

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 2 日現在

機関番号：53801

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2012～2014

課題番号：24500324

研究課題名(和文) 視覚情報のデコーディングの数理モデル研究

研究課題名(英文) A mathematical study for the decoding of visual information

研究代表者

宮下 真信 (Miyashita, Masanobu)

沼津工業高等専門学校・制御情報工学科・教授

研究者番号：20443038

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：生後の発達期に単一方位の視覚入力のみを与えてネコを育てると経験した方位に応答する細胞が優位に増加する方位の過剰表現が起こることが知られている。こうした過剰表現が起きた動物では、経験した方位以外の方位刺激をどのように捉えているのかが疑問となっていた。この問題に理論的に応えるために、網膜に入力された視覚像を再現するデコーディングモデルを構築し、自己組織化モデルで得られた方位マップに適用した。正常飼育の場合は、入力像とデコード像との類似度(SI)は、細胞の方位選択性が鋭敏になるに伴い大きくなり、縦縞の視覚経験の場合は、水平方向の入力のSIの値は垂直方向よりも低い、予想よりも良く再構成されていた。

研究成果の概要(英文)：It has been reported that the exposure of kittens to a single orientation induced a marked over-representation of the experienced orientation in the primary visual cortex. Such a structural alteration in orientation maps raises a question of how the animals can perceive visual images using the maps. To address this question theoretically, we made a decoding model that reconstruct the visual image inputted to the model retina; and we applied the orientation maps obtained from our activity-dependent self-organization model of geniculate-cortical afferent inputs. In normal experience simulations, the similarity index (SI) between stimulus images and reconstructed images increased with the orientation tuning of individual simple cells become sharper. On the other hand, in vertical-orientation experience simulations, the value of SI for horizontal stimulus gratings was smaller than the vertical ones, but horizontal grating images were reconstructed better than expected.

研究分野：数理神経科学

キーワード：一次視覚野 方位マップ 単純型細胞 自己組織化 視覚経験 デコーディング 方位選択性

1. 研究開始当初の背景

サルやネコの視覚野には、方位選択性に基づいて神経細胞が規則正しく配列した方位マップと呼ばれる構造が存在している。生後の発達期に単一方位の視覚入力のみを与えてネコを育てると経験した方位に応答する細胞が優位に増加する方位の過剰表現が起こることが知られている。こうした過剰表現が起きた動物でも、その行動は正常飼育したネコと大きく変わらないことが報告されてきた。また、マウスやラットなどのげっ歯類動物の方位マップは **salt & pepper** と呼ばれる不規則な構造となっており、方位マップと機能との関係に不明な点が残されていた。

2. 研究の目的

「感覚情報は脳でどのように表現されるのか？」という問いに対する一つの答えとして、Hubel と Wiesel は輪郭線の局所的な傾きがカラム状に表現されることを提唱した。しかし、局所的な特徴量からどのようにして視覚像を解釈するのかは未だに謎に包まれている。ここでは、正常飼育や単一方位飼育に相当する視覚環境やげっ歯類動物に相当する視覚野の方位マップの構造を数理モデルで再現する。また、初期視覚野における神経活動から視覚像をデコードするための数理モデルを構築し、シミュレーションで得られた方位マップに適用することによって、脳における情報表現の謎の解明に迫る。

3. 研究の方法

(1) 視床 - 視覚野経路の神経回路網の自己組織化数理モデルの構築

① 正常な視覚環境で飼育した場合に相当するモデルとして、 0° から 360° までのあらゆる報告に運動するサイン波状のグレーティング刺激をモデル網膜上に提示したときの視床細胞の活動をモデル化する。

② 単一方位の視覚経験として、ネコの生理実験で使用したゴーグルレンズに相当する 0° 方向と 180° 方向に運動するグレーティング刺激をモデル網膜上に提示したときの視床細胞の活動をモデル化する。

③ げっ歯類動物では、視覚野における興奮性の皮質内結合の密度がネコよりも低いことが報告されている。ここでは、興奮性と抑制性の結合強度はバランスしていることを仮定し、興奮性の結合密度のみを変化させた場合の数理モデルを構築する。視覚刺激は①の場合と同様として視床細胞の活動をモデル化する。

