



## 色覚における blue メカニズムの時間特性

### 青錐体分布との関係

三宅 義之\*・大 頭 仁

早稲田大学理工学部応用物理学科 〒160 東京都新宿区大久保 3-4-1

(1987年2月3日受理)

## Temporal Sensitivity of the Human Blue Mechanism

### Relationship with Blue Cone Distribution

Yoshiyuki MIYAKE\* and Hitoshi OHZU

Department of Applied Physics, School of Science and Engineering, Waseda University,  
3-4-1, Ohkubo, Shinjuku-ku, Tokyo 160

The temporal frequency characteristics of the blue mechanism is measured for several test field sizes ( $0.5^\circ$ - $2.0^\circ$ ), and the relation between temporal sensitivity and presumed blue cone distribution is discussed. To isolate the blue mechanism, selective chromatic adaptation is used. The sensitivity of the blue and the white mechanisms is compared by using the Weber's law. The results show that the temporal sensitivity of the blue mechanism is remarkably reduced when small test fields are used in the high frequency region, and strongly related to the number of the presumed blue cone cells. The sensitivity of the white mechanism is also reduced in case of smaller test fields. These results are well explained by the hypothesis that the sensitivity difference depends on the difference in the numbers between the blue cone and the total cones.

### 1. はじめに

人間の色覚モデルにおける blue メカニズムは、時空間的解像力の悪さ、色みの強さなどの特徴をもち、過渡的トリタノピア、小視野トリタノピアなど、red, green 系のメカニズムにはみられない現象が観察される。

現在、色覚メカニズムとして、分光感度の異なる三つの錐体系の存在、および R-G, Y-B の反対色過程の存在は、多くの生理学的、心理物理学的研究により明らかである。この両メカニズムをいかにして結びつけるかが、色覚モデルを作成する上での焦点になっている。段階説モデルでは、三つの錐体からの出力が輝度チャンネルおよび反対色チャンネルに分離されて中枢に伝達すると考える。このモデルに沿った研究がさかんに行なわれているが、blue メカニズムに関しては、青錐体から

の出力がすべて Y-B 反対色チャンネルで処理される、つまり錐体は輝度チャンネルに関与しないという考え方が一般的である。その有力な根拠として、Smith ら<sup>1)</sup>は青錐体が交照法による比視感度に関与しないと仮定することにより、緑錐体、赤錐体の分光感度曲線が視物質アイオドプシンの分光吸光度曲線に一致することを示している。しかし、これは時間的解像度の悪い青錐体の性質を積極的に利用した結果であり、なんらかの方法で青錐体のみを刺激した場合に、その出力がすべて Y-B 反対色チャンネルで処理されることの根拠とはなっていない。

色覚モデルを考える上で、各メカニズムの時空間的な特性を考慮することは重要であり、その意味でも時空間周波数特性の測定は大きな意義をもっている。3種の錐体の時間周波数特性を測定した研究は数多いが<sup>2,3)</sup>、実験条件の違いにより結果はさまざまである。郡司ら<sup>4,5)</sup>は、選択の色順応により分離した各錐体系の時間周波数特性を、 $1^\circ$ ~ $8^\circ$  のテスト視野サイズで測定した。テスト

\* 現在：旭硝子(株) 〒100 東京都千代田区丸の内 2-1-2  
Present address: Asahi Glass Co., Ltd., 2-1-2, Marunouchi, Chiyoda-ku, Tokyo 100

視野サイズが変わると、それぞれの時間特性は大きく変化し、時間的感度の決定に際し、テスト視野サイズが重要なパラメータであることがわかった。

本研究では、特異な性質をもつ blue メカニズム的を絞り、 $0.5^\circ \sim 2^\circ$  のテスト視野サイズで時間周波数特性を測定した。テスト視野サイズが時間的感度に影響を与える原因として、視野内の視細胞数の違いを考えた。白色光についても同様の測定を行ない比較したところ、blue メカニズムに関して新しい知見が得られた。

