

色残効の強度における順応色相の効果

The Effect of Adapting Hue on the Color Aftereffect

友 部 安 奈

Anna TOMOBE

(日本女子大学大学院人間社会研究科 心理学専攻博士課程前期2年)

要 約

ある色に順応した後にその反対色が知覚される現象を色残効という。色残効の知覚には、色彩情報処理のどのレベルが関わっているのであろうか。本研究では色残効の生成メカニズムの解明を目的として、色残効の持続時間と順応刺激の色相との関係を実験的に調べた。順応刺激の色相は、xy色度図から各色相において最も彩度の高い16色を選択し、背景色を灰色とした。実験の結果、色残効の持続時間は、赤・緑・黄系統が長くなる一方で、青系統の色相が短くなった。各色相がもたらす錐体興奮量に基づいた錐体コントラストを元に重回帰分析を行った結果、S錐体コントラストと色残効の持続時間との間に有意な負の相関があることがわかった。L錐体／M錐体コントラストと色残効との相関は見出されなかった。以上のことは、反対色レベルにおけるメカニズムが色残効生成に寄与している可能性を示唆している。

[Abstract]

The color aftereffect is a phenomenon in which the prolonged observation of the adapting color stimulus induces the apparent change in the perceived color of the subsequently presented test stimulus. To understand the underlying mechanism of color aftereffect, we examined the relationship between the color of the adapting stimulus and the duration of the aftereffect. We found that the color aftereffect were longer with the red or green adapting stimuli, while the blue adapting stimulus induced a shorter aftereffect. The duration of the color aftereffect was not correlated with the luminance of the adapting stimulus. The multiple regression analysis showed that the S-cone contrast (but not the L-cone or M-cone contrasts) was negatively correlated with the duration of the color aftereffect. These results indicate that a neural processing at a higher level than at the retinal level is responsible for the induction of the color aftereffect.

1. はじめに

ある色に順応した後にその反対色が知覚される現象を色残効(Color aftereffect)という。本研究では、実験心理学的手法により、色残効の生成メカニズムの一端を明らかにすることを目的とする。私たちヒトが見ることのできる光は400nm～700nmまでの波長(可視光線)である。連続的に変化する光そのものに色はついておらず、それらの波長に高い感度を持つ3種類の錐体などの細胞から脳へ色情報が伝達されることで色をみるができている。色は色相・彩度・明度の3属性によって成り立っている。色相は赤・緑・青などといった色の種類を示しており、彩度はその色の鮮やかさの程度、明度は色の明暗を示している。色の知覚過程は色覚の標準モデルによっ

て説明することができる。まず、第1段階においてヒトの目の網膜に存在する光受容体細胞である3錐体(L・M・S)が長波長(Long)・中波長(Middle)・短波長(Short)の各波長に反応することでそれぞれ電気信号に変換される。L錐体は長波長である560nm, M錐体は中波長の530nm, S錐体は短波長の430nmに感度のピークがある。第2段階では眼と後頭葉の中継地点である視床の一部である外側膝状体(Lateral geniculate nucleus; LGN)において、L錐体とM錐体の引き算によって赤-緑の反対色へ変換することに加えて、S錐体とL錐体/M錐体との引き算により青-黄の反対色へと出力される。そして、第3段階で大脳視覚野(V1)においてLGNからの反対色の情報がさらに処理される。V1から腹側経路と呼ばれる神経回路網において、V2, V4, 下側頭皮質(IT)の順に色情報処理がされる仕組みとなっている(De Valois & De Valois, 1993; Kuriki, et al., 2015; Solomon & Lennie, 2007; Yasuda, et al., 2009)。こうした処理によって、カテゴリーカル色知覚と呼ばれる、無数に存在する色をカテゴリーとしてまとめて把握することが可能となる。

では、色残効の知覚には、色覚の標準モデルにおけるどの段階の色彩情報処理レベルが関わっているのだろうか。本研究では、色残効の持続時間(強度)が網膜に存在する3錐体の段階で説明できるかを明らかにするため、色残効の強度における色相の効果を実験的に検討した。

