

平成 22 年 6 月 2 日現在

研究種目：特定領域研究

研究期間：2005～2009

課題番号：17022040

研究課題名（和文）下側頭皮質における物体色認知のメカニズム

研究課題名（英文）Neural representation of object color in the inferior temporal cortex of the monkey

研究代表者

小松 英彦 (KOMATSU HIDEHIKO)

生理学研究所・生体情報研究系・教授

研究者番号：00153669

研究成果の概要（和文）：色覚は物体認知において重要な役割を果たすが、大脳皮質腹側高次視覚野の下側頭皮質が色覚に極めて重要であることが破壊実験の結果から示されている。本研究では、下側頭皮質が色覚に果たす役割を調べるために、色に関する機能構築、ニューロン活動と色知覚の関係、光沢感との関係をサルを用いて調べた。

研究成果の概要（英文）：Color vision plays important roles in object recognition, and lesion studies have shown that inferior temporal (IT) cortex situated in the higher ventral cortex plays crucial role in color vision. In this study, we investigated how the IT cortex is organized in relation to color vision, and how neuron activities in the IT cortex are related to color perception, and how glossiness of object is represented in IT cortex.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2005年度	17,600,000	0	17,600,000
2006年度	19,100,000	0	19,100,000
2007年度	25,022,500	0	25,022,500
2008年度	18,200,000	0	18,200,000
2009年度	18,700,000	0	18,700,000
総計	98,622,500	0	98,622,500

研究分野：総合領域

科研費の分科・細目：脳神経科学・融合基盤脳科学

キーワード：視覚・知覚・色覚・質感・光沢・マカクザル・ニューロン活動・下側頭皮質

1. 研究開始当初の背景

色覚は物体認知において極めて重要な情報を与える感覚であり、ヒトは網膜にL, M, S 3種類の分光感度特性の異なる錐体を持つため3色性色覚を有する。マカクザルはヒトとほぼ等しい特性の3錐体を持ち、ヒトと同様の色覚を有するため、ヒトの色覚の貴重なモデル動物である。ヒトにおいては、大脳腹側の紡錘状回を含む損傷により色知覚が損なわ

れ、大脳腹側高次領域が色覚の成立に極めて重要であると考えられる。マカクザルにおいては下側頭皮質、特に前部領域の破壊により色弁別が重篤かつ永続的に障害されることから、下側頭皮質が色覚に最も重要であると考えられる。下側頭皮質前部に特定の色相や彩度を選択性を持つ色選択性ニューロンが多数存在することを我々が発見し報告している (Komatsu et al. *J Neurosci* 1992)。

しかし、下側頭皮質の色情報に関する機能構築やニューロン活動と色覚の関わりについて、系統的な研究はほとんど行われてこなかった。そこで本研究ではこれらの問題を明らかにするための実験を詳細に行った。またこれまで色情報処理の仕組みの研究で取り上げられてきた色は、色度（2次元）と輝度（1次元）の組合せで表すことができる色の表現に関するものであった。しかし、物体の色に関して考える場合には、陰影のパターンやハイライトなど物体表面上での色や輝度の変化のパターンが重要と考えられ、従来の3次元色空間上での情報表現を考えるだけでは十分でない。そこでこれらの特徴を持つ刺激を作成し、それに対する下側頭皮質ニューロンの応答を調べることにより、物体表面に固有の色の表現に迫る実験も行った。

2. 研究の目的

本研究の目的はサル下側頭皮質が物体色の認知に果たしている役割と、その機構を明らかにすることである。具体的には下側頭皮質における色情報の機能構築を明らかにすること、次に下側頭皮質の色選択細胞が色知覚や色を用いた行動の制御にどのように関わっているのかを明らかにすること、更に物体の表面属性としての色が下側頭皮質においてどのように表現されているかを明らかにすることである。

3. 研究の方法

(1) 下側頭皮質における色情報の基本的なニューロンレベルでの表現を明らかにするために、注視課題を訓練したサルの下側頭皮質からニューロン活動を記録し、CIExy色度図上で均等に分布する等輝度の色刺激のセットを用いて、ニューロンの色選択性を調べた。また11種類の幾何学図形を用いて形選択性を調べた。また電極刺入の場所を変えて、同様のことを行い、色選択性と形選択性の分布を調べることで、下側頭皮質の前部と後部におけるこれらの情報に関する機能構築を調べた。

