

特集 色を見る仕組みを探る ～色覚研究最前線～

色恒常性の脳内神経機構

Cortical Locus of Color Constancy

栗木 一郎 Ichiro Kuriki

NTTコミュニケーション科学基礎研究所
NTT Communication Science Laboratories

1. はじめに

照明光のスペクトルの変化によって、物体表面から反射される光のスペクトルが変化するにもかかわらず、同一物体から一定の色知覚を得る現象を「色恒常性」と言う。照明光の変化によって同一物体から知覚される色が変わることは物体の認識や同定という日常的な課題にとって有害であり、色覚を持つ限り色恒常性は不可欠の機能である。

その現象とメカニズムについては心理物理学的に多くの研究がなされてきた。その中で明らかになった事柄の一つに、有彩色照明下での色知覚の二重性がある。白熱電球の下に白い紙をかざすと真っ白く見えない、という現象がある。ここで「白い紙」と言う時に使う「白」という言葉は物体の属性としての色を示している。一方で「白く見えない」と言う時の「白」は何かと言うと、その情景を絵に忠実に描写しようとしたら何色を選ぶか、というような色知覚である。前者は物体色知覚(surface-color perception)、後者は見た目の色知覚(apparent-color perception)という。物体色知覚は物体の表面反射率に近い知覚である。見た目の色知覚は我々が視覚世界として感じている画像的な色知覚であると言える。2種類の色知覚のいずれについても、色恒常性が不完全であることはよく知られている。

この色知覚の二重性に心理物理実験の中で明示的に言及した研究としてはArendとReevesの報告¹⁾が有名であり、彼らはその二つをpaper match, hue/saturation match という言葉で区別した。その後、我々の研究²⁾などにより、二つの色知覚の性質と、その二つを被験者が意図的に使い分けることができる事が示された。ただ、過去の多くの研究は色知覚の二重性を明示的に区別していないため、先行研究同士を比較すると議論がかみ合わない場合があるので注意が必要

である。

一方、脳の一部を損傷することによって色覚が選択的に失われる（大脳性色覚異常）ことが知られている。多くの症例報告の中で、色覚が徐々に回復されていく過程で色恒常性機能だけが回復しなかった、という報告例が複数存在する^{3,4)}。それぞれ、後頭葉底部ならびに側頭葉の障害による症例を紹介している。これらの報告例は大脳の中に色恒常性を専門に処理する部位が存在することを示唆している。近年、著者は色恒常性について脳科学的側面から特に色知覚の二重性に着目した研究を行ったので、その概要をご紹介します。

2. 機能的核磁気共鳴画像（fMRI）研究

一般にfMRI (functional Magnetic Resonance Imaging)とは、血液を通じた脳内神経細胞の酸素需給においてヘモグロビンの電磁氣的性質が変化することを利用しMRI装置によって脳活動を計測する(BOLD: blood oxygenation level dependent)、という脳機能の計測手法の一つである⁵⁾。色覚情報処理の部位や色の恒常性に関する部位のfMRI研究はZekiらを中心に数多く試みられている⁶⁻¹⁰⁾。しかしながら、前述の物体色知覚と見た目の色知覚に注意を払ったものは皆無である。一般に、fMRIにおいて測定結果を解析する際には、異なる刺激条件で測定した脳活動の間で統計的有意差を検定する、という方法を取る。従って、比較する条件間で異なる要因が存在すればすべて脳活動として現れ、逆に共通する要因は打ち消しあってしまうため、単純な実験条件では肝心の部位がどこかという話には近づけない可能性がある。以下、我々が行った実験について説明する。

