

適応行動における一次視覚野への トップダウン効果の神経機構

谷 遼

電気通信大学 情報理工学研究科

基盤理工学専攻 基盤理工学オープンイノベーションプログラム

博士 (工学) の学位申請論文

2021 年 12 月

適応行動における一次視覚野への トップダウン効果の神経機構

博士論文審査委員会

主査	檜森	与志喜	教授
委員	松田	信爾	准教授
委員	三瓶	巖一	准教授
委員	星野	太佑	准教授
委員	佐藤	俊治	准教授

著作権保有者

谷 遼

2021 年 12 月

Neural mechanisms of top-down influence on sensory processing in adaptive behavior

Ryo Tani

Abstract

In the visual processing of the brain, simple features such as tilted line segments are processed in early visual areas such as the primary visual cortex (V1), whereas more complex features are represented in higher visual areas. Object information is finally integrated in the prefrontal cortex, leading to object recognition. Besides the feedforward processing, top-down signal generated in higher visual areas affects the information processing in lower visual areas. However, how top-down signal modulates sensory processing in early visual areas remains unclear. To address this issue, we focus on the experimental study for two visual tasks in perceptual learning. We develop a neural network model of the visual system that account for the top-down effects in these tasks. Using this model, we show that top-down signals produce task-relevant information through the effects of inhibitory neurons and brain rhythms.

Top-down influence is also closely related to behavior. To elucidate how top-down signal is generated by adaptive behavior and how it gives rise to task-context dependent representation in neural circuits, we offer a model of visual system that includes a middle layer between a sensory and a

decision layer. Adaptive behavior is based on a reward learning, and it is known that dopaminergic neurons in the ventral tegmental area has reward prediction errors that are represented by the difference between the reward expected to be obtained by an action and the reward actually obtained. The perceptual learning of the two tasks changes the synaptic structures in the neural circuits involved in the model to achieve adaptive behaviors to the tasks. We show that adaptive behaviors in the two perceptual tasks produce task-context dependent representations in the middle layer. Furthermore, the top-down of the middle layer results in the task-dependent responses of the sensory layer. The results of this study provide important insights into understanding the mechanism for generating task-appropriate top-down effect and how behavior and sensory information are linked by the top-down effect.

適応行動における一次視覚野への トップダウン効果の神経機構

谷 遼

概要

脳は外界から様々な感覚信号を受け取り認知や行動を行っている。その中で、視覚認知は人間や動物にとって外界認識の主要な感覚である。本研究では、視覚を用いた知覚学習を取り上げる。視覚情報処理では、網膜に入った視覚刺激は、外側膝状体を経て、一次視覚野 (V1) で線分要素の傾きや運動方向など簡単な特徴がコードされ、さらに低次領域で統合されたのち、物体の形や運動情報のような複雑な情報を下側頭葉や頭頂葉で表現する。さらにその情報は前頭前野などに送られ認知や行動に至る。このような低次から高次へと階層的に進む情報の流れをフィードフォワード経路と呼ぶ。一方、視覚系は高次から低次への逆の情報の流れであるフィードバック経路を有している。特に、知覚や認知に関わる高次領域からの流れをトップダウン経路と呼ぶ。この経路を通して、高次領域で生じた注意・期待・予測などを反映したトップダウン信号が低次領域に送られ、低次領域の情報処理に影響を与えている。その一例として、知覚学習におけるトップダウンの影響がある。特定の知覚課題を実行する能力が訓練によって向上することを知覚学習と呼ぶ。従来の研究では、知覚学習は認知レベルで行われており、低次領域では視覚特徴を処理しているに過ぎないと考えられていた。最近の研究では、トップダウン信号の影響を受けて低次領域の応答特性に認知を反映した変化が生じていることが示されている。しかしながら、トップダウン信号がどのように低次領域の情報処理に影響を与えているかについての神経機構はまだ明らかではない。また、トップダウンの影響は行動と密接に関係しているが、適応行動によってトップダウン信号がどのように生成されるか、さらに、どのようにトップダウン信号がタスクに適するように神経回路のシナプス構造を変えるのかについても明らかになっていない。

これらの問題を解決するために、本研究では、Li らや Ramalingam らが用いたサル(Macaque)の知覚学習における 2 つの視覚認知タスク (Bisection and vernier task) に着目し、そのトップダウン効果を明らかにするための視覚系の神経ネットワークモデルを作成した。このモデルを用いて、タスクに適した V1 へのトップダウン効果の神経機構や、行動と感覚野の情報がトップダウン効果によってどのように結びつけられているかについての機構が明らかになった。

まず、トップダウン信号がタスクコンテキストに応じてどのように情報の流れを変更し、また、視覚的な表現が脳リズムによってどのように調整されるのかを明らかにするため、視覚系の神経ネットワークモデルを作成した。神経ネットワークモデルは、V1 と高次領域 (HVA) で構成されており、各層には興奮性の錐体ニューロンと抑制性の 2 種類の介在ニューロンが存在する。また、トップダウン信号によって引き起こされる介在ニューロンの不活性化により脱抑制効果が生じる。本研究では、トップダウン信号は脳のベータリズムによって運ばれ、タスクの内容によってその信号の時間的特性が異なることを仮定している。Bisection task では、タスクに関連する線分の “知覚的グループ化” を反映した同期性を持つトップダウン信号が生じる。一方、vernier task では、タスクに関連する線分の “知覚的分離” を反映した非同期特性を持つトップダウン信号が生じる。本研究では、このトップダウン信号のメカニズムにより Li らや Ramalingam らの様々な実験結果をうまく説明できることを示した。また、ベータリズムとガンマリズムの 2 つの周波数帯の異なる振動が位相一位相、位相-振幅カップリングによってタスクに適切な線分情報を強調していることを示した。さらに、HVA-V1 間の興奮性のフィードバックループがトップダウン信号を効果的に作用させるために必要であることもわかった。

次に、行動に伴うトップダウン信号の生成メカニズムを研究するため、行動層を含めた神経ネットワークモデルを作成した。モデルは、感覚層、行動層 (意思決定層) とそれらをつなぐ中間層からなる。知覚学習における適応行動には報酬に依存した強化学習を用いた。このモデルを用いて、適応行動に伴って行動層-中間層、中間層-感覚層のシナプス結合が報酬予測誤差に依存したヘブ学習によって変化し、タスクに適した回路構造が形成されることを示した。また、中間層において、知覚学習に伴ってタスクに依存した神経応答の時間的特性が生成することを示した。このことは、適応行動に伴う学習によって中間層にタスクの内容に依存した表現が作られることを意味している。さらに、この層の出力がトップダウン信号として感覚層の応答にタスク依存の効果を及ぼすことを示した。

本研究の成果は、トップダウン効果の神経機構や適応行動に伴うトップダウン信号の生成機構、さらに、行動層と感覚層の時間スケールの異なる情報がトップダウン効果によってどのように結びつけられているかを理解するうえで重要な知見を与えるものである。

目次

第1章 序論	10
1.1 本研究の背景と目的	10
1.2 本論文の構成	11
第2章 本研究に関連する実験的知見	12
2.1 脳神経科学の基礎	12
2.1.1 脳の基本構造	12
2.1.2 ニューロンの活動	13
2.1.3 興奮性ニューロンと抑制性ニューロン	14
2.2 視覚情報処理	15
2.2.1 視覚情報処理経路	15
2.2.2 視覚野の細胞の特徴	16
2.3 視覚野におけるトップダウン	18
2.3.1 トップダウン研究の歴史的推移	18
2.3.2 トップダウン研究の実験的／理論的知見	22
2.4 本研究に関連する知覚学習の実験的知見	32
第3章 SOMの脱抑制によるトップダウン効果と脳リズムの役割	36
3.1 はじめに	36
3.2 トップダウン信号についての本章での仮定	37
3.3 モデル	39
3.3.1 V1モデル	39
3.3.2 HVAモデル	43
3.3.3 各層への入力	44
3.4 モデル実装方法およびデータ解析方法	45
3.4.1 発火応答変調	45
3.4.2 スパイク相関	46
3.4.3 LFPコヒーレンス	46
3.4.4 ベータとガンマ振動のトップダウンインデックス	46
3.4.5 位相-位相カップリング (phase locking value: PLV)	47
3.4.6 位相-振幅カップリング (phase locking value modulation index)	48
3.4.7 パワースペクトル密度 (Power spectral density: PSD)	48
3.5 結果	49
3.5.1 トップダウンの影響によるV1ニューロンの応答変調	49
3.5.2 タスクに関連する情報表現におけるリズム振動の役割	53
3.5.3 トップダウン信号によって駆動されるV1活動のクロス周波数カップリング	56

3.5.4 V1 応答変調における HVA からのフィードバックの影響	60
3.6 まとめ	63
第4章 感覚層と意思決定層の間にある中間層でのタスクコンテキスト表現	64
4.1 はじめに	64
4.2 適応行動の学習	65
4.3 モデル	66
4.3.1 各層のニューロンモデル	68
4.3.2 結合荷重の学習	70
4.4 Sensory 層へのトップダウンを生成する為の Middle 層の学習	71
4.5 シミュレーション方法とデータ解析	73
4.5.1 スパイク相関	73
4.5.2 平均二乗誤差 (MSE)	73
4.6 結果	74
4.6.1 2つのタスクにおける適応行動	74
4.6.2 Middle 層でのタスクコンテキスト表現	76
4.6.3 Sensory 層のニューロンに対するトップダウンの影響	80
4.6.4 適応行動とネットワークの変化過程	82
4.7 まとめ	84
第5章 まとめと議論	85
謝辞	89
参考文献	90
関連論文	96
参考論文	96
国際会議	96
国際シンポジウム	96
国内会議	97

第 1 章 序論

1.1 本研究の背景と目的

生物には感覚機能が備わっており、本研究では視覚をターゲットとしている。脳の視覚情報処理は、網膜で視覚刺激を受け取り、外側膝状体 (lateral geniculate nucleus: LGN) から一次視覚野 (primary visual cortex: V1), 2次視覚野 (V2) を経て、4次視覚野 (V4) から下側頭野 (inferior temporal: IT) へと向かって物体のテクスチャ情報を抽出する経路と、内側側頭 (medial temporal: MT) / 内側上側頭 (medial superior temporal: MST) 野へと向かって物体の運動情報を抽出する経路に分かれ、最終的には前頭前皮質 (prefrontal cortex: PFC) で認知に至る。古典的な視覚研究では、複数の受容野が集まって単純細胞を形成し、単純細胞が複数集まると複雑細胞が形成される事が発見 (Hubel and Wiesel, 1962) され、この2つの細胞型が階層構造として低次領域である V1 から、高次領域である PFC へのフィードフォワードの流れで受容野を大きくしていきながら、単純な特徴から複雑な特徴を表現する視覚情報の処理が行われていると考えられてきた。最近の研究では、視覚情報処理は、フィードフォワードとは逆方向に進むフィードバックの流れがある事が分かっている。視覚において、高次領域から低次領域に影響を与えるフィードバック処理の事を、トップダウンと言い、トップダウンは階層を超えた領域からフィードフォワードよりも多く流れている (Engel et al., 2001; Gilbert et al., 2013; Lamme and Roelfsema, 2000; Van Essen and Maunsell, 1983; Budd, 1998) . V1 を含むいくつかの皮質領域での情報処理は、注意や期待、予測符号化、知覚学習によるトップダウン効果の対象となっており、我々のパフォーマンスに関わっている (Rao and Ballard, 1999, Muckli, 2010; Muckli and Petro, 2013; Tong, 2013) . 従って、V1 のような低次領域は、網膜からのボトムアップ情報と、高次領域からのトップダウン情報を調整し、視覚情報を柔軟に変更する事が出来る。しかしながら、トップダウンによってどのように神経回路の変化が起こるのか明らかになっていない。

フィードフォワードおよびフィードバックの視覚処理では脳リズムも関わっている。異なる周波数の脳リズムが共存し、互いに同期や非同期応答を示す。同期により、離れた脳領域でのコミュニケーションや、知覚学習における注意や期待、意思決定に依存した感覚刺激の特徴結合に柔軟な変化が生じる (Fries, 2005, 2015) . 低次領域で誘発されるガンマリズム (30 – 80 Hz) のような早い周波数は、局所回路における感覚の特徴の間の神経結合に関与する一方で、高次領域で誘発されるアルファリズム (8 – 12 Hz) やベータリズム (12 – 30 Hz) のような低い周波数は、離れた脳領域の結合に寄与し、行動と認識に関するトップダウンを介した情報伝達に寄与している (von Stein et al., 2000; Bressler et al., 2007; Buschman and Miller, 2007; Bosman et al., 2012; van Kerkoerle et al., 2014; Bastos et al., 2015; Bressler and Richter, 2015; Michalareas et al., 2016; Richter et al., 2017) . 特に、ベータ振動は、V1 に行動の文脈を伝える事によって、感覚情報の処理を適切に調整する。V4 / 後下側頭葉 (TEO) および

頭頂葉からのトップダウンの影響は, V1 にタスク固有の情報を送っている (Richter et al., 2017, 2018). しかしながら, トップダウンの影響によって誘発される脳リズムが, どのように V1 のタスクに関連する情報の表現を調整するか分かっていない.

知覚学習において, トップダウン信号は行動とも密接に関係している. 与えられた課題を遂行するにあたり, 腹側被蓋野 (ventral tegmental area: VTA) にあるドーパミンニューロンが報酬に反応している事が知られている. ドーパミンニューロンの応答は, ある行動によって得られると期待される報酬と, 実際に得られた報酬の差である報酬予測誤差を持つ事が知られている (Schultz et al., 2016). 報酬によって適応行動が起こり, タスクコンテキストな表現が感覚層と意思決定層の間で生じ, 感覚層の神経回路に変化が生じている (Engel et al., 2015; Law et al., 2009). しかしながら, 適応行動によってトップダウン信号がどのように生成されるか, また, トップダウン信号が神経回路におけるタスクコンテキスト表現をどのように生み出すのか明らかになっていない.

本研究では, 上記で述べた背景や問題を解決する為に, 低次領域におけるトップダウン効果に関する視覚系の神経ネットワークモデルを作成した. そのモデルには, 脳リズムや介在ニューロンの不活性化, および適応行動が含まれており, シミュレーションを通じて, 課題に適したトップダウン効果の生成メカニズムや, トップダウン効果によって行動と感覚情報がどのように結びつくかを理解する為の重要な知見を提供する事を目的としている.

1.2 本論文の構成

本論文は全 5 章の構成となっている. 第 1 章では, これまで行われてきた視覚研究の背景と論文の構成について述べる. 第 2 章では, 神経科学の基本的な説明から始め, 序論で述べたトップダウンや脳リズムの具体的な知見について述べた後に, 本研究に関する知覚学習の実験的知見を述べる. 第 3 章では, 脳リズムと介在ニューロンの脱抑制, 第 4 章では, 適応行動をキーワードとした視覚系の神経ネットワークモデルを作成し, シミュレーションで得られた結果について述べる. 第 5 章で, 本研究成果のまとめと議論を行う.

第 2 章 本研究に関連する実験的知見

本章では、視覚経路を中心とした脳神経科学の基礎と、本研究に関連する実験的知見について、まとめた。

2.1 脳神経科学の基礎

2.1.1 脳の基本構造

生物の脳は、神経細胞 (ニューロン) からなっている巨大な情報伝達ネットワークである。ニューロンは、図 2.1 のような構造になっており、大きく分けると細胞体 (Soma)、軸索 (Axon)、樹状突起 (Dendrite) がある。細胞体の中心には、細胞核 (Cell nucleus) が存在しており、ニューロンの活動に必要な物質を生成している。軸索は、細胞体から伸びており、他のニューロンに情報を伝えている。樹状突起は、他のニューロンからの情報を受け取っている。軸索の周りには、ミエリンと言う絶縁物質の膜が巻かれており、これをミエリン髄鞘 (Myelin sheath) と言う。ミエリン髄鞘は、途中でくびれた形となっており、くびれた部分はランビエ絞輪 (Node of Ranvier) と言う。神経情報伝達の際は、ランビエ絞輪から次のランビエ絞輪へと伝わっていく跳躍伝導を行っており、速い伝達速度が実現できる。軸索の先端と、他のニューロンの樹状突起との接続部分はシナプスと言い、軸索側をシナプス前ニューロン、樹状突起側をシナプス後ニューロンと言う。

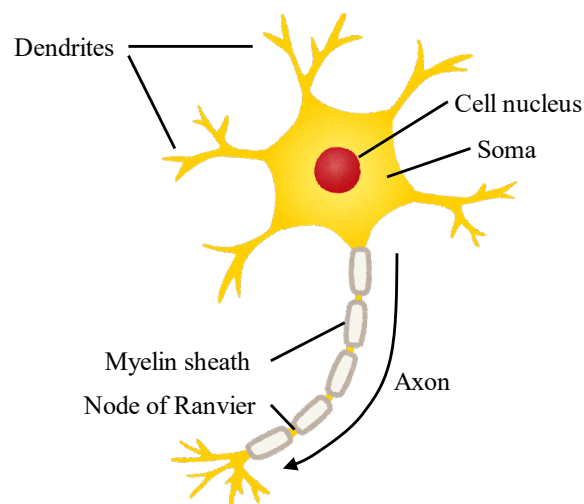


図 2.1. ニューロンの構造. 樹状突起を通じて他のニューロンから入力を受け取り、軸索を通じて情報伝達を行っている。

2.1.2 ニューロンの活動

図 2.2 はニューロンの膜電位変化を表している。ニューロンは、活動していない状態において、細胞外の電位より細胞内の電位の方が低くなっている。この時の電位差を静止膜電位と言い、その値は約 -70mV となっている。ニューロンが、外部刺激あるいは脳内の情報を受け取ると、膜電位がプラス方向に変化する（脱分極）。そして、膜電位がある一定の閾値に達した時、電位状態を元の状態に戻す働きが起こり（再分極）、静止膜電位以下になった（過分極）後に、刺激による影響を受けない不応期の期間を経て、再び静止膜電位となる。この一連の膜電位変化を活動電位（スパイク）と言う。スパイクは、他のニューロンへの伝搬シグナルとして作用する。

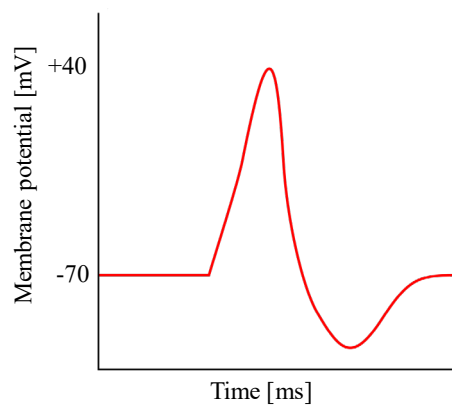


図 2.2. 膜電位変化. ニューロンは刺激を受けると、静止膜電位からプラス方向に変化して、閾値を超えると再び静止膜電位に戻る。

2.1.3 興奮性ニューロンと抑制性ニューロン

ニューロンは、興奮性・抑制性の2種類に分かれており、グルタミン酸作動興奮性細胞として知られている錐体細胞 (pyramidal cell: Pyr) は、6層構造となっている大脳皮質の第I層を除く全ての層に存在している。抑制性介在ニューロンとして機能する GABA 作動抑制性細胞は、少なくとも 10 個以上存在しており、それぞれが独自の軸索樹状突起を持っているが、パルブアルブミン (parvalbumin: PV)、ソマトスタチン (somatostatin: SOM)、血管作動性腸管ペプチド (vasoactive intestinal peptide: VIP) の3つのグループに分類される (Kubota, 2014; Kubota et al., 2016)。図 2.3 は、興奮性と抑制性ニューロンの構造を表しており、PV は、高速スパイクを生じて、近傍の Pyr の活動を強く抑制している。SOM は、通常のスパイクあるいはバーストスパイクを生じて、抑制シナプスにより Pyr の活動を抑制している。VIP は、不規則なスパイクを生じて、SOM を抑制し、Pyr の活動の脱抑制に寄与している (Taniguchi, 2014)。

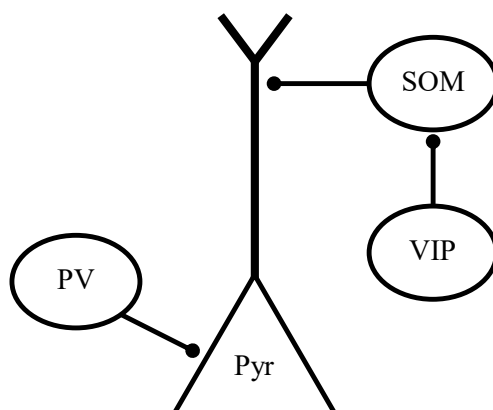


図 2.3. 興奮性ニューロンと抑制性ニューロンの構造. PV ニューロンは、Pyr ニューロンの近傍に対して抑制を行い、SOM ニューロンは、Pyr ニューロンの先にあるシナプスを抑制している、VIP ニューロンは、SOM ニューロンに対して抑制を行っている。

2.2 視覚情報処理

2.2.1 視覚情報処理経路

生物には外からの刺激を感知する感覚機能が備わっており、「視覚・聴覚・味覚・触覚・嗅覚」と言う五感が知られている。これらの感覚系のうち、視覚に関する情報処理経路の概要を示したのが図 2.4 である。網膜 (retina) に入った視覚刺激は、外側膝状体 (lateral geniculate nucleus: LGN) を経由して、一次視覚野 (primary visual cortex: V1) で単純な線分情報の処理が行われる。V1 から 2 次視覚野 (V2) に情報伝達された後、4 次視覚野 (V4) から下側頭 (inferior temporal: IT) 野へと向かって物体のテクスチャ情報を抽出する側頭皮質 (temporal cortex) 経路と、内側側頭 (medial temporal: MT) / 内側上側頭 (medial superior temporal: MST) 野へと向かって物体の運動情報を抽出する頭頂皮質 (parietal cortex) 経路に分かれる。最終的には、前頭前皮質 (prefrontal cortex: PFC) で情報の統合が行われ、認知に至る。LGN 以降の大脳皮質内では、情報処理の低次領域にあたる V1 から、高次領域にあたる PFC への流れをフィードフォワードと言い、感覚器官からの入力に基づくフィードフォワード処理をボトムアップと言う。これと対照的に、高次領域から低次領域への流れをフィードバックと言い、注意・期待・予想によって高次領域の表現が低次領域に影響を与えるフィードバック処理をトップダウンと言う。

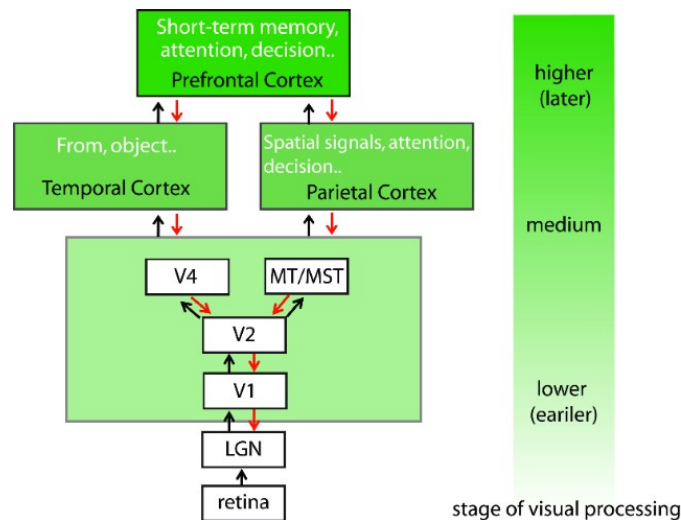


図 2.4. 視覚情報処理経路 (Yotsumoto and Watanabe, 2008). 初期の階層にあたる V1 では、単純な線分情報処理のみ行われるが、階層が上がるにつれて複雑な処理が行われ、最終的には PFC で視覚認知が行われる。情報の流れは、フィードフォワード (黒矢印) とフィードバック (赤矢印) が存在する。

2.2.2 視覚野の細胞の特徴

目には、多数の視細胞が存在しており、網膜の像を点状に映し出し、視神経を通じて、目から脳に信号を伝えている。視細胞に対して視神経の数は少ない為、目に入る信号の中から重要な情報を伝達するように設計された選択フィルターが必要である。このフィルターの空間的な特性を表現するには、ニューロンが信号を拾う視野内の特定の領域を用いるのが自然であり、この領域の事を受容野 (receptive field: RF) とする (Lennie, 2003)。受容野は、図 2.5 のように、中心部分に光を照射すると興奮し、周辺部に光を照射すると抑制されるオン中心-オフ周辺型と、逆の応答をするオフ中心-オン周辺型がある。

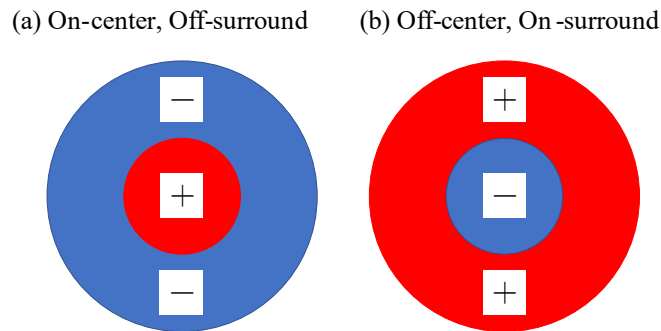
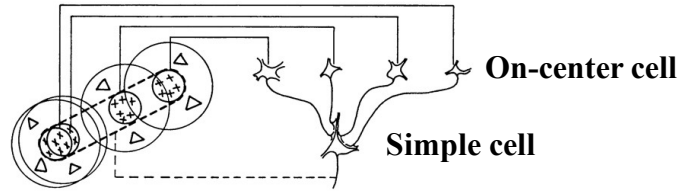


図 2.5. 中心部分に光を照射すると興奮し、周辺部に光を照射すると抑制される (a) オン中心-オフ周辺型受容野と、逆の反応を示す (b) オフ中心-オン周辺型受容野.

Hubel and Wiesel (1962, 1968) は、図 2.6 のように、V1 の受容野は、LGN に存在する複数のオン中心型受容野からの入力を受け取る、単純細胞を発見した。また、複数の単純細胞からの入力を受け取る複雑細胞も発見した。更に、図 2.7 のように、V1 における受容野が、線分の傾きによって異なる反応を示す事 (方位選択性) を明らかにした。これらの発見は、V1 が物体の輪郭の認知に重要な働きをしていると考えられている。

(a) Simple cell



(b) Complex cell

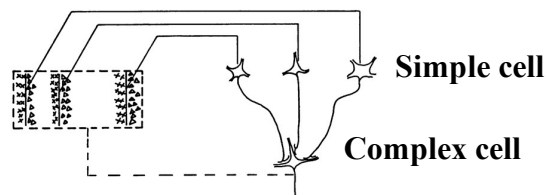


図 2.6. 複数の受容野から入力を受ける (a) 単純細胞, および複数の単細胞から入力を受ける (b) 複雑細胞 (Hubel and Wiesel, 1962 より改変).

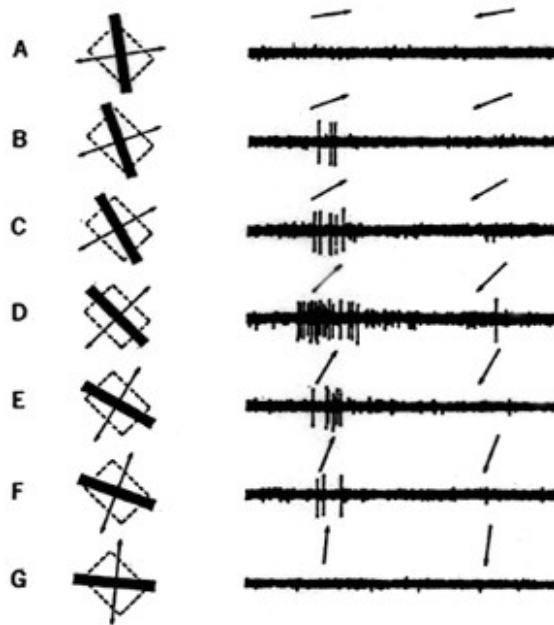


図 2.7. サルの V1 における方位選択性 (Hubel and Wiesel, 1968). 左側では, 点線で囲まれた受容野の中に, 太線で描かれた線分が, 条件 A から G のように異なる角度で横切っている. 右側では, 線分に対する受容野の細胞の反応が示されている. 条件 D (45 度の傾き) の時に, 細胞が最も反応している.

2.3 視覚野におけるトップダウン

第2章2節1項で述べたように、視覚野では、網膜からの視覚情報を脳内で処理するにあたり、図2.4に示すような階層的処理が行われている。この時、図2.8に示すように、階層的に流れるフィードフォワード接続 (青矢印) よりも、フィードバック接続 (赤矢印) が多く存在する。

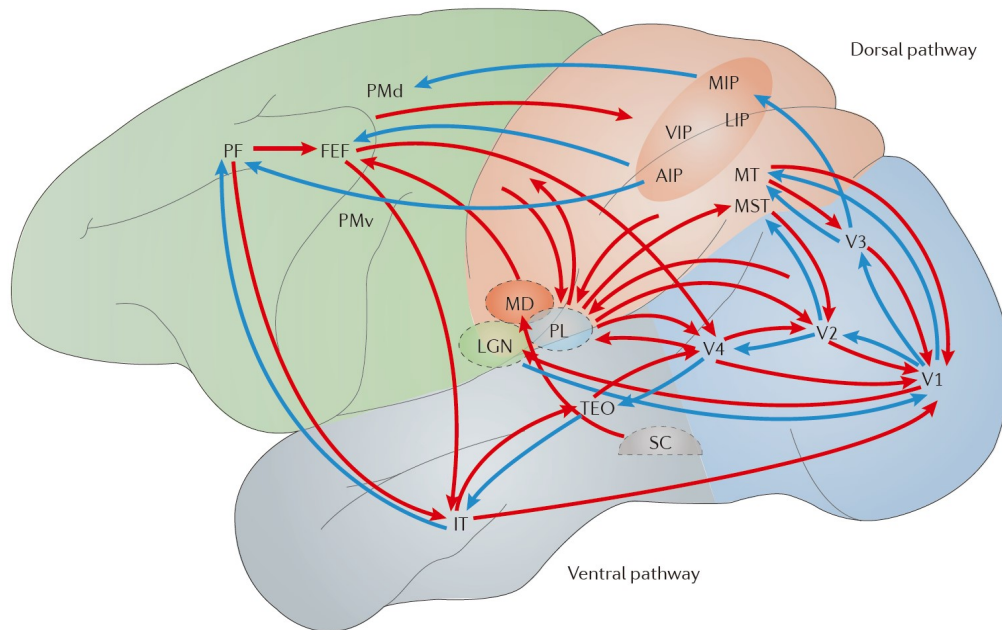


図 2.8. トップダウン信号を伝えるフィードバック経路 (Gilbert and Li, 2013). 青矢印はフィードフォワード接続で、赤矢印がフィードバック接続である. V1: 一次視覚野, V2: 2次視覚野, V3: 3次視覚野, V4: 4次視覚野, SC: 上丘, TEO: 後下側頭葉, IT: 下側頭領域, PL: 肺胞, LGN: 外側膝状体, MD: 視床背内側核, MT: 内側側頭, MST: 内側上側頭, LIP: 外側頭頂間溝野, MIP: 内側頭頂間溝, VIP: 腹側頭頂間溝, AIP: 前頭頂間溝, PMd: 背側運動前野, FEF: 前頭眼野, PMv: 腹側運動前野, PF: 前頭前皮質.

