

平成22年 5月13日現在

研究種目：特定領域研究

研究期間：2005～2009

課題番号：17022038

研究課題名（和文）外界を脳内に再構成する神経メカニズム — 霊長類とヒトでの研究 —

研究課題名（英文）Neural mechanisms for reconstruction of 3D visual world in the brain

研究代表者 泰羅 雅登 (TAIRA MASATO)

日本大学・大学院総合科学研究科・教授

研究者番号：50179397

研究成果の概要（和文）：

我々は奥行きのある空間の中で生活している。網膜への外界の投影像は二次元データなので、脳にはこのデータを三次元に再構成するメカニズムが備わっている。奥行きのある空間には、大きく分けると二つの三次元的な知覚・認知の対象がある。ひとつは町や建物の内部といった広い空間そのものである。我々は、その中を移動しながらいろいろな手がかりをもとにして空間の認知地図を脳内に作り上げ、その結果、空間内を自由に移動できるようになる。もうひとつの対象は空間の中にある様々な物体の三次元構造で、これが正確にわかることで正しい操作が可能になる。本研究ではサルでのニューロン活動の記録実験と神経解剖学による実験、さらに人間でのイメージングと心理物理実験を組み合わせ、われわれの住む奥行きのある世界が脳内でどの様に階層性をもって再構成され、どの様に利用されるのかを霊長類とヒトの脳機能イメージング研究によって明らかにした。

研究成果の概要（英文）：

Visual world has 3D structure. However, visual images on retina are data only with 2D structure, thus, the brain has to reconstruct 3D structure from those data. In the visual world, there are two targets for our 3D perception. One is the 3D space such as our living town and our working building etc. During moving in such environment, we construct the cognitive map of the environment in the brain. Another target is the objects with 3D structure which are in the environment. We can manipulate these objects correctly when we perceive 3D structure of those correctly. In this study, we examined neural mechanisms for reconstruction of 3D visual world in the brain by electrophysiological, neuroanatomical, brain imaging and psychophysical techniques.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005年度	23,880,079	0	23,880,079
2006年度	18,200,000	0	18,200,000
2007年度	16,400,000	0	16,400,000
2008年度	17,200,000	0	17,200,000
2009年度	16,900,000	0	16,900,000
総計	92,580,079	0	92,580,079

研究分野：

科研費の分科・細目：

キーワード：奥行き，認知地図，慢性サル，機能的MRI

## 1. 研究開始当初の背景

これまでに我々は、いわゆる背側視覚経路に属する頭頂葉での視覚情報の統合的処理過程についての研究をおこなってきた。その結果、面の傾きという基礎的な三次元情報処理において、両眼視差情報と絵画的手がかり情報の統合が頭頂葉のニューロンで行われていることを明らかにし報告した。三次元形状の知覚に関する計算理論は平面の知覚に加えて曲面の知覚の重要性を指摘している。また、頭頂葉での奥行き情報処理において絵画的手がかりは視差手がかり同様、重要な手がかりであることがわかってきたが、ニューロン活動で統合の様式を調べるとともに、腹側視覚経路に由来すると考えられるこれら絵画的手がかりの正確な起源について神経解剖学的に探ることで、背側・腹側視覚経路間の情報の統合についての新たな知見を得ることを目標とする。

一方、広い奥行き空間の認知に関する研究は人間でのイメージングの研究がある程度で、その神経メカニズムはほとんどわかっていない。そこで、100インチスクリーンを使ったバーチャルリアリティ（VR）空間内を、サルがジョイスティックを使用して自由に移動するナビゲーション課題を使って、ナビゲーションの脳内メカニズムについての研究をおこなった。また、この研究では頭頂葉だけでなく、元来、場所情報を処理しているとされる海馬周辺領域からの記録もおこない、そのデータを比較する。

## 2. 研究の目的

我々は奥行きのある空間の中で生活している。網膜への外界の投影像は二次元データなので、脳にはこのデータを三次元に再構成するメカニズムが備わっている。奥行きのある空間には、大きく分けると二つの三次元的な知覚・認知の対象がある。ひとつは町や建物の内部といった広い空間そのものである。我々は、その中を移動しながらいろいろな手がかりをもとにして空間の認知地図を脳内に作り上げ、その結果、空間内を自由に移動できるようになる。もうひとつの対象は空間の中にある様々な物体の三次元構造で、これが正確にわかることで正しい操作が可能になる。本研究ではサルでのニューロン活動の記録実験と神経解剖学による実験、さらに人間でのイメージングと心理物理実験を組み合わせ、われわれの住む奥行きのある世界が脳内でどのように階層性をもって再構成さ

