

空間周波数フィルタリングを適用した顔画像に対する サル側頭葉皮質神経細胞の反応

稲垣 未来男 藤田 一郎

大阪大学大学院生命機能研究科 〒560-8531 大阪府豊中市待兼山 1-3

E-mail: {inagaki, fujita}@fbs.osaka-u.ac.jp

あらまし 本研究では、サル側頭葉皮質における顔画像反応性細胞の、空間周波数に対する視覚反応を調べた。画像を基準とする空間周波数 (cycles/image) に対して反応を同調させるのか、それとも網膜における視野角を基準とする空間周波数 (cycles/deg) に対して反応を同調させるのかを明らかにするために、帯域通過型の空間周波数フィルタリングを適用した顔画像の大きさ (deg/image) を変化させて、同調曲線の変化を解析した。同調曲線のピークに注目すると、側頭葉皮質全体の傾向としては、画像の大きさにともなったピークの移動は見られず、網膜における視野角基準ではなく画像基準の空間周波数に対して反応を同調させる傾向を示した。

キーワード サル、側頭葉皮質、顔画像反応性細胞、空間周波数フィルタリング

Neuronal responses to filtered face images in monkey temporal cortex

Mikio INAGAKI Ichiro FUJITA

Graduate School of Frontier Biosciences, Osaka University, 1-3 Machikaneyama, Toyonaka, Osaka, 560-8531 Japan

E-mail: {inagaki, fujita}@fbs.osaka-u.ac.jp

Abstract We studied spatial frequency tuning of face responsive neurons in the monkey temporal cortex. To examine whether face responsive neurons are tuned to image-based spatial frequency (cycles/image) or retina-based spatial frequency (cycles/deg), we recorded single unit activities extracellularly and analyzed visual responses to filtered face images of various sizes (deg/image). We assessed dependency of spatial frequency tuning on retinal image size, and found that the neurons as a whole were tuned to image-based spatial frequency rather than to retina-based spatial frequency.

Keyword Monkey, Temporal cortex, Face responsive neuron, Spatial frequency filtering

1. 序論

1.1. 顔認識の神経基盤

顔の認識は社会的な生活を営む上で大きな役割を果たしている。顔から読み取ることのできる情報 (誰であるか、どのような表情か、どこを見ているのか、など) は、相手の心的状態を推測する手がかりとなり、集団社会において次の行動を決定するために役立つ。マカカ属サルでは、側頭葉皮質の高次視覚関連領域がこのような顔認識に重要な役割を果たすと考えられている。サルの側頭葉皮質では、数多くの研究から顔画像に対して視覚反応を示す神経細胞 (顔画像反応性細胞) の存在が報告されており [1]、また、これらの神経細胞群への人工的な電気刺激によって、サルの顔画像選択行動が影響を受けることも報告されている [2]。

1.2. 顔画像への空間周波数フィルタリングの適用

側頭葉皮質における顔の表現様式を調べるために、空間周波数フィルタリングを適用した顔画像を視覚刺

激に用いた研究がおこなわれている [3][4]。低域通過フィルタの適用により低い空間周波数成分のみを含む顔画像は、目や鼻、口などの位置情報を主に表現しているのに対して、高域通過フィルタの適用により高い空間周波数成分のみを含む顔画像は、目や鼻、口の位置情報だけでなく、それらの詳細な形状も表現している (図 1)。両者に対する顔画像反応性細胞の反応を比較することで、その神経細胞が顔のおおまかな位置情報のみを表現しているのか、それとも詳細な形状までも表現しているのかを調べられる。空間周波数フィルタリングを適用した顔画像は、サルに限らず、ヒトの顔認識の脳内メカニズムを調べるためにも広く用いられている [5]。

