

解説

色覚のメカニズム：心理物理学の立場から

内川 恵二

東京工業大学総合理工学研究科 〒227 横浜市緑区長津田町 4259

(1986年7月29日受理)

Color Vision Mechanism: Its Psychophysics

Keiji UCHIKAWA

Tokyo Institute of Technology Graduate School,
4259, Nagatsuta, Midori-ku, Yokohama 227

1. はじめに

色覚の研究は Newton (1730), Young (1801) や Helmholtz (1856) がその先駆者であることからわかるように、視覚系に関する研究のなかでも最も古くから行なわれている分野である¹⁾。しかし、研究が飛躍的に進みはじめたのは今世紀後半になってからである。それには少なくとも二つの大きな原因があったと思われる。一つは1931年のCIE(国際照明委員会)XYZ表色系の確立である。この表色系は必ずしも直接に色覚のメカニズムを反映したものではないが、色を客観的に表示し、物理量と同等に取り扱えるようにしたという点で、色覚の研究に及ぼした影響は計り知れない。もう一つはとくに今世紀後半からの解剖学、生理学の発達である。網膜の微細構造が明らかとなり、視細胞から神経節細胞にいたるまでの各細胞間の結合状態が明らかとなった。微小電極法により網膜から大脳皮質に至るまでの視覚経路内の単一細胞からの色覚応答が直接測定できるようになった。

これら二つの原因を生んだ基盤になっているものが、それまでに蓄積されてきた心理物理学の測定による色覚に関するデータであり、概念である。XYZ表色系の確立はWrightやGuildの膨大な等色実験の結果があっただけでなく、また水平細胞、LGN(外側膝状体)での反対色型応答の発見を導いたのはYoung-Helmholtzの3色説、Heringの反対色説であることに疑いはない。心理物理学は今世紀前半までは色覚のメカニズムを研究する唯一の方法であった。しかし、新しい実験技術の導入による生理学の

急速な発展は現在色覚メカニズムの研究全体に強い影響をもつようになってきている。心理物理学でも生理学でも研究者の究極の目的は“色覚メカニズムの解明”であり、両者はたんに方法が異なるにすぎないことを考えると、両者の方法がこれからますます精密化、複雑化して、互いの理解が困難になっていくであろうが、色覚メカニズムの解明は両者のデータを正しく理解し、互いに突き合わせてはじめて可能になると思われる。

本稿では、色覚メカニズムの基本的な解説あるいは包括的な解説をするには紙面が足りないし、またすでに良い教科書も出版されているので、それらに関しては、このような教科書を参考にしてもらいたい¹⁻³⁾。そこで、ここでは最近の研究のなかで重要と思われるものをいくつかとりあげ、現在、色覚メカニズムの解明において、どこまでが明らかとなり、何が問題になっているのかという点に関して前述した色覚研究の特色を考慮しながら解説を試みたい。

2. 色覚メカニズムのモデル

われわれが知覚している“色”はある波長組成をもった“光”が視覚系に入力して生じる出力と考えてよい。視覚系は入射光の分光エネルギー分布をエンコードして色を作り出している。このエンコーダーのしくみが色覚のメカニズムということになる。色覚のメカニズムを解明することは、このエンコーダーの特性を測定して、その内部の素子の機能、素子間の結線図を明らかにすることである。色は視覚系の最終部位である大脳皮質で知覚される。したがって、色覚のメカニズムを明らかにする

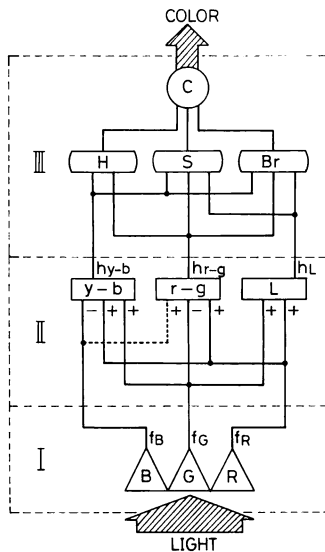


図1 色覚メカニズムのモデルの一例
色の見えのモデルを示す。H, S, Br はそれぞれ hue, saturation, brightness を示す。他は本文参照。

