

論文

長時間順応により高次過程で生じる色残効の反対色特性

Opponent-colour characteristics of chromatic aftereffects by long-term adaptation in a higher integrating information process

島倉 瞳

Hitomi Shimakura

女子美術大学美術研究科

JOSHIBI University of Art and Design

坂田 勝亮

Katsuaki Sakata

女子美術大学

JOSHIBI University of Art and Design

Abstract

The interocular transfer of aftereffects caused by long-term chromatic adaptation was measured. A uniform chromatic adapting field was presented to one eye, and aftereffects of the adaptations were obtained from each eye by using high-, middle-, and low-contrast test stimuli. Results revealed that all the subjects showed interocular transfer of chromatic adaptation; this suggests the important role of a higher cortical process in achieving chromatic adaptation. Further, the adaptation measured in the adapted eye exhibited aftereffects of the same colour as that of the adaptation stimulus. However, the data measured in the non-adapted eye exhibited not only the same hue as the adaptation stimuli but also a direction opposite to the adaptation stimuli, suggesting the important roles of the opponent-colour mechanism. Since the aftereffects of the opponent colour were not obtained in the adapted eye, these aftereffects might be produced in the higher cortical processing as the visual cortical area V1. These opponent-colour aftereffects were poorly described using the differences in stimulus contrast.

Keywords: Chromatic adaptation, Aftereffect, Binocular mechanism, Opponent colour, Colour perception

要旨

長時間の色順応における、残効の両眼間転移が測定された。単眼に均一色視野が提示され、順応眼と非順応眼の両残効は、順応刺激との間に低中高のコントラストをもつテスト刺激によって確認された。実験の結果、全被験者において色順応残効の両眼間転移がみられ、このことは色順応の生起にV1以降の高次過程が関与していることを示している。また非順応眼の測定結果からは、順応色と同色相方向のみならず反対色相の残効もみられた。この残効の生起には反対色応答が重要な役割を果たしていると考えられ、順応眼からの測定結果に反対色相の残効は表れなかったことから網膜やLGNではなく両眼融合後の高次過程における反応であると考えられる。また先行研究で示唆されたコントラストの影響も検討され、残効量に影響を与えることが分かったが、色相の反対色性に関しては有意な傾向はみられなかった。

キーワード：色順応，残効，両眼性過程，反対色，色知覚

1. 序論

色覚の研究はYoung-Helmholtzの唱えた網膜上に存在する赤色光(R), 緑色光(G), 青色光(B)に対応する分光感度をもつ3種の組織により, ほぼ全ての色を知覚できるとする三色説と, 色の見えは赤/緑, 黄/青に白/黒を加えた3組の反対色を用いることにより全ての色が表現可能であるとするHeringの反対色説の主だった2つの説を基に行われてきた. のちに定量的に反対色過程の存在が証明されるとともに(Jameson & Hurvich, 1955, 1956-a, 1956-b, Hurvich & Jameson, 1955)^{1, 2, 3, 4)}, 心理物理学的研究(von Kries, 1905, Walraven & Bouman, 1966)^{5, 6)}, 生理学的な知見(Svaetichin, 1956, De Valois, Smith & Kitai, 1958)^{7, 8)}を基に, この両説を組み合わせた多段階説が提唱された. そして様々な側面から明らかにされた視覚系の多様な特性に対応し得る計算論的モデルが数多く提案され, 現在の色覚理論の礎となっている. これらのモデルに基づき, 入射された色光に応答する各細胞の性質やその伝達経路などが詳細に解明されつつある.

また色順応が受光器である視細胞の変化に依存して生起するならば, その特性が問題となる. 近年ではいくつかの報告がなされており, 錐体感度には個体差がみられる可能性が示されている(De Valois & De Valois, 1993)⁹⁾. この原因としてはL錐体には視物質が2種類存在することが確認されるとともにM錐体にも2種の視物質の存在が推論されており, この視物質の多様性が錐体感度の個体差となって色知覚に個体差を生じさせている可能性(Neitz, Neitz & Jacobs, 1991)¹⁰⁾が報告されている.

三錐体への光の入力によりL錐体とM錐体間の比較情報からはL/(L+M)反対色情報が生じ, S錐体とL錐体+M錐体間の比較情報からはS/(L+M)反対色情報が生じる. 錐体の直後で情報を受け取る水平細胞(Svaetichin, 1956)⁷⁾や双極細胞において反対色応答が確認されていること(Shimbo, Toyoda & Kondo, 2000)¹¹⁾, 色対比による色の見えの変化が視細胞の感度変化により説明可能であること(Shepherd, 1999)¹²⁾は, 反対色性をもつ色の見えの変化が視細胞以降の網膜上のレベルにおいて, すでに生じている可能性を示していると考えられる. これら反対色情報は, さらに神経節細胞の小細胞の処理を経て外側膝状体(Lateral Geniculate Nucleus: LGN)の小細胞層に, また三錐体の出力和である輝度情報は

神経節細胞の大細胞を経てLGNの大細胞層に伝えられる. 前者のL/(L+M)反対色情報はパルボ経路, S/(L+M)反対色情報はコニオ経路に分かれ, 後者の輝度情報を伝えるマグノ経路とは異なる経路によってLGNから有線領まで交絡せずに情報が伝達されると考えられているが(Chatterjee & Callaway, 2003, Mullen, Dumoulin & McMahon, 2007)^{13, 14)}, これには異論もある(De Valois, Cottaris & Elfar, 2000, Drum & Sternheim, 2005)^{15, 16)}.

反対色情報が伝達される第一次視覚野においては, パルボ経路を経たL/(L+M)求心性神経信号は4C下層に, またコニオ経路を経たS/(L+M)神経信号のうちblue-ON細胞の求心性神経信号は皮質の4A層, 2・3下層, blue-OFF細胞の求心性神経信号は4A層に伝えられる(Chatterjee et al., 2003)¹³⁾. そしてV1のみならずV2, V3と広範囲にわたりパルボ経路やコニオ経路により伝達された錐体応答拮抗型の反対色刺激に対する応答は, fMRIを用いた研究により報告されている(Mullen et al., 2007)¹⁴⁾. このことからhV4以降の過程で2つの反対色情報は融合し, 我々の日常の色経験の基となる波長選択性を示す反応はV4においてはじめて生じる(Drum et al., 2005)¹⁶⁾と考えられる. 色覚情報処理の解明により, 三色性の反応を示す原因となるメカニズムは三錐体にあることが示唆されたが, 反対色性を示す心理物理的データは網膜レベルから高次のレベルまでの様々な過程で現象が生じる可能性があることを示している.

