

# 大脳皮質における視覚認知のメカニズム

## Neural Mechanisms of Visual Cognition in the Cerebral Cortex

(研究プロジェクト番号：JSPS-RFTF 96L00202)

プロジェクトリーダー

小松 英彦 岡崎国立共同研究機構生理学研究所・教授

コアメンバー

伊藤 南 岡崎国立共同研究機構生理学研究所・助教授

花澤 明俊 岡崎国立共同研究機構生理学研究所・助手

小川 正 岡崎国立共同研究機構生理学研究所・助手

村上 郁也 岡崎国立共同研究機構生理学研究所・非常勤研究員



### 1. 研究目的

本研究プロジェクトでは、視覚の中で物体表面の認知に関わる神経機構を解明するために、ヒトと類似の視覚機能をもつサルを用いて、大脳視覚野のさまざまな場所からニューロン活動の記録を行ない、色、明るさ、テクスチャなどの表面属性に関する視覚情報の脳内表現と表面の形成に関わる充填知覚の機構を調べた。

### 2. 研究成果概要

#### 2.1 色情報処理

我々が知覚する多種多様な色はたった三種類の錐体光受容器から作り出されている。このような多様な色の表現が脳内でどのように作り出されるかを調べるため、外側膝状体と大脳皮質一次視覚野(V1)のニューロンの色選択性の比較を行った。色選択性の解析には色度図上に等輝度の色の反応強度をマッピングし、反応の等高線のパターンを分析するという独自に開発した方法を用いた。その結果外側膝状体における応答は錐体信号の特定の線形な組み合わせ(L-M、M-L、S-(L+M))

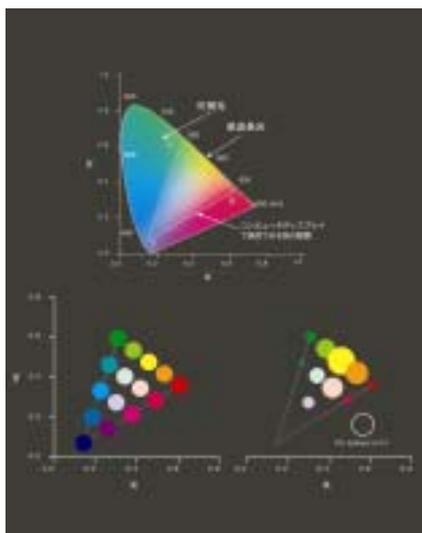


図1：CIExy色度図(上)および実験に用いた色刺激の色度(左下)と黄色に選択的な非線形的応答を示したV1ニューロンの反応(右下)。ニューロンの応答の強さは円の直径として、各刺激の色度座標のところにプロットしてある。

で表されるが、大脳皮質の最初の段階であるV1には、錐体信号の非線形な変換の結果特定の色相や彩度に鋭い選択性をもつニューロンが存在することがわかった。このことからV1に色情報を変換する重要なメカニズムが存在しており、色知覚の基本的な属性である色相と彩度に対応する表現がこの段階で始まることが明らかになった。

また基礎生物学研究所、京都大学等と共同で錐体色素遺伝子に変異をもち二種類の錐体しか持たないマカクザルを世界で初めて発見した。今後このようなサルを用いて色情報の脳内表現を調べ正常なサルと比較することにより、錐体信号の処理過程の理解がさらに進むと期待される。

#### 2.2 面の明るさの表現

視野のある場所の明るさの知覚はその場所に存在する面の輝度だけではなく、面の輪郭の部分のコントラストや周囲に存在するさまざまな刺激の影響を受けて複雑に変化する。V1で一様な面に反応し、面の内部の情報を伝えられると考えられるニューロンが、明るさに関してどのような情報をもっているかを調べた。その結果V1には受容野に対応する視野

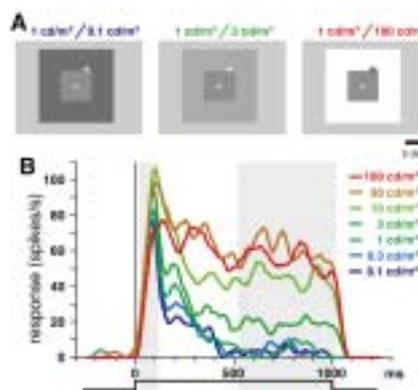


図2：明るさ誘導の知覚に対応した活動を示したV1ニューロンの例。Aは刺激の例を示す。中央の四角の輝度は一定(1cd/m<sup>2</sup>)だが周辺の輝度は異なる。楕円は受容野、十字は注視点を示す。Bは受容野をおおう四角の輝度が一定で、周辺の輝度を変えた時の反応の変化を示す。このニューロンは受容野をおおう四角が暗く知覚される時に強く活動する。

の輝度のみ依存して反応が決まるニューロンとともに、受容野から離れた視野の輝度に活動が影響を受けるニューロンが存在することが明らかになった。これらの一部は受容野を含む広い視野の範囲の明るさに対して反応し、他は受容野の部分で知覚される明るさに対応した活動を示すことが分かった。このような結果から V1 が輝度情報の空間的な統合に関わっているものと考えられる。

