

■シンポジウム 後方連合野への新しい視点

追従眼球運動における MST 野の役割

河野 憲 二*

要旨：広い視野の視野全体が動くと、眼はこの動きを追いかけて動き始める。この眼の動きを追従眼球運動と呼ぶ。追従眼球運動は動かす視覚刺激の性質によって変化することが行動学的研究によって知られている。さまざまな視覚刺激を用いて、MST野のニューロン活動と眼の動きを同時に記録して調べたところ、さまざまな視覚刺激による追従眼球運動の変化とMST野のニューロン活動の変化が並行して観察された。この結果は追従眼球運動には、MST野における運動視の神経機構の性質がかなり反映されていることを示している。

神経心理学 13 ; 90-95, 1997

Key Words : 追従眼球運動, MST野, 運動視
ocular following response, MST area, visual motion processing

広い視野の視野全体が動くと、眼はこの動きを追いかけて動き始める。この眼の動きを追従眼球運動と呼ぶ。追従眼球運動は、体を動かしたときに起こる視界のぶれを防ぎ、視覚機能を常に良い状態に保つのに重要な役割を果たしていると考えられる (Miles et al, 1986)。この眼球運動は、図 1 A に示すように、覚醒しているサルの前にスクリーンを置き、そこに視覚刺激を投影し、動かすことにより実験室内で誘発することができる。サルを用いて、脳のいくつかの部位から単一ニューロンの活動を記録し、広い視野の視覚刺激を動かした時の反応を調べたところ、大脳後方連合野の一部である MT, MST 野と、背外側橋核、小脳腹側傍片葉に追従眼球運動時に発火するニューロンが存在することがわかった (Kawano et al, 1994 ; Kawano et al, 1992 ; Shidara et al, 1993)。さらに MST 野、背外側橋核、小脳腹側傍片葉に微量の薬物を注入することにより局所破壊すると追従眼球運動に障害が現われること、また小脳腹側傍片葉を電気刺激すると、眼球運動が誘

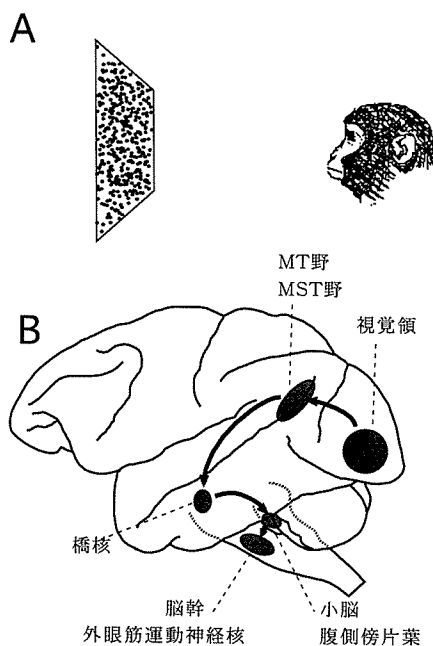


図 1

A : サルを用いた追従眼球運動実験の概念図。
B : 追従眼球運動の発現に関与していると考えられる神経回路。サルの脳を横から見た模式図。

1997年3月25日受理

The Role of the MST Area in Ocular Following

*電子技術総合研究所, Kenji Kawano : Electrotechnical Laboratory

(別刷り請求先 : 〒305 つくば市梅園1-1-4 電子技術総合研究所 河野憲二)

