

色覚メカニズムの基礎

阿山 みよし

道路交通信号灯をはじめとして日常生活の様々な場面で色は信号として用いられている。赤信号は大多数の人にとって「赤」に見えるのでさしたる混乱もなく信号としての機能を果たしているわけであるが、色の見え方を詳しく調べると結構個人差があることがわかる¹⁾。色彩に関する文化的背景がほとんど同じでも、例えばスペクトルにおける「混じりけのない緑」感覚をもたらす波長（ユニーク緑波長という）にはかなりの個人差が見られるので、色の見え方の違いは各個人の色覚メカニズムの特性の違いによるところが大きい。Ciceroneら²⁾は非常に巧妙な手法で、各被験者のユニーク黄波長（混じりけのない黄色感覚をもたらすスペクトルの波長）が、各被験者の網膜中心窩におけるL錐体とM錐体という2種の視細胞の数の比により決定されていることを示した。色の見えと網膜の神経機構の関係を明示した優れた研究である。

さて、今回の特集は色と人間社会の関わりを重点にしておき、色彩の快適性や芸術家の好む色など感性的な面に関する解説が多い。これらはサルを用いた電気生理学研究など色覚に関する基礎研究とは隔絶しているように思われがちであるが、色覚機構があるからこそ色を感じることができるのである。色彩感性を芸術や文化的側面からだけ論ずるならばともかくも、感性工学的立場から少しでも定量的に扱おうとすれば、色覚メカニズムの理解なしにはできない。ここではわれわれの「色彩生活」の基盤である色覚メカニズムを、神経生理学および心理物理学の所見を比較しながら簡単に紹介する。

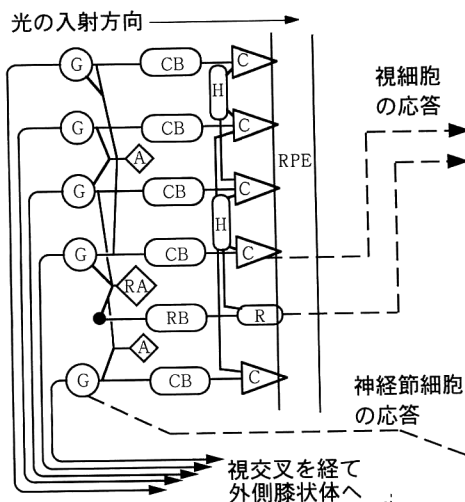
1. 網膜から脳へ——色覚の神経機構——

1.1 視覚系の主経路

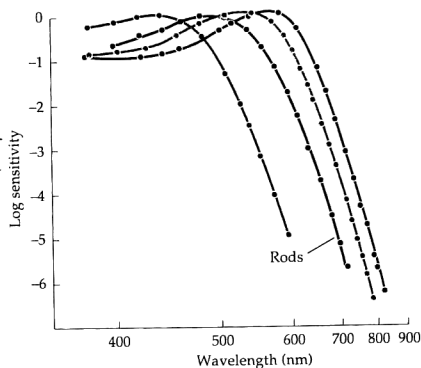
図1(a)は霊長類の視覚系の主経路を示したものである。視覚系の主経路は網膜に始まり、視神経・視索（連続した神経線維であるが視交叉までを視神経といい視交叉以後を視索と呼ぶ）を経て視床の外側膝状体に至る。外側膝状体はいわば中継基地で、そこから延びる視放線は脳後頭葉の第1次視覚野に終末する。人間に関する神経生理学的研究所見はいまだ少ないので、ここからは人間の視覚系と基本的構造がほとんど同じであるマカサルに関する研究に基づく記述となる。第1次視覚野からはその周囲に広がる視覚前野内の各細分野に神経線維が投射されている。視覚前野の各細分野には、色・形態、動き、両眼視差、中心視野・周辺視野などの機能分化が見られ、網膜からの視覚情報は機能別に分類されて各々の細分野に送られる^{3,4)}。そこで第1次視覚野は視覚情報の分配センターともいわれている。ただし留意してほしいのは、ここでいう機能分化とは、例えば測定した全細胞数中の70%が動く刺激に応答するとか波長選択性を示す、という所見（プラス摘除等による行動学的所見）に基づいているものであり、色情報はすべて第2次視覚野に送られ他の細分野には波長選択性を示す細胞が全くない、というような完全な機能分化ではない。大脳視覚情報処理系において色情報処理に深く関係するのは第2次視覚野、第4次視覚野を経て、形態記憶中枢である下部側頭葉に至る腹側経路である（もう1つ第1次視覚野からMT野を経て空間認知中枢である下頭頂小葉に至る経路があり、それは背側経路と呼ばれる）^{5,6)}。

