

論文の内容の要旨

A Study on the Topography of Orientation Tuning and Contextual Modulation in Primary Visual Cortex

(一次視覚野における方位選択性と刺激文脈依存性のトポグラフィーに関する研究)

岡 本 剛

1. はじめに

我々の脳は絶えず感覚信号を受け取り、それを知覚し行動の決定を下している。そのため、感覚情報は我々が生きていく上で非常に重要な情報であると言える。中でも視覚は感覚情報処理の中枢を担っており、そのシステムを解明することは脳のシステムを理解することにも繋がるため、多くの研究者が視覚システムの解明に取り組んでいる。

視覚に関する生理学的・形態学的研究はヒューベルとウィーゼルの研究にその礎を置いている。彼らは、大脳皮質一次視覚野（V1）のニューロンが方位選択性を有し、受容野内に呈示された線分や格子縞図形の傾きに選択的に応答することを発見した。また、類似の選択性をもつニューロン群が規則性を持ってカラム状に配列し、情報処理の機能モジュールになっていることを電気生理学的に示した。

しかしながら、近年になって計測技術が進歩すると、V1の機能と構造はヒューベルとウィーゼルが考えたよりも複雑であることがわかってきた。方位選択性はV1内部回路によってより先鋭化されており、さらにそれが周囲の図形の特徴に依存して活動修飾を受けることが明らかにされた。例えば、受容野内の最適図形刺激と同じ傾きを受容野周辺にも呈示すると反応が抑制され、受容野内と受容野周辺の図形の傾きが直交するように刺激を呈示すると反応は抑制されない。この性質は刺激文脈依存性と呼ばれ、大脳皮質の広域の情報統合メカニズムに関係するものとして近年非常に注目されている。これまで、これらのV1の機能的特徴は特殊な結合を仮定して説明されることが一般的であったが、最近の研究ではV1の内部回路が以前考えられていたよりも特殊な結合をしていないことも報告されている。一方、V1の機能的構造については、方位選択性が整然とならんでいるわけではなく、特異点を含む複雑な配列をしていることが報告されている。

本論文の目的はV1の構造と機能との関係を系統的に説明することである。そのためにもまず、解剖学的・生理学的知見に基づく等方的な水平結合を仮定し、方位マップの構造を反映したモデルを構築する。これまでのモデル研究においては方位マップを自己組織的に作ることを主な目的で、方位マップの幾何学構造を抽出してモデル化し、それが機能どういふ影響を及ぼすのかを調べたものはなかった。ここに本研究の意義がある。そのモデルを用いて数値シミュレーションを行い、方位選択性の先鋭化と刺激文脈依存性を再現する。さらに方位選択性と刺激文脈依存性が方位マップ上の位置によって異なる属性を持つことを予測する。最後に、大阪大学大学院生命機能研究科の池添貢司氏が計測したサル光学計測データを解析し、本論文が提案するモデルを検証する。

2. モデル

本論文で提案する V1 のモデルは、4C β 層からの入力を受け取り 2/3 層の水平結合を介して相互作用するモデルである。モデルのユニットモジュールは単一ニューロンではなく、ミニコラムに相当するニューロン集団を仮定し、方位モジュールと呼ぶ。2/3 層内の水平結合は、キスバルディーラの実験結果に基づき、興奮性結合ボタン数および抑制性結合ボタン数を平均して求めた。結合ボタン数が結合強度に比例するという仮定は自然な仮定であるが、結合ボタン数から抑制/興奮の結合強度比を求めることはできないため、強度比に関しては恣意的に決定した。また、方位マップに関しては、まずヒューベナーらが計測した方位マップについて特異点の構造を解析した。そして、時計回りのピンウィール特異点と半時計回りのピンウィール特異点が交互に蜂の巣状に配列することを発見した。これは筆者が初めて発見した構造で、ハニカム構造と名づけた。この構造に基づいて方位マップの幾何学構造をモデル化した。なお、水平結合と方位マップの空間スケールは生理学的に妥当な値を設定した。

