

6. 視覚野における機能構築と情報のプーリング

池添貢司, 藤田一郎

われわれの視知覚の安定性と比べ, その視覚情報を脳内で表現する個々の神経細胞の活動はゆらぎ(ノイズ)を多く含む。ノイズにまみれた神経活動から安定してシグナルを読みとる機構が神経系に備わっているはずである。その1つに, 細胞集団の活動を平均化して読み出すプーリング(pooling)が考えられる。プーリングの考えは大腦皮質視覚野のさまざまな領域で観察される機能的コラム構造とよく適合する。最近のマカカ属ザル視覚連合野における研究の結果は, プーリングが脳内で起きている可能性を支持している。

はじめに

われわれが一定の条件下である1つのものを見るとき, 見るたびに異なったものに見えることはなく, ほぼ常に同じものに見える。しかしながら, その視覚情報を表現している神経細胞の活動はゆらぎをもつ。神経細胞は同じ視覚刺激に対し, 試行ごとに異なる応答をする。つまり, 単一の神経細胞のゆらぎをもつ活動ではわれわれの安定な知覚を説明することはできない。安定な知覚を形成する1つの方法は, 複数の神経細胞

の活動を集めてゆらぎ(ノイズ)を平均化することである。本稿では, マカカ属ザルの大腦皮質視覚連合野において, 神経細胞集団が表現する視覚情報を安定に「読み出す」方法について考察する。

■ 視覚関連領野における機能構築

1) 機能的構造単位

大腦皮質視覚野の神経細胞は, 視野上のある限局した領域内(受容野)に呈示された刺激の, 特定の視覚属性の変化に対してスパイク発火頻度を変化させる(刺激選択性)。1つの視覚領野のなかにはさまざまな視覚属性に選択的に反応する神経細胞が含まれる。これらの神経細胞は多くの場合, 領野内で規則をもって分布している。同じ視覚属性(色, 方位など)に対して選択性をもつ神経細胞群が近傍に集まって集団を形成している場合や, 神経細胞の活動を強く誘発するのに最適な刺激(最適刺激)が似ている神経細胞群が近傍に集まって集団を形成している場合がある。

2) 第一次視覚野の方位選択性コラム

第一次視覚野(V1)では, 神経細胞の皮質内での

[キーワード&略語]

機能構築(functional architecture), コラム構造(columnar organization), プーリング(pooling), ノイズの減少(noise reduction)

V1: primary visual cortex (第一次視覚野)

MT: the middle temporal visual area (MT野)

TE: area TE in inferior temporal cortex (TE野)

CP: choice probability

IT: inferior temporal cortex (下側頭葉皮質)

Functional architecture in the visual cortex and pooling of activity across neurons

Koji Ikezoe¹⁾/Ichiro Fujita²⁾: Graduate School of Engineering Science¹⁾ and Laboratory for Cognitive Neuroscience, Graduate School of Frontier Biosciences²⁾, Osaka University (大阪大学大学院基礎工学研究科¹⁾/生命機能研究科認知脳科学研究室²⁾)

位置関係が、細胞の受容野の位置関係を保存している(網膜部位再現)。さらに、V1の細胞は受容野に呈示された線分の傾きに対して感受性をもつ。V1では、視野上のほぼ同じ位置に受容野をもち、似た最適方位をもつ細胞は、集合して皮質表面に対して垂直な柱状構造(機能的コラム)を形成している¹⁾。V1皮質を上からながめたとき、方位選択性コラムは、その最適方位が皮質上のある点を中心にして連続的に変化するように配置されており、その点の周りを一周するとすべての方角が現れる²⁾。この構造は、pinwheel構造とよばれ、中心点はpinwheel centerとよばれる。(図1 A)

