

視覚皮質における図方向検出メカニズムの神経回路モデル

—視覚的注意による発火と同期の変調—

Attention-Dependent Modulation on Spike Synchrony and Firing Rates for Border-Ownership Selective Neurons in a Network Model

我妻 伸彦^{*1}
Nobuhiko WagatsumaRudiger von der Heydt^{*2}
Rudiger von der HeydtErnst Niebur^{*2}
Ernst Niebur^{*1} 東京電機大学
Tokyo Denki University^{*2} Johns Hopkins University
Johns Hopkins University

The firing rate of a border-ownership selective (BOS) neuron encodes where a foreground figure is located [Zhou 00]. Recent experiment [Martin 13] showed that visual attention increases rates of BOS neurons and decreases spike synchrony between them. To understand the mechanisms of attentional modulation of BOS neurons, we developed a network model. In the model, BOS neurons receive synaptic inputs which reflect visual stimuli. The strength of the synaptic input is multiplicatively modulated by the activity of Grouping neurons (G) which receive their input from BOS neurons and whose activity represents the object location [Craft 07]. Furthermore, the rate of a G neuron is increased by attention to an object represented by it. Model simulations reproduce physiological results. Our results suggest that attention multiplicatively emphasizes synaptic currents due to visual stimuli. They furthermore suggest that attention exerts its influence on BOS neurons by boosting the rates of G neurons.

1. はじめに

物体とその位置を認識するために、最も本質的な問題は視野領域中の物体領域(図)を背景(地)から分離する事である。この処理の中で重要なのが、図と地の境界である輪郭からの図方向の決定である(Figure 1)。生体の図方向検出に大きな役割を果たすと考えられる神経細胞がサルの大脳第 2 次視覚野(V2)で発見された。この神経細胞は、その受容野に投影された境界が、そのどちら側に所属するか(物体が存在するか)に対して選択性を持つ(Border-Ownership 選択性(BOS)細胞)[Zhou 00]。BOS 細胞の反応特性を説明する様々な計算モデルが提案されている[Sakai 12] [Wagatsuma 08][Wagatsuma 13]。特に、Craft らは、BOS 細胞が検出した図方向を統合し、物体領域を検出する Grouping 細胞の存在を仮定する計算モデルを提案した(Grouping 細胞仮説、Figure 2)[Craft 07]。Grouping 細胞から投射されるトップダウン信号が、BOS 細胞の多様な反応特性を再現する。

我々の視覚系は視野の中で最も重要と考えられる空間・物体に焦点を当て、そこを重点的に処理している。これが視覚的注意である[Posner 80]。視覚的注意は情報を取捨選択し、実環境に適応するための生体の知覚戦略である。近年の研究により、視覚的注意が V2 の BOS 細胞の反応を変調させる事が明らかになった[Qiu 07] [Martin 13]。特に、Martin らは、同一物体の図方向を検出する BOS 細胞の活動が、視覚的注意により活性化される一方、これらの細胞間の同期発火が注意により抑制される事を報告した(Figure 3)。この BOS 細胞の発火頻度と同期発火に対する対照的な注意変調作用の皮質メカニズムはまだ明らかになっていない。

本研究では、注意による BOS 細胞の活動変調の皮質メカニズムを計算論的に検証した。Grouping 細胞仮説に基づき、視

覚刺激に相当するボトムアップ的入力と第 4 次視覚野(V4)の Grouping 細胞によるトップダウン的信号を、V2 の BOS モデル細胞が統合する(Figure 4(a))。特に、物体情報と視覚的注意を反映する Grouping 細胞からのトップダウン信号は、BOS モデル

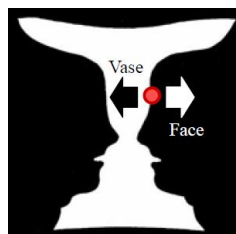


Figure 1. 図領域分離による物体知覚の変化。図は多義図形ルビンのつぼを示す。図中の輪郭上の○から左側に図が存在すると考えるとつぼ(Vase)が知覚される。図方向が右側へと反転すると顔(Face)が知覚される。輪郭からの図方向決定により、物体知覚が大きく変化される。

