

色覚中枢の場所と情報表現：下側頭皮質と色のカテゴリー性

鯉田 孝和

生理学研究所 感覚認知情報研究部門・総合研究大学院大学 生命科学研究所
〒444-0202 岡崎市明大寺町西郷中 38

1. はじめに

色や明るさといった視覚情報は、脳のどこで表現されているのだろうか。そしてそれが知覚や行動とどのように対応しているのだろうか。大脳における色情報の座としてV4を想起される方が多いかもしれない。しかし、サルを対象とした損傷実験では、V4よりも下側頭皮質前部（Anterior inferior temporal cortex; aIT, 別名TE野）が色弁別に重大な影響を持つことが示されている¹⁻³。このような下側頭皮質前部での情報表現と色知覚との関係について、私たちの研究グループはサルの脳から単一ニューロン活動を記録するという電気生理的手法で集中的に研究を行ってきた。その結果、色選択性細胞は下側頭皮質前部のごく一部に密集して存在していること⁴、その領域内の色選択性細胞の活動は色弁別能や判断の揺らぎといった知覚現象と対応していること⁵、電気刺激を与えると色知覚に明瞭な変動が生じること⁶、そして色カテゴリー性という高次機能に関連して強い活動を示すこと⁷、が明らかになった。

2. 色選択的細胞の局在

ニューロン記録を行う電極の位置を次々と変えていき、色に選択的の応答するニューロンが脳のどこで頻繁に観測されるかを皮質上にマッピングした。その結果、下側頭皮質前部では前中側頭溝（Anterior middle temporal sulcus; AMTS）の後端付近に、色応答ニューロンが密集

して存在していることが分かった（図1）。この領域内の色応答ニューロンは概して、刺激の輪郭形状に対する選択性が弱かった⁵。このことから、領域内の細胞にとって色刺激が最も重要な刺激特徴次元であると考えられる。また、サルを対象としたfMRI実験からも、下側頭皮質の同様の位置（AMTS近傍）に色刺激に応答する領域があることが見いだされている⁸。

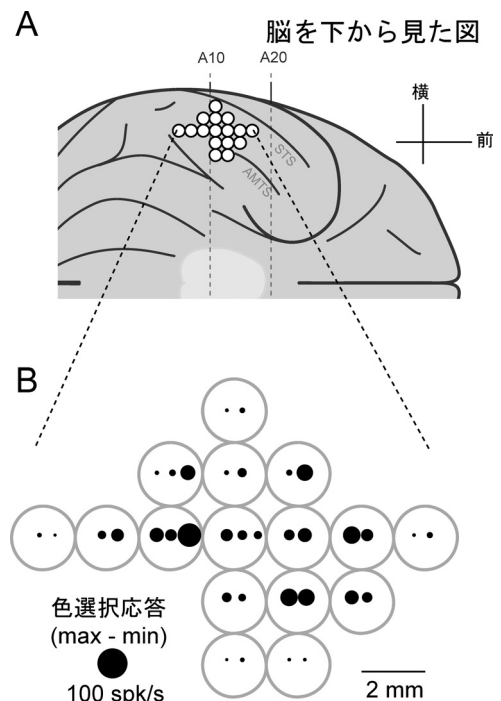


図1 色選択的の応答ニューロンの皮質分布. A: サルの脳を腹側から見た図. 白い小さな丸が測定を行った場所を示す. B: 色選択的の応答を示した細胞の分布. 個々の黒い小さな円は記録されたニューロンの場所を示し, 円の半径が色選択性を示す.

3. ニューロンの色弁別性能

下側頭皮質前部の色選択性細胞は、知覚とどのような対応関係にあるのだろうか。色弁別能を指標として、知覚とニューロン情報の定量的な比較を行った。サルは7つの色を二択弁別する課題を行う(図2)。7つの色刺激はCIE-xy色度図上で直線状に等間隔で並んでおり、どれか1色がサンプル刺激として呈示される。サルは記憶に基づき、呈示された色が1番側に近ければ左サッケード、7番側に近ければ右サッケードすることで答える。正しく答えるとジュースの報酬が得られる。中間点にある4番目の色刺激の場合は、応答にかかわらず50%で報酬が得られる。これらの7つの色刺激はニューロンの色選択性に応じて選ばれ、ニューロンの色選択性の勾配が鋭い色度に刺激が位置するように設定した。つまり記録ごとに色刺激は異なる。実験ごとに色刺激が変わっても、サルは色刺激と