3) MT野の運動方向選択性コラムと 両眼視差選択性コラム

サルの大脳の後頭-側頭葉境界部に位置するMT野の神経細胞は、視覚刺激の運動方向と速さ、両眼視差に対して感受性をもつ。両眼視差とは、2つの眼が水平方向にずれて配置しているために生じる左右眼網膜像のずれのことで、物体の奥行きを知るための重要な手がかりである。MT野にもV1と同様、網膜部位再現がある。皮質表面に対して垂直な方向に、似た最適運動方向をもつ細胞が集まってコラムを形成している。

皮質表面に対して平行な方向に、コラムの示す最適運動方向は連続的に変化する³⁾。最適運動方向が180度異なるコラムは接している³⁾。両眼視差に関しても、運動方向と同様に、似た最適両眼視差をもつ細胞群はコラムを形成して、皮質表面に対して平行な方向に最適両眼視差が連続的に変化するように分布している⁴⁾。MT野細胞の示す最適運動方向と最適両眼視差の領野内分布は互いに独立である⁴⁾。(図1 B)

4) TE野の図形特徴選択性コラム

側頭葉前方に位置し、物体認識において重要な役割をもつ下側頭葉皮質TE野の神経細胞は、複雑な視覚図形特徴に対して感受性をもつ⁵⁾。網膜部位再現はないが、似た図形特徴に反応する細胞は、皮質表面に対して垂直な方向に集まってコラムを形成している⁶⁾(図1 C)。皮質表面に平行な方向に細胞の最適図形特徴が変化するが、その変化に何らかの規則性(たとえば、ある図形パラメータが連続的に変化する)があるのかどうかは不明である。TE野の細胞は両眼視差に対しても感受性をもち、感受性の程度や最適視差が似ている細胞は近傍に集まって集団を形成している^{7) 8)}。