## 2. 実験

### 2.1 実験条件, 装置

Blue メカニズムを分離するために選択の色順応法を用いた。テスト光は、Fig. 1 のように直径  $8^\circ$  一定の黄色順応光に空間的に重ね合わせる。テスト光のサイズは、 $2^\circ, 1.5^\circ, 1^\circ, 0.75^\circ, 0.5^\circ$  の五つである。白色光については、直径  $8^\circ$  一定の白色順応光に白色テスト光を重ね合わせた。テスト光のサイズは  $0.4^\circ$  の場合を付加した。

テスト光の平均網膜照度はすべての実験で 150 td, 順応光の網膜照度は  $700 \sim 54000$  td である。テスト光および順応光の照度レベルは、Green<sup>2)</sup>, Kelly<sup>3)</sup> らの条件に従った。

装置は光源にハロゲンランプを用いた、3 光路からなるマックスウェル視光学系である (Fig. 2)。光路 1 は順応光用、光路 2, 3 がテスト光用である。光路 2 を途中チョッパーでさえぎることにより、テスト光は矩形波で時間変化する。平均輝度を一定にするためにテスト光は 2 光路にしてある。可変ビームスプリッターを徐々に回転させてフリッカーの振幅を変化させる。テスト光とした特定波長を得るために 4 個の干渉フィルター (主波長 421, 439, 460, 492 nm), 順応光としてコダック・ラテンフィルター No 21 を用いた。

### 2.2 時間的感度

時間的感度はフリッカー閾におけるモジュレーション  $m$  で定義する。

$$m = (E_{\max} - E_{\min}) / (E_{\max} + E_{\min}) \quad (1)$$

ここで、 $E$  はテスト光の輝度である。

(1) 式はテスト光のみで考えたモジュレーションであり、異なるテスト光間の定量的な感度比較をする場合は、順応光まで含めたモジュレーションを求めなければならない。本研究では、Green<sup>2)</sup>, Kelly<sup>3)</sup> らの方法に従い、必要な場合について、順応光まで含めたモジュレーション  $m^*$  を求めた。 $m^*$  は次式のように表わすことが

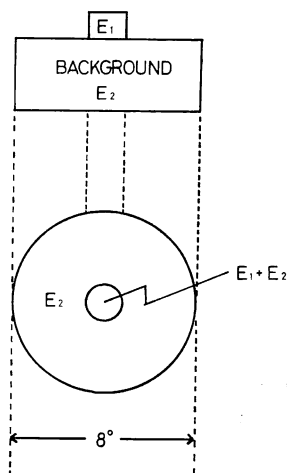


Fig. 1 Spatial representation of the test stimuli.

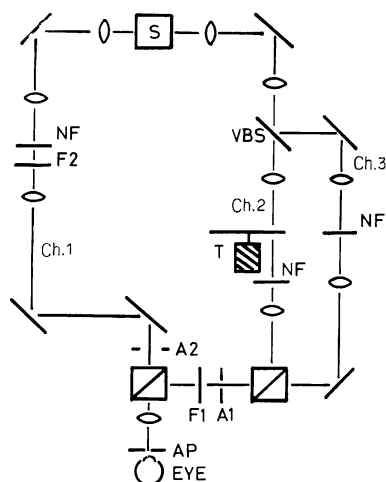


Fig. 2 Schematic diagram of the optical system. S: light source, VBS: variable beam splitter, T: chopper, A1: test field aperture, A2: adapting field aperture, F1: interference filter for test stimuli, F2: filter for adapting field, AP: artificial pupil.

