

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

前田 青広

論文要旨

本研究の目的はヒト大脳における色情報処理機構の特性を明らかにすること、および、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ことである。先行心理物理学研究とサル（*Macaca mulatta*）の電気生理学研究から、視覚系は網膜の3種の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、青と黄をそれぞれ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。そこで、本研究では、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、その錯視を経験している際の被験者の脳活動を機能的磁気共鳴画像法を用いて測定した。メタコントラストとは通常ならばはっきりと見える光刺激（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現象である。この錯視は色選択的で、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。実験に用いたターゲットとマスクは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。その結果、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。また、V2における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していた。この結果はこれらの視覚野に赤だけ、緑だけを別個に処理する高次の色機構が存在していること、および、そのような色機構による視覚処理が色のアウェアネスに深く関わっていることを示唆している。

目次

第 1 章	本研究の背景と目的	4
1.1	私たちにとっての色	4
1.2	色の基本特性 3色性と反対色性	5
1.3	網膜と外側膝状体における錐体反対機構	9
1.4	大脳における色機構	12
1.5	色中枢仮説	13
1.6	本研究の目的	14
第 2 章	大脳における色表象と色アウェアネス 心理物理実験および fMRI 実験	17
2.1	序論	17
2.2	方法	19
2.2.1	共通	19
2.2.1.1	被験者	19
2.2.1.2	視覚刺激呈示装置および刺激の較正	19
2.2.1.3	視覚刺激	20
2.2.2	心理物理実験	20
2.2.3	fMRI 実験	23
2.2.3.1	脳画像の取得	23
2.2.3.2	視覚刺激の呈示	24
2.2.3.3	ローカライズ実験	24
2.2.3.4	メタコントラスト実験	24
2.2.3.5	視覚野の同定	25
2.2.3.6	fMRI データ解析	25
2.3	結果	28
2.3.1	心理物理実験	28
2.3.2	fMRI 実験 (初期視覚野)	30

2.3.2.1	ローカライズ実験	30
2.3.2.2	メタコントラスト実験	31
2.3.3	fMRI 実験 (高次視覚野)	36
2.3.3.1	ローカライズ実験	38
2.3.3.2	メタコントラスト実験	38
2.4	考察	38
2.4.1	方法論上の特長と限界	41
2.4.1.1	刺激パラダイム	41
2.4.1.2	色成分と輝度成分	42
2.4.2	大脳視覚野における色処理	42
2.4.3	色アウェアネスの神経相関	43
第3章	メタコントラストの色選択性 心理物理実験	45
3.1	序論	45
3.2	方法	46
3.2.1	被験者	46
3.2.2	視覚刺激呈示装置および刺激の較正	46
3.2.3	視覚刺激および実験デザイン	47
3.2.4	視覚刺激の色	48
3.2.5	データ解析	48
3.3	結果	50
3.4	考察	52
第4章	総合考察	56
4.1	結果のまとめ	56
4.2	メタコントラストの色選択性と大脳における多軸色機構	57
4.3	大脳視覚野における色アウェアネス処理	58
4.4	今後の展望	60
4.5	結論	60
	参考文献	61
	本研究に関する論文・学会発表	69
	謝辞	70
	附図	72

第 1 章

本研究の背景と目的

1.1 私たちにとっての色

朝，新たな一日の始まりにカーテンを開けると，辺りには無数の色があふれる．空の青，プランターの黄，トマトの赤，葉の緑，物干しに並ぶ T シャツの色とりどりのパステルカラー．私たちは 200 万以上もの色を見分けることができると言われているが [1,2]，その豊かな色の世界は大きな楽しみを与えてくれる．また，色は実生活にも役立っている．例えば，私たちは遠い祖先の時代から，木の実が熟したかどうかをその色合いで見分けてきた．反対に，ある種の虫，カメレオン，スイカの実などは，自分たちが捕食者に気づかれないよう，周囲の色に自身の色を埋没させる．この場合，敵が自分に気づくかどうか，意識するかどうか（アウェアネス）が，周囲の色との関係性によって変わるという事実が巧みに利用されている．

さらに，人間は色をより積極的に記号として活用する．交通信号機はその最も分かりやすい例だろう．また，テレビドラマの中で架空の脳科学者がトイレの性別マークの色を取り替えるいたずらをしていたが，もしこれを実際にやったらきっと惨事になるだろう．車両デザインによく似た JR 山手線と京浜東北線に，もし同じ色のラインが描かれていたらとても紛らわしいだろう．このように，色は身近で大切なものである．本研究はこの「色」を私たちが見るために必要な脳のはたらきについて探った．本章ではまずその背景を説明し（1.2-1.5 節），次に具体的な研究目的を述べる（1.6 節）．

1.2 色の基本特性 3色性と反対色性

色とはどのようなものだろうか？ 特殊な場合^{*1}を除けば，色が見えるのは眼に光が入ったときである．したがって，色が光と密接に関係していることは疑いない．17世紀にNewtonはプリズムを使って光を波長ごとに分解し，異なる波長の光は異なる色の知覚をもたらすことを指摘した [3]．光は波長が異なればガラスにおける屈折率が異なるので，ガラス製のプリズムを通過した光は波長順に並ぶ．それを白い壁などに投影すると，波長に対応して連続的に変化する虹様の色パターンが見られる．光がどのような波長成分からなっているか，すなわち分光分布によって，見える色が変わるのである．

ところが，光の波長が決まれば色が決まるというわけではない．例えば，図 1.1 において，左右の対応する円状パッチからの光はその分光分布が同じであるにもかかわらず，色の見え方がずいぶん違う．このように，分光分布が同じ光であっても，周りの色との関係が変わると違った色に見える場合がある．反対に，分光分布の異なる2つの光が同じ色に見えることも少なくない．例えば，図 1.2 に示したような，分光分布の異なる2つの光は同じ色に見える．このような事実を利用した技術にカラーテレビやカラー写真がある．これらは本来の被写体から放たれる光とは異なる分光分布の光を出すか，それでも多くの場合，色は被写体のものとあまり変わらず再現される．

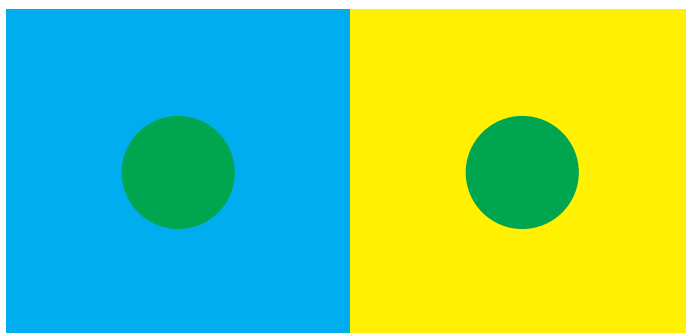


図 1.1 同じ分光分布の光が違った色に見える例．均一な照明の下では，左右の円形のパッチからは同じ分光分布の光が反射されるが，違った色に見える．色の見え方は背景の色に影響される（同時色対比）．

^{*1} 例えば，偏頭痛の発作の最中には目を閉じていてもきらきらと輝く色が見える．また，瞼の上から目を叩くと色が見えることがある．色のついた夢を見るという人も少なくない．

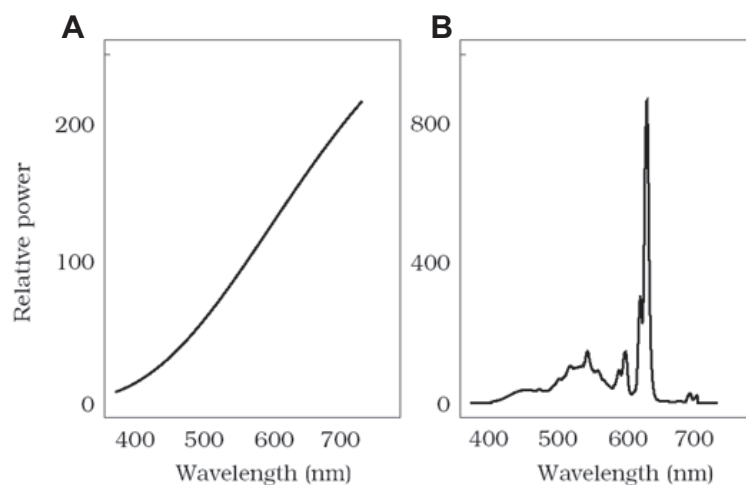


図 1.2 異なる分光分布の光が同じ色に見える例．A と B の分光分布をもつ光は互いに同じ色に見える．文献 [4] より転載した．

よく知られているように、この色再現は色の「3色性」と呼ばれる特性に根ざしている。19世紀の初頭に Young は、分光感度の異なる3種類の機構が眼に存在し、それら3機構の活性化される比率に応じて見える色が決まると唱えた（Young-Helmholtz の3色説）[5]。その活性化比率は光の分光分布によって決まるが、同じ活性化比率をもたらす分光分布は一通りではない。光の分光分布が違ってても、3機構の活性化比率が同じであれば同じ色に見えると考えられた。後にこの説を支持する「色合わせ」実験の結果が Grassmann [6] や Maxwell [7] によって報告された。大半の被験者において、ある基準を満たした3つの光刺激の強度を調整して混合すれば、どんな色にも合わせられることが示された*2。先にふれたカラーテレビはこの原理に基づいて、元の被写体からの光による3機構の活性化比率と同じになるように3つの発光体の光強度を画素ごとに調整している。

現在では、眼の網膜には分光感度の異なる3種類の光受容器（錐体細胞）が存在することが確認されており*3、それが3色性の生理学的な基盤であることが分かっている。これら3錐体、すなわち L, M, S 錐体の分光感度はさまざまな方法で精密に決定されており [8–10]、それぞれ波長 560, 530, 430 nm 付近の光を最もよく吸収し、全体でおおよそ 400 から 700 nm の波長の光を捉えることができる（図 1.3）。この分光感度の違いにより、光の分光分布に応じて活性化される3錐体の比率が決まり、その比率が同じになる時には大抵同じ色が見える。

このような理解が進んだことにより、2つの光が同じ色に見えるのはどんなときか、と

*2 色合わせを達成するために、合わせられる側の光に3つの光刺激のいずれかを加えなければならない場合もある。

*3 これに加えて、暗い場所での明るさ知覚に関係する光受容器（桿体細胞）がある。

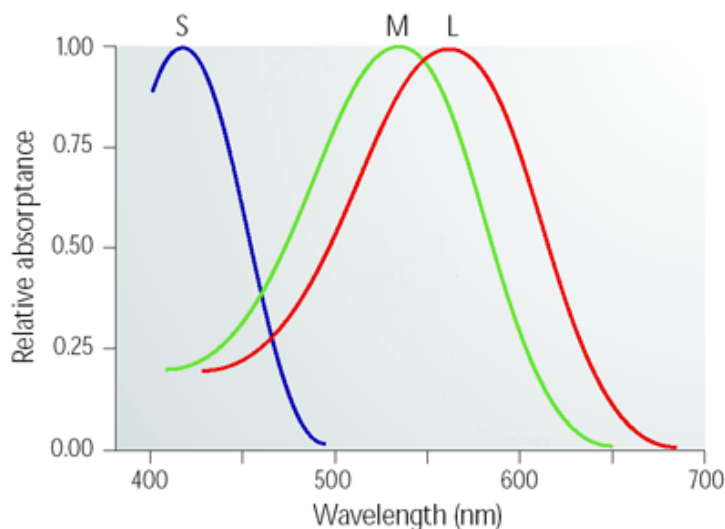


図 1.3 3 錐体の分光感度．L，M，S 錐体はそれぞれ波長 560，530，430 nm 付近の光を最もよく吸収する．文献 [16] より改変した．

いう問題については概ね答えることができるようになった．しかし，色の知覚には今なお多くの謎が残されている．例えば，Hering [11] によって詳しく記述された古典的な謎が図 1.4 に隠されている．これは色相環と呼ばれるもので，近い色同士が隣接するように並べられたチャートである．このチャートにおいてそれぞれ 0 時，3 時，6 時，9 時の位置に置かれた青，赤，黄，緑は固有色と呼ばれる特別な存在で，他のどの色味も帯びていない「純粋な」色である．それ以外の色，例えば 6 時と 9 時の間に位置する黄緑色は黄味と緑味を帯びている．一見すると，これは言葉の割り当て方の問題のようにも思われる．例えば，6 時の色（黄）を，4 時半の色（橙）と 7 時半の色（黄緑）の色味を持った色として言い表すことにして，それに慣れてしまうことはできないだろうか？ そのようなことが不可能だとは言いきれないが，大変無理があるには違いない．少なくとも，個人や文化が違ってても，固有色を中心とした色の名付け方が劇的に変わることはない [12, 13]．何より，4 つの固有色が他の色にはない「はっきりした純粋な感じ」を持っていることは疑いない．固有色がこのように特別であることから，多くの色覚研究者はそれに対応する生理機構が存在するはずだと考えてきた．しかし，これまでにその実在が確認されたことはない．

さらに，この色相環（図 1.4）にはもう一つの驚くべき事実が隠されている．それは，赤味と緑味を帯びた「赤緑」や黄味と青味を帯びた「黄青」が存在できないという事実である．赤味と黄味を帯びた「橙」，黄味と緑味を帯びた「黄緑」，緑味と青味を帯びた「青緑」，青味と赤味を帯びた「紫」は存在できるのとは対照的に，赤味と緑味，黄味と青味はそれぞれ同時に同じ場所には存在できない．このような事実から，19 世紀の後半に Hering は

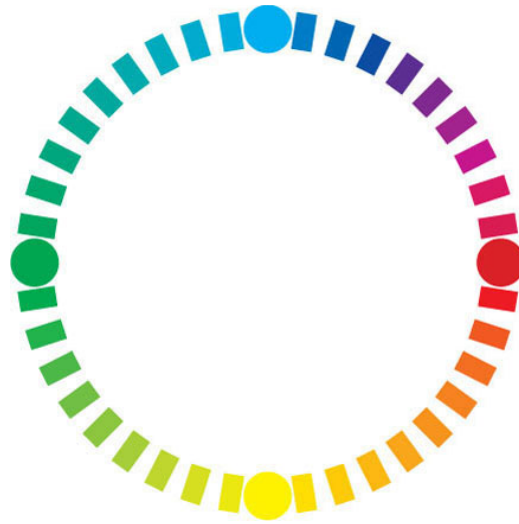


図 1.4 色相環．近い色同士が隣接するように並べられたチャートで，0 時，3 時，6 時，9 時の位置に置かれた青，赤，黄，緑は他のどの色味も帯びていない「固有色」である．NCS (natural colour system) の web ページ <http://www.ncscolour.co.uk/> より改変した．

赤と緑，黄と青は視覚系において一括された対形式で表象されていると考えた (Hering の反対色説) [11]．このような対機構の存在を強く示唆する現象に色残像がある (図 1.5)．図 1.5 において，青の刺激を凝視しつづけた後に白い背景に目を移すと黄味がかった残像が見える．反対色説に基づくと，この現象は次のように説明することができる．青-黄反対色機構がプラスの信号を出す際に青が，マイナスの信号を出す際に黄が知覚されると仮定しよう．最初に白い背景を見た際にはこの機構はゼロ点にあり，信号を出さない．次に「青」の順応刺激を見たとき，機構はプラスの信号を出すので青が知覚される．この状態が長く続くと機構は順応を起こし，ゼロ点が元来のプラス側に少しシフトする．この順応状態のまま再び白背景に目を移すと，機構はマイナスの出力を出すことになるため黄が知覚される．その後一定の時間が経過して順応状態が元に戻るまで残像は続く．緑に順応した際の赤残像についても同様に説明できる．また，先に示した同時色対比の例 (図 1.1) も対機構の存在を示唆している．黄の背景上に置かれたパッチはその反対色である青の方向にシフトして見える．逆に，青の背景上に置かれたパッチは黄味がかって見える．このような反対色性は私たちの色知覚において基本的な事実であるにもかかわらず，Hering が反対色説を提唱してから 1 世紀以上経った現在でも，それを裏付ける生理学的な証拠は見つかっていない．



図 1.5 色残像．青色のパッチの中心にある×印を 30 秒間ほど凝視した後で右の×印に目を移すと、しばらくの間色が見える．緑色のパッチについても同様である．

1.3 網膜と外側膝状体における錐体反対機構

そうは言っても、主にサル（特にヒトと色覚が近いと推定されているマカクザル）を対象にした研究により、反対色性の生理学的な基盤探しはこれまでに少なからず進展してきた [14–16]。まず、生理学的な色覚処理の大まかな流れは図 1.6 のようになっていることが分かっている。すなわち、錐体から出力された色信号は網膜中で数個の細胞を介して中継され、網膜の出力細胞である神経節細胞（ganglion cell）に送られる。網膜からの出力は視神経（optic nerve）を通過して間脳の一領域である視床の外側膝状体（lateral geniculate nucleus, LGN）に送られる。LGN からの出力の大半は大脳皮質後頭葉にある第 1 次視覚野（V1）と呼ばれる領域に入力される。その後、色が意識にのぼったり、色の情報に基づいて個体が行動するためには、複数の大脳視覚野において情報処理が行われなければならないと考えられている。固有色の知覚や反対色性もおそらくこの処理の流れの中で生み出されているはずである。光の物理学だけから色知覚を理解することができないのは、それが視覚系の複雑な処理を経て作り出されるものだからである。

次に、この処理の流れを少し詳しく見てみたい。3 種の錐体細胞の分光感度（図 1.3）が異なるのは、それぞれの細胞に種類の異なる光吸収色素があるからである [17]。それらの色素が光を吸収すると錐体細胞は電気信号を出力し、細胞軸索に乗せて後段の細胞に送る。その電気信号は網膜中で数ステップの細胞を介して神経節細胞、さらに、視神経を経て LGN のニューロン（神経細胞）に送られる。

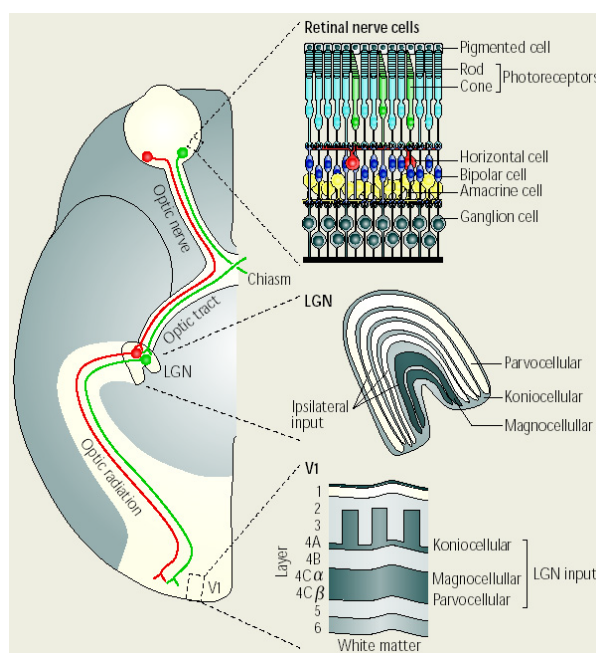


図 1.6 光受容器から第 1 次視覚野に至る色情報処理の流れ．3 錐体からの信号はまず網膜内で処理され、視神経を通過して外側膝状体に送られる．外側膝状体からの出力は第 1 次視覚野に送られる．文献 [16] より転載した．

ここで重要なのは、LGN のレベルまでに、異なる種類の錐体からの出力が $L-M$ 、 $S-(L+M)$ 、 $L+M$ の 3 つの形に結合される点である．この結合はおそらく水平細胞 (horizontal cell) やアマクリン細胞 (amacrine cell) を介してなされている．サル LGN ニューロンの特性を調べた電気生理学的研究により、LGN ニューロンは $L-M$ 、 $S-(L+M)$ 、 $L+M$ 方向の刺激変化に対して選択的に応答する 3 つのグループに大別できることが分かっている [19]．このうち、 $L-M$ 、 $S-(L+M)$ の方向は大まかな色名で言うとそれぞれ赤-緑、青-黄方向の色変化に対応し、 $L+M$ の方向は明るさ変化に対応する．したがって、LGN レベルでは色に応答する機構は $L-M$ 機構と $S-(L+M)$ 機構の 2 つしかない．これらのニューロンの応答は図 1.7 に示した色空間 [18, 19] において、刺激の色を表すベクトルといずれかの軸方向ベクトルの内積から予測される大きさになる．

興味深いことに、LGN では $L-M$ 軸上の赤と緑、 $S-(L+M)$ 上の青と黄が分離されず、それぞれ同じニューロンが応答する．例えば $L-M$ 軸方向の赤の刺激に対してスパイク頻度をベースラインよりも高めることで応答するニューロンは、補色である緑の刺激に対してはスパイク頻度を下げて反応する．また、緑の刺激に対して興奮性の応答を示すニューロンは赤の刺激に対しては抑制性の応答を示す．これは $S-(L+M)$ 軸方向の色に応答するニューロンについても同様である．このような特性から、これら 2 つの色機構は錐体反対機構と呼ばれている．この錐体反対機構の特性は反対色性を連想させるものであるが、

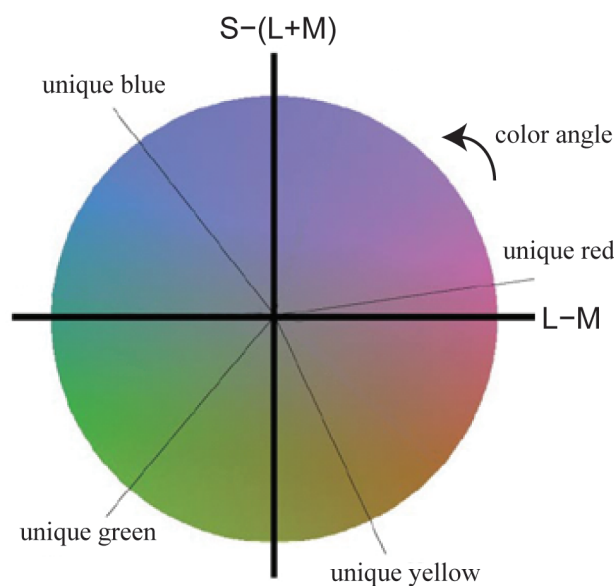


図 1.7 錐体反対空間．外側膝状体ニューロンは $L-M$, $S-(L+M)$, $L+M$ 方向の色変化に対して選択的に応答する 3 つのグループに大別できる．図はそのうち， $L-M$, $S-(L+M)$ の 2 軸で張られる面を表している．固有色の色方向 (unique red, yellow, green, blue) は軸上にない．文献 [15] より改変した．

$L-M$ 軸上の赤と緑， $S-(L+M)$ 軸上の青と黄はいずれも固有色とは異なる色である (図 1.7) [15]．したがって，LGN の錐体反対機構は反対色性の直接の生理学的基盤にはなっていない．

錐体反対機構の存在は LGN ニューロンの特性が明らかになるのに先立ち，ヒトの心理物理学から予想されていた [20]．その実験では，図 1.7 に示した色空間 ([18]) の特定方向の色を被験者に呈示し，それに順応させた後，さまざまな方向の色刺激の検出閾値が測定された．片方の錐体反対軸上の色に順応した場合，その軸上の刺激に対する検出閾値は低下したが，もう一方の軸上の刺激に対する検出閾値は順応の影響を受けなかった．このような実験により， $L-M$, $S-(L+M)$ の二つの独立な錐体反対機構が存在することが示唆されていた．LGN の錐体反対ニューロンの特性はこの心理物理実験の結果から予想されたものによく一致していた．

さて，話をサルの生理学に戻すが， $L-M$, $S-(L+M)$, $L+M$ ニューロンはそれぞれ LGN の異なる層に住み分けて存在しており，別個の視覚経路を形成している (図 1.6) [15, 16]． $L-M$ 信号 (赤-緑) を表象する第 1 のニューロングループは P (parvocellular) 細胞と呼ばれ，網膜の midget 神経節細胞から信号を受け取り，主として V1 の $4C\beta$ 層のニューロンに出力を送る． $S-(L+M)$ 信号 (青-黄信号) を表象する第 2 のニューロングループは K (koniocellular) 細胞と呼ばれ，網膜の bistratified 細胞から信号を受け取り，

V1 の 3 層および 4A 層に出力を送る．L+M 信号（明るさ信号）を表象する第 3 のニューロングループは M（magnocellular）細胞と呼ばれ，網膜の parasol 細胞から信号を受け取り，主として V1 の 4C α 層に出力を送る．

このように，網膜および LGN において錐体信号は 2 つの錐体反対経路と 1 つの明るさ経路に，かなりシステムティックに分配されている．このうち，錐体反対経路に存在するニューロンの特性は心理物理学的な色の検出閾値の特性をよく説明している．しかし，上述のとおり，錐体反対機構によって固有色や反対色性を説明することはできない．それを説明する機構はおそらくより高次の，大脳の神経機構に求められる [21]．

1.4 大脳における色機構

大脳では LGN における錐体反対表象とはかなり違った色表象がなされている．LGN では 2 つの明確な錐体反対軸に基づいて色が表象されているのに対し，大脳ではその 2 軸以外にも多数の表象軸が存在し，めいめいの色が別個に，分散的に表象される傾向が出てくる．サル V1 でニューロンの色応答特性を見てみると，LGN のニューロンに類似したものも存在するが，以下の点で異なる特性を持ったものが少なくない．第 1 に，2 つの錐体反対方向から外れた色の刺激に対して選択的に応答するニューロンがかなりの割合で存在する（図 1.8） [22–24]．興味深いことに，サル IT 野には固有色に対して選択的に応答するニューロンが多く存在するという報告もある [25] ^{*4}．第 2 に，LGN ニューロンのように赤と緑，青と黄を対として，スパイクの増加と減少に対応づけて表象するのではなく，補色関係にある色の片方だけを表象するニューロンが大脳には存在する [22–24]．大脳のニューロンの中には自然応答レベルが著しく低いものが存在するが，それらは応答をベースラインから減少させる抑制性の応答ができない．そのようなニューロンによって補色関係にある 2 色の表象が分離されるのかもしれない [21]．第 3 に，V1 には狭い範囲の色に特化して応答するニューロンが存在する（図 1.9）．V1 ニューロンには応答する色の範囲（チューニング幅）が LGN ニューロンより狭いものが数十パーセント程度存在する [22–24]．そのようなニューロンは錐体出力の線形結合から計算される色の範囲よりも狭い範囲の色にしか応答しない．このような錐体非線形ニューロンは V1 より後段の視覚処理を行うとされる V2 [27] や IT [28, 29] でも存在が確認されている．ヒトの心理物理学から錐体非線形な，チューニング幅の狭い多軸色機構が存在することが予想されており [30, 31]，サルで見つかっているこれらの錐体非線形ニューロンはその生理学的基盤の有力な候補である．このように，サルでは大脳に錐体反対機構より高次の色機構が存在することを示す生理学的証拠が多く蓄積されている．これに対し，ヒトではそのような証拠

