

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 4 日現在

機関番号：63905

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24300123

研究課題名(和文) 腹側高次視覚野における色覚ネットワークの構造と機能の解明

研究課題名(英文) Structure and function of neural network for color processing in higher ventral areas

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,400,000円

研究成果の概要(和文)：サルの高次視覚野に存在する色処理のモジュール間の機能の違いを明らかにするために、サルのV4野、下側頭皮質後部色領域(PITC)、下側頭皮質前部色領域(AITC)のニューロンの色選択性が色刺激の輝度コントラストにどのように影響されるかを比較した。V4野とPITCでは色選択性は輝度コントラストによって変化した両者には違いがあり、V4野では錐体差分信号で説明できる可能性があるのに対して、PITCでは彩度に依存した変化を示すことが分かった。一方AITCでは色選択性は輝度コントラストの影響を受けなかった。この結果は輝度情報と色情報の分離がAITC内かAITCとPITCの間で起きていることを示す。

研究成果の概要(英文)：In order to understand the functional differences across modules related to color processing in monkey higher visual areas, we examined the effect of luminance contrast of the stimuli on the responses of color selective neurons in areas V4, posterior inferotemporal color area (PITC) and anterior inferotemporal color area (AITC). We found that the responses of V4 and PITC neurons were affected by the luminance contrast of color stimuli: those of V4 neurons seemed to be explained by the influence of cone difference signals whereas those of PITC neurons depended on the saturation of the stimuli. On the other hand, the response of AITC neurons were not affected by the luminance contrast. These results indicate that color and luminance information are separated within AITC or between PITC and AITC.

研究分野：視覚と質感の認知神経科学

キーワード：視覚 知覚 大脳 色覚 ニューロン

### 1. 研究開始当初の背景

色情報の処理はヒトと相同の色覚を持つマカクザル(以下、サル)を用いて研究がなされてきた。サルにおいて色の情報は脳視覚野の腹側経路を通して、大脳皮質一次視覚野(V1)から、V2野、V4野を経て下側頭皮質に伝えられる。V4野には古くから色によって反応が変化する色選択ニューロンが存在することが知られていた。腹側視覚経路の最終段階にある下側頭皮質は、その摘除により色弁別が永続的にかつ重篤に障害されることから、色知覚にきわめて重要な役割を果たすと考えられている。我々のグループの研究から、下側頭皮質には特定の色にのみ反応する色選択性細胞が数多く存在することが明らかになった。色知覚の神経機構を解明するためには、下側頭皮質とV4野を含む色覚中枢というべき腹側高次視覚野において色情報がどのように表現されているかを詳細に明らかにしていく必要がある。

近年下側頭皮質とV4野に色選択性細胞が集中して存在する複数の小領域(色モジュール)が存在することが、サルを用いた機能的磁気共鳴画像法(fMRI)などのイメージング手法や電気生理学的マッピングなどの方法により我々のグループを含む世界のいくつかのグループにより明らかにされた。下側頭皮質では、後部の外側面の皮質に色処理に関係した小領域(下側頭皮質後部色領域)が存在し、前部では前中側頭溝の後端付近に色処理に係する小領域(下側頭皮質前部色領域)が存在することが明らかになった。また両者は解剖学的な結合を持つことも明らかになった。しかし、それらの領域の間で色情報の表現にどのような違いがあるかを系統的に調べた研究はこれまで行われていない。それらのそれぞれの領域における色情報の表現と領域間での違いを明らかにすることで色知覚に腹側高次視覚野がどのように関わっているかをより詳細に知る事が可能になると考えられる。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、大脳皮質腹側高次視覚野において色情報処理に関係すると考えられる複数の領域のそれぞれにおいて、色情報がどのように表現され、領域間でどのような違いがあるかを明らかにすることにより、色知覚に重要な役割を果たすと考えられる腹側高次視覚野の機能を明らかにすることが目的である。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、腹側高次視覚野で色情報処理に関係すると考えられるV4野、下側頭皮質後部色領域(PITC)、下側頭皮質前部色領域(AITC)からニューロン活動を記録し、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して領域の間での違いについて調べる。それにより色知覚に腹側高次視覚野がどのように関わっているかについて新しい理解を

