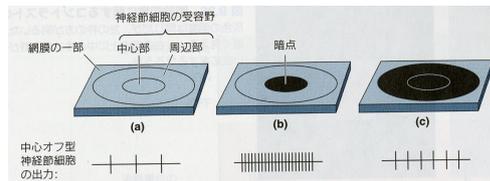


図 6: 神経節細胞の中心-周辺受容野。(a)(b)On centered (オン中心型) 神経節細胞は受容野中心部が暗点で刺激 (光が消えると) 発火する。(c) 暗点が受容野周辺まで広がると反応は減る。

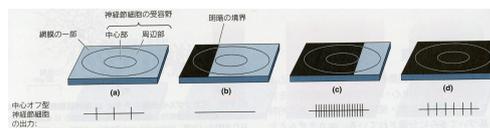


図 7: 受容野に照射した光の明暗境界に対する神経節細胞の出力。中心オフ型神経説細胞では、受容野中心部に暗点が達するまでは応答しない (a)。受容野周辺部にオフ領域が達すると反応は抑制される (b)。(c) 受容野中心にオフ領域が入ると反応は増加する。(d) オフ領域が受容野全体を覆うと反応は拮抗作用により抑制される

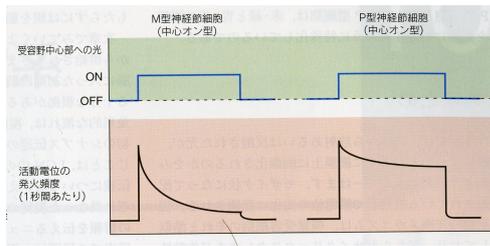


図 8: 光に対する P 型神経節細胞と M 型神経節細胞の時間応答特性

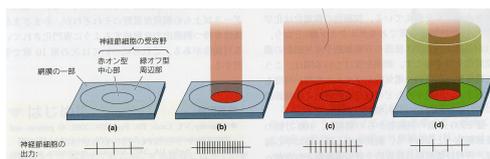


図 9: P 型神経節細胞の色対比中心-周辺受容野

2 中枢神経系の視覚情報処理

3 IT 野でのカテゴリー化

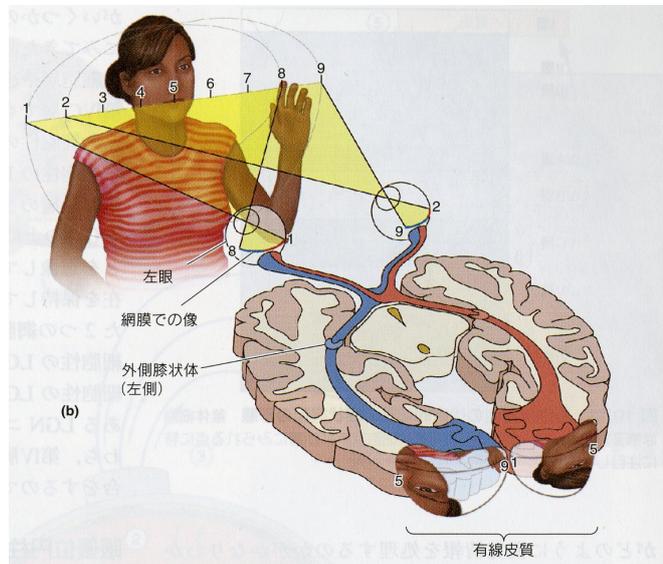


図 10: ヒトの脳視覚経路。網膜—外側膝状体—第一次視覚野

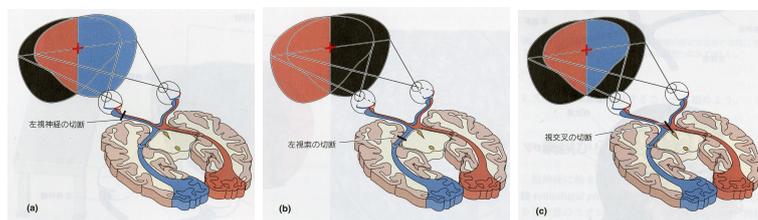


図 11: 視覚経路の障害による視野欠損。(a) 左神経が切断されると左目
は見えなくなる。それでも右目の視野により左視野が部分的に見えてい
る。(b) 左視索が切断されると右視野が失われる。(c) 視交叉が切断され
ると交叉繊維が障害されるため両目の視野周辺部が失われる