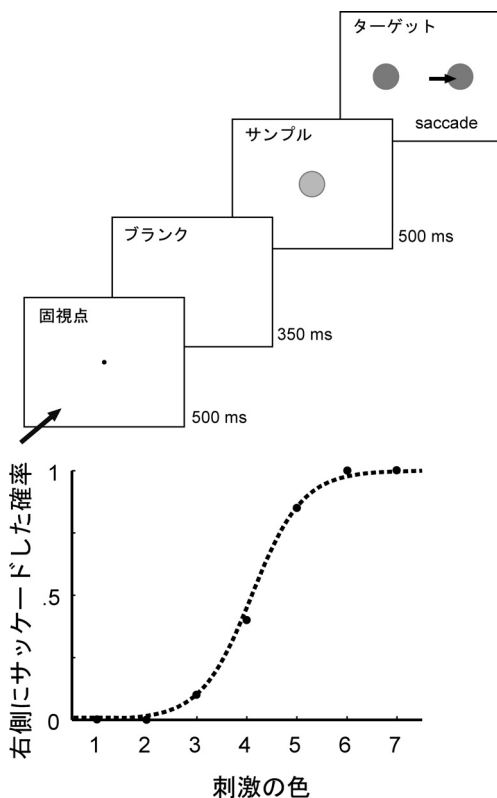


図2 色判断タスクと心理応答の例。

眼球運動方向の対応関係をすみやかに学習する。

サルの色弁別能は心理測定関数の傾きに対応する。サンプル刺激に対して1番あるいは7番と答えた確率をプロットし、ロジスティック関数でフィッティングを行い、関数の値が20%と80%となる間の区間の幅を弁別閾値と定義した。

次にニューロン活動から色弁別性能を計算した(図3)。ニューロンはサンプル刺激に対して選択的応答を示すため、発火頻度の違いで弁別性能を評価することができる。神経応答は試行ごとばらつくため平均発火頻度に差があってもばらつきが大きければ色を見分ける性能は低いことになる。そこで、神経応答の分散も含めた差分検出方法として、信号検出理論のROC値

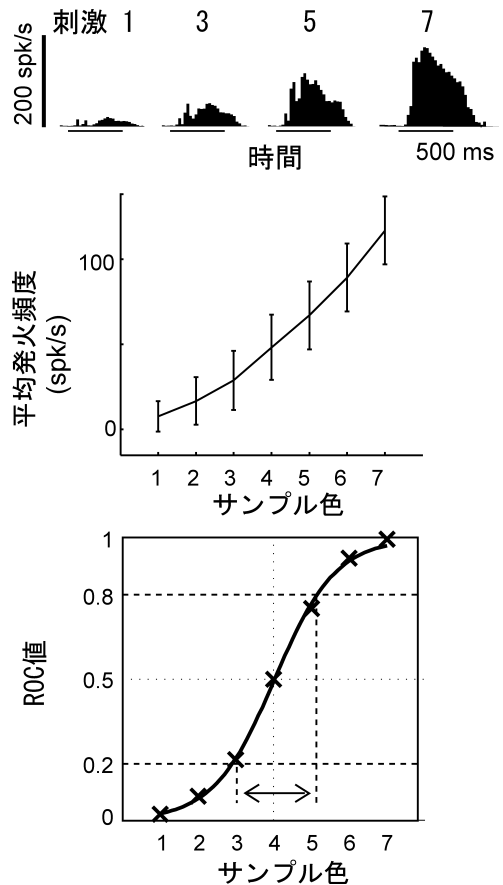


図3 神経応答の例とニューロメトリックファンクション。

(receiver operating characteristic) を用いた。二つのデータグループが十分に離れていれば1, 同一であれば0.5, 十分に離れているが符号が逆転した場合は0になる。神経応答の比較を行う組み合わせとして, 刺激番号4番をはさんだ1と7, 2と6, 3と5のそれぞれを選び出し, ROC 値を計算した。その値を各刺激点にプロットすると, 4番の位置を対象点としたS字型のカーブになる(図3)。これを neurometric function と呼び, 心理応答の psychometric function と対比される。心理測定関数と同様にロジスティック関数でフィッティングを行い, 関数の値が20%と80%となる区間の幅を求め, 弁別閾値と定義した。これを neurometric threshold と呼ぶ。

