

背景の置換による錐体の選択的な順応効果

辻村 誠一*・塩入 諭**・平井 有三*・矢口 博久**

*筑波大学電子・情報工学系 〒305-8573 つくば市天王台 1-1-1

**千葉大学工学部画像工学科 〒263-8522 千葉市稲毛区弥生町 1-33

Cone Selective Suppression by Background Substitution

Sei-ichi TSUJIMURA,* Satoshi SHIOIRI,** Yuzo HIRAI* and Hirohisa YAGUCHI**

*Institute of Information Sciences and Electronics, University of Tsukuba, 1-1-1, Tennoudai, Tsukuba 305-8573

**Department of Image Science, Chiba University, 1-33, Yayoi-cho, Inage-ku, Chiba 263-8522

We investigated how substitutions of background color influence the L and M cone signals that constitute luminance pathway. We measured motion identification thresholds of a drifting sinusoidal grating (1 cycle deg⁻¹, 10 Hz) that was modulated in various directions in an L, M cone contrast space. The stimulus grating was displayed on a background field of either green or orange color after a brief presentation of different colored background. The results showed that there are cone-selective suppressions for the L and M cone signals in both of the cases and that the selectivity of the suppression is dependent on the change of cone excitation caused by the background substitution.

1. はじめに

われわれは、明るい戸外から暗い室内に入ると初めは何も見えないが、しばらくすると目が慣れ物体が見えるようになる。このような明所から暗所への順応を暗順応といい、逆の順応を明順応という。明るさに対する順応のほか、特定の色に対して生じる色順応と呼ばれる現象がある。例えば、赤色の照明の部屋でしばらく目をならした後戸外に出ると、全体に緑がかって見える。このことは、色順応によって赤色に対する感度が下がったためだと考えられる。

このような感度低下の要因のひとつとして、網膜に存在する3種類の錐体が選択的に順応していることが考えられる。実際、色順応は、特定の錐体を選択的に順応させ、残りの錐体の分光感度を分離するためによく使われる手法のひとつである¹⁻⁵⁾。例えばEisnerとMacLeod²⁾は、赤色の順応刺激では長波長錐体(L錐体)が選択的に抑制され、緑色の順応刺激では中波長錐体(M錐体)が選択的に抑制されることを示している。最近では、測定された順応効果は、用いるテスト刺激の時間周波数、空間周波数、平均輝度レベルなどにより変化することが報告されている³⁻⁵⁾。

これらの錐体の順応実験では、背景の色(波長)を利用して、特定の錐体のみを順応させている。一方、背景を時間的に変化させて選択的に錐体を順応させる、背景置換法と呼ばれる実験方法が提案されている⁶⁻⁸⁾。例えば、Stockmanら⁷⁾は、初めに視野の中心に直径4°の先行刺激(順応実験としてとらえれば順応刺激と対応するが、その呈示時間は短く1.0秒である)を呈示し、その後、直径2°のテスト刺激、およびその周囲直径4°の領域(同時刺激あるいは背景刺激)を、先行刺激と入れ換えて呈示した(Fig. 1参照)。彼らは、従来の方法と比較して、より大きな錐体の分離効果が背景置換法によって得られることを示している。彼らの実験では、18 Hzのフリッカー刺激(テスト刺激)の検出閾が、背景の置換によってどのような影響を受けるのかを調べている。その結果、先行刺激を青(485 nm)、同時刺激を赤(678 nm)とした場合(青から赤への背景置換)、テスト刺激の閾値から得られた分光感度特性はM錐体の分光感度特性と類似した。先行刺激を赤(678 nm)、同時刺激を青色(485 nm)にすると(赤から青への背景置換)、測定された分光感度特性はL錐体の分光感度と類似した。このことは、それぞれの背景置換条件においてL錐体、もしくはM錐体の感度が著しく低下していることを示している。この効果は、L錐体の興奮度が変化しない背景置換条

E-mail: stujimur@is.tsukuba.ac.jp

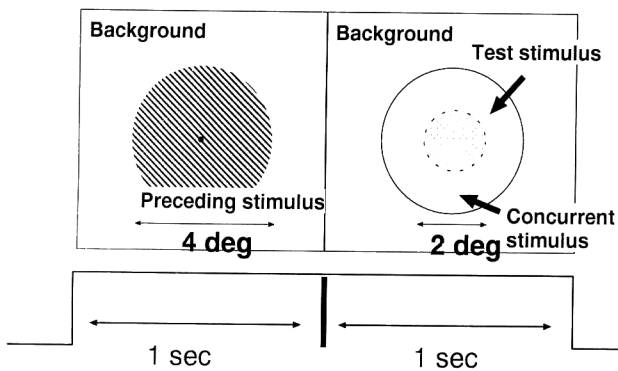


Fig. 1. Schematic diagram illustrating a conventional experimental paradigm of background substitution. Preceding stimulus which consists of a circular field of 4 degree diameter filled with adapting color is first presented for the duration of 1000 ms. Then a test stimulus which consists of an annular concurrent stimulus filled with different color from the preceding stimulus and a flickering test stimulus are substituted.

