周辺網膜における色光の明るさ

高瀬 正典 岡嶋 克典 内川 惠二

研究

周辺網膜における色光の明るさ

高瀬 正典*,**・岡嶋 克典*・内川 惠二**

* 防衛大学校応用物理学教室 〒239 横須賀市走水 1-10

** 東京工業大学大学院総合理工学研究科 〒227 横浜市緑区長津田町 4256

(1991年2月12日受付, 1991年4月25日受理)

Brightness of Colored Lights in the Peripheral Retina

Masanori Takase,*,** Katsunori Okajima* and Keiji Uchikawa**

- * Department of Applied Physics, National Defense Academy, 1-10, Hashirimizu, Yokosuka 239
- ** Department of Information Processing, Tokyo Institute of Technology Graduate School, 4259, Nagatsuta, Midori-ku, Yokohama 227

(Received February 12, 1991; Accepted April 25, 1991)

We used an asymmetric heterochromatic brightness-matching technique, in which the test field was presented in the peripheral retina and the reference white field was presented at the fovea, to measure brightnesses of 11 test colored lights in dark-adapted state at 40 retinal positions on 6 meridians. The luminance of the reference field was kept constant at 55 cd/m². The subject adjusted luminances of the test lights to obtain brightness-match between the test and reference fields. In addition, similar measurements were done in light-adapted state at 10 retinal positions on the horizontal meridian. The experimental results show that the test colored lights in the dark-adapted peripheral retina are much brighter than those in the light-adapted peripheral retina, and that rod contribution to brightness of the colored lights of photopic intensities in the dark-adapted peripheral retina is evident. Brightness sensitivity maps drawn over the dark-adapted peripheral retina are turned to be quite similar to the rod density maps of man and monkey.

1. はじめに

網膜の周辺部は中心窗に比べて、視力や色の見え方などさまざまな視覚特性が異なっている。このような周辺網膜の特性の一つとして中心窗よりも色光に対する感度が高いことがある。これは暗順応時の絶対閾値の測定などから得られた結果であるが 1,2 、周辺網膜では中心窗付近よりも桿体の分布密度が大きいためと考えられている。一方、周辺網膜における色光の明るさについては、Kinney 3 は、テスト光の輝度が約 $^{0.1}$ mLになれば 10 0周辺網膜でも 54 0 nmにピークを持つ明所視型の分光感度になり、桿体の寄与はほとんどないことを示している。これに対して 54 0、継時比較によって 54 1、 54 1 のテスト色光についての分光感度を 54 1、 54 1、 54 1 のテスト色光についての分光感度を 54 1、 54 1 のテスト色光についての分光感度を 54 1 のテスト色がないまたがある。

の周辺網膜部位で求め、暗所視型の分光感度を得た. これは暗順応した錐体の閾値より数桁高い輝度レベルの色光を用いても、周辺網膜ではその分光感度は明所視の分光感度とはならないことを示している.

このように、周辺網膜における色光の感度は閾値レベルでは桿体により決まることがわかっているが、色光が明所視レベルになった場合に桿体の寄与があるかどうかについては明確に示されていない。我々が生活する視環境では、夜間といった暗順応時に近い場合でも、見る対象物は閾値レベルの星明かりよりも車の方向指示器、信号灯、誘導灯などといった比較的明るい色光がはるかに多く、そのような輝度レベルの高い色光に対する感度を知ることは応用上重要である。そこで、本研究では暗順応時の周辺網膜での高輝度色光に対する明るさの感度を

測定するために、中心窩の参照光刺激と周辺網膜のテス ト色光の明るさマッチングを行った. このような周辺網 膜と中心窩の色光を比較する, いわゆる非対称明るさマ ッチングは、Moreland ら5) による非対称等色実験以来 例が少ないが、周辺網膜での色光の明るさ感度を測定す るには容易なよい方法である. また、従来の研究ではテ スト色光にスペクトル光を用いる場合がほとんどで,実 際に使われているより一般的な複合光についての報告は 少ない6. したがって、本研究ではテスト色光には白色 蛍光灯で照明した彩度の高い色票を用い、これを背景暗 黒の開口色モードで呈示するようにした. さらに, 色光 の明るさへの桿体の寄与をより明確に示すために、暗順 応時の明るさマッチング実験のほかに、明順応時の明る さマッチング実験を行い、暗順応時の場合と比較した. 本研究では、網膜部位の数とテスト色光の数を増やする とで、網膜部位間の感度の変化および錐体と桿体の関係 を調べる.