まず、問題点を整理する。「色恒常性に関連する情報処理をする」部位とは、「視野で生じた色度の変化

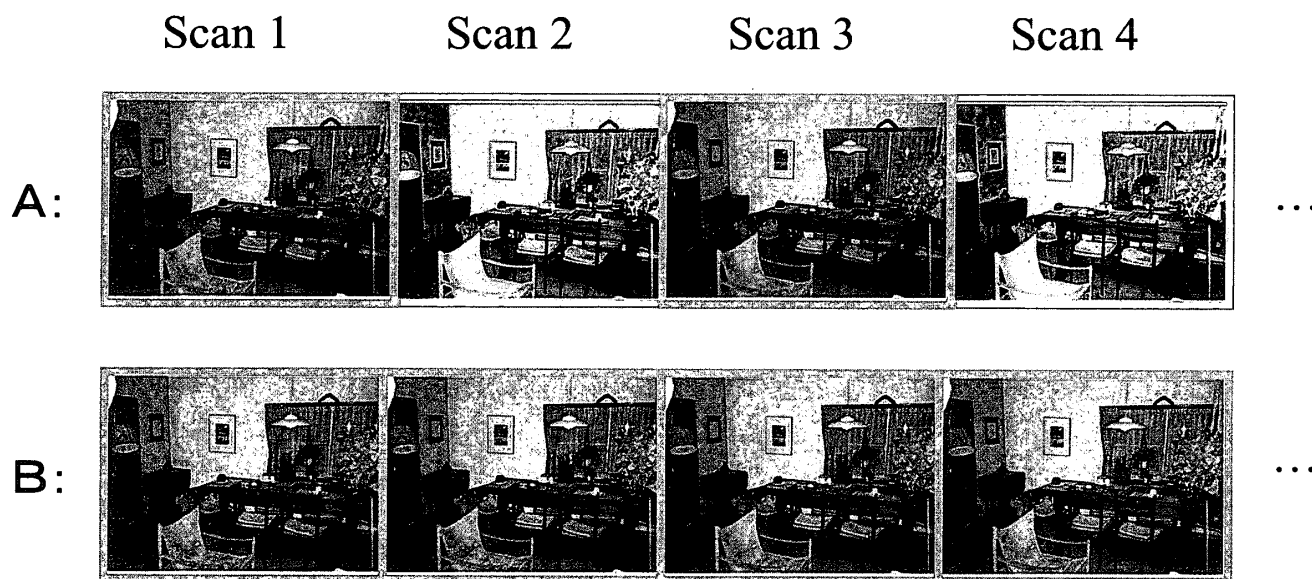


図1. 照明光の変化する視覚刺激系列Aと、照明光の変化しない視覚刺激系列Bの例.

が照明光の変化か、物体の色の变化かを見極め、物体を同定する」という作業をしている部位だと考えられる。単純に考えると、Aという刺激系列として、照明が白→オレンジ→白→…と変化する画像、Bという刺激系列として、照明がずっと白のままの画像、という2系列の刺激を用意しておいて被験者に見せ、それぞれの刺激系列での脳活動を比較すればよいように思える(図1)。確かに、照明光の変化か否か、という問題を解いている部位はその中に含まれているだろう。しかし、刺激画像が全体的に白→オレンジ→白→オレンジ…と変化するケースと、全体的に白のまま、というケースでは「視野内での色度変化の有無」が生じてしまう。つまり、色恒常性に関係が無くとも、色度の変化に感度があるところは全て活動してしまっていることになり、肝心の「色恒常性専門の部位」がどこか、という問題に対する答えとしては不十分である。

一方fMRIの実験で、正弦波状の輝度変化によって描かれた縞が動く図形を注視点の左右に呈示し、注視点を見たまま左右いずれかの縞の動きに注意を向けさせると、注意を向けた方の視野に対応する皮質部位で活動が上昇する、という報告がある¹¹⁾。この報告は、注意の切り替えによって脳内で積極的に情報処理を行う部位の活動量が変わり、それがfMRIで計測できることを意味している。この実験で着目すべきところは、呈示している視覚刺激が全く変化していないということである。単純に縞の図形に反応する部位で、しかも視野間の注意の切り替えに関連

していない部位での脳活動には変化が現れない、ということである。このようにすると、注意の切り替えに関連した部位と(おそらく視覚領野の外だと思われる)、注意の影響を受けている部位を抽出することができだろう。この実験の手法を色恒常性の場合に導入してみようと考えた。

同一の視覚刺激を観察している際に、注意によって切り替えが効く色覚現象の一つが前述の色知覚の二重性である。物体色知覚を得るには照明光の成分を除去する必要がある、見た目の色知覚では積極的に照明光の成分を除去しなくても良い。これは、色恒常性メカニズムの中で重要な要素の一つである「照明光の成分の除去」という作業を行う脳内部位の活動量に差が出る、という事を意味している。そのための刺激は次のようにして作成した。