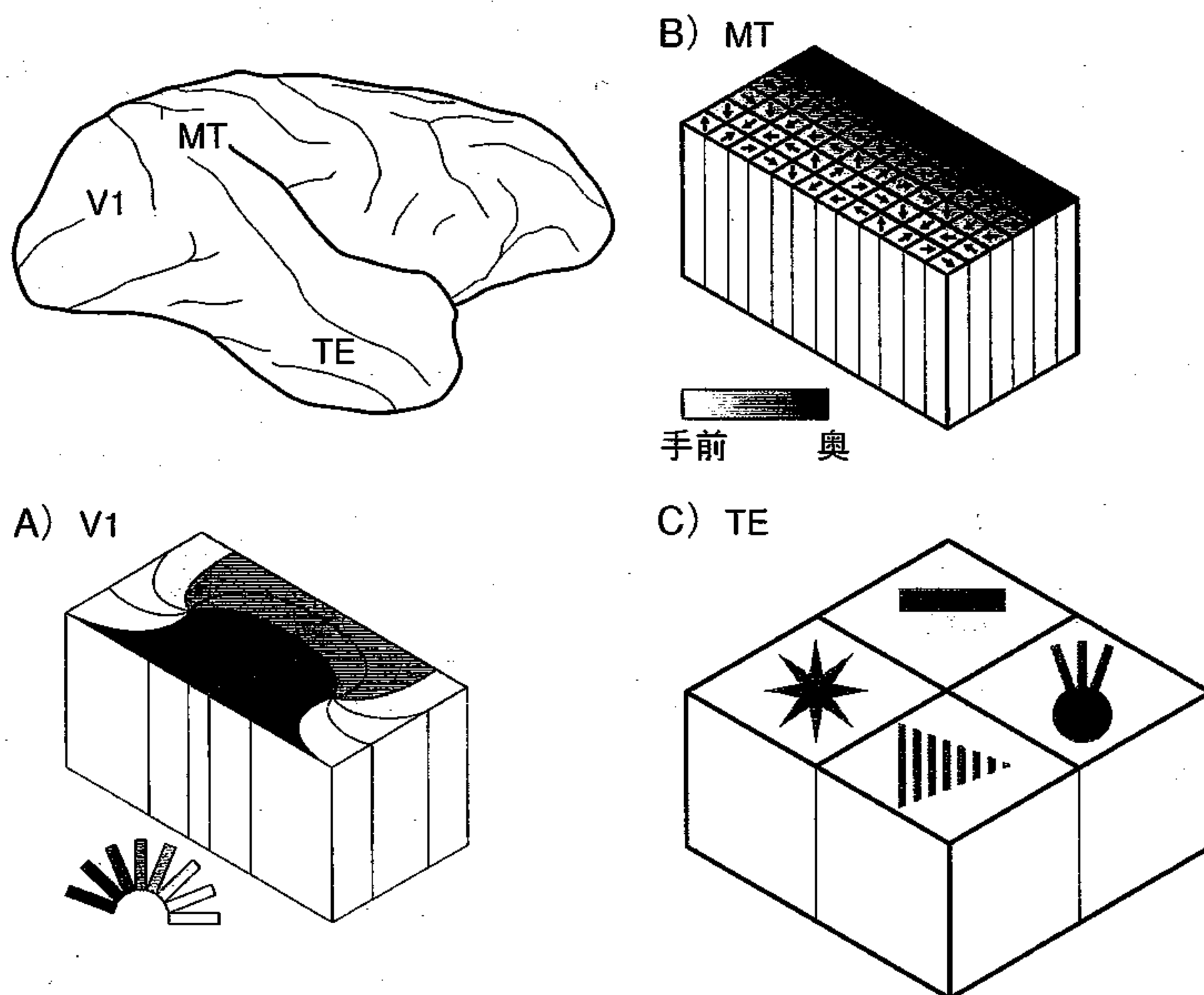


図1 ニホンザルの大脳の右側面図とV1, MT野, TE野における機能構築

A) V1のpinwheel構造。コラムのグレーレベルはコラムのもつ最適方位。左下に示した線分のグレーレベルと対応している。B) MT野における運動方向選択性コラムと両眼視差選択性コラム。矢印はコラムの最適運動方向、グレーレベルは最適両眼視差を表す。C) TE野における図形特徴選択性コラム。図形はコラムの最適図形特徴を表す

2 コラム構造の視覚情報処理における利点

1で記述したコラム構造が、情報処理において何らかの意義を有しているかどうかを確定することは難しい。神経細胞の発生・移動、回路の配線などの発生過程における副産物であり、機能的意義はないかもしれないという議論も成立する⁹⁾。ここではコラム構造の情報処理上の利点について、細胞集団の表現する情報を読み出す際のことに注目して、考察する。

1) 単一細胞がもつ反応のゆらぎ

シナプス伝達や膜チャネルの開閉などの分子過程における確率的な変動に由来するノイズにより、単一の神経細胞は、同一の外界刺激が複数試行呈示されたとき、毎試行まったく同じ反応をするわけではなく、試行ごとにある程度の変動（ノイズ）を伴った反応をする（図2 A, C）。大脳皮質視覚野における単一神経細胞の反応の発火頻度の試行間平均と分散には比例関係があり、大きな反応は通常、その試行間変動が大きい。シナプス伝達や神経細胞がもつイオンチャネルの確率的な動作の変動がノイズ源になるので、低次の領野の神経細胞に比べて、多くのシナプス連絡によって

伝達された情報を入力として受ける高次領野の神経細胞の方が多くのノイズを含み、個体の刺激弁別能力は、神経細胞の刺激弁別能力よりも低くなると考えられる。しかし、視覚経路初段のV1の神経細胞と最終段のTE野の神経細胞が同程度のノイズを含むこと¹⁰⁾や、V1の神経細胞の刺激弁別能力と比べて、個体の刺激弁別能力の方が高い¹¹⁾ことを考えると、脳内にはノイズを減らす機構が実装されていると予想される。

2) プーリング (pooling)

ノイズを減らす方法の1つとしてプーリングがある。プーリングとは、複数の神経細胞の発火頻度を平均化して1つの情報として扱う情報読み出しの形態の1つである。おのおのの細胞の発火頻度が試行間で変動しているとしても、個々の細胞の変動が独立であれば中心極限定理^{*1)}によると、集団としての試行間変動はプーリングする細胞の数の平方根に反比例して減少する（図2 B, D）。

