

ベンハムの円盤 (Benham disk) の実験に 基づいた、主観色の機構に関する一試論¹⁾

新妻成哉・鬼沢貞

要 旨

ベンハムの円盤に見られる主観色の出現の機構を、視覚に関する最近の生理学的知見と、円盤にかんする簡単な実験に基づき、いくつかの仮定のもとに考察した。網膜中の3種の視細胞(錐体)系統の応答(立上りと立下り)速度の差と、同種の視細胞間の連動励起は、「3種の視細胞系統の応答の大きさの時間平均」に差を生起し、これによって主観色が説明できる。

1. 序 論

感覚は刺激によって触発されるものではあるが、刺激の客観的性質をそのまま忠実に反映するとはかぎらず、また観察者に意外とも思える現象を示すことがある。問題を色覚に限定すれば、色順応や色対比、色同化、色残像などがそれである。こうした現象の一つとして、ベンハムの円盤に現れる「主観色(subjective color)」があげられよう。この「色」は、比較的簡単な手続きによって誰にでも観察でき、その出現の機構については、幾つかの説が提出されている。例えば、「主観色は色覚の生起時間や残存時間が色によって異なることによって生ずる」^{2-a, b)}とか、「刺激の時間パターンによる神経興奮パルスの一種の周波数変調による」^{2-c)}といった諸説があるが、いずれも古典的かつ模索の域を脱していないと見てよかろう。本試論では、視覚に関する生理学的事実に基づき、実験的観察を通して、妥当と思われる幾つかの仮定を置き、その説明を試みることにする。

情報が眼によって捕えられ、脳に送られ、処理される過程を簡単に見ておこう。初めに光源があり、そこから放出された光が物質(対象)に当たると一部吸収され、残りが反射または透過されるのが普通である。反射光または透過光は、角膜、水様液、レンズ、ガラス体を順次経て網膜に達する。網膜には、光受容細胞(視細胞)があって光を吸収する。ここまで光の形で運ばれた情報は、視細胞で電気信号(網膜電位)に変わる^{3-a)}。視細胞と視神経の間には、水平細胞、双極細胞およびアマクリン細胞の3種の神経細胞がある^{4, 5)}。それらは隣接する幾つかの視細胞の横の連絡をはかると共に視神経へ信号を伝達

するという縦の連絡をはかる役目を持っている^{3-b)}。光受容細胞では、光の入力信号に対して負の方向への電位変化という応答信号を出力する。それが視神経へ伝えられたときには、正の方向への、持続時間 1ms 以下の神経インパルスの形に変換されている⁶⁾。視神経は脳に継がっていて、情報は神経インパルスの形で脳に入り、そこで処理される⁵⁾。

網膜に入射した光は神経細胞群を透過し、一番奥近くにある視細胞の外節部分で吸収される⁷⁾。視細胞には機能を異にする2種類があり、それらはその形状から桿体 (rod) および錐体 (cone) と呼ばれる。桿体は夜間視の際、錐体は昼間視の際働く細胞である。桿体中の感光色素ロドプシン (rhodopsin) は視紅とも言われ、弱い強度の光に感ずるが色の区別は出来ない。これに対して錐体は、2節で述べるように、それぞれ赤と緑と青の光の波長に最大の感度を持つ色素を含む3種に分けることが出来る。この3種の錐体の、程度の異なる励起によってすべての色を識別する。この事実は最近、分子遺伝学の観点からも確かめられた⁸⁾。それらの色素は、それぞれ赤、緑、青視物質と呼ばれている⁹⁾。

さて我々は、どのようにして色を感じるのであろうか。光源から出た光の強度の波長分布において、380~780nm の波長の光 (可視光線) がほぼ等しい強度で揃っていたとする。この光が眼に入れば、我々は白く感ずる。もし、物質 (対象) と相互作用して、その強度の波長分布に変化を受けた光が眼に入ると、我々は色を感じる。可視光線の中の特定の波長の光によって錐体中の視物質が刺激されたわけである。

しかし、色を感じるのは、それだけではない。たとえば、眼の付近に強い圧力が与えられると、「眼から火が出る」ことがある。このときは、明らかに光とは違った刺激で視覚反応が生じたのである。こうした現象以外に、近年、マッカロー (McCullough, C.) によって発見された「形と色を結び付けた残像様現象」では、黒で縁取りした縞状のパターンとそれに付随した空間部分に色を塗った図形を、視覚を通して予め脳にプリントしておく、その図形を見ただけで、その (元来は無色の) 空間部分に色を感じ¹⁰⁾。さらに、本試論で取り上げるベンハムの円盤は白と黒のみを使って、色を感じさせるものである²⁾。

2. 色覚理論の予備知識

前節で述べたように、色覚は、眼—視神経—脳の共同作業の結果生ずる感覚である。この過程が物質的であることは明白であるから、色覚については、いずれは、物理的、化学的、または生理学的な完全な説明が可能と思われる。それ故、我々は主観色について、現象的レベルでの説明や条件発生的分析にとどまることはできない。以下に色覚の諸性質について、その意味での主観色解明の本論 (3節) に必要となる部分を中心に極く簡単に解説しておく。

我々が色を感じるメカニズムについては、古来、多数の説が提出されている。そのうち代表的で説得力のある2つの説を取り上げる。これらは、はじめ仮説であったが、その正当性が、現代的に翻訳された形で、生理学的実験によって検証されつつある。