以上の方法から求めた二つの弁別閾値を比較したところ, 行動の方が感度がよいケース, ニューロン情報のほうが感度がよいケースのそれぞれが見つかったが, 平均的な傾向としては神経活動のほうが感度が悪く, ニューロンの閾値はサルの弁別閾値より約1.5倍大きかった。

弁別実験はさまざまな色度に対して行っているため, 各色度ごとに弁別性能の比較を行うことができる。CIE-xy 色度図は弁別能で均等な空間ではないため, 色度に応じて弁別距離は異なることが予想される。その結果を示したものが図4である。CIE-xy 色度図上の距離を見た場合, 色弁別能は白色近傍, 赤緑線上で良く, 青緑線上で悪かった。この傾向は, ニューロンの閾値, サルの弁別閾値の両方で一貫しており, 色の情報表現として対応関係があると言える(図4B)。

4. 知覚判断のゆらぎとニューロン活動との対応

色弁別課題を行っているとき, あるときは緑と判断し, またあるときは黄色と判断するといった確率的な挙動が見られる。この各トライアルに着目して, 緑と判断したときの神経活動と, 黄色と判断したときの神経活動を比較すると, 神経活動に差が生じていることが分かった。

その差は, ニューロンの色選択性から予想される心理応答のゆらぎと対応していた⁵⁾。

実験は前節で紹介したものと同一であり, 用いたデータも同一である。ただし, 7番側の色刺激は強い神経活動に対応するように刺激番号が定義してある。4番刺激を呈示したときの神経活動を例として示す(図5)。神経活動を, サルが7番側と判断したときと, 1番側と判断したときに分け, それぞれの発火頻度分布を求めた結果が図5のヒストグラムである。図の例では7番側と判断したときに神経活動が高まっていることが分かる。判断による違いを数値化する

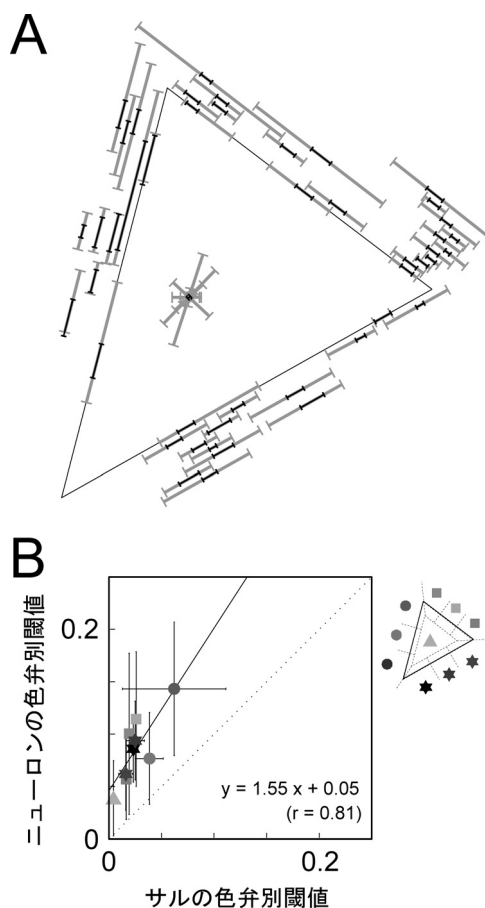


図4 弁別能力の比較。A: サルの行動から求めた弁別閾値(濃い灰色)と神経活動から求めた弁別閾値(薄い灰色)をそれぞれCIE-xy色度図上にプロットした。B: 刺激を色度ごとに10区分して弁別閾値の平均を求め, 行動と神経活動の相関分布を求めた。

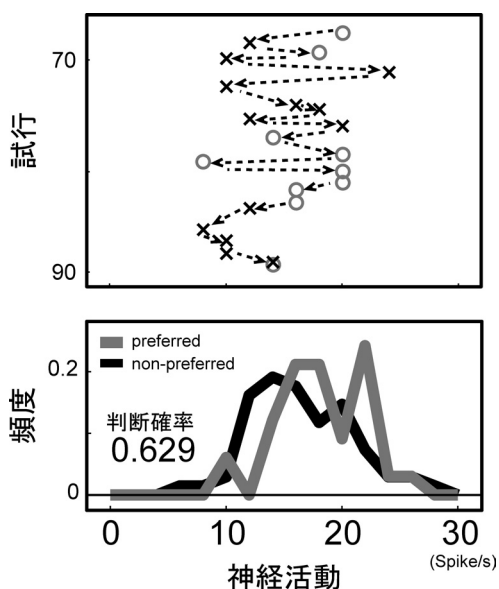


図5 トライアルごとの判断の揺らぎと神経応答の揺らぎの例。上図は各トライアルでの行動と平均発火頻度を示したもの。下図は行動で分類した発火頻度のヒストグラム。7番刺激 (Preferred) と判定したトライアルは、平均して活動が強いことが分かる。