2. 実験方法

2.1 実験参加者

本研究では1名の実験参加者(本論文の筆者)による結果を示す。実験参加者の視力は眼鏡により矯正されていた。また、100ヒューテスト(ND-100, 日本色研)により色覚正常であることを事前に確認した。

2.2 装置

視覚刺激は、画像処理用ソフトウェアPhotoshop CS5 (Adobe)により作成した。そして、色彩輝度計 ColorCAL II (Cambridge Research Systems)によりxy色度座標及び輝度値を、また分光放射輝度計SpectroCAL MKII (Cambridge Research Systems)により分光放射輝度を測色した。視覚刺激はコンピュータ(MacBook Air, Apple)で制御したディスプレイ(ColorEdge CG245W, EIZO)上に呈示した。ディスプレイの空間解像度は1920×1200ピクセルであった。実験における視覚刺激の制御は心理学実験遂行用ソフトウェアSuperlab 5.0(Cedrus)により行い、実験参加者の反応はキーボードから取得した。実験参加者の目とディスプレイとの間の距離は57 cmとした。また顎台(HeadLock, Arrington Research)により頭部を固定した。

2.3 視覚刺激

順応刺激としてxy色度図から各色相においてディスプレイで表示できる最も彩度の高い16色を選択した。その際には、ディスプレイの三原色である赤(R)、緑(G)、青(B)に加えて、xy色度図上でこの三色を結んでできた三角形の線上にある色相を選んだ(ただし白(W)を除く)。この三角形はディスプレイの色域(gamut)と呼ばれ、ディスプレイ上で呈示できる最大の彩度に対応している。各順応刺激のRGB値を表1に、xy色度座標値を図1に示した。各順応刺激の輝度値

Yは一定ではなく、11.9～218.8 cd/m²まで分布している。また、図2には各順応刺激の分光特性を示した。視覚刺激の背景は灰色(R=G=B=125, Y=69.3 cd/m²)とした。順応刺激の形状は円とし、全体を黒色の枠で囲んだ。テスト刺激としては、背景の灰色上に順応刺激と同じ大きさの枠のみを呈示した。

表1. 順応刺激に使った16色のRGB値

色相	R	G	B
R1	255	0	0
R2	180	0	50
RP	142	0	77
P	103	0	108
PB	59	0	159
B1	33	0	198
B2	0	0	255
B3	1	124	220
C	4	251	251
BG	2	255	152
G	0	255	0
YG	163	250	0
Y1	201	246	0
Y2	243	240	0
O	247	81	1
W	251	237	247

