解 説

心理物理学と脳機能計測の対比による色覚研究の例

栗 木 一 郎

東北大学電気通信研究所

A Study on Human Color Vision by Psychophysics
and Functional Brain Imaging

Ichiro Kuriki

Research Institute of Electrical Communication, Tohoku University

Psychophysical method of study is good at recording input-output relationships of human perceptual behavior. Functional brain imaging gives clue to which area in the brain is activated or how the activation changes with a certain set of stimulus. Both methods should be used in a complementary way: one modality of study supports a hypothesis in the other. Here, an example study about the investigation of the mechanism of perceptual illusion will be introduced. Both psychophysical experiment and functional brain imaging were used to reveal that the reduction of signal-to-noise ratio in the activity of human visual cortex caused the phenomenon.

1. は じ め に

生体の入出力関係を監視すると一定の規則性が得られることがある。入出力の关系到何らかの「意味」を見出すと、生体が情報処理をしている、と考えることができる。どのような意味づけをするかは実験者の企図に負うところが大きい、客観的に事実を見つめるとそれだけで自ずと明らかになる場合もある。生体の情報処理に対するアプローチの方法はいくつかあるが、本稿では心理物理学と脳機能計測を組み合わせた研究について一例を紹介する。

心理物理学 (psychophysics) は、観察対象に刺激 (stimulus) を与え、その際の随意的な反応 (response) を記録することを主な入出力関係の監視手段としている。心理物理学における反応は主に教示に従った自主的な動作であり、反応が行われるのは教示に従った一定の判断基準 (criterion) に達した場合である、という条件に限られるように特に注意して実験が組み立てられる。

例えば、ある図形の検出に必要な刺激強度 (輝度コントラストなどの実験パラメータ) の閾値を求めようと考えたとする。単純には、閾値付近の数種類の刺激強度の標的刺激を用意し、被験者に標的刺激を検出し

たらボタン押しをするように教示して実験を行い、知覚確率曲線を測定する方法が考えられる。もし被験者が機械のように正確に、ある刺激強度を境にボタン押しをすれば、知覚確率曲線はステップ関数状になるだろう。しかし、人間の応答にも (若干だが) 刺激の物理的強度にも「揺らぎ」が存在するため、複数回の応答を取って知覚確率曲線を測定し、シグモイド関数や累積正規分布曲線などを当てはめて閾値を推定する方法が多く取られる (Fig. 1)。

一方、被験者がボタンを押している限り、被験者の意思が反映され得る。例えば、被験者が「とにかくボタンを多く押そう」という戦略をとったとすると、実験全体のボタン押しの応答数は増える。そのデータだけを見ると、なるほど被験者には見やすい刺激強度だったか、と解釈できそうである。しかし、この解釈は必ずしも正しくない。100 回、200 回と呈示する刺激の中に、刺激を呈示しない「空白」試行 (catch trial) を数十回混ぜておけば、被験者は「空白」刺激に対してもボタンを押す確率が高くなり、被験者内の判断基準のバイアスを見破ることができる。逆に、被験者がもし「確実に見えるまでボタンを押さないようにしよう」という保守的な戦略をとったとすると、空白刺激はもとより、弱い刺激強度の標的刺激に対する応答も減るため、実験全体のボタン押し応答の数は減る。信号検出

Fig. 1 Examples of the shape of psychometric function. The horizontal axis represents relative strength of stimulus intensity and the vertical axis represents the percentage of response from subject. Lines with different style indicate the changes in slope, which varies with the ambiguity of subject's percept.

