

解 説

色覚の反対色過程の非線形的特性*

阿山 みよし

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 4259

(1988年6月3日受理)

Non-Linear Nature of Chromatically Opponent Processes*

Miyoshi AYAMA

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

1. はじめに

人間の色覚過程での色情報の伝達は、ある色光に対し網膜の三種の錐体おのおのが電位変化を起こすことから始まる。それがある変換を受けて神経節細胞でスパイク頻度の変化となり、網膜を出て中継点である外側膝状体を経て大脳視覚領へ伝達される。そこで高度な情報処理が行なわれてその色光に対する色知覚が生ずると考えられている。この伝達経路における「反対色過程」の特性について著者らが行なってきた心理物理学実験を中心に解説する。

2. 反対色型応答と反対色

サルの神経節細胞には応答パターンで分類するといくつかの型の細胞があることがわかっているが、色覚と関係が深いのは、スペクトルのある波長領域の光に対してはスパイク頻度が自発放電のレベルより増大し、他の波長の光に対してはそのレベルより減少するという興奮と抑制の二相性の分光特性を有する細胞である。この型の細胞は反対色型細胞 (color-opponent cells) と呼ばれている。図1はその型の神経節細胞の分光感度の例¹⁾で、20000 td の白色ガンツフェルトに直径 15° の単色テスト光を与えて測定された。

横軸はテスト光の波長、縦軸左はスパイク頻度が増大または減少してある閾値に達したときのテスト光の放射照度で、縦軸右はその逆数すなわち感度である。白、黒

のシンボルはおののおのスパイク頻度の増大、減少による閾値を表わしている。上段は R/G 反対色型と呼ばれる細胞 8 個の平均値で、550 nm 付近より長波長領域で興奮性、それより短波長領域で抑制性の応答を示している。下段は B/L 反対色型と呼ばれる細胞 3 個の平均値で、ほぼ 500 nm を境に短波長領域で興奮性、それより長波長領域で抑制性の応答を示している。棒線は標準偏差である。

このような反対色型応答は神経節細胞だけでなく、網膜の水平細胞や、外側膝状体、さらに大脳視覚領等のレベルにおいても測定されており、靈長類の視覚系に反対色型応答が存在していることは生理学的に実証されている。しかし興奮と抑制の分光特性は視覚系の各レベルで異なり、またおののに受容野の空間特性や応答の時間特性の異なるものが存在して複雑なメカニズムとなっている。異なるレベルの細胞間の関係、またそれらの応答と色知覚との関係については残念ながら現在までのところほとんど解明されていない。

色覚系最末端の錐体応答と中枢における応答である色知覚との関係を推測していくうえで重要な役割を果たしているのが心理物理学である。なぜなら心理物理学は色覚系の各レベルにおける細胞の応答特性等には細かく立ち入らず、それらが統合された高次の処理過程として色覚系を捉えているからである。

心理物理学ではさきに述べた反対色型応答を示す細胞が発見されるより以前に「反対色」という概念が存在していた。それは、さまざまなる色のなかで赤、黄、緑、青の4色のみが混じりけのない純粋な色知覚をもたらす色

