

色光に対する瞳孔反応：その特性と基礎視覚過程

木村 英司

千葉大学 文学部 心理学講座

〒263 千葉市稲毛区弥生町 1-33

1. はじめに

眼の瞳孔の大きさが、周囲の輝度に応じて変化することはよく知られている。輝度が増加すると瞳孔は収縮し、輝度が減少すると瞳孔は散大する。こうした輝度に対する反応が顕著であったためか、瞳孔反応を生み出している視覚過程は刺激の輝度に対してのみ応答する単純な過程であるという考えもかつては見られた。しかしながら、その後の研究により、こうした見方に対する反証が数多く提出されている。いくつかの例を挙げると、瞳孔は、刺激の輝度に対する応答ほどは大きくないものの、刺激の色度（分光組成）の変化、空間周波数成分の変化に対しても応答する¹⁻⁶⁾。瞳孔反応に基づく空間分解能（視力）は、暗所視および明所視レベルにおいて、心理物理学的に測定された空間分解能にきわめてよく対応する^{2,7)}。瞳孔反応の波形は、刺激条件に応じて変化し、ある条件下では一過性の波形を示し、他の条件では持続性の波形を示す^{5,6,8)}、などである。これらの知見から、瞳孔反応を生み出している視覚過程は刺激のさまざまな属性に対して応答するより複雑な過程であり、特性や処理様式の異なる複数の過程により構成されている可能性や、視知覚系とある側面に関して類似している可能性が示唆される。

近年、こうした可能性に関わる研究が進められてきており、興味深い知見が蓄積されつつある。本稿では、これらの研究のうち、色

光により誘発される瞳孔反応に関する我々の研究^{9,11)}について、特に色度変化に対する瞳孔反応に焦点をあてて概説し、瞳孔反応を生み出す視覚過程の特性とその生理学的基礎に関して考察していく。

2. 色度変化により誘発される瞳孔反応と色度変化検出過程

色度変化に対する瞳孔反応は、最初に Kohn and Clynes¹¹⁾ によって報告された。彼らは、まず、瞳孔が色光の置換に対して収縮を示し、しかもその縮瞳は等輝度の色光を置換した場合でも、置換に輝度の減分がともなう場合でも生じることを示した。彼らはさらに、定常背景野上に色光を提示して瞳孔径の変化を記録すると、背景野と色光の色度が異なる場合にかぎり、色光のオフセットに対して瞳孔が一過性の収縮を示すことも明らかにしている。このように輝度の減分と色度変化が同時に生じる際に見られる縮瞳（以下、オフ縮瞳反応）は、輝度減分自体は逆方向の応答である散瞳を生じさせることから、色度変化により誘発されていると考えられている。オフ縮瞳反応の存在は、その後、他の研究者達によって追試・確認され、また、オフ縮瞳反応が、散乱光などによる桿体の寄与、置換の際の一過性の輝度増分 (luminance transient)、色収差の影響などといった色度変化以外の要因により生じているという可能性が否定されている^{12,13)}。

瞳孔が色度変化に対して応答するためには、瞳孔反応を生み出している視覚過程の一部が色度変化を検出していなくてはならない。それでは、この色度変化検出過程はどのような特性を持っているのであろうか？心理物理学的モデルで想定されている反対色過程と類似した特性を示すのであろうか？電気生理学的研究により検討されている錐体拮抗型細胞 (cone-opponent cell) と類似した細胞の活動を反映しているのであろうか？

3. 色光により誘発される瞳孔反応の分光感度曲線

上にあげた疑問に答える一つのアプローチとして、当該の視覚過程に寄与する錐体の種類とそれらの間の相互作用を検討することがあげられる。視反応であれば、それが色の見えなどのように感覚・知覚に関わるものでも、瞳孔反応でも、その基礎となる過程における視覚処理が光受容器での光量子吸収に端を発することにかわりはない。したがって、どの光受容器、特にどの錐体からの信号が視覚過程に寄与し、錐体信号がどのように相互作用しあっているかを検討することにより、複数の視覚過程間で処理様式や特性を比較検討することができる。そして、錐体信号間の相互作用を探るための最も率直な方法は、各視反応の分光感度曲線を測定することである。

こうした観点から、瞳孔反応に寄与する色度変化検出過程の特性に関する重要な知見が Krastel et al.¹⁴⁾ により提供された。彼らは、定常白色背景野上に単色光を提示して瞳孔反応の分光感度を測定し、その形状が、同じ刺激条件下で心理物理学的手法により測定された検出閾に基づく分光感度曲線の形状とほぼ同一であることを示した。どちらの分光感度曲線も、短、中、長波長領域にそれぞれピークをもち、570 nm 付近に感度のくぼみ (Sloan notch¹⁵⁾) をもつ独特の形状を示した (分光感度曲線の形状については図2を参照)。心理物

理学においては、定常白色背景野上で得られた分光感度曲線の分析を通じて検出に寄与する視覚過程を検討するという研究は、Stiles and Crawford¹⁶⁾ をはじめとして、これまで数多くなされており、これらの研究から、Sloan notch は異なるタイプの錐体間の抑制性相互作用、すなわち錐体拮抗性 (color-opponency) を反映していると考えられている¹⁷⁻²¹⁾。従って、Krastel らの結果は、瞳孔反応が、少なくとも部分的には、錐体拮抗型信号の寄与を受けており、その特性は心理物理学的研究により検討されている反対色過程の特性と類似していることを示唆している。