理論 (signal-detection theory: 文献 2) 参照) では、刺激に対する正しい応答を hit, 空白刺激に対する偽応答を false alarm と呼び、hit と false alarm の確率の比から実際の被験者の検出力と、閾値の推定値を計算する。心理物理学は、被験者のズルやバイアスを見破るような網を張るノウハウ (catch trial を混ぜる, 等) を多く蓄積しており、正しくデザインされた実験手法を用いれば、主観による応答の偏りが最小化された行動実験データを得ることができる。

脳機能計測は、心理物理学と同様に観察対象に刺激を与えて実験を行うが、刺激に対して発生する脳の生理的反応を物理的に計測する方法が取られることが多い。例えば、脳波 (EEG)、脳磁界 (MEG) は刺激によって誘発される神経の同期発火に伴って生ずる頭皮電位と磁界をそれぞれ計測している。陽電子放射断層像 (positron emission tomography, PET) や機能的 MRI (functional MRI, 以下 fMRI) は神経活動によって生じる酸素受給を血液動態として計測している。これら生理的な反応は被験者の意図をほとんど反映しないので、客観計測と呼ばれることがある。

心理物理学的に計測したデータは刺激と知覚の対応関係を明確にするが、そのメカニズムはブラック・ボックスとして扱い、脳内のどこで行われているか? という疑問には答えることができない。神経生理学的計測は刺激と神経活動の関係を明確にする。人間の脳機能計測の場合、それぞれの脳部位のアクティビティを示しはするが、脳機能計測データからだけでは知覚との関連は明確ではなく、なんらかの行動データを必要と

する。神経活動と知覚とを結びつけて知覚の神経メカニズムを論じようと考えた時、同一の刺激を用いた心理物理実験の結果と客観計測の結果と対比しようと考えるのは、ごく自然な発想だと思われる。

ただし、正確には心理物理データと客観的生理データを直接比較するだけでメカニズムに言及することはできない。可能性の 1 つとしては、心理物理データを説明する内部モデル、生理データを説明する内部モデルの 2 つをそれぞれに仮定し、両者のモデルが等価あるいは相似しているかを検討する方法が考えられる。心理物理データと脳機能計測データに加え、それぞれの内部モデルを考慮した「行動・生理・モデル」の 3 点セットが神経メカニズムを議論する上では必要であろう。

前置きが長くなったが、本稿ではこのような視点に立って人間の色覚メカニズムの一端を解き明かそうと試みた研究の一例をご紹介します。

2. 色域 (gamut) 効果のダイナミクス: 信号検出理論による測定

色域 (gamut: ガマツト) とは、色の鮮やかさの広がりを目指す言葉である。あるいは、色表示媒体によって色域が違う、といったコンテキストで耳にされたこともあるかもしれない。ここで問題にするのはディスプレイの持つ色域の大きさによって知覚が変動する現象である。Fig. 2 をご覧頂きたい。(a)(b) それぞれの中央に置かれた四角の色を同じにしておいても、均一な灰色の背景の中に置いた場合 (a) と、様々な鮮やか

Fig. 2 An example of gamut effect. A gamut compression is observed in panel (b): a small at the center appears pink when surrounded by uniform gray (panel (a)), but appears less colorful when surrounded by colorful patches (panel (b)).

Fig. 3 Schematic diagram of stimulus sequence. Panel (a) represents the time course of color contrast of stimulus at the surround (continuous line) and at the probe area (small triangles on the horizontal axis). Vertical dotted lines separate the phases described beneath the horizontal axis. Probe stimulus drawn with dotted line and with open symbol indicate blank stimulus: probe was presented at 50% of probability. Panel (b) represents schematic view of stimulus in each phase. Stimulus did not change in the surround during GRAY and MAX phases, while surround color contrast changed during INC and DEC phases.

な色パッチのモザイクパタンの背景の中に置いた場合 (b) とで色の見え方が異なる (Brown and MacLeod, 1997). (b) よりも (a) の方が色を明確に知覚できるであろう. これは, 色の次元における中心-周辺拮抗型のコントラスト抑制の一種のように見える. 我々は, こ

れがコントラストの「抑制」だけではなく, S/N の変化による信号コントラストの「低下」にも起因していることを示唆する心理物理学的データと fMRI データを得たので, 以下にその例をご紹介します.

本稿では実験パラメータを「色コントラスト」に絞

Fig. 4 Panel (a) represents the time course of 'hit (filled circles)' and 'false alarm (open triangles)' response in a cycle (80 s). Horizontal and vertical axes represent time and probability, respectively. Shaded zones represent phases with dynamic change in surround. Panels (b)–(e) represent the results from four subjects by each phase.