れ、どのように利用されるのかを解明する。

## 3. 研究方法ならびに研究成果

複数の研究を平行しておこなったので、各研究について、方法と成果を記す。

### （1）三次元形態認知に関する研究

これまでの研究でサルの頭頂間溝の後部外側壁に存在するCIP野が三次元形態の知覚、特に視差情報と絵画的手がかり情報の統合による面の傾きの知覚に重要であることを見出してきた（文献1、2）。今回の研究で、この領域のニューロンが、3D曲面刺激にも特異的に反応することを見出した。3D曲面を定量的に表現する方程式（Koenderink, 1999）によって作成した3D曲面刺激をランダムドットステレオグラム（RDS）で表現して画面上に呈示し、注視中のCIP野から単一ニューロン活動を記録した。その結果、凸部あるいは凹部をもつ3D曲面形状に選択的に反応するニューロン群が見出され、さらに、呈示した3D曲面の一つに対して特異的に応答するニューロンも存在した。また、一部のニューロンは視差のないテクスチャーで表現された曲面にも応答し、曲面の表象においても視差情報と絵画的手がかり情報の統合が行われている可能性が示唆された（文献3）。

### （2）機能的MRIによる三次元形態認知に関する研究

機能的MRIによって、ヒトの、両眼視差信号による奥行き情報処理過程に階層的な流れがあることがわかった。RDSを使い、図形の奥行き、形、傾きを識別させる課題遂行中の脳活動を機能的MRIによって計測した。最も次元の高い情報である傾きを識別する際には右の頭頂間溝後方部に限局した活動が見られた。傾き識別時と奥行き、形の識別時を比較すると、V3領域、中後頭回領域に独立した活動領域が見られ、視差信号が、これらの領域を中継しながら、階層的に処理される可能性を示唆するデータを得た（文献4）。

### （3）頭頂間溝領域の区分に関する神経解剖学的研究

サルの頭頂間溝（IPS）のCIP野は、空間内の面の傾き、また曲面の形状に特異的に反応するニューロンが存在する領域であるが、神経解剖学的に独立した領域であるかどうかについては不明であった。本研究では、CIP野の神経解剖学的独立性を確かめるため、SMI-32陽性構造の分布パターンを免疫組織化学的に調べ、曲面形状特異的ニューロンの

記録部位との比較を行なった。その結果、IPS後部外側壁の中間部から底部にかけてSMI-32抗体陽性構造が多い領域が見出され、視覚応答性ニューロンのほとんど、また、曲面形状選択性ニューロンは全てがこの領域から記録されていた。従って、CIP野はIPS内部の他の領野(V3A、VIPおよびLIP)とは機能的にも解剖学的にも異なる独立した領野であることが強く示唆された(文献3)。

#### (4) 三次元空間内での動きの知覚に関する研究

陰影を投射性陰影として物体に付与した場合、投射性陰影は付与された物体の三次元空間内での重要な位置手がかりとなる。本研究は、Ball-in-a-boxの錯視を利用して、物体の三次元空間内での動きの知覚、特に浮揚感に関わるヒトの脳内メカニズムを明らかにする目的でおこなった。心理物理学の実験の結果、機能的MRI実験で用いるBall-in-a-box課題では、投射性陰影の動きが、被験者の三次元空間内でのボールの動きの知覚に強い影響を系統的に与えることが確認できた。この課題を遂行中に被験者の脳活動を機能的MRIによって計測し、被験者が、ボールが垂直面内を浮上していると知覚した際と奥行き方向に転がっていると知覚した際の脳活動の比較し、さらに浮揚感に関する種々のパラメータと脳活動との相関を調べた。その結果、投射性陰影によってボールが浮上していると知覚された際には、頭頂葉内側部の楔前部および後部帯状回に有意な活動が認められたが、投射性陰影があっても、ボールの軌道が収束しているように知覚されない場合にはこれらの領域の活動は観察されなかった。以上の結果から、人間の頭頂葉内側部には、投射性陰影によって三次元空間内の物体の動きを知覚する機能があることが示された(論文投稿中)。

#### (5) ナビゲーションに関わる脳内メカニズムの研究

我々は通り慣れた場所であれば意識することなくそこまでの正確な道順をたどることができる。このことは脳の中にカーナビゲーションのようなシステムがあると推測できる。脳損傷患者の報告から、頭頂葉内側部にこのシステムがあると仮説をたて、ナビゲーション課題を遂行中のニホンザルの頭頂葉内側部からニューロン活動を記録した。(文献5、6)。

