

**科学研究費助成事業 研究成果報告書**

平成 27 年 6 月 10 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2014

課題番号：23500467

研究課題名(和文)多重視覚運動の解析に関わる神経機構の研究

研究課題名(英文)Neural mechanisms underlying analyses of multiple visual motion signals

研究代表者

三浦 健一郎(Miura, Kenichiro)

京都大学・医学(系)研究科(研究院)・助教

研究者番号：20362535

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：日常生活における私たちの視野にはたくさんの「動き」が含まれている。それに対して私たちはいくつかの動きを同時に感じたり、ただ一つの動きのみを感じたりする。この研究では、その背景にある神経機構を理解するために、視覚像の動きを解析する脳の領野のニューロン活動を調べた。視野内に2つ以上の動きが含まれる場合に、個々のニューロンがどのように活動するか、その活動が運動反応や視知覚判断にどのように繋がるかを示す多くの新たな知見を得た。これらは、より自然な環境における視覚システムの動きの理解を進める重要な知見である。

研究成果の概要(英文)：In usual circumstances, there are various motion signals in our visual field, and we perceive several motions simultaneously or perceive only one motion extracted/ integrated depending on situations. In this research project, the neuronal activities in the brain areas that are related to visual motion analyses were studied. Many novel findings were obtained that demonstrated how these neurons responded when multiple motions were presented and how these neural responses were related to oculomotor responses and perceptual judgements. These findings will facilitate our understanding how our visual system works in daily life situations.

研究分野：神経科学

キーワード：運動視覚 眼球運動 生理学 脳・神経 神経科学

### 1. 研究開始当初の背景

視覚像中に複数の動き要素がある場合には、要素の性質や要素間の関係に応じて二つ以上の動きが同時に見えたり、一つの動きのみが見えたりする。われわれの視覚系は時々刻々の状況に応じて、複数の動きを同時に表現する、あるいは選択・統合して一つの動きのみを表現する仕組みを持っており、それが適切に働いて複雑な外界に対する認知行動が可能となると考えられる。

既報の心理・行動研究から以下のことが知られている。異なる方向に動く二つのランダムドットパターンを重ねて呈示した刺激に対する運動視知覚では、それぞれのドット群のスピードや配置に応じて二つの動きが同時に見えたり見えなくなったりする(Qian et al., 1994a)。また、二つの動く正弦波縞の和で作られる刺激では、二つの要素成分の空間周波数やコントラストの違いに応じて、二つの動きが同時に見えたり、一方の要素の動きのみが見えたりする。さらに動く刺激で誘発される眼球運動反応(視運動性反応)を対象とした研究からも、二つの要素成分の空間周波数やコントラストの違いに応じて刺激成分の運動への寄与の仕方が異なることが示唆されている(Shaliga et al, 2006; Matsuura et al., 2008)。

心理・行動研究が充実してきた一方で神経生理学研究は少ない。多重運動に対するニューロンの活動を調べた研究には、一次視覚野(V1)とMT(Middle Temporal)野を対象としたSnowdenら(1991)やQianら(1994b)の研究があるが、ランダムドット刺激を用いたものに限られている。また、動物の視知覚や運動反応が明らかになっておらず、多重運動に対する神経活動と行動反応との関係がわからないままである。異なる視知覚や運動反応のもとになる多重運動の情報処理の理解を進めるためには、この点を明らかにすることが必要である。

### 2. 研究の目的

本研究では、異なる視知覚や運動出力のもとになる多重運動の情報処理を系統的に理解することを目指す。そのために、脳の運動視覚関連領域の個々のニューロンの基本的な視覚特性について、二つの動きが視野に含まれる時に成分要素の動きがニューロンの活動としてどのように表現されるかについて、これらのニューロンの活動と視知覚や運動反応との関係との関係について明らかにする。