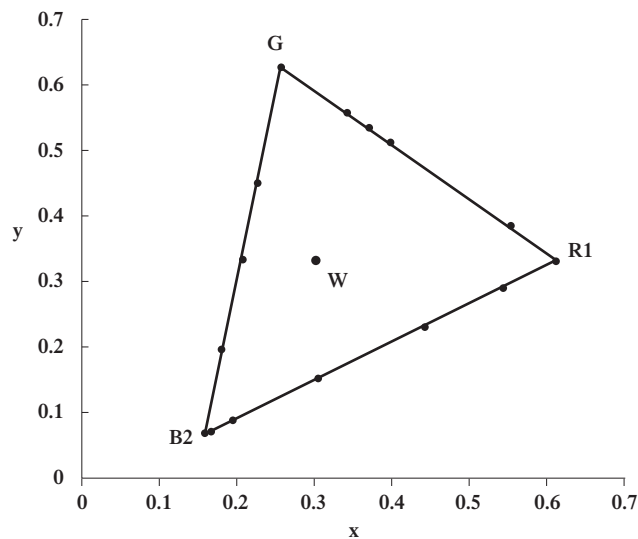


図1. xy色度図上における順応刺激に使った16色

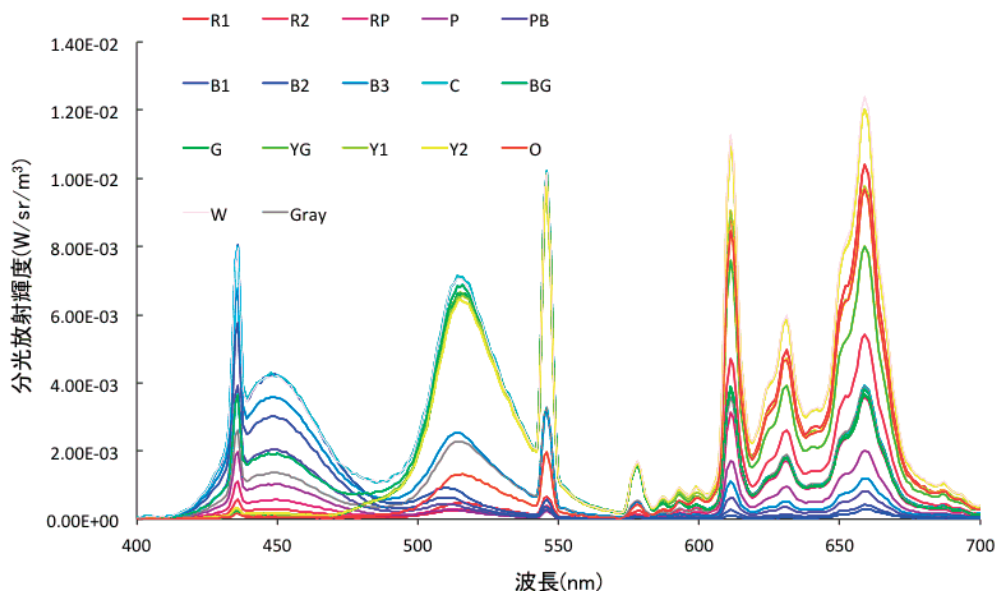


図2. 順応刺激に使った16色の分光特性

2.4 手続き

図3は一試行の流れを示している。まず十字の注視パターンが呈示された後、灰色の背景に円形の順応刺激とテスト刺激が順に呈示された。順応刺激の提示時間を4秒とした。実験参加者の課題は、テスト刺激において色の残効が消えたと判断した時にキーを押すことであった。順応刺激が消えた後からキー押しまでの時間、つまり色残効の持続時間を測定した。十字の注視パターンが呈示されている時、実験参加者は適宜休憩することができた。実験は明室内で行われた。実験参加者には、順応刺激が呈示されている間はできるだけ視線を動かさずまばたきをしないよう教示した。

