

機関番号：17701

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2008～2010

課題番号：20300095

研究課題名(和文) 選択的注意の成り立ちの理解—比較認知神経科学的アプローチ

研究課題名(英文) To understand the neuronal basis of selective attention:
Comparative cognitive neuroscientific approach

研究代表者

内山 博之 (UCHIYAMA HIROYUKI)

鹿児島大学・理工学研究科(工学系)・教授

研究者番号：70223576

研究成果の概要(和文)：

鳥類の網膜への遠心性投射系である向網膜系の構造と機能について多面的な研究を行った。向網膜神経核の損傷は、視覚探索行動の標的選択の精度を低下させた。また IO ニューロンはその受容野へ頭部を向ける運動の直前に活動を上昇させた。さらに双極細胞が向網膜系の最終標的細胞である可能性が示唆された。このように視覚誘導性行動への選択注意の寄与が向網膜系を介してどの様に実現されるか明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：

We studied structure and function of the avian retinopetal system, the isthmo-optic (IO) system, by means of various methods. We revealed that lesions of ION impair target selection for visually guided beak-reaching. Furthermore, we clarified that the IO neurons fire before onset of head saccades toward their receptive field. Additionally, we indicated the possibility that bipolar cell could be the target for the IO target cells. Thus these results indicate how selective attention may contribute to visually guided behavior via the IO system.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006年度			
2007年度			
2008年度	3,800,000	1,140,000	4,940,000
2009年度	3,200,000	960,000	4,160,000
2010年度	2,000,000	600,000	2,600,000
総計	9,000,000	2,700,000	11,700,000

研究分野：総合領域

科研費の分科・細目：情報学・認知科学

キーワード：選択的注意，向網膜神経核，遠心性投射系，網膜，視蓋，サッケード，逐次探索・並列探索，比較認知

1. 研究開始当初の背景

(1) 選択的注意の神経基盤

選択的注意とは、詳細な処理の対象や定位行動や到達運動などの運動の標的を選択する神経過程である。認知の成立や意識的行動

の遂行に必須であるにも関わらず、それを実現する神経機構は明らかとなっていない。選択的注意の脳内機構に関するモデルの中で最も受け入れられているものは、Koch と Ullman によるものである。このモデルは、

複数の特徴の空間的分布(feature maps)を線形加算した顕著さを表現する脳内地図(saliency map)と、その saliency map に作用する WTA (winner-take-all)型の競合回路から成り立っている。視野内の様々な特徴量は加算されて、顕著さ(saliency)というスカラー量に統合される。saliency map 上の各領域は WTA 型回路を介して広域的な競合を行い、勝ち残った領域が選択的注意によって選択された領域となり、更なる詳細な処理の対象となる。霊長類を対象とした生理実験で、saliency map は、前頭眼野、後部頭頂葉、視床枕、上丘などで表現されていると報告されている。しかしながら、いずれの研究においても、それらの候補領域での競合回路の存在については言及されていない。選択的注意とは前述のように処理対象や運動の標的を選択する過程であるので、競合回路による絞り込みは本質的且つ必須なものであるが、このように霊長類においては広域的競合を含む選択的注意過程がどのようにインプリメントされているか不明である。

(2) 広域的競合回路

広域的競合回路は、相互抑制機構によって実現できる。甘利が1970年代後半に提案した基本競合系は、その最も基本的なものである。基本競合系では、競合する全ての興奮性ニューロンが単一の抑制性ニューロンを介して相互抑制する。広域的競合を実現するためには、この基本競合系のように系に属する全てのニューロン間の相互抑制が必要である。しかし、競合するニューロン数がある程度多い場合は、基本競合系のように単一の抑制性ニューロンを介した相互抑制をインプリメントするのは実際の神経回路ではほとんど困難で現実的ではない。現時点では多くのニューロン間の広域的競合がどのようにして実現されているのか不明である。

(3) 鳥類の向網膜系

脳から網膜への遠心性投射系である向網膜系は、ヒトを含む多くの脊椎動物で見いだされているが、鳥類が最も発達した向網膜系を持つ。この向網膜系の存在は、網膜が単に受容した視覚情報を脳へ送るだけでなく、脳によって何らかの制御を受けていることを意味する。申請者らや他の研究グループの研究によって、鳥類の向網膜系の以下のような特徴が明らかとなっている。