る。色コントラストとはある平均色（ここでは白色）のまわりの「分散」だと考えていただければよい。次のような、非常にゆっくりとした時間変化を伴う刺激画像を被験者に見せる。スクリーン中央を除きタイル状の色モザイクで埋められた視野を呈示する。最初の20秒は一様な灰色（コントラスト＝0%）のスクリーンを見せる（GRAY フェーズ）。次の20秒は、コントラスト0%から最大コントラスト（コントラスト＝100%）まで、一定の速度で連続的に色コントラストを増大させる（INC フェーズ）。次の20秒はコントラストを100%で固定し（MAX フェーズ）、最後の20秒はコントラストを0%まで連続的に減少させる（DEC フェーズ）。この80秒のサイクルの画像を呈示しつ

つ、スクリーン中央の小さな領域に、5秒という一定の間隔で「プローブ刺激」を呈示する。プローブ刺激は微小なコントラスト変化で定義されており、被験者はスクリーン中央の領域にコントラスト変化を検出したらボタンを押す。ただし、プローブ刺激は50%の確率で呈示される。Fig. 3は刺激の時間経過の概要を示している。心理物理実験でもfMRI実験でも、この共通の刺激を用いる。心理物理実験の場合は音を合図に、fMRI実験の場合は傾斜磁場パルスのタイミング（TR＝5,000ms）を合図にプローブを呈示した。まず、心理物理実験の結果から示す。

Fig. 2の(a), (b)の関係から、コントラストの上昇に伴って、スクリーン中央に呈示されるプローブ刺激

の検出能力が低下することが予想される．Fig. 4(a) の心理物理データを見ると，正しくプローブを検出した正解 (hit) 率の低下とともに，空白に対してもボタン押しをした false alarm の率が上昇していることがわかる．これは脳内に存在するノイズ (空白呈示時) とシグナル (プローブ刺激呈示時) の区別の明瞭さが変化していることを意味している．もう少し傾向が判りやすくなるように，GRAY, INC, MAX, DEC の 4 フェーズで結果をまとめる．信号検出理論では hit と false alarm の比率から信号検出の明瞭度「 d' (d-prime)」を導出するが，ここではその d' をフェーズごとにまとめた数値を示す． d' は数値が大きいほど「信号」と「ノイズ」の間の区別が明瞭なことを示す．Fig. 4(b)～(e) を見ると 1 人の被験者を除いて，MAX フェーズの d' が GRAY フェーズよりも小さい．もう 1 つの共通する傾向は INC フェーズに比較して DEC フェーズの d' の値が小さいことである．物理的には，周辺領域の彩度が上昇する系列と下降する系列であるという時間順序の逆転を呈示しているに過ぎないが，この 2 フェーズの違いは何らかの履歴効果が関連する現象であることを示唆している．被験者の内観を聞くと，ほぼ全員が，DEC フェーズで周辺領域の色がなかなか消えず強い残像を知覚した，と報告した．被験者 KS は MAX フェーズより GRAY フェーズの d' が小さかったが，この被験者は DEC フェーズの次のサイクルの GRAY

フェーズでも残像が消えなかった，という報告をしていた．例えば Sakai らの fMRI による研究は色残像を用いて色覚に選択的な脳部位の描出に成功している．残像は神経活動としての実態を伴っており，単なる錯覚として無視することはできない．

3. 知覚確率曲線の測定

しかし，Fig. 5 に示すように，実際に神経回路で起こっている現象が (a) プローブに対する神経信号の応答量の低下によるものなのか，(b) 背景雑音の上昇によるものなのか， d' だけでは区別することができない．視覚の感度測定方法としては，知覚確率曲線 (psychometric function) を求める方法が同じ実験に適用できる．全く同じ実験パラダイムで，5 秒おきに呈示するプローブ刺激の色コントラストを適応的に変化させる適応的階段法 (adaptive-staircase method) という手法を用いて心理物理データを測定し，その結果を MATLAB の psignifit ツールボックスを用いて累積正規分布曲線で回帰した．累積正規分布曲線は，知覚確率 50% の点に相当する平均値 μ と，知覚のあいまいさに対応する標準偏差 σ という 2 つのパラメータで記述することができる．信号量の抑制という仮説 (a) が正しければ μ が変化し，背景雑音により曖昧さが変化するという仮説 (b) が正しければ σ が変化することが予想される．今回，心理物理側で検証するモデルは Fig. 5 の (a) と

Fig. 5 Two possible models that account for the decrement of d' in a psychophysical study (Fig. 4). Panel (a) represents a possibility with suppression of signal, and panel (b) represents the other possibility with increase of background noise.