* 本稿は昭和 62 年度光学論文賞受賞記念講演 (1988年3月
29日、法政大学) を骨子として、まとめたものである。

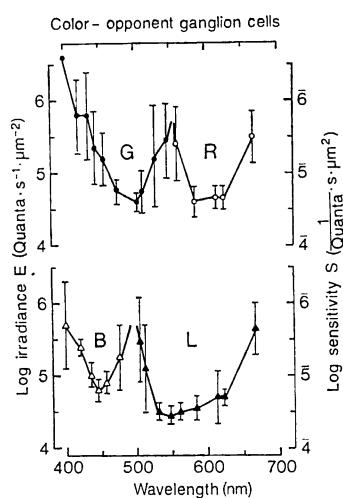


図 1 サルの網膜神経節細胞における反対色型応答の測定例¹⁾

で、それらのうち、赤と緑、黄と青は同時に知覚されることのない「反対色」だという考え方である。純粹な赤、黄、緑、青をユニーク赤、ユニーク黄等といふ。たしかに中間色については「黄みの赤（黄色みを帯びた赤）」とか「青緑」という表現はあるが「赤緑」「青黄」という色の表現はない。これはわれわれの色知覚にそういう色が存在しないからで、何らかの生理学的メカニズムに基づいているはずである。そこで反対色の「赤と緑」および「黄と青」はおののおのある拮抗過程の応答により生じる色知覚であると考えられた。赤または緑がおのの一つの拮抗過程の正または負の応答に対応しているならば同時に知覚されることはない。黄と青も同様である。おののの拮抗過程は、赤-緑および黄-青反対色過程と呼ばれてきた。その後初めて紹介した神経節細胞の応答のように、反対色過程の概念と合致する細胞応答がさまざまな動物のいくつかの細胞において測定されるようになった。色知覚における反対色とは関わりなく、スペクトルの異なる波長領域で脱分極と過分極またはスペイク頻度の増大と減少を示す応答を「反対色型応答」と呼ぶのはここからきている。

3. クロマティック・バレンス

色覚系のメカニズムにおいて最も基本的な特性はその分光感度である。心理物理学実験による反対色過程の分光感度の測定は Jameson らにより提唱された「打消し法」と呼ばれる手法により行なわれた²⁾。

スペクトルの各波長の光を「赤み」と「緑み」にのみ注目して眺めると、赤みを感じる波長領域と緑みを感じる

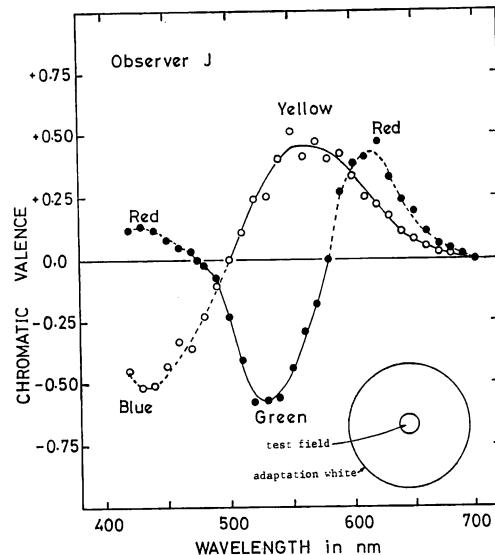


図 2 Jameson らによるクロマティック・バレンス閾値の測定例²⁾

領域は重なることがない。「黄み」と「青み」に関しても同様である。また反対色の光を重ねると互いの色みを打ち消し合う。赤みのある領域のスペクトル光に対して反対色である緑色光を適量加えると赤みも緑みも感じられない視野になり、この点を赤と緑の平衡点という。この平衡点に達するのに赤みの多い光であれば多くの緑色光が必要で、赤みの少ない光であれば少ない緑色光で十分である。すなわち赤と緑の平衡点に達するのに必要な緑色光の光量により、もとのスペクトル光の赤みを定量的に評価できると考えられた。逆に緑領域のスペクトル光に対しては赤色光を加えていく、先と同様に赤と緑の平衡点となるようにする。その点における赤色光の光量によりもとのスペクトル光の緑みを定量的に評価する。スペクトル光における黄みと青みについても同様の原理により定量的に測定できると考えられた。

Jameson らは、等輝度スペクトル光をテスト光として反対色の光を加えて色みの打消しを行ない、加えた反対色の光とテスト光のエネルギー比をとってそれをクロマティック・バレンスと定義した。彼らの測定結果を図 2 に示す。直径 37° の白色周辺光の中心に 1 × 0.8° の楕円形のテスト光がある視野（挿入図）が用いられた。横軸は波長で、縦軸はクロマティック・バレンスである。●が赤-緑反対色過程の、○が黄-青反対色過程のクロマティック・バレンス閾値で、便宜的に赤を正、緑を負、黄を正、青を負にプロットしている。これらの閾値は二つの反対色過程の分光感度曲線であると考えられてきた。