(2) 視覚野神経活動から視覚像をデコードする數位モデルの構築

視野上に 0° 方位と 90° 方位のグレーティング刺激を提示したときのモデル視覚野細胞の応答を記憶しておき、視野上にランダムドットパターン入力を与えたときを初期条

件として提示した各ピクセルの値をランダムに変化させる。この視覚刺激に対するモデル視覚野細胞の応答が記憶しておいた視覚野細胞の応答に近づくように最小二乗法によって求め、入力された視覚像の予測をする。

4. 研究成果

(1) 正常飼育、単一方位の視覚経験飼育、リカバー経験の飼育での方位マップの再現

生後発達期に、図1に示したような単一方位のみを経験をするようなゴーグルレンズをネコに装着して育てると、経験した方位に応答する細胞の数が優位の増加する方位の過剰表現が起こることが知られている。図2

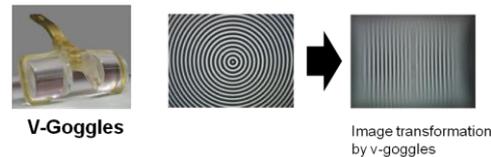


図1 単一方位の視覚経験の生理実験で使用されたゴーグルレンズ(Tanaka et al. 2009)

は、研究分担者の田中のグループが、このゴーグルレンズを装着した場合に、ネコの視覚野の方位マップを再現した結果である(2009)。

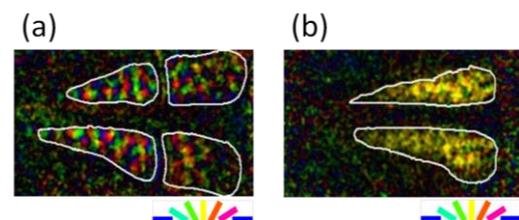


図2 (a)正常飼育時のネコの方位マップ、(b)縦縞ゴーグルを装着した時の方位マップ

本研究では、はじめに正常飼育をしたときに相当する方位マップの構造を数理モデルによって再現した。このモデルではモデル網膜細胞に 0° から 360° の方向に運動するグレーティング刺激を与え、刺激によって誘発される視床 (LGN:外側膝状体) 細胞の活動を求め、LGN-視覚野間のシナプス結合の学習をおこなった。図3は、発達初期に見られる LGN 細胞の自発的活動を仮定した場合を初期条件として、正常飼育に相当するシミュレーションを継続したときの結果である。自発的活動のみによって方位マップが形成される時期は生後約3週目に相当する。Nは学習のステップを示すが、 $N=0$ を生後3週目とした。このシミュレーションで $N=400$ は生理実験での1週間分に相当する。正常飼育をおこなった期間が長くなるほど方位マップの構造は規則的な構造となっており、8週目に相当する $N=2000$ でほぼ成ネコと同様の方位マップが得られることが示された。

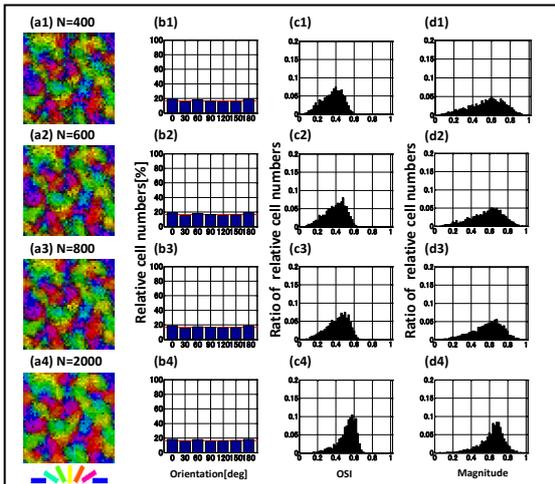


図 3 正常飼育におけるシミュレーション結果。(a)方位マップ、(b)方位の分布、(c)方位選択性の分布、(d)マグニチュード(応答の強度)の分布

また、方位の分布には偏りはなく、正常飼育の期間が長いほど、方位選択性やマグニチュードも高くなることがわかった。この方位選択性やマグニチュードの分布は、正常飼育したときのネコとも良く一致していた。