できる。

$$m^* = E_1 m / (E_1 + \eta E_2) \quad (2)$$

ここで、 $E_1$  はテスト光の平均輝度、 $E_2$  は順応光の輝度、 $\eta$  は順応光の影響の大きさを示す値である ( $0 < \eta < 1$ )。

時間周波数を一定とし、順応光の輝度を十分大きくとれば、ウェーバーの法則が成り立つので、ウェーバー・フェヒナー比に相当する  $m^*$  は一定となる。

$$m^* = \text{const.} \quad (3)$$

ウェーバーの法則が成立する領域で、順応光の明るさを二つ選んで ( $E_2, kE_2$ ), それぞれの場合の  $m$  ( $m_1, m_2$ ) を測定すれば、

$$E_1 m_1 / (E_1 + \eta E_2) = E_1 m_2 / (E_1 + k \eta E_2) \quad (4)$$

が成り立ち、順応光の影響の大きさ  $\eta$  が求まる。

$$\eta = E_1(m_2 - m_1) / E_2(km_1 + 1) \quad (5)$$

テスト光と順応光の分光特性が同じであれば  $\eta = 1$  となるが、異なる場合はテスト光と順応光が単純な足し合わせにならず、 $\eta < 1$  となるはずである。 $\eta$  が求まれば、後は(2)式より  $m^*$  が求まる。

### 2.3 実験手順

被験者は、実験前に約 10 分間暗順応し、その後 5 分間、実験に用いる順応光に順応する。この順応光は実験中も提示し続ける。実験中は、額とあごを軽く固定しテスト視野の中心を固視する。閾値測定は調整法を用いた。まずフリッカー光の振幅を十分小さくしておき、徐々に大きくする。フリッカーが最初にはっきり知覚されるところで、被験者は記録系のボタンを押す。次に振幅を徐々に小さくしていき、フリッカーがわからなくなったところで再びボタンを押す。この 2 点の平均をフリッカー閾とした。

本研究は、テスト視野サイズと時間的感度の関係を調べることが主旨としているので、1セッションで、まず時間周波数を固定し、すべてのテストサイズについて順次測定を行なった。1セッションの測定回数は 10 回以内である。

被験者は、色覚正常者 2 名 (Y.M., Y.H.) である。一つの条件につき 5 回～8 回の測定を行なった。なお 1 セッション内の測定結果のばらつきは非常に小さかった。測定値の標準偏差は、最大で、値の 20% 程度であったが、ばらつきの原因としては、実験日の違いによる被験者の体調の影響が大きいと思われる。被験者 2 名についてはほぼ同様の結果が得られた。

## 3. 結果と考察

### 3.1 Blue メカニズム分離の確認

選択的色順応法は blue メカニズムを分離するための有力な方法として確立されている。しかし、各錐体系メカニズムの分離が確認されている Stiles<sup>6)</sup>, Wald<sup>7)</sup>, 池田<sup>8)</sup> らの増分閾の実験と本実験では、テスト光の時空間的な条件が異なっている。とくに、小さなテスト視野、高周波数フリッカーの場合には、red, green 系のメカニズムが blue メカニズムの感度を上まわってしまうことも考えられる。そこで、短波長側の四つの波長に

ついて順応光の輝度を変えて測定を行ない、ウェーバーの法則の成立を確認した後、順応光まで含めたモジュレーション  $m^*$  を求め感度を比較した。白色光についても、ウェーバーの法則の成り立つ領域を確認するために同様の実験を行なった。

結果の一例を Fig. 3 に示す。439 nm の場合、順応光の網膜照度 1400 td から 14000 td の領域でウェーバーの法則が成立しているといえる。420, 460 nm の場合もほぼ同じ順応光照度範囲においてウェーバーの法則が成立した。420, 439, 460 nm それぞれの場合の  $\eta$  は、0.12, 0.14, 0.17 であった。14000 td 以上では極端に感度が低下してしまいフリッカーは知覚されなかった。492 nm の場合はウェーバーの法則の成立する領域がはっきりしない。14000 td 以下では 439 nm の場合よりも感度は悪いが、14000 td 以上では逆転しフリッカーが知覚できる。14000 td 以上の領域でのフリッカーは明らかに blue メカニズム以外のメカニズムによるものと思われる。白色光の場合は、7000 td 以上でウェーバーの法則の成立が確認された。(5)式より  $\eta$  を求めると、 $\eta = 0.84$  となった。白色光の場合  $\eta$  は理論的に 1 になるはずであるが、本実験で  $\eta < 1$  となった理由としては、テスト光と順応光の境界付近での輪郭強調など空間的な条件が、時間的感度の決定に影響を与えていることが考えられる。

