

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 20 日現在

機関番号：53801

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2019～2023

課題番号：19K12743

研究課題名（和文）視覚野機能構築が生成する神経細胞活動の動的特性と文脈効果

研究課題名（英文）Dynamic property of neural activities and contextual effects generated by functional construction of visual cortex

研究代表者

宮下 真信（Miyahsita, 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） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：ネコの一次視覚野の多くの細胞は方位選択的応答を示し、最適方位に基づいた規則的な構造があるのに対し、げっ歯類ではsalt & pepperと呼ばれる方位表現となっており、視覚応答に乏しい細胞も多く存在している。方位表現の違いが細胞応答にどのような影響を及ぼすのかを明らかにするため、膝状体-視覚野間の神経結合の自己組織化モデルで得られた神経回路網にスパイク放電型の神経モデルを適用した。ここでは、視覚刺激として正弦波状の格子パッチを用い、刺激方向に沿って格子パッチの輝度コントラストや長さを变化させた。その結果、方位表現の規則性が、輝度コントラストの広いダイナミックレンジに寄与することが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

私たちは、視野の中心に提示された図形(図)とその周辺に提示された画像(地)のテクスチャが同じときは図と地を分離できないが、異なるときは図を地から切り離して認識することができる。このゲシュタルト心理学で知られる「図地分離」の問題を神経活動から説明することが本研究の目的である。ヒトやサル、ネコの大脳視覚野には神経細胞のもつ方位選択性に基づいた規則的な構造が存在するのに対し、マウスなどのげっ歯類動物ではsalt & pepperと呼ばれる不規則な構造を呈している。本研究では、ネコで観れる規則的な構造とげっ歯類動物の不規則な構造を数理モデルで再現し、図と地の分離に関連する神経細胞の応答の違いを調べた。

研究成果の概要（英文）：In the cat primary visual cortex, almost all neurons are orientation selective and preferred orientations are arranged regularly along the cortical surface. In contrast, the rodent has salt-and-pepper-like orientation manner, and neurons unresponsive to oriented stimuli coexist with orientations selective neurons. In order to elucidate how the structure of orientation representation affects neuronal response properties, we performed computer simulations of the dynamics of neural networks composed of leaky integrate-and-fire units that receive the self-organized thalamo-cortical inputs. In the simulations, we employed sinusoidal grating patches as visual stimuli, and changed the luminance contrast and length of the grating patches along the stimulus orientations. The simulation results suggest that the regularity of orientation representation contributes to the emergence of orientation-selective neurons with a wide dynamic range of luminance contrast.

研究分野：脳神経科学

キーワード：primary visual cortex self-organization neural dynamics length tuning contrast-response self-organization Gestalt psychology figure-ground separation

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

古典的受容野(CR: Classical Receptive field)に提示する格子パッチの方位と CR 周辺に提示する格子の方位との関係で、細胞応答が修飾される文脈依存応答はゲシュタルト心理学における「図地分化」の問題と深く関わっていることが知られてきた。しかしながら、文脈依存応答は、主にネコの視覚野において研究が進められてきたが、げっ歯類動物の不規則な salt & pepper 状の方位表現での研究は途に就いたばかりであった。また、両者の方位表現を同一の理論的枠組みで再現できる数理モデルが無く、方位表現の違いと文脈依存応答との関係や規則的な方位表現がもつ機能的役割に関する研究が不足していた。

