HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	視覚系の時空間統合特性に関する心理物理学的研究
Author(s)	川端, 康弘
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(文学)
Dissertation Number	甲第3293号
Issue Date	1994-03-25
DOI	https://doi.org/10.11501/3095093
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/32656
Type	doctoral thesis
File Information	3293.pdf



Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

視覚系の時空間統合特性に関する心理物理学的研究

川 端 康 弘

- 目　次 -

Ⅰ部．本研究の背景と問題

はじめに ---------- 1

1章．視覚の検出閾における時空間統合特性について ---------- 4
1-1. 検出閾における時間統合特性 ---------- 4
Blochの法則／検出閾での時間統合に関する過去の知見
1-2. 検出閾における空間統合特性 ---------- 10
Riccoの法則とPiperの法則／検出閾での空間統合に関する過去の知見

2章．閾値現象に見られる色システムの影響 ---------- 14
2-1. 輝度の非加算性 ---------- 14
2-2. πメカニズムの独立と相互作用 ---------- 15
2-3. 結合的感度促進現象 ---------- 16
2-4. 時間統合現象における反対色性 ---------- 18
2-5. 研究の指針 ---------- 20

3章．色と輝度の並列処理：色システムと輝度システム ---------- 23
受容器数に応じた検出システム
3-1. 単色型視覚 ---------- 24
単一変数の原理
3-2. 2色型視覚 ---------- 25
錐体吸収空間／色システムの分光感度／色情報と輝度情報／色システムと輝度システムの感度／青－黄反対色システム
3-3. 複合システムとしての3色型視覚 ---------- 32

4章．色と輝度の並列処理にかんする生理学的知見 ---------- 38
4-1. 網膜における色情報処理 ---------- 38
水平細胞、双極細胞の色対立型応答／神経節細胞の色応答
4-2. 高次視覚中枢における色情報処理 ---------- 40
外側膝状核(ＬＧＮ)における色応答／大脳皮質ニューロンの色応答特性／皮質領域間の機能分離

5章．色コントラスト視覚 ---------- 46
視覚系と等輝度
5-1. 等輝度での視覚能力1：色の時空間的ＣＳＦ ---------- 48
色の空間的ＣＳＦ／色の時間的ＣＳＦ／色のＣＳＦの生理

学的基礎／視覚における色のＣＳＦの重要性：異なる周波数帯域／ＭＤＢ／多重色空間周波数チャンネル／輝度と色の相互作用
5-2. 等輝度での視覚能力２：色による知覚 ---------- 56
空間的位置の検出／輝度の境界は色の境界を取り込むか／コントラストレンジ／２次元の形／立体視／運動／奥行き方向への運動／運動視差／肌理／３次元構造の復元：客観的輪郭、主観的輪郭、陰影および錯視／輝度視覚と色視覚

6章．色システムの変性した視覚 ---------- 67
6-1. 赤ー緑２色型色覚異常：２色型第１視覚と２色型第２視覚 -------- 68
等色実験／視感度関数／中性点／波長弁別および飽和度弁別能力／混同色軌跡
6-2. 赤ー緑３色型色覚異常：３色型第１視覚と３色型第２視覚 -------- 72
等色関数／視感度関数／波長弁別および飽和度弁別能力
6-3. 赤ー緑型色覚異常のメカニズム ---------- 74
受容器の欠損／受容器の融合／受容器の変性／受容器以降のシステムの変性

7章．問題：視覚の時空間統合特性と色システム ---------- 80
7-1. 色システムの順応機構と時空間統合特性 ---------- 80
7-2. システムの分離による仮説の検証 ---------- 82
等輝度事態での測定／輪郭線マスキング法での測定／２色型視覚での測定

Ⅱ部．時空間統合現象に関する心理物理学的研究

8章．実験Ⅰ：赤／緑検出系の時間統合 ---------- 88
8-1. はじめに ---------- 88
8-2. 方法 ---------- 89
装置／較正／刺激／混合率の定義／被験者／手続き
8-3. 臨界持続時間の評定法 ---------- 93
8-4. 結果 ---------- 94
8-5. 考察 ---------- 96
時間統合と分光組成／時間統合と背景強度／その他の問題

9章．実験Ⅱ：青／黄検出系の時間統合 ---------- 108
9-1. はじめに ---------- 108
9-2. 方法 ---------- 109
装置と刺激／被験者／手続き
9-3. 結果 ---------- 111

9-4. 考察 ---------- 112
π1－π3検出系の時間統合特性／青－黄反対色システムの減算処理と時間統合／その他の問題

10章. 実験Ⅲ: ２色型および異常３色型視覚の時間統合特性 ---------- 120
10-1. はじめに ---------- 120
10-2. 方法 ---------- 121
装置と刺激／被験者／手続き
10-3. 結果 ---------- 123
２色型第１視覚／２色型第２視覚／３色型第１視覚／３色型第２視覚
10-4. 考察 ---------- 126
２色型視覚と赤－緑反対色システム欠損説／２色型視覚と青－黄反対色システム／異常３色型視覚と赤－緑反対色システム変性説

11章. 輝度の加算性について ---------- 141
11-1. はじめに ---------- 141
11-2. 加重インデックス(summation index) ---------- 142
11-3. 結果 ---------- 147
赤－緑混合条件／青－黄混合条件
11-4. 考察 ---------- 149

12章. 実験Ⅳ: 輪郭線マスキング下での時間統合 ---------- 162
12-1. はじめに ---------- 162
12-2. 方法 ---------- 163
装置／刺激／被験者／手続き
12-3. 結果 ---------- 165
12-4. 考察 ---------- 166

13章. 実験Ⅴ: 等輝度刺激に対する時間統合特性 ---------- 172
13-1. はじめに ---------- 172
13-2. 方法 ---------- 174
装置と刺激／被験者／手続き
13-3. 臨界持続時間と時間応答フィルターの評定 ---------- 178
13-4. 結果 ---------- 181
13-5. 考察 ---------- 183
色順応と統合時間／時間統合とその機構

14章. 実験Ⅵ: 空間統合特性と２過程順応説 ---------- 201
14-1. はじめに ---------- 201

14-2. 方法 ---- 202
装置／刺激／被験者／手続き／色収差の補正
14-3. 臨界面積の評定 ---- 207
14-4. 結果 ---- 209
３色型視覚の結果／２色型視覚の結果
14-5. 考察 ---- 213
空間統合特性と２サイト順応／空間統合領域の大きさ

15章. 実験Ⅶ: 等輝度刺激に対する空間統合特性 ---- 234
15-1. はじめに ---- 234
15-2. 方法 ---- 236
装置と刺激／被験者／手続き
15-3. 結果 ---- 238
15-4. 考察 ---- 239
空間統合領域の大きさ／色順応と空間統合領域／空間統合と受容野

Ⅲ部. まとめ

16章. 全体的考察 ---- 252
16-1. 時空間統合の変動範囲 ---- 252
16-2. 色情報の特性 ---- 253
時空間的に大きな広がりを持つ刺激に対する高感受性／色と輝度のコントラスト感度／色の解像度
16-3. 時空間統合の機構 ---- 256
単純型反対色細胞の２重機能／サンプリング／反応の時空間的寄せ集め／順応／順応と時空間統合の変化／時間的フィルタリング／空間的フィルタリング／フィルタリングと受容野／色情報と輝度情報の分離／Magno神経系とParvo神経系
16-4. 残された問題 ---- 268

結論 ---- 281

要旨 ---- 285

謝辞 ---- 287

引用文献 ---- 288

Ⅰ部．　本研究の背景と問題

はじめに

人の視覚システムの研究は、しばしば便宜的にいくつかの異なる領域として分けられた話題ごとに行なわれてきた。このあまり根拠のない分類によって、２つの領域にまたがって存在する重要な科学的知見が見落とされてしまうことがある。たとえば本論文で扱う視覚の時空間特性と色覚特性もこの例に含まれるだろう。この論文で我々は、色知覚の領域と時空間視の領域ーこれらはこれまで別々の問題として扱われて来たものであるがーにまたがる視覚の諸特性の１つを考察する。具体的には時空間視領域での重要な視覚現象の１つである時空間統合特性と、その現象に制約を与える色の検出機構の能力に関して、様々な心理物理学的実験手法を用いて詳細な検討を行なうことである。

実験室の人工的環境、印刷物、白黒写真などを除いて、ほとんどの視覚的光景では色彩と輝度の両方が変化している。たとえば物理的に見た視環境は、光の強度(光量子量)と分光組成(単色光の場合は波長)の空間的および時間的変動として記述できる。人の視覚系における強度の主観量は輝度に、分光組成は色彩にほぼ対応している。特殊な条件、たとえば一様な暗い緑の背景上に明るい赤の対象物が見えるような場合には、色と輝度の両方が空間的に共に変化することになる。しかし実際の環境では、色の分布と輝度の分布は部分的にだけ相関している場合の方が多い。光は太陽や人工的な光源のように、最初ある限定された領域から発せられ、３次元世界に影を落とす。影は視覚光景内に輝度の不連続を作り上げるが、分光分布(すなわち色)は影によってほとんど変化しない。日向にある物体は太陽によって直接照射され、日陰にある物体は散乱光によって多くの方向から間接的に照射される。一般に、直接太陽からくる光と間接的にくる光の分光分布は幾分異なっているが、影によってできる強度分布の差ほど大きいものではない。散乱光の場合、大気によって作られる光の散乱によって(レイリー散光における波長ごとの変化)直接太陽から来る光よりも短波長方向にゆがんだ分布を持つ。このように影の中の物体は散乱光によって照射されるので、太陽光の中でみる物体よりも幾分青味を帯びた色合いを持つはずである。しかしこの色の差はわずかである。一方ある物体によって反射される光の強度は、光源によって直接照射されるか散乱光によって間接的に照射されるかによって大きく違う。晴天時の日向で直接照明された対象物上に入射する光の強度は、影の中の対象物に入射する光の

強度よりおよそ30倍も大きい。もし一様な物体の半分が日に照らされ、半分が影の中にあるとすれば、たとえ２つの領域が入射光を同じ比率で反射しようとも２つの領域間の輝度コントラストは90％以上となる。一方この同じ光景内で、直接光と散乱光の分光分布におけるわずかな差によって作り出される色コントラストはあまり問題ではない。視覚システムの初期課題が視覚像の様々な部分を物体として同定し他の物体と分離することであれば、前述したような状況下の場合分光組成の空間的分布は強度の空間的分布よりも実世界の真の表象を与えるであろう。ここでは省略するが時間的分布の場合にも同じような例をあげることは可能である。

人の視覚系はイメージの時空間的変化の分析を行う際に、輝度コントラストにほぼ匹敵する程度に色コントラストも有効に利用していると我々は考えている。しかし色検出機構は有効なものであるが、神経系として非常に犠牲の大きいものである。霊長類の視覚システムの大部分は、たとえば波長差についての情報を処理することに費やされている。そのため視感覚にそれほど頼らない動物(肉食動物の多く)や多くの夜行性の種が、良好な色覚を進化させてこなかったのはある意味で当然かもしれない。同様に容易に食物を見つけることができる有蹄類や他の草食動物の多くは、非常に精巧な色覚システムを必要としないであろう。しかし霊長類や鳥類、昆虫類などのように視覚以外の感覚が特に鋭敏なわけでなく、またその食物源(例えば果物や花)が明るさの変化よりも色の変化によって周りから容易に分離されるような動物にとって、環境内の空間的あるいは時間的変化を識別するために色覚を利用するのは非常に有効である。桜の木から熟したサクランボを見つける場合を考えてみよう。色を識別できない視覚系では、影によって作られるサクランボとは無関係な輪郭線が、効果的に形の規則性やその果物の明るさをマスクしてしまう。しかし色覚を用いればこの課題は容易である。形の規則性に相関しない輝度の輪郭が存在していても、緑の葉に対し赤のサクランボによって作られる色のコントラストはかなり明瞭である。

しかし視覚の時空間的特性の研究は、輝度コントラストを基にした処理過程のみを仮定したものがほとんどである。これは色差を、時空間的変化の情報を与えてくれるソースとして輝度差と同列に考えてこなかったためである。我々はこの論文で視覚の時空間特性の１つである時空間統合現象を扱った。それはこの現象の単純明確さの他に、これまで発見されてきたこの現象に関わる知見のほぼすべてが輝度コントラストを基にした処理過程(以下では輝度システムと呼ぶ)の特性として解釈されてきたからである。しかし我々の視環境が、常に輝度と色の変化を含むものであり、また色が時空間的変化の情報源として有効で

あるのなら、色が時空間統合現象に何の影響も与えないとは考えづらい。時空間統合は視覚系が一括して処理を行なう範囲を規定する指標の１つであり、視覚の空間解像度や時間分解能と密接に結びついている重要な現象である。心理物理学において時空間統合は、伝統的に増分閾法(たとえばStilesの２色閾法)のような検出閾事態を用いて研究されることが多く、これは刺激形態の単純性ということに関しては、現実の視環境からはほど遠い人工的なものである。しかし輝度コントラストと色コントラストを同時に含むという点では、色コントラストを含まない白黒の刺激布置や、最近よく行なわれる輝度コントラストを含まない等輝度事態よりも現実に近い環境と言えるだろう。

本研究の目的は、視覚系内の色検出システムと輝度検出システムという２つの機構と時空間統合特性の関係について心理物理学的実験を基礎にして考察することである。したがって導入部では、この問題と関わる視覚研究の現状をよく考慮する必要がある。先に述べたように、我々は色処理特性と時空間処理特性の関係を理解することが、視覚系全体の検出モデルを構築する上で不可欠であると考えている。この２つに関連する過去の様々な研究領域の知見(主に心理物理学と神経生理学の知見が中心である)を背景に、我々に残されている問題を整理してみる必要があるだろう。１章では主に検出閾における時空間統合特性について述べ、それに関わる心理物理学的知見を整理する。２章では検出閾事態において色検出機構の影響と考えられる典型的現象を紹介し、時空間統合特性にもその機構が影響を及ぼす可能性のあることを指摘する。また時空間統合特性を決定すると考えられる視覚系内のコントラスト検出機構として輝度システムの他に色システムを仮定するのであるなら、後者の特性を前者と比較検討してみる必要がある。３章から６章までは、おもにこのために費やされている。この比較検討の必要性については、２章の「2-6. 研究の指針」で詳しく述べる。これらの章で紹介する知見を基礎にして、７章では我々が検討すべき問題について考えてみる。またこれらの問題を検討するために我々が用いる実験手法について簡単に説明する。

本論文はこの導入部(Ⅰ部)の他、実験報告(Ⅱ部)と全体的な考察及び結論(Ⅲ部)よりなっている。Ⅱ部は８章からなっており、各章はそれぞれ独立の実験を報告している。図および表は各章の最後にまとめて記載されている。

1章　視覚の検出閾における時空間統合特性について

1-1. 検出閾における時間統合特性

我々は光の主観的明るさを、光の物理的強度にのみ依存して判断するのであろうか。もしそうなら光の提示時間が変化しても、その強度が一定であれば同じ明るさとして感じられるはずである。しかし実際には同じ強度であっても、提示時間の短い光はある程度長い光に比べ暗く見える。

Aiba & Stevens(1964)は人の眼に対して瞬間的に提示される刺激光の明るさ感覚が、刺激光の強度のみならずその持続時間にも依存することを実験的に示した。彼らは直径4°の第1刺激(F_1，その持続時間は0.15ミリ秒から1秒まで9段階にわたって変化する)および同径の第2刺激(F_2，1秒の持続時間を持つ)をそれぞれ左右の眼に継時的に提示する事態(F_1の方が先に提示され、ＩＳＩは0.4秒である)で実験を行なった。この測定は暗順応条件と明順応条件の2条件で行われた。その結果によると、明るさ感覚は持続時間の関数として増大する。すなわち入射光によって引き起こされる明るさ感覚は時間的に寄せ集められ、そのため提示時間が長くなるにつれて明るさ感覚は増大する。しかしこの持続時間の増加に伴う明るさ感覚の増大には限界がみられる。その限界を越えると今度は多少減少し、ある特定の持続時間で明るさ感覚のピークが見られる。このピークを境にして、それ以後明るさ感覚はあまり変化しない。ここで見られる明るさのピークはBroca-Sulzer現象として知られている(例えばKatz, 1964)。これは閾上で視覚系の出力がある特定の持続時間の刺激に対して最大となることを示しているが、この様なピークは閾値事態では見られない。また彼らの結果は刺激光の強度が増加するにつれ、明るさ感覚のピークの時間(あるいは明るさ感覚の増大の限界時間)が短くなることを示している。明るさ感覚の増大の限界時間は視覚系の順応状態に強く依存するようである。

Blochの法則

上で述べた現象と良く似た現象は検出閾事態でも見られる。すなわちテスト光の持続時間が短いときには弱くて見えない(閾下刺激)場合でも、提示時間が長くなるにつれ、視覚系は最初の短い提示時間におけるその光の強度に対応する出力よりも多くの出力を与えて、

結果的にその光を検出する(閾値に達する)。視覚系の光に対する反応は、光の強度だけでなくその持続時間にも依存する。

この時間的な寄せ集め機能は、時間的統合あるいは時間的加重と呼ばれている。しかし時間統合にはある限界の持続時間が存在し、その臨界持続時間を越えると寄せ集めは成立しない(Barlow,1958; Sperling & Joliffe,1965; Krauskopf & Mollon, 1971; Saunders, 1975)。一般にある持続時間の範囲内において、その検出閾は刺激光全体のエネルギー量(閾における刺激光の強度(Ｉ)×刺激光の持続時間(ｔ)×刺激光の面積×波長の主観効率)によって決定される。したがって大きさと波長を固定したテスト光では、テスト光の強度と持続時間の間に完全なトレイドオフの関係が成立することになる(Ｉ×ｔ＝ｋ, ｋ:定数)。

こうした関係はBlochの法則として定式化され、絶対閾において始めてその存在が確かめられた(Bloch,1885)。しかし持続時間が長くなると、時間的寄せ集めは不完全となってくる(部分的あるいは不完全な時間統合)。さらに持続時間を長くしていくと、そのときの閾値は持続時間に関係なく刺激光の強度にのみに依存する。いわゆる非時間統合の領域である。ここでＩ×ｔ＝ｋの関係が崩れ始める持続時間(ｔ)を臨界持続時間(ｔc)と称し、これは時間統合がどれだけ長く続くかの指標である。実際には臨界持続時間はlog I･t-log I曲線(理論的には完全な時間的統合は水平な直線で、非時間統合は傾き１の直線で表わされる)から算定されるが、測定誤差や部分的時間統合の影響で明瞭に定義し難い場合もある。このために臨界持続時間を完全な時間的統合の水平部分と、提示時間の十分長い所で生じる非時間統合の傾き１の直線部分とをそれぞれ延長して２直線の交点を与える持続時間で便宜的に定義している場合が多い(Krauskopf & Mollon,1971; King-Smith & Carden,1976)。

検出閾での時間統合に関する過去の知見

時間的統合の限界を示す指標である臨界持続時間は、いくつかの変数に依存することが過去の心理物理学的研究により確かめられている。Barlow(1958)は、視覚系の時間統合特性について組織的な研究を行なっている。網膜上での刺激光の呈示位置(θ, 中心窩からの距離)は6° 30′, 刺激光及び背景光の色は497 nmのピーク波長を持つ青緑色で、調整法を用いて閾値を測定している。テスト光の持続時間は8.5 msから1 secの８段階にわたって変化する。それによると完全な時間統合の臨界持続時間は背景光の強度が増大する(暗黒背景の場合から最大で7.83 log quanta･sec^{-1}deg^{-2}までの５段階にわたって変わる)につれて短くなる。また刺激光の大きさが増大する(視角で直径7.1′と5.9° の刺激光を用いている)

につれて臨界持続時間は短くなっている。背景なしの場合、7.1′の刺激光で、時間統合はほぼ1 secまで続くが(ただし部分統合領域を含む)、5.9°の刺激光では0.1 secまでしか続かない。また背景強度の増大にともない、前者では完全統合の限界は0.1 sec付近まで短くなるが、後者ではおよそ0.03 secまで短くなる。

Saunders(1975)は凝視点を用いて中心窩の鼻側40′と2°の位置にテスト光(白色光)を呈示している。テスト光の大きさは2.8′と32′の2種類、その持続時間は10 msから500 msの7段階にわたって変化する。実験事態は絶対閾と、直径12°,網膜照度が100 td(白色)の背景光を用いた増分域事態の両方であった。結果は呈示位置、テスト光の大きさに関わらず、増分閾事態の臨界持続時間の方が短かった。絶対閾の場合、臨界持続時間は刺激の大きさや提示位置に関わらず、およそ80 msであった。一方100 tdの背景上では、刺激の大きさが増加するにしたがって、臨界持続時間は減少した。40′の提示位置で、刺激光の直径が3.2′,10′, 32′の臨界持続時間はそれぞれ80, 70, 60 msであった。また2°の提示位置でも、直径3.2′と32′の刺激光に対し、臨界持続時間はそれぞれ80 msと60 msであった。

臨界持続時間に影響を及ぼすと考えられる変数の中で、Sperling & Joliffe(1965)は以下の4つの変数について検討している。1つはテスト光の波長(450nmと650nm)、2つ目は網膜上の呈示位置(中心窩(θ=0)とθ=15°の周辺)、3つ目は刺激光の大きさ(直径4.5′, 45′, 3°の3条件)、4つ目は背景の強度(網膜照度で0と138td)である。これによると中心窩では、テスト光の波長に関わらず明るい背景上での臨界持続時間のほうが短くなっている(周辺部では絶対閾条件のみ行なわれた)。また中心窩で比較的大きなテスト光(直径45′)を用いた場合、臨界持続時間は650 nmの刺激に比べ450 nmの刺激の方が有意に長いという結果を得ている。小さな刺激(直径4.5′)を用いた時は、前述のような波長選択的な結果は得られていない。しかしこの様な刺激光の大きさに依存した波長選択性は周辺部では見られなかった。すなわち直径45′や3°という大きな刺激を用いても、450 nmと650 nmの波長による有意差は認められなかった。それより以前、Rouse(1952)は直径1′の小さな刺激を中心視で観察する事態で、実験を行っている。それによると統合の臨界持続時間は波長にほとんど依存しなかった。Regan & Tyler(1971)は、直径2°という大きな刺激を用いても、波長に依存した臨界持続時間の変化は見られなかったと報告している。

Krauskopf & Mollon(1971), Uetsuki & Ikeda(1971)あるいはKing-Smith & Carden (1976)は短い持続時間(10 ms)と長い持続時間(200 ms)で測定した2つの閾値の比から臨界持続時間を評定している。非常に短いため完全に統合が働いていると考えられる10 msのテ

スト光の閾値と、十分に長いので統合が働いていないと考えられる200 msの閾値から外挿的に臨界持続時間を算定しているので便宜的方法と言える。このような外挿による臨界持続時間の推定は信頼性の面でやや問題が多く、またそのデータからは完全統合、部分統合あるいは非統合領域の区分もできないという欠点があるが、多くの条件でデータを得るには有効な方法である。Krauskopf & Mollon(1971)は２種類の波長(500 nmと600 nm)を持つ背景(直径３°)上で３種類の波長(430, 500及び650 nm)を持つテスト光(直径１°)を用いて測定している。背景の強度は-∞から5.0 log tdにわたって変えられる。それによるとほぼ全ての条件で、背景強度の増大にともない臨界持続時間は減少している。また430 nmのテスト光(主にπ_{1-3}メカニズムによって検出される)の臨界持続時間は500 nmや650 nmのテスト光(それぞれ主にπ_4メカニズム及びπ_5メカニズムによって検出される)の臨界持続時間よりも有意に長かった。Uetsuki & Ikeda(1971)も彼らとほぼ同様な結果を報告している。彼らはStilesと同様、２色閾法と呼ばれる手法を用いて分離された各々のπメカニズムの臨界持続時間(10 msと400 msの閾値から外挿的に求められている)を測定している。それによると同じπメカニズム内の順応であれば、背景強度の関数として臨界持続時間は短くなる。またさらに順応し、検出が他のπメカニズム(主にπ_1メカニズム)に移ると臨界持続時間が長くなることを示した。また検出がπ_1／π_3メカニズムによってなされる場合、その臨界時間は背景強度が増加しても200 msよりも短くならないことを示した。一方King-Smith & Carden(1976)は強い白色背景上で比較的大きなテスト光(直径１°)を用い、中心視で測定を行なったところ、テスト光の波長に依存した臨界持続時間の変化を認めている。それによると570nm付近で最も短く、450nm以下の短波長領域で最も長い。

臨界持続時間はこのように様々な変数、すなわちテスト光の大きさ、波長、網膜上の提示位置、背景の波長及び強度に依存することが示されている。しかしいくつか研究間で食い違いがみられる。とくに波長依存性に関しては、今のところ統一的な見解は得られていない。このような変数の中で、順応光のエネルギー量の効果、つまり背景光の強度が増大するにつれ時間統合の臨界持続時間が短くなるという現象(Barlow, 1958; Sperling & Joliffe, 1965; Krauskopf & Mollon, 1971; Uetsuki & Ikeda, 1971; Saunders, 1975)は、ほぼ一致した事実であるように思われる。背景光の強度が増大すれば、網膜上の受容器は順応する。上述の研究のほとんどは、そのような受容器の順応によって臨界持続時間の光強度に依存した減少傾向を説明している。したがって臨界持続時間は視覚システムの末梢部位すなわち光受容器レベルで決定されると考えられる。受容器レベルは単一変数の原理

によって支配されており、各錐体は光の強度コントラストを符号化する。したがってこのような仮定から時間統合の減少は、輝度検出系の順応特性のみによって説明できるはずである。

一方、視覚的処理の敏捷性を表わす他の多くの指標も、視覚系の順応レベルが変化することによって変わることが知られている(主に光の強度に対する順応をさす)。例えばＣＦＦ(Critical Flicker-fusion Frequency)は、テスト光の強度が増大するにつれて増加することが知られている(たとえばKaiser, 1991)、時間的ＣＳＦ(Contrast Sensitivity Function)は同じくテスト光の強度が増大するにつれて、より高い時間周波数側へシフトすることが確かめられている(de Lange, 1958)。これらは視覚系の時間的分解能あるいは解像度が良くなることと同義である。臨界持続時間もまた上述のように時間的分解能を表す指標と考えられ、実際先に述べたように背景強度の増大により減少する。同様な関係は反応潜時についても報告されている(Alpern, 1968)。また視覚的処理の敏捷性(すなわち時間的特性)と感度の間の密接な関係(inverse関係，視覚系が順応すると、感度が低下すると同時に視覚的処理の敏捷性が増す)はいくつかの視覚関数モデルにおいて中心的な問題でもある(Fuortes & Hodgkin, 1964; Matin, 1968; Sperling & Sondhi, 1968; Shapley & Enroth-Cugell, 1984)。これらは視覚系の末梢部位、すなわち受容器レベルで達成されていると考えられている。

神経生理学的研究においても、視知覚の時間的統合特性にほぼ対応する研究が行われてきた。光化学反応においては、上記のようなBlochの法則に対応するものとしてBunsen-Roscoeの法則が知られている。つまり光化学的に変化する物質の量は、吸収された光の強さと光の照射時間との相乗積に比例する。視覚的処理の最初の段階は視物質の光化学的反応であるので、Bunsen-Roscoeの法則と類似した関係が視感覚において認められる(すなわちBlochの法則)という事実は興味深い。しかしこのことから人の視覚系における時間統合がすべて受容器の光化学的反応によるものと考えるのは現実的でない。受容器の電位変化が網膜ニューロン間を伝達する過程において、時間的に相次いで発生した興奮性電位が加え合わさって活動電位の臨界域に達し，始めて伝達可能になるという事実がある。つまり光受容器から続く神経系内(受容器から神経節細胞)において、神経信号が時間的に統合されることが可能である。刺激の強度の増大はまた、これ以降の神経繊維内におけるインパルス頻度(単位時間当りのインパルスの数)を増加させる。一定強度の刺激が持続的に与えられると、インパルス頻度は時間経過にしたがって次第に減少し、ついには定常的頻度の

状態に至ることが知られている。このようにしてみると、一定時間の範囲内におけるインパルスの総体が刺激の強度に対応するといえる。この時間内において、刺激の統合が認められるだろう。このように検出閾の統合特性の生理学的基礎としては、受容器内での統合と神経系内での信号の統合という２つの要因が考えられる。

Saunders(1975)は、暗順応下におけるカブトガニの視神経繊維の電気的反応(Hartline, 1934)は、刺激の持続時間が100 msまではBlochの法則に従い、それより長い持続時間になるとBlochの法則(Ｉ＊ｔ＝一定)からＩ＝一定という関係へ急激に変化するのではないかと指摘している。Baylor & Hodigkin(1974)は、ウミガメの錐体に3-6mVの過分極を起こさせるような定常光の背景上に、弱いフラッシュ光を重ねて提示した。背景光がない場合に比べて、そのフラッシュに対する反応の振幅は減少し(利得の低下)、また反応が最大値に達するまでの時間は110 msから70 msまで短くなった。背景光を強くしていくと、フラッシュに対する利得(gain)は引続き落ち続けた。また最大値になるまでの時間は40から50 msぐらいまで短くなると報告している。この電気生理学的結果に対して、 Friedman et al.(1984)は、Barlow(1958)らの結果(順応背景のエネルギー量の増加に伴って時間的統合の臨界持続時間が減少する)と因果関係があるのではないかと指摘している。Baylor & Hodigkin(1974)の結果では、明順応がフラッシュに対する受容器の反応の大きさを減少させ(利得の低下)、同時にフラッシュに対して最大の反応に達するまでにかかる時間を短くするするという２点が重要である。いいかえれば受容器は明順応したとき感度を下げ、同時に敏捷性を増す。この事実は、視覚系の順応過程において、視覚処理の時間的敏捷性が直接感度の減少と結びついていると仮定している心理物理学的研究ともうまく適合する。ただこれらの因果関係を認めても、Baylor & Hodigkin(1974)の指標(最大の反応に達するまでにかかる時間)と、時間統合の臨界持続時間が直接結びつくと断言することはできない。それでも彼らの結果は、Uetsuki & Ikeda(1971)やKrauskopf & Mollon(1971)の仮説(臨界持続時間は検出を仲介している個々のπメカニズムの順応に依存するとする説)にもうまく適合するようである。ただしこの場合、πメカニズムの順応が錐体のレベル(あるいは受容器の特性を反映する視覚過程)で起こっていると仮定しなければならない。すなわちπメカニズムと錐体に１対１の対応関係がないときこの仮説は意味がない。これまで見てきたように時間特性にかんする神経生理学的知見は、今のところ受容器の順応を示唆する証拠しか報告されていない。

1-2. 検出閾における空間統合特性

Riccoの法則とPiperの法則

閾値における寄せ集め現象(統合)は、時間的にだけでなく空間的にも成立する。一般に刺激光の面積(A)と検出閾(I)の間には相補的関係が成立する。完全な相補性が成立するとき、$I \times A = k$, k：定数, となり、こうした関係は一般に、Riccoの法則と呼ばれている。Riccoの法則は完全な空間的統合を表わし、時間領域でのBlochの法則に対応する。時間的統合の場合と同様、空間的統合は閾値－面積曲線によって表わされることが多い。この曲線は横軸にテスト光の面積(A)、縦軸に閾値と面積の積をそれぞれ対数でプロットしたものである。面積が小さいときは完全な統合が成立するのでI・Aは一定となり、図中水平な直線で近似される。面積が大きくなると統合は完全ではなくなり水平な曲線は上向きになってくる。面積がさらに大きくなると統合はすっかり消滅してしまう。この領域では閾値は面積の増加にかかわらず光の強度のみで決まり、傾き1の直線で表わされる(非空間統合領域)。しかし過去の研究から、完全統合を示すRiccoの法則は時間に関するBlochの法則ほど明瞭に現れないというのが一般的である。空間的統合は面積が増加するにつれて、しだいに不完全なものになる。むしろこの不完全なあるいは部分的統合が、空間的統合においてはより広い領域にわたって現れる。この領域は傾き0.5の直線でほぼ近似でき、Piperの法則と呼ばれている($I \times \sqrt{A} = k$, k：定数)。

一般に刺激面積が広がると、たとえ刺激部位中の網膜各部分が独立に働いても、確率加重が予想されるため、閾値付近の輝度をもつ光が見える確率は増加する。しかし閾値の減少は確率論的に予想される以上であり、やはりこれは眼の光学的要因、受容器の口径あるいは神経系によって視覚反応が空間的に統合されるのが原因であろう。空間的統合が生じることによって大きな刺激に対して視覚系は閾値を下げるので、ある程度弱い光でも検出することができる。一方これは、非常に近い距離で相近接する2つの光刺激によって生じた反応が統合して、一体として知覚されることを意味している。このとき視覚系は2つの刺激の間隙を弁別することができない。したがって空間的統合の範囲が広くなることは、空間弁別閾を上昇させ、その逆数である視力を下げる。つまり空間的統合量と空間的解像力は相補関係にあると考えてよい。これは時間的統合量と時間的分解能の場合も同様である。中心視では、空間的統合の範囲がせまく、周辺視で広いことは、中心視では解像度が高いが視感度が低く、周辺視では視力が低く視感度が高い事実と対応している。また背景

強度が高くなると空間的統合量が減少することと、視力が周りの照明レベルの上昇とともに高くなることも相対応する事実と考えられる。

検出閾での空間統合に関する過去の知見

Graham & Bartlett(1939)は赤色のテスト光を用いて絶対閾における中心視と周辺視の空間統合量を測定した。どちらの場合も完全な統合は観察されなかったが、中心視では部分的統合が刺激の直径で約1°まで、周辺視では約10°にまで達する。離心率を5°から35°という広い範囲にとり、絶対閾の空間統合特性を測定した結果(Hallet, Marriott & Rodger, 1962)では、すべての条件で完全な空間的統合がみられた。離心率5°では、直径で30′程度まで完全な統合が続き、以下部分統合へと移る。一方離心率35°では、直径で2°近くまで完全統合が続く。Inui et al.(1982)も網膜部位と空間統合領域の関係を調べた結果、統合領域の直径が離心度に対して直線的に増加することを示した。

ON中心型細胞の受容野中心にスポット光を照射すると、パルス放電が出力される。スポット光の面積を徐々に大きくしていくと、パルス頻度が上昇し、より大きな反応が得られる。これはスポット光のエネルギー量が加算されていることを示している。そこで細胞の出力閾(出力が得られる最低輝度)を測定すると、人の空間統合特性と同じように、閾値－面積曲線が得られる(Shapley & Enroth-Cugell, 1984)。Peichl & Wassle(1979)はネコの網膜神経節細胞に対する閾値－面積曲線を測定した。その結果X細胞では、完全統合が面積で0.1°から0.4°あたりまで続く。一方Y細胞ではさらに大きく、1°から2.2°あたりまで続く。ちなみに刺激光の面積をさらに増加させて、刺激が受容野周辺部に重なっても抑制はかかってこない。これは閾値付近の輝度コントラストでは抑制がかからないか、抑制が非常に弱いからである。これは人の検出閾事態の輝度レベルの空間統合に関しても適用できる。すなわち検出閾の空間統合が、中心－周辺でON－OFFの体制化を持つ受容野によって起こるとしても、関係するのは受容野中心部の大きさだけであり、抑制領域は考慮する必要がないことになる。

中心窩における空間統合領域を測定した研究が表1-1にまとめてある。これらはいずれも無彩色刺激を用いて測定された。中心窩である程度の強度を持つ背景上で測定した場合、Riccoの法則が成立する完全統合領域は面積でおよそ2.2 min^2から15.2 min^2の範囲である。これを受容野中心部の大きさと考えると、錐体の直径から、錐体を3個から8個分カバーする。しかし様々な光学的要因からRiccoの領域は、受容野の大きさをやや過大評価してい

る傾向がある(Davila & Geisler, 1991)。またPiperの法則が成立する部分統合領域は、テスト光の直径で16-32 min. の大きさまで広がっている(Davila & Geisler, 1991)。さらに中心窩、周辺部を問わず、背景強度の増加につれて臨界面積は減少する(Larmer et al., 1947; Barlow, 1958; Lie, 1981)。

King-Smith & Carden(1976)は強い白色背景上(1000 Td)で、様々な波長のテスト光(直径1°)を用い、中心視で測定を行なっている。テスト光の持続時間が長い場合(200 ms)、516, 584および672nmのテスト光の完全統合領域は8.9 min²まで、その後部分統合領域がテスト光の直径で1°近くまで続く。彼らは完全統合と非統合のみを仮定して、傾き1と0の直線を当てはめたところ、臨界点は直径で黄(516nm)の場合、0.1°、緑(516nm)や赤(672nm)の場合はそれぞれ0.16°と0.20°になった。前者の方がやや小さい。また彼らは直径1°と0.05°の2つのテスト光の閾値の比より400nmから680nmまでの空間統合の臨界直径を外挿した。それによると570nm付近で最も小さく(0.1-0.15°)、450nm以下の短波長領域で最も長い(0.5-1.0°)。

臨界面積は臨界持続時間と同様、様々な変数に依存する。とくに波長依存性に関しては、今のところ明確な見解は得られていない。このような変数の中で、順応光のエネルギー量の効果、つまり背景光の強度が増大するにつれ空間統合の臨界面積が小さくなるという現象は多く研究でほぼ一致している。これは時間統合に関する知見とも対応している。時間統合のように受容器のレベルだけでは説明できないが、臨界面積は神経節細胞などの受容野中心部と対応すると考えられる。この細胞の強度に対する順応レベルが中心部の大きさを規定するという説(例えばShapley & Enroth-Cugell, 1984)をとれば、時間統合と同様に受容器の特性を反映する単一変数的解釈が成り立つ。

しかし時間統合とは異なり、空間統合は順応によって変化しない部分を持つ。すなわち1つは受容器の口径内での統合、2つめは眼の光学的限界による像のぼけである。後者に関しては点広がり関数から、どんな点光源の像も光学系を介することにより、2次元の近似正規分布となる。しかしこれらは物理的に決まり、眼の光学系の特性や受容器の口径から予測することができる。これらの要因による空間統合はほぼ完全だろう。しかし神経系による統合が、これらの統合と同じ効率で行なわれる保障はない。時間統合と比較した場合の、空間統合における不完全領域の広がりの大きさは、このような空間統合に特有の要因によるのかもしれない。一方時間統合の起こる最初のレベルは受容器の時間フィルター特性であるが、これは明順応のレベルに応じて変化する。

表1-1. 中心窩の空間統合の研究におけるRicoo領域の大きさ

研究	背景強度 (cd/m²)	瞳孔径 (mm)	Ricco領域 (min²)
Glezer(1965)			
中強度	9.8	2.5	2.2
低強度	0.1	2.5	19.5
Lie(1981)			
中強度			
RL	10.0	自然視	6.8
RB	10.0	自然視	11.8
低強度			
RL	0.1	自然視	16.2
RB	0.2	自然視	33.9
Richards(1967)			
距離100cm			
LS	5.0	5.0	6.6
WR	5.0	5.0	7.1
MM	5.0	5.0	9.2
距離25cm			
LS	5.0	5.0	13.2
WR	5.0	5.0	13.2
MM	5.0	5.0	15.2
Lamer et al.(1947)	60.0	2.0	6.7

2章　閾値現象に見られる色システムの影響

最近の色覚研究における心理物理学的あるいは生理学的モデルでは、色の検出や識別に際し、光受容器以後(post-receptoral)の神経系システムの重要性を指摘するものが多い(King-Smith, 1991; Smith et al., 1991; Gouras, 1991a, b)。一方検出閾においても、この受容器後の視覚システム(例えば反対色システム)の順応特性が影響を及ぼすという指摘がなされてきた(Pugh, 1976; Pugh and Mollon, 1979)。

受容器以降、輝度と色という２つの情報はそれぞれ輝度系と色系というある程度独立の系によって伝達されていると考えられている。この２つの系は受容器からの入力を各々異なる仕方で処理して出力しており、それぞれ独立の視覚システム、つまり輝度システムと２つの反対色システム(赤／緑システムと黄／青システム)を形成している。こうした考えは心理物理学では一般的になりつつある。ところで閾値事態における検出は(１章で述べた時空間統合特性もこの検出閾事態である)、当初輝度システムのみに媒介されると考えられていた。しかしこうした考えにはそぐわない、いくつかの現象が以前から報告されている。現在では色もまた検出に貢献しているという説(例えば Ingling, 1977)が一般的であり、この仮説を支持するいくつかの実験結果を以下に示す。

2-1. 輝度の非加算性

もし輝度の加算法則(Abneyの法則)が閾値において成立するなら、互いに閾下刺激であるλ_1とλ_2を重ねた刺激光は全体として閾に達するかもしれない。たとえば閾値の強度の50%の赤の光の上に、閾の50%分の緑を重ねれば(あるいは閾強度の75%分の青の光の上に閾値強度の25%分の緑の光を重ねれば)、視覚系は全体として閾に対するのに必要な出力をつくり出せるはずである。

Guth(1967)は、波長の異なる２つの円形(直径4/3°)のテスト光(λ_1とλ_2)を重ねて提示し、閾値事態でのテスト光の加算性を検討した(テスト光は0.5 secに１度の時間間隔で提示された)。 まず最初にλ_1のみを提示し、その単独閾を求めさせる(被験者は調整法を用いて刺激フィールドがちょうど見えるレベルになるまでその強度を調節する)。さらにλ_2の単独閾も測定する。次にλ_1の強度を閾値強度の1/2に設定して(λ_1は閾下刺激になるの

で、被験者には見えない)、被験者に提示する。最後にλ_1(閾の1/2の強度に保たれたまま)にλ_2を重ね全体として閾値に達するようにλ_2の強度を調節する。もしλ_1とλ_2のあいだに加算性が成立するのなら、$\lambda_1+\lambda_2$が閾に達するのにはλ_2の強度は単独閾値の半分の強度ですむはずである。λ_1とλ_2の波長にはそれぞれ、420, 435, 475, 500, 525, 550, 575, 600, 635及び685nmが用いられた。

それによるとλ_1とλ_2が近接している場合を除いて、加算性の法則は成立しなかった。たとえばλ_1が475nmの場合λ_2が550nm付近まではほぼ加算性が成立するが、それをこえると崩れ始め、さらに600nmを越えると$\lambda_1+\lambda_2$が全体として閾値に達するためにはλ_2の強度をその単独閾から予測される強度以上に上げねばならない。この現象はλ_1とλ_2が互いに抑制し合っているために起こると考えられる。またλ_1が635nmの場合に、λ_2が525nm以下になるとやはり抑制状態となっている。しかしλ_1に575nmを用いた場合はその様な傾向はみられず、ほぼすべての条件で加算性が成立しているようである。

異なった色を重ねると互いの色が打ち消されるのみならず、同時に明るさ(輝度)も打ち消されることから、Guthらは視覚系の検出機構が輝度システムだけでなく色システムからも入力を受け、輝度の非加算性は色システム内の反対色応答に由来するというモデルを提案した(Guth, 1965; 1967; Guth, Donley & Marrocco, 1969; Guth, Massof & Benz-chawel, 1980; Guth & Lodge, 1973)。例えば互いに反対色の赤と緑を重ねると打ち消し合って、輝度システムに加算すべき色システムの出力がなくなってしまう。

2-2. πメカニズムの独立と相互作用

BoyntonとIkedaはStilesのπメカニズムの独立と相互作用の問題を検討するために、2つの異なる波長光を時空間的に重ねてテスト光とする、いわゆるテスト混合法(Boynton et al., 1964; Boynton, 1979; 1988; Ikeda, 1963; 1964)を用いた一連の研究を行った。Stilesの仮定(Stiles, 1978; Wyszecki & Stiles, 1982)では閾に達するための出力はπメカニズムの順応状態により決まり、そのとき最も感度の高いメカニズムによって決定される(各メカニズム間の独立性)。しかし各メカニズム間の独立性に関しては早くから疑問が持たれていた。彼らは加算インデックス(summation index, σ)という指標を用いて結果を分析している。2つの光の単独閾をそれぞれ求め、次にその2つの刺激を時間・空間的に重ねて提示して閾値を測定して(この手順はGuthらとほぼ同じである)、その節約率を求め

る。この節約率の求め方は11章で述べる。

Boynton et al.(1964)は直径10° の順応野(波長は559 nmで、強度は100 tdと1000 tdの2条件が用いられた)及び内外径がそれぞれ10′ と10° のアニュラス型の副順応野(波長は630 nmで、強度は4 tdまたは400 td)という背景条件で組織的な実験を行っている。直径10′ のテスト光(鼻側30′ に提示される)は2つの成分λ_1(630 nmに固定されている)とλ_2(430 nmから630 nmまで11段階にわたって変えられる)から成っており、その持続時間は250 msである。高順応及び低順応条件にかかわらず、λ_2が長波長から離れるに従いσは0.3から下がり始める。特に前者の場合、急激に減少して0.1以下になった後(およそ500 nm付近でピークを迎える)、再び0.1付近に回復する。 一方後者は0.2から0.25付近を保った後、0.1付近に落ち着く。後者でσが0.1付近であるのは赤メカニズムと緑メカニズムが独立であることを意味し、前者で$\sigma < 0.1$となるのは赤メカニズムと緑メカニズムが抑制的な相互作用関係にあることを示唆している。Ikeda(1963; 1964)はこの加重インデックスに及ぼすテスト光の持続時間(t)の影響を検討し、tが100 msでは510から520 nm近辺で抑制現象を生じるが、tが12.5 msでは得られないことを報告している。 これらの結果はGuthらの結果と同様、赤ー緑錐体間の相互作用を、色システム内の反対色システムの打ち消し的処理と仮定する(King-Smith and Carden, 1976)ことで説明可能である。たとえ検出閾事態であっても輝度システムではなく、色システムによる検出があり得ることを示している。

2-3. 結合的感度促進現象(combinative euchromatopsia)

定常的な青(μ_1=473 nm)の背景上で紫(423nm)のテスト光の閾値を測定するStilesの2色閾法の事態において、μ_1の上に明るい黄色の副背景(青の背景と同径)を重ねる場合を考えてみよう。このとき2つの背景は全体として明るい無彩色に見えるが、背景強度の増大にもかかわらず閾値は数log 単位低下する(Mollon & Polden, 1977; Mollon, 1979)。Sternheim, Stromeyer & Khoo(1978)とStromeyer & Sternheim(1981)は検出がL(長波長)ー錐体により仲介されるときにも、同様の現象が見られることを報告している。すなわち$10^{3.7}$ tdの強度を持つ波長 615 nm の背景上(μ_1)に、 低い空間周波数(1c/deg)の格子刺激(波長は633 nm)を提示した場合、565 nmの背景をμ_1に重ねると検出閾は低下すると報告している。この現象は格子の持続時間が短いときやその空間周波数が高いとき起こらない。また検出がM(中波長)ー錐体に仲介されるときには起こらない。

Wandell and Pugh(1980b)は赤(650 nm)と緑(540 nm)を重ねて背景光として用い(赤の強度は一定に保たれ、一方緑の強度は組織的に変えられる)、 667 nmのテスト光の増分閾曲線を求めている。それによればテスト光の持続時間が200 msのとき、閾値は緑の背景強度の関数として単純に上昇するのではなく、緑がある一定の強度のとき一時的に閾値が低下する(赤の単独背景における閾値よりも下がっている)と報告している。しかしこの傾向は10 msのテスト光を用いた場合見られない。

これらの現象には共通した特性がある。すなわち感度の促進効果は第1背景の強度が適度に強いときのみ起こる。また2つの背景がそれぞれ異なる眼に提示されたとき(dichoptically)は起こらない。さらに反対色システムの検出に有利な条件下で起こる(すなわちテスト光の時間・空間周波数が低い場合)。この様なフィールド混合における検出(感度)の促進現象は結合的感度促進現象(combinative euchromatopsia)と呼ばれている(Mollon & Polden, 1977; Pugh & Mollon, 1979; Polden and Mollon, 1980)。結合的感度促進現象は次のような一般的仮説を示唆する。すなわち反対色システムは分極化しているとき(polarization, 反対色システムに入力する2種類の錐体の受光量子量の差あるいは比が大きいとき、それにより反対色システムの反応レンジがどちらか一方に偏ること。例えば赤／緑システムの場合は赤か緑に偏ってしまうこと)感度が低下する。一方反応レンジが中間的な状態(neutralityあるいはdepolarization)にあるとき最も感度がよい。

この様な反対色システムでの感度の調節機能は、受容器以後のシステムにおける順応を仮定することになる。受容器レベルでの順応と受容器以後のレベルでの順応という2段階の順応メカニズムは、Pughらのπ1／π3検出系(S(短波長)－錐体系)に関する一連の研究によって指摘されてきた(Pugh, 1976; Pugh & Mollon, 1979; Pugh & Larimer, 1980)。Pugh(1976)の提案した2サイト順応モデルと、そのモデルを発展させ他の現象(たとえば一過性第3色覚異常など)を説明できるように一般化されたモデル(Pugh & Mollon, 1979)では以下の仮定が必要である。短波長のテスト光はほぼS－錐体にのみ吸収される。順応の第1サイトはS－錐体によってのみコントロールされる。したがってこのサイトは単一変数的な反応を示すS－錐体自身と考えてよい。順応の第2サイトはS－錐体と(L＋M)－錐体の入力差(光量子吸収レートの比)によってコントロールされる。このサイトは青／黄反対色システムと同一の概念である。各サイトはStilesのζ関数(Stiles, 1978)に似た利得(gain)特性を持つ。またシステム全体としての利得は各サイトの利得の積で表わされる。

2-4. 時間統合現象における反対色性

閾値現象に反対色システムが影響するのであれば、閾の検出を仲介する系の時間特性にも反対色システムの影響がみられるであろう。これまで視覚系の時間統合特性は受容器レベルの順応にのみ依存するとする考え方が一般的であったが、受容器後の反対色システムの順応状態が影響する可能性がある。

時間統合現象における色検出系の関与を示唆した報告は、最近いくつか見られる(King-Smith & Carden, 1976; Wandell & Pugh, 1980b; Dain & King-Smith, 1981; Smith, Bowen & Poekory, 1984; Friedman, Yim & Pugh, 1984)。ここでまず指摘すべきは、色システムが単独で検出を媒介するとき、その時間統合は輝度システムのものより長いことである(Smith et al., 1984)。彼らは輝度コントラストを取り除いた等輝度事態という特殊な条件をもちいて測定を行なっている。それによると色システムの臨界持続時間は波長にかかわらずほぼ一定で、約200-300 msとかなり長い。他の研究はすべて２色閾法などによる増分閾事態での時間統合を扱ったもので、検出は輝度システムと色システムの両方により媒介される。したがって一般に色システムが検出により貢献すれば時間統合は長くなり、輝度システムがより貢献すれば短くなるという仮説が成り立つ(King-Smith & Carden, 1976)。King-Smithらの波長選択的傾向はこの仮説を支持するものだが、１章で述べたように測定法に関する信頼性の面で問題が多い。Wandell & Pugh(1980b)のＬ－錐体検出系における２サイト順応モデルは興味深く、色システムと時間統合の関係のいくつかをうまく説明するが(例えば本論文の実験VI)、彼らは直接実験データを報告していないのでここでは触れない。彼らのモデルに関しては14章(実験VI)と16章(全体的考察)で触れる。Friedman et al.(1984)は結合的感度促進現象が起きているフィールド混合事態で、π1／π3系(Ｓ－錐体系)の時間的統合を測定している。彼らの仮説は受容器後の神経システム(青／黄反対色システム)の順応状態の変化が、この系の統合時間を変化させるのではないかというものであった。しかしπ1／π3系(Ｓ－錐体系)の時間的統合はどんな背景の強度および分光組成に対してもつねに一定であり(約200ms)、結果的には過去の研究結果(Krouskopf & Mollon, 1971; Uetsuki & Ikeda, 1971)を確認したにとどまっている。このように時間統合特性における色システムの影響はあまり明確な形では得られていない。

我々はすでに時間統合特性と色システムの関連を検証するためにいくつかの実験を行なっている(川端･三星, 1985; Mitsuboshi, Kawabata & Aiba, 1987a; Kawabata, Funakawa,

Mitsuboshi & Aiba, 1987)。過去のいくつかの研究に見られる結果の相違、特に波長の影響を検討するために、背景の強度、波長及びテスト光の波長を変数として組織的な実験を行なった(Mitsuboshi et al., 1987a; Kawabata et al., 1987)。テスト光の直径は40′であり、絶対閾及び増分閾事態(背景の直径は2.5°である)の両条件が行なわれた。テスト光の波長は450, 500, 550, 600及び650 nmの５条件であり、その持続時間は5 msから500 msの６段階にわたって変化する。背景の波長及び強度条件は被験者(Y.K.及びM.M.)により異なっている。全体として、背景の波長は白色光を含む５条件、その強度は10 tdから1000 tdまでの３条件で測定が行なわれた。その結果ほぼ全ての背景及びテスト光の波長条件で背景強度の増加に伴い、臨界持続時間は短くなった。これは過去の研究と一致する(Barlow, 1958; Sperling & Jolliffe, 1965; Krauskopf & Mollon, 1971; Saunders, 1975)。またそれと同時に波長選択的な傾向も見られた。たとえば臨界持続時間は背景光と同色系のテスト光において最も短くなり、それとは反対色系のテスト光では長くなっている。また白色背景の結果と比較することにより、興味深い結果が得られた。すなわち白色背景上で得られたテスト光の臨界持続時間は、その白色背景と同強度でテスト光と同色系の背景を用いた場合、先の臨界持続時間よりも有意に長くなった。またテスト光と反対色の関係にある背景光(先の白色背景と同強度である)を用いたときは有意に短くなった。これは統合時間特性において、ある種の反対色性が示されたことになる(Mitsuboshi et al., 1987a)。したがって過去の研究で一般的なモデル、つまり統合時間の減少を受容器の順応に帰する仮説(たとえばBarlow, 1958)とは相反する(Kawabata & Aiba, 1990a)。

他の実験では、時間統合特性に反対色システムの分極化(順応)が影響するかどうかを検討している(川端・三星, 1985)。２つの互いに反対色の光を重ねて背景として用いる、いわゆるフィールド混合事態で臨界持続時間を測定した。この実験はWandell & Pugh(1980b)のフィールド混合法の研究を基礎としている。赤と緑の２つの背景が相互抑制的に働くとき(結合的感度促進現象)、赤の単独背景に比べて混合背景の方が絶対強度(輝度)は高いが、反対色の背景が打ち消し的に働き結果的に当該部位の感度を上昇させる(閾値は低下する)と仮定できる。この様な感度の上昇はある意味で当該部位の順応の解除と考えられ、したがってこのとき検出経路の統合時間は相対的に長くなるかもしれない(背景の絶対強度の増加にも関わらず)。我々はWandell and Pugh(1980b)とほぼ同様の事態で臨界持続時間を測定した。テスト光の直径は40′で、その持続時間は 10, 30, 50, 100, 200及び500 msの６段階にわたって変化する。背景は主背景(μ_1)と副背景(μ_2)よりなり、μ_1の強度は常に

3.38 log tdに保たれている。一方、μ_2の強度は0から1 log tdまで10段階にわたって組織的に変えられた。背景の波長は赤－緑条件のとき、μ_1=660 nm, μ_2=510 nm(統制条件として行なわれた赤－赤条件の場合は、μ_1=660 nm, μ_2=610 nm)，青－黄条件のときはμ_1=460 nm, μ_2=575 nmであった(青－青条件はμ_1=460 nm, μ_2=480 nmである)。テスト光の波長(λ)は前者のとき640 nm, 後者のとき470 nmである。結果は同色光条件では(赤－赤及び青－青条件)、μ_2の増大にともない臨界持続時間は減少傾向にあるが、反対色条件ではμ_2の強度が増加しても、臨界持続時間はほぼ一定のレベルを保っていた。しかしこの実験からは明確な傾向は得られなかった。その原因として考えられるのはμ_1に比べμ_2の強度が弱すぎたことである。Mollonの結合的感度促進現象は２つの反対色フィールドが強度においてバランスしているとき起こるからである。しかし実験装置の制約からこの段階では、μ_2の強度をこれ以上強くすることはできなかった。実際μ_1とμ_2(最大値を3 log tdまで上げた)をバランスさせたその後の追試実験では(赤／緑条件のみを行なった)、μ_2の強度が増すにつれ臨界持続時間はむしろ長くなっている(Mitsuboshi et al., 1987b)。実験条件は限定されたものであるが、これらの結果は時間統合特性と色システムの関連性を示唆している。しかしこの結果だけでは、時間統合の変動をすべて予測するモデルを考えることはできない。これは本論文の主要な課題の１つである。

時間統合特性と同様に、空間統合特性に関しても色システムの関与が期待できる。しかし空間統合特性に関しては時間統合ほど研究が進んでいない。今のところ、時間統合における輝度システムと色システムのスイッチングを空間統合にも拡張したKing-Smithらのものだけであろう(King-Smith & Carden, 1976)。しかし上述したようにやや信頼性の面で問題がある。したがって現段階では空間的ＣＳＦ(Contrast Sensitivity Function)など他の指標から推論する必要がある(５章を参照のこと)。時空間的統合はＣＳＦの形から間接的にではあるが、ある程度推測することができる(Devila & Geisler, 1991)。

2-5. 研究の指針

我々のこれまでの研究は、時間統合特性に色システムが関与することを実験的に証明した。一方過去の研究では、受容器など光の強度にのみ依存する系(輝度システム)によって時間統合が決定されると考えられていた。時間統合はおそらく輝度システムと色システムの相互作用によって決定されているのだろう。これは、むしろ妥当な結果と思われる。我

々の視覚系内には輝度情報を処理して外界を表象する機構と、色情報を処理して外界を表象する機構が並存しており、各々がある程度独立に処理を行っていると考えるのが現在では一般的である。これは最終的な外界の表象においても独立であるということを意味するものでない。最終的に色情報による表象と輝度情報による表象は、一致する部分はスムーズに統一され、競合する部分はより妥当な方が選択され、結果的に我々は統一されたひとつの外界の表象を見ていると考えられる(ただしこのような過程はまだ必ずしも科学的に立証されているわけではない)。一方で輝度情報と色情報は、光と音のように異なった感覚器を介して得られるわけではなく、眼という同一の感覚器を介して得られる。したがって視覚の最終目標が外界の妥当な表象をつくることであれば、輝度システムと色システムは視覚系の末梢レベルと最高次レベルをのぞいた中間レベルで、輝度情報と色情報をより効率的に処理するために形成されている機構と考えることができよう。時間統合が輝度システムと色システムの相互作用によって決定されるという我々の仮説を実験的に検証し、また空間統合にもこれらのシステムの特性が影響することを実験的に証明するには、この２つの系の特性を詳細にわたって考慮する必要がある。そのため次の３章では最近の理論(King-Smith, 1991)に基づいて、この２つの系の特性について考える。

またこのような色情報と輝度情報が別々に処理されているとする考え方は、脊椎動物、最近では特に霊長類を用いた神経生理学や解剖学の知見からも支持されている。しかもそれは末梢的な網膜レベルから外側膝状体、有線皮質から高次視覚中枢にいたるまでの階層的な視覚系の様々な段階で、程度の差こそあれ存在することが明らかになってきた。このような分離処理を行うためには、神経系に大きな負荷がかかる。にもかかわらず視覚系がそれを行うのは、明るさ情報に比肩し得る色情報の重要さを物語るものであろう。４章では最近の神経生理学や解剖学で得られている知見について考察する。

５章と６章ではそれぞれ、色コントラストのみによる視覚特性(色システムの分離)と色システムの変性した視覚特性(輝度システムの分離あるいは２つの色システムのうちの１つを分離)についてそれぞれ検討する。これは我々がその２つの研究手法を、時空間統合特性の研究に応用しようと考えたからである。

５章では、色コントラストだけが存在する等輝度での視覚を扱う。色システムを分離してしまうので、色システムの時空間統合を測定するにはこの方法が最も直接的である(Smith et al., 1984)。もちろんこれは実験室だけで実現される人工的条件であり、輝度と色の２つのコントラストが並存する自然な環境ではない。我々の最終的目標も輝度と色の

両システムの相互作用と統合特性への関わりを明かにすることだが、その過程で色システムを選択的に分離して扱うことも必要である。特に輝度システムを分離した研究に比べ、色システムを分離させた研究は実験装置の進歩とともに最近増えたとはいえまだ少ない。これらの研究による知見を基礎に色システムに特有の性質を整理すること、あるいは輝度システムとの類似性を考えることは有効なことである。

6章ではおもに先天的な色覚異常者の視覚特性を扱う。我々はこの色覚異常者を用いて時空間統合の実験を行った。これは単に色覚正常者に比べたときの色覚異常者の色覚が、その時空間的統合特性にも反映されているかどうかという興味からではなく(もちろん2次的な目的ではある)、むしろ色覚異常者の視覚を正常3色型の視覚を単純化したモデルとして扱うことができると考えたからである。たとえば2色型第1視覚は3つの錐体のうちのL－錐体が欠損しており、さらに赤／緑反対色システムも欠いている。正常3色型というある意味で複雑な機構を持つ視覚系の特性を理解するには、このような単純な機構でまず考えてみることは有効である(3章での色、輝度両システムへの考察もこのアプローチを基礎としている)。したがって6章ではこのような色覚の特性について、過去の研究による知見から考察する。

最後に7章では、これらの最近の知見を基礎にして、我々に残されている問題を整理してみる。これらのうちのいくつかはII部で実験的に検討される。

３章　色と輝度情報の並列処理：　色システムと輝度システム

この章の目的は視覚系の検出を決定している機構の要素を記述することである。最近、King-Smith(1991)は錐体吸収空間(Cornsweet, 1970)という概念を基にして、視覚系の要素を考察している。これは表色系の１種と考えてもよいが、他の表色系とは異なり、受容器と受容器後の過程をある程度考慮している。たとえば輝度システムや色システムの分光感度をこの概念を用いて導出することが可能であり、これらは過去の心理物理学的知見とほぼ一致する。また彼の理論はこの両システムの特性について様々な示唆を与えてくれるので、我々の実験結果を考察する上でも重要である。この章では彼の考え方を中心にして、色システムと輝度システムの特性を整理してみる。なおここで説明に用いた図は、King-Smith(1991)から引用した。

受容器数に応じた検出システム

上で述べた考え方では、光受容器(錐体)のタイプ数が重要である。正常な色覚は３つのタイプの光受容器(錐体)の反応を基礎としているので３色型として記述されている。これは直観的に理解することが難しい複合システムである。しかし都合の良いことに、正常３色型の特性の内の一部を持つより単純なシステムが存在する。この様な単純なシステムを組み合わせることによって、３色型のより複雑な特性を説明することができる(Cornsweet, 1970)。たとえば１タイプの受容器で構成されている単色型視覚では色の識別は不可能である。任意の２つの表面の明るさが違って見えることはあっても、色相と飽和度が違って見えることはない。この系では色システムが関与しないので、輝度システムの特性のみを扱うことができる。たとえば色の識別能力を考慮せずに明るさの恒常性の機構を考えることができる。また２つの受容器よりなる２色型視覚では色の識別は可能である。この系は正常な３色型視覚の多くの特性、たとえば受容器以降の処理の局面、色の見え、色の恒常性などを説明するためのより簡単なシステムとして活用できる。このアプローチは複合システムとしての視覚の検出機構を検討する上で有効である(King-Smith, 1991)。実際我々はより単純と考えられる２色型視覚の時空間統合特性から、より複雑な３色型の時空間統合の機構を検討する目的でいくつかの実験を行なった(実験Ⅲ及びⅤを参照のこと)。以下ではこの考え方にしたがって検出系の要素と特性を記述する。

3-1. 単色型視覚

単色型視覚の最もよく知られた例は、暗い照明条件下で作動する暗所視システムである。照明が明所条件(たとえば直射日光は10^5 lumen/m^2である)から暗所条件(たとえば星明りでは3×10^{-4} lumen/m^2)へと減衰するとき、視覚の機能においていくつかの劇的な変化が起こる(Le Grand, 1968)。最も重要なのは色の識別が不可能になることである。

単一変数の原理

閾値によって決定された暗所視機構の分光感度とロドプシンの吸収スペクトルは、king-Smith(1991)によると以下の３つの要因を考慮すれば非常に良く一致する(ただし両曲線のピークの高さを同じに調節した場合)。

①黄斑色素による光の吸収(おもに短波長の感度を減衰させる)

②self-screening(桿体の外節部まで到達した光はそこに到達するまでの過程で外節部ロドプシンによってある程度吸収され弱められている)

③暗所視の分光感度をエネルギー単位ではなく光量子の数で表わす

吸収スペクトルと分光感度の正確な一致は、暗所視の分光感度が各々の波長で吸収される光量子の数に比例することを示している。これは単一変数の原理(受容器の出力は吸収された光量子の数に依存し、どの波長の光量子であるかには依存しない)と呼ばれる(Stiles, 1978; Naka & Rushton, 1966; 1968; Rushton, 1972)。これは一見あたりまえのように思われるが、必ずしも自明の事実ではない。たとえば光量子のエネルギーはその波長に反比例するので(Jenkins & White, 1976)、常識的に考えれば短波長の光量子は１個当たりのエネルギーが大きく、エネルギー量の小さい長波長の光量子の吸収よりも大きな効果を視覚系に与えそうに思われる。このように仮定すれば、短波長における暗所視の分光感度はロドプシンの吸収スペクトルから予想される値より大きくなるはずであるが、実際にはそうでない。それゆえ分光感度と吸収スペクトルの一致は、吸収された光量子がどんな波長であれ１個１個同じ効果を視覚系に与えることを示している(King-Smith, 1991)。２つの色、例えば緑と黄を区別できる観察者を仮定したとき、識別を行なうのに色システムを利用していることを示すためには、輝度の違いを用いて区別を行なっているのではないことを確認しなければならない。つまり色の識別を定義すると、２つ光の相対的な輝度の変化に関係なく、波長(あるいは分光組成)の違いだけで区別する能力となる。暗所視システムは単

一変数の原理に従うので、このような色の識別ができない。一般に単色型視覚は色の識別能力を持たない白黒システム(輝度システム)である。

3-1. ２色型視覚

２色型視覚は２つのタイプの光受容器を基礎とした視覚と定義される(６章を参照のこと)。この視覚の例が図3-1に示されている。この図は２色型第３視覚(tritanope)として知られている色覚異常のタイプの網膜に存在する２タイプの錐体の分光感度を示しており、King-Smith(1991)からの引用である。２色型第３視覚(俗に青色盲と呼ばれる)は正常な視覚における３タイプの錐体の内の２つを持つと考えられており(Wright, 1952)、この図のデータはSmith & Pokorny(1975)によって正常者の等色関数から算出されたものである。これ以降の議論は中心窩の視覚に限定する。中心窩は桿体が存在しない領域であり、桿体の働きを無視して考えることができる。図中、丸印はＬ－錐体を、三角印はＭ－錐体を示している。２色型第３視覚は正常者のＳ－錐体が欠損している。Ｓ－錐体はスペクトル中、赤から緑の領域(長中波長領域)に対して感受性がないため、２色型第３視覚における考察をこの赤－緑スペクトル領域における正常者の視覚特性に適用できる(King-Smith, 1991)。

２色型視覚は色を識別することができる。つまり２つの光の相対的な強度の変化にかかわらず、その波長を区別できる。２つの光は単にその相対的強度を変化させるだけでは、Ｍ－錐体とＬ－錐体の吸収率の両方を同時に一致させることができない。そのためこの２タイプの錐体の情報を効率的に利用できるのであれば、２色型視覚は色を識別できるはずである。実際、人の視覚系はこの情報を効率的に利用している。

錐体吸収空間

いまＬ－錐体とＭ－錐体は各々の感度のピークで入射光のおよそ20％を吸収すると仮定する(Cornsweet, 1970)。実際にはこの値は正確に知られているわけではなく、被験者や網膜の領域あるいは眼の順応レベルによって変化する。しかしこの値は演繹を具体的に説明するためのもので、導かれる結論になんら影響を与えない(King-Smith, 1991)。図3-2はＬ－錐体に吸収された光量子数の関数としてＭ－錐体に吸収された光量子数がプロットされており、King-Smith(1991)からの引用である。様々な波長(10nmおき)の入射光はすべて1000個の光量子数を持つ。この図はCornsweet (1970)により導入され彼らは波長混合空間

と呼んでいたが、錐体の光量子吸収を前提としているのでKing-Smith(1991)は錐体吸収空間と呼んでいる。２色型視覚において、どんな光もこのような２次元空間内の任意の点で表わすことができる。もし２つの光がこの空間内の同位置で表わされるとき、２つの光はＬ－錐体とＭ－錐体の吸収量が等しい。２色型第３視覚には、その２つの光が異なる分光分布を持っていても同一に見える。

ここで500nmの光の強度を調節するだけでは600nmの光とマッチングしないのは明かである。図3-2で波長を固定された光は、原点を通る直線で表わされる。例えば様々な強さの500nmの単色光は直線OAで表わされている。この直線は500nmと表示された点(500nmの光量子1000個が眼に入射したときの吸収量)と原点を通る。同様に直線OBは様々な強さの600nmの単色光を表わす。２色型第３視覚において、500nmと600nmの光が同じ視覚的効果を持つのは(すなわちまったく同一に見えるのは)、この２つの直線が交差する点だけである。それは原点だけであり、当然ここでは両錐体の吸収量はゼロである。

２色型視覚は、２つの異なった波長(あるいは分光組成)を持つ光が、錐体吸収空間において異なる方向のベクトルを持っていれば識別することができる (King-Smith, 1991) 。ただこの空間内で、いくつかの波長は同じ方向で表わされる。たとえば直線OAは500nmを通過するが、同時に435nmも通過する。２色型第３視覚ではこれら２つの波長を識別することはできない。その２つの光の相対的強度を調節することによってマッチングが可能である。２色型視覚においてこのメタメリックマッチが可能な刺激の対(tritanopic confusion pair)は、正常者の色覚を研究するのに有効である(例えばHurvich, 1972)。Ｓ－錐体だけがこのような刺激対を識別することができる(Wisowaty & Boynton, 1980)。

この座標系の原点を通るベクトルの角度あるいは傾きが色の見えに対応しており、他の次元－原点からの距離－は、光の輝度あるいは明度に対応している(King-Smith, 1991)。２色型の色信号は、長波長が短波長よりも多く反射されたか(赤や黄)、あるいはその逆か(緑や青)、あるいはまたスペクトル中のすべての波長を均等に反射しているか(白)を示す(King-Smith, 1991)。この色信号を、ゼロの出力が中性的な表面(白、灰あるいは黒)に対応する、足し引きの反応と考えるのは便宜的によいだろう。短波長に対して相対的に高い反射率を持つ表面はある極性の出力をつくり出し(例えば正反応)、長波長に高い反射率を持つ表面はそれと逆極性である反対の出力をつくり出す(例えば負反応)。

これらの示唆は２色型の主観的な色の見えに関する記述とよく一致する。２色型第３視覚はあらゆる光を赤と緑の２つの色相のうちの１つを持つように区分している(Hurvich,

1981)。この２つの色相はそれぞれ分光組成において長波長側の優位性と短波長側の優位性に対応している(Hurvich, 1981)。Boynton(1979)によるとスペクトルの長波長側の光は赤っぽくみえ、可視領域の長波長側末端は最も強い赤の感覚を生起する(700nmの光はＬ－錐体に対するＭ－錐体の吸収率が最も低い)。また短波長側のスペクトル光は緑っぽく見え、465nm付近で最も強い緑の感覚が生起する(465nmの光はＬ－錐体に対するＭ－錐体の吸収率が最も高い)。この２つのスペクトル領域の間には中性的な白あるいは灰色にみえる狭い範囲のスペクトル領域(およそ570nm付近)が存在する(例えばBoynton,1979; Hurvich,1981)。この領域の単色光は、ほぼすべての波長を含む白色光と色の見えにおいて区別することができない。このような赤／緑の反対色過程は、Hering(1964)の正常な色覚における反対色説(opponent color theory)の中で提案されている３つの並列処理過程の１つである。第２の反対色過程、つまり青／黄過程は原理的に赤／緑過程の機構と変わらない。ただM錐体とＬ錐体の２つの吸収量の合計とＳ－錐体の吸収量の比に依存している(たとえばHurvich, 1981)。Heringの理論は神経学的な知見(たとえばGouras,1991a)によって支持されている。

色システムの分光感度

２色型第３視覚における赤／緑反対色システムの分光感度は色相打ち消し法(Hurvich & Jameson, 1955)によって測定することができる。たとえば500nmと600nmの単色光を重ねると色の打ち消しを引き起こす。どちらかの光の強度を調節することによって、色の強さは完全にゼロとなって白色光と等色する。色味の強さを表わす分光感度曲線は、様々な波長でこの測定を繰り返すことで測定できる(Hurvich, 1981)。長波長領域(570nm以上)の様々な単色光の光量子を固定して、それに500nmの光を混色することによって白色光に等色できるが、このときの500nmの光の強度が各波長光の赤味の強さを示す。このようにして長波長スペクトル領域の分光感度を決めることができる。一方中短波長領域(570nm以下の単色光)の分光感度も同様の手続きで決めることができる。この領域の光の強さを固定して、600nmの光を混色し、この光の強さで緑味の強さを定義する。この２つの分光感度曲線は逆極性でプロットされ、各曲線の相対的高さは500nmと600nmの混色値で決まる。この手法はHurvichとJamesonによって展開されてきた(Jameson & Hurvich, 1955; Hurvich & Jameson, 1955; 1957; 1974; Hurvich, 1972; 1981)。彼らはこの分光感度曲線をクロマティクバレンス曲線と呼んでいる。

一方King-Smith(1991)は、色の分光感度が錐体吸収空間のスペクトル光の位置から導け

ると述べている(図3-3を参照のこと)。色みの強さは、各単色光の空間内の位置と白色光を表わす直線(図3-3中、OBで表される)との垂直距離で与えられる。物理的にはこの直線OBで表される光は570nmの単色光であるが、２色型第３視覚の中性点にあたり白色光と等価と考えられる(もちろん正常３色型ではこの仮定は成り立たない)。図3-4の三角形で表わされた曲線は、この距離を波長の関数としてプロットしたものであり、赤－緑反対色過程の分光感度を表わしている。この図はKing-Smith(1991)からの引用である。正の値は緑みに、負の値は赤みに対応している。この分光感度曲線はＭ－錐体とＬ－錐体の分光感度の差に対応している。緑領域と赤領域のピーク感度は525nmと610nmである。これらの波長で色味の強さは最大となるが、これと前述した最も飽和した色を与える波長（たとえばBoynton, 1979）とは区別しなければならない。各錐体の吸収率間の比の最大、最少値は前に述べたように465nmと700nmである。この分光感度は、HurvichとJamesonの心理物理学的手法によるデータ(たとえばHurvich, 1981)とよく一致するようである。

色情報と輝度情報

King-Smith(1991)は図3-5のように２色型第３視覚の錐体吸収空間上に、典型的な５つの色素(色素の分光組成は図3-6に示されている)に対するＬ－錐体とＭ－錐体の反応をプロットして、視覚システムについていくつかの示唆を与えている。図中Ｂｋは黒を示しており、これはあらゆる波長光をおよそ2.2%だけ反射する。青と緑の色素は白色線の上側にあり、２色型第３視覚にとっては緑っぽく見える。一方黄と赤の色素はこの白色線の下側にあり、赤っぽく見える。

この方法でプロットしたとき、すべての点は白色線に非常に近いことがわかる。この線からの垂直距離における変化量は、この線に沿った変化量に比べれば小さい。自然の光景における色のついた平面の分析もこれと同じ結論を導く(Moorhead, 1985)。白色線に沿ったこの色素点の密集性は、Ｌ－錐体とＭ－錐体の分光感度曲線の広がりにおける重なりが大きいことと関係している(King-Smith, 1991)。後述するように、他の２色型視覚における２つの錐体(たとえば２色型第２視覚ではＬ－錐体とＳ－錐体である)の分光感度における重なりはもっと少なく、そのため錐体吸収空間内の色素点の広がりは大きく、白色線と各点の距離はもっと長くなる傾向にある。

King-Smith(1991)は視覚情報が限定された信号ノイズ比を持つチャンネルによって符号化されていると仮定して、まず第１に２つの錐体の信号が各々独立の神経系で運ばれてい

る場合を考えている(図3-6の錐体吸収空間の水平軸と垂直軸に対応して信号を送る)。このとき２つの信号の両方が相対的に広い変化量の範囲を持っているので、これら両チャンネルのノイズは相対的に高いと考える。何故ならある与えられた信号ノイズ比において、信号範囲が大きいということは、対応するノイズのレベルも大きいことを意味するからである(King-Smith, 1991)。この２つの錐体信号伝達システムについてもう１つの不利な点は、その２つのチャンネル内の信号が独立ではないことである。例えばＬ－錐体の信号が大きければ、それに対応してＭ－錐体の信号も大きくなる(これはＬ－錐体とＭ－錐体の分光吸収曲線の重なりが大きいためである)。このとき視覚の情報内容の一部が２つのチャンネル間で重複することになり、伝達において非効率的である(Buchsbaum & Gottschalk, 1983)。

したがって視覚情報を符号化するより良い方法として、King-Smithは図3-5において白色線とある光の錐体空間内の点との間の垂直距離に対応するような色信号を送るシステムを仮定している。これは図3-6中、CHROMATICと書かれた矢印で示されている。この信号の範囲は相対的に小さいので、ある限定された信号ノイズ比を持つシステム内では低いノイズで信号を伝達することができる。この色度信号に加えて、表面の明度を指示するもう１つの信号が伝達されていることが当然予想される。これはたとえば、Ｌ－錐体によって符号化される光量子数(図の水平軸)でも可能である。しかし最善の方法は、色の軸と直角の軸(ACHROMATICと表示された矢印)に沿って、錐体吸収空間内の距離を符号化することであろう(King-Smith, 1991)。つまりこのとき色信号と輝度信号は独立となり、これが視神経の情報伝達効率を最適なものへ引き上げる(Buchsbaum & Gottschalk, 1983)。

輝度システムの分光感度(比視感度、Ｖλに対応する)は多くの手法によって測定することができる。代表的なものとして異色フリッカー法がある(たとえばWyszecki & Stiles, 1982)。２色型第３視覚の輝度系の分光感度は正常３色型のそれに非常に類似しており(Wright, 1952)、King-Smith(1991)もその２つが同一であると仮定している。つまり検出閾で、Ｓ－錐体は輝度システムにまったく入力していないか、あるいはほとんど影響力を持たないと考える(たとえばBoynton, 1979; Mollon, 1982)。またSmith & Pokorny(1975)によると、１対0.64の割合でＬ－錐体の方がＭ－錐体よりも輝度系の分光感度に貢献しているとしている(ただしＬ－錐体とＭ－錐体の分光感度の最大値を等しくなるように標準化した場合である)。これは図3-5のACHROMATICと表示されたベクトルの傾き0.77とほぼ一致する。このことは２色型第３視覚の色信号と輝度信号が、おおよそ独立であるように体制化されているという仮説を支持するものである(King-Smith, 1991)。また彼は各スペクトル

光のこのベクトルに沿った距離で、輝度システムの分光反応を表わすことができるとしている。このようにして得られる輝度システムの分光感度は図3-4に赤ー緑システムの分光感度と同じスケールでプロットされている。赤ー緑システムの分光感度曲線は輝度システムのそれに比べるとかなり小さい。これは錐体吸収率で表わされたときの色システムのダイナミックレンジが、輝度システムのそれに比べかなり小さいという図3-5の解釈と一致する。

色システムと輝度システムの感度

King-Smithの分析は、２色型第３視覚のＬー錐体とＭー錐体の情報が、赤／緑色システムと輝度システムに分離して伝達されるときの効率の良さを示している。色信号のダイナミックレンジは小さいが、色情報はある制限された信号ノイズ比を持つチャンネルを通して、低ノイズで伝達可能である。閾値はあるチャンネル内のノイズに密接に関連する(たとえばGreen & Swets, 1966)。このことから少なくともいくつかの条件下では、閾値が錐体の反応によって表わされるとき、色の閾値は輝度の閾値よりもかなり低いであろう。

中性的な背景上で閾値により決定される分光感度曲線は、色システムの感度が輝度システムのそれより低いことがあり得るというこの予測を、支持する証拠となっている。たとえば白色背景上に提示される円形のテスト光を用いて中心窩の分光感度を測定すると、525nmと610nm付近に２つの感度のピークが見られる(Sperling & Harwerth, 1971; King-Smith & Carden, 1976)。これは赤／緑反対色システムの２つのピーク波長にほぼ対応する。相対的に大きな直径と長い持続時間を持つテスト光(１°, 200 ms)を用いると、輝度システムに対応する555nm付近の感度ピークの影響がほとんど見られない(King-Smith & Carden, 1976)。このような条件下では、スペクトルの赤から緑の範囲における分光感度は、ほぼ色システムによって支配されていると考えられる。また赤と緑の色混合閾の測定は、より直接的な証拠を与えている。錐体の反応によって表わされるとき、色度閾は輝度閾よりもかなり低い(Noorlander, Heuts & Koenderink, 1981; Stromeyer, Cole & Kronauer, 1985; Stromeyer, Eskew & Kronauer, 1990; Stromeyer, Kronauer & Cole, 1983; Stromeyer, Kronauer & Madsen, 1978; 1979; King-Smith, Vingrys & Benes, 1987)。赤／緑色システムが輝度システムよりも低い閾値を持つという仮説は、無彩色の背景上で、比較的大きい直径と長い持続時間を持つ(あるいは低い時空間周波数を持つ)テスト光を用いる条件下では正しいようである(Noorlander et al., 1981; Mullen & Kingdom, 1991)。一方輝度信号の広いダイナミックレンジは相対的に高い輝度検出閾を導くのかもしれない。こ

れは輝度信号が限定された信号ノイズ比を持つチャンネルを介して伝達されることによる(King-Smith, 1991)。輝度検出閾が相対的に高い他の理由として、Ingling & Martinez (1983a, b)は神経節細胞の多重的特性を上げている(16章を参照のこと)。

青／黄反対色システム

２色型第３視覚は正常３色型視覚の３つのシステムのうち輝度システムと赤／緑反対色システムだけを有する単純化された視覚モデルを与えるが、２色型第１視覚と２色型第２視覚は、正常３色型視覚の青／黄反対色システムのよいモデルを与える(King-Smith, 1991; Ruddock, 1991)。図3-7はKing-Smith(1991)からの引用であるが、２色型第２視覚の網膜内における２タイプの錐体の分光感度曲線がプロットされている。Ｓ－錐体の分光感度は２つの違った方法でプロットされている。四角形の曲線では分光感度の最大値が、Ｌ－錐体の分光感度の最大値と同じになるように標準化されている。一方三角形の曲線ではその５％のスケールであり、これは中心窩におけるこの２つの錐体の相対的吸収量に対応している。Ｓ－錐体の光量子吸収は相対的に低く、これはＳ－錐体の数が錐体全体に占める割合が非常に低いこと(Marc & Sperling, 1977; de Monasterio, Schein & McCrane, 1981)や短波長光の多くが黄斑色素によって吸収されてしまうことによる(Wyszecki & Stiles, 1982)。King-Smith(1991)は２色型第３視覚と２色型第２視覚の間に２つの大きな違いのあることを指摘している(図3-1と図3-7を参照のこと)。

①２色型第２視覚では、Ｓ－錐体の光量子吸収量がＬ－錐体のそれに比べ著しく少ない。一方２色型第３視覚のＭ－錐体とＬ－錐体の光量子吸収量はほぼ同じである。

②２色型第２視覚は２色型第３視覚に比べ２つの錐体の感度ピークの波長差が非常に大きい。後者は20-25nmであるのに対し、前者は120nmもある。

錐体のピーク波長の差が大きいことは、色の識別を促進する(たとえばHurvich, 1981)。これは図3-8の２色型第２視覚の錐体吸収空間でも示唆される(King-Smith, 1991より引用)。２色型第３の錐体吸収空間(図3-5)でプロットされた６つの色素がここでもプロットされている。これらの点(とくに青と黄の点)は２色型第３視覚の場合(図3-5)に比べ、白色線からかなり遠い所に位置している。ただここで垂直軸(Ｓ－錐体の吸収量)は図3-5の白色線の傾きと一致するように拡大されている。しかし白色線と各点の距離が増加することによって得られる色の識別に関する利点は、Ｓ－錐体の数の少なさによって相殺される。

２色型第１、第２及び第３視覚は輝度変調に対し比較的高い空間的視力を維持している

(Ruddock, 1991)。しかし錐体から入力を受ける輝度システムを構成するときに、第１と第２の視覚が、第３視覚とは違った方法を用いていると考えられる(Boynton, 1979)。高い空間的解像度を得る際の主要な問題点は、眼の色収差でありこれは短波長ほど影響が大きい(たとえばWyszecki & Stiles, 1982)。もし２色型第２視覚がＳ－錐体とＬ－錐体を同じ数だけ持っていて、これら２つのタイプの錐体が等しく輝度システムに寄与しているのなら、Ｓ－錐体とＬ－錐体の間の色収差による焦点距離のずれが、輝度システムの解像度を減衰させてしまう。輝度システムのこのぼけはＳ－錐体の数を相対的に減らすか、あるいは他のＬ－錐体だけによって排他的に輝度システムを駆動することによって避けることができる(Boynton, 1972; Mullen, 1984)。Ｓ－錐体が少ないことは、青／黄反対色システムの出力を低下させてしまうが、Ｌ－錐体とＳ－錐体のピーク波長の差が大きいことによってこれは補償される(King-Smith, 1991)。一方、２色型第３視覚において、高い解像度を持つ輝度システムはＬ－錐体とＭ－錐体の信号の加算によって構成されている。これはその２つの錐体のピーク波長が隣接しており、２つの波長ともスペクトルの中波長領域に存在する(この領域は短波長領域よりも色収差の影響が少ない)ことによる。この２つの錐体のタイプの色に対する焦点の差は小さく、これらの錐体の出力の結合は解像度を阻害することはない。赤／緑反対色システムの出力はＬ－錐体とＭ－錐体の感度のピーク波長が隣接していることによって制限されている(King-Smith, 1991)。しかし２色型第３視覚の場合と違って、両タイプの錐体がほぼ等しい数だけ網膜に存在している(Boynton, 1979)。

3-3. 複合システムとしての３色型視覚

２色型視覚の受容器からの情報は１つの色処理システムと１つの輝度処理システムによって処理されている。２色型第３視覚では、色処理は赤／緑システムによって記述された。一方２色型第２視覚では、色処理は青／黄システムによって記述された。正常３色型では赤／緑システムと青／黄システムが２つの色の次元として働いていると考えられている。したがって３色型視覚は、この２つの２色型視覚内の要素を組み合わせた複合的システムと仮定できる(King-Smith, 1991)。この仮説は色相打ち消し法を用いた心理物理学的研究(たとえばHurvich, 1972; 1982)や、霊長類の電気生理学的研究(たとえばGouras, 1991a, b)によって支持される。しかし錐体吸収空間の概念(King-Smith, 1991)から導出された特性は、初期的な概算値を与えるものであり逸脱もある。たとえば色相打ち消し法によって

測定された赤／緑反対色システムの分光感度(Hurvich, 1981)は、２色型第３視覚で得られた２つの山ではなく３つの山を持つ。第３の山は470nm以下の短波長側にある。これはスペクトルの短波長末端が紫などに赤みを帯びて見えることに対応しており、たぶんＳ－錐体の入力に起因するのであろう。一方色の検出を扱った他の心理物理学的実験(Krauskoph, Williams & Heeley, 1982)は、この短波長の山を持たない赤／緑システムの存在を示唆している。生理学的研究から視覚系の初期レベル(たとえば網膜)では、赤／緑システムは短波長の山を持たず(すなわちＳ－錐体からの入力を受けていない)、２色型第３視覚の赤／緑システムと同じである。視覚系のより後の段階で、赤／緑システムはＳ－錐体から付加的な赤みの入力を受けるのかも知れない。

錐体吸収空間の概念は、受容器レベルだけでなく受容器後のレベルをも含むという点で重要である。しかしこれによって輝度システムと色システムを介した情報の伝達効率の良さを指摘することができるが、その後どのようにこれらの情報が処理されるかという問題に関しては何の知識も与えてくれない。たとえば色と明るさの３属性である明度、波長、飽和度といったある種のコントラスト処理過程が視覚皮質で実現されているとするなら(Gouras, 1984)、色システムと輝度システムはこの処理系に効率的に情報を伝達する機構に過ぎないのかも知れない。あるいはこの両システムの情報処理過程で、必然的にこの３属性に関する情報が含まれることになり、皮質細胞はそれを抽出するだけなのかもしれない。これらの過程にかかわる問題はまだうまく説明されていないようである。

それでも正常３色型の視覚系をいくつかの要素が組み合わされた複合系として考えることは、我々の研究アプローチにとって有効である。より単純な視覚系を持つ人の時空間統合特性を検討することは、より複雑な視覚系(正常３色型)のそれを理解するのに役立つであろう。ただ実際に２色型視覚などを扱った心理物理学的研究を見ると複雑な傾向が見られ、この章で見たような単純な仮定だけでは説明できないものも多い。したがって心理物理学的研究を基礎とした正常３色型と異なる色覚系を持つ人々の視覚特性とそのモデルについてある程度理解しておく必要がある。これについては６章を参照のこと。

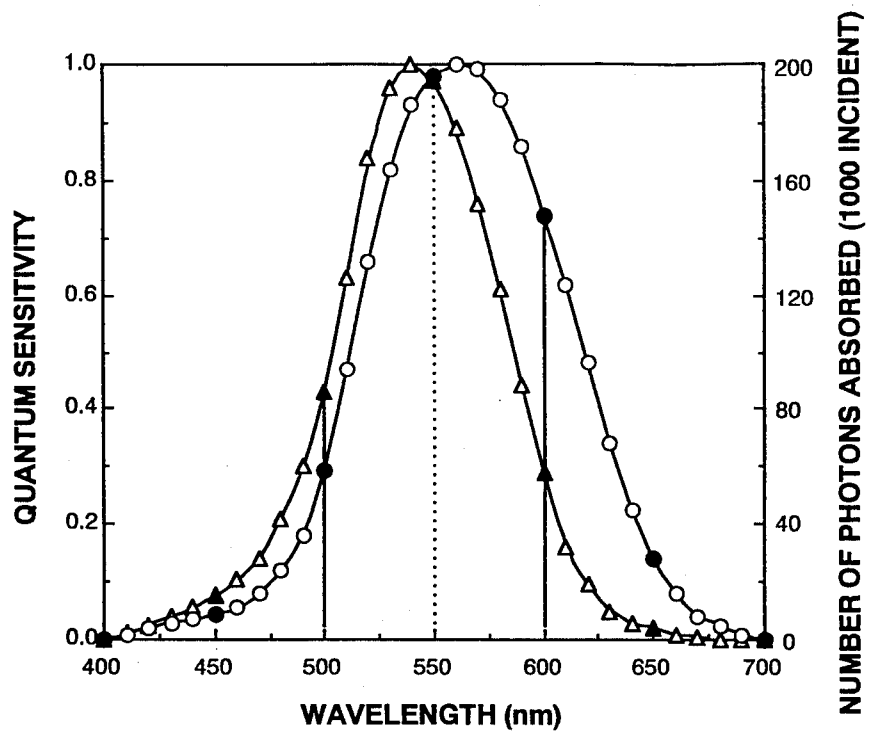


図3-1.　２色型第３視覚(tritanope)の網膜に存在する２タイプの錐体の分光感度. King-Smith(1991)から引用.

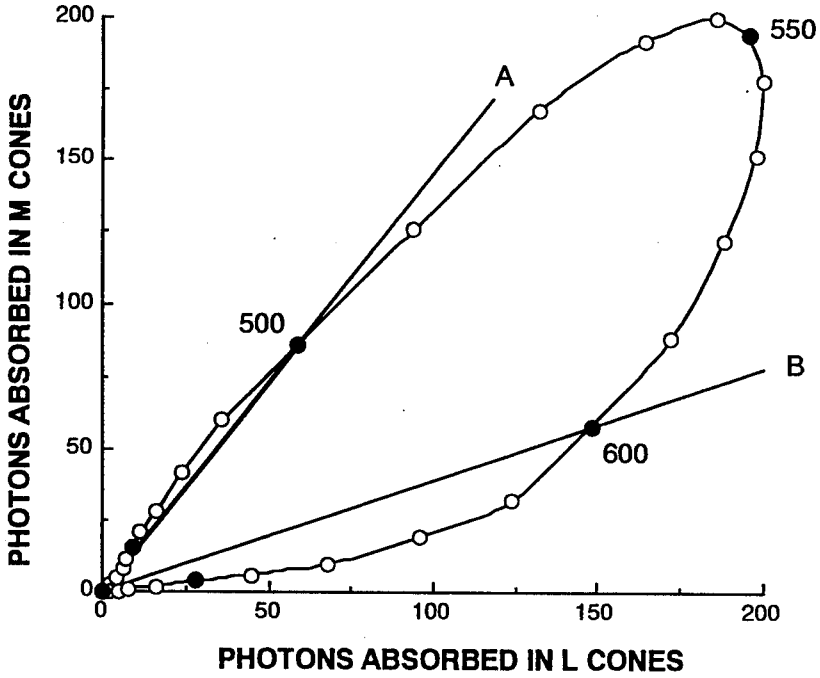


図3-2.　錐体吸収空間. Ｌ－錐体に吸収された光量子数の関数としてのＭ－錐体に吸収された光量子数. King-Smith(1991)から引用.

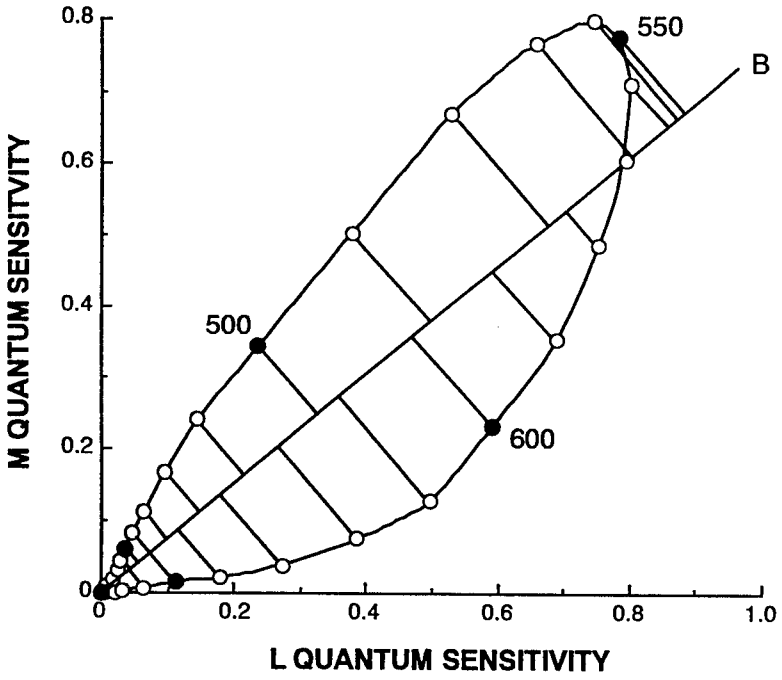


図3-3. 色処理過程の分光感度を、各スペクトル光の図中の位置と白色の直線との相対的距離で決定する方法を示したもの. King-Smith(1991)から引用.

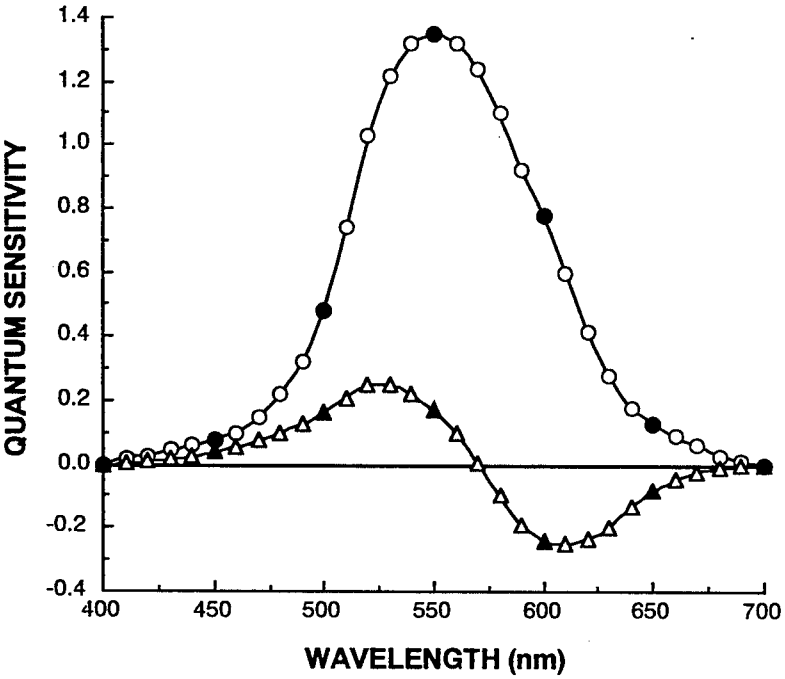


図3-4. 赤ー緑反対色システムと輝度システムの分光感度. King-Smith(1991)から引用.

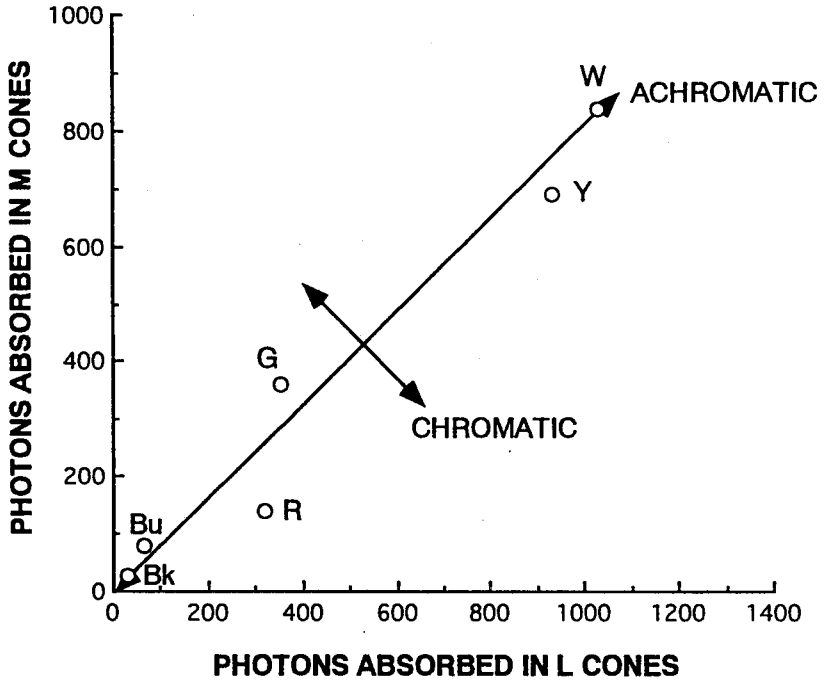


図3-5.　2色型第3視覚の錐体吸収空間における、典型的な5つの色素に対する視覚反応. King-Smith(1991)から引用.

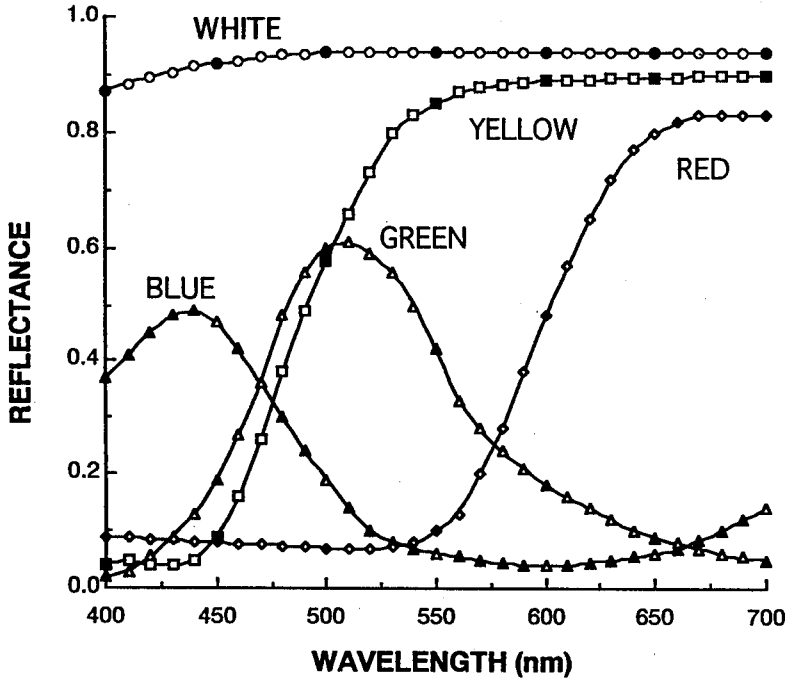


図3-6.　色素の分光組成. King-Smith(1991)から引用.

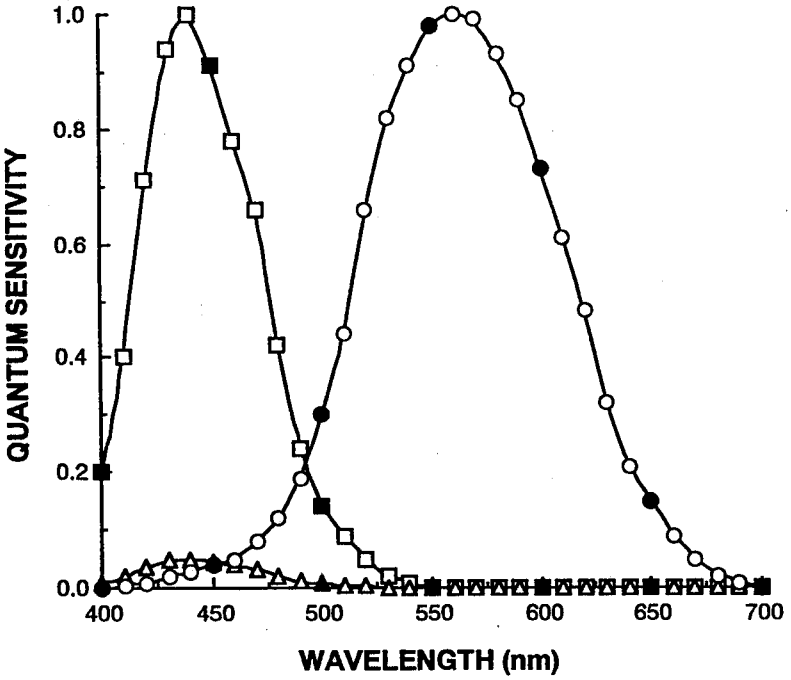


図3-7.　2色型第2視覚(deuteranope)の網膜に存在する2タイプの錐体の分光感度.
King-Smith(1991)から引用.

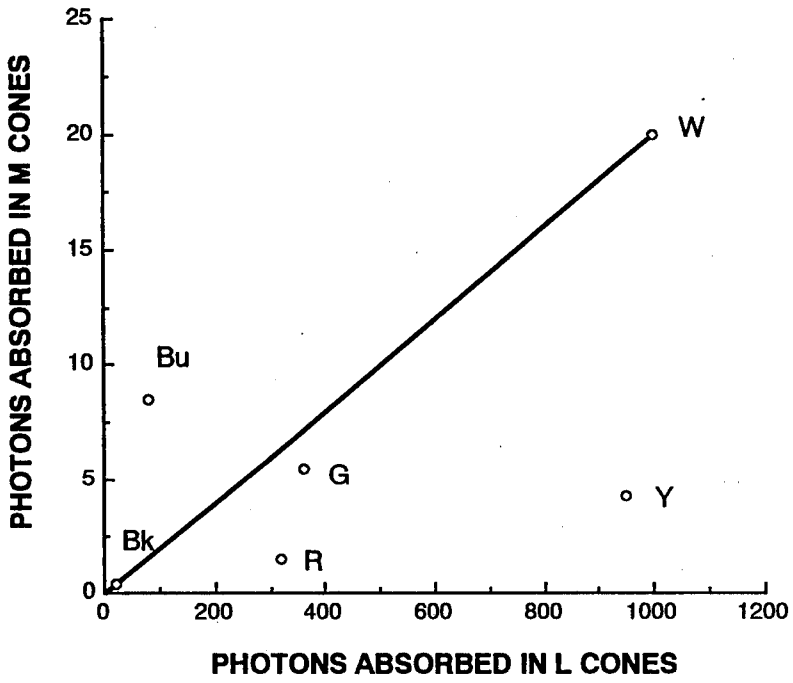


図3-8.　2色型第2視覚の錐体吸収空間における、典型的な5つの色素に対する視覚反応.
King-Smith(1991)から引用.