似た最適刺激をもつ細胞が集団を形成しているコラム構造はプーリングを行うのに適している。皮質の局所に、軸索標識トレーサーを注入すると、軸索の投射先における軸索終末の分布が直径200~400 μmのパ

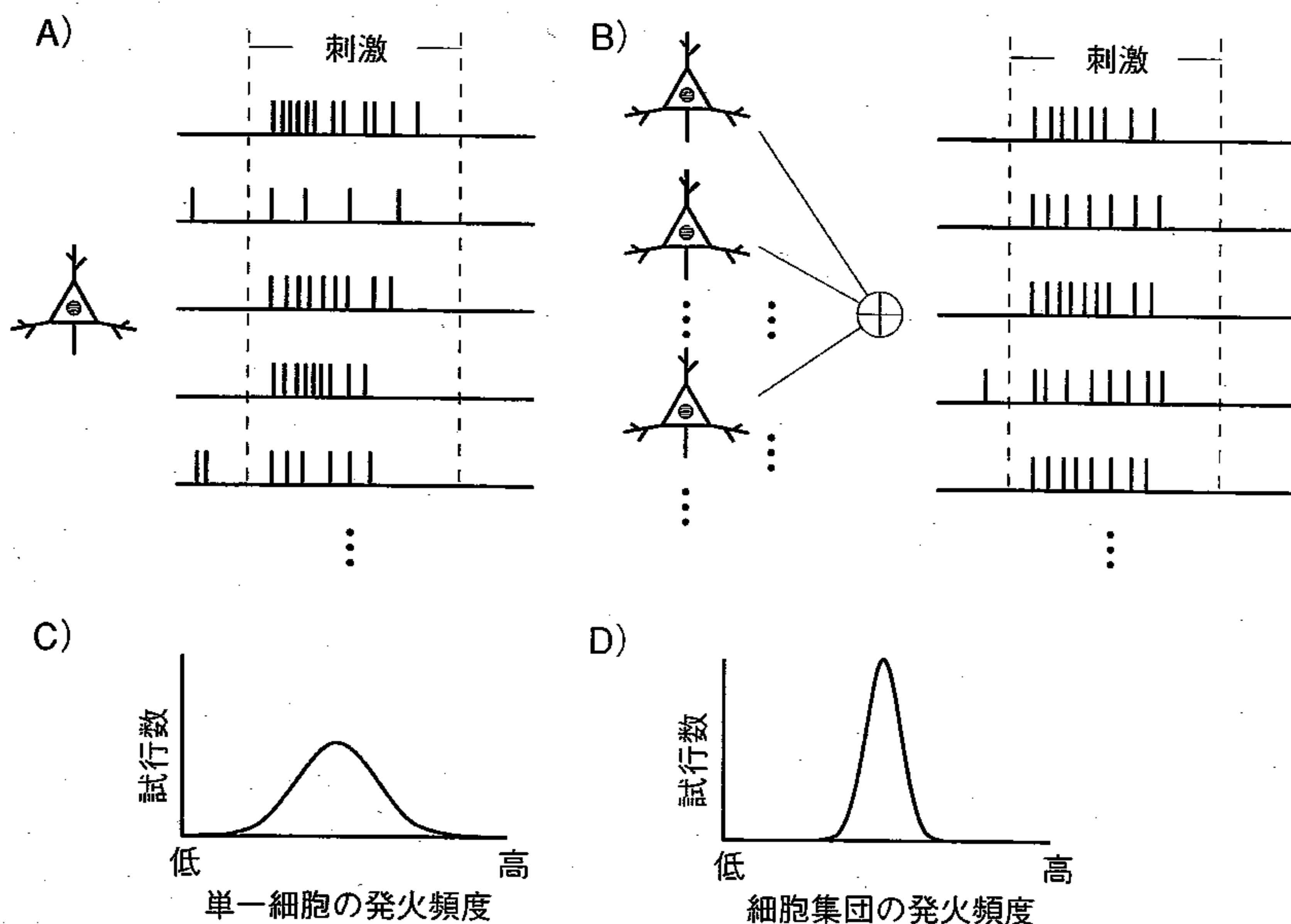


図2 プーリングによる発火頻度の試行間変動の減少

A, C) 単一神経細胞の発火頻度の試行間変動。ある1つの刺激に対する単一神経細胞のスパイク活動では試行ごとに発火頻度が変動する。B, D) プーリングされた細胞群の発火頻度の試行間変動。単一神経細胞に比べ試行間変動が小さい。A, Bともに破線の間刺激が呈示されたとする。⊕は複数の神経細胞の活動の加算平均が起きることを示す。C, Dのグラフの横軸はある刺激に対する発火頻度、縦軸はその発火頻度を示した試行数

ッチ状になる。これは隣接する細胞は近い位置に軸索を投射していることを示している。つまり、近傍に位置する細胞の表現する情報がまとめて読み出される可能性が高いことを示唆している。

3) MT野におけるプーリング

MT野ではプーリングが行われていることを示唆する生理学的証拠が得られている。

サルのMT野の単一神経細胞活動を記録し、その細胞の受容野に、細胞が示す最適方向かもしくはその反対方向に運動するランダムドット刺激^{*2}を呈示する。サルにランダムドットの運動方向を、その運動方向と反対の方向との二者択一で報告する課題（強制二択課題）を行わせる。報告は刺激の周りが出る2つのターゲットのうち、1つに視線を向けることによって行わせる。たとえば、ランダムドットの運動方向が上方方向なら、刺激の上に出ているターゲットに視線を向けると課題は成功である。運動するランダムドットのうち、任意の割合のドットの運動方向をランダムにし、課題の難易度を調節する。運動方向の揃っているドットの割合が、高ければ課題は易しく、低ければ難しい。