

令和 2 年 6 月 4 日現在

機関番号：34304

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K01965

研究課題名(和文)V1野局所構造における空間周波数処理のダイナミクス

研究課題名(英文)Local organization of spatial frequency tuning dynamics in the V1

研究代表者

田中 宏喜(TANAKA, HIROKI)

京都産業大学・情報理工学部・准教授

研究者番号：40335386

交付決定額(研究期間全体):(直接経費) 1,800,000円

研究成果の概要(和文): 視覚情報処理に必須の大脳部位である第一次視覚野(V1野)では、似た空間周波数選択性をもつ細胞が、局所領域に垂直方向に伸びて集まり、コラムを形成していることが2光子イメージング研究などから示唆されている。本研究は、コラム内部の細胞集団の活動を多点電極により同時記録し、解析することで、コラム単位で伝達される空間周波数情報が、時間とともに高い空間周波数へと移っていくこと、より広い範囲の空間周波数信号が伝達されることを明らかにした。このコラムの経時的な処理は、V1野全体で普遍的にみられた。さらに、このチューニングの時間変化は、V1野の入力層レベルで形成されていることも明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

コラムは大脳皮質における情報処理の基本単位と考えられており、その動作のダイナミクスの解明は脳の情報処理を理解する上で重要である。これまで、単一細胞レベルでの視覚情報伝達ダイナミクスの研究は多く行われてきたが、コラムを単位としたダイナミクスの研究はあまり行われていない。本研究は、細胞集団の空間周波数応答がどのように時間変化するのかをコラム単位で詳細に調べ、コラムレベルでの視覚情報処理ダイナミクスを特徴づけることにより、脳視覚情報処理に新たな知見を加えた。

研究成果の概要(英文): Recent studies using two-photon imaging suggested that in the primary visual cortex (V1), one of the most fundamental cortical structures for visual processing, neurons with similar spatial frequency (SF) tunings are locally clustered into vertically elongated SF columns. In this study, we simultaneously recorded and analyzed SF tunings of multiple neurons located within a column. We found that the SF signals conveyed by columns are shifted from low to high and become more diverse with response time. This sequential processing by columns is ubiquitously observed across V1. We also found that the tuning dynamics are already present at the input cortical layer in V1.

研究分野：脳視覚情報処理

キーワード：V1野 空間周波数 脳視覚情報処理 コラム構造 チューニングダイナミクス 多点電極

1. 研究開始当初の背景

画像の空間周波数成分の分析は、脳の視覚情報処理における重要なタスクである。この情報処理を行う回路構造やその動作様式を理解することは、脳視覚情報処理全体を理解する上で重要である。

1980年代以降の研究から、似た空間周波数選択性をもつ細胞が局所領域に集まっていることが知られていた。また、この局所領域は、方位と同様、空間周波数に関しても垂直方向に伸びたコラムとして組織化されていることが、2光子顕微鏡イメージング実験から示唆された(Nauhaus 2012, 2016)。

コラムは情報処理の基本単位と考えられている。しかしながら、方位に関してはコラム内部では均質な性質をもつ細胞が集まるのにたいし、空間周波数に関しては、チューニングを大きく時間変化させる細胞や、変化せず一定のチューニングを示す細胞の存在が知られている。したがって空間周波数コラムの動作を理解するには、コラムの平均的な最適周波数や応答周波数範囲がどのように時間変化するのかを調べることが重要である。

空間周波数チューニングの時間変化を生じさせる神経回路もよくわかっていない。大脳皮質は6つの神経細胞層で構成されており、4層が入力層、2、3層や5層を出力層とする。チューニング時間変化も、皮質下伝導路レベルでの寄与以外に、各層における局所回路が少なくとも一部関与していることがNinomiya et al. (2012)により示された。しかしながら、どの層レベルが関与しているのかは調べられたことがなく、このメカニズムの実体についてはよくわかっていない。

2. 研究の目的

V1野コラムレベルでの空間周波数情報処理の様式を解明するために、コラム内細胞集団の空間周波数チューニングの平均特性やチューニング範囲の時間変化を明らかにすることを、本研究の第一の目的とする。このために、線形アレイ電極を皮質表面に垂直に刺入し、細胞集団の様々な空間周波数にたいする応答を同時記録し、刺激呈示後の各時刻における空間周波数チューニングの解析を行う。

