

色順応刺激消失後における色の見えの時間推移

島倉 瞳*・坂田 勝亮**

* 女子美術大学大学院美術研究科

** 女子美術大学芸術学部芸術学科

(受付：2008年10月9日；受理：2009年2月20日)

Time Course of the Change in Colour Appearance after the Disappearance of Adaptation Light

Hitomi SHIMAKURA* and Katsuaki SAKATA**

* Graduate School of Art and Design, JOSHIBI University of Art and Design

** Faculty of Arts, JOSHIBI University of Art and Design

(Received 9 October 2008; Accepted 20 February 2009)

Colour appearance depends on the adaptation process which is considered to lie at the various levels from the retinal photoreceptor to the cortical higher cognitive levels. Because of the transient chemical characteristics of human photoreceptors, the pattern of the monocular chromatic after-effect after the disappearance of adaptation light was measured in both eyes in order to know the balance of the effects of photoreceptors and high-cognitive process. Most changes in the colour appearance recovered to the same state as that before adaptation as time progressed; this finding suggested the retention of colour appearance before adaptation. And the continuous changes in the after-effects from hue of green to red suggest that the opponent colour mechanism plays an important role in chromatic adaptation. Further, the hue of after-effects should be decided by the comparison of the inputs from 3 types of photoreceptors after the opponent-colour mechanism. Therefore, chromatic after-effects are caused by a high-order cortical process functions in chromatic adaptation.

1. 序 論

色光を見つけたあとに色の見えに影響を及ぼす色順応には、残効の持続時間の長短により2種類の現象の特徴が存在する。

ひとつは持続時間が数秒から数分間の短時間の現象であり、一般的に網膜残像と呼ばれる。この残効は、視野の一部分に順応色の生理的反対色が輪郭と形態をもって現れる。視野内の他の部分の色の見えには影響しないと推論されることから、網膜、外側膝状体、第一次視覚野のように網膜部位対応があり、単眼ずつ情報処理が行われる、比較的低次のレベルにおいて生起

すると推定される。そして von Kries の説に基づき視細胞の疲労に起因すると考えられている^{1,2)}が、一方で色以外の他の知覚にも影響を及ぼすため、有線領の関与も示唆されている³⁾。

これに対して色順応残効が比較的長い時間持続する効果も存在する。この現象には輪郭や形態が現れず視野全体にわたり影響もたらされることから、色の見えの変化は認識されることが多く、順応前後の測定値を比較することにより初めて判明する。継続的な色順応は、数時間から数日、数ヶ月にわたり残効が蓄積することが報告されており⁴⁻⁷⁾、これらの結果は、視細胞よりも神経系としての高次過程の順応を示し

ていると考えられる。

色順応の生起レベルに関しては不明な点が多く、単眼順応事態における残効の両眼間転移は視細胞とともに上位の処理過程の関与に起因するとの結果^{4,6,8)}、視細胞のみの関与により生起するとの結果⁹⁾が報告されている。同様に2種類の生起レベルが示されている例としては、網膜残像が挙げられる。上述のとおり一般的に低次レベルの関与により生起するといわれているが、残像の一種であるとされる McCollough 効果には方位選択性があること、長期間残効が持続すること、視野上の領域に依存しないことなどから、その生起には皮質の関与が明らかであると考えられている。以上のことから色順応は、視細胞から網膜部位対応が失われたあとの上位の処理過程までの働きに起因すると推定される。これは主に視細胞感度の低下により生じる反対色応答から、反対色性が統合された色相選択的な反応を示す過程までの関与を示していると推論できる。錐体応答拮抗型の反対色刺激に対する応答は水平細胞、双極細胞、V1 から V3 まで広範囲にわたり確認されている¹⁰⁾。一方で色相選択的な応答はマカクザルの研究において V1 で生じることが示されたが¹¹⁾、主に V4 などの高次の過程で多く記録されている。このため、網膜から V4 に情報が伝達されるにしたがい、反対色性をもつ情報の処理から日常的に体験する色の見えに近い、色相選択性の処理に推移すると思われる。このように処理情報が移行する中で、どの過程において色順応が生じるのかについては、未だ十分に明らかにされていない。

色順応残効の時間特性は上述したとおり現象的な差異を生じさせるが、このことだけではメカニズムに関する解明には至らなかった。それは順応条件の違いによる残効の蓄積過程についての報告⁴⁻⁶⁾はみられるが、残効の持続あるいは消失過程に関する報告¹⁾が少ないことが原因の一端であると考えられる。従来多く行われた色光への短時間順応実験と近年増えつつある長期間順応実験の共通点は、色順応による色みの変化の増減を順応の有無に対する指標とした点

である。しかし順応自体は弱くとも残効が長時間続くことが考えられ、残効の持続時間の長短により色順応の強度を測定できると推論される。これは残効の色相が一定でない場合の順応強度を比較する際にも適しており、被験者や実験環境により残効の色相が異なる等、条件によって多様な測定結果が生じる色順応の生起過程よりも、残効の継続による時間特性を測ることにより、刺激条件に依存しない順応強度を得ることが可能であるといえる。したがって順応過程のみでなく、順応刺激消失後の時間経過による残効量の変化についての検討が必要であると考えられる。上述の通り、長期間順応の効果や短時間の色順応残効の推移は数多く報告⁵⁻⁸⁾されていることから、本研究では単眼での長時間の色順応後に、両眼を光の入力のない状態に保たせることにより、色順応終了から測定までの時間経過による両眼の残効の変化が測定された。これにより長時間の継時順応による残効の時間特性を検討するとともに、視覚システム内の色順応の生起レベルを推定した。

2. 実 験

2.1 目的

色順応および順応刺激消失後の残効の変化を測定し、視細胞の疲労のみにより色順応残効が生じる可能性を検討した。

2.2 方法

2.2.1 被験者

被験者は石原式色覚検査により、色覚正常と認められた 20 歳代の女性 7 名であり、うち 5 名は 1 回、2 名は同じ実験に 4 回従事した。さらにそのうちの 1 名は、測定結果への桿体の影響の確認実験に従事した。本実験は色覚検査を含めた実験内容および原理等についての十分な説明ののち、参加者の自発的な協力のうえでヘルシンキ宣言に則り行われた。

2.2.2 装置

PC で駆動される モニタ (Nanao FlexScan T561. 1024 pixel×768 pixel 120 Hz) 上に刺激が提示され、暗順応中は暗黒状態を保持するため

にモニタからの刺激光が完全に消えるよう操作された。被験者の頭部は顎載せ台によって位置を固定され、両眼間隔壁と直径2mmの人工瞳孔が用いられた。全ての機器は暗室内に設置された。

