

Elements in Perception

Human Color Vision and Tetrachromacy

要約

ヒトの色知覚は、網膜の光受容体にある3種類の細胞からの信号を含む、神経システムに基づいていると広く理解されている。この網膜処理モデルがヒトの色知覚研究において主流であり、ヒトの色知覚を利用したディスプレイ技術、ユーザーインターフェース、医療診断ツールなどのデザインにも網膜処理モデルが有用であると証明されている。近年の網膜の光受容体の遺伝子配列研究から、ヒトの色知覚の個人差の分子レベルの基盤、遺伝的性質に関する重要な知見のアップデートがあった。本稿では、色知覚の遺伝学と色知覚の個人差との関連性、そして普通とは違った・基準とは異なる遺伝子配列の変化に伴う色知覚に焦点を絞る。

1 Introduction and Scope

人によって色の見え方は異なる＝観察者の心の産物

✓ 本稿の目的：普通の・欠陥のない色知覚をする人と、欠陥はないが「普通ではない」色知覚をすると思われる人で色覚がどう違うのかを調べる。

- 見え方のバリエーションを遺伝子の側面から探求する。
- 普通の色知覚において、個人差はどのように生まれるのか。
- それは色覚研究、理論、応用面にどのような示唆を与えるのか。

✓ 注目する現象：「潜在的な4色型色覚 (potential tetrachromacy)」

※ ほとんどのヒトは3色型色覚 (trichromacy)。S・M・Lと呼ばれる3つの錐体細胞を持つ。

錐体細胞：色を知覚する。光がたくさん必要。
桿体細胞：色覚には関与してない。暗いところでもモノが見える（形はわかる）。

1.1 Background

1.1.1 Why Do We Experience Color?

- 物体表面の特徴を検出するため。
 - 物体そのものに色があるわけではなく、物体表面に反射した光が目の視細胞に入力されているだけ。
 - 知覚される色のバリエーションは視細胞がどの光に反応できるかによる（可視光線）。個人差は感度の違い。
 - なので、色知覚は内的な（脳による）解釈。

Human Color Vision and Tetrachromacy

1.1.2 What Is Color Vision For?

- 種にとって重要な信号だったため、物体表面間の色の違いを検出できる能力が選択された。
 - 栄養価の高い果物 / 柔らかい葉っぱを見つける (Mollon, 1989; Osorio & Vorobyev, 1996; Dominy & Lucas, 2001; Regan et al., 2001; Lucas et al., 2003)
 - 同種の生理学的な状態を検出することで社会的な相互作用を支える (Sumner & Mollon, 2003; Changizi et al., 2006; Fernandez & Morris, 2007)
- 環境内の色を知覚する能力はヒトに進化する過程で重要な役割を果たしたと考えられる。

1.1.3 The Genetic Basis of Color Vision

- 視物質 (タンパク質) : オプシン、レチナール
 - オプシンはバリエーションが豊富。ヒトの錐体には基本的に赤 (L) ・緑 (M) ・青 (S) に対応するオプシンがある (3色型色覚)。Figure 1 左側の図を参照。
 - ◇ 魚類、両生類、爬虫類、鳥類は4色型色覚が多い。
 - ◇ 霊長類以外のほとんどの哺乳類は2色型色覚 (初期の哺乳類は夜行性が多かったので、4つも要らなかった)。
 - ◇ その後、ヒトを含む霊長類の祖先で遺伝子に変化が生じて緑に対応する錐体細胞 (M) が「再生」された。
 - 研究が進み、3つ以上のオプシンを持つ人もいることがわかってきた (Neitz & Jacobs, 1986, 1990; Merbs & Nathans, 1992; Winderickx et al., 1992; Neitz, Neitz, & Jacobs, 1993)。女性が多い。
 - しかし、方法的な限界もあり、近年までなかなか実態が明らかにされていなかった。
- 個人のオプシンの遺伝子型データを使えるようになって、表現型と関連した色覚行動を調べられるようになった。
 - 異なる型のL感光色素を持っている人には、通常の3種類の感光色素 (L、M、S) よりも多く表出される遺伝的な可能性があることがわかった (Neitz & Neitz, 1998; Sjöberg et al., 1998)。
 - ◇ S、Mに対応する普通のオプシンの遺伝子型がある。それに加えてLに対応する異なるオプシン遺伝子が2つある。
 - ◇ X染色体が2つある人 (主に女性) に見られる。各X染色体に異なる型のものがある。
 - 異なる型のL感光色素を持っている人の色覚はどうなっているのか?

色の感度の基盤となるオプシンは性染色体の X 染色体上にある。
 雌：XX
 雄：XY/XO

Human Color Vision and Tetrachromacy

1.2 Standard Color Vision Theory and Color Perception

- 2色型色覚 (dichromacy) は遺伝的な特徴だと理解されている。

1.2.1 Color-Deficient Dichromats Reveal Color Vision Inheritance Mechanisms

- 2色型色覚 (色覚異常) はオプシン遺伝子の異常の結果色覚が欠落することで、だいたい遺伝する。
 - 1990年代以降、正常な色覚も含めて遺伝基盤に関してわかることが増えた。
 - 色覚異常の基盤になる遺伝子配列の変化が解明されてきた。
- 感光色素の欠如に関する研究はたくさんある。
 - 本稿では欠如しないタイプの色覚多様性について検討する。
 - 潜在的な4色型色覚の人は、一般的な3色型色覚の人とは異なる色知覚をす (Jameson, 2009; Jameson et al., 1998a, 1998b, 2001, 2006, 2015, 2016; Bimler et al., 2004; Sayim et al., 2005; Bochko & Jameson, 2018)。

