



## 視覚系における色と形の相互作用

——随伴残効に関する最近の知見を中心に——

三浦 佳世

大阪大学人間科学部 〒565 吹田市山田丘 1-1

(1984年4月10日受理)

### Interactions between Colour and Feature Informations in the Visual System

Kayo MIURA

Faculty of Human Sciences, Osaka University, 1-1, Yamada-oka, Suita 565

#### 1. はじめに

色は「輪郭を埋めるもの」あるいは「輪郭を構成するもの」として、形と不可分の関係で知覚されている。それにもかかわらず、この両者を関係性の上から議論しようとする試みは、近年に至るまで、ほとんど行なわれてきていない\*1。

しかし、随伴残効 (contingent aftereffect) の発見<sup>1)</sup> (1965) を契機に、70年代に入ると色と形の相互作用を情報処理的な観点から検討しようとする研究が盛んに行なわれるようになり、急速な知見の累積をみた。そうした中で、認知心理学的な知見<sup>2)</sup> や仮現運動による研究<sup>3)</sup> は、色と形がそれぞれ視覚系において別のレベルで処理された後、再び統合されること、それにもかかわらず両情報間には密接な連関があって、時間的、空間的なずれの生起を防いでいること等を示唆している。

随伴残効はさらにそうした処理、統合が視覚系のどのレベルで、ひいてはどの神経細胞で行なわれているのかということを検討する手段になりうるものとして、多くの研究者の関心をひいてきた。随伴残効に関しては、すでに Skowbo<sup>ら</sup><sup>4)</sup> や Shute<sup>5)</sup> のレビューがあるが、ここではそれ以降の研究も含めてとくに処理水準に関する諸知見をとりあげ、このアプローチによる検討の可能性と

限界とを考えてみたい。なお、紙面の都合で随伴残効以外の現象の色選択性に関する議論<sup>6-10, 34, 52-54)</sup>、および認知心理学的研究<sup>2)</sup> や病理学的知見<sup>11)</sup> については文献をあげるとどめた。

本稿ではまず、この現象のアウトラインを示す。すなわち、方向随伴色残効 (マッカロー効果) の形成手続、この残効の特性 (順応時の網膜位置による非規定性、長時間持続性) および他の「形に随伴する色残効」のリストを示す。これらはなぜ随伴残効が色と形の情報処理を検討するにあたって有効なのかを示唆してくれるものと思われる。つづいて、網膜位置に関する知見を再び吟味し、両眼間交互作用についての知見とともに、これらの手法によって現象の生起レベルを決定することが可能かどうかを考察する。さらに、残効の減衰過程に関する研究に言及し、色情報と明暗情報の相互作用についてふれる。また、「形に随伴する色残効」だけでなく「色に随伴する形の残効」も見いだされているが、この第2のタイプの随伴残効においても色処理と明暗処理の問題が指摘されていることをつけ加える。最後に、随伴残効を利用して視覚系における空間周波数分析の可能性を検討した研究を紹介する。

#### 2. 方向随伴色残効：マッカロー効果

赤黒の縦縞と緑黒の横縞<sup>\*2)</sup> (順応パターン) を自由視で交互に数秒ずつ全体で数分間観察し、その後白黒の縦縞

\*1 20世紀半ばにニュールッカーらは、色が形によって異なって見えることを示したが、主眼は知覚における(過去経験)の影響に向けられていたのであって、色や形そのものに置かれていたわけではない。60年代半ばから、色と形の印象形成における相互作用を因子分析を用いて検討する試みが始められたが、まだ十分には議論が尽くされていない。

\*2 McCollough自身はオレンジと青のフィルターを用いて青とオレンジの残効を得ている。

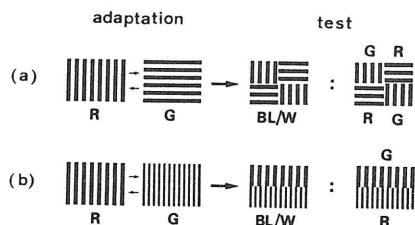


図 1 形に随伴する色残効の順応手続と生起現象 (a)方向随伴色残効, (b)空間周波数随伴色残効.

と横縞 (テストパターン) を見ると、順応時とは逆に縦縞には緑が、横縞には赤が薄く色づいて見える現象がある。これが方向随伴色残効: マッカーロー効果である\*3 (図 1 (a))。

テスト時に得られる残効の色味は「知覚された」縞の方向に依存して決まり、頭またはテストパターンを 30° 以上傾けると色味が消え<sup>12)</sup>、90° 近くまで傾けると垂直 (0°) のときは反対の残効色が同一領域に知覚される<sup>1)</sup>。すなわち順応時の刺激の網膜像に (retinal area specific) ではなく、テスト時の知覚された縞の方向に (orientation specific) 依存して残効色が決定されるのである。このことは随伴残効が一般の負残像とは異なる機序によって形成されるものであることを示唆していると考えられている。

もう一つの特徴は、この残効が長時間にわたり保持されることである。数十分間の順応で数日にもおよぶ残効が得られる<sup>13)</sup>ほか、睡眠などで目に光を入れないようにすると効果は減衰せず、時には回復することもある<sup>14,22)</sup>