420～492 nm について、7000 td と 14000 td の場合の測定結果から、順応光まで含めた感度  $m^*$  を計算し比較した。結果を Fig. 4 に示す。420, 492 nm の場合よりも 439, 460 nm の場合のほうが感度は高い。青錐体の分光感度のピークは 440 nm 付近であり、本実験におけるモジュレーション感度にも青錐体が強く関与している

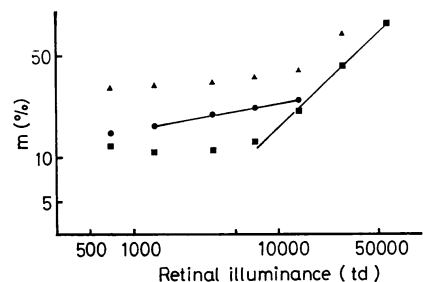


Fig. 3 Relation between the modulation sensitivity and the retinal illuminance of the adapting field. Test field size:  $0.5^\circ$  (in diameter), Adapting field size:  $8^\circ$  (in diameter), Temporal frequency: 25Hz, ●: 439 nm, ▲: 492 nm, ■: White, Subject: Y.M.

といえる。以下では、420~460 nm の場合に、順応光 7000~14000 td の領域でモジュレーション感度を決定しているメカニズムを blue メカニズムと定義する。

### 3.2 Blue メカニズムと white メカニズムの時間周波数特性

Fig. 5 (a), (b)にそれぞれ blue および white メカニズムの時間周波数特性を示す。モジュレーション感度はテスト光のみで考え、(1)式より求めた。順応光の網膜照度は 7000 td である。

Blue, white とともに感度のピークは 10 Hz 付近であり、バンドパスフィルター型の特性を示す。この blue メカニズムの特性は、正弦波変調光を用いた Green<sup>2)</sup> らの結果とよく一致しているが、低周波数領域で感度の低い Kelly<sup>3)</sup>, Wisowaty<sup>9)</sup> らの結果とは異なっている。Green およびわれわれのテスト視野は順応視野よりも小さいが、Kelly, Wisowaty らのテスト視野は順応視野

と同じ大きさである。周辺視野の有無が低周波数領域の時間特性に影響を与えているものと考えられる。

Fig. 6 (a), (b)は、テスト視野サイズを小さくするとモジュレーション感度が低下することを示したも

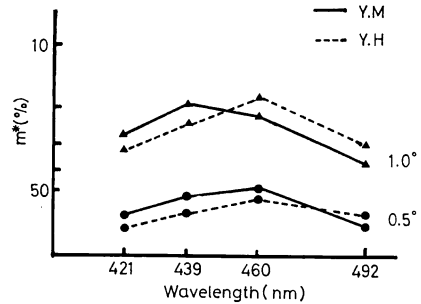


Fig. 4 Relation between the modulation sensitivity and the test wavelength. Temporal frequency: 25 Hz.