2. 研究の目的

サルやネコの一次視覚野(V1 野)では、方位選択性に基づいて規則的に細胞が配列した方位表現の構造(方位マップ)が存在している[1]。また、V1 野 2/3 層における複雑型細胞間には、類似な最適方位を示す錐体細胞には長距離水平結合を介した相互作用があり、興奮性と抑制性細胞を介した間接結合が存在する[2]。一方、げっ歯類動物では salt & pepper 状の不規則な方位表現構造が見られ[3,4]、興奮性の相互作用がサルやネコよりも疎であることや方位刺激に対して選択的に応答する細胞も 30% 程度と少ないことが報告されている[3]。これまでに、サル・ネコとげっ歯類動物での神経回路網の違いが、視覚機能や外界情報表現にどのような違いをもたらすかは、あまり調べられてこなかった。また、サルやネコに観られる規則的な方位構造を再現する数理モデルは多く提案されてきたが、げっ歯類動物の salt & pepper 状の不規則な方位表現構造との両者を統一的に説明する数理モデルは提案されてこなかった。本研究では、これまでに提案してきた外側膝状体-視覚野間の神経回路網の自己組織化数理モデル[5]によって、規則的な方位構造と salt & pepper 状の不規則な方位表現構造を再現する。この結果を使って、視覚野神経回路網の質的違いが、視覚野細胞の応答特徴の一つである文脈依存性に、どのような違いをもたらすのかを解明することを目的とする。

3. 研究の方法

図 1 は、本モデルの視覚経路の模式図である。モデル外側膝状体(LGN)は、 24×24 の格子で与えられ、オン(オフ)中心型で非遅延型(遅延型)の 4 種を仮定した。皮質細胞の各樹状突起は直径 19 ピクセルの円盤としてモデル化され、各樹状突起のスパインは 1 つの求心性入力を受け取る。求心性入力を受けている樹状突起スパイン間の距離は $15 \mu\text{m}$ とした。また、皮質細胞層は 48×48 セルの正方格子配列として与え、近傍の皮質細胞間の距離は $45 \mu\text{m}$ とした。モデル LGN ならびにモデル皮質空間は共に周期的境界条件を課した。

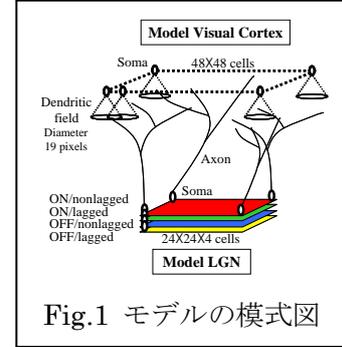


Fig.1 モデルの模式図

3.1 モデル LGN-皮質細胞間の学習

モデル LGN 細胞からの入力は、次式で与えられる局所コスト関数をソフト最小化することによって、皮質細胞にシナプスを形成する。

$$E_{i,k,\mu_1,\mu_2} = -\left\langle f\left(\zeta_i^{CX} - \mathcal{g}\right) \zeta_i^{CX} \eta_{k,\mu_1,\mu_2}^{LGN} \right\rangle + \left\langle f\left(\mathcal{g} - \zeta_i^{CX}\right) \zeta_i^{CX} \eta_{k,\mu_1,\mu_2}^{LGN} \right\rangle.$$

$f\left(\zeta_i^{CX} - \mathcal{g}\right)$ は、 $f(x) = 1$ for $x > 0$, otherwise 0 となるゲート関数で、 \mathcal{g} はスパイク発生の閾値である。 i と j は、モデル皮質細胞の細胞体とスパインの位置を示す。 k はモデル LGN 細胞の位置を示し、 (μ_1, μ_2) は $\mu_1 = +1(-1)$ は ON-(OFF-)中心型、 $\mu_2 = +1(-1)$ は非遅延型(遅延型)を示す。膜電位は $\zeta_i^{CX} = \zeta_i^{AF} + \zeta_i^{LT}$ で与えられ、 ζ_i^{AF} は LGN 細胞からの直接入力の活動によって誘発される膜電位であり、 ζ_i^{LT} は短距離の興奮性と長距離の抑制性の側方結合を介した他の皮質細胞からの入力の活動によって誘発される電位である。膜電位 ζ_i^{AF} と ζ_i^{LT} はそれぞれ次式で与えられる。

$$\zeta_i^{AF} = \sum_{j',k',\mu'_1,\mu'_2} \sigma_{i,j',k',\mu'_1,\mu'_2} \eta_{k',\mu'_1,\mu'_2}^{LGN} \quad \text{and} \quad \zeta_i^{LT} = \sum_i U_{i,i'}^{CX} \eta_{i'}^{CX}.$$

$$U_{i,i'}^{CX} = \frac{\sigma_{i,i'}}{p} \cdot \frac{1}{2\pi\lambda_{ex}^2} \exp\left(-\frac{d_{i,i'}^2}{2\lambda_{ex}^2}\right) - \frac{1}{2\pi\lambda_{inh}^2} \exp\left(-\frac{d_{i,i'}^2}{2\lambda_{inh}^2}\right).$$

