

刺激画像の大きさが顔反応性細胞の空間周波数チューニングに 与える効果：側頭葉視覚皮質と扁桃体との比較

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、帯域通過型の空間周波数フィルタを適用した顔画像を視覚呈示して、顔反応性細胞の空間周波数選択性を調べた。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、刺激画像の大きさを変化させて同調曲線の変化を解析した。側頭葉皮質では多くの細胞が網膜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。一方、扁桃体では画像基準の空間周波数に対して反応を同調させる細胞は少数であった。

キーワード サル, 顔反応性細胞, 側頭葉皮質, 扁桃体, 空間周波数フィルタ

Effects of stimulus size on spatial frequency tuning in face-responsive neurons of the temporal visual cortex and the amygdala in monkeys

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 by using band-pass filtered face images. To examine whether face-responsive neurons are tuned to image-based spatial frequency (cycles/image) or retina-based spatial frequency (cycles/deg), we recorded visual responses to the filtered face images of different stimulus sizes and assessed the size dependency of spatial frequency tuning. The majority of face-responsive neurons in the temporal visual cortex and the minority in the amygdala were tuned to image-based spatial frequencies rather than to retina-based spatial frequencies.

Keyword Monkey, Face-responsive neuron, Temporal cortex, Amygdala, 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。サルの側頭葉皮質高次視覚関連領野および扁桃体では, 数多くの研究から視覚呈示された顔に対して反応を示す神経細胞 (顔反応性細胞) の存在が報告されており [1][2], これらの脳部位が顔の情報処理にかかわっていると考えられている。

1.2. 顔反応性細胞の反応特性

顔は大きさの違いや色の有無などにかかわらず, 認識することができる。顔反応性細胞の顔認識への関与

を検討するために, このような不変性を顔反応性細胞も示すのか調べられてきた [3][4][5]。その結果, 顔反応性細胞のいくつかの反応特性が明らかになった一方で, 脳部位の違いによってその反応特性がどのように異なるのかは未だによく分かっていない。側頭葉皮質における顔の表現様式と扁桃体における顔の表現様式との相違点を調べるためには, 反応特性の定量的な比較が欠かせない。そこで本研究では, 以下に述べる理由により, 空間周波数選択性に注目して側頭葉視覚皮質と扁桃体の顔反応性細胞の反応特性を比較した。

1.3. 空間周波数の2つの基準座標系

刺激画像に含まれる空間周波数の操作は, 少数のパラメータだけが関与する比較的単純な操作でありながら大きな変化を画像にもたらす。その有用性から空間周波数を操作した刺激画像を使った心理物理学実験が数多くおこなわれている。顔認識についても空間周波

数に対する心理物理学特性が調べられており、顔に含まれる空間周波数に依存して顔認識課題の正答率は変化する[6]. 顔画像の大きさを変化させると、網膜像における空間周波数(網膜基準空間周波数; cycles/deg)が変化するにも関わらず、正答率の空間周波数に対する依存関係はほとんど変化しない. つまり、被験者の顔認識能力は画像の大きさを基準にした空間周波数(画像基準空間周波数; cycles/image)により強く依存するといえる. そこでわれわれは、もしある脳部位の顔反応性細胞が顔認識に貢献しているとしたら、その細胞は網膜基準空間周波数ではなく画像基準空間周波数に同調するであろうと予想した. どちらの空間周波数に同調しているかは、刺激画像の大きさが同調曲線にどのような効果を与えるかで区別できる. ある顔反応性細胞が理想的に画像基準空間周波数に同調する場合、刺激画像の大きさが変化しても画像基準空間周波数軸上で同調曲線に変化はあらわれない(図1左列). 一方、理想的に網膜基準空間周波数に同調する場合、刺激画像の変化にともなって生じる網膜基準空間周波数の変化を補正する方向へ、同調曲線は画像基準空間周波数軸上を移動する.(図1右列)

1.4. 本研究の目的

顔反応性細胞の空間周波数選択性は、サルの側頭葉視覚皮質で過去に調べられている[7][8]. また、ヒトではfMRI実験によって、視覚皮質と扁桃体の空間周波数選択性に違いがあることが報告されている[9]. しかしながら、空間周波数選択性の基準座標系(画像基準なのか、それとも網膜基準なのか)は、これまでの研究で調べられてこなかった. そこで本研究では、側頭葉皮質および扁桃体の顔反応性細胞が、画像基準空間周波数と網膜基準空間周波数のどちらの空間周波数に同調するのかを調べた.