それでは、Krastel らの示した Sloan notch は、先に述べた Kohn and Clynes¹⁾ が示した色度変化に対する瞳孔反応とどのような関係にあるのであろうか？当時得られていた知見からだけでは、Sloan notch が白色背景野上で得られる瞳孔反応の分光感度曲線の一般的特性であるのか、オフ縮瞳反応といった色度変化により誘発される瞳孔反応に特有のものであるのか、あるいは、Krastel らが用いた閾値付近の強度条件に特有のものであるのかが明らかではなかった。

こうした点を明らかにするため、我々は最初の実験を行った⁹⁾。なお、この実験および以下の実験においては、先行研究⁹⁾ に基づいて検査光の提示時間を長くし (6秒)、オフ反応をオン反応と定常反応から分離して、個々の反応に関して特性を検討できるようにした。まず、白色背景野上に提示された単色検査光に対する瞳孔反応の典型的な波形を図1に示す。この図から、定常背景野と検査光の色度が異なる本条件下では、Kohn and Clynes¹⁾ が示したように、刺激のオンセットだけでなくオフセットに対しても一過性の縮瞳 (以下、オン反応とオフ反応) が生じていることがわかる。また、検査光強度が高い場合には、定常反応も認められる。次に、瞳孔の縮瞳がある基準振幅に達するのに必要とされる検査光強度に基づいて、オン、オフ、定常反応のそれ

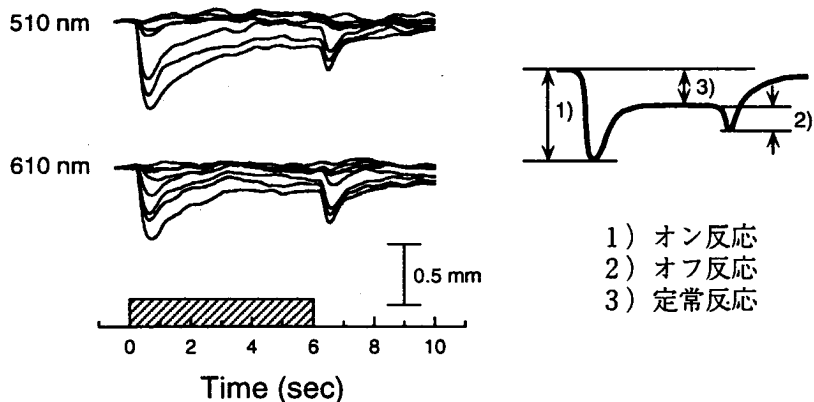


図1 定常白色背景野 (2.43 log phot td) 上に提示された単色検査光により誘発された瞳孔反応の典型的な波形。異なる強度の検査光により誘発された瞳孔反応が互いに重ねてプロットされており、図の下方方向が縮瞳を表している。検査光のオンセットは時間軸上ゼロのところ、オフセットは6秒のところで生じた。右側の図は、オン、オフ、定常反応をそれぞれ模式的に示している。なお、本稿で示す図は、図3と4を除いて、複数の被験者のデータを平均した結果を示している。

それぞれについて分光感度曲線を導出した (図2)。この図から、オフ反応の分光感度曲線の形状が、同じ刺激条件下で心理物理学的手法により測定された単色検査光の検出閾に基づく分光感度曲線 (図2, 実線) の形状と類似していることが見て取れる。オフ反応の分光感度曲線は、短、中、長波長領域にそれぞれピークをもち、中、長波長領域のピークの

形状は、それぞれM, L錐体の分光感度曲線の形状^{22,23)}よりも狭くなっている。こうした分光感度曲線の狭まりにより570 nm付近に独特な感度のくぼみ (Sloan notch) が生じている。これに対して、定常反応の分光感度曲線の形状は、心理物理学的手法によりもとめられた分光感度曲線の形状とそれほど類似していない。この分光感度曲線においては、複数の

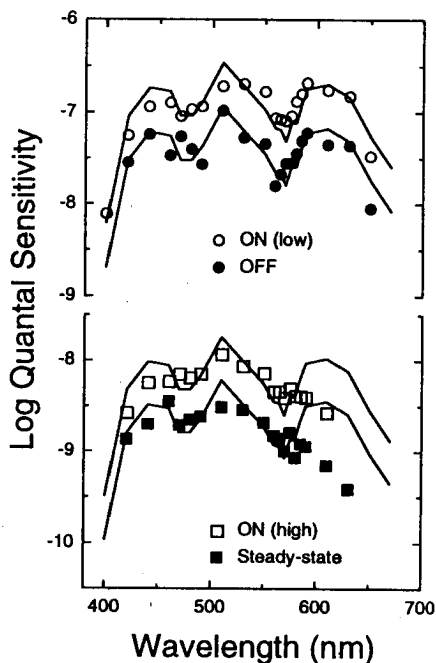


図2 オン (○, □), オフ (●), 定常反応 (■) の分光感度曲線。オン反応の分光感度曲線は、縦軸上 (quanta sec⁻¹ deg⁻² で表された検査光強度の逆数の対数値) の実際の位置にプロットされている。オフ反応と定常反応の分光感度曲線は、明瞭さのために垂直方向にずらしてプロットされている。心理物理学的手法により得られた分光感度曲線 (実線) は、400 nm から 570 nm の範囲に渡って各データ・セットに対して最もよく当てはまるよう垂直方向にシフトされている。

