

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 20 日現在

機関番号：32702

研究種目：基盤研究(A) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25245065

研究課題名(和文) 網膜錐体構成の個人差を補償する色知覚の普遍性機序の光生理学・心理物理学的解明

研究課題名(英文) Approach in Physiological optics and psychophysics to reveal universal color vision mechanism compensating for individual difference in the cone number ratio in the retina

研究代表者

内川 恵二 (UCHIKAWA, Keiji)

神奈川大学・付置研究所・プロジェクト研究員

研究者番号：00158776

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 32,100,000円

研究成果の概要(和文)：個人のL/M比の測定をERGフリッカー法とAO眼底カメラ法により行った。被験者の遺伝子解析結果を用いて、分光感度の補正を行い、その結果、5人の被験者のL/M比を測定することができた。同じ5人の被験者を用いて、ユニーク色の測定を行なった。その結果、色の見えとL/M比には相関がないことが示された。さらに同じ被験者を用いて、色弁別閾値の測定を行なったところ、L/M比は輝度弁別直線の傾きと相関傾向が見られたが、色度弁別とは関係がないことがわかった。fMRI法によりユニーク色に対する脳活動は高次領野からの影響を受け、特にV4において顕著である事が明らかになった。L/M比個人差を補償するモデルを考察した。

研究成果の概要(英文)：We carried out ERG flicker method and AO fundus camera method to measure individual L/M ratios. Applying observer's gene analysis, we revised individual spectral functions and obtained L/M ratios of five observers. Unique colors were measured by the same five observers. It was shown that the L/M ratio did not have any relation to color appearance. Color discrimination thresholds were measured by the same observers. It seemed that individual L/M ratios were weakly related to slopes of luminance discrimination threshold lines, but they were not related to chromaticity discrimination. It was shown in fMRI measurements that the representation of unique hues in V4 was strongly affected by the feedback from higher order cortex than that for cardinal hues. We discussed color vision mechanisms compensating for individual difference in L/M ratio in the retina.

研究分野：社会科学

キーワード：色覚学 眼光学 視覚情報処理 色彩工学 感覚・知覚・感性

1. 研究開始当初の背景

(1) 色覚系フロントエンドにおいて色応答は網膜内のそれぞれ光の長波長、中波長、短波長に感度を持つL、M、S錐体から生まれ、これらの応答がその後続く色覚神経経路で、黄青(L+M-S)と赤緑(L-M)の2種類の反対色応答と1種類の輝度(L+M)応答に変換され、大脳皮質の高次色覚処理領域において最終的な色の見えが形成されるというモデルが一般的に提案されている。このモデルの中でもL、M、S錐体応答は色の見えの基本応答になっている。

(2) 最近、適応光学系眼底カメラにより、網膜内での錐体の詳細な画像が得られ、その結果、L、M錐体の個数比率(L/M比)には個人差が大きいことが分かってきた[1]。L/M比が個人により異なれば、L錐体とM錐体の応答の差を取る赤緑(L-M)反対色応答も異なるため、物理的に同じ光を見ても個人により色の見えが違ってくるはずである。ところが、赤緑(L-M)反対色応答の出力が零となる点、つまりL-M=0を与えるユニーク黄の波長にはほとんど個人差がないことが知られている[2]。

(3) 色のみえに個人差がないことは赤緑(L-M)反対色応答と物理的な光の波長間で対応付け(キャリブレーション)がなされ、L/M比の個人差を補償していることを意味している[3]。このキャリブレーションメカニズムは色の見えに普遍性を与えるための存在し、人間の色覚機能にとって極めて重要なメカニズムである。しかし、色覚系のどのレベルで、どのような方法によってこのキャリブレーションがなされているのかについては全く明らかとなっていない。

2. 研究の目的

(1) 本研究では、キャリブレーションメカニズムとして、視覚系が環境からの光入力を用いている可能性[4]について調べる。色度図上でユニーク黄の波長とユニーク青の波長を結んだ直線(Caerulean line)は昼光の変化の軌跡と一致することが知られている[5]。もし視覚系が昼光の物理的な変化を用いて、L、M錐体応答から赤緑(L-M)反対色細胞あるいは細胞群と言った局所的な赤緑(L-M)反対色応答への変換過程でL-M=0の点をキャリブレーションしているならば、このメカニズムは初期色覚過程に存在する可能性が高い。しかし、昼光の物理的な変化を用いているとしても、赤緑(L-M)反対色経路を統合し、最終的な色の見えを生成する過程でキャリブレーションを行っているならば、このメカニズムは高次色覚処理過程に存在することになる。キャリブレーションが色覚過程のどのレベルでなされているかを調べる。