2. 実 験 方 法

2.1 網膜部位

テスト刺激の網膜部位をこてでは方位角 (meridian) と離心角 (eccentricity) で表す. 方位角とは,右眼視野水平線上耳側を 0°として,反時計方向に表した視野上の角度,離心角とは中心窗を 0°とし,網膜周辺部位を視角で表した角度である.実験条件として,方位角は 0°,60°,120°,180°,240° および 300°の6方位,離心角は 0°から10°ごと最大80°までの40部位を選んだ.一方,明順応時の実験条件として,方位角は 0°と180°とした.

2.2 刺 激

参照刺激とテスト刺激は、ともに直径 2°の開口色

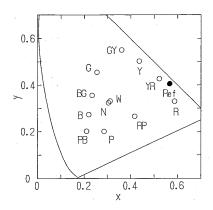


Fig. 1 The locations of the stimuli used in the experiments on the xy chromaticity diagram.

モードの色光で背景暗黒中に呈示される。実験に用いた 刺激の xy 色度座標を $\mathbf{Fig.1}$ に示す。参照刺激(Ref)にはタングステンのミニランプで照明した白色面を用いた。参照刺激の輝度は $55\,\mathrm{cd/m^2}$ の輝度一定,色度は $x=0.566,\ y=0.406$ である。テスト刺激には白色蛍光灯で照明したマンセル色票 $5\,\mathrm{R-4/14}, 5\,\mathrm{RP-5/12}, 5\,\mathrm{P-4/12}, 5\,\mathrm{PB-5/10}, 5\,\mathrm{B-6/8}, 5\,\mathrm{BG-6/8}, 5\,\mathrm{G-6/10}, 5\,\mathrm{GY-7/10}, 5\,\mathrm{Y-7/10}, 5\,\mathrm{YR-6/12}$ および N 6 の 11 枚の色票を用いた。Fig. 1 に示したテスト刺激の名前は用いた色票に対応させて付けた。参照刺激は定常呈示とし,テスト刺激の呈示は $2\,\mathrm{秒間}$ とした。明順応条件では $130^\circ \times 130^\circ$ の明順応用の視野を用いる。この色度は, $x=0.311,\ y=0.330$ で,Fig. 1 中にWで示してある。明順応用視野の輝度は $100\,\mathrm{cd/m^2}$ と場所により多少異なったが,平均輝度は約 $100\,\mathrm{cd/m^2}$ であった。

2.3 装 置

Fig. 2 に示すように直径 60 cm の半球視野の中央にテスト刺激用の直径 2°の開口を設け、その後方にテスト色票、照明用の白色蛍光灯(リング形)および照明光の光量を調整する機械的調光絞り(円盤)からなる刺激呈示ユニットを付けた。テスト色光の2秒間の呈示はタイマーと蛍光灯の高周波点灯回路で行った。テスト色光の呈示は、被験者がフートスイッチを踏むことで行う。機械的調光絞りは、45°おきに遮蔽部のある円盤を2枚重ね、その回転角によって透過する光量を調整する。回

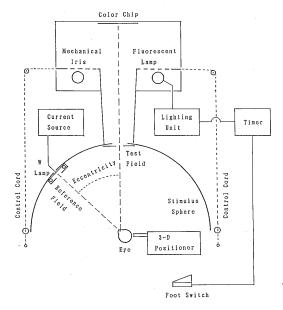


Fig. 2 Schematic diagram of the experimental apparatus.