色恒常性は実空間での現象であり、例えばCRTディスプレイ上でモンドリアン図形に当てる照明光の変化を模擬しても、照明の変化と言う印象が弱く、色恒常性もあまり高くないことが心理物理学の研究者の間で知られている。そこで、実物を写真に撮った画像を刺激として用いた。ホワイトバランスをD₆₅に固定したデジタルカメラで照明光の色度に変化する部屋を撮影し、以下のような手順で視覚刺激として呈示した。その照明が白→青→オレンジ→緑→紫と5秒に1回変化する画像を1周期とし、この画像の呈示を24回繰り返し呈示した。これだけでは、見た目の色の変化も同時に起きてしまう。そこで、照明の変化と2.5秒ずらし、5秒おきに部屋の画像の中に

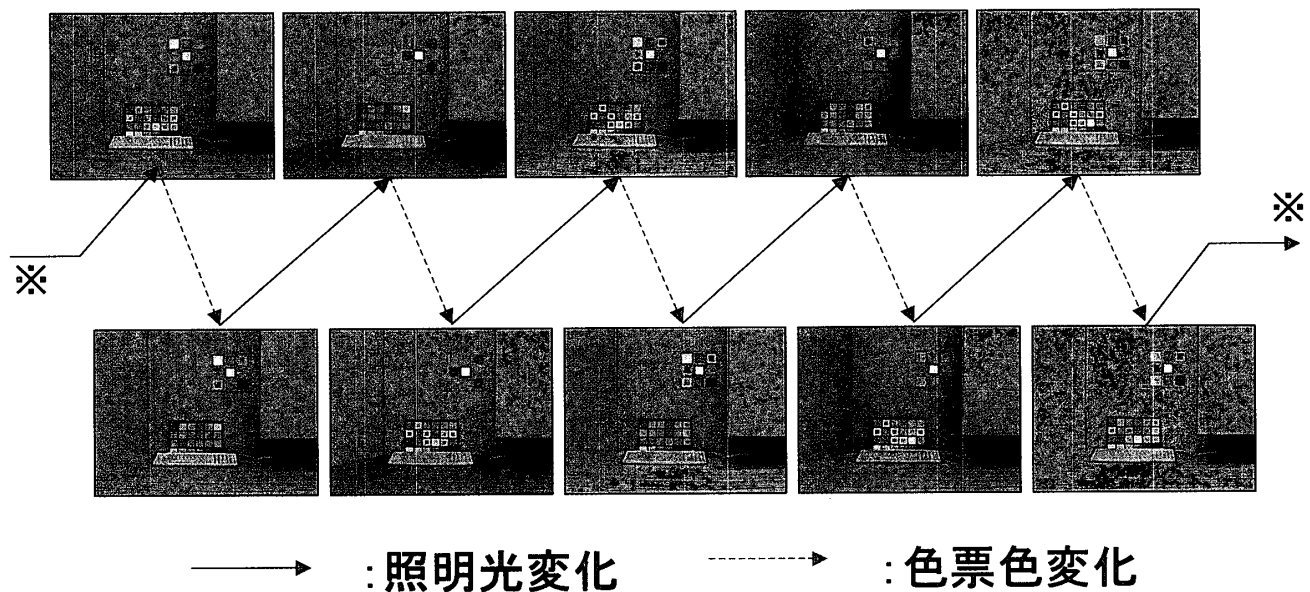


図2. 我々の使用した実験刺激の模式図. 上段→下段→上段→…の順で10枚の刺激画像を2.5秒間隔で提示する. この10枚を1サイクルとして繰り返し提示する. 上段から下段への変化では画像中央のマクベスチャートの色が, 下段から上段への変化では照明光が変化する. 被験者は指示に応じていずれかの変化の瞬間にボタンを押す.