ひとつは、ヤング (Young, T. 1802, 1807) によって提唱され、ヘルムホルツ (Helmholtz, H. V. 1857) によって体系化された「3色説」である。これは、「ヒト (または、脊椎動物) の網膜内には、それぞれ赤・緑・青の光線に対してとくに感度を持つ3種の視物質を持つ3種の視細胞 (すなわち3種の錐体) が存在し、すべての色はこれら3種の視細胞に分けて感じられ、それぞれ脳に伝えられ、脳で再び統合されて識別される」というものである。ヘルムホルツによれば、3つの色について「視細胞—視神経—色覚 (大脳)」の系統は単純な平行構造である^{11-a)}。しかし、現在は、構造はそのように単純なものではなく、1節で述べたように、上記の3種の光受容細胞 (錐体) から視神経までの間に、視細胞を相互に連絡したり、それらと縦に直接・間接に連結する3種の細胞 (水平細胞、双極細胞、アマクリン細胞) があって、ひとつの錐体が得た信号を同種の錐体に分配したり、また水平細胞からフィードバックして他の種の錐体を刺激したり興奮状態にある錐体を失活させたりする働きをしていることが明らかになっている¹²⁾。このように、隣接あるいは近接した視細胞同士が互いに影響しあったり、連動したりすることが、3節で取り扱う主観色の説明の際に重要な意味を持つことになる。

現在、ヒトの網膜の3種の錐体中の3種の色素の吸収スペクトルが得られており、青視物質 (色素)、緑視物質 (色素) および赤視物質 (色素) の吸収極大の波長は、それぞれ 419.0nm, 530.8nm および 558.4nm であることが明らかになっている。これは数人~数十人について平均した数値である¹³⁾。このうち緑と赤の視細胞の吸収極大波長は非常に近く、また吸収帯も殆ど重なっている。それにも拘らず我々は緑と赤を際だって異なった色として知覚する。これは上で述べたフィードバックの機構などにより、一方の視細胞の励起が、他方の視細胞の励起の抑制として働く結果ではないかと考えられている^{3-d)}。

次に、ヘリング (Hering, E.) の反対色説 (1872~1878) を紹介しておく^{11-b)}。ヘリングは、「色覚は、3対の純粹感覚すなわち、白・黒、黄・青、および赤・緑の六色の感覚から成っている」と考えた。そして「網膜には、3種の視物質、すなわち白黒物質、黄青物質、および赤緑物質があって、それらは光によってそれぞれ化学変化を起こす。白黒物質は光によって分解されれば白感覚に、合成されれば黒感覚になる。同様に、分解と合成によって、黄青物質は黄感覚と青感覚を、赤緑物質は赤感覚と緑感覚を与える」としている。さらに、彼によれば、「白黒物質は可視光線のすべての波長にわたって分解反応するが、他の2物質はそれぞれ特異の波長範囲で分解反応し、また別の特異の波長範囲で合成

反応を起こす。後者の2物質にはそれぞれ無反応の波長領域もあり、3つの視物質はそれぞれ固有のスペクトルを持っている。」この考えかたは、直感的にはなかなか理解し難いが、「黄と青で生ずる白色の感覚」や「赤緑色盲の存在」、色の残像として補色が現れる現象」その他ヤング・ヘルムホルツの3色説では説明し難い現象の理解を容易にしている。

現代では、視細胞への光の入射に対する水平細胞の応答信号がヘリングの反対色説型として、認識されている。すなわち、コイ (carp) の錐体 (視細胞) の光に対する応答として得られる電気的信号は錐体の種類によって応答する波長は異なるが、すべて過分極 (マイナス方向の電位) のもの (ヘルムホルツの3色説型) である¹⁴⁾ のに対して、同じくコイの水平細胞のあるものは、ある波長では過分極状態を、また別の波長では脱分極 (プラス方向の電位) 状態を示すことが見い出されている^{12,15)}。この水平細胞に見られるプラスとマイナス電位の応答はヘリングの反対色説における「視物質の分解と合成」に対応させて考えることが出来るのではなかろうか。

