

## L/M錐体比の評価に関する最近の心理物理学的研究 Recent psychophysical studies on estimating L/M cone ratio in the human retina

大竹 史郎\*・Carol M. Cicerone\*\*

\* 松下電器産業 生活システム研究センター 照明研究所  
〒570 大阪府守口市八雲中町3-1-1

\*\* Department of Cognitive Sciences, University of California, Irvine  
Irvine, CA 92717, U.S.A.

### 1. 背景

人間の網膜における異なる錐体 (L, M, S) の分布を決定することは、色覚の研究にとって基礎的なことである。錐体全体の分布については解剖学的手法により、摘出眼の網膜に対しての計測が行なわれてきた<sup>1,3)</sup>。S錐体については、心理物理学的手法による評価<sup>4,9)</sup>や、解剖学的手法による計測<sup>7,11)</sup>がヒトを含む霊長類に対して行なわれてきた。しかしながらL錐体とM錐体については、形態に差がないため直接的に計測できない。すべての錐体についての分布を明らかにするために、L錐体とM錐体の構成比 (以下、L/M錐体比) を何らかの手法で計測する必要がある。

このL/M錐体比を評価するため、様々な心理物理学的研究が行なわれてきた。我々の知る限りでは、DeVries<sup>12,13)</sup>が、比視感度関数の個人差が異なる錐体の相対比と関係していることを最初に示した。Rushton and Baker<sup>14)</sup>は、L錐体とM錐体の光学的濃度は、赤色光と緑色光の交照法マッチと関連すると考えて、L/M錐体比は1:3から3:1の間であると報告した。Vos and Walraven<sup>15)</sup>は、錐体密度が錐体応答のウェーバー比と関係するという仮説をもとに、錐体分光応答度とベゾルド・ブリュッケ効果のインバリエント波長とからL錐体とM錐体の密度比を推定した。彼らの報告によれば、L/M

錐体比は1.6から2.0の間である (L錐体の方が多い)。Marc and Sperling<sup>7)</sup>はbaboonを対象とした組織化学的分析をもとに、L錐体とM錐体は1:2 (L錐体のほうが少ない) ことを報告した。この結果は、Rushton and Baker<sup>14)</sup>の報告の範囲内であるが、Vos and Walraven<sup>15)</sup>の報告とは逆の傾向である。同様な手法により、Mollon and Bowmaker<sup>9)</sup>はtalapoinについては、L錐体とM錐体とはほぼ同数であることを報告した。霊長類でも種によってL/M錐体比が異なることが示唆される。

これらの研究は、人間のL/M錐体比を間接的手法で測定したものであった。近年、心理物理学的手法によりL/M錐体比をより直接的に測定する手法が開発された<sup>16-19)</sup>。以下、この手法とその適用例を説明する。

### 2. 手法

LもしくはM錐体以外の受光器の感度を抑制するような選択性順応背景のもとで、微小なフラッシュを刺激として観測者に与える。恒常法により、刺激強度と刺激に対する検知確率との関係を求める。こうして得た心理計測関数の傾きは、検知に関与した受光器の数が多ほど、急になる。検知に関与した受光器の数と検知の確率との関係を表わす数学的モデルを開発した。心理計測関数を数学モデルへ最適近似する

ためのパラメータから、検知に関与するL錐体もしくはM錐体の数を求めた。

### 3. 装置

装置は、図1に示すように3チャンネルのマクスウェル光学系を用いた。

主光路ではシャッター、モノクロメータ、NDフィルタおよびピンホール開口を通すことにより、所定の波長および強度をもつ微小フラッシュを観測者に与えた。ふたつの副光路により、干渉フィルタおよびNDフィルタとで選択性順応背景をつかった。網膜周辺部の測定では、副光路のひとつを用いて桿体を退色させる白色光を提示し、また必要に応じて外部に固視用の光源を設けた。

観測者は歯形により頭部を固定した。固視が確かであると判断したとき、手元のスイッチでシャッターを開いてフラッシュ刺激を50 msec提示させた。この制御はパーソナルコンピュータ (Apple IIe) とインターフェイスを行なっ

た。校正は放射照度計 (EG & G モデル 450) を用いた。

### 4. 手順

予備実験として、ちょうどStiles<sup>20)</sup>の行なったように背景光の強度と増分閾との関係を測定した。この結果をもとにして、L錐体からの応答をとる条件として640 nmのテスト光と500 nmの背景光を、M錐体からの応答をとるための条件として520 nmのテスト光640 nm mの背景光 (網膜周辺部での測定では460 nmの背景光を付加した) を用いることにした。背景光の強度は、テスト光の閾値を絶対閾よりも0.5対数単位上昇させる条件とした。

本実験について、観測者を10分間暗順応させた後、背景光に3分間順応させた。網膜周辺部での測定では桿体を退色させるため、背景光を与える前に4.5対数暗所視トロランドの白色光を10秒間提示した。背景光への順応後、恒常法による心理計測関数の測定を開始した。実験

