

平成 30 年 6 月 12 日現在

機関番号：13501

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K16009

研究課題名(和文) 視覚世界安定性と対象の運動検出を両立させる神経機構の解明

研究課題名(英文) Neural mechanisms underlying visual stability during saccades

研究代表者

熊野 弘紀 (KUMANO, Hironori)

山梨大学・大学院総合研究部・特任助教

研究者番号：40568325

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：我々は、眼球運動(サッカード)に伴う高速な網膜像の動きには気づかない一方で、高速で動く物体の運動は正しく知覚できる。脳がどのようにこの2つを両立させているかを解明することを目的として、動きの知覚に重要なサル大脳皮質MT野・MST野の単一ニューロンの活動を記録した。注視課題中の最適方向と、サッカード中の最適方向とを比べたところ、MT野ニューロン群は最適方向が様々に変化したが、MST野ニューロン群は変化しない群と逆転する群とに分かれた。脳は、MST野に存在する、最適方向が逆転する群と変化しない群の活動を単純に足すことで、サッカードによる網膜像の動き信号を消去している可能性を示唆する。

研究成果の概要(英文)：We make a fast eye movement, called a saccade, three times per second on average. Although the saccade is inevitably accompanied by rapid motion of retinal image, we never perceive such motion. To understand neural mechanisms underlying this visual stability, we recorded responses of single neurons in areas MT and MST while three monkeys performed a visually guided saccade task. We found that MST neurons consisted of two sub-populations, neurons with and without reversal of the preferred direction during saccades, whereas MT neurons did not. By applying a motion reverse correlation technique, we examined whether the neurons with reversal of preferred direction received facilitated inputs from motion in the anti-preferred direction during saccades. We did not find evidence for the hypothesis. Our results suggest that the brain achieves visual stability during saccades by summing the responses of two sub-populations of MST neurons.

研究分野：神経生理学

キーワード：サッカード 大脳皮質

1. 研究開始当初の背景

我々は、1秒間に3回程度、高速な眼球運動(サッカド)を行って外界の情報を取り入れている。サッカドのたびに網膜像も同様に高速で動くが、その動きには気づかない。一方で、高速で動く物体の運動は正しく知覚することができる。サッカドに伴う網膜像の動きの知覚を抑制するメカニズムとしては、眼球運動中に視覚野ニューロンの活動が抑制されるためと信じられてきたが、最近の研究によると、活動の抑制はほとんど起こっていない(Thiele et al., Science, 2002; Bremner et al., J Neurosci, 2009)。視覚系が、どのように運動の検出と、サッカド中の網膜像の動き知覚の抑制とを両立させているのかは不明である。

研究代表者は先行研究において、動きの知覚に重要な役割を果たしている大脳皮質 MT 野では、高速域においても運動方向選択性が保たれ、広い方位成分をもつランダムドット刺激に対しては、真の運動を検出していることを明らかにした(Kumano and Uka, J Neurosci, 2013)。では、これらのニューロン群および他の動き関連領野のニューロン群がどのようにサッカド由来の動きの知覚の抑制に関与しているのだろうか。

2. 研究の目的

本研究では、動きの知覚に重要な役割を果たしている大脳皮質 MT 野・MST 野のニューロン群の反応特性を、注視しているときとサッカドしているときとで比較し、どのように運動検出とサッカド由来の動き知覚の抑制とを両立させているのかを明らかにすることを目的とした。

具体的には、MT 野・MST 野の半数のニューロン群で、サッカドの直前に最適運動方向が逆転することで動き情報を消去し、高速域での動き検出と、サッカド由来の動き知覚の抑制とを両立させている、という仮説を検証することを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 視覚誘導性サッカド課題

3頭のニホンザルに対して、モニター上の注視点の移動とともに眼を動かすように訓練した。各試行で、上下左右いずれかの方向に10度のサッカドを行わせた。

(2) ニューロン活動記録

まず、サルに注視課題を行わせながら、大脳皮質にタングステン電極を刺入し、MT 野および MST 野から単一ニューロンの活動を記録した。そして、運動方向選択性・スピード選択性・受容野の位置・大きさ選択性を調べた。その後、視覚誘導性サッカド課題を行わせ、記録を続けた。

(3) 逆相関法(図1)

サッカド前から後にかけての運動方向選択性のダイナミクスを定量化するために、逆相関法を適用した。そのために、サッカド課題中のモニター画面の背景を9x6の小区画に区分し、各区内で運動するランダムドット刺激を呈示した。ドットの運動方向は記録中のニューロンの最適方向・反最適方向・最適方向に直交する2方向の計4方向のいずれかから選ばれ、50ミリ秒で次々と更新させた。ドットのスピードは、記録中のニューロンの最適スピードとした。