3. ベンハムの円盤に関する実験と考察

3-1 ベンハムの円盤

白地の円盤に黒で図1-a のようなパターンを描き、中心に軸棒をつけ、これを適当な回

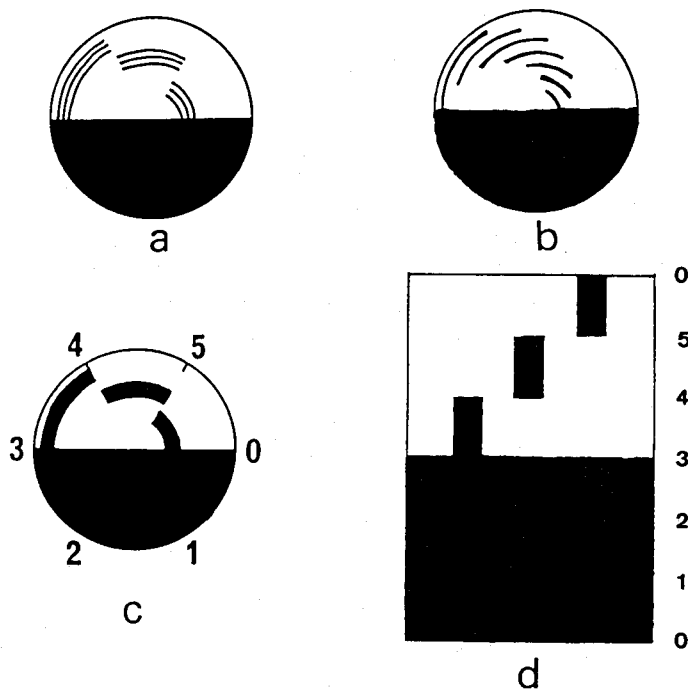


図1. ベンハムの円盤の種々のパターン (a~c: 直径40cm) と円筒パターン (d: 26×42cm)
 弧の幅はa: 0.5cm, b: 0.6cm, c: 4cm d中の黒帯は4×7cm

転速度でコマのように回転すると、円盤上に数本の同心円ができるが、不思議なことに、黒で描いたそれらの同心円に色がついて見える。これをベンハムの円盤 (Benham disk) と言う^{2,10)}。この現象は、その後の研究者の名を冠して、フェヒナー・カラー (Fechner color) と呼ばれる場合もある。色の感じかたに個人差があることと、刺激の分光特性で予測出来ない色が見えることから「主観色 (subjective color)」とも呼ばれる。この呼び方に「主観的 (subjective) という語が付されているところから、極めて心理学的なもの」とされた。いずれにせよ、序論で述べたように、主観色の生じる機構はまだ明らかにされていないことが問題である。従って以下の実験を通してその説明を試みることにする。

3-2 実 験

このように着色される条件は、黒に対して白を時間的に断続的に呈示することにある。ベンハムの円盤以外にも、たとえば、白黒テレビの同期をはずして (放送終了後の状態など) 画面をちらつかせたときに見える色も同じ主観色とされる。

我々は、主観色の特徴を詳しく観察する目的で、実験(1)~(4)を行った。結果と共に以下に記す。なお、実験(1)~(3)については、類似の実験と観察が、既に古い文献に見られることを付しておく^{2-a)}。

被験者は、人文社会科学部学生 8 人 (男 5 人, 女 3 人) で、いずれも色盲ではない。この実験は昼間光、蛍光灯 (天井の室内灯) および白熱灯 (60W タングステン灯を円盤から斜め上 45°, 約 30cm の位置から照らす) の下で行い、すべての被験者についてほぼ同じ結果を得た。

実験(1): 回転速度可変のインダクションモーターの軸に、図 1-a~c に示したようなパターンを描いた円盤を取り付け、それを回転させ、円弧の回転で生ずる同心円の着色を観察した。円盤の直径は 40cm, 被験者の眼と円盤の中心の距離は 60cm である。回転速度は図 2 のように、発光ダイオードの光を円盤の一隅にあげた小孔を通してフォトトランジスターで受け、その間歇的出力を増幅した後、オシロスコープでモニターして測定した。この条件において、主観色の観察には、3~8Hz (1 回転当り 0.32 秒 ~ 0.12 秒) が適当であった。以下の実験についても同様である。

図 1-a の円盤を反時計方向に回転させて出来る 9 つの同心円のうち、外側の 3 本は赤、中の 3 本は黄緑、内側の 3 本は青に見える。着色の程度は一般に淡いが、その色調は人によって多少差がある。回転の向きを逆にすると着色の順序も逆になる。図 1-b の円盤の場合、反時計方向の回転によって外側の弧から内へ向かって、赤→黄 (金色) →黄緑→緑

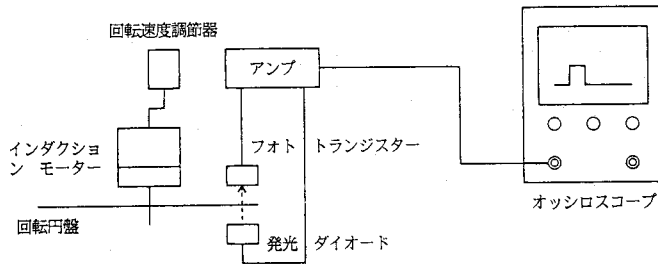
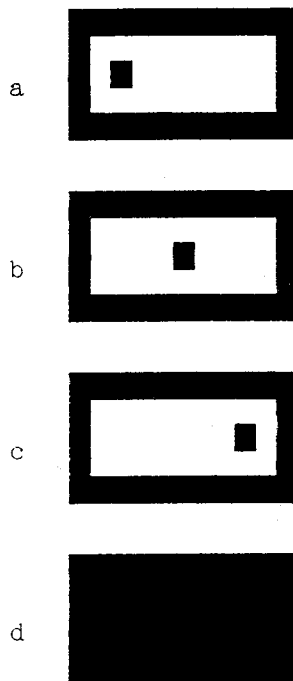


図2. 主観色の観察用装置の配置



a→b→c→d→d→d→a→b→
c→d→d→d→… のように繰り返し
ディスプレイ上に表示すると、
左端の正方形は赤に、中央の正方形は緑に、
右端の正方形は青に着色する。

図3. パソコンによる主観色の観察パターン

→青のような主観色が見える。また、図1-c では、弧の幅を太くしてある。着色の様子は図1-a と同様であるが、赤と緑の着色は同心円（弧の回転による）の縁だけに見られ、青はどちらかという全体にわたって見られる傾向がある。

