

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 10 日現在

機関番号：14401

研究種目：新学術領域研究（研究領域提案型）

研究期間：2010～2014

課題番号：22135006

研究課題名（和文）質感認知の初期脳メカニズム

研究課題名（英文）Early visual mechanisms of shitsukan perception

研究代表者

大澤 五住（OHZAWA, Izumi）

大阪大学・生命機能研究科・教授

研究者番号：20324824

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 67,900,000円

研究成果の概要（和文）：独自の視覚刺激提示システム及び視覚野細胞反応の解析システムを構築し、マルチニューロン記録に適した視覚野細胞特性の計測法開発等により、初期視覚野と中次領野の細胞の刺激選択性と選択性生成のメカニズムを研究した。形状に対する選択性と質感に關係する選択性を分離を目指し本研究を実施した。高次元刺激パラメータ空間を効率的に探索する有力なアプローチを質感研究に適用した。さらに、単眼情報による質感知覚のメカニズムだけでなく、質感に関わる両眼情報処理機構の研究により、テクスチャーの両眼情報を検出する神経メカニズムの示唆を得た。

研究成果の概要（英文）：Using locally designed and constructed experiment systems capable of recording simultaneously from tens of neurons, we have conducted neurophysiological studies on early and mid-stage visual areas in mammalian visual cortex. The purpose of research is to separate stimulus selectivities of neurons into various components including, form, texture, and binocular cues. We have developed and applied new analysis methods to explore high-dimensional stimulus parameter space in a highly efficient manner. With these neurophysiological experiments, we have characterized neurons with respect to binocular texture cues. We have also obtained information regarding the degree of integration of neural circuitry that shape stimulus selectivities of high-order neurons based on the input from low-order neurons within the visual cortex.

研究分野：視覚神経科学、神経生理学

キーワード：質感 初期視覚野 大脳 空間周波数 方位選択性 テクスチャー ウェーブレット MT野

1. 研究開始当初の背景

視覚的質感のなかでも、ヒトは物体が光沢を持ってツルツルしているのかテクスチャーが付いたザラザラした表面なのか、さらに光沢を持つ物体の中でも材質は金属なのかそうで無いか等は一目見ただけでわかる。したがって、視覚的質感について心理物理学的なテストを行うことは可能である。しかし、神経細胞の反応として研究する事には予想以上に難しいところがある。難しさの一つの原因は、個々の細胞がごく一部の視覚情報しか担っていないことに由来する。さらに、視覚経路の各領野の神経細胞は、既に形や色、運動などの、様々な視覚特徴に選択的に反応することが知られている。例えば一次視覚野(V1)の個々の単純型と呼ばれるタイプの細胞は、図1上のように明暗の縞模様の小さな断片(wavelet)の様な形の画像成分に選択的に反応する(この図では明暗をそれぞれ赤青で区別して表す)。我々が見る全ての画像や情景は、このような様々な角度(方位)と細かさを担当する、非常に数多くの細胞の活動を総合することで表現されていることが知られている。つまり、個々の細胞はこのような細胞に固有の小さな成分としての波の断片に反応しているように見受けられる。

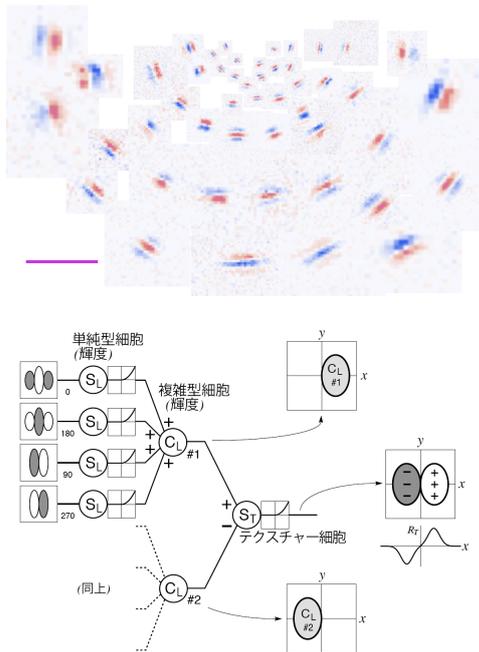


図1: 上は、逆相関法という計測法で求めた多くの一次視覚野(V1)単純型細胞の詳細な受容野、つまり細胞が反応する形の要素を示す。高次視覚野の細胞の刺激選択特性は、これらの単純で定型的な形状要素の複雑な組み合わせで構築されている。スケールバー: 視角 10 度。下は、テクスチャーの境界を検出する細胞の構築モデルを示す。単純型細胞を4個組み合わせると複雑型細胞が作られ、少なくとも2個の複雑型細胞の出力の差分を取ることで明暗の境界でなく、ツルツル/ザラザラの境界を検出することができる。