ことは、 $10^{10} \sim 10^{12}$ 個の細胞からなる大脳のメカニズムの一端を明らかにすることであり、そこにこの問題の複雑さ、困難な点がある。

図1に色覚メカニズムのモデルの一例を示す。研究者によって、モデルの詳細は異なっているが、現在ほとんどすべての研究者がこのような3段階モデルを採用している。第Iレベルは光の受容体である視細胞レベルである。3種の錐体 (R, G, B) が光のセンサーとして働く。第IIレベルは視細胞からの出力 f_R, f_G, f_B を変換して次のレベルへ出力 $hr-g, hy-b, hL$ を伝達する機能をもっている。このレベルでは R, G, B 錐体からの信号 f_R, f_G, f_B の和と差をとるような処理をする。二つの反対色システム ($r-g, y-b$) と一つの非反対色システム (L) を仮定する。第IIIレベルはさらに高次レベルの色覚メカニズムを表わし、ここで最終的な“色”の見えや、色弁別、色刺激の検出などが説明される。図1は色の見えを表わすモデルの一例である。

3. 視細胞レベル（第Iレベル）

Young-Helmholtz の3色説以来、長波長、中波長、短波長にそれぞれ分光感度のピークをもつ、R, G, B 3種の光受容体の存在が信じられてきた。心理物理学的には等色実験がこれを裏付ける。異なった分光エネルギー分布をもった光を入射しても、図1に示す3種の錐体から

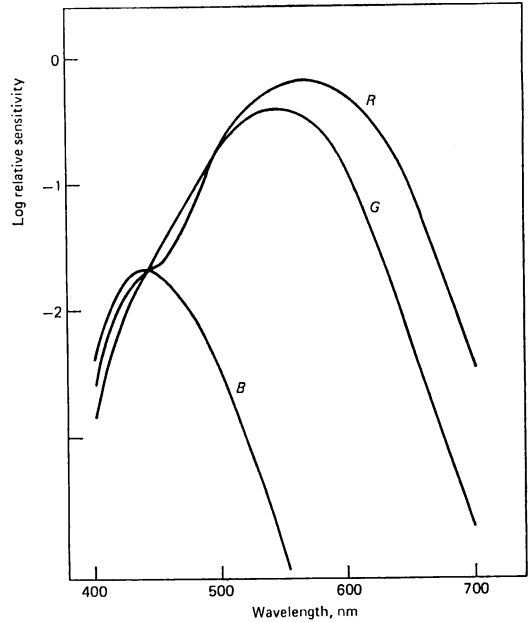


図2 Smith-Pokorny の3種類の錐体 R, G, B の分光感度¹⁾

の出力 f_R, f_G, f_B が等しくなれば、それ以後のレベルではどの光であるか見分けがつかなくなるため、どの光でも等しい色に見えるはずである。これが、三つの色光を用いれば、すべての色光を等色できるという等色実験原理の成立する理由である。R, G, B 錐体の分光感度は色覚正常者の等色関数に3種の色覚異常者*1の混同色中心の色度座標の条件を加えると、等色関数の1次変換として求まる²⁾。図2に Smith-Pokorny¹⁾ の分光感度を示す¹⁾。ただし、このようにして求めた錐体の分光感度はあくまでも平均的な関数であり、個人差についてはさらに考慮が必要であることに注意しなければならない。

R, G, B 3種の錐体の存在の生理学的な証拠については、金魚、コイなどでは直接、錐体1個からの電気応答の測定が可能であり⁵⁾、3種の錐体が分離されているが、人間、サルのような霊長類では錐体1個からの電気応答の記録はいまだ可能となっていない。しかし、微小分光測光法では切り出した人間の網膜内の単一錐体に対して分光測光を行ない⁶⁾、図3に示すように、R, G, B 3種の錐体の分離がなされている。したがって、このような心理物理学的、生理学的証拠により、3種の錐体の存在は現在ではもう疑いのない事実であるといえよう。

