

特集「私たちを取り巻く色彩環境の構造と色彩感覚」

Special Issue: The color structures of natural environments and our color sensations

自然環境に適応した色覚

Color vision adaptive to natural environment

溝上 陽子

Yoko Mizokami

千葉大学

Chiba University

キーワード：色覚, 適応性, 自然環境, 色分布

Keywords: color vision, adaptation, natural environment, color distribution

1. はじめに

人間は自然環境とともに進化してきた。したがって、自然シーンの色特性も、色覚メカニズムの進化と発達に多大な影響を与えると考えられる。自然シーンの統計量を分析し、色覚メカニズムとの関連性を見出そうとする試みは数多くなされてきた。これらの研究により、環境の色彩特性が色覚メカニズムの形成に与える影響が示唆されている。シーンの色特性を統計的に分析する方法はいくつかある。最も基本的な方法は、平均色と色分布によるものである。視覚メカニズムにおける、輝度、L-M、S-(L+M) 反対色チャンネルの空間コントラスト感度は異なるため、空間周波数を考慮した分析も重要である。

環境の色と色覚メカニズムの密接な関わりは進化や発達だけではない。私たちは、数秒、数分、数時間、数日、数年、生涯、という様々なスパンにおいて、環境の明るさや色の変化に対して適応(順応)している。そのため、日常生活における照明色変化等の多様な視環境の変化に関わらず、安定した色の見えを保つことができる。

本稿では、環境の色特性と色覚特性の関係、色覚の適応性、柔軟性の一端を紹介する。

2. 色覚メカニズム

電磁波のうち人間が見ることができる波長は、約380～780 nmと言われている。私たちが様々な色を見ることができるのは、網膜にL, M, S錐体という3種類の光センサーがあるためである。錐体の分光感度を図1(a)に示す。光の分光エネルギー組成が変化すると、この3錐体の応答比が変わることから、図2(a)のように様々な色の違いを知覚できる。

網膜におけるLMS錐体3チャンネルの信号は、その後、輝度(L+M)チャンネルと、2つの反対色型の色チャンネル、L-Mチャンネル(おおむね赤み-緑みの反対色に相当)およびS-(L+M)チャンネル(おおむ

ね青み-黄みの反対色に相当)に再構成されて、眼から脳に送られる。この段階の色覚特性を反映させた錐体反対色空間も提案されており、図1(b)に示すように、等輝度の平面は、L-M軸とS-(L+M)軸により構成される<sup>2)</sup>。

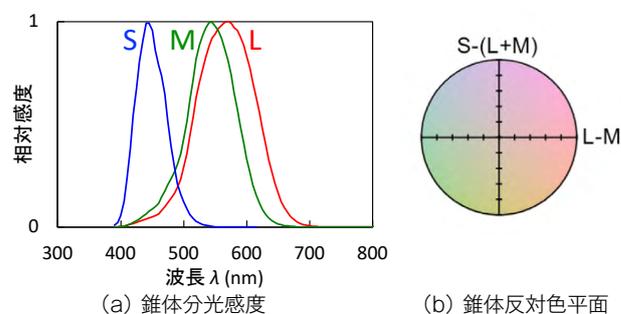


図1 錐体分光感度と錐体反対色空間の等輝度面



図2 緑の茂みの中にある赤い花のシミュレーション

反対色チャンネルへの再構成により、効率的に情報を伝達できると考えられる。例えば、重なり合っている分光感度の差分を取ることで冗長性をなくすることができる。また、色チャンネルは、輝度チャンネルと比べて空間周波数や時間周波数に対する感度(解像度)が低い。図3に示すように、画像を輝度、赤-緑、黄-青成分に分け、同じ量のぼかしをそれぞれ加えると、輝度成分では明らかにぼやけているが、赤-緑、黄-青成分ではほとんどぼやけて見えない。これは、高解像度の輝度情報、低解像度の色情報に分けることにより、情報量の圧縮ができることを示している。