2.3.1 トップダウン研究の歴史的推移

トップダウンは、注意、期待、予測などを、フィードバックの流れによって、高次領域から低次領域へと情報を送り、低次の処理に影響を与えている。ここでは、本研究に関連するトップダウン研究の歴史的推移について解説する。図2.9は、1930年から1980年までに明らかとなったトップダウンに関する古典的な解釈を表している。最も古い解釈は、ゲシュタルト心理学者の Wertheimer によって、部分的な特性は全体の固有構造によって決まると考えられた (Wertheimer, 1938)。もう少し進んだ解釈として、Gregory は、外部から受け取っ

た視覚情報の大半が脳に届く前に失われる為、知覚するには過去の経験や記憶が必要だと考えた (Gregory, 1970) . Kinchla らは、小さな文字で構成された大きな文字を用いた実験において、視覚処理がボトムアップとトップダウンのどちらでもないミドルアウトによって行われていると結論付けたが、高次の処理が行われた後に低次の処理が行われる事をトップダウン処理と考えた (Kinchla and Wolfe, 1979; Rauss and Pourtois, 2013) .

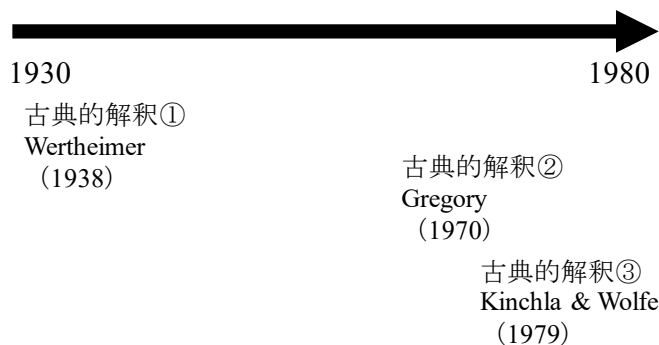


図 2.9. トップダウン研究の歴史的推移その 1 (1930 年－1980 年)

図 2.10 は、1980 年から 2000 年までに明らかとなっている実験的知見の一部である. Lamme and Roelfsema (2000) は、2 つの視覚探索課題 (Treisman, 1985; Wolfe and Bennett, 1997) や、図と背景の分離、視線追跡の注意に関する実験的知見から、トップダウンの影響を示唆した. 前者については心理学実験だが、後者に関しては生理学実験である. 実験と並行して、視覚の階層構造に関する理論研究が行われており、Rao and Ballard (1999) は、予測符号化を用いたモデルを提案した.



図 2.10. トップダウン研究の歴史的推移その 2 (1980 年－2000 年)

図 2.11 は 2000 年から 2010 年までに明らかとなった実験的知見の一部である。図 2.10 では視覚課題に対するトップダウンの関与がメインだったが, Engel ら (2001) は, ニューロン集団同士の同期/非同期にトップダウンが関わっていると考えた。

2000 年初頭には, 知覚学習によるトップダウンの影響について, 実験と理論の両方の側面で研究が行われた (Fahle, 2002; Ahissar and Hochstein, 2004; Li et al., 2004)。知覚学習とは, 特定の知覚課題を実行する為の能力が, 訓練によって向上する事である。これらの研究の中で, Li らの研究内容は, 本研究と直接関係する為, 第 2 章 4 節にて詳しく解説する。

Gilbert and Sigman (2007) は, トップダウンによって特定の図形を期待する事で図形判断を容易にしていると考えた。

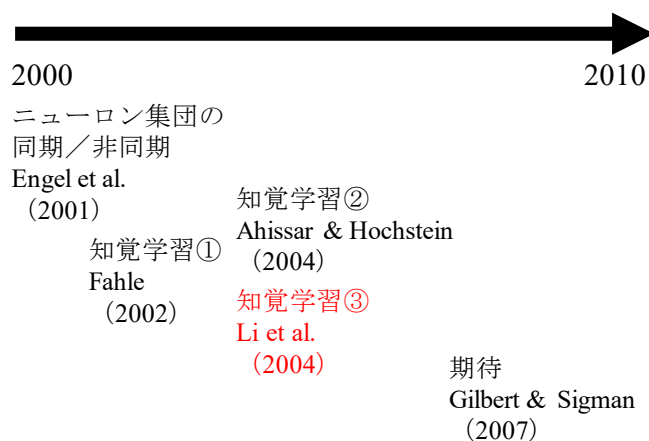


図 2.11. トップダウン研究の歴史的推移その 3 (2000 年–2010 年)

図 2.12 は 2010 年から 2021 年までに明らかとなった実験的知見の一部である。Ramalingam ら (2013) は, Li らと関連した実験を行い, 視覚認知におけるトップダウンの影響を示唆した。この内容については, 本研究と直接関係する為, 第 2 章 4 節にて詳しく解説する。2000 年以降, 脳で生じる様々な周波数帯域を持つリズムと, トップダウンの関係を明らかにする研究が行われてきたが, ここ数年で詳しい結果が出てきた (Zheng and Colgin, 2015; Lee et al., 2018; Richter et al., 2018)。

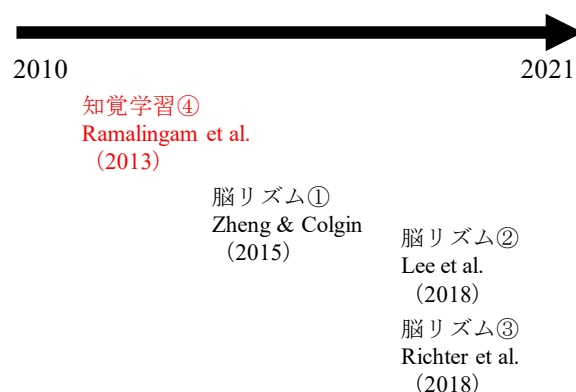


図 2.12. トップダウン研究の歴史的推移その 4 (2010 年–2021 年)

図 2.9 から図 2.12 でトップダウンの歴史的推移を解説したが, 実際の所は, トップダウンの影響は脳の情報処理の様々な所に表れている為, 時系列を追って新規の研究が出てきた訳では無く, 同時並行でトップダウンについて明らかになってきた。

2.3.2 トップダウン研究の実験的／理論的知見

第2章3節1項で紹介したトップダウン研究の実験的／理論的知見について、いくつか解説する。図2.13は、2つの視覚探索課題に対する応答時間を示している。図2.13.(a)は、同じ傾きの線分から異なる線分を探す課題となっており、反応時間はターゲットの数に影響されない事が分かった (Treisman, 1985)。図2.13.(b)は、鶏の部位で構成された図形の中から正しい鶏を探す課題となっており、妨害数が多いほど反応時間も長くなっていった (Wolfe and Bennett, 1997)。どちらの課題においても、V1より上位層からのトップダウンの影響が示唆されている (Lamme and Roelfsema, 2000)。

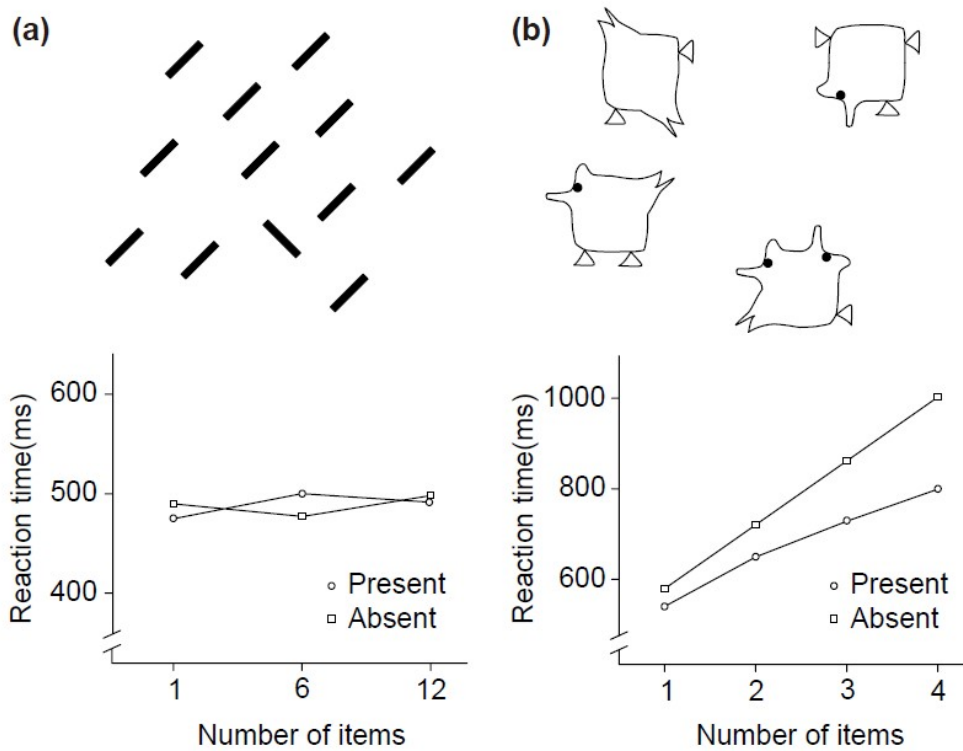


図2.13. 2つの視覚探索課題と応答時間 (Lamme and Roelfsema, 2000 から改変)。(a) 異なる向きの線分探索。(b) 正しい鶏の探索。下段はターゲット数に対する応答時間であり、○はターゲットあり、□はターゲット無しの結果である。

視覚情報処理の階層構造モデルとして, Rao and Ballard (1999) は, 図 2.14 に示すような予測符号化モデルを提案した. このモデルでは, 高次からのトップダウンが予測として低次に伝わり, 低次から高次には予測誤差が伝わっている. このモデルを実装したモデルニューロンの階層的なネットワークで自然画像の認知をシミュレーションした結果, 単細胞のような受容野が形成され, 各層の役割を明らかにする事で, 視覚情報処理におけるトップダウンの重要性を示唆した.

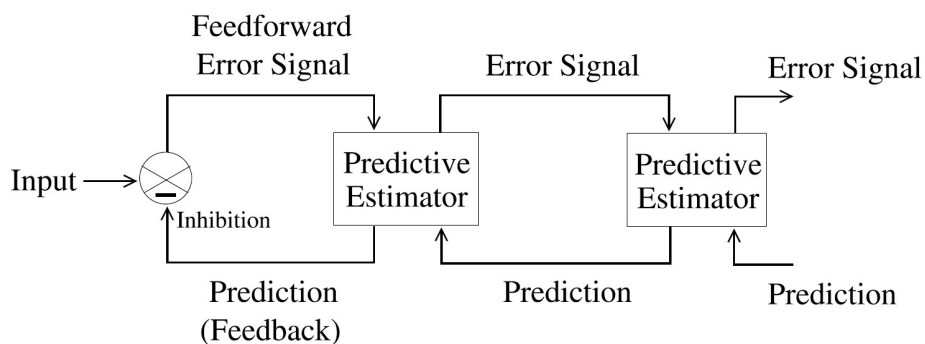


図 2.14. 階層型予測符号化モデルの一般的なアーキテクチャ (Rao and Ballard, 1999 から改変). フィードフォワード経路によって予測の誤差, フィードバック経路によって予測が伝えられる. 各層の Predictive Estimator は, 入力信号の現在の推定値を修正して, 次の予測値を生成する為に使用される.

図 2.15. (a) はテクスチャ分離の課題である. 向きの異なるテクスチャに対する応答を比較すると (左のグラフの c vs f), 55 ms の時点でテクスチャの向きに対してニューロンが選択的に反応していた. 同じニューロンは, 80 ms で図と背景の境界に反応して (中央のグラフの b vs e), 受容野が図の表面を覆っている時は, 背景の表面を覆っている時に対して 100 ms で反応が高まる事が分かった (右のグラフの a vs d). V1 のニューロンは, 特定の受容野が図と背景のどちらにあるか判断する事が出来ず, 分離に関連する効果は, MT や他の領域からのトップダウンに依存していると考えられている. 図 2.15. (b) の曲線追跡の課題では, 受容野内の刺激は, どちらも同じであるが, 注意が無い時よりも, 注意がある時の方が, 刺激提示後 200 ms を超えてからのニューロンの反応が 30% 増強されていた. 反応が増強するまでの時間にトップダウンが寄与していると考えられる (Lamme and Roelfsema, 2000).

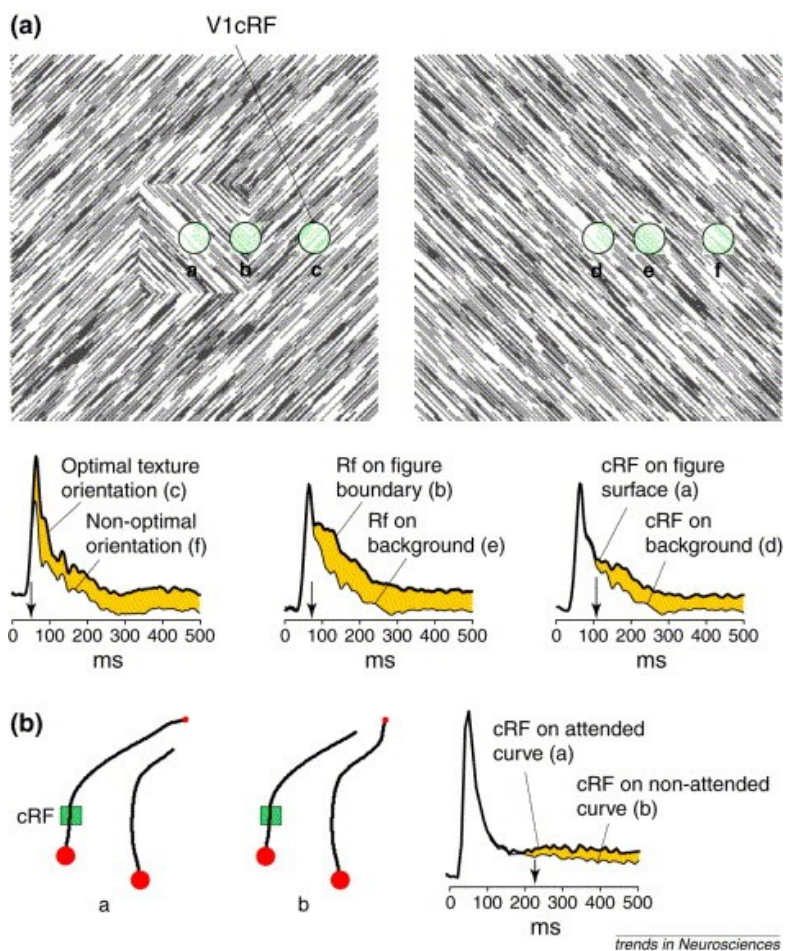


図 2.15. テクスチャ分離課題と視線追跡課題 (Lamme and Roelfsema, 2000). (a) 6つの異なる受容野の位置 (上段: 丸印, a から f) から, 2つ受容野のニューロンの反応 (下段) を比較している. (b) 曲線上の受容野 (左・中央) と, 注意の有無による受容野のニューロンの反応 (右).

トップダウンと注意は、同一であると考えられているが、ある特定の空間的な位置にスポットライトを当てる注意とは異なり、トップダウンは、注意を向けた場所で行われる識別や検出が、視覚刺激の処理方法に影響を与える知覚タスクを含んでいる。また、期待によって、物体の分離に影響を与えている。図 2.16 は、プライミング効果の例である。図 2.16. (a) のように、解釈がほとんど不可能な図形に対して、図 2.16. (b) のように完全な図形を見てから、図 2.16. (a) を見ると、どのような図形であるかすぐにわかる。これは、物体を識別する前に、物体の形と、刺激の特性に関するボトムアップの情報を比較して、トップダウン信号によって、特定の図形を期待している事が影響していると考えられる (Gilbert and Sigman, 2007)。



図 2.16. プライミング効果によるテクスチャ分離 (Gilbert and Sigman, 2007 より改変).
(a) だけみると識別困難な図形だが, (b) を見た後に (a) を見ると, どのような図形であるか識別できる.

トップダウンの影響は、図形と背景の分離や、注意のみならず、大規模なダイナミクスが局所的なニューロンの応答に影響を与えている。図 2.17 は、あるコンテンツ (青色でコード化されたニューロン集団) が、より広いコンテンツ (黒色でコード化されたニューロン集団) に取り込まれ、活動の同期が起こっている。この時のトップダウンは、階層的な処理を必要としないが、ダイナミクスの発生は、1つの領域内でも起こりうる。このように、トップダウン効果は、単に神経応答の増減だけでなく、どのニューラルアンサンブルを同期的にまとめるか、また、どのアンサンブルを非同期的にするかをタスクコンテキストに合わせてダイナミックに制御している。認知システムにおける処理のダイナミクスは、目標や期待を表現する重要な要素であり、システムの大規模な結合状態を作り出すと考えられている (Engel et al., 2001)。

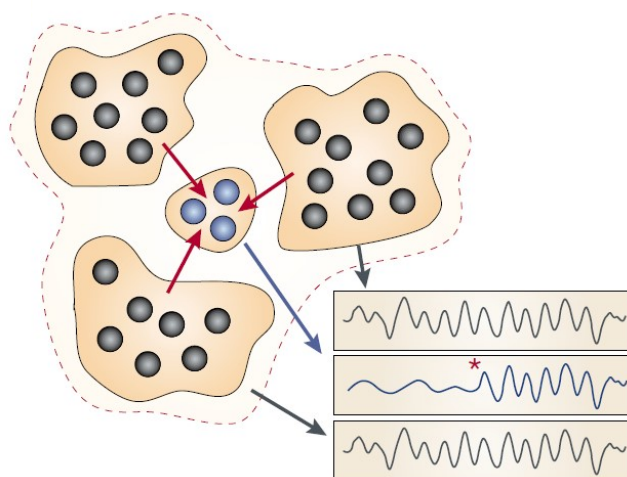


図 2.17. トップダウンの影響によるネットワークの同期. 既に同期済みのニューロン集団 (黒丸) は、他のニューロン集団 (青丸) を巻き込み、ある時点 (波形図の中段, アスタリスク) から全体的な集合体になる (Engel et al., 2001 より改変)。

知覚学習は、これまで、認知レベルで行われており、低次の視覚皮質からの信号を脳が上手く利用できると考えられていたが、最近では低次の視覚皮質でも知覚学習による変化が生じていると考えられている。図 2.18 に示すように、知覚学習においても、単純なフィードフォワードだけではなく、高次から低次へのフィードバックの影響により、皮質領域のニューロンの受容野特性が、実際に提示された刺激や要求された課題に適応する可能性があると考えられている (Fahle, 2002)。

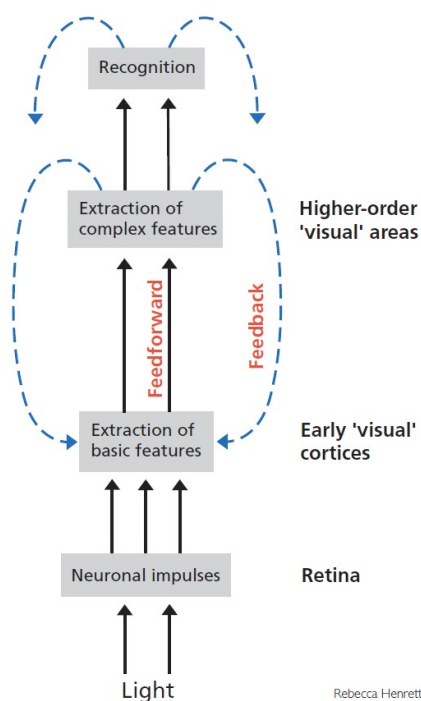


図 2.18. 視覚刺激の種類と課題の両方に固有の特徴を抽出するようになる知覚学習の可能性の 1 つを示す模式図 (Fahle, 2002)。

知覚学習に関する行動学的・生理学的・解剖学的な知見を解釈する為の考えとして、逆階層化理論 (Reverse Hierarchy Theory: RHT) がある. RHT は, 図 2.19 に示すように, 学習がトップダウンで行われ, 高次の領域から始まり, それだけでは不十分の場合, さらに低次領域で処理される. RHT は大規模ネットワークであり, 単一のニューロンの受容野特性でどのような変化が期待されるかは具体的に分かっていないが, いくつかの電気生理学的な研究において, 視覚経路に沿った様々なレベルでの訓練による変化を評価した結果, それらの結果が RHT の予測と一致していた (Ahissar and Hochstein, 2004) .

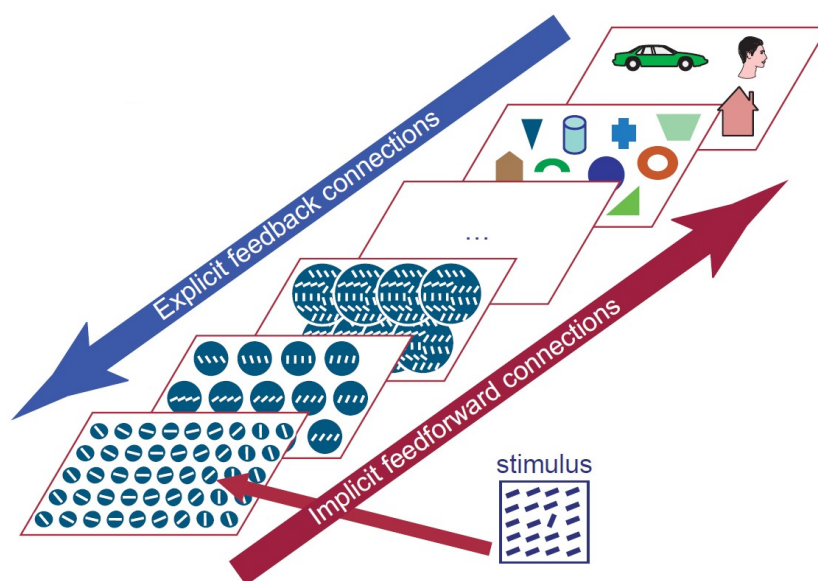


図 2.19. 逆階層理論の概要 (Ahissar and Hochstein, 2004) . 学習は高次の領域から始まり, それだけでは不十分の場合, 低次の領域でも行われる.

脳内では、ニューロンの電氣的活動の同期によって、脳領域でリズムカルな振動が生じる事が知られている。リズムは異なる周波数領域によって、デルタリズム (1–4 Hz)、シータリズム (4–10 Hz)、アルファリズム (8–12 Hz)、ベータリズム (12–30 Hz)、ガンマリズム (30–80 Hz) の5つに分けられている。

視覚系においては、図 2.20 のように、低次領域から高次領域へのボトムアップ経路でガンマリズム、高次領域から低次領域へのトップダウン経路でベータリズムが存在し、情報伝達の際に相互作用していると考えられている (Zheng and Colgin, 2015)。

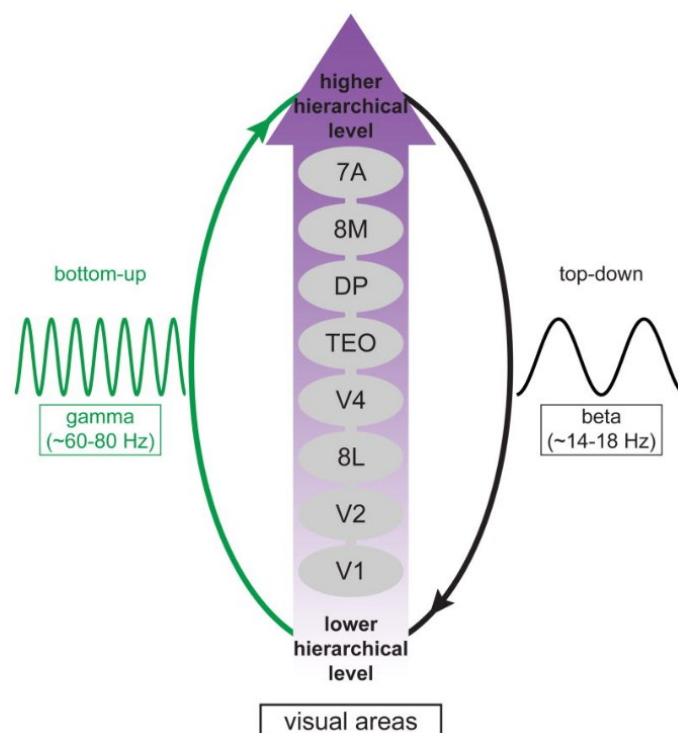


図 2.20. 視覚経路における脳リズム (Zheng and Colgin, 2015)。ボトムアップではガンマリズム、トップダウンではベータリズムが生じており、相互作用している。

大脳皮質においては、II / III 層で様々な周波数での Pyr の同期振動発火が起こっており、そこには 3 つの介在ニューロンが寄与していると考えられている。PV と SOM は、異なる周波数範囲で Pyr の同期振動に関与している。VIP は、高次皮質からのトップダウン入力を受けて、SOM の阻害を通じて Pyr の脱抑制に関与している。これらの 3 つの介在ニューロンは、個別の接続強度を持つ特定のシナプス接続を形成している (図 2.21. (a)). ただし、図中において PC は Pyr, SST は SOM の事である)。この回路には、2 つの負のフィードバック接続 (図 2.21. (b)) が含まれている事が分かり、これは振動活動の生成に関わっていると考えられる。ここで生成される振動は、接続確率 P_{con} (図 2.21. (c)) によって調整できる。その結果、PC – SST では 18 Hz (図 2.21. (d) : 左) の振動、PC – PV では 75 Hz (図 2.21. (d) : 右) の振動が生成され、これらの結果は典型的なベータおよびガンマ振動の周波数範囲内に対応している (Lee et al., 2018)。

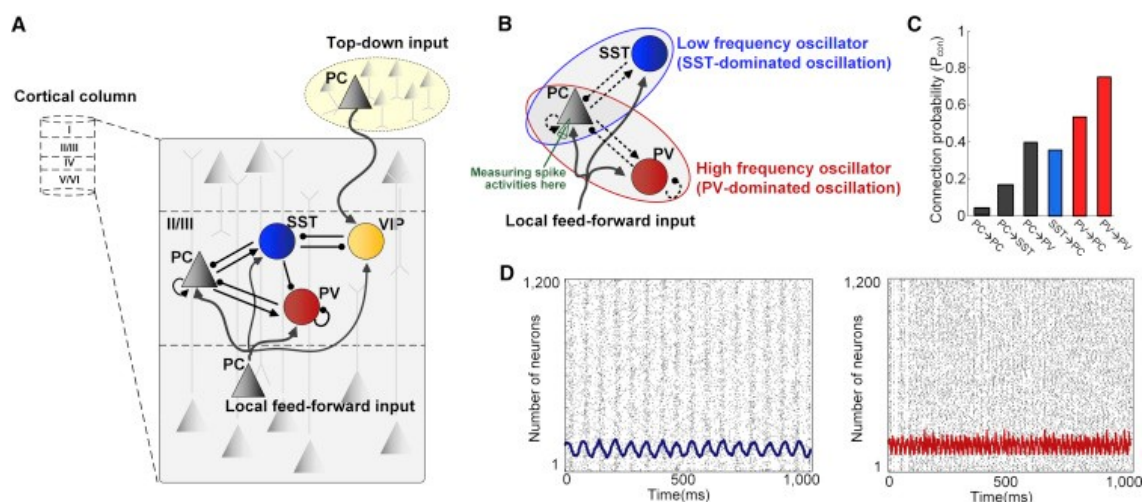


図 2.21. 大脳皮質 II / III 層における神経回路構造 (Lee et al., 2018). (a) 3 種類の介在ニューロンと、興奮性錐体細胞 (PC) によって構成された神経回路の概要図。入力、層間のフィードフォワードと高次の皮質からのトップダウンである。(b) 発振器の概要図 (青の PC – SST, 赤の PC – PV)。PC は、SST による振動と PV による振動の両方の生成に関わっている。(c) 負のフィードバック接続による PC – SST および PC – PV 内の経路の接続確率 (P_{con})。 (d) それぞれの発振器による PC 集団のラスタプロット。接続確率を使用すると、PC – SST は 18 Hz の振動 (左の青) を生成し、PC – PV は 75 Hz の振動 (右の赤) を生成する。

トップダウンのベータ振動が実際に行動のコンテキストを伝えるかどうかは, Richter ら (2018) によって明らかになった. 彼らは, サルに視覚識別タスクを行わせ, V1 / V2, V4, および後下側頭葉 (TEO) に埋め込まれた微小電極から記録された局所電場電位を用いたスペクトルグレンジャー因果性 (sGC) を測定した. sGC は, スペクトルのナイキスト周波数で統計的因果関係を測定し, 周波数の関数として別の時系列の過去の値を知る事で, ある時系列の値の予測を改善して定量化する. 実験の結果を, 図 2.22 に示す. V1 / V2 および V4 / TEO のベータ周波数振動は, ノイズ除去された LFP パワースペクトルの 16 Hz 付近のスペクトルピークとして検出され (図 2.22. (a) (b)), ベータ周波数振動の刺激前同期は, 17 Hz での平均された V1 / V2 の外因性コヒーレンスのスペクトルピークとして得られた (図 2.22. (c)). トップダウンの平均 sGC スペクトルは 16 Hz にピークを示して, パワーピークとコヒーレンスピークの周波数と一致したが, ボトムアップの平均 sGC スペクトルはベータピークを示さなかった (図 2.22. (d)). この結果は, ベータ周波数の同期に, V4 / TEO から V1 / V2 へのトップダウンが関わっている事を示す.