4章　色と輝度の並列処理に関する神経生理学的知見

一般に生理学において実験に用いられることの多い哺乳類(たとえばネコ)は、人に比べ貧弱な色覚しか持っていない。人間の色覚の生理学的モデルとして、ほとんど色盲に近い動物を用いるのは適切でないだろう。他に良好な色覚を持つ動物は多くいるが(例えばある種の魚、鳥、昆虫)、それらは解剖学的、生理学的に哺乳類とは類似していないので、やはり人間の色覚モデルとしてはあまり適切でないと思われる。しかし霊長類(特に旧世界サル)は精巧な色覚を有しており(De Valois & Jacobs, 1968; De Valois, Morgan, Polson, Mead & Hull, 1974; De Valois, Morgan & Snodderly, 1974)、解剖学的、生理学的にも人に一番近い。したがって人の色システムのモデルとしては霊長類は最適である。ただ霊長類に関する知見の蓄積は比較的最近になってからであり、すべてこの種の動物の知見に頼ることは不可能と思われる。足りないところは、より下等な種の知見が必要となるだろう。

4-1. 網膜における色情報処理

水平細胞、双極細胞の色対立型応答

多くの生理学的研究によって爬虫類や魚類では、錐体からシナプス入力を受ける網膜第２次ニューロンの水平細胞および双極細胞に、色対立型応答(反対色応答)が見いだされている。視細胞の３色的過程は網膜外網上層で反対色過程へと変換される。いくつかの研究は錐体から入力を受ける水平細胞をそのスペクトル応答によって３種類に分けている(Tomita, 1965; Mitarai, Asano & Miyake, 1974)。それによると魚類の場合、①全ての単色光に対して過分極性の応答を示す細胞は単相性応答型、②青－黄色光で過分極、黄－赤色光で脱分極という２相性応答を示すタイプは２相性応答型、③青－緑色光と赤色光で過分極、その中間で脱分極を示すタイプは３相性応答型水平細胞となる。①はその応答振幅が光強度に依存して連続的に変化するので、輝度情報を伝えるユニットと考えられ、Luminosity type (Ｌ型)と呼ばれている。一方②と③は色に関する情報を伝えると考えられ、Chromaticity type (Ｃ型)と呼ばれている。Ｌ型水平細胞は主に赤錐体から入力を受け、２相性のＣ型水平細胞は赤錐体と緑錐体から、３相性のＣ型水平細胞は３つの錐体の全てから入力を受けている(Sraetiduin, 1956; Maksinmova, Maksinmova & Orlov, 1966;

Witkovsky, 1967; Mitarai et al., 1974; Yang, Tauchi & Kaneko, 1982)。

魚類や爬虫類など比較的下等な脊椎動物では、双極細胞についても色対立型応答に関する生理学的研究がある程度進んでいる。それによると双極細胞は拮抗する中心周辺型の受容野を持っている(Weblin & Dowling,1969)。受容野中心は樹状突起の広がりとほぼ一致するので視細胞の入力を直接受けていると考えられ、周辺部は樹状突起の広がりよりもかなり大きいので水平細胞を介した入力によると考えられている。いくつかの研究から魚類や爬虫類の双極細胞は３種類に分類されている(Yazulla,1976; Kaneko & Tachibana,1981)。

①受容野の中心と周辺が同一のスペクトル応答を示す非色対立型

②受容野の中心と周辺が異なったスペクトル応答を示す色対立型

③中心、周辺にそれぞれ色対立型応答を持ち、さらに中心と周辺が拮抗する２重反対色型

①の双極細胞では赤錐体がその主たる入力となっている。②は３種類の錐体の組み合せによって多様なスペクトル応答を持つ受容野を仮定することが可能であるが、上の研究によるとキンギョの双極細胞ではＲ＋／Ｇ－あるいはＧ－／Ｒ＋といった赤錐体と緑錐体からの入力の組み合せが多くを占めるようである。また③でも赤と緑の組み合せが大多数のようである(Ｒ＋Ｇ－／Ｒ－Ｇ＋あるいはＲ－Ｇ＋／Ｒ＋Ｇ－)。双極細胞に結合する錐体の種類に関する形態学的研究はまだ曖昧なようである(Gouras, 1991a)。また双極細胞のサブタイプと水平細胞のサブタイプとの関係も明確にされていない(Gouras, 1984)。

こうした研究から錐体と網膜２次細胞間の信号伝達が明かになり、受容器の３色的過程から反対色過程へと変換される神経機構が理解できるようになってきた。ただ霊長類など高等な脊椎動物では細胞内電位の記録が困難なため(例えばDeValois & DeValois, 1988)、水平、双極細胞の応答に関する研究は進んでいないようである。

神経節細胞の色応答

視神経は網膜神経節細胞の軸索であり、網膜で処理された視覚情報を高次中枢へ運ぶ経路の起点である。神経節細胞は網膜細胞で唯一活動電位を発生するので細胞外記録が可能であり、視神経の色応答に関する生理学研究は多い(たとえばGouras, 1991a)。

それら多くの研究から、神経節細胞は一部のものをのぞきほとんどが円形に近い中心－周辺型の受容野を持っていることが明らかになってきた。それらは応答の種類によってＯＮ中心型、ＯＦＦ中心型に分類される。また神経節細胞は色刺激に対する応答によって、

①非色対立型、②色対立型、③２重反対色型に大別される(Daw, 1968)。サルの神経節細胞には反対色型応答を示す②の細胞が多数記録され、赤－緑、青－黄(赤＋緑)の組み合せが見い出されている(Gouras, 1991a)が、③は見られないようである。キンギョでは双極細胞と同様、赤錐体が神経節細胞へも優勢な入力を送り込んでいるようであり、こうした事実から少なくとも下等な脊椎動物では、赤錐体が形態視の主役となる視細胞ではないかと考えられている(Gouras, 1991a)。このことは１種類の錐体しか持たない(色覚を持たない)動物では錐体の分光感度が赤錐体に対応していること、赤錐体からの入力は桿体からの入力と同じ極性で収斂している事実からも示唆されるとしている(Beauchamp & Daw, 1972)。Gouras(1991a)によると、キンギョなどの魚類では網膜が色情報処理の重要な役割を果たしており、神経節細胞の約90％が単純反対色型(②)や２重反対色型(③)の受容野で、残りの約10％が非反対色型(①)の受容野である。しかし霊長類など高等な脊椎動物では、色情報処理機能が高次中枢へと集約化され(中枢化)、網膜では非色対立型と単純反対色型のみが見られる(Gouras, 1991b)。

4-2. 高次視覚中枢における色情報処理

最近の生理学的知見は、視覚システムが単一の階層的システムによって処理されていないことを示唆しているようである(Lennie 1984; Livingstone & Hubel, 1984)。それによると同じ入力が脳内で少なくとも３つの分離した処理システムに供給されているとする。以下の記述は主としてLivingstone & Hubel(1984)やZrenner et al.(1990)による。

霊長類の視覚系内の最初の主要な再分化は、網膜の神経節細胞層で起こる。この層は前述したように２つのタイプ－非色対立型と単純色対立型－を持っている。この２つは錐体からの信号を統合する範囲や方法において異なっていて、外側膝状核(ＬＧＮ)ではmagnocellular層とparvocellular層という異なる部位に入力しているようである(Lennie,1984)。

外側膝状核(ＬＧＮ)における色応答

網膜からの情報は視神経を経由して高次中枢へ送られる。高次視覚中枢における情報処理機構の研究は、おもにサルなどの霊長類でさかんに行なわれている(例えばDeValois & DeValois, 1988)。それらによるとサルの視神経は外側膝状体へ投射する繊維と、上丘に投射する繊維とに分類できるが、上丘ニューロンのうち色に関与するものは今のところ報告

されていない。そのため色に関する情報はおもに外側膝状体を経由して大脳皮質に投射されると仮定されている。

いくつかの文献(Wiesel & Hubel, 1966; Lennie 1984; Livingstone & Hubel, 1984; Zrenner et al.,1990; Gouras, 1991b)によると、サルの外側膝状核は6層で、それらはparvocellular層と呼ばれる背側の4層と、magnocellular層と呼ばれる腹側の2層に分けられる。前者の細胞には3つのタイプが存在する。

①中心が赤、周辺が緑(あるいは中心が緑、周辺が赤)または中心が黄、周辺は青(あるいは中心が青、周辺が黄)からなる反対色型の受容野を持つ細胞

②色対立型応答を示す小さな受容野中心と周辺部の欠けている細胞

③色対立型応答を示さず中心と周辺が拮抗する細胞

一方magnocellular層では色応答を示す細胞はあまり見つかっていない(Kruger, 1977; Schiller & Malpeli, 1978; Creutzfeldt & Lee, 1979)。たたし例外もあり、これは5章で述べる。

大脳皮質ニューロンの色応答特性

外側膝状体からの神経信号は図4-1に示されるように大脳皮質17野(あるいは第1視覚領V1)に達する。この図はLivingstone & Hubel(1984)から引用したものである。この領域は神経の膜を折り重ねたような構造をしていて(Zrenner et al., 1990)、後頭部に位置する。図から外側膝状体の神経繊維はV1の中間層(4層)に投影している。magno層からの信号はこの中間層の上半分に投射しており(4Cα層)、parvo層からの信号は下半分に投射している(4Cβ層)。信号は次にこのV1の中間層(外側膝状体からの入力層)から上層(2層および3層)へと進んでいく。この上層は次の高次皮質(主に18野)への出力層でもある。

一般に大脳皮質17野のニューロンは網膜神経節細胞や外側膝状体ニューロンに比べて、刺激のパラメーターに対する要求度が高く、視野の中の位置、向き、動きなどが適していないと応答しないことは以前からよく知られている。その中で色に対する要求度の高いニューロンの数は、網膜など、より末梢の視覚機構に比べ驚くほど少ない。色に関する情報がどこにいってしまうのかは、生理学者達の大きな疑問であった(Zrenner et al., 1990)。ただ一方でいくつかの視覚機能の分離がより高次の段階で存在するのは明らかなようである。たとえばZeki(1978a,b)はサルにおいて、MT野というより高次の視覚皮質領域が非常に高い割合で運動や立体視に対して選択的な細胞を有していることを発見した。また他の

高次領域であるＶ４は色の知覚に対して選択的に関与しているようである(Zeki, 1980; 1983a, b)。最近、皮質領域Ｖ１およびＶ２における機能的分離を決定するための方法が、Wong-Riley(1979)のミトコンドリア酵素の着色法によって発達してきた(例えばGouras, 1991b)。Ｖ１の上層部(２及び３層)を中心として、着色により明るく染まる領域と暗く染まる領域の存在することが示された。暗い領域はわずかに不均一な直径およそ0.2mmの卵型の斑点状に現れ、それがおよそ規則的なモザイクの中に配置されているようである(Horton & Hubel, 1981)。この領域はその形からblobs(小斑)と呼ばれている。そしてこの部位にあるニューロンの多くが２重反対色型応答を示し、おもに色応答に関与していることが示されている(Livingstone & Hubel, 1984)。

前述の着色法を用いてＶ１の出力段階における３つの下位区分が同定されている(Lennie, 1984; Livingstone & Hubel, 1984)。それは図4-1にあるように、２／３層の小斑(blob)領域、２／３層の小斑外(interblob)領域および４Ｂ層である。それによると、末梢レベルで分離された２つの系(parvocellular系とmagnocellular系)は、この段階で３つの下位区分に再配置されているようである。小斑外領域はparvocelluar系から入力を受け、４Ｂ層はmagnocellular系から入力を受け、小斑領域はparvo、magnoの両方から入力を受けている。表4-1はこれらをまとめたものであり、Zrenner et al.(1990)からの引用である。Livingstone & Hubel(1984)によると、小斑にある細胞は色彩やコントラストに対して高い選択性を持つ細胞を多く含んでいて、円形の受容野を持っている。また細胞の約半数は２重反対色型の応答を示し、１／４は非色対立型受容野を持つ細胞であった(Livingstone & Hubel, 1984)。また２重反対色型を示す細胞への入力は赤－緑の組み合せか、あるいは青－黄の組み合せである。それに対し小斑外(interblob)部の細胞はエッジの方向に対して選択的に反応する(Livingstone & Hubel, 1984)。４Ｂ層の細胞は色に対して選択性を持たないが、刺激の方向や運動の向きに対して選択性を持つ(Livingstone & Hubel, 1984)。

Ｖ１からの情報は次の処理段階(Ｖ２領域)に伝達されるが、Ｖ２領域もまた３つの下位区分に別れていることが明らかになっている(Livingstone & Hubel, 1984, Lennie,1984; Zrenner et al., 1990)。それによると３つの下位区分は、着色されたときの見え方から、それぞれpale stripes, thin stripes, thick stripesと呼ばれる。またＶ２領域の３つの下位区分はＶ１の３つの区分とおおよそ結びつくことが確かめられている(Livingstone & Hubel, 1984)。色に対して選択的な小斑はthin stripesに入力を与えている(Zrenner et al., 1990)。小斑外領域からの情報はpale stripesに伝えられており、４Ｂ層からの情報

はthick stripesに中継されているようである(Hubel & Livingstone, 1987)。

これより高次の皮質段階において、これらの系が完全に独立であるという考えはあまり現実的ではない。むしろ皮質の各部位は相互連絡を保っているとするのが現在では一般的であり、Ｖ１やＶ２も例外ではないようである(例えばGouras, 1991b)。ただthick stripesの一部はＭＴ野に投射されているようである(Zrenner et al., 1990)。ここは運動や立体視に関係する領域とされている(Mansell & Van Essen, 1983; Shipp & Zeck, 1984; 1985)。またthin stripesの一部は領域Ｖ４に投影している(Zrenner et al., 1990)。この領域はZekiらの研究(Zeki, 1980; 1983a, b, c)から色処理のために専門化されているようである。一方pale stripesの主要な投影領域はまだ明らかにされていない(Livingstone & Hubel, 1984)。

皮質領域間の機能分離

これら３つの生理学的下位区分が、それぞれ特殊化された知覚的機能と直接結びつくという心理物理学的研究(Livingstone & Hubel, 1987)が報告されているが、これに対しては否定的な見解が多い(Cavanagh, 1991; Mullen & Kingdom, 1991)。Livingstoneらによると３つの系は以下のような機能を持つことになる。まずparvocellular-interblob-palestripe系(表4-1)は境界線についての高い解像情報を実行する。このシステムの末梢段階(網膜レベル)の細胞のいくつかは色に選択的である。しかしより高次のレベルの細胞は、色の境界にたいして反応するが、一様な色のフィールドには反応しないとしている。したがってこのシステムは色覚が欠損しているmagnoシステムには見ることができない境界を検出するために色の違いを利用している。それにもかかわらずこのシステムは、境界を形成している色相を同定することはできない。またこの系では、方向の情報が形を知覚するために用いられているとしている。この系のゆっくりした反応の時間的推移と高い解像度は、たぶん光景内の安定した要素を詳細にわたって知覚する視覚的能力にとって有効なのだろう。parvocellular & magnocellular-blob-thin stripe-V4系(表4-1)は色についての情報、明度についての情報を実行するが、運動、形の識別、あるいは立体視についての情報は実行しない。この系の視力はparvocellular-interblob系のそれより数倍低い。magnocellular-4b-thick stripe-MT系(表4-1)は運動や立体視的な奥行きに対して選択的な細胞を含んでいる。このシステムは非常に高い時間分解能を持っており、運動する刺激やフリッカーする刺激に対して特に感度が高い。運動を検出するためによく適しているが、安定した像を詳

しく吟味することに対してはあまり適していない。またこの系は色覚が欠落している。

このようなLivingstoneらの仮説は単純で魅力的なのだが、最近の研究で多くの反論がみられる(Cavanagh, 1991; Mullen & Kingdom, 1991)。反論は特に、彼らが色処理システムに対して過小な評価しか与えていないことに向けられている。彼らの3つの下位区分に従えば、色システムは、形態の知覚、奥行きあるいは運動といった現象にほとんど貢献しない。色の時空間解像度は低く、結果として色は輝度コントラストにより形成された視覚表象のすきまを埋めるためのものでしかない(たとえば線画のすきまに絵の具をぬるように)。しかし生理学的知見はともかく、それと知覚的機能の結びつきを検討するために彼らが用いた心理物理学的手法には問題が多い。我々は色と輝度のコントラストが視覚に対し、ほぼ同等の効果を持つとする立場から、Livingstoneらの考えにはあまり同意できない。次の章では心理物理学的立場から、この色コントラスト視覚の重要性とその限界について考える。また彼らの説の問題点についても指摘する。

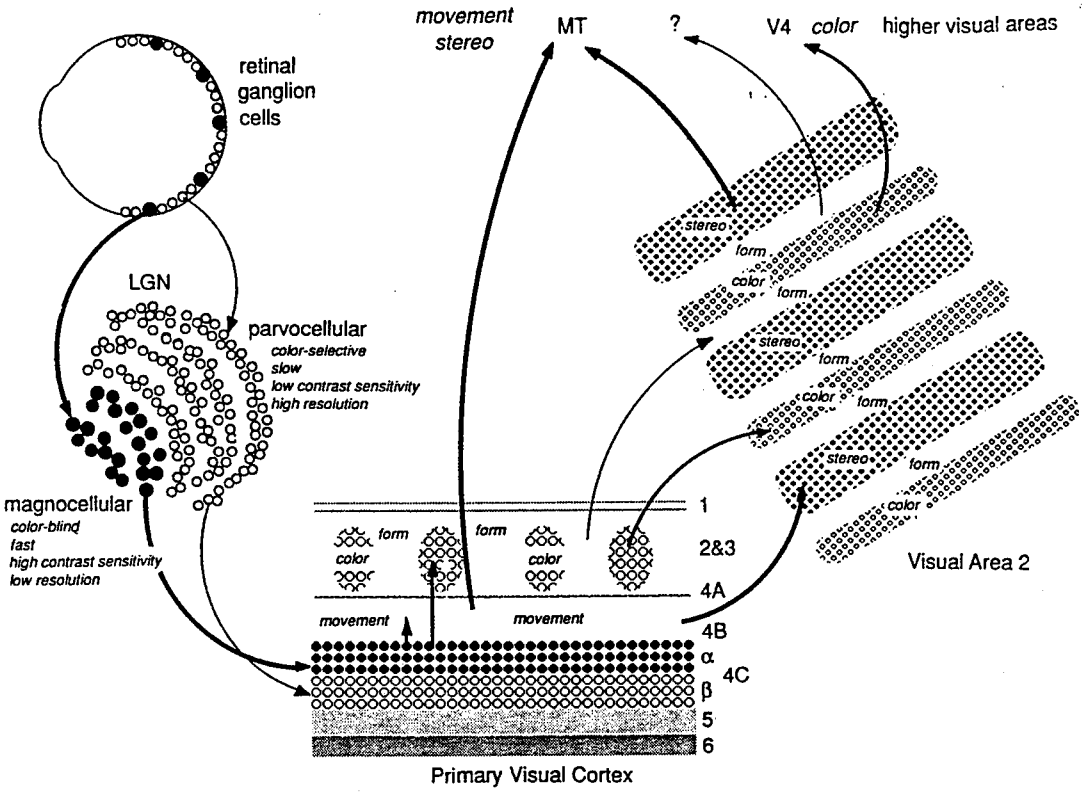


図4-1. 網膜神経節細胞、外側膝状体からの大脳皮質17野に達する神経系. Livingstone & Hubel (1988)より引用.

表4-1. 外側膝状核細胞からの神経系における下位区分. Zrenner et al. (1990)より引用.

Subdivision of Information Processing in the Parvocellular and Magnocellular Systems of the Lateral Geniculate Nucleus

	Parvo- and magnocellular system	Parvocellular system	Magnocellular system
Area of V1 receiving input from LGN	Blobs	Interblobs	Layer 4B
Area of V2 receiving output from V1	Thin stripes	Pale stripes	Thick stripes
Information carried	Color	Form	Stereopsis and depth
Higher visual area receiving output from V1 and V2	V4	?	MT

5章　色コントラスト視覚

Liebmannは様々な色図形をいくつかの色の背景の前に吊して色光で照射した場合、観察者が図と地の相対的輝度を調節すると、図と地の境界線の印象が薄れ、図と地の色が入り混じってすべての見えが混沌として、固体のような安定した見えがなくなると報告している＜このLiebmann(1927)の記述はCavanagh(1991)からの引用である＞。50年後、より洗練された装置を用いて追試が行なわれ、同じような等輝度での色コントラストの輪郭の見えの不安定さが報告されている(Gregory, 1977)。これらの報告から等輝度刺激は、不鮮明で不安定な視覚像をつくりだし、また運動や奥行きの印象も弱いと考えられるようになった。さらに色覚は魅惑的な色彩を視覚像に与える以外に、知覚処理にほとんど貢献しないといった考え方を生んだ。

視覚の時間空間情報処理に色はどのような寄与をするだろうか。Gregory(1977)やLivingstone & Hubel(1987b)によるとほとんど何もないことになる。Gregoryらは、輝度が視野内の輪郭の主要なマップを与え、色や肌理などの特性は輝度で定義された輪郭の間の空間を単に埋めるだけに過ぎないと述べている。しかし我々はこれらの考え方をとうてい受け入れることができない。たとえば後述する色のＣＳＦの知見は、色だけから定義されるパターンを視覚系は十分知覚できることを示唆している。また詳細な輝度情報が存在するときに、視覚システムが色を基にしたパターンの分析を行なう利点も容易にあげられる。すなわちＩ部の冒頭で述べたように、輝度差の境界はしばしば照明光によるもの(影や光輝点)があり、これらは物体の輪郭や材質間の境界を検出するために不必要である。色の不連続は物体の境界線を検出するためには非常に信頼できる指標である。さらに輝度情報と色情報での境界の並列的分析は、ノイズの多いイメージ内の境界の位置付けを決定するための２重の情報源となる。Mullen & Kingdom (1991)によれば、補食者、被補食者を問わず動物が、背景の平均輝度に対して自分たちの平均輝度を合わせるようにカモフラージュをしていたために、色による形の分析が進化するのは適応的であると述べている。このカモフラージュを見破るためには、色による形態視が有効である(Mullen & Kingdom, 1991)。

視覚系と等輝度

一般に等輝度事態で輝度系の反応は、刺激の色次元の変調に対して不変であると仮定さ

れる(たとえばHurvich, 1981; Cavanagh, 1991)。輝度系は主にＬ－錐体とＭ－錐体の２つから入力を得る。いくつかの心理物理学的研究はＳ－錐体もまたある程度はこの入力に関与することを示している(Drum, 1983; Lee & Stromeyer,1989; Stockman, MacLoad & De-Priest, 1991)。一方色信号は錐体信号間の差、すなわちＬ－ＭおよびＳ－(Ｌ＋Ｍ)から得られ、それぞれ赤／緑反対色システムと青／黄反対色システムを形成している。等輝度刺激は輝度が変化せず色だけが変化する。この刺激は色系からの情報を得るために、そして分離された状態で色系の能力を検討するために用いられる。輝度処理と色処理の心理物理学的区分は本質的に空間時間解像度に基礎を置いている。輝度システムは高い時空間解像度を持つが、色システムは相対的に低い時空間解像度を持つ(DeValois & DeValois,1988; Mullen & Kingdom, 1991)。この差は輝度の２つの標準的測光法、最少フリッカー法と最少境界法(たとえばBoynton, 1972)の基礎である。前者は高時間周波数で、後者は高空間周波数で実行される。

心理物理学的手法により同定された輝度システムおよび色システムと、霊長類の視覚の生理学的研究から見いだされたmagno系とparvo系を結びつけようとする試みが最近多く見られる(Livingstone & Hubel, 1987a,b; Maunsell & Newsome, 1987; DeYoe & vanEssen, 1988; Zeki & Shipp, 1988)。magno系の神経ユニットは色に対してほとんど感受性を持たず、低い空間周波数と高い時間周波数に対して最も良く反応する。一方parvo系は一般に反対色性を持ち、高い空間周波数と低い時間周波数に選好性を持つ(Schiller et al.,1990; Shapley, 1990)。したがってこれらの系の特性と色、輝度システムの特性の間に単純な対応関係はない。さらにmagno系とparvo系の両方が輝度情報の伝達を媒介することを示唆する証拠がある(De Valois & De Valois, 1975; Ingling & Martinez-Uriegas, 1985; Schiller et al., 1990)。parvo系は低い空間周波数でかつ低い時間周波数の反対色情報を伝達するが、また高い空間周波数でかつ高い時間周波数の非反対色(輝度)情報も運ぶ。magno系は本質的に非反対色性であるが、magno系の一部は色変調に対して反応するという報告もあり(Lee et al., 1988; Logothetis et al., 1989; Schiller & Colby, 1983)、大きな刺激に対しては比較的明確な反対色性を示す(Wiesel & Hubelの分類ではタイプⅣの神経ユニットである)。結論として、色システムと輝度システムに直接対応するような生理学的に明確な構造はまだ同定されていないのが現状である(Lennie et al.,1990; Cavanagh, 1991)。

5-1. 等輝度での視覚能力１：　色の時空間的ＣＳＦ

色の空間的ＣＳＦ

ある純粋な色格子において、その主波長(つまり色相)は正弦波的に変化する。様々な波長の輝度が等しく設定されるので、そのパターンは色彩のみが変化する。たとえば赤／緑正弦格子において、主波長(色相)は格子に沿って連続的に赤から様々な赤緑の混合比を経て緑へと変化し、また元に戻る。その格子の空間周波数は視角１度当りの完全な赤緑サイクルの数で表わされる。色格子の振幅あるいはコントラストを定義するのは困難である。それはある任意の大きさの単位を必要とするためである。輝度スケールには絶対零、すなわち光のない状態がある。100％の輝度コントラストの正弦格子は振幅が零から平均輝度の２倍に変化する。色格子の場合、輝度に対応するスケール(この場合は波長)上に絶対の物理的限界がない。ただし輝度差と同じように色差に対する知覚的限界は存在する。色格子はこのように丁度可知差異(閾値)を基準にしている。

色格子に対する空間的ＣＳＦは、２つの点で輝度のＣＳＦと異なっている(van der Horst & Bouman, 1969; Granger, 1973; Granger & Heurtley, 1973)。色のＣＳＦは、高空間周波数側の減衰が輝度のＣＳＦより低空間周波数で起こる。また色格子の場合、低空間周波数での感度の低下が見られない。つまり輝度のＣＳＦが帯域通過型(バンドパス)特性を持つのに対して、色のＣＳＦは低域通過型(ローパス)である。Schade(1958)によって最初に報告された色のＣＳＦは輝度のＣＳＦと同じ形状(バンドパス型)と解像度を有するものであった。しかしその後の研究は、すべてローパス型の関数と解像度の低下が認められる(van der Horst & Bouman, 1969; Granger & Heurtley, 1973; DeValois, 1978; Mullen, 1985)。van der Horst & Bouman (1969)は 0.7c/deg. かそれ以下の低空間周波数を用いて、その範囲に感度の減衰が見られないことを発見した。しかしWatanabe et al. (1976)は非常に大きなスクリーンを用いて極端に低い空間周波数の感度を測定した。彼らは低い空間周波数での減衰は存在するが(ただし輝度の場合ほど顕著ではない)、輝度格子の場合よりもかなり低い周波数であると報告している。大部分の空間的範囲にわたって、人の空間的色ＣＳＦはローパス型と考えることができる。

色格子が青－黄色相軸にそって変化する場合も同様である。しかしほとんどの報告が、青－黄のＣＳＦが赤－緑の場合に比べ、高空間周波数での感度のカットオフがより低空間周波数側で起こるとしている(van der Horst & Bouman, 1969; Granger & Heurtley,

1973)。このことは青錐体の網膜上での疎らな分布に起因すると仮定されている。しかし光学的要因を取り除く技術的問題を改善したMullen(1985)の最近の研究では、赤ー緑と青ー黄で高い空間周波数でのカットオフに差はないとしている。彼は以前の研究結果を色収差の効果としている。収差は赤ー緑ＣＳＦよりも青ー黄ＣＳＦの方により大きな影響を与える。ここで引用した文献のどれもTritanopic混同軸にそった色変調に対する感度を測定してはいないのは問題であると思う。なぜなら青錐体の分布がＣＳＦの形状に影響を及ぼすのは、Tritan軸にそった刺激を用いたとき最も顕著であるはずだからである。

色の時間的ＣＳＦ

様々な時間周波数で波長が変化する、大きく一様な光の面を用いて、時間的ＣＳＦを決定することが可能である。空間的な色のＣＳＦの測定と同様に、２つの波長が輝度において等しくされていることが重要である。しかし時間周波数領域の場合、高い空間周波数で問題となる光学的な要因はあまり問題とならない。

色の時間的ＣＳＦを測定した多くの研究者(Regan & Tyler, 1971; Kelly, 1974; 1975)は一般に、色の関数が比較される輝度の関数と異なっているという点で一致している。それによると低い時間周波数での減衰は存在せず、より低い周波数で、高空間周波数のカットオフが起こる。このように時間変調で得られた結果は空間変調で得られたものと類似している。Kelly (1983)は色変調の時空間周波数パターンに対する、時空間的ＣＳＦを得た。それによると低い時間変調レートでは低い空間周波数にたいして高い感度を持つことが示された。色のＣＳＦはローパス型の特性を示し、赤／緑のフリッカーの場合15Hzを越えると反応はほとんどゼロとなる(Kelly, 1983)。フリッカー反応のピークはおよそ8 Hz以下である(de Lange, 1958; Kelly, 1983)

色のＣＳＦの生理学的基礎

色の空間、時間ＣＳＦに関しては、多くの生理学的研究がある。ここでは神経節細胞と外側膝状核(ＬＧＮ)細胞で行なわれている空間時間分析についての研究を引用し、このことが色の空間時間視の心理物理学とどの様に結びつくかを考えてみる。

４章で述べたように、サルの神経節細胞とＬＧＮ細胞の大部分は、分光的に反対色の反応を示す(たとえばvon Blanckensee, 1981; Kaplan & Shapley, 1982)。大きなスポットあるいは低い空間周波数のパターンに対して、ＬＧＮ細胞の少なくとも70から80％は、ある

波長光の輝度増分に対して興奮し、他の波長光に対しては抑制を示す(DeValois, Smith, Kitai & Karoly, 1958; DeValois, 1965; De Valois et al., 1966; Wiesel & Hubel, 1966; Derrington, Krauskopf & Lennie, 1984)。この単純型反対色細胞は明らかに色の情報を抽出している。いくつかの研究はまた非反対色細胞の存在を報告している(DeValois, 1965; DeValois et al.,1966; Wiesel & Hubel, 1966; Lennie, Derrington & Krauskopf, 1982; Zrenner, 1983)。それらの細胞はどんな波長光の増分あるいは減分に対しても発火する。また他の研究(例えばPatmos & van Norren, 1975)は色順応などの様々な手法を用いると、反対色の相互作用がこれらの細胞でも見られることを示している。

細胞に対する反応が興奮から抑制へと交差する波長を基にして、ＬＧＮ反対色細胞は４つに分類されている(DeValois et al., 1966; DeValois & DeValois, 1988)。それらは＋Ｒ－Ｇ(赤に対して発火し緑に対しては抑制を受ける細胞、ニュートラルな色順応状態化で、刺激の輝度の増分に伴い560nmあたりで興奮から抑制へとシフトする)、＋Ｇ－Ｒ、＋Ｂ－Ｙ(青に対して発火し黄色に対して抑制を受ける細胞、560nmよりも短い波長で興奮から抑制へとシフトする)、＋Ｙ－Ｂである。これとは異なる実験手続き(色空間を通して様々な方向に変調された等輝度色刺激に対する反応を測定した)から、Derrington, Krauskopf & Lennie(1984)もまた、４つの反対色細胞のパターンを示した(しかしＹＢ細胞は、黄－青軸というよりもむしろtritanope軸(混同色軌跡)にそって存在する。これらの実験では、白順応光から等輝度の色順応光へと変化する)。神経節細胞とＬＧＮ細胞の大多数が色を符号化する特性をもつという事実は、受容野(ＲＦ)の構造的な複雑さを増長する。ＲＦの体制化に関してや、色と輝度の処理を関連づける方法に関しては研究間でかなりの違いがみられる(たとえばDeValois & DeValois, 1988を参照のこと)。この違いの多くは錐体の入力の空間的布置とＲＦの空間的布置を混同することから生じているという指摘がある(DeValois & DeValois, 1988)。それによると重要なのはＲＦの空間的布置であるが、これはあるＬＧＮあるいは神経節細胞がある一定の反応を行なう範囲のことであり、その細胞がどんなタイプの受容器から入力を受けるかということとは関係ない(DeValois & DeValois, 1988)。これは反対色型の神経節細胞およびＬＧＮ細胞を考えるときに重要である。なぜならこの細胞は輝度変調パターンと色変調パターンに対してはまったく異なるＲＦを持つからである(DeValois et al., 1977)。

霊長類の反対色型神経節細胞とＬＧＮ細胞はある１つのタイプの錐体から興奮性の入力を受け取り、他のタイプの錐体から抑制性の入力を受け取ることが知られている(Wiesel

& Hubel, 1966)。これらの大多数は２つの拮抗する入力に対して、異なる空間領域を持つという報告がある(Wiesel & Hubel, 1966)。それによるとたとえば＋Ｇ－Ｒ細胞では興奮性のM錐体の入力がＲＦの円形の中心領域に集中しており、抑制性のＬ－錐体からの入力はそれと同心円上であるがより広く浅く分布している(中心が周辺に比べ優勢である)。DeValois & DeValois(1975)はこのような細胞に対して、白色光かあるいは単色光の円形テスト光を提示すると、図5-1(この図はDeValois & DeValois, 1988から引用した)のように中心－周辺対立型応答を行なうことを示した。しかし輝度の増分がない波長置換の等輝度刺激に対しては異なる応答が報告されている(De Valois & De Valois, 1975; DeValois, Snodderly, Yund & Hepler, 1977)。サルの神経節細胞およびＬＧＮ細胞を用いた研究によると、ＲＦの中心に輝度変調パターンが提示されその幅が増加するとき細胞の反応はある一定の幅までは増加するが、それを越える広い幅の刺激に対しては反応は減少し始める。これは刺激が周辺の抑制領域にかかり始めたためであろう。一方色変調刺激に対して同じ細胞の反応は減少することなく、刺激の幅が非常に広くなっても増加し続ける(DeValois et al., 1977; DeValois & DeValois, 1988)。同一の細胞が輝度刺激では中心領域と周辺部が対立的であるのに対し、色刺激では同調的に働くと報告している。

このような同一細胞の異なる振る舞いは、色変調と輝度変調の空間的ＣＳＦの違いに反映されているのかも知れない。第１に高空間周波数での感度のカットオフは、輝度変調の場合ＲＦ中心部の直径と関係していると考えるのが一般的である(例えばMullen, 1985; Devila & Geisler, 1991)。つまりＲＦ中心部に１周期が納まるような高周波数の感度はゼロになるはずである。DeValoisらによると、色変調に対してはＬＧＮのＲＦの周辺部は中心部と同調するので、この場合にはＲＦ全体を中心部と考えてよい(DeValois & DeValois, 1988)。したがって高空間周波数における感度のカットオフ周波数は、輝度刺激よりも色刺激の方が低いのであろう。２つめに輝度変調正弦格子に見られる低空間周波数側の減衰は、中心－周辺の対立型応答に起因していると考えるのが一般的である。一方色刺激に対するＲＦの中心－周辺領域は同調的に働くので、色変調格子に対するＣＳＦは低空間周波数における減衰がなく低域通過(ローパス)型を示すと今日では考えられている(例えばMullen & Kingdom, 1991)。

次に色変調格子の時間的ＣＳＦについてはどうであろうか。上で述べた色と輝度に対するＲＦの応答特性の変化はテスト光が比較的長い持続時間を持つときのみ有効である(DeValois et al., 1977)。DeValois & DeValois(1988)は、輝度と色の時間的ＣＳＦの違い

を説明すると考えられる特性は、ＲＦの中心領域と周辺部の反応潜時の差であると述べている。受容器－双極細胞という直結経路で運ばれる情報に比べ、水平細胞を介して間接的に運ばれる情報が遅れるのならば、周辺部の反応と中心部の反応にわずかなタイムラグが生じると考える(図5-2を参照のこと。この図はDeValois & DeValois(1988)から引用した)。これは水平細胞を媒介することにより神経系が長くなることと、余分なシナプス結合が増えることから、有り得ることである。実際この現象は霊長類ではまだ検証されていないが、より下等な動物の比較しうる神経システムでは確認されている(Ratliff, Knight, Toyoda & Hartline, 1967)。長い持続時間の刺激を用いれば、周辺部の反応の遅れはほとんど影響を与えない。しかし刺激のフリッカー頻度が上昇するにつれて位相差が増え、ある交代頻度でちょうど逆位相となる(図5-2)。輝度変調刺激では、この180°の位相差は中心部と周辺部の反応を対立させず、むしろ同調的に働く。したがってこのような時間周波数において感度が増加するはずである(DeValois & DeValois, 1988)。輝度変調格子のＣＳＦのピークはこの周波数に対応すると考える。しかしこの時間周波数のとき、色変調刺激に対して中心部と周辺部の反応は対立的に働く(DeValois & DeValois, 1988)。したがってこのとき感度は低下するはずである。Kelly(1975)の研究はこれを検証している。さらに高い時間周波数では、さらに位相差が増え、輝度刺激においても中心－周辺の対立反応の感度も減少する。サルの反対色型神経節細胞に関する研究(Gouras & Zrenner,1979; Gouras, 1991)もこのような考え方を支持するものである。

視覚における色のＣＳＦの重要性：　異なる周波数帯域

環境の中の光の強度と波長の変化は、２つ異なった物理的には独立の情報源を提供する。色覚のない動物は世界についての単一の表象しかもっておらず、そのなかで強度と波長の変化は混同されている。たとえばこの動物にとって非常に感受性の低い波長しか反射しない物体とどんな波長でも反射するが、平均反射率の非常に低い物体はどちらも同じように暗くみえる。しかし色覚を持つ動物は２つの異なる次元から、視覚世界の特徴を抽出する。色と輝度のＣＳＦの差は、この２つの次元が異なることを示している。輝度の次元は我々に視覚世界の中および高空間時間周波数の表象を与えてくれる。すなわち物体の細部や急速に変化したり運動するパターンを強調する。色の次元は低および中空間時間周波数領域をカバーしている。この次元は大きな物体や広範囲にわたる領域についての情報、あるいは比較的安定しゆっくりした変化をするパターンを強調するといえる。輝度と色の空間周

波数帯域がややずれているのは、眼の光学的限界や視覚世界の性質を考えるといくつかの点で意味がある。第1に眼の光学系の回折と色収差が高空間周波数の色情報を変化させてしまうので、高空間周波数の情報量は減少する。これは色度図上の青－黄軸にそって顕著である。低空間周波数部で輝度よりも色の感度が良いことも、我々の視環境を考えれば適応的である。非常に低い時空間周波数の輝度情報には物体についての情報よりも照明光についての情報がより多く含まれている。したがって低空間周波数を除去するフィルター処理が、物体と無関係な情報を取り除くのに必要となる。しかし低空間周波数の色情報に関して言えば、これは当てはまらない。視覚世界の見えの色は照明光の特性よりも物体の反射率に多く依存しているので、晴天下でも曇天下でもほとんど変わらない。低空間周波数での色情報の有効性は、陰影の処理を考えれば明かである。晴天時にはおそらく平らな砂漠などを除いて、どんな環境下でも、物体の像を縦横に切り割く、多くの影が存在する。影による輪郭のコントラストは非常に高く、しばしば視覚処理の障害となる。例えば我々の生存にとって重要な物体を検出して、特徴を抽出し、視空間内に位置づけるといった処理の妨げになるだろう。しかし物体の色は影があるかないかでほとんど影響を受けないので、このとき低空間周波数の色情報は非常に有効である。もし枝の影がある人の体の像を断ち切っているなら、輝度情報だけでは人の体としてその像を同定することは難しい。しかし影の輪郭部分およびその周りに一定の広がりを持って存在する色情報が加えられることにより、その輝度の輪郭は視覚表象の形成にほとんど効力を持たなくなる。このようなときその物体の視覚像を構成する低空間周波数の色次元は、輝度次元よりも正確にその物体を表象するものといえる(ただし輝度の次元がつねに物体の知覚の障害となるいう意味ではない)。色のみを基礎としたパターンの分析は、照明光の境界によって物体の境界が曖昧になることを防いでくれる。

MDB

エッジや境界は古典的な視覚研究で広く議論されてきた。この理由の1つは物体はエッジによって知覚されるとする根強い信念であろう。Marr(1982)によれば物体を同定するための最初の課題は、視覚像に異なるスケールの空間フィルターをかけたものからゼロ交差を検出することによってエッジを位置づけることである。この考え方は、たとえば鋭いエッジのみが存在する線画でも、我々が容易に物の形状を知覚できる事実からも支持される。

Boyntonとその共同研究者たちは境界の明確さが決定される際の色と輝度の相対的役割に

ついて広範囲に渡る実験研究を行なってきた(詳しくはBoynton, 1978; 1979; 1988を参照のこと)。２つの色の異なる領域が並んで存在するとき、通常鋭い境界が存在する。もし被験者がその境界の見えが最小値になるまで一方の領域の強度を調節することができるなら、２つの色は等輝度に設定される(Boynton & Kaiser, 1968)。これはつまり色差のみが存在するとき境界が見えにくくなり、一方の色の輝度が他方に比べ高いときより鋭い境界がつくだされることを示している。さらに等輝度の赤ー緑の境界と青ー黄の境界を比較してみると、後者の方がよりぼやけて見える。これらの結果は輝度と色の空間的ＣＳＦから予想できる。高空間周波数情報は鋭いエッジの検知に有効であるが、色のＣＳＦはその周波数領域の感度が低い。また初期の研究で赤ー緑のＣＳＦより青ー黄のＣＳＦの方が高空間周波数の感度低下が著しいことが示されている。もっともこの差は、Mullen(1985)が指摘したように色収差などの光学的要因によるものかもしれない。

パターンの知覚は鋭いエッジなどの高空間周波数情報のみに依存していると信じている人にとって、このＭＤＢの知見は空間視の基礎から色差を除く理屈となる。しかしこれは誤りであり、色は中低空間周波数のパターンなら非常によく検知する。

多重色空間周波数チャンネル

色変調のＣＳＦに関して、輝度変調のＣＳＦで得られた知見から類推される１つの疑問がある。つまり観察された色変調のＣＳＦは単一のチャンネルのフィルター特性を反映しているか、あるいは複数のチャンネルにおける感度の包絡線なのかという問題である。この点に関してはまだ議論の余地がある(これについてはDeValois & DeValois(1988)やMullen & Kingdom(1991)を参照のこと)。後述するいくつかの研究は後者を支持するが、輝度の多重チャンネルほど狭い帯域に同調してはいない。心理物理学において、輝度刺激に対する多重空間周波数チャンネルの証拠は、おおかた選択的順応の研究から得られている(例えばBlakemore & Campbell, 1969)。等輝度の特定周波数の赤ー緑格子による選択的順応が、その周波数付近の感度を選択的に低下させるという報告がある(DeValois, 1978; Bradley, Switkes & DeValois, 1988)。赤ー緑の正弦格子に対する順応は、同じ色で類似した空間周波数を持つ格子に対する感度を低下させる。輝度格子と同様に、色のＣＳＦにおける減衰は、順応周波数を中心としてある帯域に限定されているが、前者に比べいくぶん帯域幅が大きい。まだ十分な証拠が得られてはいないが、これらの研究は純粋な色パターンに対して感度を持つ多重空間周波数チャンネルの存在を示唆しているのかもしれない。

多重チャンネルを示唆するもう１つの心理物理学的証拠はマスキングの研究から得られている。特定の空間周波数を持った等輝度の赤－緑格子の上に重ねて提示された、同じあるいは異なる空間周波数を持つ赤－緑格子の検出閾を測定してゆけば、空間周波数マスキング関数を得ることができる(DeValois & Switkes, 1983; Switkes & DeValois, 1983)。この関数は輝度格子で得られた関数(Pantle, 1974; Foley & Legge, 1981)とほぼ同じ特性を持つが、色のマスキング関数の方がやや広く平である。

ＬＧＮ細胞の特性を基礎に、色刺激に対する多重空間周波数チャンネルを論じるのは困難である。このレベルの細胞は高空間周波数領域で様々なカットオフ周波数を持ち(たとえばGouras, 1991a)、このことは高空間周波数間の識別には役立つ。しかしこれらの細胞は前述したように等輝度刺激に対してすべてローパス型の周波数特性を示す。ＬＧＮの細胞では色格子に対してバンドパス型の特性を示す生理学的証拠はないようである(DeValois & DeValois, 1988)。低空間周波数の輝度格子に対する感度の減衰は中心－周辺の対立型応答に起因しているが、前述したように色刺激に対してＬＧＮの細胞の中心領域と周辺部は同調的に働く。しかし有線皮質においては色と輝度に対する空間フィルター特性は同じと言えるかも知れない。その基礎は２重反対色細胞の中心－周辺の体制化(たとえばGouras, 1991b)であるが、これに関してはⅢ部で詳しく述べる。皮質細胞には輝度格子に対する空間周波数帯域の連続体があるとするのが一般的であるが(たとえばDeValois & DeValois, 1988)、同様な帯域幅の連続体が色格子に対しても存在するとする報告がある(Thorell, 1981; Thorell, De Valois & Albrect, 1984)。それによると色に対する細胞の空間同調関数は輝度に対するものとほぼ同じである。ただ色の帯域幅は輝度のそれに比べやや広い。しかしＬＧＮ細胞と同様に、皮質細胞はしばしば輝度刺激よりも色刺激に対してローパス型の空間周波数フィルターとして働くものが多いようである(Thorell et al., 1984)。またそうでない細胞でも色の空間周波数特性のピークは輝度のそれに比べ低いところにあるものが多い(Thorell et al.,1984)。このように色の多重空間周波数チャンネルを示唆する証拠がいくつか報告されつつある。これによると色を基礎にした空間視は、輝度を基礎にした空間視と非常に類似したやり方で働いていることがわかる。

輝度と色の相互作用

もう１つの興味は輝度変調と色変調が同時に存在するとき、どのような相互作用が起こるかということである。ある種のパターンの知覚には、輝度の変化だけ、あるいは色の変

化だけで十分であることがＣＳＦの研究からわかる。しかし実際の世界ではどちらかの変化だけが存在するというのはむしろまれである。したがって各々の変化を分離して、それぞれの感度特性を研究するのは必要なことであるが、視覚の時空間特性を真に理解するためには、色と輝度の相互作用について検討する必要がある。

DeValoisらは先に述べたようにマスキングを用いて空間周波数特性を検討したが(DeValois & Switkes, 1983; Switkes & DeValois, 1983)、輝度格子と色格子の相互作用についても報告している。テスト刺激とマスク刺激が両方とも色格子の場合あるいは両方とも輝度の場合のほかに、テスト／マスクの組み合せに色／輝度あるいは輝度／色の組み合せを用いている(輝度／色交互条件)。とくに輝度のテスト格子に対する色のマスク格子の影響が非常に大きいことが興味深い。これはマスク刺激に輝度格子を用いたときの色に対するマスク効果に匹敵する。しかし色のテスト格子を輝度格子でマスクしたとき、マスクの効果は小さく、有意な感度の低下はテスト格子とマスク格子の周波数が同じときだけである(DeValois & Switkes, 1983)。マスク効果は常に周波数選択的であるが、輝度／色交互条件のときは位相に対する選択性がないようである。

上で述べた結果で注目されるのは、色と輝度が相互作用する範囲では、色が優勢な刺激特性であるということである。このことは輝度変調刺激のみを用いた空間視の研究が、色というある意味で優位な要因に目をつぶってきたことを示唆している。これまで見てきた色のＣＳＦの研究から、視覚システムはパターンを分析するために色情報を利用することができるようである。しかもそれは輝度情報を分析するときの方法とほぼ同じやり方で行なわれる。ある条件では、色変調の輝度変調に対する優位性も示されている。このように時空間視覚における色の重要性は見落とすわけにはいかない。したがって、色の役割を考慮しないで時空間視覚特性を理解しようとする試みは、たぶんうまくいかないだろう。

5-2. 等輝度での視覚能力２：　色による知覚

空間的位置の検出

Morgan & Aiba (1985)は等輝度刺激に対する副尺視力が、輝度の場合に比べおよそ半分の精度しかないことを示した。Troscianko & Harris (1988)は等輝度の位相識別閾が輝度の場合に比べ劣ることを示した。しかし弱い位相識別能力は、観察者が輝度の輪郭による形よりも色の輪郭による形に対して、視覚系の解像力が低いことを示すが、必ずしも等輝

度における位置情報の表象が不正確であることを示唆するものではない。Krauskopf & Farrell (1991)は輝度刺激と等輝度色刺激に対し、同じスケールのガウスフィルターでぼかした場合、ぼかした線分のアラインメント課題における精度は色刺激と輝度刺激でほぼ同じであると報告している。このことは色システムの解像力の限界内の刺激を用いれば、色情報に対する位置情報の精度は輝度情報のそれに比肩し得ることを示している。

輝度の境界は色の境界を取り込むか

輝度の輪郭と色の輪郭の両方が存在するとき、視覚系が対象物の運動や奥行きを同定する際に、輝度の輪郭が色の輪郭を支配するのだろうか。Ramachandran(1987)は、運動する輝度の輪郭が静止した色の輪郭を取り込み、あたかも色の輪郭が動くように知覚されることをデモンストレーションした。また輝度によって定義された透明感を持つ肌理が、異なる奥行きを持つ色の輪郭を取り込み、結果として肌理と同じ奥行きにあるように見えるという報告もある(Watanabe & Cavanagh, 1990)。輝度の輪郭と色のそれが奥行きや運動において相反するときにも、前者が後者を常に支配するのだろうか。それともより高いコントラストを持つ方が支配するのだろうか。ネオン効果は、色の十字が形成する主観的輪郭線の内側を、十字内の色が漏れでることによって満たす現象である。一見、この結果はGregory(1977)やGrossberg & Mingolla(1985)の、輝度が輪郭線を定義し、色や肌理はその内側を埋めるものして働くとする考え方を支持する。しかしCavanagh (1991)によれば、この現象は必ずしもGregoryらの仮説を支持するものではないようである。それによると色の十字は背景の白地よりも暗いので、この輝度の境界を色は越える必要がある。さらに主観的輪郭線で色の広がりは止まるが、ここには輝度の境界はない。彼らの考え方が正しいのなら、たとえば色の十字と白地を等輝度に設定し、主観的輪郭線に実際に輝度差を与えても、同じ効果がみられるか、あるいはむしろ増長されたネオン効果がみられるはずである。しかし実際にはこのとき色の漏洩は観察されなかった(Cavanagh, 1991)。Cavanaghらの結論は、この現象が境界の位置の決定に際し、色に対する輝度の境界の優位性を示しているというよりは、むしろ知覚される対象物に伴う３次元の表面や透過感の推論(Nakayama, Shimojo & Ramachandran, 1990)と関係しているというものである。

コントラストレンジ

色刺激におけるコントラストレンジの研究はあまり進んでいない。丁度可知差異や最大

有効コントラストを測定することが必要である。Brindley(1953)は輝度に比べ色のコントラストレンジが著しく圧縮されていると述べている。これは輝度変調の正弦格子と赤／緑の色変調正弦格子の見えを比べれば理解できるとしている。輝度格子の場合、正弦波の明るいピークと暗い谷の間に、輝度のなめらかな変調を知覚することができる。しかし赤／緑の正弦波では、赤と緑、せいぜい黄しか見えず、中間的な色、つまりオレンジ、黄緑はほとんど知覚されないとしている。しかしこれは格子の空間周波数に依存しているように思う。たしかに、なめらかな輝度変調がみられる中空間周波数の輝度格子と同じ空間周波数の色格子を比べれば、変調のなめらかさは不完全かも知れない。しかし低空間周波数の色格子には、様々な中間色が存在するなめらかな色変調が見られる。

2次元の形

視覚システムは色によって定義される刺激の形をどの様に符号化しているのだろうか。大きさの残効(Blakemore & Sutton, 1969)や傾き残効(Campbell & Maffei, 1971)あるいは同時的誘発パラダイム(Georgeson, 1973; Klein et al., 1974)のような心理物理学的手法が、輝度変調の場合、大きさや方向の符号化次元の存在を推測するために用いられてきた。そしてこの手法はそのまま色変調の場合にも適用できる。

大きさ情報における色と輝度の分析の独立性は、色と輝度における大きさ残効の同時性と反対性によって示唆される(Favreau & Cavanagh, 1981)。つまり色刺激によって大きさ残効が誘発されるだけでなく、この残効は輝度刺激に対する残効と同時に存在し、反対方向に作用するときもある。これは傾き残効に関しても同じであり(Flanagan, Cavanagh & Favreau, 1990)、方向の分析における色と輝度の独立性を示唆する。これはBradleyらの実験と一致する。彼らは等輝度の色格子に対する順応の後、等輝度のテスト格子の検出におけるコントラスト閾の上昇が方向に選択的であることを示した(Bradley, Switkes & De-Valois, 1988)。検出閾の上昇はテスト格子が色格子のとき顕著であるが、輝度格子のときはそれほど明確でない。加えて色格子の検出閾において、方向の非等方性が報告されている(Murasugi & Cavanagh, 1988)。この結果は色刺激の方向が視覚システム内で明確に表象されていることを意味している。

これらの発見は、類似した分析が色と輝度の2つの次元で独立に行なわれていることを示唆するものである。皮質の障害による色盲の臨床的なデータも(Damasio, Yamada, Damasio, Corbett & McKee, 1980)、この色と輝度という2つの属性の間の機能的独立性を

支持している。

立体視

初期の研究(Lu & Fender, 1972; Gregory, 1977;1979)は、ランダムドットステレオグラムにおける奥行き感が、等輝度刺激では失われることを示した。だだし図形を用いた立体視では失われることはない。一方等輝度ランダムドットでは奥行きの主観的印象が弱まるが、被験者は実際には奥行きの程度を判断することができるとする報告もある(de Weert & Sadza, 1983)。Tritan刺激を用いてもランダムドットステレオグラムで立体視が成立するという報告もある(Grinberg & Williams, 1985)。この刺激は青／黄反対色システムを主に刺激するので、彼らは色情報も立体視に貢献していると結論している。最近の研究では、等輝度のランダムドットステレオグラムは強い奥行き知覚を与えてくれるという結果が得られている(Sickle & Geisler, 1989; Poeppel & Logothetis, 1990)。これらの刺激は、色収差の効果を減らすためにぼかされている。奥行き知覚は成立するが、輝度刺激が提示されたときよりも奥行き感はやや小さい。それに加えて奥行きをもって知覚される形の境界は不明瞭である。しかし輝度情報と同様に色情報も奥行き知覚に対して寄与しており、少なくとも視差から奥行きの印象を生成する過程において、色情報は効率的に用いられているようである(Jordan, Geisler & Bovik, 1990)。

運動

等輝度のランダムドットキネマトグラムでは運動印象が生起しないという見解が、初期の研究では一般的である(Anstis, 1970; Ramachandran & Gregory, 1978)。しかしこれらの発見の追試では、等輝度のキネマトグラムでも運動が知覚された(Cavanagh, Boeglin & Favreau, 1985)。ただ輝度で定義される刺激に比べ、運動知覚の生じる刺激のずれや交替率は非常に限定されている。運動する等輝度の正弦格子もまた運動知覚を生起するが、輝度変調の正弦格子に比べ運動速度が遅く感じられ、ときには止まって見える(Cavanagh, Tyler & Faveau, 1984)。この実験では刺激領域の上半分は運動する色変調格子が、下半分には輝度変調格子が提示され、被験者は色格子と輝度格子の速度が同じになるように後者の速度を調節する。色格子を構成する２つの色の相対的輝度が等しいとき、色格子の見かけの速度は実際の速度の40％から60％ほどに減少してしまう。この事態で刺激がゆっくり運動すれば(視角で毎秒0.5度以下のとき)、刺激は止まって見える。色の格子ははっきり見

え、時々その位置が変化するのも分かるが主観的な運動の印象はない(Cavanagh et al., 1984)。この運動停止現象を起こす刺激事態では、刺激の運動速度を上げれば運動の知覚は復活する(Cavanagh et al., 1984)。それゆえ運動知覚に対する色の貢献は、パターンの知覚における色の貢献に比すれば弱いのかも知れない。ある色刺激がパターン閾を越えていて色格子を知覚できても、その刺激が運動閾下にあり運動を知覚できない場合もある。

運動残効を用いた実験(Derrington & Badcock,1985; Mullen & Baker,1985; Cavanagh & Favreau, 1985)は、色刺激に対する独立の運動分析というよりも色と輝度の両方が寄与する共通の運動処理系の存在を示唆している。運動する輝度格子に対する順応の後、等輝度の色テスト格子上で運動残効が見られる(逆の場合にも同様である)。これに加え輝度格子に対する順応後、テスト色格子上でみられる運動残効は、テスト格子を逆方向に動かすことにより相殺される(Cavanagh & Favreau, 1985)。この相互作用は色情報と輝度情報の両方がアクセスできる共通の運動処理系を必要とする(Gorea & Pappathomas, 1989; Flanagan, Cavanagh & Favreau, 1990)。もし色と輝度が各々独立の運動検出器を刺激するのなら、相殺されることはない。色と輝度の空間周波数がある程度異なっていれば、それぞれ独立に運動が知覚される(Adelson & Movshon, 1982)。この輝度格子と色格子の間の運動知覚の中和現象は、共通の運動処理系に対する色情報の相対的貢献度を検討するために用いることができる(Cavanagh & Anstis, 1991)。これによれば色刺激の効率は輝度刺激のおよそ12%である。またtritanope刺激では４%である。

奥行き方向への運動

運動する等輝度格子はまた、立体視での運動閾を測定するために用いられている。垂直方向の格子が２つの眼の中で反対方向に移動するとき、等輝度でも奥行き方向に強い運動印象を与える(Cavanagh, 1991)。時間周波数の関数としての運動閾は、色刺激に典型的な低帯域通過型である(Tyler & Cavanagh, 1991)。輝度刺激では両眼視運動抑制(binocular motion suppression)として知られる現象(Tyler, 1971)が見られる。これは奥行き方向における両眼視の運動閾が単眼視の場合よりも高くなる現象である(すなわち両眼で見たとき運動が見えないときでも、単眼で見ると運動が見える場合がある)。Tyler & Cavanagh (1991)によれば、この両眼視運動抑制現象が等輝度の色刺激を用いたとき起こらない。このことは運動と両眼視の要因における相互作用が、色情報と輝度情報の場合で、異なることを示している(Tyler & Cavanagh, 1991)。Livingstone & Hubel(1987b)は運動による奥

行き感が等輝度の場合には失われると報告している。彼らは回転する球体表面上の複数の点を２次元平面に投影する手法を用いている。輝度コントラストが存在するとき、それらの点は強い３次元の球体の印象を生起する。しかし等輝度条件では球体の印象は崩壊し、２次元平面上を点が動いているようにしか見えない。このデモンストレーションの問題点は、点が小さすぎるために等輝度事態では中心窩を除いて点の運動を知覚することが困難なことである。点の代わりに太い桿状の刺激やランダムストライプを用いて、等輝度の周辺視でも運動知覚が可能な状態で、同様の実験を行なうと、運動からの奥行き感の復元は輝度刺激とさほど変わらないという報告がある(Cavanagh & Ramachandran, 1988)。

運動視差

Livingstone & Hubel(1987b)は運動視差による立体視が等輝度の場合には失われると報告している。しかし等輝度の正弦格子を用いた最近の研究では、視差は減少するが等輝度でも十分な立体視の印象が生起することが確かめられている(Rivest, Cavanagh & Saida, 1990)。立体視の減少は等輝度刺激における見かけの運動速度の減少に起因すると思われる。

肌理

最近、肌理の知覚と分離は等輝度刺激でも可能であることが報告されている(McIlhagga, Hine, Cole & Snyder, 1990)。分離の強さは肌理の要素が輝度で構成されるか色で構成されるかにかかわらず、単に要素の視認性により決定される。肌理の知覚に、色と輝度の間で本質的な違いはないようである。

３次元構造の復元／客観的輪郭、主観的輪郭、陰影および錯視

等輝度の色刺激で、２次元の形状の知覚が可能なのは、前述した研究から明かである。視覚系はこのような形状の絵画的手がかりを使って、３次元の形状を復元することが可能だろうか。これはネッカーキューブや線遠近法、幾何学的錯視、陰影、主観的輪郭線のような刺激を等輝度提示することにより検証可能である(Mullen & Kingdom, 1991)。

明確な輪郭を持った等輝度刺激により符号化された情報は(例えばT接合はocclusionを示唆する)、３次元の形状知覚に有効であるという報告がある(Cavanagh, 1987)。閉塞や線遠近法を含んだ完全な輪郭によって定義される３次元の物体を描いた線画は、それが色あるいは輝度のどちらで表わされようと同じように知覚される(Cavanagh, 1987)。それゆえ

明確な対象の輪郭を持つ形の情報は輝度でも色でも同じように表象されているようである。輝度情報による形の知覚が非常に高い解像度を与えること以外に、輝度情報が色情報よりこれらの処理過程に優勢な役割を演じているとする示唆はない。ただLivingstone & Hubel(1987b)は線画における３次元の知覚が等輝度では失われると報告している。しかしこれは線画が細かいためであり(すなわち高空間周波数成分を多く含む)、等輝度によって絵画的な奥行きの手がかりが失われるためではない。

しかし陰影や主観的輪郭線などの不明確な輪郭の場合には、結果はかなり異なる。陰影(Cavanagh & Leclerc, 1989)も主観的輪郭(Brussell, Stober & Bodinger, 1977; Cavanagh, 1987; Cavanagh, Shioiri & MacLeod, 1987; Ejima & Takahashi, 1988b)も等輝度では知覚することができない。これらの輪郭の復元には輝度差が必要である。陰影の解釈に輝度差が必要なのは自明のことである。実世界の陰の領域はつねに隣接する陰でない領域よりも暗い。それゆえ陰影は輝度に選択的な分析の１つなのかもしれない(色を見るということが色に選択的な分析の１つであるように)。しかしこれは必ずしも納得できる解釈ではない。たとえば陰影からの奥行きの推論は、その暗さではなく形を基礎にしてなされるはずである。虹は白黒イメージでもその形から同定することができる。しかしCavanagh & Leclerc (1989)は、陰影からの奥行き感は色のみにより定義されたイメージ(たとえその中に本質的な形に関する情報のすべてが存在するとしても)からは知覚され得ないと報告している。一般に輝度系のような視覚システムの初期過程で、輝度系が単独で陰影の解釈に伴う立体視や面の推論を行なっているとは考えづらい。高次のレベルの分析がこの種の推論に関与しており、たぶんこの分析は輝度情報のみを基礎にしているのだろう。他の系の形の情報を無視することによって、視覚システムは現実に有り得ない色だけの陰影という解釈を採用しないのかもしれない。自然な影の色の制約条件を逸脱するようなものでも適当な輝度差を持っていれば、被験者はその影のイメージに奥行きを知覚するという報告もある(Cavanagh & Leclerc, 1989)。

輝度は陰影の自然な属性と考えられるが、これは主観的輪郭によって形成される形の知覚の場合には当てはまらない。主観的輪郭の理論は一般的に閉塞した複数の面に対する高次レベルの推論を仮定する(Gregory, 1972; Kanizsa, 1979; Rock & Anson, 1979)。閉塞した面はイメージの解釈を単純化するために仮定されている。これらの研究における認知的な説明は刺激の形に基づいており、影が存在するときのようなやり方で影響を受けることはない。しかし主観的輪郭は形を定義する２つ以上の領域に輝度差が存在するときのみ

明確に知覚される(Brussell et al., 1977; Cavanagh, 1987; Cavanagh et al., 1987; Ejima & Takahashi, 1988b)。今のところ、等輝度で主観的輪郭がみられないことを筆者はうまく説明できない。

等輝度の色刺激を用いた最も初期の研究は、錯視研究から始まっている(Lehmann, 1904; Liebmann, 1927)。これらの実験での中心的問題は、幾何学的錯視は図と地の輝度差によって生じるのかということである。これらの初期の研究についてはMullen & Kingdom (1991)やCavanagh (1991)に詳しいが、それによると色の異なる図と地の相対的輝度を調節すると、ある設定で錯視量は減少する。たとえばZollner錯視の２つの直線が平行に見える。錯視が起こるためには輝度差が必要であるとLehmannは結論している。一方Liebmanは被験者の見えの印象を詳しく記述している。それによると等輝度条件では錯視図形は非常に曖昧となり、細部の情報の多くは失われると報告している。それはもはや錯視を観察するための適切な刺激とは言えないのではないか。Liebmannは錯視量が減少するのは、図と地の輝度差が減少したためではなく、図の細部情報が失われることに起因すると考えていたようである(Mullen & Kingdom, 1991; Cavanagh, 1991)。現在では色のＣＳＦの研究から、高空間周波数情報に対する感度の低下が確かめられている(Kelly, 1983)。実際、初期の錯視研究で用いられた刺激はせいぜい視角で2° 程度の小さなもので(Mullen & Kingdom, 1991; Cavanagh, 1991)、図形の細部を描くには狭すぎたのかも知れない。Livingstone & Hubel (1987b)は等輝度ではすべての錯視が見えなくなると報告しているが、この消失も用いた刺激が細かすぎるためであろう。細い等輝度の線の視認性は中心窩を外れると急激に減少する。したがってこのような等輝度でかつ細い線により構成される刺激の有効な空間範囲は限定されたものとなり、当然錯視の強さも減少する。実際ＣＳＦの研究から、離心率に伴う視認性の減衰は輝度刺激よりも色刺激でより顕著である(Mullen, 1990)。視覚で８° にもおよぶ大きな図形を用い、かつ0.5° という太い線を用いると、等輝度であっても図形の細部の視認性を保つことができるという報告がある(Cavanagh, 1986; 1989)。この様な事態で４つの幾何学的錯視(Zollner, Poggendorf, Ponzoおよびvertical/horizontal錯視)の強さは等輝度事態でも十分に保たれる(Cavanagh, 1986; 1989)。

ここで述べた様々な証拠は、色のみにより定義されるイメージが形、方向および３次元構造を決定する過程に対して輪郭線の情報を与えることができることを示している。この処理過程は、輝度刺激によるイメージに対する見かけの形の歪み(錯視)と同じものを色刺激に対するイメージにおいても作り出す。

輝度視覚と色視覚

これまでに引用した文献から、色情報は視覚の初期過程のほとんどすべての処理に関与することがわかる。それは運動、肌理、立体視、方向あるいは大きさなどである。しかし等輝度で提示されるイメージの空間的、時間的解像度は厳しい制限を受ける。これが色刺激に対して視覚崩壊の印象(たとえばゲシュタルト心理学でいうところのリープマン効果)を与えることになった原因であろう。

時空間解像度以外にも失われるものがある。等輝度の場合、3次元の形状の復元は輪郭が陰影や主観的輪郭という不明瞭なものであるとき、厳しく制限を受ける(主観的輪郭の場合には、それらを重なり合った表面と見ることによるある種の3次元知覚である)。一般に表面は、等輝度の色の境界線を介した場合には、容易に結び付かない(Livingstone & Hubel, 1987b)。赤と緑の表面は、緑の背景に浮かんだ赤の破片として見え(あるいはその逆)、単一の赤と緑の表面としては知覚されない(Livingstone & Hubel,1987b;Cavanagh, 1991)。Sickle & Geisler (1989)によれば、等輝度のランダムドットステレオグラムで奥行きを観察することはできるが、それは中心部の浮き上がったいくつかの赤の点と、周辺部の中心部より後ろ側にあるいくつかの点として見え、輝度の場合のように異なる奥行きを持つ平面が知覚されるわけではない。隣接する点は一つ一つ単体として扱われ、群化することはない。このような群化の欠如(Livingstone & Hubel, 1987b)は、等輝度の色の境界そのものがある表面の境界として扱われることを示唆している。表面の結合は輝度と色の両方のコントラストが存在するときには容易に起こる(Livingstone & Hubel, 1987b)。

ここまで輝度情報と色情報の処理の間のいくつかの違いを述べてきた。これは時間的、空間的解像度や表面の結びつきに関する差である。空間、時間解像度の減衰は視覚環境内の色刺激の有効性や対象の認識における有効性に対応しているのだろう。表面結合の欠如は興味ある問題として残されている。しかしこれらの違いよりもむしろ色処理と輝度処理の類似性の方がより興味を引く問題を提起しているように思う。2つの処理系は入力情報が違うだけで、その処理の仕方はほとんど同じなのではないか。このことは光景の情報を復元するということにおいて視覚システムが使う全体的な方略について多くのことを示唆する。たとえば傾き残効や大きさ残効において、色格子と輝度格子における各々の残効が反対方向でも同時に存在し得る(Favrea & Cavanagh, 1981; Flanagan et al., 1990)。方向や大きさの抽出が、形の分析の最初の段階であると仮定すれば、これらの結果は色と形が別々の皮質系で処理されているとするLivingstone & Hubel(1987b)の推論と相入れない。

この残効の結果や閾値の上昇を示す結果(Bradley et al., 1988)は、形の符号化が色に対して選択的な系でも行なわれることを示しており、それは輝度に選択的な系で使われる方略と類似したやり方で達成されている。視覚系に豊富な形の原要素(たとえば方向や大きさ)を持つ色システムが備わっていることは意味のあることである。つまり色情報を基にした形の分析がしばしば輝度情報を基にした形の分析よりも有効な場合があるからである。色のエッジはほとんど対象とともに動くが、輝度のエッジはしばしば対象とは無関係な影のエッジと混同される。

輝度と色というこの別個の情報に対する分析法が類似していることは、意味がある。この分析の２重性で最も有効なのは、分析間で情報のやりとりが可能になることである。もし統合された高次レベルの表象が低次レベルの表象を複合することによって形成されるのなら、あらゆる低次レベルの表象はある標準的な形式に則って定義されている方が統合に有利であろう。大きさや向きのコード化は、それゆえ視覚システム内の表象のやりとりに対する標準則の一部と考えられる。

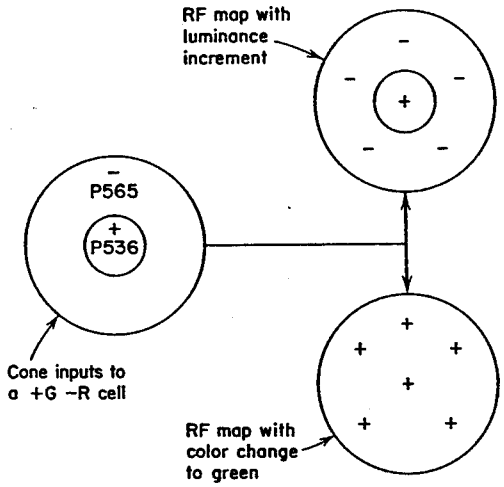


図5-1. 輝度変調と波長変調刺激に対して異なる反応をするサルの神経節細胞およびＬＧＮ細胞の受容野を示す. DeValois & DeValois (1988)より引用.

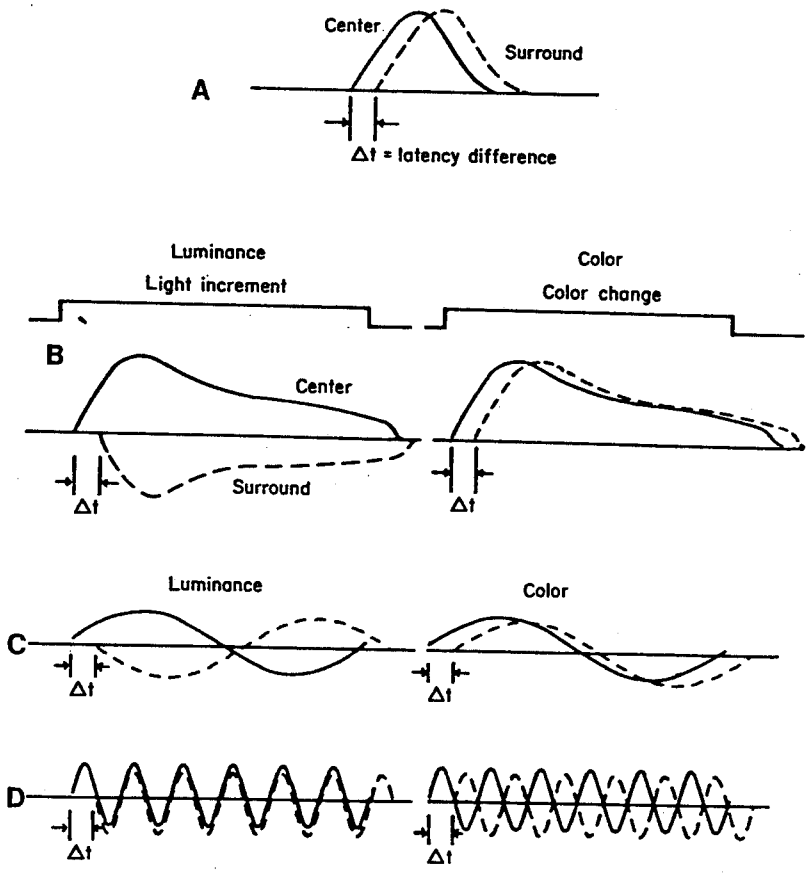


図5-2. 輝度と色の時間的ＣＳＦの違いを説明するための機構. DeValois & DeValois (1988)より引用.

6章　色システムの変性した視覚

この章では、様々な分光組成を持つ光の検出や識別を行なう機構に障害を持つ人たちの視覚特性について、過去の知見を考察する。このようなある意味で特殊な視覚を詳しく扱うのは、本研究の実験でこれらの視覚特性を扱うからである(10章、11章および14章)。ただし彼らの視覚の特殊性について、詳細に検討するのが我々の目的ではない。3章で述べたように彼らの視覚機構が、正常者の視覚機構のより単純化されたモデルとして考えることができるからである。

この章では主に先天的な遺伝形質として色覚に障害を持つ人たちの視覚特性について考える。我々が被験者として用いたのはこのタイプの視覚を持つ人々であり、過去の研究から網膜細胞レベルですでに正常者とは異なる視覚機構を持つと仮定されている。一方事故などによる脳の機能的障害によって、後天的な色覚障害を起こした人々もいる。この人たちの特徴は、網膜のレベルでは正常者の視覚機構となんら変わらない機構を有するにもかかわらず、色の検出や識別能力が著しくそこなわれている点である。これは色の知覚に大脳視覚皮質の処理が不可欠であることを示す強力な証拠となる。しかしこのような視覚を有する人はきわめて稀である。

先天的な遺伝形質として色覚に障害を持つ人たちの大多数は、その症状に程度の差こそあれ、赤と緑を識別する能力に障害を持っている。これらの人々が白人男性の人口全体に占める比率はおよそ8％にも及ぶ(池田, 1980)。先天的色覚異常の他の種類(Tritanope)はこの赤ー緑障害に比べ圧倒的に少数である。しかしこの色覚の特徴や他の視覚特性、例えば時空間的な視覚情報の体制化、が与える興味深い知見のために、赤ー緑障害を扱った研究と同じくらい多くの研究が行なわれてきた。しかしII部で報告する実験に参加した色覚異常の被験者は赤ー緑型色覚異常の人のみであった。これは他の色覚型(Tritanope, 1色型異常あるいは脳の機能傷害による後天的色覚異常)の出現率が非常に稀であるためで、結局我々はこのような色覚型を探すことができなかった。したがってこの章では赤ー緑型色覚異常の知見のみを取扱い、他の色覚型については触れない。ここでは様々な心理物理学的手法によってこれまでに得られた研究結果を紹介し、また正常者の視覚と比較検討しながら考察する。ただしこの赤ー緑色覚異常の膨大な研究全体を扱うのは不可能であり、本研究の目的に関連するもののみ取り上げる。

6-1. 赤ー緑２色型色覚異常：　２色型第１視覚と２色型第２視覚

色覚異常に見られる最も一般的な特徴は、赤と緑に対する異常な反応である。赤ー緑２色型色覚に含まれる第１視覚(protanope)と第２視覚(deuteranope)は、それぞれＬー錐体、Ｍー錐体に何らかの異常を持つことに起因すると考えられている。これら２つのタイプの視覚は、520 nm以上の単色光の刺激の色相を区別することができない。この２つのタイプは長波長光に対する感度によって区別することができる。すなわち前者は600 nm以上の単色光に対する感度が著しく悪い。

等色実験

ある任意の色と等色する際に、２色型は２種類の原刺激で十分である。したがって２色型色覚の等色関数(color matching function)は２本であり、３本必要な正常者の等色関数とはその形状においても大きく異なる。２色型第１と第２の等色関数はほぼ同じであり、等色関数によって２つの型を分類することはむずかしい(Pitt,1935; Wright,1946;1964)。２色型視覚の人は常に正常３色型のレーリー均等を受け入れるが、その逆は起こらない。Alpern & Pugh(1977)は２色型第２視覚の被験者に対して、Maxwell法によるマッチング手続きを用いた。これは白色のテスト刺激と２つの単色光の混合光の間のマッチングである。単色光の一方の波長は固定し他方は変化する。このマッチングの利点は限られた波長領域ではあるが長波長反応メカニズムと短波長反応メカニズムの感度を直接決定できることである。これらの結果は被験者間の差が顕著であり、彼らはこの差を光学系の吸収特性だけに起因させることはできないと結論している。同様な手法を用いた最近の研究もこれと同様の結果を得ている(Morland & Ruddock, 1990)。しかし彼らは赤に感受性を持つ反応メカニズムにおける感度特性の変動は、黄斑色素の異なる濃度の関数として記述できるとしている。これは通常の等色実験の手法で得られた結果(Ruddock, 1963)でも同様である。

視角で20´以内の小さな刺激を用いて等色関数を測定すると、２色型色覚は単色型へ移行する。これは中心窩のその領域内にＳー錐体がないために起こる正常３色型の小視野２色型第３色覚から推測される結果である。逆に桿体の存在しない中心窩を超える大きなフィールドを用いると、今度は３色型視覚になるとする証拠が多く見られる(Norren, 1990, Ruddock, 1991)。最も初期の研究では2° と10° のアノマロスコープフィールドを用いて実験を行なっているが、30人の２色型第２の被験者で明確な差が見られず、どちらのフィ

ールドでも２色型の等色を示している(Nagel, 1907, このデータはBoynton(1979)からの引用である)。一方Jaeger & Kroker(1952)はフィールド径が1.25°から20°になると、９人の２色型第１の被験者中６人が、また７人の２色型第２の被験者中２人が２色型視覚から３色型視覚へ移行すると報告している。また3°のテスト光に対する色名法の実験で、３人の２色型第１の被験者と５人の２色型第２の被験者が赤ー緑領域の色を区別するための色名を用いたという研究もある(Scheibner & Boynton, 1968)。また彼らの識別能力は刺激の輝度に依存している。しかし明順応によって桿体の寄与の可能性を除去した場合にも、この傾向は見られるとする報告もある(Nagy & Boynton, 1979)。

周辺視野と中心窩での等色の結果を比較した研究(Ruddock, 1971)では、３人の２色型の被験者(２色型第１、第２及び第３視覚の被験者が一人づつ)は等色関数に桿体の寄与は見られなかった。しかし１人の２色型第１視覚の被験者の結果は桿体の寄与を示すものであった。Smith & Pokorny (1977)は７名の２色型第１と11名の２色型第２の被験者に対し、異なる大きさのフィールドを用いてレーリー均等を測定した。フィールド径が1°から８°へ増加すると、被験者の視覚は２色型から３色型へ移行した。これは２色型の周辺視では、桿体が赤ー緑の色メカニズムを駆動するという仮説を支持するものであり、またNagy (1980)は暗順応状態では桿体がこの種の等色に際し重要な役割を果していることを示した。しかし２色型視覚ではたとえ退色やあるいは445 nmの背景による順応によって桿体が抑制されても、大きなフィールドを使用すれば３色型のマッチング特性を示す。Nagy (1980)は２色型視覚には効力の弱い第３の錐体機構が存在すると考えている。２色型第１と第２視覚の各々におけるこの錐体の分光感度は、異常３色型第１と第２視覚の異常な錐体システムの分光感度に対応している。Breton & Cowan(1981)は彼らの２色型第２視覚の被験者から同様の結論を導いている。これらの条件で被験者のマッチングに個人差はみられない(Nagy, 1982)。また２色型の条件等色はフィールドの大きさや提示時間に依存して多様な変化を示し(Nagy & Purl, 1987)、そのときマッチングの精度はフィルードの大きさと提示時間の増加に伴い上昇する。一方テスト刺激と比較刺激の継時的な提示は精度を減少させる。

視感度関数

２色型第１色覚の視感度曲線(luminosity function)は正常者の関数に比べてピークが単波長側にシフトしており、感度のピークは535 nm付近である。そのため長波長側で感度の際立った低下が見られる。これは交照法による測定(Pitt, 1935; McKeon & Wright,1940;

Verriest, 1971)、増分閾法による測定(Hsia & Graham, 1957)あるいは２分視野の境界線の見えの最小値に基づくＭＤＢ法(Tansley & Glushko, 1978)でも確かめられている。一方第２色覚は正常者に比べ若干長波長側にピークがシフトしているが、第１色覚の場合ほど顕著なものではない。

２色型第１色覚および第２色覚の原因が３種類の錐体の内それぞれＬ－錐体(赤錐体)およびＭ－錐体(緑錐体)を欠くことに起因しているのであれば(欠損説)、この両方の錐体の加算的な反応と考えられる輝度システムの分光感度特性(視感度曲線)は当然影響を受けるはずである。第１色覚の結果はこの考えを支持するが、第２色覚の結果はこれを必ずしも支持しない。正常者と２色型第２の視感度関数の類似性は、２色型第２の視覚系は正常者と同じくＭ－錐体とＬ－錐体を持つがその出力が単一の神経系に収斂しているために２色型となるという仮説の基礎となっている(融合説)。２色型第２の視覚系がこの融合説に基づくのかあるいは前述の欠損説に基づくのかは色順応の手法で検討可能である。すなわち順応により視感度関数の形状が変化すれば融合説が正しく、変化しなければ欠損説が正しい。しかし残念ながら両方の傾向を示す証拠があり(Willmer, 1950; Boynton, Kandel & Onley, 1959)、現段階ではどちらの説が正しいとも言えない。Willmerは２色型第２を２つのタイプに分けて、視感度関数が安定しているタイプⅠは単一の錐体しか持たず、視感度が安定しないタイプⅡは２つの錐体を持つとしている。

高時間周波数のフリッカーを用いてＳ－錐体の寄与を取り除くと、中心窩の視感度関数の帯域幅は減少する(Miller, 1972)。網膜電図(ＥＲＧ)により測定された関数は、長波長側では心理物理関数と一致するが、短波長側では幾分高い感度を持つ(Copenhaver & Gunkel, 1959)。また２色型視覚の中心窩における視物質の吸収の濃度測定は、赤－緑のスペクトル領域に吸収のピークを持つ、１種類の退色可能な視物質の活動を示唆するものであった(Rushton, 1963;1965a; Mitchell & Rushton, 1971a; Alpern & Wake, 1977)。２色型第１視覚における吸収のピークは２色型第２視覚のそれよりも短波長側にずれている。

中性点

２色型色覚には可視スペクトル中に白色に見える波長が存在することが知られており、これは中性点(neutral point)と呼ばれている。この型の色覚が知覚する色は青と黄のみと考えられているが、可視スペクトル中の波長の光をすべて同質の青および黄色と見るわけではなく、中性点は青から黄へ(または黄から青へ)色相が変化する転換点である。スペク

トル光の場合、中性点に近づくにつれて飽和度が低下する。この様な２色型色覚の特性はHeringの反対色説でうまく説明できる。すなわちこの型の色覚系では赤ー緑システムが欠損しており、青ー黄システムの特性のみが反映されるが、中性点は青ー黄システムの色相等価点に位置し、結果的にそのとき色覚系の出力はゼロとなる(Hurvich, 1981)。中性点を与える波長は測定法や被験者によって若干変化するが、２色型第１ではおよそ492±0.7nm、第２では498±1.2nmである(Walls & Mathews, 1952; Walls & Heath, 1956; Boynton, 1974)。中性点は刺激の輝度レベル(100と1000Td)には影響を受けない(Massof & Bailey, 1976)。

波長弁別および飽和度弁別能力

正常者の波長弁別関数における弁別閾の最小値は460 nm付近と590 nm付近の２箇所に存在するが、２色型視覚ではこの付近に閾値の最小値はない。２色型第１および第２の波長弁別関数は類似しており(Pitt, 1935)、中性点付近(490～500nm)で弁別閾は正常者とほぼ同じ値をとり最小値となるが、そこから離れるにつれて弁別閾は上昇し、全体として逆U字型関数となる。彼らにとってスペクトル上の変異点は１箇所だけであり、中性点以外での弁別は主に飽和度(色純度)の変化に基づくと考えられる。Pittの関数の極小点が中性点からわずかにシフトしているのは、用いられた白色光の色温度(4800K)がやや低く黄色がかって見えるためである。より高い色温度の白色光を用いれば中性点と関数の極小値は一致するであろう。

正常者の飽和度弁別関数がほぼ570nm付近で最小となるのに対し(Smith et al., 1984)、２色型第１及び第２ではそれぞれの中性点で最小となる(Chapanis, 1944)。中性点から離れるにつれて弁別力は増加するが、それでも正常者よりは低い。とくに500 nm以上の波長で弁別の低下が著しい。３色型第１および第２の場合では正常者に近い曲線から２色型にほぼ等しい曲線まで様々なタイプが見られる。

混同色軌跡

２色型第１および第２の混同色軌跡(confusion line)の収束点(copunctal point)は第１ではx=0.747, y=0.253であり、第２ではＣＩＥ色度図上では収束しないが外挿による推定色度はx=1.08, y=-0.08である(Pitt, 1935; Halsey & Chapanis, 1952)。収束点は眼の光学系媒質の吸収によって影響を受け(Nimeroff, 1970)、被験者間の変動が見られる。

6-2. 赤－緑３色型色覚異常：　３色型第１視覚と３色型第２視覚

等色関数

異常３色型第１と第２色覚は任意の色と等色するのに３色を必要とするが、等色に必要な３つの原刺激の割合は正常３色型と大きく異なる。したがって正常３色型の被験者によって等色された２つの色は、彼らには異なって見え、また逆に彼らによって等色された２つの色は正常３色型の被験者には違った色に見える。ここで述べる３色型第１視覚(protanomalous)と３色型第２(deuteranomalous)はレーリー均等によって操作的に区別される。すなわちある黄色光に赤と緑の混色光を等色する際に、正常者よりも赤色光を多く必要とするのが第１色覚、緑色光を多く必要とするのが第２色覚である。したがって正常者にとって３色型第１視覚のレーリー均等は赤っぽく、３色型第２視覚のそれは緑っぽい。重要なのは異常３色型と正常３色型が互いのレーリー均等を受け入れないことであり(Nelson, 1938; McKeon & Wright,1940; Trezona,1953;1954)、これが２色型視覚との決定的な違いである。興味深いのは３色型第２視覚に属する被験者間でも、互いのレーリー均等を受け入れないという事実で、これはしばしば過去の研究では無視されてきた(Ruddock, 1991)。

どちらの型も異常の程度は様々で、２色型色覚に近いものから正常３色型に近いものまで多岐にわたっている。これら３つの色覚型がすべて連続的なものなのか、異常３色型と２色型のみに連続性があるのか、あるいはそれぞれ独立した色覚なのかについては統一的な見解は得られていない(Hurvich, 1972)。

中心窩で等色に及ぼすブリーチングの効果に関していくつかの研究がある(Nunn & Ruddock, 1978; Nunn, 1978; Alpern & Blythe, 1984)。Alpernらのデータでは正常者と異常３色型の等色における差は高い輝度でも維持される。一方他の研究では順応刺激とマッチング刺激は時間的に交互に提示されるが、最も高い順応強度では、２つの色覚型のマッチングは収束する傾向を示す(Nunn & Ruddock, 1978; Nunn, 1978)。Alpernらの測定では広い幅のマッチング刺激が用いられ、正常な色覚型を持つ被験者では順応状態にともないマッチングは変化する。この変化はWright(1936)やBrindley(1953)の結果よりも小さい。ただAlpernらの結果でも、最も高い輝度レベルでは３色型第２の被験者は正常者のマッチングに近づく傾向を示しているように見える(ただし３色型第１の被験者に関してはそのような傾向はみられない)。

視感度関数

交照法による視感度関数を見ると、２色型第１視覚と３色型第１視覚の感度特性は非常に良く一致する。しかし他の測定法を用いると幾分異なる結果がえられている。Alpern & Torii(1968a)はstep-by-step法による明るさマッチングによって視感度関数を測定している。刺激の大きさは0.5° で網膜照度は2 Td、中心窩における視感度関数である。これを見ると３色型第１の関数は２色型第１の関数によく似ている。しかし個人データの比較では、視感度関数は２色型第１に比べ短波長側にシフトしていると述べている。したがってこの条件では３色型第１の関数は正常３色型と２色型第１の中間移行型をとなっている。絶対閾による視感度関数は２色型第１および３色型第１で差がない(Alpern & Torii, 1968a)。

３色型第２と２色型第２の視感度関数については研究間で食い違いがみられ、論争の種となっている。すなわち同じ交照法でも、差はほとんど無視できるとする研究と(Pitt, 1935; Nelson, 1938)、かなり大きな差があるとする研究(Veriest, 1971)がある。絶対閾の関数(Hsia & Graham, 1957)に差はみられないが、マッチング法による結果では３色型第２の関数は２色型第２の関数よりも若干ではあるが長波長よりである(Alpern & Torii, 1968b)。

正常者においては選択的色順応によって視感度関数の形が変化することが知られているが(例えばBoynton, 1979)、一方２色型色覚ではほとんどの場合関数は変化しない。３色型の場合第１、第２とも正常者なみの変化を示す。ただし順応効果の有無とその程度に関しては報告によってかなりの違いがある(Boynton & Wagner, 1961; Wald, 1966; Alpern & Torii, 1968a, b; Watkins, 1969a, b; Piantanida & Sperling, 1973a, b)。また正常者と比べ異常３色型はコントラスト弁別能力が劣り(Chapanis, 1944)、さらに疲労もしやすいとする報告がある(Hurvich, 1972)。

波長弁別および飽和度弁別能力

３色型第１視覚および第２視覚ともその波長弁別および飽和度弁別には個人間で能力に大きな差異がある。Wright (1946)は６人の３色型第２、１人の正常者および１人の２色型第２の波長弁別関数を測定した。ある被験者は正常型に近く、一方他の被験者は２色型色覚に近い。飽和度弁別の結果も波長弁別と同様に、正常型に近いものから２色型に近いものまでその症状は様々である(Nelson, 1938; McKeon & Wright, 1940)。また正常な視覚に見られる590nm付近の最小値が、２色型第２視覚では610 nm付近にシフトしている。

6-3. 赤－緑型色覚異常のメカニズム

色覚異常現象には多くの例外や変形があるため、それらを説明するために様々なモデルが研究者によって仮定されてきた。これらのモデルは全てが対立するものではなく、共存可能なものも多い。色覚異常のモデルは主に受容器レベルでの障害を仮定するものと神経レベルでの変異を仮定するものとにわけられ、ここで紹介するするモデルはそのどちらかに含まれる。

受容器の欠損

色覚異常は視覚系内の基本要素が１つあるいはそれ以上欠損しているために生ずるとする仮説である。例えば赤に感度を持つ神経の欠損(Helmholtz, 1924)あるいは感光色素の欠損(Rushton, 1963; 1965a)などである。欠損説を直接立証したのは眼底反射法(retinal densitometry)を用いたRushtonである。第１および第２色覚の中心窩には長中波長領域に、それぞれほぼ540nmに感度のピークを持つ感光色素(彼はこれをchlorolabeと呼んだ)と570nmにピークを持つ感光色素(erythrolabe)だけが存在することを示した(Rushton, 1963; 1965a)。第１および第２色覚は他に短波長にピークを持つ感光色素(cianolabe)を持つと考えられ、このことから第１異常はerythrolabeを、また第２異常はchlorolabeを欠いていることになる。Alpern & Wake (1977)は15人の第２異常者に対して眼底反射法による測定を行い、同様の結果を得ている。さらに９人の３色型第２色覚の被験者はスペクトルの赤－緑領域の光に反応する感光色素が２種類あることを示した。

もし２色型色覚における視物質の欠損説が正しいのならば、彼らの色覚は短波長錐体(正常者のＳ－錐体に対応する)を起点とするシステムと長波長錐体(第１色覚では正常者のＭ－錐体に、第２色覚ではＬ－錐体に対応する)を起点とする分光反応システムにより決まる。したがって２色型色覚の場合、520nm以上の波長に対する視感度曲線は長波長システムの分光特性を示すはずである。Stilesの２色閾法による視感度関数が、第１色覚(Das, 1964)と第２色覚(de Vries, 1946)について報告されている。これらは断片的なデータであり信頼度の面でやや問題があるが(Watkins, 1969a, b)、第１色覚は$\pi 5$を欠いており、一方第２色覚の$\pi 4$は長波長領域で$\pi 5$と区別できないことを示している。等色関数はこれらの基本分光反応メカニズムと線形関係にあるので、Nurberg & Yustova (1958)は10人の第１色覚と12人の第２色覚の被験者の等色関数のデータから基本反応関数を導出した。彼らは第１、

第２色覚とも正常者の３つの分光反応メカニズムの内の１が欠損していると結論している。Pitt(1944)は基本反応関数の導出に２色型第１の混同色軌跡の収束点を用いた結果、正常者の緑に感受性を持つ反応関数は２色型第１の長波長反応関数に一致することを示した。

２色型第１視覚は正常者の３種の視物質の内、青と緑に感受性を持つ２種類の視物質だけを有しており、一方第２色覚は青と赤の視物質のみを有しているとする欠損説は最も単純で魅力的な仮説であり、上で述べてきた２色型色覚の基本的な特性のほとんどを説明することができる。ただしすべての色覚異常の現象を単純な欠損モデルで説明することは難しい。たとえば２色型第２色覚の等色関数が被験者間で変位が大きいこと、赤と緑の感覚が生じないはずの２色型の被験者において黄色や白色の感覚が生起する、といった事実があげられる(Hurvich, 1981; Ruddock, 1991)。

受容器の融合

Alpern & Pugh (1977)は、とくに２色型第２色覚の人に見られる２色等色の際の被験者間のバラツキに着目し、Ｌ－錐体とＭ－錐体の視物質間の変位を仮定した(同種類の視物質であってもその分光吸収特性が若干異なる)。複数のＬ－錐体およびＭ－錐体の反応はそれぞれ別々にプールされるためその分光反応は視物質の変位の程度によって各被験者間で異なってくるはずである。赤と緑の感覚の欠如は、この２種類の視物質の内の１つが誤ってプールされることによりおこる。２色型の特殊な場合では、同じ視物質がＬ－およびＭ－錐体の両方で使われているとする。この仮説は第２色覚の等色関数が被験者間で変化することや分光感度が正常者と類似しているのに正常者の等色を第２色覚の被験者がしばしば受け入れない事実などを良く説明する(Ruddock, 1991)。しかしこの仮説は大きなフィールドを用いたときの等色実験で単純な２色型が弱い第３の錐体を持つ徴候(桿体が働かない状況下でも結果は同じである)を考慮していない(Nagy, 1982)。また桿体の寄与が除去されたとき、全ての２色型視覚の被験者が同じ色覚型内では、大きなフィールドで同じレーリー均等をするといった事実と矛盾する。

受容器の変性

異常３色型視覚を媒介している反応システムの分光特性はまだ明確にされていないが、３つの分光反応システムの内の１つが正常に機能していないのは確かである(Ruddock, 1990)。２色型同様、等色実験の結果を線形変換する試みがいくつか報告されているが、被験

者間の変位が大きく確かな結果が得られているものは少ない(MacLeod & Hayhoe, 1974; Pokorny et al., 1975)。最も直接的な測定は２色閾法の結果であるが、信頼性の面でやや問題のあるものが多い。de Vries(1946)のデータは完全なものとはいえないが、３色型第２視覚において中長波長領域に２つの基本分光反応メカニズムの存在を示唆している。Watkins(1969a, b)は２色型第１視覚ではπ5が正常に機能しておらず、また２色型第２視覚ではπ4が正常者のものより10 nmほど長波長側にシフトしていると結論している。Piantanida & Sperling(1973a, b)は、３人の２色型第１の被験者において正常なπ4と異常なπ5の分光反応を、また同じく３人の２色型第２の被験者において正常なπ5と異常なπ4の分光反応を報告している。ただし後者に関してはπメカニズムを完全に分離できたのは１人だけである。Wald(1966)は背景による退色法を用いて測定を行なったが、各視覚型に対応する異常な反応を見いだせなかった。順応データから３色型第２の反応関数を導出した研究(Walraven, Hout & Leebeck, 1966)では、輝度信号を作り出すために各分光反応は線形加算されることが示された。Rushtonらは順応法の１つを用いて各分光反応関数を決定している(Rushton, Powell & White, 1973a, b)。彼らの分析によると２色型第１の緑分光反応メカニズムと２色型第２の赤分光反応メカニズムはいずれも正常であり、かつその閾値は背景強度に比例する。

異常３色型視覚に関しては様々な解釈が成り立つが、ここで基本となる特性について整理してみよう。

①正常３色型と異常３色型は互いのレーリー均等を受け入れない。

②異常３色型中の同型の視覚型に属する被験者間でも互いのレーリー均等を受け入れない(少なくとも小さなフィールドの場合には確実である)。

③平均のアノマロスコープのマッチング値とその精度の間には相関がない。

④分光感度とマッチング値の間には弱い相関がある。

これらの現象に対し、ここでは２つの解釈をあげておく。１つはAlpernらによるものであり(Alpern & Blythe, 1984; Alpern & Wake, 1977)、この説では赤と緑に感受性を持つ視物質の２つの反応プールを考える。それぞれのプールの構成素となる視物質は、波長に対するピーク吸収特性で最大7～8 nmの変位がある２つの視物質で構成されていると仮定される。正常３色型の場合は各プールはそれぞれ同一の視物質で構成されている。３色型第２視覚では赤に感受性を持つ反応プールが２つの未知の視物質で構成され、３色型第１視覚では緑に感受性を持つ反応プールが２つの未知の視物質で構成されるとする。この理論は

上で述べた現象のほとんどを定性的に扱うことができる。

２つ目の解釈は赤あるいは緑に感受性を持つ錐体のどちらかが正常で、他方が異常とする考え方の変形である(Ruddock, 1991)。ここで異常な錐体は正常な視物質の内の１つが他の視物質によって部分的に置換されることで形成される。たとえば２色型第２視覚ではＬ－錐体は正常であるが、Ｍ－錐体は赤に感受性を持つ視物質と緑に感受性を持つ視物質の２つにより構成されている。分光感度の変化は視物質の置換によって起こる光学濃度の変化によって生じ、異常３色型のレーリー均等に一致する(Ruddock & Naghshineh,1974)。異常３色型視覚の等色の多様性は置換が生じる割合の変化によって得られる。この説によると３色型第２視覚の等色は第１視覚のものより少ない視物質の置換で実現でき、前者の発生率が後者に比べ少ないこととも関連づけて考えることができるかも知れない(Ruddock, 1991)。このモデルは、レーリー均等の値と精度の無相関を予測することはできない(③を参照のこと)。これはAlpernらのモデルでも同様である。これは受容器以降の色システムが先天的色覚異常である種の変性を受けているとする考え方の証拠としてしばしば引用される(詳細は次のセクションに述べる)。このようにもし異常３色型が、正常な視物質が低い濃度で存在することによって起こるのなら、強い退色光を用いたとき、正常３色型と異常３色型は同じ視物質を持つと仮定してもよく、同じ等色を受け入れるはずである。しかしこの点に関しては異なる実験結果が得られている(Ruddock, 1991)。

受容器以降のシステムの変性

色覚正常者において、長波長領域の２種類の波長による混合光の検出が必ずしも加算的に働かないことが知られているが(Guth, 1965; 1967; Guth et al., 1986; Guth et al., 1969; Guth & Lodge, 1973)、これは抑制的な相互作用をする機構(赤／緑反対色システム)が混合光の検出に作用しているためと考えられている。一方２色型色覚では加算性が成立し(Guth, 1968)、このことから彼らの検出系には反対色システムが欠損していることが示唆される。すでに上にも述べたようにJameson & Hurvich (1972)の反対色説に関する理論は様々な色覚異常の現象を説明するのに感光色素の変化だけではなく反対色システムの変化も考慮にいれなければならないことを示した。

異常３色型視覚においても、刺激の分光組成に依存した受容器以降の反応系が変性しているのは予測できる。異常３色型の等色とそれが達成されるときの精度の間の無相関は、吸収スペクトルの変動に加えて赤／緑反対色システムの感度の低下があるとする説(Jame-

son & Hurvich, 1955; Hurvich, 1972; 1981)の証拠として扱われている。正常者に対するマッチング値のずれは視物質の吸収スペクトルの変位に起因し、マッチング値のばらつきは反対色システムの感度低下に原因があると考える。赤と緑の分光反応感度が正常３色型視覚よりも異常３色型視覚で完全に分離するのが困難であるという事実自体が、後者の視覚における波長識別能力の低下を示唆しており、このことが付加的な受容器以降の反応を誘発することを不必要にしているのかも知れない(Ruddock, 1991)。異常３色型視覚系は赤／緑領域の色識別能力において、誤反応に対して異常な程低い信号率で働いているといえるのかも知れない。

２色型視覚の時間応答は変調感度と閾値の統合時間で測定されてきた。いくつかの研究は２色型第１と２色型第２が正常者において分離されたπメカニズムの内、それぞれπ4およびπ5の変調感度と同じであることを示した(Cicerone & Green, 1978; Lennie, 1984b)。

Heath(1958)はフリッカー融合閾による分光感度が２色型第２視覚においてかなり高くなるが、２色型第１視覚ではそのような現象が見られないことを示した。ＣＦＦと照明条件の関係において２色型視覚の２つのグループの差が原因と考えられる結果も得られている(Pokorny & Smith, 1972)。これは変調感度でみられた両グループの類似した特性と矛盾する。Alpernらによると、11名の２色型第２視覚のフリッカーによる分光感度に見られる個人差は、Ｌ－錐体の吸収特性における個人差に起因する(Alpern et al., 1982)。正常３色型のデータは２色型第２の反応の平均値に一致するが、２色型第１のものとは有意差がある。これらの結果から、正常者においては、Ｍ－錐体はこの種のデータに重要な寄与をしないのかもしれない(Ruddock, 1991)。

青に感受性を持つπ1／π3機構の検出閾における時間統合が、２名の２色型第１と１名の２色型第２の被験者で測定されているが、基本的に正常者のものと変わらない(Friedman, Yim & Pugh, 1984)。これに対し黄緑の強い背景上(556 nm, 3 log Td)で、赤のテスト光(674 nm)を用いて統合時間を測定したところ、正常者が80 msであったのに対して、２色型第１と第２視覚では40 msであった(Dain & King-Smith, 1981)。長い統合時間は反対色システムの特性であるため(King-Smith & Carden, 1976)、２色型視覚は赤－緑反対色システムに何らかの傷害を受けていると考えられる。２色型視覚における青－黄反対色システムの介在の証拠は２つの分光成分を持つテスト光を用いた閾値の研究で得られている(Friedman, Thornton & Pugh, 1985)。２人の２色型第１と１人の２色型第２の被験者は、青(450 nm)と緑黄色(540 nmあるいは560 nm)の間に抑制的な相互作用を示した。

異常３色型視覚の青－黄および赤－緑反対色システムの分光反応特性は色相打ち消し法によって求められている(Hurvich, 1972;1981; Romeskie, 1978)。また２色型視覚の青－黄反対色システムのそれも同様に測定されている(Hurvich,1972;1981; Romeskie & Yager, 1978)。２色型視覚の赤－緑反対色システムは分光反応が得られないので測定することができない。多くの異常３色型視覚の被験者で測定された赤－緑反対色反応は個人差による変動が激しい。また正常３色型と比べると、赤－緑反応は減少しており、青－黄反応は変わらない。またアノマロスコープによるレーリー均等の精度と赤－緑反対色反応の大きさには相関がある。また他の研究で赤－緑反対色システムの分光反応は、２色型第１(２名)、２色型第２(３名)および３色型第１(４名)では得られなかったが、３色型第２(８名)では全員から正常者に近い反応が得られたとする報告もある(Hendricks & Ruddock, 1982; Blythe, 1984)。この結果は３色型第１視覚が３色型第２視覚に比べ、受容器後の色システムのレベルでより重度の傷害を受けていることを示唆するのかも知れない。

7章　問題：　視覚の時空間統合特性と色システム

我々は視覚系を介して、外界の様々な情報を得ることができる。このような情報の多くは光の強度(光量子数)の時空間的分布の中に存在し、眼は効率的にその中から必要な情報を抽出している。一方、これまで見てきたように光量子数の時空間的分布の偏りからも、視覚系は多くの情報を抽出している。この偏りによって生じる輪郭から我々は視野内の対象物の存在を検知し、その形を認識する。またその輪郭の時空間的変化によって運動を知覚する。視覚系は対象からやってくる光の強度の違いだけでなく(輝度情報)、光の波長あるいは分光組成の違い(色情報)をも情報源として利用している。ただし強度による輪郭に比べればいくぶん制約がある(５章を参照のこと)。

一方で輝度情報と色情報は、視覚系の階層構造の中の同じレベルで分離されているわけではない。個々の受容器は明らかに単一変数的であり、このレベルでは輝度情報だけで色情報はまだ抽出されていない。色情報がはじめて抽出されるのは受容器後の反対色過程においてである。輝度システムと色システムは視覚系の末梢レベルと高次レベルをのぞいた中間レベルで、明るさ情報と色情報をより効率的に処理するために形成されている機構と考えることができる。このような分離処理を行うためには神経的に大きな犠牲を強いられる。にもかかわらず視覚系がそれを行うのは輝度情報と同じく、色情報の重要さを物語るものであろう。視覚系は色(波長あるいは分光組成)という情報源から外界についての多くの知識を得ることができるからこそ、それを処理する系に多くの神経細胞を割いていると考えるのは的外れなことではない。

7-1. 色システムの順応機構と時空間統合特性

輝度システムと色システムのうち、前者の特性についての広範囲にわたる多くの心理物理学的および生理学的知見は、比較的満足できるものである。その中で順応機構による、外界の光環境への適応力は、驚くべきものである。たとえば外界の平均光量子数に応じた、感度調節(工学では利得調整という)、コントラスト感度の最適作動領域のシフト、情報の時空間的一括処理単位(時空間的統合特性)の変動による空間解像度、時間分解能の変化など、その順応水準(外界の平均光量子数に依存する)に適した処理をするために、輝度システム全体の特性が変化する。

一方色システムに関してはどうだろうか。心理物理学では色順応という言葉を頻繁に用いるが、これによって表されるのは輝度システムで言うところの感度調節だけであり、他の諸特性はまったく考慮されていない。もっとも素朴な疑問として挙げられるのは、もしある環境内で視覚系が体験している光の強度レベルに適応するように輝度システムの複数の特性を調整するような複雑な順応機構が存在するのであれば、色システムにもそのような機構を仮定できないだろうか。この問題はII部で報告される実験の中心的課題として扱われる。我々はこれまで色システムの諸特性に関して考察してきたが、その結果色と輝度の物理的情報源は異なるが、視覚系内での処理形式は非常に類似していることが示されている(5章を参照のこと)。

このような考えは単純で魅力的であるのに、これまでそれほど議論されていないように思われる。これまでの輝度システムと色システムの比較研究の大方は(とくに初期の研究)常に後者が前者に比べ劣っているという見方に終始している(とくに時空間的な処理能力に関して)。例えば色システムは輝度システムに比べ空間解像度が低いので細かい対象を見ることができない。ゲシュタルト心理学者が言うリープマン効果はこの典型的な例として扱われてきた。また等輝度では運動感覚が生じにくいといった観察は色システムの能力が限定されたものという考え方を導いた。これはある面では正しい。確かに色収差など眼の光学的要因は必然的に解像力を限定してしまうので、神経系が小さなたくさんの空間的反応プールを有していても意味がない。しかし比較的大きな領域での色は有効である。同じ反応基準に基づいた空間周波数感度特性を調べると低周波数領域では色システムの方が感度がよい。このような条件下では対象の検出に際し輝度システムよりも優勢であるとする証拠もある(5章を参照のこと)。当然だが両方のシステムは得意とする刺激の時空間条件が異なるのである。この点を考慮しない両システムの単なる優劣論はほとんど無意味である。

また各システムの順応レベルを考慮しないで、両システムの時空間的解像力を比べるのはあまり意味がないように思われる。輝度システムの場合、背景強度が増加するあるいは刺激の平均輝度が上昇するにつれて(順応が進む)、感度の低下とともに空間解像度、時間分解能が上昇する。これはたとえば時空間統合が背景強度の増加とともに減少すること、時空間ＣＳＦやＣＦＦが平均輝度の上昇とともに、高空間時間周波数側にシフトすること、などによって示唆されている。一方色システムの場合、色順応が進むにつれて、感度の変化とともにこのような時間空間特性が変化するという報告はまだあまりない。ほぼ確実なのは我々の時間統合に関する実験結果だけであろう。自然な環境下では輝度システムと色

システムが同時に働いている。これらの相互作用を検討するには、色と輝度の変化が同時に存在する実験条件が適切である。そのため我々は主にStilesの２色閾法あるいはそれを応用した手法を用いて実験を行なってきた。しかし一方で、このような事態は複数のシステムの特性が反映されるので、個々の特性の効果が曖昧になる危険性をはらんでいる。たとえば統合現象における波長選択的効果は色システムに起因すると思われるが、研究間でいまひとつ結果が一致しないのは(１章を参照のこと)、これまでの研究が各システムの順応特性(ここでは感度特性)を考慮して、個々のシステムを選択的に捉えようとする意図に欠けていたためではないだろうか(たとえばStilesが選択的に各πメカニズムを捉えようとしたように)。輝度システムは光の強度(輝度)に対して順応する。一方色システムは光の分光組成の偏り(色みの強さ)に対して順応する。このことから、たとえば白色背景光の強度が増加するにつれて、輝度システムは選択的に順応されるが、白色背景は色みの強さがゼロと考えられるので色システムは順応しないと考えられる(これはII部の８、９及び10章で用いる実験手法である)。この順応により輝度システムの感度は低下するので、検出閾における寄与率は低下するだろう。また強い赤の光の背景下では、輝度システムも色システムもある程度順応している(14章を参照のこと)。これに緑の背景を重ねると背景全体の強度が増加するので輝度システムの順応はさらに進むだろう。しかし赤と緑は反対色であり、この混合は色味を中和し弱める。したがってこの反対色を符号化する系が色システムの中に含まれているのなら、色システムの順応は解除方向に働くはずである(輝度システムと順応方向が逆になる)。このような仮説に基づいた実験的検証が、時間空間統合現象の研究には必要であろう。

7-2. システムの分離による仮説の検証

２色閾法において、時空間統合における色システムと輝度システムの相互作用について検討する場合、そこから導かれる仮説を検証する必要がある。そのために最も有効なのは、各システムを分離させてその特性を検討することである。ここでは両システムを分離するために我々が用いる方法について考える。

等輝度事態での測定

色の時空間的ＣＳＦでも色順応を扱っている研究はない。たとえば伝統的な赤／緑の波

長変調格子で、輝度格子の平均輝度に対応する平均色度はほぼすべて黄に固定されている。青／黄格子の場合にはそれに相当するものは白である。これらの色は赤／緑および青／黄反対色システムの順応を解除した状態に保つ。検出閾では色コントラストは低くてすむため、このような刺激は色システムが順応していないときの時空間特性を測定しているといえる。等輝度での時間統合を測定している研究でも(Smith et al., 1984)、背景は常に白色に固定されている。つまり輝度の増分閾でいえば絶対閾での測定しか行なっていないことになる。このように背景の色度や刺激の平均色度は、色のＣＳＦのみならず、広く等輝度事態の実験では重要なはずであるが、これまでの研究ではあまり考慮されていない。それは色度の統制が不十分であったり、非常に限定されていることに問題があるように思う。これまでの研究では赤／緑軸か、あるいは青／黄軸(あるいはtritanope軸)がほとんどだが、これは反対色説に基づく。一方色と明るさの３属性－明度、色相および飽和度－の観点からは、赤／緑軸と青／黄軸は色相において最低でも２種類を持ち、かつ飽和度も変化している。たとえば赤／緑格子では赤から黄を介して緑へと色相が連続的に変化する。その一方でこの色相の変化にともない主観的飽和度も変化している。黄色が最も飽和度が低く、感覚量で言えば白との距離が最も近い。それに比して赤や緑は飽和度が高く、感覚量で言えば白との距離は相対的に遠い。色を２次元の変化と考えた場合、赤／緑格子はその両方の変化を含むこととなる。例えば波長と飽和度を別の次元で考え、それぞれに独立に順応特性を考えることが有効ではないか(おおよそには、赤／緑軸の変調は波長変調に、青／黄軸は飽和度変調に対応するが、主観的飽和度の問題もあり、色感覚の点でこの対応は完全とはいえない)。Stilesの２色閾事態で、Pughとその共同研究者がよく用いる背景混合手法も、波長と飽和度の両方の変化を含む点で同様である。あるいは５章で紹介した過去の様々な等輝度事態での実験もその点では同じである。等輝度事態での研究は今のところ、輝度システムの影響を排除するすることに注意が集中しており、色システム内の特性、とくに色の２次元的な性質はあまり考慮されていない。しかし順応の研究をする場合、このことは避けて通れない。すなわち、あるシステムが順応するとき、それが依存する変数軸を決定しなければならない。輝度システムの場合は単純である。光量子量という一次元軸の変化で扱える。色システムの場合は、伝統的に赤／緑軸、青／黄軸が一般的であり、この研究でもこの手法を基礎にした実験を行なう(14章)。しかしこのような２つの色軸は、前述したように色空間の非常に限られた領域のみしか扱えない。またこの軸は刺激の生成が容易であるという、実験手続き上の便宜さに起因するところが大きい(この変調は２つの単

色光の混合比を変えることで得られる)。色感覚に沿って考えれば、色度図の最も外側に位置する単色光の座標を結んだ波長変調軸と、白色光と任意の単色光を結ぶ飽和度変調軸の２つを考えた方が有効である。後者の軸は単色光の数だけ無数にあることになり、ほぼ全ての色をカバーできる。ただしこの場合も色相はいわゆるメタセティック連続帯(metathetic continiuum)であるのに反し、明るさはプロセティック連続帯(prothetic continiuum)にある可能性もあることを考慮しなければならない(Stevens, 1957; 相場, 1970)。またこの飽和度軸に沿った色変調は、一次元の変化と考えてよい(波長軸は、主観的飽和度の問題があり、知覚的に必ずしも１次元とはいえない)。たとえば白色光と450nm(これは典型的青であり、あらゆる波長中最も主観的飽和度が高い、つまり感覚的に白から最も遠い色とされる)を結んだ飽和度軸を考えてみよう。コンピュータディスプレイに提示された白色光から薄い水色、濃い水色、青へという変化は連続的であり、白から灰を介しての黒へのグラデーションにおける連続性にほぼ匹敵する。このような白／青軸あるいはコントラスト(あるいは白／赤や白／緑軸)は、白／黒軸(コントラスト)との類似性という点で、色順応という問題を扱うには最も適していると我々は考えている。多くの研究者が指摘するように(たとえばBoynton, 1979; King-Smith, 1991)、Heringの反対色説で仮定された白／黒軸と、赤／緑軸あるいは青／黄軸は明らかに違う。前者はゼロを最小値とする正変調であり、後者はゼロを中心とした正と負への変調である。しかし飽和度軸は、ある色みの量変化という点でむしろ前者と同じである。白／黒軸との類似性は、この飽和度軸が順応を起こす軸として有望なことを示唆する。