Jameson らは、色覚モデルとして図 3 に示す簡単な

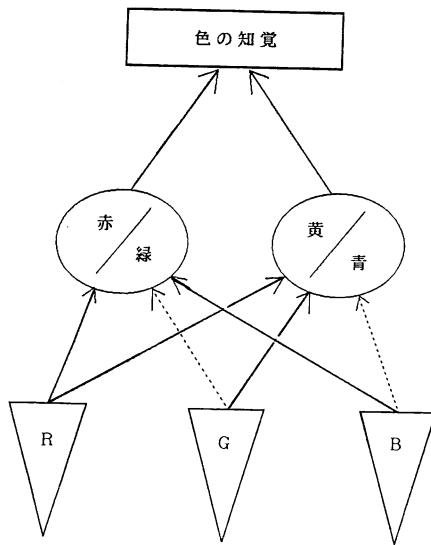


図3 色覚メカニズムのモデル

メカニズムを考えた。図のR, G, Bは3種類の錐体で、赤/緑、黄/青で示されているのはおのおの赤-緑、黄-青反対色過程である。錐体から反対色過程への入力の実線と点線は興奮性と抑制性のように逆相の結合を表わしている。彼らはクロマティック・バレンス関数を錐体出力の線形和で表わすことを試みた³⁾。しかしその後著者らを含めた何人かの研究者が追試を行ない、少なくとも黄-青クロマティック・バレンス関数は錐体線形和では表わせない凹凸のある形状となることを指摘した⁴⁻⁶⁾。さらに著者らは反対色過程の基になるメカニズムをより直接的に推測することができる加法性に関する実験を行なった。

4. 加法性の実験

ある閾値をもたらす波長の異なる二刺激の間に加法則が成立するか否かのテストは、その閾値を決定しているメカニズムを探るために有効な手法で、心理物理学においては増分閾、明るさ、色差等の実験でしばしば用なわれている。著者らは二つの異なる波長におけるクロマティック・バレンスの加法性をテストした⁷⁻⁹⁾。

実験には図4に示すような刺激を用いた。視覚系を一定の条件に順応しておくために周辺に白色光を与える。その中心に一定輝度のユニーク色の光を呈示する。これは一定量の色みを与える色基準光で、加法性をテストする色の反対色である。たとえば赤のクロマティック・バレンスの加法性をテストする実験では、テスト光 λ_1, λ_2 は、図2のクロマティック・バレンス関数を参考すると、ほぼ470 nmより短波長側か580 nmより長波長側

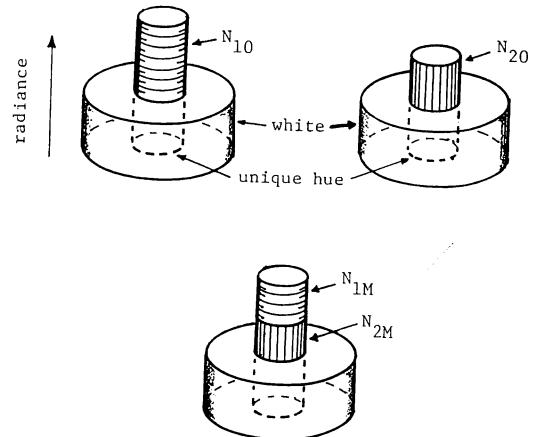


図4 クロマティック・バレンスの加法性テストの実験原理

の赤領域から選択される。色基準光にはユニーク緑かそれに近い光が設定される。図4のようにまず λ_1 のみで色基準光の緑みの打消しを行ない、赤-緑の平衡点における λ_1 のエネルギー N_{10} を測定する。次に λ_2 のみにより同じ色基準光の緑みの打消しを行ない、平衡点でのエネルギー N_{20} を得る。さらに λ_1 と λ_2 を混色し、その混色比を保ちながら全体のエネルギーを調節して同じ色基準光の緑みの打消しを行ない、平衡点におけるおのおののエネルギー N_{1M}, N_{2M} を測定する。ここで足し合わせの指標サーメーション・インデックス σ を次のように定義する。

$$\begin{aligned}\sigma &= 0.3 - \log(N_{1M}/N_{10} + N_{2M}/N_{20}) \\ &= 0.3 - \log(\rho_1 + \rho_2)\end{aligned}\quad (1)$$