例えば、光沢を持つ物体を、このような特性を持つ細胞の反応を通して見た時、光沢によるハイライトと物体の表面に描かれた白っぽい部分とを区別できるだろうか? 光沢という質感の情報もこれらの細胞の活動の何処かに隠されているはずだが、どのように隠されているのかを知ることは簡単ではない。同様の複雑さは、表面のテクスチャー、たとえば物体表面がツルツルしているか、あるいはザラザラなのかという知覚判断の基盤となる神経反応についても存在する。

しかし、視覚情報処理が進んで、V1より高次の下側頭葉皮質の領野になると、光沢の変化に対応して反応を変化させる細胞の存在が小松グループの西尾ら(2012)の研究により示されている。したがって、V1のような最初に脳で視覚情報処理が行われる段階や、V1と下側頭葉皮質の間に位置する領野では、光沢などの情報は細胞の反応のどこかに隠された形で存在する。このような初期や中間段階の細胞反応の研究では、複数の細胞の反応を同時に計測したり、どのように高次の視覚領野の細胞がより低次の領野の細胞から形成されているのかを、実際に神経回路のつながりを実験で解析することが重要になる。

2. 研究の目的

私たちの研究では、質感情報が神経活動の何処に隠されているのかを解明することを大きな目標としますが、その研究のために必須である、①高次の視覚細胞がどのように低次の神経細胞から構築されているのかを実際に計測する、②多数の神経細胞の特性を同時に計測するための手法の開発、を主な目的として取り組んだ。

3. 研究の方法

電気生理学的手法により、麻酔と筋弛緩を施した動物(ネコ、サル)の初期視覚野(V1, V2, MT)から図2の構成の実験システムにより複数の単一細胞からの細胞外電位記録を行った。

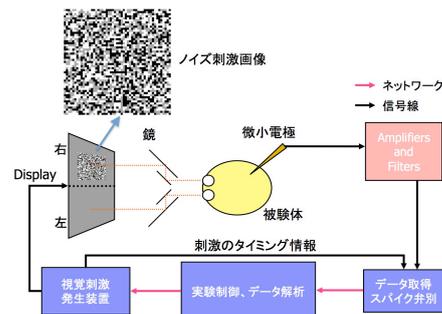


図2: 実験システムの構成

4. 研究成果

(1) 高次の視覚細胞がどのように低次の神経細胞から構築されているのか

階層的な視覚情報処理の問題は、質感だけでなく、例えば物体の形や図形を認識する機能や物体の動きを検知する機能など、すべての視覚機能の解明にとって本質的に重要である。上で述べたように、質感情報はこうした他の機能を担う情報と混じり合っており、神経細胞の反応に隠されているため、質感だけに絞った研究は、そもそも有り得ないと言える。本研究では、いくつかの側面から高次機能構築のための神経回路の解明を目指した。

① テクスチャー細胞の両眼受容野

テクスチャーの視覚的判断は、よく例にあげられる質感の重要な要素である。図1下は、ザラザラ／ツルツルの境界を検出する、いわば「テクスチャー細胞」の神経回路モデルで、図1上のような受容野を持つ細胞4個（同じ方位と大きさ）を組み合わせ、複雑型細胞とする。そうしてできた複雑型細胞を2つ用意し、その出力の差分を取ることで、境界の右側がザラザラ、左側がツルツルの時に反応する細胞が構成できる。

これまでの研究では、単眼のテクスチャー受容野のみを計測してきたが、大多数の視覚野細胞は両眼性である。つまり、左右どちらの目からも入力を受けており、ステレオ視による立体視や奥行き知覚等に貢献している可能性がある。しかし、両眼のテクスチャー反応特性に関しては、細胞レベルでの研究はほとんどなかった。