転角の調整は、被験者が2本の紐を両手で交互に引くことで行う。参照刺激は、半球視野上の設定した方位角と離心角の場所に取り付ける。明順応の場合は、被験者の後ろに順応用視野を設けた。

2.4 手 続 き

2.4.1 実験 1

被験者は、まず顔の正面を参照刺激に向けて、歯形台により刺激球の中心に右眼を置き頭部を固定する. つぎに、参照刺激を固視し、フートスイッチによりテスト刺激照明用の蛍光灯を点灯させる. 被験者はテスト刺激の明るさを機械的調光絞りを操作することで変化させ、参照光の明るさにマッチングさせる. マッチングが終了するまで被験者はテスト刺激を繰り返し観察する. 明るさマッチングしたテスト刺激の輝度は色彩輝度計で測定した.

実験はまずセッション前に暗順応 10 分以上の後,以下の手順で行った.

- (1) 参照刺激に対する右眼の位置設定を行う.
- (2) テスト色光を設定する.
- (3) 参照刺激を固視し、フートスイッチを踏み、明るさマッチングを行う.
- (4) 明るさマッチングを2回(または3回)行う.
- (5) 全テスト色光について(2)から(4)を行う.
- (6) ある方位の全離心角について(1)から(5)を繰り返す、これで1セッションが終了である.
- (7) 全方位について(1)から(6)を繰り返す.
- (8) 明るさマッチングの回数が5回になるまで(1) から(7)を繰り返す。

ただし、中心窩については、離心角 10° にテスト刺激を呈示し、テスト刺激と離心角 0° の参照刺激を交互に継時的に観測し明るさマッチングを行った. なお、手順(3)において2秒間の刺激呈示中に固視状態が崩れたと被験者が知覚した場合には、その手順はやり直した.

2.4.2 実験 2

実験1と異なる点は、順応用視野により明順応した後、明るさマッチングを行うことである。ただし、明るさマッチングを行っている間はテスト色光の周囲は暗黒である。そのために、上記手順(2)および(3)のあとにそれぞれ次に示す(2-1)および(3-1)の手順を挿入する。

- (2-1) 順応用視野により測定網膜部位を30秒間明順 応した後,順応光を消して直ちに設定位置に戻る.
- (3-1) 明順応状態が保たれている場合は手順(4) に ##*

ただし、明るさマッチングを行っている間に暗順応が進

み,参照光などで照明されている周囲のものが見え出し、明順応状態が終了 (cone plateau が終わる) したと考えられるときには手順(2-1)に戻る. 手順(3-1)での明順応状態が保たれている場合とは、この周囲のものが見えない暗黒の状態をさす.

2.5 被 験 者

被験者は,22歳の色覚正常な男性 KT と TS の2名 である.

3. 実験結果

Fig. 3 にテスト刺激が色光R, 方位が 0° と 180° の結果を離心角の関数として示す。図の横軸は離心角で、0° (中心窩) から右側が 0° 方位 (耳側), 左側が 180° 方位 (鼻側) を示す。図の縦軸は参照光に明るさマッチングさせたテスト光の明所視輝度の常用対数値である。図中の各点は5回の測定の平均値で、上下の棒は標準偏差を表す。丸印が被験者 KT, 三角印が被験者 TS についての結果である。図中横軸近くの方位 0°, 離心角 16° に示した矢印は盲点の位置を表している。このRの色光の場合がすべてのテスト色光の中で測定結果の標準偏差の最も大きい例となっている。各測定点の輝度値は参照刺激と同じ明るさにマッチングした結果であるから、輝度値が小さければ感度が高く、逆に輝度値が大きければ感度が低いということになる。なお、比較のために参照

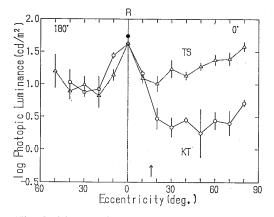


Fig. 3 Photopic luminances (log scale) obtained by brightness matching in the dark-adapted state for the R test light as a function of the visual eccentricity at the 0° and 180° meridians. Circles and triangles indicate the mean luminances for the subjects KT and TS, respectively. Error bar shows standard deviation of 5 data. The filled circle indicates luminance of the reference light. The arrow in the figure indicates the angular position of the blind spot.

