

周辺視における反対色過程の特性

日比野 治雄

千葉大学教養部
〒260 千葉市弥生町1-33

1. 概要

網膜の中心領域（直径 $10^{\circ} \sim 17^{\circ}$ ¹⁾）には、選択的に短波長光を吸収する黄斑色素が存在する²⁾。黄斑色素は中心窩で最も濃度が高く、中心窩から離れるにつれて濃度が低くなるので、錐体に到達する単波長光の量は、中心窩から離れるにつれて増加する。したがって、特に y-b（黄-青）反対色チャンネルの分光感度が、影響を受けると考えられる。しかし、y-b チャンネルの感度は、測定した網膜のどの部位においても、ほとんど一定であることが判明した。y-b チャンネルは、黄斑色素のフィルタリング効果を補正するように、その相対的な感度を変化させているのである。これは、y-b チャンネルには、色の恒常性にも似た色知覚に関するホメオスタシスの機構が存在することを示唆するものである。r-g（赤-緑）チャンネルにおいては、そのような機構は見出されなかった。

2. 色相打ち消し法

現在、ほとんどの色覚モデルにおいて、三種類の錐体（L, M, S 錐体）からの信号が一つのアクロマティック・チャンネル（輝度チャンネル）および二つのクロマティック・チャンネル（反対色チャンネル）の信号に変換されると仮定されている³⁾⁻⁶⁾。一般的に、アクロマティック・チャンネルは明所視の視感度に対応し、r-g と y-b の反対色チャンネルは色についての情報を伝達すると考えられている。人間の視覚系の反対色チャンネルの分光感度（chromatic valence functions）は、色相打ち消し法（hue cancellation technique）によって測定される⁷⁾。

これは色知覚における赤と緑および黄と青の拮抗性を利用した方法である。たとえば、ある波長（test wavelength）の「青」の量は、その波長の青味を打ち消すのに必要な「青」の反対色、すなわち「黄」の波長（cancellation wavelength）の量として測定されるのである。

3. y-b チャンネルのホメオスタシスの機構

網膜の周辺と中心窩の部位で視感度を測定すると、一般的に、上記の黄斑色素の影響で、短波長領域では周辺よりも中心窩の方が感度が低くなることがよく知られている^{8),9)}。すなわち、アクロマティック・チャンネルの分光感度は、直接的に黄斑色素の影響を受けるのである。しかし、黄斑色素が反対色チャンネルの分光感度にどのような影響を及ぼすのかについては不明である（傍中心窩において色相打ち消し法を用いた報告はある¹⁰⁾）。この点を検討するために、色相打ち消し法を用いて、左眼のこめかみ側の水平方向 0° （中心窩）、 3.3° 、 10° 、 21° 、 31° の五部位で、r-g と y-b の反対色チャンネルの分光感度を 440 nm から 660 nm までの 10 nm ステップの検査光について測定した。各検査光の強度は、450 Td の 570 nm の単波長光に明るさが等しくなるように調節した。刺激の大きさは、視覚領の拡大率（cortical magnification factor）に従って、周辺になるにつれて拡大させていった¹¹⁾。杆体の影響をなくすために、1000 Td（約 2400 scotopic Td に相当）の白色順応光を用いた¹²⁾。色順応を最小限に抑えるために、刺激提示時間を 500 msec とした上に、刺激間隔を 4 秒以上とり、その期間は白