大脳レベルでは、多チャンネルの色覚メカニズムとなり、さらに高次レベルでは、色カテゴリに応答するニューロンやメカニズムがあると考えられる。



(a) 輝度成分 (b) 赤緑成分 (c) 黄青成分  
図3 輝度・色の各成分にぼかしを入れた画像

### 3. 色覚メカニズムの進化と自然環境の色分布

色覚メカニズムと自然環境の色特性にはどのような関係があるのだろうか？ほ乳類の大多数は2種類の錐体を持つ2色覚だが、一部の旧世界ザルの中から3色覚が現れた。この原因として一般的な説は、霊長類の色覚は、熱帯の果物と共進化してきており、赤く熟した果実や食べられる若い葉を周囲の緑の茂みから見分ける必要に迫られた、というものである<sup>3)</sup>。図2(a)のカラー写真であれば、どの部分が赤い花かすぐに見分けることができるが、赤-緑チャンネルの情報を失くした写真(b)では分かりにくい。LとM錐体の感度やその後のL-M反対色チャンネルは、熟した果実と緑の背景の色の見えの差を最大にするよう最適化されていると言える。

他にも、色覚メカニズムに影響を与える自然界の色の分布や変化は考えられる。例えば、森林の色分布は環境により異なるが、その変化の仕方には共通性がある<sup>4)</sup>。インドの平野部と米国の高山部という2つの大きく異なる環境において、インドでは雨期と乾期、米国では春から秋にかけて、各場所で撮影した数十枚の画像を用いて空と地上部分の色が分析された。図4は、米国で撮影された写真の例である。錐体反対色平面に各画像の平均値をプロットした結果を図5に示す。いずれも、地上部の季節による色平均の変化は、主としてL-M方向であった。それに対して、空の色はS-(L+M)方向への分布が大きく、季節による違いは明確ではない。これは、季節による環境の色変化も、L-Mチャンネルの形成に寄与する可能性を示唆している。

さらに、顔の色は感情等を見分けるために重要であるため、顔色の変化を効率的に識別できるよう3色型に進化したという説もある<sup>5)</sup>。



May July September October  
図4 季節による色変化(米国・シエラネバダ山脈)<sup>4)</sup>

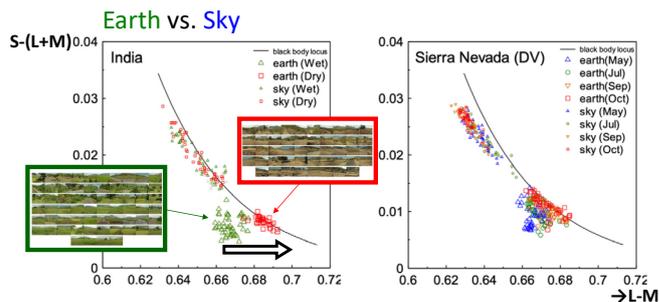


図5 錐体反対色平面における空と地上の平均色変化：インド(雨期と乾期)と米国(5～10月)<sup>4)</sup>

おそらく、色覚メカニズムは、1つの要因のみに影響を受けるのではなく、様々な自然界の色変化を効率的に処理するよう進化、適応してきたと考えられる。

また、脳における色信号処理も、環境における色の構造の重要な特徴を効率的に表すために進化したと考えられる。例えば、脳のニューロンによる効率的な符号化の仮説は、確率的モデリングにより検証されている。少数のアクティブなニューロンを使って感覚情報を符号化するというスパースコーディングモデルでは、自然や人工のシーンを含む学習画像から導出された基底関数の組み合わせを使ってあらゆる自然画像を構築することができた<sup>6)</sup>。また、カラー自然画像の独立成分分析(ICA)により、無彩色および反対色基底関数を生成できることが示された<sup>7)</sup>。これらは、人間の視覚系も、性質の異なる受容野を持つニューロンの活動に基づいて、自然シーンの画像情報を再構成していることを示唆している。近年発展が著しい機械学習や深層学習等を用いた解析により、環境の統計的特徴と色覚メカニズムの関係の更なる検証が期待される。