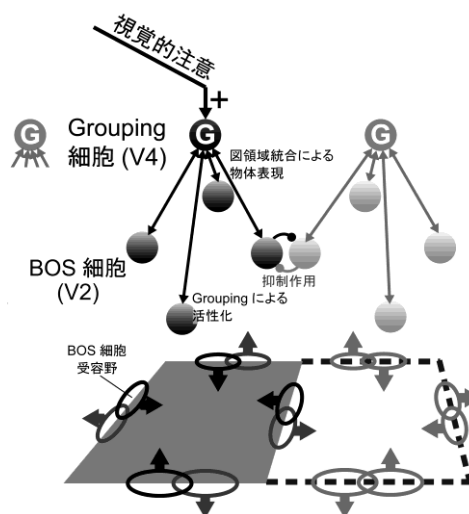


Figure 2. Grouping 細胞仮説[Craft 07]。第 2 次視覚野(V2)の BOS 細胞が検出した図領域を、第 4 次視覚野(V4)に存在する Grouping 細胞が統合する。BOS 細胞-Grouping 細胞間の相互作用が大脳視覚野の物体表現とその位置検出に重要な役割を果たす。

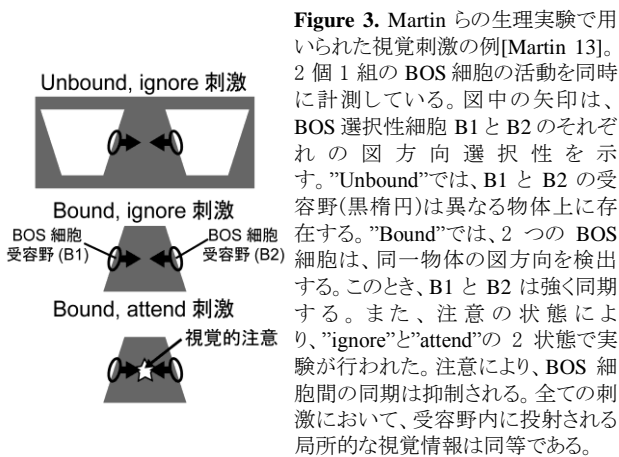


Figure 3. Martin らの生理実験で用いられた視覚刺激の例[Martin 13]。2 個 1 組の BOS 細胞の活動を同時に計測している。図中の矢印は、BOS 選択性細胞 B1 と B2 のそれぞれの図方向選択性を示す。“Unbound”では、B1 と B2 の受容野(黒楕円)は異なる物体上に存在する。“Bound”では、2 つの BOS 細胞は、同一物体の図方向を検出する。このとき、B1 と B2 は強く同期する。また、注意の状態により、“ignore”と“attend”の 2 状態で実験が行われた。注意により、BOS 細胞間の同期は抑制される。全ての刺激において、受容野内に投射される局所的な視覚情報は同等である。

細胞へのボトムアップ的シナプス電流を一時的に修飾する (Figure 4(b))。モデルのシミュレーション結果は、サル電気生理実験により示された BOS 細胞の発火頻度と神経活動同期の注意に起因する対照的な変調特性[Martin 13]を良く再現した。これらの結果は、注意による物体検出の視覚情報処理メカニズムを予測する。

2. 提案モデル

提案する皮質ネットワークモデルは、以下の仮説に基づき構築される。

- (1) 大脳視覚野 V2 の BOS 細胞により検出された図領域を統合する V4 の Grouping 細胞が、トップダウン的に BOS 細胞に作用する(Figure 4(a))[Craft 07][Mihalas 11]。
- (2) Grouping 細胞が投射するトップダウン的入力、BOS 細胞へのボトムアップ入力のシナプス荷重を特定の期間、修飾する(Figure 4(b))。

注意により活性化された Grouping 細胞は、BOS 細胞へ投射されるシナプス電流を強調する。これにより、BOS 細胞の反応と同期発火が変調される。

2.1 モデル概要

モデル概要図を Figure 4(a)に示す。本研究では、視覚的注意が作用する BOS 細胞の皮質メカニズムの本質を理解するため、モデルの神経回路ネットワークは、最小限のモデル細胞とシナプス結合のみで構築した。モデルは、図方向に対して選択

性を持つ BOS モデル細胞により表現される V2、そして Grouping 細胞が物体情報と視覚的注意を仲介する V4 で構成される。各視覚野の詳細は、以下の節で説明する。