1.3 Details of Color Vision Genetics

- 桿体細胞 (rod) : 色覚には関与してない。暗いところでもモノが見える (形はわかる)。ロドプシン (光が少ないところで活性する光に敏感な色素) がある。
- 錐体細胞 (cone) : 色を知覚する。光がたくさん必要。主に赤 (L) ・ 緑 (M) ・ 青 (S) に対応する3種類のオプシン (フォトプシンのタンパク質部分 / アポタンパク質) がある。
 - オプシンの遺伝子配列がタンパク質の生成を指示する (Gegenfurtner & Sharpe, 1999; Nathans et al., 1986a, 1986b; Jacobs, 2008; Jacobs & Nathans, 2009)。
 - オプシンはヘプタヘリカル膜貫通タンパク質 (膜を貫通する7本の α -ヘリックス〈螺旋〉構造を持つ単一ペプチド: 短い鎖状に繋がっているもの)。
 - ◇ α -ヘリックスは、細胞質ループ (intracellular loop) と細胞外ループ (extracellular loop) によって結合されている。
 - 光子を吸収したことによる視覚的な興奮 (光が当たった! 信号) は、発色団 (レチナール) が11シス型からオールトランス型に異性化した結果生じる。
- 赤に対応するオプシンと緑に対応するオプシンの遺伝子はよく似ている (塩基配列で98%同じ)。
 - どちらもX染色体の長腕 (Q) にあり、6個のエクソン (構造配列) から成る (Nathans et al., 1986a, 1986b; Vollrath et al., 1988; Feil et al., 1990)。
 - 364個のアミノ酸中、15個が違う。
 - ◇ そのうちの7個のアミノ酸 (第2エクソンの116番目、第3エクソンの180番目、第4エクソンの230、233番目、第5エクソンの277、285、309番目) が赤と緑の違いを作っている。

Human Color Vision and Tetrachromacy

1.3.1 Gene Sequence Variation Produces Changes in Color Perception

- 遺伝子型の違いが網膜にある錐体が吸収できる光の波長（最大吸収波長を λ -maxと言う）を変化させている（Merbs & Nathans, 1992a, 1992b, 1993; Asenjo et al., 1994; Neitz, Neitz, & Jacobs, 1991, 1995; Winderickx et al., 1992）。
 - 特に、第3エクソンの180番目、第4エクソンの230、233番目、第5エクソンの277、285番目にあるアミノ酸の効果によって変化する（Merbs & Nathans, 1992a; Asenjo et al., 1994）。これらは脊椎動物共通。
 - ホモ・サピエンスでは、L錐体オプシン遺伝子の180番目にあるアミノ酸が多様（Asenjo et al., 1994; Sharpe et al., 1998）。
 - ◇ ここにアラニン（緑アミノ酸）が遺伝している人は平均的なL錐体の λ -maxから4-5 nm 緑寄りになる（Jacobs, 1998; Sharpe et al., 1998）。

錐体細胞	吸収波長域	ピーク吸収波長	λ -max
S (青)	400-500 nm	420-440 nm	430 nm
M (緑)	450-630 nm	534-545 nm	532 nm
L (赤)	500-700 nm	564-580 nm	557 nm

- 4色型色覚の人は、2種類のL錐体を持っている可能性が高い。
 - L-180-serine (L錐体オプシン遺伝子の180番目にセリン/赤アミノ酸がある)
 - ◇ 3色型色覚の人のL錐体と同じ。Figure 1の赤の線。
 - L-180-alanin (L錐体オプシン遺伝子の180番目にアラニン/緑アミノ酸がある)
 - ◇ Figure 1右側のオレンジの線（デフォルトの緑と赤の間）
- 女性はX染色体（MオプシンとLオプシンが含まれる）を2つ持っているので、こうした変異が起りやすい。

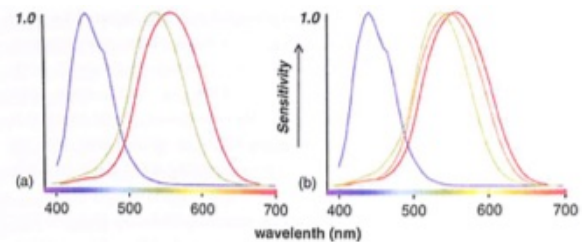


Figure 1 Cone spectral sensitivity model variants underlying two different observer types. The horizontal axis shows a color gradient approximating percepts of stimulus dominant wavelengths. The vertical axis shows cone responses normalized to a maximum of unity on a radiance scale. Functions show estimated spectral sensitivities of the L-cone class (red line), the M-cones (green line), and the S-cones (blue line) each normalized to peak at unity. (a) Shows trichromat cone basis functions implied by a normal color vision model from a three-photopigment genotype. Trichromat cone responses are based on the Smith and Pokorny (1975) cone fundamentals (see Stockman and Sharpe 2000 and <http://www.cvrl.org/data/base/text/cones/sp.htm>). (b) Shows a potential tetrachromat with a schematic generalization of commonly found extra L-cone codon-180 opsin variation (the orange line) that is known to impact color perception. Opsin genotyping can be used to model and predict individual variations similar to (a) and (b) that are expressed as retinal phenotypes.

2 Investigating Color Perception in Individuals with Normal Photopigment Variations

- 4色型色覚っぽい人と3色型色覚の人を経験的に比較した最初の研究は Nagy et al. (1981)。
 - まだオプシン遺伝子の分離が難しかったので、息子や父親に色覚異常の人がいる女性に4色型色覚の候補になってもらった。
- アノマロスコープ：赤緑異常の評価に用いられる色覚測定方法。円の下半分に588 nmの黄色の光、上半分に546 nmの緑色の光と660 nmの赤い光を重ねて呈示する。赤色と緑色の混合比を変化させる。被験者は上と下の色が同じになったときに回答する。被験者が同じだと答えたときの赤色と緑色の混合比を調べる。
 - 赤緑異常を持っている場合、一般的な色覚の人に比べて混合比がどちらかに大きく偏る傾向が見られる。
- 3色型色覚であればどんな照明環境でアノマロスコープを実施しても結果は一貫するが、4色型色覚候補の女性では一貫性が見られなかった。
 - 少なくとも何か遺伝子ベースの色覚表現型の違いが影響していそうなのがわかった。
 - 潜在的な4色型色覚の人は3色型色覚の人と異なる見え方をしている。