2.2.3 順応刺激

予備実験において1分から徐々に順応時間が延長され、本実験条件下で単眼順応による非順応眼の色の見えの変化を測定するために要する時間が確認された。順応の有無は、本実験条件の順応点（便宜的にモニタの白色点を使用）を始点として、色順応前の調整値の $L/(L+M)$ 、 $S/(L+M)$ 色度点との距離と、色順応後の距離との間で一元配置の分散分析を行うことにより求められた。その結果、本実験における最適な色順応時間は20分間であることが確認された ($F=(1,22)$, $p<.01$)。また予め被験者の単眼ごとの色の見え方の差異を確認するため、15分間以上の暗順応後に得られた左右眼の色の見えの測定値に対して一元配置の分散分析を行った結果、有意差が認められなかったことから ($F=(1,22)$, $p>.10$)、利き眼が非順応眼とされた。被験者の利き眼は、奥行きのある2つのターゲットを両眼視により観察させ、両者が重なるよう調整させることにより判別された。順応刺激は1種類であり、CIE1931色度座標が(0.291, 0.606)の均一緑色光 (123 cd/m^2) がモニタ全面（視角47度×62度）に提示された。色順応刺激の消失時にはモニタの電源が消され、ほぼ完全に暗黒の状態が保たれた。

2.2.4 テスト刺激

知覚的に明瞭であり、順応効果が測定範囲内になるよう設定された赤色光と緑色光の輝度を変化させ、この2色の間に存在する実験者により予め決められた黄色光との間で交照法を行うことにより、これらの3色がほぼ被験者の主観的等輝度に調整された。交照法に用いられた刺激は57種類であり、この中から被験者により同じ明るさに見える赤色光と緑色光が選択された。この2種の色光間を80段階で色相が変化する、視角約2度の円形のテスト刺激系列が設

定された。また先行研究により示唆された⁵⁾、色順応残効の色相に対する順応刺激とテスト刺激間の輝度コントラストの影響を検討するため、残効量の測定には1976 UCS $u'v'$ 色度が等しく、輝度が異なる3種類のテスト刺激系列が用いられた。1種類の順応刺激に対して、3種類の輝度レベルのテスト刺激系列が用いられたことは、順応刺激とテスト刺激間で3種類の輝度コントラスト (Michelson Contrast) が生じるよう設定されたことを示す。ただしテスト刺激の輝度は交照法の結果を基に決定されたため、これらのコントラストは被験者間において多少の差が生じた。このとき順応刺激の輝度条件を変化させたならば、von Kriesの係数則から予測される残効量が異なり、順応により現れた残効が三錐体の感度変化に起因するのか、視細胞のみならず上位の処理過程の関与を反映しているのかを判断することができない。このため本研究では順応刺激の輝度を一定として、テスト刺激のみを3種類設定した。

2.3 測定方法

先行研究において、単眼順応後に順応眼で測定された残効は単眼性過程と両眼性過程の両者の関与により生起し、非順応眼で測定された残効は両眼性過程のみに規定されることが報告されている¹²⁾。したがって本実験においても単眼順応時の順応眼の残効は視細胞とともに高次過程の順応を反映すると仮定し、両者で生じる順応を分離するために両眼隔壁法を用いた。視細胞の疲労と上位の処理過程の順応を含む結果が測定されるであろう順応眼と、視細胞は疲労せず、上位の処理過程で生じた順応のみが表れるであろう非順応眼の残効量を個々に測定することにより、測定眼に依存しない高次過程の働きが明らかになると考えられた。

順応の際、非順応眼は色や光を知覚しないよう閉眼して遮光紙で覆われたうえ、眼帯により固定された。被験者は黄色という色カテゴリに関係なく、赤みと緑みの両方を感じない色にテスト刺激を調整するよう教示された。

2.4 手続き

図1に本実験の手順を示す。順応前に実験者の指示の下、テスト刺激の調整練習が行われた。被験者には15分以上の暗順応状態(a)を保持させたのち、暗黒背景上に提示されたテスト刺激をすばやくかつ正確に左右眼12回ずつ赤みも緑みも感じない色に調整させた。測定結果の平均値が各被験者の色順応前の色の見えとされ、残効量を算出する際の基準とされた。この試行により生じるテスト刺激の残像の影響に配慮し、被験者の疲労回復も兼ねて暗黒内での10分以上の無刺激状態(b)での休憩ののち、色順応実験が開始された。テスト刺激による残効量の測定は、順応光による20分間の色順応(c)、15秒間のISI(Inter Stimulus Interval)(d)を経て行われた。ISIは残像の影響を最小にすることで、急激に推移する反応の変化を避けるために設けられた。1回の色順応(20分間)ごとに非順応眼の残効量が12回測定され(e)、引き続き順応刺激を観察した順応眼の残効量の測定も12回行われた(f)。テスト刺激による12回の測定には、上昇・下降系列と3種類の輝度の組み合わせが含まれ、これらがランダムに提示された。20分間の緑色光への順応と15秒間のISI、および左右眼の12回ずつの測定を1セッションとし、これが6回繰り返された。1セッションの測定には約5分間を要し、合計120分間の順応の推移が測定された。

6セッションの色順応残効の測定ののち、暗黒の無刺激状態においても同様の測定が継続された。これは順応光が消失した後の暗黒状態の

中、左右眼で各12回の測定を10セッション繰り返すものであり、合計95分間の色順応残効の変化が測定された。5分間の色光順応ののち5分間の暗順応を行うことにより、8割から10割程度順応から回復するとの報告⁶⁾があることから、色順応が網膜の視細胞のみで生じると仮定するならば、順応終了直後の極めて短い間に残効量が著しく減少すると考えられる。したがって残効量は刺激が消えたあとの短時間に大きく変化することが推定される。そこで1回目の残効の測定は色順応刺激が消去された5分後、2回目からは10分間隔とした。

また長期的な順応の影響を知るため、先に述べたとおり2名の被験者には同じ実験が3日に1度、合計4回継続して繰り返された。

3. 結果

色順応の時間推移は、被験者による違いが大きいことから、本研究では個体間ではなく個体内比較を中心にして検討が行われた。

3.1 錐体感度

色順応前後と、色順応後の無刺激状態における見えはStockmanらにより提案された錐体感度¹³⁾により表され、 $L/(L+M)$, $S/(L+M)$ の色度座標上¹⁴⁾のr座標値($L/(L+M)$)の差が残効量とされた。色順応の生起過程を明らかにするため、ここでは錐体応答を仮定して構築された色度座標を用いて、色順応残効と錐体応答との線形対応が検討された。