2. 方法

実験には、2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. 顔画像を、その中心が注視点と重なるようにして呈示した(図2A). 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. 事前に撮像した核磁気共鳴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2B). 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. 記録部位は側頭葉皮質(A18~A24)の上側頭溝(STS)上壁と下壁、下側頭回(ITG)と扁桃体(A20~A25)であった.

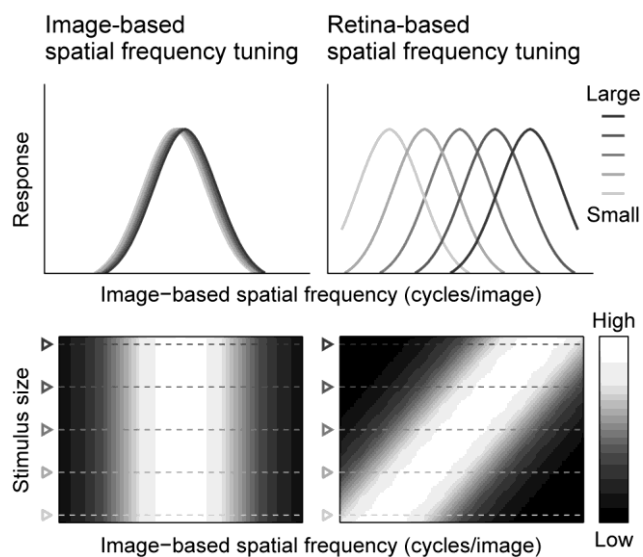


図1 画像基準空間周波数と網膜基準空間周波数
左列は画像基準空間周波数に対する理想的な反応の同調、右列は網膜基準空間周波数に対する理想的な反応の同調の模式図. 上段では、横軸が画像基準空間周波数、縦軸が反応の大きさ、各曲線がそれぞれ異なる大きさでの同調曲線をあらわす. 下段では、横軸が画像基準空間周波数、縦軸が画像の大きさ、明るさで反応の大きさをあらわす.

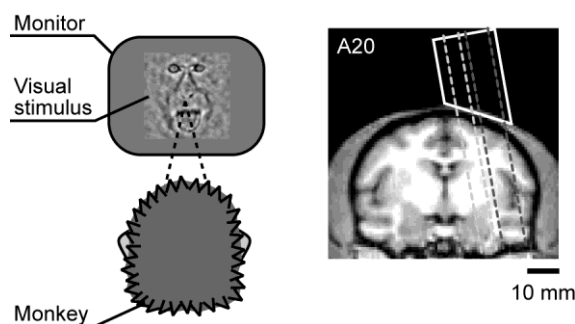


図2 A 記録実験の模式図 灰色の背景上に顔画像を呈示した. モニターの大きさは、35 cm×27 cm、解像度は1600 px×1200 px、リフレッシュレートは85 Hzであった. モニターとサルとの距離は64 cmであった. 脳に刺入した微小電極から顔画像呈示期間中の神経細胞の活動を細胞外電位信号として計測した. 計測した電位信号は増幅器で増幅し、ノイズを減少させるための帯域通過フィルタを通してから記録した. その後、テンプレートマッチング法を用いて単一神経細胞由来のスパイクを分離した. B 記録部位 A20における冠状断面の核磁気共鳴画像. 実線は記録用のチャンパー、濃い灰色の点線は側頭葉皮質における微小電極刺入の範囲をあらわし、薄い灰色の点線は扁桃体における微小電極刺入の範囲をあらわす.

2.1. 視覚刺激

提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 degrees)変化させ、それらを組み合わせた35枚を用いた(図3). 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で表示した.