得ることを目的とする。

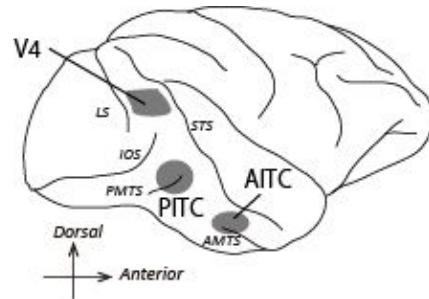


図1 実験の対象とする3つの脳領域

### 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。色刺激はCIE-xy色度図上で一定間隔で分布する色度をもつ刺激を用いる。これまでの研究の多くは、背景より明るい刺激か暗い刺激のどちらか一方だけを用いて色選択性を調べている場合が多い。しかし、色知覚においては、背景よりも色刺激が明るい暗いかによって見えが変化することがある。例えば、同じ灰色の刺激を暗い背景におけば白に見えるが、明るい背景におけば黒に見える。このように背景との輝度コントラストは色知覚に大きい影響を与える。そこで背景より明るい色刺激と暗い色刺激の両方を用いて、それぞれで色選択性を調べ、両者を比較する。背景より明るい刺激と暗い刺激の間で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。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2)

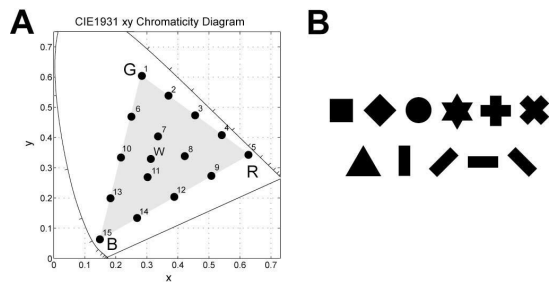


図2: 色刺激(A)と形刺激(B)セット

ニューロン活動の記録はAITCから一頭、V4野から3頭について行った。またそれ以外に以前の実験でAITCから記録を行った1頭とPITCから記録を行った2頭のデータがあり、それらを合わせて色選択性が刺激の輝度コントラストによってどのように影響を受けるかの解析を行った。下に述べるように輝度コントラストの影響は領域間で大きく異なっていることが分かった。その起源を調べ

る目的で、視覚系の非常に初期にあたり色選択性が詳しく分かっている外側膝状体からの記録を1頭で追加して行い、同じ解析を行った。

#### 4. 研究成果

注視課題を行っているサルの AITC から記録された 82 個の色選択ニューロン、PITC から記録された 58 個の色選択ニューロンと V4 野から記録された 71 個の色選択ニューロンを対象にして解析を行った。まず明るい色刺激と暗い色刺激に対する色選択性がどの程度似ているかを定量的に評価するために、ニューロン毎に明るい色刺激セットの各刺激への応答強度と暗い色刺激セットの各刺激への応答強度の相関係数を求めた。図 3 にその例を示す。AITC ニューロンの例 (A) では CIE-xy 色度図で円の大きさを示した色選択性のパターンが明刺激 (左) と暗刺激 (右) でよく似ているが、V4 ニューロンの例 (B) ではかなり違っていることが分かる。明刺激と暗刺激への応答の相関係数は A のニューロンでは 0.92 と大きい B のニューロンでは 0.48 と小さい。

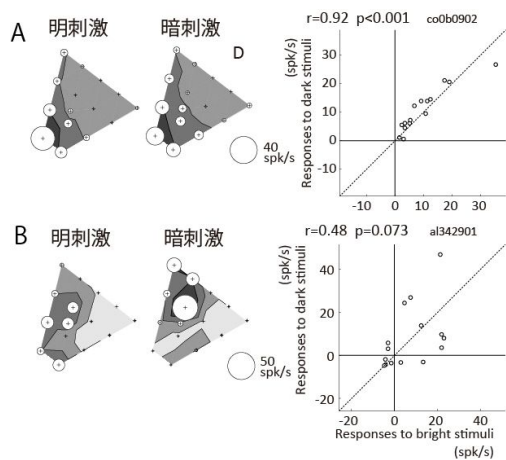


図 3 明るい色刺激と暗い色刺激への応答の相関。  
A:AITC ニューロンの例、B:V4 ニューロンの例

このような解析を各領域から記録されたニューロンについて行ったところ AITC では相関係数が高いニューロンが大部分を占めるのに対して、PITC と V4 野はそれに比べて有意に相関係数の分布の中央値が小さいことが分かった。すなわち AITC ニューロンの色選択性は刺激の輝度コントラストの極性に影響を受けにくいのに対して、PITC と V4 野では AITC に比べて影響を受けやすいということである。(図 4) また色選択性の鋭いニューロンとブロードなニューロンで輝度コントラストの影響に差があるかどうかを調べたところ、AITC と PITC では色選択性の鋭いニューロンの方が相関係数が有意に高いことが示された。すなわち、色選択性の鋭いニューロンは明暗の影響を受けにくいということである。

