

■S3群(脳・知能・人間)-2編(感覚・知覚・認識の基礎)-1章(明るさと色の感覚)

1章 明るさと色の感覚

■概要■

明るさと色の感覚は視覚情報処理の中でも最も基礎的な部分であるが、それらは単なる物理量の計測ではない。例えば、一見物理量と単純な関係があると思われる明るさの感覚は、視覚対象周辺の複雑な視覚的文脈に著しく依存することが示されている。同様なことは色の感覚についても当てはまり、色の恒常性としてよく知られている。両者は異なる視覚環境(照明条件や物体の形状など)における物体表面固有の特性すなわち表面反射率の推定という枠組みで説明でき、一般に我々の視覚系が視覚入力に基づいて視覚対象の理解や解釈を行っていることを示唆している。

(執筆者：土肥 英三郎)

【本章の構成】

本章では、まず人の視覚の最初のプロセスである光受容に関する知見(1-1節)および光の基本的な単位と表色系(1-2節)についてまとめる。視覚情報処理の理解には、視覚系だけではなく視覚対象の理解も不可欠である。ここでは自然な視覚環境下における光スペクトルの統計的性質と、それが視覚情報処理に与える帰結について述べる(1-3節)。次に、明るさと色に関する知覚的属性とその神経基盤についてまとめ(1-4節)、最後に代表的な心理学的現象を概説する(1-5節)。

1-1 光受容

1-1-1 錐体と桿体

視覚は視細胞(photoreceptor)によって光量子が受容されることによって始まる。視細胞には明るい視覚環境下で作動する錐体(cone)と、暗い環境下で作動する桿体(rod)の2種類がある¹⁾。錐体は更に分光感度の異なる3種類からなり(図1)、これらの相対的な応答が色感覚の基盤である。暗所において色が存在しないのは単一の分光感度を持つ桿体のみが作動しているためであり、視覚入力の分光分布の変化によるものではない。これらの計4種類の視細胞は網膜上のひとつの層に、モザイク状に配列している。

錐体の密度は中心窩で最も高く(視角1度あたりおよそ120錐体³⁾)、更に中心窩の直径1.25度には桿体が⁴⁾、0.35度はS錐体が存在しない⁵⁾。錐体の比率はL>M>Sの順で、S錐体は全体の6%程度にすぎないが、L錐体とM錐体の比は1:1~17:1と個人差が大きい⁶⁾。これらの錐体モザイク上での配置はL、M、Sの種類によらずほぼランダムである⁶⁾。また、心理物理学的に計測された中心視2度までの最大空間分解能は錐体の密度と一致し、個々の錐体の情報が後続の視覚系まで保存されていることを示しているが、周辺視ではこの関係が成り立たない⁷⁾。

実際解剖学的に、中心窩では錐体1つに2つのmidget型網膜幹細胞（網膜からの主要な出力細胞の一種）が対応しているが⁸⁾、周辺視では多くの錐体が1つの細胞に収束している（すなわち次元圧縮が起きている）ことが知られている⁹⁾。

桿体は非常に高感度の光電変換素子で、視物質（photopigment）による光量子1個の吸収に対して明確な電氣的応答を示す¹⁰⁾。これは非常に小さい背景ノイズ（錐体の 10^{-4} ~ 10^{-6} 倍¹¹⁾¹²⁾）とカスケード的なシグナルの増幅（錐体の80倍¹¹⁾）によって実現されている。その一方で、比較的低い光強度（300 光量子/秒程度¹⁴⁾）で応答が飽和する。これらの特性は低感度ではあるが基本的に飽和しない錐体^{a)}と相補的である¹⁾。

網膜上の桿体密度は視角20度付近で最も高い⁴⁾。暗所において注視点の周辺で物がよく見えるのはこのためである。中心窩以外では錐体よりも密度が高く、網膜あたりの数は 10^8 個と錐体の 5×10^6 個を上回るが、網膜幹細胞への収束は錐体に比べて数10倍大きく⁸⁾、個々の桿体が独立した空間情報を伝達しているわけではない⁷⁾。