件 (485 nm, 3.32 log td から 668 nm, 3.08 log td への背景置換条件) においても, L 錐体の感度が低下することから, 錐体レベルの抑制では説明できない。また, これらの抑制が等輝度条件でも生じることから, 輝度の影響でも説明できない。以上の結果に基づき彼らは色メカニズムが L 錐体, M 錐体経路の信号を抑制するモデルを提案している。

しかしながら, 彼らの実験からはその抑制の過程を明らかにすることはできない。なぜなら, 彼らの実験では L 錐体, M 錐体の抑制効果は異なる同時刺激で測定されているので, 背景の置換による効果と同時刺激の特性による効果を分離できないからである。例えば, 赤色の同時刺激では L 錐体が M 錐体よりも抑制され, また, 青色の同時刺激では M 錐体が L 錐体よりも抑制されると考えられる。さらに, これらの抑制効果は前述のように背景を置換しない場合でも生じることが知られている。したがって, Stockman らの背景置換法では, 赤色の同時刺激による抑制効果と緑色による効果は直接比較することができない。

Tsujimura ら⁸⁾は, このような問題をふまえて, 単一の同時刺激 (黄色) を用いて, 異なる背景置換が輝度メカニズムの L, M 錐体経路に与える抑制効果を測定した。その結果, 抑制効果は背景置換による L 錐体, M 錐体の興奮度の方に依存することを示している。彼らはまた, Stockman らと同様の背景置換によって L 錐体の興奮度が変化しない条件で L 錐体が抑制される結果とともに, M 錐体の興奮度が変化しない置換条件でも M 錐体が抑制されることを示した。このような結果から彼らは, 色メカニズムが L, M 錐体を抑制するという Stockman らのモデルを拡張し, 背

景置換による L 錐体の増分および M 錐体の減分 (+L-M) が L 錐体を抑制し, M 錐体の増分および L 錐体の減分 (+M-L) が M 錐体を抑制するモデルを提案した。

しかしながら, Tsujimura らの実験では黄色の同時刺激のみを使用しているため, これらの抑制効果が赤, 緑の同時刺激によっても生じるかは明らかではない。本研究では同時刺激に赤, 緑の 2 種類を使用することにより, 背景置換による選択的抑制効果が, 赤, 緑の同時刺激によっても生じるか否かを調べることを目的とする。すでに Stockman らは, 赤色の同時刺激に対し L 錐体が抑制され, 青色の同時刺激に対して M 錐体が抑制されることを報告しているが, これらの実験は, 単一の同時刺激で抑制効果を調べていないために, 例えば赤色の同時刺激に対しては, 必ずしも M 錐体が抑制されるかは明確ではない。同時刺激に赤および緑色を用い, かつ Tsujimura らと同様な L, M 錐体軸にそった背景置換条件で実験することにより, 赤, 緑の同時刺激に対しても, M, L 錐体が抑制されるか否かを検証することができる。

2. 実 験

2.1 実験原理

輝度メカニズムの L, M 錐体経路への抑制効果を調べるために, 錐体コントラスト空間でのテストグレーティングの運動方向検出閾値を測定した。Fig. 2 にその原理を示す。輝度メカニズムが L 錐体と M 錐体への刺激入力 a の正の係数による線形和 ($aL + bM$) であると仮定すると, 輝度メカニズムの閾値は錐体コントラスト空間では負の傾きをもつ直線で表現される。背景置換法によって L 錐体経路が抑制されると, L 錐体軸方向の閾値が上昇し傾きは小さくなる。逆に M 錐体経路が抑制されると, M 錐体軸方向の閾値が上昇し傾きは大きくなる。

しかしながら, 最近の研究によれば輝度メカニズムの L 錐体経路と M 錐体経路間に位相差が存在することが報告されている^{5,9-12)}。筆者らは本実験における赤色と緑色の同時刺激においても位相差が存在すると考えている。L, M 錐体経路間に位相差が存在すると, 錐体コントラスト空間での輝度メカニズムの閾値の形状が直線ではなく楕円になる^{11,12)}。L 錐体, もしくは M 錐体が抑制されることによる, 楕円の長軸の傾きの変化と位相差がない場合の直線の傾きの変化はほぼ一致する (付録参照)。すなわち, 錐体選択的な抑制が生じると L 錐体と M 錐体の輝度メカニズムに対する寄与率 ($a_i = a/b$) が変化し, さらにそれとともに長軸の傾きも変化する。逆に L 錐体および M 錐体に対し同じ割合で抑制が生じた場合は, 寄与率および長軸の変化