##### ①ナビゲーションの脳内プロセスのモデル

これまで、ナビゲーションについては、次のようなモデルが提唱されていた。ある出発点において、目的地に行こうとすると、まず、我々の脳の中には出発地と目的地の相対的な位置を表す地図が作られる。この地図は認知地図と呼ばれ、出発地と目的地のおおざっぱなそこにいたるまでの経路や、方位が記されて

いる。国土地理院の地図のように、距離、方位が正確である必要はなく、概念的な地図である。しかし正確なナビゲーションのためにはこの認知地図だけでは不十分であり、その下の階層に、ルート地図(道順)がセットされる。この地図は具体的で、郵便局の前で左、コンビニは直進、花屋に来たら左折という具合に、場所の情報とそこでの行動が関連づけられ、順番にリストとして記載された地図である。したがって、このリストを正確にたどれば正しく目的地に到達できる。ナビゲーションも実行中は視覚情報(コンビニがある、郵便局が見えた・・・)に基づく行動(直進、左折、右折・・・)の制御であるから、視覚情報に基づく運動制御という点で、頭頂葉が関与している可能性が考えられる。

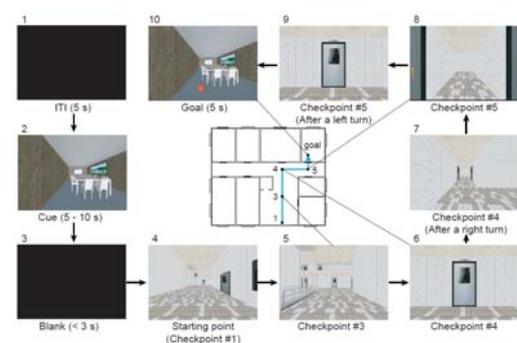
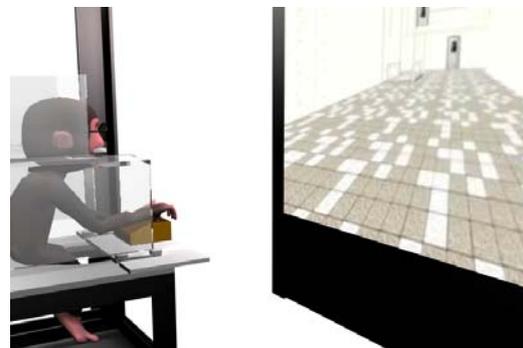
##### ②道順の障害

海馬での場所細胞の発見以来、これまでの神経生理学の多くの研究は、地誌的情報は海馬で処理されるという前提でなされることが多かった。

高橋ら(1997)は頭頂葉内側面、特に脳梁膨大後部が損傷された患者が道順障害を起こすこと報告した。これらの患者は、帰宅途中、あるいはタクシーの運転途中に発作を起こし、風景を見て、どこであるかはわかるが、どちらの方向に行けばよいかわからず、道に迷ってしまっている。さきほどのナビゲーションの心理モデルにそって考えれば、この症例では、ルート地図が失われ、場所と行動の関連づけができなくなり、道に迷ってしまったと解釈できる。つまり、ナビゲーションに関しては、それまでに言われていた海馬だけでなく、頭頂葉の内側面が関与している可能性をこの論文は示唆した。

##### ③サルでのナビゲーション研究

実際にサルでナビゲーションの研究をおこなう際の最大の障害は、サルを自由に歩かせることができる大きな実験室を用意することができないのと、自由に歩き回るサルの脳からニューロン活動を安定して記録する手段がないことである。

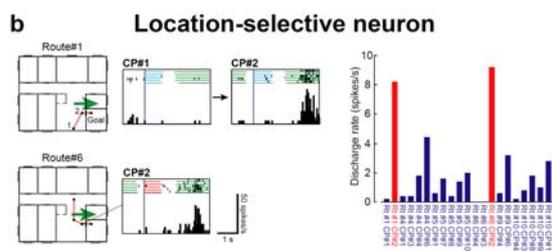


この点を克服するために、バーチャルリアリティのシステムを用いることにした。具体的にはサルに100インチの大型スクリーンを設置し、サルに偏光めがねをさせ、プロジェクター2台で風景の立体映像を投影し、ジョイスティックを使って、その空間内をサルに移動させるという方法である。用意した空間はサルの飼育施設をモデルとした2階建てのビルディングで、サルには、玄関、あるいは廊下の途中から、指示された部屋にジョイスティックを使って移動するナビゲーション課題をトレーニングした。