### 4. 照明色や環境の彩度への適応

私たちは、日常生活の中でも環境に適応する色覚特性を持っている。通常、照明色が変わっても物体の色は変化して見えることはない。図6の例に示すように、写真中の布はいずれの照明下でも白色と分かるが、その部分のみ抜き出すと白には見えない。この現象は「色の恒常性」と呼ばれ、私たちが様々な照明環境の中で物体の色を安定して認識できることを示している<sup>8)</sup>。眼に入ってくる光は照明成分と物体の反射特性の複合であるため、色の恒常性を達成するためには、物体色と照明成分を分離しなくてはならない。しかし、同じ反射光を生み出す照明色と物体色の組み合わせは無数にあるため、なんらかの制約条件がない限り解くことはできない。色の恒常性と、人間がどのように照明

と物体表面成分を分離しているのかという課題については、多くの研究で議論されている。

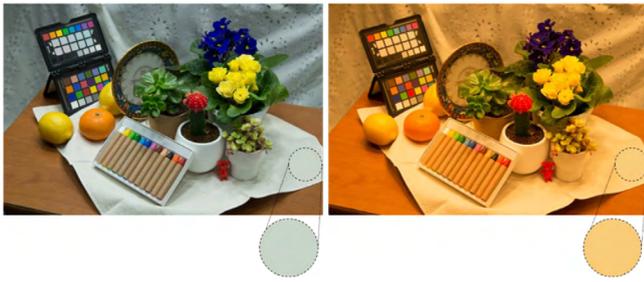


図6 色の恒常性: 白色照明と電球色照明

色の恒常性を説明する古典的な理論として、フォン・クリース (von Kries) の順応がある。例えば、白色照明下で LMS 錐体の感度のバランスが取れており、LMS 錐体の応答比が  $L : M : S = 1 : 1 : 1$  とする、赤照明下では応答比は  $L : M : S = 3 : 2 : 1$  になり赤みが強く見えるが、順応により L と M 錐体の感度をそれぞれ  $1/3$ ,  $1/2$  に調整することで、応答比を  $L : M : S = 1 : 1 : 1$  に戻す。その結果、見えは白色光下と同様に保たれる。また、照明が変化しても、LMS 錐体の各チャンネルにおける隣接する領域の明るさの比率は一定であることに基づいて色の恒常性を説明する Retinex theory も有名である<sup>9)</sup>。

しかし、これらの理論を適用する場合でも、照明色または無彩色の推定が必要になる。照明色推定のために、環境の色統計量に基づく様々な仮定や仮説が提案されている。例えば、シーンの平均色はグレーであるという仮定、シーン中の一番明るい部分を白とする仮定などである。より統計的なアプローチであるベイズ決定理論では、特定の照明と物体表面が世界に存在する確率を記述する事前分布に基づいて、各シーンにおいて最も可能性の高い照明と物体表面の組み合わせが決定されると仮定している。

統計的な色と輝度の相関関係に注目した研究もある。同じ色度を持つ「赤い照明下の白い紙」と「白い照明下の赤い紙」を人間がどのように見分けられるか、という課題に対して、赤い光の下では白い紙の輝度が統計的に減少するという関係が両者を区別する手がかりになる可能性が示された<sup>10)</sup>。また、自然風景では、色と輝度がともに変化するのは、異なる素材の境目など物体表面の違いによる場合が多い。それに対して、色変化を伴わない輝度のみの変化は、主に影や陰影などの不均一な照明により生じる。人間の視覚系はこのような色と輝度の相互関係の法則を利用して、物体色の变化と照明の明るさの変化を見分けている可能性がある<sup>11)</sup>。