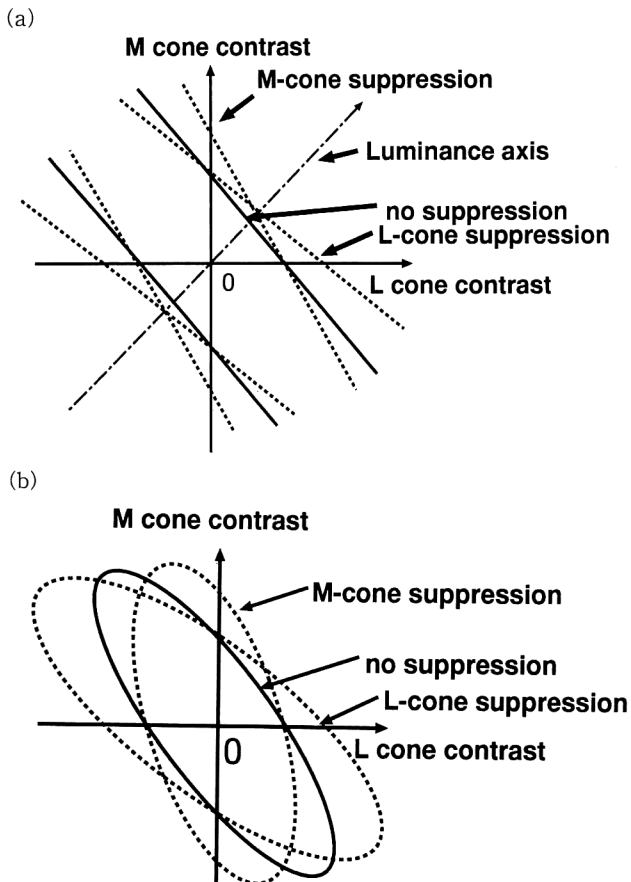


Fig. 2. Hypothetical threshold contour of luminance mechanism in L and M cone contrast space. (a) Solid line with a negative slope represents a threshold contour mediated by the luminance mechanism, which linearly sums L and M cone signals. When L cone signal is suppressed by background substitution, the threshold for L cone signal will increase and the slope of threshold contour will decrease. On the other hand, when M cone signal is suppressed, the slope will increase because the threshold for M cone signal will increase. (b) Solid ellipse with a negative slope represents a threshold contour mediated by the luminance mechanism, which linearly sums L and M cone signals with some phase shifts. When L cone signal is suppressed by background substitution, the threshold for L cone signal will increase and the long axis of the ellipse contour will decrease. On the other hand, when M cone signal is suppressed, it will increase because the threshold for M cone signal will increase.

は生じない。したがって、筆者らは選択的順応を調べるために、長軸の傾き変化を指標としている。実際には閾値を楕円でフィッティングし、長軸方向の傾きから輝度メカニズムの特性を解析した。この楕円の x , y 切片は付録の式 (5) に示すように L 錐体軸方向の閾値および M 錐体軸方向の閾値を表している。これらの閾値は位相差の影響を受けないため、選択的順応の効果 (a_i の変化) は、これらの閾値からも推定できる。しかしながら、本実験では強い

抑制効果を期待できる大きな輝度変化を用いることが、CRT の Gamut の制限から不可能であったため、より精度の高いと考えられる楕円の長軸の傾き変化を用いて選択的順応効果を推定している。これまでの議論では位相差は各背景置換条件で変化しないと仮定しているが、この仮定は妥当であると考えられる。なぜなら、Tsumimura ら⁸⁾ は、同様の背景置換に対し、位相差の影響とは独立な L 錐体軸方向の閾値および M 錐体軸方向の閾値を測定し、この結果が楕円の傾きとほぼ一致することを見いだしているからである。

ところで、輝度メカニズムが分離されていない条件で閾値を測定すると、輝度メカニズムおよび色メカニズムの双方によって閾値が検出される。これを錐体コントラスト空間でプロットすると、閾値の形状は平行四辺形もしくは楕円に似た形状になる (例えば、Storomeyer ら¹¹⁾ を参照)。この場合、楕円の短軸方向 (第 1, 3 象限側) の長さは概ね輝度メカニズムの閾値に対応し、楕円の長軸方向の長さ (第 2, 4 象限側) は、概ね色メカニズムの閾値に対応する。本実験では、色メカニズムの閾値が輝度メカニズムの閾値に比較して非常に大きい短い呈示時間のテスト刺激を使用し¹³⁾、輝度メカニズムが分離されていると考えられるので、楕円形状は輝度メカニズムにおける LM 錐体間の位相差と寄与率で決まると考える。

2.2 実験装置

刺激はビデオコントローラー (Cambridge Research Systems VSG2/3) を用い CRT 上に呈示した。ビデオコントローラーはパーソナルコンピュータ (Proside JM5166DH) に内蔵されている。ディスプレイは水平 640 ピクセル、垂直 480 ピクセルの解像度で、フレームレートは 100 Hz である。ビデオコントローラーから CRT の赤、緑、青蛍光体への出力は、それぞれ 12 ビットの D/A 変換器で制御されている。錐体の興奮度は Smith と Pokorny の錐体分光感度¹⁴⁾ および、赤、緑、青の蛍光体の放射スペクトル (ミノルタ CS-1000 で測定) から計算した。

2.3 刺激の空間的、時間的配置

Fig. 3 に刺激の空間的、時間的な配置を示す。先行刺激はディスプレイの中心の直径 4° の円形の範囲に呈示される。呈示時間は 500 ms である。その後、一様な赤もしくは緑色の背景上に、直径 2° のテストグレーティングとその周辺に同時刺激が呈示される。先行刺激と同時刺激の周辺 (背景) は同時刺激と同じ色に設定している。テストグレーティングはディスプレイの中心の直径 2° の円形の範囲に呈示される。テストグレーティングの空間周波数は 1 cycle deg^{-1} 、時間周波数は 10 Hz、呈示時間は 100 ms である。輝