^{*4} ただし，この報告に対しては実験デザイン上の反論もある [26]．

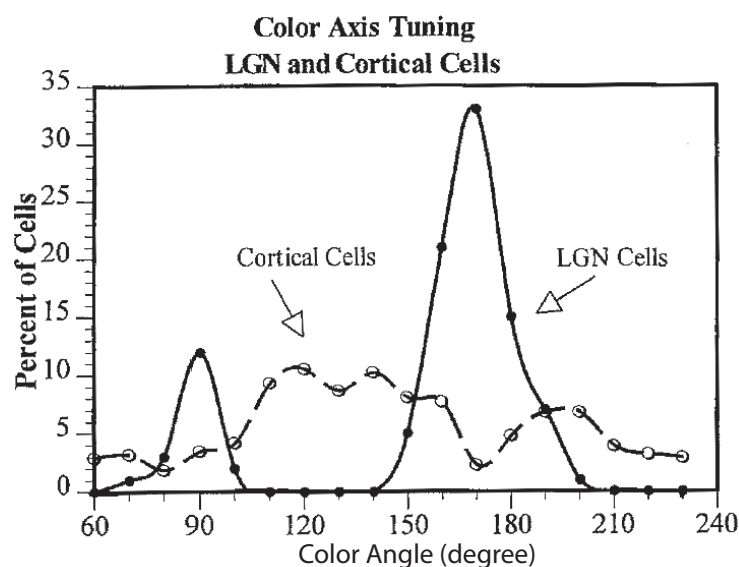


図 1.8 外側膝状体および V1 ニューロンが好んで応答する色方向の分布．外側膝状体の色ニューロンのほとんどは L-M または S-(L+M) 方向の色に最も強く応答するのに対し，V1 ニューロンが好んで応答する色はまちまちである．図中の color angle は図 1.7 のものに対応する．文献 [23] より改変した．

は極めて限られている（ただし，それを示唆する最近の報告に [32,33] がある）．本研究は機能的磁気共鳴画像法（functional magnetic resonance imaging, fMRI）を用いてヒト大脳にそのような高次の色機構が存在するかを探った．

1.5 色中枢仮説

ところで，これまでに述べてきたような，錐体信号が脳でどのように変換され，表象されているかに着目した研究のほかに，色の知覚にとって特に重要な脳領域，いわゆる「色中枢」(color center) を探す試みもなされてきた [34-36]．サルでは V4 において，ニューロンの色刺激に対する応答が刺激の光波長には相関せず，むしろ主観的な見え（ヒトが見た際の）に相関していたことから，V4 を色中枢とする説が提案された [37]．しかし，その後の研究ではそれを支持する結果が得られておらず [38]，サル V4 を色中枢とみなすかどうか見解が分かれている．

ヒトでは脳損傷症例やイメージング研究により，紡錘状回の後部領域近傍が色の知覚において重要であることが繰り返し示されてきた．例えば，同領域の損傷により，色以外の視覚への影響は限定的なのに，色の知覚が著しく損なわれる症例が報告されている [39]．また，初期の脳イメージング研究は，輝度変調のみからなる刺激と，それに色変調成分を加えた刺激に対する脳応答を比較し，後者に対して強く応答するのは同領域だけであった

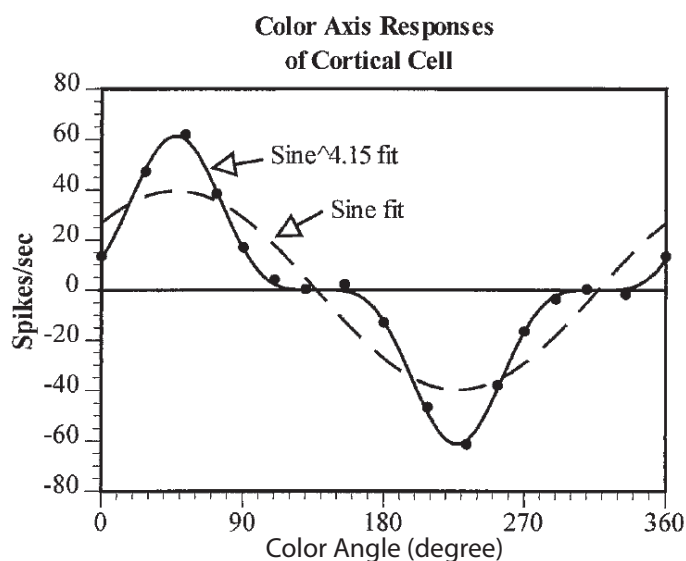


図 1.9 ある V1 ニューロンの色チューニング．このニューロンは錐体出力の線形結合から予想される色範囲（破線）よりも狭い範囲の色（実線）に応答する．図中の color angle は図 1.7 のものに対応する．文献 [23] より改変した．

と報告している [40, 41]．しかし，この紡錘状回領域が色に対して強く応答すること自体は広く認められているものの，刺激強度を錐体信号の尺度で定量化して検討してみると，V1 もまた，輝度信号より色信号に強く応答することが確認されており [32, 42–45]，紡錘状回領域の色処理における役割が V1 と比較してどう違うのか必ずしも明確ではない．本研究は V1 などの初期視覚野と紡錘状回領域の役割を，特に色アウェアネスへの寄与という見地から比較検討した．

1.6 本研究の目的

本研究の目的は 2 つある．1 つ目の目的は錐体反対機構よりも高次の色機構による視覚処理を反映した脳活動をヒト大脳において探索することである．第 2 章では，特に，L–M 錐体反対軸上の赤と緑を分離して処理する機構が大脳にあるかどうかを fMRI を用いた脳活動測定により探った．この探索は，そのような非錐体反対的な機構が，L–M 軸上の赤と緑に限らず，さまざまな色を別個に表象する多軸色機構の一部である可能性が高いという点において重要である．そこで，第 3 章では，そのような機構が赤と緑だけでなく他の色についても一般的に存在するかを心理物理学的に検討した．このような多軸色機構は固有色や反対色性と密接に関係している可能性がある．広く引用されている色情報処理モデル [21, 46] では大脳の多軸色機構が複数の非反対機構から成っていることを仮定している．これらの中には固有色を表象する機構も含まれ，例えば赤機構だけが賦活し，他の機

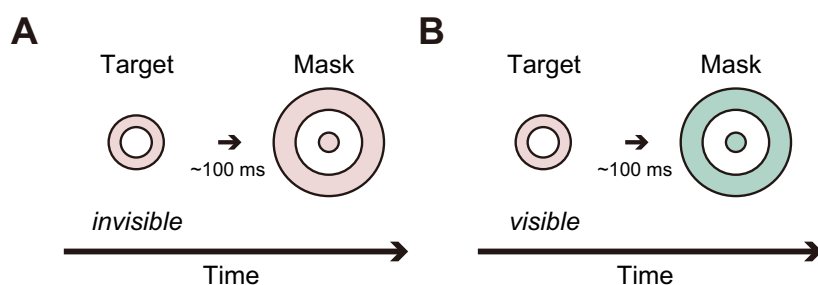


図 1.10 メタコントラストとその色選択性．メタコントラストとは通常ならはっきりと見えるはずの視覚刺激（ターゲット）が，追って近接した位置に呈示される別の刺激（マスク）によって見えにくくなる錯視現象である．この錯視はマスクがターゲットと同じ色の時には強いが，異なる色の時には弱いという色選択性を示す．

構が賦活しないような場合に固有色赤が知覚されるとする．また，赤と緑，青と黄を表象するニューロンはほぼ同数存在するためにそれぞれの知覚が対称的になるとして反対色性を説明している．

2つ目の目的は色のアウェアネスにとって特に重要な視覚野を明らかにすることである．前述のように，これまで紡錘状回近傍の高次視覚野（本研究では V8 [47] として同定した）が色知覚にとって重要であることが示されている [34–36]．一方で，V1 などの初期視覚野との色処理における機能的な違いは必ずしも明らかになっていない．本研究では色処理機能の中でも特に色アウェアネスに関する機能に着目し，色アウェアネスへの寄与が視覚野間でどう違うのか検討した．また，多軸色機構と色アウェアネスとの関係性についても考察した．

本研究ではこれらについて探るためにメタコントラストという錯視現象を利用した（図 1.10）．メタコントラストは通常ならはっきりと見えるはずの光刺激（ターゲット）が別の刺激（マスク）のせいで見えにくくなる視覚マスキング現象の一つで，特にマスクがターゲットと視野内で重ならず，ターゲットよりも時間的に遅れて呈示される場合の視覚マスキングのことを指す．眼に十分な光が入っているにもかかわらずそれが意識されないこの現象は，視覚的アウェアネスのメカニズムを研究する格好の題材となってきた [48, 49]．

本研究の目的にとってメタコントラストが特に好都合なのは，それが強い色選択性をもつ点である．すなわち，マスクの色がターゲットの色と類似しているほどマスキング効果が強く，同じ色の場合にターゲットが最も見えにくくなる [50–54]．これは例えば，L–M 軸上の赤のターゲットを見えなくするのは同じ赤のマスクであり（図 1.10A），補色である緑のマスクではそのような効果がほとんどない（図 1.10B） [54] ことを意味している．この特性は，色のメタコントラストに錐体反対機構よりも高次の，補色関係にある 2 色を分離して処理する機構が関わっていることを示唆している．この点において色選択的メタ

コントラストは本研究の 1 つ目の目的によく適った知覚現象である。また、メタコントラストの色選択性を利用すれば、ターゲット刺激自体は何も変化させないままに、マスクの色との関係性だけを変えることによってアウェアネスを ON/OFF することができる。この点においてメタコントラストは本研究の 2 つ目の目的によく適っている。本研究はこの色選択的メタコントラストが生じている際の知覚と脳活動を測定することで上記 2 つの問いに答える。

第 2 章

大脳における色表象と 色アウェアネス

心理物理実験および fMRI 実験

2.1 序論

前章の終わり (1.6 節) に述べた 2 つの問いに答えるため、ヒト大脳の 10 個の視覚野、V1, V2, V3, V4v, V8, V3A, V3B, V7, MT+, LOc について、色選択的なメタコントラストが生じている際の脳活動を fMRI を用いて測定した。ターゲットとマスクの色は L-M 軸上の赤または緑で、互いの色が補色の関係にあつてターゲットがよく見える場合と、互いの色が同じでターゲットがほとんど見えなくなる場合との間で脳活動を比較した。脳活動の測定に先立ち、まず、マスキング (アウェアネスの消失) が本当に色選択的に生じているかを、脳活動測定の際に用いた刺激と同じ刺激を使って心理物理学的に調べる実験を行った。本章ではこれらの心理物理実験と fMRI 実験の結果を報告する。

実験に先立ち、色選択的メタコントラストによってターゲット刺激が見えにくくなることに対応して、ターゲットに対する脳応答が低下すると予想した。より具体的には、マスクの色がターゲットの補色でターゲットがよく見える場合には比較的大きな脳活動が生じるが、マスクの色がターゲットと同色でターゲットが見えにくくなった場合には脳活動が低下すると予想した。この予想は、多くの先行研究が、メタコントラストが生じる刺激条件下で神経応答が低下することを、非彩色刺激についてはあるが報告している [55–57] ことに基づくものである。もし、この予想の通り脳活動が低下したならば、その視覚野では赤と緑が別々に、非錐体反対的に処理されていることが示唆される。また、ターゲット刺激自体は変化していないのにそれが錯視的に見えにくくなったことに対応して脳活動が低下したならば、その視覚野は色のアウェアネスに密接に関わっている可能性が高い。

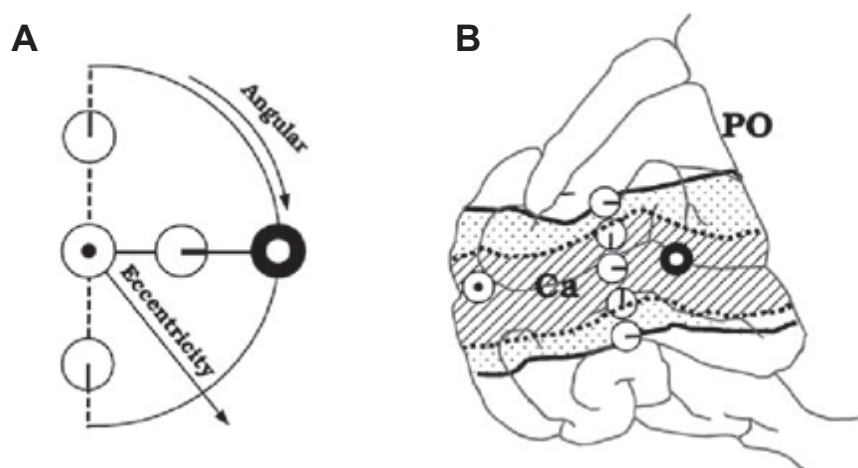


図 2.1 レチノトピー．ヒトの大脳視覚野は視野位置と皮質位置の連続的な対応関係をもつ．すなわち，視野における位置情報はその連続性を保ったままで，大脳の各視覚野に投射されている．視覚野の境界では角位置の変化方向が反転する．また，視野偏心度が大きくなるにつれ，皮質上の表象は後頭側から前頭側に連続的にシフトする．(A) 右半視野，(B) 大脳左半球後頭葉．アイコンは視野位置 (A) と皮質位置 (B) の対応関係を示す．文献 [58] より転載した．

また，V1，V2，V3（ここでは初期視覚野と呼ぶ）については特に脳活動の大きさだけでなく，活動の視覚野内での空間分布にも注目した．初期視覚野では刺激の視野内での位置関係を皮質上で位相保存的に表象する「レチノトピー」が明確に見られる（図 2.1）が，ターゲット刺激のレチノトピックな表象，すなわち，ターゲット刺激の視野位置に対応する皮質領域での脳活動が，ターゲットが見えにくくなった際に消滅するだろうか？ もし消滅したならば，その視覚野は刺激自体の空間分布ではなくアウェアネスの空間分布を表象していることになる．

ところで，本実験の方法論上の特長は，ターゲットに対するアウェアネスに関わる脳活動だけを抽出するように視覚刺激を工夫した点にある．従来のメタコントラストを利用した生理学実験のデザインには 2 つの一般的なものがある．その 1 つはマスクを呈示した場合と呈示しない場合との間で脳活動を比較するものである．しかし，この方法ではマスクに対する応答がターゲットに対する応答に混入する可能性が大きく，マスク刺激によって直接引き起こされた脳活動がターゲットのアウェアネスに関わる脳活動に混入する恐れが強い．そこで，本実験ではマスクを必ず呈示することにし，その代わりに，マスクの色がターゲットと同じか異なるか，という色の関係性だけを変えてターゲットへのアウェアネスを操作することにした．さらに，多くの先行研究ではマスクがターゲットに接する位置に呈示されているのに対し，本研究では応答の混入を極力避けるため，ターゲットから離れた位置にマスクを呈示した．

もう 1 つの一般的な実験デザインは、ターゲットとマスクの呈示時間間隔を変化させることでターゲットへのアウェアネスを操作するものである。これは、ターゲットが最も見えにくくなるのは、両刺激の呈示開始時間間隔 (stimulus onset asynchrony, SOA) が 100 ms 程度のときであり、SOA をそれよりも長くしたり短くするとターゲットが見えやすくなるというメタコントラストの時間特性を利用したものである。しかし、この方法にはメタコントラストに必ず伴う仮現運動の知覚 [59, 60] が実験条件間で変化してしまうという大きな欠点がある。一般に、メタコントラストの刺激事態ではターゲットがあたかも分離してマスクの位置にジャンプするような運動が見える。この仮現運動は SOA に強く依存して見え方が変わるので、従来のように SOA を変えてしまうと、仮現運動の知覚に関わる脳応答が条件間で変化する可能性が高い。そのような応答成分は、アウェアネスに関わる脳応答に混入し、その評価を歪める恐れが強いため好ましくない。そこで、本研究では SOA を固定し、運動知覚を変化させないようにした。好都合なことに、少なくとも本実験の刺激条件においては、ターゲットとマスクの色が同じであるか異なるかということとは、仮現運動の知覚にはあまり影響しない [61]。

2.2 方法

本実験は心理物理実験と fMRI 実験からなる。本節では、まず両者に共通する方法について述べ、次に各実験に固有の方法について述べる。

2.2.1 共通

2.2.1.1 被験者

被験者は健常成人 8 名であった。6 名が fMRI 実験に参加し、そのうちの 3 名が心理物理実験にも参加した。2 名は心理物理実験のみに参加した。被験者のうちの 1 名は著者であり、fMRI 実験と心理物理実験の両方に参加した。全ての被験者が正常色覚、および、正常視力または正常矯正視力を有していた。正常色覚を有していることは石原式テストおよび ND100 色相テスト (日本色研事業社製) により確認した。いずれの被験者も心理物理実験の経験を有していた。実験に先立って全被験者に対し、京都大学大学院人間・環境学研究科規則に基づきインフォームドコンセントを行った。

2.2.1.2 視覚刺激呈示装置および刺激の較正

視覚刺激はグラフィックスカード VSG2/4 (Cambridge Research Systems 社製) を搭載したパーソナルコンピュータ VersaProVA10 (NEC 社製) にて作製し呈示した。グラフィックスカードは RGB 各 14 ビットの階調を有していた。刺激は DLP プロジェクタ

UP-1100 (プラスビジョン社製) にて透過型スクリーン上に呈示した . プロジェクタの解像度は 704×443 ピクセル , リフレッシュレートは 62 Hz であった . 視距離は 18 cm であった .

プロジェクタのガンマ補正 , および , 視覚刺激の輝度と色度の較正は標準的な手順 [62,63] で行った . プロジェクタのガンマ補正は光度計 Optical (Cambridge Research Systems 社製) とグラフィックスカードに付属の専用ソフトウェアを用いて行った . 視覚刺激の輝度と色度は分光放射輝度計 Spectra Scan PR-704 または PR-650 (Photo Research 社製) を用いて測定し , 較正した . 刺激の呈示タイミングおよび呈示時間が正しく制御されていることを光ダイオード S2281-01 と増幅器 C2719 (いずれも浜松ホトニクス社製) を用いて確認した .

2.2.1.3 視覚刺激

視覚刺激はリング状のターゲット刺激とそれを取り囲むマスク刺激の2つであった (図 2.2A). マスクは中心窩近傍の円盤と周辺視野のリングから構成されていた . 刺激の中心には注視点が設けられた . ターゲットの内半径は視角で 5.0° , 幅は 3.5° であった . マスクを構成する円盤の半径は 3.2° , リングの内半径は 10.3° , 幅は 7.3° であった . ターゲットとマスクの間には 1.8° の間隙が設けられた . このターゲットとマスクを順に 113 ミリ秒の SOA で呈示することでメタコントラスト錯視を生じさせた . ターゲットとマスクの呈示時間はそれぞれ 81 ミリ秒であった . ターゲットとマスクは互いに同じ色 (赤-赤または緑-緑) で組み合わせられる場合と , 補色同士 (赤-緑または緑-赤) で組み合わせられる場合があった . これらの色は MacLeod-Boynton 色空間 [$L/(L+M)$, $S/(L+M)$] [18] において規定された (L , M , S はそれぞれ長 , 中 , 短波長錐体の応答強度 [9]). この色空間の横軸 $L/(L+M)$ は $L-M$ 方向の色変調を表し , 縦軸 $S/(L+M)$ は $S-(L+M)$ 方向の色変調を表す . この色空間において , 2つの色の座標値は赤が (0.696, 1.135) , 緑が (0.618, 1.135) で , $L/(L+M)$ 軸方向のみにおいて互いに異なった (図 2.2B). また , これらの色は背景から等距離であった . 背景の色は標準光源 C 相当の白 (0.657, 1.135) であった . ターゲットとマスクの輝度は背景輝度の 1.2 倍であった . 色に応答する大脳ニューロンの多くは輝度にも応答する [64] ため , 輝度増分を加えることによって fMRI 応答の S/N 比を高めることを狙った .

2.2.2 心理物理実験

本心理物理実験は , fMRI 実験の刺激事態において色選択的なメタコントラストが生じていることを確認する目的で行った . 被験者は暗室内で椅子に座り , 顎台を使用して頭部を安定させた状態で刺激を観察した . 刺激は上記 DLP プロジェクタで透過型スクリーンに

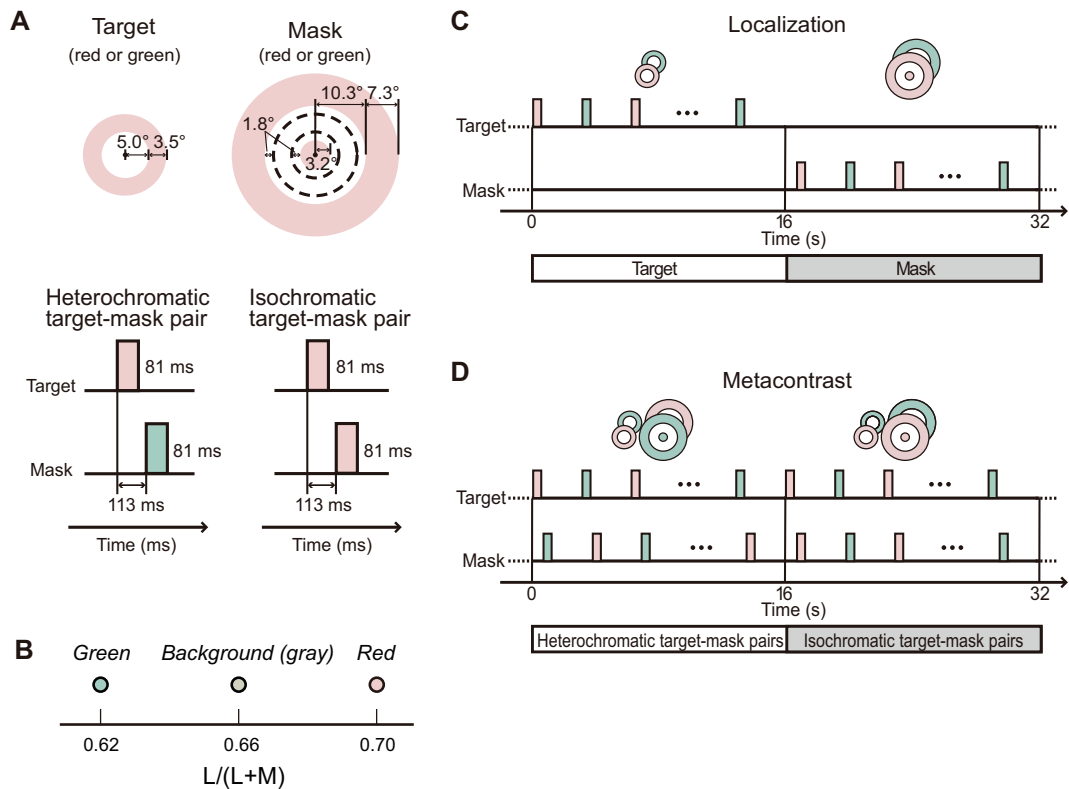


図 2.2 視覚刺激と実験デザイン。(A) 視覚刺激はリング状のターゲット刺激とそれを取り囲むマスク刺激から構成された。ターゲットとマスクは空間的に重ならないよう配置された。ターゲットの少し後にマスクを呈示することでターゲットが見えにくくなる(メタコントラスト)。ターゲットとマスクは互いに同じ色(赤-赤または緑-緑)で組み合わせられる場合と、異なる色(赤-緑または緑-赤)で組み合わせられる場合があった。(B) これらの色は MacLeod-Boynton 空間の $L/(L+M)$ 軸方向のみにおいて互いに異なった。また、これらの色は背景から等距離であった。(C) ローカライズ実験のデザインを示した。前半 16 秒間のブロックではターゲットだけが反復呈示された。後半 16 秒間のブロックではマスクだけが反復呈示された。(D) メタコントラスト実験のデザインを示した。前後半のブロックを通じてメタコントラスト刺激が反復呈示された。ブロック間で異なったのはターゲットとマスクの色の組み合わせのみであった。前半ブロックではターゲットとマスクは常に異なる色で、後半ブロックでは常に同じ色で組み合わせられた。

投影された。刺激の背景輝度は 70 cd/m^2 であった。

3つの実験を行った。第1の実験では、メタコントラストによるマスキング効果の強さを、マスク刺激の色がターゲット刺激と同じ場合と異なる場合との間で比較した。比較は時間的二肢強制選択法を用いて行った。実験の1試行は2ブロックの刺激呈示からなり、一方のブロックでは互いに同色の、他方のブロックでは互いに補色関係のターゲットとマスクを呈示した(以下、それぞれ同色ブロック、補色ブロックと呼ぶ)。これら2ブロッ

クの呈示順序はランダムであった。被験者は試行中常に注視点を固視し続けるよう求められた。注視点はターゲットの呈示に同期して 1/3 の確率で文字 A に変化したが、被験者はこの文字を検出したらできるだけ素早く手元の専用ボタンを押すよう教示された。被験者は 1 試行の刺激呈示が終わるたびに、どちらのブロックのターゲットが見えやすかったかをマウスをクリックすることで回答した。

この実験デザインのもと、補色ブロックのターゲットの「色強度」を試行毎に変化させ、同色ブロックのターゲットと同じ見えやすさになる色強度（マッチング強度）を求めた。色強度は、赤緑錐体反対軸 $L/(L+M)$ と輝度軸 $L+M$ によって張られる平面内において、白色背景の座標 (0.657, 70) からの距離として定義した。同色ターゲットの色は前記の赤 (0.696, 84) または緑 (0.618, 84) で固定し、その色強度を 100% とした。このもとで、補色ターゲットの色強度を、色成分と輝度成分の比率は同色ターゲットと同じに保ったままで変化させた。もし、マスクの色がターゲットと同じ場合にマスクング効果が強いならば、マッチング強度は 100% より小さくなる。