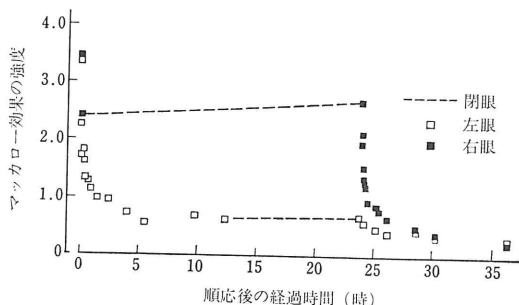


図 2 マッカーロー効果の減衰過程

両眼で 20 分間色格子を観察した後、効果の減衰過程を測定したもの。目に光を入れないようにすると効果の減衰が止まる。

\*3 マッカーロー効果という名称は厳密には方向随伴色残効をさす、類似した手法によって得られる随伴残効の総称として用いられることもある。

という (図 2)。この特徴も随伴残効を網膜レベルでの単純な順応現象と区別する一つの根拠とみなされている。

また、この残効は「方向」以外にも「空間周波数」<sup>15-17)</sup> (図 1 (b)) や「エッジ (位相)」<sup>70)</sup> にも随伴して生起する\*4。しかし幾何学図形 (たとえば円と三角形) や物の形態 (たとえばトマトとピーマン) には随伴しないとされている。すなわち随伴残効を生起させるパターンには限定がある。しかもそのパターン特性は、大脳視覚領で見いだされている特徴検出器のリストと対応している。また残効を導く際の二つの順応パターンの方向や空間周波数の相違は、各検出器の整調幅に対応するという知見もある<sup>16,17,21)</sup>。これらの特徴から、形に随伴する色残効の形成には特徴検出器が関与していると考えられる研究者が多い。随伴残効の形成が特徴検出器レベルで行なわれていると仮定し、形の情報処理が脳の入口にあってはすべて特徴検出器を経て行なわれていると考えることができるなら、随伴残効の機序を検討することは、たんにこの現象の理解をすすめるだけでなく、「色のついた形」の処理一般を考えるにあたって示唆を与えてくれるものと考えられることができよう。この可能性への期待が随伴残効に多くの研究者の関心をむけさせた一因になったように思われる。

随伴残効の諸特徴は、随伴残効 (マッカーロー効果) を色と形を同時に処理する単一機構の順応によってではなく、色処理機構とパターン処理機構 (たとえば特徴検出器の連合 (association, coupling) によって考えようとする仮説を提示する。しかし、処理機構の同定 (パターン処理機構については網膜<sup>22)</sup>や LGB (外側膝状体)<sup>23)</sup>での連合形成を仮定とする研究者もいる)、連合の機序、あるいは形成過程とリトリバル過程\*5との関連については、いまだ明確になっていない。ここでは成立機序という観点から随伴残効研究の到達点を示し、今後の課題を考える。その際、現象の網膜位置による規定性および両眼間交互作用の有無を一つの指標としてとりあげる。

\*4 「角度」<sup>18)</sup> および「曲率」<sup>19)</sup> に伴う色残効も報告されたが、これらはいずれも「方向」に伴う色残効とみなしたほうが適切であると修正されている<sup>20)</sup>。

\*5 本稿では手続に関しては「順応時」、「テスト時」という用語を用い、現象の生起に関してはこれに対応するものとして「形成時」、「リトリバル時」という用語を用いた。「リトリバル」は貯えた情報の引出しという意味で用いている。

### 3. 網膜上の刺激の提示位置による規定性

マッカロー効果は自由視で得られる<sup>24)</sup>。むしろ固視するよりも効果は大きい。すなわち網膜上に図形を固定する必要がない<sup>25,26)</sup>。また網膜の同じ位置に補色を交互提示しても効果が得られる<sup>27)</sup>。いいかえると負残像の形成を妨げても、随伴残効は生じるのである。さらにいったん残効が形成されると、テストパタンの位置や大きさが異なっても生起する<sup>28)</sup>。したがって随伴残効は網膜上の特定領域と結びついて現われる (retinal area specific) 現象ではないとされてきた。これらの特徴は随伴残効の生起レベルを中枢とみなす根拠ともなっている。

しかし効果の成立にあたっては、網膜上での刺激の提示位置をまったく無視することもできない。すなわち網膜上の異なる領域に異なる色の組合せのマッカロー効果を同時に成立させることもできるからである<sup>29)</sup>。また同心円と放射線、直交する双曲線など、中心がずれるときさまざまな角度で重なり合ってしまう相補パターンを順応刺激に用いると、中心が一致して直交関係が保たれたときのみ残効は生起し、中心がずれて二つのパタンが各網膜位置でさまざまな角度で交わると、残効は得られない<sup>30)</sup>。その他、頭を傾けて順応を行ない、頭を垂直に戻してテストを行なうと、順応時の網膜像と一致する方向において最大の残効強度が得られるという報告<sup>31)</sup>もある\*6。

これらの知見はいずれも、随伴残効が網膜上の特定領域に結びついて生起する現象であることを示している。したがって、随伴残効が順応時の網膜領域に規定されるか否かは順応パターンやその提示方法によって左右されるということになる。

しかし、随伴残効における網膜上での刺激提示位置に

よる規定性は、一般の負残像や図形残効に見られるそれとはかなり性質の異なるものである。随伴残効においては、網膜上での刺激の提示位置そのものというより位置関係が抽出されると考えることもでき、またリトリーバル時に形成時ほど網膜像の影響を受けないことも注目される。したがって、随伴残効が網膜上の刺激位置に規定されたとしても、中枢での効果の形成を否定するものではない。逆にいうと、この現象の生起レベルを刺激の網膜提示位置による規定性によって同定することは難しいということにもなる。

### 4. 両眼間特性

#### 4.1 随伴残効の両眼間独立性および両眼間転移

随伴残効は各眼独立に形成<sup>1)</sup>、消去<sup>32)</sup>、保持されるだけでなく、リトリーバル時には両眼間に交互作用のみられることも報告されている<sup>33)</sup>。

