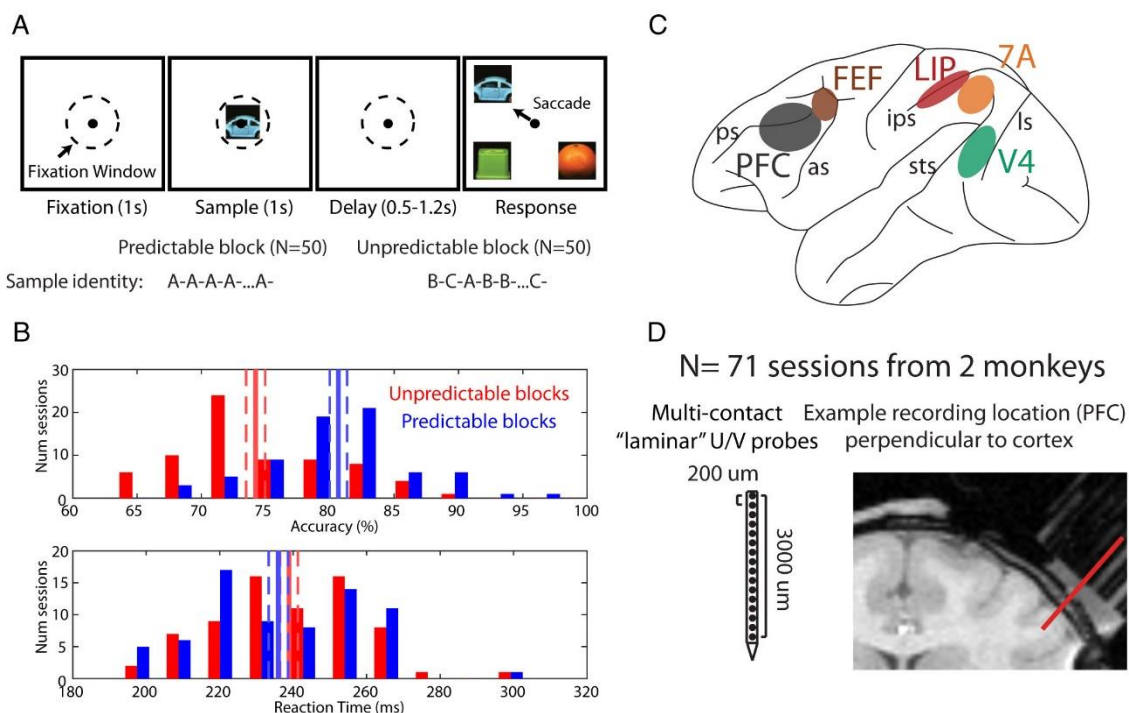


認知神経科学への興味：論文紹介

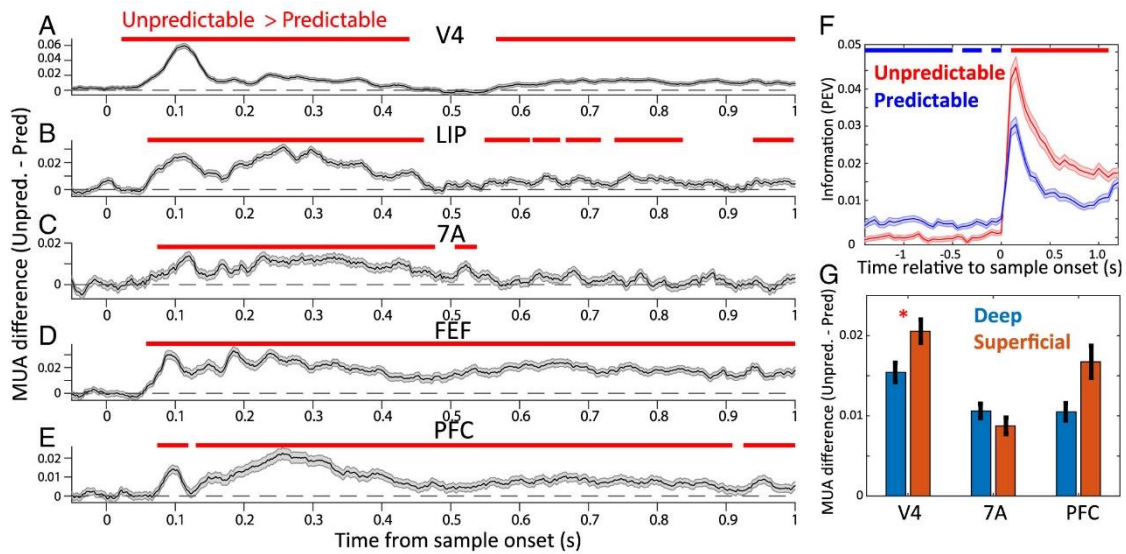
2020年12月-2

Bastos, A.M. et al. Layer and rhythm specificity for predictive routing. PNAS, 117:31459-31469, 2020.

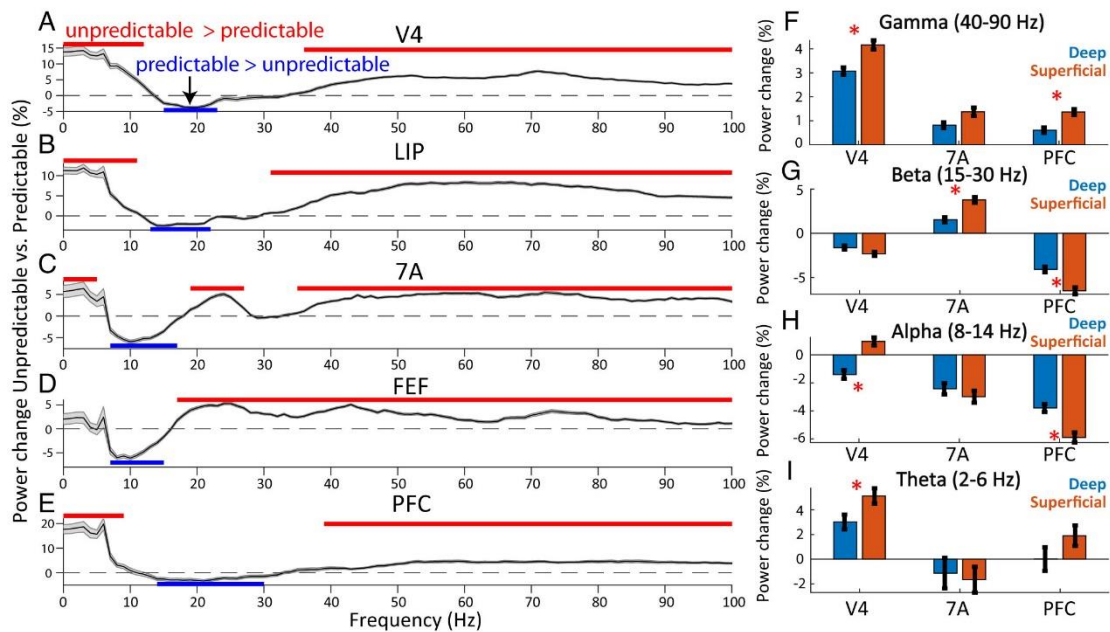
この論文は、サルの脳内電極による multi-unit と脳波 LFP に基づく、Predictive coding の神経基盤に関する研究である。Predictive coding では、上位脳から下行する top-down の期待、予期の信号は、予測可能な入力に対する反応を弱め、一方、予測とは異なる入力は、予測誤差の反応を起こし、上位脳へと上行、bottom-up し、予測を更新すると考える。しかし、その神経基盤は十分に分かっていない。この論文はその点を検討した。特に、bottom-up は皮質表層の γ /spiking が関係し、top-down は深層の α/β 帯域が関係すると考えた。