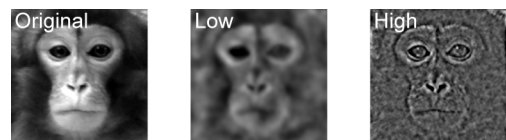


図 1 空間周波数フィルタリングの適用例

1.3. 空間周波数の2つの基準

これらの研究において、空間周波数は画像の一辺の長さを基準にした値、cycles/image で定義される (画像基準). しかしながら、多くの視覚神経科学の研究では、空間周波数は網膜上での視野角を基準にした値、cycles/deg で定義される (網膜基準). 網膜における画像の大きさ、deg/image が一定であれば、画像基準空間周波数と網膜基準空間周波数は一対一の対応関係にあるが、自然環境下では、画像の大きさは観察者と対象との距離の変化にともなって動的に変化する. そのため、画像基準空間周波数と網膜基準空間周波数との対応関係は、次式のように画像の大きさの関数となる.

$$sf_{retina-based} = \frac{sf_{image-based}}{size_{image}} \quad \dots \text{式 1}$$

1.4. 本研究の目的

顔画像反応性細胞の空間周波数に対する反応の同調は、画像基準を前提に解釈されている. しかしながら、網膜基準空間周波数ではなく、画像基準空間周波数に対して変調するかどうかの検証はなされていない. 本研究ではこの点を明らかにすることを目的とした.

画像基準空間周波数に対して理想的に反応が同調するのであれば、画像の大きさを変化させても同調曲線に変化は生じない (図 2 左列). 一方、網膜基準空間周波数に対して理想的に反応が同調するのであれば、式 1 の関係を満たすように、画像の大きさを小さくすると同調曲線は画像基準空間周波数軸上で低空間周波数方向へ移動し、画像の大きさを大きくすると高空間周波数方向へ移動する (図 2 右列). 画像の大きさによって同調曲線がどちらの方向にどの程度移動するのかを定量的に調べることで、側頭葉皮質の顔画像反応性細胞が画像基準空間周波数に対して同調するのかどうかを検証した.

2. 方法

実験には、1頭のニホンザル (*Macaca fuscata*) を用いた. 実験中、サルは暗室内でモニターの中心に呈示される注視点に視線を向ける注視課題を遂行した. 赤外線カメラを使ったシステムを用いてサルの視線を計測した. 顔画像は、その中心が注視点と重なるようにして呈示した (図 3A). 各顔画像の呈示時間は 0.5 秒、試行回数は 6 回から 10 回であった. 事前に撮像した MRI 画像にもとづいて側頭葉皮質にタングステン微小電極を刺入した (図 3B). 電極先端から細胞外電位を計測して、単一神経細胞の活動を記録した. 記録部位は側頭葉の上側頭溝 (STS) 上壁と下壁、および下側頭回 (ITG) であった (A18~A24).

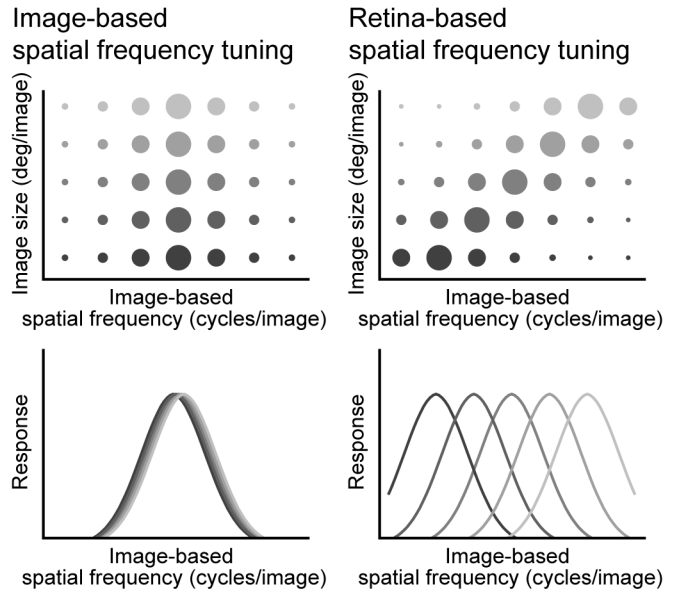


図 2 画像基準空間周波数と網膜基準空間周波数
左列は画像基準空間周波数に対する理想的な反応の同調、右列は網膜基準空間周波数に対する理想的な反応の同調の模式図. 上段は横軸が画像基準空間周波数、縦軸が画像の大きさ、円の大きさが反応の大きさをあらわした図. 下段は、横軸が画像基準空間周波数、縦軸が反応の大きさ、各同調曲線がそれぞれ異なる大きさでの同調曲線をあらわす.

