

側頭葉ニューロンの視覚刺激に対する応答の情報量解析 - 情報表現の時間変化 -

菅生康子

生命工学工業技術研究所

1. はじめに

視覚情報は網膜から外側膝状体、後頭葉の一次視覚野(V1)を経て、頭頂葉や下側頭葉皮質(IT)に伝えられる。各領野の個々のニューロンは限られた空間(受容野)内の限られた範囲の視覚刺激に反応する性質をもっている。V1からITへと視覚情報の処理が進むにつれ、受容野は大きくなり、ニューロンもV1では線分の傾きなどに対して応答するがITではより複雑な図形や顔に対して応答することが報告されてきた。これらの知見は主に視覚刺激呈示中のニューロンの活動電位の発火頻度の解析に基づいて明らかにされてきた。視覚野で行われる情報処理の流れを知るためには、さらにニューロン活動の時間的側面の解析が必要であると考えられる。ここでは情報量という指標に基づいて、情報表現の時間的変化を評価する手法と、実際にITニューロンの応答を解析した結果について報告する。

2. 従来までの研究

Optican と Richmond (1987) は、サルITのニューロンの視覚刺激(白黒のパターン)に対する応答にコードされる情報量を解析した。その結果、ニューロン応答の発火頻度のみ比べて発火の時間パターンも考慮すれば、2倍以上の情報をコードすることが可能であると示した。時間パターンの貢献が大きいかどうかについては現在も議論が続いているところであるが、彼等の提案したニューロン応答の情報量解析がきっかけとなり、視覚野や小脳など様々な領野でニューロンがコードする複数の種類の情報が定量的に記述されるようになった。V1と視覚前野(V2とV4)では単一ニューロンの応答に色と形の両方の情報がコードされていることが判明し(McClurkin and Optican 1996)。小脳では上肢到達運動の開始時に行く先を到達時にエラーの情報がコードされていることが明らかになった(Kitazawa et al 1998)。筆者らは、顔には個体の違いや表情など複数の情報が含まれていることに着目し、Kitazawaらが確立した情報量解析と情報の有意性の検定方法に基づき、ITニューロンの応答にコードされる情報を分析した(Sugase et al 1998)。

3. 側頭葉神経系での顔と表情の分析について

マカク属サルのITでは1970年代から、顔に反応するニューロンの存在が報告されてきた。Perrettら(1982)は、髪や目や口などの顔を構成する要素にも反応するニューロンがあることを示し、ITで顔の構成部分の情報分析と特徴抽出が行われていることを示唆した。Yamaneら(1988)は、顔を構成する要素間の距離の比に相関を示すニューロンが存在することを明らかにした。また、Hasselmoら(1989)は、特定の個体に選択的に反応するニューロンと特定の表情に選択的に反応するニューロンがそれぞれITの別の部位に存在する傾向があることを報告している。これら従来の研究は、顔の持つ情報の中のあるものに焦点をしばってその脳内処理が検討され、複合した情報の脳内処理という観点から、また、脳

内処理の時間的關係についても、ほとんど研究されてこなかった。

そこで筆者らは、顔を刺激として呈示してサルの側頭葉の単一ニューロン活動の反応を調べた。その際、顔情報を種々のレベルで分類し、単一ニューロン活動にコードされるそれら複数の顔情報の情報量を経時的に解析した。そして、顔の複合情報が時間的にどのようにニューロンで表現されているのか究明した。

覚醒サルを用いた側頭葉単一ニューロン活動の記録

ニホンザルに注視タスクで、サルとヒトの表情の異なる顔画像を28枚、形と色の異なる図形を10枚、計38枚をランダムに1枚づつ350ミリ秒間呈示し、各刺激画像に対するITの単一ニューロン活動を記録した。2頭のサルの3つの半球で、合計1874個の単一ニューロンの活動を調べたところ、158個(8%)が顔画像に反応した。

