

平成 22 年 6 月 3 日現在

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2007～2009

課題番号：19300113

研究課題名（和文）サル大脳視覚前野における色情報の処理と変換

研究課題名（英文）Processing of color signals in the monkey visual cortex

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）：大脳皮質において色情報がどのように表現され変換されているかを明らかにするために、研究に最適な新しい色刺激セットを開発し、視覚野ニューロンの色選択性を定量的に調べた。その結果領域によって色選択性の輝度コントラスト依存性が異なることが明らかになった。また高い密度で色度図上で色選択性をマッピングすることにより、鋭い色選択性を詳細に明らかにすることが可能になることが示された。

研究成果の概要（英文）：To investigate how color information is represented in the visual cortex and how it is transformed across different areas, we developed new color stimulus set, and examined quantitatively the color selectivity of neurons in the visual cortex of the monkey. We found that the dependence of the color selectivity on the luminance contrast differs across different cortical areas. Mapping neural responses densely on the chromaticity diagram is very useful to characterize the sharp color selectivity of higher cortical visual areas.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	6,100,000	1,830,000	7,930,000
2008年度	4,500,000	1,350,000	5,850,000
2009年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
年度			
年度			
総計	14,600,000	4,380,000	18,980,000

研究分野：総合領域

科研費の分科・細目：神経科学・神経科学一般

キーワード：視覚・知覚・大脳・色覚・ニューロン・マカクザル・弁別・下側頭皮質

## 1. 研究開始当初の背景

脳内の色情報表現を調べるために用いられてきた刺激は二種類に大別できる。一つはさまざまな単色光に対する応答を調べるものであり、もう一つは色空間にもとづいて作成された刺激を用いる方法である。かつては前者が多く用いられたが、サルの研究では現

在はほとんど用いられない。それは単色光は色空間の中できわめて特殊な刺激であること、また視覚神経系の入口で、情報がすべてL、M、S 錐体の応答強度という三つの量に変換されてしまうため、単色光を用いることに生理学的な意味が乏しいことによる。一方、後者の色空間を用いる刺激は、三錐体の応答

そのものを座標として用いるもの、錐体間の信号の差分を座標として用いるもの（MBDKL空間）と、色知覚にもとづいて作られた座標系（CIE-xy 色度図など）を用いる方法がある。近年前二者の錐体信号或いはその差分信号を用いて色選択性を調べることが多く行なわれている。この方法は錐体という視覚系の入力との関係を定量的に調べる上では都合が良いが、異なる錐体間での刺激のコントラストをそろえるために白色点近傍の限られた範囲の色刺激のみを用いて彩度の高い刺激は用いないことが一般的である。一方、我々は色度図上で一定の間隔で分布する色刺激を用いて、色度図をマッピングするという方法を用いて色選択性を調べてきた。この方法では、可能な限り広い範囲の色空間を系統的に網羅する色刺激を用いるため、すべての色相および広い範囲の彩度の刺激を用いることが可能である。更に、そのような色空間で得られた応答は、色空間における座標を錐体空間の座標に線形変換可能であるため、錐体応答についての情報を得ることもできる。しかし、いずれの方法を用いる研究でも、これまでは輝度コントラストの影響はあまり調べられてこなかったため、背景より明るい色と暗い色に対する選択性の関係がどのようになっているのかは明らかでない。また我々が用いてきた CIE-xy 色度図でマッピングする方法に関しても、用いた色刺激数が限られていることや、この色度図上での距離が色相や彩度の一定の差を反映しないため、色相選択性や彩度選択性のチューニングを定量的に表現することが容易でないという問題があった。

## 2. 研究の目的

本研究の目的は、大脳視覚野における色情報変換過程を明らかにすることである。そのために本研究では、ヒトと相同な色覚を持つサルを用いて、視覚野のニューロンの色選択性を定量的に調べ、色情報がどのように表現されているかを明らかにする。背景で述べたこれまでの研究の問題点をクリアして、色情報表現について新しい理解を深めるために、この研究では、これまで用いてきた CIE-xy 色度図上で一定間隔で分布する等輝度の刺激セットに加え、背景より明るい刺激セットと背景より暗い色刺激セットの両方を用いてニューロンの反応を調べる。また均等色空間である CIE - uv 色度図上で定義した色刺激セットを用いて色選択性を調べることにより、ニューロンの選択性を色相や彩度と直接対応付けることが可能にする。

## 3. 研究の方法

注視課題を訓練したサルが CRT 画面を見ている時に、色刺激を呈示する。視覚野のニュー

ロン活動を微小電極法で記録し、単一ニューロン活動を分離し、色選択性を解析する。このような基本的な方法の上に以下のことを調べた。

(1) 下側頭皮質後部の色選択性の分布。下側頭皮質後部の後中側頭溝（PMTS）付近には色選択性細胞が存在することをすでに我々は見出している。しかし、その詳細な特性や分布様式については不明な点が多いため、色選択性の鋭さを定量化して、それがこの領域にどのように分布するかを調べた。色選択性は CIE-xy 色度図で CRT の 3 原色（RGB）で囲まれた三角形を均等に分割する色度を持つ 15 色を用いた。色のみでなく形に選択性を持つ細胞も存在するために、形については 11 種類の幾何学図形を用いて選択性を調べた。（図 1）