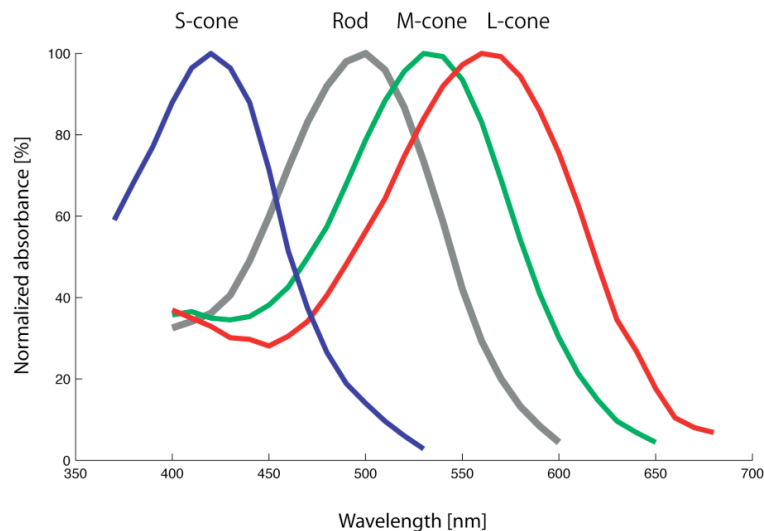


図1：視細胞の分光感度²⁾

1-1-2 順応

視覚環境の背景輝度は 10^{-3} cd/m²（星空の下）から 10^5 cd/m²（太陽光の下）と 10^8 のオーダーで変化する³⁾。また単一シーンの中でもハイライトと陰では 10^4 のオーダーの違いがある¹³⁾。神経細胞の応答が 10^2 のオーダーでしか変化しないにもかかわらず¹⁾我々の視知覚が安定して機能しているのは、視覚情報処理が光強度の変化にダイナミックに適応しているからである。このプロセスを順応（adaptation）と呼ぶ。

順応は測定条件により様々な様相を示す。特に明所から暗所へ移行した際の光の検出閾の推移を暗順応（dark adaptation）と呼ぶ¹⁴⁾³⁷⁾。暗順応では閾値は約5分間下降した後一定となり、その際錐体の感度は最大まで回復している。更に10分後には桿体が機能しはじめることによ

^{a)} 光順応によって $3 \sim 10^6$ 光量子/秒の広いダイナミックレンジを持つ¹⁾。

って閾値は再び下降し、30分後には桿体の最大感度に到達して暗順応が完了する。

明るい環境への適応全般を明順応 (light adaptation) と呼ぶが、しばしば異なる強度の光に順応した場合の増分閾 (1-5-2節) を指し、これは必ずしも前述の暗順応と対をなすものではない。また、 10^2 のオーダーの背景輝度の変化に対する適応を明暗の方向によらず light adaptation (光順応) と呼ぶことも一般的である。これは100ms程度の早い時間スケールで起き、サッケードに伴う局所的な輝度変化に対処するメカニズムである¹²⁾。ちなみに瞳孔径の調節も順応の一種であるが、その変化は2~8mmで、光量の調節能力は10のオーダーと非常に限られている¹⁾。

1-1-3 条件等色

暗所視において色感覚が存在しないのは桿体が一種類しか存在しないためであることは前述したが、同様に、明所視が三種類の錐体に依存していることから、三種類の錐体の応答が同一になるような視覚刺激の分光分布を後続の視覚系は区別することができない。この現象を条件等色 (metamerism)、同一の錐体応答を引き起こす異なる分光分布対を条件等色対 (metamer) と呼ぶ³⁾。

1-1-4 色覚異常

上記4種類の視細胞のいずれかを持たない人、もしくはその分光感度が典型的なものと異なる場合、その視覚特性は異なるものになる。特にLもしくはM錐体の欠損もしくは変異は男性の約8% (日本人男性の約5%)、女性の約0.5% (同0.2%) と比較的高頻度であり¹⁶⁾¹⁵⁾、欠損の場合は赤-緑軸が縮退した二色性色覚を示す。この性差はL/M錐体を決定する光受容タンパク質の遺伝子が共にX染色体上に存在するために生じる。

1-1-5 年齢に伴う変化

視細胞は生後4週で4種類全て機能していることが示唆されており¹⁷⁾、この時期から色弁別の感度は急激に上昇するが、20歳前後をピークに緩やかな感度の低下が見られる¹⁸⁾。また、高齢者の眼球光学系では短波長領域の可視光が吸収されやすく、短波長領域における感度の低下の原因となっている¹⁹⁾。

1-2 明るさと色の計測

1-2-1 分光視感効率と輝度

光とは視感覚を引き起こす波長380~780 nmの放射 (radiation) を指し、その物理量は視覚とは独立に定義されるものである。特定の視感覚 (例えば光の検出) を引き起こすのに要す

る単色光 (monochromatic light; 単一の波長成分からなる光) の物理量 (エネルギーやパワー) は波長によって異なり, これは主に視細胞の分光感度や眼球光学系の吸光特性によって規定される. 波長毎に計測された単色光の検出閾の逆数 (=各波長の単色光が視感覚を引き起こす効率) を分光視感効率 (spectral luminous efficiency) と呼ぶ²⁰⁾²¹⁾.