2.2 第 2 次視覚野 V2

大脳第 2 次視覚野 V2 に相当し、BOS モデル細胞により構成される。本研究では、単純化のため 2 つの BOS モデル細胞を考える(B1 と B2, Figure 4(a))。BOS モデル細胞 B1 と B2 は、その受容野内に呈示された視覚情報の図方向に対して選択性を持つ。ここでは、BOS モデル細胞 B1 が図方向右、B2 が図方向左にそれぞれ選択性を持つと仮定する。B1 と B2 は、Integrate & Fire モデル細胞により表現される。モデル細胞の数学的な記述と各パラメータは、先行研究に基づき、決定した [Wagatsuma 11]。

BOS モデル細胞は、ボトムアップ的な視覚入力と Grouping 細胞からのトップダウン的信号の両方を受ける。BOS モデル細胞への視覚入力は、その受容野内に呈示される局所的な視覚情報により決定され、視覚刺激の大域的な構造や注意の状態とは独立している。また、Martin らの実験において、BOS 細胞受容野内に呈示された局所的な視覚情報は常に同一である (Figure 3) [Martin 13]。そのため、本研究のすべてのシミュレーションにおいて、ボトムアップ的な視覚入力は、675Hz の独立 Poisson モデル細胞で与えられる。Grouping 細胞については、次節で説明する。

2.3 第 4 次視覚野 V4

第 4 次視覚野 V4 をモデル化し、Grouping 細胞により構成される。Grouping 細胞仮説に基づき、Grouping 細胞は BOS 細胞が検出する図領域を統合し、視覚的注意を仲介すると仮定する [Craft 07]。提案モデルにおいて、Grouping 細胞は独立 Poisson モデル細胞で与えられ、BOS モデル細胞 B1 と B2 へ共通のトップダウン入力として作用する(Figure 4(a))。本研究では、単純化のため、呈示される大域的な視覚刺激の構造 (“Unbound”と “Bound”、Figure 3)を Grouping 細胞の発火率で表現される。ここでは、“Unbound, ignore”の刺激を 2Hz、“Bound, ignore”を 15Hz、そして “Bound, attend”を 25Hz の発火率を持つ Grouping 細胞で表現する。対照的に、すべてのモデルシミュレーションで用いられたボトムアップ的視覚入力の発火率は同一である。そのため、それぞれのシミュレーションにおける BOS モデル細胞の反応変調は Grouping 細胞の発火頻度に起因する。

