

令和 2 年 5 月 31 日現在

機関番号：82626

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H03297

研究課題名(和文) 視覚情報の眼球運動を越えた時空間統合機構の研究

研究課題名(英文) Spatiotemporal integration mechanism of visual information before/after eye movements

研究代表者

河野 憲二 (Kawano, Kenji)

国立研究開発法人産業技術総合研究所・情報・人間工学領域・客員研究員

研究者番号：40134530

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,000,000円

研究成果の概要(和文)：私たちは、絶えず眼を動かし、空間内の様々な位置にある対象物を、網膜の内でも感度の高い中心窩に捉らえ、外界を知覚している。本研究では、眼が動く前に記憶された視覚刺激が、眼が動いた後に見える視覚刺激とどのように照合され、統合されるのかを明らかにするため、サルにサッケード運動を訓練し、高次視覚処理にかかわる脳領域からニューロン活動を記録した。下側頭葉の顔反応ニューロンでも、すでに報告した頭頂葉MST野のニューロンと同様に、サッケード後にサッケードの前の顔画像の記憶が想起されることによって引き起こされることを示唆する反応が観察されることがわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

私たちは、絶えず眼を動かし、空間内の様々な位置にある対象物を、網膜の内でも感度の高い中心窩に捉らえ、外界を知覚している。本研究によって、眼の動きが終わった時点で、眼が動き出す前に受容野の中にあつた視覚情報を呼び起こし、その瞬間に見えている情報と統合して処理することで眼の動きによるブレを補正して安定した視界をつくりだすメカニズムが脳内のいくつかの高次視覚野にあることを示すことができた。この成果はデカルトやヘルムホルツが考えていた現象が、実際に脳内で起きていることを示した点で学術的な意義がある。また、動くカメラで撮影した映像がぶれるのを防ぐ技術への応用など社会的意義もあると考えている。

研究成果の概要(英文)：We constantly move our eyes to perceive the external world by capturing objects at various positions in space on the fovea which is highly sensitive in the retina. In this study, we trained monkeys to perform saccadic eye movements to study how visual stimuli memorized before the eye movements and integrated them with the visual stimuli seen after the eye movements. The neuronal activity was recorded from the brain regions involved in higher visual processing. We found that face responsive neurons in the inferior temporal cortex, similar to the neurons in the MST area, which we have previously reported, also responded to visual images that had existed in their post-saccadic receptive fields and turned off before the saccade, suggesting their "trans-saccadic memory remapping" characteristic.

研究分野：神経科学

キーワード：眼球運動 視覚

1. 研究開始当初の背景

私たちが自然な環境の中で景色を見るとき、世界は目の前に広がるパノラマとして知覚されている。しかし、外界からの光を受容する網膜には部位によって極端な感度の違いがあり、精緻な視覚を得るためには対象物の像を網膜中心窩(fovea)で捉える必要がある。この時起こる急速な眼の動きはサッケード運動(saccade)と呼ばれ、私たちが視線の方向を変えるため、絶えず行っている眼球運動である。空間内に散在する様々な対象物に視線を移した時、視線の移動ごとに網膜中心窩上の像は変化している。それにもかかわらず、私たちはそれぞれの網膜像を視空間内で定位させ、視覚世界を脳内で再構成し、安定したパノラマ的世界を知覚している。

また、待ち合わせで大勢の中から知人を探し出すため、視線を頻りに動かして顔を確認する状況は日常よく経験する。さらに知人を確認した後、顔の造作要素である眼や口などに無意識に視線を動かし表情を読み取っているが、そこでも、中心窩で見ている造作要素が(顔)空間内に定位されることで表情や個体など顔の詳細な認識が可能となっている。