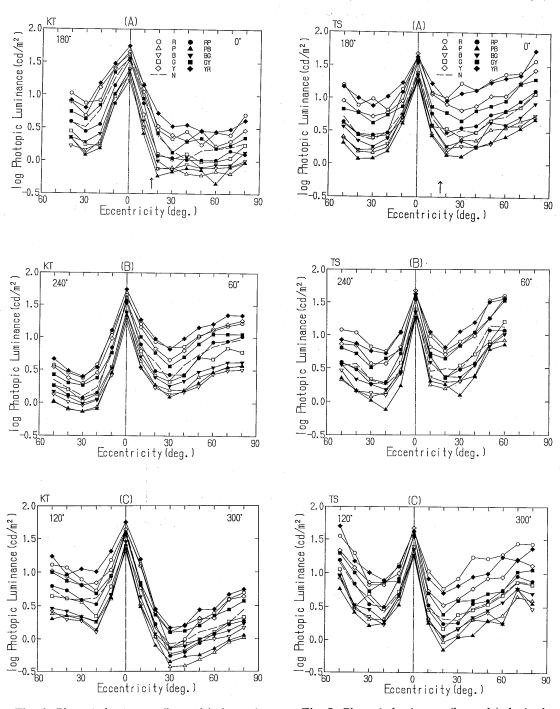


Fig. 4 Photopic luminances (log scale) obtained by brightness matching of the subject KT in the dark-adapted state for the 11 test lights as a function of the visual eccentricity at the 0° and 180° meridians (A), the 60° and 240° meridians (B), and the 120° and 300° meridians (C), respectively. The symbols and notations for the 11 test lights are inserted in the figure (A).

Fig. 5 Photopic luminances (log scale) obtained by brightness matching of the subject TS in the dark-adapted state for the 11 test lights as a function of the visual eccentricity at the 0° and 180° meridinans (A), the 60° and 240° meridians (B), and the 120° and 300° meridians (C), respectively. The symbols and notations for the 11 test lights are inserted in the figure (A).

刺激の輝度値を黒丸で示した。この参照刺激の輝度値は 全測定で一定であるので、以降の図には示していない。 この図から周辺網膜にテスト刺激が呈示されると輝度値 が小さくなり、明るさの感度が高くなることがわかる。 他の色光および他の方位については、データのばらつき はこの例と同等かもしくはそれ以下であるので、以降の 測定結果は平均値のみを示すことにした。

Fig. 4(A), (B), (C) に被験者 KT について, それぞれ 0° と 180° 方位, 60° と 240° 方位, および 120° と 300° 方位での平均値を示す. 各シンボルは 11 のテスト色光を表している (Fig. 4(A) の挿入図). 被験者 TS についての結果を同様に Fig. 5(A), (B), (C) に示す.

まず Fig.4 について見ると、明るさの感度は網膜部位に応じてかなり異なっていることが明らかである。すなわちどの色光でも、離心角 0° (中心窩) から 20° ないし 30° にかけて感度は急激に上昇し、 30° 付近で最大となる。離心角がそれ以上になると感度は緩やかに減少している。テスト色光の輝度値は各方位により異なり、網膜の非対称性が明瞭に現れている。感度の最も高い部位は 0° , 240° , 300° 方位にあり視野の水平線より下方にあることがわかる。また、テスト色光の違いによる明るさの感度差は最大で $0.8\log$ であり、その差は周辺網膜測定部位においてあまり大きな違いはない.

次に、被験者 TS の Fig. 5 の結果を見ると、Fig. 4 の結果と傾向の同じ特性となっていることがわかる. しかし、値の大きさおよび変化の大きさは被験者で異なっている. 被験者 TS の各テスト色光間の明るさの感度は最大で 1 log 以上の差がある. このように個人差が見られるものの、個々のテスト色光についてのマッチングした輝度値はどちらの被験者でも YR, R, Y およびGY の色光について高く、P, PB, B および BG の色光で低く、さらに RP, G および N の色光については中間の値となっている. このようなテスト色光による違いは明るさがテスト色光の輝度値では決まらないことを示している. また、中心窩と傾向が異なることから周辺網膜での明るさの分光感度は中心窩のものとは異なっていると考えられる.

