

大脳高次レベルでの色情報処理

小松 英彦

電子技術総合研究所 脳機能研究室
〒305 茨城県つくば市梅園 1-1

1. はじめに

色覚のメカニズムはいくつかの段階から成ることが知られている^{1,2)}。受容器のレベルでは、異なる波長に最大の感度を持つ三種類の錐体が存在する。これはどのような色も三つの独立した色光を混ぜ合わせると作り出せるという知覚現象に対応しており、Young-Helmholtzの三色説に対応する段階である。つぎに錐体から信号を受け取る双極細胞から網膜神経節細胞、および網膜からの信号を大脳皮質に中継する視床の外側膝状体のレベルでは、異なる種類の錐体からの信号が相互作用をもち、ある波長の光には興奮し他の波長の光には抑制されるという反対色応答を示す。これはある色の中に赤と緑、あるいは青と黄は同時に感じられないという色の見えについての現象およびそれを元に立てられたHeringの反対色説に近い段階である。ただしHeringの反対色説はさらにもう一つのレベルを考える必要があるという考え方もある³⁾。いず

れにせよここまでの段階に関して生理学的に明らかにされた色の表現の仕方は、色覚の基本的な現象を良く説明することができる。しかし色に関して我々が極く普通に経験する内的な現象、つまり様々な色が存在するということについてはこれらの理論や実験は説明を与えていない。このような内的現象のためには二つの光の色が区別できるだけでなく、ある範囲の類似した色には共通した知覚を生ぜしめるという一種の範疇化が行なわれていると考えられる。そのような範疇化には皮質レベルの視覚系が関係していると考えられる。

2. サルの中枢視覚系と色の処理

図1はマカク属のサルの視覚経路の中で色の処理に関係すると考えられる領域を示したものである。視覚信号は網膜から外側膝状体を経て、大脳皮質一次視覚野 (V1) に伝えられる。V1から視覚情報は視覚前野に伝えられ

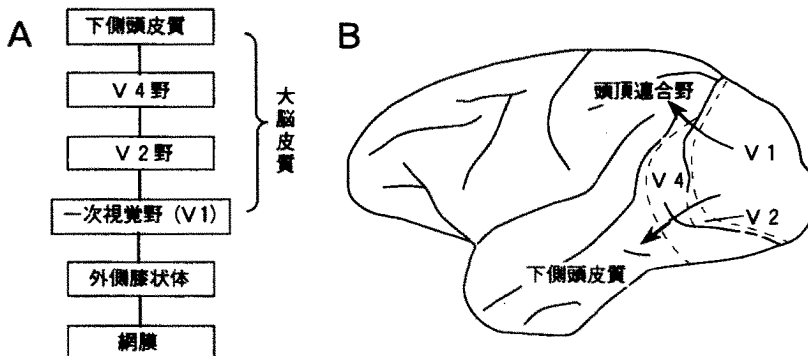


図1 A: サルの視覚経路において色の処理に関係していると考えられる部位。 B: サルの大脳皮質外側面。色処理の経路に含まれる大脳皮質の領域を示している。大脳皮質一次視覚野 (V1) からの情報は矢印で示す二つの流れに大きく分けられるが、色の処理は下側頭皮質に向かう腹側の経路のみが関係する。

る。視覚前野は多くの領域からなっており、それらはどのような視覚特徴に選択性をもつかにおいて異なっている^{4,5,6)}。また線維連絡から見ると視覚前野の経路は空間や運動の処理に関係する頭頂連合野に向かう流れと、物体の認識に関係する下側頭皮質に向かう流れに大別される。このうち後者の経路のみが色の情報を伝えていると考えられ、それらの領野が図1には示されている。図1に示した色処理に関係した経路の各領野においてニューロンの色選択性が調べられている。

3. 色選択性研究の方法

従来色覚のメカニズムを調べるために用いられてきた方法は、色々な波長の単色光に対する反応を比較するというものである。一方単色光ではなく任意の色光から選んだ色に対する反応を調べ、ある脳の領域のニューロンが色空間をどのように表現しているかを調べるという方法が考えられる。この方法によると中枢視覚系の