(2) 実験結果の解析から色覚系の補償メカニズムを説明する新しい環境光適応型色覚モデルの提案を行う。

3. 研究の方法

(1) 個人のL/M比の測定

L/M比の個人差を明らかにするために、フリッカー網膜電位図(ERGフリッカー法)と補償光学眼底カメラ(AO眼底カメラ法)を用いて各個人のL/M比の測定を行う。

ERGフリッカー法では、光刺激として参照光とテスト光の2つの光を交互に被験者に呈示し、網膜電図によって信号を記録し、分光感度を求める。

AO眼底カメラ法では、AOSLO法(スキャン波長830nm)を用い、650nmの波長の光で網膜を順応する前後の画像を撮影して、個々の錐体の反射率の変化を見る。反射率の時間変化をクラスタリングして、L錐体とM錐体を分離する。

各被験者には遺伝子解析を行い、L錐体とM錐体それぞれの遺伝子型を明らかにする。遺伝子型によってL錐体、M錐体の視物質の分光吸収特性のピーク波長が異なるため[6, 7]、ERGフリッカー法によってL/M比を知るためには被験者毎の遺伝子型を同定する必要がある。

(2) ユニーク色の測定

色の見えの普遍性を調べるために、赤みも緑みのない知覚(ユニーク黄か青)を生む刺激光の色度を測定する。装置として単色光が呈示できるハイパースペクトルディスプレイ(HSD)を用いて刺激呈示を行う。得られた刺激光の波長と、被験者毎のL/M比から理論的に計算できる波長と比較をする。

補足実験として、ユニーク黄とユニーク青の色度図内の軌跡を求めた。実験条件は上記の実験とほぼ同様である。

(3) 色弁別閾値の測定

錐体コントラスト平面(横軸: $\Delta L/L$ 、縦軸: $\Delta M/M$)において、輝度 L_{um} は

$$L_{um} = a(\Delta L/L) + b(\Delta M/M)$$

で表現でき、r-g 応答 R-G は

$$R-G = c(\Delta L/L) + d(\Delta M/M)$$

で表現できる。a, b, c, d は係数である。また、色弁別閾値は輝度 L_{um} 変化直線に垂直な輝度一定直線と色度 R-G 変化直線に垂直な色度一定直線に沿って決まるということが知られている。係数 a, b の比によって、 L_{um} 直線の傾きが異なるので、輝度一定直線の傾きも異なる。係数 a, b の比が網膜内のL錐体とM錐体の数の比、すなわちL/M比によって決まっているならば、個人のL/M比は輝度変化弁別閾値を測定すれば心理物理的に求まることになる。同様なことが、R-G直線にも当てはまるならば色度一定直線の傾きもL/M比に依存し、色度変化の弁別閾値を測定すればL/M比がわかることになる。

(4) fMRIによる脳活動の測定

fMRIを用いて錐体応答拮抗型反対色と各被験者のユニーク色に対する脳活動を計測し、初期視覚野における応答の特性について調べた。

(5) 個人差を補償するモデルの構築

色覚系の補償メカニズムの解明と新しい環境光適応型色覚モデルを構築する。

4. 研究成果

(1) 個人の L/M 比の測定

[ERG フリッカー法]

図1に示す ERG を用いた L/M 比測定システムを用いて実験を行った。

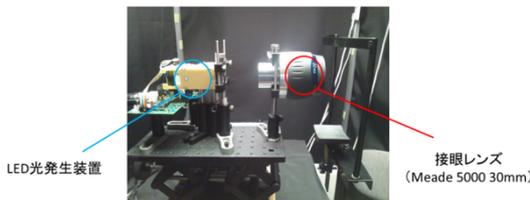


図1. ERG フリッカー法の装置

[AO 眼底カメラ法]