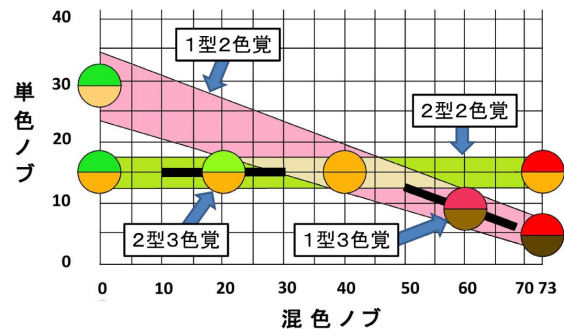


図5 アノマロスコープ結果を模式的に表示したもの。1型2色覚、2型2色覚は混色ノブの全域(0~73)にわたって等色するが(ピンク帯と緑帯)、1型3色覚あるいは2型3色覚はそれぞれの型の2色覚の均等範囲の一部の領域のみで均等する(黒太線)。

▲ 安間 (2017) に載っていた図

2.1 Empirical Approaches for Identifying Tetrachromatic Color Perception

- 1990年代の後半から様々な標準化された心理物理学的測定法(色覚評価技術を基にしたもの)を用いて調べられ、複雑な刺激(より日常に近い刺激)も呈示されるようになった。また、分子遺伝学的手法を使えるようになった。
 - 遺伝的に潜在的な4色型色覚の可能性があると、知覚が異なることが明らかになった(e.g., Jameson et al., 2006)。
 - ◇ 3色型色覚の人よりも多くの色を知覚していると考えられる。
 - 4色型色覚はより自然な知覚環境条件下で現れやすい。
- その後、Jordan & Mollon (1993)によって4色型色覚フレンドリーな実験ツール・デザインが開発される。

Human Color Vision and Tetrachromacy

- 両眼視で石原式色覚異常検査を受ける。片眼ずつアノマロスコープと100ヒューテスト（85個の色票を4個の箱に分け、各箱両端の固定色票を基準として似ている順に色票を並べさせる課題）を実施する。



▲ 石原式色覚異常検査

- Large-field Rayleigh matches：アノマロスコープとよく似た課題。上半分の赤（690 nm）と緑（546 nm）の混合率を調整して、下半分の黄色（590 nm）と同じになるようにする。



▲ 100 ヒューテスト
(<https://www.xrite.com/ja-jp/fm-100-hue-test>)

- Ratio matches：緑（546 nm）と橙色（600 nm）の混合光、黄色（570 nm）と赤色（690 nm）の混合光をそれぞれ調整し、7つの一致するところを探す。

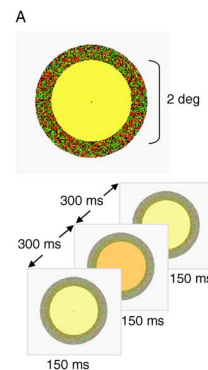
- 色覚異常の親族がいる女性は色覚異常の親族がいない女性と比べて、黄色のエリアで特異的な見えをすることがわかり、ヒトの色覚における「強い4色型色覚」の証拠になる。

- さらに Jordan et al. (2010) でレイリーテストの強制選択版（3つの色のうちどれが赤緑混合かを答える）が開発される。また、X染色体に対して分子遺伝学的解析を実施。

- 1人の4色型色覚の候補者（息子が色覚異常の母親）が4次元の色覚を示した。

- M錐体（緑）とL錐体（赤）の間にもう一つの錐体（オプション遺伝子）があった。

- ◇ 緑っぽい、黄色っぽいところで普通の人と異なる知覚が現れる。



▲ Jordan et al. (2010) の課題（上は刺激のサイズを示した図）

3 An Empirical Investigation of Tetrachromacy

3.1 Rationale

- 4色型色覚様の網膜を持つ女性は、標準的な色覚と変わらないのか、標準的な色覚と異なる知覚をする（一般的な色覚モデルで説明できない）のかを行動実験を通して検討する。
 - 遺伝子型と表現型の関連性の話。
 - 網膜的には4色型色覚なのに、行動レベルでは3色型色覚である場合、網膜の後のプロセスで3色型色覚を生起させていることになる。
 - 行動レベルでも4色型色覚なら、知覚プロセスは網膜からの情報に柔軟に対応できることを意味する。
- アーティストの方に協力してもらい、これまで以上に自然な状況で色覚の個人差を見ることを目指した（色の見えを芸術にどう活かしているのかを調べる）。

3.1.1 Rationale for the Retinal Opsin Genotyping

- 実験参加者全員のオプシン遺伝子の遺伝子型を調べたい。
 - PCR (polymerase chain reaction: ポリメラーゼ連鎖反応) は DNA サンプルの特定領域を数百万〜数十億倍に増幅させる反応または技術 (Wikipedia) であるが、PCR だけでは M オプシンと L オプシンの区別が難しい (両者はすごく似ているので)。
 - なので、他の分子的なアプローチ (L 錐体オプシン遺伝子の 180 番目にあるアミノ酸多型 [page 4 参照] を分離する方法) も併用する。
 - ◇ 4色型色覚には L-180-serine と L-180-alanine があると考えられている [page 4 参照]

3.1.2 Why Investigate the L-180 Cone Locus for Tetrachromacy?

- L 錐体オプシン遺伝子の 180 番目にあるアミノ酸 (セリン・アラニン) の多型は起こりやすい。
- L-180 のセリン・アラニンのヘテロ接合性が L 錐体のバリエーション (どの波長に対する感受性が高いかのピークがしっかり分かれていること) を生み出す。
- L-180 のセリン・アラニンのバリエーションの特徴について、先行研究で理解されている。
 - Figure 2a : 3色型色覚遺伝子型

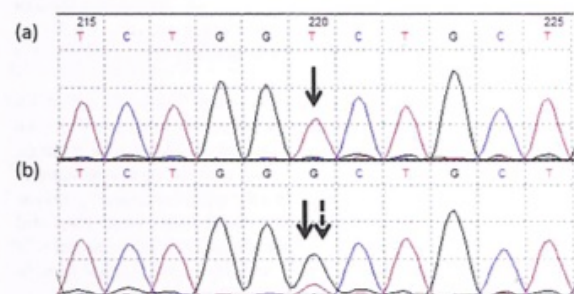


Figure 2 Chromatograms depicting sequence analysis results for long-wavelength-sensitive (LWS) cone photopigment opsin genes. Arrows indicate alleles present at a specific locus of the L-opsin, exon 3, at codon 180. In (a) a single solid arrow shows detection of an allelic variant associated with trichromat genotypes. In (b) the dashed and solid arrows show the presence of two allelic variants underlying some potential tetrachromat genotypes. Full opsin genotyping (including rhodopsin, S-, M-, and L-opsins) was conducted on all participants and is reported elsewhere.