全被験者の色順応時の20分間ごとの調整値の変化を分散分析した結果、順応時間の経過と

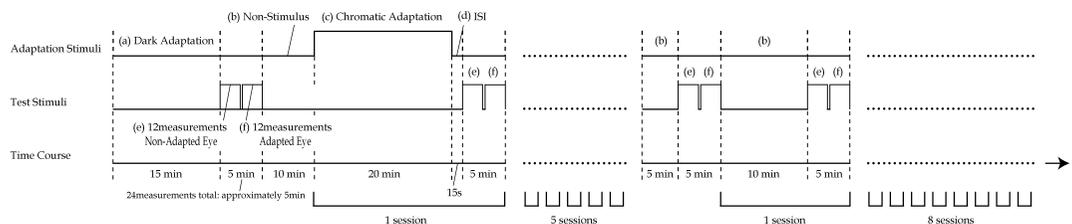


図1 実験の手順を示すブロック図

図中のアルファベットは、a; 15分以上の暗順応状態, b; 無刺激状態, c; 20分間の色順応, d; 15秒間のISI, e; 非順応眼の残効量の測定, f; 順応眼の残効量の測定を示す。

ともに残効量が増加したことが確認されたことから ($F=(5, 66), p<.01$), 時間に応じて順応が進み, 残効が蓄積されることが示された. また被験者 γ とは非順応眼の残効量が順応眼の残効量を上回る傾向が示されたが ($\gamma; F=(1, 30), p<.05, \zeta; F=(1, 30), p<.01$), 残りの 5 名は順応刺激とテスト刺激の輝度コントラストに関わらず順応眼の残効量が非順応眼の残効量を上回った (色順応時; $F=(1, 142), p<.01$), 無刺激状態; $F=(1, 238), p<.01$). 残効量に対してコントラストの影響がみられなかったことから ($F=(2, 69), p>.10$), 低中高輝度の 3 種類のテスト刺激により測定された結果は合わせて集計された.

3.2 順応の時間推移

色順応時と無刺激状態の残効の時間推移が全 7 名の被験者ごとに分析された結果は, 大きく分けて 2 つのタイプに分かれた. この例を以下に示す.

単眼の緑色光への順応時間と両眼の無刺激状態の経過に対する, 被験者 α の単眼ごとの残効量の推移を図 2 に示す. 横軸は色光 (120 分間)・無刺激状態 (95 分間) への順応時間 (分), 縦軸は残効量とその標準偏差である. シンボルは順応眼 (●○) と非順応眼 (■□) の違い, 色の違いは色順応時 (●■) と無刺激状態 (○□) を表している. 順応眼・非順応眼と色順応時・無刺激状態において生じた残効間で二元配置の分散分析を行った結果, 両眼の残効間に主効果が認められ, 順応眼の残効量が非順応眼を上回った ($F=(1, 380), p<.01$). また色順応時・無刺激状態での残効間にも主効果がみられ, 色順応時の残効量は両眼ともに無刺激状態の残効量を上回った ($F=(1, 382), p<.01$). さらに両要因には交互作用がみられ, 色順応時には順応眼の残効量が非順応眼のそれを大きく上回ったが, 無刺激状態では順応眼の残効と非順応眼の残効の差は大きく減少した ($F=(1, 380), p<.01$).

この交互作用の内容をさらに詳細に分析するため, 順応眼・非順応眼と時間の経過による測

定回数の増加にともない変化した残効量間で二元配置の分散分析を行った結果, 色順応時には順応眼と非順応眼の残効に主効果がみられ ($F=(1, 142), p<.01$), 順応時間の経過により残効量も変化し ($F=(5, 142), p<.01$), 両者間に交互作用もみられた ($F=(5, 142), p<.01$). 無刺激状態においても順応眼と非順応眼の主効果が確認され ($F=(1, 238), p<.01$), 時間の経過にしたがい残効量は変化し ($F=(9, 238), p<.01$), 両者間には交互作用がみられた ($F=(9, 238), p<.01$). これは順応眼で生じた残効量の減少に対して非順応眼の残効量は増加し, 緑色光順応にも関わらず赤色相方向へ調整値が継続的に変化したことを示している.

単眼順応とその後の無刺激状態の経過における, 被験者 β の両眼の残効の推移を図 3 に示

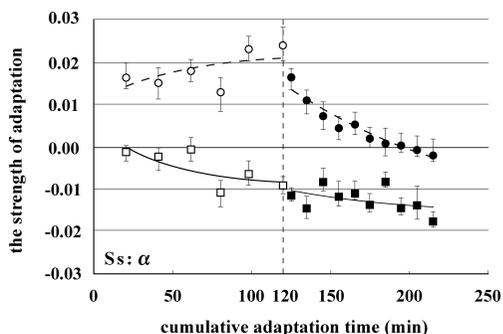


図 2 順応時間・無刺激状態の経過による順応眼・非順応眼で生じた残効量の推移 (被験者 α)
横軸は順応時間 (分) を示す. ○□; 120 分間の色順応, ●■; 95 分間の無刺激状態, ○●; 順応眼, □■; 非順応眼の結果, 縦軸は残効量 (+ は緑色相, - は赤色相方向への調整値の変化を表す) を示している. 残効量は調整結果どうしの MacLeod-Boynton 座標系の r 座標値 ($L/(L+M)$) の差により定義された. 各シンボルは左右眼で 12 回ずつ測定された残効量の平均値である. 図中に標準偏差 (SD; Standard Deviation) を示す. 順応眼には正残効, 非順応眼には負残効が現れ, 色順応により順応眼の測定値は緑順応光の色相へ, 非順応眼の測定値は赤色相に変化した ($p<.01$). 無刺激状態により, 順応眼は色順応前の暗順応点を通り越して赤色相へ, 非順応眼はさらに赤色相へと連続的に測定値が変化した ($p<.01$).

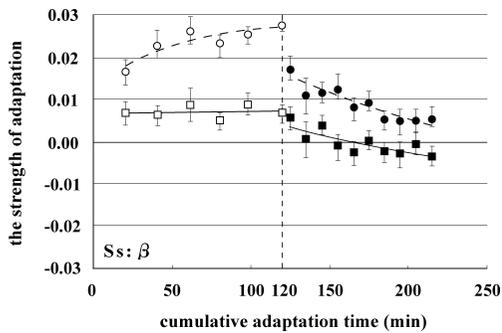


図3 順応時間・無刺激状態の経過による順応眼・非順応眼の残効の推移（被験者β）

横軸・縦軸・シンボルは図2と同様である。色順応により順応眼・非順応眼ともに正残効が現れ ($p < .01$)、無刺激状態において順応眼は色順応前の見えに戻る傾向がみられたが、調整値が緑色相に変化していた非順応眼は、色順応前の見えである暗順応点を通り越して赤色相へと連続的に変化した ($p < .01$)。

す。被験者αと同様に順応眼・非順応眼と色順応時・無刺激状態における残効量間で二元配置の分散分析を行った結果、順応眼・非順応眼、色順応時・無刺激状態の両要因において主効果が認められた。順応眼・非順応眼の要因では順応眼の残効量が非順応眼を上回り ($F = (1, 380), p < .01$)、色順応時・無刺激状態の残効間の要因では色順応時の残効量が無刺激状態における残効量を上回った ($F = (1, 382), p < .01$)。