ＣＳＦなどの研究が赤／緑軸および青／黄軸に固執するのは、もちろん反対色説によるところが大きい。しかし反対色性が知覚されるのは混色によって色相が打ち消されたときはじめて分かる事実である(Hurvich, 1981)。これは３色性が混色によってはじめて知覚されるのと同じである。３色性は錐体レベルという視覚系の初期レベルの性質を反映するものであって、決して最終的に色を表象している高次レベルの性質を示すものでないという仮説に異議を唱える色覚研究者は、現在ではほとんどいないだろう。このことが反対色システムについてもいえるかもしれない。最終的表象系として反対色システムを考えるのは、妥当でないように思う。むしろ反対色システムは高次中枢に効率的に色情報を伝達するための機構と考えるほうが自然である(３章を参照のこと)。たとえば赤／緑反対色システムの最大の貢献は赤と緑の感覚を連続次元上のものから＋と－という別次元の情報に分けることである。これは視覚系の次の処理レベルで赤と緑の情報を全く違う尺度系で扱うこと

を容認する。反対色システムによる処理は、高次次元での処理の前処理ではないか。

併置された赤と緑は２つの独立した色の次元として知覚される。この見えの独立性は赤と青、あるいは緑と青の独立性と何ら変わりない。少なくとも反対色を構成する４原色はそれぞれ独立の次元を構成しているように思われる。こうした見えの色に最もよく対応する次元はやはりマンセルの色空間であろう。色と明るさの３要素、明度、飽和度、色相からなるものである。これが色表象の最終的処理過程の特性を示すものかもしれない。こう考えたとき、これまでの色のＣＳＦや他の等輝度での研究は、色刺激の統制という面でやや問題があるように思う(この点に関してはIII部の全体的考察で詳しく述べる)。我々は色システムの特性を分離するために等輝度事態で時空間統合を測定するが(13章と15章)、その際、色順応におけるこの飽和度軸の重要性を考察する。

輪郭線マスキング法での測定

色システムを分離する方法として、輪郭線のマスキング法がある(Foster, 1980; 1981)。５章で触れたように、鋭い輪郭に色システムは有効でなく、検出は輝度システムによる。我々が用いるテスト光は円形の輪郭を持つ。閾上事態とは異なり、輝度コントラストは低いが矩形的変化であり、複数の周波数成分を含むであろう。視覚系がこの輪郭を手がかりに検出を行なう場合、それは輝度システムによるだろう。これは逆に輪郭線をマスクする事態では、検出における輝度システムの寄与を相対的に減らすことになる。したがって他の選択的順応法と併用することにより、色システムを分離することができるかもしれない(12章を参照のこと)。

２色型視覚での測定

視覚システムはいくつかの処理系が結び付いた複合的システムであるという仮説から、受容器数の減少に伴ってシステムの単純化した視覚系を扱うことの有効性については、これまでの章でしばしば述べてきた(３章と６章を参照のこと)。したがってここでは簡単に触れるだけに留める。

２色型第１および第２視覚は、Ｌ－錐体あるいはＭ－錐体が欠損している。それに加え、赤／緑反対色システムも欠損しているとする考え方も多い。この反対色システムの検出に有利な波長(中長波長)を選べば、正常３色型との比較で時空間統合特性から、このシステムの存在の有無について検討できるかもしれない(10章を参照のこと)。またこの視覚では、

刺激の波長や順応条件を適切に選択することにより、輝度システムや青／黄システムを比較的簡単に分離して研究することができる(10章および11章)。

２色型第２視覚はＭ－錐体が欠損しているが、Ｌ－錐体を起点とする検出系は存在する。また長波長光の刺激を用いることで、正常３色型の検出をこのＬ－錐体系に限定することが可能である。つまりこの２つの色覚型における検出事態を、受容器レベルでほぼ同等の条件に設定することができる。したがってこの色覚型と正常型の時空間統合特性を、様々な順応条件で比較することで見いだされる相違の原因は、ほぼ受容器以降での変性によるものに限定することができるだろう(14章を参照のこと)。

我々は２色型以外に異常３色型視覚の時空間特性を検討した(10章と11章)。これは最初に述べた目的とは多少ずれるかもしれない。すなわちこの視覚は、２色型のように正常型を単純化した視覚というよりも、一部変性したシステムを持つ正常者と同程度に複雑な視覚システムである。したがって正常者のシステムのモデルとして扱うことは難しいかもしれない。しかしこのような視覚の時空間特性を検討した研究は皆無であり、本研究の中心的主題からはややはずれるかもしれないが、何らかの関連した事実を見出す可能性を求め実験的検証を行うことにした。

Ⅱ部．　時空間統合現象に関する心理物理学的研究

Ⅰ部では、本論文の背景となるこれまでの研究成果を概観し、ある程度の議論を行なってきた。そして最後の７章では、我々に残されている問題について考えてみた。Ⅱ部では、この明かにされた問題に関する心理物理学的実験を報告する。

8章　実験Ｉ：　赤／緑検出系の時間統合

8-1. はじめに

視覚系の検出閾における時間統合を扱った過去の多くの研究は、完全な相補関係が成立する限界である臨界持続時間を測定している。それらによると臨界持続時間が背景光の強度の増加につれて減少するのは、ほぼ確定された事実である(Barlow, 1958; Sperling & Jolliffe, 1965; Krauskopf & Mollon, 1971; Saunders, 1975)。このような傾向は時間的統合が視覚系の受容器レベルの順応状態によって決定されるとする仮説に一致する。Baylor & Hodgkin(1974)の電気生理学的研究もこの仮説を支持するものと言えよう。単一変数の原理によれば受容器レベルでは眼に入射する光の強度のみが符号化される。そして光の強度だけが順応レベルを決める。

一方、最近の色覚研究では反対色システムが色の見えだけでなく検出閾においても介在することが指摘されている。詳しい記述はBoynton(1979)やKing-Smith(1991)にある。例えば刺激混合における輝度の加算性(Abney)の不成立(Boynton et al., 1964; Guth, 1965; Guth & Lodge,1973; Wandell et al., 1982)は、このような考え方の根拠の１つとなっている。もしそうなら検出閾は刺激光の強度だけでなくその分光組成にも依存するはずである。

本実験はテスト光の分光組成に対する臨界持続時間の依存性について検討した。互いに反対色の関係にある赤と緑の２つの単色光及びそれら２つの単色光を合成した混合光をテスト光として用い、テスト光全体の強度に占める２つの単色光の強度の割合を変化させることによってテスト光全体の分光組成を組織的に変えるテスト混合の手法が用いられた。この実験事態で検出に介在すると予想される反対色システムはおそらく赤／緑システムであろう。このシステムは赤と緑の混合光よりも単色光(赤あるいは緑)の刺激の検出に対して大きく貢献すると考えられる。一般にこのタイプの色システムは、中波長(M)錐体と長波長(L)錐体からの入力を減算的に出力すると仮定されているからである(Ingling & Tsou, 1977; Ingling, 1977; Krauskopf et al., 1982)。

さらにこの実験では様々な強度を持つ白色背景上で臨界持続時間が測定された。白色背景は選択的に輝度システムの感度を低下させる(King-Smith & Carden, 1976)。この実験事

態で白色背景は、輝度システムを選択的に順応させるが、反対色システムの順応にはあまり影響しないと考えられる。したがってその強度が増すにつれ、刺激の検出に介在する反対色システムの貢献度は相対的に大きくなるであろう。つまり白色背景の強度を変化させることは、ある意味で検出における輝度システムと色システムの寄与率を変えることと等価である。一般に臨界持続時間は背景強度に比例して減少するが、この両システム間の寄与率の変化は臨界持続時間にどの様な影響を与えるであろうか。

8-2. 方法

装置

本実験は３チャンネルのマックスウェル視光学系装置を用いて行われた。図8-1はその略図である。光源(LS)には500ｗのキセノンアークランプを使用した。光源から得られる光は３つの光路(channel 1,2,3)に入る。第１光路及び第３光路の光はレンズL1及びL8により平行光線となり、表面反射鏡M1及びM3で方向を変えられた後、L2及びL9によってその像をモノクロメーター(monochromator)MO1及びMO2の入射スリットの上に結ばせる。モノクロメターターにより任意の単色光に変えられた光はその射出スリットから出た後、再びレンズL3及びL10により焦点を作る。その部分には中性濃度フィルター(neutral density filter, NF1)および光学ウェッジ(optical wedge, W1及びW2)が設置されており、それぞれ光の分光組成を変えずに独立にその強度(intensity)を調節することができる。

第１光路と第３光路はそれぞれ２つのテスト光成分T1とT2を作り出すために用いられた。レンズL4及びL11によって平行光にされた２つの単色光は第１ビームスプリッター(beam spliter, BS1)によって混合され、１つのテスト光になる。混合後の光路上のレンズ(L12)により、テスト光は再び焦点を結ぶ。その焦点に専用タイマーにより制御された光学シャッター(optical shutter, SH)が設置され、テスト光は任意の持続時間を持ったフラッシュ光に変えられる。シャッターを通過した光は、レンズL13により中性濃度フィルター(NF4)および光学ウェッジ(W3)上に像を結び、テスト光全体(T1+T2)の強度がそこで調節される。一方、第２光路は白色背景を作り出すために用いられた。白色背景にはキセノン光源からの光をその分光組成を変えずに用いた。

ビームスプリッターBS2により、テスト光と白色背景は混合されるが、その手前にはそれぞれ視野絞り(filter stop)FS1及びFS2が設置され、テスト光と白色背景はそれぞれ異なる

径の円形刺激(一様なフィールド強度を持つ)に変えられる。BS2より混合された３つの光路の光はレンズL15により、最終的に直径2mmの人工瞳孔(artifical pupil, AP)上に像を結ぶ。

また赤色注視点を主波長660 nmの発光ダイオードによって提示し、テスト光の注視の補助とした。なお第１光路のダブルモノクロメーター(ナルミ商会製、日本)の半値巾(half-bandwidth)は1 nm, 第２光路のモノクロメーター(IVON-JOBIN社製、フランス)の半値巾は8 nm, 第３光路の光学干渉フィルターの半値巾は12～15 nmである。二つの光学ウェッジ(W1とW2)及びモノクロメーター(MO2)はマイクロコンピュータにより制御されている。

較正

ナトリウムランプを光源に用い、モノクロメーターを通した光のエネルギーを、較正されたラジオメーター(放射エネルギー計)で測定することにより、２つのモノクロメーターの波長の目盛りの補正が行なわれた。次に較正された２つのモノクロメーター及び較正されたラジオメーターを用いて、キセノンランプ(500 w)の分光エネルギーをそれぞれのモノクロメーターについて400 nmから700 nmまで10 nmおきに測定した。さらに較正されたモノクロメーターMO1及び較正されたラジオメーターを用いて、中性濃度フィルターの分光透過率、光学干渉フィルターの分光透過率及び光学ウェッジの分光透過率の較正を行った。なお分光透過率の測定には３つの単色光(450 nm, 550 nm, 650 nm)及び白色光が用いられたが、単色光の波長によって多少分光透過率が異なる。したがってテスト光の閾値を計算する場合(光学ウェッジの目盛りの表示から濃度変換値を求める)、400 nm以上500 nm未満のテスト光は450nmの分光透過率を、500 nm以上600 nm未満の場合は550 nmの分光透過率を、600 nm以上700 nm未満の場合は650nmの分光透過率を用いた。

光学シャッターの立ち上がり及び立ち下がり時間は、プリッチャード色彩輝度計(Model 1980A)からの出力をシンクロスコープ(SS-6200A, IWATSU)に入力させて測定した。それによると立ち上がり及び立ち下がり時間はそれぞれ1 msecであった。

上述のように較正された装置を用いて、被験者Y.K.の絶対閾における視感度曲線を測定した(直径1°で200 msecの持続時間を持つテスト光が用いられた)。結果は、555 nm付近にピークを持つ典型的な曲線が得られ、上述の較正結果はほぼ妥当なものと判断された。

刺激

刺激布置の模式図は図8-2に示されている。大きな円形の背景(BG)上に２つの注視点(FA)

が提示され、その中心に小さな円形のテスト光が提示される。白色背景(フィルターなしのキセノン光)の直径は 7° であり、そのＣＩＥ色度図上の座標は(0.300, 0.365)である。背景強度がゼロのとき、テスト光は暗黒背景に提示される(絶対閾事態)。暗黒背景の場合には、テスト光の両側の２つの注視点だけがテスト光の提示位置を示す手がかりとなる。

２つのテスト光成分T_1およびT_2は、完全に重なり合うため１つの刺激のように見えるが、実際には波長の異なる２つの単色光が混合されたものである。テスト光の直径は1.4° である。テスト光の持続時間は 20, 40, 80, 160, 320及び640 msec の６段階にわたって変化する。

先に述したようにこの実験のテスト光(T)は、同径の２つの成分光(T_1, T_2)を混合したものである。T_1成分の波長(λ_1)は502 nmと610 nmの２条件が用いられた。502 nmは４人の被験者にとってそれぞれ典型的な緑(ユニーク緑)の色相を与える波長の平均値である。各々の被験者における典型的な緑は調整法によって測定した。その結果被験者Y.K.は502 nm、M.F.は501 nm、S.E.は504 nm、T.O.は502 nmであった。被験者によってそれほど大きな違いはないので、T1の波長は４人の平均値を用いた。この値は過去のデータともほぼ一致する(Jameson & Hurvich, 1955; Boynton & Gordon, 1965; Larimer, Krantz & Cicerone, 1974; Romeskie, 1978)。T2成分の波長は640 nmの赤である。一般に典型的な赤(ユニーク赤)を与える波長はスペクトル中に存在しないため、この値は任意に選択された[1)]。したがってT_1に502 nmの光が用いられる条件のとき、テスト光は互いに反対色の２成分(502 nmと640 nmの単色光)から成る２双性の混合光(bichromatic light)であり(502／640nm条件)、T_1が610 nmの条件では、同色(赤)系の２つの成分(610 nmと660 nmの単色光)から成る単双性の混合光となる(610／640nm条件)。

この実験で用いられた白色背景は定常的に提示され、その強度レベルは網膜照度(Td)で0(絶対閾), 10, 100, 1000 Tdの４条件である。測光は完全拡散面とプリッチャード色彩輝

---

1) スペクトル中、600nm以上の長波長光は通常赤っぽく見える。しかし厳密にはある程度黄色味がかってみえ、たとえ可視領域の長波長側の末端(およそ700nm付近)であってもそうである。典型的な赤(ユニーク赤)は長波長の単色光に短波長光(青色光)を混色し、黄色味を打ち消すことによって得られる。したがって可視スペクトルの単色光にはユニーク赤が存在しない。

度計(Prichard 1980 A-PL, Photo Research社製)を用いて、 ウエストハイマー法(Westheimer, 1966)で行った。

混合率の定義

この実験ではテスト光を構成する２成分T1とT2の割合が組織的に変えられた。502／640 nm条件のとき、T_1とT_2の割合は以下の手続きにしたがって決定された。最初に緑のT_1の強度を被験者の絶対閾上 1 log 単位に保つ(そのときのT_1の強度をI_1とする)。次にその上に赤のT_2を重ねて、被験者に緑の色相が赤の色相によって打ち消されるまで赤のT_2の強度(I_2)を調節させる(この手続きには調整法が用いられた)。このとき被験者はテスト光の領域内に赤も緑もまったく感じられなくなるように、あるいはその感覚が最小になるように調節を行なう。この赤と緑が互いに打ち消し合うときの、テスト光全体の強度(I_1+I_2)に占めるI_2の割合(すなわち$I_2/(I_1+I_2)$)を本実験の混合率(mixing ratio)0.5と定義した。以下I_1を一定に保ったまま、I_2を変化させ、５つの混合率を設定した(mixing ratio=0.0, 0.2, 0.33, 0.66, 0.8)。混合率0.0のとき、テスト光は緑の単色光である。これら以外に混合率1.0が設定された。これはT_1が取り除かれT_2のみが提示される場合であり、したがってI_1は他の６つの混合率と同じ一定値ではなくゼロである。このときテスト光は赤の単色光となる。したがって混合率は全体で0.0, 0.2, 0.33, 0.5, 0.66, 0.8及び1.0の７条件である。混合率0.5の定義は被験者ごとに行ったが、被験者間で大きな差はなかった。そのため実験には４人の被験者の平均値を用いた。

一方、610／640 nm条件の場合、やはりT_1の強度(I_1)は絶対閾上 1 log 単位に保たれた。しかし502／640 nm条件のような反対色とは異なり610 nm(オレンジ)と640nm(赤)は同色系であるため色相打ち消し法による混合率の定義は困難である。また２つの色相の優位度による定義も色相差が小さいため難しい。そのためT_2(640 nm)の強度(I_2)は502／640 nmの条件のときに設定された強度と物理的に同じ値が用いられ、それぞれの混合率が決定された。

被験者

本実験には全部で４名(男)の被験者が参加した。そのうちのY.K.(著者自身)とM.F.は、この種の実験によく習熟した被験者であり、残りの２人(S.E.とT.O.)は、本実験以前に心理物理学的実験に参加した経験のない被験者である。S.E.とT.O.は本実験にはいる前に、調整法による閾値測定の練習試行を数セッション行った。全ての被験者は、ランドルト視

環、石原式色覚異常検査表(日本色彩研究所発行)及びナーゲル型アノマロスコープ(日置式、(株)半田屋製)による検査で正常な視力及び色覚を有することが確かめられている。

手続き

それぞれの実験セッションにおいて、被験者はかみ板(bite bar)によって顔面固定をし、右眼による中心視で測定を行なった。

本実験の絶対閾事態では、被験者は暗室の中で20分ほど暗順応してから実験を行なった。一方増分閾事態は暗順応の後、さらに約５分間ほど背景光に再順応してから行なわれた。被験者は人工瞳孔を覗き、背景光の中心あるいは２つの注視点の間を凝視するよう求められる。被験者の課題は調整法を用いてテスト光の強度を調節し、その閾値を求めることである。このときI_1及びI_2の絶対値は変化するが、混合率(mixing ratio)は与えられた条件内では変化しない。同条件で４回の調節を行い最終的には各濃度変換値の平均値から相対閾値が求められた。

各々のセッションは、４つの背景条件の内の１条件からなり、上述したように７条件のテスト光成分の混合率の各々(提示順はランダム)に対して、６条件の持続時間(提示順はランダム)を持つテスト光を提示し、それぞれ閾値を求める。測定は４回繰り返されるので、１セッションは７×６×４＝１６８試行である（所要時間は２時間半)。背景の強度はセッション内で変わらない。それぞれの強度条件のセッションは数カ月にわたって各被験者ごとに４回づつ繰り返し行なわれた。したがって、以下に示される結果はそれらの平均値である。

8-3. 臨界持続時間の評定

時間的統合の臨界持続時間は、過去の多くの研究と同様の手続きで決定された(Sperling and Jolliffe, 1965; Krauskopf and Mollon, 1971; Regan and Tyler, 1971; Saunders, 1975; King-Smith & Carden, 1976; Friedman et al., 1984)。図8-3は架空のデータを、横軸がテスト光の持続時間(t)の対数、縦軸がテスト光の閾値と持続時間の積(I･t)の対数のグラフにプロットしたものである。図に示されるように、一般にある一定の臨界持続時間内では完全な時間的統合が働くので、I･tは一定となる(図中、水平な直線で示される)。持続時間(t)が臨界持続時間を越えると最終的に今度はＩが一定となり、I･tの

値は持続時間(t)に比例する(図中傾き１の直線で示される)。そこで全体の関数が傾き０と１の２つの直線成分で表されると仮定し、その交点を与える持続時間(t)の値で臨界持続時間(tc)を定義することができる。なおこの際に２本の直線をどのようにデータに回帰させるかが臨界持続時間の評定値に影響を及ぼす。例えばKing-Smithらは最も短い持続時間のテスト光の閾値を通る傾き０の直線と、最も長いテスト光の閾値を通る傾き１の直線の交点で定義している。ここでは６つの閾値をすべて用いて臨界持続時間を評定した。コンピューターを用いて最少二乗法に類似した方法、すなわち２つの直線成分と実際のデータとの差の二乗和が最小になるように直線成分のレベルを決定する方法が用いられた。

実際の手続きは図8-3に示されている。最初、傾き１の直線(L_1)は座標(1.3, c_1+0.3)の点A_0(左端の点D_1(1.3, c_1)よりも0.3 log単位上の点)で傾き０の直線(L_0)と交差している。いまL_1が右側に平行移動すると交点A(t, c)もまたL_0上を右へ移動する。L_0が下へ移動すると、A(t, c)は下方へ移動する(ただし垂直ではなく、L_1に沿って移動する)。実際の点がAよりも左側にあるときは、実際の点とL_0上のそれに対応する点(実際の点からL_0上に垂直に投影された点)の間の差が計算され、実際の点がAよりも右側にあるときは、実際の点とL_1上のそれに対応する点(実際の点からL_1上に垂直に投影された点)の間の差が計算された。tcはこの様に計算された差の二乗和が最少になるAのx座標tで定義される。

本実験ではL_1は0.01 logステップで1.3(20 msec)から2.8(640 msec)まで移動する(したがって t もそれと同じ様に移動する)。またL_0は0.01 logステップでc_1+0.3からc_1-0.3まで移動する。この様にして可能な２本の直線成分レベルの組合せ9000個(150×60)の走査の後に差を最少にするような２つの直線の組合せが選択される(図中、点線の四角で示された領域は点Aが動く範囲である)。実際のデータ処理は大型計算機を用いて行った。

8-4. 結果

図8-4は、直接得られた結果の一部である(502／640 nm条件、被験者S.E.)。テスト刺激の持続時間(t)を横軸に、閾値(I)と持続時間(t)の積を縦軸にそれぞれ対数でプロットしてある。(a)は背景強度が10 Td、(b)は1000 Tdのときの結果である。パラメーターはテスト光の混合率である。各々の結果 (それぞれ異なる混合率から得られたもの)は、図を見やすくするため一番上のものを除いて、下方向に一定の間隔でずらしてある。垂直の線は標準誤差の範囲を示す。

臨界持続時間は図中tcで示されている(tcは点線で結ばれている)。10 Tdの結果を見ると(図8-4a)、臨界持続時間(tc)はテスト光の混合率(I2/(I1+I2))にそれほど依存しない。しかし1000 Tdの結果(図2-4b)は混合率に強く影響を受けている。すなわち中間の混合率(0.33や0.5)でテスト光の臨界持続時間は最も短く、両端の混合率(0.0や1.0)で最も長くなっている。この傾向は他の３人の被験者においても見られた。他の被験者の結果については川端(1988)を参照のこと。

図8-5は、評定された臨界持続時間(tc)の値をテスト光の混合率(I2/(I1+I2))の関数としてプロットしたものである。テスト光の波長は502 nmと640 nmである。パラメーターは白色背景光の網膜照度(Td)で、図中の記号はそれぞれ異なる背景強度条件で得られた結果を示す(○、●、□及び■はそれぞれ1000, 100, 10及び0 tdの背景で得られたものである)。各々の記号は４人の被験者の平均である。各被験者が同一条件を計16回測定したので、これは64個の測定値の平均である。垂直の線はそれらの測定値の標準誤差を示している。

異なる背景強度間で多少差があるものの、絶対閾条件を除けばこれらの結果の一般的傾向はおよそ類似している。臨界持続時間は両端の混合率(0.0 と1.0)すなわち赤と緑の単色光で最も長く、中間の混合率(0.5)に近づくにつれ短くなっている。またこの傾向は背景の強度が増大するにつれてより明瞭になっている。例えば10 Tdの背景では混合率が0.5のとき臨界持続時間は108 msec、混合率が0.0(1.0)のときは122 msec(145 msec)である。したがってその差は14 msec(37 msec)である。一方1000 Tdの背景では混合率が 0.5のとき臨界持続時間は42 msec、混合率が0.0(1.0)のときは97 msec(112 msec)である。よってその差は55 msec(70 msec)となり、背景の強度が増すにつれ増加している(V字型が顕著となる)。

図8-5はまた、テスト光の混合率に関わらず背景の強度が増加するにつれ臨界持続時間が短くなることを示しいる。これは過去の研究と一致する(Barlow, 1958; Sperling & Joliffe, 1965; Saunders, 1975)。ただしどれほど臨界持続時間が短くなるかは混合率に依存して決まる。例えば背景光の強度が10 tdから1000 tdになる場合(したがって、強度は100倍になる)を考えると、混合率が0.5のとき臨界持続時間は66 msec縮まるが、混合率が0.0(あるいは1.0)のときは25 msec(あるいは33 msec)しか縮まらない。これら傾向はすべての被験者において共通に見られる。個人ごとの臨界持続時間の値は川端(1988)を参照のこと。評定された臨界持続時間の平均値は、1000 tdの背景では混合率0.0, 0.2, 0.33, 0.5, 0.66, 0.8, 1.0に対してそれぞれ97, 71, 55, 42, 58, 94, 112 msecであった。100 Tdではそれぞれ109, 82, 68, 63, 80, 101,125 msecであり、10 tdでは122, 119, 113,

108, 115, 125, 145 msec、0 Tdでは239, 226, 219, 249, 187, 232, 167 msecであった。

図8-6は610／640 nm条件(λ1=502 nm, λ2=640 nm)の結果である。背景光の強度は1000 tdと10 tdの２条件のみである。502 nm／640 nm条件のときに見られた混合率に選択的な傾向は見られなかった。例えば502／640 nm条件のうちでV字型傾向が最も顕著であった背景強度1000 tdの場合でも、そのような傾向はまったく見られない。各混合率における臨界持続時間はすべて124 msec から 107msecの範囲に位置している。したがって臨界持続時間のテスト刺激の混合率に選択的な特徴(V字型曲線)はテスト光の成分波長に強く依存する。

8-5. 考察

得られた結果は２つの特徴を示している。１つは時間的統合の臨界持続時間(ｔc) がテスト光の分光組成(本実験の場合は赤と緑の混合率)に強く依存することである。臨界持続時間は、赤と緑の成分光が強度においてバランスしているとき、すなわち閾上においてテスト光全体に赤味も緑味も感じられず、ほぼ黄色に見えるとき(赤／緑色相等価点, red/green hue equilibrium)、最も短くなる。ただし２つの成分光が互いに反対色であるという事実が重要であり、そうでないときこの傾向は見られない。２番目の特徴は、白色背景の強度に対する依存性である。分光組成に選択的な傾向は強い白色背景上(1000 tdや100 tdの条件)では明瞭に確認されたが、弱い背景上(10 tdや絶対閾条件)では見られなかった。これらの結果はどの様に説明されるだろうか。

時間統合と分光組成

ここでは臨界持続時間の混合率依存性について考える。過去のフィールド混合事態の研究では、たとえ背景光全体のエネルギー量が増加してもそれが赤と緑の反対色成分(660 nm／510 nm)で構成され、かつその強度において拮抗する場合には、テスト光(640 nm)の閾値は低下することが報告されている(Sternheim et al., 1979; Wandell & Pugh, 1980b)。したがってこのとき視覚系全体の感度は上昇していると考えられる。これは物理的なエネルギー量の増加にもかかわらず赤と緑の背景光成分が打ち消し的に働き結果としてその強度を弱めたことと等価である。実際そのとき臨界持続時間は長くなることが示された(川端, 1985; Mitsuboshi et al., 1987)。この事実を、吸収された光量子数のみを前提とした受容器順応モデル(Naka & Rushton, 1966)によって説明することは難しい。この結果は吸収

光量子数に依存した機構(第1サイトあるいは受容器レベル)による視覚系の順応を解除する機構(第2サイトあるいは反対色システム)が存在することを示している。視覚系の時間的統合特性が従来のように受容器レベルだけで決定されるものではなく、受容器以降の反対色システム(赤/緑システム)も介在することをこの結果は示唆している。今回の結果では臨界持続時間は閾上赤と緑のテスト光成分が色味において拮抗するとき(赤/緑色相等価点に位置するとき)、赤(あるいは緑)の単色光のときよりも短くなる。これはフィールド混合手法を用いて得られた結果(臨界持続時間が長くなる)とちょうど逆の現象である。およそ一般に閾値測定などで得られるテスト混合事態での結果(Boynton et al., 1964; Ikeda, 1963, 1964; Guth, 1965, 1967; Guth et al., 1969; Guth & Lodge, 1973; Wandel et al., 1982; Finkelstein & Hood, 1982, 1984; Mitsuboshi, 1985)はしばしば、フィールド混合での結果(Sternheim et al., 1979; Wandell & Pugh, 1980a, b; Stromeyer & Sternheim, 1981; Mollon, 1982)と正反対の傾向を示す。したがってテスト混合における時間統合特性がフィールド混合のそれと正反対の傾向を示すのはあらかじめ予想できた。しかしどのようにこの傾向は説明されるのだろうか。フィールド混合事態において、赤/緑システムは最初赤の強い背景が提示されることによって分極化されている(polarized)あるいは 感度が下げられている(desensitized)といえる。これは赤/緑システムが最も順応した状態である。次に赤の背景に緑の背景を加えていくことによって赤/緑システムは脱分極化されていく(depolarized)あるいは感度が高められていく(sensitized)。このとき赤/緑システムの順応レベルが解除されてゆく。やがて赤/緑システムは均衡状態(neutrality)に達する。このときが順応の解除の最も進んだ状態である。しかし一方、本実験のようなテスト混合事態では、赤/緑システムはおそらくテスト光によって分極化も脱分極化もされないであろう。分極化や脱分極化を引き起こすほど多くの光量子がテスト光から吸収されることはあり得ないからである。

これらの結果を説明するためには赤/緑システムの感度特性を考えるのが有効かも知れない。このシステムは閾上で黄色に見えるような分光分布を持つ(すなわち赤/緑の色相等価点に位置する)テスト光に対して最も感度が悪い。このような光はL-錐体とM-錐体を同程度に刺激する。そのため赤/緑システムに対するL-錐体の入力が、反対の極性を持つM-錐体からの入力とほぼ拮抗し、その結果このシステムはほとんど働かなくなる。この状況で刺激の検出はほとんど輝度システムに委ねられことになる。一般にその時間的統合は反対色システムよりも短い(Regan & Tyler, 1971; King-Smtih, 1976; Smith et al.,

1984)。Thornton & Pugh (1983)は強い背景上で検出閾に介在する減算システム(反対色システム)が閾上の赤／緑色相等価点に依存することから、このようなシステムはHurvich & Jameson型の反対色システム(Jameson & Hurvich, 1955; Hurvich & Jameson, 1955; Hurvich, 1981)であると主張している。我々の実験でも色相等価点に依存するという点では同様であり、このようなシステムの介在を示唆するものである。１１章で詳しく述べるが、テスト光の検出閾は混合率0.5(赤／緑色相等価点)で最も高く、輝度の加算則 (Abneyの法則)による赤と緑の単色光の閾値からの予測値よりも大きい。閾値が高いのは、混合率0.5付近で赤／緑システムの出力がほぼゼロに近く、検出に関与しないためであろう。この閾値と統合時間の相互依存性はフィールド混合事態でも見られた(Mitsuboshi et al., 1987)。

同色系の混合(610／640 nm条件)では、臨界持続時間は最も強い背景でも混合率には影響されなかった。この事態では赤／緑システムの感度が混合率の変化にかかわらずほぼ一定と考えれば、結果は予想可能なものである。閾における輝度の加算則の成立もこうした考え方を支持する。具体的には２つのテスト光成分はどちらも主にＬ－錐体を刺激する。したがってこのとき赤／緑システムへはほとんどＬ－錐体からの入力のみでＭ－錐体からの入力はほとんどない。したがって赤／緑システムでの減算的処理はほとんどなく、混合率にかかわらず反対色システムの出力はほぼ一定と考えられる。そのため臨界持続時間の混合率に選択的な傾向が見られずほぼ一定した値をとったのであろう(図8-6)。

時間統合と背景強度

白色背景は色味において中性なので、たとえその強度が増加しても反対色システムは順応(分極化)しない。輝度システムは選択的に順応し、その感度は低下するため、検出における反対色システムの貢献度が相対的に高まることになる(King-Smith & Carden, 1976)。この実験で白色背景を用いたのはこのためであり、得られた結果はこのような考えを支持するものである。

統合時間がシステムの順応状態に依存するのなら、背景強度の増加にともない輝度システムは順応し臨界持続時間は徐々に短くなる(Fridman et al., 1984)。これは光受容器の電気反応の時間的推移が背景光の強度に依存するとした生理学的研究によっても支持される(Baylor & Hodgkin, 1974)。それゆえ背景強度の増加に伴う臨界持続時間の減少は、おそらく輝度システムの順応を反映しているのであろう。特に混合率0.5で、テスト光の臨界

持続時間はほぼ背景強度の対数に比例して減少しているが、これはまさに輝度システムだけの順応を反映していると考えられる。先に述べたような赤／緑反対色システムの減算的処理過程から、混合率0.5のテスト光の検出には赤／緑システムはほとんど貢献せず、輝度システムのみが働くと考えられるからである。

ところで単色の赤や緑の光(混合率0.0や1.0のテスト光)では臨界持続時間の減少が混合率0.5の場合に比べ小さい。テスト光の混合率が0.5から離れるにしたがい、検出における赤／緑反対色システムの貢献度は高まる[2)]。赤／緑システムは中性の白色背景では分極化(順応)せず、背景の強度がどんなに高くなっても比較的長いそのシステムの時間統合を保持するはずである(Regan & Tyler, 1971; King-Smith & Carden, 1976)。強い背景上でのこの長い統合時間は、各々異なる統合時間を持つ２系路モデルに一致する(Wandell & Pugh, 1980a, b; Mitsuboshi et al., 1987a, b; Ejima & Takahashi, 1988a)。

その他の問題

閾値現象に反対色システムが介在するという仮説は現在では一般的になりつつあるが(Ingling and Tsou, 1977)、それでもそれは輝度システムへの色システムの貢献という補助的な形である。依然として閾値事態では輝度システムの影響が強い(特に、閾上事態と比較した場合)。したがってスイッチング説(King-Smith & Carden, 1976)のように、ある条件で検出が完全に反対色システムによって媒介されるとするのは現実的でない。この二つのシステムの出力が最終的にどのように合成されるのか、つまりどの様に検出のための最終的出力が作りだされるのかはまだ議論の余地がある。可能性のある一つの候補としてはIngling and Tsuo(1977)のベクトルモデルがあげられる。Smith et al.(1984)は増分閾の時間関数が色システムの時間関数と輝度システムの時間関数ベクトル合算によく一致すると述べている。

最後に背景のない絶対閾条件の結果について考えてみる。ここでは他の条件のようなV

---

2) 混合率0.0及び1.0のテスト光(緑及び赤の単色光)は他の混合率のテスト光に比べ、閾上でより飽和度が高い(色彩が鮮やか)。したがって色システムが働きやすい状況(強い白色背景上)では、他の混合率のテスト光に比べ、色システムによって捉えられる可能性が高い。その結果、混合率0.0及び1.0のテスト光が色システムの相対的に長い臨界持続時間を反映することも考えられる。

字型の傾向が見られなかった。多少バラツキが大きいが、赤の単色光とき臨界持続時間は最も短く、緑色光の成分が増すにつれて長くなるようである。これは緑色光の検出に桿体が関与するために統合時間が長くなったのかも知れない。一般に桿体視の時間統合は錐体のそれに比べ長い(Sharpe, Fach & Nordby, 1988)。この実験は中心視で行なわれたので原則として桿体系は検出に関与しない。とくに100Td以上の強い背景では桿体は退色して飽和状態となる。しかし用いられたテスト光の直径が1.4 deg. とやや大きく、散光などの影響から弱い背景では桿体が検出に関与するかも知れない。桿体の分光感度のピークは505 nm で、この実験で用いられた緑色光の波長(502 nm)とほぼ一致する。桿体系にとってこの緑色光は最も検出しやすい光である。一方赤色光波長(640 nm)に対しては桿体系の感度はほぼゼロであり、桿体系はこの光を検出できない。この光は主にＬ－錐体よって検出される。実際結果（図8-5）を見ると、絶対閾では赤の単色光よりも緑の単色光の方が臨界持続時間が長くなっている。

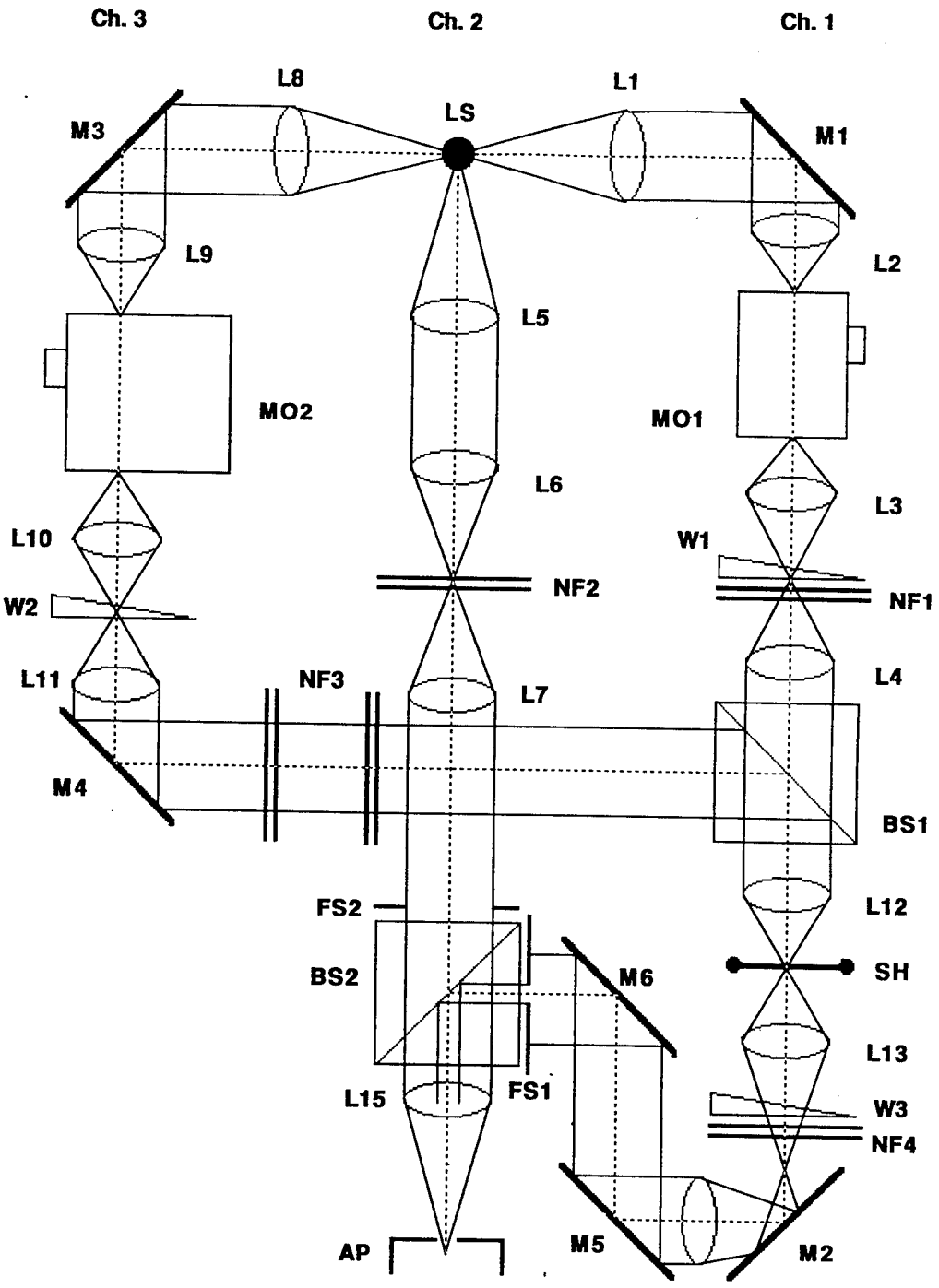


図8-1.　実験に用いられた装置の略図．３光路のマックスウェル視光学系装置である．光源（LS）には500ｗのキセノンアークランプを使用した．光源からの光は３つの光路（ch. 1,2,3）に入る．L1からL15は光学レンズ，M1からM5は光学ミラー，W1からW3は光学ウエッジ，NF1からNF3は中性濃度フィルターを示す．MO1及びMO2はモノクロメーター（mono-chromater），BS1とBS2はビームスプリッター，FS1とFS2は視野絞り，AFは人工瞳孔である。

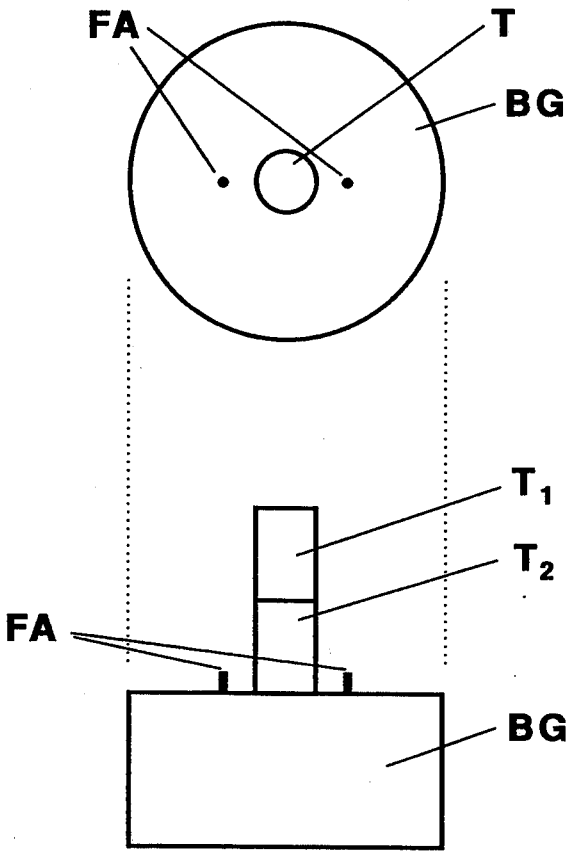


図8-2.　刺激布置の模式図．大きな円形の背景（BG）上に２つの注視点（FA）が提示され、その中心に小さな円形のテスト光が提示される．白色背景の直径は 7° である．２つのテスト光成分（T1およびT2）は完全に重なり合い１つの刺激に見えるが，２つの単色光が混合されたものである．テスト光の直径は1.4° である．

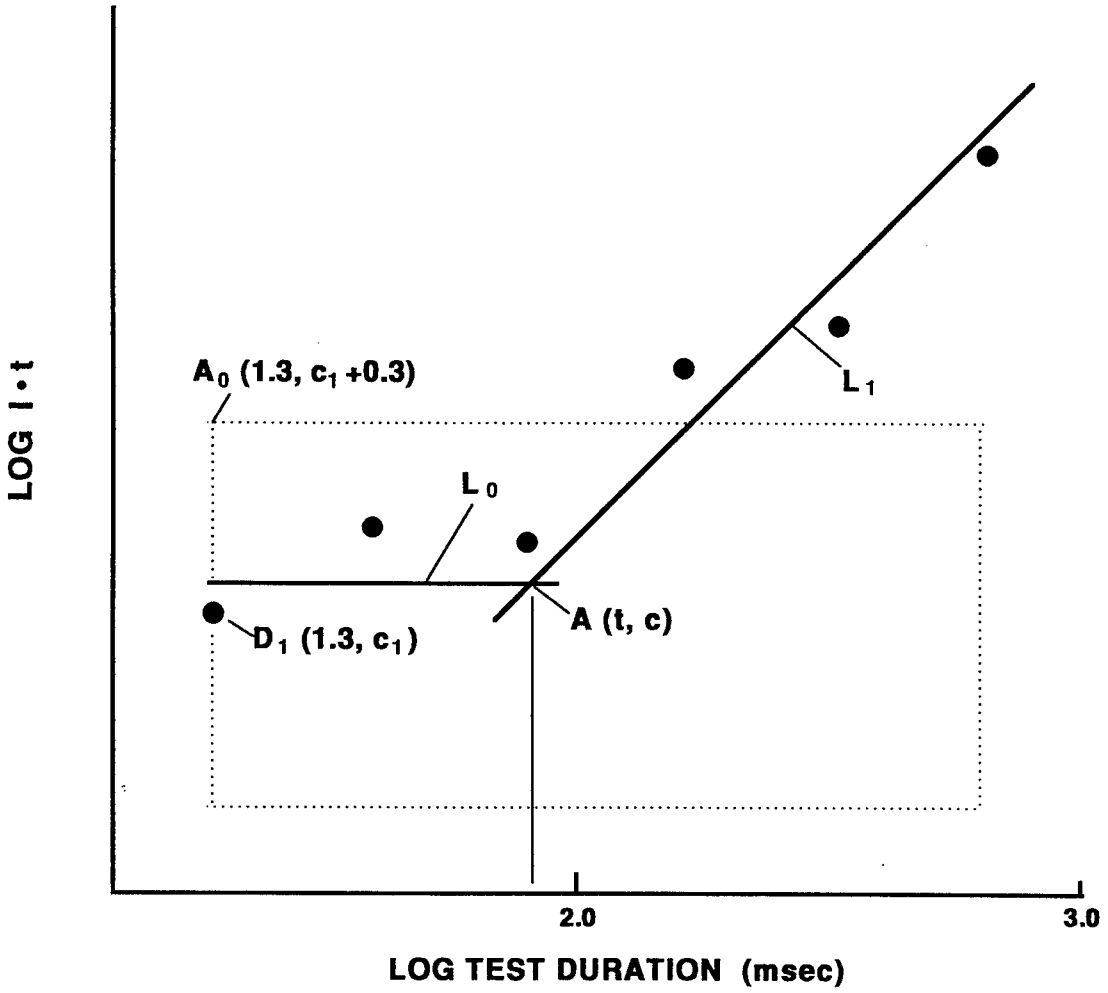


図8-3. 臨界持続時間の評定に用いた手続き．架空のデータを，横軸がテスト光の持続時間（t）の対数、縦軸がテスト光の閾値と持続時間の積（I･t）の対数のグラフにプロットしたもの．図中，ある一定の臨界持続時間内では完全な時間統合が働くので，I･tは一定となる（水平な直線で示される）．持続時間（t）が臨界持続時間を越えると最終的に今度はIが一定となり，I･tの値は持続時間（t）に比例する（傾き1の直線で示される）．そこで全体の関数が傾き0と1の2つの直線成分で表されると仮定し，その交点を与える持続時間（t）の値で臨界持続時間（tc）を定義する．詳しくは本文を参照のこと．

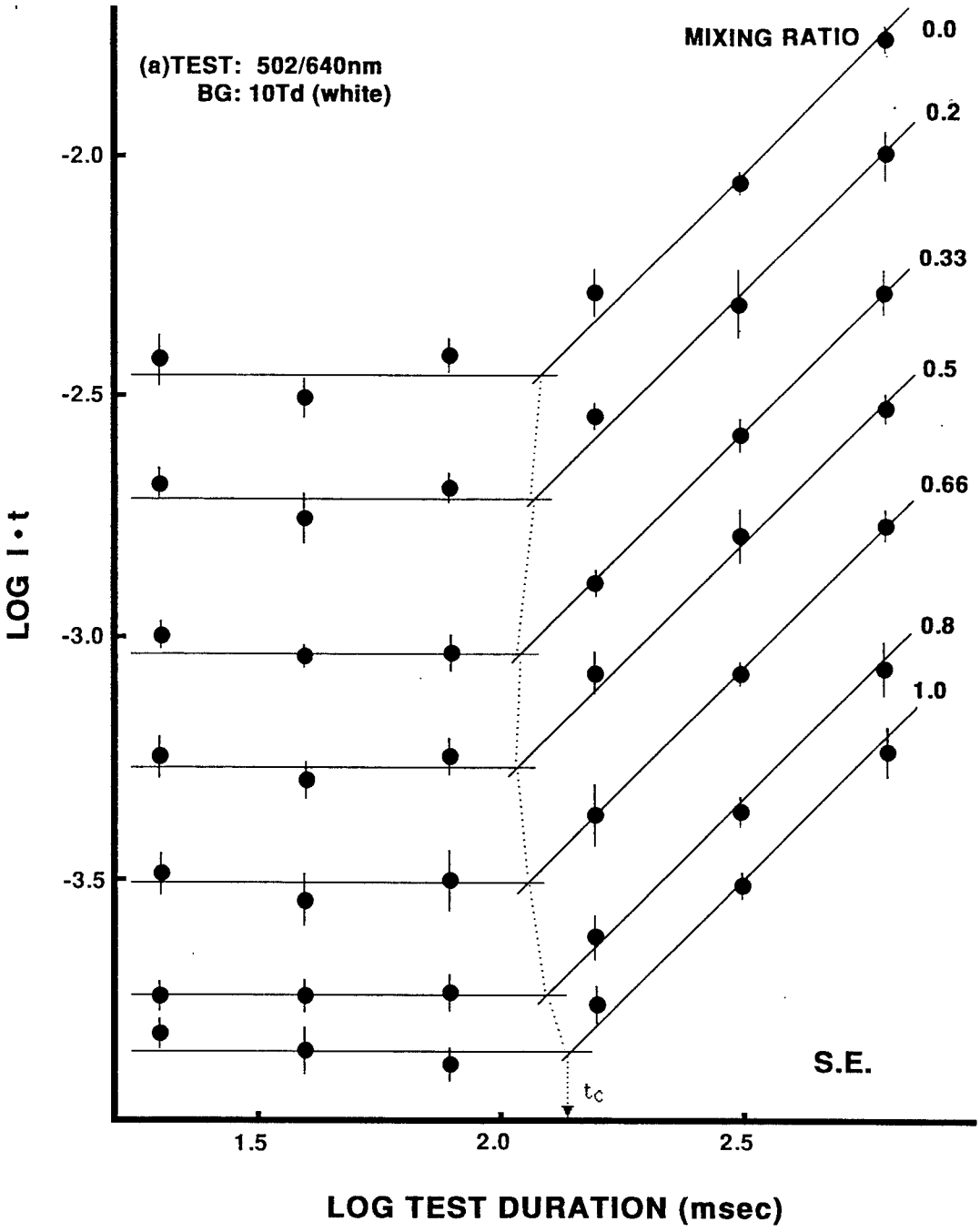


図8-4a.　502／640 nm条件，背景強度10 Tdにおける閾値の結果．テスト刺激の持続時間（t）の関数としての閾値（I）と持続時間（t）の積をそれぞれ対数でプロットしてもの．被験者S.E.の結果．パラメーターはテスト光の混合率．各曲線は図を見やすくするため一番上のものを除いて，下方向に一定の間隔でずらしてある．垂直線は標準誤差．臨界持続時間は図中傾き０と１の交点で示される．臨界持続時間はテスト光の混合率にそれほど依存しない．

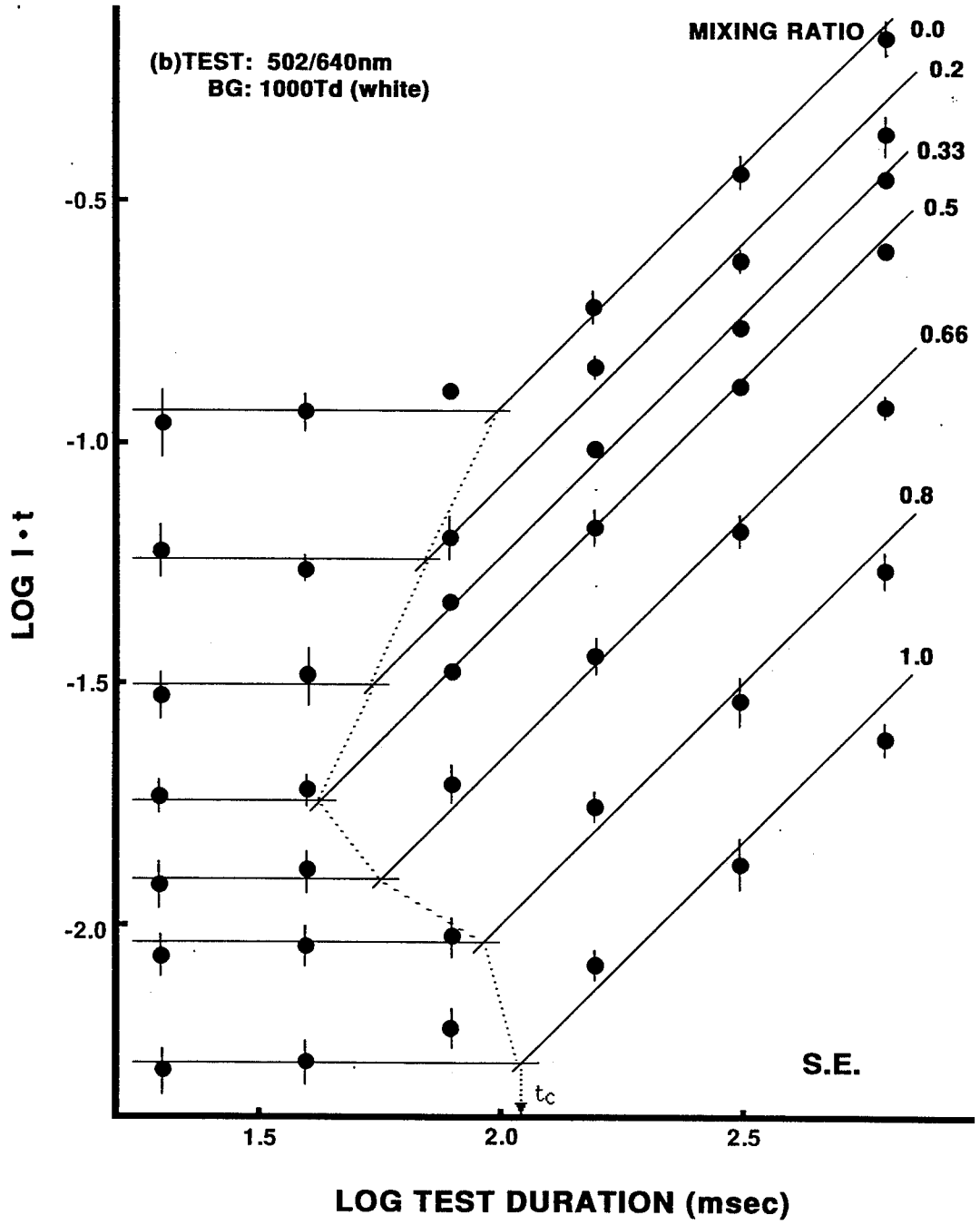


図8-4b.　502／640 nm条件，背景強度1000 Tdにおける閾値の結果．他の条件は10 Tdの場合と同じ（図8-4aを参照のこと）．10 Tdの場合と異なり、臨界持続時間はテスト光の混合率に強く依存する．

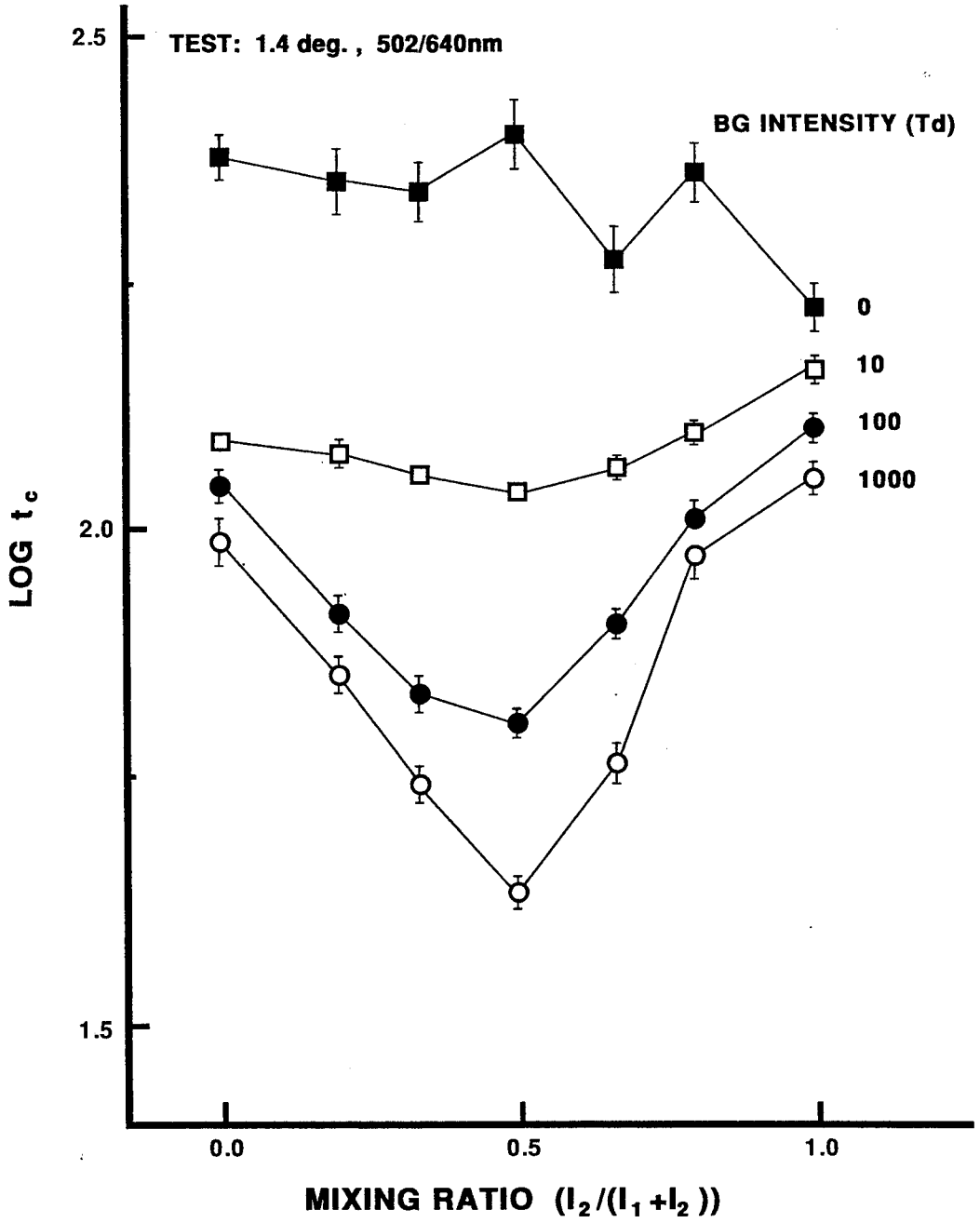


図8-5． 502／640nm条件における臨界持続時間の結果．図8-4で評定された臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○、●、□及び■はそれぞれ1000, 100, 10及び0 tdの白色背景で得られたものである．各々の記号は４人の被験者の平均であり、計64個の測定値の平均である．垂直線は測定値の標準誤差を示している。

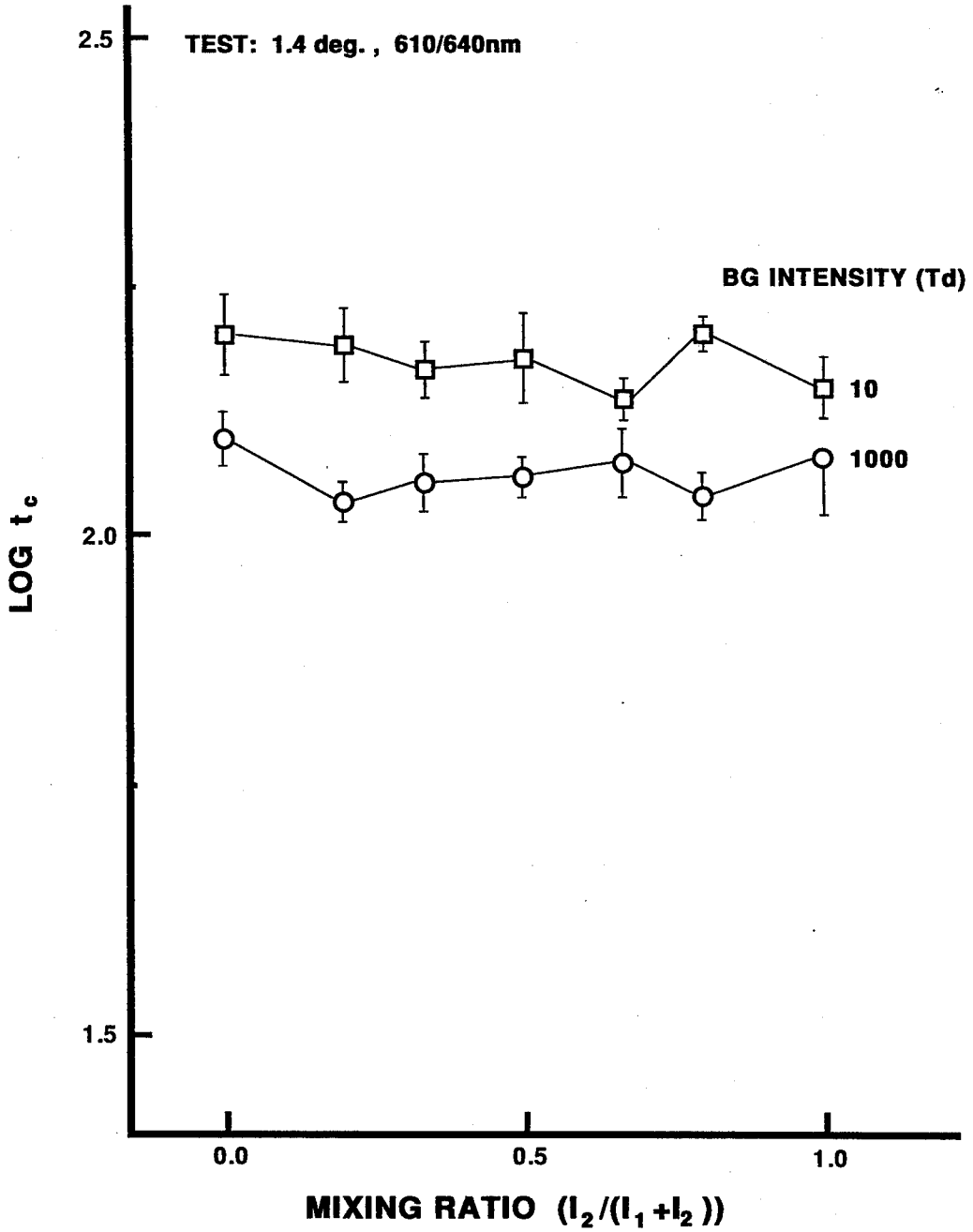


図8-6. 610／640 nm条件における臨界持続時間の結果．臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○および□はそれぞれ1000と10 tdの白色背景で得られたもの．各々の記号は４人の被験者の平均であり、計64個の測定値の平均である．垂直線は測定値の標準誤差を示している。

9章　実験Ⅱ：　青／黄検出系の時間統合

9-1.　はじめに

8章の実験結果は、視覚系の時間的統合特性において反対色システム（少なくとも赤／緑システム）が介在していることを示している。したがって視覚系の時間統合の機構を説明するには、このシステムの特性を考慮する必要がある。実験Ⅰでは主に中長波長領域の分光組成を持つテスト光に対する臨界持続時間の依存性について検討した。この章ではそれよりも波長の短い中波長から短波長の分光組成を持つテスト光に対して、実験Ⅰと同じ手続きで時間統合特性を調べる。反対色システムには主に長波長領域の検出に関与する赤／緑システムのほかに、短波長領域に関与する青／黄システムがある。

検出において青／黄システムが介在するという事実は、 Pughらの一連の研究（ Pugh, 1976; Pugh & Mollon, 1979; Pugh & Larimer, 1980）によって赤／緑システムの研究よりも前に行なわれている。Wandell & Pugh (1980b) の長波長領域の検出に関する単一系路2サイト順応モデルの基となっているのは、Pugh & Mollon (1979) のπ_1／π_3メカニズムにおける単一系路2サイト順応モデルである。青／黄システムもまた赤／緑システムと同様、刺激の検出だけでなくその時間統合特性にも影響を及ぼしているのであろうか。また仮に介在するとして、その特性は赤／緑システムのものとまったく同じなのだろうか。この2つの問題について検討するため、この実験では青／黄システムが主に捉えると考えられる黄および青の単色光、さらにそれらの混合光がテスト光として用いられた。

Pugh & Larimer (1980) はπ_1／π_3経路において、2つの背景フィールド (476nmと590 nm) の色相等価点で、テスト光の閾値の打ち消し的非加算性 (cancellative sub-additivity) あるいは結合的感度促進現象 (cancelative euchromatopsia) が最大になると報告している。このとき青／黄システムの特性を反映する第2サイト (second site) はちょうど均衡状態 (equilibrium) となり、順応効果が最も小さくなる。したがってこのとき閾値は最も低くなると考えられる。ところで赤／緑検出系では、この様な第2サイト（赤／緑反対色システム）の均衡による順応解除と時間統合特性が直接的に結び付いている。すなわちフィールド非加算性が大きくなるにつれ臨界持続時間は長くなる（川端, 1985; 川端・三星, 1985; Mitsuboshi et al., 1987）。また赤／緑システムにおいては、テスト混

合実験でもテスト光の非加算性（閾値が上がる）と臨界持続時間の変化は直接的に結び付いていることが示された（実験Ⅰ）。すなわち時間統合は閾上の赤と緑の色相に依存し、赤／緑色相等価点に位置するテスト光（混合率0.5）の臨界持続時間が最も短い。このように赤／緑システムの場合には、時間的統合はフィールド混合事態、テスト混合事態にかかわらず、刺激光の分光組成に強く依存する。このような関係は青／黄システムにも見られるであろうか。

Friedman et al. (1984) は青と黄のフィールド混合の手法で、425 nmのテスト光を用いて時間統合の研究を行なっている。それによると検出のための信号がπ_1／π_3系路を経由した場合、その臨界持続時間はπ_1／π_3経路の第１および第２サイトの順応状態に関わらずつねに約200 msecであった。しかし検出閾における結合的感度促進現象は明らかに見られた。これは赤／緑システムでの閾値と臨界持続時間の直接的な関係（川端, 1985; 川端・三星, 1985）とは違う。このように青／黄システムは、必ずしも赤／緑システムと同じ特性を示すとは限らない。また以前から短波長（S）錐体を起点とする検出系は、他の２つの錐体の検出系と異なる特殊な性質を持つことが指摘されている（例えばBoynton, 1979）。つまりこの系は輝度システムに直接入力を与えておらず、青／黄反対色システムを介してのみ検出に関与する。当然時間統合特性においてもこのような特殊性が反映される可能性がある。

9-2. 方法

装置と刺激

本実験は実験Ⅰと同じ３チャンネルのマックスウェル視光学系装置を用いて行われた。刺激も基本的に実験Ⅰと同じである（詳しくは８章の装置、較正および刺激の項を参照のこと）。テスト光の持続時間は、10, 20, 40, 80, 160, 320および640 msec の７段階にわたって変化する。本実験のテスト光(T)は、同径の２つの成分光(T_1, T_2)より成っている。T_1成分の波長（λ_1）は463 nm。被験者にとって典型的な青（ユニーク青）の色相を与える波長である。この波長は調整法で測定された。３名の被験者の典型的青は、被験者Y.K.が462 nm, A.K.が464 nm, S.E.は461 nmであり、463nmは３人の被験者の平均である。T_2成分の波長（λ_2）は577 nmで、典型的な黄（ユニーク黄）の色相を与える波長が用いられた。これも３名の被験者の平均であり、Y.K.は576 nm, A.K.は576 nm, S.E.は578nmである。ユ

ニーク青およびユニーク黄とも被験者間の差は小さく、したがって実験ではその平均値を用いた。これらの波長は、ユニーク色を求めた過去の心理物理学的データとほぼ一致する（Jameson & Hurvich, 1955; Boynton & Gordon, 1965; Larimer, Krantz & Cicerone, 1974; Romeskie, 1978）。したがってテスト光は、被験者が知覚する典型的な青と黄という反対色の成分（461 nmと577 nmの単色光）からなる混合光である。

ここで、T_1とT_2の混合率（mixing ratio）は、実験1とほぼ同様の手続きにしたがって決定された。すなわち、青（461 nm）のテスト光成分（T_1）の強度を、被験者の絶対閾上1 log 単位に保ち（そのときのT_1の強度をI_1とする）、その上に黄のテスト光成分（T_2）を重ねて、青成分（T_1）の色相が黄成分（T_2）の色相によって打ち消されるまで（すなわち被験者がテスト光の領域内に青も黄もまったく感じられなくなるまで、あるいは最小になるまで）黄の成分光の強度（I_2）を被験者が調整する（調節法による）。青と黄が互いに打ち消し合うときの、テスト光全体の強度（I_1+I_2）に占めるI_2の割合を本実験の混合率0.5と定義した（$I_2/(I_1+I_2)=0.5$）。以下I_1を一定に保ったまま、I_2を変化させ、5つの混合率条件を設定した（0.0, 0.2, 0.33, 0.66, 0.8）。混合率0.0ではテスト光は青の単色光である。もう一つ混合率1.0の条件が設定されたが、これはT_1が取り除かれT_2のみが呈示される場合で、テスト光は黄の単色光となる。混合率は全部で 0.0, 0.2, 0.33, 0.5, 0.66, 0.8, 1.0の7段階である。この実験で用いられた白色背景は定常的に呈示され、その強度は網膜照度（td）で、10, 100及び1000 Tdの3条件である。

被験者

この実験には、この種の実験に習熟した被験者Y.K.（著者自身）とS.E.、またこの実験以前に心理物理学的実験に参加した経験のないA.K.の計3名が参加した。A.K.は本試行に入る前に、調整法に閾値測定の練習試行を数セッション行なった。全ての被験者はランドルト視環、石原式色覚異常検査表およびナーゲル型アノマロスコープによる検査で正常な視力および色覚を有することが確かめられている。

手続き

手続きは、実験1とほぼ同様である。各々のセッションは3つの背景強度条件の内の1条件からなおり、セッション内でその強度は固定されている。7条件のテスト光成分の混合率の各々（呈示順はランダム）に対して、7条件の持続時間（同じく呈示順はランダム）

を持つテスト光を提示して、それぞれの閾値を求める。閾値は調整法によって測定された。測定は４回繰り返されるので、１セッションは７×７×４＝１９６試行である（所要時間は３時間）。それぞれの強度条件のセッションを各々の被験者が行なう。同一セッションは各々の被験者で３回ずつ繰り返し行なわれた。

9-3. 結果

データの分析は、実験１と同じ手法で行われた（手続きの詳細な説明は実験Ｉを参照のこと）。図9-1は直接得られた結果の一部で被験者A.K.のものである。テスト光の持続時間（t）を横軸に、閾値（I）と持続時間（t）の積を縦軸に、それぞれ対数でプロットしてある。(a) は背景強度が10 Td、(b) は1000 Tdのときの結果である。パラメーターはテスト光の混合率である。各混合率の結果は、図を見やすくするため一番上のものを除いて、下方向に一定の間隔でずらしてある。図中垂直線は標準誤差である。臨界持続時間（tc）は傾き０と１の直線の交点で示されている。tcは混合率0.0（青の単色光）のとき最も長い。また混合率0.5（閾上白色に見える混合光）から1.0（黄の単色光）までのtcはほぼ同じ値である。混合率0.0の tc は背景強度が増加してもあまり変化しないが、0.5から1.0の tc はかなり短くなる。これらの傾向は他の被験者でも同様に見られる。

図9-2は臨界持続時間（tc）の値をテスト光の混合率（$I_2/(I_1+I_2)$）の関数としてプロットしたものである。これは３人の被験者の平均値である。パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）であり、図中異なる記号はそれぞれの背景強度条件で得られた結果を示す（○、●、△はそれぞれ1000, 100, 10 tdの背景で得られた）。各条件（セッション）はそれぞれ４回ずつ繰り返されたので、各点は４８個の測定値の平均である。垂直の線は測定値の標準誤差を示している。ここでは図9-1で見られた傾向がはっきりわかる。背景強度条件間で多少差があるものの、これらの結果の一般的傾向はおよそ類似している。すなわち臨界持続時間は左端（青の単色光）で最も長く、混合率0.5に近づくにつれ短くなり、さらに混合率が0.5より大きくなるとほぼ一定の値をとる。赤／緑のテスト混合実験（実験Ｉ）で得られたＶ字型傾向はここでは見られない。可視スペクトル中、青の単色光の臨界持続時間が著しく長いことはすでに過去の研究において報告されている（Krauskopf & Mollon, 1971; Friedman et al., 1984; 川端, 1985; 川端・三星, 1985）。またKing-Smith & Carden (1976) は1000 Tdの白色背景上でスペクトル中の中波長領域の光（すなわ

ち黄色）に対する臨界持続時間が他の波長に比べ短いと報告している。したがってこのような青と黄のテスト光の統合時間における非対称性はあらかじめ予想できた。

実験Ｉではまたテスト光の混合率（mixing ratio）に関わらず背景の強度が増加するにつれて臨界持続時間が短くなるという結果が示されたが、この実験の混合率0.0のテスト光（青の単色光）についてはこの様な傾向が見られず、強度が100倍になっても臨界持続時間はほとんど変化しなかった。計算された臨界持続時間は10 tdの場合混合率0.0, 0.2, 0.33, 0.5, 0.66, 0.8, 1.0のときそれぞれ166, 116, 102, 105, 101, 107および106 msecである。100 tdの場合はそれぞれ、173, 88, 79, 65, 66, 63および74 msec、1000 Tdの場合、 157, 82, 54, 46, 47, 46および47 msecであった。閾上でほぼ白色に見える混合光（混合率0.5）と黄色の単色光（混合率1.0）及びその中間の混合率（0.66と0.8）の臨界持続時間は実験１での混合率0.5（閾上でほぼ黄色に見える赤と緑の混合光）の臨界持続時間（1000 Tdで42 msec、100 Tdで63 msec、10 Tdで108 msec）とほぼ一致する。

9-4. 考察

結果でみられるように青と黄の混合光の検出を媒介する系は明らかに赤と緑の検出系と異る。これらの結果はどの様に説明されるのだろうか。これは２つの反対色システム、青／黄システムと赤／緑システムの性質が異なるためと推測される。以下ではこのことを中心に考察する。

π1／π3検出系の時間統合特性

受容器（錐体）以後の視覚システムにおいて明るさと色という情報はある程度独立的に処理されていると考えられており、輝度システムと２つの反対色システムという並列システムが仮定されている（ King-Smith, 1991）。３種類の錐体受容器から送られてくる入力中Ｓ－錐体からの信号は、輝度システムへの連絡手段を持たない可能性が指摘されている（Mollon & Krauskopf, 1973; Boynton, 1979）。したがってＳ－錐体はその反応をより高次のシステムに伝達するのに必ず青／黄反対色システムを介さねばならないことになる（Mollon, 1977）。そのため時間統合特性もつねに青／黄の順応レベルに依存すると考えられる。この実験で主にＳ－錐体を刺激すると考えられる混合率0.0や0.2のテスト光（青の色味が強い光）で見られる特徴、つまり背景の強度に依存せずつねに統合時間が長く保

たれているという事実は、このような青／黄システムの時間統合特性によると思われる。実験Ｉ同様白色背景は青／黄システムを均衡状態（neutrality あるいはdepolarization）に保つ。このときシステムの順応は最も解除された状態と考えられる。赤／緑システム同様、青／黄システムの時間統合が均衡状態のとき最も長いとすれば（Wandell & Pugh, 1980b; 川端・三星, 1985）、このシステムの統合時間は白色背景の強度に関わらずつねに長く保たれていると解釈できる。また$\pi 1$／$\pi 3$（Ｓ－錐体）検出系は輝度システムに連絡していないため、ここでは実験Ｉで仮定した輝度システムの順応特性とそれにともなう時間統合の変化（すなわち背景強度の増加による統合時間の減少）は考える必要がない。青のテスト光と実験Ｉの赤と緑のテスト光は各条件中最も色システムの関与を受けやすい点では同じであるが幾分結果が異なる。すなわち前者では背景強度が増加しても臨界持続時間は変わらない。一方後者はわずかではあるが減少している。これは$\pi 1$／$\pi 3$検出系と異なり、$\pi 4$（Ｍ－錐体）、$\pi 5$（Ｌ－錐体）検出系が赤／緑システムだけでなく輝度システムにも連絡しているためであろう。

次にＳ－錐体受容器の順応について考えてみる。これまでの議論から短波長のテスト光が眼に入射すると、その信号は少なくとも２つの過程（サイト）を連続的に通過する。すなわち第１サイト（Ｓ－錐体）と第２サイト（青／黄システム）であり、信号はそのシステムの順応レベルに応じて弱められる（attenuation）。本実験において背景強度の増加に伴う閾値の上昇（10 Tdと1000 Tdではおよそ1.0 log単位の差がある）は第１サイトの順応のみに帰されると思われる。なぜなら第２サイトは白色背景では順応しないからである。しかし第１サイトの順応レベルの変化にもかかわらず、混合率0.0のテスト光の統合時間は変わらなかった。もし人の錐体がカメ（turtle）の光受容器（Bayler & Hodgkin, 1974）と同様にふるまうのであれば、第１サイトで1.0 log単位閾値を上昇させるほど強い背景はＳ－錐体を順応させるであろうし（Pugh & Mollon, 1980）、それによってＳ－錐体は時間特性を変え、敏捷性を増す（speed-upする）はずである（Friedman et al., 1984）。第１サイトの順応はＳ－錐体内で起こると仮定しているので、Ｓ－錐体から出力される信号はそのような特性を持つかもしれない。しかしπ_1／π_3系路全体の反応速度は、その系内で最も遅い構成素によって決まるであろう。したがって検出閾において臨界持続時間が長いという事実は、Ｓ－錐体からの信号が検出に至る前に長い統合時間を持つシステム（青／黄システム）に媒介されていることを示す根拠となる。一般に色システムを介してなされる検出は、輝度システムを通してなされる検出より遅い時間特性を持つと仮定されている

(Kelly, 1974; King-Smith & Carden, 1976) ので、輝度システムに連絡手段を持たないπ_1／π_3系による検出の統合時間は、他のπ4やπ5系を介した検出の統合時間に比べ、強い背景条件でも著しく長いのであろう。

青／黄反対色システムの減算処理と時間統合

一方、黄色の単色光（混合率1.0）の統合時間はどの様に解釈されるだろうか。過去の研究において黄色の波長領域は可視スペクトル中最も色システムの貢献が少ないとされてきた（例えば Wagner & Boynton, 1972; Ingling & Tsou, 1977）。まず赤／緑システムの分光感度特性を考えれば、このシステムがその波長領域の光に対して最も感度が悪いことがわかる（Hurvich, 1981）。つぎにInglingらは閾上事態に比べ閾値事態では青／黄システムの中波長領域（緑から黄の領域）に対する感度が低下すると報告している（Ingling & Tsou, 1977; Ingling, 1977; Ingling & Martinez-Uriegas, 1985）。一方赤／緑システムの感度は短波長領域（青から紫の領域）で低下するが、これは直接この実験に関係しない。この説に従えば黄の単色光の検出閾は、ほとんど輝度システムによって決定されると考えてよい。よって黄の単色光の時間的統合はほぼ輝度システムの順応特性によって決まる。Regan & Tyler (1971) によれば輝度システムの統合時間は短く、色システムの統合時間は長いと仮定しているので、King-Smith & Carden (1976) は強い背景上中波長領域で臨界持続時間が短いのは、輝度システムの時間特性の影響が強いためとしている。実際この実験では、白色背景の強度の増加に強く依存して臨界持続時間は短くなっている。これは実験Ｉで仮定した輝度システムの順応レベルによる時間統合の変化と一致する。

次に混合光の時間統合特性についてはどのように解釈されるであろうか。たとえば混合率0.5のテスト光（青／黄の色相等価点に位置する）は、Ｓ－、Ｍ－およびＬ－錐体のすべてを刺激し、したがってこれらの受容器を起点とする３つの検出系のすべてを活性化するはずである。この光を検出する系の時間統合はなぜ黄色の単色光の時間統合と同じ特性を示すのだろうか。青／黄システムの拮抗的相互作用を仮定しないで、この結果を説明するのは困難である。つまり青／黄システムへのＳ－錐体の入力は、逆の極性を持つＭ－錐体とＬ－錐体の和の入力とおよそ均衡しているため、結果とし青／黄システムは活性化せずその出力はほとんどゼロとなる。一方赤／緑システムもＬ－錐体とＭ－錐体の入力が均衡しているためやはり活性化しない。２つの反対色システムの出力がほとんどないため、検出は輝度システムのみに依存する。よって強度に依存する輝度システムの順応レベルに対

応して統合時間が短くなるのであろう。

ここで青／黄システムの介在を示す他の証拠をあげてみよう。たとえば図9-2をもう一度見ると、曲線が混合率0.5の点を境にして、異なる形状をとっていることがわかる（ちょうど実験１の1000tdの条件で得られたＶ字型曲線の右半分を押し下げたようである）。かりに時間統合が青／黄システムを介さず、Ｓ－錐体とＭ－錐体（あるいはＬ－錐体）という受容器レベルでの統合特性によってのみ決まるとしよう。たとえばＳ－錐体の統合時間は長く、Ｍ－（Ｌ－）錐体の統合時間は短いとする。そのときこの実験で用いられた様々な混合率のテスト光の統合時間は、各錐体間の出力配分にしたがって決まると考えらる。したがって曲線の形状は、青と黄の単色光の統合時間を結んだ直線に近似するはずである。しかし実際にはそうならなかった。やはり時間統合は受容器レベルの順応特性だけで決まるものではない。以上の考察から、青／黄反対色システムも赤／緑システム同様、時間的統合特性に重要な影響を及ぼしていると結論できる。ただし赤／緑システムとはいくぶん介在のしくみが異なっている。このような青／黄システム（あるいはπ_1／π_3系）の特異性がこの結果に反映していると結論することができよう。

その他の問題

Friedman et al., (1984) が報告したπ_1／π_3系の統合時間が背景強度レベルに依存しない、すなわち輝度システムあるいは受容器の順応に依存しないという事実は我々の結果と一致する。しかしKrauskopf & Mollon (1971) の報告では、430 nmのテスト光の臨界持続時間は600 nmの背景強度の増大により短くなっている。Friedmanらの指摘によるとKrauskopf & Mollon (1971) の事態では、検出はπ_2メカニズム[1]によっていると考えられる。このπ_2メカニズムはπ_1／π_3系のような２段階の順応過程が仮定されていないので（Friedman et al., 1984）直接Ｓ－錐体の特性を反映する可能性があり、この系路で捉えられた場合臨界持続時間が強度レベルに依存して短くなることも考えられる。Mitsuboshi, Kawabata & Aiba (1987)は様々な強度の白色背景上（1000, 100, 10 td及び絶対閾）で、

---

1) Stilesによると、π_2メカニズムは主に絶対閾事態で、450nm以下の光の検出を仲介すると仮定されている。しかし非常に導出が困難であり、被験者によっては現われないことも多く、あまり研究されていない。π_2メカニズムが現われない被験者では、絶対閾におけるテスト光の検出はπ_1により行なわれると考えられる。

450 nmのテスト光の臨界持続時間を測定している。それによると、0 td（絶対閾）から10 tdに強度が増えるとき、臨界持続時間は減少するが、それ以上強度が上昇しても臨界持続時間はそこからほとんど変化しない。この低強度での臨界持続時間の減少もまた、検出がπ_2メカニズムによってなされたためと考えることができるかもしれない。

青／黄システムの分極化が統合時間に及ぼす影響についてはいくつかの研究間で多少食い違いがみられる。この実験では青／黄システムの分極化を扱っていないので直接関係しないが、Friedman et al. (1984) の結果は青／黄システムの分極化による統合時間の変化を認めていない。しかし我々はは青／黄システムの分極化による統合時間の変化を仮定しており (Mitsuboshi et al., 1987) 、青／黄システムの分極化（順応）と統合時間の関係については今のところ統一的見解は得られていない。

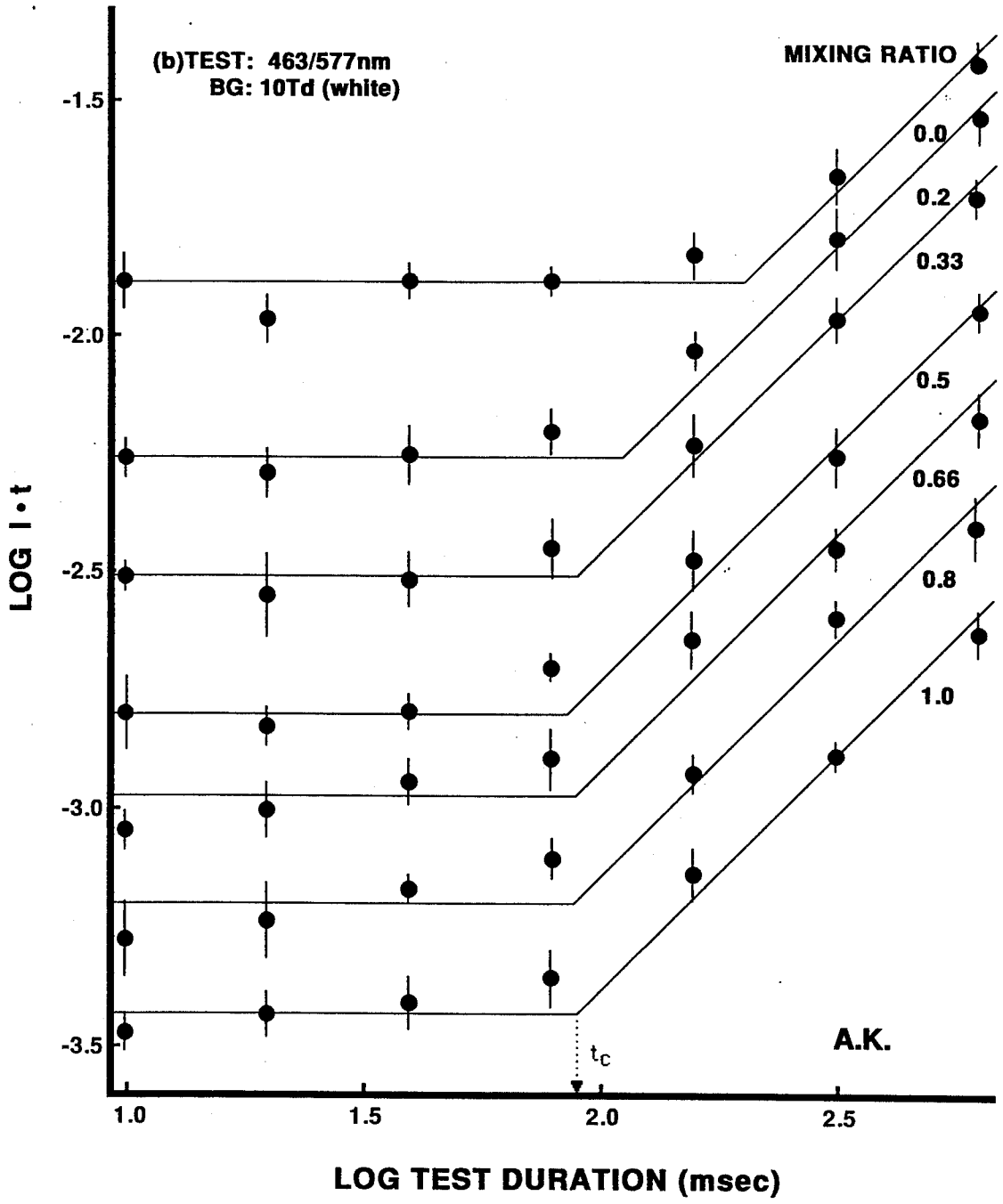


図9-1a.　463／577 nm条件，背景強度10 Tdにおける閾値の結果．テスト刺激の持続時間（t）の関数としての閾値（I）と持続時間（t）の積をそれぞれ対数でプロットしてもの．被験者A.K.の結果．パラメーターはテスト光の混合率．各曲線は図を見やすくするため一番上のものを除いて，下方向に一定の間隔でずらしてある．垂直線は標準誤差．臨界持続時間は図中傾き０と１の交点で示される．臨界持続時間は混合率0.0とき（青の単色光）最も長い．

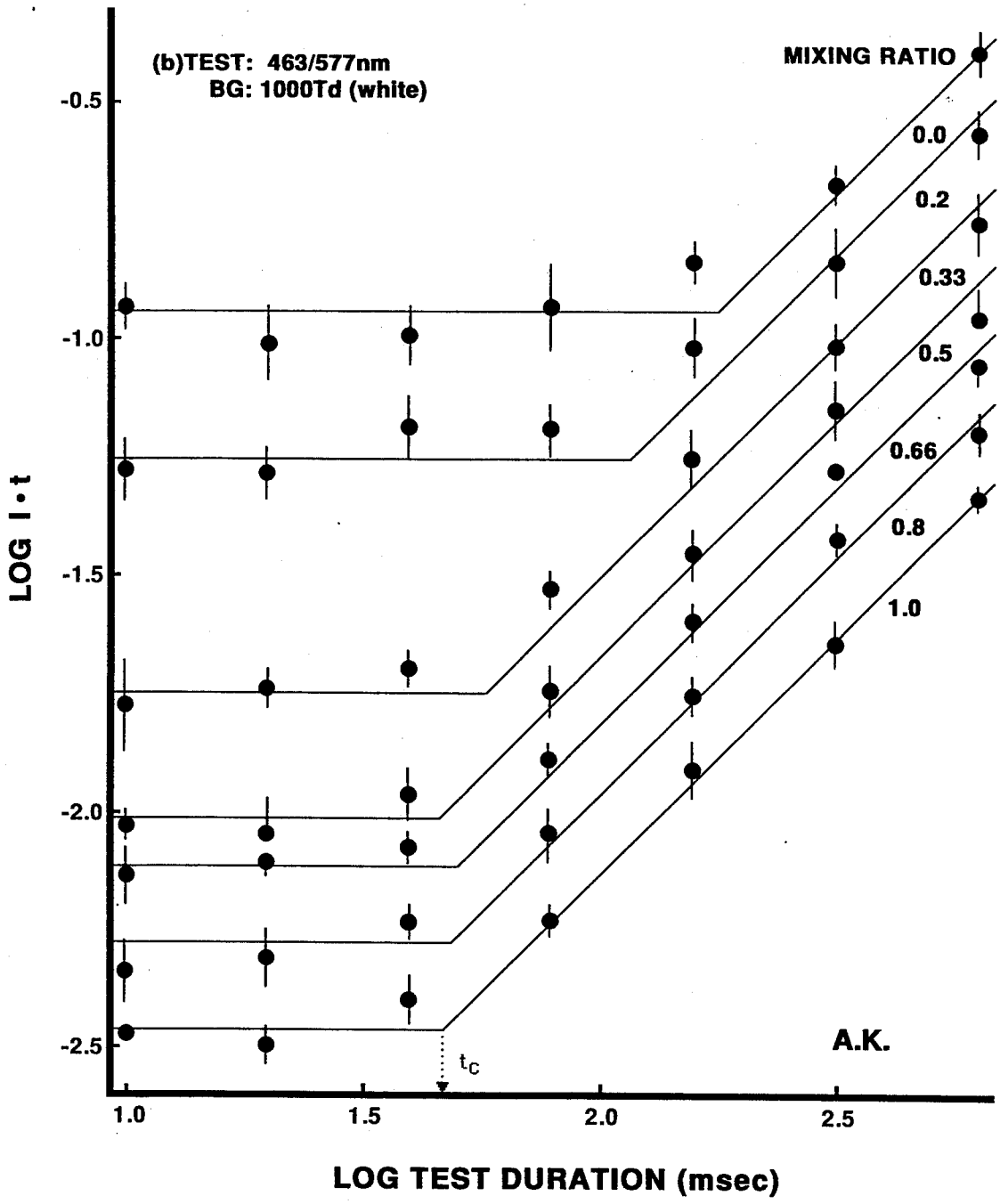


図9-1b.　463／577 nm条件，背景強度1000 Tdにおける閾値の結果．他の条件は10 Tdの場合と同じ（図8-4aを参照のこと）．テスト光の混合率0.0の臨界持続時間とその他のものの差が10 Tdの場合よりも大きい．

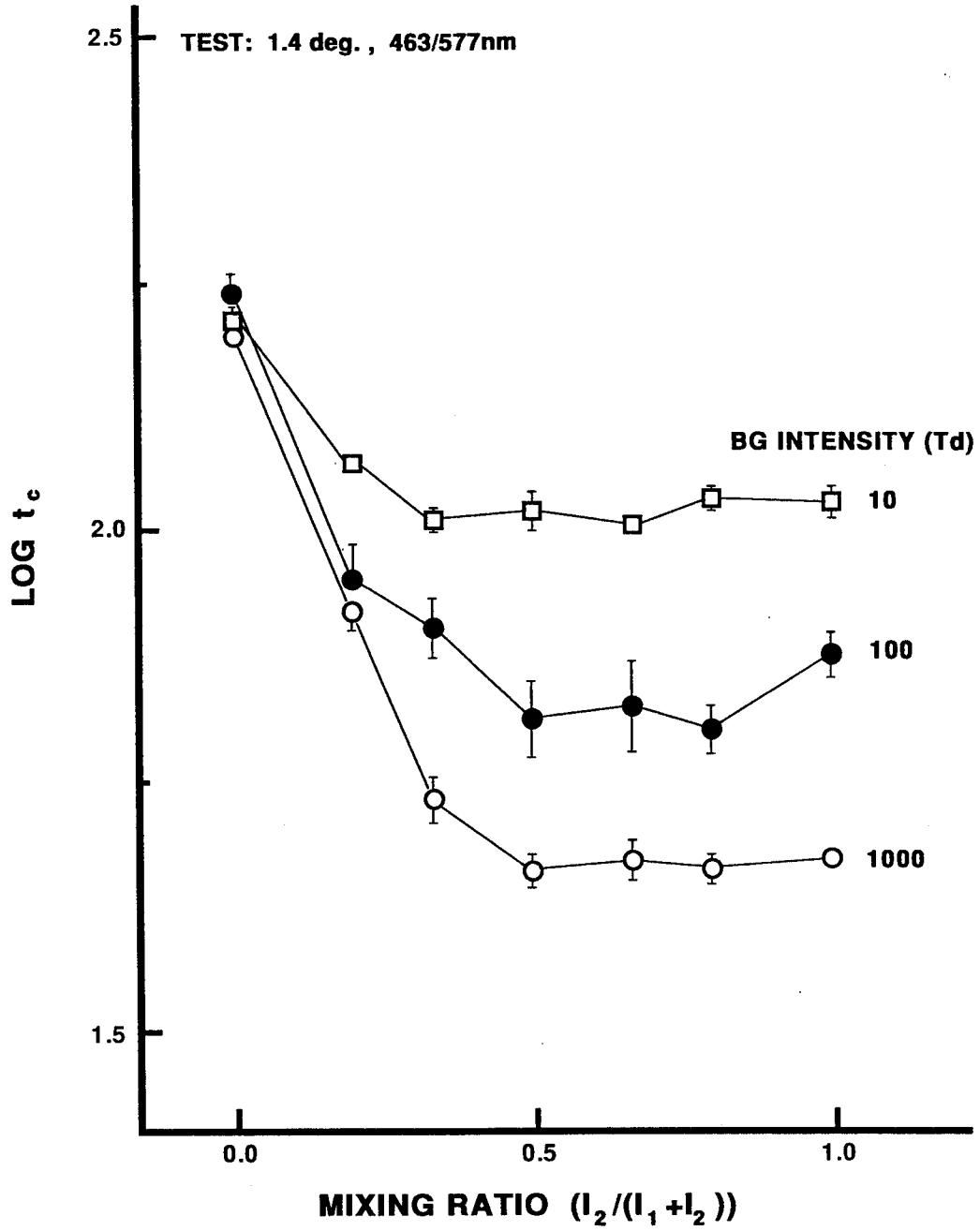


図9-2. 463／577 nm条件における臨界持続時間の結果．図9-1で評定された臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○、●および□はそれぞれ1000, 100および10 Tdの白色背景で得られたものである．各々の記号は４人の被験者の平均であり，計64個の測定値の平均である．垂直線は測定値の標準誤差を示している。

10章　実験Ⅲ：　２色型および異常３色型視覚の時間統合特性

10-1. はじめに

正常な３色型色覚を有する被験者によって行なわれた実験ⅠおよびⅡでは、視覚系の時間統合特性について以下のような仮説がたてられた。すなわち時間統合の臨界持続時間は、従来のモデルのように受容器レベルの順応（順応状態は光量子の吸収量に依存する）にのみ依存するのではなく、受容器後の神経系（輝度システムと２つの反対色システム）にもまた影響を受ける。それらは例えば反対色システムの分極化（順応）や輝度システムの順応であり、また反対色システムと輝度システムの検出における相対的寄与率の変化であった。この章の目的のひとつはこの仮説を検証することである。そのためにここでは正常３色型以外の視覚系における時間統合特性について実験的に検討する。

たとえば２色型視覚についての知識は、正常３色型視覚の機構を明らかにする手がかりを与えるくれる（Ruddock, 1991）。一般に正常者が設定した２分視野の等色は、２色型の人もこれをよしとするが、２色型の人が設定した等色を正常者は必ずしもよしとしない。この現象は正常者が持っている色覚機能の一部を２色型の人が持っていないことを示している。２色型視覚には様々なタイプがあるが、各々が正常者の色覚機能のうちの異なる部分を持っていると考えれば（King-Smith, 1991）、このより単純な色覚系を個別に検討してそれらの結合として正常３色型の視覚系を捉えることも可能であろう。一般に正常３色型以外の人は、網膜の視物質を含む光受容器から大脳に至る神経系内の一部に変異があると考えられており、その研究は古くから心理物理学の領域で一つの分野を形成している（詳細はHurvich, 1972を参照）。しかしこの中で色の見え等を扱った研究は多いが、それ以外のたとえば解像度や運動などの視覚特性について検討したものはあまりない（King-Smith, 1991; Cavangh, 1991）。この論文のテーマである時間統合特性を扱った研究も非常に少ない（Dain & King-Smith, 1981; Friedman et al., 1984）。実際色覚異常の症状の多様性を考えると、これらの機構の解明にはまだ多くの研究を要するであろう。

我々が正常３色型の視覚系から得た知見から類推できるのは、もし時間統合特性が輝度システムや反対色システムを含む複合的システムにより決定されているのなら、その一部に変異を持つ色覚異常者の時間統合特性は、全体的あるいは部分的に正常者のそれとは異

なる可能性があるということである。色覚異常は様々なタイプに分類されているので、そのタイプごとにそれぞれの時間統合特性を検討することが望ましい。また同じタイプに分類されたとしてもその症状には程度の差があることが多く、これは特に異常３色型の場合顕著である。したがってこのような場合には、その症状の程度と時間統合の変化の度合についても考える必要がある。

現在色覚異常を説明するためのモデルとして有力なのは、錐体視物質の欠損及び変異を前提としたモデル（Rushton, 1963; 1965a; 1970）と反対色システムの異常を前提としたモデル（Hurvich, 1972; 1981）であるが、この両者は必ずしも競合するものではない。前者では２色型視覚（Dichromatism）は３タイプの錐体視物質（cone pigment）のどれか１つを欠いているとされ（Rushton, 1963; 1965a; 1970）、異常３色型視覚（Anomalous trichromatism）は、どれか一つの分光吸収特性が正常者の錐体視物質と比べ変性しているとされる（Alpern and Torii, 1968b, c; Rushton, 1970; Rushton et al., 1973a, b; Piantanida and Sperling,1973a; b; Alpern and Wake, 1977; Yasuma and Ichikawa, 1979）。一方後者では２色型第１及び第２視覚は赤／緑反対色システムが、２色型第３視覚は青／黄システムが欠損しているとされる。また３色型第１及び第２視覚は赤／緑システムの分光感度が正常のそれと比べて変異しているためであり、３色型第３視覚は青／黄システムのそれが異なっているためである(Hurvich, 1972; 1981)。実験の結果がこのような枠組みで説明可能かどうか検討することもこの章の目的の一つである。実験ＩとⅡの結果では、２つの反対色システムと輝度システムの両方が視覚系の時間統合特性に介在している。検出においてこの３つのシステムが関与するとする考え方(例えば Guth, 1965;1967)は、Hurvich らの伝統的な反対色説に関する一連の研究（詳細はHurvich, 1981を参照のこと）に影響を受けている。つまり色覚異常における後者のモデルと深い関わりがある。

ここでは２色型視覚の下位区分の内２タイプと異常３色型視覚の下位区分２タイプの計４タイプの被験者について、その時間統合特性が正常３色型の視覚系とどのように異なるかを検討した。このため実験は正常３色型で用いられたのと同じ条件で行われた。

10-2. 方法

装置と刺激

装置および刺激は実験Ｉと同じである(８章の装置および刺激の項を参照のこと)。テス

ト光の２つの成分 T_1（λ_1=502nm）と T_2（λ_2=640nm）の波長は、502／640 nm条件（赤／緑条件）と463／577 nm条件(青／黄条件)の２組を用いた。この波長は正常３色型の被験者から得られたユニーク色を基準にして設定した。実際には実験ＩおよびＩＩに参加した計５名の被験者の平均値を用いた。混合率（$I_2/(I_1+I_2)$）0.5もまた同様に、色覚正常者が実験Ｉにおいて赤と緑の色相を互いに最も良く打ち消しあうように設定した強度値（I_1とI_2）、および実験ＩＩで青と黄の色相を最も良く打ち消し合うように設定された強度値がそのまま用いられた。これも５人の正常３色型の被験者の平均である。以下、他の混合率（$I_2/(I_1+I_2)$）も実験ＩおよびＩＩと同様の手続きで設定された。この実験で用いられた白色背景の強度は被験者によって多少異なるが、全体として10, 100, 1000 Tdの３条件が用いられた。

被験者

全部で８名の被験者（J.K., K.A, K.H., T.T., K.N., O.T., G.I.及びT.M.）がこの実験に参加した。実験に先立ち全ての被験者に対して、色覚の型を判断する検査を行った。使用した検査は100色相配列検査器（ND-100 hue test, （財）日本色彩研究所）、ナーゲル型アノマロスコープ（Nagel-type anomaloscope, 日置式、半田屋（株））である。またマックスウェル視光学系装置を用い、必要に応じて各々の被験者の絶対閾値による視感度曲線（一般に第１色覚異常者は正常者に比べ長波長側における感度が極めて低い、一方第２色覚異常は正常者とほぼ同じ）およびスペクトル中の中性点（neutral point）を調整法によって測定した（直径 1°, 200 msecのテスト光を用いた）。これらの詳しい結果については川端（1988）およびKawabata（1990)を参照のこと。

これらの検査結果を基にして、８人の被験者はそれぞれ以下のように分類された。まず被験者T.M.とK.A.はアノマロスコープの均等値のグラフの傾向（全ての混色目盛りの条件で均等が起こり、かつ第１異常の均等線にほぼ一致する）および100色相配列検査のパターングラフの傾向（水平方向での誤りが極端に大きい）から２色型第１視覚（protanope: いわゆる赤色盲）と診断された。中性点は２人とも存在し、T.M.で493 nm, K.A.では490 nmであった。また被験者J.K., O.T.とT.T.はアノマロスコープの均等値のグラフの傾向（全ての混色目盛りの条件で均等が起こり、かつ第２異常の均等線にほぼ一致する）および100色相配列検査のパターングラフの傾向（水平方向よりやや左上とやや右下での誤りが極端に大きい）から２色型第２視覚（deuteranope: いわゆる緑色盲）と診断された。中性点は３人とも存在し、J.K.で500 nm, O.T.では495 nm, T.T.では497 nmであった。被験者K.H.