### 2.3 盲点における充填知覚

視野の盲点にあたる場所は網膜に視細胞が存在せず視覚入力がないにもかかわらず、周りと同じような色や明るさ、模様が知覚される。このような充填知覚は視知覚における表面の形成に重要であると考えられる。充填知覚のメカニズムを探るために、V1 の視野地図上で盲点に対応する領域のニューロン活動を調べた。その結果盲点で充填知覚が生じるときに、V1 の盲点領域の一部のニューロンが活動し、それらのニューロンは盲点の上に大きな刺激が存在するという情報を伝えていることが分かった。この結果は、V1 で充填知覚に必要な情報の補完が起こっていることを示している。

### 2.4 面表現の局在

初期視覚野に存在することが知られる輪郭表現の機能地図の中で、面内部を表現するニューロンはどのように分布しているのだろうか？このことを調べるため、ネコの 17、18 野で光計測法を用いて一様な面に強く反応する場所の分布を調べた。その結果 18 野にパッチ状に面に強く反応する領域を見出した。これらの領域は機能地図の特異点と重なっていた。この結果は初期視覚野において面の形成に関わる独立したモジュールが存在する可能性を示している。

### 2.5 テクスチャの表現

テクスチャは物体の表面の質感を生じる重要な刺激であるが、ほとんど視覚系における表現が分かっていない。単純な明暗コントラストのパッチ状の要素を多数配置して三次元的なテクスチャの知覚が生じる刺激を用いて、物体視に関わると考えられている V4 野のニューロンの活動を調べた。その結果特定の大きさや密度の要素をもつテクスチャに選択的に反応するニューロンが見い出された。さらに一部のニューロンは明暗の方向にも選択性をもっていた。興味深いことに、これらの最適な明暗の方向は上下方向に片寄っており、これはヒトの陰影による三次元知覚が上下方向で特に明瞭に見られることと対応するのではないかと考えられる。

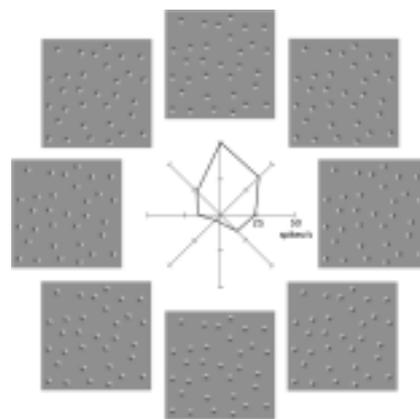


図 3 : テクスチャ刺激の明暗の方向に選択性を示した一つの V4 ニューロンの反応と用いたテクスチャ刺激。それぞれ要素の明暗コントラストの方向が異なる。このニューロンは要素の大きさと密度にも選択性を示した。

## 3. 結論

V1 を中心とする初期視覚野の主な役割は物体の輪郭抽出であると考えられてきたが、我々の研究は物体表面内部の情報の表現にも同様に重要な役割を果たしていることを明らかにしている。また表面の形成に必要な空間的な情報の統合や、色や明るさの情報の変換過程にも V1 が重要な役割を果たしていることが明らかになった。一方、要素的な明暗コントラストは V1 で検出されるが、それらの要素が視野内でどのように分布しているかという統計的な処理が V1 以降で行われて V4 野でテクスチャの検出が可能になるものと考えられる。

### 主な発表論文

1. Komatsu, H.: Mechanisms of central color vision. *Curr. Opin. Neurobiol.* (1998) 8: 503-508.
2. Hanazawa, A., Komatsu, H. and Murakami, I.: Neural selectivity for hue and saturation of colour in the primary visual cortex of the monkey. *Eur. J. Neurosci.* (2000) 12: 1753-1763.
3. Komatsu, H., Kinoshita, M and Murakami, I.: Neural responses in the retinotopic representation of the blind spot in the macaque V1 to stimuli for perceptual filling-in. *J. Neurosci.* (2000) 20: 9310-9319.
4. Hanazawa, A., and Komatsu, H. Influence of the direction of elemental luminance gradients on the responses of V4 cells to textured surfaces. *J. Neurosci.* (2001) 21: 4490-4497.
5. Hanazawa, A., Mikami, A., Angelika, P.S., Takenaka, O., Goto, S., Onishi, A., Koike, S., Yamamori, T., Kato, K., Kondo, A., Suryobroto, B., Farajallah, A., and Komatsu, H.: Electroretinogram analysis of relative spectral sensitivity in genetically identified dichromatic macaques. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* (2001) 98: 8124-8127.
6. Kinoshita, M., and Komatsu, H.: Neural representation of the luminance and brightness of a uniform surface in the macaque primary visual cortex. *J. Neurophysiol.* (2001) 86:2559-2570.
7. Sugihara, H., Murakami, I., Shenoy, K.V., Andersen, R.A., and Komatsu, H.: Response of MSTd neurons to simulated 3D-orientation of rotating planes. *J. Neurophysiol.* (2002) 87:273-285.