すなわち、右眼に赤の縦縞、緑の横縞の順応を行ない、次にこの眼を閉じて左眼に右眼とは反対の緑の縦縞、赤の横縞の順応を行なうと、それぞれの目に各順応刺激と対応したマッカロー効果が得られる (図3(a))<sup>1)</sup>。また両眼での順応後、単眼を閉じて最初の順応とは反対の色と形の組合せで再順応を行なうと、閉眼には最初の順応効果が保持されたまま、再順応眼には新たな残効が形成される (図3(b))<sup>33)</sup>。上述の条件ではいずれも各眼に形成される色残効は補色関係にあり、両眼テストでは効果が打ち消されて残効は得られない。

こうしたリトリーバル時での両眼間交互作用の存在はこの残効が両眼間転移する可能性を示唆している。これまで、色情報とパタン情報の結合した現象において、色情報の両眼間転移はないとする報告が多く見られた<sup>34-36)</sup>。しかし最近、パタンに随伴する色残効は条件によって転

	右眼	左眼
順 応	≡ R       G	閉
	閉	≡ G       R
テ ス ト	≡ G       R	≡ R       G
	≡ 生起しない	

(a)

	右眼	左眼
順 応	≡ R       G	
	閉	≡ G       R
テ ス ト	≡ G       R	≡ R       G
	≡ 生起しない	

(b)

図3 マッカロー効果の両眼間独立と両眼間交互作用

\*6 ただし、この研究に先立ち、プリズムをかけて順応を行ない、網膜像方向にではなく、知覚された端方向に依存する随伴残効が得られたという知見<sup>32)</sup>もある。

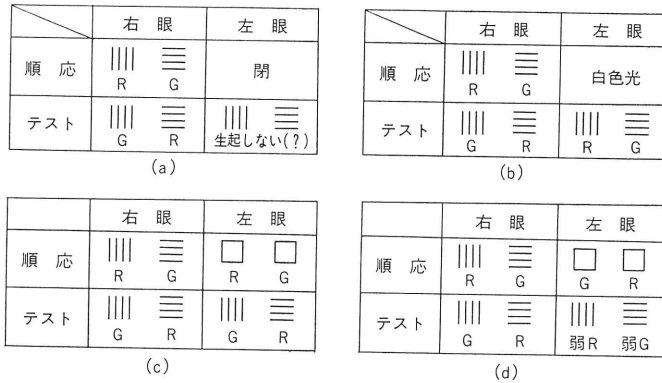


図 4 マッカロー効果の両眼間転移 (非順応眼への露光)

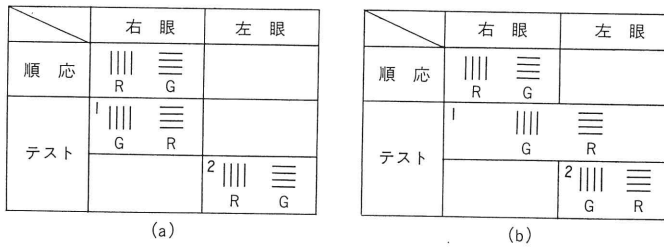


図 5 マッカロー効果の両眼間転移 (テストの順序)

移することが示されている。

一つは非順応眼に刺激光 (白色光<sup>37)</sup>または色光<sup>38)</sup>を与える方法である。これは非順応眼を遮蔽することによって順応眼への両眼間抑制<sup>39)</sup>がかかり、転移が阻止される可能性を妨ぐためである。

白色光を与えた場合 (図 4 (b)), 非順応眼には順応眼とは反対の色とパタンの組合せで残効が転移する。すなわち順応パタンの色を薄めたものが知覚される (正残効)。色光を与えた場合、この色光が順応眼と同色の場合 (図 4 (c)) は、順応眼と同じ伴随残効 (負残効) が得られ、一方、色光が当たる場合 (図 4 (d)) は、順応眼とは補色関係にある残効 (正残効) が得られる。ただし補色を与えた際の非順応眼での残効は、強度も弱く (生じないとする追試もある<sup>6)</sup>)、持続時間も短いと報告されている。

テストの際の順序も両眼間転移に影響する。順応後、非順応眼を先にテストすると残効を得ることは難しい。いったん順応眼でテストし、次に非順応眼でテストすると残効は転移する (図 5 (a))<sup>40)</sup>。この場合も転移した色残効は正残効となる。しかし、順応後、まず両眼でテストを行ってから非順応眼でテストを行なうと、非順応眼に、順応眼と同じ負残効が生起するという報告も<sup>5)</sup>ある (図 5 (b))。心像によるマッカロー効果<sup>\*7)</sup>も負残効

での転移が示されている<sup>37)</sup>。

以上の知見は、随伴残効が成立時に両眼間独立性 (各眼個別に残効を生起しうること) を示すとともに、リトリバル時には両眼間交互作用、両眼間転移も示す現象であることを示唆している。単眼からの情報が逆眼へ影響を与えるには、いったん中枢を経る必要がある。したがって両眼間交互作用が見られることは、この現象が中枢性のものであることを示唆しているともいえる。

しかし、両眼間転移や両眼間の交互作用は、色情報とパターン情報が、単眼からの入力にのみ反応する単眼性の細胞レベルで結びついた後に、この連合した情報が両眼からの入力を受けとる高次の神経細胞へ送られてそこで保存され、リトリバル時にこの色とパタンの両方に反応する高次の神経細胞から情報をひき出すことによって示される二次的なものだと考えることもできる。実際、大脳視覚領から情報を受けとる V4 という場所で、両眼からの入力を受けとり、色と形の結びついた特性に反応している神経細胞が見いだされている<sup>41)</sup>。マッカロー効果の両眼間交互作用はこうした高次細胞の関与によって

\*7 赤と緑の均一野のみを交互に与え、縞については、赤には縦縞が、緑には横縞が提示されていると認めて順応を行なう。想像 (image) する場合においても知覚する場合と同じ神経系を共有しているのではないかという観点から議論されている。