代表的な視覚現象の一つである色順応においては3種類の視細胞からの出力に基づいて現象の解明が試みられた. 色順応残効の生起は視細胞の疲労に起因すると考えられたことから三錐体の出力を基礎としたvon Kriesの係数則を基に色順応モデルが構築され(Hunt, 1982, Nayatani, Takahama & Sobagaki 1986)^{17, 18)}, 国際照明委員会(CIE)による勧告に向けた研究が続けられている. 他の視覚現象への順応に関しては, 錐体の働きにより生じる明順応や桿体の働きにより生起する暗順応のように網膜レベルで生じる現象が知られている. 一方で空間周波数残効(Favreau & Cavanagh, 1984)¹⁹⁾や色刺激を用いた運動残効(Smith, 1983)²⁰⁾, McCollough 効果(Kaufman, 1981)²¹⁾のように皮質で生じることが確認されている現象もあり, これらは両眼入力間の交互作用や両眼間の転移を定量的に測定することにより証明されている(Hajos & Ritter, 1965, Ebenholtz, 1966,

Favreau & Cavanagh, 1983, 1984)^{22, 23, 24, 19)}. 色順応においても視細胞のみならず高次過程を含む2過程のシステムにより生じることが報告されており (Walraven et al., 1966, Shevell, 1979, Shevell & Wesner, 1989, Pugh, 1976, Pugh & Mollon, 1979)^{6, 25, 26, 27, 28)}, 遺伝子工学的アプローチ・神経生理学的研究により, 単眼から入力された情報が統合される高次のレベルの関与が指摘されている (Neitz, Carroll & Yamauchi, 2002, Wade & Wandell, 2002)^{29, 30)}. また残効の両眼間転移が報告されていることから (Eisner & Enoch, 1982, Neitz et al., 2002)^{31, 29)}, 色順応の生起に高次過程の関与が示されていると考えられる.

色順応における反対色特性については, 順応光を一定にして照度の異なるテスト刺激を用いることにより, 順応眼のテスト刺激の見えが照度に依存して反対方向の色相に見えること (Hunt, 1950)³²⁾ や, 順応光とテスト光との相対的な輝度レベルの違いにより順応眼に反対色の残効が生じること (Shevell et al., 1989)²⁶⁾ が示されている. 単眼順応による非順応眼の測定においては順応色と反対色相 (De Valois & Walraven, 1967)³³⁾, 順応色と同色相 (Neitz et al., 2002)²⁹⁾ の両方の結果が示されている. これらの結果と類似した現象としては, Helson-Judd効果 (Helson, 1938)³⁴⁾ が挙げられる. この効果は順応水準を境として色相の見えに変化が生じるが, これは背景明度とテスト色票とのコントラストという比較情報が原因となり, 視覚経路のいずれかの過程における反対色応答の働きにより生じる現象であるとも考えられる. このことは色情報のみならず, 輝度情報も色知覚の重要な決定要因となっていることを示唆している.

本研究では残像のように視野の一部に限定されることなく, 視野全面にわたって残効がみられる色順応効果 (Eisner et al., 1982, Shevell et al., 1989, Neitz et al., 2002)^{31, 26, 29)} を用いて単眼順応後に両眼の残効を個々に測定した. これにより視細胞とともに高次過程で生じる順応が現れると考えられる順応眼と, 高次過程における順応のみを反映すると考えられる非順応眼とを比較することが可能となると仮定し, 高次過程で生じる色順応の特性について検討した.

2. 実験

2.1. 目的

色順応において, 高次過程で生じる残効の反対色性

の関与の有無とともに, この反対色性が網膜上の視細胞出力に起因するのか高次のコントラスト解析によるものであるのかを明らかにする.

2.2. 方法

2.2.1. 被験者

被験者は石原式色覚検査により, 色覚正常と認められた20歳代の女性6名であった. 本実験はヘルシンキ宣言に則り, 色覚検査も含めた内容および原理等についての十分な説明ののち, 参加者の自発的な協力のうえで行われた.

2.2.2. 装置

PCで駆動されるモニタ (Nanao FlexScan T561, 1024pixel×768pixel 120Hz) 上に刺激が提示された. 被験者の頭部は顎載せ台によって位置を固定され, 両眼間隔壁と直径2mmの人工瞳孔が用いられた. 全ての機器は暗室内に設置され, 実験が行われた.

2.2.3. 順応刺激

先行研究での色順応時間—5分間, 4時間, 1週間 (Hunt, 1950, Neitz et al., 2002, Eisner et al., 1982)^{32, 29, 31)} を参考に予備実験が行われた. 1分間から徐々に順応時間を延長した結果, 本実験条件における最適な順応時間が20分間であることが確認された ($p<.01$).

さらに予備試行により本実験に協力した被験者の左右眼の色の見えに有意差がないことが認められたため ($p>.10$), 利き眼が非順応眼とされた. 利き眼は, 異なる奥行きをもち全額平行面上を移動する2つの視対象を用い, 両者が重なって見えるよう調整したときの

Tab.1 実験刺激の輝度および色度

		Adaptation stimulus	White		
Luminance		123 cd/m ²	176 cd/m ²		
<i>u</i> ' <i>v</i> ' Chromaticity		(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.12, 0.56)	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.19, 0.47)		
		Test Stimuli (Average)			
		High Contrast (Low Luminance)	Middle Contrast (Middle Luminance)	Low Contrast (High Luminance)	
Luminance (Red to Green)	Max to Min	34 - 18 cd/m ²	49 - 33 cd/m ²	76 - 49 cd/m ²	
	Average	26 cd/m ²	41 cd/m ²	63 cd/m ²	
	Steps	56 steps	56 steps	56 steps	
Yellow (Reference of no perceptible redness or greenness)		27 cd/m ²	39 cd/m ²	63 cd/m ²	
<i>u</i> ' <i>v</i> ' Chromaticity	RED	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.28, 0.48)	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.27, 0.47)	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.27, 0.48)	
	GREEN	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.16, 0.50)	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.16, 0.50)	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.16, 0.50)	
	YELLOW	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.22, 0.50)	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.23, 0.50)	(<i>u</i> ' <i>v</i> ') = (0.23, 0.50)	

観察眼を利き眼とするローゼンバッハ法(Rosenbach's method : Schiefer, Strasburger & Becker, 2001)³⁵⁾により、遠くの視対象を被験者の指で隠すことにより決定された。順応刺激は1種類であり、予備試行によりもっとも高い順応効果が認められた、CIE1931色度座標が(0.291, 0.606)の緑色光(123cd/m²)がモニタ全面(視角47度×62度)に均一に提示された。実験に用いた刺激の輝度および色度をTab.1に示す。

2.2.4. テスト刺激

残効量の測定には、1976UCS $u'v'$ 色度が等しく、輝度が異なる3種類のテスト刺激系列が用いられた。この刺激は視角2度の円形であり、予備試行により順応効果が測定範囲内になるよう知覚的に明瞭な赤色光と緑色光が設定され、この間を80段階で変化した。赤色光もしくは緑色光と、その間に存在する実験者により予め決められた黄色光とで交照法を行うことにより、これらの3色がほぼ被験者ごとの主観的等輝度に調整された。同様の方法により、順応刺激とテスト刺激間において3種類の輝度コントラスト(Michelson Contrast)が生じるよう設定された。テスト刺激の測光的輝度は被験者の主観的等輝度により異なるため、これら3種類のコントラストは被験者間において多少の差が生じた。

先行研究において、順応刺激と反対色相の残効が生じたことが報告されている(Hunt, 1950, Shevell et al., 1989, De Valois et al., 1967)^{32, 26, 33)}が、彼らの実験ではテスト刺激とともに順応刺激の輝度条件をも変化させている。これではvon Kriesの係数則から予測される残効量が異なるため、順応により現れた残効が三錐体の感度変化に起因するのか高次処理を反映しているのかを判断することができない。また順応刺激の輝度は刺激強度としての特性をもつため、これを変化させた場合、順応強度が変化してしまう可能性がある。そこで本研究では受光器に入力する順応刺激の輝度を一定として、テスト刺激の輝度のみを3種類変化させた。これにより、Helson(Helson, 1938)³⁴⁾の用いた順応光とテスト色票との同時対比が本実験では継時対比に、Helsonの用いたグレースケールが高・中・低の3種類のテスト刺激に相当すると仮定した。