Fig. 6 The result of threshold measurement session during dynamic change in color contrast at the surround area. Horizontal and vertical axes represent time in a cycle (s) and log relative intensity of stimulus. Continuous line with circle symbols represent time course of threshold measured by adaptive-staircase method (see text for detail). Dotted lines indicate the interval of ± 1 standard deviation (SD) estimated by *psynfit* MATLAB toolbox. It is seen that the range of ± 1 SD enlarges when the stimulus surround changes dynamically in color contrast (INC and DEC phases: shaded area).

(b) ということになる。

Fig. 6 は μ と $\pm 1\sigma$ の値を実線と破線でプロットした、知覚確率曲線の時間変化を表した図である。この図から、INC から MAX, DEC のフェーズにかけての閾値 (μ) の上昇だけではなく、INC と DEC のフェーズにおける σ の増大を見取ることができる。閾値の上昇はプローブに対する神経信号の低下を示唆するが、 σ は閾値付近の知覚の曖昧さを示している ($\sigma \rightarrow$ 小: 判断が明瞭, $\sigma \rightarrow$ 大: 判断が不明瞭; Fig. 1 参照) ため、周辺領域において色コントラストの時間変化が生じると、プローブに対する知覚の曖昧さが増大していることがこの図からもわかる。

以上、心理物理学的に推定すると、 d' と知覚確率曲線による検討から、色コントラスト効果はコントラスト信号の抑制だけではなく、周辺に呈示された刺激によって、何らかの理由で「背景雑音」が増え、プローブ知覚を成立させる神経信号の明瞭度が低下していることを示唆している。Fig. 5 の定性的モデルのうち (b) の可能性が示唆された。

4. fMRI データとの対照

では、なぜ「背景雑音」が増えたのだろうか? ここで fMRI のデータに目を転じてみる。視野の中には色コントラスト変化に選択的に反応を示す領野がある。Fig. 7 は右列が後頭葉底部 (ventro-occipital area; 以下, v.o. と略) の色コントラスト変化に感度のある部位、左列が第一次視覚野を含む鳥距溝 (calcarine sulcus; 以下, c.s. と略) の fMRI 信号値の時間変化を示している。上段は視野中の周辺領域、下段は同じく視野中のプローブ領域に相当する voxel の信号値変化である。心理物理実験と同じ刺激を呈示し、同じ課題を行わせた時の各領野の fMRI 信号値の変化を示している。

まず、周辺領域の信号変化を見ると、部位 c.s. では周辺領域に呈示した色コントラストの変化と同期した信号値の上昇・下降が見られるのに対し、部位 v.o. では DEC フェーズでも信号値が上昇したままである。プローブ領域においては、部位 c.s. の信号値の時間変化はほとんど見られないが、部位 v.o. においては周辺領域と同様に DEC フェーズにおいても信号値が上昇したままの信号変化が見られる。プローブ刺激の色コン

Fig. 7 fMRI results from two areas of brain, correspond to two different fields in view. Panels at the top and bottom show the results from voxels that correspond to probe area in the visual field and the results from voxels that correspond to the surround area, respectively. Horizontal axis represents time in a cycle, and vertical axis represents the relative magnitude of fMRI (BOLD) signal normalized at the response during GRAY phase. Panels on the left represent the results from calcarine sulcus (possibly V1/V2) and the panels on the right represent the results from ventro-occipital area (probably human V4). Smooth lines and lines with symbols represent the time course of color contrast modulation in surround area and the result of fMRI signal, respectively.