眼球運動に関わらず安定した視覚世界を獲得する仕組みについては、19世紀のHelmholtzに始まる様々な考察がある。これまでに遠心性コピー(efference copy, von Holst 1954)や随伴発射(corollary discharge, Sperry 1950)と呼ばれる運動制御コマンドのコピーを脳が使って、眼球運動に伴って起こる再帰的な(re-afferent)網膜上の像の移動をキャンセルする仕組みが働いているという考えを支持するいくつかの実験結果が報告されている。

Duhamelら(1992)は、サルの前頭葉LIP(Lateral Intra Parietal)野から、サルがサッケード運動を起こす直前に、受容野の位置が、サッケード後にたどり着く位置に変化するニューロンが記録できることを報告した。その後、サルの脳で前頭眼野を始めとするいくつかの部位からサッケード運動に先行して、その受容野の位置を変化させるニューロンが記録できることが報告されている(Wurtz, 2008)。さらに、前頭眼野のニューロンの場合には、この受容野の移動を起こすのに用いられるサッケード運動の制御コマンドのコピー情報が上丘から視床を経る経路で大脳に入力していることを示唆する実験結果が得られている(Sommer & Wurtz, 2002)。これらの研究で、眼球運動の制御コマンドの遠心性コピーの存在とそれと連動した受容野の移動という現象が確認され、眼球運動に関わらず安定した視覚世界を獲得する仕組みの理解に一步近づいたといえる。しかしこれまでの研究では、呈示時間の短いスポット(点)刺激など単純な視覚刺激しか用いられてこなかったため、肝心のサッケード運動の前後で視覚情報がどのように照合され、統合され、時間・空間的に連続して安定した視覚世界が獲得されているかについての理解には到っていなかった。

2. 研究の目的

私たちは、は当該研究開始以前、平成27年までの研究で、サルの高次視覚野のMT(Middle Temporal), MST(Medial Superior Temporal)野における視覚情報の統合機構を調べ、サルが自然な状態で外界を見ている時には、絶えず視線を動かしていることを考慮し、サッケード運動の前後でのMT/MSTニューロンの受容野を調べたところ、いずれも眼の動きに連動して視空間内を移動することを明らかにした。更に、MSTニューロンの多くは、サッケード運動の直後に、サッケード前に呈示されていたが、サッケードが始まる直前に画面から消えていた視覚刺激にも反応することを示した。この現象から、サッケード前の視覚情報が記憶から呼び起こされ、視空間内に定位され(Memory Remapping)、サッケード後の情報と照合されることで視覚世界が脳内で再構築され、安定して連続した視空間の知覚が成立している可能性が示唆された。

しかしながら、MT/MST野は高次視覚情報処理過程のうち、空間視に関わる高次視覚情報処理の - 背側経路 - に属する領野であり、この領野でサッケード運動前後での空間情報の統合が起きていることは十分予想できることではあった。一方、物体の形態視には、高次視覚情報処理の - 腹側経路 - が関わり、その情報処理の最終領野である、下側頭葉の形態視に関わるニューロンで、サッケード運動の前後で視覚情報の統合については知られていなかった。

当該研究では、サルの下側頭葉の形態視に関わるニューロンの中でも特に高次の情報処理が行われていると考えられる顔ニューロンを記録し、サルがサッケード運動を実行する前後に様々な時間、空間位置に呈示する顔画像に対するニューロン反応の解析から、Memory remapping現象が顔ニューロンでも観察されるかどうかを確認し、顔の視覚情報へのサッケードの影響を調べる事で顔に関する情報が眼球運動前後でどのように統合されるのかを明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

実験は2頭のマカクザルを用いて行なった。いずれも実験に先立って行なった手術でモンキーチェア固定用のヘッドポストを装着し、ニューロン活動の記録実験に先立って、固視課題とサッケード課題を訓練した。訓練が完成したのち、1頭には、側頭葉からの単一ニューロン記録用のチェンバーを装着し、もう1頭には、複数の部位から多数のニューロンの活動を同時記録するためのマルチ電極を下側頭葉に装着した。記録されたニューロン反応について、それぞれのニューロンが顔のどのような情報を表象しているかについて、相互情報量を調べる解析を行った。