Human Color Vision and Tetrachromacy

- Figure 2b：潜在的な4色型色覚遺伝子型
- 矢印のところで2つのL錐体オプシン遺伝子の違いが示されている。

3.2 Methods and Design

1. 課題の説明、全ての課題に対するインフォームドコンセント
2. 実験参加者の色覚を標準的な方法で評価
3. 実験参加者のDNAを採取
4. 3つの照明環境条件下で色再生課題を実施
5. デブリーフィング

3.2.1 Rationale for the Color Reproduction Task

- 色知覚の個人差を評価するために、色再生課題 (Bochko & Jameson, 2018) を実施した。
 - 時間制限なしで知覚した色を油絵の具でキャンバスに再現する。
 - どれくらい正確にできたと思うかを主観的に9段階で評価する。
- 35~90分くらいで終了。

3.2.2 Participants

- Table 1：実験参加者の情報

Table 1 Ten participants' demographics

ID #	Age	L-180 allele serine (S) alanine (A)	Sex	Color assessment	Artist/nonartist
01	54	S	M	Average	Artist
02	53	A and S	F	Superior	Nonartist
03	26	A and S	F	Superior	Artist
04	20	S	F	Superior	Nonartist
05	21	A	F	Superior	Artist
06	54	A and S	F	Superior	Artist
07	30	S	F	Superior	Nonartist
08	32	A	M	Dichromat	Nonartist
09	23	A	M	Average	Nonartist
10	27	S	M	Superior	Nonartist

3.2.3 Retinal Opsin Genotyping

- 実験参加者の静脈血か唾液（あるいは両方）を採取 (Atilano et al., 2017, 2020)。3.1.1で説明した方法でFigure 2のような波を求めてS、M、Lオプシン遺伝子を分析。
 - Table 1では特にL-180の結果を抜粋して書いてある。
 - 「A and S」が潜在的な4色型色覚の人

3.2.4 Assesment of Color Perception

- 石原式色覚異常検査と100ヒュー検査を実施。結果はTable 1参照。
 - #08はM錐体（緑）が欠如しているタイプの2色型色覚

3.2.5 Color Reproduction Task Stimuli and Procedure

- Figure 3a：色再生課題で使用した基本パレット。

Human Color Vision and Tetrachromacy

Table 2 Eighteen oil paint pigments used to create the standardized palette employed in all experiments (shown in Figure 3)

1	Yellow Ochre #744
2	Burnt Sienna #74
3	Burnt Umber #76
4	Raw Umber #554
5	Raw Sienna #552
6	Permanent Alizarin Crimson #468
7	Viridian Hue #696
8	Cobalt Blue #178
9	French Ultramarine #263
10	Cerulean Blue Hue #138
11	Permanent Rose #502
12	Dioxazine Purple #229
13	Windsor Emerald #708
14	Cadmium Yellow Pale Hue #119
15	Cadmium Red Light #100
16	Permanent Green Light #483
17	Cadmium Orange #89
18	Titanium White #644

Winsor and Newton, Winton Oil Colour Series 1. www.winsornewton.com

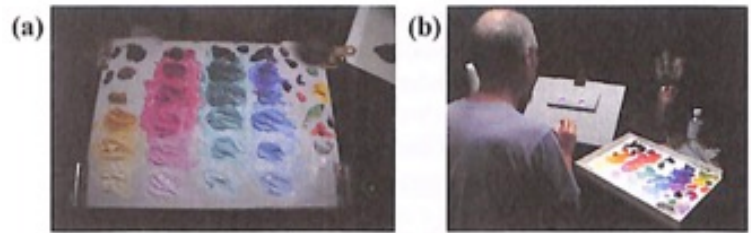


Figure 3 A color reproduction task required participants to create pigment palette mixtures and reproduce, on a blank canvas, color appearance matches for 41 target color stimuli under a D65 approximate illuminant. (a) The standardized pigment palette used by all participants, detailed elsewhere (Bochko and Jameson 2018). Briefly, the palette comprised 18 unique pools of oil paint pigments and 16 additive mixtures of white pigment blended with one of four pigment primaries (reddish, greenish, yellowish, and bluish pigments) from among the 18 pigments employed. Thus, the palette consisted of 18 unique pigments for use, and 16 premixed pools of pigment-plus-white. Figure 4 lists the 18 unique pigments used. (b) A participant engaged in the color reproduction task with a lavender-hue color target stimulus shown as the left-hand circular color and an in-progress color reproduction match shown in the right-hand position of the color pair. The color reproduction task was self-paced, and each experiment was typically completed in 60–80 minutes.