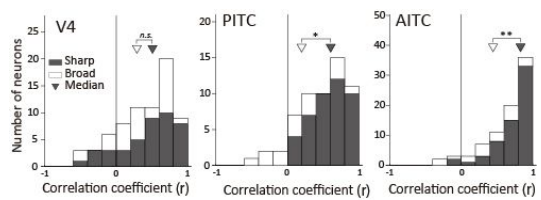


図 4 明るい色刺激セットと暗い色刺激への各領野のニューロン毎の相関係数の分布。棒グラフで暗い部分は色選択性の鋭いニューロン、明るい部分はブロードな色選択性を持つニューロンを示す

次に輝度コントラストの影響は色によって同じか違うかを調べた。そのためにそれぞれの色度の刺激ごとに明るい刺激への各領野のすべてのニューロンの応答と、暗い刺激への各領野のすべてのニューロンの応答の相関を求めた。その結果、AITC は色によらず高い相関を示すことが分かった。それに対し、V4 野と PITC は色によって相関係数の大きさが異なっていた。V4 野では青からシアンにかけての色において相関係数が低く、色度図で赤の方向に移動すると相関係数が高くなった。一方 PITC では赤、緑、青など彩度の高い色では相関係数が大きいのに対し、灰色や低彩度の色において相関係数が低いことが分かった。色知覚においては、彩度の低い色において輝度コントラストが色の見えに最も大きな影響を与える。このことから、PITC の色選択性ニューロンが知覚に最も対応した変化を示すことが分かった。(図 5)

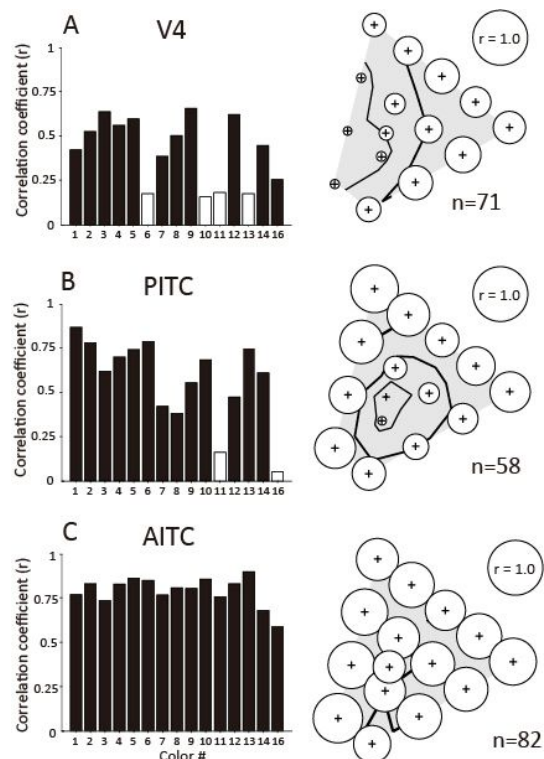


図 5 明るい刺激と暗い刺激間でのニューロン活動の相関を色毎に示したもの



これらの結果を元に、背景より明るい色と暗い色がどのように各領野で表現されているかを多次元尺度構成法（MDS）により解析した。この解析では、各色度の色に対する各領野のニューロンの反応が色の間でどのように異なっているのかを相関係数で定量化した。相関係数が高ければ、その領野のニューロン集団にとって二つの色が似ているとみなされていることを示す。一方相関係数が低ければ、二つの色が異なっているとみなされていることになる。この計算をすべての色度のペアについて行い、1-相関係数をニューロン集団にとっての色ペアの距離とみなし、距離行列を作成した。この距離行列に対してMDSを行った結果、2次元で色間の距離がよく表現できることが分かった。