第二に、空間周波数チューニングの時間変化がどのような回路機構で形成されるのかを明らかにするために、チューニング時間変化の層間比較を行う。細胞の空間周波数チューニングカーブの最適値やバンド幅の時間変化が、どの層段階から始まるのかを検討する。

3. 研究の方法

本研究の解析には、別の研究のために以前大阪大学で測定したデータを使用した。実験はNIHおよび大阪大学の動物実験ガイドラインにしたがって行われた。ラボナール静注、笑気吸入、ガラミン静注で麻酔不動化し、人工呼吸下の状態においた成熟ネコのV1野(ブロードマン17野、18野)に、4本のシャフトをもつ多点電極(NeuroNexus社、a4x8x200x400x177)を皮質表面に垂直に刺入した。各シャフトには0.2mm間隔で8つの記録点がある。シャフトの深さを調節し、全層から細胞活動を記録できるようにした。

細胞活動が安定したのちに、方位、空間周波数が短時間で変化するフラッシュサイン波のムービー刺激をネコの眼前のモニター上に呈示し、呈示期間中の細胞集団の活動を記録した。スパイクソーティングにより、記録信号の細胞ごとの単離を行なったあと、スパイク列と刺激列との逆相関解析により、各細胞の方位、空間周波数チューニングマップを刺激呈示から5ミリ秒間隔で作成した。各空間周波数において、4つの位相および、最適方位から10度以内のデータを加算して、1次元の空間周波数チューニングカーブを作成したのち、対数軸上でガウス関数をフィットしてその頂点を最適空間周波数、対数半値幅をバンド幅として定義した。ノイズレベルに比べ、チューニングマップの信号エネルギー値が一定の基準値以上になるとともに、ガウスフィットの精度が一定以上であった最初と最後の時間を反応オン時刻、反応オフ時刻と定義した。信号が最も強くなる時間を反応ピーク時刻とした。反応オン時刻からオフ時刻までを反応期間とした。反応期間が25ミリ秒未満の細胞データについては解析から除外した。

細胞の最適空間周波数の時間変化は、反応オン時刻とオフ時刻の値の対数比率である空間周波数スロープ値(以下SFスロープ値)を指標にした。細胞のチューニング幅の時間変化は、バンド幅を反応オン時刻とオフ時刻で比較することで分析した。

記録実験終了後、記録点から通電をして、記録部位のマーキングを行なった。全実験終了後、動物の灌流固定を行い、脳のスライス切片を作成、染色して、記録した細胞の層位置を同定した。

(空間周波数チューニング変化の層間比較)

各層のSFスロープ値の分布を求め、その平均、および分散値に層間で統計的有意差がみられるかどうかを検討した。特に入力層(4層)と他の層との比較を行い、大きなスロープが入力層ですでにみられるかどうかを調べた。バンド幅の時間変化についても、同様の方法で分析し、入力層段階ですでにみられるかどうかを検討した。

(コラムの空間周波数伝達様式の解析)

同一シャフト内部の近傍4つの記録点から記録された細胞集団を、同一コラムから記録された1つのプールとして扱った。プールの最適空間周波数の平均値および最小値から最大値までの範囲がどのように時間変化するのかを解析した。

4. 研究成果

(1)全細胞データにおける空間周波数チューニング時間変化の分布：過去のデータとの比較

5頭のネコのV1野から250個の細胞を記録し、うち応答の基準を満たした合計173細胞の空間周波数チューニングを解析した(17野 134細胞、18野 39細胞)。反応オン時間、ピーク時間、オフ時間、反応期間、ピーク時間における最適空間周波数の分布、チューニングのバンド幅の分布は、過去のV1野のデータと一致した値であった(Movshon et al. 1978, Nishimoto et al. 2005)。

最適空間周波数の時間変化の全体的な分布も過去のデータ(Nishimoto et al. 2005, Ninomiya et al. 2012)と一致しており、SFスロープ値が-0.5から1.5オクターブ/40msの範囲に分布していた。多くの細胞においては、空間周波数が徐々に高くなる時間変化を示したが、一部の細胞では最適空間周波数が時間とともに低くなった。大部分の細胞は単調な時間変化を示した。