宇都宮大学工学部情報工学科（〒321 宇都宮市石井町 2753）
E-mail: nakatsue@infor.utsunomiya-u.ac.jp

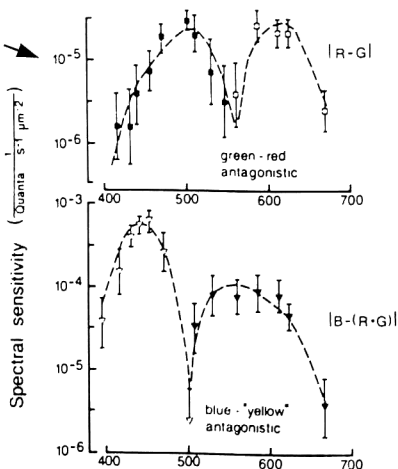
(b) 網膜の拡大模式図



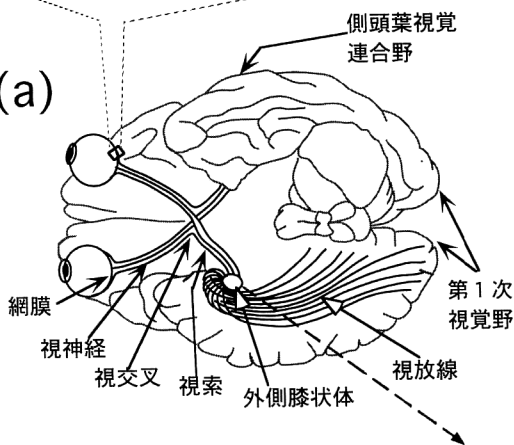
(c)



(d)



(a)



(e)

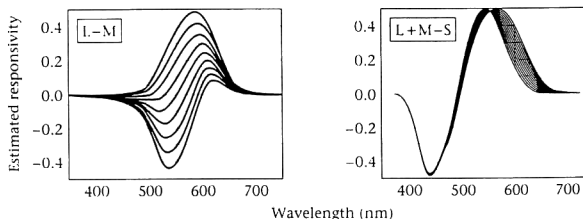


図1 色覚メカニズムの概要。(a) 網膜から大脳視覚領までのヒトの視覚系主経路(脳を下から見た図)、(b) 網膜の模式図、C:錐体、R:桿体、H:水平細胞、CB:錐体双極細胞、RB:桿体双極細胞、A:アマクリン細胞、RA:桿体アマクリン細胞、G:神経節細胞、RPE:網膜色素上皮層、(c) マカクサル視細胞の分光感度、Rodsは桿体の、他の3本は短波長側から各々S、M、L錐体のもの^{7,8)}、(d) マカクサルの反対色型神経節細胞の分光感度、上段はR-G型の、下段はB-(R+G)型のもので、白シンボルは興奮性の、黒シンボルは抑制性の応答を示す¹²⁾、(e) マカクサルの反対色型外側膝状体細胞の推定分光感度¹³⁾。

1.2 網 膜

網膜は眼球内面に張り付いた厚さ0.2~0.25 mmの薄い膜で、その模式図を図1(b)に示す。光の入射方向は

図の左から右に向かう方向である。最も奥は網膜色素上皮(RPE)といい眼球内への入射光を吸収し乱反射を防ぐ暗箱および視細胞への栄養補給の役目を果たしてい

る。その左にある三角形と楕円で図示されているのが視細胞、すなわち光センサーで2種の視細胞が存在する。暗所視で活動する桿体 (rod, 図1(b)のR) と明所視で活動する錐体 (cone, 図1(b)のC) である。桿体は桿体系双極細胞 (rod bipolar cell, 図1(b)のRB) と結合し、錐体は錐体系双極細胞 (cone bipolar cell, 図1(b)のCB) と結合している。錐体双極細胞の反対側の一端は神経節細胞 (ganglion cell, 図1(b)のG) と結合している。神経節細胞の軸索は網膜全域から集合し、乳頭から網膜を抜けて視神経および視索となって外側膝状体に終末する。

網膜における視覚情報の流れは視細胞→双極細胞→神経節細胞であるが、同レベル間の信号修飾もある。まず隣接する視細胞同士にはギャップ結合 (イオンや小分子が通過できる小さな穴を通じての細胞同士の電気的結合、伝達される信号の符号は保持される) がある。これは空間解像度は犠牲になるが、個々の視細胞のノイズを低減する機能をもつといわれている。次に水平細胞 (horizontal cell, 図1(b)のH) で、これは多数の視細胞と結合している。水平細胞は視細胞から双極細胞への結合部の利得制御や、双極細胞の中心一周辺拮抗型の受容野形成に寄与している。さらに神経節細胞レベルではアマクリン細胞 (amacrine cell, 図1(b)のAとRA) が信号修飾の役目を果たしており、神経節細胞の中心一周辺拮抗型の受容野形成に寄与している。アマクリン細胞は、神経節細胞と直接結合のない桿体系双極細胞からの信号を神経節細胞に入力する介在ニューロンの役目もしている⁷⁾。