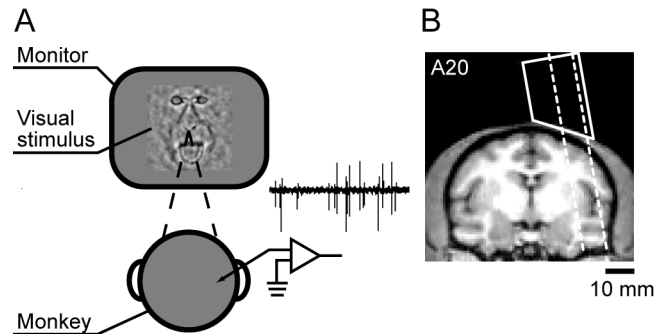


図 3 A 記録実験の模式図 灰色の背景上に顔画像を呈示した. モニターの大きさは、35 cm×27 cm、解像度は 1600 px×1200 px、リフレッシュレートは 85 Hz であった. モニターとサルとの距離は 64 cm であった. 脳に刺入した微小電極から顔画像呈示期間中の神経細胞の活動を細胞外電位信号として計測した. 記録した電位信号は増幅器で増幅し、ノイズを減少させるための帯域通過フィルタを通してから記録した. その後、テンプレートマッチング法を用いて単一神経細胞由来のスパイクを分離した. B 記録部位 A20 における冠状断面の MRI 画像. 実線は記録用のチャンバー、点線は微小電極刺入の範囲をあらわす.

2.1. 視覚刺激

呈示する顔画像セットには、適用する帯域通過フィルタの中心画像基準空間周波数を7段階 (2, 2.8, 4, 5.7, 8, 11.3, 16 cycles/image), 画像の大きさを5段階 (3.8, 5.4, 7.7, 11.0, 15.3 deg/image) 変化させ、それらを組み合わせた35枚を用いた (図4). 帯域通過フィルタの形状は、周波数空間上で原点対象の環状であった. また、帯域通過フィルタの断面は対数軸上でガウス関数状とした. 実験では、予め準備していた9枚の原画像の中から、記録している神経細胞の反応を強く誘発できる顔画像を1枚選び、それをもとにして作成した顔画像セットを使った. 顔画像はすべてグレースケールの画像であった.

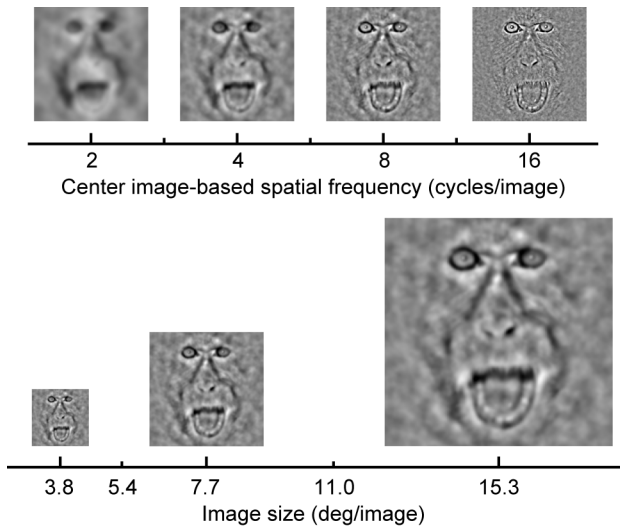


図4 顔画像セット 7段階の中心画像基準空間周波数と5段階の画像の大きさを組み合わせた35枚から構成された. 9枚の原画像をもとにして9つの顔画像セットを作成した.