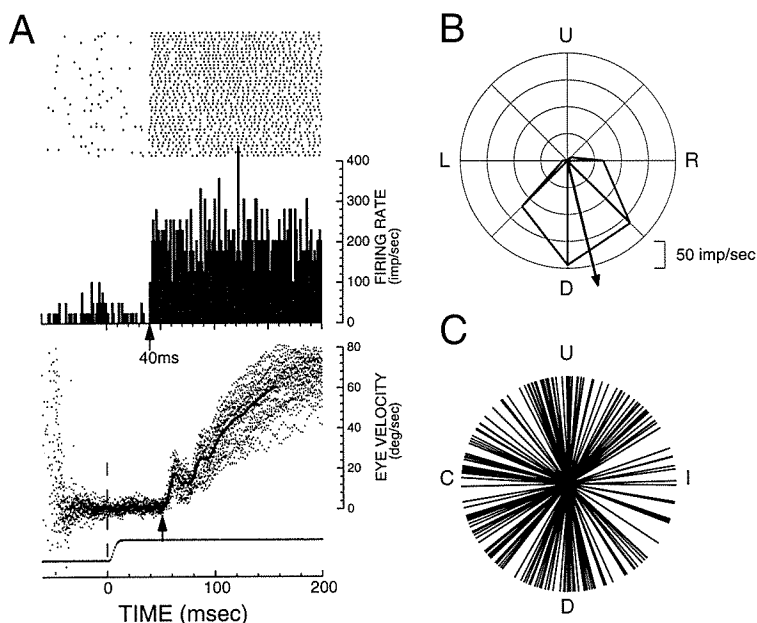


図 2

- A : MST野から記録されたニューロンの活動と追従眼球運動 (文献 2 より)。ランダムドット像が下方に160度/秒で動いた時の反応を示す。上からニューロン活動のラスタ表示, ヒストグラム表示, 眼の動く速度の重ね書きとその平均 (太線), 視覚刺激の動く速度をそれぞれ示す。矢印は眼球運動の潜時。
- B : Aのニューロンの方向選択性。
- C : 187個のMSTニューロンの方向選択性。

発されることがわかった。これらの結果から、追従眼球運動の発現には網膜から大脳視覚領, MT, MST 野, 背外側橋核, 小脳腹側傍片葉を経て眼球運動神経核に到る神経回路が関与していると考えられる (Kawano et al, 1996a, b) (図 1 B)。追従眼球運動は動かす視覚刺激の性質によって変化することが行動学的研究によって知られている (Miles et al, 1986)。この視覚刺激の性質に対応した眼球運動の変化が神経回路のどのレベルで起こっているかを明らかにするため、さまざまな視覚刺激を用いて、MST 野のニューロン活動と眼の動きを同時に記録して調べた (Kawano et al, 1994)。

実験に先だって、ネブタール麻酔下で、眼球運動計測用のコイル、頭部固定用ホルダー、単一ニューロン記録のための記録用チャンパー等を取り付ける。手術の傷が十分回復してから実験を開始した。図 1 A に示すように、覚醒しているサルの前に約90°×90°のスクリ

ーンを置き、そこに視覚刺激を投影する。視覚刺激には視野全体に広がるランダムドット像あるいは白黒の市松模様 (チェッカーボードパターン) を用いた。投影された視覚刺激は、ミラー・ガルバノメーターで上下左右いずれの方向へも動かすことができ、動かす速度は10度/秒から160度/秒まで任意に選ぶことができる。視覚刺激の動きは、サルが視野の中心部に視線を移してから50ミリ秒後に開始する。視覚刺激が150~300ミリ秒動くとシャッターが下り、視野は真っ暗になる。この間に起こる眼の動きを電磁誘導方式で記録し観察した (Kawano et al, 1994)。

広い視野の視野全体に投影されたランダムドット像が動くと、眼は非常に短い潜時でその動きを追いかけて動き始める。図 2 A にランダムドット像が下方に160度/秒で動いた時に起こる MST 野のニューロン活動と追従眼球運動の例を示す。視野全体に投影したランダム

