

特集 色を見る仕組みを探る ～色覚研究最前線～

網膜上の錐体分布～Adaptive Opticsの視覚光学への適用～

The Arrangement of the Cones on the Human Retina

～Adaptive Optics applied to Vision～

山内 泰樹

Yasuki Yamauchi

富士ゼロックス(株)ドキュメントプロダクト&サプライカンパニー 研究開発センター
Fuji Xerox, Co. Ltd.

1. はじめに

色がどのようなメカニズムで知覚されるかを知ること、色彩を扱っていく上で重要である。色に関する研究は昔からなされてきているが、Newtonの「光に色はなく、知覚される色は主観的なものである」といった言葉にみられるように、色彩に関する研究は多分に心理学的な側面を有しており、心理物理学的な研究アプローチが多く取られてきた。しかし、我々がどのように外界から色彩情報を獲得しているかを考えると、入力信号は波長感度が異なる3種類の錐体（以下、長波長から短波長に感度を有するものから順にL,M,S錐体）と呼ばれる細胞から得られるに過ぎない。我々が知覚する色は、これら3種類の錐体の相対的な応答量によって決定されているのであり、それらの比率により無数の色が知覚できるのである。3種類の光受容体の存在はYoungによって提唱され、後に生理学的に実証された。しかしながら、網膜上でどのように錐体が配列しているかは、これまでにドナーから摘出した眼球を分析する方法しかなかった。眼の水晶体や角膜などの光学系が物理的に完全でないのに加え、錐体はサイズが小さいために、生体の網膜をクリアに観察できなかったからである。摘出眼を解剖することで、錐体が規則的に配列していること、中心窩から周辺にいくにつれ錐体のサイズが大きくなる、などの知見は得られたが、網膜構造と色知覚との対応づけはできなかった。また、L錐体とM錐体とは形態的に類似しているために、摘出眼の網膜から同定することもできなかった。

最近になって、Adaptive Optics (AO) システムとよばれる波面歪みを補償することが可能な技術を用いて人間の視覚系に応用することで、生きた人間の網膜像を高精細に撮影することが可能になった¹⁾。また、選択的順応方法を用いてLまたはM錐体が相対的に吸収

可能な光の量を変化させることにより、個々の錐体を同定することが可能になった²⁾。また、網膜を撮影した同一被験者に対して心理物理実験を行うことによって、かつては不可能であった錐体配列や網膜構造と色覚機能の対応関係も求めることができる³⁾。本稿では、AOシステムを用いた網膜撮影技術、および色覚と錐体比の関連について概説する。

2. 網膜像の撮影

2.1 眼光学の歪みとAdaptive Opticsシステム

視覚系を構成する光学系は水晶体や角膜などである。外界からの光が眼光学系によって網膜上に焦点がくるように結像すれば、シャープな網膜像を得ることができるが、我々の眼光学系は残念ながら完全ではない。調整と呼ばれる水晶体の厚みを変化させる機能により、ある程度は焦点距離を軸方向に変化させることができ、遠近両方の情報に対処することができる。その一方で、近視や遠視などの人は、調整にもかかわらず焦点位置が網膜上にならない。これらの光学的歪みは凸レンズや凹レンズを光路中に追加することにより焦点が網膜上にくるように補正することが可能である。これが眼鏡の働きである。しかしながら、実はこれ以外にも光学的歪みにはコマ収差や非球面収差等いくつかの高次歪みがあり、日常生活で眼鏡を必要としない人にも実はこれらの収差が眼光学系内に存在する。網膜像を撮影する際には、これらの高次の波面歪みの影響を無視することができず、鮮明な像が得られなかったのである。

AOシステムはもともと天体写真に適用されるために開発された技術であり、大気ゆらぎなどが原因で劣化する天体写真の画質を、そのゆらぎ成分を測定、補正することでクリアな画像を得るためのものである。AOシステムは波面歪みを測定する波面セン

サーとその歪みを補正する可変形ミラーから構成される。レーザーダイオードからの光が網膜上に点光源を形成する。その反射光は、眼光学系（角膜及びレンズ）が不完全なために眼球から出射した際に平面波にならず、眼光学の歪みに応じた位相のずれが生じてしまう。そのため、この光が二次元状に一定間隔で配列されたレンズ群に捉えられると、個々のレンズによって集光されたスポットは規則的に並ばず、波面の歪みに応じて変位してしまう。これらの結像点をCCDカメラで撮影し、その変位量から眼光学系に起因する歪みを計算することが可能である。次いで、この波面歪みを補正するよう可変形ミラーの形状を調整する。可変形ミラーは鏡面の後側に一定間隔で多数のアクチュエーターがついており、それらを微小単位で駆動させることによって、表面の形状を自由に変化させることができる。ロチェスター大学で構築されたシステムでは、直径75mmの可