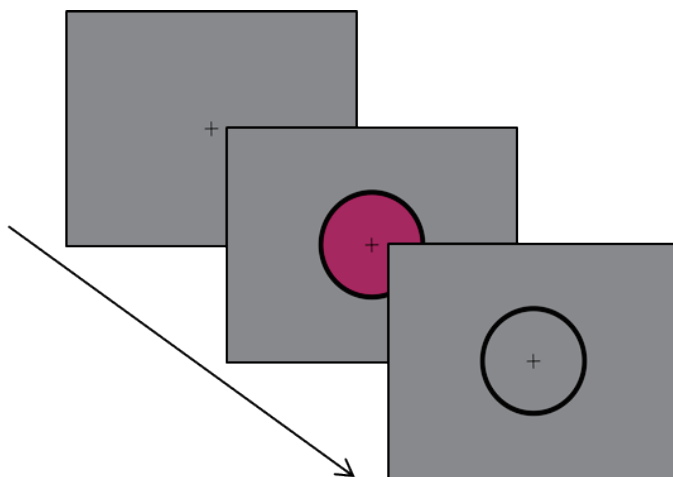


図3. 一試行の流れ

3. 結果

図4に色残効の持続時間の結果を示す。横軸は順応刺激の16色の色相を示し、縦軸は色残効の持続時間を示す。また、エラーバーは標準誤差を示している。赤系統(R1), 紫系統(P), 黄系統(Y1・Y2), 橙(O), 緑系統(BG, G)の色相による持続時間が5秒以上と特に長い傾向にあった。一方で、B1やB2, B3, あるいはPBといった青系統の色相では持続時間が2秒程度と他の色相に比べて非常に短かった。このことを統計的に確かめるため、一要因の分散分析を行った。その結果、色残効における色相の主効果は有意であった($F(15,304)=10.17, p<.0001, \eta^2=.33$)。Cohen (1988)の基準に基づくと、色相の主効果の効果量 η^2 は大きいといえる。Tukey法による多重比較の結果、上記で指摘した色相間については色残効の持続時間に有意な差がみられた(例: $R1>B1 (q(304)=7.62, p<0.0001)$)。

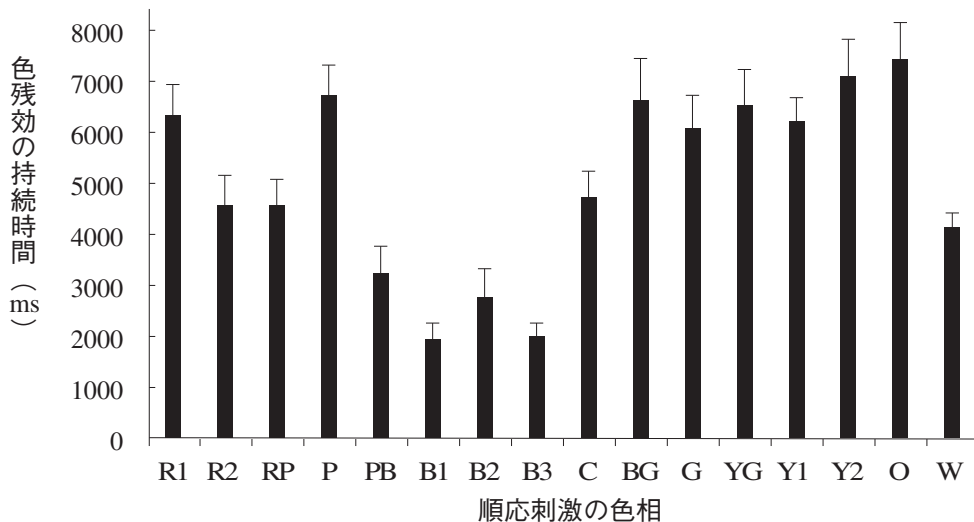


図4. 実験結果：各色相での色残効の持続時間

4. 考察

4.1 順応刺激の輝度の効果

順応刺激の輝度は各色相によって異なり、白色(W)の場合にはその値が最大となる(図2)。しかし図4に示したように、色残効の持続時間は順応刺激がWの時に最長になったわけではない。各順応刺激の輝度値と色残効との関係を調べるために、図5に輝度値と順応色における色残効の持続時間の相関関係を示した。図からわかるように輝度値と残効の持続時間の相関は正の関係になる傾向がみられたが、統計的に有意なものではなかった($r=0.45, p=0.07, ns, 95\%$ 信頼区間 $[-0.04, 0.77]$)。つまり、順応刺激の輝度値では色残効の持続時間は20%程度しか説明できないことがわかった($R^2=0.20$)。このことから、より輝度の高い順応刺激がより強い色残効を生み出しているというわけではなく、色相の種類が重要であるといえる。