示されたものかもしれない。その場合、残効の形成時と保存、リトリール時とでは関与する神経機構が異なることになり、順応時に要求される刺激特性とテスト時に示される刺激特性とが相違することもありうる。方向随伴色残効において、効果を成立させるのに必要な順応パタンの方向の角度差<sup>21)</sup>と、生じた残効の方向次元での広がり<sup>22)</sup>の大きさが異なることも、この仮説の妥当性を示唆しているのかもしれない。

なお、転移した残効は一般に正残効の形をとり、順応眼とは反対の色で現われる。このことから色情報の逆眼への転送は補色の形で行なわれていると考えることもできる。すなわち、LGNの反対色過程で処理を受けた色情報は逆眼へは補色の形で転送されると仮定するのである。しかし、これを裏づける知見は十分ではなく、また非順応眼に補色を与えた際の転移効果の微弱さも説明できない。もし両眼間に補色的な交互作用があるとすれば、同色を与えるよりも補色を与えるほうが、両眼間情報に矛盾がないからである。色情報の両眼間転移に関する仮説については次節で再び検討する。

4.2 dichoptic 提示

片眼に色情報、逆眼に方向情報を同時に与えて、両眼融合視では赤の縦縞、緑の横縞に見えるような状態で順応を行なうと、色情報を与えた眼には従来の随伴残効(負残効)が、方向情報を与えた眼にはそれとは補色関係にあたる随伴残効(正残効)が得られるという報告<sup>42)</sup>がある(図6)。したがって形に随伴する色残効は先に述べたように、各眼独立して生じるのみならず、各眼からの情報を統合しても生じることになる。

	右眼	左眼
順応	≡≡≡	□ □
	R G	R G
テスト	≡≡≡	≡≡≡
	R G	G R

図6 dichoptic 提示におけるマッカーロー効果の両眼間交互作用(融合条件)

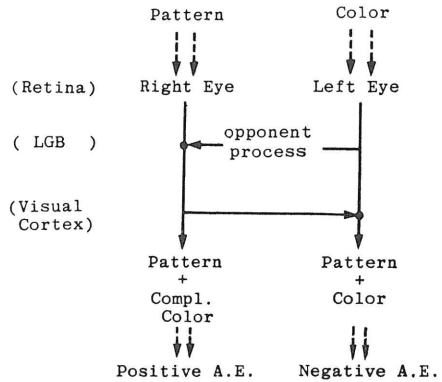


図7 両眼間交互作用の仮説にもとづく模式図

また方向情報を与えた眼には正残効が得られており、色情報を与えた眼とは反対の残効色が現われている。前節で述べたように、色情報の逆眼への転送が補色の形で行なわれ、この転送された補色情報が方向情報と結びつくなら、各眼に生起する残効は互いに補色関係を示すことになる(図7)。

しかし報告によっては、上と同様の dichoptic 条件で

	右眼	左眼
順応	≡≡≡	≡≡≡
	R G	R G
テスト	≡≡≡	≡≡≡
	G R	G R
	単眼より強い	

(a)

	右眼	左眼
順応	≡≡≡	≡≡≡
	R G	G R
テスト	≡≡≡	≡≡≡
	G R	G R
	単眼より弱い	

(b)

	右眼	左眼
順応	≡≡≡	≡≡≡
	R G	R G
テスト	≡≡≡	≡≡≡
	弱G 弱R	弱R 弱G
	生起しない	

(c)

	右眼	左眼
順応	≡≡≡	≡≡≡
	R G	G R
テスト	≡≡≡	≡≡≡
	生起しない	
	生起しない	

(d)

図8 dichoptic 提示におけるマッカーロー効果の両眼間交互作用(視野闘争条件)

も色残効が得られなかったり<sup>43)</sup>、方向情報を与えた眼にのみ正残効が得られたり<sup>71)</sup>して、結果は一致していない。あるいはこの不一致こそ、色の情報処理が基本的には、単眼からの入力のみを受けとる単眼性の神経機構で行なわれていることを示唆するものなのかもしれない。

一方、随伴残効は視野闘争下でも生じ、格子が見えていなくても生起する<sup>38)</sup>。たとえば図8(b)では、両眼に色格子が与えられているので視野闘争が生じ、順応刺激は互いに抑制されるが、単眼、両眼いずれのテストにおいても残効の生起が見られる。

ただし、各眼に与える色情報と形情報の組合せが矛盾し、しかも与える方向は両眼間で一致しているが色が異なるという場合、残効は単眼、両眼いずれのテストにおいても得られない<sup>38)</sup>(図8(d))。もし色情報が逆眼に補色的な形で作用していると仮定できるなら、むしろこの条件で残効が得られるはずである。

随伴残効の両眼間交互作用を系統的に検討したWhiteら<sup>38)</sup>は、両眼の色情報はそれぞれ保存されたまま、視覚領の特徴検出器に収斂していくのではないかと議論している。したがって、両眼情報が同色のほうが残効は得られやすいと述べている。

色残効における両眼間の交互作用に関しては、このように矛盾する知見も少なくない。各研究者の用いている条件が一致していないため、そうした知見間の比較検討が困難なこともある。今後、知見間の矛盾を解明していく上で、さらに視覚系の色およびパターン処理に関する機構の特性が明らかにされていくものと思われる。

なお両眼視による随伴残効に関しては、ランダムドットステレオグラムを用いて奥行に随伴する色残効の有無を検討した知見<sup>5,43)</sup>がある。しかし結果は否定的であり、随伴残効は奥行形成前のレベルで生じている現象ではないかとされている。しかし手続上の問題も指摘されている<sup>5)</sup>。