顔画像に反応したニューロンのうち86個についてさらに詳細に解析を行った。図1にニューロン活動の1例を示す。このニューロンはほとんどのサルの顔とヒトの顔画像に対し、潜時が80ミリ秒前後の一過性の反応を示した。刺激画像によってはさらに持続的な反応が続いた。一方、図形画像には殆ど反応しなかった。

単一ニューロンの活動にコードされる刺激分類情報の情報量の経時的解析

これら86個のニューロンについて、その発火パターンがおおまかな情報(顔か図形かの分類等)をコードしているか、さらに表情や個体を分類する(より詳細な)情報もコードしているかどうかを調べるため、ニューロン活動にコードされる情報量を計算した。ここでいう情報量とは、呈示した複数の視覚刺激をニューロンの発火によってどのぐらいの確かさで分類しうるか、の値であり、次の式

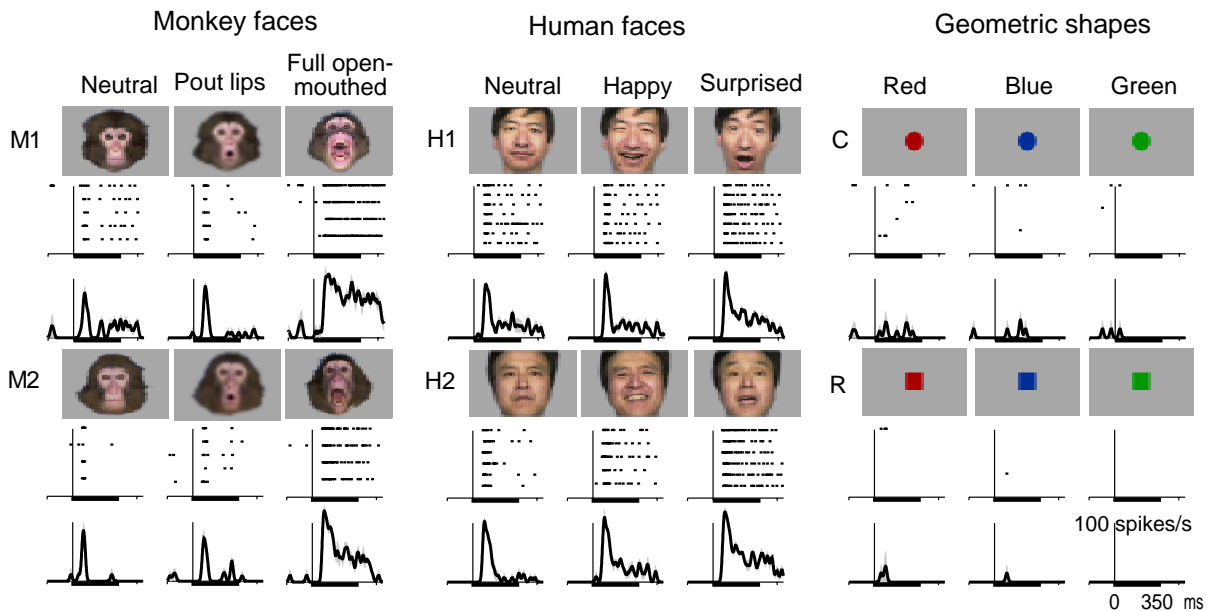


図1 単一ニューロンの刺激に対する反応の例

サルの顔(個体 M1 と M2)、ヒトの顔(個体 H1 と H2)、単純図形(丸(C)と四角(R))に対する反応を示す。上段は raster plot で、ニューロンの発火を点でプロットしてある。下段はその反応の spike density plot (反応のヒストグラムに = 10ミリ秒の Gaussian filter をかけたもの)である。刺激呈示期間(350ミリ秒)を横軸の下に引いた太い横線で示す。

で定式化した(式1)

