

聴覚空間の表現は下丘—上丘経路に沿って変容する Neural Representation of the Auditory Space Transforms along the Collicular Pathway

古川茂人(P), 牧勝弘

Shigeto Furukawa(P) and Katuhiro Maki

NTT コミュニケーション科学基礎研究所

shig@avg.brl.ntt.co.jp

Abstract — This study examined the representation of the auditory space by single units in the pathway from the inferior colliculus to the superior colliculus. The result indicates that the transmitted information per unit was comparable among the nuclei, but that the space representation transformed progressively from spike timing-based to spike rate-based codes along the pathway.

Keywords — Inferior Colliculus, Superior Colliculus, Auditory Space, Neural Coding

1 はじめに

脳幹内の下丘中心核(ICc)から下丘外側核(ICx)を経て上丘(SC)にいたる神経経路は、音源定位にかかわる重要な経路の一つである[1]。しかし、哺乳類のこの経路における空間情報の処理過程は明らかになっていない。本研究では、各神経核の単一神経から記録を行い、さまざまな音源位置に対するスパイク反応を計測した。そのスパイク列から、音源位置についてどの程度の情報量を、どのような形で神経細胞が伝達しているのか推定した。

2 方法

2.1 神経反応の記録

ケタミン・キシラジン混合麻酔下の成体スナネズミ(体重65-110g; 全19匹)を用い、ICc, ICx, SCより、それぞれ71, 104, 64個の単一神経活動のスパイク反応を記録した(Fig. 1左)。仮想音響空間の水平面上の様々な方位から発せられる音を模擬した刺激音(50 msの長さをもつ広帯域音; 0.3-45k Hz)を作成して、イヤホンで両耳に呈示した(Fig. 1右)。刺激音レベルは、細胞の発火閾値上15~45dBの間で変化させた。記録方法についてのこれ以上の詳細は、報告済みの資料を参考にしてほしい[2]。

2.2 伝達情報量の推定

各神経は活動電位の発火(スパイク)によって、音源位置情報を伝達していると考えられる。この伝達情報量(単位bit)を以下の方法で推定した。まず、各細胞における各試行について、刺激オンセットを基準として-50~150 msの時間区間内のスパイクを、それぞれガウシアンパルス($\sigma = 1$ ms)で置き換えたのち、0.1 ms

間隔でサンプリングして、時系列ベクトル(以下、スパイクパターン)として表現した。

次に、パターン認識アルゴリズム(probabilistic neural network; MATLAB)を用いて、スパイクパターンから刺激音源方位を推定した。推定精度が高いほど、スパイクパターンによる情報伝達量が多いと考えることができる。パターン認識のトレーニングパターンおよびテストパターンを得るため、同一刺激条件を繰り返して得られた試行をランダムに選択して、スパイクパターンを二つの群(含まれる試行は同数)に分けた。一方の群について、パターンを試行間で平均し、これをトレーニングパターンとした。もう一方の群に含まれる個々のスパイクパターンをテストパターン

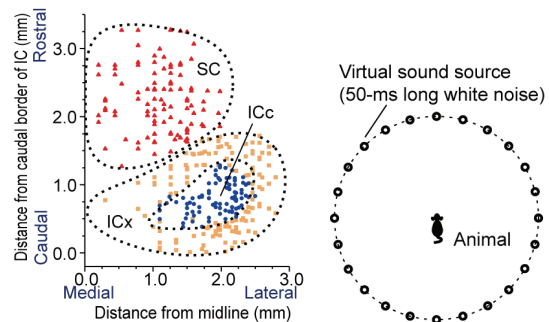


Fig. 1. Left: Recording sites of unit responses. Pooled results across animals are shown. Right: Illustration of sound-sources and animal locations in the virtual auditory system.

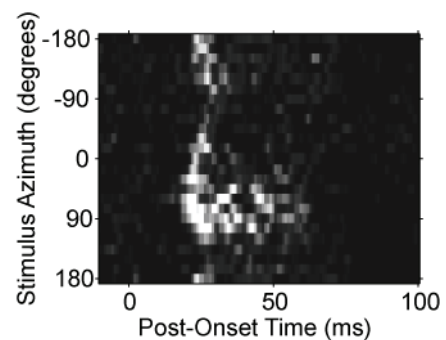


Fig. 2. Example of unit responses (ICx #123). Spike probability is shown in gray scale, as a function of post-stimulus onset time (abscissa) and of stimulus azimuth (ordinate). Stimulus level was 15 dB above the unit's threshold.