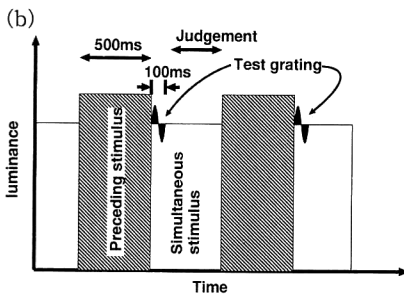
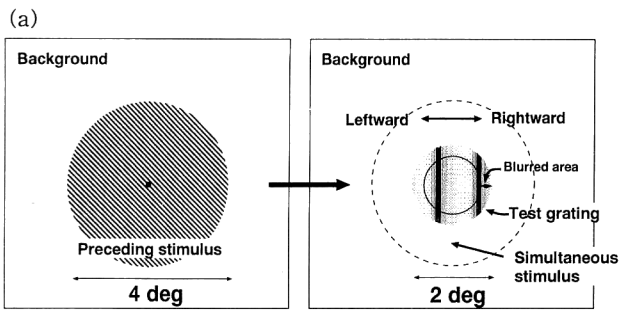


Fig. 3. Spatial (a) and temporal (b) organization of the stimuli in the present experiment. The grating and concurrent stimulus are substituted for a preceding stimulus. The test grating moving either left or right at 10 Hz is presented for 100 ms.

度メカニズムを色メカニズムから分離するために、短い呈示時間、比較的高い時間周波数をもつテストグレーティングを使用した。Cropper ら¹³⁾によると、短い呈示時間では色メカニズムによる閾値が輝度メカニズムによる閾値と比較して大きく上昇することを報告している。したがって、短い呈示時間で測定された閾値は輝度メカニズムによって決定される。テストグレーティングの外周境界部 (0.24°) は、シャープなエッジによる高空間周波数成分による影響を除くためコントラストを線形に減少させた。

2.4 置換背景刺激

Fig. 4 に実験に使用した同時刺激および先行刺激を示す。左のパネルには緑の同時刺激および5種類の先行刺激をL, M錐体輝度空間にプロットしたものを示した。緑の同時刺激は中心の黒丸で、先行刺激は中心と周辺5つの黒丸で示している。右のパネルには赤の同時刺激および先行刺激を示している。横軸はL錐体の興奮度を輝度 (cd m⁻²) で表し、縦軸はM錐体の興奮度を輝度で表している。L錐体軸に沿ってプラス方向とマイナス方向にシフトした2種類、M錐体軸に沿ってプラス方向とマイナス方向にシフトした2種類、およびコントロール実験として同時刺激と同じ色の先行刺激を使用した。図中の矢印は先行刺激か

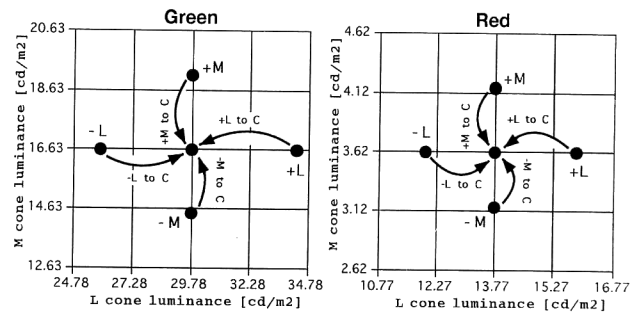


Fig. 4. Arrangement of five preceding colors in L and M cone contrast space for green (left panel) and red (right panel) concurrent stimuli. In each panel filled circle at the center represents the color of concurrent stimulus, those denoted by $\pm L$ are ± 3.0 cd m⁻² different from the center along the L cone axis and those denoted by $\pm M$ are ± 3.0 cd m⁻² different along the M cone axis. In a control experiment, the preceding color is the same as the color of the concurrent stimulus.

ら同時刺激への刺激呈示の時間的流れを表している。それぞれの同時刺激に対しこれら5種類の先行刺激を、+L, -L, +M, -M, C (control) 刺激と呼ぶ。

緑の同時刺激で使用した先行刺激は錐体輝度空間ではそれぞれ、(34.3, 16.6), (25.9, 16.6), (29.8, 19.1), (29.8, 14.5), (29.8, 16.6) cd m⁻²である。このとき、青錐体の興奮度はすべて 8.5 cd m⁻²である。先行刺激の色は、それぞれの同時刺激に対してL錐体の興奮度を0.06 log unit 増加 (1.15倍) させた刺激 (+L条件) と0.06 log unit 減少 (1/1.15倍) させた刺激 (-L条件)、およびM錐体の興奮度を0.06 log unit 増加させた刺激 (+M条件) と0.06 log unit 減少させた刺激 (-M条件)、およびコントロールとして同時刺激と同じ色の先行刺激を使用している。これらの先行刺激は、+Lと-M, +Mと-Lが、MacLeodら¹⁵⁾が提案している色度 γ で、同じ色度になるように選んでいる。Cは0.64, +L, -M刺激は同じ色度で0.67, また-L, +M刺激は0.61としている。

一方、赤の同時刺激で使用した先行刺激は錐体輝度空間ではそれぞれ、(15.8, 3.6), (12.0, 3.6), (13.8, 4.2), (13.8, 3.2), (13.8, 3.6)であり、青錐体の興奮度はすべて 1.9 cd m⁻²である。同時刺激が緑色の場合と同様に、先行刺激は、それぞれの同時刺激に対してL錐体の興奮度を0.06 log unit 増加させた刺激 (+L条件) と0.06 log unit 減少させた刺激 (-L条件)、およびM錐体の興奮度を0.06 log unit 増加させた刺激 (+M条件) と0.06 log unit 減少させた刺激 (-M条件)、およびコントロールとして同時刺激と同じ色の先行刺激を使用した。これらの座標はCは0.79, +L, -M刺激は0.81, -L, +M刺激は0.77となる。