回転速度が遅い場合は、その色調は黒ずんでおり、遅過ぎる場合は着色しない（黒色になる）。回転速度が速い場合には、色調は淡くなり、速過ぎると着色しなく（灰白色になる）。

実験(2)：図1-d のパターンを、長辺が円周となるように円筒に巻き付け、同じモーターを用いて回転させ、主観色を観察した。円筒の回転軸と直角方向から眺めて正面に来る位

```

1000 'SAVE "BENHAM"
1010 SCREEN 2,0,0,0
1020 WINDOW (-1280,-800)-(1280,800)
1030 VIEW (0,0)-(639,399)
1040 LINE (-1250,-500)-(1250,500),7,BF
1050 LINE (-250,-250)-(250,250),0,BF
1060 SCREEN 2,0,1,0
1070 VIEW (0,0)-(639,399)
1080 WINDOW (-1280,-800)-(1280,800)
1090 LINE (-1250,-500)-(1250,500),7,BF
1100 LINE (-1000,-250)-(-500,250),0,BF
1110 SCREEN 2,0,2,0
1120 WINDOW (-1280,-800)-(1280,800)
1130 VIEW (0,0)-(639,399)
1140 LINE (-1250,-500)-(1250,500),7,BF
1150 LINE (500,-250)-(1000,250),0,BF
1160 SCREEN 2,0,3,0
1170 WINDOW (-1280,-800)-(1280,800)
1180 VIEW (0,0)-(639,399)
1190 LINE (-1250,-500)-(1250,500),0,BF
1200 K=150
1210 PRINT "K=";K;:INPUT W$:IF W$<>" THEN K=VAL(W$)
1220 CLS 1
1230 SCREEN 2,0,0,4:FOR I=1 TO K:NEXT
1240 SCREEN 2,0,0,1:FOR I=1 TO K:NEXT
1250 SCREEN 2,0,0,2:FOR I=1 TO K:NEXT
1260 SCREEN 2,0,0,17:FOR I=1 TO K:NEXT
1270 SCREEN 2,0,0,17:FOR I=1 TO K:NEXT
1280 SCREEN 2,0,0,17:FOR I=1 TO K:NEXT
1290 GOTO 1230

```

図4. 主観色の観察のためのプログラム (BASIC)
使用機種: NEC -9801VX

置が、図中に示した $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow \dots \rightarrow 5 \rightarrow 0$ となるような方向に回転するとき、図の 3 と 4 の間にある線は赤に、4 と 5 の間の線は緑に、5 と 0 の間の線は青に着色する。なお、この場合も、回転の向きを逆にすると、赤と青の着色の線の位置が入れ替わる（緑は不変）。

実験条件（回転速度、照明など）および被験者については(1)と同じである。

実験(3)：暗室の中にナトリウムランプを点灯して、(1)、(2)の実験を行った。主観色は同じように観察できた。なお、ナトリウムランプは、589nm の単色光源（橙色）である。

実験(4)：図3-a～d に示すような、白と黒のみを用いて描いたパターンを、この順序でパソコンのディスプレイ上に表示することによって、3つの正方形が、左から順に赤、緑、青に着色するのを観察した。図4にそのプログラムの一例を挙げておく。

3-3 現象の観察と簡単な考察

図1-c に示すパターンを描いた円盤を回転させたときに見られる主観色の特徴を記す。

(1) 回転に伴って生ずる同心円の「線」が着色する。

これは、周囲の白と対比して色が見えていることを示唆する。描いてある弧を幅の広い

ものにすると、回転させたとき、とくに縁が着色（赤と緑の場合）し、内部は灰色になるという事実もこのことを支持する。（青は全体に色が着く傾向がある。）

同種の錐体同士や桿体同士は、ギャップジャンクション（gap junction）によって、電気信号的な連絡があることが知られている³⁻⁶⁾。1つの錐体細胞が受け取った光で生じた電気信号が連結した幾つもの錐体細胞に分散される。桿体の場合には、この連結は、0.5 mmにも及ぶといわれている。今の場合、網膜上に与えられた「弧の像」の境界線の内側の視細胞が、その外側の視細胞に与えられた刺激（光）に対して、ギャップジャンクションを通して、外側の視細胞と共に励起されることは十分考えられる。すなわち、主観色が見えるということは、このような連動的な視細胞の興奮（励起）という現象の存在を意味するように思われる。なお、同種の水平細胞同士もギャップジャンクションによって電氣的に連結しているという報告もある¹⁷⁾。

(2) 円盤の回転方向を逆にすると、弧の色の順序も逆になる。

図1-cのパターンを反時計方向に回転させると、我々は、0, 1, 2, ..., 5, 0の順で見てゆくことになる。このとき、3と4の間にある弧は赤く、4と5の間の弧は黄緑に、また5と0の間にある弧は青く見える。時計方向に回転したときは、事情が変わり、3と4の間の弧は青く、5と0の間の弧は赤く見え、4と5の間の弧は同じ黄緑である。これは、次のように整理することができる。即ち、眼に白が呈示されているところに、周囲の白と対比する形で黒が現れると、その黒い部分は青く見える。また、眼に黒が呈示されているところに、周囲が白になり、中心に黒が残る場合には、その黒は赤く着色して見える。緑に見える場合の状況については後述する。