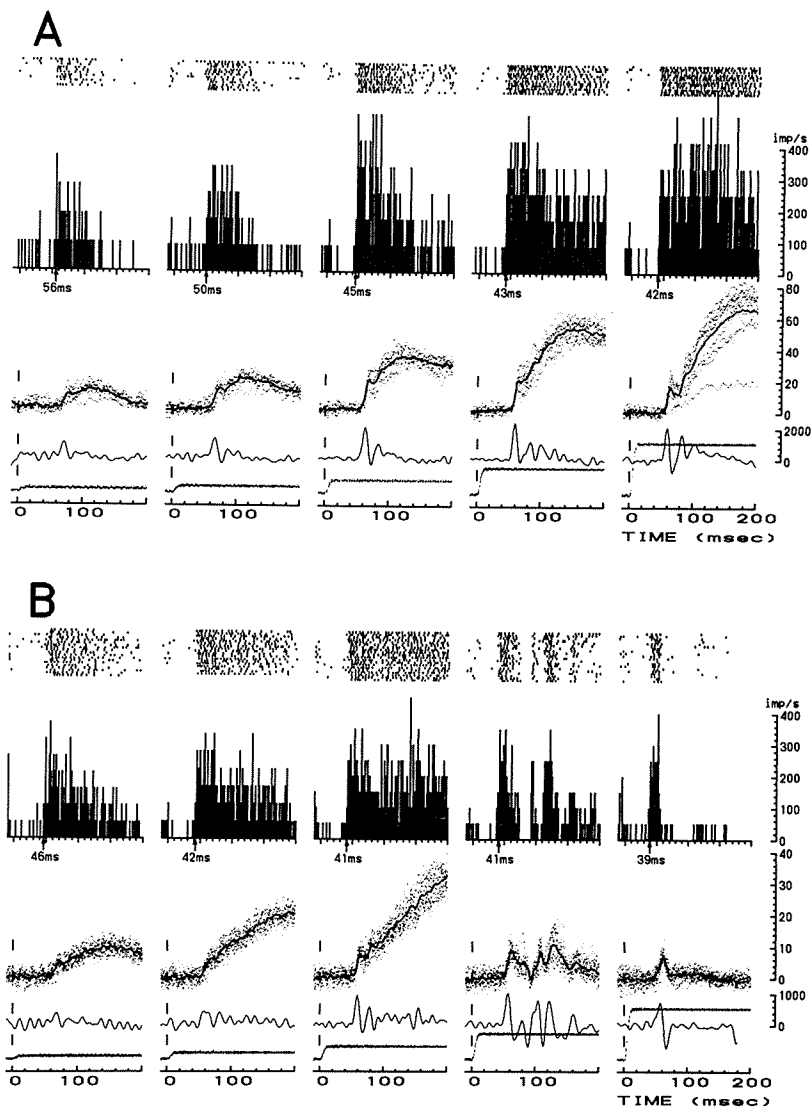


図3

A: ランダムドット像が下方方向に動いた時の図2のニューロンの反応(文献2より)。刺激速度は左から10, 20, 40, 80, 160度/秒。

B: チェッカーボード像が下方方向に動いた時の図2のニューロンの反応。刺激速度は左から10, 20, 40, 80, 160度/秒。上からニューロン活動のラスター表示, ヒストグラム表示, 眼の動く速度の重ね書きとその平均(太線), 眼の動きの加速度, 視覚刺激の動く速度をそれぞれ示す。

ドット像が下方方向に160度/秒で動き始めると, このニューロンは40ミリ秒の潜時で活動を開始している。ニューロン活動が始まってから12ミリ秒して, 視覚刺激が動き始めてから52ミリ秒の潜時で追従眼球運動が始まっている。視野全体に投影したランダムドット像を上下左右斜めの8方向に動かした場合のこのニューロン

の反応を図2Bの極座標表示のグラフに示す。このニューロンが下方方向へ強い方向選択性を持っていることがわかる。MST野から記録された広い視野の視覚刺激の動きに反応するニューロンのほとんどが, 強い方向選択性を示し, その方向選択性は上下左右さまざまな方向に分布していた(図2C)。次に, 視覚刺激を

