

平成 19 年度 情報システム学研究科 修士論文

# 視覚運動変換に関わる神経活動の 情報量解析

電気通信大学大学院 情報システム学研究科  
情報ネットワーク学専攻 ヒューマンインターフェース学講座

0651010 清水 崇司

指導教員 : 阪口 豊  
: 出澤 正徳  
: 岩館 祐一

提出年月日 : 平成 20 年 1 月 29 日

# 目次

|       |   |    |
|-------|---|----|
| 第1章   | Introduction  | 5  |
| 1.1   | はじめに . . . . .                                      | 5  |
| 1.2   | 目的と問題意識 . . . . .                                   | 6  |
| 第2章   | 神経活動解析  | 7  |
| 2.1   | 神経スパイク . . . . .                                    | 7  |
| 2.1.1 | 電気生理学的実験による神経スパイクの記録 . . . . .                      | 8  |
| 2.1.2 | スパイクタイミングとラスター表示 . . . . .                          | 9  |
| 2.1.3 | 神経発火率と PSTH(Peri-Stimulus Time Histogram) . . . . . | 10 |
| 2.1.4 | 従来手法の問題点 . . . . .                                  | 10 |
| 第3章   | 視覚運動変換と AIP 野                                       | 12 |
| 3.1   | 到達把持運動と視覚運動変換 . . . . .                             | 12 |
| 3.1.1 | プリシェイピング . . . . .                                  | 12 |
| 3.2   | サル頭頂連合野 AIP 野 . . . . .                             | 13 |
| 3.2.1 | 解剖学的知見 . . . . .                                    | 13 |
| 3.2.2 | Murata らの実験 . . . . .                               | 13 |
| 第4章   | Materials and Methods                               | 16 |
| 4.1   | 解析データ . . . . .                                     | 16 |
| 4.1.1 | データの内訳 . . . . .                                    | 16 |
| 4.1.2 | タスクの手続きと課題区間 . . . . .                              | 16 |
| 4.1.3 | 実験条件による活動の違い - 5つの細胞タイプ . . . . .                   | 18 |
| 4.2   | 情報量解析 . . . . .                                     | 19 |
| 4.2.1 | PSTH による解析と情報量解析 . . . . .                          | 19 |
| 4.2.2 | 相互情報量 . . . . .                                     | 19 |
| 4.2.3 | スパイクカウントを用いた経時的な情報量解析 . . . . .                     | 20 |

|  |           |
|--|-----------|
| <b>第 5 章 Results</b>                     | <b>23</b> |
| 5.1 単一ニューロンの情報量解析 . . . . .              | 23        |
| 5.1.1 情報量の時間変化による細胞タイプの分類 . . . . .      | 24        |
| 5.1.2 物体の大まかな分類と詳細な分類による情報量の違い . . . . . | 26        |
| 5.1.3 選択性細胞の情報量 . . . . .                | 27        |
| 5.2 ニューロン集団の情報量解析 . . . . .              | 28        |
| 5.2.1 細胞タイプごとの情報量の堆積和 . . . . .          | 28        |
| 5.2.2 視覚と運動に着目した情報量の潜時 . . . . .         | 30        |
| 5.2.3 情報量の時間変化の可視化 . . . . .             | 33        |
| <b>第 6 章 Discussion</b>                  | <b>35</b> |
| 6.1 AIP 野単一ニューロンの情報表現 . . . . .          | 35        |
| 6.1.1 課題区間に応じた情報量の時間変化 . . . . .         | 35        |
| 6.1.2 選択性細胞の情報表現 . . . . .               | 36        |
| 6.2 AIP 野ニューロン集団の情報表現 . . . . .          | 37        |
| 6.2.1 5 タイプの細胞群が表現する情報の時間変化特性 . . . . .  | 37        |
| 6.2.2 並列分散表現 - Gantt Chart . . . . .     | 38        |
| 6.3 視覚運動変換の過程における AIP 野の情報表現 . . . . .   | 39        |
| 6.3.1 視覚運動変換において各細胞群が担う役割 . . . . .      | 39        |
| <b>第 7 章 Conclusion</b>                  | <b>41</b> |
| <b>References</b>                        | <b>42</b> |
| <b>謝辞</b>                                | <b>48</b> |

# 目 次

|     |                                      |    |
|-----|--------------------------------------|----|
| 2.1 | 神経細胞の電位変化とスパイクタイミング (文献 [53] から引用改変) | 7  |
| 2.2 | 細胞外記録で観測される神経活動 (文献 [5] から引用改変)      | 8  |
| 2.3 | スパイクタイミングの記録 (文献 [5] から引用改変)         | 9  |
| 2.4 | ラスタ表示の例                              | 9  |
| 2.5 | 時間幅の違いが PSTH に与える影響 (文献 [63] より引用改変) | 10 |
| 3.1 | サル頭頂連合野 AIP 野                        | 13 |
| 3.2 | 手操作運動課題                              | 14 |
| 3.3 | 呈示された三次元形状物体                         | 14 |
| 3.4 | AIP 野ニューロンの選択的活動                     | 15 |
| 4.1 | 手操作運動課題の手続きと課題区間 (文献 [39] より引用改変)    | 17 |
| 4.2 | タスク条件と神経活動の事象                        | 20 |
| 4.3 | スパイクラスタから読み取る神経活動の事象                 | 21 |
| 5.1 | 6 種類の物体を二分する例                        | 23 |
| 5.2 | 情報量の時間変化による 5 つの細胞タイプ                | 25 |
| 5.3 | 解析した細胞の情報量の例                         | 26 |
| 5.4 | 詳細な分類の情報量の例                          | 26 |
| 5.5 | 細胞タイプごとの情報量の堆積和の例                    | 29 |
| 5.6 | 細胞群が表現する情報の視覚刺激呈示時刻からの潜時の例           | 31 |
| 5.7 | 細胞群が表現する情報の運動開始時刻からの潜時の例             | 32 |
| 5.8 | 細胞群の情報量変化の可視化                        | 33 |
| 5.9 | 各細胞タイプが表現する情報の時間変化の違い                | 34 |
| 6.1 | 生理データから得られた Gantt Chart の概念図         | 38 |

# 表 目 次

|     |                                     |    |
|-----|-------------------------------------|----|
| 4.1 | AIP 野の細胞分類と解析する細胞数 . . . . .        | 18 |
| 5.1 | 情報量の時間変化による細胞タイプの分類 (細胞数) . . . . . | 24 |
| 5.2 | 情報量を最大とする分類と選択性が一致/不一致した高選択性細胞 . .  | 27 |

# 第1章 Introduction

## 1.1 はじめに

本研究は、視覚運動変換が脳でどのように表現され実現されているか、神経生理学的実験で記録された神経活動を解析することで明らかにしようとするものである。

ヒト等の動物は、感覚器から自身や外界の情報を取り入れ、常にそれらを協調させながら身体を動かし、他者や環境と相互に作用することでコミュニケーションを図る。このとき脳では、感覚情報から運動情報への実時間での変換が行われる。特に、目前にある物体に手を伸ばしつかむという動作(到達把持運動, reach-to-grasp movement)では、視覚によって物体の形状や大きさ・方向などの空間的特徴を取得し、その特徴に合わせて手の形を作り出す。すなわち、視覚情報に基づいた運動情報の生成(視覚運動変換, visuomotor transformation)が行われる。この視覚運動変換に関する議論は様々な切り口から広く行われているが、覚醒動物の電気生理学的実験で記録された現実の神経活動から、直接的に到達把持運動中の情報の流れについて言及できたものは未だない。

本研究では、覚醒サルの到達把持運動で観測された頭頂連合野 AIP 野の神経活動を解析し、神経細胞が表現する情報を相互情報量を用いて定量化した。さらに、これらの情報を時間軸に沿って可視化し、AIP 野における情報の流れを観察した。その結果、到達把持運動において、個々の神経細胞によって表現される情報が時間によって異なることが示され、また、視覚運動変換の過程における AIP 野での情報の流れを追跡することができた。この結果は、これまでの AIP 野および視覚運動変換に関する議論に対して重大な evidence を与えるだけでなく、神経活動の解析や可視化の手法として情報量解析が有用であることを示唆するものである。この手法を用いれば、過去の別の生理実験のデータについても新規に動物実験をやり直すことなく解析することができ、それにより新たに多くの知見が得られる可能性がある。

以上より、本論文の論点は、視覚運動変換に関する神経活動への情報量解析の適用、AIP 野ニューロンが表現する情報の流れの同定、の2点である。

## 1.2 目的と問題意識

本研究の目的は、視覚運動変換の神経メカニズムを明らかにすることである。そのためには、脳のどこで、どのような情報が、どのように表現されているかという情報表現についての議論が重要となる。

視覚運動変換に関する議論は、心理物理実験やキネマティクス、計算論モデル、システム論、ロボティクスなど様々な切り口から行われてきたが、これらは視覚や運動の特性、あるいは functional な特徴は記述するが、実際に生体の脳・nervous system が視覚運動変換をどのように実現しているかという問いに対して明確な答えを与えてくれるものではない。一方、より直接的な神経活動の観察として、例えば fMRI や PET 等による脳機能イメージング研究では、あるタスクをおこなう際に脳のどの部分が活性化されるかは同定できるが、そこでどのような情報がどのように扱われているかまでは特定することができない。また、電気生理実験による *in vivo* な記録では、神経細胞のパルス状の電氣的活動(神経スパイク)を直接観察することができるが、多くの解析では、タスクと平均化されたスパイク数の相関を観るに留まり、やはり、情報の表現内容やその時間変化を明らかにするには至っていない。

そこで本研究では、脳において情報は神経スパイクによって表現されているという立場に立ち、到達把持運動中の AIP 野神経スパイクに含まれる情報を相互情報量を用いて定量化する。これにより、個々の神経細胞が表現する情報の経時的変化が観察可能となる。しかし、よりマクロな視点で神経細胞集団・nervous system の情報表現を解釈する際には、定量化された情報量は多変量で直感的な観察が難しい。そこで、ある一定の条件を加えることで情報の流れを視覚的に捉えられるよう可視化し、それを Gantt Chart として表示する。これにより、AIP 野の複数の神経細胞による視覚運動変換の並列・分散表現の様子が直感的に観察可能となる。

本研究で提案する一連の解析手法は、到達把持運動および視覚運動変換に限らず、過去および新規の様々な生理実験のデータに対しても適用できる。そのため、種々の実験をやり直すことなく、さらには、本研究で解析したデータのように実験の試行数・記録数が少ない場合にも、再解析によって新たな知見が得られる可能性がある。また、近年実現しつつある多細胞同時記録(しばしばマルチニューロン研究と呼ばれる)や、神経活動をデコーディングして直接機械等を操作する Brain Machine/Computer Interface(BMI, BCI) 等への貢献も期待できる。

## 第2章 神経活動解析

脳の情報表現を探る研究として、従来から電気生理学などの諸分野で神経スパイクの解析が行われてきた。本章では、これらの研究のベースとなっている神経スパイクについて解説するとともに、従来の解析法の問題点を指摘し、新たな解析手法の必要性を論じる。

### 2.1 神経スパイク

神経細胞は、何らかの刺激入力に応じて自身の電位を変動させる。この電位はパルス状の急激な変化を繰り返し、それを隣接する細胞へと伝播していく。このパルス状の活動電位のことを神経スパイク(図 2.1)と呼ぶ。脳・nervous systemでは、この神経スパイクが複雑に組み合わせることで、様々な情報の伝達・表現が行われていると考えられる [5, 7, 15, 24, 47]。

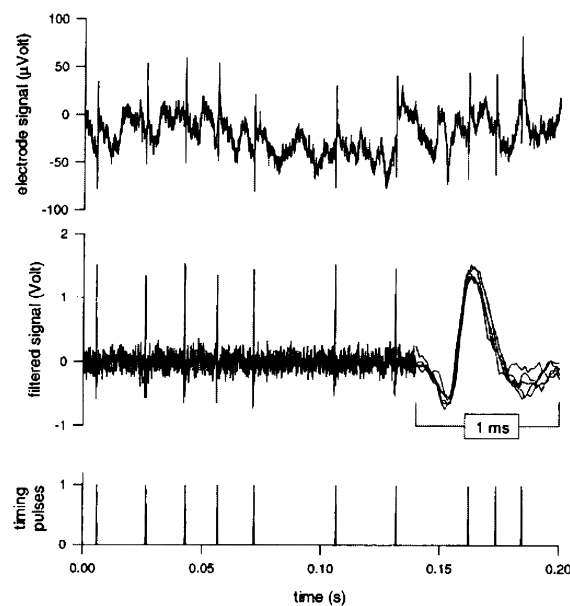


図 2.1: 神経細胞の電位変化とスパイクタイミング (文献 [53] から引用改変)



### 2.1.1 電気生理学的実験による神経スパイクの記録

神経細胞の電気的な活動を記録するには、大きく分けて細胞内記録と細胞外記録の2つの方法がある [8] .

