

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和元年6月18日現在

機関番号：34417

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K00384

研究課題名(和文) 大脳皮質高次視覚領野における複雑運動知覚の情報表現

研究課題名(英文) Representation of complex motion in higher visual areas

研究代表者

眞田 尚久 (SANADA, Takahisa)

関西医科大学・医学部・助教

研究者番号：40711007

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：空間的に複雑な動きを伴う運動情報が高次視覚領野でどのように処理されるのか調べるために、MT野及びFST野の複雑運動に対する応答特性を調べた。

平均の運動方向と運動ベクトルの空間連続性の二つのパラメータを用いた視覚刺激を作成し神経応答を調べた結果、MT野では運動方向のみに選択性を示す細胞と、運動方向と空間的連続性の両方に選択性を示す細胞いることが分かった。FST野には運動方向選択性が低い空間連続性に選択的に応答する細胞が観察された。これらの結果から、複雑運動情報はMT野から段階的に高次視覚領野で処理され、運動による形状知覚や質感知覚が実現されていくことが示唆される。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまでの視覚研究では物体形状情報は腹側経路(V4, IT野)、視覚運動情報処理は背側経路(MT, MST野)で行われていると考えられてきたが、両経路の情報がどのように収斂していくのかはまだ明らかでなかった。FST野は両経路と解剖学的につながりがあり、情報の統合処理をしている可能性は高い。属性が異なる皮質領野間の特性の違いを調べるためには多元的な性質を併せ持つ刺激を用いる必要がある。本研究では、運動情報と空間配置手がかりの両者を1元的に扱う視覚刺激を用いた。その結果、複雑運動情報処理という観点でMT野、FST野の両経路の反応特性を直接比較することが可能となった。

研究成果の概要(英文)：Spatial feature of visual motion in natural scene is typically non-uniform. Neurons in area FST are selective to spatial structure defined by motion (Mysore et al., 2010), and we hypothesized that FST neurons represent spatial features of complex motion by integrating multiple motion components which might be encoded in area MT. In the present study, we tested this possibility by recording responses of FST neurons to complex motion stimuli with various degrees of spatial smoothness. Sixty-four stimuli were prepared in combination of 8 different levels of spatial smoothness and 8 directions. If a neuron is related to representing spatial feature of complex motion, it should respond at particular Laplacian levels. We found that subset of FST neurons which showed broad direction selectivity responded when the spatial smoothness was high, suggesting that spatial feature of complex motion might be represented in area FST.

研究分野：視覚神経科学

キーワード：受容野 運動視 質感知覚

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

我々が生きていく上で、ものの動きは重要な視覚情報である。周囲の物体(時には天敵)が自分に迫ってくるのか、通り過ぎていくのかを判断することで次にどのような行動を起こすかを決定できるし、動いているものを掴むためにも運動方向や速度は不可欠な情報である。

網膜から視床を介して大脳皮質一次視覚野(V1)に入ってきた視覚情報のうち、運動や奥行に関する情報は主に視覚情報処理経路の背側経路にある MT 野へと送られる(図1)。これまでの研究で MT 野には、物体の運動方向と、速度に選択的に応答する細胞が多数存在することがわかっている。申請者が行ってきた奥行き運動メカニズムの研究を含め(Sanada and DeAngelis 2015)、これまで MT 野での視覚運動研究では、主として一方向に規則的に動くランダムドット刺激をモニター上に呈示し、様々な運動方向や速度に対する応答を調べることで運動方向/速度選択性を調べてきた。しかし、自然界には一方向の運動だけでなく、複雑な運動が存在する。例えば、バイオリジカルモーションのような、人や動物の骨格の連動運動からだけで何の生き物かを知ることでもできるし、波打っている水面を見た時にもそれが液体であるか判断でき、どれくらいの粘性かを知ることができる。このように、一方向の運動だけでなく、様々な運動方向/速度を持つ運動ベクトルが空間的に混在しているような複雑運動も、知覚判断をする上で重要な手がかりとなる。それにもかかわらず、複雑運動が大脳視覚高次領野のどこで処理されているのかは未だにわかっていない。では、複雑運動はどこの皮質領野で処理されているのだろうか？