上の図は方法で、図 A は遅延見本合わせ課題の説明である。Sample 刺激が提示され、遅延後に見本刺激を含むテスト刺激が提示される。サルは見本刺激だった刺激を見るのが正反応。Predictable block では一つの刺激が sample となる。Unpredictable block では3つの刺激がランダムに sample になった。図 B は行動の結果で、predictable block の方が、正反応率（上）が高く、反応時間が短かった。図 C は電極が挿入された脳領域で、前頭前皮質 PFC、前頭眼野 FEF、外側頭頂間溝領域 LIP、後部頭頂領域 7A、第 4 視覚野 V4 である。V4 は上位の皮質からの top-down の信号を受ける場所として、選択された。なお、これらの領域の活動は同時に記録された。図 D は電極と記録が行われた PFC の領域の例。電極は皮質に垂直に挿入され、表層、深層の活動が同時に記録できた。



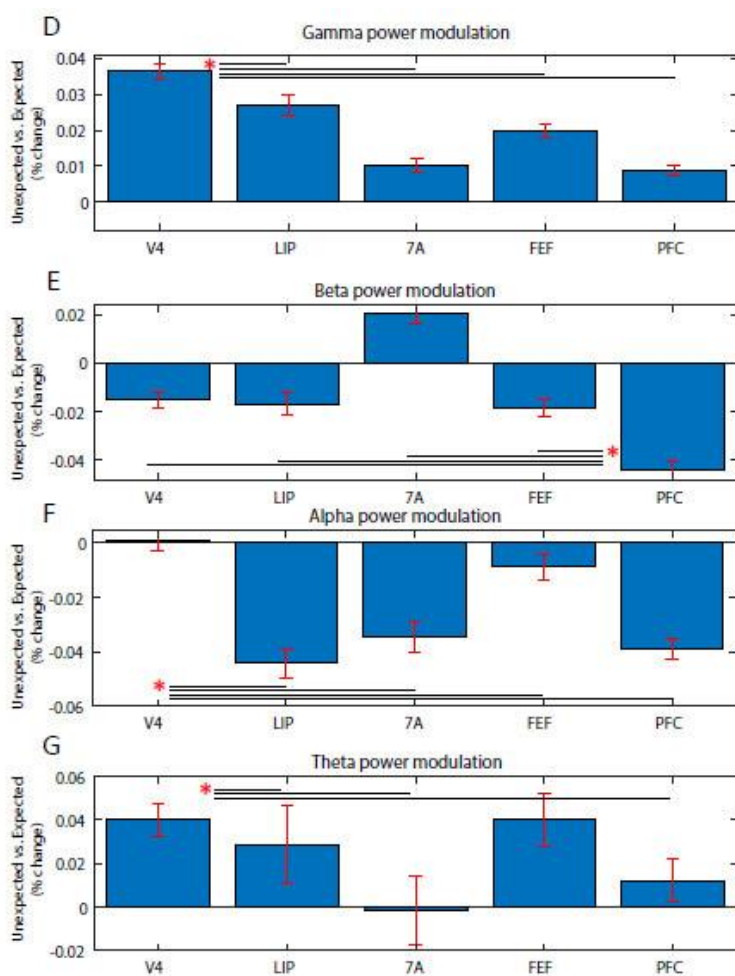
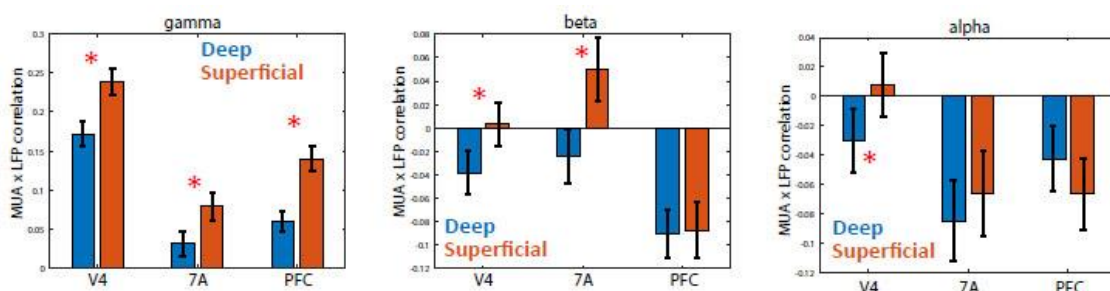
上図は multi-unit activity, MUA の結果で、Unpredictable-Predictable の活動である。図 A-E の 5 つの領域で unpredictable の方が活性が高かった。図 F は percent explained variance, PEV で数量化された情報量だが (論文を参照ください)、Sample 提示後は unpredictable の方が多い。図 G は表層と深層の MUA の違いだが、V4 では表層の方が unpredictable で活動が多かった。