また順応時間の経過にしたがい両眼ともに順応時には残効が増加し、無刺激状態での残効は減少したが、両要因には交互作用がみられた ($F = (1, 380), p < .01$)。色順応時、無刺激状態ともに順応眼の方が時間の経過にともなう残効量の増減が大きかった。順応眼・非順応眼と時間の経過にともない変化した残効量間で分散分析を行った結果、色順応時には順応眼と非順応眼の主効果がみられ ($F = (1, 142), p < .01$)、順応時間の経過により残効量は変化し ($F = (5, 142), p < .01$)、両者に交互作用の傾向もみられた ($F = (5, 142), p < .02$)。無刺激状態においても順応眼と非順応眼の主効果がみられ ($F = (1, 238), p < .01$)、順応時間の経過により残効量も変化し

たが ($F = (9, 238), p < .01$)、両者に交互作用はみられなかった ($F = (9, 238), p > .10$)。

これら2名以外の5名の被験者の結果は、いずれも被験者βと類似した傾向を示した。

3.3 色の見えの変化

順応眼では順応刺激と同じ緑色相方向へと調整値が変化する正残効が全被験者の測定結果より示された ($F = (1, 142), p < .01$)。

被験者αの非順応眼において、色順応前後の色の見えの測定値間で一元配置の分散分析を行った結果、緑色光順応により残効は赤色相方向へと変化した ($F = (1, 142), p < .01$)。これをここでは負残効とする。さらに120分間の色順応時の色の見えの測定値と95分間の無刺激状態の色の見えの測定値間における分散分析の結果には有意差がみられ ($F = (1, 142), p < .01$)、色順応前と無刺激状態おける残効にも有意な差が認められた ($F = (1, 130), p < .01$)。このことは刺激の提示終了により残効量に変化が生じたこと、無刺激状態が保持されることにより順応からの回復のみならず、実験前の暗順応点を通り越して赤色相方向へとさらに変化したことを示している。

一方被験者βの非順応眼において、色順応前後のテスト刺激の調整値の差異を一元配置の分散分析により検討した結果、緑色光順応により非順応眼の測定値は緑色相方向へと変化したことが示された ($F = (1, 142), p < .01$)。また120分間の色順応時の色の見えの測定値と95分間の無刺激状態の色の見えの測定値間で分散分析を行った結果には有意差がみられたが ($F = (1, 190), p < .01$)、色順応前と無刺激状態おける残効には有意な差が認められなかった ($F = (1, 130), p > .10$)。これは被験者αの結果と同様、刺激の提示終了により残効量に変化が生じたことを示しているが、無刺激状態が保持されたことにより順応前の色の見えとの差がみられなくなったことを示している。

この2名の被験者以外の5名の結果を以下に示す。全員順応眼の測定結果からは、緑色光への順応時間の経過にともないテスト刺激の調整

値の色度が順応刺激の色度に近づく正残効が現れた。非順応眼においては被験者5名とも、緑色光への順応に対して正残効が増加したが、このうち2名の測定結果からは時間の経過とともに赤色相方向へ変化する、負残効が現れた。無刺激状態において順応眼を測定した結果、1名は色順応前の状態に戻りきらず、残り4名は色順応により緑色相に変化していた調整値が色順応前の見えを通り越し、さらに赤色相方向へと変化した。また無刺激状態における非順応眼の測定の結果、1名は被験者 α と同様にテスト刺激の調整量が赤色相方向へと進んだ。残りの4名は色順応前の状態への回復傾向を示し、このうち2名は被験者 β の結果と同様に順応前の暗順応点を通り越し、赤色相へと変化した。

また順応眼の残効量と非順応眼の残効量間で相関分析を行った結果、多くの被験者において正の相関がみられたが（被験者 α ; $r^2=0.37$, 被験者 β ; $r^2=0.82$, 被験者 γ ; $r^2=0.65$, 被験者 ζ ; $r^2=0.71$, 被験者 η ; $r^2=0.59$ ）、一部の被験者においては相関がみられなかった（被験者 δ ; $r^2=0.18$, 被験者 ϵ ; $r^2=0.05$ ）。このうち被験者 β と被験者 ζ の結果を図に示す（図4, 図5）。

さらに色順応、順応後の無刺激状態における順応眼の残効量から非順応眼の残効量を減じた値を、時間経過ごとに全被験者において求めた。このうち被験者 α と β の2名分の結果を図6, 図7に示す。単眼の色光順応時には両眼の残効量の差は増大するが、両眼が無刺激状態になることにより両者の差が減少することが明らかにされた。

3.4 長期間の順応蓄積

7名中2名の被験者においては、同一の実験が2日間隔で4回行われた。両被験者の4回ずつの結果について1回ずつ一元配置の分散分析を行った結果、各回とも順応時間の経過とともに両眼の残効量が増加し（ $F=(5, 66)$, $p<.01$ ）、順応眼の残効量が非順応眼の残効量を上回ったことが確認された（色順応時, $F=(1, 142)$, $p<.01$, 無刺激状態, $F=(1, 238)$, $p<.01$ ）。

被験者2名のうちの被験者 β による、実験開

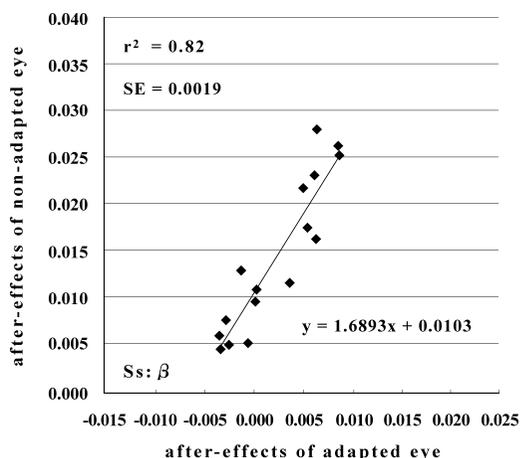


図4 順応眼の残効量と非順応眼の残効量との相関（被験者 β ）

横軸は順応眼の残効量、縦軸は非順応眼の残効量である。残効量は両者ともに MacLeod-Boynton 座標系の r 座標値 $(L/(L+M))$ の差により定義された。図中に標準誤差 (SE; Standard Error), 回帰式, 決定係数を示す。両者には正の相関がみられた ($r^2=0.82$)。