図5(a)のように赤-緑の平衡点を決定しているメカニズムが一つであるなら、 λ_1 と λ_2 の組合せにも、またその混色比にも関わらずに $\rho_1 + \rho_2 = 1$ となり加法則は成立する。図5(b)のように二つ以上のメカニズムが関与している場合、 S_R と S_G の出力が線形に足し合わされて赤-緑平衡点を決定しているならば加法則成立となる。おのおのが何らかの非線形変換を受けた後に足し合わされて平衡点を決定している場合には加法則不軌となる。 $\rho_1 + \rho_2 > 1$ すなわち $\sigma < 0.3$ となる場合を、二つの刺激を足し合わせることによりおのおのの単独での場合より多くのエネルギーが必要となるので、効率が減少するという意味で減少型加法則不軌といいう。逆に $\rho_1 + \rho_2 < 1$ すなわち $\sigma > 0.3$ となる場合は効率が増大することになるので大型加法則不軌といいう。

実験ではスペクトルの赤、緑、黄、青おのおのの色領域から異なる波長 λ_1, λ_2 の組合せをいくつか選定し、おのおのの組合せ (λ_1, λ_2) においていろいろな混色比を設

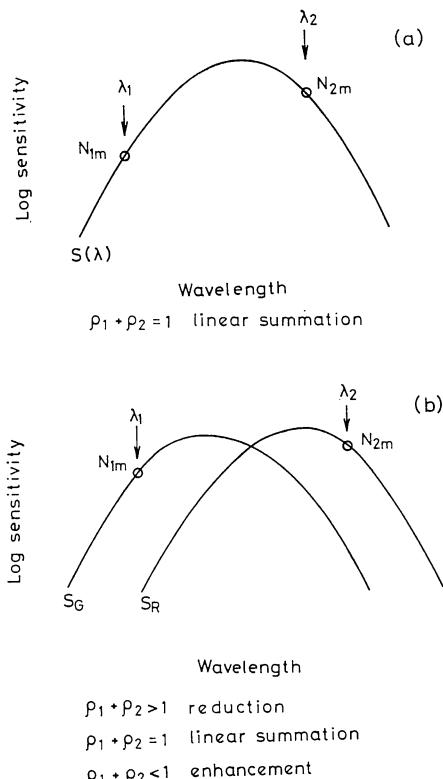


図 5 閾値決定メカニズムと加法性テストの関係

定して N_{10} , N_{20} , N_{1M} , N_{2M} を測定した。おのおのの測定値を(1)式に代入してサーメーション・インデックス σ の値が求められる。図 6 に赤のクロマティック・バランスについての 4 名の被験者の結果の一例を示す⁸⁾。 λ_1 は長波長側の赤 680 nm, λ_2 は短波長側の赤 400 nm の組合せである。横軸は混色比で(1)式における ρ_1 , ρ_2 の比 ρ_2/ρ_1 の対数、縦軸はサーメーション・インデックス σ の値である。3 名の被験者において、測定した混色比の範囲で σ が 0.3 からずれており、MA と AS では増大型の、TN では減少型の加法則不軌が見られる。4 番目の被験者 PKK は加法則成立の結果となった。短波長側の赤の組合せ ($\lambda_1=440$ nm, $\lambda_2=400$ nm) および長波長側の赤の組合せ ($\lambda_1=680$ nm, $\lambda_2=610$ nm) においては、いずれもすべての被験者で測定範囲全域にわたりほぼ $\sigma = 0.3$ となり加法則成立の結果が確認された。

これらの結果から短波長側の赤みと長波長側の赤みは異なるメカニズムの出力によっていると考えられる。メカニズムとしてまず考えるのは色覚系の最末端にある錐体である。錐体に関しては人間の色覚系にも 3 種類存在することが生理学的にも実証されており、おおのの分光感度はほぼわかっている。この実験においては採用し