下図 A-E は 5 つの領域における、0-100 Hz の power change を unpredictable と predictable で比較した結果。赤いバーは unpredictable の方が、青いバーは predictable の方が power change が大きい。Gamma power の変化については、すべての領域で unpredictable の方が大きい。FEF を除いて、theta power change は unpredictable の方が大きい。alpha と beta 帯域の power change は逆に predictable の方が大きい。図 F-I は V4, 7A, PFC における gamma、beta、alpha、theta 帯

域の power change を表層と深層に分けて分析した結果である。V4 と PFC では、表層の γ power が深層よりも unpredictable で大きく増大した。それは V4 の θ power も同じだった。PFC の表層の α 、 β power は深層よりも predictable で大きな増加を示した。7A の表層の β power は深層よりも unpredictable で大きく増加した。V4 の深層の α power は predictable で増加し、一方、表層の α power は unpredictable で増加した。

一般に MUA と γ power はすべての領域で正の相関をするが、それは特に表層で顕著である（上図、左）。しかし、 β と α power と MUA の相関は、V4 の深層では負で、表層と有意な差があった（図、中、右）。下図にあるように、 γ と θ power の unpredictable での変化

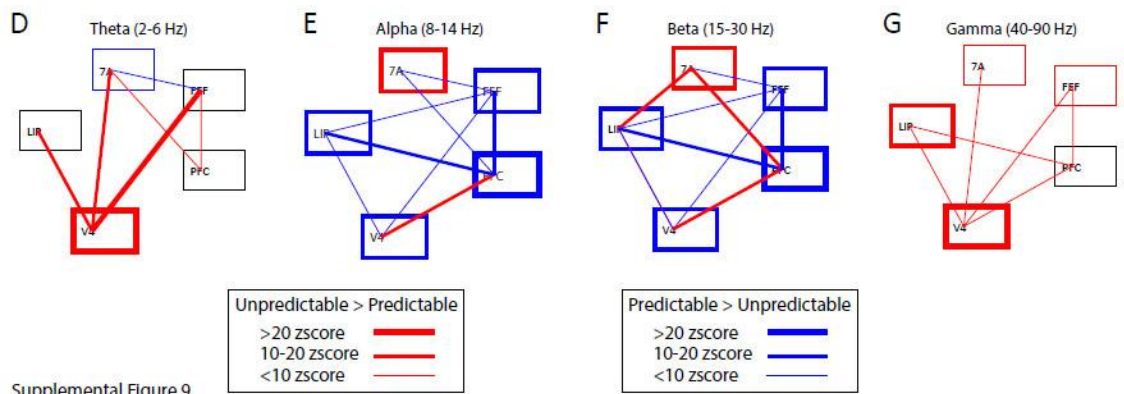


は V4 が最大で、PFC, 7A が最低である。一方、predictable に対する α power の変化は LIP, PFC, 7A が大きい。 β power の変化に関しては、predictable で PFC が最大だった。

