

研究

網膜周辺における色の受容野の大きさ

市川 智治・池田 光男・内川 恵二

東京工業大学大学院総合理工学研究科 〒227 横浜市緑区長津田町 4259

(1986年4月1日受理)

Size of Chromatic Receptive Fields
at the Peripheral Retina

Chiharu ICHIKAWA, Mitsuo IKEDA and Keiji UCHIKAWA

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

Sizes of chromatic receptive fields for unique red, yellow, green and blue colors at the peripheral retina were determined using three different methods. The first method measured the chromatic threshold, the second, the difference between chromatic and achromatic thresholds and the third, the saturation estimate for four different monochromatic stimuli, 650 nm (red), 575 nm (yellow), 514 nm (green), 472 nm (blue-1) and 444 nm (blue-2), as a function of the stimulus area. All measurements were performed during the dark adaptation period at the cone-plateau to eliminate the influence of rods and to isolate cone activities. The stimuli were presented at 8°, 30° and 50° at the nasal retina. The results showed that all the chromatic receptive fields had their sizes within the range of 1° to 2° at 8° and 30°, and 2° to 3° at 50° nasal retina. A slightly large receptive field was obtained for the green color compared to other red, yellow, and blue colors.

1. はじめに

網膜周辺が中心窩に比べて、色を知覚する能力に劣ることは周知のことであり、しかも、その劣下の仕方は色により異なっている¹⁻⁴⁾。赤は周辺でも比較的よく知覚されるが、緑は知覚されにくいとされる一方で、刺激面積を大きくすると、周辺でも緑が中心窩と同程度に知覚された、という研究報告もあり²⁾、単純に周辺ではとくに緑が知覚されにくいということもできない。また、中心窩においても色の知覚が刺激面積に依存するという報告もある^{2,5)}。以上のことは、色を知覚するためには、刺激面積がある程度以上大きくなくてはならない、ということを示唆している。

そこで本研究では、生理学における受容野の概念を色の知覚に対して適用し、色を知覚する上においてもそのような網膜上の領域、すなわち色の受容野あるいはクロマティック受容野が存在すると仮定し、その大きさを、赤、黄、緑、青について網膜周辺で求めることにした。

2. 実験原理および方法

本研究で採用した実験原理を Fig. 1 に示す。クロマティック受容野の大きさを S_c 、光覚のためのアクロマティック受容野の大きさを S_a とする。ただし、両者の大小関係は $S_c > S_a$ と仮定する。それぞれの受容野より集められた、クロマティックおよびアクロマティックの出力と、刺激面積との関係を示したのが Fig. 1(A) である。輝度一定で、刺激面積を大きくしていくと、受容野よりも小さいところでは、そのエネルギーは積分され、出力は一定の割合で増加するが、それよりも大きくなると、出力が一定となることが予想される。ここに示したクロマティックの出力の折れ曲り点である S_c の値を求めれば、それがクロマティック受容野の大きさということになる。 S_c の値を求めるに当たり、本研究では3種類の実験方法を採用した。

最初の実験では、クロマティックの出力と刺激面積との関係を、直接的にとらえようとするもので、赤、黄、

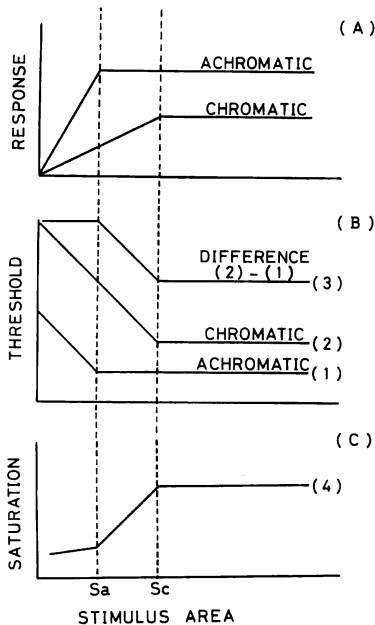


Fig. 1 Scheme of the visual responses (A), the chromatic and achromatic thresholds and the difference between them (B), and the saturation as a function of stimulus area.