ここで、 λ_{ex} と λ_{inh} は、興奮性と抑制性結合の広がりを示し、 p は興奮性の結合確率を示す。図 2 は、 $p = 0.05$ としたとき(Fig.2A)と $p = 1.0$ としたとき(Fig.2B)の方位表現の結果である。

$p = 0.05$ のときは、げっ歯類動物に観られる salt & pepper 状の方位表現が、 $p = 1.0$ とした場合にはサルやネコに観られる規則的な方位マップが形成されることが示された。

3.2 視覚野細胞のスパイク放電型モデル

モデル視覚野細胞のダイナミクスは、次式で示すスパイク放電型神経モデル(leaky integrate-and-fire neuron model)で与えた。

$$C^v \frac{dV^v(t)}{dt} = -g^{v,leak} (V^v(t) - E^{leak}) - g^{v,LGN}(t) (V^v(t) - E^v) - g^{v,ex}(t) (V^v(t) - E^{ex}) - g^{v,inh}(t) (V^v(t) - E^{inh}).$$

$v = ex(inh)$ は、興奮性(抑制性)の細胞を示す。各パラメータの意味と値は次の通りである。

C^v : membrane capacitance of excitatory (0.5nF) or inhibitory (0.2nF)
 $g^{v,leak}$: leakage conductance of excitatory (25nS) or inhibitory (20nS)
 $g^{v,LGN}(t)$: synaptic conductance of excitatory inputs from LGN neurons of excitatory (3nS) or inhibitory (1.5nS)
 $g^{v,ex}(t)$: synaptic conductance of excitatory lateral inputs (E-E:7nS; I-E: 1.5nS)
 $g^{v,inh}(t)$: synaptic conductance of inhibitory lateral inputs (E-I:1.5nS; I-I: 3nS)
 E^{rest} : resting potential (-65mV)
 E^v : reversal potential of excitatory (0mV) or inhibitory neurons (-70mV)
 V^{thrs} : spike threshold (-55mV) of excitatory and inhibitory neurons
 $V^{v,reset}$: reset potential of excitatory (-60mV) or inhibitory (-65mV) neurons

From Somers D. C., Nelson S. B. and Sur M., J. Neuroscience, 15(8): 5448-5465 (1995).

3.3 視覚刺激

ネコの視覚野細胞の受容野サイズは、 $1-3^\circ$ 程度であるのに対し、げっ歯類動物の受容野サイズは $10-20^\circ$ 程度とネコよりも大きいことが知られている。そこで、本研究では古典的受容野のサイズを基準として規格化し、視覚刺激パターンを作成した。図 3 は、シミュレーションで得られた古典的受容野と刺激サイズとの関係を示している。 1×1 のサイズの刺激は、古典的受容野を覆うサイズとした。

(1) 視覚刺激 1 古典的受容野とコントラスト依存性

図 2 の中心にある白で囲んだ領域に位置するモデル視覚野細胞の古典的受容野に、最適な方向に運動するグレーティング刺激を与える。このとき、図 2A の場合と 2B の場合で刺激コントラストを変えたときに、どのような応答の違いがあるかを調べる。

(2) 視覚刺激 2 刺激線分の長さ依存性

図 2 の中心にある白で囲んだ領域に位置するモデル視覚野細胞で、最適方位が 90° 、最適刺激方向が 0° の細胞について図 4 のように運動するグレーティング刺激を軸方向に伸ばした場合での線分の長さとの関係を調べる。