分光視感効率はその計測条件によって様々であるが, 国際照明委員会 (CIE) 標準分光視感効率として広く測光 (photometry) に用いられているものは, 明所視条件下, 視角2度での検出閾に基づいている. 光刺激の分光視感効率による重みづけ和は光刺激が視感覚を引き起こす強度を表し, これが輝度 (luminance) の正確な定義である:

$$L = K_m \int L_e(\lambda) V(\lambda) d\lambda \quad [\text{cd m}^{-2}]$$

ここで $L_e(\lambda)$ [$\text{W m}^{-2} \text{sr}^{-1}$] は波長 λ における光の物理的強度 (正確には放射輝度), $V(\lambda)$ はCIE標準分光視感効率, K_m は最大視感度と呼ばれる定数 (683 lm W^{-1}) で, これにより次元が物理量 (放射強度) から心理量 (輝度) へ変換される. 暗所視におけるCIE標準分光視感効率は別に規定されており, 明所視のものより短波長側にピークがある (視感覚が桿体に依存するため; 図1参照). これに基づいて計算される輝度を暗所視輝度 (scotopic luminance [$\text{scotopic cd m}^{-2}$]) と呼んで区別する.

1-2-2 XYZ表色系とxy色度図

任意のテスト刺激の色の見え (color appearance) は適当な三種類の色刺激 (原刺激 primary stimuli) の混合と同一にすることができる. これを等色 (color matching) と呼び³⁾, これにより任意のテスト刺激の色は原刺激の強度による3つの値 (三刺激値 tristimulus value) で簡潔に表すことができる. 特に原刺激として波長700.0, 546.1, 435.8 nmの単色光を用いた場合の三刺激値はCIE RGB表色系 (colorimetric system), 各波長の単色光に対する三刺激値は等色関数 (color matching functions) と呼ばれる²⁰⁾²²⁾.

等色実験において原刺激の強度を減少させても等色に十分でない場合, 原刺激側ではなくテスト刺激側にその原刺激を加える必要がある. 実際, RGB表色系では三刺激値が負の値を取る. CIE 1931 XYZ表色系は任意の光を非負の三刺激値で表現できるように考案されたもので, 測色 (colorimetry) において良く使われている座標系である. これはRGB表色系の線形変換で構築され, かつY値が輝度を表すように定義されたものである²⁰⁾²²⁾.

XYZ三刺激値のスケールに依存しない色みに関する量は, 各刺激値を $X+Y+Z$ で正規化することで表現できる: $x=X/(X+Y+Z)$, $y=Y/(X+Y+Z)$, $z=Z/(X+Y+Z)$. ここで $z=1-(x+y)$ が成り立つので, 色みを表現するには (x,y) で十分である. これを色度 (chromaticity) と呼び, (x,y) の二次元平面上へのプロットをxy色度図 (xy chromaticity diagram) と呼ぶ²⁰⁾²²⁾. なお, xy色度図は等輝度面ではないことに注意する.

1-2-3 均等色度図と均等色空間

xy色度図における二点間の距離は, 対応する等輝度刺激の知覚的な距離とは対応していない. この問題を緩和した座標系が均等色度図 (UCS色度図 uniform chromaticity scale diagram) で, 現在使われているCIE 1976 UCS色度 (u',v') はxy色度 (x,y) の非線形変換で定義されている

20)22).

明暗の次元を含めた3次元色空間で、知覚的距離を考慮したものを均等色空間 (uniform color space) と呼ぶ。これは対象刺激の三刺激値と共に比較刺激の三刺激値に基づいて計算され、表面色モードの明度と色に関する座標系である (1-4-2参照)。これは比較刺激が変われば同一の対象刺激の座標も変わることを意味し、人の見えにより近い表現系となっている。現在使われているものにはCIE 1976 $L^*u^*v^*$ 色空間 (CIELUV) とCIE 1976 $L^*a^*b^*$ 色空間 (CIELAB) があり、共通する値 L^* はCIE 1976 明度 (lightness) と呼ばれる物体表面反射率の知覚量である (1-4-1参照) ²⁰⁾²²⁾。

1-2-4 MB色度図

MacLeod-Boynton (MB) 色度図は輝度で正規化されたL錐体の応答 r とS錐体の応答 b で構成される色度図で²³⁾、刺激の特性を3種類の錐体の応答で直接的に表現するため視覚研究でよく使われている²¹⁾。ここで輝度はL錐体とM錐体の応答の和で定義されており (すなわちS錐体は輝度に寄与しないと仮定している)、M錐体の応答比は $1-r$ で得られる。これに輝度軸を加えれば完全な三次元の色空間が構築でき²⁴⁾、MBDKL色空間と呼ばれている。