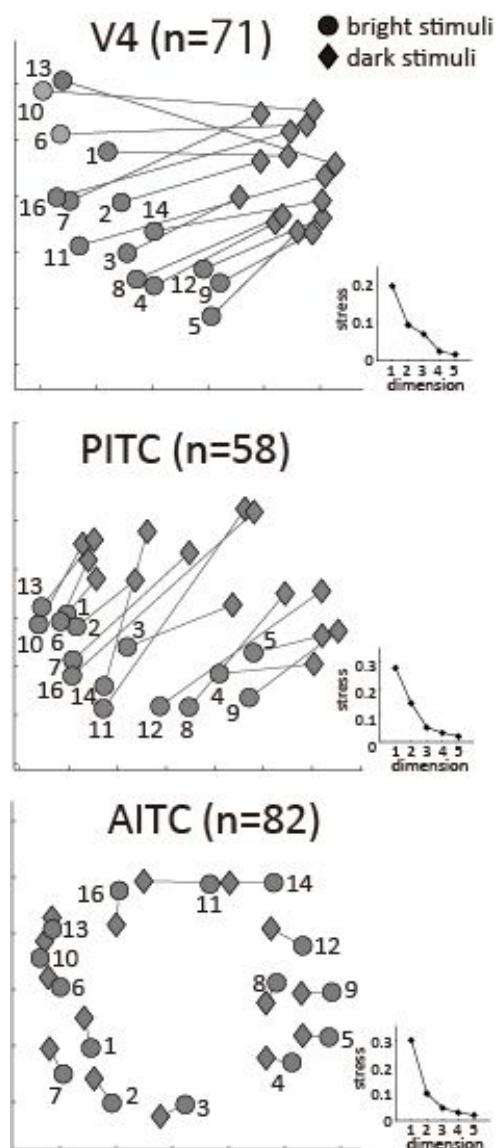


図6 背景より明るい色（丸）と暗い色（ダイヤモンド）の表現をMDSで調べた結果

図6に示すように、その結果は領野によって異なっていた。いずれの領野においても明るい色と暗い色それぞれについてみると、色相環の順番にしたがって色が配置されてお

り、いずれの領野の色選択ニューロンも色相の情報を持つことが分かる。一方、明るい色と暗い色の関係を見ると、V4とPITCでは明るい色のクラスターと暗い色のクラスターが明瞭に分離しているのに対し、AITCではそのような分離は見られず、色度ごとに明るい色と暗い色が2次元平面上で隣接した位置にあり、全体として色相環に対応する構造が明瞭に観察された。（図6）これらの結果は、V4とPITCの色選択性ニューロンは色と共に輝度コントラストの極性の情報も伝えているが、AITCでは輝度コントラストとは独立に色の情報のみを伝えるようになり、PITCとAITCの間で輝度信号と色信号の明瞭な分離が起きていることを示している。

最後に色選択性ニューロンにおける輝度コントラストの極性の影響が、視覚系においてどのように生じるのかという問題にヒントを得るために、外側膝状体からニューロン活動を記録して同じ解析を行った。その結果記録した外側膝状体ニューロンはすべて背景より明るい刺激と暗い刺激で非常に高い反応の相関を示した。一方色度ごとに明るい刺激への応答と暗い刺激への応答の相関を調べたところ、色によって大きく相関は異なることが分かった。これらの結果は、V1以降の視覚皮質において色と輝度コントラストの情報に相互作用が生じ、それが再び高次視覚領野で分離されることにより、明暗と独立した色の情報が取り出されることを示唆している。

## 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17件）

- Okazawa G, Tajima S, Komatsu H (2015) Image statistics underlying natural texture selectivity of neurons in macaque V4. *Proc Natl Acad Sci USA*. 112 (4) E351-E360, doi: 10.1073/pnas.1415146112 査読有
- Fujisaki W, Goda N, Motoyoshi I, Komatsu H, Nishida S (2014) Audiovisual integration in the human perception of materials. *J Vis* 14(4), pii: 12, 1-20. doi: 10.1167/14.4.12 査読有
- Goda N, Tachibana A, Okazawa G, Komatsu H (2014) Representation of the material properties of objects in the visual cortex of nonhuman primates. *J Neurosci* 34:2660-2673. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2593-13.2014 査読有
- Nishio A, Shimokawa T, Goda N, Komatsu H (2014) Perceptual gloss parameters are encoded by population responses in the monkey inferior temporal cortex. *J Neurosci* 34:11143-11151. doi:

10.1523/JNEUROSCI.1451-14.2014 査読有  
Namima T, Yasuda M, Banno T, Komatsu H  
(2014) Effects of luminance contrast on  
the color selectivity of neurons in the  
macaque area V4 and inferior temporal  
cortex. J Neurosci. 34:14934-14947.  
doi:10.1523/JNEUROSCI.2289-14.2014.