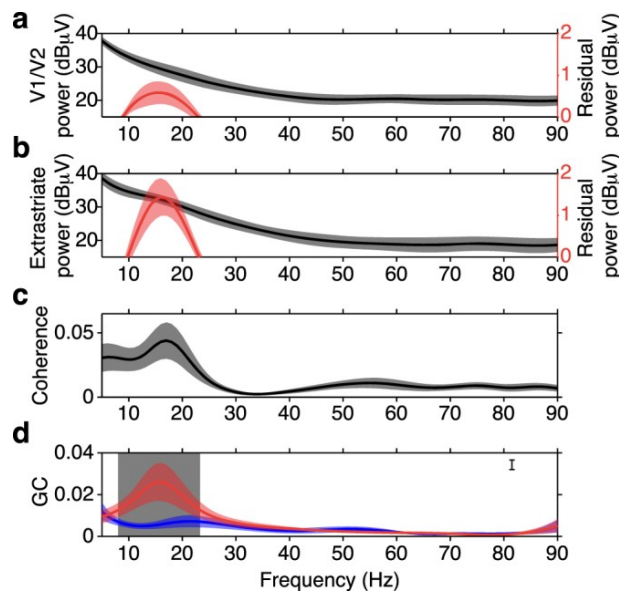


図 2.22. V1 / V2 および V4 / TEO の事前刺激ベータ周波数パワー, コヒーレンス, sGC スペクトル (Richter et al., 2018). (a) V1 / V2 の平均パワースペクトル (黒線 \pm s.e.m.), およびバックグラウンド処理後のパワースペクトル (赤線 \pm s.e.m.). (b) V4 / TEO の平均パワースペクトル (黒線 \pm s.e.m.), およびバックグラウンド処理後のパワースペクトル (赤線 \pm s.e.m.). (c) V1 / V2 と V4 / TEO ペアのコヒーレンス. (d) V1 と V4 / TEO ペアの平均トップダウン (赤線 \pm s.e.m.) およびボトムアップ (青線 \pm s.e.m.) の GC スペクトル. 灰色の領域 (8 – 23 Hz) はトップダウンとボトムアップの sGC が大幅に異なる領域.

2.4 本研究に関連する知覚学習の実験的知見

知覚学習は、同じ刺激に基づく異なる知覚課題を与えると、異なる刺激成分の影響を受けた反応が見られる。これに関しては、Liらの知覚学習 (Li et al., 2004) があり、本研究はこの実験的知見を参考にしている為、詳しく解説する。

Liらのタスクでは、視覚刺激として図 2.23. (a) に示される 5 本の線分を用いており、中央の線分は固定され、横の 2 本の線分ペアと上下の線分ペアがある。横の 2 本の線分は、距離を保ったまま左右に移動する。一方、上下の線分ペアは、同一直線上に左右に移動する。サルは、**Bisection task** と **Vernier task** の 2 つのタスクを訓練した。**Bisection task** では、最初、黒い画面上に白色の 5 本の線分が表示され、しばらくすると、中央の線分と横の 2 本の線分が緑色に変化する。このとき、サルは、左右どちらの線分が中央の線分に近いかを判断しなければならない。提示パターンは、図 2.23. (b) 上段に示すように、中央の線分に対して横の線分ペアが一定の距離で左側あるいは右側にシフトする。オフセット位置が 0 の時、左右の線分と中央の線分は等間隔の位置関係にある。横の線分ペアの移動に対して、上下の線分ペアの配置はランダムに選択される。一方、**Vernier task** では、中央の線分と、2 本の縦の線分がタスクに関連した線分となっており、2 本の縦の線分は、共線となって中央の線分に対して、左側あるいは右側に移動する。線分位置の移動パターンは、図 2.23. (b) 下段であり、オフセット位置が 0 の時、上下の線分と中央の線分は等位置にある。**Bisection task** と同様、サルは任意の配置を持つ 5 本の線分刺激 (すべて白色) を受け、その後、中央の棒と共線上にある上下の 2 本の線分が緑色に変化する。このとき、サルは、共線とみなした上下の線分が、中央の線分に対して左右どちらにシフトしているかを判断しなければならない。どちらのタスクにおいても、横の線分と縦の線分はペアとしての組み合わせを持っており、**Bisection task** と **Vernier task** での線分刺激の組み合わせとしてはそれぞれ 25 通りある。

サルは、この 5 本の線分パターンをランダムに提示され、2 つのタスクを繰り返し行うことによって、90%以上の正解を得た。

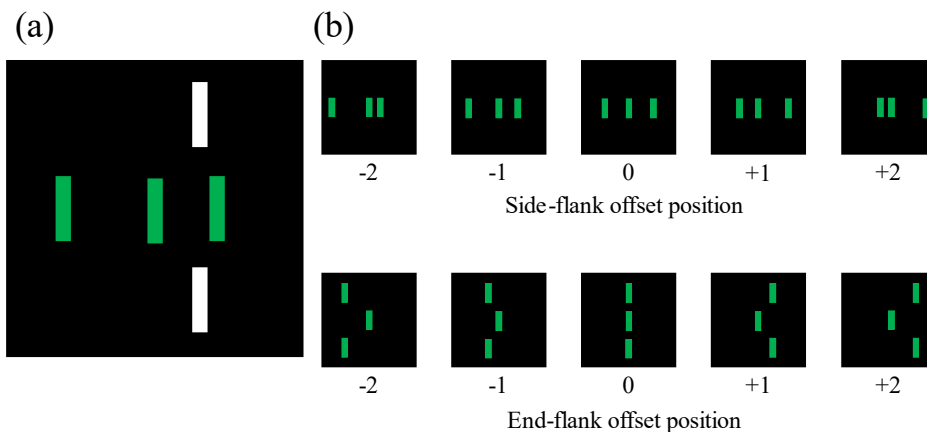


図 2.23. (a) 5 本の線分刺激. その刺激は, 中央の線分, 2 本の横の線分, そして 2 本の縦の線分で構成されている. (b) 上段: Bisection task, 下段: Vernier task の線分位置の移動パターン. 横と縦の線分配置. これらの配置は, -2 から +2 のオフセット位置で表現されており, 横の線分と縦の線分でペアとしての組み合わせを持っている.

タスク実行中のサルの頭部を, 電極を用いて計測した結果を示す. 図 2.24 は, 線分の様々な配置に対する V1 ニューロンの発火数の依存性である. 図 2.24. (a) は, Bisection task における V1 ニューロンの 4 つの応答である. この図で, 実線は, task-relevant な場合のものであり, 一方, 破線は task-irrelevant な場合の結果である. task relevant な場合は, そのタスクに適切な線分が緑色で表示されるが, task-irrelevant な場合は, Bisection task にもかかわらず, Vernier task に適切な線分が緑色で表示される (図 2.24. (a) の上部の図). このとき, V1 ニューロンの応答は, task-relevant, irrelevant で異なる変化を示していた. このことは, タスクの内容が V1 ニューロンの応答に反映されることを意味している. 図 2.24. (b) は, Vernier task に対する V1 ニューロンの応答を示している. Bisection task と同様に, V1 ニューロンの応答は, タスク内容に依存して異なる応答を示していた.

Ramalingam らは, Li らが行った実験を拡張してタスク中の V1 ニューロンの動的性質について調べた (Ramalingam et al., 2013). 図 2.25 は, V1 ニューロンペアのスパイク相関を示している. Bisection task では中央の線分と横の線分, Vernier task では中央の線分と縦の線分をコードしている V1 を対象に測定を行った. 図 2.25 では, Cell-pair1 で Bisection task において, Time lag = 0 ms の位置で task-relevant の方が task-irrelevant より相関が強くなっており, Vernier task において, Time lag = 0ms からわずかにズレた位置で task-relevant の方が task-irrelevant より相関が強くなっていった. 一方で, Cell-pair2 ではどちらのタスクにおいても task-relevant の相関は弱くなっていた. これは, ニューロンペアのスパイク間に同期的あるいは非同期的な時間的相関があることを示唆している.

また, 図 2.26 に 2 つのタスクに対する局所フィールド電位 (local field potential: LFP) コヒーレンスの結果を示す. ここでは, task-relevant の場合, task-relevant で受容野がトップダ

ウの影響を受けない場合 (control), task-irrelevant の場合の 3 つのケースについて LFPs を計測している. Bisection task の結果では, task-relevant と control の差分が, task-irrelevant と control の差分より大きいことがわかる. Control は両方ではほぼ共通なので, このことは, task-relevant の LFP が task-irrelevant のそれより大きくなっていることを意味している. 同様に, Vernier task では, task relevant – control が task irrelevant – control より小さくなり, task-relevant の LFP が task-irrelevant の IFP より小さくなっていることがわかる. LFP はスパイク相関と異なり, 閾値以下の膜電位レベルの相関を表すので, これらの LFP の変化は, トップダウンがスパイク相関だけでなく膜電位レベルでもニューロンペアの相関を変化させていることを意味している.

Li らや Ramalingam らの実験で示されたように, V1 は視覚刺激の簡単な図形特徴 (線分の傾きなど) をコードしているだけでなく, 高次領野からのトップダウン信号を受けて, V1 のような低次領野で認知に関連する情報がうまく表現されるように応答特性を変化させていることが分かった. つまり, V1 は視覚刺激の“受動的な”エンコーダーではなく, 認識と関連した“能動的な”エンコーダーとして機能している.

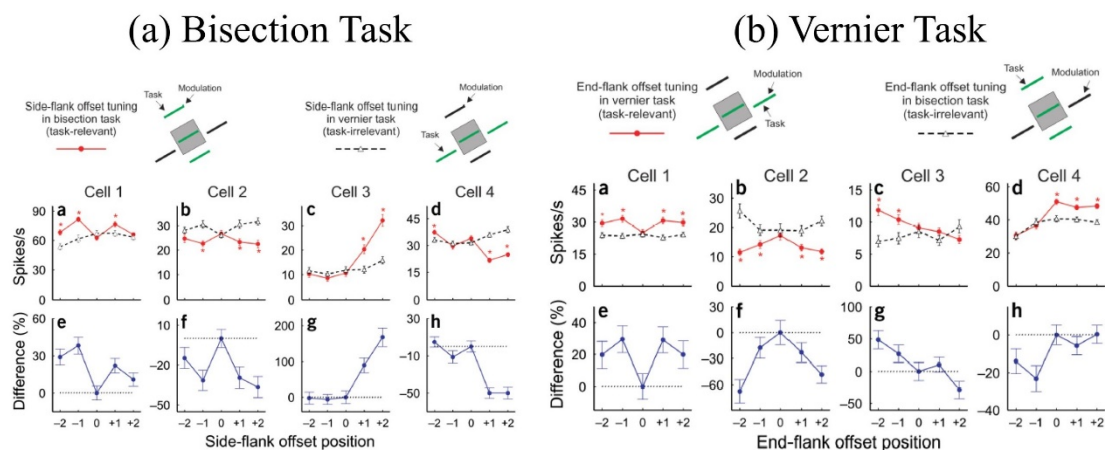


図 2.24. 線分ペアの配置に対する (a) Bisection task, (b) Vernier task の V1 ニューロンのチューニング曲線 (Li et al., 2004). 上段: タスクごとに task-relevant と task-irrelevant があり, その関係図を表している. 灰色の囲みは V1 応答を測定した部分である. 中段: 横あるいは縦の線分位置の違いによる task-relevant (赤線) と, task-irrelevant (黒点線) での V1 応答変調結果であり, Cell 1 から Cell 4 は測定位置の違いである. 下段: 横あるいは縦の線分位置の違いによる V1 応答変調の差.

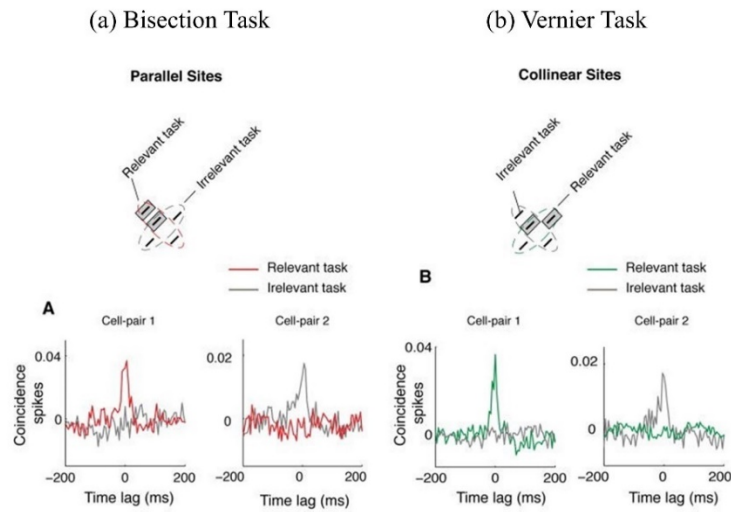


図 2.25. V1 ニューロンペアに対するスパイク相関 (Ramalingam et al., 2013). 上段: 灰色の囲みは V1 応答を測定した部分である. 下段: task-relevant (赤あるいは緑線) と, task-irrelevant (灰色線) における, 関連する線同士のスパイク相関結果. Cell-pair1 と Cell-pair2 は測定位置の違いである.

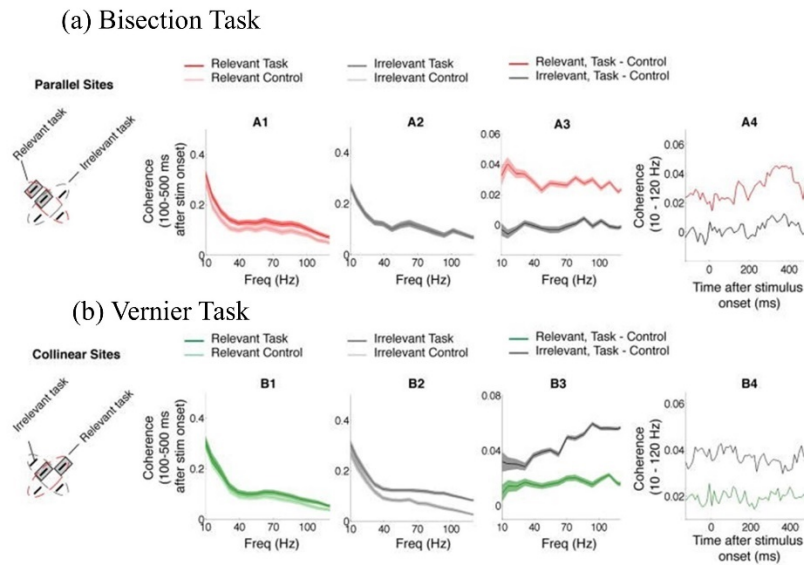


図 2.26. V1 ニューロンペアに対する LFP コヒーレンス (Ramalingam et al., 2013). (a) : Bisection task, (b) : Vernier task の時の LFP コヒーレンス結果. 1 列目: 灰色の囲みは V1 応答を測定した部分である. 2 列目 (A1) : Relevant において, 決められた位置に線分の視覚刺激 (task) を示した場合と, 線分とは異なる視覚刺激 (control) を示した時の比較. 3 列目 (A2) : Irrelevant における task と control の比較. 4 列目 (A3) : Relevant, Irrelevant における task と control の差. 5 列目 (A4) : コヒーレンスの時間的変化. Bisection task では Relevant, Vernier task では Irrelevant の方がコヒーレンスは高くなっていた.

第3章 SOMの脱抑制によるトップダウン効果と脳リズムの役割

3.1 はじめに

これまでの実験的知見 (第2章4節) から, 知覚学習におけるトップダウン信号が, V1にとって重要である事が明らかとなったが, 具体的な神経機構は明らかになっていない. 本章では, トップダウンやリズムの効果を明らかにする為, 次の2つの問題を考える.

(1) トップダウン信号は, タスクコンテキストに応じて, 情報の流れをどのように変更するのか?

(2) 視覚的な表現は, ベータリズムとガンマリズムによって, どのように調整されるか?

これらの問題を, Liらの知覚学習における2つの視覚認知タスクを用いて検討する. Liら(2004)やRamalingamら(2013)が行ったBisection taskあるいはVernier taskにおけるトップダウンメカニズムを説明する為のV1モデルは提案されている (Schäfer et al., 2007, 2009; Piech et al., 2013) が, 本研究室では2つのタスクが共存する中で, トップダウンの影響を解明するV1ネットワークモデルを作成した (Kamiyama et al., 2016). このモデルでは, トップダウン信号に応じて, タスクコンテキストに依存した長距離接続のシナプス荷重を変調した. 知覚学習は, V1のリカレント接続を修正するように説明される (Adini et al., 2002; Teich and Qian, 2003; Zhaoping et al., 2003) が, シナプス変化は必然的に他のタスクの情報処理を劣化させる. これは, トップダウンの影響がV1ネットワークで直接強化される別のメカニズムを示唆している. また, 脳リズムは, 2つのタスクコンテキストの区別に寄与する可能性がある. さらに, V1とV2やV4などの高次視覚野 (higher visual area: HVA) との間のフィードバックの相互作用が, トップダウンメカニズムに関与している可能性がある. しかしながら, トップダウンにおけるこれらの効果は不明である.

この問題を明らかにするため, 本章では, Liらの2つの知覚タスクに対する視覚系の神経ネットワークモデルを作成した. このモデルは, V1と, HVAの2層で構成されている. HVAニューロンはV1ニューロンからの入力を受け取り, Bisection taskまたはVernier taskのトップダウンの影響を, V1にフィードバック出力として送る. 本章では, V1におけるタスク関連情報が, ソマトスタチン (somatostatin: SOM) を発現する介在ニューロンと, トップダウン信号によって生成されたpush-pull効果によって調整されることを示す. また, V1における情報表現が, ベータリズムとガンマリズムのクロス周波数カップリングに基づいており, ベータリズムがガンマリズムで表現されるタスク関連の情報を効果的に取り出している. さらに, HVAからV1へのフィードバック接続により, V1へのトップダウンの影響が強化される.

3.2 トップダウン信号についての本章での仮定

本章では, Pyr ニューロンは, トップダウン信号によって引き起こされる SOM ニューロンの脱抑制によって制御されていると考えた. これは生理学的な事実に基づいている (Lee et al., 2018). 脱抑制は, VIP ニューロンが SOM ニューロンの活動を阻害する事で生じるが, 本章のモデルでは, 抑制性トップダウン信号によって誘発される SOM の不活性化として, 脱抑制の効果を単純化した. さらに, トップダウン信号はタスク内容に依存してその時間的特性を変えると仮定した.

Bisection task では, サルはタスクに関連する線分同士をまとめて見ている (知覚的グループ化) と考え, 線分をコードしているニューロン間に同期のトップダウン信号を仮定した. 一方, **Vernier task** では, サルはタスクに関連する線分同士を個別に見ている (知覚的分離) と考え, 線分をコードしているニューロン間に非同期のトップダウン信号を仮定した.

この知覚グループ化と知覚分離の同期/非同期の仮定に関する根拠として, 脳の視覚情報処理における **Binding problem** がある. この問題は, 初期視覚野から高次視覚野へ情報処理され認知に至る過程で, どのように情報の結び付けが行われているかという問題である. この問題の解決方法の一つとして考えられているのが同期発火である (Saiki, 2009). 図 3.1. a は 2 つの解釈が可能な画像であり, ろうそく台によって部分的に隠された 1 つの顔, あるいは 2 つの対照的な顔である. これらはニューロンが動的に集合体を切り替え, 2 つの知覚状態で時間的相関が異なっている. 画像成分に対して受容野を持つ 4 つのニューロン (図 3.1. a の緑丸で示された 4 つの位置) を考えると, これらのニューロンは, 一方の知覚から他方の知覚への移行に伴ってグループ化が変化する. それぞれの輪郭が 1 つの背景の顔の一部である場合, 図 3.1. d に示すように, ニューロン 1 とニューロン 2 は同期するはずであり, ろうそくの足の輪郭を表すニューロン 3 とニューロン 4 も同様である. 画像が対照的な 2 つの顔に分割されると, 図 3.1. e に示すように, ニューロン 1 とニューロン 3 の同期, およびニューロン 2 とニューロン 4 の同期へと切り替わる. ニューロン 1 とニューロン 2 に着目すると, 1 つの顔として見ている時は同期しており, 対照的な 2 つの顔として見ている時は非同期している (Engel et al., 2001). 本章においては, 5 本の線分のうち 3 本の線分の色の付き方によって 2 つのタスク内容を結び付けており, 同期/非同期が関わっていると考えられる.

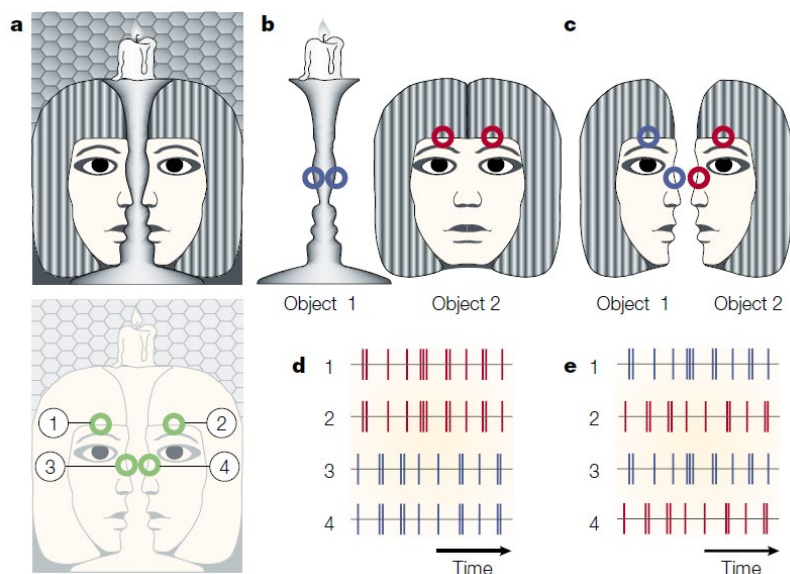


図 3.1. Binding problem と発火の同期／非同期 (Engel et al., 2001). (a) 上段: 2つの解釈が可能な画像, 下段: 画像成分に受容野を持つ4つのニューロン. 1つの顔として知覚している時は, ニューロン1とニューロン2, およびニューロン3とニューロン4が同期している (b, d). 一方で, 2つの対照的な顔として知覚している時は, ニューロン1とニューロン3, およびニューロン2とニューロン4が同期している (c, e).

また, 同期／非同期特性は, 図 2.25 および図 2.26 に表した Ramalingam ら (2013) のスパイク相関や LFP コヒーレンスの結果からも予想される. Bisection task では, スパイク相関が $\text{Time lag} = 0 \text{ ms}$ でピークを生じることから中央の線分と横の線分をコードするニューロン間でスパイク同期が生じていると考えた. また, LFP コヒーレンスがタスク時に増加することから, 閾値下の膜振動レベルでも同期性が増加する. 一方, Vernier task では, スパイク相関が $\text{Time lag} = 0 \text{ ms}$ からわずかにズレた位置でピークを生じ, LFP コヒーレンスがタスク時に減少している事から, 中央の線分と縦の共線分をコードするニューロン間でスパイクや膜電位レベルで非同期特性が増加していることが考えられる.

3.3 モデル

3.3.1 V1 モデル

V1 モデルは, 図 3.2. (a) で表されるように, $N \times N$ ($N = 20$) サイズの 2 次元配列を持っている. 1 つのマス目は 1 つの Pyramidal (Pyr) ニューロンを表しており, 色がついている箇所は, 図 2.23 に示した Li らによる 5 本の線分刺激の位置を表している. V1 は様々な線分方向に反応する方向選択性細胞を持つ. このモデルでは, 視覚刺激が縦棒の集合であることから縦方向の線分に反応する細胞に注目し, LGN からの視覚刺激を受けて 4 つの Pyr ニューロンがそれぞれ 1 本の線分を構成する 4 つの微小線分に応答すると考えた. Pyr ニューロンの活動は, 図 3.3. (a) で表されるように, purvalbumin-expressing (PV) ニューロンと somatostatin-expressing (SOM) ニューロンの 2 種類の抑制性介在ニューロンによって抑制されている. 5 本の線分刺激のうち, 同じオフセット値を持つ横と縦の線分は, 図 3.2. (a) で表されるように, 同じグレースケールの色で示されている. V1 では, 生理学事実に基づき, 興奮性ニューロンと抑制性ニューロンの割合を 4:1 としている (Markram et al., 2004). 抑制性ニューロンのうち, PV ニューロンと SOM ニューロンは, それぞれ全抑制性ニューロンの 25 % の割合で存在していると言う報告 (Hashimoto et al., 2010) があり, PV ニューロンと SOM ニューロンの割合は 1:1 である. 本章では, ネットワークサイズの関係上, V1 モデルに配置した線分刺激を受ける Pyr ニューロンの数 4 つに対して, PV ニューロンと SOM ニューロンの数を 1 つずつとした.

また, 層内結合による影響が小さいことから, ニューロンの活動は線分をコードしている部分のみとした. Bisection task の中央の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンを例として, 興奮性接続と抑制性接続について説明する. 興奮性については, 層内接続とフィードバック接続がある. 層内接続は, 中央以外の 4 本の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンと, 距離に依存した強さを持つ接続をしている. フィードバック接続は, HVA で中央の線分をコードしている HVA Pyr ニューロンと接続している. 抑制性については, PV ニューロンからの接続と SOM ニューロンからの接続がある. V1 PV ニューロンは, 中央の線分をコードする 4 つの V1 Pyr ニューロンから興奮性入力を受け取り, 中央の線分をコードする 4 つの V1 Pyr ニューロンは, V1 PV ニューロンによって抑制されている. V1 SOM ニューロンは, 中央の線分をコードする 4 つの V1 Pyr ニューロンからのローカルな興奮性入力に加えて, 中央以外の 4 本の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンからのグローバルな興奮性入力を受け取り, 中央の線分をコードする 4 つの V1 Pyr ニューロンは, V1 SOM ニューロンによって抑制されている. V1 SOM ニューロンは, タスクを行っている時, 図 3.3. (b) で表されるように, 抑制のトップダウン信号を受け取り, 脱抑制されている.

トップダウン信号は, 図 2.21 の生物学的事実に基づき, PV ニューロンでは無く SOM ニューロンに入力している. 本章のモデルでは VIP ニューロンは考えていないが, VIP ニューロ

ンは SOM ニューロンに対して抑制を掛けている事から、本章のモデルでは SOM ニューロンが抑制のトップダウン信号を受けているとした。

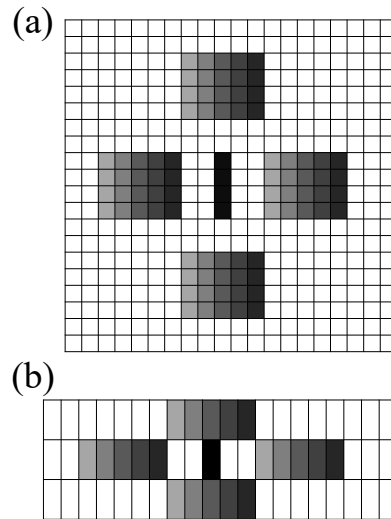


図 3.2. (a) V1 モデルは 2 次元配列のユニットで構成されている. 1 本の線分は 4 つの Pyr ニューロンと, それに介在する 1 つの PV ニューロン, 1 つの SOM ニューロンでコードされている. 同じ線分位置は同じグレースケールの色で示されている. (b) HVA モデルは V1 と同様であるが, 1 本の線分は 1 つの Pyr ニューロンと, それに介在する 1 つの PV ニューロン, 1 つの SOM ニューロンでコードされている.

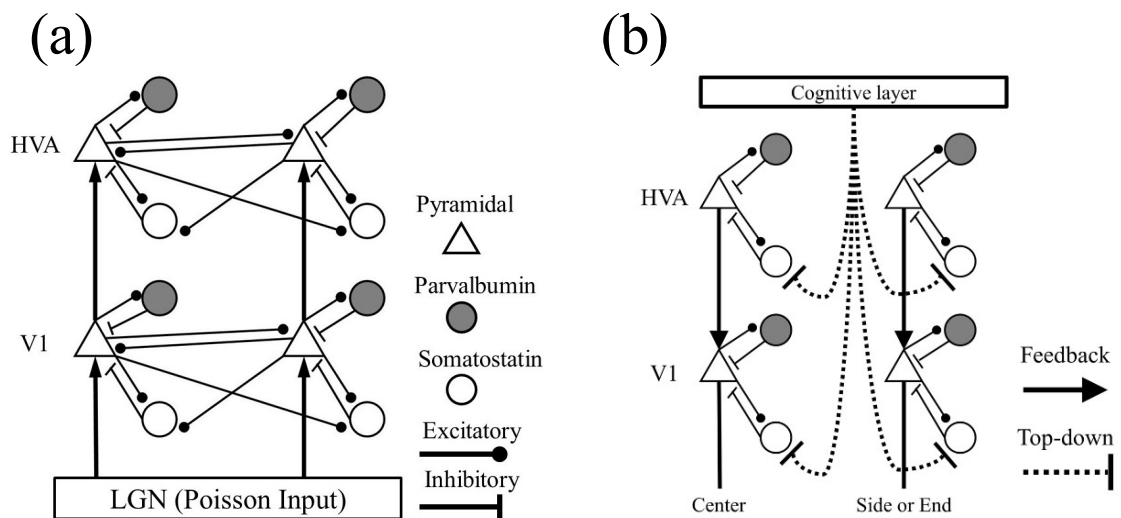


図 3.3. (a) V1 と HVA のフィードフォワードと層内接続. (b) フィードバックとトップダウン接続.