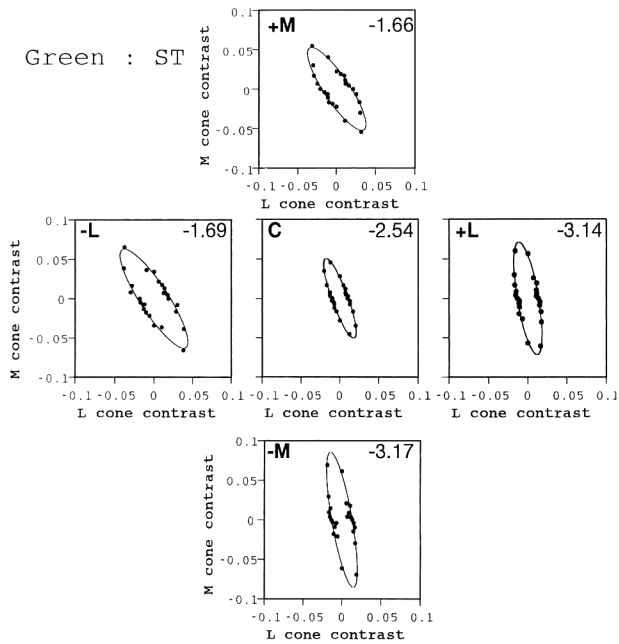


Fig. 5. Motion threshold contours of subject ST obtained by five preceding colors when the concurrent color was green. The preceding color is indicated at the upper left corner of each panel and the obtained slope is indicated at the upper right corner. See details in text.

2.5 テストグレーティング

テストグレーティングは、錐体コントラスト空間で定義された2種類のグレーティングをさまざまな割合で足し合わせてつくられている。錐体コントラスト空間での横軸は、L錐体軸方向のみ変調されたグレーティングを表し、縦軸はM錐体軸方向のみ変調されたグレーティングを表している。これら2種類のグレーティングをさまざまな割合で足し合わせ、12種類の異なる色変調されたグレーティングをテスト刺激として使用した。テスト刺激は、錐体コントラスト空間上で 0° から 165° まで 15° ステップで定義された12種類のベクトルで表すことができる。各々のテスト刺激のコントラストは、錐体コントラスト空間上でのベクトルの長さで定義される。

2.6 実験手順

被験者は暗い部屋にモニターから64 cm離れたところに座り、頭部はあご台によって固定されている。各セッション前にスクリーン上に呈示された同時刺激と同じ色に5分間順応する。実験は上下法により、1セッションでは12種類すべてのテストグレーティングに対する運動方向検出閾値を独立した系列で測定した。被験者はグレーティングの運動方向が右か左かを2者強制選択法で判断する。その判断が79%となるコントラストを輝度メカニズムの閾値とした。グレーティングのコントラストは3回正解が続い

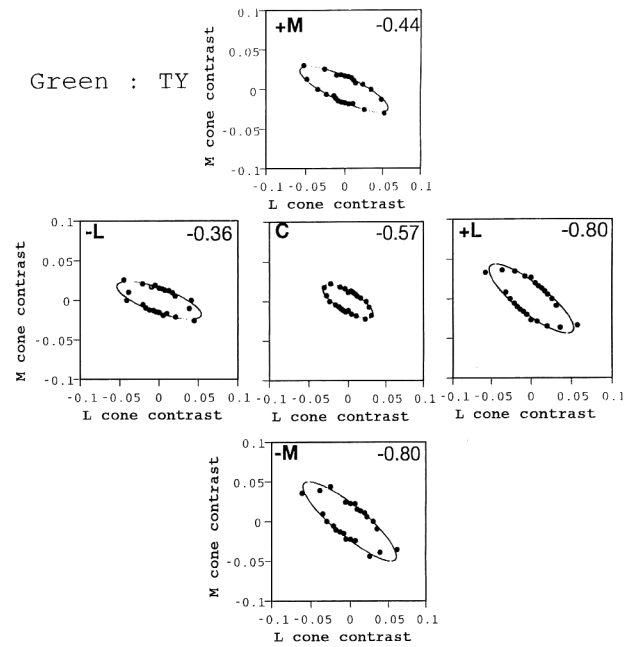


Fig. 6. Motion threshold contours of subject TY obtained by five preceding colors when the concurrent color was green. Notations are the same as in Fig. 5.

