色 覚 の 心 理 物 理

ミノルタカメラ研究部 池 田 光 男

1. Young の三色説

Newton がプリズムを用いて初めて白色光を分光して観察したことは有名な話であるが、この Newton のいたケンブリッジ大学のトリニティカレッジを数年前訪れたことがある。ここには眼底の分光反射率を測定している Rushton 教授がおられるので、一度訪問したいと思っていたからである。その Rushton に案内されてカレッジの中庭の中程に立ったとき彼はこういった。「向うの南側を向いた実験室、あそこに Newton がいた。太陽の光が窓からさして、分光された色を見ることができた。しかし Maxwell は、向うの北側を向いた部屋が実験室であったので、分光現象を発見することができなかった」。Newton は 17 世紀の人だし、Maxwell は 19 世紀の人だから、もちろんこの話は冗談である。しかし同じトリニティカレッジの一角から、ともに色に興味をもち、かつ重要な貢献をした Newton, Maxwell の偉大な科学者が生まれ、また今日も Rushton, Huxley, Brindley といった人達が輩出しているのを見ると、伝統の重みといったものを感じる。

図1は冒頭に書いた Newton の実験を示す図で、これは Newton 自身によるスケッチである¹⁾。例の南側の窓から来た光をプリズムで受けると、スクリーン上に沢

図1 分光現象を示す Newton のスケッチ¹⁾

"Psychophysical Study of Color Vision" by Mitsuo Ikeda (Minolta Camera Res. Lab., Sakai, Osaka)

山の色が観察された。そのうちの一部をもう一度プリズムを通して、それ以上の色は観察されない、といった実験である。Newton の Opticks という本には、次のように書かれているそうである²⁾。

“スペクトルは色が着いて見え、それはすみれ、あい、青、緑、黄、だいたい、それから赤の順序である。またこれらの色の間には中間の色があり、かつ連続的に変わっているため無数の色が見られる”それからまた、次のような文がある。“光線というのはそれ自体には色が着いているわけではない。つまり光線にはこんな色とか、あんな色とかの感覚を起こさす力あるいは性質があるだけに過ぎない。それはちょうど音の場合と同じである。ベルの音とか楽器の弦の音とかいうけれども、実際そこにあるのは振動だけなのである。この運動が空気に伝わりそして感覚器に伝えられて、はじめて音という形になるのである”。

このように“色”というものが体の感覚器によるものであるとしたことは非常に重要である。何となれば、そこから初めて、では色を感じることでできる眼の構造はどうなっているか、という新しい研究分野が始まるからである。

Dalton が 1794 年に発表した観測結果もまた重要であろう。すなわち、彼は自分の見る色は他の人の見る色とは異なることを述べているのである²⁾。

“その花はピンク色であった。しかし昼間でそれはまさしく青空の色に見えた。ローソクの色ではそれは驚くほど変わり、青色はまったく感じられず、私が赤と呼ぶところの色であった。そんな色の変化は誰にでも起こることなのだと思います、幾人かの友人に同じように観察してみてくれるよう頼んでみた。ところが驚くことに、その人達は皆昼間でもローソクの火でも色はあまり変わって見えないというのである。ただ私の弟だけは私と同じだといった。この観察結果がはっきり示すことは、結局、私の色知覚は他の人々と異なるということである”。明らかに“色”は感覚器によるもの、との考えが基盤になっ

ている。Dalton は今日でいえば明らかに色覚異常であるが、彼の頃はわからない。Dalton はその原因を眼球の中を満たす硝子体の着色にあると考えたのであるが、彼の死後、眼を解剖した結果、常人と変わらぬことがわかり、硝子体の着色説は否定された。しかし、少なくとも“色を見ること”と視覚系との関連が追求されたことは特筆すべきであろう。色を見ることのできるわれわれの視覚系の構造は、いかなるものかという、色覚構造論の芽生えがあるといってもよからう。

一方、眼とは直接関連づけることなく、色そのもののへの興味も古くからあった。たとえば Leonardo da Vinci (1452~1519) は、6つの単純な色、白、黄、緑、青、赤、黒があると述べ、さらに後には白と黒とをはずし、また緑は黄と青を混ぜることによってできると訂正している。色の数は沢山あるけれども、それらがある主な色を混ぜ合わせることによって作り出されるということ、特に、主な色というのは3つであるという、いわゆる trichromacy の考え方は、18世紀の後半にはほぼ定説となったようである。1757年の Lomonosov の考えはこうである³⁾。