各段階の間での色の表現の仕方についての構造的な違いを明らかにすることができる。マカク属のサルは、網膜錐体の分光感度という生理学的な指標においても、波長弁別その他の行動上の指標においても、ヒトとほとんど区別できず同一の色覚を有していると考えられるため、ヒトで得られたのと同じ色空間を用いることが可能である。このような方法で系統的に色選択性を調べたのはLennieらのグループが外側膝状体とV1で行なった研究が最初であると思われる^{7,8)}。この研究については後で簡単に触れる。最近我々も上で述べたような考え方から、心理物理的に得られた色空間を用いて図1に示した最も高次の段階にあたる下側頭皮質のニューロンの色表現を調べる実験を行なって以下に述べるような結果をえた^{9,10)}。

用いた実験方法は次のようなものである。同じ形で色の異なるいくつもの刺激を用意し、そのそれぞれに対する一つのニューロンの反応を細胞外で活動電位として記録する。これらの刺激の色度はCIE-x y色度図上で、ディスプレイの三原色の色度座標で囲まれた三角形の内部にはほぼ均等に分布するものを選んでいる(図2A)。各刺激の輝度は近似的に等輝度(4, 8, 16 cd/m²のうちの一つ、それぞれ±0.1 log unitの範囲)である。これらの色刺激に対する下側頭皮質ニューロンの反応を調べ、反応強度がどのように色度図上に分布しているかを調べることにより下側頭皮質における色表現の性質を調べた。サルは無麻酔で刺激を視野の一定の場所に呈示するため、小さな静止光点を注視するように訓練されている。色刺激は注視期間中に注視光点を短時間消し、そのあいだに400ミリ秒間視野の中心に呈示した。刺激はパーソナルコンピュータ上のフレームバッファで作り、一様な灰色のディスプレイ(0.1または1.3 cd/m²のうちの一つ)上に呈示した。下側頭ニューロンの多くは刺激の形にも選択性を持つので、図2Bに示したような異なる輪郭やパターンの特徴を持つ幾何学図形を用意し、そのうちもっとも反応の良く生じた図形を用いて色選択性を調べ

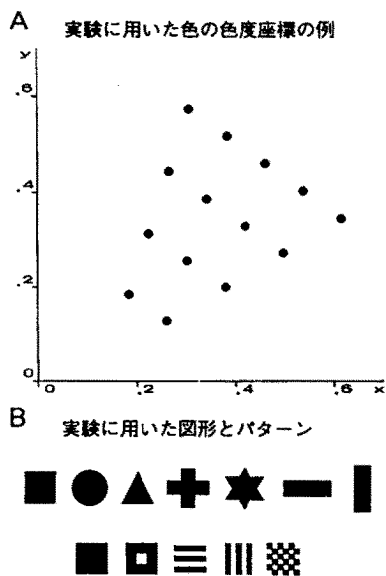


図2 下側頭皮質におけるニューロン活動記録実験に用いた視覚刺激の色の例(A)と形およびパターン(B)を示す。AではCIE-x y色度図上に14の色の色度座標を黒丸で示している。

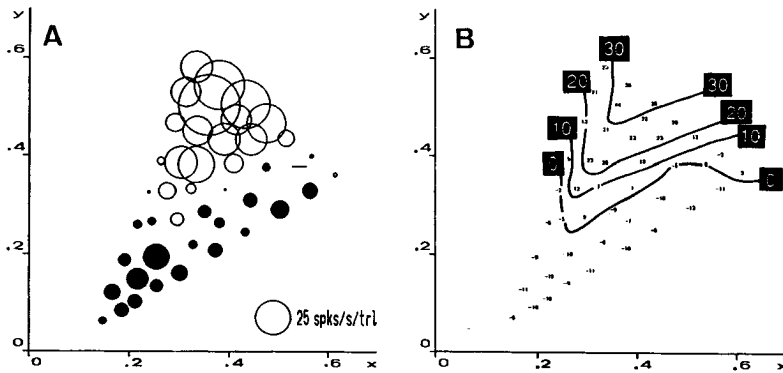


図3 下側頭皮質から記録された色選択性ニューロンの例。A：44の異なる色に対する一つのニューロンの応答の強さを、それぞれの色の色度座標の場所に円の直径で示す。白丸は活動増加、黒丸は活動減少、横棒は無反応を示す。右下に25スパイク/秒の反応に対する円の大きさを示す。B：Aのデータにおける反応強度の等高線の場所を示したものの。それぞれの数字はスパイク/秒を示す。