**細胞内記録** 細胞内記録では、電解液の入った細いガラス電極を細胞の中に差し込んで細胞内の電位を測る。これは主に *in vitro* な記録、すなわち、ガラス皿の中で、切り出された脳組織のスライスを顕微鏡下で観察しながら行う記録法である。この細胞内記録では、出力スパイクだけでなく、興奮閾値以下のシナプス入力や膜電位の変化などを記録出来る。そのため、イオンチャネル、細胞膜、シナプスといった細胞の特性を調べる目的で主に利用される。

**細胞外記録** 細胞外記録では、脳組織に金属製の微小電極を刺し込み、その先端付近に存在する神経細胞の活動で生じる電位差を記録する (図 2.2) . この方法は *in vivo* な記録、すなわち、生きている生物の生体内での記録に用いることができるため、主に動物の行動実験などで利用される。この細胞外記録で記録された電位差は、近接する複数の細胞によって生じる電位差の影響を受けているため、個々の細胞のスパイクを観察するためには spike sorting と呼ばれる処理が必要となる。spike sorting は、電極と細胞の距離による振幅や波形の違いを用いたり、近年では先端に複数の接点を持った電極による記録を行い、独立性分析等を使った信号源の分離を行うものもある。

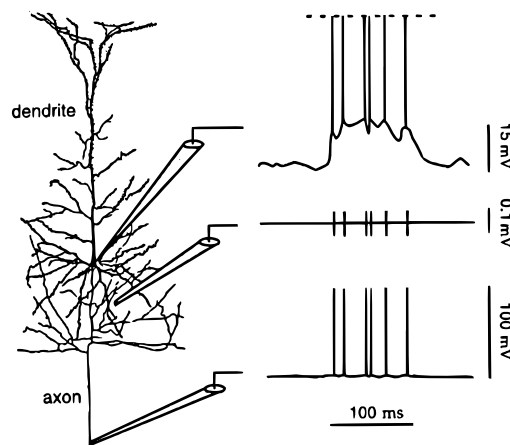


図 2.2: 細胞外記録で観測される神経活動 (文献 [5] から引用改変)

## 2.1.2 スパイクタイミングとラスター表示

多くの電気生理学的実験では、神経細胞のスパイク時刻 (spike timing) が時系列データとして記録される (図 2.3)。このスパイクデータの解析では、タスクの手続きや与えられる刺激、行動などのイベントと併せて観察する。また、観測されるスパイク列には、タスクのイベントとは直接関係しない自発発火やアーチファクト、試行毎のばらつきが存在する。そのため、刺激と神経活動の関係を求めるためには、複数試行にわたる計測データから普遍的な特徴を抽出することが課題となる。そこで、タスクイベントと神経活動の関係を可視化する一つの方法にラスター表示 (raster plot / spike raster) がある。ラスター表示は、あるタスクを複数試行くり返し行い、試行毎に記録されたスパイク列の時間軸 (ゼロ時) を刺激呈示や特定のイベント時刻で揃え、それらを総て縦に並べて表示したものである (図 2.4)。

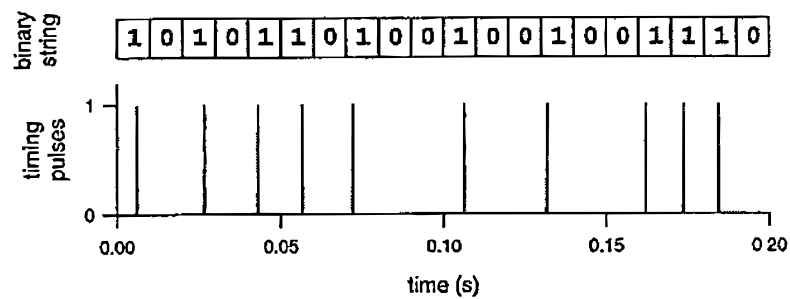


図 2.3: スパイクタイミングの記録 (文献 [5] から引用改変)

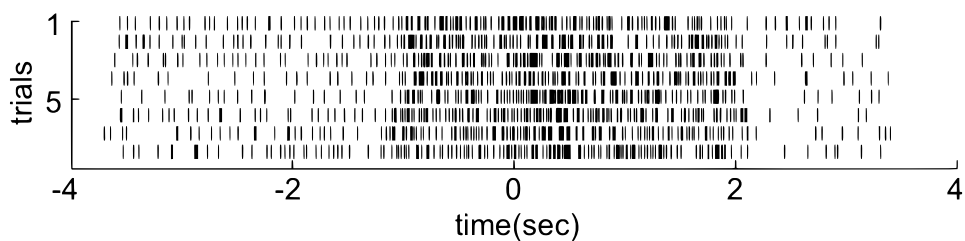


図 2.4: ラスター表示の例

### 2.1.3 神経発火率とPSTH(Peri-Stimulus Time Histogram)

前述のラスタ表示は、記録されたスパイク列を時間軸に沿って整然と並べて表示したものである。しかし、この表示法は、スパイク数がおおよそ大きい小さいかという外観上の判断はできるが、神経細胞の活動の特性を定量的に記述しているとは言えない。そこで、外部イベントで時刻を揃えた複数試行のスパイク列から、時間と試行数で平均化したスパイク数のヒストグラムを作ることが一般的である。これをPSTH(Peri-Stimulus Time Histogram)という。

PSTHを求める際、解析者は *a priori* に決める時間幅 (例えば 50msec) を用いてスパイク数を数える。従来からの多くの解析では、このPSTHを観察し、タスク条件と発火頻度の相関を観ることで、ある刺激やイベントに対して特異的に細胞が活性化するかどうかという応答選択性を同定している。しかし、このPSTHベースの解析にはいくつかの問題が挙げられる。

### 2.1.4 従来手法の問題点

#### PSTHのビン幅の選択

PSTHは、神経活動を可視化する一つ的手段として有用であるが、ヒストグラムの時間幅(ビン幅)を *a priori* に決めるため、時間について厳密に解析を行いたい場合などには問題が生じる。かといって、より小さな時間幅(例えば 10msec)を用いてPSTHを求めると、時間幅内で数えられるスパイク数は少なくなり、得られるスパイク頻度データは不安定になる(図 2.5)。

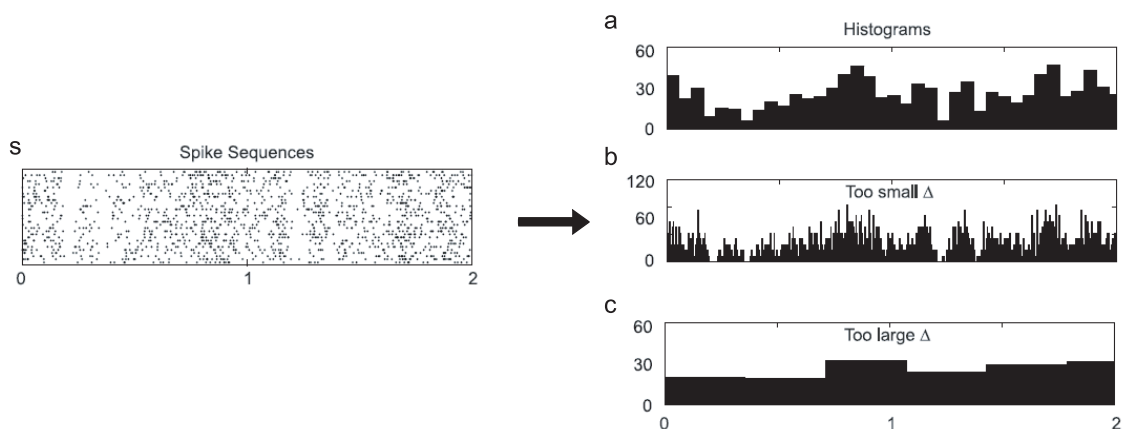


図 2.5: 時間幅の違いが PSTH に与える影響 (文献 [63] より引用改変)

この問題を解決するために、以下の二つの方法が考えられる。一つは、スパイク数を数える時間窓の位置を連続的にスライドさせる方法、他方は、神経細胞固有の(真の)発火率を推定する方法である。前者は、ある時間窓(例えば50msec)を少しずつ(例えば5msec ずつ)スライドさせ、その時間窓毎のスパイク数をカウントする方法である。これにより、安定した頻度データが得られ、かつ、時間窓よりも細かい時間単位での解析が可能となる。また、神経細胞の発火率は連続値であるとして、ガウシアンフィルタなどで平滑化したものを用いる場合もある [5]。一方、後者は、神経細胞の発火率はポアソン確率過程に従うという前提で、観測から得られるスパイク頻度は(真の)発火率の推定値だとするものである。この方法では、PSTH が発火率にもっとも近似されるよう、統計学的手法を用いて時間幅を最適化する (Shimazaki and Shinomoto, 2007. [63, 64])。しかし、実験によって得られるスパイク列の数はタスクの試行数に依存するため、試行数が少ない場合にはこの方法を用いることは出来ない。

#### PSTH を用いた神経活動の解釈

PSTH を用いた解析では、一般にタスク条件と発火頻度・発火率の相関を観察する。しかし、観測された神経活動の違いが何を意味するか、PSTH から判断することは難しい場合がある。例えば、ある細胞について複数のタスク条件で実験を行い、観測された活動がタスク条件によって異なるとする。ここで、PSTH が統計的検定に通るほど突出して大きい(あるいは小さい)条件があった場合、この細胞はその条件に対して選択的に応答したと言える。しかし、それ以外の条件で観測されたこの細胞の活動が、定常状態(何も刺激を与えていない状態)と異なっていた場合、タスク条件と PSTH の関係からこのことを説明するのは難しい。さらに、タスク中の神経活動は、新たなトリガとなる外部刺激が明示的に与えられていない場合にも、時間的な変動を見せることがある。あるいは、何らかのイベントに対する応答の時間変化の様子が、タスク条件や細胞によって異なることもある。これらの変化の違いが意味することを、PSTH から定量的に解釈することは困難である。そこで、PSTH をベースとする解析に加えて、活動の違いや時間的変動を定量的に評価する方法が必要となる。本研究では、このような活動の違いや時間的変動の違いを定量化するため、相互情報量を用いた経時的な解析を行った。詳細については第 4.2 節で述べる。

## 第3章 視覚運動変換とAIP野

手を伸ばし物を掴むという運動(到達把持運動)は、ヒト等の動物にとってあらゆる行為に関わる基本的な運動である。本章では、到達把持運動における視覚運動変換について述べるとともに、視覚運動変換に関わるとされるサル頭頂連合野 AIP 野について紹介する。

### 3.1 到達把持運動と視覚運動変換

ヒト等の動物は、感覚器から自身や外界の情報を取り入れ、常にそれらを協調させながら身体を動かし、他者や環境と相互に作用することでコミュニケーションを図る。このとき脳では、感覚情報から運動情報への実時間での変換が行われる。特に、目前にある物体に手を伸ばし掴むという動作(到達把持運動, reach-to-grasp movement)では、視覚によって物体の形状や大きさ・方向などの空間的特徴を取得し、その特徴に合わせて手の形を作り出す。すなわち、視覚情報に基づいた運動情報の生成が行われる。これを視覚運動変換(visuomotor transformation)と呼ぶ。

#### 3.1.1 プリシェイピング

日常的な光景として、何か物体に手を伸ばし掴むという運動を行う時、その行為は実に自然に行われる。しかし、日常をとりまく物体には様々な向き、大きさ、形状の物があり、これをうまく掴むためには、物体に手が触れる以前に自身の手の形を物体の形に合わせなければならない。これをプリシェイピングという。到達把持運動における視覚運動変換では、把持対象の視覚的情報を基に手の形状を含めた運動情報を生成するため、プリシェイピングについての考察は重要となる。

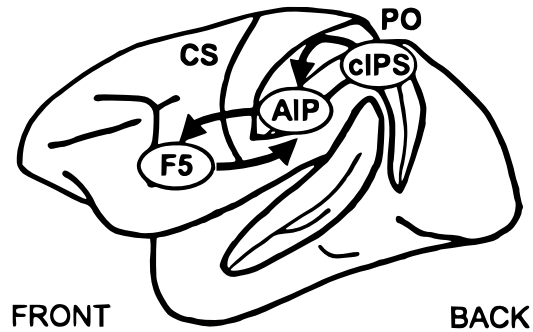


図 3.1: サル頭頂連合野 AIP 野

## 3.2 サル頭頂連合野 AIP 野

本節では，本研究で解析するサル頭頂連合野 AIP 野について紹介する．

### 3.2.1 解剖学的知見

Mishkin らによる視覚の二つの経路の考えでは，腹側経路は物体視のシステムとして，背側経路は空間視の経路として捉えられている [42]．AIP 野はこのうち背側経路の頭頂連合野に位置する (図 3.1)．この背側経路の中でも，到達動作と把持動作は異なる経路で表現されていると考えられている．このうち手指の運動に関する活動は，頭頂連合野の外側の領域 (AIP, PF) で観測されている．ただし，AIP 野の細胞は体性感覚入力に応答しない (宮下ら, 1998.[37])．また，AIP 野が破壊されると，到達動作は正しく行われてもプリシェイピングが障害される．この AIP 野は，手操作対象の視覚的な情報を CIP, IT, STS 等から得ているとされる．特に，奥行きや傾きなどの空間的な情報は CIP 野からの豊富な入力がある (Sakata *et al.*, 2005.[60])．また，腹側運動前野の F5 と相互に結合が確認されている．F5 は後述する手操作運動課題において，AIP 野と同様に，手操作対象の三次元的特徴に選択的な活動が記録されている (Murata *et al.*, 1997.[38])．

### 3.2.2 Murata らの実験

Murata らはサルに様々な三次元形状物体を操作させ，サル AIP 野の神経活動を記録した (Murata *et al.*, 2000.[39])．その結果，手操作運動に関連した神経活動が記

録された．このような活動を示す細胞を手操作関連ニューロン (hand-manipulation-related neurons) と呼ぶ (Taira *et al.*, 1990.[75])．また，これらの細胞には，物体の形・大きさ・回転方向といった三次元的特徴に選択的に活動するものがあった．

### 手操作運動課題

手操作運動とは，遠位の手指の運動のことで，主に物体を対象とした運動を指す<sup>1</sup>．Murata らの実験では，十分に訓練されたサルに，ランダム順で形の異なる白色物体を呈示し，それを注視-把持する手操作運動課題 (図 3.2) を課した．物体の形状は図 3.3 に示した 6 種類 (A: plate, B: ring, C: cube, D: cylinder, E: cone, F: sphere) である．