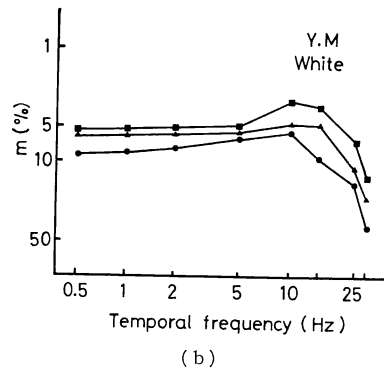
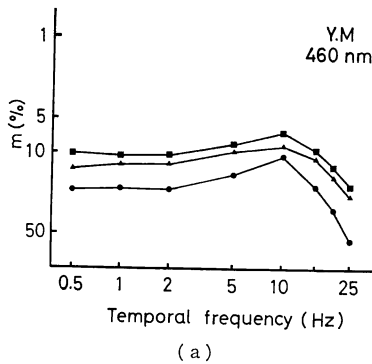


Fig. 5 (a) Temporal frequency characteristics of the blue mechanism. (b) Temporal frequency characteristics of the white mechanism. Test field: 150 td, Adapting field: 7000 td, Test field size, ■: 2°, ▲: 1°, ●: 0.5°. Adapting field size: 8°, Subject: YM.

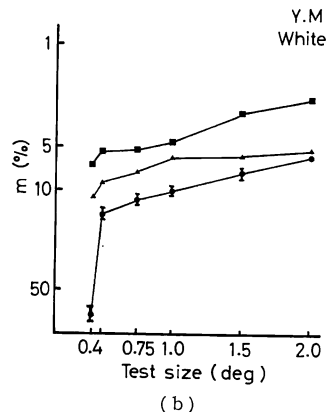
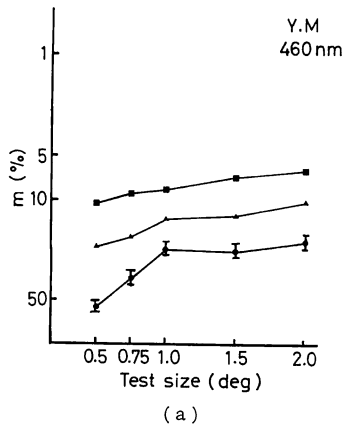


Fig. 6 Relation between modulation sensitivity and test field size. Same data as in Fig. 5. Temporal frequency, ■: 10 Hz, ▲: 0.5 Hz, ●: 25 Hz. (a) The blue mechanism, (b) The white mechanism.

である。Blueメカニズムの場合、高周波数領域で感度低下が大きく、また視野サイズを小さくするにつれて周波数特性は狭帯域となることが明らかである。

3.3 時間的感度と青錐体分布

Osterbergらの解剖学的な所見によれば、人間の網膜上で視細胞は均一に分布していない。錐体 (cone) は中心窩に集中しており周辺では極端に減少している。Kelly<sup>10)</sup> は、この Osterberg の算出した錐体密度分布  $f(r)$  を、二つの指数関数の和で近似した。

$$f(r) = 1500 \exp(-1.879r) + 350 \exp(-0.1503r) \quad (6)$$

ここで  $r$  は視角 (半径),  $f(r)$  は  $0.0069 \text{ mm}^2$  当りの錐体細胞数である。

さらに坂田<sup>11)</sup>は、Wald<sup>7)</sup> の blueメカニズムの網膜各部位における増分閾の測定結果、および中心窩の中心での青原色の見えの様子などから、中心窩の中心では青錐体が機能していないとして、青錐体の密度分布  $f_b(r)$  を次式のように推定した。

$$f_b(r) = 808 \exp(-1.879r) + 117 \exp(-0.1503r) - 925 \exp(-2.9178r) \quad (7)$$

Fig. 7 に  $f(r)$  および  $f_b(r)$  を図示する。Kelly, 坂田は、これらの近似式を用いて、錐体分布を受容野と考えたときの空間周波数特性を計算し、心理物理学的測定による空間周波数特性との比較を行なっている。

Blueメカニズムの空間周波数特性が狭帯域となること、つまり空間的解像力の悪さは、この特異な青錐体分布を仮定することにより説明されるわけだが、本研究に

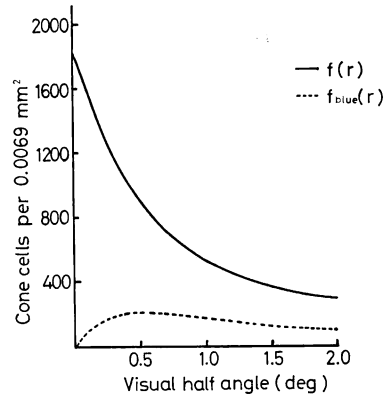


Fig. 7 Cone and blue cone density distribution on the retina calculated by Eq. (6), (7). —: Total of red, green and blue cone cells, .....: Blue cone cells.