2.2. データ解析

顔画像に適用した帯域通過フィルタの中心画像基準空間周波数の変化に対する神経細胞の反応の同調が、画像基準空間周波数に対してなのか、それとも網膜基準空間周波数に対してなのかを調べるために、各大きさにおいて、中心画像基準空間周波数に対する反応の同調に、次式であらわされるガウス関数をフィットした.

$$R_i(sf) = B + A_i \cdot \exp\left\{-\frac{(\log_2(sf) - (\log_2(sf_0) + Q \cdot (i/2)))^2}{2\sigma_i^2}\right\}$$

... 式2

sf は帯域通過フィルタの中心画像基準空間周波数である. i は画像の大きさをあらわすインデックスで、-2,

-1, 0, 1, 2の値をとり、それぞれ3.8, 5.4, 7.7, 11.0, 15.3 deg/imageに対応する. R_i は各大きさにおける同調曲線をあらわし, A_i および σ_i はそれぞれフィットしたガウス関数の振幅と広がりをおよびをあらわす. B , sf_0 , Q は5つのガウス関数で共通のパラメータであり、それぞれが、細胞のベースラインの発火頻度、大きさが7.7 deg/imageにおけるガウス関数の中心、大きさに対するガウス関数の中心の感受性に対応している.

本研究では、各大きさにおける同調曲線のパラメータのうち、振幅や広がりには注目せず、同調曲線の中心が大きさによってどのように移動するかに対応する Q の値に注目した (図5). Q 値が0のとき、同調曲線の中心は画像の大きさに依存しないで一定となる. つまり、画像基準空間周波数に対して理想的に同調する場合に当てはまる. Q 値が0以外の値をとると同調曲線の中心は、画像の大きさの関数となるが、特に Q 値が1のとき、網膜基準空間周波数に対して理想的に同調する場合に当てはまる (つまり、式1を満たす場合に当てはまる). そこで記録した神経細胞がどのような傾向を示すのかを Q 値にもとづいて調べた. この方法は、MT野やV1野神経細胞の速度に対する同調を調べた方法を改変したものである [6][7].

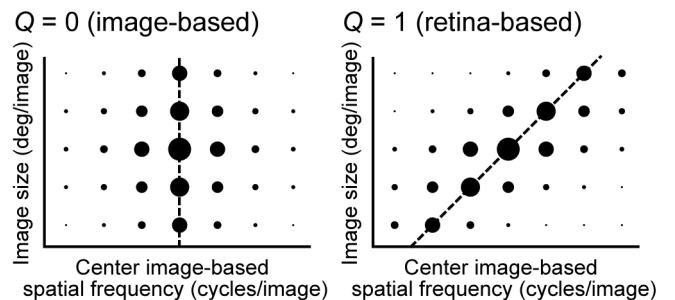


図5 パラメータ Q にもとづく評価 左図のように画像基準空間周波数に対して理想的に同調する場合、 Q 値は0となり、右図のように網膜基準空間周波数に対して理想的に同調する場合、 Q 値は1となる. 本研究では、大きさの変化にともなう同調曲線の振幅や広がりの変化については注目しなかった.

3. 結果

61個の側頭葉皮質神経細胞が、少なくとも1枚の顔画像に対して視覚反応を示した ($p < 0.05$, Wilcoxon signed-rank test). このうち43個の神経細胞が、少なくとも1つの画像の大きさにおいて、帯域通過フィルタの中心画像基準空間周波数の変化に対して反応を変化させた ($p < 0.01$, Kruskal-Wallis test). このうち34個の神経細胞で、精度よくガウス関数をフィットできた ($R^2 > 0.7$). 本研究では、この34個の神経細胞を解析対象とした.

3.1. 同調曲線の中心が移動しなかった神経細胞

同調曲線の中心に変化の見られなかった神経細胞の例を図 6 に示す. この神経細胞は, どの大きさについても低い中心画像基準空間周波数の顔画像に対してその発火頻度を上昇させた一方で, 高い中心画像基準空間周波数の顔画像に対しては, ほとんどその発火頻度を変化させなかった (図 6A).