変形ミラーに97個のアクチュエーターがついている。波面センサーでの波面歪み測定から可変形ミラーによる波面補正は、最高で毎秒30回可能である。

図1に示したのが、AOシステムによる眼光学系の波面歪み補正の概念図である。網膜の点光源からの光が眼球から出射した後は、眼光学系の歪みにともなう位相のずれを示すが、その位相のずれを吸収するように可変形ミラーの表面形状を変化させることにより、ミラー反射後の光はあたかも完全な眼光学系を透過したかのように扱うことができる。

2.2 AOシステムによる網膜像撮影

前節で述べたように、AOシステムを用いた波面歪みの測定及びその補正によって、網膜からの反射光に含まれる歪みが最小限になる状態で網膜像を撮影することが可能になり、その結果精細な像を得ることができる。

撮影は、干渉フィルターを透過した550nmのフラッシュ光を網膜に照射することによって行われる。眼球運動の影響を最小限にするため、4msという短い露光時間が用いられる。網膜に照射された光の一部は錐体で吸収されるが残りの光は反射する。網膜からの反射光は、眼球光学系に起因する歪みを含むが、AOシステム内の可変形ミラーで反射する際に補正され、高解像CCDカメラに結像する。さらに、同じ網膜部位において複数枚の画像を重ね合わせることでS/N比を向上させ、よりコントラストが鮮明な網膜像を獲得することができる。図2に示したのがこの光学系を用いて撮影された網膜写真の一例である。