さて、図3に示されたGとR錐体の分光感度のピーク

*1 二色型第一、第二、第三異常者 (protanope, deuteranope, tritanope)。

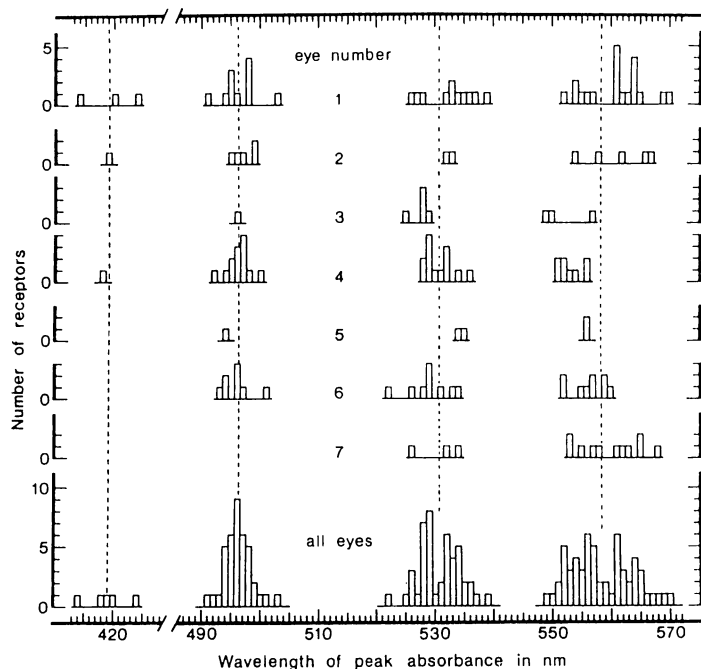


図3 微小分光測光法による人間の錐体と桿体の分光感度のピーク波長の分布⁶⁾
左からB錐体, 桿体, G錐体, R錐体の順。

波長の分布をよくみると, G錐体には528と534 nm 付近にR錐体には554と563 nm 付近にそれぞれ二つのピークをもつような形状になっていることに気がつく。Dartnall ら⁶⁾ はこれからRあるいはG錐体がそれぞれ, 長波長側と短波長側にわずかに分光感度がシフトした2種類の視物質から成り立っていることを示唆している。これが本当ならば, 等色関数等, 心理物理データでの個人差の原因の一つを明らかにするという点で, この事実は重要な意味をもつが, 微小分光測光法は心理物理学的測定法に比べるとかなり精度が悪い。MacLeod ら⁷⁾ は Stiles と Burch の49人の等色関数の個人間のばらつきを検討し, 同種の錐体中に複数の視物質が存在することをいうにはばらつきが小さすぎることを示している。

しかし, 一方, 最近 R, G, B 3種の視物質を決める3種の R, G, B 遺伝子が発見された^{8,9)}。しかも, 色覚正常者にG遺伝子が2種類以上見つかると, 色覚異常者には何種類ものGあるいはR遺伝子が見つかっている¹⁰⁾。異なった遺伝子が異なった分光吸収特性をもつ視物質につながるかどうかはこれからの研究をまたなければはっきりしないが, これは同種の錐体が複数の視物質をもつとする考え方に有利な研究結果である。

微小分光法の最近の結果⁶⁾とR, G, B 遺伝子の発見^{9,10)}は, 色覚異常者の色覚メカニズムの決定に関して

貢献をした。両者の研究により, 二色型第一異常者と第二異常者がそれぞれR錐体, G錐体をもたないことが明らかとなった。これは二色型第二異常者の色覚メカニズムを説明する融合説 (fusion hypothesis), すなわちR, G錐体は存在し, その信号が視覚系のどこかで融合してしまっているという説の可能性をなくした。

以上まとめると, 視細胞レベルでのこれからの研究は色覚正常者のもつ3種の錐体がそれぞれ単一の分光感度をもつ錐体なのか, あるいはきわめて近い分光感度をもったいくつかの錐体の集合なのかという点, さらに二色型, 三色型色覚異常者のもつ錐体が正常者のものと同じであるかどうかという点が焦点になっていくと考えられる。

4. 反対色レベル (第IIレベル)

Hering の反対色説以来, 赤-緑, 黄-青という拮抗する2色を対にしてエンコードする反対色システムの存在が主張されてきた。心理物理学的には図1に示すように3種の錐体に続く上位の色覚メカニズムとして, それぞれ, 赤緑, 黄青, 明暗 (白黒) の信号を伝える $r-g$, $y-b$, L のシステムを仮定している。図4に $r-g$, $y-b$ 反対色システムの応答を, 図5に L 非反対色システムの応答を示す¹⁾。図4の上部には Smith-Pokorny の錐体分