“どうして自然は、だいたい、緑、赤紫、あるいはまた他のいろいろの混ざった色にそれぞれ特別のエーテルを必要としようか。自然は、だいたい赤と黄とから作り出すことができるし、また緑は黄と青から、赤紫は赤と青とから、また他の色も混色によって作り出すことができるのであるから”。つまるところ Lomonosov の理論というのは、3つの主な色、赤、黄、青があり、他のすべての色はこれら3つの光の混ぜ合わされたものであるということで、色の trichromacy に他ならない。

Newton のいうように、色というのは感覚器を離れてはあり得ないが、感覚器そのものの構造の究明に立ち入らなくても、色の性質を研究することも、また可能である。trichromacy の性質をさらに調べ、色の定量的表示に至るのが、いわゆる測色学の方であり、da Vinci, Lomonosov らにその萌芽を見るのである。

さて色覚構造論にかえろう。18世紀後半には上述したように色の trichromacy は定説となってきたのであるが、Lomonosov はこれを光そのものの性質と考えたようである。ということは白色をプリズムで幾つもの色に分光した50年前の Newton の実験とは矛盾するわけであるが、それには言及していない。trichromacy が視覚系の性質によるものであることをはっきりと表現したのは、1802年の Thomas Young である⁴⁾。

“感度を有している網膜の各部分が無数の粒子を有し、かつそれぞれがどんな波動に対しても完全に調和して振動しうる、というようなことはほとんど考えられないこ

とである。したがって、その数が、たとえば赤、黄、青の3つの主色に限られていると想像することが必要となってくる。……そして、それぞれの粒子が波動のいかんによって、あるいは弱くあるいは強く動かされ……各神経の線維はそれぞれ主色のどれかに対応して感度を有している”。すなわち、Young は網膜に3種の感度をもった粒子がある、あるいは3つの色に対応する神経線維があると想像したのであり、色の trichromacy が視覚系によってとらえられ、その視覚系の構造がはじめて具体化されたのである。しかも、このモデルはまことに的を得たものであり、以後 Young の三色説ととなえられ、多くの学者をひきつけ、その正しさが証明されてきたのである。Young はまた Dalton の観察にもふれ、Dalton はこれら神経線維のどれか、さらに具体的には赤の主色に対応する線維を欠いているか、あるいはその機能が麻痺していると考えると都合がよいとしている。色覚異常者の原因については、今日でもなお定説はない。急速な発展を示している電気生理学、あるいは視物質 (Young のいう粒子) の分光吸収特性の測定などによって、やがて解決されていくものと思うが、すでに Rushton による眼底反射分光測光の結果⁵⁾からは、Young の説が正しいとの実験結果も報告されていることからみて、Young の慧眼にはまったく驚かされるのである。

Young の三色説をまとめてみると、次のようになる。

(1) 視覚系のどこかに3種の受容系、 G_1 , G_2 , G_3 がある。

(2) これらの受容系はそれぞれ $\bar{g}_i$ ($i=1, 2, 3$) で示される分光感度を有している。いま E_λ なる分光エネルギー分布をもった光が入射すると、各受容系のレスポンス G_i は次式によって与えられる。

$$G_i = \int \bar{g}_i E_\lambda d\lambda \quad (1)$$

(3) 色の感覚は3つのレスポンス G_i の相対的な値の関数で与えられる。

(4) 光の感覚はこれら3つのレスポンスの線形式で与えられる。すなわち、

$$l_1 G_1 + l_2 G_2 + l_3 G_3 \quad (2)$$

したがって Young 以後の色覚構造論研究者の課題は $\bar{g}_i$ をいかに決定するか、 l_i をどう決定するかということになる。ところが後述するように、これがなかなか一義的にきまらない。そこにいろいろな色覚構造説が生まれるわけである。

2. 等色実験と三色説

色の性質を取扱う測色学の基礎になっているのは、等色実験 (color matching experiment) である。これは

ゆる XYZ 系を採用することを決定した。もともと等色実験はすべて線形であるから、XYZ 系への変換は簡単である。図 3 がこの色度図である。スペクトルの色は実線上に位置し、他のすべての色はその実線と鎖線で囲まれた内部に存在することは図 2 の Wright の場合と同様である。スペクトル三刺激値 $\bar{x}_\lambda, \bar{y}_\lambda, \bar{z}_\lambda$ で置きかえられ(図 4)、三刺激値 C_i は X, Y, Z にかえられる。したがって E_λ なる分光エネルギー分布をもった光の三刺激値は、(9)式と似た形、

$$\left. \begin{aligned} X &= \sum \bar{x}_\lambda E_\lambda \\ Y &= \sum \bar{y}_\lambda E_\lambda \\ Z &= \sum \bar{z}_\lambda E_\lambda \end{aligned} \right\} \quad (10)$$