1-3 可視光スペクトルの統計

1-3-1 光の表面反射モデル

物体表面による光の反射は二色性反射モデル (dichromatic reflection model) によって良く記述できる³⁾。それによると物体表面は二種類の反射を生成する。一つは照明光を鏡のように反射するもので、界面反射 (interface reflection) と呼ばれる。この反射光は反射角が限られていて、かつ波長に非選択的であることが多い。従って、界面反射が視野内であれば照明光の分光分布を推定することが可能である。もう一つの反射は入射光が物体内部の粒子間を反射した後外部に出てくるもので、内部反射 (body reflection) と呼ばれる。これは全ての反射角に均一に反射し、また物体表面固有の分光反射率を示す。この内部反射の分光分布 $c(\lambda)$ は照明光の分光分布 $e(\lambda)$ と物体表面の分光反射率 $s(\lambda)$ の積で $c(\lambda)=s(\lambda)e(\lambda)$ と表される。

1-3-2 照明光の分光分布

可視光のスペクトルは高次元であるが (例えば400~700nmを10nm間隔でサンプリングした場合31次元になる)、異なる時刻・天候・大陸における昼光の分光分布622サンプルが3つの基底関数の線形和でほぼ完全に近似できることが示された²⁵⁾。このことは、適当な3種類の光センサーの応答があれば昼光のスペクトル分布を再構築できることを意味している。

1-3-3 物体の表面分光反射率

同様に、物体表面の分光反射率も比較的低次元の基底関数の線形和で近似できることがわかっている。マンセル色表462サンプルの31次元分光分布（400~700nm, 10nm間隔）は3つの基底関数を用いて平均99%以上の精度で復元でき²⁶⁾、同一の基底関数は検証データ（自然物体の分光反射率170サンプル）に対して98%以上の復元精度を持つことが示された²⁷⁾。

以上のことから、分光分布は本来高次元であるが、それを人の視覚がたった三種類の錐体で表現しているということはそれほど制限的ではないことがわかる。

1-4 明るさと色の心理的屬性

1-4-1 明るさと明度

明暗に関する心理量に関して明度 (lightness) と明るさ (brightness) の二種類が定義されている²⁰⁾²⁸⁾。明度は表面反射率の知覚量を指し、同一の照明下における白色表面との比較によって測定され、照明光の強度に影響されにくい。一方、明るさは視覚刺激そのものの強度、すなわち照明光×表面反射率に関する知覚量で、照明光の強度に依存する。明るさは明度とは異なり物体表面以外にも定義される心理量である。

1-4-2 色の見えのモード

色の見えが三種類の錐体の相対的な応答値によって規定されることは既に述べたが (1-1-3節)、それだけでは色の見えを説明するには不十分である。例えば同一の錐体応答値を生成する視覚刺激でも、その周辺の視覚的文脈によって色の見えは異なる。特に、視覚刺激があたかも物体表面のように見える場合を表面色モード (surface color mode)²⁹⁾ と呼び、一般に視覚刺激が白色の対照刺激と共に提示された場合に起こる。前述の明度は表面色モードにおける視覚刺激の明暗感覚に対して定義されたものである。一方で、視覚刺激があたかも光源のように見える場合を開口色モード (aperture color mode)²⁹⁾ と呼び、視覚刺激が暗黒の周辺に対して提示された場合におこる (この場合、開いた口から光が発しているように見える)。例えば、表面色モードにおいて茶色に知覚される刺激は、開口色モードでは黄色に知覚される (開口色モードに茶色は存在しない)。

1-4-3 色相と彩度

表面色には前述の明度に加えて色相 (hue) と彩度 (saturation) と呼ばれる知覚的屬性が定義できる。色相は赤、オレンジ、黄、緑、といった色名で記述される属性で、彩度は表面色の色みの強さ (グレーからの知覚的な距離) に関する量である³⁾²⁰⁾³⁰⁾。

これらの三属性に基づく表色系の代表的なものがマンセル表色系 (Munsell system) で³⁾³¹⁾、円柱の軸が明度 (マンセル表色系ではvalueと呼ばれる)、中心から円周への距離は彩度、円

周角は色相（同chroma）を表す。この表色系は二点間の距離が心理学的な近さと対応するように構築された均等色空間の一種であり（1-2-3節）、CIE三刺激値からマンセル表色系への変換式も提案されている³¹⁾。

なお、開口色の場合、彩度の代わりに色み（chromaticnessもしくはcolorfulness）という術語が使われるが、色相にそのような区別はない²⁰⁾³⁰⁾。