側頭葉皮質に視覚情報が到達するまでの潜時を考慮に入れて, 顔画像呈示後 80 ミリ秒後から 580 ミリ秒後までの平均発火頻度を反応の強さとして計算した. もっとも強い反応を引き起こしたのは, 大きさが 7.7 deg/image, 中心画像基準空間周波数が 2.8 cycles/image の顔画像であった. それ以外の大きさでは, 中心画像基準空間周波数が 2 cycles/image の顔画像に対して, 各大きさにおける最大の反応を示した (図 6B, 6C). 中心画像基準空間周波数が 11.3 cycles/image あるいは 16 cycles/image の顔画像に対しては, どの大きさにおいても反応は見られなかった.

各大きさでの中心画像基準空間周波数に対する反応の同調は, 前述のガウス関数によって精度よくフィットされた ($R^2=0.95$). 同調曲線の中心が, 画像の大きさによってどの程度中心画像基準空間周波数軸上を移動するのかをあらわすパラメータ Q の値は 0.06 であった. これは画像基準空間周波数に対して理想的に同調する場合の値 0 に非常に近い値であった.

3.2. 同調曲線の中心が移動した神経細胞

図 6 に示した神経細胞では, 画像の大きさを変化させても同調曲線の中心はほとんど移動しなかったが, 記録した神経細胞の中には, 画像の大きさに感受性をもち, 同調曲線の中心が中心画像基準空間周波数軸上を移動したものも多くあった.

図 7A に示した神経細胞は, どの大きさであっても低い中心画像基準空間周波数の顔画像に対して強い反応を示したが, 高い中心画像基準空間周波数の顔画像に対しては比較的弱い反応しか示さなかった. もっとも強い反応を示したのは, 大きさが 3.8 deg/image で中心画像基準空間周波数が 2 cycles/image の顔画像であった. それよりも大きな顔画像では, 最大の反応を示した中心画像基準空間周波数は 2.8 cycles/image であり, 画像の大きさの変化にともない同調曲線の中心は中心画像基準空間周波数軸上をわずかに移動した. この神経細胞の Q 値は 0.26 であり, 画像基準空間周波数に対して理想的に同調する場合の値 0 と比較してやや大きな値であった.