で与えられるのである。

ここで(10)式と Young の理論の(1)式とをくらべてみよう。 $\bar{q}_i$ はスペクトル三刺激値に相当し、 G_i は X, Y, Z に相当することがわかるであろう。もし(1)式の Young モデルが XYZ 系で示される実験結果と矛盾しないためには、両者のスペクトル三刺激値の間に線形変換が成り立たねばならない。すなわち、Young 説の各受容系の分光感度 $\bar{q}_i$ は次式を満足しなければならないし、またそれで充分である。

$$\left. \begin{aligned} \bar{q}_1 &= a_{1x}\bar{x} + a_{1y}\bar{y} + a_{1z}\bar{z} \\ \bar{q}_2 &= a_{2x}\bar{x} + a_{2y}\bar{y} + a_{2z}\bar{z} \\ \bar{q}_3 &= a_{3x}\bar{x} + a_{3y}\bar{y} + a_{3z}\bar{z} \end{aligned} \right\} \quad (11)$$

ここで充分注意しておきたいことは、 $\bar{q}_i$ と $\bar{x}, \bar{y}, \bar{z}$ との違いである。 $\bar{q}_i$ は視覚系の受容系の分光感度という生理的に存在するものであって、特定のものしかありえない。しかし、 $\bar{x}, \bar{y}, \bar{z}$ のほうは視覚系の性質からまったく離れては存在し得ないことはもちろんであるけれども、無数に考えられるもののうちから、約束ごとで定められた、ただ1つの組合せであるにすぎない。そこには色を簡単に表示しようとする配慮はあっても、それらを視覚系の受容系の分光分布に似せようとする意図はまったくないのである。

図 5 混同色線の説明図

さて、(11)式の a_{ix}, a_{iy}, a_{iz} の 9 個の係数決定をいかにするかが Young 説のかねめである。そこにまた仮定が加わるということになって、実にいろいろの解が与えられた。ここでは1つだけ紹介しておきたい。Young は Dalton を赤の受容系の欠損による色覚異常者であると述べたのであるが、もしこのような仮説が正しいとすれば、色覚異常者の見る色は色度図でどう表わされるであろうか。

たとえば、いま G_i の座標を色度図上で図 5 に示す位置にあるとしよう。換言すれば G_1 の位置は、 G_1 なる受容系のみが刺激された場合感じる色の座標ということになる。いま受容系 G_2 と G_3 のレスポンスの大きさがきまると、それに対応する色は G_2 と G_3 を結んだ直線上の一点 M で与えられる。 G_2 と G_3 のレスポンスの大きさの比は一定に保った状態で、今度は受容系 G_1 のレスポンスを変えるような色は、明らかに M と G_1 とを結ぶ直線上にある。したがって、もし受容系 G_1 を欠く色覚異常者があるならば、直線 MG_1 上の色の区別はつけられないことになる。 G_2 と G_3 のレスポンスの他の比に対応する色についても同様のことがいえ、たとえば $M'G_1$ 上の色の区別はつかないことになる。これがいわゆる色覚異常者の混同色線 (confusion lines) であり、Helmholtz によって示唆され⁷⁾、後に実験的に確立されている。図 6 は Pitt による混同色線の結果であり、左が第一色覚異常者 (protanope)、右が第二色覚異常者 (deutanope) のものである⁸⁾。

図 5 の G_1, G_2, G_3 の座標が定まれば、(11)式の 9 つの係数を規定する 6 つの方程式が与えられることになる。したがって、残りの 3 つの条件を定めてやれば、(11)式のすべての係数は決定され、各受容系の分光感度 $\bar{q}_i$ が求まる。このように、二色形色覚異常者の混同色点を活用する方法は König によって提唱されたので、それで得た $\bar{q}_i$ を König 形のレスポンス曲線と称している。図 7 は Judd が 1945 年に求めた例である⁹⁾。

図 6 protanope (左) および deutanope (右) の混同色線⁸⁾

図7 König 形のレスポンス曲線⁹⁾

図8 Thomson と Wright の求めたレスポンス曲線¹¹⁾

Young の説は (Young 自身は、はっきりと具体化したわけではないが) 上に記したように、3 種の色覚異常者を予測するのであるが、そのうちの 2 つ、つまり $\bar{g}_1$ を欠く第一色覚異常者、 $\bar{g}_2$ を欠く第二色覚異常者は通常多く存在して、混同色点も Pitt によって詳しく求められたのであるが、 $\bar{g}_3$ を欠くと考えられる第三色覚異常者 (tritanope) は非常にまれである。したがって、図 7 の $\bar{g}_i$ 曲線は前二者の混同色点のみを使用したのである。後に Wright は英国の週刊誌 Picture Post に色盲表をのせることによって、広範囲な調査を行ない、ようやく 17 人の tritanopia を実験室に招くことに成功、そのうち 7 人について等色実験などを行ない、混同色点を求めている¹⁰⁾。それを活用した $\bar{g}_i$ 曲線が図 8 である¹¹⁾。