この行動課題遂行中のサルのMT野細胞の活動を調べてみると、MT野単一細胞の発火頻度による運動方向弁別能力は、サルの運動方向弁別能力と比べて、高い場合も低い場合もあったが、平均は同程度だった。言い換えると、実験者がMT野のたった1つの細胞の発火頻度だけを見て、どちらの方向にランダムドットが運動していたかを予測すると、その平均正答率は、実際にランダムドットを見て弁別しているサルの報告の平均正答率と同程度だった¹²⁾。

同じ課題を行っているサルに、すべてのドットがランダムな方向に運動する刺激を呈示する。この刺激条

件では、ランダムドットの運動方向は定義できない。サルは2つのターゲットのうち、どちらかを必ず選んで答えるように訓練されているので、この条件下ではほぼ均等な確率で2つのターゲットのうちどちらか1つを選択する。この条件下で、単一のMT野細胞の発火頻度が高い試行では、その細胞の最適方向が見えたときサルが報告する確率が高くなり、低い試行では反対の方向を報告する確率が高くなった。ある1つの神経細胞の発火頻度から、サルの報告を予測できる確率のことをchoice probability（以下、CP）とよび、MT野の単一神経細胞ではCPは平均で0.55だった¹³⁾。0.5（チャンスレベル）より有意に大きいので、MT野の細胞の活動がこの運動知覚課題にかかわっていることの証拠として解釈できる。しかし、ほんのわずかに0.5より大きいだけということは、複数の細胞の活動が動物の知覚判断を支えていることを示している。

MT野では、刺激に対して、ある細胞がその刺激に対する平均発火頻度より高頻度で発火した刺激呈示試行では、その細胞と同じ最適刺激をもつ近傍の細胞も同様にその刺激に対する平均発火頻度より高頻度で発火する傾向がある（相関係数0.19）¹⁴⁾。細胞応答の試行間変動にこのような相関があるとどれだけの数の細胞の活動をプーリングしても試行間変動は単一神経細胞のもつ試行間変動の半分程度までしか減少しない。神経細胞50～100個程度でプーリングによる試行間変動の減少が限界値に漸近し、それ以上の細胞の活動をプーリングしても減少しない¹⁴⁾。

