

瞳孔反応に寄与する色情報処理過程に関する実験的研究 Investigation of chromatic mechanisms mediating the pupillary response

○木村英司*, 日比野治雄#

○Eiji KIMURA, Haruo HIBINO

*大阪府立大学総合科学部・助教授, #千葉大学工学部・教授

* Associate Professor, Osaka Prefecture University, #Professor, Chiba University

The present study investigated the pupillary response evoked by chromaticity changes in the ($\Delta L/L$, $\Delta M/M$) plane of cone-contrast space. The results showed that the chromatic pupillary response is mainly mediated by an (L-M) process which exhibits response properties similar to the perceptual chromatic process. Furthermore, the amplitude of the chromatic pupillary response was reduced after contrast adaptation. The sensitivity reduction due to contrast adaptation suggests that visual signals driving the pupillary response come from the visual cortex, because the contrast adaptation is a signature of the cortical visual neurons. These findings further support the idea that the pupillary response can be utilized as a noninvasive probe into the human visual processing.

1. 研究目的

本研究は、長期的には、視覚刺激により誘発される瞳孔反応を人間の視覚情報処理に関する他覚的指標として利用できるようにすることを目指している。人間の視覚情報処理研究において、視覚系における処理を反映する、他覚的で、非侵襲的な指標を得ることはきわめて重要である。こうした指標を得ることによって、健康成人だけでなく、言語報告や能動的反応をうまく得ることができない乳幼児や脳損傷患者においても、視機能の客観的な評価や測定が可能となり、さらには、視覚情報処理に関する基礎研究への貢献が期待できる。

本研究においては、人間の視覚情報処理のうち色情報処理に焦点を絞り、色度変化に対する瞳孔反応について検討した。これまでの研究から[1, 2]、瞳孔反応が何らかの色情報処理を反映していることは疑う余地はないが、それが視知覚系における階層的色情報処理のどの段階に強く関係しているかは、未だ明らかではない。人間の視知覚系における色情報処理は、3種類の錐体 (L, M, S 錐体) における光吸収により始まり、その次の段階では、錐体信号の減算や加算が行われ、(L-M)過程、S-(L+M)過程が構成される。さらに高次の段階においては、色相、彩度、明るさといった次元で表象されるような処理、そして、色のカテゴリーとして表象されるような処理がなされると考えられている。瞳孔反応を視覚情報処理の他覚的指標として確立するためには、こうした階層的処理との関連を明らかにしていく必要がある。そこで、本研究では、高次の色処理過程の寄与という観点から、瞳孔反応視覚過程の特性を明らかにすることを目的とした。具体的な研究課題は、大脳視覚野における高次色処理過程が瞳孔反応に寄与しているか否かを明らかにすること、そして、寄与が認められた場合には、その過程の特性を明らかにすることであった。そして、こうした検討を通じて、人間の視覚情報処理の他覚的・非侵襲的指標としての瞳孔反応の有用性と限界を検討することを目指した。

2. 研究経過

2.1 視覚刺激提示システム及び瞳孔反応測定システム

実験システムの整備は1999年より順次進めていき、最終的には次のようになった。

視覚刺激提示システム：刺激提示はコンピュータ・ディスプレイにより行った。刺激提示を制御するコンピュータ (Dell) には、視覚実験専用のグラフィック・ボード (VSG 2/5, Cambridge Research Systems) を装着し、カラーディスプレイとしては GDM-F500R (SONY) を使用した。刺激の作成、計測の際には CS-1000 (Minolta) および輝度計 (LS-100, Minolta) を利用することにより、刺激の精度と安定性をチェックした。以上の装置により、RGB 各 32,768 段階 (15 bits)、時間周波数 100Hz 以上で刺激を制御し、提示することが可能となった。この刺激提示システムは、瞳孔反応測定実験と心理物理学実験の両方で使用したため、どちらの実験においてもほぼ同一の刺激条件を用いて測定を行うことができた。

瞳孔反応測定システム：瞳孔反応の測定には、瞳孔径測定装置 (RK716PC, ISCAN) を使用した。この装置では、赤外光を照明として、被験者の正面下方に設置されたビデオカメラにより被験者の瞳孔を撮影する。撮影された画像は専用のコンピュータ・ボードで処理され、リアルタイムで瞳孔径が出力される。瞳孔径計測のサンプリング・レートは 60 Hz とし、空間解像度は約 28 μm であった。刺激提示装置とのインターフェース、オフラインでの加算平均などを行うためのソフトウェアは、実験に合わせて随時作成した。

