

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 13 日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2013～2017

課題番号：25240022

研究課題名(和文) 視覚世界安定化の神経機構の解明

研究課題名(英文) Exploration of neural mechanisms underlying visual stability

研究代表者

北澤 茂 (KITAZAWA, Shigeru)

大阪大学・生命機能研究科・教授

研究者番号：00251231

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 32,000,000円

研究成果の概要(和文)：我々は1秒に3回も眼を動かしているのに、周囲の世界は安定している。脳はいかにして視覚世界を安定化しているのか。本研究ではこの問いに、ヒトとサルを対象とした行動実験、ヒトを対象として脳活動計測、サルを対象としたニューロン活動の計測、を通じて答えることを目的として研究を行った。その結果、腕と眼球の運動制御や学習に脳は背景を基準とした背景座標系を使っていること、さらに、背景座標系が脳ネットワークの中核的な位置を占める楔前部に存在することも明らかにしました。長年にわたり、デカルトを始めとする偉大な先人たちが問うてきた問題の神経基盤の一端を明らかにすることに成功しました。

研究成果の概要(英文)：Our eyes move 3 times a second, yet our perception does not see a moving world. How our brain interprets our environment this way is a fundamental problem that had been questioned for centuries by great philosophers like Descartes. We have hypothesized that the brain stabilizes the visual world using the background scenery as the reference. The current study aimed to test this hypothesis, and have examined 1) human and monkey behavior, 2) human brain activity, and 3) monkey neural activity. We have been successful in showing that the background coordinate is actually used by the brain for controlling eye and hand movements and have provided evidence that the background coordinate is implemented in the precuneus that serves as an important hub that interconnects many regions in the cortical networks.

研究分野：認知神経科学

キーワード：視覚安定性 外部座標系 背景座標系 楔前部 プリズム順応

1. 研究開始当初の背景

我々は1秒に3回も眼を動かしているのに、周囲の世界は安定している。脳はいかにして視覚世界を安定化しているのか。この問題は(1)網膜像の流れが知覚されないのはなぜか、と(2)眼球運動の前後で異なる網膜像をどうやって外部の安定した空間に統合するのか、という二つの独立した問題から成っている。

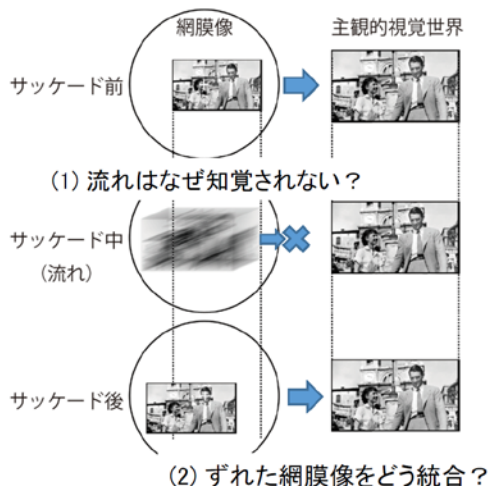


図1 本研究の2つの設問

(1) 網膜像の流れがなぜ知覚されないかに関して、脳はサッカードの運動指令の遠心性コピーを使って視覚野ニューロンの活動を抑制し、網膜像の「流れ」知覚を抑制する、という説が一般的に信じられてきた。しかし、最近の研究によれば、大脳皮質視覚野の動き検出領野であるMT野やMST野のサッカード中の活動の抑制は、限定的であることが分かった(Thiele et al., Science, 2002; Bremmer et al., J Neurosci, 2009)。つまり、視覚野ニューロンの活動を維持したまま、「流れ」の知覚が抑制される神経メカニズムが脳にはなければならない。