### 3. 研究の方法

視覚刺激として、単純な正弦波パターン、異なる粗さ(空間周波数)を持つ二つの正弦波パターンを足すことで構成した多重運動刺激(二重正弦波パターン)、多数の正弦波パターンの和で構成されるMF(Missing fundamental)刺激を用いた。また、行動実験

では二つのランダムドットパターンで構成される運動刺激も用いた。

ニューロン活動記録実験では、サルが動く視覚刺激を見ている時に起こる眼球運動をモニタしながら、大脳皮質の運動視覚関連領域であるMT野とMST(Medial Superior Temporal)野から、視覚刺激の動きの方角に選択性を持って応答する運動方向選択性ニューロンの活動を計測した。ニューロンの活動が表現する視覚運動情報について解析すると共に、同時に計測した視運動性反応と比較することで、異なる眼球運動反応の背景にある多重運動の脳内表現の違いを解析した。さらに、視覚刺激とニューロン応答の関係、ニューロン応答と眼球運動反応の関係をコンピュータ上にモデル化し、シミュレーションによる実験結果の再現を試みた。

行動実験においては、MT/MST野の視覚特性が視覚経路上のどのステージの処理に由来するかについて示唆を得るために、網膜における視覚運動検出がより直接的に眼の動きに現れると考えられているマウスの視運動性反応を計測した。その視覚特性を明らかにすると共に、サルの視運動性反応やMT/MST野の性質と比較した。また、視覚運動の情報処理の性質やそれが知覚判断や運動出力にどのように使われているかについてさらに示唆を得るためにヒト及びサルを対象とした行動実験と心理物理実験を行い、運動刺激に対する視運動性反応と運動方向知覚を計測した。

### 4. 研究成果

#### (1) 運動視覚関連領域の視覚特性

様々な粗さ(空間周波数)の動く正弦波パターンを様々なスピード(時間周波数)で動かしてMT野とMST野のニューロンの活動を調べた。その結果、各ニューロンの活動が最大になる粗さとスピードの組み合わせがあることがわかった(最適時空間周波数)。これら結果は、各ニューロンが一種の画像フィルタとして働くこと、画像の動きが異なる粗さの成分の動きに分解されて脳内で表現されることを示している。さらに、MT野がMST野よりも細かいパターンに良く応答すること(領域間の最適刺激の違い)や、受容野位置が中心から離れる程より粗いパターンに応答すること(視野位置による最適刺激の違い)等、これまでに明らかにされていなかった新しい知見が数多く得られた(Miura et al., 2014)。これらは運動視覚関連領域の視覚特性の理解を進める重要な所見である。

帯状の正弦波パターンをサルの視野の様々な位置に呈示し、その動きで誘発される視運動性反応を調べた。その結果、偏心度が大きくなる、あるいは帯の幅が広がるにつれて最適空間周波数が低くなることがわかった。この結果は受容野位置が中心から離れたMT野ニューロンや広い範囲の刺激に応答するMST野ニューロンがより粗いパターンに

応答することと符合しており、MT/MST 野における視覚特性が直接的に行動に影響することを示している。また、二つの正弦波パターンを同時に呈示すると促進的な相互作用があることが新たに明らかになった(Aoki et al., 2012)。

正弦波パターンの動きで誘発されるマウスの視運動性反応を調べた結果、最適空間周波数はサル視運動性反応や MT/MST 野の性質と似ていたが、最適時間周波数が大きく異なることがわかった(Sugita et al., 2012; 2013, 2015)。また、ミュータントマウスを用いた研究では、網膜の情報処理と眼球運動反応の関係を示す新たな事実も明らかとなった(Sugita et al., 2013, 2015)。齧歯類の視運動性反応は皮質下の経路を介して起こり、網膜の視覚情報処理がより直接的に眼の動きに現れると考えられている。このことからサル MT/MST 野に見られた性質は網膜よりも後の情報処理によって作られることが示唆される。

