

( 続紙 1 )

京都大学	博士 ( 人間・環境学 )	氏名	前田青広
論文題目	大脳視覚野の色情報処理機構と色アウェアネスに関する研究 —心理物理学的測定法および脳イメージング法による解析—		
論文内容の要旨			
<p>本学位申請論文は、ヒト大脳における色情報処理機構の特性と、その機構と色に対する視覚的アウェアネス（見えた意識されること）との関係性を明らかにするために、fMRI(functional magnetic resonance imaging; 機能的磁気共鳴画像法)技術と心理物理実験を用いた研究をまとめたものである。本論文では、高次色機構の関与が心理物理学的に示唆されているメタコントラストという錯視現象に着目し、この錯視が色選択的に生起することを心理物理実験によって示すとともに、錯視を経験している際の実験協力者の脳活動を機能的磁気共鳴画像法を用いて観測した。</p> <p>第1章では、本研究の背景と目的が述べられた。先行心理物理学研究とサル電気生理学研究から、視覚系は網膜の3種の錐体(L, M, S錐体)で光信号を受け取った後に少なくとも2段階の処理を行うことが示唆されてきた。まず、3錐体の出力を線形に組み合わせて赤と緑(L-M)、青と黄(S-(L+M))をそれぞれ1軸上で双極的に表象する(錐体反対機構)。次に、錐体反対機構よりも高次の多軸色機構が、赤だけ、緑だけなど特定の色を専門に、分業で表象する。このうち錐体反対機構は、視覚刺激の検出感度が色によってどう変わるかを決定しているが、先行脳イメージング研究により、その検出特性に高く相関した脳活動がヒト大脳において確認されている。これに対し、高次色機構は錐体反対機構の出力を処理して色の知覚を表象すると考えられているが、その処理に伴う脳活動はこれまでヒトにおいては確認されていない。高次色機構に関連した脳活動を確認するために、メタコントラストという錯視現象に着目した。メタコントラストとは通常ならはっきりと見えるはずの光刺激(ターゲット)が、追って提示される別の刺激(マスク)のせいで見えにくくなる視覚マスクングである。メタコントラストにおけるアウェアネス消失は色選択的で、ターゲットはそれと同じ色のマスクが呈示された場合に最も見えにくくなる。本研究では色選択的メタコントラストを利用して、高次色機構に相関する脳活動を確認すること、及び心理物理実験により高次色機構の機能的特性を明らかにすることを目的とした。</p> <p>第2章では、高次色機構の神経相関を探索するために行われた、色選択的</p>			

なメタコントラストマスクングを用いた心理物理実験と機能的脳イメージング実験が報告された。実験に用いたターゲットとマスクはL-M錐体反対軸上の赤または緑で、マスクの色がターゲットの補色の場合（ターゲットはよく見える）と、ターゲットと同色の場合（ターゲットはほとんど見えなくなる）との間で脳活動を比較した。脳機能イメージング実験に先立つ心理物理実験の結果、補色のターゲットと同色のターゲットでマスクングの強さが有意に異なり、色選択的なメタコントラストマスクングが確認された。機能的脳イメージング実験の結果、物理的には存在しているターゲットが同色マスクによって錯視的に見えなくなった場合に、ヒト大脳視覚野、特にV2, V3, V8の活動が低下した。この結果は、これらの視覚野にL-M軸上の赤と緑を別個に処理する、非錐体反対的な色機構が存在することを示唆している。また、V2で見られた脳活動低下は、ターゲットをレチノトピックに表象する皮質領域に限局する傾向があった。この結果は、網膜上の刺激の空間分布ではなく、色アウェアネスの空間分布を表象する仕組みがV2にあることを示唆しており、高次視覚野のV8だけでなく、比較的低次の視覚野とされるV2も色のアウェアネス処理に深く関わっていることを示唆している。

第3章では、錐体反対軸上および軸外の8色の組合せについて、メタコントラストの色選択性の強さを心理物理学的に測定する実験を行った。実験では、色空間上でターゲットの色がマスクの色から遠ざかるにつれてマスクングの強さがどう変化するかを一対比較法で調べた。その結果、マスクと同色のターゲットが最も強くマスクングされ、かつ、S-(L+M)軸上の一部の例を除き、マスクの色に対して補色のターゲットはあまりマスクングされないことが示された。また、マスクングが及ぶ色範囲の広さは軸上色のマスクと軸外色のマスクの間で変わらなかった。この結果は、色選択的なメタコントラストには多軸の色機構群が関与していることを示唆している。

第4章では、第2-3章の結果、および色知覚に関する先行研究で明らかにされている事実を踏まえ、総合考察を行なった。第2章、第3章で報告された実験結果を総合すると、補色と分離して色を処理する非錐体反対的な神経機構はL-M軸上の色だけでなく、さまざまな色について一般的に存在しており、多軸色機構の神経基盤となっていることが示唆される。色選択的なメタコントラストでは、その各軸の機構内で同色の信号同士が干渉することでアウェアネス消失が生じると考えられる。そのような干渉はV2/V3またはV8で生じている可能性が高いと主張した。