た場合0.1 log unit下げ、1回でも不正解だと0.1 log unit上げた。判断は12種類のグレーティングそれぞれに対して行い、閾値は最後から8~12回の反応転換点を平均して求めた。2名の色覚正常者の被験者が実験に参加した。

3. 結果

Figs. 5, 6に同時刺激を緑色とした条件での結果を示す。図中のパネルの配置はFig. 4の先行刺激の配置と同じにしている。1列目は+M条件、2列目の左から-L, C, +L条件、3列目は-M条件の結果を示している。図中の黒点は測定点を表し、実線はフィッティングした楕円を示している。パネル中の左上には先行刺激の条件を示し、右上には楕円の傾きを示した。被験者ST, TYともに、-L, +M条件ではC条件と比較して傾きが小さくなり、+L, -M条件ではC条件と比較して傾きが大きくなっていることがわかる。このことは、-L, +M条件ではL錐体経路への抑制が生じ、+L, -M条件ではM錐体経路への抑制が生じていると解釈することができる。特に+M条件での背景の置換は、L錐体の輝度が全く変化していないにもかかわらず、L錐体経路の抑制を引き起こしている。同様に+L条件では、M錐体の輝度変化が全くないにもかかわらず、M経路への抑制が生じている。

Figs. 7, 8に同時刺激を赤色とした場合の運動方向検出閾値を示す。図中のパネルの配置は、先行刺激の配置と同じにしている。同時刺激が緑色の場合と同様に、+L,

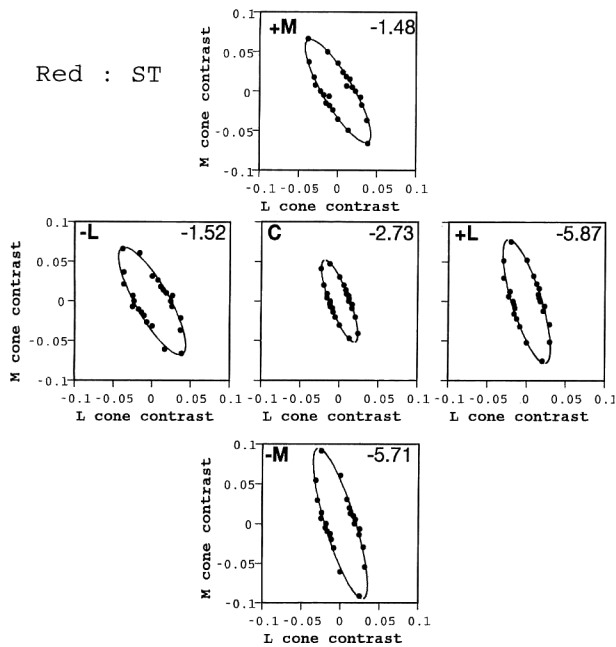


Fig. 7. Motion threshold contours of subject ST obtained when the concurrent color was red. Notations are the same as in Fig. 5.

-M 条件では C 条件と比較して傾きが大きくなり、-L, +M 条件では C 条件と比較して傾きが小さくなっていることがわかる。これらの結果は、同時刺激が緑色の場合と一致している。すなわち、背景置換による L 錐体の増分および M 錐体の減分 (+L-M) が L 錐体を抑制し、M 錐体の増分および L 錐体の減分 (+M-L) が M 錐体を抑制していると解釈できる。さらにこれらの結果は、Stockman らの結果とも矛盾せず、かつ同時刺激に黄色を用いた Tsujimura ら⁹⁾の結果とも一致している。このことは抑制の選択性は同時刺激の色が赤の条件でも緑の条件でも存在することを示している。

被験者 ST, TY ともにコントロール条件 (C) での結果は、定常的な背景による順応実験と比較することができる。Stromeyer ら⁵⁾は、緑色の背景 (502 nm) および赤色の背景 (596 nm) での輝度メカニズムへの各錐体の寄与率は時間周波数によって変化し、10 Hz 付近では、背景光の色が緑の場合も赤の場合も約 1.2~2.5 くらいであると報告している。筆者らの結果では、被験者 ST ではほぼ同様な値 (緑: 2.5, 赤: 2.7) であるが、被験者 TY ではやや低めである (緑: 0.57, 赤: 1.25)。このような個人差は興味深い、この論文の範囲をこえるのでこれ以上の検討はしていない。

4. 考 察

本研究では同時刺激が赤もしくは緑でも L, M 錐体への

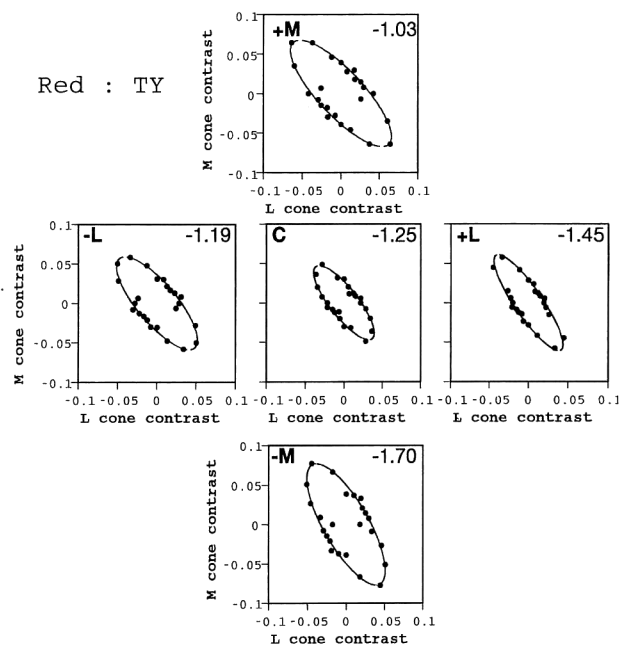


Fig. 8. Motion threshold contours of subject TY obtained when the concurrent color was red. Notations are the same as in Fig. 5.