時間をくぎって経時的に情報量を計算することにより(Heller et al 1995)、各々の区間での刺激分類に関する確かさから、情報量の経時変化を求めた。すなわち、刺激呈示から509ミリ秒までの間の

$$I(S;R) = \sum_s -p(s) \log p(s) - \left\langle \sum_s -p(s|r) \log p(s|r) \right\rangle_r \quad (\text{式1})$$

$I(S;R)$; 相互情報量

S ; 刺激 s のセット

R ; 神経活動 r のセット

$P(s|r)$; 神経活動が r の時の刺激クラス s の条件付確率

$P(s)$; 刺激 s のアプリオリな確率

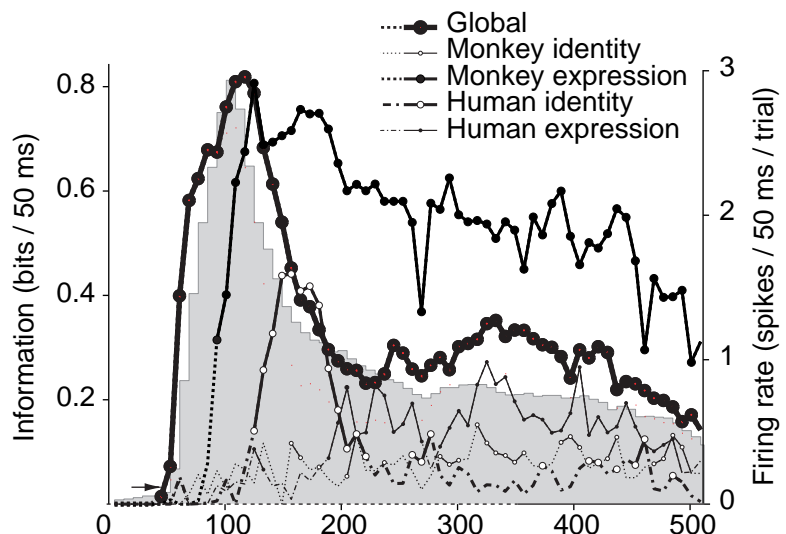
$\langle \rangle_r$; 全神経活動の平均

情報量を各視覚刺激に対する反応の50ミリ秒間のスパイク数を用いて8ミリ秒毎に計算し、情報量が時間とともにどのように変化していくかを解析した。この際、刺激画像の5種類の分類について、情報量を算出した。5種類の分類のうち1つは「おおまかな分類情報」とし、サル対ヒト対図形、とした。残りの4つは「詳細な分類情報」とし、サルの個体分類、サルの表情分類、ヒトの個体分類、ヒトの表情分類、とした。また、それぞれの分類に応じて(例えばサルかヒトか図形かによって)ニューロンのスパイク数が有意に異なるかどうかもカイ二乗検定により検定し(Kitazawa et al 1998)、その情報の有意性を判定した(有意水準0.05)。刺激呈示開始時から初めて有意であると判定されるまでの時間を潜時とした。

図1に示したニューロンの情報量解析の結果を図2に示す。このニューロンは、解析した5つの分類すべてに対して有意な情報をコードしていた。それらの情報のうち、おおまかな分類の情報量の時間的変化(太線)はニューロン反応の立ち上がりの一過性の増大とよく対応していた。それに対して、サルの表情や個体を分類する情報量やヒトの個体や表情を分類する情報量は、立ち上がりの一過性反応の後

図2 刺激分類情報の情報量の経時変化

図1に示したニューロンの応答の解析結果。おおまかな分類情報を太線で、詳細な分類情報を細線で示す(実線部分は有意、破線部分は有意でない情報)。灰色のヒストグラムは、すべての刺激に対するニューロンの50ミリ秒間の平均発火頻度を、8ミリ秒毎に求めたものである。ニューロン反応のヒストグラムの有意レベルは、右縦軸の右側の矢頭で示す(刺激呈示前154ミリ秒間の発火を自発放電とみなして、その平均値と標準偏差の2倍の和を有意レベルとした)。刺激呈示期間(350ミリ秒)を横軸中の破線で示す。