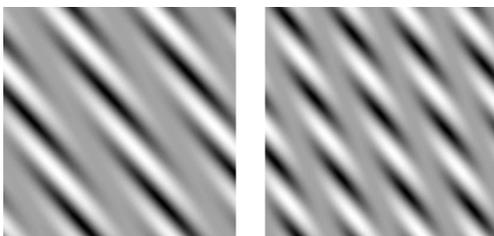


図3：テクスチャー細胞の両眼特性を研究するための視覚刺激

そこで、佐々木（分担者）が中心となり、図3の様な両眼刺激を用いて、テクスチャーがどのように立体視情報の表現にかかわっているかを調べた。左右眼のテクスチャー受容野がこの刺激を使った実験により得られており、中には左右で受容野構造が異なる細胞も見られた（Sasaki & Ohzawa, SFN 2012）。

② 異なる空間周波数バンド（同方位）からの抑制

過去の研究では、V1細胞は空間周波数に関しては単純なバンドパス特性を持つ線形フィルターの様な物であると考えられてきた。これが全てであれば、バンド外の周波数成分に対しての出力はゼロとなり、興奮も抑制も起こらないはずである。一方、周期的な物理表面が持つ光沢感などは、多くの空間周波数成分の間の何らかの非線形的相互作用に担われていることも予想される。そうした可能性の一つとして、これらの細胞は輝度変化に対する単なるフィルターではなく、別の空間周波数からの抑制がかかっているのではないかと仮説を検証した。

抑制を含む非線形的相互作用を調べるには、様々な困難がある。その一つは、神経細胞の反応は活動電位（スパイク）であり、単位時間内に発生するスパイクの数は負にはならないことから、神経細胞の抑制現象は単一の刺激だけでは検出できないことである。つまり、抑制現象を検出するためには、何らかの方法で細胞の活動レベル（発火頻度）を上げておき、それがどの程度減弱されるかを調べる必要がある。そこで、この研究ではV1細胞の空間周波数選択性の外にある周波数からの刺激の影響（興奮および抑制）を調べた。（Ninomiya et al. JNP 2012）具体的には、V1細胞の通常のパスバンドの外にある空間周波数成分が細胞の反応にどのような影響を与えているかを、両眼を同時に刺激し細胞の活動レベルを上げることで抑制的な反応も検出しやすくする新手法により調べた。多くの細胞で、図4の細胞例のように、興奮性のパスバンドの外から主として抑制性の影響が見られ、その周波数はパスバンドのそれよりも高い場合も低い場合もあった。従来は検出が難しかった空間周波数間の相互作用が存在することから、この結果はV1細胞は単純な線形フィルターでは無いことを意味している。

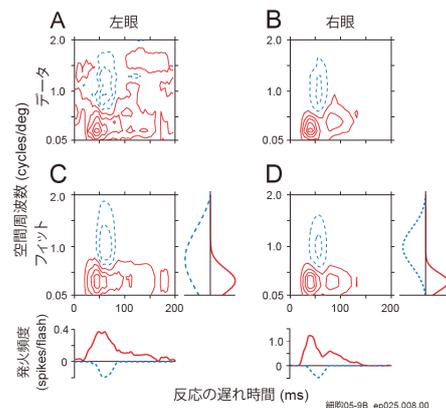


図4：興奮（赤）を引き起こす空間周波数よりも高い空間周波数から抑制（青）を受けるV1細胞の例。左右両方の眼について、同様の抑制が時間遅れ50~70msで検出された。

このような空間周波数領域における抑制現象が、どのように具体的な質感の情報を担っているのかは、まだ不明である。しかし、V1の細胞が単純なある視野の場所の特定の周波数と方位（傾き）の縞模様の存在だけを伝えているという従来の考えだけでは不十分であることがわかった。

③ 異なる空間周波数と方位からの抑制

上記②の研究では、同じ方位（傾き）で異なる空間周波数からの抑制現象をネコの V1 細胞について調べた。しかし、一般に 2 次元の視覚パターンに対する反応を検討するときには、空間周波数も方位も異なる場合の検討を行わなければ、完全な研究とは言えない。そこで、異なる空間周波数と方位の刺激成分が抑制を引き起こすかどうか、さらに抑制がある場合には、細胞の興奮に最適なこれらのパラメータにどのような関係性があるのかを、我々の研究室が開発した「局所スペクトル逆相関法」とよばれる手法により調べた。