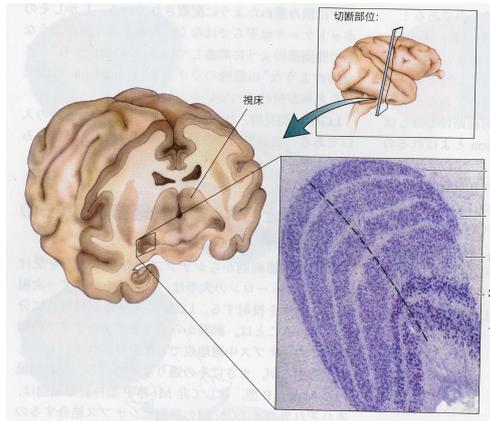


図 12: マカクザルの外側膝状体。6 層構造をなしている。腹側 2 層を LGN 大細胞層 magnocellular LGN layer, 背側 4 層を LGN 小細胞層 parvocellular LGN layer とよぶ

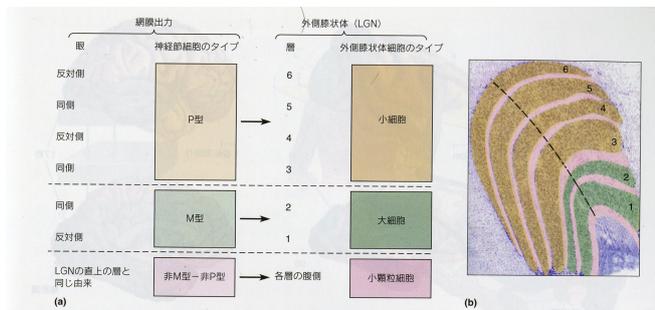


図 13: 外側膝状体の構成

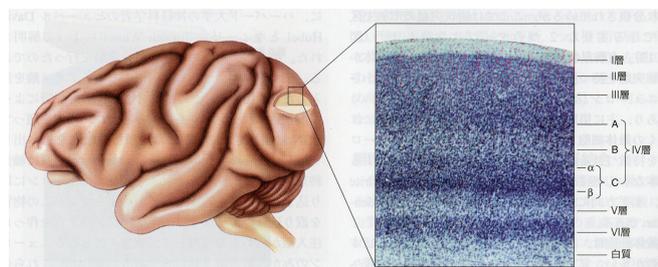


図 14: 有線皮質 (第一次視覚野) の細胞構築。ニッスル染色を施した組織切片内に細胞体が点状に見える。Hubel, 1988, p.97

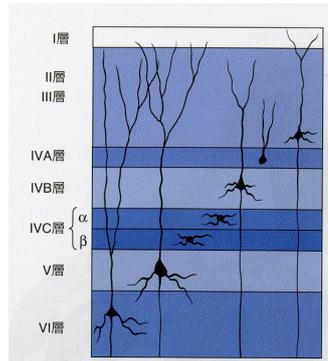


図 15: 有線皮質 (第一次視覚野) 内の代表的細胞の樹上突起。錐体細胞は III, IVB, V, VI 層に分布し, 有棘星状細胞は IVC 層に見られる。