(3) 主観色が観察出来るためには、1周期の約半分ほど黒い部分を必要とする。

黒を見るということは、何か特殊ないわば、眼を休める期間が与えられると解釈されよう。なぜならば、暗黒は光が全くないことであり、黒もそのような意味をもつからである。こうしてみると、この間に、光の刺激による諸細胞の励起が緩和すると考えられる。

(4) 単色光（橙色）の照明の下でも「色（主観色）」が観測できる。

これは、この「色の感覚」が光の性質、つまり照明（刺激側）の条件の変化によって妨害されることなく、専ら視覚器官側の働き方によって起こっていることを示している。そして、照明条件の変化は、視覚器官側に入力されるにしても、主観色の成立に影響を及ぼしてはいないことを示している。

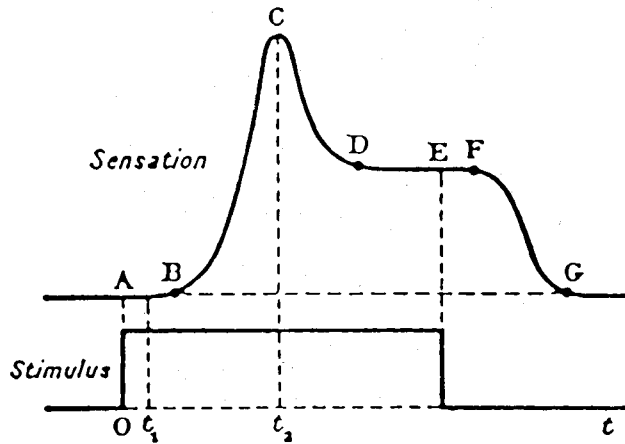


図5. 定常刺激に対する感覚生起の模式図
 AB: 潜時, AC: 感覚化時間 (0.05~0.2秒), EG: 残効時間 (Y. L Grand, "Light, Colour and Vision", Chap. 14, p. 314,, Chapman & Hall, 1968 から。)

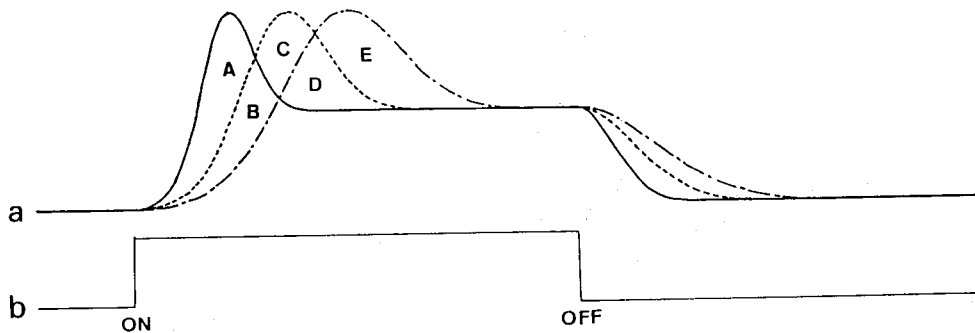
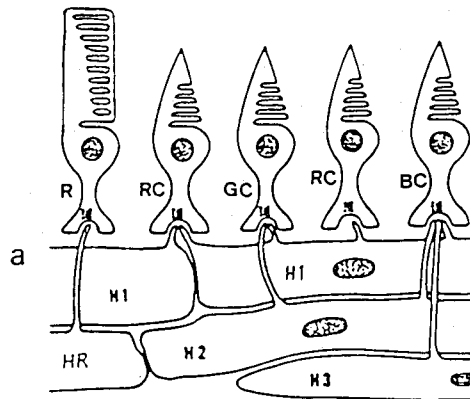


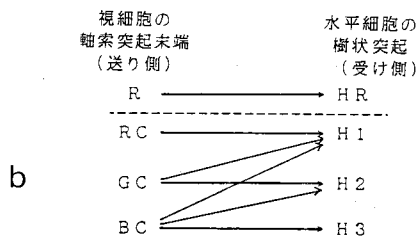
図6. 光照射 (刺激) のON OFFに対する3種の錐体の応答曲線
 a: 応答曲線, b: 刺激
 — 赤線細胞系統の応答 - - - 緑視細胞系統の応答
 - · - · 青視細胞系統の応答
 (A, B, ...E はそれぞれ閉曲線の面積を表す。本文9頁参照。)

3-4 応答の時間変化

定常刺激に対する視覚の生起と消滅については、Le Grand によって、模式的に図5のような形が呈示されている¹⁷⁾。この図の縦軸は、たとえば、神経節細胞に電極を差し込んで調べた場合の、刺激に対して発生する「インパルスの周波数」と考えても良い¹⁸⁾。図中、ACを感覚化時間といい、0.05~0.2秒ぐらいあると言われている。EGが残効時間である。また、刺激に対して応答がピークに達する時間は、波長によって異なり、青、緑、赤についてはこの順序で応答が速くなると考えられている¹⁹⁾。今、図5を参考にして、刺激のON, OFFを表す矩形波形とともに、3種の視細胞系統の応答を模式的に描いてみた