さて、網膜に入射した光が、上記の構造をもつ視覚情報処理過程において、どのような信号として伝達されていくかについて概説する。

桿体・錐体の外節と呼ばれる部分には光感受性のある視物質が含まれており、それが網膜への入射光により光化学反応を起こし、その結果として視細胞は過分極性の緩電位応答を発生する。視物質の吸収効率はスペクトルの波長により異なる。しかし桿体視物質はロドプシンという1種のみなので、入射光量を調節すると異なる波長の光を区別できない。一方、錐体視物質は分光吸収特性の異なる3種があり、各錐体はいずれか1種の視物質を含む。したがって異なる波長の単色光は光量を調節しても3種の錐体の出力を揃えることはできず、光の波長情報は3種の錐体の出力の和や差として次のレベルに伝達される。光の波長情報すなわち色情報を伝達しているのは錐体である。

図1(c)は suction electrode method という最新の微量分光測光法により測定されたマカクサルの桿体 (Rods と示されている感度曲線) および錐体の分光感度である⁸⁾。3種の錐体の最大感度波長はほぼ430 nm, 530 nm, 560 nm で、各々短波長、中波長、長波長感受性錐体 (short-, middle-, long-wavelength sensitive cones) ということからS, M, L錐体と呼ばれている。これらは各々B, G, R錐体と呼ばれることもある。ヒト錐体の分光感度、視物質の分光吸収特性の測定所見も報告され、サルのもとと非常によく類似していることが明らかにされているが、測定例数が少ない⁹⁾。

錐体の緩電位応答は双極細胞を経て神経節細胞に伝達される。神経節細胞の応答は活動電位である。活動電位とは膜電位 (細胞膜の内外の電位差) の一過性の電位変化のことで、神経インパルスともいう。刺激がない状態でも一定頻度のインパルス発生 (自発放電) があり、刺激により単位時間当たりのインパルス数つまりインパルス頻度が自発放電より増加することを興奮、減少することを抑制という。刺激光の強弱は視細胞の緩電位応答すなわちアナログ信号から神経節細胞での活動電位すなわちデジタル信号に変換されて外側膝状体へ伝達される。視覚系における信号は神経節細胞以降すべて活動電位となる。

神経節細胞は、形態的特徴や時間応答特性から数種類に分類されているが、色情報伝達に関与しているのはX-like ($P\beta$) 型細胞である。このタイプは中心一周辺反対色型受容野構造をもつ。1つの神経細胞は網膜上の特定の領域に光刺激が与えられたときのみ興奮性または抑制性の応答をする。この網膜上の領域をその神経細胞の受容野という。神経節細胞だけでなく外側膝状体や大脳の神経細胞でも同様に網膜上の特定の位置に受容野をもつ。受容野の位置や大きさ、およびその空間的構造と時間的および分光的反応特性は神経細胞の機能を考えるうえで重要な性質である^{10,11)}。

色情報処理に関係する神経節細胞のうち、中心部にはL錐体 (R錐体) からの興奮性入力があり赤色光に最も強い興奮性応答を示し、周辺部にはM錐体 (G錐体) からの抑制性入力があり緑色光に最も強い抑制性応答を示す神経節細胞があるが、これはR+/G-と表記される。このような反対色応答、すなわち可視スペクトルの特定領域の波長光に対しては興奮性、別の領域の波長光に対しては抑制性となる応答を示す細胞を反対色型細胞という。中心部入力錐体/周辺部入力錐体の意味で、+は興奮性の、-は抑制性の入力を表す。S錐体 (B錐

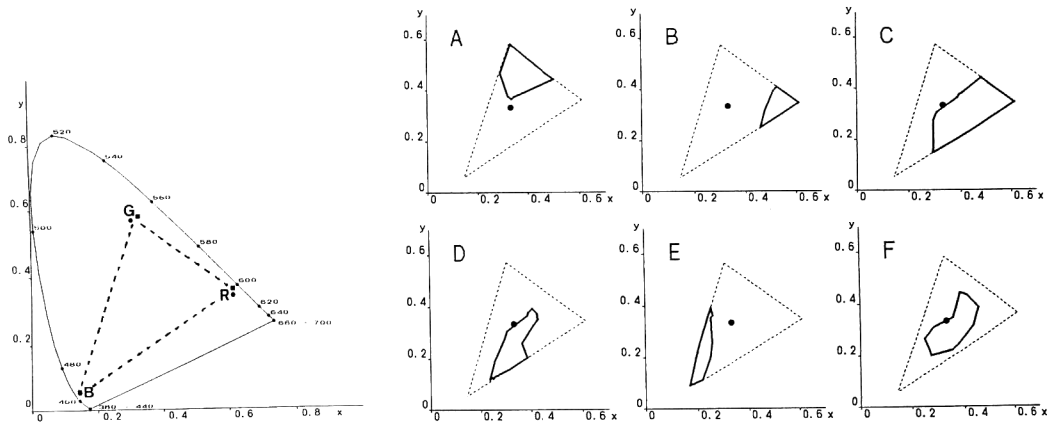


図2 マカサルの下部側頭葉の色細胞の色受容野。左：実験に用いられたCRTディスプレイの色表示領域，右：6個の細胞の色受容野。すなわち各々の細胞の最大反応の50%までの応答強度を示した刺激の色度範囲¹⁸⁾。