### 5. 随伴残効の抑制—色と明暗の相互作用

随伴残効の長時間持続性<sup>1,13)</sup>、睡眠などによる残効強度の回復<sup>14,22)</sup>は、この現象がたんなる一過性の順応(単一ユニットの疲労)によるものではなく、何らかの構造的変化(シナプス結合)を伴うものであるという考えを支持している。

もちろん時間がたてば残効強度は減衰する。その変化は指数関数(ベキ値: 1/3)に従うという報告<sup>5,22)</sup>もある。ただし測定で得られた減衰曲線はテストパタンの観察に

よって減衰の促進を受けたものだという議論もある<sup>5)</sup>。

残効の減衰を促進するためには、順応時と補色関係にある色格子の対を順応時と同様の手続きで観察するか、色のついていない順応パターン対(白黒格子)を観察すればよい(図9)<sup>44-46)</sup>。テストパターン(白黒格子)の提示というのは、色のついていない順応パタンの観察に対応するというのである。たしかに色のついていない順応パタンの提示は、学習論の立場から考えると無条件刺激(色)を伴わない条件刺激(格子)の提示ということになり、いわゆる「消去」手続と対応する<sup>47)</sup>ことになる。

しかし、色格子による随伴残効の形成前に白黒格子で順応を行なっても、色残効の形成は抑制される<sup>45,46)</sup>。したがって白黒格子の観察によって示された残効の減衰は、いったん形成されている残効の「消去」によるものではなく、無色(明暗)の方向随伴色残効の成立による色の方向随伴残効の形成の抑制と考えたほうが妥当であろう<sup>46)</sup>。

白黒格子による色残効形成の抑制は、明暗(輝度)処理機構と色処理機構の間に抑制性の相互作用があることを示唆しているとも考えられる。随伴残効に用いる刺激格子は一般に明暗の変化する色の格子である。MTFにおいて色の明暗格子は色度格子(輝度が一定)と異なり、無色の明暗格子と類似した特性を示している<sup>48)</sup>。したがって、色の格子であっても明暗格子であれば、明暗

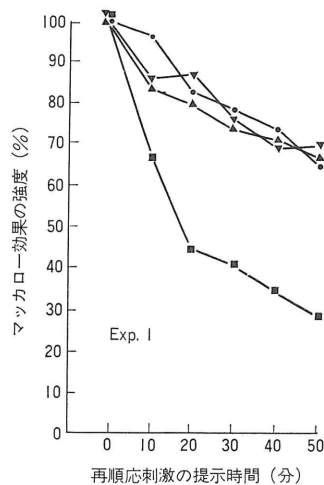


図9 マッカーロー効果の減衰過程  
両眼で10分間色格子を観察した後、次の条件下で効果の減衰過程を測定したもの。  
■: 白黒格子による順応, ▼: 均一色野による順応, ▲: 自然視, ●: 暗順応。  
白黒格子で再順応を行なうと残効の減衰が促進される。

処理機構の関与があるとも考えられる。このことは色の明暗格子による随伴残効の形成に、無色の明暗格子の影響があることを予想させる。この点については、色度格子による随伴残効を用いて検討することが必要となる。色処理機構と明暗処理機構間の相互作用については再び次節で触れる。

なお、残効の成立後に順応時と同色の均一色野を交互に提示しても、効果の減衰には影響を与えない(図9)<sup>44)</sup>。随伴残効が色情報とパタン情報の結びついた現象であるとしても、成立した残効に色情報とパタン情報とが異なる効果をもつことは、成立機序を考える上で興味深い。

## 6. 色に随伴する形の残効

Held ら<sup>49)</sup>の報告した色に随伴する形の残効は、マッカロー効果と相補的な関係をなす現象といえる。すなわち、赤の斜縞(+10°)と緑の斜縞(-10°)を交互に観察した後、赤および緑の縦縞を見ると、赤の縦縞は負方向に、緑の縦縞は正方向に傾いて見える現象である(図10(a))。

この残効も各眼独立に生じさせることができ、両眼間転移は起こらないとされている<sup>49)</sup>。また、この現象は用いる図形の周波数が高くなるほど(16 cpdまで測定)残効量が大きくなり、マッカロータイプの方向随伴色残効には見られなかった特徴を示す<sup>50)</sup>。色度格子の空間周波数特性(MTF)は明暗格子のそれに比べ低周波数側にピークをもち、高周波数での感度が悪いとされている<sup>48)</sup>。したがって色随伴方向残効の周波数特性は色度格子の周波数特性からでは説明ができない。しかし他の説明(たとえば網膜の反対色細胞の受容野の大きさ<sup>51)</sup>)を試みても、それではなぜ逆にマッカロータイプの残効では同様の周波数特性が見られないのかという問題を避けることができない<sup>50)</sup>。方向随伴色残効と色随伴方向残効という表裏の関係にあるように見える両現象が異なる機序によって成立していることを示唆するものなのか、あるいは

リトリバルの仕方によって周波数特性が変化することを示唆するものなのか、今後の検討が必要であろう。ただし、傾斜残効<sup>52)</sup>や傾斜錯視<sup>53)</sup>においても高周波数になると低周波数では見られなかった色選択性が示されている。色に随伴する方向のずれの現象に共通する特性なのかもしれない。

空間周波数に伴う色残効と相補的な関係をなすものとして色に随伴する空間周波数の残効<sup>55,56,54)</sup>も見いだされている。赤の高周波格子と緑の低周波格子とを交互に観察すると、同じ空間周波数でも、赤の格子は粗く、緑の格子は細かく見える(図10(b))。また等輝度の色度格子と白黒格子とを交互に観察すると、色および明暗に随伴する空間周波数の見かけの変化が見られる<sup>55)</sup>。色度格子による残効は色の明暗格子による残効と異なり、効果が容易に転移すると報告されている。また残効量は上述のように明暗格子との交互観察を行なうより、色度格子のみを観察したほうが大きいともいわれている。