- Figure 3b：色再生課題の様子。キャンバスの左側にラベンダー色（ターゲット）が示されている。実験参加者はパレットの色を混ぜたりしながらターゲットの色を再現し、ターゲットの隣（右側）に塗る。
- Table 2：実験で使った基本色のリスト。
- Figure 4：パレットに使った色の正確な色の見え
 - 各色の左側は乾いてないとき（参加者が色を作っているとき）の見え、右側は乾いたときの見え。
 - ◇ 反射スペクトルを測定したら、各色だいたいこれくらいの測定誤差が生じる。
 - 大きな違いはないので、乾いてから分析しても大丈夫そう（参加者が見ていた色と一致していると言えそう）。

Color Name	Wet Paint	Dry Paint	Color Distance (ΔE_{2000})	Color Name	Wet Paint	Dry Paint	Color Distance (ΔE_{2000})
Yellow Ochre			0.016	Cerulean Blue Hue			0.0148
Burnt Sienna			0.0091	Permanent Rose			0.0314
Burnt Umber			0.1033	Dioxazine Purple			0.068
Raw Umber			0.1098	Windsor Emerald			0.0119
Raw Sienna			0.0233	Cadmium Yellow Pale Hue			0.0064
Alizarin Crimson			0.0078	Cadmium Red Light			0.0596
Viridian Hue			0.1871	Permanent Green Light			0.036
Cobalt Blue			0.0265	Cadmium Orange			0.004
French Ultramarine			0.187	White			0.0238

Figure 4 Colorimetric measures and computationally approximated color appearances of wet and dry oil pigments used in the experimental palette employed. Color names listed in column 1 correspond to the Winsor and Newton, Winton Oil Colour Series 1 names provided in Table 2. Columns 2 and 3 provide approximations of computed color appearances of wet and dry pigments, respectively. Based on measures of reflectance spectra from wet palette samples and corresponding measures of samples once dry, we obtained wet/dry subjective color differences as represented in the column showing ΔE (2000) values, derived using CIEDE2000 color-difference formula based on the CIELAB color space (Luo et al. 2001).

Human Color Vision and Tetrachromacy

➤ この研究のポイントの1つが、たくさんの（幅広い）色を使っていること。

- Figure 5 : Macbeth ColorChecker から選んできた刺激の表面反射率。

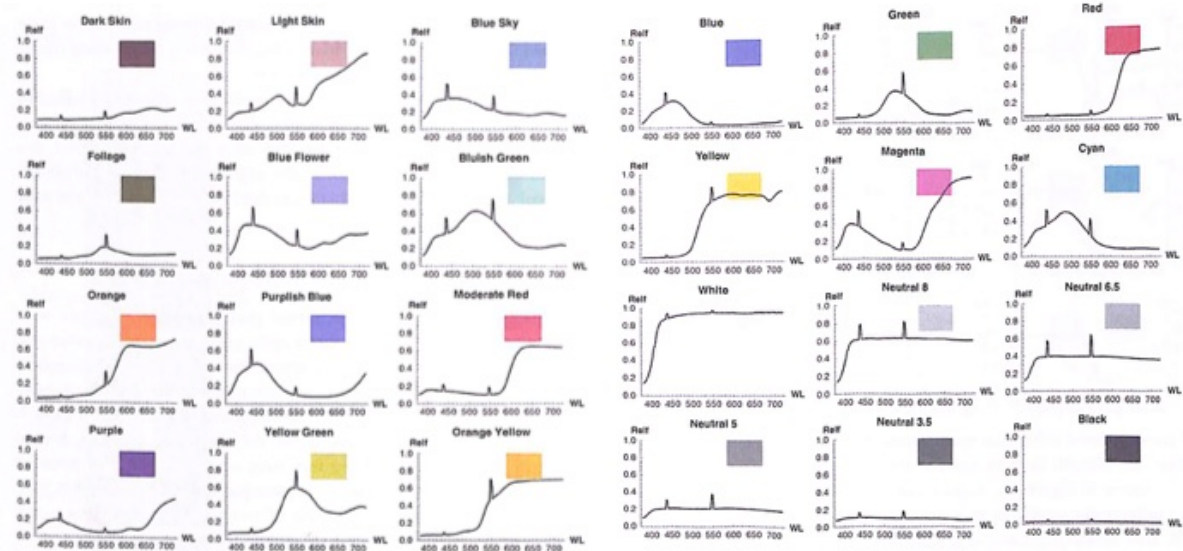


Figure 5 (cont.)

Figure 5 Surface reflectance measurement plots for 24 experimental stimuli from the Macbeth ColorChecker (1976) illuminated by D65 approximate shown in Figure A1. Approximate color appearances (sRGB) of reflectances are shown as inset panels. Color checker names are shown as panel titles. Spikes in stimulus reflectance spectra are an inherent feature of the fluorescent tube illuminant of the D65 source used, as shown in Figure A1 in the Appendix.

- Figure 6 : Munsell Book of Color から選んできた刺激の表面反射率。

➤ Figure 5 の色と合わせて 41 色（先行研究と比べても色の数が多い！）。

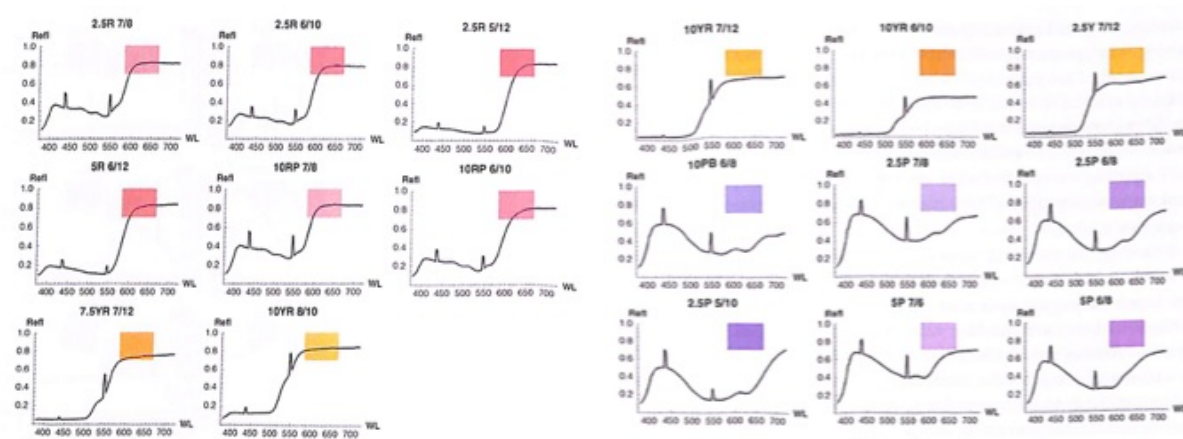


Figure 6 (cont.)