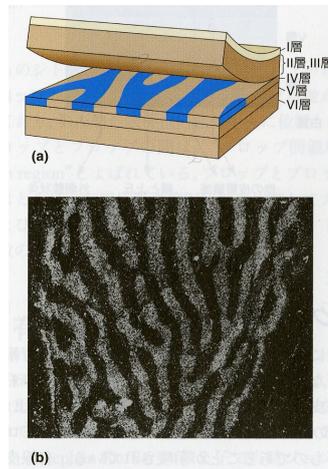


図 16: 有線皮質の眼優位性コラム (a) マカクザルの有線皮質 IV 層にある眼優位性コラムの構成 LeVay et al.,1980

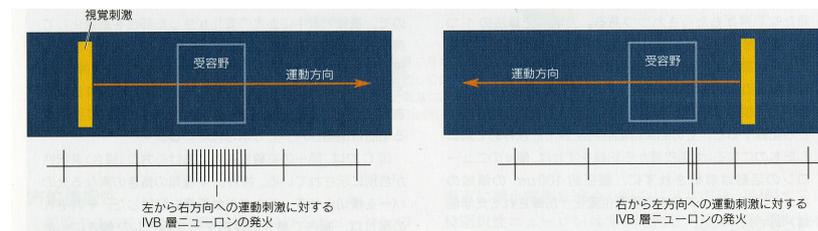


図 17: 有線皮質ニューロンの運動方向選択性。最適方向に置いたバーを動かすと, この場合左から右に動かすと強く反応する。反対の動きのときは反応が弱い。

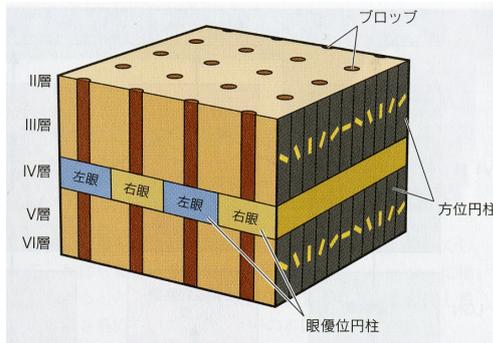


図 18: 皮質のモジュール, ハイパーコラムの模式図。それぞれの皮質が眼優位性円柱, 方位円柱, プロップを含んでいる。この一つのモジュールが受け持つ視野の分析を行う。

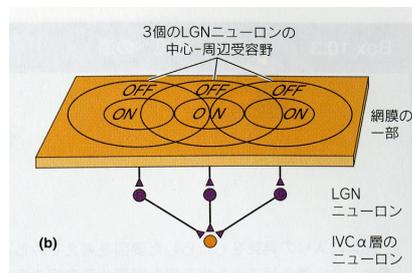


図 19: 中心周辺受容野を持つ 3 つの LGN 細胞の組み合わせによって方位選択性ニューロンができる模式図

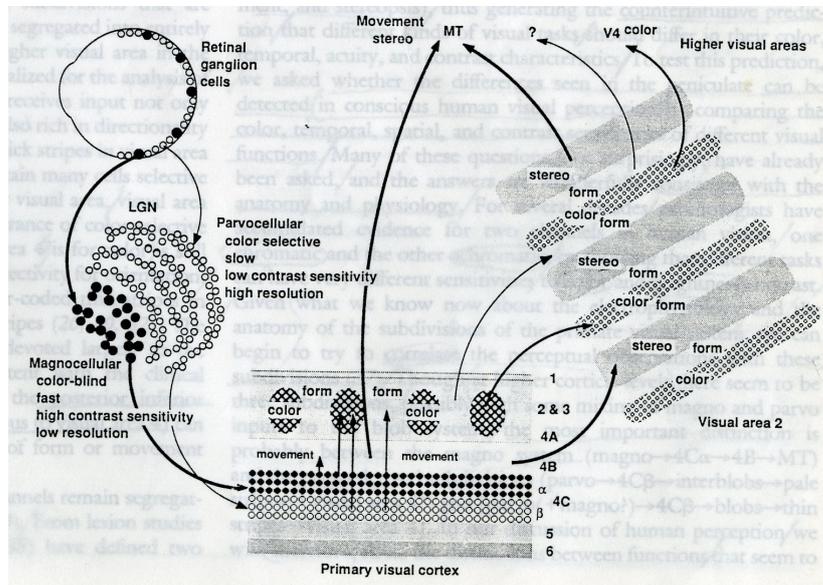


図 20: 網膜から皮質に至る経路, Livingstone and Hubel, 1988

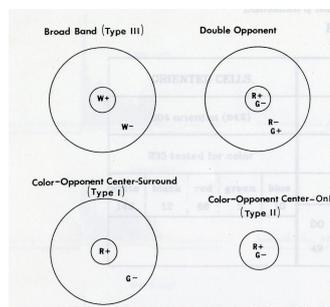


図 21: 二重 On center off surround 型受容野

Table 2. Summary of the major subdivisions and connections of the primate geniculocortical visual system

