

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 9 日現在

機関番号：14401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25380981

研究課題名(和文) 視覚ニューロンの刺激方位選択性は網膜神経節細胞が起源か？

研究課題名(英文) Are orientation selectivity of visual neurons originated in retinal ganglion cells?

研究代表者

内藤 智之(Naito, Tomoyuki)

大阪大学・医学(系)研究科(研究院)・講師

研究者番号：90403188

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：大脳皮質一次視覚野ニューロンは大脳皮質一次視覚野において初めて生じると考えられてきた。本研究では一次視覚野の前段階である網膜神経節細胞および外側膝状体中継細胞に方位選択性がすでに存在し、網膜から大脳に至る情報処理過程において最適方位の一致したニューロン間に興奮性結合が存在することを明らかにした。この結果は、視覚ニューロンの刺激方位選択性が網膜神経節細胞に由来することを示唆する。

研究成果の概要(英文)：Orientation selectivity has been believed to first emerge in the primary visual cortex. Our research revealed that 1) retinal ganglion cells and neurons in the lateral geniculate nucleus, the pre-stage of primary visual cortex exhibited significant orientation selectivity, and that 2) there were excitatory connections between neurons with similar preferred orientations in the early visual pathway. These results suggest that orientation selectivity of visual neurons is originated in the retinal ganglion cells.

研究分野：実験心理学

キーワード：刺激方位選択性 網膜神経節細胞 外側膝状体中継細胞 一次視覚野 受容野 受容野周囲抑制 相互
相関解析

1. 研究開始当初の背景

一次視覚野(V1)ニューロンの刺激方位選択性は、物体の輪郭抽出や図と地の境界を同定するために重要な役割を果たす特徴選択性である。V1の前段階である外側膝状体(LGN)ではニューロンの刺激方位選択性は観察されず、刺激方位選択性は一次視覚野において初めて生じると考えられている(Hubel, Wiesel. 1962; Ferster 1988; Priebe, Ferster 2012)。このため、刺激方位選択性の形成メカニズムは、視床-大脳皮質間における情報変換処理過程を検討するためのモデルケースとされ、一次視覚野における刺激方位選択性の形成メカニズムに関する多くの研究が行われてきた(Anderson, Carandini, Ferster 2000; Tan et al., 2011等)。

しかし、申請者は先行研究において、これまで刺激方位選択性を示さないと考えられてきたLGNニューロンが広域視覚刺激に対して明瞭な刺激方位選択性を示すことを報告した(Naito et al. 2007)。更にLGNニューロンの刺激方位選択性を詳細に検討した結果、広域でかつ高空間周波数刺激を用いた場合80-90%の外側膝状体ニューロンが有意な刺激方位選択性を示すことを見出した(Suematsu, Naito, Sato. 2012)。現在進行中の研究において、LGNの前段階である網膜神経節細胞(RGC)においても、多くのニューロンが刺激方位選択性を示すことを見出した。申請者のこれまでの研究結果は、刺激方位選択性はRGCの段階で既に存在し、興奮性投射によって外側膝状体、一次視覚野に伝達される可能性を強く示唆する(図1)。しかし、RGCが示す刺激方位選択性が、V1ニューロンの刺激方位選択性形成に直接寄与しているという証拠が示されていないという問題が指摘されている。

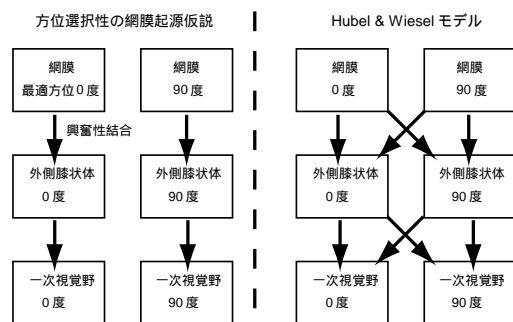


図1 本研究の仮説(左)とこれまでのモデル(右)

2. 研究の目的

本研究では、「刺激方位選択性はRGCから始まり、LGN、V1に興奮性直接投射で伝達される」という刺激方位選択性の網膜起源仮説を提案し、これを検証するin vivo電気生理実験を行う。RGC-LGNニューロンペア、LGN-V1ニューロンペアをin vivo細胞外記録法で同時記録し、最適刺激方位の類似したニューロン同士が機能的結合を有している確