この実験では、刺激呈示の反復数が異なる次の 3 つの条件下でマッチング強度を測定した。第 1 の条件では、同色および補色ブロックの呈示時間は各 0.5 秒で、ターゲットとマスクを各ブロックにつき 1 回だけ呈示した。階段法により、補色ターゲットの色強度を同色ターゲットと同じ見えやすさになるよう調整することでマッチング強度を求めた。階段法は 1-up, 1-down 方式で、上昇と下降の反転が 12 回生じたら終了した。後半 6 回の反転時における色強度を平均し、それをマッチング色強度の推定値とした。階段法の系列はターゲットの色が赤の場合と緑の場合の 2 種があり、互いに独立であったが、各 3 系列（合計 6 系列）をランダムに混ぜ、1 ランとして呈示した。5 名の被験者が 2 ランに参加し、それぞれにつき 12 サンプルの推定値を得た。この 5 名のうちの 3 名が fMRI 実験にも参加した。第 2 および第 3 の条件では、fMRI 実験と同様に、同色、補色の各ブロック内で刺激を反復呈示した。第 2 の条件では、各ブロックの呈示時間は 3 秒で、それぞれのブロックにつき、ターゲットおよびマスクの刺激セットを 306 ミリ秒間のブランク（背景のみ呈示）を挟んで 6 回反復呈示した。その際、被験者の色順応を防ぐため、各刺激の色を反復毎に赤と緑の間で交替させた。マッチング色強度は恒常法にて測定した。補色ターゲットの色強度は 0% から 100% の間で 10 レベル用意した。各レベルにつき 15 試行、合計 150 試行をランダムに混ぜ、1 ランとして呈示した。2 名の被験者が参加し、各 8 ランを行った。得られたデータに基づき、被験者が補色ターゲットを選択する確率を色強度ごとに算出し、それに対してプロビット関数を最尤法によりフィッティングした [65]。このとき、選択確率 50% を与える色強度をマッチング色強度の推定値とした。第 3 の条件では、各ブロックの呈示時間は脳活動測定実験と同じく 16 秒で、それぞれターゲットとマスクが 32 回反復呈示された。第 2 の条件と同じ 2 名の被験者について、同様の恒常法によりマッチング色強度が推定された。各被験者 1 ランを行った。

次に行った第2の実験では、ターゲットの見えやすさを、マスクが呈示された場合と、ターゲットを単独で呈示した場合とで比較した。実験はマスクの色がターゲットと同じ場合、ターゲットに対して補色の場合のそれぞれについて独立に行った。実験方法は上記第1の実験（刺激呈示反復なしの条件）と概ね同じであったが、一方のブロックではターゲットだけを呈示し、他方のブロックではターゲットの後に同色のマスクを呈示した点だけが異なった。試行毎に変化させたのは単独呈示ターゲットの色強度で、マスクングされたターゲットと同じ見えやすさになるように階段法にて調整した。この実験には第1の実験と同じ5名の被験者が参加した。

最後に行った第3の実験では、今回の刺激事態においてマスク刺激の見えやすさが変化していないか調べた。その実験方法は、第1の実験と類似していたが、被験者はターゲットではなくマスクの見えやすさを判断した点が異なった。試行毎に変化させたのは補色ブロックにおけるマスク刺激の色強度で、同色ブロックのマスクと同じ見えやすさになる色強度を階段法または恒常法で求めた。各ブロックにつき、刺激が1回だけ呈示される条件（階段法、被験者5名）と、6回呈示される条件（恒常法、被験者3名）の2条件を行った。

以上全ての測定結果に対し、マッチング色強度が100%より低下しているかどうかを両側 t 検定でテストした。有意水準は $P = 0.05$ とした。

2.2.3 fMRI 実験

2.2.3.1 脳画像の取得

脳画像は1.5テスラMRI装置Signa（General Electric社）を用いて取得した。各被験者につき3種類の画像を取得した。1種類目は頭部全体の高コントラスト画像（以下、標準解剖画像）で、標準ヘッドコイルを用いて1度だけ撮像した（TR, 55 ms; TE, 3.0 ms; FA, 50°; FOV, 200 × 200 mm; matrix, 256 × 192; slice thickness, 1.4 mm; axial 124 slices）。この画像は大脳皮質の3次元構造図をコンピュータ上に構築するために用いた。2種類目は頭部全体の解剖画像で、被験者が撮像装置に入る度にサーフェスコイルを用いて撮像した（TR, 8.9 ms; TE, 1.8 ms; FA, 10°; FOV, 200 × 200 mm; matrix, 256 × 256; slice thickness, 1.4 mm; axial 124 slices）。この画像は実験日ごとに変わる頭部位置を標準解剖画像上で合わせるために用いた。3種類目はfMRI画像で、視覚刺激を見ている際の被験者の脳活動を記録したものであった（TR, 2000 ms; TE, 50.0 ms; FA, 90°; FOV, 200 × 200 mm; matrix, 128 × 128; slice thickness, 3 or 4 mm）[66]。これは後頭部を中心とした16枚または17枚の断面画像で、撮像方向は鳥距溝に対してほぼ垂直、または、ほぼ平行であった。各断面位置につき2秒毎に、202秒間の脳活動を時系列画像として記録した。

2.2.3.2 視覚刺激の呈示

被験者は MRI 撮像装置内で仰向けになり，全反射鏡を介してスクリーン上の視覚刺激を観察した．視覚刺激は焦点距離 500 mm の望遠レンズ APO (Sigma 社) を装着した前記 DLP プロジェクタにてスクリーンに投影した．プロジェクタとスクリーンの距離は約 5 m であった．刺激の背景輝度は 67 cd/m^2 から 96 cd/m^2 であった．

2.2.3.3 ローカライズ実験

fMRI 実験はローカライズ実験とメタコントラスト実験の 2 つから構成された．ローカライズ実験は各視覚野内でターゲット刺激の視野位置をレチノトピックに表象する皮質領域を同定するために行った (図 2.2C)．実験は前後半各 16 秒間 (32 秒周期) のブロックデザインで行った．前半ブロックではターゲット刺激を，後半ブロックではマスク刺激を 500 ミリ秒置きに 32 回反復呈示した．いずれのブロックにおいても，刺激の色は赤と緑の間で呈示毎に交替させた．実験の 1 ランでは，背景を 14 秒間呈示した後，上記 2 ブロックを交互に 6 回繰り返す，その間の脳活動を測定した．心理物理実験と同様に，被験者は注視点を固視し続け，それが文字 A に変わったらボタン押しで報告するように教示された．各被験者につき 6 ランから 9 ランを行った．

2.2.3.4 メタコントラスト実験

メタコントラスト実験は色選択的メタコントラストに関わる脳活動を測定するために行った (図 2.2D)．前半 16 秒間のブロックでは補色の関係にあるターゲットとマスクからなるメタコントラスト刺激を 500 ミリ秒おきに 32 回反復呈示した．後半 16 秒間のブロックでは同じ色のターゲットとマスクからなるメタコントラスト刺激を同様に反復呈示した．

この実験デザインで重要なのはブロック間でターゲットとマスクの色の関係性だけを変え，ターゲット刺激自体，マスク刺激自体は両ブロックで全く同じように呈示した点である．つまり，例えばターゲットだけに着目すると，32 秒間ずっと，赤ターゲットと緑ターゲットを交互に反復呈示し続けただけで，ブロック間で何の変化もないようにした．したがって，もし脳活動がブロック間で変化したならば，その原因を刺激の変化に帰することはできない．これはマスクについても同様である．実験の 1 ランでは，均一背景を 14 秒間呈示した後，上記 2 ブロックを交互に 6 回繰り返した．被験者の課題はローカライズ実験と同じであった．各被験者につき 18 ランから 27 ランを行った．

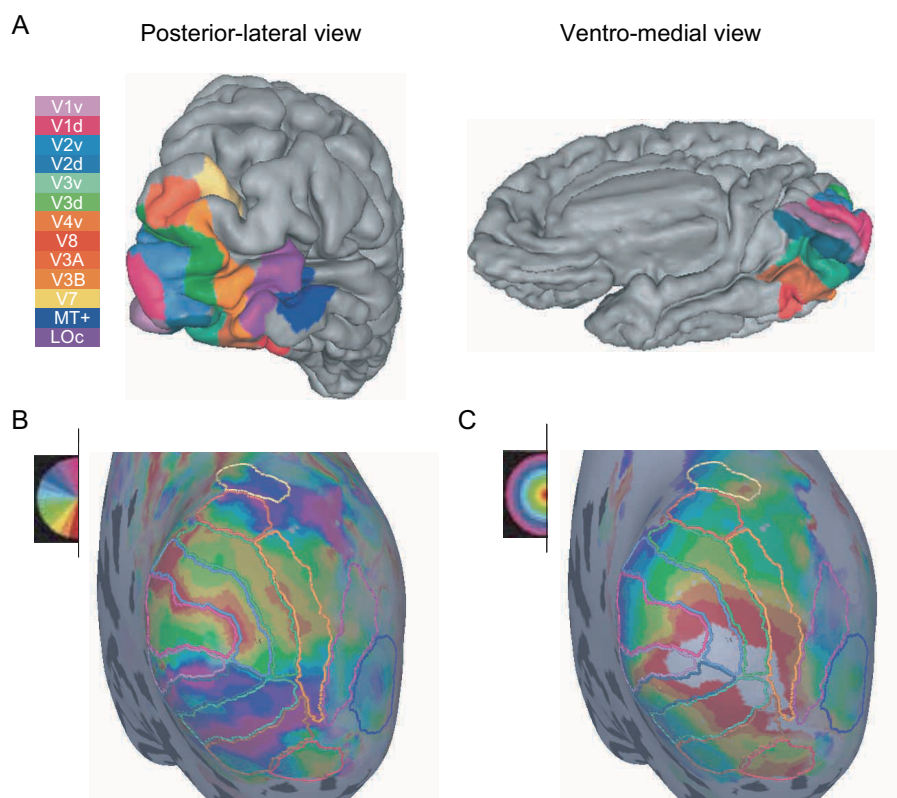


図 2.3 解析対象の視覚野とレチノトピー。(A) 解析対象とした 10 個の視覚野の位置を大脳皮質表面図上に示した。被験者 HY の右半球の例である。(B) 視野の角位置と皮質位置の対応関係を膨らまし表面図上に示した。アイコンは左半視野を表し、色の違いは視野内での角位置の違いを表す。(C) 視野の偏心率と皮質位置の対応関係を示した。

2.2.3.5 視覚野の同定

Yamamoto ら [67] の方法に従い、被験者毎に V1 (V1v: 腹側, V1d: 背側), V2 (V2v, V2d), V3 (V3v, V3d), V4v, V8, V3A, V3B, V7, MT+, LOc の 10 個の視覚野を同定した (図 2.3A)。手順の概略は次の通りである。まず、標準解剖画像から大脳皮質表面図 (図 2.3A) および膨らまし表面図 (図 2.3B, C) をコンピュータ上に構築した。次に、標準的な位相符号化法 [68, 69] により、視野の角位置 (図 2.3B) と偏心率 (図 2.3C) を脳表面図上にマッピングし、視覚野境界を決定した。

2.2.3.6 fMRI データ解析

fMRI 画像を以下の手順で解析した。

1. 頭部位置合わせ RegisViewer ソフトウェア [70] を用い、標準解剖画像と位置合

わせ用の解剖画像との間で位置合わせを行い，MRI 装置の座標系から標準解剖画像の座標系への変換行列を求めた．この変換行列に基づいて fMRI 画像と大脳皮質表面図の位置を対応づけた．

2. 頭部運動補正 頭部運動によるアーティファクトを軽減するため，AIR ソフトウェア [71] を用いて，fMRI 画像の経時的なずれを補正した．
3. スライス取得タイミングの補正 1 スキャン（2 秒間）内におけるスライス間での取得タイミングのずれを最小化するため，fMRI 時系列データに対し 3 点 Hanning フィルタを施した [72]．
4. 視覚野ごとのデータサンプリング VolViewer ソフトウェア [70] を用い，fMRI 画像のボクセルを視覚野ごとにサンプリングした．
5. 視覚野境界ボクセルの除去 視覚野の境界付近に位置するボクセルを以降の解析から除外した．これは，複数の視覚野にまたがってサンプリングされた可能性があるためである．
6. パーセント応答への変換 まず，fMRI 時系列信号から最初の 10 秒間，および，最初の 2 ブロック（32 秒間）のデータを除去した．これはスキャン開始直後，および，刺激開始直後の過渡的効果がデータに混入するのを防ぐためであった．次に，fMRI 時系列信号から線形トレンド（時間とともに単調増加する成分）を取り除いた [73]．最後に，fMRI 信号の時間平均を計算し，各タイムポイントにおいて時間平均からのずれ（パーセント応答）を求めた．以降の解析はすべてこのパーセント応答に対して行った．
7. 異常ボクセルの除去 サンプリングされたボクセルの中には，灰白質以外（特に血管）に由来するボクセルも混入する．このようなボクセルの信号はその振幅が異常に大きくなるなどして，解析結果を大きく歪める．そこで，すべてのボクセルの時系列信号を目視でチェックし，異常値を示すものを以降の解析から除去した．
8. ノードごとのサンプリング 大脳皮質表面図は多数の 3 角形メッシュから構成されるが，その頂点をノードという．大脳皮質表面図上に配置された全ボクセルに関し，ノードごとのサンプリングを行った．具体的には，ノードから 2.5 mm 以内の距離に位置するボクセルの時系列信号を加算平均し，それをノードの時系列信号として割り当てた．
9. 等偏心度解析 大脳皮質表面図のノードは 3 次元の位置情報を持ち，任意のノード間の距離を Dijkstra 法にて計算することができる [74, 75]．この距離情報に基づいて，各視覚野の皮質表面を視野偏心度 16° に相当する皮質位置からの距離に応じ，前頭方向から後頭方向に向かって 3 mm 幅の切片に区分けた（隣接する切片は互いに 50% オーバラップさせた）．そして，その切片ごとにノードの時系列信号を平均した．皮質距離は視野偏心度に位相保存的に対応するため，この操作によって

fMRI 応答が視野偏心率の関数として表現されたことになる。さらに、各切片の時系列信号をラン間、および、32 秒周期の刺激呈示サイクル間で平均した。こうして得られた fMRI 応答の時空間分布を疑似カラーマップとして可視化した(図 2.5, 2.6, 2.11, 附図 1-6)。

10. ターゲット領域とマスク領域の同定 ローカライズ実験における fMRI 応答の時空間分布を観察したところ、V1, V2, V3 に関しては、ターゲット刺激に対する fMRI 応答とマスク刺激に対する fMRI 応答が異なる皮質領域に分離して観察された。そこで、ターゲットとマスクそれぞれの呈示位置をレチノトピックに表象する皮質領域を同定した。ローカライズ実験においてターゲットが呈示された前半 16 秒間に応答が増加した領域をターゲット領域として同定した。また、マスクが呈示された後半 16 秒間に応答が増加した領域をマスク領域として同定した。
11. レチノトピックモーフィング V1, V2, V3 の各視野内において、fMRI 応答の空間分布を被験者間で平均し、その視野偏心率依存性を解析した。この解析ではレチノトピックモーフィング法 [67, 76] を用い、視野偏心率-皮質距離対応の個人差、左右半球間差、腹側・背側間差を吸収した上で平均した。その手順は以下の通りであった。
 - (a) まず、fMRI 応答の振幅を視野偏心率の関数としてプロットした。これは、視野偏心率毎の fMRI 時系列信号に一般線形モデル関数 [77] をフィッティングして応答振幅を算出することで行った。モデル関数は、前半 16 秒間に 1、後半 16 秒間に 0 をとる矩形波関数にヘモダイナミック応答関数を畳み込んだものである。したがって、応答振幅の符号は、前半ブロック(ローカライズ実験ではターゲット呈示ブロック、メタコントラスト実験では補色ブロック)に比べて後半ブロック(それぞれマスク呈示ブロック、同色ブロック)で応答が低下した場合に正となる。
 - (b) ターゲットとマスク(中心窩付近の円盤および周辺視野のリング)をレチノトピックに表象する 3 つの皮質領域それぞれについて、被験者間、左右半球間、腹側・背側間での平均皮質距離を算出した。
 - (c) 上記視野偏心率-振幅プロットの横軸を、内側マスク、ターゲット、外側マスクの 3 領域に分割し、それぞれの領域を別個に、上記で算出した平均皮質距離に一致するよう拡張した。
 - (d) 拡張後のプロットを腹側・背側間、左右半球間、被験者間で平均した。
12. 応答振幅の算出 V1, V2, V3 については上記で同定したターゲット領域、マスク領域のそれぞれについて、fMRI 時系列応答を皮質切片間で平均し、さらに、腹・背側間、左右半球間、被験者間で平均した。それ以外の視野に関しては、ターゲット応答とマスク応答が分離して観測されなかったため、全皮質切片にわたって

応答振幅を平均し、さらに左右半球間、被験者間で平均した。それらの平均時系列応答に上記モデル応答をフィッティングして応答振幅を算出した。振幅の検定には回帰 t 検定 [78] を用いた。検定の際には fMRI 時系列解析のための有効自由度 (effective degrees of freedom) [79] を用いた。有意水準は $P = 0.05$ とした。

13. 限局性インデックスの算出 応答のターゲット領域への限局性を評価するため、被験者毎に、次式にて限局性インデックスを算出した。

$$\text{限局性インデックス} = \frac{\text{ターゲット振幅} - \text{マスク振幅}}{|\text{ターゲット振幅}| + |\text{マスク振幅}|}$$

このインデックスはターゲット振幅が正で、マスク振幅がゼロ以下の場合に最大値 1 をとり、応答がターゲット領域だけに完全に限局していることを示す。最小値は -1 で、応答がマスク領域だけに完全に限局していることを示す。インデックスがゼロのときにはターゲット領域とマスク領域が同程度に応答したことを示す。この指標は今回のメタコントラスト刺激に対する感度の個人差を吸収した上で応答の限局性を評価することができる。限局性インデックスを被験者間で平均し最終的な限局性の評価値とした。限局性の検定には両側 t 検定を用いた。有意水準は $P = 0.05$ とした。

2.3 結果

2.3.1 心理物理実験

3つの心理物理実験を行い、メタコントラスト事態における知覚を測定した。第1の実験では、fMRI 実験の刺激事態において色選択的なマスキングが生じているかどうかを調べるため、ターゲットの後に同色のマスクを呈示した場合と補色のマスクを呈示した場合との間でターゲットの見えやすさを直接比較した。具体的には、同色マスクが呈示された場合のターゲットと等しい見えやすさになるように、補色マスクが呈示された場合のターゲットの色強度をマッチングさせた。その結果、補色マスクを呈示したときのターゲットの色強度を同色マスクを呈示したときの 23% に下げたときに、両者は同等の見えやすさとなった (図 2.4, 第1列, 黒印; $t = 5.04$, $P = 0.007$, $df = 4$, 両側 paired t 検定)。この結果は、同色マスクを呈示したときには補色マスクを呈示したときよりもターゲットが見えにくくなったことを示している。同様の色選択的なマスキング効果は、fMRI 実験に合わせて刺激を複数回反復呈示した場合にも認められた (図 2.4, 第1列, 白印)。

第2の実験ではターゲットの後にマスクを呈示した場合とターゲットのみを単独で呈示した場合との間でターゲットの見えやすさを比較した。実験はマスクの色がターゲットと

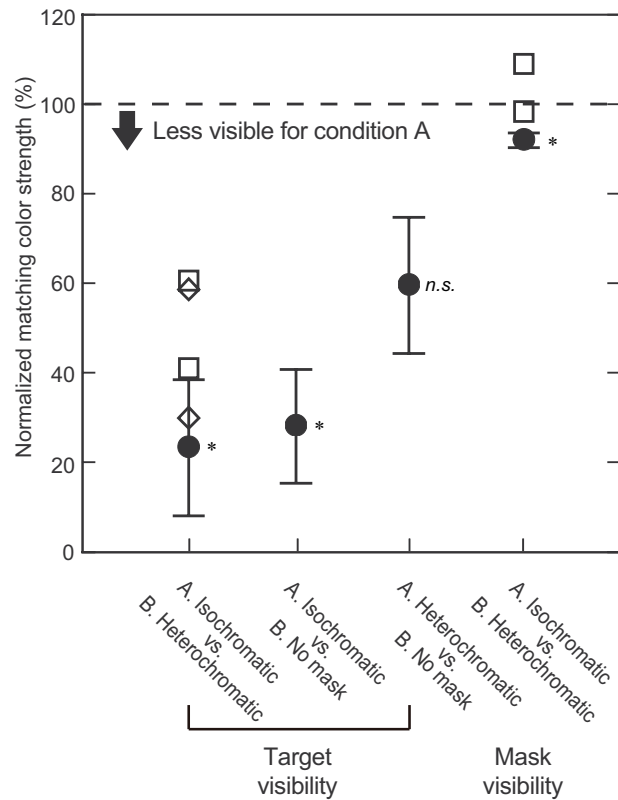


図 2.4 赤・緑刺激のメタコントラストにおける色選択性．心理物理実験の結果を示した．縦軸はマッチング色強度（本文参照）を表し，その値が 100% よりも小さい場合に，図中の条件 A において条件 B よりも刺激が見えにくくなったことを示す．第 1 列目は，ターゲットの後に同色のマスクが呈示された場合と，補色のマスクが呈示された場合との間でターゲットの見えやすさを直接比較した結果を示している．第 2 列目は，ターゲットの後に同色のマスクが呈示された場合と，マスクが呈示されなかった場合との間でターゲットの見えやすさを比較した結果を示している．第 3 列目は，ターゲットの後に補色のマスクが呈示された場合と，マスクが呈示されなかった場合との間でターゲットの見えやすさを比較した結果を示している．第 4 列目は，第 1 列目と同様の刺激において，マスク刺激の見えやすさを比較した結果を示している．黒丸は刺激を 1 回呈示した条件における測定結果で，5 名の被験者の平均値を示す．エラーバーは標準誤差である．正方形印とダイヤモンド印はそれぞれ刺激を 6 回，32 回反復呈示した条件における，2 名の被験者各人に関する測定結果を示している．* 印はマッチング色強度が 100% よりも有意に小さかったことを示す．

同じ場合と補色の場合のそれぞれについて独立に行った。マスクの色がターゲットと同じ場合、マスクを呈示しなかったときのターゲットの色強度をマスクを呈示したときのターゲットの 28% に下げたときに同等の見えやすさとなった (図 2.4, 第 2 列, 黒印; $t = 5.67$, $P = 0.005$)。この結果は、ターゲットと同じ色のマスクを呈示するとマスクを呈示しない場合に比べ、ターゲットの見えやすさが低下することを示している。また、マスクの色がターゲットの補色の場合、マスクを呈示しなかったときのターゲットの色強度をマスクを呈示したときのターゲットの 60% に下げたときに同等の見えやすさとなった (図 2.4, 第 3 列, 黒印; $t = 2.66$, $P = 0.056$)。ただし、この見えやすさの低下は統計的に有意ではなかった。

第 3 の実験では、ターゲットだけでなくマスクの見えやすさも変化している可能性を調べるため、第 1 の実験と同様の同色-補色間の直接比較により、マスクの見えやすさを測定した。その結果、ターゲットに対して補色のマスクの色強度が同色のマスクの 92% のときに同等の見えやすさとなった (図 2.4, 第 4 列, 黒印; $t = 4.76$, $P = 0.013$)。この結果は、ターゲットと同色のマスクの見えやすさが補色のマスクに比べてわずかながら低下することを示している。しかし、このような見えやすさの低下は、fMRI 実験に合わせて刺激を複数回反復呈示した場合には認められなかった (図 2.4, 第 4 列, 白印)。この結果は、この刺激事態においてマスクの見えやすさがほとんど変化しないことを示している。

以上 3 つの実験結果から、マスキングにより見えやすさが著しく低下するのはマスクの色がターゲットと同じ場合であること、および、マスクの見えやすさはほぼ変化せずにターゲットのみの見えやすさが低下することが示された。

2.3.2 fMRI 実験 (初期視覚野)

V1, V2, V3 は大脳における視覚情報処理の比較的初期の段階を担うと考えられている。これらの視覚野は明瞭なレチノトピーを示す。本節ではこれらの視覚野について fMRI 実験の結果を報告する。

2.3.2.1 ローカライズ実験

ローカライズ実験では、各視覚野内において、ターゲット刺激、マスク刺激それぞれの視野位置をレチノトピックに表象する皮質領域を同定するため、ターゲットのみを 16 秒間反復呈示し、その後マスクのみを 16 秒間反復呈示した場合の脳活動を測定した (図 2.2C)。ターゲットとマスクが別個に、位相保存的に表象されているならば、皮質上のターゲット表象領域の活動はターゲットが呈示された時間帯に、マスク表象領域の活動はマスクが呈示された時間帯に増加するはずである。

V1, V2, V3 の実験結果はこの予想に合致したもので、各視覚野の脳活動の時空間分布

は視覚刺激の時空間分布に対応した市松模様状のパターンを示した（図 2.5A, 2.6A, 附図 1-6A）。ターゲットが呈示された時間帯（前半 16 秒間）には視野の中間偏心度領域を表象する皮質領域（図中の黒線に挟まれた領域）で fMRI 応答^{*1}が増加した。これらの皮質領域はターゲットを表象する皮質領域だと考えられる。刺激呈示の開始から fMRI 応答の増加開始には 4 秒程度の遅れが見られたが、これはニューロンが応答してから fMRI 応答が生じるまでのヘモダイナミクスの遅延を反映していると考えられる。他方、マスクが呈示された時間帯（後半 16 秒間）にはターゲット表象領域を挟む皮質領域で活動が増加した。この結果は、マスクがターゲットを挟んで中心視野と周辺視野に呈示されたことによく対応しており、これらの皮質領域はマスクを表象する皮質領域だと考えられる。このような、空間的に分離したターゲットとマスクの脳表象は全被験者の V1, V2, V3 で認められた。

2.3.2.2 メタコントラスト実験

メタコントラスト実験では、マスクの色がターゲットと異なる場合（補色条件）と同じ場合（同色条件）のメタコントラスト刺激をそれぞれ 16 秒間、順に反復呈示した際の脳活動を測定した（図 2.2D）。V1, V2, V3 の各視覚野は同色条件でターゲットが見えにくくなった（図 2.4）ことに対応した活動を示すだろうか？

測定した結果、これらの視覚野で明瞭な脳活動変化が認められた（図 2.5B, 2.6B, 附図 1-6B）。活動の時間的な変化は知覚の変化に対応しており、ターゲットがよく見えた補色条件（前半 16 秒間）で活動が増加し、見えにくくなった同色条件（後半 16 秒間）で低下した。重要なのは、この脳活動変化の原因を刺激の変化に求めることはできず、知覚の変化と密接に関係するものだと考えられる点である。なぜならば、両条件間でターゲットとマスクの色の関係性だけが変わり、ターゲット刺激自体、マスク刺激自体は両条件を通じて全く同じように反復呈示されつづけたに過ぎないからである。このような活動変化は 1 名を除く全被験者の V1, V2, V3 で観察された。