図 7B に示した神経細胞は, 画像が小さな場合はあまり反応を示さなかったが, 画像が大きな場合は比較的強い反応を示した. もっとも強い反応を示したのは,

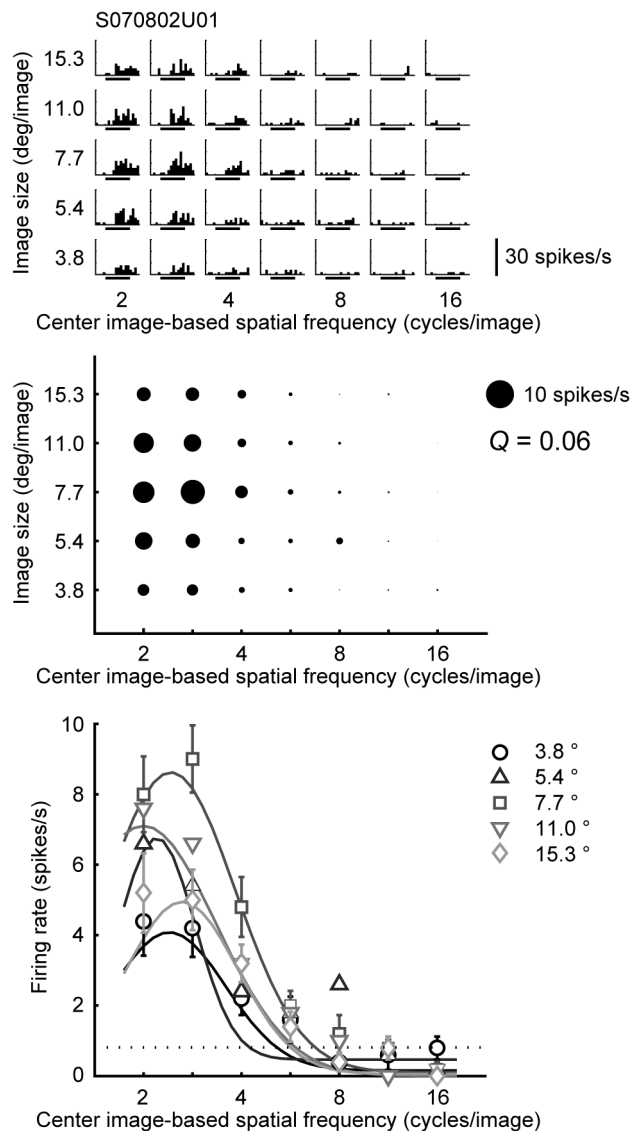


図 6 同調曲線の中心に変化のなかった神経細胞
上段は顔画像呈示期間付近の発火頻度ヒストグラムをあらわす. 各グラフは, それぞれ 35 枚の顔画像に対応しており, 左から右へ向かうにつれて中心画像基準空間周波数が低い値から高い値へと変化し, 下から上へ向かうにつれて画像の大きさが小さなものから大きなものへと変化する. 各グラフで横軸は時間, 縦軸は発火頻度, 横軸下の線分は 0.5 秒間の顔画像呈示期間をあらわす. 中段は各顔画像に対する反応の強さをあらわす. 横軸は中心画像基準空間周波数, 縦軸は画像の大きさ, 円の大きさが反応の強さをあらわす. 下段は各大きさにおける同調曲線をあらわす. 横軸は中心画像基準空間周波数, 縦軸は反応の強さ, シンボルと色の違いで画像の大きさの違いをあらわす. 点線は注視点に対する反応の強さをあらわす.

画像の大きさが 11.0 deg/image, 中心画像基準空間周波数が 4 cycles/image の顔画像であった. 各大きさで最大の反応を引き起こした中心画像基準空間周波数は, 画像が大きくなるにつれて, 2.8 cycles/image から 4 cycles/image, そして 5.7 cycles/image へと順に高い方向へ移動した. この神経細胞の Q 値は 0.70 であり, 画像基準空間周波数に対して理想的に同調する場合の値 0 よりも, 網膜基準空間周波数に対して理想的に同調する場合の値 1 に近い値であった.

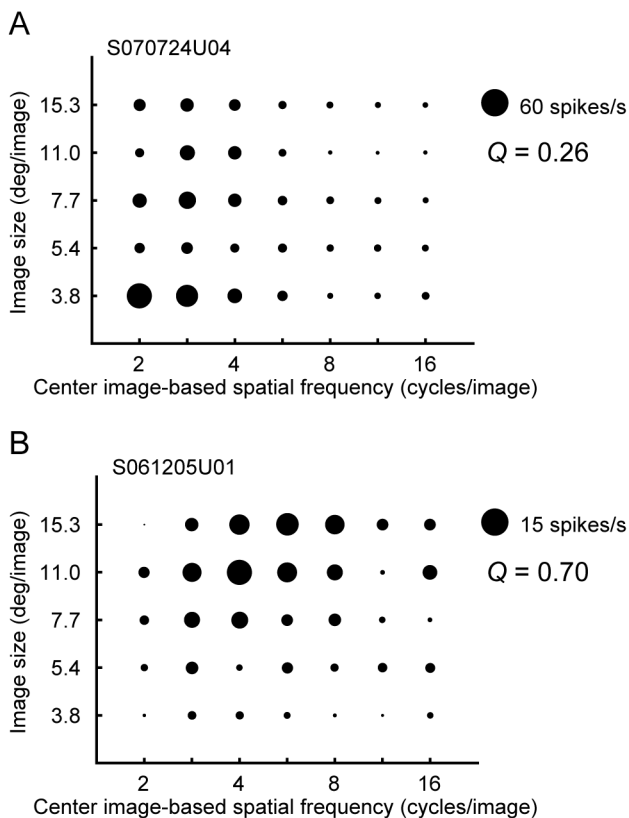


図 7 同調曲線の中心に変化の見られた神経細胞各グラフの説明は図 6 中段と同様.