るために、ROC 値を用いた。これは視覚野での知覚相関の研究で一般的に用いられる計算方法であり、求めた ROC 値のことを特に選択確率 (Choice Probability; CP) と呼ぶ。選択確率は 0 から 1 の間の値をとり、もし二つの分布が同じならば 0.5、ニューロン応答のゆらぎと行動のゆらぎが対応していれば 1 に近づく。

図6 は記録した複数のニューロンの選択確率の分布を示している。選択確率の平均は有意に 0.5 より大きく、ニューロン応答のゆらぎと行動のゆらぎにトライアルごとでの対応関係があることが分かる。ただし、選択確率の平均は 0.52 程度であり、動き刺激⁹⁾ や奥行き刺激¹⁰⁾ に対して選択確率を求めた他の研究と比較して、あまり大きな値ではない。その理由として、多数のニューロンの信号が合成されることで色の判断が行われているため個々のニューロン活動の揺らぎはそれほど判断に強く対応しなかったのだろう、という可能性がある。

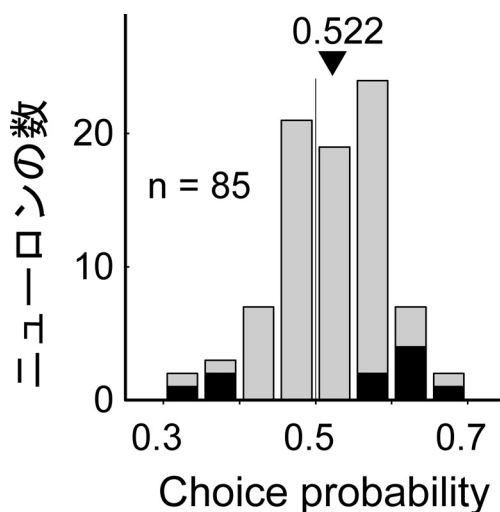


図6 記録されたニューロンの選択確率の分布。

5. 電気刺激による色知覚の修飾

色ニューロンが密集している場所を電気刺激すると色知覚はどうなるのだろうか。電気刺激実験は神経活動と機能の因果関係を示すことができる手法であり、脳機能の研究に広く用いられている¹¹⁾。ニューロンが色の判断に重要な役割を果たしていれば、電気刺激は色判断に大きな影響を与えると考えられる。実験条件は上記の実験と類似している。サルは色刺激を見て1番側か7番側かを判断する課題を行う(図7)。ただし色刺激は予め用意したセットを常に用いて行い、記録したニューロンの色応答によらず一定である。電気刺激はサンプル色刺激の呈示と同じタイミングで与え、500 ms の間に 200 Hz の交流パルス状の電流が流される。電気刺激を与えるトライアルと与えないトライアルはちょうど半々になるようにランダムに行う。電流量は 20 μ A であり、電極先端から半径数百 μ m の範囲にわたって、数十~数百個程度の神経細胞が電気刺激によって神経活動を起こすと考えられている^{12,13)}。

図8 は電気刺激の有無によるサルの色弁別行動の一例である。電気刺激を行うことによって色の判断が変化している様子が分かる。もし電気刺激が色知覚にノイズとして働いているので