2.3. 測定方法

空間周波数や運動刺激など他の視覚刺激への順応に関する研究結果を基に、これらの残効の生起に高次の

両眼性過程が関与すると仮定するならば、単眼順応させたときに順応眼で測定された残効は単眼性過程と両眼性過程の両者が関与しており、非順応眼で測定された残効は両眼性過程のみに規定されるといわれている(Blake, Overton & Lema, 1981)³⁶⁾。このことから、本実験においても単眼順応時に視細胞とともに両眼性の高次過程も順応することが考えられる。そこで両方で生じる順応を分離するため両眼隔壁法(haploscopic method)が用いられた。視細胞が疲労していない非順応眼を測定することにより、高次過程で生じた順応のみの抽出が可能となる。順応の際、非順応眼は色や光が見えることのないよう遮光紙で覆われたのち、眼帯により固定された。また刺激の変化による網膜照度を統制するため、人工瞳孔が用いられた。

被験者は早さと正確さに配慮して調整するよう指示されるとともに、黄色になるようテスト刺激を調整するのではなく、赤みと緑みの両方を感じない色に調整するよう教示された。これは輝度や他の色みの誘導等の要因により「黄色」という色カテゴリに拘り、正確な順応残効の測定を妨げることがないように留意したためであった。

2.4. 手続き

色順応前の各被験者の色の見えを得るため、被験者は15分以上の暗順応状態を保持したのち、黒色背景上に提示されたテスト刺激を左右眼12回ずつ赤みも緑みも感じない色に調整した。12回の測定に用いられた、輝度の異なる3種類のテスト刺激はTab.1に示すとおりである。12回の測定には3種の輝度と上昇・下降系列が含まれ、これらがランダムに提示された。この測定結果の平均値が各被験者の色順応前における色の見えとされ、残効量を測定する際の基準とされた。この試行によるテスト刺激の残像の影響に配慮し、被験者の疲労回復も兼ねてさらに10分間の暗順応ののち、色順応実験が開始された。テスト刺激による残効の測定は、順応光による20分間の色順応、残像の影響を弱めるための15秒間の暗黒間隔を経たのちに行われた。1回の色順応ごとに非順応眼の残効量が計12回測定され、引き続き順応刺激を観察した順応眼の残効量の測定も計12回行われた。緑色光への順応と暗黒間隔、および左右眼の12回ずつの測定を1セッションとし、これを被験者により6回もしくは7回繰り返した。1セッションの測定には約5分間を要し、合計120分間から140分間の色順応による残効

の加重とその推移が測定された。

3. 結果

測定データはStockmanらにより提案された錐体感度(Stockman, MacLeod & Johnson, 1993, Stockman & Sharpe, 2000)^{37, 38)}に変換され、 $L/(L+M)$, $S/(L+M)$ 色度座標上(MacLeod & Boynton, 1979)³⁹⁾の色順応前後の $L/(L+M)$ の差が残効量とされた。6名の被験者のうち、両眼ともに測定値の標準偏差が比較的小さい($SD < 0.006$)被験者 α , β , γ , δ の4名の結果をFig.1-aからFig.1-dに示す。横軸は順応時間(分)、縦軸は残効量であり、単眼の緑色光への合計順応時間の経過に対する順応眼と非順応眼の残効量の推移を表している。シンボルの違いはテスト刺激の測光的輝度の差異を表しており、これらのテスト刺激は順応刺激よりも輝度が低いため、相対的に低コントラスト(高輝度刺激: ■□), 中コン

トラスト(中輝度刺激: ◆◇), 高コントラスト(低輝度刺激: ▲△)となる。実線は順応眼の残効量の推移, 破線は非順応眼の残効量の推移を示している。ここでは順応光と同じ色相方向の残効を正残効, 反対色相の残効を負残効とした。

緑色光への順応時間の経過とともに、全被験者において赤みも緑みも感じない色の調整値が色順応前の色度から順応刺激の色度に近づいたことから、順応眼では色光に対し正残効を示しており、順応時間の経過とともに残効量が増加したことが確認された($p < 0.01$)。このことは先行研究同様、本実験条件においても順応刺激の面積や輝度、提示時間を一定に設定したとき、順応時間が経過するにつれて順応眼の残効量が増加したことを示している。

順応眼において被験者 β , γ , δ , ε , ζ の残効量に輝度コントラスト間の有意差がみられ($p < 0.01$)、非順応眼の測定結果からは被験者 β , ζ に差がみられた