3.3. 側頭葉皮質神経細胞全体の傾向

解析対象とした 34 個の神経細胞について, Q 値の分布を調べた (図 8). 個々の神経細胞は, 小さな Q 値から大きな Q 値まで広い範囲でさまざまな値を示した. 分布の中で Q 値の出現頻度が高かったのは, 0 付近 (-0.25 から 0.5 にかけて) であり, 分布の中央値は 0.25 であった. この中央値は, 網膜基準空間周波数に対して理想的に同調する場合の値 1 から統計的に有意に離れていたが ($p < 0.0001$, sign test), 画像基準空間周波数に対して理想的に同調する場合の値 0 からは有意には離れていなかった ($p > 0.05$, sign test).

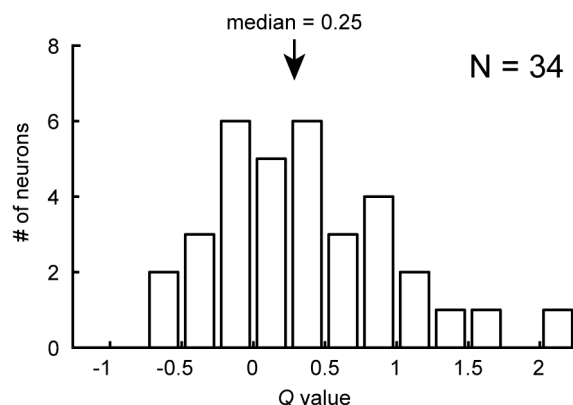


図 8 Q 値のヒストグラム 横軸は Q の値, 縦軸は細胞数をあらわす.

4. 考察

本研究は, 側頭葉皮質の顔画像反応性細胞が, 多くの研究で仮定されているように, 画像基準空間周波数に対して同調するのかを明らかにすることを目的とした. 顔画像に適用した帯域通過フィルタの中心画像基準空間周波数に対する同調曲線が, 画像の大きさによってどちらの方向にどの程度移動するのかを定量的に調べた. 記録された個々の神経細胞に注目すると, ほとんど同調曲線の移動を示さなかった神経細胞もあれば, わずかな移動を示した神経細胞や大きな移動を示した神経細胞もあり, 移動の方向や程度はさまざまであった. 記録した神経細胞全体に注目すると, 画像の大きさを変化させても同調曲線の移動があまり見られない神経細胞の割合が高かった. これらの結果は, 側頭葉皮質の顔画像反応性細胞全体としては, 画像基準空間周波数に対してその反応を同調させる傾向が強いことを示しており, 空間周波数成分と顔の特徴とを結びつける方法論を支持する.

4.1. 心理物理学の知見との比較

本研究では, 大きさの変化にともなう同調曲線の移動を評価するために, フィットしたガウス関数のパラメータ Q に注目した. 記録した神経細胞の Q 値の中央値は 0.25 で, 理想的に画像基準空間周波数に対して同調する場合の値 0 よりも有意差はないものやや大きな値であった.