## (2) 多重運動の脳内表現

互いに反対の方向に動く二つの正弦波成分の和で構成される二重正弦波パターンを用いて MT/MST 野のニューロン活動と視運動性反応を同時に計測した(Neuroscience 2014 で報告)。実験では、ランダムドットパターンを様々な方向に動かしてニューロンの最適方向を決め、次いで二重正弦波パターンに対する反応を計測した。視運動性反応では、成分のコントラストの違いが大きい場合、その成分単独で示した時に起こる視運動性反応と同じになり、二つの成分のコントラストが同じ場合には、成分単独に対する応答の平均に近くなった。ニューロン活動では、二つの成分のコントラストが同じ場合には、どちらの成分が最適方向に動いても応答が見られた。この結果は二つの成分の動きがその方向に最適性を持つニューロンの活動として同時に表現されたことを示している。また、運動反応において両方の成分が寄与するという結果と合致する。一方、二つの成分のコントラストの違いが大きい場合には、最適方向に動く成分のコントラストが大きい場合のみに応答が見られ、一つの動きのみが表現されたことを示唆する所見を得た。この所見も運動反応において一方の成分のみが寄与するという結果と符合する。これらの結果は、異なる運動反応の背景にある多重運動の情報表現を直接的に示す新しい所見である。

二つの動くランダムドットを重ねて呈示した時のヒト被験者の視運動性反応を調べた結果、反応開始時には二つの動きのうち速い方あるいは二つのランダムドットを単独で呈示した時の反応の平均に近く、上記の実験と符合する結果を得た。しかし、反応開始から 1-2 秒後ではより遅いランダムドットパターンの動きに基づいて眼が動く傾向が見られた。この結果は、運動情報の脳内表現が

時間的に変化する可能性を示唆する新しい知見である。

## (3) 多重運動の情報処理

多重運動の情報処理の仕組みをさらに詳細に理解するために、MF(Missing fundamental)刺激を用いて MT/MST 野のニューロン活動を調べた(Neuroscience 2013 で報告)。MF 刺激は矩形波から同じ周波数の正弦波を差し引いて作られ、奇数高調波の和として構成される。MF 刺激を 1/4 周期だけ動かすと、第  $(4n+1)$  高調波はパターンと同じ方向に動き、第  $(4n-1)$  高調波成分はパターンと逆方向に動く。実験では、ランダムドットパターンを動かしてニューロンの最適方向を決め、次いで MF 刺激に対する応答を調べた。その結果、ニューロンの適方向にパターンを動かしても、その反対の方向に動かしてもニューロンの応答が観察された。このことは、成分の動きがそれぞれ対応する方向に適方向を持つニューロンの活動として表現されることを示している。また、ニューロンの適方向に動かした時よりも反対方向に動かした時の応答が大きくなることがわかった。同時に計測した視運動性反応もパターンを動かした方向と逆方向に起こったが(錯視)このニューロン活動はそのことと符合する。また、この反応特性は互いに反対の方向に選択性を持つユニット間の相互作用を仮定した運動エネルギーモデルで再現できることがわかった。

運動視知覚と眼球運動反応の比較からそれらの基盤となる多重運動の計算メカニズムに異なる点があることがわかった(Nohara et al., 2015)。二重正弦波パターンの二つの連続するフレームで構成される仮現運動刺激を用いた運動方向弁別と眼球運動反応の同時測定実験を行った。その結果、運動視知覚と眼球運動出力の背景にはフーリエ運動検出機構が関わるという点で共通していることがわかった。知覚判断と眼球運動出力が定量的には一致せず、さらに眼球運動が起こらない実験条件でも明確な視知覚が生じることも明らかになった。知覚判断と眼球運動には少なくとも部分的に異なる神経機構が関係していることを示唆している。MT/MST 野が知覚判断と眼球運動のどちらにより近いについて今後調べる必要がある。

本研究では、大脳皮質 MT/MST 野ニューロンの視覚特性、多重運動の脳内表現、運動反応との関係について明らかにした。これらは神経科学分野においてインパクトがある成果である。さらに、多重運動の情報表現には時間依存性があること、知覚判断に眼球運動と異なるシステムが関与することも新たに示唆された。これらの背景にある神経メカニズムを明らかにすることが今後の課題である。