ピークは明確ではなく、Sloan notch は認められず、また長波長領域で相対的に感度が低い。〔注：オフ反応、定常反応の分光感度曲線の形状は、用いられた基準振幅にかかわらずほとんど変化しなかったが、オン反応に関しては、基準振幅に依存して分光感度曲線の形状が変化した。基準振幅が小さい場合には、オン反応の分光感度曲線は心理物理学的に測定された分光感度曲線およびオフ反応の分光感度曲線と類似した形状を示したが（図2, ○）、基準振幅が大きい場合には、定常反応の分光感度曲線と類似した形状を示した（図2, □）。主成分分析を用いて検討したところ、オン反応、オフ反応、定常反応の諸特性は、2つの反応成分の組み合わせによりうまく記述できることが示された⁹⁾。〕

以上の結果は、定常白色背景野上に単色検査光を提示するという刺激条件下において、閾値付近の検査光強度に対して誘発される瞳孔反応の分光感度曲線が、心理物理学的手法によりもとめられた分光感度曲線と類似した形状を示すという Krastel ら¹⁴⁾の結果を追証したにとどまらず、錐体拮抗性を示す分光感

度曲線が白色背景野上でもとめられた瞳孔反応の分光感度曲線の一般的特性ではなく、オフ縮瞳反応、すなわち、色度変化により誘発される瞳孔反応と結びついていることを示している。さらに、同一の検査光に対して誘発された、オン反応、オフ反応、定常反応が、それぞれ異なる分光感度曲線を示すという結果は、白色背景野上に提示された検査光により誘発される瞳孔反応が複数の視覚過程により媒介されていることをも示唆している。

4. 瞳孔反応の打ち消し (chromatic cancellation)

次のステップとして、我々は錐体拮抗過程が瞳孔反応に寄与することを示すさらなる証拠を提供し、この過程の特性をより明らかにすることを試みた¹⁰⁾。この際に検討したのは、赤色光により誘発された瞳孔反応が、赤色光に緑色光を加えることによって打ち消されるか否かである。この問題は、瞳孔反応に寄与すると考えられる錐体拮抗過程がスペクトル中性点をもつかどうか、すなわち、適切な分光組成をもつ光を選択することにより当

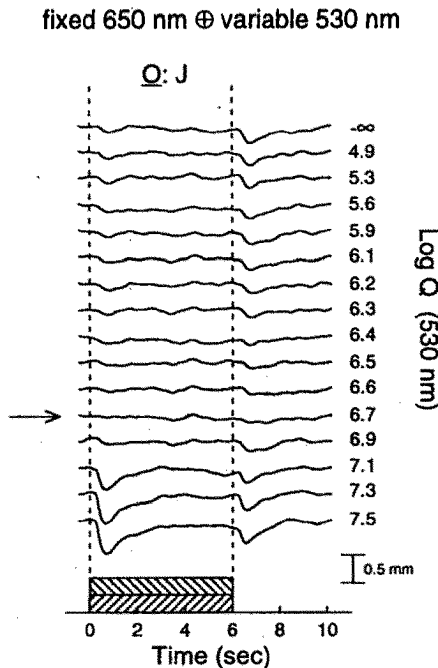


図3 赤色光 (650 nm) と緑色光 (530 nm) の混色光によって誘発された瞳孔反応 (被験者 J の結果)。一番上の波形は、単独の弱い赤色光 (7.30 log Q) により誘発された反応を示している。検査光のオンセット (時間ゼロ) とオフセット (6秒) に対して一過性の縮瞳が生じている。上から2番目以降の反応波形は、同じ赤色光にさまざまな強度の緑色光を加えた混色光により誘発された瞳孔反応を表している (緑色光の強度は、図右側の数字によって示されている)。矢印は、明瞭な瞳孔反応を誘発しない赤緑混色光を指している。この図および以下の図において、log Q は、quanta $s^{-1} \text{ deg}^{-2}$ の対数値で表した刺激強度を意味している。

該の視覚過程からの信号をゼロにすることができかどうか、という理論的問題と関係している。図2に示した分光感度曲線において570 nm 付近に感度のくぼみは認められるものの、感度はゼロとはなっていないため (Kraedel et al.¹⁴, Kimura and Young⁹も参照)、この問題は研究開始当時には明らかではなかった。