(2) 広い脳部位の機地図を調べるために、fMRI装置内で使用可能なサル頭部・身体固定システム、及び視覚課題と眼球・頭部・身体運動の制御を行うサルfMRI実験システムの開発を行い、サルに横長のモンキーチェア内で伏せた姿勢で注視課題を訓練し、fMRIによる脳活動計測を行った。

(3) 機能的に同定された色選択領域間の繊維連絡を検討するために、逆行性のトレーサーであるコレラトキシンの微量注入を行い、逆行性細胞の分布を調べた。

(4) 下側頭皮質前部 (AIT) の色選択ニューロンが色識別にどのように関わっているかを調べるために、細かい色識別をサルに行わ

せて、ニューロン応答から求めた色識別の感度と、それと同時に記録したサルの行動における色識別の感度の比較を行うと共に、試行毎の同一刺激に対するニューロン応答の変動とサルの色判断の変動の関係を調べた。

(5) 物体の表面属性としての色の表現を調べるために光沢に対する選択性をとりあげ、さまざまな表面反射特性を持つ素材のデータベースを利用して、色々な拡散反射成分と鏡面反射成分のパラメータで3次元物体の表面をレンダリングした画像を作り、その刺激セットに対する下側頭皮質ニューロンの応答を調べた。

4. 研究成果

(1) 下側頭皮質前部 (AIT) と後部 (PIT) において色情報がどのように分布しているかをニューロン記録で詳しく調べた。その結果AITでは前中側頭溝 (AMTS) 付近の皮質領域に、PITでは後中側頭溝 (PMTS) 付近の皮質領域に色選択性をもつ細胞が高い割合でかたまっていることが確認された。前者は色選択性のみを持ち形選択性を示さない細胞がAMTSの後端やや外側部付近に固まって数mmにわたって存在し、その周辺に色と形の両方に選択性をもつ細胞が存在した。一方PITについてはPMTSの位置は半球によって変動するが、鋭い色選択性をもつ細胞の分布もPMTSと共に変動することが見出された。PITの細胞の多くは視野の一部に局限した受容野を持つが、鋭い色選択性をもつ細胞が集中している領域はおおまかな視野表現を持つことが示された。この領域の背側の部分の細胞は視野中心付近に局限した受容野を持ち、腹側に向かうと受容野は周辺視野を多く含むようになり、その前部は下視野に後部は上視野に受容野をもっていた。この視野表現はBoussaoudら (J Comp Neurol 306: 554, 1991) がPITで見出し、TEO野とよんだものと同じパターンである。これらの結果からPIT外側面皮質は均一な領域ではなく、その一部に色情報処理に強く関係しかつ視野地図をもつ小領域が存在することが示された。(図1)

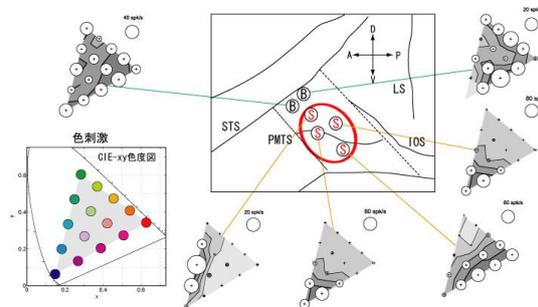


図1 PITの色選択領域(赤線)で記録された色選択性細胞の例

(2) またサルfMRI実験システムの開発を行

い、2頭のサルに横長のモンキチェア内で伏せた姿勢で注視課題を訓練した。まず視野の水平および垂直経線に視覚刺激を提示してそれらに選択的に応答する場所を求め、視覚領野の境界を同定し、V1、V2、V3、V3A、V4のそれぞれの領野の境界を明確に求めることが可能となった。次に色付きのモザイク刺激と明暗のモザイク刺激に対する活動を比較して、色刺激に選択的に活動する場所を調べた結果、V1-V4の中心視野表現領域に加え、下側頭皮質のPMTS周辺およびAMTS周辺の小領域で活動が見出され、これはニューロン活動記録によるマッピングの結果を支持するものであった。一方赤-青の等輝度のグレーティング刺激と色度一定の明暗グレーティング刺激に対する活動を比較した場合には、PITのみに活動が見られた。(図2) このことはTE野のAMTS付近の細胞が特定の色相に鋭い色選択性を持ち、この領域を強く活動させるためには、様々な色相の刺激を必要とすることが示唆される。