### 記録の方法

神経活動の記録は，ニホンザル 3 頭 5 半球 (3 左脳，2 右脳) の AIP 野にタングステンの微小電極を刺し込み，単一細胞の活動が細胞外記録によって計測された．電極を刺し込む位置は事前に MRI により確認されている．実験中のサルは覚醒状態であり，図 3.2 のように椅子に座った状態で頭部が固定されている．注視や把持の開始/終了のタイミングは LED (Light-Emitted Diode) の点灯や色の変化によって指示される．

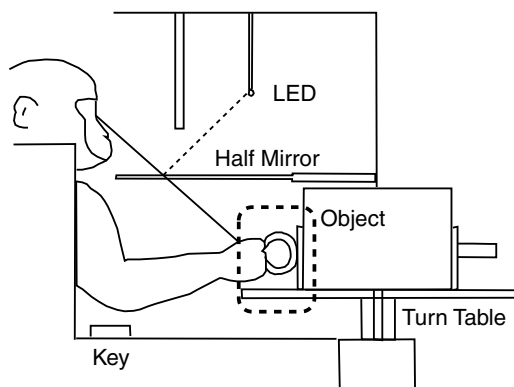


図 3.2: 手操作運動課題

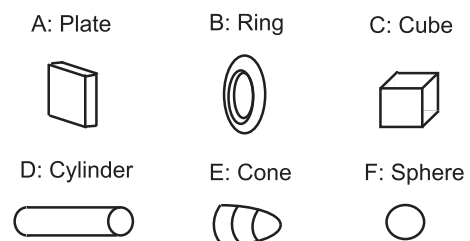


図 3.3: 呈示された三次元形状物体

<sup>1</sup>物体まで手を運ぶ腕の運動 (到達運動) と物体を掴む手の運動は，脳において別の経路で処理されていると考えられている．ここでは，研究の対象を手指の運動に限定し，かつ，単純な把持運動と異なり，動作前の視覚的観察 (注視) や到達動作中のプリシェイピングなども含めるため，到達把持運動と区別して手操作運動と呼ぶ．

### 物体の三次元的特徴に対する選択的活動

記録された細胞には、物体の形・大きさ・回転方向といった三次元的特徴に選択的に活動するものがあった。図 3.4 は、ある細胞が物体 D に対して (図 3.3 に示した cylinder という形状に対して) 選択的に活動していた例である。“FIX” は物体を注視している区間、時刻 0 は到達動作の開始時刻、“HOLD” は物体を把持している区間である。この例では、物体 D というある一つの物体に対する発火頻度のみが、その他の物体に対する発火頻度よりも統計上優位に大きい。このような細胞のことを高選択性 (highly selective) ニューロンという。一方、二つ以上の物体に対して同じような選択性を示すものを中等度選択性 (moderately selective) ニューロンという。なお、発火頻度が統計上優位かどうかの検定には、有意水準  $p = 0.05$  の一元配置分散分析 (ANOVA) が用いられた。

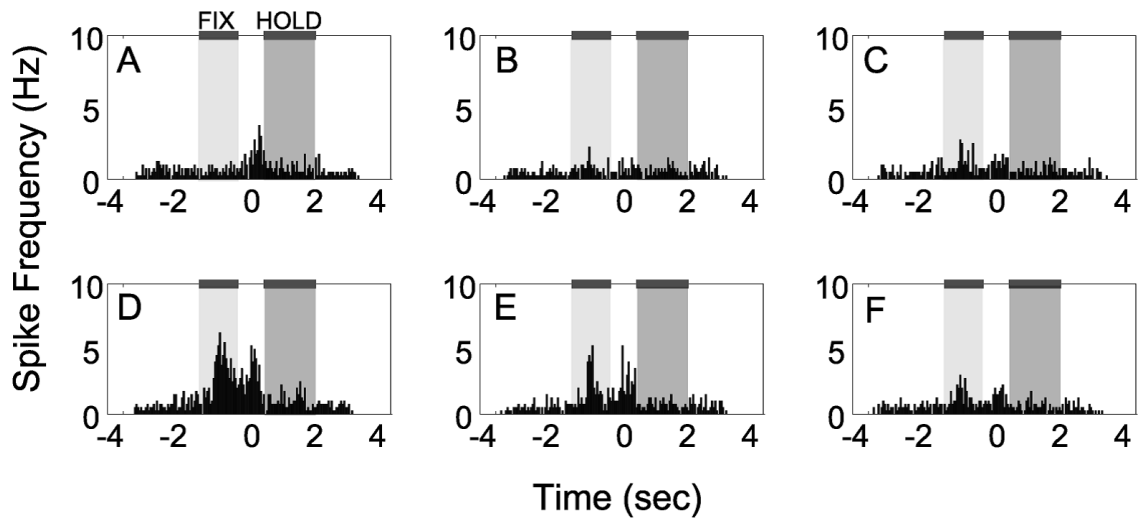


図 3.4: AIP 野ニューロンの選択的活動



## 第4章 Materials and Methods

第3.2.2節で紹介したMurataらの手操作運動(到達把持運動)実験について、記録されたAIP野の神経活動を相互情報量を用いて解析する。本章では、解析する生理データの詳細を紹介するとともに、情報量解析の手順や解釈を具体例を用いて解説する。

### 4.1 解析データ

本研究の解析対象は、第3.2.2節で紹介したMurataらの実験(Murata *et al.*, 2000. [39])で記録された、手操作運動課題(図3.2)におけるサル頭頂連合野AIP野の神経活動である。

#### 4.1.1 データの内訳

解析するデータは、ニホンザル3頭5半球(3左脳, 2右脳)のAIP野で記録された全98細胞のスパイクデータである。各細胞につき6種類の物体を用いたタスクが行われ、各物体のタスクにつき8試行ずつ記録されている<sup>1</sup>。スパイク時刻はダウンカウンタを用いた時系列データとして記録されている。また、タスクのイベント時刻もスパイクデータと併せて記録されている。

#### 4.1.2 タスクの手続きと課題区間

まず、手操作運動課題は以下の3つの課題区間に分類できる。

- 区間1: 注視区間 (fixation period)
- 区間2: 到達動作区間 (reaching period)
- 区間3: 把持区間 (grasping/holding period)

---

<sup>1</sup>形状の異なる6種類の物体がランダム順に呈示され、各物体を用いたタスクがそれぞれ計8試行となるよう設定されている。また、タスクそのものが失敗した場合には、成功するまでタスクが繰り返される。

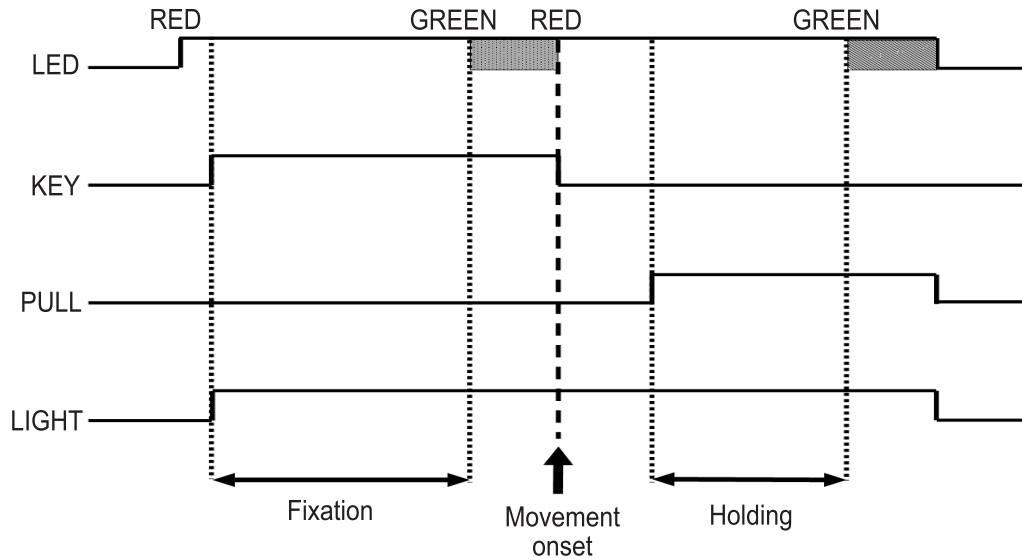


図 4.1: 手操作運動課題の手続きと課題区間 (文献 [39] より引用改変)

次に、タスクの手続き (図 4.1) を以下に説明する。

- 1: 注視指示として LED が赤色に点灯
- 2: サルが手元の KEY に手を置くと明かりが点灯  
明かりにより物体が見えるようになり注視を開始
- 3: 1-2 秒間注視を続ける (注視区間)
- 4: 把持の指示として LED が緑色に点灯
- 5: KEY から手を離すと LED が赤色に点灯  
到達動作を開始 (到達動作区間の開始)
- 6: 物体を把持 (到達動作区間の終了)
- 7: 1 - 2 秒間把持を続ける (把持区間)
- 8: 把持解放指示として LED が緑色に点灯

サルへの行動の指示は総て LED(Light-Emitting diode) によって為される。また、注視や到達動作、把持のそれぞれの開始/終了時刻は、KEY の on/off や、物体に仕込まれたマイクロスイッチの on/off によって記録される。また、行動の指示から実際に行動が発現するまでの期間はリアクションタイムと読み取れる。

### 4.1.3 実験条件による活動の違い - 5つの細胞タイプ

解析する 98 個の細胞は、実験条件の違いによる活動の有無や大小から、以下の 5 つの細胞タイプに分類される (表 4.1)。ここでの実験条件とは、手操作課題において視覚情報を与えるかどうか (明室/暗室)、運動を行うかどうか (運動を行わずに注視のみを行う課題：注視課題) である。

Visual-Dominant object type neurons(VDo) : 23 個

明室内の課題では活動するが、暗室内の課題では活動しない、かつ、注視課題で活動する細胞。

Visual-Dominant non-object type neurons(VDn) : 13 個

明室内の課題では活動するが、暗室内の課題では活動しない、かつ、注視課題で活動しない細胞。

Visuomotor object type neurons(VMo) : 36 個

明室内の課題で活動し、暗室内の課題では明室内課題に比べて活動が減少する、かつ、注視課題で活動する細胞。

Visuomotor non-object type neurons(VMn) : 10 個

明室内の課題で活動し、暗室内の課題では明室内課題に比べて活動が減少する、かつ、注視課題で活動しない細胞。

Motor-Dominant neurons(MD) : 16 個

明室内の課題でも暗室内の課題でも同様に活動する、かつ、注視課題で活動しない細胞。

表 4.1: AIP 野の細胞分類と解析する細胞数

| Visual Dominant |            | Visuomotor |            | Motor Dominant | Total |
|-----------------|------------|------------|------------|----------------|-------|
| object          | non-object | object     | non-object | -              | -     |
| 23              | 13         | 36         | 10         | 16             | 98    |

## 4.2 情報量解析

視覚運動変換の神経メカニズムを明らかにするには、脳のどこで、どのような情報が、どのように表現されているかという議論が重要である。「どこで」という問いについては、第3章において、頭頂連合野 AIP 野が視覚運動変換の過程で重要な役割を担っていることを述べた。本節では、観測された神経活動が、どのような情報を、どのように表現しているか、定量的に評価するための情報量解析について解説する。

### 4.2.1 PSTH による解析と情報量解析

観測された神経活動を解釈するにあたり、従来から広く行われている PSTH を用いる解析の問題点については第 2.1.4 節で述べた。例えば、図 3.4 の活動が観測された時、物体 D に対して強く応答していることは PSTH から読み取れる。しかし、ここで「この細胞は物体 D に関する情報のみを表現している」と言えるだろうか。他の物体に対する活動を観察すると、いずれもタスク中の発火頻度は定常時（注視区間以前）より大きくなっている。また、時間変化に着目すると、物体 B, C, D, E, F については注視区間で応答を示しているのに対し、物体 A については注視区間で応答せず、到達動作中にのみ活動していることが確認できる。このような活動の違い、時間的変化の違いが意味することを、PSTH から定量的に評価することは困難である。しかし、複数試行による統計的な現象としてこのような活動が確認される以上、そこには何らかの意味があるはずである。そこで、これらに定量的な解釈を与えるのが情報量解析である。

### 4.2.2 相互情報量

情報量解析では、タスク条件と観測された神経活動の相互情報量を求める。これにより、神経活動に「どのような」情報が「どの程度」含まれているかを定量化することが出来る。相互情報量  $I$  は以下の式で計算できる。

$$I(S; R) = H(S) - H(S | R) \quad (4.2.1)$$

$$= \sum_s -p(s) \log p(s) - \langle \sum_s -p(s | r) \log p(s | r) \rangle_r \quad (4.2.2)$$

ただし、 $S$  はタスク条件  $\{s_1, s_2, \dots\}$  のセット、 $R$  は観測された神経活動  $\{r_1, r_2, \dots\}$  のセット、 $H(S)$  はタスク条件  $S$  についてのアприオリな情報エントロピー、 $H(S | R)$  は神経活動  $R$  が観測されて条件付けられたタスク条件  $S$  についての情報エントロ

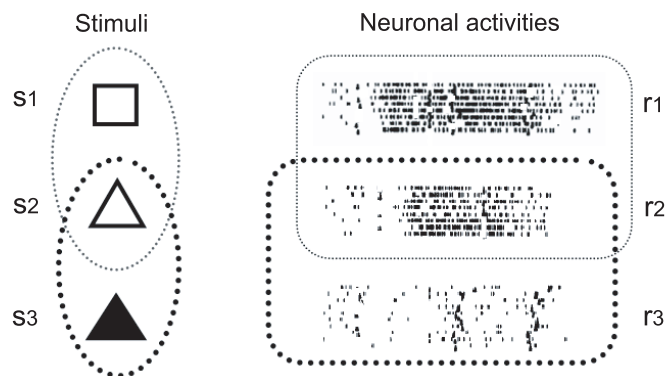


図 4.2: タスク条件と神経活動の事象

ピー,  $\langle \cdot \rangle_r$  は全神経活動平均を表す. 式 4.2.1 の右辺から, 相互情報量は, 神経活動を観測することで刺激についての不確かさがどれだけ減ったか, すなわち, 神経活動にどれだけ情報が含まれているかを表していることがわかる.