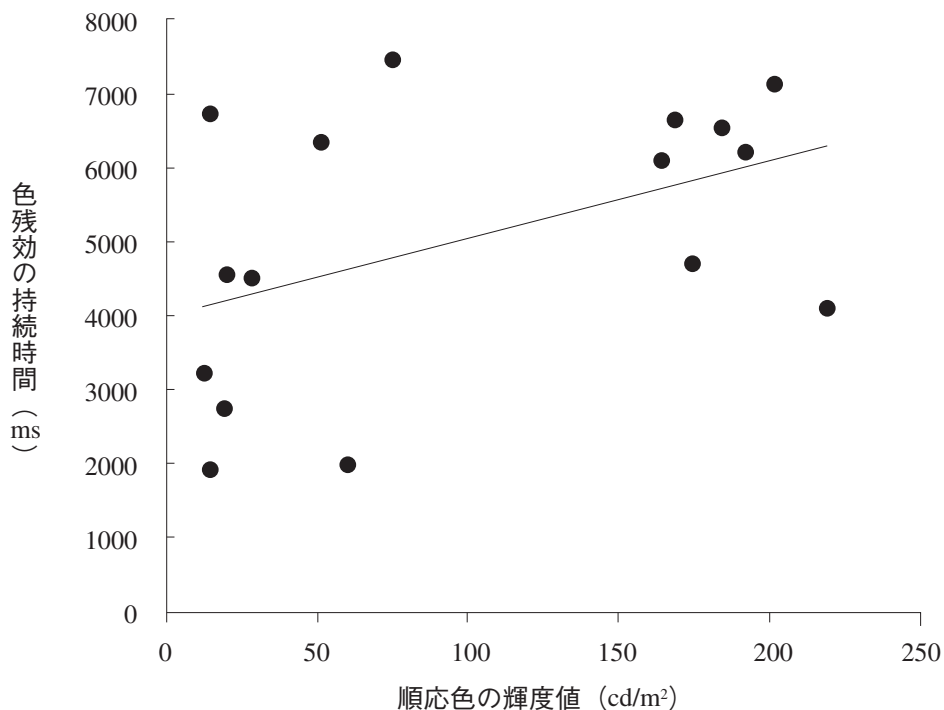


図5. 輝度値と色残効の持続時間との相関

4.2 錐体コントラストの効果

LMSの3錐体の活性化パターンが異なれば、色相に関して異なる印象が生成される。錐体の活性化パターンは錐体コントラストとして定義できる。そこで、各順応刺激がもたらす錐体コントラスト値と色残効の持続時間との間に何らかの関係があるか否かを調べた。図4から、赤・緑・黄系統の順応色が強い色残効を生み出していることがわかる。そうした色の知覚に関与するL錐体／M錐体コントラスト値が色残効の強度に関係している可能性が示唆されるため、この点を検討する。

まず、錐体コントラストの算出方法について記す。式1はSmith & Pokorny (1975)の推定に基づく各錐体(LMS)の活性量である。まず本研究で用いた順応刺激と背景刺激の測色値(図1)からXYZ値を求めた後、式1によりLMS錐体それぞれの錐体活性量を算出した。続いて両者の差分を計算することで、各順応刺激がもたらす錐体コントラスト値を求めた。

$$\begin{pmatrix} L \\ M \\ S \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.15516 & 0.54308 & -0.03287 \\ -0.15516 & 0.45692 & 0.03287 \\ 0.00000 & 0.00000 & 0.01608 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ Y \\ Z \end{pmatrix}$$

式1. 錐体活性量の推定

図6に順応刺激の各色相における錐体コントラストを示す。横軸は順応刺激の16色の色相を示し、縦軸は各色相の錐体コントラストを示している。錐体コントラスト値は背景(灰色)との差分なので、マイナス側にもその値があらわれる。R1やR2(赤)ではM錐体コントラストやS錐体コントラストはマイナスの値であることから、M錐体とS錐体の活性化量は背景よりも小さいことになる。その一方で、長波長に反応するL錐体の活性化量が大きいことがわかる。また、青系統の色相(Bなど)になるにつれ短波長に反応するS錐体の活性化量が強くなっていき、L錐体やM錐体の活性化量が低下することが示されている。G(緑)とY2(黄)を比較すると、どちらもS錐体コントラストは低い一方で、L錐体とM錐体の関係は反転している。つまりM錐体コントラストが高い場合にはGとなり、L錐体コントラストが高い場合にはY2となる。W(白)ではLMSの錐体コントラストが最も高くなっている。