この脳活動の時空間分布（図 2.5B, 2.6B, 附図 1-6B）をローカライズ実験のもの（図 2.5A, 2.6A, 附図 1-6A）と比較してみると、同色条件での活動低下が、ターゲットをレチノトピックに表象する領域（図中黒線に挟まれた領域）に限局する傾向が認められる。典型的な例は図 2.5B の V1_v や図 2.6B の V2_v で、大きな活動低下（図中濃い赤色から濃い青色への遷移）が見られたのは主としてターゲット領域であった。このような限局傾向は各視覚野の 24 サンプル^{*2}中、V1 で 9 サンプル、V2 と V3 でそれぞれ 12 サンプル認められた。このうちの数例では、ターゲット領域の境界付近において特に大きな活動低下が

*1 時間平均からの変化率（パーセント）で表されている。25 ページ 2.2.3.6 参照。

*2 (被験者 6 名) × (左右 2 半球) × (腹側, 背側 2 領域) = 24 サンプル。

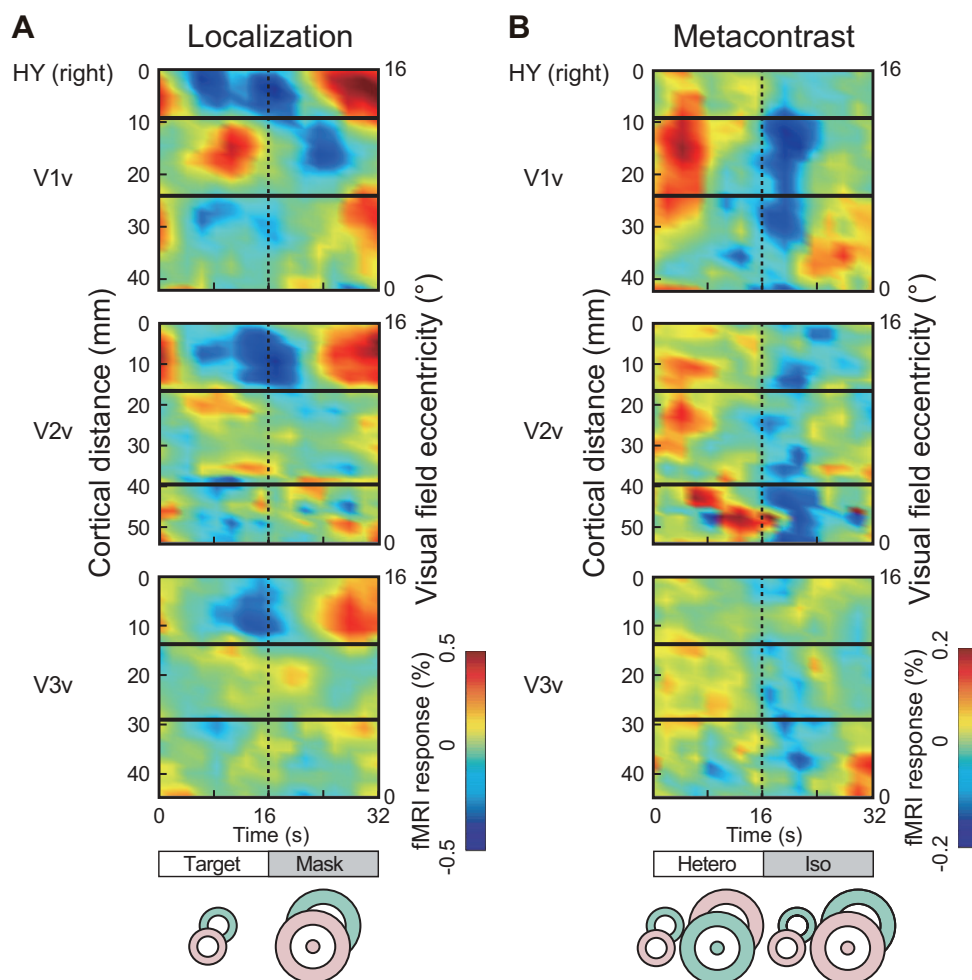


図 2.5 初期視覚野における脳活動の時空間分布 (被験者 HY). V1, V2, V3 の各視覚野内における脳活動の時空間分布を示した. 各パネルの横軸は時刻を, 縦軸は皮質距離 (視野偏心度) を表す. 縦軸の下端は中心窩を, 上端は周辺視野 16° を表す. プロットの色により fMRI 信号の大きさの違いを表している. 横軸に平行に図をトレースすると, ある視野偏心度における脳活動の時系列が読み取れる. (A) ローカライズ実験の結果. 図中横線で挟まれた領域はターゲットをレチノトピックに表象する皮質位置で, ターゲットが呈示された前半 16 秒間で脳活動が増加した. (B) メタコントラスト実験の結果. 同色のマスクが呈示 (後半 16 秒間) されることでターゲットが見えにくくなった際に, 脳活動が低下する傾向が見られた.

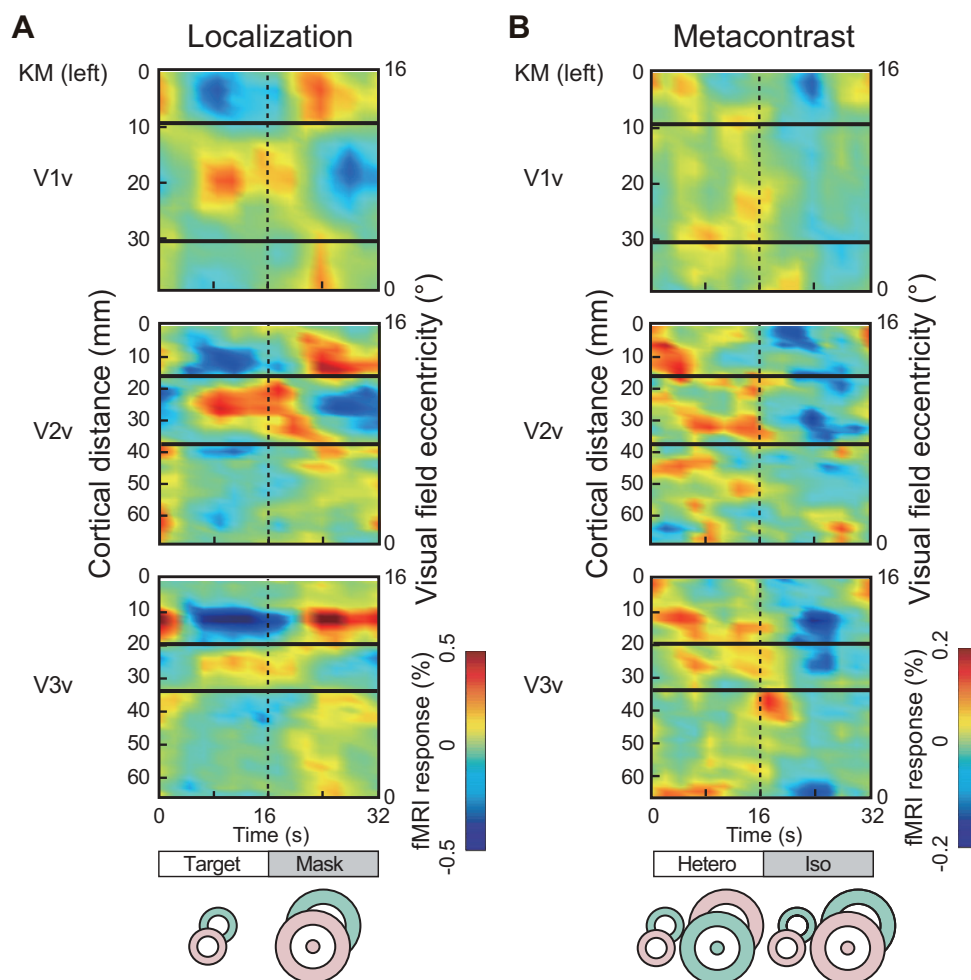


図 2.6 初期視覚野における脳活動の時空間分布 (被験者 KM). V1, V2, V3 の各視覚野内における脳活動の時空間分布を示した. 各パネルの横軸は時刻を, 縦軸は皮質距離 (視野偏心度) を表す. 縦軸の下端は中心窩を, 上端は周辺視野 16° を表す. プロットの色により fMRI 信号の大きさの違いを表している. 横軸に平行に図をトレースすると, ある視野偏心度における脳活動の時系列が読み取れる. (A) ローカライズ実験の結果. 図中横線で挟まれた領域はターゲットをレチノトピックに表象する皮質位置で, ターゲットが呈示された前半 16 秒間で脳活動が増加した. (B) メタコントラスト実験の結果. 同色のマスクが呈示 (後半 16 秒間) されることでターゲットが見えにくくなった際に, 脳活動が低下する傾向が見られた.

見られた。例えば図 2.6B の V2v では、低偏心度側および高偏心度側両方の境界（図中黒線）付近において大きな活動低下が認められた。

脳活動低下の限局傾向は、レチノトピックモーフィング（2.2.3.6 参照）により活動の空間分布を被験者間で平均するとさらに明瞭に確認できた（図 2.7）。図ではメタコントラスト実験の結果（B）をローカライズ実験の結果（A）と並べて示してある。図中の fMRI 応答振幅の符号は、補色条件に比べて同色条件で応答が低下した場合に正となるように定めたものである。図が示すように、特に V2 と V3 では、活動低下（正の応答振幅）はターゲット領域に限局する傾向が確認された。また、局所的に大きな活動低下がターゲット領域の境界付近で認められた。限局傾向は V1 でも認められたが、V2 や V3 ほど明瞭ではなかった。これらの視覚野で観察された、ターゲット領域に選択的な活動低下は、ターゲットだけの見えやすさが低下した知覚（図 2.4）とよく対応している。

このように、脳活動低下は主としてターゲット領域で見られたが、境界を越えてマスク領域にも広がっていた。しかし、ターゲット領域から離れるにつれ低下量がほぼ単調に減少していることから、マスク領域での小さな活動低下はターゲット領域での大きな活動低下の影響が広がって生じた二次的なものである可能性が高く、マスクに対する応答成分の低下を反映しているとは考えにくい。この広がり大きさは、非錯視的な色刺激および輝度刺激に対する fMRI 応答の広がり [80] と同程度であった。

活動低下の限局性をさらに解析するため、脳活動の時系列応答をターゲット領域とマスク領域のそれぞれについて被験者間で平均し比較した（図 2.8）。図が示すように、ターゲット領域の応答は色の組み合わせの変化に対応して増減し、ターゲットが見えにくくなった同色条件で明瞭に低下した（図 2.8A）。これとは対照的に、マスク領域の応答変化は不明瞭であった（図 2.8B）。これらターゲット応答とマスク応答の振幅を図 2.9 に示した。ターゲット応答の振幅は V2 と V3 で有意にゼロより大きかった（V2: $t = 3.27$, $P = 0.015$, V3: $t = 3.22$, $P = 0.016$, $df = 6.45$, 回帰 t 検定）。また、V1 では有意に至らなかった（ $t = 2.18$, $P = 0.069$ ）。一方で、マスク応答の振幅はいずれの視覚野でも有意でなかった（V1: $t = 0.70$, $P = 0.511$, V2: $t = 0.44$, $P = 0.676$, V3: $t = 1.13$, $P = 0.301$ ）。

最後に、限局性インデックス（2.2.3.6 参照）を用いて、応答のターゲット領域への限局性を定量化した。このインデックスはターゲット領域に応答が限局する場合に正の値をとり、応答が完全にターゲット領域に集中した場合には最大値 1 をとる。図 2.10 に示したように、インデックスは V1, V2, V3 のいずれにおいても正の値を示し、応答がターゲット領域に限局する傾向がうかがえる。このインデックスは V2 において有意にゼロより大きかった（ $t = 4.60$, $P = 0.006$, $df = 5$, 両側 t 検定）。一方、V1 や V3 では有意でなかった（V1: $t = 1.43$, $P = 0.213$, V3: $t = 1.48$, $P = 0.200$ ）。

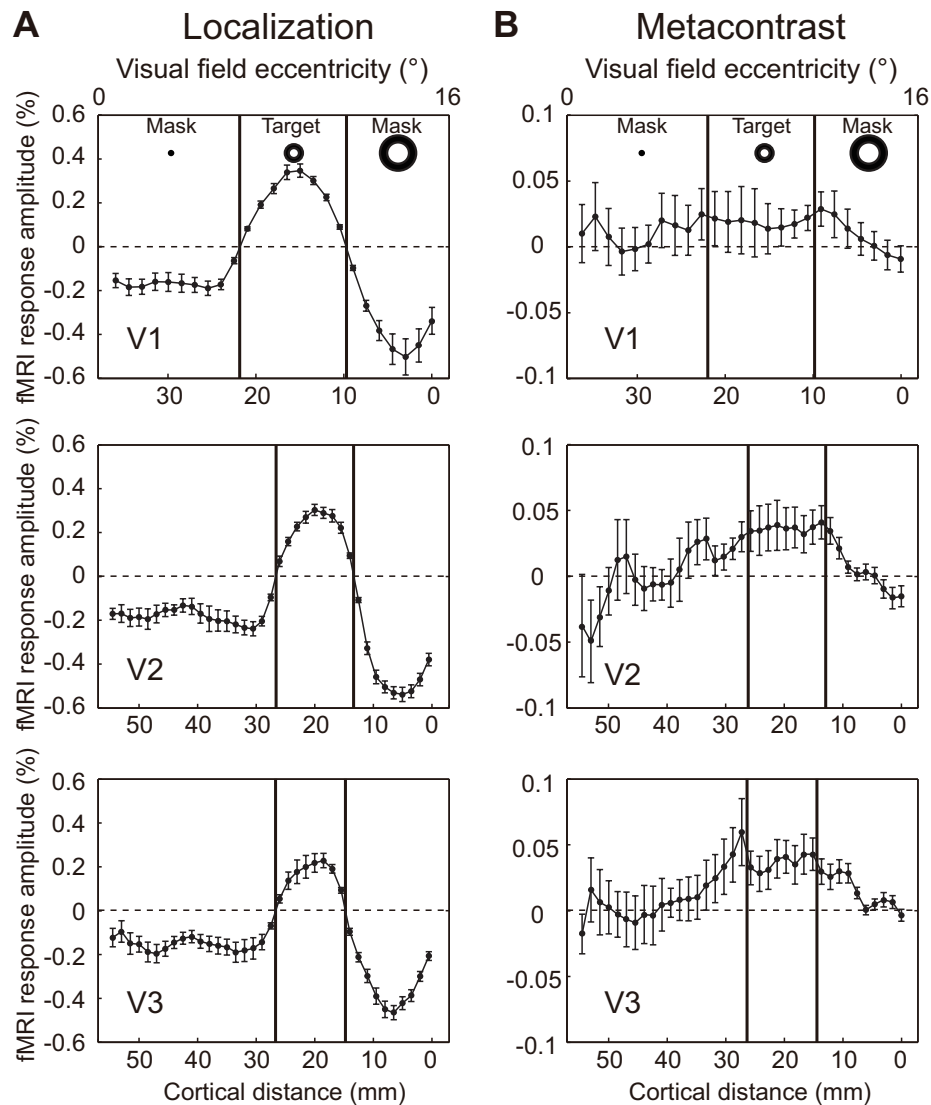


図 2.7 初期視覚野における脳活動の空間分布 (被験者間平均). 各パネルの横軸は皮質距離 (視野偏心率), 縦軸は fMRI 応答振幅を表す. 応答振幅の符号は脳活動が前半 16 秒間で増加し, 後半 16 秒間で低下した際に正となる向きにとっている. レチノトピックモーフィング法により, 皮質位置-視野偏心率対応の左右半球間差, 腹側・背側間差, 個人差を吸収して平均した. エラーバーは標準誤差である. (A) ローカライズ実験の結果. 正の応答振幅を示した皮質領域がターゲットをレチノトピックに表象する領域である. (B) メタコントラスト実験の結果. 後半 16 秒間の同色マスク呈示に伴う脳活動低下 (正の応答振幅) が, ターゲットをレチノトピックに表象する皮質領域に局限する傾向が見られた.

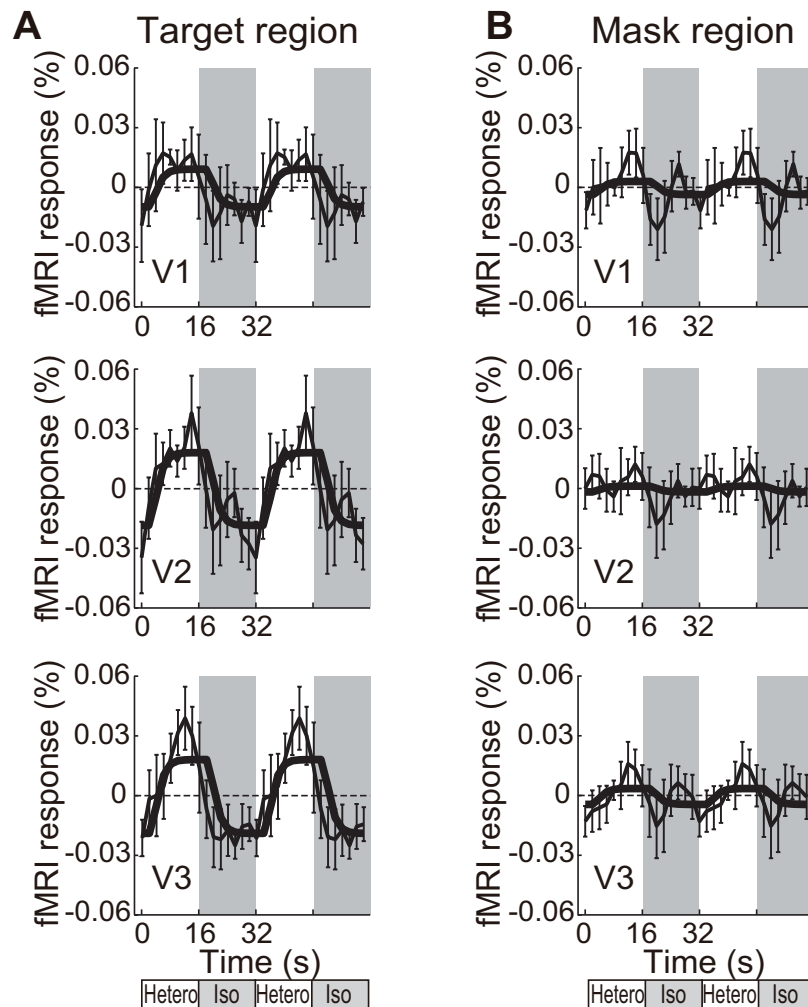


図 2.8 脳活動時系列の比較：ターゲット領域 vs. マスク領域（被験者間平均）。メタコントラスト実験における脳活動の時系列を示した。細線は観測値，太線はフィッティングした応答モデル関数である。応答の周期性を見やすくするために，横（時間）軸方向に2回繰り返してプロットした。エラーバーは標準誤差である。ターゲット領域（A）では，マスクの色がターゲットと同じになった後半の16秒間で脳活動が低下したのに対し，マスク領域（B）における活動低下は不明瞭であった。

2.3.3 fMRI 実験（高次視覚野）

V4v, V8, V3A, V3B, V7, MT+, LOc は V1, V2, V3 よりも高次の視覚処理を担うと考えられている。本節ではこれらの視覚野について fMRI 実験の結果を報告する。

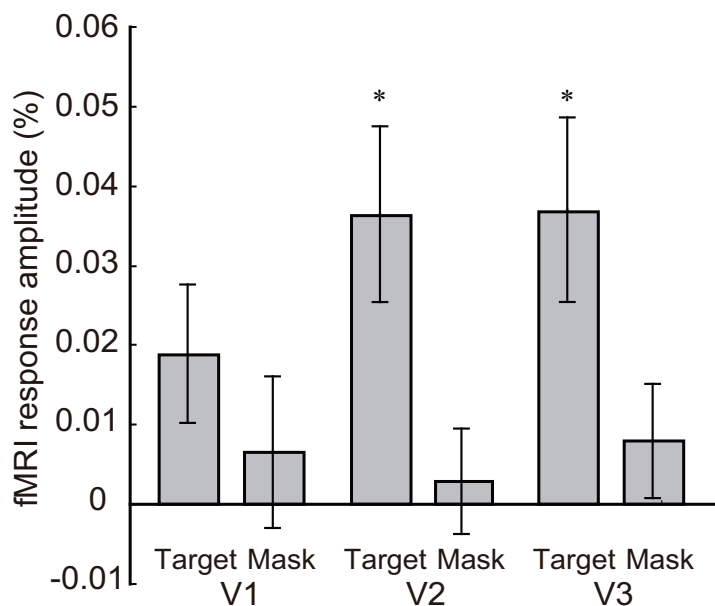


図 2.9 応答振幅の比較：ターゲット領域 vs. マスク領域（被験者間平均）. メタコントラスト実験における fMRI 応答の振幅をターゲット領域とマスク領域のそれぞれについて示した。振幅値が大きいほど後半 16 秒間で脳活動が大きく低下したことを示す。エラーバーは標準誤差である。* 印は振幅がゼロより有意に大きいことを示す。

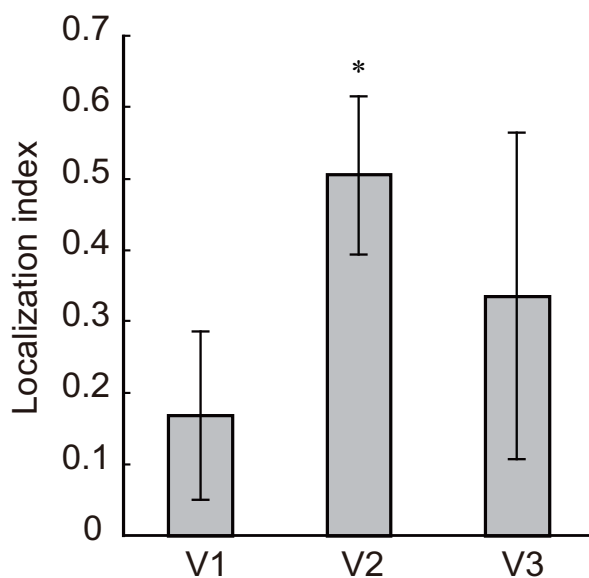


図 2.10 視覚野毎の限局性インデックス（被験者間平均）. インデックスはターゲット領域に応答が限局する場合に正の値をとり，応答が完全にターゲット領域に集中した場合には最大値 1 をとる。エラーバーは標準誤差である。* 印はインデックス値がゼロより有意に大きいことを示す。

2.3.3.1 ローカライズ実験

V4v, V8, V3A, V3B, V7, MT+, LOc の7つの視覚野について、ローカライズ実験における脳活動の時空間分布を図 2.11A に示した。V1, V2, V3 の場合（図 2.5A, 2.6A, 附図 1-6A）とは異なり、ターゲットに対する応答とマスクに対する応答が空間的に分離して観測されることはほとんどなかった（V4v, V3A では一部のサンプルで分離する傾向が見られたものの明瞭ではなかった）。皮質位置によらず、ターゲットが呈示された前半の16秒間に比してマスクが呈示された後半の16秒間で応答が強くなる傾向が観察された。この結果は、これらの視覚野については、今回のターゲットに対する応答とマスクに対する応答をレチノトピックに分離できないことを示している。ターゲットよりもマスクに対して強く応答したことは、視野内で占める面積がマスクの方が大きかったからだと推察される。

2.3.3.2 メタコントラスト実験

メタコントラスト実験における脳活動の時空間分布を図 2.11B に示した。初期視覚野の場合（図 2.5B, 2.6B, 附図 1-6B）と同様に、これらの視覚野は明瞭な脳活動変化を示した。脳活動の変化の仕方はターゲットの見えやすさの変化に対応しており、ターゲットがよく見えた前半16秒間（ターゲットの補色のマスクを呈示）で増加、ターゲットが見えにくくなった後半の16秒間（ターゲットと同じ色のマスクを呈示）で減少した。

脳活動の時系列を全ての皮質距離にわたって平均し、さらに左右半球間、被験者間で平均した結果を図 2.12 に示した。図が示すように、V4v, V8, V3A, V3B, LOc において、脳活動が補色条件で増加し、同色条件で減少するパターンが観察された。このうち、V8 での脳活動変調が非常に顕著であった。

図 2.13 に、脳活動の振幅を初期視覚野（ターゲット領域）の結果と合わせて示した。V8 を除く高次視覚野の応答振幅は V1 と同程度かそれより小さかったのに対し、V8 の応答振幅は特に大きく、V1 の約 3.3 倍であった。高次視覚野の中で応答振幅が有意にゼロより大きかったのは V8 だけであった（V4v: $t = 1.24$, $P = 0.273$, V8: $t = 4.55$, $P = 0.007$, V3A: $t = 1.38$, $P = 0.229$, V3B: $t = 1.64$, $P = 0.165$, V7: $t = -0.37$, $P = 0.730$, MT+: $t = -1.43$, $P = 0.217$, LOc: $t = 1.36$, $P = 0.236$, $df = 6.45$, 回帰 t 検定）。

2.4 考察

実験の結果、以下の2点において、色選択的メタコントラストの知覚に相関する脳活動をヒト大脳で見つけた。第1に、脳活動は同色マスクが呈示されてターゲットが見えにくく

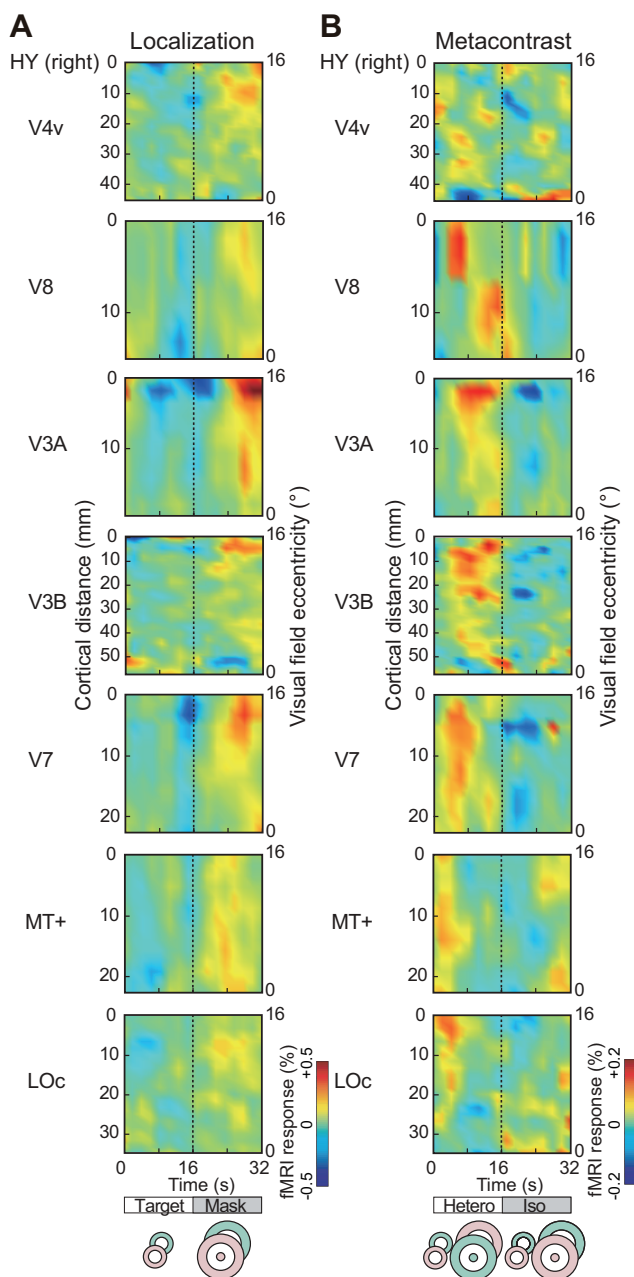


図 2.11 高次視覚野における脳活動の時空間分布 (被験者 HY). V4v, V8, V3A, V3B, V7, MT+, LOc の各視覚野内における脳活動の時空間分布を示した. 各パネルの横軸は時刻を, 縦軸は皮質距離 (視野偏心率) を表す. 縦軸の下端は中心窩を, 上端は周辺視野 16° を表す. プロットの色により fMRI 信号の大きさの違いを表している. 横軸に平行に図をトレースすると, ある視野偏心率における脳活動の時系列が読み取れる. (A) ローカライズ実験の結果. (B) メタコントラスト実験の結果.

