

博 士 論 文 概 要

論 文 題 目

サル下側頭葉野（TE 野）の受容野形成メカニズムの解明
Mechanisms for shaping receptive field in monkey area TE

申 請 者

小原	慶太郎
Keitaro	OBARA

生命医科学専攻 神経生理学研究

2017 年 12 月

霊長類 (primates) の脳内で、物体の色や形といった情報は、腹側視覚路と呼ばれる後頭葉から側頭葉に至る以下の一連の領域、初期視覚野 (V1), V2, V4, TEO 野, TE 野で処理されている (Van Essen, et al., 1992). V1 には線分の傾きやコントラストといった単純な特徴に応答する神経細胞が存在するが、腹側視覚路終端の TE 野では、顔等を含む中程度に複雑な図形特徴に応答する神経細胞が存在する (Kobatake and Tanaka, 1994). この時、神経細胞の反応選択性の変化だけでなく、視覚受容野の大きさも腹側視覚路を通じて変化することが知られている. V1 では受容野は小さく、視野の局所的な領域しかカバーしないが、腹側視覚路を進むにつれて受容野は次第に大きくなり、TE 野は両視野に跨る大きな受容野を持つ (Op de Beeck and Vogels, 2000). この受容野が大きくなっていく過程は、V1 では小さな受容野を持つ複数の単純細胞が 1 つの複雑細胞に収斂することで、複雑細胞の受容野が単純細胞に比べ少し大きくなるというモデルで説明されており (Hubel and Wiesel, 1962), V1 以降の腹側視覚路でも同じような収斂と受容野の拡大が繰り返されて最終段階の TE 野では大きな受容野になるのだろうと考えられている. また、このモデルはネオコグニトロンと呼ばれるニューラルネットワークにも応用され (Fukushima, 1980), 機械による物体認識を可能としている. しかし、実際の霊長類の脳内で、TE 野の大きな視覚受容野がどのように形成されているのかを生理学的に明らかにした研究は少ない. 一般に、機械による物体認識では視野中の画像を均等に等分し処理するため、視野中のどの領域でも同様の演算を繰り返すことが仮定されている. もし実際の霊長類の視覚情報処理においても、視野中の領域によらず同様の処理が行われているならば、TE 野の神経細胞は視覚刺激の提示位置によらず同じ応答潜時で活動すると考えられる. そこで、本研究ではサル TE 野から細胞外記録を行い、視野中の異なる位置に提示された視覚刺激に対する応答潜時の比較を試みた. 実際の霊長類の受容野形成を考える上で、もう一つの重要な点は動物の内的状態の影響である. 覚醒動物の物体認識は、様々な内的状態によって影響を受けている. 代表的な例として視覚的注意の影響が挙げられる. 視覚的注意は、特定の対象 (空間上の位置、物体の特徴) に対して注意を向けることで、その対象に対する検出力や弁別力を上げ、周辺の情報を抑制することができる現象を指す. 空間に対する視覚的注意を心理学的実験で定量的に評価した Posner による実験では、特定の空間に対してヒト被験者が注意を向けた際、その空間に提示される視覚刺激に対する反応時間が、注意を向けていない側に提示された視覚刺激に対する反応時間より短くなることが示された (Posner, 1980). この視覚的注意の効果によって我々は煩雑な視覚世界の中から必要な情報を選択して処理できていると考えられている. また、視覚的注意は腹側視覚路内の各領域の神経活動に影響を与え、受容野の特性を変化させることが知られている. 例えば腹側視覚路の中で TE 野より前に位置する V4 では、受容野内に提示された複数の視覚刺激の中から、特定の 1 つに注意を向けると、他の視覚刺激に対する神

経応答が下がり、注意を向けた1つの視覚刺激に対する神経応答が上がるということが知られている (Reynolds, et al., 1999). また, V4 や物体の動きの情報の処理に関わる背側視覚路に存在する MT 野では, 注意を向けた視野中の領域に向かって受容野全体が移動することも知られている (Conner, et al., 1997; Womelsdorf, et al., 2006). 一方で TE 野においては, 視覚的注意が受容野に与える影響について未だに不明な点が多い.

本研究では, サル TE 野の受容野形成メカニズムを明らかにするという目的の下, 覚醒下のサルに2種類の行動実験を行わせ, その際の TE 野の応答潜時と応答強度の変化を多点電極による細胞外記録によって計測した. 行動実験は, サルが画面中心の点を固視している間に背景画面に視覚刺激を提示し受容野を計測する Fixation task と, サルが画面中心の点を固視しつつ, 画面側方の点の照度の変化に空間的注意を向けている条件下で, 背景画面に視覚刺激を提示し受容野を計測する Attention task が行われた.