2.2 錐体コントラスト空間とコントラスト変調順応

本研究で用いた検査刺激は、背景野からの色度や輝度の変化として記述することができること、そして、錐体信号間相互作用の解明に有利であることから、錐体コントラスト空間を用いて刺激を表示した。錐体コントラスト空間は 3次元の色空間であり、空間を構成する 3つの軸は 3種類の錐体における興奮の相対量 (錐体コントラスト) を表す。錐体コントラストは、L錐体

を例にとると、背景野による錐体興奮量を L 、検査刺激により生じた錐体興奮量の変化を ΔL とした場合に、 $\Delta L/L$ で定義される(他の錐体についても同様)。錐体コントラスト空間の原点は背景野に対応し、検査刺激は空間内のベクトルで表される。検査刺激のコントラストはベクトルの長さで定義される。検査刺激の色はベクトルの方向に対応し、ここでは $+\Delta L/L$ 方向を0度として、反時計回りに増加する角度で表す。本研究では、錐体コントラスト空間内の($\Delta L/L, \Delta M/M$)平面上の刺激に対する反応を検討した(図1&3を参照)。

瞳孔反応への高次色処理過程の寄与を検討するためには、コントラスト変調順応を利用した。コントラスト変調順応とは、3次元色空間内のある色度点を中心にコントラストを時間的に変調させた刺激に対して順応させることを指す。本研究では、背景野の色度点(錐体コントラスト空間の原点)を中心にコントラストを変調させ、これに対する順応が瞳孔反応に及ぼす効果を検討した。コントラスト変調順応で重要な点は、順応刺激の平均色度と平均輝度を背景野と一致させることによって、錐体における順応状態を一定に保ったまま、高次の色処理過程の感度を操作できることである。そして、コントラスト変調に対する順応は、大脳視覚野の視覚過程において生じることが示されている[3,4]。

2.3 瞳孔反応の測定

瞳孔反応の測定を行う実験セッションは1回約3時間とした。セッション開始時には、被験者はまず5分間暗順応し、続いて白色背景野に対して2分間順応した。瞳孔反応測定中は、常に白色背景野($19^\circ \times 14^\circ$ 、 28 cd/m^2 、 $x=0.308, y=0.322$)が提示されており、直径 5° の検査刺激は背景野中央に提示した。検査刺激の提示時間は3秒間とし、瞳孔径の測定は、刺激提示前0.5秒間、提示後2.5秒間を加えた計6秒間とした。検査刺激のコントラストは、心理物理学実験により測定された検出閾の少し下(0.2~0.4 log程度)から、本装置で得られる最大のコントラスト(検出閾の100倍以上)までの広い範囲にわたり、12~14段階とした。各刺激条件での瞳孔反応の測定回数は30回以上とした。

コントラスト変調順応条件で使用した順応刺激は、検査刺激と同形同大であり、1 Hzの時間周波数で正弦波状にコントラストを時間変調させた。順応刺激の最大コントラストは、本装置で得られる最大のコントラストとした。被験者は、2分間の明順応の後に、コントラスト変調刺激に対して3分間順応し、その後、検査刺激を提示する前には常にコントラスト変調刺激を6秒間提示して、順応状態が変化しないよう配慮した。すべての実験において、被験者は両眼で刺激を観察し、被験者の左眼における瞳孔径の変化を測定した。測定終了後、各刺激条件で得られた瞳孔径の測定データを加算平均し分析した。一人の被験者について測定を終えるのに要した期間は、数ヶ月以上に及んだ。

2.4 心理物理学的手法による検出閾の測定

瞳孔反応測定実験で用いる検査刺激について、二重

上下法により検出閾を測定した。被験者は、様々なコントラストをもつ検査刺激を観察し、刺激提示の際に生じた変化が見えたか否かを判断した。検出閾の測定は1回1~2時間のセッションに区切って行い、すべての検査刺激について、異なる日に少なくとも2回測定し終えるまで、セッションを繰り返した。その他の実験手続きは瞳孔反応測定実験と同じである。測定終了後、各色方向に対する結果をプールし、「見えた」という反応が63%となったコントラストを検出閾とした。