次に、発達の各時期において N=800 ステップ(2週間に相当)の期間に 0° と 180° 方向に運動するグレーティング刺激を与え、単一方位の視覚経験に相当するシミュレーションを実行した。図 4 はこのシミュレーションでの結果である。

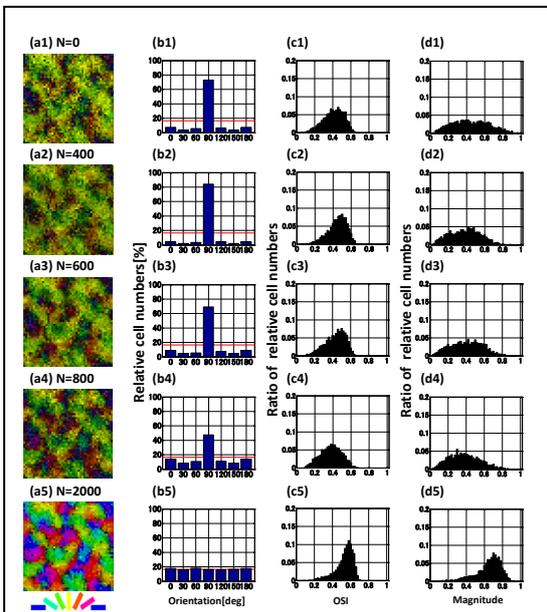


図 4 単一方位の視覚経験の結果。(a)方位マップ、(b)方位の分布、(c)方位選択性の分布、(d)マグニチュード(応答の強度)の分布

単一方位の視覚経験を与えると、経験した方位に応答する細胞が優位に増加する方位

の過剰表現が起こることが再現された(図 4a と b)。単一方位の視覚経験によって全ての細胞が経験した方位に応答するように方位マップが作り変えられるわけではないこと、成ネコに近い方位マップとなる N=2000 では、方位の過剰表現がほとんど起きないことが再現できた。これは、外界の視覚経験の影響を受ける感受期が細胞の方位選択性と関係していることを示唆している。図 5 赤の曲線は、全体の細胞に対する経験した方位の数の比率(ORI)で調べたときの感受曲線を再現した結果である。N=2000 を生後 8 週目とすると、実際にこの曲線は生理実験とも良く一致していることがわかった。