運動方向選択性のダイナミクスの計算においては、まず、サッカド開始時刻を基準として、20ミリ秒幅の時間窓を設けた(図1上の青枠)。そして、その時間窓内の各スパイクに対して、ある特定の時間(correlation delay; 図1上の赤線)さかのぼったときの視覚刺激を抽出し、全てのスパイクにわたって加算した。これにより、サッカド開始を基準とした特定の時刻での各運動方向に対する受容野マップを作成した(図1下)。そして、この時間窓をずらしていくことで、方向選択性のダイナミクスを調べた。

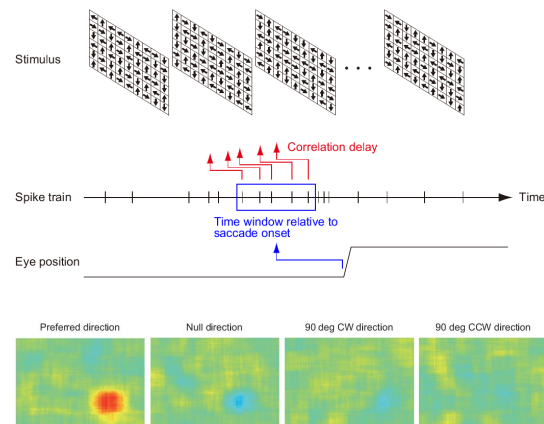


図1: 逆相関法。各運動方向に対する受容野のダイナミクスを調べることができる。

4. 研究成果

(1) サッカドによる最適運動方向の変化

3頭のサルからニューロン活動記録をおこなった。サッカドによって、運動に対する反応特性がどう変わるかを調べるために、注視課題中の運動方向選択性と、サッカド中の運動方向選択性とを比較した。注視課題中の運動方向選択性は、記録中の単一ニューロンの受容野内に、45度ステップの8方向のいずれかに運動するランダムドット刺激を次々に呈示することで計測した(図2の青線)。これをパッシブ条件の反応と呼ぶ。

サッカド課題において、サルが上向きにサッカドした場合、網膜像は下向きに動く。このときの網膜像の動きに対するニューロンの反応をアクティブ条件の反応と呼ぶ(図2の赤線)。両条件での運動方向選択性を調

べたところ、MT野においてもMST野においても、サッカードによって最適運動方向が逆転するニューロン群が存在することを見出した。

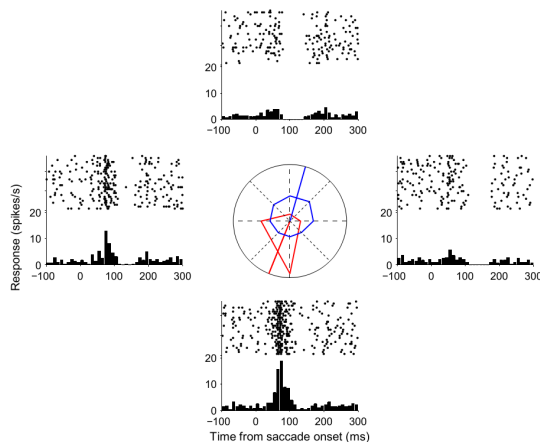


図2：サッカードによって最適運動方向が逆転したMST野ニューロンの一例。パッシブ条件での運動方向選択性を青線、アクティブ条件での運動方向選択性を赤線で示す。

次に、パッシブ条件とアクティブ条件での最適運動方向の差がどのように分布しているのかをMT野(N=80)とMST野(N=79)とで調べた(図3)。その結果、MST野ニューロンは、アクティブ条件とパッシブ条件とで、最適運動方向が逆転するニューロン群と変化しないニューロン群の2群に分かれることを見出した。一方MT野では、2群に分かれるわけではなく、アクティブ条件では、さまざまな方向に最適運動方向が変化した。

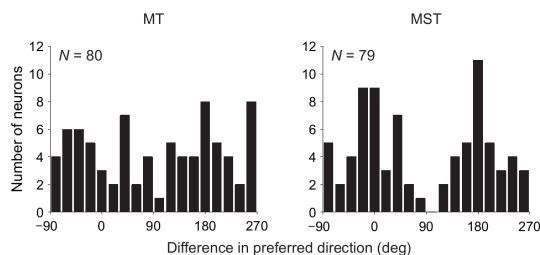


図3：サッカードによる最適運動方向の変化。MST野の分布には、0度(すなわち変化しない)と180度(逆転する)の2箇所ピークが存在した。

(2) 逆相関法による、最適運動方向逆転メカニズムの検討

最適運動方向が逆転する群では、サッカード直前に反最適方向からの入力が増強しているのではないかと考え、これを検証した。この仮説が正しければ、逆相関法により各運動方向に対する受容野を求めると、反最適方向での受容野構造が、サッカード直前に強く現れるはずである。