3. 研究成果

3.1 検出閾とそれを媒介する色覚メカニズム

心理物理学実験により測定された検出閾を図1に示す。まず、コントラスト変調順応を行っていない場合の結果(○)を見ると、 45° と 225° 方向での結果を除けば、 45° の傾きをもつ二本の平行線上にほぼのっている。これは、検出閾を媒介する色覚過程における錐体信号間の相互作用が、L錐体信号とM錐体信号の減算で近似できること、すなわち、(L-M)過程が寄与していることを意味している。また、直線の傾きが 45° ということは、減算におけるL錐体信号とM錐体信号の重みづけが等しいということの意味している。なお、 45° および 225° 方向については、(L+M)過程が検出に寄与していると考えられる。図1において、□が 45° ~ 225° 方向のコントラスト変調に順応した後の検出閾を表している。順応後には(L+M)過程の感度が選択的に低下し、 45° および 225° 方向の閾値が増大している(矢印)。なお、 135° ~ 315° 方向のコントラスト変調に順応した場合にも、類似した結果が得られた。

3.2 色刺激に対する瞳孔反応(順応なし条件)

本研究で得られた典型的な瞳孔反応の波形を図2に示す。検査刺激は図の横軸の0秒から3秒までの間提示されており、色方向は 220° であった。ここで、 220° という色方向は、($\Delta L/L, \Delta M/M$)平面の第三象限内に位置しており、検査刺激のオンセットの際には、色度変化とともに輝度が減少する。こうした変化が3秒間続き、刺激のオフセットの際には色度変化とともに輝度が増加し、背景野と色度および輝度が等しくなる。このような刺激変化に対して、瞳孔は次のように応答した。まず、検査刺激のコントラストが検出閾近傍の場合には、検査刺激のオンセットとオフセットに対して一過性の縮瞳が生じた(それぞれ、オン反応、オフ反応)。そして、検査刺激のコントラストが大きくなると、刺激提示中持続的に生じる縮瞳が生じた(持続性反応)。こうしたオン反応と持続性反応は、輝度変化に対する応答では説明することができず、色度変化に対する応答であると考えられる。なぜなら、輝度変化に対する応答であれば、輝度減少に対して瞳孔は散大するはずだからである。さらに興味深いのは、第三象限の刺激に対する持続性の縮瞳である。先行研究[1,2]では色度変化に対する瞳孔反応は一過性の反応波形を示したが、本研究により、刺激条件によっては持続性の波

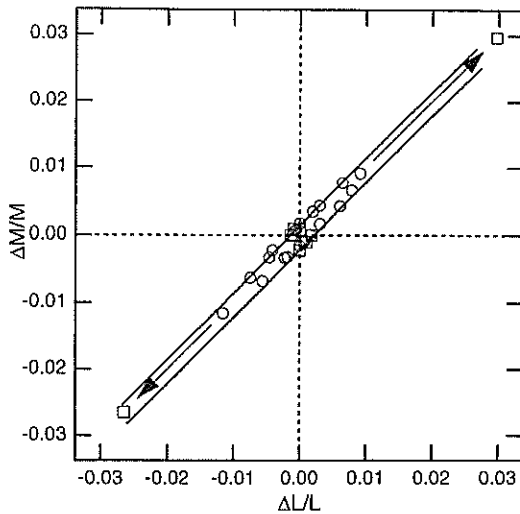


図1：心理物理学的手法により測定された検出閾
Fig. 1: Psychophysical detection thresholds

形を示すこともありうる事が示された[8]。

次に、オン反応、オフ反応、持続性反応について振幅を定量化し、コントラスト-振幅関数をもとめた。そして、基準となる振幅を生じさせるのに必要となるコントラスト(瞳孔反応の閾値)を各色方向についてもとめて、 $(\Delta L/L, \Delta M/M)$ 平面にプロットしたのが図3である。オン反応と持続性反応の閾値は、検出閾の結果(図1)と同様に、 45° の傾きをもつ2本の平行線でほぼ近似することができた。この結果は、これらの瞳孔反応にも(L-M)過程が寄与していることを示している。なお、オフ反応についても同様の結果が得られた。

以上の結果は、瞳孔反応を色情報処理の他覚的指標として利用するうえで重要な意味をもつ。なぜなら、 $(\Delta L/L, \Delta M/M)$ 平面の第三象限の刺激(刺激のオンセットの際に輝度が減少する刺激)を用いて瞳孔反応を測定すれば、閾値近傍からその100倍以上までのきわめて広いコントラスト範囲にわたって、色情報処理において重要な役割を果たす(L-M)過程をほぼ分離して、その特性を検討できることを示唆しているからである。また、本研究により、(L-M)錐体拮抗性を示し、刺激の変化に対して持続性の反応波形を示す瞳孔反応成分の存在が示された。生理学的研究によれば[5]、色知覚の基礎となる神経過程(小細胞系)は、本研究で示されたのと同様の錐体拮抗性を示し、持続性の応答を示す。また、本研究の心理物理学実験の結果と瞳孔反応測定実験の結果が類似していることから、本研究で得られた瞳孔反応に寄与する視覚過程の候補として、小細胞系をあげることができよう。