Shadlenら¹⁵⁾は、実験から得た神経細胞のデータをもとにしたコンピュータシミュレーションから、サルの弁別能力と0.55というCPを実現するプーリングモデルの詳細な検討をした。それによると、試行間変動が相関している細胞集団から、刺激に対する感受性の高いものと低いものを含め、少なくとも100個以上の細胞をプーリングし、プーリングから情報を読み出すときに少しの変動（プーリングノイズ）をもたせるようにすると、シミュレーションは実際のサルの弁別能力とCPをよく再現することができた。細胞の刺激に対する感受性は、細胞が示す最適方向、最適速さ、受容野の位置、最適刺激のサイズによって変化すると考えられる。

前述の実験によるとMT野では、単一神経細胞の運動方向弁別能力とサルの運動方向弁別能力は平均すると等しかった。一見、プーリングの効果は得られてい

※1 中心極限定理 (central limit theorem)

n 個の確率変数が互いに独立に、平均 μ 、分散 σ^2 、標準偏差 σ の同一の確率分布に従うとき、この n 個の確率変数の平均が示す確率分布は、 n が十分大きければ、平均 μ 、分散 σ^2/n 、標準偏差 σ/\sqrt{n} の正規分布になる。たとえば、ある量を測定するときに、計測を繰り返す回数を増やすほどその計測値の平均は、より精度の高いものになる。

※2 ランダムドット刺激

多数の小さなドット（点）が、モニター上でランダムな位置に分布し、個々のピクセルがランダムな方向に運動する刺激。実験者が全ドットのうち、任意の割合の数のドットについて運動方向を1つの方向にそろえることによって、刺激がもつ運動の強さを変化させることができる。