提案モデルにおいて、Grouping 細胞は、2 つの BOS モデル

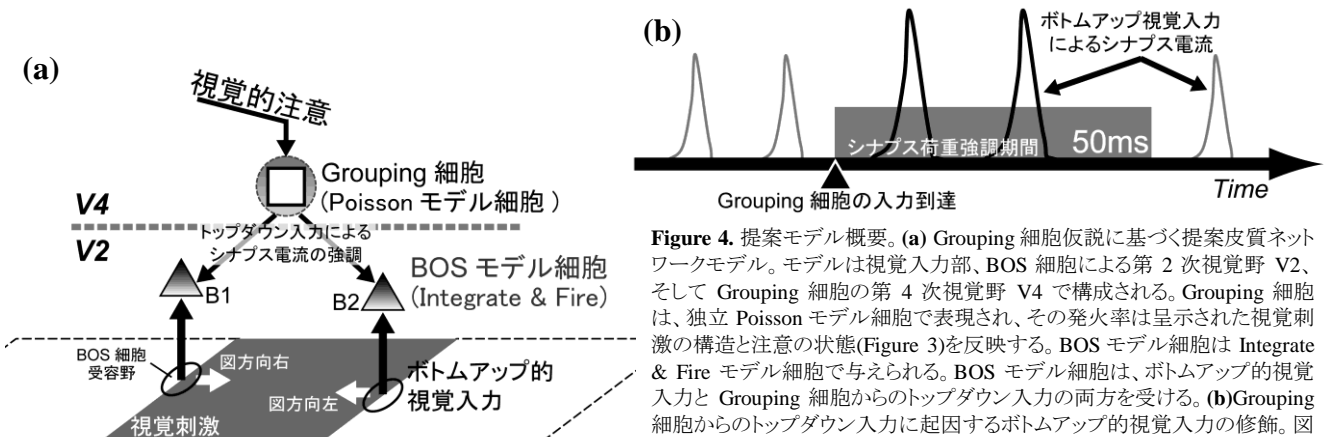


Figure 4. 提案モデル概要。(a) Grouping 細胞仮説に基づく提案皮質ネットワークモデル。モデルは視覚入力部、BOS 細胞による第 2 次視覚野 V2、そして Grouping 細胞の第 4 次視覚野 V4 で構成される。Grouping 細胞は、独立 Poisson モデル細胞で表現され、その発火率は呈示された視覚刺激の構造と注意の状態(Figure 3)を反映する。BOS モデル細胞は Integrate & Fire モデル細胞で与えられる。BOS モデル細胞は、ボトムアップ的視覚入力と Grouping 細胞からのトップダウン入力の両方を受ける。(b) Grouping 細胞からのトップダウン入力に起因するボトムアップ的視覚入力の修飾。図は、BOS モデル細胞における、Grouping 細胞からの入力によるシナプス電流の強調を示している(陰部分)。Grouping 細胞からの入力は、50ms の間、視覚入力からのシナプス荷重を乗算的に増加させる。

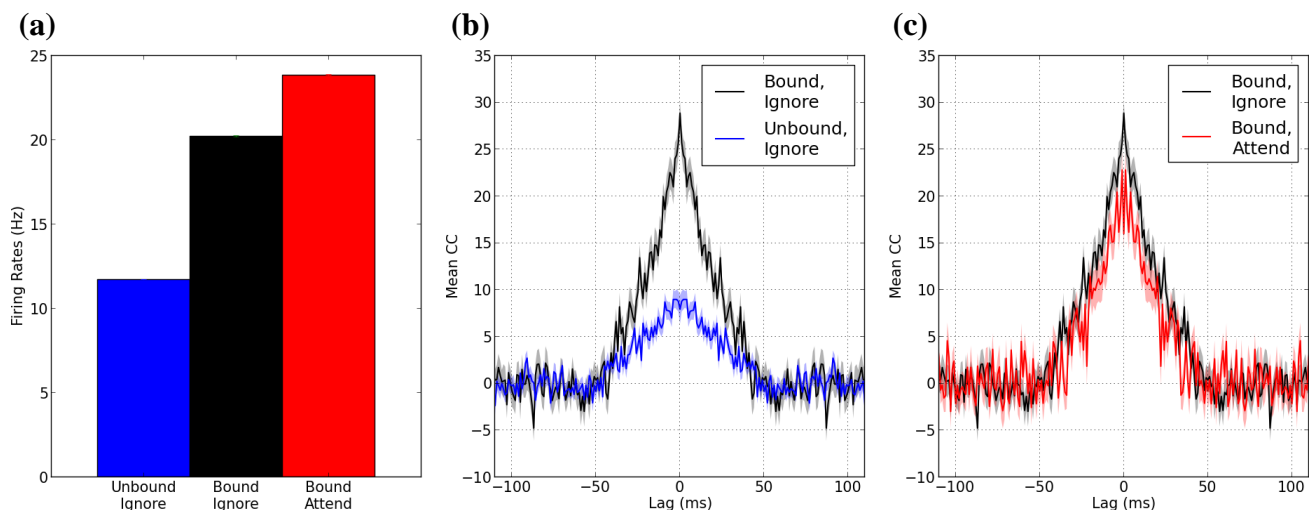


Figure 5. 提案モデルのシミュレーション結果。(a)3つの視覚刺激状態によるBOSモデル細胞の発火率。Figure 3で示された“Unbound, ignore”を青、“Bound, ignore”を黒、そして“Bound, attend”を赤で示す。これらの刺激状態は、Grouping細胞(V4)の発火率により区別される。Grouping細胞からの入力頻度に依存して、BOSモデル細胞の発火率が変調した。(b)BOSモデル細胞B1とB2間の相互相関による神経細胞同期(“Unbound, ignore”と“Bound, ignore”)。“Unbound, ignore”を青、“Bound, ignore”を黒で示す。それぞれ、シミュレーション50回の平均を示している。提案モデルによる同一物体表現(“Bound”)により、2つのBOSモデル細胞が強く同期する。(c)視覚的注意によるBOSモデル細胞間の神経細胞同期変調。図は、“Bound, ignore”(黒)と“Bound, attend”(赤)に対する相関を示す。高い発火率を与えたGrouping細胞により、BOSモデル細胞間の同期は抑制された。モデルは、発火率と同期に対する対照的な注意の変調作用を示した。これらの変調特性は、Martinらが報告した生理学的知見と良く一致する[Martin 13]。