率が有意に高いかどうかを検討することで、RGCの刺激方位選択性が、V1の刺激方位選択性に直接寄与するのかが明らかにする。

3. 研究の方法

麻酔・非動化したネコを用いて、RGC-LGNニューロンペア、LGN-V1ニューロンペア細胞外応答を同時記録する。各ニューロンペアにおいて機能的直接結合の有無を、相互相関法を用いて同定する。逆相関法を用いた受容野再構築法で直接結合のあるニューロンペアの受容野の重なりを評価し、更に部分空間逆相関法を用いることで、各ニューロンの刺激方位選択性を短時間で記録する。刺激方位選択性の類似度を直接結合のあるペアとないペアで比較し、RGCで生じる刺激方位選択性がV1ニューロンの刺激方位選択性形成に関与するかどうかを検討する。

4. 研究成果

LGNニューロンの刺激方位選択性に対する刺激空間周波数、刺激サイズ及び輝度コントラストの影響を検討した。その結果、LGNニューロンの方位選択性は高空間周波数及び広域刺激に対して顕著に観察され、輝度コントラストには不変であった。またLGN内GABA抑制が刺激方位選択性の輝度コントラスト不変性形成に関与していることを明らかにした。

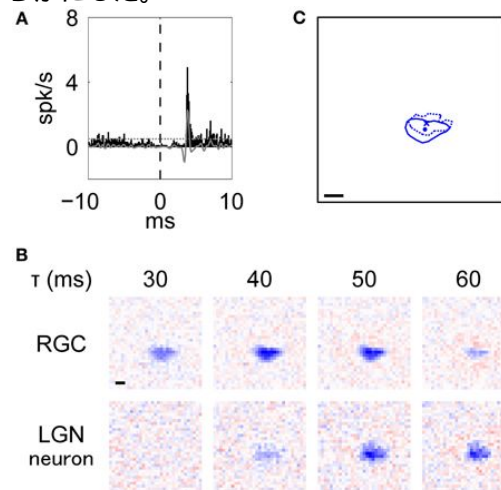


図2 RGCからLGNへの興奮性結合と受容野の重なり

LGNニューロンの刺激方位選択性が網膜神経節細胞(RGC)由来であることを検討するために眼球内に刺入した金属電極からRGCの視覚刺激に対するスパイク応答を細胞外記録法で記録し、同時にLGNに記録用金属電極を布置し視覚刺激誘発スパイク応答を細胞外記録した。RGCニューロンはLGNニューロンと同等の受容野楕円性及び刺激方位選択性を有し、最適方位が類似した細胞同士においてRGCからLGNへの直接投射が

観察された。この結果は、刺激方位選択性は RGC において既に生じており、RGC の方位選択性が興奮性直接投射により LGN ニューロンに引き継がれることを示唆している (図 2)。

V1 内での刺激方位選択性形成について、V1 出力層(2/3 層)ニューロンの刺激方位選択性は主に入力層(4 層)の方位選択性を反映しており、2/3 層内近傍ネットワークの影響は小さいことを見出した。

LGN—V1 結合について、受容野が重複する LGN ニューロンと V1 内 4 層ニューロンの他店同じ記録の結果、最適法が類似した LGN ニューロンと V1 ニューロンの間に興奮性結合が存在することが観察された。

以上の結果はネコ初期視覚において、網膜において既に生じている刺激方位選択性が、LGN を経由して V1 に引き継がれる可能性を強く示唆している。

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 7 件)

Kitaguchi M, Wakabayashi M, Sato H, Naito T. (2015) The classification of paintings by color statistics. IEICE Technical Report, 査読なし, 115(149) 93-98. <http://ci.nii.ac.jp/naid/40020557579>

Kitaguchi M, Wakabayashi M, Sato H, Naito T. (2014) Effects of first-order color statistics on painterly-rendering effect of visual images. IEICE Technical Report. 査読なし, 114(278): 9-13. <http://ci.nii.ac.jp/naid/110009959587>

Naito T, Suematsu N, Matsumoto E, Sato H. (2014) Relative spatial frequency tuning of human perception and its contrast dependency. Journal of Vision. 査読あり, 14(13). pii: 23. doi: 10.1167/14.13.23.