1-4-4 反対色

マンセル表色系の色相は、赤-緑と黄-青の2つの軸が直交するように配置されている。これは、赤と黄、赤と青の色相の組み合わせではオレンジや紫といった色相が生成できるが、赤と緑、黄と青の組み合わせによる色相が存在しないという洞察に基づいている。この4つの特別な色相をユニーク色相（unique hue）、相容れない色相の組を反対色（opponent color）と呼ぶ³²⁰⁾。

反対色が互いに拮抗することは、色相キャンセレーション（hue cancellation）と呼ばれる実験によって定量的に示された³⁾。すなわち、視覚刺激の赤みは緑みを持つ光を加えることで相殺でき、相殺が完了した視覚刺激は黄、青、灰のいずれかの見えを示す。（同様に緑みは赤みの光で相殺できる。また黄-青に関しても同様で、相殺が完了すると赤、緑、灰のいずれかの見えになる。）

1-4-5 色のカテゴリー

例えばマンセル表色系に配置された数多くの色票を見ると分かるように、色は三次元空間を連続的に変化するが、我々はそれらを比較的少数の色カテゴリーに分類して知覚している。言語や文化にあまり依存しない基本となる色として11個の基本色名（basic color term）が提案されており、無彩色の黒・灰・白、ユニーク色相の赤・緑・黄・青、表面色固有の茶、更に紫・オレンジ（橙）・ピンク（桃）から成る¹⁶⁾³²⁾。

言語や文化がカテゴリー的な色の知覚に影響するか否かに関してはそれぞれの結論を支持する実験結果があり一概に言えないが¹⁶⁾、チンパンジーにおける色票の分類課題の結果は人のものと非常に良く似ていることが報告されており³²⁾、基本色の普遍性を示唆している。

1-4-6 色の神経基盤

色の多様な心理学的属性は視覚系の階層的表現と対応すると考えられている³⁴⁾。等色関数は錐体の分光感度の線形変換で記述でき、これはRGB/XYZ表色系が錐体レベルのメカニズムを反映したものであることを示している。反対色は、網膜幹細胞と外側膝状体（LGN）に存在する2種類の反対色細胞（color opponent cell）とほぼ対応する（但し重要な相違として、ユニーク色相の軸と反対色細胞の軸が一致しないこと³⁾³⁴⁾、色相キャンセレーションは線形性が成り立たないが³⁾、反対色細胞は線形モデルで記述できる³⁵⁾ことが挙げられる）。更にLGNから入力を受ける第一次視覚皮質（V1野）では色相や彩度を表現する細胞が見いだされている³⁵⁾。高次の視覚皮質では、V4野と呼ばれる皮質の応答は照明光の影響を排除した物体表

面の反射率と、IT野の応答は色カテゴリーと対応している³⁴⁾。

1-5 明るさと色に関する心理学的現象

1-5-1 絶対閾

我々は何個の光量子があれば光を知覚できるのであろうか？ 暗黒に30分以上順応して暗順応を完了した場合（1-1-2節），視覚20度，直径10分の視野に54~148個の光量子が1ミリ秒の間に照射されただけで光覚が生じる³⁶⁾³⁷⁾。これを絶対閾（absolute threshold）と呼ぶ。この刺激によって桿体が吸収する光量子は角膜上での反射や眼球光学系による吸光を考慮すると5~14個と推定され，対応する視野にある500個の桿体のうち5~14個の桿体が応答することが光を知覚するのに必要ということになる。但しこの計算では桿体におけるノイズを考慮しておらず，実際には同一の刺激によってより多くの桿体応答が起きていると考えられている³⁸⁾³⁷⁾。

1-5-2 増分閾

暗黒ではなく一定強度の背景光に順応した状況で，光の増加を検出するのに必要な光量を増分閾（incremental threshold）と呼ぶ。暗所視における増分域 ΔI は背景光の強度 I の関数 $\Delta I = k(I + I_0)$ で記述できる¹⁴⁾。ここで k は比例定数， I_0 は桿体の背景ノイズを表す定数で，光刺激がなくてもあたかも光があるように振る舞うため暗光（dark light）と呼ばれる。 I が I_0 に比べて十分小さい場合， ΔI は背景光によらずによらずほぼ一定になる（ $I=0$ のときの ΔI は絶対閾である）。一方 I_0 を無視できるほど I が大きい場合， ΔI は背景光強度に比例する（このときWeberの法則が成り立っている）。更に背景光が大きくなると桿体は飽和し，錐体の動作範囲（明所視）に入る。