図2に測定に用いた光学系を示す。

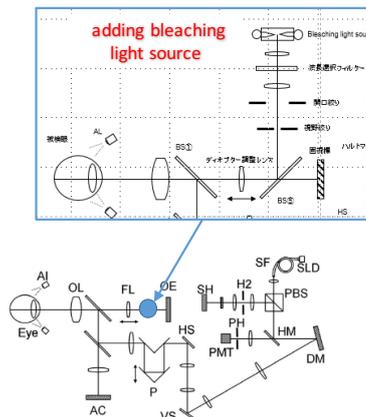


図2. AOSLOによる眼底カメラと褪色光学系

図3にAO眼底カメラを用いて測定した網膜内の錐体モザイクの一例を示す。

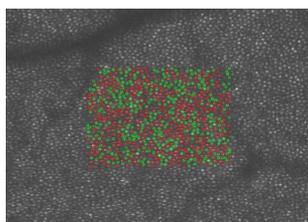


図3. AO眼底カメラで測定した錐体モザイク

表1、2にそれぞれ ERG フリッカー法と AO 眼底カメラ法により測定した各被験者の L/M 比を示す。表2中、測定は全て右眼を用い、

測定網膜位置は+が網膜耳側、-が網膜鼻側を表す。また、撮影範囲は横 1.3deg、縦 0.9deg である。個人の L/M 比は、ERG フリッカー法による結果と比較して、AO 眼底カメラ法の結果もほぼ良い一致を示している。

表1. ERG フリッカー法による各被験者の L/M 比。%L 値で表す。

被験者		ERG フリッカー法		
個人	年齢	%L	Peak L(nm)	Peak M(nm)
TK4	21	18.6	559	530
HH2*	31	62	559+556.5	533+530
RM5	21	44	555.5	530
HY3	24	59.6	559	533
TM1	23	32.7	555	533
MS6	22	50.7	559	530

表2. AO 眼底カメラ法による各被験者の L/M 比。%L 値で表す。

被験者	AO 眼底カメラ法 (%L)		
	+3.0deg	+5.0deg	-5.0deg
TK4	24.4		
HH2*		63.0	55.9
RM5			
HY3		66.5	59.6
TM1	39.0		
+3MS6			

* L,M 錐体は複数の遺伝子型 (L:557.75nm, M:531.5nm) として計算, L:559nm, M:530nm の場合 %L:60.5)

(2) ユニーク色の測定

図4に測定に用いたハイパースペクトルディスプレイ (HSD) の光学系と呈示できる単色光の幅と強度を示す。

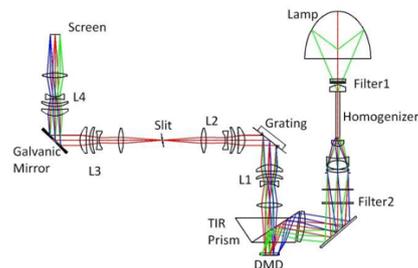


図4. HSD 光学系、

図5にユニーク色の測定結果を示す。被験者5名の結果である。横軸には被験者の L/M 比が %L で示されている。縦軸は刺激光の波長を示す。各大シンボルは上から ユニーク黄、ユニーク緑、ユニーク青を表し、小黑シンボルは L/M 比から計算した各被験者の理論的なユニーク黄の波長を示す。

図5より、個人のL/M比によらず、ユニーク黄とユニーク青の波長は一定であることがわかる。さらに、理論的なユニーク黄の波長とは異なり、L/M比が色の見えには影響していないことが明らかとなった。

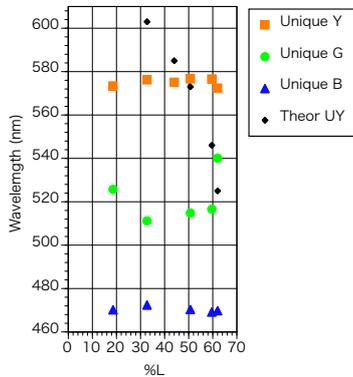


図5. 各被験者の設定したユニーク色の波長

図6に補足実験の結果を示す。被験者4人もユニーク黄とユニーク青の色度点が直線上に乗っていることがわかる。被験者のL/M比と回帰直線の傾きとの間の相関係数には有意差が存在した。彩度が高い青色の領域で、L/M比が小さくなると青色刺激光のピーク波長が大きくなるという負の相関があった。ただし、被験者が4名であるため、さらなる研究が必要である。