( 論文審査の結果の要旨 )

本学位申請論文は、ヒト大脳における色情報処理機構の特性と、その機構と色に対する視覚的アウェアネス（見えたことと意識されること）との関係性を明らかにするために、fMRI(機能的磁気共鳴画像)法と心理物理実験を併用して詳細に調べた実験を中心にまとめたものである。色情報処理機構には3錐体の出力を線形に組み合わせて赤と緑(L-M)、青と黄(S-(L+M))をそれぞれ1軸上で双極的に表象する錐体反対機構と、赤、緑、黄、青の固有色だけでなく中間の色も選択的に表象する高次の多軸色機構が存在すると考えられている。このうち錐体反対機構は、先行研究により相関した脳活動がヒト大脳においてすでに確認されている。これに対し、高次色機構に伴う脳活動はこれまでヒトにおいては確認されていない。本論文は、色選択的なメタコントラストを用いて高次色機構に相関する脳活動を初めて報告し、心理物理実験により高次色機構の機能的特性について新たな知見を見出した。

申請者が行った実験は、以下のことを明らかにした。

1. メタコントラストマスキングという錯視現象に着目し、fMRI実験と心理物理実験を併用して、高次色機構に相関する脳活動を見いだした。メタコントラストは物理的に刺激が呈示されているにもかかわらず、刺激に対するアウェアネスが著しく低下する現象で、意識やアウェアネスに関する心理物理実験、脳研究で広く用いられている。申請者はメタコントラストの色選択性に注目し、この特性が高次色機構を反映していると考え、マスキング強度の違いに相関した脳活動を探索することにより、高次色機構の神経相関を見いだせるという着想に至った。メタコントラストの色選択性自体は既に示唆されていたが、この現象を利用して高次色機構の神経相関を見いだすという着想は新規で独創的なものである。本研究では、L-M錐体反対軸上の赤または緑をターゲットとマスクに用い、心理物理実験によって色選択的なマスキング効果を確認したうえで、fMRI実験によりマスキング強度に相関した脳活動がV2, V3, V8において明瞭に観測されたことを報告した。また、レチノトピックマッピングの技術を用いて、V1からV3については視野位置に対応した脳活動を計測し、V2におけるマスキング強度と相関する活動はターゲット刺激の位置に限局する傾向があることを見出した。このことは、初期視覚野が刺激の物理的特性のみならず、色アウェアネスの空間分布も表象しており、色アウェアネスが色中枢と考えられることのあるV8で局所的に成立するのではなく、初期視覚野との相互作用の所産であることを明確に示すものである。こ

の成果は、高次色機構に相関するヒト大脳の活動を検出した最初の研究であり、色アウェアネスの研究における大きな貢献である。本研究成果は、神経科学分野の重要な国際誌であるJournal of Neurophysiologyに掲載された。

2. 上述のfMRI実験で明らかにされた高次色機構の機能的特性をさらに明らかにするために、L-M錐体反対軸に加えて、S-(L+M)軸、及び軸外の色も用いて心理物理実験によってマスキング強度を体系的に調べた。この実験においては、多軸的な高次色機構が錐体反対軸以外の中間的な色に対しても存在するののかという問題と、錐体反対機構の出力から多軸の高次色機構に基づく表現が形成される機構の非線形性の問題が議論された。前者に関しては、錐体反対軸だけでなく軸外の中間色に対してもマスキング強度がターゲットとマスクが同色時に最大、補色時に最小となる傾向を示し、同様の高次色機構の存在を示唆する結果が得られた。ただし、S-(L+M)軸上の色については、補色でもマスキングが生じる傾向がみられ、この点については今後の検討が必要である。後者に関しては、マスキング強度のデータは錐体反対機構の線形和によってほぼ近似でき、非線形変換の存在を示す先行研究とは異なり、メタコントラストで用いられている色表象は線形変換による多軸色表象を用いている可能性を示唆する。線形的な多軸色表象の実在性については今後の研究が待たれるが、興味深い知見であるといえる。これらの結果は多軸の高次色機構の機能的特性に関して重要な知見をもたらした。

申請者は、以上の実験結果、及び先行研究などを総合して、大脳皮質では非錐体反対的な神経機構がL-M軸上の色以外にも一般的に存在し、これが高次色機構の神経基盤となっていること、また、色選択的メタコントラストは多軸色機構中の同色の信号同士の干渉によるアウェアネスの消失であり、これは、V2/V3またはV8で生じている可能性が高いことを主張した。色アウェアネスの背後にある詳細な神経機構の解明には解決すべき問題は多くあるが、本研究が用いた色選択的メタコントラストは色アウェアネスの神経機構の解明に有効な手法であり、今後の研究にとって重要な貢献を果たしている。

このように、本学位申請論文は、人間の共生的認知機能研究をめざして創設された共生人間学専攻、認知・行動科学講座にふさわしい内容を備えたものと言える。

よって、本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値のあるものと認める。また、平成23年1月18日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

Webでの即日公開を希望しない場合は、以下に公表可能とする日付を記入すること。

要旨公開可能日： 年 月 日以降