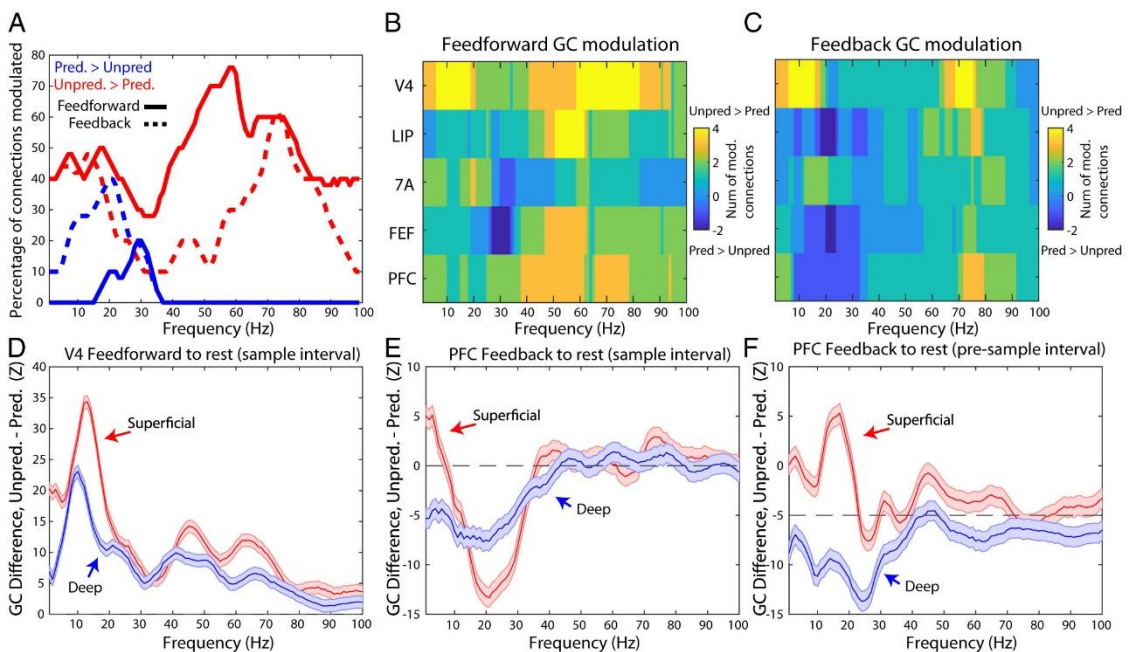
図は載せないが、predictable から unpredictable への切り替えによる予測の violation に対しては、すべての領域で γ power が増加した。逆に unpredictable から predictable への移行では、 γ power が次第に減少したが、V4, LIP, 7A, FEF/PFC の順序だった。 α 、 β power は増加したが、領域による順序はなかった。これらの変化は動物の課題の成績と関係していた。

V4に関して、刺激の予測と MUA, LFP power の変化を層と関係づけながら分析した。グラフは本文を参照ください。刺激に対する preference を求め、preferred と non-preferred な刺激を同定した。Unpredictable の γ power と MUA の変化は表層で preferred で大だった。深層の β 、 α 、 θ power の変化は predictable で preferred の方が大だった。

次に予測に関連する脳領域間の network を、V4, LIP, 7A, FEF, PFC という順序の階層性を仮定し、LFP の coherence と Granger causality, GC により、分析した。その結果、unpredictable sample には γ と θ の、predictable sample には α と β の coherence network があることが分かった (上図)。下図は GC の分析結果である。下図 A は周波数の高い γ 帯域で