本論文は全4章より構成される. 以下に各章の内容を要約する.

第1章では, 本論文で扱っている内容の前提となる基本的な先行研究について述べた. 先ず霊長類の視覚系について, 眼球から各高次視覚野まで明らかになっていることを概説した. また, 本研究では前述した通り注意の効果も扱っているため, 注意がどのように研究されて来たのかも概説した.

第2章では, 本研究で使用された実験方法について述べた. 動物から細胞外記録をするための処置, 電気生理学的記録の方法, 行動実験の内容, そして得られたデータの解析方法を紹介した.

第3章では, 本研究で得られた結果について述べた. 視野中の異なる位置に提示された視覚刺激に対する TE 野のスパイク活動の応答潜時を比較すると, 中心視野, 対側周辺視野, 同側周辺視野の順に応答潜時が短いことが明らかになった. また, この順序はタスクの種類によらず同様であり, さらに Attention task において空間的注意を向ける位置が異なる条件下でもこの応答潜時の順序が変化することは無かった. 一方で, TE 野の受容野の形が, 空間的注意を向けている視野中の位置により変化することが明らかになった. 次に, 応答潜時の順序が腹側視覚路のどの段階で生じているのかを調べるため, TE 野から記録された Local Field Potential (LFP) をもとに電流源密度 (Current Source-Density: CSD) 解析を行い, その応答潜時を比較した. CSD 解析は, 大脳皮質に対して垂直に挿入された等間隔の電極によって記録された細胞外電位から, 神経細胞の細胞膜に流入出する電流を推定する解析方法であり, これによって大脳皮質 IV 層に流入する電流を推定することができる (Mitzdorf, 1985). この CSD を用いた応答潜時の解析においても, 前述の分析結果と同様に, 中心視野に対応する領域, 対側周辺視野に対応する領域, 同側周辺視野に対応する領域の順に応答潜時が短いことが明らかになった. これらの結果は, TE 野で観察された応答潜時の差は, TE 野内の神経回路で

生み出されているわけではなく、TE 野以前の腹側視覚路のどこかで既に生じていた応答潜時の差を反映している可能性を示唆する。そこで、TE 野より前の領野である V4 から記録を行い、視覚刺激が提示された視野中の位置に応じた応答潜時の差が見られるかを検証した。しかし V4 は TE 野より受容野が小さく、中心視野領域と周辺視野領域を含むような大きな受容野を持つ細胞がほとんど見られない (Kobatake and Tanaka, 1994) ため、中心視野に受容野を持つ V4 細胞群と、周辺視野に受容野を持つ V4 細胞群のそれぞれの応答潜時を別々に計測し群間比較を行った。その結果、V4 においては中心視野と周辺視野に受容野を持つ細胞群間で応答潜時に有意な差が見られないことが明らかになった。

第 4 章では、第 3 章に記された結果を考察した。本研究では、前述した従来の受容野形成モデルと比較して、少なくとも腹側視覚路中の V4 以降 TE 野以前の脳領域で、中心視野に提示された視覚情報と、周辺視野に提示された視覚情報が異なる潜時で処理されていることが明らかになった。この応答潜時の差がどのように生み出されているかについて、三つの仮説を立て考察を行った。第一の仮説は、中心視野と周辺視野で収斂する神経細胞の数が違うという可能性である。具体的には、TE 野に対して中心視野の視覚情報を投射する神経細胞の数が、周辺視野の視覚情報を投射する神経細胞の数よりも多いため、応答潜時が異なるという仮説である。先行研究においても、TE 野の受容野の中心視野に対応する領域では、周辺視野に対応する領域よりも応答強度が高い傾向にあることが示されており (Op de Beeck and Vogels, 2000)、この仮説を支持している。これに対し第二の仮説は、腹側視覚路中の V4 以降 TE 野以前の脳領域で、中心視野と周辺視野の視覚情報をそれぞれ別個に処理する異なった神経回路が存在するというものである。V4 以降 TE 野以前にあると考えられる神経回路がどこにあり、どのように応答潜時の違いを生み出しているのかという問題について現段階では詳細は不明であるが、いくつかの可能性が考えられる。まず、同側周辺視野に提示された視覚刺激に対する応答潜時が最も遅いことに関しては、大脳半球を跨いで対側半球から情報が投射されてくるための遅れを反映していると考えられる。一方で、中心視野と対側周辺視野の間の潜時の差は、V4 から TE 野の間には複数の投射経路が存在することが示唆されており (Saleem, et al., 1993; Ungerleider, et al., 2008)、このような経路の違いが視野毎に異なった神経回路として潜時の違いを生んでいる可能性が考えられる。さらに、第三の仮説として、TE 野とその前の領野との間のフィードバック回路が関わっている可能性を論じた。これらの応答潜時に関する考察の他、空間的注意による受容野の形の変化についても考察されている。