緑、青のユニーク色の色覚閾を刺激面積の関数として測定する。いま単色光などを用いて、刺激が見えない状態から徐々にその強度を上げていくと、最初は光覚が生じ、ついで色も知覚されるようになるが、このちょうど色の見えたところが色覚閾である。この色覚閾値を刺激面積の関数として求め、それらを両対数で図示すると、**Fig. 1(B)**の曲線(2)のように、 S_c より小さいところでは、 -1 のスロープで単調に減少し、 S_c を越えたところで一定となることが予想される。この閾値の折れ曲り点が得られれば、その点をもって S_c の値とすることができる。

第二の実験では、クロマティック・レスポンスだけでなくアクロマティック・レスポンスも利用する。すなわち **Fig. 1(B)**の(1)に示すように光覚閾を測定し、曲線(3)のように両者の差をとるのである。刺激面積が S_c より大きいところでは差は一定で、 S_c よりも小さくなると、差が増大することが予想される。この差の増大し始める点が得られれば、その点をもって S_c の値とすることができる。この方法は、曲線(2)の色覚閾-面積曲線の屈曲点が明瞭でないときに有効であると考えられる。

第三の実験は、アクロマティック・レスポンスとクロ

マティック・レスポンスの差が、刺激面積の大きさによって異なる上述の関係を彩度によってとらえ、そこから S_c を求めようとするものである。予想される彩度は **Fig. 1(C)**の(4)の曲線のように、刺激面積が S_c より大きいところでは一定で、それよりも小さくなると低下するというものである。この彩度の落ち始める点が得られれば、その点をもって S_c の値とすることができる。

以上の測定はすべて暗順応中の cone-plateau 時に行なう。これは色の受容野を得るには錐体の反応のみを取り出す必要があり、cone-plateau で測定することによって、網膜周辺でも桿体の影響を排除することができるからである^{6,7)}。

3. 実験装置および被験者

装置は、500 W のキセノンランプを光源とする 1 光路マックスウェル視光学系である。刺激は円形、その大きさは視角で直径 20' から 13°30' の範囲の 17 種類を用意し、そのうちから何種類かを使用した。所定の波長、650 nm (赤)、575 nm (黄)、514 nm (緑)、472 nm (青 1)、444 nm (青 2) を得るためには干渉フィルターを使用した。刺激の呈示持続時間は、すべての実験において 50 ms とし、これが 3 秒間隔で呈示される。固視点には赤の LED を使用し、これで網膜周辺での刺激位置を設定した。また暗順応時の cone-plateau を得るための明順応用光は、上記の刺激用光路とは別の順応用光路によって準備し、視角約 90° の円形視野で、10,000 cd/m²、白色光 (5,100 K) を使用した。被験者はこれに自然視で順応した。

被験者は、CI (25 歳, 男)、YN (25 歳, 男)、KU (34 歳, 男) の 3 名で、いずれも色覚正常者であり、心理物理実験の経験者である。CI と KU は、近視用の眼鏡を着用した。

4. 測定手順と結果

4.1 色覚閾-刺激面積

各セッションの初めに 7 分間の暗順応を行ない、次に 2 分間の明順応を行なう。明順応光は刺激呈示の網膜位置を中心に呈示した。その後再び暗順応を始め、錐体による暗順応曲線がほぼ一定になる cone-plateau に達したところで測定を開始する。主実験において暗順応時のどこで測定を始めるかの測定時間については、あらかじめ暗順応曲線を白色刺激光、および本実験で使用したすべての単色刺激光に対して求め、その結果から cone-plateau の時期を決定しておき、その時間内に測定を行

なうようにした。

色覚閾の測定は次のように実行した。たとえばユニーク赤の場合、ある面積の赤色刺激光 (650 nm) を、右眼の所定の網膜位置に呈示する。刺激の強度は最初光覚閾下に設定しておく。被験者は刺激が呈示され始めるとウェッジを調整して刺激光の強度を徐々に強くしていく、色が見え始める色覚閾を求める。このとき、色についてはあらかじめ赤と指定されており、たとえ色が知覚されてもその中に赤が知覚されないなら、見えたという判断には入れない。1本の cone-plateau で求める閾値の数は限られるので、1セッション内に4、5回の明順応、暗順応を繰り返すことになる。被験者 CI の場合は、一つの cone-plateau が比較的長かったので、その間に刺激面積を3、4種類選び、それぞれに対して2回ずつの色覚閾を求めることができた。しかし他の被験者ではそれが短く、刺激面積を1回の暗順応中に変えることはむずかしく、その代わり同じ刺激面積でできるだけ多くの閾値を測定した。