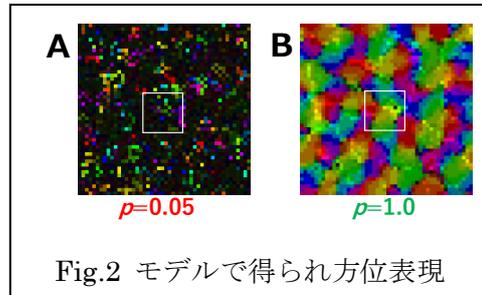


Fig.2 モデルで得られ方位表現

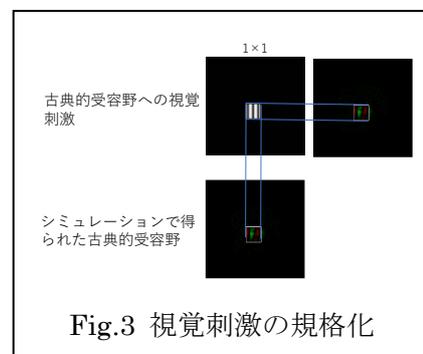


Fig.3 視覚刺激の規格化

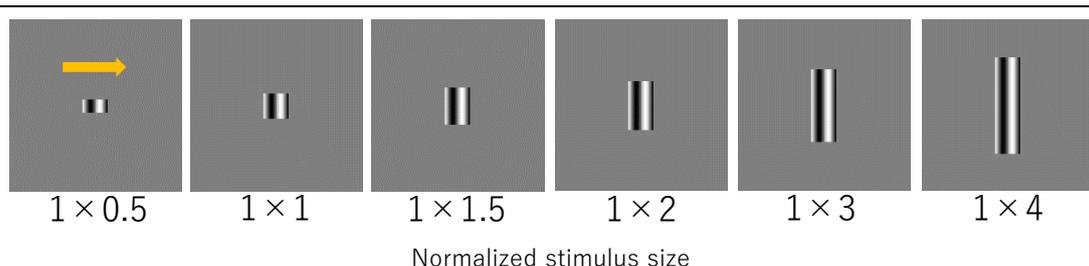
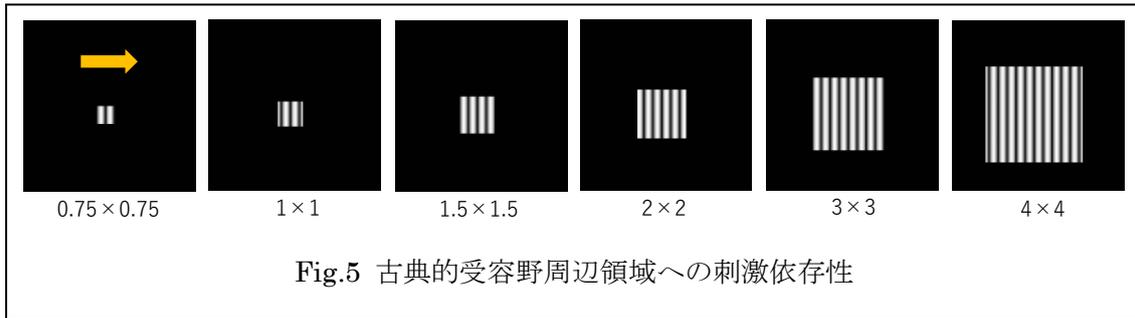


Fig.4 刺激線分の長さ依存性

(3) 視覚刺激 3 刺激パッチサイズ依存性

図5のように、ターゲット細胞の最適方位の軸方向だけでなく、古典的受容野周辺領域を覆う運動するグレーティング刺激を与えたときの応答を調べる。また、刺激の明度を変えたときの応答特性を調べる。