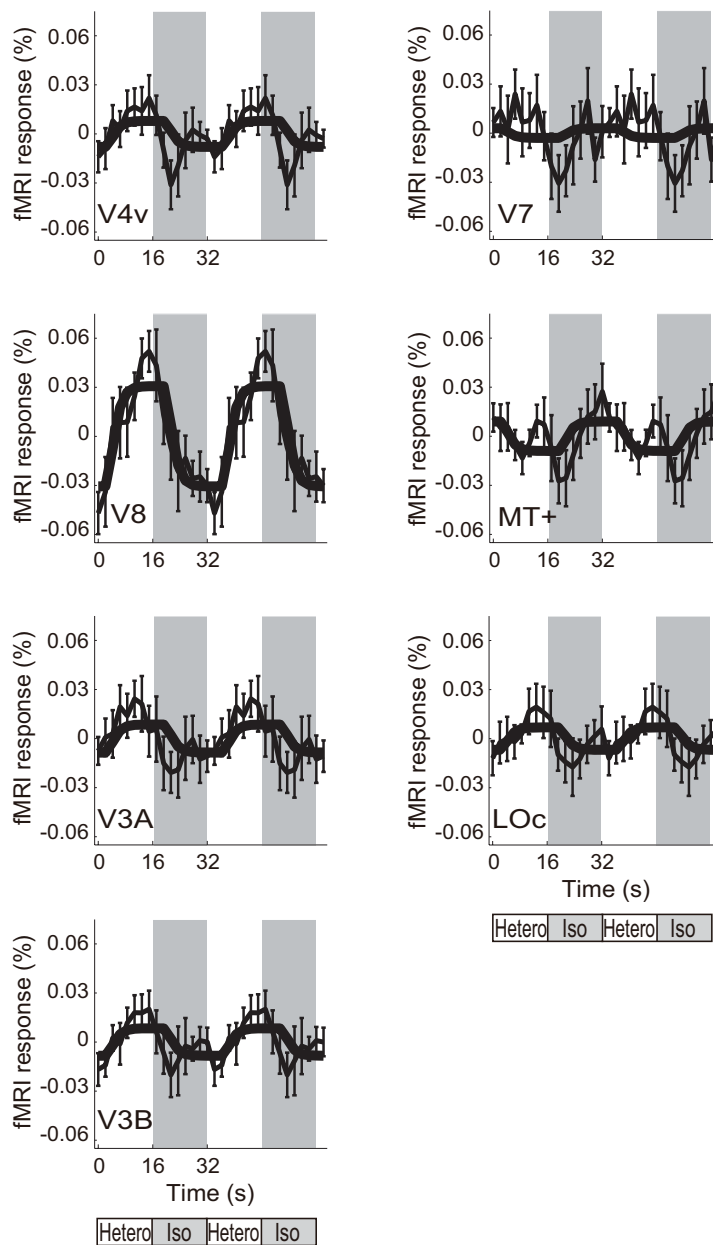


図 2.12 脳活動時系列の視覚野間比較 (被験者間平均). メタコントラスト実験における脳活動の時系列を示した. 細線は観測値, 太線はフィッティングした応答モデル関数である. 応答の周期性を見やすくするために, 横 (時間) 軸方向に 2 回繰り返してプロットした. エラーバーは標準誤差である.

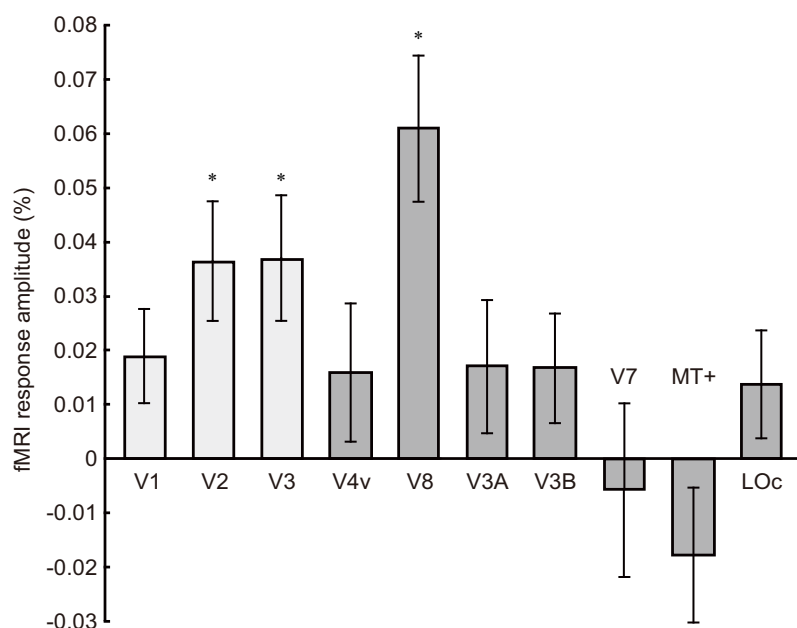


図 2.13 応答振幅の視覚野間比較 (被験者間平均). メタコントラスト実験における fMRI 応答の振幅を示した. 振幅値が大きいほど後半 16 秒間で脳活動が大きく低下したことを示す. V1, V2, V3 についてはターゲット領域のみから抽出された応答の振幅である (図 2.9 より再掲). それ以外の視覚野については視覚野内の全領域から抽出された応答の振幅である. エラーバーは標準誤差である. * 印は振幅が有意にゼロより大きいことを示す.

なった際に, ターゲット刺激自体には変化がないにもかかわらず低下した. そのような脳活動低下は V2, V3, V8 で大きく, 特に V8 で顕著だった. 第 2 に, V1, V2, V3 内では, その脳活動低下がターゲットをレチノトピックに表象する皮質領域に局限する傾向があり, マスク刺激の見え方はほぼ変わらずにターゲット刺激だけが見えにくくなった知覚と対応していた. そのような局限傾向は V2 で顕著だった. 本節では方法論上の特長と限界について述べた後, これらの結果について考察する.

2.4.1 方法論上の特長と限界

2.4.1.1 刺激パラダイム

本実験で用いた刺激パラダイムの特長は, 脳活動を比較したブロック間で局所の刺激変調がない点にある (図 2.2D). すなわち, 網膜上の任意の点は常に一定の時間間隔で赤, 緑, 赤, 緑... と刺激され続けたか (ターゲットまたはマスクに相当する領域), または, 常に刺激されなかったか (背景に相当する領域) のどちらかになるようにし, 大局的な色の組み合わせだけを操作した. この工夫により, 網膜への入力信号を直接反映する脳活動成

分を定常にすることで、大局的な色処理および色アウェアネスに関連する活動成分だけを取り出した。このような刺激パラダイムはメタコントラストの色選択性を巧みに利用することで初めて可能になった。

一方で、今回のパラダイムには、補色条件と同色条件の間での相対的な脳活動差しか分からず、ターゲットに対する応答の絶対的な低下量が分からないという限界がある。このため、観測された脳活動変化が同色条件での活動低下によるものではなく、補色条件での活動増加によるものである可能性も残される。しかし、ターゲットの見えやすさが補色条件で増加してはならず同色条件で減少していること（図 2.4, 第 2, 3 列）、および、一般にマスキングに伴ってニューロンの応答 [55, 56] も fMRI 応答 [57] も減少することから、その可能性は非常に低いと考えられる。

2.4.1.2 色成分と輝度成分

今回用いた刺激には色成分だけでなく輝度成分もあったため（2.2.1.3 参照）、観測した脳活動には色処理だけでなく輝度処理を反映したものも含まれていた可能性がある。両成分を錐体信号の尺度で比較すると、輝度成分は色成分の 2.2 倍で、他方、V1 の色感度は輝度感度の 2 から 4 倍程度 [42, 44, 45] であることから、V1 で観測された脳活動の半分以上は色処理を反映したものであると考えられる。しかし、いずれにしても、ターゲットとマスクが互いに等輝度であったことから、観測された脳活動変化のほとんどは両刺激の間の色の組み合わせに関する処理を反映したものであることは疑いない。

2.4.2 大脳視覚野における色処理

心理物理実験の結果、L-M 錐体反対軸上の赤と緑に関してメタコントラストが色選択的であることが示された（図 2.4）。この結果は、色選択的メタコントラストに、錐体反対機構よりも高次の、赤と緑を別々に処理する機構が関与していることを示唆している。メタコントラストが色選択的になるのはターゲット信号が入力されたのと同じ色を処理する機構にマスク信号が入力された場合にのみ、これら 2 つの信号が干渉するからだと考えられる。L-M 軸上の色刺激についてメタコントラストの色特性を測定した先行研究が 1 例あるが、同研究においても本研究の結果を支持する、明確な色選択性が確認されている [54]。

さらに、脳活動測定実験の結果、ヒト大脳、特に V2, V3, V8 において、このメタコントラストの色選択性に相関する脳活動が観察された（図 2.13）。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機構があることを示唆している。錯視刺激ではない色刺激について、V1 と V2 の応答特性を調べた先行 fMRI 研究 [42, 81] は、これらの視覚野が L-M 軸上の赤と緑に対して対称的な応答を示し、錐体反対機構がヒト大脳にも存在することを示唆したが、本研究の結果は、それより高次の非錐体反対的な機構

も大脳に存在することを示唆している。

2.4.3 色アウェアネスの神経相関

脳活動測定の結果、色選択的メタコントラストに伴う V1, V2, V3 の活動低下が、錯視的に見えにくくなった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ことが示された (図 2.7, 2.8, 2.9, 2.10)。この結果は、これらの視覚野に、網膜上の刺激分布ではなく主観的な色アウェアネスの空間分布を表象する仕組みがあることを示唆している。

色刺激ではないが、メタコントラストが生じる刺激事態においてネコやサルの V1 においてニューロンの活動を記録した研究では、ターゲットを受容野内に含むニューロンの応答がマスク呈示によって抑制されることが繰り返し示されている [55, 56, 82]。本研究で観察されたターゲット領域での脳活動低下は、これらの電気生理学研究の結果と一致している。一方で、メタコントラストが生じている際のヒト脳活動を fMRI で測定した Haynes らによる研究では、V1 のターゲット領域で脳活動の低下が観測されなかった [57]。しかし、同研究はサイズの小さなターゲット (直径 0.8°) とそれに境界が接するマスクを用いていたため、皮質上のマスク領域で生じた応答がターゲット領域の応答に混入し、空間解像力に限界のある fMRI ではターゲット領域の応答変化を分離検出できなかった可能性が高い。本研究は刺激デザインを工夫することでこのような混入を最小化したため (2.1 参照)、ターゲット応答の変化を検出することができたのだろう。この推論を支持する結果が、メタコントラストに類似したマスク錯視である standing wave of invisibility (SWI) [56] *³に関するヒト fMRI [83, 84] やサル光学イメージング [85] 研究により示されている。これらの研究ではターゲットのアウェアネスが錯視的に消失した際に V1 のターゲット領域の脳活動が低下することが確認されている。

初期視覚野で今回見つけたこの位相保存的な色アウェアネス表象は、高次の「色中枢」領野だけが色のアウェアネスにとって重要であるとする古典的な見方とは対照的に、初期視覚野の活動も色アウェアネスに密接に結びついていることを示している。近年、輝度次元においては、V1 がアウェアネスに深く関わっている証拠が閾近傍刺激 [86] や同時マスクング刺激 [87–90] を用いた脳イメージング研究により蓄積されてきている。本研究は、色次元においても、初期視覚野の活動とアウェアネスの間に強い関係があることを新たに示した。これらの視覚野における高度に色選択的で位相保存的な表象が色アウェアネスにとって重要な意味を持っている可能性が高い。

他方で、今回解析した 10 個の視覚野の中で、色アウェアネスの錯視的な消失に伴って脳活動が最も大きく低下したのは高次視覚野の V8 であった (図 2.13)。この結果は、初

*³ ターゲットの後だけでなく、前にもマスクが呈示される視覚マスクング。ターゲットとマスクが時間的、空間的に重ならない点ではメタコントラストと共通している。

期視覚野だけでなく V8 の活動も色のアウェアネスに深く関わっていることを示唆している。V8 におけるレチノトピーは明瞭でないため、V1 などの初期視覚野に対して行ったように、ターゲット領域の脳活動だけを取り出して解析することはできなかった。このため、今回観測した V8 の脳活動はターゲットに対する応答とマスクに対する応答が合わさったものになっており、初期視覚野の解析結果と同じ条件で比較することはできない。しかし、解析結果にマスク応答が含まれているとは言っても、マスクを補色-同色条件間で共通して呈示し、ターゲットとマスク色の組み合わせだけを変化させるという刺激パラダイムにより、マスク刺激自体に対する応答成分は両条件間で相殺されていると仮定できる。したがって、今回観測された V8 の強い応答は、マスクに対する応答が混入したことによるものではなく、ターゲットとマスクの大局的な色の組み合わせに関する処理、または、それと排他的ではないが、色のアウェアネスに関する処理を反映したものであると考えられる。一方で、他の高次視覚野が色のアウェアネス関わっていることを積極的に示す証拠は得られなかった。

第 3 章

メタコントラストの色選択性 心理物理実験

3.1 序論

第 2 章では、L-M 錐体反対軸上の赤と緑について、色選択的メタコントラストの知覚特性と、それに対応する脳活動特性を調べた結果を報告した。しかし、第 2 章の実験では、もう 1 つの錐体反対軸である S-(L+M) 軸上の青と黄や、軸外の間色についてのメタコントラストの特性は調べておらず、実験の結果得られた知見が他の色についても敷衍できるかどうかは分からない。そこで、L-M 軸上の 2 色だけでなく、S-(L+M) 軸上および軸外の等輝度 8 色のマスクそれぞれについて、メタコントラストの色チューニング、すなわち、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キングの強さがどう変化するかを一対比較法 [91] で調べた。

メタコントラストの色選択性は閾上の色刺激を用いた研究ではじめて報告された [50]。その研究では、ターゲットやマスクの色はマンセル色票から選ばれた赤、緑、青、黄のいずれかで、ターゲット色とマスク色の全ての組み合わせについて、メタコントラスト刺激を被験者に見せ、ターゲットの色が見えたかどうかを判定させた。その結果、ターゲットの色が最も見えにくくなるのはマスクの色がターゲットと同じときであることが明らかになった。さらに、後の研究で、閾上 14 色の等輝度刺激についてターゲットの見えやすさをマスクの色ごとに点数付けさせる実験が行われ、メタコントラストの強い色選択性が確認された [53]。

近年、色ターゲットの検出閾値を測定する方法により、メタコントラストの色選択性に関わる色機構が推定された [54]。同研究では、刺激の色は錐体反対空間において定義され、ターゲットの検出閾値がマスクの色ごとに測定された。その結果、色メタコントラストの特性は次の 2 点において錐体反対機構だけからでは説明できないことが示された。第

一に、例えば、L-M 軸上の緑のマスクは緑のターゲットを検出しにくくするのに、赤のターゲットの検出はほとんど妨げないなど、補色の関係にある2色を分離して処理する非錐体反対的な機構の関与が示唆された。第二に、軸外の間景色マスクによって見えにくくなるのは、マスク色に近い狭い範囲の色のターゲットだけであることから、中間色に特化した機構の関与が示唆された。色メタコントラストのこのような特性は、色順応下でパターン刺激の検出閾値を測定することによって発見された、心理物理学的な高次色機構 [30, 31] と類似している。また、この色メタコントラストの心理物理特性と、サル大脳の一部のニューロンが示す強い色選択性 [22-24, 27-29] との類似性も興味深い。

このように、検出閾値を測定した実験の結果は、メタコントラストの色選択性に錐体反対機構よりも高次の色機構が関わっていることを示唆している。これに対し、閾上刺激のメタコントラストについては、その色選択性に関与する色覚機構に関する知見は限られている。本研究の脳活動測定実験（第2章）は閾上刺激を用いて行ったので、測定された脳活動がどのような知覚特性に関係しているのかを検討するために閾上メタコントラストの色特性を把握したい。また、私たちの日常の視覚経験の多くは閾上の視対象によるものである。閾上知覚の特性を明らかにすることは重要である。

そこで、本研究では閾上刺激の色メタコントラストについて、1) 補色の関係にある2色を分離して処理する機構が L-M 軸上の色に限らず一般的に存在するか、2) 軸外の間景色に固有の処理機構があるか、3) 各機構が担当する色の範囲はどれくらいか、を明らかにすることを目的とした心理物理実験を行った。

3.2 方法

3.2.1 被験者

被験者は正常色覚および正常矯正視を有する成人2名であった。そのうちの1名は著者であった。両名とも実験の目的を知っていた。

3.2.2 視覚刺激呈示装置および刺激の較正

視覚刺激はグラフィックスカード VSG2/4 (Cambridge Research Systems 社製) を搭載したパーソナルコンピュータ VersaProVA10 (NEC 社製) にて作製し呈示した。グラフィックスカードは RGB 各 14 ビットの階調を有していた。刺激は CRT モニタ GDM-17SE2T5 (ソニー社製) にて呈示した。モニタの解像度は 1024×768 ピクセル、リフレッシュレートは 100 Hz であった。被験者は暗室内で椅子に座って顎台を使用し刺激を観察した。視距離は 34 cm であった。モニタのガンマ補正、および、視覚刺激の輝度と色度の較正は 2.2.1.2 節に記載した方法で行った。

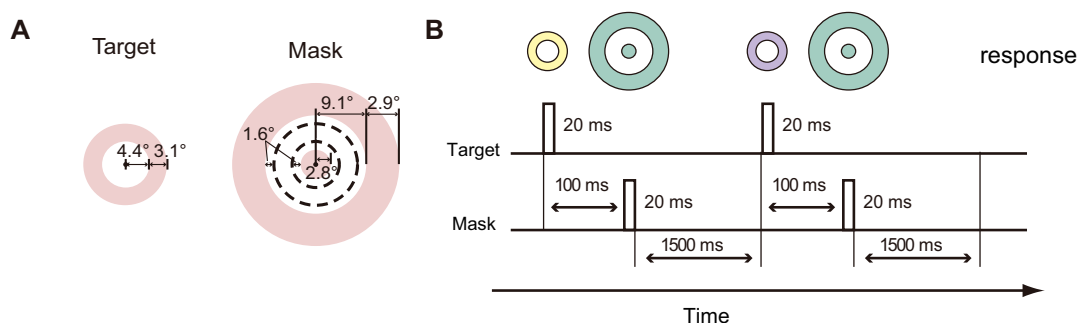


図 3.1 視覚刺激。(A) 視覚刺激はリング状のターゲット刺激とそれを取り囲むマスク刺激から構成された。ターゲットとマスクは空間的に重ならないよう配置された。(B) ターゲットの少し後にマスクを呈示することでターゲットが見えにくくなる(メタコントラスト)。実験の1試行ではこのメタコントラスト刺激を2回呈示した。2回の呈示の間でマスクの色は共通で、ターゲットの色が変化した。被験者はどちらのターゲットがより見えやすいかを回答した。

3.2.3 視覚刺激および実験デザイン

視覚刺激はリング状のターゲット刺激とそれを取り囲むマスク刺激の2つであった(図 3.1A)。マスクは中心窩近傍の円盤と周辺視野のリングから構成されていた。刺激の中心には注視点が設けられた。ターゲットの内半径は視角で 4.4°, 幅は 3.1° であった。マスクを構成する円盤の半径は 2.8°, リングの内半径は 9.1°, 幅は 2.9° であった。ターゲットとマスク間には 1.6° の間隙が設けられた。このターゲットとマスクを、順に 100 ミリ秒の SOA で呈示することで、メタコントラスト錯視を生じさせた(図 3.1B)。ターゲットとマスクの呈示時間はそれぞれ 20 ms であった。

ターゲット色とマスク色のさまざまな組み合わせについて、マスキング効果の強さを一対比較法 [91] で測定した。実験に先立ち、被験者は 5 分間の暗順応の後、白色背景に 5 分間順応した。実験の1試行では上記メタコントラスト刺激を2回呈示した(図 3.1B)。試行内でマスクの色は固定され、ターゲットの色が1回目呈示と2回目呈示の間で変化した。被験者は注視点を固視するよう教示されていた。被験者は1試行が終わるたびに、1回目呈示、2回目呈示のどちらのターゲットが見えやすかったかをボタン押しで回答した。実験の1ランではマスクの8色それぞれについて、ターゲットの8色が総当たりになるような $8 \times {}_8C_2 = 224$ 試行が行われた。試行の呈示順はランダムであった。各被験者につき15ランの実験を行った。これに加え、ターゲットを単独で呈示し、色による見えやすさの違いを測定するベースライン実験を2ラン行った。実験デザインはマスクが呈示されないことを除いて主実験と同じであった。

3.2.4 視覚刺激の色

ターゲットとマスクの色は背景と等輝度 (50 cd/m^2) の8色から選ばれた (図 3.2). これらの色は知覚的に彩度がほぼ等しく, 色差もほぼ等間隔であった [23, 92]. これらの色の MacLeod-Boynton 色空間 [18] における $[L/(L+M), S/(L+M)]$ 座標値 (それぞれ $L-M$, $S-(L+M)$ 方向に相当する) はそれぞれ (0.713, 1.134), (0.691, 1.890), (0.657, 2.081), (0.621, 1.860), (0.601, 1.134), (0.623, 0.378), (0.657, 0.187), (0.693, 0.409) であった. 錐体出力の計算には Smith-Pokorny の錐体分光感度特性 [9] を用いた. 以降, 色の指定は図中の角度 によって行う. 背景は標準光源 C 相当の白 (0.657, 1.134) であった. 8つの刺激色は, その錐体コントラスト (刺激への錐体応答を背景への錐体応答に対する比で表したものを) を角度毎にプロットすると, 3角関数状に変化するように定められたものであった (図 3.2B). したがって, 錐体応答を線形に組み合わせて得られる任意の出力は, その出力値を刺激の角度毎にプロットすると3角関数状に変化する. 本実験では, メタコントラスト関わる色機構のチューニングが3角関数で記述できるかどうかを調べることで, その機構の錐体線形性を検討した.

3.2.5 データ解析

データ解析は次の手順で行った.