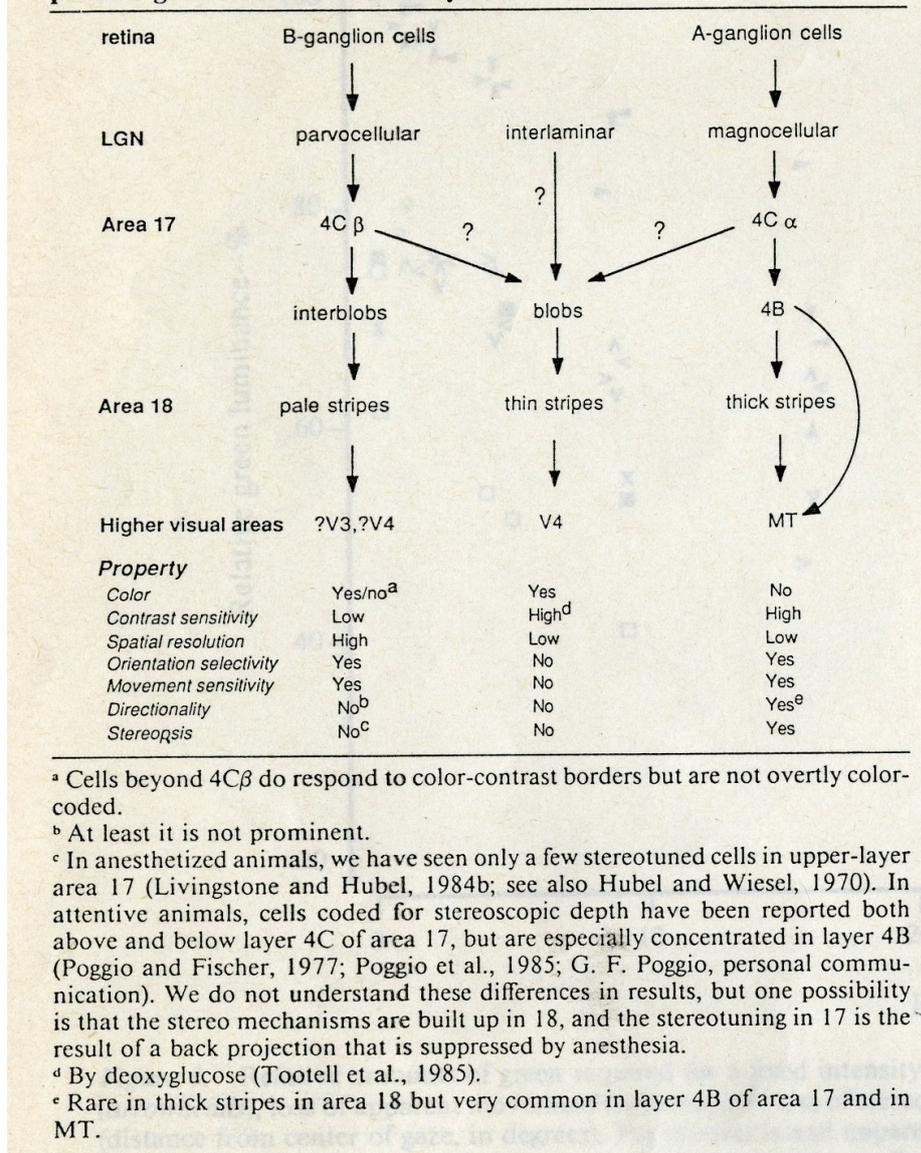


図 22: 網膜から皮質に至る 3 つの経路

Table 1. Summary of the correlations between human psychophysical results and the physiological properties of the three subdivisions of the primate geniculocortical visual system. A check indicates that the psychophysical results are consistent with the physiology, and a blank indicates that such an experiment has not been done.