以下に2つの代表的な実験課題について述べる。

固視課題

視野中心部に視標を提示し、サルが固視課題を遂行中に、多種の顔刺激(様々な表情のヒト、

サル(の顔)を提示し反応を調べ、中から記録したニューロンが最もよく反応する顔刺激を選ぶ。次に、刺激のサイズを、大、中、小と3種類に変化させ、小さいサイズの刺激でもニューロンが反応することを確認する。次に、小さい顔刺激を視野の様々な場所に提示して反応を記録し、ニューロンの受容野の正確なマッピングを行う(図1)。

サッケード課題

サルが視野中心部を固視している時、顔刺激をサッケード後での網膜座標系の受容野に呈示する(図2左)。次に、スポットを消し、新たな視標を呈示し、サッケードを誘発するが、同時に視覚刺激も消す(図2右)。この時、サッケード前に呈示した視覚刺激の位置は網膜座標系の受容野に入っている(図2右、点線)。このことから、もし反応が観察されれば、記憶された視覚刺激が受容野に入ったことによる反応であり、サッケード前の視覚刺激は、一旦、外部座標空間にマップされ、記憶され、サッケード運動がトリガーとなり読み出され、再び網膜座標空間にマップされたと考えられる。

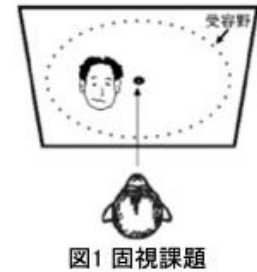


図1 固視課題

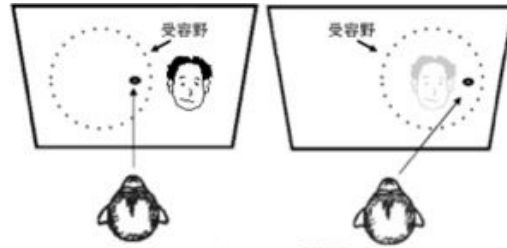


図2 サッケード課題

4. 研究成果

下側頭葉の顔ニューロンの受容野について

下側頭葉の顔ニューロンには視野全体に広がる大きい受容野を持つものと、視野中心部を含み、記録側と反対側に比較的小さい受容野を持つものがあることが明らかになった。

視野全体に広がる大きい受容野を持つ顔ニューロンの活動には、顔画像の情報の中でも、大まかな情報(サルであるかヒトであるか)が表象されていた。一方、視野中心部を含む比較的小さい受容野を持つ顔ニューロンの活動には、大まかな情報(サルであるかヒトであるか)に加えて、詳細な情報(個体や表情)が表象されていた。

下側頭葉の顔ニューロンの memory remapping について

視野の右あるいは左にサッケードターゲットが提示された時はサッケードを行い、それ以外の時は中心視野のターゲットを固視し続ける課題(図2:サッケード課題)を遂行中のサルの下側頭葉から顔ニューロンを記録し、視覚刺激(顔刺激)を中心視野、右視野あるいは左視野に提示し、ニューロン活動の変化を調べた。まず、固視課題(図1)でニューロンの受容野を確認した(図2左の点線で囲まれた領域)。次に、視覚刺激(顔刺激)を、サッケードの前は受容野の外に(図2左)、サッケードの後には受容野の内に入る位置に提示した(図2右)。ここで、視覚刺激をサッケードの直前に消してみたところ(サッケード課題)、視覚刺激が受容野の内にはないにもかかわらず発火が観察されるニューロンがあった。一方、視覚刺激をサッケードの直前に消すと、サッケード後には発火が見られないニューロンも記録された。この結果から、前者を顔ニューロンB、後者を顔ニューロンAとすると、図3のように、顔ニューロンBの活動は、顔ニューロンAで表象されたサッケード前に見えていた視覚像の記憶がサッケードがトリガーとなり想起されたこと(memory remapping)によるものと考えられる。さらにその想起された視覚像の位置が、遠心性コピーが運ぶ目の位置の情報により眼球座標系で表象され、サッケード後の網膜座標系での受容野に一致したと考えられる。