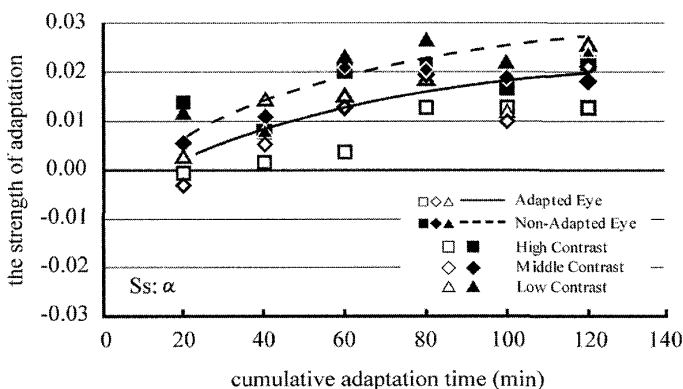


Fig.1-a Subject α

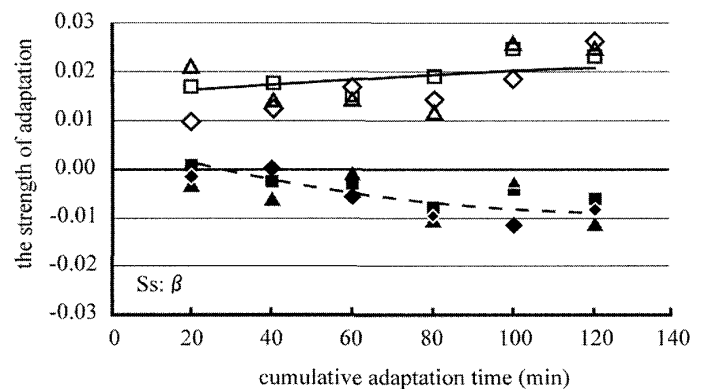


Fig.1-b Subject β

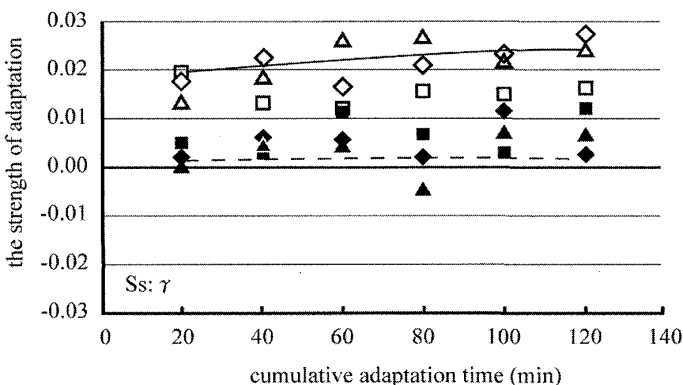


Fig.1-c Subject γ

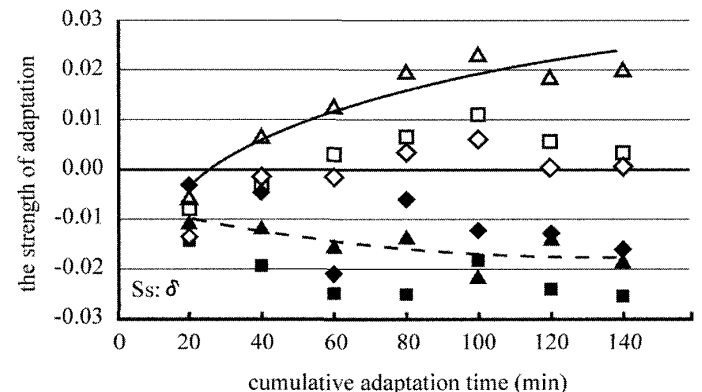


Fig.1-d Subject δ

Fig.1 順応時間の経過による両眼の残効量の推移

Fig.1-aからFig.1-dは被験者ごとの結果を表す。

□ ■: 低輝度コントラスト・高輝度テスト刺激, ◇ ◆: 中輝度コントラスト・中輝度テスト刺激, △ ▲: 高輝度コントラスト・低輝度テスト刺激, このうち□, ◇, △は順応眼, ■, ◆, ▲は非順応眼の測定結果であり, 実線は順応眼における, 破線は非順応眼における3コントラストの平均残効量の近似直線を示している。+は緑色相, -は赤色相への調整値の変化を表す。

($p < .01$)が、コントラストの高低による残効量に一貫した傾向はみられなかった。全被験者の非順応眼の測定結果から、順応眼の順応時間の経過に従い非順応眼の残効量も変化することが確認されたが($p < .01$)、被験者によりその色相は異なり、正負の両残効が現れた。両眼の残効量を比較した結果、被験者 α と ε 以外において順応刺激とテスト刺激の輝度コントラストに関わらず順応眼の残効量が非順応眼の残効量を上回った($p < .01$)。

また両眼の残効に共通の影響を与えられと考えられる高次過程の働きを調べるため、残効量の時間推移について順応眼と非順応眼の間で相関分析を行った。その結果、被験者 α 、 δ 、 ε 、 ζ において両者に相関がみられたが(α : $r = .93$, $p < .01$; δ : $r = -.78$, $p < .01$; ε : $r = .72$, $p < .01$; ζ : $r = .74$, $p < .01$)、被験者 β 、 γ の結果は残効量の分散が大きく、相関がみられなかった(β : $r = .56$, $p < .05$; γ : $r = .21$, $p > .10$)。Fig.2-aからFig.2-dは被験者6名中、相関のみられた4名の結果

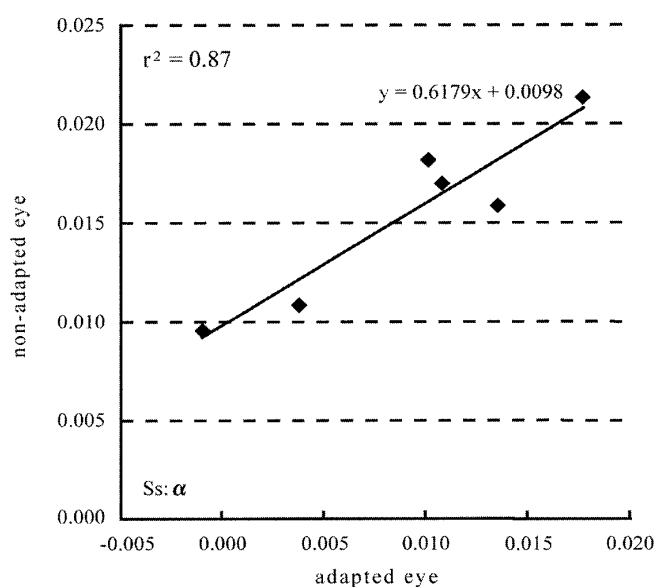
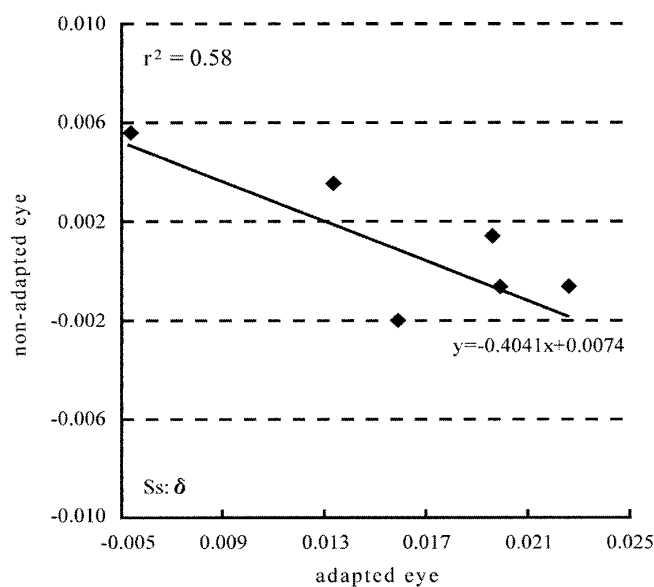
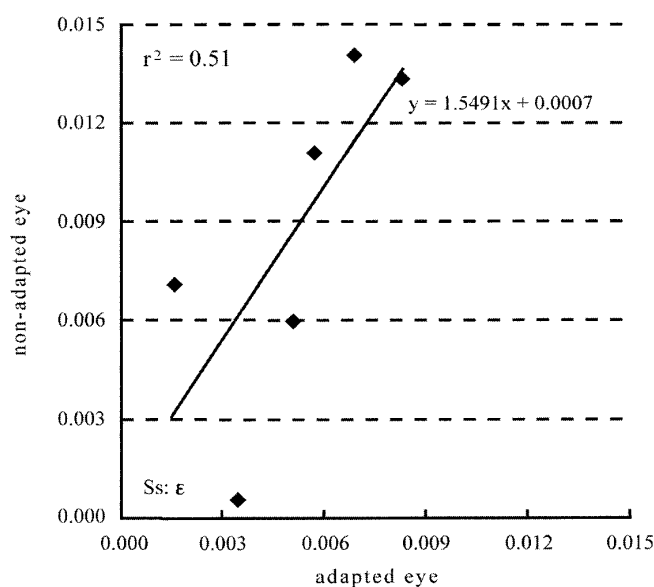
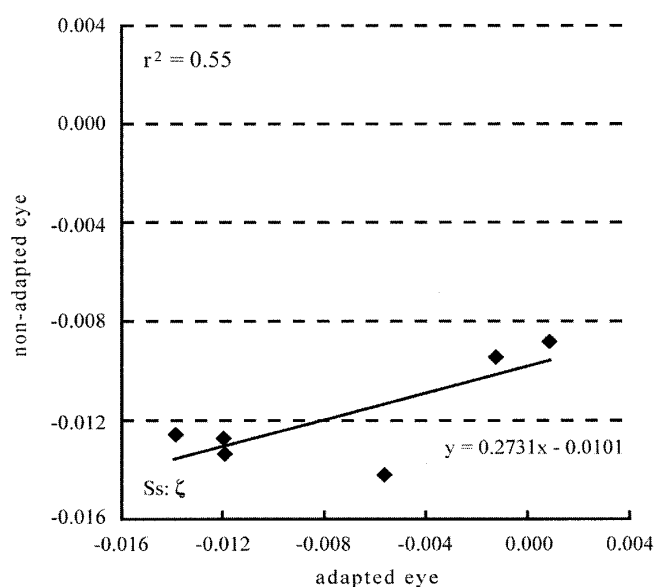
Fig.2-a Subject α Fig.2-b Subject δ Fig.2-c Subject ε Fig.2-d Subject ζ