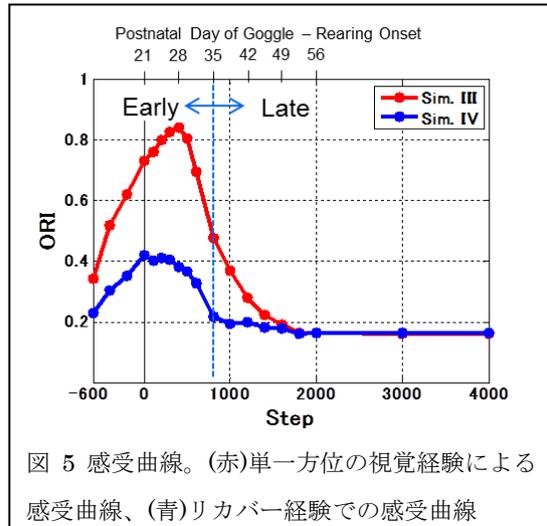


図 5 感受曲線。(赤)単一方位の視覚経験による感受曲線、(青)リカバー経験での感受曲線

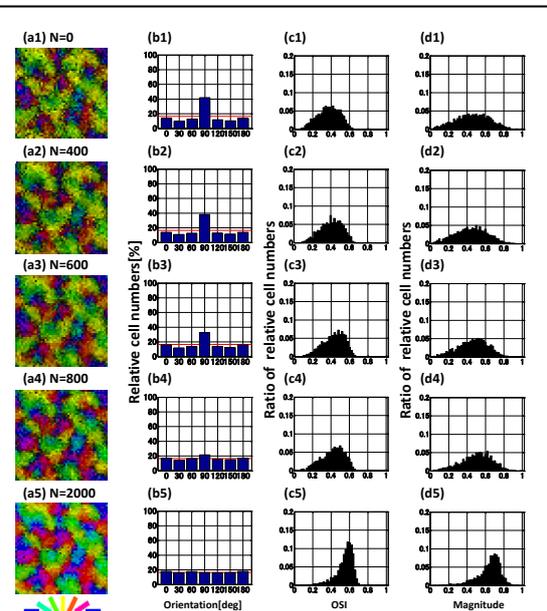


図 6 単一方位の視覚経験後にリカバーをおこなった場合の結果。(a)方位マップ、(b)方位の分布、(c)方位選択性の分布、(d)マグニチュード(応答の強度)の分布

生理実験では、単一方位の視覚経験をさせた後、生後 5 週目以前にゴーグルレンズを外

して方位マップのリカバーをしたときは、方位の過剰表現の影響が残るのに対し、5週目以降にリカバーをしたときは、ほぼ正常な方位マップへと回復することが知られている(研究分担者 Tanaka et al. 2009)。図6は、生理実験と同様のスケジュールでゴーグルレンズを外して1週間後に相当する方位マップを再現した結果である。実験と同様に5週目に相当するN=800の前後で方位マップが完全に回復しない時期と回復する時期の2つの異なるフェーズが存在することが再現された。図5の青で示した曲線は、方位マップのリカバーにおける感受曲線を再現した結果である。また、5週前の初期では、単一方位の視覚経験によってLGN-皮質細胞間の神経結合が経験した方位に応答するように作り変えられており、方位マップが完全に回復しなくなることで、5週目以降では、元々の最適方位と経験した方位の両方に応答する細胞が多いことによって、正常飼育に戻すと方位マップが回復することが本モデルから示唆された。これは、発達後期では単一方位の視覚経験を与えてもLGN-視覚野間の結合に元の方位に対する何らかの痕跡が残されていることを示している。

(2) 正常飼育、単一方位の視覚経験飼育、リカバー経験の飼育の方位マップにデコーディング数理モデルを適用した結果

方位マップが改編された動物では、どのように外界情報を捉えているのであろうか？この問題に対して、モデル皮質細胞の応答を使って、網膜に投影した視覚像を再現するデコーディング数理モデルを構築し(1)の研究で得られたマップに適用した。ここでは、入力した画像とデコードされた画像との類似度(SI)によって評価した。

図7は、正常飼育をした場合に相当するシミュレーション結果について適用した結果である。正常飼育のステップ数が多く、細胞

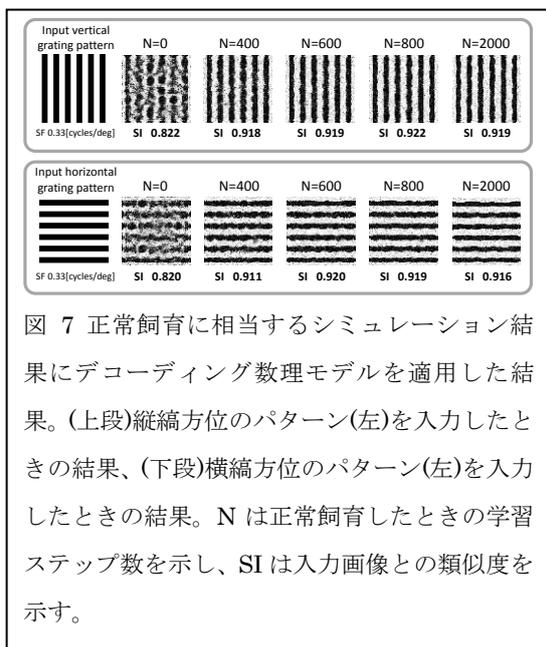


図7 正常飼育に相当するシミュレーション結果にデコーディング数理モデルを適用した結果。(上段)縦縞方位のパターン(左)を入力したときの結果、(下段)横縞方位のパターン(左)を入力したときの結果。Nは正常飼育したときの学習ステップ数を示し、SIは入力画像との類似度を示す。