明順応時の実験 2 の結果を、被験者 KT と TS についてそれぞれ Fig. 6 と Fig. 7 に示す。Fig. 6 および Fig. 7 に共通していえることは、まず得られたテスト色光の輝度値が Fig. 4 と Fig. 5 のように周辺網膜で急激に減少することはなく、中心窩と周辺網膜で差が少ないことである。次に、テスト色光による違いが最大で 0.5

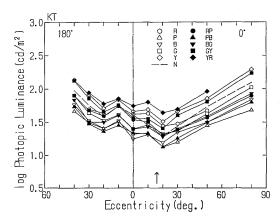


Fig. 6 Photopic luminances (log scale) obtained by brightness matching of the subject KT in the light-adapted state for the 11 test lights as a function of the visual eccentricity at the 0° and 180° meridians. The symbols and notations for the 11 test lights are inserted in the figure.

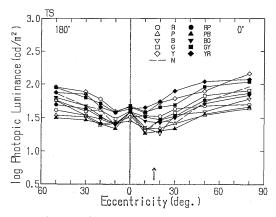


Fig. 7 Photopic luminances (log scale) obtained by brightness matching of the subject TS in the light-adapted state for the 11 test lights as a function of the visual eccentricity at the 0° and 180° meridians. The symbols and notations for the 11 test lights are inserted in the figure.

log ほどであり、Fig.4 と Fig.5 で示された違いよりも小さくなっていることである。また、最も感度の高い部位が中心窓でなく、 0° 方位の、被験者 KT について離心角 20° 、TS について離心角 10° あたりにある。さらに、離心角が大きくなると緩やかに感度が低下する特性を示している。この緩やかに感度が低下する特性は、Stabell 5° の得た錐体の絶対閾値の特性に類似している。

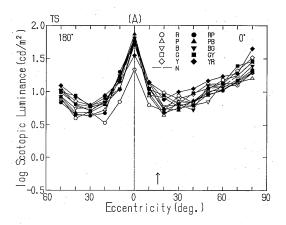
4. 考 察

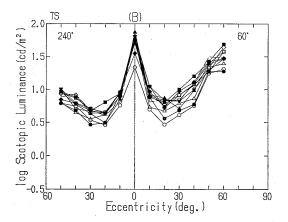
桿体の分布密度は、中心窩で0,それから離心角 20° あたりまで急激に増加しピークとなるが、それ以降 の離心角では直線的に網膜の縁辺部に向かって減少して いる.一方,錐体の分布密度は中心窩で最も高く,周辺 網膜では離心角の対数にほぼ逆比例して低くなってい る8). したがって、Fig. 4 および Fig. 5 の周辺網膜につ いての明るさの特性は桿体の分布密度との相関が強く現 れているように見える. 確かに、Fig.4 と Fig.5 の折 れ線グラフの形状と桿体の密度分布曲線をひっくり返し た形状とはよく一致する. そこで, テスト色光の分光強 度分布と暗所視の分光感度関数 V'(λ) を用いてテスト 色光の暗所視輝度を計算し、Fig. 4 と Fig. 5 の結果を 再プロットした. それらの結果はほとんど同じ傾向を示 したので、被験者 TS についての結果だけを Fig. 8 (A), (B), (C)に示す. 各シンボルの意味および図の 順序などは Fig. 5 と同じである. これらの結果を見る と明らかにテスト色光間の差が小さくなっているのがわ かる. すなわち, 周辺網膜における明るさに桿体の寄与 があることを明らかに示している.

しかし一方、Fig.8 に見られるように、まだ各テスト 色光間の違いがあり、桿体の寄与だけでは説明のつかな い部分も残されている. とくにRのテスト色光について は他の色光との差が大きい. Rの色光の分光分布は長波 長域に偏っており、桿体よりも錐体の方をより強く刺激 すると考えられる. したがって、この Fig.8 における 色光間の差は錐体が明るさに関与する際の差が現れたも のと考えられる.

実験2の結果である Fig.6 と Fig.7 を見ると、まず、Fig.4 と Fig.5 で示した暗順応時のよりも大きく感度が低下し、さらに色光間での差が小さくなっている。 このことは、明順応周辺網膜において明るさへの桿体の寄与が少ないかまたはほとんどないことを示唆している。次に、テスト色光のうち Y、YR および GY についての感度が低く、P、PB および B についての感度が高い。この特性は明順応したときの色光に対する B/L を測定した結果とよく一致する 9 . したがって、明順応した周辺網膜での明るさの感度は主に錐体によって決まっているといえる.