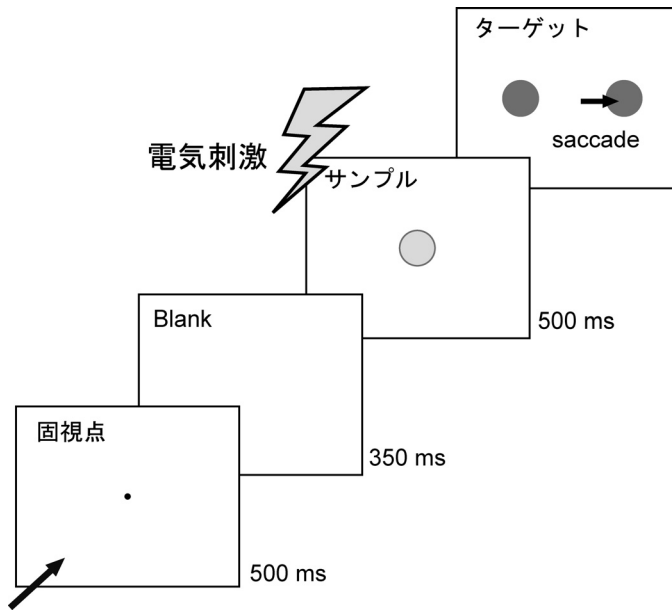


図7 電気刺激実験の概略図。

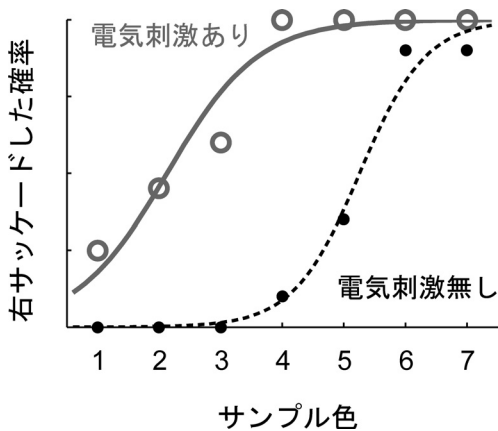


図8 電気刺激によって色判断が影響された例。

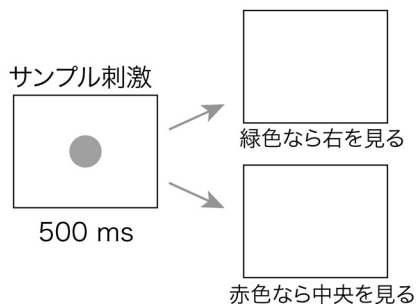
あれば色判断は正確さが低下し、心理応答曲線の傾きはなだらかになる。電気刺激が色情報を与えていた場合は、心理応答曲線は傾きはそのまま平行移動すると考えられる。実験の結果、電気刺激によって心理応答曲線は平行移動を引き起こすことが多かった。このことから、電気刺激によって引き起こされたのはノイズではなく色信号であったと言える。電気刺激の場所を変え、色ニューロンが密集して存在している領域の外側、色選択的応答があまり見られない場

所で行った場合は、知覚への効果はほとんどみられなかった。このことから、色応答ニューロンの存在する場所でのみ、電気刺激は色判断に影響することが確かめられた。電気刺激によって色度図上でどちらの方向に判断がバイアスするのかについては、刺激部位によって傾向が異なっており、記録されたニューロンの色選択性との対応については現在検討中である⁶⁾。

6. 色のカテゴリー判断時に起きる強い活動

今回注目している下側頭皮質前部は、視覚情報処理経路の最終段階に位置している。高次な処理や認知に関わると予想されるが、色知覚のどのような高次機能と関連しているのだろうか。色知覚には、異なる色を一つにまとめて赤や緑といったカテゴリーとして認識する側面と、その一方で同じ色カテゴリーの中であっても、微細な色の違いを弁別できるという側面がある。これら二つの側面を利用して、サルにカテゴリー課題と弁別課題の二種類をトレーニングし、それぞれの課題を行っているときの神経活動を比較することで高次機能の影響を調べる実験を行った⁷⁾ (図9)。

カテゴリー課題



弁別課題

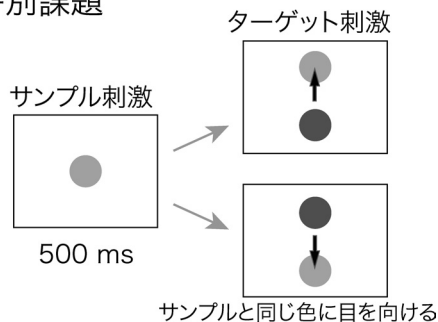


図9 カテゴリー課題と弁別課題.