シナプスでの情報伝達のスキーム



ここで、
 R : 桿体, HR } 4種の
 RC : 赤錐体, H1 } 水平細胞
 GC : 緑錐体, H2 }
 BC : 青錐体, H3 }

図7. 視細胞と水平細胞の信号伝達

a: 模式図 b: 概念図

(aは一部, J. Toyoda and M. Fujimoto, Vision Res., 23(10), 1143 (1983) から。)

のが、図6である。赤視細胞系統の応答（正確には、神経節細胞の所で観測した、赤視細胞が主に刺激を受けた場合の応答）は、他の2種の応答と比べて最も速い立上りと減衰を示すものとする。また、緑視細胞系統の応答は、2番目に速く、青視細胞系統のそれは最も遅いとする。これらのことは、まだ生理学的に実証されてはいないので、仮説の域を出ない。

この応答速度の差の原因は、視細胞から神経節細胞までの間の連結の機構によるものと考えられる。たとえば、コイの網膜を用いた、豊田らの実験¹²⁾によれば、4種類の水平細胞が、4種類の視細胞（桿体が1種、錐体が3種）と図7-a, bに示すような連結をしていることが明らかになっている。aは模式図、bは概念図である。即ち、3種の錐体（RC, GC, BC）と3種の水平細胞（H1, H2, H3）は、1対1対応になっていない。さらに、図7-bの矢印の向きと逆向きの信号の流れ（水平細胞から錐体への所謂フィードバック）も存在するなど、（光という）刺激に対する光受容器の応答は、その詳細が明らかに

なるにつれ、複雑さを増している。しかし、アダムスの色覚の段階説にせよ^{11-e)}、最近の修正された段階説にせよ^{11-e)}、赤視細胞が強く刺激されれば赤い色を感じ、緑視細胞が強く刺激されれば緑色を感じ、青視細胞が強く刺激されれば青い色を感じる点ではヘルムホルツの平行構造の応答と本質的な相違はありえない。

図7-b で見ると、青視細胞は最も多くの種類（3種類）の水平細胞と連続しており、この系統では、信号の視細胞と水平細胞の間でやり取りされた後、先へ伝わるのに最も時間がかかりそうである。

3-5 主観色の出現の機構

主観色の出現の由来を、3種の視細胞（錐体）系統の応答（立上りと立下り）速度に差があるために発生する「（これら3種の間）応答の大きさ」の時間平均の差に求めようというのが本試論の論旨である。

図1-c のパターンを持つベンハムの円盤を0, 1, 2, ..., 5, 0の順に（反時計方向に）回転させたときの、回転円盤上の白黒の時間変化を、3種の同心円をつくる線と、周囲（その他の部分）について、矩形波形で描いたものを図8に示す。それらが、回転状態のとき見える主観色と、どの部分に色が着いて見えるかを波形の右側に記しておいた。周囲の白黒の時間変化と、3つの弧による同心円の白黒の時間変化を比較すれば、それぞれ主観色が図8の矩形波形の太線で引かれた部分の時間帯に、視細胞（錐体）系統がどのような反応を示すかに依存して発現することは明らかである。この位相関係は、円筒パターン（図1-d）やパソコン・ディスプレイ上のパターン（図3）の経時変化についても、ま

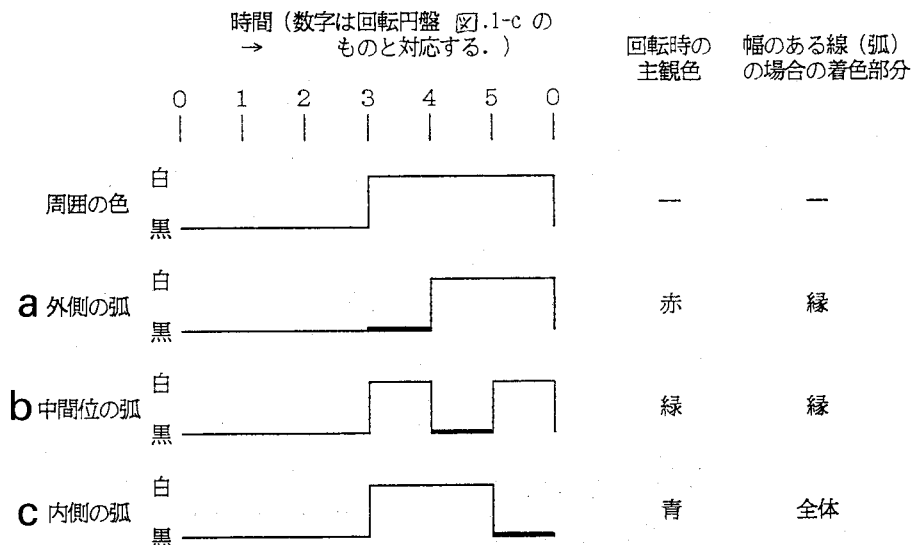


図8. ベンハムの円盤（図1-c）における位相図

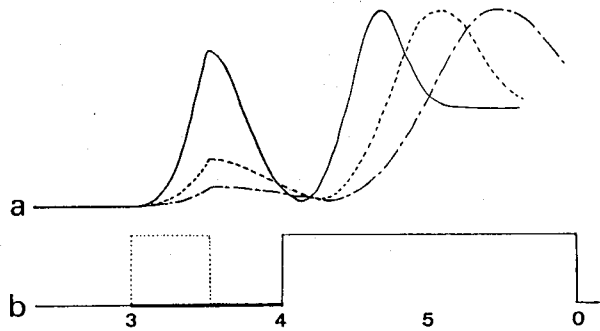


図9. 主観色（赤）の説明

a: 応答曲線 b: 刺激

——赤視細胞系統の応答 - - - - 緑視細胞系統の応答
 - · - · 青視細胞系統の応答

(b中の破線は、連動励起の原因となる偽の刺激, また、数値は図 1-c の円盤のものに対応する。)