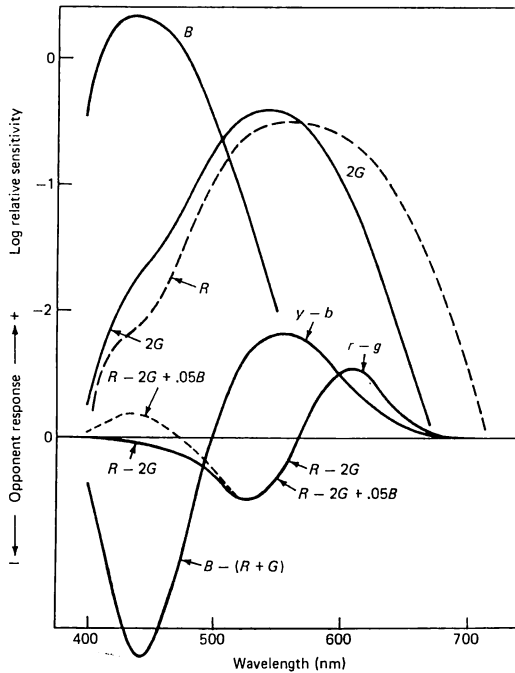


図4 $r-g$, $y-b$ 反対色システムの応答の例¹⁾
 図中上部には Smith-Pokorny の錐体分光感度を示す。

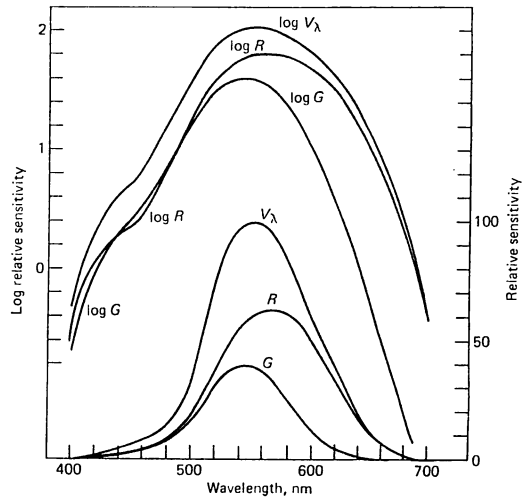


図5 L 非反対色システムの応答(分光感度) V_λ ¹⁾
 同時に Smith-Pokorny の錐体分光感度を示す。

光感度が縦方向にシフトして示されている。図4中の $r-g$ システムの関数 $h_{r-g} = R - 2G$ は 570 nm 付近で0 (黄のユニーク色) になるようにして求め、 $y-b$ システムの関数 $h_{y-b} = B - (R + G)$ は 500 nm 付近で0 (緑のユニーク色) になるようにして求めたものである。 $h_{r-g} = R - 2G + 0.05B$ は短波長領域での赤味を説明するために $r-g$ システムに B 錐体の入力を加えた場合の関数である。図5では V_λ (ここでは Judd の修正感度関数を表わす) が L システムの感度を表わしている。ここでは $h_L = R + G$ として V_λ を求めている。図4, 5には Boynton の求めた h_{r-g} , h_{y-b} , h_L 関数を例として示したが、その他、色の見え、色弁別、明るさの分光感度や閾値の検出感度を説明するための h_{r-g} , h_{y-b} , h_L 関数が数多く仮定されている^{2, 11-13)}。現在のところ、すべての心理物理学のデータをうまく説明するような関数をもった反対色システムのモデルはまだ確立されていない。

生理学的には魚の水平細胞やサルの上野核 (LGN) 細胞からの反対色型応答記録が反対色レベルの存在の裏付けとされている¹⁾。DeValois ら¹⁴⁾ の求めたサルの上野核 (LGN) 細胞からの応答記録をみると、一相性の L 型、2相性の $r-g$ 型と $y-b$ 型、さらに興奮型と抑制型の計6種の分光感度が分類され、それまでの心理物理学モデルにより表わ

されていた反対色システムの生理学的根拠が与えられている。これから心理物理学モデルの各システムが具体的に一つ一つの細胞に対応しているという説が支持されている。

現在、反対色レベルでの問題点としては、(1) R, G, B 錐体から $L, r-g, y-b$ システムへの変換法、たとえば R, G, B 錐体からの興奮型、抑制型信号の具体的な入力法 (図1では1例を示した)、変換は線形か非線形か、 $r-g, y-b$ システムの分光感度、(2) $L, r-g, y-b$ システムの時間的、空間的特性、とくに各システムの特性をどのようにして互いに分離するか、(3) 各システムに対応した具体的な“メカニズム”はあるのか、あるいは $r-g, y-b, L$ システムは機能的なモデルなのか、などがあげられる。(1), (2), (3) の各領域で現在、研究がさかんに行なわれているが、ここでは、これから反対色システム全体の概念に少なからず影響を与えるであろうと考えられる(3)の問題を取り上げてみる。