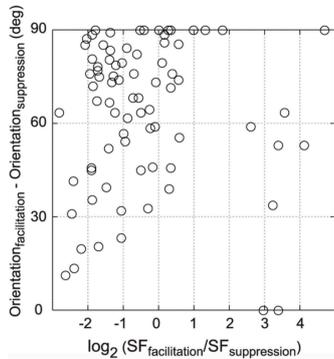


図 5：サル V2 野の 78 個の細胞について、最大の抑制を引き起こす空間周波数と方位を、最大の興奮を引き起こすパラメータとの比としてプロットした。興奮と抑制の方位差は様々な値を取るが、直角（90 度）付近が多い。また、横軸は興奮／抑制の周波数比の対数であり、マイナスの値は抑制の周波数のほうが興奮のそれよりも高いことを示す。大多数の細胞がゼロより左に位置している。

図 5 に V2 野の細胞の興奮と抑制を引き起こす空間周波数と方位を多くの細胞についてプロットした。興奮と抑制の方位差は広い範囲で分布を示したが、方位差が 90 度（直角）に近い細胞が多い傾向があった。また、大多数の細胞で抑制を強く引き起こす空間周波数は、興奮の周波数よりも高く傾向があった。

このように、動物種は異なるものの、V1 それに続く V2 野において、多くの細胞は単なる空間周波数や方位に対するフィルターではなく、一見反応を引き起こさない周波数や

方位の縞模様成分が重ねあわさっている視覚刺激では、より複雑な非線形な反応を示す。高次視覚野の細胞の複雑な刺激選択性には、このような複雑な興奮と抑制の相互作用がかかわっていることはほぼ間違い無い。

④ 初期視覚野の両眼性細胞における異なる空間周波数チャンネルの統合

我々の脳内の視覚システムが 3 次元的な奥行き推定を行うために重要な手がかりの一つとして、網膜画像の左右間での小さなずれ、「両眼視差」がある。両眼視差の検出は初期視覚野とよばれる領野から始まるが、この領野の神経細胞はそれぞれが特定の空間周波数に選択性を持ち、異なる空間周波数情報は別々のチャンネルで処理されている。

しかし、一般に自然な外界からの視覚入力は様々な空間周波数成分を幅広く含んでおり、両眼視差による左右間での網膜像の位置ずれは、像に含まれる空間周波数成分すべてにおける同じ大きさの位置ずれとして特徴付けられる。従ってより正確に信頼性高く機能するために、異なる周波数チャンネルからの情報統合が以降の処理として必要であると考えられる。このような情報の統合が初期視覚野の両眼視差選択性細胞で起こっているかどうかを調べるため、麻酔不動化したネコ 17 野において両眼周波数組み合わせ空間における細胞の両眼性応答を計測した。

得られた 74 個の細胞について両眼周波数相互作用マップを解析した結果、多くの細胞において、異なる空間周波数チャンネル統合が起きている場合と合致するデータが得られた。またそれらの細胞について周波数バンド別に最適視差を比較した結果、ほとんどの細胞でほぼ同一の視差にピークを示した。この結果から、より正確な両眼視差検出を可能にするような、空間周波数領域での情報統合が初期視覚野から始まっている可能性が示唆された。

(2) 多数の神経細胞の特性を同時に計測し、細胞間の情報伝達と相互作用を調べる

下側頭葉皮質では個々の細胞の刺激に対する反応を詳細に調べることで、光沢に関連するパラメータの変化に対し、直接反応の強さに変化が見られる細胞が存在することがわかっている。しかし、V1 と下側頭葉皮質の中間に位置する領野では、光沢やテクスチャーなどの情報は細胞の反応のどこかに隠されているはずである。①では、非線形な相互作用にそれらの情報が隠されているのではないかという観点から研究を行ったが、も

う一つ有力な可能性に、複数の細胞の反応の関係の中に質感情報が隠されているという考えがある。したがって、このような初期や中間段階の細胞反応の研究では、複数の細胞の反応を同時に計測することが重要になる。

そこで、田中(連携研究者)が中心となり、V1野において多数の細胞から同時記録を行い、細胞の発火の相互関係を調べる研究を行った(Tanaka et al. 2014)。