査読有

小松英彦 (2014) 質感認知の情報学の進  
展と将来, 光学, 第43巻、第7号、  
pp.298 - 306 査読無

Koida K, Yokoi I, Okazawa G, Mikami A,  
Widayati KA, Miyachi S, Komatsu H (2013)  
Color vision test for dichromatic and  
trichromatic macaque monkeys, J Vision,  
13: 1; doi:10.1167/13.13.1 査読有

Okazawa G, Komatsu H (2013) Image  
statistics for golden appearance of a  
painting by a Japanese Edo-era artist  
Jakuchu Ito, Lecture Note in Computer  
Science (Computational Color Imaging)  
7786: 68-79 査読有

Komatsu H, Nishio A, Okazawa G, Goda N  
(2013) 'Yellow' or 'Gold'? : Neural  
processing of gloss information,  
Lecture Note in Computer Science  
(Computational Color Imaging) 7786:  
1-12 査読無

小松英彦, 西尾亜希子 (2013) 光沢を見  
分ける脳細胞の活動, O plus E 35 (1):  
92-94 査読無

小松英彦 (2013) 質感の科学をめざして,  
画像ラボ 24, 6, 72-78 査読無

Nishio A, Goda N, Komatsu H (2012) Neural  
selectivity and representation of gloss  
in the monkey inferior temporal Cortex.  
J Neurosci 32: 10780-10793 査読有  
Okazawa G, Goda N, Komatsu H (2012)  
Selective responses to specular  
surfaces in the macaque visual cortex  
revealed by fMRI. NeuroImage 63:  
1321-1333 査読有

小松英彦 (2012) 色と質感を認識する脳と  
心の働き、「芸術と脳の対話 絵画と文学  
に表象される、時間と空間の脳による認  
識」国際高等研報告書 1101, pp,105-114,  
査読無

小松英彦 (2012) 質感の科学への展望、映像  
メディア学会誌 65(5): 332-337 査読無

小松英彦 (2012) 色と質感の知覚、  
Clinical Neuroscience 30(8): 897-901  
査読無

小松英彦 (2012) 質感認知の高次脳メカ  
ニズム、生体の科学 vol. 63(4): 284-294  
査読無

[学会発表](計22件)

Komatsu H, Nishio A, Ichinohe N, Goda N  
(2015.3.23) Functional architecture of

the gloss selective regions in the  
monkey inferior temporal cortex, 第9  
2回日本生理学会大会, 神戸国際会議場  
(兵庫県神戸市)

郷田直一, 横井功, 橘篤導, 南本敬史,  
小松英彦 (2014.9.13) サル視覚野におけ  
る物体素材表現に視触覚経験が及ぼす効  
果: fMRI 研究, 第37回日本神経科学大会,  
パシフィコ横浜(神奈川県横浜市)

下川丈明, 西尾亜希子, 佐藤 雅昭, 川人  
光男, 小松英彦 (2014.9.13) 3D shape  
estimation from a single glossy object  
image, 第37回日本神経科学大会, パシフ  
ィコ横浜(神奈川県横浜市)

西尾亜希子, 下川丈明, 郷田直一, 小松  
英彦 (2014.9.12) Anatomical connections  
of the gloss selective region in the  
inferior temporal cortex of the monkey  
第37回日本神経科学大会, パシフィコ横  
浜(神奈川県横浜市)

岡澤剛起, 田嶋達裕, 小松英彦  
(2014.9.11) Image statistics explaining  
the natural texture selectivity in  
macaque V4, 第37回日本神経科学大会,  
パシフィコ横浜(神奈川県横浜市)