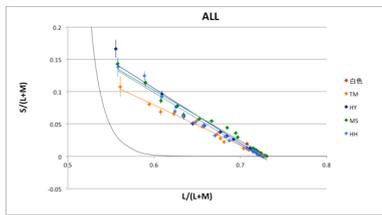


図6. ユニーク黄とユニーク青の軌跡

(3) 色弁別閾値の測定

図7に5人の被験者の色弁別閾値の測定結果を示す。

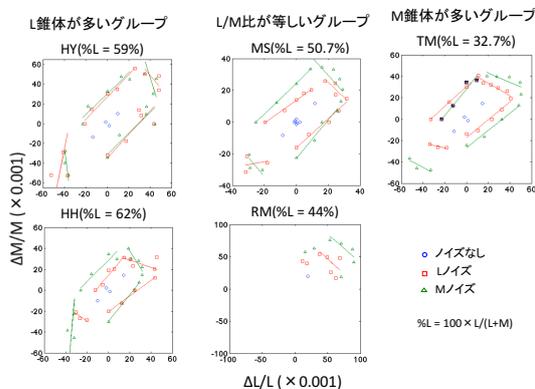


図7. 色弁別閾値の測定結果

輝度一定直線に関しては、予測とほぼ一致し、L錐体が多い被験者では傾きが急にな

り、M錐体が多い被験者では緩やかになる傾向がみられた。色度一定直線に関しては、ほとんどの被験者ではほぼ45°となり、L/M比には関係しない傾向がみられた。

(4) fMRI法による脳活動の測定

実験1では、V4においてユニーク色に対する脳活動が反対色に対する応答より潜時がわずかに短い事を示す結果を得た。実験2では、撮像の時間分解能が低下した (TR = 1.5s → 3s) 結果、実験2で見られた脳活動信号の平均値データにおける潜時の差は失われた。一方、脳活動を平均した結果に差が無くても、脳活動の空間パターンが変化している可能性が存在するため、実験2のデータで脳活動パターン解析を行った。脳活動パターンの試行間の再現性を相関係数によって評価した結果、V4において特に脳活動パターンの再現性が課題による影響を受け、その違いがユニーク色に対する脳活動において統計的に有意な差を示す事がわかった (図8)。さらに全脳の脳活動を2課題の間で比較した結果、色同定課題実施中は視覚野 (V1-V4) に加え、カテゴリー化に関連する前頭葉 (MFG) や、言語に関連する側頭葉 (insula) の領域で有意な信号上昇も見られ、色同定課題を行う際には、これらの領域からのフィードバックが関与していたことも明らかになった。

これらの結果から、ユニーク色に対する脳活動は言語の高次領域からの影響を受け、その影響は特にV4において顕著である事が明らかになった。

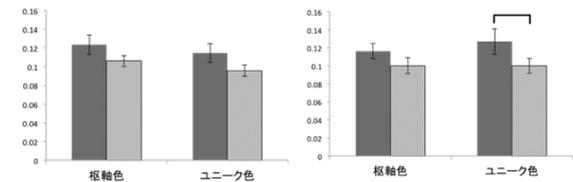


図8. ROIパターン相関解析. (左) V1, (右) V4. 縦軸は相関係数.

(5) 個人差を補償するモデルの構築

L, M錐体の個数比率 (L/M比) は個人間で大きく異なる。錐体の分光感度ピークも僅かに異なる。眼光学的な要因、レンズの黄濁や黄斑色素の濃度なども個人差がある。しかしながら、われわれの「色の見え」にはそれほど大きな個人差が生じていない。網膜からの出力が錐体の個数に単純に依存するのなら、Lが多い被験者は長波長光に感度が高くなる。その結果、等エネルギー白色刺激への応答は、L由来の信号が多くなる。しかし、Lが多い被験者にとって世の中が赤く見えたり、Mが多い被験者にとって逆に緑色に見えたりすることはない。

このような事態を防ぐ仕組みとして白色点による補正が考えられる。網膜でコードされている情報は主にコントラストであり、時空間的な変化を捉えて情報を送る。平均的には

白色点からの相対値で色情報がコードされているといえる。このため、錐体の存在比率は問題にならない。L, M 錐体コントラストは白色点をはさんだピンク-シアンの色情報だけでなく、緑~黄色~赤の色相変化も、紫~青の色相変化も伝える。このコントラストコーディングが補正の仕組みの1つと考えられる。