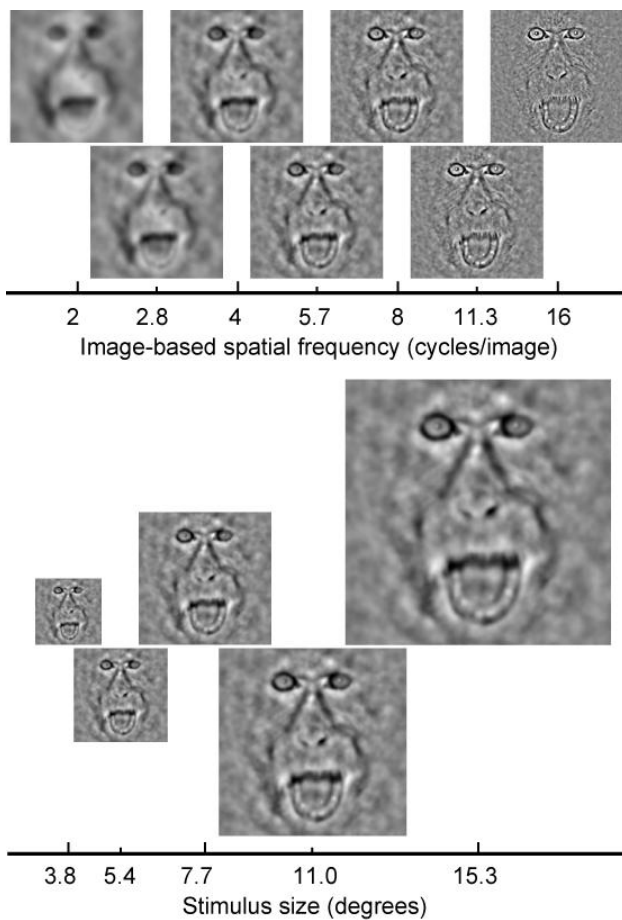


図3 顔画像セット 7段階の画像基準空間周波数と5段階の画像の大きさを組み合わせた35枚から構成された. 9枚の原画像をもとにして9つの顔画像セットを作成した.

2.2. データ解析

各神経細胞の視覚反応の強度は、刺激提示中の平均発火頻度で評価した. 視覚情報が到達するまでの潜時を考慮に入れて、刺激提示開始の80ミリ秒後から580ミリ秒後までの平均発火頻度を計算した.

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群を同時にフィットした.

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

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 degrees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あらわす. B , sf_0 , Q は5つのガウス関数群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 degreesにおけるガウス関数の中心位置、ガウス関数中心位置の大きさに対する依存度に対応している.

本研究では、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、同調曲線の中心位置が大きさによってどのように移動するかに対応する SI の値に注目した. SI 値が0のとき、同調曲線の中心位置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. SI 値が0以外の値をとると同調曲線の中心位置は、画像の大きさの関数となるが、特に SI 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.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 SI 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[10][11].

3. 結果

側頭葉皮質では116個の顔反応性細胞から記録し、扁桃体では123個の顔反応性細胞から記録した.このうち、側頭葉皮質では51個の細胞が、扁桃体では50個の細胞が、少なくとも2つの大きさと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強度を変化させた($p < 0.01$, Kruskal-Wallis test).さらに側頭葉皮質では47個の細胞で、扁桃体では44個の細胞で精度よくガウス関数群をフィットできた($R^2 > 0.7$).本研究では、これら47個の側頭葉皮質細胞と44個の扁桃体細胞を解析対象とした.

3.1. 側頭葉皮質の顔反応性細胞の反応例

側頭葉皮質顔反応性細胞の多くで、画像の大きさとともなう同調曲線の中心位置の変化は、あまり見られなかった。側頭葉皮質顔反応性細胞の反応例を図4に示す。この細胞は、どの大きさについても中程度の画像基準空間周波数（4 cycles/image）の顔画像に対して強く反応した。4 cycles/image は、画像の大きさが最小の 3.8 degrees の場合は 1.1 cycles/degree に対応し、画像の大きさが最大の 15.3 degrees の場合は 0.26 cycles/degree に対応する。画像の大きさの変化にとともに網膜基準空間周波数は2オクターブも変化するにも関わらず、この細胞は画像の大きさに関係なく一定の画像基準空間周波数（4 cycles/image）で最大反応を示した。画像基準空間周波数に対する反応の変化は、ガウス関数群によって精度よくフィットされた ($R^2 = 0.92$)。同調曲線の中心位置が、画像の大きさにどの程度依存しているのかをあらわすパラメータ SI の値は -0.0003 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。