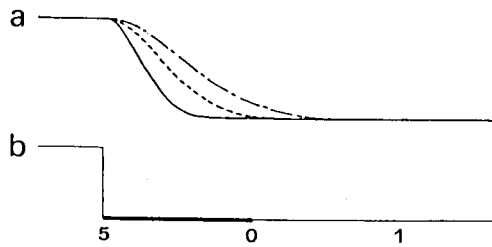


図10. 主観色（青）の説明

a: 応答曲線 b: 刺激

——赤視細胞系統の応答 - - - - 緑視細胞系統の応答
 - · - · 青視細胞系統の応答

(数値は図1-cの円盤のものに対応する。)

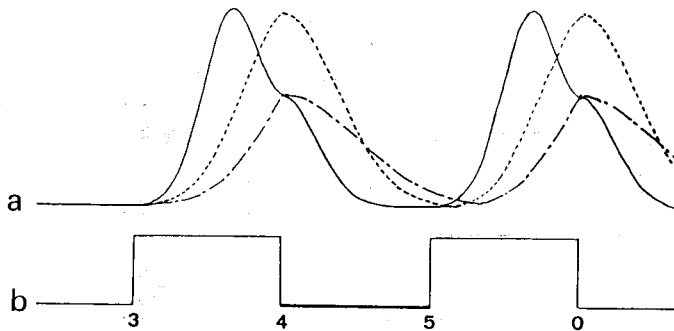


図11. 主観色（緑）の説明

a: 応答曲線 b: 刺激

——赤視細胞系統の応答 - - - - 緑視細胞系統の応答
 - · - · 青視細胞系統の応答

(数値は図1-cの円盤のものに対応する。)

まったく同様に当てはまる。

図8-a の場合は他の2つ (b と c の場合) と異なり、周囲が白に変わったとき、中心はまだ黒である。従って、この場合網膜中の弧を映している部分は、直接光の刺激を受けることはない。しかし、実際には弧に色を感じるのであるから、我々は、3-3節で述べたように、「光の刺激を直接受けた視細胞と隣接する視細胞がギャップジャンクションの働きによって、光を受けたのと同様の応答を示す」ものとする。この効果を連動励起 (linked excitation)と呼ぶことにする。この場合、刺激は偽物であるから、応答は長続きせず、すぐに失活する。この事情は、図9に模式的に描かれている。赤視細胞系統の応答が最も速いので、3から4 (図9) の時期においては赤視細胞系統の応答が最強となり、弧は赤味を帯びてくる。なお、4→5→0の時期において見られる各視細胞系統の応答曲線のずれは、刺激を加えている時間に渡って積分することによって、3種の視細胞系統について大きさが等しくなるとすれば、4→5→0の時期が主観色の原因とはなり得ないことがわかる。また、弧の線幅を広げた場合、縁のみが着色する事実は、刺激に隣接する視細胞が応答する連動励起の現象を支持するものである。

次に、図8-c の場合について述べる。この場合には、はじめ視野全体が刺激を受けている状態にあるところへ弧の影が突入してくる。従って、図10のように、5→0→の間に応答は減衰するが、応答速度 (立下り) の遅い青視細胞系統の応答が最後まで残り、積分すると青の感覚が最強となる。これは、一種の残像現象と考えられる。弧の幅を広げた場合、主観色が幅全体に渡って見られる傾向があることも、これを裏付ける。

図8-b の場合は、少し複雑である。図11はこの場合の応答を示したものであるが、刺激が中断された時刻以降は、残効のみが効くとして作図されたものである。4→5の時期に緑視細胞系統の強い応答が見られる。全体 (3→4→5→0→) を見ると、赤視細胞系統の応答もかなりの積分値となっており、主観色が黄緑がっていることを説明しているようにも思われる。また、弧の幅を広げると縁に強く主観色が現れる傾向があるので、連動励起による機構の着色もかなり寄与しているはずである。

白色以外の光 (ナトリウムランプの橙色) でも主観色がみえるのは、3種の視細胞が感ずる波長に幅があるためである¹³⁾と考えられる。赤を感じさせるためには、580～780nmの光を眼に与えれば良いが、それは必須条件ではなく、たとえば上記の考察のように、白と黒を適当な時間間隔で交互に、白色と対比させるという形で与えてもよい。要するに、網膜中の赤視細胞系統を時間平均で他の視細胞系統に比べて長く興奮状態におけばよいのである。

4. ま と め

以上のようにベンハムの円盤に現れた主観色は、網膜に関してこれまで明らかになっている生理学的事実と本試論で用いた幾つかの仮定のもとに、定性的に説明された。

本試論において用いられた仮定とは、次のようなものであった。

(1) 網膜上で光の刺激をうけて、ある視細胞が励起されると、それに隣接する同種の視細胞も励起される (連動励起)。

(2) 信号が網膜から脳に至るまでには幾つかの神経細胞を経ており、それらはそれぞれ複雑な信号のやり取りをしていることが知られているが、本試論は、ヘルムホルツ型の平行構造に基づいて行われた。しかし、それによって現象の説明の本質的な部分が変わることはない。