の方位選択性が大きくなるにつれて、入力画像とデコードされた画像との類似度の値が大きくなることわかる。このことは、方位マップの構造が成ネコに近づくほど、視覚機能も向上することを示唆している。また、図3bに示したように方位分布に偏りが無い場合には、縦縞、横縞共にSIの値がほぼ同じであることがわかる。

図8は、正常飼育をしたステップ数に対するSIの値を、提示するグレーティング刺激の空間周波数を変えて調べた結果である。黒線は平均値を示す。図8の結果から、成体に

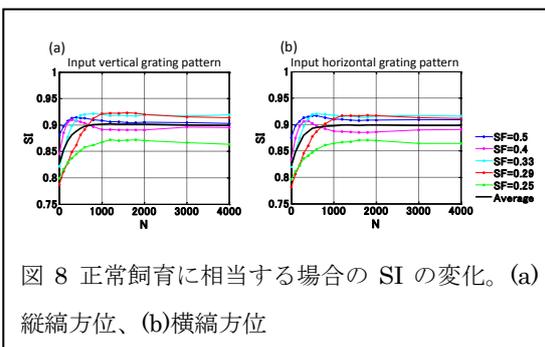


図8 正常飼育に相当する場合のSIの変化。(a)縦縞方位、(b)横縞方位

近い方位マップが形成される8週目の時期(N=2000に相当)まで正常飼育をした場合は、視覚機能にはあまり影響がないことが示唆された。

一方、単一方位の視覚経験によって経験した方位に反応する細胞が増加する過剰表現が起きた場合には、視覚機能にどのような影響があるのであろうか？図9は、単一方位の視覚経験におけるデコーディング結果である。図9の結果から、経験した90°方位の刺



図9 単一方位の視覚経験に相当するシミュレーション結果にデコーディング数理モデルを適用した結果。(上段)縦縞方位のパターン(左)を入力したときの結果、(下段)横縞方位のパターン(左)を入力したときの結果。Nは正常飼育したときの学習ステップ数を示し、SIは入力画像との類似度を示す。

激と直交する0°方位の刺激(下段)に対しても、経験した方位よりもSIの値は低くなるがデコーディングが全くできないわけではないことがわかった。これは、単一方位の視覚経験をしたネコでも行動が正常な場合と

大きく変化しないという行動実験 (Blakemore & Cooper 1970)とも矛盾がない。また、経験した方位に関する類似度 SI の値 (図 9 上段)は、正常飼育した場合(図 7 上段)よりも高くなるのがわかった。これは、経験した方位に反応する細胞の数が增加すること、ならびに経験した方位に対する方位選択性が正常飼育よりも高くなるためと考えられる。すなわち、視覚機能は神経集団でコードすることによって向上することを示している。例えば、正常飼育に相当するシミュレーションについて、最小二乗を計算する細胞数を減らすと SI の値は著しく低下し、ノイズの多い視覚像しか再現することができなくなる。経験した方位に対して直交する方位についてもある程度のデコードができるのは、直交する方位に対しても反応する細胞が小数であるが残っているためと考えられる。

図 10 は、単一方位の視覚経験において、正常飼育をしたステップ数に対する SI の値を、提示するグレーティング刺激の空間周波数を変えて調べた結果である。経験した方位

