

石金 浩史 (2013).
網膜からのマルチニューロン記録と行動実験による視覚系の解明.
基礎心理学研究, 32 (1), 95-100.

石金 浩史

英国の生理学者Adrianは、感覚強度が感覚ニューロンにおける活動電位（スパイク）の生起頻度（スパイク頻度）と対応関係があることに基づき、感覚情報がニューロンのスパイク頻度によって符号化されていると考えた。以後、神経科学者は研究対象についてこのスパイク頻度に基づいて機能的意義を論ずるようになった。そのため、分子生物学レベル、シナプスレベル、局所神経回路網レベルからシステム神経科学にいたるまで、神経科学分野では多かれ少なかれスパイク頻度との関係性を意識して研究が行われている。ニューロンからスパイクを記録する研究者は、複数回の刺激呈示を行って記録されたスパイク列からラスタプロットと応答ヒストグラムを作成し、刺激に依存したスパイク頻度の変化や時間経過を解析する。スパイク頻度はニューロンによる最も基本的な情報符号化の様式であるが、近年の多細胞同時記録法の進歩により、スパイク頻度以外の方略でも情報が符号化される可能性が示されるようになった。ネコの初期視覚皮質では、個々のニューロンの受容野を超えた刺激の連続性に依存したガンマ帯域の周期性を持つ同期発火が報告された。この周期的同期発火が共通運命の要因や連続性等に依存していることから、ゲシュタルト的知覚統合に関与する神経基盤であると考えられた。しかしながら、周期的同期発火の強度が知覚と相関することが示されたに過ぎず、周期的同期発火が「神経活動の結果生じた単なる副産物に過ぎない」という可能性を排除することはできなかったため、その機能的意義については結論が出なかった。

ほ乳類の視覚皮質はその構造が複雑であり、実験的操作の範囲が限られている。一方、皮質の発達していない下等脊椎動物では、ほ乳類において皮質で実現されている機能が前倒しで末梢側に実装されていることが多い。例えば、カエル網膜では、ほ乳類の初期視覚皮質程度に抽象化された情報を脳に送っていることが知られている。網膜は実験的操作が比較的容易であり、*in vitro*の実験においても自然な光刺激に対する情報処理の結果を記録することが可能である。そこで、カエルの剥離網膜に多点電極を適用し、光刺激に対する神経節細胞のスパイク応答を記録することを試みた。その結果、神経節細胞のサブタイプであるディミング検出器群が、光刺激に依存して周期的に同期発火することが分かった (Ishikane, Kawana, & Tachibana, 1999)。この周期的同期発火は、細胞体が網膜上で2mm以上離れたニューロン間でも観察され、初期視覚皮質で報告された周期的同期発火と相同な特性を持つことがわかった。ディミング検出器群の

活動は視覚誘発性逃避行動に関与することが示唆されている。そこで、周期的同期発火の機能的意義を検討するために周期的同期発火のパターンを薬理的に操作し、逃避行動の変化を調べた (Ishikane, Gangi, Honda, & Tachibana, 2005)。カエルは拡大する黒いスポット刺激に対して逃避行動を示す。カエルの眼球内に周期的同期発火を阻害するbicuculline (Ishikane, Kawana, & Tachibana, 1999) を投与したところ、拡大する黒いスポット刺激を呈示しても逃避行動が誘発されなかった。また、周期的同期発火を促進するTPMPA (Arai, Yamada, Asaka, & Tachibana, 2004) を投与したところ、注入前までは逃避行動が誘発されなかった小さな刺激を呈示しても、逃避行動が誘発されるようになった。すなわち、周期的同期発火を抑制すると逃避行動の誘発が抑制され、周期的同期発火を促進すると逃避行動の誘発が促進された。これらの薬物は双方ともGABA受容体の阻害剤であるため、投与後は各ニューロンのスパイク頻度が増える傾向にあるが、デミング検出器や他のニューロンのスパイク頻度では逃避行動の変化を説明できなかった。したがって、周期的同期発火がカエルの視覚誘発性逃避行動に関連する情報を符号化し、脳に伝達していることが明らかになった。

ある動物種において証明されたことが他の動物種において当てはまるとは限らないし、高次機能は高等ほ乳類を用いないと解明できない場合も多い。しかしながら、ニューロンのスパイクパターンによる情報符号化といった一般原理にかかわる問題を解明するにあたり、実際に動物の中樞神経系においてその符号化様式が情報を伝えているかどうかを確認することの意義は大きい。そのような研究では、下等脊椎動物の比較的単純な視覚誘発性行動の特性を調べた上で、実験的操作の容易な組織においてニューロン活動との対応関係を検討することが大変有用であると考えられる。

引用文献

- Arai, I., Yamada, Y., Asaka, T., & Tachibana, M. (2004). Light-evoked oscillatory discharges in retinal ganglion cells are generated by rhythmic synaptic inputs. *Journal of Neurophysiology*, **92**, 715-725.
- Ishikane, H., Gangi, M., Honda, S., & Tachibana, M. (2005). Synchronized retinal oscillations encode essential information for escape behavior in frogs. *Nature Neuroscience*, **8**, 1087-1095.
- Ishikane, H., Kawana, A., & Tachibana, M. (1999). Short- and long-range synchronous activities in dimming detectors of the frog retina. *Visual Neuroscience*, **16**, 1001-1014.