図3は、赤色光 (650 nm) と緑色光 (530 nm) の混色検査光に対する瞳孔反応を示している。この実験においても、検査光は白色定常背景野上に6秒間提示された。図中一番上の波形は、赤色光を単独で提示した場合の反応を示しており、検査光のオンセットとオフセットに対して一過性の縮瞳 (オン反応とオフ反応) が生じていることが見て取れる。同じ赤色光にさまざまな強度の緑色光を加えた混色光に対する瞳孔反応を示したのがそれ以降の波形である。緑色光を加えることにより検査光の輝度は増加しているにもかかわらず、オン反応とオフ反応の振幅は必ずしも増加していない。むしろ、緑色光強度の増加とともに振幅は減少し、ある強度で最小の反応、もしくは、反応の打ち消しが生じる (矢印で示された波形)。

反応波形の分析により反応の打ち消しが示唆されたので、さらに検討を進めるために、瞳孔反応を定量化する新たな手法を開発した。この手法は、閾値付近の強度の検査光

は、必ずしも明瞭な反応を誘発するわけではないという事実を利用しており、反応の出現頻度によって瞳孔反応の反応強度を定量化するものである。得られる測度は、弁別指標 (discrimination index) と呼ばれ、縮瞳反応がノイズ (検査光が提示されなかったブランク試行における瞳孔径の変化) から正しく弁別された試行のパーセンテージを表している (詳しくは、Kimura and Young¹⁰を参照のこと)。この手法を適用した分析結果の一例を図4に示す。加えられた緑色光の強度が非常に低い場合には、弁別指標は赤色光単独の場合 (図中、一番左側のデータ点) とほぼ同じ値となっているが、緑色光の強度が増すにつれて弁別指標は減少し、ある緑色強度に対してチャンスレベル (50%) にまで落ち込んでいる。言い替えば、赤色光により誘発された瞳孔反応は、適切な強度の緑色光を加えることによって打ち消される。こうした反応の打ち消しは、実験に参加した全ての被験者において認められた。さらに、我々の分析により、こうした反応の打ち消しはL錐体信号とM錐体信号の減算的相互作用 (L-M) により記述できることが示された。以上から、(L-M) 相互作用における錐体信号の重みづけ係数を導出することが可能となる。なぜなら、完全な反応の打ち消しが生じた際には、 $w \times L - M$ がゼロとなっているはずだからである。このようにして導出された重みづけ係

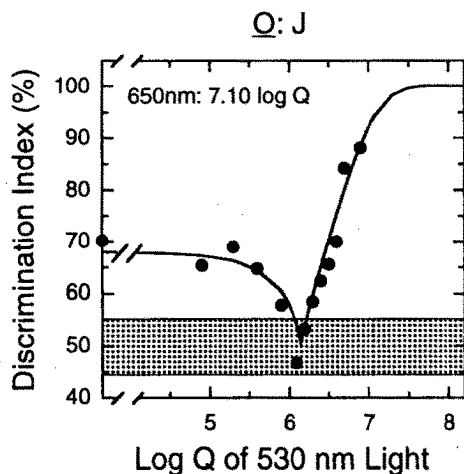


図4 赤緑混色光により誘発された瞳孔反応に関してもとめられた弁別指標 (被験者Jの結果)。一番左側のデータ点は、赤色光 (650 nm, 7.10 log Q) のみを提示した場合の弁別指標であり、その他のデータは、この赤色光にさまざまな強度の緑色光 (530 nm) を加えた場合の弁別指標を表している。図の横軸が緑色光の強度を示している。図中、陰つきの領域は、チャンスレベル (50%) に対する95%信頼区間を示している。実線は、(L-M) 錐体拮抗モデルに基づく理論曲線である¹⁰。

数 ($w \approx 0.65$) は、心理物理学的研究^{20,21)}により導出された係数 ($w \approx 0.75$) と類似しており、両者とも、L錐体信号の重みづけの方がM錐体信号のそれよりも小さかった。

赤色光に緑色光を加えることによる瞳孔反応の打ち消しは、錐体拮抗性の極めて強力かつ直接的な証拠である。こうした反応の打ち消しは、赤みを緑みで打ち消すことができるという色相の打ち消し^{24,25)} と類似しており、さらに、錐体信号間の相互作用における重みづけ係数に関する分析からも、色度変化により誘発された瞳孔反応が、赤色光や緑色光の知覚的検出に関与するのと類似した (L-M) 錐体拮抗過程の寄与を受けているという仮説を支持する結果が得られた。また、先に述べたように、瞳孔反応の打ち消しが生じるということは、瞳孔反応に寄与する色度変化検出過程がスペクトル中性点をもつことを意味しており、この過程の特性をより明らかにすることができたと言えよう。

5. オフ縮瞳反応へのS錐体信号の寄与

赤-緑反対色過程と類似した特性をもつ (L-M) 過程が瞳孔反応に寄与しているの

であれば、青-黄過程に類似した過程も寄与しているのではないだろうか？この問いが次の研究の出発点となっている¹¹⁾。瞳孔反応へのS錐体信号の寄与に関しては、先行研究によりそれを示す多数の知見が得られていた^{13,26,27)}。しかしながら、S錐体がオフ縮瞳反応に寄与するか否かについては明らかではなく、したがって、S錐体信号が他の錐体信号とどのように相互作用するかについても明らかではなかった。こうした点を明らかにするため、我々は、まず、色順応法を用いてS錐体の寄与を心理物理学的に確立し、それと同じ刺激条件下で瞳孔反応を測定して、分光感度曲線を検討するというアプローチをとった。オフ反応の分光感度曲線において短波長領域にピークが認められるか否か、認められるとしたならば、その形状を分析することによって、S錐体信号がオフ縮瞳反応に寄与するかどうか、そしてどのように寄与するのかを検討することができるであろう。