とK.N.は、100色相配列検査のパターングラフの傾向（水平方向か、あるいはそれよりよりやや左下とやや右上での誤りが極端に大きい）では２色型第１視覚に近い傾向を示したが、アノマロスコープの均等値のグラフでは２色型視覚とは異なる傾向を示した（ある特定の混色目盛りでしか均等しないが、正常者のそれとは異なっている）。また２人ともスペクトル中に中性点が存在せず、したがって彼らは３色型第１視覚（protanomalous trichromat: いわゆる赤色弱）と診断された。最後に被験者G.I.は、100色相配列検査のパターングラフの傾向（水平方向よりやや左上とやや右下での誤りが極端に大きい）では２色型第２視覚に近い傾向を示したが、アノマロスコープの均等値のグラフでは２色型異常とは異なる傾向を示した（ある特定の混色目盛りでしか均等しないが、正常者のそれとは異なっている）。またスペクトル中に中性点が存在せず、したがって彼は３色型第２視覚（deuteranomalous trichromat: いわゆる緑色弱）と診断された。

全ての被験者が、この種の実験に習熟していなかったため、本実験に先立ち数回の練習試行を行った。また被験者には実験の目的は知らされていない。

手続き

被験者はかみ板で顔面固定をし、約20分間の暗順応及び５分間の刺激への再順応の後、実験が開始された。手続きは実験ＩおよびⅡとほぼ同様である（８章、「手続き」を参照のこと）。各々のセッションは３つの背景条件の内の１条件からなり、７条件の混合率の各々（呈示順はランダム）に対して６条件の持続時間（テスト光の）を持つテスト光を提示しそれぞれ閾値を求める。閾値は調整法で測定された。測定は４回繰り返されるので１セッションは７×６×４＝１６８試行である（所要時間は４時間）。被験者はこの種の実験に習熟していないため１セッションは長時間に渡った。そのためセッション内で一回休憩時間を設けた。休憩後は再度暗順応および刺激への再順応をした後に実験が再開された。

10-3. 結果

得られた結果は実験ＩおよびⅡと同じ方法で分析され、各混合率（mixing ratio）ごとに臨界持続時間が求められた。

2色型第1視覚

図10-1は直接得られた結果の一部である（502／640 nm条件、被験者T.M.）。(a)は背景強度が10 Td, (b)は1000 Tdのときの結果である。テスト光の持続時間（t）を縦軸に、閾値（I）と持続時間（t）の積を縦軸にそれぞれ対数でプロットしてある。パラメーターはテスト光の混合率である。各混合率の結果は図を見やすくするため一番上のものを除いて、下方向に一定の間隔でずらしてある。垂直線は標準誤差である。臨界持続時間（tc）は傾き0と1の直線の交点で示されている。これを見ると臨界持続時間はテスト光の混合率にはあまり影響を受けない。また背景の強度が増加すると臨界持続時間は短くなる。

このような傾向は図10-2と図10-3をみるとさらに明かである。これらの図は混合率（$I_2/(I_1+I_2)$）の関数として臨界持続時間（tc）をプロットしたものである。502／640 nm条件（赤／緑条件）の結果である。図10-2と10-3はそれぞれ2色型第1視覚の被験者T.M.とK.A.の結果であり、図中異なった記号はそれぞれ異なる背景強度条件で得られた結果を示す（○, ●及び□はそれぞれ1000td, 100 td, 10 tdの背景で得られた結果である）。また比較のために各図には色覚正常者の結果（実験Ⅰの4名の被験者から得られた値の平均）も表示されている。被験者K.A.は混合率0.66, 0.8及び1.0のテスト光（主に赤の成分から成る光）を用いたとき1000 tdの背景では持続時間20 msecのテスト光の閾値を測定することができなかった。このため臨界持続時間はその他の持続時間の5つの閾値から推定されることになり、信頼度の問題からデータよりはずした。一方被験者T.M.は全ての条件で閾値の測定が可能であった。

図から、正常3色型にみられた臨界持続時間（tc）の混合率に選択的な傾向がみられないことがわかる。これは背景強度にかかわらずそうである。2人の被験者の傾向はほぼ一致している。例えば色覚正常者の場合1000 tdの背景条件で混合率に選択的な傾向が最も顕著にみられた（混合率が0.0及び1.0のとき臨界持続時間はそれぞれ 97, 112 msec であるのに対し0.5では42msecである）。しかしT.M.とK.A.にはそのような傾向は見られず、どの条件でも一様に短くなっている。1000 Tdの背景では、T.M.の場合すべての混合率で臨界持続時間は50 msecから58 msecの範囲内にある。K.A.は52 msecから58 msecの範囲内にある。一方10 Tdの背景条件では、臨界持続時間は色覚正常者とほぼ同じレベルとなっている。T.M.は101 msecから125 msecの範囲でK.A.は115 msecから155 msecの範囲であり、正常者の値（108 msecから145 msecの範囲）とほぼ一致する。

また色覚正常者の場合と同様、背景強度が増加するにつれ臨界持続時間が短くなるとい

う傾向がみられた。しかし正常者の場合この効果は混合率に選択的であった。つまり減少の度合は混合率0.5のとき一番大きく、0.0や1.0のときには非常に小さい。2色型第1の被験者の場合減少はかなり大きく、しかも一様である。全ての混合率で、正常者の混合率0.5の減少度（正常者では最も臨界持続時間の減少の程度が大きかった）とほぼ一致する。これは正常者では非常に減少度が低い混合率0.0や1.0においても例外ではない。

図10-4は463／577 nm(青／黄条件)の結果である。やはり混合率（$I_2/(I_1+I_2)$）の関数として臨界持続時間(tc)をプロットしたものである。これは被験者T.M.の結果であり、図中異なった記号はそれぞれ異なる背景強度条件で得られた結果を示す(○および□はそれぞれ1000 Tdと10 Tdの背景で得られた結果である)。また比較のために各図には色覚正常者の結果(実験Ⅱの3名の被験者から得られた値の平均)も表示されている。混合率0.0, 0.5および1.0の3条件しか行なわなかったが、この2色型の被験者の結果は、非常に良く正常3色型の結果に一致する。評定された臨界持続時間は1000 Tdの背景では混合率0.0, 0.5および1.0に対し146, 55, 49 mescであり、10 Tdでは178, 115, 135msecであった。

2色型第2視覚

図10-5と図10-6はそれぞれ2色型第2視覚の被験者のうちO.T.とT.T.の結果である（502／640 nm条件）。これらの図も混合率（$I_2/(I_1+I_2)$）の関数として臨界持続時間（tc）をプロットしたものである。2人の被験者の結果はほぼ一致している。またここでは示さなかったがもう一人のJ.K.の結果も彼らと同様の傾向を示した。2色型第2の結果は2色型第1の結果（図10-2および10-3）とほぼ同様の傾向がみられた。すなわち臨界持続時間は混合率に依存せず、正常者のような選択性はみられない。1000 Tdの背景上では全ての混合率で臨界持続時間は3人の被験者とも36 msec から47 msecの範囲内にある。背景が弱くなってもこの曲線の形状は変わらない。被験者O.T.の場合10 tdの背景で臨界持続時間は102 msecから160 msecの範囲内にある。

ここで2色型第1の2人と2色型第2の3人の計5名の結果はほぼ同じ傾向を示したので、これらのデータを平均して正常者の群と比べるのは有効であろう。2色型の場合、臨界持続時間は混合率に依存しないので各強度ごとに平均をとるとそれぞれ1000 Tdで42 msec, 100 Tdで73 msec, 10 Tdで128 msecであった。これは4名の正常3色型の混合率0.5の臨界持続時間に近く（1000 Tdで43 msec, 100 Tdで65 msec, 10 Tdで110 msec）、統計的に有意差がない。

3色型第1視覚

図10-7は3色型第1視覚の被験者K.N.の結果である（502／640 nm条件）。混合率（$I_2/(I_1+I_2)$）の関数として臨界持続時間（tc）をプロットしたものである。もう1人のK.H.は1000 Tdの背景条件のみおこなったが同様の結果が得られた。2色型異常と同様、混合率に選択的な傾向は1000 Tdの背景上でも見られない。1000 Tdの条件で被験者K.H.の場合は49 msecから59 msecの範囲であり、K.N.の場合は42 msecから55 msecの範囲である。K.N.の場合10 tdの背景条件で臨界持続時間は98 msecから136 msecの範囲である。また背景強度の増加にともなう臨界持続時間の減少傾向はみられる。

3色型第2視覚

図10-8は3色型第2視覚の被験者G.I.の結果である（502／640 nm条件）。混合率（$I_2/(I_1+I_2)$）の関数として臨界持続時間（tc）をプロットしてある。

他の色覚のタイプといくぶん異なり、やや混合率に選択的な傾向が1000 Tdの背景上で見られる。ただし正常者にみられるほど顕著なものではない。混合率0.8や1.0（赤味の強い光）のテスト光では臨界持続時間は比較的長い。一方緑の単色光の臨界持続時間はそれほど長くない。また持続時間が最低となる混合率は0.66で正常者の0.5よりもやや赤味が強い。それでも1000 Tdの背景では臨界持続時間の範囲が最低39 msec（混合率0.66）から最高76 msec（混合率1.0）までとほぼ倍近くの違いはある。背景強度の増加にともなう臨界持続時間の減少傾向はみられる。

10-3. 考察

2色型視覚と赤／緑反対色システム欠損説

結果で見てきたように赤／緑条件で2色型第1視覚と第2視覚はほぼ同様の傾向を示したが、色覚正常者のそれとは明らかに異なっている。これらの結果はどのように説明されるだろうか。正常3色型視覚では背景強度の増大に伴う臨界持続時間の減少と強い背景上での臨界持続時間の混合率に対する選択性という2つの特徴がみられた。前者は受容器レベルでの順応あるいは輝度システムの順応によって、後者は反対色システムの介在によって起こると考えられる。2色型視覚の結果はそのうち混合率に選択的な傾向がみられない。したがってその時間統合特性には正常者のように反対色システムが影響を及ぼさないと考

えられる。つまり２色型第１および第２の視覚系には赤／緑反対色システムが欠落しているのではと推測される。Dain & King-Smith (1981)は黄緑 (556 nm) の1000 Tdの背景上で赤のテスト光 (674 nm) を用いて２色型視覚の統合時間を測定している。それによると彼らの臨界持続時間は50 msec前後で正常３色型の約100 msecよりも短い。この結果は赤／緑システム欠損説を支持する。

正常３色型視覚は分光感度の異なる３タイプの錐体を持つ。それぞれの分光感度はその外節に含まれる錐体視物質のスペクトル吸収特性によって規定されている (Rushton, 1963; 1965; Marks et al., 1964; Brown & Wald, 1963a, b; Rushton, 1969; Tomita et al., 1967) 。受容器レベルで２色型第１視覚は長波長視物質 (赤感光性) を、第２視覚は中波長視物質 (緑感光性) を欠いているという説は欠損説 (loss, or reduction hypothesis) と呼ばれる。Rushtonは網膜濃度測定装置を用いて２色型視覚の被験者における錐体視物質の分光吸収特性を測定している。それによると第１視覚は赤感光性錐体視物質 (erythrolabe) を、第２視覚は緑感光性錐体視物質 (chlorolabe) を欠いていることを示唆する結果を得ている (Rushton, 1963; 1965; 1970) 。我々の結果はこの欠損説で説明可能だろうか。この説によれば２色型第１視覚 (赤色盲) は中波長と短波長 (青) の２つの視物質を保持していると考えられる。したがってこの実験のように640 nmと502 nmという中長波長領域の単色光及びその混合光の検出という事態では、おそらく中波長視物質を含む錐体 (Ｍ－錐体) およびそれを起点とする系 (Stilesのπ_4メカニズム) だけで検出が媒介される。同様に２色型第２視覚では長波長視物質を含む錐体 (Ｌ－錐体) およびそれを起点とする系 (Stilesのπ_4メカニズム) だけで検出が媒介される。一方３色型視覚の場合はこの両方の系が検出に関与するが、赤の単色光などの長波長光 (混合率1.0およびその近傍) はほぼ独占的にＬ－錐体系によって、緑の単色光などの中波長光 (混合率0.0およびその近傍) はほぼ独占的にＭ－錐体系によって媒介されるであろう。もしこれが正しければ各々の２色型視覚のＬ－およびＭ－錐体系の時間統合は正常者のそれらの時間統合と一致するはずである。しかしこれは正しくない。たとえば1000 Tdの条件では２色型視覚の統合時間は正常者の混合率0.0及び1.0近傍の統合時間の半分程になっている (とくに２色型第２視覚の場合には半分以下である) 。また実験Ｉ (正常３色型の結果) の610 nm／640 nm条件 (図8-6参照のこと) ではすべてＬ－錐体系によって刺激の検出が媒介されると考えられるが、その統合時間はすべての混合率で107 msecから124 msecの範囲にあり、やはり２色型第２視覚の被験者より倍以上長くなっている。これらの傾向は２色型第１視覚のＭ－

錐体検出系と正常者のそれ、あるいは２色型第２視覚のＬ－錐体検出系と正常者のそれが時間統合特性において明らかに異なっていることを示している。錐体視物質の欠損説だけではこの正常３色型と２色型の統合時間の不一致を説明することはできない。あきらかに正常者の検出系内には、２色型視覚にはみられない長い統合時間を持つ構成素が含まれている。

実験Ｉでは混合率0.0と1.0のテスト光（赤と緑の単色光）の統合時間は受容器の順応だけでなく赤／緑反対色システム（輝度システムに比べ遅い時間統合特性を持つと仮定される）の影響を受けていると仮定された。この赤／緑システムが２色型視覚の検出系では欠如していると仮定すれば、上で述べた２色型視覚と３色型視覚における統合時間の不一致やDain & King-Smith (1981) の結果はうまく説明できる。なぜなら正常３色型視覚において最も赤／緑システムの影響が少ないと考えられる混合率0.5の統合時間と、２色型異常のほぼ全ての混合率における統合時間がほぼ一致するからである。実際３つの背景条件のすべてでこの２つのグループ間で統計的な有意差がなかった。

また２色型視覚の場合、白色背景の増加につれて臨界持続時間はすべての混合率に対し一様に減少している。減少量は一般に正常３色型に比べ大きい。３色型では減少量は混合率に選択的であり、赤／緑システムの影響が大きい赤や緑の単色光では少ない。３色型で最も臨界持続時間が減少するのは混合率0.5のテスト光であるが、この減少量と２色型のすべての混合率における臨界持続時間の減少量もほぼ同じである。このように２色型の時間統合特性は、３色型の混合率0.5の時間統合特性によく一致する。赤／緑システムが欠落しているため、どの混合率のテスト光も検出においてこのシステムの比較的長い統合時間の影響も受けない。したがって２色型の時間統合特性は輝度システムの順応レベルによってのみ決まっていると結論できる。輝度システムの順応レベルはほぼ受容器(第１サイト)の順応レベルを反映するので、背景の強度に比例して順応が進む。したがって臨界持続時間は背景強度の増加につれて単調に減少すると類推され、実際そのようなな傾向がみられた。

ここでは２色型の視覚系における反対色システムの欠損説を支持すると思われる現象をあげてみよう。一つは２色型の色の見えである。例えばスペクトル中の単色光に限れば中性点を境にしてそれより短波長の光はほぼ青に、それよりも長波長の光はほぼ黄色に見えていると思われる（池田，1980）。したがって２色型異常がみる色には緑／赤という対は存在しない（これが第１及び第２異常をまとめて赤緑色盲と呼ばれる所以である）。この実験に従事した５人の２色型の被験者も赤と緑成分を様々な率で混合したテスト光の色味

を見分けることはできなかった。これと関連してJameson & Hurvich (1955) は色の見えにおいて赤／緑および青／黄反対色システムの分光感度を定量化したが、彼らが用いた色相打ち消し法 (hue cancellation method) により導出されたクロマティックバレンスは正常者の場合赤／緑、青／黄および白／黒 (明るさを表す) 関数の３つだが、２色型第１及び第２異常では赤／緑関数が欠けており、閾上において赤／緑システムの出力が示されていない (Hurvich, 1972; 1981) 。このような現象は２色型視覚の赤／緑システムの欠損説でうまく説明でき、統合時間における我々実験結果についても同様である。

いずれにせよRushtonらの視物質欠損説はほぼ確実なので(Alpern & Torii, 1968a, b; Rushton,1970; Rushton et al.,1973a,b; Piantanida & Sperling, 1973a,b; Alpern & Wake,1977; Yasuma & Ichikawa,1979)、問題はそれが十分条件かどうかである。今回の結果も含めて２色型視覚の時間統合を扱った研究(Dain & King-Smith,1976; Kawabata,1990)は視物質の欠損という条件だけでは十分でなく、赤／緑反対色システムの欠損も必要であることを示している。少なくとも現在までに確認されている中長波長光を検出する２色型視覚の時間統合特性は、輝度システムの順応特性だけで説明可能である(Kawabata,1990)。

２色型視覚と青／黄反対色システム

463／577 nmの青／黄条件では２色型視覚の統合時間は正常３色型のそれとほぼ同じ傾向を示した (図10-4) 。赤／緑条件の場合と違って、被験者T.M.は様々な混合率の青と黄のテスト光の色相の違いを閾上で見分けることができた。また青／黄色相等価点における混合率も正常者とほぼ同じ率であった。少なくともこの２色型第１の被験者において青／黄反対色システムは正常者と同様に機能しているようである。Friedman et al. (1984) は２色型視覚のπ1／π3系の２過程順応が正常３色型と同じであると報告している。また２色型視覚のπ1／π3系については他の多くの特性ついても正常３色型と同じようである (Alpern & Zwas, 1979; Watkins, 1969a, b) 。青の単色光 (混合率0.0) の臨界持続時間の不変性はＳ－錐体系 (π1／π3系) が輝度システムと連絡しておらず、青／黄システムを介してのみ検出に関与するという事実 (Boynten, 1979; Pugh & Mollon, 1979) によって説明可能である。この光の時間統合は青／黄システムの順応レベルによってのみ決まる。正常３色型の場合、青／黄システムの順応はＳ－錐体からの入力と、それとは逆の極性のＭ－錐体とＬ－錐体の和の間の減算結果に依存する。しかし２色型第１視覚のT.M.はＬ－錐体視物質を欠いているので、この場合青／黄システムの順応はＳ－錐体からの入力とそ

れとは逆の極性のM－錐体の間の減算結果に依存するのかもしれない[1)]。白色背景の強度が変わってもこの減算結果は変わらないので、青／黄システムの順応レベルは変化せず時間統合も変わらないのであろう（Kawabata & Aiba, 1990）。

一方、混合率0.5のテスト光（閾上青／黄色相等価点に位置する光）は正常３色型ではＳ－錐体系、Ｍ－錐体系およびＬ－錐体系のすべてを活性化するが、２色型第１ではＳ－錐体系とＭ－錐体系であろう。このとき青／黄システムへのＳ－錐体の入力と逆極性のＭ－錐体からの入力はおおよそ均衡しているため、青／黄システムはほとんど出力を行なわない。したがって検出は輝度システムに委ねられる。実際、時間統合はこのシステムの順応特性を示している。

異常３色型視覚と赤／緑反対色システム変性説

本実験に参加した異常３色型の被験者は３色型第１視覚が２名、３色型第１視覚が１名である。ここで異常３色型の時間統合特性がどのような機構により決定されているのかを結論するのは、その色覚型の症状の多様性から困難である。結果をみると、２人の３色型第１視覚の被験者はおおよそ２色型視覚の時間統合特性と同じ傾向を示しており、統合時間の長い反対色システムの影響は見られない。

一般に３色型第１視覚は主に長波長視物質に変異があると考えられ（Alpern & Torii, 1968a, b; Rushton, 1970; Rushton et al., 1973a, b; Piantanida and Sperling, 1973a; b; Alpern & Wake, 1977; Yasuma & Ichikawa, 1979）、分光感度特性が正常３色型のものと異なる。つまりピーク感度の波長が異なったり、全体の感度が悪かったりする。しかしこの変性した視物質を含む錐体系は何らかのかたちで正常な中波長錐体系の入力と区別され検出に関与している。そのため３色型第１視覚（俗に赤色弱）は２色型第１視覚（赤色盲）と違い、赤の感覚と緑の感覚をある程度区別することが可能である。赤／緑システムがこの視覚系ではある程度機能していると考えられる（Hurvich, 1972）。しかし波長識別関数(MacKeon & Wright, 1940; Ruddock, 1991)や色反応関数(Hurvich, 1981)を扱

---

1)　２色型第視覚はＬ－錐体視物質は欠損しているが、錐体の総数自体は３色型と同程度である。Ｌ－錐体視物質はＭ－錐体視物質に置き変わっている（Ruddock, 1991）。そのため２色型第１視覚の青／黄システムに対するＭ－錐体の入力量は、３色型視覚のＬ－錐体とＭ－錐体の入力の和と同程度のはずである。

った初期の研究をみると、３色型第１視覚の能力はほぼ正常３色型に近い軽い症状のものから２色型第１に近い重い症状のものまで広い範囲わたる。例えばある３色型第１の被験者では赤／緑反対色システムの分光反応特性が正常者の約１０％程度の感度効率しか持たない場合が報告されている(Hurvich, 1981)。この実験の２人の３色型第１の被験者も比較的その症状が重く、赤／緑システムがほとんど効率的に働いていないのかもしれない。このため時間統合に赤／緑システムの影響がほとんどみられないのだろう。

しかし３色型第２の被験者における時間統合特性は正常３色型と２色型第２の中間型の傾向を示している。臨界持続時間はある程度混合率に選択的だが、正常３色型ほど顕著ではない。１１章で述べる閾値における輝度の加算性でもやはり中間型の傾向を示した。この人の赤／緑システムは他の２人のものより効率的に働いているのかも知れない。例えば100色相検査の結果はこの人の成績がいちばん良かった(すなわち色相弁別能力がある程度保持されている)。Mckeon & Wright(1940), Pitt(1944)及び Wright(1946)らの波長弁別能曲線をみると正常者は490 nmと590 nmの２ヶ所に波長弁別能のピークがあり、２色型は590 nmのピークが欠如している(490 nmのピークはほぼ正常者と同じである)。３色型第１視覚は正常３色型と２色型第１の、３色型第２視覚は正常３色型と２色型第２の中間の様々な波長弁別を示す。この弁別曲線を見る限りでは３色型異常は正常から２色型異常への移行の途中の一つの中間型であるように思える。２つの波長弁別のピークがほぼすべての被験者に存在するが、３色型第１視覚と３色型第２視覚の症状の差は主に長波長側のピークで見られ、短波長側のピークは３色型第１、３色型第２とも被験者によってあまり変わらない。ところで比視感度ではそのような中間型はみられない(Ruddock, 1991)。長波長側の感度の低下はすべての３色型第１異常に共通してみられる特徴のようである。比視感度における変異を受容器レベルの特異な視物質のためとすると、波長弁別にみられる程度の差はその視物質の特異性によっては説明されず、受容器以後の神経システム(反対色システムも含む)における差異を反映することも考えられる。例えば波長弁別の２つのピークがそれぞれ２つの反対色システムに依存しているとすれば、２色型で長波長側のピークが欠如していることや、３色型で短波長側のピークレベルが症状の差により変化しないことを説明できよう。このように波長弁別能力は反対色システムの活動性と関連するものかもしれず、したがって時間統合にも影響するかもしれない。３色型異常の反対色システムの効率性と時間統合の関連は興味ある問題だが、この結果だけでは明確な結論を下すことはできず今後の研究に委ねられる。

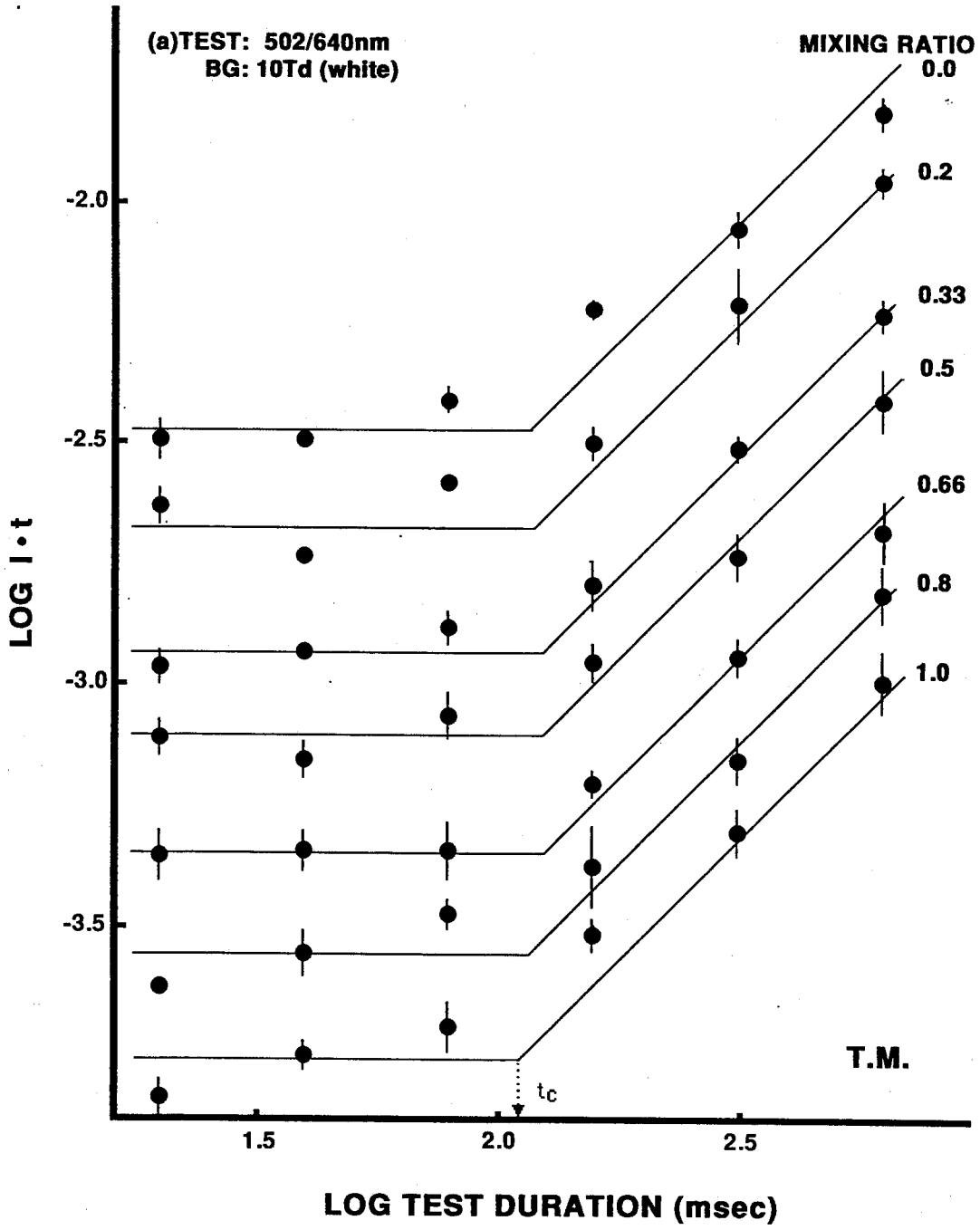


図10-1a.　502／640 nm条件，背景強度10 Tdにおける閾値の結果．テスト刺激の持続時間（t）の関数としての閾値（I）と持続時間（t）の積をそれぞれ対数でプロットしてもの．被験者T.M.（２色型第１視覚）の結果．パラメーターはテスト光の混合率．各曲線は図を見やすくするため一番上のものを除いて，下方向に一定の間隔でずらしてある．垂直線は標準誤差．臨界持続時間は図中傾き０と１の交点で示される．臨界持続時間はテスト光の混合率にそれほど依存しない．

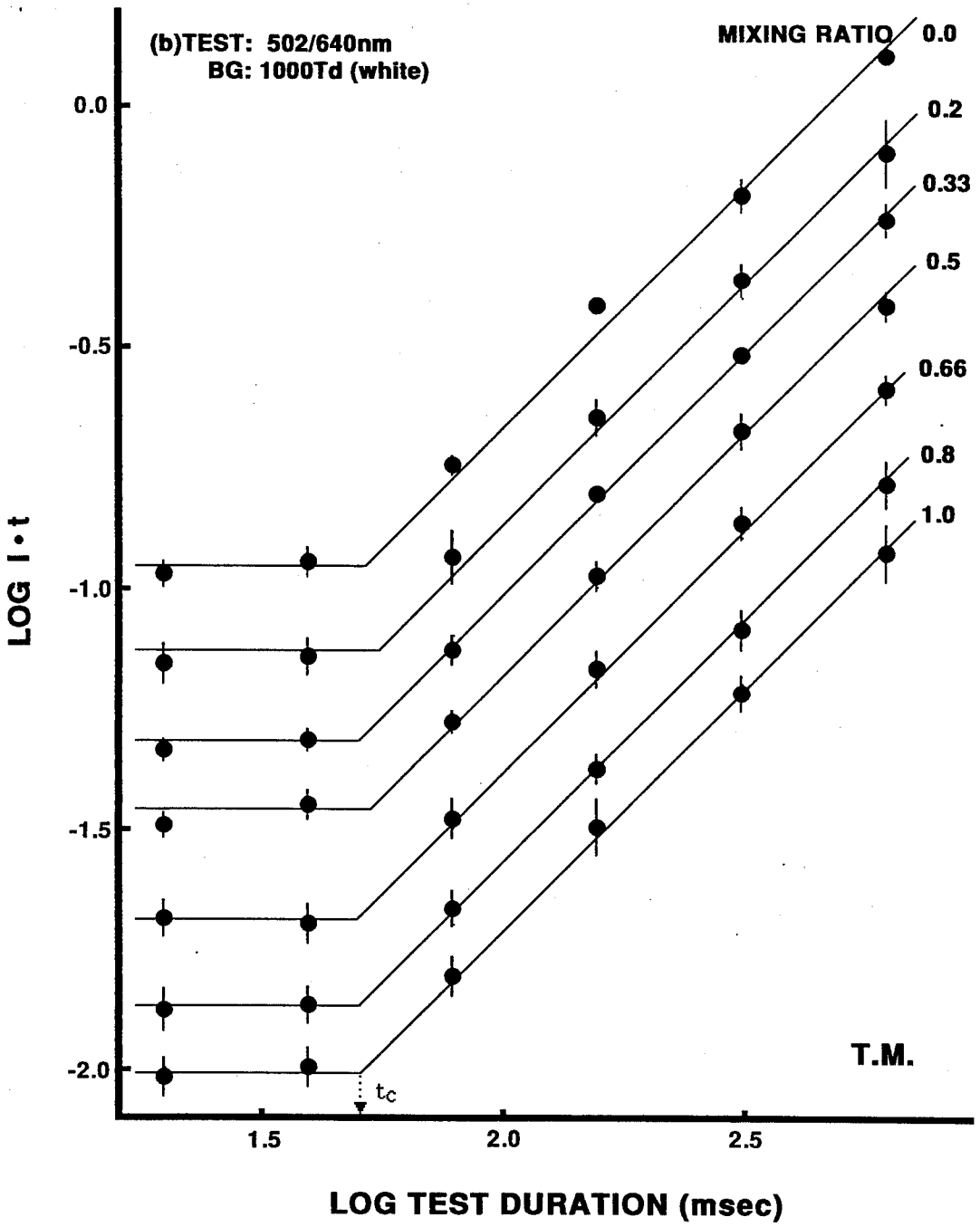


図10-1b.　502／640 nm条件，背景強度1000 Tdにおける閾値の結果．他の条件は10 Tdの場合と同じ（図8-4aを参照のこと）．10 Tdの場合と異なり，臨界持続時間はテスト光の混合率にそれほど依存する．

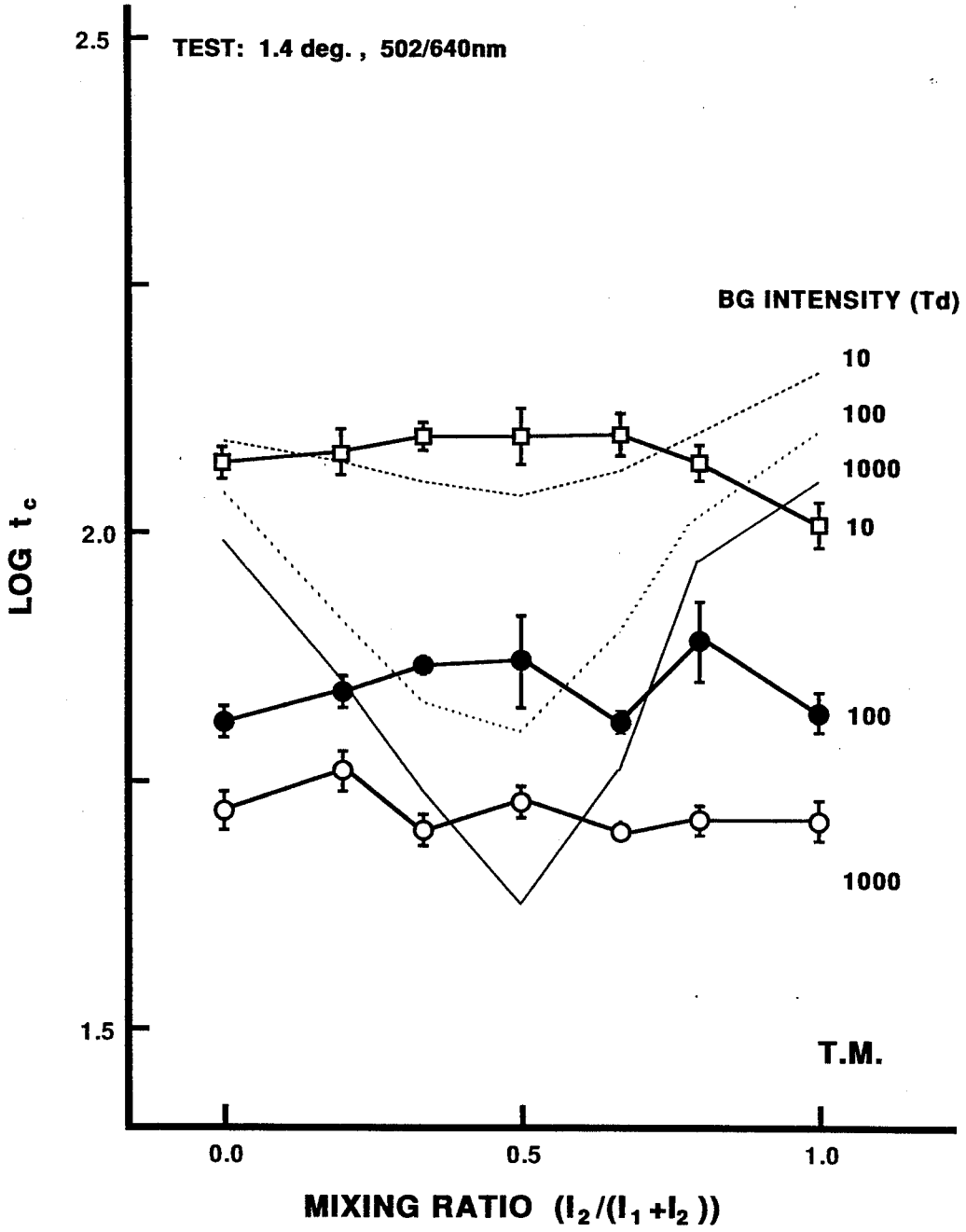


図10-2.　502／640nm条件における臨界持続時間の結果．評定された臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○、●および□はそれぞれ1000, 100および10 tdの白色背景で得られたものである．被験者T.M.の結果．垂直線は測定値の標準誤差を示している．背景の強度が強くなると臨界持続時間は減少する．

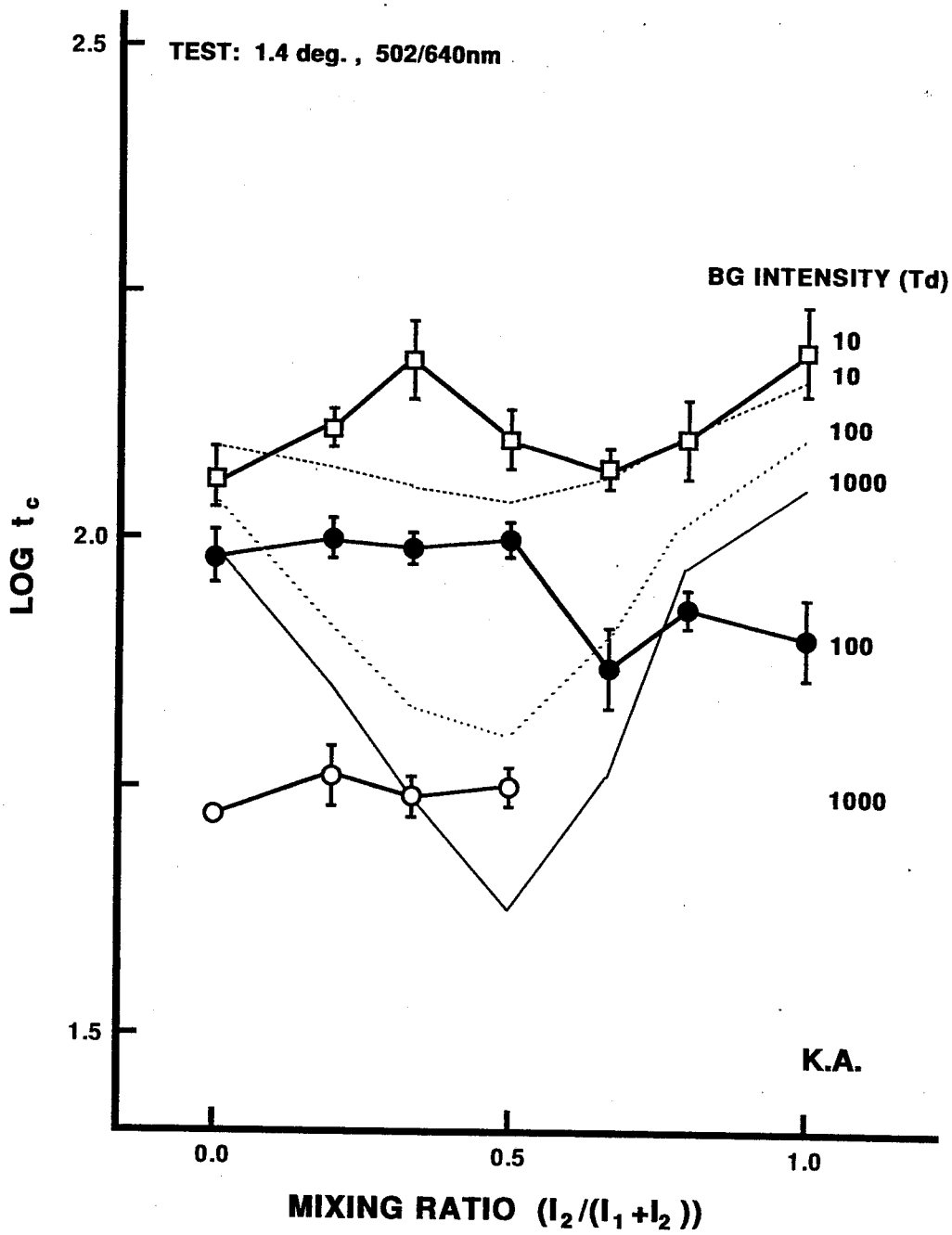


図10-3. 502／640nm条件における臨界持続時間の結果．評定された臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○、●および□はそれぞれ1000, 100および10 tdの白色背景で得られたものである．被験者K.A.の結果．垂直線は測定値の標準誤差を示している．背景の強度が強くなると臨界持続時間は減少する．

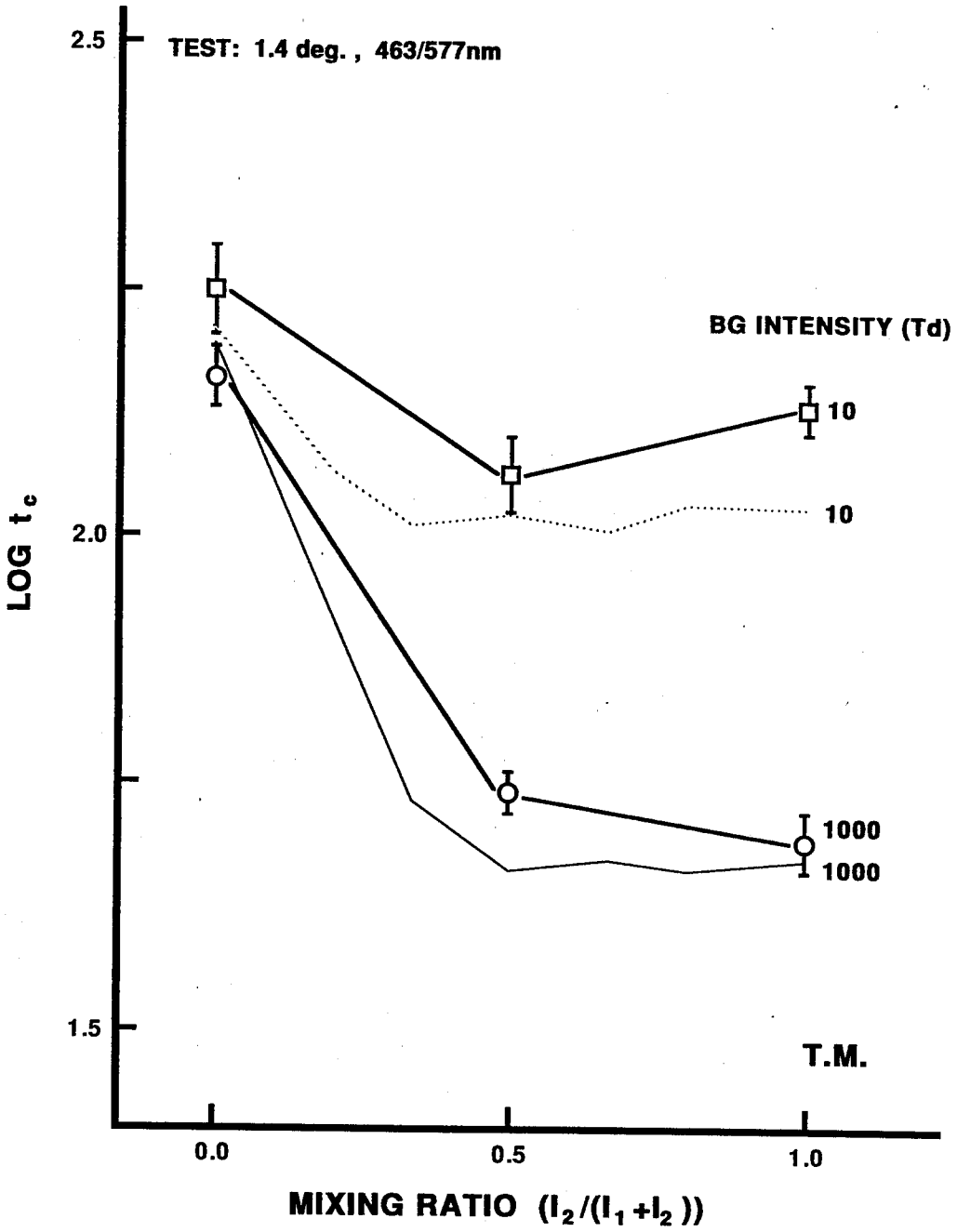


図10-4.　463／577nm条件における臨界持続時間の結果．評定された臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○と□はそれぞれ1000および10 tdの白色背景で得られたものである．被験者T.M.の結果．垂直線は測定値の標準誤差を示している．背景の強度が強くなると臨界持続時間は減少する．

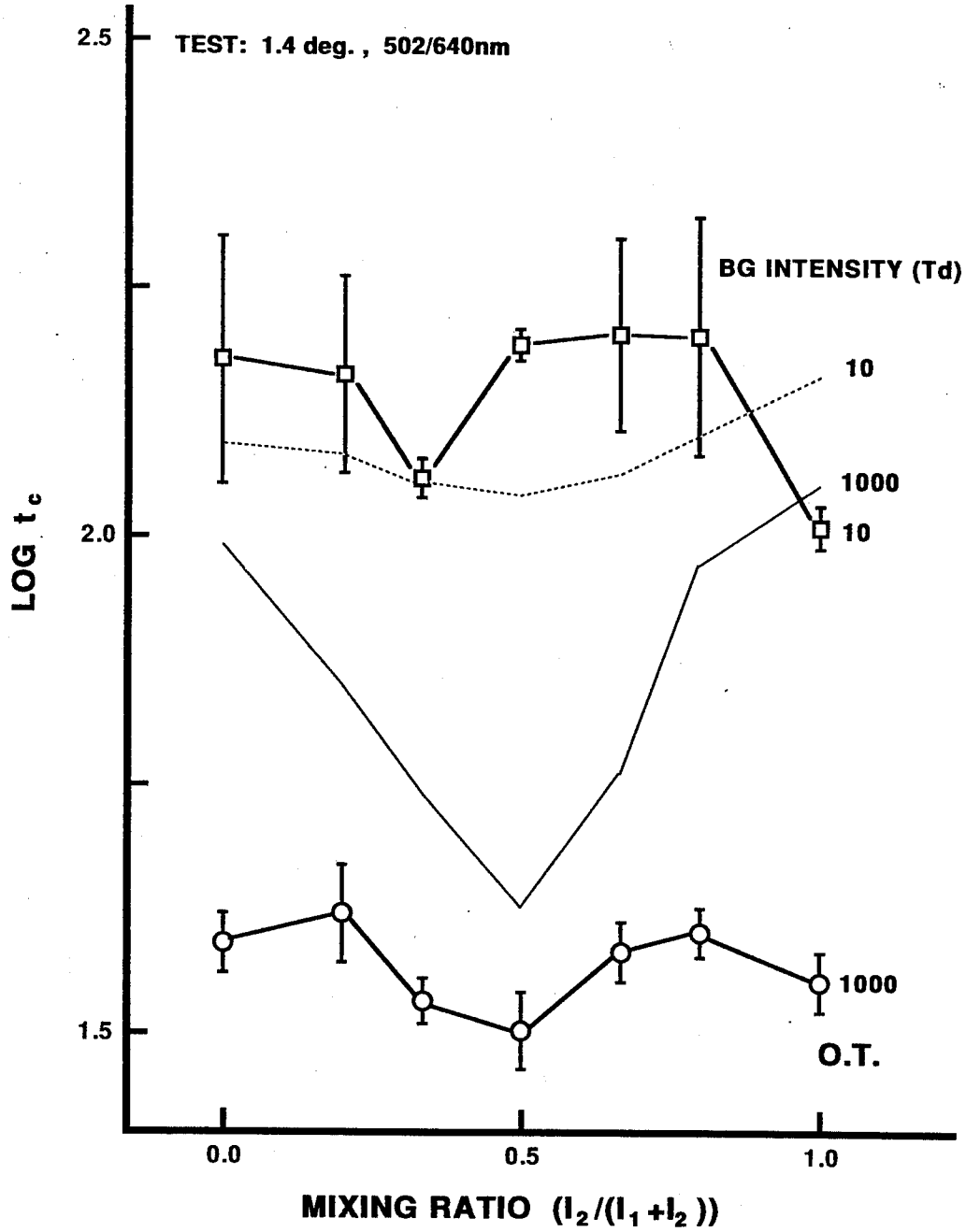


図10-5.　502／640nm条件における臨界持続時間の結果．評定された臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○および□はそれぞれ1000および10 tdの白色背景で得られたものである．被験者O.T.（２色型第２視覚）の結果．垂直線は測定値の標準誤差を示している．背景の強度が強くなると臨界持続時間は減少する．

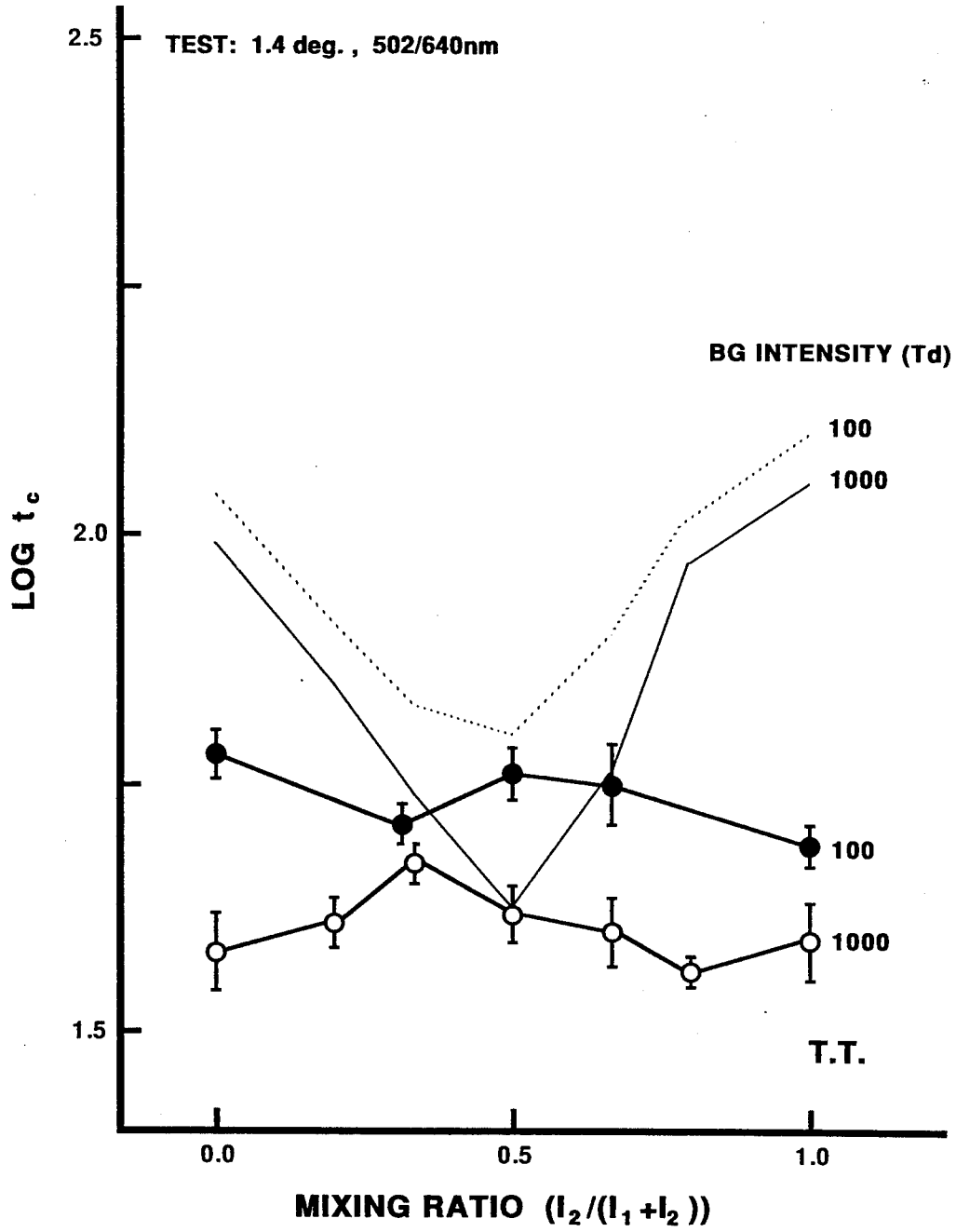


図10-6. 502／640nm条件における臨界持続時間の結果．評定された臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○および●はそれぞれ1000および100 tdの白色背景で得られたものである．被験者T.T.（２色型第２視覚）の結果．垂直線は測定値の標準誤差を示している．背景の強度が強くなると臨界持続時間は減少する．

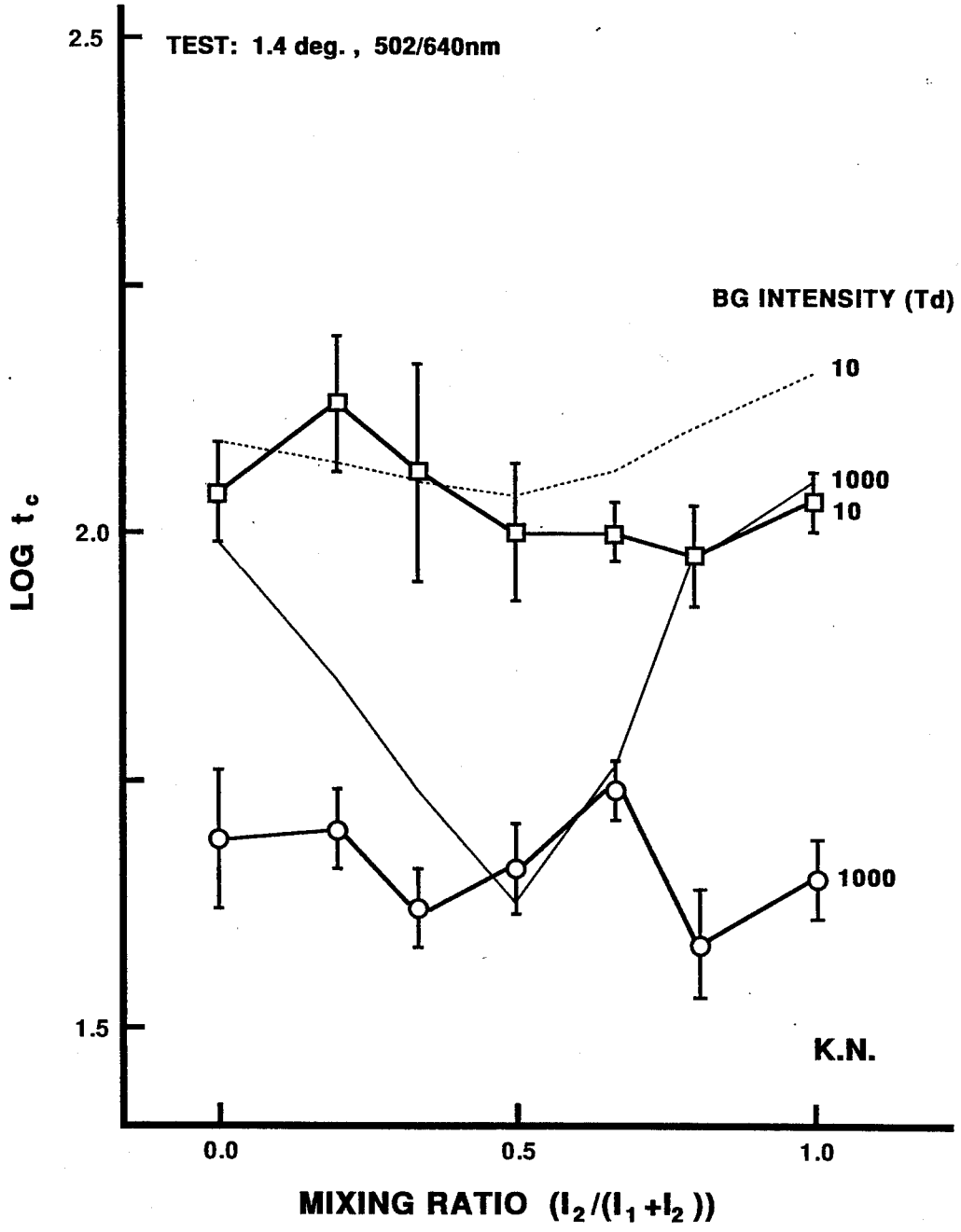


図10-7.　502／640nm条件における臨界持続時間の結果．評定された臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○および□はそれぞれ1000および10 tdの白色背景で得られたものである．被験者K.N.（３色型第１視覚）の結果．垂直線は測定値の標準誤差を示している．背景の強度が強くなると臨界持続時間は減少する．

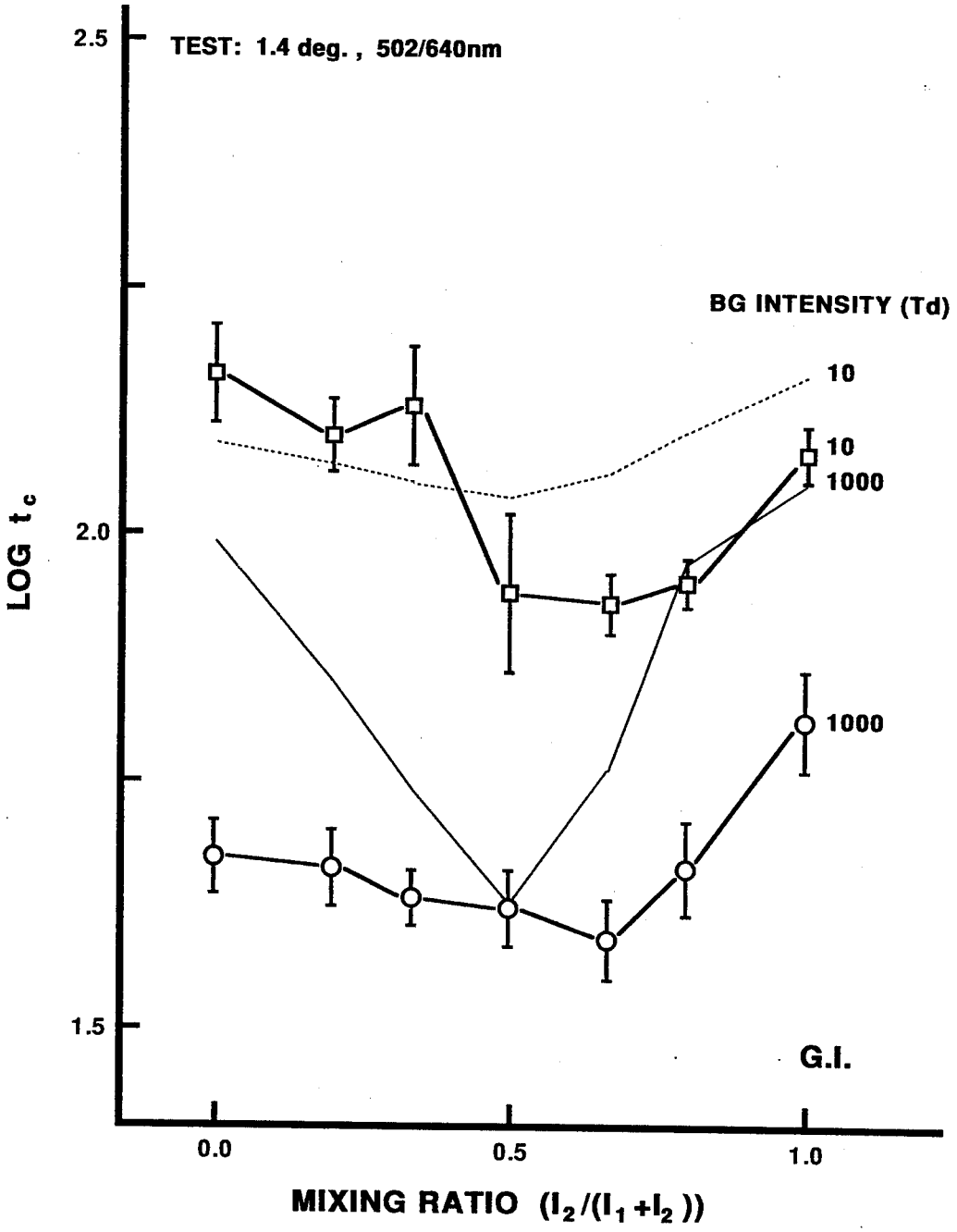


図10-8.　502／640nm条件における臨界持続時間の結果．評定された臨界持続時間（tc）をテスト光の混合率（I2/(I1+I2)）の関数としてプロットしたもの．パラメーターは白色背景光の網膜照度（Td）．図中の記号○および□はそれぞれ1000および10 tdの白色背景で得られたものである．被験者G.I.（３色型第２視覚）の結果．垂直線は測定値の標準誤差を示している．背景の強度が強くなると臨界持続時間は減少する．若干であるが1000 Tdの背景で混合率に選択的傾向がみられる．

11章　輝度の加算性について

11-1. はじめに

実験Ⅰ、ⅡおよびⅢではテスト混合の手法を用いて、時間統合の臨界持続時間を測定した。もともとテスト混合法は閾値現象に見られる輝度の加算則（Abneyの法則）について研究するために考案された手法である。この章の目的はこれまでの実験で得られたデータをこの輝度の加算性の観点から検討してみることである。幸い実験ではテスト光の持続時間、波長、分光分布、背景光の強度、被験者の色覚型などを組織的に変えて測定を行なったため、これまでの加算性の研究にはないデータもある。したがって新しい現象がみられるかもしれない。

輝度（luminance）は人の感じる明るさに比較的対応する測光量と考えられてきたが、それは光源から発散する光の放射エネルギーに視感度を乗じているからである。しかし閾値を含む明るさ感覚はこのような輝度あるいは比視感度だけで単純に表されるものではない。輝度がそれぞれL1およびL2である２つの色光を混合した場合その輝度は当然L1+L2である。これは輝度の加算性の法則（Abneyの法則）と呼ばれ今日の測光法の基礎となっている。先に述べたように輝度が人の感じる明るさ感覚に対応すると仮定するなら、明るさ感覚においてもこのような加算性の法則が成立するはずである。しかし主観的な明るさ感覚や検出閾においてはそれが必ずしも輝度に対応しない（Boynton, 1979; King-Smith, 1991）。

我々の実験のような検出閾の場合を考えてみよう。互いに閾下刺激である２つの刺激光を混合した刺激光は全体として閾に達するかもしれない。例えば閾値強度の50％分の赤の光の上に閾の50％分の緑の光を重ねれば、あるいは閾強度の75％分の青の光の上に閾強度の25％分の黄色の光を重ねれば、視覚系はそれぞれの光に対する出力を合計して、全体として、閾に達するのに必要な出力を作り出せるはずである。Guthら（Guth, 1965; 1967; Guth & Lodge, 1973; Guth et al., 1980）は波長の異なる２つのテスト刺激（λ1、λ2）を重ねて提示し、閾値事態での加算性を検討した。結果は２つの波長が近接している場合を除いて、加算性は成立しなかった。特に２つの刺激が互いに反対色の色相を持つときその逸脱はもっとも顕著であり、それぞれの単独閾の強度の光を混合しても全体として閾に達しなかった。この結果は互いに反対色の色を重ねると互いの色が打ち消されるのみなら

ず、同時に明るさも打ち消されることを示している。明るさ感覚が複数の錐体からの出力の単純な加算であると仮定するとこの結果はうまく説明できない。したがって錐体以後の視覚系路において各錐体間の出力に何らかの抑制的な相互作用が働いていると考えねばならない。検出閾が輝度システムだけでなく色システムにも影響を受けると仮定すれば、輝度の非加算性は色システム内の反対色応答に起因すると考えられる。つまり赤と緑を重ねると打ち消し合って、閾検出器に加算すべき色システムの出力がなくなってしまうのである。この理論は例えば直接比較法を用いた明るさのマッチングで得られた比視感度（Wagner & Boynton, 1972）がＭＤＢ法や最小フリッカー法、順次比較法で得られた比視感度曲線と比べ主に短波長側で感度が良くかつ黄色光領域で感度の低下が見られる事実をうまく説明する。すなわち前者は２つの反対色システムの内、青／黄システムを介した応答により感度が上昇し、後者はＬおよびＭ－錐体の出力がほぼ同じであるため赤／緑システムよりの寄与がゼロに近くなるためである。

このような議論にしたがえば、輝度の非加算性は反対色システムが検出に介在する根拠となる。また輝度システムが輝度の加法則にしたがうのなら、非加算性の程度は反対色システムの相対的貢献度を示すであろう。我々は時間統合特性に反対色システムが影響を及ぼすことを指摘した。もし時間統合と非加算性の傾向が一致するのなら、我々の仮説はより確かなものとなるであろう。ここでは２つのテスト光成分の加算性について、加重インデックスを用いて考察する。

11-2. 加重インデックス（summation index）

テスト刺激に２つの成分光を用いる手法で比較的我々の測定法に近い研究は過去に幾つか報告されている（Boynton et al., 1964; Ikeda, 1963; 1964; Guth, 1965; 1967; Wandell, Sanchez & Quinn, 1982; Finkelstain & Hood, 1982; 1984）。

BoyntonとIkeda（Boynton et al., 1964; Ikeda, 1963; 1964）は加重インデックス（σ）という指標を用いて各メカニズム間（彼らの研究ではStilesのπメカニズムを対象としている）の独立と相互作用の分析を行なっている。最初に２つの光の単独閾をそれぞれ求め次にその２つの刺激を時間・空間的に重ねて提示して閾値を測定しその節約率を求める。

いまテスト光T1とT2を用いたときの加重インデックス（σ）の求め方は以下の通りである。まずS単位を定義する。

$S1 = N1m / N10$

$S2 = N2m / N20 \qquad r = S2 / S1$

ここで、N10はテスト光としてT1だけが呈示されたときの閾値強度、N20はT2だけが呈示されたときの閾値強度である。N1mはT1とT2の混合光が呈示されたときの閾値強度に占めるT1の強度で、N2mはその時のT2の強度である。

この時$\log (S2 + S1)$を求めると任意のrに対してそれは通常0から0.3の範囲の値を取る。例えばr = 1の場合、混合したときのT1とT2のそれぞれの閾強度が単独閾強度と全く同じであれば（T1とT2の間になんの干渉もなければ）

$$\log (S2 + S1) = \log 2 = 0.3$$

となる。一方各々の単独閾の半分ずつで済めば（すなわち互いに補い合えば）

$$\log (S2 + S1) = \log 1 = 0$$

となる。ここで改めて、

$$\sigma = 0.3 - \log (S2 + S1)$$

とすれば、前者の場合は$\sigma = 0.0$, 後者の場合は$\sigma = 0.3$となる。

前述した$\log (S2 + S1) = 0.3$（すなわち$\sigma = 0.0$）は２つのテスト光の間に何の干渉もない場合としたが厳密には正しくない。完全に独立した２つの検出システムが同時に作動すると、それぞれ単独のシステムによる検出確率より大きくなることが数学的に知られている。すなわち

$$PM = 1 - (1 - P1)\ (1 - P2)$$

という関係が成立する。ここでPMはそれぞれ独立した２つのシステムを刺激していると考えられる混合光が検出される確率、P1およびP2は各々のテスト光が単独で提示されたとき

に検出される確率である。結局２つのテスト光がそれぞれ全く独立したシステムを刺激している時の加重インデックス（σ）はほぼ0.12となり、それ以下の場合（0も含めて）は２つのシステムは独立でなくむしろ相互抑制（inhibition）の関係にあることを意味する。したがって相互作用をまとめると以下の４つの型に分類される。

$\sigma = 0.3$	完全（線形）加算	complete又はlinear summation
$0.3 < \sigma < 0.13$	部分的加算	partial summation
$\sigma = 0.13$	確率的加算（独立）	probability summation又はindependence
$\sigma < 0.13$	抑制	inhibition

Ikeda（1963）によれば計算されたインデックス（σ）の値が表わす意味は以下のとおりである。$\sigma = 0.3$ のとき２つのテスト光の間には完全加算が成立する。また$0.3 < \sigma < 0.13$のときは部分的加算を、$\sigma = 0.13$ のときは確率的加算（独立）を、$\sigma < 0.13$のときは抑制をそれぞれ表わしている[1)]。

まず２つの成分光の間に完全な加算（complete summation）が成立すると仮定してみよう。したがってこれら２つの単色光により活性化される複数のシステム（彼らの研究ではStilesのπメカニズムを前提にしている）の出力が完全に足し算（線形和）されて最終的な反応（検出閾）に至ると考える。たとえば我々の研究でさかんに引用する輝度システムの出力はＬ－錐体系とＭ－錐体系の出力の線形和と考えられので、輝度システムにのみ媒介される検出系（たとえば２色型視覚の長波長光の検出系）では完全加算が成立するはずである。完全加算が成立するとき加重インデックス（σ）の仮定から以下の（１）式のような関係が成立しなければならない（Boynton et al., 1964）。

---

1) 本文中で後述するが、$0.3 < \sigma < 0.13$が部分的加算を、$\sigma = 0.13$が確率的加算（独立）を、$\sigma < 0.13$が抑制を表わすのは、$r\,(N_{2m} \cdot N_{10} / N_{1m} \cdot N_{20}) = 1$ のときだけであり、rの値が変わるとその範囲は幾分変わる。ただしrが変わっても、つねに完全加算は$\sigma = 0.3$のとき成立する。

$$\frac{N_{1m}}{N_{10}} + \frac{N_{2m}}{N_{20}} = 1 \qquad (1)$$

我々の実験ではあらかじめN_{2m}/N_{1m}はわかっており、閾値を求めるときにテスト光の強度を調節してもN_{2m}/N_{1m}は変わらない。またN_{20}とN_{10}はあらかじめ測定しておくことができる。そこでいま、$N_{20}/N_{10}=a$, $N_{2m}/N_{1m}=b$ (a,b=定数) とおく。混合光の検出閾は$N_{1m}+N_{2m}$であるから、

$$\begin{aligned} N_{1m} + N_{2m} &= N_{1m} + bN_{1m} \\ &= N_{1m}(1 + b) \end{aligned} \qquad (2)$$

とおける。一方、(1) 式は次のように変形できる。

$$\frac{N_{1m}}{N_{10}} + \frac{bN_{1m}}{aN_{10}} = 1$$

$$N_{1m} = \frac{aN_{10}}{a + b} \qquad (3)$$

等式 (2) と (3) より

$$N_{1m} + N_{2m} = \frac{a(1 + b)N_{10}}{a + b} \qquad (4)$$

よって、aとbをもとに戻せば、完全加算が成り立つとき予想される混合光の検出閾 ($N_{1m}+N_{2m}$) はN_{2m}/N_{1m}の関数として以下の等式で表わされる。

$$N_{1m} + N_{2m} = \frac{N_{20}(1 + N_{2m} / N_{1m})}{(N_{20} / N_{10}) + (N_{2m} / N_{1m})} \qquad (5)$$

等式（5）はもしテスト光成分の各々の単独閾（N_{10}, N_{20}）とテスト光成分の強度の割合（N_{2m} / N_{1m}）が与えられれば、完全加算が成立するときの検出閾を予測できることを示している。

次に、２つの成分光の間に確率的加算（独立）が成り立つと仮定すると、以下の関係が成立する。

$$\frac{N_{1m}}{N_{10}} + \frac{N_{2m}}{N_{20}} = k \qquad (6)$$

ここで k は r の値が変わるにつれて幾分変化するが、それはσが検出確率曲線（the frequency seeing (probability of detection) curve）の形を考慮して求められているからである（Boynton ey al., 1964）。r = 1の場合は、確率的加算はσ = 0.13 で表わされるので k = 10^0.13 = 1.35 となるが、例えば r =0.4 の場合は k = 10^0.12 = 1.32 となる。

等式（５）の導出法と同様の手続きで、等式（６）から、確率的加算（独立）が成り立つとき予想される検出閾は以下の式で表される。

$$N_{1m} + N_{2m} = \frac{N_{20} (1 + N_{2m} / N_{1m}) k}{(N_{20} / N_{10}) + (N_{2m} / N_{1m})} \qquad (8)$$

この予測値の計算は大型計算機を用いて行なわれた。

11-3. 結果

赤／緑混合条件

図11-1は正常３色型視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果である。混合率（mixing ratio）の関数としてテスト光の検出閾がプロットされている（図中●で示されている）。 図11-1の(a)は10 Tdの白色背景上で(b)は1000 Tdの背景上で得られた結果である。各点は４人の正常３色型の被験者がおのおの数セッションずつ行なった測定より得られた閾値の平均である。パラメーターはテスト光の持続時間である。○は完全加算が成立するとき等式（３）より予想される閾値を示している。各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある。すべての被験者は共通した傾向を示した。１つの傾向はテスト光の持続時間が長くなるにつれて、実際の閾値（図中、●）と完全加算の予測値（図中、○）とのずれが大きくなることである。 例えば背景が1000 tdのとき、 160msec, 320 msec及び640 msecの持続時間では、ほとんど全ての検出閾は、赤と緑のテスト光成分の打ち消し的な相互作用のため抑制状態にあることを示している。しかし一方、20 msec, 40 msecの持続時間では、検出閾はほとんど部分的加算の範囲にある。２つ目にこの様な持続時間に依存した逸脱の傾向が混合率0.5（赤／緑色相等価点）の周辺で最も顕著であるのも容易に分かる。３つ目に上で述べた傾向は背景の強度が減少するにつれ不明瞭になり、 10 Tdの背景上では実際の閾値は完全加算の予測値にほぼ近づく。

次に正常３色型のオレンジ／赤条件（610／640nm条件）の結果（図には示していない）を見ると上のような傾向は見られず、たとえ1000 tdの背景上でも検出閾は一つも抑制状態になっていない。データはほとんど完全加算が成立するときに予想される値に一致している。

図11-2と図11-3は２色型視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果である。混合率（mixing ratio）の関数としてテスト光の検出閾がプロットされている（図中●で示されている）。図11-2は２色型第１視覚の結果であり、(a)は被験者T.M.の結果、(b)はK.A.の結果である。図11-3は２色型第２視覚の結果であり、(a)は被験者J.K.、(b)はO.T.、(c)はT.T.の結果である。各点はおのおの数セッションずつ行なった測定より得られた閾値の平均である。図は被験者K.A.のものを除いてすべて1000 Tdの背景で得られたものである。K.A.は赤の単色光に対する感度が悪く、1000 Tdの背景では閾値を測定することができなかった。したがった図11-2bは100 Tdの背景で得られた結果である。これら５人の２色型視覚

の結果は正常者の1000 Tdのものとは全く違っている。データはテスト光の持続時間にかかわらず、ほとんど完全加算の予測値に一致する。この点で５人の結果はみな同じである。ただ２色型第１視覚の結果は正常３色型視覚や２色型第２視覚のものに比べ、混合率0.5以上の赤味を帯びた光に対して閾値が高い。２色型第１視覚の比視感度は長波長側で感度が悪いので（たとえばRoddock, 1990）、この傾向は予想されたものである。

図11-4と図11-5は異常３色型視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果である。図は1000 Tdの背景上で得られた結果である。図11-4は３色型第１視覚の被験者K.N.の結果であり、図11-5は３色型第２視覚の被験者G.I.の結果である。各点はおのおの数セッションから得られた閾値の平均である。３色型第１の結果は２色型第１のものとほぼ同じである。すなわち輝度の非加算性はほとんどみられず、また赤味を帯びた光に対する感度が悪い。一方３色型第２視覚の結果はやや違う。ここでは正常３色型にみられたようなテスト光の持続時間と混合率に依存した非加算的傾向がみられる。ただし正常３色型ほど顕著ではない。

青／黄混合条件

図11-6は正常３色型視覚における青／黄条件（463／577 nm条件）の結果である。混合率（mixing ratio）の関数としてテスト光の検出閾がプロットされている（図中●で示されている）。 図11-6の(a)は10 Tdの白色背景上で(b)は1000 Tdの背景上で得られた結果である。各点は３人の正常３色型の被験者が各々数セッションずつ測定した閾値の平均である。３人の被験者は共通した傾向を示した。赤／緑条件同様1000 Tdの背景で得られた結果には完全加算からの逸脱が顕著である。非加算性は混合率0.5（青／黄色相等価点）付近で最も大きく、テスト光の持続時間が長くなるにつれてこの傾向は明らかになる。10 Tdの背景では非加算性ははっきりしない。

しかし赤／緑条件の場合と比べて明らかに違うところがある。1000 Tdの背景強度では、赤と緑の単色光の閾値はテスト光の持続時間が増加するにつれて赤と緑の混合光の閾値に比較してほぼ同程度により多く低下する。一方青味を帯びた光の閾値は持続時間の増加とともに暫時低下し、黄味を帯びた光の閾値はほとんどかわらない。

11-4. 考察

Stilesのいわゆるπメカニズムが人間の色覚における基本的メカニズム（fundamental mechanisms）であると仮定すると、あらゆる光受容器は入射光のエネルギー分布には関係なく、単一変数の原理に従うことになる。結果から２色型視覚の中長波長検出系はこの法則に従う。この視覚系では完全加算が成立するので、赤と緑の単色光でもあるいはその混合光でもその閾値はそのエネルギー量によって決まる。１０章で我々は２色型視覚の時間統合特性はほぼ輝度システムによって規定されるとしたが（中長波長領域については）この章の結果はこの仮説を支持する。

しかしテスト混合法でみられる非加算性（Boynton et a., 1964; Guth,1967）はテスト光の受光量に比例した応答がえられないという意味で（加算性に反する）、検出系で単一変数原理が当てはまらぬ場合のあることを示唆する。非加算性の度合は波長に依存する。特に２つの成分の波長が互いに反対色に近いほど非加算性の度合が大きい。この実験で正常３色型の赤／緑条件や青／黄条件でみられた傾向はその例である。すなわち２つの互いに反対色のテスト光成分が打ち消し的に働いて結果的にそのテスト光自体の閾値を上昇させた。これは最初に述べたように検出における反対色システムの減算処理的介在によって説明される。今回の実験では検出における非加算性の程度が３つの変数、すなわちテスト光の持続時間、２つの単色光成分の混合率および白色背景の強度に依存することが示された。これらはすべて反対色システムの特性に一致する。

一般に反対色システムは輝度システムに比べ長い持続時間の刺激の検出に有利に働くといわれる（King-Smith & Carden, 1976; Stromyer & Sternheim, 1981; Wandell & Pugh, 1980a, b; Mitsuboshi, 1985）。これは非加算性が持続時間の関数として大きくなる傾向とよく一致する。以前Ikeda（1963）は赤（630 nm）と緑（510 nm, 515 nm及び520 nm）のテスト光を用いて、9550 td（557 nm）のフィールド上で、100 msecのテスト光の非加算性の方が12.5 msecのそれの非加算性よりも大きいことを示している。２つ目のテスト光の２成分の混合率は赤／緑反対色システムの出力量を規定する（Finkelstaein & Hood, 1984）。８章と９章で述べたように本実験の混合率0.5はテスト光の２成分の色相等価点に位置する。このとき赤／緑システム（あるいは青／黄システム）は２つの入力が均衡し打ち消し合い結果としてシステムの出力は最低となる。２つの色システムは検出に寄与しているので、この刺激条件で閾値に達するためには色システムの寄与分を補うために

より多くの光量が必要である。したがって閾値が上がる。今回の結果は上の考え方に沿うものである。最後にもし白色背景の強度の増加によって輝度システムが選択的に感度を下げるのであれば（King-Smith and Carden, 1976）、刺激の検出における反対色システムの寄与率は相対的に増加する。実際非加算性の程度は1000 tdの背景上で最も顕著となっている。したがってこの結果もまた上で述べた仮説とよく一致すると。

この結果から本実験の刺激の検出に２つの反対色システムが介在しているのは明かである。正常３色型視覚は輝度システム、赤／緑システムおよび青／黄システムが検出に関与する。２色型視覚では輝度システムと青／黄システムである。また異常３色型は輝度システム、青／黄システムおよび変性した赤／緑システムが関与する。この変性した赤／緑システムがどの程度効率的に検出に寄与するかはその色相弁別能力にほぼ依存しているであろう。８，９，１０章で述べたように、この３つの視覚系の時間統合特性がこのような検出を媒介するシステムの時間特性に依存してると考えるのは妥当である。

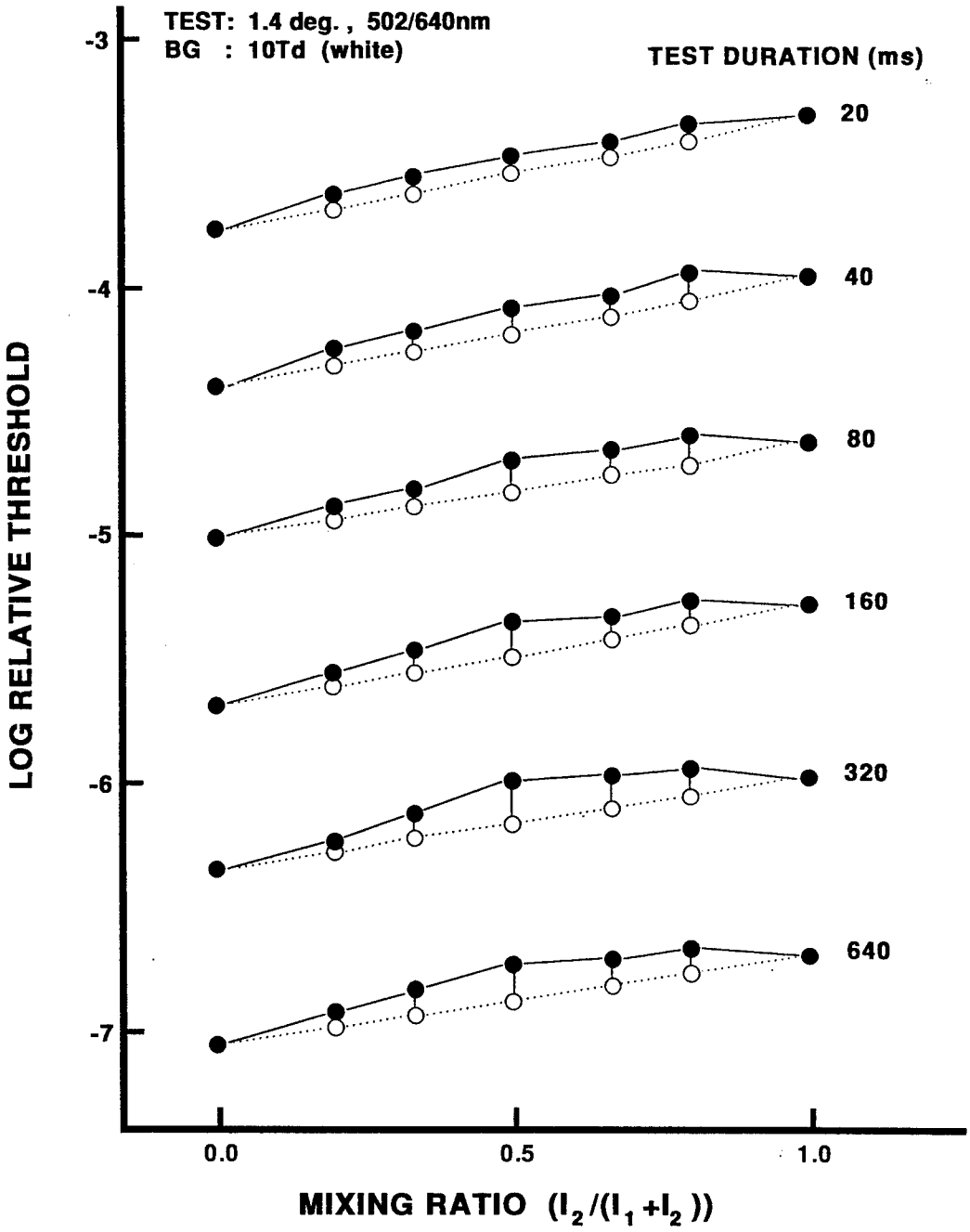


図11-1a．正常３色型視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．10 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は４人の正常３色型の被験者の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

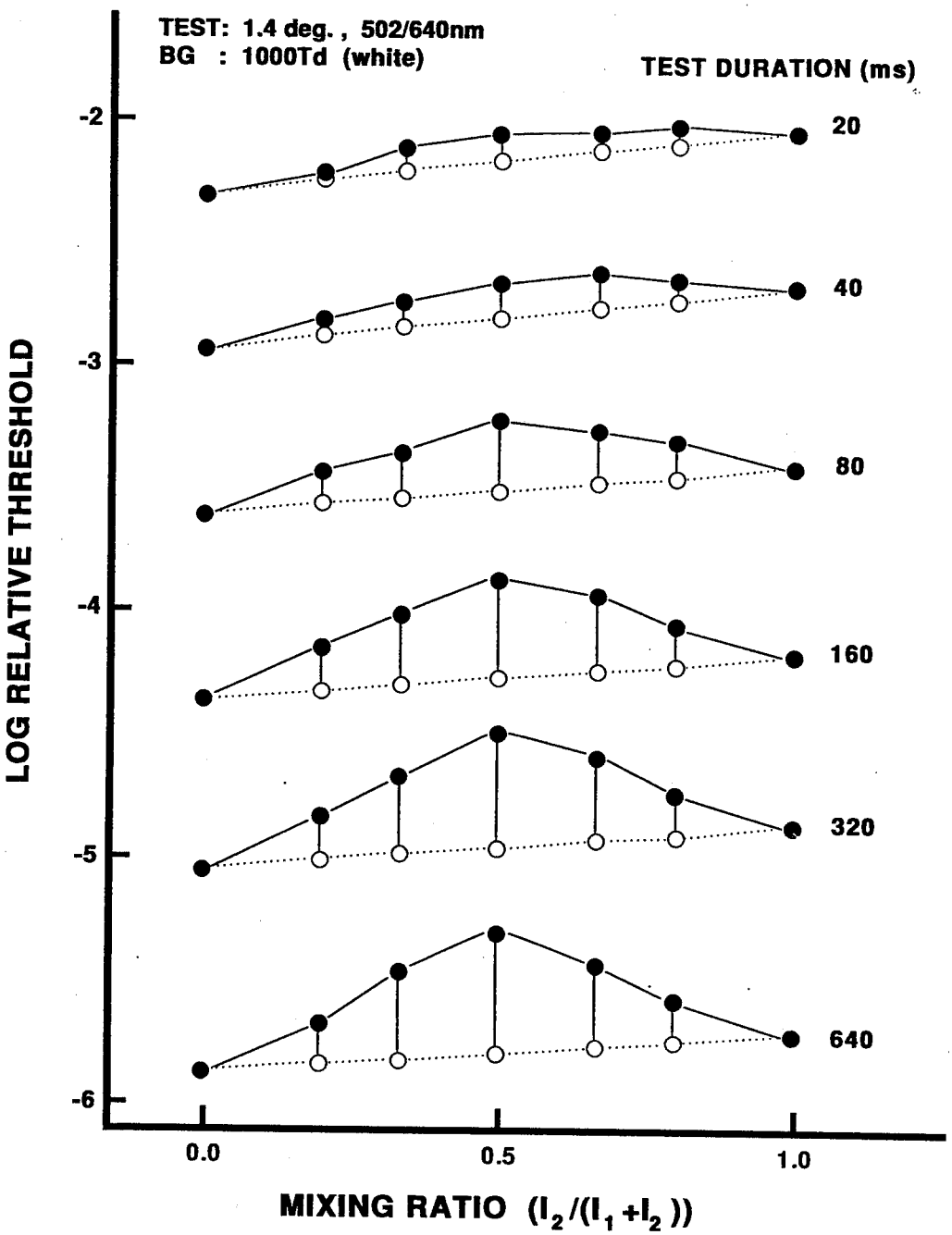


図11-1b．正常３色型視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．1000 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は４人の正常３色型の被験者の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

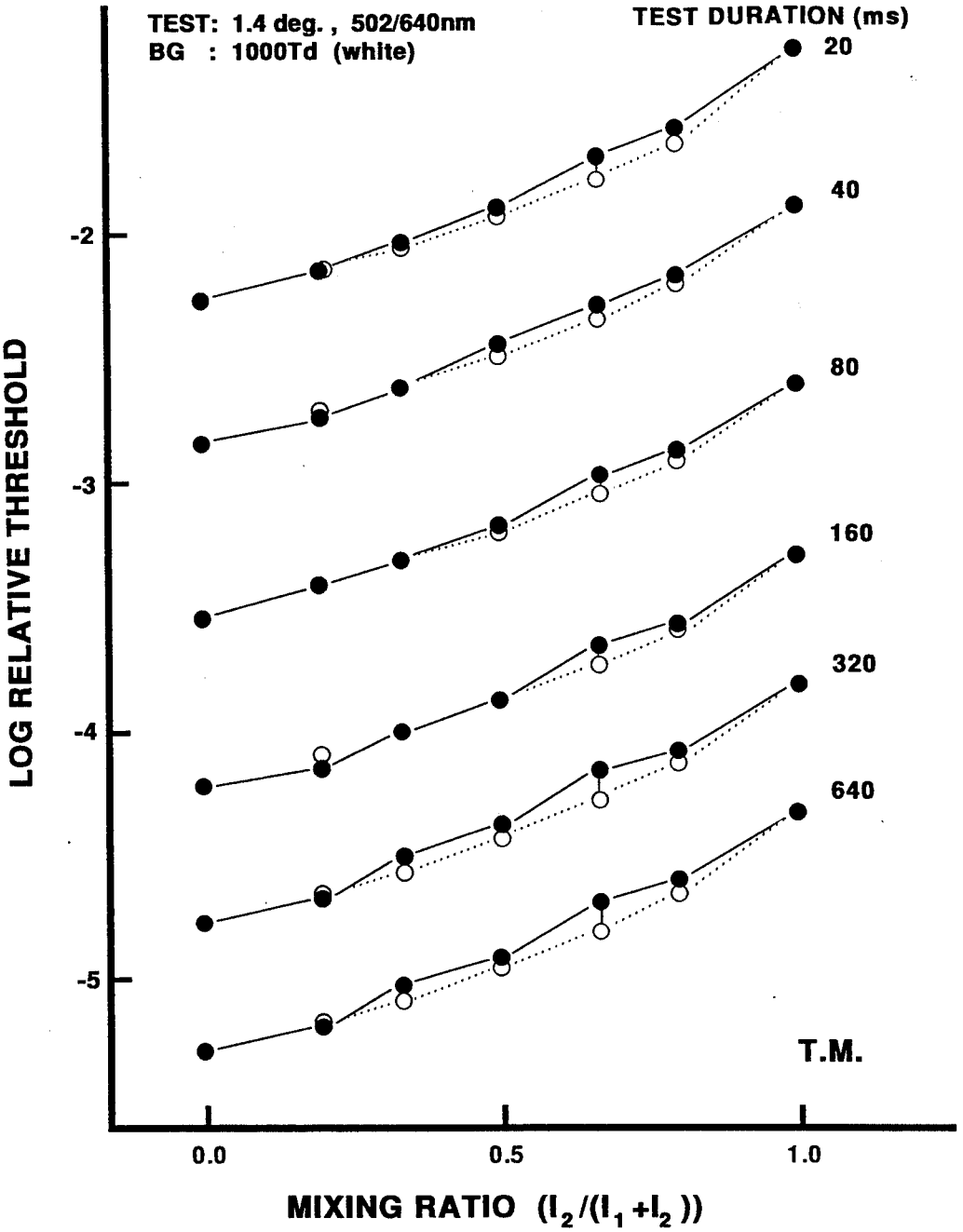


図11-2a．２色型第１視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果．被験者T.M.の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．1000 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は数セッションの測定の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

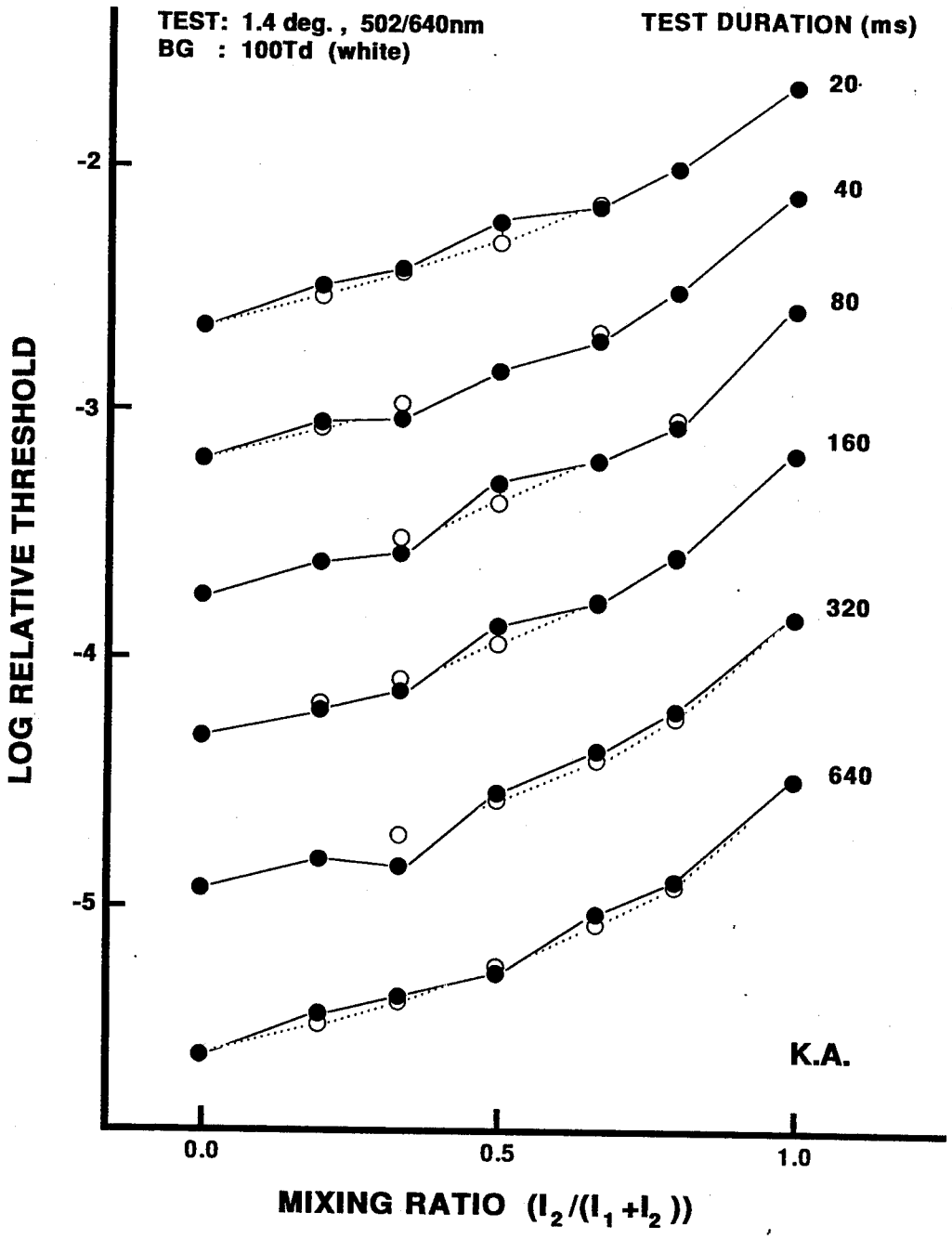


図11-2b．２色型第１視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果．被験者K.A.の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．100 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は数セッションの測定の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

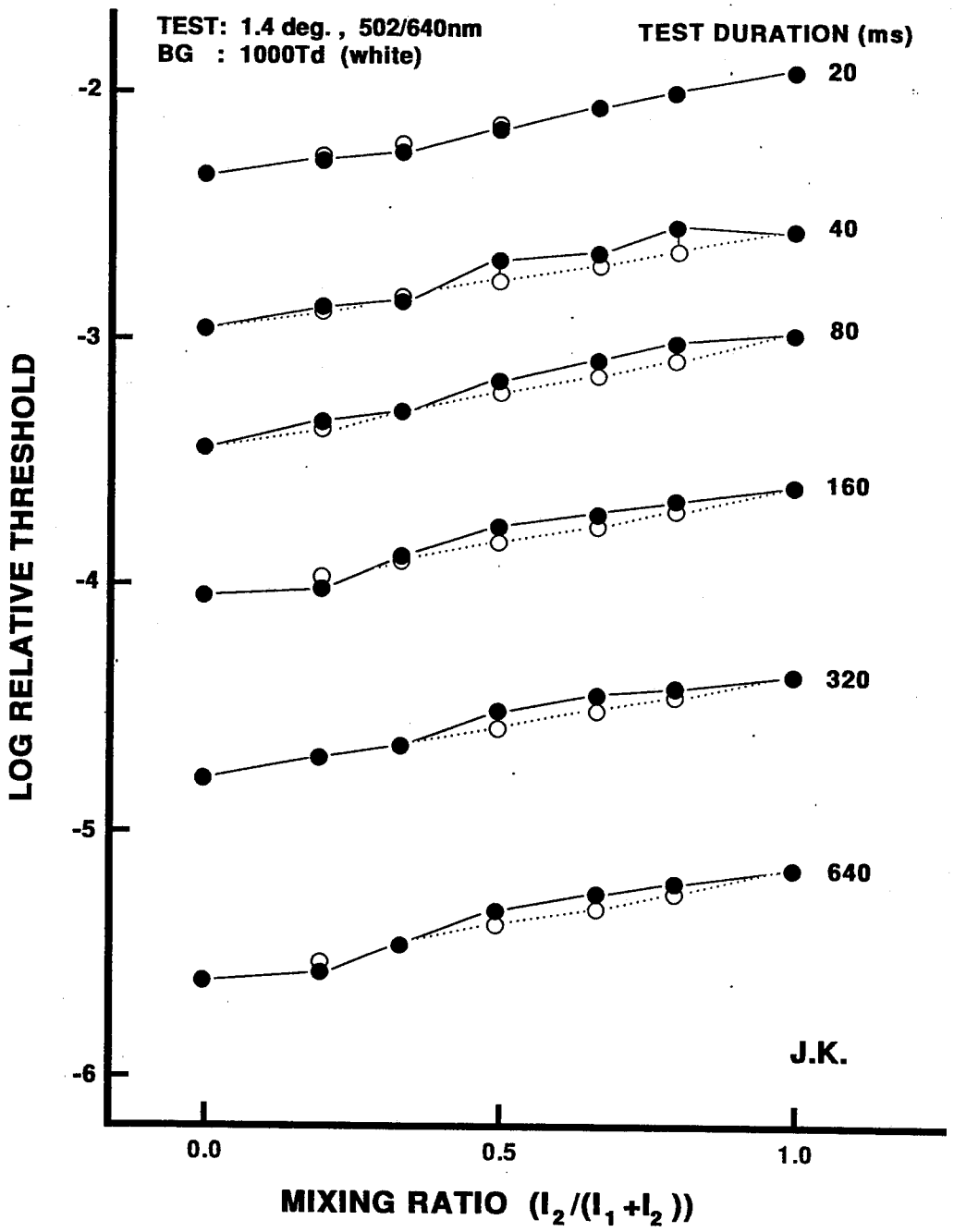


図11-3a．２色型第２視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果．被験者J.K.の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．1000 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は数セッションの測定の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

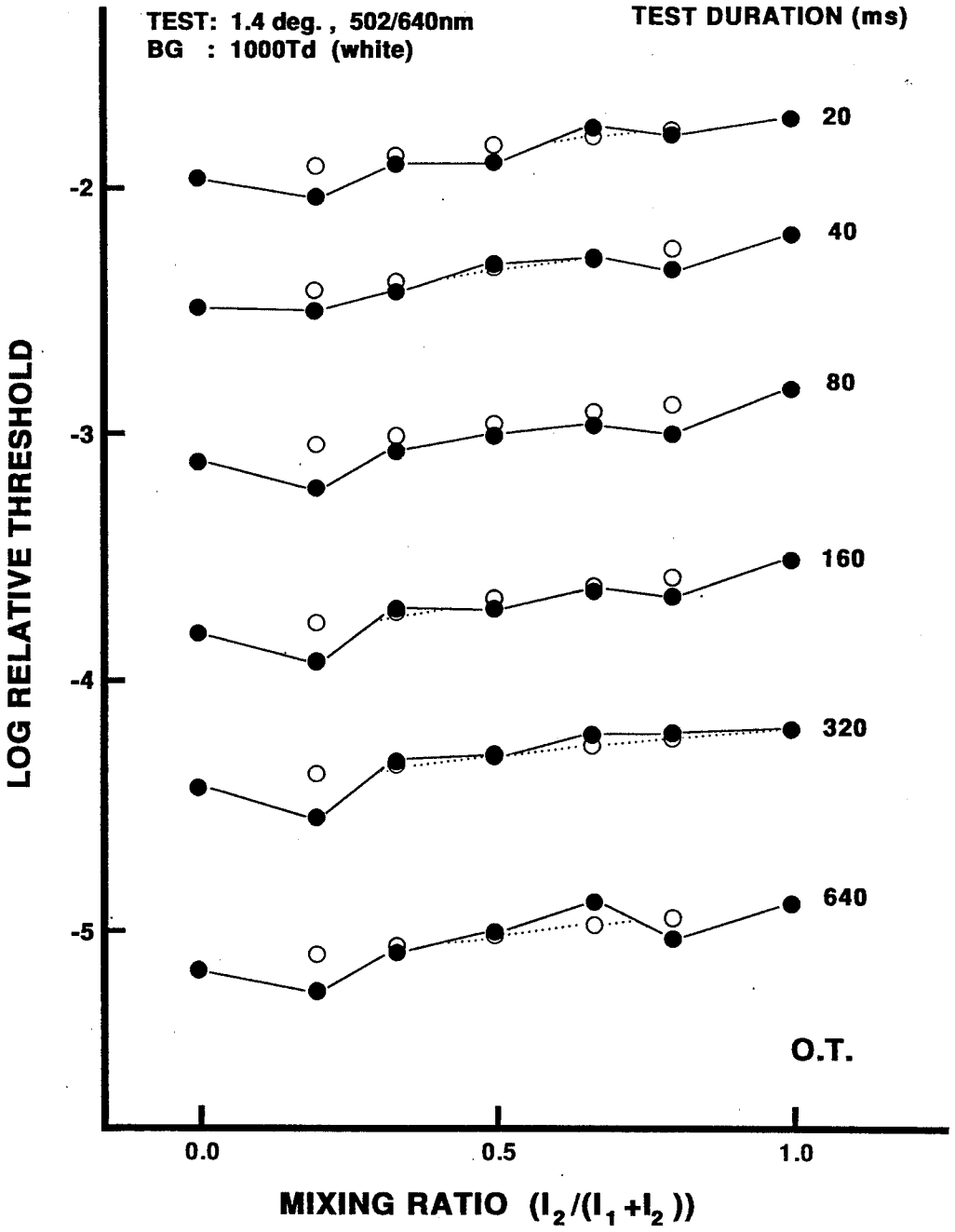


図11-3b．２色型第２視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果．被験者O.T.の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．1000 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は数セッションの測定の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

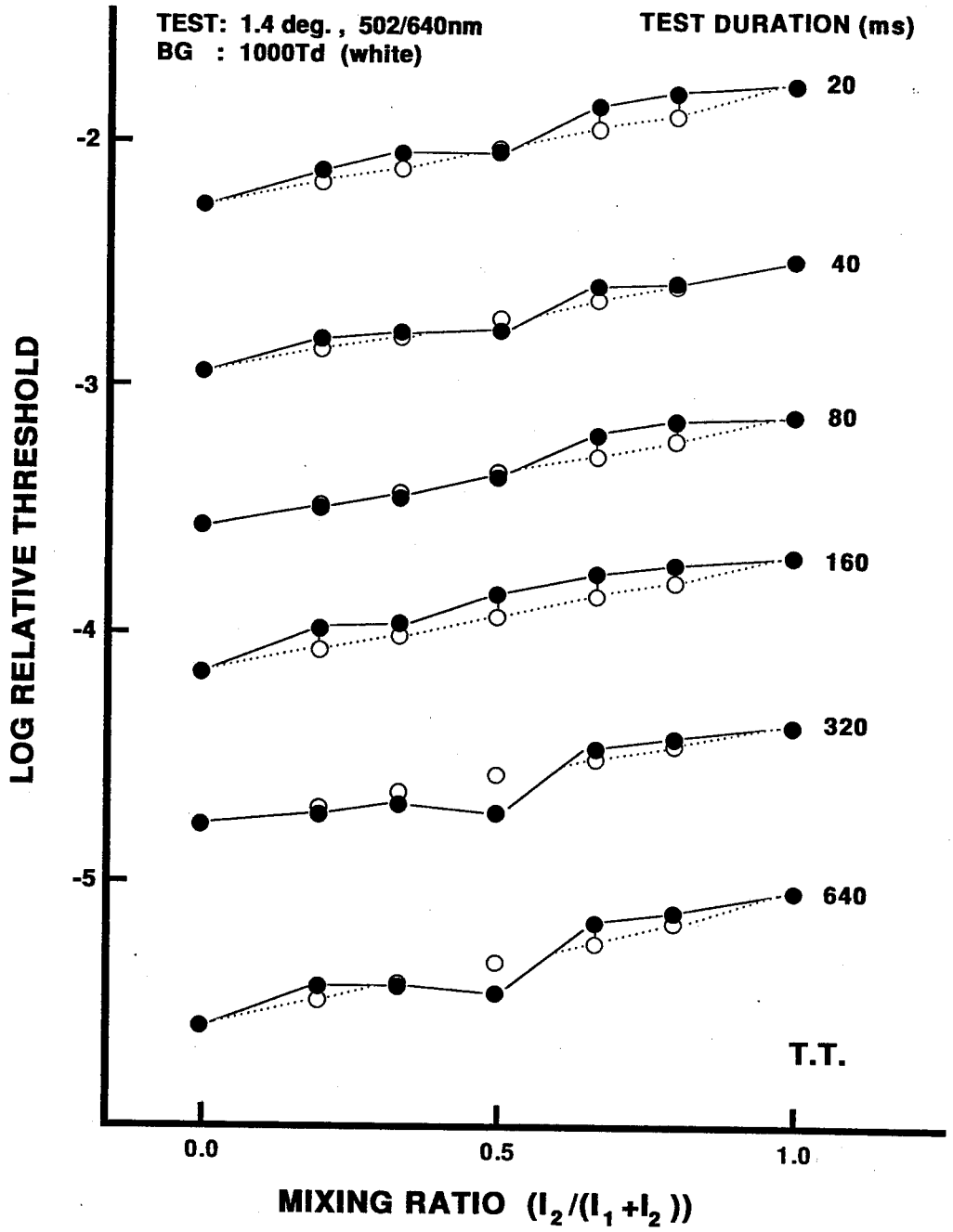


図11-3c．２色型第２視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果．被験者T.T.の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．1000 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は数セッションの測定の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

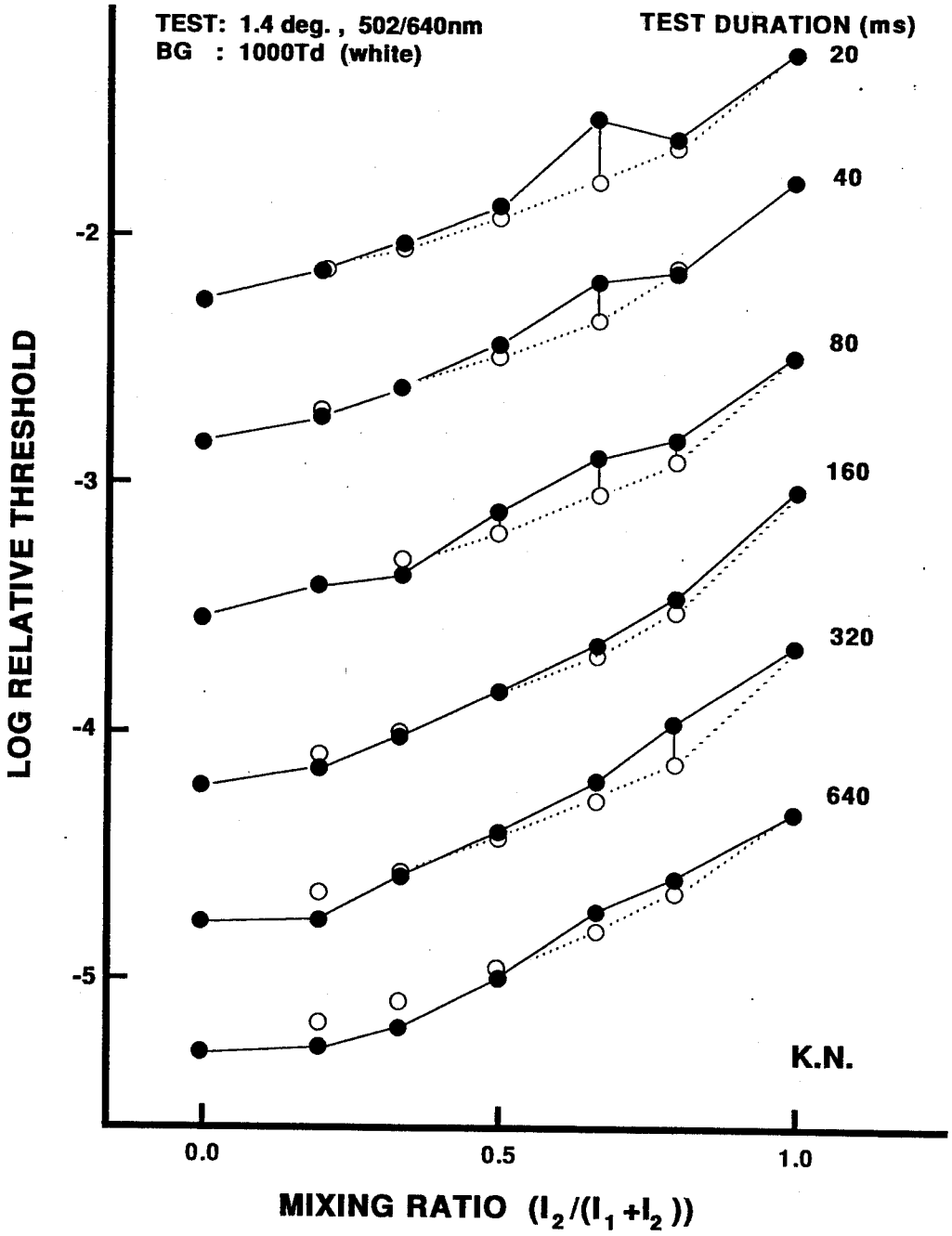


図11-4．３色型第１視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果．被験者K.N.の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．1000 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は数セッションの測定の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

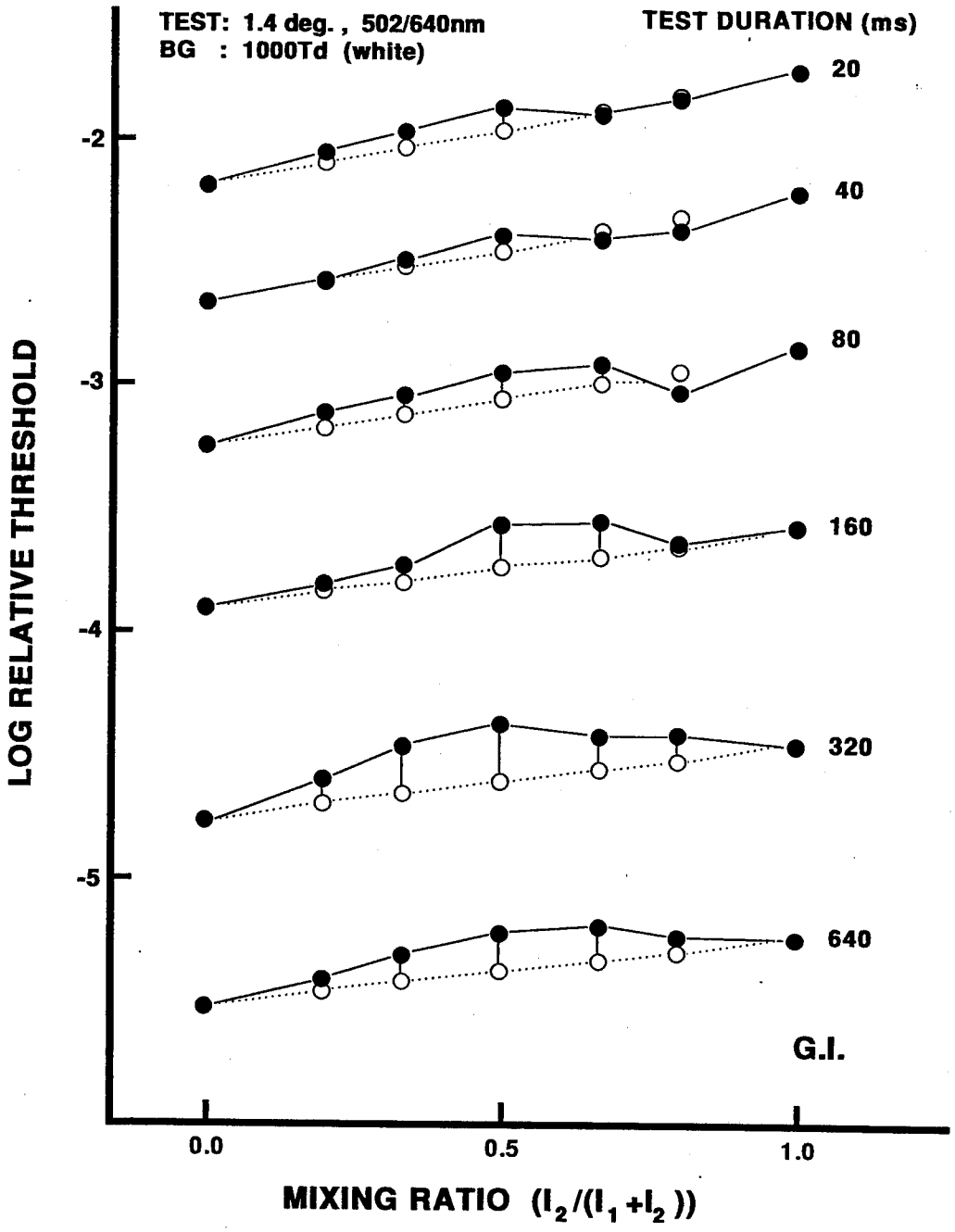


図11-5．３色型第２視覚における赤／緑条件（502／640 nm条件）の結果．被験者G.I.の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．1000 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は数セッションの測定の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

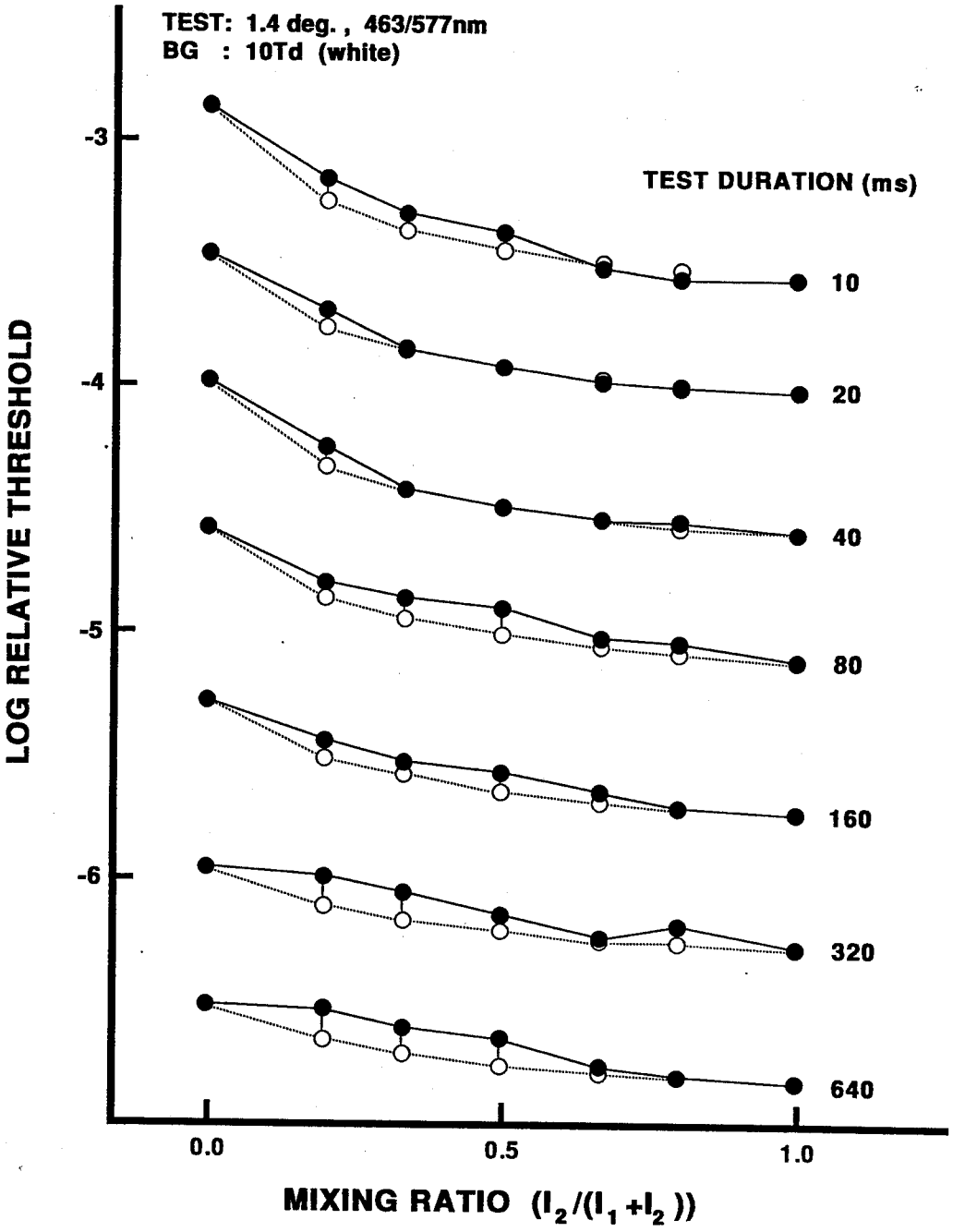


図11-6a．正常３色型視覚における青／黄条件（463／577 nm条件）の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．10 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は３人の正常３色型の被験者の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