3.3 コントラスト変調順応が瞳孔反応に及ぼす効果

コントラスト変調順応条件下でも、オン反応、オフ反応、持続性応答が認められたので、これまでと同様の分析を行ない、各反応についてコントラスト-振幅関数を導出した。代表的な結果を図4に示す。図4に

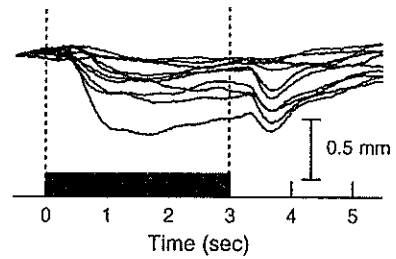


図2：さまざまなコントラストの検査刺激により誘発された瞳孔反応(色方向は 220°)

Fig. 1: Pupillary responses evoked by test stimuli of various contrasts. Test direction= 220° .

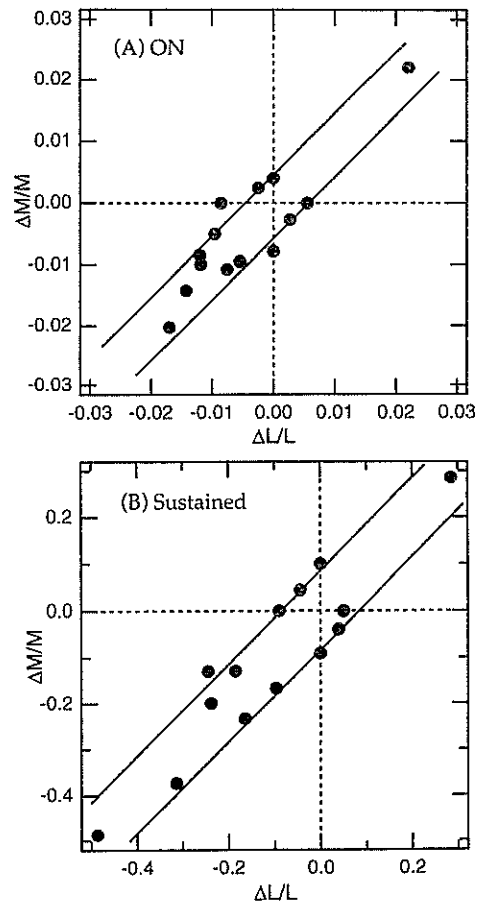


図3：瞳孔反応の閾値(基準振幅をもつ瞳孔反応を生じさせるのに必要なコントラスト)。(A) オン反応、(B) 持続性反応。
Fig. 2: Thresholds of the pupillary response which were defined as test contrasts required to produce constrictions of a criterion amplitude. (A) ON-response, (B) Sustained response.

において、順応条件下で得られた結果(□, +)は、順応のない場合の結果(O)よりも右側に位置しているが、このことは、コントラスト変調順応によって瞳孔反応

の感度が低下したことを示している。測定を行ったすべての色方向において順応による感度低下が認められた。しかしながら、感度低下の大きさは反応によって異なり、持続性反応に関しては(図4 B)、一貫して135-315°方向の変調による感度低下の方(+)が、45-225°方向の感度低下(□)よりも大きかった。これに対して、オン反応の場合には(図4 A)、感度低下の大きさは順応刺激と検査刺激の色方向の組み合わせに依存して変化した。前述の通り、コントラスト変調に対する順応は大脳視覚野の視覚過程においてはじめて認められることから[3, 4]、コントラスト変調順応による瞳孔反応の感度低下は、瞳孔反応に大脳視覚野の高次色処理過程が寄与していることを示す証拠である[9]。そしてこの処理過程は、視覚反応に寄与する色覚過程(小細胞系)と同様の(L-M)錐体拮抗性を示し、持続性の反応波形を示す。以上の結果は、視覚反応と瞳孔反応が類似した、あるいは、共通した色処理過程により媒介されていることを示唆している。さらに、本研究によって、この色処理過程の応答は、瞳孔反応を用いれば、広い刺激条件にわたって検討することが示されたのである。また、目的において述べた色情報に関する階層的処理については、瞳孔反応が反映しているのは、大脳視覚野における色処理ではあるが、色相、彩度、明るさといった処理がなされる以前の段階であると考えられる。