明所視における増分域も同一の関数を使って記述できるが，明所視の暗光は非常に大きく，また増分閾の飽和もない（1-1-1節）。以上をまとめると，人の視覚の増分閾は暗所視と明所視に対応する2つのほぼ同形の増分閾曲線で記述できる。

1-5-3 フィリングイン

盲点には視細胞が存在せず，従って視細胞から視覚中枢への入力には存在しないが，知覚的には周辺の視覚刺激と整合性を持つ明るさや色が補間されて見える。この現象をフィリングイン（filling-in）と呼ぶ³³⁾³⁹⁾。フィリングインは盲点に限らず，一般に面情報の補間で常に起きており（1-5-4節），明るさと色が視覚入力に基づきながらも基本的には脳内で構成される心理的な量であること端的に示すものである。

1-5-4 面の明度とエッジのコントラスト

明度と物理量が直接対応しないことを示す錯視図形を図2に示す²⁸⁾。図2aの2つの小さい四角形は物理的には同一であるが、背景の輝度によって異なる明度が知覚される。これを同時対比効果 (simultaneous contrast effect) と呼ぶ。図2bの2つの領域も物理的には同一であるが、隣接部分のコントラストに支配されて異なる明度が知覚される (また輝度の緩やかな傾斜はほとんど知覚されない)。これは Craik-O'Brien-Cornsweet (COC) 効果と呼ばれている。

この2つの例では主にエッジにおけるコントラスト情報が面の明度を規定しており、面における絶対的な輝度やその緩やかな傾斜は知覚にあまり影響していない。これはエッジにおけるコントラスト情報が面全体に伝搬 (フィリングイン) することで面の明度が計算されるためだと考えられている²⁸⁾。

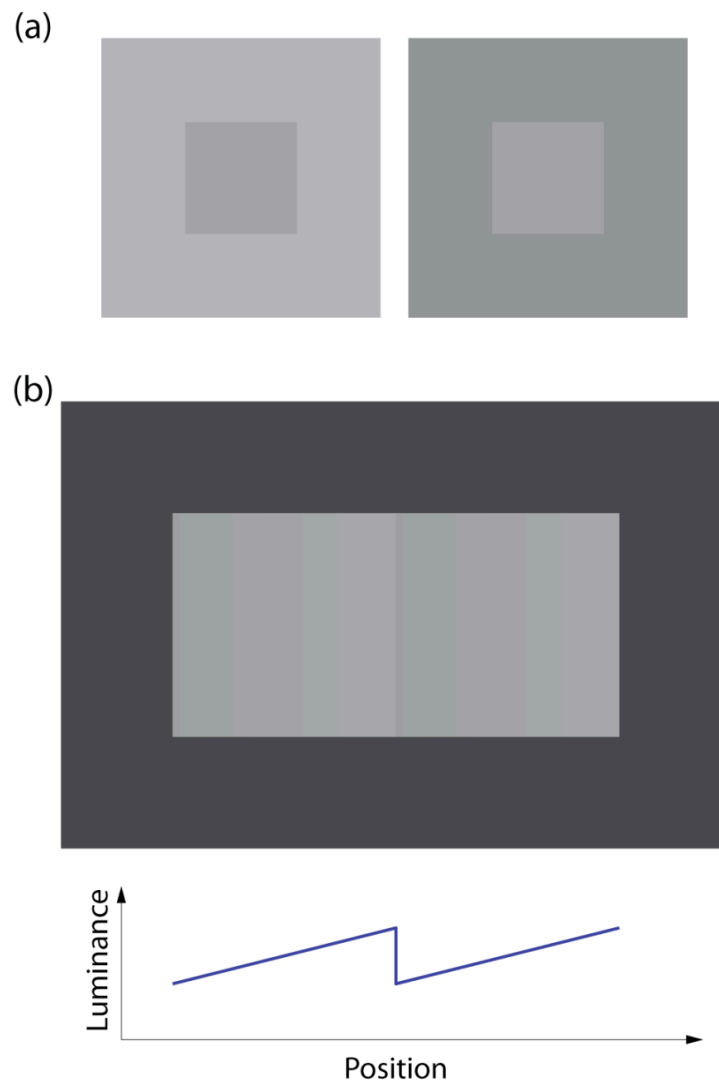


図2 : (a) 同時対比図形 (b) Craik-O'Brien-Cornsweet図形とその輝度分布²⁸⁾

1-5-5 明度の恒常性

明度はエッジにおけるコントラスト情報だけで決まるわけではない。図3は本の見開きのような三次元形状と共にほぼ均一の明度を持つ2つの領域が知覚されるが、実は図2bで示した図形と同一の輝度分布で作成されている⁴⁰⁾²⁸⁾。これは三次元形状の知覚が明度に影響する例で、実際この三次元形状と均一な表面反射率は右側からの照明を仮定すれば物理的に整合性を持つことがわかる。このように、知覚される明度が、視覚刺激の各点における物理量ではなく、表面反射率に対応する現象を明度の恒常性 (lightness constancy) と呼ぶ。