Figure 6 Surface reflectance measurement plots for 17 experimental stimuli from the Munsell Book of Color (1976) illuminated by D65 approximate shown in Figure A1. Approximate color appearances (sRGB) of reflectances are shown as panel insets. Munsell Hue Value/Chroma (H V/C) notations are shown as panel titles. Spikes in stimulus reflectance spectra are an inherent feature of the fluorescent tube illuminant of the D65 source used, as shown in Figure A1 in the Appendix.



▲ マンセルの色相環 (Wikipedia)

Human Color Vision and Tetrachromacy

3.3 Results

3.3.1 Color Spectral Reflectance Measurements

- 色の正確性の評価は、参加者が再現した色の反射スペクトルを測定することで行なった。
- 10人全員課題をクリアした。
 - 色の再現の正確性は、芸術に関するトレーニングの程度の影響を受けた。
 - また、オプシン遺伝子型の影響も受けた。
 - 照明の影響も受けた。

3.3.2 Opsin Genotyping Results

- Table 1の通り。

3.3.3 Color Reproduction Task Results

- 色再生課題の結果に影響しそうな要因として、オプシン遺伝子型、芸術トレーニングによる知覚的な熟達、実験参加者の性別、色覚検査におけるパフォーマンスがあると考えている。

3.3.3.1 *Spatial Representation and Quantified Accuracy of Participants' Color Reproduction in Terms of Two Colorimetric Spaces*

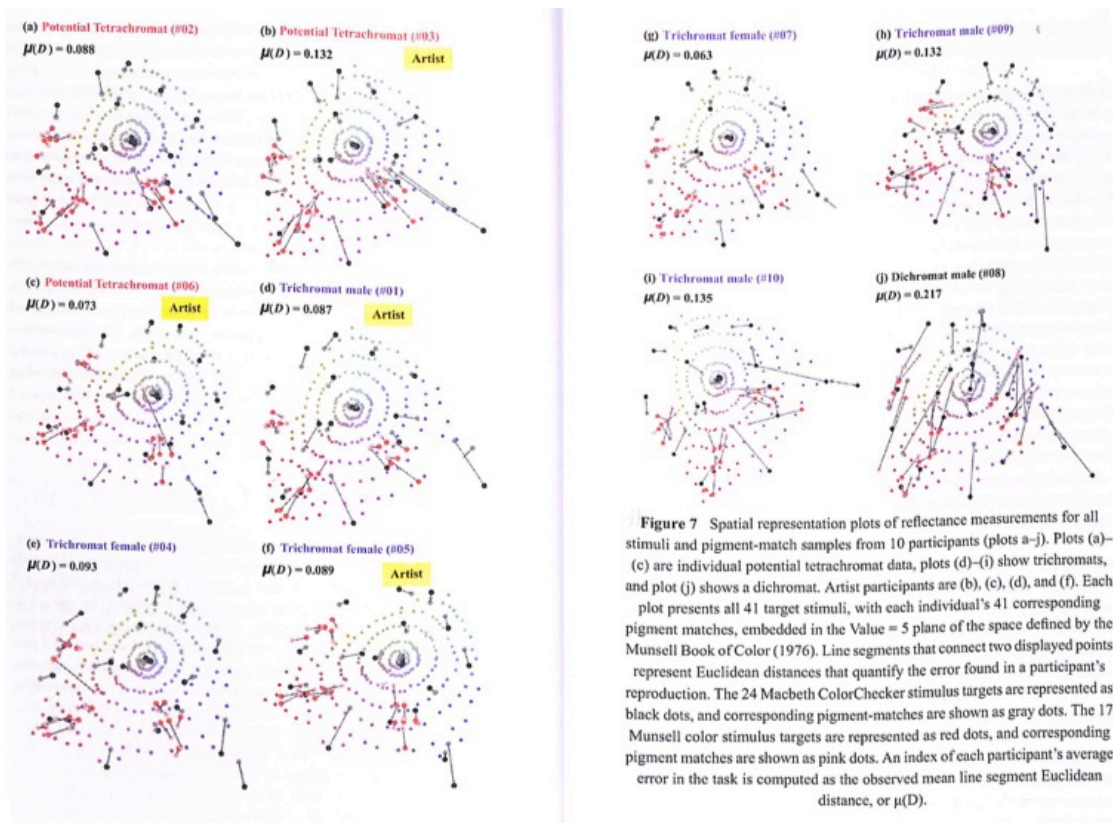
- 色の知覚に熟達した人（芸術家）は年齢・性別を合わせた一般人（芸術家ではない人）と比べて、色再生課題でのエラーが小さいだろう【仮説1】。
 - エラーが大きい：ターゲットと回答した色の空間的な距離が遠い
- 潜在的な4色型色覚の人は年齢・性別を合わせた一般人（3色型色覚の人）と比べて、色再生課題でのエラーが小さいだろう【仮説2】。
 - 特に、2色型色覚の人と比べてエラーが小さいのでは。
- 熟達、年齢、性別に関わらず、知覚的な色空間の混同しやすいところでエラーのバリエーションが見られるのでは【仮説3】。
 - このバリエーションをオプシンの遺伝子型で予測できるのでは。
 - 例えば、M錐体（緑）が欠如しているタイプの2色型色覚は、緑-黄色-赤の間の色で混同しやすいので、ここでエラーが大きくなる。
 - 逆に4色型色覚だとエラーが小さくなりそう。

3.3.3.2 *Results on Participants' Color Reproduction Accuracy*

- Figure 7：各参加者におけるターゲットの色と参加者の回答の距離を示した。
 - 黒い点：Macbeth ColorCheckerから選んできたターゲット刺激
 - グレーの点：Macbeth ColorCheckerから選んできたターゲット刺激に対する参加者の回答

Human Color Vision and Tetrachromacy

- 赤い点：Munsell Book of Color から選んできたターゲット刺激
- ピンクの点：Munsell Book of Color から選んできたターゲット刺激に対する参加者の回答
- 実線：ターゲットと回答の距離。短いほどよく似ていることを示す。
- 2色型色覚の人（#08）と3色型色覚の男性（#10）以外の方は割とよくできている。
 - #08 は赤-緑の方向でエラーが大きい（どの線分も同じような方向を向いている）。
- 女性は男性と比べてエラーが小さい傾向にある。
 - 潜在的な4色型色覚で芸術家の女性は例外的。