ナビゲーション課題では、まずサルに目的の部屋の内部のスライドが呈示される。その後ディスプレイ上の風景が玄関、または廊下の途中に移動し、スタートする。スタートから目的地までの間にいくつかのポイントを設定しておき、各ポイントで直進、右回転、左回転の運動を選択させるようにし、ポイント間の移動の間は常にジョイスティックを倒していなければいけないようにした。目的地として5つの部屋を選んだので、サルは10のルート覚えることになり、全てのルート覚えるまで、オーバートレーニングをおこなった。

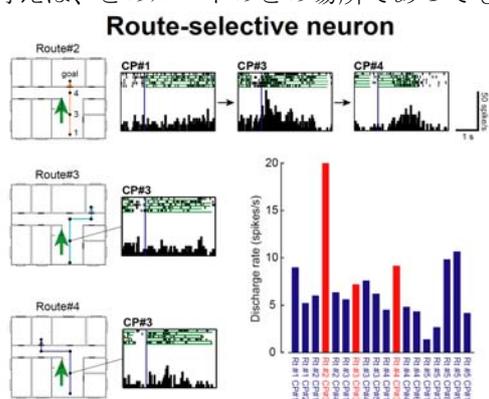
#### ④頭頂葉内側面のナビゲーションニューロン

7mを主体とする頭頂葉内側面にはナビゲーション課題遂行中に活動するニューロンが実際に存在していた。これらのニューロンは、場所関連ニューロン、運動関連ニューロン、ルート選択性ニューロンに分類することが可能であった。



上のニューロンは、玄関からスタートしたときも、廊下の途中からスタートしたときも部屋に入る直前に活動している。したがって、このニューロンはあるルートに従ってナビゲーションするときに活動するというより、その場所にすればどのような状況でも活動し、その場所の情報を表していると考えられる。

運動関連ニューロンは、右回転という運動を行えば、どのルートのどの場所であっても



活動するニューロンである。このような運動と関連したニューロンはこれまで海馬で報告がなく、頭頂葉の特徴の一つである。

ルート選択性ニューロンでは、場所と運動の情報の関連づけが行われており、ある特定の場所である特定の運動を行うと活動する。上のニューロンは、3の場所で直進するときだけに活動するニューロンであるが、さらに特徴的なのは、前の部屋を目的地としたときだけに活動し、他の部屋を目的地としたときは、場所も運動も同じであるにもかかわらず活動しない。この性質から、このニューロンが、先に述べたナビゲーションのモデルでのルート地図のリストの1項目に相当すると考えられる。ナビゲーション課題中のサルも、目的地が呈示され、スタート地点に移動した際に、このルート地図がセットされたと考えられる。そして、この地点に来たことで、リストの1項目であるこのニューロンが活動して、次のポイントへ移動すると推定できる。

#### ⑤まとめ

ニホンザルの頭頂葉内側面には、ナビゲーションに関連するニューロン群が存在し、その中には場所と運動の関連づけを行っている、いわゆる、ルート地図の分節に相当するニューロンが存在していることが明らかになった。また、この部位を抑制性伝達物質GABAのアゴニストであるムシモルで一過性に抑制すると、ナビゲーション課題のなかで、あるルートをたどるときの成績が低下した。したがって、この領域がナビゲーションに関連していることはほぼ間違いない。

ルート選択性ニューロンに、その場所の静止画、その場所の前後を移動しているアニメーション、行き先を呈示してその後目的地までのルート全体のアニメーションを呈示して反応を調べたところ、ルート全体のアニメーションでしか反応しないニューロンが数多くあった。このことは、このニューロンはルートの一部にしか反応していないが、その反応にはそのルートをたどるといふ全体の文脈が強く影響していることを意味している。

#### 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10件)

1. Sato N, Sakata H, Tanaka YL, Taira M, Context-dependent place-selective responses of the neurons in the medial parietal region of macaque monkeys. *Cerebral cortex*, 20:846-58, 2010.

2. Katsuyama N, Usui N, Nose I, Taira M, Functional and histological properties of

caudal intraparietal area of macaque monkey Neuroscience , 167:1-10, 2010.

3. Nose I, Murai J, Taira M, Disclosing concealed information on the basis of cortical activations. Neuroimage , 44, 1380-6, 2008.

4. Fujiwara J, Tobler PN, Taira M, Iijima T, Tsutsui K, A parametric relief signal in human ventrolateral prefrontal cortex. Neuroimage , 44, 1163-70, 2008.

5. Fujiwara J, Tobler PN, Taira M, Iijima T, Tsutsui K, Personality-dependent dissociation of absolute and relative loss processing in orbitofrontal cortex. European Journal of Neuroscience , 27, 1547-52, 2008.