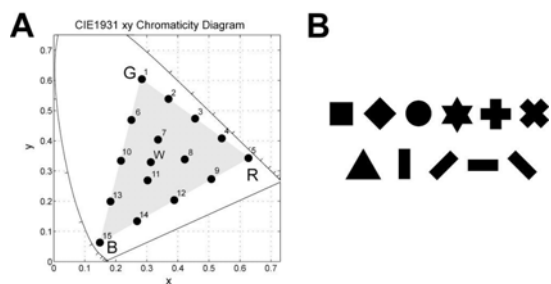


図 1：色刺激 (A) と形刺激 (B) セット

(2) 輝度コントラストの色選択性への影響。CIE-xy 色度図上で一定間隔で分布する色度をもつ刺激において、背景より明るい刺激セットと背景より暗い色刺激セットの両方を用いて下側頭皮質前部と後部のニューロンの反応を調べて色選択性の比較を行った。両者の輝度コントラストの大きさをそろえるために、明るい刺激セットは 20 cd/m<sup>2</sup>、暗い刺激セットは 5 cd/m<sup>2</sup> の輝度のものを用い、10 cd/m<sup>2</sup> の輝度の背景上に呈示した。

(3) CIE - uv 色度図上で均等に分布する色刺激セットを用いて、色選択性を調べた。ある段階での色情報表現が、視覚信号の入力段階の錐体の応答からどのように処理されて出来てきているかを理解するためには、ニューロン応答を錐体信号あるいは錐体差分信号との関係で記述することが望ましい。しかし、背景でも述べたように、錐体コントラストをそろえた刺激では可能な色呈示範囲の一部しか使わないために、彩度の高い刺激に対する応答を調べることができない。また複数の刺激セットを用いて実験を行うことは非効率である。そのため、非常に密な間隔で分布する色刺激に対する応答を調べ、そこから内挿して、錐体コントラスト一定の刺激への応答を計算で求めることを可能にする。従来の研究では、CRT の 3 原色（RGB）の色度で囲まれた三角形に均等に分布する 15 個の刺激

を用いていたが、今回の研究では45個の刺激を用いて密に色度図をマッピングすることとした。

#### 4. 研究成果

(1) 1頭のサルにおいて下側頭皮質後部の後中側頭溝付近に存在する色選択性ニューロンの性質をCIE-xy色度図上で定義した色刺激セットを用いてマッピングした。その結果、これまでに我々が明らかにしてきたように、後中側頭溝(PMTS)をまたがる領域(PITC)に多数の色選択性ニューロンが存在し、この領域はおおまかな視野表現を持つことが確認された。この領域に存在するニューロンの色選択性と形選択性を、選択性の鋭さを定量的に表すスパースネス指数をもとに新たに分析した。スパースネス指数は、刺激セットの中の特定の刺激にどれだけ反応が偏っているかを表す指数であり、大きな値は選択性が鋭いことを表す。PITCには鋭い色選択性を持つ細胞が広く分布していたが、形選択性の

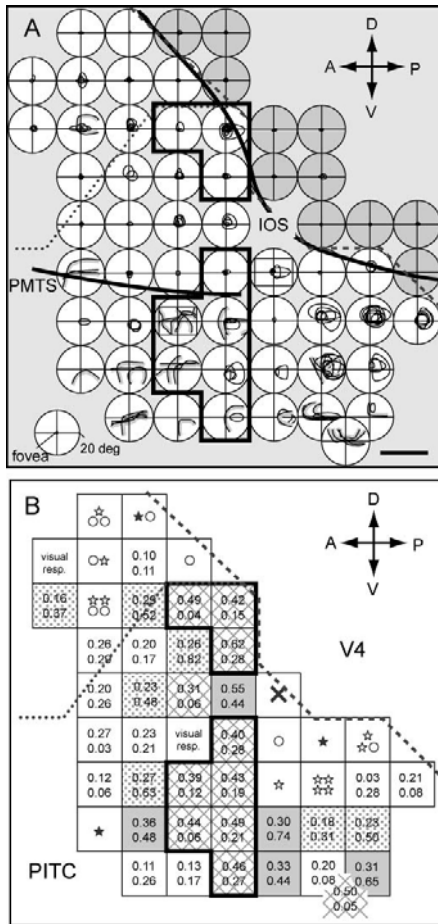


図2：下側頭皮質後部の色選択領域内部に見られた機能的な区分。Aは受容野の分布、Bは色(上)と形(下)スパースネス指数の分布。太い黒線は色選択性が鋭く形選択性が弱い領域を示す。

スパースネス指数も合わせて考えると、PITCが非一様な構造をもつことが明らかになった。すなわち色選択性のみを持ち形選択性を持たない細胞が固まって存在する場所がPMTSより背側の領域と、PMTSより腹側の部分の2箇所に分かれてクラスタ状に存在することが明らかになった。この結果はPITCが機能的に異なるサブ領域が集まって構成されていることを示唆する結果である。