1. 各マスク色に対し, ターゲット色の選択確率 (ある色のターゲットが他の色のターゲットより見えやすいと判断される確率) を計算した.
2. 選択確率から各ターゲット色の知覚強度 (見えやすさ) を Thurstone の比較判断の法則ケース V [91] に基づいて尺度化した. ターゲットを単独呈示した場合の知覚強度も同様に尺度化した.
3. ターゲット色ごとに, ターゲットを単独呈示した場合の知覚強度からマスクを呈示した場合の知覚強度を減算し, 見えやすさの減少幅 (マスキング強度) を算出した.
4. マスキング強度を線形に正規化し, 見えやすさの減少幅が最も大きいターゲット色で1, 最も小さいターゲット色で0となるようにした. ここで, 一対比較の結果に基づいて得られる知覚強度の尺度は原点を任意にとれる間隔尺度であり, その絶対値に意味はなく, ターゲット色間の相対値にしか意味がない. このため, ここでの正規化はデータ表示をしやすいするための便宜上のもので, 解析結果には一切の影響を与えない. また, 同じ理由から, 異なるマスク色の間でマスキング強度を比較することは, 実験の原理上できない.
5. Wilcoxon の符号付順位検定を用い, ターゲットがマスクと同色の場合とマスクの補

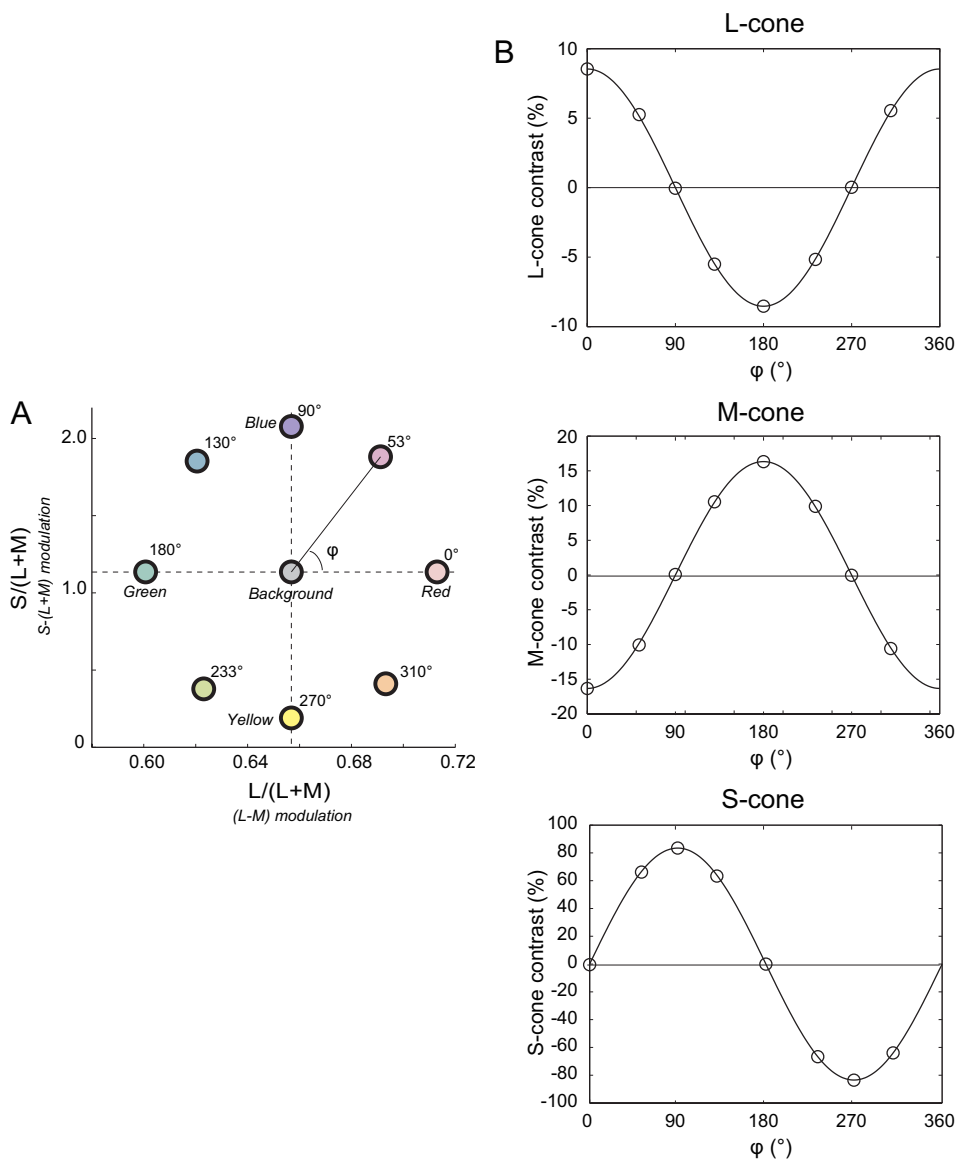


図 3.2 視覚刺激の色。(A) 視覚刺激の色は MacLeod-Boynton 空間 [18] 上で定義された、知覚的にほぼ等間隔の等輝度 8 色であった。図中横軸は L-M 錐体反対軸方向 (赤-緑) の変化を、縦軸は S-(L+M) 反対軸方向 (青-黄) の変化を表す。(B) これら 8 つの色は、錐体コントラストの関数としてプロットすると、3 角関数状に変化するよう定められた。したがって、これらの刺激に対する錐体応答を線形に組み合わせて得られる任意の出力は、その出力値を刺激の角度毎にプロットすると 3 角関数状に変化する。

色の場合との間でマスク強度に差があるかを検定した．有意水準は $P = 0.05$ とした．

6. マスクの色ごとに，マスク効果が及ぶ色範囲の広さ（チューニング幅）を推定するため，マスク強度をターゲット色の角度ごとにプロットしたものにモデル関数 [23]

$$\hat{y} = [hwr(\cos(\phi - \phi_0))]^n$$

（ hwr は負数をゼロに切り上げる半波整流処理を表す）を最小 2 乗フィッティングした．フリーパラメータは位相 ϕ_0 ，指数 n であった．チューニング幅はフィットされたモデル関数の半値半幅で表した．指数 n が 1 のとき，チューニング幅は錐体出力の線形結合から計算されるものに合致する．このとき半値半幅は 60° になる．

3.3 結果

図 3.3 はマスク強度がターゲットの色に依存してどのように変化するかをマスクの色ごとに示したものである．図中のマスク強度値はターゲットを単独で呈示した場合に比べ，マスクを呈示した場合にどれだけターゲットが見えにくくなったかを示しており，見えやすさの低下幅が最も大きかったターゲット色で 1 を，最も小さかったターゲット色で 0 を取るよう正規化している（3.2.5 参照）．正規化に先立って，マスクの有無やマスクの色の違いによって知覚強度の分散に有意な差が認められないことを確認した．

いずれの被験者においても，マスクの色と同じ色（図中白丸）あるいは最も近い色のターゲットで強いマスク効果が観察された．8 色のマスク中，被験者 KM（図 3.3A）では 6 色（ 0° ， 130° ， 180° ， 233° ， 270° ， 310° ），被験者 MT（図 3.3B）では 4 色（ 53° ， 180° ， 233° ， 310° ）のマスクにおいて，マスクと同色のターゲットが最も強くマスクされた．

一方，マスクの色から 180° 離れた補色のターゲットは，少数の例を除き，あまりマスクされなかった．例えば，両被験者において 0° （L-M 軸上の赤）のマスクは 180° （L-M 軸上の緑）のターゲットに対しては最小のマスク効果しか及ぼさなかった．他の多くのマスク色でも同様の傾向であった．例外は被験者 KM（図 3.3A）の 270° と 310° （S-(L+M) 軸上の黄付近）のマスク，被験者 MT（図 3.3B）の 90° と 270° （S-(L+M) 軸上の青と黄）のマスクで，色のターゲットも一定程度マスクした．ただし，これらの例においても，補色のターゲットは同色のターゲットほどにはマスクされなかった．

図 3.4 はマスク強度をターゲットがマスクと同色の場合と補色の場合のそれぞれについて平均したものである．いずれの被験者においても，補色のターゲットでは同色の

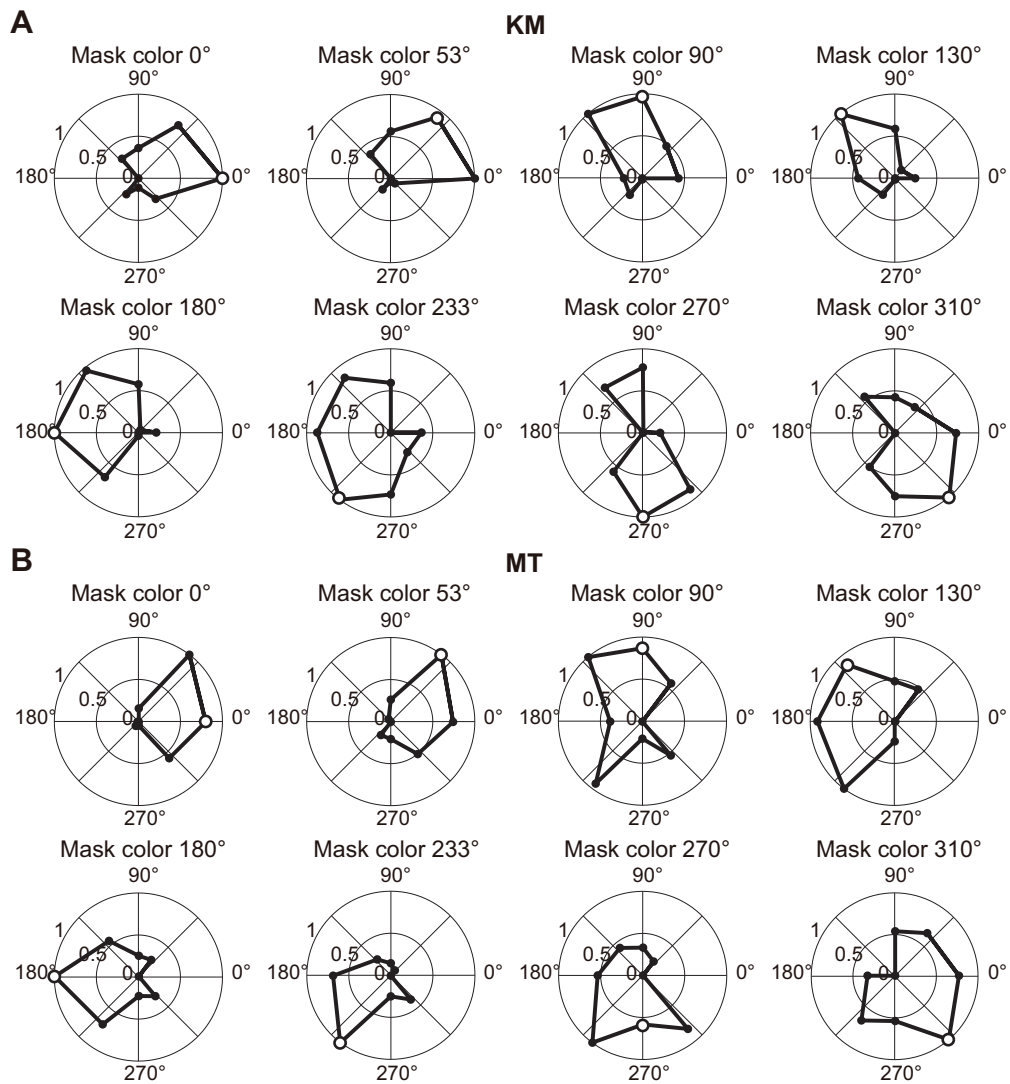


図 3.3 マスキングの色選択性．マスキング強度をターゲット色の関数としてプロットしたものである．パネルの違いはマスク色の違いに対応する．極座標の角度は図 3.2A の ϕ に対応し，ターゲットの色を表す．原点からの距離はマスキング強度を表す．丸印が各ターゲット色において観察されたマスキング強度である．白丸印はマスクと同色のターゲットにおけるマスキング強度である．マスキング強度は見えやすさの低下幅が最も大きかったターゲット色で 1 を，最も小さかったターゲット色で 0 を取るように正規化している．(A) は被験者 KM，(B) は被験者 MT の結果．

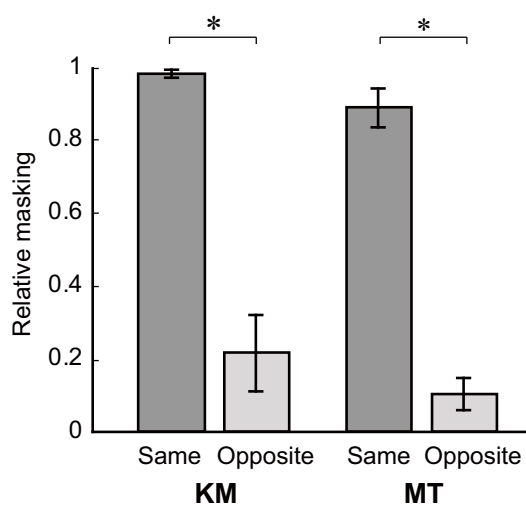


図 3.4 ターゲットとマスクが同色 (same) および補色 (opposite) の関係にある場合のマスク強度。図 3.3 のデータより、ターゲットとマスクが同色の関係にある場合、補色の関係にある場合の測定点を抽出し、それぞれについてマスク強度を平均した。エラーバーは標準誤差である。* 印は有意差 ($P < 0.05$) を表す。

ターゲットに比べて、受けたマスク効果が顕著に小さいことが確認できる。この同色と補色の間でのマスク強度の差は両被験者において統計的に有意であった (Wilcoxon の符号付順位検定, KM: $T = 36$, $P = 0.014$, MT: $T = 36$, $P = 0.014$, $n = 8$)。

図 3.5 はメタコントラストのチューニング幅を推定した結果を示している。チューニング幅はマスク強度をターゲット色の関数としてプロットしたものにフィッティングしたモデル関数の半値半幅として定量化した (図 3.5A, 方法参照)。結果、いずれの被験者においても、L-M または S-(L+M) 軸上の色のマスクと、軸外の間接色のマスクとの間でチューニング幅はほとんど変わらなかった (図 3.5B)。そこで、軸上と軸外のデータを合算してチューニング幅を推定したところ、被験者 KM では $65.4 \pm 10.4^\circ$ (95% 信頼区間)、被験者 MT では $66.9 \pm 7.7^\circ$ であった。

3.4 考察

実験の結果、メタコントラストにおいて、マスクの色がターゲットに類似しているほど強いマスクが生じること (図 3.3)、および、S-(L+M) 軸付近の色のマスクを除いて、マスクの色に対して補色のターゲットはほとんどマスクされないことが示された (図 3.3, 3.4)。この結果は、メタコントラストにおいてターゲットとマスクの色の組み合わせごとにターゲットが知覚される頻度を調べた研究 [50]、ターゲットの見えやすさを点数づけした研究 [53]、ターゲットの検出閾値を測定した研究 [51, 52, 54] の結果と一致している。

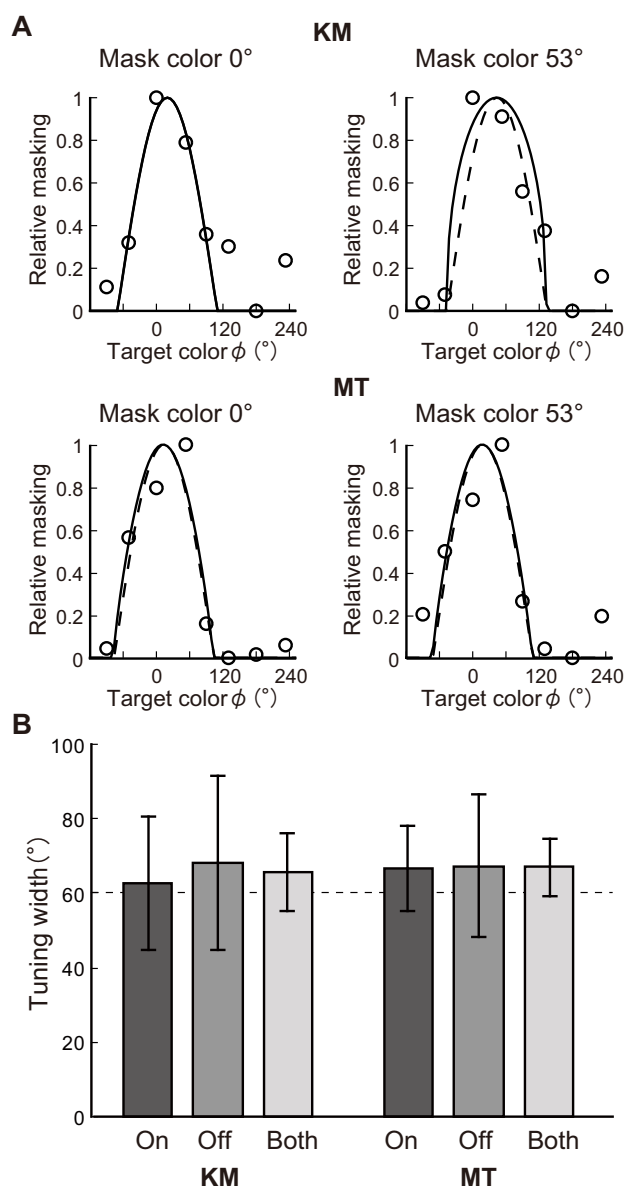


図 3.5 マスキングが及ぶ色範囲の広さ(チューニング幅)。(A)チューニング幅は、マスキング強度をターゲット色の関数としてプロットしたものにフィッティングしたモデル関数(方法参照)の半値半幅として定量化した。丸印は測定されたマスキング強度、実線はフィッティングされたモデル関数、破線は錐体出力の線形結合から予想されるチューニングである。軸上色マスクの例として 0°の結果を、軸外色マスクの例として 53°の結果を示した。(B)L-M 軸上および S-(L+M) 軸上(on)の色マスク、軸外(off)の中間色マスク、両者の合算(both)、においてチューニング幅を推定した。破線は錐体出力の線形結合から予想されるチューニング幅(60°)である。エラーバーは 95% 信頼区間である。

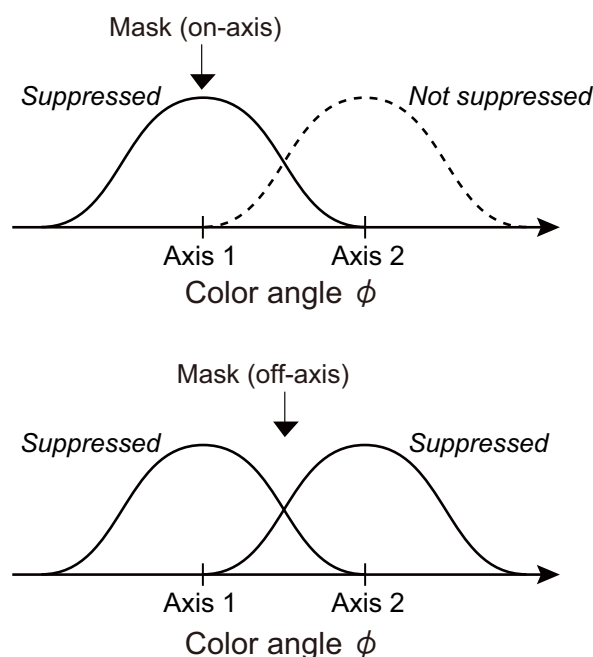


図 3.6 軸上の色機構だけを仮定し，マスキングが及ぶ色範囲を軸上色のマスクと軸外色のマスクで比較したもの．軸上色のマスクは2つの機構のうち1つしか抑制しない（上）のに対し，軸外の中間色マスクは2つの機構を抑制する（下）ため，軸上色のマスクに比べて軸外色のマスクの方がマスキングする色範囲が広がることが予想される．色角度は図 3.2A の ϕ に対応する．

これに加えて本研究は新たに2つのことを示した．第一に，メタコントラストの色チューニングの幅が $L-M$, $S-(L+M)$ 軸上の色のマスクと軸外の中間色のマスクとで同程度であることを示した（図 3.5）．図 3.6 に示したように，もしメタコントラストに関わっているのが軸上の機構だけならば，軸上色のマスクと軸外の中間色マスクでチューニング幅が異なると予想される [30] が，そのような違いは観察されなかった．このことから，軸外の中間色を選択的に処理する機構も色選択的メタコントラストに関与している可能性が高い．第二に，そのチューニングの幅が錐体出力の線形結合から予想されるものと同程度であることを示した（図 3.5）．この結果は，少なくとも本研究で用いた刺激におけるメタコントラストには錐体出力を線形に組み合わせて色を表象する機構が主に関与していることを示唆している．一方で，1例の先行研究 [53] が，メタコントラストの色チューニングが上記予想よりも狭い場合があることを報告しており，本研究の結果と一致しない．この不一致は刺激や測定法の違いに起因している可能性があるが，同先行研究は予備的な報告であるため，現時点では詳しく検討することができない．

興味深いことに，本研究の結果において $L-M$ 軸上の赤と緑のマスクは補色のターゲットをあまりマスキングしなかったのに対し， $S-(L+M)$ 軸上の青と黄のマスクは補色の

ターゲットも一定程度マスキングする例が見られた。この違いはこれら2系統の信号が変換される過程の違いを反映している可能性がある。少なくともサルでは、L-M 信号と S-(L+M) 信号とでは外側膝状体から大脳に伝えられる経路が解剖学的に異なることが知られている [93]。

メタコントラストの色選択性に錐体反対機構よりも高次の色機構が関与していることを示唆する結果は、閾上の刺激についてだけでなく、複数の先行研究 [51, 52, 54] ターゲットの検出閾値を測定することによっても示されている。このことから、閾上刺激と閾近傍刺激について同じ機構がはたらいているかは不明だが、どちらのメタコントラストにおいても高次の色機構が関わっていると考えられる。また、色順応 [30]、同時色対比 [94]、色ノイズマスキング [95]、SWI 錯視 [96] (43 ページ参照) においても、非錐体反対的な機構の関与が示唆されており、このような高次の色機構はメタコントラストだけでなく広範な色知覚に関わっている可能性が高い。

第4章

総合考察

本章では本研究の実験結果および結果から示唆されることをまとめた後、ヒト大脳における色機構、および、その機構と色アウェアネスとの関係について考察する。そして今後の展望を短く述べた後、結論を示す。

4.1 結果のまとめ

第2章で報告した心理物理実験では L-M 錐体反対軸上の赤や緑のマスクが同色のターゲットを強くマスキングするのに対し、補色のターゲットはほとんどマスキングしないことを示した(図 2.4)。この色選択的な特性は、メタコントラストが赤と緑の信号を同一の機構内で処理する錐体反対過程で生じるのではなく、それより高次の、両信号を分離して別々の機構で処理する過程で生じることを示唆している。

そして、この色選択的メタコントラストを経験している際の被験者の脳活動を fMRI によって測定し、ターゲット刺激によって引き起こされた V2, V3, V8 の応答が、同色のマスクによってターゲットが見えにくくなった時に低下することを示した(図 2.13)。この結果は、ヒト大脳に赤と緑を別個に処理する神経機構があって、それらが色のアウェアネスに深く関わっていることを示唆している。

さらに、レチノトピックな初期視覚野 (V1, V2, V3) について脳活動の空間分布を詳しく解析した結果、メタコントラストに伴う脳活動低下が、ターゲットをレチノトピックに表象する皮質領域に集中する傾向があることが分かった(図 2.7, 2.8, 2.9, 2.10)。この活動分布は、メタコントラストにおいて消えるのがマスク刺激のアウェアネスではなく、ターゲット刺激のアウェアネスだけであるという事実に対応しており、初期視覚野における視覚表象と色のアウェアネスに密接な対応関係があることを示している。

第3章で報告した心理物理実験ではこれら L-M 軸上の赤と緑だけでなく、S-(L+M) 軸上の色や軸外の中間色を含む 8 色の刺激について、メタコントラストの色チューニング

を測定した。その結果、一部の例外を除き、マスクの色に対して補色のターゲットはほとんどマスキングされないこと（図 3.3, 3.4）、マスキングの色チューニングの幅が $L-M$ 、 $S-(L+M)$ 軸上の色のマスクと軸外の間間色のマスクとで同程度であること（図 3.5）を示した。これらの結果は、さまざまな色を別個に、多軸的に処理する高次の色機構群が色選択的メタコントラストに關与していることを示唆している。また、メタコントラストの色チューニングの幅が錐体出力の線形結合から予想されるものと同程度であったこと（図 3.5）から、その各機構は錐体出力を線形に組み合わせることで色を表象していることが示唆される。

4.2 メタコントラストの色選択性と大脳における多軸色機構

第2章の fMRI 実験と第3章の心理物理実験の結果を総合すると、 $L-M$ 軸、 $S-(L+M)$ 軸上の色だけでなく、中間色を含むさまざまな色について、その色だけを専門に処理する機構がヒト大脳に存在することが示唆される。大脳には $L-M$ 、 $S-(L+M)$ の2軸によって色を表象する錐体反対機構とは異なる、多軸の機構群が存在している可能性が高い。メタコントラストが色選択的になるのはターゲット信号が入力されたのと同じ色を処理する機構にマスク信号が入力された場合にのみ、これら2つの信号が干渉するからだと考えられる。

この考えを支持して、ヒト大脳に多軸の色機構群が存在することを示唆する fMRI 研究が最近2例報告された [32, 33]。これらの研究ではさまざまな色の刺激を被験者に呈示した際の脳活動を測定し、得られた脳活動画像を画素ベースで多変量解析することで脳の空間的な応答パターンを推定した。その結果、 $V1$ をはじめとする複数の視覚野において、刺激の色ごとに異なる活動パターンが生じていることが示された。これは、ヒト大脳がさまざまな色を異なるニューロン群により表象していることを示唆している。また、サル $V2$ の神経活動を光学的にイメージングした研究からも色の多軸表象を支持する結果が得られている [97]。その研究では、 $V2$ 内の脳表面において、刺激の色ごとに強く応答する領域が異なることが示されている。これは、色ごとにそれを担当して表象するニューロンが異なり、同じ色を担当するニューロンが空間的にまとまって脳表面上に配置されていることを示唆している。それに加え、同研究は見た目の近い色ほど脳表面上でも近接して表象される傾向があることも合わせて報告している。

広く引用されている多段階色情報処理モデル [21] によると、視床の外側膝状体レベルまでに形成された $L-M$ 、 $S-(L+M)$ の2つの錐体反対信号（図 4.1A）が大脳において線形に組み合わせられて回転されることで、軸外の間間色の表象が形成される（図 4.1B）。このとき、自然発火レベルが低いいため負応答ができない大脳特有のニューロンによって応答が半波整流され、補色の関係にある2色が分離表象される。これにより、さまざまな色が

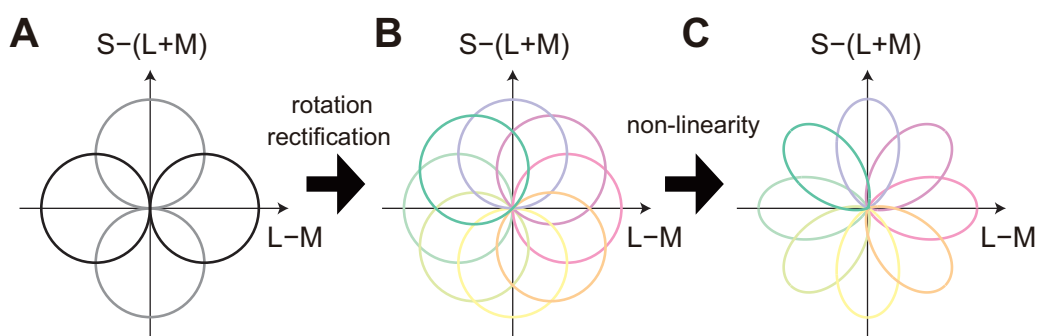


図 4.1 多軸色表象の形成モデル． $L-M$ ， $S-(L+M)$ の 2 つの錐体反対信号 (A) が線形に組み合わせられて回転され，軸外の間景色の表象が形成される (B)．また，このとき信号が半波整流され，補色のペアはそれぞれ分離されて別個に表象されるようになる．さらに，これらの色表象に非線形処理が加えられ，表象する色の範囲が狭められる (C)．

個別のチャンネルによって多軸的に表象される．後に提案されたモデル [46] では，これらの色表象にさらに非線形処理が加えられ，表象する色の範囲が狭められる (図 4.1C)．これは大脳ニューロンには錐体出力の線形結合から予想されるものより狭い範囲の色にしかなんて応答しないものが多く存在する [22-24, 27-29] ことに対応させたものである．本研究の結果は色選択的メタコントラストがこの多段階処理過程のうち，大脳での多軸色表象レベルで生じていることを示唆している．その中でも特に錐体出力を線形に組み合わせて表象する機構のレベル (図 4.1B) で生じている可能性が高い．