V1 Pyr ニューロンと、2つの介在ニューロンのモデルとしては、Izhikevich ニューロンモデル (Izhikevich, 2004) を用いた。このモデルは、計算コストが少なく、少ないパラメータで生理学的に観測される数種類のニューロンの発火パターンが再現される。 (i, j) 番目の V1 Pyr, PV, SOM の膜電位 $v_{ij}^{V1,Z}$ と、回復変数 $u_{ij}^{V1,Z}$ ($Z = \text{Pyr, PV, SOM}$) は、式 (3-1) と式 (3-2) で表した。回復変数は、 K^+ イオン電流の活性化と Na^+ イオン電流の不活性化を表している。

$$\frac{dv_{ij}^{V1,Z}}{dt} = 0.04(v_{ij}^{V1,Z})^2 + 5v_{ij}^{V1,Z} + 140 - u_{ij}^{V1,Z} + I_{ij}^{V1,Z}, \quad (3-1)$$

$$\frac{du_{ij}^{V1,Z}}{dt} = a(bv_{ij}^{V1,Z} - u_{ij}^{V1,Z}), \quad (3-2)$$

ニューロンが閾値 $v_{th} (= 30 \text{ mV})$ を超えた時、膜電位は式 (3-3) の通り、ニューロンがスパイクを放出した後に、値がリセットされる。

$$\text{if } v_{th} \geq 30 \text{ mV, then } \begin{cases} v_{ij}^{V1,Z} \leftarrow c, \\ u_{ij}^{V1,Z} \leftarrow u_{ij}^{V1,Z} + d, \end{cases} \quad (3-3)$$

各ニューロンへの入力は式 (3-4) から式 (3-6) で表した。

$$\begin{aligned} I_{ij}^{V1,Pyr} = & \sum_{kl} w_{ij,kl}^{V1,Pyr-Pyr} X_{kl}^{V1,Pyr}(t) \\ & + \sum_{kl} w_{ij,kl}^{V1,Pyr-PV} X_{kl}^{V1,PV}(t) \\ & + \sum_{kl} w_{ij,kl}^{V1,Pyr-SOM} X_{kl}^{V1,SOM}(t) \\ & + \sum_{mn} w_{ij,mn}^{FB} X_{mn}^{HVA,Pyr}(t) \\ & + w^{LGN} X_{ij}^{LGN}(t), \end{aligned} \quad (3-4)$$

$$I_{ij}^{V1,PV} = \sum_{kl} w_{ij,kl}^{V1,PV-Pyr} X_{kl}^{V1,Pyr}(t), \quad (3-5)$$

$$I_{ij}^{V1,SOM} = \sum_{kl} w_{ij,kl}^{V1,SOM-Pyr} X_{kl}^{V1,Pyr}(t) - I_{ij}^{Top}, \quad (3-6)$$

ここで, $w_{ij,kl}^{V1,Pyr-Pyr}$ は, (k, l) 番目の Pyr ニューロンから, (i, j) 番目の Pyr ニューロンへのシナプス接続. $w_{ij,kl}^{V1,Pyr-PV}$ は, (k, l) 番目の PV ニューロンから, (i, j) 番目の Pyr ニューロンへのシナプス接続となっており, 他のシナプス接続も同様の定義である. Pyr ニューロンと PV ニューロンは, ローカル接続している. SOM ニューロンから Pyr ニューロンへの接続は, Pyr-PV ニューロンへの接続と同様である. Pyr ニューロンは, 他の Pyr ニューロンや SOM ニューロンとグローバルに接続している. $w_{ij,mn}^{FB}$ は, (m, n) 番目の HVA Pyr ニューロンから, (i, j) 番目の V1 Pyr ニューロンへのフィードバック接続である. w^{LGN} は, LGN からのフィードフォワード接続である. I_{ij}^{Top} は, 認知層から (i, j) 番目の SOM ニューロンへのトップダウン入力である. 本章ではトップダウン信号の時間的特性を表す為, 式 (3-7) で表される矩形波とした. i^{Top} は振幅である. ただし, Vernier task においては, i^{Top} の符号は中央の線分をコードしているニューロンと縦の線分をコードしているニューロンで反転している.

$$I_{ij}^{Top} = \begin{cases} i^{Top} & ((n-1)T \leq t < nT - T/2) \\ -i^{Top} & (nT - T/2 \leq t < nT) \end{cases}, \quad (3-7)$$

$(n = 1, 2, 3, \dots)$

V1 Pyr ニューロン同士のシナプス結合に用いる結合荷重は式 (3-8) とした. 結合は, (i, j) 番目および (k, l) 番目の距離に依存したガウス関数を用いた.

$$w_{ij,kl}^{V1,Y} = w^{V1,Y} \times \exp\left(-\frac{(i-k)^2}{2\sigma_x^2} - \frac{(j-l)^2}{2\sigma_y^2}\right), \quad (3-8)$$

$(Y = \text{Pyr} - \text{Pyr}, \text{SOM} - \text{Pyr}),$

ここで, $w^{V1,Y}$ は定数, $\sigma_x = \sigma_y$ は分散である. これらの重みの異なる標準偏差は, V1 ネットワークで ON 中心 OFF 周辺型を形成した.

式 (3-2) および式 (3-3) にある a, b, c, d のパラメータは, Pyr, PV, SOM ニューロンによって異なっている. これらのパラメータは, 生理学実験によって測定された発火パターンを再現するものを選んだ (Izhikevich, 2003). V1 Pyr ニューロンに対しては, Regular スパイクパターン ($a = 0.02, b = 0.2, c = -65.0, d = 8.0$), V1 PV ニューロンに対しては, Fast スパイクパターン ($a = 0.1, b = 0.2, c = -65.0, d = 2.0$), V1 SOM ニューロンに対しては, Low threshold スパイクパターン ($a = 0.02, b = 0.25, c = -65.0, d = 2.0$) のパラメータ値を用いた. (k, l) 番目の Z ニューロン ($Z = \text{Pyr}, \text{PV}, \text{SOM}$) の出力 $X_{kl}^{V1,Z}(t)$ は, 式 (3-9) で表した.

$$\tau^{V1,Z} \frac{dX_{kl}^{V1,Z}(t)}{dt} = -X_{kl}^{V1,Z}(t) + \lambda^{V1,Z} \delta(t - t_i), \quad (3-9)$$

ここで、 $\tau^{V1,Z}$ は $X_{kl}^{V1,Z}$ の時定数、 $\lambda^{V1,Z}$ は $X_{kl}^{V1,Z}$ の増分を決めるパラメータ、 $\delta(t-t_i)$ はディラックのデルタ関数、 t_i はシナプス前ニューロンがスパイクを放出する時間である。シミュレーションでは、ニューロンが発火したら $\delta(t-t_i) = 1.0$ 、それ以外の場合は $\delta(t-t_i) = 0.0$ とした。LGNからの出力である $X_{ij}^{LGN}(t)$ は、式(3-9)と同様の式で表されるが、LGNのニューロンの発火判定は式(3-10)を用いた。

$$\delta(t-t_i) = \begin{cases} 1.0 & (R(t) < fr_{poisson} \times dt_{poisson}), \\ 0.0 & (R(t) \geq fr_{poisson} \times dt_{poisson}), \end{cases} \quad (3-10)$$

ここで、 $R(t)$ は0.0から1.0までの間の一様乱数、 $fr_{poisson}$ はポアソン発火率、 $dt_{poisson}$ はポアソン列の長さである。

V1モデルのパラメータは次の値を用いた： $w_{ij,kl}^{V1,Pyrr-PV} = -5.0$ 、 $w_{ij,kl}^{V1,Pyrr-SOM} = -5.0$ 、 $w_{ij,mn}^{FB} = 10.0$ 、 $w_{ij,kl}^{V1,PV-Pyrr} = 4.0$ 、Vernier task に対して $w_{ij,kl}^{V1,Pyrr-SOM} = -8.0$ 。ガウス接続に関しては、 $w_{ij,kl}^{V1,Pyrr-Pyrr}$ に対して、 $\sigma_x = \sigma_y = 5.0$ 、 $w^{V1,Pyrr-Pyrr} = 3.0$ である。 $w_{ij,kl}^{V1,SOM-Pyrr}$ に対して、 $\sigma_x = \sigma_y = 7.0$ 、 $w^{V1,SOM-Pyrr} = 1.5$ である。Zニューロン ($Z = Pyr, PV, SOM$)の出力に関して、 $\tau^{V1,Z} = 30.0$ ms、 $\lambda^{V1,Z} = 90.0$ 。LGNの出力に関して、 $w^{LGN} = 10.0$ 、 $\tau_{ij}^{LGN} = 30.0$ ms、 $\lambda_{ij}^{LGN} = 90.0$ 、 $fr_{poisson} = 100.0$ Hz、 $dt_{poisson} = 0.0001$ s。トップダウンに関して、 $T = 100.0$ ms、 $i^{Top} = 15.0$ mV。

なお、パラメータ値の選択はLiらの実験結果で測定された発火率を再現するように決めた。

3.3.2 HVA モデル

HVAモデルは、図3.2.(b)で表されるような2次元配列を持っている。HVAは、図3.3.(a)に示されるV1と同様、Pyr, PV, SOMニューロンを含んでいる。それぞれのHVA Pyrニューロンは、線分をコードする4つのV1 Pyrニューロンの出力を統合している。HVAでは、モデルの単純化の為に、興奮性ニューロンと抑制性ニューロンの割合を1:1としており、トップダウンの影響の詳細を明らかにするために、ニューロンの活動は線分をコードしている部分のみとした。HVAのモデルには、Izhikevichモデルを使用した。HVA Pyrニューロンへの入力を除く、HVAの3種類のニューロンの膜電位変化や回復変数、出力は式(3-1)から式(3-9)と同様に表され、HVA Pyrニューロンへの入力は式(3-11)で表した。

$$\begin{aligned}
I_{ij}^{HVA, Pyr} &= \sum_{kl} w_{ij,kl}^{HVA, Pyr-Pyr} X_{kl}^{HVA, Pyr}(t) \\
&+ \sum_{kl} w_{ij,kl}^{HVA, Pyr-PV} X_{kl}^{HVA, PV}(t) \\
&+ \sum_{kl} w_{ij,kl}^{HVA, Pyr-SOM} X_{kl}^{HVA, SOM}(t) \\
&+ \sum_{mn} w_{ij,mn}^{FF} X_{mn}^{V1, Pyr}(t),
\end{aligned}
\tag{3-11}$$

ここで、 $w_{ij,kl}^{HVA,Y}$ ($Y = \text{Pyr} - \text{Pyr}, \text{Pyr} - \text{PV}, \text{Pyr} - \text{SOM}$) は、V1 と同様に定義した。Pyr ニューロンは、 $w_{ij,kl}^{HVA, Pyr-PV}$ と $w_{ij,kl}^{HVA, Pyr-SOM}$ のシナプス結合荷重を通じて、PV や SOM ニューロンから抑制を受け取っている。 $w_{ij,mn}^{FF}$ は (m, n) 番目の V1 Pyr ニューロンから、 (i, j) 番目の HVA Pyr ニューロンへのフィードフォワード接続である。 Z ニューロン ($Z = \text{Pyr}, \text{PV}, \text{SOM}$) の出力は、式 (3-9) と同様に与えた。

HVA モデルのパラメータは次を用いた。 $w_{ij,kl}^{HVA, Pyr-PV} = -6.0$, $w_{ij,kl}^{HVA, Pyr-SOM} = -12.0$, $w_{ij,mn}^{FF} = 10.0$, $w_{ij,kl}^{HVA, PV-Pyr} = 8.0$, Vernier task に対して $w_{ij,kl}^{HVA, Pyr-SOM} = -25.0$ 。ガウス分布を持つ接続に関しては、 $w_{ij,kl}^{HVA, Pyr-Pyr}$ に対して、 $\sigma_x = \sigma_y = 5.0$, $w^{HVA, Pyr-Pyr} = 4.0$ である。 $w_{ij,kl}^{HVA, SOM-Pyr}$ に対して、 $\sigma_x = \sigma_y = 7.0$, $w^{HVA, SOM-Pyr} = 1.5$ である。 Z ニューロン ($Z = \text{Pyr}, \text{PV}, \text{SOM}$) に関して、 $\tau^{HVA, Pyr} = 60.0$ ms, $\lambda^{HVA, Pyr} = 180.0$, $\tau^{HVA, PV} = 40.0$ ms, $\lambda^{HVA, PV} = 120.0$, $\tau^{HVA, SOM} = 40.0$ ms, $\lambda^{HVA, SOM} = 120.0$ 。パラメータ値の選択は、HVA ニューロンが V1 ニューロンと同程度の発火率を持つように決めた。

3.3.3 各層への入力

本章のモデルにおける入力について述べる。図 3.2. (a) の灰色で示した位置に存在する V1 Pyr ニューロンは、LGN から 5 本の棒に対応する視覚刺激を受け取る。神経細胞のスパイク出力は生理学的にはそのスパイク間隔がポアソン分布に従うことが知られている。そこで、本章のモデルでは式 (3-10) で表した LGN からの発火判定 (Namburi, 2015) を用いて、式 (3-4) の右辺第 5 項を V1 への入力としている。それ以外には、V1 層内結合の入力、HVA からのフィードバック入力、およびトップダウン入力を受けている。

HVA は、式 (3-11) の右辺第 4 項にある V1 からのフィードフォワード入力があり、それ以外には HVA 層内結合の入力、およびトップダウン入力を受けている。

3.4 モデル実装方法およびデータ解析方法

第3章3節で述べたモデルをシミュレーションするにあたり、実装はC言語、データの解析は MATLAB R2018b, 結果のグラフ化は gnuplot を用いた。モデル式中の微分方程式は、4次のルンゲクッタを用いた。刻みは 0.1 ms とした。

Bisection task では、図 2.23. (b) 上段に示すように、固定された中央の線分に対する横の線分のオフセット値が-2 から+2 までの 5 通りある。この時、例えば、図 3.4 に示すように、横の線分に関する 1 つのオフセット値 (Bisection = -2) に対して、縦の線分のオフセット値を 400 ms ずつ-2 から+2 まで動かしながら計 2000 ms 与えた。横の線分のオフセット値は全部で 5 通りあるので、刺激提示時間は計 10000 ms となった。Vernier task の刺激提示は Bisection task と同様とした。各タスクにおいて、10000 ms の刺激を 1 回の試行、20 回の試行を 1 セットとして、全部で 5 セット分行った。

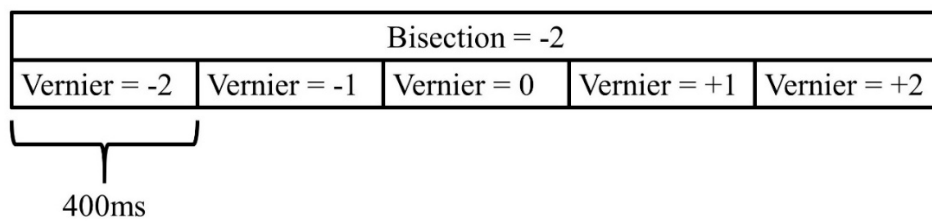


図 3.4. 線分位置の動かし方。例えば Bisection task では、横の線分のオフセット値 (Bisection = -2) に対して、縦の線分のオフセット値を 400 ms ずつ-2 から+2 まで動かしながら刺激を与えた。Bisection = -1, 0, +1, +2 に対しても縦の線分のオフセット値を同様に動かしながら刺激を与えた。

我々は、V1 と HVA の応答特性を調べる為に、発火応答変調、スパイク相関、LFP コヒーレンス、ベータとガンマ振動のトップダウンインデックス、位相一位相カップリング、位相一振幅カップリング、およびパワースペクトル密度を調べた。発火応答変調を除くこれらの指標は、MATLAB R2018b を使用して計算した。各線分位置の刺激 400 ms のうち、刺激提示後 200–400 ms のデータを使用する事で、刺激に対する過渡応答を排除した。計算結果は、100 回の試行の平均と標準偏差 (SD) を求めた。各指標については以下で述べる。

3.4.1 発火応答変調

Bisection task では、横の線分のオフセット値に対して、縦の線分のオフセット値を動かしている時の、中央の線分をコードするニューロンのスパイク数を求めた。Vernier task では、縦の線分のオフセット値に対して、横の線分のオフセット値を動かしている時の、中央の線分をコードするニューロンのスパイク数を求めた。

3.4.2 スパイク相関

2つのニューロン間のスパイク相関を計算する為に、中央の線分と、横あるいは縦の線分をコードしているニューロンのスパイク数を用いた。データのビンは 3 ms とした。計算の実行には MATLAB R2018b の”xcorr”コマンドを用いた。

3.4.3 LFP コヒーレンス

LFP コヒーレンスは、周波数の関数として、2つの信号間の相関を表しており、式 (3-12) で表される。 S_{xy} はクロススペクトル、 S_{xx} および S_{yy} はオートスペクトルである。振幅が変動し、一定の位相関係を維持している場合、LFP コヒーレンスは 1 となり、2つの信号が独立あるいは信号間に一定の位相関係が無い場合、LFP コヒーレンスは 0 となる (Ramalingam et al., 2013)。

$$C_{xy}(f) = \frac{|S_{xy}|^2}{S_{xx}S_{yy}}, \quad (3-12)$$

LFP コヒーレンスを求める為に、我々はタスクに関連した情報をコードしている Pyr ニューロンのシナプス電流を用いた。データのビンは 1 ms、周波数分解能は 4 Hz として、長さ 200 ms かつ 50 %のオーバーラップをしているハミング窓を用いた。ターゲットとなっている Pyr ニューロンの付近に存在している介在ニューロンや、他の Pyr ニューロンは、LGN からの入力を受け取らず、層内結合のみ受け取る為、弱い活性となっている。その為、本研究の解析では、解析のターゲットとなっている Pyr 付近の介在ニューロンや、他の Pyr からのシナプス電流は除外している。計算の実行には、MATLAB R2018b の”mscohere”コマンドを使用した。

3.4.4 ベータとガンマ振動のトップダウンインデックス

LFP コヒーレンスにおけるベータとガンマ振動の影響を調べる為に、式 (3-13) – 式 (3-15) で与えられるトップダウンインデックス ($TDI(X)$) を計算した。

$$TDI(X) = \frac{LFP_{coh,X}(\text{relevant}) - LFP_{coh,X}(\text{control})}{LFP_{coh,X}(\text{relevant}) + LFP_{coh,X}(\text{control})}, \quad (3-13)$$

$(X = \beta, \gamma),$

$LFP_{coh,x}(Y)$ ($X = \beta, \gamma$; $Y = \text{relevant, control}$) は, LFP コヒーレンスのベータ及びガンマ周波数領域での積分値であり, 式 (3-14) で計算した.

$$LFP_{coh,x}(Y) = \int_{f_1}^{f_2} LFPcoherence(Y)df, \quad (3-14)$$

ガンマ周波数領域として, $f_1 = 30$ Hz, $f_2 = 60$ Hz, ベータ周波数領域として, $f_1 = 10$ Hz, $f_2 = 30$ Hz とした. $TDI(R)$ はタスクに関連した線分をコードしているニューロン全体で平均された発火率のトップダウン変調であり, 式 (3-15) で表した.

$$TDI(R) = \frac{R(\text{relevant}) - R(\text{control})}{R(\text{relevant}) + R(\text{control})}, \quad (3-15)$$

Bisection task では, $R = (r_{center} + r_{side}) / 2$, Vernier task では, $R = (r_{center} + r_{end}) / 2$ であり, r は Z ($Z = \text{center, end, side}$) の線分をコードしているニューロンのスパイク数である.

3.4.5 位相一位相カップリング (phase locking value: PLV)

PLV は, 2 つの狭帯域信号の同期性を表す指標である (Aydore et al., 2013). 信号 $s_1(t)$, $s_2(t)$ は特定の周波数帯域でバンドパスフィルタされており, 解析する信号 $z_i(t) = A_i(t)e^{j\varphi_i(t)}$ ($i = 1, 2$; $j = \sqrt{-1}$) は, 式 (3-16) および式 (3-17) に示すように, $s_i(t)$ のヒルベルト変換である $HT(s_i(t))$ によって得られる.

$$z_i(t) = s_i(t) + jHT(s_i(t)), \quad (3-16)$$

$$HT(s_i(t)) = \frac{1}{\pi} P.V. \int_{-\infty}^{\infty} \frac{s_i(\tau)}{t - \tau} d\tau, \quad (3-17)$$

P.V. は, コーシーの主値を示す. この時, 位相差 $\Delta\varphi(t) = \varphi_1 - \varphi_2$ は, 式 (3-18) で与えられる.

$$\Delta\varphi(t) = \arg \left(\frac{z_1(t)z_2^*(t)}{|z_1(t)||z_2(t)|} \right), \quad (3-18)$$

PLV は通常、複数の試行平均によって評価され、それは式 (3-19) である。

$$\text{PLV} = \left| \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N e^{j\Delta\varphi_k(t)} \right|, \quad (3-19)$$

k は試行数, N は試行総数である。PLV は、2 つの信号間の位相差が一定の場合は 1 の値、ランダムな場合は 0 の値を取る。この解析では、10 Hz から 100 Hz まで 10 Hz ずつ増やしていき、各周波数において ± 1 Hz のバンドパスフィルタを用いた。

3.4.6 位相－振幅カップリング (phase locking value modulation index)

Phase locking value modulation index (PLV-MI) は、phase amplitude coupling: PAC の指標であり、式 (3-20) で表される (Seymour et al., 2017)。

$$\text{MI} = \left| \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N e^{j(\varphi_{f_p}(k) - \varphi_{f_a}(k))} \right|, \quad (3-20)$$

k は試行数, N は試行総数, $\varphi_{f_p}(k)$ はベータ周波数帯域での位相, $\varphi_{f_a}(k)$ はガンマ周波数帯域での振幅である。この解析では、5 Hz から 100 Hz まで 5 Hz ずつ増やしていき、各周波数において、位相データは ± 1 Hz のバンドパスフィルタ、振幅データは周波数 $\pm (0.4 \times \text{周波数})$ のバンドパスフィルタを用いた。

3.4.7 パワースペクトル密度 (Power spectral density: PSD)

PSD は、信号に関与している周波数成分の指標である。我々は、タスクに関連した中央、横、縦の線分をコードしている Pyr ニューロンの LFP データを用いた。周波数分解能を 1 Hz として、入力と同じ長さを持つ時間窓を用いた。計算の実行には MATLAB R2018b の "periodogram" コマンドを用いた。

3.5 結果

3.5.1 トップダウンの影響による V1 ニューロンの応答変調

図 3.5 は、オフセット位置が-2 の時の最初の 1000 ms において、Bisection task で中央の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンの膜電位変化 (上段) と入力総和 (下段) を表している。(a) control の場合、サルは特定のタスクを実行する必要が無い為、V1 ネットワークはトップダウンの影響を受けておらず、不規則な発火をしている。(b) relevant では、タスクに応じた内容のトップダウンの影響を受けている。入力 (図 3.5. (b) 下段) でピークが立っている所は、トップダウンを受けた SOM ニューロンの脱抑制により、Pyr ニューロンの入力値が上昇したと考えられる。この時、膜電位変化 (図 3.5. (b) 上段) は、入力のピークが立つタイミングでまとまった発火をしている。他の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンも同様の膜電位変化と入力の変化が得られた。

図 3.6 は、(a) Bisection task および (b) Vernier task において、中央の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンの発火応答変調を示している。結果のうち、青点線は control、赤実線は relevant の結果である。発火応答変調は、タスクのコンテキストによって異なる結果となっており、Bisection task の場合は、V 字型の曲線、Vernier task の場合は、逆 V 字型の曲線となっているが、その違いはトップダウン信号によって調整される SOM ニューロンの活動によって説明される。第 3 章 2 節で仮定した通り、Bisection task では、中央の線分と横の線分をコードしている平行線上の Pyr ニューロンペア (以下、parallel ペア) は同期特性を持っている。それらは VIP ニューロンを介した SOM ニューロンの不活性化を引き起こし、図 3.7. (a) に示すように、parallel ペアに対して SOM ニューロンの同期的な脱抑制をもたらす。これにより、図 3.8. (a) に示すように、parallel ペアの Pyr ニューロンの発火は増加する。ただし、オフセット位置が 0 の時は、左右の線分が中央の線分に対して等間隔にある為、サルはタスクへの正解を判断できない。よって、V1 Pyr ニューロンへの応答はトップダウンの影響を受けず、発火応答変調は V 字型となる。

Vernier task では、中央の線分と縦の共線分をコードしている同一直線上の Pyr ニューロンペア (以下、collinear ペア) は非同期特性を持っている。Bisection task の時と同様に、図 3.7. (b) に示すように、SOM ニューロンの非同期的な脱抑制をもたらす。この時、図 3.8. (b) に示すように、縦の共線分をコードする Pyr ニューロンに関わる SOM ニューロンが脱抑制されると、縦の共線分をコードする Pyr ニューロンの発火が増加し、中央の線分をコードしている Pyr ニューロンに関わる SOM ニューロンの発火を増加させる。これにより、中央の線分をコードしている Pyr ニューロンの発火は減少する。ただし、オフセット位置が 0 の時は、上下の線分が中央の線分と完全な同一直線上にある為、サルはタスクへの正解を判断できない。よって、V1 Pyr ニューロンへの応答はトップダウンの影響を受けない。その結果、発火応答変調は逆 V 字型となる。これらの結果は、Ramalingam らの実験結果と一致する (Fig.

2 in Ramalingam et al., 2013).

図 3.9 は, parallel ペア, あるいは collinear ペアのスパイク相関を示す. Bisection task では, $\tau = 0$ ms で相関が高くなっており, これは parallel ペアのスパイク相関の同期性の増加を示している. 一方, Vernier task では, スパイク相関のピークが, $\tau = 0$ ms からずれており, collinear ペアの非同期性の増加を示している. この結果からも, タスクに依存したスパイク相関は, トップダウン信号の影響を受けた SOM ニューロンの脱抑制に起因する V1 応答の時間的変調によって引き起こされる事が分かる.

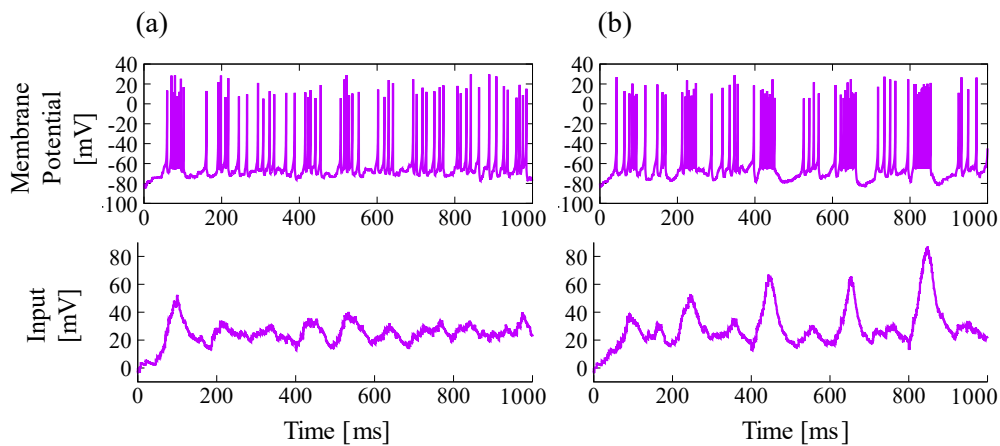


図 3.5. Bisection task における (a) control, (b) relevant での上段: 膜電位変化と下段: 入力総和. 結果は, 中央の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンであり, オフセット位置が-2の時のうち, 最初の 1000 ms である.

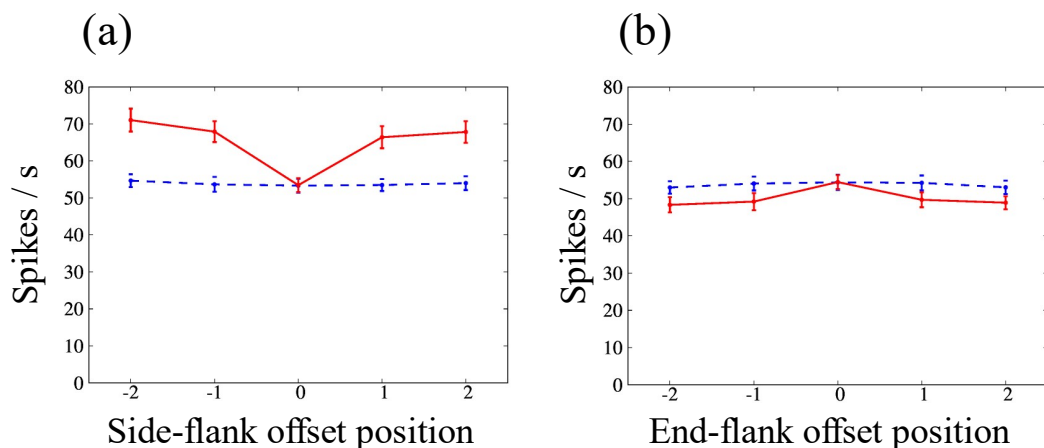


図 3.6. (a) Bisection task と (b) Vernier task における V1 Pyr ニューロンの発火応答変調. 結果は, 中央の線分をコードしている Pyr ニューロンである. 実線と点線は, それぞれ relevant と control を表している.

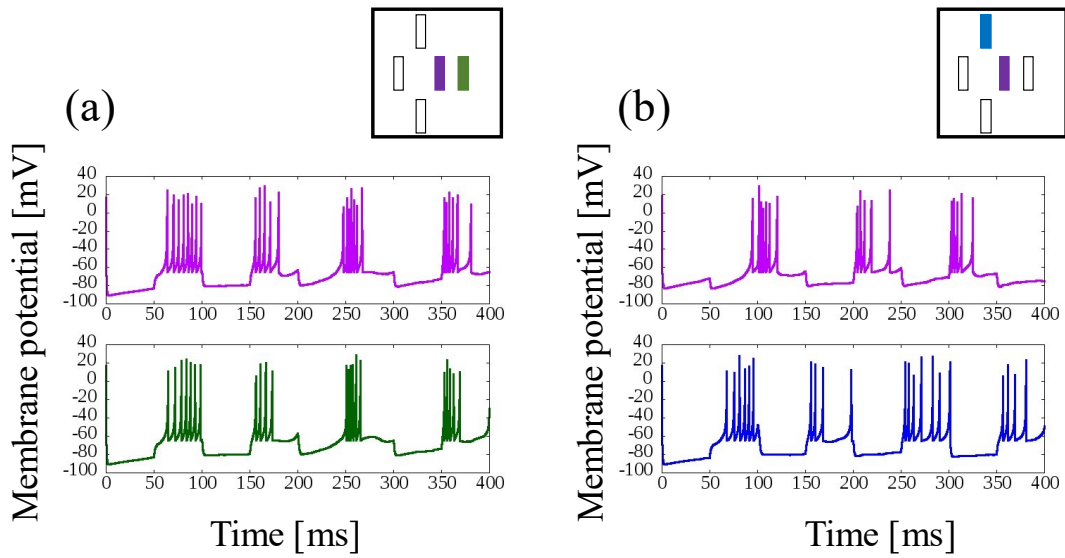


図 3.7. 中央の線分 (紫色), 横の線分 (緑色), 縦の線分 (青色) をコードしている V1 Pyr ニューロンの近くにある SOM ニューロンの発火パターン. (a) Bisection task のトップダウン信号は, 中央の線分と横の線分をコードしている SOM ニューロンペアの同期発火を引き起こす. (b) Vernier task のトップダウン信号は, 中央の線分と縦の共線分をコードしている SOM ニューロンペアの非同期発火を引き起こす. 上部のパネルは, 色付きの部分においてデータ測定を行った事を示している.

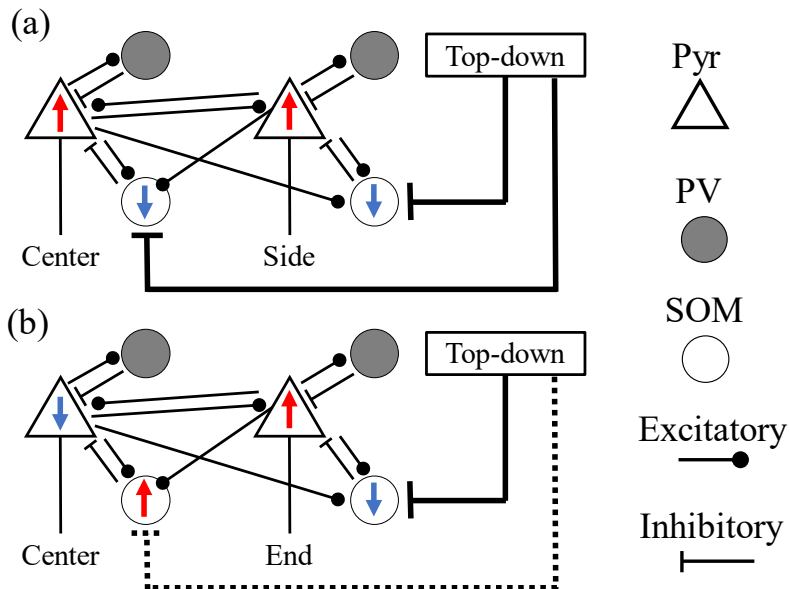


図 3.8. (a) Bisection task と (b) Vernier task における発火応答変調メカニズム. 赤矢印は control と比較した場合の発火の増加, 青矢印は control と比較した場合の発火の減少を表している.