被験者 CI の場合はすべての刺激面積に対して色覚閾が求まったところで、これを1セッションとした。セッション内では色は変えない。黄 (575 nm)、緑 (514 nm)、青1 (472 nm) および青2 (444 nm) についても同様の測定を行なった。他の被験者では一つの閾値-面積曲線を出すのに異なったセッションにわたってデータを集めることになった。

被験者 CI では、刺激の呈示位置を網膜鼻側 8°、30°、

および 50° について同様の測定を繰り返す。被験者 YN と KU では、網膜鼻側 30° でのみ測定を行なった。

Cone-plateau の長さは被験者 CI では、暗順応時の約5分から9分くらいまでであったのに対し、被験者 YN では4分から5分まで、KU では3.5分から5分までと短かった。

最初の色覚閾の結果を被験者 CI について Fig. 2 に示す。左から網膜鼻側 8°、30°、および 50° である。また各図とも上から順に赤 (650 nm)、黄 (575 nm)、緑 (514 nm)、青1 (472 nm)、青2 (444 nm) の結果である。横軸は刺激の直径の対数であり、縦軸は閾値の対数である。ただしこれは見やすくするために適当に上方向にずらしてある。各データ点は、30° が8回、8° と 50° が各6回の測定の平均値で、縦棒は標準偏差を示す。標準偏差が図のシンボルの大きさより小さい場合は縦棒の表示を省略した。上向きの矢印は、その刺激サイズでは色が知覚されないか、あるいは、その判断が非常に困難であったことを表わしている。

Fig. 2 の閾値-刺激直径曲線の形状を見ると、予測した Fig. 1(B)の(2)のものやや異なったものとなっている。とくに刺激サイズが大きくなって色覚閾が一定、すなわち曲線が水平になる結果が得られていない。このため Fig. 1 の S_c が決定できないことになる。そこで何らかの理由で実験結果では色覚閾が一定とはならないが、曲線の傾斜に変化するところがあればそれを S_c と解釈しようと仮定して、目のこでデータを2直線

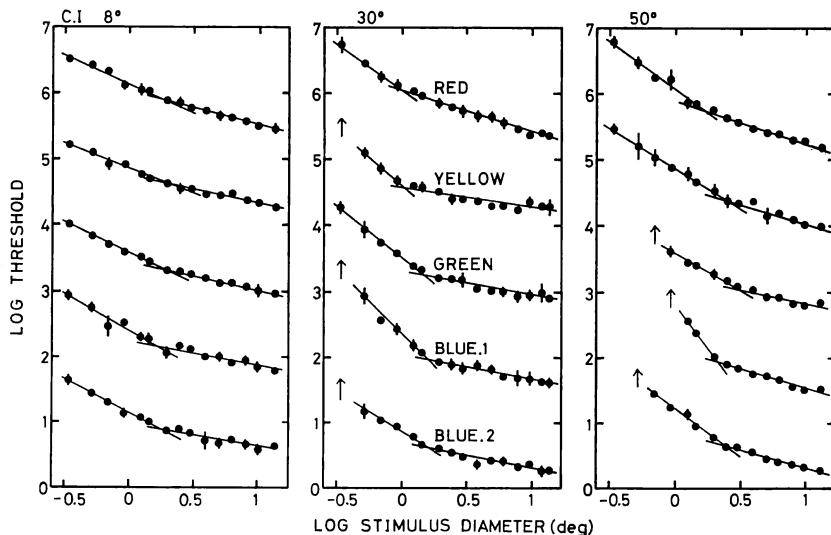


Fig. 2 Chromatic threshold as a function of stimulus size at 8° (left), 30° (middle) and 50° (right) nasal retina for red (650 nm), yellow (575 nm), green (514 nm), blue-1 (471 nm) and blue-2 (444 nm) from the top to the bottom. Subject; CI.