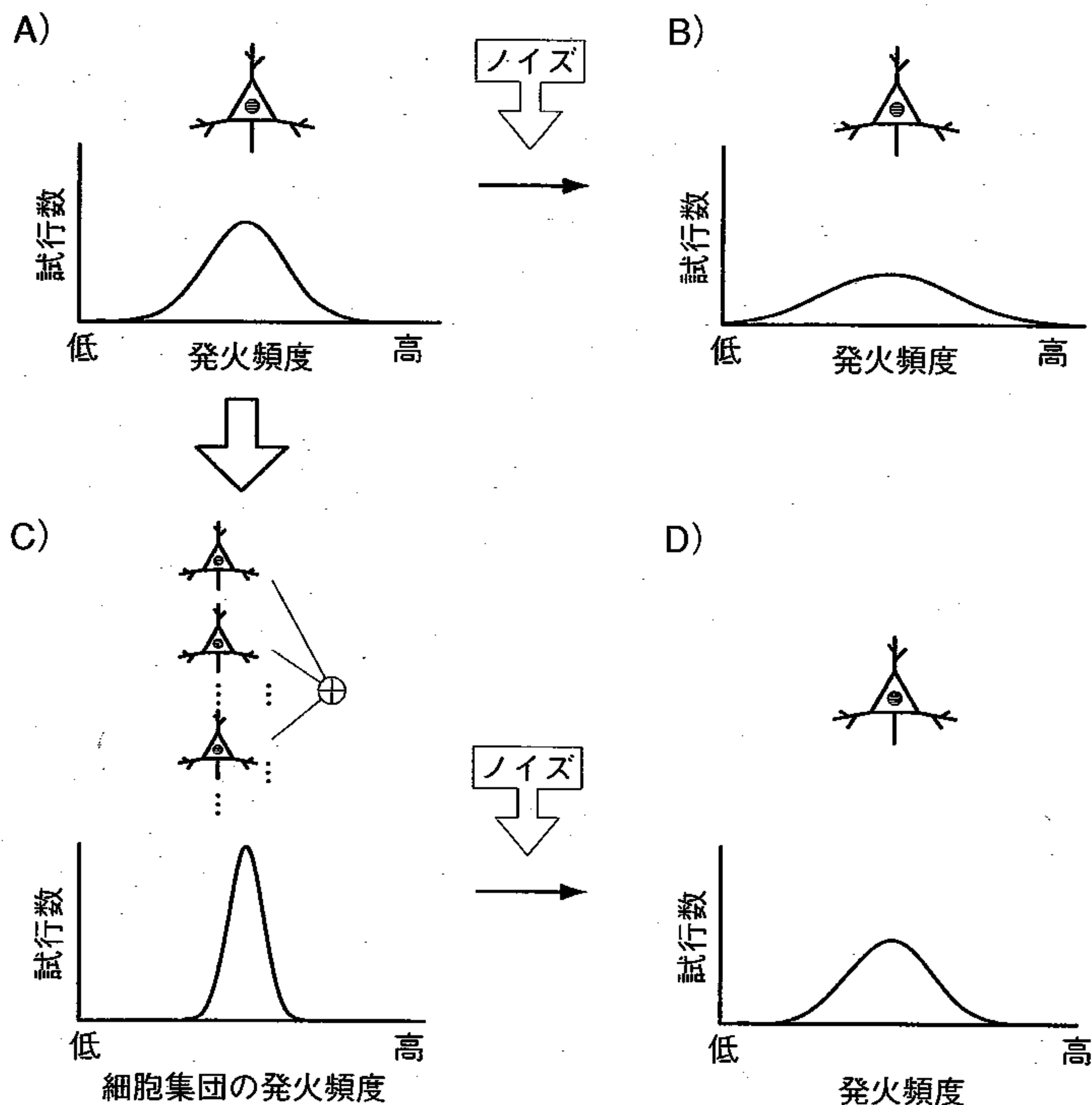


図3 情報の伝播におけるプーリングの効果

A) 一定の入力に対する単一神経細胞の発火頻度の試行間変動. B) 単一神経細胞の活動が伝播したときの試行間変動. 情報を読み出す際に、ノイズによって試行間変動がさらに大きくなる. C) プーリングされた細胞集団の活動の試行間変動. Aに比べて試行間変動が小さい. D) プーリングされた細胞集団の活動が伝播したときの試行間変動. 読み出しの際に試行間変動が増加するが、プーリングによって試行間変動が減少しているため、Bの試行間変動よりも小さい

ないように思える. しかし、プーリングノイズを考慮に入れると、プーリングの効果が見えてくる. プーリングによってノイズが減少したあとに、プーリングノイズによってまた新しくノイズが増える. もし、プーリングによってノイズが減少していなければ、読み出し側で新たに増えるノイズによって、ますますノイズが増加する. つまり、プーリングはノイズの多い神経回路網で、情報が減衰することなく伝わるための情報伝達形態だと考えられる¹⁶⁾. (図3)

4) 下側頭葉皮質 (IT) におけるプーリング

Ukaら¹⁷⁾は、微小な両眼視差を与えた視覚図形刺激の奥行きを強制二択で報告する課題を遂行中のサルのITに、CPが0.5よりも有意に高い細胞があり、細胞集団の平均CPは0.56だったことを示した. この値は前述したMT野での運動方向弁別課題におけるCP(0.55)と同程度である. Shadlenらのモデルによると、近傍細胞間の試行間変動の相関とプーリングノイ

ズが一定なら、プーリングされる細胞の数(プーリングサイズ)が少ない方がCPは高い. ITとMT野で、隣接する神経細胞の反応の試行間変動の相関は同程度であり^{4) 18)}、プーリングノイズは領野間で差があるとは考えにくいことから、ITとMT野でCPが同程度なのは、プーリングされる細胞の数が同程度であることに起因すると考えられる. しかし、Ukaらの実験では、MT野での実験に比べ、ITの多くの細胞が1つの刺激によって活動を変化させていると考えられる. それは、MT野では一部の細胞の受容野に含む視野領域に視覚刺激を呈示しているのに対して、ITのほとんどの細胞が受容野に含む中心視野領域に、視覚刺激を呈示しているからである. このことは、ITでは活動を変化させる細胞のうち、MT野の場合と比べて少ない割合で細胞の活動がプーリングされ読み出されている可能性を示唆している.