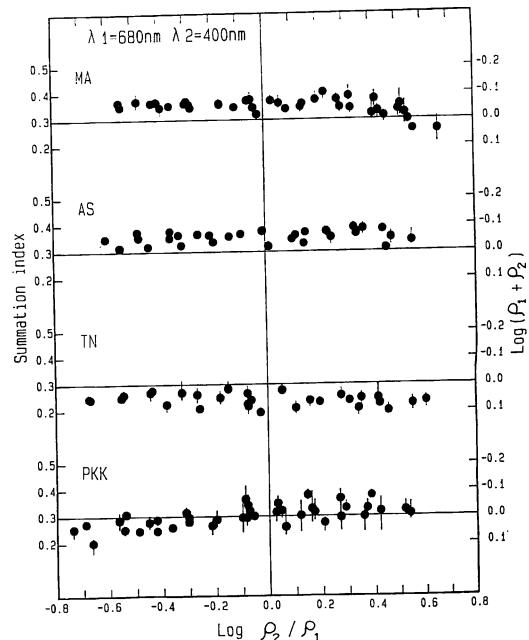
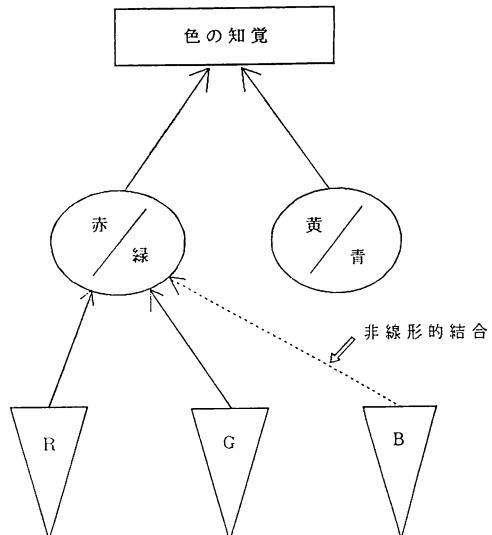
図 6 赤のクロマティック・バランスの加法性テストの結果⁸⁾

図 7 B 锥体と赤-緑反対色過程の非線形的結合

たテスト光の波長から短波長側の赤は B 锥体、長波長側の赤は R 锥体と考えるのが最も妥当であろう。しかも赤-緑反対色過程においてそれらの出力は非線形的に足し合われていると考えられる。他の研究において R 锥体と G 锥体の間では線形加法性が成立している報告があることから¹⁰⁾、図 7 に示されるように B 锥体からの出力が他の錐体出力に対して非線形的に結合しているモデルが考

えられる。ただし図6の実験結果が示すように、加法性のテストの結果は被験者によって異なる。このような個人差の原因はこの実験の範囲ではわからない。

図8には黄のクロマティック・パレンスの加法性テストの結果の一例を示す⁹⁾。 $\lambda_1=530\text{ nm}$, $\lambda_2=630\text{ nm}$ で、横軸と縦軸は図6と同じである。2名の被験者共に混色比の対数 $\log(\rho_2/\rho_1)=0$ の付近で σ が最大となる増大型加法則不軌を示している。 $\lambda_1=530\text{ nm}$, $\lambda_2=600\text{ nm}$ の組合せにおいても、2名の被験者共に図8と同様の結果を示した。スペクトルにおいて黄みのある波長領域は黄みの緑である520 nm くらいの中波長から 570~580 nm の黄、そして黄みの赤といわれる長波長端までかなり広い。黄領域における中波長の組合せ ($\lambda_1=530\text{ nm}$, $\lambda_2=550\text{ nm}$) および長波長の組合せ ($\lambda_1=600\text{ nm}$, $\lambda_2=630\text{ nm}$) においては測定した混色比の範囲全域でほぼ $\sigma=$

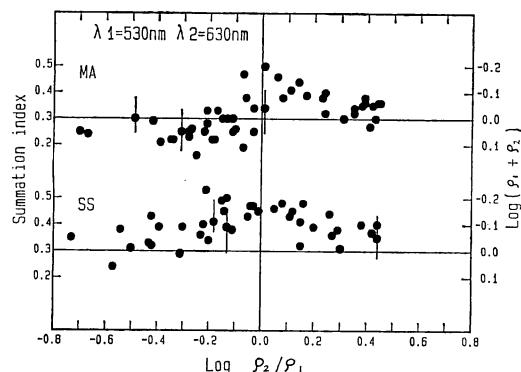


図8 黄のクロマティック・パレンスの加法性テストの結果⁹⁾

0.3となり加法則成立が確認された。

これらの結果から、中波長領域の黄みと長波長領域の黄みは異なる錐体すなわちおののおのG錐体とR錐体によると考えられる。図9に示されるようにそれらの出力は黄-青反対色過程において非線形的に加え合わされていることが示唆される。増大型の加法則不軌を示した中波長と長波長の組合せは、いずれも「緑みの黄」と「赤みの黄」の組合せである。加え合わせたときにおののおのの緑みと赤みが打ち消し合い混色光がユニーク黄に近くなる混色比付近で σ の値が最大になったことは興味深い。いかえると混色光における赤-緑の色成分がなくなる付近で増大型加法則不軌は最大となった。このことから黄-青反対色過程におけるR錐体とG錐体の非線形メカニズムには、赤-緑反対色過程が関与していることも考えられるが推測の域を出ない。説明が詳細になり過ぎるのでここでは立ち入らないが、これに関連して Zrenner¹¹⁾ がサルの神経節細胞に関する実験データから興味あるモデルを提唱していることを引用しておく。