最近、視覚領の17野で両眼性の色と方向に反応する細胞が見いだされた<sup>56)</sup>。この細胞は明暗のコントラストを含まない色度格子に最もよく反応し、過渡的(transient)特性を示すという。静止網膜像では色格子の感度が著しく低下すること<sup>57)</sup>やマッカロー効果が順応時にパタンと直交方向に眼球運動を行なったほうが得られやすいこと<sup>24)</sup>等も、こうした過渡的性質をもった神経機構の関与によって説明されるものなのかもしれない。過渡的特性をもつ神経細胞が随伴残効の形成にも関与しているとすれば、順応時の色格子を持続的に与えるより短時間提示したほうが容易に得られるはずである。上述の色随伴周波数残効では提示時間は100 msと短時間であった。

## 7. 空間周波数分析

随伴残効を用いて、視覚系における空間周波数分析的な情報処理の可能性を検討した試みもある。

フーリエ変換によると、1本線は無数の縞の足し合せによって表現される。したがって、視覚系がフーリエ変換を行なっているとすれば、1本線の順応パタンにより、あらゆる空間周波数の縞のテストパタン全体に色味を生じさせることができるはずである。この仮説を検討した研究<sup>58)</sup>では肯定的な結果が得られている。しかしこの実験方法では他の仮説(位置に依らずに反応する方向検出器の関与あるいは脱抑制による伝播等)からの説明も可能であり、この結果だけをもって視覚系が空間周波数分析を行なっていると結論を下すのは困難である。

一方、チェッカーパタンが、45°方向に基本フーリエ

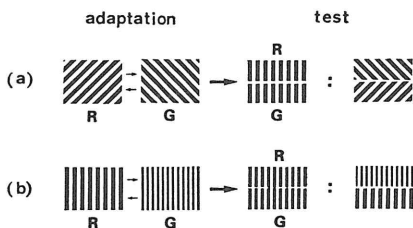


図10 色に随伴する形の残効の順応手続と生起現象 (a)色随伴方向残効, (b)色随伴空間周波数残効。



成分をもっていることを利用して、チェッカーパターン(ダイヤとスクエア)を順応パターンに、格子(±45°の斜格子および垂直水平格子)をテストパターンに、随伴残効の生起を検討した知見もある<sup>59,60)</sup>。周波数分析から予想されるように、斜格子はスクエアに、垂直および水平格子はダイヤに連合して色残効が生じ、最大の残効強度はチェッカーサイズの $\sqrt{2}$ 倍の格子パターンで得られた。チェッカーパタンの基本フーリエ成分はチェッカーサイズの $\sqrt{2}$ 倍のところにあることから、この結果は視覚系がフーリエ変換に類したパタンの情報処理を行なっている可能性を示唆するものとされている。

なお、周波数分析の機能的な意味を、空間周波数随伴色残効の手続きで検討した知見<sup>61)</sup>も報告されている。周波数分析の機能はズームレンズのように視野の大きさを切り換えることにあるのではないかという仮説<sup>62)</sup>を検証したものであるが、実験結果はこの仮説を支持していない。

## 8. あとがき

随伴残効(マッカーロー効果)の知見を中心に、視覚系における色と形の相互作用に関する研究の側面を示し、処理機序との関連で考察を加えた。

McCulloughの報告以来、この10数年間にきわめて多くの随伴残効およびこれに関連する知見が提出されている。しかしこの残効の機序、ひいては色と形を含むパタンの情報の処理過程を考察しようとする、まだ多くの不明な点が残されていることに気づく。今後の研究においてはこれまでの知見に基づいて仮説を立て、それを検証していく必要がある。たとえば、残効の形成時とリトリバル時においては同一の神経機構が反応しているのか否か、両眼間交互作用は色情報に対して補色的に行なわれるのか否か、あるいはパターン随伴色残効と色随伴パターン残効のような類似した現象が同一機序によるものなのか否か、これらについても、仮説に基づく議論が期待される。こうした疑問を明らかにしていく過程において、色と形の情報の処理の行なわれ方が示されていくものと思われる。なお随伴残効に関する二、三のモデル<sup>5,23,63)</sup>もすでに提出されているが、これらについてもさらに検討の余地がある。

また、随伴残効は順応パタンのコントラストに強く依存することが示されている<sup>64-66)</sup>。このことは明暗の情報処理機構と色の情報処理機構間に相互作用のあることを示唆しているとも考えられる。随伴残効は、色と形だけでなく、色と明暗の情報処理についても新たな知見を与

えてくれることであろう。

さらに随伴残効がシナプス結合による構造的変化を伴うものであるとすれば、神経系の可塑性に関する研究とも関係する。動物による実験<sup>67)</sup>や発達の研究も期待される。

なお、この随伴残効は容易に得られることもあって、これまでの報告においては条件の統制が研究者によってさまざまであり、そのことが結果の解釈を困難にしてきた場合もある。こうした条件の相違による結果の不一致については、本文でも示したように、しだいにその原因が明らかにされつつあるので、さらに知見間の比較検討が可能となるはずである。本稿では触れなかったが、カフェインやストレス<sup>5)</sup>、前日の睡眠時間の影響<sup>68)</sup>や観察者の経験効果<sup>69)</sup>も議論されている。今後の研究に当たっては、パタンの提示条件のみならず、こうした観察者側の要因も考慮に入れて検討することが必要となろう。

随伴残効は色と形、色と明るさ等、異なる視覚情報間の処理の行なわれ方を検討するに当たって、また背後に生理学的実体を仮定できるモデルを提出するに当たって、現在最も有効な手法の一つであり、同時にそれ自体興味深い現象でもある。今後、他の知覚現象や生理学的な知見とも合わせて、さらに検討されていくことが望まれる。