錐体レベルで色残効の知覚を説明できるかを確かめるため、色残効の持続時間を目的変数とし、錐体コントラスト(図6)を説明変数として重回帰分析を行った。重回帰分析の結果を表2に示す。寄与率(R²)が0.64であったことから、説明変数である錐体コントラストで色残効の持続時間との関係は64%説明できることを示している。色残効の持続時間とS錐体コントラストには有意な負の相関がある一方で、L錐体コントラストとM錐体コントラストとの間には有意な相関はなかった。VIF値をみると多重共線性は発生しておらず、3つの説明変数は数間に強い相関関係はないと考えられる。以上の結果をまとめると、S錐体の働きにより色残効の強さが6割程度説明でき、かつS錐体コントラストが弱くなる色相であるほど色残効の持続時間は長くなる短くなる傾向にあることがわかった。この結果はL錐体／M錐体コントラストが色残効と関連しているとする当初の予測とは合致しなかった。

個人差はあるが、L錐体は60%、M錐体は30%程度の割合で存在しているがS錐体は約5%程度であり、L・M錐体と比べて非常に少ないことが知られている(Roorda & Williams, 1999)。この解剖学的神経生理学的事実からすると、S錐体の働きが色残効の強度に関連しているという結果は一見妥当でないようにみえる。しかし色覚の多段階モデル(De Valois & De Valois, 1993)によると、S錐体からの出力はL錐体やM錐体の出力から作り出される反対色を修飾し、結果としてヘリングの4原色(赤・青・黄・緑)が生じさせる。つまりS錐体はたんに青色知覚の基礎としてだけ機能しているのではなく、その他の色み(赤、緑、黄)を生み出すために本質的に重要な働きをしている。こうしたモデルを考え合わせると、本研究の結果は、反対色を生じさせるというS錐体の機能と色残効の強度が密接に関連していることを示唆する。図4に示したように、赤や緑、黄系統の順応色が強い色残効を生み出す。その理由はL錐体／M錐体コントラストの強度が色残効に関連しているのではなく、S錐体コントラストの低下によりもたらされる黄色の強さが色残効の強さの主要因になっているからであろう。

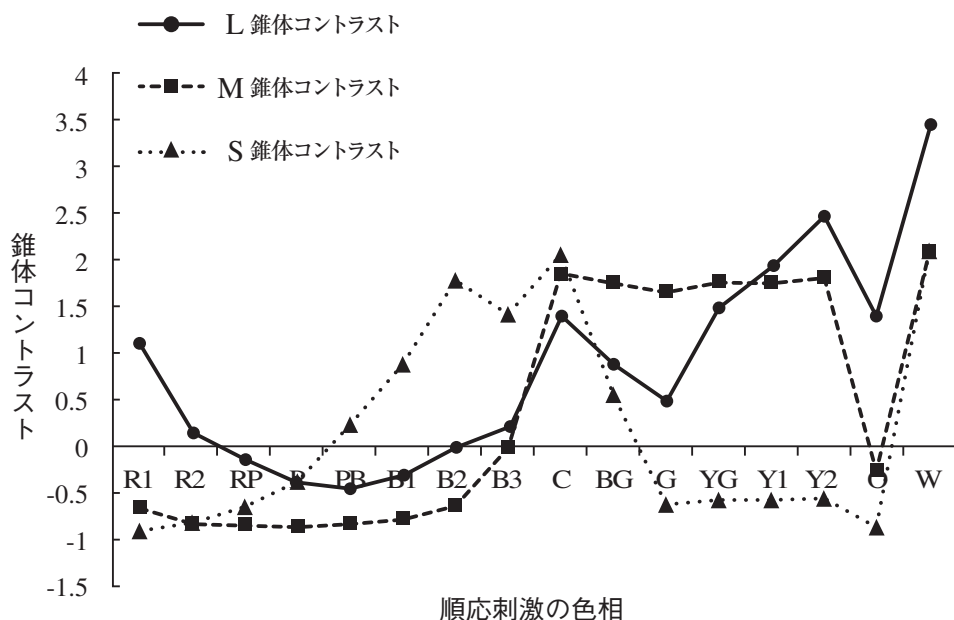


図6. 順応刺激の各色相における錐体コントラスト

表2. 錐体コントラストの重回帰分析結果

説明変数	β	p 値		VIF
L コントラスト	377.5	0.3665	n.s.	2.491798
M コントラスト	503.9	0.1854	n.s.	2.556327
S コントラスト	-1226.7	0.0005	***	1.042568
寄与率 (R2)	0.6384			

