

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 9 月 17 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2009～2014

課題番号：21240037

研究課題名(和文)動く視覚刺激の検出と統合に関わる神経機構の解明

研究課題名(英文)Neural mechanisms for detecting and integrating visual motion

研究代表者

河野 憲二 (Kawano, Kenji)

京都大学・医学(系)研究科(研究院)・教授

研究者番号：40134530

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 35,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、動く視覚刺激の検出と統合に関わる神経機構の解明ため、視覚システムの階層構造の中で視覚的運動情報が抽出、統合、出力されていく情報処理プロセスを明らかにすることを目指し、動物実験とヒトの心理実験を組み合わせを行った。サル大脳MT/MST野からニューロン活動を記録し、ニューロンの反応特性を調べた結果、MT野からMST野に情報処理が進むと、空間周波数特性が変化していき、視野全体の動きを処理することができるようになることが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：To investigate neural mechanisms for detecting and integrating visual motion, we exposed various moving visual stimuli to human subjects, monkeys and mice, and analyzed their ocular responses. For a further understanding, we recorded neuronal activities in the cortical areas MT and MST of monkeys. The results indicate that most MT/MST neurons were tuned for spatial and temporal frequencies of motion stimuli, and the optimal spatial frequency for MST neurons was lower than for MT neurons, suggesting spatial integration between the areas.

研究分野：神経科学

キーワード：神経科学 脳 視覚 眼球運動

1. 研究開始当初の背景

私達は自然な環境の中で、様々な方向に動いている物体から視覚入力を受ける。また、自分が動くと自分自身を包む環境全体からも視覚的な動きを体験することとなる。このような環境の中であって、入力されてくる視覚情報の中から局所や空間周波数成分の動きを検出し、その動きの情報を統合することによって、注目している物体の正確な動きを知ること、また統合された大域の動きから、その原因となった自らの動きを知ることが視覚システムにとっての重要な課題である。

広い視野の視覚刺激が動く時、ヒトやサルなど霊長類では、その動きを追いかけるようにして眼が動く。この眼の動きは追従眼球運動と呼ばれ、潜時が非常に短く、関与する神経要素が少ないことから、視覚情報処理によって得られた運動情報がダイレクトな形で観察できると考えられている。研究代表者は研究開始当初までの研究で、この眼球運動の発現には、大脳皮質 Middle Temporal (MT) 野、Medial Superior Temporal (MST) 野、橋核、小脳を含む神経回路が関与していることを明らかにしてきた。この大脳高次視覚野を介する経路は、網膜中心窩が発達していない齧歯類では、あまり発達しておらず、広い視野の視覚刺激が動くと、視蓋前野、前庭神経核などを通る経路で立ち上がりの遅い視運動性眼振と呼ばれる眼球運動が誘発されることが知られている。いずれの経路による眼球運動も、視覚情報の中から局所や空間周波数成分の動きが検出され、その動きの情報が統合されることによって視野全体の動きが捉えられて起こるが、その視覚情報からの動きの検出と統合のプロセスには不明の点が多い。視覚刺激の動きの検出機構については、いくつかの先行研究があるが、いずれも出力がモニターされていない状態での研究で、この情報処理の結果がどこでどのように使われているかがわからず、情報の統合のもっと

も重要な課題の一つである視野全体の統合についての研究はあまり進んでいない。

2. 研究の目的

本研究は、動く視覚刺激の検出と統合に関わる神経機構の解明ため、視覚情報処理によって得られた運動情報がダイレクトな形で現れる視覚的眼球運動の開始時の特性に注目し、サルを対象としたニューロン活動記録実験を中核に、ヒトやマウスを対象とした実験を組み合わせ、視覚システムの階層構造の中で視覚的運動情報が抽出、統合、出力されていく情報処理プロセスを明らかにすることを目指した。

3. 研究の方法

動く視覚刺激の検出と統合に関わる神経機構の解明ため、視覚情報処理によって得られた運動情報がダイレクトな形で現れる視覚的眼球運動を対象とし、(1) ヒト、サル、ネズミを対象とした視覚刺激によって誘発される眼球運動を計測する行動学的実験、(2) サルを対象に、眼球運動課題実行中のニューロン活動を記録する電気生理学的実験、(3) 行動学的実験と電気生理学的実験から得られたデータをもとに、シミュレーションなど数理科学的手法による構成的解析、を組み合わせ研究を進めた。