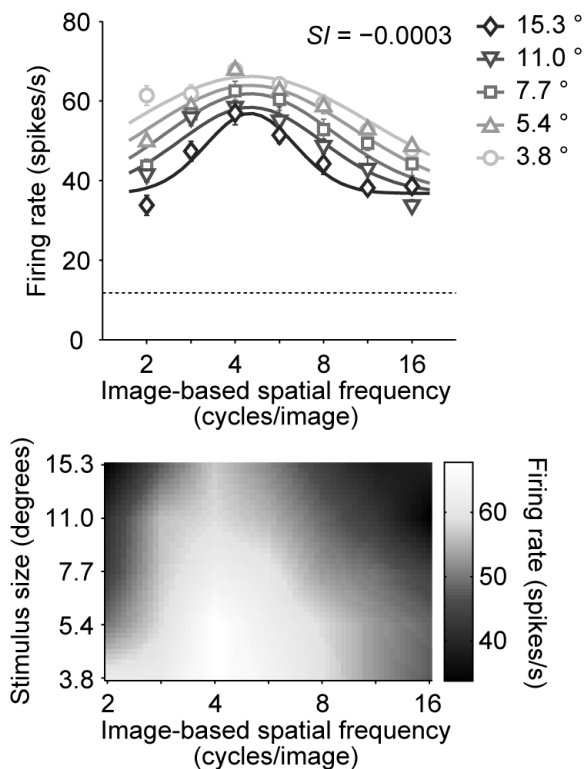


図4 側頭葉皮質の顔反応性細胞の反応例 上段は、各大きさにおける同調曲線をあらわす。横軸は画像基準空間周波数、縦軸は反応の強さ、シンボルと色の違いが大きさの違いをあらわす。点線は注視点に対する反応の強さをあらわす。下段では、横軸を画像基準空間周波数、縦軸を画像の大きさとして、各顔画像に対する反応の強さを明るさであらわす。

3.2. 扁桃体の顔反応性細胞の反応例

側頭葉皮質顔反応性細胞と異なり、扁桃体の顔反応性細胞の多くは、画像の大きさとともなって、同調曲線の中心位置が画像基準空間周波数軸上を移動した。扁桃体顔反応性細胞の反応例を図5に示す。この細胞は、画像の大きさがより大きくなるにつれて同調曲線の中心位置もより高い画像基準空間周波数画像へと移動した。例えば、大きさが中程度の 7.7 degrees の場合は比較的低い画像基準空間周波数（2.8 cycles/image）で最大反応を示したが、大きさが最大の 15.3 degrees の場合はそれよりも高い画像基準空間周波数（8 cycles/image）で最大反応を示した。画像基準空間周波数の代わりに網膜基準空間周波数を考えると、2.8 cycles/image は画像の大きさが 7.7 degrees の場合、0.36 cycles/degree に対応し、8 cycles/image は画像の大きさが 15.3 degrees の場合、0.52 cycles/degree に対応する。画像基準空間周波数を考えると、最大反応を引き起こす空間周波数に 1.5 オクターブの差があるが、網膜基準空間周波数を考えると、その差は 0.5 オクターブにおさまる。この細胞のパラメータ SI の値は 1.15 であった ($R^2 = 0.94$)。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 からは大きく離れており、しか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。