Fig.2 順応眼と非順応眼における残効量の相関図

Fig.2-aからFig.2-dは被験者ごとの結果を表す。

各点は被験者の120分間もしくは140分間の順応による残効量を表している。順応眼、非順応眼の残効に高い相関がみられた。

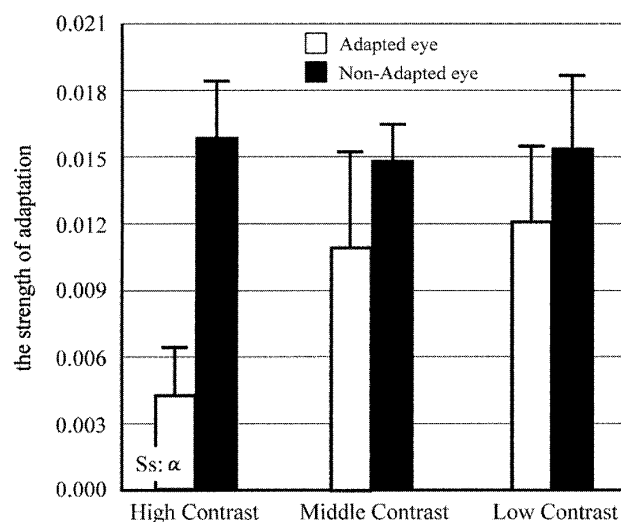
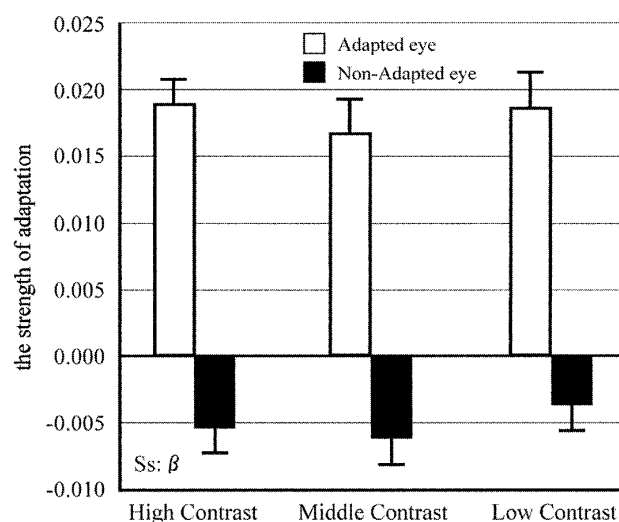
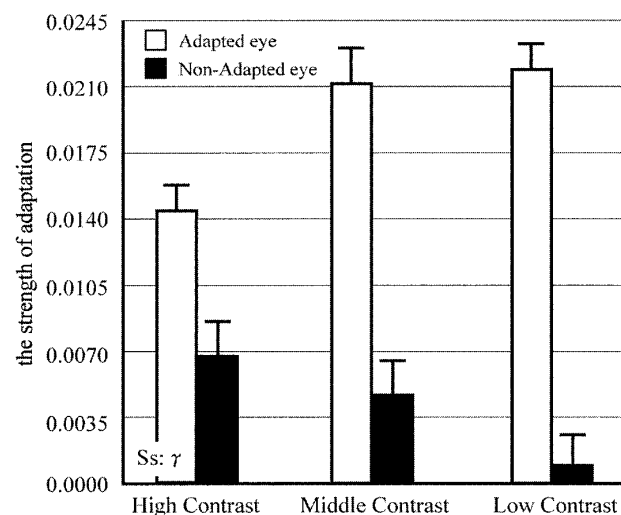
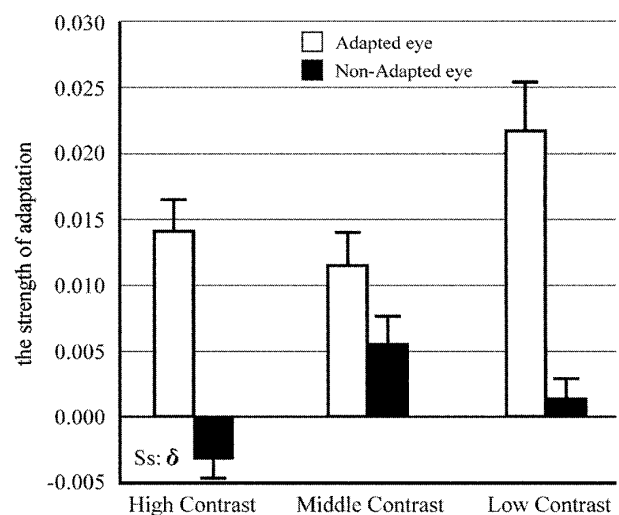
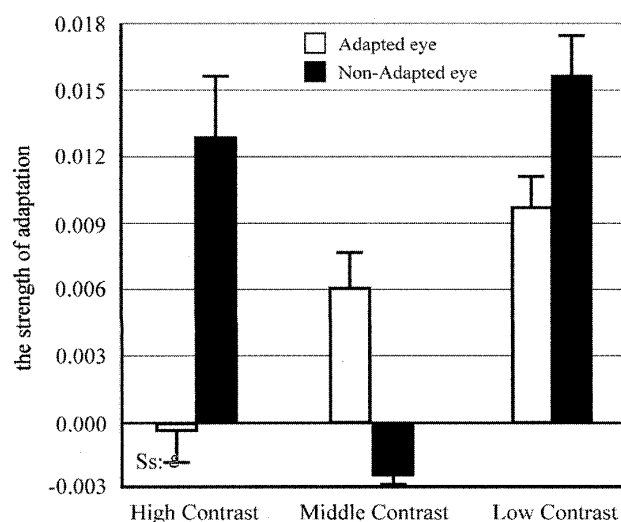
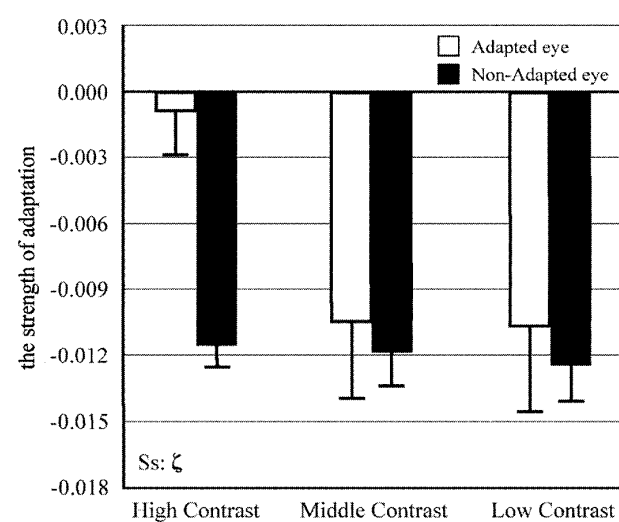
Fig.3-a Subject α Fig.3-b Subject β Fig.3-c Subject γ Fig.3-d Subject δ Fig.3-e Subject ϵ Fig.3-f Subject ζ