(2) 眼球運動の前後で異なる網膜像をどうやって空間的に統合するのか、という問題については、頭部あるいは身体に固定された座標系に統合されるという考えが主流を占めてきた(Zipser & Andersen, Nature, 1987)。この自己中心座標系に対する統合は比較的容易である。例えば、頭蓋に対する眼球の向きを知れば、網膜像を頭部座標系に統合することができる。しかし、外部空間座標系に対して統合を行うには、身体が外部座標に対してどのような向きを占めているかの情報がそもそも必要となる。つまり、網膜像が外部座標系に統合する過程を調べるには、外部座標系が脳に存在することをまず示す必要がある。外部座標系が海馬に存在することは知られているが、海馬を損傷しても外界が消えることはない。従って、高次視覚野の自己中心座標系から海馬に至るどこか、に我々の安定した

視覚世界を支える外部中心座標系が存在するはずである。

2. 研究の目的

(1) 動き知覚の中和説の検証

Thieleら(2002, Science)は、MT野・MST野のニューロンの3~4割が、サッカード由来の網膜像の動きに対して、最適方向が逆転させることを発見した。本研究ではサッカードの直前に、動きに応じるニューロンの半数が運動方向選択性を逆転させることによって動きの情報が「中和」されるという仮説を検証することを目的とした。

(2) 背景座標系仮説の検証

本研究では網膜像の視野が180°程度あるのに対し、サッカードは高々30°であることに注目した。つまり、網膜像の大部分はサッカード前後で重ね合わせが可能なのだ。この重ね合わせが行える部分は視界の「背景」とみなすことができる。そこで、脳は網膜像から「背景」を抽出して「背景」を基準に対象の位置を表現する背景座標系を持っている、という仮説を提案した。この背景座標系仮説が脳で用いられていること、さらにその神経基盤を明らかにすること、が本研究の第2の目的である。

3. 研究の方法

(1) 動き知覚の中和説の検証

サルには、注視点が移動すると、その新たな点に視線を向けるというサッカード課題を訓練した。サッカードの方向は試行ごとに画面中心から上下左右のうちどれか1方向で、振幅は10度であった(図2)。この課題を遂行しているサルのMT野およびMST野からニューロン活動を記録した。サルが上向きにサッカードした場合、網膜像には下向きの動きが生じる。そのときの網膜像の動きに対する反応をアクティブ条件の反応と呼び、注視課題遂行中の動き刺激に対する反応をパッシブ条件の反応と呼ぶ。そして、アクティブ条件とパッシブ条件とで、運動方向選択性がどう変化するかを検討した。また、逆相関法を用いて、運動方向選択性のサッカード前後におけるダイナミクスも検討した。

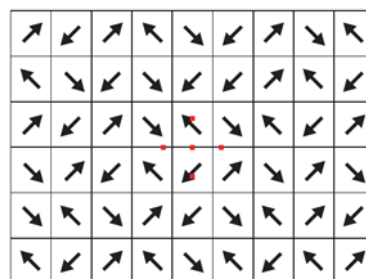


図2 画面の構成。矢印はドット刺激の運動方向。赤い点は注視点を示す。

(2) 背景座標系仮説の検証

① 心理物理学的研究(ヒトとサル、到達運

動)

まず、ヒトで到達運動の際の目標の位置が、背景に存在する「枠」を基準として表現されていることを検証する実験を行った。被験者には枠を無視して目標に手を伸ばすように求める一方で、運動中に枠の位置をずらして提示する、という実験パラダイムを用いた。目標の位置が背景にある枠を基準として自動的に表現されるならば、同じ場所に提示されている目標の位置を誤認して、運動誤差を脳が検知して、到達運動に順応が生じる（あるいは生じるべき順応がキャンセルされる）と予想して、この予想を検証した。

②心理物理学的研究（ヒト、サックード眼球運動）

次いで、1秒間に3回程度行われている速い眼球運動であるサックードのコントロールにも背景座標系が使われているかどうかを検証する実験を行った。短い時間差で提示される2つの目標を目で追う課題の際に、背景に枠を提示してその枠を動かした。被験者は枠を無視するように伝えたが、枠を基準として目標の位置が表現されるならば、目の動きに枠の動きを反映した変化が生じるはずである（図3D黄色丸）。