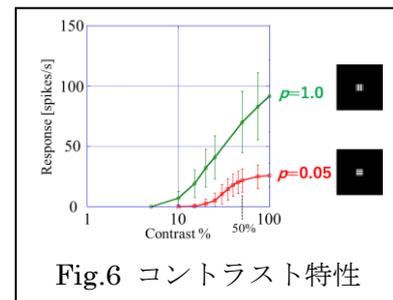


4. 研究成果

4.1 シミュレーション結果

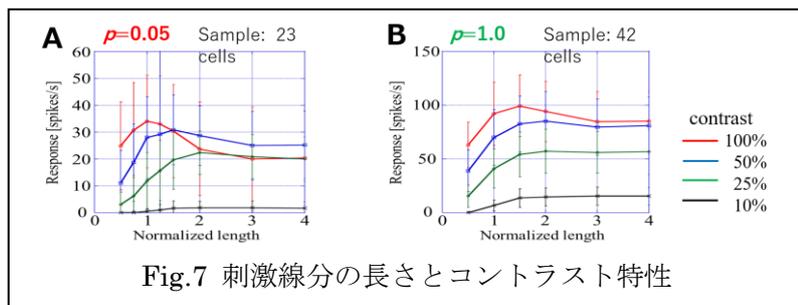
(1) 視覚刺激 1

図2で得られた、salt & pepper 状の不規則な方位表現と規則的な方位表現について、白の枠の中に存在するモデル視覚野細胞の古典的受容野の範囲内に、最適な方位と方向に運動するグレーティング刺激のコントラストを変えたときのスパイク応答を調べた。グレーティング刺激の振幅1をコントラスト100%とした。図6はこの結果である。規則的な方位表現の場合には、salt & pepper 状の方位表現の場合よりも応答が高くなり、またコントラストの帯域も広いことが分かった。



(2) 視覚刺激 2

図4に示したように、最適方位の軸方向にグレーティング刺激の長さを変えたときのシミュレーションを実行した。ここでは、刺激方位 90° で運動方向 0° に選択性のある細胞について応答の統計をとった。図7は、このときの結果である。



salt & pepper 状の不規則な構造の場合 (Fig. 7A) は、規則的な構造 (Fig. 7B) の場合よりもスパイク応答の頻度は小さいが、刺激コントラストが一定値以上大きい場合、刺激線分を長くすると強い抑圧がかかることが分かる。また、Fig. 7B の方がコントラストが低い場合にも応答が強くなっている。これは、規則的な方位構造を呈することがコントラストの帯域幅を広げることに寄与していることを示している。