しかし、そのようなニューロンはごく一部であり(一例として図4)、ニューロン集団として考えるとサッカード直前には、運動方向に対する選択性が消失していた。サッカード課題時の背景のドット刺激を、小区画に区別せず全画面で動かし、また、そのスピードをサッカードと同程度の毎秒200度まで上げても結果は同様であった。本研究で用いた逆相関法は受容野の線形成分を推定する手法であることから、サッカードによる最適運動方向の逆転メカニズムは非線形である可能性が示唆される。

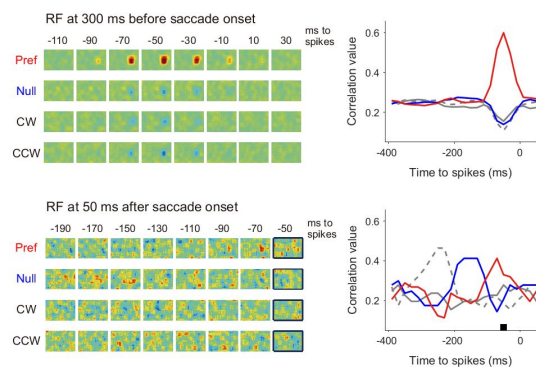


図4：反最適方向からの入力が増強していたニューロンの例。サッカードの充分前の定常状態(上)では、最適方向の刺激から潜時50ミリ秒でスパイクが生じる確率が最も高かった(赤線)。一方、サッカード直後のスパイクを用いて受容野を計算すると(下)、反最適方向の刺激から潜時150ミリ秒でスパイクが生じる確率が上昇していた(青線)。

本研究の結果から、脳は、MST野に存在する、最適運動方向が逆転するニューロン群と変化しないニューロン群の活動を単純に足すことで、サッカードによる網膜像の動き信号を消去し、網膜像の動きの知覚を抑制している可能性が示唆された。最適運動方向を逆転させる非線形メカニズムを明らかにすることが今後の課題である。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計1件)

Kumano H, Suda Y, Uka T.

Context-dependent accumulation of sensory evidence in the parietal cortex underlies flexible task switching. *J Neurosci*, 36, 12192-12202, 2016. 査読有.

DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1693-16.2016

[学会発表](計8件)

Uchimura M, Kumano H, Kitazawa S. Rapid allocentric coding in the monkey precuneus.

Neuroscience 2017, Nov. 2017, Washington DC, USA.

熊野弘紀, 北澤茂. サッケード時のサル MT 野および MST 野ニューロンの運動方向選択性の解析. 第 64 回中部日本生理学会, 2017 年 10 月, 山梨.

熊野弘紀. 大脳皮質 MT 野における視覚情報処理. 視覚科学フォーラム 2017 豊橋 第 21 回研究会, 2017 年 9 月, 豊橋

内村元昭, 熊野弘紀, 北澤茂. Allocentric neurons in the monkey precuneus. 第 40 回日本神経科学大会, 2017 年 7 月, 千葉.

Uchimura M, Kumano H, Kitazawa S. Ego- and allocentric information encoded by neurons in the monkey precuneus. Cold Spring Harbor Asia conference on Primate Neuroscience: Perception, Cognition & Disease Models, Jun. 2017, Suzhou, China.

Kumano H, Kitazawa S. Transient representation of pre- and post-saccadic information in motion areas MT and MST: a possible neural basis of chronostasis. Neuroscience 2016, Nov 2016, San Diego, USA.

熊野弘紀, 北澤茂. Reversal of preferred direction of neurons in macaque areas MT and MST during saccades. 第 39 回日本神経科学大会, 2016 年 7 月, 横浜.

Suda Y, Uka T, Kumano H. Neural mechanisms of flexible perceptual decision making. International symposium on Adaptive Circuit Shift “Integrative Network Linking Multiple Brain Areas for Behavioral Adaptation, Mar. 2016, Kyoto, Japan.

6 . 研究組織

(1)研究代表者

熊野 弘紀 (KUMANO, Hironori)
山梨大学・大学院総合研究部・特任助教
研究者番号：40568325