における中心窩の中心での時間的感度の極端な低下も、青錐体分布と無関係ではないと思える。そこで、(6), (7)式より各テスト視野半径  $r$  内の錐体数  $N(r)$ , および青錐体数  $N_b(r)$  を計算し、モジュレーション感度との相関を調べた。

$$N(r) = k \int_0^r r f(r) dr \quad (8)$$

$$N_b(r) = k \int_0^r r f_b(r) dr \quad (9)$$

ここで、 $k$  は任意定数であり、テスト視野サイズ  $1^\circ$  内の錐体数を 100 とおいた ( $N(0.5)=100$ ).

Fig. 8 (a) に blueメカニズムのモジュレーション

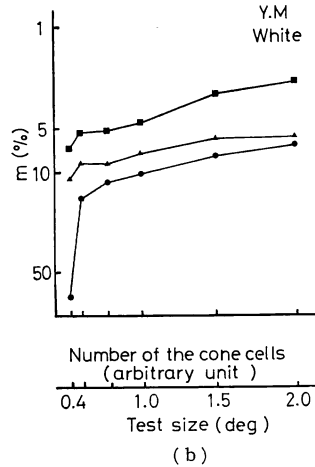
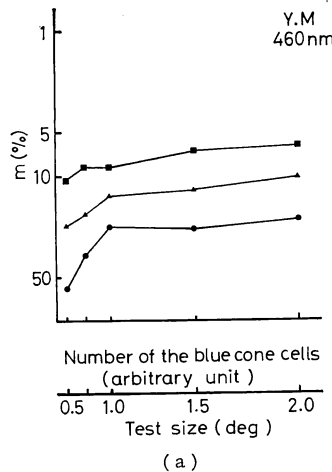


Fig. 8 (a) Relation between modulation sensitivity of the blue mechanism and number of the presumed blue cone cells. Same data as in Fig. 6 (a). (b) Relation between modulation sensitivity of the white mechanism and number of the cone cells. Same data as in Fig. 6 (b). ■: 10 Hz, ▲: 0.5 Hz, ●: 25 Hz.

感度と  $N_b(r)$ , Fig. 8 (b) に white メカニズムのモジュレーション感度と  $N(r)$  の関係を示す。Blue メカニズムの場合、テスト視野サイズ  $1^\circ$  以下ではモジュレーション感度と青錐体数は相関があるといえる。とくに CFF に近い 25 Hz の場合はきわめて相関が強い。White メカニズムの場合、サイズ  $0.5^\circ$  以下で錐体数に対して感度の低下が極端になる。他被験者についても同様の結果が得られた。

モジュレーション感度が、視細胞数に対して極端な低下を示す領域が blue メカニズムでは視野サイズ  $1^\circ$  以下、white メカニズムでは  $0.5^\circ$  以下と異なっているが、これは錐体、青錐体の密度の違いによるものと考えられる。視野サイズが大きくなり、視野内の視細胞数が増加しても、それに伴って感度が上昇しないのは、網膜周辺部の視細胞自体が、中心部のそれに比べて時間的感度への寄与が小さいということなのか、あるいは別の面積効果によるものであるのか、ここではわからない。この点について明らかにするためには、網膜各部位での測定が必要である。