## 文 献

- 1) C. McCullough: Color adaptation of edge-detectors in the human visual system. *Science*, **149** (1965) 115.
- 2) G. E. Meyer: Latency differences in monoptic and dichoptic shape and color decision making. *J. Exp. Psychol.: Human Percept. Perform.*, **7** (1981) 968.
- 3) P. A. Kolars and M. von Grünau: Shape and color in apparent motion. *Vision Res.*, **16** (1976) 329.
- 4) D. Skowbo, B. N. Timney, T. A. Gentry and R. B. Morant: McCullough effects: experimental findings and theoretical accounts. *Psychol. Bull.*, **82** (1975) 497.
- 5) C. C. D. Shute: *The McCullough Effect: An Indicator of Central Neurotransmitter Activity* (Cambridge Univ. Press, 1979).
- 6) G. E. Meyer, W. E. Jackson and C. Yang: Spatial frequency, orientation and color: interocular effects of adaptation on the perceived duration of gratings. *Vision Res.*, **19** (1979) 1197.
- 7) C. F. Stromeyer, R. E. Kronauer, J. C. Madsen and M. A. Cohen: Spatial adaptation of short-wavelength pathways in humans. *Science*, **207** (1980) 555.
- 8) C. R. Sharpe and G. Mandl: Color inputs to orientation detectors in the human visual system. *Vision Res.*, **17** (1977) 77.
- 9) B. N. Timney, T. A. Gentry, D. Skowbo and R. B. Morant: Threshold elevation following adaptation to colored gratings. *Vision Res.*, **16** (1976) 601.
- 10) J. Broerse, R. Over and W. Lovegrove: Loss of



- wavelength selectivity in contour masking and aftereffect following dichoptic adaptation. *Percept. Psychophys.*, **17** (1975) 333.
- 11) 大橋博司: 臨床の病理学 (医学書院, 1965).
  - 12) S. R. Ellis: Orientation selectivity of the McCollough effect: Analysis by equivalent contrast transformation. *Percept. Psychophys.*, **22** (1977) 539.
  - 13) C. F. Stromeyer III and R. J. W. Mansfield: Colored aftereffects produced with moving edges. *Percept. Psychophys.*, **7** (1970) 108.
  - 14) D. M. MacKay and V. MacKay: Retention of the McCollough effect in darkness: Storage or enhanced read-out? *Vision Res.*, **17** (1977) 313.
  - 15) P. K. Leppmann: Spatial frequency dependent chromatic after-effects. *Nature*, **242** (1973) 411.
  - 16) W. J. Lovegrove and R. Over: Color adaptation of spatial frequency detectors in the human visual system. *Science*, **176** (1972) 541.
  - 17) B. G. Breitmeyer and L. A. Cooper: Frequency-specific color adaptation in the human visual system. *Percept. Psychophys.*, **11** (1972) 95.
  - 18) K. D. White and L. A. Riggs: Angle-contingent colour aftereffects. *Vision Res.*, **14** (1974) 1147.
  - 19) B. Crassini and R. Over: Curvature-specific color aftereffects. *Percept. Psychophys.*, **17** (1975) 398.
  - 20) C. A. G. Hayman and L. G. Allan: A reevaluation of angle-contingent color aftereffects. *Percept. Psychophys.*, **28** (1980) 61.
  - 21) L. S. Fidell: Orientation specificity in chromatic adaptation of human "edge-detectors." *Percept. Psychophys.*, **8** (1970) 235.
  - 22) D. M. MacKay and V. MacKay: The time course of the McCollough effect and its physiological implications. *Proc. Physiol. Soc., J. Physiol.*, **237** (1974) 38.
  - 23) J. Krüger: McCollough effect: a theory based on the anatomy of the lateral geniculate body. *Percept. Psychophys.*, **25** (1979) 169.
  - 24) 増田直衛, 小谷津孝明: マッカロー効果における眼の走査条件の検討. 日本心理学会第 37 回大会発表論文集 (1973) 532.
  - 25) D. J. Piggins and P. K. Leppmann: Role of retinal image motion in evoking the McCollough effect. *Nature New Biol.*, **245** (1973) 255.
  - 26) G. M. Murch: Retinal area specificity in the McCollough effect: The role of fixation points. *Z. Exp. Angew. Psychol.*, **27** (1980) 500.
  - 27) C. S. Harris and A. R. Gibson: Is orientation-specific color adaptation in human vision due to edge detectors, afterimages, or "dipoles"? *Science*, **162** (1968) 1506.
  - 28) G. M. Murch: Size judgments of McCollough afterimages. *J. Exp. Psychol.*, **81** (1969) 44.
  - 29) G. M. Murch: Retinal area specificity in the McCollough effect? *Am. J. Psychol.*, **87** (1974) 189.
  - 30) K. Yasuda: Color aftereffects contingent on MacKay complementary regular patterns. *Jpn. Psychol. Res.*, **20** (1978) 115.
  - 31) S. R. Ellis: Orientation constancy of McCollough effect. *Percept. Psychophys.*, **19** (1976) 183.
  - 32) H. H. Mikaelian: Plasticity of orientation specific chromatic aftereffects. *Vision Res.*, **16** (1976) 459.
  - 33) 鈴木恒男, 小谷津孝明: マッカロー効果における両眼交互作用に関する検討 II. 日本心理学会第 39 回大会発表論文集 (1975) 111.
  - 34) G. E. Meyer: The effect of color-specific adaptation on the perceived duration of gratings. *Vision Res.*, **17** (1977) 51.
  - 35) G. M. Murch: Binocular relationships in a size and color orientation specific aftereffect. *J. Exp. Psychol.*, **93** (1972) 30.
  - 36) C. F. Stromeyer III: Edge-contingent color aftereffects: spatial frequency specificity. *Vision Res.*, **12** (1972) 717.
  - 37) J. A. Kaufman, J. G. May and S. Kunen: Interocular transfer of orientation-contingent color aftereffects with external and internal adaptation. *Percept. Psychophys.*, **30** (1981) 547.
  - 38) K. D. White, H. M. Petry, L. A. Riggs and J. Miller: Binocular interactions during establishment of McCollough effects. *Vision Res.*, **18** (1978) 1201.
  - 39) W. Makous, D. Teller and R. Boothe: Binocular interaction in the dark. *Vision Res.*, **16** (1976) 473.
  - 40) O. E. Favreau: Interocular transfer of color-contingent motion aftereffects: positive aftereffects. *Vision Res.*, **18** (1978) 841.
  - 41) S. M. Zeki: Color coding in the superior temporal sulcus of rhesus monkey visual cortex. *Proc. R. Soc. London, Ser. B*, **197** (1977) 195.
  - 42) D. M. MacKay and V. MacKay: Dichoptic induction of McCollough-type effects. *Q. J. Exp. Psychol.*, **27** (1975) 225.
  - 43) R. Over, N. Long and W. Lovegrove: Absence of binocular interaction between spatial and color attributes of visual stimuli. *Percept. Psychophys.*, **13** (1973) 534.
  - 44) D. Skowbo, T. Gentry, B. Timney and R. B. Morant: Influence of several kinds of visual stimulation on decay rate. *Percept. Psychophys.*, **16** (1974) 47.
  - 45) D. Skowbo: Luminance as a factor in the ability of achromatic gratings to interfere with McCollough effects. *Percept. Psychophys.*, **26** (1979) 105.
  - 46) D. Skowbo and N. Clynes: Decline and retrieval of McCollough effects following inspection of achromatic gratings. *Percept. Psychophys.*, **21** (1977) 180.
  - 47) G. M. Murch: Classical conditioning of the McCollough effect: temporal parameters. *Vision Res.*, **16** (1976) 615.
  - 48) 坂田晴夫: 視覚の空間的性質. 視覚の科学, 渡部 敏ほか編 (写真工業, 1975) p. 92.
  - 49) R. Held and S. R. Shattuck: Color- and edge-sensitive channels in the human visual system: tuning for orientation. *Science*, **174** (1971) 314.
  - 50) R. Held, S. Shattuck-Hufnagel and A. Moskowitz: Color-contingent tilt aftereffect; spatial frequency specificity. *Vision Res.*, **22** (1982) 811.
  - 51) F. M. de Monasterio and P. Gouras: Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *J. Physiol.*, **251** (1975) 167.
  - 52) W. Lovegrove and B. Mapperson: Color selectivity in the tilt after effect; comments upon Wade and Wenderoth. *Vision Res.*, **21** (1981) 355.
  - 53) W. Lovegrove and D. Badcock: The effect of spatial frequency on color selectivity in the tilt illusion. *Vision Res.*, **21** (1981) 1235.
  - 54) V. V. S. Haapasalo: Relationships between channels