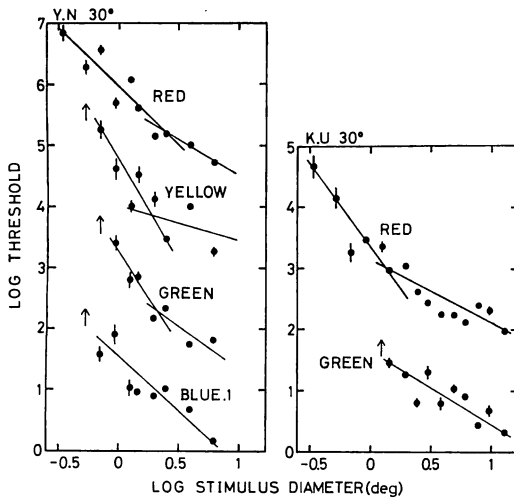


Fig. 3 Same as Fig. 2 but at 30° nasal retina for subjects YN (left) and KU (right).

で近似したのが Fig. 2 の実線である。やや無理なところもあるがおおむね 2 直線近似ができるので、その屈曲点で S_c の値が得られるとした。

被験者 YN と KU の結果を Fig. 3 に示す。刺激位置は網膜鼻側 30° である。1 点の測定回数は 3~6 回であり、1 本の cone-plateau だけで得られたものである。したがって、この図の各点はそれぞれ異なった暗順応時に得られたものということになる。これらのデータを見ると、一つのデータ点の標準偏差は小さいが、曲線の全体的形状を表わす意味では各点のばらつきがきわめて大きい。各点が、異なった暗順応時に測定されたことにその原因があると思われる。このゆえに被験者 CI のようにこれらの点を 2 直線で近似するにはかなりの無理があるが、一応目のこで 2 直線を引いてみた。ただ、YN の青 1 と KU の緑は、どうしても 2 直線近似は無理なので、1 本の直線のみを示しておいた。

4.2 色覚閾と光覚閾の差と刺激面積

色覚閾を測定したのと同様の手順で、Fig. 1(B)の(1)に対応する光覚閾を求めた。すなわち被験者は色に関係なく、刺激が見えたところで応答する。この閾値とすでに示した Fig. 2 と Fig. 3 の色覚閾との差を計算すれば、Fig. 1(B)の(3)が得られることになる。

閾値測定の手順は被験者によって異なり、被験者 CI は、色覚閾と光覚閾を別のセッションで求めたが、被験者 YN と KU は、1 セッション内で光覚閾と色覚閾を交互に求めた。

被験者 CI の結果を Fig. 4 に丸印で示す。左が網膜鼻側 30°、右が 50° の結果である。8° の測定は行なってい

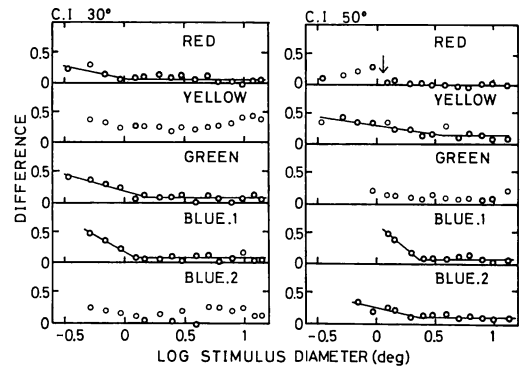


Fig. 4 Differences in log units as a function of stimulus size between the chromatic and achromatic thresholds at 30° (left) and 50° (right) nasal retina for red (650 nm), yellow (575 nm), green (514 nm), blue-1 (472 nm) and blue-2 (444 nm) from the top to the bottom. Subject; CI.

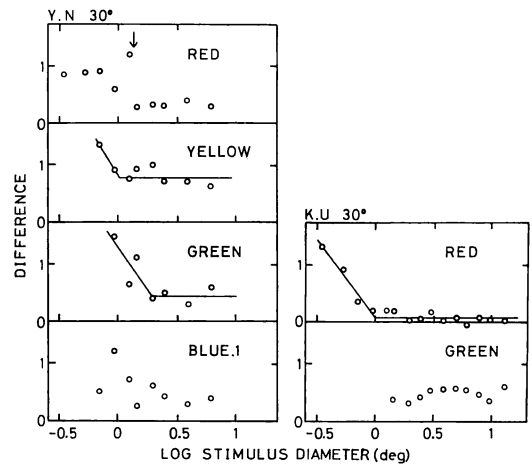


Fig. 5 Same as Fig. 4 but at 30° nasal retina for subjects YN (left) and KU (right).