Fig. 6 と Fig. 7 から、被験者 TS については明確でないが、明順応時の最も感度の高い網膜部位が盲点付近にあるという特性が見られる.類似の特性として、関口ら100は暗順応時の周辺網膜における明所視レベルの色光





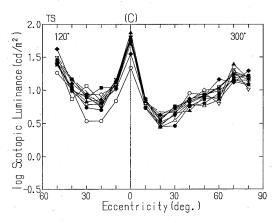


Fig. 8 Scotopic luminances (log scale) obtained by brightness matching of the subject TS in the dark-adapted state for the 11 test lights as a function of the visual eccentricity at the 0° and 180° meridians (A), the 60° and 240° meridians (B), and the 120° and 300° meridians (C), respectively. The symbols and notations for the 11 test lights are inserted in the figure (A).

の色の見えを測定し、網膜部位に対する色の見えの変化が中心窗中心的変化と盲点中心的変化を組み合わせたような変化をすることを示した。我々の得た特性と関口らの得た特性が同じ色覚メカニズムに起因するかどうかは不明であるのでより詳細な実験によって確かめる必要があるが、盲点を中心とするような色覚特性は周辺網膜における新しい知見であり、興味深い結果となっている。

Fig. 8 が桿体の密度分布にほぼ対応したものとなって いることから, 全色光についての暗所視輝度の平均値を 求め、その逆数をとると、その値は周辺網膜での明るさ の感度を大体表しているといってよい. そこで, 暗所視 輝度の逆数を感度として、被験者 KT と TS の右眼網 膜についての明るさの感度地図をそれぞれ Fig. 9 と Fig. 10 に描いた. 網膜の座標はテスト光を呈示した視 野上の角度で表した. 黒く塗りつぶした領域は盲点に対 応している. 各測定方位上 10° ごとの中抜きの白丸のプ ロットはテスト色光の呈示位置を示している. 図中の折 れ線は等しい感度と予想される網膜部位を各測定部位間 の比例内挿によって求め描いた. 隣合う異なる方位間の 内挿は、対応する内挿位置がある場合は 20° ごとの方位 角と離心角の比例内挿を行い、対応位置がない場合は多 重の方位角と離心角の比例内挿を各測定部位間について 行って求めた. 等感度線の間隔は 0.1 log ごとで、線の そばの数値は常用対数で表した上記の感度値である. 中 心窩での暗所視輝度は意味がないので、離心角 10° より 内側の等感度線は描かなかった.

まず Fig. 9 の被験者 KT についての感度地図を見ると、中心窩に近い離心角 10°で感度は最も低く、ついで離心角 20°あたりまで急激に上昇するが、それ以降では非対称なゆっくりした変化を示している。方位角 60°から 180°の部位では離心角 20°から 30°前後において感度は極大となり、それ以上の離心角では減少している。それ以外の方位角では離心角 20°以降において、方位角 300°前後、離心角 30°から 40°あたりで最大の感度となり、それ以降では感度はゆっくりと減少する変化を示している。

一方, Fig. 10 の被験者 TS の感度地図においては,中心窩に近い離心角 10°での感度が低く,離心角の増加に応じて感度はまず急激に上昇した後極大を経てゆっくりと減少する特性は KT と同じといえる. しかし,感度の最大となる部位が方位角 240°から 300°の間の離心角 20°あたりにあり,感度値は KT の場合より 0.4 log 低くかつその領域も狭くなっている.

これら2人の被験者の感度地図を見る限りでは、離心

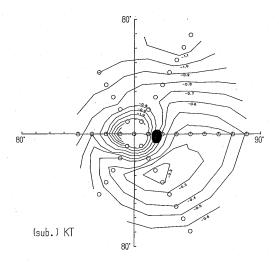


Fig. 9 Sensitivity map over the peripheral retina of the dark-adapted KT's right eye. Numerical values of the equi-sensitivity lines near by those lines are log values of reciprocals of scotopic luminances.