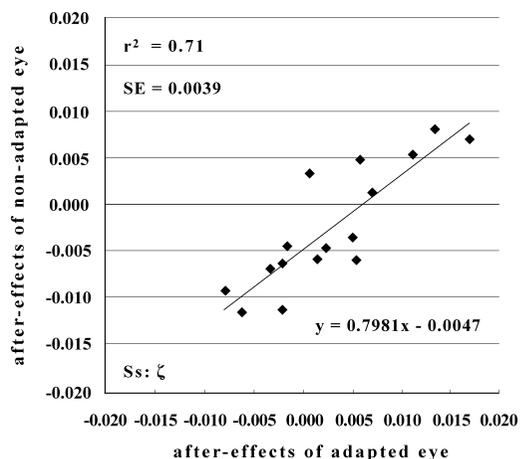


図5 順応眼の残効量と非順応眼の残効量との相関（被験者 ζ ）

横軸・縦軸・シンボル・標準誤差・回帰式・決定係数等は図5と同様である。両者には正の相関がみられた ($r^2=0.71$)。

始時の暗順応後における両眼の見えの測定値と2回目以降の3回の暗順応の測定値との差の推移を示す（図8）。横軸は順応回数、縦軸は1回目の暗順応後の調整値を指標とし、各実験の

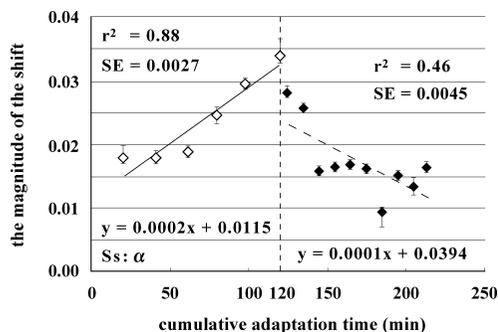


図6 順応眼の残効量と非順応眼の残効量の差分の推移 (被験者 α)
 横軸は時間経過, 縦軸は色順応と順応後の無刺激状態において順応眼の残効量から非順応眼の残効量を減じた値である. 残効量は MacLeod-Boynton 座標系の r 座標値 ($L/(L+M)$) の差により定義された. ◊ は色順応時, ◆ は無刺激状態の結果を示している. 図中に SD, SE, 回帰式, 決定係数を示す. 色順応時には順応眼と非順応眼との残効量の差は増大するが, 無刺激状態ではその差は減少した.

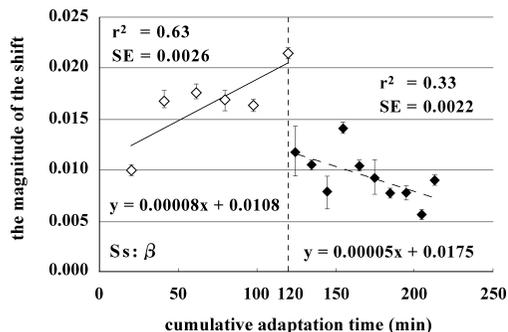


図7 順応眼の残効量と非順応眼の残効量の差分の推移 (被験者 β)
 横軸・縦軸・標準偏差・標準誤差・回帰式・決定係数は図7と同様である. 色順応時に残効量の差は増大し, 無刺激状態においてその差は減少した.

色順応前に行われた3回の暗順応後の調整値との差を示している. 色順応前後の $L/(L+M)$, $S/(L+M)$ の色度座標上¹⁴⁾の r 座標値 ($L/(L+M)$) の差を残効量として, 被験者ごとに順応眼・非順応眼と実験回数間で二元配置の分散分析を行った結果, いずれの被験者においても色順応前の測定値と比較して, 順応眼と非順応眼

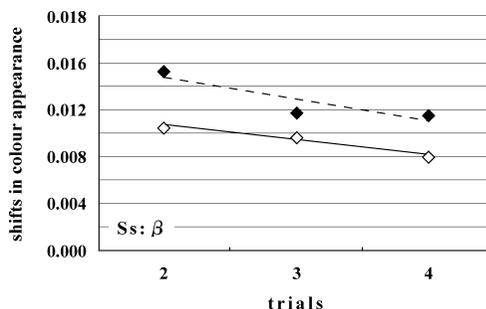


図8 同一実験の継続による非順応眼の暗順応点の推移 (被験者 β)
 横軸は順応回数, 縦軸は1回目の暗順応時の見えを指標として算出した, 3回の色順応前の暗順応時の見えとの差である. 実験回数が増えるごとに1回目の見えとの差が減少し, 色順応前の色の見えに近づいた.

の色の見えには差がみられたが ($F=(1, 70)$, $p<.01$), 実験の繰り返しによる主効果に有意な差は認められなかった ($F=(2, 70)$, $p>.10$). 一方色順応により生じた順応眼と非順応眼の残効量と測定の繰り返しとの間で二元配置の分散分析を行った結果, 順応眼と非順応眼の違いによる主効果は有意であり ($F=(3, 190)$, $p<.01$), 非順応眼よりも順応眼の残効量が多いことが示された. また実験回数の主効果も有意であったが ($F=(1, 190)$, $p<.01$), 残効量は測定回数を追うごとに変化したため一貫した傾向はみられなかった. 無刺激状態においても繰り返しによる主効果が認められ, 非順応眼よりも順応眼の残効量が多く ($F=(3, 958)$, $p<.01$), 実験回数の主効果は有意であったが ($F=(3, 958)$, $p<.01$), 試行回数を重ねても残効量は一貫して増減しなかった.

3.5 非順応眼の暗順応保持による影響

本実験結果における桿体の影響がどの程度のものであったのかを確認するため, 同一条件を用いて色の見えの測定が行われた (被験者 η). 暗順応後の残効量の測定値と, 観察距離約6cmに提示された3cm×3cmの白色光 (約300 cd/m²) に順応させた後の残効量の測定値とが比較された (図9). 横軸は $L/(L+M)$, 縦軸は $S/(L+M)$ であり, シンボルの色は暗順応条件と

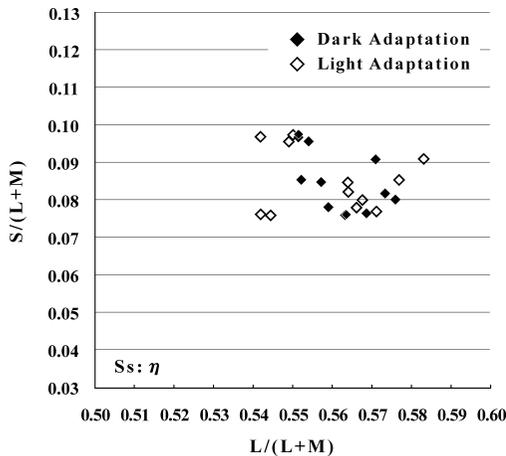


図9 暗順応後と明順応後の色の見え (被験者 η)
 横軸は $L/(L+M)$, 縦軸は $S/(L+M)$ であり, シンボルの色は暗順応と明順応の差異を表す (◆; 暗順応, ◇; 明順応). 両順応条件による色の見えに差はなく ($F=(1, 22), p>.10$), 桿体の影響はほとんど認められなかった ($p>.10$).