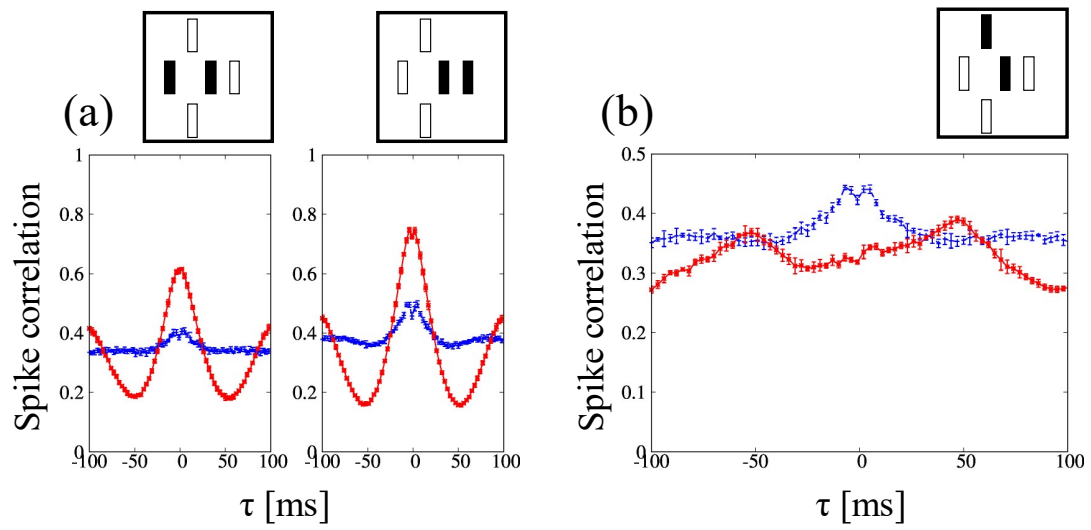


図 3.9. (a) Bisection task と, (b) Vernier task におけるスパイク相関. 実線と点線は, それぞれ トップダウンの影響のある場合とない場合の結果を示している. 上部のパネルは, スパイク相関を計算するために使用したニューロンペアを黒色で示している.

3.5.2 タスクに関連する情報表現におけるリズム振動の役割

図 3.10 は, Bisection task, Vernier task において, parallel ペアあるいは collinear ペアの LFP のパワースペクトル密度 (PSD) を示している. PSD は特定の周波数成分が含まれていると値が大きくなる. Bisection, Vernier の両タスクにおいて, トップダウン駆動の SOM 脱抑制によって誘発される V1 応答のベータ周波数成分の強化によって, ガンマ周波数成分も強化されていると考えられる. これは, ベータリズムがガンマリズムによってコードされた LFP に影響を与える可能性がある事を示唆している.

図 3.11 は, 両方のタスクにおける中央と横の線分, あるいは中央と縦の共線分をコードしている V1 Pyr ニューロンペアの LFP コヒーレンスを示している. トップダウンの影響により, LFP コヒーレンスにはタスク依存の変化が見られた. Bisection task では, ベータ (10 – 30 Hz) および低ガンマ (30 – 60 Hz) の帯域で parallel ペアの LFP コヒーレンスが増加していた. ベータ帯域の増加は, 中央と横の線分をコードしている V1 SOM ニューロンの同期の脱抑制による V1 Pyr ニューロンの応答強化, parallel ペアで表される線分情報の関係強化, 線分情報のグループ化によって引き起こされる. ベータ帯域でのコヒーレンスの増加は, ガンマ帯域での collinear ペアの LFP コヒーレンスも強化し, relevant と control でのコントラストを明確にした. Vernier task では, トップダウン信号により, ベータ帯域での collinear ペアの LFP コヒーレンスが減少した. これは, 中央と縦の共線分をコードしている V1 SOM ニューロンの非同期脱抑制によって引き起こされ, 線分情報の関係を弱め, 線分分離を容易にする. ガンマ帯域では, LFP コヒーレンスの結果に有意差が見られていないことから, 中央と縦の共線分のローカル情報の独立性を促進する事を示している. 逆に, 上下にある縦の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンペアの LFP コヒーレンスは, ベータ帯域で増加し, ペアとなる線分同士の情報を強化した. さらにガンマリズムによって表される線分情報の相関は, ベータ帯域の同期結合によって増加したと考えられる. 各タスクにおける LFP コヒーレンスの結果は, Ramalingam らの実験結果と一致している (Fig. 6 in Ramalingam et al., 2013).

図 3.12 は, Bisection, Vernier task における parallel ペアあるいは collinear ペアのトップダウンインデックスを示している. これらの指標は, ペアとなるニューロン同士の発火率と LFP コヒーレンスに対するベータリズムおよびガンマリズムの影響を示している. Bisection task では, トップダウン信号によって駆動されるベータリズムは, タスクに関連する V1 Pyr ニューロンの発火率と LFP コヒーレンスを増加させ, ベータリズムと組み合わせたガンマリズムもこれらの指標を増加させた. つまり, トップダウン信号は, タスクに関連する V1 Pyr ニューロンの発火率を高め, parallel ペアの同期相互作用を強化し, タスクに関連する線分の知覚的グループ化を促進する. 対照的に, Vernier task において誘発されたベータおよびガンマ振動は, これらの指標を減少させる変化をさせた. トップダウン信号により, collinear ペアの発火率が低下し, 相互作用が弱まり, タスクに関連する線分の分離を容易にさせる.

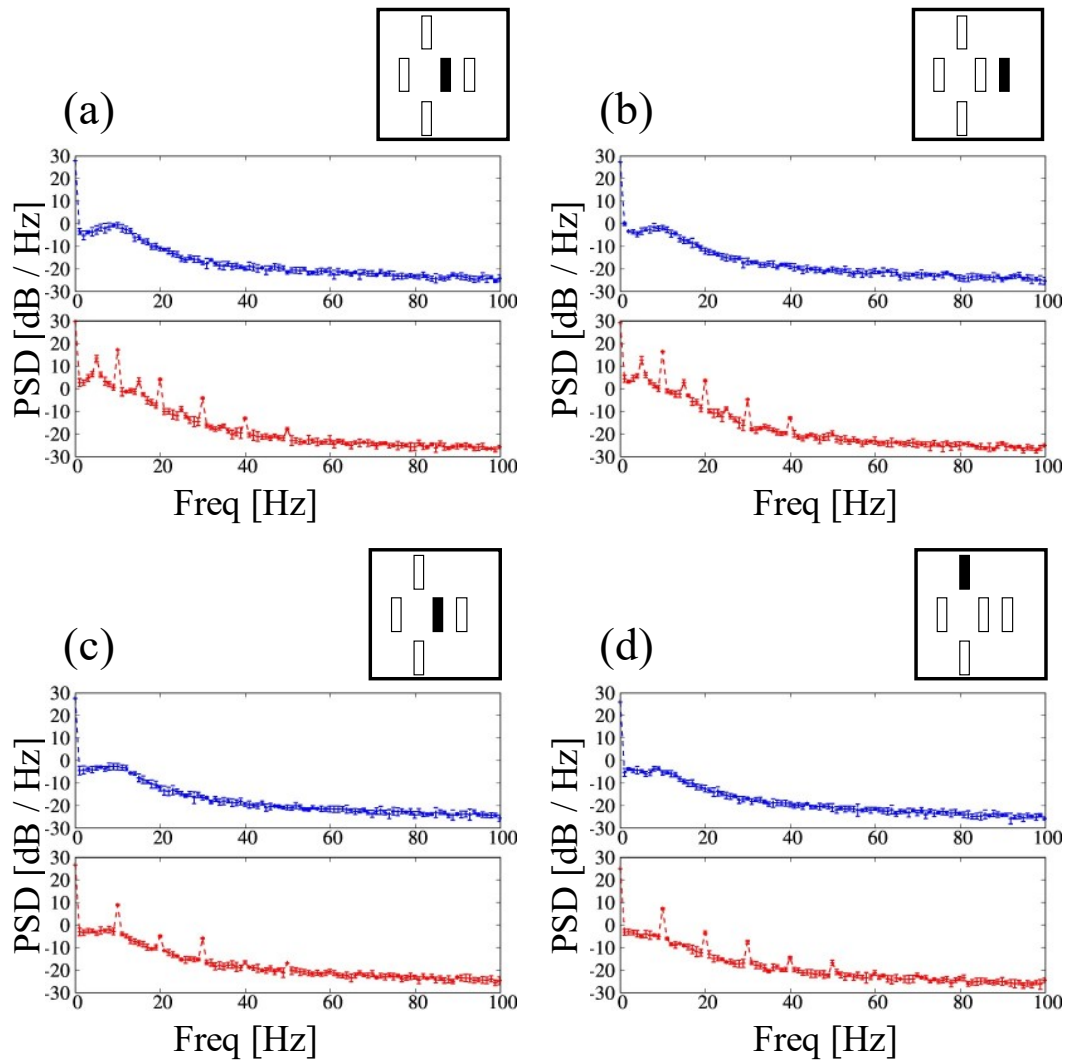


図 3.10. (a) (b) Bisection task, (c) (d) Vernier task における V1 Pyr ニューロンの PSD. 各図において、青点線は control, 赤実線は relevant の場合である. PSD の結果は、100 回の試行の平均を \pm SEM で描画している. 上部のパネルは、黒色部分においてデータ測定を行った事を示している. トップダウンの影響がある事で、ベータからガンマの周波数帯域で顕著なピークが得られている.

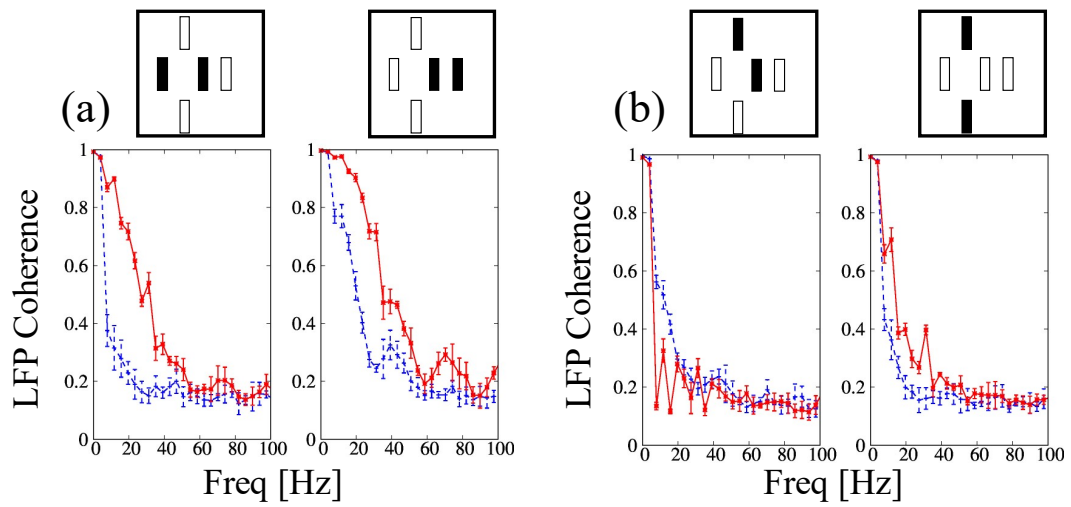


図 3.11. (a) Bisection task における parallel ペアの LFP コヒーレンス, (b) Vernier task における collinear ペアの LFP コヒーレンス. 青点線は control, 赤実線は relevant の場合である. 上部のパネルは, 黒色部分のペアでコヒーレンス解析を行った事を示している.

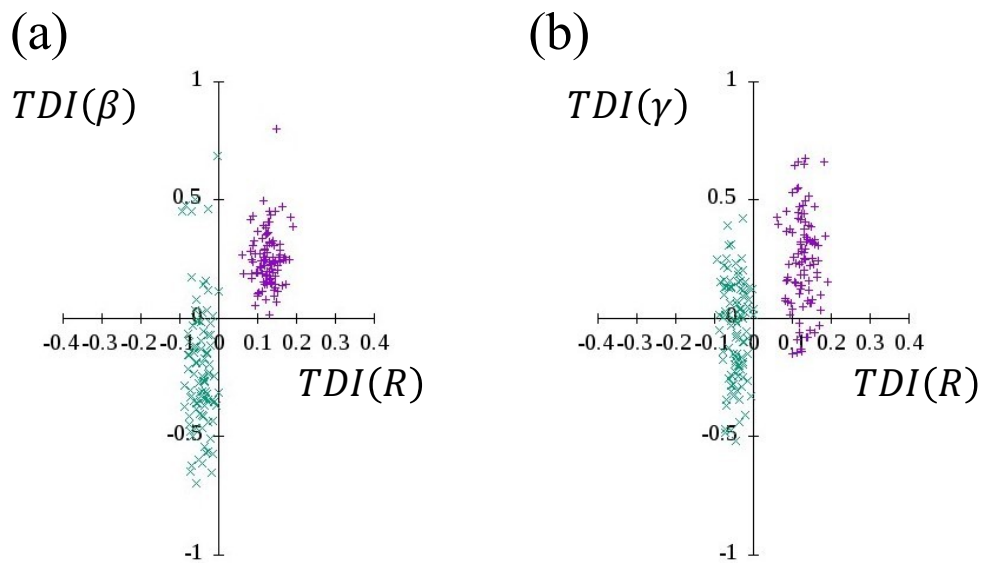


図 3.12. (a) ベータリズム, (b) ガンマリズムにおける V1 トップダウンインデックス. Bisection, Vernier task の結果はそれぞれ紫色, 緑色のプロットで示した. シミュレーションを行った 100 回の試行分について全てプロットした.

3.5.3 トップダウン信号によって駆動される V1 活動のクロス周波数カップリング

図 3.13 は, Bisection task における位相-振幅カップリング (PAC) および位相-位相カップリング (PLV) 解析で使用した膜電位変化の一例である. PAC は, ある振幅の周波数帯域の振動が, ある位相の周波数帯域にどの程度カップリングされるかを示している. PAC の特徴上, 値が高いと, 図 3.13. (b) (d) に示すように, 大きな山となっている振動の中で, 細かい振動が生じる. PLV は, 特定の領域同士の脳波や LFP に関する電流がどの程度, 位相-位相カップリングされているかを示している. PLV の特徴上, ある位相で同期していると値が高くなる. ただし, どの程度の位相で同期しているかは分からない為, 対象となる 2 つの振動間での位相差は, PLV とは別の解析が必要である.

図 3.14 は, V1 において中央の線分をコードしている Pyr ニューロンの応答におけるベータ位相とガンマ振幅の PAC の結果である. Bisection, Vernier の両タスクにおいて, control と比較して relevant の時は, 位相のベータ (10–30 Hz) と振幅のガンマ (30–60 Hz) の範囲で PAC の値が高くなっている. この事から, V1 Pyr ニューロンに対して, タスクに関連する情報を運ぶ遅いベータリズムの位相が, 線分刺激の特徴をコードに関与するガンマリズムの振幅を変調させている.

図 3.15 は, Bisection, Vernier の両タスクにおける parallel ペアと, collinear ペアの PLV と位相差の結果である. Bisection task における parallel ペアは, control と比較して relevant で PLV の値は大きくなったが, 位相差については小さくなった. PLV と位相差の有意差は, ベータ (10–30 Hz) と低ガンマ (30–60 Hz) の範囲で現れた. この結果は, トップダウン信号がベータおよびガンマ帯域にわたって parallel ペアで同期的な膜振動を引き起こしていると考えられる. Vernier task では, collinear ペアは, control と比較して relevant で PLV の値も位相差も大きくなった. よって, Vernier task のトップダウン信号は, collinear ペアで非同期膜振動を引き起こしていると考えられる.

クロス周波数カップリングの結果から, ベータリズムの位相-位相カップリングは, タスクに関連する V1 Pyr ニューロンペアの活動の時間的相関を強化あるいは抑制する. 一方, タスクに関連した 1 個のニューロンの振動では, ベータリズムと結合したガンマリズムの位相-振幅カップリングは, タスクに関連する刺激特徴を強化する.

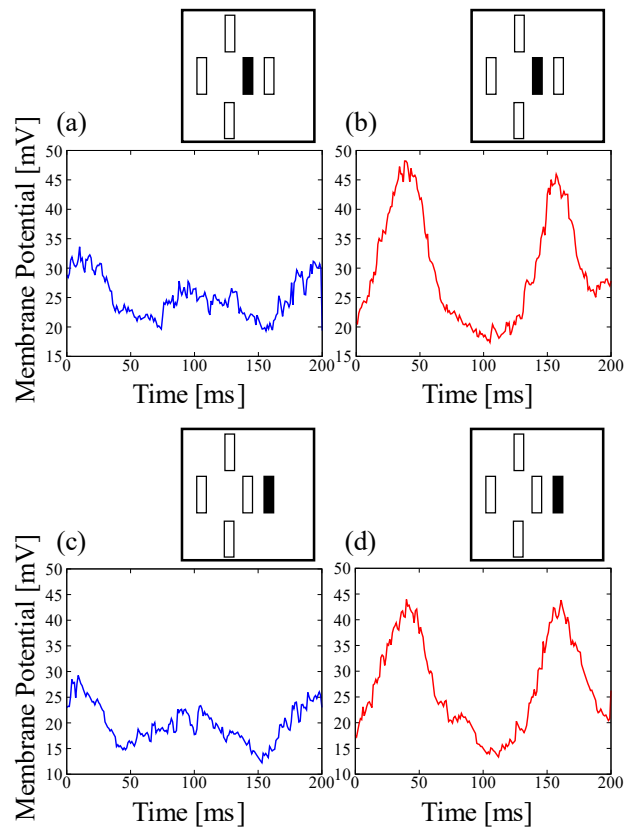


図 3.13. Bisection task における PAC および PLV 解析で使した膜電位変化の一例. (a) (c) control, (b) (d) relevant の場合であり, (a) (b) 中央の線分をコードしている V1 Pyr ニューロン, (c) (d) 横の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンの結果である. (b) (d) から明らか通り, relevant の時は, 大きな山 (ベータ) の振動にカップリングしながら, 細かい振動 (ガンマ) が生じている. 上部のパネルは, 黒色部分においてデータ測定を行った事を示している.

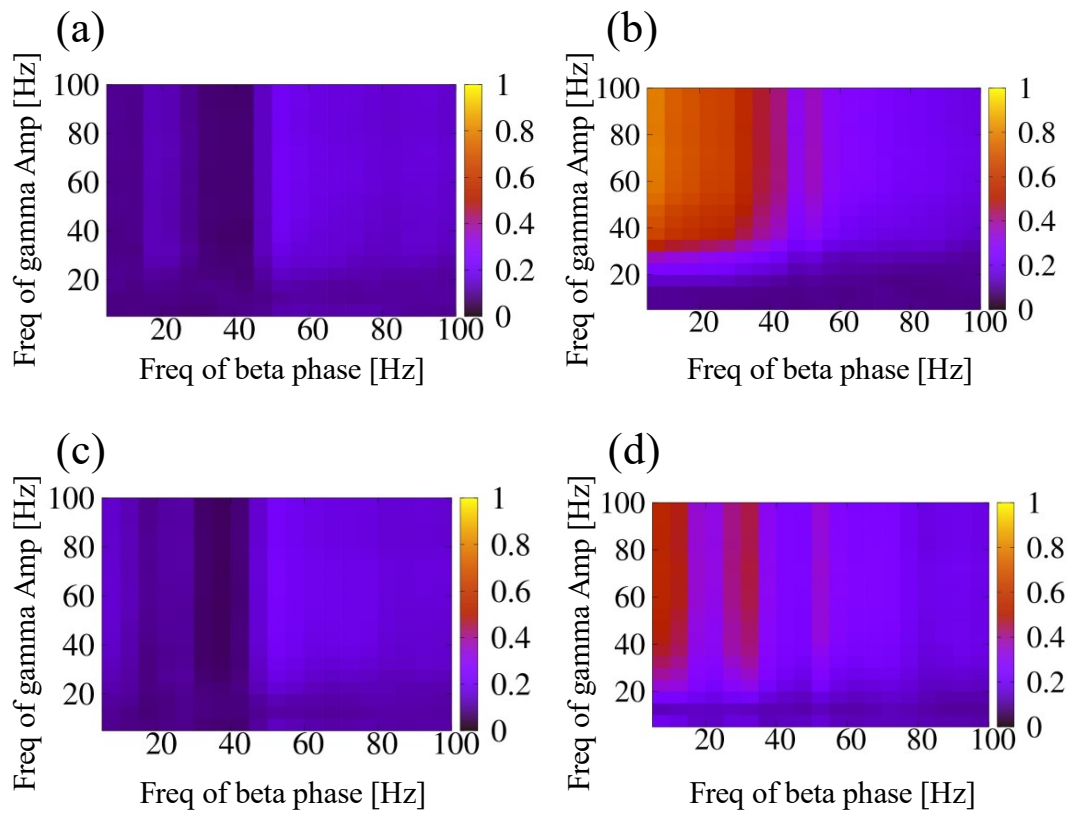


図 3.14. 中央の線分をコードしている V1 Pyr ニューロンのベータ位相とガンマ振幅の PAC. (a) (b) Bisecton, (c) (d) Vernier task における PAC の結果であり, (a) と (c) は control, (b) と (d) は relevant の時の結果である. カラーバーは周波数成分の強度を示している.

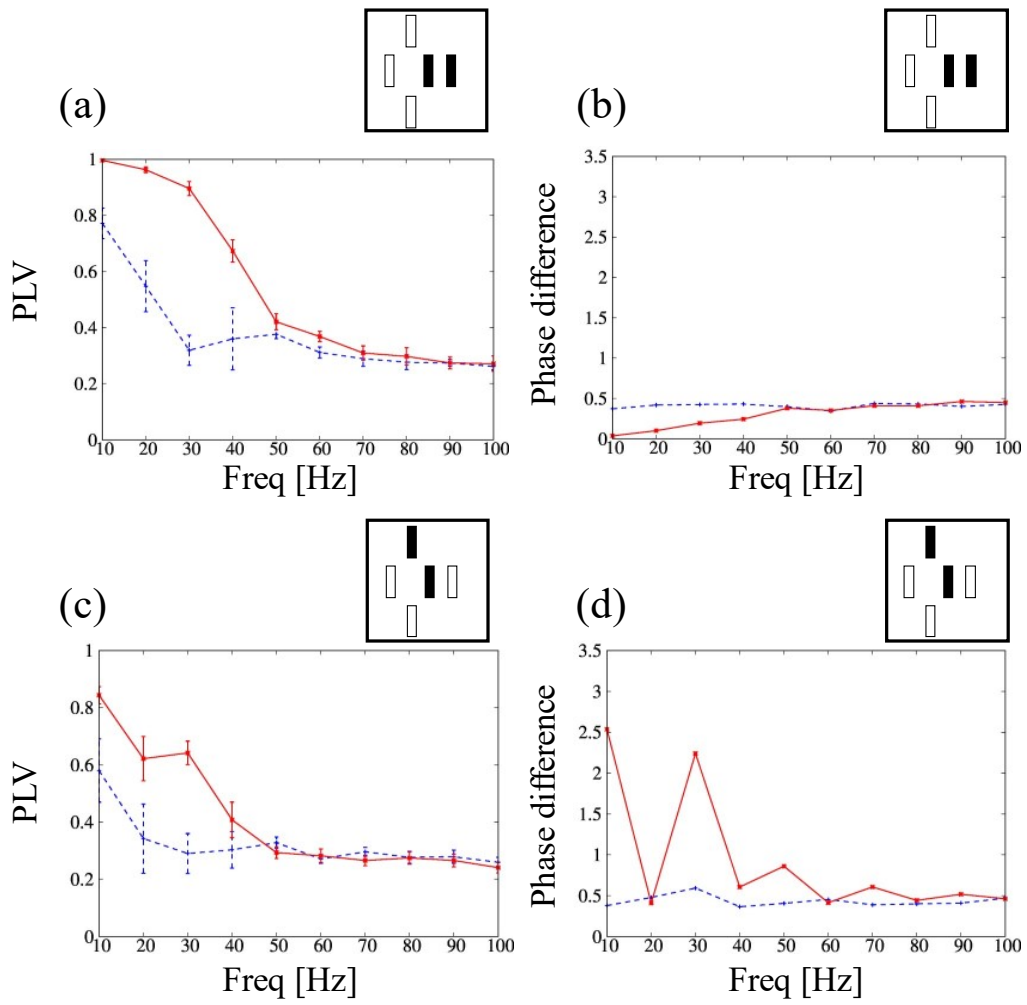


図 3.15. (a) Bisection, (c) Vernier task における V1 Pyr ニューロンの PLV. (b) Bisection, (d) Vernier task における位相差. 青点線は control, 赤実線は relevant 時であり, 上部のパネルは計算に使用したニューロンペアを黒色で表している.

3.5.4 V1 応答変調における HVA からのフィードバックの影響

図 3.16 は, Bisection, Vernier task における HVA ニューロンの発火応答変調と LFP コヒーレンスを表している. これらの結果は, V1 ニューロンと同様の結果を示す. 1 本の線分をコードする HVA ニューロンは, 同じ線分の構成要素をコードする 4 つの V1 ニューロンからの入力を統合している. このモデルでは, HVA ニューロンは V1 ニューロンと同様にトップダウンの影響を受けているため, HVA ニューロンの応答は, V1 ニューロンと同様のメカニズムによって変調される.

図 3.3. (b) のうち, HVA から V1 へのフィードバック接続を切る事で, どのくらい影響が出るかシミュレーションを行った時の, V1 ニューロンの発火応答変調と LFP コヒーレンスを表したのが図 3.17 である. 生物学的には, 視覚経路の複雑さから, HVA から V1 へのフィードバックに対して, 損傷実験を行う事は難しいが, シミュレーション上では可能である. 図 3.17. (a) に表すように, フィードバックが無い場合でも, トップダウン信号は V1 SOM ニューロンに入力されている為, 図 3.17. (c) (e) のように, control 時と比較して relevant 時にベータの領域で LFP コヒーレンスに変化が生じているが, ガンマの領域では有意な差は生じていない. また, 図 3.17. (b) (d) のように, V1 Pyr ニューロンの応答特性はほとんど変調されなかった. この事から, HVA および V1 ニューロン間の応答を双方向に強化する正のフィードフォワード+フィードバックループが V1 Pyr ニューロンの応答に大きく寄与している事が分かる. トップダウンに関するパラメータを非常に大きくする事で, HVA からのフィードバックが無くても, V1 で図 3.6 および図 3.11 の結果が出るように思えるかも知れない. 仮にトップダウンの効果を強めると, SOM ニューロンの脱抑制が促進されるが, パラメータを 2 倍にしたとしても, 全体の入力を考慮すると Pyr ニューロンの発火が 2 倍になる訳では無い. したがって, SOM の脱抑制効果を効果的に作用させるには, HVA からのフィードバックが V1 Pyr ニューロンの活動を強め, そこに SOM の脱抑制効果が結合するメカニズムが重要である.

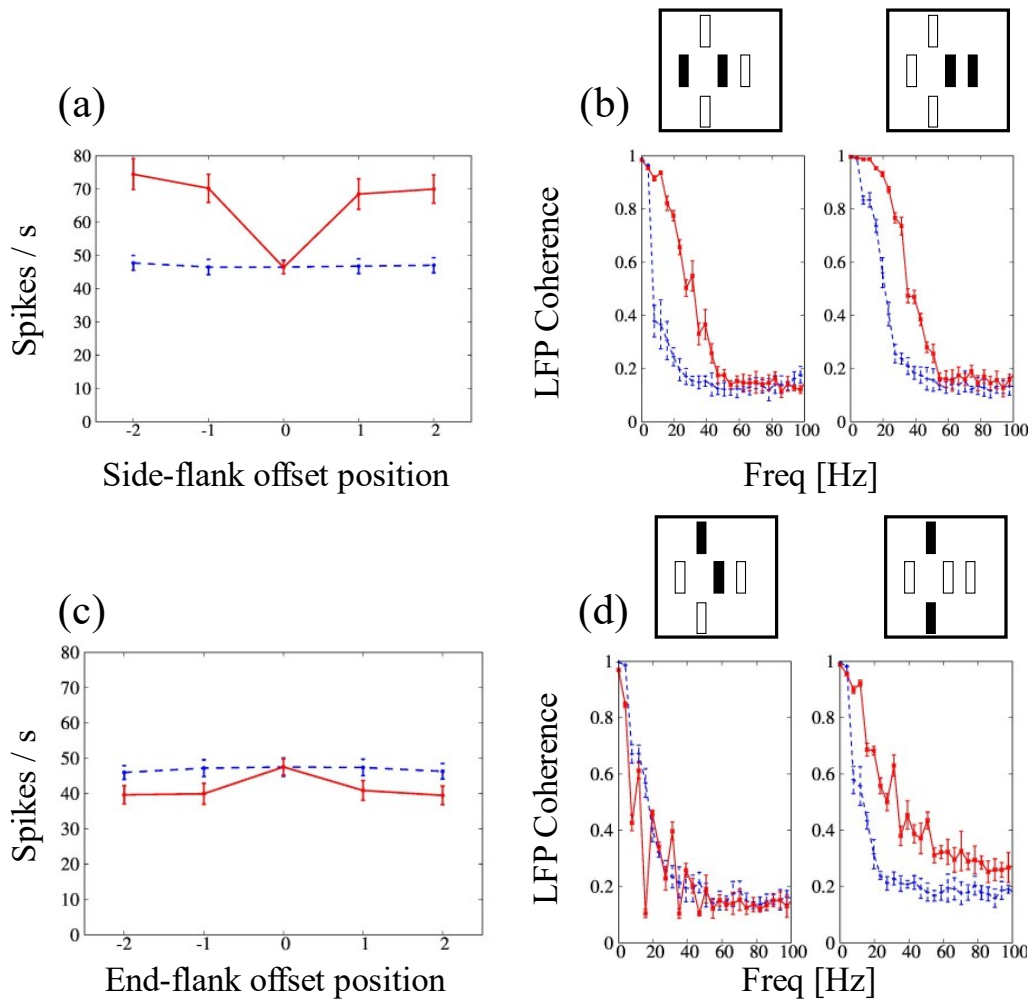


図 3.16. (a) Bisection, (c) Vernier task における HVA Pyr ニューロンの発火応答変調. (b) Bisection, (d) Vernier task における LFP コヒーレンス. 青点線は control, 赤実線は relevant 時であり, 上部のパネルは計算に使用したニューロンペアを黒色で表している.