とした。この作業を100回繰り返し、認識結果を混同行列(刺激方位と推定方位の各組み合わせの頻度を表す行列)にまとめた。

この混同行列に基づいて、伝達情報量を次の式で導出した：

$$-\sum_i p(s_i) \log_2 p(s_i) - \left[-\sum_{i,j} p(s_i, r_j) \log_2 p(s_i | r_j) \right]$$

ここで、 s_i, r_j はそれぞれ*i*番目の刺激方位、*j*番目の推定方位を表し、 $p(*)$ は確率(第2項については同時または条件付き確率)を表す。第1項(下線)は刺激方位のエントロピーで、第2項(二重下線)は、方位推定後における刺激音の条件付きエントロピーである。なお、伝達情報量は常に正の値をとるため、有限のデータから推定される情報量には偏りが含まれる。このため、刺激方位とスパイクパターンの対応関係をランダム化して除去したうえで伝達情報量を推定し、これをコントロール値とした。

3 結果と考察

神経細胞の反応例をFig. 2に示す。スパイク確率および反応の時間構造が、音源方位に応じて変化することが分かる。

Fig. 3は、各神経細胞による伝達情報量のヒストグラムである。いずれの神経核においても、>50%の細胞がコントロール値よりも多く情報量を伝達することが分かる。また、3つの神経核間で、情報量の中央値が近いばかりでなく、ヒストグラムもほぼ重なっている。つまり、ICc → ICx → SC という処理経路の各ステージにおいて、神経一個あたりの情報量は不変であったといえる。

スパイクパターンは、スパイク数(反応強度)と時間パターンによって特徴づけられる。スパイクパターンが伝達する情報量に、それぞれの特徴がどの程度寄与しているかを評価するため、以下のような解析を行った。パターン認識に用いられるスパイクパターンを生成する際に、スパイクの発生時刻を、刺激条件および試行間でランダムに入れ替えた。この操作により、試行ごとのスパイク数は不変のまま、スパイク時刻と刺激方位との対応関係を除くことができる。こうして得られたスパイクパターン(シャッフルパターン)に基づいて算出された情報量には、スパイク数のみが寄与しているはずである。シャッフルパターンによる情報量を、操作を加えないパターン(スパイク数と時間パターンの両方を特徴として含む)による情報量に対する比として表わし、そのヒストグラムをFig. 4に示す。この比が小さいほど、時間パターンの寄与が大きいことを意味する。ICc → ICx → SCの順に、この比が増加したことがわかる。

Fig. 3と4の結果を総合して解釈すると、下丘—上丘経路では、細胞一個あたりの空間情報量が保たれたまま、スパイク時間パターンによるコードから、スパイ

ク数によるコードへと情報表現形態が変容すると考えられる。

4 おわりに

我々のこれまでの研究では、下丘—上丘経路において「聴覚空間地図」が形成されることが示されている[2]。本研究では、情報表現の変換が単一細胞レベルでも生じていることを明らかにした。

参考文献

- [1] Y.E. Cohen and E.I. Knudsen (1999) "Maps versus clusters: different representations of auditory space in the midbrain and forebrain" *Trends in Neuroscience*, **22**, 128–135.
- [2] 牧勝弘, 古川茂人(2007)「聴覚空間地図: スナネズミの中脳神経核間の比較。」日本音響学会聴覚研究会資料, **37**, 317–322.

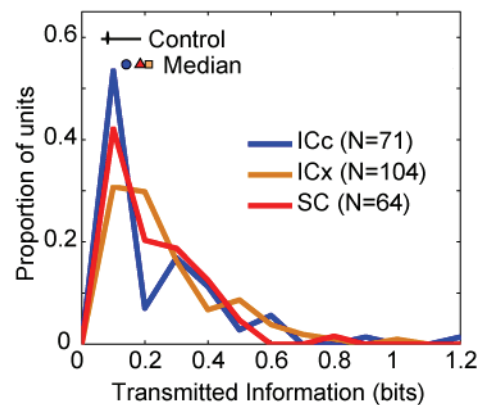


Fig. 3. Histogram of transmitted information. The dot and the black line indicate the median and the 90% confidence interval of the control results.

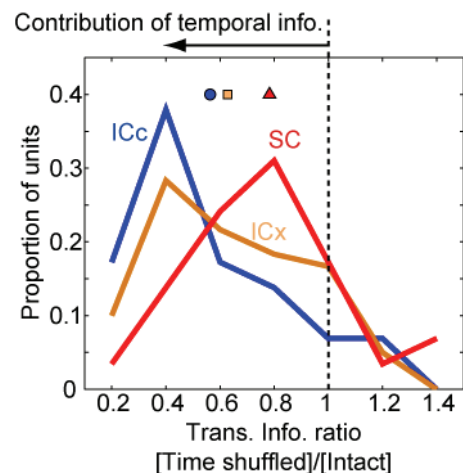


Fig. 4. Histogram of the ratio of transmitted information (TI) based on a shuffled pattern versus TI based on an intact pattern. A smaller ratio indicates a greater contribution of the time-based code. The figure represents units that exhibited TIs of > 0.2.