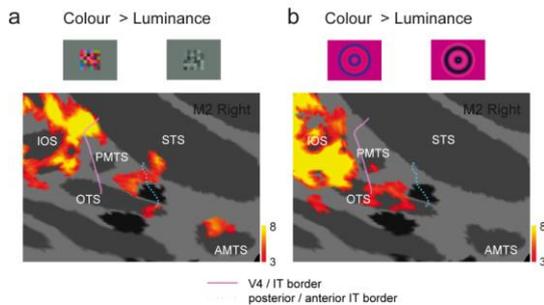


図2 サルの fMRI 計測による下側頭皮質の色選択的活動の分布。a: モンドリアン刺激、b: グレーティング刺激

(3) ニューロン活動のマッピングと fMRI の実験から AIT の AMTS 後端付近と PIT の PMTS 付近の領域に色選択性細胞が高頻度で集中していることが明らかになった。これらの領域の線維連絡を調べるために、これらの領域をニューロン活動のマッピングで同定した後、微量のコレラトキシンを AMTS 付近の色選択領域に注入し逆行性細胞の分布を調べた。その結果 PMTS 腹側部で鋭い色選択性を持つ細胞が集まっている場所に逆行性細胞が見出された。従ってこれらの領域は相互につながっており、下側頭皮質内で色情報を伝える経路を作っている可能性が示唆された。

(4) AIT の色選択ニューロンの活動の変動と色判断の変動には有意な相関が見出された。またニューロン活動から求めた色弁別閾値とサルの色判断から求めた知覚上の色弁別閾値は共に、色度図上の場所によって変化した。両者の変化の仕方には高い相関があり、

この点からも AIT の色選択性ニューロンの活動とサルの色判断の間には高い相関が認められた。(図3) 一方個々のニューロンの色弁別の感度と、サルの色判断との相関の強さには関係がなく、このことは感度の高い少数の細胞ではなく多数のニューロンの信号が色識別に利用されていることを示唆している。またこれらの色選択ニューロンが記録される AIT の部位に $20 \mu\text{A}$ 程度の微小電気刺激を与えると、サルの色判断に影響が生じることを見出した。このことは、この部位のニューロン活動が単に色判断行動と相関しているだけではなく、因果関係で結ばれていることを示すものである。

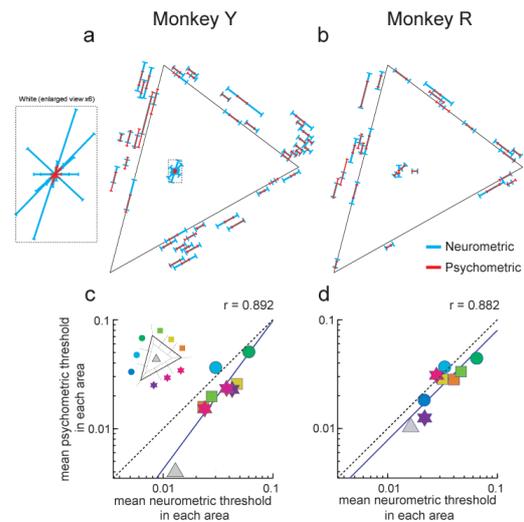


図3 AIT ニューロンの色識別閾値とサルの色識別閾値の間に見られる高い相関

(5) さまざまな拡散反射率と鏡面反射率の表面反射特性を持つ物体刺激に対する下側頭皮質ニューロンの応答を調べた結果、上側頭溝皮質内に光沢に選択的な応答を示すニューロンを見出した。それらのニューロンの選択性は、物体形状や照明環境を変えても保たれており、光沢と無関係な刺激特徴に対する選択性ではなく、光沢に対する選択性であることが確認された。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 10 件)

①Harada, T., Goda, N., Ogawa, T., Ito, M., Toyoda, H., Sadato, N. & Komatsu, H. Distribution of colour-selective activity in the monkey inferior temporal cortex revealed by functional magnetic resonance imaging. *Eur. J. Neurosci.* 30, 1960-1970, 2009. 査読有

②Yasuda, M., Banno, T. & Komatsu, H. Color selectivity of neurons in the posterior inferior temporal cortex of the macaque monkey. *Cerebral Cortex* doi: 10.1093/cercor/bhp227 (2009) 査読有