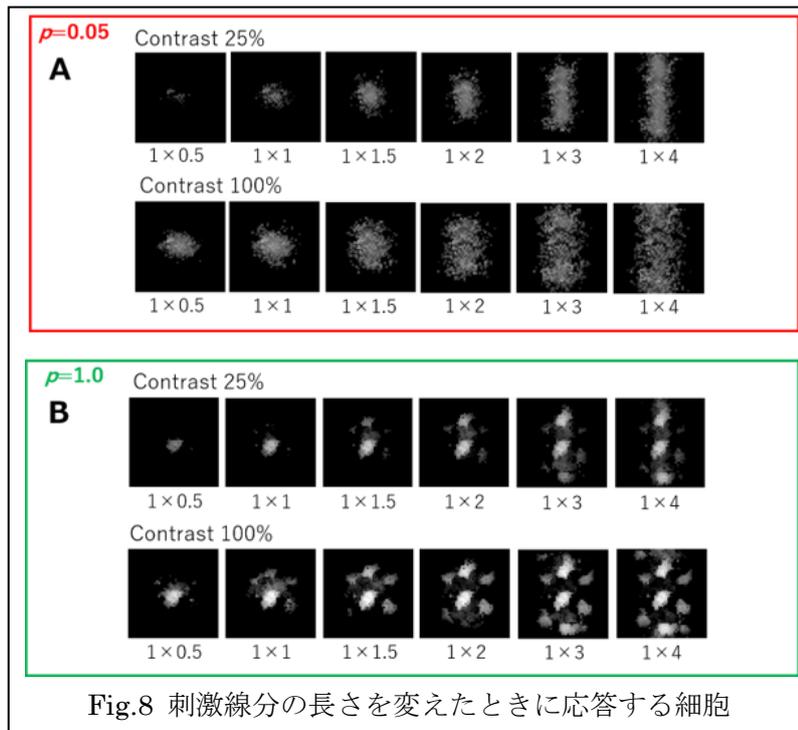


図8は、刺激線分の長さを変えたときに応答する細胞の2次元分布を調べた結果である。明度は、応答強度を示す。線分の長さが長くなると応答する細胞の数が増加するが、salt & pepper 状の不規則な構造の場合には、ほぼ一様に細胞数が増加するのに対して (Fig. 8A)、規則的な方位構造の場合には、刺激入力を直接受けていない周辺細胞も活動して

いることが分かる (Fig. 8A)。この周辺細胞はパッチ状に分布しているが、これはターゲットとなる細胞と同じ方位選択性のある細胞のクラスタと一致していた。すなわち、皮質内の興奮性の結合は同じ方位選択性細胞間で強く働いていることを示している。

(3) 視覚刺激 3

図9は、図5に示すように視覚刺激のパッチを広げたときの応答の結果である。刺激領域を広げると、**salt & pepper** 状の不規則な構造の場合 (Fig. 9A) と規則的な構造 (Fig. 9B) の場合共に、応答が抑圧されることが分かる。コントラストが10%程度と弱い場合には、刺激領域が広がるとほぼ一定の応答を示す。これは、LGN から求心性の結合によって誘発される活動と皮質内の抑制性の活動による抑圧とがバランスしていることを示唆している。

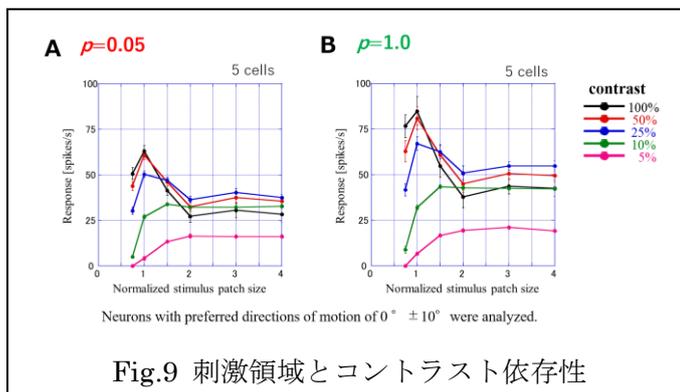


Fig.9 刺激領域とコントラスト依存性

一方、刺激コントラストが25%程度と大きくなると、方位表現の違いに依存せず、皮質内抑制が強く働き古典的受容野のみを刺激した場合よりも皮質細胞の活動は低下することが分かる。このことが、周辺画像からターゲットとなる画像をポップアップさせることに関係していると考えられる。この結果は、げっ歯類動物での実験 [6] と一致している。

4.2 結論

はじめに、げっ歯類動物に観られる **salt & pepper** 状の不規則な方位表現とネコでの規則的な方位表現を自己組織化数理モデルで再現した。げっ歯類動物では、皮質内での興奮性結合がネコよりも疎であることが知られている。興奮性の細胞間の結合を5%程度と低くするが、興奮性と抑制性の強度はバランスした条件下でシミュレーションを実行した。その結果、興奮性結合が一定値以下になると **salt & pepper** 状の不規則な方位表現となることが分かった。

次に、自己組織化数理モデルで得られた **salt & pepper** 状と規則的な方位表現の神経ネットワークに対して、古典的受容野とその周辺領域への刺激によってどのように皮質細胞の応答が修飾されるかを調べた。これは、ゲシュタルト心理学で知られる「図地分化」の問題とも深く関わる視覚刺激パターンである。その結果、次のことが結論された。[7]