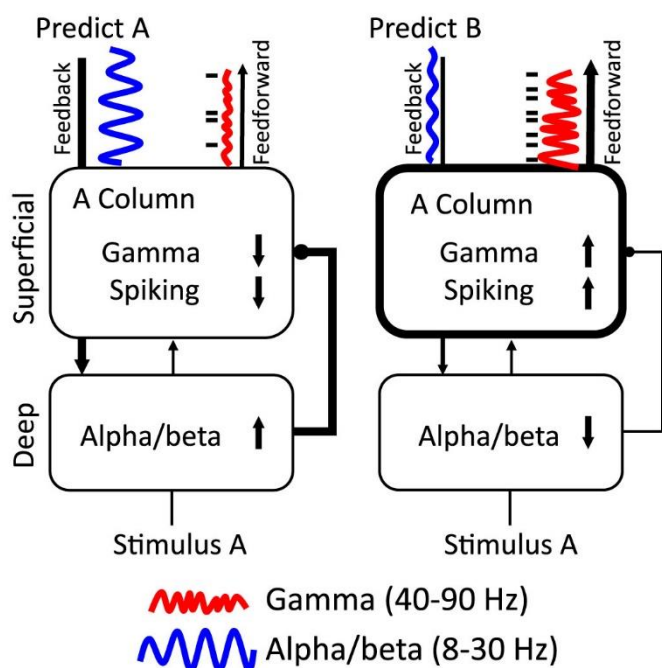
Supplemental Figure 9



は、赤の実線、すなわち、unpredictable の時に feedforward の結合変化が強く、周波数が高い α 、 β 帯域では、青の点線、predictable の時に feedback の結合変化が強いことを示した。下図 B, C はそれを領域別に示したもの。V4 と LIP, FEF, PFC は異なる結合変化を示し、7A の結合変化はそれらとは異なっていた。下図 D-F は V4 と PFC で、層との関係を検討した結果である。V4 から他の領域へは feedforward, PFC から他の領域へは feedback 結合

と考える。各図で y 軸は GC の差 (Unpredictable–Predictable)、x 軸は周波数である。前ページ下図 D は V4 の sample 時の、下図 E, F はそれぞれ PFC の sample 時と sample 前の結果である。V4 からの feedforward の結合は unpredictable sample の方が大きい。この変化は θ 、 α 、 β 、 γ 帯域で表層の方が深層より大きい。他方、PFC の feedback 結合では、特に β 帯域で predictable sample の方が大きい。この効果は表層の方が深層よりも強い。 θ 帯域に関しては、PFC 深層の GC は predictable sample で表層よりも強い。Sample 前の PFC feedback は、深層では predictable の方が、表層では unpredictable の方が大きい。

図はないが、V4 の MUA と γ 活動を上位の領域の振動が影響を与えることを検討した。V4 の深部の MUA は、7A の表層、深層の θ と、LIP と PFC 深層の α 、LIP, FEF, PFC の表層の β と負の回帰係数を示した。V4 表層の MUA はこれらの領域の振動と関係なかった。V4 の深層の γ は表層、深層の PFC の β 、PFC 表層の α と負の回帰係数を示した。負だけでなく、正の係数もみられた。7A の表層、深層の β は、V4 の表層、深層の γ と正の関係だった。LIP を除くすべての領域の γ は、V4 の γ と正の関係だった。



これらの結果から、著者らは左の図の predictive routing model を考えた。図の左は、刺激 A を予期している時に、刺激 A が入力された場合の感覚領野の A 刺激 prefer の A Column の振舞いである。Feedback の α 、 β 信号で表層の γ 、MUA は低下し、深層の α 、 β が増強し、表層の γ 、MUA を抑制する。その結果、feedforward の γ 、MUA は減少する。図の右は刺激 B を予期していた時に刺激 A が入力された、prediction error の時の A Column の振舞いである。 α 、 β の feedback 信号は弱まり、表層の γ 、MUA は

増強、深層の α 、 β は減弱する。深層の α 、 β の表層 γ 、MUA への抑制は減少し、その結果、feedforward の γ 、MUA は強まる。図の左では、feedback 信号と深層から表層への抑制が主役を演じ、図の右では、表層の γ 、MUA と feedforward 信号が主役となる。