Human perception	Magno System				Parvo System			
	Color selectivity	Contrast sensitivity	Temporal resolution	Spatial resolution	Color selectivity	Contrast sensitivity	Temporal resolution	Spatial resolution
Movement perception								
Movement detection	✓	✓	✓	✓				
Apparent movement	✓	✓	✓	✓				
Depth cues								
Stereopsis	✓	✓	✓	✓				
Interocular rivalry	✓	✓	✓	✓				
Parallax	✓	✓	✓	✓				
Depth from motion	✓	✓	✓	✓				
Shading	✓	✓	✓	✓				
Contour lines	✓	✓	✓	✓				
Occlusion	✓	✓	✓	✓				
Perspective	✓	✓	✓	✓				
Linking properties								
Linking by movement	✓	✓	✓	✓				
Linking by collinearity (illusory borders)	✓	✓	✓	✓				
Figure/ground discrimination	✓	✓	✓	✓				
Human perception					yes	low	slow	high
Shape discrimination								
Orientation discrimination					✓	✓	✓	✓
Shape discrimination					✓	✓	✓	✓
Human perception					yes	high	slow	low
Color perception								
Color determination					✓		✓	✓
Flicker photometry					✓		✓	✓

図 23: 人間の心理実験と3つの視覚系の流れとの関係。チェックは心理実験結果と生理学の結果とが同じ傾向を示すことを表す。チェックがついていないところはそのような実験がまだ行われていない。

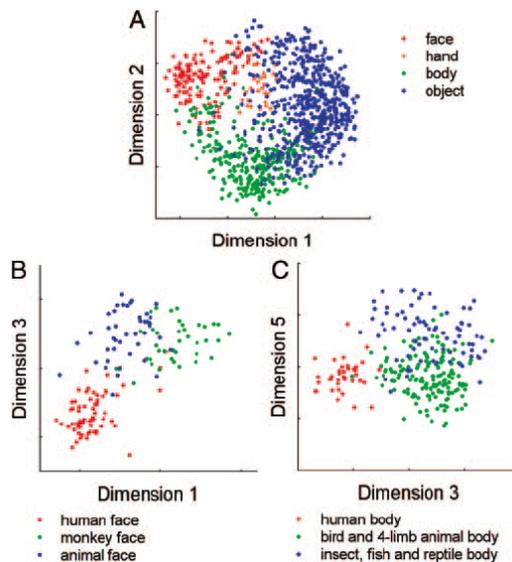


FIG. 4. Arrangement of the stimuli in a low-dimensional space based on multidimensional scaling (MDS) on the neural distances ($1 - r$) of the stimuli. Each point represents 1 of the stimuli. A-C represent 3 different projections of the space as denoted by the axis labels. All 1,084 stimuli are shown in A, whereas only faces and bodies are shown in B and C, respectively. The categories that are labeled here were found to have significantly matching nodes in the tree shown in Fig. 5.

3.1 相関図

二つの関連する変数 x, y がに対して、 x を横軸、 y を縦軸として個々のデータを点で表したグラフを散布図 scattergram という。 x と y との数字は、それぞれ対応した意味を持つデータでなければならない。例えば、ある実験中におけるある被験者の頭頂葉における血流量の変化と後頭葉に置ける血流量の変化、ある人の中間テストの成績と期末テストの成績。ところがあるクラスの中間テストの成績と別のクラスの中間テストの成績とは散布図として描けない。個々のデータが対応しないから。

下のグラフは、 n 行 m 列目のグラフを (n, m) と表すとすると、それぞれの相関係数は $(1,1)=0.0, (1,2)=0.2, (1,3)=0.4, (2,1)=0.6, (2,2)=0.8, (2,3)=0.9, (3,1)=1.0,$