これらの他にも、幾つもの $\bar{g}_i$ 曲線が求められてきた。(11) 式の 9 つの係数を定めるための条件いかにによって異なった $\bar{g}_i$ 曲線が得られるからである。そして、いままでのところ定説はない。ただ一致していえることは、いずれも赤、緑、青に感度をもった 3 つの曲線を得ていることである。そして、それらが視覚系の網膜にある視物質の感度曲線、あるいは錐体の感度曲線と推測されていることも、今日では常識とされている。

3. 閾値実験と三色説

いままで述べてきたように、 $\bar{x}$, $\bar{y}$, $\bar{z}$ で表現される等

色実験の結果は、視覚系の視物質あるいは錐体の分光感度曲線をユニークな解としては与えることができなかった。かといって $\bar{x}$, $\bar{y}$, $\bar{z}$ の価値が少ないというのではない。それどころか $\bar{x}$, $\bar{y}$, $\bar{z}$ によって色の物理的取扱いが可能となり、測色学という分野を開拓したのである。

一方、色覚構造論のほうも、 $\bar{x}$, $\bar{y}$, $\bar{z}$ だけが唯一の手掛りではない。等色実験法を採用しない他の種々の心理物理的方法が、この錐体の分光感度を導くために考え出されている。そのうち最もすぐれたものに、Stiles の発展させた二色閾値法がある¹²⁾。二色閾値法というのは μ なる波長をもった順応視野の上に、 λ なる波長をもった刺激光を与え、これの閾値、つまり見ると見えないとの限界の光の強さを求める方法である。

そこで、いま $\mu=500\text{ nm}$, $\lambda=580\text{ nm}$ とし、刺激光を視野の中心、つまり中心窩から視角 5° のところに呈示し、順応光のいろいろの強さに対して刺激光の閾値を求めると図 9 が得られる¹³⁾。横軸に順応光の強さ、縦軸に閾値をとっている。順応光がだんだん強くなると、それに応じて閾値も上昇している、換言すれば感度が減少していることがわかる。この曲線を tvr 曲線 (threshold-versus-radiance) と呼んでいるが、図 9 でおもしろいのは、途中に凹みがあることである。閾値実験のときに注意していると tvr 曲線の下の部分、つまり最初の 3 点のところでは刺激光が、閾値のところでは灰色に見える。ところが凹みのあるあたりより上のところでは、それがだいたい色に見えてくる。このことから、図 9 の tvr 曲線は、実は 2 種の受容系を代表するものであり、凹みを境にしてひとつは桿体、他は錐体であることが確かめられる。

次に刺激光の呈示位置を視野の 0° 、つまり中心窩にもってこよう。ここには桿体のないことが分っているから図 9 のような桿体の tvr 曲線は現れないはずである。では錐体だけの単純な tvr 曲線が得られるであろうか。

図9 Rod と Cone の現われた tvr 曲線¹³⁾
($\lambda=580$, $\mu=500\text{ nm}$, 5° parafovea)

図 10 π_4 , π_1 , π_3 の現われた tvr 曲線¹⁴⁾

Stiles が求めたもので $\lambda=476\text{ nm}$, $\mu=578\text{ nm}$ による結果が図 10 である¹⁴⁾。案に相違して、前よりももっと複雑な曲線が得られている。ここには桿体は存在しないのであるから、これらはすべて錐体系の tvr 曲線でなければならない。Stiles はこれらを π メカニズムと称した。いま順応光の波長である μ を変えてみると、図 10 の曲線はその形を変えるのであるが、そこに一定の法則のあることを Stiles は見出している。すなわち、図 10 で点線で示した各 tvr 曲線が、それぞれ独自に左右方向へ移動するのである。このことは、各 π メカニズムが、それぞれ自分の分光感度特性を有していることを示している。もしこの分光感度特性を測定し得て、かつ π メカニズムが錐体そのものであるなら、等色実験ではなし得なかったユニークな解を得ることができるわけで、その期待は大きい。

Stiles の求めた結果を図 11 に示す¹⁴⁾。上記の期待には多少反して、5 個もの π メカニズムが得られてしまった。そのうち青領域に感度の高いのは π_1 , π_2 , π_3 メカニズム、緑領域には π_4 , また赤領域には π_5 メカニズム