体)からの入力とL錐体とM錐体(R錐体とG錐体)の混合入力を受容野中心と周辺で拮抗しているタイプもあり、B+/L-型と表記される(この場合のLはR+Gの意味)。図1(d)は、視野全体を覆う白色背景光上に呈示された直径15°のスポット光(この図の神経節細胞においては周辺抑制野もカバーする大きさ)に対する反対色型神経節細胞の分光応答特性である¹²⁾。縦軸は一定増分閾値(この場合約20インパルス/秒)を得るに必要なスポット光の放射照度の逆数つまり感度(対数表示)である。上段は8個のR+/G-型の平均値で、530nmあたりを境に長波長側では興奮性、短波長側では抑制性である。下段は、3個のB+/L-型の応答の平均値で、500nm近辺に興奮性と抑制性の境がある。

図1(e)は外側膝状体の反対色型細胞の分光応答を推定したものである¹³⁾。実際の実験では分光感度を測定したのではなく、刺激光の色をさまざまに変化させて神経細胞の応答特性を調べた¹⁴⁾。神経細胞の応答が変わらない色度変化方向(不感方向, null directionという)の分布が2種に大別され、その結果の分析からLMS錐体との関係が推定された。第1の細胞群はL錐体とM錐体からの入力一定軸を不感方向にもち、L錐体とM錐体からの入力の重みづけがばらついているグループ(図1(e)左のL-M)で、第2の細胞群はS錐体からの入力一定軸を不感方向にもち、S錐体とL錐体+M錐体からの入力の重みづけのばらつきは小さいグループである(図1(e)右のL+M-S)。

図1(d), (e)に示されるような反対色型応答は、受容野特性や応答特性の組み合わせにおいて多様なバリエーションを示しながら第1次および第2次視覚野まで現れ

る。2重反対色細胞など興味深い応答特性を示す細胞もあるが、ここでは割愛する。他の文献を参照されたい^{10,11)}。

1.3 側頭葉視覚連合野

側頭葉視覚連合野は形態知覚・認知さらに視覚性記憶に関わる領野である¹⁵⁾。マカサルでは下部側頭葉が視覚連合野であり、形態知覚や記憶に関する研究の中で色応答細胞が存在することも知られていた^{16,17)}。しかし色の選択性を系統的に調べた研究はなかった。小松ら¹⁸⁾は下部側頭葉において、特定の色領域に反応する細胞や色相にかかわらず高彩度の色に反応する細胞などを発見し、色空間における反応領域を詳細に調べた。図2は実験に用いられた刺激の色度領域(CIE 1931 *xy* 色度図)と6個の細胞の色受容野を示したものである。ここで色受容野とは、各々の細胞の最大反応の50%までの応答強度を示した刺激の色度範囲として定義されている。例えばAの細胞は緑領域の色刺激に、bは赤領域の色刺激に選択的に反応することを示している。これらの色受容野のいくつかは後述する人間のカテゴリカル色名領域¹⁹⁾と一致している。

2. 色覚モデル—色覚の心理物理学—

2.1 色覚モデルの基本的枠組み

マカサルの色覚系の神経生理学的な解明は進んでいるが、各々のレベルがどのような機能を分担し、様々な色知覚の現象とどう関係しているかは未解明の部分が多い。われわれが最も興味あるのはヒトの色覚メカニズムであるが、人間に関しては解剖学および電気生理学的研究を実験的に行うことはできない。そこで、色覚系をブ