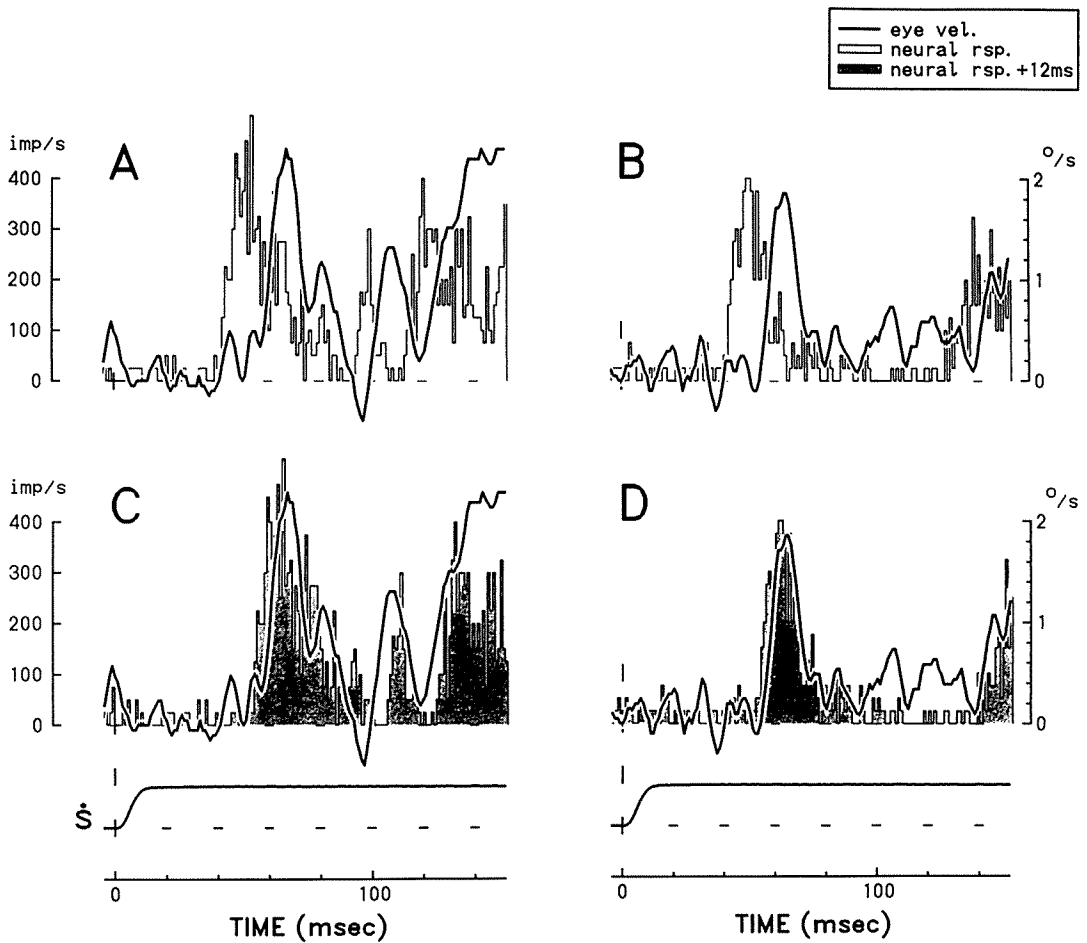


図 4

図 3 B のチェッカーボード像が下方向に 80 度/秒 (A), 160 度/秒 (B) で動いた時の眼の動き (速度) とニューロン活動 (ヒストグラム表示)。C, D はそれぞれ A, B のニューロン活動を 12 ミリ秒遅くして重ね書きしたもの。

動かす方向は最適方向にしておき、10 度/秒から 160 度/秒までのさまざまな速度で刺激を動かして調べてみた (図 3 A)。このニューロンは視覚刺激の動く速度が 160 度/秒の時、最も強い反応を示した。またこの図から眼の動きも 160 度/秒の時が最大であることがわかる。またこの時、追従眼球運動とニューロン反応の潜時に注目してみると、視覚刺激の動きが早くなるほど両方の潜時が短くなっていくことがわかる。つまり、追従眼球運動の潜時とニューロン活動の始まる時間は常に並行して変化し、しかもニューロン活動が常に目の動きに先行して起こっていることがわかる。

ニューロン活動と追従眼球運動の関係を調べるため、視覚刺激をランダムドット像から白黒各 1 度の市松模様 (チェッカーボードパターン) に変えたときの反応を図 3 B に示す (Kawano et al, 1994)。視覚刺激の動く速度が 40 度/秒までは、ランダムドットの時と同じように刺激の速度が早くなるに連れて反応も大きくなっているが、80 度/秒からは反応が急に弱くなっている。この時の時間周波数は約 40 Hz で、行動学的実験 (Miles et al, 1986) で報告されているように、追従眼球運動も急に小さくなっていることがわかる。また、市松模様が 80 度/秒で動いた時、160 度/秒で動いた時の

ニューロン活動と目の動く速度をそれぞれ比べるため、図4にニューロン活動と目の動く速度とを重ね書きして示す。Aは80度/秒の時の反応、Bは160度/秒の時の反応をそれぞれ示す。80度/秒のときにはニューロンは周期的に発火の増加と減少を繰り返し、眼にも周期的な動きが観察でき、160度/秒の時には、ニューロンが一過性の活動を示し、眼は20ミリ秒程度動いて停止している。このようにニューロン活動と目の動く速度が非常によく似て変化していることがわかる。さらに、ニューロン活動のヒストグラムを12ミリ秒ほど後ろに動かしてみると図4A, Bがそれぞれ図4C, Dのようになり、ニューロン活動と追従眼球運動とが非常に密接な関係にあり、ニューロン活動の変化は眼の動きに常に約12ミリ秒先行して起こっていることが示される。

ニューロン活動と追従眼球運動の関係をより詳しく知るため、スクリーンの前にスリガラスを置き、そのスリガラスを通して映したランダムドット像を動かしてニューロン活動と眼球運動の変化を調べた(Kawano et al, 1994)。スリガラスを通して映されたランダムドット像はぼやけた、空間周波数の低い、コントラストの弱いものとなり、行動学的研究(Miles et al, 1986)によりこのような視覚刺激によって起こる追従眼球運動はその潜時が延長することが知られている。スクリーンとスリガラスとの距離が離れば離れるほど、MST野のニューロン活動の潜時も眼の動きの潜時と並行してだんだん長くなることが観察された(Kawano et al, 1994)。