(2) 輝度コントラストの色選択性への影響を下側頭皮質後部(PIT)と前部(AIT)で調べたところ興味深い違いが見出された。図3にPITで記録された2つのニューロンについて、背景より明るい刺激セットと暗い刺激セットで得られた色選択性を示す。aのニューロンはどちらの刺激セットに対しても赤紫に鋭い選択性を示しており非常に選択性が良く似ているのに対して、bのニューロンでは暗い刺激では黄色から橙の刺激に鋭い選択性を示すが、明るい刺激ではより広い範囲の色に反応し選択性がブロードになっている。色選択性の類似性を定量的に評価するために、同じ色度で異なる輝度の色のペアに対する反応の相関を調べた。図3の下に示すように相関係数はaのニューロンでは0.95と非

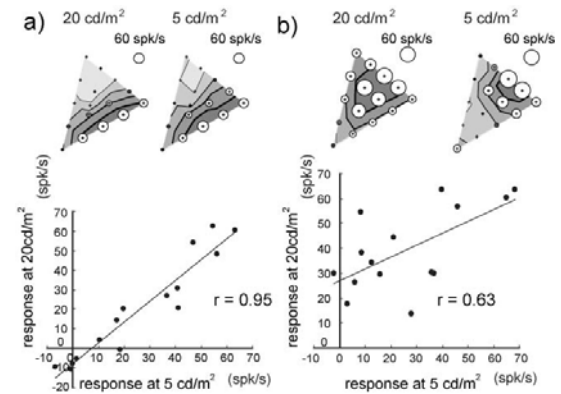


図3 明るい色刺激と暗い色刺激に対する色選択性の比較

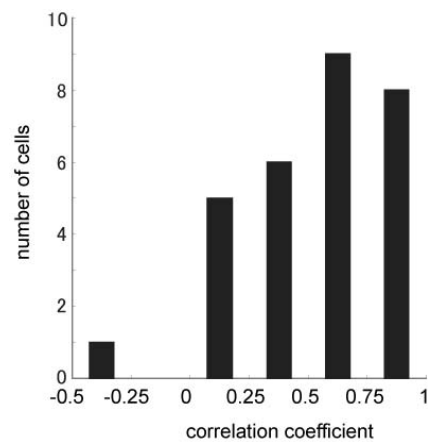


図4 PITニューロンにおける明るい色刺激と暗い色刺激への反応の相関係数の分布

常に高いが、bのニューロンでは0.63とより低くなっている。同様のことを1頭のサルのPITとAITで記録したニューロンについて調べたところ、AITのニューロンは相関が一般に非常に高いのに対し、PITのニューロンは高いものから低いものまで広い範囲に分布していた(図4)。一方AITでは相関は一般的に非常に高かった。このことは、PITの段階では色と輝度の影響が十分に分離していないが、AITでは色と輝度の分離が行われていることを示すものである。

(3)AITにおいてCIE-uv色度図で均等に分布する45色の刺激セットを用いて、色選択性を調べた。その一例を図5に示す。このニューロンは赤に非常に鋭い選択的な応答を示した。非常に密にマッピングすることによって、このように鋭い色選択的応答についても、色選択性を詳細に示すことができた。また、このニューロンの色選択的応答はCRTで呈示できる色域の端の部分の色にのみ応答を示しており、錐体コントラスト一定刺激を用いた場合には、全く応答が得られないケースである。このような鋭い色選択性は、AITではしばしば観察されるので、高次視覚野の色選択性を記述する上でこのような刺激セットがすぐれていることが確認できた。このような密に色度図をマッピングする刺激セットを用いて異なる輝度コントラストでニューロンの応答を調べることで、視覚野における色情報の変換や、色と輝度の表現の関係を系統的に明らかにできると考えられるので、このような刺激を用いて視覚野の異なるレベルでの反応を更に詳しく比較する実験を継続中である。

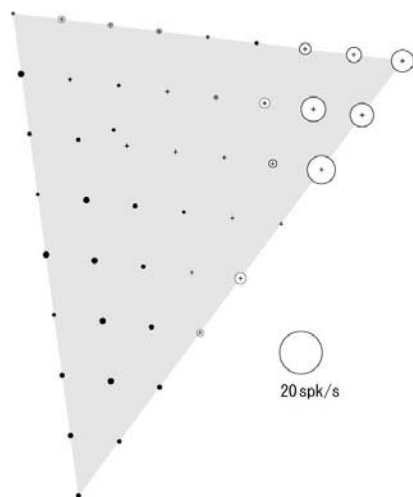


図5 CIE-uv色度図で密にテストしたAITニューロンの色選択性の例

##### 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8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
- ⑥Ogawa, 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

〔学会発表〕(計21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)
- ②Harada 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)

③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)

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) クリップング錯視：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、松茂良岳広、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、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)

㉒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)

## 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)