

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 8 月 13 日現在

機関番号：12612

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17K07050

研究課題名(和文) 覚醒時視覚認識における一次視覚野の働き：動的スパース情報表現のメカニズム

研究課題名(英文) The function of the primary visual cortex in alert visual perception: Mechanisms of dynamic sparse information representation

研究代表者

田中 繁 (TANAKA, SHIGERU)

電気通信大学・脳・医工学研究センター・特任教授

研究者番号：70281706

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：活動依存の自己組織化によって形成された膝状体-視覚野入力を用いて、視覚野のスパイクニューロンネットワークを構成し、視覚刺激に対するニューロンの動的反応のシミュレーションを実行した。その結果、モデル視覚野は、皮質内抑制作用によって各瞬間にはスパースにしか発火しないことが確認された。そこで、各ニューロンの受容野関数を基底関数とし、ニューロンの発火パターンから刺激の時空間パターンのデコードを試みたところ、完全ではないが入力を用いた動く縞模様がデコードできた。このことから、自己組織化された視覚野には、静的な視覚刺激だけではなく、動的な視覚刺激をもデコード可能な形で表現する能力を持つことが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

従来のニューラルネットワークによるデコーディングは、静的な視覚パターンにほぼ限定されていたが、自己組織化によって構成されたスパイクニューロンからなる視覚野は、動的な視覚刺激についてもデコード可能な形でスパイク放電の時空間パターンとして表現可能であることを示した。このことは、脳において時々刻々と変化する刺激パターンがどのように表現され、読みだされているのかを解明するためのヒントを与える。また、動的刺激をデコードするためのスパースコーディング技術の発展に寄与することが期待される。

研究成果の概要(英文)：Using geniculo-cortical inputs formed by activity-dependent self-organization, we constructed a spiking neuron network and performed simulations of dynamic neuronal responses to visual stimuli. As a result, it was confirmed that model visual cortex elicited spikes sparsely at each moment. Then we tried to decode spatio-temporal stimulus patterns from neuronal spike patterns, using receptive fields as basis functions. The decoding almost successfully reproduced drifting grating patterns used as visual stimuli. This suggests that the self-organized visual cortex can represent not only stationary visual stimuli but also dynamic ones, which can be decodable.

研究分野：理論神経科学

キーワード：視覚情報表現 自己組織化 スパイクニューロンモデル 動的デコーディング スパースコーディング 覚醒レベル 注意

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

代表者のグループは、1990年より「神経活動に依存した自己組織化数理モデル」として生理解剖学的データに基づく数理モデルの研究を発表し、眼優位マップ、単純型細胞の受容野、方位・方向マップ等の再現に成功した。その後、一次視覚野2・3層には、NR2Bサブユニットを含み長い時定数の脱分極を生起するNMDA受容体が存在することを考慮に入れ、4層の単純型細胞からの入力を時間的にプーリングすることにより2・3層に位相依存性のない複雑型細胞の形成を再現した。また、ラット視覚野2・3層の錐体細胞は興奮性の疎結合によって信号を伝達していると仮定することにより、salt-and-pepper的な方位表現を再現することに成功した。さらに、細胞体から樹状突起を逆伝播する活動電位によってシナプス伝達の修飾作用、および脳由来栄養因子に関する臨界期シナプス可塑性の分子メカニズムをモデルに取り入れることにより、自己組織化モデルを精緻化し、方位制限ゴーグルを用いて視体験させた幼若ネコの一次視覚野における方位選択性の臨界期プロファイルをシミュレーションによって再現した。

本自己組織化数理モデルは、内因性光計測で得られた方位・方向マップと類似のマップを単に再現したとされる他の計算論的数理モデル(SOM、エラスティックネットモデル等)と比べ、より詳細に哺乳類視覚野の情報表現の形成発達を記述している点において優れていると言えよう。本モデルによって形成されたモデル視覚野を用いることによって、次の段階であるスパイクニューロンのダイナミクスを研究する理論的基盤と道具立てが整ったと考えられる。