③Yokoi, I. & Komatsu, H. Relationship between neural responses and visual grouping in the monkey parietal cortex. *J. Neurosci.* 29, 13210-13221 (2009). 査読有

④Shinomoto, S., Kim, H., Shimokawa, T., Matsuno, N., Funahashi, S., Shima, K., Fujita, I., Tamura, H., Doi, T., Kawano, K., Inaba, N., Fukushima, K., Kurkin, S., Kurata, K., Taira, M., Tsutsui, K., Komatsu, H., Ogawa, T., Koida, K., Tanji, J. & Toyama, K. Relating neuronal firing patterns to functional differentiation of cerebral cortex. *PLoS Computational Biol.* 5, 1-10 (2009). 査読有

⑤Komatsu, H. & Goda, N. Color information processing in higher brain areas. In "Lecture Notes in Computer Science 5646: Computational Color Imaging" (ed by Tremeau A, Schettini R, Tominaga S). Springer, Berlin pp. 1-11 (2009). 査読無

⑥ Ogawa, T. & Komatsu, H. Condition-dependent and condition-independent target selection in the macaque posterior parietal cortex. *J. Neurophysiol.* 101, 721-736 (2009). 査読有

⑦Matsumora, T., Koida, K. & Komatsu, H. Relationship between color discrimination and neural responses in the inferior temporal cortex of the monkey. *J. Neurophysiol.* 100, 3361-3374 (2008). 査読有

⑧Koida, K. & Komatsu, H. Effects of task demands on the responses of color-selective neurons in the inferior temporal cortex. *Nature Neurosci.* 10, 108-116 (2007). 査読有

⑨Komatsu, H. The neural mechanisms of perceptual filling-in. *Nature Review Neurosci.* 7:220-231 (2006). 査読有

⑩ Ogawa, T. & Komatsu, H. Neuronal dynamics of bottom-up and top-down processes in area V4 of macaque monkeys performing a visual search. *Exp. Brain Res.* 173, 1-13 (2006). 査読有

[学会発表] (計 31 件)

① 岡澤剛起、鯉田孝和、小松英彦 (2009. 10. 10) 物体色のカテゴリー性について: 金色を例として。日本色彩学会 視覚情報基礎研究会 2009 年度第 2 回研究発表会 (東京)

②坂野拓、小松英彦 (2009. 9. 18) マカクザ

ル TE0 野における色選択性細胞の非一様な分布。第 32 回日本神経科学大会 (名古屋)

③Harada T, Goda N., Hiramatsu C, Ito M, Toyoda H, Sadato N, Komatsu H. (2009. 9. 16) Topography of color-selective activity in the monkey inferior temporal cortex. 第 32 回日本神経科学大会 (名古屋)

④Koida K., Komatsu H. (2009. 9. 16) Effects of electrical microstimulation of the inferior temporal cortex of the monkey in color perception. 第 32 回日本神経科学大会 (名古屋)

⑤横井功、小松英彦 (2009. 9. 16) サル頭頂間溝皮質の細胞クラス間での視覚グルーピング検出課題への寄与の差。第 32 回日本神経科学大会 (名古屋)

⑥ Koida K., Komatsu H. (2009. 7. 27) Microstimulation of monkey inferior temporal cortex induces change in perceptual color judgement. XXXVI th International Union of Physiological Sciences (IUPS) (京都)

⑦ 鯉田孝和、岡澤剛起、小松英彦 (2009. 7. 21) クリッピング錯視: 色変化による見かけの明るさ向上錯視の発見。日本視覚学会 2009 年夏季大会 (京都)

⑧ 岡澤剛起、鯉田孝和、小松英彦 (2009. 7. 21) 金色のカテゴリカル知覚。日本視覚学会 2009 年夏季大会 (京都)

⑨Koida K., Komatsu H. (2008. 11. 16) Impact on perceptual color judgment by microstimulation of area TE. 37th Society for Neuroscience Meeting (Washington DC, U. S. A.)

⑩Komatsu H., Nishio A (2008. 10. 17) Neural representation of surface reflectance properties in the inferior temporal cortex of the monkey. Workshop on Perception of Material Properties in 3D Scenes (Philadelphia, U. S. A.)