照明色の自然さも色の恒常性に関係していると考えられる。白色から照明色を変化させ、照明色の变化を知覚できる閾値を求めた研究では、赤、緑、黄よりも青方向への照明変化が知覚されにくいという非対称性が見られた<sup>12)</sup>。画像の色調変化においても、青方向への変化の場合、物体表面は無彩色に見えやすいが、その赤、緑、黄色方向の場合は物体の色と知覚されやすいという非対称性が示された<sup>13)</sup>。これは、青みを物体色ではなく照明色として認識しやすいこと、すなわち、色の恒常性は昼光の色変化方向に働きやすいことを示唆している。私たちにとって最も身近な照明は昼光である。自然光に適応しているために、色覚の補正メカニズムが自然光の色変化に対して働くと考えられる。照明知覚の非対称性は、空からの間接照明や昼光の影になっている部分では青みがかかった色になりやすいという自然光の傾向とも合致している。

色の恒常性は、日常環境ではよく機能するが、単純なパターンや画像に対しては完全には働かない。図6の写真では、部分的に色の恒常性が働いているとはいえ、電球色照明の場合は黄み・赤みが強く見える。これに対し、実際の電球色照明下では、照明の黄み・赤みはほとんど感じない。この要因として、2次元の写真ではその中の風景に対する空間認識・照明認識が十分に形成されず、画面の赤みを物体の色として認識することが考えられる<sup>14)</sup>。つまり、視覚メカニズムは自然な環境で最もよく働くように最適化されており、自然環境の情報を完全には再現していない画像では、補正メカニズムが十分に機能しない可能性がある。実空間においても、複数の照明や複雑な空間構造・配置を有する環境の場合、万華鏡形の観察窓により空間構成を不自然にすると、空間認識ができなため対象物に当たっている照明色の推定ができず、色の恒常性が低下することが示された<sup>15)</sup>。

色の恒常性は、生後の視環境により獲得されることが示されている<sup>16)</sup>。サルが生後1ヶ月から約1年間、4種類の単色光が1分ごとにランダムに変化する環境で飼育された。3錐体は均等に刺激を受けるが、同時に広いスペクトルを含む照明を経験することはない。これらのサルは、1年後に通常の照明の環境に移されても、色の恒常性に欠陥が見られた。幼児の発達期における自然な照明・色彩環境への適応が、色の恒常性および色覚メカニズム形成に重要であることが示唆される。

色の見え方は、シーンの色分布の分散(彩度)にも影響される。図7のように淡い色のパッチが彩度の高い色に囲まれていると、彩度が低く見える色域拡大

効果がある<sup>17)</sup>。しかし、ミニチュアの部屋に鮮やかな物体を置いた実験においては、この効果は小さかった<sup>18)</sup>。

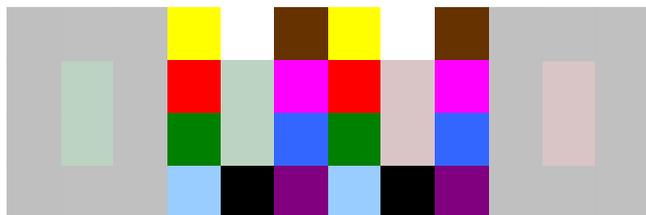


図7 色域拡大効果の例

また、時間的な色変化に適応した後、色変化の方向に沿った色選択的な色コントラスト順応が起こる。例えば、L-M軸に沿って変化するフリッカーに順応した後は、L-M軸方向の色は色褪せて見えるが、S-(L+M)軸方向の色の見えは変化しない<sup>19)</sup>。これは、個々のシーンや自然環境内の特定の色域への適応できることを示唆している<sup>20)</sup>。画像においても、鮮やかな(または色褪せた)画像ばかりを見続けた場合には、テスト画像の印象が色褪せて(または鮮やかに)変化することが示された<sup>21)</sup>。しかし、この彩度順応効果は、図8に示すようなシャッフル画像の場合は低かった。さらに、図9に示すように、画像の彩度のみもしくは明度と彩度を同時に増減させた場合と比較して、明度と彩度を逆に増減させた場合は画像が不自然に見え、順応効果が低かった<sup>22)</sup>。これらは、彩度順応効果が、