### 2. 研究の目的

本研究提案では、上記のように代表者のグループが発展させてきた活動依存性の自己組織化モデルとスパイクニューロンモデルを組み合わせることにより、視覚野の動的性質の理解に迫るとともに、視覚認知における一次視覚野の働きを解明することを最終目的とする。

まず、自己組織化数理モデルを用いて一次視覚野神経回路をコンピュータ上に再現し、その神経回路上でスパイクニューロンがどのようなダイナミクスを呈するかをシミュレーションの実行により研究する。具体的には、ドリフトする縞刺激を呈示したときのニューロンの時空間発火パターンを調べる。動物の覚醒時には、神経調節因子によるアストロサイトの活性化を介した注意の機構が働くと考えられる。その際には、アストロサイトから放出されるD-serineによってNMDA受容体の感受性が高まることが期待されるので、シナプス伝達のゲインの上昇が期待される。そこで、興奮性側方結合のシナプス伝達効率を変化させることによるニューロンの発火頻度と空間周波数選択性の変化を調べ、覚醒時と麻酔下での視覚野の働きの違いを考察する。

### 3. 研究の方法

#### (1) モデル視覚野の構築

自己組織化モデルのシミュレーションを実行し、膝状体-視覚野求心性線維の入力パターンを決定する。次に、自己組織化における側方相互作用と整合するように、興奮性および抑制性ニューロン間のシナプス結合を決定する。シミュレーションに先立ち、モデルの精緻化を行う。

#### (2) 神経修飾因子による皮質内側方結合のゲインコントロール

三者間シナプスを形成することが想定される皮質内興奮性側方結合を強めることにより、スパイクニューロン応答の空間周波数特性にどのような変化が生じるかをニューロンダイナミクスのシミュレーションを実行して調べる。

#### (3) 興奮性ニューロン発火の時空間パターン

ドリフトする縞模様を呈示したときのモデル視覚野ニューロンの時空間発火パターンをシミュレートし、スパースネスを調べる。さらに、得られたニューロンの発火パターンから、入出力関係を逆転することにより受容野関数を基底関数として用い、呈示した視覚刺激のデコーディングが可能か否かを調べる。

#### 4. 研究成果

##### (1) 自己組織化数理モデルの精緻化と理論的基盤としての確認

脳由来神経栄養因子と関係する分子メカニズムを考慮して精緻化した自己組織化数理モデルの妥当性を、単一方位刺激の影響下で発達した視覚野方位マップが、実験結果を再現することを確認した。次に、この自己組織化数理モデルによって形成された膝状体-視覚野求心線維と近距離的興奮結合と遠距離的抑制結合の皮質内側方結合を用いて、ドリフトする縞刺激に対する発火頻度の空間パターンをスパイクニューロンのダイナミクスをシミュレーションから求めたところ、方位マップおよび方向マップを再現することが確認された。現在、発達脳における経験に依存した受容野形成とマップ形成においては、本自己組織化数理モデルは世界最先端の数理モデルである。

##### (2) 覚醒・注意の作用としての皮質内側方結合の増強

スパイクニューロンモデルを用いたニューロンダイナミクスのシミュレーションから、皮質内側方結合がなく求心性線維入力しか仮定しない場合には空間周波数のチューニングは高周波数側に向かって広がっている。しかし、皮質内側方結合が存在することによってチューニングが最適周波数の周辺に局在するようになる。そこで、皮質内興奮性側方結合のみを2倍に強めることによりニューロンの発火頻度が上昇しチューニングカーブのピークが低空間周波数側にシフトする現象が確認された(図1)。すなわち、視覚刺激に注意が向けられるとニューロンの空間周波数選択性が向上し、高周波数成分をカットすることによって画像に含まれるノイズを除去する作用を持つと考えられる。

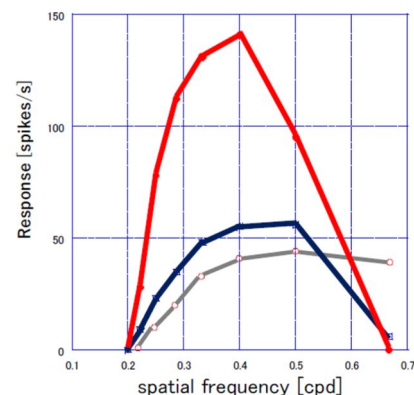


図1. 典型的なニューロンの空間周波数チューニング. 皮質内興奮性結合強度が無し(灰色)、正常レベル(青色)、2倍に増強(赤色)