あるMcBethチャートの色を変えるという変化を加えた. つまり, 2.5秒おきに, 照明変化→チャート色変化→照明変化→チャート色変化→…という10枚/周期, 2.5秒/枚のシーケンスで画像を24周期提示した(図2). 被験者への指示は, 照明変化もしくはチャート変化の瞬間にボタンを押す, というもので, いずれの変化に着目するかは1サイクル(25秒)ごとに音声によって指示を与え, 注意を切り替えさせた. 被験者は, 照明変化への注意が25秒間, チャート変化への注意が25秒間, 何も考えずに画像を観察する状態が25秒間, という3条件を繰り返し行った.

fMRIで記録できる脳活動は, 神経細胞による酸素需給なので時間分解能が悪い. 図3は1秒間の刺激呈示に対する典型的な反応曲線を3秒おきに測定し, プロットしたものである. 反応がピークに達するまでの所要時間が5~6秒, 反応が完全に収束するまでには刺激呈示から約30秒かかる. ただ, 基本的に反応曲線(hemodynamic response function)の形状は変わりがなく, 刺激開始の時点が2.5秒ずれていれば反応曲線も時間軸上で2.5秒ずれる. 従って予想される結果は, 照明変化/チャート変化条件の間で立ち上がりが約2.5秒ずれて, 約25秒間反応が持続する反応曲線が描かれる箇所が, 照明光に関連する情報処理をする部位として得られるはずである. 実験は神奈川県川崎市で行われ(Siemens Vision Plus, 1.5T),

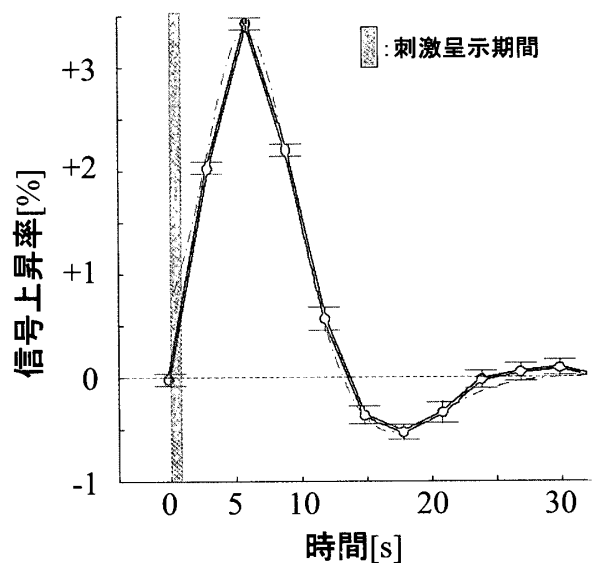


図3. 1秒間の視覚刺激に対する, BOLD反応曲線の例. 横軸は刺激呈示の時点からの時間(秒), 縦軸はベースラインからのBOLD信号の上昇率(%). 5~6秒でBOLD信号が頂点に達し, ベースラインに戻るのに約30秒掛かる.

視覚刺激は液晶プロジェクタによって呈示した. BOLD画像は5秒毎に全頭を3mm立方の解像度で撮像し, データの解析はSPM99¹²⁾によって行った.