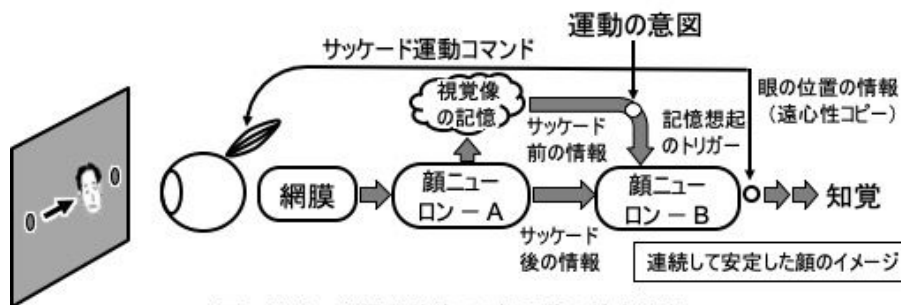


図3 サッケード運動前後での顔画像の統合過程

自然な状況では、このようにサッケード前後に視覚刺激が突然消失することはなく、眼を動かす前の視覚記憶がサッケードによって呼び起こされ、眼が動いた後に見えている情報と統合されることにより、連続して安定した顔のイメージが脳内に表象されていると考えられる。この知見は、私たちが絶えず行っているさまざまな視覚情報処理の脳内メカニズムの解明に不可欠であると同時に、脳機能障害の診断および機能改善などに役立つことが期待できると考えている。

今後、同様のニューロン活動記録実験をTEO野等に広げ、さらにサッケード運動情報の起源を調べる実験などを加えることにより、眼球運動前後での視覚情報の統合処理、顔の認識過程の理解を進める予定である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Miura K, Sugita Y, Furukawa T, Kawano K.	4. 巻 8
2. 論文標題 Two-frame apparent motion presented with inter-stimulus interval reverses optokinetic responses in mice.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Sci. Rep.	6. 最初と最後の頁 17816
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-018-36260-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Matsuura K, Kawano K, Inaba N, Miura K.	4. 巻 44
2. 論文標題 Contribution of color signals to ocular following responses.	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Eur J Neurosci.	6. 最初と最後の頁 2600-2613
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/ejn.13361	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Takemura A, Ofuji T, Miura K, Kawano K.	4. 巻 7
2. 論文標題 Neural activity in the dorsal medial superior temporal area of monkeys represents retinal error during adaptive motor learning.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Sci Rep.	6. 最初と最後の頁 40939
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/srep40939.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 3件/うち国際学会 5件）

1. 発表者名 Kazuko Hayashi, Narihisa Matsumoto, Keiji Matsuda, Kenji Kawano, Yasuko Sugase-Miyamoto
2. 発表標題 Receptive-field characteristics of neurons which temporally code global/fine information of faces in area TE
3. 学会等名 Annual Meeting of Society for Neuroscience（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kenji Kawano
2. 発表標題 Memory remapping of moving stimuli in cortical area MST
3. 学会等名 Seminar at Institut de Neurosciences de la Timone (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kenji Kawano
2. 発表標題 Memory remapping of moving stimuli in MST
3. 学会等名 Washington National Primate Center Seminar (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	三浦 健一郎 (Miura Kenichiro) (20362535)	国立研究開発法人国立精神・神経医療研究センター・精神保健研究所 精神疾患病態研究部・室長 (82611)	
研究 分担者	菅生 康子 (Sugase Yasuko) (40357257)	国立研究開発法人産業技術総合研究所・情報・人間工学領域・主任研究員 (82626)	