さまざまな定常色背景野上に単色検査光を提示し、検出閾を測定することによって心理物理学的にもとめられた分光感度曲線を図5に示す。この図から、用いられた刺激条件下

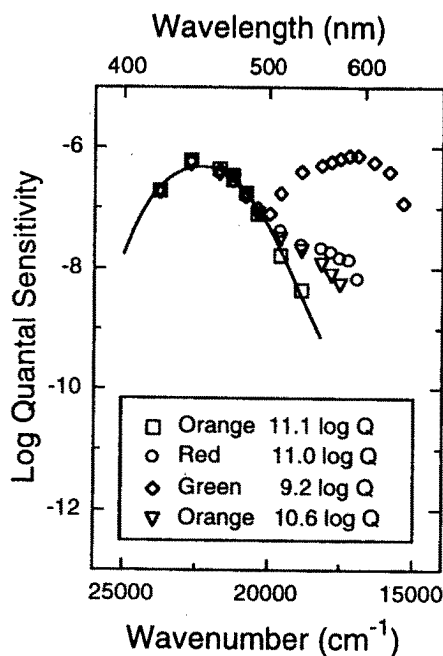


図5 高強度の赤、オレンジ、緑背景野上で心理物理学的手法によりもとめられた分光感度曲線。異なる背景条件でもとめられた分光感度曲線がそれぞれ異なるシンボルにより示されている。各分光感度曲線は、短波長領域において形状がほとんど変化していないことを示すために垂直方向にシフトされている。実線は、Stockman et al.²⁰⁾によるS錐体の分光感度曲線であり、黄斑色素および水晶体の光学濃度に関して調整されている。

においてS錐体機構を分離しうることが見て取れる。短波長領域に認められるピークの形状は、先行研究によりもとめられているS錐体の分光感度曲線の形状^{22, 23)}と類似しており、また、背景条件の変化にかかわらずほぼ一定である。

次に、心理物理実験で用いたのと同じ赤、緑背景条件下で瞳孔反応を測定した。得られた反応波形の典型例を図6に示す。反応は、検査光のオンセットとオフセットに対する一

過性の縮瞳と定常的な縮瞳から成っており、白色背景上で得られたものと類似している(図1と3, また Kimura and Young^{9, 10)}も参照)。赤、緑背景野上で得られた、オン、オフ、定常反応の分光感度曲線を図7に示す。分光感度曲線は概して二峰性の形状を示し、その全てが短波長領域(440 nm 付近)にピークをもっている。そして、オフ反応の分光感度曲線の形状は他とは異なり、短波長領域で相対的に感度が高く、短波長領域のピーク

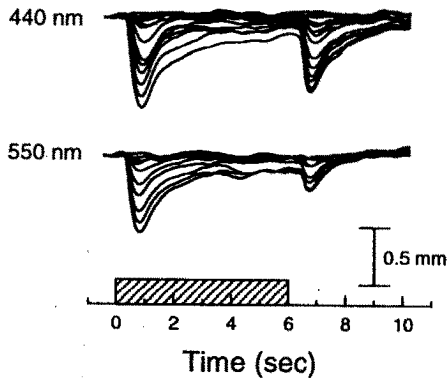


図6 心理物理実験で用いられたのと同じ赤背景野上に提示された単色検査光により誘発された瞳孔反応の典型的波形。異なる強度の検査光により誘発された瞳孔反応が互いに重ねてプロットされている。検査光のオンセット(時間ゼロ)およびオフセット(6秒)に対する一過性の縮瞳と、定常的な縮瞳とが見取れる。緑背景野上でも同様の瞳孔反応が得られた。