選択的な抑制効果が存在することを示した。Stockman らの実験においても、赤色の同時刺激に対し L 錐体が抑制され、青色の同時刺激に対して M 錐体が抑制されることを示している。しかし、単一の同時刺激で抑制効果を調べていないために、例えば赤色の同時刺激に対しては、必ずしも M 錐体が抑制されるかは明確ではない。本実験では同時刺激が赤色もしくは緑色においても、明らかに L 錐体経路および M 錐体経路が抑制を受けていることを示すことができた。

また、筆者らの実験方法は Stockman らの方法と類似しているが、以下の 2 点で大きく異なっている。1 点目は、筆者らは同じ色の同時刺激を使い先行刺激のみを変化させて、背景置換の抑制効果のみを取り出すことを可能としていることである。2 点目は、比較的小さな背景光の変化で Stockman らと同様な結果を測定することができている点である。このことを、筆者らは 12 種類の錐体コントラスト空間で定義された異なる色のテストグレーティングを使用しているため抑制効果の検出感度が高いと考えている。例えば、Fig. 2 において、輝度軸方向に変調されたテストグレーティングを使用し、その感度の変化を測定すると、選択的な錐体順応効果は取り出しにくい。なぜなら、輝度軸方向の刺激 (L+M) 感度の変化は、L 錐体もしくは M 錐体が順応しても大きくないからである。しかしながら、筆者らは L 錐体軸方向、M 錐体軸方向、輝度方向を含めた方向をすべて測定し、その測定点による傾きによって順応効

果を推定しているため、抑制効果の検出感度が高く、効果が取り出しやすいと考えられる。同様な議論は色メカニズムの順応課題においてもなされている¹⁶⁾。本実験では、強い抑制効果が期待できる大きな輝度変化を用いることが、CRTのGamutの制限から不可能であるために精度の高さは特に重要であった。

筆者らは、錐体の興奮度の変化によって活性化される反対色メカニズム(+L-Mもしくは+M-L)がL, M錐体経路に抑制をかけていることを示した。しかしながら、これら反対色メカニズムによる抑制の時間的特性は、本実験では抑制の選択性(L錐体への+L-Mからの抑制およびM錐体への+M-Lからの抑制)に重点をおいているため検証にいたっていない。例えば、これらの抑制効果は色チャネルの時間特性が遅いためにテスト刺激に抑制的に働いていることが要因とも考えられる。将来的には先行刺激の呈示の時間変化をコントロールするなどして、時間特性も検証する予定である。

5. 結 論

L, M錐体経路の信号は背景の置換によって選択的に抑制される。筆者らは、この抑制の錐体選択性が、背景の置換によるL錐体, M錐体の興奮度の変化の方向に依存していることを明らかにした。すなわち、背景置換によるL錐体の増分およびM錐体の減分(+L-M)がL錐体を抑制し、M錐体の増分およびL錐体の減分(+M-L)がM錐体を抑制する。また、この選択的抑制は同時刺激の色が赤色もしくは緑色にかかわらず存在することを明らかにした。今後の課題としてはL, M錐体間の位相差を含めた抑制の時間特性を調べることによって、この抑制過程をさらに詳細に解明していきたい。

文 献

- 1) W. S. Stiles: *Mechanisms of Color Vision* (Academic, London, 1978).
- 2) A. Eisner and D. I. A. MacLeod: "Flicker photometric study of chromatic adaptation: selective suppression of cone inputs by colored backgrounds," *J. Opt. Soc. Am.*, **71** (1981) 705-718.
- 3) C. F. Stromeyer, G. R. Cole and R. E. Kronauer: "Chromatic suppression of cone inputs to the luminance flicker mechanism," *Vision Res.*, **27** (1987) 1113-1137.
- 4) J. Pokorny, Q. Jin and V. C. Smith: "Spectral-luminosity functions, scalar linearity, and chromatic adaptation," *J. Opt. Soc. Am. A*, **10** (1983) 1304-1313.
- 5) C. F. Stromeyer III, A. Chaparro, A. S. Tolia and R. E. Kronauer: "Colour adaptation modifies the long-wave versus middle-wave cone weights and temporal phases in human luminance (but not red-green) mechanism," *J.*