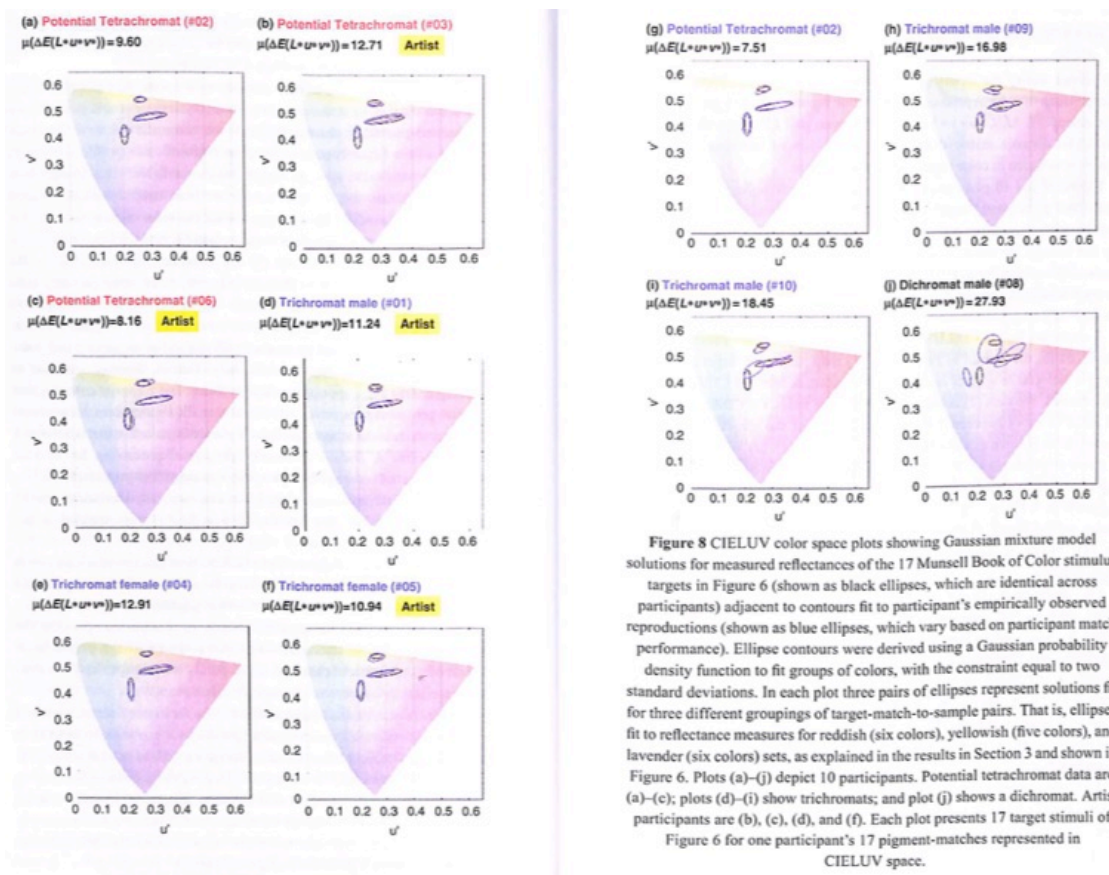
3.3.3.3 Differentiating Potential Tetrachromat from Trichromat Performance

- Figure 7 を見る限り、潜在的な4色型色覚だからといって、必ずしも他と異なる色覚を示すわけではない。
 - 潜在的な4色型色覚の特徴が現れそうなところに絞って調べてみる必要がある。

Human Color Vision and Tetrachromacy

3.3.3.4 Spatial Representation and Quantification of Color reproduction Accuracy in CIELUV Space for Colors Identified as Salient using a Tetrachromat Filter Algorithm

- Figure 8 : 色空間の表現方法の1つである CIELUV を用いて参加者のパフォーマンスを示した (g が「Potential Tetrachromat (#02)」となっているのは、おそらく「Trichromat female (#07)」の間違い)。
 - ここでは Munsell Book of Color から選んできた赤色系、黄色系、ラベンダー色系のセット (Figure 6) に対するパフォーマンスを示している。楕円が重なっていると、ターゲット刺激と参加者の回答が一致していることを意味する。
 - ◇ 青色の楕円：参加者の回答
 - ◇ 黒色の楕円：ターゲット刺激
 - 潜在的な4色型色覚の人は赤と黄色の楕円で他よりもびったり一直線に重なっている。4色型色覚の人は3色型色覚の人よりも赤と黄色の判断の精度が高い。



Human Color Vision and Tetrachromacy

3.3.3.5 Examining Average Reproduction Error Differences for Two Subsets of Stimuli

- Figure 9 : Munsell Book of Color から選んできたターゲット刺激に対するエラーの大きさの比較を CIELUV 上で見た場合。
- Figure 10 : Munsell Book of Color から選んできたターゲット刺激に対するエラーの大きさの比較を Figure 7 で出した距離で見た場合。
- 正の値 : ラベンダー色系の方が赤色・黄色系よりもエラーが大きい。
- 負の値 : 赤色・黄色系の方がラベンダー色系よりもエラーが大きい。
- どちらのエラーの大きさの計算方法でも、パターンがよく似ている。潜在的な 4 色型色覚の人はラベンダー色系の方が赤色・黄色系よりもエラーが大きい。
 - 3 色型色覚の 10 番の人と 2 色型色覚の人はそもそも課題の遂行に失敗している。
- ただ、Figure 7 や 8 で見ていた結果と一貫しない参加者もいる（例えば、3 番の人は Figure 9 では他の 4 色型色覚の人よりも大きく正の値となっているが、Figure 8 で見た感じそこまで大きな違いが見られない）。
 - より参加者に合わせて個別化した測定方法の開発など、さらなる研究が必要。