簡単のため, 図 4.2 に示すタスク条件と神経活動の例を用いて相互情報量の意味を解説する. タスク条件として  $s_1, s_2, s_3$  が与えられたとする.  $r_1, r_2, r_3$  は, それぞれの条件で記録された神経活動である. 今, 3つのタスク条件を分類したい. 刺激図形の形で分類する場合は  $\{s_1\}$  と  $\{s_2, s_3\}$  に分類できる. また, 刺激図形の色で分類する場合は  $\{s_1, s_2\}$  と  $\{s_3\}$  に分類できる. このように, 刺激図形の「形」「色」, あるいは「辺の数」など, 解析者は任意の方法でタスク条件を分類できる. このときエントロピー  $H(S)$  は, 例えば形で分類する場合,  $H(S) = -p(s_1) \log p(s_1) - p(\{s_2, s_3\}) \log p(\{s_2, s_3\})$  となり,  $p(s_1) = \frac{1}{3}, p(\{s_2, s_3\}) = \frac{2}{3}$  である. 一方, 観測された神経活動からタスク条件を分類する場合のエントロピーが  $H(S | R)$  である. この場合  $r_1$  と  $r_2$  は似た活動であり,  $r_3$  は他とは大きく異なる活動である. よって,  $\{s_1, s_2\}$  と  $\{s_3\}$  を分類する相互情報量  $I(S; R)$  が, 他の分類の場合に比べてもっとも大きくなる. このことから, この細胞は刺激図形の色に関する情報を表現している可能性が高いと言える.

#### 4.2.3 スパイクカウントを用いた経時的な情報量解析

神経活動から情報量を求める手法は複数報告されている [6, 24, 50, 53, 57, 61]. しかし, これらの多くは複数の細胞間でやりとりされる情報の量を定量化するもので, 単一細胞が表現する情報について記述できるものは少ない. ここでは単一細胞について, 時間窓 (ビン) で数えられるスパイク数を用いる情報量の求め方 (Kitazawa *et al.*, 1998; Sugase *et al.*, 1999. [25, 71]) を, 人工データを使った計算例を通して紹介する. この手法のメリットは, 広く電気生理実験で用いられているスパイククラスターから直接的に情報量を求められる点にある.

### 計算例：スパイククラスターから読み取る神経活動の事象

ある刺激を用いた課題を3試行おこなった時に、図4.3のようなスパイクが観測されたとする。このスパイククラスターに対して、破線で示したある時間幅のビン内のスパイク数を数える。なお、このビンを一定時間ずつシフトさせることで経時的に解析を行なうことができる。

今、図4.3の(1)の位置にビンがあったとする。この時刻にビン内で数えられるスパイク数は、1試行目では2回、2試行目では1回、3試行目では2回である。言い換えると、この時刻では、スパイク数が1回であるという事象(仮に $r_1$ と呼ぶ)が1試行分と、スパイク数が2回であるという事象(同じく $r_2$ と呼ぶ)が2試行分存在する。同様に、図4.3の(2)の時刻にビンがある場合には、スパイク数は、1試行目では1回、2試行目では0回、3試行目では0回であるから、事象 $r_1$ が1試行分と、スパイク数が0回であるという事象( $r_3$ と呼ぶ)が2試行分存在する。

このようにして、ビン中のスパイク数をカウントしていったところ、事象が $r_1$ 、 $r_2$ 、 $r_3$ の3通りしか観測されなかったとすると、式4.2.1における神経活動のセット $R$ は $\{r_1, r_2, r_3\}$ で表される。

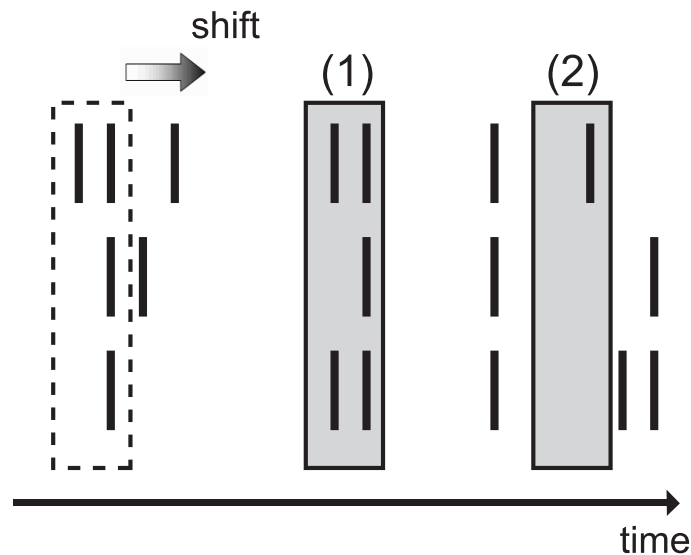


図 4.3: スパイククラスターから読み取る神経活動の事象

計算例：相互情報量の計算

例として、3種類の刺激  $s_1, s_2, s_3$  に対して各8試行、計24試行おこなう課題を想定すると、式4.2.1および式4.2.2より、刺激  $S$  についてのアプリオリな情報エントロピー  $H(S)$  は、

$$\begin{aligned} H(S) &= -p(s_1) \log p(s_1) - p(s_2) \log p(s_2) - p(s_3) \log p(s_3) \\ &= -\frac{8}{24} \log \frac{8}{24} - \frac{8}{24} \log \frac{8}{24} - \frac{8}{24} \log \frac{8}{24} \\ &\simeq 1.5850 \end{aligned} \quad (4.2.3)$$

となる。

このとき記録された全刺激・全試行のラスタにおいて、ある時刻のビン内で観測されたスパイク数の事象が  $r_1 \equiv 1$  回と  $r_2 \equiv 2$  回の2通りしかなかったとし、刺激  $s_1$  に対する8試行分の記録のうち事象  $r_1$  が1試行、事象  $r_2$  が7試行、刺激  $s_2$  に対する8試行分の記録のうち事象  $r_1$  が2試行、事象  $r_2$  が6試行、刺激  $s_3$  に対する8試行分の記録のうち事象  $r_1$  が5試行、事象  $r_2$  が3試行だけ生起していたとすると、事象  $r_1, r_2$  が観測される試行数の合計はそれぞれ8回と16回である。これより、条件付確率は  $p(s_1 | r_1) = \frac{1}{8}, p(s_2 | r_1) = \frac{2}{8}, p(s_3 | r_1) = \frac{5}{8}, p(s_1 | r_2) = \frac{7}{16}, p(s_2 | r_2) = \frac{6}{16}, p(s_3 | r_2) = \frac{3}{16}$  となる。よって、式4.2.1および式4.2.2より、神経活動  $R$  観測後の刺激  $S$  の情報エントロピー  $H(S | R)$  は、

$$\begin{aligned} H(S | R) &= \frac{8}{24} \times \sum_s -p(s | r_1) \log p(s | r_1) + \frac{16}{24} \times \sum_s -p(s | r_2) \log p(s | r_2) \\ &\simeq 1.4364 \end{aligned} \quad (4.2.4)$$

となる。

以上より、神経活動を観測することで得られる刺激についての情報量、すなわち神経活動に刺激セット  $S$  についての情報がどれだけ含まれているか定量化したものは、

$$\begin{aligned} I(S; R) &= H(S) - H(S | R) \\ &\simeq 0.1486 \text{ (bits)} \end{aligned} \quad (4.2.5)$$

と求められる。

## 第5章 Results

第4.1節で紹介したAIP野の神経活動について情報量解析を行った。解析には、第4.2.3節で解説したスパイクカウントを用いる方法を用いた。本章では、個々の細胞で表現される情報と、細胞群で表現される情報の解析結果をまとめる。

### 5.1 単一ニューロンの情報量解析

手操作運動課題(図3.2, 図4.1)において、呈示された6種類の物体(図3.3)と各物体に対する単一細胞活動の相互情報量を求めた。第4.2.2節および図4.2で述べたタスク条件の分類は、ここでは物体の三次元的形状による分類となる。

例えば、ある細胞が、物体Aに関する情報をどれだけ表現しているか知りたいとする。このとき、物体Aに対する活動が、その他5種類の物体に対する活動とどれだけ異なっているかを観れば良い。すなわち、6種類の物体を{A}と{B, C, D, E, F}の2グループに分類し、この分類についての相互情報量を求めれば良い。また、同様の方法で、複数物体の組に関する情報量も求めることができる(例: 図5.1)。

6種類の物体を2グループに分類する方法は31通りある。本節では、98個総ての細胞について、それぞれ31通りの相互情報量を求めた結果を示す。解析には、到達動作の開始時刻で揃えた8試行のスパイククラスターを用い、相互情報量は50msecの時間窓で計算した。これを5msecごとに計算することで情報量の時間変化を求めた。

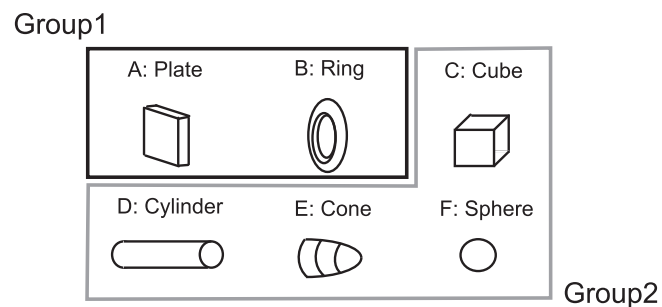


図 5.1: 6種類の物体を二分する例



### 5.1.1 情報量の時間変化による細胞タイプの分類

第4.2.2節で述べた方法で、経時的に相互情報量を求め、各細胞が表現する情報の時間変化を可視化した。細胞が保持している情報の時間変化の様子から、AIP野の神経細胞は以下の5タイプに分類できた。その典型例を図5.2に示す。また、実験条件による細胞タイプの分類と、情報量の時間変化による細胞タイプの分類の対応を表5.1に示す。

タイプ a: 注視区間のピーク以降減衰し把持区間で情報量が無くなるもの

タイプ b: 注視区間から立ち上がりその後も情報量を維持するもの

タイプ c: 到達運動区間にのみピークがあるもの

タイプ d: 到達運動区間から立ち上がりその後も情報量を維持するもの

タイプ e: ほとんど情報量を持たないもの

表 5.1: 情報量の時間変化による細胞タイプの分類 (細胞数)

|              | VDo       | VDn       | VMo       | VMn       | MD        | Total     |
|--------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Type a       | 7         | 1         | 10        | 1         | 1         | <b>20</b> |
| Type b       | 7         | 3         | 13        | 1         | 4         | <b>28</b> |
| Type c       | 2         | 3         | 2         | 2         | 5         | <b>14</b> |
| Type d       | 6         | 5         | 5         | 6         | 3         | <b>25</b> |
| Type e       | 1         | 1         | 6         | 0         | 3         | <b>11</b> |
| <b>Total</b> | <b>23</b> | <b>13</b> | <b>36</b> | <b>10</b> | <b>16</b> | <b>98</b> |

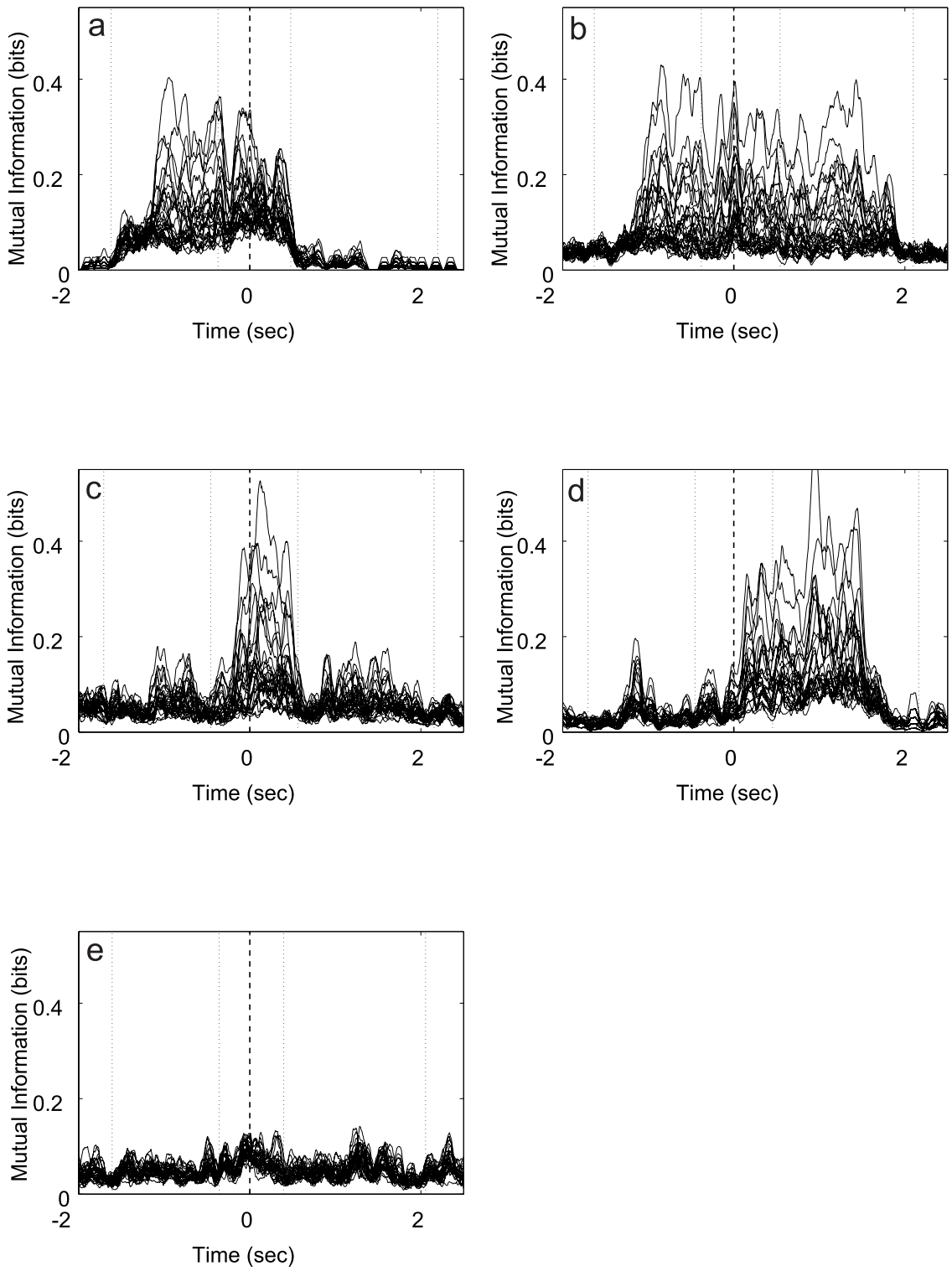


図 5.2: 情報量の時間変化による 5 つの細胞タイプ

### 5.1.2 物体の大まかな分類と詳細な分類による情報量の違い

前節までは、6種類の物体を2グループに分類する相互情報量を求めた。本節では、この2グループをさらに詳細に分類する相互情報量を求める。

この解析の背景には、側頭連合野 STS(Superior Temporal Sulcus) における、視覚情報の階層表現の発見がある。Sugase らは、サルに個体や表情の異なるサル・ヒトの顔画像を注視させる実験を行い、STS の単一細胞が、まず初めにサルかヒトかという大まかな分類の情報を、その後、個体や表情といった詳細な分類の情報を、時間を分けて表現していると報告した (Sugase *et al.*, 1999; 岡田, 2001; Matsumoto *et al.*, 2005. [71, 46, 34])。