⑪Komatsu H. (2008. 7. 19) Neural processing of colour in higher cortical areas. 5th Asian-Pacific Conference on Vision (Brisbane, Australia)

⑫ Koida K., Matsumora T, Komatsu H. (2008. 7. 19) Electrical microstimulation of the inferior temporal cortex affects colour judgment. 5th Asian-Pacific Conference on Vision (Brisbane, Australia)

⑬ 鯉田孝和、松茂良岳、小松英彦 (2008. 7. 10) サル TE 野への電気刺激が色判断行動に及ぼす影響。第 31 回日本神経科学大会 (東京)

⑭Komatsu H. (2008. 7. 9) Color processing in the higher visual areas of the monkey. 第 31 回日本神経科学大会 (東京)

⑮Harada T, Goda N, Ogawa T, Ito M, Toyoda H, Sadato N, Komatsu H (2007.11.4) Color-related subregions in the monkey inferior temporal cortex revealed by functional MRI. 36th Society for Neuroscience Meeting (San Diego, U.S.A.)

⑯ Matsumora T, Koida K, Komatsu H (2007.11.4) Relationships between the activities of color selective neurons in area TE of the monkey and color discrimination behavior. 36th Society for Neuroscience Meeting (San Diego, U.S.A.)

⑰ 松茂良岳広, 鯉田孝和, 小松英彦 (2007.9.11) サル TE 野ニューロン活動と色知覚の関係。第 30 回日本神経科学大会 (横浜)

⑱ 小松英彦, 安田正治, 郷田直一, 坂野拓 (2007.9.10) サル下側頭皮質の陰影方向選択性ニューロンの活動。第 30 回日本神経科学大会 (横浜)

⑲ 横井功, 小松英彦 (2007.9.10) 注意にもとづく視覚グルーピングに選択的なサル頭頂間溝皮質ニューロン活動。第 30 回日本神経科学大会 (横浜)

⑳ 原田卓弥, 郷田直一, 小川正, 伊藤南, 豊田浩士, 定藤規弘, 小松英彦 (2007.9.10) サル下側頭皮質における色関連領野の機能的 MRI 計測。第 30 回日本神経科学大会 (横浜)

㉑ 小松英彦 (2007.7.30) 大脳皮質における色情報処理。第 14 回日本光生物学協会年会 (奈良)

㉒ 小松英彦 (2006.9.19) Neural representation of color information in the cerebral cortex. 日本神経回路学会 第 16 回全国大会(名古屋)

㉓ Komatsu H, Koida K (2006.7.31) Color representation and the task relevance in the visual cortex of the monkey. The Fourth Asian Conference on Vision (Matsue, Japan)

㉔ Yasuda M, Komatsu H (2006.7.28) Color selectivity and visual topography of neurons in area TE0 of the monkey. The Fourth Asian Conference on Vision (Matsue, Japan)

㉕ Matsumora T, Koida K, Komatsu H (2006.7.25) Correlation between fine color similarity judgment and neural activity in the inferior temporal cortex of the monkey. The Fourth Asian Conference on Vision (Matsue, Japan)

㉖ 安田正治、小松英彦 (2006.7.21) Relationship between color and shape selectivity in area TE0 of the monkey. 第 29 回 日本神経科学大会(京都)

㉗ 小松英彦、鯉田孝和 (2006.7.20) Effects of task demands on color processing in area

TE of the monkey. 第 29 回 日本神経科学大会(京都)

㉘ Koida K, Komatsu H (2005.11.13) Effect of task demand on the responses of color selective TE neurons of the monkey. 35th Society for Neuroscience Meeting (Washington DC, U.S.A.)

㉙ Yasuda M, Komatsu H (2005.11.13) Color selectivity of neurons in area TE0 of the monkey. 35th Society for Neuroscience Meeting (Washington DC, U.S.A.)

㉚ Goda N, Komatsu H (2005.7.26) Color representation in LGN. 第 28 回 日本神経科学大会 (横浜)

㉛ Yasuda M, Komatsu H (2005.7.26) Color selectivity of neurons in area TE0 of the monkey. 第 28 回 日本神経科学大会 (横浜)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

小松 英彦 (KOMATSU HIDEHIKO)
生理学研究所・生体情報研究系・教授
研究者番号：00153669

(2) 研究分担者

郷田 直一 (GODA NAOKAZU)
生理学研究所・生体情報研究系・助教
研究者番号：30373195
(H20：連携研究者)

(3) 連携研究者

鯉田 孝和 (KOIDA KOWA)
生理学研究所・生体情報研究系・助教
研究者番号：10455222
(H20)