3. 方位選択性と刺激文脈依存性の再現

提案したモデルを用いて数値シミュレーションを行うと、等方的な水平結合のネットワークを仮定しているにも関わらず、方位モジュールの方位選択性が先鋭化され、刺激文脈依存性が発現した。このメカニズムを調べるため、間接的な経路を全て考慮したネットワークの振る舞いを理論的に求めた。その結果、直接結合ではモジュール近傍は興奮性結合でその周囲を抑制性結合が囲む二重構造になっているのに対し、間接結合も含めたネットワークでは、直接結合の抑制性の影響が及ぶ領域の外側にさらに興奮性の影響が及ぶ領域が出現し、その外側にさらに再び抑制性の影響が及ぶ領域が出現した。つまり、入力を受けたモジュールは自分からの距離に応じて興奮、抑制、興奮、抑制と影響を及ぼす四重構造になっていることがわかった。それらの領域を中心に近いものから順に ExReg1、InReg1、ExReg2、InReg2 と呼ぶことにする。次に、これらの領域に方位選択性がどのように分布しているのかを調べると、ある周期性がみられた。つまり、InReg1 では中心のモジュールの方位選択性と 30~60° 異なるモジュール(OBLIQUE)が多く分布しておりこれが中心のモジュールの方位選択性を先鋭化させる。また、ExReg2 では中心のモジュールの方位選択性と 60~90° 異なるモジュール(CROSS)が多く分布し、InReg2 では中心のモジュールの方位選択性と 0~30° 異なるモジュール(IS0)が多く分布していた。これはとりもなおさず刺激文脈依存性を引き起こす要因となる。

4. 方位選択性と刺激文脈依存性のトポグラフィーに関する予測

次に、方位選択性と刺激文脈依存性が場所によってどのように異なるかを数値シミュレーションで調べた。その結果、方位選択性は特異点近傍が弱く、特異点から離れるにつれて鋭いチューニングを示す傾向があることがわかった。これは結合強度関数の抑制/興奮比を変えても保たれるため、普遍的な性質であると言える。一方、刺激文脈依存性に関しては、抑制/興奮比が比較的大きい結合を仮定すると方位選択性と同様に特異点近傍では弱く、特異点から離れるにつれて強くなる。しかし、抑制/興奮比が比較的小さい結合を仮定すると逆の結果を示した。抑制性結合は興奮性結合よりも安定で強い生理学的結合強度を持つことが知られているため、抑制性が弱い仮定は意味がないかもしれないが、順応等で結合強度のバランスが変化することはありうる。その場合、刺激文脈依存性は場所

によってその効果を変えることが示唆される。

5. 方位マップデータの解析によるモデルの検証

最後に、サル V1 の光学計測データを解析し、得られた方位マップから方位選択性の空間分布を求めた。この結果、サル V1 の計測データは、本論文で提案した方位マップモデルと非常によく似た空間分布を示すことがわかった。つまり、OBLIQUE の空間分布は中心からの距離に関して線形に増加していくのに対し、ISO と CROSS の差の空間分布は中心の距離に応じて正、負、正と変化する。色の選択性がないネコやフェレットとは異なり、サルのデータはハニカム構造が綺麗に表れるわけではないが、方位選択性の空間分布が同じ傾向を示したことは本モデルの正当性を裏付ける。

6. 結論

本論文では、等方的な水平結合によるネットワークの相互作用と、方位マップの幾何学的な構造をモデル化し、V1 の方位選択性が先鋭化されるメカニズムおよび刺激文脈依存性が発現するメカニズムを提案した。さらに、方位選択性は興奮性と抑制性の結合強度バランスが変わっても特異点近傍が弱いチューニングで、特異点より離れるにつれ強いチューニングになることを示した。また、刺激文脈依存性は抑制性の結合が比較的強い場合に方位選択性と同様の違いを示すが、抑制性の結合が比較的弱い場合は逆の傾向を示すことがわかった。これより、方位選択性は V1 の安定した性質であり、刺激文脈依存性は結合バランスによって変化する動的な性質であるということが出来る。最後に、サルの V1 で計測した方位マップを解析すると、ハニカム構造が示す方位選択性の空間分布と非常によく似た傾向を示すことがわかった。ハニカム構造は方位マップの幾何学的性質を表す構造として妥当な仮定であることが示された。