<引用文献>

- Qian N, Andersen RA, Adelson EH. Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals. I. Psychophysics. *J Neurosci.* 14:7357-66, 1994a.
- Qian N, Andersen RA. Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals. II. Physiology. *J Neurosci.* 14:7367-80, 1994b.
- Snowden RJ, Treue S, Erickson RG, Andersen RA. The response of area MT and V1 neurons to transparent motion. *J Neurosci.* 11:2768-85, 1991.
- Sheliga BM, Kodaka Y, FitzGibbon EJ, Miles FA. Human ocular following initiated by competing image motions: evidence for a winner-take-all mechanism. *Vision Res.* 46:2041-60 2006.
- Matsuura K, Miura K, Taki M, Tabata H, Inaba N, Kawano K, Miles FA. Ocular following responses of monkeys to the competing motions of two sinusoidal gratings. *Neurosci Res.* 61:56-69, 2008.

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計7件)

- Aoki Y, Kawano K, Miura K. Facilitative integration of local motion signals in the peripheral visual field observed in monkey ocular following responses, *Neuroscience Research.* 74:48-58. 2012, doi: 10.1016/j.neures.2012.06.003, 査読有
- Sugita Y, Miura K, Kawano K. Principal Fourier component of motion stimulus dominates the initial optokinetic response in mice. *Neuroscience Research.* 73:133-41, 2012, doi: 10.1016/j.neures. 2012.03.007, 査読有.
- 三浦健一郎, 視覚運動検出と追従眼球運動, *日本神経回路学会誌*, 19. 83-92 2012, doi: 10.3902/jnns.19.8, 査読無
- Sugita Y, Miura K, Araki F, Furukawa T, Kawano K: Contributions of retinal direction-selective ganglion cells to optokinetic responses in mice, *European J Neurosci.* 38:2823-31, 2013, doi: 10.1111/ejn.12284. 査読有
- 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.* 34:2160-8, 2014, doi: 10.1523/JNEUROSCI.3797-13.

2014. 査読有

- 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.* 10:e0124132 2015, doi:10.1371/journal.pone.0124132. eCollection 2015. 査読有
- 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.* 113:3219-28 2015. doi:10.1152/jn.00647.2014. 査読有

[学会発表](計19件)

- 三浦健一郎, 坂戸勇介, 河野憲二, 小川正, サッケードと追跡眼球運動の視標選択のメカニズム, 電子情報通信学会ニューロコンピューティング研究会, 2011年6月24日, 琉球大学(沖縄県・那覇市)
- 三浦健一郎, 稲場直子, 河野憲二, ROC解析から明らかとなる大脳皮質MT野とMST野の機能的差異, 第34回日本神経科学大会, 2011年9月16日, パシフィコ横浜(神奈川県・横浜市)
- 三浦健一郎, 瀧正勝, 花沢明俊, 河野憲二, ヒト視運動性反応の空間周波数依存性, 電子情報通信学会ニューロコンピューティング研究会, 2011年10月19日, 九州大学(福岡県・福岡市)
- K Miura, Y Aoki, N Inaba, K. Kawano, Activity of MT/MST neurons: dependence on spatiotemporal frequency of sinusoidal gratings, *Neuroscience 2011*, 2011年11月15日, WashingtonDC, (USA)
- 三浦健一郎, 視運動性反応のモデル化と実装, 平成23年度JAXA宇宙環境利用科学委員会第7回「宇宙環境へ適応するための感覚-運動ゲインコントロール」についての研究チーム会合, 2012年3月10日, 広島市まちづくり市民交流プラザ(広島県・広島市)
- Sugita Y, Miura K, Araki F, Furukawa T, Kawano K, The role of the photoreceptor ribbon synapse of mouse retina in visual motion processing for optokinetic responses, 2012年度包括脳ネットワーク夏のワークショップ, 2012年7月26日, 仙台国際センター(宮城県・仙台市)
- 杉田祐子, 三浦健一郎, 小池千恵子, 荒木章之, 古川貴久, 河野憲二, マウス視運動性反応における網膜方向選択性神経節細胞の役割, 第35回日本神経科学大会, 2012年9月19日, 名古屋