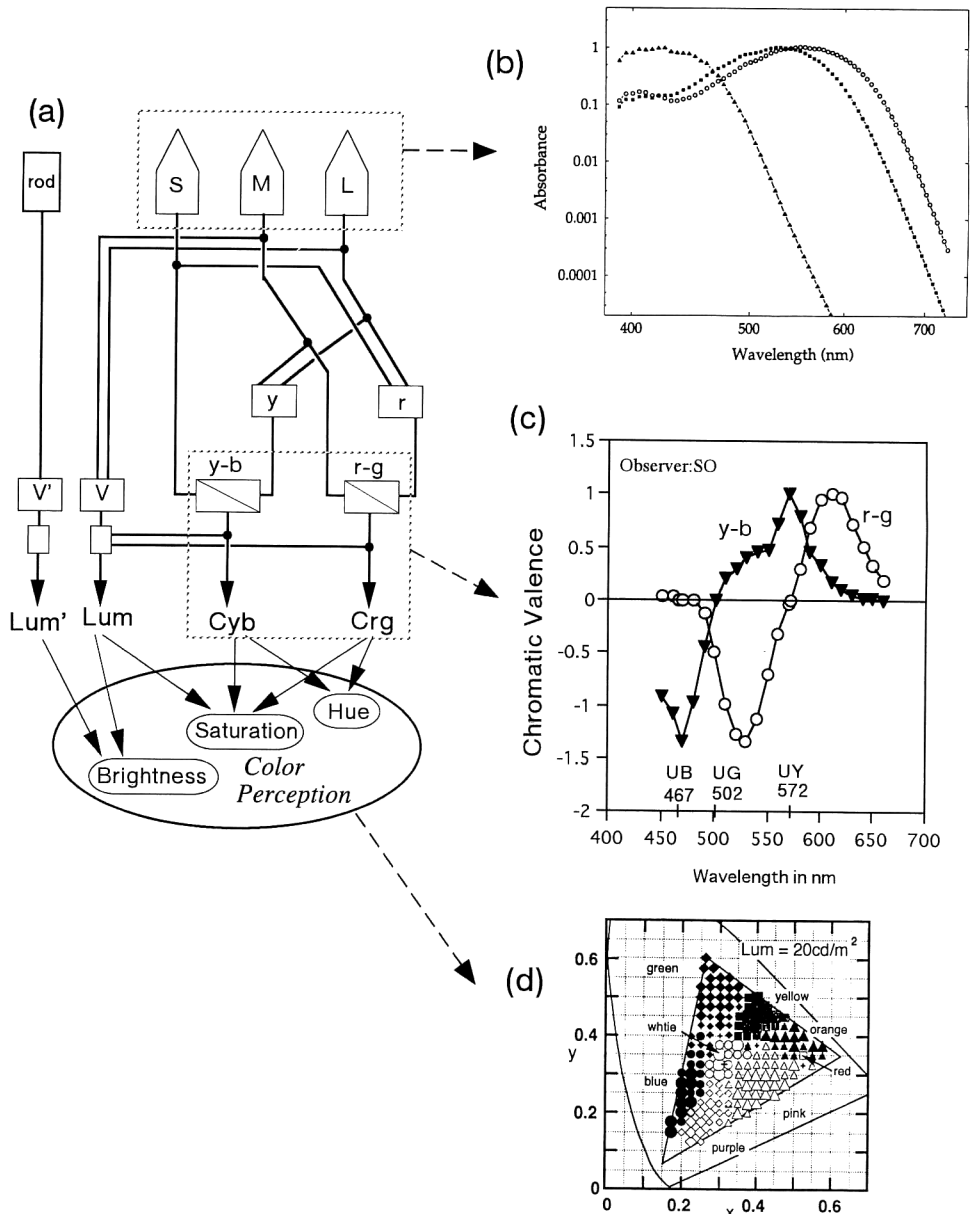


図3 色覚モデルと各々のレベルにおける心理物理学的応答。(a) 色覚モデル(文献20)より改変), (b) 等色関数より導出された錐体分光感度²²⁾, (c) クロマティック・バレンス関数, ○は赤-緑反対色過程の, ▼は黄-青反対色過程の分光特性, UB, UG, UY は各々ユニーク青, ユニーク緑, ユニーク黄波長を示す(文献23)より改変), (d) カテゴリーカル色領域¹⁹⁾.

ラックボックスとして扱い, 入力(つまり何らかの色刺激)に対する出力(被験者の応答)からその構造や機能を推定し検証していく心理物理学的研究が主体となる。ここでは心理物理学的知見を基に構築された色覚モデル²⁰⁾(図3(a))と各々のレベルにおけるヒトの色覚の応答特性を紹介する。

図3(a)のL, M, Sは網膜の3種の錐体で, これは後述するようにその特性が詳しく解明されている。その次にはr, yという過渡的なレベルを経て, r-gとy-bと呼ばれる反対色過程がある。r-gは主として赤色光で興奮(または抑制)し緑色光で抑制(または興奮)となるもので, 赤対緑反対色過程と呼ばれている。y-bは主