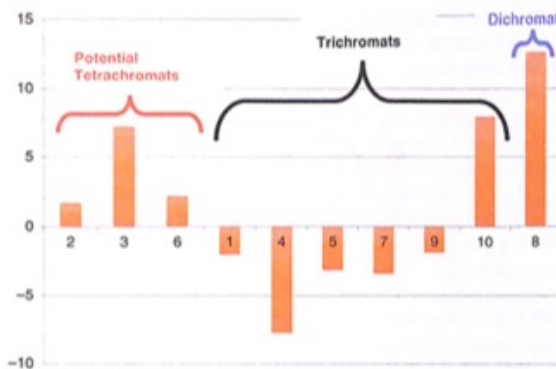


Figure 9 CIE color difference $\Delta E(L^*u^*v^*)$ comparisons of color reproduction performance. Histograms depicting 10 participants' color reproduction data for 17 Munsell stimuli, with individuals grouped by color vision phenotype, identified by participant ID numbers on the abscissa. Each histogram bar plots one participant's color reproduction performance using an index defined as Reproduction error difference index = {[Average match error (lavender stimuli in Figure 6)] minus [Average match error (reddish and yellowish stimuli in Figure 6)]}, where match error is defined according to the color difference index $\Delta E(L^*u^*v^*)$ from CIE $L^*u^*v^*$ color space, where "average" implies an arithmetic mean.

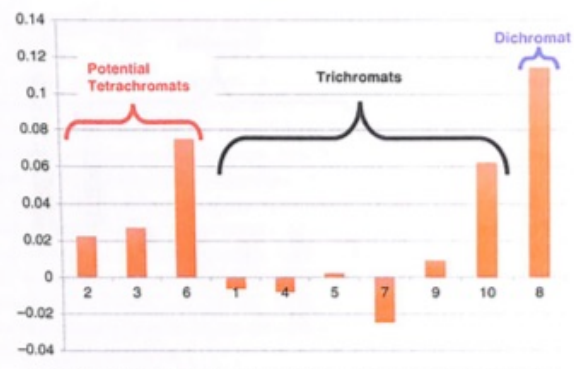


Figure 10 Euclidean distance measure comparisons of color reproduction performance. Histograms depicting 10 participants' color reproduction data for 17 Munsell stimuli, identified by individuals grouped by color vision phenotype, identified by participant ID numbers on the abscissa. Each histogram bar plots one participant's color reproduction performance using an index defined as Reproduction error difference index = {[Average match error (lavender stimuli in Figure 6)] minus [Average match error (reddish and yellowish stimuli in Figure 6)]}, where match error is defined according to the color difference index based on Euclidean distances in a metric Munsell color space, where "average" implies an arithmetic mean.

4 Summary and Discussion

- 以下では、4つのポイントから考察していく。

4.1 Alternative Routes to Potential Human Tetrachromacy

- 確かに、L-180 の遺伝子情報を潜在的な 4 色型色覚の生物学的な指標とするのはよかった。

Human Color Vision and Tetrachromacy

- ただ、それだけで全てが決まるわけじゃない。実際に4色型色覚の知覚経験をするには、遺伝子型が4色型色覚であることに加えて、色々な要因が関わっていると考えられる。それによって4色型色覚の程度が決まる。
- #07番の人が4色型色覚に匹敵するくらい高成績だった。#07は別の遺伝子型の4色型色覚である可能性がある。
 - 調べて見たら、L-180ではなくL-153 (alternative routes!) で二形性があった。

4.2 The role of Multiple Gene Variants in Color Vision and Potential Tetrachromacy

- 遺伝子型に幅広いバリエーションが見られているが、それがなぜ生じているのかはわかっていない (Hofer et al., 2005)。どこがどう変わると、見え方がどう変わるのか、さらに検討していく必要がある。
- M錐体でもバリエーションが見られるが、表現型に関与してくるのは複数のL錐体のオプシン遺伝子 (Sjoberg et al., 1998) なのでは。
 - M錐体とL錐体の両方でヘテロ接合が見られると、どちらも表現型に関与してくる?
 - ただしこの辺りの話は現在も議論が続いているところ。

4.3 Age-Related Changes in Color Vision and Potential Tetrachromacy

- 一般的に、加齢とともに角膜や水晶体が黄色くなるので、色覚は変化することがわかっている (Schneck et al., 2014)。
 - この現象はL-180のセリン/アラニン多型とも相互作用することがわかってきた (Dees et al., 2015)。
- 本研究でも4色型色覚の人に50代の人がいたが、対照条件となる3色型色覚の人は若い人ばかりであったため、4色型色覚の人の見えが過小評価されている可能性がある。

4.4 Color Appearance Space Modeling Under Retinal Tetrachromacy

- 本研究の方法論で新しいところは、Figure 8の結果を求めるために機械学習を活用しているところと、色の微妙な違い (赤色系、黄色系、ラベンダー色系でそれぞれ6種類ずつ) を区別させているところ。
 - 遺伝子の分析技術も向上したおかげで、このような細かい違いを見ていくことも可能になってきた。
- 実験を通して観察された機能的な4色型色覚の人の神経信号について、詳しいことはこれから検討する必要がある。
 - これまでにも統計モデリングによる検討もされている (e.g., Wachtler et al., 2007) が、まだわからないこともある。

5 Conclusions

- 遺伝子組み替え分析によってオプシンを分離することが技術的に難しかったときから4色型色覚の人がいる可能性について検討され始めた。
- 3種類以上の錐体を持つ人たちの色覚経験はどのようなものか？
 - 1990年代、2000年代に技術や方法の進展があり、4色型色覚の人がいることは現象学的に事実で、実験を通して測定可能な経験であることがわかった。
- 今後の課題は、4色型色覚の人に存在するであろう色空間の全体像の特徴を明らかにすることと、3色型色覚の人の中にある個人差とはどう違うのかを明らかにすること。
 - 新しい方法の開発を期待。
- 潜在的な4色型色覚は赤に対応するオプシン遺伝子(L)異なる可能性があるが、標準的な3色型色覚モデルから常に逸脱するという訳ではなさそう。