(3) 周囲と弧の部分の位相 (図8において、白か黒かということ) が同じである期間の応答は、主観色の出現には有効に働かないという暗黙の仮定のもとに議論した。しかし、この仮定は必ずしも必要というわけでもない。

(4) 3種の視細胞系統 (赤, 緑, 青) はそれぞれの感ずる光に対して、応答の速度は異なるが、光の強度が等しければ、応答のエネルギー (応答の面積強度) は等しいと仮定した。このことは、図6において、A~Eの面積について、次の等式が、ほぼ成り立つことを意味する。

$$A + B = D + E, \quad A = C + D, \quad B + C = E$$

これらの仮定の幾つかは、しかるべき実験によって、近い将来検証されることが期待される。また弧の幅の広いベンハムの円盤に見られる主観色において、着色の縁の幅を何らかの方法で測定できれば、網膜上で連動励起が起こる範囲の大きさを実験的に決めることが出来るのではないかと考える。

注および参考文献

- 1) 本稿は、新妻が岩手大学・人文社会学部の専門課程における総合科目の講義のひとつである「情報科学」の中で、「眼と情報」というテーマで行った講義の一部に考察を加えたものである。
- 2) a) Cohen, J. and Gordon, D. A. 1943 The Prevost-Fechner-Benham subjective colors. Psychol. Bull., 46 (2), 97 およびこの論文に引用されているいくつかの論文に詳述してある。
- b) Gebhard, J. W. 1943 Chromatic phenomena produced by intermittent stimulation

- of the retina. *J. Exp. Psychol.* **33**, 387
- c) Fry, G. A. 1933 Color phenomena from adjacent retinal areas for different temporal patterns of intermittent white light. *Amer. J. Psychol.*, **45**, 488
- 3) a) どのようなメカニズムで電気信号に変わるかについては、かなり明らかになっているが、本題と離れるのでここでは述べない。たとえば、前田彰夫、「親覚」、化学同人（1986）の第2章「光受容細胞での電気信号の発生」に詳しく述べられている。
- b) 同書第9章「光受容細胞の電気信号から視覚まで」。
- c) 同書第9章2節「光受容細胞にあるギャップジャンクション」, 157頁。
- d) 同書第9章4節「三色説と反対色」, 160頁。
- 4) 浅野朗・大西俊一（共編）, 「化学増刊 101 細胞の認識応答と膜」, 吉沢透・深田吉考, 第8章「視覚の初期過程と膜」, 化学同人（1983）。
- 5) たとえば, Alberts, B., Bray, D., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K. and Watson, J. D., "Molecular Biology of The Cell", Garland Publishing, Inc., 1983: 中村桂子・松原謙一監訳, 「細胞の分子生物学」, 教育社（1987）。
- 6) Cervetto, and Fuortes, M. G. F. 1978 Excitation and interaction in the retina. *Ann. Rev. Biophys. Bioeng.*, **7**, 229.
- 7) Boynton, R., "Human Color Vision" p. 91 (in Ch. 4) Holt, Rinehart & Wilson, 1979.
- 8) Nathans, J., Thomas, D. and Hogness, D. S. 1986. Molecular genetics of human color vision: the genes encoding blue, green, and red pigments. *Science* **232** (II April), 193.
- 9) 相沢益男, 「眼のはなし—光化学反応が主役」, 化学と教育 **35** (5), 410 (1987).
- 10) 千々岩英彰「色彩学」(第4章), 福村出版(1987)。
- 11) a) 金子隆芳「色彩の科学」, 37頁, 岩波新書(1988)。
- b) 同書, 151頁。
- c) 同書, 168頁。
- 12) Toyoda, J. and Fujimoto, M. 1983 Analysis of neural mechanisms mediating the effect of horizontal cell polarization. *Vision Res.*, **23**, 1143.
- 13) Mollon, J. D. and Sharpe, L. T. (Eds.), "Color Vision", p. 69, Academic Press, New York, 1983.
- 14) Tomita, T., Kaneko, B., Murakami, M. and Pautler, E. L. 1967 Spectrl response curves of single cones in the carp. *Vision Res.* **7**, 519.
- 15) Mitarai, G., Asano, T. and Miyake, Y. 1967 Identification of five types of s-potential and their corresponding generating sites in the horizontal cells of the carp retina. *Jap. J. Ophthalmol.*, **18**, 161.
- 16) Yamada, E. and Ishikawa, T. 1965 The fine structure of the horizontal cells in some vertebrate retinae. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.*, **30**, 383.
- 17) Le Grand, Y. "Light, Color and Vision", Chap. 14, p. 314, Chapman & Hall (1968).
- 18) Mollon, J. D. and Sharpe, L. T. (Eds.), "Color Vision, Physiology and Psychophysics" Sec. IX § 47 (P. Gouras and E. Zrenner), p. 515, Academic Press (1983).
- 19) Sheppard, J. J., "Human Color Perception", Am. Elsevier Pub. Co. (1968).