4. 研究成果

視標を固視する訓練を施したサルを用い、大脳高次視覚野 MT/MST 野からニューロン活動を記録した。視覚刺激の動きに反応するニューロンを分離し、準備したいくつかのサイズのランダムドット像を CRT 上の様々な位置に呈示し、動かして、ニューロンの受容野を調べた。次に様々な空間周波数の正弦波縞を呈示し様々な時間周波数で動かして、記録されたニューロンの時間空間周波数特性を調べた。MT 野 MST 野から記録されたニューロン

は、ともに 20 Hz 近傍の時間周波数にチューンした特性を示した。一方、空間周波数については、MT 野と MST 野のニューロンでは空間周波数のチューニング特性が異なり、これまで知られていた MT ニューロンと MST ニューロンの動くランダムドット像刺激に対する速度選択性の違いが空間周波数のチューニング特性の違いによることが示唆される結果を得た。この結果から MT 野から MST 野に情報処理が進むと、空間周波数特性が変化していき、視野全体の動きを処理することができるようになることが明らかになった。

wild-type のマウスで、CRT 上に縦縞の正弦波縞を呈示し水平方向に動かして誘発される眼球運動（視運動反応）を計測した。縦縞の正弦波縞の高さ（縦の幅）を 5° 、 15° 、 25° と変化させて調べたところ、 5° の刺激でも視運動反応が誘発された。次に縦 5° の幅の縦縞の正弦波縞を様々な位置に呈示し動かして誘発される視運動反応を計測した。マウスの網膜には中心窩はないことが知られているが、大きな視運動反応が誘発される網膜部位は視細胞の密度の高い部位に対応することが明らかになった。また、網膜上で ON 型双極細胞への情報伝達に障害のある TRPM1 ノックアウトマウス、mGluR6 ノックアウトマウスの視運動性反応の特性を調べたところ、視運動性反応の開始部の利得が低下していること、視運動性反応の維持部、つまり視運動性眼振に障害が起こることが明らかになった。

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 17 件)

1) Sugita Y, Araki F, Chaya T, Kawano K, Furukawa T, Miura K. Role of the mouse retinal photoreceptor ribbon synapse in visual motion processing for optokinetic responses. PLOS One in press.

2) Nohara S, Kawano K, Miura K. Difference in perceptual and oculomotor responses revealed by apparent motion stimuli presented with an inter-stimulus interval. J. Neurophysiol. In press

3) Sugase-Miyamoto Y, Matsumoto N, Ohyama K, Kawano K. Face inversion decreased information about facial identity and expression in face-responsive neurons in macaque area TE. J Neurosci 34: 12457-69, 2014

4) Inaba N, Kawano K. Neurons in cortical area MST remap the memory trace of visual motion across saccadic eye movements. Proc Nat Acad Sci 111: 7825-7830, 2014

5) Miura K, Inaba N, Aoki Y, Kawano K. Difference in Visual Motion Representation between Cortical Areas MT and MST during Ocular Following Responses. J Neurosci, 34: 2160-2168, 2014.

6) Sugita Y, Miura K, Araki F, Furukawa T, Kawano K. Contributions of retinal direction-selective ganglion cells to optokinetic responses in mice. Eur J Neurosci, 38: 2823-2831, 2013.

7) Aoki Y, Kawano K, Miura K. Facilitative integration of local motion signals in the peripheral visual field observed in monkey ocular following responses. Neurosci. Res 74: 48-58, 2012

8) Sugita Y, Miura K, Kawano K. Principal Fourier component of motion stimulus dominates the initial optokinetic response in mice. Neurosci. Res 73: 133-141, 2012.

9) Sugase-Miyamoto Y, Matsumoto N, Kawano K. Role of temporal processing stages by inferior temporal neurons in facial recognition. Front Psychol. 2011; 2: 141.

10) Inaba N, Miura K, Kawano K. Direction and speed tuning to visual motion in cortical

areas MT and MSTd during smooth pursuit eye movements. J Neurophysiol. 105: 1531-1545, 2011.

11) Inaba N, Kawano K. Responses of MSTd and MT neurons during smooth pursuit exhibit similar temporal frequency dependence on retinal image motion. Cerebral Cortex 20: 1708-1718, 2010.

12) Shimizu N, Tabata H, Wada Y, Sugita Y, Yamanaka T, Hosoi H, Kawano K. Distribution of optokinetic sensitivity across the retina of mice in relation to eye orientation. Neurosci. 168: 200-208, 2010.