色刺激は11色あり、赤から緑まで CIE-xy 色度図で直線上に等間隔に並ぶ刺激を用いた。カテゴリー課題では、赤か緑かの二択判断を行い、カテゴリー境界は実験者が設定した。弁別課題では、サンプル刺激が呈示された後に示される二つの選択刺激に対して弁別を行う。二つのうち一つはサンプル刺激と同一の色であり、サルは同一の色刺激を選んで答える。選択刺激のペアは類似した色であり、同一カテゴリーに所属することもある。そのため、サンプル刺激呈示時には色を詳細に見ておく必要がある。二つの課題はそれぞれ約10分間のブロックで分けて行い、88回の成功トライアルを行った後に入れ替わる。どちらの課題を行うか明示的に指し示す手がかりは与えていない。どちらの課題であっても、個視点を見て、サンプル色刺激が呈示される時点までは同じ時間経過をたどるため、神経活動の直接比較が可能となる。

図10Aは、赤色に強い応答を示すニューロンの例で、カテゴリー課題、弁別課題、固視課題

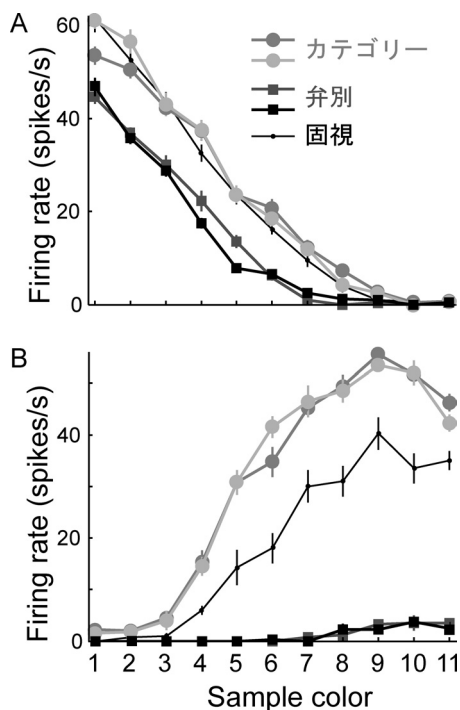


図10 カテゴリー課題で強い活動を示す細胞の2例.

(なにもしない)、のそれぞれを行っているときの活動を別のシンボルで分けて示してある。この細胞はカテゴリー課題を行っているときに強い神経活動が起きている。図10Bは緑色に強い応答を示すニューロンの例で、この細胞はカテゴリー課題を行っているときに強い活動が起こるが、弁別課題を行っているときにはほとんど活動が無くなっている。課題による変化の大きさは、刺激の色による活動の差にも相当している。

課題の違いによってどれだけ活動が変化したかをインデックス化し、記録したニューロン全体の傾向をヒストグラムで表示した(図11)。インデックスは、カテゴリー課題での色応答を全平均した値と、弁別課題での色応答を全平均した値とのコントラスト(差分÷和分)で定義した。

課題によって有意に活動が変化する細胞は124個中79個(63%)が見つかり、その大半は(78%)カテゴリー課題で強い活動を示していた。数は少ないがいくつかの細胞(22%)は、弁別課

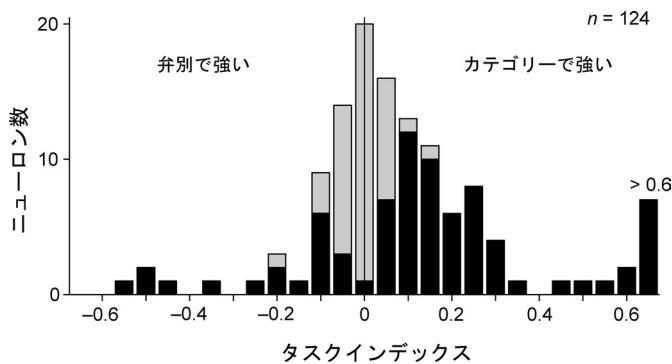


図 11 課題依存性の全体傾向。

題で有意に強い活動を示していた。また、課題間で差があっても、図 10 の細胞例に示すように、大半の細胞例でその色選択性特性は類似していた。これはニューロン自体がもつ色選択的応答が、課題の違いによって出力ゲインが調整される、というモデルで説明できる。

課題に依存して活動が変化するというのは、これまで知られている注意による神経活動の修飾と似ている。しかし今回の課題では、どちらであっても視野中心に呈示された色刺激を見るため、空間的注意にも特徴次元での注意にも差がない。感覚情報をもとに、どのような判断や行動を起こすかと言う違いで下側頭皮質の神経活動が変化することを示した点に特徴がある。