細胞B1, B2への共通入力として機能する[Craft 07]。BOSモデル細胞へと到達したGrouping細胞の信号により、ボトムアップ的視覚入力のシナプス電流が50msの間、強調される(Figure 4(b))。Grouping細胞からのトップダウン的入力、BOSモデル細胞の活動へ直接的に影響しない。

3. シミュレーション結果

図領域知覚に重要な役割を果たすBOS細胞の活動を変調させる視覚的注意の皮質メカニズムを検証するため、Martinらが行った電気生理実験[Martin 13]と同様の視覚刺激と視覚的注意(Figure 3)をモデルに与え、シミュレーションを行った。彼女らの実験により、Unbound状態の視覚刺激(Figure 3, “Unbound, ignore”)よりも、Bound状態の刺激(Figure 3, “Bound, ignore”)がBOS細胞の発火頻度と活動同期を促進させる事が報告された。Bound状態の視覚刺激への注意(Figure 3, “Bound, attend”)は、BOS細胞の反応をさらに活性化させる一方、同期を有意に抑制した。

BOS細胞の活動と注意によるその活動変調を計測したサルの電気生理実験に相当するモデルのシミュレーション結果をFigure 5に示す。各視覚刺激に対して、生体時間250sec(250000ms)のシミュレーションを50回行った。視覚野V4のGrouping細胞の発火率が、Figure 3で示した視覚刺激と注意状態を反映する。Figure 5(a)は、Martinらの生理実験で用いられた3つの視覚刺激に対する提案モデルのBOSモデル細胞の発火率を示す。青棒が“Unbound, ignore”、黒棒が“Bound, ignore”、そして赤棒が“Bound, attend”の各刺激状態を意味する。“Unbound, ignore”と“Bound, ignore”間、そして“Bound, ignore”と“Bound, attend”間の発火率に、有意な変調が確認された(t-test, ともに $p < 0.01$)。注意によるBOSモデル細胞の発火率の促進は、サルを用いた生理実験と良く一致する[Qiu 07][Martin 13]。これらのシミュレーションにおいて、ボトムアップ的視覚入力の発火頻度は固定されている。そのため、BOSモデル細胞の活動変調はGrouping細胞の発火頻度に起因している。

注意によるBOSモデル細胞B1とB2間の同期変調を検証するため、これらのモデル細胞によるスパイク列間の相互相関を計算した。神経細胞間の同期を示す相互相関CCは次のように定義される[Martin 13][Dong 08][Smith 08]。

$$CC(lag) = \frac{1}{end - begin} \sum_{\mu=begin-250}^{end+250} (S_{B1}(\mu + lag) - c_{B1})(S_{B2}(\mu) - c_{B2})$$

$$c_i = \frac{1}{end - begin} \sum_{n=begin}^{end} S_i(n)$$

ここで、 S_i はモデル細胞 i のスパイク列を意味する。時間 t において、モデル細胞 i が発火しているならば、 $S_i(t) = 1$ 、発火していない場合は、 $S_i(t) = 0$ とした。 lag はBOSモデル細胞間のタイムラグ($-250ms \leq lag \leq 250ms$)を意味する。 $begin=1000ms$ 、 $end=251000ms$ とした。

Figure 5(b)に“Unbound, ignore”(青線)と“Bound, ignore”(黒線)状態に対するB1とB2間の相互相関を、Figure 5(c)に“Bound, ignore”(黒線)と“Bound, attend”(赤線)に対するBOSモデル細胞間の相関を示す。Bound状態の視覚刺激により、B1とB2間の神経細胞の同期発火が促進された(Figure 5(b))。一方、Grouping細胞を活性化させる視覚的注意の作用により、BOSモデル細胞間の同期発火が抑制された(Figure 5(c))。提案モデルは、BOSモデル細胞における視覚的注意に起因する発火頻度促進と同期抑制を示した。これらの対照的な視覚的注意の変調作用は、Martinらにより報告されたサルのBOS細胞の変調特性と良く一致する。これらの結果は、V4に存在するGrouping細胞から直接的に投射されるV2のBOS細胞へのトップダウン的信号が、視覚的注意による図領域知覚変調に重要な役割を果たしている事を示唆している。