反対色システムのなかで L システムは明暗 (白黒) 情報を伝え、色味の情報は伝えない一つのメカニズムであると定義されている。 L システムの分光感度 V_λ は明暗のちらつきを知覚する時間周波数閾値 (CFF) が色味のちらつきを知覚する時間周波数閾値 (CCFF) よりも高いことを利用して交照法 (flicker photometry) を用いて測定されている³⁾。したがって、このように定められた L システムは必然的に時間的分解能がよいことになる。さらに、加法性も成立し、 L システムが一つのメカニズ

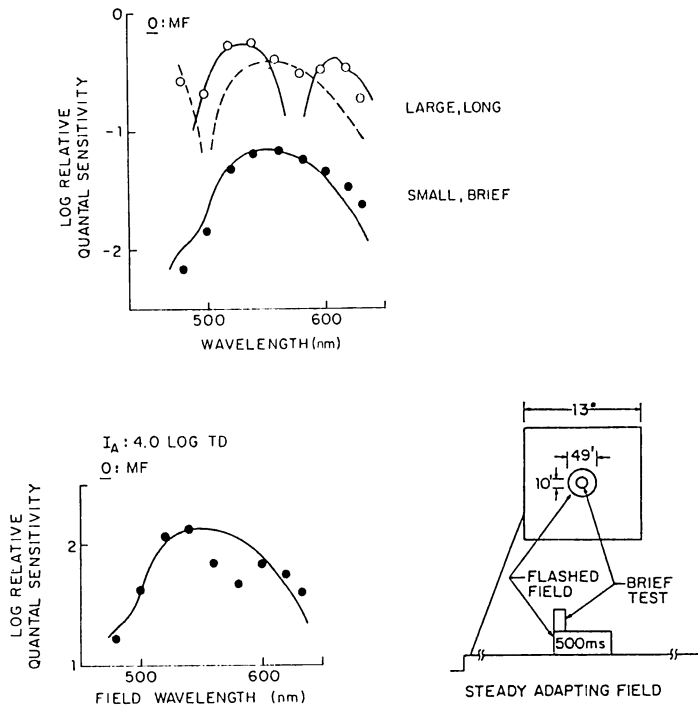


図6 上: 長時間大視野刺激光による増分閾値のテスト感度 (白丸). 短時間小視野刺激光による増分閾値のテスト感度 (黒丸). 白丸に沿った実線, 破線は Ingling ら¹²⁾ によるそれぞれ *r-g*, *y-b* システムの分光感度を示す. 黒丸に沿った実線は V_{λ} を表わす.
 下左: 短時間小視野刺激光による増分閾値のフィールド感度. テスト光は 580 nm.
 下右: 用いたテスト光, フィールド光の空間的, 時間的条件を示す²⁰⁾.

ムであることを示唆している. 次に, MDB (minimally distinct border) 法¹⁵⁾ のように空間的分解能を判断基準としたり, 小視野の刺激を用いて空間的分解能がよいシステムが有利に働くような刺激条件で明るさの分光感度^{16,17)} や 閾検出の分光感度^{18,19)} を測定すると, V_{λ} とほぼ等しい関数が得られる. また加法性も成立する. したがってこのシステム (ここで仮に L' システムと呼ぶ) は L システムと同じシステムであり, L システムは時間的空間的分解能がよいということになる. ところが, 最近, この考えとは異なった提案が心理物理学と生理学の両方からなされている.

心理物理学では Hood と Finkelstein²⁰⁾ が 1983 年に短時間小視野のテスト光の増分閾を測定した. 図6に彼らの用いた刺激と結果を示す. 図中, 右下の刺激図に示されている 500 ms, 49' のフラッシュ視野 (flashed field) だけを定常呈示の白色順応光 (steady adaptation field) 上に呈示して, その増分閾の分光感度を測定すると, 図中上部の白丸の結果になる. これは長時間大視野刺激光の分光感度を表わし, その 580 nm 付近の凹みには図中

示されるように明らかに *r-g* システム (実線) の寄与が認められる. しかし, 短時間小視野 40 ms, 10' のテスト光 (brief test) だけを用いた場合は図中上部の黒丸の分光感度となる. 黒丸に沿って描かれている実線は V_{λ} である. この結果だけを見ると, 確かに短時間小視野刺激光は従来の L システムによって検出されているように思える. 彼らはこれをさらに調べるために, 刺激図に示されているようにフラッシュ視野をフィールド光として, 短時間小視野のテスト光 (580 nm) に対するフィールド感度を測定した. その結果が左下図である. 結果を見ると明らかに 580 nm 付近で凹みが見つかり, フィールド光は長時間大視野であるから *r-g* システムの感度を下げるとことを考えると, テスト光の検出に *r-g* システムが関与していることがわかる.