- Physiol.*, **499** (1997) 227-254.
- 6) P. E. King-Smith and J. R. Webb: "The use of photopic saturation in determining the fundamental spectral sensitivity curves," *Vision Res.*, **14** (1974) 421-429.
- 7) A. Stockman, D. I. A. MacLeod and J. A. Vivien: "Isolation of the middle- and long-wavelength-sensitive cones in normal trichromats," *J. Opt. Soc. Am. A*, **10** (1993) 2471-2490.
- 8) S. Tsujimura, S. Shioiri, H. Yaguchi and Y. Hirai: "Cone selective suppression by the color opponent mechanisms in the luminance pathway," *Invest. Ophthalmol. Visual Sci.*, **39** (1998) S161.
- 9) W. H. Swanson, J. Pokorny and V. C. Smith: "Effects of chromatic adaptation on phase-dependent sensitivity to heterochromatic flicker," *J. Opt. Soc. Am. A*, **5** (1998) 1976-1982.
- 10) V. C. Smith, B. B. Lee, J. Pokorny, P.R. Martin and A. Valberg: "Responses of macaque ganglion cells to the relative phase of heterochromatically modulated lights," *J. Physiol.*, **458** (1992) 191-221.
- 11) C. F. Stromeyer, R. E. Kronauer, A. Ryu, A. Chaparro and R. T. Eskew, Jr.: "Contributions of human long-wave and middle-wave cones to motion detection," *J. Physiol.*, **485** (1995) 221-243.
- 12) S. Tsujimura, S. Shioiri and Y. Hirai: "Effect of phase on threshold contour in cone contrast space for motion identification: estimation of intrinsic phase shift between L and M cones," *The Proceedings of A.I.C. Color 97* (Kyoto, 1997) pp. 263-266.
- 13) S. J. Cropper and A. M. Derrington: "Rapid colour-specific detection of motion in human vision," *Nature*, **379** (1996) 72-74.
- 14) V. C. Smith and J. Pokorny: "Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm," *Vision Res.*, **15** (1975) 161-171.
- 15) D. I. A. MacLeod and R. M. Boynton: "Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance," *J. Opt. Soc. Am.*, **8** (1979) 1183-1186.
- 16) A. Chaparro, C. F. Stromeyer, G. Chen and R. E. Kronauer: "Human cones appear to adapt at low light levels: Measurements on the red-green detection mechanism," *Vision Res.*, **35** (1995) 3103-3118.

付録：L錐体経路とM錐体経路間に位相差をともなった場合の輝度メカニズム

L錐体軸, M錐体軸のみ変調させたテストグレーティングは、以下の式によって表される。

$$L(x, t) = L_m(1 + L' \sin(\omega_s x + \omega_t t)) \quad (1)$$

$$M(x, t) = M_m(1 + M' \sin(\omega_s x + \omega_t t)) \quad (2)$$

ただし、 $L(x, t)$, $M(x, t)$ は、時空間で変調されたテストグレーティングを示し、 L_m , M_m はそれぞれのグレーティングの平均輝度レベルを示す。 L' , M' は、それぞれのグレーティングのコントラストを表し、 ω_s , ω_t は、空間と時間の角速度を表す。 x は空間での水平方向での位置を示し、 t は時間を示している。

輝度メカニズムがL錐体とM錐体の信号の線形結合で

あるとすると、錐体コントラスト空間上での閾値は以下の式で表される。

$$D = aL' + bM' \quad (3)$$

ただし、 a, b は、L 錐体と M 錐体の輝度メカニズムへ入力する際のコントラストの重みである ($a, b > 0$)。また、 D は輝度メカニズムの閾値を表している。式(3)は、輝度メカニズムの閾値が、錐体コントラスト空間上では、負の傾きをもった直線で表せられることを示している。

いま、L 錐体経路と M 錐体経路に位相差 φ が存在すると、式(1)は、

$$L(x, t) = L_m(1 + L' \sin(\omega_s x + \omega_t t - \varphi)) \quad (4)$$

となる。このとき、輝度メカニズムの閾値は、

$$D^2 = (aL')^2 + (bM')^2 + 2ab \cos(\varphi) L' M' \quad (5)$$

となり、錐体コントラスト空間上で楕円となる。式(5)が示す楕円の長軸の傾きは、式(5)が2次形式なので係数行列 F の固有ベクトルの方向に一致する。

$$F = \begin{bmatrix} a^2 & ab \cos(\varphi) \\ ab \cos(\varphi) & b^2 \end{bmatrix} \quad (6)$$

$$\vec{p}_1, \vec{p}_2 = \left(\frac{a^2 - b^2 \mp \sqrt{a^4 - 2a^2b^2 + b^4 + 4a^2b^2 \cos^2(\varphi)}}{2ab \cos(\varphi)}, 1 \right) \quad (7)$$

ただし、 \vec{p}_1, \vec{p}_2 は、係数行列 F の2つの固有ベクトルを表し、 \vec{p}_1 は楕円の長軸の方向を示し、 \vec{p}_2 は楕円の短軸の方向を示している。以下の式では簡単のために L' と M' の輝度メカニズムに対する寄与率を以下の式で定義された a_i で表す。

$$a_i = \frac{a}{b} \quad (8)$$

L 軸方向の閾値と M 軸方向の閾値は、L 錐体と M 錐体経路間の位相差に依存しないので、寄与率 a_i も位相差に依存しない。したがって、求める楕円の長軸方向の傾き $Sl(\varphi, a_i)$ は、

$$Sl(\varphi, a_i) = \frac{2a_i \cos(\varphi)}{a_i^2 - 1 - \sqrt{a_i^4 - 2a_i^2 + 1 + 4a_i^2 \cos^2(\varphi)}} \quad (9)$$

となる。式(9)は、楕円の傾き Sl は、位相差 φ および寄与率 a_i の関数となることを示している。しかしながら、 $|\varphi| \leq \pi/6$ のとき、 Sl は a_i に対してほぼ線形となる。すなわち、 Sl の a_i に対しての偏導関数は最大で -0.9 ($a_i \approx 0$, $\varphi = \pi/6$) から -1.2 ($a_i \approx 1.67$, $\varphi = \pi/6$) の範囲内では変動しない。したがって、 Sl の変化は寄与率 a_i の変化とほぼ一致する。