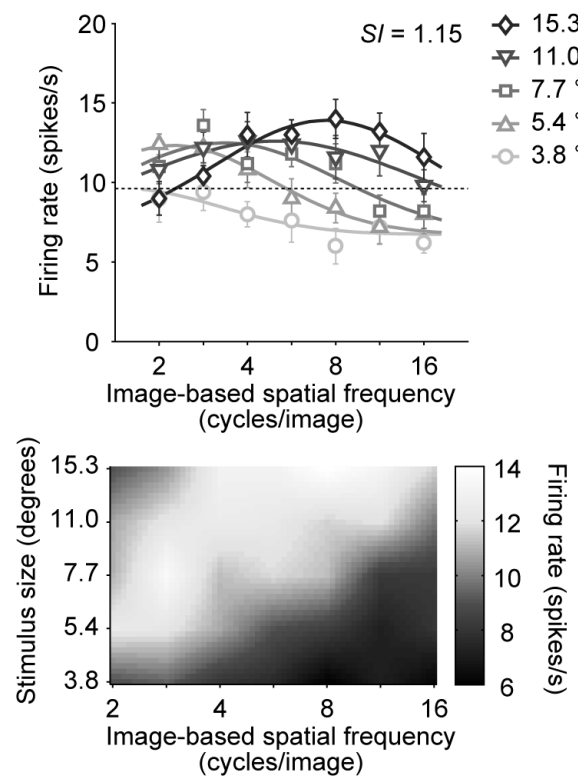


図5 扁桃体の顔反応性細胞の反応例 各グラフの説明は図4と同様。

3.3. SI 値の分布:側頭葉皮質と扁桃体との比較

解析対象とした 47 個の側頭葉皮質顔反応性細胞と 44 個の扁桃体顔反応性細胞について、SI 値の分布を調べた (図 6)。側頭葉皮質では 0 付近にピークをもつ分布となった (中央値 = 0.10)。この結果は、側頭葉皮質の顔反応性細胞の多くで、画像の大きさが変化しても同調曲線の中心位置はあまり変化しないことを意味する。一方、扁桃体では 0 付近ではなく 0 と 1 の間でピークをもつ分布となった (中央値 = 0.38)。この結果は、扁桃体の顔反応性細胞の多くにおいて、同調曲線の中心位置が画像の大きさに依存して移動することを意味する。また正の方向に分布が偏っていることは、画像の大きさがより大きくなると中心位置はより高い画像基準空間周波数へと移動することを意味する。扁桃体の顔反応性細胞の SI 値分布は、側頭葉皮質の顔反応性細胞の SI 値分布と比較して、統計的に有意に正の方向に偏っていた ($p = 0.018$, Mann-Whitney test)。

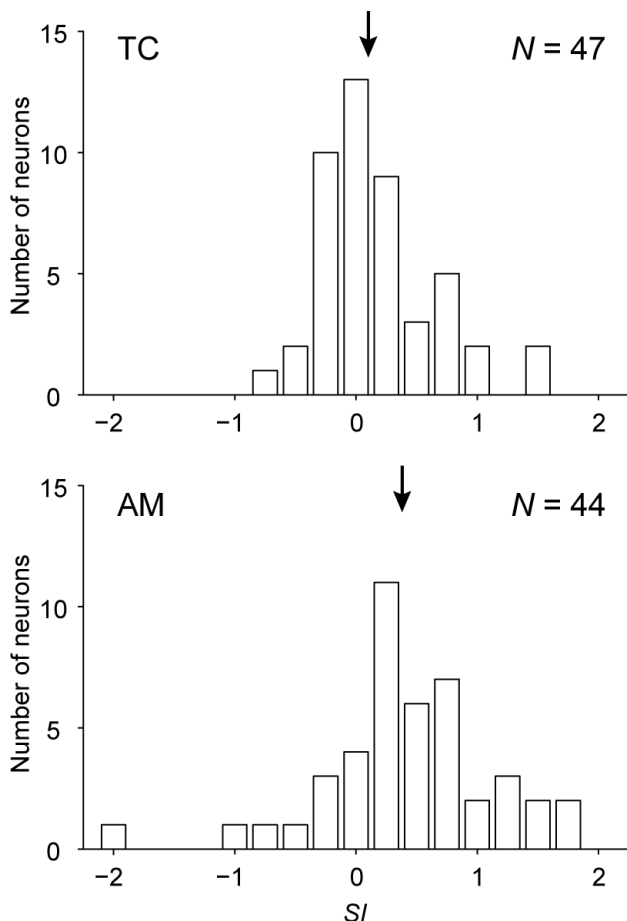


図 6 SI 値の分布 上段は側頭葉皮質の顔反応性細胞の SI 値分布, 下段は扁桃体の顔反応性細胞の SI 値分布をあらわす。横軸は SI の値, 縦軸は細胞数, 矢印は各分布の中央値をあらわす。

4. 考察

本研究では、側頭葉皮質と扁桃体の顔反応性細胞が、画像基準空間周波数に同調するのか、それとも網膜基準空間周波数に同調するのかを調べた。実験では、顔画像に含まれる画像基準空間周波数に対する同調曲線が、画像の大きさにどの程度依存するのかを定量的に解析した。側頭葉皮質の顔反応性細胞の多くで、画像の大きさに依存した同調曲線の中心位置の移動はあまり見られなかった。側頭葉皮質では多くの顔反応性細胞が画像基準空間周波数に同調することが示唆された。一方で、扁桃体の顔反応性細胞の多くで、同調曲線の中心位置が画像の大きさに依存して移動した。扁桃体では画像基準空間周波数に同調する顔反応性細胞は少数にとどまることが示唆された。さらに中心位置の移動の方向を考慮すると、多くの扁桃体顔反応性細胞は、より網膜基準空間周波数への同調に近い反応特性をもつことが示唆された。

4.1. 顔反応性細胞の反応特性の定量的比較

側頭葉皮質の顔反応性細胞の反応特性が多くの研究で調べられてきた一方で、扁桃体の顔反応性細胞の反応特性を調べた研究は限られてきた。さらに、異なる手法や解析が用いられてきたために、顔反応性細胞の反応特性が脳部位間でどのように異なるのか、あるいはどの程度似ているのかは、ほとんど明らかにされていない。本研究では、顔反応性細胞の空間周波数選択性の基準座標系 (画像基準か、それとも網膜基準か) を側頭葉皮質と扁桃体との間で比較した。この方法は、ある脳部位で顔の情報処理が初期の段階からどの程度進んでいるかを定量的に調べて、さらに領野間で比較することを可能にした。