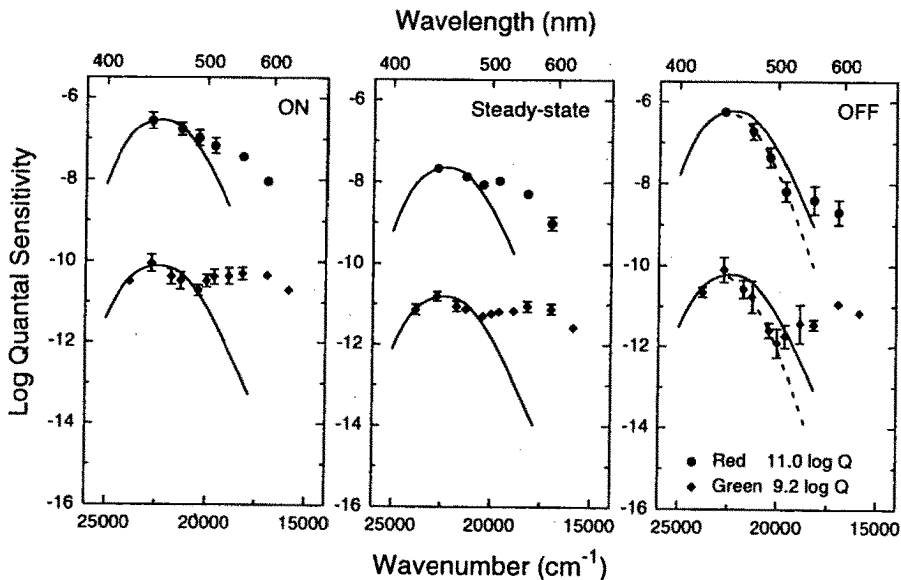


図7 赤(●)および緑背景野(◆)上でもとめられた瞳孔反応の分光感度曲線。緑背景条件での結果は、明瞭さのために垂直方向にずらして示されている。しかしながら、オン、オフ、定常反応の相対感度(縦軸上の相対的位置)はどちらの背景条件においても保たれている。実線は Stockman et al.²³⁾によるS錐体の分光感度曲線(図5)であり、各データと短波長領域で一致するように垂直方向にずらされている。オフ反応の分光感度曲線の図(右)における点線は短波長領域のピークの狭まりを示すために描かれている。エラーバーは±1 SEMを表している。

は、S錐体の分光感度曲線（図7の実線）と類似した形状を示すものの、それよりも幅が狭い。すなわち、オフ反応の相対分光感度は、440 nm から長波長側に行くにつれて、S錐体の分光感度曲線から予測されるよりも急激に低下している。こうした分光感度曲線の狭まりをもたらす要因としては、視物質の光学濃度や黄斑色素の影響、桿体の寄与などが考えられるが、我々の分析によれば、こうした要因によって分光感度曲線の狭まりを説明することはできない。なお、オン反応および定常反応に関しては、短波長領域のピークの分離の程度がオフ反応よりも悪かったため、オフ反応の場合と同様の分光感度曲線の狭まりが認められるか否かは明らかではなかった。

以上の結果は、オフ縮瞳反応（オフ反応）がS錐体から入力を受けていることを示す明確な証拠を提供している。440 nm 付近に感度のピークが認められること、そして、440 nm から500 nm へと波長が大きくなるにつれて感度が低下するという結果は、桿体、あるいは、M錐体やL錐体からの寄与だけではうまく説明することができない。オフ反応の分光感度曲線において認められた短波長領域のピークの狭まりに関しては、白色背景野上での、中、長波長領域のピークの狭まりがL錐体信号とM錐体信号間の抑制性相互作用によりうまく記述できたのと同様に、S錐体信号と他の錐体信号との間の抑制性相互作用を仮定することによりうまく説明することができる。さらに、色順応条件下においても、オン、オフ、定常反応が形状の異なる分光感度曲線を示すという結果は、色光により誘発された瞳孔反応が複数の視覚過程により媒介されているという仮説をさらに支持するものである。

6. 色度変化検出過程の特性と想定される生理学的基礎

これまで概観してきた結果は、色度変化に

より誘発される瞳孔反応をもたらしている視覚過程を理解する上での基盤を提供するものである。まず、得られた結果は、瞳孔反応が、一般的に、特性の異なる複数の視覚過程から寄与を受けているという仮説^{5,6)}を強く支持するものであり、この複数の視覚過程のうち一部は色度変化に対して応答する^{1,5,13)}。この色度変化検出過程は、L錐体とM錐体だけでなく、S錐体からも入力を受けており、いくつかの点で心理物理学的モデル^{20,21)}で想定されている反対色過程と類似した錐体拮抗性を示す。

さらに、以上の知見は、色度変化検出過程の生理学的基礎を考察する際に制約条件を提供するものである。これまでの研究から、瞳孔反応の主要な視覚経路は、網膜から、視神経、視交叉、視索を経て、外側膝状体をバイパスして視蓋前野にいたる経路であることが明らかにされていることから^{8,28)}、色度変化検出過程の生理学的基礎としてまず考えるべきなのは網膜神経節細胞であろう。神経節細胞には複数のタイプの細胞があることが知られているが（レビューとしては、Lennie and D'Zmura²⁹⁾, Kaplan et al.³⁰⁾, Schiller and Logothetis³¹⁾, Shapley³²⁾, Lee³³⁾などを参照）、このうち、錐体拮抗性とS錐体の寄与のいずれの特性も示さない神経節細胞は、色度変化検出過程の生理学的基礎たりえない。さらに、S錐体信号をほとんど受けてとっていない細胞（e.g., M細胞）は、S錐体由来のオフ縮瞳反応をうまく説明することができない（Kimura and Young⁹⁾も参照）。これまでのところ、錐体拮抗性とS錐体の寄与という特性は、P細胞と最も頻繁に結びつけられていることから^{33,34)}、色度変化検出過程の生理学的基礎として最も有力なのはP型細胞であると考えられる。ただし、オフ縮瞳反応が一過性の応答波形を示すのに対して、P細胞は持続性の応答を示すこと、オフ縮瞳反応が、いかなる色度変化に対しても常に縮瞳という形で生じるのに対して、P細胞は色度変化に対して