5. ユニーク色軌跡とクロマティック・パレンス関数

さて加法性に関する実験から、二つの反対色過程には錐体間の非線形的結合が存在することが明らかになった。次はその定量的説明であるが、これについては現在までのところ十分に納得しうるモデルは報告されていない。

ここでもう一度今までに説明してきた実験を振り返ってみよう。クロマティック・パレンス関数の測定も、その加法性テストの実験も、被験者の判断基準は同じである。すなわち赤-緑、または黄-青の平衡点を求めることがある。前者は赤みと緑みが打ち消し合う点で、そのときの色はユニーク黄かユニーク青かまたはユニーク白であり、後者は黄みと青みが打ち消し合う点であるからユニーク赤かユニーク緑かまたはユニーク白である。任意の色空間においてこれらのユニーク色はある領域を占めていると考えられる。3.節と4.節で説明したクロマティック・パレンス関数の測定および加法性的テストは、特定の波長の組合せを用いておののおののユニーク色領域のごく一部の特性を検討した実験という見方もできる。著者らは、反対色過程の特性を理解し錐体からの非線形的結合の定量化のモデルを検討するためには、まず色空間の広い範囲において反対色過程の平衡点すなわちユニーク色領域の測定を行なうことが重要であると考えた。そこで赤、黄、緑、青の四つのユニーク色についてそれら

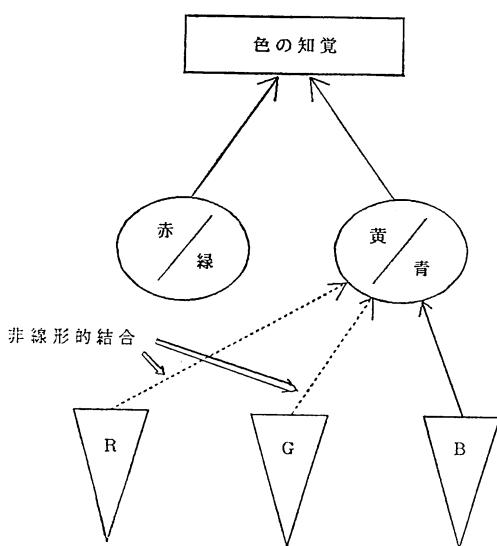


図9 R, G錐体と黄-青反対色過程の非線形的結合

の色度図上における軌跡を 10, 100, 1000 td の 3 段階の網膜照度において測定する実験を行なった¹¹⁾。

実験ではまずスペクトルおよび赤紫線上でユニーク色の色度を決定し、次に逐次的に刺激純度のわずかに異なる色刺激を並置して呈示し、等明るさ色相マッチングするわち彩度は異なるが明るさと色相は等しくする操作を繰り返して、色度図内部の白色に近い色度点までユニーク色の軌跡を測定した。この実験には任意の色度点を実現できる装置が必要である。著者らは、被験者のノブコントロールに連動して等輝度等刺激純度を保ちつつ色度点のみを動かすことができるよう一種の色彩計を製作して実験を行なった。