図4は6名の被験者から得られた結果のうち, 典型的な1名の結果を示している. これは照明変化に着目

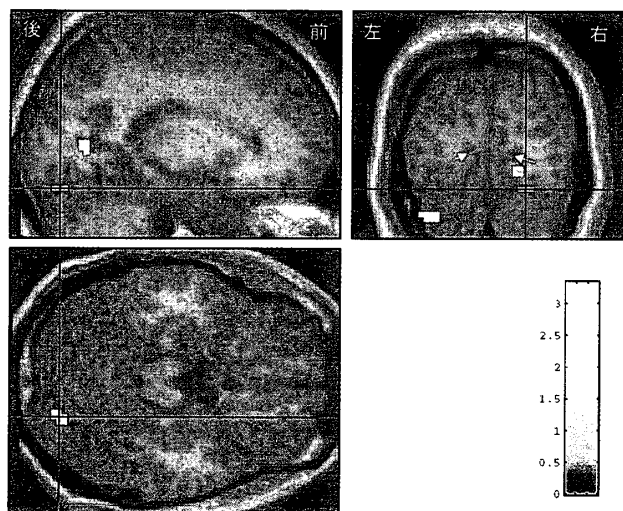


図4a

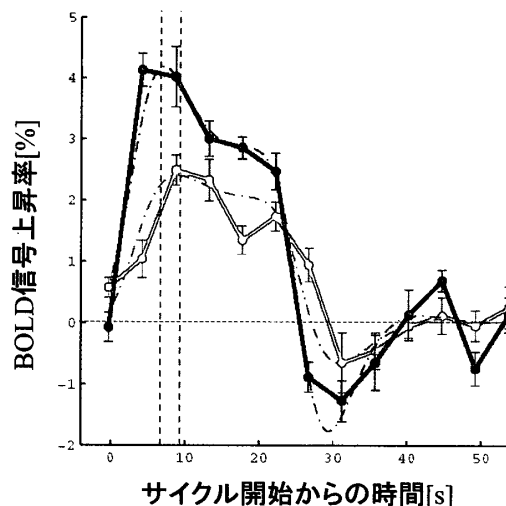


図4b

図4. fMRI実験結果の例.

- (a)冠状断面(右上)に白い矢印で示したのが第一次視覚野を含む鳥距溝。青い線が交差している箇所の明るいピクセルが統計的に有意な差があると示された場所(紡錘状回)。右下の尺度は有意水準(Zスコア)。
- (b)横軸はサイクルの開始からの時間(秒)、縦軸はパネル(a)に示した領域の信号変化率(%)を示している。赤い実線は照明光変化に対して注意を向けた時、青い実線はチャートの色変化に注意を向けた時のBOLD信号変化を示している。赤・青の縦の破線はBOLD信号のピーク潜時を示しており、約2.5秒の差があることを示している。

した時の脳活動からチャートの色変化に着目した時の脳活動を差し引いてt検定を行った結果、最も有意な差($p < 0.0001$)が現れた部位である。図4(a)はその部位の位置を示しており、右側の後頭葉底部の紡錘状回に当たる。図4(b)は注意を向ける対象の切り替えを開始した時点をもt=0として信号変化の時間経過をプロットした結果である。照明変化に着目した時の信号が、チャートの色の変化に着目した時の信号より有意に高く、反応の立ち上がりも約2.5秒の遅れがあることがわかる。

刺激や課題が複雑であるにもかかわらず、解析結果において有意差が現れた部位が少ないのは、t検定によって比較したデータ群が多く共通した成分を持っていたためであると考えられ、これは当初の狙いどおりの結果である。本実験の結果は、照明光の影響を除去するための情報処理を行う場合／行わない場合で脳活動の差が生じた部位を示しており、結果として色恒常性に直接関連する情報処理を行っていると考えられる領域が特定されたことになる。

3. まとめ

図4の箇所は視覚領域の中にあり、また、色覚に関連する反応が現れる場所としてZekiらのグループで報

告が相次いでいる場所とも一致している⁶⁻⁸⁾。紡錘状回は顔／形状領域としても知られている¹³⁾。色恒常性は人間だけではなく、色覚を持つ他の生物にも存在することが知られている¹⁴⁾。これは、照明環境の変化の中で物体を同定するためには色恒常性が不可欠な機能であるためと考えられる。結果として、その部位が物体の形状を認識する領域と同一あるいは接近していることは、生存競争上の要求から推察するとそれほど不自然ではないと考えられる。

一方で、脳損傷によって形態視だけが障害され色覚が残存したという症例¹⁵⁾や、冒頭で紹介した大脳性色覚異常の症例^{3,4)}などが報告されている。脳内での視覚情報処理において対象物の同定を担当する部位が主に後頭葉下側に存在し、物体の動きや空間的な位置、立体視などを担当する部位が主に後頭葉の上側に存在することから、それぞれ腹側経路／背側経路と呼ばれ、機能の分離が強調されている¹⁶⁻¹⁸⁾。しかしながら、色恒常性のように色情報だけではなく、物体の同定や空間的な情報などの複合的情報の処理を行う場合、少なからず背側経路でも情報処理が行われていると考えられる。Rüttigerらの症例報告では、側頭葉を損傷した患者において色恒常性機能が失われている⁴⁾。側頭葉あるいは上側頭溝の中では、背側経路の情報と腹