そこで本研究では、視覚運動変換の過程において、AIP 野の単一細胞が物体の視覚的特徴 (形状) に階層性を持たせて表現しているか調べた、注目した細胞は、視覚と運動の両方のコンポーネントを保持していると考えられ、かつ、注視課題でも応答する Visuomotor object type の高選択性細胞である、その中でも特に、注視区間について、情報量を最大とした分類が選択性と一致しなかった6個の細胞について解析した。図 5.3 は物体 F に選択的に応答するの細胞の例で、これを詳細な分類で解析した結果が図 5.4 である。この例では、注視区間において {E, F} と {A, B, C, D} の2グループに分類する情報量が最大であったため、この2グループについてそれぞれ、{E} と {F} を分類する情報量、{A} と {B} と {C} と {D} を分類する情報量を求めた。解析した6個中5個の細胞で、図 5.4 のように、大まかな分類情報が注視区間でピークとなり、運動開始後に詳細な分類情報がピークとなっていた。残りの1個の細胞では、逆に詳細な分類情報のピークが大まかな分類に先行していた。

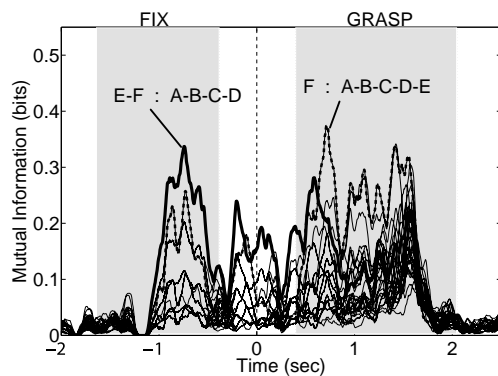


図 5.3: 解析した細胞の情報量の例

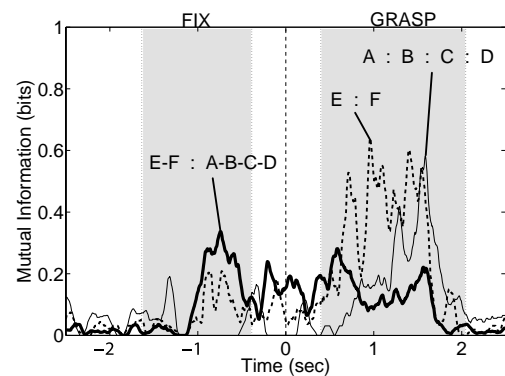


図 5.4: 詳細な分類の情報量の例

### 5.1.3 選択性細胞の情報量

第 3.2.2 節で紹介した通り，AIP 野の神経細胞には，物体の形状に対して選択的に活動するものがある．しかし，第 4.2.1 節で述べたように，PSTH による解析で選択性があるとされなかった物体についても，細胞は時間変化させながら活動を示している．これらの活動に意味があるかどうか評価するため，高選択性細胞 (全 40 個) について，相互情報量が最大となる分類と選択性が一致するか確かめた．結果を表 5.2 に示す．

表 5.2: 情報量を最大とする分類と選択性が一致/不一致した高選択性細胞

|                               | VDo | VDn | VMo | VMn | MD | Total           |
|-------------------------------|-----|-----|-----|-----|----|-----------------|
| Consistent with selectivity   | 3   | 0   | 6   | 5   | 2  | <b>16 (40%)</b> |
| Inconsistent with selectivity | 6   | 5   | 9   | 0   | 4  | <b>24 (60%)</b> |
| Total                         | 9   | 5   | 15  | 5   | 6  | <b>40</b>       |

## 5.2 ニューロン集団の情報量解析

前節 5.1 では、個々の細胞が表現する情報についての解析結果を示した。そこでは、個々の細胞が保持する情報の内容や時間変化について観察することができた。一方、本節は、AIP 野の細胞群によってどのような情報がどのように表現されているか、よりマクロな視点で解析することを目的とする。特に、AIP 野の細胞群がどのように情報をやり取りしているのか、手操作運動課題の手続きに沿って観察し、視覚運動変換の過程における情報の流れを追跡する。

### 5.2.1 細胞タイプごとの情報量の堆積和

第 4.1.3 節で述べた 5 つの細胞タイプ (VDo, VDn, VMo, VMn, MD) について、31 通りの各分類ごとに全細胞が表現する情報量の堆積和を計算した。

例えば、VDo ニューロンについての堆積和を考える。第 5.1 節と同様の方法で、全 23 個の各細胞ごとに 31 通りの分類に関する相互情報量が求められる。この各分類について、各細胞で求められた情報量を足し合わせていく。これにより、VDo 細胞群が表現する各分類に関する情報量が求められる。

図 5.5 に示した例は、物体を {A, B} と {C, D, E, F} に二分する時の、各細胞タイプの情報量の堆積和である。ただし、表 4.1 からわかるように、各細胞タイプの細胞数が異なることに注意が必要である。

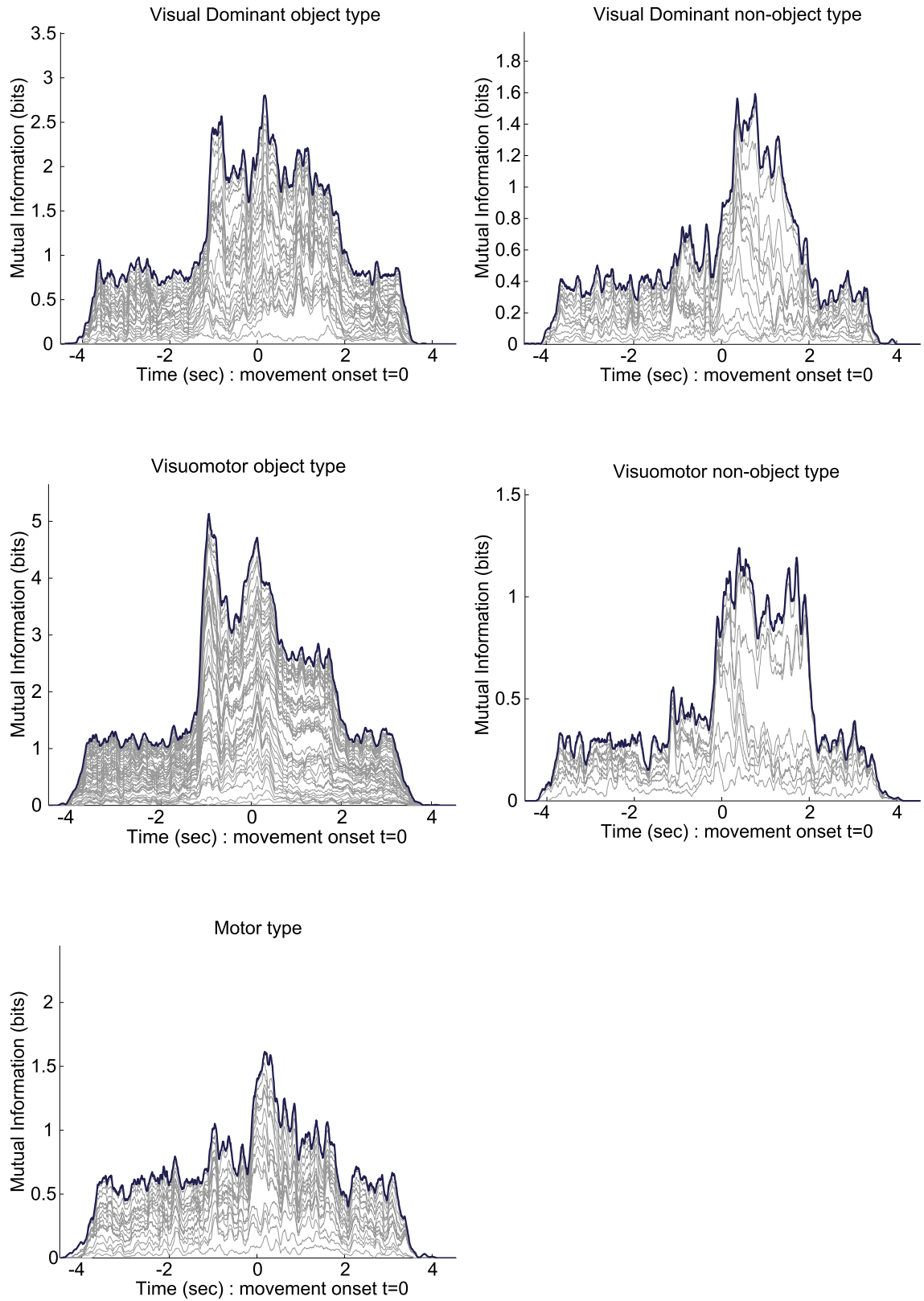


図 5.5: 細胞タイプごとの情報量の堆積和の例

### 5.2.2 視覚と運動に着目した情報量の潜時

前節の解析結果から、情報量が定常時から大きく立ち上がるタイミング、すなわち、情報の潜時が細胞タイプ毎に大きく異なっていることがわかる。そして、それらはおおよそ、視覚刺激の呈示時刻直後の場合と運動開始時刻の前後の場合とに別れていることが読み取れる。

そこで本節では、視覚刺激の呈示時刻を基準とする潜時と、運動の onset を基準とする潜時の 2 通りの潜時を求めた。今回の解析のように、複数細胞・複数試行のデータを統計的に扱う場合、タスク毎のイベント時刻のばらつきが大きくなるため、時間について詳細な解析を行うには工夫が必要である。そこで、先述の 2 通りの潜時を求めるため、それぞれの基準時刻で揃えたスパイクラスターを作り直し、各々情報量と潜時を計算した。前節と同様に、物体を {A, B} と {C, D, E, F} に二分する時の結果をそれぞれ図 5.6, 5.7 に示す。潜時候補として、基準時刻から 0 ~ 1sec にある 1st. ピークと、基準時刻から 1sec ~ 記録終了時刻にある 1st. ピークを記録した。