- ①対側網膜に遠心性に投射する向網膜ニューロンは、中脳被蓋に密集して isthmo-optic nucleus (ION)というコンパクトな核を形成している。
- ②isthmo-optic (IO) ニューロンは対側網膜の単一の標的細胞(IO 標的細胞)と結合し、

また同側の視蓋の単一のニューロン(視蓋 IO ニューロン)からの投射を受ける。このように、向網膜系は、視蓋 IO ニューロン、IO ニューロン、IO 標的細胞の直列的に結合した3つのニューロンが構成する向網膜モジュールが約1万個並列して配置された構造となっている。

- ③向網膜系は局所対应的に構成されており、単一の向網膜モジュールは網膜の視野角1-3°に相当する小領域の網膜出力ニューロン(神経節細胞)の視覚反応を一過的に増強する。
- ④ION は少数の GABA 作動性介在ニューロンを含み、向網膜モジュール間の広域的競合の場となっている。
- ⑤視蓋 IO ニューロンは、網膜からの bottom-up 信号だけでなく、視覚皮質相同部位からの top-down 信号も受ける。

このような特徴は、向網膜系が網膜の局所的ゲインを一過的に増強する神経システムであることを示している。このことは、前述の Koch と Ullman の選択定注意のモデルにもよく対応する。すなわち、視蓋 IO ニューロンの視蓋内の2次元分布が顕著さの2次元分布を表現する saliency map であり、その出力の空間分布は広域的競合の場である ION を経て、より空間的に tune されたものとなる。少数の active な向網膜モジュールは、それぞれ対応した局所的な網膜領域の出力を一過的に増強する。このように様々な構造的、機能的特徴から、向網膜系は選択的注意を反映した信号を網膜に送って、網膜出力に対して空間的なバイアスをかけていると考えられる。従って行動中の動物の向網膜系のニューロンの活動を詳細に検討することによって、注意の神経基盤をニューロンレベルで検討することが可能となる。注意がニューロン活動にどのように影響するかということは、霊長類を用いた様々な実験で詳細に記述されている。しかしながら注意そのものの成立に関しては、前述の saliency map の存在の可能性を示唆するデータ以上のものは霊長類を使った実験によっても得られていない。向網膜系は網膜出力の遠心性制御に特化したシステムであり、特に中脳の ION という神経核はほとんど網膜に投射する向網膜ニューロンだけで構成されており、このようなシステムとして機能が特化し、構成が単純であるという特徴は実験系として非常に優れている。

2. 研究の目的

本研究は、鳥類の向網膜系の構造と機能的意義の詳細を把握し、注意を成立させている神経基盤を解明し、ヒトの選択的注意の成り立ちの理解への一定の示唆を得ることを目

的とする。

3. 研究の方法

研究は、形態学的解析、電気生理学的記録、行動解析、数理モデルのシミュレーションを駆使して多面的に行うが、特に向網膜系がシステムとして動物の行動や認知過程にどのように貢献するかの検討に重点をおく。実験動物には、向網膜系の発達したウズラとハトを用いる。

(1) 視覚探索や新奇オブジェクトの発見に対する向網膜系の寄与

① ION 破壊による影響

視覚探索や新奇オブジェクトの発見といった選択的注意を要する視覚機能に、向網膜系がどのように関与しているかを調べる。通電によって片側あるいは両側の ION を破壊した動物を作成する。散乱した餌を探索させる課題と、採餌中に後方から視野の周辺部から導入する新奇なオブジェクトの発見課題を行わせ、ION 破壊の影響を調べる。