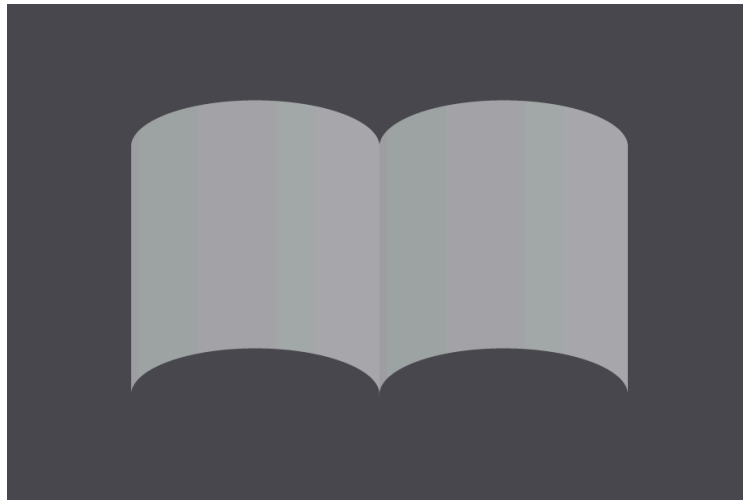


図3 : Knill-Kersten図形⁴⁰⁾

1-5-6 色の恒常性

明度の恒常性を色の見えに拡張したものが色の恒常性 (color constancy) であり、照明光や物体の三次元形状といった視覚的文脈に依存しない物体表面固有の分光反射率の推定問題として定式化できる。

表面分光反射率を推定するためには、照明光の分光分布の影響を相殺する必要がある (1-3節)。照明光の分光分布は視野内に界面反射をする領域があれば推定可能で、これは視野内の最も明るい領域の分光分布を照明光の分光分布と見なして他の領域の表面反射率を推定する手法の論拠となっている³⁾。但し色の恒常性は照明光の相殺だけで実現されるものではなく、明度の恒常性と同様エッジのコントラストを用いた面情報の補完や三次元形状との整合性などが絡んだ、複雑な推定プロセスの結果である³⁾¹⁶⁾。

■参考文献

- 1) R. W. Rodieck. The First Steps in Seeing. Sinauer, MA, 1998.
- 2) J. K. Bowmaker and H. J. Dartnall. Visual pigments of rods and cones in a human retina. J Physiol (Lond), 298:501-11, 1980.
- 3) B. A. Wandell. Foundations of Vision. Sinauer, 1995.