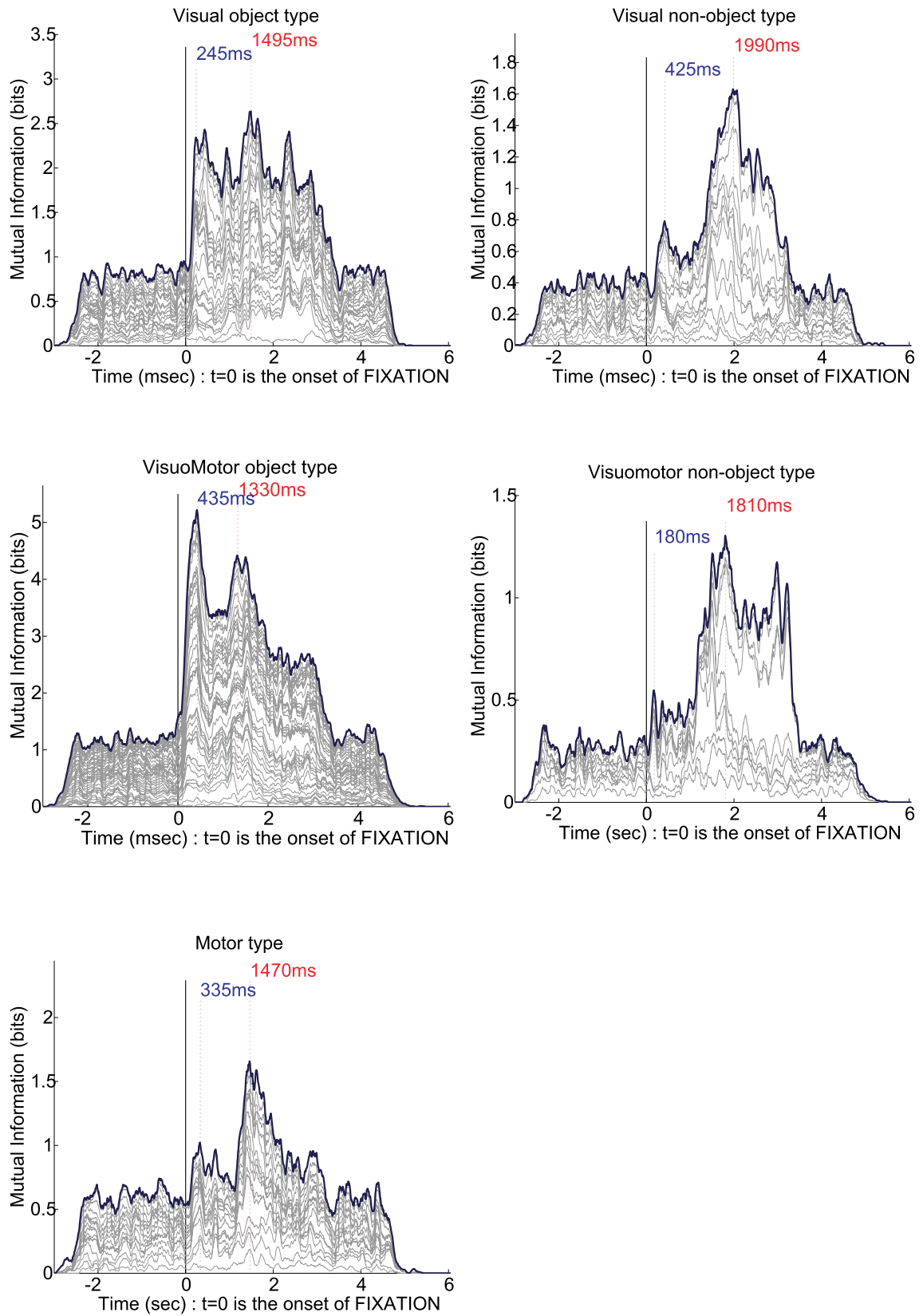


図 5.6: 細胞群が表現する情報の視覚刺激呈示時刻からの潜時の例



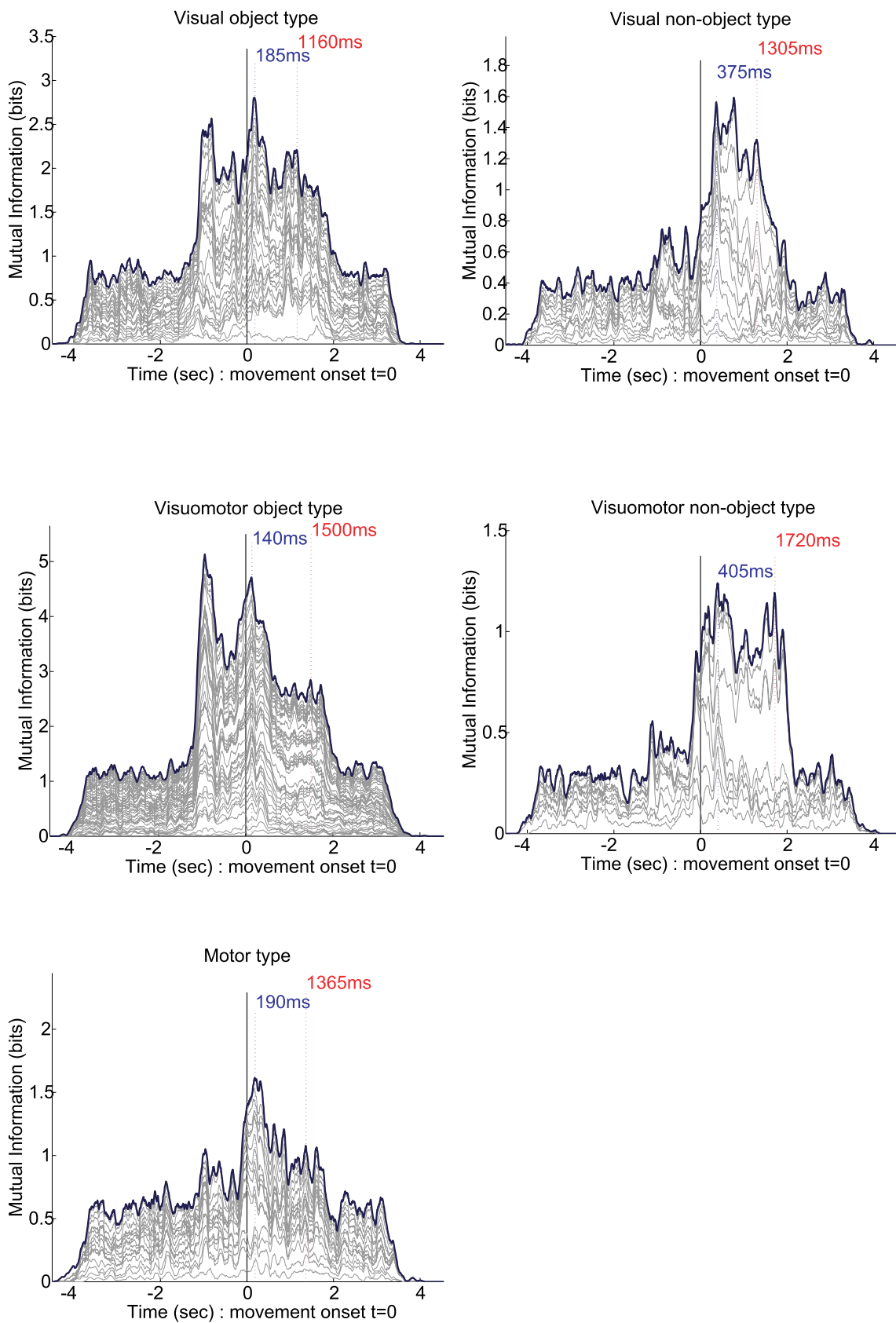


図 5.7: 細胞群が表現する情報の運動開始時刻からの潜時の例

### 5.2.3 情報量の時間変化の可視化

前節までで求めた細胞群の情報量は、複数の細胞による表現であることを明示的に表すため、細胞数の堆積和の形式で示した。本節では、細胞群が表現する情報の時間変化に着目し、各細胞タイプでの違いを比較するための可視化を行う。

ところで、AIP野の細胞には何故異なる5つのタイプがあるのだろうか。AIP野が視覚運動変換に深く関わっているならば、それぞれの細胞タイプには、視覚運動変換の過程で異なる役割を担っている可能性がある。そこで、5タイプの細胞群の情報量をそれぞれ可視化し、その時間変化の違いを示す。

まず、前節で得られた細胞群の情報量について、1細胞あたりの情報量の大きさを色で表示する強度グラフに変換する。図5.6のVMoタイプ細胞群について、細胞数で平均した情報量を可視化した例を示す。黒色ほど情報量は小さく、白色ほど情報量は大きい

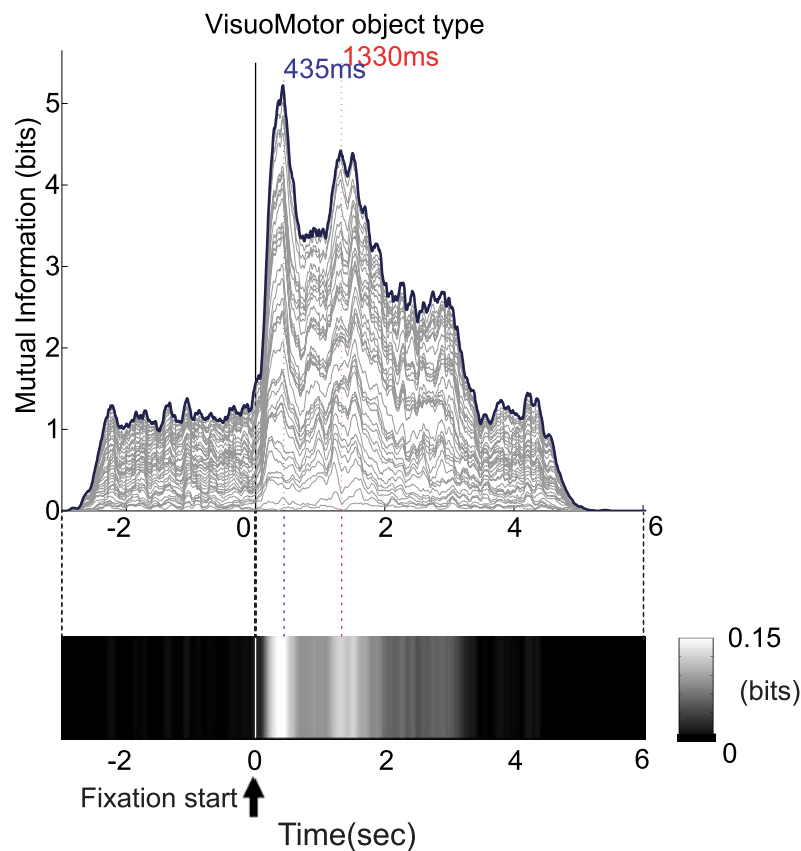


図 5.8: 細胞群の情報量変化の可視化

次に、同じ分類の情報量について、5タイプのそれぞれから得られた強度グラフを縦に並べる。このとき、Gantt chartのように時間軸に沿って情報が現れるよう、細胞タイプをソーティングして並べると観察しやすい。この方法で、例えば図5.6の情報量を使って可視化すると、物体を{A, B}と{C, D, E, F}に二分する情報量の時間変化の様子が、各細胞タイプで異なっていることができる。なお、この可視化についても、第5.2.2節と同様に注視開始、および運動開始の時刻で揃え直し、2通りの図を求めた。

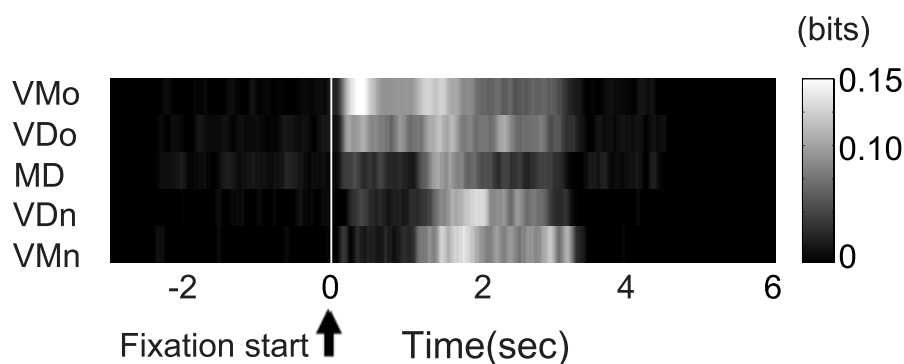


図 5.9: 各細胞タイプが表現する情報の時間変化の違い

## 第6章 Discussion

本章では、本研究で行った情報量解析の結果について考察する。AIP野の神経活動によって表現される情報や、その時間変化が、視覚運動変換の過程においてどのような意味を持つのか、実験との対応や、解剖学的知見を基に議論する。

### 6.1 AIP野単一ニューロンの情報表現

従来からのPSTHによる解析では、タスク条件と単一細胞活動の相関から、手操作運動の操作対象に選択的に活動する細胞を発見することができている。しかし、視覚運動変換に関わる「どのような情報」が「どのように表現」されているかまでは解釈できなかった。本節では、情報量解析の結果から、AIP野単一細胞の情報表現について考察する。

#### 6.1.1 課題区間に応じた情報量の時間変化

Murataら (Murata *et al.*, 2000.[39]) の解析では、タスク条件によって細胞を5タイプに分類した(第4.1.3節参照)。これらの分類は、視覚入力の有無と運動の有無で為されているため、その細胞活動に、視覚性のコンポーネントと運動性のコンポーネントが含まれているかどうかの指標となる。

本研究では、これらの細胞活動に対して情報量解析を行い、注視・到達動作・把持の各区間に応じた情報量の変化を観察した(第5.1.1節)。その結果、これらの細胞が保持する情報量の変化の仕方には5種類あることがわかった。表5.1.1を観ると、object typeであるVDo細胞とVMo細胞は、注視区間から到達動作区間にかけて情報を持つものが多かった(VDo: 14/23, VMo: 23/36)。この2タイプでの違いは、VDo細胞はVMo細胞に比べて、到達動作区間から把持区間中までに情報を持つ細胞の割合が多いことである(VDo: 8/23, VMo: 7/36)。一方、non-object typeであるVDn細胞とVMn細胞は、VDo細胞、VMo細胞と同じくvisual typeの細胞にも関わらず、注視区間に情報を持つものは少なかった(VDn: 4/13, VMn: 2/10)。そし

て、これら non-object type の細胞は、到達動作の開始から把持期間中までに情報を持つものが多かった (VDn: 8/13, VMn: 8/10) . 特に VDn 細胞については、motor type の細胞ではないにも関わらずこのような結果となったことから、到達動作から把持にかけての視覚情報を扱っていると考えられる . このことから VDn 細胞は、到達動作中、あるいは把持する際の、自身の手の形状に関する視覚情報を表現していると予想できる . 残りの MD 細胞については、注視区間に情報を持つものは少なく (5/16) , 多くの細胞が運動開始後から情報を持ち始める (11/16) ことから、運動のコンポーネントを表現していると考えられる . とりわけ、到達動作区間にのみ情報を持つ細胞が、他の motor type の細胞に比べて多い (MD: 5/16, VMo: 2/36, VMn: 2/10) ことから、MD 細胞はプリシェイピングを含めた手指の運動指令生成にもっとも深く関わっていると予想できる .