明順応条件の差異を表す (◆; 暗順応, ◇; 明順応). 結果として暗順応, 明順応間に見えの差がないことが示された ($F=(1, 22), p>.10$).

また非順応眼を常に明順応させた状態で, 本実験と同様の方法により, 残効の転移の有無が測定された. 緑色光順応前後の測定値間で一元配置の分散分析を行った結果, 両者に差がみられた ($F=(1, 190), p<.01$). このことは桿体を抑制するよう単眼を明順応させた場合においても, 他眼を緑色光順応させたことにより, 残効の両眼間転移が生じることを示していると考えられる. このとき転移した残効量と, 単眼を暗順応, 他眼を緑色光順応させたときの非順応眼に現れた残効量間で一元配置の分散分析を行った. この結果からは両者に差がある傾向はみられたが ($F=(1, 358), p<.05$), 両条件間に明瞭な有意差はみられなかった (図10). 横軸は $L/(L+M)$, 縦軸は $S/(L+M)$ であり, シンボルの違いは非順応眼の暗順応後 (●○), 明順応後 (■□) の測定値であり, 色の違いは緑色光順応前の測定値 (●■) と順応後の測定値 (○□) を表す. 他眼を緑色光順応させた場合, 非順応眼を暗順応状態に保った後と比較して, 明順応状態を維持した

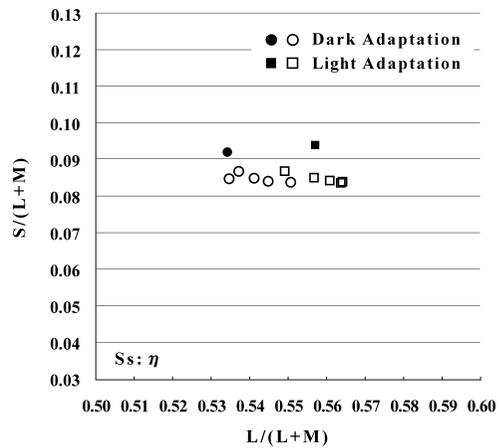


図10 緑色光順応中の単眼の暗順応と明順応による残効の比較 (被験者 η)

横軸は $L/(L+M)$, 縦軸は $S/(L+M)$ である. シンボルの色は単眼の緑色光順応前の非順応眼の測定値 (●■), 緑色光順応後の測定値 (○□) であり, シンボルの違いは単眼の色光順応中に暗順応を行った非順応眼 (●○) と明順応を行った非順応眼 (■□) の測定値を表す. 暗順応後の残効量と明順応時の残効との間には傾向がみられたが, 明瞭な差は認められなかった ($p<.05$).

後においても非順応眼の残効の測定値に明瞭な差がみられなかったことは, 非順応眼が暗順応状態・明順応状態のいずれを保った場合においても, 残効の転移に及ぼす影響が少ないことを示している.

4. 考 察

実験の結果, 順応時間の経過とともに残効量に変化したことから, これまでの知見と同様, 順応時間が刺激強度となったことが確認された.

4.1 非順応眼の暗順応保持による影響

本実験において単眼順応中の非順応眼は, 遮光紙で覆われ暗黒状態が保持された. このことから, 非順応眼では暗順応が進行していたことが推定され, 実験結果に桿体の影響が混入している可能性がある. 色知覚に対する桿体の影響に関しては近年多くの報告¹⁵⁻¹⁹⁾があり, 暗順応状態の非順応眼において色の見えが影響を受けることが予想され, 桿体の働きにより色の見え

が長時間にわたり色相的に変化し続けた可能性もある。そこで3つの実験による検証の結果、本実験において桿体の影響が非常に小さいことが確認された。

色順応残効に桿体が大きな影響を及ぼさなかった要因については、2つの点が考えられる。ひとつはテスト刺激の大きさが2度弱であり、中心窩の無桿体の領域が用いられていること、またテスト刺激の輝度が $76 \text{ cd/m}^2 \sim 18 \text{ cd/m}^2$ であり、先行研究と比較してきわめて明るかったことが考えられる。上記の理由より、ここでは桿体の影響は排除できないまでも無視し得る程度にまで減少していたと考えた。

4.2 実験結果の個体差の要因

色順応前の各被験者の色の見えを求めるために行われた15分間の暗順応後の測定結果から、色順応を行う以前の赤みも緑みも感じない点が被験者によって異なり、色相差も生じることが示された。色の見えの個体差に関しては、これまで錐体分布が必ずしも色の見えを規定しないこと⁶⁾や錐体の分布比がユニークイエローの見えに参与しないこと²⁰⁾が示されている。さらに錐体の視物質は複数の種類存在することから、錐体分布ではなく錐体感度の個体差が色の見えに影響を及ぼしていることが予想されている²¹⁾。しかし左右眼において同一の遺伝子から生成される視物質が異なるとは考えづらいことから、視細胞の化学的な変化が本研究における時間的な特性に大きな影響を生じさせる可能性は非常に少ないと推論できる。しかし色順応による色の見えの変化傾向は被験者の違いに関わらず共通しており、時間の経過にしたがい順応眼の残効量は増加した。このことは時間が順応強度としての役割を果たしたといえ、これが非順応眼の残効量の増加にも影響を及ぼしたと考えられる。

4.3 残効の両眼間転移に関する分析

全被験者の色順応後の順応眼の調整値が順応光と同色相方向に変化したことは、見えの変化が順応刺激に直接曝露されたことに起因すると考えられる。一方、刺激に直接曝露されない非

順応眼においても色の見えに変化がみられたことは残効に両眼間転移が生じたことを表しており、V1までに発見されている眼優位コラムがV2以降には見出されず、網膜部位対応がみられないことから、V2以降の高次過程の関与を示していると考えられる。

近年の研究ではV4に単眼性の応答を示すニューロンが存在するとの報告もある²²⁾が、一方で両眼対応に反応するニューロン²³⁾や、両眼融合のためのディスパリティ検出²⁴⁾、視野闘争に関するニューロン²⁵⁾もV4に存在することが明らかにされている。このことは、少なくともV4において両眼融合の結果が反映されている可能性が十分にあることを示していると考えられる。

V1からLGNまではフィードバック経路が存在していることが知られている²⁶⁾ことから、高次過程を介在せずに残効が反対眼に現れた可能性がある。しかしこのフィードバックは高速で処理量が多く、マグノ経路の情報処理と似たtransientな性質を示すことが報告されている²⁷⁾ため、色順応のような長期的に持続する現象の情報処理に直接関わる可能性は低いと考えられる。これらの検討により、本研究で示された両眼間の転移はV4以上の高次処理に起因し、順応残効の両眼間転移は視覚における高次過程の関与を強く示唆するものと推論できる。そして今回現れた結果は、順応眼からの入力により両眼性のメカニズムが順応したことによると考えられる。