トラストは周辺領域に呈示した色コントラストと比較して非常に小さいため（約 1/20），部位 c.s. が物理的な刺激量に対応した応答をしていると仮定すると，部位 c.s. のプローブ領域の変化がほとんど無く，周辺領域の信号値が刺激の色コントラストの変化に同期しているのは説明できる．一方，部位 v.o. のプローブ領域の信号値は周辺領域と同様の時間経過を示している．

ここで，fMRI データを説明する定性的モデルとして，v.o. において何らかの理由で周辺領域の活動の影響がプローブ領域へ侵入している，という仮説を立てる．さらに色コントラストによって定義したプローブの検出が部位 v.o. の活動に基づいて行われていると仮定すると，周辺領域に対応する神経信号の変動がプロ

ブ領域に侵入することによって「背景雑音」の上昇が生じ，プローブに対する信号値の強度の相対的な低下を生じさせることができる（Fig. 5(b)）．結局，知覚的明瞭度の低下（Fig. 4 における d' の低下/Fig. 6 における σ の増大）が生じた心理物理学の実験の結果ならびにその結果を説明するモデルと fMRI 実験の結果の間には一定の整合性があると考えられる．

5. 実験に関するまとめ

先行研究において，輝度コントラストに対する順応や色コントラストに対する順応に類似した fMRI 信号値の変化が第一次視覚野で測定されている．しかし，第一次視覚野がそのまま知覚と結びついているという

保証は全く無い。今回の結果では第一次視覚野に相当すると思われる部位 c.s. よりも、部位 v.o. においてより知覚と対応した現象を観測することができた。ご承知の通り、神経回路の結線としては低次領野から高次領野へ向かう順行性の信号の流れと逆行性の信号とが存在しうること示している。部位 v.o. における現象も、さらに上位の部位からの逆行性信号による活動と考えられなくも無いため、現時点で部位 v.o. が色コントラスト知覚を決めているとは断言したくない。しかし、今回の fMRI (全頭、解像度: $3\text{ mm} \times 3\text{ mm} \times 3\text{ mm}$, 45 slice) の解析で有意に信号変化が観測できた領域において、部位 v.o. が最も知覚に密接した応答の時間特性を示し、また、心理物理学データと対比した際にそのデータを説明するモデルと合致した傾向を示した、と言うことはできよう。

部位 v.o. は他の研究で human V4 homologue (ヒト V4 相似器官; hV4 と略) と呼ばれている領域に相当すると思われる。色を含む視覚刺激に対して選択的に応答する傾向にある領野だが、受容野が大きい領域としても知られている。今回の fMRI におけるプローブ領域の同定は、プローブを呈示していた領域 (視野中心: $2\text{ deg} \times 2\text{ deg}$) に赤/緑のチェッカーボード・パターンを 8 Hz で呈示した際の fMRI 信号値がプローブに隣接した周辺領域 (内法 $2\text{ deg} \times 2\text{ deg}$, 外法 $8\text{ deg} \times 8\text{ deg}$) に赤/緑チェッカーを表示した際よりも統計的に有意に信号が上昇した領域を選択している。従って、今回色コントラストの時間変化を呈示した周辺領域を受容野に含んでいないという保証は無いが、かなり中心視野に選択的に反応する部位であることは間違いないと思われる。

6. お わ り に

今回紹介した例が決して最善の例であるとは思わないが、自らの体験として語ることができる実験で、心理物理データと脳機能計測データを対照比較しつつ、1つの現象のメカニズムを明らかにする研究アプローチとして用いた一例としてご紹介させて頂いた。おそらく、本研究の神経科学的側面におけるポイントは、一見したところ中心-周辺拮抗型の側抑制に起因すると思われる現象が、かならずしも単純にそうと結論できない可能性を心理物理と脳機能計測の両面から示した点にあるのではなからうか。

冒頭にも述べたが、心理物理は非侵襲的に S/N よく (生体計測の経験のある方はよくご存知であろう) データを取ることに関しては優れているが、どこが情報処理をしている? という疑問に推定の形でしか答えるこ