このようなぼやけさせたランダムドット像、市松模様など、さまざまな視覚刺激を用いて、一つのニューロンの潜時の変化と眼球運動の潜時の変化を系統的に調べ、プロットしたのが図5である。常にニューロン活動が眼の動き始めに約10ミリ秒先行して起こっていることがわかる。これらの結果は、視覚刺激を変化させたときに起こる追従眼球運動の変化と、MST野のニューロン活動の変化に密接な関係があることを示している。

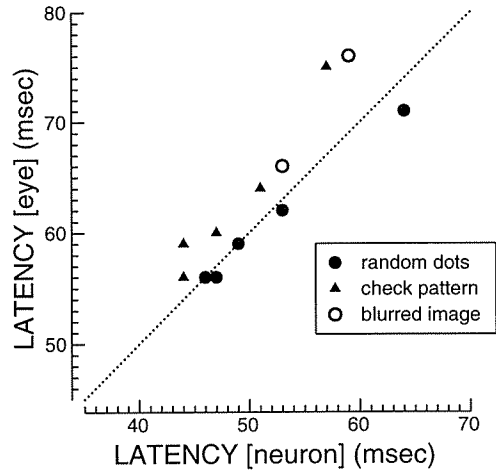


図5

さまざまな視覚刺激を用いて計測したMSTニューロンの潜時と追従眼球運動の潜時。ランダムドット像、チェッカーボード像はいずれも10, 20, 40, 80, 160度/秒で動かした。点線はニューロン活動の潜時が眼球運動の潜時よりも10ミリ秒早い場合を表わしている。

網膜から入った視覚情報は、外側膝状体、第一次視覚領を経てMT, MST野に至り、視覚刺激の動きに対応するニューロン活動を引き起こす。視覚刺激を変化させるとMST野のニューロン活動に変化が見られ、その変化が、橋核、小脳腹側傍片葉を経て外眼筋に達し、眼球運動の変化となって観察されていると考えられる。この結果は、追従眼球運動には、MST野における運動視の神経機構の性質がかなり反映されていて、眼球運動とニューロン活動を同時に記録し、研究していくことが、大腦後方連合野における運動視のメカニズムを調べる有力な手段になることを示している。

文 献

- 1) Kawano K, Shidara M, Yamane S: Neural activity in dorsolateral pontine nucleus of alert monkey during ocular following responses. *J Neurophysiol* 67; 680-703, 1992
- 2) Kawano K, Shidara M, Watanabe Y et al: Neural activity in cortical area MST of alert monkey during ocular following responses. *J Neurophysiol* 71; 2305-2324, 1994
- 3) Kawano K, Shidara M, Takemura A et al:

- Inverse-dynamics representation of eye movements by cerebellar Purkinje cell activity during short-latency ocular-following responses. *Ann New York Acad Sci* 781 ; 314-321, 1996a
- 4) Kawano K, Takemura A, Inoue Y et al : Visual inputs to cerebellar ventral paraflocculus during ocular following responses. *Progress in Brain Res* 112 ; 415-422, 1996b
- 5) Miles FA, Kawano K, Optican LM : Short-latency ocular following responses of monkey. I. Dependence on temporospatial properties of visual input. *J Neurophysiol* 56 ; 1321-1354, 1986
- 6) Shidara M, Kawano K : Role of Purkinje cells in the ventral paraflocculus in short-latency ocular following responses. *Exp Brain Res* 93 ; 185-195, 1993

The role of the MST area in ocular following

Kenji Kawano

Electrotechnical Laboratory

Movements of the visual scene evoke short-latency ocular following responses. We investigated neural activities in the medial superior temporal (MST) area of the cerebral cortex of behaving monkeys during brief, sudden movements of a large-field visual stimulus, eliciting ocular following. Most of the neurons responded to a moving visual scene with directional selectivity, preferring high stimulus speeds. Their latencies were very short, and about half of them started their increase of firing rate more than 10ms before the eye movements. The result, together with the fact that the gain of the ocular following responses reduced after focal chemical lesions in the MST, indicated an im-

portant role of the MST neurons in ocular following. Single unit studies in the dorsolateral pontine nucleus and in the ventral paraflocculus of the cerebellum suggested that the neural activities in the MST are mediated by a pathway including these structures to elicit ocular following. The response properties of MST neurons were further studied by using different kind of visual stimuli (check patterns, blurred images). The dependence of responses of MST neurons on visual properties of stimuli was similar to that of ocular following. The result supports the idea that many features of ocular following are a consequence of visual processes in the MST area.

(*Japanese Journal of Neuropsychology* 13 ; 90-95, 1997)