- for color and spatial frequency in human vision. *Perception*, **2** (1973) 31.
- 55) O. E. Favreau and P. Cavanagh: Interocular transfer of a chromatic frequency shift. *Vision Res.*, **23** (1983) 951.
- 56) C. R. Michael: Colour sensitive complex cells in monkey striate cortex. *J. Neurophysiol.*, **41** (1978) 1250.
- 57) D. H. Kelly: Disappearance of stabilized chromatic gratings. *Science*, **214** (1981) 1257.
- 58) K. Yasuda and Y. Maeda: A study of spatial parameters in contingent aftereffect. *Tohoku Psychol. Folia*, **37** (1978) 116.
- 59) M. Green, T. Corwin and V. Zemon: A comparison of Fourier analysis and feature analysis in pattern-specific color aftereffects. *Science*, **192** (1976) 147.
- 60) J. G. May, G. Agamy and H. H. Matterson: The range of spatial frequency contingent color aftereffects. *Vision Res.*, **18** (1978) 917.
- 61) A. R. H. Gellatly: The function of spatial frequency analysis: Test of a proposal. *Percept. Psychophys.*, **34** (1983) 301
- 62) B. Julesz and R. A. Schumer: Early vision perception. *Annu. Rev. Psychol.*, **32** (1981) 575.
- 63) F. S. Montalvo: A neural network model of the McCollough effect. *Biol. Cybern.*, **125** (1976) 49.
- 64) 山下由己男: マッカロー効果の生起における輝度コントラストの寄与. *光学*, **11** (1982) 406.
- 65) H. H. Mikaelian: Effective luminance contrast as a parameter in contingent aftereffects. *Percept. Psychophys.*, **27** (1980) 531.
- 66) M. J. Schmidt and R. A. Finke: Contrast and frequency competition for orientation-contingent color aftereffects. *Percept. Psychophys.*, **25** (1979) 406.
- 67) W. M. Maguire, G. E. Meyer and J. S. Baizer: The McCollough effect in rhesus monkey. *Invest. Ophthalmol. Visual Sci.*, **19** (1980) 321.
- 68) N. J. Lund and D. M. MacKay: Sleep and the McCollough effect. *Vision Res.*, **23** (1983) 903.
- 69) D. Skowbo and J. Rich: Practice dose not facilitate acquisition of McCollough effects: Evidence against a learning model. *Percept. Psychophys.*, **32** (1982) 551.
- 70) 鈴木光太郎: 新しいタイプの随伴性色残効. *日本心理学会第46回大会予稿集* (1982) p. 62.
- 71) 鈴木光太郎: 私信 (1979)