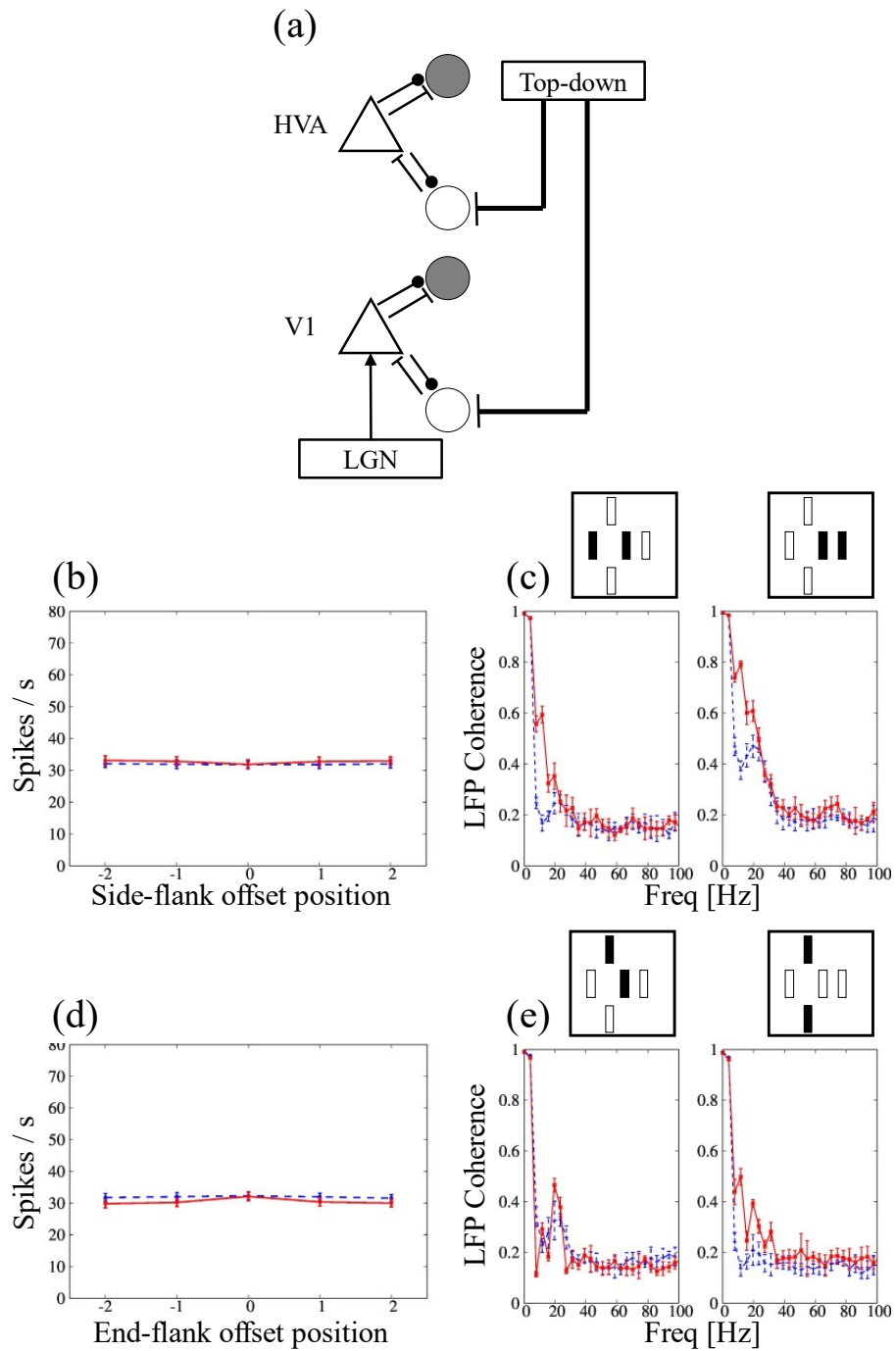


図 3.17. HVA からのフィードバックが無い場合の (a) モデル図と, (b) Bisection, (d) Vernier task における V1 Pyr ニューロンの発火応答変調. (c) Bisection, (e) Vernier task における LFP コヒーレンス. 青点線は control, 赤実線は relevant 時であり, 上部のパネルは計算に使用したニューロンペアを黒色で表している.

3.6 まとめ

本章では、2つの視覚認知タスクにおける V1 応答へのトップダウンの影響における神経メカニズムに関する 3つの結果を示した。1つ目は、V1 におけるタスクに関連した情報が、SOM とトップダウン信号によって生成される **push-pull** 効果によって制御されていた。2つ目は、タスクに関連した情報が、ベータリズムの位相一位相カップリングによって調整され、ガンマリズムとベータリズムの振幅一位相カップリングによって強化された。3つ目は、HVA から V1 へのフィードバック接続が、V1 の視覚情報のタスク固有の表現を強調した。これらの結果は、タスク固有の情報が、**push-pull** 効果とトップダウン信号によって誘発されるリズム振動のクロス周波数カップリングによって制御されている事を示した。

第 4 章 感覚層と意思決定層の間にある中間層での タスクコンテキスト表現

4.1 はじめに

知覚学習は、トップダウンにより、タスクの情報を処理する神経回路を調整する事により、タスクのパフォーマンスを向上させる。第 3 章では、Li らの視覚認知タスクを用いて、トップダウン信号の V1 における影響を解き明かした。

第 3 章におけるトップダウン信号は、*task-relevant* の時に常に存在しており、HVA および V1 へと流れていたが、本来トップダウン信号の感覚領野への影響は、行動と密接に関連している。Engel ら (Engel et al., 2015) は、感覚層と意思決定層の中間の回路を組み込み、運動方向のカテゴリー分類タスクで、発火率の変動が行動の選択と相関する場合、安定したカテゴリー表現が起こる事を示した。また、選択確率 (CP) が、報酬に依存するヘブ学習の可塑性を通じて、学習を成功させる事で、重要な役割を果たしている事を示した。Law ら (Law et al., 2009) は、強化学習の一般的な形式の一つである、報酬予測誤差を用いて、内側側頭野 (medial temporal area: MT) の運動方向に選択性を持つ感覚ニューロンと、外側頭頂間溝野 (lateral intraparietal area: LIP) などの構造依存の応答を示すニューロン間の接続を変調する計算モデルを作成し、知覚学習中に行動と神経回路の両方の変化が生じる事を示した。

本研究室では、Li らの視覚認知タスクのうち、*Bisection task* について、基底関数を用いた教師あり学習により、タスクに関連した線分同士の結合が強化される事を示した (Tani et al., 2018)。しかしながら、これらの研究では、知覚学習に伴うトップダウンによるタスクコンテキストの時間的特性と、複数タスクに対する柔軟性を生成する為の回路メカニズムは明らかになっていない。本章では、Li らの知覚学習を用いて、感覚ニューロンと行動決定層の中間に、タスクに必要な情報を処理する層を持つネットワークモデルを作成した。このモデルを用いて、適応行動が形成されるにつれて中間層や感覚層のシナプス構造やニューロンの応答特性がどのように変化するかを探る。

4.2 適応行動の学習

生物は、変化する環境に合わせて自分の行動を環境に適応させる。このような適応行動の一つに報酬学習がある。報酬学習では、生物が受けとる報酬を最大化するよう学習が行われる。強化学習における TD 学習や Q ラーニングもその一つである。

行動と報酬の関係に対して、腹側被蓋野 (ventral tegmental area: VTA) のドーパミンニューロンによる報酬予測誤差 (reward prediction error: RPE) の存在が知られている。図 4.1 は、RPE の概要図である。外部からの刺激に対して、未来で得られる報酬を予測し、意思決定などを行った後に、実際に得られた報酬との差を、次の意思決定などの更新に用いていると考えられている (Schultz et al., 2016)。

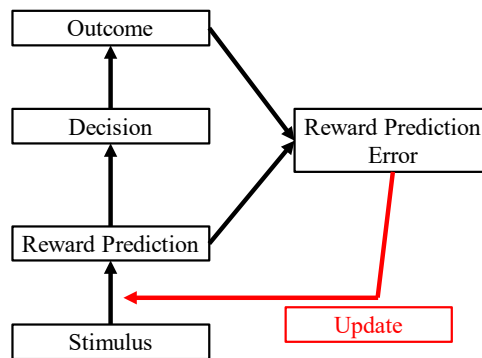


図 4.1. 報酬予測誤差. 生物の脳内では、将来的に貰える報酬の予測と、実際に貰えた報酬との誤差を活かして、より多くの報酬獲得が出来るように学習している。

本章では、提示された線分配置に対して行動後すぐに報酬が与えられる為、強化学習の中で最も簡単な Rescorla – Wagner 型のモデルを用いた (Rescorla and Wagner, 1972; Averbeck and Costa, 2017). 学習式は、式 (4-1) から式 (4-3) で与えられる。

$$\delta(t) = R(t) - v_i(t), \quad (4-1)$$

$$v_i(t+1) = v_i(t) + \rho\delta(t), \quad (4-2)$$

$$p(a_i) = \frac{\exp(\beta v_i)}{\sum_{j=1:k} \exp(\beta v_j)}, \quad (4-3)$$

ここで、 $\delta(t)$ は RPE, $R(t)$ は実際に得られた報酬, $v_i(t)$ は予測した報酬, ρ は学習率に関するパラメータである。また、 $p(a_i)$ は行動 a_i に対する選択確率を表しており、 β は逆温度を表す。

4.3 モデル

本章で用いたネットワークは図 4.2 である。ネットワークは, Sensory, Middle, Decision の 3 層で構成した。全てのニューロンは興奮性であり, 層間の接続はタスクに依存している。第 3 章では 2 次元配列としていたが, 本章のモデルは 1 次元配列にして, Sensory, Middle 層は 1 本の線分情報を 1 つの Pyr ニューロンがコードしているとした。Bisection task では, Sensory 層と Middle 層は, タスクに関連するニューロン, つまり中央と横の線分をコードするニューロンの間にのみ接続がある。Vernier task では, 中央と縦の共線分をコードするニューロンの間にのみ接続がある。入力に対する考え方は, 第 3 章 3 節 3 項と同様であり, Sensory 層は, ポアソンスパイク列によって与えられるフィードフォワード入力, 層内からの入力, 関連するオフセット位置の線分をコードする Middle 層からのフィードバック入力を受け取る。Middle 層は, タスクに関連する線分をコードする Sensory 層からフィードフォワード入力, Decision 層からのフィードバック入力を受け取る。Decision 層の R ニューロンと L ニューロンは, それぞれ線分刺激に対する右と左の決定を行う。Middle 層と Decision 層は全結合している。

Middle 層は, Sensory 層と Decision 層の間にある層であり, 行動を導く為に感覚情報を変調する。第 3 章と同様, 本章でも Bisection task は関連する線分同士のグループ化, Vernier task は関連する線分同士の分離が必要であると仮定した。我々は, 層間の結合荷重を, 報酬予測誤差によるヘブ学習によって決定した (Roelfsema and Holtmaat, 2018)。

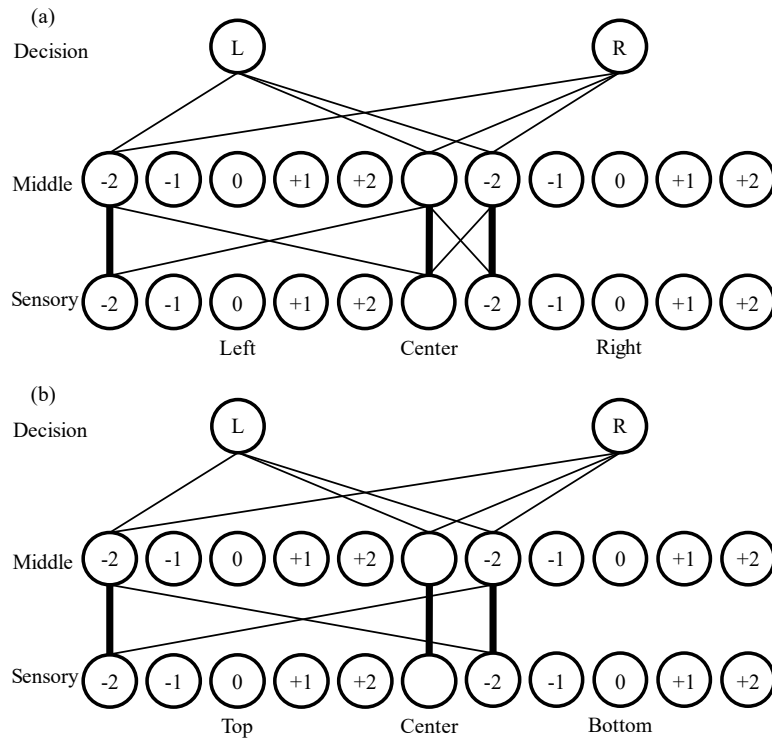


図 4.2. 視覚認知タスクに対するネットワークモデル. (a) Bisection task, (b) Vernier task. このネットワークは, Sensory, Middle, Decision 層で構成されている. Sensory 層と Middle 層は, 中央と (a) 横の線分, あるいは中央と (b) 縦の共線分をコードしているニューロンをもつ. 結合を明確に表す為に, オフセット値が-2 の時に関連するニューロン間の結合のみを示している.

4.3.1 各層のニューロンモデル

Sensory 層と Middle 層には, 図 4.2 に示すように, 異なるオフセット値の線分をコードするニューロンがある. Decision 層には, 図 4.2 に示すように, 左か右を判断するニューロンがある. 単一のニューロンは, Izhikevich モデル (Izhikevich, 2003) を用いた. Z 層 ($Z = \text{Sensory}(S), \text{Middle}(M), \text{Decision}(D)$) の i 番目の膜電位と回復変数は, 式 (4-4) および式 (4-5) で与えられる.

$$\frac{dv_i^Z(t)}{dt} = 0.04 \left(v_i^Z(t) \right)^2 + 5v_i^Z(t) + 140 - u_i^Z(t) + I_i^Z(t), \quad (4-4)$$

$$\frac{du_i^Z(t)}{dt} = a \left(bv_i^Z(t) - u_i^Z(t) \right), \quad (4-5)$$

ニューロンが閾値 $v_{th} (= 30 \text{ mV})$ を超えた時, 膜電位は式 (4-6) の通り, ニューロンがスパイクを放出した後に, 値がリセットされる.

$$\text{if } v_i^Z(t) \geq 30 \text{ mV, then } \begin{cases} v_i^Z(t) \leftarrow c, \\ u_i^Z(t) \leftarrow u_i^Z(t) + d, \end{cases} \quad (4-6)$$

ここで, I_i^Z は, Z 層の i 番目のニューロンへの入力を表している. 全てのニューロンは, 興奮性で, Izhikevich モデルの Regular スパイクパターンを用いており, そのパラメータは $a = 0.02, b = 0.2, c = -65.0, d = 8.0$ である. i 番目の Sensory 層と i 番目の Middle 層のニューロンへの入力をそれぞれ $I_i^S(t)$, $I_i^M(t)$ とすると, 式 (4-7) および式 (4-8) で与えられる. Decision 層で R or L ($= k$ とする) を判断するニューロンへの入力を $I_k^D(t)$ とすると式 (4-9) で与えられる.

$$I_i^S(t) = w_i^{\text{input}} X_i^{\text{input}}(t) + \sum_j w_{i,j}^{S-S} X_j^S(t) + w_i^{S-M} X_i^M(t), \quad (4-7)$$

$$I_i^M(t) = w_i^{M-S} X_i^S(t) + F(t) \times \left\{ \sum_j w_{i,j}^{M-S} X_j^S(t) + \sum_k w_{i,k}^{M-D} X_k^D(t) \right\}, \quad (4-8)$$

$$I_k^D(t) = \sum_j w_{k,i}^{D-M} X_i^M(t), \quad (4-9)$$

ここで、 w_i^{input} は i 番目の Sensory 層のニューロンへのポアソン入力に関する結合荷重、 $w_{i,j}^{S-S}$ は i 番目の Sensory 層のニューロンと j 番目の Sensory 層のニューロンの層内結合に関する結合荷重であり、式 (4-10) で与えられる距離依存によって値が異なる。 w_i^{S-M} は i 番目の Middle 層のニューロンから i 番目の Sensory 層のニューロンへのフィードバック接続に関する結合荷重、 w_i^{M-S} は i 番目の Sensory 層のニューロンから i 番目の Middle 層のニューロンへのフィードフォワード接続に関する結合荷重、 $w_{i,j}^{M-S}$ は j 番目の Sensory 層のニューロンから i 番目の Middle 層のニューロンへのフィードフォワード接続 ($i \neq j$) に関する結合荷重、 $w_{i,k}^{M-D}$ は k 番目の Decision 層のニューロンから i 番目の Middle 層のニューロンへのフィードバック接続に関する結合荷重、 $F(t)$ は VIP-SOM-PV システムを介して、Pyr ニューロンのベータリズムを強化する膜振動効果を表す為のフィルター関数、 $w_{k,i}^{D-M}$ は i 番目の Middle 層のニューロンから k 番目の Decision 層のニューロンへのフィードフォワード接続に関する結合荷重を表している。 X_i^Z ($Z = \text{input}, S, M, D$) は Z 層のニューロン出力であり、式 (4-11) で与えられる。

$$w_{i,j}^{S-S} = w^{S-S} \times \exp\left(-\frac{(i-j)^2}{2\sigma_x^2}\right), \quad (4-10)$$

$$\tau^Z \frac{dX_i^Z(t)}{dt} = -X_i^Z(t) + \lambda^Z \delta(t - t_k), \quad (4-11)$$

ここで、 w^{S-S} は定数、 σ_x は分散、 τ^Z は出力に関する時定数、 λ^Z は出力の増分に関するパラメータ、 $\delta(t - t_i)$ はディラックのデルタ関数、 t_k は k 番目のシナプス前ニューロンが発火する時刻である。シミュレーションでは、ニューロンが発火したら $\delta(t - t_i) = 1.0$ 、それ以外の場合は $\delta(t - t_i) = 0.0$ とした。Sensory 層へのポアソン入力に関する発火判定は式 (4-12) である。

$$\delta(t - t_i) = \begin{cases} 1.0 & (R(t) < fr_{\text{poisson}} \times dt_{\text{poisson}}), \\ 0.0 & (R(t) \geq fr_{\text{poisson}} \times dt_{\text{poisson}}), \end{cases} \quad (4-12)$$

ここで、 $R(t)$ は 0.0 から 1.0 までの間の一様乱数、 fr_{poisson} はポアソン発火率、 dt_{poisson} はポアソン列の長さである。

適応行動に関するパラメータは、タスクに対して正解だった時、 $R(t) = 1.0$ 、不正解だった時、 $R(t) = 0.0$ とした。ただし、オフセット位置が 0 の時は常に $R(t) = 0.0$ とした。 $\rho = 0.01$ 、 $\beta = 3.0$ とした。

各層のニューロンモデルに関するパラメータは、 $w_i^{input} = 2.0$, $w^{S-S} = 5.0$, $\sigma_x = 4.0$, $w_i^{M-S} = 25.0$, $\tau^{input} = 10.0$ ms, $\tau^S = \tau^M = \tau^D = 30.0$ ms, $\lambda^{input} = 100.0$, $fr_{poisson} = 1000.0$ Hz, $dt_{poisson} = 0.0001$ s, $\lambda^S = \lambda^M = \lambda^D = 150.0$ とした。

4.3.2 結合荷重の学習

3 層 ($Z = M-S, S-M, D-M, M-D$) の間の結合荷重は、報酬予測誤差を伴うヘブ学習 (Roelfsema and Holtmaat, 2018) によって式 (4-13) で与えられる。

$$\tau^h \frac{dw^Z(t)}{dt} = -w^Z(t) + \lambda^{h,Z} X^{pre}(t) X^{post}(t) \delta(t), \quad (4-13)$$

ここで、 τ^h は時定数、 $\lambda^{h,Z}$ は学習率、 $X^{pre}(t)$ は結合元のニューロン出力、 $X^{post}(t)$ は結合先のニューロン出力、 $\delta(t)$ は報酬予測誤差を表している。パラメータは、 $w^Z(t) = 0.0$, $\tau^h = 1000000.0$ ms, Bisection task において、 $\lambda^{h,M-S} = 300.0$, Vernier task において、 $\lambda^{h,M-S} = 400.0$, Middle 層で中央の線分をコードしているニューロンにおいて、 $\lambda^{h,S-M} = 400.0$, Sensory 層で横の線分をコードしているニューロンにおいて、 $\lambda^{h,S-M} = 400.0$, Sensory 層で縦の線分をコードしているニューロンにおいて、 $\lambda^{h,S-M} = 1200.0$, $\lambda^{h,D-M} = 400.0$, Bisection task において、 $\lambda^{h,M-D} = 300.0$, Vernier task において、 $\lambda^{h,M-D} = 800.0$ とした。なお、学習期間においては、線分刺激に対してサルが選択した方の Decision ニューロンの出力を 1.0 として学習を行った。

4.4 Sensory 層へのトップダウンを生成する為の Middle 層の学習

図 4.3 は, Bisection task を例として, 学習前と学習中におけるサルの行動と, その時の Sensory, Middle, Decision 層のネットワーク構造を表している. 本章の Sensory 層は第 3 章の V1 および HVA を想定している. また, 式 (4-7) の右辺第 3 項にある, Middle 層から Sensory 層へのフィードバック接続が第 3 章のトップダウン信号にあたる. 学習前は, 図 4.3. (a) 上段のように, 視覚刺激に対してサルは正しい選択が行えない為, 報酬も得ることが出来ない. よって, Sensory, Middle, Decision 層のネットワークは, 同じオフセット値にある Sensory 層と Middle 層のニューロン同士のフィードフォワードおよびフィードバック接続しか存在しない. 学習中は, 視覚刺激に対して正しい選択が行えた際に, 報酬を得ることが出来る. よって, 式 (4-13) に従って, タスクに関連したニューロン同士のシナプス結合が学習され, また, 神経応答の時間的 (振動的) 特性が成長する.

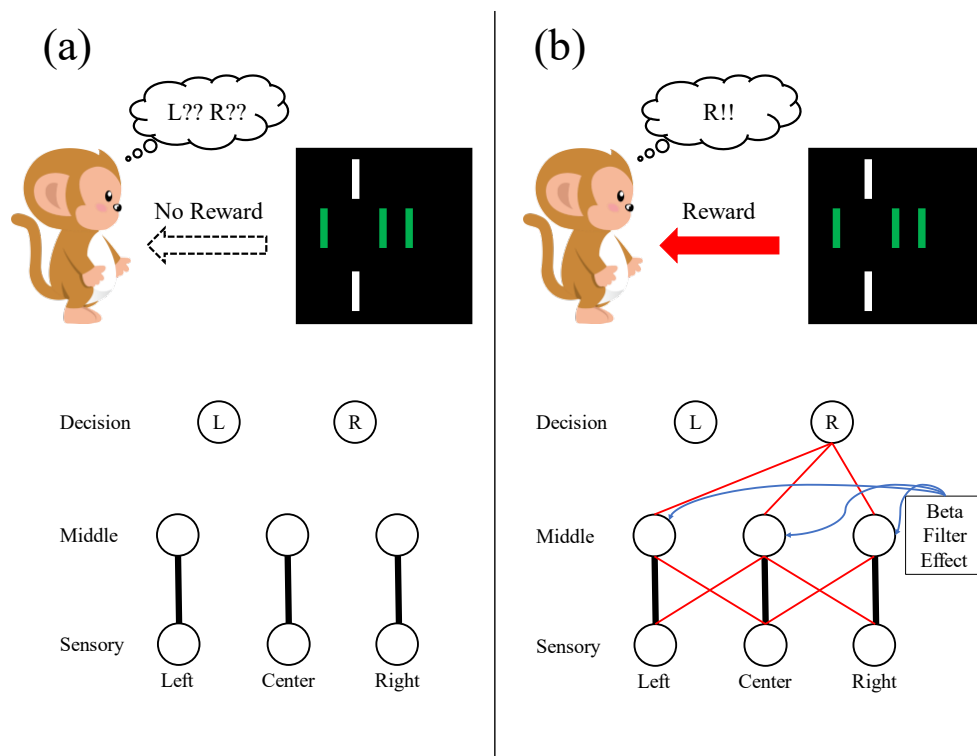


図 4.3. 視覚刺激に対するサルの行動と, ネットワーク構造. (a) 学習前, (b) 学習中を表しており, 上段は視覚刺激に対するサルの行動. 下段は Sensory, Middle, Decision 層のネットワーク構造の状態.

本章のモデルでは, Sensory 層, Middle 層, Decision 層の層間結合が適応行動とともに成長し, また, Middle 層に時間的な振動構造を形成すると考えた. 本章のモデルのネットワークは興奮性ニューロンで構成されているため, 時間的な膜振動効果を表す為に, Middle 層にベータフィルター関数 $F(t)$ を導入した. この関数は抑制性介在ニューロンである VIP-SOM-PV システムによる自発的な膜振動効果を表している. このフィルター関数は, 第 3 章 2 節と同様, 同期/非同期の仮定を用いている. 第 3 章では発生源が明らかになっていなかったトップダウン信号について, 4 章では学習によるタスクパフォーマンスが向上するにつれて生じる Middle 層の変化が, トップダウン信号として Sensory 層に影響を与えていると考えた.

膜振動効果は, Bisection task の時, 式 (4-14) の周期的な矩形波で与えられるとした.

$$F(t) = \begin{cases} F^{amp}(t) & ((n-1)T + F^{phi}(t) \leq t < nT - T/2), \\ -F^{amp}(t) & (nT - T/2 \leq t < nT) \end{cases}, \quad (4-14)$$

$(n = 1, 2, 3, \dots)$

Vernier task において, 中央の線分をコードしているニューロンに対しては式 (4-14), 縦の線分をコードしているニューロンに対しては式 (4-15) の周期的な矩形波とした.

$$F(t) = \begin{cases} F^{amp}(t) & (nT - T/2 + F^{phi}(t) \leq t < nT - T/2), \\ -F^{amp}(t) & (nT - T/2 \leq t < nT) \end{cases}, \quad (4-15)$$

$(n = 1, 2, 3, \dots)$

ここで, $F^{amp}(t)$ は振幅, $F^{phi}(t)$ は位相であり, それらは行動で生じた報酬予測誤差 (RPE) に依存して変化する. $F^{amp}(t)$, $F^{phi}(t)$ は, それぞれ式 (4-16) および式 (4-17) で与えられる.

$$F^{amp}(t) = \lambda^{amp} \times (1 - \delta(t)), \quad (4-16)$$

$$F^{phi}(t) = \lambda^{phi} \delta(t) \times \{100 \times R^{phi}(t) - 50\}, \quad (4-17)$$

ここで, $\delta(t)$ は RPE, λ^{amp} は振幅に関するパラメータ, λ^{phi} は位相に関するパラメータであり, $R^{phi}(t)$ は 0.0 から 1.0 までの間の一様乱数である. パラメータに関して, $T = 100.0$ ms, $\lambda^{amp} = 1.0$, $\lambda^{phi} = 1.0$ とした.

4.5 シミュレーション方法とデータ解析

Bisection task では横の線分のオフセット値, Vernier task では縦の線分のオフセット値が-2から+2 まで存在しており, どのオフセット値が選ばれるかはランダムである. シミュレーションでは, 1 回の試行を「学習期間+テスト期間」としている. 学習期間では, 1 つのオフセット値における刺激を 400 ms 与えており, テスト期間では 1 つのオフセット値における刺激を 1000 ms 与えた. テスト期間での刺激時間が長い理由は, ニューロンの発火が安定している状態でのデータから, 相互相関の解析を行う為にデータ数が必要だからである. 各タスク共に 200 回の試行を 10 セット分行い, データ解析は, 相互相関の計算を行った. また, モデルの性能評価として, 平均二乗誤差 (Mean Square Error: MSE) の計算を行った.

4.5.1 スパイク相関

Bisection task では中央と横の線分, Vernier task では中央と縦の共線分をコードしているニューロンのペアに対して, 10 ms のビンで区切った時間ごとの発火数を用いてスパイク相関を計算した. ビンで区切る際に使用したデータは, 刺激提示後 500 ms 間のデータとした. 解析には MATLAB R2018b の” xcorr” コマンドを用いた.

4.5.2 平均二乗誤差 (MSE)

Decision 層のニューロン出力は, 0.0 から 1.0 の範囲の膜電位のシグモイド関数として, 式 (4-18) として与えた. $a = 1.0$ とした. また, 式 (4-19) に示すように, 左と右の2つの解に対して, モデルが判断した解 f_i と, 教師データ y_i の差を計算し, 得られた値を MSE とした.

$$\text{sigmoid} = \frac{1}{1 + \exp(-ax)}, \quad (4-18)$$

$$MSE = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n (f_i - y_i)^2, \quad (4-19)$$

4.6 結果

4.6.1 2つのタスクにおける適応行動

図 4.4. (a), (b) は, 学習後の Decision 層における左または右の決定をコードするニューロンの応答変調を示している. 図 4.2 に示すように, Bisection task での正しい決定は, 横の線分のオフセット値が-2, -1 の時は右側, 横の線分のオフセット値が+1, +2 の時は左側である. 図 4.4. (a) に示すように, R ニューロンは-2 と-1 のオフセット値で, L ニューロンよりも発火率が大きく, R ニューロンと L ニューロンは+1 と+2 のオフセット値で反対の応答を示した. オフセット値が 0 の時は, 横の線分あるいは縦の共線分は, 中央の線分に対して等間隔の位置にあり, タスクに対する判断が出来ない為, 報酬を与えていない. その為, 他のオフセット値と比較して, R ニューロンと L ニューロンの発火は少なく発火の差も生じていない. これらの結果は, Bisection task, Vernier task とともに正しい応答である.

図 4.5 は, 学習中の Bisection task および Vernier task における行動と誤差の時間的变化を示している. 結果は, L と R の 2 つの正解のうち, 片方の正解の時を示している. 1 回の試行の学習期間に L または R には 2 つの刺激提示 (オフセット位置が-2 および-1 の時) があり, 全部で 200 回の試行の学習期間を行う事から, 結果の横軸は刺激提示回数が 400 回となっている. どちらのタスクでも, 刺激に対する行動選択確率 (図 4.5. (a)(b)) と, 報酬予測価値 (図 4.5. (c)(d)) は増加, 報酬予測誤差 (図 4.5. (e)(f)) は減少する結果となった事から, 学習が進むにつれて正しい行動をする事が出来るようになったと考えられる.