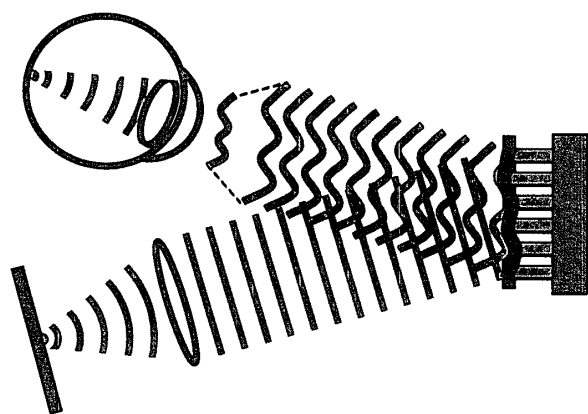


図1 AOシステム概略図

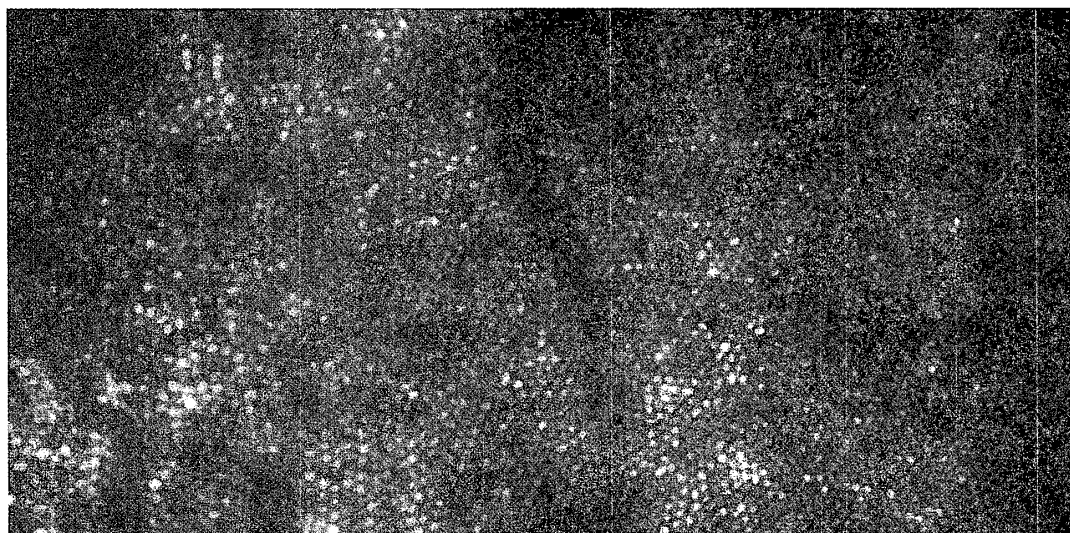


図2 AOシステムを用いて撮影した網膜像。

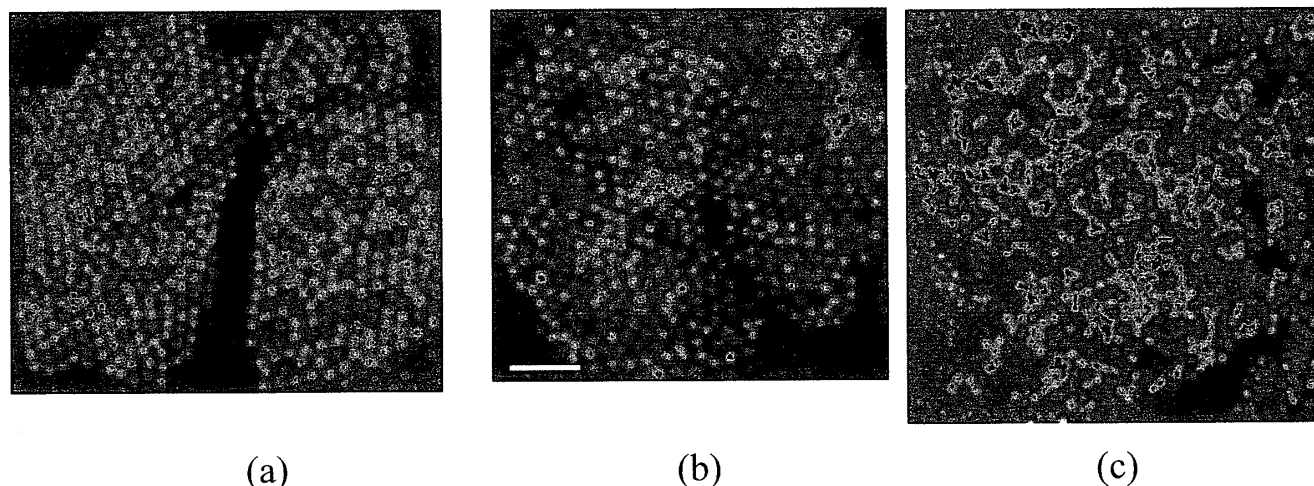


図3 網膜上の錐体分布. 赤で示したのがL錐体, 緑, 青で示したのがそれぞれM, S錐体である. (a)被験者: JW, (b)被験者: AN. (c)被験者: YY.

本図では, 網膜の複数箇所撮影した画像を重ね合わせるにより広範囲の網膜写真となっている. 図中の右側が中心窩の方向で, 周辺視野にいくにつれて個々の錐体のサイズが大きくなっていることが明らかに示されている(図中の左側).

このように, AOシステムを用いた眼光学の歪みの補正によって, 網膜上の個々の錐体が明瞭に識別できる高画質の網膜像が撮影可能になる.

2.3 L,M錐体の同定

錐体に含まれる視物質は光を吸収して反応を起こすと, しばらくの間は光を吸収することができない. このブリーチングと呼ばれる特性を用いると, 適切な色光を用いることで各錐体が吸収する光の量を選択的に変化させることが可能になる. 例えば, 赤色光に対してはL錐体の方が他の錐体よりも感度が高いため, 赤色光を一定時間網膜に照射すると, 相対的にL錐体の方がM錐体よりも多くブリーチされる. その直後に網膜像を撮影すると, L錐体の方が吸収可能な光の量が減少しており, より多くの光を反射するので別の条件での撮影時よりも明るく写る. 青色光で適切なブリーチング条件を選択すれば, 今度はM錐体の方が多くブリーチされ, 吸収可能な光量が減少するために, 通常の条件での撮影時よりも明るく写る. ちなみに両条件とも他の錐体もブリーチされており反射光量は変化するが, 相対的な変化量が異なるのである.

L, M錐体を選択的にブリーチする条件, 全錐体を

ブリーチした条件, 及び錐体を暗順応させて吸収可能な光量を最大にした条件で網膜像を撮影し, それぞれの条件での錐体の反射光量を求めることにより, 個々の錐体の各ブリーチ条件における光の吸収量を計算することができる. 赤色光のブリーチ後の光吸収量がより減少していればL錐体, 青色光のブリーチ後における吸収量の減少が大きければM錐体と推定できる. このようにして個々の錐体を同定することにより, 網膜像の錐体がどのような配列になっているかを特定できる. 図3に示したのは3名の被験者の錐体分布である. 図中赤で示したのがL錐体, 緑, 青がそれぞれM,S錐体を表す. ちなみにS錐体は550nmに対する感度が低いので, ブリーチングの有無に光の吸収量は影響されないので, 別に特定することができる.