- 4) C. A. Curcio, K. R. Sloan, R. E. Kalina, and A. E. Hendrickson. Human photoreceptor topography. *Journal of Comparative Neurology*, 292:497–523, 1990.
- 5) C. A. Curcio, K. A. Allen, K. R. Sloan, C. L. Lerea, J. B. Hurley, I. B. Klock, and M. A. H. Distribution and morphology of human cone photoreceptors stained with anti-blue opsin. *The Journal of Comparative Neurology*, 312:610–624, 1991.
- 6) H. Hofer, J. Carroll, J. Neitz, M. Neitz, and D. Williams. Organization of the human trichromatic cone mosaic. *Journal of Neuroscience*, Jan 2005.
- 7) 乾 敏郎. 視覚情報処理の基礎. サイエンス社, 1990.
- 8) K. M. Ahmad, K. Klug, S. Herr, P. Sterling, and S. Schein. Cell density ratios in a foveal patch in macaque retina. *Visual Neuroscience*, 20:189–209, 2003.
- 9) A. K. Goodchild, K. K. Ghosh, and P. R. Martin. Comparison of photoreceptor spatial density and ganglion cell morphology in the retina of human, macaque monkey, cat, and the marmoset *Callithrix jacchus*. *Journal of Comparative Neurology*, 366:55–75, 1996.
- 10) D. A. Baylor, T. D. Lamb, and K. W. Yau. Responses of retinal rods to single photons. *J Physiol (Lond)*, 288:613–34, Mar 1979.
- 11) K. Donner. Noise and the absolute thresholds of cone and rod vision. *Vision Res*, 32(5):853–66, 1992.
- 12) F. Rieke and D. A. Baylor. Origin and functional impact of dark noise in retinal cones. *Neuron*, 26(1):181–6, 2000.
- 13) F. A. Dunn, M. J. Lankheet, and F. Rieke. Light adaptation in cone vision involves switching between receptor and post-receptor sites. *Nature*, 449(7162):603–6, 2007.
- 14) A. Reeves. Visual adaptation. In L. M. Chalupa and J. S. Werner, editors, *The Visual Neurosciences*, volume 1. MIT Press, 2003.
- 15) 北原 健二. 色覚異常. In 日本視覚学会編, 視覚情報処理ハンドブック. 朝倉書店, 2000.
- 16) J. M. Wolfe, K. R. Kluender, D. M. Levi, L. M. Bartoshuk, R. S. Herz, R. L. Klatzky, and S. J. Lederman. *Sensation & Perception*. Sinauer, 2006.
- 17) 篠森 敬三. 発達・加齢・障害: 色覚. In 日本視覚学会編, 視覚情報処理ハンドブック. 朝倉書店, 2000.
- 18) K. Knoblauch, F. Vital-Durand, and J. L. Barbur. Variation of chromatic sensitivity across the life span. *Vision Res*, 41(1):23–36, Jan 2001.
- 19) 鶴飼 一彦. 発達・加齢・障害: 加齢. In 日本視覚学会編, 視覚情報処理ハンドブック. 朝倉書店, 2000.
- 20) G. Wyszecki and W. S. Stiles. *Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae*. John Wiley Sons, NY, second edition, 1982.
- 21) Color & Vision Research Laboratories, Color and Vision database: <http://cvrl.ucl.ac.uk/>
- 22) 矢口 博久. 測光と表色システム: 表色システム. In 日本視覚学会編, 視覚情報処理ハンドブック. 朝倉書店, 2000.
- 23) D. I. MacLeod and R. M. Boynton. Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. *J. Opt. Soc. Am.*, 69:1183–1186, 1979.
- 24) A. M. Derrington, J. Krauskopf, and P. Lennie. Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *J Physiol (Lond)*, 357:241–65, Dec 1984.
- 25) D. Judd, D. MacAdam, and G. Wyszecki. Spectral distribution of typical daylight as a function of correlated color temperature. *J. Opt. Soc. Am*, Jan 1964.
- 26) L. T. Maloney. Evaluation of linear models of surface spectral reflectance with small numbers of parameters. *Journal of the Optical Society of America A, Optics and image science*, 3(10):1673–83, 1986.
- 27) L. T. Maloney. Physics-based approaches to modeling surface color perception. In K. R. Gegenfurtner and L. T. Sharpe, editors, *Color vision: from genes to perception*. Cambridge, 1999.
- 28) E. H. Adelson. Lightness perception and lightness illusions. In M. Gazzaniga, editor, *The New Cognitive Neurosciences*, pages 339–351. MIT Press, second edition, 2000.
- 29) 内川 恵二. 色覚: 色の見えのモード. In 日本視覚学会編, 視覚情報処理ハンドブック. 朝倉書店, 2000.

- 30) 森 礼於, 渡会 吉昭. 光と色: 知覚色, 色の見え. In 日本色彩学会編, 新編色彩科学ハンドブック第2版. 東京大学出版会, 1999.
- 31) 内川 恵二. 測光と表色システム: カラーオーダーシステム. In 日本視覚学会編, 視覚情報処理ハンドブック. 朝倉書店, 2000.
- 32) 内川 恵二. 色覚: カテゴリカル色知覚. In 日本視覚学会編, 視覚情報処理ハンドブック. 朝倉書店, 2000.
- 33) T. Matsuzawa. Colour naming and classification in a Chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Human Evolution*, 14:283–291, 1985.
- 34) H. Komatsu. Mechanisms of central color vision. *Curr Opin Neurobiol*, 8(4):503–8, Aug 1998.
- 35) A. Hanazawa, H. Komatsu, and I. Murakami. Neural selectivity for hue and saturation of colour in the primary visual cortex of the monkey. *Eur J Neurosci*, 12(5):1753–63, May 2000.
- 36) S. Hecht, S. Schlaer, and M. Pirenne. Energy, quanta, and vision. *The Journal of General Physiology*, 1942.
- 37) 中野 靖久. 色覚: 光覚. In 日本視覚学会編, 視覚情報処理ハンドブック. 朝倉書店, 2000.
- 38) H. B. Barlow. Retinal noise and absolute threshold. *Journal of the Optical Society of America*, 46(8):634–9, 1956.
- 39) H. Komatsu. The neural mechanisms of perceptual filling-in. *Nat Rev Neurosci*, 7(3):220–31, Mar 2006.
- 40) D. C. Knill and D. Kersten. Apparent surface curvature affects lightness perception. *Nature*, 351(6323):228–30, 1991.