Fig.3 刺激のコントラストの差異による順応眼と非順応眼の残効量比較

Fig.3-aからFig.3-fは被験者ごとの結果を表す。

□: 順応眼, ■: 非順応眼の残効量, 各々の標準偏差を示す。順応眼は低コントラスト刺激を用いたときほど多くの残効量がみられた。

である。

また順応眼の測定の結果、全被験者において残効量はテスト刺激の輝度コントラストに依存し、順応刺激との輝度差がもっとも少ない低コントラストほど残効量が多くなる傾向($p < 0.1$)が表れた。さらにコントラストの違いにより順応光と反対色相の残効がみられた。Fig.3-aからFig.3-fに被験者6名の結果を示す。

4. 考察

色順応とは一定の色を見続けることで三錐体間の感度バランスが変化し、色の見え方が変わる現象であるといわれてきた。本研究では単眼順応ののち、両眼の残効が個別に測定された。順応によってこの結果が偏位したことは、色の見えに対する感度の一部が低下して色感覚のバランスが変化したことを示すと考えられる。順応眼において順応時間の経過にともない残効量が増加したことは、順応光である緑色に対する視覚システムの感度が低下したためと考えられる。また非順応眼の調整値が順応時間の経過とともに変化したことは、順応刺激を直接観察していないにも関わらず、非順応眼によって測定された視覚システムの色に対する感度に変化が生じたことを表しており、これにより色順応残効の両眼間転移が確認されたといえる。転移の有無は必ずしも色順応の生じるレベルを規定するものではないが、一眼の色順応が他眼に直接影響を与えるという報告はこれまでにほとんどみられない。したがって順応眼の順応が非順応眼の残効に影響を与えたことは、視細胞とともに両眼融合後の高次過程の動きが色順応に影響していることを示唆している。

予備実験の結果から、残効量は順応強度と考えられる刺激の輝度、大きさ、順応時間等に依存することが確認されており、本実験においても一定以上の強度をもった刺激への順応により、両眼ともに残効の時間的加重が生じることが示された。大多数の被験者において両眼間転移によって生じた非順応眼の残効量が順応刺激を直接観察した順応眼の残効量よりも少なかったことは、順応眼の残効量が単眼性過程と両眼性過程の両者の関与を受けることを示唆しており、このような色順応の生起メカニズムの二重性はこれまでも報告されている(Blake et al., 1981)³⁶⁾。本研究における単眼性過程とは、視細胞のみならず神経節細胞に至る網膜内の全てのレベル、およびLGN、V1の大部分が含まれると考えられる。色順応が生起する要因の一つである三錐体システムは、この単眼性過程の一部を構

成する。これに対し空間周波数残効や運動残効における高次の処理過程とは、皮質レベルを指すと考えられており(Blake & Overton, 1979, O'shea & Crassini, 1981)^{40, 41)}。これは両眼性過程にあるといわれている。また錐体数や色環境によって変化する人間の色の見えは視覚的な経験により補われることが主張されるとともに、その機能は大腦皮質にあることが報告されている(Neitz et al., 2002)²⁹⁾。これらのことから、本研究における両眼性過程とは大腦皮質視覚前野以降の過程を示すこととする。

単眼性過程は光に対するセンサーに感度変化が生じ、刺激強度により残効量に影響がみられることが考えられる。一方両眼性過程は直接刺激の影響を受けず、単眼性過程から送られてくる情報に対して反応すると推論され、相対的な刺激のレベルにより影響を受けることが報告されている(Shevell et al., 1989)²⁶⁾。Helson-Judd効果のように、順応残効が刺激間のコントラストによって異なる現れ方をするならば、本研究における順応刺激とテスト刺激との相対的なレベル変化においても、同一刺激への順応に対する残効の影響は変化すると考えられる。本実験において順応眼の残効量が輝度コントラストにより影響を受けたことは、このHelson-Judd効果と同様の現象の表れであると推定できる。順応眼の処理過程においては単眼性過程と両眼性過程の両者が機能していたと考えられるが、同一の順応刺激が用いられたことから輝度コントラストの影響は両眼性過程において生じたものと推論できる。一方非順応眼における残効の測定結果にはこのような傾向はみられず、輝度コントラストに対して系統的な変化は認められなかった。

非順応眼にみられるような個体差は、前述の通りL錐体の視物質が複数種存在し、それが個体差を生じさせるとの報告があることから(Neitz et al., 1991)¹⁰⁾、順応過程における感度の差異が原因であることが考えられる。また物理的に同一の刺激への順応により生じた残効は、各被験者に対して様々な強度を示した。それにも関わらず、Fig.2にみられるとおり多くの被験者において順応眼の残効と非順応眼の残効間に相関が示されたことは、非順応眼の残効が順応眼の順応に規定される可能性を表している。このことから、非順応眼の測定結果は高次過程で個体ごとに作り出されたというよりも、順応眼の順応によって必然的に生じたと考えられる。しかし順応眼と非順応眼の残効量の分散が大きいことから、単眼順応により非順応眼に生じた

残効は、順応眼の視細胞情報のみから生じる線形的現象ではないことを示していると考えられる。

緑色光に順応したことによる非順応眼の現象的な色の見え方に関しては、被験者により2種類の色相にわかれた。すなわち順応眼の緑色光順応により、非順応眼での緑色光に対する感度が相対的に低下する正残効とともに、逆に非順応眼の赤色光に対する感度が低下する負残効が被験者 β , δ , ε の結果に表れた。順応色と反対色相の残効が現れた例は多くはないがいくつか報告されており、順応眼の測定結果 (Hunt, 1950, Shevell et al., 1989)^{32, 26)} もしくは非順応眼の測定結果 (De Valois et al., 1967, Eisner et al., 1982)^{33, 31)} より示されている。これらの報告では何れも順応した色と同色の感度が上昇もしくは下降することが報告されているが、順応眼と非順応眼の両方を測定して比較検討する本研究のような測定は報告されていない。

もしこれら順応残効の反対色性が色知覚の反対色メカニズムが関与する現象であると仮定するならば、現象のメカニズムを考えるとときに色知覚のメカニズムに関する研究成果は大いに参考になる。人間の視覚メカニズムにおいて、色知覚と色順応に独立した反対色過程が働いていると考える証拠や報告はなく、色順応が色知覚現象の一側面であると考えれば、共通のメカニズムをモデルとして検討するのが妥当であろう。錐体応答拮抗型の反対色刺激に対する応答が網膜の双極細胞から高次のV3まで広く検出されていることは、色順応残効の色相を逆転させる仕組みがどこにあるのかを考える際に様々な可能性を見出すことができる。