このことから、覚醒・注意のメカニズムは次のように考えられる。興奮性側方結合では三者間シナプスを形成しているが、その構成要素であるアストロサイトでは、ノルアドレナリンによって細胞内カルシウム濃度が上昇し、D-serine を放出する。D-serine は NMDA 受容体の glycine 結合サイトへのアフィニティが glycine よりも高く、そのためアストロサイトの活性化は NMDA 受容体の伝達効率を高める。したがって、覚醒レベルが上昇し視覚像に注意が向けられたときには、中心窩に対応する視覚野の領域にノルアドレナリンが分泌され、皮質内興奮性側方結合のシナプス伝達が亢進する。図1において、青い曲線が麻酔下でのチューニングカーブであるとすれば、赤い曲線が覚醒・注意の作用が働いているときのチューニングカーブに対応すると考えて良からう。したがって、図1は、覚醒時に注意が注がれることにより、ニューロンの発火頻度と空間周波数選択性が上昇することによって視覚認識が促進されることを示唆している。

これまで、麻酔下の動物の視覚野マップや反応特性をモデルにより再現する研究が広く実施されてきたが、本研究において、初めて覚醒・注意のレベルがニューロンの反応特性に与える影

響を理論的に示したという点において視覚神経科学の研究者にインパクトを与えることが予想される。

### (3) ニューロン発火パターンのスパースネス

当初は、複雑型細胞からシャンデリア細胞を介して単純型細胞の軸索起始部に強い抑制をかけることにより、局所的な winner-take-all または winners-share-all のメカニズムが働き発火パターンの空間的なスパースネスが実現すると予想していた。しかし、等方的な近距離的興奮性結合と等方的な遠距離的抑制性結合のみを仮定し

た視覚野回路のもとでスパイクニューロンのダイナミクスのシミュレーションを実行したところ、各瞬間(0.5ms 間隔)に発火するニューロン群は極めてスパースであること(同時に発火するニューロン数は全体の約 0.8%)が確認された(図 2)。すなわち、ある瞬間の視覚刺激は、平均すると極めて少数個のニューロンによってコードされていることを示している。

スパースモデリングにおいては、スパースなコーディングを制約条件として、画像の効率的なデコーディングを実現しているが、視覚野回路に詳細な構造を仮定しなくても発火パターンのスパースネスは基本的な性質として視覚野に内在することを意味している。この研究成果は、視覚野がスパースコーディングに寄与していることを理論的に示した初めての研究である。

予備的研究で確認したように、ランダムな刺激パターンを初期条件として、静的視覚刺激に対する視覚野ニューロンの膜電位応答の誤差を最小化するアルゴリズムを用いて刺激パターンが再現できることから、視覚野ニューロン応答の総体としては、呈示刺激パターンに関する情報を保持している。そこで、ドリフトする縞模様を呈示したときのモデル視覚野ニューロンの時空間発火パターンをシミュレートし、得られたニューロンの発火パターンから、受容野関数の入出力関係を逆にして基底関数とし、提示した視覚刺激のデコーディングを試みた。この方法は第 0 近似と考えておりさらなる改良が必要であるが、最適空間周波数に近い縞刺激を呈示したときには、視覚刺激のデコーディングにある程度成功した(図 3)。最適ではない空間周波数の縞刺激を用いたときにおいて