短時間小視野テスト光の検出のテスト感度は L システムのみにより決まり, そのフィールド感度には *r-g* システムの寄与が認められるという一見相反する実験結果を説明するためには, Hood と Finkelstein は *r-g* システムが長時間大視野の刺激光に対しては狭帯域の分光

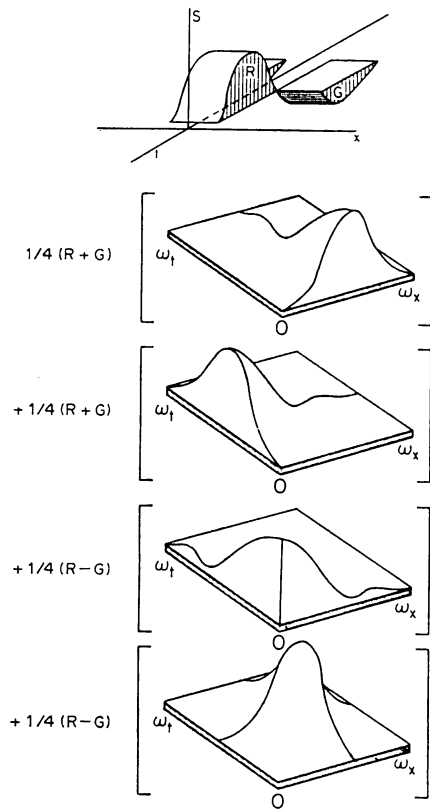


図7 Ingling と Martinez²³⁾ の示した $r-g$ 反対色型受容野モデル(上)からのサブシステム(下)

感度をもつが、短時間小視野の刺激光に対しては帯域幅が広がるという variable tuning の考え方を示した。これは、テスト光の色味の説明に難があるが、反対色レベルの各システムがある一定の分光感度をもった一つの“メカニズム”であるとする従来の考え方から離れ、刺激条件によっては $r-g$ システムも L システムと同様にふるまうという考え方を示すものである。

生理学的には Wiesel と Hubel²¹⁾ や Zrenner²²⁾ がそれぞれサルの LGN と神経節細胞において、長時間大視野刺激光では $r-g$ 反対色型の分光感度を示す細胞が短時間小視野刺激光になると L 型の応答 (V_L) を示すようになることを明らかにしている。さらに Zrenner は低周波フリッカーに対しては $r-g$ 反対色型応答を示す細胞が高周波フリッカーに対しては L 型の応答になることを示し、 L システムそのものの一つの“メカニズム”としての存在に対して疑問を示した。これらの結果は Hood と Finkelstein の結果とよく合うが、生理学のデータはつねに特定の細胞をサンプルして得た結果であ

り、たんに実験結果の解釈が合うからといって、生理学データをそのまま短絡して心理物理データにあてはめるのは大きな危険をともなうことに注意しなければならない。

Ingling と Martinez²³⁾ は 1985 年にこのような反対色レベルの各システムの問題に対して一つの理論的な可能性を示している。彼らは図7上部に示すような空間的 (X 軸) には $+R-G$ 、時間的 (t 軸) には $+R$ が速く、 $-G$ が遅い $r-g$ 反対色型の受容野モデルが図7下部に示すような四つの型のサブシステムに分解できることを理論的に示した。 ω_x は空間周波数、 ω_t は時間周波数を表す。空間的分解能のよい L' システムはいちばん上の L 型 ($R+G$) の分光感度で時間的にローパス、空間的にバンドパス型の特徴をもつサブシステムに対応し²⁴⁾、時間的分解能がよい従来の L システムは 2 番目のサブシステムに、従来の $r-g$ システムは反対色型 ($R-G$) の 3 番目のサブシステムに対応するという説である。

心理物理学的に推論された反対色レベルの L 、 $r-g$ 、 $y-b$ システムが機能的には明確に分離され、それぞれ異なったチャンネルにより明暗 (白黒)、赤緑、黄青の情報を伝えているということに誤りはないが、その具体的な“メカニズム”がどのようなものであるかについては、これからの研究の焦点になっていくと思われる。

5. 高次レベル (第IIIレベル)