バイオリジカルモーションや液体粘性などの複雑運動は、運動情報であると同時に物体の形状や質感知覚の情報でもある。近年の研究から、テクスチャや光沢感といった質感情報が視覚情報、処理経路の腹側経路の V4 野や IT 野で処理されていると報告された(Okazawa et al. 2014, Nishio et al. 2011, 2014)。腹側経路の領野では運動情報処理はしていないと考えられているが、背側経路と腹側経路の両方から入力を受けている領野では、運動情報による質感や形状情報処理がされているかもしれない。そのような領野として FST 野(Fundus of Superior Temporal area)がある (Boussaoud et al. 1990, 図1)。FST 野の神経細胞は、一様な視覚運動刺激にはあまり反応しないが、複数の運動ベクトルが受容野内に同時に呈示されるとよく応答する (Rosenberg et al. 2008, Mysore et al. 2010)。このことから、FST 野は空間的に複雑な運動情報の処理をしている可能性が考えられる。しかしながら FST 野での電気生理学研究はこれまで数例の報告しかなく、この領野がどのような機能的特性を持っているのかは不明な点が多い。

複雑運動の情報処理を調べる研究がこれまでなされてこなかった大きな理由に、複雑運動に対する応答を実験的に調べるための刺激パラメータを設定しにくいことが挙げられる。運動方向/速度の空間(x,y)で4変量の組み合わせは膨大なパラメータ数となり、生理実験を行うことが技術的に難しかった。近年、Kawabeら(2015)が行った人の心理実験から、液体粘性の知覚判断が運動刺激の局所運動ベクトル同士の空間的な連続性(離散ラプラシアン)と相関することが報告された。運動ベクトルの空間連続性は運動情報の高次統計量であり、4変量の相関を直接扱うことができるため、パラメータ数を圧縮することができる。そのため、複雑運動処理システムを調べるために技術的に実用可能な刺激パラメータになると考えられる。

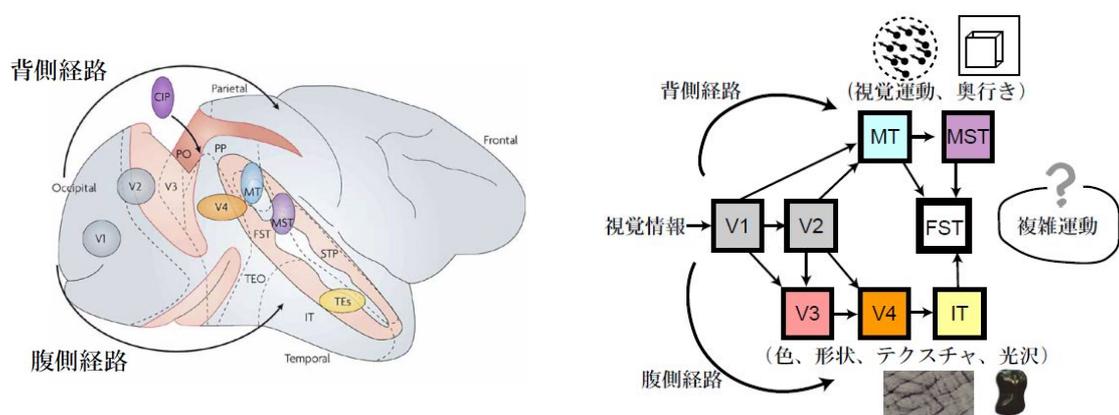


図1: 視覚情報処理経路。網膜から入った視覚情報の内、運動や奥行情報は背側経路へ、形や色の情報は腹側経路へと伝達される。背側経路 MT 野では規則的な運動によく反応し、腹側経路 V4 野、IT 野では物体認識やテクスチャ、光沢などの質感に応答する。腹側経路と背側経路の両方から入力を受けている領野に FST 野が、複雑運動を処理している可能性が高い。

## 2. 研究の目的

我々は物の動きから様々なことを判断している。ターゲットの運動方向や速度を検出することで、迫ってくる物体から逃避したり、動きを追従して掴むこともできる。これまで運動視の生理学研究では、一方向へ動く運動に対しての神経細胞応答が主に調べられてきた。

しかし物体認識には、一方向へ動く運動だけでなく複雑な動きも重要な情報となる。バイオリジカルモーションと呼ばれる手や足など骨格の運動運動だけから、どのような生き物かを判断することができるし、液体のような流動運動から粘性を判断することもできる。本研究では、これまで明らかにされていなかった、空間的に複雑な動きを伴う運動情報が高次視覚領野でどのように処理されているかを、電気生理学的手法を用いて明らかにすることを目的とする。