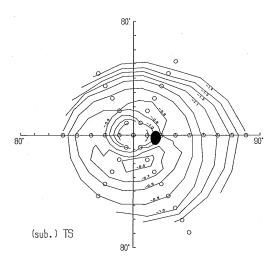


Fig. 10 Sensitivity map over the peripheral retina of the dark-adapted TS's right eye. Numerical values of the equi-sensitivity lines near by those lines are log values of reciprocals of scotopic luminances.

角 20°以上の網膜部位での明るさの感度にはかなりの個人差がありうるといえる。また、これらの感度地図では最大の感度を示す網膜部位が視野上でみて下方 20°あたりにあることが示され、この特性は人間や猿の被験眼についての桿体の密度分布の解剖学的結果^{11,12)}とよく似ている。このように暗順応した周辺網膜の明るさの感度は、テスト色光が明所視レベルであっても、主に桿体に

より決まることがわかった. 錐体の寄与は、全網膜部位 においてあるが、桿体の寄与ほど大きくないことが示さ れた.

5. おわりに

暗順応時の周辺網膜の明るさの感度を6方位約40部位について中心窩の参照光と周辺網膜に呈示するテスト色光の非対称明るさマッチング法で測定した. 刺激は2°視野で、テスト色光には複合光11種類を用いた.

2名の被験者についての5回の測定結果から,暗順応した周辺網膜の明るさの感度は、明所視レベルのテスト色光であっても、ほとんど桿体の特性で決まってしまうことがわかった。さらに、明順応条件での測定結果から、周辺網膜が明順応した場合は、明るさの感度は錐体により決まることが確かめられた。

これらの結果に基づき、暗順応した周辺網膜の明るさの感度を暗所視輝度の逆数で表し、測定した網膜全域にわたる感度地図を描いた. この感度地図は、人間および猿の網膜における桿体の密度分布とよい対応を示した.

最後に、本研究を行うにあたり種々のコメントをいた だいた東京工業大学大学院総合理工学研究科教授 池田 光男先生に感謝します.

文 献

 L. L. Sloan: "Rate of dark adaptation and regional threshold gradient of the dark adapted eye: Physiologic and clinical studies," Am. J. Ophthalmol., 30 (1947) 705-720.

- A. J. Riopelle and W. Bevan: "The distribution of scotopic sensitivity in human vision," Am. J. Psychol., 66 (1953) 73-80.
- J. A. S. Kinney: "Comparison of scotopic, mesopic, and photopic spectral sensitivity curves," J. Opt. Soc. Am., 48 (1958) 185-190.
- U. Stabell and B. Stabell: "Spectral sensitivity of the dark-adapted extrafoveal retina at photopic intensities," J. Opt. Soc. Am., 71 (1981) 841–844.
- J.D. Moreland and A.C. Cruz; "Colour perception with the peripheral retina," Opt. Acta, 6 (1958) 117-151
- H. Uchikawa, P. K. Kaiser and K. Uchikawa; "Color-discrimination perimetry," Color Res. Appl., 7 (1982) 264-272.
- B. Stabell and U. Stabell: "Absolute spectral sensitivity at different eccentricities," J. Opt. Soc. Am., 71 (1981) 836-840.
- C. A. Curcio, K. R. Sloan, Jr., O. Packer, A. E. Hendrickson and R. E. Kalina: "Distribution of cones in human and monkey retina: Individual variability and radial asymmetry," Science, 236 (1987) 579-582.
- 9) 内川惠二, 内川弘美, P.K. Kaiser: "色光の "明 る さ-輝度差" の色度の違いによる変化", 照学誌, **68** (1984) 259-264.
- 10) 関口修利,池田光男: "色の見えに基づく色視野の測定", 日眼光学誌,4 (1983) 122-127.
- 11) C. A. Curcio, K. R. Sloan, Jr. and D. Meyers: "Computer methods for sampling, reconstruction, display and analysis of retinal whole mounts," Vision Res., 29 (1989) 529-540.
- 12) K. C. Wikler, R. W. Williams and P. Rakic: "Photorecepter mosaic: Number and distribution of rods and cones in the Rhesus Money retina," J. Comp. Neurol., 297 (1990) 499-508.