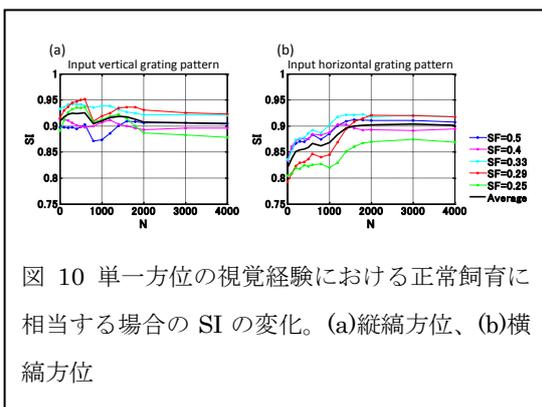


図 10 単一方位の視覚経験における正常飼育に相当する場合の SI の変化。(a)縦縞方位、(b)横縞方位

である 90° のグレーティング刺激(図 10a)については、単一方位の視覚経験の影響を受けなくなる $N=2000$ までは $N=4000$ における定常状態での類似度 SI の値よりも大きくなり、直交する方位については SI の値が低くなるのがわかる。また、図 10a において、 $N=800$ の前後で SI の平均値(黒線)が一旦急激に低くなっている。これは、発達後期での単一方位の視覚経験では、正常飼育での元々の最適方位だけでなく経験した方位に対して反応するように方位のチューニングが変化しており、そのために方位選択性が一旦低くなってしまったことが原因と考察された。

では、単一方位の視覚経験後にゴーグルをはずして正常飼育に戻した場合にはどうなるのであろうか？もし、 $N=800$ の前後で方位選択性の変化があるとすれば、この場合にもデコード結果に何らかの影響が残るはずである。図 11 は、リカバリのシミュレーション結果に対してデコーディング数理モデルを適用した結果である。図 11 に示したように、リカバーにおいても、方位マップが回復し ORI の値が正常飼育の値に近づくに

連れて、入力画像とデコードされた視覚像との類似度 SI の値が正常飼育したときに近づくことがわかった。

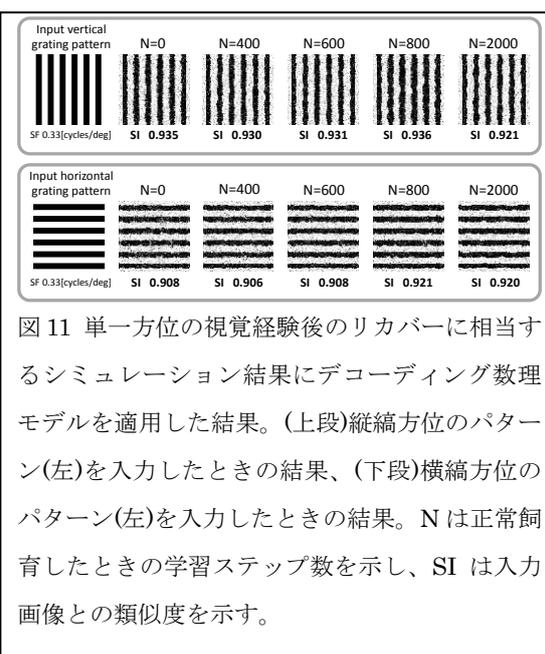


図 11 単一方位の視覚経験後のリカバーに相当するシミュレーション結果にデコーディング数理モデルを適用した結果。(上段)縦縞方位のパターン(左)を入力したときの結果、(下段)横縞方位のパターン(左)を入力したときの結果。N は正常飼育したときの学習ステップ数を示し、 SI は入力画像との類似度を示す。

図 12 は、単一方位の視覚経験後のリカバーにおいて、正常飼育をしたステップ数に対する SI の値を、提示するグレーティング刺激の空間周波数を変えて調べた結果である。