## 3. 研究の方法

単一細胞外電位記録法を用いて、注視課題遂行中のサル MT 野の神経細胞の受容野上に運動刺激を呈示する。この研究では、実験に用いる視覚刺激をどのようなパラメータ軸で作成するかがカギとなる。実験には、FST 野をターゲットにした複雑運動の情報処理と、従来 MT 野で調べられてきた一様運動の情報処理の違いを調べるために、二つの異なる運動特性を含む視覚刺激を作成する必要がある。その為には、これまでの運動視研究で用いられてきたランダムドットの一様運動刺激を用いて運動方向を調べられ、且つ運動ベクトルの空間連続性も変化させられる刺激でなくてはならない。そこで、運動ベクトルの空間連続性をコントロールする刺激軸として、Kawabe ら(2015)が報告した液体粘性知覚に相関した変数（分散ラプラシアン）を用いる。従来の運動刺激と異なり、小さなランダムドット刺激をグリッド状に配置し、各ランダムドット刺激が独立の運動ベクトルを持つ刺激を作成する(図 2)。各点の運動ベクトルがすべて同一であれば一様運動となり、従来使われてきた、MT 野で運動方向選択性を調べる為の視覚運動刺激と同じ性質を持つ(図 2A)。運動ベクトルの空間的連続性を変化させることで、刺激全体の運動ベクトルが同じ分布のまま、連続性のみをコントロールすることができる(図 2B)。これを運動方向ごとに作成し、2 次元の刺激空間を作成する。神経細胞が一定方向の一様運動のみに選択性を示すとすれば、運動方向の軸では選択性を示し、空間連続性の軸では選択性を示さないはずである(図 3A)。逆に運動方向には選択性を示さないが運動ベクトルの空間連続性に反応する場合は運動方向の軸では選択性を示さないと予想される(図 3B)。この 2 変量の刺激のパラメータを使うことで MT 野及び FST 野の神経細胞にとって運動刺激のどちらの軸が重要かを定量的に調べることができる

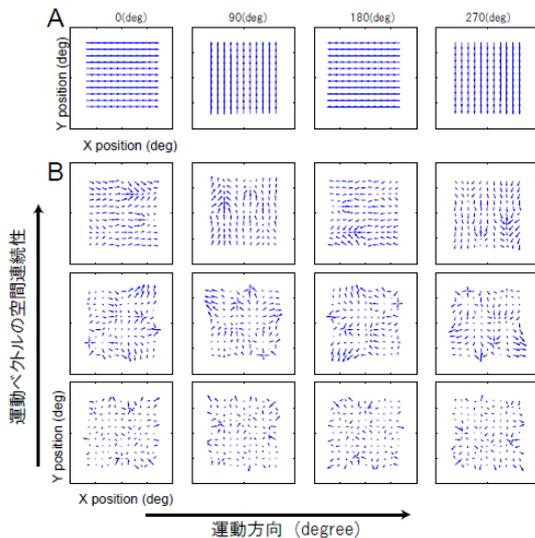


図 2: 視覚刺激の運動ベクトルパターン

A: 一様運動の場合は運動ベクトルが一定となる。B: 分散ラプラシアンを変化させることでベクトルの空間連続性が変わる。運動方向と空間連続性の 2 変量で刺激を作成する。

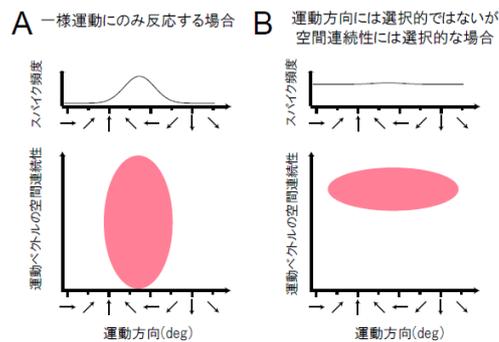


図 3: 予想される結果

A: 一様刺激に対する選択性が高ければ特定の運動方向に対してのみよく反応するが、分散ラプラシアンによる反応の違いは少ないはずである。B: 運動ベクトルの空間連続性反応する場合は、特定の分散ラプラシアンの刺激に対して高い反応を示すことが予想される。

## 4. 研究成果

空間的に複雑な動きを伴う運動情報が高次視覚領野でどのように処理され、視覚運動の情報処理の領野間での機能的な違いを調べるために、高次視覚野 MT 野及び FST 野の複雑運動に対する応答特性を調べた。空間的に一様な視覚運動情報は高次視覚領野 MT 野で符号化されているが、空間パターンを伴う複雑運動情報は FST 野などのより高次視覚領野で処理されていると考えられる。