② 課題遂行時の I0 ニューロンの活動記録

①と同じ課題の遂行時に、I0 ニューロンから活動を記録する。視覚探索時や新奇オブジェクトの発見時の I0 ニューロンの活動を観察する。

(2) 網膜内回路による網膜出力のゲイン増強の実現

① I0 標的細胞と網膜神経節細胞を中継する細胞の同定

ION を電気刺激することで網膜の出力細胞である網膜神経節細胞(RGC)の視覚応答が増強されることがわかっているが、I0 ニューロンからの投射を受ける I0 標的細胞は RGC に直接投射しない。このように I0 ニューロンと I0 標的細胞を介した RGC のゲイン調節は、網膜に存在する他のニューロンによって中継される。その中継候補の細胞には、アマクリン細胞の他に、内網状層の最外層に突起を持つ双極細胞が含まれる。I0 標的細胞の軸索は内網状層の最外層に終末し、さらに I0 標的細胞は parvalbumin および NOS 免疫陽性であることがわかっているため、候補細胞の細胞内染色と免疫染色を組み合わせることで I0 標的細胞の標的を同定する。

② 向網膜系の影響を受ける網膜神経節細胞のタイプの同定

急性動物または慢性動物を用いて、ION 電気刺激が特定のタイプの RGC に影響するのか、あるいはほとんどのタイプの RGC に広く影響するのかを明らかにする。仮に影響に偏りがあるとすると、注意の影響を強く受ける視覚機能とそうではない視覚機能が存在する

ことになる。

4. 研究成果

それぞれの研究方法による成果を項目毎に以下に示す。

(1) 視覚探索や新奇オブジェクトの発見に対する向網膜系の寄与

① ION 破壊による影響

ウズラを用いた研究では文字図形を標的的刺激と妨害刺激とした視覚探索を学習させ、向網膜神経核の損傷の効果を調べた。向網膜神経核を損傷した動物では、妨害刺激を同時に提示した場合には探索の正答率が著しく低下した([3][7][8][10][13])。ハトを用いた研究においても ION 損傷個体は、非損傷個体に比べて全体的に標的刺激の検出率が低く、検出までにより長い時間を要した。この差は、逐次探索条件でより顕著であった。標的刺激を単独で提示した場合は全く損傷の効果は見られなかったことから、向網膜神経核の損傷は、視覚誘導性行動の標的選択の精度を低下させるということが明らかとなった。さらに、損傷効果は逐次探索条件で顕著なことから、ION はボトムアップよりもトップダウンの注意に関与することが示唆された([1][4][5][6][9])。キンカチョウを用いた研究では空間課題と視覚パターン課題を訓練し、それぞれ Wulst 損傷と内外套(entopallium)を行ったところ、Wulst 損傷では空間課題が、内外套損傷では視覚パターン課題がそれぞれ障害を受けることがわかった。これ以前に海馬損傷が空間課題を障害することがわかっており、また解剖学的には海馬は Wulst からの入力を受けるが内外套からは受けないこともわかっている。このことは大脳レベルでは視床-高外套-海馬の系が空間情報処理を行っていることを示唆する。

これらを成果として 10 件の学会発表を行った。またこの結果をまとめて国際学術雑誌に投稿準備中である。

② I0 ニューロンの活動記録

頭部無拘束の覚醒した動物を使った実験によって、I0 ニューロンはその受容野に対する視覚刺激によって受動的に発火するだけでなく、自発的に発火することがわかった([1][11])。その自発発火は頭部が静止している間にも、また頭部サッケード運動開始直前にも見られた。頭部サッケード運動開始直前の自発発火は頭部運動の方向に依存しており、その記録している I0 ニューロンの受容野へ頭部を向ける運動の直前約 200 ミリ秒の間、相動的な活動が観察されたが、それ以外の方向の運動直前には活動はほとんど観察されなかった。このような観察結果は、I0 ニューロンが covert な注意を反映した

信号を網膜へ送り、網膜の局所的ゲインが増強された結果、それに対応して overt な頭部運動（視線移動）が生じたことを示していると考えられる。

これらを成果として1件の国際学術論文と1件の学会発表を行った。

(2) 網膜内回路による網膜出力のゲイン増強の実現

① IO 標的細胞と網膜神経節細胞を中継する細胞の同定

DiI による網膜ニューロンの標識と parvalbumin 免疫染色による IO 標的細胞の標識を組み合わせて行い、いくつかの双極細胞がもつ内網状層最内層の水平突起の位置が IO 標的細胞の終末付近にあることを示した。このことは双極細胞が向網膜系の最終標的細胞である可能性を示唆する ([3][8])。