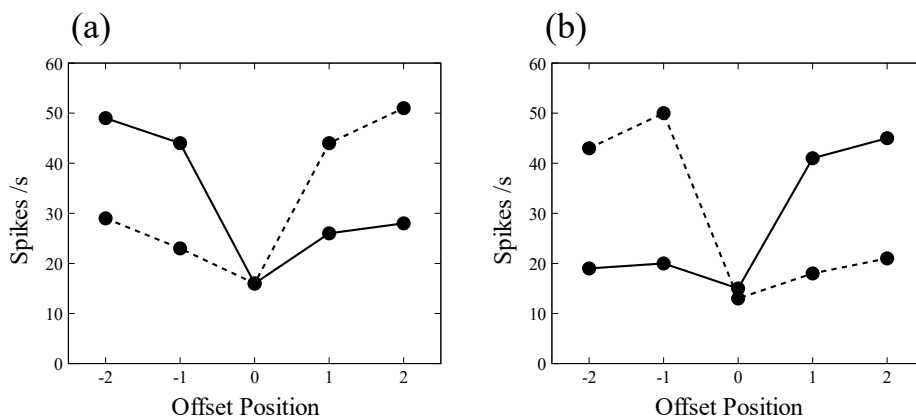


図 4.4. Decision 層の異なるオフセット位置での応答変調. (a) Bisection task, (b) Vernier task. 実線と点線はそれぞれ R と L をコードするニューロンを表している.

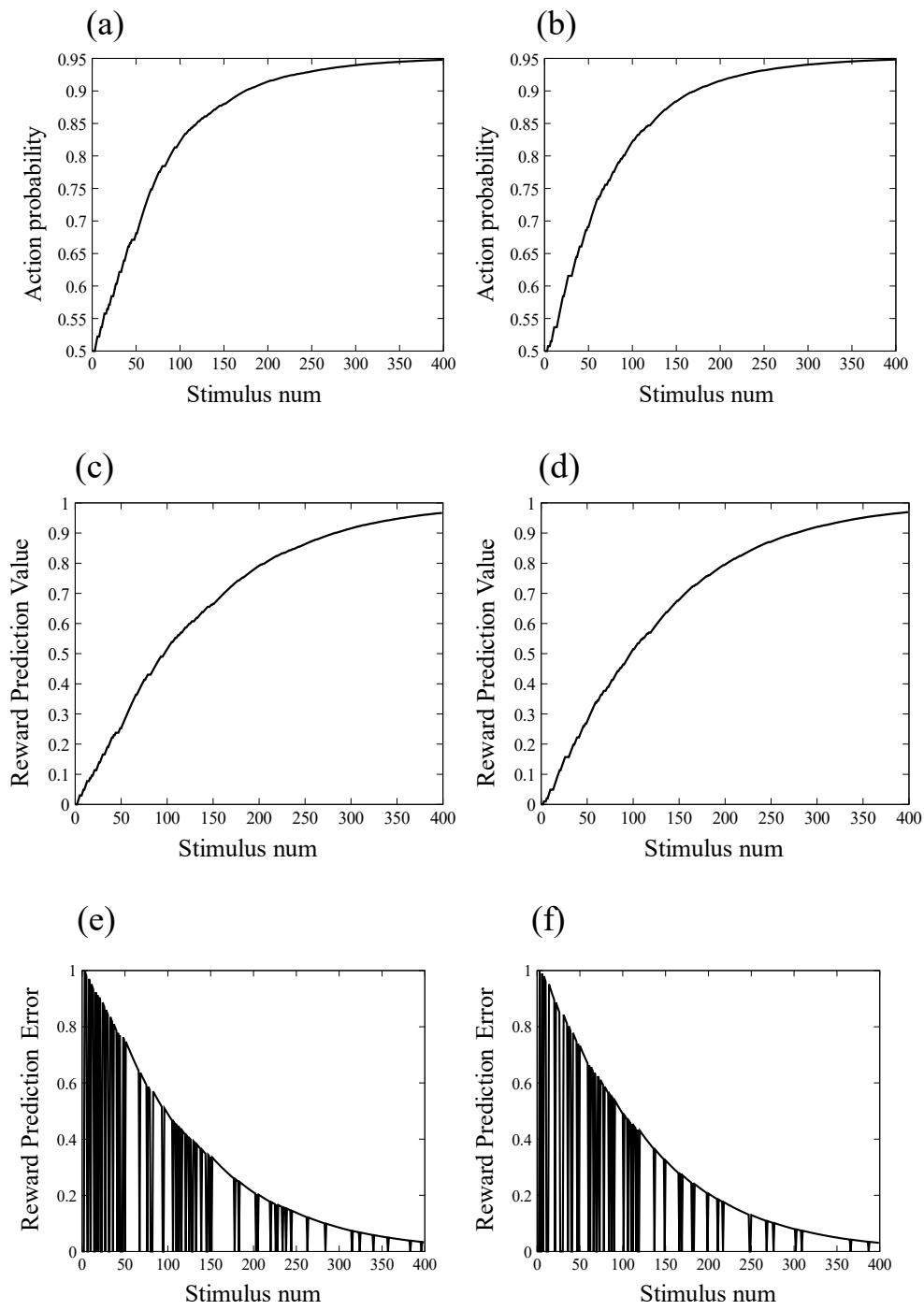


図 4.5. 学習による行動と誤差の時間的変化. (a) (c) (e) Bisection task, (b) (d) (f) Vernier task. 各タスクで、刺激に対する行動選択確率 (上段), 刺激に対する報酬予測値 (中段), 報酬予測誤差 (下段).

図 4.6 は、テスト期間における平均二乗誤差 (MSE) を示している。MSE は試行回数 100 回付近で大幅に減少した。試行回数 200 回では、MSE は 0.1 以下の値となる傾向があった。図 4.5 および図 4.6 の結果は、学習が Middle 層と Decision 層の間の結合荷重を調整して、タスクコンテキストに関する決定に繋がる事を示している。

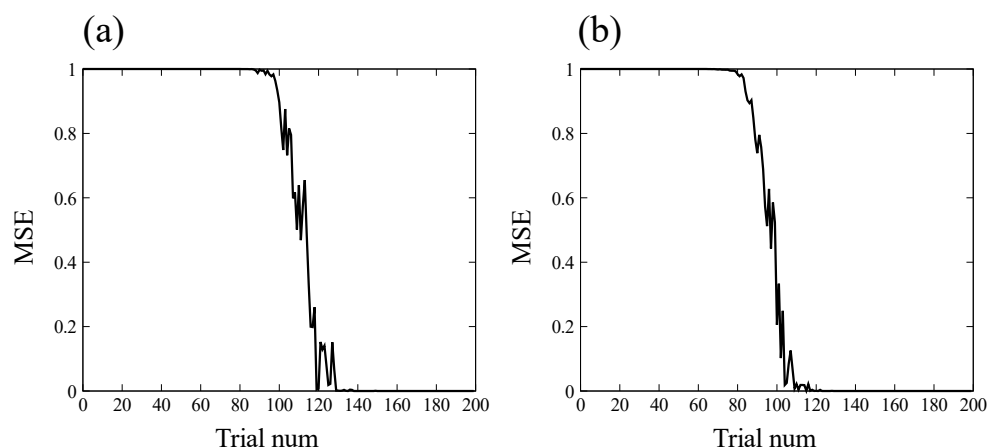


図 4.6. テスト期間における試行ごとの平均二乗誤差. (a) Bisection task, (b) Vernier task.

4.6.2 Middle 層でのタスクコンテキスト表現

図 4.7 は Bisection task と vernier task における Middle 層のニューロンの膜電位変化を示している。(a), (c) は Bisection task の対応するニューロンペア, (b), (d) は Vernier task に対応するニューロンペアの応答を示している。学習前に関しては、タスクによらず特に時間的な特性を示していない。図 4.8 は、2 つのタスクの学習後の対応するニューロンペアの膜電位応答を示す。(a), (c) は Bisection task, (b), (d) は Vernier task に対応するニューロンペアの応答を示している。Bisection task では、学習後、ペアとなるニューロンは同期発火を誘発していた。同様に、Vernier task では学習後、ペアとなるニューロンは顕著な非同期発火を示した。これらの結果は、タスクに依存した線分知覚の効果を反映している。Bisection task では、距離を知る為に中央と横の線分を一つの図形として見る認知戦略を表すため、ニューロンペアのスパイク同期性を増強する。一方で、Vernier task では、中央と縦の共線分を分離して見る認知戦略のためニューロンペアの非同期性を強調する。このように、Middle 層のニューロンの発火は、適応行動を伴う学習によってタスクのコンテキスト依存の時間的特性を表すことが出来る。

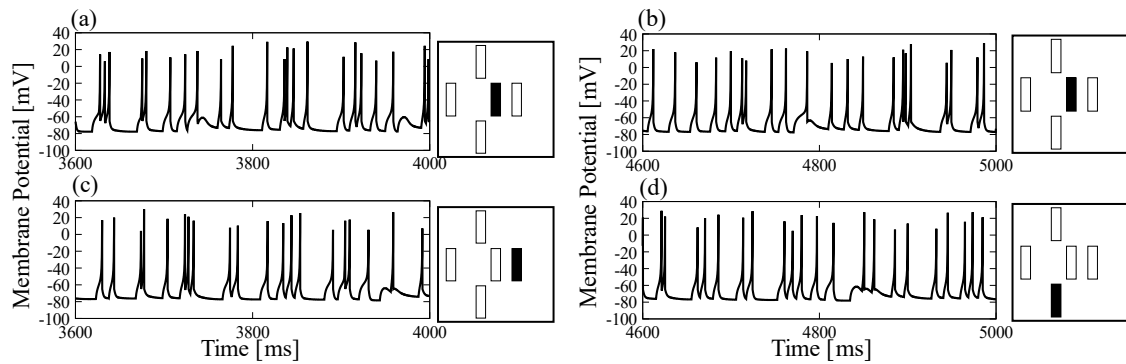


図 4.7. 学習前の Middle 層の膜電位変化. 結果は, オフセット値が-2 の時の, Bisection task の (a) 中央と (c) 横の線分をコードするニューロン, Vernier task の (b) 中央と (d) 縦の共線分をコードするニューロンである. 1000 ms の刺激提示時間のうち, 最後の 400 ms について表示した.

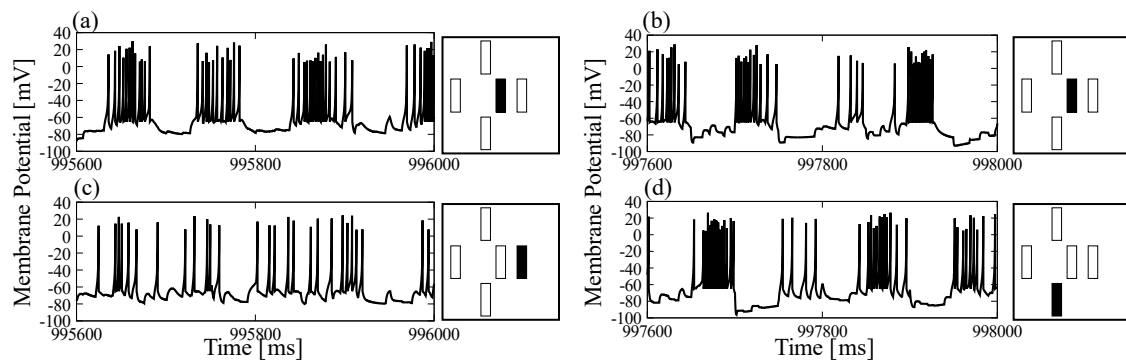


図 4.8. 学習後の Middle 層の膜電位変化. 結果は, オフセット値が-2 の時の, Bisection task の (a) 中央と (c) 横の線分をコードするニューロン, Vernier task の (b) 中央と (d) 縦の共線分をコードするニューロンである. 1000 ms の刺激提示時間のうち, 最後の 400 ms について表示した.

図 4.9 は、Middle 層の中央と横の線分、あるいは中央と縦の共線分をコードするニューロン同士のスパイク相関を示している。Bisection task では、相関が $\tau = 0$ ms で高いピークを示しており、ペアとなるニューロン同士のスパイク同期が高い事を示している。Vernier task では、相関が $\tau = \pm 50$ ms で高いピークを示しており、 $\tau = 0$ ms から離れている事から、ペアとなるニューロン同士のスパイク非同期が高い事を示している。スパイク相関の結果は、Middle 層でのタスクコンテキスト表現をサポートする。

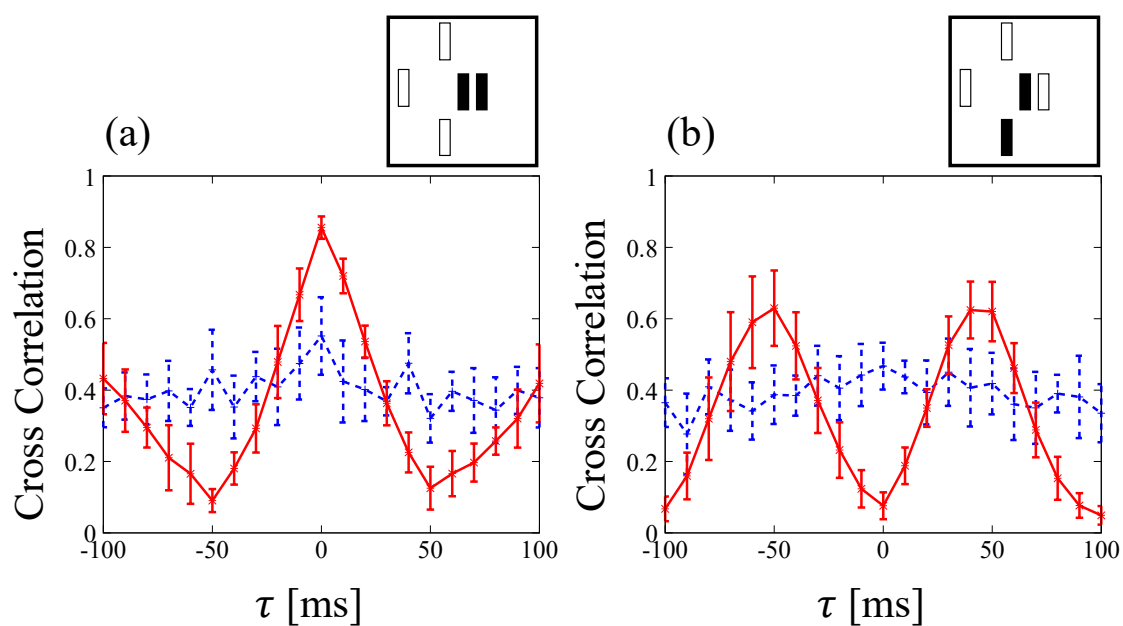


図 4.9. 学習後の Middle 層のスパイク相関. (a) Bisection task, (b) Vernier task. 赤の実線と青の破線は、それぞれトップダウンの影響がある場合と無い場合の相関を表している。

図 4.10 は、膜振動に関するベータフィルター関数の振幅および位相差の時間的特性を示している。学習が進むにつれて、タスクに適切な行動を達成している事は図 4.5 から明らかであるが、それに伴い、中央と横の線分をコードするニューロンの膜電位のベータフィルター関数の位相差は **Bisection task** で値 0 に収束する。一方、**Vernier task** では、中央と縦の共線分をコードするニューロンの膜電位のベータフィルター関数の位相差は値 π (逆位相) に近付いた。これらの結果は、正しい行動が獲得されると、式 (4-8) で同期または非同期の入力となり、スパイク応答が **Middle 層** に表れる事を示している。

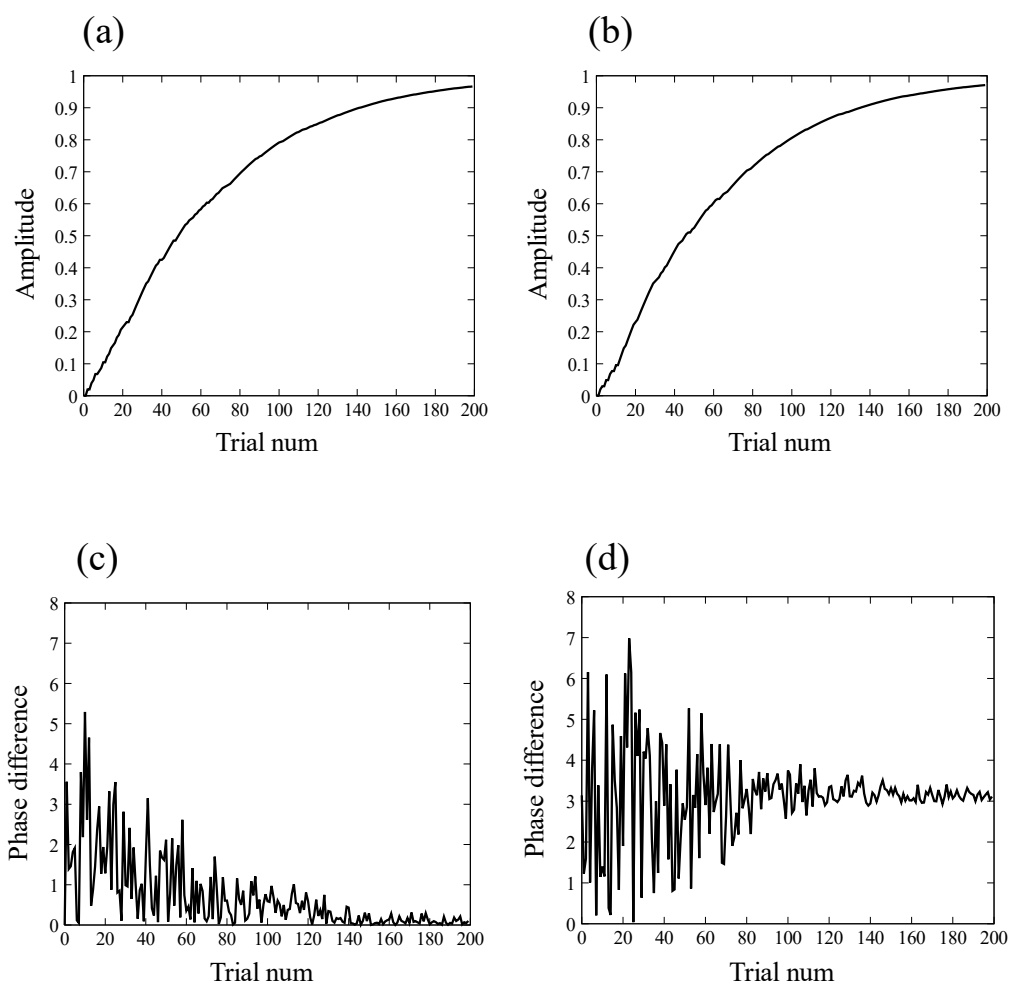


図 4.10. 学習における、**Middle 層**のベータフィルター関数の振幅および位相差の成長. (a) (c) **Bisection task**. (b) (d) **Vernier task**. 振幅 (上段) および位相差 (下段). **Bisection task** では、中央の線分をコードするニューロンの振幅、中央と横の線分をコードするニューロンの膜振動の位相差を示している。一方、**Vernier task** では、中央の線分をコードするニューロンの振幅、中央と縦の共線分をコードするニューロンの膜振動の位相差を示している。

4.6.3 Sensory 層のニューロンに対するトップダウンの影響

図 4.11. (a) (c) は学習前の, 図 4.12. (a) (c) は学習後の Bisection task における Sensory 層の中央と横の線分をコードするニューロンの膜電位変化を示している. 学習後において, ペアとなるニューロンは同期発火を誘発していた. 図 4.11. (b) (d) は同様に, 学習前の, 図 4.12. (b) (d) は学習後の Vernier task における Sensory 層の中央と縦の共線分をコードするニューロンの膜電位変化を示している. 学習後において, ペアとなるニューロンは非同期発火を誘発していた. これらの結果は, 2つのタスクのコンテキストの影響が Middle 層からのトップダウン信号として, Sensory 層に及んでいる事を示している.

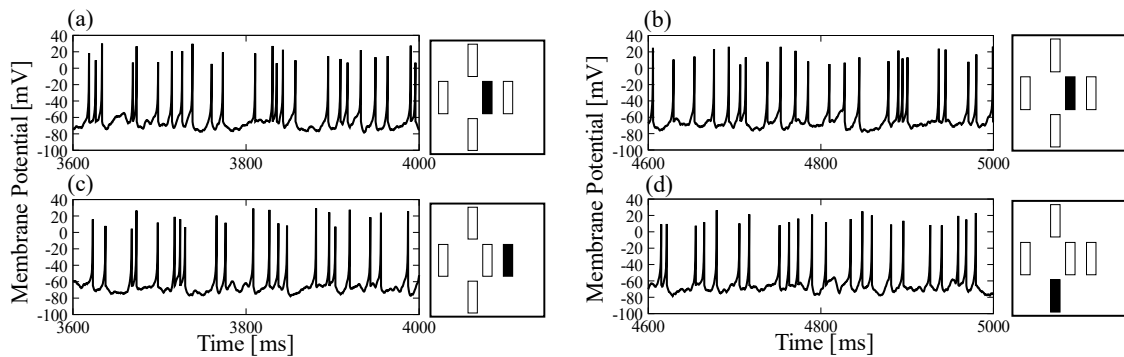


図 4.11. 学習前の Sensory 層の膜電位変化. 結果は, オフセット値が-2の時の, Bisection task の (a) 中央と (c) 横の線分をコードするニューロン, Vernier task の (b) 中央と (d) 縦の共線分をコードするニューロンである. 1000 ms の刺激提示時間のうち, 最後の 400 ms について表示した.

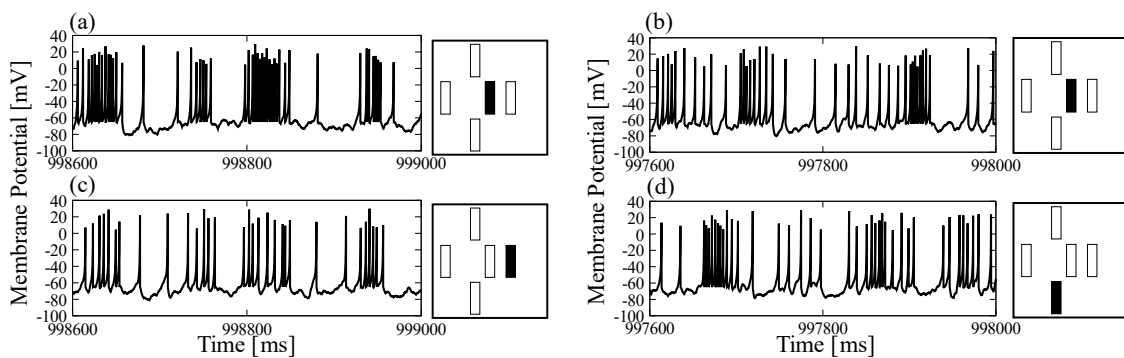


図 4.12. 学習後の Sensory 層の膜電位変化. 結果は, オフセット値が-2の時の, Bisection task の (a) 中央と (c) 横の線分をコードするニューロン, Vernier task の (b) 中央と (d) 縦の共線分をコードするニューロンである. 1000 ms の刺激提示時間のうち, 最後の 400 ms について表示した.

図 4.13 は、学習後の 2 つのタスクにおける中央と横の線分、あるいは中央と縦の共線分をコードするニューロン同士のスパイク相関を示している。Middle 層からのトップダウン信号は、Sensory 層において、Bisection task では同期応答、Vernier task では非同期応答を誘発した。Middle 層のタスクコンテキストを反映したスパイク応答は、Sensory 層の表現を変調し、Sensory-Middle-Decision システムが、タスク関連の行動と一貫して機能する事を可能にする。

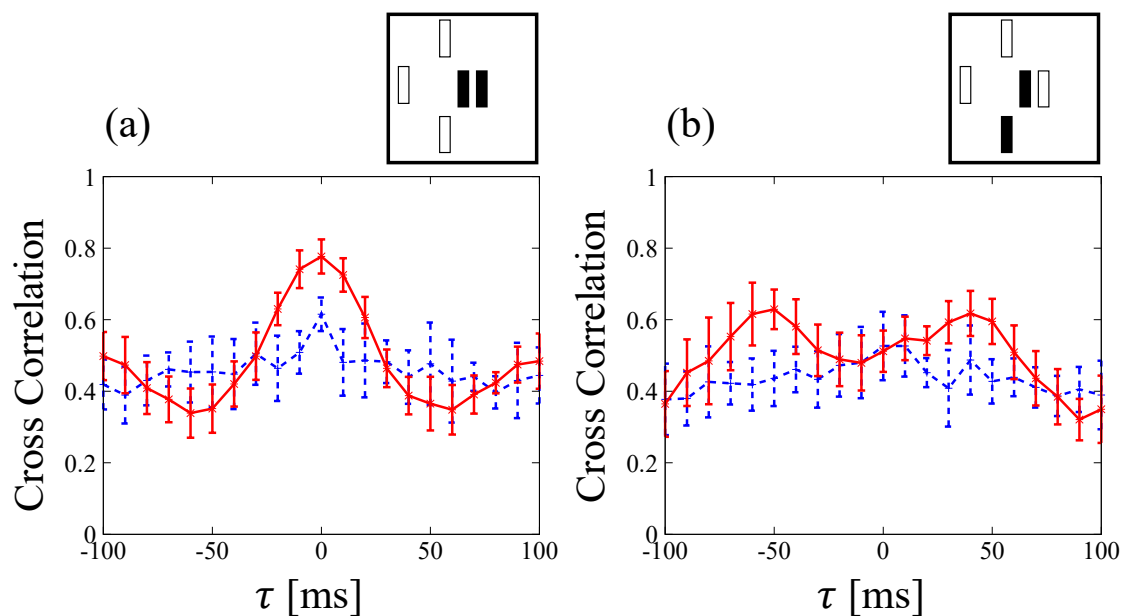


図 4.13. Sensory 層におけるニューロンペアのスパイク相関. (a) Bisection task. (b) Vernier task. ニューロンペアは、Bisection task では中央と横の線分をコードするニューロン、Vernier task では、中央と縦の共線分をコードするニューロンである。赤の実線と青の破線は、それぞれトップダウンの影響がある場合と無い場合の相関を表している。

4.6.4 適応行動とネットワークの変化過程

図 4.14 は, Bisection task において中央の線分をコードしているニューロンの, 適応行動とネットワークの変化過程を示している. Bisection task で横の線分をコードしているニューロンや, Vernier task の中央の線分と縦の共線分をコードしているニューロンに対する結果も同様である. 学習 0 回では, Sensory 層 (図 4.14. (a)), Middle 層 (図 4.14. (b)) とともに 2 分の 1 の確率で行動選択が行われる為, タスクに対する正答率は 50%となる. この時, 適応行動は行われておらず, フィルター関数も成長していない為, 不規則な発火を示した. 学習 100 回では, タスクに対する正答率が 90%を超えており, Sensory 層 (図 4.14. (c)), Middle 層 (図 4.14. (d)) で発火の増加が得られた. 学習 200 回では, タスクに対する正答率が 95%近くになっており, Sensory 層 (図 4.14. (e)), Middle 層 (図 4.14. (f)) で顕著なバースト発火となっていた.

本章で用いているモデルには, 自発的な膜振動を誘発させているフィルター関数が存在しており, 図 4.10 に示すように, 学習による適応行動が形成されると共に, フィルター関数によるベータリズムが生じている. しかしながら, モデルにおいては, フィルター関数の成長だけでなく, 各層の出力に対するシナプス結合荷重の成長も重要である. フィルター関数のみ成長してシナプス結合荷重が成長しなかった場合, 式 (4-8) の $w_{i,j}^{M-S}$ と $w_{i,k}^{M-D}$ は 0 のままなので, Middle 層の結果は図 4.14. (b) のままである. 以上の事から, 適応行動によってフィルター関数と各層の間のシナプス結合が形成される事によって, Middle 層のタスクコンテキストが表現され, その表現がトップダウン信号として Sensory 層の表現を変調している.

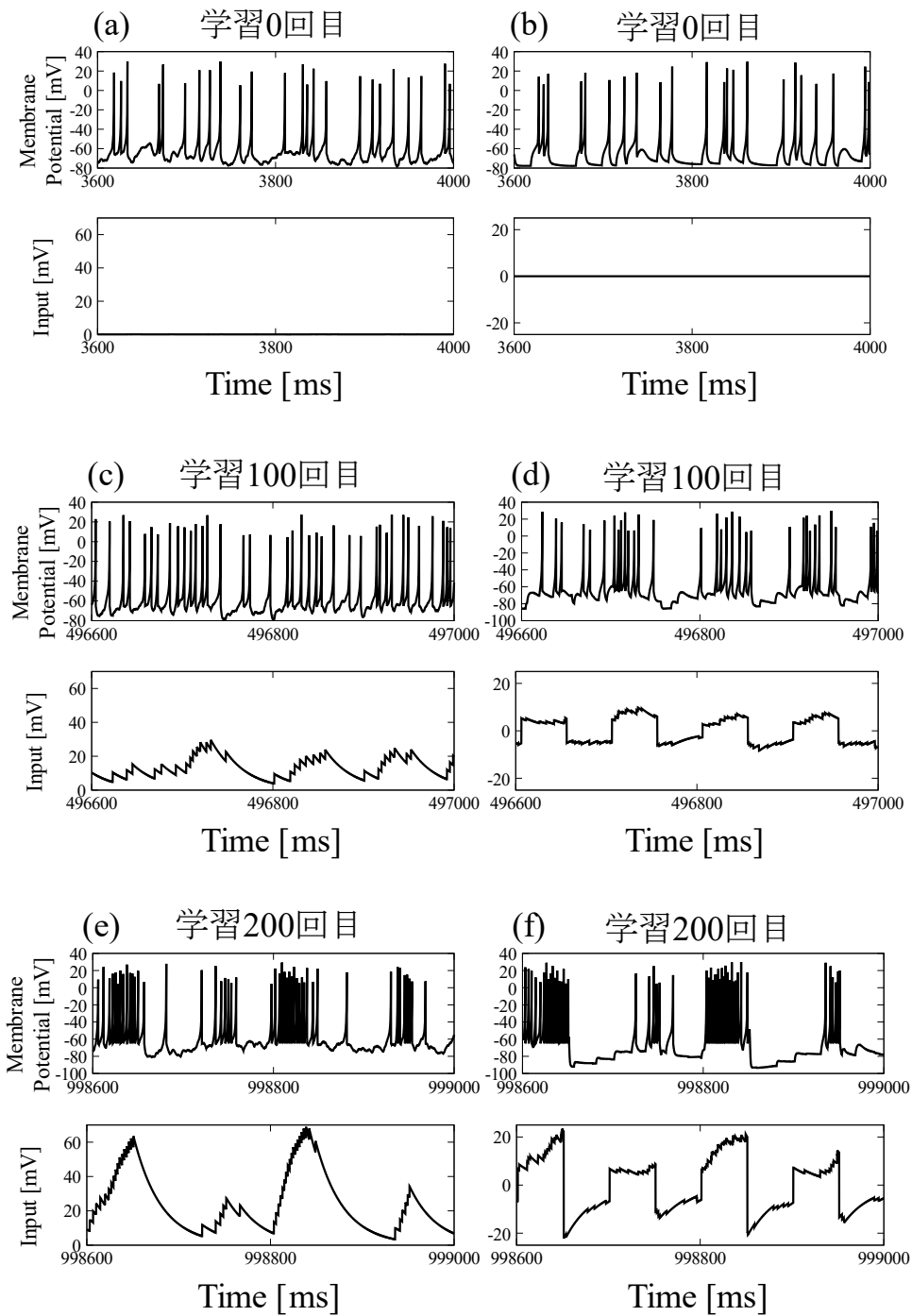


図 4.14. Bisection task において中央の線分をコードしているニューロンの、適応行動とネットワークの変化過程. (a), (c), (e) Sensory 層の膜電位変化 (上段) と Middle 層からのフィードバック入力 (下段). (b), (d), (f) Middle 層の膜電位変化 (上段) とフィルター関数の影響を受けた入力 (下段). 1000 ms の刺激提示時間のうち、最後の 400 ms について表示した.