4. 今後の課題と発展

本研究により色度変化に対する瞳孔反応の特性がさらに明らかとなり、また、人間の視覚情報処理の他覚的指標として瞳孔反応を利用するという長期目標に向けて大きな一歩を踏み出せたと思われる。しかしながら、このような長期目標の実現のためには、今後、さらに多くの研究を積み重ねていく必要がある。

今後の課題としては、まず、コントラスト変調順応が及ぼす効果の詳細を検討する必要がある。本研究により、瞳孔反応がコントラスト変調順応による感度低下を示すことは明らかとなったが、今後は、オン反応、持続性反応に寄与する視覚過程と関係づけて、順応のメカニズムを明らかにする必要がある。さらに、本研究では取り上げることができなかったS錐体過程に関しても検討を進める必要があろう。S錐体過程の寄与を受け、持続性の波形を示す瞳孔反応が存在するのか？そうだとすれば、S錐体過程の寄与を受ける瞳孔反応もコントラスト変調順応による感度低下を示すのか？そして、瞳孔反応に寄与するS錐体過程においては、どのような錐体信号間相互作用が認められるのか？このように、興味深い検討課題が山積している。

そして、人間の視覚情報処理の他覚的指標として瞳孔反応を利用するためには、色覚だけではなく、パターンや運動の知覚などに関しても、視覚反応と瞳孔反応の類似性や相違点を検討していく必要があろう。

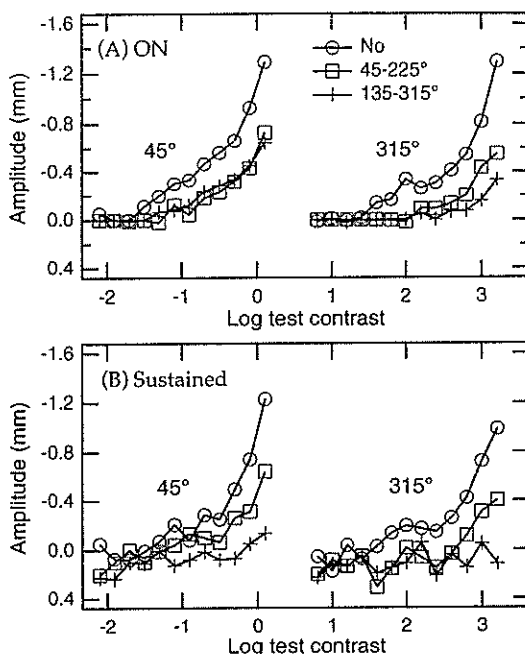


図4: コントラスト変調順応によるコントラスト-振幅関数の変化。(A) オン反応、(B) 持続性反応。

Fig. 4: Effects of contrast adaptation on the contrast-amplitude functions. (A) ON-response, (B) Sustained response.

参考文献

- [1] Kimura, E. & Young, R. S. L., "Nature of the pupillary responses evoked by chromatic flashes on a white background," *Vision Research*, 35, 897-906 (1995)
- [2] Kimura, E. & Young, R. S. L., "A chromatic-cancellation property of human pupillary responses," *Vision Research*, 36, 1543-1550 (1996)
- [3] Derrington, A.M., Krauskopf, J. & Lennie, P., "Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque," *Journal of Physiology*, 357, 241-265 (1984)
- [4] Lennie, P., Krauskopf, J. & Sclar, G., "Chromatic mechanisms in striate cortex of macaque," *Journal of Neuroscience*, 10, 649-669 (1990)
- [5] Lee, B.B., "Receptive field structure in the primate retina," *Vision Research*, 36, 631-644 (1996)

発表論文リスト

- [6] 木村英司: 色コントラスト変調順応による色相の変化, *Vision*, 11, 152 (1999)
- [7] 木村英司: 色度変調順応が色名反応に及ぼす効果, 日本心理学会第64回大会発表論文集, 368 (2000)
- [8] Kimura, E., "Sustained pupillary constriction driven by (L-M) cone-opponent signals," *Proc. The 1st Asian Conference on Vision* (2001) (印刷中)
- [9] 木村英司: コントラスト変調順応が瞳孔反応に及ぼす効果, 日本心理学会第65回大会発表論文集 (2001) (印刷中)