図8 彩度順応の実験に用いた画像<sup>21)</sup>

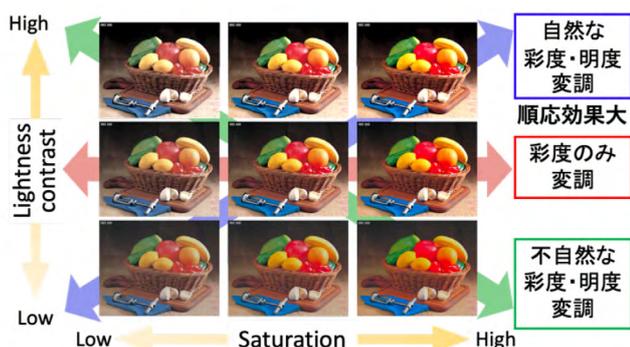


図9 彩度と明度の関係と彩度順応効果<sup>22)</sup>

画像の色分布という単純な統計量だけでなく、空間認識や輝度と色の関係に影響されることを示唆している。彩度順応メカニズムは、大気中の霧やもや、加齢に伴う水晶体の混濁による彩度情報の低下を補正して、物体や風景本来の彩度を知覚する役割を担っている可能性が考えられる。

## 5. 長期間にわたる色知覚の適応

色覚メカニズムの適応のタイムスケールは、数秒から、数分、数時間、数日、数ヶ月、数年、一生、と様々である。ここでは、長期間にわたる色知覚の適応の例を挙げる。

L, M錐体の数の比率は、個人差が非常に大きい。ユニーク黄色知覚はLとM錐体の応答が拮抗している状態と考えられるので、錐体比率に応じてユニーク黄色知覚の個人差も大きくなると予測される。しかし、実際にはユニーク黄色の個人差は非常に小さい。これは、色覚メカニズムが環境の色情報に基づく色校正機能を備えているためと考えられる。この仮説を確かめるために、1日のうち数時間だけ有彩色(赤または緑)照明環境で過ごしたときのユニーク黄色知覚の変化が調べられた<sup>23)</sup>。その他の時間は通常的生活をするので、1日のうちに接する色の全体量が有彩色照明方向に少しシフトする状態となる。その結果、ユニーク黄色知覚は10日間程度の間、徐々に赤(または緑)方向にシフトし、1日数時間の順応をやめると、20日程度をかけて徐々に元に戻っていった。私たちの視覚メカニズムが、柔軟に日々の色環境に適応し、補正していることを示唆している。

さらに長期間の適応の例として、加齢により水晶体は黄変化するが、カラーネーミングやユニーク黄色知覚はほとんど変化しないことが示されている<sup>24)</sup>。また、白内障手術後は、無彩色知覚は黄色方向にシフトするが、数ヶ月をかけて元の無彩色知覚に戻っていった。

## 6. まとめ

色覚メカニズムは、自然シーンの色特性に適応するように、進化、発達してきたと考えられる。さらに、私たちの色知覚は、日々の生活において、また一生の中でも、驚くほど柔軟に適応している。適応メカニズムは、観察者間、環境内や環境間のばらつきを補正して安定した色の見えを維持したり、効率的に色情報を伝達したり、といった機能を果たしていると考えられる。これらを実現するために、私たちは単に自然シーンの色分布に適応しているのではなく、空間的な構造や自

自然界の特徴的な変化を捉えた上で適応能力を発揮している。なぜ、どのように適応するのか、低次から高次にわたる視覚系のどの段階が関わっているのか、また、適応に関わる環境の色統計量については未解明の部分が多々ある。環境と色覚の関係について、今後更に検証が必要である。