まず残効の個体差が網膜の錐体レベルで生じていると仮定することができる。しかし遺伝子工学的研究により、左右眼の視物質が同一の遺伝子によって決定されることが報告されていることから (Neitz et al., 2002, Wade et al., 2002)^{29, 30)} 両眼の視物質に差異はなく、順応眼と非順応眼の残効が色相的に異なるとは考えにくい。そこで本研究結果に現れた残効の反対色性が三錐体レベルより高次の反対色過程の関与により生じていると考えるならば、網膜上から視覚情報処理の各レベルにおいて確認されている反対色応答 (Chatterjee & Callaway, 2003)¹³⁾ のうちのどのレベルの働きによるものであるのかが問題となる。

本研究ではこの反対色残効の生起レベルを単眼性過程と両眼性過程の2つのレベルに分離して検討を行った。ここでは2つの仮説を考えることができ、ひとつ

は色順応により単眼性過程のレベルにおいて反対色残効が生じることから順応眼の感度が低下し、これが高次の両眼性過程に伝えられ、各単眼の情報統合の過程で非順応眼の反対色の感度が上昇するというものである。錐体レベルでの感度変化に基づいて三錐体のバランスから変化した情報を双極細胞が受け取り、 $L/(L+M)$, $S/(L+M)$ の反対色情報として高次過程にまで伝達されるが、この過程において同じ色光に順応しても順応光と同色相・反対色相のどちらの色の情報が高次過程に伝達されるのかは個人によって異なると考えられる。

もうひとつの仮説は、高次の反対色過程において生じた色順応の反対色残効が非順応眼に現れたとするものである。三錐体による順応情報は疲労によるバイアス負荷を受けながら高次過程に達するが、両眼性過程においては反対色反応が生じることにより非順応眼の残効の色相が逆転するという考えである。

2つの仮説はいずれも単眼順応事態において、非順応眼に順応色と反対色の両者の残効が生じるという現象を説明できる。第1の仮説では反対色応答は網膜で生じているため、被験者の反応は刺激に強く依存し、刺激との線形対応が残効に現れることが予測される。一方第2の仮説では刺激からの情報が高次過程まで保持されるため、反対色応答が現れると考えられる。したがって結果が直接刺激の特性に左右されるというよりも、むしろ高次過程の働きによる個体差が大きくなることが予想される。

本研究では順応眼により測定された残効が全被験者において順応刺激と同色相方向に現れているのに対し、非順応眼から得られた結果は被験者によって正残効、負残効の両方向に現れている。このことは第1の仮説では説明が困難であろう。網膜上の視細胞、双極細胞レベルにはいくつか個体差についての報告があるが (Neitz et al., 1991, De Valois et al., 1993)^{10, 9)}、これらは感度に関するものが主であり、色の見えの色相方向が逆転するほどの個体差の報告は極めて少ない。したがって網膜レベルにおける反対色応答の個体差が今回の実験結果を生じさせた原因であると考えられるよりも、高次過程における反対色過程の働きの個体差に起因すると考えた方が妥当である。これにより、本研究の結果は第2の仮説を強く示唆していると解釈できる。また順応眼と非順応眼の残効に相関がみられたことから、非順応眼に現れる残効と順応眼の順応には共通のメカニズムが機能していると考えることがで

き、両眼性過程において情報処理された結果として生じる現象であると考えることができる。fMRIを用いた測定結果においてV1からhV4まで強い錐体応答拮抗型の反対色刺激に対する応答を示すことが報告されていることから(Mullen et al., 2007)¹⁴⁾、視細胞からV1へ情報が伝達される過程において順応色の影響が反映されることが支持されている。以上のことから、順応眼は順応色に対する感度が低下することにより正残効が現れ、この情報がV1以降の高次の過程で反対色に変換されたことにより非順応眼に負残効が生じたと考えられる。

本実験では残効量や色相に対する刺激の輝度コントラストの影響も検討された。先行研究において高次過程での順応に輝度の影響がなく(Timney, Symons & Wilcox, 1996)⁴²⁾、様々な順応現象において輝度コントラストだけが効果をもつことが示されている(Favreau et al., 1983, Aslin, Blake & Chun, 2002, Chung, Levi & Li, 2006)^{24, 43, 44)}。しかし本実験において残効の色相が輝度コントラストに依存しなかったことや、V1における脳の活動量は心理物理的な規定よりも生化学的な伝達量によって高い予測精度が示されることがfMRIの測定結果により報告されている(Mullen et al., 2007)¹⁴⁾ことから、残効の色相決定に影響する要因は輝度コントラストのみではないことが考えられる。

本実験結果から、色順応の生起には視細胞とともに両眼性の高次過程も関与することが示され、順応後の色の見えの色相的な変化を規定するのは高次のレベルであることが推論できた。色順応が視細胞の疲労のみに起因するのであれば、残効の両眼間転移や長時間順応による残効の蓄積、継時的な順応による残効の加算などの時間特性が存在することは考えづらい。したがって先行研究(Eisner et al., 1982, Shevell et al., 1989, Neitz et al., 2002)^{31, 26, 29)}により報告された日々加重した残効も、高次過程の関与により生じた結果であることが推定でき、順応眼での測定結果には単眼性過程のみならず、両眼性の高次過程で生じた順応が反映されていると考えられる。そして色覚経路において広範囲にわたる反対色応答の中でも、色順応残効には高次過程における反対色性が寄与することが示唆された。

謝辞

女子美術大学大学院、近江源太郎先生、側垣博明先生のご指導に感謝申し上げます。

本研究は2005年度及び2006年度女子美術大学個人特定研究助成金の交付を受けた。

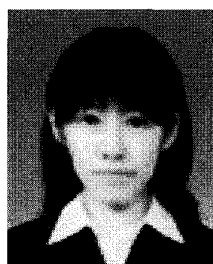
参考文献

- 1) D. Jameson, L.M. Hurvich: Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. I. Chromatic responses and spectral saturation, *J. Opt. Soc. Am.* 45 (7) (1955)546-552.
- 2) D. Jameson, L.M. Hurvich: Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. III. Changes in brightness, saturation, and hue with chromatic adaptation, *J. Opt. Soc. Am.* 46(6)(1956) 405-415.
- 3) D. Jameson, L.M. Hurvich: Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. IV. A psychological color specification system, *J. Opt. Soc. Am.* 46(6)(1956)416-421.
- 4) L.M. Hurvich, D. Jameson: Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. II. Brightness, saturation, and hue in normal and dichromatic vision, *J. Opt. Soc. Am.* 45(8)(1955)602-616.
- 5) J. von Kries: Influence of adaptation on the effects produced by luminous stimuli, *handbuch der Physiologie des Menschen*. 3(1905)109-282.
- 6) P.L. Walraven, M.A. Bouman: Fluctuation theory of colour discrimination of normal trichromats, *Vis. Res.* 6(1966)567-586.
- 7) G. Svaetichin: Spectral response curves from single cones, *Acta. Physiol. Scand. Suppl.* 39(134)(1956)17-46.
- 8) R.L. De Valois, C.J. Smith, S.T. Kitai, A.J. Karoly: Response of single cells in monkey lateral geniculate nucleus to monochromatic light, *Science* 31; 127 (3292)(1958)238-239.
- 9) R.L. De Valois, K.K. De Valois: A Multi-