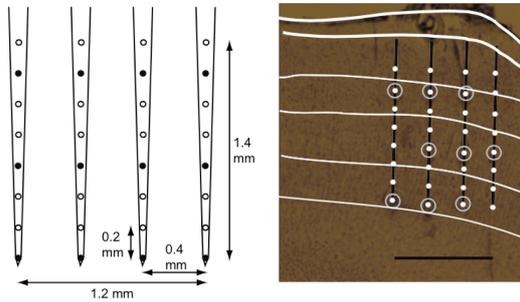


図6：左：32点(8x4)の記録点を持つ多点電極。右：記録後、記録点の一部(白丸)から電流を流し、組織にマーカを残した顕微鏡写真に電極を重ねた図。このようにして、記録点が大脳皮質のどの層にあったかを含めて位置を同定する。垂直方向と水平方向に皮質内位置が異なる細胞間の信号の流れと個々の細胞の刺激選択性を同時に調べることができる。

図6左に示すような物理形状を持つ、24点の多点電極をネコV1野にあたる大脳皮質に挿入し、同時記録を行い、刺激と反応の関係を調べることにより、各記録点から得られる異なる細胞の刺激選択性を計測することができる。グレーティング刺激の方位(OR)と空間周波数(SF)を変えて多くの角度と細かさの縞模様パターンを1秒間に30-40枚程度の頻度で提示した。図7に、そのような実験による結果を示す。32の記録点のうち、24個から細胞の反応が記録できた。一つ一つの正方形の領域が、個々の細胞の空間周波数(SF)-方位(OR)選択性を示す。

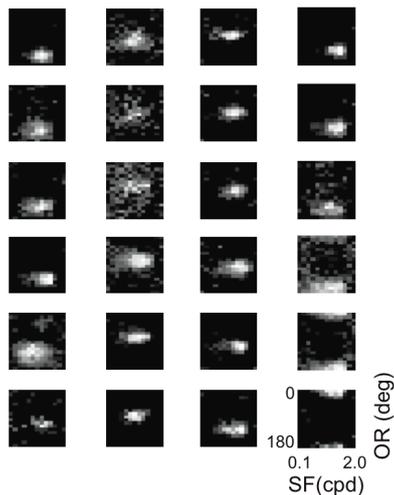


図7：同時記録された24個のV1細胞の空間周波数(SF)-方位(OR)選択性。横軸がSF、縦軸がOR。

正方形領域の中に、灰色~白の楕円状の領域が見取れるが、その中央、もっとも白い刺激がそれぞれの細胞にとって最適な縞模様の空間周波数(SF)と方位(OR)を示す。

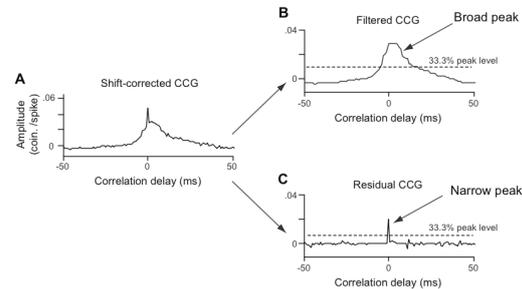


図8：相互相関法による細胞間の信号伝達の解析

個々の細胞の特性を調べることは、上記のような刺激に対する反応を解析することにより見いだすことができる。それらの特性に加えて、図8のように、細胞間の信号伝達を調べる方法に相互相関法を利用することができる。これは、多くの細胞の発火データから2個の細胞の発火のタイミングの関係を定量化する解析法である。たとえば、着目する細胞ペアをA,Bとすると、細胞Aが発火した時刻を基準にして、細胞Bがどのタイミングで発火するかを様々なA,Bの発火時間差について調べることができる。例えば、細胞Bが常に細胞Aの1ms後に発火するのであれば、A→Bの神経結合が示唆される。このような研究により、V1皮質内での水平方向と垂直方向の情報伝達の流れについての知見が得られた。

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)

- (1) Baba M, Sasaki KS, Ohzawa I*. Integration of multiple spatial frequency channels in disparity-sensitive neurons in the primary visual cortex. *J. Neurosci.* (印刷中) (2015) 査読有
- (2) Tao X, Zhang B, Shen G, Wensveen J, Smith 3rd EL, Nishimoto S, Ohzawa I, and Chino YM*. Early monocular defocus disrupts the normal development of receptive field structure in V2 neurons of macaque monkeys. *J. Neurosci.* 34(41):13840-13854, (2014) 査読有