た。また刺激の大きさにも選択性を示すニューロンが多く、最適な大きさの刺激を用いた。

4. 下側頭皮質ニューロンの色と形の選択性

下側頭皮質のニューロンはそれ以前の段階に比べて非常に大きい受容野をもち受容野は視野中心を含んでいる。また外側膝状体やV1のニューロンの多くが空間的な構造を持つのに対し（中心一周辺の拮抗的な構造）下側頭皮質ではそのような構造は見られず、刺激を視野の中心に呈示してニューロンの反応を調べた。我々が調べた下側頭皮質のニューロンの約7割が最も良く反応した色と最も反応しなかった色の反応強度の比が2倍以上という反応選択性を示した。つまり刺激の色についての情報は物体視系の最終段である下側頭皮質にまで豊富に伝えられてきているということである。同様の基準で刺激として用いた形に対する選択性を調べると、この場合にも約7割のニューロンが反応選択性を示した。興味深いことに色の選択性と形の選択性は下側頭皮質ニューロンの独立な性質であるらしく、記録したニューロンの集団についてみるとこれら二つの次元に対する選択性の強さには全く相関が見られない。また最適な色

は用いた形によらず一定である。色と形の情報は図1で示した経路の各段階において共通のニューロンによって伝えられていることが観察されており、異なる種類の情報が独立性を保ちながら共通のチャンネルを使うメカニズムが存在するようである。

5. 範疇的な色知覚との対応

下側頭皮質で記録したニューロンの約7割が色選択性を示したことは述べたがそれらの性質は様々に異なっている。色選択性の鋭さや色空間のどのような領域で反応が生じるかといった色選択性についての性質、先程のべた形選択性との関係、また刺激の大きさに対する選択性などニューロンによって様々である。しかし最も興味深く思われるのは我々が知覚する色の範疇化に近いと思われる選択性を示すニューロンが見られることである。図3にそのようなニューロンの例を示す。この図は一つのニューロンが異なる色度をもつ色刺激にたいしてどのような強さの反応を示したかを、色度図の上で反応強度の分布として示したものである。Aではそれぞれの色に対する反応をその色の色度に対応する場所に反応強度に比例した直径を持つ円で示

したものである。輪郭だけの円は活動の増加を表し、塗りつぶした円は活動の減少を表している。Bには同じニューロンの反応強度の等高線のおおまかな位置を示している。このニューロンは彩度の高い黄緑で最も良く反応しこれから彩度あるいは色相において離れるに従い反応は弱くなっている。このニューロンが強く活動した色は黄緑として知覚される範囲に良く対応するように思われる。

図4には上の例と同様に範疇的な色知覚と比較的よく対応すると思われるいくつかのニューロンの例を示す。この図ではそれぞれのニューロンがどのような範囲の色度の色に反応を生じたかを一定の方法で表示している。その方法は図2Aのように色度図上で均等に分布する色に対する反応をもとめ、そのうちの最大の反応強度の75%と50%にあたる場所を各色に対する反応から内挿して求め、それらの場所を線で結んだものである。視野の上で刺激を呈示して反応の生じる範囲を視覚性受容野と呼ぶが、これになぞらえて色度図の上で反応の生じた範囲を色受容野とよぶことにする。図4は9個の下側頭皮質ニューロンについて最適な色に対する反応の75%および50%に相当する反応レベルの

色受容野(75%色受容野および50%色受容野)を示している。これらのニューロンは反応の生じた色相が比較的限局している。これらはそれぞれ別々の色相に選択性を持っているが、これらのニューロン全体ではほぼ全色相をカバーしている。ヒトの色名呼称実験と比較するとある色名を与えられた領域の輪郭と色受容野の輪郭の間にその位置や向きについて興味深い一致が見られる¹³⁾。これらのニューロンの多くは高彩度の色で最大の反応を示すが、H、Iでみられるようにピンクに最大の反応を示すニューロンが存在し、これらはむしろ彩度の低い刺激に選択的に反応している。図4に示したようなニューロンの存在は、大脳皮質の視覚系において色の範疇的な知覚と対応するような色選択性をもつニューロンが確かに存在することを示しているように思われる。このような色選択性は下側頭皮質より以前の段階で生じている可能性がある。後述するようにLennieらの実験で得られたV1ニューロンの色選択性はこれと大きく異なっており、V2野以降でこのような色選択性が生じていると考えられる。