以上が本論文の構成と各章の内容である。本研究は、霊長類 TE 野受容野の形成メカニズムを示し、我々の物体認識のしくみを明らかにする手がかりになると考えられる。

早稲田大学 博士（理学） 学位申請 研究業績書

氏名 小原 慶太郎 印

(2017 年 11 月 現在)

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）
論文	○ (1) <u>K.Obara</u> , K.O'Hashi, M.Tanifuji, 「Mechanisms for shaping receptive field in monkey area TE」, Journal of Neurophysiology, (2017) 118: 2448-2457.
講演 (国際)	(1) <u>K.Obara</u> , K.O'hashi, M.Tanifuji, 「EFFECT OF ATTENTION ON SHAPING RECEPTIVE FIELDS OF NEURONS IN INFEROTEMPORAL CORTEX AND INVOLVEMENT OF INTER-LAMINAR INTERACTION IN THE EFFECT」, 9th FENS Forum of Neuroscience, FENS-2615 (D008), Milan, July 5-9, 2014. (2) <u>K.Obara</u> , K.O'Hashi, M.Tanifuji, 「Mechanisms for shaping receptive field in monkey anterior inferior temporal cortex」, Vision, Memory, Thought: how cognition emerges from neural network (VMT2014), Tokyo, D-2, Dec 6-7, 2014. (3) <u>K.Obara</u> , K.O'Hashi, M.Tanifuji, 「Mechanisms for shaping receptive field in monkey anterior inferior temporal cortex」, Computational and Systems Neuroscience (Cosyne) 2015, III-78, Salt Lake City, March 5-8, 2015. (4) <u>K.Obara</u> , K.O'Hashi, M.Tanifuji, 「Distinct computational modules for forming central and peripheral parts of a receptive field in monkey anterior inferior temporal cortex」, Neuroscience2015, S3 333.05, Chicago, Oct 16-21, 2015.
講演 (国内)	(1) <u>小原慶太郎</u> , 「空間的注意がサル下側頭葉野層間神経回路および受容野特性に与える影響の研究」, Young Perceptionist's Seminar 2013, S5-3, 日光市, 2013年9月 (2) <u>小原慶太郎</u> , 大橋一徳, 谷藤学, 「サル下側頭葉視覚連合野 (IT) において空間的注意が受容野の変化を引き起こすメカニズムの解明」, Young Perceptionist's Seminar 2014, S8-2, 福岡市, 2014 年 9 月 (3) <u>小原慶太郎</u> , 大橋一徳, 谷藤学, 「Spatial attention modulates size and shape of receptive fields of neurons in monkey inferotemporal cortex differently in supra- and infra-granular layers」, 第 37 回日本神経科学大会, P2-142, 横浜市, 2014 年 9 月 (4) 大橋一徳, <u>小原慶太郎</u> , 谷藤学, 「下側頭葉神経活動の刺激選択性は行動タスクに応じて変化する」, 第 37 回日本神経科学大会, P2-143, 横浜市, 2014 年 9 月 (5) <u>小原慶太郎</u> , 大橋一徳, 谷藤学, ショートトーク 「Spatial attention modulates size and shape of receptive fields of neurons in monkey inferotemporal cortex differently in supra- and infra-granular layers」, 第37回日本神経科学大会, ST-4-18, 横浜市, 2014年9月 (6) <u>小原慶太郎</u> , 大橋一徳, 谷藤学, 「小さな受容野から高次視覚野の大きな受容野がどのように形成されているか」, 視覚科学フォーラム第 19 回研究会, O3-4, 福島市, 2015 年 8 月 (7) <u>小原慶太郎</u> , 大橋一徳, 谷藤学, 「サル高次視覚野の受容野はどのような神経回路によって形成されるか」, Young Perceptionist's Seminar 2015, S4-1, 多摩市, 2015 年 9 月 (8) <u>小原慶太郎</u> , 「視覚的注意が下側頭葉野の神経応答に与える影響の解明」, Cognitive Science Meeting, 千葉市, 2016 年 4 月

早稲田大学 博士（理学） 学位申請 研究業績書

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）
講演 (国内)	(9) 小原慶太郎, 大橋一徳, 谷藤学, 「Central and peripheral part of receptive field of TE neurons may be formed through different cortical pathways between V4 and area TE」, 第 39 回日本神経科学大会, O3-I-1-2, 横浜市, 2016 年 7 月