図中の(a)に示したのが被験者JWの鼻側網膜, (b)に示したのが被験者ANの耳側網膜であり(c)に示したのが被験者YYの耳側網膜である. 網膜の部位は中心窩から1degのところであり, 図中のバーが5minを表す. そして, L,M錐体比は, 被験者JWが3.66, ANが1.15と大きく異なることが分かった²⁾. YYのL/M錐体比も約0.9である.

3. 錐体比とUnique Yellow知覚

上述した通り, AOシステムを用いることで直接錐体を撮影し, それらから錐体比を非侵襲に測定することが可能になった. 錐体比が同定された被験者を心理物理実験に用いることが可能であり, 錐体比と

色の見えとの間の関連を求めることが可能である^{3,4)}。

緑みも赤みも含まない黄色はunique yellowと呼ばれる。知覚される色は、各錐体の相対的な興奮量によって決定されるが、赤 (R) と緑 (G) あるいは青 (B) と黄 (Y) という2つの色みは同時に知覚されることはなく、R-G、Y-B反対色と呼ばれ、それぞれが別々に高次メカニズムへ伝達されていると考えられている。特にR-G反対色チャンネルは、主としてL、M錐体からの信号で形成されていると考えられるが、このL、M錐体の信号の寄与と網膜上の錐体の数との関連性に関しては、長期間にわたり議論の対象となってきた^{5,6)}。

Unique yellowは上記のように赤みも緑みも知覚されないことからR-G反対色チャンネルの拮抗点であると考えられている。そこで、unique yellow知覚と錐体比の関係について調べた。被験者としては、前節で錐体分布が求められた3名の男性を用いた。あらかじめ、全被験者とも色覚正常であることが色覚テストによって確かめられた。

実験は、Maxwell視光学系を用い、異なる波長の単色光を被験者に見せ、それらが赤成分と緑成分のいずれを含むかを応答させる二者強制選択法を用い、両者の応答が拮抗する (50%となる) 点をunique yellowの波長とした。色順応の進行を防ぐため、単色光は4secごとに0.5sec呈示された。また、色刺激は網膜像が撮影された部位に呈示された。刺激の周辺

は暗黒である。実験に用いられた波長は、各被験者における予備実験によって決定された。各被験者のunique yellowとなる波長はそれぞれ574.7nm (L/M錐体比3.66), 576.8nm (1.15), 577.1nm (0.98)であった。

また、単色光と参照白色光とを高速に交替呈示し、それらに対する網膜からの電氣的応答 (ERG) が等しくなる点からその単色光の波長に対する感度を求め、さらに被験者の遺伝子情報を解析することにより、各被験者のL,M錐体の感度のピーク波長を測定し、その両者の情報から錐体比を推定することもできるが、これらの方法によって得られた20数名の被験者を用いてunique yellowを測定した結果でも同様な報告がなされている⁷⁾。両方法によって得られた21名の被験者の結果を錐体比を横軸にプロットしたのが図4である。図中の実線は全被験者のUnique Yellowとなる波長を直線近似したものであるが、これを見るとUnique Yellowと知覚される波長と錐体比との間にはほとんど相関がないことがわかる。

R-G反対色チャンネルが単純にL、M錐体の出力のみで決定され、その重みづけがそれぞれの錐体比に基づくと仮定する加法モデルを用いれば錐体比に応じてどのようにunique yellowが変化するかが予測できる³⁾が、このモデルから得られる予測値を図4中の破線で示した。実験結果とは挙動が全く異なることがわかる。このことも、unique yellow知覚がL、M錐体の網膜上の数だけで決定されているのではないことを示している。

4. むすび

本稿では、Adaptive Optics技術を視覚系に適用し、生きた人間の網膜像を撮影することによって初めて可能になった錐体構造と色覚機能の一面について概説した。錐体比がこれまで心理物理的手法によって求められた値よりもはるかに広く分布していることも驚きであるが、入力センサーからの情報量が大きく違うにもかかわらず、色の見えがさほど変わらないということは非常に興味深い点である。これを説明する仮説として、色覚メカニズムの可塑性がある。視覚系の有する可塑性については、いくつかの報告がなされている^{8,9)}が、筆者らによっても、色覚メカニズムが入力色情報によって可塑的に変化するという報告がなされている⁷⁾。誌面の制限上、今回は説明できなかったが、興味のある方に目を通していただ