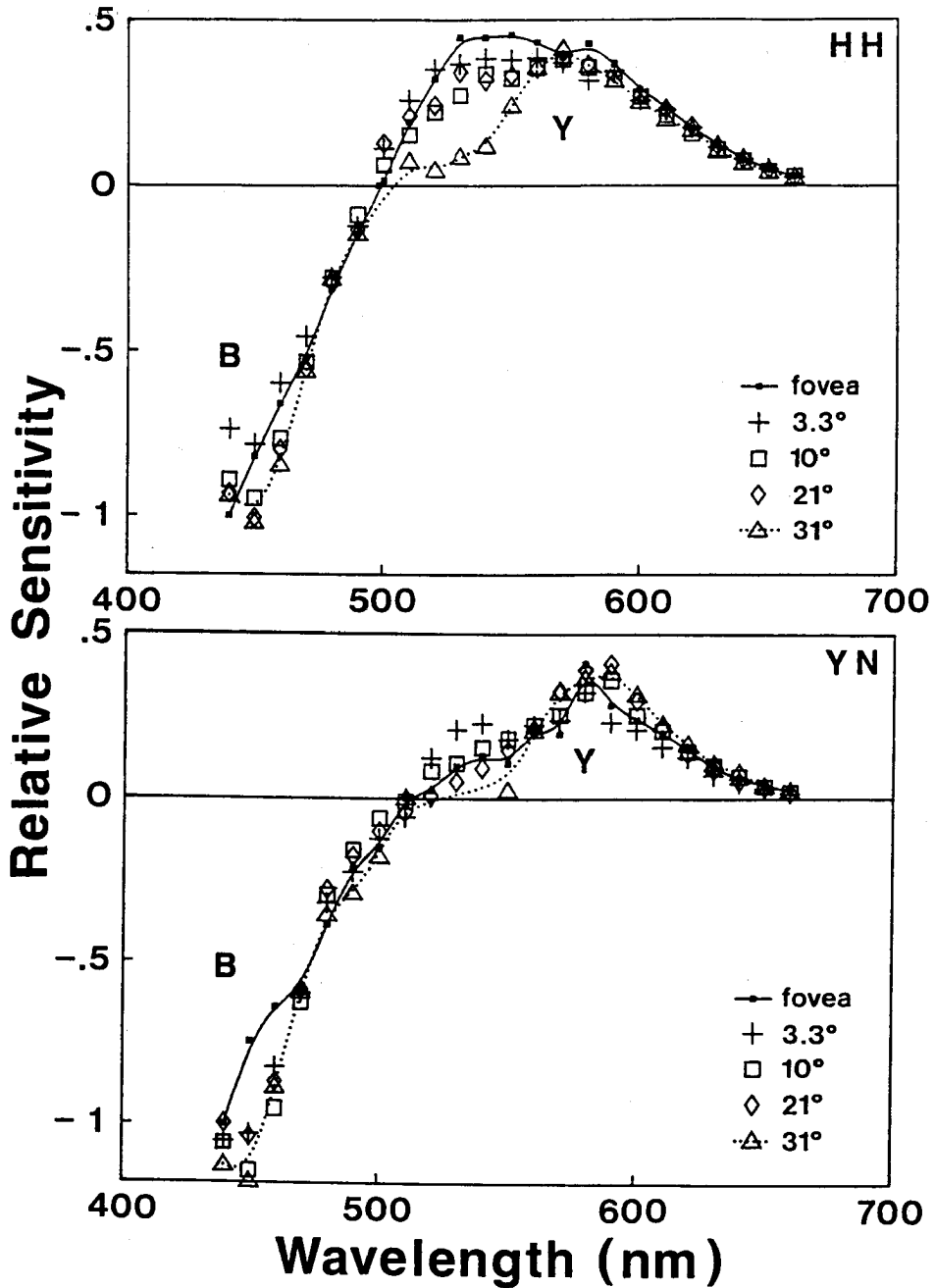


図1 被験者HH(上)およびYN(下)の左眼こめかみ側の網膜部位の中心窩(・), 3.3°(+), 10°(□), 21°(◇), 31°(△)で得られたy-b反対色レスポンス関数. 刺激の直径: 1.1°(中心窩); 2.3°(3.3°); 4.8°(10°); 9.5°(21°); 14.2°(31°). 縦軸は, 等エネルギーの検査光(横軸)の色相(Y:黄; B:青)を打ち消すのに必要な打ち消し光の相対エネルギーを示す. 打ち消し光(中心窩で測定したユニーク黄およびユニーク青)の波長: 578nm(HHおよびYN); 469nm(HH)および481nm(YN). 図を見やすくするために, 中心窩および31°のデータは, それぞれ滑らかな曲線および点線で近似的に結んである. 中心窩外の関数は, 中心窩の関数に正規化してある.