ヒトの心理物理学実験では, 空間周波数フィルタリングを適用した顔画像の大きさを変えたときに画像基準空間周波数に対する感受性がどのように変化するのが調べられている. 顔画像の認識を必要とする課題 [8], 顔画像の探索を必要とする課題 [9]のどちらでも, ヒトがもっとも感受性をもつ画像基準空間周波数は, 大きさが大きくなると高い方向に移動することが報告されている. これらの結果は, ヒトの脳内には画像の

文 献

- [1] E. T. Rolls, Function of the primate temporal lobe cortical visual areas in invariant visual object and face recognition, *Neuron*, vol.27, no.2, pp.205-218, Aug 2000
- [2] S. R. Afraz, R. Kiani, H. Esteky, Microstimulation of inferotemporal cortex influences face categorization, *Nature*, vol.442, no.7103, pp.692-695, Aug 2006
- [3] E. T. Rolls, G. C. Baylis, C. M. Leonard, Roles of low and high spatial frequencies in the face-selective responses of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus in the monkey, *Vision Res.*, vol.25, no.8, pp.1021-1035, 1985
- [4] E. T. Rolls, G. C. Baylis, M. E. Hasselmo, The responses of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey to band-pass spatial frequency filtered faces, *Vision Res.*, vol.27, no.3, pp.311-326, 1987
- [5] P. Vuilleumier, J. L. Armony, J. Driver, and R. J. Dolan, Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions, *Nat. Neurosci.*, vol.6, no.6, pp.624-631, Jun 2003
- [6] N. J. Priebe, C. R. Cassanello, and S. G. Lisberger, The neural representation of speed in macaque area MT/V5, *J. Neurosci.*, vol.23, no.13, pp.5650-5661, Jul 2003
- [7] N. J. Priebe, S. G. Lisberger, and J. A. Movshon, Tuning for spatiotemporal frequency and speed in directionally selective neurons of macaque striate cortex, *J. Neurosci.*, vol.15, no.11, pp.2941-2950, Mar 2006
- [8] R. Näsänen, Spatial frequency bandwidth used in the recognition of facial images, *Vision Res.*, vol.39, no.23, pp.3824-3833, Nov 1999
- [9] H. Ojanpää, and R. Näsänen, Utilisation of spatial frequency information in face search, *Vision Res.*, vol.43, no.24, pp.2505-2515, Nov 2003

大きさにまったく影響を受けないような理想的な画像基準空間周波数にもとづいた表現は存在しないことを示唆する。

本研究で見られた Q 値の 0 からのずれの方向とヒトの心理物理学的な感受性のずれの方向は一致していた。側頭葉皮質は視覚情報処理の最終段階であると考えられていることから、画像の大きさにまったく影響を受けない理想的な画像基準周波数にもとづいた表現はサル脳内に存在せず、そのような表現を必要とする行動をとることもできない可能性が考えられる。

4.2. 同調曲線の中心の分布

本研究と同様に、帯域通過フィルタを適用した顔画像を用いた過去の研究では、STS 上壁と下壁から神経細胞の反応を調べた結果、神経細胞全体としては中心画像基準空間周波数が 8 cycles/image 付近でもっとも強い反応を示すことが報告されている [4]。本研究では、5 段階の大きさの顔画像について、それぞれ同調曲線を得たが、先行研究で使われた顔画像の大きさ 12 deg/image にもっとも近い 11 deg/image の大きさに注目して、同調曲線の中心の分布を調べた。解析対象とした 34 個の神経細胞では、11 deg/image における同調曲線の中心の中央値は 3.4 cycles/image であった。この結果は、帯域通過フィルタの中心画像基準空間周波数が 3.4 cycles/image 付近のときにもっとも強い反応を示す神経細胞が多かったことを意味する。過去の報告にある 8 cycles/image 付近とは隔たりのある結果であった。

この隔たりの要因の 1 つとして、適用した帯域通過フィルタの形状の違いが考えられる。本研究では、帯域通過フィルタの断面はガウス関数状であったが、過去の研究では矩形のものを使用していた。したがって、同じ中心画像基準空間周波数であっても、本研究の帯域通過フィルタの方がより幅広い画像基準空間周波数成分を含むことになる。中心画像基準空間周波数が 3.4 cycles/image 付近であっても、8 cycles/image 付近の画像基準空間周波数成分がわずかでも含まれていることで強い反応が見られたのかもしれない。

5. 謝辞

本研究は、文部科学省科学研究費 (17022025)、および科学技術振興機構 CREST からの助成によっておこなわれた。