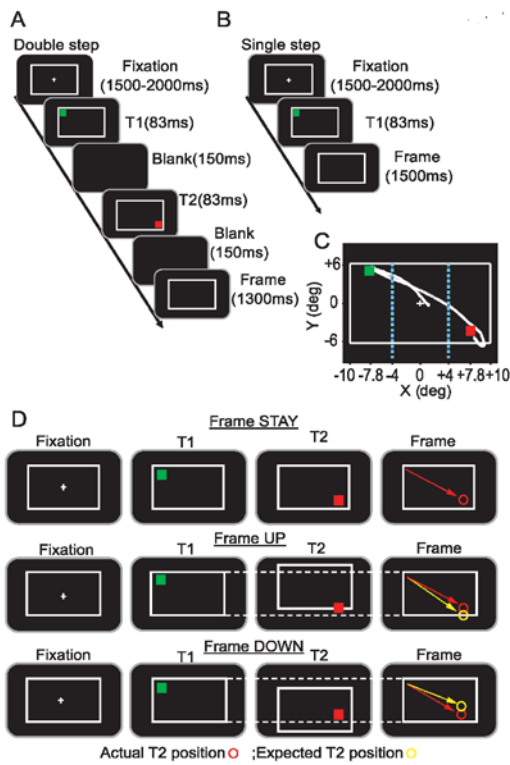


図3：背景座標系の存在を確認する眼球運動課題（論文②より転載）

③脳機能画像計測（ヒト）

背景座標系の神経基盤を探るために、ヒトを対象とした機能的磁気共鳴画像法（fMRI法）を用いた非侵襲脳活動計測を行った。被験者には指標を固視しながら、視野周辺に現れる刺激が「赤い丸」か「赤いリング」であるか

どうかを弁別して、リングと判断される場合にだけボタンを押すように指示した。これらの刺激の他に、背景となる枠も提示したが、背景は無視するように伝えた。背景に対して同じ位置に赤い丸が連続して提示された際に、脳の活動が低下（順応）する領域を背景座標系候補領域として検索した。

④神経生理学的研究（サル）

ヒトの脳機能画像計測で背景座標系の候補領域となった楔前部に的を絞り、「背景座標系ニューロン」が存在するかどうかを検証する実験を行った。固視点に加えて、背景に枠を提示して、固視点と背景の位置を試行ごとに変え、記録されたニューロンの「受容野」が背景である枠に対して固定されているニューロンを背景座標系ニューロンと定義して、背景座標系ニューロンを検索した。

4. 研究成果

(1) 動き知覚の中和説の検証

MT野およびMST野のニューロンで、注視課題中のパッシブ条件での運動方向選択性と、サックード中のアクティブ条件での運動方向選択性を比較した（図4）。

その結果、サルMST野の動きに応じるニューロンは、2条件間で最適運動方向を逆転させるニューロンと、させないニューロンの2群に分かれることが明らかとなった。MT野では、2群に分かれるということではなく、アクティブ条件では、さまざまな方向に最適運動方向が変化した。さらに、逆相関法を用いて、サックード開始前後の選好方向のダイナミクスを調べたところ、2群のいずれにおいてもサックード開始前に選好の特異性が失われることにより動き情報が「中和」されることが明らかとなった。いずれにしても、動きに応じるニューロンの活動が停止するのではなく、全体として動きの情報が失われる（中和される）ことで、網膜像の流れの知覚を阻止していることが明らかとなった。

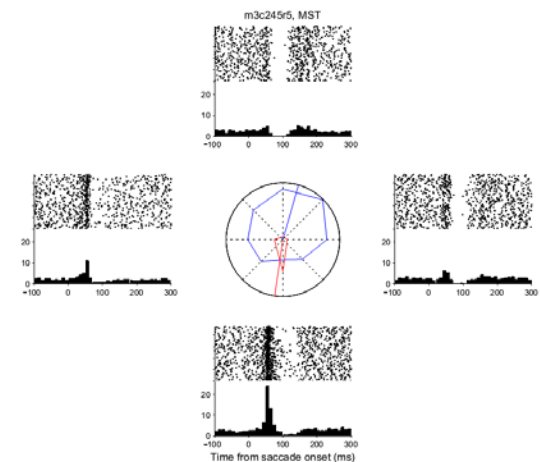


図4：最適運動方向がサックード中に逆転したMST野ニューロンの一例。青線がパッシブ条件での方向選択性、赤線がアクティブ条

件での方向選択性を示す。

(2) 背景座標系仮説の検証

① 心理物理学的研究 (ヒト: 論文⑥、サル: 論文③、到達運動)