図4に示したすべてのニューロンに共通する性質は、色受容野の内部に白色点が含まれない

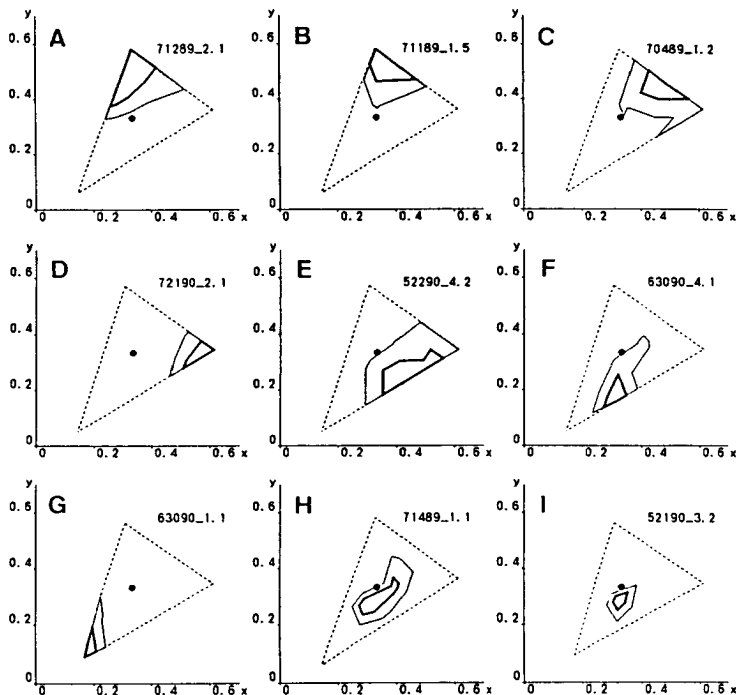


図4 色選択性が範疇的な色知覚と比較的よく対応すると思われる9個の下側頭皮質ニューロンの色受容野の例。太い線が75%色受容野の輪郭、細い線が50%色受容野の輪郭を示す。破線は調べた色度の範囲を示す。黒丸は白色点($x=0.33, y=0.33$)を示す。

ということである。つまり色度図上で連続した領域の色に反応を示すが、それはあくまで類似した色相の色に限られているということである。このように白色付近であまり反応しないのは図4に示したよりもっと複雑な色選択性をもつニューロンにも共通した性質である。色選択性の強いニューロン（最適な色への反応が最も不適な色への反応の4倍以上）の50%色受容野を集めると調べた範囲の色度図の全体をカバーしているが75%色受容野を集めたものでは白色点付近が抜けており白色点周辺の再現が弱いことを物語っている。このことは白の知覚が有彩色の知覚と異なるメカニズムによる可能性を示唆する。有彩色に選択性をもつニューロンの反応の欠如が白の知覚に重要なかも知れない。

図4に示した例ではすべて色度図上で連続した色受容野を持っている。色選択性を持つニューロンの約8割が連続した色受容野を持つが、それらの中には図4の例と異なり、広い範囲の色相にまたがる色受容野を持つものも多い。また残りの約2割のニューロンは色受容野が色度図上で離れた領域に分れて存在する。このようなニューロンの中には色相にはあまり選択性がなく、彩度だけに選択性をもつようなものも見られる。下側頭皮質の色選択性ニューロンの色受容野は調べた三段階の輝度の範囲では顕著な違いを示さない。

6. 錐体信号との関係：V1と下側頭皮質の比較

色空間にもとづいて色の表現を生理学的に調べた研究としてLennieたちが外側膝状体とV1で行なったものがある⁷⁰⁾。彼らが用いた方法や得た結果の詳細については他を参照されたい⁷⁰⁾が、重要な結論は外側膝状体小細胞層のすべての細胞と、V1の大部分の細胞の活動が三種類の網膜錐体の信号を線形に加算したのと考えられるというものである。ただし外側膝状体とV1の間では錐体信号の組み合わせられ方に違いが見られる。外側膝状体小細胞層ではL錐体とM錐体から拮抗的な入力を受けるタイプと、S