図 11 π メカニズムの分光感度曲線¹⁴⁾

が求まっている。一見かなり複雑そうであるが、しかしもし π_1 , π_4 , π_5 メカニズムだけを見るならば、これは Young の三色説の 3 種の受容系を示すものといえるかもしれない。図 8 に示した Wright のレスポンス曲線と π_1 , π_4 , π_5 とを比較してみると、まずピーク波長に関しては π_1 と $\bar{p}_{3\lambda}$ とがともに 440 nm , π_4 と $\bar{p}_{2\lambda}$ とがともに 540 nm , それから π_5 は非常になだらかな形をしているが、強いていえば 590 nm にピークを有し、 $\bar{p}_{1\lambda}$ もまた 590 nm にピークを有している。また、曲線の形状の比較では、 π_5 と $\bar{p}_{1\lambda}$ とは長波長側ではよく合っているが、短波長側ではかなり異なるのに対し、 π_1 と $\bar{p}_{3\lambda}$, π_4 と $\bar{p}_{2\lambda}$ とはかなりよく合っている。このように見えてくると、 π メカニズムと Young の三色説の予測する 3 種のレスポンス曲線とは、密接な関係があることが容易に想像され、 π メカニズムの決定が等色実験とはまったく異なる方法で得られたものであり、ユニークな解であるだけに、重要な発見であるといえよう。Stiles は一応 1959 年の論文では π メカニズムを錐体そのものと結論しているが、すでに 5 個の π メカニズムが測定されたことでもわかるように、必ずしも解釈は、単純にいかない。 π メカニズムの視覚系における位置づけが、今後の重要な課題となっている。Boynton, Ikeda, Stiles らの summation index の実体が、ひとつの試みとしてあげられよう¹⁵⁾¹⁶⁾。

4. Hering の反対色説

20 世紀の初頭、オーストリアの人 Hering (1834~1918) の発表した色に関する観察結果は、いままで紹介してきた測定結果とはまったく異なる観点に立ったものであった¹⁷⁾。Young, Maxwell, Helmholtz をはじめ、近年では Wright, Stiles らが、すべて物理学者あるいはそれに深く関心をもっていた人達であり、したがって色の性質を調べるにおいても、その物理的性質の測定(そしてそれは測色学を築いていったのであったが)に重点を置いたのに対し、Hering は色の心理的性質に重点を置いたのである。

彼のいうのには、スペクトル色の中には 4 つのユニークな色がある。それは混じりけのない色である。それらは赤、黄、緑、それに青である。そして他のすべての色はこれらのユニークな色の混じり合ったものであると。そこで Hering はスペクトル色を図 12 のように表わしている。円の一番下のところはユニーク赤のあるところであるが、これより右回り方向へ動いていくと(スペクトルでは短波長方向)、この赤の中に黄色の成分が入ってくるのが観察される。そしてさらに行くにしたがって赤の成分がだんだん減少してきて、かわりに黄の成分が

図 12 Hering のカラーサークル¹⁷⁾

増大し、やがて黄色だけを感じ取るところに到達する。すなわち、図の左の位置である。それから黄色の中に緑が感じられるようになり、そしてその成分がますます増え、やがて緑のみを感じるユニーク緑に到達する。さらに行くと緑の中に青の成分が入ってきて、それはますます増大し、やがてユニーク青となる。そしてユニーク赤に帰り、カラーサークルを完了する。

図 12 のカラーサークルは、もうひとつの大切な意味を主張している。それは赤と緑、そして黄と青とはお互いに向い合っていて、決して重なってはいないということである。すなわち、赤の成分と緑の成分とはともに感じられない、また黄色と青色も、ともに感じられないということである。赤緑や黄青といった表現は、存在しえないというのである。心理学者であるとともに生理学者でもあった Hering は、これらの心理物理的観察を生理学的に裏づけしようとしている。そして、できあがったのが Hering の反対色説 (opponent colours theory) である。

すなわち、眼には 2 種類の色をつかさどる物質があって、ひとつは赤か緑の感覚を与える物質、他は黄か青の感覚を与える物質である。前者を r-g 物質、後者を y-b 物質とする。光が眼に入ってくると、それはこれらの物質に新陳代謝という異化作用 (D)、あるいは同化作用 (A) を起こさせ、r-g 物質については $D > A$ なら赤の感覚となり、 $D < A$ なら緑の感覚となる。y-b 物質なら $D > A$ で黄の感覚、 $D < A$ で青の感覚をもたらすのである。また、どちらかの物質で $D = A$ が生じたとき、他の物質でのレスポンスがユニーク色を与えると考える。

今日では、光が網膜に入るとまず視物質 (photopigment) によって吸収される、いわゆる光化学反応が生じることが明らかになっており、Hering 当時に知られて