国際会議場、(愛知県・名古屋市)  
杉田祐子、三浦健一郎、小池千恵子、荒木章之、古川貴久、河野憲二、マウス OKR における網膜 ON 型方向選択性神経節細胞の役割、第 105 回近畿生理学談話会、2012 年 9 月 29 日、関西医科大学(大阪府・守口市)

三浦健一郎、視運動性反応のための視覚情報処理：多重視覚運動刺激の解析、平成 24 年度 JAXA 宇宙環境利用科学委員会 第 8 回「宇宙環境へ適応するための視覚-運動ゲインコントロール」についての WG 会合、2013 年 3 月 9 日、キャンパスプラザ京都(京都府・京都市)

Miura K, Inaba N, Aoki Y, Kawano K: Neuronal activity in the cortical MT/MST area during initial ocular following depend on the Fourier component of the motion stimulus, Neuroscience2013, November 11, 2013, SanDiego, USA

野原 静華、河野 憲二、三浦 健一郎、二重正弦波縞の動きに対する運動視覚と眼球運動反応、Neuro2013(第 36 回日本神経科学大会・第 56 回日本神経化学会大会・第 23 回日本神経回路学会大会・合同大会)、2013 年 6 月 20 日、国立京都国際会館(京都府・京都市)

杉田祐子、三浦 健一郎、河野憲二、古川貴久、マウス OKR における網膜視細胞リボンシナプスの役割、視覚フォーラム第 17 回研究会、2013 年 8 月 5 日、立命館大学(滋賀県・草津)

三浦健一郎、大脳皮質 MT/MST 野の活動は動く視覚刺激のフーリエ成分に依存する、生理学研究所研究会「視覚の現象・機能・メカニズム - 生理学的、心理物理学的、計算論的アプローチ」、2013 年 9 月 13 日、自然科学研究機構 岡崎コンファレンスセンター(愛知県・岡崎市)  
三浦健一郎、眼球運動と視覚認知機能：霊長類認知ゲノミクスへの応用、霊長類認知ゲノミクス」キックオフワークショップ、2013 年 9 月 30 日、生理学研究所(愛知県・岡崎市)

三浦健一郎、ヒト視運動性反応の時空間周波数依存性：モデルを用いた解析、日本生理学会第 106 回近畿生理学談話会、2013 年 11 月 2 日、奈良医科大学(奈良県・橿原市)

松浦 清人、三浦 健一郎、河野 憲二、色度情報と輝度情報から成る視覚刺激の動きで起こる追従眼球運動、Neuro2014(第 37 回日本神経科学大会)、2014 年 9 月 11 日、パシフィコ横浜(神奈川県・横浜市)

杉田 祐子、荒木 章之、茶屋 太郎、河野 憲二、古川 貴久、三浦 健一郎、視運動性応答の時空間周波数特性への網膜視細胞リボンシナプスの寄与、

Neuro2014(第 37 回日本神経科学大会)、2014 年 9 月 11 日、パシフィコ横浜(神奈川県・横浜市)

Matsuda K, Takemura A, Miura K, Ogawa T, KAWANO K, An advanced real-time monocular/binocular eye tracking system using a high frame-rate digital camera, Neuroscience 2014, November 18, 2014, Walter E. WashingtonDC, (USA)

Miura K, Inaba N, Aoki Y, Kawano K, Responses of MT/MST neurons elicited by dual-grating stimulus: Differences between areas MT and MST, Neuroscience 2014, November 19, 2014, WashingtonDC, (USA)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

三浦 健一郎 (MIURA Kenichiro)

京都大学大学院医学研究科・助教

研究者番号：20362535