1951 ジャッド修正色度図にプロットした 2 名の被験

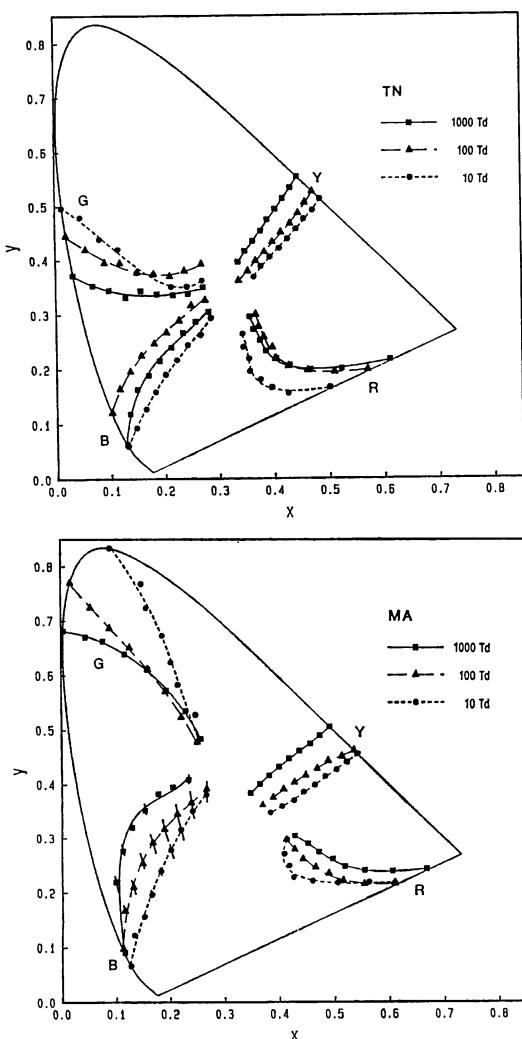


図 10 1951 ジャッド修正色度図上のユニーク色軌跡¹¹⁾

者の測定結果を図 10 に示す。この色度図は錐体出力の線形変換であるジャッド修正 XYZ 空間の XY 面への投影であるから、この図においてユニーク色軌跡が直線になる場合はそれが錐体出力の線形結合であることと等価である。またユニーク色軌跡が曲線状になる場合はそれが錐体出力の何らかの非線形結合であることになる。図 10 の 2 名の被験者共にユニーク黄の軌跡はほぼ直線と見なすことができるが、そのほかのユニーク色軌跡はいずれも曲線である。ユニーク青の軌跡が曲線であることは、短波長側の赤と長波長側の赤のクロマティック・バランスで加法則不軌が現われたことと符合している。また黄-青反対色過程の平衡点であるユニーク緑とユニーク赤の軌跡は、赤-緑反対色過程の平衡点であるユニーク黄とユニーク青のそれに比べて顕著なカーブを示している。これは最初に述べた黄-青のクロマティック・バランス閾数に錐体出力の線形和では表せない凹凸が見られること、および黄のクロマティック・バランスにおいて最も大きな増大型加法則不軌が現われたことと符合している。

色空間におけるユニーク色の領域がわかれば、同じ判断基準を用いているのであるからクロマティック・バランス閾数も加法性のテストの結果も導出できるはずである。図 11 は被験者 MA の 1000 td のユニーク色軌跡からクロマティック・バランス閾数を計算し、実験による測定値⁵⁾と比較したものである。導出曲線および実測値共に赤-緑は 530 nm、黄-青は 440 nm で -1.0 となるよう正規化してある。同一被験者ではあるが二つの実験の間は 2 年以上経過していること、別の装置を用い異なる手法により測定したことを考慮すると二つの結果はよく一致しているといえよう。

3. 節で述べたようにクロマティック・バランス閾数は反対色過程の分光感度と考えられてきたが、その測定法、クロマティック・バランスを導出する際の仮定、反対色の相対値の決定法等に問題があり、分光感度と考えるのは妥当とはいえない。また図 11 に示したようにユニーク色軌跡からクロマティック・バランス閾数を導出することはできるが、逆はユニーク色軌跡の一部が得られるにすぎない。色空間におけるユニーク色領域を定量的に表現することこそ、反対色過程のメカニズムの解明、そのモデル化になるはずである。しかしながら図 10 の結果をみても明らかなようにユニーク色軌跡は複雑な曲線を描いており、また被験者間の相違も著しい。この 2 名のデータをおのおの別の式で近似したとしても将来一般性のあるモデルを構築するうえで役立つか疑問であ