いた植物学の知識である新陳代謝そのものの適用は、視覚系の場合正しくはないのであるが、この反対色の考え方は、色の心理的法則を説明するには非常に都合のよい色覚構造論であり、優れた理論といえよう。

色の見え方という心理的法則を重要視する心理学者らは、Young の色覚の三色説を眺めた場合、そこに納得のいかぬものを感じるのである。たとえば、いろんな光に対して視覚系は G_1 , G_2 , G_3 の 3 つのレスポンスを生じるわけであるが、それなら 4 つのユニーク色はどう説明できるのであるか。あるいはまた、色は G_1 , G_2 , G_3 の大きさの相対的な値によってきまるといえるが、それなら G_1 と G_2 が同時にある大きさをもつことがあるのだから、赤緑といった色も存在していいはずではないかなどである。さらに、これは Hering よりも後のことであるが、Müller (1924) の色覚異常者による色の見え方の観察によれば、第一色覚異常 (protan)、第二色覚異常 (deutan) とも黄と青の色しか感覚しないということが知られている。ところが Young の三色説による protan は、 G_1 を欠損するゆえに黄と青のみ、また deutan は G_2 を欠損するゆえに赤と黄の色を感覚することになり、Müller の結果と合わない。反対色説は、これは r-g 物質の欠損ということによって矛盾なく説明することができる。

このようなわけで、心理学者の中には Hering のとなえた反対色説の信奉者が多い。そのうちで最もよく知られているのが Hurvich-Jameson 夫妻である。彼らの求めた反対色説の r-g および y-b 過程のレスポンス曲線が図 13 である¹⁸⁾。横軸は波長、縦軸は chromatic valence (あるいは chromatic response) をプロットしており、黒丸が r-g 過程、白丸が y-b 過程である。この曲線はどのようにして求めたかという点、図 14 に示

図 13 Hurvich らが求めた反対色説のレスポンス曲線¹⁸⁾

図 14 chromatic valence
を求める際の視野

すように視角 37° 、強さ 10mL の白色周辺視野の中央に、視角 1° 、強さ 10mL、波長 λ のテスト光プラス赤か黄か緑かあるいは青のユニーク色を重ねて与えて、数秒間点滅させる。このとき被験者は、混ぜたユニーク色の強さを調節し、もしそれがいま青ならば λ の中に含まれるそれと反対の色、つまり、黄の成分がなくなるまで調節し、その光の強さを求める。これが chromatic valence、すなわち反対色説のレスポンスである。図 12 に示した Hering のカラーサークルを定量化したものが、図 13 のレスポンス曲線である。

5. Müller の段階説

いままで述べてきた Young の三色説も Hering の反対色説も、どちらも、長所があって二者択一はむずかしい。そこで von Kries は 1905 年、Young 形も Hering 形も、実はどちらも正しいのであって、ただそれぞれ視覚系の異なった部位での特性をとらえているのではない

かと考えた¹⁹⁾。すなわち、Young 形は網膜の末端部に存在する機構、Hering 形はそれよりさらに奥の部位に存在する機構であるとの考えであり、これがいわゆる段階説 (stage theory あるいは zone theory) である。後に Müller はこの考えをさらに押し進め、1924 年、視覚系の段階説によるはっきりとしたモデルを発表している²⁰⁾。図 15 がそのレスポンス曲線である。左上の 3 種の曲線は、視覚系の末端部、つまり光を吸収する視物質の特性を表わす分光感度曲線であり、図 8 に対応するものである。これらのレスポンスは次のステージ (Müller は受容体レベルといっている) に到達するとき、右上のレスポンスに変換されている。すなわち、 gY 形と yR 形の波長に関して二相性のレスポンスである。これがさらに次のステージ (視神経) に来るときは、右下のレスポンスに変換されている、というものである。図 13 のレスポンス曲線がこれに対応しよう。

Müller の段階説は、当然のことながら Young の三色説よりも、また Hering の反対色説よりも複雑になっている。しかし人間の体というものはもともと複雑であり、単純なモデルで表現しようとすることは無理なことであった。Müller のモデルでも、やはり単純化しすぎているかもしれない。しかし、これだけでも自由度は増え、Young 説、Hering 説の弱点はずいぶん補われている。心理物理学から到達した色覚の構造としては、いま