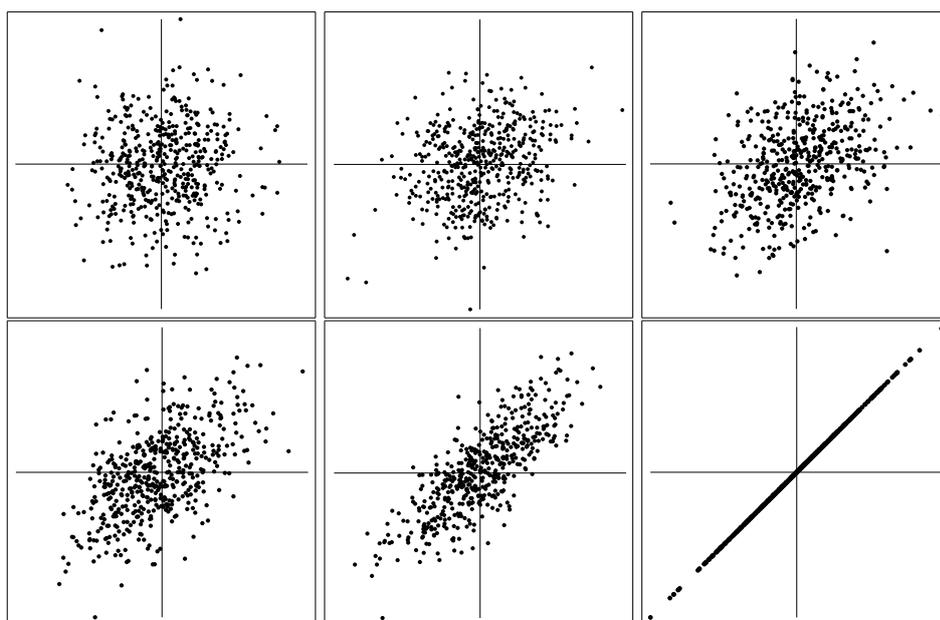


図 24: 散布図 scattergram. n 行 m 列目のグラフを (n, m) と表すとすると、それぞれの相関係数は $(1,1)=0.0, (1,2)=0.2, (1,3)=0.4, (2,1)=0.6, (2,2)=0.8, (2,3)=1.0,$

$(1,1)=-0.2, (1,2)=-0.4, (1,3)=-0.6, (2,1)=-0.8, (2,2)=-0.9, (2,3)=-1.0.$
となる。

3.2 相関に関するいくつかの注意点

重要な注意点として幾つか列挙する。

1. 分断によって相関係数が変化してしまう場合がある。入学試験の成績と入学後の成績など。被験者を選んでしまうような調査ではしばしば問題になる。ネット上での調査など。

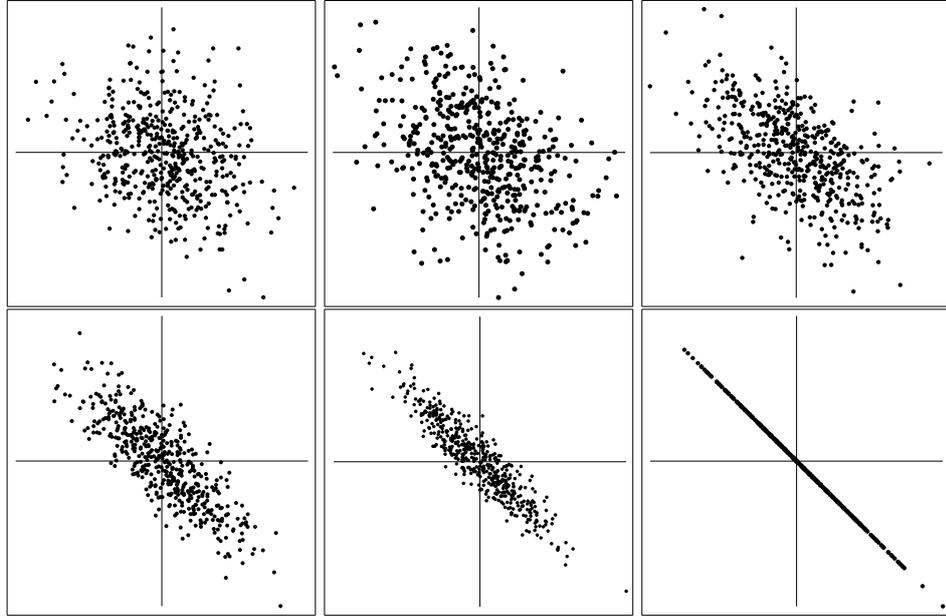


図 25: 負の相関を表す散布図。相関係数はそれぞれ $(1,1)=-0.2$, $(1,2)=-0.4$, $(1,3)=-0.6$, $(2,1)=-0.8$, $(2,2)=-0.9$, $(2,3)=-1.0$.