このレベルは反対色レベルからの h_L 、 h_{r-g} 、 h_{y-b} 信号を入力して、色の見え、弁別、検出等、視覚系の最終的な知覚に結びつく最も高次のレベルである。神経節細胞、LGN 細胞からの反対色型の色覚信号が最終的には大脳皮質視覚領に送られることを考えると、このレベルは当然大脳皮質内にあると考えられる。図1には、例として色の見えを説明するモデル Br (明るさ)、S (彩度)、H (色相) を示してあるが、色弁別や色光の検出のモデルは別に考えられている。総合的なモデルとしては Guth¹¹⁾、Ingling と Tsou¹²⁾ のモデル、明るさのモデルとしては Ikeda¹³⁾ のモデルが知られている。

心理物理学の実験により、このレベルについて直接調べた研究は少ない。これまでに、色の記憶を利用したものの²⁵⁻²⁸⁾、色交替フリッカーによる順応を用いた例²⁹⁾、カラーネーミングによる方法³⁰⁾ などがある。ここでは Boynton と Olson³⁰⁾ のカラーネーミングの方法を紹介する。

Boynton と Olson は Berlin と Kay³¹⁾ が言語的に示した 11 の基本色 (basic color) (白、黒、赤、黄、緑、

青, 茶, 桃, 紫, 橙, 灰) を実験的に次のようにして求めた。OSA (Optical Society of America) の均等色空間から選んだ424色の色票を7人の被験者に2回ずつ示す。被験者は自由に各色票に対して, その色名を答える。ただし色名は単一の言葉からできているものでなければならない。たとえば, 青緑とかうすい茶とかいう二つの言葉から成り立っている色名は使ってはならない。

(1) 各被験者が2回とも同じ色名を使うかどうか, (2) すべての被験者が同じ色名を使うかどうか, (3) 短い反応時間で答えるかどうか, という判断基準で各色票に与えられた結果を整理すると, 上述した11個の基本色は(1), (2), (3)の条件をすべて満足し, かつこれらの条件を満足する色名は11個の基本色以外にはないことがわかった。この結果は, 11個の基本色がいつ, 誰が見ても, すぐ認識される色であることを表わし, こういった基本色が分離されることは何らかの生理学的な根拠をもつ基本的な色覚が第Ⅲレベルに存在するというを示唆するものである。

このレベルでの色覚メカニズムの解明はその困難性からまだ進展が少ないが, 将来に残された最も重要な課題であろう。生理学的には大脳皮質での細胞からの色覚応答が数多く記録されている³²⁾。しかし, それらの応答の正しい意味を見つけるには, 心理物理学的な実験結果をまたなければならぬと思われる。

6. おわりに

本稿では色覚メカニズムのモデルを示し, モデルの各レベルで現在どんなところが問題になっているかを示すつもりであったが, ごく一部の研究の紹介にとどまってしまう。色覚メカニズムの研究範囲は本稿ではとうてい尽くせないほど広がっているといえる。色覚メカニズムに限らず, 大脳メカニズムの解明は現在, 科学の大きな目標の一つであり, その応用は工学の重大な関心事になっている。色覚メカニズムの研究は比較的, その機能(心理物理)と構造(生理)との対応がよくついている分野であるため, 色覚メカニズムを知ることの意義は大きいと思われる。