図 15 Müller 段階説のレスポンス曲線²⁰⁾

図 16 Müller の段階説

までのところ最も傑出した作品であるといえよう。いま一度 Müller の段階説の機能を図 16 を参照しながら復習してみよう。

光が眼に入ってくると、そこには 3 種類の光を吸収する物質があって、それぞれの感度に応じてレスポンスを生じる。等色実験結果、あるいは色の trichromacy は、このレベルで与えられる。P₁, P₂, P₃ レスポンスは次のレベルに送られるが、このとき、あるものは正のレスポンスとして送られ、また、あるものは負のレスポンスとして送られるので、 gY , yR レベルでは二相性のレスポンスとなる。レスポンスはさらに r , y レベルに送られ、再度変換を受けるのである。 r , y レベルからの最終的 output の大きさの関数によって、色が決定される。これをカラーサークルで表わすと、 r , y からの output は、互いに直交する 2 つのベクトルを形成し、合成されたベクトルが色を表わすものとなる。 $r-g$ 過程あるいは $y-b$ 過程のレスポンスが零のとき、ユニーク色が感覚されよう。

Müller の段階説は、3 つもレベルを与えたことにより複雑にはなったが、前述したように、また自由度も増えたことになり、色覚の現象のほとんどすべてを、少なくとも定性的に説明しうるものとなっている。たとえば、

色覚異常についていえば次のようになる。

第一色覚異常者は第二のレベル $yR-bG$ 過程を欠損する。残るのは $gY-rB$ 過程だけであるから、赤と緑の区別ができないのである。また色覚異常者がスペクトルを見た場合、白色に見える一点があって、これをニュートラルポイントと称しており、protanope の場合は、だいたい 493nm である。このニュートラルポイントは、Müller の段階説では $gY-rB$ 過程の output のない点、つまり図 15 の $gY-rB$ 曲線が縦軸零の水平線を横切る点の波長ということであらうと説明がつく。第三色覚異常者は $gY-rB$ 過程の欠損として説明される。また、第二色覚異常者は第三のレベル、すなわち、視神経レベルの $r-g$ の欠損として説明される。赤と緑の区別のつかないこと、あるいはまた、彼のニュートラルポイントがだいたい 497nm であることも、残っている $y-b$ 曲線のみを考えれば説明のつくことである。Müller の説の第二のレベル (図 15 右上) は、また比視感度を説明するのに重要な役目も果たしている。すなわち、比視感度は第一のレベル P₁, P₂, P₃ からの反応に加えて、 $yR-bG$, $gY-rB$ からの反応も寄与しているとするものであり、これによって正常者と色覚異常者の比視感度の差を説明している。

Müller の段階説は、その細部に至っては、もちろん問題点も出てこよう。がそれらは最近の研究成果を導入することによって改良して行くべき性質のものである。

Hurvich と Jameson は、図 13 に紹介したように、精密な色感覚の心理物理実験を基にして反対色のレスポンス曲線を求め、2 段階よりなるモデルを提案している。ところが、彼らが採用した 3 視物質の分光感度曲線は図 15 の P₁, P₂, P₃ とはちがって、ほとんど重なり合うほどよく似ている。Boynton はこの点を不自然と考え、Granit の電気生理的発見²¹⁾や Rushton の眼底分光反射率の測定結果⁵⁾などを参考にして、赤、緑、青の曲線を導き、3 視物質、5 錐体よりなる 2 段階のモデルを提案した²²⁾。また視物質に Thomson と Wright の 3 曲線¹¹⁾を採用した Walraven のモデル²³⁾、あるいはまた、Boynton, Ikeda, Stiles らが試みている summation index の実験¹⁵⁾¹⁶⁾と似た実験を色覚異常者について行なった Guth らが、彼ら自身の実験結果を説明するために提案している 2 段階のモデル²⁴⁾などが、最近の段階説の例としてあげられよう。

6. む す び

長い色覚の心理物理の研究過程において、いろいろな色覚構造論が発表されてきた。あるときは互いに激しく論争し、あるときは混迷におち入り、またあるときは沈

黙した。そして十数年前、電気生理学者 Svaetichin²⁵⁾が魚の網膜から波長に関して二相性の、いわゆる S-ポテンシャルを発見、どちらかという陰の薄い存在であった Hering の反対色説は、これによってがぜん注目を集めるに至った。その後、Wagner が神経節細胞から²⁶⁾ De Valois がもっと奥の外側膝状体 (LGN) から²⁷⁾、相ついで波長に関して二相性の反応を見出し、視覚系の中に Hering 形のレスポンスのあることはもはや動かぬ事実となったのである。

Young 説は当然のことながら守勢に立たされるはめになったのであるが、1964 年、今度は視物質のものと確認される 3 種のレスポンス曲線が、Marks らの微少分光測光によって発見されることにより²⁸⁾、Young 説は再び息をふき返した。電気生理の Tomita は 1965 年コイの錐体電位の記録に成功²⁹⁾、これも 3 種のレスポンスを支持し、Young 説も決定的となりつつある。とすると Young 説、Hering 説ともにとり入れた Müller の段階説はまさに当を得たものいえるのであって、色覚学に対する貢献は誠に大きいといえよう。