### 3.4 Blue メカニズムと white メカニズムの感度比較

Fig. 5~8 において、モジュレーション感度はテスト光のみで考えてきたが、錐体、青錐体との相関が強い高

周波数フリッカーについては、順応光まで含めたモジュレーション感度  $m^*$  を求め、blue メカニズムと white メカニズムの感度を比較した。錐体、青錐体についても、(7)式は(6)式を基にしているので数の比較が可能である。テスト視野サイズ  $1^\circ$  内にある錐体数を 100 とすると、同じ視野内にある青錐体数は 15.8 となる。

Fig. 9 に、順応光まで含めたモジュレーション感度と視細胞数との関係をまとめて示す。

いま、モジュレーション感度が視細胞レベルで決定されており、視細胞レベルでのモジュレーションの寄せ集めが完全であると仮定すると、つまり、視細胞一つ一つにおける時間変動が位相差なしで線形に足し合わされて感度が決定されているとすると、モジュレーション感度-視細胞数のグラフは直線となるはずである。本実験結果においては、blue メカニズムのテストサイズ  $1^\circ$  以下、および white メカニズムの  $0.4^\circ$  の場合は、同じ座標軸でみて同一直線上に乗り、モジュレーションの寄せ集めが完全である可能性を示している。これは blue メカニズム、white メカニズムの別によらず、それぞれのメカニズムに関与する視細胞数によりモジュレーション感度が決まっていることを意味する。つまり、blue メカニズムと white メカニズムの感度差は、輝度チャンネル、反対色チャンネルといった処理経路の違いによる

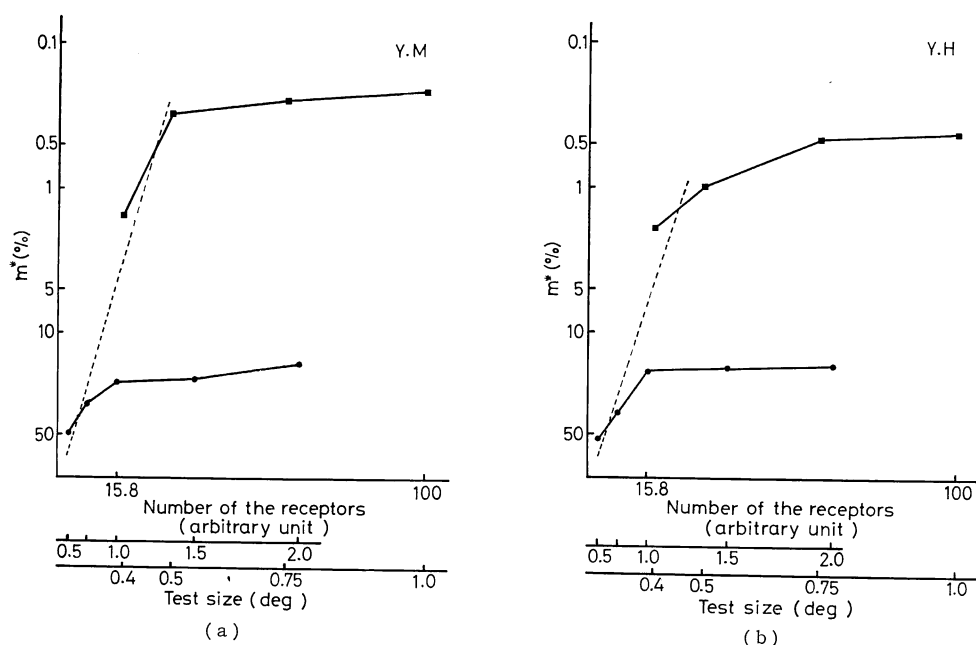


Fig. 9 Relation between modulation sensitivity and number of the receptors. (a) Same data as in Fig. 6 (a), (b). (b) Results of the second subject YH. ●: blue 25 Hz, ■: white 25 Hz.