反応の増大もしくは減少という極性の異なる応答を示すこと、さらには、P細胞は視蓋前野にほとんど投射していないという解剖学的知見があること³⁵⁾ などから、この仮説もこのままの形では成り立たない。他の可能性も存在するものの、この仮説を修正し、P型細胞由来の錐体拮抗型信号は2次的な瞳孔反応視覚経路からくると考えることにより、こうした問題をうまく解決することができる。すなわち、P型細胞由来の錐体拮抗信号は、まず視覚皮質へと上行し、そこで変換や相互作用を受け、その後に視蓋前野に下降してきているという仮説である。

以上の仮説を検証するためには、瞳孔反応自体を検討する研究だけでなく、瞳孔反応視覚経路や視蓋前野についての解剖学的、電気生理学的研究も必要とされる。しかしながら、特に、視蓋前野に関する電気生理学的研究については、これまでのところラットやネコを用いた研究が主であり³⁶⁻³⁹⁾、最近、ようやくサルを被験体として、視蓋前野オリブ核の細胞が瞳孔反応の生成に関与していることを示す明確な証拠が示されたにとどまる⁴⁰⁾。しかも、この研究においても、注目されているのは輝度変化に対する応答のみであり、色度変化に対する瞳孔反応に関しては未だ手つかずと言える。今後の研究が期待される。

7. 色度変化処理の評価におけるオフ縮瞳反応の重要性

最後に、本稿で紹介した知見の実用的意義についてふれておきたい。先に述べたように、オフ縮瞳反応の生理学的基礎は未だ明らかではないものの、色度変化の検出あるいは処理をヒトにおいて非侵襲的に評価しようとする際に、オフ縮瞳反応は有用な指標となると思われる。通常、色度変化に対する応答を検討しようとする際には、輝度に対する応答を排除することに多大な労力が払われるが、瞳孔反応の場合には、輝度の減分のみに対しては散瞳が生じることから、輝度変化に対す

る応答と色度変化に対する応答を容易に区別し、分析することが可能である。さらに、我々の研究により、S錐体由来の瞳孔反応を測定するための簡便なアプローチも示された。すなわち、図7に示した結果から、色順応条件下でオフ縮瞳反応を測定すれば、比較的広い強度範囲に渡ってS錐体由来の瞳孔反応を検討することができる。今後、さらなる研究と精緻化が必要であることはもちろんであるが、将来的には、オフ縮瞳反応を指標として、言語でのコミュニケーションが難しい被験者における色度変化処理（あるいは錐体拮抗性）について評価・研究することが可能となるかもしれない。

謝辞

本稿で紹介した一連の成果⁹⁻¹¹⁾は、Texas Tech UniversityのRockefeller Young教授との共同研究によるものです。数多くの議論をし、貴重な意見や示唆をいただいたYoung教授に深く感謝します。また、これらの研究は、National Eye Institute Grant (EY08384, R. S. L. Young) および Grant-in-Aid of Research from the National Academy of Sciences through Sigma Xi (E. Kimura) の補助を受けました。

文 献

- 1) M. Kohn and M. Clynes: Color dynamics of the pupil. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 156, 931-950, 1969.
- 2) J. Slooter and D. van Norren: Visual acuity measured with pupil responses to checkerboard stimuli. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 19, 105-108, 1980.
- 3) K. Ukai: Spatial pattern as a stimulus to the pupillary system. *Journal of the Optical Society of America A*, 2, 1094-1100, 1985.
- 4) J. Barbur and P. Forsyth: Can the pupil response be used as a measure of the visual input associated with the geniculo-striate pathway? *Clinical Vision Science*, 1, 107-111, 1986.
- 5) R. S. L. Young, B. H. Han and P. Y. Wu: Transient and sustained components of the pupillary responses