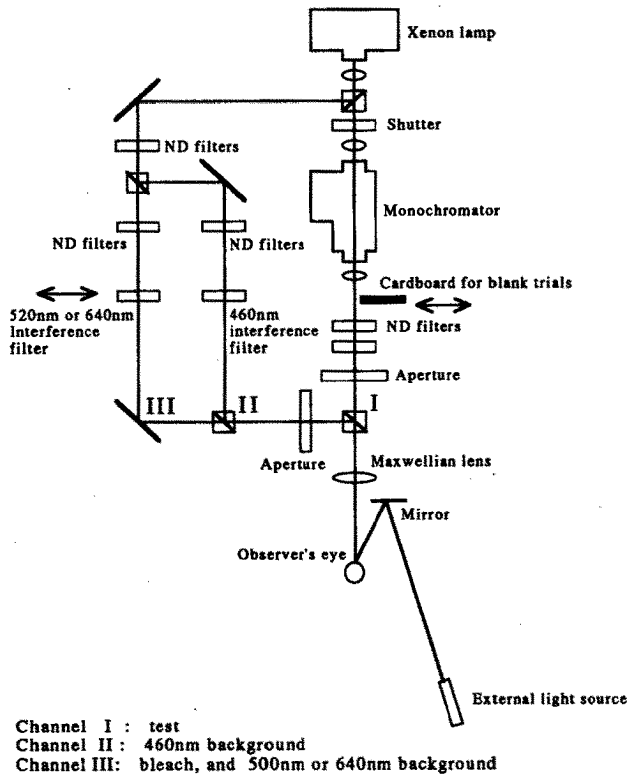


図1 実験装置

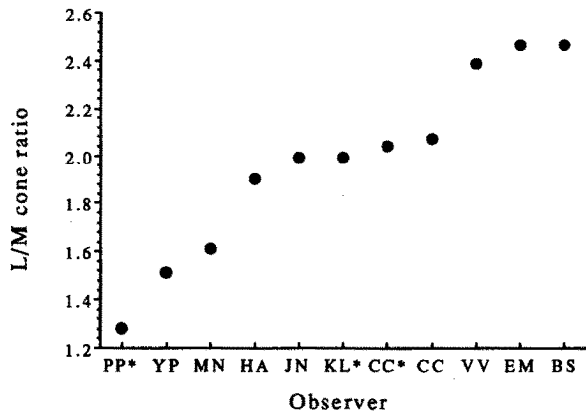


図2 中心窩におけるL/M比

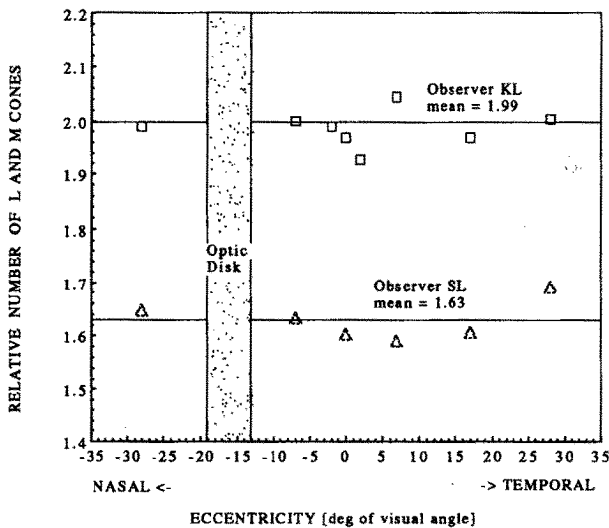


図3 様々な網膜位置でのL/M比

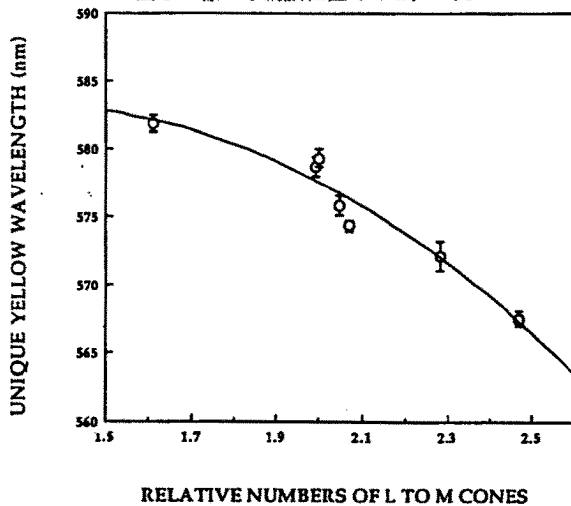


図4 中心窩におけるL/M錐体比とユニーク光波長

者はテスト光の強度をランダムに設定し、観測者はそれらのフラッシュ光の見えを評定した。評定には、「見えた」、「見えなかった」の二値応答<sup>16,17)</sup>、もしくは、0 (まったく見えなかった)、1 (たぶん見えなかった)、2 (見えたかみえないかわからなかった)、3 (たぶん見えた)、4 (確かに見えた)、5 (より明るい光が見えた)、6 (最も明るい光が見えた)の7段階評価<sup>18,19)</sup>を用いた。ひとつのテスト光強度条件に対して200回以上の応答をとった。