次の問題は、cardinal axis とユニーク色の不一致である。網膜の色処理として主に考えられているのは LM コントラストと、S(ML) コントラストである。白色点によるゼロ点補正が全ての基盤であるとしたら、これら二つのコントラストが白色点と同じ出力を出す刺激；cardinal axis と呼ばれる色刺激が、色の見えの基底ベクトルとなってもおかしくない。ところが色の見えにおいて基底であるユニーク色は cardinal axis と一致しない。ユニーク Y はわずかに長波長側にずれ、ユニーク G も長波長側にずれており、むしろ二つの axes の中間に位置している。ユニーク B もまた長波長側にずれる。なぜ網膜での主たる色コントラスト表現は色の見えに反映されていないのだろうか？

ここでは、考えられる仕組みとして内因性、外因性、社会性の3つの要因を挙げ、それらの仕組みと限界について考察した。

<引用文献>

- ① Roorda, A. and Williams, D. R. (1999). The arrangement of the three cone classes in the living human eye. *Nature*, 397, 520-522.
- ② Cicerone, C. M. (1987). Constraints placed on color vision models by the relative numbers of different cone classes in human fovea centralis. *Farbe*, 34, 59-66.
- ③ Brainard, D. H., Roorda, A., Ymauchi, Y., Calderone, J. B., Metha, A., Neitz, M., Neitz, J., Williams, D. R., and Jacobs, G. H. (2000). Functional consequences of the relative numbers of L and M cones. *Journal of the Optical Society of America A*, 17(3), 607-614.
- ④ Pokorny, J., Smith, V. C., and Werner, M. (1991). Variability in cone populations and implications. In *From Pigments to Perception: Advances in Understanding Visual Processes*, Valberg, A. and Lee, B. B., eds., Plenum, New York, 23-34.
- ⑤ Mollon (2006). "Monge: The Verriest lecture, Lyon, July 2005." *Vis Neurosci* 23(3-4): 297-309.
- ⑥ Merbs, S. L. and Nathans, J. (1992a). Absorption spectra of human cone pigments. *Nature*, 356, 433-435.
- ⑦ Asenjo, A. B., Rim, J., and Oprian, D. D. (1994) Molecular determinants of human red/green color discrimination, *Neuron*, 12, 1131-1138.

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 14 件)

①前村和貴子, 栗木一郎, 松宮一道, 塩入諭, ヒト視覚野におけるユニーク色と枢軸色の脳活動パターン解析, 査読無, 映像情報メディア学会技術報告, 41(9), 2017, 29-32.

②Takuma Morimoto, Kazuho Fukuda, Keiji Uchikawa, Effects of surrounding stimulus properties on color constancy based on luminance balance. *Journal of the Optical Society of America A*, 査読有, 33(3), 2016, A214-A227.
DOI: 10.1364/JOSAA.33.00A214

③Keizo Shinomori, Athanasios Panorgias, and John S. Werner, Discrimination thresholds of normal and anomalous trichromats: Model of senescent changes in ocular media density on the Cambridge Colour Test, *Journal of the Optical Society of America, A*, 査読有, 33(3), 2016, A65-A76.
DOI: 10.1364/JOSAA.33.000A65

④Tajima, C. I., Tajima, S., Koida, K., Komatsu, H., Aihara, K., & Suzuki, H., Population Code Dynamics in Categorical Perception, *Sci Rep*, 査読有, 6, 2016, 22536.

⑤Ichiro Kuriki, Lightness dependence of achromatic point loci in color-appearance coordinates, *Frontiers in Psychology*, 査読有, 6, 2015, 67:1-10.
DOI: 10.3389/fpsyg.2015.00067

⑥Hirota M, Miyagawa S, Kanda H, Endo T, Lohmann TK, Miyoshi T, Morimoto T, Fujikado T. Slow Cone Reflectance Changes during Bleaching Determined by Adaptive Optics Scanning Laser Ophthalmoscope in Living Human Eyes. *PLoS One*, 査読有, 10, 2015, e0131485.
DOI: 10.1371/journal.pone.0131485

〔学会発表〕 (計 25 件)

①前村和貴子, 栗木一郎, 松宮一道, 塩入諭. 脳活動の共分散構造解析を用いたユニーク色情報の生起部位に関する検討, 日本視覚学会 2016 年夏季大会, 新潟, 2016. 8. 18.