- (3) Tanaka H*, Tamura H, Ohzawa I. Spatial range and laminar structures of neuronal correlations in the cat primary visual cortex. *J Neurophysiol.* 112(3):705-718. (2014) 査読有
- (4) Zhang B, Tao X, Shen G, Smith EL 3rd, Ohzawa I, Chino YM*. Receptive-field subfields of V2 neurons in macaque monkeys are adult-like near birth. *J Neurosci.* 33(6):2639-2649. (2013) 査読有
- (5) Ninomiya T, Sanada TM, Ohzawa I*. Contributions of excitation and suppression in shaping spatial frequency selectivity of V1 neurons as revealed by binocular measurements. *J Neurophysiol.* 107(8):2220-2231, (2012) 査読有
- (6) Tao X, Zhang B, Smith EL 3rd, Nishimoto S, Ohzawa I, Chino YM. Local sensitivity to stimulus orientation and spatial frequency within the receptive fields of neurons in visual area 2 of macaque monkeys. *J Neurophysiol.* 107(4):1094-1110, (2012) 査読有
- (7) Sasaki KS, Tabuchi Y, Ohzawa I*. Complex cells in the cat striate cortex have multiple disparity detectors in the three-dimensional binocular receptive fields. *J Neurosci.* 30(41):13826-13837, (2010) 査読有

[学会発表] (計 28 件)

- (1) Ohzawa I. "Analyses of filtering and pooling in the hierarchical network of the visual system" The Second CiNet Conference - International Symposium on Neural Mechanisms of Vision and Cognition, 2015.3.3, Osaka University/CiNet, (大阪府)
- (2) Sasaki KS, Ohzawa I*. Measurement of contrast response functions at multiple spatiotemporal frequencies within single neurons in primary visual cortex. 2014.9.13, 第 37 回日本神経科学大会, パシフィコ横浜 (神奈川県)
- (3) Hashimoto H, Sasaki KS, Inagaki M, Ohzawa I*. Subspace mapping in Gabor wavelet domain for Macaque V2 and MT neurons. 2014.9.12, 第 37 回日本神経科学大会, パシフィコ横浜 (神奈川県)
- (4) Baba M, Sasaki KS, Ohzawa I*. Integration of multiple spatial frequency channels in V1 disparity detectors. 2014.9.12, 第 37 回日

本神経科学大会, パシフィコ横浜 (神奈川県)

- (5) Baba M, Sasaki KS, Ohzawa I*. Integration of multiple spatial frequency channels in V1 disparity detectors. Asia-Pacific Conference on Vision (APCV2014), 2014.7.21 かがわ国際会議場 (香川県)
- (6) Ohzawa I. "Separating response dimensions of visual neurons" International Symposium: "Future of Shitsukan Research" 2014.7.17, Institute of Industrial Science, the University of Tokyo (東京都)

[図書] (計 1 件)

大澤五住 頭の中のサイン、コサイン「芸術と脳：絵画と文学、時間と空間の脳科学」(近藤寿人編 阪大リーブル) 大阪大学出版会 (2013/3/18), pp. 292-307.

[産業財産権]

- 出願状況 (計 0 件)
○取得状況 (計 1 件)

名称：画像特徴抽出装置、画像特徴抽出方法、画像認識装置、及び画像認識方法
発明者：大澤五住、新井稔也、眞田尚久
権利者：大阪大学(単願)
種類：特許
番号：第 5305366 号
出願年月日：2010 年 10 月 26 日
取得年月日：2013 年 7 月 5 日
国内外の別：国内

[その他]

ホームページ等
<http://ohzawa-lab.bpe.es.osaka-u.ac.jp/>

6. 研究組織

- (1) 研究代表者
大澤 五住 (OHZAWA, Izumi)
大阪大学・生命機能研究科・教授
研究者番号：20324824
- (2) 研究分担者
佐々木 耕太 (SASAKI, Kota)
大阪大学・生命機能研究科・助教
研究者番号：40467501
- (3) 連携研究者
田中 宏喜 (TANAKA, Hiroki)
研究者番号：40335386