ない。横軸は色覚閾の結果と同じく刺激直径の対数値、縦軸は色覚閾と光覚閾の対数値の差である。実線はデータ点を水平線と負の傾斜の直線で近似したものであるが、近似が無理と判断したものについては実線を記入していない。

負の傾斜の値そのものとはまったく、2 直線で近似できるものについてはその折れ曲り点でその色の受容野の大きさ S_c が得られるとし、その横軸を読み取った。なお CI の 50° の赤の場合は 2 直線での近似は無理であるが、差の値に顕著な上昇が見られる点 (矢印) があると判断し、その点で色受容野が得られるとした。

Fig. 5 の左に被験者 YN の、右に KU の網膜鼻側

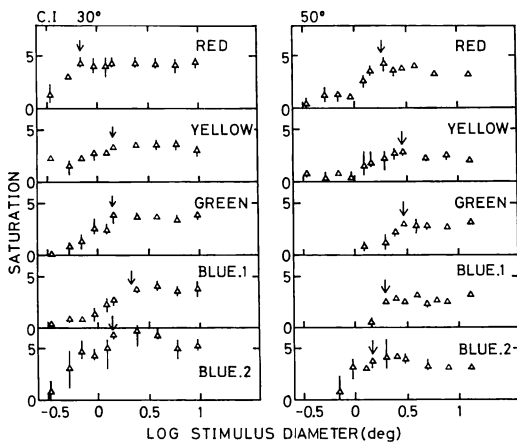


Fig. 6 Saturation estimate as a function of stimulus diameter at 30° (left) and 50° (right) nasal retina for red (650 nm), yellow (575 nm), green (514 nm), blue-1 (472 nm) and blue-2 (444 nm) from the top to the bottom. The intensity of the stimuli were 0.5 log units above the cone-plateau threshold. Subject; CI.

30°の結果を示す。実線、矢印の意味は前と同じである。

4.3 彩度と刺激面積

刺激が呈示されると被験者はその彩度を絶対評価する。ただし最高の持ち点を10に限定する。実際にどのような点を付けるかは被験者に一任した。したがって、比較的大きな値で応答する、あるいは逆に小さな値で応答するなど、被験者によって異なるかもしれないが、ここでは刺激サイズの変化による彩度の変化がとらえられれば良いので、その絶対値は問題にしないことにした。

測定は色覚閾の場合と同じく cone-plateau のところで行う。刺激の強度はその刺激面積での光覚閾から、被験者 CI については 0.5 log 上、YN は 1.2 log 上とした。KU は実験に加わらなかった。この強度は色覚閾を参考にして、あまり強くなくて、しかも色が十分知覚できる値として採用した。

一つの cone-plateau では、被験者 CI は、3, 4 種類の刺激面積に対して、1 回ずつ彩度を評価した。被験者 YN は、1 種類の刺激面積に対して、cone-plateau の初め、中、終りに 1 回ずつ彩度を評価した。

被験者 CI の網膜鼻側 30°の結果を Fig. 6 の左に、50°のものを右に示す。横軸は刺激直径の対数値、縦軸は彩度の評価値である。各データ点は、3 回の彩度の評価の平均を示し、縦棒は 3 回の評価の幅を表わしている。

刺激面積の大きいところでは彩度はほぼ一定であるが、小さくなると落ちていく様子がよく現われており、

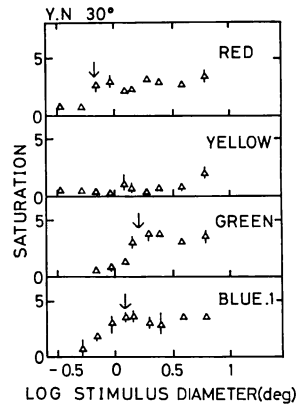


Fig. 7 Same as Fig. 6 but at 30° nasal retina for subject YN.