空間周波数チューニングのバンド幅については、応答初期と応答後期の間で有意差はみられなかった。これは、応答後期ほどバンド幅が減少し、チューニングがシャープになるという過去の報告(Ninomiya et al. 2012)と合致しない。しかしながら今回のデータサンプルにおいても15%程度の細胞は0.5オクターブ以上の大きなバンド幅減少を示したほか、バンド幅の変化の範囲(-1.5オクターブ~1.5オクターブ)は過去のデータと合致していることが確認できたことから、今回のデータサンプルがV1野のバンド幅変化全体を捉えたデータであると判定した。

(2)空間周波数チューニング時間変化の層間比較

各層におけるSFスロープ値の分布の平均値において、4層と他の層との間に統計的有意差はみられなかった。また分散値についても、4層と他の層の間に有意差はみられなかった。

バンド幅の時間変化量の分布についても、4層と他の層の間で、平均値に有意差がみられなかった。分散の差もみられなかった。

以上の結果は、V1野における空間周波数チューニングの時間変化は入力層においてすでに形成されていることを示唆する。Ninomiyaら(2012)は、皮質内部の抑制入力、チューニングの時間変化に寄与していることを示唆している。これを踏まえると、網膜からV1野までのフィードフォワード回路で形成されたチューニングの時間変化(Allen & Freeman 2005)に加えて、4層内部のリカレント回路での抑制入力によりV1野のチューニング時間変化が出来上がっていると考えられる。出力層においても細胞は抑制入力を受けるが、この抑制成分は、チューニング時間変化には大きく寄与していないものと考えられる。

(3)コラムレベルでのチューニングの時間変化の検討

コラム内細胞集団のプール25個について解析した。各プールに含まれる平均細胞数は6.2個であった。各プール内部には多様な時間変化をもつ細胞がランダムに集まっており、最適空間周波数を1オクターブ以上大きく時間変化させる細胞(上昇および下降)とほとんど時間変化しない細胞がともにみられた。

プールの平均反応期間は50ミリ秒であり、この期間にプールの平均最適空間周波数は0.35オクターブ高くなった。どのプールでも、一様に、時間とともに最適空間周波数の上昇がみられ、プール間での差は、細胞間でのばらつきよりもずっと小さかった。各プール内部に様々な時間変化を示す細胞が含まれるにもかかわらず、平均の最適空間周波数時間変化は一律な上昇傾向がみられたのは、各プールにおいて最適空間周波数を上昇させる細胞の割合が高かったためである。

またプール内での最適空間周波数の範囲は、応答初期においては小さく、時間の経過とともに大きくなる傾向がみられた。プールが応答する最低の空間周波数はあまり変化しないが、最高の空間周波数が時間とともに大きく増加することが、応答範囲の増加に寄与していた。

時間とともに細かな成分を扱う処理方式は、coarse to fine processingとして知られている。また時間とともにより広い空間周波数範囲を扱うことで多様な情報を行なっている。これらの特性はコラム間で極めて均質であり、V1野空間周波数コラムの一般特性と考えられる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 5件）

1. 発表者名 田中宏喜、大澤五住
2. 発表標題 Local organization of spatial frequency tuning dynamics and its relation to population information transmission in the cat primary visual cortex
3. 学会等名 日本神経科学学会（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 田中宏喜
2. 発表標題 Dynamics of contrast-dependent spatial frequency tunings in the cat V1
3. 学会等名 日本神経科学学会（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tanaka H and Ohzawa I
2. 発表標題 Local organization of spatial frequency tuning dynamics in the cat primary visual cortex
3. 学会等名 Society for Neuroscience（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 本谷健太、井上真一、田中宏喜
2. 発表標題 Effects of loose neuronal correlation on response timing and amplitude of cat V1 neurons to movies of rapidly changing sinusoidal gratings.
3. 学会等名 日本神経科学学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 本谷健太、井上真一、田中宏喜
2. 発表標題 V1野集団活動によるフラッシュサイン波ムービー刺激にたいする細胞応答タイミングの予測
3. 学会等名 視覚科学フォーラム
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 田中宏喜、大澤五住
2. 発表標題 ネコ第一次視覚野の局所領域における空間周波数チューニングダイナミクスの多様性
3. 学会等名 日本神経科学学会 (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 清水駿、井上真一、田中宏喜
2. 発表標題 V1野空間周波数チューニングのダイナミクスとその構造
3. 学会等名 ニューロコンピューティング研究会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 田中宏喜
2. 発表標題 Contrast-dependent spatial frequency tuning dynamics in the cat area 17/18
3. 学会等名 Society for neuroscience (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----