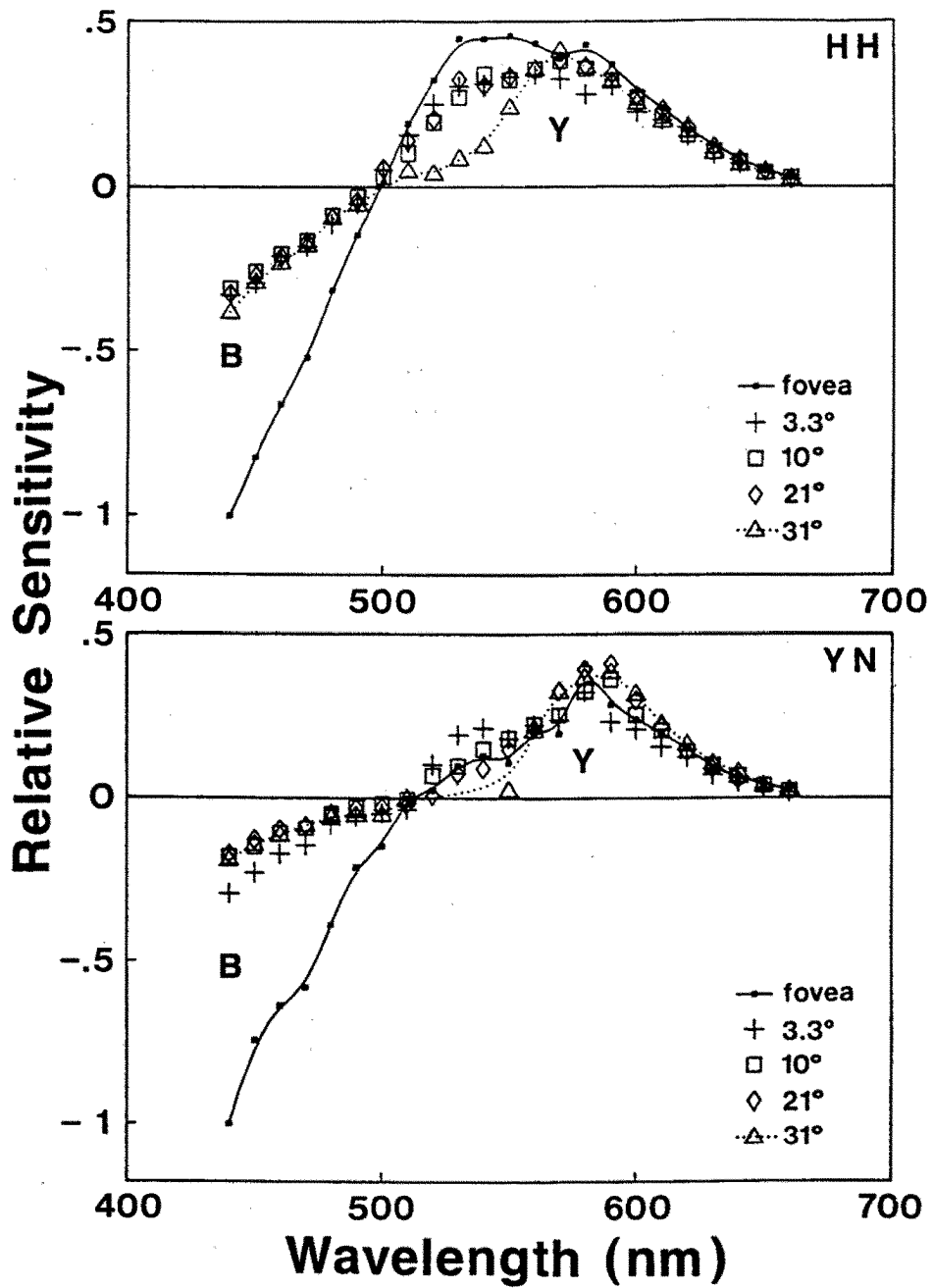


図2 図1を、黄斑色素の影響を補正してプロットし直したy-b反対色レスポンス関数(正味の分光感度を示す)。中心窩外の部位にも中心窩と同濃度の黄斑色素が存在した場合を仮定して、図1のデータから計算によって求めた。したがって、中心窩の関数は、図1と同一である。

色順応光を提示した。

黄斑色素が存在するのであるから、直感的には中心窩の青の反応は、周辺部に比べて、減少すると考えられる。しかし、驚いたことに、図 1 に示すように、y-b チャンネルの関数は、どの測定部位においても、ほとんど同じになっているのである。これは、S cone に到達する短波長光の量が周辺部にゆくにつれて増加するのにもかかわらず、y-b チャンネルの分光感度は、そのような黄斑色素の濃度差には影響を受けないということを意味する。各網膜部位でフリッカー測光法を行なった結果、二人の被験者の黄斑色素の濃度にはかなりの相違があることが分かった（中心窩において、460 nm で HH は 0.6, YN は 0.95 であった）。したがって、このように大きな黄斑色素濃度の相違にもかかわらず、各被験者の y-b チャンネルが、その黄斑色素の影響を正確に補正していることから考えて、このような結果が得られたのは、単なる偶然ではなく、y-b チャンネルに存在する何らかのホメオスタシス的な機構の結果であると考えてもよいであろう。

それでは、黄斑色素の濃度差による中心窩と周辺部位との錐体に達するエネルギー差を補正したら、どのような結果が得られるであろうか。図 2 は、そのような補正を行なって得られた各網膜部位における y-b チャンネルの正味の分光感度を示したものである。すなわち、この図は、中心窩の場合と同量の単波長刺激光が各網膜部位の錐体に提示されたとしたら、y-b チャンネルの分光感度が網膜部位に伴ってどのように変化するかを示すものである。図 2 に示されているように、正味の青の反応は、網膜の周辺にゆくにつれて小さくなるのである。これは、たとえば S cone が同量の短波長光を受容しても、その刺激によって生ずる反対色過程の青反応は各網膜部位で必ずしも同じではないということである。換言すれば、y-b チャンネルは、各網膜部位の黄斑色素の濃度の関数として、その分光感度特性を変化させるのである。