も、パワースペクトルを見る限り、呈示された刺激パターンの空間周波数において、デコードされた刺激の空間周波数におけるパワーが極大になっていた。

以上の結果を総合すると、視覚野は、入力刺激の情報をほぼ完全に保持し、ニューロンの

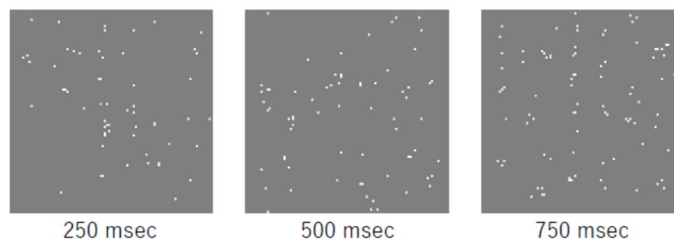


図 2 . ドリフトする縦縞刺激の呈示を開始してからの 250msec ごとの視覚野における空間的発火パターン発火しているニューロン数は、左から 71, 76, 72。

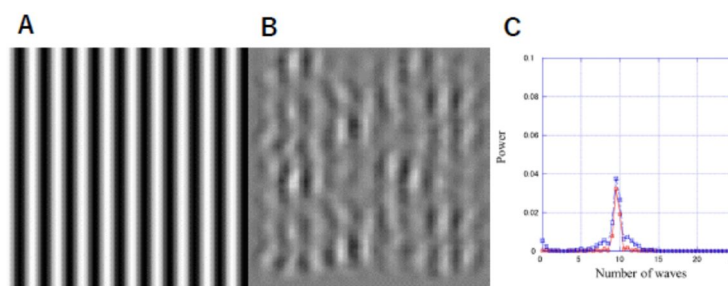


図 3 . A. 視覚刺激として用いたドリフトする縦縞。B. 受容野関数を基底関数としてデコードされた視覚刺激。C. A および B に関するパワースペクトル (A については赤いプロット、B については青いプロット)。

時空間発火パターンという形式でスパースに分散表現していることが分かった。視覚野ニューロンの時空間発火パターンから視覚刺激が完全にデコードできた訳ではないが、その可能性を示すことができたことは、視覚野の機能解明に向けた大きな弾みになるものと期待される。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Tanaka S, Miyashita M, Wakabayashi N, O'Hashi K, Tani T, Ribot J.	4. 巻 14
2. 論文標題 Development and reorganization of orientation representation in the cat visual cortex: Experience-dependent synaptic rewiring in early life	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Frontiers in Neuroinformatics	6. 最初と最後の頁 1, 26
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fninf.2020.00041	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計8件（うち招待講演 1件/うち国際学会 5件）

1. 発表者名 Masanobu Miyashita, Shigeru Tanaka
2. 発表標題 A computational study of differences in the response properties of visual cortical neurons between cats and rodents
3. 学会等名 日本神経科学大会2019
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Masanobu Miyashita, Shigeru Tanaka
2. 発表標題 A theoretical study of differences in the contrast and length tuning of visual cortical neurons between cats and rodents
3. 学会等名 Society for Neuroscience Meeting 2019（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 宮下真信・田中繁
2. 発表標題 A mathematical model predicts functional properties of rodent visual cortical neurons
3. 学会等名 日本神経科学学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Masanobu Miyashita, Shigeru Tanaka
2. 発表標題 A spiking network model of the rodent visual cortex for the understanding of what visual information is represented
3. 学会等名 Society for Neuroscience Meeting ( 国際学会 )
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shigeru Tanaka, Masanobu Miyashita
2. 発表標題 Species differences in the functional architecture of primary visual cortex between cats and rodents
3. 学会等名 The 4th Annual Meeting of the Society for Bioacoustics ( 招待講演 ) ( 国際学会 )
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Masanobu Miyashita, Shigeru Tanaka
2. 発表標題 Neural mechanisms of auditory continuity illusion
3. 学会等名 The 4th Annual Meeting of the Society for Bioacoustics ( 国際学会 )
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Masanobu Miyashita, Shigeru Tanaka
2. 発表標題 A theoretical study of cortical neural dynamics for the generation of auditory continuity illusion
3. 学会等名 Society for Neuroscience Meeting 2017 ( 国際学会 )
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Masanobu Miyashita, Shigeru Tanaka
2. 発表標題 A computational model for the generation of auditory continuity illusion
3. 学会等名 日本神経科学大会2017
4. 発表年 2017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
研究分担者	宮下 真信  (Miyashita Masanobu)  (20443038)	沼津工業高等専門学校・制御情報工学科・教授    (53801)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------