のではなく、視細胞数の差のみによっているということである。

#### 4. ま と め

本研究は、テスト視野を小さくした場合の blue メカニズムの時間的感度の低下を、青錐体数の減少により説明しようとするものである。結果を以下にまとめる。

- (1) 本実験の条件下で、blue メカニズムの時間周波数特性は、white メカニズムと同じようにバンドパスフィルター型である。
- (2) Blue, white メカニズムともに、テスト視野サイズを小さくするとモジュレーション感度は低下する。とくに blue の場合に高周波数領域で感度低下が著しい。
- (3) モジュレーション感度と青錐体数の関係を、Kelly, 坂田の近似式を用いて調べた。その結果、テスト視野サイズが小さい場合、高周波数フリッカーに対するモジュレーション感度と青錐体分布は強い相関があることがわかった。
- (4) 高周波数の場合について、blue メカニズムと white メカニズムの感度を、ウエーバーの法則を用いた計算により比較した。両メカニズムの感度差は、それぞれのメカニズムに関与する視細胞数の差である、と考えることにより測定結果をうまく説明できる。

(1)および(4)は、選択的色順応により分離された blue メカニズムと white メカニズムが、同じ経路で処理されていることを示唆するものである。

低周波数領域において、時間的感度と視細胞数がそれほど強い相関を示さないのは、視細胞以後に視細胞の不足を補完するメカニズムが存在するためと考えられる。高周波数領域では、この補完メカニズムが対応しきれなくなるため、視細胞数の減少に伴い感度が低下するものと考えられる。

時間的感度と視細胞分布の関係を調べた研究は少ないが、福田<sup>12)</sup>によれば、小面積視標の CFF (critical flicker frequency) は、視細胞 (錐体, 杆体) の密度分布と強い相関を示す。高周波数フリッカーに対する感度が、視細胞レベルの特徴を反映するのは確かである。Blue メカニズムは、青錐体分布が特異であり、細胞数も少ないために、その影響が顕著に表われているものと考えられる。

時間的感度に対応するメカニズムを、視細胞との関係において明らかにするためには、まず白色光について、さらに詳細な測定が必要であると考えられる。

#### 文 献

- 1) V.C. Smith and J. Pokorny: "Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm," *Vision Res.*, **15** (1975) 161-171.
- 2) D.G. Green: "Sinusoidal flicker characteristics of the color-sensitive mechanisms of the eyes," *Vision Res.*, **9** (1969) 591-601.
- 3) D.H. Kelly: "Frequency characteristics of color vision," *J. Opt. Soc. Am.*, **64** (1974) 983-990.
- 4) 郡司文明, 大頭 仁: "色覚系の時間周波数特性", 第 42 回応用物理学会学術講演会予稿集 (1981) p. 132.
- 5) 郡司文明, 大頭 仁: "色覚メカニズムのモジュレーション感度", 第 43 回応用物理学会学術講演会予稿集 (1982) p. 49.
- 6) W.S. Stiles: *Mechanisms of Color Vision*, (Academic Press, London, 1978).
- 7) G. Wald: "Blue-blindness in the normal fovea," *J. Opt. Soc. Am.*, **57** (1967) 1289-1303.
- 8) 池田光男: 色彩工学の基礎 (朝倉書店, 東京, 1980).
- 9) J.J. Wisowaty and R.M. Boynton: "Temporal modulation sensitivity of the blue mechanism: Measurements made without chromatic adaptation," *Vision Res.*, **20** (1980) 895-909.
- 10) D.H. Kelly: "Effects of the cone-cell distribution on pattern-detection experiments," *J. Opt. Soc. Am.*, **64** (1974) 1523-1525.
- 11) 坂田晴夫: "網膜の錐体分布と三原色空間周波数特性の関係", *NHK 放送科学基礎研究所報告*, **17** (1983) 25-32.
- 12) 福田忠彦: "CFF で示される中心視と周辺視の感度差", *テレビジョン学会誌*, **32** (1978) 211-216.