4.7 まとめ

本章では、報酬学習が適応行動に応じてネットワークのシナプス構造をどのように変化させるかを示した。学習によってタスクに適切な行動が成長するにつれて、タスクコンテキストに依存する表現が **Middle** 層に表れ、トップダウン信号として **Sensory** 層のニューロンの応答を変化させる。 **Bisection task** は、学習によりタスクに関連した線分をコードする **Middle** 層のニューロンのシナプス結合の増加とスパイク間の同期応答が生成される。一方、 **Vernier task** では、タスク関連の線分をコードするニューロン間のシナプス結合の増加とスパイクの非同期の応答を引き出す。 **Middle** 層のニューロンからのトップダウン信号は、 **Sensory** 層のニューロンの応答に影響を及ぼす。これらの結果は、行動と感覚情報がトップダウンの影響によってどのようにリンクされているかについての神経回路メカニズムを与える。

第5章 まとめと議論

本研究では、トップダウンの V1 への影響について、脳リズムや介在ニューロン、適応行動との関連性を考慮しながら、Liらの知覚学習における2つの視覚認知タスクを参考にしたニューロンのネットワークモデルを作成して、シミュレーションを行った。

図 5.1 に、第 3 章の研究内容をまとめた。第 3 章のモデルで重要となっているのはタスク内容に応じたトップダウン信号の同期／非同期の仮定である。この仮定の根拠は、Binding problem と Ramalingam ら (2013) の実験結果である。ただし、ニューロンの同期発火と Binding problem が関係しないと言う報告 (Lamme and Spekreijse, 1998; Palanca and DeAngelis, 2005) もある事から、第 3 章のモデルで用いた仮定については更なる検討の必要がある。

第 3 章では、初期視覚野におけるタスクの特異的な情報が、トップダウン信号によって誘発される push-pull 効果とリズム振動の周波数横断的な結合、フィードフォワード+フィードバックループによって、制御されている事を示した。

V1 ニューロンの応答変調や LFP コヒーレンスのシミュレーション結果は、Ramalingam らの実験結果と一致していた。Ramalingam らは、視覚認知タスクにリズム振動が関与している事を示唆していたが、具体的な実験結果はまだ報告されていない。第 3 章のモデルでは、トップダウン信号のベータリズムが初期視覚野で生じるガンマリズムとカップルして、ガンマリズムの信号が強化される事を示した。これは Richter ら (2017, 2018) でも述べられており、視覚注意課題や視覚弁別課題において、低次視覚野と高次視覚野の間の因果関係が示されているが、その基盤となる神経回路メカニズムは明らかになっていない。第 3 章のモデルを使ったシミュレーション結果では、初期視覚野の情報処理に対するトップダウンの影響の神経メカニズムを明らかにして、課題内容の違いによるトップダウンの影響の違いを仮定して、ベータ振動とガンマ振動の周波数横断的な結合が、トップダウンの影響にどのように関与しているかを示した。

感覚ニューロンの応答は、PV ニューロン、SOM ニューロン、VIP ニューロンの3種類の介在ニューロンによって調整されており、特に VIP ニューロンの活性化によって SOM ニューロンの抑制が解除されると、感覚ニューロンの応答が増強される事が報告されており、これは注意効果のメカニズムであると考えられている (Pi et al., 2013; Zhang et al., 2014; Lee and Mihalas, 2017; Lee et al., 2013; Batista-Brito et al., 2018; Keller et al., 2020)。これらの研究では、SOM の抑制を解除する事による応答の増強のみ報告されているが、第 3 章のモデルでは、SOM の抑制解除がタスクコンテキストに応じた V1 Pyr ニューロンの応答を増強あるいは抑制する事を示した。これは、V1 におけるタスクコンテキストな情報は、タスクに関連するニューロンで誘発される抑制の時間的な相関によって調整されている。

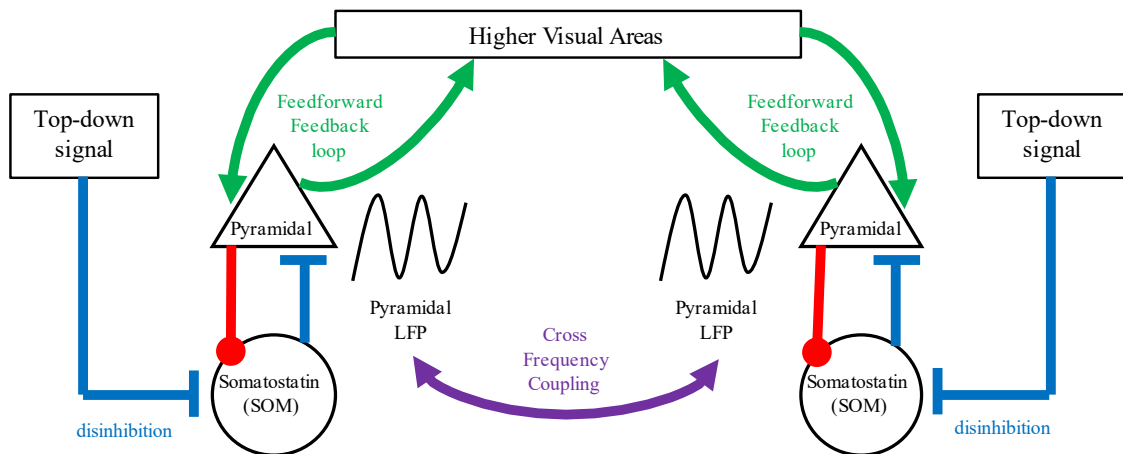


図 5.1. 第 3 章の研究内容

第 3 章のモデルは、トップダウン信号が初期視覚野に影響を及ぼす事を前提としてシミュレーションを行ったが、本来は、課題に対する適応行動に伴ってトップダウンも生成されていくと考えられる。図 5.2 に第 4 章の研究内容をまとめた。第 4 章で得られた結果は、適応行動によって、Sensory 層と Decision の間にある Middle 層で生じたタスク依存の表現が、トップダウン信号として Sensory 層のニューロン応答を変化させている事を示した。本研究では V1 から V4 までを Sensory 層、PFC 周辺を Middle 層と考えているが、Middle 層が視覚経路のどの領域に相当するか明らかになっていない。しかしながら、運動の情報処理に関する神経機構において、Middle 層によるタスクコンテキスト表現が適応行動と共に感覚層の応答に影響を与えている実験的知見がある (Law et al., 2009; Engel et al., 2015) 為、本研究においても Middle 層の存在を視覚系で考える事は妥当である。

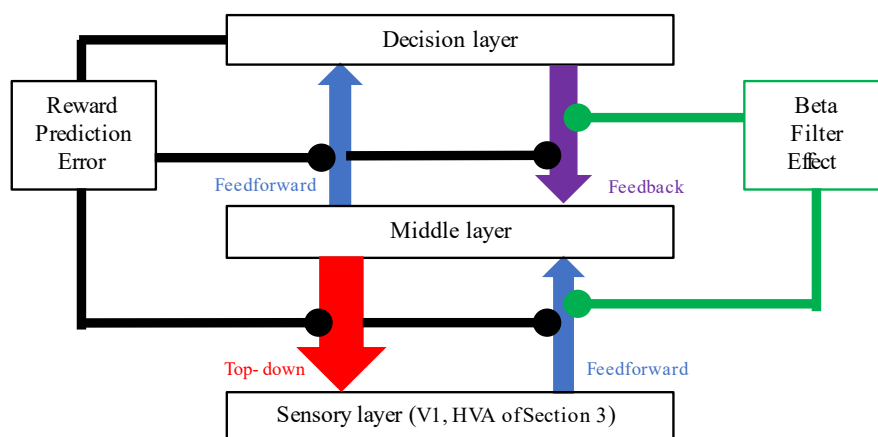


図 5.2. 第 4 章の研究内容

Schäfer ら (Schäfer et al., 2009) は、大脳皮質 II / III および V 層の V1 ニューロンのネットワークモデルを作成し、Bisection task におけるトップダウンメカニズムを提案している。彼らのモデルでは、task population という部分からの入力により、II / III 層のニューロンのゲインがトップダウン信号によって増加する事で、S / N 比が改善され、正のフィードバック結合が強化される事を示していた。Schäfer らのモデルにおいて、task population が何であるかは明らかになっておらず、どのようなメカニズムで S / N 比が改善されるのか分かっていない。第 4 章で使用したモデルでは、強化学習の一種である報酬予測誤差を用いた適応行動によるトップダウンの影響により、Sensory 層の神経回路に変化が生じる事を示している。

第 4 章のモデルは、Bisection task および Vernier task による結果を示したが、図 5.3 に表すように、知覚学習は他にも種類がある (Seitz, 2017)。これらの知覚学習について、第 4 章のモデルで実現できるかどうかをまとめたのが表 5.1 である。単純な刺激 (例えば, Texture) であれば、第 4 章のモデルを拡張すれば良いが、複雑な刺激 (例えば, Color) となると、第 4 章のモデルはアイデアとして利用して複雑なモデルを作成する必要があると考えている。

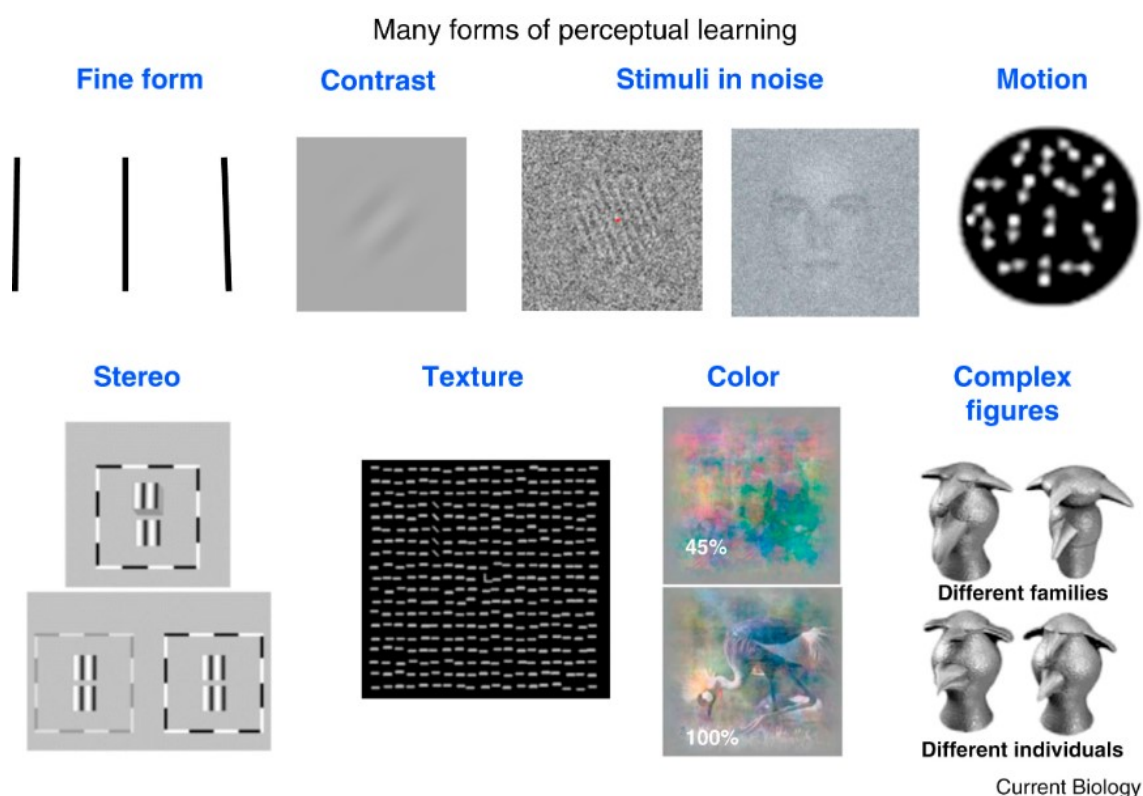


図 5.3. 様々な種類の知覚学習 (Seitz, 2017) .

表 5.1. 第 4 章のモデルを拡張, あるいはアイデアとして利用する事で
実現可能な知覚学習一覧

	拡張して実現可能	アイデアとして利用 する事で実現可能
Fine form	○	—
Contrast	○	—
Stimuli in noise	—	○
Motion	○	—
Stereo	—	○
Texture	○	—
Color	—	○
Complex figures	—	○

第 3 章および第 4 章のモデルでは, タスクに関連した線分同士の繋がりを強調したモデルとなっており, モデルの自由度を狭めている. 本来であれば, ニューロンのネットワークは, タスクに関連するかどうか関係なく全てのニューロンが活動し, 結合しているはずである. 本研究では, タスクに関連していないニューロンの活動や繋がりは弱く, 関連しているニューロンに対して, 発火の閾値以下の影響しか与えていないと考えた為, モデルの自由度を狭めた. また, モデルのバックグラウンドとして, トップダウン信号のベータリズムに関する矩形波が存在する. これは, PV-SOM-VIP による介在ニューロンのシステムによって, リズム振動が機能している (Lee et al., 2018). 第 3 章では一部を適用させ, 4 章では膜振動効果として用いた. 生理学的な事実に基づくリズムの効果を取り入れる為には, 大規模なニューロンのネットワークモデルが必要である. 本研究では, 全体的にトップダウン信号の影響に関する最小限のモデル構築から始めており, 今後モデルを拡張しながら更なる研究を行う必要があると考えている.

謝辞

本研究を進めるにあたり、多くの方々にご指導、ご支援いただきました。榎森 与志喜教授、米田 仁紀教授、桂川 眞幸教授、古川 裕介特任准教授、修士の時にラボワークの受け入れをして頂いた国立極地研究所・国立天文台・東京農工大学の関係者の皆様、家族、榎森研究室の皆さんに、深く感謝申し上げます。

参考文献

Adini, Y., Sagi, D., Tsodyks, M. 2002. Context-enabled learning in the human visual system. *Nature*. 415, 790-793. doi: 10.1038/415790a.

Ahissar, M., Hochstein, S., 2004. The reverse hierarchy theory of visual perceptual learning. *Trends Cogn Sci*. 8, 457-464. doi: 10.1016/j.tics.2004.08.011.

Averbeck, B.B., Costa, V. 2017. Motivational neural circuits underlying reinforcement learning. *Nat Neurosci*. 20, 505-512. doi: 10.1038/nn.4506.

Aydore, S., Pantazis, D., Leahy, R.M., 2013. A note on the phase locking value and its properties. *Neuroimage*. 74, 231-244. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.02.008.

Bastos, A.M., Vezoli, J., Bosman, C.A., Schoffelen, J-M., Oostenveld, R., Dowdall, J.R., Weerd, P.D., Kennedy, H., Fries, P. 2015. Visual Areas Exert Feedforward and Feedback Influences through Distinct Frequency Channels. *Neuron*. 85, 390-401. doi: 10.1016/j.neuron.2014.12.018.

Bosman, C.A., Schoffelen, J-M., Brunet, N., Oostenveld, R., Bastos, A.M., Womelsdorf, T., Rubehn, B., Stieglitz, T., Weerd, P.D., Fries, P., 2012. Attentional stimulus selection through selective synchronization between monkey visual areas. *Neuron*. 75, 875-888. doi: 10.1016/j.neuron.2012.06.037.

Bressler, S.L., Richter, C.G., Chen, Y., Ding, M., 2007. Cortical functional network organization from autoregressive modeling of local field potential oscillations. *Statistics in Medicine*. 26, 3875-3885. doi: 10.1002/sim.2935.

Bressler, S.L., Richter, C.G., 2015. Interareal oscillatory synchronization in top-down neocortical processing. *Curr Opin Neurobiol*. 31, 62-66. doi: 10.1016/j.conb.2014.08.010.

Budd, J.M.L., 1998. Extrastriate feedback to primary visual cortex in primates: a quantitative analysis of connectivity. *Proc Biol Sci*. 265, 1037-1044. doi: 10.1098/rspb.1998.0396.

Buschman, T.J., Miller, E.K., 2007. Top-Down Versus Bottom-Up Control of Attention in the Prefrontal and Posterior Parietal Cortices. *Science*. 315, 1860-1862. doi: 10.1126/science.1138071.

Engel, A.K., Fries, P., Singer, W., 2001. Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing. *Nat Rev Neurosci.* 2, 704-716. doi: 10.1038/35094565.

Engel, T., Chaisangmongkon, W., Freedman, D.J., Wang, X-J. 2015. Choice-correlated activity fluctuations underlie learning of neuronal category representation. *Nat Commun.* 6. doi: 10.1038/ncomms7454.

Fahle, M., 2002. Perceptual learning: gain without pain?. *Nat Neurosci.* 5, 923-924. doi: 10.1038/nm1002-923.

Fries, P., 2005. A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. *Trends Cogn Sci.* 9, 474-480. doi: 10.1016/j.tics.2005.08.011.

Fries, P., 2015. Rhythms For Cognition: Communication Through Coherence. *Neuron.* 88, 220-235. doi: 10.1016/j.neuron.2015.09.034.

Gilbert, C.D., Sigman, M., 2007. Brain States: Top-Down Influences in Sensory Processing. *Neuron.* 54, 677-696. doi: 10.1016/j.neuron.2007.05.019.

Gilbert, C.D., Li, Wu., 2013. Top-down influences on visual processing. *Nat Rev Neurosci.* 14, 350-363. doi: 10.1038/nrn3476.

Gregory, R., 1970. *The Intelligent Eye.* London: Weidenfeld and Nicolson.

Hashimoto, T., Matsubara, T., Lewis, DA., 2010. Schizophrenia and cortical GABA neurotransmission. *Seishin Shinkeigaku Zasshi.* 112, 439-452. PMID: 20560363.

Hubel, D.H., Wiesel, T.N., 1962. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol.* 160, 106-154. doi: 10.1113/jphysiol.1962.sp006837.

Hubel, D.H., Wiesel, T.N., 1968. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol.* 195, 215-243. doi: 10.1113/jphysiol.1968.sp008455.

Izhikevich, E.M., 2003. Simple model of spiking neurons. *IEEE Trans Neural Netw.* 14, 1569-1572. doi: 10.1109/TNN.2003.820440.

Izhikevich, E.M., 2004. Which Model to Use for Cortical Spiking Neurons? *IEEE Trans Neural Netw.* 15, 1063-1070. doi: 10.1109/TNN.2004.832719.

Kamiyama, A., Fujita, K., Kashimori, Y. 2016. A neural mechanism of dynamic gating of task-relevant information by top-down influence in primary visual cortex. *BioSys.* 150, 138-148. doi: 10.1016/j.biosystems.2016.09.009.

van Kerkoerle, T., Self, M.W., Dagnino, B., Gariel-Mathis, M-A., Poort, J., van der Togt, C., Roelfsema, P.R. 2014. Alpha and gamma oscillations characterize feedback and feedforward processing in monkey visual cortex. *Proc Natl Acad Sci USA.* 111, 14332-14341. doi: 10.1073/pnas.1402773111.

Kinchla, R. A., Wolfe, J. M., 1979. The order of visual processing: “Top-down,” “bottom-up,” or “middle-out”. *Perception & Psychophysics.* 25, 225–231. doi: 10.3758/BF03202991.

Kubota, Y., 2014. Neuron Subtypes and Microcircuits in Neocortex. *The Brain & Neural Networks.* 21, 122-131. doi: 10.3902/jnns.21.122.

Kubota, Y., Karube, F., Nomura, M., Kawaguchi, Y., 2016. The Diversity of Cortical Inhibitory Synapses. *Front Neural Circuits.* 10. doi: 10.3389/fncir.2016.00027.

Lamme, V.A.F., Roelfsema, P.R., 2000. The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends Neurosci.* 23, 571-579. doi: 10.1016/s0166-2236(00)01657-x.

Lamme, V.A.F., Spekreijse, H., 1998. Neuronal synchrony does not represent texture segregation. *Nature.* 396, 362-366. doi: 10.1038/24608.

Law, C.T., Gold, J. 2009. Reinforcement learning can account for associative and perceptual learning on a visual-decision task. *Nat Neurosci.* 12, 655–663. doi: 10.1038/nn.2304.

Lee, B., Shin, D., Gross, S.P., Cho, K-H., 2018. Combined Positive and Negative Feedback Allows Modulation of Neuronal Oscillation Frequency during Sensory Processing. *Cell Rep.* 25, 1548-1560.e3. doi: 10.1016/j.celrep.2018.10.029.

Lennie, P., 2003. Receptive fields. *Curr Biol.* 13, 216-219. doi: 10.1016/s0960-9822(03)00153-2.

Li, W., Piëch, V., Gilbert, C.D., 2004. Perceptual learning and top-down influences in primary visual cortex. *Nat Neurosci.* 7, 651-657. doi: 10.1038/nm1255.

Markram, H., Toledo-Rodriguez, M., Wang, Y., Gupta, A., Silberberg, G., Wu, C., 2004. Interneurons of the neocortical inhibitory system. *Nat Rev Neurosci.* 5, 793–807. doi: 10.1038/nrn1519.

Michalareas, G., Vezoli, J., van Pelt, S., Schoffelen, J-M., Kennedy, H., Fries, P. 2016. Alpha-beta and gamma rhythms subserve feedback and feedforward influences among human visual cortical areas. *Neuron.* 89, 384-397. doi: 10.1016/j.neuron.2015.12.018.

Muckli, L., 2010. What Are We Missing Here? Brain Imaging Evidence for Higher Cognitive Functions in Primary Visual Cortex V1. *Int J Imaging Syst Technol.* 20, 131-139. doi: 10.1002/ima.20236.

Muckli, L., Petro, L.S., 2013. Network interactions: non-geniculate input to V1. *Curr Opin Neurobiol.* 23, 195-201. doi: 10.1016/j.conb.2013.01.020.

Namburi, P. 2015. Simulating neural spike trains.
<https://praneethnamburi.com/2015/02/05/simulating-neural-spike-trains/>

Palanca, B.J., DeAngelis, G. C., 2005. Does neuronal synchrony underlie visual feature grouping? *Neuron.* 46, 333-346. doi: 10.1016/j.neuron.2005.03.002.

Piëch, V., Li, W., Reeke, G.N., Gilbert, C.D., 2013. Network model of top-down influences on local gain and contextual interactions in visual cortex. *Proc Natl Acad Sci.* 110, E4108-4117. doi: 10.1073/pnas.1317019110.

Ramalingam, N., McManus, J.N.J., Li, W., Gilbert, C.D., 2013. Top-Down Modulation of Lateral Interactions in Visual Cortex. *J Neurosci.* 33, 1773-1789. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3825-12.2013.

Rao, R., Ballard, D., 1999. Predictive coding in the visual cortex: a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nat Neurosci.* 2, 79-87. doi: 10.1038/4580.

Rauss, K., Pourtois, G., 2013. What is Bottom-Up and What is Top-Down in Predictive Coding? *Front Psychol.* 4, 276. doi: 10.3389/fpsyg.2013.00276.

Rescorla, R.A., Wagner, A., 1972. A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. *Classical Conditioning II: Current Research and Theory*.

Richter, C.G., Thompson, W.H., Bosman, C.A., Fries, P. 2017. Top-Down Beta Enhances Bottom-Up Gamma. *J Neurosci*. 37, 6698-6711. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3771-16.2017.

Richter, C.G., Coppola, R., Bressler, S.L. 2018. Top-down beta oscillatory signaling conveys behavioral context in early visual cortex. *Sci Rep*. 8. doi: 10.1038/s41598-018-25267-1.

Roelfsema, P., Holtmaat, A. 2018. Control of synaptic plasticity in deep cortical networks. *Nat Rev Neurosci*. 19, 166-180. doi: 10.1038/nrn.2018.6.

Saiki, J. 2009. Binding problems in Visual Short-term Memory. *The Brain & Neural Networks*. 16, 12-21. doi: 10.3902/jnns.16.12.

Schäfer, R., Vasilaki, E., Senn, W. 2007. Perceptual Learning via Modification of Cortical Top-Down Signals. *PLoS Comput Biol*. 3. doi: 10.1371/journal.pcbi.0030165.

Schäfer, R., Vasilaki, E., Senn, W. 2009. Adaptive Gain Modulation in V1 Explains Contextual Modifications during Bisection Learning. *PLoS Comput Biol*. 5. doi: 10.1371/journal.pcbi.1000617.

Schultz, W. 2016. Dopamine reward prediction-error signalling: a two-component response. *Nat Rev Neurosci*. 17, 183-195. doi: 10.1038/nrn.2015.26.

Seitz, A. R., 2017. Perceptual learning. *Curr Biol*. 10. 631-636. doi: 10.1016/j.cub.2017.05.053.

Seymour, R.A., Rippon, G., Kessker, K., 2017. The detection of phase amplitude coupling during sensory processing. *Front Neurosci*. 11. doi: 10.3389/fnins.2017.00487.

von Stein, A., Chiang, C., König, P., 2000. Top-down processing mediated by interareal synchronization. *Proc Natl Acad Sci USA*. 97, 14748-14753. doi: 10.1073/pnas.97.26.14748.

Tani, R., Yano, S., Kashimori, Y., 2018. A mechanism of top-down influence on V1 responses generated by adaptive behavior in perceptual task. *IEEE Xplore*, 1026-1030. doi: 10.1109/SCIS-ISIS.2018.00170.

Taniguchi, H. 2014. Genetic dissection of GABAergic neural circuits in mouse neocortex. *Front Cell Neurosci.* 27, doi: 10.3389/fncel.2014.00008.

Teich, A.F., Qian, N. 2003. Learning and adaptation in a recurrent model of V1 orientation selectivity. *J Neurophysiol.* 89, 2086-2100. doi: 10.1152/jn.00970.2002.

Tong, F., 2013. Primary visual cortex and visual awareness. *Nat Rev Neurosci.* 4, 219-229. doi: 10.1038/nrn1055.

Thorndike, E.L. 1911. *Animal Intelligence: Experimental Studies.* New York, NY: MacMillan.

Treisman, A., 1985. Preattentive processing in vision. *Comput. Vis. Graph. Image Proc.* 40, 156-177. doi: 10.1016/S0734-189X(85)80004-9.

Van Essen, D.C., Maunsell, J.H.R., 1983. Hierarchical organization and functional streams in the visual cortex. *Trends Neurosci.* 6, 370-375. doi: 10.1016/0166-2236(83)90167-4.

Wertheimer, M., 1938. Gestalt theory. In W. D. Ellis (Ed.), *A source book of Gestalt psychology*, 1–11. Kegan Paul, Trench, Trubner & Company. doi: 10.1037/11496-001.

Wolfe, J. M., Bennett, S. C., 1997. Preattentive object files: shapeless bundles of basic features. *Vision Res.* 37, 25-43. doi: 10.1016/s0042-6989(96)00111-3.

Yotsumoto, Y., Watanabe, T., 2008. Defining a Link between Perceptual Learning and Attention. *PLoS Biol.* 6, 1623-1626. doi: 10.1371/journal.pbio.0060221.

Zhaoping, L., Herzog, M.H., Dayan, P. 2003. Nonlinear ideal observation and recurrent preprocessing in perceptual learning. *Network.* 14, 233-247. doi: 10.1088/0954-898X_14_2_304.

Zheng, C., Colgin, L.L., 2015. Beta and gamma rhythms go with the flow. *Neuron.* 85, 236-237. doi: 10.1016/j.neuron.2014.12.067.

関連論文

Tani, R., Kashimori, Y., 2021. Coordination of top-down influence on V1 responses by interneurons and brain rhythms. *BioSystems*. 207, 104452. doi: 10.1016/j.biosystems.2021.104452. (3章に相当)

参考論文

国際会議プロシーディングス (査読付き)

Tani, R., Kashimori, Y., 2018. A Neural Network Model for Gating Task-Relevant Information by Rhythmic Oscillations. *Lecture Notes in Computer Science, L. Cheng et al.*, 11302, 194-202. doi: 10.1007/978-3-030-04179-3_17. (3章に相当)

Tani, R., Yano, S., Kashimori, Y., 2018. A mechanism of top-down influence on V1 responses generated by adaptive behavior in a perceptual task. *IEEE Xplore*, 1026-1030. doi: 10.1109/SCIS-ISIS.2018.00170. (4章に相当)

国際会議

ポスター発表

Tani, R., Yano, S., Kashimori, Y., 2018. A mechanism of top-down influence on V1 responses generated by adaptive behavior in perceptual task. SCIS-ISIS2018. Toyama, Japan.

Tani, R., Kashimori, Y., 2018. A Neural Network Model for Gating Task-Relevant Information by Rhythmic Oscillations. ICONIP2018. Siem Reap, Cambodia.

Tani, R., Kashimori, Y., 2020. Brain rhythms enhance top-down influence on V1 responses in perceptual learning. CNS2020. Online.

国際シンポジウム

ポスター発表

Tani, R., Kashimori, Y., 2020. Top-down control of rhythmic communication of visual areas in perceptual learning. The 8th International Neural Microcircuit Conference. Nagano, Japan.

Tani, R., Kashimori, Y., 2020. A role of rhythmic oscillations in top-down influence of visual areas in perceptual learning. The 8th RIEC International Symposium on Brain Functions and Brain Computer. Miyagi, Japan.

国内会議

ポスター発表

谷 遼, 榎森 与志喜. 2019. 一次視覚野のトップダウン効果における脳内リズムの役割. 日本視覚学会 2019 冬季大会. 神奈川大学.

谷 遼, 榎森 与志喜. 2020. 知覚学習における一次視覚野へのトップダウン効果と脳内リズムの機能的役割. 第 43 回日本神経科学大会. オンライン.

谷 遼, 榎森 与志喜. 2021. 感覚層と意思決定層の間にある中間層でのタスクコンテキスト表現. 日本視覚学会 2021 夏季大会. オンライン.