ヒトに関しては、枠を動かすことで、プリズムで視野を動かして導入した誤差に対するプリズム順応がキャンセルされたり、過剰に生じることが示された (図5)。サルに関しても同様の結果が得られた。ヒトもサルも、目標の位置を素早く自動的に背景を基準として位置づける「背景座標系」を使っていることを示す研究成果である。

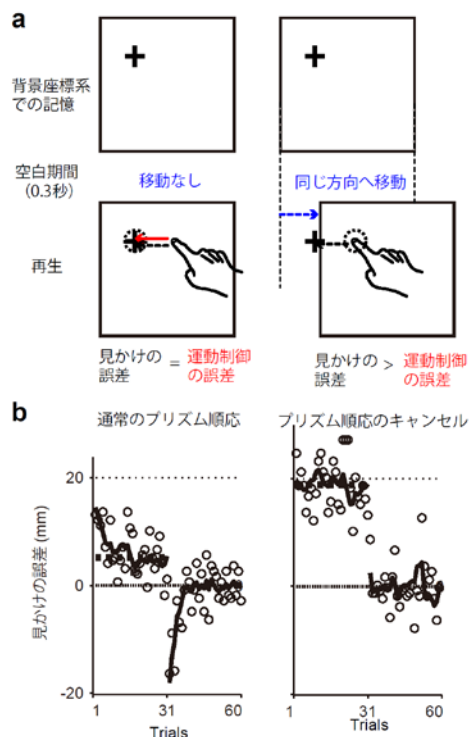


図5 背景座標系の存在を支持する実験結果 (論文⑥を改変して転載)

② 心理物理学的研究 (ヒト、サッケード眼球運動: 論文②)

眼球運動制御に関しても、枠の動きに伴って、背景座標系仮説の予想に合う眼球運動の変化が生じることが示された。その効果は、枠の提示から 150 ms 以内に生じることが示された。つまり、眼球運動の目標位置も自動的に素早く背景を基準にした座標系で表現されて運動制御に用いられることが明らかになった。

③ 脳機能画像計測 (ヒト: 論文⑤)

fMRI を用いた脳活動計測によって、右の楔前部の活動が順応した (図6)。つまり、楔前部に背景座標系が表現されていることが示唆された。楔前部は、大脳皮質のネットワークの中で最も他の領域との結合が密なハブと呼ばれる領域である。様々な領域や感覚

種の信号を束ねて、外部座標系を表現する領域としてふさわしい位置を占めていると言えるだろう。

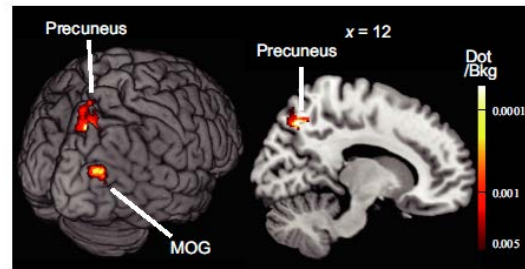


図6 背景座標系は楔前部 (Precuneus) に表現されている (論文⑤より転載)。

④ 神経生理学的研究 (サル: 投稿準備中)

サルの楔前部のニューロン活動を計測して、「受容野」が背景である枠に対して固定されている背景座標系ニューロンが存在することを確認した。

以上の研究を通じて、背景座標系が日常の腕や眼球の運動制御に使われていて、おそらくは楔前部に表現されていることが明らかとなった。今後はこの領域が視覚空間の安定化に直接寄与していることを証明し、さらに網膜座標系のニューロン活動からいかにして背景座標系のニューロンが生み出されてくるのか、という計算論的な謎の解明に挑みたいと考えている。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計7件)