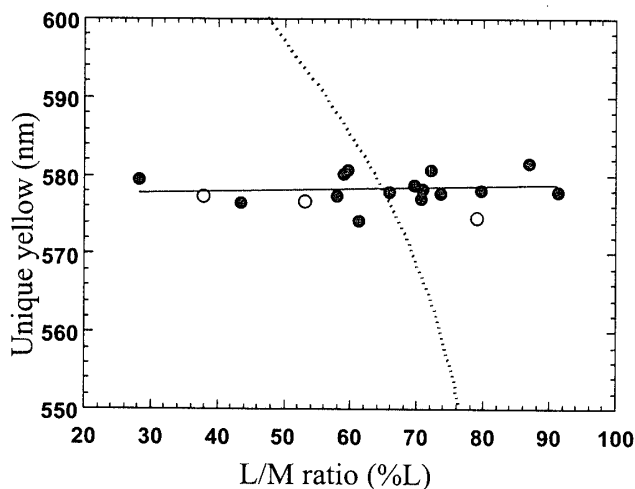


図4 錐体比の求められた21名の被験者のunique yellowとなる波長。図中○で示したのがAOシステムにより求められたL/M比であり、●がERGにより求められたL/M錐体比である。

ければ幸いである。

もともと霊長類はLとS錐体の二色型色覚を有していたが、突然変異により出現した三色型色覚により緑と黄色とが弁別可能になったために、食べ物¹⁰⁾の探索等における優位性で淘汰されたという説もある。サル¹⁰⁾のL/M錐体比は約1であるといわれており、錐体比が進化の過程で最適化されてきたのか、生理的な錐体構造を補正できる可塑性を視覚系が有するために錐体比がさほど重要な役割を果たさないために最適化プロセスの対象ではなかったのか、など進化との関連性については興味ある研究テーマとなりうると思われる。今回測定した色の見えに対しては、錐体比の差異が見られなかったが、錐体比率が異なれば入力情報は異なっていることから、色弁別などのいくつかの色覚特性と錐体比とは関連している可能性も考えられる。視覚特性の個人差が網膜構造すなわち錐体比によって、どの程度説明できるのか、とても興味深い問題である。

なお、本解説内で紹介した図の一部はRochester大学視覚科学センターのDavid Williams教授とDr. Heidi Hoferのご好意により利用させていただいたものである。ここに感謝いたします。

[文献]

1. J.Liang,D.R.Williams and D.T. Miller: "Supernormal vision and high resolution retinal imaging through adaptive optics," J. Opt. Soc. Am. A, 14 (1997) 2884-2892.
2. A. Roorda and D.R. Williams: "The arrangement of the three cone classes in the living human eye," Nature, 397 (1999) 520-522.
3. D.H. Brainard, A. Roorda, Y. Yamauchi, J.B. Calderone, A. Metha, M. Neitz, J. Neitz, D.R. Williams and G.H. Jacobs: "Functional consequences of the relative numbers of L and M cones," J. Opt. Soc. Am. A, 17 (2000) 607-614.
4. Y. Yamauchi, D.R. Williams, J.B. Calderone, D.H. Brainard, A. Roorda, M. Neitz, J. Neitz and G.H. Jacobs: "Is unique yellow determined by the relative number of L and M cones?" Invest. Ophthalmol. Visual Sci. Suppl., 41 (2000) S526.
5. C.M. Cicerone: "Constraints placed on color vision models by the relative numbers of different cone classes in human fovea centralis," Farbe, 34 (1987) 59-66.
6. J. Pokorny and V.C. Smith: "Evaluation of single-pigment shift model of anomalous trichromacy," J. Opt. Soc. Am., 67(1977) 1196-1209.
7. J. Neitz, J. Carroll, Y.Yamauchi, M. Neitz and D.R.Williams: "Color Perception is mediated by a plastic neural mechanism that is adjustable in adults" , Neuron, 35 (2002) 783-792.
8. K. Sekiyama, S. Miyauchi, T. Imaruoka, H. Egusa and T. Tashiro: "Body image as a visuomotor transformation device revealed in adaptation to reversed vision," Nature, 407 (2000) 374-377.
9. J.H. Kaas, L.A. Krubitzer, Y.M. Chino, A.L. Langston, E.H. Polley and N. Blair: "Reorganization of retinotopic cortical maps in adult mammals after lesions of the retina," Science, 248 (1990) 229-231.
10. J.D.Mollon, "Tho' she kneel'd in that place where they grew..." The uses and origins of primate colour vision" , J. exp. Biol., 146 (1989) 21-38.