4. おわりに

本研究では、生体の図領域検出に重要な役割を果たすと考えられる BOS 細胞に作用する注意変調の視覚皮質メカニズムを、計算論的に検証した。Grouping 細胞仮説[Craft 07]に基づき、皮質ネットワークを構築した。提案モデルでは、V2 視覚野の BOS 細胞が検出した図領域を統合する Grouping 細胞(V4)が、トップダウン的に信号を BOS 細胞へ伝達し、その活動を変調させる (Figure 4(a))。Grouping 細胞は、大域的な視覚情報と注意を仲介する。Grouping 細胞からのトップダウン信号により、BOS モデル細胞へと投射されるボトムアップ的シナプス電流が 50ms の間、強調される(Figure 4(b))。Martin らの電気生理実験 [Martin 13]と同等の視覚刺激を提案モデルに与え、シミュレーションを行った。モデルは、Martin らにより報告された視覚的注意に起因する BOS 細胞の特徴的な変調特性を良く再現した。これらの結果は、トップダウン的視覚的注意がボトムアップ的視覚入力によるシナプス電流を乗算的に修飾する可能性を示唆する。また、モデルは視覚的注意が Grouping 細胞の活性化を通じて、BOS 細胞の活動が変調される可能性を示した。

参考文献

- [Craft 07] Craft, E., Schütze, H., Niebur, E. and von der Heydt, R.: A neural model of figure-ground organization, *Journal of Neurophysiology*, Vol. 97, pp. 4310-4326 (2007)
- [Dong 08] Dong, Y., Mihalas, S., Qiu F., von der Heydt, R. and Niebur E.: Synchrony and the binding problem in macaque visual cortex, *Journal of Vision*, Vol. 8, Article 30, pp. 1-16 (2008)
- [Martin 13] Martin, A. and von der Heydt, R.: Firing synchrony between neurons reveals proto-object representation in monkey visual cortex, *Journal of Vision (Abstract for VSS 2013)*, Vol. 13, Num. 289 (2013)
- [Mihalas 11] Mihalas, S., Dong, Y., von der Heydt, R. and Niebur E.: Mechanisms of perceptual organization provide auto-zoom and auto-localization for attention to objects, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 108, pp. 7583-7588 (2011)
- [Posner 80] Posner, M. I.: Orienting of attention, *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, Vol. 32, pp. 3-25 (1980)
- [Qiu 2007] Qiu, T., Sugihara, T. and von der Heydt, R.: Figure-ground mechanisms provide structure for selective attention, *Nature Neuroscience*, Vol. 10, pp. 1492-1499 (2007)
- [Sakai 12] Sakai, K., Nishimura, H., Shimizu, R. and Kondo, K.: Consistent and robust determination of border ownership based on asymmetric surrounding contrast, *Neural Networks*, Vol. 33, pp. 257-274 (2012)
- [Smith 08] Smith, M. A. and Kohn, A.: Spatial and temporal scales of neuronal correlation in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, Vol. 28, pp. 12591-12603 (2008)
- [Wagatsuma 08] Wagatsuma, N., Shimizu, R. and Sakai, K.: Spatial attention in early vision for the perception of border ownership, *Journal of Vision*, Vol. 8, Article 22, pp. 1-22 (2008)
- [Wagatsuma 11] Wagatsuma, N., Potjans, T., Diesmann, M. and Fukai, T.: Layer-dependent attentional processing by top-down signals in a visual cortical microcircuit model, *Frontiers in Computational Neuroscience*, Vol. 5, Num. 31, pp. 1-15 (2011)
- [Wagatsuma 13] Wagatsuma, N., Oki M. and Sakai, K.: Feature-based attention in early vision for the modulation of figure-ground segregation, *Frontiers in Psychology*, Vol. 4, Num. 123, pp. 1-17 (2013)
- [Zhou 00] Zhou, H., Friedman, H. S. and von der Heydt, R.: Coding of border ownership in monkey visual cortex, *The Journal of Neuroscience*, Vol. 20, pp. 6594-6611 (2000)