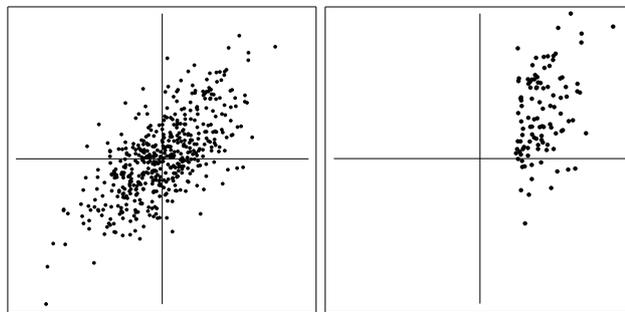


図 26: 分断前と分断後

2. 曲線相関がある場合には相関係数を求めることが不適切である場合がある。計算はできてしまうが意味を成さない。U shape, log curve, and so on.
3. 異なる集団を同一視してしまうと相関係数の意味をなさないことがある。

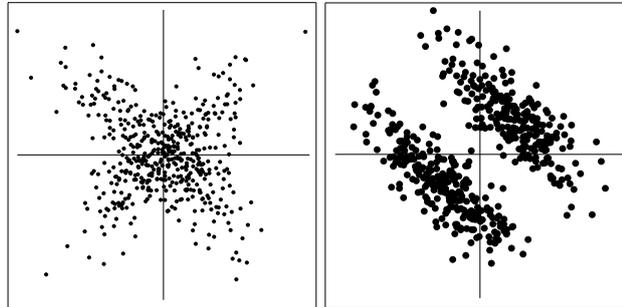
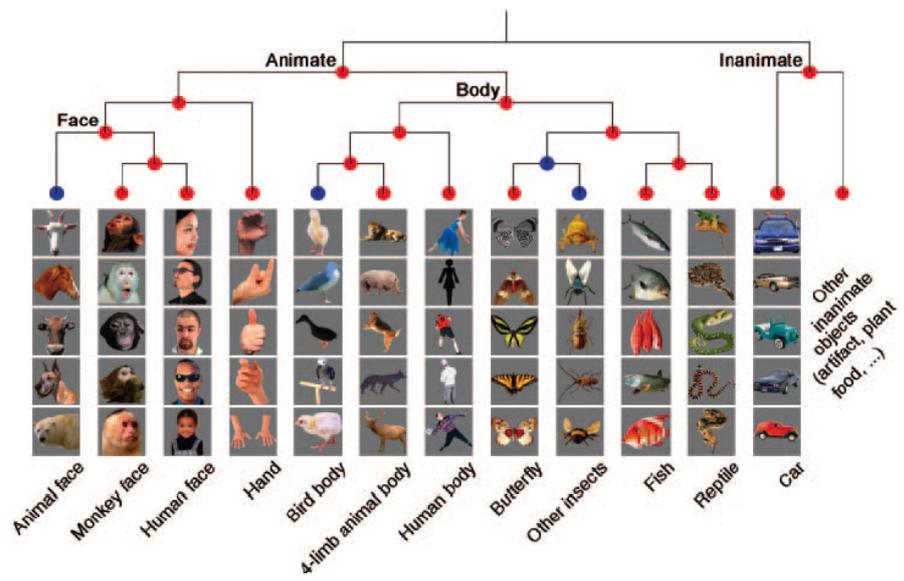