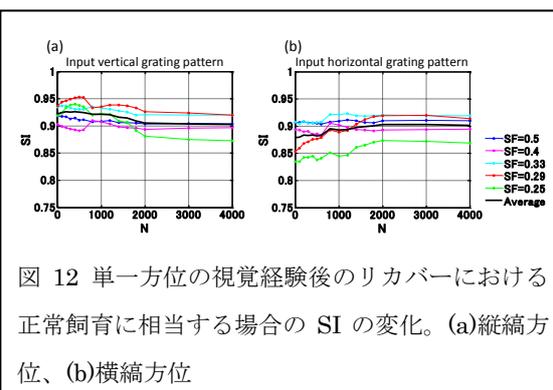


図 12 単一方位の視覚経験後のリカバーにおける正常飼育に相当する場合の SI の変化。(a)縦縞方位、(b)横縞方位

図 12 から、リカバーにおいても方位マップの構造に単一方位の視覚経験の影響が残っている場合にはデコーディングされる画像にも何等かの影響が残ることが示唆された。

以上まとめると、
(a)視覚機能は、方位マップという構造に依存していること。
(b)入力画像とデコードされた画像との類似度という尺度で見た場合、生後発達期の視覚経験によって、経験した方位に関する視覚機能が向上すること。
(c)単一方位の視覚経験をした場合であっても、経験した方位と直交する方位に対する視覚機能が全く失われてしまうわけではないこと。

が結論された。これらの結果は、視覚野においては、ポピュレーションコーディングのメカニズムによって視覚機能を実現していることや、発達期の異常な視覚経験に対して、視覚

機能を維持するようなある意味での恒常性が働いていることを示唆している。

<引用文献>

①Tanaka S., Miyashita M. & Ribot J. Roles of visual experience and intrinsic mechanism in the activity-dependent self-organization of orientation maps: theory and experiment., *Neural Networks*, 17, Vol. 17, 1363–1375. (2004).

②Tanaka S., Ribot J., Imamura K. & Tani T. Orientation-restricted continuous visual exposure induces marked reorganization of orientation maps in early life., *Neuroimage*, 30, 462-477. (2006)

③Tanaka S., Tani T., Ribot J., O'Hashi K. & Imamura K. A postnatal critical period for orientation plasticity in the cat visual cortex., *PLoS one*, 4, 1-10. (2009).

④Blakemore C. & Cooper, G. F. Development of the Brain depends on the Visual Environment., *Nature*, 228, 477-478. (1970).

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)

①Toru Takahata, Masanobu Miyashita, Shigeru Tanaka & John H. Kaas., Identification of ocular dominance domains in New World Owl Monkeys by immediate-early gene expression. *Proceedings of the National Academy of Science of America (PNAS)*, 111(11), 2014, 4297-4302.

[学会発表] (計 6 件)

①Nodoka Wakabayashi, Masanobu Miyashita & Shigeru Tanaka., A theoretical study of experience-dependent orientation map alteration: effect of normal viewing following single-orientation exposure. *日本神経科学会*, 2012. 9, 名古屋.

②Nodoka Wakabayashi, Masanobu Miyashita , Junsei Horikawa & Shigeru Tanaka., Theoretical study of orientation plasticity induced by single-orientation exposure: recovery effect of normal viewing on altered OP maps. *Society for Neuroscience*, 2012.10, New Orleans, USA.

③Shigeru Tanaka, Kenichi Yanagawa, Masanobu Miyashita, Masahiro Yamada & Shiro Usui., Theoretical model for the formation of asymmetric connections from starburst amacrine cells to ganglion cells underlying direction selectivity in the developing retina. *Society for*

Neuroscience, 2012.10, New Orleans, USA.

④Nodoka Wakabayashi, Masanobu Miyashita , Junsei Horikawa & Shigeru Tanaka., Do orientation maps altered by single-orientation experience encode visual image? *Society for Neuroscience*, 2013.11, San Diego, USA.

⑤Shigeru Tanaka, Nodoka Wakabayashi & Masanobu Miyashita., What determines the presence of an orientation map in the mammalian primary visual cortex? *日本神経科学会*, 2012. 9, 横浜.

⑥Masanobu Miyashita, Nodoka Wakabayashi & Shigeru Tanaka., The sparseness of excitatory lateral connections can account for the formation of species-dependent orientation representation in the mammalian primary visual cortex., *Society for Neuroscience*, 2014.11, Washington DC, USA.

6. 研究組織

(1)研究代表者

宮下 真信 (MIYASHITA, Masanobu)
沼津工業高等専門学校・制御情報工学科・教授
研究者番号：20443038

(2)研究分担者

田中 繁 (TANAKA, Shigeru)
電気通信大学・脳科学ライフサポートセンター・特任教授
研究者番号：70281706