- evoked by luminance and color. *Vision Research*, 33, 437-446, 1993.
- 6) R. S. L. Young and J. Kennish: Transient and sustained components of the pupil response evoked by achromatic spatial patterns. *Vision Research*, 33, 2239-2252, 1993.
 - 7) R. S. L. Young, E. Kimura and P. R. DeLucia: A pupillometric correlate of scotopic visual acuity. *Vision Research*, 35, 2235-2242, 1995.
 - 8) O. Lowenstein and I. E. Loewenfeld: The pupil. *H. Davson (ed): The Eye, vol. 3, Muscular mechanisms*. Academic Press, New York, 1969, 255-337.
 - 9) E. Kimura and R. S. L. Young: Nature of the pupillary responses evoked by chromatic flashes on a white background. *Vision Research*, 35, 897-906, 1995.
 - 10) E. Kimura and R. S. L. Young: A chromatic-cancellation property of human pupillary responses. *Vision Research*, 36, 1543-1550, 1996.
 - 11) E. Kimura and R. S. L. Young: S-cone contribution to a chromatic pupillary response. (in preparation).
 - 12) V. D. Saini and G. H. Cohen: Using color substitution pupil response to expose chromatic mechanisms. *Journal of the Optical Society of America*, 69, 1029-1035, 1979.
 - 13) R. S. L. Young and M. Alpern: Pupil responses to foveal exchange of monochromatic lights. *Journal of the Optical Society of America*, 70, 697-706, 1980.
 - 14) H. Krastel, E. Alexandridis and J. Gertz: Pupil increment thresholds are influenced by color opponent mechanisms. *Ophthalmologica*, 191, 35-38, 1985.
 - 15) L. L. Sloan: The effect of intensity of light, state of adaptation of the eye, and size of photometric field on the visibility curve. *Psychological Monographs*, 38, 1-87, 1928.
 - 16) W. S. Stiles and B. H. Crawford: The liminal brightness increment as a function of wave-length for different conditions of the foveal and parafoveal retina. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 113, 496-530, 1933.
 - 17) H. G. Sperling and R. S. Harwerth: Red-green cone interactions in the increment-threshold spectral sensitivity of primates. *Science*, 172, 180-184, 1971.
 - 18) P. E. King-Smith and D. Carden: Luminance and opponent-color contributions to visual detection and adaptation and to temporal and spatial integration. *Journal of the Optical Society of America*, 66, 709-717, 1976.
 - 19) J. E. Thornton and E. N. Pugh, Jr: Red/green color opponency at detection threshold. *Science*, 219, 191-193, 1983.
 - 20) M. Kalloniatis and R. S. Harwerth: Spectral sensitivity and adaptation characteristics of cone mechanisms under white-light adaptation. *Journal of the Optical Society of America A*, 7, 1912-1928, 1990.
 - 21) D. J. Calkins, J. E. Thornton and E. N. Pugh, Jr: Monochromatism determined at a long-wavelength/middle-wavelength cone-antagonistic locus. *Vision Research*, 32, 2349-2367, 1992.
 - 22) V. C. Smith and J. Pokorny: Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. *Vision Research*, 15, 161-171, 1975.
 - 23) A. Stockman, D. I. A. MacLeod and N. E. Johnson: Spectral sensitivities of the human cones. *Journal of the Optical Society of America A*, 10, 2491-2521, 1993.
 - 24) D. Jameson and L. M. Hurvich: Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. I. Chromatic responses and spectral saturation. *Journal of the Optical Society of America*, 45, 546-552, 1955.
 - 25) L. M. Hurvich and D. Jameson: Some quantitative aspects of an opponent colors theory. II. Brightness, saturation, and hue in normal and dichromatic vision. *Journal of the Optical Society of America*, 45, 602-616, 1955.
 - 26) M. S. Banks and H. Munsinger: Pupillometric measurement of difference spectra for three color receptors in an adult and a four-year-old. *Vision Research*, 14, 813-817, 1974.
 - 27) W. Verdon and P. A. Howarth: The pupil's response to short wavelength cone stimulation. *Vision Research*, 28, 1119-1128, 1988.
 - 28) I. E. Loewenfeld: The Pupil: Anatomy, physiology, and clinical applications. Vol. 1. Iowa State University Press, 1993.
 - 29) P. Lennie and M. D'Zmura: Mechanisms of color vision. *Critical Reviews in Neurobiology*, 3, 333-400, 1988.
 - 30) E. Kaplan, B. B. Lee and R. M. Shapley: New views of primate retinal function. *N. N. Osborne and G. J. Chader (eds): Progress in Retinal Research, vol. 9*. Pergamon Press, New York, 1990, 273-336.

- 31) P. H. Schiller and N. K. Logothetis: The color-opponent and broad-band channels of the primate visual system. *Trends in Neuroscience*, 13, 392-398, 1990.
- 32) R. Shapley: Visual sensitivity and parallel retinocortical channels. *Annual Review of Psychology*, 41, 635-658, 1990.
- 33) B. B. Lee: Receptive field structure in the primate retina. *Vision Research*, 36, 631-644, 1996.
- 34) P. Gouras and E. Zrenner: Color coding in primate retina. *Vision Research*, 21, 1591-1598, 1981.
- 35) A. G. Leventhal, R. W. Rodieck and B. Dreher: Retinal ganglion cell classes in the old world monkey: morphology and central projections. *Science*, 213, 1139-142, 1981.
- 36) L. J. Trejo and C. M. Cicerone: Cells in the pretectal olivary nucleus are in the pathway for the direct light reflex of the pupil in the rat. *Brain Research*, 300, 49-62, 1984.
- 37) R. J. Clarke and H. Ikeda: Luminance and darkness detectors in the olivary pretectal nuclei and their relationship to the pupillary light reflex in the rat. I. Studies with steady luminance levels. *Experimental Brain Research*, 57, 224-232, 1985.
- 38) R. J. Clarke and H. Ikeda: Luminance detectors in the olivary pretectal nucleus and their relationship to the pupillary light reflex in the rat. II. Studies using sinusoidal light. *Experimental Brain Research*, 59, 83-90, 1985.
- 39) C. Distler and K.-P. Hoffmann: The pupillary light reflex in normal and innate microstrabismic cats. I. Behavior and receptive-field analysis in the nucleus pretectalis olivaris. *Visual Neuroscience*, 3, 127-138, 1989.
- 40) P. D. R. Gamlin, H. Zhang and R. J. Clarke: Luminance neurons in the pretectal olivary nucleus mediate the pupillary light reflex in the rhesus monkey. *Experimental Brain Research*, 106, 177-180, 1995.