13) Tabata H, Shimizu N, Wada Y, Miura K, Kawano K. Initiation of the optokinetic response (OKR) in mice. J. Vision 10(1):13, 1-17, 2010 .

14) Hayashi R, Sugita Y, Nishida S, Kawano K. How motion signals are integrated across frequencies: Study on motion perception and ocular following responses using multiple-slit stimuli. J. Neurophysiol. 103: 230-243, 2010.

15) Miura K, Kobayashi Y, Kawano K. Ocular responses to brief motion of textured backgrounds during smooth pursuit in humans. J Neurophysiol. 102: 1736 – 1747, 2009.

[学会発表](計 36 件)

1) K. Kawano; The Role of Cortical Areas MT/MST in Short-Latency Ocular Tracking. The Memorial Lecture for Dr. Hagiwara, (招待講演) Kobe, Mar 23, 2015

2) 河野憲二 「動くものを眼を動かしてみる－眼球運動研究でわかること」第 37 回日本神経科学大会 (招待講演) 2014 年 9 月 12 日 横浜

3) K. Miura, N. Inaba, Y. Aoki, K. Kawano; Responses of MT/MST neurons elicited by dual-grating stimulus: Differences between

areas MT and MST. Annual Meeting Society for Neuroscience, Nov 19, 2014

4) N. Matsumoto, Y. Sugase-Miyamoto, K. Kawano; Members of face-responsive neurons in monkey area TE that contribute to global categorization of faces and to upright-face versus inverted-face categorization are different. Annual Meeting Society for Neuroscience, Nov 19, 2014

5) K. Matsuda, A. Takemura, K. Miura, T. Ogawa, K. Kawano; An advanced real-time monocular/binocular eye tracking system using a high frame-rate digital camera. Annual Meeting Society for Neuroscience, Nov 18, 2014

6) N. Inaba, K. Kawano; MST neurons contribute to perceiving the visual world as continuous across saccades by memory remapping of moving visual stimuli. Annual Meeting Society for Neuroscience, Nov 16, 2014

7) N. Inaba, K. Kawano; Neuronal activities in cortical areas MT/MST during spatiotopic integration of visual motion across saccadic eye movements. Annual Meeting Society for Neuroscience, Nov 13, 2013

8) K. Miura, N. Inaba, Y. Aoki, K. Kawano; Neuronal activities in the cortical MT/MST area during initial ocular following depend on the Fourier components of the motion stimulus. Annual Meeting Society for Neuroscience, Nov 11, 2013

9) K. Kawano; Visuomotor processing for eye movements and motion perception Conference on Systems Neuroscience and Rehabilitation (招待講演) 2013 年 03 月 13 日 所沢市

10) Y. Sugase-Miyamoto, N. Matsumoto, K. Ohyama, K. Kawano; Information about facial identity and expression decreased

after face inversion in face responsive
neurons of monkey inferior temporal cortex
Annual Meeting, Society for Neuroscience
2012年10月14日, New Orleans, USA

11) Miura K, Aoki Y, Inaba N, Kawano K;
Activity of MT/MST neurons: dependence on
spatiotemporal frequency of sinusoidal
gratings Neuroscience 2011 15 Nov, 2011
Washington DC, USA

12) 河野憲二、竹村文 前庭動眼反射の視覚的パッ
クアップ機構 第69回日本めまい平衡医学会総
会・学術講演会（招待講演）2010年11月18
日 京都市

13) Tabata H, Shimizu N, Wada Y, Miura K,
Kawano K Optokinetic responses of C57BL/6
mice: I. Response properties of the initial
open-loop period The 36th congress of the
International Union of Physiological Sciences
28 July, 2009 Kyoto

14) Shimizu N, Sugita Y, Tabata H, Wada Y,
Kawano K Optokinetic responses of C57BL/6
mice: II. Dependence on Spatial properties
of visual stimulus The 36th congress of the
International Union of Physiological Sciences
28 July, 2009 Kyoto

15) Kobayashi Y, Miura K, Kawano K
Attentive tracking of a moving spot increases
ocular responses to background motion The
36th congress of the International Union of
Physiological Sciences 28 July, 2009 Kyoto

6 . 研究組織

(1)研究代表者

河野 憲二 (KAWANO Kenji)

京都大学・医学研究科・教授

研究者番号：40134530