- Stage Color Model, *Vis. Res.* 33(8)(1993) 1053-1065.
- 10) M. Neitz, J. Neitz, G.H. Jacobs: Spectral tuning of pigments underlying red-green color vision, *Science* 17; 252(5008) (1991)971-974.
 - 11) K. Shimbo, J.I. Toyoda, H. Kondo, T. Kujiraoka: Color-opponent responses of small and giant bipolar cells in the carp retina, *Vis. Neurosci.* 17(4)(2000)609-621.
 - 12) A.J. Shepherd: Remodelling colour contrast: implications for visual processing and colour representation, *Vis. Res.* 39(7)(1999)1329-1345.
 - 13) S. Chatterjee, E.M. Callaway: Parallel colour-opponent pathways to primary visual cortex, *Nature* 11; 426(6967) (2003)668-671.
 - 14) K.T. Mullen, S.O. Dumoulin, K.L. McMahon, G.I. de Zubicaray, R.F. Hess: Selectivity of human retinotopic visual cortex to S-cone-opponent, L/M-cone-opponent and achromatic stimulation, *Eur. J. Neurosci.* 25(2)(2007)491-502.
 - 15) R.L. De Valois, N.P. Cottaris, S.D. Elfar, L.E. Mahon, J.A. Wilson: Some transformations of color information from lateral geniculate nucleus to striate cortex, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 25; 97 (9)(2000)4997-5002.
 - 16) B. Drum, C.E. Sternheim: Response saturation of monochromatic increments on intense achromatic backgrounds: implications for color-opponent organization in human vision, *J. Opt. Soc. Am. A Opt. Image Sci. Vis.* 22(10)(2005) 2107-2119.
 - 17) R.W.G. Hunt: A model of colour vision for predicting colour appearance, *Color Res. Appl.* 7(1982)95-112.
 - 18) Y. Nayatani, K. Takahama, H. Sobagaki: Prediction of color appearance under various adapting conditions, *Color Res. Appl.* 11(1986)62-71.
 - 19) O.E. Favreau, P. Cavanagh: Interocular transfer of a chromatic frequency shift: temporal constraints, *Vis. Res.* 24(12) (1984)1799-1805.
 - 20) A.T. Smith: Interocular transfer of colour-contingent threshold elevation, *Vis. Res.* 23(7)(1983)729-734.
 - 21) J.A. Kaufman, J.G. May, S. Kunen: Interocular transfer of orientation-contingent color aftereffects with external and internal adaptation, *Perc. and Psychoph.* 30(6)(1981)547-551.
 - 22) A. Hajos, M. Ritter: Experiments to the problem of interocular transfer, *Acta Psychologica* 24(1965)81-90.
 - 23) S.M. Ebenholtz: Adaptation to a rotated visual field as a function of degree of optical tilt and exposure time, *J. Exp. Psychol.* 72(1966)629-634.
 - 24) O.E. Favreau, P. Cavanagh: Interocular transfer of a chromatic frequency shift, *Vis. Res.* 23(10)(1983)951-957.
 - 25) S.K. Shevell: Unambiguous evidence for the additive effect in chromatic adaptation, LETTER TO THE EDITORS, *Vis. Res.* 20(1979)637-639.
 - 26) S.K. Shevell, M.F. Wesner: Color appearance under conditions of chromatic adaptation and contrast, *Color Res. Appl.* 14(6)(1989)309-317.
 - 27) E.N. Jr.Pugh: The nature of the pi1 colour mechanism of W.S. Stiles, *J. Physiol.* 257 (3)(1976)713-747.
 - 28) E.N. Jr.Pugh, J.D. Mollon: A theory of the pi1 and pi3 color mechanisms of Stiles, *Vis. Res.* 19(3)(1979)293-312.
 - 29) J. Neitz, J. Carroll, Y. Yamauchi, M. Neitz, D.R. Williams: Color perception is mediated by a plastic neural mechanism that is adjustable in adults, *Neuron* 35 (2002)783-792.
 - 30) A. Wade, B. Wandell: Chromatic light adaptation measured using functional

- magnetic resonance imaging, *J. Neurosci.* 15 22(18)(2002)8148-8157.
- 31) A. Eisner, J.M. Enoch: Some effects of 1 week's monocular process exposure to long-wavelength stimuli, *Perc. and Psychoph.* 31(2)(1982)169-174.
- 32) R.W.G. Hunt: The effects of daylight and tungsten light -adaptation on color perception, *J. Opt. Soc. Am.* 40(1950) 362-370.
- 33) R.L. De Valois, J. Walraven: Monocular process and binocular process aftereffects of chromatic adaptation, *Science* 27 155(761)(1967)463-465.
- 34) H. Helson: Fundamental problems in color vision.1. The principle governing changes in nonselective samples in chromatic illumination, *J. Exp. Psychol.* 23(1938) 439-476.
- 35) U. Schiefer, H. Strasburger, S.T. Becker, R. Vonthein, J. Schiller, T.J. Dietrich, W. Hart: Reaction time in automated kinetic perimetry: effects of stimulus luminance, eccentricity, and movement direction, *Vis. Res.* 41(2001) 2157-2164.
- 36) R. Blake, R. Overton, S.S. Lema: Interocular transfer of visual aftereffects, *J. Exp. Psychol. Human perception and performance* 7(2)(1981)367-381.
- 37) A. Stockman, D.I.A. MacLeod, N.E. Johnson: Spectral sensitivities of the human cones, *J. Opt. Soc. Am. A* 10(12) (1993)2491-2521.
- 38) A. Stockman, L.T. Sharpe: The spectral sensitivities of the middle-and long-wavelength-sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype, *Vis. Res.* 40(2000)1711-1737.
- 39) D.I.A. MacLeod, R.M. Boynton: Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance, *J. Opt. Soc. Am.* 69(8)(1979)1183-1186.
- 40) R. Blake, R. Overton: The site of binocular process rivalry suppression, *Perception* 8 (1979)143-152.
- 41) R.P. O'Shea, B. Crassini: Interocular transfer of the motion after-effect is not reduced by binocular process rivalry, *Vis. Res.* 21(1981)801-804.
- 42) B. Timney, L.A. Symons, L.M. Wilcox, R.P. O'Shea: The effect of dark and equiluminant occlusion on the interocular transfer of visual after-effect, *Vis. Res.* 36 (5)(1996)707-715
- 43) C. Aslin, R. Blake, M.M. Chun: Perceptual learning of temporal structure, *Vis. Res.* 42(28)(2002)3019-3030.
- 44) S.T.L. Chung, D.M. Levi, R.W. Li: Learning to identify contrast-defined letters in peripheral vision, *Vis. Res.* 46(6-7) (2006)1038-1047.
- (投稿受付日：2008年7月22日)
(掲載決定日：2009年1月4日)

著者紹介



しまくらのとみ
島倉 瞳

2005年 女子美術大学大学院美術
研究科 修士課程修了 修士(美術)
日本色彩学会, 日本心理学会, 日本
視覚学会会員

女子美術大学大学院 美術研究科 博士後期課程 在籍
hshimakura0721@isis.joshibi.ac.jp



さかた かつあき
坂田 勝亮

1985年 早稲田大学大学院文学研
究科 博士前期課程修了 文学修士
日本色彩学会, 日本心理学会, 日本
基礎心理学会, 日本視覚学会, 米国
光学会 (OSA) 会員

女子美術大学 芸術学部 芸術学科 教授
sakata@joshibi.ac.jp