4.4 順応眼と非順応眼の残効量の差分の分析

順応眼の残効は網膜上の視細胞の感度低下に加え、非順応眼にみられた視細胞より上位の過程における両眼性の順応にも起因すると捉えることができ、両者の影響が加算的であることを強く示している。これは色順応後の順応眼の残効が非順応眼の残効量を上回ったことからも支持され、先行研究による¹²⁾報告と一致する。両眼間には現象的な交互作用が考えられることから、両者が単純な線形加算であるとは考えづらい。少なくとも何らかの重み付けを必要とする

可能性は大きい、順応眼と非順応眼の残効量の差が視細胞の順応のみを抽出する手掛かりになる可能性も十分に考えられる。

そこで両眼間の残効の差分を分析した結果、色順応時には両眼の残効量の差が時間経過にしたがって増大し、無刺激状態では両者の差が減少する傾向が得られた。順応眼、非順応眼の両者の測定結果に両眼性過程の処理が影響しているならば、この両眼の残効量の差は単眼性の処理を反映していると考えられる。すなわち単眼性の残効は順応時間の経過にともない120分間までは増大し続けるが、順応刺激の消失により減少していくことがわかる。この増大と減少の勾配は被験者によって異なり、前者が後者に対して大きい者（被験者 $\alpha, \gamma, \varepsilon$ ）、逆に無刺激状態での減少が大きい者（被験者 δ, η ）、両者ともほぼ同じ者（被験者 β, ζ ）に分かれた。視細胞の疲労による感度低下がこの両者の差に影響を及ぼしているならば、この勾配の差異は同一の視物質によって生じていることとなり、このような個体差が視物質の疲労に起因しているとは考えにくい。むしろこれら勾配の個体差は、差分のベースとなっている高次過程において生じた残効に起因すると考えた方が理解しやすい。

4.5 色順応による色の見え

順応眼の緑色光順応により、非順応眼の測定値は被験者によって緑色相に変化する正残効だけでなく、赤色光に対する感度が低下する負残効が現れた。順応色と反対色相の残効が現れた例としては、順応眼のみの測定結果^{1,5)}、もしくは非順応眼のみの測定結果^{4,8)}が報告されている。これらの実験からは正残効・負残効のいずれか一方のみが現れたことが示されているが、本実験のように1名の被験者の両眼の測定結果から両色相が現れた例は報告されていない。この結果が視細胞のみに起因するならば、順応光を観察していない非順応眼の反対色過程は働かないと考えられることから、順応眼における処理が視細胞より上位の過程での処理結果に直接反映されるため、非順応眼の測定結果はそのフィードバックの現れに過ぎない。したがって

両眼ともに同色相の残効が現れると考えられる。しかし本研究結果では順応眼と非順応眼に反対色相の残効が生じており、この残効は視細胞の働きにのみ依存していないことが推定できる。

順応により生じた残効が1回目の測定において順応刺激と同色相に変化し、順応時間の経過にともない反対色相まで連続的に変化した。残効の時間特性にこのようなデータが現れたことは、色順応の生起メカニズムが反対色過程と密接な関わりをもつことを示唆している。この点においても、色順応の生起を三錐体の感度変化のみで考えるよりは、むしろ視細胞以降のメカニズムを仮定するほうが結果を理解しやすいといえる。すなわちこれまでに反対色応答が報告されている双極細胞などの視細胞以降の過程から、色相選択的反応が報告されているV4以前の過程までの間の処理過程が色順応に関与していると推論され、ここでの処理により両眼間で残効の色相が逆転した被験者が存在したと考えられる。

4.6 無刺激状態における色の見え

無刺激状態における色の見えに関しては、3つの可能性が事前に予想された。ひとつは刺激を受けないことからそれまでに生じた残効が保持されるとの結果、ひとつは実験前の暗順応時と同様の色の見えに回復するとの結果、そして最後のひとつは順応すべき光がないため秩序のみられない変化が生じるとの結果である。本研究では無刺激状態において被験者 α と δ を除き、両眼ともに色の見えが実験前の暗順応点に戻る傾向がみられ、さらに非順応眼では被験者 γ と ε を除き、暗順応点を通過して反対色相に変化した。無刺激状態の継続により、順応光に曝露されていない非順応眼の測定値が暗順応点を通過して反対色相に見えが変化した結果からも反対色過程の関与が強く示唆されたため、色順応の生起が視細胞より上位の処理過程の働きに起因すると考えられる。

これらの結果から、視覚メカニズム内に順応前の見えを保持するシステムが存在することが考えられる。これは順応眼の見えが色順応前の

状態に回復したという報告¹⁾からも支持されると考える。また95分間の長期的な無刺激状態において多くの被験者が回復傾向にあったにも関わらず、完全に順応前と同じ色の見え方に戻らなかった要因としては、5分間の順応が行われた先行研究¹⁾とは異なり、本研究では120分間の長時間順応により生じた順応強度に比べて無刺激状態が短く、十分な回復に至らなかったこと、視細胞より上位の処理過程で生じる残効は短時間では減衰しないことが推論される。視物質の退色が極めて短時間で生じるのに対し、高次過程における順応は刺激の提示終了後にも情報の伝達が継続されるとの報告²⁸⁾があることから、視細胞よりも長期間にわたり順応が蓄積する可能性がある。

4.7 長期にわたる残効の蓄積

日常生活を挟んだ順応の長期的な繰り返しのにおいて、両眼ともに実験回数を追うごとに暗順応点が1回目の色の見えに徐々に戻ることが示された。これは色の見えの回復点が視覚システム内に記憶されている可能性を示していると考えられる。この回復が非順応眼においてもみられたことは視細胞の働きだけでは説明が難しく、やはり視細胞以降のより高次の過程の介入する記憶機能を想定すべきであると推論される。そしてこのことは先行研究^{4,6,29)}と同様、残効が日々蓄積したことを示しているといえる。またこの長期間の繰り返し実験からも順応眼からは正残効、非順応からは正残効と負残効の両結果が現れた。このことから視細胞のみの働きでは色順応が生起しないことが示唆されたといえる。

長時間継続される色順応は短時間の順応と比較して視細胞より上位の処理過程で生じる順応の比重が大きくなることが推定でき、錐体の退色は飽和により一定量以上は進まないと考えられるため、ここで生じる順応の回復点は視細胞の退色にみられるような化学的な平衡よりも、神経的な恒常性の保持であると推定される。個体間で順応からの回復時間が大きく異なることは、ゴーグルを用いて長期的な順応を行った先

行研究からも報告されており、色順応前の見えに戻るまでには被験者により12日間の差が生じた⁴⁾。この結果も視細胞のみの関与では色順応の生起を説明することは難しく、視細胞より上位の処理過程の関与があると解釈されており、神経の可塑性により長期的に残効が保持される可能性を示していると考えられる。