- 古典的受容野領域のみに最適方位/方向のグレーティング刺激を提示した場合、**salt & pepper** 状の方位表現よりも規則的な方位表現の方がコントラストの帯域が広がる。
- 受容野の最適方位方向にグレーティング刺激を伸ばすと、古典的受容野のみが刺激されるときが最も応答が大きくなり、さらに伸ばすと応答が飽和する。規則的な方位表現では、活性化領域はパッチ状に広がり、これは方位のクラスタと一致している。規則的な方位表現では、コントラストが高くなると細胞応答は単調に増加するが、**salt & pepper** 状の方位表現では0-50%コントラストで応答は単調増加し、その後は応答が飽和する。
- 刺激領域を広げた場合には、**salt & pepper** 状と規則的な方位表現での応答の差は小さく、種によらず質的に頑強な応答を示す。

<引用文献>

[1] Bonhoeffer T, Grinvald A. *Nature* 353: 429-431 (1991).

[2] Chisum JH, Mooser F, Fitzpatrick J. *Neurosci.* 23(7): 2947-2960 (2003).

[3] Ohki K. et al. *Nature* 442: 597-603 (2006). Holmgren C. et al. *J. Physiol.* 551: 139-153 (2003).

[4] O'Hashi K, Miyashita M, Tanaka S. *Neuroscience Res.* 58: 86-90 (2007).

[5] Tanaka S, Miyashita M, Ribot J. *Neural Networks* 17: 1363-1375 (2004). Tanaka, S., and Miyashita, M., et al. Development and reorganization of orientation representation in the cat visual cortex: Experience-dependent synaptic rewiring in early life. *Frontiers in Neuroinformatics* 14(41) 1-26 Aug 2020. Tanaka, S. and Miyashita, M., A mathematical model of competitive growth and pruning of dendritic spines in the postnatal development of neuronal receptive fields and orientation maps in the visual cortex. *IEICE* (2023).

[6] Self, M. W., et al. *J. Neurosci.* 9, 9290-9304 (2014). Adesnik H., *Neuron*, 95 1147-1159 (2017).

[7] Miyashita, M. and Tanaka, S., A theoretical study of differences in the contrast and length tuning of visual cortical neurons between cats and rodents. 2019.11, Society for Neuroscience. Miyashita, M. and Tanaka, S., A spiking neural network model of the contrast-dependent surround suppression of neuronal responses in the primary visual cortex. 2020.7. など

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2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 Shigeru Tanaka, Masanobu Miyashita	4. 巻 NC2022
2. 論文標題 A mathematical model of competitive growth and pruning of dendritic spines in the postnatal development of neuronal receptive fields and orientation maps in the visual cortex	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 IEICE Technical Repor	6. 最初と最後の頁 7-12
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Shigeru Tanaka, Masanobu Miyashita, Nodoka Wakabayashi, Kazunori O'Hashi, Toshiki Tani and Jerome Ribot	4. 巻 14, 41
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5件（うち招待講演 0件/うち国際学会 4件）

1. 発表者名 田中繁、宮下真信
2. 発表標題 視覚野ニューロンの受容野形成と方位マップの生後発達における 樹状突起スパインの競合的生成消滅に関する数理モデル
3. 学会等名 電子情報通信学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Masanobu Miyashita and Shigeru Tanaka
2. 発表標題 A spiking neural network model of the contrast-dependent surround suppression of neuronal responses in the primary visual cortex
3. 学会等名 日本神経科学会（国際学会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 宮下 真信、田中 繁
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 日本神経科学会 (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 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 (Chicago) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Masanobu Miyashita and Shigeru Tanaka
2. 発表標題 A mathematical study of competitive generation and elimination of dendritic spines in the postnatal development of the mammalian visual cortex
3. 学会等名 Society for Neuroscience (Washington, D.C) (国際学会)
4. 発表年 2023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	田中 繁	電気通信大学・脳・医工学研究センター・特任教授	2019-2021年度まで研究分担者、2022-2023年度、研究協力者
	(Shigeru Tanaka)		
	(70281706)	(12612)	

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			
フランス	Centre for Interdisciplinary Research			