図 27: 集団の混交



4 Posner の注意の実験

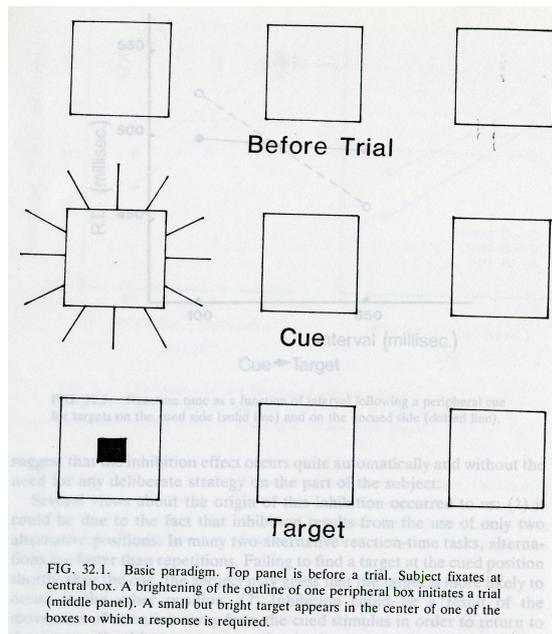


FIG. 32.1. Basic paradigm. Top panel is before a trial. Subject fixates at central box. A brightening of the outline of one peripheral box initiates a trial (middle panel). A small but bright target appears in the center of one of the boxes to which a response is required.

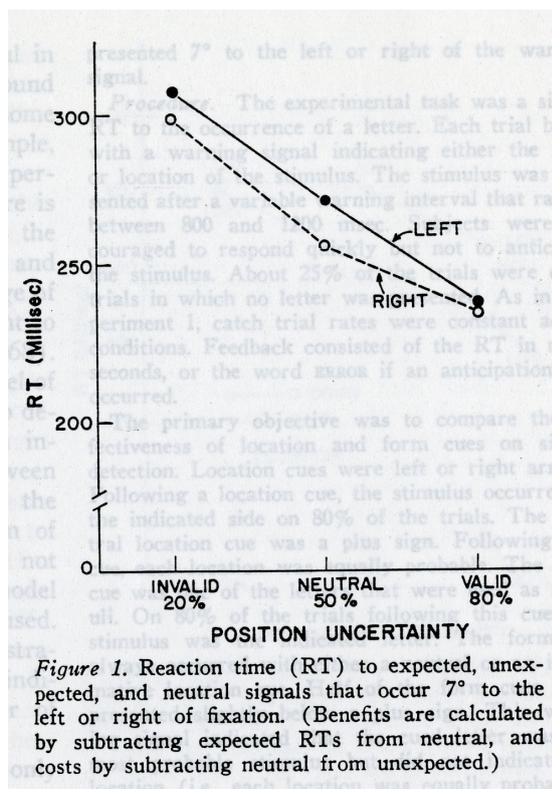


Figure 1. Reaction time (RT) to expected, unexpected, and neutral signals that occur 7° to the left or right of fixation. (Benefits are calculated by subtracting expected RTs from neutral, and costs by subtracting neutral from unexpected.)

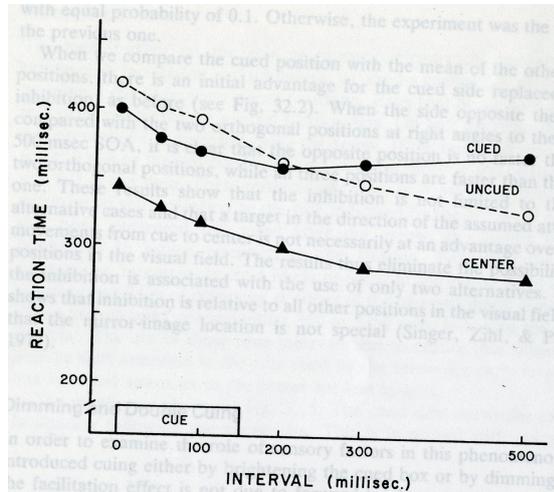


FIG. 32.2. Reaction time as a function of interval following a peripheral cue for cued and uncued and foveal targets.