②鹿原 瞭太郎, 山内 泰樹, 川島 祐貴, 内川 恵二, 永井 岳大, L/M 錐体比と錐体コントラスト空間内の輝度・色度検出閾値への L, M ノイズ効果との関係, 日本視覚学会 2016 年冬季大会, 工学院大学, 2016. 1. 20.

③Makito Sato, Keiji Uchikawa, Possible influence of L/M cone ratio on chromatic detection thresholds using L and M cone noise masking. ICVS 2015, Tohoku University, Sendai, Japan, 2015.7.4.

④Wakiko Maemura, Ichiro Kuriki, Kazumichi Matsumiya, Satoshi Shioiri, Differences in fMRI responses to cardinal and unique hues in human visual cortex, ICVS 2015, Tohoku University, Sendai, Japan, 2015.7.4.

⑤K. Koida, Color and luminance selectivity of neurons in the monkey inferior temporal cortex, ICVS2015, Tohoku Univ., (Sendai), 2015.7.3.

⑥Keiji Uchikawa, Toward a possible explanation for individual differences in color vision processing at various levels, International Workshop “Level-processing of color vision-optics, cone and color perception, Suzukake Hall, Tokyo Institute of Technology, Yokohama, 2015.3.4.

⑦Ichiro Kuriki, Color selectivity of neurons in human visual cortex revealed by fMRI, International Workshop “Level-processing of color vision-optics, cone and color perception, Suzukake Hall, Tokyo Institute of Technology, Yokohama, 2015.3.4.

⑧Yasuki Yamauchi, Individual differences of macular pigments and L/M cone ratio of Japanese, International Workshop “Level-processing of color vision-optics, cone and color perception (invited), Suzukake Hall, Tokyo Institute of Technology, Yokohama, 2015.3.4.

⑨Cong Zhang, Tomohisa Matsumoto, Kazuho Fukuda, Toshifumi Mihashi, Keiji Uchikawa, Measurements of daylight during a day and at various locations, APCV 2014, Takamatsu, Kagawa, Japan, 2014.7.21.

⑩T. Fujiakdo, Clinical application of adaptive optics fundus camera, Japan Taiwan Bilateral Conference on Biomedical and Plasmonic Imaging, Taipei, Taiwan, 2014.2.26.

⑪Y. Yamauchi, K. Yatsu, J. Kuchenbecker, M. Neitz and J. Neitz, L:M Cone Ratio of Japanese derived with ERG flicker

photometry method, ARVO, シアトルコンベンションセンター (シアトル, 米国) 2013.5.8.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

内川 恵二 (UCHIKAWA Keiji)
神奈川大学・付置研究所・プロジェクト
研究員
研究者番号：00158776

(2) 研究分担者

三橋 俊文 (MIHASHI Toshifumi)
筑波大学・医学医療系・准教授
研究者番号：20506266

福田 一帆 (FUKUDA Kazuho)
工学院大学・情報学部 (情報工学部)・
准教授
研究者番号：50572905

栗木 一郎 (KURIKI Ichiro)
東北大学・電気通信研究所・准教授
研究者番号：80282838

山内 泰樹 (YAMAUCHI Yasuki)
山形大学・大学院理工学研究科・教授
研究者番号：60550994

坂田 勝亮 (SAKATA Katsuaki)
女子美術大学・芸術学部・教授
研究者番号：40205745

吉澤 達也 (YOSIZAWA Tatsuya)
金沢工業大学・情報フロンティア学部・
教授
研究者番号：90267724

篠森 敬三 (SHINOMORI Keizo)
高知工科大学・情報学群・教授
研究者番号：60299378

不二門 尚 (FUJIKADO Takashi)
大阪大学・医学系研究科・教授
研究者番号：50243233

鯉田 孝和 (KOIDA Kowa)
豊橋技術科学大学・エレクトロニクス先
端融合研究所・准教授
研究者番号：10455222

須長 正治 (SUNAGA Shoji)
九州大学・芸術工学研究院・准教授
研究者番号：60294998