錐体からの入力とLおよびM錐体からの入力を拮抗的に受けるタイプのニューロンの二種類のみが存在する。これに対しV1ではニューロンによって三種類の錐体からの入力の割合が様々である。彼らが用いた色選択性の研究方法は、我々と同様色空間にもとづいているとはいえず具体的な実験方法は非常に異なっている。しかし錐体空間とCIE-x y色度図のもとになるXYZ空間は線形変換で結ばれていると考えられるので、Lennie達が記録したニューロンを我々と同様の方法で調べると色度図上で反応がどのように分布するかは予測が可能である。それによると、錐体の信号を線形に加算した入力を受ける細胞の応答をさまざまな等輝度の色にたいして調べその結果を色度図上に描くと、反応強度の等高線は色度図上で平行な直線群を作る。しかし下側頭皮質の色選択性ニューロンの多くにおいては反応の等高線は明らかに折れ曲がっている。色受容野の輪郭は内挿によってとめた反応強度の等高線にほかならないが、図4のB, C, E, F, H, Iに見られるように色受容野の輪郭が折れ曲がったニューロンが多く見られる。このことは、下側頭皮質の多くのニューロンが外側膝状体やV1と異なり錐体の信号を非線形に加算した入力を受けていることを物語っている。このことは実はさきほどのべたニューロンの色選択性が範疇的な色知覚と近くなるということと深く関係していると考えている。

錐体信号を線形に加算した入力を受けるニューロンが、どのような色受容野を持つことができるかを考えると、その輪郭が色度図で直線であるため図5に例として示したようなものになると考えられる。それぞれの図で灰色で示した部分が各ニューロンの色受容野である。A, B, Cのように赤、緑、青という三原色に近いところでは、色受容野は比較的限局することが可能である（緑ではスペクトル軌跡が折れ曲がっており、赤と青ではスペクトル軌跡と赤紫の線の角にあたるため）が、D, E, Fのようにオレンジ、シアン、赤紫など他の色では広

錐体信号を線形に加算した入力を受ける細胞の色受容野

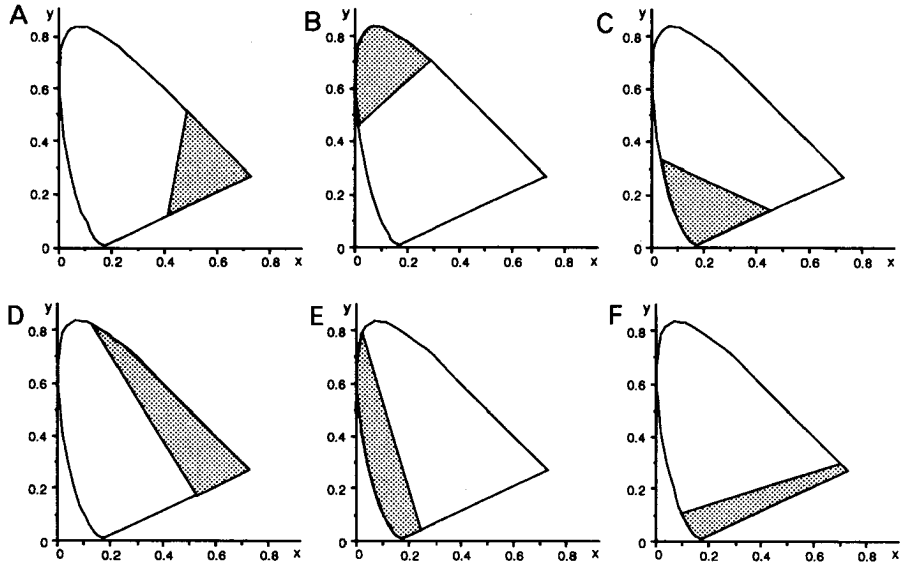


図5 網膜錐体の信号を線形に加算した入力を受ける細胞がCIE-x-y色度図上にどのような色受容野を持つことができるかを例として示したもの。それぞれにおいて灰色の領域が仮想的な色受容野を示す。

い範囲の色相に色受容野がまたがることになる。これに対して、錐体信号の非線形な加算を行なって等高線を折れ曲がらすことによって、下側頭皮質で見られるように、任意の場所に任意の形の色受容野を作り出すことが可能になる。従って範疇的な色知覚と対応するような色選択性を生じるためには、V1以降の領野において非線形な錐体信号の加算が重要であると考えられる。

7. おわりに

我々が下側頭皮質ニューロンの色選択性についてえた結果を簡単に紹介し、範疇的な色知覚と比較的よく対応すると思われる色選択性を持つニューロンが存在することを述べた。しかし上でものべたようにそのような色選択性が、V1以降のどの段階で生じるのかは不明である。LennieたちがV1で見いだした色の表現から、下側頭皮質で見られる色の表現を作り出すのは比較的簡単な処理で実現できると考えられるので、V2野かV4野では範疇的な色知覚と対応する色選択性をもつニューロンが存在するの