6. Iguchi Y, Hoshi Y, Nemoto M, Taira M, Hashimoto I, Co-activation of the secondary somatosensory and auditory cortices facilitates frequency discrimination of vibrotactile stimuli. Neuroscience 148, 461-72, 2007.

7. Sato N, Sakata H, Tanaka YL, Taira M, Navigation-associated medial parietal neurons in monkeys. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103, 17001-6, 2006.

8. Tsutsui K, Taira M, Sakata H, Neural mechanisms of three-dimensional vision. Neuroscience research 51, 221-9, 2005.

9. Sakata H, Tsutsui K, Taira M, Toward an understanding of the neural processing for 3D shape perception. Neuropsychologia 43, 151-61, 2005.

10. Naganuma T, Nose I, Inoue K, Takemoto A, Katsuyama N, Taira M, Information processing of geometrical features of a surface based on binocular disparity cues: an fMRI study. Neuroscience research 51, 147-55, 2005.

[学会発表] (計 13 件)

1. Taira M Neural mechanisms for navigation. 56th NIBB symposium 2010年 3月 12日 岡崎

2. Fujiwara J, Tobler P, Ususi N, Iijima T, Taira M, Tsutsui K Choice-related evaluation and revaluation. T第 39 回北米

神経科学大会、2009年 10月 21日 Chicago

3. 海野俊平、佐藤暢哉、泰羅雅登 ナビゲーション課題遂行時のサル海馬傍回ニューロンの活動 第 32 回日本神経科学大会 2009年 9月 18日 名古屋

4. Katsuyama N, Yamashita A, Sato N, Usui N, Taira M. Anatomical dissociation of CIP and LIP in the macaque intraparietal cortex 第 38 回北米神経科学学会 2008年 11月 19日 Washington DC

5. 11. Sato N, Usui N, Haji T, Nose I, Taira M. Transformation from route to survey representation: A fMRI study 第 38 回北米神経科学学会 2008年 11月 19日 Washington DC

6. 14. 勝山成美、山下晶子、澤田香織、神代真里、佐藤暢哉、海野俊平、泰羅雅登 サル頭頂連合野のCIP野における神経結合 第 31 回日本神経科学大会 2008年 7月 11日 東京

7. 16. 澤田香織、宮地重弘、山下晶子、勝山成美、今西美知子、黒田呈子、泰羅雅登、高田昌彦 大脳皮質頭頂連合野から一次運動野への多シナプス性投射様式 第 31 回日本神経科学大会 2008年 7月 11日 東京

8. 泰羅雅登 奥行きのある世界を見る脳の仕組み 第 5 回自然科学研究機構シンポジウム 2008年 3月 20日 東京

9. Katsuyama N, Usui N, Nose I, & Taira M. Activation of ventromedial parietal cortex during apparent motion perception induced by cast shadows. 第 37 回北米神経科学学会 2007年 11月 4日 San Diego,

10. 泰羅雅登 : 三次元世界を見る脳のしくみ 形の科学会 第 61 回シンポジウム 2006年 5月 名古屋

11. 泰羅雅登 : How do pictorial cues influence 3D information processing in the parietal association cortex? 第 29 回日本神経科学大会、2006年 7月 20日 京都

12. Katsuyama N, Naganuma T, Sakata H, Taira M. Coding of 3D curvature in the parietal cortex (area CIP) of macaque monkey. 第 3 回 International Symposium on Autonomous Minirobots for Research and Edutainment (AMiRE 2005)、2005年 9月 21日、福井県芦原市

13. Katsuyama N., Yamashita A., Sawada K.,  
Tsutsui K., Taira M. Architectonic  
structures and 3D-selective neurons in the  
caudal intraparietal area of Japanese  
macaque (*Macaca fuscata*). 第35回北米神  
経科学大会、2005年11月14日、Washington  
DC

[図書] (計0件)

[産業財産権]

○出願状況 (計0件)

○取得状況 (計0件)

[その他]

<http://www.togo-nou.nips.ac.jp/>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

泰羅 雅登 (TAIRA MASATO)

(日本大学・大学院総合科学研究科・教授)

研究者番号：50179397

### (2) 研究分担者

勝山 成美 (KATSUYAMA NARUMI)

2005～2007

(日本大学・医学部・助手)

研究者番号：00291906

海野 俊平 (UNNO SYUNPEI)

2005～2007

(日本大学・総合科学研究所・PD)

研究者番号：80418920

### (3) 連携研究者

勝山 成美 (KATSUYAMA NARUMI)

2008～2009

(日本大学・医学部・助手)

研究者番号：00291906