過去の視覚運動研究で用いられてきた視覚運動パラメータと、複雑運動の両方の属性を持たせる為、平均の運動方向と運動ベクトルの空間連続性の二つのパラメータを刺激軸とした。運動方向は8段階、空間連続性を8段階設定しMT野及びFST野の神経応答を調べた。MT野では、運動方向選択的だが運動ベクトルの空間連続性非選択的な応答を示す神経細胞が見つかった(図4A)、それ以外に運動方向に対しても選択性を示し、且つ運動ベクトルが空間的に連続的に変化する場合に強い応答を示す細胞があることが分かった(図4C)。FST野には運動方向に対して低い選択性を示す細胞も存在し、そのような細胞は運動方向に対しては非依存적だが運動ベクトルの空間連続性に選択性を示すことが分かった(図4D)。これらの結果から、複雑運動情報はMT野から段階的に高次視覚領野で処理され、運動による形状知覚や質感知覚が実現されていくことが示唆される。また、様々な空間パターンの複雑運動刺激を作成し応答特性を計測した結果、両領野の神経細胞から空間パターン依存的な応答が見られた。複雑運動刺激と神経応答の相関解析から受容野特性を解析した結果、MT野細胞では運動方向の組み合わせに対して応答が見られる例が観察された。このことから、MT野で既に運動情報の統合が始まり、FST野ではより複雑な高次受容野構造をしていることが示唆される。

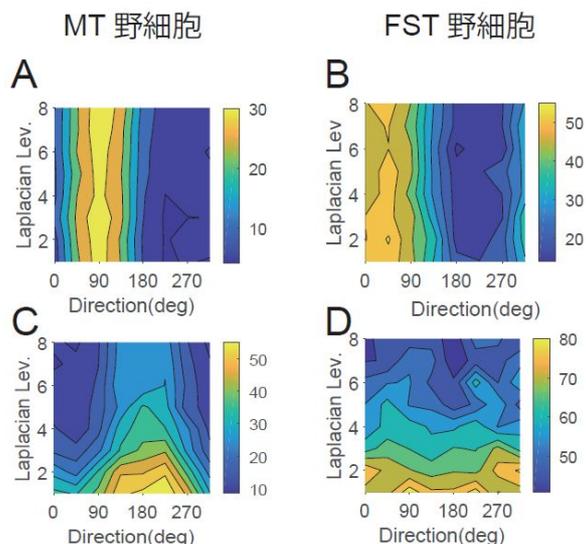


図4: 記録されたMT野及びFST野細胞の例  
A:運動方向選択性をもち、離散ラプラシアンレベルの軸には非選択的なMT野細胞の例.  
B:運動方向選択性をもち、離散ラプラシアンレベルの軸には非選択的なFST野細胞の例.  
C:運動方向選択的だが離散ラプラシアンレベルが低い刺激に選択的に応答したMT野細胞の例.  
D:運動法には非選択的だが、離散ラプラシアンレベルには選択的に応答を示したFST野細胞の例

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計1件)

Sanada T.M., Namima T., Komatsu H., Comparison of the color selectivity of macaque V4 neurons in different color spaces., J Neurophysiol. 2016 Nov 1;116(5):2163-2172. doi: 10.1152/jn.00108.2016 [査読あり]

〔学会発表〕(計6件)

Sanada T.M., Kawabe T., Nishida S., Komatsu H., Neural response to complex motion in macaque area MT, サルMT野における複雑運動刺激に対する反応特性, 第41回 日本神経科学学会, 神戸, 2018 (ポスター発表)

眞田尚久, 河邊隆寛, 西田 眞也, 小松英彦, 視覚運動による質感表現への生理学的アプローチ, 質感のつどい第3回公開フォーラム, 大阪, 2017年11月22日(ポスター発表)

眞田尚久, 河邊隆寛, 西田 眞也, 小松英彦, 複雑運動刺激に対するMT野細胞の応答特性, 第21回視覚科学フォーラム, 豊橋, 2017年9月28日(ポスター発表)

Sanada T.M., Komatsu H., Responses to single colors cannot predict chromatic interaction profile in macaque area V4, V4野細胞における色の相互作用特性は単色に対する応答では説明できない, 第39回 日本神経科学学会, 横浜, 2016 (口頭発表)

眞田尚久, 小松英彦, 大脳皮質V4野神経細胞の色の組み合わせに対する反応特性, 第63回 中部生理学会, 2016, 岡崎(口頭発表)

Sanada T.M., Komatsu H., Chromatic interaction profile in macaque area V4, 46th Annual Meeting of the Society for Neuroscience, San Diego, Oct, 2016.

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

○出願状況(計0件)

○取得状況(計0件)

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。