4.3 大脳視覚野における色アウェアネス処理

今回調べた 10 個の視覚野のうちで顕著な活動低下を示した $V2$ ， $V3$ ， $V8$ はいずれも色情報処理に関わるとされる腹側経路 [98] の視覚野であった．ただし，興味深いことに，腹側経路内で $V2/V3$ と $V8$ の中間に位置すると考えられている $V4v$ での活動低下は小さかった．色アウェアネスの処理は $V4v$ をバイパスして行われている可能性がある．

色選択的メタコントラストにおいてターゲット信号にマスク信号が干渉する脳の間所としては $V2/V3$ と $V8$ が有力な候補である．どちらで干渉が生じている場合でも，ターゲット刺激とマスク刺激の間の空間的な距離と時間的な距離を超えて相互作用が生じているので，その仕組みが説明されなければならない (ターゲットとマスクの間には第 2 章の実験では 1.8° ，第 3 章の実験では 1.6° の間隙があり，また，マスクはターゲットよりも 100 ミリ秒以上遅れて呈示された)．以下，この干渉が $V2/V3$ で起きている可能性と $V8$ で起きている可能性を順に検討する．

ターゲット信号とマスク信号の干渉が $V2$ や $V3$ で生じていると仮定すると，その干渉

が1) 古典的受容野内の相互作用, 2) 高次視覚野からのフィードバック [99–101], 3) 視覚野内での長距離水平結合 [99] を通じて起きている可能性が考えられる。

このうち, まず1) 古典的受容野内での相互作用の可能性はあまり高くないと考えられる。ヒト視覚野の受容野サイズを見積もった最新の fMRI 研究 [102] によると, V2 や V3 の受容野サイズが本研究のターゲット刺激相当の視野偏心度で上記の間隙を大きく超えることはない。また, サルの電気生理学研究からも V2 や V3 の受容野サイズは本研究の刺激の間隙よりも小さいことが示されている [103–108]。

次に, 2) 高次視覚野からのフィードバックを通じてマスク信号がターゲット信号に干渉している可能性もあまり高くない。この場合, ターゲット信号が高次の視覚野から V2 や V3 にフィードバックされて求心性のマスク信号と出会うと考えられる [99–101]。しかし, この仮説では, ターゲットが見えにくくなった際にターゲットをレチノトピックに表象する領域だけの応答が抑制された (図 2.7, 2.8, 2.9, 2.10) ことを説明するのが難しい。これは, V3 よりも高次の視覚野は明瞭なレチノトピーを保持していない (図 2.11A) ため, フィードバックされた信号もターゲット領域への限局性を保っていない可能性が高いからである。

最後に, 3) 視覚野内での長距離水平結合を通じてマスク信号がターゲット信号に干渉した可能性は有り得る。サル V1 では色刺激に対するニューロンの応答が, そのニューロンの受容野の外に呈示された別の色刺激によって抑制される例が報告されている [24]。このとき, 応答の早期成分も抑制されることから, この抑制は高次視覚野からのフィードバックではなく, 視覚野内の水平結合を介してなされている可能性が高い。さらに, そのような長距離抑制は同じ色に応答するニューロン同士の間を選択的に生じる傾向があり, 補色の関係にある色に応答するニューロンの間ではあまり生じないことも同研究によって報告されている。ヒトの V2 や V3 でも同様の色選択的な長距離水平結合が存在する可能性は低くなく, そのような結合を通じてターゲットに対する応答がマスク信号によって妨害された可能性がある。この場合, V8 で観察された顕著な脳活動低下は, V2/V3 レベルでの活動抑制がフィードフォワード的に伝達されたものである可能性が高い。

他方, ターゲット信号とマスク信号の干渉が V8 で生じている場合に可能性が高いのは, ニューロンの受容野内で両信号が干渉しているというシナリオである。ターゲット刺激に対して応答しているニューロンがそのターゲット信号の処理を完了する前に, それがマスク信号に置き換えられてしまうのかもしれない。V2 や V3 における求心性のターゲット信号は V8 からのフィードバック信号が適切なタイミングで来ないと減衰すると仮定すると, V2 や V3 で見られた活動低下を説明することができる。この考えはメタコントラストを説明するために提案された object substitution 仮説 [109] と類似している。

以上をまとめると, ターゲット信号とマスク信号の干渉が V2/V3 内での長距離水平結合, または, V8 での受容野内相互作用を介して生じている可能性が考えられる。前者の

場合、V2 や V3 で見られた脳活動低下は信号干渉を直接反映したものであり、V8 で見られた脳活動低下はその干渉によって減衰した求心性のターゲット信号を V8 が受け取ったことを反映していると考えられる。後者の場合、V8 で見られた脳活動低下は信号干渉を直接反映したものであり、V2 や V3 で見られた脳活動低下は V8 での信号干渉の結果をフィードバック的に受け取ったことを反映していると考えられる。

いずれにしても、干渉が起きた視覚野が色選択的メタコントラストにおいて決定的に重要であることは確かである。他方で、アウェアネスそのものを最終的に決定しているのは干渉が起きた視覚野自体である可能性と、干渉後の信号が送られた先の視覚野である可能性の2つが考えられる。そのどちらであるかを決定することは今後の課題として残される。

4.4 今後の展望

本研究はメタコントラストにおいて、ターゲットとマスクの色の類似性によってマスキング効果が劇的に変わることを利用して、脳内の色機構と色アウェアネスとの関係を探った。メタコントラストにおけるマスキング効果が二刺激の類似性によって変わるのには、実は色次元においてだけでなく、輝度の次元においても同様であることが知られている [110]。例えば、背景より明るい白のマスクは、同じく白のターゲットを強くマスキングするのに、黒のターゲットはマスキングしないことが示されている。さらに、驚くべきことに、メタコントラストにおけるマスキング効果は線画刺激において形の類似性にも依存する [111]。例えば、複数の4角形から構成されるマスクは3角形のターゲットよりも、同じ4角形のターゲットを見えにくくする。これらの事実から、メタコントラストにおけるアウェアネスの消失には、色次元に限らず他の様々な視覚次元においても多軸の機構が関与していて、ターゲットとマスクが類似していて同一の軸内で表象される場合にターゲットが見えなくなる、という仮説を導くことができる。そうであるならば、本研究で開発したメタコントラストの類似性を利用した実験パラダイムは、他の視覚次元にも拡張して応用することができる。これは、脳にはどのような視覚属性が何通り表象されているのかを明らかにするための有効な手段になり得る。

4.5 結論

ヒト脳には錐体反対機構よりも高次の色機構が存在する。そこでは特定の色を選択的に処理する機構が集まって多軸的な色表象を形成している。メタコントラストでは、その各機構内で同色の信号同士が干渉することにより、色選択的なアウェアネス消失が生じていると考えられる。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。

参考文献

- [1] Pointer MR, Attridge GG. The number of discernible colours. *Color Res Appl* 23:52-53, 1998.
- [2] Linhares JM, Pinto PD, Nascimento SM. The number of discernible colors in natural scenes. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 25:2918-2924, 2008.
- [3] Newton I. *Optiks*. Smith and Walford, London, 1704.
- [4] Wandell BA. *Foundations of vision*. Sinauer Associates, Inc., MA, 1995.
- [5] Young T. On theory of light and colours. *Phil Trans R Soc* 92:12-48, 1802.
- [6] Grassman H. Zur theorie der farbenmischung. *Poggendorf's Annalen Physik Chemie* 89:69-84, 1853.
- [7] Maxwell JC. Experiments on colours, as perceived by the eye, with remarks on colour-blindness. *Trans R Soc Edinburgh* 21:275-98, 1855.
- [8] Vos JJ, Walraven PL. On the derivation of the foveal receptor primaries. *Vision Res* 11:799-818, 1971.
- [9] Smith VC, Pokorny J. Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. *Vision Res* 15:161-171, 1975.
- [10] Stockman A, Sharpe LT. The spectral sensitivities of the middle- and long-wavelength-sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype. *Vision Res* 40:1711-1737, 2000.
- [11] Hering E. *Outlines of a theory of the light sense*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 1874.
- [12] Berlin B, Kay P. *Basic color terms: their universality and evolution*. University of California Press, Berkeley, CA, 1969.
- [13] Webster MA, Webster SM, Bharadwaj S, Verma R, Jaikumar J, Madan G, Vaithilingam E. Variations in normal color vision. III. Unique hues in Indian and United States observers. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 19:1951-1962, 2002.

- [14] Komatsu H. Mechanisms of central color vision. *Curr Opin Neurobiol* 8:503-508, 1998.
- [15] Gegenfurtner KR, Kiper DC. Color vision. *Annu Rev Neurosci* 26:181-206, 2003.
- [16] Solomon SG, Lennie P. The machinery of colour vision. *Nat Rev Neurosci* 8:276-286, 2007.
- [17] Wald G. The Receptors of human color vision. *Science* 145:1007-1016, 1964.
- [18] MacLeod DI, Boynton RM. Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. *J Opt Soc Am* 69:1183-1186, 1979.
- [19] Derrington AM, Krauskopf J, Lennie P. Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *J Physiol* 357:241-265, 1984.
- [20] Krauskopf J, Williams DR, Heeley DW. Cardinal directions of color space. *Vision Res* 22:1123-1131, 1982.
- [21] De Valois RL, De Valois KK. A multi-stage color model. *Vision Res* 33:1053-1065, 1993.
- [22] Hanazawa A, Komatsu H, Murakami I. Neural selectivity for hue and saturation of colour in the primary visual cortex of the monkey. *Eur J Neurosci* 12:1753-1763, 2000.
- [23] De Valois RL, Cottaris NP, Elfar SD, Mahon LE, Wilson JA. Some transformations of color information from lateral geniculate nucleus to striate cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 97:4997-5002, 2000.
- [24] Wachtler T, Sejnowski TJ, Albright TD. Representation of color stimuli in awake macaque primary visual cortex. *Neuron* 37:681-691, 2003.
- [25] Stoughton CM, Conway BR. Neural basis for unique hues. *Curr Biol* 18:R698-699, 2008.
- [26] Mollon JD. A neural basis for unique hues? *Curr Biol* 19:R441-442, 2009.
- [27] Kiper DC, Fenstemaker SB, Gegenfurtner KR. Chromatic properties of neurons in macaque area V2. *Vis Neurosci* 14:1061-1072, 1997.
- [28] Komatsu H, Ideura Y, Kaji S, Yamane S. Color selectivity of neurons in the inferior temporal cortex of the awake macaque monkey. *J Neurosci* 12:408-424, 1992.
- [29] Yasuda M, Banno T, Komatsu H. Color selectivity of neurons in the posterior inferior temporal cortex of the macaque monkey. *Cereb Cortex* 20:1630-1646, 2010.
- [30] Krauskopf J, Williams DR, Mandler MB, Brown AM. Higher order color mechanisms. *Vision Res* 26:23-32, 1986.

- [31] Krauskopf J. Higher order color mechanisms. In: *Color vision: from genes to perception.*, edited by Gegenfurtner KR, Sharpe LT. Cambridge University Press, New York, 1999.
- [32] Parkes LM, Marsman JB, Oxley DC, Goulermas JY, Wuerger SM. Multivoxel fMRI analysis of color tuning in human primary visual cortex. *J Vis* 9:1.1-13, 2009.
- [33] Brouwer GJ, Heeger DJ. Decoding and reconstructing color from responses in human visual cortex. *J Neurosci* 29:13992-14003, 2009.
- [34] Bartels A, Zeki S. The architecture of the colour centre in the human visual brain: new results and a review. *Eur J Neurosci* 12:172-193, 2000.
- [35] Tootell RB, Tsao D, Vanduffel W. Neuroimaging weighs in: humans meet macaques in "primate" visual cortex. *J Neurosci* 23:3981-3989, 2003.
- [36] Wade A, Augath M, Logothetis N, Wandell B. fMRI measurements of color in macaque and human. *J Vis* 8:6.1-19, 2008.
- [37] Zeki S. *A vision of the brain.* Blackwell Scientific Publications, Cambridge, 1993.
- [38] Cowey A, Heywood CA. There's more to colour than meets the eye. *Behav Brain Res* 71:89-100, 1995.
- [39] Meadows JC. Disturbed perception of colours associated with localized cerebral lesions. *Brain* 97:615-632, 1974.
- [40] Zeki S, Watson JD, Lueck CJ, Friston KJ, Kennard C, Frackowiak RS. A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci* 11:641-649, 1991.
- [41] McKeefry DJ, Zeki S. The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Brain* 120:2229-2242, 1997.
- [42] Engel S, Zhang X, Wandell B. Colour tuning in human visual cortex measured with functional magnetic resonance imaging. *Nature* 388:68-71, 1997.
- [43] Liu J, Wandell BA. Specializations for chromatic and temporal signals in human visual cortex. *J Neurosci* 25:3459-3468, 2005.
- [44] Mullen KT, Dumoulin SO, McMahan KL, de Zubicaray GI, Hess RF. Selectivity of human retinotopic visual cortex to S-cone-opponent, L/M-cone-opponent and achromatic stimulation. *Eur J Neurosci* 25:491-502, 2007.
- [45] Mullen KT, Dumoulin SO, Hess RF. Color responses of the human lateral geniculate nucleus: [corrected] selective amplification of S-cone signals between the lateral geniculate nucleus and primary visual cortex measured with high-field fMRI. *Eur J Neurosci* 28:1911-1923, 2008.

- [46] Solomon SG, Lennie P. Chromatic gain controls in visual cortical neurons. *J Neurosci* 25:4779-4792, 2005.
- [47] Hadjikhani N, Liu AK, Dale AM, Cavanagh P, Tootell RB. Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nat Neurosci* 1:235-241, 1998.
- [48] Breitmeyer BG, Ogmen H. *Visual Masking: Time Slices Through Conscious And Unconscious Vision, Second Edition*. Oxford University Press, New York, 2006.
- [49] Macknik SL. Visual masking approaches to visual awareness. *Prog Brain Res* 155:177-215, 2006.
- [50] Bevan W, Jonides J, Collyer SC. Chromatic relationships in metacontrast suppression. *Psychonomic Science* 19:367-368, 1970.
- [51] Yellott JI Jr, Wandell BA. Color properties of the contrast flash effect: monoptic vs dichoptic comparisons. *Vision Res* 16:1275-1280, 1976.
- [52] Cavonius CR, Reeves AJ. The interpretation of metacontrast and contrast-flash spectral sensitivity functions. In: *Colour vision: physiology and psychophysics.*, edited by Mollon JD, Sharpe L. Academic Press, London, 1983.
- [53] von der Heydt R, Kaloudis P, Friedman H, Vemuri C. Metacontrast masking reveals narrowly tuned colour channels. *Perception* 27:Supplement 180, 1998.
- [54] Beer D, MacLeod DIA. Color selectivity in metacontrast: asymmetrical and anisotropic. *J Vis* 3:138a, 2003.
- [55] Bridgeman B. Temporal response characteristics of cells in monkey striate cortex measured with metacontrast masking and brightness discrimination. *Brain Res* 196:347-364, 1980.
- [56] Macknik SL, Livingstone MS. Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system. *Nat Neurosci* 1:144-149, 1998.
- [57] Haynes JD, Driver J, Rees G. Visibility reflects dynamic changes of effective connectivity between V1 and fusiform cortex. *Neuron* 46:811-821, 2005.
- [58] Wandell BA. Computational neuroimaging of human visual cortex. *Annu Rev Neurosci* 22:145-173, 1999.
- [59] Stoper AE, Banffy S. Relation of split apparent motion to metacontrast. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 3:258-277, 1977.
- [60] Otto TU, Ogmen H, Herzog MH. The flight path of the phoenix—the visible trace of invisible elements in human vision. *J Vis* 6:1079-1086, 2006.
- [61] Kolers PA, Green M. Color logic of apparent motion. *Perception* 13:249-254, 1984.
- [62] Brainard DH. Colorimetry. In: *OSA Handbook of optics: Volume 1. Fundamentals*,

- Techniques, and Design.*, edited by Bass M. McGraw-Hill, Inc., New York, chapt. 26, p. 26.1-26.54, 1995.
- [63] Cowan W. Displays for vision research. In: *OSA Handbook of optics: Volume 1. Fundamentals, Techniques, and Design.*, edited by Bass M. McGraw-Hill, Inc., New York, chapt. 27, p. 27.1-27.44, 1995.
- [64] Johnson EN, Hawken MJ, Shapley R. The spatial transformation of color in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nat Neurosci* 4:409-416, 2001.
- [65] Foster DH, Bischof WF. Thresholds from psychometric functions: Superiority of bootstrap to incremental and probit variance estimators. *Psychological Bulletin* 109:152-159, 1991.
- [66] Ogawa S, Lee TM, Kay AR, Tank DW. Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 87:9868-9872, 1990.
- [67] Yamamoto H, Ban H, Fukunaga M, Umeda M, Tanaka C, Ejima Y. Large- and small-scale functional organization of visual field representation in the human visual cortex. In: *Visual Cortex: New Research.*, edited by Portocello TA, Velloti RB. Nova Science Publisher, New York, p.195-226, 2008.
- [68] Engel SA, Rumelhart DE, Wandell BA, Lee AT, Glover GH, Chichilnisky EJ, Shadlen MN. fMRI of human visual cortex. *Nature* 369:525, 1994.
- [69] Sereno MI, Dale AM, Reppas JB, Kwong KK, Belliveau JW, Brady TJ, Rosen BR, Tootell RB. Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science* 268:889-893, 1995.
- [70] Yamamoto H, Fukunaga M, Takahashi S, Tanaka C, Ebisu T, Umeda M, Ejima Y. BrainFactory: an integrated software system for surface-based analysis of fMRI data. *Neuroimage* 16:s443, 2002.
- [71] Woods RP, Grafton ST, Holmes CJ, Cherry SR, Mazziotta JC. Automated image registration: I. General methods and intrasubject, intramodality validation. *J Comput Assist Tomogr* 22:139-152, 1998.
- [72] McKeown MJ, Makeig S, Brown GG, Jung TP, Kindermann SS, Bell AJ, Sejnowski TJ. Analysis of fMRI data by blind separation into independent spatial components. *Hum Brain Mapp* 6:160-188, 1998.
- [73] Brockwell PJ, Davis RA. *Time series: theory and methods, Second Edition.* Springer-Verlag, New York, p.14-25, 1991.
- [74] Dijkstra EW. A note on two problems in connexion with graphs. *Numerische Mathematik* 1:269-271, 1959.

- [75] Wandell BA, Chial S, Backus BT. Visualization and measurement of the cortical surface. *J Cogn Neurosci* 12:739-752, 2000.
- [76] Maeda K, Fukunaga M, Nakagoshi A, Yamamoto H, Matsuno T, Tanaka C, Ebisu T, Umeda M, Ejima Y. Isoeccentricity averaging:a new analytical technique for fMRI studies on human visual processing. *Neurosci Res* 46:S57, 2003.
- [77] Boynton GM, Engel SA, Glover GH, Heeger DJ. Linear systems analysis of functional magnetic resonance imaging in human V1. *J Neurosci* 16:4207-4221, 1996.
- [78] Draper NR, Smith H. *Applied regression analysis, third edition*. John Wiley, New York, p.15-46, 1998.
- [79] Worsley KJ, Friston KJ. Analysis of fMRI time-series revisited—again. *Neuroimage* 2:173-181, 1995.
- [80] Cornelissen FW, Wade AR, Vladusich T, Dougherty RF, Wandell BA. No functional magnetic resonance imaging evidence for brightness and color filling-in in early human visual cortex. *J Neurosci* 26:3634-3641, 2006.
- [81] Wandell BA, Baseler H, Poirson AB, Boynton GM, Engel S. Computational Neuroimaging:Color tuning in two human cortical areas measured using fMRI. In:*Color vision:From genes to perception.*, edited by Gegenfurtner KR, Sharpe LT. Cambridge University Press, New York, p.269-282, 1999.
- [82] Bridgeman B. Correlates of metacontrast in single cells of the cat visual system. *Vision Res* 15:91-99, 1975.
- [83] Tse PU, Martinez Conde S, Schlegel AA, Macknik SL. Visibility, visual awareness, and visual masking of simple unattended targets are confined to areas in the occipital cortex beyond human V1/V2. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:17178-17183, 2005.
- [84] Huang J, Xiang M, Cao Y. Reduction in V1 activation associated with decreased visibility of a visual target. *Neuroimage* 31:1693-1699, 2006.
- [85] Macknik SL, Haglund MM. Optical images of visible and invisible percepts in the primary visual cortex of primates. *Proc Natl Acad Sci U S A* 96:15208-15210, 1999.
- [86] Ress D, Heeger DJ. Neuronal correlates of perception in early visual cortex. *Nat Neurosci* 6:414-420, 2003.
- [87] Ohtani Y, Okamura S, Yoshida Y, Toyama K, Ejima Y. Surround suppression in the human visual cortex:an analysis using magnetoencephalography. *Vision Res* 42:1825-1835, 2002.
- [88] Williams AL, Singh KD, Smith AT. Surround modulation measured with func-

- tional MRI in the human visual cortex. *J Neurophysiol* 89:525-533, 2003.
- [89] Zenger Landolt B, Heeger DJ. Response suppression in v1 agrees with psychophysics of surround masking. *J Neurosci* 23:6884-6893, 2003.
- [90] Ejima Y, Takahashi S, Yamamoto H, Goda N. Visual perception of contextual effect and its neural correlates. In: *Representation and brain.*, edited by Funahashi S. Springer Verlag, Tokyo, p.3-20, 2007.
- [91] Thurstone LL. A law of comparative judgment. *Psychol Rev* 34:273-286, 1927.
- [92] De Valois RL, De Valois KK, Switkes E, Mahon L. Hue scaling of isoluminant and cone-specific lights. *Vision Res* 37:885-897, 1997.
- [93] Roy S, Jayakumar J, Martin PR, Dreher B, Saalmann YB, Hu D, Vidyasagar TR. Segregation of short-wavelength-sensitive (S) cone signals in the macaque dorsal lateral geniculate nucleus. *Eur J Neurosci* 30:1517-1526, 2009.
- [94] Smith VC, Pokorny J. Color contrast under controlled chromatic adaptation reveals opponent rectification. *Vision Res* 36:3087-3105, 1996.
- [95] Sankeralli MJ, Mullen KT. Bipolar or rectified chromatic detection mechanisms? *Vis Neurosci* 18:127-135, 2001.
- [96] McKeefry DJ, Abdelaal S, Barrett BT, McGraw PV. Chromatic masking revealed by the standing wave of invisibility illusion. *Perception* 34:913-920, 2005.
- [97] Xiao Y, Wang Y, Felleman DJ. A spatially organized representation of colour in macaque cortical area V2. *Nature* 421:535-539, 2003.
- [98] Ungerleider LG, Haxby JV. 'What' and 'where' in the human brain. *Curr Opin Neurobiol* 4:157-165, 1994.
- [99] Lamme VA, Super H, Spekreijse H. Feedforward, horizontal, and feedback processing in the visual cortex. *Curr Opin Neurobiol* 8:529-535, 1998.
- [100] Lamme VA, Roelfsema PR. The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends Neurosci* 23:571-579, 2000.
- [101] Super H, Spekreijse H, Lamme VA. Two distinct modes of sensory processing observed in monkey primary visual cortex (V1). *Nat Neurosci* 4:304-310, 2001.
- [102] Dumoulin SO, Wandell BA. Population receptive field estimates in human visual cortex. *Neuroimage* 39:647-660, 2008.
- [103] Gattass R, Gross CG, Sandell JH. Visual topography of V2 in the macaque. *J Comp Neurol* 201:519-539, 1981.
- [104] Burkhalter A, Van Essen DC. Processing of color, form and disparity information in visual areas VP and V2 of ventral extrastriate cortex in the macaque monkey. *J Neurosci* 6:2327-2351, 1986.

- [105] Newsome WT, Maunsell JH, Van Essen DC. Ventral posterior visual area of the macaque: visual topography and areal boundaries. *J Comp Neurol* 252:139-153, 1986.
- [106] Felleman DJ, Van Essen DC. Receptive field properties of neurons in area V3 of macaque monkey extrastriate cortex. *J Neurophysiol* 57:889-920, 1987.
- [107] Rosa MG, Sousa AP, Gattass R. Representation of the visual field in the second visual area in the Cebus monkey. *J Comp Neurol* 275:326-345, 1988.
- [108] Rosa MG, Pinon MC, Gattass R, Sousa AP. "Third tier" ventral extrastriate cortex in the New World monkey, Cebus apella. *Exp Brain Res* 132:287-305, 2000.
- [109] Enns JT, Di Lollo V. What's new in visual masking?. *Trends Cogn Sci* 4:345-352, 2000.
- [110] Becker MW, Anstis S. Metacontrast masking is specific to luminance polarity. *Vision Res* 44:2537-2543, 2004.
- [111] Uttal WR. On the physiological basis of masking with dotted visual noise. *Percept Psychophys* 7:321-327, 1970.

本研究に関する論文・学会発表

Maeda K, Yamamoto H, Fukunaga M, Umeda M, Tanaka C, Ejima Y. Neural correlates of color-selective metacontrast in human early retinotopic areas. *J Neurophysiol* 104:2291-2301, 2010.

Maeda K, Yamamoto H, Matsuno T, Fukunaga M, Nakagoshi A, Umeda M, Tanaka C, Ejima Y. Color selective response suppression under metacontrast masking in the human visual cortex [Abstract]. *J Vis* 5(12):29, 29a; Optical Society of America Fall Vision Meeting, Tucson, AZ, 2005.

Maeda K, Fukunaga M, Matsuno T, Yamamoto H, Tanaka C, Ebisu T, Umeda M, Ejima Y. An fMRI analysis of metacontrast masking in human visual areas [Abstract]. *Neuroimage* 19(2):1495; 9th International Conference on Functional Mapping of the Human Brain, New York, NY, 2003.

Maeda K, Fukunaga M, Yamamoto H, Goda N, Tanaka C, Ebisu T, Umeda M, Ejima Y. Isoeccentricity averaging: a new analytical technique for fMRI studies on human visual processing [Abstract]. *Neurosci Res* 46:S57; The Japan Neuroscience Society 26th Annual Meeting, Nagoya, 2003.