Tamuraら¹⁹⁾は麻酔されたサルのITにおいて、複

数の神経細胞から活動の同時記録を行い、形刺激に対する活動応答の試行間変動がプーリングによって減少するかを調べた。すると、同時記録された2つの細胞の活動をプーリングすると3割のペアで、変動が減少し刺激の弁別能力が高くなった。しかし、プーリングサイズを大きくすると弁別能力が高くなるものは少なくなった。これはMT野に比べて、ITでは近傍に位置する細胞の最適刺激特徴がばらついていることに起因すると考えられる。刺激弁別能力を向上させるためには最適刺激特徴の似ている細胞の活動だけを選んでプーリングする必要がある。

おわりに

以上、視覚野で観察されるコラム構造のもつ情報処理上の利点の1つとして、プーリングによるノイズの減少の可能性について、その実験的証拠を述べた。しかし、プーリングは可能性の1つにすぎず、プーリングとは逆に、少しずつ異なった最適刺激特徴をもつ細胞の間で、発火頻度の平均化は行わず、その活動の時空間分布パターンにより、刺激のより詳細な情報を表現している可能性もありうる。これらのことが1つのコラム構造で同時に起こっている可能性や、それとも領野、刺激属性、課題によって、異なった機構で情報が読み出されている可能性がある。今後の研究によって、細胞集団からの情報の読み出し形態について、さらに詳しい解析が行われる必要がある。

文献

- 1) Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. : Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 198 : 1-59, 1977
- 2) Blasdel, C. G. : J. Neurosci., 12 : 3139-3161, 1992

- 3) Albright, T. D. et al. : J. Neurophysiol., 51 : 16-31, 1984
- 4) DeAngelis, G. C. & Newsome, W. T. : J. Neurosci., 19 : 1398-1415, 1999
- 5) Tanaka, K. : Annu. Rev. Neurosci., 19 : 109-139, 1996
- 6) Fujita, I. et al. : Nature, 360 : 343-346, 1992
- 7) Uka, T. et al. : J. Neurophysiol., 84 : 120-132, 2000
- 8) Yoshiyama, K. et al. : Neurosci. Res. Suppl., 24 : s73, 2000
- 9) Purves, D. et al. : Trends Neurosci., 15 : 362-368, 1992
- 10) Gershon, E. D. et al. : J. Neurophysiol., 79 : 1135-1144, 1998
- 11) Tolhurst, D. J. et al. : Vision Res., 23 : 775-785, 1983
- 12) Britten, K. H. et al. : J. Neurosci., 12 : 4745-4765, 1992
- 13) Britten, K. H. et al. : Vis. Neurosci., 13 : 87-100, 1996
- 14) Zohary, E. et al. : Nature, 370 : 140-143, 1994
- 15) Shadlen, M. N. et al. : J. Neurosci., 16 : 1486-1510, 1996
- 16) Shadlen, M. N. & Newsome, W. T. : J. Neurosci., 18 : 3870-3896, 1998
- 17) Uka, T. et al. : Neurosci. Res., 46 : S57, 2003
- 18) Gawne, T. J. & Richmond, B. J. : J. Neurosci., 13 : 2758-2771, 1993
- 19) Tamura, H. et al. : Soc. Neurosci. Abstr., 821.35, 2001

<著者プロフィール>

池添貢司：2001年大阪大学基礎工学部システム科学科卒業，'03年同大学院博士前期課程修了。現在，同大学院博士後期課程在学中。

E-mail : ikezoe@bpe.es.osaka-u.ac.jp

藤田一郎：1956年生まれ，'79年東京大学理学部生物学科卒業，'84年同大学院修了。生理学研究所，CALTECH，理化学研究所，新技術事業団（現，科学技術振興事業団）を経て'94年より大阪大学教授。

E-mail : fujita@fbs.osaka-u.ac.jp