7. 総合考察

以上の実験結果から、下側頭皮質前部における情報表現と知覚機能との関わりが明らかになった。前半の実験では、下側頭皮質前部の色ニューロンが密集して存在している場所が色知覚にどれだけ寄与しているかを定量的に測定することで重要性を評価した。今後は、他の領野から同様の実験を行うことで視覚野の各階層での違いを示すことが課題である。

後半のカテゴリー実験では、高次機能ならではの特性を示したと言える。色刺激を用いて課題による差を示すことができたが、色以外の視覚刺激、例えば顔刺激や複雑な形状などにも同様に起きるのかは議論がある¹⁴⁾。また、前頭前

野の機能との比較も重要な問題である。感覚情報がカテゴリー判断に変換される過程は前頭前野が担っているという報告があり¹⁵⁾、さらに、課題の違いを反映した神経活動が生じることも報告されている¹⁶⁾。これら二つの知見を組み合わせると、カテゴリー判断と課題依存性を組み合わせた情報が前頭前野にある可能性が予想されるが、これを確かめた報告はない。今後の研究が必要であろう。

謝辞 本研究は小松英彦教授（生理学研究所）、松茂良岳広（総合研究大学院大学）との共同研究で行ったものである。

文 献

- 1) C. A. Heywood, A. Gadotti and A. Cowey: Cortical area V4 and its role in the perception of color. *Journal of Neuroscience*, **12**, 4056–4065, 1992.
- 2) C. A. Heywood, D. Gaffan and A. Cowey: Cerebral achromatopsia in monkeys. *European Journal of Neuroscience*, **7**, 1064–1073, 1995.
- 3) J. A. Horel: Retrieval of color and form during suppression of temporal cortex with cold. *Behavioural Brain Research*, **65**, 165–172, 1994.
- 4) M. Yasuda, K. Koida, N. Goda and H. Komatsu: Regional specialization for color processing in area TE of the monkey. *Society for*

- Neuroscience Abstract*, 174.1, 2004.
- 5) T. Matsumora, K. Koida and H. Komatsu: Relationship between color discrimination and neural responses in the inferior temporal cortex of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, **100**, 3361–3374, 2008.
 - 6) K. Koida and H. Komatsu: Impact on perceptual color judgments by microstimulation of area TE. *Society for Neuroscience Abstract*, 853.2, 2008.
 - 7) K. Koida and H. Komatsu: Effects of task demands on the responses of color-selective neurons in the inferior temporal cortex. *Nature Neuroscience*, **10**, 108–116, 2007.
 - 8) T. Harada, N. Goda, T. Ogawa, M. Ito, H. Toyoda, N. Sadato and H. Komatsu: Distribution of colour-selective activity in the monkey inferior temporal cortex revealed by functional magnetic resonance imaging. *European Journal of Neuroscience*, **30**, 1960–1970, 2009.
 - 9) K. H. Britten, W. T. Newsome, M. N. Shadlen, S. Celebrini and J. A. Movshon: A relationship between behavioral choice and the visual responses of neurons in macaque MT. *Visual Neuroscience*, **13**, 87–100, 1996.
 - 10) T. Uka, S. Tanabe, M. Watanabe and I. Fujita: Neural correlates of fine depth discrimination in monkey inferior temporal cortex. *Journal of Neuroscience*, **25**, 10796–10802, 2005.
 - 11) M. R. Cohen and W. T. Newsome: What electrical microstimulation has revealed about the neural basis of cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, **14**, 169–177, 2004.
 - 12) E. J. Tehovnik, A. S. Tolias, F. Sultan, W. M. Slocum and N. K. Logothetis: Direct and indirect activation of cortical neurons by electrical microstimulation. *Journal of Neurophysiology*, **96**, 512–521, 2006.
 - 13) M. H. Histed, V. Bonin and R. C. Reid: Direct activation of sparse, distributed populations of cortical neurons by electrical microstimulation. *Neuron*, **63**, 508–522, 2009.
 - 14) W. Suzuki, K. Matsumoto and K. Tanaka: Neuronal responses to object images in the macaque inferotemporal cortex at different stimulus discrimination levels. *Journal of Neuroscience*, **26**, 10524–10535, 2006.
 - 15) D. J. Freedman, M. Riesenhuber, T. Poggio and E. K. Miller: Categorical representation of visual stimuli in the primate prefrontal cortex. *Science*, **291**, 312–316, 2001.
 - 16) J. D. Wallis, K. C. Anderson and E. K. Miller: Single neurons in prefrontal cortex encode abstract rules. *Nature*, **411**, 953–956, 2001.