として黄色光で興奮（または抑制）し青色光で抑制（または興奮）となるもので、黄対青反対色過程と呼ばれている。これら2つの反対色過程の出力 C_{rg} と C_{yb} は色知覚に参与する。V は r と g（研究者によっては b も含む）錐体から興奮性の入力を受け、さらにその出力は前述の r-g・y-b からの分岐出力と統合されて明るさ知覚をもたらす Lum となる。これらの Lum および C_{rg} ・ C_{yb} によりわれわれは色刺激の明るさ (brightness)、色相 (hue)、彩度 (saturation) を知覚している、というのが現在広く受け入れられている色覚モデルの枠組みである。左端の rod → V' は桿体による経路である。視環境が明所視から薄明視や暗所視に変化するにつれて桿体の活動度が高くなり、錐体からの Lum に依存していた明るさ知覚はこの経路の出力 Lum' により決まるようになる。

図3の右側には各々のレベルに対応する心理物理学実験の結果を示している。図1の網膜から大脳に至る各々のレベルで種々の応答が得られているのと同様に、心理物理学実験でも色覚モデルの各段階に対応した特性が測定されている。以下の項では、錐体および反対色過程の分光特性とカテゴリカル色知覚の結果を紹介する。

2.2 錐体分光感度

実在するすべての単色光・複合光は互いに独立な（すなわちどの2色を混合しても残りの1色と等色できない）3種の色光の混色により等色できる。すなわち物理的特性が異なる2つの刺激光が完全に同じに見えるようにすることが可能ということである。国際照明委員会 CIE ではこの3種の光（原刺激という）を厳密に定め、等エネルギーの可視スペクトル光に対して波長ごとに等色時における3種の原刺激の混合比を定めた。それは等色関数とよばれ、現在色彩工学の分野で広く用いられている CIE 1931 XYZ 表色系の根幹をなしている。

等色には加法則、比例則、置換則が成立する。このことから、等色関数は錐体応答の線形結合であると考えられていた。3種の錐体の各々のみを刺激する原刺激を見つけることができれば、そのような原刺激による等色関数はすなわち錐体分光感度を表すものである。実際にそのような原刺激は存在しないが、数学的に求めることは可能である。そこで、微少分光測光など錐体分光感度を直接測定するハイテクノロジーがない時代には、等色関数から錐体分光感度を導出する試みが多くの研究者により行われていた。導出方法は長くなるのでここでは省略するが、3種の錐体のうち各々1つが欠損している2色型第1、第2、第3色覚異常の混同色点を用いるのであ

る（詳細は文献20)のp. 210, 文献21)を参照）。

図3(b)は最近の Stockman らの研究²²⁾に紹介されている Stiles and Burch の2°視野 rgb 等色関数から導出された錐体分光感度である。水晶体の吸収特性、網膜中心窩にある黄斑色素の吸収特性、そして視物質濃度を適当に仮定している。図1(c)に示したサル錐体分光感度にきわめてよく類似している。逆に図1(c)の錐体分光感度から図3(b)を導出した等色関数を良好に近似できる⁹⁾。

心理物理学的手法により測定された人間の色覚特性と生理学的知見が明確に一致しているのはここまでで、現在でも神経節細胞以降で見られる反対色型細胞（および広帯域型細胞）の応答が人間のどのような色覚特性にどのように関与しているのかについては推測の域を出ない。しかし、生理学的知見と定性的には類似した心理物理学実験データがいくつか得られており、両者の強い関係が予想されている。次項では、図1(d), (e)の反対色応答と図2の色受容野に対応するデータを紹介する。

2.3 クロマティック・バレンス関数

図3(c)はキャンセレーション法という心理物理学的手法を用いて測定された反対色過程の分光特性²³⁾で、クロマティック・バレンス関数と呼ばれている。この測定はヘーリングの反対色理論に基づいているので、まずそれを簡単に説明しておく。

無数の色のうち、赤、黄、緑、青の4色は混じりけのない純粋な基本的な色感覚でユニーク色といわれている。橙や紫も基本的な色といつかもかもしれないが、橙には赤みと黄みを感じるし、紫には赤みと青みがある。また日常生活における色表現に注意してみると、「赤みがかった黄、黄緑、青緑、青みがかった赤」などの表現はあるが、「緑みの赤」とか「青みがかった黄」という表現はほとんど用いられない。これはわれわれの色感覚にそのような色が存在しないからではないか。すなわち4つのユニーク色に対応して4つの独立なメカニズムがあるのではなく、赤対緑および黄対青という拮抗的機構があるのではないか。19世紀ドイツの生理学者ヘーリングは、このような色覚メカニズムを考えた。赤と緑、黄と青を1つのメカニズムの正負の出力によりもたらされる色、すなわち反対色ということからこの説は反対色理論と呼ばれている。図3(a)の r-g と y-b は各々赤対緑、黄対青の反対色過程である。