〔参 考 文 献〕

- 1) R.L. Gregory: *Eye and Brain*, McGraw-Hill (1966)
- 2) W.D. Wright: *The Rays are not coloured*, Adam Hilger (1967)
- 3) G.S. Brindley: *Physiology of the Retina and the Visual Pathway*, Edward Arnold (1960)
- 4) T. Young: On the Theory of Light and Colours, *Phil. Trans.*, **92** (1802) 12
- 5) W.A.H. Rushton: A Cone Pigment in the Protanope, *J. Physiol.*, **168** (1963) 345
- 6) W.D. Wright: *Researches on Normal and Defective Colour Vision*, H. Kimpton, London (1946)
- 7) H. von Helmholtz: *Physiological Optics*, **2**, English Ed., J.P.C. Southall, Dover (1962) 148
- 8) F.H.G. Pitt: The Nature of Normal Trichromatic and Dichromatic Vision, *Proc. Roy. Soc. B*, **133** (1944) 101
- 9) D.B. Judd: Standard Response Functions for Protanopic and Deutanopic Vision, *JOSA*, **35** (1945) 199
- 10) W.D. Wright: The Characteristics of Tritanopia, *JOSA*, **42** (1952) 509
- 11) L.C. Thomson and W.D. Wright: The Convergence of the Tritanopic Confusion Loci and the Derivation of the Fundamental Response Functions, *JOSA*, **43** (1953) 890
- 12) W.S. Stiles: The Directional Sensitivity of the Rods and Cones, *Proc. Roy. Soc. B*, **127** (1939) 64
- 13) M. Ikeda and M. Urakubo: Rod-cone Interrelation, *JOSA*, **59** (1969) 217
- 14) W.S. Stiles: Further Studies of Visual Mechanisms by the Two-Colour Threshold Method, *Coloquio Sobre Problemas Opticos de la Vision*, **1** (1953) 65
- 15) M. Ikeda: Study of Interrelation between Mechanisms at Threshold, *JOSA*, **53** (1963) 1305
- 16) R.M. Boynton, M. Ikeda and W.S. Stiles: Interactions among Chromatic Mechanisms as Inferred from Positive and Negative Increment Thresholds, *Vision Res.*, **4** (1964) 87
- 17) Ewald Hering: *Outlines of a Theory of the Light Sense*, Translated by L.O. Hurvich and D. Jameson, Harvard Univ. Press (1964)
- 18) L.M. Hurvich and D. Jameson: Some Quantitative Aspect of an Opponent Colors Theory, II Brightness Saturation and Hue in Normal and Dichromatic Vision, *JOSA*, **45** (1955) 602
- 19) J. von Kries: In W. Nagel (Ed.), *Handb. d. Physiol. des Menschen*, Braunschweig, Vieweg, **3** (1905) 269
- 20) G.E. Müller: Darstellung und Erklärung der Verschiedenen Typen der Farbenblindheit, Göttingen Vandenhoeck und Ruprecht (1924)
- 21) R. Granit: *Sensory Mechanisms of the Retina*, Oxford Univ. Press, New York (1947)
- 22) R.M. Boynton: Theory of Color Vision, *JOSA*, **53** (1960) 929
- 23) P.L. Walraven, A.M.J. van Hout and H.J. Leebeek: Fundamental Response Curves of a Normal and a Deuteranomalous Observer Derived from Chromatic Adaptation Data, *JOSA*, **56** (1966) 125
- 24) S.L. Guth, J.V. Alexander, J.I. Chumby, C.B. Gillman and M.M. Patterson: Factors Affecting Luminance Additivity at Threshold among Normal and Color-Blind Subjects and Elaborations of a Trichromatic-Opponent Colors Theory, *Vision Res.*, **8** (1968) 913
- 25) G. Svaetichin: Spectral Response from Single Cones, *Acta Physiol. Scand.*, Suppl. 39, **134** (1956) 17
- 26) H.G. Wagner, E.F. MacNichol Jr. and M.L. Wolbarsht: The Response Properties of Single Ganglion Cells in the Goldfish Retina, *J. Gen. Physiol.*, **43**, Suppl. (1960) 45
- 27) R.L. DeValois: Colour Vision Mechanisms in the monkey, *J. Gen. Physiol.*, **43**, Suppl. (1960) 115
- 28) W.B. Marks, W.H. Dobelle and E.F. MacNichol, Jr.: Visual Pigments of Single Primate Cones, *Science*, **143** (1964) 1181
- 29) T. Tomita: Electrophysiological Study of the Mechanisms Subserving Color Coding in the Fish, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, **30** (1965) 559