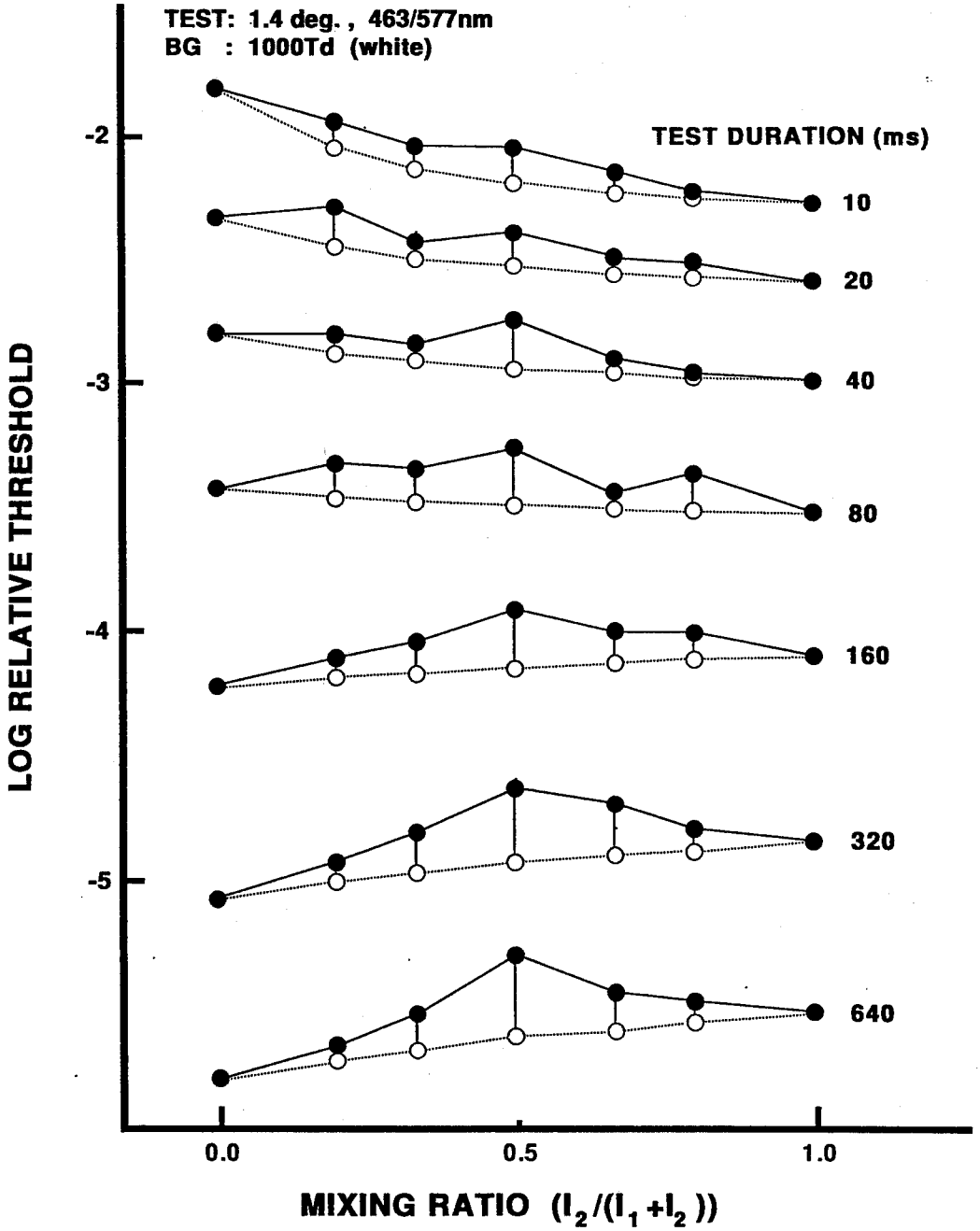


図11-6b．正常３色型視覚における青／黄条件（463／577 nm条件）の結果．混合率の関数としてのテスト光の検出閾（図中●で示されている）．1000 Tdの白色背景上で得られた結果．各点は３人の正常３色型の被験者の平均である．パラメーターはテスト光の持続時間．○は完全加算が成立するとき予想される閾値を示す．各曲線は図を見やすくするためにいちばん上の曲線を除いて任意の間隔でずらしてある．

12章　実験Ⅳ：　輪郭線マスキング下での時間統合

12-1. はじめに

これまでの実験から、特に高い順応レベルで時間統合が刺激光や背景光の分光特性に依存し反対色性を示すことが報告された。このことから受容器レベルだけでなくそれ以降の２つの反対色過程（赤－緑および青－黄システム）の時間特性もまた時間統合に影響を与えると考えられる。

高い順応レベルでの検出閾に反対色過程が関与することは、King-Smith & Carden (1976) らによって主張されてきた。Sperling & Harwerth (1971) は、高い順応背景上で、検出閾の分光感度曲線を測定すると、580nm付近に大きな感度の谷間ができることを報告している。これはＬ－錐体とＭ－錐体の抑制的な相互作用 (Boynton et al., 1964; Guth, 1967; Guth & Lodge, 1973; Finkelstein & Hood, 1982; 1984) 、すなわち赤／緑反対色システムの介在によると結論されている。King-Smithらも1000tdという強い白色背景を用いて470nmと580nmに感度の谷間があることを見いだした。470nmに対しては青／黄システムが、580nmに対しては赤／緑システムが働かないため感度が低下すると考えられ、特に580nmの場合は輝度システム（ほぼ受容器レベルの特性を反映する）だけが検出に関与していると考えられている。

実験Ⅰ、ⅡおよびⅢでは彼らと同じ1000tdの白色背景上で時間統合の臨界持続時間を測定した。輝度システムを介して検出されると考えられるユニーク黄の光 (570nm) で臨界持続時間は42msecであるのに対し、赤／緑システムの感度が最も良いと考えられるユニーク緑の光 (500nm) とスペクトル中の任意の赤色光 (630nm) ではそれぞれ97msecおよび112msecであった。また青／黄システムの感度が最も良いユニーク青では157msecであった。このように臨界持続時間は波長により大きく異なっており色システムと輝度システムの時間特性の差を反映していると考えられる。しかし同じ色システムであるにもかかわらず青の臨界持続時間と赤や緑の臨界持続時間が異なるのは、赤－緑システムと青－黄システムの違いによるのだろうか。あるいはＳ－錐体系（π1／π3系）の反応は輝度システムに入力しておらず常に青／黄システムを経由してしか運ばれないとする研究 (Boynton, 1979) もあり、このようなＳ－錐体の特殊性 (Mollon, 1977; 1982) が原因であろうか。またＬ－

錐体やM－錐体の反応は赤／緑システムに入力するだけでなく輝度システムにも入力している。1000 Tdという背景光は輝度システムを選択的に順応させ相対的に色システムの貢献度を増すが（King-Smith & Carden, 1976）、そのような条件下でも輝度システムによる検出は無視することができないかもしれない。Foster & Snelgar（1983）はKing-Smithらとほぼ同じ1000 Tdの白色背景という条件であるが、テスト光と背景光の直径を等しくして分光感度を測定している。背景光の輪郭線によってテスト光の輪郭線をマスキングするという輪郭線マスキング（contour masking）の手法である（Foster, 1979; 1980; 1981）。Fosterらの報告ではこの手法を用いると分光感度曲線の２つの感度の谷間はさらに深くなる。感度の谷間は色システムの反応特性を表わすのでマスキングにより輝度システムの感度がさらに低下し、色システムを介した検出を増長すると考えられる。

この実験の目的は、この様な輪郭線マスキングを用いた条件下での時間統合特性について調べることである。また今回得られた結果を、マスキングを用いないで測定した以前の結果と比較検討した。

12-2. 方法

装置

本実験は、３光路のマックスウェル視光学系装置を用いて行われた。光源には500ｗのキセノンランプを使用した。第１光路の光はモノクロメーター（ナルミ商会製）により任意の単色光に変えられテスト光として用いられた。第１光路には8086系マイクロコンピュータ（NEC製PC-9801F）により制御された光学シャッターが設置され、テスト光は任意の持続時間を持ったフラッシュ光に変えられる。このシャッターの立ち上がり及び立ち下がり時間は、それぞれ2msec以下であり、プリッチャード色彩輝度計（Model1980A）からの出力をシンクロスコープ（IWATSU, SS-6200A）に入力させることにより測定された。第２光路および第３光路は、それぞれ背景光と補助フィールドを作り出すために用いられた。これらの光路には較正された中性濃度フィルターおよび光学ウェッジが設置されており、それぞれ光の強度を独立に調節することができる。テスト光路のウエッジとフィルターは上で述べたコンピューターにより制御されている。刺激の較正は実験Ｉと同じ方法で行なわれた（８章の「較正」を参照のこと）。

刺激

図12-1 は刺激布置の模式図を示している。背景光（BG）の直径は7°、テスト光（T）および補助フィールド（AF）の直径は1°である。観察者には大きな円形の白色背景上の中心に小さな円形の領域がみえる。テスト光と補助フィールドは、完全に重なり合うため1つの刺激のように見える。

白色背景は眼の順応レベルを一定に保つために定常的に呈示されその強度は網膜照度1000 Tdである。補助フィールドはテスト光の輪郭線をマスキングするために定常的に呈示された。補助フィールドの強度は閾上 1.5 log 単位に調整された。補助フィールドの閾値は被験者ごとに1000 Tdの白色背景上で測定された。

テスト光は単色光であり、その波長は457nm, 500nm, 570nm及び630nmの4条件が用いられた。457nm, 500nm及び570nmは、被験者にそれぞれユニーク青、ユニーク緑及びユニーク黄の色相を与える波長である。630nmは、スペクトル中にユニーク赤の色相を与える波長がないため、任意に選択された。テスト光の持続時間は 10, 20, 40, 80, 160, 320, 640, 1280, 2560, 5120 msec の10段階にわたって変化し、4秒に1度呈示される。

被験者

本実験には3名の被験者が参加した（Y.K., A.K., T.M.）。Y.K.とA.K.はこの種の実験によく習熟した被験者であり、T.M.（10章の実験IIIに参加した2色型第1視覚を持つ被験者T.M.とは別人である）は本実験以前に心理物理学的実験の経験がない被験者である。彼女は本実験にはいる前に、調整法による閾値測定の練習試行を数セッション行った。全ての被験者は、ランドルト視環、ND-100 hue テスト（（財）日本色彩研究所）及びナーゲル型アノマロスコープ（日置式、（株）半田屋）による検査で正常な視力及び色覚を有することが確かめられた。

手続き

被験者はかみ板によって顔面固定をし、左眼を眼帯で覆い右眼による中心視で測定を行なった。実験は被験者が暗室の中で約10分ほど暗順応し、さらに約5分間ほど背景光に再順応した後、行なわれた。

被験者は人工瞳孔を覗き、背景光の中心にある補助フィールドを凝視するよう求められる。被験者の課題は調整法を用いてテスト光の強度を調整し、その閾値を求めることであ

る。同条件で４回の調整を行った。

各セッションにおいては、４条件のテスト光の波長が呈示され（呈示順はランダム）、ぞれに対し10条件の持続時間（呈示順はランダム）における閾値が測定された。測定は４回繰り返されるので、１セッションは４×10×４＝160試行である（所要時間は２時間半）。１セッションは休憩なしで行なわれる。各被験者は３セッションづつ測定を行なった。

12-3. 結果

図12-2は得られた結果の一部であり、被験者Y.K.のものである。テスト刺激の持続時間（t）、閾値（I）と持続時間（t）の積がそれぞれ横軸と縦軸に対数表記されている。パラメーターはテスト光の波長である。各々の波長の結果は図を見やすくするために一番下のものを除いて、上方向に一定の間隔でずらしてある。

時間統合の臨界持続時間は、実験Ｉと同様の手続きで決められた。詳しくは８章の「臨界持続時間の評定」を参照のこと。この方法は過去の研究とほぼ同じ一般的なものである（Barlow, 1958; Sperling & Joliffe, 1965; Krauskopf & Mollon, 1971; Friedman et al., 1984）。図12-2に示されているようにある一定の臨界持続時間内ではほぼ完全な時間的統合が働いているので、テスト光の持続時間（t）に関わりなくI･t の値（テスト光の閾値と持続時間の積）は一定である（図中、水平な直線で示される）。持続時間（ｔ）が長くなり、臨界持続時間を越えると最終的に今度は Ｉ が一定となり、I･t の値は持続時間(t)に比例して増加する(図中傾き 1 の直線で示される)。I･t-tの関数がそれぞれ傾き０と１の２つの直線成分で表されるとの前提のもとに、その交点を与える持続時間（t）の値で臨界持続時間（tc）を定義した。なおこの際に 2 本の直線成分のレベルは、コンピューターを用いて２つの直線成分とデータとの差の２乗の合計が最小になるように決められた。

図から臨界持続時間（tc）はテスト光の波長によって変化することがわかる。計算された値は570 nm（ユニーク黄）で46 msecと短く、457 nm（ユニーク青），500 nm（ユニーク緑）および630 nmでは、それぞれ218 msec, 204 msecおよび200 msecと長い。この傾向は他の２人の被験者にも見られる。

図12-3は、臨界持続時間（tc）の値をテスト光の波長の関数としてプロットしたものである。図中、●は本実験条件（輪郭線マスキング条件）で得られた結果であり、３人の被験者の平均である。したがって、各々の点は３６個の測定値の平均である。○は、実験Ｉ

およびIIの結果であり、通常の増分閾事態で得られたものである。これは本実験条件との比較のためにプロットされている。背景光の強度は本実験と同じく1000tdの白色光で、各々の点は３人の被験者の平均値である(４８個の測定値の平均)。垂直の線はそれらの測定値の標準誤差を示している。臨界持続時間の平均値は今回の実験の場合、波長457nm(青), 500nm (緑), 570nm (黄) 及び630nm (赤) に対して、それぞれ174msec, 162msec, 45 msec, 166msec である。また先の増分閾測定で得られた結果は、各々の波長に対し、それぞれ157msec, 97msec, 42msec及び 112msecである。青と黄色のテスト光の臨界持続時間(tc)は両条件でほとんど変わらないのに対して、赤と緑のテスト光のtcは、輪郭線マスキング条件の方が長くなっている。臨界持続時間は個人差があるので実験IおよびIIと今回の実験結果を厳密に比較するのであれば同じ被験者群を用いて行なうのが望ましい。しかし実験を行なった時期が異なったので全員を同じ被験者にすることはできなかった。被験者のうちY.K.とA.K.が両方の実験に参加したが、少なくともこの２人に関しては上で述べたような傾向がみられた。

12-4. 考察

輪郭線マスキングを用いることによって赤と緑のテスト光の臨界持続時間は変化したが、青と黄色のテスト光では変化しなかった。この結果はどの様に解釈されるだろうか。

まず通常の増分閾事態における検出を考えてみよう。ユニーク黄の光に対して、赤／緑色システムの出力はほぼゼロになると仮定できる。また閾の場合青／黄システムは、青に対しては反応するものの黄に対してはほとんど出力しないと仮定されている (Ingling & Tsou, 1977; Ingling, 1977; Ingling & Martinez-Uriegas, 1985) 。したがって黄色の光は輝度システムによって検出されると考えられている (Ingling & Tsou, 1977; Ingling, 1977) 。輝度システムはほぼ受容器レベルの特性を反映し、明順応するにつれ統合時間が短くなる (Kawabata & Aiba, 1990) 。したがって1000tdという強い背景上では50msecという短い臨界持続時間になると予測できる。また過去の研究から青の光はあらゆる順応条件 (明暗および色順応) において、常に長い時間統合を示すことが知られている (Friedman et al., 1984) 。これは色システムの時間統合特性のみ反映するものと考えられる (Mitsuboshi et al., 1987b) 。なぜなら青錐体の反応は色システムを介してのみ検出に関与していると考えられるからである (Boynton, 1979; Mollon, 1982) 。色システムは輝度

システムのように白色背景の強度が増しても順応しないので、1000tdの背景上でもその統合時間は長く保たれているのだろう。一方Ｌ－錐体やＭ－錐体からの反応は輝度システムと色システムの両方に入力していると考えられており（Boynton, 1979）、赤や緑の光の統合時間は両システムの特性を反映すると思われる。強い白色背景が輝度システムの反応を選択的に低下させ色システムの検出における貢献度を高める（King-Smith & Carden, 1976）のは確実であろうが、色システムを介した系路が完全に検出を支配するのなら1000tdの背景上で赤と緑の統合時間は青と同じくらい長くなるはずである。しかし赤と緑の統合時間は黄色よりは長いものの青よりは短い（Kawabata & Aiba, 1990）。これは輝度システムが、幾分か検出に参加しているためであろう。

次に輪郭線マスキング事態における検出を考えてみよう。輪郭線マスキングは輪郭線をマスクし、輪郭線が検出の手がかりにならないようにしている。輪郭線は色よりも明るさの差によって成立するものであり、そのため検出は色の違いに頼らねばならず色を媒介すると仮定されているメカニズムの反応特性をとらえると考えられる。Forster & Snelgar（1983）によると、輪郭線マスキングは輝度システムを選択的に順応させ、その感度を低下させるとしている。彼らはまた輪郭線のマスクと強い白色背景はともに輝度システムの感度を選択的に低下させるが、その２つは相乗的に働くとしている。この実験のように強い白色背景を用いかつ輪郭線をマスクするような条件下では、通常の高強度の増分閾事態よりも輝度システムの感度が低下していると考えられる。このような事態では検出は色システムに依存するであろう。このように仮定すれば赤と緑の統合時間が青と同じくらい長いという今回の結果は、赤と緑の光がほぼ完全に色システムによって検出されているためと解釈できよう。

青のテスト光は上述のように色システムのみを介して検出され、そのため統合時間は常に色システムの特性によって決まる。輪郭線のマスキングは輝度システムの感度を低下させるだけで、色システムの順応状態に影響を与えない。したがって輪郭線をマスキングしても臨界持続時間が変化しなかったのであろう。

一方黄色のテスト光の臨界持続持間も、輪郭線マスキングの影響を受けなかった。黄色の統合時間は輝度システムの時間特性により決定されていると考えられているが、輪郭線マスキングにより輝度システムの感度が低下して青／黄システムに検出が移り、青／黄システムの長い時間統合特性を示すことも予想された。しかしそのような傾向は見られなかった。このような条件下でも輝度システムの短い統合時間を反映しているようである。な

ぜ検出がシフトしなかったのだろう。Ingling & Martinez-Uriegas (1985) は、色システムと輝度システムの反応特性を分類しているが、輝度システム内に複数の下位システムのあることを示唆している。輪郭線マスキングは輝度システム内のある特定の下位システム（空間的な輪郭線によく反応するシステム）だけを選択的に順応させ感度を低下させるが、ほかの下位システム（例えば刺激のON、OFFによく反応するシステムなど）には影響しないと思われる。したがって検出はまだ輝度システムを媒介しているのだろう。青／黄システムへ検出がシフトするためには、そのような他の輝度システム内の下位システムの感度を低下させねばならない。例えば刺激のON、OFFによく反応する下位システムの感度を低下させるには、強い背景光をフラッシュさせ短いＳＯＡでテスト光を呈示する急激明順応の手法 (Boynton, 1956; Finkelstein and Hood, 1982) を用いて、そのメカニズムの反応を抑えることが考えられる。あるいは刺激のON、OFFが明確にならないよう刺激の輝度が時間的に徐々に上昇し、下降するようなテスト光を用いることでも可能であろう。これらの可能性については今後の研究に委ねられている。

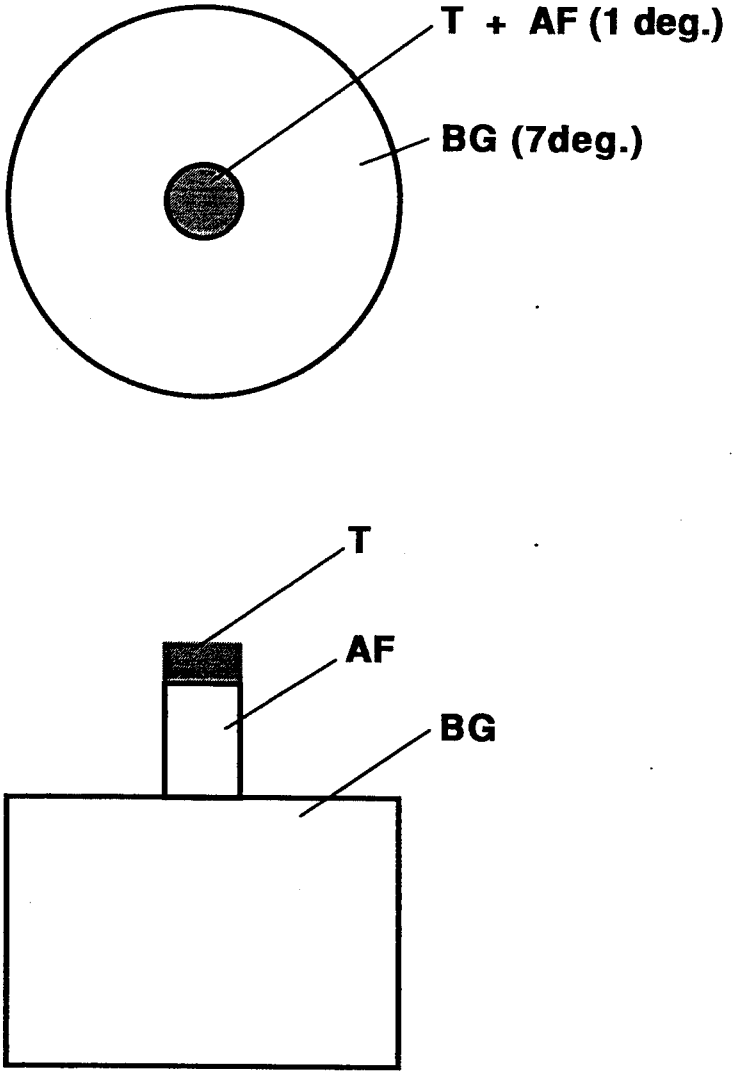


図12-1.　刺激布置の模式図．ＢＧは背景光（直径 7°）であり、白色でその強度は1000Tdである．テスト光（T）および補助フィールド（AF）の直径は 1°である．観察者には、大きな円形の白色背景上の中心に，小さな円形の領域がみえる．テスト光と補助フィールドは，完全に重なり合うため１つの刺激のように見える．

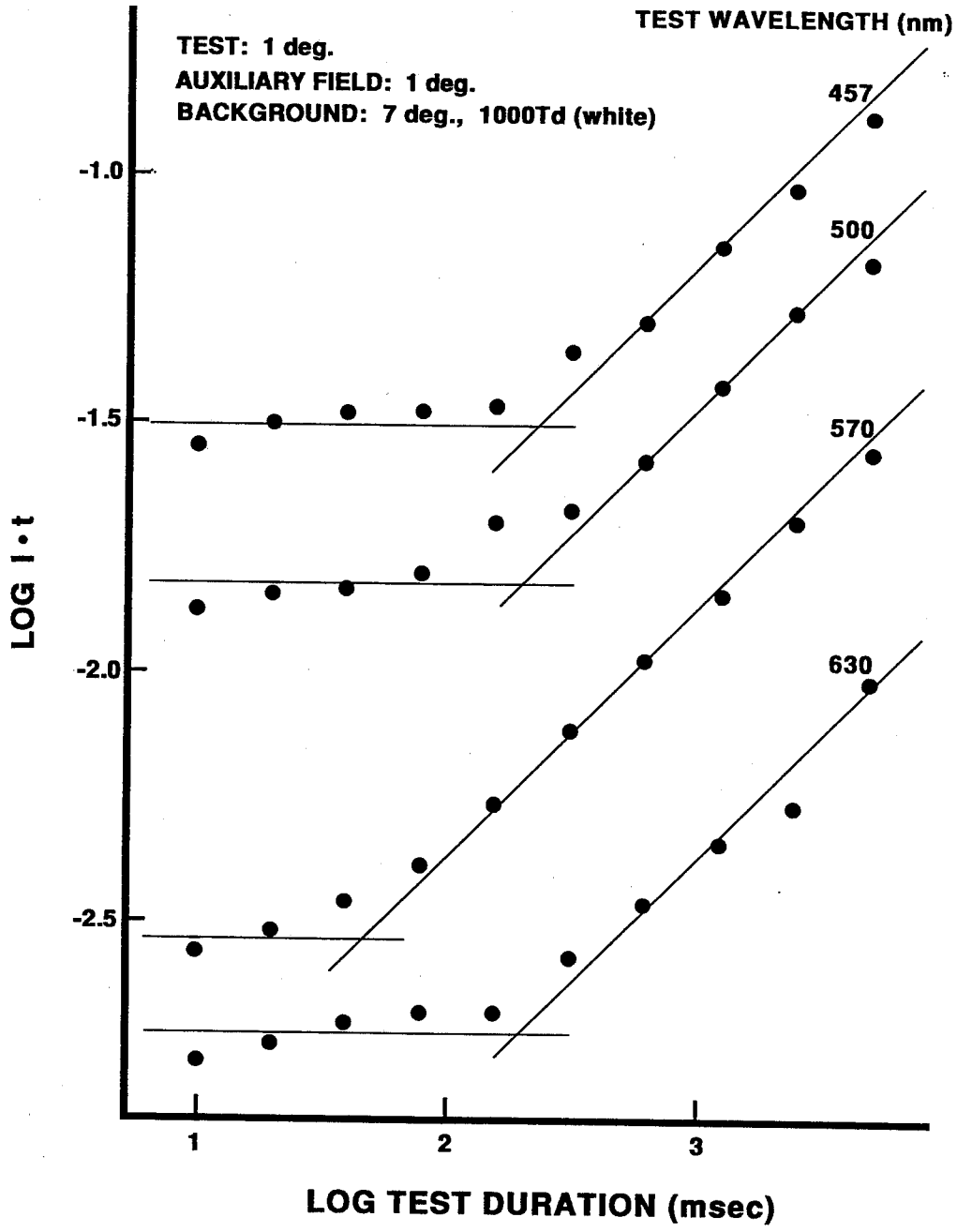


図12-2.　直接得られた結果の一部であり、横軸はテスト光の持続時間（t）の対数，縦軸は閾値（I）と持続時間（t）の積の対数である．パラメーターはテスト光の波長（nm）で，被験者YKの結果である．

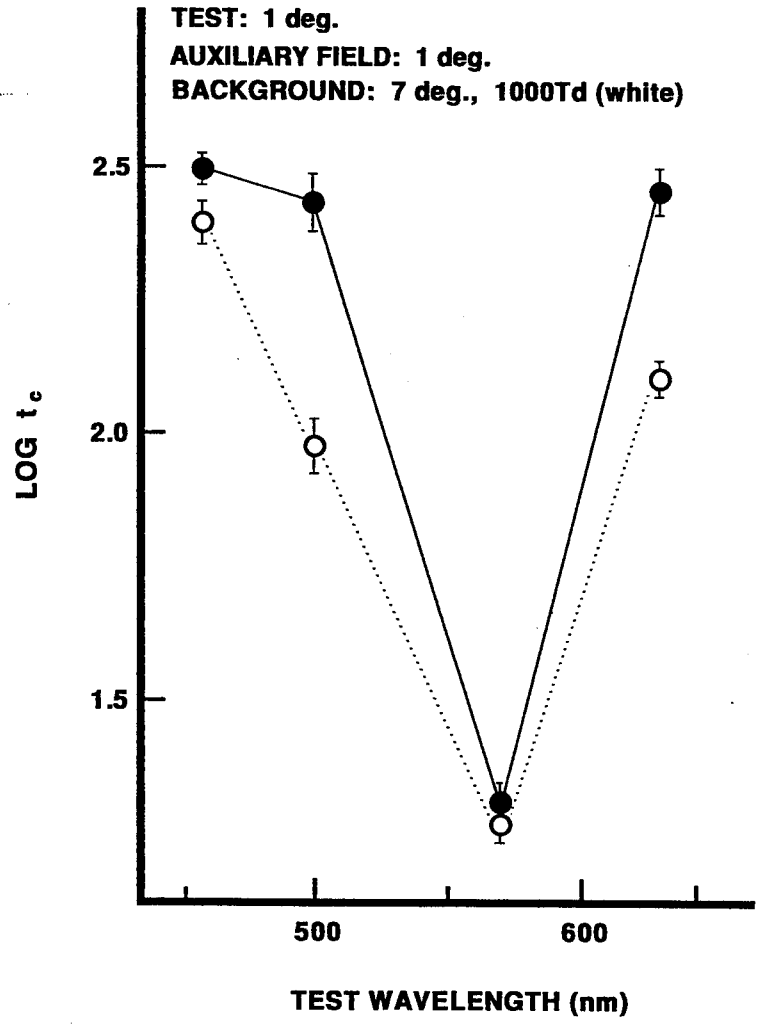


図12-3． テスト光の波長（nm）の関数としての臨界持続時間（msec）．●は輪郭線マスキング条件で得られたもの，○は以前の実験結果で通常の増分閾事態で得られたものである。各々の点は複数の被験者の平均値である．

13章　実験Ｖ：　等輝度刺激に対する時間統合特性

13-1. はじめに

これまでの実験Ｉ～Ⅳで我々は、視覚の時間的統合現象に色システムの時間特性が重要な役割を果たすことを指摘してきた。これらの実験及び過去の我々の時間統合に関する研究は、すべてStilesの２色閾法と呼ばれる増分閾測定法の一種かあるいはその改良型であった。この実験事態で観察者は、背景の波長とは異なる波長を持つテスト光の強度を調節することによって閾値を求める。したがってこのとき検出には輝度システムと色システムの２つが関与する。このうち輝度システムの特性を選択的に検討するのは容易である。ただ単に刺激に無彩色（白色）を用いればよい。また色覚を有さない単色型視覚の被験者を用いることも可能である。このような方法で輝度システムは光の強度に応じて順応レベルを変化させ、その感度を調節し、また時空間特性を変化させることが確認されている（Shapley & Enroth-Cugell, 1984）。一方色システムの場合はそれほど簡単ではない。単色型視覚が輝度情報のみを手がかりとするのに対し、色情報をのみを手がかりとするような先天的色覚異常のタイプは存在しない。後天的な傷害にはそのような症例もあるがごく稀である（Zrenner et al., 1990）。また我々がこれまで用いてきた増分閾事態は一種の輝度変調のコントラスト閾であり、輝度情報を排除することはできない。選択的順応によって輝度システムの寄与率を低下させることはできても、完全に排除することはできない（Foster & Snelgar, 1983）。唯一の例外はπ1／π3検出系であるが、これは短波長光のときのみ有効である。

これまでの研究から、視覚系の時間統合特性は輝度システムと色システムの両方の時間特性に依存する。輝度システムのみが関与する時間統合現象は実験Ⅲの２色型視覚の結果からある程度類推できる。しかし色システムのみが関与する事態で時間統合現象を扱ったものはほとんどない。これまでの結果から言えるのは輝度システムだけでなく色システムが介在する場合には、輝度システムのみが媒介するときに比べ、時間的統合が長くなるということである。これは輝度システムに比べ色システムがゆっくりした時間反応特性を示すためである。増分閾の実験では色システムと輝度システムの時間特性の差異は検討できるが、各システムの時間特性が変化するときには（実際輝度システムは順応機構によりそ

の時間特性を変えることができる）、全体の統合時間がどちらのシステムの影響を受けているのか不明確な場合が多い。

我々はＩ部で述べたように輝度システムと色システムはある程度独立の機構と考えている。もちろん輝度システムは受容器レベルを基礎としてその特性が形成され、一方色システムは受容器以後、受容器の出力間の比較照合過程（例えば反対色システム）を基礎としてその特性が形成されるように、視覚系の階層構造のやや異なるレベルに端を発しているため完全に独立する系ではない。しかしその後視覚中枢のかなり高次なレベルまでその独立性は維持されている。それぞれの系が処理する情報は異なるが、その処理能力においてある程度比較可能と考えるのは妥当であろう。また輝度システムだけでなく、色システムの順応機構も様々な特性を持つ複合的機構と考えることが可能かも知れない。もしそうなら輝度システム同様、色システムの時間統合特性は色順応のレベルに応じて変化するはずである。

色システムの時間統合が変化するとして、それを詳しく検討するには輝度システムが影響しない事態で実験を行なうのが望ましい。輝度システムの統合時間が可変性のものであり、しかもこのシステムの統合時間が全体の統合時間に影響して解釈が難しくなるためである。この実験では色相置換という方法（Bowen, 1981; Cavanagh, 1991）を用いて、輝度システムが検出に関与しない事態で視覚系の時間統合特性を検討する。このときの時間統合は色システムの時間応答特性のみを反映するであろう。この事態では背景とテスト光の輝度は常に一定に保たれている（等輝度事態）。このとき背景に対しテスト光の色相や色純度を変化させることによって、テスト光を検出することができる。テスト光の輝度は変えないので、被験者は色差のみをたよりに検出を行なうことになる。ここではテスト光の色純度を変化させることによって得られる検出閾を測定した。これを色純度閾（chromatic purity threshold）と呼ぶことにする。

Smith, Bowen & Pokorny (1984)は、この等輝度事態で時間統合の臨界持続時間を測定している。それによると臨界持続時間はテスト光の色にかかわらず一定であり、同強度の背景を用いての増分閾事態で測定された臨界持続時間よりも長い。この色純度閾の臨界持続時間は、輝度システムの関与が少ないπ1／π3系の臨界持続時間（Krauskopf & Mollon, 1971; Uetsuki & Ikeda, 1971; Friedman et al, 1984）や輪郭線マスキング事態でのそれ（実験Ⅳ）とほぼ一致するので、色システムの時間統合は輝度システムのそれより長いと結論できる（King-Smith & Carden, 1976）。これは色変調正弦波に対する時間的ＣＳＦ

(Contrast Sensitivity Function) の特徴、つまり時間周波数における低帯域通過型フィルター特性や高時間周波数領域において輝度変調の時間的ＣＳＦに比べ感度が悪いといった特徴から間接的に予想できる。Smithらの実験では、テスト光と置換される刺激および背景は常に白色であった。すなわち視覚系の色順応状態は常に一定であり、最も低い順応レベルと考えることができる。色情報の時間的統合特性に関して、我々が問題にしたいのは統合時間が色システムの順応レベルの変化に応じて変動するかどうかである。色システムの順応レベルが上昇し、その結果統合時間が減少するであろうか。もしそうなら色システムは単独で順応レベルに応じて時間応答特性を調節できることになる。これは輝度システム同様、色システムが様々な視覚特性を統御する複雑な順応機構を持つという仮説を支持する１つの根拠となるであろう。この研究では白色背景以外に様々な色相と色純度を持つ順応背景を用いて、等輝度条件下での時間統合特性について検討した。

13-2. 方法

装置と刺激

刺激は8086系マイクロコンピューター（NEC製PC-9801DA）と専用のＲＧＢカラーモニター（NEC製PC-KD1511）を用いて提示された。このコンピューターにはフルカラーフレームメモリー（デジタルアーツ社製ハイパーフレーム＋）が搭載されており、１画素（pixel）ごとに、３原色（赤、緑および青）の各々の強度を独立に256段階にわたって変えることができる。

図13-1は刺激布置の模式図である。円形のテスト光（T）が四角形の背景フィールド（SF）の中心に提示される。Tは直径1 deg., SFは一辺が4 deg. の正方形であり、その中心部はテスト光がはめこまれるように円環状になっている。

Tの持続時間はおよそ18 msecから2560 msecまで10段階にわたって変化する。この時間はコンピュータディスプレイのフレーム数によって決まる（舟川, 1988; 1991）。ラスタスキャン型ディスプレイに提示される刺激パタンは時間的にも空間的にも量子化されている。時間的にはフレーム（frame）が、空間的には画素（pixel）が単位である。ラスタスキャン型ディスプレイにおいて、１フレームは左上角の画素から右下角の画素まで、左から右へかつ上から下へ継時的に順次走査される。このように継時的に表示されるフレームはディスプレイの機種によって多少異なるが、１秒間に50～60枚周期的に書き換えられる。こ

のフレームの書き換えは、垂直同期信号とタイミングを取りながら、コンピュータのフレームバッファの内容がディスプレイに一括転送されることによってなされる。1秒間に提示されるフレーム数であるフレーム周波数は本実験で用いたディスプレイの場合、56.4Hzである。ラスタスキャン型の場合フレームバッファに何も書き込まれていなくても、また変更が何もなくても周期的に画面全体が走査され更新される。このことからラスタスキャン型ディスプレイの画面更新はフレームバッファの内容の更新とは無関係に、周期的に行なわれることを意味する。したがって刺激の提示時間はフレームバッファに刺激パタンを書き込んでから消去するまでの時間ではなく、その間に更新されたフレーム数によって決まる（舟川, 1988; 1991）。またフレームバッファへの刺激パタンの書き込みと消去はディスプレイ画面の更新に同期させて行なう必要がある。先に述べたテスト刺激（T）の持続時間はこのようなラスタスキャン型ディスプレイの特性を考慮して、このフレーム数により定義された。フレーム周波数はプリッチャード色彩輝度計からの出力をシンクロスコープ（IWATSU, SS-6123）に入力することによって測定された。

SF上には注視のために4つの矢（直線）が描かれており、その4つの矢が指し示す中心部にTが提示される。4つの矢は白色で輝度は15 cd/m²である。SFの強度は9 cd/m²である。SFとTは異色交照法で等輝度に保たれている。一般にディスプレイに刺激を瞬間提示する際に問題にされる残効特性は、この実験事態では問題とならない。Tが提示される前後、Tの提示される位置にはTおよびSFと同輝度でSFと同じ色度を持つ置換刺激が提示されるからである。すなわちこの実験事態では常に刺激全体の輝度が一定であり、時空間的に輝度変調することが全くない。

この実験では背景フィールド（SF）の色相と色純度が組織的に変えられた。表13-1は実験に用いられたSFのCIE色度図上の座標を示す。また図13-2はその値を実際にCIE色度図にプロットしたときの位置を示している。SFに用いられた4つの波長は赤（図13-2中、○で示されている）、緑（図13-2中、●で示されている）、青（図13-2中、■で示されている）および黄（図13-2中、□で示されている）の4つである。それらの主波長はそれぞれ605 nm, 550 nm, 468 nmおよび571 nmである。さらにこの4の色相に対して、各々5つのSFの色純度が設定された。ただし最も色純度が低い（最も白に近い）SFは、4つの色相で同じ色度が用いられた。TとSFの色度および輝度の測定にはプリッチャード色彩輝度計（Model 1980A）およびＣＲＴカラーアナライザー（MINOLTA, CA-100）が用いられた。

観察者の頭部を固定するためにあご台が用いられた。実験は右眼による中心視で行なわ

れ、左眼は眼帯で覆われている。

被験者

２名の男性Y.K.（著者自身）とR.S.の２名がこの実験に参加した。２人の被験者は正常な色覚を有している。これはランドルト視環、石原式色覚検査表、FM-100色相検査器およびナーゲル式アノマロスコープによる検査で確かめられた。R.S. は実験の目的を知らされていない。

手続き

実験は暗室の中で行なわれた。被験者は５分ほど暗順応する。次に被験者の眼の位置とＣＲＴディスプレイの間の距離が200 cmになるようにあご台と椅子の位置を調節する。被験者の課題は上下法を用いてテスト光の色純度閾を測定することである。これはSFの色純度に対してTの色純度を変えることによって求められる。その際色純度の上昇系列と下降系列の２条件が測定法として用いられた。

最初テスト光と背景フィールドの輝度、色相および色純度は同じであり、被験者にはその区別がつかない。上昇系列では、被験者は手元のスイッチボックスの第１ボタンを押すことによってテスト光の色純度を上げてゆく。テスト光は第１ボタンを押すと２秒後に提示される。このボタンを押して行くとやがてテスト光の色純度が背景のそれに比べ増加し、閾（色純度閾）に達する（テスト光は背景に比べ色味が増して見える）。テスト光が検出できたら今度は第２ボタンを押して、テスト光が見えなくなるまでその色純度を下げる。見えなくなったらまた第１ボタンでテスト光の色純度を増加させ閾までもって行く。このようにして被験者はテスト光の色純度の上下を順次繰り返してゆく。コンピューターにはこの上下動の変位点の値が記録される。都合８回の変位点が記録されると１回の測定が自動的に終了する。８個の変位点のうち最初の２個を除いた計６個の変位点の平均値から閾値が求められる。下降系列では、最初被験者は手元のスイッチボックスの第２ボタンを押しテスト光の色純度を下げてゆく。やがてテスト光の色純度は背景のそれに比べ減少し閾に達する（テスト光は背景に比べ白っぽく見える）。テスト光が検出できたら今度は第１ボタンを押して、テスト光が見えなくなるまでその色純度を上げる。以下上昇系列と同様、被験者はテスト光の色純度の上下を順次繰り返してゆく。SFの各々の色相及び色純度条件において、被験者はTの色純度のみを変えることができ、Tの色相（主波長）と輝度はつね

に一定に保たれている。図13-2では各色相ごとに異なる記号でSFの色度図上の位置を示しているが、それぞれの色相について５つの異なる色純度のSFがあり、それらは直線で結ばれている。被験者が任意のSFに対して、Tの色純度を変えるときTの色度図上の位置はこの直線上を移動することになる。たとえば赤の３番目のSFを考えてみよう（図13-2中、○の並んだ直線上の中央の点）。最初SFとTはまったく同じ輝度、色相および色純度を持つため被験者は両者を区別できない。このとき当然色度図上のTとSFの位置は同じである。上昇系列では被験者はTの色純度を上げてゆくのでTはSFに比べ赤味が増してくる。このときTの色度図上の位置は直線上を最も色純度の高い赤色の点（上述の直線の右端の点）に向かって移動する。一方下降系列ではTの色純度を下げてゆくのでTはSFに比べ赤味が減ってくる。このときTの色度図上の位置は直線上を最も色純度の低い白色の点（上述の直線の左端の点）に向かって移動する。

SFの色純度が最も低い白色条件のとき（図13-2中、各記号の直線が集束する中心に位置する点で○で示されている）、各色相条件にかかわらずSFは同じ色度図上の座標を持つ。このときのSFは我々が実験で用いたＣＲＴディスプレイで提示できる最も色純度の低い（最も白色に近い）刺激である。したがってこのときTの色純度をSFよりも下げることはできないので、この条件ではTの下降系列による閾値測定を行なうことができない。また各色相のSFで色純度が最も高い条件は（図15-2中、各記号の直線の最も外側に位置する点で、白色点から最も離れた位置にある）、ＣＲＴディスプレイで提示できる最も色純度の高い（各色相において最も白色から遠い）刺激である。このときTの色純度をSFよりも上げることはできないので、この条件ではTの上昇系列による閾値測定を行なうことができない。

実験は８種類のセッションに分けて行なわれた。これはSFの色相（赤，緑、青および黄）と測定法（上昇系列と下降系列）の組合せによる。各被験者はそれぞれ８つのセッションを２回ずつ繰り返して行なった。各セッションは４つのブロックからなっており、ブロックごとにSFの色純度が変化する。上昇系列の場合、SFの色純度は最初最も低い白色条件が提示され、以下順次色純度のより高いSFが提示されてゆく（ただし最も色純度の高い条件は上述した理由から行われない）。下降系列の場合はSFの色純度は最初最も高い条件で、以下順次色純度のより低いSFが提示されてゆく（ただし色純度の最も低い白色背景は行われない）。各ブロック内では、様々な持続時間を持つテスト光（10条件）の閾値が測定される。この提示順はランダムである。またセッション内でSFの色相と測定法は変わらない。１セッションの所要時間はほぼ１時間半ほどで、各ブロックごとに暗室内で休憩がとられ

た。各被験者がすべてのセッションを行なうのに２ヶ月ほどを要した。

13-3. 臨界持続時間と時間応答フィルターの評定

この実験の特徴は、色相置換法と呼ばれる色刺激の提示法である。通常は白色背景のある部分がある時間間隔だけ色刺激に置換される。しかしこの実験では色順応の影響を検討するため背景は常に白色であるわけではない。ここで色の検出閾（Pc）は、テスト刺激の色純度（colorimetric purity）と各背景フィールドの色純度の差で定義された。

この実験ではまず伝統的な２直線法（傾き０と１の直線）による評定で臨界持続時間を評定した。手続きの詳細は実験Ｉと同じである。横軸がテスト光の持続時間（t）の対数、縦軸がテスト光の色純度閾（Pc）と持続時間の積（Pc･t）の対数のグラフを考えると、一般にある一定の臨界持続時間内では完全な時間統合が働くので、Pc･tは一定となる。持続時間（t）が臨界持続時間を越えると今度はPcが一定となり、Pc･tの値は持続時間（t）に比例する。そこで全体の関数が傾き０と１の２つの直線成分で表されると仮定し、その交点を与える持続時間（t）の値で臨界持続時間（tc）を定義することができる。

一方Smith et al., (1984)は、色の時間的処理が線形の低帯域通過型フィルター（図13-3a）によって記述できると仮定して、そのフィルターから予想される曲線（テンプレート、図13-3c）のレベルを変えることによって（曲線をｙ軸方向に平行移動させる）、あらゆる波長の時間統合がこの単一のテンプレートによって近似できることを示した。彼らの条件では背景は常に白色であり色順応が起こらない事態であるため、時間統合特性の変化を仮定する必要がない。したがってこのような固定されたフィルターを用いた手続きが可能であったと考えられる。Smithらは、分離された赤ー緑色システムの反応における時間的推移を取り出したWisowaty (1981)のデータを基にして時間フィルターを選択している。Wisowatyらはまた分離されたπ1／π3（青）メカニズムの高空間周波数側の反応がほぼ赤ー緑色システムの反応と同じであることを示した（Wisowaty & Boynton, 1980）。

一方、ここでは様々な色順応条件で実験を行なった。我々の仮説は時間特性が色順応状態に応じて変化するというものである。もしそうなら線形フィルターの形も変化するはずである。したがってここでは複数の時間フィルターを用意し、その各々のフィルターから導出される各テンプレートの内で最もデータに適合するものを決めてやれば、その時間反応フィルターがそのとき検出を媒介する系の時間応答特性を示すと考えることができる。

我々の仮説が正しければ、データに最もよく適合するフィルターは色順応事態に応じて変化するはずである。もし正しくないのなら、すなわち色順応機構は単にシステムの感度調節のみを司るのなら、フィルターおよびテンプレートの形は変化せず、テンプレートのレベルを垂直方向に変化させることによって全てのデータと適合させることができるはずである。時間フィルターの形状は時間的ＣＳＦのcorner周波数（色のＣＳＦは低帯閾通過型の形状を示すが、この曲線の高時間周波数側で感度低下が急激になる周波数）の値で決定される。詳しい手続きを以下に示す。

まず線形フィルターの相対変調感度は以下の式で記述できる。

$$\log M = n\log(2\pi c) - n/2\log[4\pi^2(f^2+c^2)] \qquad (1)$$

ここでfは時間周波数（Hz）、nはステージ数、cはcorner周波数を示す。図13-3aの点線はn=5，c=5のときの曲線、実線はn=5，c=10のときの曲線を示す。最小位相の線形フィルターに対するインパルスの時間曲線反応は以下の関数で記述される。

$$I(t) = ((t^{n-1}e^{-2\pi ct})/n-1)! \qquad (2a)$$

この関数I(t)は時間(n-1)/2πcにおける関数の最大値で割ることによって標準化することができる。

$$I_N(t) = I(t)/I[(n-1)/2\pi c] \qquad (2b)$$

ここでtは時間で単位はミリ秒（msec）である。これは図13-3bのような形状を示す。図中点線はcorner周波数c=10Hzの曲線、実線はc=5Hzの曲線を示す。

閾値反応をモデル化するために、被験者はピーク反応検出器（例えばRoufs，1972）として働くとSmithらは仮定した。様々な持続時間Jの刺激における反応R(J)は、以下の式に示されるように不連続積分の手続を用いて求められる。

$$R(J) = \sum_{J=0}^{2560} \sum_{K=0}^{J} A(K) I_N(J-K) \qquad (3)$$

Jは0 msecから2560 msecまで5 msec間隔でサンプリングされる不連続時間であり、Kは0 msecからJ msecまで5 msec間隔でサンプリングされる不連続時間である。A(K)はステップ関数で、刺激の持続時間よりもKが小さいときは1、それ以外は0である。$I_N(J-K)$は時間J-Kのときの式2aで与えられる標準化されたインパルス反応関数である。

ここで閾値は各々の持続時間のピーク反応の逆数に比例すると仮定する。図13-3cは5 Hzと10 Hzのcorner周波数を持つフィルターから予想される閾値関数を示す。これは縦軸が閾値と持続時間の積の対数、横軸が持続時間の対数のグラフである。これを見ると5 Hzのフィルターの方（図中実線で示される）が10Hzのフィルター（図中点線で示される）よりも時間統合が長いことが分かる。時間統合は曲線の傾きが0に近いほど完全であり、傾きが急になるほど不完全となり、傾き1のとき統合はまったく起こらない。

Wisowatyらの結果を基にすると、ステージ数n（この数は高空間周波数成分の傾きに依存して決まる）はおよそ5～6である。実際Smithらはn=5として分析を行なっている。我々もn=5として分析を行なった。我々の分析手続きで重要となるのはcorner周波数cの値である。cの値がインパルス反応関数の時間範囲を決め（図13-3b）、結果として時間統合の範囲を規定することになる（図13-3c）。Smithらはc=5Hzのときの閾値曲線を唯一のテンプレートとして用いている。我々は2 Hzから30 Hzまでの範囲で119種類のcに対する閾値曲線をテンプレートとして用いた。cは対数スケールで0.301 log Hz (2 Hz)から1.48 log Td (30 Hz)まで0.01log単位ごとの値を用いた。

各テンプレートは最少2乗法と似た方法によってデータとの誤差が最少となるように縦軸のレベルが設定される。このとき横軸のレベルは常に一定で変化しない。テンプレートの縦軸における走査範囲は以下のように決められた。最初データ中最も高い値よりも0.6 log単位高い値にテンプレートの最低値を設定し、0.01 log単位づつレベルを下げて行く。データ中最も低い値よりも0.6 log単位低い値にテンプレートの最高値が重なるとこの走査は終る。そのつどデータとテンプレートの誤差の自乗和が求められ、その値が最も小さくなる縦軸のレベルが選択される。この手続きを119種類のテンプレートに対して行ない、最終的にデータとの誤差が最も少ないテンプレートおよび縦軸のレベルが選択された。これ

ら一連の計算手続きを用いたデータ処理は大型計算機を用いて行なわれた。

13-4. 結果

図13-4は得られたデータの一部であり、主波長が赤（605 nm）、被験者R.S.の結果である。同様に図13-5は被験者Y.K.の結果である。左側の図には、テスト光の持続時間（t）の関数としてテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積が、各々対数でプロットされている。(a)の図はSFの色純度が０％のときの結果、(b)は23％、(c)は46％、(d)は69％、(e)は93％のときの結果である。また(a)と(b)以外の各図中には２つの曲線が描かれているが、これはそれぞれ異なる測定法を用いて得られた結果である。○は上昇系列を用いて得られた結果であり、●は下降系列の結果である。(a)と(b)はそれぞれ上昇系列か下降系列のどちらか一方でしか測定を行なうことができないので、１つの曲線のみが描かれている。２つの直線が描かれた図では、曲線を見やすくするため、上昇系列の曲線を上方向に0.5 log単位ずらして描いてある（ただし図のaは除く）。図中の各点は２セッションにわたって得られた計12個の変位点における色純度閾の平均である。

図の曲線は先に述べた分析法で得られた最適のテンプレートである。比較的良くデータに適合するようであり、テンプレートと９個のデータの誤差の自乗和の合計は、最も大きい曲線でも0.085 log単位である。全ての条件でこの値は、２直線法（傾き０と１の直線）を用いたときの誤差よりも小さい。

時間的統合は曲線の傾きが０に近いほど完全であり、傾きが急になるほど不完全となり、傾き１のとき統合はまったく起こらない。これらの図を見ると時間的統合は順応フィールド（SF）の色純度が高くなるにつれて減少するようである。最も低い色純度のSFはほぼ白色に見えるが、上昇系列で測定されたこのSFのテンプレート（図13-4aと図13-5a）は他のグラフに比べ、水平な部分が最も長くなっている。したがってこのとき時間的統合が最も長い。また最も高い色純度のSFは条件中最も赤味が強く、下降系列で測定されたこのSFのテンプレート（図13-4eと図13-5e）の水平部分は最も短くなっている。時間的統合はこのとき最も短い。SFの色純度が同じ場合には、測定法が上昇系列であろうと下降系列であろうと得られた時間統合はほぼ同じである（図13-4b, c, d及び図13-5b, c, d中の２つの曲線の水平部分はほぼ同程度であるため）。したがって時間統合の大きさは測定法には依存せず、SFの色純度にのみ影響を受けるようである。これらの傾向は２人の被験者に共通し

てみられ、両被験者の結果は非常に良く一致している。

図13-4と図13-5の右側には、各色純度条件で選択されたテンプレートから仮定される標準化された時間反応関数が示されている。各図の右上にはその反応関数のcorner周波数が記されている。関数の時間的広がりは明らかに変化している。SFの色純度が低いほど関数の時間的広がりは大きく、色純度が高くなるにつれて小さくなっていることが分かる。またSFの色純度が同じであれば、上昇系列および下降系列で得られた関数の時間的広がりはほぼ一致する。

図13-6と13-7は主波長が緑（550 nm）の結果であり、それぞれ被験者R.S.とY.K.のものである。テスト光の持続時間（t）の関数としてテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積が、各々対数でプロットされている。(a)の図はSFの色純度が０％のときの結果、(b)は20％、(c)は40％、(d)は59％、(e)は79％の結果である。図中○は上昇系列、●は下降系列の結果である。曲線を見やすくするため、上昇系列の曲線を上方向に0.5 log単位ずらしてある（ただし図のaは除く）。色純度が59％のとき、上昇系列による閾測定が行なわれたが、両被験者とも９条件の持続時間のテスト光中、３条件しか測定できなかったため分析の対象としなかった（各図のdのグラフ）。実験で用いたディスプレイで提示可能な最も緑の色味が強い刺激を提示しても被験者は、それを順応フィールドから検出できなかった。テンプレートと９個のデータの誤差の自乗和の合計は全ての曲線で0.072 log単位以下である。この値は２直線法（傾き０と１の直線）を用いたときの誤差よりも少ない。主波長が赤の場合と同様に、これらの図を見ると時間的統合は順応フィールド（SF）の色純度が高くなるにつれて減少する。最も低い色純度のSFのとき時間的統合は最も長く（上昇系列の結果）、最も高い色純度のSFのとき時間的統合は最も短い（下降系列の結果）。SFの色純度が同じ場合には、測定法が上昇系列であろうと下降系列であろうと得られた時間統合はほぼ同じである。時間統合の大きさは測定法には依存せず、SFの色純度にのみ影響を受ける。２人の被験者の傾向も非常に良く一致している。

テンプレートから仮定される時間反応関数もまた主波長が赤の場合と同じ傾向を示している（図13-6および図13-7の右側の図）。図の右上にはその関数のcorner周波数が記されている。やはりSFの色純度が低いほどフィルターの時間的広がりは大きく、色純度が高くなるにつれて小さくなっていることが分かる。またSFの色純度が同じであれば、上昇系列および下降系列で得られたフィルターの時間的広がりはほぼ一致する。

図13-8と図13-9は主波長が青（468 nm）の結果であり、前者はR.S.のもの、後者はY.K.

のものである。やはり赤や緑の場合と同様に、SFの色純度が上昇するにつれて時間統合は減少している。そのため時間反応関数の広がりも明らかに減少している。減少の程度は赤や緑の場合よりもむしろ大きく、色純度が最も高いとき（91％）時間反応関数のcorner周波数は、R.S.で12Hz、Y.K.で11Hz付近まで上昇している。10Hzを超えたのはこの条件だけである。増分閾におけるπ1／π3検出系の時間統合は順応状態にかかわらず常に長く保たれているとする報告（Friedman et al., 1984）や、他の波長を媒介する系のそれよりも長いとする報告（Krauskopf & Mollon, 1971）を考慮すると、ここで得られた結果は興味深いものである。

図13-10と図13-11は主波長が黄（571 nm）の結果であり、前者はR.S.のもの、後者はY.K.のものである。SFの色純度が63％のとき（各図のdのグラフ）、上昇系列の結果は閾測定が不可能であった。黄条件の場合もやはりSFの色純度が上昇するにつれて時間統合は減少している。また時間反応関数の広がりも減少している。ただ減少の程度は赤や緑よりもやや少ない。

13-4. 考察

この実験で得られた結果は、冒頭で述べた我々の仮説を支持するものであった。すなわち色システムの時間統合は色順応（ここでは色純度に対する順応）レベルに依存して変動することが確認された。

色順応と統合時間

過去の研究や我々の実験から明るさ（輝度）をコード化するシステムにおいて、輝度変調閾（増分閾）の時間統合特性は、順応フィールドの強度の変化に依存するシステムの順応レベルの変化に応じて変動する。順応光のレベルが上昇するにつれて、時間間統合の臨界持続時間は減少する（Barlow, 1958; Saunders, 1975）。ただし検出に色システムが関与する場合は、このシステムの長い統合時間の影響で、臨界持続時間は輝度システムのみが媒介するときよりも長くなる（King-Smith & Carden, 1976; Mitsuboshi, Kawabata & Aiba, 1987; Kawabata & Aiba, 1990）。これはＣＳＦの知見（Green, 1969; Kelly, 1974; Cavonious & Estevez, 1975; Cicerone & Green, 1978）や、フリッカー融合閾の知見から（deLange, 1958; Brown, 1965; Truss, 1957; Kelly & Norren, 1977; Kelly,

1983; Boynton & Baron, 1975)、色システムの時間統合は一般に輝度システムのそれより長いと考えられているからである (Krauskopf & Mollon, 1971; Regan & Tyler, 1972)。実際色システムのみが関与する等輝度事態での時間統合 (Smith et al., 1984) は、刺激の波長に依存せず一様に長く、２色閾法でのπ1／π3検出系の統合時間時間にほぼ一致する (Krauskopf & Mollon, 1971; Uetsuki & Ikeda, 1971; Friedman et al., 1984)。上で述べた知見を整理すると以下の２つにまとめることができよう。

①色システムの時間統合は輝度システムの統合時間より長い
②輝度システムの統合時間は順応レベルに依存して変動する

この２つの知見から当然、色システムの統合時間が順応レベルに依存して変動するかどうかという疑問が提起される。この章の目的はこの問題を検討することであった。結果から、色変調刺激の時間統合は順応フィールドの色純度レベルの変化に応じて変動することが示された。

視覚系の明順応機構（光の強度に対する順応）は光の強度レベルの変動にともなう視覚系の感度調節能力だけでなく、光の強度レベルの変動によって導出される視覚システムの様々な諸特性の複合的な変化として定義できる。それは時空間解像力、時空間周波数特性及び時空間統合特性に見られる劇的な変動から示唆されるように、時空間的な処理単位の変化として特徴づけることができる。時間統合に関する我々の結果は、色順応機構もそのような複合的変化を含む可能性を示唆している。色順応機構と時空間処理機構の関係についての知見は、時空間解像力や時空間周波数の研究からはまだ得られておらず、実験的な検討が必要である。実際これまでの色変調に関する研究はほとんど色順応を考慮して来なかった。

色は色相と色純度に分けて考えることができる。ここでは色純度をコード化する機構を前提としている。我々はこの実験で用いた４つの色相（赤、緑、青および黄）における主波長のスペクトル光（単色光）を色純度100％と定義したが、これらの光に対して人が感じる主観的な飽和度は異なることが知られている。たとえば440 nmの単色光に対する主観的な飽和度を100 %とすると、この実験で用いられた刺激の主波長468 nm, 550 nm, 571 nmおよび605 nmの単色光に対する飽和度効率はそれぞれおよそ82%, 49%, 35%および54%であり (Hurvich, 1981)、色相によって異なる。各図のパラメーターとして用いた順応フィ

ールドの色純度にはこの単色光の波長による飽和度効率の差が考慮されておらず、各々の主波長における単色光を一律に100％と定義している。結果で色相ごとに減少の度合にやや差があるのはこのためかもしれない。そこで順応フィールドの色純度（各主波長における白っぽさの程度を示す）にこの波長に対する飽和度効率を乗じたものを順応フィールドの主観的飽和度と考えてみよう。図13-12はこの順応フィールドの主観的飽和度の関数として時間統合の臨界面積（tc）をプロットしたものである。臨界持続時間は傾き０と１の直線のレベルをデータとの誤差が最少になるように設定する伝統的な２直線法（実験Ｉの臨界持続時間の評定法を参照のこと）を用いて得られたものである。この評定法を用いたのは、我々のデータとこの評定法で得られた過去の研究における臨界持続時間を比較するためである。図中、異なる記号は各々異なる主波長の刺激および異なる測定法で得られた結果である。図中○は605 nmの主波長で上昇系列の結果、●は605 nmで下降系列の結果、□は550 nmで上昇系列、■は550 nmで下降系列、△は468 nmで上昇系列、▲は468 nmで下降系列、◇は571 nmで上昇系列、◆は571 nmで下降系列の結果である。上の図は被験者R.S.の結果、下の図は被験者Y.K.の結果である。２人の被験者の結果は非常に良く一致している。図から臨界持続時間は、順応フィールドの主観的飽和度の関数として減少することがわかる。少なくとも飽和度をコード化する色順応機構は、その順応レベルに応じて時間統合を変化させることが可能であることが示唆される。データには多少バラツキが見られる。これはデータを８つのセッションに分けて測定したためであろう。各セッションは日をおいて測定されたため、日間変動誤差の影響は免れ得ない。

図13-12から明かなことは、色純度閾で得られた時間統合の臨界持続時間が、２色閾法など増分閾事態で得られたものに比べかなり大きいことである。例えば実験Ｉで640 nm（赤）、502 nm（ユニーク緑）、577 nm（ユニーク黄）、463 nm（ユニーク青）という４原色のテスト光を用いて、0 Tdから1000 Tdまでの広範囲にわたる強度の白色背景上で臨界持続時間を測定した。このとき臨界持続時間の上限は暗黒背景のときでおよそ2.2～2.3 log msecであり、下限は高強度背景に順応しているときでおよそ1.6～1.7 log msecであった。一方この実験では、ほとんど色順応していない白色背景のときおよそ2.35～2.45 log msecであるのに対し（図13-20の左端の点）、もっとも色順応したときでもおよそ2.0～1.9 log msecであり（図13-20の右端の点）、変動範囲は重なるものの上限下限とも増分閾事態の方が短いことがわかる。もっとも実験Ｉの事態は検出を色システムと輝度システムの両方が媒介するが、輝度システムのみが関与する無彩色刺激を用いた増分閾事態の研究（Barlow,

1958; Saunders, 1975）や錐体1色型視覚の被験者を用いた実験（Sharpe et al., 1988）では、変動範囲の上限下限ともさらに短くなっている。このことから色システムと輝度システムの統合時間は両者とも順応によって変化するが、変動可能範囲が異なることがわかる。変動範囲は色システムの方が比較的長い時間領域にあるが、両システムの変動領域の多くが重なり合っている。これは重要なことであり、順応状態によっては色システムと輝度システムの時間統合がほぼ同じときもあり、場合によっては色システムの方が短くなることもあるかも知れない。これまでの知見のように色システムは常に輝度システムより長い統合時間を持つとは必ずしも言えないことがわかる。しかし色システムの時間統合の範囲がより長い時間領域をカバーしていることから、色システムが輝度システムに比べ、よりゆっくりした時間的変化を持つ刺激の検出や識別に対して有効なのは明かである。たとえば色システムのＣＳＦは低帯域通過型で、輝度システムの帯域通過型に比べると高時間周波数領域の感度は悪く、変化の速い刺激を検知するのは困難だが、低空間周波数側の感度はむしろ前者の方がよい。これは輝度システムの時間解像度が色システムよりすぐれているといった優劣論で考えるよりも、両システムが取り扱う有効な時間範囲あるいは時間周波数領域が異なっていると考えた方がよいだろう。実際我々の視覚系内のこの両システムはそれぞれ、外界の視環境における明るさおよび色の変化を捉えるのに適するように設計されているはずである。その結果、この様な時間特性を持つにいたったのだろう。

時間統合とその機構

時間統合を可能にするためには、ある種の時間的広がりを持つ入力に対して出力を行なうユニットを仮定するだけでよい。したがって受容器から、網膜神経節細胞、外側膝状体および有線皮質のあらゆる神経細胞のレベルで時間統合は起こる可能性がある。この実験では検出を行なう手がかりとなるのは色純度（飽和度）であり、これをコード化する機構の時間特性が結果に反映されていると思われるが、これは視覚系のどの段階で実現されているのであろうか。

受容器の時間応答特性を扱った電気生理学的研究（Baylor & Hodgkin, 1974）は時間応答曲線の時間的広がりが順応光の強度の増加につれて狭まることを示しているが、その変動範囲は色システムのものほど広い時間領域には広がっていない。我々の研究のように1刺激光法によって時間的統合を測定する場合には、検出に関わっている視覚系の各レベルの細胞の時間反応関数のうちで最も遅い反応関数の影響を受けるであろう。例えば実験Ⅱ

のπ1／π3検出系（青錐体検出系）は輝度システムに入力しないため、刺激は必ず受容器過程と受容器以後の反対色過程を連続的に通過する。ここで検出閾の時間的統合は前者の短い時間統合ではなく、後者の長い時間統合を反映した。したがってこの実験の場合も受容器レベルではなく、それ以降のレベルの神経機構の特性を反映している可能性が強い。また刺激条件によっては特殊なコントラスト処理（例えば飽和度、色相、明度）を行なう高次の視覚中枢細胞が検出に関与する可能性がある。この実験のような飽和度の差による検出は、少なくとも受容器や網膜神経節細胞で行なうことは難しい。我々の視覚系で飽和度弁別に最も適している細胞は、有線皮質の２重反対色型細胞である。この細胞は明るさの識別には適さないが、色相と飽和度の弁別が可能である。この段階がおそらく色相と飽和度の処理の最初の段階であろう。実際アカゲザルなどの霊長類の研究では、ｄＬＧＮ（背側のＬＧＮ、parvocellular層）から有線皮質、およびこの皮質からより高次の皮質への投射において色コントラスト（色相と飽和度の両方を含む）と明度コントラストの分離を示す証拠がある（Livingstone & Hubel, 1984; Shipp & Zeck, 1984,1985; van Essen, 1985; Shapley & Perry, 1986; Zrenner et al., 1990）。最終的にはZekiが霊長類の視覚領Ｖ４で見いだしたように、より洗練された形で色を量化する機構に処理が受け渡されていくはずである（Zeki, 1978a, b; 1980; 1983a, b, c）。Zekiらは非常に狭い範囲の色相に同調した多くの細胞を発見したが、その後の研究で明度や飽和度についても同様な細胞が存在するという報告が最近なされている（Heywood & Conwey, 1987; Heywood et al., 1987）。また色の恒常性（Land, 1983; D'Zmura & Lennie, 1986）と関係すると思われる細胞の存在も指摘されている（Zeki, 1983a, b, c; Wild et al., 1985）。これらの細胞の時間反応関数を測定した電気生理学的研究は今のところないため、我々の実験結果がどのレベルの機構を捉えているのか結論するのは困難である。しかし有線皮質からＶ４にいたる視覚皮質で見られる飽和度や色相のコントラスト情報を抽出するために特殊化された細胞群の特性を反映しているのはほぼ間違いないと思われる。明順応に伴う時間応答反応の変化がほとんど網膜神経節細胞までのレベルで達成されている事実を考慮すれば、色順応の様々なレベルに対応した時間応答反応の変化を行なうためのユニットをまかなうだけの細胞数が、この視覚皮質領域に十分存在すると思われる。

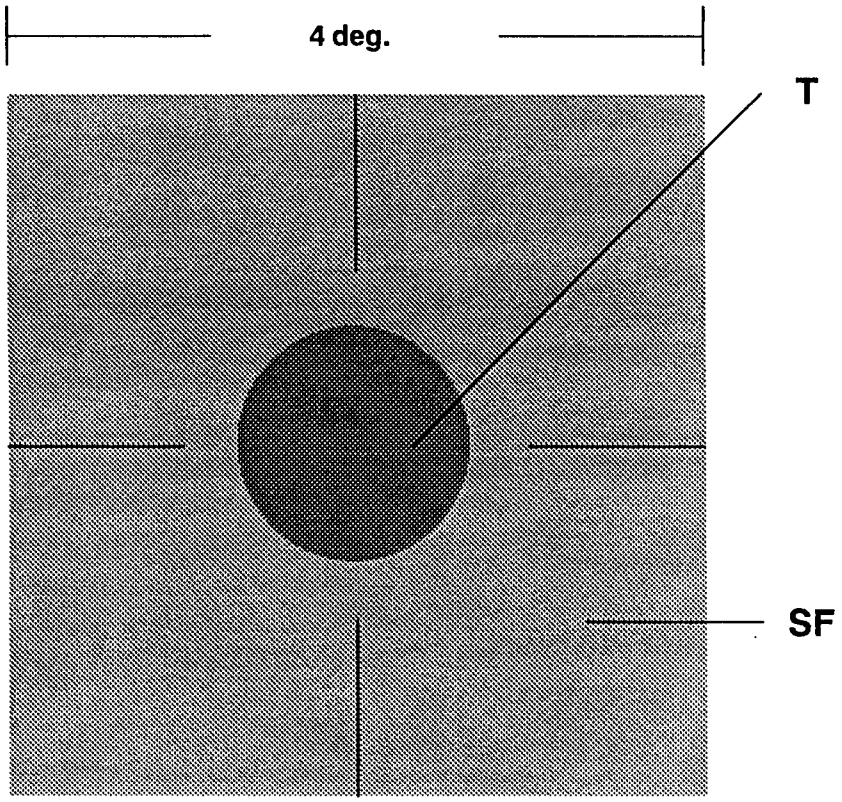


図13-1. 刺激布置の模式図．円形のテスト光（T）が四角形の背景フィールド（SF）の中心に提示される．Tは直径1 deg.，SFは一辺が4 deg. の正方形であり，その中心部はテスト光がはめこまれるように円環状になっている．Tの持続時間はおよそ18 msecから2560 msecまで10段階に渡って変化する．

表13-1.　実験に用いられた順応フィールド（SF）のCIE色度図上の座標.

Color	Square field	CIE chromaticity coordinate	Colorimetric purity (%)
red	SF1	(0.618, 0.347)	93
	SF2	(0.528, 0.319)	69
	SF3	(0.441, 0.297)	46
	SF4	(0.352, 0.227)	23
	SF5	(0.265, 0.258)	0
green	SF1	(0.299, 0.596)	79
	SF2	(0.288, 0.511)	59
	SF3	(0.280, 0.430)	40
	SF4	(0.273, 0.343)	20
	SF5	(0.265, 0.259)	0
blue	SF1	(0.143, 0.067)	91
	SF2	(0.173, 0.115)	69
	SF3	(0.204, 0.164)	46
	SF4	(0.235, 0.211)	23
	SF5	(0.265, 0.259)	0
yellow	SF1	(0.419, 0.500)	83
	SF2	(0.381, 0.441)	63
	SF3	(0.343, 0.380)	42
	SF4	(0.304, 0.320)	21
	SF5	(0.265, 0.259)	0

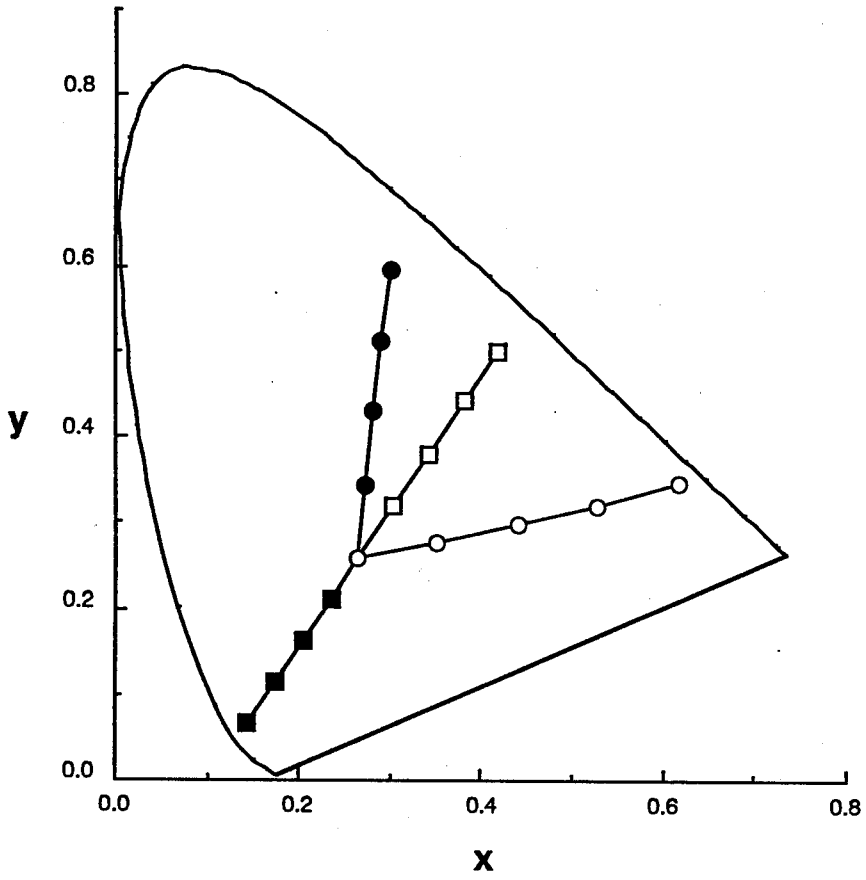


図13-2. 順応フィールドの色度値をCIE色度図にプロットしたもの．SFに用いられた４つの波長は赤（図中，○で示されている），緑（図中，●），青（図中，■）および黄（図中，□）の４つである．それらの主波長はそれぞれ605 nm, 550 nm, 468 nmおよび570 nmである．４の色相に対して，各々５つの色純度が設定された．ただし最も色純度が低い（最も白に近い）SFは、４つの色相で同じ色度が用いられた．

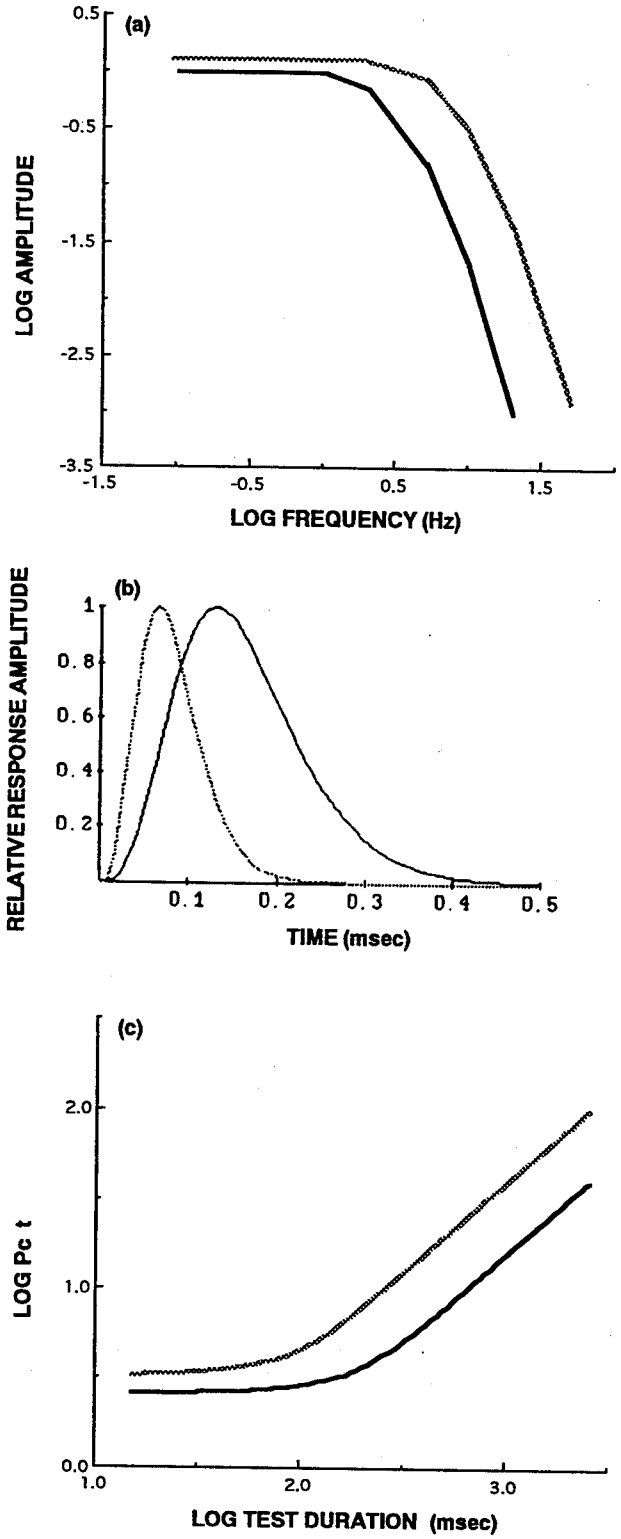


図13-3.　3つの図は閾値テンプレートを得るために用いられた手続きを示す．詳しくは本文を参照のこと．(a)は線形低帯域通過型フィルターを示しており，点線はステップ数n=5，corner周波数c=5のときの曲線、実線はn=5，c=10のときの曲線を示す（等式1）．(b)はaの線形フィルターにそれぞれ対応するインパルス反応を示す（等式2および2a）．(c)はa，bの各曲線にそれぞれ対応する閾値テンプレートを示す（等式3）．

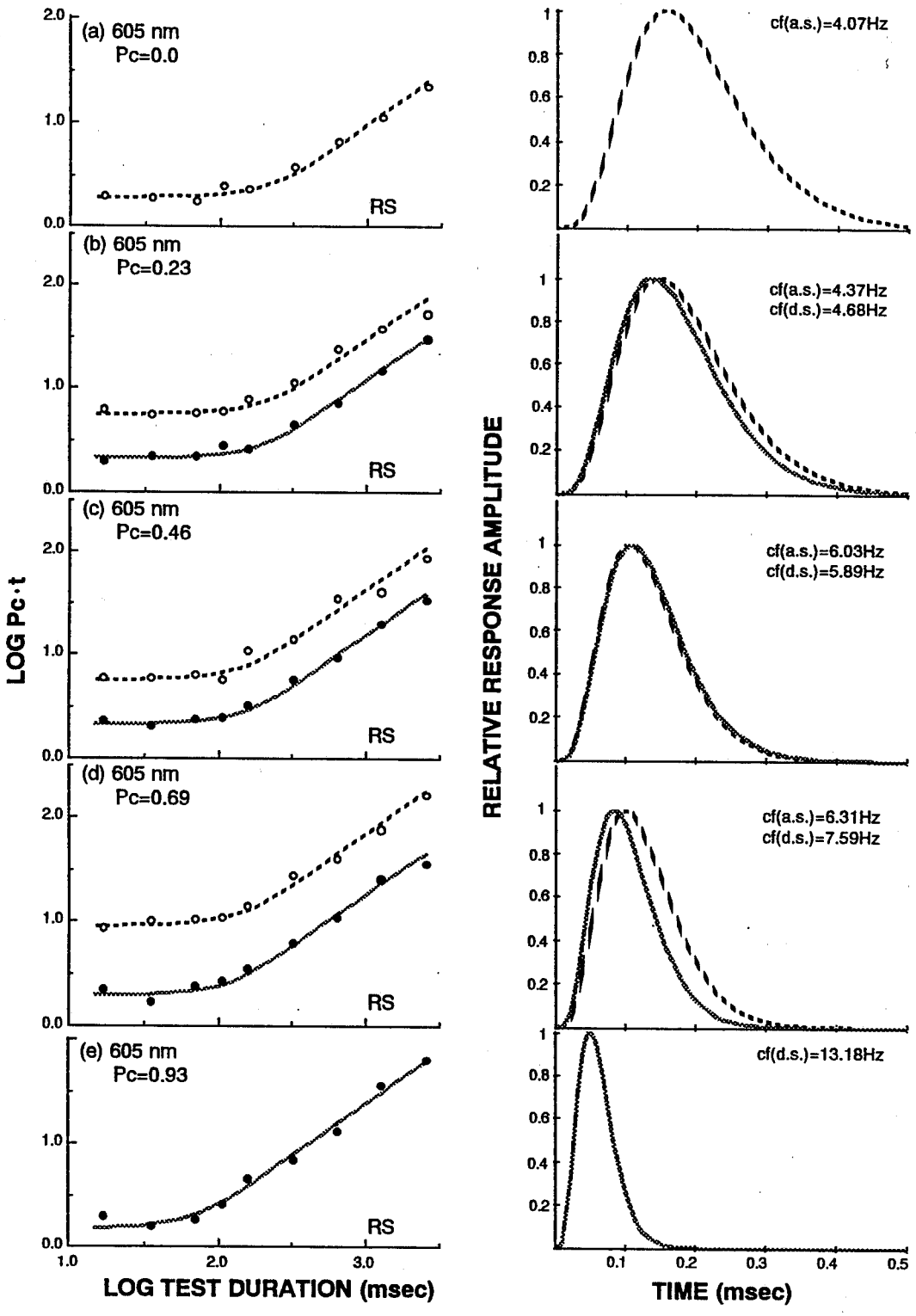


図13-4.　主波長が赤（605 nm），被験者R.S.の結果．左側の図はテスト光の持続時間（t）の関数としてのテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積．右側の図は閾値テンプレートから仮定される時間反応関数．

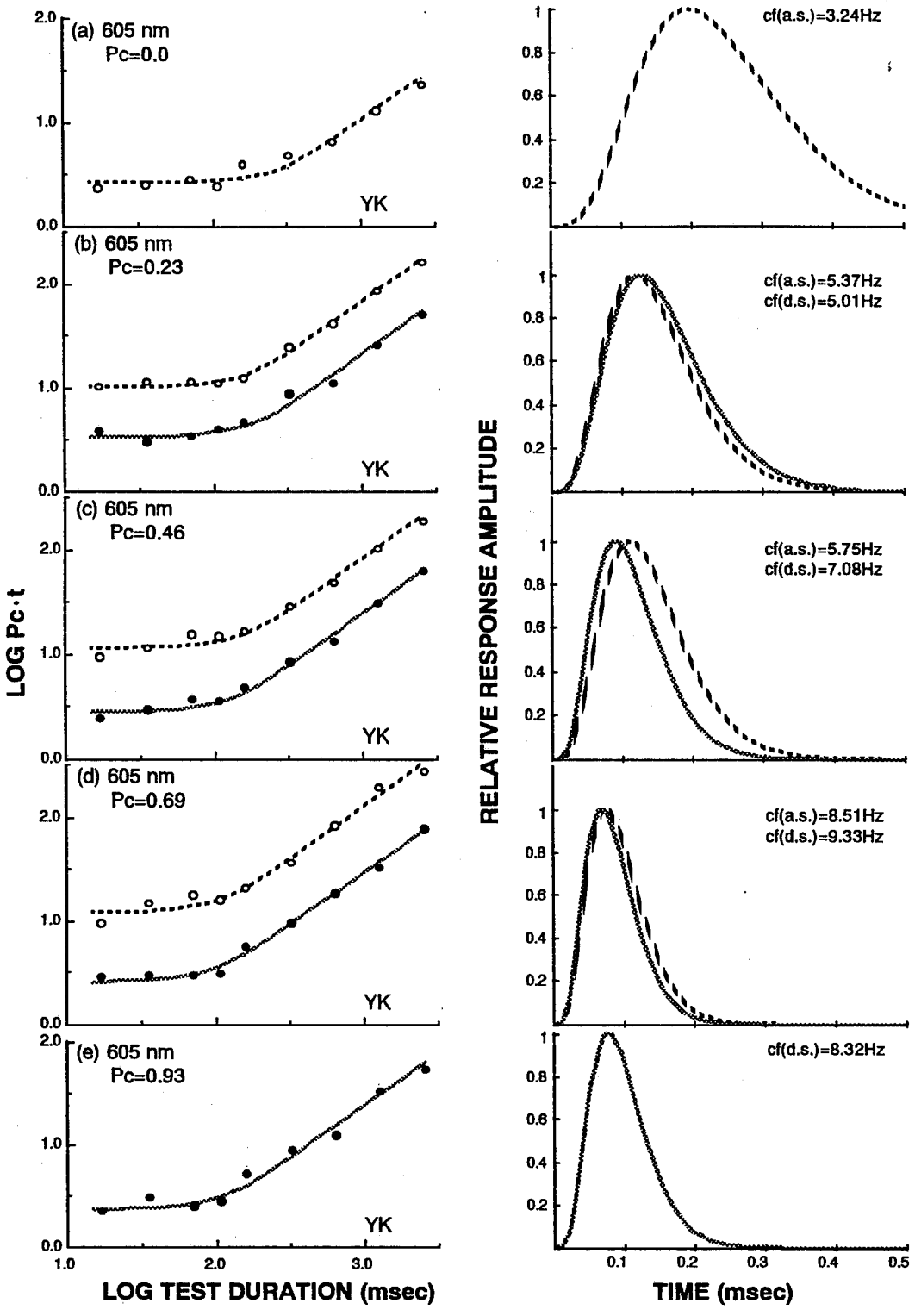


図13-5.　主波長が赤（605 nm），被験者Y.K.の結果．左側の図はテスト光の持続時間（t）の関数としてのテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積．右側の図は閾値テンプレートから仮定される時間反応関数．

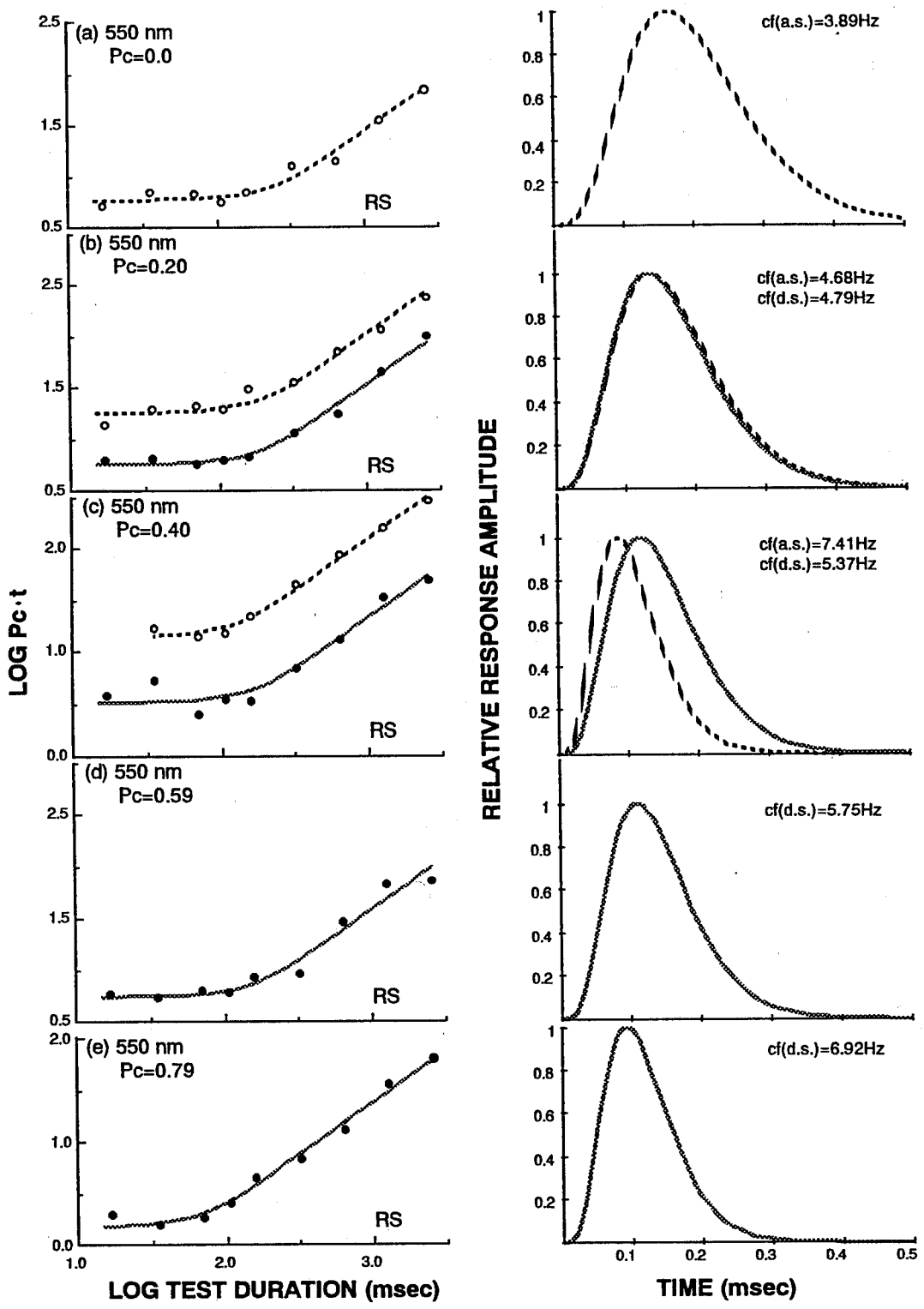


図13-6.　主波長が緑（550 nm），被験者R.S.の結果．左側の図はテスト光の持続時間（t）の関数としてのテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積．右側の図は閾値テンプレートから仮定される時間反応関数．

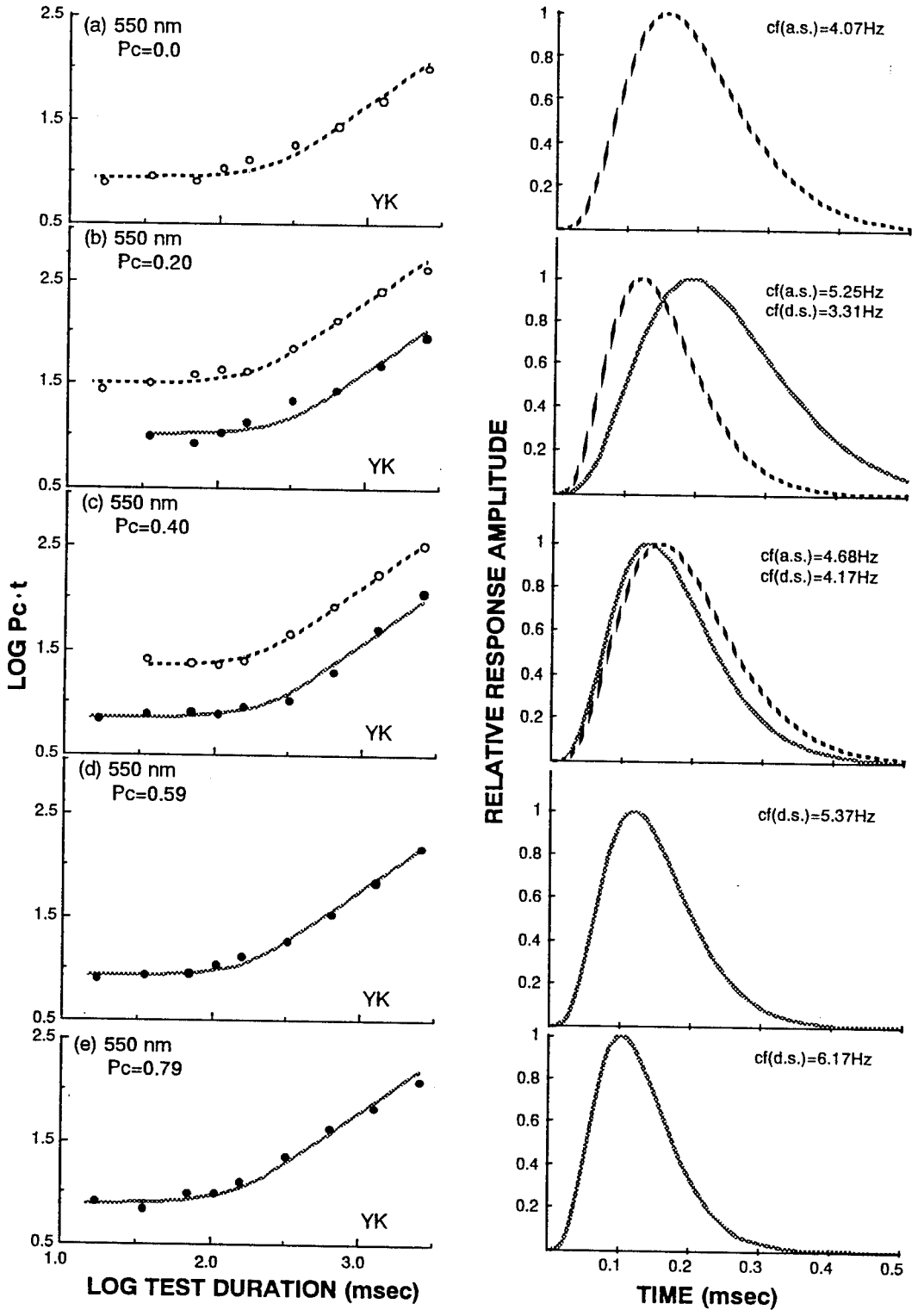


図13-7.　主波長が緑（550 nm），被験者Y.K..の結果．左側の図はテスト光の持続時間（t）の関数としてテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積．右側の図は閾値テンプレートから仮定される時間反応関数．

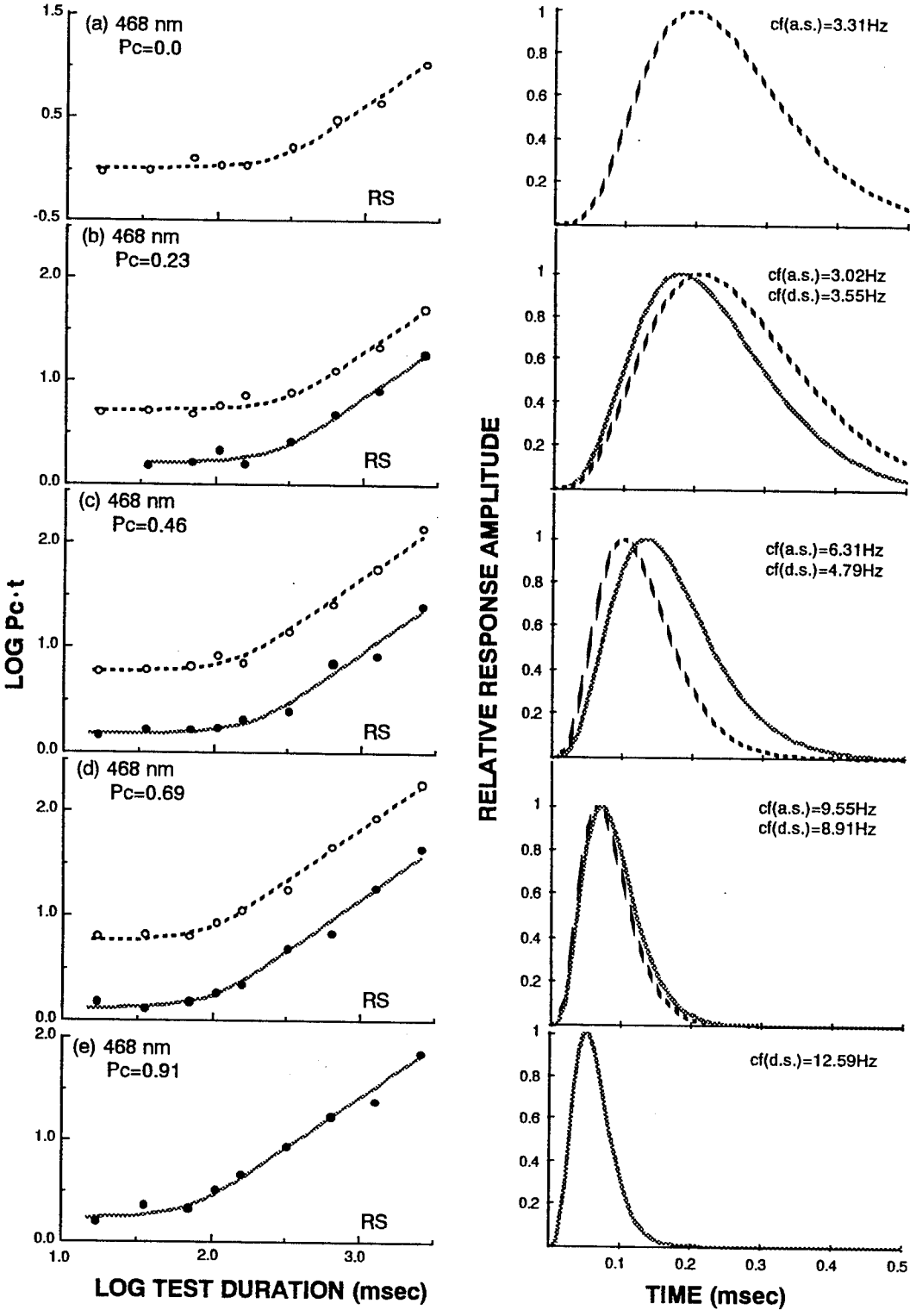


図13-8.　主波長が青（468 nm），被験者R.S.の結果．左側の図はテスト光の持続時間（t）の関数としてのテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積．右側の図は閾値テンプレートから仮定される時間反応関数．

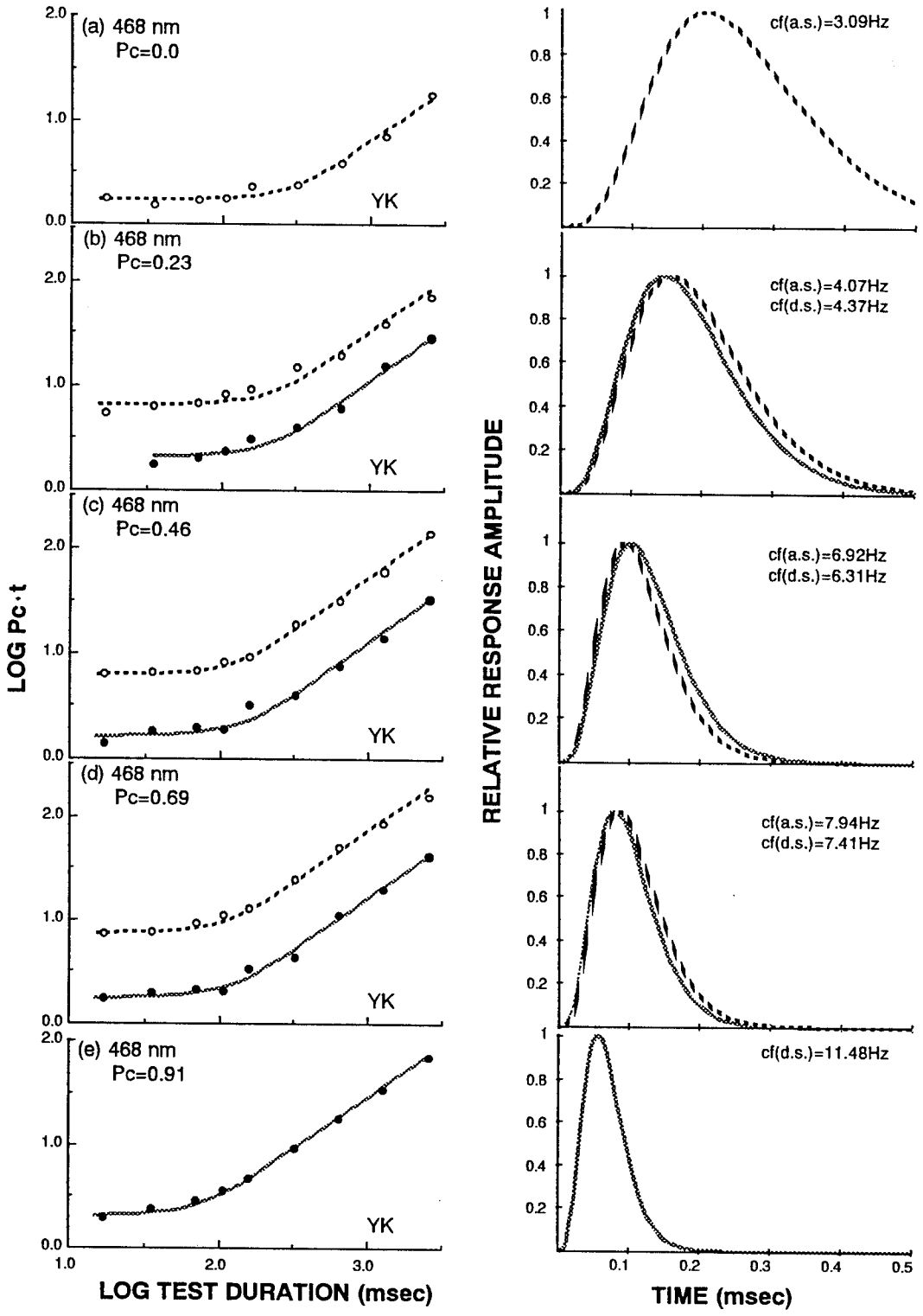


図13-9.　主波長が青（468 nm），被験者Y.K.の結果．左側の図はテスト光の持続時間（t）の関数としてのテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積．右側の図は閾値テンプレートから仮定される時間反応関数．

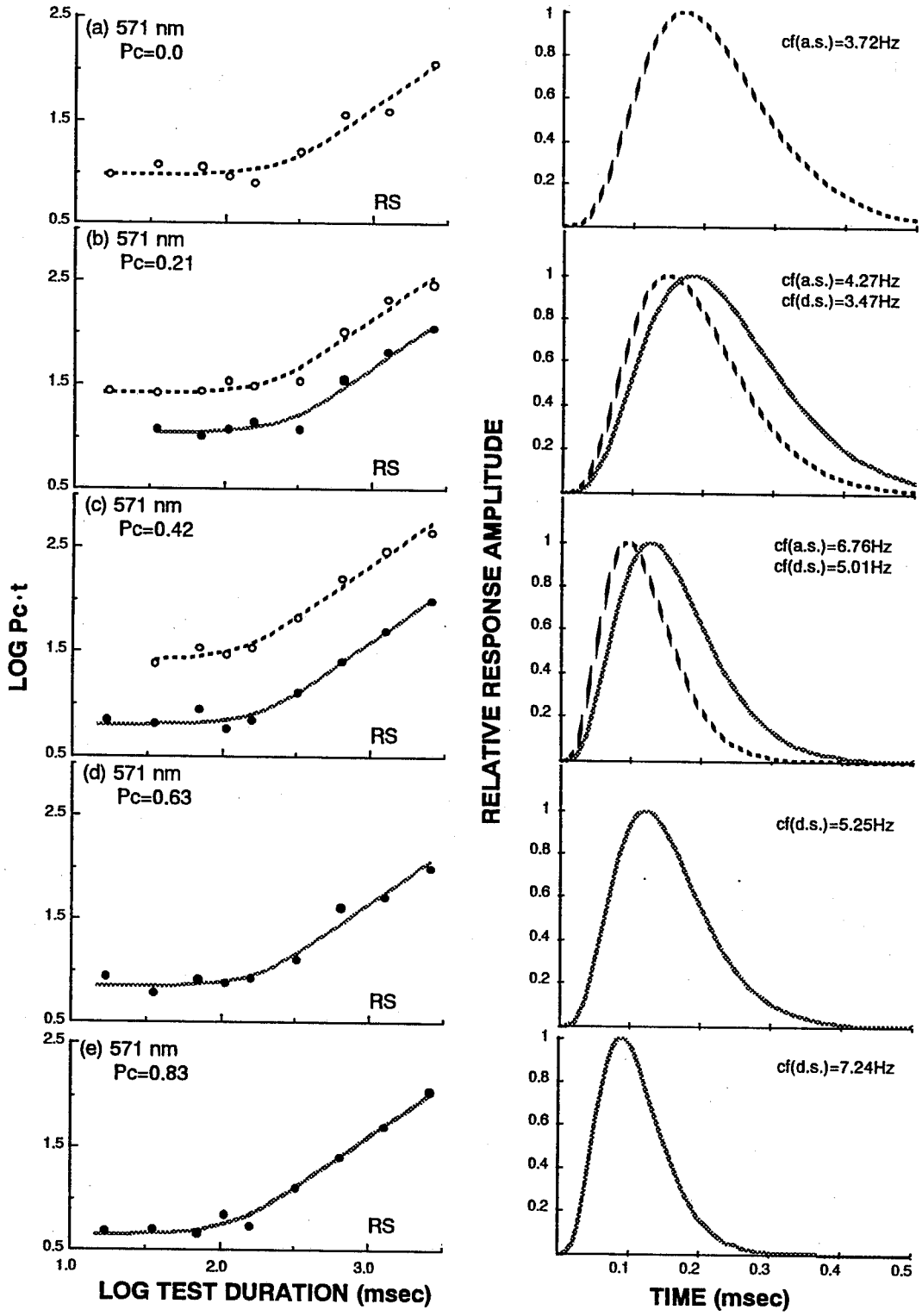


図13-10.　主波長が黄（571 nm），被験者R.S.の結果．左側の図はテスト光の持続時間（t）の関数としてのテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積．右側の図は閾値テンプレートから仮定される時間反応関数．

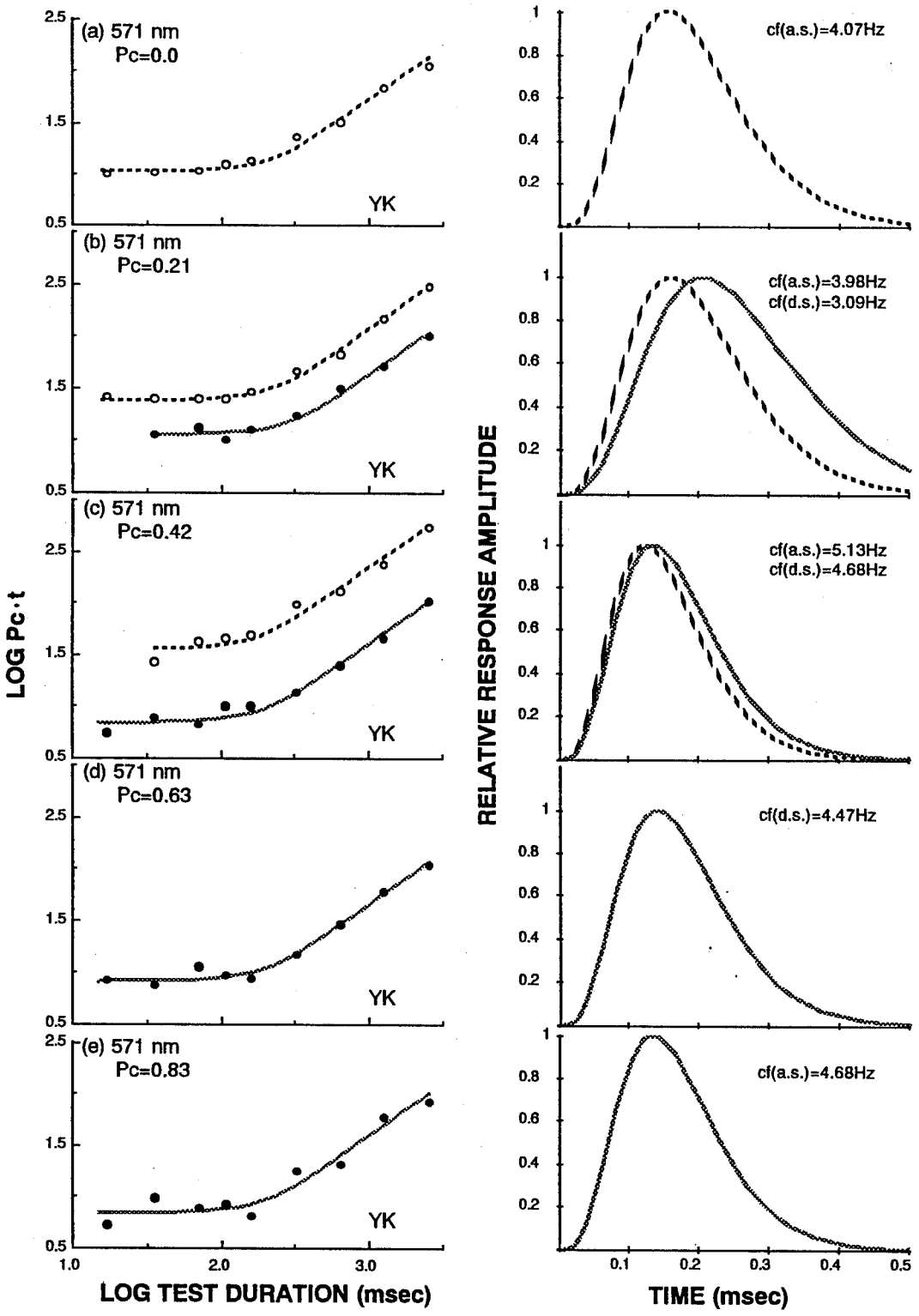


図13-11.　主波長が黄（571 nm），被験者Y.K.の結果．左側の図はテスト光の持続時間（t）の関数としてのテスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の持続時間（t）の積．右側の図は閾値テンプレートから仮定される時間反応関数．