文 献

- 1) R. M. Boynton: *Human Color Vision* (Holt, Rinehart and Winston, New York, 1979).
- 2) 池田光男: 色彩工学の基礎 (朝倉書店, 東京, 1980).
- 3) 池田光男: 視覚の心理物理学 (森北出版, 東京, 1975).
- 4) V. C. Smith and J. Pokorny: "Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm," *Vision Res.*, **15** (1975) 161-171.
- 5) T. Tomita, A. Kaneko, M. Murakami and E. L. Pautler: "Spectral response curves of single cones in the carp," *Vision Res.*, **7** (1967) 519-531.
- 6) H. J. A. Dartnall, J. K. Bowmaker and J. D. Mollon: "Microspectrophotometry of human photoreceptors," *Color Vision* (Academic Press, London, 1983) pp. 69-80.
- 7) D. I. A. MacLeod and M. A. Webster: "Factors influencing the color matches of normal observers," *Color Vision* (Academic Press, London, 1983) pp. 81-92.
- 8) J. Nathans, D. Thomas and D. S. Hogness: "Molecular genetics of human color vision: the genes encoding blue, green, and red pigments," *Science*, **232** (1986) 193-202.
- 9) J. Nathans, T. P. Piantanida, R. L. Eddy, T. B. Shows and D. S. Hogness: "Molecular genetics of inherited variation in human color vision," *Science*, **232** (1986) 203-210.
- 10) T. P. Piantanida and J. Nathans: "Molecular genetics of human color vision polymorphism," *Inv. Ophthalmol. Visual Sci. (Suppl.)*, **27** (1986) 292.
- 11) S. L. Guth, R. W. Massof and T. Benzschawel: "Vector model for normal and dichromatic color vision," *J. Opt. Soc. Am.*, **70** (1980) 197-212.
- 12) C. R. Ingling, Jr. and B. H. P. Tsou: "Orthogonal combination of the three visual channels," *Vision Res.*, **17** (1977) 1075-1082.
- 13) M. Ikeda, H. Yaguchi and K. Sagawa: "Brightness luminance-efficiency functions for 2° and 10° fields," *J. Opt. Soc. Am.*, **72** (1982) 1660-1665.
- 14) R. L. DeValois, I. Abramov and G. H. Jacobs: "Analysis of response patterns of LGN cells," *J. Opt. Soc. Am.*, **56** (1966) 966-977.
- 15) R. M. Boynton and P. K. Kaiser: "Vision: the additivity law made to work for heterochromatic photometry with bipartite fields," *Science*, **161** (1968) 366-368.
- 16) G. Wagner and R. M. Boynton: "Comparison of four methods of heterochromatic photometry," *J. Opt. Soc. Am.*, **62** (1972) 1508-1515.
- 17) M. Ikeda, H. Yaguchi, K. Yoshimatsu and M. Ohmi: "Luminance-efficiency functions for point sources," *J. Opt. Soc. Am.*, **72** (1982) 68-74.
- 18) P. E. King-Smith and D. Carden: "Luminance and opponent-color contributions to visual detection and adaptation and to temporal and spatial integration," *J. Opt. Soc. Am.*, **66** (1976) 709-717.
- 19) M. A. Finkelstein and D. C. Hood: "Detection and discrimination of small, brief lights: variable tuning of opponent channels," *Vision Res.*, **24** (1984) 175-181.
- 20) D. C. Hood and M. A. Finkelstein: "A case for the revision of textbook models of color vision: the detection and appearance of small brief lights," *Color Vision* (Academic Press, London, 1983) pp. 385-398.
- 21) T. N. Wiesel and D. H. Hubel: "Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey," *J. Neurophysiol.*, **29** (1966) 1115-1156.
- 22) E. Zrenner: "Neurophysiological aspects of colour vision mechanisms in the primate retina," *Color Vision* (Academic Press, London, 1983) pp. 195-210.

- 23) C.R. Ingling, Jr. and E. Martinez-Uriegas: "The spatiotemporal properties of the r-g X-cell channel," *Vision Res.*, **25** (1985) 33-38.
- 24) K.J. Myers, C.R. Ingling, Jr. and B.A. Drum: "Brightness additivity for a grating target," *Vision Res.*, **13** (1973) 1165-1173.
- 25) K. Uchikawa and M. Ikeda: "Temporal deterioration of wavelength discrimination with successive comparison method," *Vision Res.*, **21** (1981) 591-595.
- 26) K. Uchikawa: "Purity discrimination: successive vs simultaneous comparison method," *Vision Res.*, **23** (1983) 53-58.
- 27) K. Uchikawa and M. Ikeda: "Accuracy of memory for brightness of colored lights measured with successive comparison method," *J. Opt. Soc. Am. A*, **3** (1986) 34-39.
- 28) D.L. Stefurak and R.M. Boynton: "Independence of memory for categorically different colors and shapes," *Percept. Psychophys.*, **39** (1986) 164-174.
- 29) J. Kranskopf, D.R. Williams, M.B. Mandler and A.M. Brown: "Higher order color mechanisms," *Vision Res.*, **26** (1986) 23-32.
- 30) R.M. Boynton and C.X. Olson: "Arrangement of basic colors," *Inv. Ophthal. Visual Sci. (Suppl.)*, **27** (1986) 74.
- 31) B. Berlin and P. Kay: *Basic Color Terms, Their Universality and Evolution* (Univ. of Calif. Press, Berkeley, 1969).
- 32) S.M. Zecki: "The representation of colours in the cerebral cortex," *Nature*, **284** (1980) 412-418.