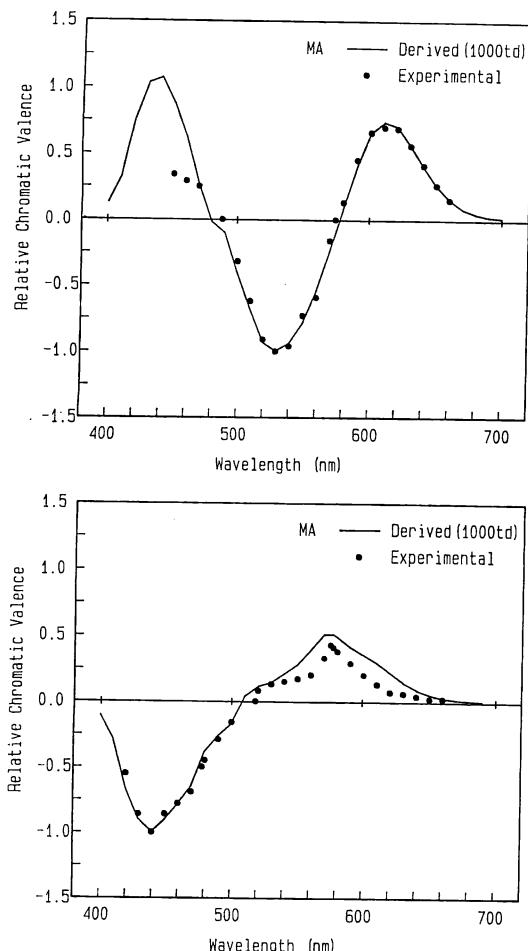


図 11 ユニーク色軌跡から導出したクロマティック・バレンス関数(実線)と打消し法による実測値(●)との比較
上は赤-緑、下は黄-青のクロマティック・バレンス関数。被験者は MA。

る。またユニーク黄とユニーク青はどちらも赤-緑反対色過程の平衡点であるが、これらはとても一つの式では表わせない別々の軌跡を描いている。ともに黄-青反対色過程の平衡点であるユニーク緑とユニーク赤にしても同様である。これらの問題を解くためには、さらに多くの被験者におけるユニーク色領域の測定とその分析が必要である。

6. おわりに

色覚系に入力された色情報は、錐体をはじめとするさまざまなレベルで変換を受けて大脳に伝達されるのであるから、色知覚レベルである反対色過程が錐体出力に対して非線形的特性を有するのはむしろ自然な帰結である。しかしそれを人間を被験者として採用し実験的に証明するには実験原理、測定手法等に創意工夫が必要である。あくまで人間を対象とし、その視覚系をシステムとして捉え実験を積み重ねているところに、大脳メカニズム解明への一つのアプローチとしての心理物理学の重要な性があるのではないだろうか。

文 献

- E. Zrenner: *Neurophysiological Aspects of Color Vision in Primates* (Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1983) p. 28, pp. 86-87.
- D. Jameson and L. M. Hurvich: "Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. I. Chromatic responses and spectral saturation," *J. Opt. Soc. Am.*, **45** (1955) 546-552.
- D. Jameson and L. M. Hurvich: "Opponent-response functions related to measured cone photopigments," *J. Opt. Soc. Am.*, **58** (1968) 429-430.
- J. S. Werner and B. R. Wooten: "Opponent chromatic mechanisms: Relation to photopigments and hue naming," *J. Opt. Soc. Am.*, **69** (1979) 422-434.
- M. Ikeda and M. Ayama: "Non-linear nature of the yellow chromatic valence," *Colour Vision*, ed., J. D. Mollon and L. T. Sharpe (Academic Press, New York, 1983) pp. 345-351.
- S. Takahashi and Y. Ejima: "Spatial properties of red-green and yellow-blue perceptual opponent-color response," *Vision Res.*, **25** (1984) 987-994.
- M. Ikeda and M. Ayama: "Additivity of opponent chromatic valence," *Vision Res.*, **20** (1980) 995-999.
- M. Ayama, P. K. Kaiser and T. Nakatsue: "Additivity of red chromatic valence," *Vision Res.*, **52** (1985) 1885-1891.
- M. Ayama and M. Ikeda: "Additivity of yellow chromatic valence," *Vision Res.*, **26** (1986) 763-769.
- J. Larimer, D. H. Krantz and C. M. Cicerone: "Opponent process additivity—I. Red/green equilibria," *Vision Res.*, **14** (1974) 1127-1140.
- M. Ayama, T. Nakatsue and P. K. Kaiser: "Constant hue loci of unique and binary balanced hues at 10, 100, and 1000 Td," *J. Opt. Soc. Am. A*, **4** (1987) 1136-1144.