測定された心理計測関数に最適近似するような数学的モデルのパラメータを求めた。このモデルの詳細および心理物理学的意味については、Cicerone, Otake and Metscher<sup>18)</sup>を参照されたい。

## 5. 結果

図2に、中心窩におけるL/M錐体比の個人差を示す。L/M錐体比は1.3から2.4の間であり、だいたいL錐体がM錐体よりも2倍の密度を有しているといえる。

図3に、様々な網膜位置でのL/M錐体比の測定結果を示す。2名の観測者について、中心窩を含む鼻側28度から耳側28度までの間で、L/M錐体対比は一定であった。

図4に、中心窩におけるL/M錐体比とユニーク黄波長との関係を示す。L/M錐体比が大きい値である観測者は小さい値である観測者よりも、ユニーク黄波長が短い。

## 6. 結言

心理物理学的手法により、L錐体とM錐体の構成比を測定する手法を開発した。この手法を適用して、色

覚メカニズムに関する知見を得ることができた。今後の応用展開が期待できる。

Supported by NSF-BNS8819874 and NIH-EY08200 to CMC.

## 文 献

- 1) G. Østerberg : Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta Ophthalmologica (Suppl.)*, 6, 1-103, 1935.
- 2) C. A. Curcio, K. R. Sloan, O. Packer, A. E. Hendrickson and R. E. Kalina: Distribution of cones in human and monkey retina: individual variability and radial asymmetry. *Science*, 236, 579-582, 1987.
- 3) C. A. Curcio, K. R. Sloan, R. E. Kalina and A. E. Hendrickson: Human photoreceptor topography. *Journal of Comparative Neurology*, 292, 497-523, 1990.
- 4) D. R. Williams, D. I. A. MacLeod and M. M. Hayhoe: Punctuate sensitivity of the blue-sensitive mechanism. *Vision Research*, 21, 1357-1375, 1981.
- 5) J. A. Castano and H. G. Sperling: Sensitivity of the blue-sensitive cones across the central retina. *Vision Research*, 22, 661-673, 1982.
- 6) C. M. Cicerone: Color appearance and the cone mosaic in trichromacy and dichromacy. *Y. Ohta (ed): Color Vision Deficiencies*. Amsterdam, Kugler & Ghedini, 1-12, 1990.
- 7) R. E. Marc and H. G. Sperling: Chromatic organization of primate cones. *Science*, 196, 454-456, 1977.
- 8) F. M. deMonasterio, E. P. McCrane, J. K. Newlander and S. J. Schein: Density profile of blue-sensitive cones along the horizontal meridian of macaque retina. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 26, 289-302, 1985.
- 9) J. D. Mollon and J. K. Bowmaker: The spatial arrangement of cones in the primate fovea. *Nature*, 360, 677-679, 1992.
- 10) P. K. Ahnelt, H. Kolb and R. Pflug: Identification of a subtype of cone photoreceptor, likely to be blue-sensitive, in the human retina. *Journal of Comparative Neurology*, 255, 18-34, 1987.
- 11) C. A. Curcio, K. A. Allen, K. R. Sloan, C. L. Lerea, J. B. Hurley, I. B. Klock and A. H. Milam: Distribution and morphology of human cone photoreceptors stained with anti-blue opsin. *Journal of Comparative Neurology*, 312, 610-624, 1991.
- 12) H. L. DeVries: Luminosity curve of trichromats. *Nature*, 157, 736-737, 1946.
- 13) H. L. DeVries: The heredity of the relative numbers of red and green receptors in the human eye. *Genetica*, 24, 199-212, 1948.
- 14) W. A. H. Rushton and H. D. Baker: Red/green sensitivity in normal vision. *Vision Research*, 4, 75-85, 1964.
- 15) J. J. Vos and P. L. Walraven: On the derivation of the foveal receptor primaries. *Vision Research*, 11, 799-815, 1971.
- 16) C. M. Cicerone and J. L. Nerger: The relative numbers of long-wavelength-sensitive to middle-wavelength-sensitive cones in the human fovea centralis. *Vision Research*, 29, 115-128, 1989.
- 17) J. L. Nerger and C. M. Cicerone: The ratio of L cones to M cones in the human parafoveal retina. *Vision Research*, 32, 879-888, 1992.
- 18) C. M. Cicerone, S. Otake and B. D. Metscher: Relative number of different cone types in the human fovea centralis: detection under uncertainty. *Vision Research*, in press.
- 19) S. Otake and C. M. Cicerone: The relative number of L and M cones in the peripheral retina of the living human eye. *Vision Research*, to be published.
- 20) W. S. Stiles: Mechanism of colour vision. Academic Press, London, 1978.