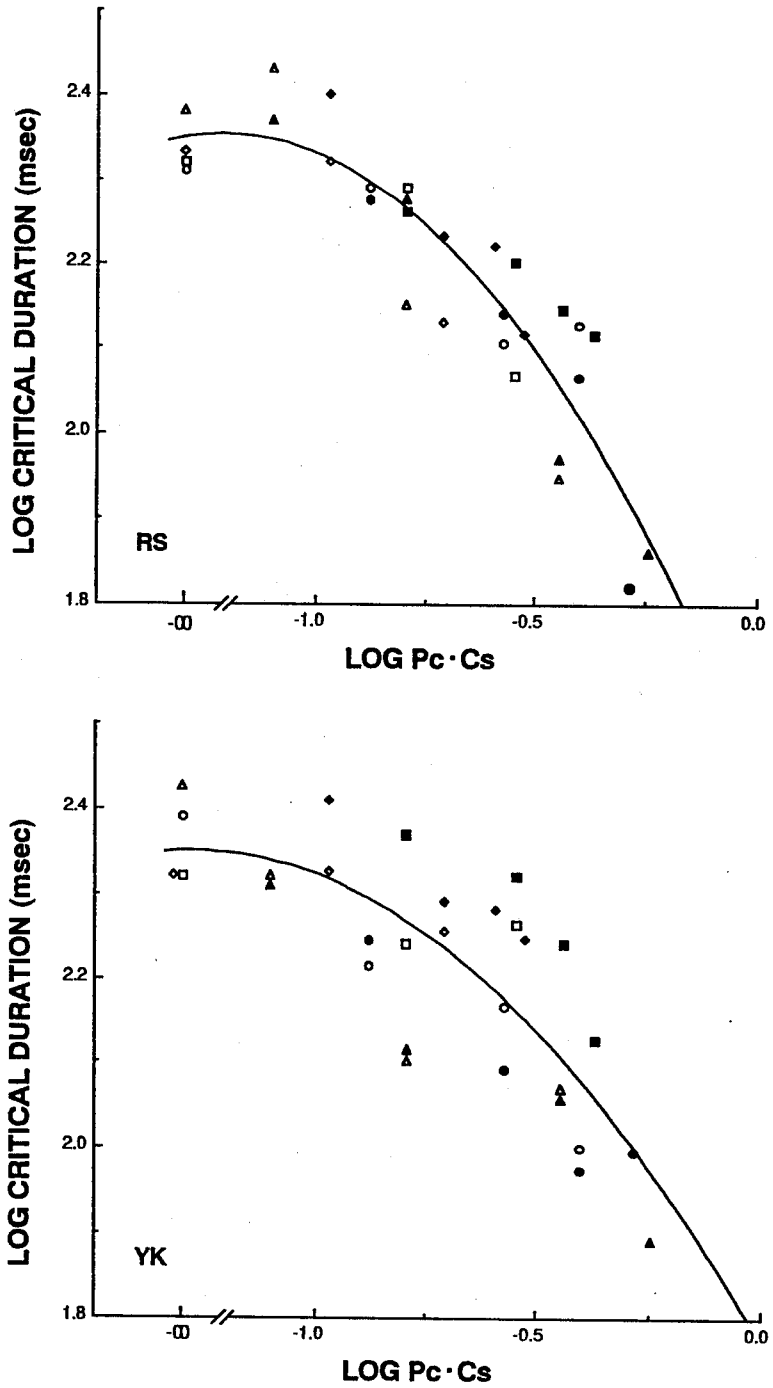


図13-12.　順応フィールドの主観的飽和度（Pc·Cs）の関数としての時間統合の臨界面積（tc）．図中○は605 nmの主波長で上昇系列の結果、●は605 nmで下降系列の結果、□は550 nmで上昇系列、■は550 nmで下降系列、△は468 nmで上昇系列、▲は468 nmで下降系列、◇は571 nmで上昇系列、◆は571 nmで下降系列の結果である．図のaは被験者R.S.の結果、bは被験者Y.K.の結果．

14章　実験VI：　空間統合特性と２過程順応説

14-1. はじめに

我々の眼に入射する光量子量が増加するにつれて視覚系内の輝度システムは順応する。８から１２章で述べたように、そのとき輝度システムの感度は低下し、時間的統合は減少する。このような輝度システムの特性は明順応したときの我々の知覚に影響を及ぼす。ところで我々が明順応したとき、これらの視覚特性以外で劇的に変わるものとして空間情報処理特性がある。我々は明るいところで空間解像度あるいは空間視力が高まりより細かな対象でも識別できる。これは我々の視覚が空間的により小さな単位で情報処理を行なうからで、空間的統合はこの処理単位を知るためのひとつの指標である。すなわち空間統合が小さければ空間的処理の単位は小さく、したがって空間解像度は良い。空間的統合は時間的統合と同じく、視覚系の順応機構と無関係ではない。一般に空間的統合はRiccoの完全な空間統合の法則あるいはPipperの部分的空間統合の法則として定式化されている（Lamar, Hecht, Shlaer & Hendley, 1947; Barlow, 1958; Wilson, 1967; 1970; Owen, 1972; King-Smith & Carden, 1976; Inui, Mimura & Kani, 1981）。この実験の目的は輝度システムだけでなく色システムも含めて視覚系の順応レベルが空間統合特性にどのような影響を与えるかを検討することである。

一般に順応光の強度レベルあるいは刺激の平均輝度レベルが上昇するにつれて、様々な視覚特性が変化することが知られている（Shapley & Enroth-Cugell, 1984）。時間的統合は減少し（Barlow, 1958; Sperling & Jolliffe, 1965; Krauskopf & Mollon, 1971; Uetsuki & Ikeda, 1971; Saunders, 1975; Mitsuboshi, Kawabata & Aiba, 1987; Kawabata & Aiba, 1990）、空間統合領域も減少する（Barlow, 1958; Glezer, 1965; Davila & Geisler, 1991）。また空間的解像力は上昇し（Lie, 1981）、時空間コントラスト感度曲線のピークはより高い時空間周波数領域にシフトする（De Valois, Morgan & Snodderly, 1974; De Valois & De Valois, 1988; Pasternak & Merigan, 1981）。これらの視覚特性はすべて輝度システムの順応特性として解釈できる。一方色システムの順応特性はこのような視覚特性に影響を及ぼすであろうか。

色システムの順応特性を検討するため、ここでは様々な波長および強度を持つ２つの背

景を混合するフィールド混合手法を用いた。赤の比較的強い第1背景（660 nm, 1000 Td）に緑の第2背景（500 nm）を重ね、その強度を少しずつ強くする場合（0 ～ 5000 Td）を想定し、このような背景上でテスト光の空間統合領域を測定するとしよう。第2背景の強度が増加するにつれ全体の背景強度レベルは上昇する。したがってこれまでの知見では空間統合領域は減少するはずである。これは強度の上昇に応じて、視覚系内の輝度システムが順応するためと解釈できる。空間統合は順応レベルに強い影響を受ける視覚特性の1つだからである。しかしこのような条件下では反対色システム、とくに赤／緑システムは輝度システムとはまったく逆に、緑の背景が強くなるにつれて順応が解除されてゆく。赤／緑システムは最初赤の強い第1背景によって分極化している（順応している）が、緑の背景により次第に脱分極し、順応が解除されてゆく。このように色システムと輝度システムの順応状態がまったく逆方向に変化するとき、空間統合領域はどちらのシステムの順応状態に従って変化するのであろうか。Pughらの単一系路2過程順応モデルでいえば、第1サイト（受容器）は赤と緑の2双性背景全体の強度が上昇するにつれて順応するが、第2サイト（赤／緑システム）は背景光の2成分が強度において均衡するにつれて脱分極する（Wandell & Pugh, 1980a, b）。色システムの脱分極による順応の解除が強い影響を及ぼすのなら、一時的に空間統合領域が増大することも考えられる。

この実験では正常3色型視覚と2色型視覚におけるπ5検出系（L－錐体を起点とする検出系）の空間統合領域について検討した。

14-2. 方法

装置

この実験は3光路のマックスウェル視光学系装置を用いて行われた（光源は500wのキセノンランプ）。本実験の装置は基本的に実験Ⅳで用いられた装置群と同じであるが、空間統合の実験を行なうためいくつか新しい装置を取り入れたり改良されたりしている。第1光路の光はモノクロメーター（ナルミ商会製）により赤の単色光に変えられテスト光として用いられた。このモノクロメーターの半値巾は5 nmである。第1光路にはコンピュータにより制御された光学シャッターが設置され、テスト光は一定の間隔で提示されるフラッシュ光となる。このシャッターの立ち上がり及び立ち下がり時間は、それぞれ2msec以下であり、プリッチャード色彩輝度計（Model1980A）からの出力をシンクロスコープ（IWATSU,

SS-6200A）に入力させることにより測定された。またこの光路には回転式の可変視野絞り（field stop）が設置され、テスト光の大きさを８段階にわたって変えることができる。第２光路および第３光路は、それぞれ２つの背景光成分を作り出すために用いられた。これらの光路の光は光学干渉フィルター（optical interference filter）によって、任意の波長を持つ単色光に変えられる。この干渉フィルターの半値巾はすべての波長でおよそ15 nm以下である。前回同じような事態で実験を行なったときは（川端, 1985; Mitsuboshi et al., 1987）、背景の単色光をつくるのにモノクロメーターを用いたため純度の高い単色光を提示できたが、その分強度が制限され十分な条件を設定することができなかった。今回は干渉フィルターを用いたため半値巾が広くやや純度が低いが強い光を提示できる。３つの光路には較正された中性濃度フィルターおよび光学ウェッジが設置されており、それぞれ光の強度を独立に調節することができる。第１光路のウエッジとフィルターは8086系マイクロコンピューター（NEC製PC-9801F）によって制御されており、このコンピュータに接続されたスイッチボックスを被験者が操作することによって実験が行なわれる。３つの光路の光はビームスプリッターにより合成された後、人工瞳孔の前に設置された光学レンズにより被験者の網膜上に像を結ぶ。一般に空間統合の実験では小さな刺激を提示するために、拡大率の大きなレンズが必要である。光学的なアーティファクトをある程度抑えて拡大率を上げるのには焦点距離をかせぐのが最も効率的である。通常我々は焦点距離20 cmのレンズを用いるが、ここでは80 cmの焦点距離を持つレンズを用いた。注視の補助とするために２つの赤色発光ダイオードを用いた。なお刺激の較正に関しては実験Ｉと同じ方法で行なわれた（８章の「較正」を参照のこと）。

刺激

図14-1 は刺激布置の模式図を示している。背景光（BG）の直径は1.4 deg., テスト光（T）の直径は0.86 min., 1.72 min., 4.30 min., 6.45 min., 8.59 min., 12.89 min., 17.19 min. および25.78 min. の８段階にわたって変化する。テスト光の波長は、すべての条件を通して640 nmの赤である。またその持続時間は200 msecで、４秒に１度呈示される。観察者には大きな円形の背景上の中心に小さな円形のテスト領域が見える。

第１背景と第２背景は、完全に重なり合うため１つの背景のように見える。第１背景は定常的に提示され、その波長は660 nmの赤である。また強度は網膜照度で3.42 log Tdと4.32 log Tdの２条件が用いられた。強度可変の第２背景は第１背景に重ねて提示され、そ

の強度は-∞ log Tdから5.2 log Tdまで0.2 logステップずつ段階的に変化する。この背景もまた定常的に提示される。第２背景の波長には620 nm（オレンジ），500 nm（緑）および460 nm（青）の３条件が用いられた。500 nmおよび460 nmは被験者にそれぞれユニーク緑およびユニーク青の色相を与える波長である。

第１背景の強度が3.42 log Tdのとき第２背景の強度は-∞ log Td以外で最も弱い条件は1.2 log Tdであり、第１背景が4.32 log Tdのとき2.8 log Tdである。これらの第２背景の強度はそれぞれの第１背景の強度に比べて弱く、第２背景が加えられることによる色相の変化も小さく、５名の被験者全員がその変化を知覚することはできなかった。以下第２背景の強度を0.2 log単位（あるいは0.4 log単位）ずつ上げてゆく。第２背景の波長条件は３種類であるが、第２背景の強度条件数はこの波長条件によって異なる。第２背景の強度条件はその波長が500 nmのとき、3.42 log Tdの第１背景に対しては15条件（0, 1.2～4.2 log Td）、4.32 log Tdに対しては14条件（0, 2.8～5.2 log Td）がそれぞれ設定された。また第２背景の波長が620 nmのとき3.42 log Tdに対しては13条件（0, 1.5～4.3 log Td）、4.32 log Tdに対しては８条件（0, 2.9～5.3 log Td）であった。さらに第２背景の波長が460 nmのときは3.42 log Tdに対してのみ７条件（0, 1.6～4.0 log Td）設定された。条件数が異なるのは波長によって提示できる強度に限度があるためであり、それにより条件が制限されるためである。

第２背景が緑のとき第１背景の赤とは反対色の関係にあるので、互いに色相を打ち消し合う。第１背景は固定されるので第２背景がある強度のとき赤／緑の色相等価点に達するはずである。本実験に先だつ予備実験で、第１背景が4.32と3.42 log Tdのそれぞれの場合について、正常３色型の被験者（３名）に第２背景の強度を調節してもらい、背景が全体として赤味も緑味も感じられない色相等価点となるときの第２背景の強度を測定した。これは調整法によって行なわれ、各被験者ごとに測定された。３名の被験者の色相等価点における第２背景の強度の平均値は、第１背景が4.32 log Tdのとき4.24 log Td、3.42 log Tdのとき3.35 log Tdであった（図14-7および図14-8を参照のこと）。

被験者

この実験には４名の男性被験者Y.K., M.H., T.M.およびW.K.と、１名の女性被験者N.I.の計５名が参加した。このうちY.K., M.H.およびN.I.の３名は正常な色覚（３色型視覚）を有する。一方、T.M.とW.K.は２色型視覚を有しており、それぞれ前者は２色型第１視覚

(protanope)、後者は2色型第2視覚 (deuteranope) である。被験者は全員、石原式色票検査、ND-100 hue テスト ((財) 日本色彩研究所) 及びナーゲル型アノマロスコープ (日置式、(株) 半田屋) による検査でどの色覚型に分類されるかをあらかじめ確かめられた。被験者M.H., W.K.およびN.I.は本実験以前に心理物理学的実験の経験がない。彼らは本実験にはいる前に、調整法による閾値測定の練習試行を数セッション行った。

手続き

被験者はかみ板によって顔面固定をし、左眼を眼帯で覆い右眼による中心視で測定を行なった。実験は被験者が暗室の中で約10分ほど暗順応し、さらに約5分間ほど赤の第1背景に再順応した後行なわれた。

被験者は人工瞳孔を覗き、背景光の中心にある2つの注視点間の中心を凝視するよう求められる。最初は第1背景のみが提示される事態で、任意の直径を持つテスト光が提示されている。第1背景の強度はセッション内で変化せず、4.32 log Tdか3.42 log Tdのどちらかに固定されている。被験者の課題は上下法を用いてテスト光の強度を調整し、その閾値を求めることである。最初テスト光は閾下1 log単位に保たれており、被験者にはテスト光が見えない。被験者は手元のスイッチボックスの第1ボタンを押すことによってテスト光の強度を上げてゆく。第1ボタンを押すと光学濃度が0.01から0.02 log単位の間でランダムに減少する。このボタンを押して行くとやがてテスト光は閾に達し見えはじめる。テスト光が検出できたら今度は第2ボタンを押して、テスト光が見えなくなるまでその強度を下げる。第2ボタンを押すと光学濃度が0.01から0.02 log単位の間でランダムに増加する。見えなくなったらまた第1ボタンでテスト光の強度を増加させ閾までもって行く。このようにして被験者はテスト光の強度の上下を順次繰り返してゆく。コンピューターにはこの上下動の変位点の光学濃度が記録される。都合8回の変位点が記録されると1回の測定が自動的に終了する。8個の変位点のうち最初の2個を除いた計6個の変位点の各濃度変換値の幾何平均値より閾値が求められる。次にテスト光の直径を変え、それに対して同じように閾値を測定する。テスト光の直径の提示順はランダムである。テスト光の直径8条件に対して閾値の測定が終ると、第2背景が提示されるがその強度レベルは最も弱い条件に設定される。この条件でも同様に8個の異なる直径のテスト光の閾値を測定する。以下第2背景の強度を0.2 log単位 (あるいは0.4 log単位) ずつ上げて同様の測定を繰り返してゆく。第2背景の波長条件は3種類あるがセッション内で固定されている。

各セッションにおいては、１５～８条件の第２背景が強度の弱いものから順次提示され、それに対し８条件の直径のテスト光（呈示順はランダム）における閾値が測定される。したがって１セッションは15×８（７×８）＝120（56）試行である。所要時間は２時間から４時間半程である。１セッションは長時間にわたるので途中１回休憩を設けた。休憩後は再び暗順応および背景への再順応を行なってから測定を再開する。第１背景の強度条件と第２背景の波長条件の組み合せでセッションは５種類ある。正常３色型の被験者３名は５種類のセッションを３回づつ行なった。２色型第１の被験者T.M.は２種類のセッションを３回づつ行なった。２色型第２の被験者W.K.は４種類のセッションを３回づつ行なった。

色収差の補正

視覚系は眼の光学系である水晶体や角膜を通して光を網膜上に結像するため、色収差の影響をまぬがれえない。光は波長によって屈折率が異なるので、厳密には自然の環境下で異なる波長の光に対して同時に焦点を合わせることはできない。

たとえばこの実験事態では最初660 nmという長波長の強い背景の上に640nmの同じく長波長のテスト光が提示されており、被験者はおそらくこの長波長の光に焦点が合うよう眼の光学系を調節（accommodation）しているはずである。第２背景の波長が500nmや460nmの比較的短波長の光である場合、その強度が増加するにつれて眼の光学系はこの短波長の光に焦点を合わせるように調節を行なうかも知れない。そのときにはテスト光は長波長であるため焦点がずれ、ややぼやけて見えるであろう。このようなぼけは網膜に達したテスト光の像の大きさを変えてしまうので（特にテスト光が小さいとき影響が大きい）、あるいはこれが閾値に影響し、ひいては空間的統合にも影響を与えるかも知れない。

このような影響を取り除くために、テスト光と２つの背景光がビームスプリッターで合成されるまえの３つの光路上に設置された３つの光学レンズの位置を調節することによって、３つの刺激が同時に焦点を合わせるように調節した。たとえば第２背景が460 nmの青のときその強度を第１背景（660 nm）の赤と同じくらい明るく見えるように被験者に提示したとしよう。このとき第１背景に焦点を合わせると第２背景はややぼけて見えるかも知れない。実験Ｉの装置図（図8-1）を見ると刺激は最終的にレンズ15によって像を結ぶのだが、これの位置を動かすと第１背景と第２背景の焦点が同時にずれてしまう。よってレンズ4のように合成前のものを動かせば第２背景だけの焦点をずらし、２つの刺激が同時に焦点を結ぶようにすることが可能である。このように第２背景の波長に合わせて焦点の微調

整を行なう。

14-3. 臨界面積の評定

空間的統合の臨界面積は、過去の多くの研究においていくつかの方法で定義されている。最も一般的なのは完全な空間統合の限界で定義する方法である。図14-2は架空のデータを、横軸がテスト光の面積（A）の対数、縦軸がテスト光の閾値と面積の積（I·A）の対数のグラフにプロットしたものである。図に示されるように、一般にある一定の臨界持続時間内では完全な時間的統合が働くので、I·Aは一定となる（Riccoの法則、図中、水平な直線で示される）。面積（A）が臨界面積を越えると最終的に今度はIが一定となり、I·Aの値は面積（A）に比例する（図中傾き1の直線で示される）。そこで全体の関数が傾き0と1の2つの直線成分で表されると仮定し、その交点を与える面積（A）の値で臨界面積（Ac）を定義することができる。我々はまずこの評定法で臨界面積を定義した（以下では評定法1と呼ぶ）。なおこの際に2本の直線をどのようにデータに回帰させるかが臨界面積の評定値に影響を及ぼす。例えばKing-Smithらは最も小さい面積のテスト光の閾値を通る傾き0の直線と、最も大きいテスト光の閾値をとおる傾き1の直線の交点で定義している。ここでは8つの閾値をすべて用いて臨界面積を評定した。コンピューターを用いて最少二乗法に類似した方法が用いられた。すなわち2つの直線成分と実際のデータとの差の二乗和が最小になるように直線成分のレベルを決定する。

しかしこの評定法だけを用いて臨界面積を評価するのはいくぶん恣意的かもしれない。いくつかの研究は傾き0で表わされる完全統合領域と傾き1で表わされる非統合領域の間に部分的統合領域が存在すると報告している。これはPiperの部分統合の法則として定式化されており、閾値と面積の平方根の積が一定となる（$I\cdot\sqrt{A}$＝一定）。したがってデータを対数でプロットする場合には、部分統合領域は傾き0.5の直線で表わされる。研究によっては完全統合は空間統合においては見られず、部分統合の限界域だけで空間統合特性を評価できるとするものもある。もし完全統合領域、部分統合領域および非統合領域の3領域があるのなら、この3つの領域を表わす傾き0, 0.5, 1の3直線を同時にデータに当てはめて評定を行なうのがより正当であるかも知れない（評定法2）。さらに上で述べた評定法1とこの評定法2によって得られた評定値がほぼ同じ傾向を示すのなら、結果の信憑性がより高まるであろう。

この評定法２の実際の手続きは図14-3に示されている。最初傾き0の直線（L0）、傾き0.5の直線（L0.5）および傾き１の直線（L1）は座標（1.3, c1+0.3）はすべて点A0（左端の点D1（x1, y1）よりも0.3 log単位右でかつ0.3 log単位上の点）を通るように配置されている。この実験の場合x1 = -0.23である。いまL0.5がある決められたステップで右側に平行移動すると交点Ac（xc, yc）もまたL0上を右へ移動する。次にL1が右側に平行移動するとL0.5との交点Ap（xp, yp）はL1上を右上へ移動する。一方L_0が下へ移動する。このときAc（xc, yc）はL0.5上を左下方へ移動する。

グラフには８つの架空のデータがプロットされている（図中●で示されている）。この点がAcよりも左側にあるときは、データのプロットされた点とL0上のそれに対応する点（データ点からL0上に垂直に投影された点）の間の差が計算される。データの点がAcよりも右側にありかつApよりも左側にあるときは、データ点とL0.5上のそれに対応する点（データ点からL0.5上に垂直に投影された点）の間の差が計算される。またデータ点がApよりも右側にあるときは、データ点とL1上のそれに対応する点（データ点からL1上に垂直に投影された点）の間の差が計算される。このように計算された差の二乗和が最少になるように３直線のレベルが決定される。このときAcのx座標xcは完全統合の臨界面積を表わし、Apのx座標xpは部分統合の臨界面積を表わすことになる。

本実験ではL0.5とL1はｘ軸の値でx1-0.3から3.2まで0.01 logステップで右方向に平行移動する。またL0はｙ軸の値でy1+0.3からy1-0.3まで0.01 logステップで下方向に移動する。この様にして可能な３本の直線成分レベルの組合せ（343×343×60）の走査の後に差を最少にするような３つの直線の組合せが選択される（図中、点線の四角で示された領域は点AcとApが動く範囲である）。実際のデータ処理は大型計算機を用いて行った。

もしxcが点D1よりも右側にあれば、すべてのデータに対し傾き0.5と1の直線だけを当てはめるのが誤差を最小にする方略となり、完全統合領域は存在しないことになる。我々の結果でこのような傾向が見られれば、完全統合は存在しないとする研究を支持することになる。またもしxcとxpが同じであれば今度は傾き0と1の直線だけとなり、部分統合領域が存在しないこととなり、結果的に評定法１と同じ手続きとなり評定値は一致するはずである。その他xcのxp両方がD1よりも小さいときはまったく統合が起こらないときであり（すべてのデータは傾き1の直線で表わされる）、xcとxpの両方が3.2よりも大きいときはすべての領域に完全統合が働くとき（すべてのデータは傾き0の直線で表わされる）、xcがD1よりも小さくかつxpが3.2よりも大きいときはすべての領域に部分統合が働くときである（す

べてのデータは傾き0.5の直線で表わされる）。したがってこの評定法２では必要に応じて最大で３つの直線がデータに当てはめられる。しかし誤差の和を最小にするのに３直線を同時に当てはめる必要のないときは３直線のうち任意の組み合せの２つ、あるいは３直線の内の１つだけを当てはめることになる。

14-4. 結果

３色型視覚の結果

図14-4は直接得られた結果の一部であり、第１背景の強度が3.42 log Tdのものである。テスト刺激の面積（A）が横軸、閾値（I）と面積（A）の積が縦軸にそれぞれ対数表記されている。図14-4aは第２背景の波長が500 nm（赤／緑条件）、図14-4bは620 nm（赤／赤条件）のときの結果である。各図のパラメーターは第２背景の強度である。各々の曲線は図を見やすくするために一番下のものを除いて、上方向に1 log単位の間隔でずらしてある。これらのデータは正常３色型の被験者N.I.の結果である。データのすべてに対して伝統的手法である評定法１とこの実験で新たに試みられた評定法２の両方の分析を行なった。その結果データとの誤差の２乗和はすべての条件で評定法２の方が少なかった。評定法１と２の誤差が同じになるときは傾き0.5の直線が必要とされない。すなわち部分統合が存在しない場合である。したがってこの実験結果はすべての条件で部分統合が存在することを示す。図中の直線はデータとの誤差が最少となるものである。傾き0と0.5の交点は完全統合の臨界面積（xc）を、傾き0.5と1の交点は部分統合の臨界面積（xp）を示している。図14-4a（赤／緑条件）では両臨界面積（xcとxp）とも第２背景の強度が増加するにつれて一時的に大きくなっている。一方図14-4b（赤／赤条件）は両臨界面積とも第２背景の強度が増加するにつれて単調に小さくなっている。

図14-5も直接得られた結果の一部であり、これは第１背景の強度が4.32 log Tdのものである。これは被験者M.H.のものである。図14-4と比べ第１背景の強度が強いので、臨界面積は全体的に小さくなっているが、赤／緑条件と赤／赤条件の両方の傾向は図14-4と同じである。第２背景が緑の場合はやはりその強度の増加とともに両方の臨界面積とも大きくなっている。しかし赤／赤条件では単調に減少している。

ところで評定法１では完全統合の臨界面積（xc）のみが算定されるため、そのときの視覚系の全体的統合能力を表わす表わす指標としてはxcをそのまま用いることができる。し

かし評定法２では完全統合の臨界面積（xc）と部分統合の臨界面積（xp）の２つが同時に算定されるため、この２つの傾向をみなければならない。しかしここで我々が最も問題にしたいのは全体的な空間統合能力であり、そのためにはこの２つの指標を１つの指標にまとめた方が便利である。空間統合が成立するためにはある種の受容野を仮定する必要がある。たとえばこのデータに見られる共通した特徴はxcは常にxpよりも小さい、すなわち完全統合領域の外側に部分統合領域が広がっていることになる。受容野は一般に円形であるので図14-6のように面積xcである円型の完全統合領域の外側に同心円の面積xpである部分統合領域を持つ２重構造の受容野を仮定できる。したがってこのような受容野の全体的統合能力（Ai）は以下の式で表わすことができる。

$$Ai = xc + \sqrt{(xp - xc)}$$

xp - xcは部分統合領域であるのでPipperの法則にしたがって平方根で重みづけした。それとxcとの和をとったものがAiである。以下では全体的統合能力を表わす指標としこのAiを用いる。

図14-7はこのようにして計算されたAiをグラフにプロットしたものである。横軸に第２背景の強度（Td）の対数をとり、その関数としてAiの対数を縦軸にプロットしたものである。aは第１背景の強度が3.42 log Tdのグラフであり、bは4.32 log Tdのグラフである。図中のパラメーターは第２背景の波長であり、aのグラフには620 nm（赤／赤条件）、500 nm（赤／緑条件）、460 nm（赤／青条件）の３つが、bのグラフには620 nm（赤／赤条件）と500 nm（赤／緑条件）の２つがプロットされている。個々のデータは正常３色型視覚をもつ被験者３名の平均値である。

第２背景の強度の増加にともなうAiの変化の様子は、第２背景の波長によって全く違う。すなわち第２背景が赤（620 nm）のときはその強度の増加とともに単調にAiは減少する。これは過去の研究と一致する結果である。しかし第２背景が緑（500 nm）のときは、その強度の増加とともにむしろAiは大きくなる。しかしこの増大は一時的なものであり、ピークに達した後は減少し始める。このピークは図中垂直の点線で示されている。この点線は横軸付近まで描かれているが、そこには横軸に平行に直線が描かれている。予備実験で第１背景の赤（660 nm）と第２背景の緑（500 nm）の赤／緑色相等価点を求めたが、これはそのときの第２背景の強度を表わす。水平の直線に交差する中央の垂直線が３名の被験者

の色相等価点の平均値、両端の線は最大値と最小値を表わす。これをみると赤／緑条件のAiのピークはほぼ背景の赤／緑色相等価点に一致することがわかる。これは図aとbで共通にみられる特徴である。したがってこのピークは第１背景と第２背景の絶対的な強度には関係なく、むしろ第１背景と第２背景の強度の相対的な均衡点と一致することになる。一方、第２背景が青（460 nm）のときは、その強度が増加してもAiはほとんど変化せず、ほぼ一定である（これは図14-7aの460 nmの結果として示されている）。第１背景のみが提示されたときのAiの値（各々図の左端の点）は4.32 log Tdの背景のほうが3.42 log Tdの背景よりも約0.23 logステップほど小さい。したがって背景の波長が変わらなければその強度に依存して臨界面積は減少する。

ところで評定法１で求められた空間統合の臨界面積もまた同じ傾向を示すであろうか。図14-8は傾き０と１の２つの直線の交点によって定義された臨界面積をグラフにプロットしたものである。図14-7と同じく横軸に第２背景の強度（Td）の対数をとり、その関数として臨界面積の対数を縦軸にプロットしたものである。aは第１背景の強度が3.42 log Tdのグラフであり、bは4.32 log Tdのグラフである。個々のデータは３名の被験者の平均値である。臨界面積の個々の値は図14-7と異なるが、その全体的傾向は非常に類似している。したがって上で述べた傾向は用いられた評定法には関係なく見られる。

おそらく「方法」で述べた色収差などの光学的な要因は空間統合領域の大きさにほとんど影響していないと思われる。少なくとも第２背景が緑のときの臨界面積の上昇は、色収差による眼の調節機能によっては説明できない。第２背景の３つの波長条件のうち、第１背景と最も波長の差が大きいのは460 nmの光である。したがって色収差の影響はこの波長のとき最も大きいはずである。しかし結果から、この波長ではどの強度条件での臨界面積（図14-7中、□で示された点）も、第２背景の強度がゼロのときの臨界面積（図14-7aの左端の点）よりも大きくなることはなくほぼ一定である。500 nmの光はこの460 nmの光ほど色収差の影響を受けないので、たとえ光学的要因で空間統合領域が大きくなるとしても、第２背景がゼロのときの臨界面積（図14-7aの左端の点）より大きくなることはありえない。

２色型視覚の結果

図14-9は２色型第２視覚の被験者W.K.の結果である。第２背景の強度（Td）の関数としてAiをプロットしたものである。aは第１背景の強度が3.42 log Tdのグラフであり、bは4.32 log Tdのグラフである。図中のパラメーターは第２背景の波長であり、aのグラフに

は620 nm（赤／赤条件）、500 nm（赤／緑条件）、460 nm（赤／青条件）の３つが、bのグラフには500 nm（赤／緑条件）だけがプロットされている。図から第２背景が赤（620 nm）と青（460 nm）のときの結果は３色型のものと変わらないことがわかる。すなわち前者ではその強度の増加とともに単調にAiは減少する。一方後者ではAiはほとんど変化せずほぼ一定である。しかし第２背景が緑（500 nm）の場合、その結果は３色型のものと大きく異なる。３色型の場合その強度が増加するにつれ一時的にAiが増加し、赤／緑の色相等価点を境に今度は減少するのに対し、この結果ではAiの上昇は見られず単調に減少している。また減少の程度は赤の場合と青の場合の中間あたりに位置しているようである。

図14-10は２色型第１視覚の被験者T.M.の結果である。やはり第２背景の強度（Td）の関数としてAiをプロットしたものである。第１背景の強度は3.42 log Tdのものだけである。第２背景の波長は、640 nm（赤／赤条件）と500 nm（赤／緑条件）の２つである。図から第２背景が赤のときは、その強度の増加とともに単調にAiは減少する。これは３色型や２色型第２の結果と一致する。しかし第２背景が緑（500 nm）のとき、やはりその結果は３色型のものと異なる。Aiの上昇は見られず単調に減少している。この点では２色型第２の結果と一致する。ただ減少の程度は２色型第２のものよりやや顕著であり、第２背景が赤の場合とほぼ同程度に減少している。3.42 log Tdの第１背景だけが提示された条件下でのAiをそれぞれの色覚型で比べてみると（図14-7a, 14-9aおよび14-10の左端の点）、２色型第１のものが３色型や２色型第２のものに比べやや高くなっている。

３色型同様、２色型視覚の結果を見てもおそらく色収差などの光学的な要因は空間統合領域の変化にほとんど影響していないと思われる。一般に２色型色覚は赤（660 nm）と緑（500 nm）の色相を区別することはできないが、これら波長の色収差による焦点のずれは純粋に光学的な要因なので正常３色型同様起こるはずである。したがって緑の第２強度が増加するにつれて、色収差による眼の調節機能の変化が「方法」で述べたように空間統合領域を増大させる可能性はあった。しかしこの結果では両被験者とも単調にAiが減少した。２色型と３色型の光学的な影響は同程度のはずなので、３色型で見られたAiの増加を光学的な要因だけで説明するのはきわめて難しい。やはりこれは受容器以降の神経系で達成されていると考えるのが妥当である。

14-5. 考察

空間統合特性と２サイト順応

この実験結果は非常に明確である。すなわち３色型視覚においては、空間的統合特性に色システム（ここでは赤／緑反対色システム）が深くかかわっている。過去の研究では空間統合の臨界面積が背景の強度のみに依存する（Graham et al., 1939; Blackwell, 1946; Barlow, 1958; Glezer, 1965; Lie, 1981）。すなわち受容器サイトや輝度システムの順応レベルだけで空間統合特性は説明できるはずである。もしそうなら背景光の分光組成にかかわらず、単一変数の原理にしたがって背景強度の増加とともに臨界面積は減少するはずである。

今回の結果はこのような理論で説明することができない。実験結果の一部はこの理論と正反対の傾向を示した。すなわち第１背景を構成する赤色光（660 nm）にその反対色である緑色光（500 nm）を加えてゆくと背景光全体の強度が上昇するのにもかかわらず、臨界面積は大きくなった。このような傾向は過去の空間的統合を扱った研究では見られない現象である。閾現象や時間統合特性の知見からこの現象は、最初赤方向に分極化していた赤／緑システムが緑方向に脱分極を起こしたためと考えることができる（Sternheim & Stromeyer, 1979; Wandell & Pugh, 1980a, b; Sigel & Pugh, 1982; Mitsuboshi et al., 1987）。緑の光（第２背景）をさらに強くしてゆくと、今度は臨界面積は減少し始める。これは多分赤／緑システムが今度は緑方向に分極化したためと考えられる。臨界面積がピークに達したとき赤／緑システムは均衡状態、すなわち赤方向にも緑方向にも分極化していない状態であったと考えられる。なぜならこの臨界面積のピークが２つの背景光成分（660 nmと500 nm）の赤／緑色相等価（中性）点に非常によく一致するからである。このとき２つの背景光成分は強度においてほぼ拮抗しており、この成分が合成された全体の背景はほぼ黄色にみえる。

２色型視覚の赤／緑（660/500 nm）混合条件の結果は正常３色型の結果とは全く異なる。しかし赤／緑システム欠損説（Hurvich, 1981）をとれば、この結果は上の仮説を支持する。一般に２色型視覚はＬ－錐体あるいはＭ－錐体のどちらかの受容器が欠損しているだけでなく（Rushton, 1963; 1965; Alpern & Wake, 1977）、受容器以降の神経システムにおいても変異が見られる（Hurvich & Jameson, 1955; Hurvich, 1981）。実際１０章でも明かなように、２色型視覚の時間的統合特性では、視覚系があたかも赤／緑色システムを欠い

ているかのようにふるまう（Dain & King-Smith, 1981）。２色型視覚の時間統合特性は、３色型視覚の輝度システムのように背景強度の増減のみに順応レベルが依存する視覚システムに媒介されている（Kawabata, 1990）。正常３色型の赤／緑条件にみられた臨界面積の上昇が赤／緑システムによって引き起こされるのなら、当然そのシステムが欠損している２色型視覚ではこの上昇は見られないはずである。今回の２色型視覚の結果は、時間統合と同じく空間統合特性は受容器サイトの順応、あるいは分光組成に依存しない輝度システムの順応にのみ依存することを示している。

赤／赤（660 nm／620 nm）混合条件における臨界面積の減少を説明するのには２つの可能性がある。ひとつは受容器サイトが背景の光量子量の増加に伴いさらに順応したとする説である。もうひとつは、この臨界面積の減少を赤／緑色システムが赤方向にさらに分極化したためと考える。この実験結果だけではどちらが正しいかを結論することはできない。ただし２色型視覚で赤／緑欠損説をとるのなら後者の説はあてはまらない。

一方、赤／青（660 nm／460 nm）混合条件で臨界面積が第２背景の強度に依存せず、つねに一定という結果は３色型視覚と２色型視覚の両方でみられた。つまり460 nmの順応光はテスト光の検出に介在しているπ5検出系の受容器、輝度システムあるいは赤／緑システムの順応レベルにたいし何の影響も与えないことになる。これはπ5検出系の受容器（Ｌ－錐体）の分光感度が460 nmの光にたいしてほとんど感受性がないためであろう。また460 nmの光のみえの色は赤味も緑味も感じられない典型的な青（ユニーク青）である。そのため正常３色型視覚では、π5検出系の赤／緑反対色システムは赤方向にも緑方向にも分極化しない。

これまでの議論からこの実験事態のように非常に強い背景条件では、正常３色型のπ5検出系における空間的統合特性の変動はおもに受容器以降の赤／緑反対色システムの順応レベル（分極化の程度）に依存していると結論できよう。ここで空間的統合特性を統御している赤／緑反対色システムはHurvich & Jameson型のＭ－錐体の出力とＬ－錐体とＳ－錐体の出力の合計が抑制的な相互作用をおこなうもの（Hurvich, 1981）ではなく、Krauskopf型のＳ－錐体が関与しないＭ－錐体とＬ－錐体が抑制的相互作用を起こすもの（Krauskopf et al., 1982）のようである。実際、検出閾事態の実験では後者の方が一般的である。

２色型第１の被験者T.M.では、第２背景の波長にかかわらずその強度が増加するにつれて臨界面積は同程度に減少する。しかし２色型第２の被験者W.K.では、臨界面積の減少量

は第２背景の波長に依存し、500 nmの第２背景よりも620 nmの第２背景の方で減少量が大きい。２色型第１視覚と第２視覚で傾向がいくぶん異なるのは、各々の検出系における受容器サイトの分光感度特性が異なるからであろう。２色型第１視覚の受容器サイトにはＬ－錐体が存在せず、この実験に使われた長波長光の検出はおもにＭ－錐体が媒介するであろう。一方、２色型第２視覚はＭ－錐体がなく、長波長光の検出はおもにＬ－錐体が媒介する。３色型視覚でも受容器の分光感度特性から検出はおもにＬ－錐体により媒介されるはずである。Ｍ－錐体の分光感度はＬ－錐体に比べ、500 nmに対してより感度が高い。そのため500 nmの光にたいして順応の程度もより高く、したがってこの錐体系を介して検出を行なう２色型第１視覚は500 nmの波長の背景でも臨界面積の減少量が多いのであろう。またこの実験結果では２色型第１の臨界面積は、同じ背景強度条件ならば３色型視覚や２色型第２のものより全体的に大きいようである。これもまた660 nmの第１背景に対して２色型第１視覚が他の視覚より感度が悪く、したがって受容器サイトの順応レベルが低いためと考えられる。しかしデータは同一被験者でもセッション間である程度差があり、また被験者間の個人差もあるので、このような仮説が正しいかどうか結論を下すのにはこの実験結果だけでは十分でない。

空間統合領域の大きさ

King-Smith & Carden (1976) は強い白色背景 (3 log Td) 上で様々な持続時間や波長を持つテスト光の空間的統合特性を組織的に研究している。その中で我々の実験と同じ長い持続時間 (200 msec) を持つ赤のスペクトル光 (630 nm) を用いて空間統合の臨界面積を測定している。白色背景は色相において中性的である。すなわちこのような背景は赤／緑色システムを緑方向にも赤方向にも分極化させない。この強い白色背景とまた長い持続時間のテスト光は色システムの検出にとって有利である。ひとつには白色背景は輝度システムの感度を選択的に低下させるからである。また時間特性が輝度システムに比べ相対的に遅い色システムが検出に介在するには、長い持続時間を持つ刺激が必要である。彼らは伝統的な２直線（傾き０と１）を用いた評定法で臨界面積を算定しているが、それによるとおよそ100 sq. min. ほどである。我々の３直線を用いて得られた臨界面積とは評定法が異なるので直接比べるのは難しいが、２直線を用いて得られた我々の結果（図14-8）と比べることはできる。3.42 log Tdの第１背景で得られた図14-8aを見ると、第２背景が緑のとき臨界面積は一時的に上昇し最大値に達する。この値は75 sq. min. でほぼKing-Smith

らの値と一致する。この最大値をとるとき２つの背景光成分は赤／緑の色相等価点に位置し、彼らの白色背景と同じく色相的には中性である。また我々の実験で用いたテスト光の持続時間も200 msecで彼らが用いたものと等しい。したがって色システムと輝度システムの順応状態も検出に介在するときの寄与率もかれらの事態とほぼ同等であろう。

King-Smithらはまたスペクトルの中長波長領域のテスト光を用いて空間統合の臨界面積を測定している。それによると長い持続時間（200 msec）のテスト光ではスペクトルの黄の領域よりも赤や緑の領域の方が臨界面積が大きい。しかし短い持続時間（10 msec）のテスト光ではスペクトルの赤や緑の領域の臨界面積は小さくなり、黄の領域の臨界面積とほぼ同じになると報告している。彼らは、長い持続時間のテスト光が赤や緑の色相を持つとき、相対的に大きな空間統合領域を持つ色システムによって検出されるとしている。ただし黄の色相を持つときはより小さな空間統合領域を持つ輝度システムによって検出される。一方短い持続時間のときはテスト光はその色相にかかわらずつねに輝度システムによって検出される。これは上述したように２つの検出システムの時間特性が異なっているからである。ゆえに我々の結果で得られた臨界面積の最大値は少なくともこの大きな空間統合領域を持つ色システム（赤／緑反対色システム）の影響であると考えるのは妥当であろう。

赤／緑色相等価点に位置する背景で赤（660 nm）のテスト光の臨界面積は上で述べたように75 sq. min. であった。これは無彩色のテスト光を用いて空間統合領域を測定している過去の研究に比べかなり大きい値である（Lamer et al., 1947; Glezer, 1965; Richards, 1967; Lie, 1981）。しかも彼らの実験は我々の背景強度よりも弱い強度で行なわれている。臨界面積が背景強度にのみ依存して小さくなるのなら、彼らの結果と我々の結果の食い違いを説明することはできない。これらの研究で得られた臨界面積の範囲はおよそ2.2 sq. min. から15.2 sq. min. の範囲であり、たとえば光受容である錐体の直径で表わすのなら３個から８個の錐体をならべた直径を持つ受容野の中心領域を仮定する必要がある。ただしRiccoの法則が成立する完全統合領域の評価を直接受容野の中心領域の大きさに結び付けるためには眼の光学系の限界を考慮する必要があるという指摘もあり（Devila & Geisler, 1991）、臨界面積の値から受容野の絶対的大きさを判断することは難しいかも知れない。しかし有彩色刺激の空間統合領域の大きさが、無彩色刺激の統合領域に比べ相対的に大きいのは明かであり、仮定される受容野の相対的大きさも当然異なるはずである。King-Smithらは次のような仮説を提案している。それによると色システムの大きな空間統合領域は視覚細胞（たとえば網膜神経節細胞）の中心－周辺拮抗構造において

周辺部における反応が中心部のそれに比べ弱いことと関係している。R＋の中心部とG－の周辺部を持つ細胞において、赤のテスト光はほとんど周辺部に対してなんの効果も与えない。したがってテスト光の直径が大きくなり、刺激が受容野の周辺部をカバーするようになっても、テスト光の検出閾に影響すること（つまり抑制の効果が働いて閾値を上げる）はない。一方、白色光などの無彩色刺激はそれに比べ周辺部に対する影響がやや大きく、周辺部の抑制効果が働く可能性がある。このような仮説は無彩色刺激に比べ有彩色刺激に対して空間統合領域がある程度大きくなることを説明することはできるが、たとえば第2背景（緑）の強度増加にともなう臨界面積の連続的な上昇を説明するような受容野の構造に関する理論を与えてくれるわけではない。

一般に臨界面積は背景強度の増加にともなって連続的に減少する。この現象は空間統合の実験ではほぼ一致して見られる事実であるが、このとき検出を媒介する視覚系の受容野構造がどのように変化するのかを明確にした生理学的研究はまだないといってよい（Shapley & Enroth-Cugell, 1984）。心理物理学的知見から可能な仮説としては神経系の2重構造説が考えられる。すなわち光の強度レベルが変化するにつれて、検出を媒介する神経系が変わるのかもしれない。高い強度レベルではより小さな受容野中心領域を持つユニットが検出を司り、強度レベルが下がるにつれてより大きな受容野中心領域を持つユニットが働きはじめる。Devila & Geisler (1991) はこれに関して以下のような提案をしている。最近の霊長類の視覚細胞の研究から、外側膝状体のレベルで神経系はmagnocellular細胞とparvocellular細胞に分化していることが報告されている (Derrington & Lennie, 1984; Kaplan & Shapley, 1982; Livingstone & Hubel, 1984; 1988)。ここで彼らは低い強度レベルでは大きな受容野中心領域を持つmagnocellular神経系がparvocellular神経系よりも検出により大きな貢献をしているのではないかとしている (Devila & Geisler, 1991)。しかし同じ高い強度レベルでも、我々の結果は背景の分光組成により臨界面積の変動の仕方が異なるので、この2つのユニット説だけでは説明困難である。彼らのようなユニット説をとるのなら、外側膝状体のレベルではなく有線皮質のレベルで考えねばならない。この外側膝状体の2つの神経系はこのレベルで3つのユニットに細分化されていると考えられている (Livingstone & Hubel, 1984; 1988)。magnocellular神経系は4B層に投射する系を持ち（以下magnocellular-4B系と呼ぶ）、parvocellular神経系はinterblobに投射する系を持つ (parvocellular-interblob系)。またmagnocellular神経系とparvocellular神経系の両方が投射するblobがある (parvo- and magno-blob系)。ここで強くて

中性的な（分極化を引き起こさないような）背景が用いられ、赤のような色味の強いテスト光でかつその提示時間が長ければ、parvocellular-interblob神経系よりも、低い時間解像度と低い空間解像度を持つ（したがって反応の遅い大きな受容野中心領域を持つと仮定できる）parvo- and magno-blob神経系の感度がより高くなると考えられる。これは色差の検出に対して有利な後者のシステムの方がより高い利得を持つからである。しかし背景光の色味が赤方向か緑方向のどちらかに分極化してゆくにつれて、parvo- and magno-blob神経系の利得は低下する（感度の低下）。一方、parvocellular-interblob神経系の利得はほとんど変わらない。このとき検出はparvo-cellular-interblob神経系に媒介されるであろう。このparvocellular-interblob神経系の受容野中心はparvo- and magno-blob神経系のものより相対的に小さいので、このとき空間統合の臨界面積は小さくなると考えられる。しかしこうした考えを採用するには、この視覚領域に関する明確な生理学的研究が行われるのを待たねばならず、現段階では仮説の域にとどまっている。

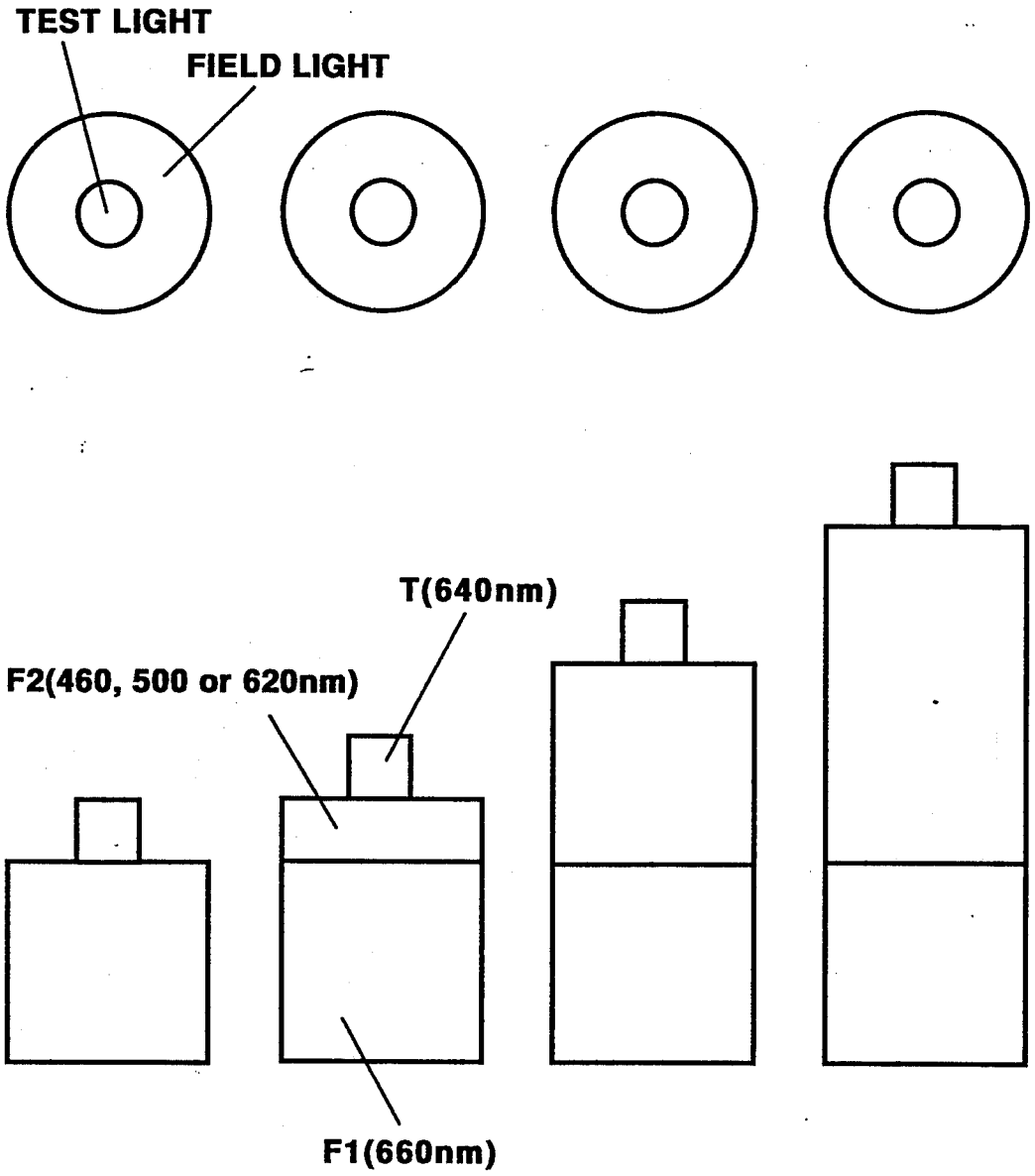


図14-1. 刺激布置の模式図. 大きな円形の背景 (BG) 上に２つの注視点 (FA) が提示され、その中心に小さな円形のテスト光が提示される. 第１背景と第２背景は完全に重なり合うため１つの背景のようにみえる。第１背景の波長は660 nm, 第２背景の波長は460, 500または620 nmである. 背景の直径は 1.4 deg.である. テスト光の直径は0.86 min. から 25.78 min.まで８段階に渡って変化する. テスト光の波長は640 nmである.

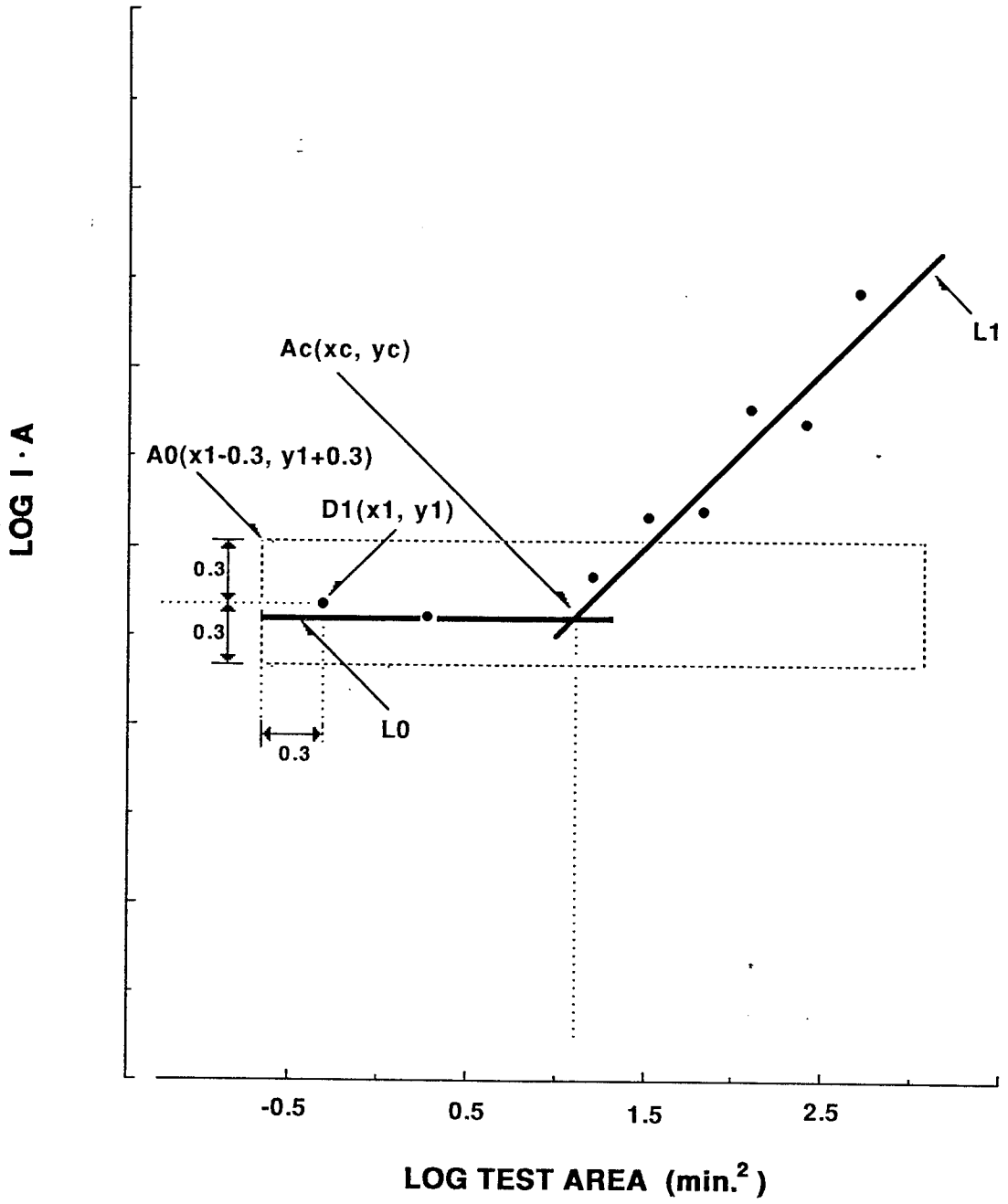


図14-2.　２直線法による臨界面積の評定に用いた手続き．架空のデータを，横軸がテスト光の面積（A）の対数、縦軸がテスト光の閾値と面積の積（I·A）の対数のグラフにプロットしたもの．図中，ある一定の臨界面積内では完全な空間統合が働くので，I·Aは一定となる（水平な直線で示される）．面積（A）が臨界面積を越えると最終的に今度はＩが一定となり，I·Aの値は面積（A）に比例する（傾き１の直線で示される）．そこで全体の関数が傾き０と１の２つの直線成分で表されると仮定し，その交点を与える面積の値で臨界面積（xc）を定義する．詳しくは本文を参照のこと．

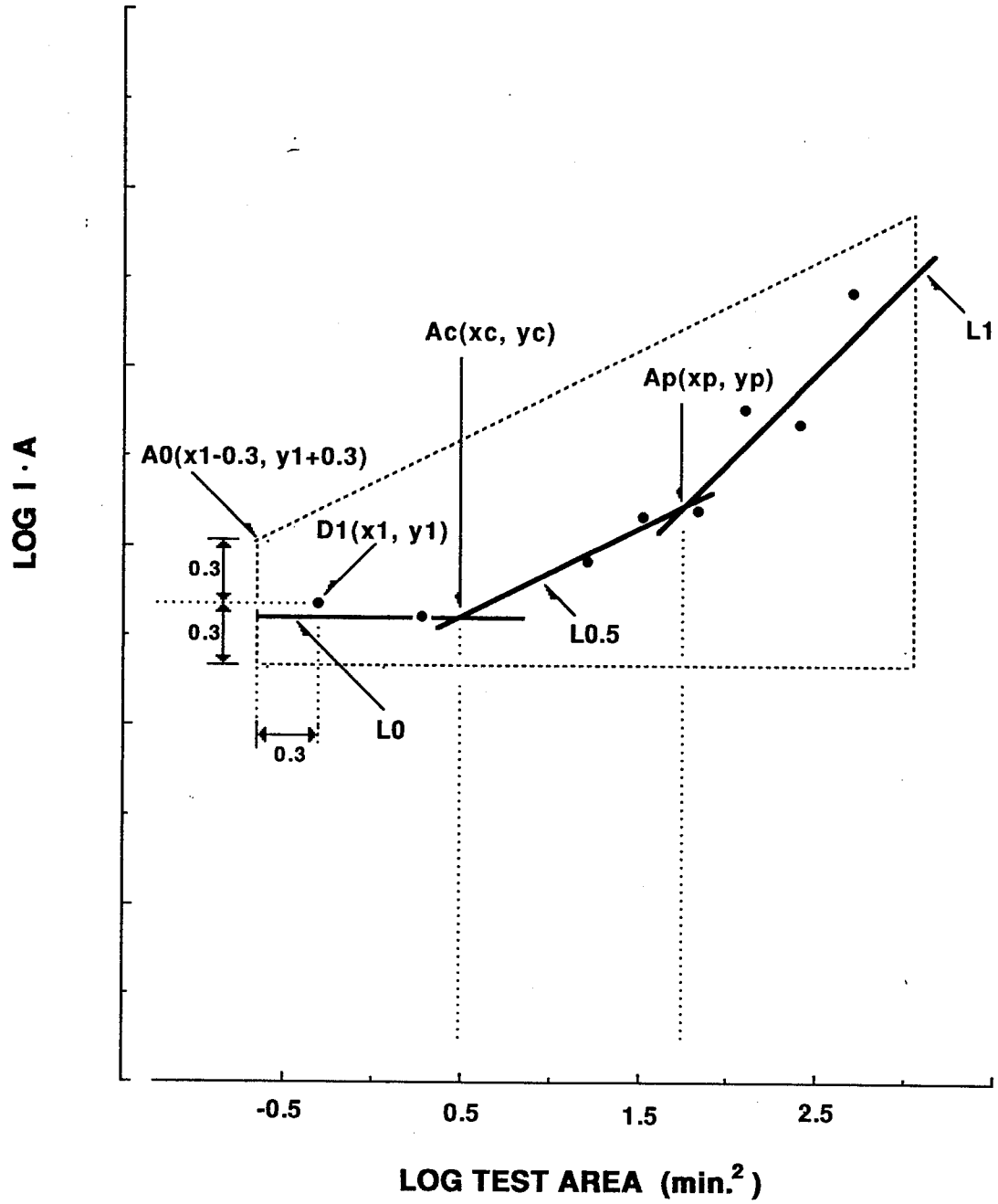


図14-3.　3直線法による臨界面積の評定に用いた手続き．架空のデータを，横軸がテスト光の面積（A）の対数、縦軸がテスト光の閾値と面積の積（I·A）の対数のグラフにプロットしたもの．図中，ある一定の臨界面積内では完全な空間統合が働くので，I·Aは一定となる（水平な直線で示される）．面積（A）が完全統合の臨界面積を越えると部分的空間統合が働くので，I·$\sqrt{A}$が一定となる（傾き0.5の直線で示される）．面積が部分統合の臨界面積を越えると今度はIが一定となり，I·Aの値は面積に比例する（傾き1の直線で示される）．完全統合の臨界面積（xc）は傾き0と0.5の交点を与える面積の値で、また部分統合の臨界面積（xp）は傾き0.5と1の交点を与える面積の値で定義される．詳しくは本文を参照のこと．

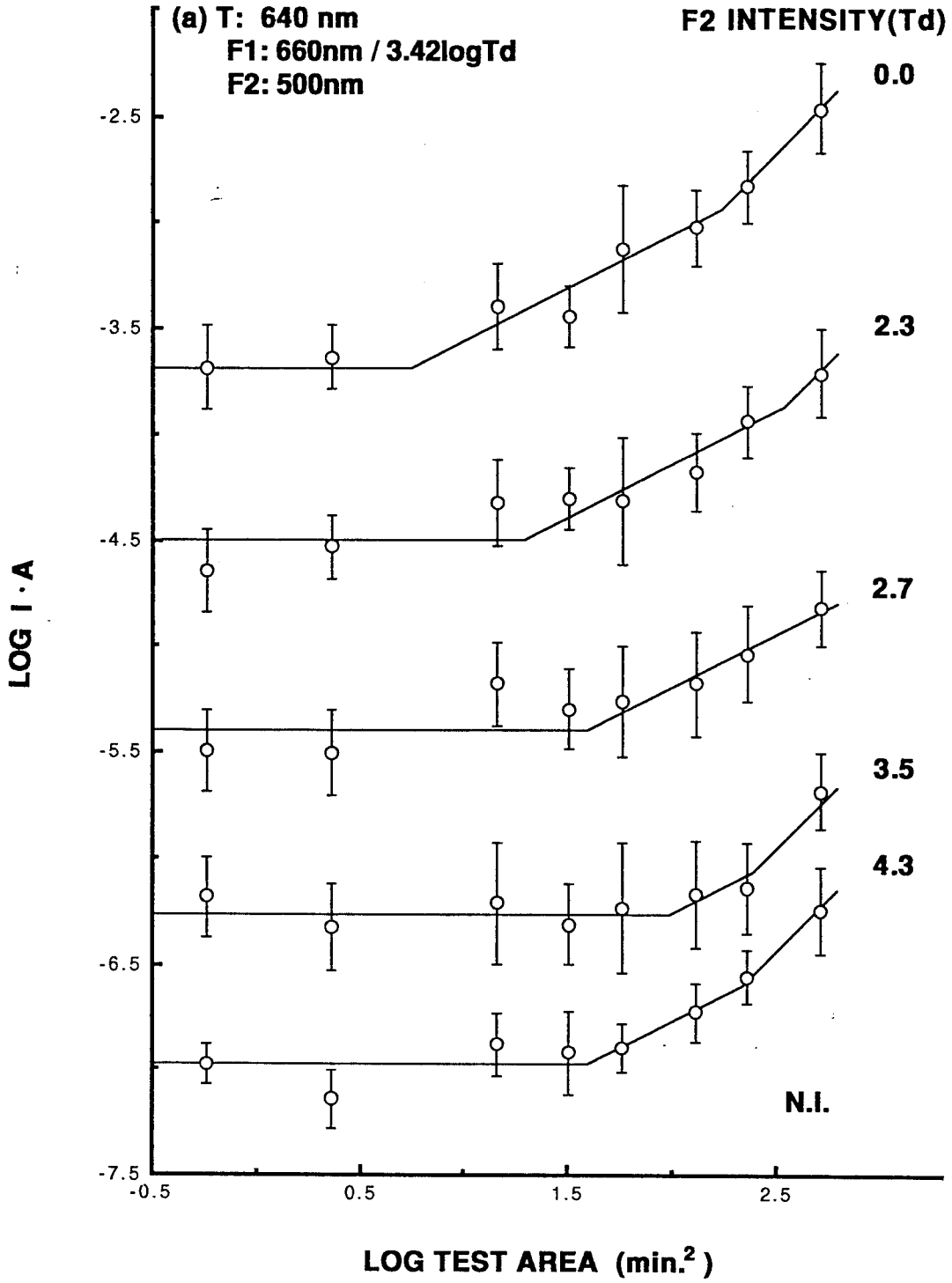


図14-4a. 赤／緑背景条件（660／500 nm）における閾値の結果．第1背景の強度が3.42 log Tdのもの．テスト刺激の面積（A）の関数としての閾値（I）と面積（A）の積をそれぞれ対数でプロットしてある．被験者N.I.の結果．パラメーターは第2背景の強度（log Td）．各曲線は図を見やすくするため一番上のものを除いて，下方向に1.0 log単位の間隔でずらしてある．垂直線は標準誤差．完全統合の臨界面積は図中傾き0と0.5の交点で示され、部分統合の臨界面積は図中傾き0.5と1の交点で示される．

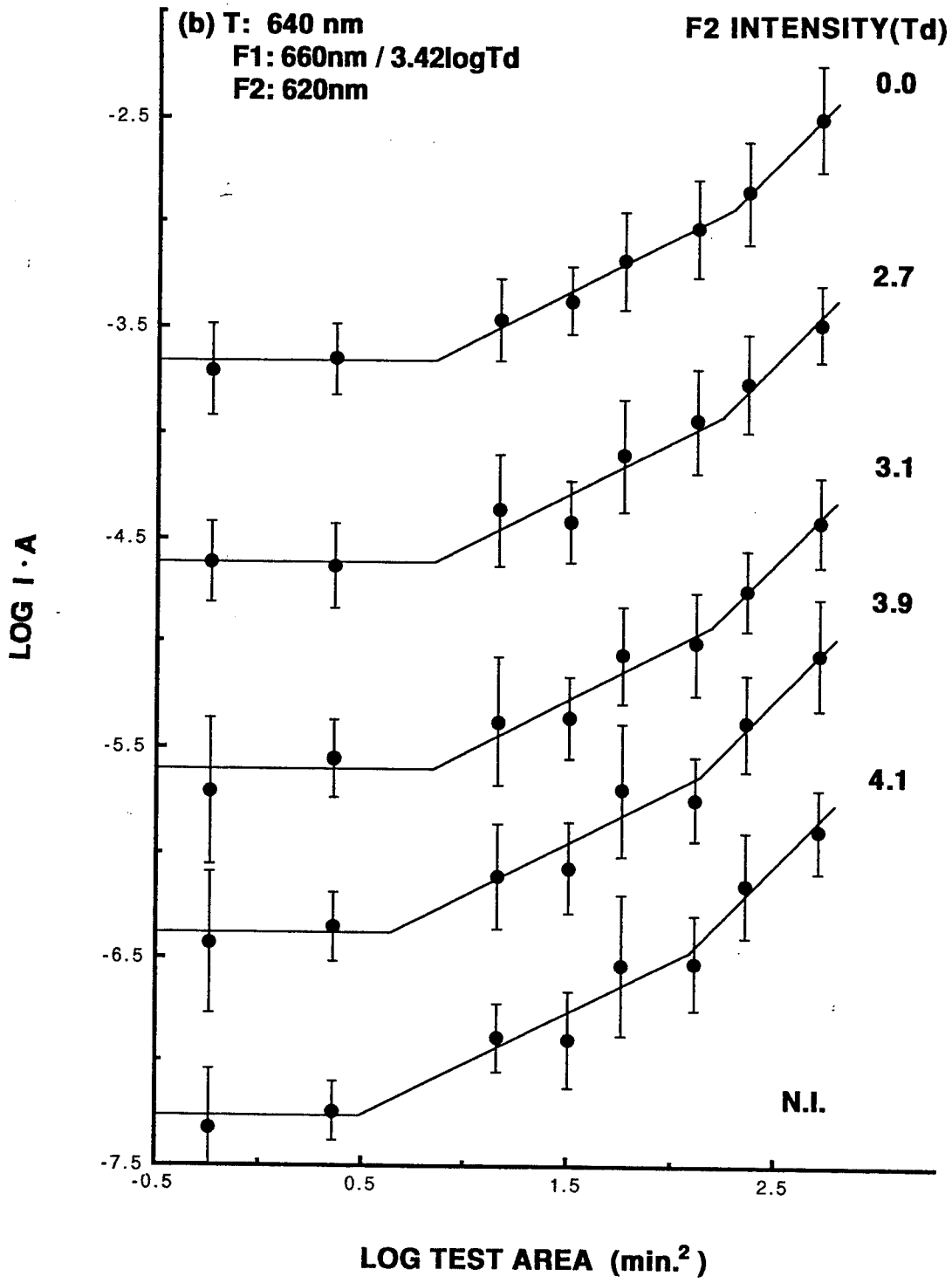


図14-4b.　赤／赤背景条件（660／620 nm）における閾値の結果．第１背景の強度が3.42 log Tdのもの．テスト刺激の面積（A）の関数としての閾値（I）と面積（A）の積をそれぞれ対数でプロットしてある．被験者N.I.の結果．パラメーターは第２背景の強度（log Td）．他の説明は図14-4aを参照のこと．

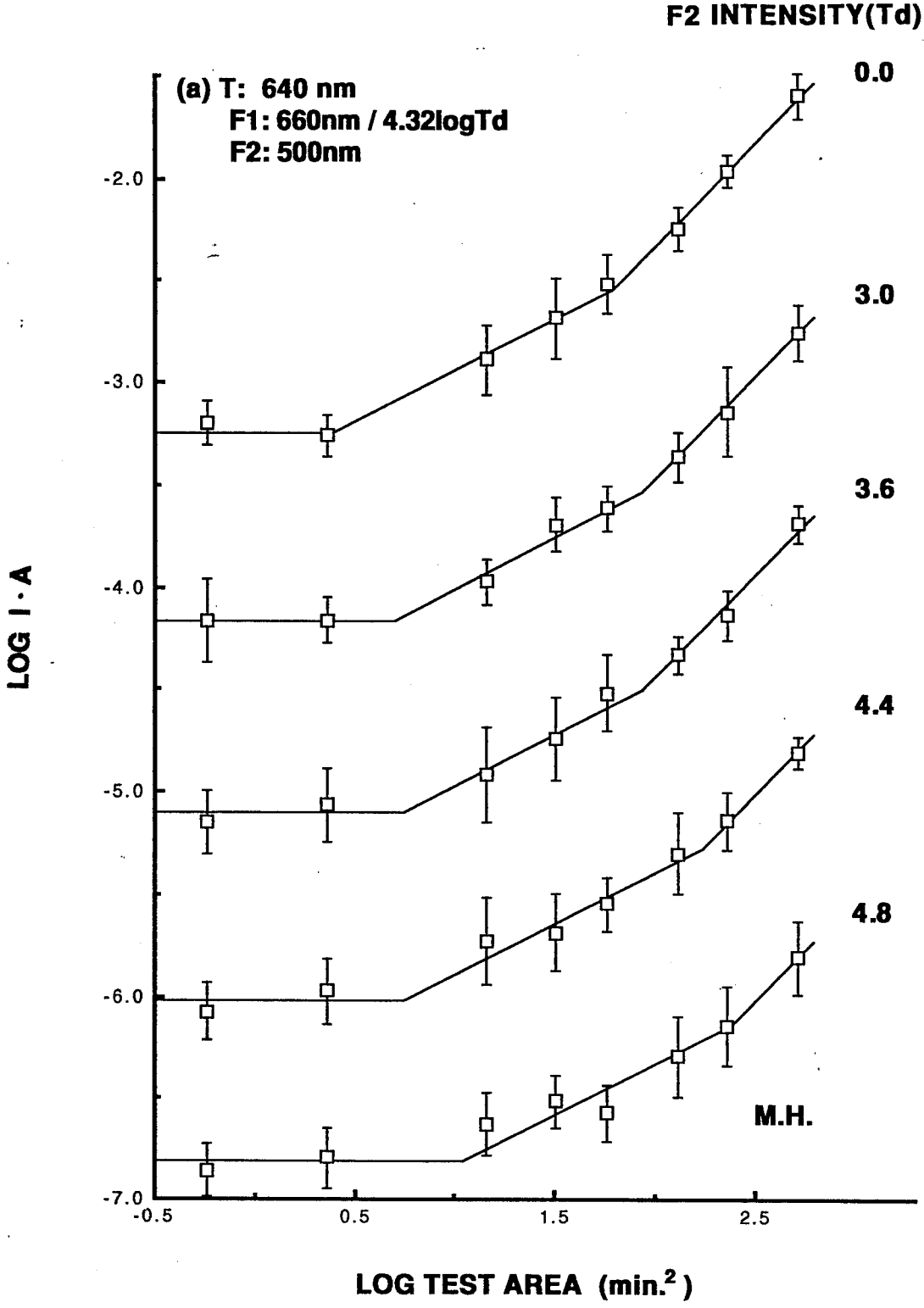


図14-5a.　赤／緑背景条件（660／500 nm）における閾値の結果．第１背景の強度が4.32 log Tdのもの．テスト刺激の面積（A）の関数としての閾値（I）と面積（A）の積をそれぞれ対数でプロットしてある．被験者M.H.の結果．パラメーターは第２背景の強度（log Td）．他の説明は図14-4aを参照のこと．

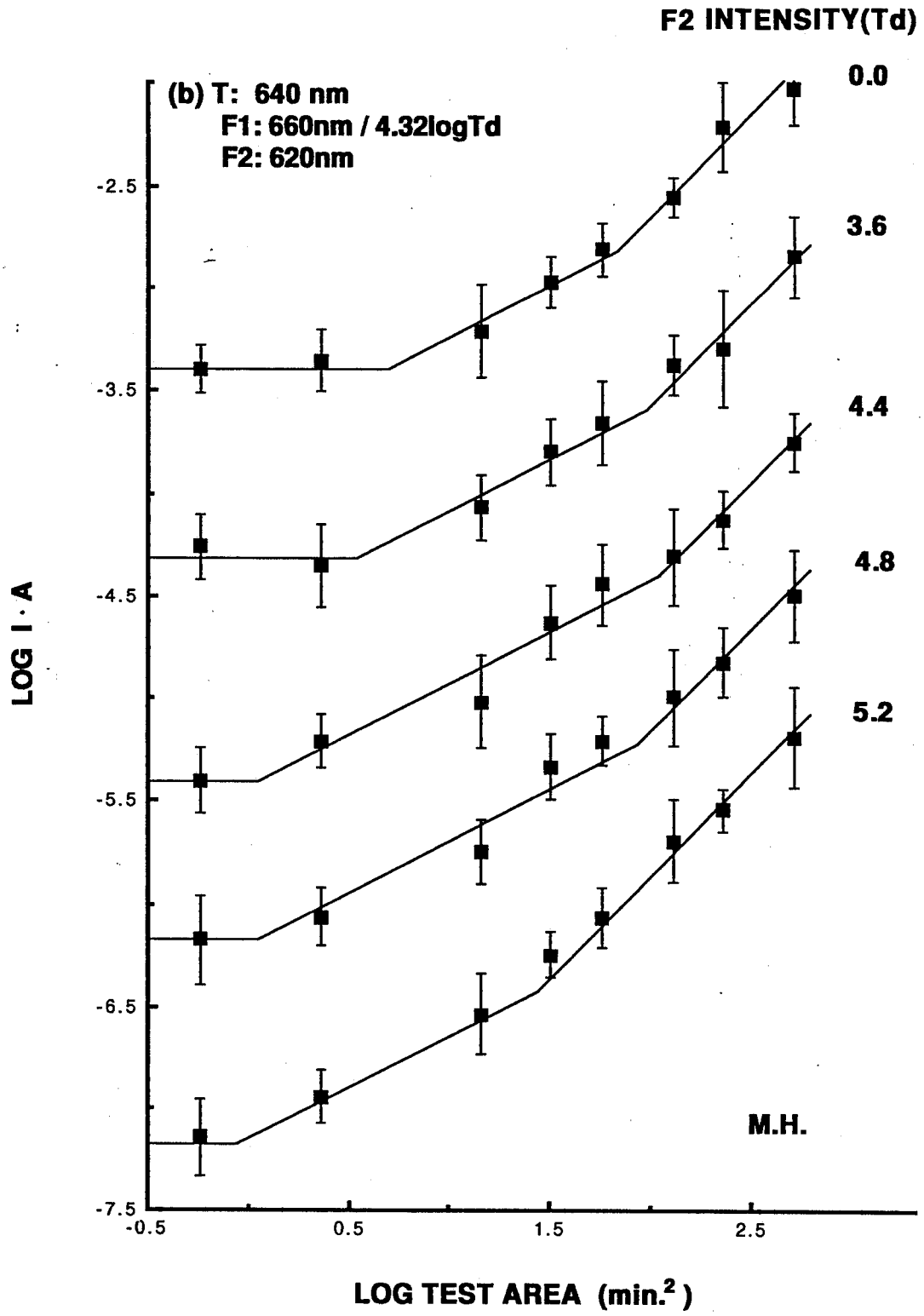


図14-5b.　赤／赤背景条件（660／620 nm）における閾値の結果．第１背景の強度が4.32 log Tdのもの．テスト刺激の面積（A）の関数としての閾値（I）と面積（A）の積をそれぞれ対数でプロットしてある．被験者M.H.の結果．パラメーターは第２背景の強度（log Td）．他の説明は図14-4aを参照のこと．

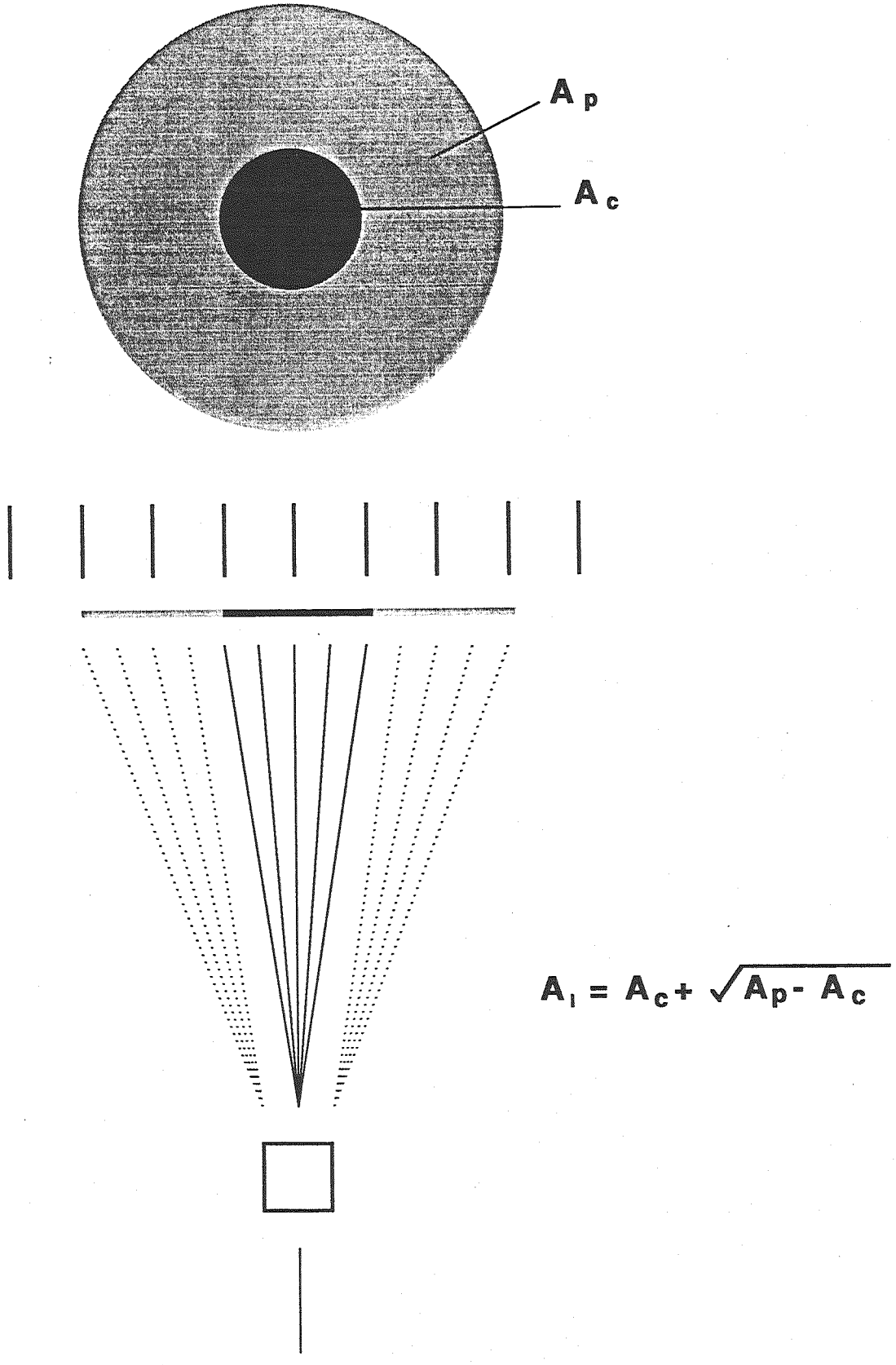


図14-6.　この実験で仮定される受容野.

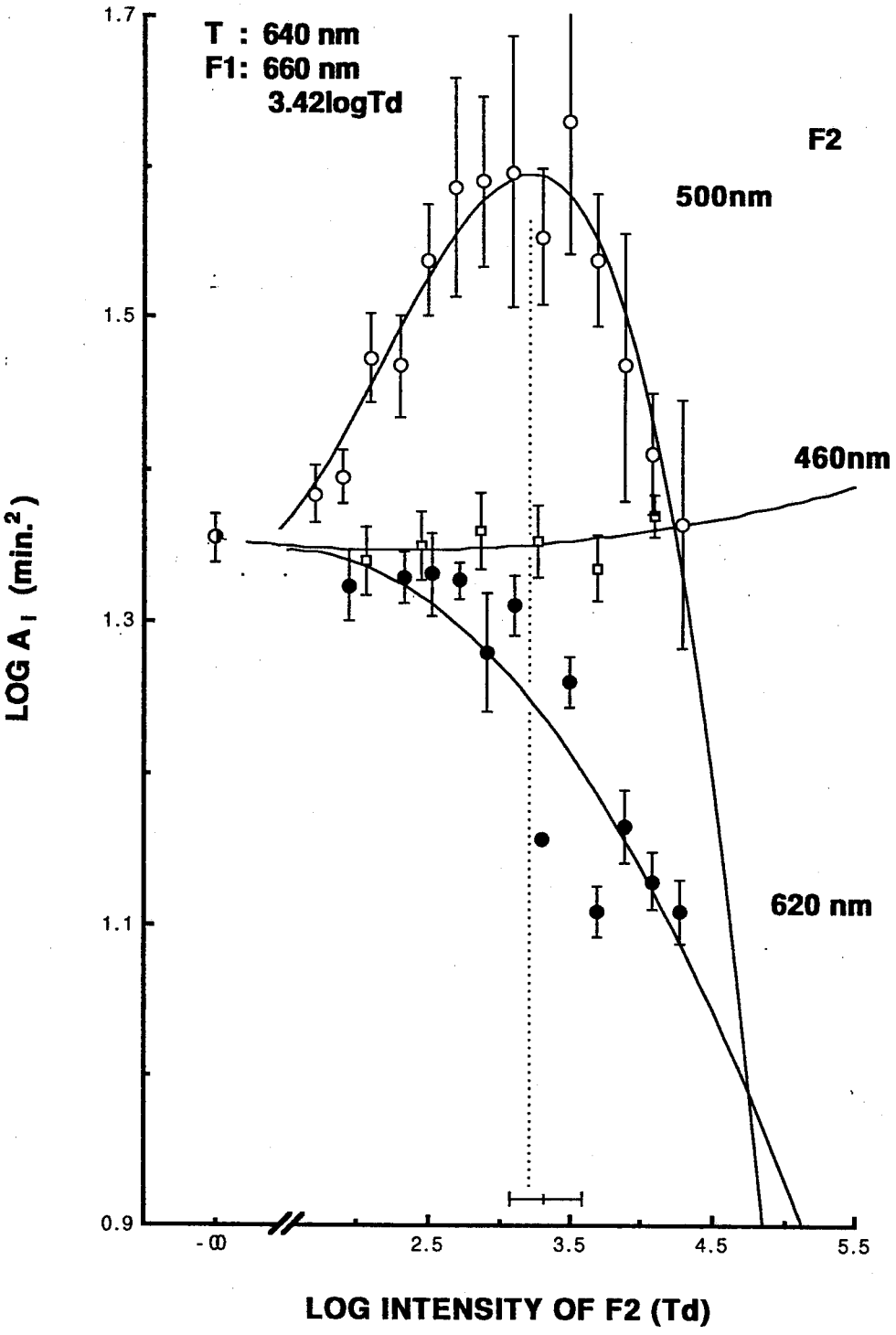


図14-7a. Aiの結果. 第1背景の強度が3.42 log Tdのもの. 横軸に第2背景の強度 (Td) の対数をとり, その関数としてAiの対数を縦軸にプロットしたものである. 図中のパラメーターは第2背景の波長であり, ●は620 nm, ○は500 nm, □は460 nmの結果である.

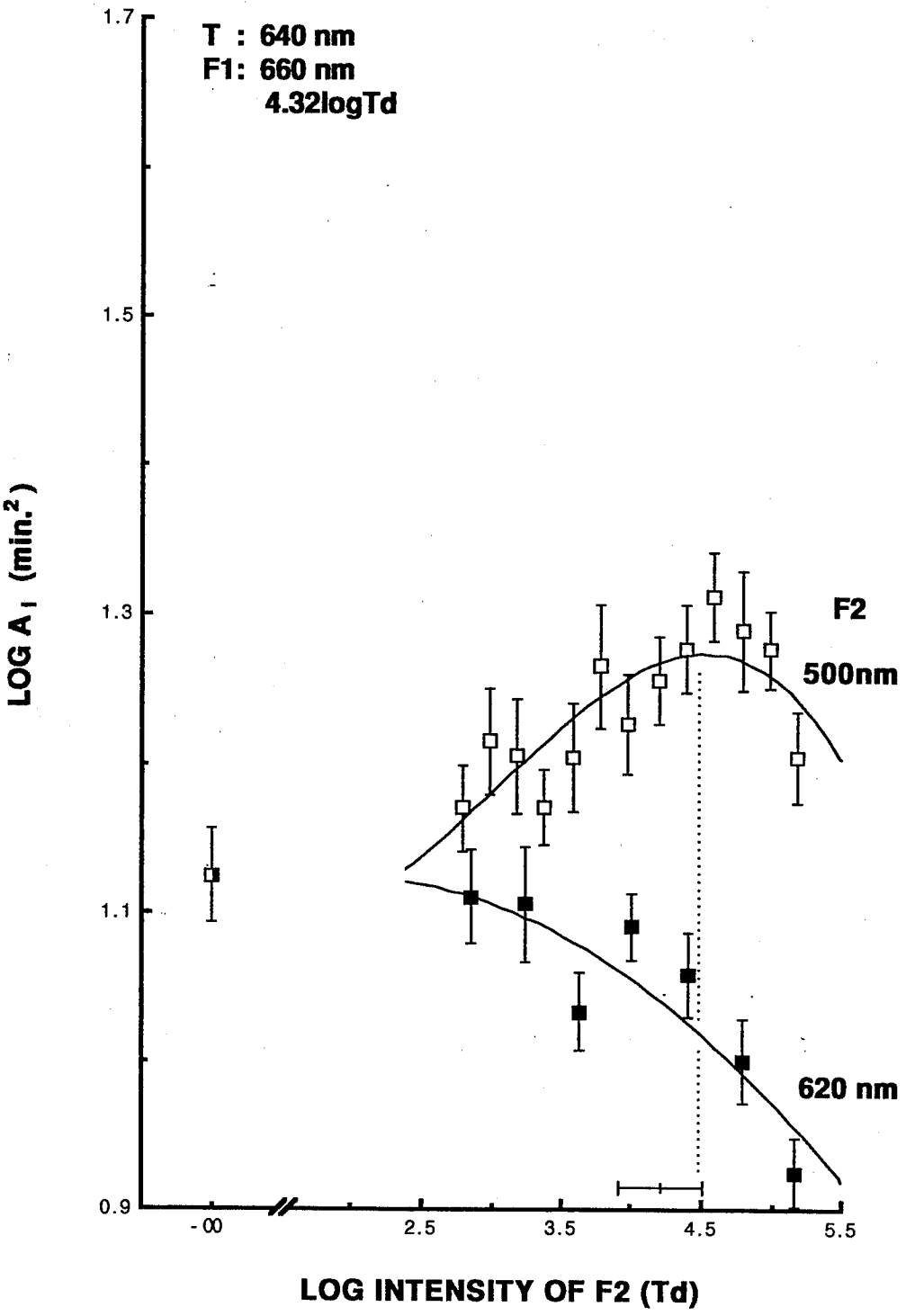


図14-7b. Aiの結果. 第1背景の強度が4.32 log Tdのもの. 横軸に第2背景の強度 (Td) の対数をとり, その関数としてAiの対数を縦軸にプロットしたものである. 他の条件は図14-6aと同じ. 第1背景の強度が図14-6aの場合よりも強いのでAiは全体として減少しているが、その傾向は同じである.

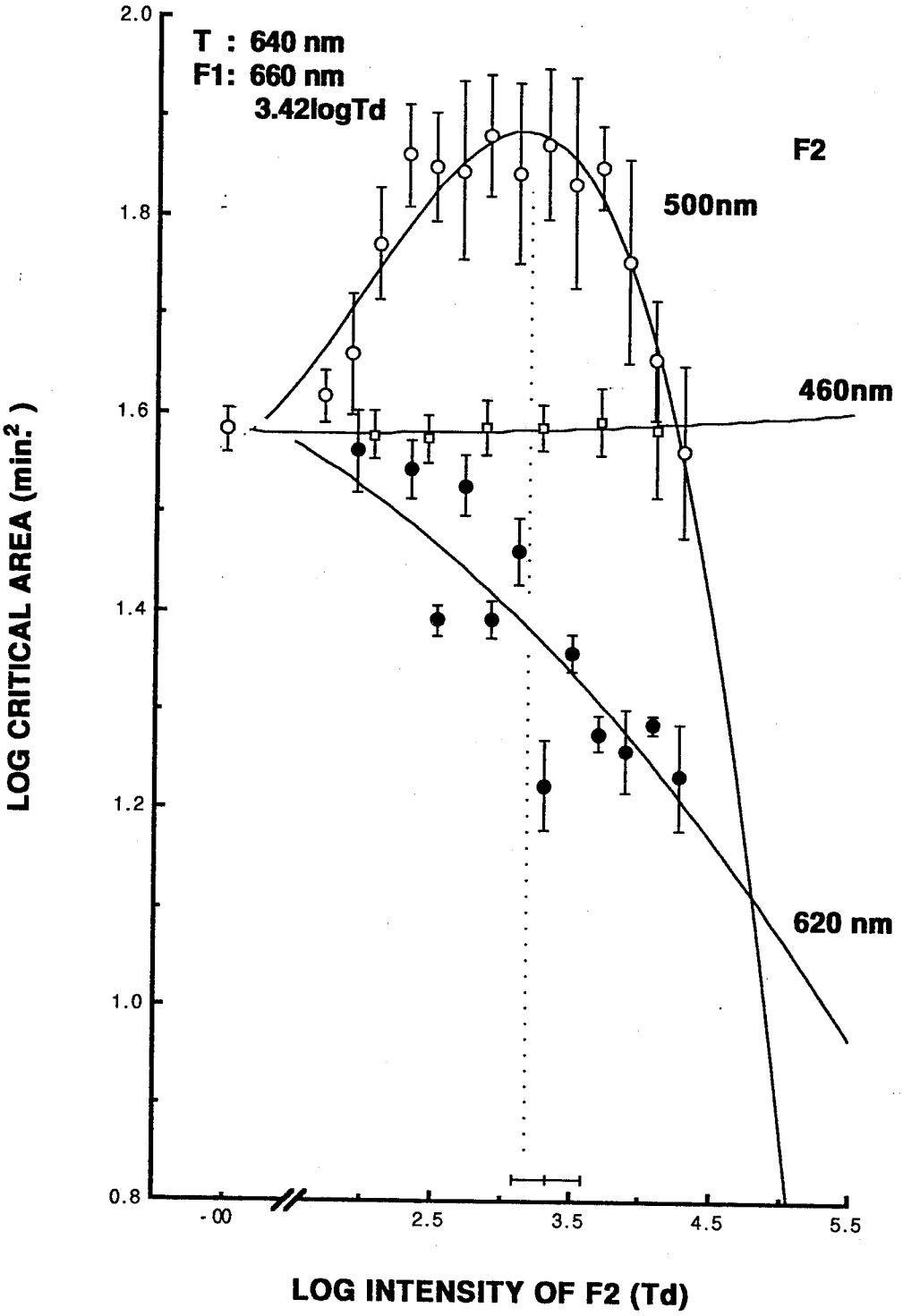


図14-8a．２直線法によって求めた臨界面積の結果．第１背景の強度が3.42 log Tdのもの．横軸に第２背景の強度（Td）の対数をとり，その関数として臨界面積の対数を縦軸にプロットしたものである．他の条件は図14-6aと同じ．３直線法を用いて求めらたAiとほとんど同じ傾向を示している．

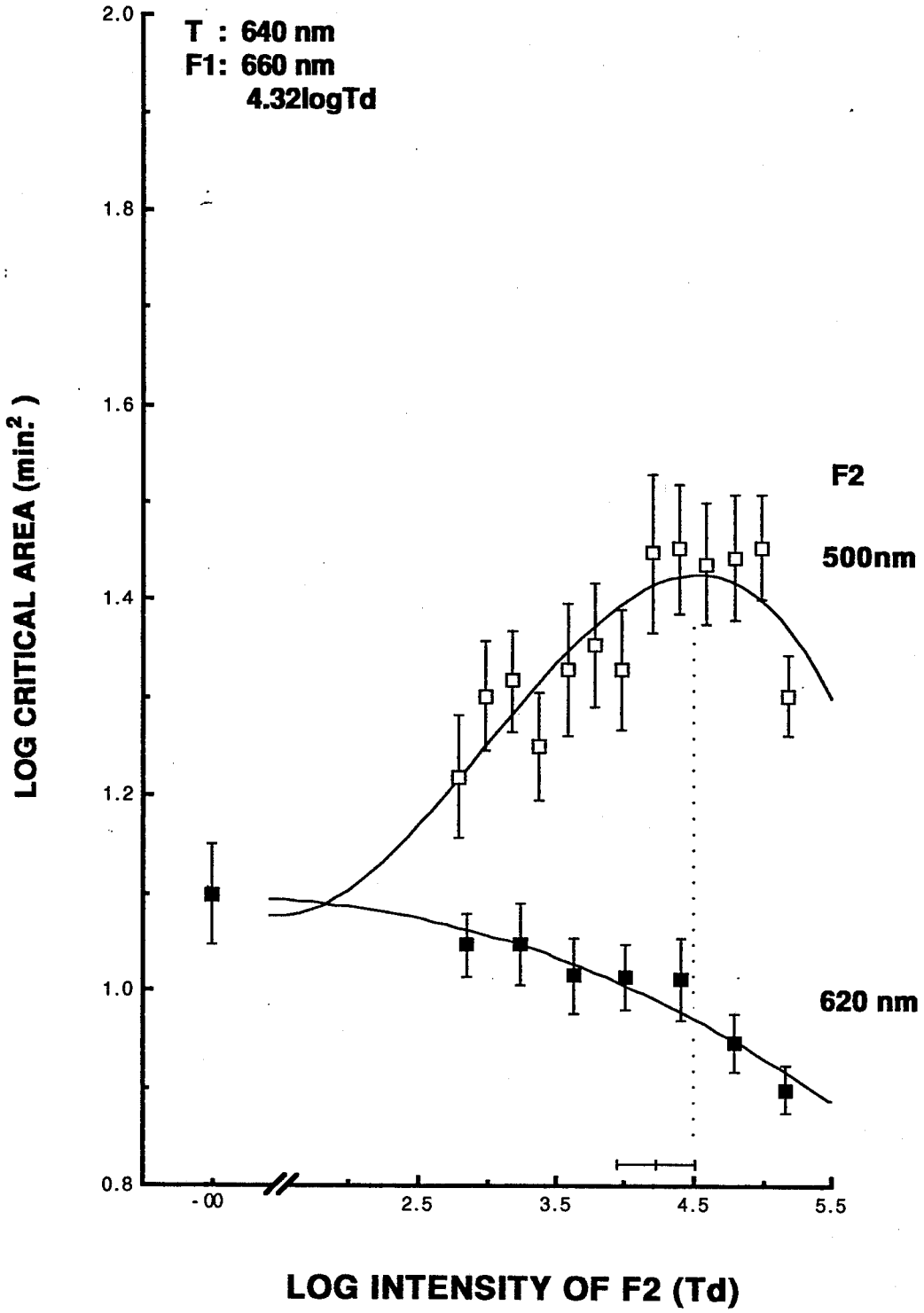


図14-8b．２直線法によって求めた臨界面積の結果．第１背景の強度が4.32 log Tdのもの．横軸に第２背景の強度（Td）の対数をとり，その関数として臨界面積の対数を縦軸にプロットしたものである．他の条件は図14-6aと同じ．

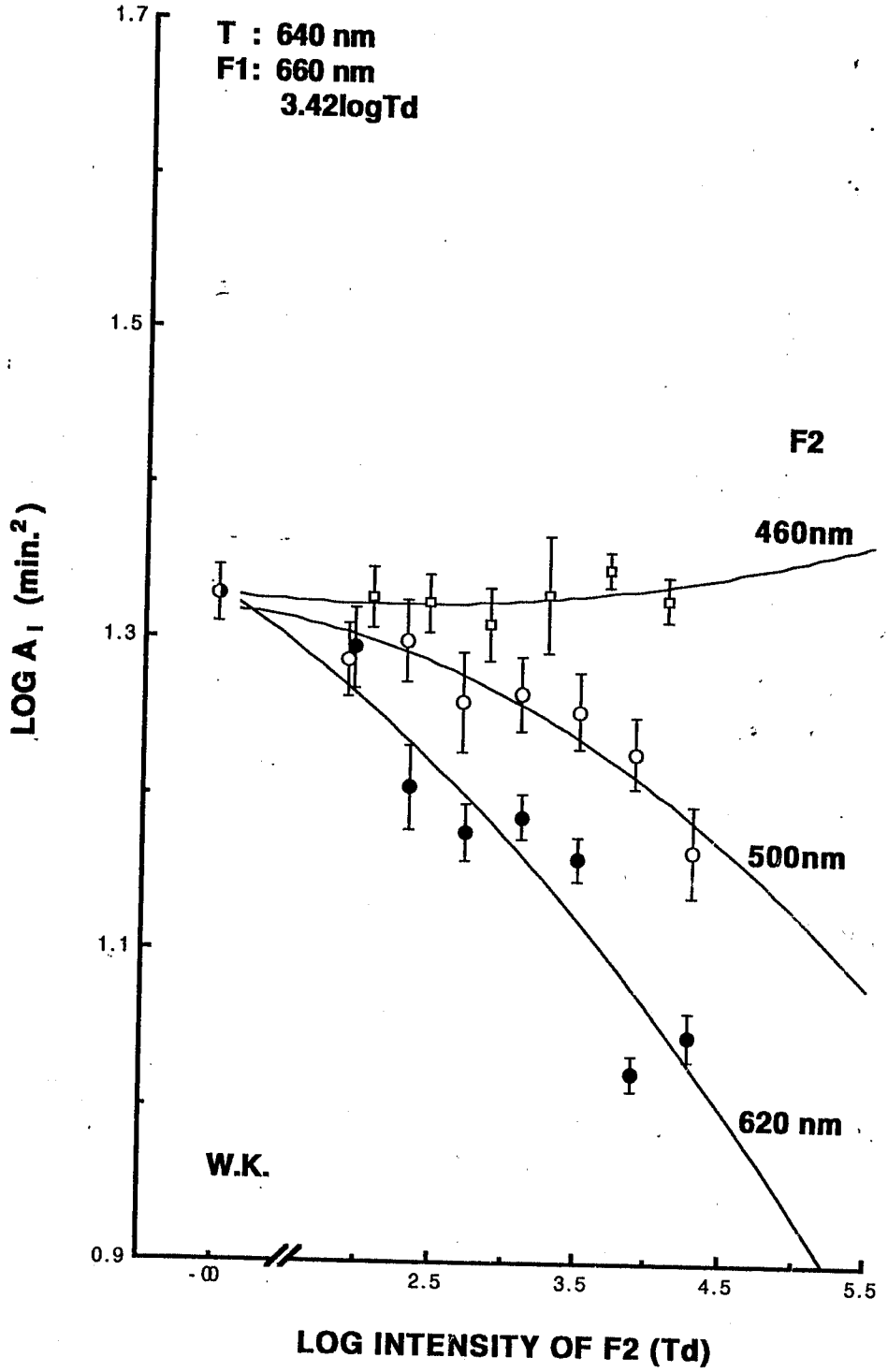


図14-9a．２色型第２視覚の被験者W.K.におけるAiの結果．第１背景の強度が3.42 log Td のもの．横軸に第２背景の強度（Td）の対数をとり，その関数としてAiの対数を縦軸にプロットしたものである．図中のパラメーターは第２背景の波長であり，●は620 nm，○は500 nm，□は460 nmの結果である．

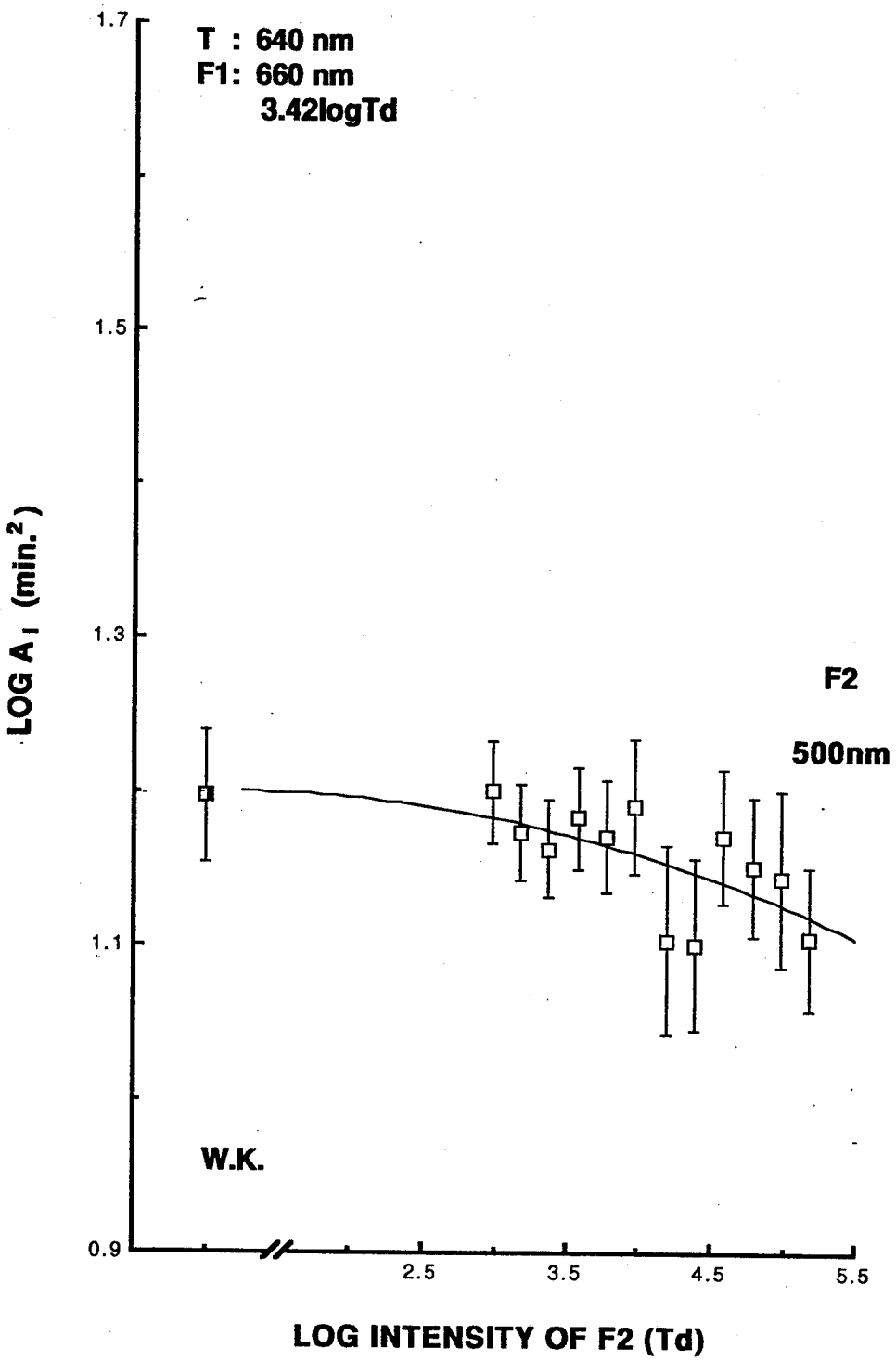


図14-9b．２色型第２視覚の被験者W.K.におけるAiの結果．第１背景の強度が4.32 log Tdのもの．横軸に第２背景の強度（Td）の対数をとり，その関数としてAiの対数を縦軸にプロットしたものである．図中のパラメーターは第２背景の波長であり，●は620 nm，○は500 nm，□は460 nmの結果である．

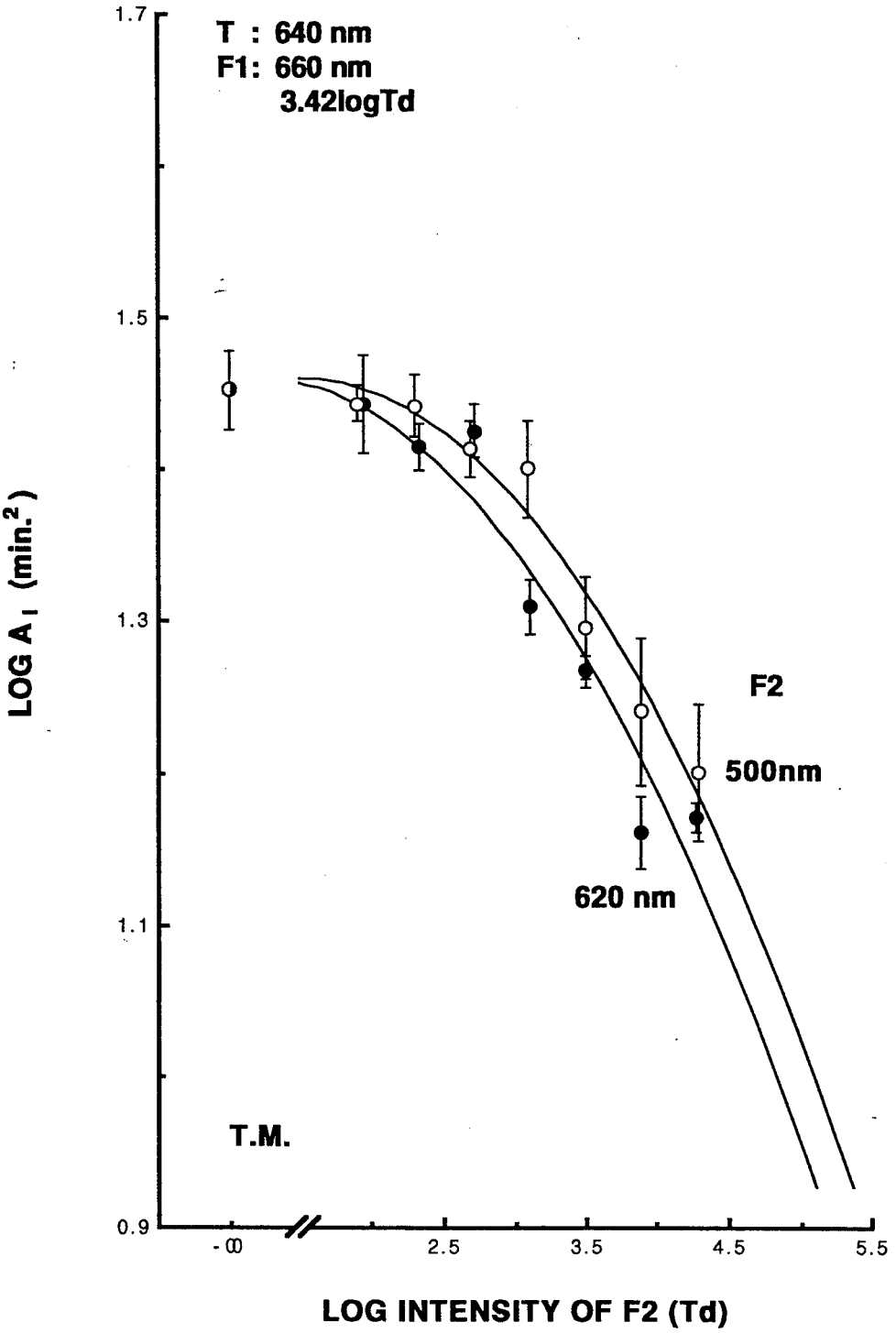


図14-10．２色型第１視覚の被験者T.M.におけるAiの結果．第１背景の強度が3.42 log Tdのもの．横軸に第２背景の強度（Td）の対数をとり，その関数としてAiの対数を縦軸にプロットしたものである．図中のパラメーターは第２背景の波長であり，●は620 nm，○は500 nm，□は460 nmの結果である．

15章　実験Ⅶ：　等輝度刺激に対する空間統合特性

15-1. はじめに

この章では色相置換法（Bowen, 1981; Cavanagh, 1991）を用いて提示される色刺激の空間的統合特性について検討する。この事態では背景とテスト光の輝度は常に一定に保たれている（等輝度事態）。このとき背景に対しテスト光の色相や色純度を変化させることによって、テスト光を検出することができる。ここでは実験Ⅴと同様にテスト光の色純度を変化させることによって得られる検出閾を測定した。これは色純度閾（chromatic purity threshold）と呼ばれる。