次に、物体の大まかな分類と詳細な分類による情報量の違いについて考察する . この解析では、Sugase ら (Sugase *et al.* 1999.[71]) の実験で、STS の visual ニューロンについて、視覚特徴に基づいた階層表現が記録されたことを参考に、視覚課題も強く応答する object type の高選択性細胞で、かつ、運動についても扱っている VMo 細胞について扱った . その結果、物体の大まかな分類の情報量が注視区間でピークとなり、把持区間では詳細な分類の情報量がピークとなった (5/6) . このことは、先述のように、AIP 野単一細胞がある分類の情報量を時間によって変化させて表現するだけでなく、時間によって表現する情報を切り替えていることを示している . この結果から、これらの VMo 細胞は、初めにプリシェイピングに必要な物体の大まかな形状情報を表現し、その後、把持に必要な詳細な形状情報を表現していることが予想される .

### 6.1.2 選択性細胞の情報表現

PSTH による解析から、物体形状に選択的に活動する細胞が発見されているが、それ以外の形状への活動や、活動の変化が無いわけではない . そこで、活動との相互情報量が最大となる物体分類が、その細胞の形状選択性と一致するかどうか調べた . その結果 (表 5.2) , 情報量を最大とする分類が選択性と一致する高選択性細胞は 40%(16/40) に留まり、選択性と一致しない場合 (60%: 24/40) を下回った . 選択性と一致しない分類で情報量が最大となるものは、{2 種類と 4 種類} や {3 種類と 3 種類} のいずれかの分類であった . このことより、AIP 野細胞はある一つの物体形状そのものよりも、複数物体について共通する形状に関する情報を保持する傾向にあることがわかった .

## 6.2 AIP野ニューロン集団の情報表現

単一細胞に現れる情報は、複数の細胞が複雑に関係しながらやり取りされる情報の一部として考えられる。視覚運動変換の過程において、AIP野の細胞群がどのように情報をやり取りし表現しているのか、解析結果を手操作運動課題の手続きに沿って考察する

### 6.2.1 5タイプの細胞群が表現する情報の時間変化特性

第4.1.3節で述べた5つの細胞タイプ(VDo, VDn, VMo, VMn, MD)をそれぞれ細胞群として解析を行った。その結果、5つの細胞タイプでは、ピークの数や情報量の変化の仕方等に互いに異なる特徴が観られた。図5.5はその一例で、物体を{A, B}と{C, D, E, F}に二分する時の結果である。これらを、第5.2.2で求めた、注視開始や運動開始付近の潜時と併せて観察する。

VDo細胞が表現する情報について、注視開始後に急激に情報量が立ち上がった。その後は比較的大きな変動はないが、運動開始直後に必ず小さなピークが確認された。そして、把持区間中も情報量を保ち続けた。VDn細胞については、注視開始直後には情報量が立ち上がらなかった。一方、運動開始直前から情報量が立ち上がり、開始後およそ300~500msecに非常に鋭いピークを迎えた。その後の把持区間中も緩やかに減少させながら情報量を保持していた。VMo細胞は、双峰性のピークが特徴的である。注視開始直後に情報量は急激に立ち上がり、その後一度谷を作る。再び運動開始直前から情報が立ち上がりを始め、運動開始とほぼ同時に2つ目のピークが観測された。その後、把持開始の直前で急激に定常時と同程度まで情報量が落ちた。VMn細胞は、注視開始直後には情報量が立ち上がらず、運動開始直前まで定常時と同程度であった。そして運動開始直前から立ち上がりを始め、開始直後に非常に鋭いピークを迎えた。その後は、把持開始の手前で速やかに定常時と同程度まで下がった。MD細胞は、注視開始直後から運動開始の直前まで情報量は持ち上がらなかった。運動開始直前から立ち上がった情報量は、運動開始直後に鋭いピークを迎え、到達動作が終了する前に情報量も下がった。なお、これら細胞群の特徴は、情報量を求める際の物体の分類に依存せずに成り立っていた(巻末の付録参照)。

第5.1.1節で述べた単一細胞の解析結果から、これらの細胞群は、(情報量の変化の様子から分類された)5種類の細胞タイプが組み合わせられて成り立っているとわかる。すなわち、同じ5種類の単一細胞からの組み合わせで、これらの異なるマクロな特徴が構成されていたとわかる。また、上に述べたVDo, VDn, VMo, VMn, VD

細胞群のマクロな特徴(図 5.5 など) は, 第 6.1.1 節で述べた考察と矛盾しない内容である.

さらに, これらの細胞群の情報量から, 細胞 1 つあたりの定常時(注視指示前等タスクと直接関係していない区間)の情報量が推測できる. 図 5.5 や巻末の付録したグラフを観ると, 複数細胞の足し合わせにより, 個別のばらつきやアーチファクト等が平均化され, 定常時は平坦になっている. この値を細胞数で割れば, 定常時における細胞一つあたりのおおよその情報量が推測できる. 簡単に確認してみたところ, いずれの場合も約 0.03bits であった.

### 6.2.2 並列分散表現 - Gantt Chart

第 5.2.3 節の方法で可視化された図 5.9 について考察する. この図では, 各細胞タイプ間(5 種類)の情報量の変化から情報の流れが読み取れる. この例では, {A, B} と {C, D, E, F} という物体の分類に関する情報が複数の細胞群によって並列に表現されていることがわかる. 総ての可視化図についておおよそ共通して言える特徴を, 概念図として 6.1 に示す.

注視から把持まで行う手操作運動課題と対応づけて考えると, 視覚情報の入力に基づき運動指令を定める過程は, この図の中にあると考えられる.

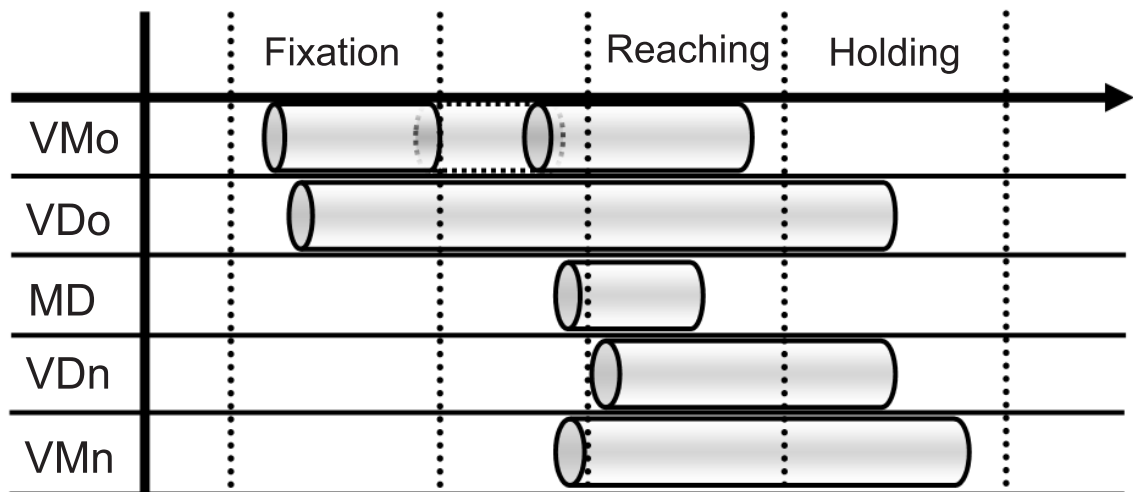


図 6.1: 生理データから得られた Gantt Chart の概念図

## 6.3 視覚運動変換の過程における AIP 野の情報表現

AIP 野の複数の細胞群が、手操作運動課題に関する情報を並列的に表現していることがわかった (図 6.1)。本節では、この図を使って各細胞群 (VDo, VDn, VMo, VMn, MD) が担う役割を考え、視覚運動変換の過程における AIP 野の情報表現について言及する。

### 6.3.1 視覚運動変換において各細胞群が担う役割

図 6.1 について、手操作運動課題との対応や、第 6.1.1 節での単一細胞の情報表現に関する考察を踏まえ、視覚運動変換における各細胞群の役割や情報の流れを考察する。

図 6.1 において、注視区間では、object type である VMo, VDo の各細胞群が情報を保持している。VDo 細胞群は、視覚のコンポーネントしか持たないと考えられるが、到達動作・把持という運動区間中も情報を持ち続けている。VDo 細胞群は、注視課題でも応答する object type であることから、この細胞群はタスクの始終に渡って、把持対象に関する視覚情報を取得し続けていると考えられる。一方、運動開始付近においては、運動のコンポーネントを持つと考えられる motor type の MD, VMo, VMn の各細胞群と、視覚のコンポーネントを持つと考えられる visual type の VDn の各細胞が情報を持ち始める。VDn 細胞群については、visual type であるにも関わらず運動区間にのみ情報を持ち、かつ、注視課題では応答しない non-object type であることから、到達動作中、あるいは把持する際の、自身の手の形状に関する視覚情報を保持していると考えられる。MD 細胞群については、単一細胞の解析でも示したように、把持区間ではなく到達動作区間にのみ情報を持つ細胞がほとんどであるため、把持運動には直接関係せず、プリシェイピングを含めた手指の運動指令生成に深く関わっていると考えられる。ところで、MD 細胞群が運動指令の生成に関わるためには、なんらかの入力を他の細胞から受け取らなくてはならない。ここで注目するのが、注視区間と到達動作区間の間の空白である。村田ら (村田, 2004.[42]) は、手指の運動指令生成に深く関わる腹側運動前野 F5 が、AIP 野との間に相互結合していることから、運動の遠心性フィードバック AIP 野に渡しているのではないかと考察している。また、この F5 では、今回の実験と同様の手操作運動課題で、AIP 野と同様に、把持対象に対して選択的に応答する細胞が記録されている (Murata *et al.*, 1997[38])。よって、この空白の間に F5 との情報の流れがあるのではないかと考えられる。VMo 細胞群は、注視区間で取得した物体に関する視覚情報を F5 へと流



し、それを受け取った F5 は、運動指令の生成に関わる活動をすると同時に、その遠心性のフィードバックを MD 細胞群に渡しているのではないだろうか。また、VMO 細胞群は運動開始後も情報を保持していることから、手指の運動について、視覚情報と運動情報のマッチングを行っているのではないだろうか。

## 第7章 Conclusion

本研究では、脳において情報は神経スパイクによって表現されているという立場に立ち、到達把持運動中に記録されたサル頭頂連合野 AIP 野の神経活動に含まれる情報を定量化した。その結果、AIP 野の個々の単一細胞、あるいは細胞群が、把持対象の分類に関する情報を「どのように」「どれだけ」表現しているかを観察できた。個々の単一細胞については、情報量の時間変化の違いによって、AIP 野の細胞を5つのタイプに分類することができた。また、各細胞で表現される情報が時間によって異なることが示された。一方、細胞群については、タスク条件で分類した細胞群について情報量を求め、各細胞群が表現する情報の時間変化の特徴が互いに異なることを示した。さらに細胞群が表現する情報の時間変化を可視化し、視覚運動変換の過程における情報の流れを追跡することができた。この時、各細胞群がそれぞれ異なる役割を担いながら、手操作に関する情報を並列的に表現していることが示された。これらの結果は、AIP 野および視覚運動変換について新たな知見を与えるだけでなく、神経活動の解析や可視化の手法として情報量解析が有用であることを示唆するものである。この手法を用いれば、過去の様々な生理実験のデータについても新規に動物実験をやり直すことなく解析することができ、それにより新たに多くの知見が得られる可能性がある。また、本研究で解析したデータのように、実験の試行数が少ないものについても十分な結果が期待できる。

# References

- [1] M.A. Arbib, "From visual affordances in monkey parietal cortex to hippocampo-parietal interactions underlying rat navigation," *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, **352**, 1429-1436, 1997.
- [2] E. Bizzi, N. Accornero, W. Chapple and N. Hogan, "Posture control and trajectory formation during arm movement," *J. Neurosci.*, **4**(11), 2738-2744, 1984.
- [3] J.C. Culham, S.L. Danckert, J.F.X. DeSouza, J.S. Gati, R.S. Menon and M.A. Goodale, "Visually guided grasping produces fMRI activation in dorsal but not ventral stream brain areas," *Exp Brain Res.*, **153**, 180-189, 2003.
- [4] M. Davare, M. Andres, E. Clerget, J.N. Thonnard and E. Olivier, "Temporal dissociation between hand shaping and grip force scaling in the anterior intraparietal area," *J. Neurosci.*, **27**, 3974-3980, 2007.
- [5] P. Dayan and L.F. Abbott, "Neural encoding 1 : Firing rates and spike statistics," *Theoretical Neuroscience*, 1-44, MIT Press, 2001.
- [6] P. Dayan and L.F. Abbott, "Information theory," *Theoretical Neuroscience*, 123-150, MIT Press, 2001.
- [7] 銅谷, 伊藤, "神経細胞による情報表現," 銅谷他 編著, 脳の情報表現 第1章, 3-8, 朝倉書店, 2002.
- [8] 銅谷, "ニューロンのデータ解析 (計算神経科学への招待)," *数理科学*, **507**, 1-8, 2005.
- [9] L. Fadiga, L. Fogassi, V. Gallese and G. Rizzolatti, "Visuomotor neurons: ambiguity of the discharge or 'motor' perception?," *International J. Psychophysiol.*, **35**, 165-177, 2000.
- [10] A.H. Fagg and M.A. Arbib, "Modeling parietal-premotor interactions in primate control of grasping," *Neural Netw.*, **11**, 1277-1303, 1998.
- [11] L. Fogassi, V. Gallese, G. Buccino, L. Craighero, L. Fadiga and G. Rizzolatti, "Cortical mechanism for the visual guidance of hand grasping movements in the monkey: A reversible inactivation study," *Brain*, **124**, 571-586, 2001.
- [12] L. Fogassi and G. Luppino, "Motor function of the parietal Lobe," *Current Opinion in Neurobiol.*, **15**, 626-631, 2005.
- [13] L. Fogassi, P.F. Ferrari, B. Gesierich, S. Rozzi, F. Chersi and G. Rizzolatti, "Parietal Lobe: From action organization to intention understanding," *Science*, **308**, 662-667, 2005.