側経路の情報が統合されていると考えられている。著者自身が経験した脳損傷患者の中にも、頭頂葉から側頭葉に掛けての領域の脳損傷によって空間的な情報の統合が不可能になり、色覚機能に異常が生じたと思われる例が存在する¹⁹⁾。これまでの解析では明らかになっていないが、今回の実験で用いた課題によって背側経路もしくはその情報を統合する領野の活動が生じている可能性は高い。

今回紹介した結果からはメカニズムに直接言及することはできない。fMRI研究では一つの実験の結果からメカニズムに言及することは難しい。複数の実験条件から出た脳活動の結果の共通項としてある部位の機能が明らかになるため、どのような仕掛けで照明光に関連する情報処理を行っているか、今後も注意深く研究していきたいと考えている。

謝辞：通信総合研究所の宮内哲先生、東京慈恵会医科大学の仲泊聡先生、武内宏明先生ならびに北原健二教授に深く感謝いたします。

参考文献

- 1) L. Arend and A. Reeves: Simultaneous color constancy. *Journal of the Optical Society of America A*, 3 (1986) 1743-1751.
- 2) I. Kuriki and K. Uchikawa: Limitations of surface- and apparent-color constancy. *Journal of the Optical Society of America A*, 13 (1996) 1622-1636.
- 3) C. Kennard, M. Lawden, A.B. Morland and K.H. Ruddock: Colour identification and colour constancy are impaired in a patient with incomplete achromatopsia associated with prestriate cortical lesions. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 260 (1995) 169-175.
- 4) L. Rüttiger, D.I. Braun, K.R. Gegenfurtner, D. Petersen, P. Schumle and L.T. Sharpe: Selective color constancy deficits after circumscribed unilateral brain lesions. *Journal of Neuroscience*, 19 (1999) 3094-3106.
- 5) S. Ogawa, T.M. Lee, S. Nayak, and P. Glynn: Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Magnetic Resonance in Medicine*, 14 (1990) 68-78.
- 6) D.J. McKeefry and S. Zeki: The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Brain*, 120 (1997) 2229-2242.
- 7) S. Zeki and L. Marini: Three cortical stages of colour processing in the human brain. *Brain*, 121 (1998) 1669-1685.
- 8) A. Bartels and S. Zeki: The architecture of the colour center in the human visual brain: new results and a review. *European Journal of Neuroscience*, 12 (2000) 172-193.
- 9) N. Hadjikhani, A.K. Liu, A.M. Dale, P. Cavanagh, and R.B.H. Tootell: Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nature Neurosci.*, 1 (1998) 235-241.
- 10) 栗木一郎, 斎藤真広, 内川恵二, 宮内 哲, 仲泊聡, 武内弘明, 神立 敦, 北原健二: 実空間刺激による色恒常性の脳神経機構に関する研究. *VISION*, 12 (2000) 79-84.
- 11) S.P. Ghandi, D.J. Heeger and G.M. Boynton: Spatial attention affects brain activity in human primary visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 99 (1999) 3314-3319.
- 12) K.J. Friston, A.P. Holmes, K.J. Worsley, J.B. Poline, C.D. Frith, and R.S. Frackowiak: Statistical Parametric maps in functional imaging: a general approach. *Hum Brain Mapping*, 2 (1995) 189-210.
- 13) N. Kanwisher, J. McDermott and M.M. Chun: The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J. Neurosci*, 17 (1997) 4302-4311.
- 14) S. Dörr and C. Neumayer: The goldfish--a colour-constant animal. *Perception*, 25 (1996) 243-50.
- 15) I.S. Wechsler: Partial cortical blindness with preservation of color vision. *Archives of Ophthalmology*, 9 (1933) 957-965.
- 16) M. Livingstone and D. Hubel: Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240 (1988) 740-9.
- 17) M.A. Goodale and A.D. Milner: Separate visual pathways for perception and action. *Trends in*

Neuroscience, 15 (1992) 20-5.

18) H. Sakata, T. Taira, M. Kusunoki, A. Murata and T. Tanaka: The TINS Lecture. The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action. Trends in Neuroscience, 20 (1997) 350-356.

19) 栗木一郎, 仲泊 聡, 北原健二: 低酸素脳症の一症例における特異な色同時対比特性. VISION, 15 (2003) (in press).