とができない。一方、脳機能計測は生理学的な裏づけデータをとることはできるが、刺激のデザインが適切で無いと知覚との対応を論じることができない。両者は相補的な研究分野であり、お互いに刺激を与え合う関係にあるが、依然として文化の隔たりが大きい。心理物理学で用いられる刺激はどんどん複雑化し、一方の生理学的な研究は着実な個々の現象の積み重ねを旨としているためだろう。ただし、脳機能計測分野と心理物理学分野の研究者のコラボレーションによる研究は徐々に増えてきており、互いの得意とするところが遺憾なく発揮されれば強力な研究手法になるだろう。

近年の装置の普及によって、脳機能計測に対する敷居は下がりつつあるが、一方で心理物理学に対する敷居は依然として高いように見える。独特の文化をもち、幾多の難解な専門用語や現象を逐一理解しなければいけなくなっているためだろう。ただ、試料が人間であるという特異性だけで、研究上の論理展開は物性物理学と大した違いは無い。

冒頭で記したように、心理物理学には被験者の主観によるバイアスを防ぐ方法論も含まれている。しかし、「どのような知覚の測定には、どのような罫を仕掛けて主観の侵入を防ぐ」という設定はケース・バイ・ケースになることが多く、熟練の研究者も実験方法に穴が無いという確信を自身で得ることはなかなか難しい。測定データが十分に客観データに近いと判断できるかどうか、その判断基準は数学的には定義できず、ある程度経験を積み重ねることが要求される。この辺が心理物理学の敷居を高くしているのかもしれない。

恐らく、理数系分野の人間がこの分野に進出する際に強く抵抗を感じるのには、計算的モデルを演繹的に発展させられないことだろう。例えば視覚現象の場合、刺激図形の大きさや形、輝度などの実験条件が変わると、定性的な傾向は保たれるものの、定量的な関係は維持されないことが多い。結局ある現象を説明する定量的モデルが別の現象の説明にそのまま転用できないことが多く、現象1つに対してモデルが1つ、という状態になる。数理科学的発展を望む方々の視点から見ると、きわめて非効率に見えるだろう。しかし、心理物理学的な因果関係は事実であり、数理科学的都合だけでこの事実を歪めることはできない。

心理物理学や神経生理学の研究者が、長年の経験で漠然と感じ取っている定性的な傾向を、個々の実験結果を説明するモデルの最大公約数のような形で系統的に導出できる学問体系が確立されれば、もっと効率的に研究が進展する可能性も広がるかもしれない。

謝辞: 本稿に紹介した fMRI 実験データの取得にご

協力いただいた，神奈川県リハビリテーション病院の仲泊 聡（東京慈恵会医科大学眼科学教室），武内弘明（同・放射線科学教室）両博士に感謝します．また，本研究は，NTT コミュニケーション科学基礎研究所在職中に同研究所の支援を得て実施されました．

参 考 文 献

- 1) 田中良久 (1969)：「講座心理学 2 計量心理学」，東京大学出版会
- 2) Brown, R.O. and MacLeod, D.I.A. (1997): Color appearance depends on the variance of surround colors, *Current Biology*, Vol.7, pp.844–849
- 3) Kuriki, I.: Color contrast reduction in center induced by the increment of background noise during slow change in color contrast in the surround, *Vision Research* (submitted).
- 4) Levi, D.M., Klein, S.A., and Chen, I. (2005): What is signal in noise? *Vision Research*, Vol.45, pp.1835–1846
- 5) Witchmann, F.A. and Hill, N.J.: The psychometric function: I. Fitting, sampling, and goodness of fit, *Perception and Psychophysics*, Vol.63, pp.1293–1313
- 6) Sakai, K., Watanabe, E., Onodera, Y., Uchida, I., Kato, H., Yamamoto, E., Koizumi, H., and Miyashita, Y. (1995): Functional mapping of the human colour centre with echo-planar magnetic resonance imaging, *Proceedings of Biological Science*, Vol.261, pp.89–98
- 7) Bartels, A. and Zeki, S. (2000): The architecture of the colour centre in the human visual brain: new results and a review, *European Journal of Neuroscience*, Vol.12, pp.172–193
- 8) Liu, J. and Wandell, B.A. (2005): Specializations for chromatic and temporal signals in human visual cortex, *Journal of Neuroscience*, Vol.25, pp.3459–3468