- [14] S.H. Frey, D. Vinton, R. Norlund and S.T. Grafton, "Cortical topography of human anterior intraparietal cortex active during visually guided grasping," *Cognitive Brain Res.*, **23**, 397-405, 2005.
- [15] F. Gabbiani and C. Koch, "Principles of spike train analysis," *Methods in Neuronal Modeling*, 313-360, MIT Press, 1998.
- [16] V. Gallese, L. Fadiga, L. Fogassi and G. Rizzolatti, "Action recognition in the premotor cortex," *Brain*, **119**, 593-609, 1996.
- [17] C. Galletti, D.F. Kutz, M. Gamberini, R. Breveglieri and P. Fattori, "Role of the medial parieto-occipital cortex in the control of reaching and grasping movements," *Exp Brain Res.*, **153**, 158-170, 2003.
- [18] A.P. Georgopoulos, J.F. Kalaska, R. Caminiti and J.T. Massey, "On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex," *J. Neurosci.*, **2-11**, 1527-1537, 1982.
- [19] M.A. Goodale and G.K. Humphrey, "The objects of action and perception," *Cognition*, **67**, 181-207, 1998.
- [20] M.A. Goodale, "Action insight: The role of the dorsal stream in the perception of grasping," *Neuron*, **47**(3), 328-329, 2005.
- [21] T.C. Handy, C.M. Tipper, J.S. Borg, S.T. Grafton and M.S. Gazzaniga, "Motor experience with graspable objects reduces their implicit analysis in visual- and motor-related cortex," *Brain Res.*, **1097**, 156-166, 2006.
- [22] M. Iacoboni, L.M. Koski, M. Brass, H. Bekkering, R.P. Woods, M.C. Dubeau, J.C. Mazziotta and G. Rizzolatti, "Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex," *PNAS*, **98**, 13995-13999, 2001.
- [23] M. Iacoboni, I. Molnar-Szakacs, V. Gallese, G. Buccino, J.C. Mazziotta and G. Rizzolatti, "Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system," *PLoS Biol.*, **3**(3), 529-535, 2005.
- [24] R.E. Kass, V. Ventura and E.N. Brown, "Statistical issues in the analysis of neuronal data," *J. Neurophysiol.*, **94**, 8-25, 2005.
- [25] S. Kitazawa, T. Kimura and P.B. Yin, "Cerebellar complex spikes encode both destinations and errors in arm movement," *Nature*, **392**, 494-497, 1998.
- [26] L. Koski, A. Wohlschläger, H. Bekkering, R.P. Woods, M.C. Dubeau, J.C. Mazziotta and M. Iacoboni, "Modulation of motor and premotor activity during imitation of target-directed actions," *Cerebral Cortex*, **12**, 847-855, 2002.
- [27] S. Koyama and S. Shinomoto, "Histogram bin width selection for time-dependent poisson processes," *J. Phys.*, **A37**, 7255-7265, 2004.
- [28] J.W. Lewis and D.C. Van Essen, "Mapping of architectonic subdivisions in the macaque monkey, with emphasis on parieto-occipital cortex," *J. Comparative Neurology*, **428**, 79-111, 2000.

- [29] G. Luppino, A. Murata, P. Govoni and M. Matelli, "Largely segregated parietofrontal connections linking rostral intraparietal cortex (areas AIP and VIP) and the ventral premotor cortex (areas F5 and F4)," *Exp Brain Res.*, **128**, 181-187, 1999.
- [30] G. Luppino and G. Rizzolatti, "The Organization of the Frontal Motor Cortex," *News. Physiol. Sci.*, **15**, 219-224, 2000.
- [31] 松本, 岡田, 木本, 銅谷, 菅生, 山根, 河野, "サル側頭葉の顔細胞の集団ダイナミクス - MDSによる解析と連想記憶回路によるモデル化 -, " 信学技報, NC99-159, 69-76, 2000.
- [32] 松本, 岡田, 銅谷, 菅生, 山根, 河野, "サル側頭葉顔細胞のVB法による混合正規分布解析," 信学技報, NC2000-115, 93-100, 2001.
- [33] N. Matsumoto, M. Okada, Y. Sugase-Miyamoto, S. Yamane and K. Kawano, "Population dynamics of face-responsive neurons in the inferior temporal cortex," *Cereb. Cortex*, **15**, 1103-12, 2004.
- [34] N. Matsumoto, M. Okada, Y. Sugase-Miyamoto and S. Yamane, "Neuronal mechanisms encoding global-to-fine information in inferior-temporal cortex," *J. Comput. Neurosci.*, **18**, 85-103, 2005.
- [35] 松本, 菅生, 岡田, "側頭葉ニューロン集団の1試行活動からの視覚刺激情報の抽出," 信学技報, NC2004-200, 41-46, 2005.
- [36] 松本, 赤穂, 福水, 菅生, 岡田, "IT野ニューロン集団の時間相関を取り入れたクラスタリング," 信学技報, NC2005-126, 7-12, 2006.
- [37] 宮下, W.N. SHEIN, 村田, 田中, 酒田, "サル頭頂葉の手操作関連ニューロンの視覚反応について- 三次元物体の形態と方位に対する選択性 -, " リハビリテーション医学, **35**, 926-935, 1998.
- [38] A. Murata, L. Fadiga, L. Fogassi, V. Gallese, V. Raos and G. Rizzolatti, "Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey," *J. Neurophysiol.*, **78**, 2226-2230, 1997.
- [39] A. Murata, V. Gallese, G. Luppino, M. Kaseda and H. Sakata, "Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP," *J. Neurophysiol.*, **83**, 2580-2601, 2000.
- [40] 村田, 神代, "サル運動前野のミラーニューロンとBroca野の機能," 神経進歩, **47**, 684-693, 2003.
- [41] 村田, "ミラーニューロンとボディイメージ," 茂木 編著, 臨時別冊数理科学 - 脳の謎に挑む, 26-34, サイエンス社, 2003.
- [42] 村田, "手操作運動のための物体と手の脳内表現," *Vision*, **16**, 141-147, 2004.
- [43] 村田, "模倣の神経回路と自他の区別," バイオメカニズム学会誌, Vo.29, No.1, 14-19, 2005.
- [44] 村田, 石田, "自己と他者の身体の脳内表現," 信学技報, HIP2006-76, 41-44, 2006.

- [45] H. Nakamura, T. Kuroda, M. Wakita, M. Kusunoki, A. Kato, A. Mikami, H. Sakata and K. Itoh, "From three-dimensional space vision to prehensile hand movements: the lateral intraparietal area links the area V3A and the anterior intraparietal area in macaques," *J. Neurosci.*, **21**, 8174-8187, 2001.
- [46] 岡田, "大脳皮質視覚野の情報表現を眺める," *統計数理*, **49**, 9-21, 2001.
- [47] 岡田, "神経活動のスパイク揺らぎと機能的アーキテクチャー," PRESTO「協調と制御」領域 Symposium, 2006.
- [48] E. Oztop and M.A. Arbib, "Schema design and implementation of the grasp-related mirror neuron system," *Biol Cybern.*, **87**, 116-40, 2002.
- [49] E. Oztop, H. Imamizu, G. Cheng and M. Kawato, "A computational model of anterior intraparietal (AIP) neurons," *Neurocomputing*, **69**, 1354-1361, 2006.
- [50] S. Panzeri, S.R. Schultz, A. Treves and E.T. Rolls, "Correlations and the encoding of information in the nervous system," *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, **352**, 1001-1012, 1999.
- [51] V. Raos, M.A. Umiltá, A. Murata, L. Fogassi and V. Gallese, "Functional properties of grasping-related neurons in the ventral premotor area F5 of the macaque monkey," *J. Neurophysiol.*, **95**, 709-729, 2006.
- [52] G. Recatalá, E. Chinellato, A.P. Pobil, Y. Mezouar and P. Martinet, "3D grasp synthesis based on a visual cortex model," *IEEE Biomed. Robo. and Biomechatro.*, **1**, 164-169, 2006.
- [53] F. Rieke, D. Warland, R.R. Steveninck and W. Bialek, "Quantifying information transmission," *Spikes: Exploring the neural code*, 101-187, MIT Press, 1999.
- [54] G. Rizzolatti and M. Arbib, "Language within our grasp," *Trends, in Neuroscience* **21**, 188-194, 1998.
- [55] G. Rizzolatti, L. Fogassi and V. Gallese, "Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex," *Current Opinion in Neurobiol.*, **12**, 149-154, 2002.
- [56] G. Rizzolatti and L. Craighero, "The mirror-neuron system," *Annu. Rev. Neurosci.*, **27**, 169-192, 2004.
- [57] E.T. Rolls, A. Treves, M.J. Tovee and S. Panzeri, "Information in the neuronal representation of individual stimuli in the primate temporal cortex," *J. Comp. Neurosci.*, **4**, 309-333, 1997.
- [58] H. Sakata, M. Taira, M. Kusunoki, A. Murata, Y. Tanaka and K. Tsutsui, "Neural coding of 3D features of objects for hand action in the parietal cortex of the monkey," *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, **353**, 1363-1373, 1998.
- [59] H. Sakata, M. Taira, M. Kusunoki, A. Murata, K. Tsutsui, Y. Tanaka, W.N. Shein and Y. Miyashita, "Neural representation of three-dimensional features of manipulation objects with stereopsis," *Exp Brain Res.*, **128**, 160-169, 1999.
- [60] H. Sakata, K. Tsutsui and M. Taira, "Toward an understanding of the neural processing for 3D shape perception," *Neuropsychologia*, **43**, 151-161, 2005.

- [61] I. Samengo and A. Treves, “Representational capacity of a set of independent neurons,” *Physical Rev.*, **63**, 1-14, 2000.
- [62] C.E. Shannon, “A mathematical theory of communication,” *The Bell System Technical Journal*, **27**, 379-423, 1948.
- [63] H. Shimazaki and S. Shinomoto, “A recipe for optimizing a time-histogram,” *Advance in NIPS*, **19**, 1289-1296, 2007.
- [64] H. Shimazaki and S. Shinomoto, “A method for selecting the bin size of a time histogram,” *Neural Computation*, **19**, 1503-1527, 2007.
- [65] 清水, 石田, 阪口, “単一ニューロンのスパイク統計解析,” 電気通信大学 IS シンポジウム *Sensing and Perception*, **14**, 29-32, 2007.
- [66] 清水, 石田, 村田, 阪口, “手操作運動課題におけるサル AIP 野ニューロンの情報量解析,” 信学技報, NC2007-25, 1-6, 2007.
- [67] T. Shimizu, F. Isida, A. Murata and Y. Sakaguchi, “Information analysis of monkey AIP neurons during hand manipulation task,” *Neurosci. Res.*, **58**, Supplement 1, S92, 2007.
- [68] 泰羅, “脳のシステム - 視覚認知 頭頂連合野,” 甘利, 外山 編著, 脳科学大事典, 120-126, 朝倉書店, 2000.
- [69] S.P. Strong, R. Koberle, R.R.R. Steveninck and W. Bialek, “Entropy and information in neural spike trains,” *Phys. Rev. Letters*, **80**(1), 197-200, 1998.
- [70] 菅生, 山根, 上野, 河野, “側頭葉神経系での顔と表情の分析について,” 信学技報, HCS98-38, 49-56, 1998.
- [71] Y. Sugase, S. Yamane, S. Ueno and K. Kawano, “Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex,” *Nature*, **400**, 869-873, 1999.
- [72] 菅生, “側頭葉ニューロンの情報量解析,” 銅谷他 編著, 脳の情報表現 第 6 章, 55-65, 朝倉書店, 2002.
- [73] 杉尾, 小川, 乾, “後部頭頂皮質における物体構造に依存した活動,” 信学技報, NC2004-14, 13-18, 2004.
- [74] 竹村, 乾, 福井, “感覚・運動統合による到達把持運動の運動予測制御モデル,” 信学技報, NC2003-165, 1-6, 2004.
- [75] M. Taira, S. Mine, A.P. Georgopoulos, A. Murata and H. Sakata, “Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movement,” *Exp Brain Res.*, **83**, 29-36, 1990.
- [76] J. Tanné-Gariépy, E.M. Rouiller and D. Boussaoud, “Parietal inputs to dorsal versus ventral premotor areas in the macaque monkey: evidence for largely segregated visuomotor pathways,” *Exp Brain Res.*, **145**, 91-103, 2002.
- [77] K. Tsutsui, M. Jiang, K. Yara, H. Sakata and M. Taira, “Integration of perspective and disparity cues in surface-orientation-selective neurons of area CIP,” *J. Neurophysiol.*, **86**, 2856-2867, 2001.

- [78] K. Tsutsui, H. Sakata, T. Naganuma and M. Taira, "Neural correlates for perception of 3D surface orientation from texture gradient," *Science*, **298**, 409-412, 2002.
- [79] K. Tsutsui, M. Taira and H. Sakata, "Neural mechanisms of three-dimensional vision," *Neurosci. Res.*, **51**, 221-229, 2005.
- [80] M.A. Umiltá, E. Kohler, V. Gallese, L. Fogassi, L. Fadiga, C. Keysers and G. Rizzolatti, "I know what you are doing : A neurophysiological study," *Neuron*, **31**, 155-165, 2001.
- [81] G. Young and A.S. Householder "Discussion of a set of point in terms of their mutual distances," *Psychometrika*, **3**, 19-22, 1938.



# 謝辞

本研究に関して、ご指導いただいた指導教員の阪口豊准教授，度重なるディスカッションに付き合っていたいただいた石田文彦助教，研究生活を通してお世話していただいた出澤正徳教授，島井博行助教に深く感謝いたします。また，解析のため，大変貴重な実験データを提供していただいた，近畿大学 村田哲准教授に感謝いたします。