横井功, 橘篤導, 南本敬史, 郷田直一,  
小松英彦 (2014.9.11) 実物把持課題にお  
ける素材カテゴリーに依存したサルの行  
動, 第37回日本神経科学大会, パシフィ  
コ横浜(神奈川県横浜市)

Fujisaki W, Goda N, Motoyoshi I, Komatsu H,  
Nishida S (2014.7.20) Optimal  
audiovisual integration of object  
appearance and impact sounds in human  
perception of materials, The 10th  
Asia-Pacific Conference on Vision  
(APCV2014), かがわ国際会議場(香川県高  
松市)

西尾亜希子, 下川丈明, 郷田直一, 小松  
英彦 (2014.7.19) Population responses  
in the macaque inferior temporal cortex  
encode perceptual gloss parameters, The  
10th Asia-Pacific Conference on Vision  
(APCV 2014), かがわ国際会議場(香川県高  
松市)

Okazawa G, Tajima S, Komatsu H  
(2013.11.12) Natural texture  
selectivity of macaque V4 neurons  
examined by adaptive sampling. Society  
for Neuroscience annual meeting 2013  
(SanDiego, USA)

Nishio A, Shimokawa T, Goda N, Komatsu H  
(2013.11.11) Canonical correlation  
analysis revealed perceptual gloss  
parameters represented in the monkey  
inferior temporal cortex. Society for  
Neuroscience annual meeting 2013  
(SanDiego, USA)

岡澤剛起, 田嶋達裕, 小松英彦  
(2013.6.21) Image features determining

texture selectivity of macaque V4 neurons revealed by adaptive sampling. 第36回日本神経科学大会, 国立京都国際会館(京都府京都市)

郷田直一, 橘 篤導, 岡澤剛起, 小松英彦 (2013.6.20) Material information processing in monkey visual cortex: a functional MRI study. 第36回日本神経科学大会, 国立京都国際会館(京都府京都市)

下川文明, 西尾亜希子, 郷田直一, 小松英彦 (2013.6.20) Perceptual gloss parameters represented in inferior temporal cortex: a canonical correlation analysis of neuronal data. 第36回日本神経科学大会, 国立京都国際会館(京都府京都市)

Komatsu H (2013.3.4) 'Yellow' or 'Gold'? : Neural processing of gloss information. The Fourth Computational Color Imaging Workshop 千葉大学(千葉県千葉市) 招待講演

Okazawa G, Komatsu H (2013.3.4) Image statistics for golden appearance of a painting by a Japanese Edo-era artist Jakuchu Ito. The Fourth Computational Color Imaging Workshop, 千葉大学(千葉県千葉市)

Komatsu H, Nishio A, Goda N (2012.9.20) Neural representation of gloss in the macaque visual cortex. 第35回日本神経科学大会, 名古屋国際会議場(愛知県名古屋市)

小松英彦 (2012.9.14) 質感認知の神経機構へのアプローチ. 第22回日本神経回路学会全国大会, 名古屋工業大学(愛知県名古屋市) 招待講演

藤崎和香, 郷田直一, 本吉 勇, 小松英彦, 西田真也 (2012.9.11) 物体の材質知覚における視聴覚情報統合-映像情報と音情報の双方に基づいた相補的なクロスモーダル材質知覚-. 日本心理学会第76回大会, 専修大学(神奈川県川崎市)

Nishida S, Fujisaki W, Goda N, Motoyoshi I, Komatsu H (2012.9.5) Not glass but plastic - Audiovisual integration in human material perception, European Conference on Visual Perception (Alghero, Italy)

Goda N, Komatsu H (2012.9.3) Relationship between visuotactile and affective/aesthetic qualities of natural materials, European Conference on Visual Perception (Alghero, Italy)

⑪ Okazawa G, Goda N, Komatsu H (2012.7.13) Localizing regions activated by surface gloss in macaque visual cortex by fMRI. 8th Asia-Pacific Conference on Vision (Incheon, Korea)

⑫ Nishio A, Goda N, Komatsu H (2012.7.13)

Neural representation of gloss in the macaque inferior temporal cortex. 8th Asia-Pacific Conference on Vision (Incheon, Korea)

[図書](計0件)

[産業財産権]  
出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

## 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) 連携研究者

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

横井 功 (YOKOI, Isao)  
生理学研究所・生体情報研究系・助教  
研究者番号: 50592747