スペクトル光の色相を赤みと緑みにだけ注目すると短波長側から赤領域、緑領域、赤領域となり、その境界が赤みも緑みも感じられないユニーク青とユニーク黄であ

る。一方、黄みと青みにだけ注目すると短波長側から青領域、黄領域となり、その境界が黄みも青みも感じられないユニーク緑である。ユニーク赤は、可視スペクトルの長波長端でもわずかに黄色みが感じられるので、単色光では存在しない。このような色みの分光特性を定量的に測定する手法として、Jameson と Hurvich 夫妻によりキャンセレーション法が考案された²⁴⁾。これは反対色の光を重ねると互いに赤と緑（または黄と青）の色みだけを打ち消し合う性質を利用した手法である。赤領域の単色光をテスト光とし、それに反対色の緑色光（たとえばユニーク緑波長の光）を混色してテスト光の赤みをちょうど打ち消した点での緑色光の光量をテスト光の赤みの測度とするのである。テスト光の赤みが強ければそれを打ち消す（キャンセレーションという）のに必要な緑色光の光量は大きくなるので理にかなっている。図3(c)はこのようにして測定されたスペクトルの各波長光の赤みと緑みの強さ（r-g）と、同様の原理により測定された黄みと青みの強さ（y-b）である。各々等エネルギーのテスト光に対する値に換算しているため縦軸はクロマティック・バレンスと呼ばれている。

このようにして測定されたクロマティック・バレンス関数には反対色過程の非線形性に関係していくつかの問題がある²⁵⁾。しかし、スペクトル光の色み分光特性として見ると定性的には理解しやすい結果であり、しかも r-g と y-b は各々図1(e)（外側膝状体）の2種の反対色型細胞 L-M と L+M-S の応答と類似している。ただ図1(e)の L-M は抑制から興奮へ反応が変化するゼロ点交叉波長が 500~600 nm と広範囲にばらつき、L 錐体と M 錐体からの入力の重みが異なる細胞が種々存在することを示しているのに対して、心理物理学実験による r-g は、赤および緑領域での打ち消しに用いる波長を各々固定すれば同一被験者内では再現性高く図3(c)のようなクロマティック・バレンス関数が得られる。また L-M の不感方向とユニーク黄対ユニーク青の方向は一致しない。赤色光に反対色の緑色光を混色して生じる知覚的な色の打ち消し合いが、色覚メカニズムのどのレベルの神経細胞の応答により生じているかについてはいまだ解明されていないが、図1(d)の反対色型神経節細胞にその起源があり、図1(e)の外側膝状体細胞群の反対色応答が強く反映されているのは間違いない。

2.4 カテゴリカル色名領域

図3(d)は内川ら¹⁹⁾による開口色モードのカテゴリカル色名領域区分図である。CRT の表示可能色範囲にほぼ均等に分布する約 90 色の色刺激をランダムに呈示し、

被験者にはその色を、赤、茶、ピンク、橙、黄、緑、青、紫、白、黒、灰の 11 個の基本色名のいずれか 1 つで答えるように指示する。同一被験者で 2 回、6 名の被験者での応答（全部で 12 回）がすべて一致した場合が大シンボル、50%以上一致した場合が小シンボルで表されている。+印は一致度 50%未満の刺激である。測定範囲の大部分が大シンボルまたは小シンボルで埋め尽くされ、被験者内および被験者間で安定したカテゴリカル色名領域区分がなされていることを示している。

このような心理物理学実験により測定されたカテゴリカル色名領域は、図2に示されるマカクサル下部側頭葉の色細胞の色受容野と合致するものが多い。例えば緑領域は図2Aと、赤系統の領域（橙と赤とピンク）は図2Cと、紫領域は図2Dと、そして青領域は図2Eとほぼ重なる。これらの比較から直ちに側頭葉視覚連合野でカテゴリカルな色判断をしていると結論づけることはできない。言語処理が非常に重要な意味をもつ人間の色名応答と、よりシンプルな構造のサル大脳皮質神経細胞の応答を同一にみなすことはできないからである。しかし、色覚メカニズムを考えるうえで示唆に富んだ興味深い符合である。

人間の色覚メカニズムの生理学的構造と、神経生理学および心理物理学の研究結果をふまえた枠組みとしてのモデルについて解説した。図3のモデルの起源は古く今世紀初頭に遡るが、現在でも基本的な考えは支持されている。最近図3の $V \cdot r-g \cdot y-b$ をさらにいくつかの段階に分け、最終段階では明るさ（brightness）・色相（hue）・彩度（saturation）を3種の錐体分光吸収量の関数として定量的に表すモデルが提案されており、各々の段階に対応する生理学的構造（例えば外側膝状体や第1次視覚野のI型色細胞など）が詳細に推定されている^{26,27)}。

カテゴリカルな色名判断は反対色応答と独立ではなく、反対色応答は錐体応答により決定されており、錐体応答は視物質の分子生物学的特性に支配される。クロマティック・バレンス関数やカテゴリカル色名領域を決定しているレベルとその錐体応答との関係が解明される日は意外に早いかもしれない。色覚メカニズムの解明が、快適で効率的な色彩環境設計や個性に合ったカラー・コーディネートにどのように結びついていくのか、さらに興味深いところである。