これらの成果として2件の学会発表を行った。

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1件)

- [1] Hiroshi Ohno, Hiroyuki Uchiyama (2009), Non-visually evoked activity of isthmo-optic neurons in awake, head-unrestrained quail, *Experimental Brain Research*, Volume194 Issue3, 339-346, 査読有

[学会発表] (計13件)

- [1] Otaki, S., Goto, K., & Watanabe, S., Differential effects of spatial separation on visual feature binding by humans and pigeons., *International Workshop for Young Researchers "Knowing self, knowing others"*, Kyoto University, 2011年2月29日
- [2] 内山博之, 井尻淳, 大野裕史, 向網膜系の網膜内神経回路の神経構築, 電子情報通信学会 ME とバイオサイバネティクス研究会, 鹿児島大学, 2011年1月27日
- [3] 児玉竜起, 金坂聡士, 大野裕史, 内山博之, 視覚探索における向網膜神経核損傷の影響, 電子情報通信学会 ME とバイオサイバネティクス研究会, 鹿児島大学, 2011年1月27日
- [4] 大瀧翔, 後藤和宏, 渡辺茂, ヒトとハトの視覚的特徴結合における相似と相違, 第4回京都大学・慶應義塾大学グローバ

ル COE 共催シンポジウム「トランスナショナルな心・人・社会」, 京都大学, 2011年1月8日

- [5] 大瀧翔, 後藤和宏, 渡辺茂, ヒトとハトの視覚的特徴結合における相似と相違, 第6回犬山比較社会認知シンポジウム, 京都大学霊長類研究所, 2010年12月18日
- [6] 大瀧翔, 後藤和宏, 渡辺茂, ハトとヒトの視覚的特徴結合における相似と相違, 日本基礎心理学会第29回大会, 関西学院大学, 2010年11月27日
- [7] Hiroyuki Uchiyama, Hiroshi Ohno, Ryuki Kodama, Lesions of the isthmo-optic nucleus impair target selection for visually guided reaching, *Neuroscience 2010*, 神戸コンベンションセンター, 2010年9月2日
- [8] 大野裕史, 児玉竜起, 内山博之, 向網膜系による網膜出力の遠心性調節, 電気学会 電子・情報・システム部門大会, 熊本大学, 2010年9月2日
- [9] 大瀧翔, 後藤和宏, 渡辺茂, ハトとヒトの視覚的特徴結合における相似と相違, 日本動物心理学会第70回大会, 帝京大学, 2010年8月27日
- [10] Hiroshi Ohno, Ryuki Kodama, Hui Dong, Shou Otaki, Kazuhiro Goto, Shigeru Watanabe, Hiroyuki Uchiyama, Functional role of the isthmo-optic system in visual search tasks, *Neuroscience 2009*, 名古屋国際会議場, 2009年9月17日
- [11] 福永貴大, 大野裕史, 内山博之 (2008), 視覚探索時の向網膜神経細胞の活動, 第61回電気関係学会九州支部連合大会, 大分大学工学部, 2008年9月25日
- [12] 高崎裕司, 董徽, 大野裕史, 内山博之, 向網膜神経回路の形態学的特性, 第61回電気関係学会九州支部連合大会, 大分大学工学部, 2008年9月25日
- [13] Hiroshi Ohno, Ryuichi Yamaguchi, Takahiro Fukunaga, Hiroyuki Uchiyama, Functional role of the retinopetal neurons in visual search, *Neuroscience 2008*, 東京国際フォーラム, 2008年7月11日

6. 研究組織

(1) 研究代表者

内山 博之 (UCHIYAMA HIROYUKI)
鹿児島大学・理工学研究科 (工学系)・教授
研究者番号 : 70223576

(2) 研究分担者

渡辺 茂 (WATANABE SHIGERU)
慶應義塾大学・文学部・教授
研究者番号 : 30051907

大野 裕史 (ONO HIROSHI)
鹿児島大学・理工学研究科・助教
研究者番号 : 00363606