テスト光の輝度を変化させる増分閾事態では、刺激が任意の波長を持つスペクトル光であれ白色光であれ、これまで空間統合特性に関して多くの研究がなされてきた。ここでは刺激が中心窩に提示され、しかも適当な強度の背景（0.1～60 cd/m²）に順応する場合に限ってみよう。無彩色（白色）のテスト光の場合、Riccoの法則が成り立つ完全統合領域がおよそ2.2 sq. min. から15.2 sq. min.、一方Piperの法則が成立する部分統合領域はさらに大きく16～32 sq. min. あたりまで広がっていると報告されている（Lamar et al., 1947; Barlow, 1958; Owen, 1972; Inui, Mimura & Kani, 1981; Lie, 1981; Devila & Geisler, 1991）。一方強い白色背景（1000 Td）上で測定されたスペクトル光の空間的統合は、580 nm付近では6 sq. min. に満たないのに対し、他の波長領域では36～60 sq. min.であり、とくに460 nm付近では100 sq. min.まで広がっており、波長によって大きな違いがある（King-Smith & Carden, 1976）。ただしKing-Smithら研究では、1 deg. と0.05 deg. の直径を持つ２つのテスト光の閾値だけから空間統合領域が評定されており信頼性の点でやや問題がある。また完全統合領域と部分統合領域の区分けもできない。これらの結果から検出の手がかりに輝度だけでなく色も関与する事態での空間統合領域の方が大きいようである。実験Ⅵもこのことを支持する。

この実験のように色差のみを検出の手がかりとする閾値を基にして直接空間統合領域を測定した研究はこれまでにない。しかし空間情報処理特性を検討する手法としては空間周波数刺激のコントラスト感度曲線（ＣＳＦ）を検討する方法がある。ＣＳＦにおいて空間統合特性は、高空間周波数側の感度低下の程度（high-frequency fall off）によって間接

的に表わされる。等輝度の波長変調格子の検出閾でＣＳＦは、輝度変調のＣＳＦにくらべ高空間周波数側の感度低下がより低い空間周波数側で起こり、また低空間周波数側の感度低下はほとんどない。輝度のＣＳＦは帯域通過型であるのに対し、色のＣＳＦは低帯域通過型の空間周波数フィルタリング特性を示す（Van der Horst & Bouman, 1969; Hilz & Cavonius, 1970a, b; Granger & Heurtley, 1973）。0.5 c/deg.以下の低い空間周波数では等輝度の色格子（赤と緑の正弦格子を逆位相で重ねたもの）に対するコントラスト感度は高く、赤あるいは緑の色相を持つ輝度格子の感度よりも良かった（Mullen, 1985）。しかし高い空間周波数では輝度格子のコントラスト感度の方が良い。

もし刺激を検出するのに色情報だけが手がかりとなるのであれば、上で述べた知見から検出を媒介する空間フィルタの反応は低帯域通過型となり、高空間周波数情報は弱められる（Ingling & Martinez, 1983a, b; 1985）。これらの現象は刺激の位置検出の絶対的な正確さを損なう原因と考えられる（Morgan & Aiba, 1985）。またこのことから色刺激に対する空間統合領域が輝度刺激のものにくらべある程度大きくなることが予想される。なぜなら人の視覚システムの空間解像度は空間統合によって限定されるからである（Devila & Geisler, 1991）。空間統合は、ある空間的広がりを持つ刺激を考えたときその中の任意の点からの情報が、どれくらい離れた他の点からの情報と混同されるのかを示す指標といえる。Morgan & Aiba （1985）は色情報のみが有効な条件下（等輝度条件）で位置検出の副尺視力の劣化を報告している。しかしこの事態で検出閾は輝度の増分閾よりも低い。この視力は検出能力だけでなく、空間解像力や空間統合特性にも依存していると考えるのは可能であろう。

色情報の空間的統合特性に関してより興味深い問題は、色刺激に対する空間統合領域が色システムの順応レベルの変化に応じて変動するかどうかについてである。輝度刺激の空間統合領域が順応光の強度が増加するにつれて減少するのはよく知られている（Barlow, 1958）。この事実は生理学的知見によってもある程度支持されている（Shapley & Enroth-Cugell, 1984）。一方色情報をコード化するシステムに関してはどうであろうか。色情報は色相と色純度に大別して考えることができる。１４章で述べたように色相をコード化する赤／緑反対色システムの順応レベルは増分閾事態での空間統合特性に大きな影響を与える。色純度をコード化する色システムも空間統合に影響するだろうか。たとえば順応光の色純度が上昇するにつれて、色システムの順応レベルが上昇し、その結果空間統合領域を減少させるといったことは可能であろうか。このように色順応と空間特性の変化に

ついて扱った研究は、空間統合の研究ではもちろん空間周波数を用いた研究でも見られない。この研究では様々な色相と色純度を持つ順応背景を用いて、等輝度条件下での空間統合特性について検討した。

15-2. 方法

装置と刺激

刺激は8086系マイクロコンピューター（NEC製PC-9801VX）と専用のＲＧＢカラーモニター（NEC製N5913）を用いて提示された。このコンピューターにはフルカラーフレームメモリーボード（サピエンス社製スーパーフレームII）が搭載されており、３原色（赤、緑および青）の各々の強度を独立に256段階に渡って変えることができる。

図15-1は刺激布置の模式図である。円形のテスト光（T）が四角形の背景フィールド（SF）の中心に提示される。SFは一辺が4 deg. の正方形であり、その中心部はテスト光がはめこまれるように円環状になっている。Tの半径は0.94 min. から60.00 min. まで13段階にわたって変化する。したがってSFの円環部も13段階にわたって変化する。SF上には注視のために４つの矢（直線）が描かれており、その４つの矢が指し示す中心部にTが提示される。４つの矢は白色で輝度は15 cd/m²である。SFの強度は9 cd/m²である。SFとTは異色交照法で等輝度に保たれている。またテスト光の持続時間は198 msecである。これはラスタスキャン型ディスプレイのフレーム周波数により定義される（詳しくは実験Ｖを参照のこと）。テスト光が提示される前と後には、テスト光が提示される位置に同径の置換刺激が常に提示されている。置換刺激は順応フィールドと同じ輝度および色度を持つ。したがって実験中、刺激全体はつねに同じ輝度に保たれることになり、ＣＲＴディスプレイに特有な時間的輝度変調に伴う残効の影響を排除することができる。

この実験では背景フィールド（SF）の色相と色純度が組織的に変えられた。表15-1は実験に用いられたSFのCIE色度図上の座標を示す。また図15-2はその値を実際にCIE色度図にプロットしたときの位置を示している。SFに用いられた波長は赤（図15-2中、○で示されている）と青（図15-2中、●で示されている）の２つである。それらの主波長はそれぞれ590 nmおよび470 nmである。２の色相に対して、各々５つの色純度が設定された。ただし最も色純度が低い（最も白に近い）SFは、４つの色相で同じ色度が用いられた。TとSFの色度および輝度の測定にはプリッチャード色彩輝度計（Model 1980A）およびミノルタＣＲＴ

カラーアナライザー（CA-100）が用いられた。

観察者の頭部を固定するためにあご台が用いられた。実験は右眼による中心視で行なわれ、左眼は眼帯で覆われている。

被験者

２名の男性H.K.とK.K.がこの実験に参加した。２人の被験者は正常な視力（V.A.>1.2）と色覚を有している。これはランドルト視環、石原式色覚検査表、FM-100色相検査器およびナーゲル式アノマロスコープによる検査で確かめられた。被験者は実験の目的は知らされていない。

手続き

実験は暗室の中で行なわれた。被験者は５分ほど暗順応する。次に被験者の眼の位置とＣＲＴディスプレイの間の距離が200 cmになるようにあご台と椅子の位置を調節する。被験者の課題は調整法を用いてテスト光の色純度閾を測定することである。これはSFの色純度に対してTの色純度を変えることによって求められる。その際色純度の上昇系列と下降系列の２条件が測定法として用いられた。

上昇系列では、被験者はスイッチボックスの第１ボタンを押すことによって、テスト光が検出閾に達するまでテスト光の色純度を上げてゆく。テスト光は第１ボタンを押すと２秒後に提示される。持続時間は200 msecである。一方下降系列で被験者は、第２ボタンを押すことによってテスト光が検出閾に達するまでテスト光の色純度を減少させる。上昇、下降の両条件で検出閾に達したら第３ボタンを押して閾値を決定する。同一条件でこの調整が４回繰り返される。SFの各々の色相及び色純度条件において、被験者はTの色純度のみを変えることができ、Tの色相（主波長）と輝度はつねに一定に保たれている。図15-2では各色相ごとに異なる記号でSFの色度図上の位置を示しているが、それぞれの色相について５つの異なる色純度のSFがあり、それらは直線で結ばれている。被験者が任意のSFに対して、Tの色純度を変えるときTの色度図上の位置はこの直線上を移動することになる。詳しくは実験Ｖを参照のこと。

SFの色純度が最も低い白色条件のとき（図15-2中、各記号の直線が集束する中心に位置する点で○で示されている）、各色相条件にかかわらずSFは同じ色度図上の座標を持つ。このときのSFは我々が実験で用いたＣＲＴディスプレイで提示できる最も色純度の低い

（最も白色に近い）刺激である。このときTの色純度をSFよりも下げることはできないので、この条件ではTの下降系列による閾値測定を行なうことはできない。また各色相のSFで色純度が最も高い条件は（図15-2中、各記号の直線の最も外側に位置する点で、白色点から最も離れた位置にある）、ＣＲＴディスプレイで提示できる最も色純度の高い（各色相において最も白色から遠い）刺激である。このときTの色純度をSFよりも上げることはできないので、この条件ではTの上昇系列による閾値測定は行うことができない。

実験は４種類のセッションに分けて行なわれた。これはSFの色相（赤および青）と測定法（上昇系列と下降系列）の組合せによる。各被験者はそれぞれ４つのセッションを２回ずつ繰り返して行なった。各セッションは４つのブロックからなっており、ブロックごとにSFの色純度が変化する。上昇系列の場合、SFの色純度は最初最も低い白色条件で、以下順次色純度のより高いSFが提示されてゆく（ただし最も色純度の高い条件は先に述べた理由から行なわない）。下降系列の場合はSFの色純度は最初最も高い条件で、以下順次色純度のより低いSFが提示されてゆく（ただし色純度の最も低い白色背景では測定を行なわない）。各ブロック内では、様々な大きさを持つテスト光（13条件）の閾値が測定される。この提示順はランダムである。またセッション内でSFの色相と測定法は変わらない。１セッションの所要時間はほぼ１時間半ほどで、途中暗室内で数回休憩がとられた。各被験者がすべての条件を行なうのに３ヶ月ほど要した。

15-3. 結果

図15-3は得られたデータの一部であり、主波長が赤（590 nm）の結果である。テスト光の面積（A）の関数として、テスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の面積（A）の積が対数でプロットされている。テスト光の色純度閾は実験Ｖと同じく、テスト光の色純度と背景の色純度の差で定義された。左の図は被験者H.K.の、右の図はK.K.の結果である。それぞれ５つの図は、異なるSFの色純度（%）で得られた結果である。図中、○は上昇系列を用いて得られた結果であり、●は下降系列の結果である。各図中の上昇系列の曲線は見やすくするため、SFの色純度が0 %の条件を除いて上方向に1 log単位づつずらしてある。

ここで空間統合の臨界面積は実験VIと同様、３直線法により評定された。詳しい手続きは１４章の「14-3. 臨界面積の評定法」と図14-3を参照のこと。完全統合の臨界面積（Ricco領域）は傾き0と0.5の交点で、部分統合の臨界面積（Pipper領域）は傾き0.5と1の交

点で表わされる。図15-3から両方の臨界面積はSFの色純度が増加するにつれて減少しているのがわかる。最も低い色純度のSFはほぼ白色に見えるが、上昇系列で測定されたこのSFの臨界面積が一番大きい（図15-3中、一番上のグラフ）。最も高い色純度のSFは条件中最も赤味が強く、下降系列で測定されたこのSFの臨界面積が一番小さい（図15-3a中、一番下のグラフ）。またSFの色純度が同じ場合には、測定法が上昇系列であろうと下降系列であろうと得られた臨界面積はほぼ同じである。臨界面積の大きさは測定法には依存せず、SFの色純度にのみ影響を受けるようである。

図15-4は主波長が青（450 nm）の結果である。ここでも赤の色相の場合と同様の傾向がみられる。すなわち空間統合領域はSFの色純度が上昇するにつれて減少する。この傾向は赤の色相のときよりもむしろ顕著である。SFの色純度が同じ場合には、測定法にかかわらず臨界面積はほぼ同じである。

15-4. 考察

空間統合領域の大きさ

ここで最初に指摘すべきことは、色純度閾で得られた空間統合領域が通常の増分閾事態で得られたものに比べかなり大きいことである。過去の研究から色システムは輝度システムに比べ、より大きな空間統合能力を持つことが指摘されている（King-Smith & Carden, 1976; King-Smith, 1991）。また本章の冒頭で述べたように、色純度閾のより大きな空間統合特性は、色変調の正弦格子に対するＣＳＦを検討した過去の研究からある程度予測可能なものである。これらのＣＳＦは低帯域通過型の空間周波数フィルタ特性を示し、高空間周波数側の感度低下が著しい（van der Horst & Bouman, 1969; Hilz & Cavonius, 1970a, b; Mullen, 1985; 1990; De Valois & De Valois, 1988）。等輝度刺激での副尺視力の研究もこの予測と一致する（Morgan & Aiba, 1985）。

過去の空間統合の研究は、一般に視覚システムの受容野の知見と結びつけて議論が行なわれているので、ここでは外側膝状体レベルの＋Ｇ－Ｒ型あるいは＋Ｒ－Ｇ型受容野を持つ細胞について考えて見よう。電気生理学の知見からこの種の細胞は輝度変調と色変調の両方に対して反応する。しかしそのとき受容野の空間的体制化がその２つの刺激で異なることが指摘されている（De Valois & De Valois, 1975; De Valois, Snodderly, Yund & Hepler, 1977）。図15-5に示されるように輝度変調刺激に対して、この細胞の受容野は＋

W（白）－B（黒）型の空間的体制化を示す。一方色変調刺激に対してはその受容野は中心領域、周辺領域にかかわらずたとえば赤に対して発火し（＋R）、緑に対しては反応が抑制（－G）される（あるいは受容野全体で＋G－Rである）。このとき中心－周辺領域における反対色の空間的体制化が失われてしまう。したがって輝度変調刺激に対する空間統合領域が受容野の中心領域の面積に依存するのに対して、色変調刺激（この実験では色純度変調刺激である）に対する空間統合領域は中心領域のみならず周辺領域の面積にも影響を受けるはずである。そのため色変調の空間統合領域は輝度変調のものに比べ大きいのであろう。DeValois et al., (1977)は様々な幅を持つバー刺激に対する外側膝状体の反対色細胞の反応を記録している。刺激は受容野の中心に位置づけられ、その刺激を取り囲むように背景が提示される。したがってテスト刺激と背景の輝度を一致させることによって等輝度事態をつくることができる。背景とテスト刺激の輝度が異なる輝度変調条件では、テスト刺激の幅が増加するつれて、細胞の電気反応は増大する。しかしある限界を超えると今度は減少しはじめる。これは受容野の中心領域とは反対の極性を持つ周辺領域にまで刺激が広がったためと考えられる。しかしテスト刺激と背景の輝度が等しく色のみが異なる色変調刺激に対して細胞の反応は輝度変調でみられた限界点を超えても増加しつづけ、やがて増加は緩やかになり最終的には一定となるが減少することはない。すなわち色刺激に対しては受容野の中心領域と周辺領域が逆極性で拮抗するのではなく同極性で共働する。

このように色変調事態で中心領域と周辺領域が同極性で働く場合、この両領域からの出力が情報を統合するユニットに伝えられるとき同じ効率で伝えられるのだろうか。たとえば空間統合特性における完全統合領域（Ricco領域）と部分（非完全）統合領域（Piper領域）はこの中心－周辺の同極性の体制化に依存するといった仮説も可能である。実際我々はこのような仮説を前提にして実験を計画した。しかし結果をみると、個人差が大きくこのような対応づけを行うことはむずかしいようである。

色順応と空間統合領域

この実験では様々な色純度の順応フィールドが用いられ、この色純度が空間的統合特性に何らかの影響を与えるかどうかが検討された。過去の研究から明るさ（輝度）をコード化するシステムにおいて、輝度変調閾（増分閾）の空間統合特性は順応フィールドの強度の変化に依存するシステムの順応レベルの変化に応じて変動することが知られている（たとえばBarlow, 1958）。順応光のレベルが上昇するにつれて、あるいは刺激全体の平均輝

度レベルが上昇するにつれて、輝度変調刺激に対する感度は低下すると同時に空間統合領域は減少する（Barlow, 1958; Glezer, 1965）。またこのとき空間解像力は向上し（Lie, 1981）、コントラスト感度曲線のピークは高空間周波数側にシフトする（De Valois & De Valois, 1988; Pasternak & Merigan, 1981）。一般に明順応（光の強度に対する順応）は光の強度レベルの変動にともなう視覚系の感度調節能力としてとらえられている。しかし上で述べたようにもし視覚系の明順応機構が光の強度レベルの変動によって導出される視覚システムの様々な諸特性の複合的な変化として定義できるのなら、実験Vで述べたように色順応機構もそのような視覚特性の複合的変化を含むものかもしれない。明順応機構が光の強度（明るさ）レベルに依存するように、色順応機構は色味の強さのレベル、すなわち色純度に依存すると考える。もしこの考えが妥当なら、順応フィールドの色純度が低いとき（すなわち色味が弱いとき）、色順応が進んでいないので色変調刺激に対する感度は高く、空間統合領域も広く保たれている仮定できる。次に順応フィールドの色純度レベルが増すにつれて色順応が進み、色変調刺激に対する感度が低下すると同時に空間統合領域が減少すると予想できる。これは輝度システムの順応機構の特性からの類推である。我々の結果はこのような傾向を示唆する。しかし色相によって減少傾向がやや異なる。これは実験Vで述べたように、各々の色相における主波長のスペクトル光（単色光）に対して人が感じる主観的な飽和度が異なるためであろう。たとえば440 nmの単色光に対する飽和度を100 %とすると、この実験で用いられた刺激の主波長470 nmおよび590 nmの単色光に対する飽和度効率はそれぞれおよそ82 %および48 %であり（Hurvich, 1981）、色相によって大きく異なる。各図のパラメーターとして用いた順応フィールドの色純度(%)には、この単色光の波長に対する飽和度効率の差が考慮されておらず、各々の主波長における単色光を一律に100 %と定義している。そこで順応フィールドの色純度（各主波長における白っぽさの程度を示す）にこの波長に対する飽和度効率（Hurvich, 1981）を乗じたものを順応フィールドの主観的飽和度と考えてみよう。図15-6はこの順応フィールドの主観的飽和度の関数として、全体的統合領域（Ai）をプロットしたものである。ここでAiは実験VIで定義したように、以下の式から求められる。

$$Ai = xc + \sqrt{(xp - xc)}$$

xcは完全統合の臨界面積、xpは部分統合の臨界面積である。上の図は被験者H.K.の、下の

図はK.K.の結果である。図中丸印は主波長赤の結果、四角印は青の結果である。また白抜き印は上昇系列の結果、黒塗り印は下降系列の結果である。２つの測定法で得られた結果はほぼ一致する。この図を見ると、空間統合領域はこの順応フィールドの主観的飽和度の関数として減少すると考えてもよいだろう。少なくとも飽和度をコード化する色順応機構は、その順応レベルに応じて空間統合領域を変化させることが可能であることがこの結果から示唆される。

空間統合と受容野

空間統合を可能にするためにはなんらかのかたちで受容野を仮定する必要があるが、このような飽和度をコード化する機構は視覚系のどの段階で実現されているのであろうか。

通常の増分閾事態における明順応条件下での中心窩のRiccoの完全統合領域の大きさについて、過去の研究は神経系の統合機構を仮定してきた。しかし最近、Devila & Geisler (1991)はこの大きさがほぼ錐体の直径によって決まるのではないかと報告している。すなわち完全統合は錐体の直径よりも小さい刺激のとき成立し、刺激の直径が錐体のそれを越えると成立しなくなる。実際彼らの２直線法（傾き０と１の直線の交点で完全統合領域を定義する）で評定された完全統合の臨界面積は錐体の直径２個分にあたるのだが、彼らはこの増加分を眼の光学的なアーティファクト（球面収差をはじめとする眼の光学系の収差、瞳孔による光の回折等）による刺激の鮮鋭度の劣化によるとしている。 光学的不完全さをともなったテスト光の像の鮮明度を点広がり関数（point spread function）を用いて評価することによって彼らは上の結論を導いた。一方で彼らはまたPiperの法則が成立する部分統合は皮質よりも前のレベルで規定されることはないとしている。これは霊長類の中心窩において、部分統合領域の大きさがparvocellularシステムの受容野中心のかなり均一の小さなサイズでは説明がつかないこと、またmagnocellularシステム（比較的大きな受容野中心を持つ）がこの領域にあまり存在しないことによる（Derrington & Lennie, 1984）。ただしDevilaらは部分統合領域が皮質のどの段階で決まるのかについては結論を下してはいない。実際この皮質レベルでの受容野に関する生理学的知見と空間統合に関する心理物理学的知見を直接結びつけるのは現段階では困難である。ただ我々の研究で得られた色純度閾における部分的空間統合領域はDevilaらのものよりさらに大きく、このような受容野を持つ細胞は網膜レベルあるいは外側膝状体レベルでは見られない。したがってより高次のレベルで決定されている可能性が高い。

有線皮質よりも前の段階では、様々なコントラスト情報（この研究の場合とくに重要なのは明るさ、色相及び飽和度の３つである）は網膜から外側膝状体にいたる神経系の中で一緒にされて伝達されている。この神経系は有線皮質の異なる神経系に情報を伝達する。この有線皮質の神経系は網膜－外側膝状体神経系から伝達された３つのコントラスト情報の内の１つだけに対して選択性を示す（Gouras, 1984）。彼によるとこの選択性は複数の皮質ニューロンの特定の神経回路のシナプス結合によって形成される。つまり明るさ、色相及び飽和度のコントラストに感受性を持つニューロンは、様々なシナプス結合の組み合せに同一の原理を用いて同じ種類の単純反対色型網膜－外側膝状体細胞の入力から形成可能である（Gouras, 1984）。この実験では、この３つのコントラスト細胞のうち、飽和度の検出器として働く細胞の機能を選択的に取り出していると考えることができるかもしれない。これら皮質レベルのコントラストコード化システムの空間的体制化をこの実験結果は反映しているのかもしれない。しかしこれには生理学的研究の裏づけが必要であるが、直接この結果と関連する研究はまだない。ただいくつかの生理学的研究によると第４視覚領（Ｖ４）では多くのニューロンが波長や飽和度（色純度）のわずかなコントラストの違いに対して反応することが報告されている（Zeki, 1980; 1983a, b; Heywood & Cowey, 1987; Heywood et al., 1987; Zrenner et al., 1990）。皮質レベルでの様々な大きさの受容野中心を持つ細胞の存在を考え合わせれば、明順応および色順応の様々なレベルに対応した空間的統合領域のダイナミックな変化を許容する余地は十分あるはずである。

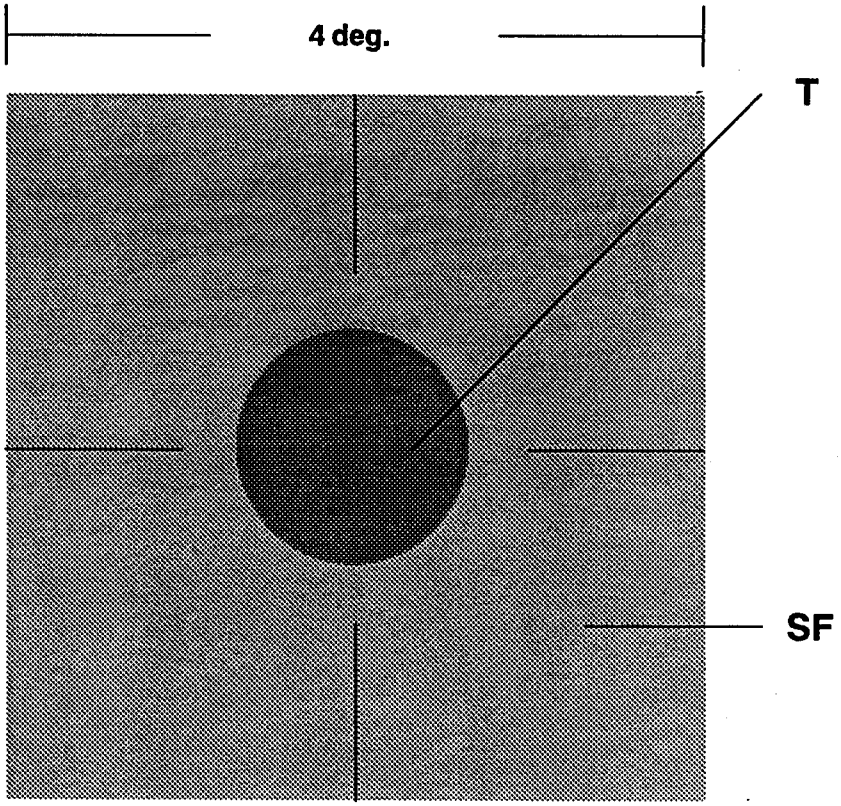


図15-1.　刺激布置の模式図．円形のテスト光（T）が四角形の背景フィールド（SF）の中心に提示される．SFは一辺が4 deg. の正方形であり，その中心部はテスト光がはめこまれるように円環状になっている．Tの半径は0.94 min. から60.00 min. まで13段階に渡って変化する．したがってSFの円環部も段階に渡って変化する．SF上には注視のために４つの矢（直線）が描かれており，その４つの矢が指し示す中心部にTが提示される．４つの矢は白色で輝度は15 cd/m² である．TとSFはつねに同じ輝度に保たれており，その強度は9 cd/m² である．

表15-1.　実験に用いられたSFのCIE色度図上の座標.

Color and Dominant wavelength (nm)	Square field	CIE chromaticity coordinate	Colorimetric purity (%)
red(590nm)	SF1	(0.545, 0.415)	0.916
	SF2	(0.495, 0.395)	0.736
	SF3	(0.436, 0.375)	0.536
	SF4	(0.378, 0.352)	0.279
	SF5	(0.310, 0.330)	0.0
blue(470nm)	SF1	(0.138, 0.075)	0.725
	SF2	(0.165, 0.115)	0.398
	SF3	(0.204, 0.172)	0.196
	SF4	(0.256, 0.252)	0.066
	SF5	(0.310, 0.330)	0.0

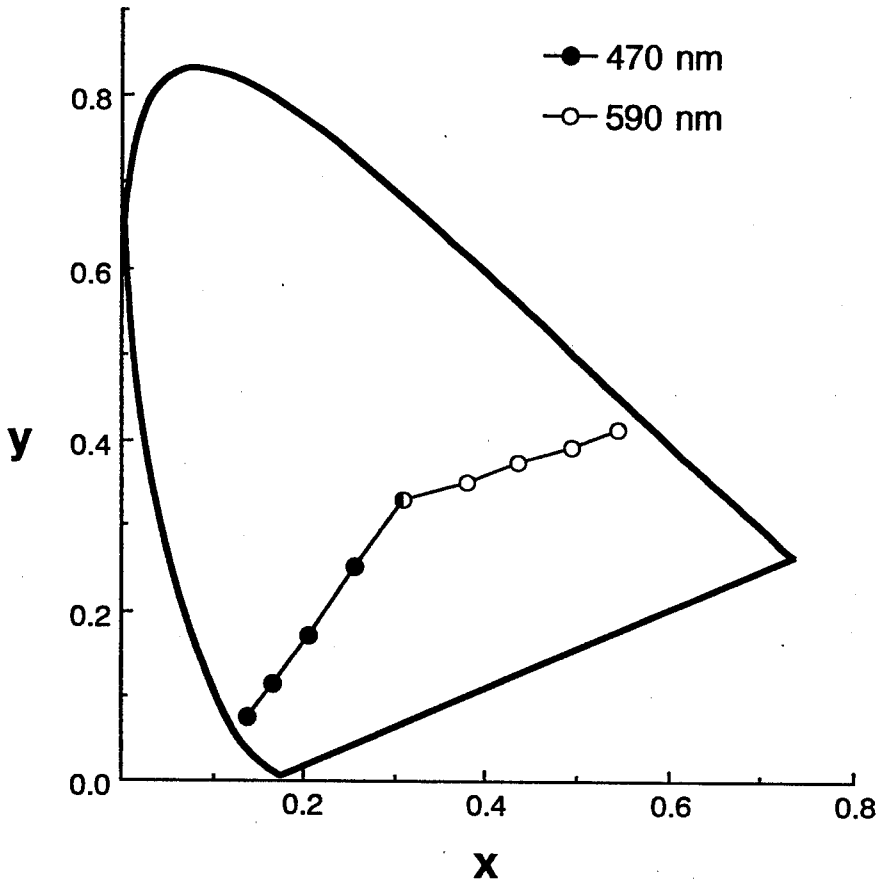


図15-2.　実験に用いられたSFの座標をCIE色度図上にプロットしたもの．SFに用いられた２つの波長は赤（図中○で示されている）と青（図中●で示されている）である．それらの主波長はそれぞれ590 nmと470 nmである．２の色相に対して、各々５つの色純度が設定された．ただし最も色純度が低い（最も白に近い）SFは、２つの色相で同じ色度が用いられた．

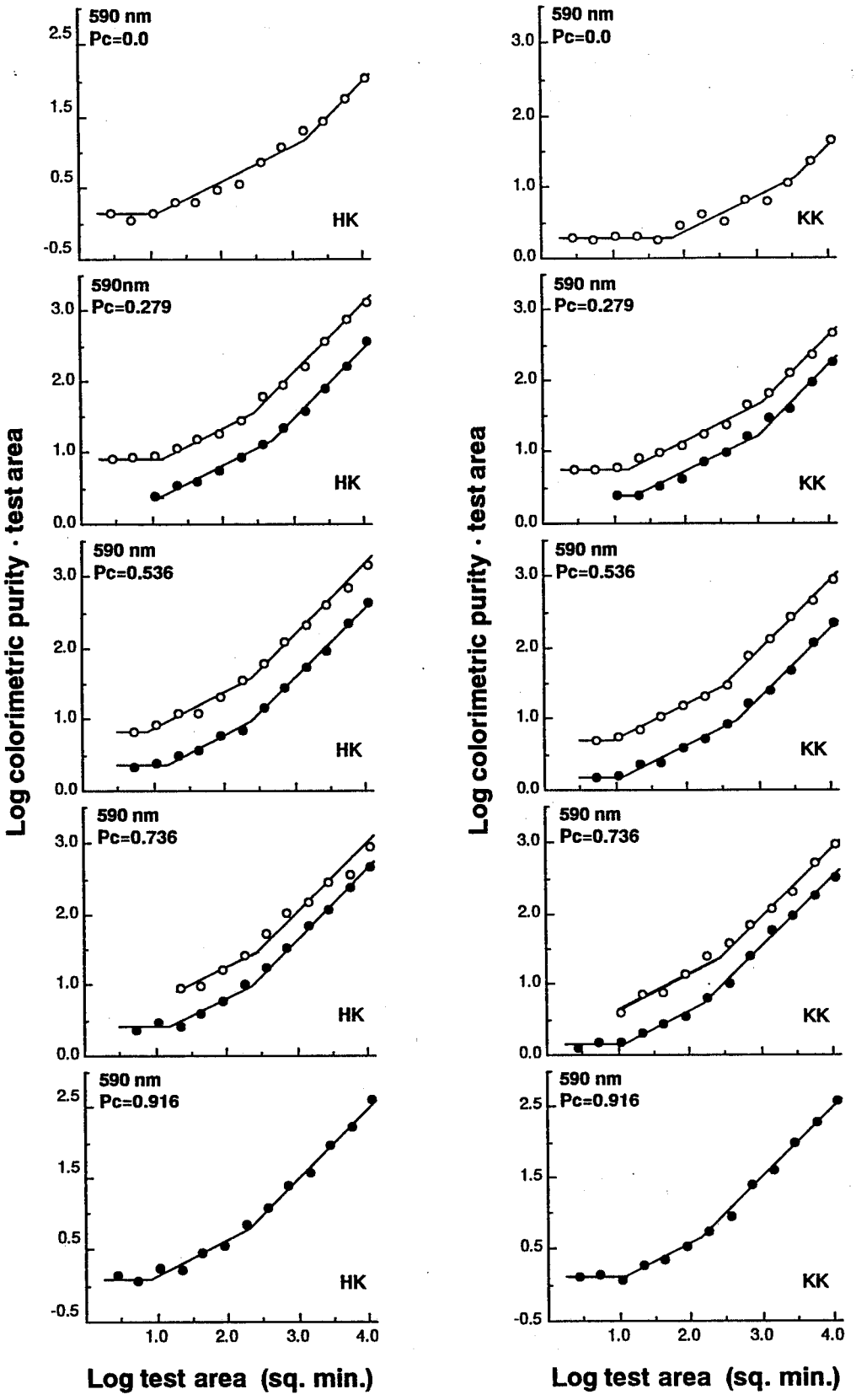


図15-3.　主波長が赤（590 nm）の結果．テスト光の面積（A）の関数として、テスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の面積（A）の積が対数でプロットされている．

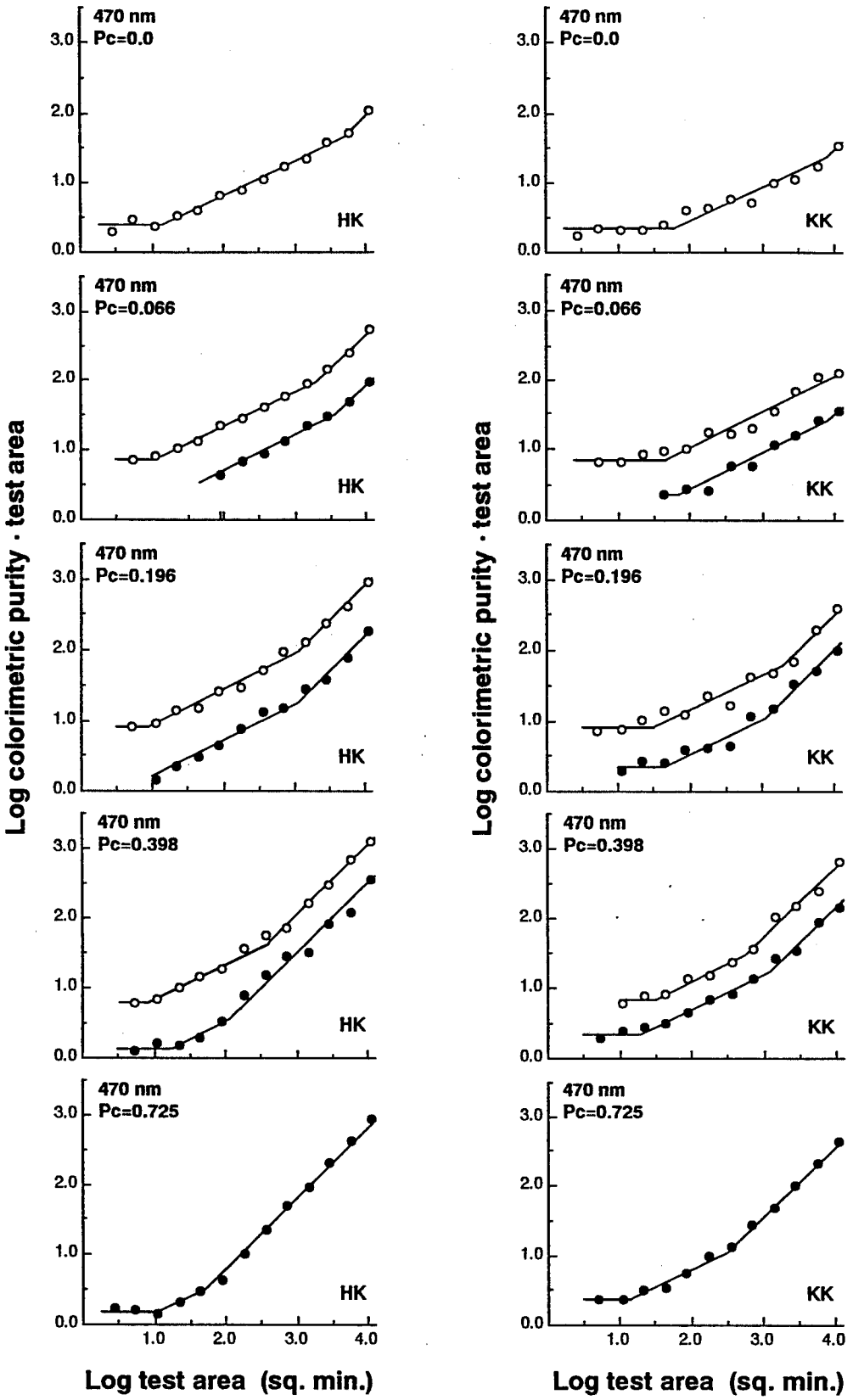


図15-4.　主波長が青（470 nm）の結果．テスト光の面積（A）の関数として、テスト光の色純度閾（Pc）とテスト光の面積（A）の積が対数でプロットされている．

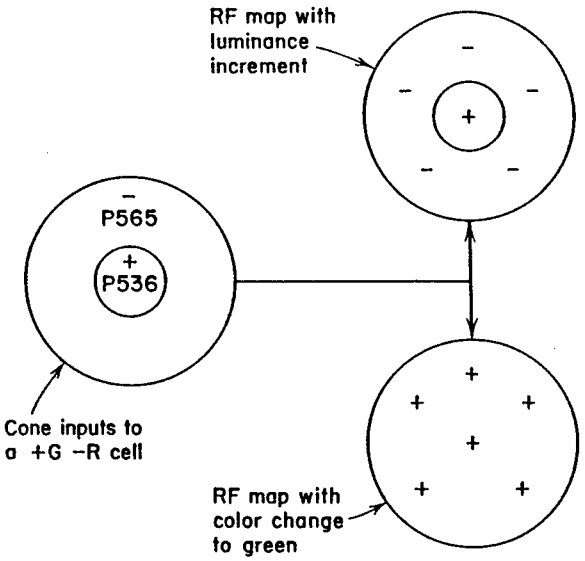
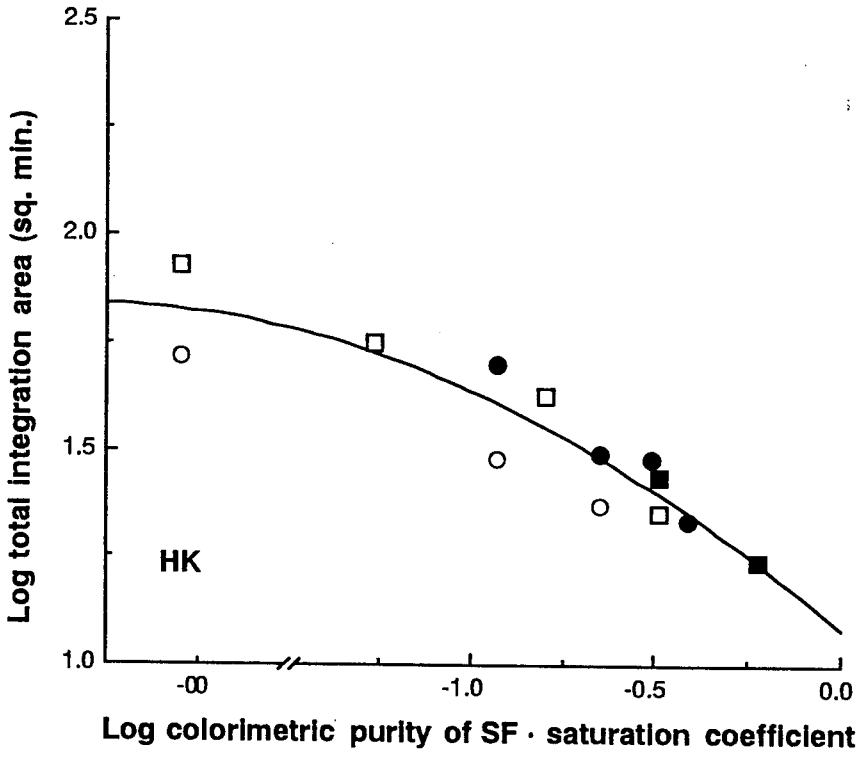


図15-5.　輝度の増分と色の変化に対する＋G－R型ＬＧＮ細胞の空間的体制化．輝度に対しては中心－周辺の拮抗関係が見られるが，色に対しては見られない．詳しくは本文を参照のこと．De Valois & De Valois (1975) から引用．



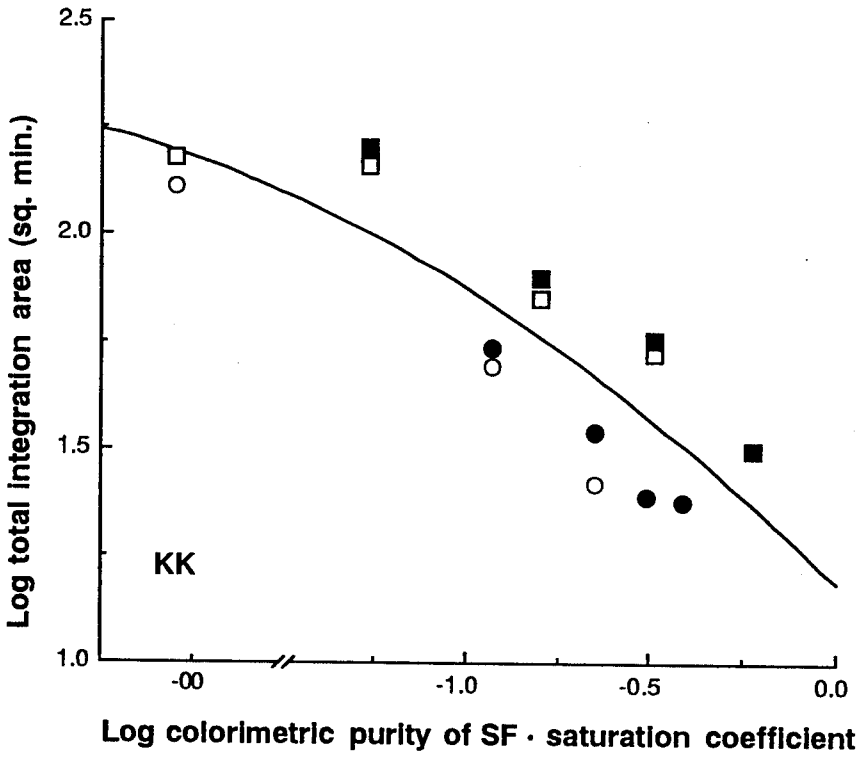


図15-6.　順応フィールドの主観的飽和度の関数としての空間統合領域（Ai）.

Ⅲ部．　まとめ

Ⅱ部で報告した実験は、視覚の時空間統合特性における色処理システムの関与を明らかにした。ここでの目的は輝度と色の並列処理の概念から可能なモデルを提案することである。

16章. 全体的考察

16-1. 時空間統合の変動範囲

Ⅱ部の実験から、検出閾における時空間統合は、光の強度による順応（明順応）と分光組成の偏りによる順応（色順応）の両方に依存して変化することが確かめられた。検出閾の時空間統合は、視覚系の順応状態によって決まる輝度システムと色システムの統合時間及び統合面積から予測することができる。色システムのみが検出に関与する場合、輝度システムのみの場合およびその両方が関与する場合の時間統合の変化範囲を図16-1に示してある。色システムに関する過去の研究では（Smith et al, 1984; Friedman et al., 1984）順応による変動は認められず、この図に示される比較的小さな変動範囲は被験者の個人差や日間変動誤差である（これは実験Ⅱ、ⅢおよびⅣに関しても同様である）。一方実験Ⅴにおける比較的大きな変動範囲は色順応によるものである。輝度システムの変動範囲と色システムの変動範囲を比べると、やや重なり合うものの前者は比較的短い時間領域に、後者は長い時間領域にわたっていることが分かる。輝度システムに関する過去の研究は一括してひとつにまとめてあるが、変動範囲が広く比較的長い時間領域にも延びている。これらの中には刺激の提示位置や大きさあるいは背景強度から桿体系が関与していると考えられるものも多く、錐体系だけでこれだけの変動幅をカバーしているとは必ずしも言えない。一般に桿体系の統合時間は錐体系に比べ長く、桿体１色型視覚を用いた実験では200 msecを越えるという報告もあり（Sharpe et al., 1988）、これは色システムの非順応時の統合時間にほぼ匹敵する。一方色システムと輝度システムの両方が関与する事態では、変動幅が両システム個々の変動幅を合わせた範囲に広がっているのが分かる。各システムの順応状態がそれぞれの感度特性を支配し、検出における各システムの相対的寄与率が決定される。各システムの出力はベクトル加算され（Ingling, 1984）、閾検出器によって検出される。視覚系の時間統合はこのレベルの特性を反映している。たとえば輝度システムが選択的にかなり強く順応しているときや輝度システムの感受性が低い光では、検出はほぼ色システムによって決まる。一方色システムが選択的に順応したり、色システムの感受性が低い光では逆に輝度システムによって決まる。したがって時間統合はこの両システムの変化範囲をカバーするのだろう。図16-2は空間統合に関するものだが、時間統合での議論がそ

のまま当てはまる。図中実線の矢印は完全統合領域を、点線の矢印は部分的空間統合領域を示す。我々の結果は部分統合領域を適切に重み付けて、完全統合領域に加えてあるので実線で示した（14章を参照のこと）。

我々は色システムと輝度システムを分けて考えてきたが、この段階までの処理が必ずしも別々の神経系で達成される必要はない。むしろ３タイプの受容器から入力を受ける神経節細胞、ＬＧＮ細胞での２重機能性（DeValois & DeValois, 1988; Mullen & Kingdom, 1991）でほぼ説明できると考えている。色情報と輝度情報がほぼ分離した形で表象されるのは皮質レベルだが、その端緒は神経節細胞の２重機能性にある。しかし検出閾での時空間統合を説明するために、ここでは完全に分離した系として色システムおよび輝度システムを仮定することはしない。

このモデルを考える前に、Ⅱ部の実験から得られた結果に共通する傾向を基に、輝度システムと比較したときの色システムの特性について考えてみる。またそれに付随する問題点にも触れる。

16-2. 色情報の特性

時空間的に大きな広がりを持つ刺激に対する高感受性

Ⅱ部の実験で共通に見られたのは、比較的長く（200msec以上）、大きな（直径30 min. 以上）刺激付置における色の高感受性である。このとき輝度に対する感度は相対的に低い。この刺激付置における輝度と色の感度差は、我々の視環境を考えたとき有効である。Ⅰ部の「はじめに」、および５章で述べた計算論的要求の違いが、このような感度差を導いているのかも知れない。

簡単にいえば、視覚系は主に照明光の強度変化に起因する低い空間時間周波数の輝度情報をフィルターをかけることで取り除く。これは輝度のＣＳＦ（Contrast Sensitivity Function）の帯域通過型（band-pass）の特性に反映されている。また色のＣＳＦの低帯域通過型（low pass）の特性によって、色情報は中低空間周波数領域に限られる。反面この特性は一様な色の広い領域を検出する能力を増長することになり、自然界での物体の色の布置を考えるとその識別にとっては適応的である。視覚系は一様な輝度の広い領域ももちろん検出することができるが、この場合は表面の複数の境界を検出し、その境界間の領域をフィリングインすることによってはじめて可能となるもので、その意味でこの場合の働

きは間接的といえるかもしれない（Kingdom & Moulden, 1989）。

色と輝度のコントラスト感度

上で述べた色の検出に有利な刺激付置で、特定の色の対（たとえば緑の背景に対する赤のテスト光）を用いたときの検出閾は低く、視覚系は色変調に対して高い感受性を持つことを示している。一方白色背景上の黄のテスト光（前者に比べて比較的小さな色変調と相対的に高い輝度変調を持つ）では、閾値が高く感受性は低い。また等輝度事態では、白色背景に対する主波長赤及び緑方向への色純度閾は、およそ１％の色（純度）変調で検出することができる。黄方向はそれよりやや高いが、青方向は１％以下である。これらは同強度の背景に対する白色のテスト光の増分閾から求められる輝度コントラスト閾よりも低い（感度が高い）。

しかし、このとき色と輝度のコントラストの比較に関して問題が生じる。色コントラストに対する測度のないことが、色と輝度のコントラスト感度の直接比較を難しくしている。もちろん５章で述べたように、いくつかの便宜的方法がある。ただ光の分光組成は２次元であるので（波長の関数としてのエネルギー）、色は輝度のようにスカラー量で表わすことができない。

ひとつの解決法は色コントラストを経験的に決定することである（５章の色のＣＳＦを参照のこと）。たとえば２色閾法で赤と緑の色の対が最適のコントラスト感度をもたらすか、また違う色の選択が全体のコントラスト感度を改善させるか（関数全体が上方向に平行移動するか）、あるいは逆に感度を減衰させるか。たとえば色の対の両方が黄色方向に変化したときは後者である。色コントラストを経験的に定義することは困難な作業であるが、これは色の対の選択とその変調の両方が刺激の視認性に影響を及ぼすという事実に原因がある。これに関しては統一的見解がない。様々な条件に関する結果がまだ十分に得られていないし、予測も立っていない。

他の方法として、生理学的効率で刺激コントラストを特定する方法である。たとえば単一変数的な性質のため、錐体は色と輝度の差の両方に対して、同じ仕方で反応する。そのため錐体の反応は色と輝度のコントラスト感度を比較する共通の測度として用いることができるかも知れない。実際３章で述べた錐体吸収空間による色と輝度の扱い（King-Smith, 1991）はこのやり方の一例である。各錐体のタイプに対する色と輝度のコントラストは、ＣＳＦから計算できる（Mullen, 1985）。それによると低い空間周波数の赤／緑格子は、

単色の輝度格子よりも、M－錐体とL－錐体でのより小さな変調を基にした閾において検出することができる。一方相対的に高い空間周波数では逆の結果である。中および高空間周波数の閾検出では、輝度格子よりも色格子に対してより大きな錐体変調を必要とする。これらの結果は少なくとも錐体の光量子吸収量で考えれば、色コントラストに対する感度は輝度コントラストに対する感度と同等かそれよりも高い場合のあることを示している。

もし受容器以降の検出メカニズムに対する錐体の寄与率が分かれば、そのメカニズムを活性化する際の色変調の効率を計算することができる。赤／緑反対色反応をモデル化するのに必要な錐体の相対的寄与に関しては、研究間であまり一致していない。L－錐体とM－錐体の反応に関して様々な重みづけが用いられているが、たとえば1.0L－1.0M（Tansley & Bonyton, 1978）、0.96L－1.28M (Guth et al., 1980; Ingling & Martinez, 1983a)、1.0L－2.0M (Frome et al., 1981; Eskew & Boynton, 1987)、0.8L－1.0M (Stromeyer et al., 1983) とかなり大きな違いがある。さらに錐体反応の受容器以後の重みづけは、錐体自体の中で起こる順応を考慮する必要がある。錐体内で順応の効果が適切に考慮された後では、L－錐体とM－錐体は反対色システムの検出に対し、ほぼ等しく寄与するという報告もある (Stromeyer et al., 1985)。色変調の検出に対して有効な反対色機構はもう1種類ある（青／黄システム）。しかしすべての可能な検出メカニズムの分光感度とその相互作用を一般化するための方法はまだないし、この論文でそれに関するモデルを提出することも難しい。また色コントラストを記述する生理学に基づいた方法の欠点は、まだ検証されていない生理学的検出機構の性質について、たくさんの不可避的な仮定を必要とすることである。結果的にこの方法による限りは、仮説の域を出ないであろう。

色の解像度

色の解像度に関する初期の研究は (Schade, 1958; Bishop, 1966; Cavonius & Schumacher, 1966)、その解像力が輝度の解像度に匹敵すると報告しているが、最近の多くの研究では、色コントラストの解像度が輝度のそれに比べかなり低いというのが一般的見解である (Hilz & Cavonius, 1970; Granger & Huertley, 1973, Kelly, 1983; Mullen, 1985, Cavanagh, 1991; Mullen & Kingdom, 1991)。この傾向は5章で述べたように輝度と色の視覚の間の機能における役割区分を反映している。本研究で扱った時空間統合は空間解像度や時間分解能の1つの測度といえるが、この章の最初で述べたように、色と輝度

の変化範囲は部分的に重なり合うものの、このような区分を支持するものである。

一方、たとえばMullen (1985) によると、赤／緑 (602 nm／526 nm) の色格子の解像度（カットオフ空間周波数）は、輝度格子の36c/deg. に対して16 c/deg. のあたりである。輝度格子は平均輝度の変化に応じて、カットオフ周波数がおよそ5c/deg. から50 c/deg. まで変化する。色格子も違う波長の対ではカットオフ周波数が異なるかも知れない。この２つの波長は、人の赤／緑反対色システムの分光感度における中波長と長波長のピークに対応している (Sperling & Harwerth, 1971; King-Smith & Carden, 1976; Foster & Snelgar, 1983; Mullen, 1987) 。さらにその２つの色はおよそ577 nmの平均波長に対して変調される。これは最適の波長識別条件を与えるはずであり (Stromeyer et al., 1985) 、そのためこれらの結果は、可能な２つの波長における対の色解像度の上限評価を与えるものと考えられるかも知れない。

もう１つの最適変調軸はTritanopeの混同軸に沿った対である。Ｓ－錐体によって引き出されるメカニズムの解像度は、心理物理学的にＳ－錐体を分離する手法（色順応やサイレント置換）や、先天的な形質による分離（Ｓ－錐体単色型視覚）によって研究されてきた。心理物理学的分離による評価は4 c/deg. (Brindley, 1954) から10-15 c/deg. (Williams & Collier, 1983) までにわたっている。これらはＳ－錐体１色型で得られた6-9 c/deg. という値 (Green, 1972; Hess et al., 1989) にほぼ一致する。これらの値はＳ－錐体により引き出される反対色過程の色の解像度における上限を与えている。

我々の等輝度における飽和度変調刺激による実験は、白と各色の間の変調（例えば白／青や白／赤）が、色システムの順応状態の変化に伴う感度調節と同時に、時空間解像度を変化させることを示した。

16-3. 時空間統合の機構

単純型反対色細胞の２重機能

前述の議論は、色の時空間視能力のいくつかの限界を示している。ここではこの限界がどの様に決定されるかという問題を考える。我々は主に視覚の初期過程における受容器後の機構により課せられる色情報の表象の制約のいくつかについて考える。Gouras (1991a, b) は錐体の反応がどの様にして単純型反対色ニューロンによって減算的に結合するのかを記述している。単純型反対色ニューロンは網膜から視覚皮質までの視覚系の中で色情報

を処理する最初の系である。色コントラストに対するこの細胞の反応を理解することで、心理物理学的能力に課せられた制約のいくつかを明らかにすることができるかも知れない。

単純型反対色ユニットの最も興味深い特性は、分光的反対性と空間的反対性が結び付いていることである（５章を参照のこと）。このユニットは、輝度変調と色変調の両方に対して反応し、２重の機能を発揮することができる。このシステムは１タイプ以上の情報を実行するが、その機構は単純である。この単純反対色型機構が輝度システムと色システムの両方として働くことができるということは、Inglingらによって初めて記述された（Ingling & Martinez, 1983a, b; 1985）。ただしこの存在は初期の生理学的研究ですでに示唆されている（Wiesel & Hubel, 1966; DeValois & Pease, 1971; DeValois et al., 1977; Gouras & Kruger, 1979）。またこの分析が適切であることは、その後の神経生理学的記録によっても支持されている（Derrington et al., 1984; Thorell et al., 1984）。

色と輝度のコントラストに対する単純反対色性の中心ー周辺ユニットの反応の特性はどのようなものか。図16-3はIngling & Martinez（1983b）のものである。図16-3aの左側はＬ／Ｍ単純反対色型ユニットの図式的受容野（この受容野は線広がり関数と同義である）を示している。右側の１行目から５行目は、受容野がどのようにして異なった分光的重み付けで２つの線広がり関数の合計として記述されるのかを示している。６行目はこの２つの線広がり関数のフーリエ変換を示している（空間周波数の関数としての神経反応）。図16-3aの４、５行目の式は、仮定された神経ユニットが反応に対して２つの局面を持つことを示している。１つは錐体の加算的重み付けであり、輝度情報の構成素に対応している。もう１つは錐体の減算的重み付けであり、色の構成素に対応している。図16-3aの６行目から、輝度の構成素は高い解像度を持つ帯域通過型の空間特性を持ち、色の構成素はやや低い解像度を持つ低域通過型の空間特性を持つ。色と輝度コントラストに対する単純反対色型ユニットの空間的選択性は、心理物理学的なＣＳＦの全体的な形に似ている。図中b, c, dはそれぞれ等輝度のエッジ、低い輝度コントラストを持つ色のエッジ、高い輝度コントラストを持つ色のエッジに対する反応を示している。

要約すると、同じユニットが刺激の輝度内容と色内容の両方に対して反応することができる。しかし各々は異なる空間特性を持っている。錐体の減算的（反対色系）構成素の低域通過特性は、そのユニットが一様な刺激の色に対して比較的大きな反応を与えてくれることを示しているが、一方で色の差に対する空間的解像度が低いことも示唆される。これと比較して錐体の加算反応（輝度系）における帯域通過型特性は、そのユニットが輝度の

変化に対し、ある選好空間周波数を持っていることを示しており、一様なフィールドに対してはあまり反応せず、輝度コントラストに対して高い解像度を持つことを示している。そのユニットの正味の反応は、これらの２つの構成素の反応を足し合わせることで決定される。この２重機能配置の明かな利点は、神経系の節約にある。視神経の中心窩領域を表象する神経節細胞は空間的に限定された領域にあるのでこのことは重要である。

この分析と関連して、これまでの研究でしばしば輝度コントラスト情報を伝達できるのは非反対色型細胞だけであるという仮定（たとえばLivingstone & Hubel, 1984）がなされてきたが、これは必ずしも正しくないかも知れない。この仮定はさらに、霊長類のMagnocellular系路（主に非反対色型細胞で構成される）の反応だけが等輝度事態で減衰し、打ち消され、等輝度での視覚機能の劣化がMagno細胞の反応の消失による（Livingstone & Hubel, 1987b）とする仮説を導く。しかしParvocellularニューロン（主に単純反対色型細胞で構成される）がもしその反応において、錐体の加算と減算という２つの構成素を持っているとすれば、Parvo細胞の加算性の構成素の反応もまた等輝度条件では減衰し、打ち消されるだろう。Magno細胞系とParvo細胞系の両方における錐体の加算反応の消失は、Parvo細胞系の錐体反対色反応を分離することになるであろう。

次に輝度と色の時間特性の違いを説明すると思われる本質的特性は、受容野の中心部から離れるにしたがって大きくなる反応潜時の差である。５章で述べたように、直結経路で運ばれる情報に比べ、水平細胞等を介して間接的に運ばれる情報は長い神経系や余分なシナプス結合のため時間的に遅れる。これによって中心部から離れるにつれて、反応にわずかなタイムラグが生じるだろう（図16-4）。ここで反対色細胞の２重性から、輝度変調刺激では中心－周辺領域の時間反応関数が対立的に働き、しかも検出閾事態は閾上事態に比べ低輝度コントラストであるため、周辺部の抑制領域は関与しないと考えられる（１章参照を参照のこと）。したがって図16-4aに示されるように、空間反応関数の空間的広がりは相対的に狭く、結果的にこのことが時間的広がりをも相対的に狭く押さえる（なお空間統合領域をさらに狭くする背景光の影響については後の「空間的フィルタリング」の項で考察する）。つまり空間統合領域が受容野中心領域に限られるため、その狭い領域内の錐体からの反応はわずかなタイムラグで加算される。この加算範囲が時間統合を決定する時間フィルターとなる。この考え方によれば時間統合は空間統合に連動するものとなる。時間統合は中心部の時間反応関数によって決まるが、このとき後述するように色変調刺激に比べて時間的広がりが狭くなる。一方色変調刺激では（図16-4b）、中心－周辺領域が同調的

に働く。したがって空間統合を規定する空間フィルターとして受容野全体を考えることができる。この結果、時間反応が統合される範囲（時間的フィルター）も大きくなる。また（－M）反応は水平細胞を介するので反応がさらに遅い。したがってこのことも全体の反応関数の時間的広がりを大きくする要因となるかも知れない。したがって刺激の持続時間が長くなることによって、色変調刺激に対するこのユニットの反応量は時間的に寄せ集められ、結果的に感度が上がる（このことは時間統合が大きいことと同義である）。しかも一様な受容野全体が離心率に伴いわずかなタイムラグで加算されるため、大きな色変調刺激ではさらに時間的寄せ集めが大きい（色刺激の長い時間統合は大きな刺激で得られる）。しかし輝度変調の時間反応関数からは、これほど大きな時間的寄せ集め（時間的統合）は期待できない。空間統合領域も受容野中心に限定され、刺激が大きくなっても時間統合量は増えない。したがって感度の上昇はあまり期待できず、検出のためには輝度コントラストを上げねばならない。このように色システムと輝度システムの時空間的統合の差や、空間統合と時間統合の連動性は、単純反対色ユニットの２重機能性からある程度説明できる。

サンプリング

色の空間統合は、網膜上での受容器の配置と受容器後のレベルで制約を受けている。受容器のレベルで考えると、色の反応には少なくとも２つの異なるタイプの錐体の出力比をとることが必要である。この必要性が輝度のサンプリングユニットと比較して、色のサンプリングユニットの空間統合領域を倍加させる。たとえばＭ－錐体とＬ－錐体が等しい数存在しているのなら、解像度は約半分となる。受容器のモザイク配置によって色の解像度は、必然的に輝度の解像度に比べ制限を受けている。受容器後のレベルでは、単純型反対色細胞の中で異なるタイプの錐体が中心と周辺部というように空間的に分離されている。受容野内の２つの領域は、錐体出力比（すなわち色反応）を得るために必要である。このため受容器後の反対色ユニットは受容器のモザイク構造によって課せられた制限下まで色の解像度を減衰させるだろう。たとえば中心窩の単純反対色細胞の最も小さいＯＮ領域は錐体１個分の直径にほぼ対応するという報告がある（たとえばShapley & Enroth-Cugell, 1984）。これは単純に考えても、輝度情報の伝達においては、錐体１個分の空間的広がりですむが、色情報の場合は周辺領域の影響を受け、最低でも錐体３個分の直径に匹敵することを示す（これは錐体の口径が全く重ならないと仮定した場合である）。色情報の空間統合の最小値は、このような構造における制約によって決まっているはずである。

反応の時空間的寄せ集め

錐体信号の減算は加算より一般的に低い反応しか与えない。たとえば図16-3aにおいて、錐体加算反応の最大値は減算反応の最大値よりも大きい。錐体の差信号が小さいのは、3章で述べたようにＬ－錐体とＭ－錐体の吸収スペクトルの重なりが大きいことにも依存している。しかし単純型反対色ユニットの最適の色反応は、受容野全体にわたる反応の空間統合、およびこのユニットの時間反応関数全体にわたる時間統合が期待できる時空間的に大きな広がりを持つ刺激から得られるだろう。錐体の加算信号と比較して、反対色信号の時間統合と空間統合が大きいのは、本来的に弱い色信号を強める一つの方法と考えることができる。これによって受容野ユニットの最大反応は、中心－周辺の空間的反対性を持つユニットよりむしろ空間的な反対性を持たない反対色ユニットによって得られることになる（たとえばHubel & Wiselのタイプ２細胞）。もし視野が等質で他の要因が等しければ、最大の反応は最大の受容野を持つユニットから当然得られるだろう。これらの要因は少なくとも部分的に、なぜ高い色コントラスト感度は相対的に大きくて、長い刺激に限定されているのかを説明する。

単純反対色ユニットの反応分析は、そのユニットの空間周波数特性が輝度格子の色によって影響を受けることを予測する。ＣＳＦの場合、より低域の通過反応は、Ｍ－錐体とＬ－錐体の反応差の大きい赤（あるいは緑）格子で得られる。より帯域通過型に近い反応は、錐体の反対色反応を最少にするような輝度格子で得られると予想できる。このユニット内で、輝度刺激の色の組成はユニットの中心と、周辺の反応の効果的重みづけを変えることになる。したがって単色の輝度格子に対するＣＳＦの全体的形状はその色に依存することが期待される。しかし輝度のＣＳＦはもし刺激の平均輝度が等しいのなら、正弦格子の波長（色）にかかわらず不変であることが示されている（Van Ness & Bouman, 1967）。一方２色閾法による我々の時空間統合の結果は、輝度刺激における色の組成が重要な影響を与えることを示しており、このようなユニットによる予測を裏づけるものである。

順応

視覚系は非常に広い強度の範囲を取り扱わねばならない（ただし同時にすべての範囲を扱う必要はないが）。このような問題は、低い光の強度では高い感度を持ち、背景の照明光が増加するにつれて徐々に感度が低下するような可変的な感度（利得）調整機構によってほぼ説明できることが心理物理学的研究によって明らかにされてきた。このような順応

の感度（利得）調整の大部分が受容器のレベルで起こっていることが生理学的研究により確認されている。

光強度の変化において視覚系が適切に働くためには、以下の３つが達成されねばならない。１つは光レベルの上昇に伴う感度の低下であり、２つ目は動作範囲（ある順応レベルに対して視覚系が反応できる光の強度の範囲）のシフトである。３つ目はこの研究にとって最も重要であるが、時空間特性の変化である。桿体、錐体とも感度は変化するが、動作範囲のシフトは錐体のみに起こる（桿体は錐体の十倍の感度を持つがそのメカニズムについてはよくわかっていない）。桿体は光の強度が動作範囲を越えると飽和し、視覚に対し貢献しなくなるが、錐体は動作範囲をシフトする事により強い光レベルでも飽和しない。感度の低下は受容器の外節内の酵素PDEによってある程度説明できるが、動作範囲のシフトに関しては明確な生理学的機構はまだ提案されていない。順応に伴う時空間特性の変化に関する生理学的証拠もまた十分ではない。

順応と時空間統合の変化

順応に伴う時空間統合の変化は単一の検出系で説明可能だろうか。フィールド混合実験の結果（実験VI）はWandell and Pugh（1980b）の単一検出系路２過程順応モデルにいくつかの仮定を付加することによって説明された。Wandell and Pugh（1980a; b）は、長い持続時間（200msec）のテスト光と短い持続時間（10msec）のテスト光を用いたときの閾現象における結果の相違を説明するため、単一検出系路モデルと２検出系路モデルという２つのモデルを提案している。ここで単一検出経路モデル（刺激検出が行われる系として１つしか仮定しない）は以下のように定義されている。

①第１サイト（first site）と第２サイト（second site）という２段階の過程を持つ。

②第１サイトからの信号は単一変数的（Univariant）であり、その順応によって感度の低下（desensitization）が起こる。

③第２サイトは長波長（赤）錐体と中波長（緑）錐体からの減算的（打ち消し的）な信号を受け取る。

④第２サイトはその統合時間を短くすることによってのみ順応する（およそ100 tdくらいから始まる）。ここで第２サイトの受け取る２つの入力の差がが大きいほど、つまり第２サイトの分極化（polarization）が大きいほど、

その統合時間は短くなる[1]。このことは感度の低下につながる。

Wandellらは④で時間統合のみを仮定するが、空間統合を小さくすることによっても感度を低下させ、順応すると考えれば（これは時空間解像度における類似性から、無理な解釈ではない）、２双性背景のエネルギー量の増大にも関わらず臨界面積が大きくなるのは、第２サイトの順応（強い赤の背景によって第２サイトが分極化している）により小さい統合面積であったものが、順応の解除（緑の背景を加えることによる分極化の弱まり）によって統合面積が増大した、という図式で説明可能である。

しかし、白色の背景は第２サイトを順応させることはできない。実験Ｉのように白色背景の強度を変化させる事態では、Wandellらの仮定により、第２サイトは常に中立的（neutral）な状態（非分極化）であると考えられ、したがってその臨界持続時間や臨界面積は常に長く保たれていることになる。またWandellらのモデルで、統合時間をコントロールしているのは第２サイトの分極化だけである。分極化は強い色光によってのみ起こるので、白色背景を用いた場合には、その強度が増大しても時空間統合は変化しないはずである。しかし実際にはそれに反する結果が得られている。テスト光の混合率に関わらず、白色背景の強度の増大に伴い臨界持続時間は短くなっており、これらの結果はWandellらの単一検出経路モデルで説明するのは難しい。

背景光のエネルギー量による順応が受容器レベルで起こっているという考え方は、過去の心理物理学及び生理学の研究結果に多く見られる（Barlow, 1958; Krauskopf & Mollon, 1971; Baylor and Hodgkin, 1974）。したがって、時空間統合の変化も受容器の順応レベルによって決まると仮定される。Wandellらのモデルで言えば、第１サイトの順応がその光に対する感度の低下と時空間統合の減少という２つの役目を担う。しかしこの受容器の順応のみを前提にしたモデルでも、我々の結果は説明できない。

やはり少なくとも２つの検出系が時空間統合現象全体を説明するために必要である。これはWandellらのモデルで言えば、加算系路と非加算系路を仮定する２検出系路モデルに近い。これらは輝度システムと色システムの考え方にほぼ一致する。我々の提案はそれぞれが独立の順応特性を持っており、それが統合時間や統合空間を制御していると考える。生理学的レベルで、輝度システムと色システムの時空間反応関数が順応状態により変化する

---

1) ただし実験Ｉのように白色背景光のある場合には、一見これと反対のことが起こる。これについては後述する。

ことを示す確実な証拠は、輝度システムの時間的変化だけである（Baylor & Hodgkin, 1974）。これは受容器での時間反応関数の測定によるものであるが（１章を参照のこと）、輝度システムは順応に関してこのレベルの特性を反映すると考えられる。

時間的フィルタリング

時間反応関数によるこの時間的フィルタリングは、生理学では受容器の外節膜内の機構と考えられており、情報の時間平均を行なう。一個の光量子の吸収が比較的ゆっくりした電位の上昇と減少を作り出し、この電位変化は数msec続く。この時間内で他に光量子が吸収されれば、それにより引き起こされる電位変化は、先の電位変化と加算されることができる。ある時間での膜の電位は数msecの期間でのこれらの事象の重みづけした平均であり、このような時間的スムージングは高時間周波数情報を弱め、低時間周波数情報を強調する。受容器の外節膜の反応は、刺激に対し反応が50から100msec遅れること、反応が大きく増幅されること、反応がかなりの期間にわたって広がることなどを示す。１章で述べたように、受容器による時間的フィルタリングは固定されたものではない。実際にはこのシステムはより洗練されたものであり、照明光のレベルの関数として、その時間特性が変化する。その生理学的機構はまだ十分に解明されていないが、受容器の中にその過程が存在する。低い光のレベルでは、高い時間周波数成分で利用できる情報はあまり多くない。信号に対して光量子レベルでのノイズが大きいからである。光のレベルが上昇し、単位時間当りの光量子数が上昇するにつれて、高い時間周波数成分における信号／ノイズの割合（Ｓ／Ｎ比）が上昇する。したがって視覚系にとっては低い光のレベルでは高い時間周波数をカットして、高い光のレベルでは高時間周波数情報を取り入れることが望ましく、受容器は実際にそれを行なっている。

空間的フィルタリング

カメの錐体の研究で、Baylor, Fuortes & O'Bryan(1971)は初めて受容器間の電気的連結（Receptor coupling）の存在を示した（およそ40μmの距離）。桿体の場合、ある桿体の出力のうちそれ自身の光化学反応によるものは１０％で、残りの９０％までが他の桿体からの出力であるとする研究がある。錐体間の連結についてはまだほとんど研究が進んでいない。バッタを用いた研究では受容器間の連結量は背景強度に影響を受け、暗順応状態では連結していた受容器が、光の量が増加するにつれて部分的に連結が消えるかあるいは全

く無くなることを示した（Lillywhite, 1978）。このような連結は網膜の中心部から周辺に行くにしたがって（離心率が大きくなるにつれて）大きくなる。

受容器間の連結は、網膜像の空間的フィルタリングに関連する。低い光のレベルでは高い空間周波数情報は多くのノイズのためにあまり有効でない。散光や光学的な収差などが主なノイズの原因である。これらノイズのすべてが受容器の連結によって弱められる。高い光のレベルでは高い時間周波数に有効な情報が多く存在するので、高い周波数にパス帯域を広げることは視覚系にとって役に立つことである。中心窩では特にそれが顕著である。なぜならそこでは色収差や散光が最小であり、血管や神経繊維が光の通過する所に存在しないからである。このことから高い順応レベルで中心窩の領域においてのみ、高い空間周波数において有効な情報が存在する。したがって適応的な観点からいえば、このような条件下では錐体の大きさを小さくすることや受容器間の連結を最小にすることによって高い空間周波数を通すフィルターが視覚系にとって望ましい。

フィルタリングと受容野

このような明順応に伴う時空間フィルタリングの変化は当然、輝度変調に反応する単純反対色型の受容野中心の時空間的スケールを変えるであろう（反応の時空間的広がりが小さくなる）。最も明順応した中心窩では受容野中心はほぼ錐体１個分にあたり、おそらくこれが輝度システムの空間統合の最小値に対応するであろう（１章での述べたように光学的要因から心理物理学的測定による空間統合範囲が非常に小さいとき、やや過大評価される傾向にある。そのため統合領域と受容野の大きさを直接結び付けることはできない）。またこのときの受容野中心の時間反応は、短い時間領域にシフトした１個の受容器の時間反応関数にほぼ対応する。これが時間統合の最小値である。輝度系の時空間統合特性は、順応が解除されるにつれてこれらの最小値から増加傾向を示す（図16-5）。図16-5aは低い順応レベルの輝度システムの時空間統合を模式的に描いたものであり、図16-5bは高い順応レベルのものを示す。受容器の利得調整機構が、輝度システムの時空間フィルターをコントロールしている。

一方で色順応に伴うフィルタリング特性に関しては、生理学的な証拠がない。ここでは色順応に伴う時空間的フィルタリングの変化を心理物理学的にモデル化してみよう。（図16-6を参照のこと）。輝度系では受容器とそれを統合する単純反対色型の受容野中心を仮定したが、色系で前者に対応するのは、中心ー周辺で同調的に働く単純反対色細胞の受容

野全体を考える（図16-6）。統合機構としては、皮質の２重反対色細胞の受容野中心を仮定する。色覚は比較的明るいところで働くので、同調的な受容野全体も明順応によって、比較的小さな時空間的広がりを持つ（中心窩ではさらにこの傾向が顕著である）。しかし輝度変調は受容野中心（すなわち錐体１個分）の大きさですむが、色変調には同調的に働く受容野全体を仮定するので、最小でも複数分の錐体直径を有する。これが輝度の空間統合より大きい、色の空間統合の最小値に対応する。また時間反応は中心の時間反応と反応潜時のやや遅い周辺反応の加算によって、輝度変調に比べ時間反応は比較的長い時間範囲にわたる。これが輝度の時間統合よりもやや長い色の時間統合の最小値に対応する。色系の時空間統合特性は、輝度系同様、順応が解除されるにつれてこれらの最小値から増加傾向を示すのだが、これを考えるには２重反対色ユニットの構造について考慮しなければならない。

色情報と輝度情報の分離

１つの機構が輝度情報と色情報の両方を記述しているという単純型反対色細胞の図式は、その複式の信号が次の段階で分離され単純化することによってのみ有効なものである。ここでは皮質に到達した複式構造の色情報と輝度情報がどのようにして解釈されるのかを考えてみる。

反対色性の重要な機能は、イメージの分光内容と強度内容のあいまいさを取り除くことである。もし定常的な光に対する順応の多くが、錐体内と錐体の出力が結びつくよりも前のレベル（網膜神経節細胞より前のレベル）の視覚系内で起こるのなら、錐体の出力はこの順応機構の利得調整によって効率的に重みづけられて伝達されるであろう（Gouras, 1991b）。この伝達によって、次にくる錐体の差の操作が、錐体のタイプ間の光量子吸収量の比の対数に対応するような出力を作り出すことを可能にする（Gouras, 1991b）。この出力は波長依存的であるが、強度の変化には影響されない。このため反対色オペレーター（Ｌ－Ｍ）と（Ｍ－Ｌ）は、あいまいさを取り除いた形で色情報（波長と飽和度）を実行、伝達する。一方加算的機構は反対色反応を含まない輝度コントラストを伝達する（Gouras, 1991b）。これらの反対色ユニットは皮質の２重反対色細胞（図16-7）に対して入力を与えているという提案がなされている（Michael, 1978; Bertulis & Glezer, 1984）。２重反対色細胞は霊長類の場合、有線皮質の４層（Gouras, 1974; Michael, 1978）と２層と３層中、チトクロームオキシターゼで染色される小斑（blob）領域（Livingstone & Hubel,

1984）で多数見つかっている。

図16-7は２種類の単純型反対色細胞による２重反対色細胞の構成の例を示している。これらの細胞は、受容野の周辺部と中心部に異なる波長（色）の光が照射される刺激布置に対して最もよく反応する。空間的反対性は、その空間周波数特性を帯域通過型にするであろうし、中心－周辺の空間的体制化を持つ輝度ユニットと原理的に同じと考えることができる（それらの間の違いは、単に伝えられる情報が錐体の加算量か減算量かの違いである）。輝度系における単純反対色細胞の受容野中心反応（＋Ｌ＋Ｍ）の時空間的広がりが細胞の感度調整に利用されている事実を考えれば、色系における２重反対色細胞の受容野中心反応（Ｌ－Ｍ）が、その時空間的広がりを感度調節に利用することは十分有り得ることである。色系の時空間統合特性は、この２重反対色細胞が最も色順応しているとき最小値となり、順応が解除されるにつれてこれらの最小値から増加傾向を示すと仮定してみよう（図16-6を参照のこと）。図16-6aは受容器に白色に近い飽和度の低い光が高強度で入射し、輝度システムは順応しているが色システムは順応が解除された状態を示す。このとき色システムの時空間統合量は大きい。図16-6bは受容器に高い飽和度の赤い光が高強度で入射し、輝度システムと色システムの両方が順応している状態を示す。このとき色システムの時空間統合量は相対的に小さい。

輝度系の空間統合の場合（図16-5）、順応の解除により受容器の連結範囲が増加することにより、単純反対色細胞の受容野中心部に入る受容器数が増加して、結果的に空間統合量を増加させると考えた。色系の場合には、中心－周辺が同調的に働く複数のＬ－Ｍ細胞（あるいはＭ－Ｌ細胞）の連結を仮定することになるが、これに関する生理学的根拠はない。何はともあれ、このレベルでの利得調整機構が２重反対色細胞の受容野中心の大きさをコントロールすると考えることができる。利得調整は入力される反応量（色差反応）の総量に依存するだろう。

また時間統合に関しては、輝度系の場合、順応に伴う受容器の時間反応関数の変化を基礎にして考えた。受容器の過分極反応は電位変化として次の細胞レベルにシナプス結合で伝達される。一方で色系の場合、Ｌ－Ｍ細胞の時間応答特性が問題になるが、この細胞は電位変化があるレベルを越えたときスパイク放電を行なうことによって、皮質レベルの２重反対色細胞に伝達される。このＬ－Ｍ細胞レベルの時間反応特性の変化はどの様に説明されるだろうか。図16-6bはその１つの可能性を示している。受容器は入力量（＋Ｌあるいは＋Ｍ）が増加するにつれて、時間反応関数が短時間範囲にシフトする（図16-5b）。これ

がＬ－Ｍ細胞レベルでも起こると考える。すなわち色差入力量（Ｌ－Ｍ）が増加するにつれ、時間反応関数が短時間反応範囲にシフトすると仮定する（図16-6b）。色順応が最大となると、２重反対色細胞に連結するＬ－Ｍ細胞は１つになると考える。ここでＬ－Ｍ細胞はある一定の空間的広がりを持つので、統合される情報は受容野中心からの離心率が増加するにつれ、わずかなタイムラグを持ってやって来る。これらの反応が時間的に加算され、反応総量があるレベルを越えたとき（閾に達したとき）スパイク反応を２重反対色細胞に伝える。色順応状態ではこのＬ－Ｍ細胞１個の時間反応関数で色システムの時間統合量が決まる。あるいはこの細胞が閾に達するまでにかかる時間以内では反応が時間的に統合されるので、この時間が色順応したときの２重反対色細胞の時間統合と考えることもできよう。一方あまり色順応が進んでいないときは、複数のＬ－Ｍ細胞がタイムラグを持って２重反対色細胞の受容野中心に入力するので、反応が加算されることにより時間統合量は増える。

この輝度システムと色システムの順応モデルは構造的にほとんど同じである。輝度システムと色システムの入力に対する情報処理の方法は、このモデルではまったく同じであると仮定している。異なるのは、１つには入力内容であり輝度システムは光量子量、色システムは光量子の分光組成である。２つ目は処理が始まるレベルであり、前者は受容器、後者は単純型反対色細胞である。３つ目は時空間フィルタが実現されるレベルで、前者は網膜の単純反対色細胞、後者は皮質の２重反対色細胞である。色は、輝度と同じように処理されるが、同じ処理が起こるレベルは色処理の方が１段階高次の視覚レベルであることがわかる。

このモデルは、生理学的知見をある程度考慮しており、輝度処理と色処理の類似性、時間統合と空間統合の連動性、輝度システムと色システムの時空間統合における限界の差、明順応と色順応による時空間統合の変動などを説明できる。

Magno神経系とParvo神経系

空間統合の臨界面積は背景強度の増加にともなって連続的に減少する。この現象は空間統合の実験ではほぼ一致して見られる事実であるが、このとき検出を媒介する視覚系の受容野構造がどのように変化するのかを明確にした生理学的研究はまだないといってよい（Shapley & Enroth-Cugell, 1984）。上で述べてきた議論はParvo系内の特性によって心理物理学的に可能な仮説を提案している。一方で、可能な他の仮説として、Magno系と

Parvo系という２つの神経系が検出においてスイッチするという考え方がある（14章を参照のこと）。すなわち光の強度レベルが変化するにつれて、検出を媒介する神経系が変わる。高い強度レベルではより小さな受容野中心領域を持つユニットが検出をつかさどり、強度レベルが下がるにつれてより大きな受容野中心領域を持つユニットが働きはじめる。Devila & Geisler (1991) はこれに関して以下のような提案をしている。低い強度レベルでは輝度コントラスト感度特性から、大きな受容野中心領域を持つMagno神経系がParvo神経系よりも検出により大きな貢献をしているのではないかと考える (Devila & Geisler, 1991)。しかし、この仮説は時間統合の結果と矛盾する。２つの系内の細胞がすべて同じ時間反応を起こすわけではないが、一般にMagno系のそれはParvo系のそれに比べ速い。したがって時間統合は。前者の方が短くなってしまう。したがって、時空間統合特性をこの２つの神経系の特性と結び付ける試みはうまくいかない。しかし14章で述べたように、この外側膝状体の２つの神経系は皮質レベルで３つのユニットに再配置されている可能性があり、このような考え方は、いくつかの現象（おもに実験VI）をうまく説明できる。今後の生理学的な研究次第では、新たな系への再配置が発見される可能性もあり、そのときこれらの神経系と心理物理学的に測定された輝度システムと色システムの時空間統合特性と各順応機構との対応づけが可能になるかも知れない。

16-4. 残された問題

我々は色と輝度の変化が時間、空間的視覚を形成する際に、どのような相互作用を持つか検討してきた。そのような関係を検討するには色と輝度の変化が同時に存在する実験条件が適切である。したがって我々は主にStilesの２色閾法を応用し、さまざまな条件下でデータを収集してきた。また必要に応じて色と輝度の変化を分離して、各々の時空間特性を測定してきた。その際にテスト光の変数として重視したのは波長あるいは分光組成（色相と飽和度）である。また色順応の観点から背景の波長および分光組成も多く扱っている。したがってこれらの次元ではこれまでの経験データを基礎にしてある程度統一され量的に予測可能な理論系を導くことができた。一方我々はこの研究過程で、パターンの形状の変化に対応できる理論系の構築にはある程度目をつぶってきた。色情報と輝度情報の独立の処理系を明らかにし、知覚におけるその相互作用について検討するのが本研究の第１の目的であり、そのためにはまず色と明るさに関する３属性（色相、飽和度および明度）を扱

う必要があった。我々は次の段階に進む必要がある。すなわちパターンの形状の変化に対応できる理論系の構築である。

この研究に関連するレベルは、Marrが原始スケッチと呼んだものにほぼ対応する視覚の初期過程である。研究の目的はそのレベルの時空間情報の表象に、色がどの様に貢献しているかを探求することと言えるだろう。視覚系における原始スケッチの機能は、視覚像から表面の配置や特徴についての際立った特徴を抽出し、次のステップに対し利用可能な神経的表象を構築することである（Marr, 1982）。この表象はおおまかにエッジのマップと考えることができよう。原始スケッチを構成するものとして、エッジや角、バーなどの形態素（primitive）よりなるものを考える（Watt, 1988）。これらの各々は大きさ、方向や輝度コントラストのような関連したリストを持っている。色による形態視の研究は、このリストに色コントラストを加える試みといえよう。Marrはその著書Visionの中でこのリストの中に色を含めていない。しかし色のゼロ交差検出器の候補として２重反対色細胞を考えていた。色システムはこのようなオペレーターを基礎にして、輝度システムと同じく複数のスケールで色情報を処理しているのだろうか。

これらを研究するひとつの可能性として、時空間的ＣＳＦの測定がある。これによって時空間周波数特性や方向について扱うことができる。色システムは輝度システムと同じく多重空間周波数チャンネルを形成しているのだろうか。これに関しては５章で述べたようにそれを示唆する報告が得られつつある。ただこれまでのＣＳＦの研究の弱点は波長と分光組成を量的に細かく扱っていない点である。これと関連してこれまでのＣＳＦの研究に関する我々の疑問は、赤ー緑および青ー黄の軸に固執していることである。これらは反対色であり、この知覚の基礎となる生理学的システムもある程度同定されているので、この色の組合せを用いることは無意味ではない。しかしたとえば赤ー緑正弦格子は白ー黒格子のように白という一つの次元（あるいは明るさの次元）が変調しているようにはどうしても見えない。質的に明らかに異なるようである。赤ー緑格子は、赤、オレンジ、黄、黄緑、緑という色相の変調として知覚され、ある特定の色味の量的な変調には見えない。

５章や７章で、我々は飽和度軸に沿った色変調を考えた。これは飽和度という一次元の変化と考えてよい（波長軸は、主観的飽和度の問題があり、知覚的に必ずしも１次元とはいえない）。この飽和度軸の有効性は、色システムの順応と時空間統合領域の変化を扱った実験（実験ⅤおよびⅦ）で証明されている。同じ時空間周波数で逆位相の青の単色光格子と白色光格子を重ねた白／青格子を考えてみよう。このような白／青格子（あるいは白

／赤や白／緑格子）は、白／黒格子との類似性という点で、青／黄格子（赤／緑格子）より合理的だろう。白／色格子はある色の量的な変調として知覚され、少なくとも色順応という問題を扱うには最も適していると我々は考えている。白／黒格子の場合、平均輝度の増加に伴い、ピーク感度が高時間空間周波数側にシフトする。これによって低時空間周波数側の減衰が顕著となる。白／色格子も平均飽和度の増加に伴って、ピーク感度が高時間空間周波数側にシフトする可能性がある。ただし変動範囲は輝度システムよりも低時空間周波数側であろう。これは我々の時空間統合の結果から推論される。ＣＳＦ関数の高周波数側のカットオフ周波数と統合の臨界値はある程度対応する。また色のＣＳＦ関数に低空間周波数側の減衰があるかどうかは現在議論の種となっているが、これまでの研究のように大きな刺激を用いて非常に低い空間周波数を提示するより、色順応を利用して効率的に確かめることが可能かも知れない。輝度のＣＳＦの低周波数側の減衰は、受容野の中心周辺対立型応答に由来するという考え方が一般的であるが、色の場合も２重反対色細胞がその役割を果たすことが理論的には可能である。ＣＳＦの低空間周波数側の減衰は色の多重チャンネル理論とって最も重要な証拠となる。

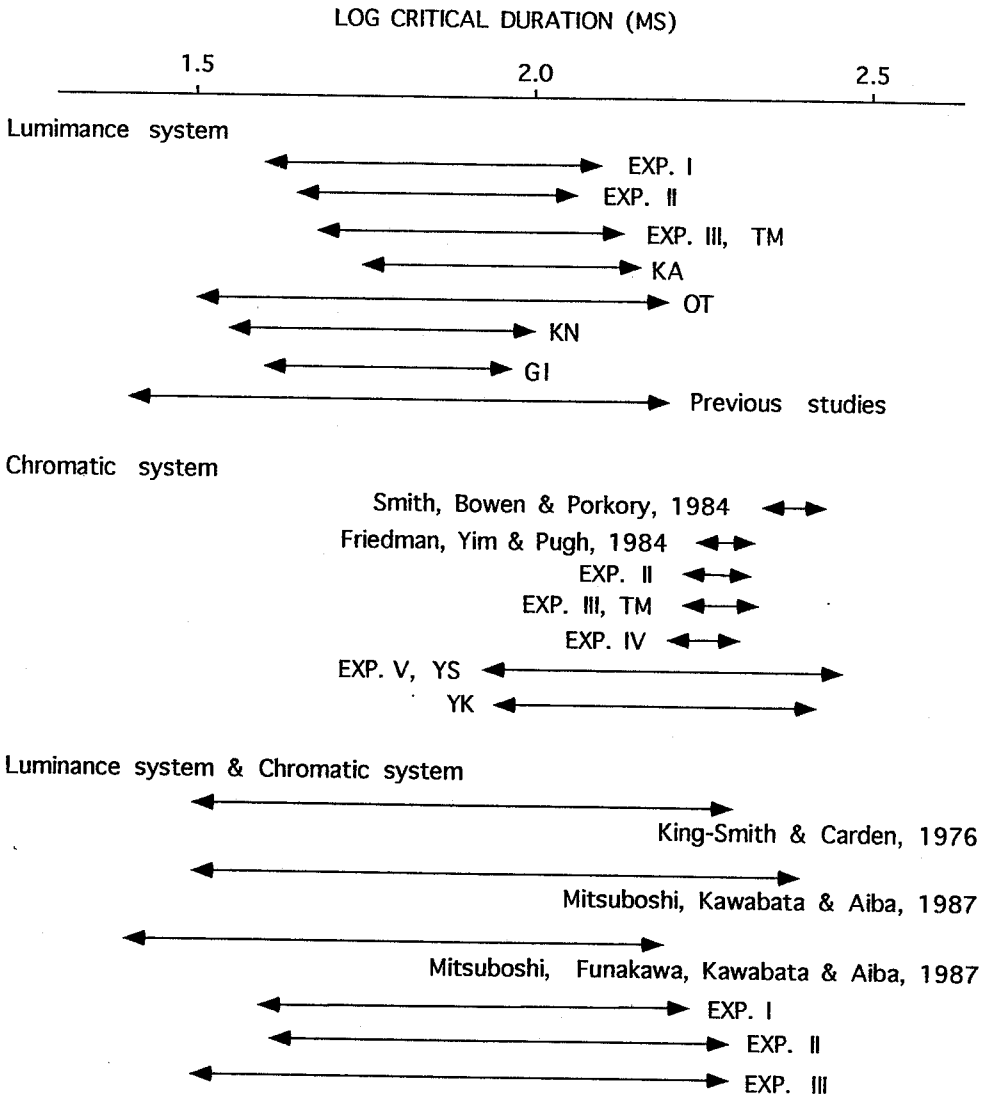


図16-1. 検出閾における時間統合の変動範囲

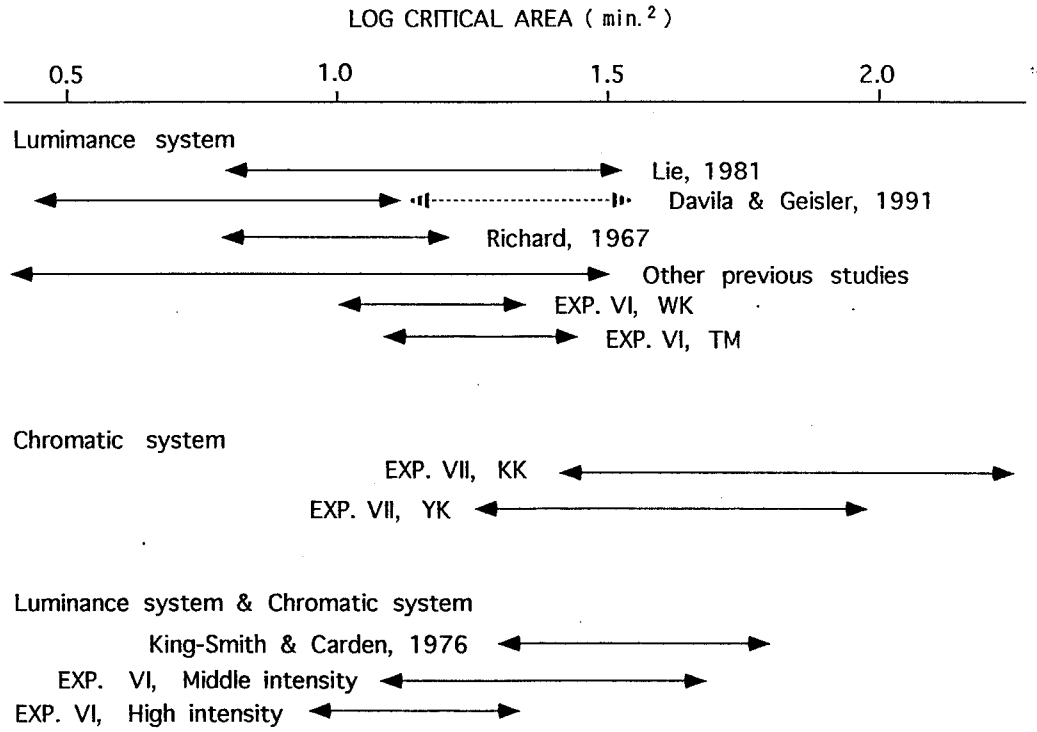


図16-2. 検出閾における空間統合の変動範囲

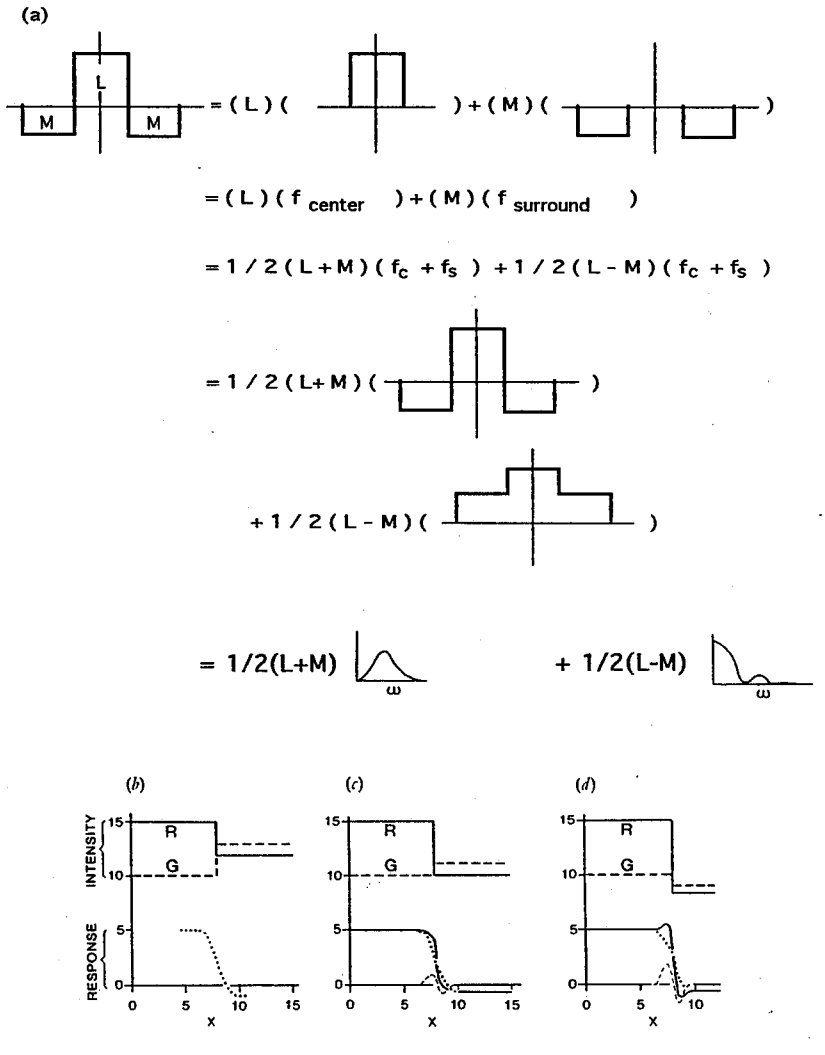


図16-3. 色と輝度のコントラストに対する単純反対色性の中心ー周辺ユニットの反応. Ingling & Martinez (1983b) より引用. 詳しくは本文を参照のこと.