文 献

- 1) 阿山みよし, 池田光男: "u'v' 色度図全域における色光の色相および飽和度", 日本色彩学会誌, **18** (1994) 186-199.
- 2) C. M. Cicerone: "Color appearance and the cone mosaic in trichromacy and dichromacy," *Color Vision Deficiencies*, ed. Y. Ohta (Kugler & Ghedini, Amsterdam, 1990) pp. 1-12.
- 3) M. Livingstone and D. H. Hubel: "Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception," *Science*, **240** (1988) 740-749.
- 4) E. A. DeYoe and D. C. Van Essen: "Concurrent processing streams in monkey visual cortex," *Trends Neurosci.*, **11** (1988) 219-226.
- 5) L. G. Ungerleider and M. Mishkin: "Two cortical visual systems," *Analysis of Visual Behavior*, ed. D. J. Ingle, M. A. Goodale and R. J. W. Mansfield (MIT Press, Cambridge, MA 1982) pp. 549-586.
- 6) 阿山みよし: "運動視の生理学—MT 野について—", 光学, **21** (1992) 671-677.
- 7) J. G. Nicholls, A. R. Martin and B. G. Wallace: "Retina and lateral geniculate nucleus," *From Neuron to Brain*, 3rd ed. (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1992) pp. 559-600.
- 8) D. A. Baylor, B. J. Nunn and J. L. Schnapf: "Spectral sensitivity of cones of the monkey *Macaca fascicularis*," *J. Physiol.*, **390** (1987) 145-160.
- 9) J. L. Schnapf, T. W. Kraft and D. A. Baylor: "Spectral sensitivity of human cone photoreceptors," *Nature*, **325** (1987) 439-441.
- 10) 小川哲朗: "色覚の神経機構 I, II", 脳科学の新しい展開, 伊藤正男, 酒田英夫編 (岩波書店, 1986) pp. 15-28.
- 11) 阿山みよし: "色覚の神経生理機構", 光と人間の生活ハンドブック, 佐藤愛子他編 (朝倉書店, 1995) pp. 19-29.
- 12) E. Zrenner: "A new concept for the contribution of retinal colour-opponent ganglion cells to hue discrimination and colour constancy," *Central and Peripheral Mechanisms of Colour Vision*, ed. D. Ottoson and S. Zeki (Macmillan Press, London, 1985) pp. 165-181.
- 13) B. A. Wandell: *Foundations of Vision* (Sinauer Associates, Sunderland, MA, 1995) pp. 323.
- 14) A. M. Derrington, J. Krauskopf and P. Lennie: "Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque," *J. Physiol.*, **357** (1984) 241-265.
- 15) 岩井榮一: 脳—学習・記憶のメカニズム (朝倉書店, 1984) pp. 32-119.
- 16) A. Mikami and K. Kubota: "Inferotemporal neuron activities and color discrimination with delay," *Brain Res.*, **182** (1980) 65-78.
- 17) J. M. Fuster: "Inferotemporal units in selective visual attention and short-term memory," *J. Neurophysiol.*, **64** (1990) 681-697.
- 18) H. Komatsu, Y. Ideura, S. Kaji and S. Yamane: "Color selectivity of neurons in the inferior temporal cortex of the awake macaque monkey," *J. Neurosci.*, **12** (1992) 408-424.
- 19) 内川恵二, 栗木一郎, 篠田博之: "開口色と表面色モードにおける色空間のカテゴリカル色名領域", 照明学会誌, **77** (1993) 346-354.
- 20) 池田光男: 色彩工学の基礎 (朝倉書店, 1980) p. 245.
- 21) 池田光男: "視覚の心理物理学", 新生理科学体系第9巻「感覚の生理学」, 田崎京二, 小川哲朗編 (医学書院, 1989) pp. 45-59.
- 22) A. Stockman, D. I. A. Macleod and N. E. Johnson: "Spectral sensitivities of the human cones," *J. Opt. Soc. Am. A*, **10** (1993) 2491-2521.
- 23) 阿山みよし, 池田光男: "傍中心窩における反対色レスポンス関数の測定", 日本色彩学会誌, **5** (1981) 50-62.
- 24) 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.
- 25) M. Ayama and M. Ikeda: "Dependence of the chromatic valence function on chromatic standards," *Vision Res.*, **29** (1989) 1233-1244.
- 26) S. L. Guth: "Model for color vision and light adaptation," *J. Opt. Soc. Am. A*, **8** (1991) 976-993.
- 27) R. L. De Valois and K. K. De Valois: "A multi-stage color model," *Vision Res.*, **33** (1993) 1053-1065.

(1997年2月24日受理)