画像基準空間周波数への同調曲線が画像の大きさにどの程度依存するかを解析することで、顔反応性細胞が画像基準空間周波数に同調しているのか、それとも網膜基準空間周波数に同調しているのかを区別した。本研究では、特に同調曲線の中心位置が画像の大きさによってどのように変化するか注目して、フィットしたガウス関数群のパラメータ SI を評価対象とした。SI 値の分布は、側頭葉皮質の顔反応性細胞では 0 付近にピークをもったが、扁桃体の顔反応性細胞では 0 付近ではなく、0 と 1 との間でピークをもった。理想的に画像基準空間周波数に同調する細胞は SI 値が 0 となることから、画像基準空間周波数に同調する顔反応性細胞は、側頭葉皮質では多数であるが扁桃体では少数にとどまると結論した。これらの結果は、顔認識能力の特性に近い反応特性をもつ顔反応性細胞は側頭葉皮質により多いことを意味し、側頭葉皮質が顔認識により貢献していることを示唆する。

4.2. 側頭葉皮質以外からの扁桃体への入力

扁桃体は、側頭葉皮質の視覚関連領野から強い解剖学的入力を受けているだけでなく、皮質下の脳部位からも解剖学的入力を受けている[12]。本研究は、顔反応性細胞の反応特性が少なくとも空間周波数選択性に関して、側頭葉皮質と扁桃体とで異なることを示した。この結果は、扁桃体の顔反応性細胞の反応特性を主に決定しているのは、側頭葉皮質の顔反応性細胞からの機能的入力ではないことを示唆している。皮質下の脳部位からの機能的入力が扁桃体の顔反応性細胞の反応特性の形成に大きく寄与しているのかもしれない。実際に、ヒト脳損傷患者を対象とした脳機能イメージング研究から、上丘や視床枕などの皮質下の脳部位が扁桃体の活動に貢献する可能性が示唆されている[13]。今後、皮質下の脳部位についても反応特性を定量的に調べて他の脳部位と比較することで、脳内における顔の情報処理の神経メカニズムをより詳細に解明できると期待される。

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。

文 献

- [1] C. Bruce, R. Desimone, C. G. Gross, Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque, *J. Neurophysiol.*, vol.46, pp.369-384, 1981
- [2] C. M. Leonard, E. T. Rolls, F. A. W. Wilson, G. C. Baylis, Neurons in the amygdala of the monkey with responses selective for faces, *Behav. Brain Res.*, vol.15, pp.159-176, 1985
- [3] D. I. Perrett, E. T. Rolls, W. Caan, Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex, *Exp. Brain Res.*, vol.47, pp.329-342, 1982
- [4] E. T. Rolls, G. C. Baylis, Size and contrast have only small effects on the responses to faces of neurons in the cortex of the superior temporal sulcus of the monkey, *Exp. Brain Res.*, vol.65, pp.38-48, 1986
- [5] K. Kuraoka, K. Nakamura, Impacts of facial identity and type of emotion on responses of amygdala neurons, *Neuroreport*, vol.17, pp.9-12, 2006
- [6] T. Heyes, M. C. Morrone, D. C. Burr, Recognition of positive and negative bandpass-filtered images, *Perception*, vol.15, pp.595-602, 1986
- [7] 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, pp.1021-1035, 1985
- [8] 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, pp.311-326, 1987
- [9] 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, pp.624-631, 2003
- [10] N. J. Priebe, C. R. Cassanello, and S. G. Lisberger, The neural representation of speed in macaque area MT/V5, *J. Neurosci.*, vol.23, pp.5650-5661, 2003
- [11] 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, pp.2941-2950, 2006
- [12] J. P. Aggleton, M. J. Burton, R. E. Passingham, Cortical and subcortical afferents to the amygdala of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*), *Brain Res.*, vol.190, pp.347-368, 1980
- [13] J. S. Morris, B. DeGelder, L. Weiskrantz, R. J. Dolan, Differential extrageniculostriate and amygdala responses to presentation of emotional faces in a cortically blind field, *Brain*, vol.124, pp.1241-1252