内藤智之. (2014) 部分空間逆相関法の認知科学研究への応用. 認知科学, 査読有り, 21(3): 396-406. doi: <http://doi.org/10.11225/jcss.21.396>

Naito T, Kasamatsu T, Sato H. (2014) Spike synchronization in cat primary visual cortex depends on similarity of surround suppression magnitude. European Journal of Neuroscience. 査読有り, 39(6): 934-945. doi: 10.1111/ejn.12469.

Suematsu N, Naito T, Miyoshi T, Sawai H, Sato H. (2013) Spatiotemporal receptive field structures in retinogeniculate connections of cat.

Frontiers in Systems Neuroscience. 査読あり, 7: 103. doi: 10.3389/fnsys.2013.00103.

Naito T, Okamoto M, Sadakane O, Shimegi S, Osaki H, Hara SI, Kimura A,

Ishikawa A, Suematsu N, Sato H. (2013) Effects of stimulus spatial frequency, size, and luminance contrast on orientation tuning of neurons in the dorsal lateral geniculate nucleus of cat. Neuroscience Research. 査読あり, 77(3):143-154. doi:10.1016/j.neures.2013.08.009.

〔学会発表〕(計 7 件)

Naito T et al. Cat primary visual cortex is selective for skewed statistics related surface properties of visual images. 2013 Neuro2013 ポスター発表、京都国際会議場(京都)6月21日。

内藤智之, 佐藤宏道. ネコ一次視覚野ニューロン間の同期発火現象と受容野周囲抑制の関係. 2013 視覚科学フォーラム第 17 回研究会. 立命館大学(草津・滋賀)8月6日。

内藤智之, 他. ネコ外側膝状体および一次視覚野ニューロンの物体表面光沢感選択性. 2013 年度 近畿生理談話会、口頭発表、奈良県立医大. 11月2日。

Naito et al. The statistical computation underlying surface property perception in the cat primary visual cortex. 2013, SfN 2013, 口頭発表, San Diego (USA). 11月11日。

Suemastu N, Naito T., et al. Spatiotemporal receptive field structures in the retinogeniculate connections of the cat. 2013, Sf2013. ポスター発表, San Diego (USA). 11月13日。

内藤智之, 他. ネコ外側膝状体中継細胞の方位選択性の時間ダイナミクスと生成メカニズム. 2014 冬季脳と心のワークショップ, ポスター発表, ルスツリゾート(北海道・留寿都). 1月9日。

Naito T, Sato H. 2014, Transformation from absolute to relative spatial frequency tuning in the cat primary visual cortex. FENS 2014, 口頭発表, Milano (Italy). 7月7日。

内藤智之, 佐藤宏道. 2015 ネコ一次視覚野において刺激空間周波数に対する相対チューニングが始まる. 2015 視覚科学フォーラム第 19 回研究会, 口頭発表, 福島グリーンパレス(福島市). 8月20日。

Naito T, Sato H. Absolute and relative spatial frequency tuning in V1 neurons. ECVF 2015, oral presentation, Liverpool, UK. 8月24日。

〔図書〕(計 1 件)

佐藤宏道, 内藤智之, 七五三木聡 (2013) 初期視覚領野 「脳科学イラストレイティッド」森寿他(編) 羊土社 pp. 208-217.

〔産業財産権〕

- 出願状況（計 0 件）
- 取得状況（計 0 件）

〔その他〕

ホームページ等

<https://sites.google.com/site/naitotomoyuki/re-vision-japanese>

6 . 研究組織

(1)研究代表者

内藤 智之 (NAITO, Tomoyuki)

大阪大学, 医学(系)研究科(研究院)・講師

研究者番号：90403188

(2)研究分担者

なし

(3)連携研究者

佐藤 宏道 (SATO, Hiromichi)

大阪大学, 医学(系)研究科(研究院)・教授

研究者番号：50154092

澤井 元 (Sawai, Hajime)

大阪大学, 医学(系)研究科(研究院)・准教授

研究者番号：20202103

三好 智満 (Miyoshi, Tomomitsu)

大阪大学, 医学(系)研究科(研究院)・助教

研究者番号：70314309