*** $p < .001$

3. まとめと今後の課題

本研究では色残効の生成メカニズムの解明に向けて、色残効の持続時間における色相の効果を測定した。その結果、青系統の色相による色残効の持続時間は赤・黄・緑・橙系統の色相と比べて短く、色相によって色残効の強度は異なることが示された。色残効の強度は錐体レベル(LMS)によってある程度は説明することが可能であり、特にS錐体コントラストと色残効の強度との間に関連性が見出された。

今後の課題としては、錐体レベルよりも高次のレベルである反対色メカニズムと色残効の強度との関係を検討することである。色残効を強めるS錐体コントラストの低下は、反対色における黄色の知覚を強める。反対色メカニズムを構成する3つのメカニズム(LMメカニズム、Sメカニズム、輝度メカニズム)の活性量と色残効の強度との関係を調べることにより、黄色の知覚(Sメカニズムによりもたらされる)が色残効と関連しているか否かを特定することができると考えら

れる。反対色メカニズムの活性量は反対色空間に基づいて算出できる。

反対色空間は、3錐体(LMS)の出力の加減による反対色応答によって、輝度(L + M, -L - M)・LM (L - M, M - L)・S (S - (L+M), (L+M) - S)の計3種類のメカニズムを軸とし、それを考案した研究者の頭文字を取ってDKL色空間と呼ばれる色空間で表現される(Derrington, Krauskopf & Lennie, 1984)。DKL色空間は、青緑色(M - L)・ピンク色(L - M)・青紫色(S - (L + M))・黄緑色((L + M) - S)の4原色を元にして構成され、式2によって各メカニズムの活性量が推定される。式2におけるLumは輝度(Luminance), LMは赤-緑(L - M), Sは青-黄(S - (L + M))軸に対応している。L_bg・M_bg・S_bgは背景色に対する, L_adapt・M_adapt・S_adaptは順応色に対するLMS錐体の活性量を表している。今後はこうした反対色モデルを用いて、色残効の生成メカニズムを検討する計画である。

$$\begin{pmatrix} Lum \\ LM \\ S \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 1 & \frac{-L_{bg}}{M_{bg}} & 0 \\ -1 & -1 & \frac{L_{bg}+M_{bg}}{S_{bg}} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} L_{adapt} \\ M_{adapt} \\ S_{adapt} \end{pmatrix}$$

式2. 反対色モデルにおける輝度, LM, Sメカニズムの活性量推定

[引用文献]

- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). New York: Academic Press.
- Derrington, A. M. , Krauskopf, J. , & Lennie, P.(1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology*, 357, 241-265.
- De Valois, R. L. , & De Valois, K. K.(1993). A multi-stage color model. *Vision Research*, 33, 1053-1065.
- Kuriki, I. , Sun, P. , Ueno, K. , Tanaka, K. , & Cheng, K. (2015). Hue selectivity in human visual cortex revealed by functional Magnetic Imaging. *Cerebral Cortex*, 25, 1-16.
- Roorda, A. , & Williams. D. R. (1999). The arrangement of the three cone classes in the living human eye. *Nature*, 397, 520-522.
- Smith, V. C. , & Pokorny, J. (1975). Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. *Vision Research*, 15, 161-171.
- Solomon, S. G. , & Lennie, P. (2007). The machinery of colour vision. *Nature Reviews Neuroscience*, 8, 276-286.
- Yasuda, M. , Banno, T. , & Komatsu, H. (2009). Color selectivity of neurons in the posterior inferior temporal cortex of the Macaque monkey. *Cerebral Cortex*, 20, 1630-1646.