も知れない。ZekiはかつてV4野のニューロンがそれ以前の段階のニューロンよりも分光感度曲線の帯域が狭いというデータを出した¹³⁾が、その後これに否定的な実験結果が出されている^{14,15)}。Zekiの結果はV4野のニューロンの色選択性がそれ以前の段階に比べて範疇的な色知覚により近いことを示すように思われるが、色度図にもとづく方法でこの領域のニューロンの色選択性を調べることにより、この問題にもよりはっきりした形で答えが出されるであろう。

下側頭皮質の色選択性ニューロンに見られ、それ以前の段階では見られない明らかな性質は、中心視野においても直径10度というような大きな刺激でないと良く反応しないニューロンが存在することである。このようなニューロンは広い範囲の平均的な色を検出しているのかも知れない。物体表面で反射された光の色から照明光のスペクトル成分を差し引いて表面反射率を計算することによりそのような性質をもつニューロンが役にたつ可能性が考えられる。ZekiはV4野において色の恒常性に対応するような応答をしめすニューロンを見いだしている

^{16,17)}が、そのような応答を生じるのに必要な計算が下側頭皮質からのフィードバック信号を用いて行なわれることも考えられる。高次の視覚領野において表面反射率がどのように計算され、表現されているかという問題は今後の魅力的な課題である。

文 献

- 1) P. Lennie and M D'Zmura: Mechanisms of color vision. *CRC Critical Reviews in Neurobiology*, **3**, 333-400, 1988.
- 2) 立花政夫：色覚の神経機構。 *神経研究の進歩*, **35**, 376-389, 1991.
- 3) R. L. De Valois and K. K. De Valois: A multi-stage color model. *Vision Research*, **33**, 1053-1065, 1993.
- 4) P. H. Shiller and N. K. Logothetis: The color-opponent and broad-band channels of the primate visual system. *Trends in Neuroscience*, **13**, 392-398, 1990.
- 5) 田中啓治：視覚認識の神経機構。 *神経科学レビュー*, **35**, 376-398, 1987.
- 6) D. C. Van Essen, E. A. Felleman, E. A. DeYoe, J. Olavarria and J. Knierim: Modular and hierarchical organization of extrastriate visual cortex in the macaque monkey. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **55**, 679-696, 1990.
- 7) A. M. Derrington, J. Krauskopf and P. Lennie: Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology, London*, **357**, 241-265, 1984.
- 8) P. Lennie, J. Krauskopf and G. Sclar: Chromatic mechanisms in striate cortex of macaque. *Journal of Neuroscience*, **10**, 309-356, 1990.
- 9) H. Komatsu, Y. Ideura, S. Kaji and S. Yamane: Color selectivity of neurons in the inferior temporal cortex of the awake macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **12**, 408-424, 1992.
- 10) H. Komatsu and Y. Ideura: Relationships between color, shape, and pattern selectivities of neurons in the inferior temporal cortex of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, in press.
- 11) 内川恵二, 栗木一郎, 篠田博之：開口色と表面色モードにおける色空間のカテゴリカル色名領域。 *照明学会誌*, **77**, 346-354, 1993.
- 12) 小松英彦：サルの中樞視覚系における色の表現。 *生物物理*, **31**, 143-148, 1991.
- 13) S. M. Zeki: The representation of colours in the cerebral cortex. *Nature*, **284**, 412-418, 1980.
- 14) F. M. de Monasterio and S. J. Schein: Spectral bandwidth of color-opponent cells of geniculocortical pathway of macaque monkeys. *Journal of Neurophysiology*, **47**, 214-224, 1982.
- 15) S. J. Schein and R. Desimone: Spectral properties of V4 neurons in the macaque. *Journal of Neuroscience*, **10**, 3369-3389, 1990.
- 16) S. M. Zeki: Colour coding in the cerebral cortex: the reaction of cells in monkey visual cortex to wavelengths and colours. *Neuroscience*, **9**, 741-765, 1983.
- 17) S. M. Zeki: Colour coding in the cerebral cortex: the responses of wavelength-selective and colour-coded cells in monkey visual cortex to changes in wavelength composition. *Neuroscience*, **9**, 767-781, 1983.