#### 参考文献

- 1) Stockman, A., Sharpe, L. T. The spectral sensitivities of the middle-and long-wavelength-sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype, *Vision Research*, 2000, 40, pp.1711-1737.
- 2) Derrington, A. M., Krauskopf, J., Lennie, P. Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque, *The Journal of Physiology*, 1984, 357, pp.241-265.
- 3) Dominy, N. J., Lucas, P. W. Ecological importance of trichromatic vision to primates, *Nature*, 2001, 410, pp.363-366.
- 4) Webster, M. A., Mizokami, Y., Webster, S. M. Seasonal variations in the color statistics of natural images, *Network*, 2007, 18, pp.213-233.
- 5) Changizi, M. A., Zhang, Q., Shimojo, S. Bare skin, blood and the evolution of primate colour vision, *Biology letters*, 2006, 2, pp.217-221.
- 6) Olshausen, B. A., Field, D. J. Sparse coding with an overcomplete basis set: a strategy employed by V1?, *Vision Research*, 1997, 37, pp.3311-3325.
- 7) Wachtler, T., Lee, T. W., Sejnowski, T. J. Chromatic structure of natural scenes, *Journal of the Optical Society of America A*, 2001, 18, pp. 65-77.
- 8) Foster, D. H. Color constancy, *Vision Research*, 2011, 51, pp.674-700.
- 9) Land, E. H. Recent Advances in Retinex Theory and Some Implications for Cortical Computations - Color-Vision and the Natural Image, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America-Physical Sciences*, 1983, 80, pp.5163-5169.
- 10) Golz, J., MacLeod, D. I. Influence of scene statistics on colour constancy, *Nature*, 2002, 415, pp.637-640.
- 11) Kingdom, F. A. Color brings relief to human vision, *Nature neuroscience*, 2003, 6, pp.641-644.
- 12) Aston, S., Radonjic, A., Brainard, D. H., Hurlbert, A. C. Illumination discrimination for chromatically biased illuminations: Implications for color constancy, *Journal of vision*, 2019, 19, 15.
- 13) Winkler, A. D., Spillmann, L., Werner, J. S., Webster, M. A. Asymmetries in blue-yellow color perception and in the color of 'the dress', *Current Biology*, 2015, 25, pp.R547-R548.
- 14) Mizokami, Y., Ikeda, M., Shinoda, H. Color Constancy in a Photograph Perceived as a Three-Dimensional Space, *Optical Review* 2004, 11, pp.288-296.
- 15) Mizokami, Y., Yaguchi, H. Color constancy influenced by unnatural spatial structure, *Journal of the Optical Society of America A*, 2014, 31, pp. A179-A185.
- 16) Sugita, Y. Experience in early infancy is indispensable for color perception, *Current Biology*, 2004, 14, pp.1267-1271.
- 17) Brown, R. O., MacLeod, D. I. Color appearance depends on the variance of surround colors, *Current Biology*, 1997, 7, pp.844-849.
- 18) Mizokami, Y., Yaguchi, H. Perception of Colorfulness Influenced by Chromatic Variance in Indoor Environments, *Journal of Light & Visual Environment*, 2010, 34, pp.69-75.
- 19) Webster, M. A., Mollon, J. D. Adaptation and the color statistics of natural images, *Vision Research*, 1997, 37, pp.3283-3298.
- 20) Webster, M. A. Adaptation and visual coding, *Journal of vision*, 2011, 11, pp.3 1-23.
- 21) Mizokami, Y., Kamesaki, C., Ito, N., Sakaibara, S., Yaguchi, H. Effect of spatial structure on colorfulness adaptation for natural images, *Journal of the Optical Society of America A*, 2012, 29, pp.A118-127.
- 22) Masumitsu, T., Mizokami, Y. Influence of naturalness of chroma and lightness contrast modulation on colorfulness adaptation in natural images, *Journal of the Optical Society of America A*, 2020, 37, pp.A294-A304.
- 23) Neitz, J., Carroll, J., Yamauchi, Y., Neitz, M., Williams, D. R. Color perception is mediated by a plastic neural mechanism that is adjustable in adults, *Neuron*, 2002, 35, pp.783-792.
- 24) Werner, J. S., Delahunt, P. B., Hardy, J. L. Chromatic-spatial vision of the aging eye, *Optical Review*, 2004, 11, pp.226-234.