このような黄斑色素の濃度差に対する y-b チャンネルのホメオスタシス的な機構がなければ、

中心窩で成立する青反応と黄反応間の均衡関係 (equilibrium relationship¹³⁾⁻¹⁵) は周辺部位では成立しなくなってしまうのである。しかし、y-b チャンネルは、網膜部位間の黄斑色素の濃度差の影響を補正するように、青と黄の反応間の相対的な強度を変化させるのである。これは、各網膜部位における中心窩外の y-b チャンネルの感度の減少量が黄斑色素の濃度の減少量にほぼ対応していると仮定すれば、理解し得る結果である。

中心窩近辺の黄斑色素濃度の変化にもかかわらず、中心窩から少なくとも 31°までは、y-b 次元に関する均一な色情報を得ることができるので、この y-b チャンネルの特性は色知覚にとって非常に有益なものである。したがって、この意味で、この y-b チャンネルの機構は色の恒常性に似たものである。

r-g チャンネルの分光感度を測定した結果では、y-b チャンネルで見出されたようなホメオスタシス的な機構は存在しないのである。y-b チャンネルの場合とは対照的に、黄斑色素の濃度差を補正して得られた正味の分光感度は、どの網膜部位でもほぼ同じになるのである。これは、r-g チャンネルの分光感度は、黄斑色素の影響をそのまま受けってしまうということである。

4. 生理学的知見との関係

マカクザルの r-g タイプの神経節細胞の分光感度は明瞭に黄斑色素の影響を受けるという結果を示す研究もある¹⁶⁾。その研究では、y-b タイプの神経節細胞に対する黄斑色素の影響はあまりはっきりしない。また、マカクザルの y-b タイプの神経節細胞の分光感度関数は、網膜部位にかかわらず、その形状や絶対的な感度の点で極めて近似しているという報告もある^{17), 18)}。このような生理学的知見は、黄斑色素に対するホメオスタシス的な機構が y-b チャンネルには存在し、r-g チャンネルには存在しないということを示す本研究の結果と一致するものである。

謝 辞

共に議論をし、有益な意見および批判を頂いた Peter K. Kaiser 博士に深く感謝致します。David M. Regan, Stuart M. Anstis, Carol M. Cicerone, 中野靖久の各博士にも、貴重なコメントを頂きました。本研究は、Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada の研究費 (課題番号 A0295, 代表者 Peter K. Kaiser) の補助を受けました。

文 献

- 1) Polyak, S. L. *The Retina* (University of Chicago Press, Chicago, 1941).
- 2) Wyszecki, G. & Stiles, W. S. *Color Science* (John Wiley & Sons, New York, 1982).
- 3) Jameson, D. in *Handbook of Sensory Physiology vol. VII/* (eds Jameson, D. & Hurvich, L. M.) 381-412 (Springer-Verlag, New York, 1972).
- 4) Ingling, C. R. Jr. & Tsou, B. H.-P. *Vision Res.* 17, 1075-1082 (1977).
- 5) Boynton, R. M. *Human Color Vision* (Holt, Rinehart & Winston, New York, 1979).
- 6) Guth, S. L., Massof, R. W. & Benzschawel, T. *J. opt. Soc. Am.* 70, 197-212 (1980).
- 7) Jameson, D. & Hurvich, L. M. *J. opt. Soc. Am.* 45, 546-552 (1955).
- 8) Wald, G. *Science* 101, 653-658 (1945).
- 9) Stabell, U. & Stabell, B. *J. opt. Soc. Am.* 70, 706-711 (1980).
- 10) 阿山みよし, 池田光男 *日本色彩学会誌* 5, 50-62 (1981).
- 11) Rovamo, J. & Virsu, V. *Exp. Brain Res.* 37, 495-510 (1979).
- 12) Aguilar, M. & Stiles, W. S. *Opt. Acta* 1, 59-65 (1954).
- 13) Krantz, D. H. *J. math. Psychol.* 12, 304-327 (1975).
- 14) Larimer, J., Krantz, D. H. & Cicerone, C. M. *Vision Res.* 14, 1127-1140 (1974).
- 15) Larimer, J., Krantz, D. H. & Cicerone, C. M. *Vision Res.* 15, 723-731 (1975).
- 16) De Monasterio, F. M. *Vision Res.* 18, 1273-1277 (1978).
- 17) Zrenner, E. *Neurophysiological Aspects of Color Vision in Primates* (Springer-Verlag, New York, 1983).
- 18) Zrenner, E. & Gouras, P. in *Colour Vision* (eds Mollod, J. D. & Sharpe, L. T.) 211-223 (Academic Press, London, 1983).