- ① [Takahashi, T. & Kitazawa, S.](#) Modulation of illusory reversal in tactile temporal order by the phase of posterior alpha rhythm. *J Neurosci*, (2017). 査読有
- ② [Chakrabarty, M., Nakano, T. & Kitazawa, S.](#) Short-latency allocentric control of saccadic eye movements. *J Neurophysiol* 117, 376-387, (2017). 査読有
- ③ [Inoue, M., Uchimura, M. & Kitazawa, S.](#) Error signals in motor cortices drive adaptation in reaching. *Neuron* 90, 1114-1126, (2016). 査読有
- ④ [Inoue, M., Harada, H., Fujisawa, M., Uchimura, M. & Kitazawa, S.](#) Modulation of prism adaptation by a shift of background in the monkey. *Behav Brain Res* 297, 59-66, (2016). 査読有
- ⑤ [Uchimura, M., Nakano, T., Morito, Y., Ando, H. & Kitazawa, S.](#) Automatic representation of a visual stimulus relative to a background in the right precuneus. *Eur J Neurosci* 42,

- 1651-1659, (2015). 査読有
- ⑥ 北澤, 茂. 眼を動かしても世界が動かないのはなぜか. *領域融合レビュー* **4**, e012, doi:DOI: 10.7875/leading.author.4.e012 (2015). 査読無
- ⑦ Uchimura, M. & Kitazawa, S. Cancelling prism adaptation by a shift of background: a novel utility of allocentric coordinates for extracting motor errors. *J Neurosci* **33**, 7595-7602, (2013). 査読有

[学会発表] (計 26 件) うち招待 10 件

- ① Kitazawa, S.: From the retina to the precuneus: emergence of an allocentric coordinate. The 3rd International Symposium on Cognitive Neuroscience Robotics, 2016.12.11, 千里ライフサイエンスセンター, 大阪府.
- ② Kitazawa, S.: Interaction between space, “motion” and time in our conscious mind. Time in Tokyo: International Symposium on temporal perception and experience. 2016.10.10, 東大 ENEOS ホール, 東京都.
- ③ Kitazawa, S.: Why does the world remain stable while we move our eyes? a background coordinate hypothesis. The 3rd CiNet conference, Neural mechanisms of decision making, 2016.2.4, CiNet, 大阪府.
- ④ Kitazawa S.: Interaction between space and time in our conscious mind. Special lecture, The 22nd Annual Meeting of the Japanese Society for Chronobiology. 2015.11.21, 東大伊藤ホール, 東京都.
- ⑤ 北澤茂. こころの時間・こころの空間. 「心の先端研究の新たな地平」 2013.7.7, 国際高等研究所, 京都府.

[その他]

ラボホームページ

<http://www.fbs.osaka-u.ac.jp/jpn/general/lab/181/>

6. 研究組織

(1)研究代表者

北澤 茂 (KITAZAWA, Shigeru)
大阪大学・生命機能研究科・教授
研究者番号 : 00251231

(2)連携研究者

熊野 弘紀 (KUMANO, Hironori)
大阪大学・生命機能研究科・特任助教
研究者番号 : 40568325

内村 元昭 (UCHIMURA, Motoaki)

大阪大学・生命機能研究科・特別研究員
研究者番号 : 30750947

中野 珠実 (NAKANO, Tamami)
大阪大学・生命機能研究科・准教授
研究者番号 : 90589201

高橋 俊光 (TAKAHASHI, Toshimitsu)
大阪大学・生命機能研究科・助教
研究者番号 : 00250704

猿渡 正則 (SARUWATARI, Masanori)
大阪大学・医学系研究科・助教
研究者番号 : 90452309

井上 雅仁 (INOUE, Masato)
国立研究開発法人情報通信研究機構・脳情報通信融合研究センター脳情報通信融合研究室・研究員
研究者番号 : 10423047

宇賀 貴紀 (UKA, Takanori)
山梨大学・総合研究部・教授
研究者番号 : 50372933

(3)研究協力者

CHAKRABARTY Mrinmoy
大阪大学・医学系研究科・博士課程 4 年