落ち始める点(下向きの矢印)の判定はそれほどむずかしくはない。このときの刺激サイズでその色の受容野の大きさ S_c とすることができると思われる。

Fig. 7 は被験者 YN の網膜鼻側 30°の結果である。彩度の評価値は CI のものよりやや小さいようであるが、色の受容野の大きさの判定は困難ではない。ただ、黄の場合は彩度の評価値が全体的に低いため、その落ち始める点の断定が困難であるので矢印を示さなかった。

5. 全体の結果と考察

3 種の方法によって得られた各色の受容野の大きさを Table 1 にまとめた。また、それらを Fig. 8 に図示した。(A),(B),(C)は、それぞれ被験者 CI, YN, および KU のものである。横軸は使用した波長であり、上の横軸に対象とした色を示した。縦軸は色の受容野の大きさで、その直径を視角(度)で表わしている。シンボルは、四角が色覚閾によるもの、丸は色覚閾と光覚閾の差によるもの、また三角は彩度の評価によるものである。

これらのデータについてまず気つくことは、実験方法の違いにもかかわらず得られた結果が比較的良好に合っていることである。つぎにどの条件においても、色の受容野の大きさが直径 1° から 3° くらいの範囲におさまっていることである。使用した刺激の直径は 20' から 13.5° の広い範囲をカバーしていることを考えれば、実験条件の影響を受けたとは考えにくく、したがってこの受容野の大きさには信頼がおけると考える。

色の受容野の網膜位置による大きさの違いについては、被験者 CI の(A)で見ると、8° と 30° では直径が 1° から 2° の間、50° についてはそれよりやや大きく 2° から 3°、あるいはそれよりやや広い範囲ということにな

Table 1 Diameters of chromatic receptive fields in degrees.

Subject	Eccentricity (nasal)	Color	Chromatic threshold	Difference	Saturation
CI	8°	Red	1.9		
		Yellow	1.9		
		Green	1.9		
		Blue 1	1.7		
		Blue 2	1.9		
	30°	Red	1.0	1.1	0.7
		Yellow	1.2	?	1.4
		Green	1.6	1.6	1.4
		Blue 1	1.6	1.2	2.2
		Blue 2	1.6	?	1.4
	50°	Red	1.8	1.2	1.8
		Yellow	2.4	3.5	2.3
		Green	3.4	?	3.0
		Blue 1	2.1	2.3	1.9
		Blue 2	2.6	2.2	1.4
YN	30°	Red	2.1	1.3	0.7
		Yellow	1.8	1.0	?
		Green	2.2	2.0	1.6
		Blue 1	?	?	1.2
KU	30°	Red	1.3	1.0	
		Green	?	?	

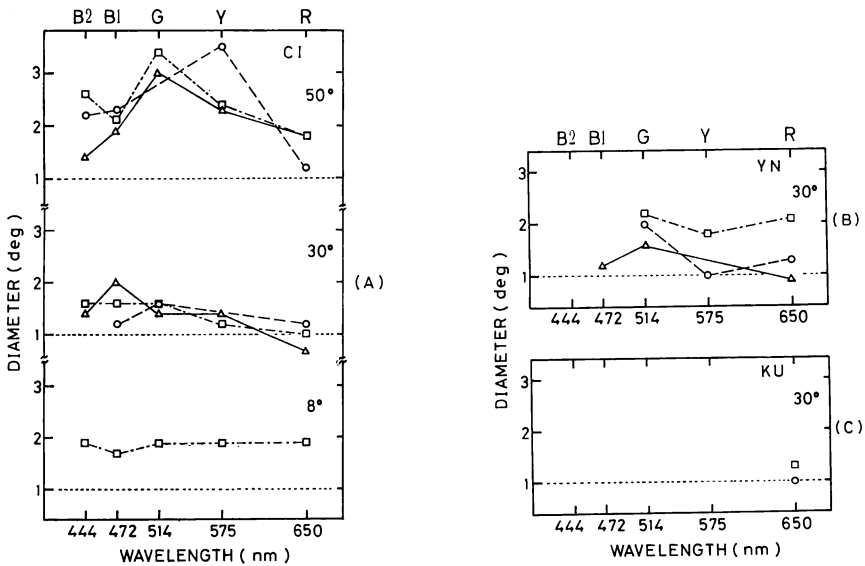


Fig. 8 The size of chromatic receptive fields as a function of wavelength obtained by the measurement of chromatic threshold (\square), difference between chromatic and achromatic thresholds (\circ), and the saturation estimation (\triangle). Subjects; CI, (A), YN, (B), and KU, (C).