に上昇することがわかった。このニューロンは、まずおおまかな分類情報をコードし、それに続いて詳細な分類情報（サル表情、ヒト個体、ヒト表情、サル個体）をコードすると考えられた。

同様の解析を86個の側頭葉ニューロンについて行った結果、75個のニューロン（87%）が5つの分類情報のうちのいずれかをコードしていた。うち、43個のニューロン（57%）がおおまかな分類あるいは詳細な分類のどちらかの情報をコードしていた。一方、残りの32個のニューロン（43%）はおおまかな分類と詳細な分類の両方の情報を複合してコードしていた。

さらにこの複合分類情報をコードしていた32個のニューロンについて、おおまかな分類と詳細な分類の潜時の比較を検討した。その結果、詳細な分類情報の潜時がおおまかな分類情報の潜時に有意に遅れていた（平均約51ミリ秒）。従って、詳細な分類情報はおおまかな分類情報に遅れてコードされることが明らかとなった。

また、ニューロンの反応の潜時とおおまかな分類情報の潜時を比較した結果、両者にはほとんど差がなく（平均13ミリ秒）おおまかな分類情報はニューロンの反応の立ち上がりの部分からコードされると思われた。

おおまかな分類が詳細な分類に先行するというこの傾向は、有意な情報をコードしていた全75個のニューロンでも確かめられた。それら全ニューロンについては、詳細な分類がおおまかな分類に約40ミリ秒遅れてコードされることが示された。

まとめ

従来一意的にしか調べられていなかった顔情報について、多次元に分類された複数の情報に拡張して調べることにより、顔に関する複数の情報がサルITのニューロンの発火パターンにコードされていることがわかった。さらに、発火パターンには複数の情報が時間をわけてコードされていた。すなわち、反応の開始時からおおまかな分類情報が、それに遅れて詳細な分類情報がコードされていることが明らかになった。

4. おわりに

ITのニューロンには次元の異なる分類情報が時間をわけてコードされていることが示唆された。この現象にはIT領野内のインターラクションあるいは他の領野からのフィードバック経路の働きが関与が推測される。V1からITへと視覚情報の処理が進む過程で、分類情報がどのように形成されるのか調べる必要がある。またどのような神経回路網により、このような形で情報がコードされるのか、組織学的にも調べていきたい。

参考文献

- Hasselmo, M. E., Rolls, E. T., Baylis, G. C. (1989). The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual-cortex of the monkey. *Behavioral Brain Research* 32, 203-218.
- Heller, J., Hertz, J. A., Kjaer, T. W., and Richmond, B. J. (1995). Information flow and temporal coding in primate pattern vision. *Journal of Computational Neuroscience* 2, 175-93.

- Kitazawa, S., Kimura, T., and Yin, P.B. (1998). Cerebellar complex spikes encode both destinations and errors in arm movements. *Nature* 392, 494-497.
- McClurkin, J. W. and Optican, L. M. (1996). Primate striate and prestriate cortical neurons during discrimination. I. simultaneous temporal encoding of information about color and pattern. *Journal of Neurophysiology* 75, 481-95.
- Optican, L. M., and Richmond B. J. (1987). Temporal encoding of two-dimensional patterns by single units in primate inferior temporal cortex. III. Information theoretic analysis. *Journal of Neurophysiology* 57, 162-78.
- Perrett, D. I., Rolls, E. T., and Caan, W. (1982). Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Experimental Brain Research* 47, 329-42.
- Sugase Y., Yamane S., Ueno S., and Kawano K. Neurons in the macaque temporal cortex convey multiple information about monkey and human faces with expression. *Society for Neuroscience Abstract* 24(1), 899.
- Yamane, S., Kaji, S., and Kawano, K. (1988). What facial features activate face neurons in the