前田青広，山本洋紀，江島義道．メタコントラストにおける色選択性の一対比較法による解析．VISION（査読中）．

山城博幸，前田青広，高田まり，山本洋紀，江島義道．等輝度色刺激を用いた視覚マスキング効果の解析．電子情報通信学会技術報告 5(100):7-12, 2005.

前田青広，福永雅喜，中越明日香，山本洋紀，田中忠蔵，恵飛須俊彦，梅田雅宏，江島義道．メタコントラスト事態におけるヒト視覚野の活動 fMRI 研究．電子情報通信学会技術報告 103(81):35-40, 2003.

謝辞

京都大学大学院人間・環境学研究科 教授 齋木 潤 先生には指導教員としてきめ細やかなご指導をいただきました。また、本研究は同学に在学中の研究を研究指導認定退学後に継続して行ったものですが、最後まで研究を続けられるよう格別のご支援をいただきました。

同 助教 山本 洋紀 先生には本研究の全般を通じ、大変親身に、長きに渡りご指導いただき、研究に必要な姿勢、考え方、技術を惜しみなくご教示いただきました。

京都工芸繊維大学 学長 江島 義道 先生には本研究開始当時の指導教員として本研究に導いていただき、また、本論文の完成に至るまでご指導いただきました。

京都大学文学部心理学教室 松野 響 博士には本研究の初期の共同研究者として、お互い学部学生であった頃より楽しく貴重な議論をさせていただきました。

明治国際医療大学脳神経外科学教室 教授 田中 忠蔵 先生、医療情報学教室 准教授 梅田 雅宏 先生、助教 福永 雅喜 先生（現大阪大学 助教）、脳神経外科学教室 前田 明日香 博士には MRI 装置の使用に関し格別のご配慮をいただき、また、いつも深夜にわたる実験を快くご支援いただきました。

京都大学大学院人間・環境学研究科 山城 博幸 さん、京都大学総合人間学部 卒業生 高田 まり さんには本論文第 3 章の研究において、共同研究者として一緒に仕事をさせていただきました。

京都市立芸術大学 教授 高橋 成子 先生、自然科学研究機構生理学研究所 助教 郷田 直一 先生、京都大学大学院人間・環境学研究科 卒業生 阿津川 智洋 さん、谷内 勇介 さん、成田 泰士 さんには fMRI データ解析につきご指導いただきました。

University of Birmingham 番 浩志 博士、京都大学こころの未来研究センター 山本 哲也 博士、University College London 羽倉 信宏 博士には本研究の遂行にあたり貴重なアドバイスをいただきました。

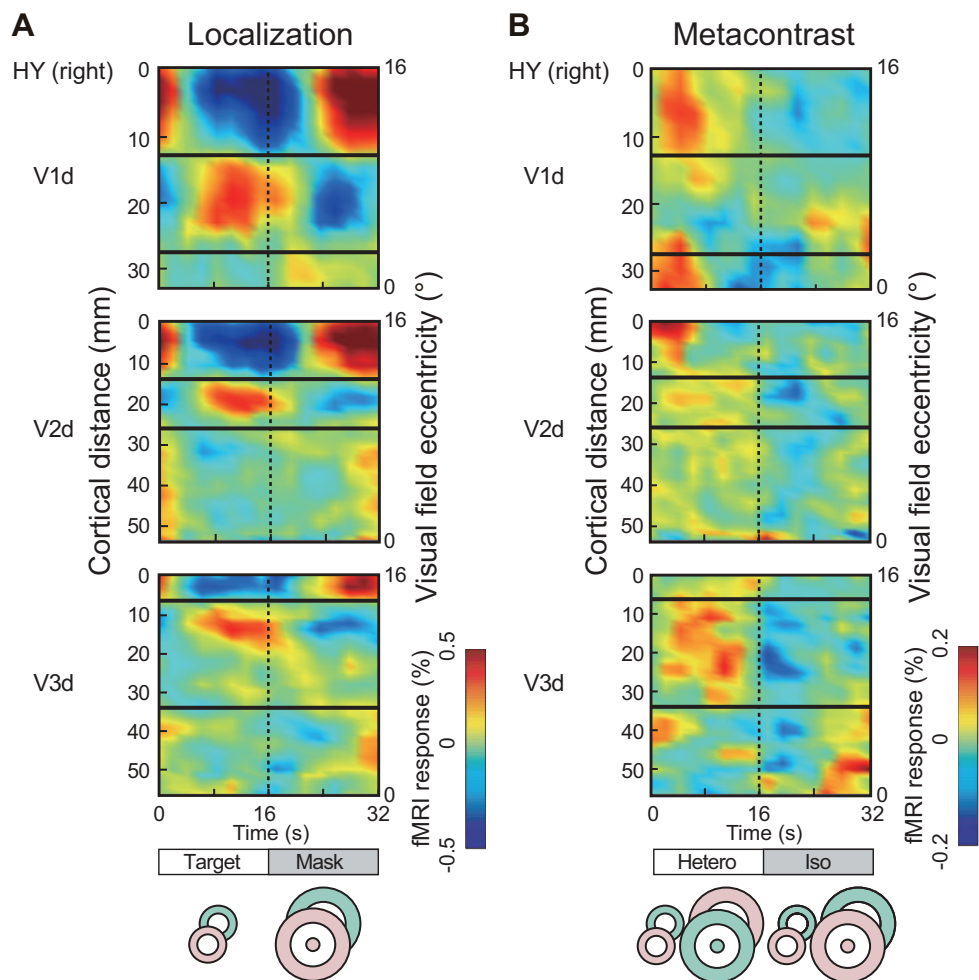
京都大学大学院人間・環境学研究科 教授 船橋 新太郎 先生には本論文の草稿に対して貴重なアドバイスをいただきました。

富士フイルム株式会社画像技術センター長 井駒 秀人 さん、前センター長 大塚 秀一 さん、研究担当部長 依田 章 さん、専門主任研究員 磴 秀康さん、専門主任研究員 山口 博

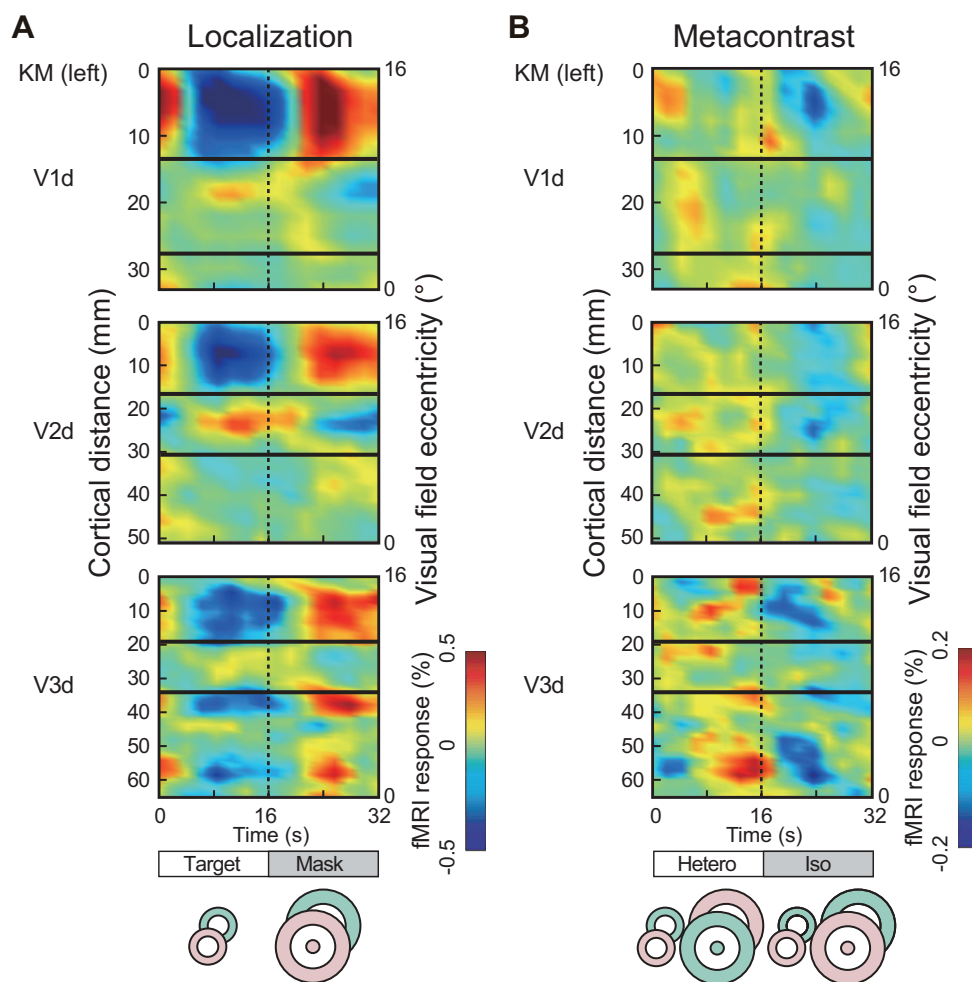
司さん，主任研究員 大原 佳也 さん，主任研究員 近藤 浩和 さん，岩城 康晴 さんには本研究を他の業務と両立しながら行うにあたりご支援をいただきました．以上みなさまに深く感謝いたします．

本研究は独立行政法人日本学術振興会より資金的な支援を受けました．

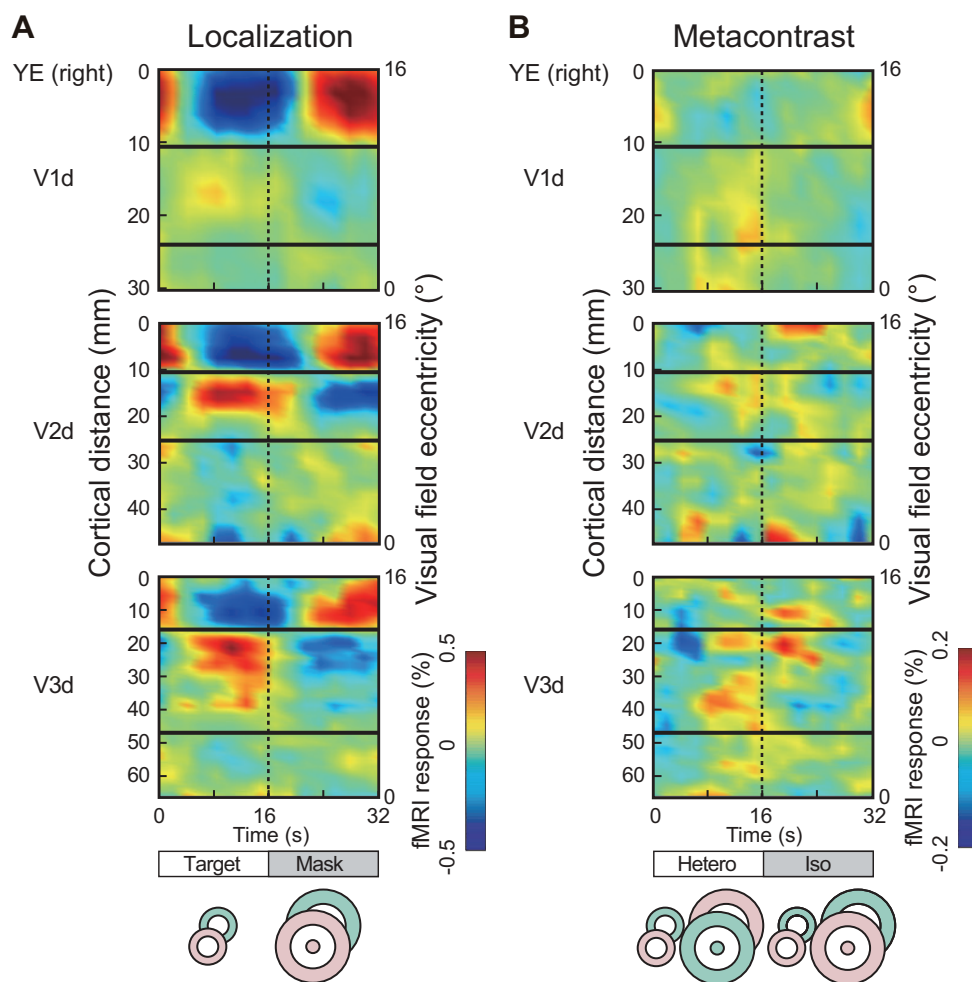
附图



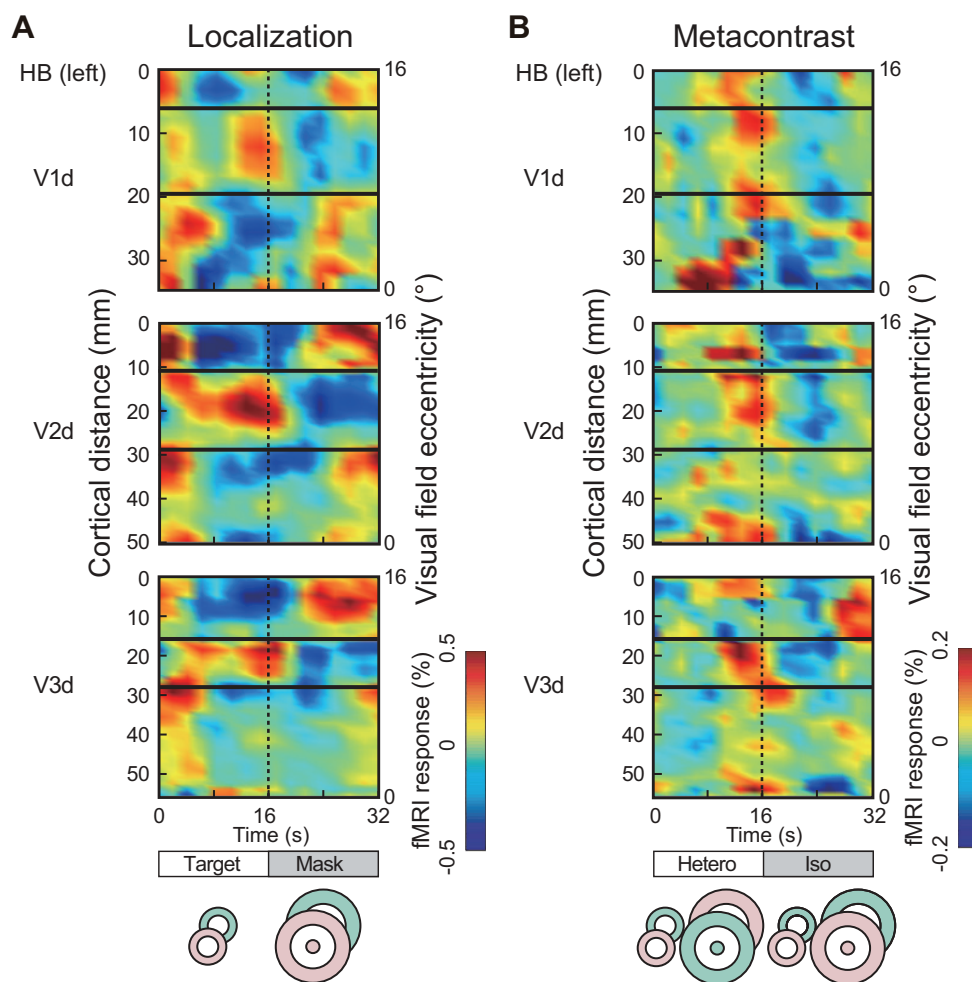
附图 1 初期視覚野における脳活動の時空間分布 (被験者 HY). V1, V2, V3 の各視覚野内における脳活動の時空間分布を示した. 各パネルの横軸は時刻を, 縦軸は皮質距離 (視野偏心率) を表す. 縦軸の下端は中心窩を, 上端は周辺視野 16° を表す. プロットの色により fMRI 信号の大きさの違いを表している. 横軸に平行に図をトレースすると, ある視野偏心率における脳活動の時系列が読み取れる. (A) ローカライズ実験の結果. 図中横線で挟まれた領域はターゲットをレチノトピックに表象する皮質位置で, ターゲットが呈示された前半 16 秒間で脳活動が増加した. (B) メタコントラスト実験の結果. 同色のマスクが呈示 (後半 16 秒間) されることでターゲットが見えにくくなった際に, 脳活動が低下する傾向が見られた.



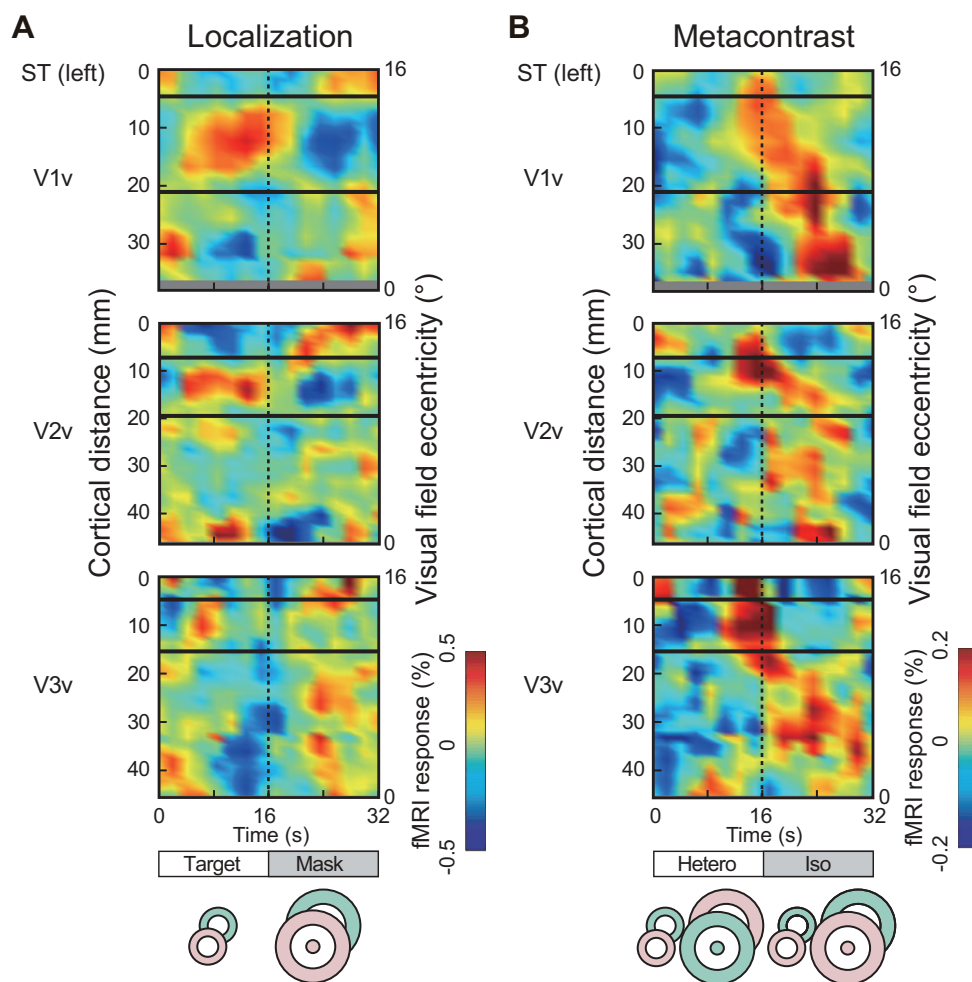
附図 2 初期視覚野における脳活動の時空間分布 (被験者 KM). V1, V2, V3 の各視覚野内における脳活動の時空間分布を示した. 各パネルの横軸は時刻を, 縦軸は皮質距離 (視野偏心度) を表す. 縦軸の下端は中心窩を, 上端は周辺視野 16° を表す. プロットの色により fMRI 信号の大きさの違いを表している. 横軸に平行に図をトレースすると, ある視野偏心度における脳活動の時系列が読み取れる. (A) ローカライズ実験の結果. 図中横線で挟まれた領域はターゲットをレチノトピックに表象する皮質位置で, ターゲットが呈示された前半 16 秒間で脳活動が増加した. (B) メタコントラスト実験の結果. 同色のマスクが呈示 (後半 16 秒間) されることでターゲットが見えにくくなった際に, 脳活動が低下する傾向が見られた.



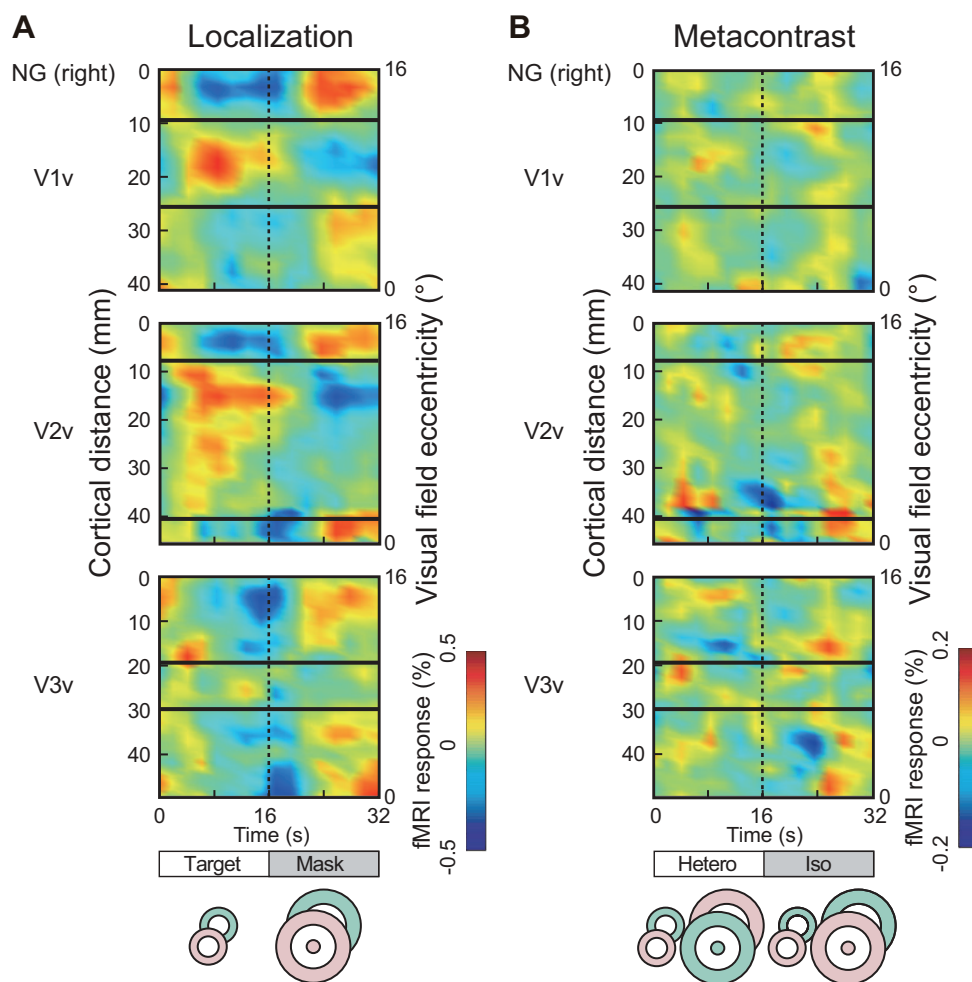
附図 3 初期視覚野における脳活動の時空間分布 (被験者 YE). V1, V2, V3 の各視覚野内における脳活動の時空間分布を示した. 各パネルの横軸は時刻を, 縦軸は皮質距離 (視野偏心度) を表す. 縦軸の下端は中心窩を, 上端は周辺視野 16° を表す. プロットの色により fMRI 信号の大きさの違いを表している. 横軸に平行に図をトレースすると, ある視野偏心度における脳活動の時系列が読み取れる. (A) ローカライズ実験の結果. 図中横線で挟まれた領域はターゲットをレチノトピックに表象する皮質位置で, ターゲットが呈示された前半 16 秒間で脳活動が増加した. (B) メタコントラスト実験の結果. 同色のマスクが呈示 (後半 16 秒間) されることでターゲットが見えにくくなった際に, 脳活動が低下する傾向が見られた.



附图 4 初期視覚野における脳活動の時空間分布 (被験者 HB). V1, V2, V3 の各視覚野内における脳活動の時空間分布を示した. 各パネルの横軸は時刻を, 縦軸は皮質距離 (視野偏心度) を表す. 縦軸の下端は中心窩を, 上端は周辺視野 16° を表す. プロットの色により fMRI 信号の大きさの違いを表している. 横軸に平行に図をトレースすると, ある視野偏心度における脳活動の時系列が読み取れる. (A) ローカライズ実験の結果. 図中横線で挟まれた領域はターゲットをレチノトピックに表象する皮質位置で, ターゲットが呈示された前半 16 秒間で脳活動が増加した. (B) メタコントラスト実験の結果. 同色のマスクが呈示 (後半 16 秒間) されることでターゲットが見えにくくなった際に, 脳活動が低下する傾向が見られた.



附图 5 初期視覚野における脳活動の時空間分布 (被験者 ST). V1, V2, V3 の各視覚野内における脳活動の時空間分布を示した. 各パネルの横軸は時刻を, 縦軸は皮質距離 (視野偏心率) を表す. 縦軸の下端は中心窩を, 上端は周辺視野 16° を表す. プロットの色により fMRI 信号の大きさの違いを表している. 横軸に平行に図をトレースすると, ある視野偏心率における脳活動の時系列が読み取れる. (A) ローカライズ実験の結果. 図中横線で挟まれた領域はターゲットをレチノトピックに表象する皮質位置で, ターゲットが呈示された前半 16 秒間で脳活動が増加した. (B) メタコントラスト実験の結果. 同色のマスクが呈示 (後半 16 秒間) されることでターゲットが見えにくくなった際に, 脳活動が低下する傾向が見られた.



附図 6 初期視覚野における脳活動の時空間分布 (被験者 NG). V1, V2, V3 の各視覚野内における脳活動の時空間分布を示した. 各パネルの横軸は時刻を, 縦軸は皮質距離 (視野偏心度) を表す. 縦軸の下端は中心窩を, 上端は周辺視野 16° を表す. プロットの色により fMRI 信号の大きさの違いを表している. 横軸に平行に図をトレースすると, ある視野偏心度における脳活動の時系列が読み取れる. (A) ローカライズ実験の結果. 図中横線で挟まれた領域はターゲットをレチノトピックに表象する皮質位置で, ターゲットが呈示された前半 16 秒間で脳活動が増加した. (B) メタコントラスト実験の結果. 同色のマスクが呈示 (後半 16 秒間) されることでターゲットが見えにくくなった際に, 脳活動が低下する傾向が見られた.