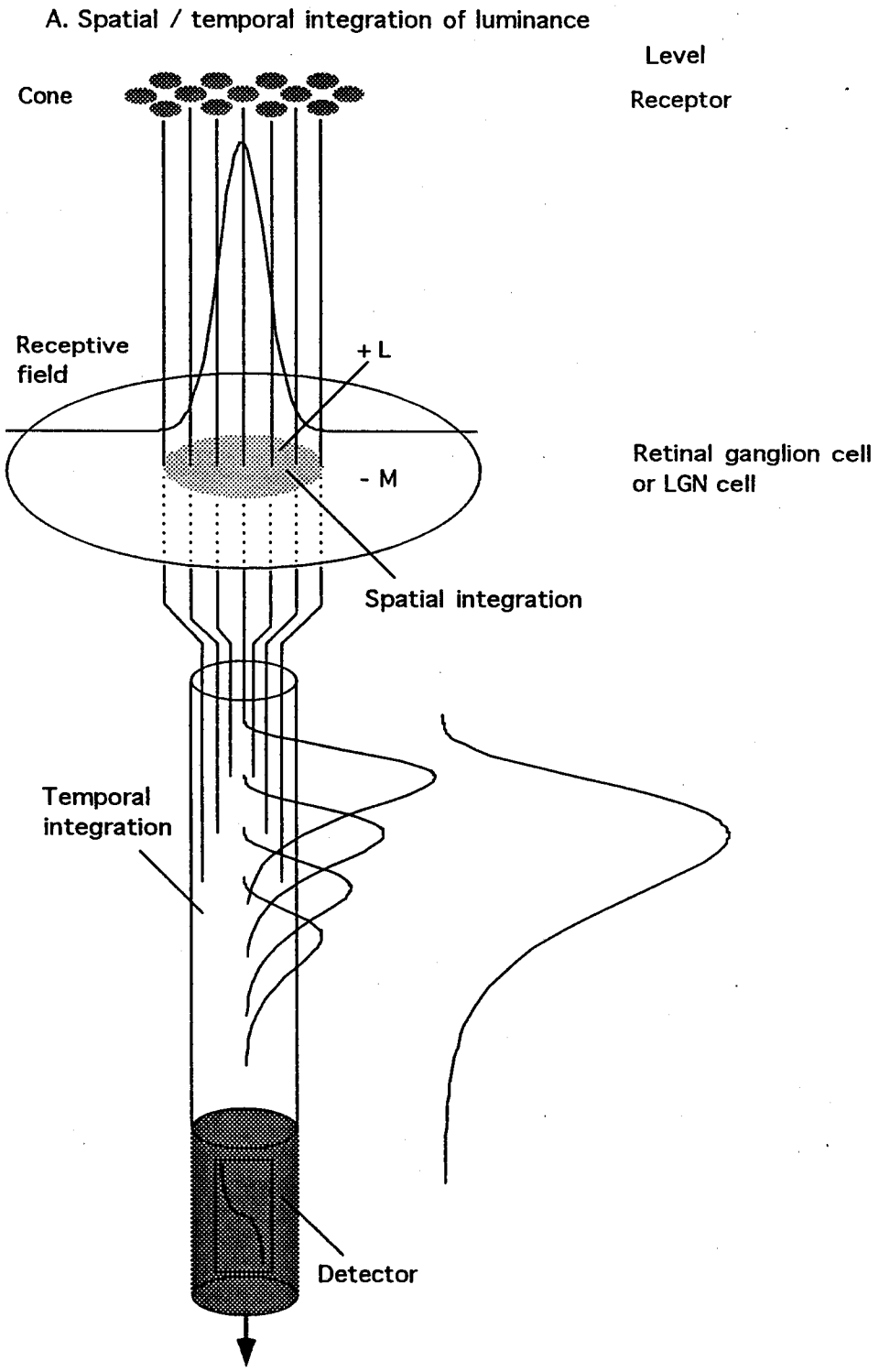


図16-4a.　輝度システムの時空間統合の機構

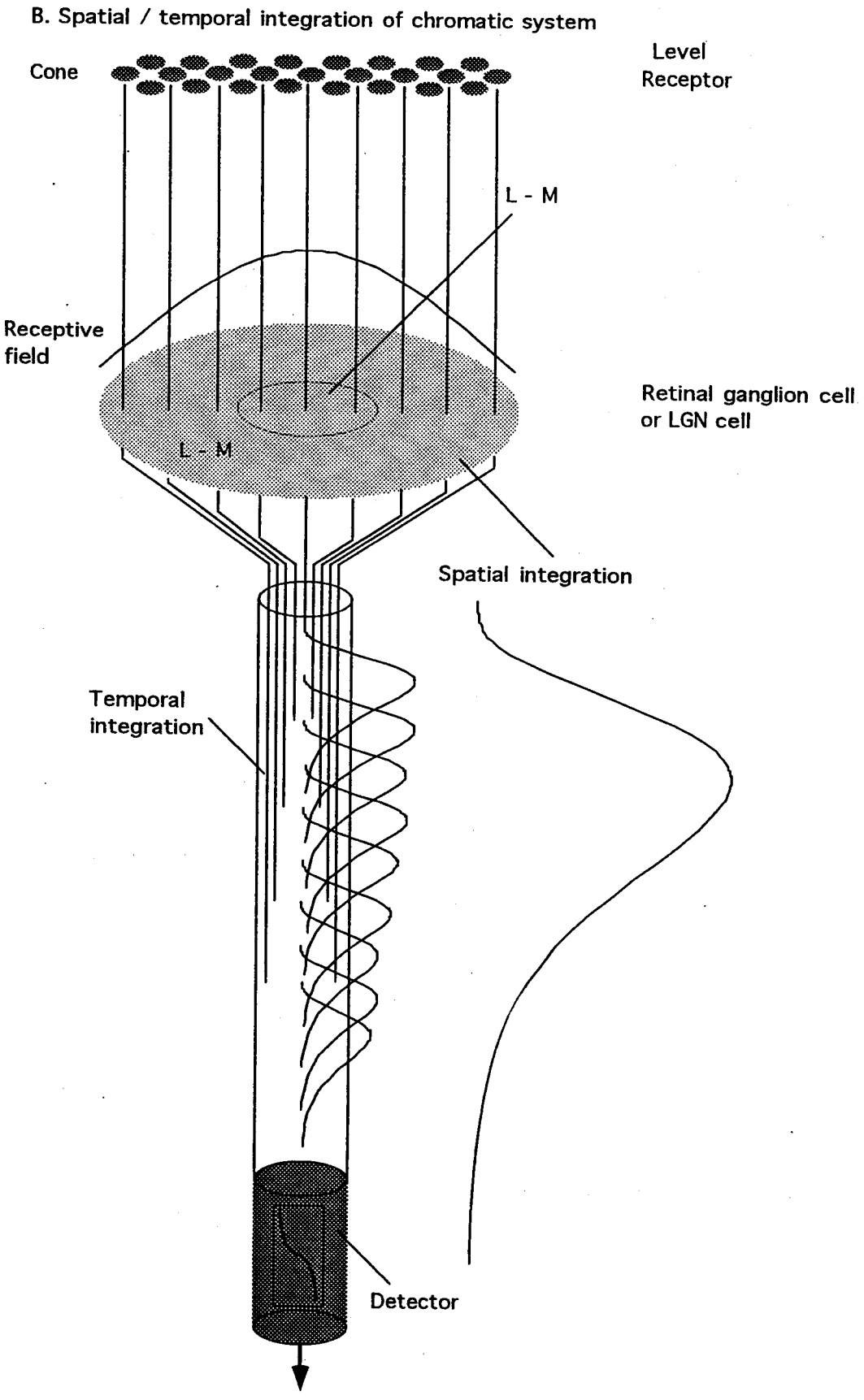


図16-4b.　色システムの時空間統合の機構

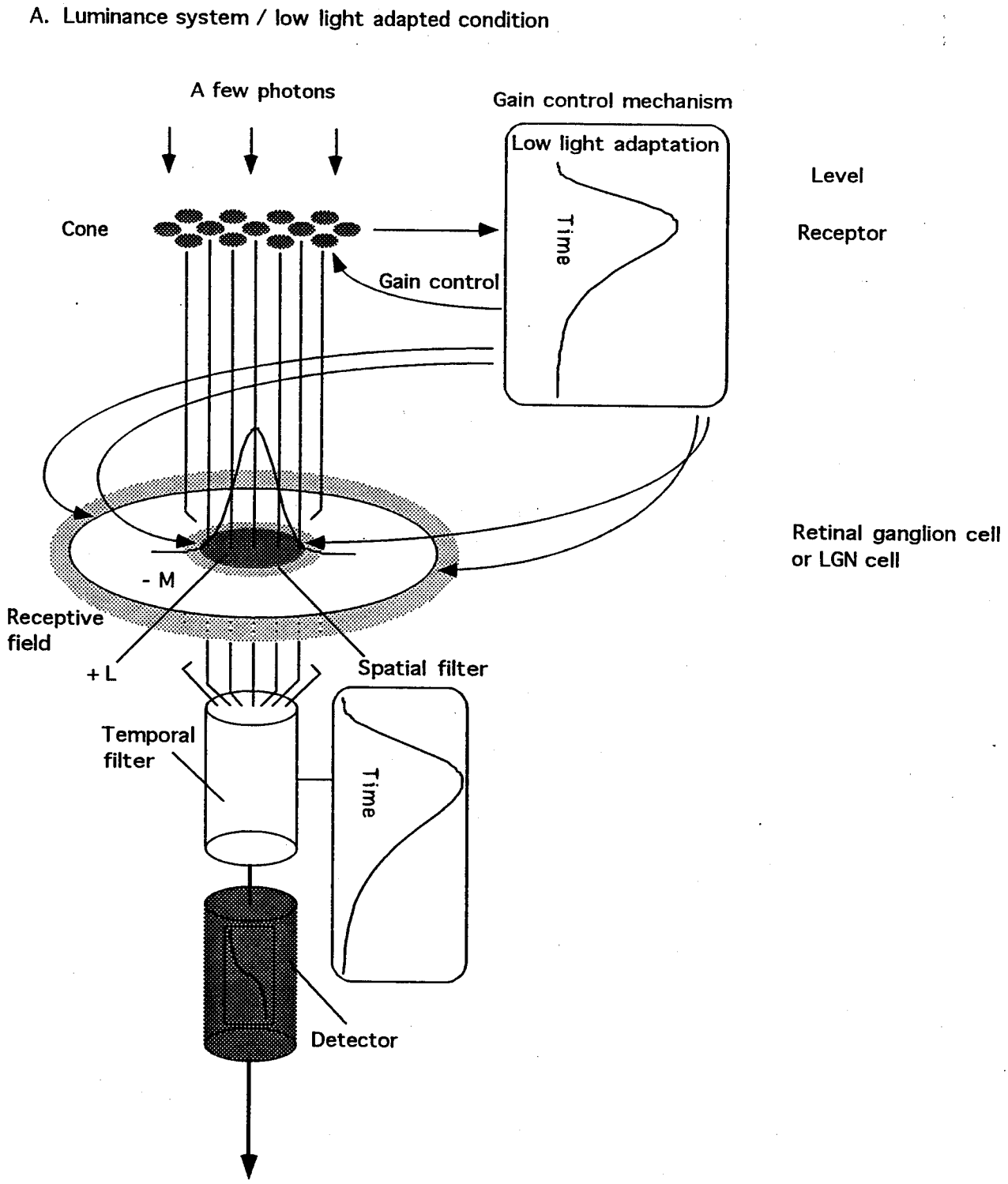


図16-5a.　輝度システムにおける明順応と時空間統合領域の変化．低順応条件

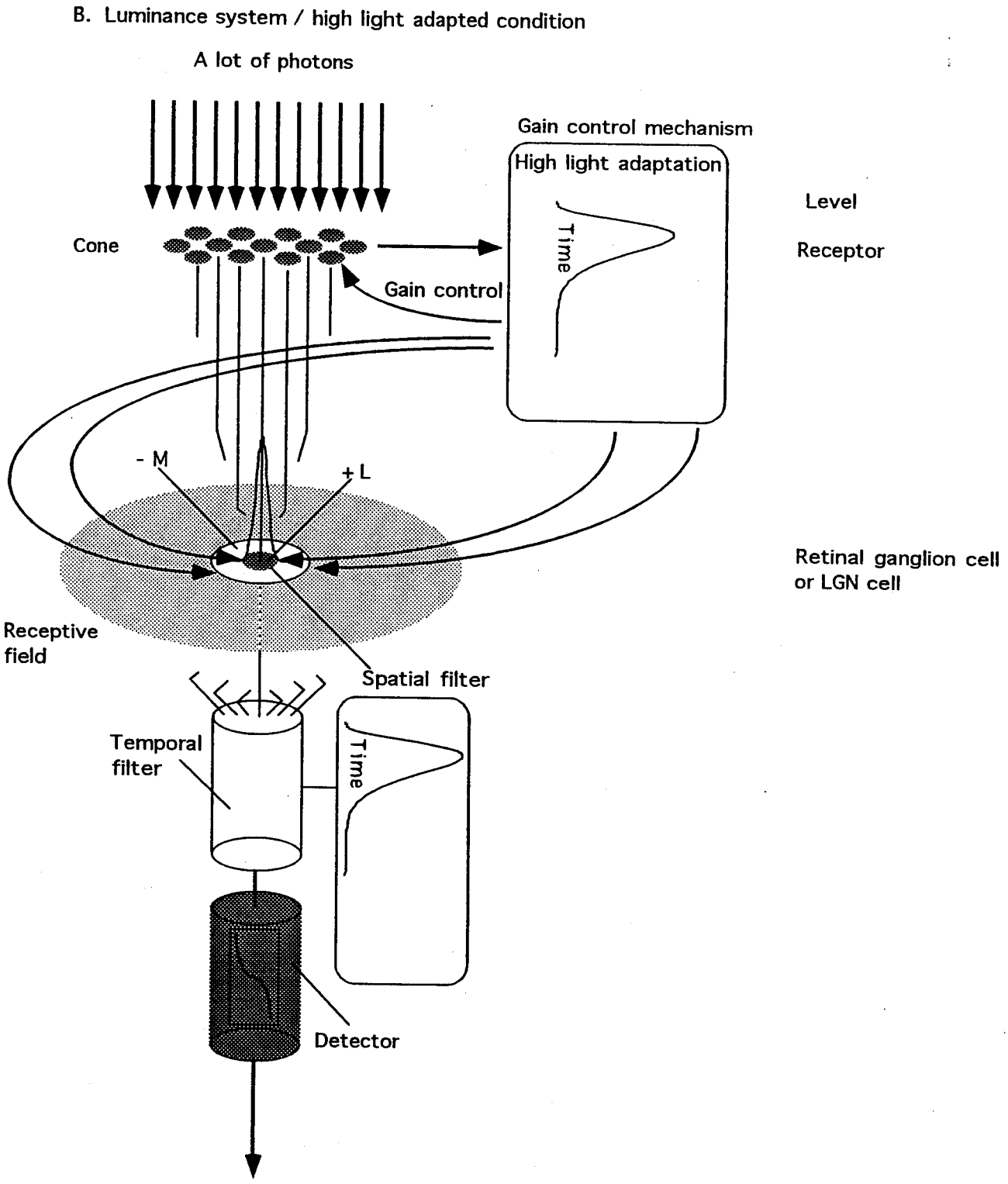


図16-5b. 輝度システムにおける明順応と時空間統合領域の変化．高順応条件

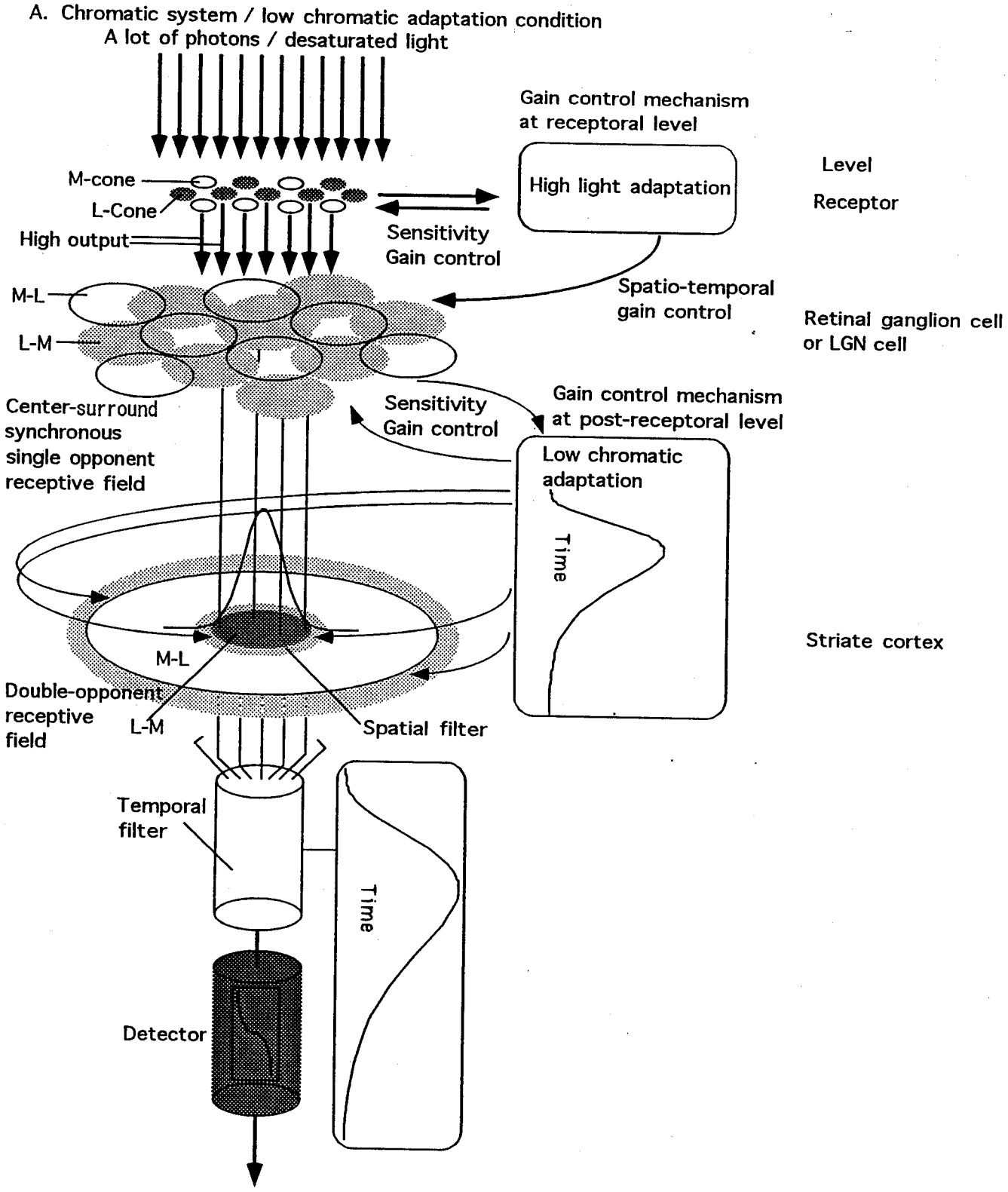


図16-6a. 色システムにおける色順応と時空間統合領域の変化．低順応条件

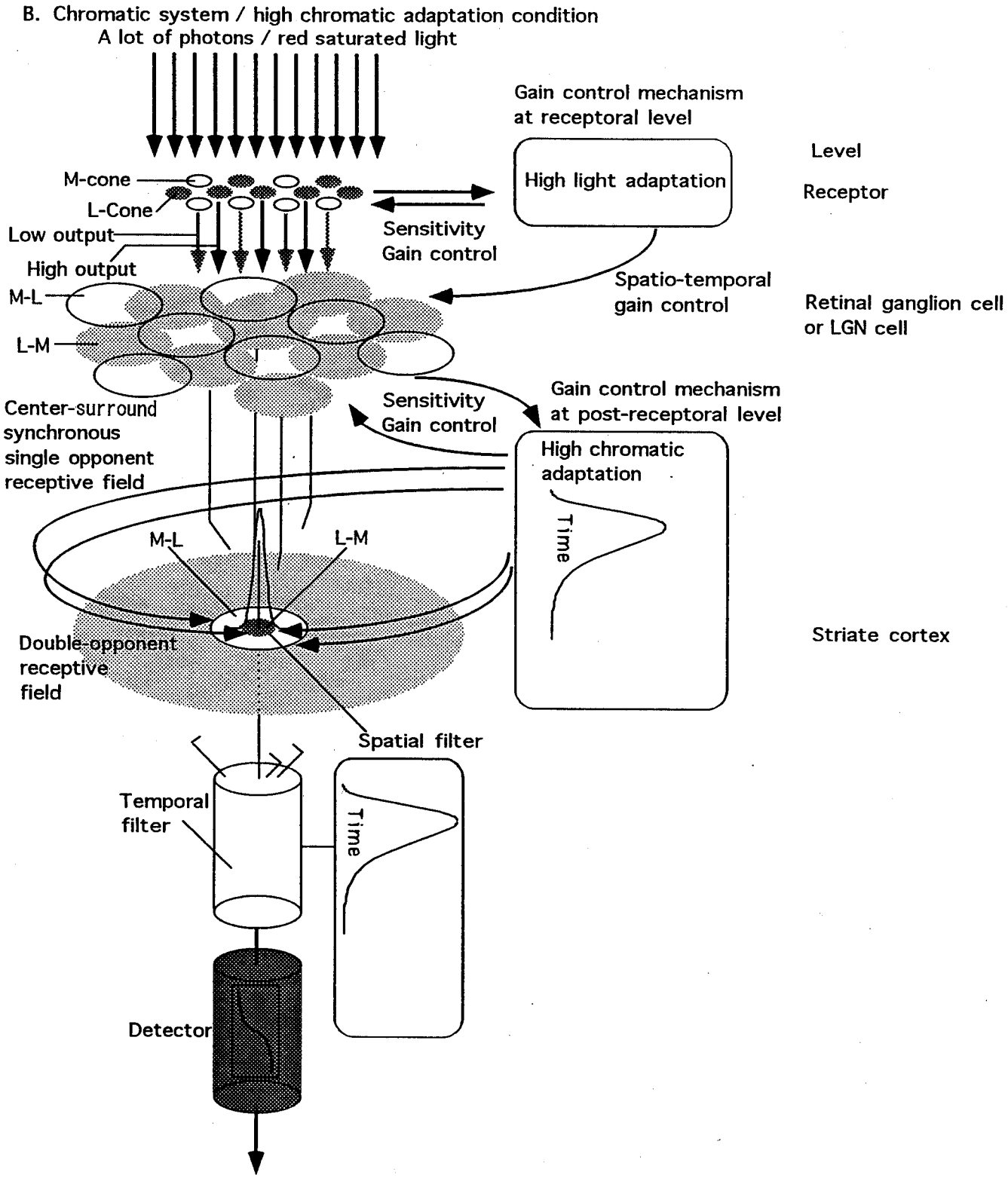


図16-6b. 色システムにおける色順応と時空間統合領域の変化．高順応条件

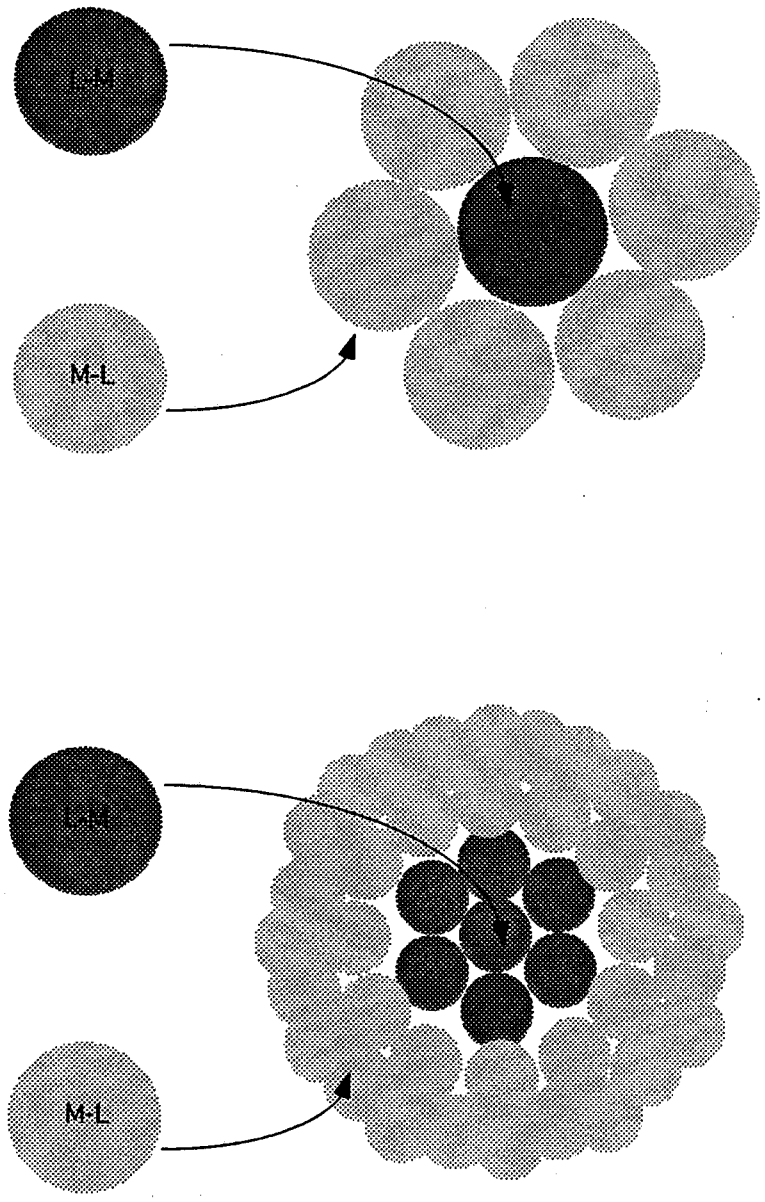


図16-7.　２種類の単純型反対色細胞による２重反対色細胞の構成例

結論

我々の研究目的は、視覚系の時空間特性を明らかにすることである。視覚系は輝度情報処理系にほぼ匹敵するパワーを色情報処理に割いている。色システムと輝度システムはほぼ類似した方法で外界の表象をつくる。明確に異なるのは入力が前者では光の強度であり、後者では分光分布であることだけである。これらの入力がそれぞれ時間・空間的分布を持つことではなんら変わりない。通常の視覚世界は常にこの２つの時空間分布からなっている。しかしこれまでの時空間視の研究は、眼に入力された光の分光組成の時空間的分布を視覚処理の重要なソースと考えてこなかったため、あるいは輝度の時空間分布と同程度の重要度を持つものと考えなかったため、視覚系の時空間処理における色処理系の役割を過小評価する傾向があった。視覚処理には輝度系の役割が優先されると考えるので、時空間処理モデルのほとんどは輝度系の時空間特性とその明順応過程が重視される。しかし我々は時空間処理における色処理システムの役割に注目し、研究を行なってきた。

この論文で我々は、視覚系の時間分解能と空間解像力の指標の１つである時空間的統合現象についていくつかの心理物理学的実験を行い、検出閾の時空間統合が色処理システムと輝度処理システムの相互作用によって決定されると結論した。色システムと輝度システムの両方が検出に関与すると仮定される２色閾事態での主な実験的証拠を以下に挙げる。

①選択的に輝度システムの感度が低下しているとき、時間統合の臨界持続時間は、刺激の分光組成に強く依存する。

②その依存傾向は輝度システムの分光感度よりも、赤／緑反対色システムおよび青／黄反対色システムの分光感度に対応して変化する。

③２つの色システムに対して感度の悪い光（白色光や検出閾事態での黄色光）の臨界持続時間は、輝度システムの時間統合特性によってのみ決まる。

④したがってこの光では一般に臨界持続時間が短く、また輝度システムは背景の強度によって順応し時間統合量を減少させるため、背景強度の増加に伴い臨界持続時間は減少する。

⑤一方色システムに対して比較的感度の良い光（赤色光や緑色光）は、背景強度が増加しても減少傾向があまり顕著でない。これらの光の検出には輝度システムよりも色システムの方が優勢であり、輝度システムの寄与率が

低いためと考えられる。

⑥空間統合の臨界面積は、一般に背景強度の増加に伴い減少するが、π5（L－錐体）検出系の臨界面積は背景光の分光組成にも強く依存する。

⑦強い赤の背景に緑色の第２背景を加えていく事態では、背景全体の強度が増加しているにも関わらず、臨界面積は増加傾向を示した。これは赤／緑システムの順応（分極）の解除に空間統合が連動していることを示唆する。

⑧このときの臨界面積のピークは、順応の解除が最も進んだときと考えられるが、これは背景の赤／緑色相等価点にほぼ一致する。

⑨青色の第２背景を加えるときは、臨界面積は変化しない。これは赤／緑システムの感度がこの波長領域で悪いためと考えられる。

これら視覚の時空間統合特性に関する知見は、色処理システムがこの過程において適切に機能していることを示しており、輝度システムのみを考慮する従来の研究の限界を明確に示している。これらの限界は、時間、空間的な視覚処理過程と色の検出過程とを分離して扱おうとする誤った研究アプローチに起因する。

次に我々は色システムと輝度システムをそれぞれ分離した状態で、各システムの時空間統合の限界と各順応機構の順応状態に応じた時空間統合の変動範囲について調べた。各システムを分離する方法として、以下の４つを用いた

①３色型より単純な視覚系を有する２色型視覚を検討する。

②等輝度事態を用いて、色システムを分離する。

③高強度白色背景と輪郭線マスク法を用いて、色システムを分離する。

④π1／π3（S－錐体）検出系の特殊性を利用する。

このような手法を用いた結果、各システムに独自の特性あるいは共通する特性として、以下の知見が得られた。

①π1／π3（S－錐体）検出系は輝度システムに入力していないと考えるのが一般的である。この系に対して感度の良い光（青色光）は、白色背景強度の増加にもかかわらず臨界持続時間はほぼ一定である。この傾向は、この光の検出に輝度システムが関与せず、また色システムが白色背景によって順応（分極化）しないことで説明される。

②赤／緑システムが欠損しているため、２色型視覚における中長波長光の検出は輝度システムのみによると考えられる。そのため臨界持続時間は輝度

システムの特性だけを反映し、背景の分光組成に関わらず強度によってのみ決まる。

③２色型のπ5（Ｌ－錐体）検出系における空間統合の臨界面積も、背景の分光組成に関わらず強度のみに依存する。反対色（赤と緑）の２背景を用いたとき３色型で見られた臨界面積の増加傾向は見られない。

④輪郭線をマスクし、輝度システムの寄与を取り除いたとき、赤色光や緑色光の臨界持続時間は、青色光の臨界持続時間（色システムの時間特性のみを反映する）にほぼ一致する。

⑤等輝度事態での色システムの時間統合はこれまでの報告ように、輝度システムより長い臨界持続時間で一定に保たれているのではなく、色順応に応じて減少する。

⑥このときの色システムの時間統合変動範囲は、輝度システムよりも比較的長い時間範囲をカバーしているが、それぞれの上限と下限は重なり合う。

⑦等輝度事態での空間統合も一定に保たれているのではなく、色順応に応じて減少する。

⑧色システムの空間統合変動範囲もまた、輝度システムよりは比較的大きい空間範囲をカバーしているが、それぞれの上限と下限は重なり合う。

これらの結果から、時間統合と空間統合は順応機構に関してほぼ同じ特性を示すことがわかる。また時空間統合において輝度システムと色システムは非常に類似した方法で処理を行なっていることも示唆される。

時空間統合特性のモデルを考える場合、生理学的知見との対応がある程度なければあまり意味がない。その制約を考慮した我々のモデルの要件を以下に示す。

①空間統合量は受容野中心部の空間フィルタの大きさにほぼ対応する。

②受容野中心からの離心率に比例する反応のタイムラグが時間フィルタを構成し、その大きさが時間統合量を規定する。

③したがって空間統合と時間統合の大きさは連動する。

④視覚系は２サイトの利得制御機構を持ち、輝度情報は第１サイトが、色情報は第２サイトが起点となる。

⑤第１サイトは受容器であり、受容器の直径と時間反応関数が輝度システムの時空間統合の最小値を決める。

⑥第２サイトは単純反対色型神経節細胞であり、中心－周辺が同調的に働く受容野全体の空間反応関数と時間反応関数が色システムの時空間統合の最小値を決める。

⑦第１サイトの利得制御機構は明順応に伴い、受容器連結の解除などの方法を用いて空間的に利得調整を行なう。これが網膜神経節細胞やＬＧＮ細胞の単純反対色型中心－周辺対立型受容野中心部の空間フィルタを狭め、それと連動する時間フィルタも狭められる。

⑧上の機構が輝度システムの光強度に対する順応における利得調節と時空間統合量の変動を説明する。

⑨第２サイトの利得制御機構は色順応に伴い、反対色型細胞間の連絡を解除し、空間的な利得調整を行なう。これが皮質の２重反対色型細胞受容野中心部の空間フィルタを狭め、それと連動する時間フィルタも狭める。

⑩検出に際し、輝度システムと色システムの出力はベクトル加算される。

⑪青／黄反対色システムの黄反応は検出閾では非常に非効率的である。

⑫検出における赤／緑反対色システムはＳ－錐体から入力を受けない。

このうち③⑥⑧⑨⑩⑪については明確な生理学的証拠がないが、心理物理学的知見から妥当な仮定と思われる。輝度システムと色システムの入力に対する情報処理の方法は、このモデルではまったく同じであると考える。異なっているのは、入力内容（輝度システムは光量子量、色システムは光量子の分光組成）、処理が始まるレベル（前者は受容器、後者は単純型反対色細胞）および時空間フィルタが実現される位置（前者は網膜の単純反対色細胞、後者は皮質の２重反対色細胞）だけである。

要旨

視覚の時空間統合特性における色処理システムの関与を明らかにし、輝度と色の並列処理の概念から可能なモデルを提案するのが本論文の主題である。色処理は大きな負荷を神経系に要求するが、人を含めた霊長類にとってこの情報は非常に有効であるため、視覚系は多くの神経系をこの処理のために割いている。最近の等輝度事態での研究から、色システムは輝度システムとほぼ同じ方法を用いて外界の表象をつくることが確かめられつつある。異なっているのは入力だけであり、前者は光量子量であり、後者は光量子の分光組成である。これらはそれぞれほぼ独立の時間・空間的分布を持ち、視覚世界は常にこの２つの情報より形成されている。しかし過去の時空間視覚能力の研究は、眼に入力された光の分光組成の時空間的分布をそれほど重視してこなかった。視覚処理には輝度系の役割が優先され、時空間処理モデルのほとんどは輝度系の時空間特性とその明順応過程が重視されてきた。色の時空間処理は輝度のそれに比べ精度の低いものとして記述されてきた。これは時空間周波数特性の研究からいえば、高時空間周波数情報を処理できないことを意味する。しかし視覚処理において重要なのは高時間周波数情報だけではない。自然界の照明の変化や表面の反射率の空間的布置、あるいはノイズなどの条件から色情報の処理には中および低時空間周波数が最も有効であることが示唆されている。適応的に見て視覚系の色処理系と輝度処理系は最も効率的に情報を入手できる周波数帯にそれぞれ同調していると考えることができよう。

この論文で我々は、視覚系の時間分解能力と空間解像力の指標の１つである時空間的統合についていくつかの心理物理学的実験を行い、検出閾の時空間的統合が色処理システムと輝度処理システムの相互作用によって決定されていると結論した。過去の研究はほとんどすべてこの現象を輝度システムの時空間特性と順応機構で説明している。時空間統合特性に関して得られた我々の知見は、色処理システムがこの過程において適切に機能していることを示しており、従来の研究の限界を明確に示している。この限界とは、時間・空間的な視覚処理過程を輝度を情報源とする系の特性にのみに起因させ、色の検出過程とは分けて扱おうとする誤った研究アプローチによっている。

次の段階で我々は色システムと輝度システムをそれぞれ分離して、各システムの時空間統合の限界と各順応機構の順応状態に応じた時空間統合の変動範囲について検討した。そ

のための心理物理学的手法として妥当と思われるものを、我々はいくつか提案した。この結果から、時間統合と空間統合は順応機構に関してほぼ同じ特性を示した。また時空間統合において輝度システムと色システムは非常に類似した方法で処理を行なっている。これは色処理を扱った最近の他の特性の知見からも支持される。

最後に生理学的知見との対応をある程度考慮し、我々は時空間統合に関するモデルを提案した。このモデルは、輝度処理と色処理の類似性、時間統合と空間統合の連動性、輝度システムと色システムの時空間統合における限界の差、明順応と色順応による時空間統合の変動などを比較的うまく説明する。

謝辞

これら一連の研究にあたっては、北海道大学文学部教授相場覚先生に御指導いただきました。相場先生には常日頃から示唆に富んだ御助言を頂き、また実験の計画や本論文の作成にあたってはひとかたならぬ御指導と御配慮を頂きました。心より感謝の意を表します。

現神奈川大学助教授三星宗雄先生には文学部助手であった当時卒業論文をご指導いただき、この研究分野へ進むための大きな指針を与えていただきました。本論文の作成に際しても心からの励ましの言葉を頂きました。日産基礎研究所研究員舟川政美先生には日頃から貴重な御助言を頂き、特にコンピュータによる実験技法について御指導頂きました。このおふた方に心より感謝致します。

本研究は主に北海道大学大学院行動科学専攻課程に在学していたときの研究結果をまとめたものです。この論文はその間、基礎行動学研究室の諸先生方の御指導や激励を頂いて、完成しました。阿部純一先生や田山忠行先生をはじめ、基礎行動学研究室の諸先生方に心から感謝致します。

また本論文の実験に貴重な時間をさいて快く被験者を引き受けてくださった北海道大学文学部行動科学科の学生及び卒業生の皆様、大学院文学研究科の院生の皆様、および北海道大学山スキー部の皆様にはたいへんお世話になりました。どうもありがとうございました。特に以下の諸先輩、後輩の方々（順不同敬称略、邑本俊亮、小島治幸、服部雅史、枝沢壮一、和久津和洋、伊藤美由紀、伊藤直美、川崎健一郎、佐久間知子ジュリア、梶本淳、吉地厚、盛田知子、成瀬健、伊藤健一、高山治、開一夫、土屋孝文、桶野猛、懸田孝一、斉藤憲一、菅原利恵）に心から感謝致します。

1993年夏

著者

引用文献

Adelson, E. H. & Movshon, J. A. (1982). Phenomenal coherence of moving gratings. Nature (London), 300, 523-525.

Aguilar, M. & Stiles, W. S. (1954). Saturation of the rod mechanism of the retina at high levels of stimulation. Optica Acta, 1, 59-65.

相場覚 (1970). Stevensの新精神物理学. 大山正編 講座心理学4知覚, 東京: 東京大学出版会.

Aiba, T. S. & Stevens, S. S. (1964). Relation of Brightness to duration under light- and dark-adaptation. Vision Research, 4, 391-401.

Alpern, M. (1968). A note on visual latency. Psychological Review, 75, 260-264.

Alpern, M., & Moeller, T. (1977). The red and green cone visual pigments of deuteranomalous trichromacy. Journal of Physiology (London), 266, 647-675.

Alpern, M., & Pugh, E. N. Jr. (1977). Variation in the action spectrum of erythrolabe . Journal of Physiology (London), 266, 613-646.

Alpern, M., & Torii, S.(1968a). The luminosity curve of the protanomalous fovea. Journal of General Physiology, 52, 717-737.

Alpern, M., & Torii, S. (1968b). The luminosity curve of the deuteranomalous fovea. Journal of General Physiology, 52, 738-749.

Alpern, M., & Wake, T. (1977). Cone pigments in human deutan colour vision defects. Journal of Physiology (London), 266, 595-612.

Alpern, M. & Zwas, F. (1982). The wavelength variation of the directional sensitivityof the Stiles $\pi 1(\mu)$. Vision Research, 19, 1077-1087.

Alpern, M., Bastian, B & Moeller, T. (1982). In search of the elusive long-wave fundamental. Vision Research, 22, 627-634.

Anstis, S. M. (1970). Phi movement as a subtraction process. Vision Research, 10, 1411-1430.

Ashmore, J. F. & Falk, G. (1981). Photon-like signals following weak rhodopsin bleaches. Nature (London), 289, 489-491.

Banks, M. S., Geisler, W. S. & Bennett, P. J. (1987). The physical limits of grating visibility. Vision Research, 27, 1915-1924.

Bastian, B. L. & Fain, G. L. (1979). Light adaptation in toad rods: requirement for an internal messenger which is not calcium. Journal of Physiology (London), 297, 493-520.

Barlow, H. B. (1956). Retinal noise and absolute threshold. Journal of the Optical Society of America, 46, 634-639.

Barlow, H. B. (1958). Temporal & spatial summation in human vision at different background intensities. Journal of Physiology (London), 141, 337-350.

Barlow, H. B. (1964). Dark-adaptation: a new hypothesis. Vision Research, 4,

47-58.
Barlow, H. B. & Sparrock, J. M. B. (1964). The role of afterimage in the dark adaptation. Science (New York), 144, 1309-1314.
Barlow, H. B., FitzHugh, R. & Kuffler, S. W. (1957). Changes of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation. Journal of Physiology (London), 137, 338-354.
Baylor, D. A. (1987). Photoreceptor signals and vision. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 28, 39-49.
Baylor, D. A. & Hodgkin, A. L. (1974). Changes in time scale and sensitivity in turtle photoreceptors. Journal of Physiology, 242, 729-758.
Baylor, D. A., Fuortes, M.G.F. & O'Bryan, P. M. (1971). Receptive fields of cones in the retina of the turtle. Journal of Physiology, 214, 265-294.
Baylor, D. A., Matthews, G. & Yau, K. W. (1980). Two componets of electrical dark noise in toad retinal rod outer segments. Journal of Physiology (London), 309, 591-621.
Beauchamp, R. D. & Daw, N. W. (1972). Rod and cone input to single goldfish optic nerve fibers. Vision Research, 12, 1201-1212.
Bertulis, A. & Glezer, V. (1984). Colour-spatial vision. Intimate Journal of Psychophysiology, 2, 147-165.
Bender, M. B. & Bodies-Wollner, I. (1978). Visual dysfunction in optic tract lesions. Annuals of Neurology, 3, 187-193.
Bishop, H. P. (1966). Separetion thresholds for bar targets presented with colour contrast only. Psychonomic Science, 6, 293-294.
Blackwell, H. R. (1946). Contrast thresholds of the human eye. Journal of the Optical Society of America, 36, 624-643.
Blakemore, C. & Campbell, F. W. (1969). On the existance of neurones in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of the retinal images. Journal of Physiology, 203, 237-260.
Blakemore, C. & Sutton, P. (1969). Size adaptation: A new aftereffect. Science, 166, 245-247.
Blythe, I. M. (1984). Colour mechanisms in normal and defective human vision. Ph D. Thesis. University of London.
Bouman, M. A. & Walvauen, P. L. (1972). Color discrimination data. In Jameson, D. & Hurvich, L. M. (Eds.), Handbook of Sensory Phsiology Vol. VII/4, Visual Psychophysics, pp. 484-516, New York: Springer-Verlag Berlin-Heidelberg.
Bowen, R. W. (1981). Latencies for chromatic and achromatic visual mechanisms. Vision Research, 21, 1457-1466.
Bowmaker, J. K. (1977). The visual pigments, oil droplets and spectral sensitivity of the pigeon. Vision Research, 17, 1129-1138.
Bowmaker, J. K. & Dartnall, H. J. A. (1980). Visual pigments of rods and cones in a human retina. Journal of Physiology (London), 298, 501-511.

Bowmaker, J. K., Dartnall, H. J. A. & Mollon, J. D. (1980). Michrospectrophotometric demonstration of four classes of photoreceptor in an old world primate, Macaca fascicularis. Journal of Physiology (London), 298, 131-143.

Boynton, R. M. (1956). Rapid chromatic adaptation and the sensitivity functions of human color vision. Journal of the Optical Society of America, 63, 450-462.

Boynton, R. M. (1963). Contribution of threshold measurements to color discrimination theory. Journal of the Optical Society of America, 53, 165-178.

Boynton, R. M. (1972). Discrimination of homogeneous double pulses of light. Handbook of Sensory Physiology, chapter 9, 202-232. SpringerVerlag Berlin-Heidelberg: New York.

Boynton, R. M. (1974). The visual system: Environmental information. In Carterette, E. C. & Friedman, M. P. (Eds.), Handbook of perception, Vol. 1. New York: Academic press.

Boynton, R. M. (1978). Ten years of research with the minimally distinct border. Vision Research, 28, 841-856.

Boynton, R. M. (1979). Human Color Vision. Holt, Rinehart & Winston, New York.

Boynton, R. M. (1988). Colour vision. Annual Review of Psycology, 39, 69-100.

Boynton, R. M. & Baron, W. S. (1975). Sinusoidal flicker characteristics of primate cones in response to heterochromatic stimuli. Journal of the Optical Society of America, 65, 1091-1100.

Boynton, R. M. & Gordon, J. (1965). Bezold-Brucke hue shift mesured by color-naming technique. Journal of the Optical Society of America, 55, 78-86.

Boynton, R.M. & Kaiser, P. K. (1968). Vision: the additivity law made to work for heterochromatic photometry with bipartate fields. Science, 161, 366-368.

Boynton, R. M. & Wagner, M. (1961). Two-color threshold as test of color vision. Journal of the Optical Society of America, 51, 429-440.

Boynton, R. M., Ikeda, M. & Stiles, W. S. (1964). Interaction among chromatic mechanism as inferred from positive and negative increment threshold. Vision Research, 4, 87-117.

Boynton, R. M., Kandel, G. & Onley, J. W. (1959). Rapid chromatic adaptation of normal and dichromatic observer. Journal of the Optical Society of America, 49, 654-666.

Braddick, O. J. (1974). A short-range process in apparent motion. Vision Research, 14, 519-527.

Bradley, A., Switkes, E. K. & De Valois, K. (1988). Orientation and spatial frequency selectivity of adaptation to color and luminance gratings. Vision Research, 28, 841-856.

Bradley, A., Thibos, L. & Zhang, X. (1989). Luminance artifacts in the retinal images of isoluminant color-modulated stimuli: Effect of correcting axial

chromatic aberration. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 28, 92.
Breton, M. E. & Cowan, W. B. (1981). Deuteranomalous color matching in deuteranopic eye. Journal of the Optical Society of America, 71, 1220-1223.
Brill, M. H. & West, G. (1986). Chromatic adaptation and color constancy: a possible dichotomy. Color Research & Application, 11, 196-204.
Brindley, G. S. (1953). The effects on colour vision of adaptation to very bright lights. Journal of Physiology (London), 122, 332-350.
Brindley, G. S. (1954). The summation area of human colour receptive mechanisms at incremental threshold. Journal of Physiology (London), 124, 400-408.
Brown, J. L. (1965). Flicker and intermittent stimulation. In Graham, C.H.(Ed.), Vision and Visual perception (pp. 251-320). New York: Wiley.
Brown, P. K. & Wald, G. (1963). Visual pigment in human and monkey retinas. Nature (London), 200, 37-43.
Brown, P. K. & Wald, G. (1963). Visual pigment in single rods and cones of the human retina. Science (New York), 144, 37-43.
Brussell, E. M., Stober, S. R. & Bodinger, D. M. (1977). Sensory information and subjective contour. American Journal of Psychology, 90, 145-156.
Buchsbaum, G. & Gottschalk, A. (1983). Trichromacy, opponent colours coding and optimum information transmission in the retina. Proceeding of Royal Society of Britain, 220, 89-113.
Burkhardt, D. A., Hassin, G., Levine, J. S. & MacNichol, E. F. Jr. (1980). Electronical responses and photopigments of twin cones in the retina of the walleye. Journal of Physiology (London), 309, 215-228.
Campbell, F. W. & Gubisch, R. W. (1966). Optical quality of the human eye. Journal of Physiology (London), 186, 558-578.
Campbell, F. W. & Kulikowski, J. J. (1966). Orientational selectivity of the human visual system. Journal of Physiology (London), 187, 437-445.
Campbell, F. W. & Maffei, L. (1971). The tilt after-effect: A fresh look. Vision Research, 11, 833-840.
Campbell, F. W., Carpenter, R. H. S. & Levinson, J. (1969). Visibility of aperiodic patterns compared with that of sinusoidal gratings. Journal of Physiology (London), 204, 283-298.
Cavanagh, P. (1986). Distinguishing early from late visual processes. Bull. Psychonomics Society, 24, 291.
Cavanagh, P. (1987). Reconstructing the third dimention: Interactions between color, texture, motion, binocular,display and shape. Computer Vision, Graphics and Image Processing, 37, 171-195.
Cavanagh, P. (1989). Multiple analyses of orientation in the visual system. In Neural Mecanisms of Visual Perception.
Cavanagh, P. (1991). Vision in equiluminance. In Kulikowski, J.J., Walsh, V & Murray, I.J. (Eds.), Vision and Visual Dysfunction: Vol. 5 (pp.234-250).

London: Macmillan Press. Ltd.
Cavanagh, P. & Anstis, S. M. (1986). Brightness shift in drifting ramp gratings isplates a transient mechanism. Vision Research, 26, 899-908.
Cavanagh, P. & Anstis, S. M. (1991). Contribution of color to motion in normal and color-deficient observers. Vision Research, 31, 2109-2148.
Cavanagh, P. & Favreau, O. E. (1985). Color and luminance share a common motion pathway. Vision Research, 25, 1595-1601.
Cavanagh, P. & Leclerc Y. G. (1989). Shape from shadows. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 15, 3-27.
Cavanagh, P. & Ramachandram, V. S. (1988). Structure from motion with equiluminous stimuli. Annual meeting CPA Montreal.
Cavanagh, P., Anstis, S. M. & MacLeod, D. I. A. (1987a). Equiluminance: Spatial and temporal factors and the contribution of blue-sensitive cones. Journal of the Optical Society of America A, 4, 1428-1438.
Cavanagh, P., Anstis, S. M. & Mother, G. (1984a). Screening for colour blindness using optokinetic nystagmus. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 25, 463-466.
Cavanagh, P., Arguin, M. & Triesman, A. (1990). Effect of surface medium on visual search for orientation and size features. Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance, 20, 479-491.
Cavanagh, P., Boeglin, J. & Favreau, O. E. (1985). Perception of motion equiluminous kinematograms. Perception, 14, 151-162.
Cavanagh, P. S., Shioiri, S. & MacLeod, D. I. A. (1987). Is the achromatic form pathway based on brightness or luminance? Investigative Ophthalmology & Visual Science Supplement, 28.
Cavanagh, P., Tyler, C. W. & Favreau, O. E. (1984). Perceived velocity of moving chromatic gratings. Journal of the Optical Society of America A, 1, 893-899.
Cavonius, C. R. & Estevez, O. (1975). Contrast sensitvity of indivisual colour mechanisms of human vision. Journal of Physiology (London), 248, 649-662.
Cavonius, C. R. & Schumaker, A. W. (1966). Human visual acuity measured with coloured test objects. Science (New York), 152, 1276-1277.
Chapanis, A. (1944). Spectral saturation and its relation to color vision defects. Journal of Experimental Psychology, 34, 24-44.
Cicerone, C. M. & Green, D. G. (1978). Relation modulation sensitivities of the red green colour mechanisms. Vision Research, 18, 1593-1598.
Cicerone, C. M. & Green, D. G. (1980). Light adaptation within the receptive field centre of rad retinal ganglion cells. Journal of Physiology (London), 301, 517-534.
Comerford, J. P. (1974). Stereopsis with chromatic contours. Vision Research, 14, 975-982.

Copenhaver, R. M. & Gunkel, R. D. (1959). The spectral sensitivity of color defective subjects determined by electroretinography. Archta Ophthalmology, 62, 55-68.

Cornsweet, T. N. (1970). Visual perception. Orlando: Academic.

Cowan, W. B. (1983). An inexpensive scheme for calibration of a colour monitor in terms fo CIE standard coordinates. Computer Graphics, 17, 315-321.

Crescitelli, F. & Dartnall, H. J. A. (1953). Human visual purple. Nature (London), 172, 195-197.

Creutzfeldt, O. D., Lee, B. B. & Elepfandt, A (1979). A quantitative study of chromatic organization and receptive fields of cells in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. Experimental Brain Research, 35, 527-545.

Crone, R. A. (1959). Spatial sensitivity in color-defectve subjects and heterozygous carriers. American Journal of Ophthalmology, 48, 231-235.

Dain, S. J. & King-Smith, P. E. (1981). Visual threshold in dichromats and norma ls;the importance of post-receptoral processes. Vision Research, 21, 573-580.

Damasio, A. R., Yamada, T., Damasio, H. R., Corbett, J. & McKee, J. (1980). Central achromatopsia : Behavioral anatomic and physiologic aspects. Neurology, 30, 1064-1071.

Das, S. R. (1964). Foveal sensitivity for a protanope in relation to Stiles 'Blue' and 'green' mechanisms. Journal of the Optical Society of America, 54, 839-841.

Davila, K. D. & Geisler, W. S. (1991). The relative contributions of pre-neural factors to area summation in the fovea. Vision Research, 31, 1369-1380.

Daw, N. (1968). Colour-coded ganglion cells in the goldfish retina: Extension of their receptive fields by means of new stimuli. Journal of Physiology, 197, 567-592.

De Lange, H. (1958). Reseach into the dynamic nature of the human fovea: cortex systems with intermittent & modulated light. I. Attenuation characteristics with white and coloured light. Journal of the Optical Society of America, 48, 777-789.

De Monasterio, F. M. & Gouras, P. (1975). Functional properties of the rhesus monkey retina. Journal of Physiology (London), 251, 167-195.

De Monasterio, F. M., Schein, G. J. & McCrane, E. P. (1981). Staining of blue-sensitive cones of the macaque retina by a fluorescent dye. Science (New York), 213, 1278-1281.

Derrington, A. M. & Badcock , D. R. (1985). The low level motion system has both chromatic and luminance inputs. Vision Research, 25, 1874-1884.

Derrington, A. M., Krauskopf, J. & Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. Journal of Physiology (London), 357, 241-265.

Derrington, A. M. & Lennie, P. (1984). Spatial temporal contrast sensitivities of neurons in lateral geniculate nucleus of macaque. Journal of Physiology (London), 357, 219-240.

Desimone, R., Schein, S. J., Morgan, J. & Ungerleider, L. G. (1985). Contour, color, and shape analysis beyond the striate cortex. Vision Research, 25, 441-452.

De Valois, K. K. (1973). Phase- and color-specific adaptation. Doctoral dissertation, Indiana University, Bloomington, Indiana.

De Valois, K. K. (1978). Interactions among spatial frequency channels in the human visual system, In Frontiers in Visual Science, ed. Cool, S. J. & Smith, E. L., New York: Springer-Verlag.

De Valois, K. K. & Switkes, E. (1980). Spatial frequency specific interaction of dot patterns and gratings. Proceeding of Natural Academic Science USA, 77, 662-665.

De Valois, K. K. & Switkes, E. (1983). Simultaneous masking interactions between chromatic and luminance gratings. Journal of the Optical Society of America 73, 11-18.

De Valois, K. K. & Tootell, R. B. H. (1983). Spatial-frequency-specific inhibitation in cat striate cortex cells. Journal of Physiology (London), 336, 359-376.

De Valois, K. K., De Valois, R. L. & Yund, E. W. (1979). Responses of striate cortex cells to grating and checkerboard patterns. Journal of Physiology (London), 291, 483-505.

De Valois, R. L. (1965). Analysis and coding of color vision in the primate visual system. Cold spring Harbor Symposium Quant. Biol., 30, 567-579.

De Valois, R. L., Abramov I, & Jacobs, G. H. (1966). Analysis of response patterns of LGN cells. Journal of the Optical Society of America, 56, 966-977.

De Valois, R. L., Albrecht, D. G. & Thorell, L. G. (1982). Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. Vision Research, 22, 545-559.

De Valois, R. L. & De Valois, K. K. (1975). Neural coding of colour. In Handbook of Perception, Vol. V, Seeing. eds. Cartertte, E. C. & Friedman, M. P., NY: Academic Press, 117-166.

De Valois, R. L. & De Valois, K. K. (1988). Spatial Vision. Oxford: Oxford University Press.

De Valois, R. L. & Jacobs, G. H. (1968). Primate color vision. Science, 162, 533-540.

De Valois, R. L. & Pease, P. L. (1971). Contours and contrast: Response of monkey lateral geniculate nucleus cells to luminance and color figures. Science, 171, 694-696.

De Valois, R.L., Jacobs, G.H. & Abramov, I. (1964). Responses of single cells in visual system to shifts in the wavelength of light. Science, 146,1184-1186.

De Valois, R. L., Jacobs, G. H. & Jones, A. E. (1962). Effects of increments and decrements of light on neural discharge rate. Science, 136, 986-988.

De Valois, R. L., Morgan, H. & Snodderly, D. M. (1974). Psychophysical studies of monkey vision III. Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. Vision Research, 14, 75-81.

De Valois, R. L., Yund, E. W. & Hepler, N. (1982). The orientation and direction selectivity of cells in macaque visual cortex. Vision Research, 22,531-544.

De Valois, R. L., De Volois, K. K., Ready, J. & von Blanckensee, H. (1975). Spatial frequency tuning of macaque striate cortex cells. Associ. Research, Vision Ophthalmology, 15, 16.

De Valois, R. L., Morgan, H., Polson, M. C., Mead, W. R. & Hull, E. M. (1974). Psychophysical studies of monkey vision. I. Macaque luminosity and color vision tests. Vision Research, 14, 53-67.

De Valois, R. L., Smith, C. J., Kitai, S. T. & Karoly, A. J. (1958). Responses of single cells in different layers of the primate lateral geniculate nucleus to monochromatic light. Science, 127, 238-239.

De Valois, R. L., Snodderly, D. M., Yund, E. W. & Hepler, N. K. (1977). Responses of macaque lateral geniculate cells to luminance and color figures. Sensory Processes, 1, 244-259.

De Valois, R. L., Webster, M. A., De Valois, K. K. & Lingelbach, B. (1986) Temporal properties of brightness and color induction. Vision Research, 26, 887-897.

De Vries, H. L. (1946). On the basis sensation curves of the three-color theory. Journal of the Optical Society of America, 36, 121-127.

De Vries, H. L. (1948). The luminoisity curve of the eyes as determined by measurements with the flicker-photometer. Physica, 14, 319-348.

De Weert, C. M. M. (1979). Colour contours and stereopsis. Vision Research, 19, 555-564.

De Weert, C. M. M. & Sadza, K. J. (1983). New data concerning the contribution of colour differences to stereopsis. In Colour Vision: Physiology and Psychophysics. ed. Mollon, J. D. & Sharpe, L. T., London: Academic Press.

De Yoe, & Van Essen, D. C. (1988). Concurrent processing streams in monkey visual cortex. Trends Neuroscience, 11, 219-226.

Dowling, J. E. (1960). Chemistry of visual adaptation in the rat. Nature (London), 188, 114-118.

Dowling, J. E. (1963). Neural and photochemical mechanisms of visual adaptation in the rat. Journal of General Physiology, 46, 1287-1301.

Dowling, J. E. (1967). The site of visual adaptation. Science (New York), 155, 273-279.

Drum, B. (1983). Short-wavelength cones contribute to achromatic sensitivity. Vision Research, 23, 1433-1439.

D'Zmura, M. & Lennie, P. (1986). Mechanisms of color constancy. Journal of the Optical Society of America A, 3, 1662-1672.

Eisner, A. & MacLeod, D. I. A. (1980). Blue sensitive cones do not contribute to luminance. Journal of Optical Society of America, 70, 121-123.

Ejima, Y. & Takahashi, S. (1988a). Temporal integration of stimulus increments under chromatic adaptation: effects of adaptation level, wavelength and targe size. Vision Research, 28, 157-170.

Ejima, Y. & Takahashi, S. (1988b). Illusory contours induced by isoluminant chromatic patterns. Vision Research, 28, 1367-1377.

Elsner, A. (1978). Hue difference contours can be usedin processing orientation information. Perception & Psychophysics, 24, 451-456.

Eskew, R. T. & Boynton, R. M. (1987). Effects of field area and configration on chromatic and border discriminations. Vision Research, 27, 1835-1844.

Estevez, O & Cavonius, C. R. (1975). Flicker sensitivity of the human red and green color mechanisms. Vision Research, 17, 417-422.

Fach, C. & Shape, L. T. (1986). Assimilative hue shifts in color gratings depend on bar widths. Perception & Psychophysics, 40, 412-418.

Fain, G. L. (1976). Sensitivity of toad: dependence on wavelength and background. Journal of Physiology (London), 261, 71-101.

Farell, B. & Krauskopf, J. (1988). Influence of chromatic content on vernier thresholds. Investigative Ophthalmology & Visual Science Suppl., 29, 371.

Farell, B. & Krauskopf, J. (1989). Comparison of stereo and vernier offset thresholds for stimuli modulated chromatically and in luminance. Investigative Ophthalmology & Visual Science Suppl., 30, 129.

Favreau, O. E. & Cavanagh, P. (1981). Color and luminance: Independent frequency shifts. Science, 212, 831-832.

Finkelstein, M. A. & Hood, D. C. (1982). Opponent-color cell can influence detection of small, brief light. Vision Research, 22, 89-95.

Finkelstein, M. A. & Hood, D. C. (1984). Detection & Descrimination of small, brief light: variable tuning of opponent channels. Vision Research, 24, 175-181.

Flanagan, P., Cavanagh, P. & Favreau, O. E. (1990). Independent orientation-selective mechanisms for the cardinal directions of colour space. Vision Research, 30, 796-778.

Flitcroft, D. I. (1989). The interactions between chromatic aberration, defocus and stimulus chromaticity: implications for visual physiology and colorimetry. Vision Research, 29, 349-360.

Foly, J. M. & Legge, G. E. (1981). Contrast discrimination and near-threshold discrimination in human vision. Vision Research, 21, 1041-1053.

Foster, D. H. (1980). Opponency of red- and green-sensitive cone mechanisms in field spectral sensitvity measurements. Journal of Physiology, 298, 21.

Foster, D. H. (1981). Changes in field spectral sensitivities of red-, green- and blue-sensitive colour mechanisms obtained on small background fields. Vision Research, 21, 1433-1455.

Foster, D. H. & Snelgar, R. S. (1983). Test and field spectral sensitivites of colour mechanisms obtained on small white backgrounds: action of unitary opponent-color processes ? Vision Research, 23, 787-797.

Friedman, L. J., Thornton, J. E. & Pugh, E. N. Jr. (1985). Cone antagonism along visual pathways of red / green dichromats. Vision Research, 25, 1647-1654.

Friedman, L. J., Yim, M. h. & Pugh, E. N. Jr. (1984). Temporal integration of the $\pi 1$ / $\pi 3$ pathway in normal & dichromatic vision. Vision Research, 24, 743-750.

Frisby,J. P. (1979). Seeing: Illusion, Brain and Mind. Oxford: Oxford University Press.

Frome, F. S., Buck, S. L. & Boynton, R. M. (1981). Visibility of borders: separate and combined effects of color differences, luminance contrast, and luminance level. Journal of the Optical Society of America, 71, 145-150.

Frome, F. S. & Piantanida, T. P. & Kelly, D. H. (1982). Psychophysical evidence for more than two kinds of cone in dichromatic color blindness. Science, 215, 417-419.

舟川政美(1988). 実験制御技法とマシン語サブルーチン・プログラム集. 阿部純一編 パーソナルコンピュータによる心理学実験プログラミング, 東京: ブレーン出版.

舟川政美(1991). 視覚の時空間情報処理の初期過程に関する心理物理的研究 平成２年度博士論文 北海道大学文学部.

Fuortes, M. G. F. & Hodgkin, A. L. (1964). Changes in time scale & sensitivity in the ommatidia of Limulus. Journal of Physiology, 172, 239-263.

Georgeson, M. A. (1976). Psychophysical hallucinations of orientation and spatial frequency. Perception, 5, 99-112.

Glezer, V. D. (1965). The receptive fields of the retina. Vision Research, 5, 497-525.

Gorea, A. & Pappathomas, T. V. (1989). Motion processing by chromatic and achromatic visual pathways. Journal of the Optical Society of America A, 6, 590-602.

Gouras, P. (1974). Opponent color cells in different layers of foveal striate cortex. Journal of Physiology, 238, 583-607.

Gouras, P. (1984). Color vision. In Osborne, N.N. & Chader, G.I. (Eds.), Progress in Retinal Research, vol.3 (pp.227-261). Oxford: Pergamon Press Ltd.

Gouras, P. (1991a). Precortical physiology of color vision. In Gouras, P. (Ed.), Vision and Visual Dysfunction, vol.6(pp.163-178).London:Macmillan Pess Ltd.

Gouras, P. (1991b). Cortical mechanisms of color vision. In Gouras, P. (Ed.), Vision and Visual Dysfunction, vol.6(pp.179-197).London:Macmillan Pess Ltd.

Gouras, P & Kruger, J. (1979). Responses of cells in foveal visual cortex of the

monkey to pure colour contrast. Journal of Neurophysiology, 42, 850-860.
Gouras, P & Zrenner, E. (1979). Enhancement of luminance flicker by color-opponent mechanisms. Science, 205, 587-602.
Graham, C. H. (1965). Vision and Visual perception. Yew York: John Wiley.
Graham, C. H. & Hsia, Y. (1958). Spectral luminosity curves for a dichromatic eye and a normal eye in the same person. Proceeding of Natural Academic Science, 44, 46-49.
Graham, C.H., Brown, R.H. & Mote, F.A. (1939). The relative of size of stimulus and intensity in human eye. Journal of Experimental Psychology, 24,555-573.
Granger, E. M. & Heurtley, J. C. (1973). Visual chromaticity-modulation transfer function. Journal of Optical Society of America, 63, 1173-1174.
Green, D. G. (1969). Sinusoidal flicker characteristics of the color sensitive mechanisms of the eye. Vision Research, 9, 591-601.
Green, D. G. (1972). Visual acuity in the blue cone monochromat. Journal of Physiolgy, 222, 419-426.
Green, D. G., Dowling, J. E., Siegel, I. M. & Ripps, H. (1975). Retinal mechanisms of visual adaptation in the skate. Journal of General Physiology, 65, 483-502.
Green, D. M. & Swets, J. A. (1966). Signal detection theory and psychophysics. New York: Wiley.
Gregory, R. L. (1972). Cognitive contours. Nature, 238, 51-52.
Gregory, R. L. (1977). Vision with isoluminant colour contrast: 1. A projection technique and observations. Perception, 6, 113-119.
Gregory, R. L. (1979). Stereo vision and isoluminance. Proceeding or Royal Society London Britain, 204, 467-476.
Grinberg, D. L. & Williams, D. R. (1985). Stereopsis with chromatic signals from the blue-sensitive mechanism. Vision Research, 25, 531-537.
Grossberg, S. & Mingolla, E. (1985). Neural dynamics of form perception: Boundary completion, illusory figures and neon color spreading. Psychological Review, 92, 173-211.
Guillery, R. W., Polley, E. H. & Torrealba, F. (1982). The arrengement of axons to fiber diameter in the optic tract of the cat. Journal of Neuroscience, 2, 714-721.
Gustafsson, K-A., Bergstromm, S. S. & Jakobssen, T. (1988). Modurated illumination inducing three dimentional form. Perception, 17, A47.
Guth, S. L. (1965). Luminance addition: general considerations and some results at foveal threshold. Journal of the Optical Society of America, 55, 718-722.
Guth, S. L. (1967). Nonadditivity and inhibition among chromatic luminances at thresholds. Vision Research, 7, 319-328.
Guth, S. L. & Lodge, H. R. (1973). Heterochromatic additivity, foveal spectral

sensitivity, and a new color model. Journal of the Optical Society of America, 63, 450-462.

Guth, S. L., Donley, N. J. & Marroco, R. T. (1969). On luminance additivity and and related topics. Vision Research, 9, 537-576.

Guth, S. L., Massof, R. W. & Benzchawel, T. (1980). Vector model for normal and dichromatic vision. Journal of the Optical Society of America, 70, 197-212.

Hailman, J. P. (1977). Optical Signals. Indiana: Indiana University Press.

Hallet, P. E., Marriott, F. H. C. & Rodger, F. C. (1962). The relationship of visual threshold to retinal position and area. Journal of Physiology, 160, 364-373.

Halsey, R. M. & Chapanis, A. (1952). An experimental determination of some isochromaticity lines in color deficient vision. Journal of the Optical Society of America, 42, 722-739.

Hartline, H. K. (1934). Intensity and duration in the excitation of single photo-receptor units. Journal of Cellular and Comparative Physiology, 5, 229-247.

Heath, G. G. (1958). Luminosity curve of normal and dichromatic observer. Science, 128, 775-776.

Hecht, S. & Schlaer, S. (1936). The color vision of dichromats. Journal of General Physiology, 20, 57-93.

Hendricks, I. M. & Ruddock, K. H. (1982). Post-receptoral color vision mechanisms in congenital red-green anomalous trichromacy. Document of Ophthalmology Proceeding Series, 33, 311-314.

Hendricks, I. M., Ruddock, K. H. & Waterfield, V. A. (1982). Spectral sensitivity functions of post-receptoral responses in human vision. Journal of Physiology (London), 331, 17-33.

Hering, E. (1964). Outlines of a Theory of the Light Sense. transl. Hurvich, L. M. & Jemeson, D. Cambridge, MA: Harvard.

Hess, R. F., Mullen, K. T. & Zrenner, E. (1989). Human photopic vision with only short wavelength cones: post receptoral properties. Journal of Physiology, 417, 151-172.

Heywood, C. A. & Cowey, A. (1987). On the role of cortical area V4 in the discrimination of hue and pattern in the macaque monkeys. Journal of Neuroscience, 7, 2601-2616.

Heywood, C. A., Wilson, B. & Cowey, A. (1987). A case study of cortical color "blindness" with relatively intact achromatic discrimination. Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry, 50, 22-29.

Hilz, R. & Cavonius, C. R. (1970). Aquity with colour differences without brightness differences. Vision Reseach, 10, 1393-1398.

Hilz, R. & Cavonius, C. R. (1970). Wavelength discrimination measured with square wave grating. Journal of Optical Society of America, 60, 273-277.

Hilz, R., Huppman, G. & Cavonius, C. R. (1974). Influence of luminance contrast on hue discrimination. Journal of Optical Society of America, 64, 763-766.
Holliday, I. E. & Ruddock, K. H. (1983). Two spatio-temporal filters in human vision. I: Temporal and spatial frequency response characteristics. Biological Cybernetics, 47, 173-190.
Horton, J. C. & Hubel, D. H. (1981). A regular patchy distribution of cytochrome-oxidase staining in primary visual cortex of the macaque monkey. Nature, 292, 762-764.
Howarth, P. A. & Bradley, A. (1986). The longitudinal chromatic aberration of the human eye and its correction. Vision Research, 26, 361-366.
Hsia, Y & Graham, C. H. (1957). Spectral luminosity curves for protanopic, deuteranopic and normal subjects. Proceeding Natural Academic Science USA, 43, 1011-1019.
Hubel, D. H. & Livingstone, M. S. (1985). Complex unoriented cells in a subregion of primate area 18. Nature (London), 315, 325-327.
Hubel, D. H. & Livingstone, M. S. (1987). Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18. Journal of Neuroscience, 7, 3378-3415.
Hubel, D. M. & Wiesel, T. N. (1968). Receptive field and functional archtecture of monkey striate cortex. Journal of Physiology, 195, 215-243.
Hurvich, L. M. (1972). Color Vision Deficiencies. In Jameson, D. & Hurvich, L. M. (Eds.), Handbook of Sensory Phsiology Vol. VII/4, Visual Psychophysics, pp. 582-624, New York: Springer-Verlag Berlin-Heidelberg.
Hurvich, L. M. (1981). Color vision. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
Hurvich, L. M. & Jameson, D. (1955). Some quantitative aspects of an opponent-color theory-II. Brightness, saturation and hue in normal and dichromatic vision. Journal of the Optical Society of America, 45, 602-616.
Hurvich, L. M. & Jameson, D. (1957). An opponent-process theory of color vision. Psychological Review, 64, 384-404.
Hurvich, L. M. & Jameson, D. (1974). On the measurement of dichromatic neutral point. Acta Chromatica, 2, 207-216.
Hyvarinen, L. & Rovamo, J. (1981). Acquired blindness for achromatic stimuli. Documenta Ophthalmological Proceedings Series, 30, 94-99.
Ikeda, M. (1963). Study of interrelations between mechanisms at threshold. Journal of the Optical Society of America, 53, 1305-1313.
Ikeda, M. (1964). Further use of the summation index for the study of color vision. Journal of the Optical Society of America, 54, 80-94.
池田光男 (1980). 色彩工学の基礎 朝倉書店
Ingling, C. R. Jr. (1977). The spectral sensitivity of the opponent color channels. Vision Research, 17, 1083-1089.
Ingling, C. R. & Drum, B. A. (1973). Ratinal receptive fields: correlations bet-

ween psychophysics and electrophysiology. Vision Research, 13, 1151-1163.
Ingling, C. R. & Martinez-Ureigas, E. (1983a). The relationship between the spectral sensitivity and spatial sensitivity for the primate r-g X-cell channel. Vision Research, 12, 1495-1500.
Ingling, C. R. & Martinez-Ureigas, E. (1983b). The spatiochromatic signal of the r-g channel. In Colour Vision: Physiology and Psychophysics, ed. Mollon, J. D. & Sharpe, L. T. London: Academic Press.
Ingling, C. R. Jr. & Martinez-Uriegas, E.(1985). The spatio-temporal properties of the r-g X-cell channel. Vision Research, 25, 33-38.
Ingling, C. R. Jr. & Tsou, B. H. P. (1977). Orthogonal combination of the three visual channels. Vision Research, 17, 1075-1082.
Inui, T., Mimura, O. & Kani, K. (1981). Retinal sensitivity and spatial summation in the foveal and parafoveal regions. Journal of the Optical Society of America, 71, 151-154.
Jacobs, C. R. (1981). Comparative Colour Vision. New York: Academic Press.
Jaeger, W. & Kroker, K. (1952). Uber das Verhalten der Protanopen und Deuteranopen bie grossen Reizflachen. Klin. Mbl. Augenkeilk, 121, 445-449.
Jameson, D. & Hurvich, L. M. (1955). Some quontitative aspects of an opponent-color theory. Journal of the Optical Society of America, 45, 546-552.
Jameson, D. & Hurvich, L. M. (1972). Color adaptation: Sensitivity, contrast, after-images. In Jameson, D & Hurvich, L. M. (Eds.), Handbook of sensory physiology VII/4. New York: Springer-Verlag.
Jenkins, F. A. & White, H. E. (1976). Fundamentals of Optics. New York: McGraw-Hill.
Jordan, J. R. III, Geisler, W. S. & Bovik, A. C. (1990). Color as a source of information in the stereo correspondence process. Vision Research, 30, 1955-1970.
Julesz, B. (1971). Foundations of Cyclopean Perception. Chicago: University of Chicago Press.
Kaiser, P. K. (1988). Sensation luminance. A new name to distinguish CIE luminance from luminance dependent on an individual's spectral sensitivity. Vision Research, 28, 455-456.
Kaiser, P. K. (1991). Flicker as a function of wavelength and heterochromatic flicker photometry. In Kulikowski, J.J., Walsh, V & Murray, I.J. (Eds.), Vision and Visual Dysfunction: Vol. 5 (pp.171-190). London:Macmillan Press. Ltd.
Kaiser, P. K. & Boynton, R. M. (1985). Role of the blue mechanism in wavelength discrimination. Vision Research, 25, 523-530.
Kaneko, A. & Tachibana, M. (1983). Double color-opponent receptive fields of carp bipolar cells. Vision Research, 23, 381-388.
Kanizsa, G. (1979). Organization in Vision. New York: Praeger.

Kaplan, E. & Shapley, R. M. (1982). X and Y cells in the latenal geniculate nucleus of macaque monkeys. Journal of Physiology, 330, 125-143.
Katz, M. S. (1964). Brief flash duration. Vision Research, 4, 361-373.
川端康弘 (1985). 人間の視覚系における時間加重特性に関する実験的研究 昭和59年度卒業論文 北海道大学文学部.
川端康弘 (1988). 視覚系の時間的統合特性に関する心理物理的研究 昭和62年度修士論文 北海道大学文学部.
川端康弘 (1989). 視覚系の時間加重特性と色、明るさシステム: 輪郭線マスキング法による明るさメカニズムの感度低下 北海道心理学研究, 11, 35-42.
Kawabata, Y. (1990). Temporal integration properties for bichromatically mixed lights in color-anomalous vision. Color Research and Application, 15, 156-166.
Kawabata, Y. (1993a). Spatial integration in human vision with bichromatically mixed adaptation field. Vision Research (印刷中).
Kawabata, Y. (1993b). Spatial integration in vision with chromatic stimuli. Color Research and Application (印刷中).
Kawabata, Y. (1993c). Spatial integration with chromatic stimuli in dichromatic vision. Color Research and Application (審査中).
Kawabata, Y. (1993d). Temporal integration at equiluminace and chromatic adaptation. Vision Research (審査中).
Kawabata, Y. & Aiba, T. S. (1990a). R/G and Y/B opponent-color mechanisms revealed in temporal integration for bichromatically mixed lights. Color Research and Application, 15, 7-22.
Kawabata, Y. & Aiba, T. S. (1990b). Temporal integration properties of color defective vision measured by the critical durations for bichromatically mixed lights. In Ohta, Y. (Ed.), Colour Vision Deficiencies, Vol. 26 (pp. 61-65). Amsterdam: Kugler & Ghedini Publications.
川端康弘・三星宗雄 (1985). 視覚系における時間加重と反対色システム テレビジョン学会技報, 9, 13-18.
Kawabata, Y., Funakawa, M., Aiba, T. S. & Mitsuboshi, M. (1987). Color opponent characteristics of sub-additivity and temporal integration revealed with bichromatic test. Hokkaido Behavioral Science Report, Series P, No.19.
Kelly, D. H. (1962). Visual responses to time-dependent stimuli. IV. Effect of chromatic adaptation. Journal of the Optical Society of America, 52, 940-947.
Kelly, D. H. (1974). Spatio-temporal frequency characteristics of color-vision mechanisms. Journal of the Optical Society of America, 64, 983-990.
Kelly, D. H. (1975). Luminous and chromatic flickering pattern have opposite effects. Science, 188, 371-372.
Kelly, D. H. (1983). Spatiotemporal variation of chromatic and achromatic contrast thresholds. Journal of the Optical Society of America, 73, 742-750.

Kelly, D. H. & van Norren, D. (1977). Two band model of heterochromatic flicker. Journal of the Optical Society of America, 67, 1081-1091.

Kingdom, F. & Moulden, B. (1989) Border effects on brightness: A review of findings, models and issues. Spatial Vision, 3, 225-262.

King-Smith, P. E. (1975). Visual detection analysed in terms of luminance and chromatic signals. Nature, 255, 69-70.

King-Smith, P. E. (1991). Chromatic and Achromatic visual systems. In Gouras, P. (Ed.), Vision and Visual Dysfunction: Vol. 6 (pp. 22-42). London: Macmillan Press Ltd.

King-Smith, P. E. & Carden, D. (1976). Luminance and opponent-color contribution to visual detection and adaptation and to temporal and spatial integration. Journal of the Optical Society of America, 66, 709-717.

King-Smith, P. E. & Kranda, K. (1981). Photopic adaptation in the red-green spectral range. Vision Research, 21, 565-572.

King-Smith, P. E., Vingrys, A. J. & Benes, S. C. (1987). Visual thresholds with color video monitors. COLOR Research and Apprications, 12, 73-80.

Klein, S. A., Stromeyer, C. F.,III & Granz, L. (1974). The simultaneous spatial frequency shift: A dissociation between the detection and the perception of gratings. Vision Research, 14, 1421-1432.

Kleinschmidt, J. & Dowling, J. (1975). Intracellular recordinds from Gecko photoreceptors during light and dark adaptation. Journal of General Physiology, 66, 617-648.

Koffka, K. (1935). Principles of Gestalt Psychology. New York: Harcourt Brace.

Krauskopf, J. & Farrell, B. (1991). Vernier acuity:effects of chromatic content, blur and contrast. Vision Research, 31, 735-750.

Krauskopf, J. & Mollon, J. D. (1971). The independence of the temporal integration properties of the individual chromatic mechanisms in the human eye. Journal of Physiology, 219, 611-623.

Krauskopf, J., Williams, D. R. & Heeley, D. W. (1982). Cardinal directions of color space. Vision Research, 22, 1123-1131.

Kruger, J. (1977). Stimulus dependent colour specificity of monkey lateral geniculate neurons. Experimental Brain Research, 30, 297-311.

Lamer, E.S., Hecht, S., Shlaer, S. & Hendley, C.D. (1947). Size, shape and contrast in detection of targets by day light vision-I. Data and analytical description. Journal of the Optical Society of America, 37, 531-545.

Lamer, E.S., Hecht, S., Hendley, C.D. & Shlaer, S. (1948). Size, shape and contrast in detection of targets by day light vision-II. Frequency of seeing and the quantum theory of cone vision. Journal of the Optical Society of America, 38, 741-755.

Lamb, T. D. (1980). Spontaneous quantal events induced in the toad rods by pigment bleaching. Nature (London), 287, 349-351.

Lamb, T. D. (1981). The involvement of rod photoreceptors in dark adaptation. Vision Research, 21, 1773-1782.

Lamb, T. D., McNaughton, P. A. & Yau, K. W. (1981). Spatial spread of activation and background desensitization in rod outer segments. Journal of Physiology (London), 319, 463-496.

Land, E. H. (1964). The Retinex. American Science, 52, 247-264.

Land, E. H. (1977). The retinex theory of color vision. Science, 237, 108-128.

Land, E. H. (1983). Color vision and natural image. III. Recent advances in the retinex theory and some implications for cortical computations. Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A., 80, 5163-5169.

Land, E. H. & McCann, J. J. (1971). Lightness and retinex theory. Journal of the Optical Society of America, 61, 1-11.

Larimer, J., Krantz, D. H. & Cicerone, C. M. (1974). Opponent-process additivity I: Red/Green equilibiria. Vision Research, 14, 1127-1140.

Lee, B. B., Martin, P. R. & Valberg, A. (1988). The Physiological basis of heterochromatic flicker photometry demonstrated in the ganglion cells of the macaque retina. Journal of Physiology, 404, 323-347.

Lee, J. & Stromeyer, C. F., III (1989). Contribution of human short wave cones to luminance and motion detection. Journal of Physiology, 563-593.

Le Grand, Y. (1966). In Form, Space and VIsion. Transl. Millidot, M. & Heath, G. G. revised ed. Chapter 1. Bloomington: Indiana University Press.

Le Grand, Y. (1968). Light Color and Vision. Chapman and Hall: London.

Lehmann, A. (1904). Die Irradiation als Ursache geometrisch-optischer Tauschungen. Pflugers Arch. ges. Physiol. CIII.

Lennie, P. (1981). The physiological basis of variations in visual latency. Vision Research, 21, 815-824.

Lennie, P. (1984a).Recent developments in the physiology of color vision. Trends in Neuroscience, 7, 243-248.

Lennie, P. (1984b). Temporal modulation sensitivities of red- and green- sensitive cone systems in dichromats. Vision Research, 24, 1995-1999.

Lennie, P., Derrington, A. & Krauskopf, J. (1982). Spatio-chromatic properties of neurones in the macaque's LGN. Investigative Ophthalmology & Visual Science (Suppl.), 22, 10.

Lennie, P. & D'Zmura, M. (1988). Mechanisms of color vision. CRC Critical Review of Neurobiology, 3, 333-400.

Lennie, P., Krauskopf, J. & Sclar, G. (1990). Chromatic mechanisms in the striate cortex of the macaque. Journal of Neuroscience, 10, 649-669.

Lie, I. (1981). Visual detection and resolution as a function of adaptation and glare. Vision Research, 21, 1793-1797.

Liebmann, S. (1927), Ueber das Verhalten farbiger Formen bei Helligkeitsgleichheit von Figur und Grund. Psychologische Forschung, 9, 300-353.

Lillywhite, P. G. (1978). Coupling between locust photoreceptors revealed by a study on quantum bumps. Journal of Comparative Physiology, 125, 13-27.

Lipetz, L. E. (1985). Some neuronal cicuits of the turtle retina. In Fein, A. & Levine, J. S. (Eds.), The Visual System, pp.107-132. New York: Alan R. Liss.

Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1984). Anatomy and Physiology of a color system in the primate visual cortex. Journal of Neuroscience, 4, 309-356.

Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1987a). Connections between layer 4B of area 17 and the thick cytochome oxidase stripes of area 18 in the squirrel monkey. Journal of Neuroscience, 7, 3371-3377.

Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1987b). Psychophsical evidence for separate channels for the perceptions of form, color, movement and depth. Journal of Neuroscience, 7, 3416-3468.

Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1988). Segregation of form, color, movement and depth: anatomy, physiology and perception. Science, 240, 740-750.

Logothetis, N. K. & Charles, E. R. (1988). Monkey pursuit eye movements (PEM) in response to moving isoluminant stimuli. Investigative Ophthalmology & Visual Science Supp., 29, 328.

Logothetis, N. K., Schiller, P. H., Charles, E. R. & Hurlbert, A. C. (1989). Perceptual deficits and the role of color-opponent and broad-band channels in vision. Science, 247, 214-217.

Lu, C. & Fender, D. H. (1972). The interaction of color and luminance in stereoscopic vision. Investigative Ophthalmology, 11, 482-490.

MacLeod, D. I. A. & Hayhoe, M. (1974). Three pigments in normal and anomalous color vision. Journal of the Optical Society of America, 64, 92-96.

MacLeod, D. I. E. & Lennie, P. (1976). Red-green blindness confined to one eye. Vision Research, 16, 691-702.

MacNichol, E. F. Jr. (1964). Three-pigment color vision. Scientific America, 211, 48-56.

Maffei, L., Fiorentini, A. & Bisti, S. (1973). Pattern selective adaptation in visual cortical neurones. Science, 182, 1036-1038.

Maksimova, E. M., Maksimova, V. V. & Orlov, O. Yu. (1966). Amplified interaction between the signals from cell receptors and sources of S-potentials. Biofizika, 11, 472-477.

Marc, R. E. & Sperling, H. G. (1977). Chromatic organization of primate cones. Science (New York), 196, 454-456.

Marks, W. B. (1965). Visual pigments of single gold-fish cones. Journal of Physiology, 178, 14-32.

Marks, W. B., Dobelle, W. H. & MacNichol, E. F. (1964). Visual pigments of single primate cones. Science, 143, 1181-1183.

Marr, D. (1982). Vision. San Francisco: W. H. Freeman.

Martinez-Uriegas, E. & Kelly, D. H. (1989). Chromatic and achromatic parvo chan-

nels. Investigative Ophthalmology & Visual Science Suppl., 30, 128.
Massof, R. W. & Bailey, J. E. (1976). Achromatic points protanopes and deuteranopes. Vision Research, 16, 53-57.
Matin, L. (1968). Critical duration, the differential luminance threshold, critical flicker frequency and visual adaptation: a theoretical treatment. Journal of the Optical Society of America, 58, 404-415.
Maunsell, J. H. & Van Essen, D. C. (1983). Functional properties of neuronsin middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interactions and sensitivity to binocular disparity. Journal of Neuroscience, 49, 1148-1167.
Maunsell, J. H. R. & Newsome, W. T. (1987). Visual processing in monkey extrastriate cortex. Annual Review of Neuroscience, 10, 363-401.
McCann, J. J. & Houston, K. L. (1983). Color sensation, color perception and mathematical models of colour vision. In Colour Vision: Physiology and Psychophisics. ed. Mollon, J. D. & Sharpe, L. T. London: Academic Press.
McCann, J. J., McKee, S. P. & Taylor, T. H. (1976). Quantitative studies in retinex theory. A comparison between theoretical predictions and observed responses to the 'Colour Mondrian' experiments. Vision Research, 16, 445-458.
McIlhagga, W., Hine, T., Cole, G. R. & Snyder, A. W. (1990). Texture segregation with luminance and chromatic contrast. Vision Research, 30, 489-498.
McKeon, W. M. & Wright, W. D. (1940). The characteristics of protanomalous vision. Proceeding of Physical Society, 52, 464-479.
Michael, C. R. (1978). Color vision mechanisms in monkey striate cortex: dual-opponent cells with concentric receptive fields. Journal of Neurophysiology, 41, 572-588.
Miller, S. S. (1972). Psychophysical estimats of visual pigments densities in red-green dichromats. Journal of Physiology, 223, 89-107.
Mitarai, G., Asano, T. & Miyake, Y. (1974). Identification of five types of S-ptential and their corresponding generating sites in the horizontal cells of the carp retina. Japanese Journal of Ophthalmology, 18, 161-176.
Mitchell, D. E. & Rushton, W. A. H. (1971a). Visual pigments in dichromats. Vision Research, 11, 1033-1043.
Mitchell, D. E. & Rushton, W. A. H. (1971b). The red-green pigments in normal vision. Vision Research, 11, 1045-1056.
Mitsuboshi, M. (1984). A temporal factor affecting field facilitation: Latency of the opponent-color system for depolarization. Journal of Japanese Psyconomic Science, 3, 9-15.
Mitsuboshi, M. (1985). Test additivity at visual threshold as a function of exposure duration. Journal of Japanese Psychological Research, 27, 89-96.
三星宗雄・長谷川敬 (1987). 色覚 (pp.170-247), 色彩の事典. 川上元郎・児玉晃・富家直 (編) 朝倉書店.

Mitsuboshi, M., Kawabata, Y. & Aiba, T. S. (1987a). Color-opponent characteristics revealed in temporal integration time. Vision Research, 27, 1197-1206.

Mitsuboshi, M., Funakawa, M., Kawabata, Y. & Aiba, T. S. (1987b). Temporal integration in human vision and the opponent-color system. Vision Research, 27, 1187-1195.

Mollon, J. D. (1977). The oddity of blue. Nature, 268, 587-588.

Mollon, J. D. (1979). The theory of colour vision. In Connolly, K. (Ed.), Psychology Survey No. 2, PP. 128-50. London/Boston: Allen & Unwin.

Mollon, J. D. (1982). Color vision. Annual Review of Psychology, 33, 41-85.

Mollon, J. D. (1989). 'tho' she kneel'd in that place where they grew…' The uses and origins of primate colour vision. Journal of Experimental Biology, 146, 21-38.

Mollon, J. D. & Krauskopf, J. (1973). Reaction time as a measure of the temporal responese properties of indivisual colour mechanisms. Vision Research, 13, 27-40.

Mollon, J. D. & Polden, P. G. (1977). Further anomalies of the blue mechanisms. Investigative Ophthalmology & Visual Science, Suppl., 16, 140.

Mollon, J. D., Newcombe, F., Polden, P. G. & Ratcliff, G. (1980). On the presence of three cone mechanisms in a case of total achromatopsia. In Verriest, G (Ed.), Color Vision Deficiencies, pp. 130-135. Bristol: A. Hilger.

Moorhead, I. R. (1985). Human colour vision and natural images. In Colour in Information Technology and Information Display. eds. Institution of Electroic and Radio Engineers, Publication Number 61, 21-25. Ipswich, England: Alderman.

Moreland, J. D. (1982). Spectral sensitivity measured by motion photometry. In Colour Deficiencies VI, ed. Verriest, G., 61-66. The Hague: Junk.

Morgan, M. & Aiba, T. S. (1985). Positional acuity with chromatic stimuli. Vision Research, 25, 689-695.

Morgan, M. J. & Moulden, B. (1986). The Munsterberg figure and twisted cords. Vision Research, 26, 1793-1800.

Morland, A. B. & Ruddock, K. H. (1990). Observers differneces in the spectral characteristics of the deuteranope's red sensitive response mechanisms correlate with light absorption in the macular pigment. Journal of Physiology, 420, 108.

Movshon, J. A. & Lennie, P. (1979). Neural correlates of perceptual adaptation to gratings. Nature, 278, 850-852.

Mullen, K. T. (1985). The contrast sensitivity of human colour vision to red-green and blue-yellow chromatic gratings. Journal of Physiology, 359, 381-409.

Mullen, K. T. (1987). Spatial influences on colour opponent contributions

to pattern detection. Vision Research, 27, 829-839.
Mullen, K. T. (1990). The chromatic coding of space. In Blakemore, C. (Ed.), Vision: coding and efficiency, (pp.150-158). New York: Cambridge University Press.
Mullen, K. T. (1991). Colour vision as a post- receptoral spacialization of the central visual field. Vision Research, 31, 119-130.
Mullen, K. T. & Baker, C. L. (1985). A motion aftereffect from an isoluminant stimulus. Vision Research, 25, 685-688.
Mullen, K. T. & Kingdom, F.A.A. (1991). Color contrast in form perception. In Gouras, P. (Ed.), Vision and Visual Dysfunction, vol.6 (pp.198-217). London: Macmillan Pess Ltd.
Mulligan, J. B. & Krauskopf, J. (1983), Vernier acuity forchromatic stimuli. Investigative Ophthalmology & Visual Science Suppl., 23, 276.
Murasugi, C. M. & Cavanagh, P. (1988). Anisotropy in the chromatic channel. Spatial Vision, 281-291.
Nagy, A. L. (1980). Large-field substitution Rayleigh matches of dichromats. Journal of the Optical Society of America, 70, 778-784.
Nagy, A. L. (1982). Homogeneity of large-field color matches in congenital red-green color deficients. Journal of the Optical Society of America, 72, 571-577.
Nagy, A. L. & Boynton, R. M. (1979). Large-field color naming of dichromats with rods bleached. Journal of the Optical Society of America, 69, 1259-1265.
Nagy, A. L. & Purl, K. F. (1987). Color discrimination and neural coding in color deficients. Vision Research, 27, 483-489.
Naka, K. I. & Rushton, W. A. H. (1966). An attempt to analyse colour reception by electrophysiology. Journal of Physiology (London), 185, 587-599.
Naka, K. I. & Rushton, W. A. H. (1968). S-potential and dark adaptation in fish. Journal of Physiology (London), 194, 259-269.
Nakayama, K., Shimojo, S. & Ramachandran, V. S. (1990). Transparency: Relation to depth, subjective contours, and neon color speading. Perception.
Nathans, J., Thomas, D. & Hogness, D. S. (1986). Molecular genetics of human color vision; the genes encoding blue green and red pigments. Science, 232, 193-202.
Nelson, J. H., (1938). Anomalous trichromatism & its relation to normal trichromatism. Proceeding of Physical Society, 50, 661-702.
Nimeroff, I. (1970). Deuteranopic convergence point. Journal of the Optical Society of America, 60, 966-969.
Nishihara, H. K. & Poggio, T. (1982). Hidden cues in random line stereograms. Nature, 300, 347-349.
Noorlander, C., Heuts, M. J. & Koenderik, J. J. (1981). Sensitivity to spatio-temporal combined luminance and chromaticity contrast. Journal of the

Optical Society of America, 71, 453-459.
Nuberg, N. D. & Yustova, E. E. (1958). Researches on dichromatic vision and the spectral sensitivity of the receptors of trichromats. In Visual Problems of Color. National physical Laboratory Sym. 8, Vol.2, 475-486, London: H. M. Stationery Office.
Nunn, B. J. (1978). An investigation into the spectral characteristics of meta-contrast phenomena and of adaptation effects in human vision. PhD. thesis: University of London.
Nunn, B. J. & Ruddock, K. H. (1978). Effects of adaptation to bright lights on anomalous trichromatic color matches. Mod. Probl. Ophthalmol., 19, 218-221.
Owen, W. G. (1972). Spatial-temporal integration in the human preipheral retina. Vision Research, 12, 1011-1026.
Pantle, A. & Sekuler (1968). Size detecting mechanisms in human vision. Science, 162, 1146-1148.
Pasternak, T. & Merigan, W. (1981). The luminance dependence of spatial vision in the cat. Vision Research, 21, 1333-1340.
Patmos, P. & van Norren, D. (1975). Cone systems interaction in single neurons of lateral geniculate nucleus of the monkey. Vision Research, 15, 617-619.
Peichl, L. & Wassle, H. (1979). Size, scatter and coverage of ganglion cell receptive fields center in the cat retina. Journal of Physiology, 291, 117-141.
Perry, V. H., Oehler, R. & Cowey, A. (1984). Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. Neuroscience, 25, 217-224.
Piantanida, T. P., & Sperling, H. G. (1973a). Isolation of a third chromatic mechanism in the protanomalous observer. Vision Research, 13, 2033-2047.
Piantanida, T. P., & Sperling, H. G. (1973b). Isolation of a third chromatic mechanism in the deuteranomalous observer. Vision Research, 13, 2049-2058.
Pitt, F. H. G. (1935). Characteristics of dichromatic vision, with an appendix on anomalous trichromatic vision. Great Britain Medical Research Council, Special Report Series, No. 200.
Pitt, F. H. G. (1944). The nature of normal trichromatic & dichromatic vision. Proceeding of Royal Society of Biology, 132, 101-117.
Poeppel, D. E. & Logothetis, N. K. (1990). Stereopsis in monkeys with achromatic random dot stereograms(RDS). Investigative Ophthalmology & Visual Science, Suppl., 31, 89.
Poggio, G. F. & Poggio, T. (1984). The analysis of stereopsis. Annual Review of Neuroscience, 7, 379-412.
Polden, P. & Mollon, J. D. (1977). Further anomalies of the blue mechanism. Annual Meeting ARVO, Sarasota, Florida.
Polden, P. & Mollon, J. D. (1980). Reversed effect of adapting stimuli on visual sensitivity. Proceeding of Royal Society (London) Series B210, 235-72.

Polyak, S. (1957). The Vertebraste Visual System. Chicago: University of Chicago Press.

Porkorny, J. & Smith, V. C. (1972). Luminosity and CFF in deuteranopes and protanopes. Journal of the Optical Society of America, 62, 111-117.

Porkorny, J., Moreland, J. D. & Smith, V. C. (1975). Photopigments in anomalous trichromats. Journal of the Optical Society of America, 65, 1522-1524.

Powell, I. (1981). Lenses for correcting chromatic aberration of the eye. Appl. Opt., 20, 4155-4157.

Pugh, E. N. Jr. (1976). The nature of the $\pi 1$ colour mechanism of W. S. Stiles. Journal of Physiology, 257, 713-747.

Pugh, E. N. Jr. & Larimer, J. (1978). The relationship of Stiles's $\pi 1$ & $\pi 3$ color mechanisms to the site of blue/yelllow hue cancellation. Annual Meeting ARVO, Sarasota, Florida.

Pugh, E. N. Jr. & Larimer, J. (1980). Test of the identity of the site of blue/yellow hue cancellation and the site of chromatic antagonism in the $\pi 1$ pathway. Vision Research, 20, 779-788.

Pugh, E. N. Jr. & Mollon, J. D. (1979). Atheory of the $\pi 1$ & $\pi 3$ color mechanisms of Stiles. Vision Research, 19, 293-312.

Ramachandran, V. S. (1987). Interation between colour and motion in human vision. Nature, 328, 645-647.

Ramachandran, V. S. & Gregory, R. (1978). Does colour provide an input to human motion perception ? Nature, 275, 55-56.

Ramachandran, V. S. & Sriram, S. (1972). Stereopsis generated with Julesz patterns in spite of rivalry imposed by colour filters. Nature, 237, 347-348.

Ramachandran, V. S., Madhusudhan, R. V., Sriram, S. & Vidyasagar, T. R. (1973). The role of colour perception and 'pattern' recognition in stereopsis. Vision Research, 13, 505-509.

Ratliff, F., Knight, B. W., Toyoda, J. & Hartline, H. K. (1967). Enhancement of flicker by lateral inhibition. Science, 158, 392-393.

Reese, B. E. & Cowey, A. (1988). Segregation of functionally distinct axons in the monkeys optic tract. Nature, 337, 350-357.

Reese, B. E. & Guillery, R. W. (1987). Discrimination of axons according to diameter in monkeys optic tract. Journal of Comparative Neurology, 260, 453-460.

Regan, D. & Tyler, C. W. (1971). Temporal summation and its limits for wavelength changes: Analog of Bloch's law for color vision. Journal of the Optical Society of America, 42, 626-630.

Richards, W (1967). Apperent modifiability of receptive field during accommodation and convergence and a model for size constancy. Neuropsychologica, 5, 63-72.

Rivest, J., Cavanagh, P. & Saida, S. (1990). Perception of depth from motion parallax at equiluminance. Investigative Ophthalmology & Visual Science

suppl., 31, 89(A).
Rock, I. & Anson, R. (1979). Illusorycontours as the solution to a problem. Perception, 8, 655-681.
Romeskie, M. (1978). Chromatic opponent-response functions of anomalous trichromats. Vision Research, 18, 1521-1532.
Romeskie, M. & Yager, D. (1978). Psychophysical measures and theoretical analysis of dichromatic opponent-response functions. Modern Problem of Ophthalmology, 19, 212-217.
Rouf, J. A. J. (1972). Dynamic properties of vision. II. Theoretical relationships between flicker and flash thresholds. Vision Research, 12, 279-292.
Rouse, R. O. (1952). Color & the intensity-time relation. Journal of the Optical Society of America, 42, 626-630.
Rubin, J. M. & Richards, W. A. (1982). Color vision and image intensities: When are changes material ? Biological Cybernetics, 45, 215-226.
Ruddock, K. H. (1963). evidence for macular pigmentation from colour matching data. Vision Research, 3, 417-429.
Ruddock, K. H. (1965). The effect of age upon color vision. II Change with age in light transmission of the ocular media. Vision Research, 5, 47-58.
Ruddock, K. H. (1971). Parafoveal colour vision responses of four dichromats. Vision Research, 11, 143-156.
Ruddock, K. H. (1991). Psychophysics of inherited colour vision deficiencies. In Foster, D. H. (Ed.), Vision and Visual Dysfunction: Vol. 7 (pp. 4-37). London: Macmillan Press Ltd.
Ruddock, K. H. & Naghshineh, S. (1974). Mechanisms of red-green anomalous trichromacy: hypothesis and analysis. Modern Problem of Ophthalmology, 13, 210-214.
Rushton, W. A. H. (1961a). Dark-adaptation and the regeneration of rhodopsin. Journal of Physiology (London), 156, 166-178.
Rushton, W. A. H. (1961b). Rhodopsin measurement and dark-adaptation in a subject deficient in cone vision. Journal of Physiology (London), 156, 193-205.
Rushton, W. A. H. (1963). A cone pigment in the protanope. Journal of Physiology (London), 168, 345-359.
Rushton, W. A. H. (1965a). A foveal pigment in the deuteranope. Journal of Physiology (London), 176, 24-37.
Rushton, W. A. H. (1965b). The rod dark adaptation curve mesured above cone threshold. Journal of Physiology (London), 181, 641-644.
Rushton, W. A. H. (1965c). The Ferrier Lecture, 1962, Visual adaptation. Proceedings of the Royal Society of London B, 162, 20-46.
Rushton, W. A. H. (1965). Visual adaptation. Proceeding of Royal Society of Britain, 162, 20-46.

Rushton, W. A. H. (1969). Light and dark adaptation of the retina. In The Retina ed, Straatsma, B. R. Berkeley: University of California.

Rushton, W. A. H. (1970). Pigments in anomalous colour vision. British Medical Bulletin, 26(2), 179-181.

Rushton, W. A. H. (1972). Pigments and signals in colour vision. Journal of Physiology (London), 220, 1-31.

Rushton, W. A. H. & Baker, H. D. (1964). Red/green sensitivity in normal vision. Vision Research, 4, 75-85.

Rushton, W. A. H., Powell, D. S. & White, K. D. (1973a). Exchange thresholds in dichromats. Vision Research, 13, 1993-2002.

Rushton, W. A. H., Powell, D. S. & White, K. D. (1973b). Pigments in anomalous trichromats. Vision Research, 13, 2017-2031.

Rushton, W. A. H., & Westheimer, G (1962). The effect upon the rod threshold of bleaching neighbouring rods. Journal of Physiology (London), 164, 318-329.

Russell, P. W. (1979). Chromatic input to stereopsis. Vision Research, 19, 831-834.

Sakitt, B. (1971). Configuration dependence of scotopic spatial summation. Journal of Physiology, 216, 513-529.

Saunders, R.M. (1975). The critical duration of temporal summation in the human central fovea. Vision Research, 15, 699-703.

Schade, O. H. (1958). On the quality of color-television images and the perception of color detail. Journal of Society of Motion Picture Television Engineers, 67, 801-809.

Schapley, R. & Enroth-Cugell, C. (1984). Visual adaptation and retinal gain controls. In Progress in Retinal Research, ed. Osbourne, N. N. & Chader, G. J., 263-346. Oxford: Pergamon Press.

Scheibner, H. M. O. & Boynton, R. M. (1968). Residual red-green discrimination in dichromats. Journal of the Optical Society of America, 58, 1151-1158.

Schiller, P. H. & Colby, C. L. (1983). The responses of single cells in the lateral geniculate nucleus of the rhesus monkey to color and luminance contrast. Vision Research, 23, 1631-1641.

Schiller, P. H., Logothetis, N & Charls, E. (1990). The role of the color-opponent and roadband channels in vision. Visual Neuroscience.

Schiller, P. H. & Malpeli, J. (1977). Properties and tectal projections of monkey retinal ganglion cells. Journal of Neurophysiology, 40, 428-445.

Shapley, R. (1990). Visual sensitivity and parallel retinocortical channels. Annual Review of Psychology, 41, 635-658.

Shapley, R. & Enroth-Cugell, C. (1984). Visual adaptation and retinal gain controls. In Osborne, N.N. & Chader, G.J. (Eds.), Progress in Retinal Research: Vol.3 (pp.263-346). Oxford: Pergamon Press.

Shapley, R. & Kaplan, E. (1989). Responses of magnocellular LGN neurons and M

retinal ganglion cells to drifting heterochromatic gratings. Investigative Ophthalmology & Visual Science Suppl., 30, 323.

Shapley, R. & Perry, V. H. (1986). Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. Trend in Neuroscience, 9, 229-235.

Sharpe, L. T., Fach, C. & Nordby, K. (1988). Temporal summation in the achromat. Vision Research, 28, 1263-1269.

Shipp, S. D., & Zeck, S. (1984). Specificity of connection is related to cytochrome oxidase architecture in area V2 of macaque monkey. Journal of Physiology, 353, 23-51.

Shipp, S.D., & Zeck, S. (1985). Segregation of pathways leading from area V2 to area V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. Nature, 315, 322-325.

Sigel, C. & Brousseau, L. (1982). Pi-4: adaptation of more than one class of cone. Journal of the Optical Society of America, 72, 237-246.

Sigel, C. & Pugh, E. N. Jr. (1980). Stiles's $\pi 5$ color mechanism: Tests of field displacement and field additivity hypothesis. Journal of the Optical Society of America, 70, 71-81.

Sloan, L. L. (1954). Cogenital achromatopsia: a report of 19 cases. Journal of the Optical Society of America, 44, 117-128.

Smith, V. C., Bowen, R. W. & Pokorny, J. (1984). Threshold temporal integration of chromatic stimuli. Vision Research, 24, 653-660.

Smith, V. C. & Pokorny, J. (1975). Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. Vision Research, 15, 161-171.

Smith, V. C. & Pokorny, J. (1977). Large-field trichromacy in protanopes and deuteranopes. Journal of the Optical Society of America, 67, 213-220.

Snelger, R. S., Foster, D. H. & Scase, M. O. (1987). Isolation of opponent-colour mechanisms at increment threshold. Vision Research, 27, 1017-1027.

Sperling, H. G. (1960). Case of tritanopia with implications for trichromatic model of color reception. Journal of the Optical Society of America, 50, 156-163.

Sperling, H. G. & Harwerth, R. S. (1971). Red-green cone interactions in the increcment-threshold spectral sensitivity of primate. Science, 172, 180-184.

Sperling, H. G. & Jolliffe, C. L. (1965). Intensity-time relationship at threshold for spectral stimuli in human vision. Journal of the Optical Society of America, 55, 191-199.

Sperling, H. G. & Sondhi, M. M. (1968). Model for luminance discrimination and flicker detection. Journal of the Optical Society of America, 58, 1133-1145.

Sternheim, C. E., Stromeyer, C. F. & Khoo, M. C. K. (1979). Visibility of chromatic flicker upon spectrally mixed adapting fields. Vision Research, 19, 175-183.

Sternheim, C. E., Stromeyer, C. F. & Spillmann, L. (1978). Increment thresholds:

sensitization produced by hue differences. Visual Psychophysics and Physiology. New York: Academic, 209-220.
Stiles, W. S. (1939). The directional sensitivity of the retina and the spectral sensitivities of the rods & cones. Proceeding of Royal Society of Biology, 127, 64 -105.
Stiles, W. S. (1946). A modified Helmholz line element in brightness color space. Proceeding of Phys. Soc. Lond., 58, 41-65.
Stiles, W. S. (1959). Colour vision: the approach through increment threshold sensitivity. Proceeding of Natural Academic Science U.S.A., 45, 100-114.
Stiles, W. S. (1978). Mechanisms of Colour Vision. New York: Academic Press.
Stockman, A., MacLeod, D. I A. & De Priest, D. D. (1991). The temporal properties of the human short-wave photoreceptors and their associated pathways. Vision Research, 31, 189-208.
Stromeyer, C. F. III & Sternheim, C. E. (1981). Visibility of red and green spatial patterns upon spectrally mixed adapting field. Vision Research, 21, 397-407.
Stromeyer, C. F. III, Cole, G. R. & Kronauer, R. E. (1985). Second-site adaptation in the red-greeen chromatic pathways. Vision Research, 25, 219-237.
Stromayer, C. F. III, Eskew, R. T. & Kronauer, R. E. (1990). The most sensitive motion detecters in humans are spectrally opponent. Investigative Ophthalmology & Visual Science Suppl., 31, 241.
Stromayer, C. F. III, Kronauer, R. E. & Cole, G. R. (1983). Adaptive mechanisms controlling sensitivity to red-green chromatic fleshes. In Colour Vision: Physiology and Psychophysics. ed. Mollon, J. D. & Sharpe, L. T. London: Academic Press.
Stromeyer, C. F. III, Kronauer, P. E. & Madsen, R. E. (1978). Apparent saturation of blue sensitive cones occurs at a color-opponent stage. Science, 202, 217-219.
Stromeyer, C. F. III, Kronauer, R. E. & Madsen, R. E. (1979). Response saturation of short-wavelength cone pathways controlled by color-opponent stage. Vision Research, 19, 1025-1040.
Stromeyer, C. F. III, Kronauer, R. E. & Madsen, J. C. & Cohen, M. A. (1980). Spatial adaptation of short-wavelength pathways in humans. Science, 207, 555-557.
Svaetichin, G. (1956). Spectral response curves from single cones. Acta Physiologica Scandinavica, 39, 17-46.
Switkes, E., Bradley, A. & De Valois, K. K. (1988). Contrast dependence and mechanisms of masking interactions among chromatic and luminance gratings. Journal of the Optical Society of America A, 5, 1149-1162.
Switkes, E. & De Valois, K. K. (1983). Luminance and chromaticity interactions in spatial vision. In Mollon, J.D. & Sharpe, L.T. (Eds.), Colour vision,

(pp.465-470), London: Academic Press.
Tansley, B. W. & Boynton, R. M. (1976). A line, not aspace, represents visual distinctness of borders formed by different collors. Science, 191, 954-957.
Tansley, B. W. & Boynton, R. M. (1978). Chromatic border perception: the role of red- and green- sensitive cones. Vision Research, 18, 683-697.
Thomas, J. P. & Gille, J. (1979). Bandwidths of orientation channels in human vision. Journal of the Optical Society of America, 69, 652-660.
Thorell, L. G. (1981). The role of color in form analysis.Doctoral dissertation, University of California, Berkeley.
Thorell, L. G., De Valois, R. L. & Albrecht, D. G. (1984). Spatial mapping of monkey V1 cells with pure color and luminance stimuli. Vision Research, 24, 751-769.
Thornton, J. E. & Pugh, E. N. Jr. (1983). Red/green color opponency at detection threshold. Science, 219, 191-193.
Thruss, C. V. (1957). Chromatic flicker fusion frequency as afuntion of chromaticity difference. Journal of the Optical Society of America, 47,1130-1134.
Tomita, T. (1965). Electrophysiological study of the mechanisms subserving color coding in the fish retina. Cold Spring Harb. Symposium Quarry Biology, 30, 559-566.
Tomita, T., Kaneko, A., Murakami, M. & Pautler, E. L. (1967). Spectral response curve of single cones in the curp. Vision Research, 7, 519-531.
鳥居修晃 (1970). 光学系装置による視覚の精神物理学的研究－網膜の光化学反　応との関係を中心にして－ 心理学評論, 13, 204-228.
Torrealba, F., Guillery, R. W., Eysel, U., Polley, E. H. & Mason, C. A. (1983). Studies of retinal representations within the cat's optic tract. Journal of Comparative Neurology, 211, 377-396.
Transley, B. W. & Glushko, R. J. (1978). Spectral sensitivity of long-wavelength sensitive phtoreceptors in dichromats determined by elimination of border percept. Vision Research, 18, 699-706.
Treisman, A. (1962). Binocular rivalry and stereoscopic depth perception. Q. Journal of Experimental Psychology, 14, 23-37.
Treisman, A. and Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attenton. Cogintive Psychology, 12, 97-136.
Trezona, P. W. (1953). Additivity of colour equations. Proceeding of Physioiogical Society of London B, 66, 548-556.
Trezona, P. W. (1954). Additivity of colour equations II. Proceeding of Physiological Society of London B, 67, 513-522.
Troscianko, T. (1987). Perception of random-dot symmetry and apparent movement at and near isoluminance. Vision Research, 27, 547-554.
Troscianko, T. & Harris, J. P. (1988). Phase discrimination in compound chromatic gratings. Vision Research, 28, 1041-1049.

Troscianko, T. & Low, I. (1985). A technique for presenting isoluminant stimuli using a microcomputer. Spatial Vision, 1, 197-202.

Tyler, C. W. (1971). Stereoscopic depth movement: Two eyes less sensitive than one. Science, 174, 958-961.

Tyler, C. W. & Cavanagh, P. (1991). Purely chromatic perception of motion in depth: Two eyes as sensitive as one. Percept. Psychophyics, 49, 53-61.

Uetsuki, T. & Ikeda, M. (1971). Adaptation and Critical duration for Stiles π mechanisms. Journal of the Optical Society of America, 61, 821-828.

Uttal, W. R. (1981). A taxonomy of visual processes. Hillsdale, New York: Lawrence Erlbaum.

Uusvaara, J. & Rovamo, J. (1988). Blue-cone resolution across the human visual field. Perception, 17, 380.

Valberg, A. & Tansley, B. (1977). A tditanopic purity difference function to describe the properties of minimally distinct borders. Journal of the Optical Society of America, 67, 1330-1336.

Van Essen, D. C. (1985). Functional organization of primate visual cortex. In Peters, A. A. & Jones, E. G. (Eds.), Cerebral Cortex, 3, 259-329. New York: Plenum.

Van der Horst, G. L. C. & Bouman, M. A. (1969). Spatiotemporal chromaticity discrimination. Journal of the Optical Society of America, 59, 1482-1488.

Van der Horst, G. L. C., De Weert, C. M. M. & Bouman, M. A. (1967). Transfer of spatial chromaticity-contrast at threshold in the human eye. Journal of the Optical Society of America, 57, 1260-1266.

Van Nes, F. L. & Bouman, M. A. (1967). Spatial modulation transfer in the human eye. Journal of the Optical Society of America, 57, 401-406.

Van Sickle, L. F. & Geisler, W. S. (1989). Stereopsis in the absence of chromatic aberrations. Optics News, 18, 174.

Van Tuiji, H. F. J. M. (1975). A new visual illusion: Neon like color spreading and complementary color induction between subjective contours. Acta Psychoiogica, 39, 441-445.

Verriest, G. (1971). Les courbes spectrales photopiques d'efficacite lumineuse relative dans les deficiences congenitales de la vision des couleurs. Vision Research, 11, 1407-1434.

von Blanckensee, H. T. (1981). Spatio-temporal properties of cells in monkey lateral geniculate nucleus. Doctoral dissertation, University of California, Berkeley.

Wagner, G. & Boynton, R. M. (1972). Comparison of Four Methods of Hetero-chromatic photometry. Journal of the Optical Society of America, 62, 1508-1515.

Wald, G. (1945). Human vision and the spectrum. Science, 101, 653-658.

Wald, G. (1966). Defective color vision and its inheritance. Proceeding of Natural Academic Science USA, 55, 1347-1363.

Wald, G. (1966). The receptors of human color vision. Science, 145, 1007-1017.
Wald, G. & Brown, P. K. (1958). Human rhodopsin. Science, 127, 222-226.
Walls, G. L. (1964). Notes of four tritanopes. Vision Research, 4, 3-16.
Walls, G. L. & Heath, G. G. (1956). Neutral points in 138 protanopes and deuteranopes. Journal of the Optical Society of America, 46, 640-649.
Walls, G. L. & Mathews, R. (1952). New meaning of studying color blindness and normal foveal color vision. University of California Publications of Psychology, 7, 1-172.
Walraven, P. L., van Hout, A. M. J. & Leebeck, H. J. (1966). Fundamental response curves of a normal and a deuteranomalous observer driven from chromatic adaptation data. Journal of the Optical Society of America, 56,125-127.
Wandell, B. A. & Pugh, E. N. Jr. (1980a). A field-additive pathway detects brief-duration, long-wavelength incremental flashes. Vision Research, 20, 613-624.
Wandell, B. A. & Pugh, E. N. Jr. (1980b). Detection of long-duration, long-wavelength incremental flashes by a chromatically coded pathway. Vision Research, 20, 625-636.
Wandell, B. A., Sanchez, J. & Quinn, B. (1982). Detection / Discrimination in the long-wavelength pathway. Vision Research, 22, 1061-1069.
Wandell, B. A., Welsh, D. & Maloney, L. (1982). Adaptation in the long-wavelength pathway. Vision Research, 22, 1071-1074.
Watanabe, T. & Cavanagh, P. (1990). Depth capture of regions bounded by illusory, chromatic, and texture contours. Investigative Ophthalmology & Visual Science Suppl., 31, 263.
Watkins, R. D. (1969a). Foveal incremental threshold in normal and deutan observers. Vision Research, 9, 1185-1196.
Watkins, R. D. (1969b). Foveal incremental threshold in protan observers. Vision Research, 9, 1197-1204.
Watt, R. (1988). Visual Processing: Computational, Psychophysical and Cognitive Research. Hove and London: Lawrence Erlbaum.
Webster, M. A., De Valois,K. K. & Switkes, E. (1990). Orientation and spatial frequency discrimination for luminance and chromatic gratings. Journal of the Optical Society of America A.
Werblin, F. S. & Dowling, J. E. (1969). Organization of the retina of the mudpuppy. Necturus macutosus-II Intracellular recording. Journal of Neurophysiology, 32, 33-355.
Westheimer, G. (1966). The Maxwellian view. Vision Research, 6, 669-682.
Westheimer, G. & McKee, S. P. (1979). What prior uniocular processing is necessary for stereopsis? Investigative Ophthalmology & Visual Science, 18, 614-621.
White, C. W. & Muermans, M. (1990). Chromatic isoluminance in the visual field

obtained by flicker photometry. Investigative Ophthalmology & Visual Science Suppl., 31, 263.
Wiesel, T. N. & Hubel, D. H. (1966). Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. Journal of Neurophysiology, 29, 1115-1156.
Wild, H. M., Butler, S. R., Garden, D. & Kulikowski, J. J. (1985). Primate cortical area V4 important for colour constancy but not wavelength discrimination. Nature (London), 313, 133-135.
Williams, D. & Collier, R. (1983). Consequences of spatial sampling by a human photoreceptor mosaic. Science, 221, 385-387.
Willmer, E.N. (1950).Further observations on the properties of the central fovea in color-blind and normal subjects. Journal of the Physiology, 110,422-446.
Wilson, M. E. (1967). Spatial and temporal summation in impaired regions of the visual field. Journal of the Physiology, 189, 189-208.
Wilson, M. E. (1970). Invariant feature of spatial summation with changing locus in the visual field. Journal of the Physiology, 207, 625-636.
Wisowaty, J. (1981). Estimates for the temporal response characteristics of chromatic pathway. Journal of the Optical Society of America, 71, 970-977.
Wisowaty, J & Boynton, R. M. (1980). Temporal modulation sensitivity of the blue mechanism: measurements made without chromatic adaptation. Vision Research, 20, 895-909.
Witkovsky, P. (1967). A comparision of ganglion cell and S-potential reponse properties in carp retina. Journal of Neurophysiology, 30, 546-561.
Wolfe, J. M. & Owens, D. A. (1981). Is accommodation colorblind ? Focusing chromatic contours. Perception, 10, 53-62.
Wong-Riley, M. T. T. (1979). Changes in the visual system of monocularly sutured or enucleated cats demonstratable with cytochrome oxidase histochemistry. Brain Research, 171, 11-28.
Worthey, J. A. (1985). Limitations of color constancy. Journal of the Optical Society of America A, 2, 1014-1025.
Wright, W. D. (1936). The breakdown of a colour match with high intensities of adaptation. Journal of Physiology, 87, 23-33.
Wright, W. D. (1946). Researches on normal and defective color vision. London: Kimpton.
Wright, W. D. (1952). The characteristics of tritanopia. Journal of the Optical Society of America, 42, 509-520.
Wright, W. D. (1958). The measurement of colour. MacMillan.
Wright, W. D. (1964). The measurement of color. (3rd Ed.) London: Kimpton.
Wright, W. D. & Pitt, G. (1936). Hue discrimination in normal color vision. Proceeding of Physical Society (London), 46, 459-473.
Wyszecki, G. & Stiles, W. S. (1982). Color Science: Concepts and methods, quan-

titative data and formulae. New York: Wiley.
Yang, X. L., Tauchi, M. & Kaneko, A. (1982). Quantitative analysis of photoreceptor inputs to external horizontal cells in the goldfish retina. Japanese Journal of Physiology, 32, 399-420.
Yasuma, T. & Ichikawa, H. (1979). Isolation of anomalous cone pigments: Flicker detecting method and its application. Japanese Journal of Ophthalmology, 23, 17-30.
Yazulla, S. (1976). Coneinput to bipolar cells in the turtle retina. Vision Research, 16, 737-744.
Zeki, S. M. (1978a). Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate visual cortex. Journal of Physiology, 277, 273-290.
Zeki, S. M. (1978b). Functional specialization in the visual cortex of the rhesus monkey. Nature (London), 274, 423-428.
Zeki, S. M. (1980). The representation of colours in the cerebral cortex. Nature (London), 284, 412-418.
Zeki, S. M. (1983a).Colours coding in the cerebral cortex:The reactions of cells in monkey visual cortex to wavelengths and colours. Neuroscience, 9,741-765.
Zeki, S. M. (1983b). Colours coding in the cerebral cortex: The response of wavelength selective and colours-coded cells in monkey visual cortex to changes in wavelength composition. Neuroscience, 9, 767-781.
Zeki, S. M. (1983c). The distribution of wavelength and orientation-selective cells in different areas of monkey visual cortex. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 217, 449-470.
Zeki, S. M. & Shipp, S. (1988). The functional logic of cortical connections. Nature, 335, 311-317.
Zihl, J., von Cramon, D. & Mai, N. (1983). Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. Brain, 106, 313-340.
Zrenner, E. (1983). Neurophysiological aspects of colour vision mechanisms in the primate retina. In Mollon, J.D. & Sharpe, L.T. (Eds.), Color vision (pp. 195-210). London: Academic Press.
Zrenner, E., Abramov, I., Akita, M., Cowey, A., Livingstone, M. & Valberg, A. (1990). Color perception: Retina to cortex. In Spillmann, L. & Wanner, J.S. (Eds.), Visual perception: the neurophysiological foundations, pp.163-204. New York: Academic Press.