5. ま と め

本実験において順応の持続時間には個体差が大きいことが改めて示されたため、主に個体間比較が行われた。そして色順応・無刺激状態の両方の測定結果から、順応残効の推移が視細胞より上位の処理過程の関与を受けたことが推定された。視覚システムには順応からの恒常的な回復点は存在するが、常に新たな光に順応することにより連続的に見えが変化していると考えられる。視細胞と、それより上位の処理過程の順応の両者に依存する順応眼の残効量は非順応眼の残効量を上回った。しかし残効の持続時間に関しては、無刺激状態の保持により両眼の残効量差が縮まった。このことから、順応刺激を消去することにより視細胞で生じた順応には急速に回復する傾向があり、高次過程で生じた残効は長期間にわたり保持されることが考えられる。

付記 本研究は2007年度 女子美術大学個人特定研究助成金の交付を受けた。

引用文献

- 1) R. W. G. Hunt: The effects of daylight and tungsten light -adaptation on color perception. *Journal of the Optical Society of America*, **40**, 362-370, 1950.
- 2) S. Tsujimura, S. Shioiri, A. Nuruki: Two distinct cone-opponent processes in the L+M luminance pathway. *Vision Research*, **47**, 1839-1854, 2007.
- 3) D.J. McKeefry, P.V. McGraw, C. Vakrou, D. Whitaker: Chromatic adaptation, perceived location, and color tuning properties. *Visual*

- Neuroscience*, **21**(3), 275–282, 2004.
- 4) A. Eisner, J.M. Enoch: Some effects of 1 week's monocular process exposure to long-wavelength stimuli. *Perception and Psychophysics*, **31**(2), 169–174, 1982.
 - 5) S.K. Shevell, M.F. Wesner: Color appearance under conditions of chromatic adaptation and contrast. *Color Research and Application*, **14**(6), 309–317, 1989.
 - 6) J. Neitz, J. Carroll, Y. Yamauchi, M. Neitz, D.R. Williams: Color perception is mediated by a plastic neural mechanism that is adjustable in adults. *Neuron*, **35**, 783–792, 2002.
 - 7) A. Wade, B. Wandell: Chromatic light adaptation measured using functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, **15**, 22(18), 8148–8157, 2002.
 - 8) R. L. De Valois, J. Walraven: Monocular process and binocular process aftereffects of chromatic adaptation. *Science*, **27**, 155(761), 463–465, 1967.
 - 9) A. J. Shepherd: Remodelling colour contrast: implications for visual processing and colour representation. *Vision Research*, **39**(7), 1329–1345, 1999.
 - 10) K. T. Mullen, S. O. Dumoulin, K. L. McMahon, G.I. de Zubicaray, R. F. Hess: Selectivity of human retinotopic visual cortex to S-cone-opponent, L/M-cone-opponent and achromatic stimulation. *European Journal of Neuroscience*, **25**(2), 491–502, 2007.
 - 11) A. Hanazawa, H. Komatsu, I. Murakami: Neural selectivity for hue and saturation of colour in the primary visual cortex of the monkey. *The European journal of neuroscience*, **12**(5), 1753–1763, 2000.
 - 12) R. Blake, R. Overton, S. S. Lema: Interocular transfer of visual aftereffects. *Journal of Experimental Psychology, Human perception and performance*, **7**(2), 367–381, 1981.
 - 13) A. Stockman, D. I. A. MacLeod, N. E. Johnson: Spectral sensitivities of the human cones. *Journal of the Optical Society of America A*, **10**(12), 2491–2521, 1993.
 - 14) D. I. A. MacLeod, R. M. Boynton: Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. *Journal of the Optical Society of America*, **69**(8), 1183–1186, 1979.
 - 15) U. Stabell, B. Stabell: Wavelength discrimination of peripheral cones and its change with rod intrusion. *Vision Research*, **17**, 423–426, 1977.
 - 16) S. L. Buck, R. Knight, G. Fowler, B. Hunt: Rod influence on hue-scaling functions, *Vision Research*, **38**, 3259–3263, 1998.
 - 17) B. Stabell, U. Stabell: Effects of rod activity on color perception with light adaptation, *Journal of the Optical Society of America A, Optics and image science, and vision*, **19**(7), 1249–1258, 2002.
 - 18) S. L. Buck, L. P. Thomas, C. Green, T. Quintana: Time course of rod influences on hue perception, *Visual Neuroscience*, **25**, 517–520, 2008.
 - 19) D. Cao, J. Pokorny, V.C. Smith, A. J. Zele: Rod contributions to color perception: Linear with rod contrast, *Vision Research*, **48**, 2586–2592, 2008.
 - 20) D. H. Brainard, A. Roorda, Y. Yamauchi, J. B. Calderone, A. Metha, M. Neitz, J. Neitz, D. R. Williams, G. H. Jacobs: Functional consequences of the relative numbers of L and M cones. *Journal of the Optical Society of America A, Optics and image science, and vision*, **17**(3), 607–614, 2000.
 - 21) M. Neitz, J. Neitz, G. H. Jacobs: Spectral tuning of pigments underlying red-green color vision. *Science*, **17**, 252(5008), 971–974, 1991.
 - 22) D. A. Leopold, N. K. Logothetis: Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry. *Nature*, **8**, 379(6565), 549–553, 1996.
 - 23) H. Kumano, S. Tanabe, I. Fujita: Spatial frequency integration for binocular correspondence in macaque area V4. *Journal of Neurophysiology*, **99**(1), 402–408, 2008.
 - 24) D. A. Hinkle, C. E. Connor: Quantitative

- characterization of disparity tuning in ventral pathway area V4. *Journal of Neurophysiology*, **94**(4), 2726–2737, 2005.
- 25) S. Grossberg, A. Yazdanbakhsh, Y. Cao, G. Swaminathan: How does binocular rivalry emerge from cortical mechanisms of 3-D vision. *Vision Research*, **48**(21), 2232–2250, 2008.
- 26) B. S. Webb, C. J. Tinsley, N. E. Barraclough, A. Easton, A. Parker, A. M. Derrington: Feedback from V1 and inhibition from beyond the classical receptive field modulates the responses of neurons in the primate lateral geniculate nucleus. *Visual Neuroscience*, **19**(5), 583–592, 2002.
- 27) F. Briggs, W. M. Usrey: A fast, reciprocal pathway between the lateral geniculate nucleus and visual cortex in the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, **16**, 27(20), 5431–5436, 2007.
- 28) K. T. Brown, K. Watanabe, M. Murakami: The early and late receptor potentials of monkey cones and rods. *Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology*, **30**, 457–482, 1965.
- 29) S.C. Belmore, S.K. Shevell: Very-long-term chromatic adaptation: test of gain theory and a new method. *Visual Neuroscience*, **25**(3), 411–414, 2008.