る。ただ、もう少し詳しく見ると、網膜位置 8°のほうが 30°のものより大きくなっている。予測としては網膜周辺に行くほうが受容野はだんだん大きくなるというものであるが、この結果はそれに反する。この点に関しては二つのことを指摘しておきたい。一つは、8°については被験者 CI の色覚閾の結果だけであること、もう一つは、被験者の内観報告によると刺激面積の大きなところでは、つねに中心窩に近い部分が先に見えていたということである。そのような色の見えの不均一性は他の網膜位置では報告されなかった。8°はかなり網膜中心に近く、したがって錐体の密度が急激に変化しているところである⁹⁾。刺激サイズが大きくなると、より密度の高い部分を刺激するようになるので色覚閾の減少が大きな刺激サイズまで生じたことが考えられる。8°における色の受容野の大きさについては、したがって、やや不安がのこる。

つぎに、色受容野の色による違いを見よう。その違いが最もはっきり現われていると考えられるのは、CI の 50°の結果である。赤の受容野が小さく、緑の受容野が大きい。黄と青の受容野はその中間であろうか。もしこの結論を受け入れるなら、赤・緑の反対色組織に関係している赤、緑の錐体では、緑のほうがより広い範囲にわたってその組織に入力しているといえる。

いずれにしても、網膜周辺で色の受容野の大きさに差が認められるので、網膜周辺での色の見え方に関する実験をする場合には、その解釈に十分な注意が必要である。この種の過去の研究で使用された刺激サイズの大きさは、本研究で得られた色受容野の大きさと同程度か、あるいはやや小さいものが多い¹⁻⁴⁾。これでは、ある色については、刺激はその受容野を完全に覆っているが、他の色については、そうではない条件が設定されていることになり、結果の短絡的解釈は誤ったものとなりかねない。今後、網膜周辺での色の知覚について研究をする場合には、刺激面積への配慮が十分であることを本実験の結果は示している。

本実験での結論は被験者 CI によるものが多い。これはこの被験者が長い cone-plateau をもち、1回の暗順

応内に多くのデータが得られたこと、またセッション間のばらつきが小さかったため、信頼のおける結果が多く得られたからである。他の被験者ではなぜ cone-plateau が短く、かつセッション間のデータのばらつきが大きかったかは、その理由がわからない。YN や KU 以外の被験者でも予備的実験を試みたが、やはり CI ほどの安定した結果が得られなかった。被験者間のばらつきについては今後の検討が必要である。

色覚閾と刺激サイズの関係を示す Fig. 2 の曲線のスロープについて触れておくと、それは Fig. 1 の(2)のように -1 と 0 の単純な値を示さなかった。このような現象は Fig. 5 を得るために求めた光覚閾についても見られ、したがって、閾と面積の関係はレスポンスの空間的寄せ集めだけでは説明できないことがわかる。これについてはすでに、確率的寄せ集めという考え方が報告されており⁹⁾、もし曲線のスロープそのものを問題にする場合にはそれを考慮しなければならぬ。しかし本研究は曲線のスロープの変化がわかればよいとの考え方のため、Fig. 2 のように 2 直線近似で終わったのである。

文 献

- 1) J.D. Moreland and A. Cruz: "Color perception with the peripheral retina," *Opt. Acta*, **6** (1959) 117-151.
- 2) J. Gordon and I. Abramov: "Color vision in the peripheral retina. II. Hue and saturation," *J. Opt. Soc. Am.*, **67** (1977) 202-207.
- 3) U. Stabell and B. Stabell: "Color vision in the peripheral retina under photopic conditions," *Vision Res.*, **22** (1982) 839-844.
- 4) 関口修利, 池田光男: "色の見えに基づく色視野の測定," *日本眼光学学会誌*, **4** (1983) 122-127.
- 5) 池田光男: *色彩工学の基礎* (朝倉書店, 東京, 1980) pp. 173-175.
- 6) B. Stabell and U. Stabell: "Effects of rod activity on color threshold," *Vision Res.*, **16** (1976) 1105-1110.
- 7) B. Stabell and U. Stabell: "Rod and cone contributions to peripheral color vision," *Vision Res.*, **16** (1976) 1099-1104.
- 8) 池田光男: *視覚の心理物理学* (森北出版, 東京, 1975) p. 43.
- 9) 近江政雄, 池田光男: "受容野特性研究方法としての二刺激法," *光学*, **9** (1980) 227-231.